

学位論文題名

Variation in life history characteristics within  
and among populations of white-spotted  
charr, *Salvelinus leucomaenis*

（アメマスの生活史形質における個体群内および個体群間変異）

学位論文内容の要旨

サケ科魚類の成長や生活史形質には種間のみならず種内の個体間においても著しい変異が認められる。また、多くのサケ科魚類では同一個体群中に一生を河川で生活を送るタイプ（河川残留型）や、ある河川生活期を経て海または湖に下るタイプ（降海型）など、生活史（表現型）に多型を持つことが知られており、このような生活史に変異を生じさせる要因やプロセスを明らかにすることは、適応の研究のみならず、水産学などの応用分野においても重要な知見を提示すると考えられる。サケ科魚類の表現型多型に関わる進化・維持機構についてはこれまで多くの理論的な研究がなされている

（Roff, 1994; Gross, 1996など）。理論的な仮説を検証するためには、適応度を規定する成長や生存、繁殖のスケジュールについての個体群統計学的研究が不可欠であるが、自然個体群を対象としてそれらを扱った研究は極めて少ない。

本研究は、サケ科魚類の一種であるアメマス *Salvelinus leucomaenis* を対象に、標識採捕を中心とした調査を行い、（１）表現型多型の分岐様式、（２）生活史形質の個体群間変異、（３）銀毛サイズ特異的な海洋での成長速度、生存率を調べ、生活史変異性の実態を把握するとともに、その変異に関わる要因を明らかにすることを目的とした。

（１）表現型の分岐様式

北海道南部を流れる原木川において、1994～1997年にかけておこなった標識採捕調査の結果に基づき表現型の分岐様式を調べた。1994～1996年にかけての繁殖期（9～10月）に計1376尾の個体に標識放流を施し、そのうち359尾

を翌年の春期（4—5月）に、79尾を翌年の繁殖期に再び採捕した。これらの個体は性成熟、および銀毛変態の有無から、1）未成熟のままであった個体（II）、2）未成熟から次年度の春期に銀毛変態した個体（IS）、3）両年とも成熟魚（河川残留型）であった個体（MM）、4）河川残留型から翌年銀毛変態した個体（MS）の4つのカテゴリーに分類することができた。銀毛個体として再捕された個体（IS, MS）は、未成熟のままであった個体（II）に比べ標識時、採捕時の体長ともに有意に大きく、成長率は逆に低かった。同様に、次年度の繁殖期に再捕された成熟個体（IM, MM）は未成熟魚のままであった個体（II）より有意に大きな個体から構成されていた。また、尾叉長—体重関係式より個体の肥満度を求めたところ、標識時に肥満度の高かった個体ほどより河川残留型に分化する傾向があった。一方、銀毛個体への分化には肥満度は関わりをもたなかった。耳石による年齢査定の結果、銀毛個体は2才から5才にかけての幅広い年齢群から構成されていることが明らかとされたが、分散分析の結果から上記の表現型分化に個体の年齢差は関与しないことが示された。以上の結果から、春期の銀毛個体への分岐にはサイズが、繁殖期の河川残留型への分化にはサイズと肥満度が強く関わっていることが示唆された。

## （2）個体群間変異

本種の繁殖期（10—11月）および銀毛個体出現時期（4—5月）において、本州の1河川と北海道の2河川でアメマスを採集し、個体群間でいくつかの生活史形質を比較した。繁殖期の個体群構造は、河川残留型のみから構成される本州個体群と、河川残留型と降海型から構成される北海道個体群とに大きく区分することができ、さらに性間の違いにより、雌雄とも多型がみられる北海道南部の個体群と、オスのみ多型を構成する北海道北部の個体群とに分けられた。以上は、分布の南方ほど個体群内の河川残留型の出現頻度が高くなることを示す。河川残留型の最小成熟サイズはオスが90 mm、メスが130 mmで、サイズ特異的な成熟率に個体群間で大きな差は認められなかったのに対し、銀毛個体のサイズは分布の南方ほど大きく、北海道北部の個体群ではおよそ100 mm、北海道南部の個体群ではおよそ140 mmであった。また、0才から1才にかけての初期成長速度には緯度に沿った明瞭な関係は認められなかった。以上より、本種の生活環は銀毛サイズの大小に強く規定されていると考えられ、分布の北方では銀毛サイズが小さいために河川残留型の出現が抑制されていると推察された。

