

## 研究成果情報

## 資源管理の知識基盤として、雌雄差を理解する

たまたま つよし

玉手 剛 (東北区水産研究所 沿岸漁業資源研究センター)

## はじめに

多くの動物種において、成体の体の大きさなど子孫を残すうえで重要な生物特性に雌雄差(性差とも呼ばれる)がみとめられています(例えば, Blanckenhorn et al. 2006). もし同種の, 同じ個体群に属する個体が雌雄にかかわらず似たような生息環境で(同一の淘汰下で)過ごすとしたら, このような雌雄差は生じないように思えます. しかし, 実際には雌雄差が存在するケースは多いので, オスとメスはしばしば異なる進化の道筋を歩んできた(異なる淘汰を経てきた)と考えるのが妥当でしょう.

近年, 進化学だけでなく水産科学においても, 漁業を含む人為活動が水産重要種に与える進化的影響を評価するため, 「水圏生物の生活史の形成に進化的な力=淘汰(selection)がどのように関わってきたのか」を理解することが重視されるようになってきました(Dunlop et al. 2009). 近い将来, このような研究潮流から水圏生物における雌雄差の進化メカニズムに関する新知見も集積され, 雌雄の生き方の違いを考慮した水産資源の管理手法の開発につながっていくのかもしれない.

以上の背景をふまえ, 本稿では小職によるサクラマス<sup>1</sup>の雌雄差に関する進化研究のうち, 降海型親魚の体サイズにおける雌雄差の緯度間変異研究(Tamate and Maekawa 2006)を中心に紹介したいと思います.

## 雌雄差は地域間(緯度間)で変化するか?

サクラマスは日本海周辺域のみに(極東域にのみ)自然分布するサケ科魚類で, 一生を河川で過ごす河川残留型(以下, 残留型)と卵~幼魚期を河川で過ごした後, 海へ下ってそこで大きく成長し, 生まれた川に繁殖のため帰ってくる降海型という生活史を併せもちます. このような生活史二型を有する他のサケ科魚類同様, サクラマスにおいても同一個体群中に降海型と残留型が普通に出現しますが, このタイプの個体群は学界ではしばしば遡河回遊型個体群(anadromous population)と呼ばれています. 遡河回遊型個体群においては, メスは原則的に全ての個体が降海型となる一方, オスには降海型と残留型の両生活史型が出現します(例えば, 玉手・山本 2004; 図1参照). ただし, オスにおける各々の生活史型の頻度は個体群の緯度位置によって変化することが知られていて,



図1. サクラマスの遡河回遊型個体群における降海型オス親魚(上, 尾叉長 53.8 cm), 残留型オス親魚(中, 9.6 cm), 降海型メス親魚(下, 51.5 cm). 北海道天塩川水系河川にて捕獲・撮影(2013年9月).

例えばサクラマスにおいては遡河回遊型個体群の南限にあたる北陸ではオスの100%近くが残留型となりますが, 北方に行くにつれ残留型の割合が下がり(オスの降海性が強まり), 北限のカムチャッカ付近では大半のオスが降海型になるとみられています(待鳥・加藤 1985). 前置きが長くなりましたが, このような緯度位置によるオスの生活史型頻度の違いは降海型オスの親魚の体サイズ(以下, 親魚サイズ)に, そして降海型の親魚サイズの雌雄差にどのような進化的結末をもたらすのでしょうか?

サクラマスに限らずサケ科魚類の降海型のオス同士は, 繁殖場において交配相手のメスをめぐって噛みつき合いなどの激しい闘争をします(例えば, Fleming and Reynolds 2004). この降海型オスの争いでは体の大きさがものをいう, つまりライバルのオスより大きいほど有利となり, 多くの子孫を残すこと(多くの卵を授精させること)ができる傾向にあります. さて, このようなオス間闘争の起こりやすさはどの緯度位置でも同じでしょうか? 前述したように, 遡河回遊型個体群の南限付近ではオスのほとんどは(降海型と比べ)小さな残留型となり, 降海型となるオスはごく少数で

