

東北・北陸地方におけるイバラトミヨとトミヨの形態の変異

田 中 晋

Variations in Ninespine Sticklebacks, *Pungitius pungitius* and *P. sinensis*, in Honshu, Japan

Susumu Tanaka

(Received December 11, 1981)

Variations in several characters were observed in two species of ninespine sticklebacks, *Pungitius pungitius* Linnaeus and *P. sinensis* Guichenot, for 506 specimens from nine localities in the Tohoku and Hokuriku districts of Honshu, the Main Island of Japan. The localities were isolated from one another, and the two species were distributed allopatrically in all of the localities except for Hiraga. In allopatric populations, specimens of *P. pungitius* had scutes varying from 5 to 13 in number, except for those from Tendo, which were characterized by larger numbers of degenerated scutes (31~35), and those of *P. sinensis* had scutes varying from 28 to 35. The arrangement pattern of scutes in *P. pungitius* was more variable than in *P. sinensis*. No marked difference was observed between the two species in the number of dorsal spines, dorsal, pelvic and anal soft rays. Geographical, but not clinal, variations were observed in these characters between local populations of each species. Clinal variations were recognized in both species in the length of the last dorsal, pelvic and anal spines. Mean spine lengths in the populations near the coast were the longest and became shorter in localities farther away from the coast. The number of gillrakers in populations of *P. pungitius* varied from 6 to 12 with their mean number varying between 8.0 and 9.2, and that of *P. sinensis* varied between 8 and 11 with the mean varying between 9.8 and 10.1. Between the two species the mean significantly differed at the 5% level.

In the sympatric population of Hiraga, though morphological differences between the two species were definitely detected, variation in the number and arrangement pattern of scutes in each species was greater than in the other allopatric populations, and taxonomically intermediate forms were found at a low frequency (9.1%). These facts suggest the possibility that natural hybridization occurs between the two species and introgression results.

(Department of Biology, Faculty of Education, Toyama University, Gofuku, Toyama 930, Japan)

日本列島周辺には、3種のトミヨ属魚類 (*Pungitius pungitius* Linnaeus イバラトミヨ, *P. sinensis* Guichenot トミヨ, *P. tymensis* Nikolsky エゾトミヨ) が分布している。このうち、イバラトミヨは、北半球北部に広く周極的に分布するが、トミヨ、エゾトミヨは、日本列島付近に分布が局限されている (Wootton, 1976)。

日本列島では、北海道には3種とも生息するが、本州では東北地方から北陸地方へかけて、イバラトミヨ、トミヨの2種が断続的に分布しており (池田, 1933)、多くの場合どちらか1種のみが生息するが、2種の混生地も知られている (池田, 1941)。どちらの種も鱗板数や背棘数に地理的変異がみられるが、変異はトミヨではご

く小さく、イバラトミヨでは大きいことが知られている (池田, 1933)。しかし、これら外部形態の変異に関しては、池田 (1933) の先駆的な研究以後、まとまった研究はなされていない。

筆者は、本州 (東北、北陸地方) で採集したイバラトミヨ、トミヨの標本を検討した際、2種の混生地において鱗板数の変異が他の生息地のものより大きく、2種の中間の形質を示す個体のみられること、背棘、腹棘、臀棘の長さに関して、種間の差はないが生息地間で一定の傾向をもった変異の存在することなど、従来知られていないいくつかの特徴のあることに気がついた。本報は、これらの点について、イバラトミヨ、トミヨの標本を再

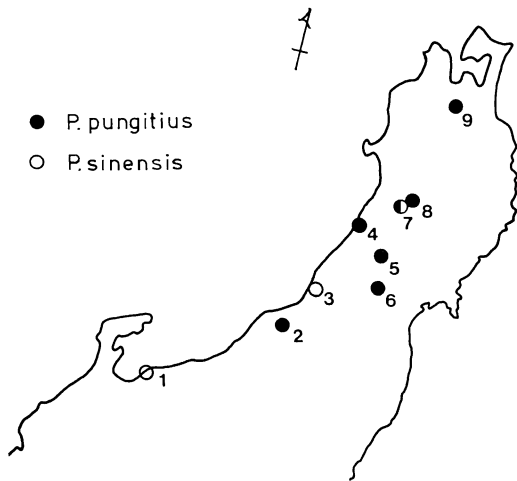


Fig. 1. Collecting localities of *Pungitius*. 1, Ikuji; 2, Gosen; 3, Murakami; 4, Yuza; 5, Shinjo; 6, Tendo; 7, Hiraga; 8, Rokugo; 9, Tsutanuma. *P. pungitius* and *P. sinensis* were collected together only at Hiraga (7).

