理工研8

（様式第３号）

論　文　要　旨

(1/2)

論文題目 **Diversity and evolution of life histories of gobioid fishes from the viewpoint of heterochrony: Contribution to ichthyofauna of the Ryukyu Islands**

海中の環境が熱帯域に属する琉球列島の魚類相は，アジア大陸系およびインド-太平洋系などの魚種によって構成されている．琉球列島における魚類相の成立過程の研究において，分類学的，古生物学的および分子系統地理学的アプローチがなされてきたが，本論文では個体発生および生態学的側面からのアプローチを試みた．本論文では，特に琉球列島において優占的なハゼ亜目魚類にみられた異時性（個体発生におけるタイミングの変化）の視点から，生活史の進化および多様性の魚類相成立への貢献について考察した．ハゼ亜目魚類は全世界で2,000種以上が認められていて，淡水から海水までの幅広い環境に適応している．琉球列島には318種が分布して全魚類相の13%を占めており，最も多様性に富んだグループである．個体発生のタイミングのズレに焦点を当て，種間比較を行う異時性（Heterochrony）の研究は，生物の進化，特に形態の系統における進化プロセスを研究する上で注目を集めてる分野である．この異時性は，(1) 形態形成の開始，(2) 形態形成の終了，(3) 形態形成の変化の割合の３つのパラメーターを用いて表現され，祖先-子孫種間におけるこれら３つのパラメーターの変化の組合せによって，以下にあげるタイプに分けることが出来る．

(1) Acceleration: 形態形成の変化の割合が，祖先種より子孫種で大きい（はやい）場合．形態形成の時間が両種で同じとき，子孫種に新たな形質が付加する(Peramorphosis)ことになる．

(2) Deceleration: (1)とは逆に小さく（遅い）場合．形態形成の時間が両種で同じとき，子孫種は若齢期の形質をもつこと(paedomorphosis)になる．

(3) Hypomorphosis: 形態形成の終了が，祖先種より子孫種で早い場合．形態形成の変化の割合が両種で同じとき，子孫種は若齢期の形質をもつこと(paedomorphosis)になる．

(4) Hypermorphosis: (3)とは逆に遅い場合．形態形成の変化の割合が両種で同じとき，子孫種に新たな形質が付加する(Peramorphosis)ことになる．

(5) Pre-displacement: 形態形成の開始が，祖先種より子孫種で早い場合．形態形成の変化の割合が両種で同じとき，子孫種に新たな形質が付加する(Peramorphosis)ことになる．

(6) Post-displacement: (5)とは逆に遅い場合．形態形成の変化の割合が両種で同じとき，子孫種は若齢期の形質をもつこと(paedomorphosis)になる．

また，祖先種と子孫種において最終的には形態的差異が認められないが，その形成過程中に個体発生的タイミングが異なる場合は，上述のタイプの組み合わせによるIsomorphosisとして表現される．（次ページに続く）

氏　名　昆　健志

（様式第３号）

論　文　要　旨

論　文　題　目

(2/2)

（前ページより）

これら異時性の視点から，魚類でも個体発生を比較した研究例が数多く見られるようになった．しかし，異時性の検討に必要な齢の決定，そして異時性の適応的・生態的意義にまで言及しているものは少ない．本論文では，ハゼ亜目魚類でみられた時間（日齢）を基準とした異時性の研究例を示し，過去の個体発生に関する多くの研究報告を異時性の視点から整理し再検討を行った．

本論文で適用した Paedomorphosis のタイプに含まれる Deceleration は，温帯から冷帯にかけて分布するシロウオおよびヨーロッパ産 *Crystallogobius*，そして一部のミミズハゼ属魚類でみられた．一方，Hypomorphosis はシラスウオ属とシラスキバハゼ，そして他のミミズハゼ属魚類でみられ，そのうち前２種は１年を通して１—２カ月で成熟することが耳石日齢査定より明らかになった．早熟を伴った Hypomorphosis は，シラスウオ属でみられたような世代交代の早さと形態的多様性から，種多様性を増加させることが考えられた．また，この Hypomorphosis は，琉球列島周辺海域を含む熱帯を中心とした海域でのみ見られることから，その環境特性（水温および餌環境）がこの異時性タイプの前提条件であることが示唆された．次に Peramorphosis の一つのタイプである Acceleration は，マングローブや泥干潟上で生活するトビハゼ亜科魚類などにみられた．他の多くのハゼ類と同様な仔稚魚期間の長さで，半陸生に適応した特化した形態が急速に形成された．琉球列島には干潟が分布し，トビハゼ亜科に属する３種の生息域を提供している．また，Hypermorphosis は同属他種よりもゆっくりと発達するマハゼなどでみられた．Hypermorphosis は２次性徴として他の魚類でも見られることが多い．仔稚魚期間を短縮する Acceleration と Hypomorphosis の組合せによる Isomorphosis は，河川陸封性ヨシノボリ類と干潟に生息するキララハゼで観察された．仔魚期を短くすることによる個体発生の変化は，河川上流部や干潟上という魚類にとって厳しい環境に進出するための進化的に重要な出来事だったと考えられた．仔稚魚期における異時性は，上述以外のハゼ亜目魚類でも多くみられた．他のスズキ目魚類との比較から，沈性付着卵と親による卵の保護というハゼ亜目魚類の繁殖形質が，この異時性を発現し易くしたということが示唆された．特に琉球列島のヨシノボリ類は，独立的に島嶼の形成年代の若い小河川への進出に成功できる繁殖形質とその機会を持っていたと考えられる．

