

ヒメイカで知る、“交接後”に注目した頭足類の繁殖の面白さ

東海大学海洋学部 佐藤 成祥 (Sato, Noriyoshi)

イカやタコが属する頭足類は多くの人を魅了する様々な特徴があります。無脊椎動物でありながら体重に対する脳の重量比率は爬虫類以上鳥類未満のレベルにあり、神経細胞の数は犬に匹敵するほど。ビンの蓋を開けたり、意地悪をする人の顔を覚えて水をかける等、実際に高い認知能力を示すエピソードには事欠きません。また、瞬時に体色を変化させて周りの環境に溶け込むカモフラージュ能力や、敵に襲われたときに吐き出す墨なども頭足類を代表する特徴の一つです。しかし、これらの特徴に負けず劣らず、彼らの繁殖生態もオリジナリティーに溢れており、実はとても魅力的な研究分野の一つなのです。

複雑な繁殖方法

頭足類の繁殖様式は「交接」と呼ばれる特殊なもので、雄が生殖器を雌の体内に挿入し、精子を注入する、いわゆる「交尾」とは異なります (Hanlon and Messenger, 2018)。精莖という名の精子が詰まったカプセルを、それを渡すために吸盤が消失するなどの特殊化が施された交接腕と呼ばれる特殊な腕を使って、リレーのボタンよろしく雌に受け渡します (図1)。精莖の先端から紐が伸びており、雌に受け渡される途中でこの紐がうまい具合に引っ張られ、パーティーのクラッカーみたいに中から精子塊と呼ばれる内袋が飛び出します。この袋はセメントポディーと呼ばれる接着剤の働きで雌の体にしっかりと付着されます。以上のような複雑な

過程を経て雌に受け渡された精子ですが、精子塊による精子の保管はあくまでも一時的なものであり、精子の旅はまだ終わりません。実はこの精子塊、先端に穴が開いており、精子が漏れ出るようになっています。漏れ出した精子は海水に触れると活性化し、雌の精子の貯蔵器官である貯精嚢に向けて泳ぎだします。たどり着いた精子は貯精嚢の分泌物によって不活性化され、長期的な貯蔵に至ります。再び精子が働くのは産卵の時です。水の排出に使われる漏斗を通して体外に運ばれた卵は、一度、雌が腕の中で抱えた後で、海草や岩肌などの基質に産み付けていきます。沿岸性イカ類の多くは貯精嚢が口の周りにあるため、卵を抱えるタイミングで、貯精嚢内にため込んだ精子を雌が自ら絞り出して卵にかけます。これはイカが体外受精である事を意味しています。精子を貯蔵する動物で体外受精という繁殖様式をとる動物はイカ以外ではほとんど知られていません。一方のタコ類では貯精嚢は輸卵管内部にあり、受精も体内で行われます。

交尾後に行われる雄選び

ダーウィンは自然選択によって生存に有利な形質が進化することを唱えました。しかし、この理論だけでは生存に不利に働くほど顕著な形質 (例えばクジャクの雄が持つ煌びやかな尾羽等) が維持されている事を説明できません。そこで、交尾相手を獲得するために有利に働く形質は、たとえ生存上のデメリットが

あろうと進化しようという性選択の概念を思いつきました。クワガタのようにライバルとの喧嘩に勝つための角や牙といった武器や、ウグイス等の鳥類が雌への求愛に使う歌やダンスは性選択による進化の賜物です。さて、ダーウィンの性選択から100年ほど経った1970年、性選択は交尾相手を獲得した後も終わらず、受精を巡る精子競争が起こっていることをパーカーが唱えました。さらに1983年に受精に使用する精子を交尾後に雌が選ぶ、密かな雌の配偶者選択 (以降、専門用語のCryptic Female Choiceを略したCFCと呼ぶ) の可能性をソーンヒルが唱え、1996年には多くの動物でこれが起こりうる事がエバーハードによって紹介されました。つまり、性選択は交尾後も形を変えて存在している事が徐々に分かってきたのです。しかし、盛んに研究が行われた精子競争に比べ、CFC研究の勢いはそれほどありませんでした。好みの精子を選ぶという過程は雌の体内で行われるため、実証が難しかったのです。

理想的なモデル生物、ヒメイカ

ヒメイカは日本全国のアマモ場に生息する世界最小のイカの仲間です。全長1.2cm程とその体の小ささが有名ですが、外套膜背部から粘着物質を分泌して、アマモの葉に付着することができることも他のイカには見られない特徴です (図2)。この二つの特徴のおかげで、家庭用のガラス水槽でもヒメイカを容易に



図1. 交接による精子移送



図2. 背部から分泌した粘着物質で、アマモに付着するヒメイカ

飼育する事ができます。アマモの代わりにプラスチックの棒でも水槽内に置いておけば、そこにくっついて休むので、体を壁にぶつけるたり、酸素を無駄に消費したりすることはありません。

さて、この飼育に容易なヒメイカですが、交尾後の性選択を研究する上でうってつけの動物であることが分かってきました。先に述べた交尾の際に、多くの種類では雄によって受け渡された精子塊は雌の腕の間や外套膜に隠れて見えなくなるのですが、ヒメイカの雄が雌の腕の付け根に受け渡す巨大な精子塊は我々の目にも直接確認ができるので、その本数を数えることによって雄の射精量を見積もることが可能です。さらに、交尾の後、雌はその伸びる口を使って、雄から渡された精子塊をついばみ、そのまま食べたり、あるいは漏斗から吐き出す水の勢いに任せて遠くに吹き飛ばしたりする事が分かってきました (Sato et al. 2013) (図3)。この精子塊排除行動は交尾後5分から30分の間に行われるため、排除された精子塊は中の精子のほとんどを雌の貯精囊へ移送させることができません。以上のことから、交尾を中断させることなく、雄が何本精莖を渡し、そのうち雌が何本

