

学位論文題名

Evolutionary ecology of life history variation
in the protandrous shrimp *Pandalus latirostris*

(雄性先熟ホッケイエビの生活史変異に関する進化生態学的研究)

学位論文内容の要旨

ほとんどの生物の性は生涯を通して不変である。しかし、体が小さい（若令）時には一方の性での繁殖成功が高く、成長（加令）するにつれて他方の性での繁殖成功が高くなるような場合、一生涯内での性の逆転、すなわち隣接的雌雄同体（性転換）が自然選択において有利になる。タラバエビ科のエビは雄から雌へと性を変える雄性先熟の雌雄同体生物である。このエビの性転換のタイミング（サイズ・年令）は個体間や個体群間、年間で変動することが知られており、古くから進化生態学的説明が試みられてきた。現在、この現象に対してふたつの有力な仮説があるものの、どちらにも明確な証拠はない。さらに、性転換の理論では、雄性先熟生物の大きい雄に進化的メリットはないと考えられており、性転換を遅らせたエビが出現する理由も不明のままである。本研究では、ホッケイエビ（タラバエビ科）の生活史変異が起こる理由を明らかにすることを目的とし、(1) 生活史、(2) 成長と性成熟、(3) 性決定機構、(4) 大型雄の進化的メリットについて調べた。

(1) 生活史変異

ホッケイエビの生活史を調べるために、北海道オホーツク海沿岸の能取湖（海水湖）において、野外調査を4年間行った。能取湖のホッケイエビ個体群はおおよそ3つの年令群から構成されており、その生活史には複数のパターンがみられた。ほとんどの個体は1才で雄として成熟し、2才で雌へ性転換した。しかし、一部には0才で雄になる早熟雄、1才で雌になる早熟雌、1才でも成熟しない遅熟雄、さらに、2才でも性転換しない非性転換雄も存在し、それらの出現率は年間で異なっていた。この

現象は、他のタラバエビ科のエビ個体群で観察された生活史変異によく似ていた。

(2) 成長と性成熟

これまで、タラバエビ科のエビの生活史変異は、エビの性決定機構が原因で引き起こされると考えられてきた。しかし、一般に生物の体サイズは性成熟に関係しているため、成長の年変動が性成熟のタイミングに影響しているかもしれない。

ホッカイエビの成長を野外調査と飼育観察によって調べた。能取湖における本種の成長には明確な季節性がみられ、4月から11月までが成長期だった。成長停滞期は能取湖の結氷期と密接に対応していた。年令・サイズごとの成長率は若令・小型個体ほど大きく、各年令群の成長率は体サイズの増加に応じて徐々に小さくなっていった。1才以上の年成長に、前年までの成長は影響していなかった。各年令群の成長量は年間で大きく変化し、水温が年成長に強く影響していることが示唆された。

飼育によって、1才エビの成長を個体別に約4カ月間、毎日観察した。その結果、脱皮当たりの成長率は脱皮前の体サイズによって決まっており、小さい個体ほど大きく成長した。エビの脱皮は個体間で同調的に起こり、潮位周期との間に相関がみられた。脱皮間隔は成長するにつれて徐々に遅くなっていった。したがって、若令・小型個体ほど性成熟よりも成長に多くのエネルギーを配分しているといえる。

成長と性成熟の関係は飼育実験によって確かめた。室内で家系が明確である（同一母親由来の）幼生をふ化させ、繁殖期までの約4カ月間、餌条件の異なるふたつの実験区で飼育した。頭胸甲長14mmを越えた個体の一部は精子を形成した。成熟度は家系間で異なっており、遺伝的要因の影響が示唆された。したがって、ホッカイエビの0才個体の成熟にはまず成長量が関係し、成熟の個体間変異は遺伝的要因によって生じると考えられる。早熟雄の一部は早熟雌になることから、ホッカイエビの生活史変異の一部には成長と遺伝的要因が関与するといえる。

(3) 性決定機構

過去の研究から、タラバエビ科の性決定機構に関して対立するふたつの有力な仮説が提言されている。ひとつは、性転換のタイミングが個体群構造の変動に応じて変わ

るという環境性決定説である（例：大型・老齢の雌が少なくなると、小型・若令の雌が増加する）。もうひとつは、エビの性転換のタイミングは遺伝的に決まっており、その遺伝子型頻度の変動があたかも環境に応じた性決定のようにみえるという遺伝性決定説である。どちらの説にも明確な証拠はない。

ホッカイエビの性決定機構を野外調査と飼育実験から明らかにした。野外調査は能取湖で11年間行われ、個体群構造（繁殖群の平均サイズ、密度、性比）の年変化と、その時の性転換サイズを調べた。個体群構造は年間で大きく変動していた。繁殖時の性比は著しく雄に偏っていたが、雄が性転換することで、雄と雌の割合は徐々に1：1に近づいた。しかし、繁殖期直前の漁業活動では大型の個体（雌群）だけが漁獲され、個体群の性比は再び雄に偏った。性転換サイズは同年と前年の繁殖群の平均サイズ、さらに前年の性比（雄/雌）に応じて減少していた。すなわち、個体群中に大型の雌（2才）が少なくなることによって、小型の早熟雌（1才）が増加すると推察された。この推察を飼育実験によって検証した。飼育実験は未成熟（0才：通常の場合、翌年に雄として成熟）個体を性比（サイズ比）の異なる環境で飼育し、9カ月後の性相を比較した。実験の結果、雌（大型個体）が存在しなかった実験区でのみ、早熟雌が出現した。したがって、ホッカイエビは明らかに個体群構造（環境）を評価して自分の性を決定しているといえる。しかし、飼育個体の中には環境を評価できない個体も存在し、環境への応答には個体差がみられた。

