

# Studies on Geographic Variation in Egg Size of *Ilyobius nigrescens*

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2017-10-05 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: メールアドレス: 所属:
URL	<a href="http://hdl.handle.net/2297/15966">http://hdl.handle.net/2297/15966</a>

氏名	高橋久
生年月日	
本籍	栃木県
学位の種類	博士(理学)
学位記番号	博甲第139号
学位授与の日付	平成7年3月25日
学位授与の要件	課程博士(学位規則第4条第1項)
学位授与の題目	クロサンショウウオにおける卵サイズの地理的変異に関する研究 (Studies on Geographic Variation in Egg Size of <i>Hynobius nigrescens</i> )
論文審査委員	(主査) 大串龍一 (副主) 定塚謙二, 小山内実 中村浩二, 岩見雅史

## 学位論文要旨

**Summary** I examined the factors inducing the geographic variation in the egg size of the salamander *Hynobius nigrescens*. The clutch size, egg size and clutch volume varied with the altitudinal gradient and were closely associated with the season and duration of breeding period. Clutch size and clutch volume were negatively correlated with the altitude and breeding period whereas egg size was positively correlated. The breeding season was associated with the mean temperature during the larval period, and the duration of the breeding period affected the size distribution of the larval population. In higher elevation populations, which had later and shorter breeding periods, larvae grew at higher temperatures and coexisted with similar-sized conspecifics. Water temperature regulated larval development as the size at metamorphosis was smaller at higher temperatures. The size structure of larval populations might restrict the advantage of larger hatchlings that have higher competitive ability. Laboratory experiments suggested that the interpopulational differences in the reaction norms of larval growth were induced by genetic effect more than egg size. In higher altitudinal populations, however, larger eggs were able to take the advantage and gain metamorphic size at higher temperatures. Larger eggs in high altitudinal populations, in which larval hatching was synchronized, are more effective in competing among conspecifics.

現在まで卵数、卵サイズの地理的変異の要因に関しては古くから様々な仮説が提出されているが、普遍的なモデルは確立されていない。またそれぞれの仮説の検証も不十分で、野外個体群において実証的に変異の要因を解析する研究が求められている。本研究はクロサンショウウオを材料として卵サイズの地理的変異の要因を実験的方法を含めて解析することを目的として行われた。まず比較的簡単に測定可能な環境パラメータを用い、卵サイズの変異との相関を求めた。次に複数の個体群の幼生の生活史を詳しく調査し、環境パラメータと幼生の生活史特性との関係を解析した。最後に室内におい

て幼生の飼育実験を行い、幼生の諸特性と卵サイズとの相関、及びその関係に及ぼす環境の影響を調べた。以下に主要な結果を要約する。

### 卵数と卵サイズの地理的変異

1. クロサンショウウオの67地域個体群間で産卵数及び卵サイズに個体群間変異がみられた。産卵数は標高と緯度に対して負の相関を示したが、卵サイズは正の相関を示し、標高・緯度に沿った環境勾配が産卵数・卵サイズの変異の要因となることが示唆された。緯度・標高と密接な関係を持つ要因としては産卵期、年平均気温、産卵期の気温があげられた。これら3つの要因の間にはそれぞれ強い相関がみられた。

2. 産卵池の大きさも卵サイズにおいて変異の要因として重要であることが示された。しかし、変異の主要因は緯度・標高にともなう環境勾配であり池の大きさはこれを補足するものでしかなかった。このことにより、クロサンショウウオの卵数、卵サイズの変異の要因としては、個々の繁殖場に特有の環境よりも標高や緯度の変化にともなう起こる環境変化が重要であることが示唆された。

3. 年平均気温と卵が直接影響を受ける産卵期の気温とはまったく逆の関係にあり、緯度・標高の変化に伴って起こる地理的な環境変化と、産卵の時期の違いに伴って起こる季節的な環境の変化は平行して起こるが異なった意味を持つことが考えられた。

4. 緯度・標高と密接な環境要因は第一に温度環境や幼生の生育可能な期間が考えられ、池サイズと密接な環境要因としては、孵化幼生の密度、餌の種数と個体数、捕食されやすさが考えられた。

### 幼生の生活史の変異

1. クロサンショウウオの低地の個体群では産卵が2月から4月にかけておこなわれ、産卵期間は2カ月以上にわたった。産卵期は標高が高いほど遅れ、また産卵期間は短くなり、高地の個体群では、産卵は5月から6月の数日間に集中的にみられた。

2. 低地の個体群の幼生は幼生期間の初期を低温下で過ごし、幼生期間は長かった。一方、高地の幼生は全幼生期間を通じて高い温度環境の下におかれ、幼生期間は短かった。幼生期間中の平均水温は高地の個体群の方が高かった。

