

学位論文題名

トミヨ属淡水型と雄物型の生殖的隔離および共存機構

学位論文内容の要旨

生物多様性の起源やその維持機構を理解する上で、同所的に生息する近縁種間の生殖的隔離および共存機構を解明することは、最も重要な研究課題の一つである。なぜなら、ある生物群集内の種数が増えれば増えるほど、系統的に近縁な種が共存する機会は増えるし、また、ある個体群における 2 集団間の生殖的隔離機構の進化とその後の共存は種多様性を創出する機構とも言えるからである。

冷水性淡水魚類であるトミヨ属 (*Pungitius*) 淡水型と雄物型は、約 80 万年前に分岐し、二次的接触により 2 型の同所的生息地が形成されたことが示唆されている (Takata et al., 1987; Takahashi and Goto, 2001)。このように系統関係が明らかにされているトミヨ属淡水型と雄物型は、生物多様性の創出機構を研究するのに適したモデル脊椎動物の一つである。

そこで本研究では、トミヨ属淡水型と雄物型の生殖的隔離および共存機構を解明することを目的とした。先ず、(1) 秋田県雄物川水系における 2 型の分布の詳細を明らかにした上で、(2) 同所的生息地における繁殖期の野外生態調査と交配実験および分子生物学的手法を用いた同類交配の調査結果から、2 型の間に働いている生殖的隔離機構とその進化について考察した。次に、(3) これら 2 型の間で胃内容物組成、生活様式および摂餌生態に関係する形態学的特徴を比較し、同所的生息地における共存機構について考察した。

(1) 雄物川水系における 2 型の分布と遺伝的集団構造

雄物川水系におけるトミヨ属淡水型と雄物型の分布の詳細を明らかにするために、アロザイム多型解析をもとに調査を行った。本水系においては、淡水型は主に本川に近い場所に分布しているのに対し、雄物型は仙北平野の扇状地の湧水地を中心に、内陸部に限られた分布をしていた。また、2 型の同所的生息地が 3 地点確認され、そこでは 2.4~31.8%の雑種が確認されたが、すべての地点で 2 型に特徴的な 5 遺伝子座で遺伝子型頻度に Hardy-Weinberg 平衡からの逸脱が認められた。このことは 2 型の間に

生殖的隔離が存在することを示唆する。

さらに、対立遺伝子頻度の変異パターンを知るために主成分分析を行った。その結果、雄物型には地域性を反映した遺伝的集団構造が認められたのに対し、淡水型にはそのような構造が認められなかった。これは、近年の遺伝子流動の制約だけでなく、過去に起こった歴史的イベントによって雄物型内の地域集団間で長期間にわたって遺伝子流動が制限されたことを示唆する。

## (2) 生殖的隔離機構

2型が同所的に生息する池に調査区域を設け、時間的および空間的営巣活動を調査した。調査区域内における2型の営巣数の経時的変化は、両型ともに5月に盛期を持つ単峰型で、ほぼ同様のパターンを示した。したがって、時間的隔離は淡水型と雄物型との間の生殖的隔離機構としてほとんど機能していないと考えられた。一方、空間的営巣活動を見ると、幾つかの営巣場所の環境要素には2型の間には有意差があり、淡水型は雄物型より岸から離れた開けた場所に営巣する傾向が認められた。しかし、営巣場所の5つの環境要素を用いた判別分析においては2型を明確に識別することはできなかった。トミヨ属魚類の繁殖生態を考慮すると、2型の営巣場所の違いは生殖的隔離機構として十分に機能していないと推察された。

淡水型と雄物型およびそれらの交雑個体の中で人為交配を行い、雑種個体の初期生残率と繁殖能力を調査した。その結果、異型間交配の受精率や初期生残率は、同型間交配のものとの間に有意な差を示さなかった。また、戻し交配においても受精率や初期生残率の著しい低下は認められなかった。これらのことから、2型間の遺伝的要因による交配後隔離機構は十分に機能していないと考えられた。しかし、同所的生息地において2型は雑種を形成しながらもそれぞれの遺伝的特徴を維持していることから、生態的要因による交配後隔離機構が働いていると推察された。

