



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
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
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.r7048
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/80094
Type	doctoral thesis
File Information	Chitose_Yamazaki.pdf



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)

北海道大学大学院環境科学院

山崎 千登勢

2018 年 3 月

目次

要旨	3
第一章	7
序論	
第二章	18
乱婚性シベリアヤツメにおける頻繁な擬似交配	
第三章	35
乱婚におけるオスの造巢行動と繁殖成功：協力的なオス ほど子孫を残すのか	
第四章	48
乱婚におけるメスの配偶者選択：オスの造巢行動と交配 履歴に着目して	
第五章	58
総合考察	
謝辞	65

要旨

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。

魚類の繁殖生態に関する多くの研究では、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。最後に、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。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個体のメスが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“擬似交配”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、1:1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キング行動も観察された。

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、個体レベルの行動分析に用いた。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+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。

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。メスは擬似交配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、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取り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性選択について考察する。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った。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。

第一章

序論

序論

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。魚類の性決定は柔軟で、他の脊椎動物ではほとんど見られない雌雄同体が多く報告されている。この雌雄同体においても、メスとして成熟した後、オスとして成熟する雌性先熟やどちらの性に何回でも性転換できる双方性転換などの様々なタイプがある (Devlin and Nagahama 2002)。また、一部の種では、雄が存在せず他種の精子によって受精を行う無性生殖 (Yamashita et al. 1993) や脊椎動物で唯一の自家受精 (Kanamori et al. 2016) も観察されている。多くの魚類は体外受精であるが、体内受精を行う種やオスの体内で卵を受精させる種もある (Avise et al. 2002)。体外受精の方法も多様で、水中に卵を放出する種や粘着性の卵を基質に産みつける種、巣を作って卵を保護する種など様々である。また、産卵基質の多くは植物や底質の礫であるが、二枚貝やホヤなどの体内に産み付けられることもある (Kano 2000, Akagawa et al. 2004)。

魚類は一生を通じて成長を続けるため、他の脊椎動物に比べて同種であっても成熟個体の体サイズ変異が大きい。例えば、同一河川に河川残留型と降海型が共存するサケ科魚類では、オスの成熟体サイズは 10cm から 100cm 以上になることもある (Gross 1985, Jonsson et al. 1991)。このため、矮小オスが大型個体の産卵に割り込むスニーキング戦術やメスに擬態することで産卵に参加する繁殖戦術が頻繁にみられる (Taborsky 1994)。さらに、非常に大型で縄張りを持たないオスが、縄張りオスのペアメスと強引に交配を行うパイレーツ戦術も報告されている (Sefc 2011)。これらの行動は周囲の個体との優劣などによって個体がとる行動が変化するので、多様な繁殖戦術が生じる。またこのような場合、各戦術において形態の特殊化が進み、著しい二次性徴を獲得している魚類も多い。

繁殖戦術に応じて配偶システムも変化する。魚類の配偶システムは一夫一妻から乱婚まで多様であるが、個体群間や同一個体群内でも状況によって柔軟に変化する。繁殖戦術と交配システムは相互に関連しており、繁殖戦術が交配システムを決定したり、交配システムによって繁殖戦術が変化したりする。また、配偶システムを決定する他の要因のひとつに子の保護が挙げられる。両親の保護がなければ、子の生存率が極端に低下する場合においては、一夫一妻制の配偶システムをとることが多い。一方で、捕食圧の低い環境では一夫多妻に、高い環境では一夫一妻になるなど (Sefc 2011)、外部の環境要因によっても配偶システムは変化する (Whiteman and Côte 2004)。以上のように、魚類の繁殖は多様性に富み、かつ他の脊椎動物に比べて水槽を使った実験や行動観察が行いやすいため、性選択や配偶システムの進化を調べる良い材料として数多くの研究がなされてきた。

しかしながら、多くの魚類で一般的に見られる集団産卵 (Group spawning) においては個体レベルでの研究が驚くほど少ない。これは、多数の個体が一箇所に集まり乱婚的に交配を行うため、個体識別や繁殖成功の特定が極めて困難なためである。また、乱婚においては交配がランダムで配偶者選択が働かないと考えられるため、研究者の興味も精子競争 (Sperm competition) やメスの隠れた配偶者選択 (Cryptic female choice) に偏っている (Birkhead 2000)。一方、集団産卵を行う魚類の大部分は二次性徴や性的二型を示さないが、派手な婚姻色を出す乱婚性の魚類も少なくない (e.g. Sabaj et al. 2000, Atsumi and Koizumi 2017)。配偶者選択の数少ない研究例では、体サイズに応じた同類交配が行われていることがアユにおいて示唆されている (Iguchi and Maekawa 1993)。アユは、大きな産卵集団を形成する一方で、交配時にはメスの周囲のオスからなる小集団で受精が行なわれる。このように受精の際に配偶者が限定される場合では、メスが配偶者を選べる可能性も高くなるかもしれない。

これまで集団産卵における交配のパターンは、多様性を得るために、特別な好みはなく出来るだけ多くの配偶者と交配していると考えられてきた (Birkhead 2000)。一方で、

ペアの体サイズに依存した交配 (Iguchi and Maekawa 1993) や派手な婚姻色 (e.g. Sabaj et al. 2000, Atsumi and Koizumi 2017) は、他の配偶システムで盛んに研究されてきた遺伝的相性 (Genetic compatibility) や優良遺伝子 (Good gene) と関連すると考えられる (Kempenaers 2007)。さらに、魚類の集団産卵の多くは、メスが一度に全ての卵を放出せず、多数回に分けて産む。つまり、魚類の乱婚では交配の機会が多く、複雑な配偶者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。ヤツメウナギは複数の雌雄が一ヶ所に集まって産卵をする典型的な集団産卵 (乱婚) であるが、幾つか特徴的な点を持っている (Young and Cole 1900, Malmqvist 1983, Cochran et al. 2008, Johnson et al. 2015, 山崎未発表)。産卵はオスがメスに巻き付くペア産卵であるが、1 個体のメスがペアを変えながら交配行動を何十回も繰り返す。また、産卵は河床に作られた窪みのなかで行われるが、オスメスともに産卵床を作るだけでなく、複数のオスが同じ産卵床を作る。多くの魚類は雌雄どちらかの性のみが産卵床や巣を作るが、複数のオスが協力的にも見える造巣行動を行うのは極めて稀である。造巣は窪み内の礫を吸盤状の口で運ぶため、肉体的・時間的労力がかかる。したがって、複数のオスがいる場合は、造巣行動を行わずにメスとの交配に専念 (ただ乗り) した方が適応的だと考えられる。このため、ヤツメウナギは極度の乱婚であるが、社会性の存在も考えられ、性選択が働く要素も持っている。実際、ヤツメウナギでは目やヒレの大きさなどに性的二型も認められている (Renaud 2011)。最後に研究材料として特筆すべき点として、非寄生性 (河川残留型) の小型種は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。

研究の目的と全容

本研究の目的は、集団繁殖の中でも特徴的であるヤツメウナギの個体レベルの繁殖生態を明らかにし、乱婚における交配パターンと性選択の関係性を考察することである。

特に、オスに特徴的な繁殖行動（造巣や攻撃行動）とメスに特徴的な交配行動（擬似交配と交配拒否）に着目し、それらの行動と繁殖成功度との関係を明らかにした。研究には非寄生種のシベリアヤツメ（*Lethenteron kessleri*）を用いた

第2章では、まず交配行動の詳細な観察を行った。1個体のメスが100回以上の交配行動を行っていたが、そのうちの半数以上は実際に卵を放出しない“擬似交配”であることが明らかとなった。さらに、擬似交配においてもオスはしばしば精子を放出していることが確認された。擬似交配が起こる要因として、(1) ヤツメウナギに特徴的な細長い形態と巻き付き型の交配行動のために、メスが物理的に卵を毎回は放出できないこと、(2) メスが交配相手のオスを選んで卵の放出を調節している可能性、が考えられる。そこで、雌雄の体サイズや周囲のオス個体数に着目して、擬似交配が起きる要因と各交配における放卵数を左右する要因について検討した。その結果、物理的制約および配偶者選択の双方が擬似交配に影響している可能性が示唆された。

第3章では、オスに特徴的な造巣行動に着目し、オスの造巣行動と形態形質が繁殖成功に与える影響を評価した。ヤツメウナギは、複数のオスが活発にひとつの巣を作るが、なぜ造巣を行わずに産卵に参加するただ乗り行動が優占しないかは大きな疑問であった。もし活発な造巣者が多くの繁殖成功を得ているなら、一見不利な行動も維持されると予測した。そこで、複数の雌雄を使って水槽内で自由交配を行なわせ、個体ごとの繁殖行動と繁殖成功を記録した。予測どおり、石運び行動に積極的なオスほど多くの交配成功を残していることが確認された。

第4章では、メス側の視点から配偶者選択についてより直接的に調べた。もし、石運び行動によってオスを選んでいるのであれば、質の良いオスのみと交配すればよく、乱婚のメリットはないように考えられる。擬似交配以外にもメスの特徴的な繁殖行動として、オスがメスに巻き付いた後に交配行動をやめてしまう“交配拒否”も観察された。そこで、このような擬似交配や交配拒否が起こる要因を調べた。その結果、交配前のペアオスの石運び行動が少ないほど、擬似交配や交配拒否が多くなる傾向があった。さら

に、特定のオスとの交配が多くなるほど、擬似交配と交配拒否を行う確率が増加した。これはメスが同じオスとの交配を避けていることを示唆している。以上から、ヤツメウナギのメスは石運びを指標として質の高いオスを選んでいる一方で、より多くのオスとの交配を選好しており、複雑な配偶者選択を行っている可能性が示された。これは交配の機会が多い乱婚だからこそ起こる現象かもしれない。

第5章では、これまでの結果を総合し、ヤツメウナギの配偶システムにおける性選択について考察を行った。また、一見協力的にみえるオスの石運びは、メスへのアピールのためのもので、ヤツメウナギの繁殖はレックに近いことを指摘した。

対象生物

ヤツメウナギは顎がない原始的な生物で、無顎類に分類される。最も原始的な無顎類は、カンブリア紀の地層から発見されており、脊椎動物の祖先と考えられている (Novitskaya 2007)。彼らは太古より地球上に生息しており、顎の進化や免疫系の獲得メカニズムの解明など、進化学的にも注目されている生物である。

ヤツメウナギは形態的・生態学的にも非常に特徴的であり、多くの博物学者を魅了してきた (Jacob and Reighard 1903)。ヤツメウナギは、2つの特徴的な生活ステージを持っており、幼生期はアンモシーテスと呼ばれるミミズの様な形態で、河床の砂や泥の中で生活する。彼らの眼は皮下にあり、頭部にある松果体で光を感知する。成体に特徴的な吸盤状の口は、幼生期にはろ過食に適した形状で、吸着には適さない (Hardisty and Potter 1971)。加えて砂泥内で生息しているため、ヒレは非常に小さなものが背部から尾部にかけて位置するのみである。ヤツメウナギは幼生から成体や亜成体に成長する段階で変態する。変態後の生活は種によって2つのタイプに分けられる。ひとつ目は、変態後に湖沼や海洋へ回遊し寄生生活を送り、再び河川へと産卵遡上を行うウミヤツメのようなタイプである。寄生種は吸盤場の口で魚類の体表に吸い付き血を吸って成長する。

二つ目は、スナヤツメのように河川に留まり、変態後は摂餌を行わず繁殖のみを行う非寄生種である。両タイプでは繁殖時の体サイズが大きく異なる (Salewski 2003, Renaud 2011)。また、稀ではあるが一部の種では、同一種内に 2 つの生活史型が存在する (Iwata and Hamada 1986)。変態後のヤツメウナギは、寄生・非寄生種に関わらず、発達した吸盤状の口やヒレ、そして眼が現れる。口腔は吸盤状になり、多数の歯も持っている。寄生種だけでなく、摂餌を行なわない非寄生種であっても、吸盤状の口は産卵床の造成や交配行動に不可欠な器官である。また発達したヒレは、寄生の際の移動や繁殖場へ向けての遡河行動に適した形態である (Hardisty and Potter 1971)。眼の機能は回遊行動や交配行動に貢献しないという報告もあるが (Johnson et al. 2015)、寄生の際に必要かもしれない。また、眼の大きさに性差があることから (Renaud 2011)、繁殖においても何らかの役割を担っている可能性がある。どちらの生活史においても、成熟後は河川の上流部で産卵を行ない、繁殖後はすべて死亡する。

ヤツメウナギの繁殖は、産卵のために河川を遡上することから開始される。オスはメスより早く遡上を開始し、性フェロモンによってメスを誘引する (Li et al. 2002, Buchinger et al. 2013)。そして、時に数十の雌雄からなる個体が集団で産卵床を造成する。オスがメスよりも活発に造巣を行うが、雌雄共に河床の礫に吸盤状の口で吸着し、礫を巣の中心から外側に向かって 1 つずつ運ぶ。石運び行動は、産卵集団がなくなる直前まで続けられる。1 回の交配は基本的にペアで行なわれる (Hardisty and Potter 1971, Malmqvist 1983, Johnson et al. 2015)。メスは吸盤状の口を使って、巣の外縁にある礫に吸い付き、尾を巣の中心へ向け、尾部を上方へ曲げて、オスを待つ動作を行う。オスは、メスの背面から頭部にかけて移動した後、メスの頭部に吸着し、尾部をメスの腹部に巻きつける。その後、雌雄は激しく体を震わせて、体外で受精を行う。この際、しばしば周囲のオスはスニーキング行動を行う。スニーキング行動には 2 タイプあり、ひとつはペアオスとほぼ同時に、メスの頭部に吸い付き、メスの腹部に巻きつく行動で、もう一方は、ペアが体を激しく震わしている際に、メスの総排泄腔付近に体を巻きつける (頭

部には吸着しない) 行動である (Hume et al. 2013)。以上のような一連の交配行動を、各個体がペアを替えながら、多数回行うことが知られている。また、オスにおいては、ライバルの頭部へ吸着し、激しく揺すりながら巣の外へ運び出す攻撃行動も観察されている (Manion and Hanson 1980)。

