

研 究 報 告 書

「性的二型の進化と生息環境に関する基本原理の解明」

研究期間：平成19年10月～平成23年3月

研究者：富樫 辰也

1. 研究のねらい

地球上の様々な生息環境で幅広い生物群に形態的(例、雄の鹿に見られる大型の角)、行動的(例、鳥類の雄が行う求愛ダンス)な雌雄の違いが見られる。これらの性的二型の進化は、性淘汰によって説明することができる。性淘汰が起きるメカニズムは個々の生物において様々な説明がなされているが、その背景には小型で多数生産される精子による大型で少数しか生産できない卵をめぐる競争がある(精子競争)。さまざまな性的二型はこれに勝つために進化してきたと考えることができる。したがって、性的二型が進化する根本的な原因は、雌雄の間に見られる配偶子のサイズの違いとそれに伴って生じる配偶子生産数の非対称性にある。そこで本研究課題では、おもに配偶子サイズの進化機構について焦点を当てて研究を展開し、海産緑色藻類をモデルとして、これまでの理論を検証するとともに、多様な配偶システムが生まれたメカニズムを理解することによって、雌雄の違いが進化する究極の理由を解明することをねらった。

2. 研究成果

(1)海産緑色藻類の配偶システムと繁殖戦略

広く食用にも用いられるヒトエグサ(*Monostoroma*)、アオノリ(*Enteromorpha*)をはじめとする多くの海産緑藻類は、遊泳能力を持つ異なる性の2つの配偶子を海中に放出し、それらが接合することによって有性生殖を行っている。精子と卵による極端な異型配偶である卵配偶を行っている他の多くの生物グループと違い、海産緑藻類には現生種のなかに同型配偶から顕著な異型配偶まで多様な配偶システムを見られることがわかった。特に特徴的なのは、両性で配偶子のサイズが異なる同型配偶を行う種が見られることである。これには2つのタイプがある。ひとつは、多くの理論研究でもっとも原始的だとされてきた小型の配偶子どうしの同型配偶である。もうひとつは、より大きなサイズの配偶子どうしの同型配偶である。これまでに行われてきた多くの理論研究で進化的に極めて不安定だとされてきたわずかな異型配偶を行う種も多く見られた。顕著な異型配偶を行う種もあった。

これらのさまざまな配偶システムと雌雄の配偶子の同時放出システムなどの繁殖戦略は、それぞれ配偶子が示す特異的な行動ならびに、生息場所の環境と密接な関係を持っていた(図1)。大型の配偶子どうしの同型配偶、ならびにわずかな異型配偶を行う種は、眼点と光受容器官から成る走光性器官を持っており、海中に放出されると直ちに正の走光性を示して、海面直下の2次元平面に集合して効率的な接合を行う。これらの種はいずれも潮間帯上部に生息する。配偶子の放出は、配偶子嚢から光照射条件下でのみ分泌される配偶子の放出を促進する物質によってコントロールされている。海面までの距離が最も近い昼間の大潮の干潮時に水位の低下によってこの物質の濃度が高まることによって雌雄の配偶子は同時に放出される。これは走光性を利用するのに最も都合のよいシステムである。雌性配偶子が走光性器官を有しているにも拘わらず雄性配偶子が小型で走光性器官を有していない種では、性フェロモンによって雄性配偶子は雌性配偶子に誘導される(世界で初めての海産緑藻における性フェロモンの発見)。海面までの距離が遠い深い場所に生息する種では雌雄の配偶子にはともに走光性器官が見られない。このような場所では、潮汐リズムと連動した配偶子の雌雄同時放出システムが使えないため、光刺激による配偶子放出システムが使われている。これらの結果から、雌雄の配偶子の接合効率は、海産緑藻の繁殖戦略を理解するうえで重要な要因となっていることが示唆された。また、この研究の過程で、次項以降に示す理論研究を行うために必要な多くの実験データも蓄積することができた。

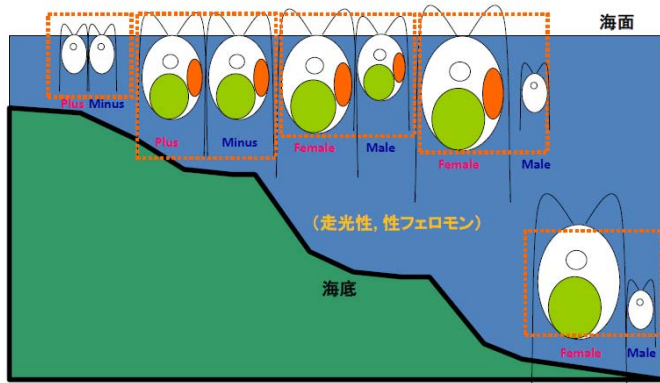


図1 海産緑藻の配偶システムと生息場所

(2) 接合子形成モデルの構築

これまで行われてきた配偶子の異型性の進化に関する多くの理論研究においては、単に生産数が少ないほうの配偶子(雌性配偶子)はすべて接合すると考えるなど、接合子の形成過程の十分なモデル化はなされてこなかった。また、モデル化に必要な実験データも乏しく、実験的な根拠が薄弱な仮定に基づいた信頼性に乏しいモデルも見られた。これらは誤った結論に達する危険性を孕んでいた。

