

学 位 論 文 題 名

シワイカナゴ *Hypoptychus dybowskii* の成長、生残
および繁殖成功におよぼす産出時期の影響

学位論文内容の要旨

温帯や亜寒帯に生息する魚類の繁殖期は、短くとも数週間程度続く。一般に、魚類の生残や成長は環境に強く影響を受け、年較差や季節的変動が大きい。そのため、「いつ生まれるか」により、卵から成魚に達するまでの生残や成長過程、さらに成魚になってからの繁殖行動の様式にも影響がおよぶと考えられる。したがって、「いつ産むか」は、それぞれの親魚が残す子孫の数に変異をもたらす大きな要因となりうる。同一年級群においても、早くに生まれた個体は、成長が早く、繁殖する際に有利であるかもしれない。しかし、成魚までの生残率が低ければ、早く生まれても、子孫を多く残せないだろう。このように、「いつ生まれるか」による仔の成長、生残などへの影響を明らかにすることにより、「いつ産むか」という親世代における産卵戦略の成り立ちを解明できると考えられる。

以上の観点から、本研究では、北海道白尻沿岸に生息するシワイカナゴを対象として、生活年周期を調べ、胚発生、仔稚魚期から成魚までの各成長段階における成長と生残におよぼす産出日の影響を明らかにし、繁殖期には、雄・雌それぞれの繁殖成功と体サイズの関係について調査した。

生活年周期

胚に蛍光物質を取り込ませた日から、ふ化後に耳石を摘出した日までの日数と蛍光輪紋の外縁に形成された輪紋数を比較したところ、両者の値がほぼ一致したことから、輪紋は日周期的に形成されることが示された。年間を通して採集した185個体の体サイズと耳石日周輪数を記録した。その結果、雌雄ともに初夏のふ化から冬季までの間に急速に成長し、ふ化後5~7カ月で成魚とほぼ同サイズに達していた。また、すべての個体の日齢は365以下であっ

たことから、本種は一年で生活史を完結させる年魚であることが明らかになった。

発生、成長および生残におよぼす産出時期の影響

繁殖場で卵塊を定期的に観察し、ふ化率を産出時期の異なる3コホート間で比較した。その結果、ふ化率は盛期産出コホート（以下、盛期群）で41.4%と最も高く、次いで後期産出コホート（後期群）で39.1%、早期産出コホート（早期群）で25.0%であった。

繁殖場に近接する水域で、定期的に採集した仔稚魚1000個体の体サイズと産出日を記録した。卵塊の観察で求めた実際にふ化した仔魚と、生活史初期を生残した稚魚の産出日頻度分布を比較すると、後期群は201.0%に増加していたのに対し、盛期群は90.8%に、早期群は14.3%に減少しており、産出時期によって生活史初期の生残率が著しく異なることが示された。また、すべての採集日において早期群の頻度が低かったことから、早期群の減耗は、ふ化後間もない、仔魚期に起きると推察された。その原因として、仔魚期の成長は早期群の方が後期群に比べて著しく劣っていたことから、成長の停滞が示唆された。

冬期以前に採集した個体と、越冬を経験した個体の産出日頻度分布に有意差が認められなかったことから、産出時期に依存した冬季減耗が起こらないことが示された。一方、成魚の産出日と体サイズの間には、雌雄ともに負の相関が認められた。つまり、繁殖期の早い時期に生まれた個体ほど大型で、遅い時期に生まれた個体ほど小型で繁殖に参加する傾向が示された。

雄の繁殖戦略

雄の繁殖戦術には、なわばりを作り、その中でペア産卵をするなわばり所有戦術と、なわばりを持たず、ペア産卵に紛れ込んで放精する盗み放精戦術が知られている。まず、なわばり所有の意義を明らかにした上で、なわばり所有戦術において、繁殖成功に関連する主要な三要素（雄間の闘争、なわばり所有期間および雌の配偶者選択）について体サイズの異なる個体間で比較した。

繁殖場で雄のなわばりを継続的に観察した結果、なわばり所有期間には2~72日（平均23.0日）と個体間でばらつきがあり、64.1%の雄が卵のふ化以前になわばりを放棄していた。放棄卵塊と非放棄卵塊のふ化率には有意差が認められなかった。放棄された40%の卵塊は他の雄に引き継がれており、引

