

学 位 論 文 題 名

Mechanism of sperm storing and cryptic female choice
by picking behaviour of the sperm reservoir in
the Japanese pygmy squid

(ヒメイカの精子貯蔵メカニズムと精子塊ついでみ行動による
隠れたメスの選択)

学位論文内容の要旨

ダーウィンによる性選択は配偶者の獲得までを想定したものであるが、交尾の後も性選択は起こっていることがしだいに分かってきた。精子競争と隠れたメスの選択 (Cryptic Female Choice: CFC) である。精子競争は卵との受精を巡って複数のオスによる精子の競争で、現在までに数多くの理論的、実証的研究が行われてきた。一方、受精に使う精子をメスが選択するというCFCについてはその存在を示すような研究はあるが、実証に成功したものはほとんど無い。何故ならCFCはそのほとんどの過程がメスの体内でおこるため観察が難しく、精子競争の影響も取り除かなければならないためである。しかし、オスがメスに精夾や精包といった精子が詰まった袋を受け渡す動物では精夾の排除行動を通して、メスの精子選択を体外で観察が出来るため、CFCの研究に非常に適している。

イカ類はオスがメスに精夾を渡す交接とよばれる方法で精子の受け渡しを行う。精夾はメスの体に付着する直前に精夾反応を起こし、中から精子塊が飛び出てメスに付着する。メスは受精嚢と呼ばれる精子の貯蔵器官を持ち、産卵までそこで精子を保存する。イカ類では、精子塊の付着場所や受精嚢の位置、数が種によって異なることが知られている。これらの形質の変異は交接後の性淘汰過程によって強く影響されていると考えられ、イカ類における繁殖生態の進化において精子競争やCFCが重要な要素になっていると予測される。ヒメイカ (*Idiosepius paradoxus*) は交接後に口球を伸ばして交接の際に着けられた精子塊をついでみ行動が観察され、この行動がCFCである可能性が高い。しかし、精子の貯蔵メカニズムが分かっていないため、この行動が精子の排除行動なのか、受精嚢への移送行動なのか解明する必要がある。

そこで本研究では、1. 受精嚢の構造と精子の貯蔵過程の観察、2. 精夾と精子塊の形態、および精夾反応のメカニズムを分析し、3. ついでみ行動と受精嚢内の精子量の関係を調べ、ついでみ行動の役割を明らかにした。これらの結果からヒメイカにおける精子貯蔵メカニズムを明らかにすると共に、4. ついでみ行動によってどのようなオスの精子を選抜しているのかを調べ、ヒメイカにおけるCFCの進化について検討する。

1. 受精嚢の構造と精子貯蔵

受精嚢は口球の近く、囲口膜の腹側に入り口があり、内部は6つの袋に分かれており、バナナの房状の形態をしていた。内壁は表面に繊毛を持つ立方上皮細胞からなっており、周りは結合組織で囲まれていた。それぞ

れの袋の奥は多数の液胞が存在していた。これらの構造は今まで報告されてきた複雑な多数の小胞構造のヤリイカ類やブドウの房状構造のコウイカ類のものとは異なっていた。ほとんどの精子は頭部を受精囊の奥に向けて配列され、入り口付近で精子が観察されたことはまれであった。このことは精子が受精囊内の分泌物に誘引されたことを示している。受精囊内の精子量は交接待回数に伴い増加したが、8回交接待したものと30回交接待したものとで貯蔵精子量に変化が見られなかったことから、8回ほどの交接待で受精囊の精子許容量に達することが示唆された。

2. 精子塊の構造と精子塊から放出される精子の観察

精夾の形態は細長い棒状で、精夾反応によって内部に詰まっていた精子塊が内膜につつまれ、射出される仕組みは他のイカ類とほぼ同様であった。しかし、射出された精子塊は釣り針状の構造をしており、細くつながった先からは精子が放出され、直ちに海水中で泳ぎ始めた。ほとんどの精子塊において精子の放出は1時間以内で収まったが、その後ピペットで精子塊に水流による刺激を与えると、再び精子の放出が観察されたことから精子の放出には水流の存在が必要であることが示唆された。釣り針構造によって精子の射出口が受精囊のある口球を向くことから、精子塊の形状は精子を受精囊へ移送させるために適していると考えられた。

