

太平洋型イトヨにおける生活史多型と その形成機構に関する生態学的・遺伝学的研究

学位論文内容の要旨

遡河回遊性魚類の一部には、個体群内に遡河回遊型個体と河川・湖沼残留型個体が出現する表現型多型(生活史多型)が認められる。本邦に生息する遡河回遊性魚類においても、水産有用種を含む複数種で生活史多型が存在する(Katayama et al., 2001; Arai et al., 2003; 玉手・山本, 2004)。生活史の分岐機構・多型の維持機構等に関する知見は、これら魚種の保全や資源管理を行う上で必要不可欠である。しかしながら、遡河回遊性魚類の生活史多型に関する知見は、一部の分類群を除いて極めて乏しい。

イトヨ(*Gasterosteus aculeatus*)は、表現型変異に富む多数の個体群から成る複合種(species complex)である(Bell and Foster, 1994)。日本列島周辺のイトヨには遺伝的に分化した太平洋型と日本海型が存在し(Higuchi and Goto, 1996)、このうち太平洋型イトヨには、単一個体群内に遡河回遊型個体と河川・湖沼残留型個体が発生する生活史多型の存在が報告されている(Higuchi et al., 1996)。イトヨは魚類においては生物学的知見が最も豊富な複合種の一つであり、生活史多型を研究する上で格好の材料であると言える。

本研究は、北海道東部に生息する太平洋型イトヨの生活史多型について、基礎的な生物学的知見を得ること、およびその出現と維持機構を明らかにすることを目的とした。まず、(1)太平洋型イトヨの遡上個体および河川残留型個体を採集し、形態学的比較、耳石 Sr/Ca 比パターンの比較、および分子遺伝学的手法を使用した遺伝学的関係の解析を行い、生活史多型の出現パターンについて検討した。次に、(2)初期生活史について調査を行い、生活史分岐のプロセスについて検討した。最後に、(3)配偶実験を行い、本型イトヨにおける配偶パターンについて検討した。

(1) 太平洋型イトヨにおける生活史多型の出現パターン

北海道東部厚岸町汐見川において、太平洋型イトヨの河川残留個体および遡上個体を採集した。その

結果、本水系に生息する太平洋型イトヨには、河川残留型 (SL<70mm)、大型の遡河回遊型 (SL≥70mm) および小型の遡河回遊型 (SL<70mm) という 3 つの生活史タイプが存在することが明らかになった。大小の遡河回遊型個体と河川残留型個体との間には外部形態に差異が認められ、その傾向はイトヨ種群における既報の海洋・遡河回遊型集団と河川・湖沼型集団の間での形態形質変異とよく一致した。

汐見川で採集された太平洋型イトヨの生活史 3 タイプについて、耳石 Sr/Ca 比の分析を用いた生活履歴の推定を行った。この際、汐見川に遡上する遡河回遊型個体の由来についての知見を得るため、例年秋期から冬期にかけて汐見川に出現する当歳の降河個体(Kitamura et al., 2006)、当歳の河川残留型個体および汐見川の近隣河川に遡上した大型の遡河回遊型個体を解析に加えた。生活史 3 タイプと前年の当歳魚を用いた比較では、河川残留型個体は河川残留当歳魚と、小型の遡河回遊型個体は降河当歳魚と類似した Sr/Ca 比パターンを示した。一方、大型の遡河回遊型個体は、上記 4 標本群とは異なる Sr/Ca 比パターンを示した。これらのことから、例年秋季から冬季にかけて降河する当歳魚は、翌年の繁殖期に小型の遡河回遊型個体として繁殖遡上すると推定された。また、汐見川の生活史 3 タイプと近隣河川の大型の遡河回遊型は異なる環境下で初期生活を送ったと推察される Sr/Ca 比パターンを示した。

