HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	ヤツメウナギの繁殖生態 ： 乱婚におけるオスの造巣行動とメスの配偶者選択に着目して［全文の要約］
Author(s)	山﨑, 千登勢
Description	この博士論文全文の閲覧方法については、以下のサイトをご参照ください。 https://www.lib.hokudai.ac.jp/dissertations/copy-guides/
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/2115/70408
Type	doctoral thesis
File Information	Chitose_Yamazaki_summary.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

学位論文内容の要約

博士（環境科学）　　氏名　山﨑千登勢

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巣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。魚類の繁殖生態に関する研究の多くは、派手な二次性徴や特徴的な配偶行動を示し、ペア産卵あるいは少数個体で産卵を行う種を中心として行われてきた。一方、多くの魚類では多数の雌雄が 1 ヶ所に集合するグループ産卵を行うが、このような乱婚のシステムについてはあまり注目されてこなかった。これは多数の個体が入り混じる乱婚においては個体レベルでの行動追跡が難しいことや、グループ産卵を行う多くの種では二次性徴などの特徴的な形質がみられないことが原因だと考えられる。しかし、乱婚を行う生物の多くは複数の相手と交配をするため、繁殖機会が多く複雑な性選択が働いている可能性がある。

ヤツメウナギ類（Petromyzontiformes）は乱婚における性選択を調べるのに適している。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り、交配を繰り返す典型的な乱婚である。放卵・放精は基本的にペアで行われるが、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。この造巣行動は労力的・時間的なコストがかかると考えられるため、オスは造巣に参加せずメスとの交配に集中した方が適応的である。しかし、オスの造巣はヤツメウナギ類において普遍的な行動であるため、繁殖における何らかの利益があると考えられる。さらに、オスでは攻撃行動やスニーキング行動、メスでは交配拒否や卵を放出しない“擬似交配”など、性選択に関係しそうな多様な繁殖行動を示す。また、非寄生性である小型のヤツメウナギは実験水槽で容易に産卵を行うため、個体レベルでの詳細な観察が可能である。そこで本論文では、非寄生性のシベリアヤツメの繁殖生態を個体レベルで明らかにし、乱婚における交配パターンと性選択の関係性を考察した。蛍光標識で個体識別を行い、オスの造巣行動とメスの交配行動、そして繁殖成功に着目し各種の室内実験を行った。

第 2 章では、オスの体サイズや個体数を操作することで、メスの擬似交配の頻度に変化があるかを調べた。シベリアヤツメのメスは、選択的とも考えられる擬似交配を頻繁に行う。そこで、オスの密度を操作し、潜在的な配偶者が多い実験区（オス 3 匹、メス 1 匹）と配偶者の選択肢がない実験区（雌雄 1 匹ずつ）でメスの行動を観察し、配偶者の選択肢が多い実験区ほど擬似交配の頻度が高くなると予測した。また、オスの体サイズや交配の順番といった物理的要因も擬似産卵の頻度に影響すると予測されるため、メスの配偶者選択と体サイズなどの物理的要因の両方の影響を評価した。

実験の結果、1 個体のメスが平均して 50 回以上も交配行動を繰り返していたが、このうち約 65%は卵を出していない擬似交配であった。複数のオスを選択できる実験区において擬似交配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、選択肢のない実験区でも擬似交配は行われており、かつ、オスとメスの体サイズ比によっても擬似交配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放卵できないことも明らかとなった。

第 3 章と第 4 章では、より乱婚に近い状況を再現するために、個体識別を行なったオス

15 匹、メス 15 匹を実験水槽に入れて自由に産卵をさせ、詳細な配偶行動と繁殖成功を検討した。

第 3 章では、オスの造巣行動と繁殖成功に着目し解析を行った。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。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＋擬似交配回数）も多かった。一方、攻撃行動といった活動性や雄間競争を示す指標では、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、単純な活動性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。また、オスの攻撃行動が性選択を駆動していないことが示唆された。

第 4 章では、メスの交配拒否と擬似交配に着目し、メスの配偶者選択について解析を行った。第 3 章の結果では、活発な造巣者ほど繁殖成功が高かったが、雄間の造巣行動の多寡に比べて、繁殖成功の偏りはそれほど顕著ではなかった。メスがオスの造巣行動のみを基準に配偶者を選んでいるなら、活発な造巣者に繁殖成功がより偏るはずである。そこで、メスは行動形質から優良なオスを選んでいる一方で、遺伝的な不一致などの事前に予測できないリスクを回避するために、新たなオスとの交配を選択していると予測した。

解析の結果、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、交配を拒否していた。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（Genetic compatibility）とは限らない。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取り戦略を採用しているのかもしれない。

第 5 章では、以上の結果を総合してヤツメウナギ類の性選択について考察した。まず、

メスはオスの石運び行動を基準に交配相手を選んでいた。また、自身の体サイズに応じた相手の相対サイズも重要であった。さらに、質の高いオスだけでなく多様な相手と交配を行っていた。これまでの性選択の研究では、優良な形質に基づいた方向性選択、同類交配など自分の好みに基づいた選択、多くの相手と交配して子孫の多様性を高める選択、とそれぞれが個別に検証されてきた。しかし、ヤツメウナギのように多くの繁殖機会がある乱婚ではこれらを同時に満たしている可能性がある。乱婚の生物において個体レベルで詳細な行動や繁殖成功度を調べた研究は少ないが、想像以上に複雑な配偶者選択が働いているのかもしれない。

さらに、ヤツメウナギの複数オスによる造巣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。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。このことから卵の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（共同繁殖場）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ートリーを追加した。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。