

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 31 日現在

機関番号：12601

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2015～2016

課題番号：15H06150

研究課題名(和文)イカ類における雄二型とその個体群への影響

研究課題名(英文)Male dimorphism in squid and the effect on population

研究代表者

岩田 容子(Iwata, Yoko)

東京大学・大気海洋研究所・講師

研究者番号：60431342

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,100,000円

研究成果の概要(和文)：海洋環境は生物の成熟サイズや生殖腺重量などの生活史パラメーターに質的に影響することによって、個体群動態という量的変動につながる可能性が考えられる。そこで沿岸性水産重要種であり、雄に大型ペア雄・小型スニーカー雄という二型が見られるヤリイカを用いて、海洋環境変動が繁殖特性にどのように影響しているかを検討した。その結果、雄の成熟サイズや二型の割合は年や季節により大きく変動した一方、雌の成熟サイズはほぼ一定であった。しかし雌の生殖腺重量は変動したことから、海洋環境変動は産卵数を通じて個体群動態に影響する可能性が考えられた。

研究成果の概要(英文)：Marine environmental change can affect on life history parameters such as growth and maturation, and the change of life history characteristics can affect population dynamics. *Heterololigo bleekeri* is an important squid species for coastal fisheries, and shows male dimorphism associating with alternative mating tactics - large consort males and small sneaker males. To understand effect of environmental change on squid population, we analyzed growth and maturity of the species. Mature body size and ratio of sneaker to consort varied among years and months, suggesting that environmental change affected the reproductive characteristics. Female mature body size did not change, but gonad weight changed, suggesting that environmental change affect on the population dynamics through change on number of spawned egg.

研究分野：海洋資源生態学

キーワード：海洋生態 海洋生物資源 水産学 繁殖生態 イカ

1. 研究開始当初の背景

生物資源量が海洋環境の中長期的変動にตอบสนองし大きく変動することは広く知られている。最も有名な例として、1980年代に非常に高い漁獲量を誇ったマイワシ資源が1990年代に著しく衰退したことがあげられる(Watanabe et al. 1995)。また、このような個体群の量的な変化に伴い、成長や生殖腺重量・繁殖開始齢など再生産に関わる生活史形質に質的な変化が見られ、そのような質的变化は産卵量などを介し、量的な変動に影響する可能性も指摘されている(Lorenzen & Enberg 2002)。日本近海で長らく漁獲量が激減していたマイワシ資源が2010年頃から回復する傾向をみせており、海洋環境とともに様々な海洋生物の個体群やその生活史特性にも中長期的変動が生じていると考えられている。

ヤリイカの漁獲量は1990年以降激減しており、海水温の中長期変動と同調して個体群サイズが大きく変動している可能性が指摘されている(Tian 2007)。また頭足類は1年という短い寿命の中で急速に成長し、その成長速度は水温などの環境条件によって大きく変化することが知られている。申請者のこれまでの研究により、ヤリイカの雄には、「雌とペアになり交接する大型雄」と「ペアに割り込む小型雄」という体サイズ二型がみられる。この二タイプの雄の間には、生殖腺重量や精莖サイズ、精子サイズや生理的特性など、様々な繁殖形質において明確な変異を導いていることが明らかになってきた(Iwata et al. 2005, Iwata & Sakurai 2007, Iwata et al. 2011, Hirohashi et al. 2013)。海洋環境の変化は個体群に量的変化を導くだけでなく、成長速度の変化を通じ、各雄タイプの割合や成熟サイズ組成など、個体群を質的にも変化させることが考えられた。

2. 研究の目的

各雄の繁殖戦略がどのように決定され、個体群に雄二型が生じているかはこれまで明らかになっていない。また、環境条件によって、雌雄の成熟サイズや雄二型の割合などの個体群の繁殖特性が、どのように変化するのかについても明らかになっていない。そこで本研究では、(1)各個体の成長履歴と海洋環境との関係を明らかにするため、平衡石微量元素組成を用いた分析手法を確立すること、(2)2000年代・近年の生物測定データを用いて、環境条件が異なる年や月によって成熟サイズや雄二型、繁殖特性値がどのように異なるかを解析することを目的とした。

3. 研究の方法

(1)硬組織の微量元素組成から過去の経験環境履歴(主にSr/Caによる水温)を推定するためには、既知の水温で本種の微量元素組成がどのように異なるかを調べる必要がある。そこで2016年10月に函館市沿岸定置網に入

