

## 小さい雄は成長するか？ —フジツボ類における矮雄の生活史戦略の数理解析モデル—

奈良女子大学 ○山口幸 (Sachi Yamaguchi)・尾崎有紀 (Yuki Ozaki)  
遊佐陽一 (Yoichi Yusa)・高橋智 (Satoshi Takahashi)  
Nara Women's University

フジツボ類は全世界の海域に分布する甲殻類である。性表現によって、(1) 全ての個体が雌雄同体みの種、(2) 雌雄同体に小さな雄が付く種、(3) 雌に小さな雄が付く種、の3つに分けられる (Darwin 1851)。フジツボ類の雄は、雌や雌雄同体に比べると体サイズが著しく小さいことから、矮雄 (わいゆう、dwarf male) と呼ばれている。(以下、雌および雌雄同体を大型個体とよぶ。) 矮雄の体サイズについては、さまざまな知見がある。浅海性の種の矮雄は、深海性の種の矮雄よりも体サイズが大きいことが知られている (Pilsbry 1908)。また、種によって、成長する矮雄と成長しない矮雄がある。

矮雄が大型個体に定着するときの体サイズは 0.5-2mm 程度で、種ごとに大差はない (Barnes 1989)。よって、定着後の矮雄の体サイズの違いは、成長率などの生活史の違いによるものだと考える。生活史変異の要因として、えさ環境と大型個体の性が考えられる。そこで本研究では、進化的に安定な生活史戦略を求めるモデルを作成し、2つの環境条件によってどのような矮雄の成長パターンが出現するかを理論的に明らかにする。

私たちは、資源最適分配スケジュールを決める生活史モデルを作成した。生物が成長と繁殖をおこなうには、資源が必要である。矮雄が資源を得る方法として、摂食と定着時に持っている初期資源の取りくずしを仮定する。初期資源を仮定したのは、一生成長しない矮雄もあり、そのような矮雄が精子生産をおこなうには、何らかの資源を定着時に持っているはずだと考えたからである。矮雄の生活史戦略は2つの要素からなる。1つは、資源を成長と繁殖へどのように分配するか (resource allocation) であり、繁殖への資源投資割合を  $u(t)$  とする。もう1つは、矮雄が定着時に持っている初期資源を単位時間あたりにどれくらい消費するかである。これを初期資源消費速度とよび、 $c(t)$  とする。

大型個体1個体に、矮雄が  $n$  匹定着していると仮定し、 $n$  匹の中の1個体に着目して資源分配を考える。成長と繁殖に分配するための資源は、初期資源消費速度  $c(t)$  と単位時間あたりの摂食量 (摂食率とよぶ)  $p(t)$  から得られるとする。

$$r(t) = c(t) + p(t) \quad (1)$$

$r(t)$  は矮雄が単位時間に使用する資源量とする。繁殖への投資割合  $u(t)$  を用いると、繁殖への投資資源量は  $u(t)r(t)$ 、成長への投資資源量は  $(1 - u(t))r(t)$  と表すことができる。成長への投資資源量が大きければ、体サイズ  $s(t)$  は大きくなることから、

$$\frac{ds}{dt} = (1 - u(t))r(t) \quad (2)$$

とする。ここで、 $s(t)$  は体積で考えるとする。初期資源消費速度  $c(t)$  については、 $c(t)$  が大きければ、矮雄が定着時に持っていた初期資源の残存量  $e(t)$  は少なくなるので、

$$\frac{de}{dt} = -c(t) \quad (3)$$

とする。単位時間あたりの摂食量 (摂食率)  $p(t)$  は体表面積に比例すると仮定し、

$$p(t) = \beta s^{2/3}(t) \quad (4)$$

とおく。ここで、 $\beta$  を摂食係数とよぶ。摂食係数  $\beta$  は、えさの豊富さを表すパラメータである。各時刻における着目した矮雄の繁殖成功度  $\phi(t)$  は、大型個体が生産する卵を、自分の精子でどれだけ受精させることができるかで定義する。

$$\phi(t) = F \times \frac{u(t)r(t)}{A(t) + \alpha} \quad (5)$$

ここで、 $F$  は大型個体が生産する卵の数であり、簡単のため時間に依存しない定数とする。 $A(t)$  は大型個体につく全矮雄の精子量とし、着目した矮雄の精子量も含むとする。 $\alpha$  は周囲の大型個体の精子量とする。 $\alpha$  については、大型個体が雌のときは  $\alpha$  が 0 であり、大型個体が雌雄同体のときは  $\alpha$  が正となる。 $\phi(t)$  を時刻 0 から寿命  $T$  まで積分したものが、矮雄の生涯繁殖成功度であり、これが最大になるような進化的に安定な生活史戦略 ( $u(t), c(t)$ ) を Pontryagin の最大原理を使って求める。大型個体 1 個体につく矮雄の数  $n$  は、2 個体とする。

