

氏 名 澤田 紘太

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 1853 号

学位授与の日付 平成28年3月24日

学位授与の要件 先導科学研究科 生命共生体進化学専攻
学位規則第6条第1項該当

学位論文題目 Evolutionary ecology of complex sexual systems in marine
animals

論文審査委員 主 査 教授 長谷川 真理子
講師 沓掛 展之
教授 佐々木 顕
教授 遊佐 陽一 奈良女子大学

論文内容の要旨
Summary of thesis contents

Marine animals are not only diverse taxonomically, but also represent ecological diversity different from terrestrial ones, in many aspects which evolutionary ecologists are interested in. In this thesis, I focus on the evolutionary ecology of sexual systems among marine animals.

Sexual system is a distribution of male and female functions within a population or a species. I studied more complex systems than simple systems like dioecy, simultaneous hermaphroditism, protogyny and protandry. Here, complex systems are defined as mixtures of more than one simple systems, for example, androdioecy (the coexistence of gonochoristic males and hermaphrodites), gynodioecy (females and hermaphrodites), trioecy (males, females and hermaphrodites) and bi-directional sex change (the combination of protandry and protogyny) They offer unique opportunities to study sexual system evolution. Since it is widely accepted that the evolution of sexual systems is primarily affected by mating systems, I hypothesized that different sexuality within a complex sexual system can be explained by spatiotemporal fluctuation of mating systems. The broad aim of this thesis is to test this hypothesis. I studied androdioecy of barnacles and bi-directional sex change in fishes as case studies to gain insight into the evolution of sexual systems in general.

Barnacles have diverse sexual systems, including hermaphroditism, androdioecy and dioecy. I collected crab-symbiotic barnacles *Octolasmis unguisiformis*, in Okinawa and Amami, and examined their sexual system using histological observations. As a result, conspecific-attached individuals were dwarf males, while crab-attached individuals were simultaneous hermaphrodites. Thus the species is androdioecious. I also demonstrated the difference of life history between dwarf males and hermaphrodites, by comparing the size at maturation. The existence of dwarf males in this species supported a theoretical prediction that small mating groups favor dwarf males, since the mating group size (the number of hermaphrodites per host) in this species is small and up to 4. Then I statistically tested the contribution of neighboring individuals to fertilization and the correlation between sex ratio and mating group size. While the presence of dwarf males significantly increased the possibility of brooding by hermaphrodites, the presence of other matured hermaphrodites did not. The male function of hermaphrodites should be examined more. I found no significant correlation between mating group size and the frequency of dwarf males. These results may indicate that different factors affect within- and cross-species patterns of barnacle sexuality. A comprehensive approach incorporating both patterns, as well as detailed works on larval settlement behavior and the mechanism of sex determination, is strongly required.

Bi-directional sex change in fishes, or reversed sex change in basically protogynous species, is induced by the cohabitation of multiple males. The subordinate males usually change sex into females. Since most of them are polygynous, subordinate males may benefit from dispersal to keep being dominant, rather than sex change. I studied why and when subordinate males prefer sex change over dispersal. I constructed a theoretical model of decision making and predicted that low density and risk of dispersal favor sex change, supporting the previous hypotheses. It is also predicted that sex change is more favorable for smaller males, under realistic assumptions. The possibility of unified framework to understand both hermaphroditic and gonochoristic animal societies were discussed.

I conducted a long-term (3 years) field survey on a bi-directionally sex changing goby *Trimma caesiura* in Okinawa, and demonstrated bi-directional sex change based on morphological observations. A large fluctuation of population density and sex ratio was also observed, suggesting that temporal low density caused by fluctuation promotes sex change. However, the rarity of observed despite drastic fluctuation indicates the presence of alternative tactics, other than sex change, to adopt the change of social conditions. Although sex-specific growth rate was proposed as a key factor in the evolution of bi-directional sex change in other species of gobies, I found no significant difference of growth rate between the sexes, calling for the need to examine the growth pattern in other hermaphroditic gobies.

In summary my studies generally supported the effect of mating systems on sexual system evolution. However, I found that other factors such as life history (growth and maturation), dispersal (larval and adult) and social dominance are also important to understand the evolution of diverse sexual systems. I integrated different approaches, that is, histology, specimen-based comparison, theoretical modeling and long-term field survey, demonstrating the potential of such integration to study sexual systems in marine animals with limited available information.

(別紙様式 3)
(Separate Form 3)

博士論文の審査結果の要旨

Summary of the results of the doctoral thesis screening

学位申請者（澤田紘太氏）は、海洋生物にみられる性システムの多様性を対象に、性配分(sex allocation)理論からの諸予測を検証した。研究対象は、矮雄を有するフジツボ類と、双方向性転換をする魚類である。これらの動物は、雌雄異体と雌雄同体が組み合わさった、もしくは異時的な雌雄同体であるという複雑な性システムを持つ。

博士論文は六章から成る。第一章では、性システムの多様性、適応的意義、進化的理解の重要性を簡潔に総説している。第二章では、フジツボの一種 *Octolasmis unguisiformis* を対象に、矮雄の存在を組織解剖学的に証明した。本成果は *Invertebrate Biology* に筆頭著者として掲載されている（博士論文に含むことは共著者が承諾済み）。第三章では、配偶集団に含まれる交尾相手の数 (MGS: mating group size) が小さい場合、矮雄の割合が高いであろうという理論モデルからの予測を、*O. unguisiformis* にて検証した。その結果は予測を支持しないものであった。予測が支持されなかった理由として、性決定のメカニズムという至近要因と分散様式の影響を詳細に検討した。この研究は、MGSに関する予測を定量的に検証した数少ない研究のひとつであり、カニという小さなホストに付着するためにMGSを推定しやすいという対象種の特性をうまく活かしたのものである。

第四章では、双方向性転換する魚類における劣位雄個体の意思決定を数理モデルによって検証した。体サイズの大きな雄が群に移入してきた場合、これまで最大であった雄個体は性転換して雌になるか、群れから分散して雄として繁殖するか、ふたつの行動選択肢をもつ。これまでの野外実証研究では、これら二要因が双方向性転換の生起を予測することが提唱されてきたが、二要因の相互作用、および相対的重要性は明らかになっていなかった。本章では、動的プログラミングを用いた数理モデルによって、この二要因を統一的に扱う枠組みを提唱した。その結果、分散と性転換の切り替えが起きる体サイズの閾値が存在し、先述の二要因によって、これまでに報告されている双方向性転換の報告を説明することが可能になった。第四章に関連する第五章では、双方向性転換の観察をベニハゼ *Trimma caesiura* で行った。3年にわたる断続的調査の結果、本種における双方向性転換を発見した。くわえて、個体群の人口学的構成が年と季節によって大きく変動することを発見した。この変動を前章で提示した数理モデルからの予測との整合性を議論し、双方向性転換が進化する条件を再考察した。

このように、申請者の研究は、海洋生物における多様な性システムを適応進化の観点から分析し、組織解剖、野外調査、数理モデルという手法を組み合わせたオリジナリティーの高いものである。博士論文のなかでは、研究対象であるフジツボと

(別紙様式 3)

(Separate Form 3)

魚という研究対象にとどまらず、性配分に関する一般性の高い議論が展開されており、申請者が幅広い知識と論理思考力を有していることが分かる。論文は英語で記されており、表現力・英語能力も十分であると判断できる。これらの点から、審査委員会は全員一致で博士（理学）に値すると判定した。