3. 精子塊のついでみ行動による精子移送の検証

処女メスを交接待させ、ついでみ行動を行ったメスと行わなかったメスの受精囊を組織学的に観察した結果、ついでみ行動に関わらず、受精囊内に貯留精子が確認できた個体とできなかった個体が存在した。また精子が確認された個体のうち、固定した時間経過に伴い受精囊内の精子量は増加した。1、2の結果を踏まえると、オスによって精夾がメスに渡される。体に付着する際に精夾反応により精子塊が精夾から射出される。メスの体に付着した精子塊から受精囊めがけ放出された精子は、受精囊から分泌される誘引物質を頼りに受精囊にたどり着き、その後は不動化され産卵まで貯蔵されることが考えられた。

4. 精子塊排除によるCFC

行動観察からヒメイカによる精子塊排除行動、精子塊摂食行動が確認された。ついでみ行動に費やす時間（ついでみ時間）と精子塊の排除数は正の相関がみられた。このため、ついでみ行動に費やす時間はオスの拒否を反映するものと見なすことができる。そこで、ついでみ行動に費やす時間がどのような要因によって説明できるかを調べるためにAICによるモデル選択を行った。その結果、ついでみ時間の長さはメスの外套長、オスとメスの外套長比、付着された精子塊の数との間には関係性が見られず、オスの外套長と交接待時間によって説明され、大きいオスと交接待した時にメスはついでみ行動をより長く行うこと、同様に交接待時間が長いオスほどついでみを長く行っていたことが示された。体の小さいオスは早い成熟によって生じる長期の繁殖参加や隠遁能力の高さを反映し、交接待時間の短いオスは捕食者に見つかりにくい形質と考えられ、ついでみ行動は適応度の高いオスの配偶者選択に機能していることが示唆された。

以上の結果からヒメイカは受精囊への精子移送が起こる前に精子を排除することによりCFCを行っていることが強く示唆された。今まで行われてきたメスによる配偶者選択に関する研究では、体サイズや飾り羽、求愛ダンスといった交尾前に判断できる形質が評価されると考えられてきた。しかし、本研究においてヒメイカは交接待行動を配偶者選択の材料として使用していることが示唆された。交接待内容が好みとして働く場合、メスは交接待後にオスを評価するため、交接待行動を受け入れる方向に進化するだろう。これに対応し、オスは素早い交接待を行うように選択がかかる。特に捕食圧が強い環境下で素早い交接待は適応的意義を持つだろう。このように交接待後に配偶者選択を可能としている主な要因は、受け渡された精子塊をメスがコントロールできる生殖シス

テムにあり、イカ類あるいは一部の甲殻類などでもCFCを進化させている可能性がある。また、交接後の行動を用意に観察できるヒメイカはCFCの研究において優れた研究材料と言える。

学位論文審査の要旨

主 査 准教授 宗 原 弘 幸

副 査 教 授 東 正 剛

副 査 教 授 仲 岡 雅 裕

副 査 教 授 桜 井 泰 憲 (北海道大学大学院

水産科学研究院)

副 査 准教授 古 屋 康 則 (岐阜大学教育学部)

学 位 論 文 題 名

Mechanism of sperm storing and cryptic female choice by picking behaviour of the sperm reservoir in the Japanese pygmy squid

(ヒメイカの精子貯蔵メカニズムと精子塊ついまみ行動による
隠れたメスの選択)

性選択は配偶者の獲得までを想定したものであったが、精子競争と隠れたメスの選択 (Cryptic Female Choice: CFC) といった交尾の後にも性選択は起こっていることがしだいに分かってきた。精子競争は卵との受精を巡って複数のオスによる精子の競争で、現在までに数多くの理論的、実証的研究が行われている一方、受精に使う精子をメスが選択するという CFC については、実証に成功した研究はほとんど無い。その理由は、CFC はメスの体内でおこるケースが多く観察が難しいためである。しかし、オスがメスに精夾や精包といった精子が詰まった袋を受け渡す動物では精夾の排除行動を通して、メスの精子選択を体外で観察が出来るため、CFC の研究に非常に適していると考えられる。

