

## 学 位 論 文 題 名

## 河川型オショロコマにおける成長と繁殖の個体群内変異

## 学位論文内容の要旨

サケ科魚類の成長や繁殖様式には個体群内においても著しい変異が認められる。特に、繁殖行動にはハビタットや個体レベルで少なからぬ変異があることが明らかにされており、このような個体群内変異の生じるプロセスや要因を明らかにすることは、適応の研究のみならず、個体群動態を予測する上でも重要である。

この研究では、北海道の河川に生息するイワナ属の一種であるオショロコマ *Salvelinus malma* の成長と繁殖行動の個体群内変異に関わる要因を明らかにすることを目的として個体識別に基づいた野外調査を行った。調査は1990～1993年にかけて知床半島の羅臼町にあるタチニウス川(44°01'N, 145°11'E)の堰堤と滝で区切られた半閉鎖的な流域において行われた。各年とも定期的な標識一再捕調査を行うとともに、繁殖期間のほぼ全てを網羅する行動観察を行い、1) オスの繁殖戦術、2) メスの産卵戦術、3) 個体成長について明らかにした。

## 1) オスの繁殖戦術

各年とも繁殖期直前に相当する10月中旬に魚を採捕したところ、オスでは9-28 cm (1-4+ <)、メスでは12-24 cm (2-4+ <) の個体が性成熟していた。成熟個体の性比には有意な偏りは認められなかった。繁殖期間中、オスはメスとの配偶をめぐる激しく争い、1尾のメスの周りには最多で6尾のオスが集まった。このような繁殖グループ内のオス間には体サイズに基づいた優劣関係が観察され、このうち最も大型で優位なオス（ペアオス）がメスとペアを組んだ。一方、その他のオス（サテライトオス）はペアの周辺に位置し、しばしばペアによる産卵の瞬間にスニーク放精を試みた。メスは1つの巣で複数回の放卵を行ったが、ペアオスは必ず全ての機会に放精に成功したのに対し、サテライトオスの成功率は平均41%であった。調査区の中で大きい個体ほどペア戦術をとった時間比率は高く、また、繁殖活動時間も長かった。結局、シーズンを通じた繁殖成功は体サイズの大きい個体ほど有意に高い傾向が認められた。

ただし、繁殖成功度の個体変異は非常に大きく、特に各年の成熟オスのうち実質的に順位1位となった個体は、常にペア戦術を使って全放精機会のうち45～72%で成功を納めた。一方、体が小さいために劣位だったオスの多くは、ペア・サテライトのいずれの戦術でも一度も成功しなかった。重回帰分析を行った結果、いずれの年においても、オスの体サイズ、順位、繁殖活動時間のうち、順位がシーズンの繁殖成功に最も強く影響を与えていることが明らかとなった。また、オス個体間に認められたシーズンの繁殖成功度の偏りは、産卵戦術と関連したメスの時空間的な分布に影響されていると推察された。

4年間の繁殖期をオス個体を通じてみると、若齢魚のオスについてはシーズンあたりの繁殖活動時間は加齢とともに必ず増加していたが、高齢魚の中には逆に低下する個体も認められた。4年間の繁殖期に少なくとも1度成熟が確認されたオスでは、4年間の累積繁殖成功は観察年数とともに有意に増加したが、各繁殖期に順位1位となった個体の繁殖成功は極端に高かった。また、1993年に実質的1位の地位を獲得したのは、同一年級群内で最も成長の速かった個体であり、若齢時に繁殖を抑制した個体ではなかった。

