

同時的雌雄同体キヌハダモドキ（ウミウシ）における性的共食いの適応的意義の解明

助成時：東京海洋大学大学院 海洋環境保全学専攻 博士前期課程 2年
現所属：いであ株式会社 国土環境研究所 生態解析部
小齋 圭太

緒言

性的共食いとは配偶時に起こる共食いのことを指し、これまで雄と雌に分かれている雌雄異体種（カマキリ・クモ類）にのみ知られてきた。通常は雌による雄の捕食であり、雄は以降の繁殖機会が望めない場合に、一種の代替戦略として捕食され、配偶相手の雌の産卵数の増加やその孵化率の向上によって、適応的意義を説明される。同時的雌雄同体のウミウシの一種、キヌハダモドキ *Gymnodoris citrina* では、配偶時もしくは配偶後に配偶相手を補食することが知られていたが、断片的な観察に限られていた。また、同時雌雄同体種では1個体がそれぞれ卵と精子の両方を有するため、精子交換後に相手を共食いすることは双方の適応度の低下を招く。本種の性的共食いの適応的意義を探るにあたっては、雌雄異体種における理論をそのまま当てはめることはできず、雌雄異体種とは全く異なった状況で進化したと考えられる。

①性的共食いの成立

・食性

キヌハダウミウシ属は種ごとに決まったウミウシのみを専食している。先行研究によって、本種は同属種とその卵塊を摂餌することが知られていたが、本研究においては、同種の卵塊は摂餌しなかった。また、他科のオカダウミウシを捕食することが新たに明らかとなった。同属他種の一部にも同属食、およびオカダウミウシ食の種がみられたが、配偶行動としては通常の交尾様式をとっており、共食い種はみられなかった（表1）。

表1. キヌハダウミウシ属の食性

	餌種			
	キヌハダモドキ	キヌハダモドキ 卵塊	同属他種	オカダウミウシ <i>Vayssierea felis</i>
キヌハダモドキ <i>G. citrina</i>	●	×	●	●
同属他種	×	×	●	●

・配偶行動

本種の未成熟個体は、同種どうしが接触すると逃避行動をとることがわかった。これは、未成熟時の共食いを回避する点で適応的であるといえる。しかし、稀に攻撃行動から共食いに至ることがあることが明らかとなった。その攻撃頻度は個体の成長につれて増加傾向にあり、性成熟が進むにつれて共食い行動が発達すると推察された。やがて成体になると逃避行動を示さなくなり、必ず攻撃行動を示した。同属種を含め、一般的なウミウシでは1個体が卵と精子の双方を有するため、交換した精子を用いて、どちらも産卵することができる。本種では観察した全ての例で、交尾と補食が同時進行し、一方の個体が必ず補食されていた。この成体時の共食いは性的共食いであると結論され、同時雌雄同体生物における性的共食いとして初の報告となる。

②性的共食いによる適応度効果

・産卵の有無・日数

交尾を観察した後に継続飼育をおこなった結果、多数例では産卵したが、一部では死亡する場合や、産卵しない場合が観察された。また、交尾から産卵までには数日を要していた。このように産卵が不確実であったり、長期間を要したりすると、産卵するまでに第三者個体に食われてしまう恐れがあり、喰われ損になるリスクがある。

・産卵数

共食いに勝利したとしても、増える分の卵を収容するには自身の体サイズも増大させる必要があるため、食べた相手の100%が卵に変換されることは考えにくい。このことから相手を食っても喰われても配偶相手の産卵数の増加には繋がらない。ウミウシ類の卵では、全てが受精することが通常であるのに対し、本種では受精率が著しく低く、全てが未受精卵である場合も観察された。

以上のように、食っても喰われても産卵数は増えないにもかかわらず、産卵が不確実で、死亡するリスクもあり、受精率が低いことから、本種にとって性的共食いがコストであると考えられる。これらのことは性的共食い時に、うまく精子交換ができていないか、内部生殖器官に要因がある可能性がある。