検討してみた結果である。

材料と方法

材料とした標本は、1976年から1977年にかけて、東北、北陸地方の9ヶ所より採集した。採集には、網目4mmのタモ網を使用した。採集地9ヶ所のうち、イバラトミヨの生息地は6ヶ所、トミヨの生息地は2ヶ所、両種の混生地は1ヶ所である。イバラトミヨとトミヨの区別は、鱗板数および鱗板の発達状態にもとづいて行った。すなわち、鰓蓋の後方から尾柄部までよく発達した一列の鱗板をもつ個体をトミヨとし、尾柄部のみかまたは肩部と尾柄部にのみ鱗板のある個体をイバラトミヨと

した。ただし、鰓蓋の後方から尾柄部まで退化した一列の鱗板をもつ個体群があり(山形県天童産)、これはイバラトミヨの特殊な型と考えられている(池田, 1933)。本報でも池田にならってイバラトミヨとした。混生地の標本も同様の方法で区別したが、体の片側がイバラトミヨ型、他側がトミヨ型の鱗板をもつ個体、鱗板の配列が単独生息地の標本の変異に含まれない個体がみられた。これらの個体は、どちらの種とも判定できなかったので、中間型として扱った。

採集地の地理的位置、水系、海拔高度、河口からの距離等を Fig. 1, Table 1 に示した。採集個体数は、場所によって採集の難易があったため、最多 99 個体、最少 13 個体と大きく異なる結果となった。

標本は 10% ホルマリン液で固定し保存した。鱗板、棘など骨質部は、6N NaOH で処理した後、0.05% アリザリンS水溶液で染色した。これらの処理をした標本について、鱗板数、背棘数、腹棘数、臀棘数および背、腹、臀の各鱗の軟条数を記録し、体長および各棘の長さを計測した。背棘は最後方軟条直前の棘、腹棘は左側の棘を計測した。計測は実体顕微鏡の下でマイクロメーターを用いて行った。また、イバラトミヨとトミヨの交雑実験によって得られた中間雑種の鱗板配列(小林, 1959)を参照して、鱗板をA~Lの12の型に分類し(Fig. 2)、記録した。なお、鱗板数は通常体前部と尾柄部のものを分けて記録するようであるが、本報では材料中に体前方より尾柄部まで鱗板が一列に配列しているトミヨおよび天童型のイバラトミヨが含まれているため、池田(1933)にならい、尾柄部のcaudal keelを形成するものを含め、すべてを計数した。

結果

鱗板の数と型 混生地以外の標本は、鱗板数が平均

Table 1. Details of collecting localities.

Locality	Approx. lat. N.	Approx. long. E.	River system	Approx. altitude above sea (m)	Approx. distance from river mouth (km)	Type of habitat
Ikuji	36°53'	137°23'	Kurobe R.	3	0.5	Stream
Gosen	37°44'	139°11'	Agano R.	20	30	Stream
Murakami	38°13'	139°30'	Miomote R.	10	5	River
Yuza	39°01'	139°54'	Gekko R.	10	6.5	Stream
Shinjo	38°40'	140°18'	Mogami R.	100	64	Stream
Tendo	38°22'	140°20'	Mogami R.	90	122	Stream
Hiraga	39°17'	140°29'	Omono R.	60	100	Stream
Rokugo	39°25'	140°33'	Omono R.	40	83	Stream
Tsutanuma	40°36'	140°56'	Oirase R.	470	50	Pond