本研究者はこれまでの海産緑藻を対象とした研究において、前項に示したように接合子形成効率の重要性を明らかにするとともに、接合子形成過程をモデル化するために必要な実験データの蓄積を進めてきた。配偶子はサイズが小さいため、レイノルズ数(粘性力に対する慣性力の比率)は極めて小さく、その運動は粘性力によって支配される。従って、潮流や乱流の影響は限定的である。計測した配偶子のサイズと遊泳速度のデータは、配偶子はサイズに関わらず一定の推進力を有する傾向にあることを示していた。これは、遊泳速度が小型の配偶子では速く、逆に大型の配偶子では遅くなることを意味している。また、配偶子生産に投資されている資源の量は雌雄で異なっていなかった。従って、小型の配偶子は多く生産することができるが、大型の配偶子は少数しか生産することができない(サイズ・ナンバートレードオフの関係)。さらに、雌雄の配偶子は、基本的にお互いの配偶子の行動に影響を及ぼすことはなかった。

これらのことを用いると、接合子の形成過程は、配偶子を球形と近似して、3次元空間における粒子の衝突頻度の計算方法を参考にした微分方程式によって記述することができる。このモデルを用いて、実際の生物を用いて行うことができない理論的な実験を行った。その結果、いくつかの興味深いことがわかった。第一に、接合子形成までに長い時間が与えられる場合には、形成される接合子のサイズが同じでも、同型配偶の方が異型配偶よりも多くの接合子を形成することができる。

第二に、配偶子生産に投資することができる資源が少ない場合には、同様に形成される接合子のサイズが同じでも、異型配偶の方が同型配偶よりも多くの接合子を形成することができる。第三に、同型配偶でも、性が存在する場合には、存在しない場合に比べて最大で2倍近いコストが発生し得ることがわかった。これらの結果は、海産緑藻に見られる配偶システムと生息場所(特に水深)との関係をよく説明することができた(図2)。

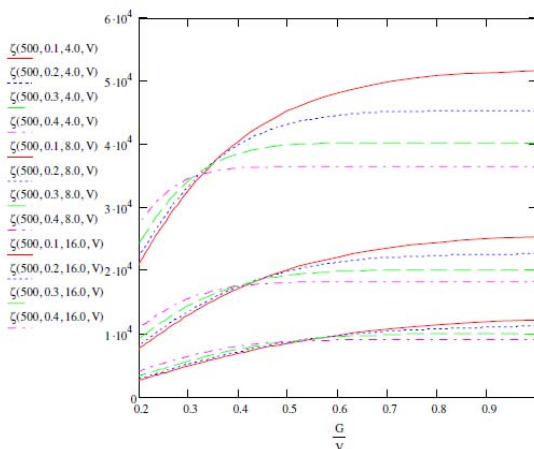


図2 単位空間あたり配偶子資源(横軸)と形成される接合子数(縦軸)。G: 配偶子資源;

V空間の広さ

(3) 配偶子サイズの進化機構に対する理論的アプローチ

海産緑色藻類に見られる多様な配偶子システムの進化を説明するために個体ベースの進化動態モデルを構築した。これまでに蓄積した実験データに基づいて生活史の各ステージをモデルに組み込んだ。第一に、配偶子は、雌雄で同一量の資源を同調的に分割しながら形成されるとした。このため、配偶子のサイズは離散的になる。第二に、接合子の形成過程では前項(2)で得られた研究成果を活用した。第三に、形成された接合子の生き残りやすさは、死亡率がサイズに依存することを考慮に入れた。このモデルを使って、マイクロチューションによって生じた突然変異体が侵入してきた場合の集団の安定性をもとに配偶子サイズの進化の方向性を議論した。

その結果、配偶子サイズについての細胞分裂の回数を1回変化させる突然変異がランダムに起こる場合、原始的な同型配偶から、3つの進化の方向性が見られた：1) 小型の配偶子どうしの同型配偶(CSS)；2) より大きな配偶子どうしの同型配偶(CSSかつESS)；3) 大きな雌性配偶子とできるだけ小さな雄性配偶子からなる異型配偶(CSS)。わずかな異型配偶は、走光性器官が必要とされる場合に雄性配偶子が小型化できないことで説明された。これら3つの進化の方向性は、同一の環境パラメーターのもとで見られた。より大型の雌性配偶子は、より厳しい環境下で進化することがわかった。理論的に示されたこれらの安定な戦略は、すべて海産緑色藻類で実際に見られる配偶システムであった。環境との関連性についてもこの研究結果でよく説明することができた。

