

学 位 論 文 題 名

# Adaptive significance of behavioral and morphological traits on conflictive interactions in genus *Caprella*

(ワレカラ属の対立的相互作用における行動・形態形質の適応的意義)

## 学位論文内容の要旨

動物の個体間相互作用では、個体間で適応度上の利益が一致することと、一致しないことがある。これらはそれぞれ「協同」と「対立」と呼ばれるが、対立は特に一般的な事象である。例えば、配偶者をめぐるオス間競争は典型的な対立関係である。交尾は、雌雄両個体の適応度が共に増加するため協同関係と捉えられがちだが、この行為にも雌雄間の対立が含まれる。捕食-被食関係もまた、典型的な対立のひとつである。捕食リスクの最も高い生活史ステージは幼体期であるため、親はしばしば子どもを保護する。これらの対立関係は行動・形態形質パターンの種間変異を反映しているかもしれない。

端脚目ワレカラ属は、海藻やロープ等の基質上に高密度で生息する。温暖域では特定の繁殖期を持たず、一年中繁殖をおこなう。オスは繁殖の近いメスを捕まえガードをおこない（交尾前ガード）、オス同士は、発達した第2咬脚を用いて激しく争う。交尾終了後、メスは自身の保育嚢に卵を産み、卵は数日間から数週間で孵化する。またワレカラ属の一部の種では、幼体は孵化後も母親の周辺や母親の体の上に留まり、母親による保護を受ける。これらのガード行動・保護行動・武器形質（第2咬脚）は、上記の対立関係の中で発達してきた形質であると考えられる。そこで本研究では、ワレカラ属を用いて、雄間競争・雌雄間競争・親-子ども捕食者間の3つの対立的相互作用における行動・形態形質の適応的意義を検証することを目的とした。

### マルエラワレカラの繁殖生態と雄間競争において勝敗を決定する要因

マルエラワレカラはコケムシ等の基質上に高密度で生息しており、個体同士は頻繁に出会う。このような状況では、配偶者をめぐるオス間の闘争が高頻度で起こることが予想される。また競争者との遭遇頻度が高い場合やメスとの遭遇頻度が低い場合には、早くからガードを開始するオスは配偶者競争において有利であると予測できるので、オスがガードを開始するタイミングは局所的な性比の影響を受けると考えられる。そこで、野外における個体群密度とガード時間、雌の産卵数などの、マルエラワレカラの基礎的な繁殖生態を調査するとともに、オス間闘争の勝敗を決定する要因と、性比がガード時間に与える影響を検証した。野外における性比はおおよそ1:1であったが、成熟した未抱卵雌は非常に少なく、実効性比は雄に偏ることが明らかになった。また野外で採集したガードペアを止水条件下で飼育したところ、平均的なガード時間は6時間程度であった。このときいくつかのペアでは、従来知られていた0型のガードからガード形態を可塑的に変化させた。また採集したペアの約3割（29/69）のメスは、産卵前に死亡した。オス間闘争の勝敗は体サイズに依存した。さらに闘争においてオスは第2咬脚を武器として使用していることが観察された。また性比をオスに偏らせた群では、メスに偏らせた群よりもガード時間が長かった。これらの結果から配偶者をめぐるオス間の対立関係が強くなると、オスはガード開始のタイミングを早めることが示唆された。

## マルエラワレカラのガード時間の増加によるメスのコスト

前章の結果から、マルエラワレカラでは性比がオスに偏るとガード時間は長くなるが、メスはガードによりコスト（止水環境においてペアのメスの生存率は低かった）を受けていることが示唆された。そこで、流水循環型飼育装置を作り、性比を操作した群間で長期飼育（50 日）をおこない、メスのコストが性比に応じてどのように変化するか検証した。長期飼育の結果、性比をオスに偏らせた群では最も頻繁にガード行動が確認された。またメスの成長は群間で異なり、性比がオスに偏るほど低い成長率を示した。産卵間隔および産卵回数に有意な違いは見られなかったが、産み出した幼体の数は、性比がオスに偏るほど低下した。これらの結果は、性比がオスに偏るほど、ガード時間は増加するという前章の結果を支持するとともに、ガード時間の増加がメスの成長および繁殖力に負の影響を与えることを示しており、マルエラワレカラの交尾前ガードにおいて性的対立が生じていることが示唆された。