まず、摂食係数  $\beta$  を変化させたときの矮雄の進化的に安定な生活史戦略 ( $u^*(t), c^*(t)$ ) を示す。今回示す結果は、大型個体の性が雌のとき ( $\alpha = 0$ ) である。浅海でえさが豊富な環境 ( $\beta = 1.00$ ) において矮雄は成長するが、えさが少なくなる ( $\beta = 0.30$ ) につれて矮雄の成長は鈍っていく (Fig. 1 (c))。えさがかなり少ない環境 ( $\beta = 0.05$ ) では、矮雄は全く成長をせず、繁殖のみをおこなう ( $u^*(t) = 1$ ) ことが分かった (Fig. 1 (a))。なぜなら、えさが少ない環境では成長にコストをかけるよりも、少ない摂食量で得られる資源を精子生産に投資したほうが、より多くの卵を受精させることができるからである。実際に、えさの少ない深海性のミョウガガイの雄は、体サイズが一生を通じてほぼ変化せず、精子を作ることにのみ専念していることが示唆されている (Ozaki unpublished data)。また、初期資源の消費の仕方については、えさが豊富な環境 ( $\beta = 1.00$ ) では若いうちに使い切るが、えさの環境が悪くなる ( $\beta = 0.30, 0.05$ ) につれて、一生をかけて大事に使うようになる (Fig. 1 (b))。大型個体の性が雌雄同体のとき ( $\alpha > 0$ ) でも同様の結果を得た。

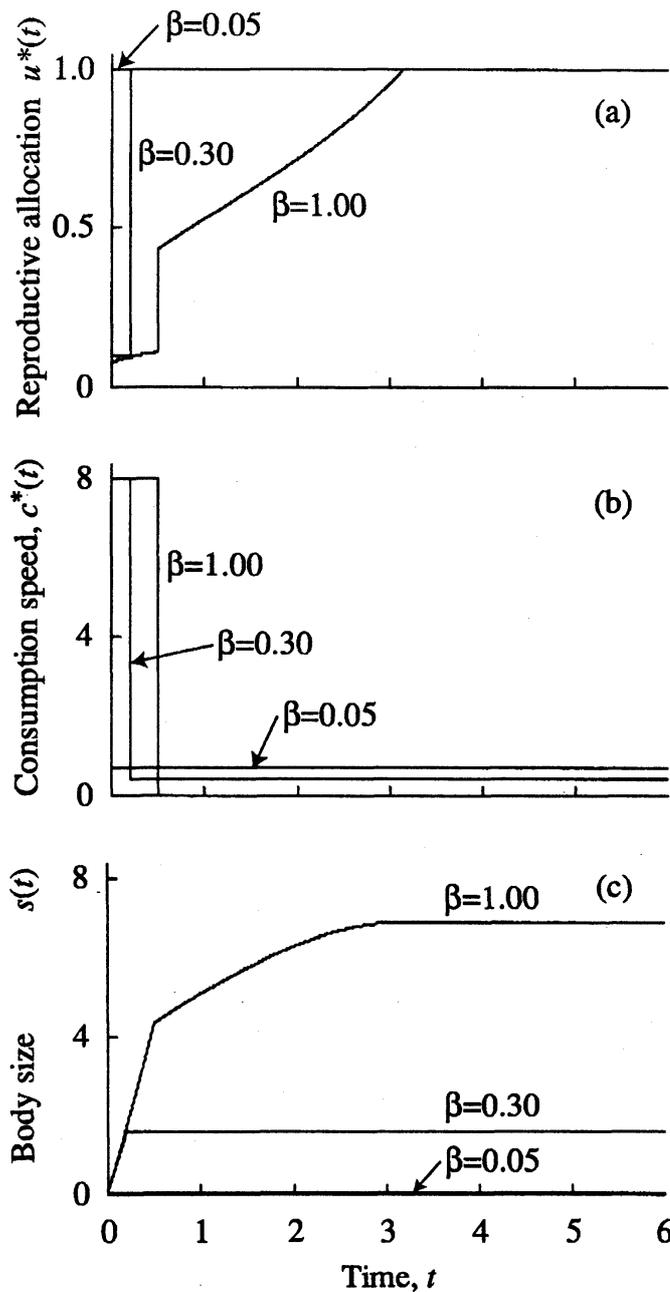


Fig. 1:  $\beta$ を変化させたときの矮雄の生活史戦略と体サイズ ( $\alpha = 0$ のとき)

