

学 位 論 文 題 名

Conditional reproductive strategy
of the squid *Loligo bleekeri*

（ヤリイカにおける条件付き繁殖戦略）

学位論文内容の要旨

行動、形態、生理、生活史といった生物の形質には、しばしば種内・性内で表現型の多様性がみられる。このような変異が進化的に安定に共存するメカニズムの一つとして、「各個体がそれぞれの置かれた状況において、最も適応度が高くなる戦術を選択する」という条件戦略が考えられる。条件戦略は、1)戦術は遺伝によって決定されず個体の意思決定により決まること、2)集団中の社会的相互作用により決定される各個体の status に伴い戦術が決定されること、3)戦術が切り替わる switch point では、両戦術の適応度は等しいこと、4)各個体の選択した戦術は他の戦術よりも高い適応度をもたらすことにより成り立つと考えられている。

条件戦略の最もよく知られる例として、雄のサイズに依存した代替的繁殖戦術が挙げられる。ヤリイカ *Loligo bleekeri* は、環境条件によって成長率のばらつきが大きく、個体の成熟サイズに変異が大きいことが知られている。また、雄の成熟サイズに2型がみられることや、精子受け渡し場所自体が異なるという特殊な代替的繁殖戦術を持つことから、個体によって繁殖成功の差が大きいことが予測される。さらに、本種は単年性で、1シーズンのみ繁殖を行うため適応度を測定しやすく、条件戦略を検証するのに適している。

そこで本研究では、ヤリイカ雄の成熟サイズと競争能力、繁殖戦術の使い分け、各繁殖戦術の繁殖成功度、代替繁殖戦術に伴う形態形質の switch を調べることで、表現型多様性を維持するメカニズムとして考えられる条件戦略について検討する。

1 ヤリイカの繁殖行動：雄間競争および交接行動の記載

はじめに、飼育実験による行動観察により、本種においてほとんど知られていなかった交接前個体間相互作用(雄間競争・求愛)と代替的交接戦術について記載した。その結果、性特異的な体色変化パターンが観察され、それらは雄間のディスプレイ、雌への求愛に用いられていた。雄間競争は 1:1 のコンテスト様式をとり、視覚ディスプレイから接触ディスプレイ、攻撃へと段階的にエスカレートした。交接行動は、他の *Loligo* 属と同様に、雄が雌の外套膜内に交接腕を挿入し輸卵管開口部に精莖を渡す male-parallel と、雌の口部貯精囊付近に精莖を渡す head-to-head の2つの交接様式が観察された。また、交接中およびガード中の雌に対する head-to-head 様式でのスニーキングが観察された。

2 行動的競争：雄間競争・交接行動における体サイズの影響

体サイズは個体の競争能力を決定する最も重要な要因であり、雄の競争能力の差は代替的繁殖戦術を通して繁殖成功に強く影響することが予測される。そこで、雄2個体、雌1個体を1セットとし、雄間の相対サイズ比を変えた行動実験を行い、体サイズ差が雄間の競争強度に与える影響、それに伴う交接行動の変化を調べた。

その結果、雄間のサイズが近いほど競争強度が強く、体サイズが1.2倍以上離れると優劣が明確になり、大型雄がディスプレイや求愛を多く行った。自分が相手よりも小さくても、両者の体サイズ差が小さい時は、小型雄はディスプレイから威嚇、攻撃へと雄間競争行動をエスカレートさせた。また、自分が相手よりも小さく、相手が male-parallel 交接試行を多く行っている時に、小型雄は head-to-head 交接を多く行うことが明らかとなった。これらの結果から、ヤリイカは競争相手とのサイズ差、相手の振る舞いにより、ペア戦術とスニーキング戦術を使い分けていると考えられた。

3 精子競争：代替的繁殖行動による受精成功の違い

ヤリイカ類の行動的特徴から、雌は産卵時に複数の雄由来の精子を保有しており、交接成功だけで雄の繁殖成功を評価することは難しい。そこで、交接行動の観察と遺伝的手法による親子判定を同時に行うことにより、交接様式と受精成功の関係を明らかにした。

3 度の実験で産卵された 4 腹の卵の父子判定を行ったところ、全ての雌の産んだ卵において複数の父親が確認された。また、産卵直前に male-parallel を行った雄が約 90%、head-to-head によるスニーキングを行った個体は 8.5%の卵を受精させること、実験開始以前に野外で交接を行った個体もわずかな卵を受精させること、同一雌の産んだ複数の卵嚢間で父性の割合が異なることが明らかになった。雄間の受精成功の差は、交接様式により精子を受け渡す部位が異なることによって、卵と精子が出会う時間のずれにより生じると考えられた。

