

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 3 日現在

機関番号：82708

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24570036

研究課題名(和文) サケ科魚類における雄の降海性と降海型雄の繁殖形質の関係：進化生態学からの検証

研究課題名(英文) Relationships between male anadromy and reproductive traits in a sea-run salmonid fish: an evolutionary ecological test

研究代表者

玉手 剛 (TAMATE, Tsuyoshi)

国立研究開発法人水産総合研究センター・その他部局等・研究支援職員

研究者番号：30374200

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,200,000円

研究成果の概要(和文)：性淘汰とオスの繁殖形質の進化的関連性を野外生物において検証するため、サクラマス5個体群を対象に、降海型オス成魚に対する性淘汰圧の代替指標とみなせる降海型成魚の性比(オス成魚の割合)と降海型オス成魚の体サイズおよび代表的な二次性徴(上顎長と背高)の発現程度に正の相関がみられるか調べたが、そのような関係性は認められなかった。一方、標本数が比較的多かった2個体群において上顎長に年間差が認められたことから(体サイズと背高に年間差はなし)、海洋での成育条件に応じて繁殖成功への貢献度が相対的に低い二次性徴(上顎長)の発現程度を柔軟に変化させるというオスの生活史戦略の存在が示唆された。

研究成果の概要(英文)：I tested whether adult male body size and expressions of their representative secondary sexual traits (snout length and hump depth) are positively correlated with adult male proportion (an index of the intensity of sexual selection on males) in five Japanese populations of sea-run masu salmon (*Oncorhynchus masou*) to verify that sexual selection have driven the evolution of these male reproductive traits in actual animals. Although such positive correlations were not found here, an additional analysis indicated that snout length varied between years (but no inter-year variation in body size and hump depth) in two populations with large sample sizes, suggesting a male life history strategy that plastically changes expressions of secondary sexual traits with relatively low contribution to fertilization success (snout length) according to marine growth conditions.

研究分野：動物(魚類)生態学

キーワード：性淘汰 性比 雄間競争 体サイズ 二次性徴形質 可塑性 生活史戦略

1. 研究開始当初の背景

配偶者をめぐる争いや配偶者選択の際に作用する淘汰は性淘汰 (sexual selection) と呼ばれている。性淘汰がはたらく性は一般にオスであり、オスの成体の体サイズがメスより大きい現象 (哺乳類では一般的) やオスの闘争・配偶者選択に関する二次性徴 (クジャク雄の羽など) は性淘汰の作用により進化し維持されていると考えられている (Andersson 1994, Sexual selection など)。実際、多くの分類群で性淘汰の存在が確認されており (Fleming & Reynolds 2004, Evolution Illuminated など)、性淘汰がオスの体サイズや二次性徴に対する進化的な力であることは間違いないと思われる。しかし、野外で淘汰圧を測定することの難しさのためか、実験環境下では Fleming & Gross (1994, Evolution) や Koseki & Maekawa (2000, Behav. Ecol. Sociobiol.) など、性淘汰とオスの体サイズや二次性徴との関連性を検証した研究が比較的多くある一方で、そのような研究は自然条件下においてほとんど行われていない。また、個体群間比較による適応的分化の有無や実態の検証は性淘汰とオスの繁殖形質 (成体の体サイズや二次性徴) の進化的関連性を探るうえでも有効なアプローチだが (石原 2001, 日本生態学会誌 参照)、サケ科魚類のマスノスケ (Kinnison *et al.* 2003, J. Evol. Biol.) やハサミムシ類 (Tomkins & Brown 2004, Nature) といったごく少数の例外を除けば、そのようなアプローチによる検証は皆無に等しい。以上のように、性淘汰によるオスの繁殖形質の適応進化についての実証研究は十分とはいえない状況にある。

