博士（水産科学）　久　米　　学

学位論文題名

イトヨ日本海型と太平洋型における生活史特性および生殖的隔離機構

学位論文内容の要旨

イトヨ *Gasterosteus aculeatus* は北半球の亜寒帯域に広く分布し，その生活史は遡河回遊性と淡水性に大別される（Wootton, 1984）．また，各地で幾つものイトヨ番種が見出され，さらに生殖的隔離の程度が異なる番種が存在するため，番種間での比較研究が可能である（McKinnon and Rundle, 2002）．そのため，本種は種分化研究を行う上で格好の対象動物と考えられる．

近年行われたアロザイム解析の結果，本邦産イトヨには，高度に遺伝的分化した日本海型と太平洋型が存在し，両型の間に生殖的隔離が存在することが示された（Higuchi and Goto, 1996）．しかし，日本産イトヨに関する野外生態学的研究は少なく，特に日本海型の生活史特性や2型間の生殖的隔離機構の進化についての知見は乏しい現状にある．そこで本研究では，イトヨ日本海型と太平洋型の生活史特性に関する野外生態調査，および配偶者選択に関する水槽実験を行い，それらの結果に基づいて，両型の生息環境と生活史特性を比較し，2型の生活史進化プロセス，および2型間に働く生殖的隔離，特に交配前隔離の要因について考察した．

イトヨ2型が同所的に生息する北海道東部の厚岸湖・別寒辺牛川水系で，幾つかの繁殖形質の季節的変化から2型の繁殖期を推定した．その結果，日本海型の繁殖期は5月下旬から7月下旬，太平洋型のそれは5月上旬から7月下旬

と推定された．このことから，両型間では時間的隔離は十分に機能していないと考えられる．また，同一水系の 2 型間で幾つかの繁殖形質を比較した．その結果，太平洋型の方が日本海型より少数の大きな卵を産むという大卵少産の傾向が認められた．また，環境が不安定な河口域で繁殖する日本海型は波などの影響で壊れる可能性が高い巣作りにはあまりエネルギー投資しないのに対し，安定した環境の淡水域で繁殖する太平洋型は受精卵の生残性を高めるのに役立つ強固な巣の形成に必要な粘液物質生産により多くエネルギーを投資するという繁殖戦術を持つことが示唆された．

厚岸湖・別寒辺牛川水系で，イトヨ 2 型の遡河回遊性個体群を対象に産卵遡上調査を行った．その結果，日本海型は 4 月下旬から 5 月下旬に 1-4 回のピークを伴って遡上し汽水域に留まるのに対し，太平洋型は 5 月に 1-2 回のピークを伴い淡水域まで遡上するというように，両型は時・空間的に遡上パタンを異することが示された．

また，厚岸湖・別寒辺牛川水系と茶路川水系で，2 型の繁殖期に河川内分布調査を行った．その結果，前者では，日本海型は主に汽水域，太平洋型は主に淡水域で繁殖するのに対し，後者では，日本海型は汽水・淡水域，太平洋型は淡水域で繁殖することが示された．このような水系間での繁殖場所利用パタンの相違は，2 型の塩分濃度選好性，河川内の個体数組成，種間・種内競争の結果を反映していると考えられる．以上のことから，北海道東部では 2 型が繁殖場所を分割利用していることが示された．一方，両水系の一部流域では 2 型の繁殖場所に重複が認められた．従って，繁殖場所利用の種間差に基づく場所的隔離はイトヨ 2 型の交配前隔離の一部として機能しているが，それは不完全なものと考えられる．

厚岸湖・別寒辺牛川水系で採集されたイトヨ 2 型を雌雄 2 個体ずつ用いて雌雄選択実験を行った．その結果，日本海型雌と太平洋型雄の間では雄が雌より

も体サイズが大きい場合，雄のアプローチ行動を雌が受け入れないため，交配が成立しにくいことが示された．また，この組み合わせでは雌が雄よりも大型である 1 例で異型間交配が認められた．一方，太平洋型雌と日本海型雄の間では日本海型雄固有の求愛行動であるラテラルディスプレイを太平洋型雌が受け入れないため，交配が成立しないことが示された．以上のことから，イトヨ 2 型では体サイズと求愛行動が性的隔離の要因の一部として機能しているが，それは不完全なものと考えられる．