4 形態的適応：代替的繁殖戦術に対応した精子投資戦術

代替的繁殖戦術に伴い、ペア戦術者は行動的競争に有利となるような外部形質を、スニーキング戦術者は行動的競争の不利さを補填し、また常にさらされる精子競争リスクに対応するため、より精子生産に資源を投資することが知られている。そこで、様々な外部形態・精子競争に関する内部形態(精英長・生殖腺重量)において、代替繁殖戦術に対応した形態の二極分化が生じているかを調べた。

その結果、雄の成熟サイズにおいて 2 型は見られず、各外部形態に 2 型は見られなかった。一方、内部形態(精英長)には外套長 204mm で明確な 2 型に分かれる switch point が見られ、それより大きい雄は長い精英、小さい雄は短い精英を作ることが明らかとなった。生殖腺(精巣と付属腺)への投資量を比較したところ、小型個体ほど生殖腺全体量へエネルギーを多く投資していた。また、体サイズの大型化に伴い精巣重量の増加率は減少すること、小型雄は付属腺へより多くのエネルギーを配分することが明らかとなった。付属腺は生産された精子を貯蔵、精英にパッケージングし、完成した精英を貯蔵する部位である。生殖腺内での投資配分の違いは、精英長でみられた戦術の違いを反映し、パッケージングにかかるコストに対応していると考えられた。このような内部形質における不連続なパターンは、異なる精子受け渡し場所を持つ代替繁殖戦術を反映していると考えられた。

5 総合考察

本研究で得られた優劣の決定される体サイズ比、交接行動の違い、各交接行動の受精成功率、成熟雄のサイズ頻度分布を用い、雄の体サイズに伴う代替的繁殖

戦術間での繁殖成功度の違いを検討した。個体群中で、ランダムに出会った他個体と 1:1 の対戦を行うと仮定し、ペア戦術を行った場合の繁殖成功度の期待値を、(対戦の勝利確率) × (male-parallel の受精成功率 90%) で試算した。また、スニーキング戦術を行った時の繁殖成功度は常に 10% とし、繁殖成功度を求めた。その結果、ペア戦術による雄の繁殖成功度の期待値は体サイズにより大きく異なり、外套長約 195mm でスニーキング戦術による期待値を下回った。このことから、ヤリイカにおいて、より高い繁殖成功が期待される雄の戦術は個体のサイズによって switch することが明らかとなった。この予測された戦術の switch point と、精英でみられた形態の switch point は概ね一致していた。

以上のことから、ヤリイカ雄では、自身の成熟サイズと競争相手となる他個体のサイズ頻度分布によって各個体の有利な戦術は異なると判断された。ヤリイカの雄に見られる表現型の多様性は、「各個体がより高い適応度を得られる戦術を選択する」という条件戦略によって維持されていると考えられた。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 桜 井 泰 憲

副 査 教 授 埴 山 雅 秀

副 査 助 教 授 綿 貫 豊

副 査 助 教 授 宗 原 弘 幸

学 位 論 文 題 名

Conditional reproductive strategy of the squid *Loligo bleekeri*

(ヤリイカにおける条件付き繁殖戦略)

同種・同性内でみられる行動、形態、生理、生活史といった表現型の多様性が進化的に安定に共存するメカニズムの一つとして、「各個体がそれぞれの置かれた状況において、最も適応度が高くなる戦術を選択する」という条件戦略が考えられている。条件戦略の最もよく知られる例として、雄のサイズに依存した代替的繁殖戦術が挙げられる。ヤリイカ *Loligo bleekeri* は、環境条件によって成長率のばらつきが大きく、個体の成熟サイズに変異が大きいことが知られている。また、雄の成熟サイズに2型がみられることや、精子受け渡し場所自体が異なるという特殊な代替的繁殖戦術を持つことから、個体によって繁殖成功の差が大きいことが予測される。そこで本研究では、ヤリイカ雄の成熟サイズと競争能力、繁殖戦術の使い分け、各繁殖戦術の繁殖成功度、代替繁殖戦術に伴う形態形質の switch を調べることにより、表現型多様性を維持するメカニズムとして考えられる条件戦略について検討した。