網したヤリイカ未成熟個体約100個体を用い、約1ヶ月間給餌飼育した。実験は北海道大学水産学部にある飼育施設で行い、餌として冷凍鯨の切り身を与えた。数日の馴致期間の後、8度・12度・16度の水槽に分け飼育した。異なる水温に移す日に、テトラサイクリン溶液に浸潤した餌を給餌することにより、硬組織に実験開始日のマーキングを行った。

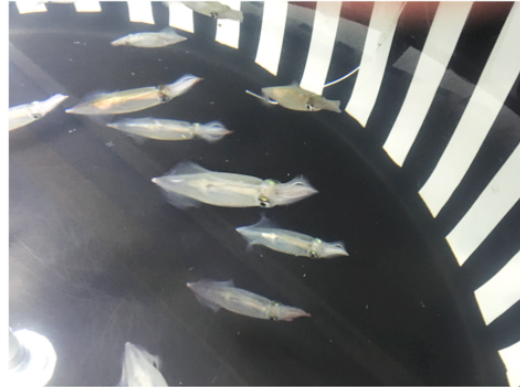


図1 ヤリイカ未成熟個体の飼育実験

(2)2014-2017年1-4月の繁殖期に、青森県新深浦町にて漁獲されたヤリイカを、各月約120個体程度生物測定した。外套長・体重・各生殖腺重量・交接の有無を測定し、平衡石を摘出した。同様の調査を2005-2008年にも行っており、それらのデータも解析に使用した。2017年には雌の体サイズに伴う孕卵数の違いを調べた。卵巣・輸卵管腺は重量を測定後8%ホルマリンに固定し、単位重量あたりの卵数を測定した。また輸卵管内に排卵された成熟卵の卵径を測定した。

4. 研究成果

(1)まずイカ類の平衡石を用いた微量元素分析手法を確立するため、樹脂包埋・研磨手法を検討し、LA-ICP-MSを用いた微量元素分析手法を検討した結果、約1ヶ月のタイムスケールでの分析が可能であることが明らかとなった。そこで飼育実験では既知の水温で1ヶ月以上飼育することを目指したが、十分な飼育期間で生残した個体数が少なく、分析に十分な標本数を得ることができなかった。実験水温は成熟個体や卵の胚発生適水温範囲で設定したが、低水温での生残率が特に悪かったことから、未成熟期と成熟期では、好適水温が異なる可能性が示唆された。

(2)(1)の飼育実験により十分な分析試料を得ることができず本課題期間中に微量元素分析により経験環境を推定することはできなかった。そこで、異なる年・季節の繁殖個体群の生物特性値を比較する解析により、海洋環境が成熟サイズ組成・雄二型の割合・生殖腺への投資にどのように影響するのかを検討した。

雄の成熟サイズ分布は雌に比べ幅広く二峰型を示したが、雌のサイズ分布範囲は狭く単

峰型を示した。雄の成熟サイズは年や季節によって変動し、繁殖期初期には大型ペア雄が96%と高い割合を占めた。しかし、繁殖期の進行に伴い小型スニーカー雄の割合が増加し、4月には30%まで達することが明らかとなった。一方、雌の成熟サイズは年や季節によらずほぼ一定であることが明らかとなった。

