

学位論文題名

Reproductive Characteristics of Precocious Male Parr in Salmonids: Morphology, Physiology, and Behavior

（サケ科魚類における早熟雄の繁殖特性：形態、生理、および行動）

学位論文内容の要旨

多くのサケ科魚類の雄には、降海または降湖して大型になる「回遊型雄」の他に、河川内で小型のまま成熟する「早熟雄（残留型雄）」が存在する。繁殖において、体サイズの大きな回遊型雄が雌とペアになるために互いに争うのに対し、小さな残留型雄は回遊型の産卵時にスニーク（盗み放精）する。この雄二型は代替繁殖戦術の典型的な例であると考えられている。すなわち、回遊型および残留型の繁殖特性は、闘争およびスニークというそれぞれの繁殖行動に特殊化するかたちで進化したとみなされている。しかしながら、この仮説はまだ十分に検討されておらず、回遊型の闘争への特殊化を支持する研究例はいくつかあるものの、残留型のスニーク行動への特殊化に関してはほとんどわかっていない。そこで本研究は、サケ科魚類における残留型雄の繁殖特性がスニーク行動への特殊化によってどの程度説明できるかを評価することを目的とした。残留型の形態的、生理的、行動的繁殖特性に関して、スニーク行動への特殊化を前提とした予測を立て、それらを日本産サケ科魚類2種、サクラマス (*Oncorhynchus masou*) およびミヤベイワナ (*Salvelinus malma miyabei*) を用いて検証した。

スニーク行動には、小さな体サイズが有利であり、競争形質（例えば、回遊型で見られるような吻長や体高）の寄与はないと予測される。そこで、野外実験によりサクラマス残留型の繁殖行動を観察し、様々な形態形質と繁殖成功率との関係から各形態形質に働く選択圧を評価した（第2章）。結果は予測に反し、大きな体サイズが有利となるような選択圧が検出された。この選択圧は主に、残留型内の社会的順位に起因していた。また、ペア雄である回遊型からの攻撃行動の少なさも大きな体サイズへの選択圧の一因であろうと考えられた。一方、体サイズ以外のいずれの形質もスニーク行動に寄与しないことが示された。このことは、残留型において顕著な二次性徴が発達しないことの一つの原因であると考えられた。

精子競争理論から、スニーカーである残留型は回遊型よりも、精巣の発達により多くのエネルギーを配分することが予測される。反対に生活史戦略理論からは、回遊型より

平均繁殖寿命の長い残留型は1回の繁殖における繁殖投資量が少なく、したがって精巣へのエネルギー配分も少ないことが予測される。これらの予測を検討するため、サクラマス2個体群（然別湖および朱鞠内湖）の残留型および回遊型について、体組織および精巣の重量とエネルギー含有量（kJ）を測定した（第3章）。精巣の単位重量当たりエネルギー量は、然別個体群では残留型よりも回遊型の方が低かったが、朱鞠内個体群では二型間の差は認められなかった。しかしながら、体組織の単位重量当たりエネルギー量も同様のパターンを示したことから、然別湖回遊型の低い精巣エネルギー含有量は、単に然別湖の不適な餌環境が原因であろうと考えられた。このように、重さ当たりの組織エネルギー含有量の二型間における差が個体群特異的なものであったにも関わらず、体組織重量およびエネルギー量に対する相対精巣重量およびエネルギー量は、両個体群とも回遊型より残留型の方が大きかった。この結果は精子競争理論からの予測と一致するものであり、スニーク行動にともなう生じる強い精子競争がサクラマス残留型の精巣へのエネルギー配分に強く影響していることが示唆された。

残留型による河川内障害物（例えば、岩、倒流木、浅瀬など）の利用は、スニーク行動への適応、すなわち回遊型の攻撃を回避しながら産卵ペアに接近するための行動であると考えられている。しかしながらこれまで、障害物利用の繁殖行動への効果を評価した研究はない。そこでミヤベイワナにおける野外実験、および野外観察データをもとに、障害物利用時、非利用時における残留型の繁殖行動（回遊型および残留型他個体からの被攻撃頻度、スニーク行動の頻度、産卵床までの距離、スニーク成功）を比較、検討した（第4章）。実験では顕著な障害物の効果は認められなかった。すなわち、産卵ペアまでの距離こそブロック区（障害物のある実験区）で有意に短かったが、それ以外の観察項目ではブロック区とコントロール区（障害物のない区）の間に差は見られなかった。さらに野外データではいずれの項目にも障害物利用個体と非利用個体の違いは認められなかった。これらの結果から、障害物は残留雄の繁殖行動に直接強い影響を及ぼさないということが示唆された。しかしながら障害物利用行動が、受精率の改善、エネルギー消費の抑制、リスクの軽減など、本研究では考慮されなかった繁殖行動の別側面において有効である可能性は残されている。

