

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 6 年 6 月 4 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19H03029

研究課題名(和文)変動環境に適応する頭足類の生活史可塑性ダイナミクス

研究課題名(英文) Phenotypic plasticity of life history in cephalopod adapting to fluctuating environments

研究代表者

岩田 容子 (Iwata, Yoko)

東京大学・大気海洋研究所・准教授

研究者番号：60431342

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,000,000円

研究成果の概要(和文)：ケンサキイカとヤリイカの生活史の環境応答解明をめざし、遺伝子解析による個体群構造の把握、生活史特性の地域個体群比較、微量元素分析による経験環境推定、表現型決定要因の検証を行った。その結果、ケンサキイカは種子島を除き台湾から日本にかけ遺伝的に異なる集団であること、地域・季節集団で成熟特性や成長率が大きく異なることが明らかになった。また微量元素分析によりケンサキイカは台湾以南がsource、日本がsinkとなるメタ個体群構造を持っていると考えられた。さらに、ヤリイカ雄の繁殖戦略決定には孵化日が強く影響していることが明らかとなり、表現型決定には生活史初期の環境条件が重要であることが示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究によって1) ケンサキイカの生活史特性は海洋環境条件によって大きく変化し、成熟齢やサイズ、産卵生態の変化を通じ資源量へ影響すること、2) ケンサキイカの個体群は台湾以南がsource、日本がsinkとなるメタ個体群の構造を持っていること、3) ヤリイカの成熟時に見られる表現型多型は孵化日によって決定されており生活史のごく初期の環境条件が重要であることが明らかとなった。本研究で得られた知見は、適正な漁業管理と資源予測を通じ、水産資源の持続可能な利用に寄与することが期待され、また気候変動が沿岸漁業対象種の表現型、ひいてはバイオマスに及ぼす影響を予測する上で役立つと考えられる。

研究成果の概要(英文)：To elucidate the environmental responses of life histories of Swordtip squid and Spear squid, we analyzed genetic population structure, compared life history traits among regional and seasonal populations, estimated experienced environmental conditions through life history by trace element analysis, and examined the mechanism of phenotypic determination. The Swordtip squid was genetically uniform from Taiwan to Japan, except for Tanegashima, and the reproductive traits and growth rate differed significantly among regional and seasonal populations. Trace element analysis suggested that the regional populations of the Swordtip squid compose a meta-population, with Taiwanese and further southern populations as a source and Japanese population as a sink population. Furthermore, hatching date was found to have a strong influence on the reproductive tactics of male Spear squid, indicating the importance of environmental conditions in the early life history for phenotypic determination.

研究分野：海洋生態学

キーワード：資源生態学 イカ 生活史 表現型可塑性

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

生物の成熟サイズ・成熟齢・産卵数といった生活史形質は、進化の過程において、それぞれが暮らす物理的・生物的環境に応じて内的自然増加率を最大化するよう最適化されたものである。温暖化のように人間活動によって急速に生息環境が変化したり、漁獲によって死亡率が大きく変動したりする場合、本来最適であった形質が最適でなくなり、内的自然増加率が下がる可能性が考えられる。そのため、生物資源を持続的に利用するにあたり、その対象種の生活史特性とそれが決定されるメカニズムを十分に理解することは不可欠である。

沿岸性イカ類の寿命は約1年であり、漁業活動が個体群動態に与える影響は強い(Iwata et al., 2010)。ケンサキイカは日本沿岸の漁業重要種である。本種は熱帯から温帯へかけた広い海域に分布することが知られ、東シナ海の主産卵場や日本周辺の産卵場で生まれた個体が混在するメタ個体群であると考えられる。日本周辺では冬から夏の長期にわたって成熟個体が見られ、台湾周辺では春・秋に二回のピークは見られるものの年中成熟個体が見られる。これらのことから、本種は孵化時期や生息地域により、様々な環境を経験することが予想される。

日本周辺のケンサキイカには、顕著な形態的種内変異がみられ、細長く大成するゴトウイカ型、大型で胴が太いブドウイカ型、非常に小型で成熟するメヒカリイカ型という三型が知られている(奥谷, 世界イカ類図鑑, 2015)。mtDNAの解析から、ゴトウイカ型とブドウイカ型には遺伝的な違いがみられないことが明らかとなっており(Takemoto & Yamashita, 2012)、ケンサキイカの種内変異は環境に応答した表現型可塑性であると考えられているが、メヒカリイカ型と他の型との遺伝的な違いの有無や、地域間での遺伝的交流の程度はこれまで明らかとなっていなかった。