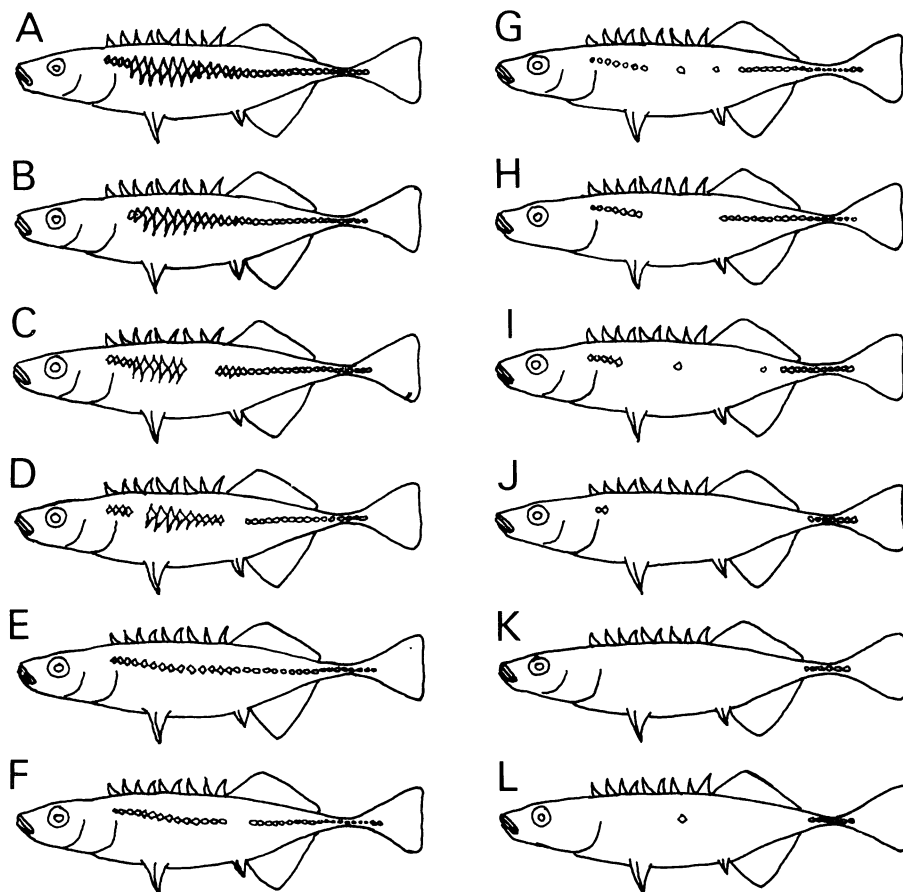


Fig. 2. Arrangement patterns of scutes in nine populations of *Pungitius*. A: Scutes are arranged in a complete series from immediately behind the head to the base of the caudal fin. B~D: A few scutes are lacking behind the head (B), at the middle of the trunk (C), or at the anterior and posterior parts of the trunk (D). E, F: Degenerated scutes are arranged in a complete (E) or incomplete (F) series. G, H: Scute-row is widely interrupted in the middle of the trunk with (G) or without (H) a few scutes between the anterior and posterior portions of the row. I, J: Small numbers of scutes are arranged in a short row behind the head and on the caudal peduncle with (I) or without (J) a few scutes between the anterior and posterior portions. K, L: A few scutes are arranged in a short row on the caudal peduncle with (L) or without (K) one or a few scutes on the middle of the trunk.

約 33 の個体群と 7~11 の個体群とに大別できる (Table 2, Fig. 3). 前者にはトミヨおよび天童のイバラトミヨ個体群が、後者には天童を除くイバラトミヨの個体群が含まれている。

トミヨの鱗板数は、28~35 (富山県生地)、29~34 (新潟県村上) の範囲にあり、平均値は 33.5 (生地)、33.2 (村上) で、モードは 34 と 33 にあって、よく似た変異をもつことが明らかである。一方、天童の個体群を除く他のイバラトミヨ個体群は、平均値、レンジとも生息地によって異なり、もっとも鱗板数の少ない五泉 (新潟

県) では 5~14、平均 7.0、もっとも多い葛沼 (青森県) では 7~13、平均 10.8 であった。天童のイバラトミヨは、31~35、平均 33.1 の鱗板数で、トミヨの鱗板数に似るが、個々の鱗板は退化した小さなものである。

混生地平鹿 (秋田県) の標本には、4~36 の鱗板数をもつ個体が含まれている。この中でトミヨの鱗板数は 24~36、平均 33.2、イバラトミヨでは 4~18、平均 11.3、中間型は 9~34、平均 25.7 であった。鱗板数のレンジは、混生地のイバラトミヨ、トミヨともに単独の生息地のものより広い範囲にあり、またイバラトミヨに

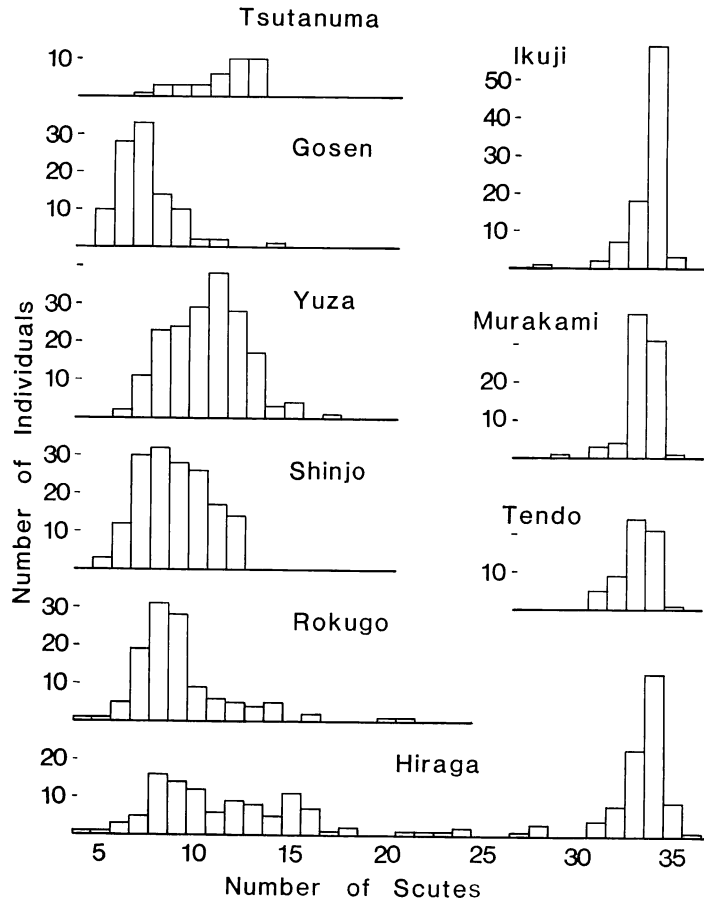


Fig. 3. Frequency distribution of the number of scutes in nine populations of *Pungitius*.

関しては混生地において鱗板数の多い傾向がみられた。

混生地の標本に鱗板数の変異が大きいことは、異なる観点からもいえる。すなわち、魚体の左側と右側の鱗板

数に差のある個体の頻度が混生地において大きく、かつ鱗板数の差も大きいことである (Table 3)。左右の鱗板数のちがう個体の頻度は、トミヨ単独の生息地で 26~

Table 2. Variation in number of scutes in nine populations of *Pungitius* collected from the Tohoku and Hokuriku districts.

