

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 21 日現在

機関番号：14602

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2010～2012

課題番号：22570020

研究課題名（和文） 深海性フジツボにおける矮雄の適応的意義

研究課題名（英文） Adaptive significance of dwarf males in deep-sea barnacles

研究代表者 遊佐 陽一（YUSA YOICHI）

奈良女子大学・自然科学系・教授

研究者番号：60355641

研究成果の概要（和文）：深海性フジツボ類において、矮雄の適応的意義について調べた。まず、ミョウガガイにおいて遺伝マーカーを開発して矮雄の繁殖成功度を測定したところ、小さな個体ほど高い繁殖成功を収めていたことが判明した。同種の雌や雌雄同体の生活史についても、飼育実験や現場での測定により、一定の情報が得られた。さらに、数理モデルや現時点までの文献レビューと理論的統合をおこない、低密度下で矮雄が進化したことを明らかにした。

研究成果の概要（英文）：The adaptive significance of dwarf males is addressed in deep-sea barnacles. First, microsatellite markers were developed in *Scalpellum stearnsii*, and the reproductive success of their dwarf males was studied. Small males attained higher reproductive success than larger ones. Second, life history traits were studied and some pieces of information were obtained in this species and in a related species, *S. scalpellum*, *in situ* and/or in the aquarium. Third, using mathematical models and theoretical synthesis by reviewing relevant studies, it was suggested that dwarf males evolved under low-density conditions.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	1,300,000	390,000	1,690,000
2011年度	1,300,000	390,000	1,690,000
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：生態学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態環境

キーワード：矮雄，精子競争，適応度，性表現，蔓脚類

1. 研究開始当初の背景

矮雄とは、同種の雌や雌雄同体に比べて著しく体サイズが小さい雄のことで、フジツボ類・クモ類・軟体動物・環形動物・魚類など多くの動物群で独立に進化した。近代以降で初めて矮雄に着目した研究者は、恐らくダーウィンである。彼は基本的に雌雄同体であるフジツボ類において矮雄を発見し、さらに一

部の種では大型個体が雌雄同体でなく雌であることを見出した。しかし彼は、矮雄の進化を含むフジツボ類の多様な性表現の進化理由については明らかにできなかった。

現在までに、矮雄の究極要因に関する実証研究はクモ類で多少行われているが、クモ類の雄は小さくても体長が雌の半分から数分の一程度と矮雄というには大きいこと、雌に

よる雄の共食いという特殊事情があること、さらに雄の小型化ではなく雌の大型化が体サイズの性的二型をもたらしたとも言われていることなど、他の生物における典型的な矮雄（しばしば体長が雌の 1/10–1/100 である）と同様の適応的意義を有しているかどうかは疑問である。一方、その他の動物については、後述する理論研究以外にほとんどまったく調べられていないのが実情である。

ダーウィンを除くほとんどの研究者は、矮雄の進化を考える上で大型の雄との比較のみを意識してきた。しかし、さまざまな動物における矮雄の進化過程には、1) 大型の雄が矮化した場合（クモ類・クモヒトデ類・チョウチンアンコウ類など）だけでなく、2) 雌雄同体が小さいうちに雄として成熟した場合（フジツボ類・多くの軟体動物など）があると考えられる。したがって、動物界全体における矮雄の進化を考える上で、1) 小さな雄が大きな雄よりも有利かどうか、および 2) 小さな雄が雌雄同体と比べて有利かどうかの両方を考える必要がある。

先行研究や申請者らの理論的研究により、矮雄の適応的意義については、自然選択と性選択の両方を考える必要があることが示唆されてきた。小さいうちに成熟すると成熟開始年齢が早まり、成熟までの生存率が高くなるため、矮雄は大型の雄や雌雄同体に比べて自然選択上の有利さをもっていることが多いと考えられる。また、小さな雄はその小ささや移動能力の高さのために授精に有利な位置を占めることができ、大型の雄や雌雄同体の雄役よりも性選択上有利なこともあり得る。しかし矮雄をもつ種のなかで自然選択上の有利さを個体間で比較した研究は従来クモ類でしか行われておらず、繁殖成功を詳細に調べた研究は全く存在しない。したがって小さな雄が、大きな雄や大型の雌雄同体に比べ繁殖上有利かどうかという重要な点が示されたことはなく、生存率や成熟年齢を含めた適応度をサイズの異なる雄間や矮雄と雌雄同体で比較した研究もない。