引用文献

- Akagawa I, Iwamoto T, Watanabe S, Okiyama M (2004) Reproductive behaviour of Japanese tubesnout, *Aulichthys japonicus* (Gasterosteiformes), in the natural habitat compared with relatives. *Environ Biol Fishes* 70:353–361. doi: 10.1023/B:EBFI.0000035431.49195.13
- Atsumi K, Koizumi I (2017) Web image search revealed large-scale variations in breeding season and nuptial coloration in a mutually ornamented fish, *Tribolodon hakonensis*. *Ecol Res* 32:567–578. doi: 10.1007/s11284-017-1466-z
- Awise JC, Jones AG, Walker D, DeWoody JA (2002) Genetic mating systems and reproductive natural histories of fishes: lessons for ecology and evolution. *Annu Rev Genet* 36:19–45. doi: 10.1146/annurev.genet.36.030602.090831
- Birkhead T (2000) Promiscuity: An evolutionary history of sperm competition and sexual conflict. Faber and Faber, London
- Buchinger TJ, Wang H, Li W, Johnson NS (2013) Evidence for a receiver bias underlying female preference for a male mating pheromone in sea lamprey. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci* 25
- Cochran PA, Bloom DD, Wagner RJ (2008) Alternative reproductive behaviors in lampreys and their significance. *J Freshw Ecol* 22:37–41.
- Devlin RH, Nagahama Y (2002) Sex determination and sex differentiation in fish: An overview of genetic, physiological, and environmental influences. *Aquaculture* 208:191–364. doi: 10.1016/S0044-8486(02)00057-1

- Domeier ML, Colin PL (1997) Tropical reef fish spawning aggregations: defined and reviewed. *Bull Mar Sci* 60:698–726.
- Gross MR (1985) Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature* 313:47–48. doi: 10.1038/313047a0
- Hardisty MW, Potter IC (1971) The biology of lampreys. Vol.1, *Academic Press. London, England*
- Hume JB, Adams CE, Mable B, Bean CW (2013) Sneak male mating tactics between lampreys (Petromyzontiformes) exhibiting alternative life-history strategies. *J Fish Biol* 82:1093–1100. doi: 10.1111/jfb.12047
- Iguchi K, Maekawa K (1993) Female mate preference and male mating success of ayu fish, *Plecoglossus altivelis* (Osmeridae) under a promiscuous mating system. *Ethology* 95:193–201.
- Iwata A, Hamada K (1986) A dwarf male of the Arctic lamprey, *Lethenteron japonicum*, from the Assabu River, Hokkaido, Japan. *Bull Fac Fish Hokkaido Univ* 37:17–22.
- Jacob, Reighard (1903) An experimental study of the spawning behavior of *Lampetra wilderi*. *Science* (80) 3:529.
- Johnson NS, Buchinger TJ, Li W (2015) Reproductive ecology of lampreys. In: Docker MF (ed) *Lampreys Biol Conserv Control*. Springer, Netherlands, pp 265–303
- Jonsson N, Hansen LP, Jonsson B (1991) Variation in age , size and repeat variation of adult atlantic spawning to river discharge. *J Anim Ecol* 60:937–947.
- Kanamori A, Sugita Y, Yuasa Y, et al. (2016) A genetic map for the only self-fertilizing vertebrate. *Genetics* 6:1095–1106. doi: 10.1534/g3.115.022699
- Kanoh Y (2000) Reproductive success associated with territoriality, sneaking, and grouping in male rose bitterlings, *Rhodeus ocellatus* (Pisces: Cyprinidae). *Environ Biol Fishes* 57:143–154. doi: 10.1023/A:1004585405848

- Kempnaers B (2007) Mate choice and genetic quality: A review of the heterozygosity theory. *Adv Study Behav* 37:189–278. doi: 10.1016/S0065-3454(07)37005-8
- Li W, Scott AP, Siefkes MJ, et al. (2002) Bile acid secreted by male sea lamprey that acts as a sex pheromone. *Science* (80) 296:138–41. doi: 10.1126/science.1067797
- Malmqvist B (1983) Breeding behaviour of brook lampreys *Lampetra planeri*: Experiments on mate choice. *Oikos* 41:43–48. doi: 10.2307/3544344
- Manion PJ, Hanson LH (1980) Spawning behavior and fecundity of lampreys from the upper three Great Lakes. *Can J Fish Aquat Sci* 37:1635–1640. doi: 10.1139/f80-211
- Novitskaya LI (2007) Evolution of generic and species diversity in agnathans (*Heterostraci*: *Orders Cyathaspidiformes, Pteraspidoformes*). *Paleontol J* 41:268–280. doi: 10.1134/S0031030107030069
- Renaud C (2011) Lampreys of the world: An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date. FAO, Rome
- Sabaj MH, Maurakis EG, Woolcott WS (2000) Spawning behaviors in the bluehead chub, *Nocomis leptcephalus*, river chub, *N. micropogon* and central stoneroller, *campostoma anomalum*. *Am Midl Nat* 144:187–201. doi: 10.1674/0003-0031(2000)144[0187:SBITBC]2.0.CO;2
- Salewski V (2003) Satellite species in lampreys: a worldwide trend for ecological speciation in sympatry? *J Fish Biol* 63:267–279. doi: 10.1046/j.1095-8649.2003.00166.x
- Sefc KM (2011) Mating and parental care in lake Tanganyika's cichlids. *Int J Evol Biol* 2011:1–20. doi: 10.4061/2011/470875
- Taborsky M (1994) Sneakers, satellites, and helpers: Parasitic and cooperative behavior in fish reproduction. *Adv study Behav* 23:1–100. doi: 10.1016/S0065-3454(08)60351-4
- Whiteman E, Côte IM (2004) Monogamy in marine fishes. *Biol Rev Camb Philos Soc* 79:351–75. doi: 10.1017/S1464793103006304

Yamashita M, Jiang J, Onozato H, et al. (1993) A tripolar spindle formed at meiosis I assures the retention of the original ploidy in the *Gynogenetic Triploid Crucian Carp, Ginbuna* *Carassius auratus langsdorfii*. *Dev Growth Differ* 35:631–636. doi: 10.1111/j.1440-169X.1993.00631.x

Young RT, Cole LJ (1900) On the nesting habits of the brook lamprey (*Lampetra wilderi*). *Am Nat* 34:617–620.

第二章

乱婚性シベリアヤツメにおける頻繁な擬似交配

序論

オスにとって複数のメスと交配することは、子孫の増加に直結する適応的な行動である。一方、メスは配偶子（卵）の数に限りがあるので、複数のオスと交配しても自身が作れる卵以上の子孫を残すことができない。しかしながら、メスの複数回交配は様々な動物分類群で普遍的に見られる（Birkhead 2000）。そればかりか、時にメスは異なるオスを積極的に探索することもある（Westneat and Stewart 2003）。これまでメスが複数のオスと交配する適応的な理由について、昆虫や霊長類・社会的一夫一妻制の鳥類を中心に精力的な研究が行われてきた（Hunter et al. 1993, Yasui 1998, Birkhead 2000, Westneat and Stewart 2003）。

ヤツメウナギは、1 個体のメスが複数のオスと数十回以上も交配を行う乱婚性の生物である（Malmqvist 1983）。複数の雌雄がひとつの産卵床を作り、集団で産卵が行われる。産卵場となる窪地は吸盤状の口によって河床の礫を移動させることで造成される（Johnson et al. 2015）。ひとつの産卵床には、時に 20 個体以上の雌雄が集合する（e.g., Takayama 2002, Jang and Lucas 2005）。スニーキング行動も見られるものの、各交配はペアで行われ、特に非寄生性のヤツメウナギは乱婚性の強い交配（複数の個体と複数回の交配）を行う（Hume et al. 2013）。産卵時期が長引くとエネルギー損失（Beamish 1979）や捕食リスクの増加（Luhning et al. 2016）といったコストがあるにも関わらず、なぜヤツメウナギのメスが複数のオスと多数の交配を行うかはわかっていない。

さらに、私は室内実験から、多くの交配イベントにおいて、ヤツメウナギのメスが卵を放出していないことを発見した。本研究ではこの偽りの交配を“擬似交配（sham mating）”と名付けた。明らかなコストであるにも関わらず、メスが放卵を伴わない交配を高頻度で行う理由は謎である。そこで本研究では、物理的制約とメスの選択という 2 つの仮説を設け、擬似交配が起きるメカニズムを検討した。

ヤツメウナギの成熟卵は、エラの後ろから総排泄腔にかけて細長い体腔内に存在（体長の約 50%）している。産卵直後には総排泄腔の直上の体腔部には卵が存在していないた

め、次の産卵には体腔内の卵が総排泄腔付近に存在する必要がある。このため、メスは産卵から次の放卵までの準備が整うまでにいくらかの時間が必要かもしれない。これが当てはまる場合、通常の交配（擬似交配と区別するために、以後“放卵交配”と呼ぶ）の間には、ある程度の時間間隔が存在するはずである。ここでオスがメスの腹部を繰り返し絞ることで、卵が体に沿ってさらに押し出される可能性がある。つまり、メスの腹部へのオスの巻き付き行動は、メスの体内の卵を放卵可能な位置に押し下げる効果があり、擬似交配は放卵交配の間隔を縮めるかもしれない（物理的制約仮説）。実際、一部の研究者は、ヤツメウナギのオスは卵を搾り出すためにメスの尾部に巻きつき、体を震わしていることや (Beamish and Neville 1992)、オス対メスの体サイズ比が繁殖成功を決定している可能性を考察している (Malmqvist 1983)。このことから、オスとメスの体サイズの不一致が擬似交配を引き起こしている可能性も暗示される。このような物理的制約に加えて、ヤツメウナギのメスは、水の流れや、周囲のオスの数や質といった状況に応じて、放卵するかどうかを自身で積極的に調節している可能性も考えられる。乱婚性の生物でメスの配偶者選択を示すことは難しいが、メスが複数のオスを選択できる状況では、配偶者選択がより強くなり、擬似交配の頻度が増加すると考えられる。最後に、ヤツメウナギの繁殖行動に関する複数の記載はあるが、擬似産卵についての報告はない。そこで、今回みられた擬似交配がヤツメウナギ類で一般的であることを確かめるため、寄生種を含むヤツメウナギの産卵を記録した動画をインターネットから精査した。

材料と方法

調査地と対象種

実験は 2012 年と 2013 年に北海道大学苫小牧研究林で行った。北海道苫小牧を流れる幌内川 (42°38'N, 141°36'E) で、シベリアヤツメ (*Lethenteron kessleri*) の繁殖期前である 4 月下旬に、変態後の成体を電気漁具 (Smith-Root, Vancouver, WA) で採捕した。シベリヤツメの成体は小型 (110–230 mm) で、一年を通じて河川で生息する非寄生種で

ある (Westneat et al. 1985, Renaud 2011)。彼らの幼生はアンモシーテスと呼ばれる眼やヒレのないミミズの様な形態で、河床の砂泥内で数年間を過ごす。多くの非寄生種は産卵の 3~7 ヶ月前に発達した眼とヒレを持つ成体へと変態を行い、しばしば産卵のために上流へと移動を行う (Malmqvist 1980, Takayama 2002)。

採集したシベリアヤツメは、実験が行われた両年で 5 月中旬 (幌内川の主な産卵期) まで掛け流し式のメッシュタンク (0.3 m × 0.25 m) で飼育した。4 月中旬に合計で 150 個体を採捕し、実験に適したコンディション (奇形やヒレの欠損などがない個体) の個体を選んだ (オス: 平均体長 153.8mm、体サイズの範囲 134–191 mm, 平均体重 5.7 g、体重の範囲 3.7–11.3 g; メス、平均体長 151.9mm、体サイズの範囲 132–168 mm, 平均体重 6.5 g、体重の範囲 4.3–9.2 g)。

実験

オス数を変えた時に擬似交配の頻度が変化するか否かを調べるため、2012 年にメス 1 個体とオス 3 個体を用いた実験 (実験 1) を行い (実験個体を替えて反復 5 回)、2013 年には一対の雌雄を用いた実験 (実験 2) を行った (実験個体を替えて反復 10 回)。多くのヤツメウナギは乱婚を行うが、詳細な観察や採卵が難しくなるため (後述)、多数の個体を実験に用いなかった。シベリアヤツメはしばしば大きな産卵集団を形成するが、自然下では小規模の産卵集団も観察されているため (山崎 私信)、今回の少数個体における実験も十分に野外を反映したものと考えられる。実験 1 では、3 色の蛍光エラストマータグ (Northwest Marine Technology, WA) から 1 色ずつを選択し、各オスの背部 (頭部から第一背びれの間) に挿入することで個体識別を行った。実験 2 では、雌雄の判別が容易であるため、タグによる個体識別は行わなかった。

もし、メスが周囲のオスとペアオスを比較して放卵するかどうかを決めているなら、異なるオスを選ぶことができる実験 1 において、擬似交配の頻度や割合はより高くなるはずである。実験 2 では配偶者を選ぶ機会がないので、メスは擬似交配をする必要がな

いと考えられる。メスは擬似交配の有無だけでなく、放卵数もオスの密度に依存して調整している可能性がある。このため、卵を産むか産まないかという二値変数に加えて、各産卵における放卵数も数えた。

両方の実験では、掛け流しの水路（長さ 3.5 m；幅 0.3 m）を使用し、産卵に適した水温・流速・水深・礫サイズを模し、できる限り自然下に近い実験状況を作った（平均水温 10.7℃；平均流速 3-20cm/s；水深 15cm；礫サイズ 1-5cm）。掛け流しに用いた水は、幌内川からの河川水と地下水の混合水を用いた。採捕から実験終了までの光条件は、人工光を用いて自然日長に合うよう調節した。放卵交配と擬似交配の頻度の記録は、供試魚が造巢を開始してからメスの体内から卵をすべて放出するまでの間に行なった（メスは腹部が透明なので、腹腔内の卵を視認できる）。各交配後に吸入器（長さ 25cm；内径 0.5cm）を使用し、放出された卵を速やかにできる限り収集した。礫の下の方の少数の卵を回収することはできなかったかもしれないが、ほとんどすべての卵を回収できたと考えられる。加えて、シベリアヤツメは採卵中や採卵後であっても通常の産卵行動をとり続けたことから、採卵における産卵行動への明らかな妨害はなかったと考えられる。

