



Title	The reproductive isolation mechanisms between the closely related nine-spined stickleback species , the freshwater type and the brackish water type of <i>Pungitius pungitius</i> , and its evolutionary interpretation for each of their speciation processes [an abstract of entire text]
Author(s)	目黒, 悠一郎
Citation	北海道大学. 博士(水産科学) 甲第11047号
Issue Date	2013-06-28
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/53224
Type	theses (doctoral - abstract of entire text)
Note	この博士論文全文の閲覧方法については、以下のサイトをご参照ください。
Note(URL)	https://www.lib.hokudai.ac.jp/dissertations/copy-guides/
File Information	Yuichiro_Meguro_summary.pdf



[Instructions for use](#)

博士論文の要約

博士の専攻分野の名称	博士（水産科学）	氏名	目黒 悠一朗
学位論文題目			
The reproductive isolation mechanisms between the closely related nine-spined stickleback species, the freshwater type and the brackish water type of <i>Pungitius pungitius</i>, and its evolutionary interpretation for each of their speciation processes (トミヨ属淡水型と汽水型間における生殖的隔離機構および各種の種分化プロセス)			
<p>生物多様性は地球からの人類共有の財産であり、その価値は計り知れない。しかしながら、生物多様性の消失が日々進行している危機的状況において、生物多様性の創出・維持機構についての知見は未だ限られている。特に、種レベルにおける多様性は生物多様性保全において最も一般的かつ重要な保全指標であることから、種の創出・維持機構について明らかにすることは生物学における重要な研究課題のひとつである。近年、種分化の初期状態にあると考えられるイトヨ種群を研究対象として、いかにして新たな種が創出されるのかについて多くの研究がなされ、種分化の初期段階におけるメカニズムについて重要な知見が蓄積されつつある。しかし、種分化の初期状態以降において強固な生殖的隔離が成立する要因をより深く理解するためには、種レベルの多様性に乏しいイトヨ属魚類に代わる新たなモデルシステムが待望されている。</p> <p>イトヨ属に近縁なトミヨ属魚類（トゲウオ科）は類似した生物学的特性や分布を有し、属内に8種以上という高い種多様性を有することから、新たなモデルシステムとして期待を集めている。近年、高橋洋博士らによって北半球広範をカバーするトミヨ属魚類の分子系統地理学的解析が行われ、極東アジア産トミヨ属魚類の進化史が推定されている（私信）。それによると、最終氷期における異所的隔離により、トミヨ属淡水型（以下、淡水型と略称）の祖先種とトミヨ属汽水型（以下、汽水型と略称）の祖先種が分岐した。その後、淡水型を含む多くの種が祖先種から派生し、次いで1万年頃までに近縁ではあるが直接の姉妹種関係にはない淡水型と汽水型が二次的接触をし、北海道の一部地域で現在見られ</p>			

るような同所的分布域を形成したと推定されている。そこで本研究では、近縁な淡水型と汽水型において2種の繁殖生態を明らかにするとともに、生殖的隔離の機構とその進化を解明することによって、2種それぞれの種分化プロセスについて考察することを目的とした。

本学位論文の第2章では、ゲノム生物であるイトヨの既存データベースを活用し、イトヨ属魚類およびトミヨ属魚類で保存されたゲノム領域においてマイクロサテライトマーカを設計することで、同所的に生息するトゲウオ類5種において増幅可能な13のマイクロサテライトマーカの開発に成功したことを論じた。

第3章では、同所的河川における2種の繁殖実態を解明するため、これらのマイクロサテライトマーカによる親子解析と種判別を含む統合的な遺伝解析方法を確立した。この方法では、営巣雄と巣内の卵塊を用いた親子解析により交配数・親子関係・交配相手の遺伝子型を推定し、その後、親子関係が明らかとなった個体や推定された交配相手の遺伝子型に基づいて集団遺伝学的解析を行うことで、解析対象群集における集団数の判定・種判別・交雑現象の有無を判定する。2006年5～7月において、これまで繁殖域が重複する可能性が指摘されていた同所的河川の一部流域においてシュノーケリングによる営巣雄の観察および採集を行った。そして、営巣雄およびその雄が保護する巣内の卵塊あるいは仔魚から成るサンプルセットを採集し、これらのサンプルについて統合的な遺伝解析を行った。その結果、淡水型と汽水型の両種が混生する調査域内における2種の交配パターンを再構築することができた。すなわち、再現された交配の大半部分は同類交配によるものであり、両種の雄が隣接して営巣する状況下においても、極めて強い交配前生殖的隔離機構が働いていることが明らかとなった。一方、両種それぞれの交配にはF₁雑種以降の雑種との交雑現象が数例含まれることが明らかとなり、自然環境下における両種間の交雑が初めて直接的に証明された。また、分子的手法を用いて両種の混生域における交配結果を個体毎に明らかにすることで、トミヨ属魚類の雄に代替繁殖戦略が存在することが明らかとなった。淡水型においては、営巣雄が保護する巣内から別の雄によってスニーキングを受けたと考えられ

