

学位論文題名

Biology and Taxonomy of *Neolamprologus brevis* Species Complex from Lake Tanganyika (Perciformes: Cichlidae)

(タンガニイカ湖産カワスズメ科魚類 *Neolamprologus brevis* 種群の生物学的および分類学的研究)

学位論文内容の要旨

タンガニイカ湖はアフリカ大陸の大地溝帯上に位置する古代湖で、多くの固有種が特異な生物相を形成する。カワスズメ科 (Cichlidae) Lamprologini 族魚類は本科の中で最も種多様性に富む、本湖浅水域の優占種群である。本族は、多くの種は体形や生息場所、食性、行動などを特殊化させて互いにすみ分けており、その特異な生物相や社会構造が注目されてきた。

Lamprologini 族に属する *Neolamprologus brevis* 種群は、巻き貝の殻を繁殖基質や避難場所として利用する、‘貝住み’と称されるグループの一員である。本種群は岩場と砂地の両方の環境で恒常的に生息・繁殖することが確認されているが、岩場に生息する個体(以降、岩場タイプ)と砂地に生息する個体(砂地タイプ)との間に、オスの形態および配偶システムに顕著な差異が存在することが知られており、この 2 つのタイプが同一種であるという見解 (Poll, 1986; Maréchal and Poll, 1991) と、別種であるという見解 (Konings, 1988, 1998 など) がある。さらに、Konings (1988, 1998) が岩場タイプに対して適用した *N. calliurus* という種名は、分類学的な根拠に乏しいにも関わらず多くの研究で引用されており、分類学的な混乱を招いている。

本研究は、形態や行動観察、遺伝子等の詳細な調査に基づき *Neolamprologus brevis* 種群の生物学的な特徴を明らかにすること、およびその結果から本種群を分類学的に再検討することを目的として行なわれた。

【材料と方法】

研究に用いた標本は、タンガニイカ湖全域から採集された。採集地の環境から、本種群を岩場、砂地およびシェルベッドの 3 つの生息地タイプに分け、それぞれの形態、行動および遺伝子を比較した。採集地の環境が不明である標本は、生息地タイプ不明として扱われた。

形態の比較には湖全域から採集された標本を用い、各形質を統計学的に比較した。また、生息地タイプ間の変異と地理的変異との関係を主成分分析およびクラスター分析により調べた。タイプ不明の個体については、判別分析により生息地タイプの判定を行った。

行動の比較は湖南部の 3 地域で行われ、巢内の性比や生殖腺重量、摂餌頻度等を比較した。

遺伝子の比較には湖南部の 5 地域から採集された標本を用い、PCR-RFLP 法によりミトコンドリ

ア DNA (mtDNA) 調節領域のハプロタイプ頻度を比較した。

## 【結果】

岩場タイプと砂地タイプ・シェルベッドタイプとの間には、オスの形態に明瞭な差が認められた。特に体サイズと尾鰭の形状の差は顕著で、岩場タイプのオスは大形で尾鰭が湾入形であるのに対し、砂地タイプとシェルベッドタイプは中形で尾鰭は截形-円形であった。また、差異の認められた形態形質は、主にオスの体高や頭部の大きさに関するものであった。オスの形態は、同所的な異なる生息地タイプよりも、異所的な同一の生息地タイプの方に明らかに類似していた。オスの計数値については、脊椎骨数など複数の形質で、岩場タイプと砂地タイプ・シェルベッドタイプの間には有意な差が確認された。一方、メスの形態差はわずかであり、計数値にも有意な差が認められなかった。

岩場タイプでは、巣における性比が明瞭にメスに偏り、オスの生殖腺重量比 (GSI) は大きかった。一方、砂地タイプは1つの貝を雌雄で共有し、性比は1対1であり、オスの GSI は非常に低い値を示した。

3つの生息地タイプの他に、1) 岩場タイプの巣の周辺もしくは巣の貝の中に隠れている、小形で GSI の非常に高いオス、2) 岩場の貝の乏しい場所で小規模な群がりを形成する、小形で GSI の低い個体、および 3) 岩場と砂地の境界で大規模な群がりを形成する、中間サイズのオス、が確認された。

mtDNA 調節領域の解析から、湖南部の本種群は3つの地域個体群に分かれることが示された。地域個体群間では明瞭なハプロタイプ頻度の差が認められたが、同一の地域個体群内における各生息地タイプの間には有意な差は認められなかった。