以上、体サイズ以外の形態形質に選択が働かないこと、および精巣へのより高いエネルギー配分は、スニーク戦術への適応から導かれる予測と一致するものであり、これらの残留型の繁殖特性がスニーク戦術への特殊化によって進化したことを支持するものであった。一方、体サイズに働く選択圧、および障害物利用によって繁殖成功率が影響を受けないことはスニーク戦術への適応からは説明できなかった。これら予測と結果の不一致に対して、これまで認識されてこなかった残留型間の競争や生活史上の制約をスニーク行動への適応とあわせて考えることの必要性を論議した。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 前 川 光 司
副 査 教 授 齋 藤 裕
副 査 助 教 授 綿 貫 豊

学 位 論 文 題 名

Reproductive Characteristics of Precocious Male Parr in Salmonids: Morphology, Physiology, and Behavior

(サケ科魚類における早熟雄の繁殖特性：形態、生理、および行動)

本研究は71ページの英文論文で、引用文献97を含み、5章で構成されている。他に参考論文2編が添えられている。

多くのサケ科魚類の雄には、降海または降湖して大型になる「回遊型雄」の他に、河川内で小型のまま成熟する「早熟雄（残留型雄）」が存在する。繁殖において、体サイズの大きな回遊型雄が雌とペアになるために互いに争い、小さな残留型雄は回遊型の産卵時にスニーク（盗み放精）する。すなわち、回遊型および残留型の繁殖特性は、闘争およびスニークというそれぞれの繁殖行動に特殊化するかたちで進化したとみなされている。しかしながら、この仮説はまだ十分に検討されていないことから、本研究は、サケ科魚類における残留型雄の繁殖特性がスニーク行動への特殊化によってどの程度説明できるかを評価することを目的としている。その概要は以下の通りである。

スニーク行動には、小さな体サイズが有利であり、競争形質（例えば、回遊型で見られるような吻長や体高）の寄与はないと予測される。そこで、野外実験によりサクラマス残留型の繁殖行動を観察し、様々な形態形質と繁殖成功度との関係から各形態形質に働く選択圧を評価した。結果は予測に反し、大きな体サイズが有利となるような選択圧が検出された。この選択圧は主に、残留型内の社会的順位に起因していた。一方、体サイズ以外のいずれの形質もスニーク行動に寄与しないことが示された。これらの結果は残留型にかかる性選択圧を世界で初めて示したものである。

精子競争理論から、スニーカーである残留型は回遊型よりも、精巣の発達により多くのエネルギーを配分することが予測される。この予測を検討するため、サクラマス2個

体群（然別湖および朱鞠内湖）の残留型および回遊型について、体組織および精巢の重量とエネルギー含有量（kJ）を測定した。精巢の単位重量当たりエネルギー量は、然別個体群では残留型よりも回遊型の方が低かったが、朱鞠内個体群では二型間の差は認められなかった。また、体組織の単位重量当たりエネルギー量も同様のパターンを示したことから、然別湖回遊型の低い精巢エネルギー含有量は、単に然別湖の不適な餌環境が原因であろうと考えられた。しかしながら、体組織重量およびエネルギー量に対する相対精巢重量およびエネルギー量は、両個体群とも回遊型より残留型の方が大きかった。この研究は、スニーク行動にともなう生じる強い精子競争がサクラマス残留型の精巢へのエネルギー配分に強く影響していることを示し、従来の残留型エネルギー投資の解明に再検討を迫るものである。

残留型による河川内障害物（例えば、岩、倒流木、浅瀬など）の利用は、スニーク行動への適応、すなわち回遊型の攻撃を回避しながら産卵ペアに接近するための行動であると考えられている。しかしながらこれまで、障害物利用の繁殖行動への効果を評価した研究はない。そこでミヤベイワナにおける野外実験、および野外観察データをもとに、障害物利用時、非利用時における残留型の繁殖行動（回遊型および残留型他個体からの被攻撃頻度、スニーク行動の頻度、産卵床までの距離、スニーク成功）を比較、検討した。その結果、産卵ペアまでの距離はブロック区（障害物のある実験区）で有意に短かったが、それ以外の観察項目ではブロック区とコントロール区（障害物のない区）の間に差は見られなかった。さらに野外データにおけるいずれの項目にも障害物利用個体と非利用個体の違いは認められなかった。これらの研究は、障害物が残留雄の繁殖行動に直接強い影響を及ぼさないことを示し、従来のモデルの再検討を迫るものである。

以上のことから、残留型の繁殖特性のうち、体サイズ以外の形態形質に選択が働かないこと、および精巢へのより高いエネルギー配分は、スニーク戦術への適応から導かれる予測と一致するものであり、これらがスニーク戦術への特殊化によって進化したこと、および体サイズに働く選択圧、および障害物利用によって繁殖成功度が影響を受けないことはスニーク戦術への適応からは説明できないことなどを、行動生態学的観点から総合的に考察している。

以上のように本研究では、河川残留型の出現機構を進化的、行動生態学的に明らかにしようとしたものであり、得られた成果は学術的に貴重なものであり、高く評価される。よって審査員一同は、小関右介が博士（農学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと認めた。