

ハリヨの性的二型

森 誠一

Sexual Dimorphism of the Landlocked Three-spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus microcephalus* from Japan

Seiichi Mori

(Received June 1, 1983)

Abstract Three hundred and ninety five specimens of *Gasterosteus aculeatus microcephalus* were collected from the Yamayoke River and Tsuya River in the southwestern part of Gifu Prefecture and the Amano River in the northeastern part of Shiga Prefecture, Japan. Their morphometric and meristic characters were examined to study whether or not this species shows sexual dimorphism.

The number of anal fin rays showed a tendency to be larger in males than in females. Another marked sexual difference was found in the ratio of the head length to the body length: the proportional head length was clearly larger in males than in females. This dimorphism seemed to have occurred in relation to breeding habits. Males frequently use the head in fighting to guard their territory and in building nests. The larger head of males may make easy to do so. The ethological significance of the larger head of male is discussed.

(Sakamoto Fish Farm, Fujiwaracho, Inabe-gun, Mie 511-05, Japan)

イトヨ属 *Gasterosteus* に関しては、行動学的研究 (Pelkwijs and Tinbergen, 1937; van Iersel, 1953; Assem, 1967 など)、あるいは鱗板数を主とした個体変異や地域差の研究 (Heuts, 1947; Hagen, 1967; Miller and Hubbs, 1969 など) が数多いが、性差に関する形態学的な報告はこれまで殆んどない。本邦においては Ikeda (1933) や池田 (1933) がイトヨ *Gasterosteus aculeatus* について簡単に触れているのみである。筆者はハリヨ *Gasterosteus aculeatus microcephalus* において頭長比が雌よりも雄の方が大きいという顕著な形態的差を認めたのでここに報告する。この差は雌雄間の行動習性の相異によって発現したものであると考えられ、この点について行動学的な意味を議論する。

材料と方法

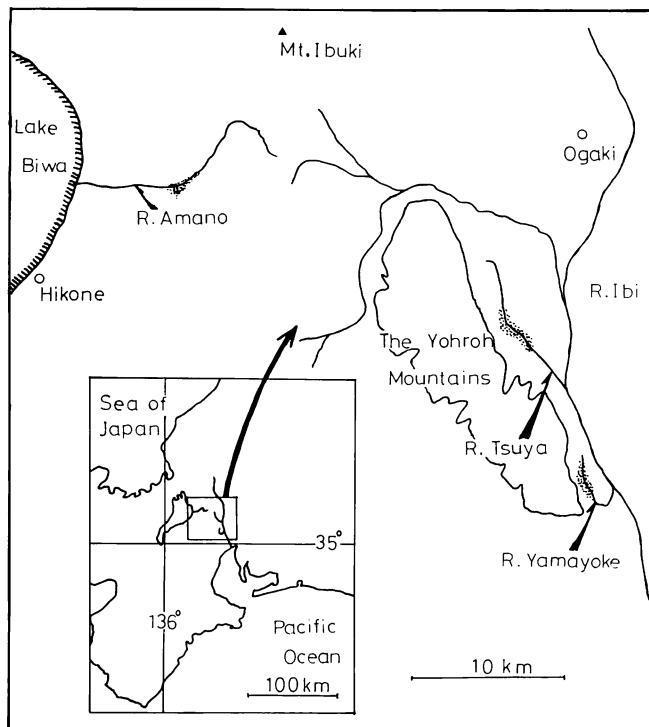
わが国におけるハリヨの生息地は非常に局在しており、滋賀県東北部から岐阜県南西部にかけてのみに分布している。標本の採集地は伊吹山南西部の天野川と養老山地東麓の山除川、津屋川であり、前者は琵琶湖に後二者はともに揖斐川に注いでいる (Fig. 1)。山除川、津屋川産標本は 1981 年の 3~7 月および 10 月に、天野川産標本は 1982 年 5~7 月に採集されたものである。こ