この結果は、これまでの環境性決定説を証明したと同時に、遺伝性決定説をも支持するものである。すなわち、環境を評価するエビの性決定機構が遺伝的に決定されていれば、個体群構造の変動が大きくなるにつれ、環境性決定を行える個体が有利になるだろう。この時、遺伝性決定説のロジックは満たされることになる。ホッカイエビの個体群構造の変動は漁業活動によってもたらされており、エビの進化的応答が漁獲によって引き起こされている可能性が示唆される。

(4) 大型雄の進化的メリット

ほとんどの性転換現象はサイズ有利性（体長ともに変化する繁殖成功）モデルで説明することができる。このモデルでは、雄性先熟生物の雄は、雌として十分な大きさ

に達した時点ですぐに性転換することを予測している。しかし、野外では性転換を遅らせた大型の雄がしばしば観察される。雄性先熟生物においてサイズに応じた雄の繁殖成功を調べた例は非常に少ない。

ホッカイエビ個体群にみられる非性転換雄の繁殖成功を調べるために、野外観察と室内実験を行った。野外観察の結果、複数の雄が一匹の雌を巡って交尾順位を争うことが明らかになった。室内実験において様々な大きさの雄と雌をペアにし、交尾成功をペア間で比較した。その結果、小さな雄でも大きな雄と同様に雌を受精させることができた。しかし、複数の雄に一匹の雌を争わせた場合、大型の雄ほど受精確率を増加させていた。したがって、雄の繁殖成功はサイズに応じて増加するといえ、これまでの研究では雄のサイズ有利性を過小評価している可能性が示唆された。

<結論>

ホッカイエビの生活史の年変異は成長と個体群構造の年変動、すなわち、後天的な要因によって引き起こされていた。また、たとえ同じ環境条件でも、生活史は個体間で異なっていたことから、遺伝的要因もまた生活史変異に関与していると考えられる。したがって、ホッカイエビの生活史は遺伝的に異なっており、後天的な要因が影響することで、多様な生活史パターンが個体群内に生じると推察される。性転換を遅らせる大型の雄には進化的メリットがあり、性転換のタイミングの変動は適応的なものであるといえる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 中 尾 繁
副 査 教 授 菅 野 泰 次
副 査 助 教 授 五 嶋 聖 治

学 位 論 文 題 名

Evolutionary ecology of life history variation in the protandrous shrimp *Pandalus latirostris*

(雄性先熟ホッケイエビの生活史変異に関する進化生態学的研究)

本論文は雄性先熟の雌雄同体種であるホッケイエビにみられる生活史変異の実態とそれが生ずる理由について成長と性決定機構を野外調査と室内実験から検討している。4章から構成されており、その概要は以下の通りである。

(1) 生活史変異

北海道オホーツク海沿岸の能取湖のホッケイエビ個体群はおおよそ3つの年令群から構成されており、ほとんどの個体は1才で雄として成熟し、2才で雌へ性転換した。しかし、一部には0才で雄になる早熟雄、1才で雌になる早熟雌、1才でも成熟しない遅熟雄、さらに2才でも性転換しない非性転換雄も存在し、それらの出現率は年間で異なっていた。

(2) 成長と性成熟

本種の成長には明確な季節性がみられ、4月から11月までが成長期、12月から3月までが成長停滞期であった。年令・サイズごとの成長率は若令・小型個体ほど大きく、また若令・小型個体ほど性成熟よりも成長に多くのエネルギーを配分している。ホッケイエビの0才個体の成熟にはまず成長量が関係し、成熟の個体間変異は遺伝的要因によって生じると考えられる。早熟雄の一部は早熟雌になることから、ホッケイエビの生活史変異の一部には成長と遺伝的要因が関与するといえる。

(3) 性決定機構

ホッケイエビの性決定機構を野外調査と飼育実験から明らかにした。ホッケイエビは明らかに個体群構造（繁殖群の平均サイズ、密度、性比）を評価して自分の性を決定している。しかし、飼育個体の中には個体群構造（環境）を評価できない個

体も存在し、環境への応答には個体差がみられた。この結果は環境を評価するエビの性決定機構が遺伝的に決定されていれば個体群構造の変動が大きくなるにつれ、環境性決定を行える個体が有利になるだろうから、本種の性決定機構には遺伝的性決定と同時に環境性決定の2つが関与していると言える。ホッカイエビの個体群構造の変動は漁業活動によってもたらされており、エビの性決定における進化的応答が漁獲によって引き起こされている可能性が示唆される。

(4) 大型雄の進化的メリット

野外では性転換を遅らせた大型の雄がしばしば観察される。この非性転換雄の繁殖成功を調べた結果、大型の雄ほど受精確率を増加させており、雄サイズ有利性が明らかとなった。

ホッカイエビの生活史変異は成長と個体群構造の変動、すなわち、後天的な要因によって引き起こされているが、同じ環境条件でも、生活史は個体間で異なっていたことから、遺伝的要因もまた生活史変異に関与していると考えられる。したがって、ホッカイエビの生活史は遺伝的に異なっており、後天的な要因が影響することで多様な生活史変異が個体群内に生じると推測される。漁獲圧の性決定に対する具体的証明と漁獲量に対する提言のための科学的データや早熟雄が早熟雌になる一連の過程の証明など残された課題であるが、ホッカイエビの生活史変異が生ずる理由について環境適応と遺伝的プログラミングの両側面から明らかにした本論文の内容は高く評価されるもので博士（水産科学）の学位を授与される資格のあるものと判定した。