統計解析

メスの擬似交配におよぼす物理的な効果（体サイズ比）と配偶者選択の効果（オスの数）を調べるために、二値変数（放卵したかどうか）と計数変数（各交配の放卵数）を同時に評価できるハードルモデルを使用した（Maunder and Punt 2004, Dicken and Booth 2013）。ゼロを多く含むデータを扱うためには、ハードルモデルかゼロ過剰ポアソンモデル（ZIP）が適しているとされ、ゼロ値に観測誤差（偽陰性）を含む場合にのみ後者を使用することが推奨されている（Dicken and Booth 2013）。本実験においては、放卵の有無における偽陰性率は極めて低いと考えられるためハードルモデルを使用した。ハードルモデルは、ゼロデータにはロジスティック回帰を、計数データには一般化線形モデルを含む 2 構成の階層モデルである。本研究では、メスが放卵するかどうかをロジスティ

ック回帰で、各交配における放卵数を負の二項分布で解析した。二値変数（実験 1=1、実験 2=0）として、説明変数に実験タイプ（オス数の違い）を加えた。Malmqvist (1983) によって、ペア同士の間に最適な体サイズ比があることが示されているため、体サイズ比（メスの体サイズ/オスの体サイズ）とその 2 乗項も説明変数に加えた。産卵の後半には、放卵交配の頻度や放出される卵の数が減少するかもしれないので、産卵交配順の割合（交配順/総交配回数）も変数に加えた。総放卵数はメスによって異なるので、オフセット項としてメスの総放卵数を考慮した。ハードルモデルは、統計解析ソフト R version 2.14.2 (<http://www.R-project.org>) の pscl パッケージを使用し、解析を行った。

インターネット動画調査

これまでヤツメウナギ類で擬似交配の報告はされていなかった。このため、他のヤツメウナギ類でも擬似交配が起きているか否かを調べるために、インターネットの動画を調査した。Google 動画検索で検索キーワード「lamprey and spawning」を使って検索を行った。卵の放出を識別するために、高画質動画のみを選び、動画のタイトルに記載されている種名を採用した。各交配行動については、放卵交配 (egg mating)、擬似交配 (sham mating)、識別不明 (unidentified) として分類した。

結果

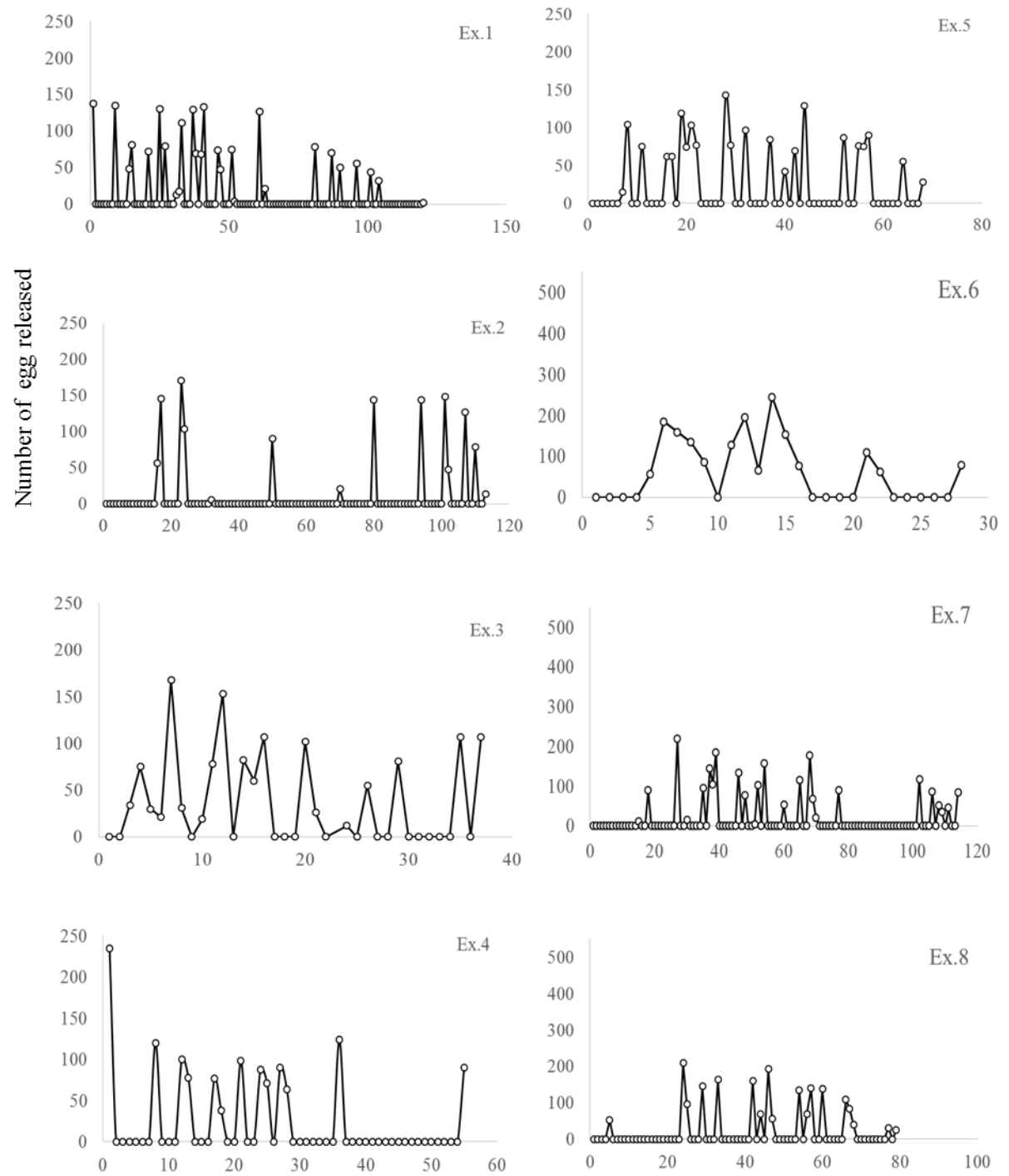
擬似交配の記載

両実験の各試行において、交配行動（オスがメスに巻き付き、体を震わせる）が 20 回から 196 回の頻度で観察された（平均 $\pm$ SD = 77.0 ± 58.0 回; Table 1）。これらの交配イベントの 35-90% は擬似交配であった（平均 $\pm$ SD = 65.5 ± 18.7 回; Fig. 1; Table 1）。総交配数に対する擬似交配の割合はペア間やオスごとで大きく異なっており、0-100% の範囲であった（平均 $\pm$ SD = $64.7 \pm 22.5\%$; Table 1）。放卵交配の頻度に固定された間隔はな

く、むしろメスはしばしば連続的に放卵を行っていた (Fig.1)。加えて、活発に放卵を行う期間と擬似交配を行う期間がいくつか見られた (Fig.1)。放卵交配において、各産卵の平均放卵数は 97.1 個で、1 回あたりの放卵数には大きなばらつき (2-513 個) があつた (Table 1)。各メスが産卵した総卵数は平均で 1767 個 (SD = 358.4, 範囲 = 1273-2348 個; Table 1) であつた。また、擬似交配であっても、しばしばペアオスが白い雲状の精子を放出していることを観察した (動画 : <https://www.youtube.com/watch?v=5yomzRzWs4>)。

Table 1 Summary of mating experiments in Siberian brook lamprey

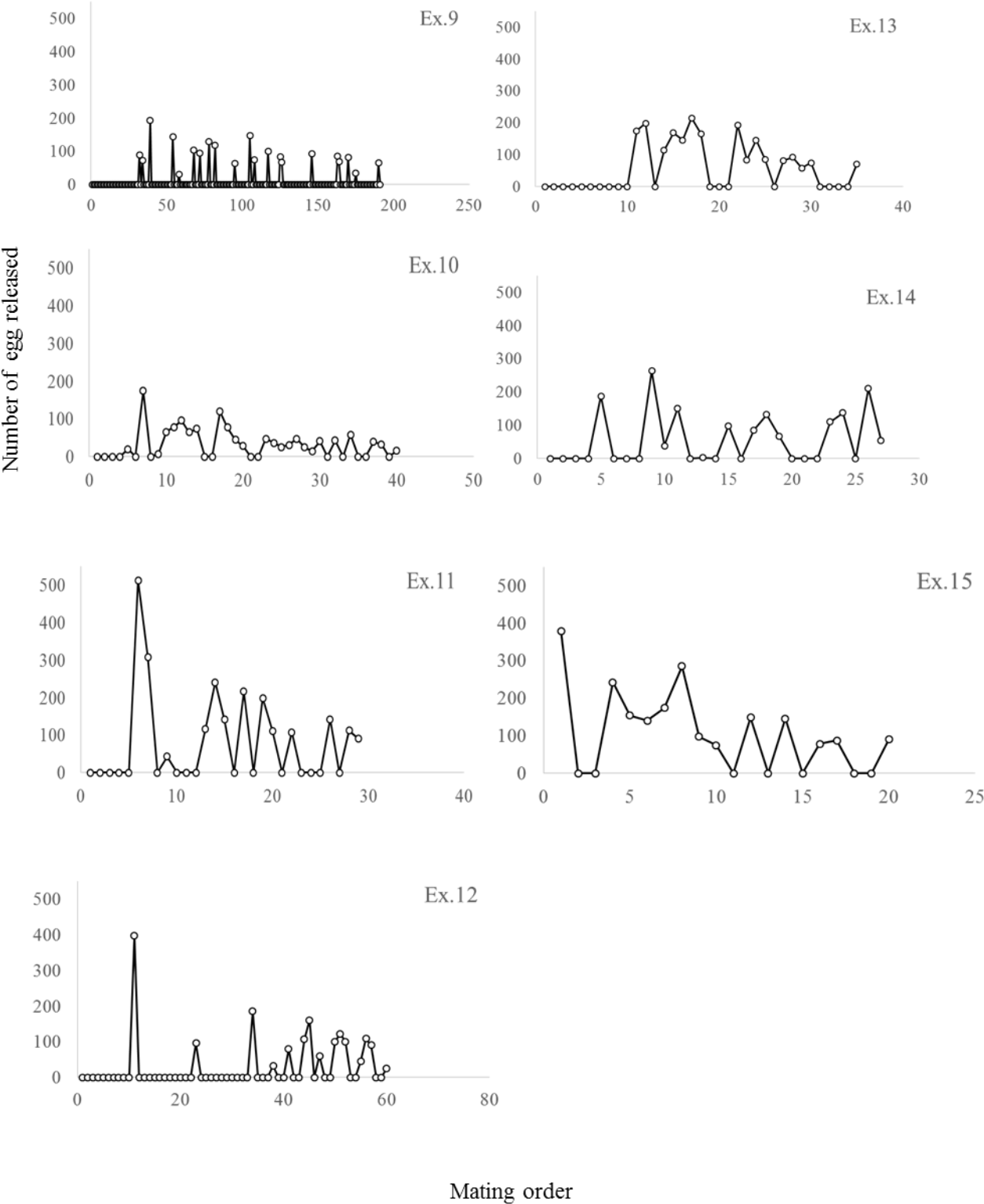
	Female (mm)	size	Male (mm)	size	Total	mating	Sham	mating	Egg	mating	Total spawned eggs released	Mean number of eggs released	Sham mating/ total mating
Experiment 1													
1	154		147		38		31		7		374	53.4	0.82
			152		32		25		7		510	72.9	0.78
			171		65		49		16		1051	65.7	0.75
			145		16		16		0		0	0	1.00
2	152		150		87		79		8		566	70.8	0.91
			158		15		11		4		0	0	0.73
			135		9		8		1		81	81	0.89
3	147		150		20		10		10		635	63.5	0.50
			163		8		0		8		240	30	0.00
			139		18		14		4		385	96.2	0.78
4	149		163		28		19		9		822	91.3	0.68
			171		0		0		0		0	0	-
			141		36		25		11		909	82.6	0.69
5	148		158		20		13		7		490	70	0.65
			170		8		3		5		427	85.4	0.38
Experiment 2													
6	152		159		28		14		14		1737	124.1	0.50
7	157		164		114		83		31		2291	73.9	0.73
8	155		161		79		61		18		1913	106.3	0.77
9	153		158		191		170		21		1944	92.6	0.89
10	155		161		40		15		25		1301	52.0	0.38
11	162		153		29		16		13		2348	180.6	0.55
12	165		155		60		45		15		1716	114.4	0.75
13	166		156		35		19		16		2068	129.3	0.54
14	162		151		27		14		13		1534	118.0	0.52
15	160		151		20		7		13		2094	161.1	0.35



Mating order

Fig. 1 Number of eggs released in each mating in relation to mating order in five replicated trials. Points on x-axis represent sham mating where females released no eggs.