れらの時期は入卵した巣の確認からいざれも生殖期にあたる。

測定には山除川、津屋川および天野川産の雄をそれぞれ 66, 66, 40 尾、雌を 81, 75, 67 尾の総計 395 個体を用い、体高／体長、頭長／体長の関係 (それぞれ体高比、頭長比とする) を雌雄間で比較した。また、鱗条数に関しては上記の山除川、天野川産標本のうちそれぞれ雄 41, 33 尾、雌 43, 36 尾をランダムに取り出し較べた。性の識別には、雄は婚姻色で、雌は孕卵による明確な腹部のふくらみによっておこなった。外見上はっきり識別できない標本に関しては、解剖し双眼実体顕微鏡下で生殖腺を観察して性決定をおこなった。鱗条数は染色した後、実体顕微鏡を用いて計数した。体高としては、個体の摂食状態や生殖腺の熟度によってあまり変動を受けない腰帶部における高さ (無名骨の腹端から第 1~2 背棘の間までの高さ) を測定した。測定にはノギス (精度 0.1 mm) を用いた。

結果

生殖巣 Greenbank and Nelson (1959) はアラスカ産 *Gasterosteus aculeatus* (これは鱗板数からみる限り *leiorus* 型で、ハリヨといえる) には雌雄同体の個体が

Fig. 1. Map showing three collecting localities of *Gasterosteus aculeatus microcephalus* (dotted).

あることを報告している。しかし、本邦産ハリヨについての本調査では、Greenbank らが明示したような同一個体に精巢と卵巣とが上下に並存する標本は全く見い出されなかった。また、彼らが雌の卵巣上部に精巢として記載した囊状の組織はみられず、雄個体における精巢も彼らが図示したほど大きいものではなかった。

精巢、卵巣はいずれも腸管と腎臓との間に位置し、黑色色素斑が密に分布する半透明で比較的強い膜に被われ

ているが、その内容物で容易に区別できる（組織をつぶして光学顕微鏡下で確認）。これは Craig-Bennett (1931) の報告と一致する。明瞭に精子が認められる雄では腎臓が頗著に肥大しており、これは造巣時に巣材を接着する粘液を分泌するためとされる（Craig-Bennett, 1931; Ikeda, 1933）。なお、Greenbank らは発眼卵をやどしている雌一個体を報告しているが、本邦産ハリヨにおいては認められなかった。

Table 1. Frequency distributions and mean values of the number of dorsal, anal and pectoral fin rays in the samples of *Gasterosteus aculeatus microcephalus* from the Yamayoke River and Amano River.

Localities of collection	Sex	No. of fish	Dorsal soft rays						Anal soft rays					Pectoral soft rays			
			9	10	11	12	13	14	15	7	8	9	10	11	9	10	11
Yamayoke River	male	41	1	2	19	17	2			3	28	10			3	38	
		(M±SD)			(11.41±0.764)					(8.17±0.537)					(9.93±0.260)		
Amano River	female	43	2	23	17	1				7	34	2			42	1	
		(M±SD)			(11.40±0.615)					(7.88±0.442)					(10.02±0.151)		
Amano River	male	33		1	11	18	3			1	5	19	6	2	30	3	
		(M±SD)			(12.70±0.673)					(9.09±0.797)					(10.09±0.287)		
	female	36	4	11	17	2	2			2	14	15	4	1	34	2	
		(M±SD)			(12.64±0.946)					(8.67±0.850)					(10.06±0.229)		

