

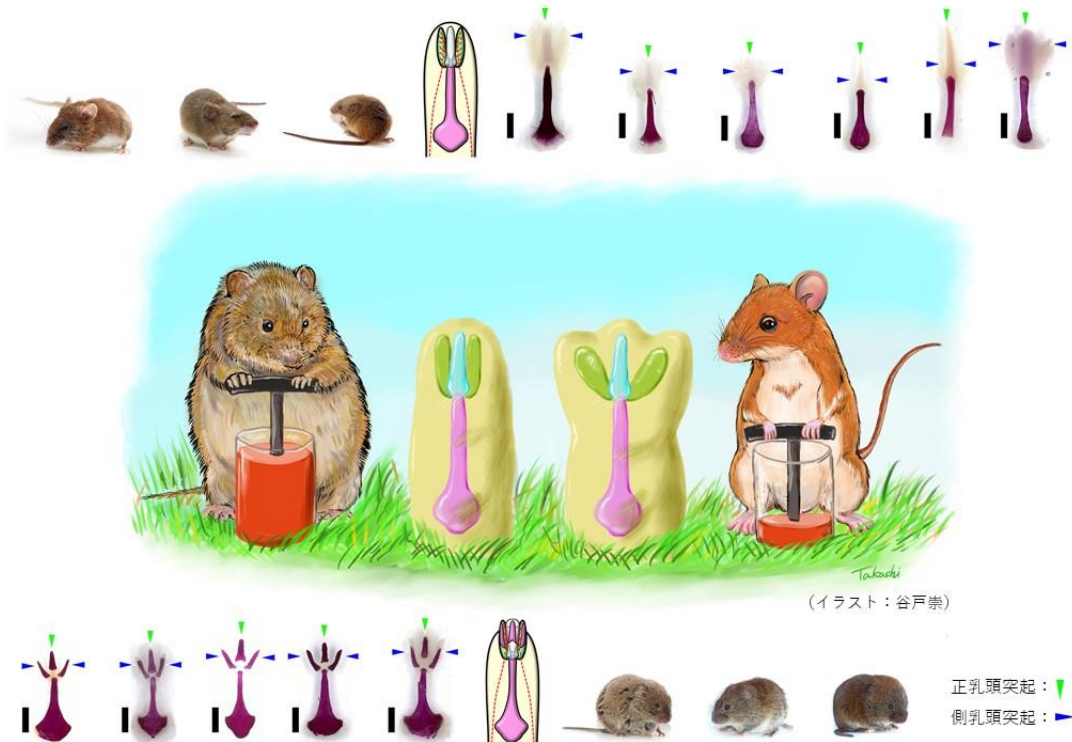
日本産ネズミ類の雄交尾器の多様性

—形態の多様性とその機能的意義を解明—

概要

京都大学大学院 理学研究科 谷戸崇 博士課程学生（日本学術振興会特別研究員 DC1）と京都大学総合博物館 本川雅治 教授は、日本産ネズミ類の雄交尾器の比較形態学的研究を行い、種間の形態の多様性と、遠位部にある側乳頭突起の可動の仕組みとその機能的意義を明らかにしました。ネズミ類の雄交尾器の多様性は、種分化につながる生殖隔離に大きく関係することから、分類学などで重要な形質とされてきました。これまでは、骨要素である陰茎骨に限った例が多かったですが、今回私たちはその周辺組織も含め雄交尾器全体に着目して研究しました。

今回調査した日本産ネズミ類 11 種すべてで雄交尾器である陰茎の内部には陰茎骨体が認められ、さらに遠位部に正乳頭突起と 2 つの側乳頭突起からなる三叉構造がありました。それぞれの発達程度は種によって大きく異なり、雄交尾器形態の多様性が生じていることが明らかになりました。また、組織学的な解析から側乳頭突起が交尾時に外側に可動し、陰茎遠位部の膨張に貢献することが示唆されました。本研究成果はこれまで注目されなかった陰茎遠位部の形態が種によって多様であり、ネズミ類の陰茎の膨張様式に機能的意義をもつことを初めて示すものです。雄交尾器の繁殖戦略における役割について新たな知見につながることも期待されます。本成果は、2021 年 6 月 21 日に国際学術誌「Mammal Study」にオンラインで先行公開されました。



