

学 位 論 文 題 名

Sexual differences in life history traits
of masu salmon (*Oncorhynchus masou*)
in Shumarinai Lake system, northern Hokkaido, Japan

(朱鞠内湖水系に生息するサクラマスにおける生活史形質の性差)

学位論文内容の要旨

(1) 同一種または同一個体群内において、体サイズの性的二型 (**Sexual Size Dimorphism**, 一般的に SSD と呼ばれる) や性特異的な死亡率などの生活史形質にしばしば性差が認められる。近年、さまざまな分類群において、これらの性差は性特異的な選択 (sex-specific selection) によって進化してきたことが示唆されている。サケ科魚類においても成熟時の形態や体サイズをはじめとして、いくつかの生活史形質に性差が報告されているものの、進化生態学的な見地からの研究は少ない。そこで本研究では朱鞠内湖（北海道北部の人造湖）水系に生息するサクラマス (*Oncorhynchus masou*) の生活史パターン、スモルト化及び回遊型の生活史形質（摂餌活性、死亡率及び親魚サイズ）における性差を調査し、その究極要因を考察した。

(2) 朱鞠内湖水系において、メスでは降湖型（回遊型）のみが、オスには降湖型と河川型の両方が出現した。降湖型の成熟齢はメスで 2+ または 3+, オスでは 1+ から 3+ であった。また、河川型オスのそれは 0+ から 2+ の間であった。降湖型の体サイズ（平均尾叉長）は、メスで約 350mm, オスでは約 290mm であり、河川型オスは約 135mm であった。すなわち、多くの降湖型個体群と同様に、本水系に生息するサクラマスには、1 回繁殖性の“大きな”回遊型雌雄と多数回繁殖性の“小さな”河川型オスが出現することが明らかとなった。しかしながら、以下の湖特有のライフサイクルも見られた。1 つは、スモルト化する以前に湖内へ移動するパーの存在であり、もう 1 つは、スモルト化した年に成熟し河川に遡上するオス、いわゆるジャックの存在である。

(3) 本水系産の野生親魚から得た卵と精子を人工交配し、その子孫を飼育環境下において個体の成長と生活史分岐の関係を調べた。メスでは生活 1 年目 (0+) の夏以降、ポテンシャル 1+ スモルト（1+ の春にスモルト化した個体）の平均尾叉長は、ポテンシャル 1+ パー（1+ の春にスモルト化せず、パーだった個体）より常に大きかった。オスにおいては、生活 1 年目の春季に最も良好な成長を示した個体が 0+ 河川型成熟オスとなった。生活 1 年目の夏以降はポテンシャル 1+ スモルトが最も高い成長率を示し、ポテンシャル 1+ 河川型成熟オス（1+ 秋に河川型成熟オスになった個体）とポテンシャル 1+ パー（1+ 秋までパーで

あった個体)より平均尾叉長は常に大きかった。また、生活1年目の秋では、ポテンシャル1+河川型成熟オスの平均尾叉長はポテンシャル1+パーより大きかった。これらの結果は、降海型サクラマスでの報告と類似していることから、朱鞠内サクラマスにおける個体の成長と生活史分岐の関係は、降海型のそれと同様であると考えられた。さらに、メスにおける高いスモルト化率は、メスがオスより成長率が高いことおよびメスの方がスモルト化の臨界サイズが小さいことに起因することが示唆された。

(4) 本水系で捕獲した0+魚(0+河川型成熟オスを除く)を用いた飼育実験において、1+スモルト化率は有意にメスの方が高かったが、生活1年目の秋(0+秋)におけるポテンシャル1+スモルトの平均尾叉長に性差はなかった。しかし、ロジスティック回帰分析から、0+秋時点での体長が大きいほどスモルト化率が高く、また、0+秋時点で同じサイズなら、オスよりメスにおいてスモルト化率が高いことが明らかとなった。これらの結果から、メスの方がよりスモルト化しやすいという、“性特異的な幼魚サイズ依存のスモルト化”の存在が示唆された。また、この性差は1+スモルトの性比をメスに偏らせる1つの要因と考えられた。

(5) 近縁種ギンザケにおけるいくつかの個体群と同様に、湖内回遊中の摂餌活性と死亡率がメスでより高く、また回帰親魚の体サイズがメスの方が大きいかどうかを朱鞠内湖産サクラマスの回遊型において検証した。回遊中に遊漁によって釣獲された魚の性比はスモルトのそれよりメスに偏っていた。これは、湖内回遊中においてメスの方がより活発に摂餌していることを示唆する。スモルトと回帰親魚の性比は有意に異なっており、スモルトの方がメスに偏っていた。このことは、湖内回遊中の死亡率はメスの方が高いことを示している。また、メスの親魚サイズはオスより有意に大きかった。活発な摂餌行動は高成長をもたらすと同時に、より強い釣獲圧を被るなどのコストを伴うことから、メスの高い死亡率とメスにバイアスしたSSDが生じたものと考えられた。