深海性のフジツボの仲間であるミョウガイ類（図 1）では、大型の雌に矮雄が付く種や、雌雄同体に矮雄が付く種など性表現が異なることがあり、矮雄の適応的意義や進化を考える上で興味深い動物である。ミョウガイ類は、矮雄の間でもサイズ（体積）が約 10 倍と大きな変異があり、サイズの異なる雄間で繁殖成功を比較する上でも適している。矮雄は幼生期の終わりに大型個体の決まった場所に着生し、それ以降は移動しない。本研究では、2 種のミョウガイ類を中心として、個々の矮雄や雌雄同体の授精成功を調べ、生存率や成熟年齢などを比較することによって、矮雄の適応的意義を明らかにする。

2. 研究の目的

本研究の目的は、基本的に雌雄同体が多いフジツボ類のなかで、矮雄をもつミョウガイ類を中心として、(1) 矮雄間の授精をめぐる精子競争の実態を解明し、(2) 矮雄と雌雄同体の雄機能との間の精子競争を調べ、(3) 矮雄や雌雄同体などの成長や生存率といった基本的な生活史パラメータを比較することである。これら一連の研究に加え、(4) 数理モデルや現時点までの文献レビューと理論的統合をおこなうことで、矮雄の適応的意義を解明する。

3. 研究の方法

(1) 矮雄間の精子競争：ミョウガイにおいて、マイクロサテライトマーカーを利用して個々の矮雄の授精成功を調べ、その体サイズや着生位置との関係を解析した。まず、すでにアルコール固定している標本を用いて、雌・矮雄・胚それぞれの計測データを得た。雌については、湿重量と頭状部長・柄部長を測定した（図 1）。矮雄は、雌の左右両殻の開口部周辺に着生している。開口部下端がもっとも産卵口に近く授精に有利であると考えられるため、各矮雄について、1) 左右どちらの殻に着生していたか、2) 開口部下端からの距離、3) 体積（厚さ 0.1mm の血球計算盤で押しつぶして面積を測定）を記録した。さらに、雌の頭状部内部で保育されている胚を 16 個体（上下左右各 4 個体）取り出した。雌・雄・胚それぞれについて DNA を抽出し、申請者らが開発したマイクロサテライトマーカー 4 つを用いて、各個体の遺伝子型を決め、遺伝子型の組み合わせにより各胚がどの雄に授精されていたかを決めた。およそ雌 20 個体、雄 100 個体、胚 320 個体分を解析することにより、複数雄による授精（multiple paternity）の有無、各雄の授精成功、現在着生している雄以外が授精している可能性、矮雄のサイズや位置が授精成功に与える影響などを明らかにした。

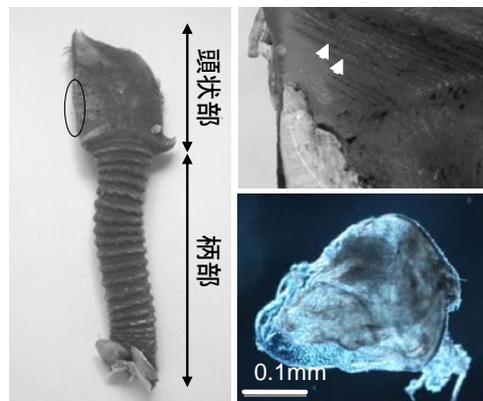


図 1(左)全長 150mm の雌のミョウガイ

(楕円は矮雄の定着部位)；

(右上)雌の頭状部にみられる成長線(矢頭)；

(右下)矮雄

(2) 矮雄と雌雄同体間の精子競争：大型の雌雄同体に矮雄が着生するヨーロッパミョウガガイにおいて、サブテーマ(1)のマイクロサテライトマーカー4つと、開発されたもののミョウガガイでは多型があまりみられないなど、利用に適さなかったマーカー6つについて、ヨーロッパミョウガガイでの利用可能性を検討した。

(3) 異なる性をもつ個体の生活史の比較：ミョウガガイについて、深海底および室内での飼育実験を行った。2011年4月10日に鹿児島県野間岬沖で、漁船によりミョウガガイの採集を行った。採集したミョウガガイ22個体と以前採集した2個体は、体サイズを計測し、かつテトラサイクリンおよび塩化ストロンチウムを含む海水で24時間飼育し、殻にマーキングを行った。4月13日に、鹿児島大学の調査船で野間岬沖の水深約220 mの海域に、ミョウガガイを付けた基盤を沈設した(図2)。2012年3月に、海洋研究開発機構(JAMSTEC)の無人探査艇ハイパードルフィンを利用して着生基盤を回収し、生存個体については殻の成長や成長線の付加の程度を個体ごとに調べた。