1. 背景

動物に見られる多様な形態のうち、きれいな模様をしたクジャクの尾羽や、いくつにも枝分かれしたシカの角などは繁殖戦略が大きく関係しています。雄交尾器である陰茎の形態も、異なる繁殖戦略への適応や性選択が反映された結果、高い多様性が生じたと考えられています。これまで、雄交尾器の形態は、配偶システム（一夫一妻制・一夫多妻制・乱婚制）の違いと関連して種間で比較されてきました。哺乳類の陰茎の表面は、交尾時に雌の膣と直接接する部位であり、多くの分類群でフックやトゲ、乳頭突起などを備える場合も見られ多様な形態が確認されています。また、哺乳類の齧歯目、翼手目、食肉目および霊長目それぞれの殆どの種と、真無盲腸目、アフリカトガリネズミ目および兎形目それぞれの一部の種では陰茎内に陰茎骨（baculum）と呼ばれる骨があります。陰茎骨は陰茎の支持組織として機能しており、その形態は最も多様な骨と評されるほど多様性に富んでいます。これまで、陰茎骨を種分類の表徴形質として記載してきた研究は多くありましたが、雄交尾器の機能形態に関する研究はあまりありません。また、日本産ネズミ類の雄交尾器の研究は1940年頃に調べられて以来ほとんど研究されてきませんでした。そこで、私たちは日本産ネズミ類も雄交尾器形態の多様性に着目して研究を行いました。

2. 研究手法・成果

本研究はネズミ上科の雄交尾器の多様性を理解するために、日本産ネズミ科ネズミ亜科6種とキヌゲネズミ科ミズハタネズミ亜科5種の計11種を外部および内部形態の両方を解剖学的に比較した初めての研究です。ネズミ亜科のアカネズミ *Apodemus speciosus* とミズハタネズミ亜科のタイリクヤチネズミ *Craseomys rufocanus* の雄交尾器を、組織切片を用いて組織学的に調べ、三叉構造の可動の仕組みとその機能的意義についても考察しました。

今回調査した7属11種すべてで陰茎骨体（stalk）が認められ、その遠位部には正乳頭突起（medial bacular mound）と2つの側乳頭突起（lateral bacular mounds）からなる三叉構造が共通して存在していました（図1）。ネズミ亜科のオキナワハツカネズミ *Mus caroli* では初めて側乳頭突起の存在が確認されました。ハツカネズミ *Mus musculus*、オキナワハツカネズミ、カヤネズミ *Micromys minutus* では正乳頭突起は発達しており陰茎遠位部に突出していました。一方、側乳頭突起は小さくなっていました。今回調べたネズミ亜科すべての種で正乳頭突起は軟骨で、側乳頭突起は海綿体で占められた軟組織で構成されていました。しかし、*Rattus* 属では正乳頭突起が骨化することが知られており、本研究で用いたドブネズミ *Rattus norvegicus* はまだ幼体であるため、正乳頭突起が骨化せずに軟骨として存在していると考えられました。また、ネズミ亜科の正乳頭突起と側乳頭突起、尿道突起（urethral process）および背乳頭突起（dorsal papilla）の大きさや形に明らかな種間差が確認されました。これらの陰茎遠位部における形態の違いは、属特有の繁殖戦略と関係している可能性が示唆されました。一方、ミズハタネズミ亜科では今回調べたすべての種において、正乳頭突起と側乳頭突起の骨化が確認されました。また、ヒメヤチネズミ *Myodes rutilus* の側乳頭突起にある指状突起（distal segments）の遠位部が広がった形態をしていました。これまで、正乳頭突起と側乳頭突起からなる三叉構造が確認されているのはネズミ科とキヌゲネズミ科だけであり、それ以外の科では三叉構造の存在は知られていません。ネズミ科やキヌゲネズミ科から進化的に離れたメクラネズミ科では正乳頭突起と側乳頭突起に似た構造が確認されています。もし、これらが三叉構造と相同であれば、その獲得はネズミ上科の進化の早い段階で生じたこととなります。今後メクラネズミ科での雄交尾器の組織学的研究が必要です。

ネズミ亜科のアカネズミとミズハタネズミ亜科のタイリクヤチネズミの組織学的観察から、いずれの種においても、側乳頭突起に血液を溜める空間である海綿体洞（cavernous space）とそこに血液を送る血管が確認

されました。また、側乳頭突起は陰茎骨体の遠位部末端に近接していました。このことから、血液が陰茎海綿体を通して、側乳頭突起の海綿体洞に溜まることで、側乳頭突起が膨張し、陰茎骨体と側乳頭突起の結合部を支点として外側に可動すると考えられます（図2）。この可動の仕組みによって、陰茎遠位部の断面積を効率的に増加させることが出来ると考えられます。これらの組織の周辺には筋組織は確認されなかったため、側乳頭突起の可動に筋肉は関与しておらず、血流のみによるものと考えられます。このように、本研究は初めて、側乳頭突起の具体的な動きの仕組みを明らかにしました。背乳頭突起は、アカネズミでは小さい一方、タイリクヤチネズミでは側乳頭突起と同程度に大きく海綿体洞も発達しており、2種で大きさが著しく異なっていました。この結果から、タイリクヤチネズミでは背乳頭突起も、その海綿体洞に流入した血液によって、陰茎遠位部の断面積増加に寄与していると考えられました。以上のことから、ネズミ亜科では側乳頭突起、ミズハタネズミ亜科では側乳頭突起と背乳頭突起における海綿体への血流が陰茎の膨張に重要であり、両者にみられる違いは、三叉構造の骨化パターンとの関連が示唆されました。

