

平成 30 年 6 月 12 日現在

機関番号：32665

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2017

課題番号：26440249

研究課題名(和文) 同時雌雄同体動物における性的共食いの進化条件

研究課題名(英文) Conditions for the evolution of sexual cannibalism in simultaneously hermaphroditic animals

研究代表者

中嶋 康裕 (NAKAJIMA, Yasuhiro)

日本大学・経済学部・教授

研究者番号：50295383

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：配偶行動中に配偶相手を捕食する性的共食いは、雌雄異体の陸上節足動物だけで知られていたが、同時雌雄同体の海産軟体動物であるキヌハダモドキも行うことを確認した。これまでの例では、捕食される雄も配偶相手の産卵数を増やして繁殖成功を上げていたが、キヌハダモドキでは食う側も食われる側も繁殖成功を上げていなかった。数理的に検討したところ、雌雄同体種で性的共食いが進化するのは基本的に進化的軍拡競争の結果と考えられたが、特別な条件下では進化的安定戦略として進化することがわかった。キヌハダモドキでは独特の摂餌様式によってこの条件が満たされていて、同属内でも本種だけが性的共食いを行うことも説明できる。

研究成果の概要(英文)：Though sexual cannibalism, a phenomenon in which an animal preys on its sexual partner during mating, has hitherto been known only in gonochoristic terrestrial arthropods, we confirmed the behavior in a simultaneously hermaphroditic marine gastropod, *Gymnodoris citrina*. In already-known instances, being preyed males increased their reproductive success by increasing the number of eggs of their mates. In *G. citrina*, both preyed and being preyed individuals did not increase their reproductive success. A mathematical examination showed sexual cannibalism has a possibility to evolve among simultaneously hermaphroditic animals as a result of evolutionary arms race, and as an evolutionary stable strategy under a special condition. The specific feeding style of *G. citrina* fulfills this special condition, and that is the reason why sexual cannibalism has evolved only in this species.

研究分野：動物行動学、行動生態学

キーワード：性的共食い 同時雌雄同体 進化的安定戦略 配偶行動 ウミウシ キヌハダモドキ

1. 研究開始当初の背景

(1) 雄と雌とが分離した雌雄異体の動物においては、カマキリ、コガネグモをはじめとして、配偶行動中に配偶相手の雄を雌が食う性的共食い現象が起こることがいくつかの動物群で知られていた(中嶋、2016)。これは、雄は食われることで配偶相手の雌の産卵数を増やして、結果的に自分の繁殖成功を向上させている最適戦略であると考えられてきた。しかし、食われた雄はその配偶での繁殖成功を向上させることができても、以後の繁殖機会を失うことになる。このため、カマキリでは繁殖期の初期で以後の繁殖機会が十分見込まれる場合は、雄はなんとか雌に食われないようにと慎重に行動することがわかっている。一方、繁殖期の後期で以後の繁殖機会が多くない場合は雌に食われる割合が高くなるが、それでも50%を超えることは滅多にない。また、コガネグモ類は左右に各1本ずつある触肢(pedipalp)という付属器官を用いて交尾を行うことが知られているが、触肢は一度交尾を行うと壊れてしまうため、コガネグモは生涯に2度しか交尾できない。そのため、以降の交尾機会がなくなる2度目の交尾においては、雄は全く抵抗せずに配偶相手の雌に食われてしまう。

(2) どの個体も雄機能と雌機能を合わせ持つ同時雌雄同体動物においても、配偶行動中に相手を食べた例が報告されている。しかし、単なる観察記録以上に詳しく研究された例はなく、観察された例も、大半は偶発的な捕食で、カマキリやコガネグモのように、配偶行動中に一定以上の割合で捕食が起こる例は報告されていなかった。