Locality	Species	No. of specimens examined	Range	Mean $\pm t_{.05}S\bar{x}$
Ikuji	<i>P. sinensis</i>	45	28~35	33.5 \pm 0.2
Murakami	"	39	29~34	33.2 \pm 0.2
Gosen	<i>P. pungitius</i>	50	5~11	7.0 \pm 0.3
Yuza	"	90	6~17	10.4 \pm 0.3
Shinjo	"	81	5~12	8.7 \pm 0.3
Tendo	"	30	31~35	33.1 \pm 0.2
Rokugo	"	59	4~21	8.8 \pm 0.3
Tsutanuma	"	13	7~13	10.8 \pm 0.8
Hiraga	mixed population of two species	99	4~36	21.6 \pm 0.5

29%、イバラトミヨ単独の生息地で 42~57% であり、混生地では 60% をこえている。また、体の左右の鱗板数の差は、多くの場合 1 であったが（モードはすべての生息地の標本で 1 であった）。その最大差は単独の生息地で 2~6 であるのに対し、混生地では 14 を示す個体が存在した。

鱗板の形状を 12 の型 (Fig. 2) に分類した結果を Table 4 に示した。体の左側と右側とで鱗板の型を異にする個体があったので、この表には左右両側とも記録した結果を示してある。

トミヨだけからなる 2 個体群（生地、村上）では、ほとんどの個体は A 型に分類され、まれに C 型、F 型がみられた。F 型は生地の標本に 1 例含まれていたが、この個体の反対側の鱗板は A 型であった。イバラトミヨだけからなる 6 個体群では、天童を除く 5 個体群で、ほとんどの個体が J, K の 2 つの型に属し、J 型のより多い個体群（遊佐、蔦沼）、K 型のより多い個体群（五泉、六郷）、両方が半々に出てくる個体群（新庄）とがあった。また、J, K 以外では、ごく少数の H, I, L 型がみ

られた。天童の個体群は、E, F の 2 つの型からなり、85% が E 型、15% が F 型に分類された。以上のことから、ここで観察した範囲において、基本的にトミヨは A 型、イバラトミヨは J, K の 2 つの型から構成され、天童の特殊なイバラトミヨは E, F の 2 つの型からなることが明らかである。

混生地平鹿の個体群における鱗板の型は、鱗板数と同様変異が大きく、F, I の 2 つの型を除く 10 の型がみられた。このうち、A 型は 37.9%、J 型、K 型はあわせて 48.4% をしめている。J 型と K 型の比率はほぼ半々で、新庄の個体群に似た組成にある。F, I の 2 つの型は認められなかったが、B, D, G の 3 つの型は混生地においてだけ出現し、また C 型の出現する頻度も単独生息域のトミヨ個体群での頻度に比較し高かった。個々の鱗板、特に体中央および前方にある鱗板の発達状態からみて、A~D 型をトミヨの変異、E~L 型をイバラトミヨの変異とみなすこともできるが、少なくとも混生地においては、トミヨ、イバラトミヨともに、鱗板の変異が大きくなっていることが明らかである。

Table 3. Frequencies of individuals with different numbers of scutes between left side and right side of body in nine populations of *Pungitius*.

Locality	Species	No. of specimens examined	No. of individuals with different numbers (%)	Range of difference in scute number
Ikuji	<i>P. sinensis</i>	45	28.9	1~6
Murakami	"	39	25.6	1~2
Gosen	<i>P. pungitius</i>	50	46.0	1~3
Yuza	"	90	56.7	1~3
Shinjo	"	81	42.0	1~4
Tendo	"	30	50.0	1~3
Rokugo	"	59	52.5	1~3
Tsutanuma	"	13	53.8	1~2
Hiraga	Mixed population of two species	99	60.6	1~14

Table 4. Frequencies of arrangement patterns of scute in nine populations of *Pungitius*. Scute-rows of both sides of body are shown. Patterns are indicated by A~L as designated in Fig. 2.

Locality	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
Ikuji	86		3			1						
Gosen										5	9	
Murakami	76		2									
Yuza								2	4	138	36	
Shinjo										86	75	1
Tendo					51	9						
Rokugo								2		22	93	1
Hiraga	75	2	10	5	2		3	4		49	47	1
Tsutanuma										19	7	