これまでにケンサキイカの繁殖特性を台湾と対馬で調べた結果、成熟サイズや成長率は地域や季節によって異なることが明らかとなった。また、ケンサキイカが含まれるヤリイカ類の雄には、雌とペアになり交配する大型のペア雄と、求愛や雄間闘争を行わずペアに割り込み雌と交配する小型のスニーカー雄、という繁殖行動の違いに応じた二型(代替繁殖戦略)が見られることが知られている(Iwata et al., 2005 他)。ケンサキイカにおいても繁殖戦略二型が見出され、メヒカリイカ型と思われる小型成熟個体は大型成熟個体と同所的に見られ、ほとんどがスニーカー雄であるということが明らかとなった。また、夏の成熟個体は大型ペア雄の割合が高いのに対し、冬の成熟個体は小型スニーカー雄のみであり、二型の生じ方に季節的に大きな違いがみられることが明らかとなった。つまり、ケンサキイカの種内変異を考える上で、繁殖戦略を十分に理解することは不可欠であると言える。また、台湾ではスニーカー雄の割合が高いこと、繁殖特性の特徴から対馬と台湾の地域個体群間交流の多寡に季節性があることも明らかになってきた。

以上より、各地域個体群繁殖特性の違いや地域間の移動は、ケンサキイカの環境応答を理解する上で非常に重要であると考えられる。しかし、これまでの知見は日本海南部の対馬暖流域と台湾に限られていた。メヒカリイカ型が報告され、また東シナ海から黒潮により多くの個体が輸送されると考えられる太平洋側では、ほとんど知見が無かった。また、繁殖特性の異なる個体が実際にどこでどのような環境を経験したのかは明らかとなっていなかった。

2. 研究の目的

本研究は、東シナ海から日本沿岸の黒潮・対馬暖流に沿った地域で、地域個体群間の交流、移送・回遊、経験する海洋環境と表現型変異との関係を明らかにすることにより、水産重要種であるケンサキイカ資源の環境応答を解明することを目的とする。また、温暖性種のケンサキイカとの比較のため、生態が似ていてより冷水域に分布するヤリイカについても表現型決定要因を明らかにすることを目的とする。

3. 研究の方法

(1) 地域個体群のつながりは？ 遺伝子解析による個体群構造の把握

黒潮から対馬暖流に沿った台湾・沖縄・種子島・神奈川・対馬の5地域で採集されたケンサキイカを用いてミトコンドリアDNA遺伝子解析を行い、表現型間で遺伝的差異が見られないか確認するとともに、地域間の遺伝的交流を調べることにより、本種の個体群構造を調べた。

(2) 表現型はどのように異なるのか？ 生活史特性の地域個体群比較

各地域個体群において、成熟サイズ(外套長・体重)、生殖腺重量、雌の産卵数、卵径、雄二型の個体群中の割合、雄二型が切り替わる体サイズ等の繁殖特性値を調べ、個体群間で比較した。また、魚類の耳石と同様に炭酸カルシウムの結晶構造を持ち、日輪が形成される平衡石を用いて、日齢・孵化日・過去の成長率を推定した。データは、雌雄、雄は大型ペア雄と小型スニーカー雄に分けて解析を行なった。

(3) 環境はどのように影響するのか？ 微量元素分析による経験環境推定

平衡石は左右一対あるため、片側の平衡石を用いて成長輪紋解析を行ない、もう片方でレーザーアブレーションICP-MSを用いて微量元素分析を行った。採集場所や孵化時期が異なる集団に着目し、成熟個体の平衡石の微量元素組成から生活史を通じた経験水温の違いを明らかにするこ

とにより、海洋環境の違いが各個体の表現型に与える影響を検証する。

(4) 表現型が決まる要因は？ヤリイカにおける孵化日推定と成長解析

繁殖期間を通じ宮城県で漁獲されたヤリイカを入手し、平衡石の輪紋数から大型成熟雄・小型成熟雄・成熟雌・未成熟雄の孵化日を推定した。また輪紋径を用いたバックカリキュレーション法により、生活史初期の成長履歴を復元した。