(3) 後鰓類(ウミウシ)についても、ウミフクロウ、エムラミノウミウシ(*Hermisenda crassicornis*)などについては断片的な共食いの記録があるが、いずれも偶発的で、しかも配偶行動中の出来事ではなく、性的共食いとは認められなかった。リュウグウウミウシの一種(*Roboastra europaea*)では最も詳しく共食いが調べられていたが、共食いされていたのは未成熟個体で、やはり性的共食いではなかった(Megina & Cervera, 2003)。一方、キヌハダモドキ(*Gymnodoris citrina*)では、ハワイの地方貝類学会誌に観察記録が掲載されているのをはじめとして、中野理枝らが同属の複数種の食性報告の中に本種の共食いを記載している(Nakano et al. 2007)。その後、中野から直接話を聞く機会を得て、観察の詳細を伺ったところ、これは性的共食いではないかと考えるに至った。

2. 研究の目的

無脊椎動物における性的共食いのこれまでの記録ないし報告はいずれも断片的で、性

的共食いであるか、偶発的な出来事かを判断できない例がほとんどであった。本当に性的共食い現象であると認めるためには、カマキリやコガネグモなど雌雄異体種の性的共食いと同じく、一定以上の頻度で生じていることが確認されなければならない。そこで、キヌハダモドキ(以下、本種とする)における共食いが性的共食いであるかの確認から始めて、まさしく性的共食いであるなら、発達段階ごとの発生頻度の観察、雌雄異体種の性的共食いとの相違の比較などを行い、最終的には、なぜ性的共食いを行うのかの進化的背景を考察することを目的としている。



図1. キヌハダモドキ

3. 研究の方法

(1) 研究の初期段階における研究の方法は、野外で本種を採集し、室内で飼育して、成長とともに同種他個体に遭遇した時の反応を観察するという極めてシンプルなものであった。しかし、野外で体長2-3mmの本種の幼体を採集することは容易ではなく、研究協力者の小薮圭太の長年の採集経験がなければとうてい不可能であった。また、幼体の餌となる動物も知られていなかったため、大きさと生息場所から推測して、本種の餌となりそうなウミウシ(この属はどの種も多種のウミウシを餌にしていることが知られている)を順次与えてみた結果、本州ではオカダウミウシ(*Vayssierea elegans*)を主な餌にしていることがわかった。

(2) 本種が性的共食いを行なっていることを明らかにしたのは、同属種の中でも本種だけが性的共食いを行うのはなぜか、成熟後の遭遇では、100%共食いが起こるとい、他に例のない現象が生じているのはなぜか、などを解明するために、発生様式、捕食様式などにおいて、本種だけが持つ特異的な特性を明らかにしようと試みたが目立った特性は見つからなかった。

(3) 研究の最終段階では、それぞれの卵塊が最終交尾個体から得た精子で受精されているのか DNA マーカーを用いて確認しようとしたが成功せず、今後の課題となっている。

4. 研究成果

(1) 本種は極めて小さい頃から共食いをを行うことがあり、その頻度は成長とともに高くなるが、性的成熟直前の亜成体の段階でも 20%以下だった。しかし、いったん性的成熟（成体）に達すると、同種個体が出会うと 100%共食いが起こり、どちらか一方が食われてしまう結果となっていた。これほど高い共食い頻度はコガネグモ、カマキリなどの雌雄異体種を含めて、全く報告されていない。

(2) 一般化線形モデル (GLM) で解析したところ、本種の成体間の共食いにおいては、闘争する個体の体長や体重、噛み付いた順、噛み付いた位置など解析したどの要因も闘争の勝敗を決するものとなっていなかった。すなわち、本種の性的共食いでは、その勝敗はランダムに決まっていると考えられた。

(3) これまでに研究された雌雄異体種での性的共食いとは異なり、本種の性的共食いでは、共食いした個体もされた個体も繁殖成功を上げることに繋がっていないため、(他個体の行動の影響を受けない) 最適戦略では説明できない現象であると考えられた。