Fig. 1 continued



オスの数と体サイズ・交配順の効果

当初の予測と一致し、実験タイプ（オスの数）は擬似交配の確率と放卵数に有意な影響を与えていた（Fig. 2; Table 2）。擬似交配の頻度と割合は実験 2（オス 1 個体）に対して実験 1（オス 3 個体）でより高かった。擬似交配の頻度は実験 1 では、 87.2 ± 55.7 回（平均 $\pm$ SD, 範囲 18–166 回）、実験 2 では、 44.4 ± 50.7 回（平均 $\pm$ SD, 範囲 7–170 回）であった。擬似交配の割合は、実験 1 では $77.0 \pm 16.2\%$ （平均 $\pm$ SD, 範囲 48.6–89.6%）で、実験 2 では $60.0 \pm 17.9\%$ （平均 $\pm$ SD, 範囲 35–89%）であった。平均放卵数は、実験 1 では 78.3 ± 43.9 個（平均 $\pm$ SD, 範囲 2–235 個）で、実験 2 では 109.0 ± 74.2 個（平均 $\pm$ SD, 範囲 1–513 個）であった。体サイズ比は、擬似交配の確率と放卵数に有意な効果を与えていたが、そのバラツキは大きかった（Fig. 2; Table 2）。オスがメスよりも小さいとき、より多くの卵が放出され、1.05–1.06 の比率で最も低い値を示した。交配イベントの後半では、放出された卵の数は減少していた一方で、交配順は擬似交配の有無に影響を与えていなかった（Table 2）。

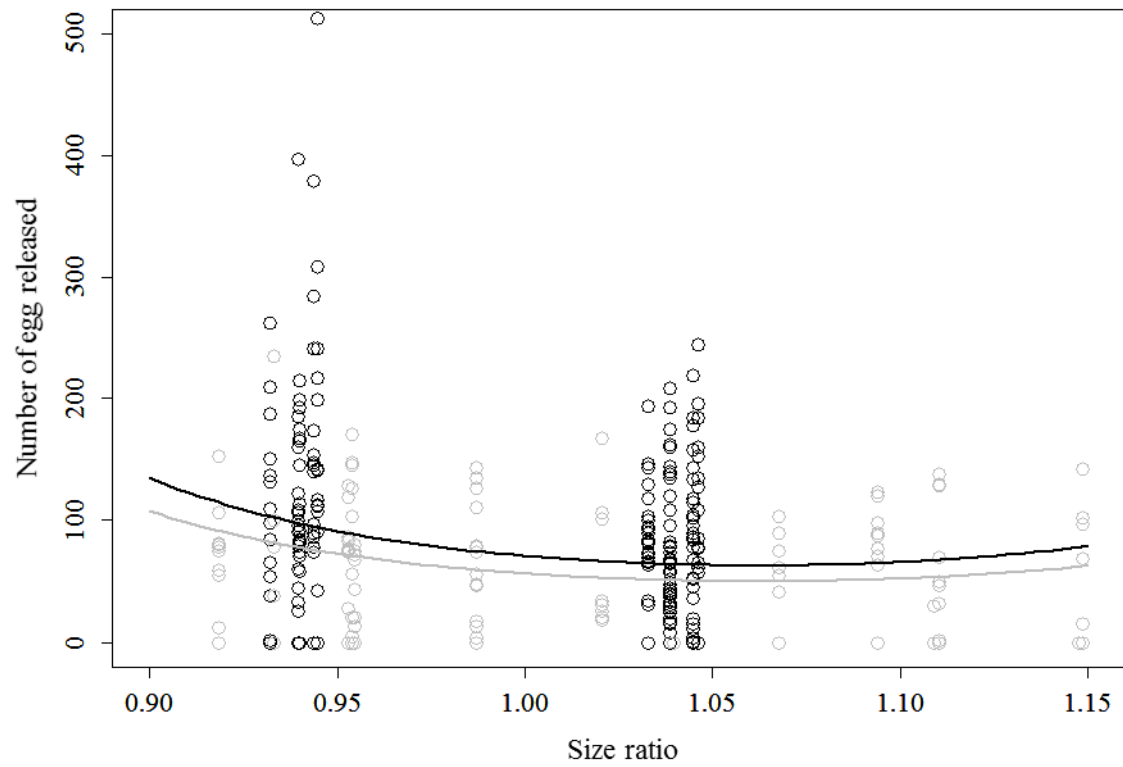


Fig. 2 Number of eggs released in each mating in relation to male:female size ratio. The lines were drawn from the best-fitted hurdle model. Gray circles, gray line Experiment 1; black circles, black line experiment 2

Table 2 Results of hurdle model

Variables	Coefficient	SE	<i>P</i>
Zero model			
Intercept	49.83	67.06	0.042
Size ratio	-110.11	91.69	0.023
Square of size ratio	51.71	29.24	0.030
Mating order ratio	0.04	0.25	0.878
Experiment types	-0.46	0.25	<0.001
Count model			
Intercept	28.64	35.06	0.027
Size ratio	-59.59	47.98	0.021
Square of size ratio	28.32	15.27	0.027
Mating order ratio	-0.62	0.15	<0.001
Experiment types	-0.44	0.15	<0.001

インターネット動画調査

インターネット調査から、放卵交配が確認できるヤツメウナギの産卵に関する動画を6つ見つけた (Table 3)。寄生・非寄生種にかかわらず、擬似交配はヤツメウナギ類にとって共通して観察された。

Table 3 Internet video survey on the frequency of egg mating and sham mating in lamprey species

	Time recorded (s)	Total mating	Sham mating	Egg mating	Unidentified	URL	Date accessed
Sea lamprey (<i>Petromyzon marinus</i>)	225	4	2	1	1	https://www.youtube.com/watch?v=79ETp2gNMAc	1 August 2016
Sea lamprey (<i>Petromyzon marinus</i>)	618	4	2	1	1	https://www.youtube.com/watch?v=XezmJgfX69c	1 August 2016
European brook lamprey (<i>Lampetra planeri</i>)	184	6	2	1	3	https://www.youtube.com/watch?v=dadfKL06fR4	1 August 2016
American brook lamprey (<i>Lethenteron appendix</i>)	333	3	2	0	1	https://www.youtube.com/watch?v=FtrHI-eGpEA	20 October 2016
Brook lamprey in Ireland	290	19	8	5	6	https://www.youtube.com/watch?v=AxnR4F7qfT8	20 October 2016
Pacific lamprey (<i>Entosphenus tridentatus</i>)	40	1	1	0	0	https://www.youtube.com/watch?v=x7G7XjrIWfU	20 October 2016

考察

ヤツメウナギの交配行動に関する先行研究では（Young and Cole 1900, Hagelin 1959, Hardisty and Potter 1971, Malmqvist 1983, Hume et al. 2013）、卵の排出がない交配については報告されていなかった（サイズの不一致による種間交配を除く、Cochran et al. 2008）。これは、無数の個体が産卵に集まるため、直接的な観察が難しかったためかもしれない。より広範囲の観察が必要であるものの、インターネット調査から、ヤツメウナギ類において擬似交配は一般的な行動であることが示された。ほ乳類や鳥類のような体内受精の動物において、メスはおそらく受精成功の増加や優良遺伝子の選択のために、しばしば複数のオスと交配を行う（Andersson and Simmons 2006）。しかしながら、体外受精においてメスが放卵を行わないといった、一見無駄に見える交配はほとんど報告がない。

潜在的なコストにも関わらず、ヤツメウナギのメスが擬似交配を行う理由として、私は2つの仮説を立てた。さらなる検証は必要であるが、物理的な制約とメスの選択仮説の双方とも部分的に支持された。シベリアヤツメはしばしば大きな産卵集団を形成するが、その点において、今回の実験が少数の個体を使った限定的なものであることを認めなければならない。したがって、今回の結果は慎重に解釈する必要がある。

擬似交配は交配相手との相対サイズが有意に関係しており、サイズの一致・不一致が繁殖に影響していることを示している。Malmqvist (1983) はスナヤツメ *Lampetra planeri* において、受精に最適な体サイズ比（メス/オス）が 0.88–0.95 であることを実験的に示している。本研究では、先行研究に比べて体サイズ比の範囲は狭かったが (0.92–1.15)、最も放卵数が多かった体サイズ比は 0.92 であった。これらの結果は最適な受精率が得られるタイミングで、最も卵を多く放出していることを示唆している。スナヤツメは雌雄が身体を巻き付けて総排泄腔を合わせる特有の交配行動のため、体サイズに強い選択圧が生じている可能性がある。ヤツメウナギ類の多くは、大型の寄生種と小型の非寄生種が同所的に分布しており、体サイズに依存した同類交配が種分化に寄与していると考えられている（Zanandrea 1959, Beamish and Neville 1992, Salewski 2003）。しかしながら、

物理的制約仮説だけでは、観察された現象をすべて説明することができなかった。例えば、メスは放卵交配と次の放卵の間に、擬似交配なしに連続的に卵を放出することができた。同様に、多くのオスの体サイズは最適値とは一致していなかったが、彼らは何度も放卵に成功していた。

オスの密度が異なる環境下では、擬似交配の頻度と放出する卵の数が異なっていた。この結果から、メスが周りのオスに合わせて卵の放出を調節している可能性が示唆される。スナヤツメではオスの質の指標となりうる石運びや攻撃、感覚刺激といった交配行動の多様性が報告されている (Johnson et al. 2015, Hume 私信, 山崎 私信)。とりわけ、スナヤツメは変態後に摂餌をしないにも関わらず、変態後に眼が発達する。加えて、メスはオスより眼が大きいことが知られている (Renaud 2011, 山崎 未発表)。一部の研究者は、視覚的な評価に懐疑的だが、大きな産卵集団であってもメスは個々のオスを識別できている可能性がある (Johnson et al. 2015)。

擬似交配が高頻度である他の説明として、性的なハラスメントも考えられる。複数のオスが何度もメスに交配をせまるため、メスが交配を放棄しているのかもしれない。しかし、一対一の実験においても擬似交配は頻繁に観察されている。したがって、ハラスメントがあったとしてもそれほど強い効果は持っていない可能性が高い。全体として、擬似交配は、物理的な制約および又は配偶者選択と関係があるかもしれないが、この結果を支持するには更なる研究が必要である。

大型の寄生種を含む、他のヤツメウナギ類でも擬似交配が行なわれていることを、ウェブ調査から確認した。擬似交配が確認できるほどの高解像度の動画は多くなかったが、この特異な行動の観察が容易であるため、多くの人々がインターネットへ交配行動を配信していた。こうした一般市民によるデータは、動物の行動を研究する上でますます重要になってきている (Nelson and Fijin 2013)。ヤツメウナギは現在約 40 種が確認されており、その体サイズや生活史、行動は多様である (Salewski 2003, Johnson et al. 2015)。異種のヤツメウナギに着目した比較研究により、擬似交配の機能や適応的意義について

より理解が深まると考えられる。

引用文献

- Andersson M, Simmons LW (2006) Sexual selection and mate choice. *Trends Ecol Evol* 21:296–302
- Beamish FW (1979) Migration and spawning energetics of the anadromous sea lamprey, *Petromyzon marinus*. *Environ Biol Fish* 4:3-7
- Beamish RJ, Neville CM (1992) The importance of size as an isolating mechanism in lampreys. *Copeia* 1:191–196
- Birkhead T (2000) Promiscuity: An evolutionary history of sperm competition and sexual conflict. *Faber and Faber*, London
- Cochran PA, Bloom DD, Wagner RJ (2008) Alternative reproductive behaviors in lampreys and their significance. *J Freshw Ecol* 22:37–41
- Dicken ML, Booth AJ (2013) Surveys of white sharks (*Carcharodon carcharias*) off bathing beaches in Algoa Bay, South Africa. *Mar Freshw Res* 64:530–539. doi: 10.1071/MF12336
- Hagelin LO (1959) Further aquarium observations on the spawning habits of the river lamprey (*Petromyzon fluviatilis*). *Oikos* 10: 50-64
- Hardisty MW, Potter IC (1971) The biology of lampreys. Vol.1, *Academic Press*. London, England
- Hume JB, Adams CE, Mable B, Bean CW (2013) Sneak male mating tactics between lampreys (Petromyzontiformes) exhibiting alternative life-history strategies. *J Fish Biol* 82:1093–1100
- Hunter FM, Petrie M, Otronen M, Birkhead T, Møller AP (1993) Why do females copulate repeatedly with one male? *Trends Ecol Evol* 8:21–26
- Iwata A, Goto A, Hamada K (1985) A Review of the Siberian Lamprey, *Lethenteron kessleri*, in

- Hokkaido, Japan. *Bull Fac Fish Hokkaido Univ* 36:182–190
- Jang MH, Lucas MC (2005) Reproductive ecology of the river lamprey. *J Fish Biol* 66:499–512.
doi: 10.1111/j.1095-8649.2005.00618.x
- Johnson NS, Buchinger TJ, Li W (2015) Reproductive ecology of lampreys. In: Docker MF (ed) *Lampreys Biol Conserv Control*. Springer, Netherlands, pp 265-303
- Luhning TM, Meckley TD, Johnson NS, et al. (2016) A semelparous fish continues upstream migration when exposed to alarm cue, but adjusts movement speed and timing. *Anim Behav* 121:41–51. doi: 10.1016/j.anbehav.2016.08.007
- Malmqvist B (1980) The spawning migration of the brook lamprey, *Lampetra planer* Bloch, in a South Swedish stream. *J Fish Biol* 16:105–114
- Malmqvist B (1983) Breeding behaviour of brook lampreys *Lampetra planeri*: Experiments on mate choice. *Oikos* 41:43–48
- Maunder MN, Punt AE (2004) Standardizing catch and effort data: A review of recent approaches. *Fish Res* 70:141–159. doi: 10.1016/j.fishres.2004.08.002
- Nelson XJ, Fijin N (2013) The use of visual media as a tool for investigating animal behaviour. *Anim Behav* 85:525-536
- Renaud CB (2011) Lampreys of the world: An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date. FAO, Rome
- Salewski V (2003) Satellite species in lampreys: a worldwide trend for ecological speciation in sympatry? *J Fish Biol* 63:267–279. doi: 10.1046/j.1095-8649.2003.00166.x
- Takayama M (2002) Spawning activities and physical characteristics of the spawning ground of *Lethenteron reissneri* at the headstream of the Himekawa River, central Japan. *Ichthyol Res* 49:165–170
- Westneat DF, Stewart IRK (2003) Extra-pair paternity in birds: Causes, correlates and conflict. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:365–396

Yasui Y (1998) The “genetic benefits” of female multiple mating reconsidered. *Trends Ecol Evol* 13:246–250

Young RT, Cole LJ (1900) On the nesting habits of the brook lamprey (*Lampetra wilderi*). *Am Nat* 34:617–620

Zanandrea G (1959) Speciation among lampreys. *Nature* 164, 380

第三章

乱婚におけるオスの造巢行動と繁殖成功：

協力的なオスほど子孫を残すのか

序論

協力行動は、ヒトや霊長類、アリやミツバチ、一夫一妻の鳥類などでは一般的な現象であるが、実はこのようなグループを除くとむしろ稀である。他の個体に協力させておいて、自分は働かずに利益だけを享受するただ乗り（Free rider）が発生しやすいためである（Clutton-Brock 2009）。実際、社会性をもつ鳥類や魚類でも、他個体に自身の子を育てさせる托卵や浮気、ペアに割り込むスニーキング行動がみられる