2. 研究の目的

(1) 概要

行動生態学の理論では、繁殖に参加可能な雌雄の比率、すなわち実効性比と性淘汰圧には強い相関があると予測されており、サケ科魚類ではそのような関係性が実証されている (Fleming & Gross, 1994 など)。繁殖可能期間や潜在繁殖率 (単位時間あたりの繁殖回数) の最大値) に雌雄差が存在するため、実効性比は成体の性比よりオスに偏るのが一般的であるが (Fleming & Reynolds, 2004 など)、成体の性比に比例すると考えられている (Tamate & Maekawa 2006, Evolution)。そこで本研究では、成体の性比を性淘汰圧の代替指標とみなし、実際の野外生物 (降海型サクラマス) を対象として、性淘汰圧とオスの体サイズおよび二次性徴との進化的関連性を個体群間比較により検証する。

(2) 予測

サクラマスなどの生活史二型 (降海型と河川残留型) を有するサケ科魚類において、分布南限域を除けばメスの大部分は降海型になるのが一般的であるが、オスの降海型の出現頻度 (オスの降海性) は地理的に、もしくは個体群間で大きく異なる (Tamate & Maekawa 2006 など)。すなわち、当魚類の個体群では、オスの降海性の強弱により、降海型成魚の性比が概ね決まることになる (Tamate & Maekawa 2006)。他の動物と同様、サケ科魚類の降海型成魚において、実効性比 (繁殖に参加可能な雌雄の比率) は単なる成魚の性比 (ここでは単純性比と呼ぶ) よりオスに偏るのが一般的だが (小関・Fleming 2004, サケ・マスの生態と進化)、実効性比は単純性比に比例すると考えられる (Tamate & Maekawa 2006)。一般に実効性比は性淘汰圧の指標とみなせるため (Fleming & Reynolds 2004 など)、サケ科魚類の降海型成魚の性比は、降海型オスにはたらく性淘汰圧の程度を定性的に表すことになる。つまり、降海型成魚においてオスの比率が高いほどメスをめぐる争いが激しくなり、降海型オス成魚の体サイズや二次性徴に作用する性淘汰 (正の方向性淘汰) が強まると考えられる。これらをふまえると、以下の予測が立てられる。

1) オスの降海性が強い (降海型成魚においてオスの比率が高い) 個体群ほど、降海型オス成魚の体サイズは大きくなる。

2) オスの降海性が強い個体群ほど、体サイズとは独立に降海型オス成魚の闘争に関する二次性徴 (上顎長および背高) の発現程度が大きくなる。

本研究では、降海型サクラマスにおける野外データから上記の2つの予測を重点的に検証する。この検証により、性淘汰圧の差がオスの繁殖形質に適応的分化をもたらしているかが明らかになること、および性淘汰によるオスの繁殖形質の進化についての議論材料が提供されることを期待した。

3. 研究の方法

(1) 調査個体群

わが国において、降海型サクラマスが恒常的に出現する地域は日本海側では本州中部以北、太平洋側では東北南部以北である (木曾 1995, 中央水研研報など)。本研究では、各調査個体群における収集標本数等を考慮し、北日本地域 (北海道から三陸中部) の計5つの野生 (在来) 個体群を分析対象とした (なお、三陸中部の2河川は降海型オスの出現頻度が非常に低かったため、これらを合わせて一個体群として扱った; 図1参照)。

