

学 位 論 文 題 名

Behavioral ecology of the Neptune whelk,
Neptunea arthritica (Bernardi, 1857)

(ヒメエゾボラの行動生態学的研究)

学位論文内容の要旨

繁殖への資源配分は雌雄で異なるため、適応度を最大化する戦略もまた雌雄で異なるだろう。そのため繁殖における雌雄間対立が生じ、対立の結果として、雌雄それぞれで有利に働く対立的な適応形質が進化する。海産腹足類であるヒメエゾボラ *Neptunea arthritica* は、雌雄異体の巻貝であり、体内受精を行なう。本種の配偶行動の特徴として、オスが交尾を試みる一方で、メスは逃走したり、噛みついたり、また体を振ることによってオスの交尾アテンプトに対し抵抗する。このことは、本種の配偶行動において性的対立が生じていることを示唆している。また多くの動物で体サイズは交尾成功度と相関するが、本種の配偶行動におけるオスのアテンプトとメスの抵抗という相互作用においても、体サイズは物理的に影響するだろう。そこでまず本種の繁殖行動の特徴、特にオスによる配偶者選択について調べるとともに、雌雄のサイズ差に注目し、交尾時間を解析した。またメスの抵抗行動の効果についても検証した。

オスはより大きなメスに選好性を示し、交尾時間はオスのサイズが大きくなるにつれて増加した。オスのアテンプトに対するメスの抵抗は常に起こり、連続交尾時間が増加するにつれて抵抗の強度は増加した。実験操作によりメスの抵抗を制限したところ、通常の場合に比べ交尾時間は長くなった。これらの結果はメスの抵抗がオスの繁殖成功度のばらつきを生み出していることを示唆しており、本種の配偶行動における性的対立は、一方の性がもう片方の性に対し交尾の主導権を得ようとする状況での雌雄間の「力の非対称性」から生じる可能性が示された。

精子競争下では、オスの繁殖努力を最適化するような交尾前 (配偶者選択) と交尾後 (精子量調整、精子置換) 淘汰メカニズムが働くだろう。従来の予測によると、巻貝における乱婚性と貯精囊といった配偶システムは交尾後淘汰の影響を強く受けると考えられており、一方で交尾前淘汰 (配偶者選択) は相対的に弱く、体サイズを基準としてオスは配偶相手を選ぶと考えられていた。しかし近年ではオスがメスの交尾状況に応じて配偶者選好性を示すという報告例がなされてきている (Zahradnik et al., 2008)。この選好性が進化する条件として、オスがメスの交尾状態を見分けることや精子競争のリスクを評価することが必要となる。ヒメエゾボラのメスは複数のオスと交尾を行ない、それらの精子を貯精囊に貯蔵する。本種のオスの配偶者選択もまたメスの交尾状況、およびメスの交尾間隔と関連しているかもしれない。

この仮説を検証するためにメスの交尾状況と交尾間隔を操作し、オスによる配偶者選択実験を行なった。オスは未交尾のメスよりも既に交尾したメスに選好性を示したが、1回の交尾を経験したメスと2回経験したメスとではオスの選好性に違いは見られなかった。またメスが経験した以前の交尾との交尾間隔が短い場合、オスによる精子除去が見られた。これらの結果より、メスの交尾状況と交尾間隔は精子競争におけるオスの繁殖成功度に強く影響することが示唆された。

メスの繁殖価は時空間的に変化し、また繁殖機会や繁殖資源は制限されるので、オスはそれらの状況に応じて繁殖成功度を最大化する行動を示すかもしれない。興味深いことに、前述の結果より、未交尾のメスと既に交尾を経験したメスをオスに選択させた際、オスは未交尾メスではなく、交尾を経験したメスに選好性を示した。一般に一妻多夫の配偶システムを持つ動物において、オスが既

に交尾したメスを配偶者として選ぶ場合は、未交尾のメスを選ぶ場合よりも父性が減少すると考えられる。したがって本種のオスの配偶者選択は従来とは異なった生態学的特徴により適応的であるのかもしれない。