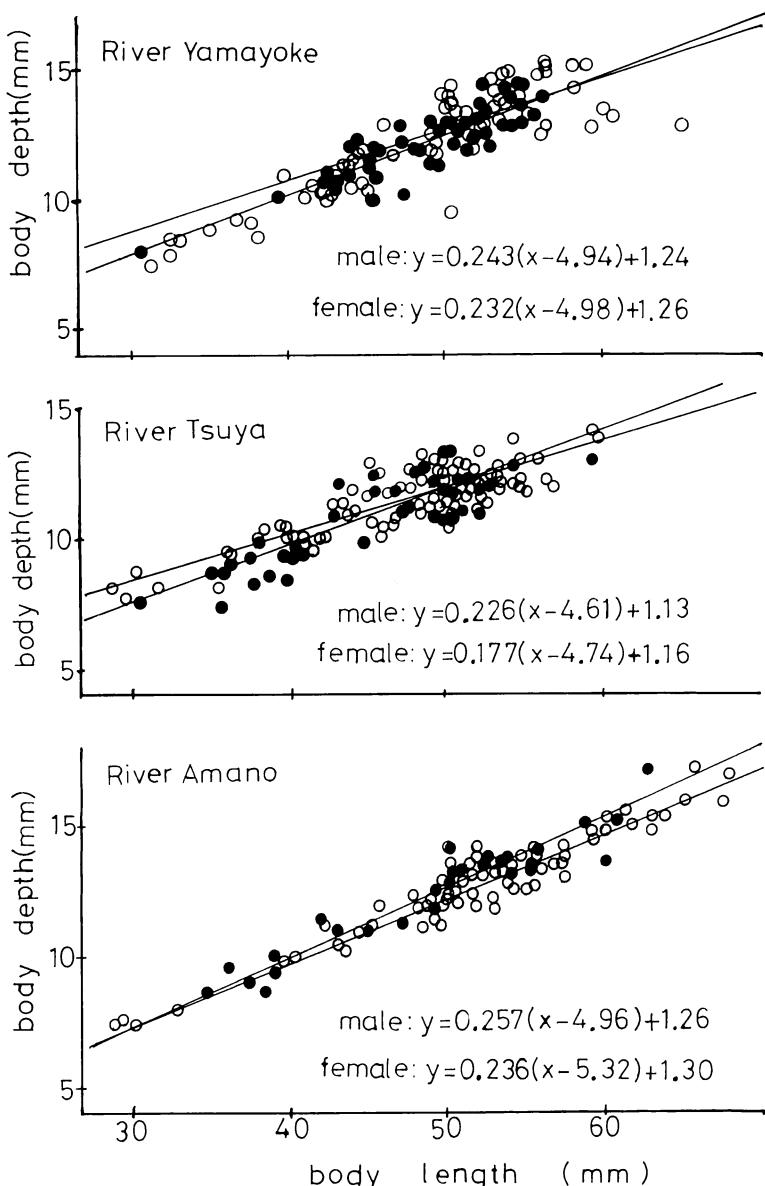


Fig. 2. Regression lines and equations between the body depth and the body length in *Gasterosteus aculeatus microcephalus*. Solid circles, male; open circles, female.

軟条数の差 体節的形質として背鰭、臀鰭、胸鰭の軟条数について山除川、天野川産の雌雄間で比較した (Table 1)。これによると両川産とも臀鰭軟条数に雌雄間で有意差が認められた ($P < 0.05$)。Lindsey (1962) は *G. aculeatus* (鱗板数からはハリヨといえる) の腹椎骨數と臀鰭軟条数に性差を認めており、本調査はこの後者について支持する結果となった。しかし、この臀鰭軟条

数の両性間の差は断続的なものではなく殆んどが重なっており (Table 1)、統計処理によって差が有意とわかるものであった。また、背鰭、臀鰭の軟条数について、山除川産と天野川産の標本間には明瞭な地域差が認められた。