き継いだ雄はその後配偶に成功していた。また、なわばりの放棄は配偶機会の減少に伴って起きる傾向が認められた。以上の結果から、雄は、卵塊をつつき固めた後には卵の生残に寄与しないことが明らかになった。なわばりの維持にはコストがかかるため、多くの雄がつつき固め後になわばりを放棄する。その一方で、なわばり内の卵が雌を引きつける効果をもつため、なわばりにとどまる雄や引き継ぐ雄も存在する。それらの雄は、自身の配偶機会をモニターし、配偶機会によって放棄するか、維持するかを決定すると考えられた。

水槽内に産卵基質と体サイズの異なる雄を入れ、なわばりを作る雄と作らない雄の体サイズ比較と、なわばりの乗っ取りが起きるか否かについて約1時間の観察を行った。その結果、なわばり雄と非なわばり雄の体サイズには有意差は認められず、なわばりの乗っ取りも観察されなかった。

次に、水槽内に15雄、10雌および2産卵基質を入れ、繁殖期を通して各雄のなわばり所有期間を調べたところ、なわばりの乗っ取りは観察されたものの、体サイズとなわばり所有期間の間に相関は認められなかった。

水槽内で複数の雄になわばりをつくらせ、雄の形質と雌の配偶者選択の関係を調べた。その結果、雌は、なわばり雄の婚姻色、体サイズ、求愛頻度および他の雄への攻撃頻度のうち、婚姻色を基準として配偶相手を選んでいった。さらに、婚姻色の鮮やかな雄ほど配偶後に卵塊を熱心につつき固めていたことから、雌は卵への世話を期待して配偶相手を選ぶと考えられた。

以上の結果、雄は配偶のためだけになわばりを所有することが示された。また、なわばりをめぐる競争、なわばり所有期間および雌の配偶者選択のいずれにおいても、体サイズ依存的な優劣が見られず、雄については産出時期と繁殖成功には相関がないことが示唆された。

雌の繁殖戦略

雌の生殖腺組織観察の結果、卵巣卵の発達段階は、卵原細胞・染色仁期から完熟期までの7段階に分けられた。完熟卵を有する個体でもすべての発達段階の卵巣卵を有していたことから、本種の卵巣卵の発達は非同時的に起こることが示された。また、排卵後濾胞から、産卵経歴を調べると、4月上旬にはすべての個体が未産であった一方、下旬にはすべて経産であり、中旬における経産雌と未産雌の体サイズには有意差がなかった。このことから、すべての個体の産卵開始時期は4月上旬以降、下旬以前の短い期間内にあること、体サイズと産卵開始時期の間には相関がないことが示された。

繁殖期を通した水槽内飼育の結果、雌の体サイズには卵塊卵数との間に正の相関が認められた一方、産卵期間、産卵間隔および卵径との間には相関が認められなかった。

したがって、体サイズの大きい、すなわち産出時期の早い個体は、小型の産出時期の遅い個体に比べて卵塊卵数が多い分、高い繁殖成功を得ることが明らかになった。

これらの結果を総合すると、シワイカナゴは年魚で、一繁殖期のみを有することから、適応度は、胚期、仔魚期、稚魚期および冬季間の生残と一繁殖期の繁殖成功によって表される。産出時期の異なる個体間では、胚期および仔魚期の生残と雌に生まれた際の繁殖成功に変異が認められた。この中で、仔魚期の生残の影響が特に強く、適応度の大部分がこの時期の生残によって説明されることが明らかになった。また、適応度は繁殖盛期に生まれた個体で最も高く、この時期をピークとした単峰型を示していた。さらに、個体群の産卵頻度も同じ時期にピークを示していたことから、繁殖期は、進化的に安定な時期にあることが示された。仔魚期の生残は、物理的、生物的環境に支配されていることが知られており、仔魚期の環境が繁殖期の進化・維持プロセスに重要であると考えられた。

学位論文審査の要旨

主査 教授 島崎 健二
副査 教授 麦谷 泰雄
副査 教授 小城 春雄
副査 助教授 桜井 泰憲

学位論文題名

シワイカナゴ *Hypoptychus dybowskii* の成長、生残

および繁殖成功におよぼす産出時期の影響

温帯や亜寒帯に生息する魚類の繁殖期は、短くとも数週間程度続く。一般に、魚類の生残や成長は環境に強く影響を受け、年較差や季節的変動が大きい。そのため、生まれる時期により、卵から成魚までの生残や成長過程、さらに成魚の繁殖行動様式にも影響がおよぶと考えられる。したがって、産む時期は、それぞれの親魚が残す子孫の数に変異をもたらす大きな要因となりうる。このように、生まれる時期による仔の成長、生残などへの影響を明らかにすることにより、産む時期という親世代における産卵戦略の成り立ちを解明できると考えられる。