本種のメスは管型（入口と出口が異なる）の交尾嚢を持ち、精子はこの器官に一時的に貯蔵される。精子は交尾嚢に放出された後、受精嚢に移送され、受精が起きる。しかし短いインターバルで交尾が生じた場合、交尾嚢に一時的に貯蔵された精子は、オスの交尾器によって掻き出されるかもしれない (Lombardo & Goshima, 2010)。本種では交尾後ガード行動が見られるが (Lombardo & Goshima, 2011)、この行動はオスが他オスから自身の精子を守り、メスの再交尾を遅らせることにつながる。この行動からも交尾嚢にある以前交尾したオスの精子は他オスにより除去もしくは置換されるリスクが高いことを示唆しており (Lombardo & Goshima, 2010)、結果的に複数回交尾と交尾間隔の長さは本種のメスの精子利用の序列に重大な影響を及ぼすだろう。もし精子除去が可能であれば、既に交尾嚢に他オスの精子を持つメスと交尾を行なっても、オスの直接的な適応度コストは減少しないと考えられ、既に交尾を経験したメスへの選好性が維持されるのかもしれない。そこでオスの配偶者選択がどのように精子間競争に影響を与えるのか検証した。

異なるオス3個体と1個体のメスを交尾させ、その子どもの父性についてマイクロサテライトマーカーを用いて検証した結果、3個体のメスの子どもからオス3個体、7個体のメスの子どもからオス2個体、3個体のメスの子どもからオス1個体の父性が確認された。またこれら13試行のうち11試行で3番目に交尾したオスが60%以上の父性を獲得していた。これらの結果は、オス間での父性の違いに交尾間隔と交尾時における「精子除去」が関連しており、メスが既に複数回交尾を行なっているにもかかわらず交尾間隔が短い場合、オスは高い繁殖成功度を獲得することが可能であることが示された。

本研究は行動生態学においてだけでなく、水産学においても重要な示唆を与える。一般に漁獲は大型個体を選択的に個体群から取り除くため、残された個体は小型個体が多くなり、結果的に個体間のサイズのばらつきは減少する。本研究の結果から、相対的に小さなサイズのオスはメスの抵抗により精子輸送に十分な交尾時間を得られない可能性がある。このことは、漁獲圧が高くなるとメスが潜在的に利用できる精子量が制限され、野外個体群の繁殖力に負の影響をもたらすことを示唆している。本種の増殖、特に種苗生産においても同様のことが言える。従来の本種の種苗生産では、大型水槽内において性比をオスに偏らせた集団で飼育し種苗を得る方法が提言されている。しかしこの方法においてもメスの抵抗により受精に使用できる精子が制限されてしまう可能性があるだけでなく、多くのオスを必要とするため、経済的コストも大きい。また繁殖成功度はサイズの大きなオスに偏ると考えられるので、種苗の遺伝的多様性は低くなるだろう。そこでメスの抵抗に対するオスのサイズの制限を回避する技術を確認することにより、安定した種苗生産が期待できるかもしれない。この技術により交尾時間を操作し、また精子除去に影響を与える交尾間隔を考慮して交尾のタイミングを決定することで、どのような雌雄のサイズの組み合わせでも1回の交尾によりメスは受精に必要な十分量の精子を得ることができよう。結果として大量の親貝を必要とせず様々な遺伝的構成を持つ安定した種苗の生産が可能であるかもしれない。本研究を基に漁獲方法やメスの抵抗操作技術を開発することにより、ヒメエゾボラの資源管理および安定した種苗生産が期待できるようになるだろう。

学位論文審査の要旨

主査	教授	矢部	衛
副査	教授	五嶋	聖治
副査	特任教授	阿部	周一
副査	准教授	和田	哲
副査	准教授	千葉	晋 (東京農業大学)

学位論文題名

Behavioral ecology of the Neptune whelk, *Neptunea arthritica* (Bernardi, 1857)

(ヒメエゾボラの行動生態学的研究)

繁殖への資源配分は雌雄で異なるため、適応度を最大化する戦略もまた雌雄で異なる。そのため繁殖における雌雄間対立が生じ、その結果として、雌雄それぞれで有利に働く対立的な適応形質が進化する。北日本の主要な漁獲対象巻貝であるヒメエゾボラは、雌雄異体の巻貝であり、体内受精を行なう。ヒメエゾボラの配偶行動の特徴として、オスが交尾を試みる際に、メスは逃走したり、噛みついたり、体を振ることによってオスの交尾試行に対し強く抵抗する。このことは、ヒメエゾボラの配偶行動において性的対立が生じていることを示唆している。そこで本研究では、ヒメエゾボラの繁殖行動の特徴、特にオスによる配偶者選択について調べるとともに、雌雄のサイズ差に注目し、交尾時間を解析した。またメスの抵抗行動の効果についても検証した。

