

(続紙 1)

京都大学	博士 (理学)	氏名	中町 健
論文題目	Life history and reproductive ecology of an intertidal isopod <i>Dynoides dentisinus</i> (Crustacea: Peracarida: Isopoda) (岩礁潮間帯性甲殻類シリケンウミセミ (軟甲綱: フクロエビ上目: 等脚目) の生活史と繁殖生態)		
(論文内容の要旨)			
<p>潮間帯に生息する甲殻類の一種、シリケンウミセミ <i>Dynoides dentisinus</i> (軟甲綱: フクロエビ上目: 等脚目) は、オスでは、背中に後方に向かって突き出す一本の長いツノがあり、尾肢が大きく発達する。一方、メスにツノはなく尾肢は小さい。こうした著しい性的二型は通常、配偶様式と生活史を通じて進化したと考えられるが、本種においてそうした研究はなく、またこうした小型甲殻類における類似の研究も極めて少ない。そのため本種の和歌山県の岩礁潮間帯に生息する個体群を対象として、その研究を行った。生活史を明らかにするために、育苗内の胚発生から成体までの成長の様子を観察し、各発達段階の形態を観記載した。その結果、本種には最終脱皮が存在し、その時に性的二型が明確な成体となることが明らかになった。次に、各成長段階の個体の生息場所を観察・記録した。幼若個体や亜成体は、藻類の葉状体の間や付着器の付近に多数生息していた。また、腹足類や多板類などの軟体動物の下にもいた。幼若個体や亜成体は、藻類を餌場とし、軟体動物を干潮時の乾燥からの避難、および軟体動物が食べ残した藻類のかけらや粘液を食べることに利用していることが示唆された。成体のオスや抱卵したメスは藻類上から採集されたが、それに加えて、フジツボの死殻、岩のくぼみ、カイメンの出水孔などに、1個体の成熟オスと1~複数の成熟メスがいる小集団が多数発見された。次に、1年を通じての野外個体群における繁殖期や新規加入の調査をした。2014年12月から2015年11月までの12ヶ月間、月2回の大潮毎に採集を行った。その結果は幼若個体が春(4月~6月)と秋(9月~11月)に加入することが明らかになった。春生まれの個体は5ヶ月、秋生まれの個体は亜成体で越冬して9ヶ月で成熟した。オスメスとも成熟サイズは高水温の時期には小さく、低水温の時期には大きかった。メスの持つ卵数は体が小さいと少なくなってしまうが、高水温の時期に早く成熟することは、世代の数を増加させ繁殖機会を増やすことで、卵の数が減少するのを補償する効果を持つ可能性がある。オスのツノや尾肢の機能を調べるため、フジツボに似せたプラスチックの筒に定位させたオスに対して、メスまたはオスを訪問者として加え、行動を観察した。先に定位したオスは、訪問者がオスでもメスでも、尾肢を広げ、ツノを摩擦音とともに素早く振り下ろすなどの攻撃行動を取った。つまり、オスのツノや尾肢は、フジツボ殻への侵入者を叩く機能を持つ。先に定位したオスは、訪問者がメスのときは、オスのときよりも高い頻度で受け入れた。野外の個体では体長に対する尾肢の相対的長さは、メスでは一年間一定であったが、成体のオスでは、2回の繁殖期に増大した。繁殖期に尾肢が大きくなることで、メスをガードするのに有利になるという性選択が働いてきたことを示唆する。野外での配偶様式を観察するために231個のフジツボの空殻にすむ個体の構成を調べたところ、1個体のオスと2個体以上のメスがいる例が最も多く、この種が一夫多妻であることが強く示唆された。オスの体長やツノの長さ、尾肢の長さは、入っていたフジツボ殻の開口部の直径と強い相関を示した。これは、オスが体サイズや武器のサイズに合う入り口のフジツボを選ぶことを示唆する。オスと同居するメスの数は、オスの体長や武器のサイズでは予測できず、フジツボの底の直径により最もよく予測できた。つまり、オスの大きな体や武器は、メスによる「より好み」の対象ではなく、オス間におけるメスやフジツボ殻をめぐる競争で何らかの機能を持つと考えられる。以上のことから本種は年二回の繁殖期をもち、幼若個体は海藻や軟体動物の下などの</p>			

