

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年 5月22日現在

機関番号：32665

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2010～2012年度

課題番号：22570029

研究課題名（和文） シロウミウシ属の配偶頻度から見た同時的雌雄同体の進化条件

研究課題名（英文） Evolutionary conditions for simultaneous hermaphroditism considered from mating frequency in Chromodorid Nudibranchs

研究代表者

中嶋 康裕 (Nakashima Yasuhiro)

日本大学・経済学部・教授

研究者番号：50295383

研究成果の概要（和文）：チリメンウミウシ（研究開始時はサラサウミウシと誤同定）の30卵塊から得たベリジャー幼生について、DNAフィンガープリント法によって父親の数を推定したところ、2～4であった。また、受精嚢および交尾嚢中に蓄えられている精子が複数個体に由来することが分かった。これらの結果は、同時雌雄同体であるウミウシの配偶機会がこれまで考えられていたように少なくはないことや、性選択が強くはたらいっていることを示している。

研究成果の概要（英文）：DNA fingerprinting applied to veliger larvae from 30 egg masses of *Chromodoris reticulata* (misidentified as *C. tinctoria* at the beginning of the study) revealed the number of sperm donors (biological fathers) was estimated to 2 - 4. Stored sperms in bursa coloratrix and sperm receptacle were clarified to originate from plural individuals. These findings suggest that mating frequency in simultaneously hermaphroditic nudibranchs is not so scarce as hitherto imagined and sexual selection functions as strong as in gonochorists.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	1,800,000	540,000	2,340,000
2011年度	800,000	240,000	1,040,000
2012年度	900,000	270,000	1,170,000
年度			
年度			
総計	3,500,000	1,050,000	4,550,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生態・環境

キーワード：行動生態、進化生態、同時雌雄同体、裸鰓類、配偶戦略

1. 研究開始当初の背景

動物における隣接的雌雄同体（＝性転換）現象は、Ghiselin (1969) が提唱し、Warner (1975) が数理モデルとして発展させた Size-advantage model によって基本的に説明可能であることが、サンゴ礁魚類などを対象とした実践的研究によって検証されてきている。Warner (1984) は、モデルから予測される配偶システムと性転換の生起や方向

との対応関係を示し、それによってモデルの検証が容易になった。

一方、同時的雌雄同体現象の進化条件については、提案されている仮説の多くが数理モデルでないために検証が進んでいない。Charnov は”The theory of sex allocation” (1980) の中で数理モデルを発表しているが、雌雄両機能への性的資源分配を同時に操作できないかぎり検証不可能なモデルだった。

Takehashi & Harada (1987) は Charnov のモデルを発展させて、雌雄それぞれの機能と個体サイズとの関係から、性転換/雌雄同体/雌雄異体を予測できる形にした。しかし、このモデルは植物を想定した断続的な繁殖を仮定しているため、そのままでは動物には適用されず、配偶システムとの対応関係や既存の非数理モデルとの関係は示されていない。

2. 研究の目的

Takehashi & Harada のモデルの重要な予測の一つは、これまで同時的雌雄同体が進化する典型的な状況とされていた低密度や低移動力が大きな意味を持たないとされたことである。

本研究では、A) Takehashi & Harada のモデルを動物に適用できる形にした上で、既存の仮説や配偶システムとの対応関係を示し、B) 配偶機会がきわめて少ないと考えられている同時的雌雄同体のウミウシが、実際には配偶機会が多く多回交尾を行っていることを卵塊の父性判定によって立証し、同時的雌雄同体と低密度に直接の関係がないと示すことを目指す。

3. 研究の方法

Takehashi & Harada のモデルの拡張および既存の各理論や配偶システムとの対応関係の検討と、サラサウミウシおよびその近縁属における卵塊の父子判定による交尾頻度の推定、イロウミウシ科の配偶行動や生殖器系の形態の観察から、イロウミウシ類一般にサラサウミウシ同様に性淘汰が強く働いていることを立証する。