(4) 最適戦略以外では、どのような進化的原理によって本種の性的共食いが進化した可能性があるのか、比較検討した。検討した原理は次の 3 つである。

A. 害他戦略 (spiteful strategy)

意地悪戦略と訳されることもある害他戦略は、WD Hamilton が理論的に提案した概念で、自分がコストを被ってでも非血縁個体に損失を与え、それによって血縁個体が利益を得る場合に成立すると定義された (簡単に言えば、行動は利他行動の裏返しである)。これまで、細菌や寄生蜂でこの行動が確認されている。本種も、この例にあたるのではないかと考えて検証を試みたが、非血縁個体だけに選択的に害を与える (捕食する) メカニズムが想定できなかったこと、血縁個体が得ている利益 (餌をめぐる競争相手が減る) がそれほど大きくないこと、この行動が成立するために不可欠な (同属他種に比べての) 幼生分散の減少が見られないことなどから、これには相当しないという結論になった。

B. 進化的軍拡戦略 (evolutionary arms race)

同種個体が出会ったときの攻撃的行動が共食いにまでエスカレートしたと考えるもので、奈良女子大学の高橋智准教授による数

理的検討では、この可能性が最も高いとされた。しかし、この行動では、どこかで歯止めがかかるメカニズムがない限り、進化的な時間の中で個体群として全滅してしまう可能性がある。共食いを進化させた個体群はすでに絶滅しているとみなすこともできるが、その場合、なぜ本種だけが絶滅しなかったのか説明できない。逆にエスカレートを阻止するメカニズムが存在するのなら、なぜ本種以外が共食いしないのか説明できなくなる。

C. 進化的安定戦略 (evolutionary stable strategy = ESS)

進化的安定戦略とは同種他個体がどのように行動するかによって進化的に安定した戦略が決まるもので、最も有利 (得をする) 戦略ではなく、損をしない戦略が生き残る。本種の場合、共食いをを行う個体が出現した時点で、(配偶行動を行いながら) 自分も共食いすることが ESS となる。研究当初からこの可能性を想定していたが、確信を持てなかったため、やはり高橋准教授に解析を依頼したところ、かなり特殊な条件でのみ ESS が成立することが明らかになった。

その条件とは、共食い闘争において勝っても負けても傷つくことがない場合で、通常は考えにくい。しかし、本属の摂餌行動では餌動物をかじるとる場合と丸呑みにする場合があります。本種の場合は丸呑みにすることがわかった。また、共食い闘争においても、互いに丸呑みにしようとしていて、その結果、闘争に負けた個体は無傷のまま飲み込まれ、勝った個体も相手からの反撃で傷つくことはない。同種個体のように大型の餌を捕食する場合はほとんどの種で餌をかじることが普通であるため、ESS での進化条件に合わず、そのことが同属内でも本種だけが性的共食いを進化させた要因となっていると考えられた。

(5) 本研究での室内実験では成体は 100%共食いしたが、野外でもそうなのかは今後検証する必要がある。

< 引用文献 >

中嶋康裕、**食われる前に食えー戦慄の共食いウミウシ**、『貝のストーリー ～「貝的生活」をめぐる 7 つの謎解き』、133-165 東海大学出版部、242pp、(2016)

Megina, C. & Cervera, J. L., Diet, prey selection and cannibalism in the hunter opisthobranch *Roboastrea europaea*. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 83 (3) 489-495, (2003)

Nakano et al., Field observations on the feeding of the nudibranch *Gymnodoris* spp. in Japan. The Veliger 49 (2) 91-96, (2007)

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 1 件)

Sekizawa A., Yama R. and Nakashima Y.,
Biological differences between
Chromodoris reticulata and *Chromodoris
tinctoria* (Nudibranchia, Opisthobranchia
) . 査読あり
Journal of the Malacological Society of
Japan 76 (1-4)(2018)
DOI:http://doi.org/10.18941/venus.76.1-
4

〔学会発表〕(計 16 件)

Nakashima Y., Kosoba K., Sekizawa A.:
Sexual Cannibalism as an ESS in a
Simultaneously Hermaphroditic
Nudibranch, *Gymnodoris citrina*.
35th International Ethological Conference
(2017), Estoril, Portugal.

中嶋康裕, 小蕎圭太, 関澤彩眞:
同時雌雄同体のウミウシの一種キヌハダモ
ドキにおける進化的安定戦略(ESS)としての
性的共食い,
日本動物学会第 88 回大会, 富山市民会館,
(2017).