さらに本実験の結果，19 試行中 7 試行（76 ペア中 8 ペア）で配偶成功が認められた．そこで配偶成功が著しく低かった原因を明らかにするため，営巣雄間の関係性と配偶成功の関係を検討した．その結果，営巣雄間の個体間関係の形成は，“縄張りの形成→闘争行動の増加→接触行動の減少と求愛行動の増加→攻撃行動の減少”という過程を経るため，営巣雄間の関係性が形成されると配偶成功しやすいことが示唆された．

北海道西部の 4 つの海水タイドプールで，日本海型個体群の生態特性を調査し，さらに耳石の Sr:Ca 比解析からこれらの個体の回遊履歴を推定した．野外調査の結果，2001-2003 年の 5-7 月に各タイドプールで日本海型の営巣雄，成熟雌および稚魚が観察・採集され，また 2001 年と 2003 年にはそれぞれ 1 ペアの産卵が観察された．これらのことから，北海道西部の日本海型個体群の一部は，成熟成魚と次世代の降海前の稚魚は高塩分環境下で生息できる適応能を持ち，海水タイドプールで経年的に繁殖・生育することが示された．また，2003 年に採集された個体の Sr:Ca 比はいずれも耳石の核から縁辺部まで比較的高い値を示した．このことは，海水タイドプールで採集された日本海型はその生活史を通して高塩分環境下で生活していたことを示唆する．

北海道東部の琵琶瀬川水系のタイドプールで，日本海型稚魚の個体数変動と降海条件に関する野外調査を行った．その結果，2000 年，2001 年および 2005 年の 6-8 月にタイドプール内で採集された稚魚の体長組成はいずれも標準体長

30.0 mm 以下の個体で構成され，2000 年と 2001 年の 9 月上旬にはタイドプール内から消失し，降海した．また，2005 年の 7 月中旬から下旬には降海個体が採集され，その標準体長の範囲は 18.0-29.9 mm であった．以上のことから，北海道東部では，日本海型は標準体長 18.0-30.0 mm に成長する 7 月中旬から 8 月下旬に降海することが示唆された．

以上の結果から，イトヨ日本海型と太平洋型の生活史進化プロセスは次のように考えられる．約 200 万年前に日本海型祖先集団が日本海湖に隔離された期間に，その淡水適応能が低下した．そして，日本海湖の塩分濃度が低下した際に，日本海型祖先集団は繁殖場所を河川から日本海湖へ移し，高塩分環境下で繁殖するようになったと考えられる．一方，太平洋沿岸に分布していた太平洋型の遡河回遊性個体群は高い淡水適応能を獲得し，主に淡水域で繁殖していたと考えられる．従って，イトヨ 2 型の繁殖場所利用の分割や降海生態の差異は，淡水適応能の差異を基盤として生じたと考えられる．以上のことから，その生活史は日本海型では海水依存的に進化し，一方，太平洋型では淡水依存的に進化したと推察される．また，このような塩分濃度に対する依存性の差異を基盤として，両型は異なる繁殖戦術を進化させたと推察される．

そして，イトヨ 2 型の同所的生息地における生殖的隔離機構に関しては，繁殖場所の違いに基づく場所的隔離，および体サイズと求愛行動に基づく性的隔離が複合的に作用することによって，2 型の交配前隔離の一部として機能していると考えられる．一方，2 型の繁殖期が広く重複することから，時間的隔離はイトヨ 2 型間では十分に機能していないと考えられる．

学位論文審査の要旨

主　査　教　授　後　藤　　晃
副　査　教　授　荒　井　克　俊
副　査　教　授　都　木　靖　彰
副　査　教　授　五　嶋　聖　治

学位論文題名

イトヨ日本海型と太平洋型における生活史特性および生殖的隔離機構

近年における人間活動の進展に伴う急激な環境改変・悪化、および侵略的外来種の侵入などにより、世界的規模で動植物の生物多様性が減少している。特に、人間活動と密接に関係する河川、湖沼などの淡水系に生息する魚類では、その生息場所の急速な消失・縮小や生息環境の急激な変化に適応することが困難なため、それらの種多様性は著しく減少している状況にある。そのため、淡水魚の生息環境を改善・復元し、また淡水生態系を健全に保全すると共に、それらの種多様性を創出するためのメカニズムである種分化機構や生殖的隔離の進化に関する研究の進展が望まれている。