3. 波及効果、今後の予定

本研究ではネズミ類の雄交尾器の多様性について、比較形態学的研究を行い、遠位部にある側乳頭突起の可動の仕組みとその機能的意義を明らかにしました。繁殖戦略が多様であるネズミ類において、陰茎遠位部にある三叉構造の多様性を明らかにし、その機能的な重要性を初めて示した研究です。ハツカネズミやカヤネズミでは正乳頭突起が発達し、一方、側乳頭突起は小さいことが確認されました。このような小さい側乳頭突起の可動性やその仕組みについても、組織学的な観察により明らかにすることを目指して現在研究を進めています。これまではネズミ科とキヌゲネズミ科でしか雄交尾器形態が詳しく研究されていないために、三叉構造がネズミ類の中でどの程度保有された形質であるかはまだ明らかになっていません。メクラネズミ科をはじめとするその他の齧歯目において組織学的手法を用いた詳細な比較形態学的研究が行われることで、これまで知られていなかった雄交尾器の進化が明らかになることが期待されます。

4. 研究プロジェクトについて

本研究は JSPS 科研費 JP20J20295、JP18H03602、京都大学野生動物研究センター共同研究の助成を受けたものです。

<研究者のコメント>

陰茎骨という骨をご存じですか？ヒトにはない骨なので、知らない人も多いかもしれません。このような形態の多様性や機能を明らかにするには、骨だけでなくその周辺の組織についても詳しく調べる必要があります。今回の三叉構造は骨化をしていない種も多く骨だけを見ても、その可動性には気づけません。しかし、このような三叉構造の違いこそさまざまな配偶システムをもつネズミ類にとって、交尾時に重要な役割を果たし、多様に進化してきたと考えられます。陰茎骨という1つの骨だけでも、いろいろな視点から調べてみると面白いロマンがたくさん詰まっています。

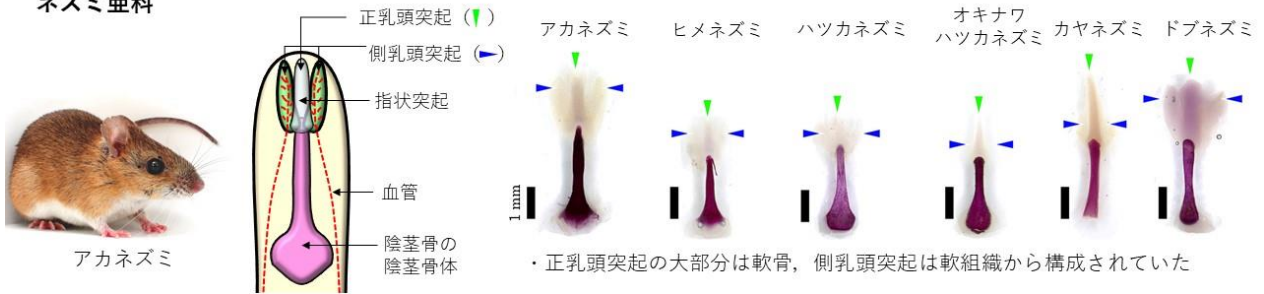
<論文タイトルと著者>

タイトル：Comparative morphology of the male genitalia of Japanese Muroidea species

（日本産ネズミ上科の雄交尾器における比較形態学的研究）

著者：Takashi O. Yato、Masaharu Motokawa

<参考図表>
ネズミ亜科



ミズハタネズミ亜科

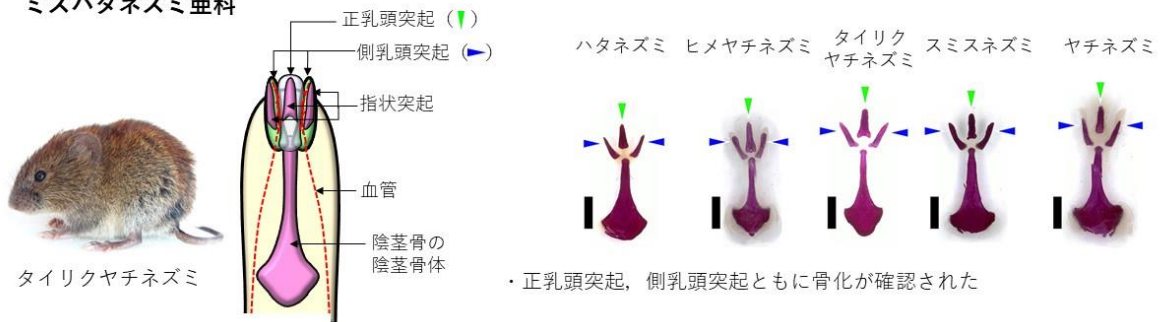


図1：ネズミ亜科とミズハタネズミ亜科の陰茎の構造 (Yato and Motokawa, 2021 より改変)

図2：側乳頭突起の可動メカニズムのモデル (Yato and Motokawa, 2021 より改変)