## 【考察】

### 1) 3生息地タイプの比較

砂地タイプとシェルベッドタイプは、形態、行動および遺伝子のいずれにも差異は認められなかったことから同一の生息地タイプと見なし、これらを砂地/シェルベッドタイプとした。

岩場タイプのオスと砂地/シェルベッドタイプのオスの間に見られる形態の差異は明瞭であり、特に、脊椎骨数などの計数値や、本族の重要な分類形質である尾鰭の形状に差が認められることから、両タイプが別種であることが示唆された。また、性比や生殖腺重量、性的サイズ二型の違いから、岩場タイプは一夫(多夫)多妻、砂地/シェルベッドタイプは一夫一妻であることが示唆された。このように行動学的形質が形態学的な差異と対応することから、両タイプが別種であることがより強く示唆された。一方、mtDNA の比較からは、同所的な両タイプ間に遺伝的な交流が存在することが示唆され、形態・行動学的な形質と遺伝学的な形質が矛盾する結果を示した。

本研究では、この矛盾についてさらに検討した。その結果、その結果、砂場タイプのメスが岩場へ移動していたこと、小形個体は生息域が岩場に限定されており2タイプに相当する形態の差異が認められないこと、小形および群がり個体の尾鰭の形状は截形-湾入形であり、截形から円形

(砂地/シェルベッドタイプ)および截形から湾入形(岩場タイプ)への成長に伴う変異が示唆されること等から、これら2タイプを同一種内における形態・行動学的な変異であると結論した。また、この2タイプの間には生息環境、配偶システムおよび形態に明瞭な差異が認められることから、これらを *Neolamprologus brevis* の二型であると考察した。

## 2)分類

本研究の結果に基づき、*Neolamprologus brevis* を、岩場と砂地にそれぞれ適応した二型を有する特異な種として再記載した。これは、すみ分けの顕著な本科では非常に稀な例である。

## 3)二型の適応的意義

本種ではオスに顕著な二型が発現するが、その原因を推測するため、両タイプの行動および生息環境を比較した。砂地/シェルベッドタイプのオスは、生息環境に貝以外の有効な避難場所がほとんどないため、貝の利用可能なサイズまでで成長が制限された結果、小形で体高が高く、頭の大きい特有の形態となったと考察した。また、岩場タイプのオスは一夫多妻のために強いオス間競争が存在すると考えられ、そのため、岩場タイプのオスは大型化したと考察した。

## 4)生活史の推測

本研究の結果および過去の報告から、本種的生活史を推測した。本種は、岩場で成長した若魚が砂地へ移動し砂地/シェルベッドタイプとなる。その後、砂地/シェルベッドタイプオスの一部が群がり個体として岩場と砂地の境界に進出し、さらに成長して岩場タイプとなり岩場の巣で縄張りを形成する、と考察した。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 仲 谷 一 宏  
副 査 教 授 阿 部 周 一  
副 査 教 授 幸 田 正 典 (大坂市大)  
副 査 助 教 授 矢 部 衛

## 学 位 論 文 題 名

### Biology and Taxonomy of *Neolamprologus brevis* Species Complex from Lake Tanganyika (Perciformes: Cichlidae)

(タンガニイカ湖産カワスズメ科魚類 *Neolamprologus brevis* 種群の  
生物学的および分類学的研究)

*Neolamprologus brevis* はカワスズメ科 (Cichlidae) に属し、アフリカ大陸中央部に位置するタンガニイカ湖固有の魚類である。本種は生息環境や形態、繁殖様式の変異が大きく、すみ分けによる特殊化の著しい本科魚類の中では特異的である。このことから、本種が複数種を含んでいるという報告が複数存在するが、十分な検討はされていない。

そこで本研究は、*N. brevis* 種群を形態学、行動学および集団遺伝学的観点から詳細に記載し、生物学的種概念に基づき分類すること、そして本種群の形態および生態学的多様性の適応的意義を考察し、本種群の生活史を推測することを目的として行われた。