## （3）銀毛サイズに関連した海洋生活期の成長と生存

前出の結果より、銀毛サイズの大小が個体群構造を規定する近接的な要因

であることが示された。銀毛サイズの変異に関わる適応的意義を把握するためには適応度を規定する成長と生存についての個体群統計学的な調査が不可欠であると考えられる。ここでは、北海道北部を流れる内路川と北海道南部を流れる原木川において、アメマスの銀毛個体と降海型個体をそれぞれ採捕し、銀毛サイズ特異的な海洋生活期の成長率と生存率を調べ、それらの個体群間比較を試みた。銀毛個体の尾叉長の平均値（±標準偏差）は内路川で144 mm ± 14.7、原木川で163 mm ± 19.4であり、原木川の銀毛個体の方が有意に大きかった。銀毛個体の年齢は内路川で2才から6才、原木川で2才から5才の範囲で構成されていたが、銀毛個体の年齢群間で尾叉長の平均値に有意差は認められなかった。降海型の鱗から得た鱗半径-尾叉長回帰式より個体の銀毛サイズを逆算し、これと回帰時のサイズから海洋生活期の成長速度を求めた。その結果、個体群内では小さいサイズで銀毛した個体の方が成長率が高いという関係が認められた。また、異なる銀毛年齢群間で成長率に差は認められなかった。銀毛個体のサイズ頻度分布と降海型の鱗から逆算した銀毛サイズ頻度分布より銀毛サイズ特異的な生存率を求めたところ、大きいサイズで銀毛した個体の方がその後の生存が良いことが示された。これらの結果は、アメマスの海洋生活期の成長および生存が降海時のサイズに依存することを示す。また、銀毛サイズ特異的な成長率、生存率に2つの個体群で大きな相違がみられた。

以上の結果から、アメマスの表現型の分岐は幼魚期の体長（閾値）で決定される条件戦略（Gross, 1996）の一例と考えられ、銀毛年齢および河川残留型の年齢はそれぞれの閾値に達するまでの生育速度によって可塑的に変化することが示唆された。また、銀毛サイズはサイズ依存的な海洋での成長および生存などの人口統計学的な過程により個体群間で異なる値をとり、結果として個体群構造の違いをもたらす要因であると考えられた。これらの知見は、サケ科魚類の生活史多型の維持、進化機構の理解の一助となるだけでなく、個体群の管理保全を考える上でも重要な示唆を与えるものと考えられる。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 山 崎 文 雄

副 査 教 授 島 崎 健 二

副 査 助 教 授 後 藤 晃

## 学位論文題名

### Variation in life history characteristics within and among populations of white-spotted charr, *Salvelinus leucomaenis*

(アメマスの生活史形質における個体群内および個体群間変異)

サケ科魚類では生活史に降海型と河川残留型などの表現型多型が見られるが、この多型を生じさせる要因やプロセスについては未だ十分に解明されていない現状にある。特に遺伝と環境の相互作用によって発現する閾値形質については要因が複雑に関連し、その解析が困難な場合が多い。申請者はサケ科魚類にみられる生活史多型を閾値形質の多型と考えて、多型発現の要因とそのプロセスの解明を試みようとした。

申請者は研究材料として北海道で今尚人工増殖や移植が行われておらず、自然集団が河川毎に維持され、且、個体間、個体群間で生活史に変異が予想されるアメマス *Salvelinus leucomaenis* を選んだ点は上記の目的を遂行する上で適切な選択であったと評価される。