1 ヤリイカの繁殖行動：雄間競争および交接行動の記載

はじめに、本種における交接前個体間相互作用（雄間競争・求愛）と代替的交接戦術について記載した。雄間競争は 1:1 のコンテスト様式をとり、視覚ディスプレイから接触ディスプレイ、攻撃へと段階的にエスカレートした。雄が雌の外套膜内に交接腕を挿入して輸卵管開口部に精英を渡す male-parallel と、雌の口部貯精嚢付近に精英を渡す head-to-head の2つの交接様式が観察された。また、交接中およびガード中の

雌に対する head-to-head 様式でのスニーキングが観察された。

2 行動的競争：雄間競争・交接行動における体サイズの影響

雄2個体、雌1個体を1セットとし、雄間の相対サイズ比を変えた行動実験を行い、体サイズ差が雄間の競争強度に与える影響、それに伴う交接行動の変化を調べた。その結果、雄間のサイズが近いほど競争強度が強く、体サイズが1.2倍以上離れると優劣が明確になり、大型雄がディスプレイや求愛を多く行った。小型雄は相手によって雄間競争行動のエスカレート度合いや交接行動を変化させた。これらの結果から、ヤリイカは競争相手とのサイズ差、相手の振る舞いにより、ペア戦術とスニーキング戦術を使い分けていると考えられた。

3 精子競争：代替的繁殖行動による受精成功の違い

ヤリイカ類の行動的特徴から、雌は産卵時に複数の雄由来の精子を保有している。そこで、交接行動の観察と遺伝的手法による親子判定を同時に行うことにより、交接様式と受精成功の関係を明らかにした。

3度の実験で産卵された4腹の卵の父子判定を行ったところ、産卵直前に male-parallel を行った雄が約90%、head-to-head によるスニーキングを行った個体は8.5%の卵を受精させること、実験開始以前に野外で交接を行った個体もわずかな卵を受精させること、同一雌の産んだ複数の卵嚢間で父性の割合が異なることが明らかになった。雄間の受精成功の差は、交接様式により精子を受け渡す部位が異なることにより、卵と精子が出会う時間のずれにより生じると考えられた。

4 形態的適応：代替的繁殖戦術に対応した精子投資戦術

代替的繁殖戦術に伴い、ペア戦術者は行動的競争に有利となるような外部形質に、スニーキング戦術者は行動的競争の不利さを補填し、また常にさらされる精子競争リスクに対応するため、より精子生産に資源を投資することが知られている。そこで、様々な外部形態・精子競争に関する内部形態（精英長・生殖腺重量）において、代替繁殖戦術に対応した形態の二極分化が生じているかを調べた。

その結果、雄の各外部形態に2型は見られなかったが、精英長には外套長204mmで明確な2型に分かれる switch point が見られ、それより大きい雄は長い精英、小さい雄は短い精英を作ることが明らかとなった。また、生殖腺（精巣と付属腺）への投資量も体サイズによる違いがみられ、体サイズの大型化に伴い精巣重量の増加率は減少すること、小型雄は付属腺へより多くのエネルギーを配分することが明らかとなった。このような内部形質における不連続なパターンは、異なる精子受け渡し場所を持

つ代替繁殖戦術を反映していると考えられた。

5 総合考察

本研究で得られた優劣の決定される体サイズ比、交接行動の違い、各交接行動の受精成功率、成熟雄のサイズ頻度分布を用い、ペア戦術を行った場合の繁殖成功度の期待値を、 $(1:1 \text{ 対戦の勝利確率}) \times (\text{male-parallel の受精成功率 } 90\%)$ で試算した。また、スニーキング戦術を行った時の繁殖成功度は常に 10% とし、繁殖成功度を求めた。その結果、ペア戦術による雄の繁殖成功度の期待値は、外套長約 195mm でスニーキング戦術による期待値を下回った。この予測された戦術の switch point と、精英でみられた形態の switch point は概ね一致していた。

以上より、ヤリイカ雄にみられる表現型の多様性は、自身の成熟サイズと競争相手となる他個体のサイズ頻度分布により、「各個体がより高い適応度を得られる戦術を選択する」という条件戦略によって維持されていると考えられた。本研究は、イカ類において、代替的繁殖戦術による繁殖成功の違い、内部形質（精英）の明確な 2 型を世界で初めて明らかにしている。これらの成果は、イカ類の繁殖生態解明に大きく寄与するものと評価される。審査員一同は、本論文が博士（水産科学）の学位を授与される資格のあるものと判定した。