これらの結果は、Parker, Baker and Smithの理論の考え方の枠内で海産緑藻の配偶システムが多様化に向かうプロセスを説明できることを示している。近年、より大きな配偶子どうしの同型配偶を行う海産緑藻でも細胞内小器官の片親遺伝が証明された。このことは、細胞内小器官の片親遺伝を行うための手段として、雄性配偶子を小型化する必要はないことを意味している。本研究による研究結果は、むしろ細胞内小器官の片親遺伝による雄性配偶子の資源価値の低下が結果として小型化を引き起こすことを示した。

3. 今後の展開

本研究課題を通して行った理論研究で重要性が明確になったにも関わらず実験による裏付けが乏しい2つの重要な課題を、海産緑色藻類がもつ有利な性質を利用して実験によって定量的に解明していきたいと考えている：1) 雄性配偶子が有する資源が接合子の適応度に寄与する割合；2) 接合子(受精卵)のサイズとその適応度の関係。これによって、本研究分野における理論研究と実験研究の間に残された重要なギャップを埋めることを目指す。

4. 自己評価

今後の実験によって検証可能な基盤となる理論的研究を行うことができた。さきがけ研究期間中に、総括ならびにアドバイザーの先生方の助言を得ながら、それまでうまく説明できなかった海産緑色藻類に見られる配偶子サイズの多様性の進化機構と環境要因との関係について、自らの実験データを活用しながら数理モデルを構築することによって納得のいく説明に到達するという目標を掲げていたが、これについて概ね出来たのではないかと考えている。また、海産緑色藻類をモデルにすることによって、これまでに示されてきたおもな理論的枠組みをどのようにとらえたらよいのかについても理解を深めることができた。さらに、これまでの研究成果を英国のケンブリッジ大学出版会より著書として出版することができた。これによって、本研究分野の重要性と発展の可能性を本研究者が中心となって世界に示すことができたと考えている。

5. 研究総括の見解

海産緑色藻類が多様な配偶システムをもっていることに着目し、性的二型の進化と生息環境に関する理論構築を行うというユニークな研究課題に取り組んだ。自ら蓄積した配偶システムと生息環境の実験観察データを活用しながら、接合子形成モデルを構築し、それをを用いて

配偶子サイズの進化機構に関する理論を提唱した。この成果は海外の研究者にも認められ、本人が筆頭編集者となってこの分野を集大成した著書がケンブリッジ大学出版会から発刊される運びになったことは特筆される。

6. 主要な研究成果リスト

(1) 論文(原著論文)発表

1. <u>Togashi, T.</u> , P.A. Cox and J.L. Bartelt. 2007. Underwater fertilization dynamics of marine green algae. <i>Mathematical Biosciences</i> 209 : 205–221.
2. <u>Togashi, T.</u> , T. Miyazaki, J. Yoshimura, K. Yudate and P.A. Cox. 2007. Using carbonized refuse derived fuel to restore seaweed forests: A potential conservation technique. <i>Applied Ecology and Environmental Research</i> 5(1) : 19–26.
3. <u>Togashi, T.</u> and P. A. Cox. 2008. Equal sex ratios of a marine green alga, <i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C. Agardh. <i>Journal of Integrative Plant Biology</i> 50(6) : 648–652 (顕微鏡写真が表紙に掲載された。)
4. <u>Togashi, T.</u> , M. Nagisa, T. Miyazaki, J. Yoshimura, K. Tainaka, J.L. Bartelt and P.A. Cox. 2008. Effects of gamete behavior and density on fertilization success in marine green algae: insights from three-dimensional numerical simulations. <i>Aquatic Ecology</i> 42 : 355–362.
5. <u>Togashi, T.</u> , Y. Sakisaka, T. Miyazaki, M. Nagisa, N. Nakagiri, J. Yoshimura, K. Tainaka, P.A. Cox and J.L. Bartelt. 2009. Evolution of gamete size in primitive taxa without mating types. <i>Population Ecology</i> 51 : 83–88.
6. Nakagiri N., Y. Sakisaka, <u>T. Togashi</u> , S. Morita and K. Tainaka. 2010. Effects of habitat destruction in model ecosystems: parity law depending on species richness. <i>Ecological Informatics</i> 5 : 241–247.

(2) 特許出願

研究期間累積件数: 0 件

(3) その他(主要な学会発表、受賞、著作物等)

学会発表・招待講演

1. 富樫辰也、宮崎龍雄 配偶子の行動と異型性の進化 第10回日本進化学会大会、2008年8月22日—8月24日、東京大学駒場キャンパス
2. 富樫辰也、宮崎龍雄 水面下の受精動態と異型配偶子の進化 第19回日本数理生物学会大会、2009年9月9日—9月11日、東京大学駒場キャンパス
3. 富樫辰也 G-COEセミナー“Beyond the Origin: 精子と卵のサイズ進化”グローバルCOEプログラム「免疫システム統御治療学の国際教育研究拠点」(千葉大学医学部)

著作

Togashi T., Bartelt JL Evolution of anisogamy and related phenomena in marine green algae. in *The Evolution of Anisogamy: A Fundamental Phenomenon Underlying Sexual Selection*, eds Togashi T, Cox PA (Cambridge University Press, Cambridge) (in press)