汐見川で採集された太平洋型イトヨの生活史 3 タイプの遺伝学的関係について、マイクロサテライトマーカーを用いて調査を行った。汐見川に出現する生活史 3 タイプ間に遺伝的分化は認められなかった。また、生活史 3 タイプをプールした標本において Hardy-Weinberg 平衡からの逸脱は見出されなかった。そのため、汐見川に出現する太平洋型イトヨの生活史 3 タイプは、単一個体群内の生活史多型であると考えられた。一方、汐見川に生息する生活史 3 タイプと近隣河川に生息する遡河回遊型集団の間では遺伝的分化が認められ、Sr/Ca 比パターンの両河川間での差異とあわせて、汐見川に生息する太平洋型イトヨに母川回帰機構が存在することが示唆された。

(2)太平洋型イトヨの初期生活史

汐見川における当歳魚の体長組成について、その経時的変化を調査した。その結果、太平洋型イトヨの当歳魚には、9 月上旬に体サイズ 2 群が出現することが明らかになった。また、体サイズ 2 群の出現後、12 月上旬にはこのうちの小型群の割合が急激に減少した。これは、10 月以降に小型群が海洋へと移動したためであると考えられた。

降河個体の採集調査では、7 月下旬から 12 月下旬まで降河個体が採集された。また、降河個体の体長の推移から、汐見川に生息する太平洋型イトヨの当歳魚において遡河回遊型の生活史決定によって生じる降河行動には、7 月下旬から 9 月下旬の降河行動および 10 月上旬以降の小型群による降河行動の

2通りあると考えられた。このうち、7月下旬から9月下旬の降河個体は、将来大型の遡河回遊型個体として成長・成熟すると推察された(樋口, 1996)。また、(1)で行った Sr/Ca 比分析の結果から、10月上旬以降の降河個体は、将来小型の遡河回遊型個体として成熟すると推察された。

7月下旬から9月下旬の降河個体は、同時期にひょうたん沼で採集された個体との間で体サイズの差異が認められ、個体間に存在する何らかの状態の差異が生活史の分岐に影響を与えている可能性が示唆された。耳石日周輪の解析から、10月上旬から12月上旬にかけての降河個体（小型群）は、河川に残留した個体（大型群）と比較して孵化日が遅い傾向が認められた。そのため、秋季以降の大型群による河川残留と小型群による降河という生活史分岐には、孵化日の遅速が影響を与えることが明らかになった。このことは、各生活史タイプが条件戦略的な機構によって決定されていることを強く示唆する。

(3)配偶実験

汐見川に生息する太平洋型イトヨに認められる生活史タイプ間の体サイズ差と配偶パターンとの関係を明らかにするために、標準体長 70mm 未満の個体（河川残留型個体および小型の遡河回遊型個体）と標準体長 70mm 以上の個体（大型の遡河回遊型個体）を用いて無選択配偶実験を行った。その結果、配偶成功率、配偶時間ともに組合せ間に有意な差は認められなかった。これらのことから、北海道東部に生息する太平洋型イトヨの体サイズ2群は、野外においても比較的自由に配偶していると考えられた。

以上の結果に基づいて、太平洋型イトヨにおける生活史多型の出現および維持機構について考察した。太平洋型イトヨにおける生活史多型は、条件戦略的な機構によって生じており、これは表現型可塑性の一形態である。このような表現型可塑性は、北半球の高緯度地方に見られる河川と海洋の間の環境のトレードオフ、および陸水域に高い一次生産力を有するハビタットが存在することなどにより進化したと考えられる。また、条件戦略における代替表現型の平均適応度についての制約が比較的高い自由度を持つことなどが生活史多型の維持に重要な働きをしていると考えられる。

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 埴 山 雅 秀

学 位 論 文 題 名

太平洋型イトヨにおける生活史多型と その形成機構に関する生態学的・遺伝学的研究

生物界には、同一種内の個体群内に2つ以上の不連続な表現型を有する表現型多型が存在し、これは形態・生活史・行動・生理に関わる表現形質の多様性を創り出す一つの重要なメカニズムであると言える。日本に分布するイトヨ種群の1種である太平洋型イトヨには、北海道東部の河川水系において遡河回遊型と河川残留型という生活史二型が存在することが報告されているが、その出現パターン、出現プロセス、および生活史多型の形成機構や維持機構については、ほとんど分かっていない現状にある。

