

論文審査の結果の要旨

報告番号	博(生)甲第274号	氏名	松本 有記雄
学位審査委員	主査	竹垣 毅	
	副査	玉置 昭夫	
	副査	征矢野 清	
	副査	狩野 賢司	
論文審査の結果の要旨			
<p>松本 有記雄氏は、2009年4月に長崎大学大学院生産科学研究科博士後期課程に入学し、現在に至っている。同氏は、生産科学研究科に入学以降、海洋生産科学を専攻して所定の単位を修得するとともに、潮間帯に生息するロウソクギンポ<i>Rhabdoblennius nitudus</i>を材料に、雄の行動形質や雄の占有する産卵巣の質が変動するメカニズムと、それらの質の変動が雌の配偶者選択に与える影響を解明する研究に取り組み、その成果を2011年12月に主論文「イソギンポ科魚類の繁殖生態に関する行動生態学および内分泌学的研究」として完成させ、参考論文として、学位論文の印刷公表論文3編(うち審査付き論文3編)、学位論文の基礎となる論文1編(うち審査付き論文1編)を付して、博士(水産学)の学位を申請した。長崎大学大学院生産科学研究科教授会は、2011年12月21日の定例教授会において論文内容等を検討し、本論文を受理して差し支えないものと認め、上記審査委員を選定した。委員は主査を中心に論文内容について慎重に審議し、2012年1月23日に公開論文発表会を実施するとともに、最終試験を行い、論文審査および最終試験の結果を2012年2月15日の生産科学研究科教授会に報告した。</p> <p>一般に、個体の配偶成功は行動や形態の質に依存するため、優れた個体に配偶成功が偏ると予想される。しかし、実際には高い配偶成功をあげる個体が入り替わることや、形質の質的な差からは予測できない配偶成功の偏り生じることがある。この原因として、形質の質が短期間で変化することや個体が配偶者選択の際にその形質を評価していない可能性などが挙げられる。これらの現象は形質の進化速度や発達程度を抑制する進化的に重要なメカニズムであるが、その進化背景は十分理解されていない。本研究では、潮間帯に生息するイソギンポ科魚類ロウソクギンポを材料に、雄の行動形質や雄の占有する産卵巣の質が変動するメカニズムと、それらの質の変動が雌の配偶者選択に与える影響を、行動生態学と内分泌学の2つの側面から解明した。</p> <p>ロウソクギンポの配偶システムは、雄が占有する巣穴に複数の雌が訪れて産卵する縄張り訪問型一夫多妻で、産卵後は雄が単独で卵が孵化するまでの約1週間保護をする。巣内における卵付着パターンを追跡した結果、巣の入口付近に産み付けられる卵の数が少なかった。これは入口付近の卵の死亡率が巣の奥部よりも高かったことから、雌が入口付近への産卵を回避したためと考えられた。この雌による巣内の産卵箇所の選好性が、巣の奥部が利用できない巣そのものへの産卵回避をもたらす、すなわち配偶者選択に影響している可能性が示唆された(第III章)。</p> <p>雄の卵獲得パターンから、日齢1日以内の未発眼卵を保護している雄の翌日の配偶成功が、発生が進んだ発眼卵(日齢3日以上)を保護する雄よりも75%以上も高いことが示された。そこで、雌が未発眼卵を保護する雄を選択するプロセスと、その雄と配偶することで得られる利益について検討した。保護卵の発生段階を入れ替える野外操作実験を行った結果、発眼卵を未発眼卵に入れ換えた雄の配偶成功は上昇せず、未発眼卵を発眼卵に入れ換えた雄の配偶成功も</p>			

低下しなかったことから、卵の発生段階自体は雌の配偶者選択に影響していないことが示された。配偶者選択のプロセスは解明できなかったが、雌は孵化までの時間が長い未発眼卵がある巣を選択すれば、卵捕食者や保護雄によって自身の卵が食べられるリスクが低下する「薄めの効果」と、保護卵が少ない場合に起こる雄の保護放棄を回避できる効果が長い期間持続するため、自身の卵の生残率が高くなることが分かった。これらの効果以外に、もし発生段階の異なる卵が巣内に混在する時に、雄が発眼卵よりも栄養価が高い未発眼卵を選択的に卵食するならば、雌は未発眼卵がある巣に産卵することでこの選択的な卵食を回避できる可能性がある。そこで、水槽実験により本種雄の未発眼卵に対する選択的な卵食を検証したが、選択的な卵食は確認されなかった（第IV章）。

次に、保護卵の発生に伴う雄の求愛行動の変化に着目して、雌が未発眼卵を保護する雄を選択するプロセスを検討した。その結果、卵を保護していない雄と未発眼卵を保護する雄は、発眼卵を保護する雄よりも求愛時間が長いため、多くの雌の訪問を受けていることが分かった。一般に、雄の求愛行動は保護行動とトレードオフの関係にあるといわれているが、発眼卵を保護するロウソクギンポ雄の求愛時間は保護時間に関係なく短かった。雄の求愛を促す雄性ホルモン・アンドロゲン（テストステロンと 11-ケトテストステロン）の血中濃度が、雄の求愛活性とリンクして変動していたことから、本種雄は産卵前から未発眼卵を保護する卵保護初期段階までは求愛活性が高く、発眼卵を保護する保護後半になるとアンドロゲン濃度が低下して生理的に求愛が抑制される明確な繁殖サイクル(求愛 Phase と保護 Phase)を持つと考えられた（第V章）。

ロウソクギンポのペアが産卵中の産卵巣周辺に、他の雌が複数定位し、その後、それらの雌がその巣で産卵に至る現象が頻繁に観察された。この現象が、雌が他の雌の選択を観察して同じ雄を選択する「コピー戦術」であることを確認するために、通常は選択雌から選択されにくい保護 Phase の雄とモデル雌を強制的に配偶させて、他の雌に観察させた。その結果、モデル雌の産卵を見たそれら雌は周囲の求愛 Phase の雄ではなく、その保護 Phase の雄を選択したことから、本種雌がコピー戦術を採用していることが示された（第VI章第1節）。

一般に、コピー戦術には、配偶者を探索する際に生じるエネルギー的・時間的コストと、捕食されたり雄から嫌がらせ（ハラスメント）を受けたりするリスクを削減する役割があるとされている。しかし、ロウソクギンポ雌のコピー戦術には、これらのコストやリスクを削減する役割は確認されなかった。卵を保護していない雄が雌を巣に閉じ込めて強制的に産卵させていることが操作実験によって示されたことから、雌のコピー戦術には、雄の強制産卵によって、卵の生残率が低くなると考えられる卵の無い巣への産卵を回避する役割があると考えられた（第VI章第2節）。

最後に、本種雌の配偶者選択の進化的背景を総括して、配偶者選択時の指標を厳密に検証する重要性を議論した。また、ギンポ亜目魚類において性的二型を持つ種と持たない種が混在することに着目して、変動する配偶成功の偏りが雄の形質進化に与える影響を推測した（第VII章）。

以上のように本論文は、ロウソクギンポ雄の配偶成功が、これまでの進化生態学なアプローチだけでは説明できないことを示し、その一見非適応的な行動が内分泌学的制約によることを解明したほか、雌の配偶者選択におけるコピー戦術を実証し、その適応的な意義を解明するにまで至っている。学位審査委員会は、これらの成果が、魚類の行動生態学および生殖生理学の分野の進歩・発展に貢献するところが大きく、博士（水産学）の学位に値するものとして合格と判定した。