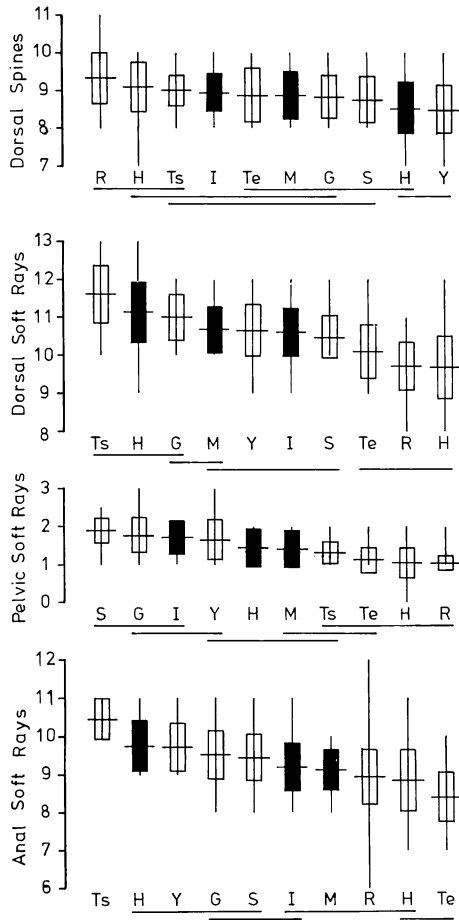


Fig. 4. Range, standard deviation and mean of the number of dorsal spines and dorsal, pelvic and anal soft rays for *Pungitius* at each locality. Means are not significantly different (5% level) between localities on the same underline. G, Gosen; H, Hiraga; I, Ikuji; M, Murakami; R, Rokugo; S, Shinjo; Te, Tendo; Ts, Tsutanuma; Y, Yuza. White square, population of *P. pungitius*; black square, population of *P. sinensis*.

背棘数および各鱗の軟条数 背棘数は、イバラトミヨが7~11, トミヨが7~10の範囲にあり, 平均値は最少8.48(遊佐), 最大9.32(六郷)の間であって, イバラトミヨとトミヨの間に差はみられなかった (Fig. 4). また, 本研究の対象とした地域内では, それぞれの種内で, 池田 (1933) の指摘している北から南へゆくにつれ背棘数が減少するという傾向は認められなかった.

背, 腹, 臀の各鱗の軟条数 (Fig. 4) に関しても, 同様にイバラトミヨ, トミヨの間に差は認められず, また地理

的傾斜も認められなかった. むしろ, 背棘数も含めて, 種間の差より種内の生息地間の差の大きいことが注目される. 一方, 混生地 (平鹿) の標本では, イバラトミヨとトミヨの間にいずれの形質においても平均値に有意差 (5% レベル) がみられた. このことは, 同所的に生息している場合には, 種間の形態的な差が顕著になることを示している.

棘の長さ 背棘の長さと同様に体長の関係 (Fig. 5) をみると, 全体としては体長が大きくなるにつれ背棘も長くなる傾向にあるが, 同体長でも背棘の長さは大きく変異していることが明らかである. イバラトミヨとトミヨの間に明確な差の認められないことは, 背棘数や軟条数と同様であるが, 生息地によってグラフ上に占める位置がかなり異なっていることが分かる. すなわち, 9ヶ所の生息地における個体群は, 大きく3つのグループに分けることができるようである. それは, Fig. 5の実線でかこんだ個体群 (I), 点線でかこんだ個体群 (II), 1点鎖線でかこんだ個体群 (III) であり, I と III はグラフ上での重なりがほとんどなく, II は I と III の両方にまたがっている.

Iには生地, 村上, 遊佐の3個体群, IIには五泉, 鶯沼の2個体群, IIIには新庄, 天童, 平鹿, 六郷の4個体群が含まれている. そして, 類似した現象は, 腹棘の長さ, 臀棘の長さにおいても認められた.

棘の長さによって分けられた3つのグループに関して, イバラトミヨの個体群は3つのグループにまたがり, 生地, 村上のトミヨはどちらもIのグループに入るが, 平鹿のトミヨはIIIのグループに入る. 従って, 棘の長さにみられる変異は種のちがいは無関係であることが分かる. また, 北から南へという地理的傾斜でもないことは明らかである. そこで, 生息地の地理的位置をみると (Fig. 1), Iは海岸近く, IIIはいずれも内陸に位置している. 河口から生息地までの距離は, Iのグループでは1km以内, IIでは30~50km, IIIでは60km以上である (Table 1). すなわち, 棘は河口に近い生息地のものほど長く, 河口から離れるほど短くなる傾向をもつ. 従って, こうした形質に認められる変異は, 南北とは別の何らかの原因によって生じた地理的傾斜のひとつとみることができよう.

鰓耙数 鰓耙数には種間のちがいがみられた (Fig. 6). すなわち, イバラトミヨの鰓耙数は6~12, トミヨは8~11の範囲にあり, レンジは重なるが, 平均値はイバラトミヨが8.0~9.2, トミヨが9.8~10.1の範囲にあつて, トミヨの鰓耙数の方が明らかに多い (5% レベルで有意).