(1) 野外で採集したサラサウミウシを隔離飼育して産卵させ、産まれた卵塊の一部を取り出して胚発生を進め、孵化直前に固定した後、PCR で DNA を増幅して、フィンガープリント法によって父親候補となる個体の(最少)数を推定する。また、人為的に交配させた後に産卵した卵塊を回収し、同様の操作を行うことで貯蔵精子の置換率を推定し、精子競争の強度を求める。

(2) 交尾頻度を推定する別の方法として、サラサウミウシにおいて交配時に掻き出された精子を採取し、そこから直接 DNA を抽出して増幅し、精子が何個体の雄(役)によって生産されたかを求めることで交配相手の(最少)数を推定する。精子は1つずつ分離して DNA を増幅するのではなく全体として増幅しても、(多型のある)対立遺伝子座におけるパタン数から推定できると考えている。

(3) これまでの研究でシロウミウシ属のサラサウミウシが逆棘のついたペニスを持ち、おそらく逆棘で他個体由来の精子を掻き出しているらしいこと、交配ごとにペニスを自切し、数回使用できるほど長いペニスがコイル状に巻かれた形で収納されていることがわかった。シラナミイロウミウシなどの近縁種やキイロウミウシ属などの近縁属でも同様に逆棘のあるペニスを自切することも確認できたが、コールマンウミウシなどは同属でもペニスの自切は起こらなかった。これらの属を含むイロウミウシ科のウミウシは一般に交配嚢と受精嚢の2つの精子貯蔵器官を持つとされているが、2つの器官を持つ意味は掻き出しへの対抗策以外には不明である。そこで、自切のない種で配偶行動を詳細に観察して、何らかの形で掻き出しを行っているのかどうかを確認し、ペニスの形態にかかわらずウミウシ類に性淘汰が強く働いていることを示す。

4. 研究成果

(1) Takehashi & Harada のモデルは植物における断続的な成長/繁殖を想定していたが、検討の結果、動物における連続的な成長/繁殖にそのまま適用しても大きな問題は生じないことが分かった。

(2) 野外で採集したサラサウミウシに関して、約 30 卵塊、各 30 幼生(計 900 卵)についてフィンガープリント法によって父親候補となる個体の(最少)数を推定したところ、一部では父親数が2~4ときれいに推定できたが、一部ではうまく推定できなかった。この一部のマーカーがうまく機能しない問題について、技術的に何か欠点があると考えて操作を工夫したが、依然として解決しなかったため、今後新たなマーカーを開発するか設計し直すべきだろうと考えている。

(3) これに代わる実験として、1日(または2日)ごとに3回連続で相手を替えて交配させた個体を最終交配後1時間以内、12時間、24時間、36時間、48時間、72時間で固定して、受精嚢および交配嚢中に蓄えられている精子塊を回収し、どの交配相手から由来するものかを DNA フィンガープリント法によって解析した。この結果、12、24、36時間後に固定した個体でどの嚢からも最終個体由来の精子が検出できない例が認められた。これは、この交配相手から得た精子を蓄えることなく消化したと推測され、隠蔽的配偶者(精子)選択を行っている可能性があった。一方、受け取った精子の(嚢間の)移送や吸収には数十時間を要すると予想していたことから固定時間を長く取っていたが、実際には交配後約1時間で固定した3個体において既に

両囊から最終交尾個体の精子が検出された。このため、精子を最初に受け取る囊を特定することができなかった。しかし、受精囊ほどの個体も精子がぎっしり詰まっていたが、交尾囊内の精子量には個体ごとのばらつきがあったことや、各囊から検出された対立遺伝子の数から推定すると、受精囊内には3個体以上に由来する精子があったのに対し、交尾囊内の精子は1-3個体に由来すると、これまで予想されていたのとは異なり、受精囊に入った精子だけが貯蔵されて、余分な精子はそこから交尾囊に送られて消化されるのではないかと予想される。