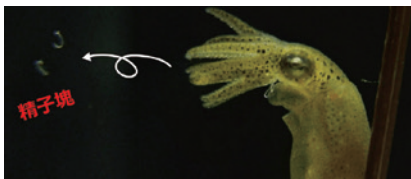


図3. 雌による精子塊排除の様子。白い塊は吹き飛ばされた精子塊

精子塊を捨てたのか直接観察することが可能なため、CFCの実証研究を行う上でとても優れた生物であると言えます。

そこで、水槽に雌雄を一匹ずつ導入して交尾をさせ、どのような特徴の雄と交尾した後に雌がより多く精子塊を排除するのかを記録したところ、渡した精莖の数は雄の体の大きさ、交尾時間の長さに応じて増加する一方、雌は体が大きい雄、交尾時間が短い雄と交尾した時に、より多くの精子塊を捨てていることが分かりました (図4)。最終的に雌の体に残された精子量は交尾当初に雄が射精した量とは異なり、CFCによって大きい雄の優先性は弱められ、交尾時間の長い雄はより優先性が強化されている事が確認されました。また、雌が生んだ稚仔のDNAを調べたところ、父性は貯蔵された精子量を反映する結果となりました (Sato et al. 2017)。CFCによって雌は交尾後に父性をコントロールしている事が明らかとなったわけです。

頭足類に広がる交尾後性選択

ヒメイカの精子塊排除の例だけでなく、他にも数々の交尾後の性選択を示す研究結果が頭足類で報告されています。例えば、カミナリイカというコウイカ類の一種では、雄が交尾の際、ライバルがすでに雌に渡した精子塊を掻き出して捨てる行動が観察されています (Wada et al. 2010)。ヤリイカでは、精子の受け渡し場所が雄によって異なり、雄間闘争で有利な大型個体が高い受精成功率の外殻膜内に精莖を受け渡すのに対し、小型雄は受精成功率が低い口の周辺にこっそり精莖

を受け渡すことが知られています (Iwata et al. 2015)。また、交尾後の性選択によるものは分かりませんが、ダイオウイカをはじめとした深海のイカでは、雌は精子の貯蔵器官を持たず、筋肉組織内に精子塊を一方的に埋め込みます (Norman et al. 1997)。このように多種多様な繁殖様式が頭足類で見られる原因は何なのでしょう。これを明らかにすることは頭足類だけにとどまらず、生物一般に通ずる繁殖戦略の進化を理解する上で重要なのです。

引用文献

- Hanlon, R.T., and J. B. Messenger. 2018. Cephalopod behaviour. Cambridge Univ. Press, Cambridge UK.
- Sato, N., T. Kasugai, and H. Munehara. 2013. Sperm transfer or spermatangia removal: postcopulatory behaviour of picking up spermatangium by female Japanese pygmy squid. *Mar. Biol.* 160: 553-561.
- Sato, N., M. Yoshida, and T. Kasugai. 2017. Impact of cryptic female choice on insemination success: larger sized and longer copulating male squid ejaculate more, but females influence insemination success by removing spermatangia. *Evolution* 71: 111-120.
- Wada, T., T. Takegaki, T. Mori, and Y. Natsukari. 2010. Sperm removal, ejaculation and their behavioural interaction in male cuttlefish in response to female mating history. *Anim. Behav.* 79: 613-619.
- Iwata, Y., Y. Sakurai, and P. Shaw. 2015. Dimorphic sperm-transfer strategies and alternative mating tactics in loliginid squid. *J. Mollus. Stud.* 81: 147-151.
- Norman, M.D., C.C. Lu. 1997. Sex in giant squid. *Nature* 389.6652: 683-684.

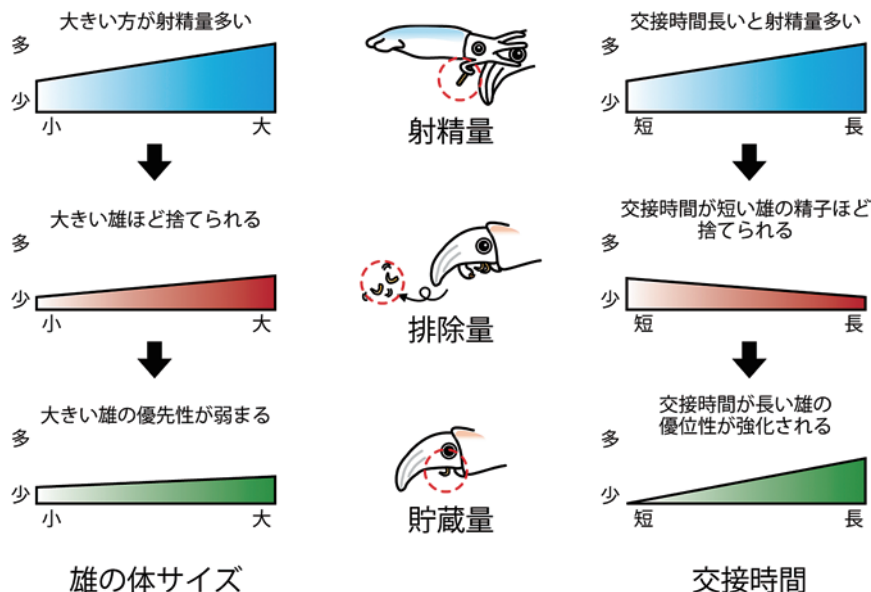


図4. 交尾後の雌の配偶者選択による射精量コントロールの模式図