す。つまり、そのような緯度位置では、降海型のオスは無事に母川の繁殖場まで戻ってこれさえすれば、体サイズにかかわらずメスを占有できるので、無理に危険を冒してまで体サイズを大きくするという生き方（戦略）を降海型オスに採らせる淘汰は原則的に作用しないでしょう。しかし北方にいくにつれ、降海型となるオスの頻度は増えていくので、オス間闘争とそれに関連する淘汰も強くなると考えられることから、①降海型オスの親魚サイズは北にいくほど大型化するという予測を立てることができます。一方、降海型メスの親魚サイズが緯度位置とともに変化するべき進化的な理由はあるのでしょうか？メスの場合、大型の個体ほど多くの卵を産むことができる（例えば、Tamate and Maekawa 2000）など、どの緯度位置でも繁殖においては大型のメスが有利でしょう。繁殖期以外の生活ステージにおいて、体サイズや成長速度に作用する淘汰圧が緯度間で大きく変わるとは考えにくいので、メスの親魚サイズに働く淘汰圧は緯度位置によって変化しないと想定するのが妥当であり、②緯度位置に応じてメスの親魚サイズが変わることはないという予測が得られます。そして①と②から、③降海型におけるメスに対するオスの親魚サイズ比（オスの平均体長/メスの平均体長）は北方ほど大きくなるという体サイズの雌雄差に関する予測が成り立ちます。が、実際はどうでしょうか？

予測の検証には、できるだけ多くの、そしてできるだけ広い緯度範囲のデータを集める必要がありました。データ収集のため、国内外の関係者に問い合わせ、あるいは研究機関に直接出向き、日本海側 22 個体群の、天然魚のものと考えてよいデータを収集することができました（図 2）。しかも、それらの個体群の緯度範囲は北緯 37~49 度（°N）であり、サクラマス<sub>の</sub>遡河回遊型個体群の分布域を南北方向において概ねカバーしているとみてよいでしょう。データを分析した結果、A) オスの親魚サイズは北方ほど大きくなる、B) メスの親魚サイズは緯度位置で変化しない、C) メスに対するオスの体サイズ比は北方ほど大きくなるという予測どおりの関係性が得られ、また、45°N 付近で大きい性が逆転する（それより南ではメスが、北ではオスが大きい傾向にある）という興味深い緯度間変異の存在を明らかにすることができました（図 3）。予想したように、サクラマスでは降海型オスの親魚サイズに作用する淘汰圧の緯度による違いが、北方地域におけるオスの親魚サイズの大型化および親魚サイズの雌雄差における緯度間変異の進化的な原動力となっていることが推察されます（Tamate and Maekawa 2006）。

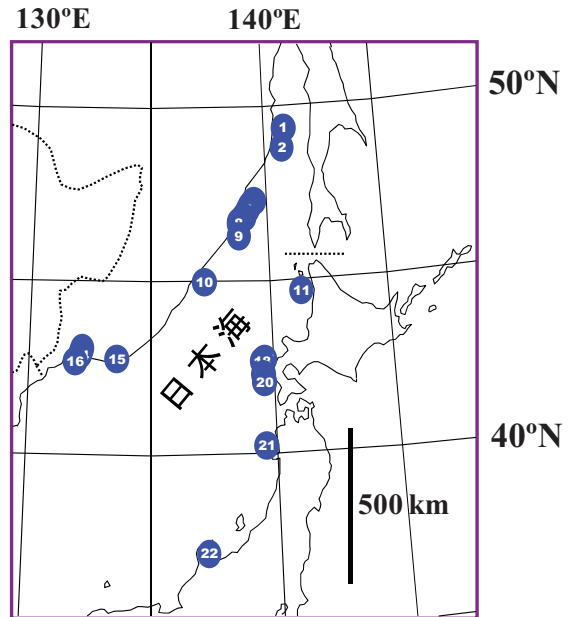


図 2. 降海型サクラマスの親魚サイズにおける雌雄差の緯度間変異研究 (Tamate and Maekawa 2006) では、青丸の個体群 (計 22 個体群) のデータを解析した。なお、青丸の位置は調査河川 (個体群) の河口の位置を示し、青丸中の数字は、北からの順序を示す。