体高比と頭長比の比較 三河川産の標本についての雌雄別体高比、頭長比の平均値と標準偏差および最大体長

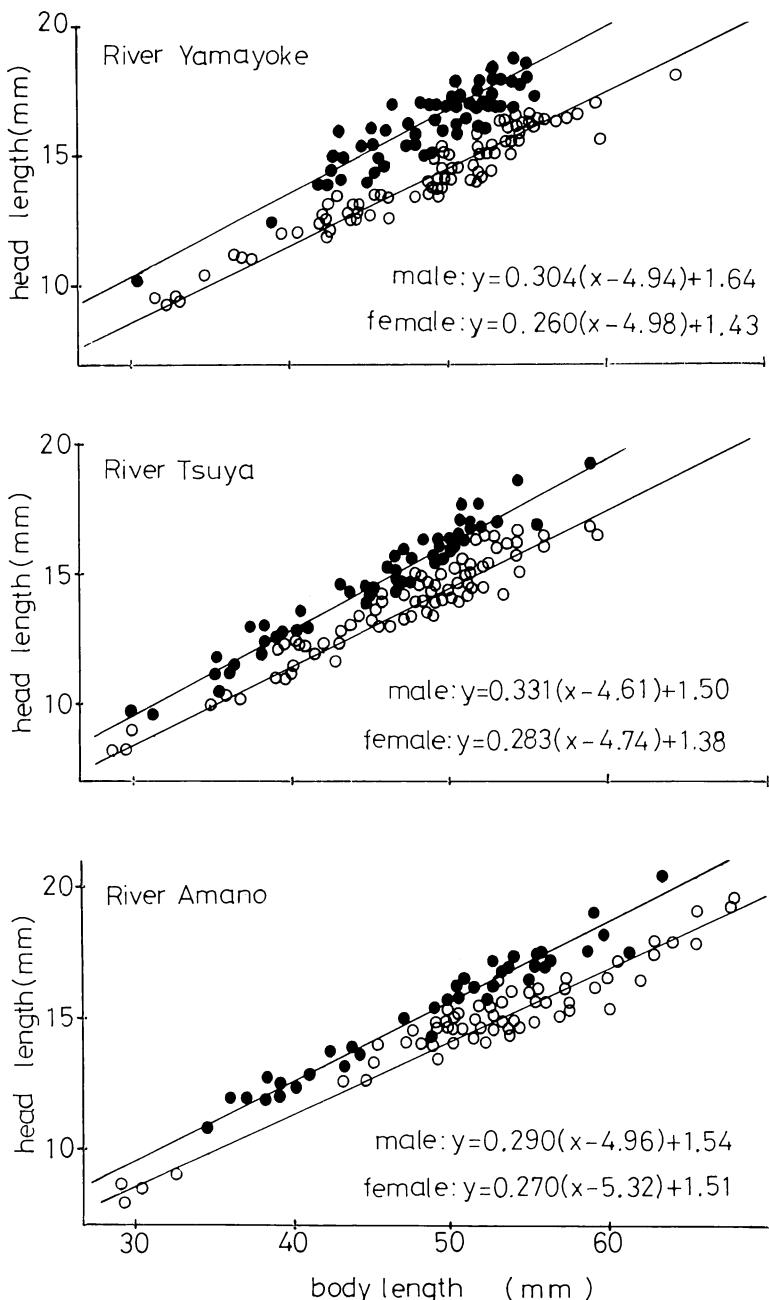


Fig. 3. Regression lines and equations between the head length and the body length in *Gasterosteus aculeatus microcephalus*. Solid circles, male; open circles, female.

を示した (Table 2).

いずれの産地においても最大体長は雌個体が占めた。体高比は三河川産の雌雄とも 0.25 前後である。河川ごとに雌雄間における体高比の平均値の差を検定すると、

天野川産でのみ有意差が認められた ($P < 0.05$)。体長と体高の関係を各河川ごとにプロットすると Fig. 2 のようになる。この関係について共分散分析 (奥野, 1959; 石田・米山, 1979) で検定したところ、回帰係数はいず