3. 幼生の餌の品目やサイズには個体群間で違いがみられた。しかし、餌の多様性やサイズ構成と標高や産卵期との関係は明確でなかった。標高にかかわらず大きな池に生息する個体群では、小から中サイズのユスリカや小型甲殻類を主な餌とするのに対し、小さな池に生息する個体群では、ユスリカ等の水生の小中型の餌の摂食量が少なく、落下した大型の陸生種を餌としている場合がみられた。そのため、餌の品目、サイズ構成とも多様となった。

4. 幼生一匹あたりの胃中内容物総容積量は個体群間で2.5倍以上異なったが、標高や産卵期との間には有意な相関はみられなかった。一方、大きな池の個体群では小さな池の個体群に比べ水生の餌の摂食量が多く、池サイズと水生の餌の摂食量との間には正の相関がみられた。クロサンショウウオの餌の摂食量は主に池の大きさ等の池の特性によって決まり、標高や産卵期に対しては特定の傾向を持たないことが示唆された。

5. 生息池の平均水温の高かった個体群ほど幼生期間は短かった。また、胃中内容物量の多かった個体群ほど最大成長率は高かった。また、餌が不足し平均水温が高い個体群の幼生は、低温の個体群より早く発育し、小さなサイズで変態し、餌を十分に得ることができる個体群の幼生は高温であっても大きなサイズで変態した。生息池の水温と餌条件の個体群間の違いは幼生の成長と変態の変異の要因として重要であることが考えられた。

6. 幼生のサイズ構成には個体群間で変異がみられ、産卵の遅れる高地の個体群では幼生期の初期の体サイズのばらつきは小さかったが、幼生期中期から後期には体サイズのばらつきが大きくなった。一方低地では体サイズのばらつきは幼生期の初期から大きかった。低地の個体群では産卵期が長期に

わたるため、孵化の時期に個体間でばらつきが生じ、そのため幼生間で成長の程度が異なっていたことが考えられた。一方、高地の個体群では産卵、孵化とも短期間で起こるので、幼生期の初期の幼生の成長は同調していると考えられた。

7. 各個体群の幼生の胃内容量には個体間で違いがみられた。餌の利用可能性が低いことが示唆された個体群では、餌の摂取量の個体差が大きくなることが示唆された。一方、摂食量の個体差の程度は標高や産卵期との間にははっきりした傾向はみられなかった。

8. 幼生間のかみつき合いで生じたと考えられる尾部及び肢の欠損の割合は、標高と産卵期との間には有意な相関はみられなかったが、水生の餌の平均摂食量との間には有意な負の相関がみられた。また尾部の欠損は池の大きさとの間に負の相関がみられた。これらのことから、餌の少ない小さな池で餌をめぐる幼生間の競争が激しくなっていることが示唆された。また、幼生期間全体を通してみた場合には、競争の強さは標高や産卵期とは関係ないことが示唆された。

9. 尾部あるいは肢の欠損率の季節的な変化と標高との間にははっきりした関係はみられなかったが、共食いの起こるタイミングと標高・産卵期との間には無視できない傾向がみられた。主に尾部と肢の欠損率が高い個体群において共食いが多く確認されたが、共食いの起こる時期は個体群により異なっていた。低地の個体群では幼生期のごく初期に比較的多くの共食いがみられたが、高地個体群では尾や肢の欠損率が高いにもかかわらず共食いの頻度は低く、幼生期の初期に共食いがみられることは稀であった。しかし、低地ではみられなかった幼生期中期に共食いが確認された。こうした傾向は大きな池に生息する餌条件の良好な個体群でははっきりしなかった。

10. 幼生間の相互作用の均衡性は標高と関係があり、低地では幼生期の初期に共食いされるものと共食いするものに分かれるように幼生間の関係は一方的で、きわめて不均衡であるが、高地では個体間の関係は相互的で均衡しているため、特に競争が激しい個体群では、幼生間には強い拮抗関係が存在することが考えられた。

### 幼生の生活史と卵サイズとの関係

1. 幼生の成長率などの特性の個体群間での差異およびそれらの卵サイズとの関係を調べるため、室内飼育実験を行った。温度に対する幼生の成長の反応基準に個体群間変異がみられ、飼育温度により個体群間で成長率と発育率が異なり、高地の個体群では高温下で早く大きくなる特性を持つことが示された。

2. 孵化サイズと孵化後14日目の体サイズ、変態サイズ、幼生期間、成長率との関係を求めたところ、14日目の体サイズは孵化サイズとの間に強い正の相関が見られた。特に高温条件下では、幼生の早い段階のサイズは孵化サイズによりほぼ決定されることが示された。一方、変態サイズと幼生期間は個体群と飼育条件によって孵化サイズとの相関がみられる場合とみられない場合があった。幼生期間と成長率の個体群間での違いには孵化サイズの影響もあるが、同時に孵化サイズ以外の個体群間の遺伝的な違いによる影響も重要であることが示唆された。変態サイズの個体群間での違いの要因として、孵化サイズの違いは有意ではなく、個体群間の遺伝的な違いが顕著であることが示唆された。