## 2) メスの産卵戦術

サケ科魚類ではメスの産卵時期は、餌や水温などの環境要因に加えて、(1) 同種メスによる巣の掘り返し、(2) 産み出された稚魚間の摂餌なわばりをめぐる競争、などの種内関係を通して繁殖成功度に影響を与えられている。例えば、早く産み出された個体ほどなわばりを優先的に獲得できるように稚魚間競争で有利であるが、それらは後から産卵活動する他のメスによって掘り返しを受けやすい。ただし、巣の深さはメスの体サイズとともに増加するのが一般的であるため、体サイズの小さなメスは産卵を遅らせることが予想された。そこで、メスの体サイズと産卵日との関係に注目し、産卵可能面積やメス数の異なる2つの調査区における4年間（以下、異なった年の各調査区をハビタットと呼ぶ）の計7ハビタットにおける産卵パターンを比較した。

いずれのハビタットでも、産卵は10月下旬から11月下旬または12月上旬まで1ヶ月以上にわたって、明瞭なピークを形づくることなく行われた。巣は、流速が緩く、適度に細かい礫質の場所に設けられた。また、大きなメスほど深い巣をつくることが確かめられた。小さいメスほど有意に産卵日が遅い傾向は7つのうち4ハビタットでのみ認められた。産卵場付近では、小さなメスは大きなメスによって排除され、体サイズに沿った産卵順序の一部はメス間の直接的な相互作用によって実現されていると考えられた。一方、体サイズと産卵日に一定の関係が認められなかったハビタットは、いずれも産卵可能な面積あた

りのメス数が少なかったことから、メス個体は掘り返しの危険に応じて産卵時期を調節していることが示唆された。しかし、掘り返しが起きにくいと考えられるメス密度が低いハビタットでも、メスの産卵が早期にずれる、あるいは産卵が同調するといった現象はみられなかった。これはメス密度の低い時には産み出される稚魚間の競争も緩く、産卵を早める利益がほとんどないためだと考えられた。以上のように、メス個体がハビタット内での競争能力に応じて産卵時期を遅らせることで、産卵の同調が抑制されると同時に、ハビタットレベルでの巣の掘り返し率が低く抑えられているものと推察された。

### 3) 個体成長

0才の夏から秋にかけて個体数は半減し、尾叉長のバラツキも増大した。1才魚においても、春の時点ですでに認められた尾叉長差は秋までに維持されるか、さらに拡大する傾向があった。オスでは1才で成熟する個体も認められたが、翌年の繁殖期までのそれらの成長速度は、成熟しなかった個体と顕著な差はみられなかった。このように、雌雄ともに2～3才における成熟サイズは、1才ですでに生じていた差に影響された。また、尾叉長の伸びの停滞は、若齢個体には認められなかったことから、個体の高齢化に伴う現象であると考えられた。サケ科魚類の非繁殖期には摂餌場所をめぐる競争があり、良好な摂餌場所は体サイズのより大きな優位個体によって占拠されることが知られており、このような成長時期の体サイズに依存した社会関係が各年齢における個体の成熟サイズを決定していると推察される。

以上の結果から、オショロコマ雌雄の繁殖成功には、配偶子産生能力だけではなく、複数年級群から成る同性他個体との体サイズに依存した相互作用の帰結が大きく影響することが示唆された。特に北海道において本種の主要な生息域となっている河川の最上流部などは、環境の異質性が乏しく、生涯を通じて継続する個体間相互作用が成長や繁殖成功に強く作用すると考えられる。これらの知見は、河川型オショロコマの繁殖戦略だけではなく、個体群の管理保全を考える上で極めて重要である。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 島 崎 健 二  
副 査 教 授 山 崎 文 雄  
副 査 教 授 小 城 春 雄

## 学 位 論 文 題 名

### 河川型オシヨロコマにおける成長と繁殖の個体群内変異

サケ科魚類の成長や繁殖様式には同一個体群内においても著しい変異が認められる。特に、繁殖行動にはハビタットや個体レベルで少なからぬ変異があることが明らかにされており、このような個体群内変異の生じるプロセスや要因を明らかにすることは、適応のみならず、個体群動態を予測する上でも重要である。本研究は、北海道の河川に生息するイワナ属の一種であるオシヨロコマ