れの河川においても雌雄間で有意差 (95% レベル) が認められなかった (Table 3)。一方、頭長比について雌雄間の平均値の差を検定すると、各河川産いずれにおいても有意差が明確に認められた。体長と頭長の関係を上記と同様にして Fig. 3 に示した。この回帰係数については各河川いずれの雌雄間においても有意差が認められた。さらに、この頭長一体長関係について推定値の標準誤差を求め、近似的 95% 予測域 (佐久間, 1964; Hoel, 1970) を各河川の雌雄間で比較した。これによる山除川産では雄 2 尾、津屋川産では雌 4 尾、天野川産では雄 4 尾、雌 5 尾が他方の性の帶域に入った。山除川、津屋川産標本の雄の頭長はともに体長の約 1/3 で、雌の場合は 1/3.5 であり、外見的に性が見分けられるほどである (Fig. 4)。天野川産標本においては雄の頭長が体長の 1/3.2 となるが、雌については他二河川産とはほぼ同様である。このように天野川産と山除川、津屋川産との地域間に変異がみられるのは、生息地の環境相異によるばかりでなく陸封化過程という歴史性とも関係があると考えられる。

なお、池田 (1933) はイトヨに関して背棘および頭長と腹棘臀棘間の距離の比較で性的二型をみたが、ハリヨの場合、それにおいて差を明瞭に認めるることはできなかった。

考 察

本調査で報告した臀鰭条数における雌雄差は多くが重なる値であった。また、従来から言われているように条数は成長初期の環境によって影響を受けるものと考えられるため (Hubbs, 1922; Heuts, 1949, 1956; Tanning, 1952; Lindsey, 1962)，この差は雌雄それぞれの生活習性の相異によって発現し性淘汰された結果とは考えにくい。つまり、この差はそれぞれの性についてある一定の個体数を集め比較したとき、性のおおのにある傾向が生じるという性差ではあっても、どの雄雌においてでも相異が識別できる性的二型 (sexual dimorphism) ではない。



Fig. 4. Two specimens of *Gasterosteus aculeatus microcephalus* from the Tsuya River; male (above) and female (below), respectively, 53.2 mm BL. Note the difference in the relative length of head between the two.

いと位置付けよう。

次に、参考のため池田 (1933) によるハリヨと陸封型イトヨと、中村 (1974) による溯河型イトヨの体長、体高、頭長および体高比、頭長比のデータを再計算して示した (Table 3)。池田によって記されたハリヨ個体は数少ないが、現在生息していない水域 (多くは人間の自然破壊による、森, 1982) の個体を含むものであって、その意味でも貴重である。Table 3 によるとハリヨだけでなく陸封型、溯河型イトヨにおいても雄の頭長比は雌のそれよりも明確に大きいことがわかる。さらに、池田 (1933) によるカラフトから茨城 (太平洋岸)、島根 (日本海岸) までの 10 ケ所の溯河型イトヨのデータからも

Table 2. Intersexual and interpopulational comparisons of the ratios of the body depth (BD) and the head length (HL), respectively, to the body length (BL).

Localities of collection	Sex	No. of fish	BD/BL	HL/BL	Max BL (mm)
R. Yamayoke	male	66	0.252±0.0177	0.332±0.0137	56.2
	female	81	0.253±0.0184	0.287±0.0107	64.8
R. Tsuya	male	66	0.245±0.0164	0.325±0.0122	58.1
	female	75	0.247±0.0189	0.292±0.0115	59.2
R. Amano	male	40	0.254±0.0114	0.311±0.0105	63.5
	female	67	0.245±0.0104	0.284±0.0103	68.1

Table 3. Some meristic characters of *Gasterosteus aculeatus* (data compiled from previous papers).

