

学位論文題名

Reproductive behaviours and fertilization success of alternative life history phenotypes in male masu salmon

(サクラマス・オスにおける代替生活史型の繁殖行動と受精成功に関する研究)

学位論文内容の要旨

さまざまな動物において、ひとつの性内にみられる代替繁殖形質が知られている。その顕著な例として、スニーカーおよびファイターとよばれるオスにおける繁殖形質の二型がある。これらの二型の繁殖行動については、サケ科魚類において特によく調べられてきた。サクラマス (*Oncorhynchus masou*) を含むいくつかのサケ科魚類において、メスはすべて回遊型であるが、オスは大型で二次性徴の発達した回遊型と小型で早熟な河川残留型の2つの生活史型があり、これらの二型はそれぞれ体サイズに合わせた異なる代替繁殖行動を用いることが知られている。産卵行動中、優位な回遊型はメスとペアとなり(ペアオス)、劣位の回遊型と残留型オスを攻撃し彼らの繁殖を妨害する(ファイター戦術)。一方、残留型は回遊型の攻撃を避けスニーク放精によって卵を受精させようとする戦術を採用する(スニーカー戦術)。

こうした繁殖行動によって両生活史型がそれぞれどの程度の繁殖成功を得るかは、これらの生活史型や代替繁殖行動の進化を考える上で重要である。これまでサケ科魚類の代替繁殖形質による集団レベル、個体レベルの遺伝学的解析を用いた繁殖成功についていくつか報告がなされている。しかし、両繁殖形質が繁殖集団において示す行動の観察と遺伝学的解析を用いた繁殖成功(父性判定)を同時に扱った研究は少なく、各個体が繁殖中に示す行動がいかに繁殖成功に結びついているかは未解明の点が多い。そこで本研究では、サクラマスの繁殖行動データと遺伝的な繁殖成功データ(父性解析)を組み合わせることにより、(1)回遊型の残留型に対する攻撃行動がいかに両型の繁殖成功に影響するか、(2)残留型の繁殖成功にスニークのタイミングと体サイズがどのような影響を与えるか、および(3)残留型による食卵行動が繁殖成功とどのような関係にあるか、を明らかにすることを目的とした。

得られた主な結果は以下の通りである。

(1)回遊型ペアオスがスニーカーを攻撃する強度、頻度は種によってさまざまであり、ある種においてはスニーカーの繁殖への参加をほとんど妨害しない場合がある。サクラマスの回遊型においてもスニーカーを追い払う頻度や強さは個体間もしくは繁殖集団間でさまざまである。回遊型にとって残留型によるスニーク放精は自らの受精成功を減少させる大きな要因となる。回遊型にとって攻撃行動はエネルギーの消費、繁殖行動の中断などのコストになると考えられるので、回遊型は(ベネフィット(受精成功率)−コスト)が最大になるように振る舞うと予想される。相対的に大きな体サイズ(精子の相対量)の残留型は大きな受精率の減少をもたらす可能性があるため、回遊型は相対的に大きな残留型をより高頻度で攻撃すると予想される。そこで、苫小牧研究林にある人工水路において、回

遊型から残留型への攻撃行動と産卵行動の観察および遺伝的解析を用いた父性判定による繁殖成功率推定を行った。回遊型オスと残留型オスの相対的な体サイズを変えて、回遊型雌雄のペア、残留型オス1尾を水路に導入した。回遊型の攻撃行動の頻度と残留型および回遊型の体サイズには有意な関係はみられなかった。残留型がペアの放精・放卵中にスニークしても残留型の繁殖成功率は非常に低く（平均 2.64%）、またこの繁殖成功率と攻撃行動との間に有意な関係は認められなかった。回遊型の攻撃頻度は、メスの産卵行動（求愛など）の頻度および、残留型のスニークしようとする頻度（産卵床へ突入する頻度）とともに増加していた。これらのことから、回遊型の攻撃頻度には残留型が産卵床へ近づくなどの干渉頻度が影響していたと考えられた。回遊型による攻撃頻度は低いにもかかわらず残留型の受精率が低いいため、より激しく攻撃することの利益が小さいことが示唆された。

(2) これまで、残留型の繁殖成功に与えるいくつかの要因が報告されてきた。繁殖行動および繁殖成功は繁殖集団の構成や繁殖集団における個体の地位に強く影響されると考えられる。しかし、繁殖行動と親子判定に基づく繁殖成功を同時に扱った研究は少なく、繁殖集団における地位や個体の行動が繁殖成功に与える影響は十分に解明されていなかった。そこで、然別湖とその流入河川に生息する降湖型サクラマス¹の繁殖集団において、残留型の繁殖行動と繁殖成功の関係を分析することにより、どのような行動が繁殖成功に影響を与えるかを調べた。その結果、繁殖集団における残留型間の個体の順位がスニークの成否に影響していたが、そのスニークのタイミング（メス放卵からの時間差）には影響していなかった。しかし、スニークのタイミングが残留型の繁殖成功に影響しており、ペアの産卵とほぼ同時に放精することが重要であることが示唆された。また、残留型とペアオス（回遊型）の相対的な体サイズの大きさが繁殖成功の相対的な大きさに影響していることが示唆された。これらが個体の繁殖成功（結果として個体の適応度）のばらつきをもたらすと考えられ、生活史二型と代替繁殖戦略の進化を考察する上で重要な知見をもたらした。