## ワレカラ属のオスにおける第 2 咬脚形態の種間比較：オスの繁殖戦略と武器形質、探索形質の関係

フクロエビ上目の多くの種で咬脚は闘争に特化した武器として使用される。またいくつかの種でオスの触覚はメスに比べ大きく発達しており、配偶者の探索に用いられることが示唆されている。ワレカラ属のオスは、第 2 咬脚前節縁部に毒歯と呼ばれる構造を持ち、オス間闘争に使用する。ワレカラ属では、種間でガードの様式が異なることが知られているが、この繁殖戦略の違いは、咬脚や触覚の種間変異を反映しているかもしれない。そこでオスの第 2 咬脚の形態とガード型について、13 種間で比較をおこなうとともに、毒歯の構造と第 1 触覚の長さを 4 種で比較した。形態観察の結果、トサカエラワレカラ、ツガルワレカラを除く 11 種のオスで第 2 咬脚前節縁部に毒歯と穴の構造（以下毒孔）が確認された。毒孔の数を 4 種で比較した結果、毒孔の数は体サイズとともに増加し、種間でこの傾きの大きさは異なった。特にマルエラワレカラ（0 型）では、I 型ガードをおこなう他 3 種に比べ、最も体サイズにおける穴の数の増加率が高かった。また第 2 咬脚指節の先端にも同じような穴の構造が確認された。第 1 触覚と体サイズの傾きは種間で異なり、マルエラワレカラの傾きは最も小さかった。これらの結果から、ガード型は武器形質や探索形質の発達の種間変異を反映していることが示唆された。

## ワレカラ属のメスにおける第 2 咬脚形態の種間比較：メスは子を守るために武器を持つのか？

いくつかのワレカラ属のメスは子の保護をおこなう。子の保護をおこなうメスは同所的に生息する同種他個体やヨコエビ類が幼体と接触しようとする時に、攻撃行動を示す。これまでにワレカラ属の第 2 咬脚はオスのみで使用されるものであり、メスは第 2 咬脚を闘争に使用せず毒孔を持たないと考えられていたが、本研究においてメスも毒孔を持つ場合があることが分かった。そこで子の保護をおこなうメスは第 2 咬脚に武器構造を持つという仮説を立て、種間で第 2 咬脚形態と子の保護行動の有無を比較した。11 種中 4 種において毒歯の構造、および毒孔が確認された。またオスと同様に、6 種のメスで指節先端に毒孔が確認された。保護種のメスは第 2 咬脚前縁・指節のいずれかに毒孔を持ち（6/6）、非保護種のメスは毒孔を持たなかった（0/2）。このことからワレカラ属のメスの第 2 咬脚の構造は、子の保護において発達した武器形質である可能性が示唆された。

本研究の結果、ワレカラ属の交尾前ガードや第 2 咬脚の構造といった行動・形態形質は、オス間競争や性的対立、母親による子の保護などの個体間相互作用の中で発達してきたことが示唆された。これら結果は、系統解析や世代飼育実験などの研究をおこなうことで、進化生態学における実証研究のさらなる発展を促すだろう。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 五 嶋 聖 治

副 査 教 授 今 井 一 郎

副 査 准教授 和 田 哲

## 学 位 論 文 題 名

### Adaptive significance of behavioral and morphological traits on conflictive interactions in genus *Caprella*

(ワレカラ属の対立的相互作用における行動・形態形質の適応的意義)

ワレカラ類は海藻等の基質上に高密度で生息する端脚類であり、魚類や大型甲殻類の重要な餌生物となり、浅海域における栄養構造の中で重要な役割を果たしている。オスは繁殖の近いメスを捕まえガードを行い（交尾前ガード）、オス同士は発達した第2咬脚を用いて激しく争う。交尾終了後、メスは自身の保育嚢に卵を産み、卵は数日間から数週間で孵化する。幼体は孵化後も母親の周辺や母親の体の上に留まり、母親による保護を受ける種も知られている。本研究はワレカラ属を対象に、行動・形態形質の意義を、雄間競争・雌雄間競争・親-幼体捕食者間の3つの個体間の対立的相互作用の観点から検証したものである。