申請者は先ず表現型多型の分岐様式、生活史形質の個体群間変異を調べるために、標識採捕実験を行った。その結果アメマス河川個体群では、各団体が性成熟と銀毛変態の有無から、1. 未成熟個体、2. 未成熟から次年度の春期に銀毛変態する個体、3. 河川で成熟する残留型個体、4. 河川残留型から翌年銀毛変態する個体の4つの表現型に分類されることを示し、これらの個体は最終的には降海型か河川残留型かのいずれかに分岐することを明らかにした。この2型分岐に係わる要因分析の結果から河川残留型への分化には肥満度が関係し、標識時の肥満度が高いほど河川残留型に分化する傾向が強いこと、また耳石による年齢査定の結果から降海型への分化には個体の年齢は関与せず、春期までの成長と体サイズが大きく関わることを示した。この結果は相分化のみられる他のサケ・マス類にも応用が可能で、降海型への分岐促進等の技術開発に寄与するものと判断される。

次に申請者は個体群間変異の問題を取り上げ、河川残留型のみから構成される本州個体群、河川残留型と降海型から構成される北海道個体群に大別し、更に性間の違いにより雌雄とも多型がみられる北海道南部の個体群と、雄のみ多型を構成する北海道北部の個体群とに分けてそれぞれの個体群間の比較を行った。その結果南方では個体群内の河川残留型の出現頻度が高くなること、河川残留型の最小成熟サイズは雌雄で差があり、雄で90mm、雌では130mmであるが、個体群間では差がないことを示した。一方銀毛サイズは分布の南方ほど大きく、北海道北部の個体群で100mm、北海道南部の個体群では約140mmであることから、銀毛サイズの小さな北方では銀毛になるのが早いため河川残留型の出現が抑制されていること、一方北海道南部では雄の成熟サイズが銀毛サイズより小さいために、成熟の早い雄は銀毛になることなく、河川に残留して成熟に向かうが、雌では銀毛サイズが成熟サイズより小さいために銀毛個体の出現の割合が高くなると推定した。また本州個体群では銀毛サイズが雌雄共に成熟サイズより大きいために全ての個体が河川残留型に分化するとの考えを提示した。この考え方は銀毛を閾値形質としてとらえたもので、他のサケ・マス類にも適用が可能でありサケ・マスの相分化を遺伝の支配下にありながら、生息環境により変り得る銀毛サイズ(閾値)と固定された成熟サイズとの関わりで説明しようとする新しい道を拓くものとして評価された。

更に申請者は銀毛サイズの大小が個体群構造を規定している要因と考え、銀毛サイズの変異に関わる適応的意義を把握しようとした。そのため銀毛サイズに関連した海洋生活期の成長率と生存率を、北海道北部個体群と南部個体群で調べ両群間で比較した。銀毛サイズは北部個体群で144 mm、南部個体群で163 mmで、南部個体群で有意に大きく、銀毛個体の年齢は北部群で2～6歳、南部群で2～5歳の範囲にあり年齢による銀毛サイズの違いはないことを明らかにした。一方降海型の鱗から得た鱗半径一尾又長回帰式より個体の銀毛サイズを逆算し回帰時のサイズから海洋生活期の成長速度を求める斬新な方法により、個体群内では小さいサイズで銀毛した個体は海洋での成長率が高いこと、また集団内の銀毛サイズの頻度分布と降海型の鱗から逆算した銀毛サイズの頻度分布より銀毛サイズ特異的な生存率を求めたところ、大きいサイズで銀毛した個体の方がその後の生存が良い事を明らかにし、アメマスの海洋生活期の成長および生存が降海時の銀毛サイズに依存することを示した。

以上の結果を総合的に検討して、アメマスの表現型の分岐は銀毛サイズ（閾値）により決定される条件戦略であると結論した。

本研究はサケ科魚類の生活史多型の維持、進化機構の解明に寄与するだけでなく、その資源管理と保全を計る上でも重要な基盤を与えるものとして、審査員一同は博士（水産学）の学位に相当する業績と判断した。