

# ヤリイカ類の繁殖生態に関する研究

岩田 容子 (東京大学大気海洋研究所)

iwayou@gmail.com

行動, 形態, 生理, 生活史などの生物の形質には, しばしば種内・性内で多型がみられる。このような表現型多型は遺伝的に決定されるものと, 環境条件や社会条件によって可塑的に決定されるものがある。表現型が変化すると, 環境や他種との相互作用に様々な生態的変化が生じることから, 表現型多型が生じて維持されるメカニズムを明らかにすることは資源変動や生態系の変化を理解する上で重要である。種内変異のよく知られる例として, 体サイズに依存する代替繁殖戦術が挙げられる。ヤリイカ *Loligo bleekeri* は, 環境条件による成長速度のばらつきが大きいため個体の成熟サイズに変異が大きく雄の成熟サイズ分布が二峰型を示し, 複数の交接様式をもつ代替繁殖戦術がみられる。そこで著者は, 雄の成熟サイズと雌をめぐる雄間競争や繁殖行動との関係, 各繁殖戦術の繁殖成功率, 代替繁殖戦術に伴う形態的適応を調べることにより, 種内多型が維持されるメカニズムを検討してきた。

## 1. ヤリイカの体サイズ2型と代替繁殖戦術

はじめに, 本種においてほとんど知られていなかった雄間競争・求愛といった交接前の個体間相互作用を観察するため, 飼育実験を行った。成熟した複数のヤリイカ雌雄を水槽内に入れ観察したところ, 性特異的な体色変化パターンが観察され, それらは雄間のディスプレイ, 雌への求愛を行う際に使われていた<sup>1)</sup>。雌とペアになる機会をめぐる雄間の交接前競争は1対1のコンテスト様式をとり, 外套膜側面に体色変化によってラインを示す視覚ディスプレイから, 外套膜の先を合わせて平行に泳ぎ鰭を打ち合う接触ディスプレイ, 突進しつかみかかる攻撃へと段階的にエスカレートした。外套膜側面に示すラインや平行に並んで泳ぐ行動は, 雄同士でサイズ比ベをしていると考えられる。交接行動は他のヤリイカ類と同様に, 雄が雌の外套膜内に交接腕を挿入し輸卵管開口部に精莖を渡す交接様式 (male-parallel 交接) と, 雌の口部貯精囊付近に精莖を渡す交接様式 (head-to-head 交接) の2種類が観察された。また, 雄とペアになりガードされている雌に対し, 別の雄が割り込み head-to-head 様式で交接を行うスニーキング行動が観察された。

一般に体サイズは個体の競争能力を決定する最も重要な要因であり, それぞれの雄が, どちらの代替繁殖戦術を行うか, という選択にも密接に関係するだろう。そこで, ヤリイカ雄2個体, 雌1個体を1セットとして水槽に入れた行動実験を行い, 雄間の相対サイズ比を操作することにより, 体サイズの差が雄間の競争強度に与える影響, それに伴う交接行動の変化を調べた。雄間のサイズが近いほど競争強度が強くなり, 体色変化による視覚的ディスプレイを頻繁に行い, また接触ディスプレイや攻撃へと雄間競争がエスカレートすることが多かった。体サイズが1.2倍以上離れると, 短時間で優劣が明確になり競争行動が少なくなることが明らかとなった。自分が相手よりも大きく相手とのサイズ差が大きいほど, 雌に多く求愛し male-parallel によるペア交接を行っていた。一方, 自分が相手よりも小さく相手とのサイズ差が大きいほど head-to-head 交接を行っていた。これらの結果から, ヤリイカは競争相手とのサイズ差により, ペア戦術とスニーキング戦術を使い分けていると考えられた。

## 2. 代替繁殖戦術によって生じる精子競争

ヤリイカの行動的特徴から、雌は産卵時に輸卵管内部と口部貯精嚢とその周辺に複数の雄由来の精子を保有していることになる。雌が産卵時に複数の雄の精子を利用可能な時、それら異なる雄由来の精子間で、交接後に卵の受精をめぐる精子競争が生じていると予想される。ヤリイカにおいて、他の精子競争がみられる生物種と大きく異なる特徴は、交接様式により雌の体の異なる場所に精子を受け渡すことである。このことから、卵と精子が会うタイミングに差が生じ、受精における有利性が異なることが予想される。しかし、これまでどの交接行動をとった雄がどれだけ繁殖に成功していたかは不明であった。そこで、飼育下での交接行動の観察と遺伝的手法による親子判定を同時に行うことにより、交接様式と受精成功の関係を調べた<sup>2)</sup>。