る卵塊が確認された。一方、汽水型においては営巣雄の巣内に、卵泥棒によるものと推定される他個体どうしの交配による卵塊が存在したことが明らかとなった。

第4章では、雄の求愛行動について動画解析を適用することで、両種それぞれの進化史で獲得され、相互に異なると予測される求愛行動を行動学的手法によって解析した。その結果、淡水型の求愛行動には“かみつぎ”に代表されるような攻撃的な行動要素と“ファニング”や“巣の修繕”に代表されるような父性保護によって構成される種特異的な求愛行動要素が存在することが明らかになった。一方、汽水型の求愛行動は比較的単純な行動要素から構成され、長くゆっくりとした“ジグザグダンス”に代表されるような種特異性が不明瞭な求愛行動を有することが示された。

第5章においては、本研究結果と既報の知見から、淡水型と汽水型それぞれの種分化プロセスを以下のとおりに推定した。まず、最終氷期における気候変動によって淡水型を派生する祖先種と汽水型の祖先種の間には異所的隔離が生じた際に、塩分濃度をはじめとする2つの異なる環境における生態的分岐選択が各集団に作用し、祖先種間における種分化の初期ステージが進行したと考えられる。その後、各祖先種はそれぞれの塩分耐性に対応する河川の各流域に適応し、淡水型を派生させた祖先種からは多くの種が分岐した。この間、汽水型はエスチュアリー等の汽水域に生息し、その環境特性である豊富な食物資源および繁殖資源に適応した形質を進化させた。そして、汽水型では生息場所の汽水域における浸透圧調節への高いエネルギー投資の代償として、雄の求愛行動において観察されたような非攻撃的で控えめな行動が種内競争や性選択によって進化した。対照的に、淡水域に隔離された淡水型は食物資源や繁殖資源が乏しい河川中一上流域に生息し、限られた資源を巡る激しい種内競争に適応した形質を進化させた。特に、なわばり行動に関わる攻撃性の増加、発達した父性保護、雄のスニーキング行動は激しい競争を介した生態的分岐選択をよく反映していると考えられた。これらの生態的分岐が両種のそれぞれにおいて進行する一方で、1万年前頃の温暖化に伴い、汽水型は氷期に隔離されていたベーリング海から北海道東部まで分布域を拡大した。それによって一部の同所的河川において淡水型と汽水型の間

に二次的接触が生じ、両種間に交雑現象が生じたと推定される。第3章で明らかとなった強固な同類交配がありつつも少数の交雑が生じる状況は、生殖的隔離の成立機構の仮説として提唱されている「交雑現象を介した隔離の強化仮説」に合致している。したがって、第4章で明らかとなった種間で大きく分化した雄の求愛行動のような繁殖形質は交雑時に生じた雑種個体への自然選択を強化するものと予想され、姉妹種関係よりは遠縁な関係にある淡水型と汽水型間において「交配前隔離の強化」が働いたことが示唆された。

姉妹種より遠縁な関係にある種間における交雑現象がトゲウオ科魚類の種分化に果たす役割の可能性について明らかにした本研究は、対象2種およびトゲウオ科魚類における種分化プロセスの解明に加えて、より一般的な種の創出・維持機構の理解にも寄与し得るものと考えられる。淡水型の求愛行動に見られた“かみつき”行動が近縁な*Culaea*属において雌の配偶者選択形質として機能していることが報告されていることから、今後、淡水型および汽水型の雌による配偶者選択機構を明らかにするとともに、両種の同所的河川集団と異所的河川集団における雌の配偶者選択の進化について研究することで、種の創出・維持機構の成立について興味深い知見をもたらすものと期待される。