(4) 交尾時に自切されるペニスの外側に付着していた精子塊がだれのものかを、やはりDNAフィンガープリント法によって推定したところ、交尾個体自身でも交尾相手個体でもなく、以前に交尾を行った個体が交尾相手の精子貯蔵器官(受精囊または交尾囊)内に残した精子であると判明した。これによって、サラサウミウシは逆棘のついたペニスを用いて、先行交尾個体の精子を掻き出していると実証された。トンボなどの昆虫はペニス付属器官を用いて精子を掻き出していることが知られているが、ペニスそのものを掻き出しに使っている動物は例がなく、これが最初の発見である。さらに、掻き出した精子が他個体由来であることを、DNAを用いて実証した研究も他には例がない。

(5) シラナミイロウミウシ、オトヒメウミウシなど、毎回の交接ごとにペニスを自切する種ではサラサウミウシと同様のコイル状構造が確認された。しかし、摂護腺の太さや長さ、受精囊や交尾囊の形態には種ごとに明らかな違いが見られた。これらの種では、種ごとにペニスの長さや交尾持続時間が異なることが知られていて、それが構造の違いを反映していると考えられる。性淘汰が強くかかっている種では、生殖器の形態や繁殖行動に著しく種間差があることが他の分類群での研究で知られているが、本属でも同様の結果を示していると考えられる。

一方、コールマンウミウシなど、ペニスを自切しない種では、コイル状の構造はまったく観察されず、体内に蓄えられたペニスの長さも自切する種よりもずいぶん短かった。また、内部生殖器の構造も、自切する種に比べると全体としてシンプルで、典型的な模式図を思わせるものであった。自切しない種の交尾時間は自切する種よりも平均して長く、ペニスの外側に繊毛が見られることもあるので、こうした種では他個体由来の精子を逆棘によらずに(時間をかけて)掻き出している可能性がある。

(6)「サラサウミウシ *Chromodoris tictoria* とチリメンウミウシ *C. reticulata* には(内部形態を含めて)違いはない」とするオーストラリア博物館の Rudman 博士の主張に基づき、研究対象種をサラサウミウシと同定してきたが、両種の間には、外部形態、内部生殖器系の形態、卵の発生様式、ペニスの自切の有無、などに明瞭な違いが見られたことから、研究対象種はチリメンウミウシと同定すべきであるとの結論に達したため、論文1ではその種名を採用した。本報告では申請時の名称に合わせてサラサウミウシとしているが、これも正しくはチリメンウミウシと読み替えられるべきである。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計3件)

① Sekizawa A., Seki S., Tokuzato M., Shiga S. & Nakashima Y.: Disposable penis and its replenishment in a simultaneous hermaphrodite. *Biology Letters*, 23 April 2013 vol. 9 (doi:10.1098/rsbl.2012.1150) (online first, 13 February 2013). 査読有

② Yamaguchi S., Sawada K., Nakashima Y., & Takahashi S.: Sperm as a paternal investment: a model of sex allocation in sperm-digesting hermaphrodites. *Theoretical Ecology*. 5 (1): 99-103, 2012 (online first, 2 November 2010). 査読有

③ Sato N., Sekizawa A., Awata S., Munehara H. & Nakashima Y.: Isolation and characterization of microsatellite markers in the nudibranch, *Chromodoris tictoria*. *Journal of the Malacological Society of Japan*. 63 (3): 214-217, 2011. 査読有

[学会発表] (計17件)

① 関澤彩真, 後藤慎介, 中嶋康裕: 同時雌雄同体のウミウシにおける性淘汰 第24回魚類生態研究会, (独)水産大学校田名臨海実験実習場, 山口県熊毛郡平生町, 2月16-17日 (2013).

② 関澤彩真, 後藤慎介, 中嶋康裕: 「精子掻き出し」をDNA分析によって初めて検証. 日本動物行動学会第31回大会, 奈良女子大学, 奈良市, 11月23-25日 (2012).

③ 山梨津乃, 村山大輔, 朝比奈潔, 関澤彩真, 中嶋康裕: キイロウミウシ属の配偶行動と内部生殖器系の形態. 日本動物行動学会第31回大会, 奈良女子大学, 奈良市, 11月23-25日 (2012).