（Taborsky 1994, Eadie et al. 1998, Esteve 2005, Schmoll 2011）。したがって、ただ乗りを罰することができる高い社会性がある生物でないと協力行動が進化するのには難しい。あるいは、協力行動を行うことによって自身の適応度が低下しても、利益をうける血縁者の適応度の増加が大きくなる場合には協力行動が進化する（Hamilton 1963）。このため、アリやミツバチのような半倍数性の生物では協力行動、ひいては真社会性が進化しやすい。

協力行動は繁殖時に比較的多くみられるが、乱婚の配偶システムは協力行動がもつとも成立しづらい。多くの魚類で見られる集団産卵は、複数の雌雄が集まり特定のペア関係を形成しない（Gross and Sargent 1985）。また、産卵集団は一時的にしか形成されないため、個体間の関係は短期的で非常に弱い。さらに、集団産卵のように複数のオスが一斉に放精する場合、受精卵の父性も不確実であるため子育てなどの行動も見られない（Petersen et al. 1992）。そのため実際に集団産卵における協力行動の例は知られていない。

しかしながら、ヤツメウナギ類は集団産卵を行うにも関わらず、一見協力的とも解釈できる行動を行う（Cochran and Gripentrog 1992）。彼らは、河川内で多く個体が共同して石を運び、ひとつの産卵床を造る（Young and Cole 1900, Hardisty and Potter 1971, Manion and Hanson 1980, Malmqvist 1983, Twohey et al. 2003, Mundahl and Sagan 2005, Cochran et al. 2008, Ota et al. 2015）。興味深い点は、雌雄共に造巢行動を行うだけでなく、複数のオス個体が同じ産卵床を形成する。何度も繰り返される石運びは肉体的な

労力がかかるだけでなく、交配の機会も減少させる。したがって、オスにとっては造巢に時間を費やさずにメスとの交配に専念した方が適応的と考えられる。ヤツメウナギではスニーク行動も確認されており (Hume et al. 2013)、ただ乗り個体は高い繁殖成功度を残す可能性がある。サケ科魚類などでは、メスとペアを形成するファイター戦術と、ペアが産卵する瞬間に精子をかけるスニーク戦術との間に形態的・行動的な分化が認められる。しかし、ヤツメウナギにおいて個体レベルで各戦術に特化しているのかどうかは不明である。

そこで本研究では、石運びをはじめとするさまざまな行動と交配回数を個体レベルで詳細に記述し、どのような個体が高い繁殖成功度を残しているのか明らかにした。オスによる石運び行動はヤツメウナギ類で普遍的であるため (Renaud 2011)、何らかの適応的意義があると考えた。つまり、本研究では、より積極的に造巢を行うオスほど繁殖成功度が高いと予測した。実験にはシベリアヤツメ (*Lethenteron kessleri*) を用いて、水槽にて繁殖行動を観察した。攻撃性や多くの繁殖行動の起点として重要な口器、および遊泳に重要なヒレなども繁殖成功度に影響を与えている可能性があるため、行動とオスに特徴的な形態の両面から繁殖成功への影響を調べた。

材料と方法

シベリアヤツメの繁殖生態

シベリアヤツメの繁殖生態は、一般的な非寄生性のヤツメウナギと同様の繁殖様式である。最初にオスが造巢を開始する傾向にある。造巢は、吸盤状の口を使って河床の石を吸着して、巢外へと運び出す。また、石に吸い付き底質の砂や泥を尾によって掻き出す行動も行う。一般的な産卵行動は、メスが巢内の石に吸い付くことから開始される。次にオスはメスの頭部に吸着し、雌雄の総排泄腔が近接する様に自身の尾部をメスに巻き付ける。メスは急速に体を震わせることで放卵を行う。交配は数秒間で終了する。雌雄は連続的に交配を行い、特定のペアを形成しない乱婚性の交配を行

う。交配の際に、オスは2種類のスニーキング行動を行う。まず、一つ目は複数のオスが同じメスの頭部に吸着し、巻きつくことで行なわれる。もう一方は、スニーカーオスはペア個体の交配時に彼らの総排泄腔周辺に巻きつき放精を行う (Malmqvist 1983, Hume 2013)。また、オスはライバルオスを排除するために、ライバルオスに吸着し、激しく頭部を振りながら巢外に押し出す行動も行う (Manion and Hanson 1980, Linville et al. 1987)。

供試魚

2012年4月下旬、北海道の幌内川 (42°38'N, 141°36'E) にてシベリアヤツメの採捕を行なった。電気漁具 (Smith-Root Inc., Vancouver, WA, USA) によって採捕したシベリアヤツメは、幌内川の河畔にある北海道大学苫小牧研究林内の水槽で飼育した。繁殖経験の差などによって産卵行動に差が生じないために、繁殖経験のない個体を実験に使用する必要があった。本河川のシベリアヤツメの繁殖期は通常5月中旬であり、本サンプリング時には産卵床や産卵集団は確認されなかった。シベリアヤツメは1回繁殖であることから、供試魚はすべて繁殖経験がないものとして扱った。また、幌内川における繁殖前の性比はほぼ1:1であった (山崎 未発表)。

実験デザイン

2012年5月、掛け流し水槽 (3.5m×0.3m) において、シベリアヤツメの行動観察を行なった。個体識別はイラストマー (蛍光色素塗料) タグを用いて、頭部皮下3箇所 に4色のタグを挿入し行なった。シベリアヤツメは乱婚性の繁殖システムをとるため、30個体 (オス15個体、メス15個体) を供試魚として用い、水槽内で自由に産卵集団を形成させた。実験に用いた供試魚の体サイズは、オスの平均体サイズは154.5 mm (range 142-173 mm) で、メスの平均体サイズは155.9 mm (range 135-168 mm) であった。飼育水は、生息河川水と地下水の混合水を漠気し、水温は自然条件を反映さ

せた (mean temperature: 10.7 degree; mean velocity: 3-20 cm/s; water depth: 15 cm; gravel size: 1-5 cm)。実験は自然日長に合わせた人工光の下で行なった。

行動観察は、高画質ビデオカメラ (GZ-HM670, Japan) を産卵集団の上部に設置し、file formats (mts) Image quality (XP) の記録形式で、シベリアヤツメのオスの石運び行動、攻撃行動、スニーキング行動、交配行動を記録した。繁殖期のシベリアヤツメは人を全く気にかけないが、ディスプレイを用いて撮影状況を確認することで、供試魚から人が極力見えない条件で撮影を行なった。複数のオスがメスの頭部に吸着するタイプのスニーキング行動は、最初に吸着したオスをペアオスとして扱った。シベリアヤツメのメスは放卵を行なわない擬似交配を行うため (Yamazaki and Koizumi 2017)、放卵の有無を区別した。また、巣の移出入の回数をオスの移動性の指標とし、5 分ごとに各産卵集団を形成している個体を記録した。実験後に FA100 によって供試魚を標本固定し、性差が報告されている口の幅、吻長、ヒレの幅を測定し (Kucheryavyi et al. 2007)、体サイズを 0.1mm 単位で計測した。

統計解析

まず、変数間の多重共線性を排除するために各説明変数間での VIF (Variance Inflation Factor) を調べた。その結果、スニーキング回数は石運び回数や攻撃回数と、目の幅は吻長やヒレの幅などと、それぞれ高い共線性を示した (VIF>2.5、Allison 1999)。したがって、スニーキング回数と目の幅を多変量解析から除外した。また、産卵後の個体は口の一部に欠損が見られたため、口の幅も解析から除外した。ちなみに、スニーキングが多い個体ほど石運びを行う頻度が低いわけではなく、むしろスニーキング回数と石運びの回数には正の相関があった。

擬似交配回数と放卵交配回数を目的変数に、造巣行動・攻撃回数・吻長・体サイズ・ヒレの幅を説明変数とした一般化線形混合モデルを構築した。誤差構造はポアソン分布、リンク関数は log、ランダム効果として産卵集団 ID とオスの ID を用いた。

また、ペア同士の間に最適な体サイズ比があることが示されているため (Malmqvist 1983, Yamazaki and Koizumi 2017)、体サイズ比 (メスの体サイズ/オスの体サイズ) とその 2 乗項も説明変数に加えた。統計解析には R version 2.14.2 (<http://www.R-project.org>) の lme4 パッケージを使用し解析を行った。

結果

観察時間は計 1875 分で、10 個の産卵床が形成され、その中で 24 回の産卵集団が観察された (同じ産卵床が複数回利用)。観察された繁殖行動は、交配行動 669 回 (擬似交配 575 回、放卵交配 94 回)、スニーキング行動 321 回、石運び 3866 回 (オス : 3446 回、メス : 420 回)、攻撃行動 482 回、オスの巣内外への移動 401 回、の内訳であった。多くの攻撃行動が確認されたが、その約 90% はオス対オスによるものであった。交配においては、擬似交配・放卵交配ともに特定のペアを形成せず、高度に乱婚的であった (Fig1-a)。オスの擬似交配回数と放卵交配回数から、擬似交配回数に個体差は見られるが、産卵を独占する優位個体は見られなかった (Fig1-b)。また、ほぼすべてのオス個体が石運び行動とスニーキング行動を行っており、行動の特殊化は認められなかった。

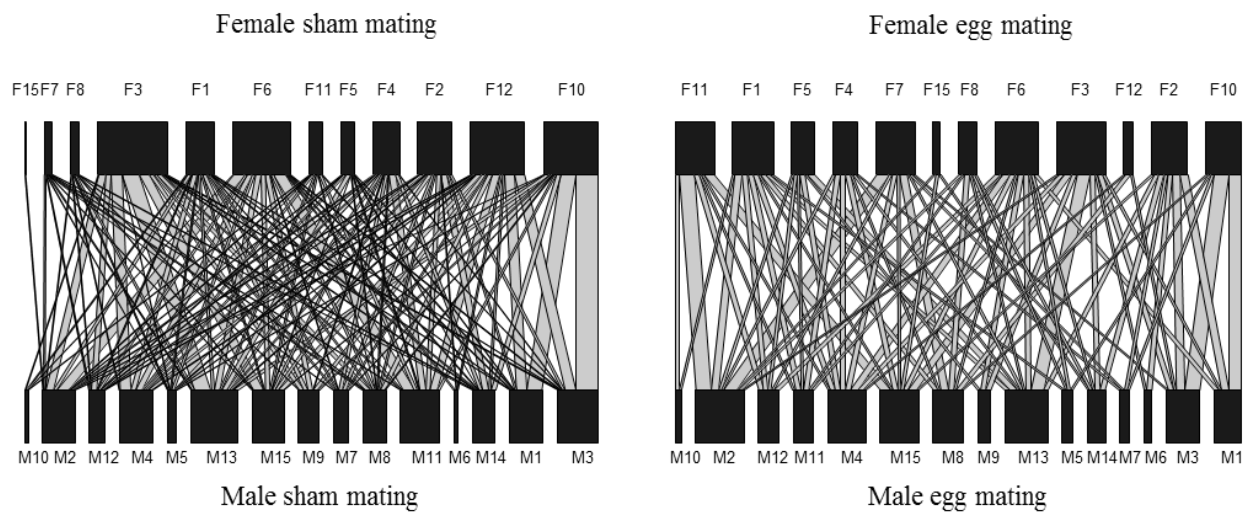


Figure 1-a Mating network between sexes in sham and egg mating. The numbers indicate individual identifications.

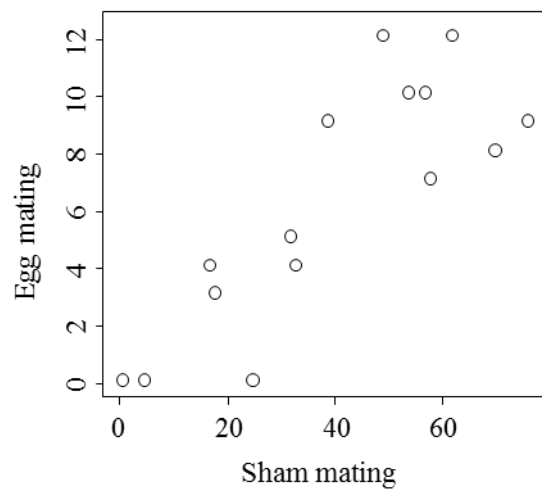


Figure 1-b The number of egg mating versus sham mating in each male.

GLMM を用いた解析から、造巢行動と攻撃行動が多いほど擬似交配回数が有意に高いことがわかった (Table 1)。一方で、放卵交配回数には造巢行動のみが有意な正の影響を与えていた。つまり、他のオスへの攻撃行動は繁殖成功の向上には寄与していなかった。

Table 1 The relationship between sham mating and egg mating and sexual traits.