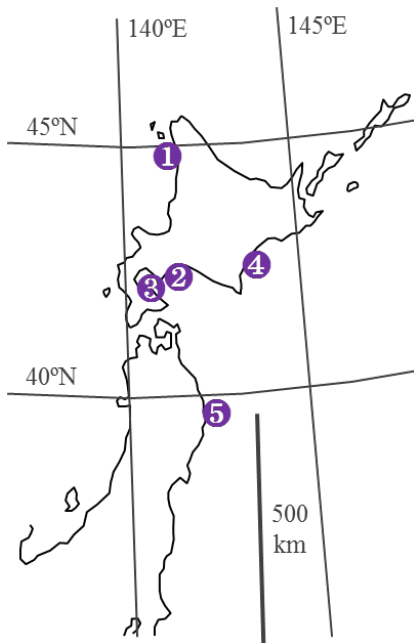


図1 調査個体群：①茂初山別川，②別々川，③奥津内川，④当縁川，⑤三陸中部河川（女遊戸川および音部川）。

(2) 主要な野外調査とデータ収集

2012年から2015年にかけて、各個体群の繁殖期直前（8月中旬～10月）に降海型成魚（遡上親魚）を対象とする調査を行った。電気ショッカーとタモ網を用いて遡上親魚を捕獲し、麻酔をかけたあと尾叉長の測定を行いつつ性を判定し、雌雄別標本数から降海型成魚の性比を算出した。ちなみに繁殖時期の降海型成魚の性は、二次性徴や腹部の触診により容易に判別できる。オスの魚体は現地でデジタルカメラを用いて撮影し、その画像から闘争に関する二次性徴形質（上顎長および背高）および体サイズ（目の中央から下尾骨末端までの長さ：MEH長）をパーソナルコンピュータで測定した（図2参照）。測定・撮影を終了した捕獲個体は覚醒した後、捕獲地点に放流し、調査個体群の再生産に悪影響を与えないように配慮した。

(3) データ解析

ピアソンの相関係数 r を用いて、各個体群の平均性比（オスの平均割合）と平均MEH長、平均上顎長および平均背高に相関があるか調べた。なお、この相関分析における上顎長および背高は、統計学的操作より体サイズの効果を補正した値（全オスの平均MEH長に換算した値）である。また、標本数や解析個体群数をできるだけ増やすため、茂初山別川、別々川および奥津内川個体群においては、前科研費課題（No. 20770011）で得られた2011年以前のデータを加えて解析を行った。

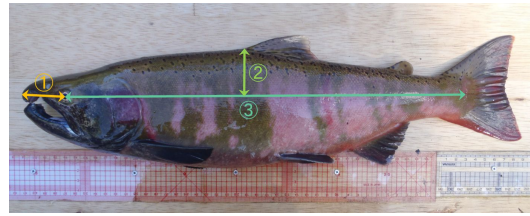


図2 測定部位：上顎長，背高，MEH長。

4. 研究成果

各個体群の年別標本数（雌雄計）は下記のとおりであった（括弧内はオス尾数）。茂初山別川：2011年30尾（10尾）、2012年22尾（3尾）、2013年28尾（3尾）。別々川：2009年57尾（28尾）、2010年58尾（22尾）。奥津内川：2009年21尾（5尾）、2010年17尾（5尾）。当縁川：2014年22尾（13尾）、2015年29尾（14尾）。三陸中部河川：2013年10尾（0尾）、2014年14尾（2尾）、2015年12尾（1尾）。これらのデータから各個体群の平均性比（オスの平均割合）を算出すると、その最小値は三陸中部河川の7.5%、最大値は当縁川の53.7%であった。平均MEH長の最小値は茂初山別川の347.0mm、最大値は三陸中部河川の487.4mmであり、体サイズの効果を補正した（全オスの平均MEH長371.8mmに換算した場合の）上顎長および背高の平均範囲はそれぞれ30.7mm（三陸中部河川）から37.5mm（奥津内川）および41.5mm（当縁川）から45.3mm（別々川）であった。各個体群の平均性比（逆正弦変換値）と平均MEH長、平均上顎長および平均背高の間に相関があるか調べたところ、どの組み合わせにおいても有意な相関関係は認められなかった（平均性比と平均MEH長： $r = 0.518$, $P = 0.371$ 。平均性比と平均上顎長： $r = 0.241$, $P = 0.696$ 。平均性比と平均背高： $r = 0.133$, $P = 0.832$ 。全ての組み合わせにおいて $n = 5$ ）。

以上、本研究では予測（2. 研究の目的(2)参照）どおりの結果は得られなかった。その原因の1つとして、本研究では解析個体群数が少なくなってしまったため、オスの降海性（降海型成魚の性比）は降海型オス親魚にはたらく性淘汰圧の良い指標とならなかった可能性が考えられた。一方、これは副次的な成果であるが、オスの標本数が比較的多かった北海道の2個体群（別々川、当縁川）において、オス親魚のMEH長と背高に年間差はなかったが上顎長に有意な年間差が認められたことから（図3）、海洋での成育条件に応じて繁殖成功に対する貢献度が相対的に低い二次性徴（上顎長）の発現程度を柔軟に変化させるといふオスの生活史戦略の存在が示唆された。このような二次性徴形質の適応的な可塑性は不明な点も多いが興味深く、新たな進化・行動生態学のテーマになるかもしれない。