マイクロサテライト DNA 多型を用いた父子判定の結果、雌の産んだ一腹卵に複数の父親が存在すること、産卵直前に雌とペアになり male-parallel 交接を行った雄は 87-100%と高い受精成功をおさめることがわかった。一方、head-to-head 交接によるスニーキングを行った雄も 8.5%の卵の受精に成功した。さらに雌が実験水槽に移される以前に野外で交接した雄もわずかに受精に成功しており、貯精器官に貯蔵されていた精子も受精に参加していることが示された。予測通り、大型雄がとるペア行動は、排卵された卵にまず出会うことのできる輸卵管内部に精子を受け渡すことにより、高い繁殖成功を得ることができると示された。一方、小型雄のとるスニーキング行動は、たとえ交接前の雄間競争によって雌を獲得できなかったとしても、交尾後の精子競争を通じ少なからず繁殖成功につながる戦術であることが明らかとなった。

## 3. 代替繁殖戦術に対応した精子投資パターン

代替繁殖戦略はしばしば雄の形態的 2 型を伴うことが知られている。ペア戦術者は交尾前の行動的競争に有利となるような、例えば闘争に使う角や求愛に用いる飾り羽などの外部形質を、スニーカー戦術者は行動的競争の不利さを補填し、また常にさらされる精子競争リスクに対応するため、交尾後の精子間競争に有利となるよう精子生産に関わる形質に資源を投資することが知られている。先述したように、ヤリイカの雄は様々な体色パターンやサイズ比のディスプレイなどを通じ、交尾前雄間競争および求愛を行うこと、大型雄が雌と産卵直前にペアになり雌の外套膜に腕を挿入し輸卵管の中に精子を受け渡すのに対し小型雄はペアに割り込み雌の口部貯精嚢周辺に精子を受け渡すことから、卵の受精をめぐる精子間競争においてスニーカー雄の精子は精子受け渡し場所による非常に明確な制約を受けることになる。このような代替繁殖戦術は、ヤリイカ雄の資源配分パターンにおいて、それぞれの繁殖戦術に応じた適応をもたらすのではないだろうか。

そこでヤリイカ雄の体サイズと様々な外部形態形質（鰭幅、鰭長、外套膜幅、頭幅、触腕長、交接腕長）および精子競争に関わる内部形態形質（精莖長：精子のつまったカプセルの長さ）をアロメトリー分析することにより、代替繁殖戦術に関連した形態的 2 型を調べた<sup>3)</sup>。体サイズが大きくなるに伴い、ある形質のサイズが一定の関係式に従い大きくなる場合、形態的に同じであると言えるが、あるところで異なる関係式であらわされる場合、形態的に多型であることを示すことができる。その結果、体サイズは顕著な二峰型を示すが、アロメトリー分析に用いた全ての外部形態形質には 2 型は見られなかった。一方、精子競争にかかわる内部形態形質においては、大型雄は長い精莖を、小型雄は短い精莖を作るという明確な不連続 2 型が見られた。ヤリイカに

見られた雄の精子利用に関わる2型は、精子の受け渡し場所が異なるという特徴的な代替繁殖戦略に適応していると考えられ、本研究により頭足類で初めて戦略的な精子利用パターンが明らかとなった。しかし、一般的な精子競争の理論に基づくと、より強い精子競争にさらされるスニーカー雄のほうが、相対的に多くの精子を使うことが予測される。雌が利用可能な精子総量の中で、自分の精子が占める割合が高ければ、自分の精子が卵を受精できる確率が高くなるからである。ヤリイカの場合、排卵された卵はまず輸卵管内部にある大型雄の精子と出会い、その後雌が卵塊を腕に抱えている時に口部貯精嚢にある小型雄の精子と出会うと考えられることから、小型雄が単純に精子数を増やしても、受精率はあがらないのかもしれない。1本の精莢内にある精子数を調べたところ、大型雄の長い精莢には、小型雄の精莢に比べ、約5倍も多い精子が入っていることがわかった<sup>4)</sup>。一回の交配に使う精子量は少なくして多くの精莢を生産し、わずかな受精率ながら多くの交配機会を得ることによって生涯繁殖成功を高めている可能性が考えられる。

#### 4. 配偶子レベルでの適応

ヤリイカの特異的な精子競争の状況においては、精子の数よりも、質が重要なのだろうか？精子の形態は種によって大きく異なり、細胞の中で最もバリエーションが大きいとも言われているが、その進化の原動力のひとつとして考えられてきたのが精子競争である<sup>5)</sup>。たとえば霊長類では、乱交で精子競争が強いチンパンジーは大きな精子を、強い雄が雌を独占し精子競争が弱いゴリラは小さな精子を作ることが知られている<sup>6)</sup>。この仮説が正しいならば、さらされる精子競争のリスクが個体間で異なる場合は、同一種内でも精子形態に違いがみられてもおかしくない。そこで、これまでに代替繁殖戦略を持つ様々な種で調べられてきたが、受精能力を持つ精子に形態的種内二型がある例は見つからず、精子の形態は種内で単一であると考えられてきた。