*Salvelinus malma* の成長と繁殖行動の個体群内変異に関わる要因を明らかにすることを目的として野外調査を行い、成長と繁殖様式の変異を個体レベルで解析したものである。

調査は1990～1993年にかけて知床半島の羅臼町にある小河川において行われた。各年とも定期的な標識一再捕調査を行うとともに、繁殖期間のほぼ全てを

網羅する行動観察を行い、1)雄の繁殖戦術、2)雌の産卵戦術、3)個体成長について明らかにした。

1) 各年の繁殖期には、雄で9 - 28 cm (1 - 4 + <)、雌で12 - 24 cm (2 - 4 + <)の個体が性成熟し、成熟個体の性比には有意な偏りは認められなかった。繁殖期間中、雄間には体サイズに基づいた順位関係が観察され、繁殖グループ内で最も優位な雄が雌とペアを組んだ。一方、その他の劣位雄はペアの周辺に位置し、しばしばペアによる産卵の瞬間にスニーク放精を試みた。シーズンを通して、大きい個体ほどペア戦術をとった時間比率は高く、繁殖活動時間も長かった。結局、シーズンあたりの繁殖成功は体サイズの大きい個体ほど高く、特に各年1位となった雄は雌との配偶を独占した。重回帰分析を行った結果、いずれのシーズンにおいても、体サイズ、順位、繁殖活動時間の内、順位が雄の繁殖成功に最も大きな影響を与えていることが明らかとなった。

2) サケ科魚類では雌の産卵時期は、餌や水温などの環境要因に加えて、(1)同種の雌による巢の掘り返し、(2)産み出された稚魚間の摂餌なわばりをめぐる競争を通して繁殖成功に影響を与えると考えられている。稚魚間競争については、早く産み出された個体ほどなわばりを優

先的に獲得できるために有利であるが、それらは後から産卵活動する他の雌によって掘り返しを受けやすい。ただし、巢の深さは雌の体サイズとともに増加するのが一般的であるため、体サイズの小さな雌は産卵を遅らせることが予想された。そこで、雌の体サイズと産卵日との関係に注目し、産卵可能面積や雌数の異なる2つの調査区における4年間（以下、異なる年の各調査区をハビタットと呼ぶ）の計7ハビタットにおける産卵パターンを比較した。

いずれのハビタットでも、産卵は10月下旬から1ヶ月以上にわたって、明瞭なピークを形づくることなく行われた。また、大きな雌ほど深い巢をつくることが確かめられた。4つのハビタットでは、小さい雌ほど有意に産卵日が遅い傾向が認められた。一方、体サイズと産卵日に一定の関係が認められなかった3ハビタットは、いずれも産卵可能な面積あたりの雌数が少なかったことから、雌個体は掘り返しの危険に依じて産卵時期を調節していることが示唆された。このように、雌個体がハビタット内での競争能力に依じて産卵時期を違えることで、産卵の同調が抑制されると同時に、ハビタットレベルでの巢の掘り返し率が低く抑えられているものと推察された。

3) 同一年級群において、春の時点です  
でに認められた尾又長差は秋の繁殖時期  
まで維持されるか、さらに拡大する傾向  
があった。このように、2～3才におけ  
る成熟サイズは、1才ですでに生じてい  
た差に影響された。

以上の結果から、オシヨロコマ雌雄の  
繁殖成功には、配偶子産生能力だけでは  
なく、複数年級群から成る同性他個体と  
の体サイズに依存した相互作用の帰結が  
大きく影響することが示唆された。特に  
北海道において本種の主要な生息域となっ  
ている河川の最上流部は、環境の異質性  
が乏しく、生涯を通じて継続する個体間  
相互作用が個体の成長や繁殖成功に強く  
作用すると考えられる。

以上の個体レベルの解析に基づく研究  
成果は、河川性サケ科魚類の個体群生態  
学研究に新たな視点をもたらし、ものと  
高く評価され、本論文が博士（水産学）  
の学位請求論文として相当の業績である  
と認定した。