トゲウオ科イトヨ属のイトヨ種群（*Gasterosteus aculeatus* species complex）は北半球の亜寒帯域に広く分布する小型淡水魚であり、その生活史パターンは遡河回遊性と淡水性に大別される。また、世界各地で固有の番種（sibling species）が幾つも存在することから、本種群は生殖的隔離機構や種分化に関する研究を行う上で、メダカやゼブラフィッシュと共にモデル脊椎動物として位置づけられている。近年、日本列島周辺において、高度に遺伝的分化を遂げ、同所的生息場所でも生殖的隔離が認められるイトヨ日本海型と太平洋型の存在が明らかにされた。しかし、日本に生息するイトヨを対象とした野外生態的研究は少なく、特に日本海型に関しては生活史や繁殖生態についての知見は極めて乏しい現状にある。本研究では、イトヨ日本海型と太平洋型を対象に、その生活史特性に関する野外生態的調査を行い、またこれら２型の配偶者選択実験を行うことによって、２型の生活史パターンの相違、生活史進化プロセス、および２型間に働く生殖

的隔離機構、特に交配前隔離機構について考察し、以下の評価すべき成果を得た。

1) イトヨ２型が同所的に生息する厚岸湖—別寒辺牛川水系において、雌雄個体の婚姻色の季節変化に基づいて、それらの繁殖期が日本海型では５月下旬から７月下旬まで、また太平洋型では５月上旬から７月下旬であると推定された。この結果から、２型間では時間的隔離は十分に機能していないと推察された。

2) イトヨ２型間で一腹卵数、卵サイズ、腎臓重量比などの繁殖形質を比較した結果、日本海型は小卵多産で、巣の形成に必要な腎臓粘液物質産生にエネルギーを少し投資する繁殖戦略を、一方、太平洋型は大卵少産で、腎臓粘液物質産生にエネルギーを多く投資する繁殖戦略を有していることが示された。

3) 北海道西部の海水タイドプールにおける繁殖生態調査によって、日本海型の営巣雄、成熟雌、およびそれらから産出された稚魚の存在が確認され、また耳石の Sr:Ca 比解析に基づいて繁殖個体が高い塩分濃度の環境で生息していたことが示された。これらの結果から、日本海型の一部の個体群は、海水環境で生活し、また繁殖することが明らかとなった。このことは、世界的に初めての研究成果であることに加え、日本海型は太平洋型と比較して、より海水環境に適応する方向で生活史多様性を進化させたことを示唆する。

4) 繁殖期において、２型に関する繁殖場所の利用パターンを調査した結果、日本海型は主に汽水湖である厚岸湖沿岸域で繁殖するのに対し、太平洋型は主に別寒辺牛川の下流域から中流域で繁殖することが明らかになった。この結果から、繁殖場所利用における種間差が２型の交配前隔離の一部として機能していると推察された。

5) 実験条件下において、２型の雌雄成熟個体を２個体ずつ用いて配偶者選択実験を行った。その結果、日本海型雌と太平洋型雄間では雄が雌より大型である場合には、雄のアプローチ行動を雌が受け入れないことによって交配が成立しないことが示された。また、太平洋型雌と日本海型雄間では日本海型雄に固有の求愛行動であるラテラルディスプレイを太平洋型雌が受け入れないために交配が成立しないことが示された。これらの結果から、イトヨ２型間では体サイズと求愛行動の種間差がその性的隔離（交配前隔離）における重要な要因であることが示唆された。

申請者による以上の成果は、イトヨ日本海型と太平洋型の生活史多様性の進化、および２型間の交配前隔離機構の解明に大きく寄与するとともに、魚類における種多様性の創出機構の究明に

資するものであるとして、審査員一同は申請者が博士（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。