本研究では、北海道臼尻沿岸に生息するシワイカナゴについて、生活年周期を調べ、胚発生、仔稚魚期から成魚までの各成長段階における成長と生残におよぼす産出日の影響を明らかにし、繁殖期には、雌雄それぞれの繁殖成功と体サイズの関係について調査した。

(1) 耳石輪紋が日周的に形成されることを飼育実験より確認した後、年間を通して採集した185個体の体サイズと耳石日周輪数を記録した。その結果、雌雄ともにふ化後5~7カ月で成魚とほぼ同サイズに達していた。また、すべての個体の日齢は365以下であり、本種は年魚であることが示された。

(2) 繁殖場で卵塊を定期的に観察した結果、ふ化率は盛期産出コホート（以下、盛期群）で41.4%と最も高く、次いで後期産出コホート（後期群）で39.1%、早期産出コホート（早期群）で25.0%であった。

繁殖場に近接する水域で、定期的に採集した仔稚魚1000個体の体サイズと産出日を記録した。ふ化仔魚と、生活史初期を生残した稚魚の各コホートの頻度を比較すると、後期群は201.0%に増加していたのに対し、盛期群は90.8%に、早期群は14.3%に減少していた。この早期群の減耗は、仔魚期に起きることが示され、その原因には成長の停滞が示唆された。

冬季以前と冬季以降に採集した個体の産出日頻度分布に有意差が認められなかつ

たことから、産出時期に依存した冬季減耗が起こらないことが示された。一方、成魚では、雌雄ともに生まれた時期と体サイズの間には負の相関が認められた。

(3) 繁殖場で雄のなわばりを継続的に観察した結果、64.1%の雄が卵のふ化以前になわばりを放棄していた。放棄は配偶機会の減少と同調して起きていた。放棄卵塊と非放棄卵塊のふ化率には有意差が認められなかった。放棄卵塊の40.0%が他の雄に引き継がれており、引き継いだ雄はその後配偶に成功していた。以上の結果から、雄は、卵塊をつつき固めた後には卵の生残に貢献しないが、卵のあるなわばりで産卵することを好むため、なわばりの維持や引き継ぎも起こる。これらの雄は、自身の配偶機会をモニターして放棄/維持を決定すると考えられた。

水槽内で、雄間のなわばりをめぐる競争、なわばり所有期間および雌の配偶者選択と雄の体サイズの関係について調べた。その結果、なわばりをめぐる競争では、先になわばりをつくった雄が強く、所有期間は、個体間で変異が大きく、体サイズとの間に相関は認められなかった。また、雌は婚姻色の鮮やかな雄を配偶者として選ぶ傾向が認められた。以上の結果、なわばりをめぐる競争、なわばり所有期間および雌の配偶者選択のいずれにおいても体サイズ依存的な優劣が見られず、雄については産出時期と繁殖成功には相関がないことが示唆された。

(4) 雌の生殖腺組織観察の結果、卵巣卵の発達段階は7段階に分けられた。完熟卵を有する個体でもすべての発達段階の卵巣卵を有していたことから、本種の卵巣卵は非同時発達型であることが示された。また、排卵後濾胞から産卵経歴を調べると、すべての個体の産卵開始時期は4月上旬以降、下旬以前の短い期間内にあること、体サイズと産卵開始時期の間には相関がないことが示された。

繁殖期を通した水槽内飼育の結果、卵塊卵数、産卵期間、産卵間隔および卵径の中で卵塊卵数のみが雌の体サイズと相関を有していた。

したがって、体サイズの大きい、すなわち産出時期の早い個体は、小型の産出時期の遅い個体に比べて卵塊卵数が多い分、繁殖成功が高くなることが明らかになった。

これらの結果を総合すると、産出時期の異なる個体間では、胚期および仔魚残と雌に生まれた際の繁殖成功に変異が認められた。このうち、特に仔魚期の生残の影響が強かった。このことから、残すことにできる子孫の数を表す適応度は繁殖盛期をピークとした単峰型を示していた。また、個体群の産卵のピークも同じ時期にあったことから、シワイカナゴの繁殖期は、進化的に最適な時期にあることが示された。仔魚期の生残は、物理的、生物的環境に支配されていることが知られており、それら環境は容易に変動すると考えられる。非同時的に卵巣を発達させ、長期間にわたり繁殖を行う本種の産卵様式は、不安定な環境に対応する補償的な戦略であると推察された。

以上の個体、個体群レベルの解析に基づく研究成果は、沿岸性海産魚個体群の繁殖期の進化・維持機構に関する新たな知見をもたらす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。