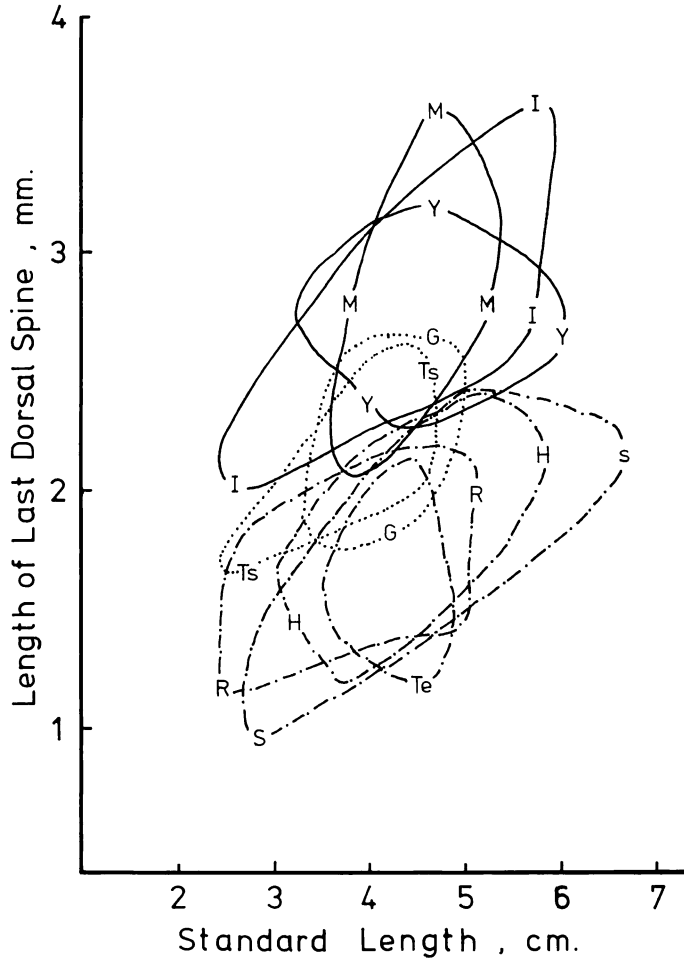


Fig. 5. Relationship between standard length and the length of the last dorsal spine in nine populations of *Pungitius*. Ranges of variation are encircled by populations. Locality symbols are the same as in Fig. 4.

混生地での変異の増大と中間型の存在 イバラトミヨとトミヨの混生している平鹿では、どちらの種も鱗板数、鱗板の型に変異の大きいことはすでに記した。この混生地には、イバラトミヨ、トミヨのどちらかに同定された個体のほか中間型と考えられる個体が少数見出された。この中間型は、99個体中8個体の頻度で出現し、その内訳は、体の両側とも B, D, G の各型の鱗板をもつのが5個体、片側がトミヨ型他側がイバラトミヨ型の鱗板をもつものが3個体であった。また、イバラトミヨの特殊型に該当する E 型は、鱗板の形状の発達からみるとイバラトミヨとトミヨの中間型であり (五十嵐, 1969), 天童以外では混生地においてのみ発見されたので、平鹿の E 型は一応中間型に含まれると考えた。

計数された形質の平均値を、イバラトミヨ、トミヨ、

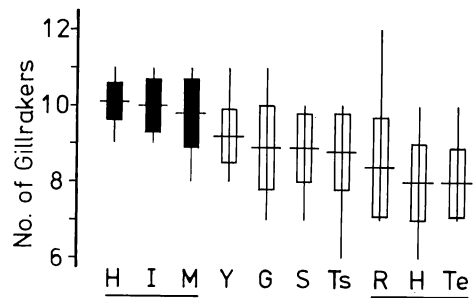


Fig. 6. Range, standard deviation and mean of gillraker count for *Pungitius* at each locality. Means are not significantly different (5% level) between localities on the same underline. Locality symbols are the same as in Fig. 4.

中間型について比較してみると (Table 5), 中間型の値はイバラトミヨとトミヨの平均値の中間にくることが分かる。これら中間型とした個体が, イバラトミヨまたはトミヨの変異内に含まれるのか, あるいは両種の交雑によって生じた雑種なのかは, この結果からだけでは判断できない。しかし, 混生地においてのみ中間型の出現したことは, 混生地での両種の鱗板の変異の大きいことと考え併わせ, 一部で種間交雑が行われている可能性の大きいことを示している。

考 察

混生地における種間交雑の可能性 イバラトミヨとトミヨの混生地は, 千島列島, 北海道にもあり (池田, 1933; 小林, 1957), 北海道の混生地では両種の中間的形態をもつ個体がみられることが報告されている (小林, 1957)。一方, 本州においても雄物川流域に混生地のあることは古くから知られていたが (池田, 1941), 中間型個体は見いだされず, 同一水系においてもマイクロな生息場所を異にし, 交雑は困難あるいは不可能と考えられてきた (池田, 1950)。本研究においても, 混生地平鹿ではこの2種は同一場所で採集されたが, 大多数の個体は鱗板数や鱗板の配列によってどちらかの種へはっきりと分類することができた。また背棘数, 鱗の軟条数, 鰓耙数の平均値にも有意差が認められたことから, この2種は異なる集団であることは明らかである。このことから, 混生地においてイバラトミヨとトミヨの間には, 池田 (1950) の指摘するように全体として種間交雑が行われにくい何らかの生殖隔離機構のあることが推測される。

しかし, 一方では両種ともに鱗板の変異が大きく, また中間型個体が出現する事実から, 一部で交雑の行われている可能性のあることも否定できない。イバラトミヨとトミヨの中間型が交雑の結果であるという可能性は, 小林 (1957) がすでに指摘しており, さらに, 交雑の結果中間的形態をもつ個体の出現することは, 北米に分布

し氷期に分化したと考えられるイバラトミヨのふたつの form (Bering form と Mississippi form) の間でも報告されている (McPhail, 1963; Narita, 1970)。また, *Pungitius* に近縁の *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus においても, trachurus form と leirus form の交雑の結果, 中間的形態をもつ semiartratus form の出現することが知られている (Münzing, 1963, 1972; Hagen, 1967)。これらのことから, トゲウオ類では異なる遺伝子型をもつごく近縁の集団が混生する場合, 交雑が行われて中間型が出現することは必ずしも珍しい現象ではないことが分かる。