Response variable	Error distribution	Random effects	Explanatory variables	β	SE	p
Sham mating	Poisson	Male ID	Stone moved	0.009	0.001	<0.001
		Spawning group ID	Aggression	0.058	0.010	<0.001
			Body size	-0.387	0.020	<0.001
			Square of body size	0.001	0.001	<0.001
			Snout	0.428	0.218	<0.05
			Fin	0.259	0.207	0.212
Egg mating	Poisson	Male ID	Stone moved	0.007	0.002	<0.001
		Spawning group ID	Aggression	-0.005	0.026	0.846
			Body size	-1.280	0.528	<0.05
			Square of body size	0.004	0.002	<0.05
			Snout	0.191	0.289	0.510
			Fin	0.602	0.341	0.077

考察

本研究の結果から、石運び行動が多いオスほど高い繁殖成功を残していることが明らかとなった。重要な点は、この相関関係は個体のもともと持つ活動性の高さによる擬似相関ではないことである。活動性やオス間競争の指標と考えられる攻撃行動も評価したが、擬似交配回数とは正の相関があったものの、繁殖成功（放卵交配回数）とは関係がなかった。したがって、活動性・攻撃性が高い個体ほど石運びや交配成功が多いという単純な関係性は見られず、石運び自体が繁殖成功度を上昇させたと考えられる。

もうひとつの重要な点は、スニークに特化した個体がいなかったことである。協力行動が維持されない理由としてただ乗り個体の存在が挙げられるが、ヤツメウナギでは石運びをせずにスニークに専念する個体はいなかった。むしろ積極的に石を運んでいる個体ほどスニークも多かった。ヤツメウナギのスニーク行動は一般的なものとは大きく異なる可能性がある。実際、ほぼ同時にメスに巻き付く個体も多く、ペア産卵を求めている結果、たまたまタイミングが遅れスニークのように見えるだけかもしれない。一方、石を運んでいる間にメスがライバルオスと交配したケースもしばしば見られた。このように石運び行動には明らかなコストがあるにも関わらず、石運びを行わないオスはいなかった。これは石運び行動が非常に重要であることを示唆している。

上記2点を考慮して、活発な造巣を行うオスが低い繁殖成功を収めた理由について言及する。まず、高い繁殖成功を得るにはライバルオスとの競争に勝つか、メスから選択的に配偶者として選ばれる必要がある。もし、活発な石運び行動が協力行動ではなく、ライバルオスへの力の誇示であるなら、より直接的な指標である攻撃行動と繁殖成功度との間に相関関係が見られるはずである。しかし、実際にはこういった相関関係は見られず、また観察においてもオス間に顕著な優劣関係は見られなかった。一方で、繁殖成功における造巣・攻撃行動の影響の違いは、メスの配偶者選択の可能性を示唆している。オスの攻撃行動は石運び行動とは異なり擬似交配回数とのみ有意な正の関係を示し、繁殖成功の増加に繋がらなかった。この偏った交配成功は、メスの交配準備不足など物理的な要因だけではなく、むしろ石運び行動を行なわないオスに対して、メスが放卵行動を抑制した結果と言えるかもしれない。

多い時には数十匹も集まる集団産卵で、メスがオスの石運び回数を評価しているとするれば驚きである。ヤツメウナギ類は、繁殖期にフェロモンを使って情報伝達を行うことが知られている (Li et al. 2002, Sorensen and Vrieze 2003)。しかしながら、高度に密集した集団中では、個体は絶えず移動を繰り返しており、フェロモンなどの化学物

質だけでは性別や個体を正確に判別することは難しいと考えられる。非寄生性のヤツメウナギは、眼の発生後に摂餌を行わず繁殖後は死亡するため、彼らの眼は捕食者回避や繁殖のために機能しているかもしれない。しかし、捕食者回避が目的であれば眼の機能に雌雄差は見られないと予想されるが、Kucheryavyi et al. (2007) では、メスの眼はオスより有意に大きいことが示されている。メスに特有の眼の発達、繁殖においてオスの行動を識別するために機能している可能性もある。オスにおいても、多数の雌雄が集まる中でも選択的にオスのみを攻撃していたことから、少なくとも性別を識別できるほどの能力を持つと考えられる。

メスはオスの造巣行動を基準に配偶者選択をしているかもしれないが、産卵床の役割については議論の余地が残る。一般に、巣は造成が完了して初めてその機能が十分に発揮される。しかし、ヤツメウナギの石運び行動は産卵集団の消滅まで継続的に行なわれる (Sterba 1962)。卵は粘着性があり産卵床内の礫に付着するが、これらの礫はしばしば造巣行動の過程で産卵床外へ運び出される (山崎 未発表)。加えて、水流などによっても多くの卵は巣外へ流出することが知られている (Manion and Hanson 1980, Smith and Marsden 2009)。さらに、本研究や野外における研究では、造成された産卵床の再利用が頻繁に観察されている (Jang and Lucas 2005)。産卵後の産卵床は、埋め戻し行動がほぼ行なわれないため、穴の形状を維持している。それにも関わらず、彼らは産卵床を再利用し、活発な造巣を行うことが観察されている。また、メスは放卵した卵の生存率を上昇させるために活発な造巣を行うことが予想されるが、実際には造巣行動は極端にオスに偏っていた。このように、産卵床の再造成やメスの消極的な造巣行動は、巣の造成コストや卵の保護の観点からは適応的な説明ができない。したがって、明らかなコストであるにも関わらず続けられるオスの石運び行動は、子の保護以外の別の理由があるかもしれない。

子の保護を目的としない繁殖場において、複数のオスがメスへ活発な求愛を行う例にレックが挙げられる。シベリアヤツメの造巣が子の保護のためではなく、アリーナ

(共同繁殖場)の造成と求愛が目的であれば、非適応的な造巢行動と産卵床の意義を説明できるかもしれない。レックの必要条件は、1) オスは **parental care** を行なわない。2) 交配のためだけのアリーナを作る。3) オスはメスに必要な資源を占有できない。4) メスは選択的に配偶者を選ぶ。である (Höglund and Alatalo 1995)。今後は、巢の適応的な意義とメスの配偶者選択が行われているかを精査し、**Lek like mating** の可能性を検証する必要がある。

引用文献

- Allison PD (1999) Logistic regression using the SAS system: Theory and application. SAS institute, Cary, NC
- Cochran PA, Bloom DD, Wagner RJ (2008) Alternative reproductive behaviors in lampreys and their significance. *J Freshw Ecol* 22:37–41.
- Cochran PA, Gripenot AP (1992) Aggregation and spawning by lampreys (genus *Zchthyomyzon*) beneath cover. *Environ Biol Fishes* 33:381–387.
- Clutton-Brock T (2009) Sexual selection in females. *Anim Behav* 77:3–11. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.08.026
- Eadie J, Sherman P, Semel B (1998) Conspecific brood parasitism, population dynamics, and the conservation of cavity-nesting birds. *Behav Ecol Conserv Biol* 306–340.
- Esteve M (2005) Observations of spawning behaviour in salmoninae: salmo, oncorhynchus and salvelinus. *Rev Fish Biol Fish* 15:1–21. doi: 10.1007/s11160-005-7434-7
- Gross MR, Sargent RC (1985) The evolution of male and female parental care in fishes. *Am Zool* 25:807–822
- Hamilton WD (1963) The evolution of altruistic behavior. *Am Nat* 97:354–356. doi: 10.1086/497114

- Hardisty MW, Potter IC (1971) The biology of lampreys. Vol.1, *Academic Press*. London, England
- Höglund J, Alatalo RV (1995) Leks. *Princeton University Press*, Princeton, NJ.
- Hume JB (2013) The evolutionary ecology of lampreys (Petromyzontiformes).
- Hume JB, Adams CE, Mable B, Bean CW (2013) Sneak male mating tactics between lampreys (Petromyzontiformes) exhibiting alternative life-history strategies. *J Fish Biol* 82:1093–1100. doi: 10.1111/jfb.12047
- Jang MH, Lucas MC (2005) Reproductive ecology of the river lamprey. *J Fish Biol* 66:499–512. doi: 10.1111/j.1095-8649.2005.00618.x
- Kucheryavyy A, Savvaitova K, Gruzdeva M, Pavlov D (2007) Sexual dimorphism and some special traits of spawning behavior of the arctic lamprey *Lethenteron camtschaticum*. *J Ichthyol* 47:481–485. doi: 10.1134/S0032945207070016
- Li W, Scott AP, Siefkes MJ, et al. (2002) Bile acid secreted by male sea lamprey that acts as a sex pheromone. *Science* (80) 296:138–41. doi: 10.1126/science.1067797
- Linville JE, Hanson LH, Sower S (1987) Endocrine events associated with spawning behavior in the sea lamprey (*Petromyzon marinus*). *Horm Behav* 21:105–17.
- Malmqvist B (1983) Breeding behaviour of brook lampreys *Lampetra planeri*: Experiments on mate choice. *Oikos* 41:43–48. doi: 10.2307/3544344
- Manion PJ, Hanson LH (1980) Spawning behavior and fecundity of lampreys from the upper three Great Lakes. *Can J Fish Aquat Sci* 37:1635–1640. doi: 10.1139/f80-211
- Mundahl ND, Sagan RA (2005) Spawning ecology of the American brook lamprey, *Lampetra appendix*. *Environ Biol Fishes* 73:283–292.
- Ota N, Gahr M, Soma M (2015) Tap dancing birds: The multimodal mutual courtship display of males and females in a socially monogamous songbird. *Sci Rep* 5:16614. doi: 10.1038/srep16614

- Petersen CW, Warner RR, Cohen S, et al. (1992) Variable pelagic fertilization success : Implications for mate choice and spatial patterns of mating. *Ecology* 73:391–401.
- Renaud CB (2011) Lampreys of the world: An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date. FAO, Rome
- Schmoll T (2011) A review and perspective on context-dependent genetic effects of extra-pair mating in birds. *J Ornithol* doi: 10.1007/s10336-011-0683-4
- Smith SJ, Marsden JE (2009) Factors affecting sea lamprey egg survival. *North Am J Fish Manag* 29:859–868. doi: 10.1577/M07-196.1
- Sorensen PW, Vrieze LA (2003) The chemical ecology and potential application of the sea lamprey migratory pheromone. *J Great Lakes Res* 29:66–84.
- Sterba G (1962) Die neunaugen (Petromyzonidae). In handbuch der binnenfischerei mitteleuropas. Vol. 3. Edited by R. Demoll and H.N. Maier. E. Schweizerbart'sche, Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, Germany. pp263–352.
- Taborsky M (1994) Sneakers, satellites, and helpers: Parasitic and cooperative behavior in fish reproduction. *Adv study Behav* 23:1–100. doi: 10.1016/S0065-3454(08)60351-4
- Twohey MB, Heinrich JW., Seelye JG, et al. (2003) The sterile-male-release technique in Great Lakes sea lamprey management. *J Great Lakes Res* 29:410–423.
- Yamazaki C, Koizumi I (2017) High frequency of mating without egg release in highly promiscuous nonparasitic lamprey *Lethenteron kessleri*. *J Ethol* doi: 10.1007/s10164-017-0505-0
- Young RT, Cole LJ (1900) On the nesting habits of the brook lamprey (*Lampetra wilderi*). *Am Nat* 34:617–620.

第四章

乱婚におけるメスの配偶者選択：
オスの造巣行動と交配履歴に着目して

序論

メスは一般的に質の高いオスと交配を行う傾向にある。例えば、オスはメスに様々なアピール（婚姻贈呈、婚姻色など）を行い、メスはより優れた形質のオスを配偶者として選ぶ（Schaedelin and Taborsky 2009）。メスへの直接的なアピール行動がなかったとしても、ライバルより大きな体サイズや優れた武器を持つオスはオス間競争を通じてメスを独占する。このため、結果的にメスは優れた形質のオスを配偶者として選ぶことになる。このような優良遺伝子（Good gene）仮説に従い、ある形質に強い性選択が働けば個体群中の全てのオス個体が極端な形質を持つようになり変異の幅が小さくなる（Pomiankowski 1995）。しかしながら、実際の生物では多くの性的形質において十分な変異が維持されている。

ある形質に秀でているオスが必ずしも全てのメス個体にとって優れているわけではない。例えば、受精率などは遺伝的な相性（Genetic compatibility）の方が重要な場合も多い（Rodríguez-Muñoz and Tregenza 2009）。また、近年、大胆さや攻撃性といった個性が繁殖成功度に強く影響することが分かってきたが、つがい相手との相性も鍵となる（Fox and Millam 2014）。相性の悪いオスとの交配はメスの適応度の低下を招く。したがって、もしオスとの相性を事前に評価できないのであれば、メスはより多くのオスと交配を行うと考えられる（Krokene 1998）。また、交配前のメスの選択では魅力的な二次性徴を持つオスでも、精液の質との相関が見られない例もあり、形態や行動形質だけではオスの質を十分に保障できないかもしれない（Mautz et al. 2013）。このような場合、優良と思われるオスと交配しつつ、他のオスとも交配するのが最善と考えられる。一夫一妻の鳥類で優良なオスとつがいを作っているにも関わらず、他のオスとの子供を残すのは、このような戦略の結果かもしれない（Sheldon 1994）。しかしながら、鳥類は社会性が高く、行動の意思決定が複雑なため、優良遺伝子と遺伝的相性の影響を分離するのが難しい（Griffith et al. 2002）。

乱婚性の生物は交配機会が多いため、優良遺伝子と遺伝的相性の双方を選択してい

るかもしれない。特に、100 回以上の交配を行うヤツメウナギは、この“両取り戦略”の検証に適した生物だと考えられる。彼らは、複数の雌雄が集団で川底に一つの巣を作り、そこで乱婚的に集団産卵を行う。造巣は主にオスによって行われ、時に数千個の石が造巣のために動かされる (Johnson et al. 2015)。活発に造巣を行うオスは高い繁殖成功を得ていることがわかっており、メスがオスの造巣を評価して、より質の高い配偶者を選んでいる可能性が示唆されている (第 3 章)。一方で、ウミヤツメの人工受精卵を用いた実験では、遺伝的な相性によって孵化率が低下することが知られている (Rodríguez-Muñoz and Tregenza 2009)。すべてのヤツメウナギ類は 1 回繁殖の生活史を持っており、交配前に評価できないリスク (例えば、交配相手の不稔や遺伝的不一致) によって、適応度が大きく低下する危険性がある。したがって、ヤツメウナギのメスは、オスの造巣行動から質の高いオスと選択に交配を行う一方で、遺伝的なリスクを回避するために、積極的に新しいオスとの交配を行っている可能性がある。実際、複数回の繁殖を行う幾つかの生物において、一度交配した相手との再交配を避ける傾向があることが示されている (e.g. Schäfer and Uhl 2005, Ladage and Ferkin 2007)。