実際は精子競争以外にも、受精に関わる様々な物理的・生物的条件が種によって異なる。しかし、これまでの研究では、似たような受精条件をもつ近縁種間や同一種内の比較がなされてきたため、精子進化における受精環境の影響にあまり注意が払われなかった。ヤリイカの大型雄と小型雄の精子は、雌の異なる体の部位に受け渡されるという稀有な特徴から、精子競争においても受精環境においても、「体内受精」と「体外受精」と言ってもよいほど全く異なる状況に置かれることになる。そこでヤリイカにおいて、精子形態の進化に対し、精子競争と受精環境がどのように影響しているかを調べた。その結果、大型雄に比べ、小型雄の精子は1.5倍も大きいことが明らかとなった<sup>4)</sup>。また人工授精実験によりどちらも受精能力があることが確かめられた。受精能力を持つ精子で種内二型が見られたのはこれが初の報告である。

なぜ小型雄は大きな精子を作るのだろうか。小型精子と大型精子で遊泳速度に違いがみられなかったことから、大型雄との卵の受精をめぐる早い者勝ちの競争に有利なわけではないようだ。また貯精嚢に入っていた精子のサイズと、貯精嚢の周りに付着していた精子のサイズの違いが見られなかったことから、他の小型雄との雌の貯精嚢をめぐる場所取り競争に有利なわけでもないようだ。このことから、本種の精子二型の進化には、精子競争よりもむしろ、体内と体外という全く異なる場所に精子を渡すことによる受精環境の違いが強く影響していると考えられた。体内と体外では、水の流れやpHといった物理的・生理的状況が大きく異なることは容易に想像できる。異なる受精環境を同時に持つ本種を調べることにより、当たり前のようにこれまでほとんど検証されてこなかった精子の進化における受精環境の重要性が指摘された。

## 5. 今後の課題

これまでの研究の結果から、日本人にとって身近な水産重要種であるヤリイカにも思いがけない繁殖様式の多様性があり、行動・形態など様々な側面に特徴的な適応がみられることが明らかになった。成長条件（物理環境や餌環境）がいかに関体群の特徴を形作るのか、体サイズ・生殖形質・配偶子といった複数の形質がいかに関動して分化するのか、精子形態はどのように進化したのか、など生態学のみならず生理学・進化学への幅広い発展性が見出され、今後の課題はつきない。その一方で、これまでの研究の過程では基礎的な生態以外にも、繁殖行動への水温の影響<sup>1)</sup>や、産卵親魚への強い漁獲圧<sup>7)</sup>など、環境条件や漁業活動がヤリイカの繁殖行動に与える影響も明らかになってきた。本研究の結果明らかになったヤリイカの繁殖生態に環境・漁業がどのような影響を与えるか、今後さらに研究を重ねる必要がある。

## 謝辞

本研究の遂行にあたり、ご指導・ご支援いただきました北海道大学大学院水産科学研究院桜井泰憲教授に厚く御礼申し上げます。また、本研究を進めるにあたって、有益な助言やご協力をいただいた、北海道大学北方圏フィールド科学センター臼尻水産実験所宗原弘幸准教授、同実験所の職員・院生諸氏、北海道大学大学院水産科学研究院綿貫豊准教授、青森県水産総合研究所伊藤欣吾博士、Aberystwyth 大学 Paul Shaw 教授、Rhodes 大学 Warwick H.H. Sauer 教授、島根大学広橋教貴准教授、ドキュメンタリーチャンネル藤原英史氏、東京大学大気海洋研究所渡邊良朗教授に心より御礼申し上げます。また野外調査や標本採集に際し、多大なご協力をいただいた松前町水産技術普及指導所、松前さくら漁業協同組合の職員ならびに組合員の皆様に深く感謝いたします。

## 引用文献

1. Iwata Y, Ito K, Sakurai Y. Effect of low temperature on mating behavior of squid *Loligo bleekeri*. Fish. Sci. 2008; 74: 1345–1347
2. Iwata Y, Munehara H, Sakurai Y. Dependence of paternity rates on alternative reproductive behaviors in the squid *Loligo bleekeri*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 2005; 298: 219–228
3. Iwata Y, Sakurai Y. Threshold dimorphism in ejaculate characteristics in the squid *Loligo bleekeri*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 2007; 345: 141–146
4. 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 Evol. Biol. 2011; 11: 236
5. Birkhead TR, Hosken D, Pitnick S: Sperm Biology: An Evolutionary Perspective. Academic Press, London. 2009
6. Anderson MJ, Dixson AS. Motility and midpiece in primates. Nature 2002; 416: 496
7. Iwata Y, Ito K, Sakurai Y. Is commercial harvesting of spawning aggregations sustainable? -The reproductive status of the squid *Loligo bleekeri*. Fish. Res. 2010; 102: 286–290

## Reproductive ecology in loliginid squids

Yoko IWATA

(Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo)

iwayou@gmail.com