オスはより大きなメスに選好性を示し、交尾時間はオスのサイズが大きくなるにつれて増加した。オスの交尾試みに対するメスの抵抗は一貫して生じ、連続交尾時間が増すにつれて抵抗の強度は増加した。実験操作によりメスの抵抗を制限したところ、通常の場合に比べ交尾時間は長くなった。これらの結果はメスの抵抗がオスの繁殖成功度のばらつきを生み出していることを示唆する。

精子競争下では、オスの繁殖努力を最適化するような交尾前 (配偶者選択) と交尾後 (精子量調整、精子置換) 淘汰メカニズムが働くと予想される。その中で、オスがメスの交尾状況に応じて配偶者選好性を示すこともある。この仮説を検証するためにメスの交尾状況と交尾間隔を操作し、オスによる配偶者選択実験を行った。オスは未交尾のメスよりも既に交尾したメスに選好性を示したが、1回の交尾を経験したメスと2回経験したメスとはオスの選好性に違いは見られなかった。またメスが経験した以前の交尾との交尾間隔が短い場合、オスによる精子除去が見られた。これらの結果より、メスの交尾状況と交尾間隔は精子間競争におけるオスの繁殖成功度に強く影響することが示唆された。

メスの繁殖価は時空間的に変化し、また繁殖機会や繁殖資源は制限されるので、オスはそれらの状況に応じて繁殖成功度を最大化する行動を示す。一般に一妻多夫の配偶システムを持つ動物において、オスが既に交尾したメスを配偶者として選ぶ場合、未交尾のメスを選ぶ場合よりも父性が減少すると考えられるので、もし本種のオスの配偶者選択が適応的であれば、オスは従来とは異なった基準で配偶者選択を示すと考えられる。

本種のメスは入口と出口が異なる管型の交尾嚢を持ち、精子はこの器官に一時的に貯蔵される。その後受精嚢に移送され、受精が起きる。しかし短いインターバルで交尾が生じた場合、交尾嚢に一時的に貯蔵された精子は、オスの交尾器によって掻き出されるのかもしれない。本種では交尾後

ガード行動が見られるが、この行動はオスが他オスから自身の精子を守り、メスの再交尾を遅らせることになる。一方、精子除去が可能であれば、既に交尾嚢に他オスの精子を持つメスと交尾を行っても、オスの直接的な適応度コストは減少しないと考えられ、既に交尾を経験したメスへの選好性が維持されるかもしれない。そこでオスの配偶者選択がどのように精子間競争に影響を与えるのか検証した。

異なるオス3個体と1個体のメスを交尾させ、その子どもの父性についてマイクロサテライトマーカーを用いて検証した結果、複数のオスの精子が受精に関っていたが、中でも最後に交尾したオスが平均60%以上の父性を獲得した。これらの結果は、オス間での父性の違いが交尾間隔と交尾時における「精子除去」に関連しており、メスが複数回交尾を行っていても、後に交尾したオスは高い繁殖成功度を得ていることが示唆された。

本研究は行動生態学においてだけでなく、水産学、特に本種の種苗生産において重要な示唆を与える。交尾において本種のメスは小さな、あるいは同サイズのオスに対し有利性を持ち、中小型オスは精子輸送に十分な交尾時間を得られない可能性がある。メスの交尾抵抗を回避する技術確立することによりメスの抵抗を操作し、卵を生産することができれば、交尾間隔を考慮して交尾のタイミングを決定できる。メスの抵抗操作技術により1度の交尾で1個体の雌の卵全てを受精させることが可能であれば、全体として様々な遺伝的構成を持つ種苗を作り出すことができる。この方法により、精子と卵の使用量が最大化され、大量の種親が必要とせず安定した種苗生産が期待できる。本研究を基にこれらの技術確立することにより、ヒメエゾボラの資源管理および安定した種苗生産が期待できるだろう。

これらの結果は、繁殖行動に関する生物の適応的意義に関する重要な知見を提供するのみならず、本種の資源管理や種苗生産の現場にも応用でき、海洋生物学分野に大いに貢献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。