小蕎圭太, 関澤彩眞, 中嶋康裕:
同時雌雄同体キヌハダモドキの性的共食いは
進化的安定戦略(ESS)だった.
日本動物行動関連学会・研究会 合同大会,
東京大学駒場キャンパス, (2017).

小蕎圭太, 関澤彩眞, 中嶋康裕:
キヌハダモドキの性的共食いは進化的安定
戦略(ESS)だった.
日本貝類学会平成 29 年度大会, 和歌山県西
牟婁郡白浜町, (2017).

Kosoba K., Sekizawa A., Nakashima Y.:
Development of Sexual Cannibalism in
a *Gymnodoris citrina* (Nudibranchia
Doridacea).
19th International Congress of Malacology
(2016), Penang, Malaysia.

Sekizawa A., Goto S., Nakashima Y. :
A nudibranch removes allo-sperm and throws
it away along with own thorny penis after
copulation.
19th International Congress of Malacology
(2016), Penang, Malaysia.

Nakashima Y., Kosoba K., Sekizawa A.:
Spiteful Sexual Cannibalism in a
Simultaneously Hermaphroditic Nudibranch.
16th International Behavioral Ecology
Congress, (2016), Exeter, UK.

小蕎圭太, 関澤彩眞, 中嶋康裕:

マイナスの協力は実在するのか~キヌハダモ
ドキでの検証.
日本動物行動学会第 35 回大会, 新潟大学五
十嵐キャンパス, (2016).

小蕎圭太, 関澤彩眞, 中嶋康裕:
キヌハダモドキの性的共食いは敵対行動
(spiteful behavior)なのか?
日本貝類学会平成 28 年度大会, 東邦大学理
学部, (2016).

小蕎圭太, 須之部友基, 関澤彩眞, 中嶋
康裕:
同時雌雄同体キヌハダモドキの性的共食いは
いじわる行動の 3 例目か?
日本動物行動学会第 34 回大会, 東京海洋大
学品川キャンパス, (2015).

11 中嶋康裕, 小蕎圭太, 関澤彩眞:
同時雌雄同体のキヌハダモドキにおける性
的共食い.
日本動物学会第 86 回大会, 朱鷺メッセ:新
潟コンベンションセンター, (2015).

12 中嶋康裕, 小蕎圭太, 関澤彩眞:
キヌハダモドキにおける性的共食いの発
達.
日本貝類学会平成 27 年度大会, 北海道蘭越
町山村開発センター, (2015).

13 小蕎圭太, 関澤彩眞, 中嶋康裕:
キヌハダモドキの性的共食いの発達.
日本動物行動学会第 33 回大会, 長崎大学文
教キャンパス, (2014).

14 中嶋康裕, 小蕎圭太, 関澤彩眞:
食われる前に食べ:キヌハダモドキ(ウミウ
シ)の性的共食い.
日本動物行動学会第 33 回大会ラウンドテ
ーブル「性的共食いはなぜ起こるのか?」, 長
崎大学文教キャンパス, (2014).

15 小蕎圭太, 関澤彩眞, 中嶋康裕:
キヌハダモドキの性的共食い.
日本貝類学会平成 26 年度大会, 大阪市立自
然史博物館, (2014).

16 山梨津乃, 朝比奈潔, 鈴木美和, 関澤彩
眞, 中嶋康裕:
シロウミウシの配偶行動と繁殖戦略.
平成 26 年度公益社団法人日本水産学会春季
大会, 北海道大学函館キャンパス, (2014).

〔図書〕(計 2 件)

中嶋康裕編著、『貝のストーリー
~「貝的生活」をめぐる 7 つの謎解き』、東
海大学出版部、242pp、(2016)

中嶋康裕著、『うれし、たのし、ウミウシ。』
岩波科学ライブラリー240、岩波書店、144pp、

(2015)

[ホームページ等]
なし

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) 研究分担者

後藤慎介 (GOTO, Shin G.)
大阪市立大学・理学研究科・教授
研究者番号：70347483

(3) 連携研究者

なし

(4) 研究協力者

関澤彩真 (SEKIZAWA, Ayami)、小蕎圭太
(KOSOBA, Keita)