(6) 朱鞠内湖の流入河川におけるサンプリングの結果から、回遊型親魚(回帰親魚)の密度が非常に低いと考えられた。このような繁殖場では、大きなメスほど繁殖成功に対して有利になる卵数選択(fecundity selection)が主に働く。一方、回遊型オスにおいてはオス間競争が緩和されるため、大きな体サイズが有利になるような性選択(sexual selection)の働きは弱くなると考えられる。また、一般的に体サイズの小さい河川型オスの受精成功は回遊型オスと比べると小さいが、それでもかなりの受精成功を収める例が大西洋サケ(*Salmo salar*)などのサケ科魚類で報告されている。これらを総合的に考慮すると、朱鞠内湖水系におけるサクラマスにおいては雌雄とも繁殖成功には大きな体サイズが有利(selection for large body size)になるが、その選択圧はメスにおいてより強く働いていることが示唆された。この“性特異的な繁殖時の選択圧”が、朱鞠内湖水系のサクラマスで見られた生活史形質(生活史パタン、スモルト化及び回遊型の生活史形質)における性差の進化および維持に関与している可能性について論議した。

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 齋 藤 隆

副 査 助教授 綿 貫 豊

学 位 論 文 題 名

Sexual differences in life history traits of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in Shumarinai Lake system, northern Hokkaido, Japan

(朱鞠内湖水系に生息するサクラマスにおける生活史形質の性差)

本研究は81ページの英文論文で、引用文献63を含み、6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。

同一種または同一個体群内において、体サイズの性的二型（SSD と呼ばれる）や性特異的な死亡率などの生活史形質にしばしば性差が認められる。近年、さまざまな分類群において、これらの性差は性特異的な選択によって進化してきたことが示唆されている。サケ科魚類においても成熟時の形態や体サイズをはじめとして、いくつかの生活史形質に性差が報告されているものの、進化生態学的な見地からの研究は少ない。そこで本研究では朱鞠内湖（北海道北部の人造湖）水系に生息するサクラマス（*Oncorhynchus masou*）の生活史パターン、スモルト化及び回遊型の生活史形質（摂餌活性、死亡率及び親魚サイズ）における性差を調査し、その究極要因を考察した。

朱鞠内湖水系において、メスでは降湖型（回遊型）のみが、オスには降湖型と河川型の両方が出現した。すなわち、多くの降海型個体群と同様に、本水系に生息するサクラマスには、1回繁殖性の“大きな”回遊型雌雄と多数回繁殖性の“小さな”河川型オスが出現することが明らかとなった。また、スモルト化する以前に湖内へ移動するペアと、スモルト化した年に成熟し河川に遡上するオス（ジャック）の存在も明らかとなった。

本水系産の野生親魚から得た卵と精子を人工交配し、飼育環境下において個体の成長と生活史分岐の関係を調べた。メスでは生活1年目(0+)の夏以降、ポテンシャル1+スモルト(1+の春にスモルト化した個体)の平均尾叉長は、ポテンシャル1+パー(1+の春にスモルト化せず、パーだった個体)より常に大きかった。オスにおいては、生活1年目の春季に

最も良好な成長を示した個体が 0+河川型成熟オスとなった。生活 1 年目の夏以降はポテンシャル 1+スモルトが最も高い成長率を示し、ポテンシャル 1+河川型成熟オス（1+秋に河川型成熟オスになった個体）とポテンシャル 1+パー（1+秋までパーであった個体）より平均尾叉長は常に大きかった。また、生活 1 年目の秋では、ポテンシャル 1+河川型成熟オスの平均尾叉長はポテンシャル 1+パーより大きかった。これらの結果から、朱鞠内サクラマスにおける個体の成長と生活史分岐の関係は、降海型のそれと同様であると考えられた。さらに、メスにおける高いスモルト化率は、メスがオスより成長率が高いことおよびメスの方がスモルト化の臨界サイズが小さいことに起因することが示唆された。

本水系で捕獲した 0+魚（0+河川型成熟オスを除く）を用いた飼育実験において、1+スモルト化率は有意にメスの方が高かったが、生活 1 年目の秋（0+秋）におけるポテンシャル 1+スモルトの平均尾叉長に性差はなかった。しかし、ロジスティック回帰分析から、0+秋時点での体長が大きいほどスモルト化率が高く、また、0+秋時点で同じサイズなら、オスよりメスにおいてスモルト化率が高いことが明らかとなった。これらの結果から、メスの方がよりスモルト化しやすいという、“性特異的な幼魚サイズ依存のスモルト化”の存在が示唆された。

湖内回遊中の摂餌活性と死亡率がメスでより高く、また回帰親魚の体サイズがメスの方が大きいかどうかを回遊型において検証した。回遊中に遊漁によって釣獲された魚の性比はスモルトのそれよりメスに偏っていた。このことから、湖内回遊中においてメスの方がより活発に摂餌していることが示唆された。スモルトと回帰親魚の性比は有意に異なっており、スモルトの方がメスに偏っていた。このことから、湖内回遊中の死亡率はメスの方が高いことが示された。また、メスの親魚サイズはオスより有意に大きかった。活発な摂餌行動は高成長をもたらすと同時に、より強い釣獲圧を被るなどのコストを伴うことから、メスの高い死亡率と大きな体サイズが生じたものと考えられた。

朱鞠内湖水系におけるサクラマスにおいては雌雄とも繁殖成功には大きな体サイズが有利になるが、その選択圧はメスにおいてより強く働いていることが示唆された。この“性特異的な繁殖時の選択圧”が、朱鞠内湖水系のサクラマスで見られた生活史形質における性差の進化および維持に関与している可能性について論議した。

以上のように本研究では、朱鞠内湖水系におけるサクラマスの性差を進化的、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、その保全のための基礎資料としても高く評価される。よって審査員一同は、玉手剛が博士（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。