④ Sekizawa A., Shiga S., Goto S., Nakashima Y.: A sea slug removes allosperm with its thorny penis after copulation. 14th International Behavioral Ecology Congress, 12-18 August 2012, Lund, Sweden.

⑤ 中嶋康裕: 双方向性転換を研究してはいけない理由. 第 23 回魚類生態研究会, 広島大学生物生産学部, 広島県東広島市, 2 月 18-19 日 (2012).

⑥ 関澤彩眞, 後藤慎介, 中嶋康裕: ウミウシは出会いが少ないから雌雄同体になっているのか? 第 23 回魚類生態研究会, 広島大学生物生産学部, 広島県東広島市, 2 月 18-19 日 (2012).

⑦ 関澤彩眞, 志賀向子, 中嶋康裕: ペニスを自切・補充するウミウシとしないウミウシ. 日本動物学会第 82 回大会, 旭川市大雪クリスタルホール, 旭川市, 9 月 21-23 日 (2011).

⑧ 関澤彩眞, 志賀向子, 山梨津乃, 宮島瞳, 中嶋康裕: ペニスを自切・補充するウミウシはどれくらいいるのか? Animal2011(日本動物心理学会・日本動物行動学会・応用動物行動学会・日本家畜管理学会合同大会), 慶應義塾大学三田キャンパス, 東京都, 9 月 8-11 日 (2011).

⑨ 中嶋康裕: 性表現・性役割の可塑性と社会的地位-魚類の場合 (コメンテーター) Animal2011(日本動物心理学会・日本動物行動学会・応用動物行動学会・日本家畜管理学会合同大会), 慶應義塾大学三田キャンパス, 東京都, 9 月 8-11 日 (2011).

⑩ 関澤彩眞, 後藤慎介, 中嶋康裕: 同時雌雄同体のサラサウミウシは本当に出会いが少ないのか? Animal2011(日本動物心理学会・日本動物行動学会・応用動物行動学会・日本家畜管理学会合同大会), 慶應義塾大学三田キャンパス, 東京都, 9 月 8-11 日 (2011).

⑪ 中嶋康裕: ウミウシの共食い~食っても得しない? 食われても損しない? 2010 年度第 12 回大阪市立大学動物社会学研究会, 大阪市立大学動物機能生態学研究室(旧動物社会学研究室), 大阪市, 3 月 5 日 (2011).

⑫ 中嶋康裕, 関澤彩眞: 同時雌雄同体なのに, キヌハダモドキはなぜ共食いするのか. 第 11 回東日本魚類生態研究会, 東海大学海洋学部三保研修館, 静岡県清水市, 2 月 19-20 日 (2011).

⑬ 中嶋康裕: リアクション学者だった日高敏隆. 日本動物行動学会第 29 回大会ラウンドテーブル「Both Sides of Toshi (日高行動学の光と陰)」, 沖縄県男女共同参画センターにいるる, 沖縄県那覇市, 11 月 19-21 日 (2010).

⑭ 関澤彩眞, 志賀向子, 中嶋康裕: ペニスを使い捨てするウミウシとしないウミウシはどこが違うのか? 日本動物行動学会第 29 回大会, 沖縄県男女共同参画センターにいるる, 沖縄県那覇市, 11 月 19-21 日 (2010).

⑮ Sekizawa A., Shiga S., Nakashima Y.: How does a sea slug, *Chromodoris tinctoria*, replenish disposable penes? 13th International Behavioral Ecology Congress, 29 September-1 October 2010, Perth, Australia.

⑯ Sawada K., Kutsukake N., Hiraiwa-Hasegawa M., Nakashima Y.: Bi-directional sex change in a marine goby: Effects of social change and life history. 13th International Behavioral Ecology Congress, 29 September-1 October 2010, Perth, Australia.

⑰ Sekizawa A., Shiga S., Nakashima Y.: Replenishment mechanism of disposable penes in a sea slug *Chromodoris tinctoria*. 17th International Congress of Malacology "Reproduction and Mating Systems in Hermaphroditic Molluscs" 18-24 July 2010, Phuket, Thailand.