マルエラワレカラの繁殖生態と雄間競争において勝敗を決定する要因：野外における個体群密度とガード時間、雌の産卵数などの、マルエラワレカラの基礎的な繁殖生態を調査した。その結果、性比はおおよそ1:1であったが、成熟した未抱卵雌は非常に少なく、実効性比は雄に偏ることが明らかになった。野外で採集したガードペアを止水条件下で飼育したところ、平均的なガード時間は6時間程度であった。このときいくつかのペアでは、従来知られていた0型のガードからガード形態を可塑的に変化させた。また採集したペアの約3割（29/69）のメスは、産卵前に死亡した。オス間闘争の勝敗は体サイズに依存した。さらに闘争においてオスは第2咬脚を武器として使用していることが観察された。また性比をオスに偏らせた群では、メスに偏らせた群よりもガード時間が長かった。これらの結果から配偶者をめぐるオス間の対立関係が強くなると、オスはガード開始のタイミングを早めることが示唆された。

マルエラワレカラのガード時間の増加によるメスのコスト：前章の結果から、メスはガードによりコスト（止水環境においてペアのメスの生存率は低かった）を受けていることが示唆された。そこで、流水循環型飼育装置を作り、性比を操作した群間で長期飼育（50日）をおこない、メスのコストが性比に応じてどのように変化するか検証した。その結果、性比をオスに偏らせた群で頻繁にガード行動が確認された。またメスの成長は群間で異なり、性比がオスに偏るほど低い成長率を示した。産卵間隔および産卵回数に有意な違いは見られなかったが、産み出した幼体の数は、性比がオスに偏るほど低下した。これらの結果は、ガード時間の増加がメスの成長および繁殖力に負の影響を与えることを示しており、マルエラワレカラの交尾前ガードにおいて性的対立が生じていることが示唆された。

オスの繁殖戦略と武器形質、探索形質の関係：オスの第2咬脚の形態とガード型について、13種間で比較をおこなうとともに、毒歯の構造と第1触覚の長さを4種で比較した。形態観察の結果、トサカエラワレカラ、ツガルワレカラを除く11種のオスで第2咬脚前節縁部に毒歯と穴の構造（以下毒孔）が確認された。毒孔の数を4種で比較した結果、毒孔の数は体サイズとともに増加し、種間でこの傾きの大きさは異なった。特にマルエラワレカラ（0型）では、I型ガードをおこなう他3種に比べ、体サイズにおける穴の数の増加率が最も高かった。また第2咬脚指節の先端にも同じような穴の構造が確認された。第1触覚と体サイズの傾きは種間で異なり、マルエラワレカラの傾きは最も小さかった。これらの結果から、ガード型は武器形質や探索形質の発達の種間変異を反映していることが示唆された。

メスは子を守るために武器を持つのか？：子の保護をおこなうメスは、他個体が幼体と接触しようとする時に攻撃行動を示す。これまでにワレカラ属の第2咬脚はオスのみで使用されと考えられていたが、本研究においてメスも毒孔を持つ場合があることが分かった。第2咬脚形態と子の保護行動の有無を種間で比較した結果、11種中4種において毒歯の構造、および毒孔が確認された。またオスと同様に、6種のメスで指節先端に毒孔が確認された。保護種のメスは第2咬脚前縁・指節のいずれかに毒孔を持ち（6/6）、非保護種のメスは毒孔を持たなかった（0/2）。このことからワレカラ属のメスの第2咬脚の構造は、子の保護において発達した武器形質である可能性が示唆された。

本研究の結果は、ワレカラ属の交尾前ガードや第2咬脚の構造といった行動・形態形質は、オス間競争や性的対立、母親による子の保護などの個体間相互作用の中で発達してきたことを示唆するものである。これらの結果は、生物の行動や適応的意義に関する重要な知見を提供するものと高く評価できる。よって審査員一同は、申請者が博士（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。