また、ヨーロッパミョウガガイの矮雄と雌雄同体の比較として、幼生の定着実験をおこなった。複数の幼生を容器内でヒドロ虫(定着基盤)と雌雄同体個体とともに飼育し、いずれに定着するかを調べた。その後の発生過程を走査電顕等により観察した。



図2 ミョウガガイを付けた沈設用基盤

(4) 矮雄に関する理論研究と従来の研究の統合：ミョウガガイ類を含むフジツボ類における矮雄の出現、性表現の多様性、連続性、可塑性について理論研究をおこなった。当該分野の現時点での研究を網羅して、統合を試みた。

4. 研究成果

(1) 矮雄間の精子競争：申請者らが開発したマイクロサテライトマーカー4つを用いて、各胚がどの雄に受精されたかを決めた。

また、同じ標本において、雌の体サイズ(頭状部長)や矮雄の定着位置(もともと産卵口に近く受精に有利であると考えられる雌の開口部下端からの距離)、および矮雄の体サイズ(厚さ0.1 mmの血球計算盤で押しつぶして面積を測定)を記録した。それらのデータから、個々の矮雄の受精成功を調べ、その体サイズや着生位置との関係などを解析した。

その結果、矮雄の着生位置は、受精成功率に関係していないことが明らかになった。一方、体サイズの小さな矮雄ほど、受精成功率が高いという結果が得られた。これは、1) 小さな矮雄が受精において有利である、または2) 多くの卵を受精した矮雄が精子を使ったために縮んだ、という2つの可能性を示唆する。以下の(3)の結果をみると、後者の可能性のほうが高そうだと考えられたが、少なくとも多くの動物で知られているような大きな個体の有利性は、本種ではみられないことが示唆された。

(2) 矮雄と雌雄同体間の精子競争：ミョウガガイで開発されたマーカーがヨーロッパミョウガガイで使用できるか、さまざまな条件で検討したが、現在のところ成功していない。

(3) 矮雄と雌の生活史パラメータ：
①室内飼育・・・2010年5月に潜水艇で採集したミョウガガイ雌4個体を15℃、1気圧に保った100リットルの水槽で11ヶ月飼育した。うち3個体の雌が11ヶ月生存したものの、成長は確認されなかった。今回の飼育条件が成長に不適であった可能性は否定できないが、雌の成長率の低さが示唆された。

一方、別の水槽において、同様に約50個体を飼育し、定期的に約10個体の雌を固定し、雌上の雄の体サイズの変化を調べた。その結果、飼育期間が長くなるにつれ、雄の体サイズが減少する傾向がみられた。

②野外放飼実験・・・2011年4月に放飼した個体を2012年3月に無人潜水艇で回収したところ、1個体(雌)のみ再回収された。この個体は、頭状部長で2011年の57.65 mmから1.2 mmの成長が見られた。この遅い成長は、ミョウガガイの雌が非常に長生きするという推定を支持する証拠である。今後、殻の切片を作成し、カルセイン等の染色部位からの成長を正確に決定し、成長線が年輪に相当するのかわかる。また、定着基盤(カキ殻)に頭状部長4.49 mmの小個体が定着した。この個体がいつ定着したかわかるにすることは不可能であるが、1年で4 mm以上育ったことは確実である。定着直後の成長率は比較的高いことが示唆された。

③ヨーロッパミョウガガイの矮雄と雌雄同

体の比較・・・幼生の定着実験をおこなったところ、ヒドロ虫に定着した個体はすべて雌雄同体となり、雌雄同体の receptacle 上に定着した個体はすべて矮雄になった（文献⑤）。雌雄同体になった個体と、矮雄になった個体の比は 1:1 と有意に異ならなかった。矮雄は receptacle 上に密集して定着し、精子間競争がおこる状況であることが確認された。

（４）矮雄に関する理論研究と従来の研究の統合：

①ミョウガイ類を含むフジツボ類の性表現および矮雄の進化についての理論的研究をおこなった。まず、従来別分野であった性配分理論と生活史戦略理論とを結びつけて、性表現の多様性を説明する新たなモデルを作成した（文献④）。次に、従来の性表現理論とは異なり、性表現が環境で決まる場合の新たな理論を構築した（文献③）。