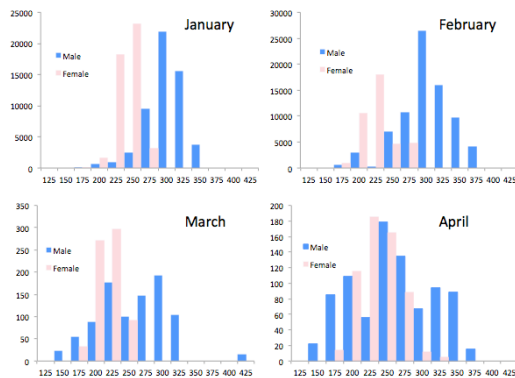


図2 2015年各月の成熟サイズ組成

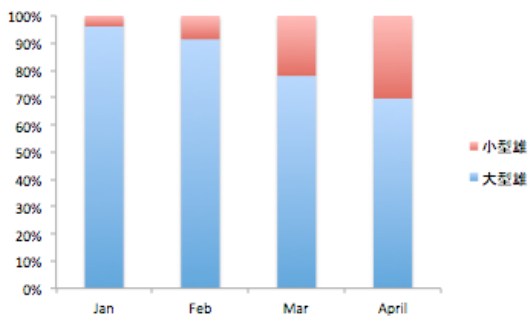


図3 2015年各月の雄二型の割合

次に、このような雄の繁殖特性における環境条件の影響を検討するため、各雄の繁殖戦術（ペア戦術かスニーカー戦術か）を従属変数、外套長・採集年・採集月を独立変数とした一般化線形モデルによる解析と、AICによるモデル選択を行なった。その結果、各雄の繁殖戦術の決定には、体サイズのみではなく年の効果も検出された。つまり、大型ペア雄になるか小型スニーカー雄になるかは、体サイズの絶対値によって決まるのではなく、その閾値が年によって変動することが示された。一方、季節による効果は弱く、繁殖期後期ほど小型スニーカー雄の割合が多くなったのは、季節による閾値の変化ではなく、体サイズが小型の個体が増加したためと考えられた。

また、雌の成熟特性における環境条件の影響を検討するため、生殖腺重量を従属変数、体重・採集年・採集月を独立変数とした一般化線形モデルによる解析と、AICによるモデル選択を行なった。その結果、雌の卵巣重量は、体重だけでなく採集月によっても異なり、繁殖期後期ほど相対的に卵巣が大きい傾向が見られた。

孕卵数は平均約 6000 卵と推定された。孕卵

数は体サイズが大きくなるに伴い多くなったが、卵巣重量でみられた傾向と同様に繁殖期後期の方が相対的に多い傾向が見られた。成熟卵サイズは、体サイズによらず 3-3.7mm であったが、繁殖期後期の個体の卵は、繁殖期初期の卵に比べ大きい傾向が見られた。

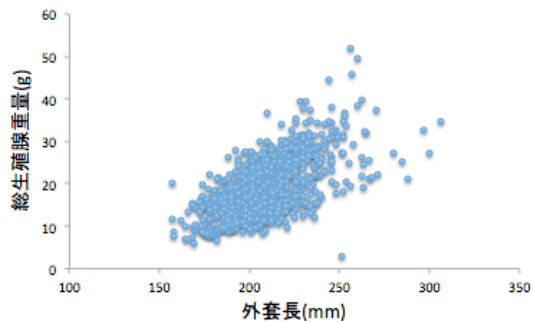


図4 雌の体サイズと生殖腺重量

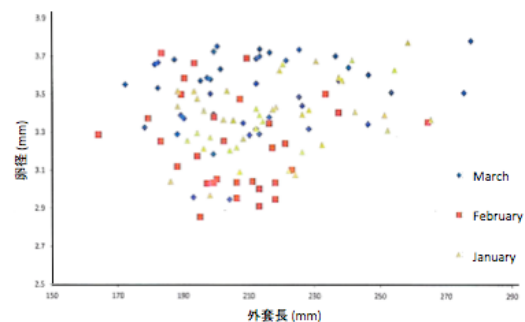


図5 雌の体サイズと卵径

本種の雄は異なる繁殖戦術に対応した成熟サイズ二型を示し、各個体が成長条件に応じて繁殖戦術を選択していると考えられる。小型スニーカー雄は大型ペア雄に比べ生殖腺へのエネルギー投資を増大することが知られており、その分成長が抑制されるトレードオフが生じると考えられる。その結果、環境条件に対する成熟サイズ組成の変化が雌に比べより大きく現れると考えられる。本研究の結果はこの予測を支持しており、本種において年や季節によって異なる環境条件に対し、特に雄が敏感に応答し、成熟サイズや二型の割合といった成熟特性が変化すると考えられる。また、本研究によって初めて雄二型の割合が大きく季節変化することが示された。このことは、季節により本種の配偶システムが変化し、繁殖期後期ほど雌1個体に対するスニーカー雄の個体数が増加し、より乱交になっている可能性が考えられた。ただし、本種において大型雄と小型雄では精子を受け渡す場所が異なっており、スニーカー雄の増加によって単純に大型雄の受精率が減少するとは言いえない。本種の繁殖システムの理解には、複雑な受精様式の理解が求められる。

一方、雌は環境条件によって成熟サイズが大きく変動することは無いが、生殖腺重量は変

化しうることが示された。海洋環境変動は、産卵数を通じて個体群変動に影響する可能性が示唆された。また、卵サイズに季節的差異がみられた要因は不明であるが、繁殖期後期は水温が上昇し、春期ブルーミングによって孵化幼生の餌環境がよいことから、幼生の生残率に応じて卵数とのトレードオフが生じている可能性が考えられた。