以上のことから，琉球列島における幾多の地史的および地理的変遷を経た環境特性に加えて，繁殖形質の特性に基づいた異時性によるハゼ亜目魚類の形態的および生態的多様性が，琉球列島の魚類相の多様化に貢献してきたことが明らかになった．

氏　名　昆　健志

（様式第５－２号）

2002年2月14日

琉球大学大学院

理工学研究科長　殿

論文審査委員

主査　氏　名　山口正士　印

副査　氏　名　諸喜田茂充　印

副査　氏　名　日高道雄　印

吉野哲夫　印

学位（博士）論文審査及び最終試験の終了報告書

学位（博士）の申請に対し，学位論文の審査及び最終試験を終了したので，下記のとおり報告します。

記

申請者	専攻名 海洋環境学　氏名 昆健志　学籍番号 [redacted]			
指導教官名	山口正士			
成績評価	学位論文	合格　不合格	最終試験	合格　不合格
論文題目	Diversity and evolution of life histories of gobioid fishes from the point of view of heterochrony: Contribution to ichthyofauna of the Ryukyu Islands			

審査要旨（2000字以内）

本研究は琉球列島の魚類相で最も重要な構成要素であるハゼ亜目魚類について，個体発生パターンの多様性を明らかにするとともに，その特性が同列島の魚類成立過程の中で果たしてきた意義について比較検討を行っている。これまでに魚類各種の個体発生に関する記載的な研究は数多く行われてきたが，個体発生における形態形成

（次頁へ続く）

審査要旨

のタイミングの違い（異時性）に焦点をあてて種間比較を行い、異時性の適応的・生態的意義について検討した例はほとんどなかった。個体発生の研究では飼育実験によるデータの集積が常套手段ではあるが、本研究では耳石の日周輪をもとに日齢査定を行い、技術的に飼育の困難と考えられる種についても野外採集標本を基に比較ができることを明らかにしている。

最も著しい異時性を示すものとして、熱帯性の幼形成熟魚であるシラスウオおよびシラスキバハゼ属についての研究結果が述べられている。いずれも小型で生殖器官以外形態的には未発達であるが、1年を通して1～2ヶ月で成熟することから脊椎動物中最も早熟であることが示されている。これに対して温帯性の幼形成熟ハゼ亜目魚類では形態的には同様であるが成熟に要するのに1年かかる点が大きく異なる。両者の異時性の違いは沖縄を含む熱帯海域での環境特性によるもので、世代交代の早さが熱帯海域での種多様性を増加させる一つの要因との仮説を提唱している。また干潟や河川上流部に生息する種では、仔魚期を短縮することが魚類にとって厳しい環境に進出するために重要であったことをそれぞれの系統および異時性の視点から示している。さらに既往のハゼ亜目魚類個体発生の研究を再検討し、異時性の観点から整理している。

ハゼ亜目魚類は沈性付着卵を産み、親による卵保護を行う。小型で塩分耐性の幅が広いだけでなく、このような繁殖形質の特性が個体発生における異時性の多様な発現を可能にしており、総合的に琉球列島の魚類相の多様化に貢献してきたと結論している。本研究は多くの新しい知見を含んでおり、これまで記載的に行われる傾向が多かった魚類の個体発生研究について異時性の視点から取り組んだ意欲的な仕事である。異時性のカテゴリーには検討すべき点もあるが学術的に重要な貢献であると評価できる。本研究は博士の学位論文として適当な内容であり、最終試験としての口頭発表も終了している。