②これらの結果、および現時点で知られているフジツボ類の性表現に関する理論的・実証的研究をまとめたレビューをおこなった（文献①、⑥）。

その結果、フジツボ類の性表現や矮雄の出現は繁殖集団の大きさと深く関係していること、性表現は従来考えられていたよりはるかに連続的かつ可塑的であること、フジツボ類はこのような進化の研究に適していること、などが明らかになった。

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 12 件）

① Yusa, Y., Takemura, M., Sawada, K., Yamaguchi, S. 2013. Diverse, continuous, and plastic sexual systems in barnacles. *Integrative and Comparative Biology*, in press. DOI: 10.1093/icb/ict016 査読あり

② Wada, Y., Miura, Y., Fujiwara, Y., Yamamoto, T., Okoshi, K., Yusa, Y. 2013. The first finding of the neustonic barnacle *Lepas pectinata* and nudibranch *Fiona pinnata* in the deep sea. *Cahiers de Biologie Marine*, in press. URL: www.sb-roscoff.fr/CBM/ 査読あり

③ Yamaguchi, S., Sawada, K., Yusa, Y., Iwasa, Y. 2013. Dwarf males, large hermaphrodites and females in marine species: A dynamic optimization model of sex allocation and growth. *Theoretical Population Biology* 85: 49-57. DOI: 10.1016/j.tpb.2013.02.001 査読あり

④ Yamaguchi, S., Yusa, Y., Sawada, K., Takahashi, S. 2013. Sexual systems and dwarf males in barnacles: integrating life history and sex allocation theories. *Journal of Theoretical Biology* 320:1-9. DOI: 10.1016/j.jtbi.2012.12.001 査読あり

⑤ Spremberg, U., Hoeg, J.T., Buhl-Mortensen, L. & Yusa, Y. 2012. Cypris settlement and dwarf male formation in the barnacle *Scalpellum scalpellum*: a model for an androdioecious reproductive system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 422-423:39-47. DOI: 10.1016/j.jembe.2012.04.004 査読あり

⑥ Yamaguchi, S., Charnov, E. L., Sawada, K. & Yusa, Y. 2012. Sexual systems and life history of barnacles: a theoretical perspective. *Integrative and Comparative Biology* 56: 356-365. DOI: 10.1093/icb/ics046 査読あり

⑦ Yusa, Y., and 6 others. 2012. Adaptive evolution of sexual systems in pedunculate barnacles. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 959-966. DOI: 10.1098/rspb.2011.1554 査読あり

⑧ Yusa, Y., Takemura, M., Miyazaki, K., Watanabe, T. & Yamato, S. 2010. Dwarf males of *Octolasmis warwickii* (Cirripedia: Thoracica): the first example of coexistence of males and hermaphrodites in the suborder Lepadomorpha. *Biological Bulletin* 218: 259-265. URL: <http://www.biobull.org/content/218/3/259.full> 査読あり

⑨ Inatsuchi, A., Yamato, S. & Yusa, Y. 2010. Effects of temperature and food availability on growth and reproduction in the neustonic barnacle *Lepas anserifera*. *Marine Biology* 157: 899-905. DOI: 10.1007/s00227-009-1373-0 査読あり

〔学会発表〕（計 2 件）

① Yusa, Y., Takemura, M., Sawada, K., Yamaguchi, S. 2013. Diverse, continuous, and plastic sexual systems in barnacles. Annual Meeting of the Society for Integrative and Comparative Biology (招待講演). サンフランシスコ, 2013年1月7

日.

②Yamaguchi, S., Charnov, E. L., Sawada, K. & Yusa, Y. 2012. Sexual systems and life history of barnacles: a theoretical perspective. Annual Meeting of the Society for Integrative and Comparative Biology (招待講演).チャールストン, 2012年1月4日.

[その他]

ホームページ等

①遊佐陽一. 2011. ダーウィンの難問に挑む: フジツボの性の進化. 奈良女子大学・理学部ニュースレター, 2011年3月

6. 研究組織

(1) 研究代表者

遊佐 陽一 (YUSA YOICHI)

奈良女子大学・自然科学系・教授

研究者番号: 60355641

(3) 連携研究者

岩口 伸一 (IWAGUCHI SHIN-ICHI)

奈良女子大学・自然科学系・准教授

研究者番号: 40263420