さらに, 交雑によって中間型個体が出現するだけでなく鱗板の変異が大きくなることは, 小林 (1959) による種間の交雑実験の結果がよく示している。すなわち, イバラトミヨ♀×トミヨ♂の間に生じた個体の鱗板は, 区別された 12 の型のうち 9 の型に分かれた。出現した型は必ずしも一致しないが, 平鹿の標本では 10 の型にわたる個体が出現した。このことも, 種間交雑による遺伝子混入が生じていることを示唆している。

ただし, 平鹿においては中間型個体がごく少数しか出現しないことから, ここでは自然交雑の頻度がごく小さなものと考えられる。

イバラトミヨの特殊型について イバラトミヨの特殊型は池田 (1933) によって記録されたが, 山形県天童市付近を除くと北海道厚岸において 1 個体見い出されている。また, 北米大西洋側にもごく稀に存在するといわれ (McPhail, 1963), ごく少数通常のイバラトミヨ個体群の中に変異型として出現することがあるものと考えられる。しかし, 個体群のすべてがこの特殊型の個体で構成されているのは天童付近だけである。このことはイバラトミヨの現在の分布が確立した過程と関連して注目すべき事実である。

イバラトミヨは, 洪積世の氷期に淡水域で鱗板の完全な祖先型から分化したものと考えられている (Münzing, 1969)。一方, この特殊型の肩部から尾柄部までつらな

Table 5. Comparison of selected meristic characters between *Pungitius pungitius*, *P. sinensis* and their intermediate form in the mixed population of Hiraga. Figures show means and their confidential limit (5% level).

	<i>P. pungitius</i>	<i>P. sinensis</i>	Intermediate
Number of scutes	11.3±0.9	33.2±0.4	25.7±4.1
Number of dorsal spines	8.5±0.2	9.1±0.2	8.9±0.5
Number of dorsal fin rays	9.2±0.5	11.6±0.3	10.0±0.8
Number of pelvic fin rays	1.0±0.1	1.4±0.2	1.4±0.6
Number of anal fin rays	8.8±0.2	9.7±0.3	8.9±0.6
Number of gill rakers	8.0±0.4	10.1±0.2	9.0±0.9

る鱗板は、鱗板の発達過程からみるといずれも初期鱗板の状態にあり、通常のイバラトミヨと鱗板のよく発達したトミヨとの中間的な型であるという(五十嵐, 1969)。このふたつのことから、特殊型の起源に関し次の3つの経路を考えることができる。すなわち、1) イバラトミヨが祖先型から分化する際に、鱗板の退化の不十分な個体群が生じ、特定の地域(天童付近)でのみ生き残った。2) 鱗板の退化の著しい通常のイバラトミヨから何らかの環境条件と関連して分化した。3) イバラトミヨとトミヨの交雑の結果生じた雑種の個体群である。現在ある資料から天童付近の特殊型がどの経路をとって分化したものかを判断することはできない。1)の可能性は、イバラトミヨが陸封化と関連して分化した際、少なくとも天童付近には他の場所と隔離された集団が存在したことを前提とし、2)は分化したイバラトミヨが相互に隔離された生息地において再度分化したことを意味している。イバラトミヨは、鱗板の完全な型から鱗板が退化する方向へ分化したと考えられており(Münzing, 1969)、特殊型が2)の経路をたどって分化した可能性は小さい。しかし、現在でも通常のイバラトミヨ個体群の中に変異型として特殊型が出現するという事実は、2)の可能性を完全に否定できないことを示している。さらに、この特殊型が混生地において採集されていること(平鹿で1個体採集され、池田(1933)の記録にある厚岸も混生地である)は、種間交雑の結果生じたという3)の可能性もまた否定しきれないことを示している。これらのうちのどの経路をたどったにせよ、天童付近には特定の環境条件と関連した淘汰圧が存在したことがあり、特殊型はその結果生じたものと考えられる。

棘の長さの変異 東北、北陸地方の9ヶ所から得られたイバラトミヨとトミヨには、鱗板数、背棘数、鰓耙数などに特定の地理的傾斜は認められなかったが、棘の長さに関し、河口に近い生息地の個体ほど長く、河口から離れるほど短くなるという傾斜が認められた。北米のイバラトミヨでは、腹棘の長さの南-北の傾斜が、沿岸部の個体群においてみられるが内陸部の個体群では観察されないと報告されている(McPhail, 1963)。このことからMcPhail(1963)は、この傾斜の由来を塩分と温度の組み合わせによるものではないかと考えた。東北、北陸地方の9ヶ所の生息地は、河口に近い遠いといっても、いずれも湧水の出る淡水域であって、よく似た環境にある。したがって、東北・北陸地方でみられる傾斜は北米のイバラトミヨにみられる傾斜とは異なり、塩分と温度の組み合わせとは直接関係しない別な機構によって生じたものであると考えられる。