様々な場所に生息するが、成体は繁殖するためにフジツボ殻などに入り、ツノや尾肢などを武器とし、威嚇音を発することによってオス同士が闘争し、一夫多妻の配偶システムを形成していることが明らかになった。

(続紙 2)

(論文審査の結果の要旨)

海産の甲殻等脚類は世界で約 3,100 種が知られ、多様性が大変に高く、潮間帯や浅海の海藻や岩の割れ目に生息しバイオマスも高く、その生態系で重要な位置をしめる。しかしその生態学的、動物行動学的観点からの研究はほとんどない。等脚類のオスで、背中に大きな棘を持つ種、体の最後端部の付属肢である尾肢が大きく発達する種が多数知られるが、そのような性的二型の進化の要因は、殆ど研究されていない。日本の温帯域岩礁潮間帯に生息するシリケンウミセミは、オスの背中に大きな棘(ツノ)があり、尾肢は後ろに大きく広がる著しい性的二型を示す。そこで本研究では、本種を材料として生活史と行動を詳細に調査し、合わせて性的二型の進化的意義を考察している。申請者は、まず、ふ化した個体が成体に成熟するまでの形態変化を詳細に調べた。メスの育房内でふ化した幼生がコンマ幼生、マンカ幼生を経て幼若個体に変態し育房から出るまでの形態変化を、特に体節の増加と全体的な外見の変化に着目して記載した。これらは本種における初めての記載である。甲殻類の多くの種は「無限脱皮」といって生涯脱皮し続けるが、本種は「有限脱皮」の種で最終脱皮で顕著な性的二型が現れることを見いだした。次に申請者は、1年間に本種の 7,000 個体あまりの生息地を調べ、幼若個体は海藻や軟体動物の腹足の下、岩の割れ目などの様々な場所に見られるが、成熟するとフジツボの空殻やカイメンの出水孔の中などに棲むことを明らかにした。成長にともなって生息場所を変えることを、等脚類でこれだけの個体数を観察して調べた例はこれまで無い。また申請者は生活史の調査を行い、春に生まれ夏に繁殖する世代と、秋に生まれ越冬して次の春に繁殖する世代があることを見いだした。後者は前者に比べて成熟サイズが顕著に大きいことも見いだした。変温動物が低水温で育つ場合に、より大きくなるという Atkinson の「温度—サイズ則」の好例である。この法則は、生理的な制約の産物であり、自然淘汰の産物ではないとされてきたが、近年は反応基準を進化的に支える適応的意義を説明する数多くの仮説が提唱されている。ここで申請者は本種では、夏に短期間で繁殖することにより年 2 世代を実現する適応的意義があると考察していて、興味深い。本種は、フジツボの死殻などに成体オスが 1 個体、頭を下にして尾肢と尾節で穴を塞ぎ、その中に成熟メスを 1~数個体を囲うことが見られた。こうしたすみかに他の成体オスが来ると、先住オスは大きな音を発し尾肢と尾節による攻撃行動で排除すること、他のメスが来ると受け入れることを見いだした。小型甲殻類が、このようなハーレムを作り、発音と武器を使った攻撃行動のプロセスを撮影した初めての例である。申請者は、フジツボの中にある個体について、GLM モデル解析によって、オスではフジツボの殻口の大きさとそこに蓋をする役目をする尾肢のサイズに最も強い相関を見いだした。これはハーレムの防御に好都合であると考えられる。またオスと同居するメスの数は、オスの体長やツノのサイズとは関係なく、フジツボの底面の直径と強い相関があった。つまりオスの大きな体や武器はメスによる「より好み」の対象ではなかった。以上のように、申請者は綿密な野外調査、室内飼育とビデオ撮影による観察、GLM モデル解析によって、小型甲殻類を材料として、生活史と配偶様式の詳細を明らかにした。これらの成果は年 2 回の繁殖期をもつ生物の生活史の有り方と Atkinson の「温度—サイズ則」の理解に対する貢献、動物界に広く見られる性選択における性的二型の進化、一夫多妻型配偶様式のあり方、雌雄における資源利用の違い、などのいっそうの解明に貢献するものである。よって、本論文は博士(理学)の学位論文として価値あるものと認める。また、平成 31 年 1 月 8 日(火)に論文内容とそれに関連した口頭試問をおこなった結果、合格と認めた。