



Title	ヤツメウナギの繁殖生態：乱婚におけるオスの造巢行動とメスの配偶者選択に着目して〔論文内容及び審査の要旨〕
Author(s)	山崎, 千登勢
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(環境科学)
Dissertation Number	乙第7048号
Issue Date	2018-03-22
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/70407
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/
Type	doctoral thesis
File Information	Chitose_Yamazaki_abstract.pdf, 論文内容の要旨



学 位 論 文 内 容 の 要 旨

博士（環境科学）

氏 名 山 崎 千 登 勢

学 位 論 文 題 名

ヤツメウナギの繁殖生態：乱婚におけるオスの造巢行動とメスの配偶者選択に着目して

(Reproductive ecology of promiscuous lampreys focusing on
male nest-building behavior and female mate choice)

魚類は、現在3万種以上が記載されており、脊椎動物の種数のうち半分以上を占める。種の多様性と同様に、繁殖システムも非常に変化に富んでいる。これは魚類の性の様式や卵の受精方法、成熟体サイズなどが他の分類群より変異が高く、それに付随して、二次性徴形質や子の保護などの行動に性選択が加わることで、多様な繁殖システムが維持されているためかもしれない。このため、魚類は性選択や配偶様式の進化を調べる良い材料としてこれまで精力的に研究が行われてきた。

魚類あるいは脊椎動物の最も祖先的な生物のひとつであるヤツメウナギ類は珍しい繁殖様式を持っている。ヤツメウナギはひとつの産卵場所に複数のオスとメスが集まる典型的な乱婚タイプであるが、放卵・放精は基本的にペアで行われる。相手を変えながら多い時には100回以上もこのようなペア産卵を繰り返す。つまり、ヤツメウナギは一夫一妻と乱婚の両方の特徴を合わせ持っていると考えることができる。また、通常の魚類はオスかメスのどちらか一方の性のみが産卵のための巣を作るが、ヤツメウナギでは雌雄が共に河床の石を運んで産卵床を作る。さらに、複数のオスが一見協同しているかのように同じ産卵床を掘る。石を運び産卵床を作る作業は労力的・時間的なコストがかかると考えられるため、オスは造巢に参加せずメスとの交配に集中した方が適応的であるように考えられる。

そこで本論文では、乱婚で集団産卵を行うヤツメウナギのオスがなぜ一見協力的ともとれる造巢行動を行うのか、実験水槽を用いた詳細な行動観察により明らかにした。まず、蛍光標識で個体識別を行い、高画質のビデオカメラを用いて詳細な繁殖行動を記載した。次に、造巢行動を積極的に行うオスほど繁殖成功が高くなると予測し、石運びの回数とメスとの交配の関係性を調べた。最後に、メスの配偶者選択の視点からメスが交配を拒否する際の要因を明らかにした。

複数の個体が入り混じって産卵を行う乱婚性の繁殖システムは、個体の行動を追跡するのが困難なため個体レベルの行動観察はあまり行われていない。一生を河川で過ごす非寄生性タイプであるシベリアヤツメは小型であり（13-17cm）、実験水槽下でも容易に産卵行動を行ってくれる。そこでオスメス比が1：1および3：1の実験区を設け、詳細な行動観察を行った。産卵は従来言われていたようなオスがメスに巻き付くペア産卵であり、この産卵行動を1匹のメスが50回以上繰り返していた。しかし、驚いたことに、こういった産卵行動のうち平均して65%は卵を出していない“疑似交配”であった。複数のオスを選択できる3：1の実験において疑似産卵の頻度が高かったた

め、メスが産卵を調節している可能性が示唆された。一方、1 : 1でも疑似産卵は行われており、かつ、オスとメスの体サイズ比によっても疑似産卵頻度が異なることから、何らかの物理的な要因によってメスが連続して放卵できないことも明らかとなった。さらに、従来言われていたペア産卵だけでなく、ペア以外のオスが産卵の瞬間にメスに巻き付くスニーク行動も観察された。

次に、より野外に近い状態での産卵行動を調べるために、実験水槽にオス15匹、メス15匹を入れてシベリアヤツメに自由に産卵をさせた。各個体の背部に蛍光塗料を皮下注射し、個体識別を行った。全ての繁殖行動をビデオに記録し、個体レベルの分析に用いた。オスの石運び行動には物理的・時間的なコストがかかると考えられるために、何らかの見返りがないとこのような行動は維持されない。したがって、石運び行動が多いオスほどメスとの交配成功が高くなると予測した。30個体全てが繁殖行動に参加したが、オスの石運び行動は個体ごとに大きく異なっていた（石運び回数：7-682回）。予測どおり、石運び回数が多いオスほど産卵回数も総交配回数（産卵回数+疑似交配回数）も多かった。一方、攻撃行動や移動行動など個体の活動性を示す指標では、総交配回数と正の相関が認められたが、産卵回数とは有意な関係性がなかった。したがって、積極的な石運び行動は、繁殖への参加機会とは独立に繁殖成功を増加させることが明らかとなった。

そこで、メスがオスの石運び行動を評価して産卵を調整しているという仮説を立て、メスの配偶者選択について検討した。メスは疑似産卵以外にもオスがメスに巻き付いた後に交配行動を中止する交配拒否という行動をとった。どのような場合に交配拒否を行うかを調べたところ、交配直前のペアオスの石運び回数が少ないほど拒否を行う傾向があった。さらに、ペアオスとの過去の交配回数が多いほど、拒否していた。これは、石運び行動を配偶者選択の基準にしている一方で、同じオスとの多数回の交配を避けていると解釈できる。石運び行動はオスの遺伝的な質（Good gene）を反映しているかもしれないが、そういった個体が必ずしも遺伝的な相性が良いとは限らない（Genetic compatibility）。したがって、乱婚性のヤツメウナギは優良遺伝子と遺伝的相性の双方を補償できる両掛け（Bet-heading）戦略を採用しているのかもしれない。

以上の結果を総合してヤツメウナギ類の特徴的な繁殖行動を考察する。複数のオスによる造巢は協力行動ではなく、メスへのアピールである可能性が考えられた。さらに、石運び行動は産卵後も続き、多くの卵が産卵床の外へ流出していた。このことから卵保護としての産卵床の機能は制限されていることが示唆される。また、オスが最初に産卵床を掘り始め、ある程度の個体が集まってきたらメスが参加する。したがって、ヤツメウナギの産卵床は多数のオスが集団で自己の石運び能力をアピールするアリーナのような役割を担っていると考えられる。繁殖成功度の偏り方などの相違点はあるものの、一部の鳥類でよく知られているレック（集団お見合い）に似た繁殖システムなのかもしれない。

本研究は、多種多様な魚類の繁殖行動に新たなレパトリーを追加した。また、これまで観察例が少なかった集団産卵における個体レベルの繁殖成功を明らかにし、乱婚といえどもランダムに交配が行われているわけではなく、メスによる配偶者選択があることを示唆した。今後は産卵床の機能を明らかにし、レック様繁殖仮説についてさらに掘り下げる必要がある。