

(続紙 1)

京都大学	博 士（理 学）	氏名	伊藤 真
論文題目	Study on the function of female calls in <i>Pelophylax nigromaculatus</i> and <i>Pelophylax porosus brevipodus</i> (トノサマガエルとナゴヤダルマガエルにおける雌の鳴き声の機能についての研究)		
(論文内容の要旨)			
生物では片方向性のコミュニケーションがしばしば見られる。カエル類は求愛に音声シグナルを利用しており、雄は鳴き声を出す一方で、雌は鳴き声を出さないと考えられてきた。しかしながら、ごく一部の種においては雌も積極的に鳴き声を出すことが発見されており、その機能についての研究が進められつつある。本論文では、日本の一部で同所的に分布するトノサマガエル属2種（トノサマガエルとナゴヤダルマガエル）において、雌が鳴き声を発することを明らかにし、その機能についての実験的解析を行った。これらに基づき、機能の新規性について検討し、雌の鳴き声が種間関係に与える影響に関して考察した。 論文は3部から成る。まず主論文1では、両種について雌の鳴き声が存在することを室内雌雄対面実験によって明らかにし、その音声成分の比較を行った。雌の鳴き声の音響成分は種間で重複が大きく、明確に区別できないことが分かった。また、両種の雌はともに、同種雄に対してだけでなく、他方の種の雄に対しても鳴き声を発することが分かった。これらの結果から、両種で発見された雌の鳴き声はこれまで他種で見つかった雌の鳴き声とは大きく異なる機能を持つことが示唆された。 主論文2では、トノサマガエルにおいて、雌雄対面実験を行い、雌が同種雄に対して鳴き声を発した状況を分析することで、雌の鳴き声の機能を調べた。その結果、雌は抱接が起こる際には鳴き声を出さないことが分かった。また、雌の鳴き声によって雄は求愛を止め、雌から離れることが分かった。さらに、雌の卵巣の状態を解剖によって確認したところ、卵を保持している雌ほど鳴き声を出さないことが分かった。以上のことから、トノサマガエルの雌の鳴き声は繁殖に適さない雌が雄から受ける求愛を回避する機能を有することが示唆された。 主論文3では、両種について雌雄対面実験を種内・種間で行い、雌の発声量と雄の反応を比較することにより、ナゴヤダルマガエルの雌の鳴き声の機能について解析した。トノサマガエルの雌はナゴヤダルマガエルの雄より同種の雄に対して多く鳴き声を発することが分かった。一方、ナゴヤダルマガエルの雌は同種の雄よりトノサマガエルの雄に対して多く鳴き声を発することが分かった。これらの結果から、トノサマガエルにおいては雌の鳴き声は同種雄を主な対象としており、ナゴヤダルマガエルにおいては雌の鳴き声はトノサマガエルの雄を主な対象としていることが示唆された。また、ナゴヤダルマガエルの雌の鳴き声に対するトノサマガエル雄の反応は、トノサマガエル雄の同種雌の鳴き声に対する反応と同じ傾向を示すことが分かった。以上のことから、ナゴヤダ			

ルマガエルの雌の鳴き声はトノサマガエルの雄から受ける求愛を回避するためのものであることが示唆された。トノサマガエルとナゴヤダルマガエルは近縁種であるにもかかわらず同所的・同時的に繁殖を行っているため、雄が雌の種を誤認識し、誤って他種に対して求愛を行うことが予測される。ナゴヤダルマガエルの雌の鳴き声は頻発する異種間求愛によってもたらされる負の影響を軽減させていることが考えられる。

以上のことから、これら2種における雌の鳴き声はこれまで他のカエル類では全く報告されていない、求愛を拒否する機能を持つことが示された。加えて、ナゴヤダルマガエルの雌の鳴き声による異種間求愛拒否機構は、カエル類における初めての種間コミュニケーションの事例となる。これらの特殊な雌の鳴き声が、両種間に生じる繁殖干渉によってもたらされる排他的作用を軽減させ、両種の共存に寄与していることが示唆される。

(論文審査の結果の要旨)

カエル類は聴覚が発達しており、一般に種内のコミュニケーションには音声を用いる。多くの種では雄は大きな鳴嚢を持っており、繁殖期には雄が鳴き声を発して雌に求愛するのが普通である。一方、雌は鳴嚢を持たず、音声によって積極的に雄とコミュニケーションをとる種は少ない。雌が鳴く場合は、自分の居る場所を雄に知らせるなどの配偶を促進するための機能か、繁殖状態にない時に雄に抱きつかれた際に、抱接をやめさせるリリースコールと呼ばれる機能のみが知られていた。

一方、動物行動学の分野では、同所的に生息する近縁種の間で、他種による何らかの行動のために配偶相手の獲得が妨げられ、繁殖成功度が減少するという「繁殖干渉」と呼ばれる現象が十数年前から注目されている。繁殖期間中に近縁種が間近に存在する種では、いかに繁殖干渉を防ぐかということが大きな選択圧となっており、多くの動物では繁殖干渉回避のための行動形質が進化していると考えられるようになってきた。

申請者は、本州で同時期に同所的に繁殖するトノサマガエルとナゴヤダルマガエルに着目し、お互いに繁殖干渉にさらされる可能性のある両者が何らかの行動的回避手段を持っているのではないかと考え、野外における行動観察と室内における行動実験とを実施した。その結果、室内でのビデオ撮影による求愛行動の予備的な観察の際に、両種の雌がしばしば鳴いていることに気付いた。これらのカエルの雌が鳴き声を発することはそれまで報告されておらず、主論文1ではまずその鳴き声の特徴を記載した。さらに、雌は同種の雄に対してだけでなく、異種の雄に対しても鳴くことがあるのを確認した。主論文2ではトノサマガエルに注目し、雌が鳴く時の行動的、生理的状况や雄の反応を比較することにより、雌の鳴き声は、自分が生理的に繁殖可能な状況にないことを雄に知らせ、無駄な求愛や抱接を回避する機能があることを示した。主論文3では、異種間で起こる雌の鳴き声の機能を実験的に調査し、ナゴヤダルマガエルの雌がトノサマガエルの雄に対して鳴くのは繁殖干渉を避けるためであると結論づけた。一方、逆にトノサマガエルの雌がナゴヤダルマガエルの雄に対して鳴く頻度は低いことから、トノサマガエルの雌の鳴き声には繁殖干渉を回避する機能はなく、繁殖干渉が両者に及ぶ選択圧は必ずしも同等でないと推察した。

対象種である2種、特にトノサマガエルは、野外で普通に見られるカエル類で、野外における繁殖生態や行動の研究がこれまでに少なからず行われてきたにも関わらず、雌が鳴くことは知られていなかった。これは、鳴く際に目立つ鳴嚢を雌は持たないことや、その声が極めて小さいことなどが理由と考えられるが、申請者は実験下における慎重な観察から雌が鳴くという事実を発見した。さらに、対面実験や詳細なビデオ観察、および雌の生理状態の解剖的確認から、トノサマガエルの雌の鳴き声は抱接前段階における雄に対しての求愛拒否シグナルであることを示した点は、動物行動学において大きな貢献である。それに加え、雌の鳴き声が他種の雄へのシグナルとしても機能し、繁殖干渉軽減に役立っていることを示唆した点も評価できる。

よって、本論文は博士(理学)の学位論文として価値あるものと認める。また、平成31年1月9日に論文内容とそれに関連した口頭試問をおこない、さらに、平成31年3月20日および令和元年7月16日に審査員全員で審議をおこなった結果、合格と認めた。