[その他]

報道関連情報(論文 1 についてのネット報道)
(計 100 件以上)

(1) 日本語サイトでの紹介
朝日新聞 (本紙にも掲載)

http://www.asahi.com/tech_science/update/0219/TKY201302180425.html

毎日新聞 (本紙にも掲載)

<http://mainichi.jp/select/news/20130221k0000e040166000c.html>

AFP (日本語版)

<http://www.afpbb.com/article/environment-science-it/science-technology/2927794/10277116>

大阪市大

<http://www.osaka-cu.ac.jp/ja/news/2012/1dvpq8>

ナショナル・ジオグラフィック

http://www.nationalgeographic.co.jp/news/news_article.php?file_id=0002013022601

(2) 主な科学系海外サイトでの紹介

Science

<http://news.sciencemag.org/sciencenow/2013/02/scienceshot-sea-slug-sports-detail.html?ref=hp>

Nature

<http://www.nature.com/news/sea-slug-loses-penis-after-sex-but-grows-another-the-next-day-1.12421>

Discovery channel

<http://news.discovery.com/animals/sea-slug-has-disposable-penis-130211.htm>

Smithsonian

<http://blogs.smithsonianmag.com/science/2013/02/this-sea-slug-discards-its-penis-after-sex-and-grows-another/>

Science News

http://www.sciencenews.org/view/generic/id/348271/description/Sea_slug_carries_disposable_penis_plus_spare

Live Science

<http://www.livescience.com/27065-sea-slug-uses-disposable-penis.html>

New Scientist

<http://www.newscientist.com/blogs/shortsharpscience/2013/02/sea-slug-penis.html>

National Geographic by Jane J. Lee

<http://newswatch.nationalgeographic.com/2013/02/13/sea-slug-regrow-penis-animal-behavior-science/>

National Geographic by Ed Yong

<http://phenomena.nationalgeographic.com/2013/02/12/sea-slug-amputates-its-disposable-penis-but-has-two-spare/>

The Scientist

<http://www.the-scientist.com/?articles.view/articleNo/34378/title/The-Detachable-Penis/>

Richard Dawkins Foundation

http://www.richarddawkins.net/news_articles/2013/2/17/sea-slug-has-disposable-

penis

Science World Report 2.13

<http://www.scienceworldreport.com/articles/4924/20130213/sea-slug-owns-a-disposable-penis.htm>

(3) 主な報道系海外サイトでの紹介

BBC

<http://www.bbc.co.uk/news/science-environment-21431678>

CBC News (Canada)

<http://www.cbc.ca/news/technology/story/2013/02/13/science-sea-slug-disposable-penis.html>

CBS News 2.14

http://www.cbsnews.com/8301-205_162-57569452/bizarre-sea-slug-discovered-with-a-disposable-penis/

ABC

<http://www.abc.net.au/science/articles/2013/02/13/3689680.htm?topic=enviro>

NBC Science news

http://science.nbcnews.com/_news/2013/02/12/16941698-hermaphrodite-sea-slug-mates-with-throwaway-penis?lite

MACLEANS (California)

<http://www.abc.net.au/science/articles/2013/02/13/3689680.htm?topic=enviro>

Fox News

<http://www.foxnews.com/science/2013/02/12/hermaphrodite-sea-slug-mates-with-throwaway-penis/>

AOL

<http://www.aol.co.uk/video/sea-slug-has-detachable-penis/517671557/statesman.com>

French Tribune 2.15

<http://frenchtribune.com/teneur/1316011-these-sea-slug-species-can-detach-re-grow-and-re-use-their-penis>

Today

<http://www.todayonline.com/daily-focus/science/sea-slug-which-loses-penis-after-sex-discovered>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

中嶋 康裕 (Nakashima Yasuhiro)

日本大学・経済学部・教授

研究者番号 : 50295383

(2) 研究協力者

関澤 彩真 (Sekizawa Ayami)

大阪市立大学・理学研究科・博士課程在学