Species (form)	Localities	Sex	No.	BL (cm)	BD (cm)	HL (cm)	BD/BL	HL/BL	Reference
<i>G. a. microcephalus</i> (landlocked form)	Toyosato (Shiga Pref.)	male	1	4.5	1.18	1.6	0.262	0.356	Ikeda (1933)
		female	1	3.9	1.11	1.2	0.285	0.308	
	Kano (Gifu Pref.)	male	1	4.3	1.23	1.5	0.286	0.349	
		female	1	4.6	1.24	1.4	0.270	0.304	
<i>G. a. aculeatus</i> (landlocked form)	Tajima (Fukushima Pref.)	male	1	4.3	1.1	1.4	0.256	0.326	Ikeda (1933)
	Chikasono (Tochigi Pref.)	male	1	3.1	0.9	1.1	0.290	0.355	
	Ono (Fukui Pref.)	female	1	4.4	1.3	1.4	0.295	0.318	
		male	1	5.3	1.5	1.9	0.277	0.358	
		female	1	5.6	1.6	1.8	0.286	0.321	
<i>G. a. aculeatus</i> (marine form)	Kahoku-gata (Ishikawa Pref.)	male	9	7.2	1.6	2.1	0.222	0.292	Nakamura (1974)
		female	11	7.8	1.8	2.1	0.231	0.269	

同様のことがいえる（茨城産は除く）。したがって、この頭長比における性的差異はイトヨ属に一般的で固定的なものであると考えられる。

Table 3 からは陸封型が溯河型より頭長比が大きいこともわかる。このことは、陸封化すると矮小化現象がみられることはよく知られたことであるが、頭長が体長と同じ割合で減少しないことを示している。また、溯河型において頭長比の雌雄差は陸封型におけるほど顕著なものではない。これはすでに Darwin (1874) が、動物全般にわたってある部分が両性のうち一方でよく発達するとき、雄の方が雌の場合よりも顕著に変化していくことを指摘しているように、陸封化に伴って雄の頭部の割合がとくに大きくなつたためと考えられる。

頭長比における性的二型と生殖行動 ここで雄の頭部がなぜ雌のそれに比して大きいのかを考えてみたい。ハリヨの雌雄はともに同じ水域に生息し、未成魚期の多くは群れをなしている。つまり、この雌雄差の起因を生息環境の相異やそこから生じる淘汰圧に求めるることは考えにくい。したがって、これは性淘汰に関して Darwin (1874: 262) が述べたように雌雄間の「生活習性の違いに関連する構造上の性差」とするのが至当であると考えられる。頭長比における性差の起因と考えられる生活習性の相異とは、おそらく雄が巣を造るという雌との生殖行動上の違いにあるといえよう。すなわち、雄は砂掘りや巣の材料をくわえたりする時などに、口顎をよく使うため頭部全体が発達してきたとするのである。このイトヨ属の雄が生殖期に口顎を支持する頭部を非常によく機能させることは、Tinbergen and van Iersel (1947), van Iersel (1953), Assem (1967), および筆者（未発表）などの行動学的研究で明らかである。

さらに、硬い頭部（最も硬い体表部のひとつ、とくに鰓蓋）が大きく発達することは、なわばり維持のための攻撃の際に相手の頭部の赤い部分を多く突つく行動習性をもつイトヨ属にとって、互いに身を守る意味を増加させることになる。また、赤い頭部は雄同士の威嚇や雌を誘う解発因（releaser）であり、これが大きくなることは解発因の「顕示性」（Tinbergen, 1951）の意味をより付加することになると思われる。つまり、頭長比のより大きい雄がより大きなわばりを持ったり、より攻撃的であるかは現在のところわかっていないが、ただ、このことが他の雄に対しての威嚇力を増すであろうとはいえる（intrasexual selection）。あるいはまた、頭長比がより大きいということは婚姻色の部分がそれだけ大きいといえることから、雌に対する性的誘因が増大するとも考えられるわけである（intersexual selection）。このように、この性的二型は今のところ Halliday (1978) がいうように、生殖行動上で intersexual selection と intrasexual selection の両面において同時的に作用していると推定できる。いずれにせよ、以上のようなことからこの頭長比における性差は、種の生活様式に基づいて獲得され、性淘汰によって性的二型に進展したものと考えられる。

謝 辞

本稿をまとめるにあたって、ご教示ご批判をいただいた京都大学理学部日高敏隆教授、金沢大学教育学部平井賢一助教授、富山大学教育学部田中晋助教授、ならびにご鞭撻ご校閲くださった名古屋大学教養部広木詔三、西川輝昭両氏に心から謝意を表する。また、実験飼育のため快く生簀を提供していただいている坂本養魚場長伊藤高正氏にお礼を申し上げる。