4. 研究成果

(1) ミトコンドリア DNA 遺伝子分析の結果、種子島を除く集団間ではメジャーハプロタイプが共有されており、ケンサキイカは台湾から宮城にかけて遺伝的に近縁な集団であることが明らかとなった(図1)。一方、種子島集団からは他のハプロタイプとは異なる独自のハプロタイプ群が出現した。ただし両ハプロタイプ間の遺伝分化は最大でも約 1.3% であり、種子島集団の遺伝分化は同種内レベルであると考えられた。また各地域で採集された個体の形態比較の結果、小型成熟雄は遺伝的交流の有無に関わらず広範囲で観察されることが明らかとなった。このことから、本種に見られる地理的・季節的な表現型変異は、遺伝的変異ではなく繁殖戦略の違いを反映したものであることが判明した。

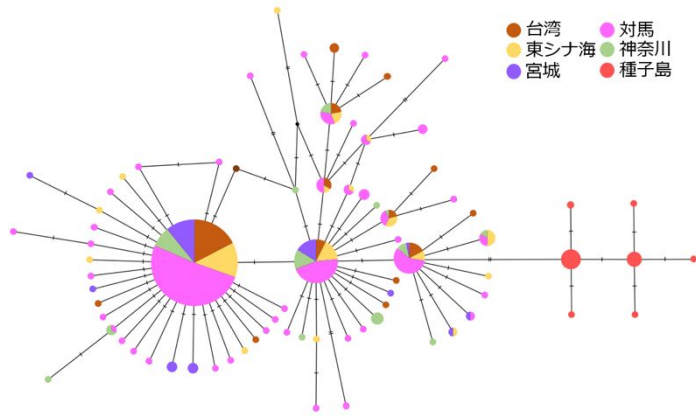


図1. 各海域の集団におけるハプロタイプネットワーク

(2) ケンサキイカの雌において、対馬では夏季に成熟個体の割合が増加するが、台湾では春・秋どちらも成熟個体の割合が高いこと、温暖な台湾で成長率が最も高いこと、温暖なほど若く小さなサイズで成熟することが明らかとなった。また、温暖な環境では産卵回数は少ないが一回あたりの産卵数は多いのに対し、寒冷な環境では産卵回数は多いが一回あたりの産卵数は少ないことが明らかとなった。以上の結果から、ケンサキイカ雌の生活史特性は環境条件によって大きく変化し、海洋の温暖化は小型若齢での成熟を促し世代時間が短くなること、短期間に多くの卵を産出することを通じて、資源の再生産効率を高めると考えられた (Pang et al. 2020)。

ケンサキイカを含むヤリイカ科の雄は、大型で雌とペアになるコンソート雄と小型でペアに割り込み繁殖するスニーカー雄という代替繁殖戦略を示すことが知られている。環境条件がこれら2タイプの雄の生活史特性に与える影響を検討したところ、対馬の夏季には大型コンソート雄の割合が高いのに対し台湾ではスニーカー雄の割合が高いこと、両戦略の雄共に温暖なほど成長率が高いこと、コンソート雄は温暖な環境ほど若く成熟するが成熟サイズには違いが見られないこと、スニーカー雄は温暖な環境ほど若く小さく成熟することが明らかとなった(図2)。また、体成長と繁殖へのエネルギー配分はコンソート雄とスニーカー雄で異なったが、環境条件に対する応答は同じであった。以上の結果より、雄の生活史特性は環境条件の影響を強く受けること、コンソート雄の成熟はサイズ依存であるがスニーカー雄は環境条件により柔軟に応答することが明らかとなり、温暖化によりスニーカー雄の割合が増えると考えられた(Pang et al. 2020)。