同所的生息地において営巣雄とその保護下にある卵を採集し、両者のミトコンドリアDNA制限断片長多型(mtDNA PCR-RFLPパターン)の比較から自然水系における同類交配の頻度を調査した。採集した21個の巣に含まれていた133卵塊のmtDNA PCR-RFLPパターンを調べた結果、F<sub>1</sub>雑種の雄によって保護されていた6卵塊を除き、127卵塊中126卵塊のmtDNA PCR-RFLPパターンが営巣雄のものとは一致した。これにより、淡水型の雌は淡水型の雄の巣に、雄物型の雌は雄物型の雄の巣にそれぞれ産卵していること、すなわち同類交配することが示された。この結果は、強い交配前隔離機構の存在を示唆する。時間的および生殖場所隔離がほとんど機能していないことから、行動的隔離が最も重要であると推察された。

トミヨ属淡水型と雄物型の生殖的隔離機構に関する以上の結果は、生殖的隔離の強化 (Dobzhansky, 1940) が生じる条件に当てはまる。したがって、これら 2 型間の交配前隔離機構は、2 型が異所的に分布していた間にそれぞれ進化したとするよりも、二次的に同所的に生息するようになって以降、生殖的隔離の強化によって現在見られるような頑強な隔離機構に進化したと推察された。

### (3) 共存機構

2 型の非繁殖期における胃内容物組成を、同所的生息地と異所的生息地の間で比較調査した。同所的生息地の淡水型からはほぼカイアシ類しか見られなかったのに対し、雄物型からはカイアシ類に加えてユスリカ類を中心としたハエ目の幼虫や蛹およびカゲロウ目の幼虫といった大型の底生無脊椎動物も多く見られた。一方、異所的生息地の 2 型の胃内容物は、両型ともカイアシ類と底生無脊椎動物で占められていた。このことは、同所的生息地において餌資源分割が生じていることを示している。

次に、2 型の同所的生息地において、シュノーケリングにより非繁殖期の生活様式を調査した。両型とも水生植物や水底で摂餌する頻度が高いとはいえ、淡水型は水中 (water column) で摂餌する頻度が高くほとんどなわばり行動を示さないのに対し、雄物型は水中で摂餌する頻度が低くなわばり行動の頻度が高い傾向が認められた。この結果は、同所的生息地における淡水型は摂餌なわばりを持たずにカイアシ類を主な餌資源として利用しているのに対し、雄物型は摂餌なわばりを持ち幅広い餌資源を利用していることを示している。したがって、型間の干渉型競争によってマイクロニッチの分割が生じ、淡水型は大型底生動物の少ない場所で摂餌することを強いられ、結果として食性がシフトしたと考えられる。

さらに、2 型の摂餌生態に関係する形態形質を計測し、型間で比較した。その結果、淡水型はより小型の餌生物を摂餌するのに適合した形態を、一方、雄物型はより大型の餌生物を摂餌するのに適した形態を持つことが明らかとなった。

トミヨ属淡水型と雄物型の共存機構に関する以上の結果は、2 型が二次的に接触したときすでに存在した表現型 (摂餌関連形態および摂餌なわばり) の差と、淡水型の食性の可塑性が 2 型の共存に重要な役割を果たしたことを示唆する。すなわち、同所的生息地におけるトミヨ属淡水型と雄物型は、表現型の可塑性に富む一方の種が生態的特性をシフトさせることにより共存を可能にしていると考えられる。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 荒 井 克 俊  
副 査 教 授 中 尾 繁  
副 査 助 教 授 後 藤 晃