淡水域の相互によく似た環境にある個体群間での棘の長さについての傾斜の存在は、北米の内陸部に広く分布する *Culaea inconstans* Kirkland で観察されている(Nelson, 1969)。Nelson(1969)はこの傾斜の由来に関しふたつの可能性のあることを指摘している。ひとつは後氷期における分布の再拡大の際に生じた gene flow によるという可能性であり、もうひとつは捕食(predation)などの淘汰圧が作用した結果であるという可能性である。東北、北陸地方の場合、イバラトミヨとトミヨという異なる種に並行してみられる現象であるところから、gene flow によって生じた傾斜であるとは考えにくい。また、棘の長さが捕食者(predator)の存在と関連して変異することは *Gasterosteus* や *Culaea* で観察されているが(Hagen and Gilbertson, 1972; Moodie, 1972; Gross, 1978; Reist, 1890)、*Pungitius* の棘は *Gasterosteus* に比較して捕食者に対して効果的ではなく、*Pungitius* の各種は棘に頼るよりも水草の間にかくれるなどの行動を通して捕食者に対応していると考えられている(Wootton, 1976)。従って、東北、北陸地方の9ヶ所の生息地に捕食者が存在するかどうか、また捕食率に差があるかどうかなどに関する資料がないためにはっきりとした結論は下せないが、この傾斜の主要な要因を捕食に求めることは困難である。河口からの距離と係わって認められる現象であることから、この傾斜は陸封化の時期の相違(または陸封化-孤立化してからの時間の長さ)と関係しているのかもしれない。各生息地での陸封化の過程を含め検討してみる必要のある課題であろう。

謝 辞

本研究をまとめるにあたって、現地調査および標本の計測に関し高倉悟氏(現富山市新保小教諭)に手伝っていただいた。同氏に深い感謝の意を表する次第である。

引用文献

- Gross, H. P. 1978. Natural selection by predators on the defensive apparatus of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. Can. J. Zool., 56: 398~423, figs. 1~7.
- Hagen, D. W. 1967. Isolating mechanisms in threespine sticklebacks (*Gasterosteus*). J. Fish. Res. Bd. Canada, 24(8): 1637~1692, figs. 1~18.
- Hagen, D. W. and L. G. Gilbertson. 1972. Geographic variation and environmental selection in *Gasterosteus aculeatus* L. in the Pacific Northwest, America. Evolution, 26: 32~51, Figs. 1~2.
- 五十嵐清, 1969. 最上川流域におけるイバラトミヨ *Pungitius pungitius* L. の分布と変異 特に鱗板上の

- 変異について. 動物学雑誌, 78 (9): 340~350, figs. 1~6.
- 池田嘉平. 1933. トゲウオの分布とその変異. 動物学雑誌, 45 (534): 141~173, figs. 1~11.
- 池田嘉平. 1941. 雄物川流域における富魚の分布. 動物学雑誌, 53 (2): 120.
- 池田嘉平. 1950. 雄物川流域における富魚属の分布形態. 細胞学遺伝学論文集(小熊記念集): 29~37, figs. 1~4.
- 小林 弘. 1957. 北海道の棘魚に認められた 2, 3 の新事実就て. 北海道学芸大紀要 (第二部), 8 (1): 44~51, figs. 1~2.
- 小林 弘. 1959. 3種トミヨの交雑実験. 北海道学芸大紀要 (第二部), 10 (2): 363~384, figs. 1~9.
- McPhail, J. D. 1963. Geographic variation in North American ninespine sticklebacks, *Pungitius pungitius*. J. Fish. Res. Bd. Canada, 20 (1): 27~44, figs. 1~6.
- Moodie, G. E. E. 1972. Morphology, life history and ecology of an unusual stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the Queen Charlotte Islands, Canada. Can. J. Zool., 50: 721~732, figs. 1~5.
- Münzing, J. 1963. The evolution of variation and distributional patterns in European population of the three-spine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. Evolution, 17: 320~332, fig. 1.
- Münzing, J. 1969. Variabilität, Verbreitung und Systematik der Arten und Unterarten in der Gattung *Pungitius* Coste, 1848 (Pisces, Gasterosteidae). Z. Zool. Syst. Evol. Forsch., 7: 208~233, figs. 1~4.
- Münzing, J. 1972. The evolution of variation and distributional patterns in European populations of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. Evolution, 17: 320~332, fig. 1.
- Narita, T. 1970. Physiological, ecological and morphological differences between two forms of ninespine stickleback *Pungitius pungitius*, in North America. Ph. D. thesis, University of Manitoba, Winnipeg, viii+90 pp., 28 figs.
- Nelson, J. S. 1969. Geographic variation in the brook stickleback, *Culaea inconstans*, and notes of nomenclature and distribution. J. Fish. Res. Bd. Canada, 26(9): 2431~2447, figs. 1~5.
- Reist, J. D. 1980. Selective predation upon pelvic phenotypes of brook stickleback, *Culaea inconstans*, by northern pike, *Esox lucius*. Can. J. Zool., 58: 1245~1252.
- Wootton, R. J. 1976. The biology of the sticklebacks. Academic Press, London, New York, San Francisco, x+387 pp., 77 figs.

(930 富山市五福 3190 富山大学教育学部生物学教室)