研究に用いた標本はタンガニイカ湖全域から採集され、岩場、砂地およびシェルベッドの 3 つの生息地タイプに分け、それぞれの形態、行動および遺伝子を比較した。形態の比較には湖全域からの標本を用い、各形質を統計学的に比較し、生息地タイプ間の変異と地理的変異との関係を主成分分析およびクラスター分析により調べた。行動の比較は湖南部の 3 地域で行われ、巢内の性比や生殖腺重量、摂餌頻度等を比較した。遺伝子の比較には湖南部の 5 地域から採集された標本を用い、PCR-RFLP 法によりミトコンドリア DNA (mtDNA) 調節領域のハプロタイプ頻度を比較した。

以下に本研究の結果を要約する。

1) 岩場タイプと砂地およびシェルベッドタイプの間には、オスの形態に明瞭な差が認められた。岩場タイプのオスは大形で尾鰭が湾入形であるが、砂地およびシェルベッドタイプは中形で尾鰭は截形-円形であった。脊椎骨数など複数の計数形質で、岩場タイプのオスと砂地タイプ・シェルベッドタイプのオスとの間に有意な差が確認された。メスの形態差はわずかで、計数値にも有意な差が認められなかった。

2) 岩場タイプでは、巣における性比が明瞭にメスに偏り、オスの生殖腺重量比 (GSI) は大きかった。一

方、砂地タイプの性比は1対1であり、オスのGSIは非常に低い値を示した。

3) 3つの生息地タイプの他に、ⅰ) 岩場タイプの巣の周辺もしくは巣の貝の中に隠れている小形でGSIの非常に高いオス、ⅱ) 岩場の貝の乏しい場所で小規模な群がり形成する小形でGSIの低い個体、およびⅲ) 岩場と砂地の境界で大規模な群がり形成する中間サイズのオスが確認された。

4) mtDNA 調節領域の解析から、湖南部の本種群は3つの地域個体群に分かれることが示された。地域個体群間では明瞭なハプロタイプ頻度の差が認められたが、同一の地域個体群内における各生息地タイプの間には有意な差は認められなかった。

5) 砂地タイプとシェルベッドタイプは、形態、行動および遺伝子のいずれにも差異は認められなかったことから同一の生息地タイプ(砂地/シェルベッドタイプ)とし分析をおこなった。岩場タイプのオスと砂地/シェルベッドタイプのオスの間に見られる形態の差異は明瞭で、特に脊椎骨数などの計数値や本族の重要な分類形質である尾鰭の形状に差が認められることから、両タイプが別種であることが示唆された。また、性比や生殖腺重量、性的サイズ二型の違いから、岩場タイプは一夫(多夫)多妻、砂地/シェルベッドタイプは一夫一妻であることが示唆された。このように行動学的形質が形態学的な差異と対応することから、両タイプが別種であることがより強く示唆された。一方、mtDNAの比較からは、同所的な両タイプ間に遺伝的な交流が存在することが示唆され、形態・行動学的な形質と矛盾する結果を得た。

6) この矛盾を検討した結果、砂場タイプのメスが岩場に移動していたこと、小形および群がり個体の尾鰭の形状は截形-湾入形であり、截形から円形(砂地/シェルベッドタイプ)および截形から湾入形(岩場タイプ)への成長に伴う変異が示唆されたこと等から、両タイプを同一種内における形態・行動学的な変異であると結論した。

7) *Neolamprologus brevis* を岩場と砂地にそれぞれ適応した二型を有する特異な種として再記載した。

8) 二型の適応的意義として、砂地/シェルベッドタイプのオスは、貝以外の有効な避難場所がほとんどないため貝により成長が制限され、その結果小形になったと考察した。また、岩場タイプのオスは一夫多妻のために強いオス間競争が存在すると考えられ、そのため、岩場タイプのオスは大型化したと考察した。

9) 本種は、岩場で成長した若魚が砂地へ移動し砂地/シェルベッドタイプとなり、その後、砂地/シェルベッドタイプオスの一部が群がり個体として岩場と砂地の境界に進出し、さらに成長して岩場タイプとなり岩場の巣で縄張りを形成すると考察した。

以上により、申請者の研究成果は魚類生態学、および水産学の基盤としての魚類分類学分野に大いに貢献したものと高く評価され、審査員一同は本研究の申請者が博士(水産科学)の学位を授与される資格を有すると判定した。