そこで本研究では、メスの交配行動と交配履歴に着目し、ヤツメウナギメスの繁殖行動が両取り戦略であるかどうかを調べた。メスが両取り戦略を行っているなら、活発に造巣を行うオスを選ぶ一方で、出来るだけ多くのオスとも交配を行うと考えられる。つまり、特定のオスとの交配回数が増え過ぎると、そのオスとのさらなる交配を避けるようになると考えられる。本研究の対象生物であるシベリアヤツメのメスは、放卵を伴わない産卵 (擬似交配) と交配を途中で中止する行動 (交配拒否) が観察されている (Yamazaki and Koizumi 2017, 山崎 私信)。そこで、個体識別によってメスがどのオスと何回交配したかという交配履歴を記録し、特定のオスとの交配回数がメスの産卵行動に影響を与えるかを評価した。加えて、オスの造巣行動はオスの質を表している可能性があるため、各交配イベント直前のペアオスの石運び数を記録した。

材料と方法

実験は 2012 年に北海道大学苫小牧研究林で行なった。供試魚（シベリアヤツメ）は繁殖期前（4 月下旬）に電気漁具を用いて、幌内川（42°38'N, 141°36'E）より採捕した。採捕した魚は、掛け流しのメッシュタンク（0.3m×0.25m）で 5 月中旬まで飼育した。供試魚は合計で 150 個体採捕し、コンディションのよい個体（奇形やヒレの欠損などがない個体）を選んで実験に用いた。個体識別のために 3 色のタグを組合せて使用し、個体の背面（頭部から第一背びれまで）に挿入した。かけ流し水槽を用いて、水温・流速・水深・礫サイズ・日照条件はできる限り自然の状況に合わせた（Yamazaki and Koizumi 2017 と同様）。

実験デザイン

30 個体（オス 15 個体、メス 15 個体）を水槽内で自由に交配をさせて、繁殖行動の観察を行った。もしメスが両掛け的な交配を行っているなら、特定のオスとの交配が増えるにつれて擬似交配や交配拒否を行う確率が増加するはずである。同様に、オスの質を表している可能性のある造巢（石運び）行動を活発に行うオスとの交配では、メスは優れた遺伝子を獲得するために放卵交配を行う確率が増加させると考えられる。自然に近い状況でメスの行動を観察するために、複数の雌雄を用いて水槽内に自由に産卵集団を形成させ実験を行った。また、シベリアヤツメを含む多くのスナヤツメは集団産卵を行う傾向が強く、実験で観察された集団サイズ（1-15 個体）は野外でも観察される規模であった。

本実験では、複数の産卵集団をビデオによって撮影し、オスの石運び数とメスの交配行動（放卵の有無と交配拒否）を個体ごとに秒単位で解析した。予備実験より、産卵集団の構成個体や個体数は時間によって変化することがわかっており、新たに加入したメスはすでに造巢を行っていたオスの行動を評価できない可能性がある。そこ

で、メスの行動（放卵交配・擬似交配・交配拒否）の前の 1 分間に行なったペアオスの造巢行動を解析に用いた。加えて、受精率や放卵の有無に体サイズが影響しているため、ペアの体サイズ比と二次項も解析に加えた（Yamazaki and Koizumi 2017 と同様）。個体の体サイズは、実験終了後にノギスを用いて、体サイズを 0.1mm 単位で計測した。

特定のオスとの累積交配回数（ある交配行動までにペアオスと交配した総交配回数）・造巢行動・体サイズがメスの放卵に与える影響を評価するために、放卵するか交配を拒否するか（放卵交配：1、交配拒否：0）、放卵するか擬似交配をするか放卵交配：1、擬似交配：0）という 2 つの一般化線形混合モデル GLMM を構築した。説明変数は、ペアオスとの累積の交配回数、ペアオスの交配行動前 1 分間の石運び数、ペアオスとのサイズ比とその二乗項である。ペアオスの ID と産卵集団 ID をランダム効果とし、二項分布を仮定して解析を行なった。多重共線性の影響を排除するために VIF（Variance Inflation Factor）を用いて変数を排除した（VIF>2.5、Allison 1999）。解析には、R ,version 2.14.2. (<http://www.R-project.org>) を使い、GLMM の解析には lme4 パッケージを用いた。

結果

メスの繁殖行動の記載

観察時間は計 1875 分で、10 個の産卵床が形成され、その中で 24 回の産卵集団が観察された（同じ産卵床が複数回利用）。観察された繁殖行動は、メスの総交配行動が 0 回から 122 回（50.8±41.0 回）、総擬似交配が 0 回から 111 回（44.2±37.7 回）、総放卵交配は 0 回から 11 回（6.6±4.3 回）であった。さらに、メスの総交配拒否回数は 0 回から 33 回（14.2±10.5 回）であった。このうち、メスの交配拒否は 1.0 から 9.3（交配拒否/放卵交配）、擬似交配は 0.5 から 27.3（擬似交配/放卵交配）であった。放卵交配・擬似交配・交配拒否のどの交配行動においても、個体間で規則のある傾向は見ら

れなかった。また、8回の放卵交配と1回の擬似交配はペアの判別ができなかったため、解析から除いた。

Table 1 Summary of the mating experiment in Siberian brook lamprey

ID	Size	Total mating	Egg mating	Sham mating	Rejection	Size ratio with mates		
						Maximum	Minimum	Mean
1	166	47	9	38	23	1.17	0.96	1.09
2	135	60	9	51	17	1.17	0.96	1.08
3	168	122	11	111	19	1.18	0.97	1.11
4	156	54	7	47	33	1.10	0.90	1.03
5	160	29	5	24	17	1.13	0.92	1.05
6	167	105	11	94	11	1.18	0.97	1.10
7	163	13	3	10	3	1.15	0.94	1.09
8	167	20	5	15	7	1.18	0.97	1.09
9	159	0	0	0	1	0.98	0.98	0.98
10	135	91	11	80	14	0.95	0.78	0.89
11	152	31	10	21	10	1.07	0.88	1.00
12	152	85	3	82	28	1.07	0.88	1.00
13	136	0	0	0	0			
14	166	0	0	0	0			
15	146	3	2	1	2	1.03	0.97	0.99
Mean		50.8	6.6	44.2	14.2	1.10	0.93	1.04
SD		41.0	4.3	37.7	10.5	0.08	0.06	0.06

オスの交配履歴・造巢行動・体サイズの影響

予測したとおり、特定のオスとの交配履歴はメスの擬似交配と交配拒否の確率に有意な影響を与えていた (Table 2, Fig. 1)。また、有意ではなかったものの、1分間という短い間であっても、オスの石運び行動が多いほどメスの交配拒否の確率が減少する傾向が見られた。同様に、ペア雄との体サイズ比の二乗の値が大きいほど、メスの交配拒否と擬似産卵の確率が減少する傾向が見られた。一方で、オスの石運び数は擬似交配の確率に影響を与えてはいなかった。

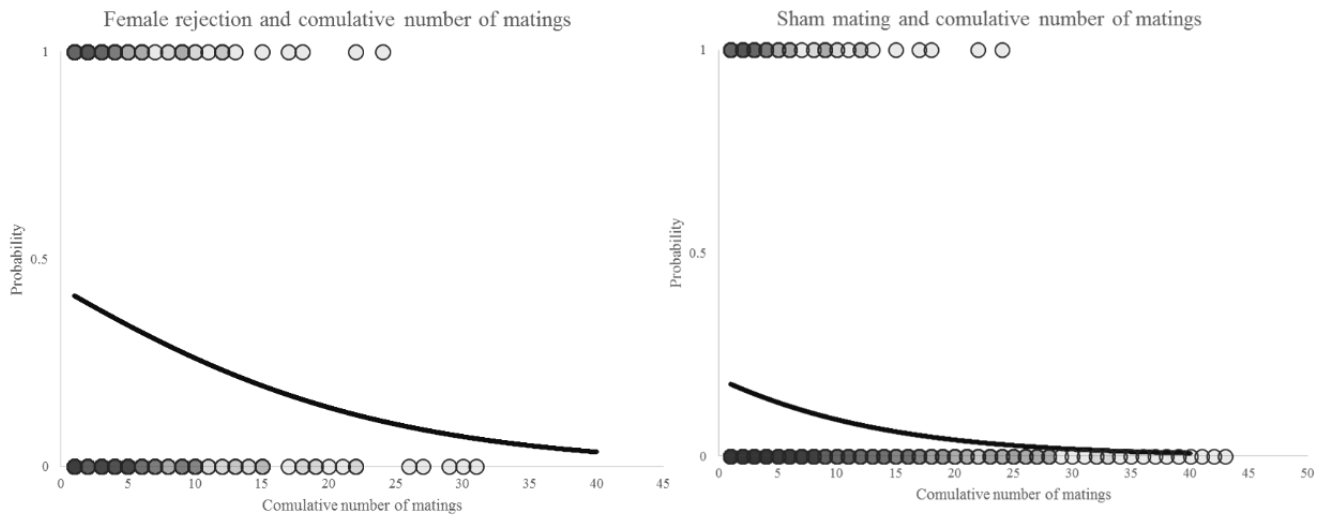


Fig.1 Logistic regression of the number of the cumulative mating frequency and female mating behavior (sham mating , female rejection and egg released).

Table 2 In this model, the effect of the mating history and the male trait on the female crossing is evaluated.

	Random effects	Variables	Coefficient	SE	P
Rejection, Egg mating	Male ID	Intercept	16.18	15.34	0.29
	Female ID	The cumulative number of matings	-0.08	0.03	<0.05
	Spawning group ID	Size ratio	-27.01	30.29	0.37
		Square of size ratio	10.02	14.87	0.50
		Pair stone moved (before 1minute)	0.19	0.12	0.09
Sham mating, Egg mating	Male ID	Intercept	6.98	16.28	0.67
	Female ID	The cumulative number of matings	-0.08	0.03	<0.01
	Spawning group ID	Size ratio	-9.61	1.32	0.96
		Square of size ratio	-6.80	16.51	0.68
		Pair stone moved (before 1minute)	0.13	0.10	0.22

考察

メスは既知のオスとの交配が多いほど、そのオスとの交配を避けるために擬似交配と交配拒否を行っている可能性が示唆された。また、ペアオスの石運び行動が多いほど放卵交配の確率が高くなるという弱い傾向が見られた。これらのことから、メスはオスの造巢行動を評価して優れたオスと選択的に交配する一方で、遺伝的なリスク

を軽減するために交配を重ねたオスとの産卵を回避する両取り戦略を行っている可能性がある。メスの配偶者選択において交配履歴に着目した研究はいくつかある。例えば、オスと連続的に遭遇させる実験や過去につがったオスと新規のオスのどちらをメスが選択するかといった研究が行われている (e.g. Schäfer and Uhl 2005, Ladage and Ferkin 2007)。これらの先行研究でも、遺伝的なリスクを排除しながら、優良な遺伝子を得る戦略を行なっている可能性もあるが、1 個体のメスが多くの交配を行い、かつ毎回の交配で父性が判別できる種は稀であり、検証は容易ではない。知る限りでは、優良なオスを選択する一方で、メスは既知のオスとの交配を避けたことでメスが複数回繁殖を行うことを示した最初の研究といえる。

オスの石運び行動はメスの交配拒否に影響を与えていたが、擬似交配への影響は見られなかった。これは、メスの腹腔内にある卵の位置などの物理的な要因が原因かもしれない (Yamazaki and Koizumi 2017)。放卵直後の腹腔内の卵の分布は総排泄腔周辺に比べて、頭部に向かうにつれて密であると予測される。そのため、メスはオスを受け入れたとしても、総排泄腔付近に卵がなかった場合、物理的な制約から放卵が行えなかった可能性がある。一方、擬似交配に比べて、自ら基質から離れて交配を中止する交配拒否はメスの意思をより反映しているため、石運び行動の効果がより明確に現れたと考えられる。また、体サイズがメスの放卵に影響を与えていなかったのは、第2章で行なった実験に比べて雌雄の体サイズ比に大きな幅がなかったことが原因かもしれない。

繁殖において潜在的な配偶相手と連続的に出会う状況は、様々な生物でしばしば起こる (Byrne and Roberts 2012)。連続交配におけるオスの質とメスの配偶者選択に関する研究では、前のオスより質の良いオスを受け入れるといった Trade up 仮説が知られている (Pitcher et al. 2003)。また、遺伝的な多様性を高めるために、既知のオスとの交配を避けることも考えられる (Yasui 2001)。しかしながら、ヤツメウナギのメスは、質の高いオスと、多様なオスとの交配の両方を選択している可能性がある。これ

は、オスの質を表す指標が石運びという行動形質であることと、ヤツメウナギが集団産卵を行い繁殖後に死亡する 1 回繁殖の生活史を有していることに起因するかもしれない。行動形質だけを基に優良なオスを選ぶことは場合、メスはオスの質を見誤る場合があるかもしれない。また、集団産卵のように非常に多くのオスが同時に行動を行う場合は、個体ごとの行動を正しく評価できない可能性がある。さらに、1 回繁殖や生涯の繁殖回数が少ない場合、ペアの相性を判断できなければ繁殖成功を大きく減少させる。ヤツメウナギは細長い身体の制限により、多数の交配行動を得ないと全ての卵を放出できない可能性がたかい (Yamazaki and Koizumi 2017)。したがって、ヤツメウナギにおいては、質が良いと考えられるオスと多くの交配を行いつつ、遺伝的な相性を補償するために他のオスとも交配をするのが適応的なものかもしれない。

引用文献

Allison PD (1999) Logistic regression using the SAS system: Theory and application.