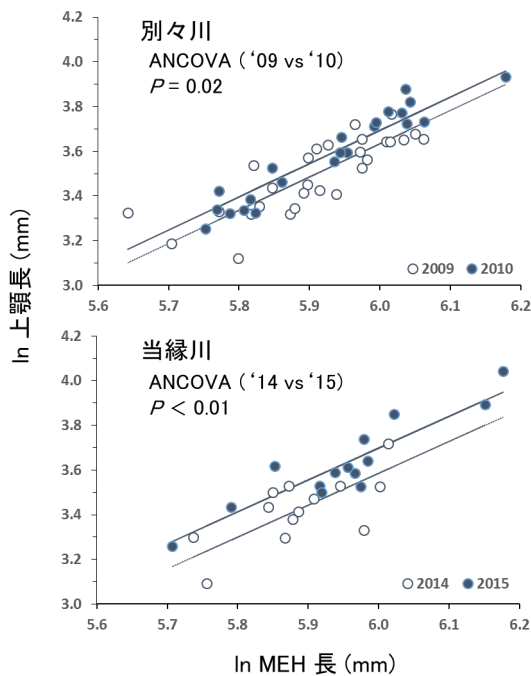


図3 . 別々川(上)および当縁川個体群(下)における上顎長の年間差 . ANCOVA は共分散分析を示す .

5 . 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計3件)

Tamate, T. (2015) Interpopulation comparison of sex-biased mortality and sexual size dimorphism in sea-run masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Zoological Science* 32,364-371. DOI:10.2108/zs140287 (査読有)

玉手 剛 (2015) 資源管理の知識基盤として、雌雄差を理解する . SALMON 情報 9,12-14. (査読無)

Morita, K., Tamate, T., Kuroki, M. and Nagasawa, T. (2014)

Temperature-dependent variation in alternative migratory tactics and its implications for fitness and population dynamics in a salmonid fish. *Journal of Animal Ecology* 83,1268-1278. DOI: 10.1111/1365-2656.12240 (査読有)

[学会発表](計6件)

玉手 剛 (口頭発表) 北海道太平洋側サクラマス個体群における降海型雄親魚の体サイズと二次性徴形質の年間比較 . 第37回魚類系統研究会 2015年11月22日, 東京農業大学オホーツクキャンパス(北海道網走市)

玉手 剛, 大本謙一, 佐々木 系 (口頭発表) 三陸小河川における天然サケ稚魚の降海時期と体サイズについて . 第37回魚類系統研究会 . 2015年11月22日, 東京

農業大学オホーツクキャンパス(北海道網走市)

玉手 剛 (口頭発表) 進化生態学の見地から死亡率の性差と体サイズの性的二型の関係を探る: サクラマスを対象とした一連の研究紹介 . 第14回東日本魚類生態研究会 . 2014年3月1日, 東京海洋大学館山ステーション(千葉県館山市)

玉手 剛 (口頭発表) 三陸中部におけるサクラマスの生活史について . 第35回魚類系統研究会 . 2013年12月15日, 恵庭市青少年研修センター(北海道恵庭市)

玉手 剛 (口頭発表) 降海型サクラマスにおける死亡率の性差と体サイズの性的二型の関係: 個体群間比較による検証 . 第35回魚類系統研究会 . 2013年12月14日, 恵庭市青少年研修センター(北海道恵庭市)

森田健太郎, 玉手 剛, 黒木真理, 永澤 亨 (口頭発表) 水温上昇がサクラマスの生活史と個体群動態に及ぼす影響 . 第60回日本生態学会大会 . 2013年3月8日, 静岡県コンベンションアーツセンター(静岡県静岡市)

[その他]

ホームページ等

<https://sites.google.com/site/ttmasusalmon/home>

6 . 研究組織

(1)研究代表者

玉手 剛 (TAMATE, Tsuyoshi)

国立研究開発法人水産総合研究センター・その他部局等・研究支援職員

研究者番号: 30374200