## 学 位 論 文 題 名

### トミヨ属淡水型と雄物型の生殖的隔離および共存機構

水圏動物の生物多様性の起源および近縁種の共存機構を明らかにすることは、進化生物学においても、また水産資源の管理や保全においても重要である。申請者は、日本北部に生息する冷水性トミヨ属の2つの系統、淡水型と雄物型を対象に、アロザイムとミトコンドリア DNA (mtDNA) を遺伝的マーカーに用いて2型の遺伝的集団構造、同所的生息域での繁殖生態と生殖的隔離機構、および摂餌生態・摂餌行動に関する研究を行い、以下の評価すべき結果を得た。

- 1) 秋田県雄物川水系におけるトミヨ属淡水型と雄物型の分布関係をアロザイム多型解析を基に調査し、淡水型は本流沿いの本川に分布するのに対し、雄物型は主に仙北平野の湧水地に生息することを明らかにした。
- 2) トミヨ属2型の同所的生息地の3地点において、アロザイム多型解析によって2型間の雑種の出現頻度を調査し、2.4-31.8%の割合で出現することが示された。また、3地点での集団の遺伝子型頻度が Hardy-Weinberg 平行から逸脱したことから、2型間に生殖的隔離が存在することが明らかになった。
- 3) 主成分分析によって2型の対立遺伝子の変異パターンを解析した結果、雄物型には地域性を反映した明瞭な集団構造が存在するのに対し、淡水型ではそのような集団構造は認められなかった。このことから、雄物型では過去の地史的イベントによって地域集団間での遺伝子流動が長期間に渡って制限されていたことが示唆された。
- 4) 2型の同所的生息地において時間的・空間的な営巣活動の比較調査を行った結果、営巣活動の時間的パターンには2型間で差異が認められなかった。一方、営巣場所には2型間で若干の相違が見出されたが、交配前生殖的隔離機構としては十分に機能していないと推察された。
- 5) 2型間で人為交配を行った結果、異型間交配での受精率と初期生残率には同型交配の場合と有意差が認められなかった。また、戻し交配においてもこれらの比率に

著しい低下は認められなかった。この結果から、淡水型と雄物型間には遺伝的要因による交配後隔離機構は十分に機能していないと考えられた。

- 6) 自然水系における2型の同類交配の程度を明らかにするため、同所的生息地において営巣雄とその保護下にある卵塊を採集し、mtDNA 制限酵素断片長多型解析によって、卵と保護していた雄との遺伝子型の一致性を調査した。その結果、F<sub>1</sub> 雑種の雄によって保護されていた6卵塊を除いて、127卵塊中の126卵塊で一致することが認められた。この結果から、2型間には同類交配を介しての強い生殖前隔離が存在すると考えられた。
- 7) 淡水型と雄物型の共存機構を明らかにするため、非繁殖期における摂餌生態を2型の同所的個体群と異所的個体群で比較調査した。その結果、同所的生息地では淡水型は主にカイアシ類を、一方、雄物型は水生昆虫幼生を摂食し、2型間で餌資源分割が生じていることが示された。また、淡水型にはほとんど摂餌なわばりを示す個体が見られないのに対し、雄物型では高い頻度で摂餌なわばりを持つ個体が観察された。これらの結果から、同所的生息地では2型間に干渉型競争によりマイクロハビタットの分割が生じ、そのために淡水型は食性をプランクトン専食にシフトすると考えられた。
- 8) 以上の結果から、同所的生息地での淡水型と雄物型間での生殖的隔離機構としては同類交配が機能していること、および2型の共存には、2型が二次的に接触した時代にすでに獲得していた摂餌生態形質（表現型形質）に型間で差異が生じたこと、淡水型の食性が可塑性に富むことが重要な役割を果たしたと推察された。

申請者による以上の研究成果は、水圏生物の多様性の起源とその創出機構の解明に大きく寄与するものであり、審査員一同は博士（水産科学）の学位を授与される資格のあるものと判定した。