3. 個体群間では卵サイズの変態サイズへの効果はみられなかったが、高地の個体群だけに注目した場合では、孵化サイズと変態サイズに相関がみられ、卵サイズを増加することにより高温下での変態サイズの減少を補っていることが考えられた。

4. 孵化の時期が同調するときと異なるときでの幼生間の相互作用の違いを調べるため、同時に孵化した幼生のみで飼育する条件と、密度は一定に保ちながら1週間あるいは2週間後に新しい孵化幼生を導入する条件で、飼育をおこなったところ、新たな孵化幼生が導入された処理区では先に導入されていた幼生による新幼生の共食いが頻繁に確認された。また、先に孵化した幼生が存在する場合には幼生の成長は抑制され、競争者が途中で新しい孵化幼生に変わった場合は幼生の成長における抑制の効果は減少した。

5. 同時に孵化した孵化サイズの異なる個体間で働く相互作用の効果を検出するため、大きな孵化幼生のみ、小さな孵化幼生のみ、大きな孵化幼生と小さな孵化幼生の混合という条件で飼育をおこなったところ、混合区において、孵化サイズが大きかった幼生による孵化サイズが小さかった幼生の摂食が確認された。また、孵化サイズが大きかった幼生の14日目の体サイズは、混合区の方が単独区よりも大きくなり、一方、孵化サイズが小さかった幼生は混合区でより小さくなることが示された。

6. 同時に孵化した場合は孵化サイズが個体間の関係を定める上で有効に働き、大きな孵化幼生が有利となるが、孵化のタイミングに差がある場合は孵化サイズの効果はなく、早く孵化した方が有利となることが示唆された。

7. クロサンショウウオでは、低地の個体群では産卵期間が長くなるために、孵化は長期間にわたるが、高地の個体群では産卵期間が集中するために、孵化が一斉に起こる。従って、低地の個体群では孵化直後の個体間の相互作用を決定するのは主に孵化の時期であり、孵化サイズはあまり重要ではないため、産卵数を増加させる方向に淘汰は起こる。一方、高地個体群では孵化の時期と共に孵化サイズが重要となることから、大卵化の方向に淘汰が起こりやすいことが考えられた。同時に、池の大きさにより個体間の相互作用の強弱が起こり、それにより、卵サイズの淘汰圧の差がうまれることが考えられた。餌が多く、幼生の密度も低くなりがちな大きな池では、環境ストレスがあまりかからないため、個体間の関係は緩やかとなり、卵サイズへの淘汰はあまり働かない一方で、高密度となる小さな池では個体間の関係はより強くなるため、淘汰が促進されやすいことが考えられた。これらの点から環境の量的な違いのみでは卵サイズの有効性は発揮されない場合があり、卵サイズが有利に働く個体群の構造に注目することが重要であることが示唆された。

## 学位論文の審査結果の要旨

平成7年2月7日第一回審査会（公開発表会）を、2月8日に第二回の審査会を実施し各審査員による質疑応答を行った。その上で審査員の協議により次のように判定した。

北日本の高地より低地まで広く分布するクロサンショウウオは産卵数および卵サイズにかなりの地理的変異がある。本論文では本種の67地域個体群について、主に卵サイズの地域変異に見られる規則性を明らかにし、変異の生じる要因と生態的意義について解析した。

高地では卵サイズが大きく卵数及び卵量が小であるのに、低地ではこの反対の傾向が広く認められた。また大きな産卵池では卵サイズが小さくなる傾向があった。高地では産卵は遅く初夏に行われ、卵は短期間に揃って孵化し成育するのに、低地では産卵は早春にはじまって長期間続き、孵化も成育も不揃いになる。産卵の遅れの結果高地では幼生の成育が低地より高い水温下で進み、より小さいサイズで変態する。この変態サイズの小型化を補うために高地では大卵が有利と考えられた。幼生の飼育実験の結果、幼生の不揃いな場合には共食いが生じやすく、卵の大小に関係なく早く孵化した幼生が生存上有利なことが明らかになった。従って低地の場合には孵化の遅速が重要で小卵を多数、早く産む方向が有利となる。また大きい池は食餌が多いために幼生サイズに関する競争が緩和されて大卵化が進みにくい。このように成育時期の温度環境と食物の豊富さがからみあって、高地では大卵少数、低地では小卵多数の方向への進化が進んだものと推測された。

長期にわたり本種の産卵と成育に関する多量の資料を集積して、その変異に関わる要因を解明したこの研究は学位（博士）論文として充分の価値があるものと判定する。