- ・内部生殖器系の解剖および組織切片

この低い受精率の要因を探るため、内部生殖器系の解剖および組織切片観察をおこなった。ウミウシでは、相手から受け取った精子を一時的に貯蔵する交尾嚢をもつ。その後、精子は受精嚢に移行する。共食いをしない同属他種では、どの種も交尾嚢と受精嚢を有していたのに対し、本種では交尾嚢は退化・消失していた。また、イロウミウシ科および同属他種では受精嚢の壁が筋肉質で厚い組織であるのに対し、本種の受精嚢は薄く脆くなっていた。多くのウミウシ類で受精嚢が筋肉質であることから、これらの機能面を考察すると、受精嚢が筋肉質であることは貯蔵していた他家精子を輸卵管へとポンプのように強く送り出し、効率的に受精させることに関与するのだと推測できる。しかし、本種のように筋肉質ではなく薄い壁であることは受け取った精子を効率よく受精させることができず、低い受精率を招いてしまうのではないかと考えられる。

③性的共食いの進化的背景

行動観察と、繁殖成功、生殖器系の形態観察の結果から、本種における性的共食いの進化経路を推察した。本種ではどの個体も同じ共食い戦略をとっており、捕食した方もされた方もその繁殖成功が上がっていないことから、**ESS (Evolutionary Stable Strategy; 進化的安定戦略)**に当てはまる可能性がある。ESS の場合には、相手の出方に応じて戦術をとる。したがって、すべての個体の適応度が最大になるわけではなく、他の戦略に負けさえしなければ進化しうるとされる。ESS の場合、ある戦術 A が有利となると、その戦術をとる個体が有利になり、その他の戦術 B をとる個体は淘汰されてしまうので、その戦術 A の有利さがなくなる。つまり ESS 戦略であれば細かな戦術自体も ESS となっていて、戦術に最適解はないと推測される。

一方で、性的共食いを行なう雌雄異体種（カマキリ・クモ）では最適戦略として説明される。最適戦略の場合、同種他個体の行動には左右されず、限られた生存環境や資源の中でいかに自身にとって最適であるかどうかで戦略は決定され、損になることは進化しない。カマキリやクモの例では追加的な配偶機会を望めない状況において、オスが一種の代替戦術としてメスに捕食されていると考えられる。最適戦略ではそのような共食いの勝敗に影響する要因を特定できる。そこで、本種の性的共食いの勝敗を統計解析した結果、本種の性的共食いにおいて有意な勝利条件（体サイズ、攻撃順など）はなかった。このことは共食い時における細かな戦術自体も ESS であり、相手の戦術に対応して戦術をとっていることを裏付けている。

本種の進化の出発点として、かつては同属種と同様に交尾後共食いをせずに両者が産卵をしていたはずである。そこへ出現した、配偶時に噛みついてくる突然変異個体（cheater）に対して、ただ喰われると損になってしまうため、やむを得ない対抗策として噛みつき返しをおこなったのだと考えられる。次第に全ての個体が cheater となった結果が、現在の交尾様式と推察される。本種の交接器の全長に対する長さは、共食いをしない同属種に比べると、有意に大きな割合を占めていた。産卵数の数式から、1 度の交尾については食っても食われても繁殖成功はほぼ同じであるが、勝った方には次回の繁殖機会を得るという大きな利点がある。そこで相手に喰われにくく、かつ相手を食いやすく、優位な姿勢をとれるように、巨大で運動性のある交接器を発達させたのだろう。本種の交尾嚢は消失し、受精嚢が筋肉質ではなくなっていたことから、交尾時の共食い成功を上げる適応（＝抵抗力の強い巨大交接器の発達）の代償として、内部生殖器系が脆弱化し受精率の低下を招いたと考えられる。

- ・この行動が維持される理由

全ての個体が cheater となると個体群としての繁殖率は低下する。雌雄異体種では複数の属に渡って少なくとも 30 種以上が性的共食い戦略を採用しているのに対し、約 70 種以上が知られるキヌハダウミウシ属の中でも共食いをするのは本種のみであることが、同時雌雄同体種では、共食い戦略が長続きしにくいことを示唆している。それにもかかわらず本種でこの行動が維持されているのはオカダウミウシという共通の餌資源を巡って競合する同属種に対して、ただちに噛みつき捕食する強い闘争力を有するためと推察された。