本研究では、北海道東部の汐見川水系に生息する太平洋型イトヨの生活史多型の出現パターンを明らかにする目的で、繁殖遡上個体と下流域に位置するひょうたん沼に留まって生活する個体を採集し、体長組成、形態的形質、耳石 Sr/Ca 比パターンの比較、およびマイクロサテライトマーカー5座を用いた集団遺伝学的解析を行った。また、出現が確認された各生活史型の分岐のプロセスと機構を明らかにするため、生活史型間の初期生活史の軌道を比較した。さらに、各生活史型に同じ型同士でのみ交配する同類交配が存在するか否かを検討するために、雌1個体：雄1個体の配偶者選択実験を行った。

その結果、1) 太平洋型イトヨには、大型の遡河回遊型 (SL $\geq$ 70mm)、小型の遡河回遊型 (SL<70mm)、および河川残留型 (SL<70mm) という3つの生活史型が存在することが見出された。そして各生活史型にはそれぞれに固有の形態的特徴が認められ、それらは主要な生活環境が河川であるか海洋であるかによって規定される適応的な形質であった。また、耳石 Sr/Ca 比パターンの比較研究から、毎年秋季から冬季にかけて汐見川から降河する個体は小型の遡河回遊型の Sr/Ca 比パターンに類似し、一方、繁殖期直前にひょうたん沼に生息する個体は河川残留型の Sr/Ca 比パターンに類似したことから、前者は小型の遡河回遊型に、後者は河川残留型に相当することが明らかになった。2) マイクロサテライトマーカーを用いた集団遺伝学的解析の結果から、これらの3つの生活史型は単一の繁殖集団を構成し、単一

個体群の生活史多型であることが明らかになった。3) 採集魚の体長組成の経時的変化、および降河個体の出現時期と体サイズの結果から、晩春から初夏に降海するタイプと晩秋から初冬に降海するタイプが認められ、前者は大型の遡河回遊型に、後者は小型の遡河回遊型に個体発生の過程で分岐することが示された。また、晩秋から初冬におけるひょうたん沼の生息個体と同時期の降河個体の体長組成の比較および耳石による孵化日の推定から、この時期に降海する個体はひょうたん沼の個体群中の小型個体に相当すること、さらに小型の遡河回遊型と河川残留型の分岐には個体の孵化日の遅速（前者は遅生まれで後者は早生まれ）が関係していると考えられた。4) 体長 70mm 以上の大型の遡河回遊型個体と体長 70mm 未満の個体（小型の遡河回遊型個体と河川残留型個体）を用いた雌 1 個体と雄 1 個体の配偶者選択実験を行い、いずれの型の組み合わせでも配偶成功率と配偶にかかった時間ともに有意差が認められなかった結果から、各生活史型の雌雄は生活史型の違いを越えて自由に交配し、生活史型による同類交配を行わないと考えられた。

以上のことから、太平洋型イトヨの生活史多型は河川水系で成長の乏しい個体は降海して生物生産性の高い海洋で生活し、一方、河川水系で高成長を得た個体はそのまま定住し続けるという条件戦略の機構によって形成されることが考えられた。また、この生活史多型の出現には、本種の繁殖期が約 3 カ月に及ぶことから早生まれと遅生まれの個体によって個体群中に大幅の体サイズ変異が生じること、および陸域水系と海洋の環境間における個体の成長と生存のトレードオフが関係するとともに、その生活史多型の形成と維持には陸水域に生物生産性の高い汽水性の池沼などの水系の存在が重要な条件であると推察された。

本研究は、サケ科魚類以外における遡河回遊魚の生活史多型の出現パターンとその形成機構を明らかにした点で、学術的に高く評価される。よっ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。