(3) フィリアルカニバリズム（親による子供食い）は多くの動物、とくに魚類に多く見られる行動である。フィリアルカニバリズムには、卵など質の高いエネルギーを得ることにより将来の適応度を高める利益と、その時点での自分の子供を減らしてしまう損失をとらなう。適応度を最大にするためにはオスは自分の繁殖成功（父性）に伴って食卵行動を変化させる必要がある。産卵行動中のサクラマスにおいて、食卵行動は残留型のみみられる。また、オス親による子の保護行動がないため食卵行動と繁殖成功の関係は複雑ではない。そこで、野外の繁殖集団（然別湖個体群）において残留型の食卵行動と繁殖成功がどのように関係しているか調べた。また、体サイズ、個体の順位および競争者の数といった繁殖集団の構成が食卵行動に与える影響についても分析した。17繁殖集団中13集団で、さらに産卵集団に参加した72尾の残留型のうち18尾が食卵行動を示した。これらの残留型は、スニークによる受精成功率とは無関係に食卵行動を示した。また、数尾の残留型は40–60%という高い繁殖成功を達成したにもかかわらず食卵行動を示した。食卵行動はスニークしようとするタイミングが影響しており、スニークするタイミングが遅れるほど食卵行動を示さない傾向にあった。体サイズ、個体の順位、および競争者の数が食卵行動に与える影響はみられなかった。食卵行動を示した残留型の胃内容に含まれていた卵の数は1–8個であった。これらの結果はそれまでサケ科魚類で一般的に考えられていた、食卵行動が放精に失敗した残留型と繁殖に無関係な未成熟個体によって行われる行動ではなく、サクラマスにおいては高い繁殖成功を得た残留型によってもなされることが示された。また、このような繁殖成功とは関係のない機会的な食卵行動は、残留型にとって食卵行動に伴うコストが相対的に小さいことを示唆する。

以上の結果に基づき、繁殖システムにおける代替繁殖形質および生活史二型において、それぞれがその時に応じてとる行動がいかに適応度の増減につながり、それがどのように代替繁殖形質の進化につながるかを総合的に論議した。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 齊 藤 隆
副 査 教 授 上 田 宏
副 査 教 授 後 藤 晃 (北方生物圏フィールド
科学センター)
副 査 名誉教授 前 川 光 司

学位論文題名

Reproductive behaviours and fertilization success of alternative life history phenotypes in male masu salmon

(サクラマス・オスにおける代替生活史型の繁殖行動と受精成功に関する研究)

さまざまな動物において、ひとつの性内に代替繁殖形質がみられることが知られている。その顕著な例として、スニーカーおよびファイターとよばれるオスにおける繁殖形質の二型が知られている。サケ科魚類においても、大型で二次性徴の発達した回遊型オス（ファイター）と小型で早熟な河川残留型オス（スニーカー）の2つの生活史型があり、これら両生活史型がどの程度の繁殖成功を得るかはこれらの生活史型や代替繁殖行動の進化を考える上で必須の問題である。しかし、両生活史形質が繁殖集団において示す行動の観察と遺伝学的手法による繁殖成功（父性解析）の計測を同時に行った研究は少なく、繁殖行動および各個体が繁殖中に示す行動がいかに繁殖成功に結びついているかは未解明の点が多かった。本学位論文は、サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の繁殖行動データと父性解析を組み合わせることにより、オス2型の繁殖行動と繁殖成功の関係を明らかにすると共に、個体の適応度の変異が生じる行動学的要因に関する仮説を提案したもので、高く評価できる。さらにこの仮説はサケ科魚類に広く適用できるものであり行動生態学に対する貢献も大きい。

個々の内容についても重要な発見がなされている。申請者は、まず残留型がペアの放精・放卵中にスニークに成功しても残留型の受精成功率は非常に低く、また受精成功率と攻撃行動との間に有意な関係は認められないことを明らかにし、オス2型の相対的な体の大きさの差によって降海型が攻撃行動を変化させるとした従来の仮説が支持されないことを示す一方、残留型の受精率が低いため、回遊型にとって激しく攻撃することの利益が小さいことが攻撃行動を変化させないという新しい仮説を提案した。

また、申請者は、繁殖集団における残留型間の個体の順位が産卵床への突入の成否には影響していたが、残留型の繁殖成功に深く関わる突入のタイミング（メス放卵からの時間差）には影響しなかったこと明らかにした。これはサケ科魚類で初めての発見である。ま

た、これらが個体の繁殖成功（結果として個体の適応度）の変異をもたらすことを示したことも新知見である。

さらに、申請者は繁殖に参加した残留型においてメスの放卵直後に食卵する個体がいることを明らかにし、さらに高い繁殖成功を得た残留型も食卵することを発見した。これらの発見はサケ科魚類では初めての発見である。このような繁殖成功とは関係のない食卵行動は、食卵行動に伴うコストが相対的に小さいことを示唆した。

これらの研究は、繁殖システムにおける代替繁殖形質の進化および生活史二型が採用する行動がいかに適応度の増減につながるかについて考察する際に、より深い理解を与えることができると評価できる。

審査委員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院博士課程における研鑽や修得単位などもあわせ、申請者が博士（環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。