次に大型個体の性（雌または雌雄同体）によって、矮雄の成長パターンがどのように変化するかを調べた。以下に示す結果は、摂食係数 $\beta$ が1.00のとき（えさ環境がよいとき）である。大型個体が雌の場合（ $\alpha = 0$ ）は、精子を供給するのは矮雄のみであるから、精子間競争は小さい。雌が卵を常に生産している状況では、矮雄は雌に定着したときから、成長しながら同時に精子生産もおこなう（Fig. 2 (a)）。これによって、矮雄は一生の間に多くの卵を受精させることができる。大型個体が雌雄同体のとき（ $\alpha = 10, 100$ ）は、矮雄にとって精子間競争は強くなる。なぜなら、矮雄が生産できる精子量は、大きな雌雄同体に比べると非常に少ないからである。矮雄が雌雄同体に対抗して、より多くの卵を受精させ

るには、より多くの精子を生産することが必要になる。そのために矮雄は体サイズを大きくする必要があるので、若齢のときは成長のみに専念し、十分に成長した後、精子生産にシフトする (Fig. 2 (a))。周囲の雌雄同体との精子間競争が強くなるほど (雌雄同体がたくさん精子を生産するほど)、矮雄は成長に専念する期間を長くして、より早く大きく成長するようになる。よって、最終的な矮雄の体サイズは、大型個体が雌雄同体である種の矮雄が、大型個体が雌である種の矮雄よりも大きくなることが分かった (Fig. 2 (c))。

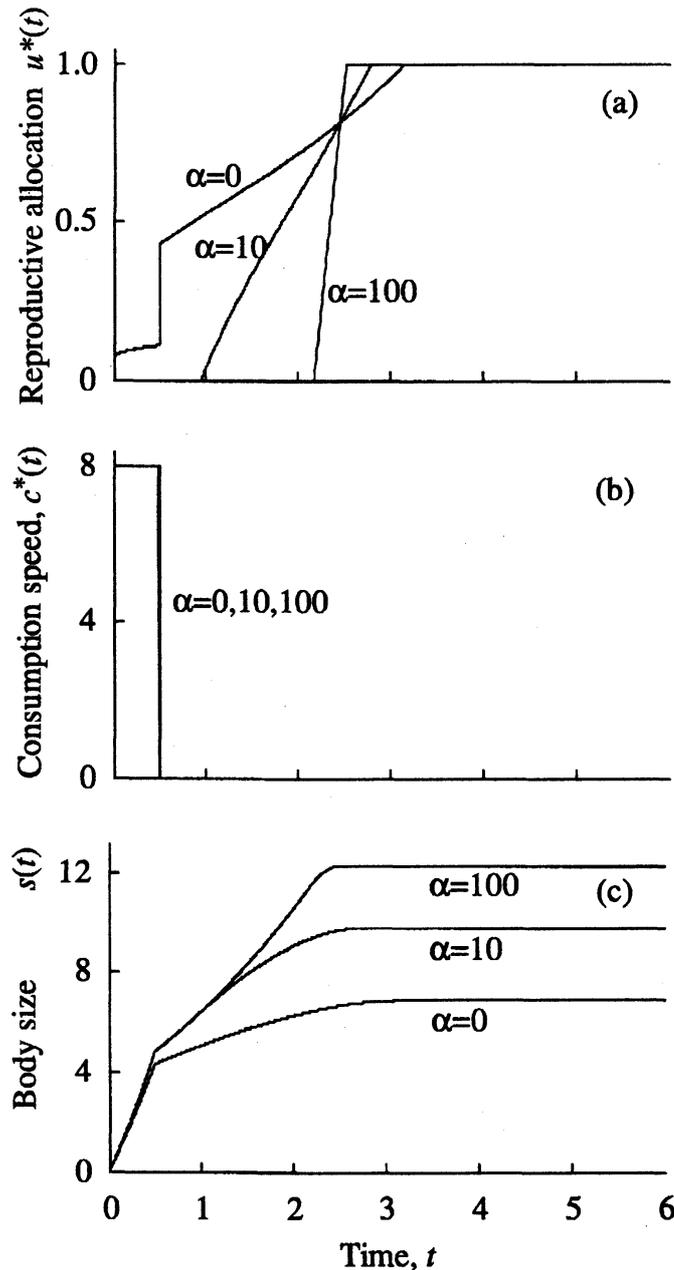


Fig. 2:  $\alpha$ を変化させたときの矮雄の生活史戦略と体サイズ ( $\beta = 1.00$  のとき)

以上の結果をまとめると、矮雄はえさの豊富な環境で成長することができ、そして大型個体が雌雄同体である種のほうが、雌である種よりも大きく成長することが明らかになっ

た (Fig. 1 (c), Fig. 2 (c))。また、初期資源の使い方は、大型個体の性には依存せず、えさが豊富な環境では若いうちに使い切り、えさが貧しい環境では一生をかけて大事に使うことがわかった (Fig. 1 (b), Fig. 2 (b))。このことはフジツボ類の実際の生態をよく説明している。