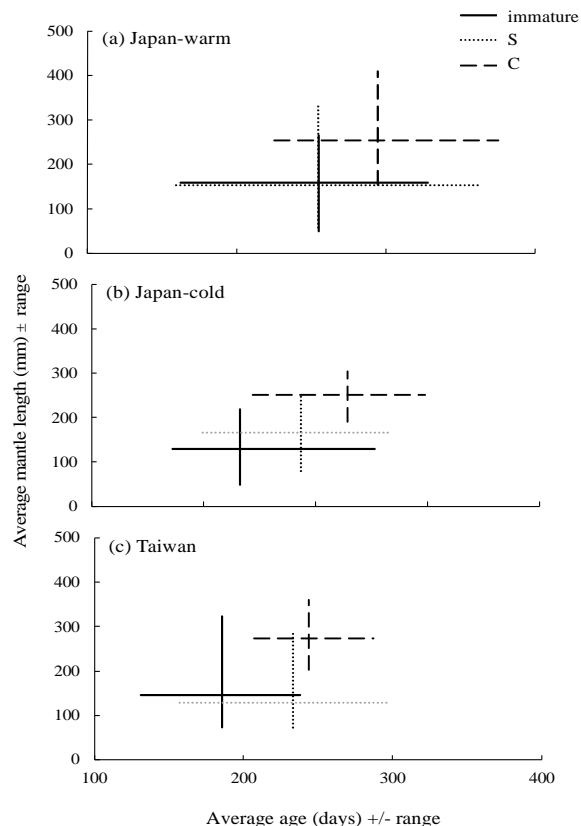


図2. 雄の日齢と体サイズの関係 (a: 日本夏漁獲群、b: 日本冬漁獲群、c: 台湾漁獲群)

(3) まず平衡石の Sr/Ca 比により過去に経験した水温を推定できるかを検証するため、ヤリイカを3つの水温で飼育し、飼育期間中に形成された部分を電子プローブマイクロアナライザー (EPMA) を用いて分析を行った。その結果、飼育水温が高いほど Sr/Ca が低くなる傾向が見られた (Hosono et al. 2022)。また、ケンサキイカでは長期飼育実験が難しいことから、漁獲直前に形成された平衡石縁辺部の Sr/Ca と漁獲地点の水温との関係を、調べたところ、ヤリイカと同様に飼育水温が高いほど Sr/Ca が低くなる傾向が見られた。

より多数の微量元素を測定可能なレーザーアブレーション ICP-MS を用いてケンサキイカ平衡石の微量元素濃度を測定し主成分分析を行ったところ、Mg、Ba、B が地点を区分するために有効な元素であることが示された。しかし、孵化直後を表す平衡石核の値を比較したところ、対馬と台湾で漁獲された個体は大きく重なっており区別できなかったことから、両集団の孵化場所の環境は同様であったことが示唆された。核付近の Sr/Ca を用いて孵化時期の水温を調べたところ、対馬で漁獲された個体の多くが台湾沿岸と等しい、もしくは更に温暖な海域で孵化していたことが明らかとなった。以上の結果より、対馬と台湾の地域個体群間は強く交流していることが明らかになった。日本で漁獲される集団の多くは台湾周辺もしくは更に南部の産卵場より、黒潮や対馬暖流によって輸送されてきていると推察された (図3)。

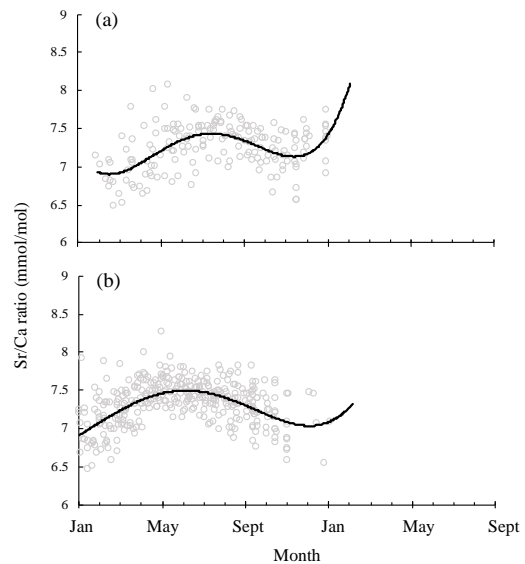


図3. 平衡石 Sr/Ca の測定による生活史を通じた経験水温環境の推移

(4) ヤリイカには雌をめぐって他の雄と戦った結果雌とペアになって繁殖する大型の“ペア雄”と、闘争を避けペアに割り込み繁殖する小型の“スニーカー雄”、という2つの表現型が見られる。平衡石を用いて大型ペア雄とスニーカー雄それぞれの孵化日を調べた結果、ペア雄は早生まれ、スニーカー雄は遅生まれであることが明らかになった (図3)。また、平衡石径を用いたバックカリキュレーション (バイオロジカルインターセプト法) により各個体の成長履歴を調べたところ、生まれた時期が異なっても100日齢までの成長には差がなく、成熟期に繁殖戦術間で見られる体サイズの大きな違いは、100日以降に生じていることが明らかになった。これらの結果から、生活史初期の成長の良し悪しではなく、孵化日に由来する何らかの環境条件が繁殖戦術を決定していると考えられた (Hosono et al. 2024)。