SAS institute, Cary, NC

Byrne PG, Roberts JD (2012) Evolutionary causes and consequences of sequential polyandry in anuran amphibians. *Biol Rev* 87:209–228. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00191.x

Fox RA, Millam JR (2014) Personality traits of pair members predict pair compatibility and reproductive success in a socially monogamous parrot breeding in captivity. *Zoo Biol* 33:166–172. doi: 10.1002/zoo.21121

Griffith SC, Owens IPF, Thuman KA (2002) Extra pair paternity in birds: A review of interspecific variation and adaptive function. *Mol Ecol* 11:2195–2212. doi: 10.1046/j.1365-294X.2002.01613.x

Johnson NS, Buchinger TJ, Li W (2015) Reproductive ecology of lampreys. In: Docker MF (ed) *Lampreys Biol Conserv Control*. Springer, Netherlands, pp 265-303

- Krokene C (1998) The function of extrapair paternity in blue tits and great tits: good genes or fertility insurance? *Behav Ecol* 9:649–656. doi: 10.1093/beheco/9.6.649
- Ladage LD, Ferkin MH (2007) Do female leopard geckos (*Eublepharis macularius*) discriminate between previous mates and novel males? *Behaviour* 144:515–527. doi: 10.1163/156853907780713091
- Mautz BS, Møller AP, Jennions MD (2013) Do male secondary sexual characters signal ejaculate quality? A meta-analysis. *Biol Rev Camb Philos Soc* 88:669–82. doi: 10.1111/brv.12022
- Pitcher TE, Neff BD, Rodd FH, Rowe L (2003) Multiple mating and sequential mate choice in guppies: Females trade up. *Proc R Soc B Biol Sci* 270:1623–1629. doi: 10.1098/rspb.2002.2280
- Pomiankowski A (1995) A resolution of the lek paradox. *Proc R Soc B Biol Sci* 260:21–29.
- Rodríguez-Muñoz R, Tregenza T (2009) Genetic compatibility and hatching success in the sea lamprey (*Petromyzon marinus*). *Biol Lett* 5:286–288. doi: 10.1098/rsbl.2008.0650
- Schäfer MA, Uhl G (2005) Sequential mate encounters: Female but not male body size influences female remating behavior. *Behav Ecol* 16:461–466. doi: 10.1093/beheco/ari013
- Schaedelin FC, Taborsky M (2009) Extended phenotypes as signals. *Biol Rev* 84:293–313. doi: 10.1111/j.1469-185X.2008.00075.x
- Sheldon BC (1994) Male Phenotype, fertility, and the pursuit of extra-pair copulations by female birds. *Proc R Soc B Biol Sci* 257:25–30. doi: 10.1098/rspb.1994.0089
- Yamazaki C, Koizumi I (2017) High frequency of mating without egg release in highly promiscuous nonparasitic lamprey *Lethenteron kessleri*. *J Ethol* doi: 10.1007/s10164-017-0505-0
- Yasui Y (2001) Female multiple mating as a genetic bet-hedging strategy when mate choice criteria are unreliable. *Ecol Res* 16:605–616. doi: 10.1046/j.1440-1703.2001.00423.x

第五章

総合考察

本論文において、私は非寄生性ヤツメウナギ（シベリアヤツメ）の個体レベルの詳細な繁殖行動を明らかにした。ヤツメウナギの繁殖行動の記載は多いものの（Young and Cole 1900, Hardisty and Potter 1971, Malmqvist 1983, Gardiner and Stewart 1997, Yamazaki and Goto 2000, Mundahl and Sagan 2005, Cochran et al. 2008, Renaud 2011, Johnson et al. 2015）、個体レベルでの行動を追った研究は非常に限られる。ヤツメウナギは乱婚性の配偶システムであると考えられているが、本研究ではいくつかの特徴的な繁殖行動（造巢行動・擬似交配・交配拒否）に着目し、シベリアヤツメのメスが完全にランダムな交配を行っていないことを明らかにした。本種は高頻度の擬似交配を行っていたが、個体識別の難しさのためか、擬似交配の報告はいままでなかった。第2章では、擬似交配が起こる要因と各交配での放卵数を左右する要因について、オスの数と大きさを変えて実験を行った。また、配偶者との体サイズについて、先行研究と本研究結果から、受精に適した体サイズ比の配偶者との交配において、放卵確率・放卵数ともに高くなることが示唆され、同類交配を行っている可能性が考えられた。さらに、オスが多く、潜在的に配偶者が選べる環境では、擬似交配の確率が増加し、1回当たりの放卵数も少ないことがわかった。この結果はメスが周囲の環境によって放卵を調節していることを示唆している。第3章では、オスの造巢行動に着目し、オスの繁殖行動と形態形質が繁殖成功に与える影響を評価した。川底の石のひとつずつ運ぶ造巢行動は、とても目につく行動だが、その生態学的な意味はほとんど研究されてこなかった。明白なコストがある石運び行動は、オスにとって繁殖に有利な行動であるはずである。観察の結果、活発な造巢を行うオスほど、高い繁殖成功を得ていることが明らかとなった。一方で、攻撃的なオスは擬似交配の回数のみ多かったことから、メスはオスの造巢行動を評価し放卵を行なっている可能性が示された。第4章では、メスの交配履歴に着目し、擬似交配や交配拒否が起こる確率を左右する要因を調べた。実験の結果、メスは特定のオスとの累積の交配回数が増えるほど、擬似交配や交配拒否を高頻度で行っていた。メスは配偶相手との交配履歴によって交配を操作し、遺伝的多様性を得るために父性を分散させていることが示唆された。

ヤツメウナギの交配パターンと性選択について

これまでヤツメウナギの集団産卵は単純な乱婚であると考えられており、交配パターンや繁殖行動の意味についての理解は進んでいなかった。しかし、本研究で行われた詳細な行動観察から、一見ランダムに見える交配にもいくつかの規則性があることがわかった。まず、第2章の結果から、配偶者との相対的な体サイズによって、受精率や1回当たりの放卵数が変化する可能性が示唆された。体外受精を行う魚類では、配偶者との位置関係は受精成功に重要な要因である (Petersen et al. 1992)。特に巻き付き型の交配をおこなうヤツメウナギにおいては、配偶者との相対的な体サイズは重要だと考えられる。実際、寄生種と非寄生種の極端な体サイズの差は、交配隔離を通じて、ヤツメウナギの種分化を駆動したと考えられている (Salewski 2003)。次に、第3章の結果から、オスの繁殖成功において石運び行動に方向性選択が働いていることが示された。集団産卵のような強度の乱婚において、このような方向性選択が認められている例は少ない。最後に、第4章の結果から、メスはたとえ活発に石を運ぶオスであっても、同一個体との度重なる交配を避けることがわかった。つまり、メスは優れたオスとの交配だけでなく、多くのオスとつがっていた。これは子孫の遺伝的多様性を高めるため、あるいは自分とより遺伝的に相性の良い個体と交配するために、より多くのオスと交配することを示唆している。

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。

ヤツメウナギの配偶システムについて

活発に造巣を行うオスが強い繁殖成功を得ていたことから、ヤツメウナギにとって造巣は重要な要素である。しかし、メスにとって造巣からこういった利点を得ているのかは議論の余地がある。一般的に、巣は子の保護を目的としており、捕食者回避や子の生育に十分な機能を得るために、巣が完成してから産卵が行われる。しかしながら、ヤツメウナギの造巣行動は、産卵集団が形成している間、絶え間なく行われる。未完成ともいえる巣に産卵をする行動は、子の保護を目的としているとは考えにくい。加えて、ヤツメウナギの卵は粘着性があり産卵後は河床の礫に付着するが、この絶え間なく続く造巣の際に、礫とともに付着した卵も巣外へと輸送される。先行研究でも、放卵された卵の多くは巣外へ流出しているという報告もあり (Manion and Hanson 1980, Smith and Marsden 2009)、メスが造巣から直接的利益を得ているかは疑わしい。

一方で、造巣行動を子の保護としてではなく、優れたオスであることをメスへアピールするための行動であると仮定すると、この行動をより説明ができるかもしれない。メスが石運び行動の多寡によって交配相手を選ぶのであれば、オスは交配の可能性が残る限り（つまり産卵集団が消滅するまで）石運びをやめることはないだろう。もし、オスの造巣行動が求愛であるなら、ヤツメウナギの配偶システムの特徴は、“複数のオスが集合してメスへ求愛を行ない、メスがその集団から配偶相手を選ぶ”と解釈できる。こうした特徴に近い配偶システムとして、レックが挙げられる。

レックの特徴は、オスは子の保護や他の資源などの直接的な利益をメスに与えず、メスは卵の受精のみに集団に参加する配偶システムで、オスはアリーナ（共同繁殖場）に集合して活発な求愛を行う (Höglund and Alatalo 1995)。多くの場合、メスは交配前に複数のオスのもとを訪れ、選択的に配偶者と交配を行う。レックは、古くから鳥類や一部の哺乳類で研究が行われている (Lill 1974, Floody and Arnol 1975)。メスは非常に選択的にオスを選ぶため、集団内の繁殖成功は大きく偏ることが知られている (Höglund and Alatalo 1995)。魚類においても、複数のオスを訪問しメスが選択的にオスと交配を行う

“レック様な”繁殖（レックの定義を全て満たすわけではないため、Lek-like と記載されている）が報告されている（Donaldson 1995, Figenschou et al. 2004）。

ヤツメウナギにおいては、活発に造巢を行うオスほど繁殖成功は高いものの、特定のオスに交配が大きく偏ることはなかった（3 章）。大きな産卵集団だと、メスがオスの求愛を正確に評価できないといった可能性も考えられるが、配偶者選択においても、石運び行動以外の要因が影響しているかもしれない。第 4 章では、ヤツメウナギは石運びを行うオスと交配を行う一方で、既知のオスとの交配を避けていることが示唆された。これは、父性を分散させることで遺伝的なリスクを軽減させ、さらに優れたオスの遺伝子を得る両取り戦略を行っているためかもしれない。一般的なレックにおいては、メスは非常に選択的に配偶者を選ぶ。一方でヤツメウナギは、配偶者との体サイズに依存した選択（同類交配）、オスの形質を基にした選択（方向性選択）、そして既知のオスを選ばないという多様性を得るための選択、を同時に行っている可能性がある。この柔軟な選好性は、レック様繁殖を理解する上で重要な視点になると考えられる。

引用文献

Cochran PA, Bloom DD, Wagner RJ (2008) Alternative reproductive behaviors in lampreys and their significance. *J Freshw Ecol* 22:37–41.

Donaldson T (1995) Courtship and spawning of nine species of wrasses (*Labridae*) from the Western Pacific. Japan *J Ichthyol* 42:311–319.

Figenschou L, Folstad I, Liljedal S (2004) Lek fidelity of male arctic charr. *Can J Zool* 82:1278–1284. doi: 10.1139/z04-106

Floody OR, Arnol AP (1975) Territoriality and the spatial distributions of sexual and agonistic behaviors. *Ethology* 37:192–212.

Gardiner R, Stewart D (1997) Spawning habitat assessment and survey of lamprey populations

occurring in areas of conservation interest.

Hardisty MW, Potter IC (1971) The biology of lampreys. Vol.1, *Academic Press*. London, England

Höglund J, Alatalo RV (1995) Leks. *Princeton University Press*, Princeton, NJ.

Johnson NS, Buchinger TJ, Li W (2015) Reproductive ecology of lampreys. In: Docker MF (ed) *Lampreys Biol Conserv Control*. Springer, Netherlands, pp 265-303

Lill A (1974) Sexual behavior of the lek-forming white-bearded manakin (*Manacus trinitatis* Hartert). *Z Tierpsychol* 36:1–36. doi: 10.1111/j.1439-0310.1974.tb02126.x

Malmqvist B (1983) Breeding behaviour of brook lampreys *Lampetra planeri*: Experiments on mate choice. *Oikos* 41:43–48. doi: 10.2307/3544344

Manion PJ, Hanson LH (1980) Spawning behavior and fecundity of lampreys from the upper three Great Lakes. *Can J Fish Aquat Sci* 37:1635–1640. doi: 10.1139/f80-211

Mundahl ND, Sagan RA (2005) Spawning ecology of the American brook lamprey, *Lampetra appendix*. *Environ Biol Fishes* 73:283–292.

Petersen CW, Warner RR, Cohen S, et al. (1992) Variable pelagic fertilization success: Implications for mate choice and spatial patterns of mating. *Ecology* 73:391–401.

Renaud C (2011) Lampreys of the world: An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date. FAO, Rome

Salewski V (2003) Satellite species in lampreys: a worldwide trend for ecological speciation in sympatry? *J Fish Biol* 63:267–279. doi: 10.1046/j.1095-8649.2003.00166.x

Smith SJ, Marsden JE (2009) Factors affecting sea lamprey egg survival. *North Am J Fish Manag* 29:859–868. doi: 10.1577/M07-196.1

Yamazaki Y, Goto A (2000) Breeding season and nesting assemblages in two forms of *Lethenteron reissneri*, with reference to reproductive isolating mechanisms. *Ichthyol Res* 47:271–276.

Young RT, Cole LJ (1900) On the nesting habits of the brook lamprey (*Lampetra wilderi*). *Am Nat* 34:617–620.

謝辞

本研究を行うにあたって、研究立案から調査や解析、論文執筆まで、本当に多くの方に協力して頂いた。皆様の支えがなければ、今回の研究は遂行できなかった。

小泉准教授は、私が博士課程に進学する前からとても気さくに接して頂き、親身に相談にのって頂いた。博士研究においても、データ解析や結果の解釈から、研究をより魅力的に伝える方法まで、本当に多くのことを学んだ。小泉准教授がつくるオープンで明るい研究室やゼミの雰囲気、学生のやる気を尊重しサポートする姿勢は、私の研究生生活をかけがえのないものにしてくれた。

高田壮則教授、野田隆史教授、宗原弘幸准教授には、博士論文を執筆するにあたって、多くの有益なコメントを頂いた。また、日浦勉教授には、調査・実験場所を提供して頂いた。齊藤隆教授、水産総合研究センター北海道区水産研究所の長谷川功研究員には、研究のサポートや研究に対する姿勢を多く学んだ。

8年間という長い期間を北海道で過ごし、本当に多くの方と出会った。特に、動物生態学コースの学生とは、ヒグマがいる森から、極寒の冬調査まで、豊かな自然のなかで寝食を共にした。多くの議論や笑い、すこしのお酒、そして個性的なメンバーと過ごした時間は、私にとって人生の宝である。また、北海道大学苫小牧研究林の技術職員の方々には、実験のサポートなどの交流を通じて長期宿舎での生活を豊かにして頂いた。南富良野町職員大光明宏武氏、および玉手剛博士をはじめ前川光司研究室のOBの方々には、調査や研究で協力や有益な情報を頂いた。

最後に、私の研究のために長い間サポートしてくれた両親と姉、そして妻の芙美の援助に対して、心より感謝する。