引用文献

- Assem, J. van den. 1967. Territory in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. Behaviour, Suppl., 16: 1~164.
- Craig-Bennett, A. 1931. The reproductive cycle of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. Phil. Trans. Roy. Soc., London, B, 219: 197~297.
- Darwin, C. 1874. 人類の起源. (池田・伊谷訳, 1967) 中央公論社, 東京, 574 pp.
- Greenbank, J. and P. R. Nelson. 1959. Life history of the three-spine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in Karluk Lake and Bare Lake, Kodiak Island, Alaska. U.S. Fish Wildlife Serv. Fish. Bull., (153): 533~559.
- Hagen, D. W. 1967. Isolating mechanisms in threespine sticklebacks (*Gasterosteus*). J. Fish. Res. Bd. Can., 24 (8): 1637~1692.
- Halliday, T. R. 1978. Sexual selection and mate choice, pp. 180~213. In J. R. Krebs and N. B. Davies, eds., Behavioural ecology. Oxford.
- Heuts, M. J. 1947. Experimental studies on adaptive evolution in *Gasterosteus aculeatus* L. Evolution, 1: 89~102.
- Heuts, M. J. 1949. Racial divergence in fin ray variation patterns in *Gasterosteus aculeatus*. J. Genetics, 49: 183~191.
- Heuts, M. J. 1956. Temperature adaptation in *Gasterosteus aculeatus* L. Publ. Staz. Zool. Napoli, 28: 44~61.
- Hoel, P. G. 1970. 初等統計学 (浅井・村上訳, 1974). 培風館, 東京, 331 pp.
- Hubbs, C. L. 1922. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development. Am. Naturalist., 56 (645): 360~372.
- Iersel, J. J. A. van. 1953. Analysis of the parental behaviour of the male three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). Behaviour, Suppl., 3: 1~159.
- Ikeda, K. 1933. Effect of castration on the secondary sexual characters of anadromous three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (L.). Japan. J. Zool., 5: 135~157.
- 池田嘉平. 1933. トゲウオの分布とその変異. 動物学雑誌, 45: 141~173.
- 石田 錠・米山高範. 1979. 分散分析入門. 日科技連, 東京, 235 pp.
- Lindsey, C. C. 1962. Experimental study of meristic variation in a population of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. Can. J. Zool., 40: 271~312.
- Miller, R. R. and C. L. Hubbs. 1969. Systematics of *Gasterosteus aculeatus*, with particular reference to intergradation and introgression along the Pacific coast of North America: a commentary on a recent contribution. Copeia, 1969 (1): 52~69.
- 森 誠一. 1982. 養老山地東麓におけるトゲウオ科ハリヨの分布と現状. 淡水魚, 8: 149~151.
- 中村幸弘. 1974. イトヨ (瀬戸内海型) の周年飼育について. 動物園水族館雑誌, 16 (4): 85~90.
- 奥野千恵子. 1959. 共分散分析法. 化学の領域, 増刊, 36: 190~203.
- Pelkwijs, J. J. ter and N. Tinbergen. 1937. Eine reizbiologische Analyse einiger Verhaltensweisen von *Gasterosteus aculeatus* L. Zeitschr. Tierpsychol., 1: 103~200.
- 佐久間 昭. 1964. 生物検定法. 東京大学出版会, 東京, 309 pp.
- Tåning, A. V. 1952. Experimental study of meristic characters in fishes. Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc., 27 (2): 169~193.
- Tinbergen, N. 1951. 本能の研究. (永野訳, 1975). 三共出版, 東京, 230 pp.
- Tinbergen, N. and J. J. A. van Iersel. 1947. Displacement reactions in the three-spined stickleback. Behaviour, 1: 56~63.
(511-05 三重県員弁郡藤原町 坂本養魚場)