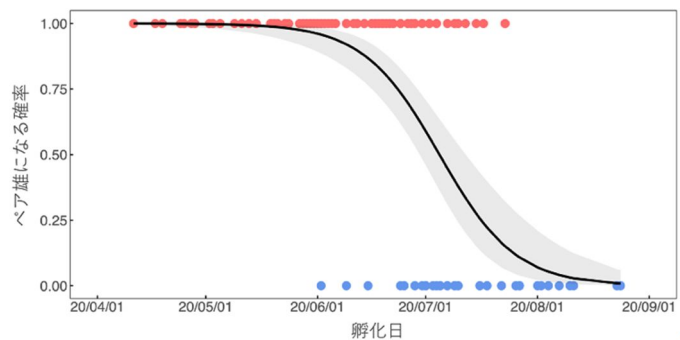


図3. 孵化日と繁殖戦術の関係

<引用文献>

- Hosono S, Irie T, Yamamoto J, Nakaya M, Sakurai Y, Kawamura T, Iwata Y (2022) Negative temperature dependence of statolith Sr/Ca and its intraspecific variability in experimentally maintained spear squid *Heterololigo bleekeri*. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 102, 315-321.
- Hosono S, Masuda M, Tokioka S, Kawamura T, Iwata Y (2024) Squid male alternative reproductive tactics are determined by birth date. *Proceedings of the Royal Society B*, 291: 20240156.
- Iwata Y, Ito K, Sakurai Y (2010) Is commercial harvesting of spawning aggregations sustainable? -The reproductive status of the squid *Loligo bleekeri*. *Fisheries Research*, 102: 286-290.
- Iwata Y, Munehara H, Sakurai Y (2005) Dependence of paternity rates on alternative reproductive behaviors in the squid *Loligo bleekeri*. *Marine Ecology Progress Series*, 298: 219-228.
- Pang Y, Chen C-S, Iwata Y (2020) Variations in female swordtip squid *Uroteuthis edulis* life history traits between southern Japan and northern Taiwan (Northwestern Pacific). *Fisheries Science*, 86: 1005-1017.
- Pang Y, Chen C-S, Kawamura T, Iwata Y (2022) Environmental influence on life-history traits in male squid *Uroteuthis edulis* with alternative reproductive tactics. *Marine Biology*, 169: 33.
- Takemoto K, Yamashita M (2012) Complete nucleotide sequences of mitochondrial DNA of long-finned squid *Loligo edulis*. *Fisheries Science*, 78:1031-1039.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Pang Yumeng, Chen Chih-Shin, Kawamura Tomohiko, Iwata Yoko	4. 巻 169
2. 論文標題 Environmental influence on life-history traits in male squid <i>Uroteuthis edulis</i> with alternative reproductive tactics	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Marine Biology	6. 最初と最後の頁 33
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s00227-022-04017-y	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する
1. 著者名 Pang Yumeng, Chen Chih-Shin, Iwata Yoko	4. 巻 86
2. 論文標題 Variations in female swordtip squid <i>Uroteuthis edulis</i> life history traits between southern Japan and northern Taiwan (Northwestern Pacific)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Fisheries Science	6. 最初と最後の頁 1005 ~ 1017
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s12562-020-01465-7	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Hosono Shota, Irie Takahiro, Yamamoto Jun, Nakaya Mitsuhiro, Sakurai Yasunori, Kawamura Tomohiko, Iwata Yoko	4. 巻 102
2. 論文標題 Negative temperature dependence of statolith Sr/Ca and its intraspecific variability in experimentally maintained spear squid <i>Heterololigo bleekeri</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom	6. 最初と最後の頁 315 ~ 321
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1017/S0025315422000546	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Hosono Shota, Masuda Yoshio, Tokioka Shun, Kawamura Tomohiko, Iwata Yoko	4. 巻 291
2. 論文標題 Squid male alternative reproductive tactics are determined by birth date	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 20240156
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1098/rspb.2024.0156	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計14件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 6件）

1. 発表者名 細野将汰・増田義男・河村知彦・岩田容子
2. 発表標題 ヤリイカの代替繁殖戦術決定における孵化日の影響
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 細野将汰・Pang Yumeng・河村知彦・岩田容子
2. 発表標題 ヤリイカの代替繁殖戦術の決定時期と要因の推定
3. 学会等名 第4回イカ・タコ研究会
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 筈野哲史・中山新・細野将汰・岩田容子
2. 発表標題 ヤリイカにおける人工孵化手法の確立
3. 学会等名 令和3年度日本水産学会秋季大会
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 工藤聖也・筈野哲史・Pang Yumeng・岩田容子
2. 発表標題 mtDNA分析によるケンサキイカの集団遺伝構造
3. 学会等名 第3回イカ・タコ研究会
4. 発表年 2020年～2021年