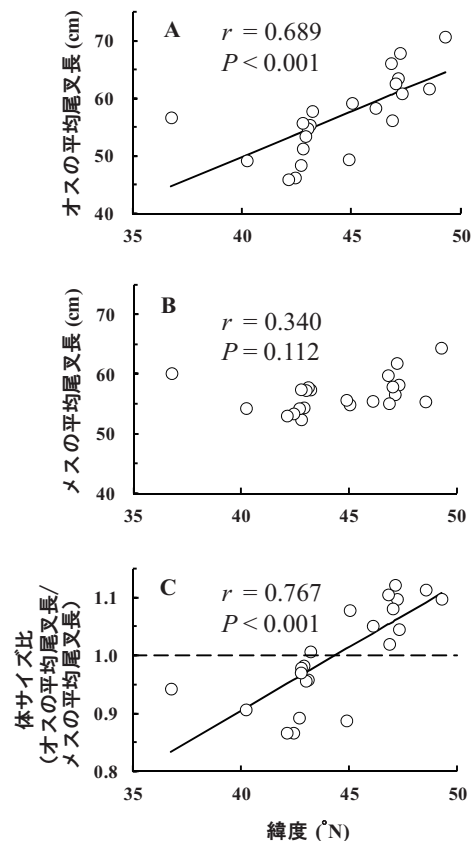


図 3. 降海型サクラマスにおける緯度とオスの親魚サイズ (A)、メスの親魚サイズ (B)、メスに対するオスの体サイズ比 (C) の関係。相関分析の P 値は、A および C では片側検定、B では両側検定の値である。C における破線は、平均親魚サイズがオスとメスで一致する線を意味する。したがって、この線より下ではメスの方が大きく、上ではオスが大きいことになる (Tamate and Maekawa 2006 を改変)。

## 雌雄差に関する検証中のテーマ

詳しい説明は割愛しますが、回遊性（降湖型および降海型）サクラマスを対象に「主要な成長期間である回遊生活期において、高成長をもたらす活発な摂餌行動には外敵に襲われやすくなるなど大きなリスクを伴う可能性があるため、大きい方の性は死亡率が高まるリスクを冒して他方の性より大きくなろうとしているのでは？」という仮説の検証も行ってきました。今のところ、この仮説を支持する「大きい性は死にやすい」という個体群もあれば（Tamate and Maekawa 2004; Tamate 投稿予定）、そうでない個体群もある（Tamate 投稿予定）という結果が得られており、親魚サイズおよび死亡率における両雌雄差の関係性について有力な説を提示するまでには至っていません。このテーマについては、今後も研究を継続する必要があります。

## おわりに

以上、サクラマスにおける体サイズの雌雄差の話題を中心に紹介させていただきました。同種においても「地域や河川が違えば、大きい方の性や雌雄差の程度も異なる」ということがお分かりいただけたと思います。この現象は、見方を変えれば「雌雄それぞれが、生息地域や河川の環境に進化的に適応した結果」を示唆する一例であるといえるでしょう（玉手 2010 参照）。今日のサケ科魚類の資源管理では、このような適応現象を考慮することが求められています（例えば、山本 2011; 佐藤 2013）。ご紹介した雌雄差の緯度間変異研究は、すぐさまサクラマスの資源管理に役立つものではないですが、このような基礎的成果を糸口として雌雄の生き方の違いについて理解が進み、雌雄差を考慮した水産資源管理などの新技術につながれば、と考えています。

本稿でご紹介した研究は、MEXT/JSPS 科研費（研究課題番号 17770009, 20770011, 24570036）の助成を受けて行いました。

## 引用文献

- Blanckenhorn, W.U., Stillwell, R.C., Young, K.A., Fox, C.W., and Ashton, K.G. 2006. When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude? *Evolution*, 60: 2004-2011.
- Dunlop, E.S., Engerg, K., Jørgensen, C., and Heino, M. 2009. Toward Darwinian fisheries management. *Evol. Appl.*, 2: 245-259.
- Fleming, I.A., and Reynolds, J.D. 2004. Salmonid breeding system. 『Evolution illuminated—salmon and their relatives』 (A.P. Hendry and S.C. Stearns, eds.), Oxford Univ. Press, New York. pp. 295-314.
- 待鳥精治・加藤史彦. 1985. サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の産卵群と海洋生活. 北太平洋漁業国際委員会研究報告, 43: 1-118.
- 佐藤俊平. 2013. DNA から見た日本系サケの遺伝的集団構造とその多様性. *SALMON 情報*, 7: 3-7.
- Tamate, T., and Maekawa, K. 2000. Interpopulation variation in reproductive traits of female masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Oikos*, 90: 209-218.
- 玉手 剛・山本祥一郎. 2004. サケ科魚類における二つの生活史～生活史分岐と生活史多型に関する進化現象について. 『サケ・マスの生態と進化』 (前川光司編), 文一総合出版, 東京. pp 43-69.
- Tamate, T., and Maekawa, K. 2004. Female-biased mortality rate and sexual size dimorphism of migratory masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Ecol. Freshw. Fish*, 13: 96-103.
- Tamate, T., and Maekawa, K. 2006. Latitudinal variation in sexual size dimorphism of sea-run masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Evolution*, 60: 196-201.
- 玉手 剛. 2010. 極東固有サケ科魚類 (サクラマス, アメマス) における生活史形質の地理的変異について. 月刊 海洋 (総特集 日本在来魚における適応的分化), 42 (6): 323-329.
- 山本祥一郎. 2011. 溪流魚の遺伝資源および包括的資源管理を考える. *SALMON 情報*, 5: 5-8.