また、本研究で、本種の雌の産卵数を初めて定量化された。本種の飼育下での産卵行動の観察により、1房に50-100卵ほど入った卵嚢を30本程度産卵すること、一繁殖期間中に一個体が数日おきに複数回産卵することが知られている。このことから、雌は一繁殖期に2-3回の産卵を行うことが示唆され、各個体が繁殖に参加する期間は一週間程度と推定された。本種の繁殖期は1-4月と長期にわたり、産卵場に来遊する繁殖個体を中心に漁業が行われているが、このような群は新規繁殖加入個体に来遊することによって維持されていると考えられた。

<引用文献>

Watanabe Y, Zenitani H, Kimura R. Population decline of the Japanese sardine *Sardinops melanostictus* owing to recruitment failures. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 52, 1609-1616, 1995

Lorenzen K, Enberg K. Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons. *Proceedings of Royal Society of London B*. 269, 49-54, 2002

Tian Y. Long-term changes in the relative abundance and distribution of spear squid, *Loligo bleekeri*, in relation to sea water temperature in the south-western Japan Sea during the last three decades. *GIS/Spatial Analysis in Fishery and Aquatic Sciences*. 3, 27-46, 2007

Iwata Y, Munehara H, Sakurai Y. Dependence of paternity rates on alternative reproductive behaviors in the squid *Loligo bleekeri*. *Marine Ecology Progress Series*, 298, 219-228, 2005

Iwata Y, Sakurai Y. Threshold dimorphism in ejaculate characteristics in the squid *Loligo bleekeri*. *Marine Ecology Progress Series*, 345, 141-146, 2007

Iwata Y, Shaw P, Fujiwara E, Shiba K, Kakiuchi Y, Hirohashi N. Why small males have big sperm: dimorphic squid sperm linked to alternative mating behaviours. *BMC Evolutionary Biology*, 11, 236, 2011

Hirohashi N, Alvarez L, Shiba K, Fujiwara E, Iwata Y, Mohri T, Inaba K, Chiba K, Ochi H, Supuran CT, Kotzur N, Kakiuchi Y, Kaupp UB, Baba SA. Sperm from sneaker male squids exhibit chemotactic swarming to CO₂.

Current Biology, 23, 775-781, 2013

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 1 件)

- ① Noritaka Hirohashi, Tomohiro Iida, Noriyoshi Sato, Warwick HH Sauer, Yoko Iwata. Complex adaptive traits between mating behavior and post-copulatory sperm behavior in squids. Review in *Fish Biology and Fisheries*. 2016. 26: 601-607. 査読あり. DOI: 10.1007/s11160-016-9434-1.

[学会発表] (計 5 件)

- ① Yoko Iwata, Noritaka Hirohashi, Yoshiro Watanabe, Paul Shaw, Warwick HH Sauer. Strategic sperm release from spermatophores in loliginid squids responding to sperm competition risk. Cephalopod International Advisory Council Symposium. 2015年11月6日～14日、函館国際ホテル(北海道函館市)
- ② Noritaka Hirohashi, Yoko Iwata. Complex adaptive ejaculate traits in relation to alternative reproductive tactics on *Heterololigo bleekeri*. Cephalopod International Advisory Council Symposium. 2015年11月6日～14日、函館国際ホテル(北海道函館市)
- ③ 岩田容子. ヤリイカにみられる小さな雄のしたたかな戦術. 海中海底工学フォーラム. 2016年10月14日、東京大学大気海洋研究所(千葉県柏市)
- ④ Yoko Iwata, Noritaka Hirohashi. Coexistence of two insemination modes linked to alternative reproductive tactics drives diverged sperm evolution in squid. The 22nd International Congress of Zoology. 2016年11月14日～19日. 沖縄科学技術大学院大学(沖縄県国頭郡)
- ⑤ 岩田容子・渡邊良朗・藤原英史. イカ類のメスは貯蔵した精子を用いてどのように卵を受精させているか. 日本水産学会春季大会. 2017年3月26日～30日. 東京海洋大学(東京都港区)

[その他]

ホームページ等

<https://sites.google.com/site/iwayou/home>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

岩田 容子 (IWATA Yoko)

東京大学・大気海洋研究所・講師

研究者番号: 60431342