1. 発表者名 工藤聖也・笈野哲史・Pang Yumeng・山口忠則・河村知彦・岩田容子
2. 発表標題 mtDNA分析によるケンサキイカの集団遺伝構造の解明
3. 学会等名 日本DNA多型学会第29回学術集会
4. 発表年 2020年～2021年

1. 発表者名 Yumeng Pang, Chin-Shin Chen, Tomohiko Kawamura, Yoko Iwata
2. 発表標題 Environmental effects on reproductive traits in cold/warm-water squids: implications on catch fluctuation
3. 学会等名 PICES-2019 Annual meeting (国際学会)
4. 発表年 2019年～2020年

1. 発表者名 Shota Hosono, Takahiro Irie, Jun Yamamoto, Mitsuhiro Nakaya, Yasunori Sakurai, Tomohiko Kawamura, Yoko Iwata
2. 発表標題 Evaluation of statolith Sr/Ca as a thermometer by rearing experiments in spear squid <i>Heterololigo bleekeri</i> .
3. 学会等名 Cephalopod International Advisory Council Symposium 2022 (国際学会)
4. 発表年 2022年～2023年

1. 発表者名 Satoshi Tomano, Seiya Kudo, Yumeng Pang, Chih-Shin Chen, Yoshio Masuda, Tadanori Yamguchi, Tomohiko Kawamura, Yoko Iwata
2. 発表標題 Mitochondrial DNA analysis reveals phenotypic plasticity in swordtip squid (<i>Uroteuthis edulis</i>): morphologically different but genetically homogeneous populations
3. 学会等名 Cephalopod International Advisory Council Symposium 2022 (国際学会)
4. 発表年 2022年～2023年

1. 発表者名	Yumeng Pang, Yusuke Yokoyama, Takahiro Aze, Takahiro Irie, Chih-Shin Chen, Tomohiko Kawamura, Yoko Iwata
2. 発表標題	Evaluating the influences of experienced environments on Uroteuthis edulis life-history traits by statolith trace elements analysis
3. 学会等名	Cephalopod International Advisory Council Symposium 2022 (国際学会)
4. 発表年	2022年～2023年

1. 発表者名	Yoko Iwata, Yumeng Pang, Seiya Kudo, Chih-Shin Chen, Takahiro Irie
2. 発表標題	How does the proportion of alternative reproductive tactics respond to social context in squid?
3. 学会等名	Cephalopod International Advisory Council Symposium 2022 (国際学会)
4. 発表年	2022年～2023年

1. 発表者名	細野将汰・増田義男・河村知彦・岩田容子
2. 発表標題	ヤリイカの代替繁殖戦術決定における孵化日の影響
3. 学会等名	第69回日本生態学会大会
4. 発表年	2022年～2023年

1. 発表者名	細野将汰・阿部貴晃・河村知彦・岩田容子
2. 発表標題	代替繁殖戦術に伴うヤリイカ雄の腕長二型
3. 学会等名	第5回イカ・タコ研究会
4. 発表年	2022年～2023年

1. 発表者名 Shota Hosono, Yoshio Masuda, Tomohiko Kawamura, Yoko Iwata
2. 発表標題 Hatch date affects the choice of male reproductive tactics in a coastal squid
3. 学会等名 The 10th EAFES International Congress (国際学会)
4. 発表年 2022年～2023年

1. 発表者名 細野将汰
2. 発表標題 孵化日の違いがもたらすヤリイカ繁殖戦術二型
3. 学会等名 令和5年度日本水産学会秋季大会ミニシンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2022年～2023年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>Yoko Iwata https://sites.google.com/site/iwayou/home 東京大学大気海洋研究所資源生態分野 http://www.shigenseitai.aori.u-tokyo.ac.jp 本課題から発表された雄の繁殖戦術における孵化日の影響に関する論文は、新聞各紙やNational Geographicなど国内外のメディアに取り上げられ、極めて効果的なアウトリーチ活動となった。</p>
--

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	入江 貴博 (Irie Takahiro) (30549332)	東京大学・大気海洋研究所・助教 (12601)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
その他の国・地域	国立台湾海洋大学			