イカ類はオスが交接とよばれる方法で精夾の受け渡しを行う。精夾はメスの体に付着する直前に精夾反応を起こし、中から飛び出てきた精子塊を受精囊と呼ばれる精子の貯蔵器官を持ち、産卵までそこで精子を保存する。精子塊の付着場所や受精囊の位置、数は種によって大きく異なり、これらの形質の進化には、精子競争や CFC が深く関わってきたと考えられる。

そこで本研究では、ヒメイカ (*Idiosepius paradoxus*) を材料に、1. 本種の受精囊の構造と精子の貯蔵過程を観察し、2. 精夾と精子塊の形態、および精夾反応のメカニズムを分析した。さらに3. 交接後に口球を伸ばし交接の際に付けられた精子塊をついまみ行動を詳細に観察し、ついまみ行動の役割を明らかにした。これらの結果からヒメイカにおける精子貯蔵メカニズムを明らかにすると共に、4. どのようなオスの精子を選抜しているのかを調べ、ヒメイカにおける CFC の進化について検討した。

1. 受精囊の構造と精子貯蔵

受精囊は口球の近く、囲口膜の腹側に入り口があり、内部は6つの袋に分かれており、バナナの房状の形態をしていた。内壁は表面に繊毛を持つ立方上皮細胞からなっており、周りは結合組織で囲まれていた。それぞれの袋の奥は多数の液胞が存在していた。ほとんどの精子は頭

部を受精囊の奥に向けて配列され、入り口付近で精子が観察されたことはまれであった。このことは精子が受精囊内の分泌物に誘引されたことを示している。

2. 精子塊の構造と精子塊から放出される精子の観察

精夾の形態は細長い棒状で、精夾反応によって内部に詰まっていた精子塊が内膜につつまれ、射出される仕組みは他のイカ類とほぼ同様であった。しかし、射出された精子塊は釣り針状の構造をしており、細くとがった先からは精子が放出され、直ちに海水中で泳ぎ始めた。釣り針構造によって精子の射出口が受精囊のある口球を向くことから、精子塊の形状は精子を受精囊へ移送させるために適していると考えられた。

3. 精子塊のついでみ行動による精子移送の検証

ついでみ行動を行ったメスと行わなかったメスの受精囊を組織学的に観察した結果、体に付着する際の精夾反応により精子塊が精夾から射出されメスの体に付着し精子は泳ぎだし、さらに誘引物質を分泌する受精囊にたどり着き、その後は不動化され産卵まで貯蔵されることが考えられた。

4. 精子塊排除による CFC

行動観察からヒメイカによる精子塊排除行動、精子塊摂食行動が確認された。ついでみ行動に費やす時間（ついでみ時間）と精子塊の排除数は正の相関がみられた。このため、ついでみ行動に費やす時間はオスの拒否を反映するものと見なすことができる。そこで、ついでみ行動に費やす時間がどのような要因によって説明できるかを調べるために AIC によるモデル選択を行った。その結果、オスの外套長と交接時間によって説明され、大きいオスと交接した時にメスはついでみ行動をより長く行うこと、同様に交接時間が長いオスほどついでみを長く行っていたことが示された。

以上の結果からヒメイカは受精囊への精子移送が起こる前に精子を排除することにより CFC を行っているとする仮説が提唱された。また、このような交接後に配偶者選択を可能としている主な要因は、受け渡された精子塊をメスがコントロールできる生殖システムにあり、イカ類あるいは一部の甲殻類など複雑な精子受け渡しシステムの進化に CFC が関与してきた可能性を検討した。

本研究で提唱された仮説は、興味深いものであり、今後は、雌の配偶者選択の傾向と結果を確かめるなど再現性のある方法で検証することで、一層の発展が期待される。審査委員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院博士課程における研鑽や修得単位なども合わせ、申請者が博士（環境科学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと判定した。