

令和 3 年 5 月 20 日現在

機関番号：12501

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2020

課題番号：16H04839

研究課題名(和文) 緑藻に新たに発見した生活史経路に着目して性差の起源を探る

研究課題名(英文) The origin of differences between two sexes in green algae focusing on life histories

研究代表者

富樫 辰也 (Togashi, Tatsuya)

千葉大学・海洋バイオシステム研究センター・教授

研究者番号：70345007

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：ヒトエグサ属の海産緑藻を使った研究によって、配偶子には孢子体に単為発生するものが多くあるほか、配偶体に単為発生するものもあることがわかった。孢子体に単為発生する配偶体に単為発生するかの割合の違いは配偶子のサイズに依存しないことがわかった。一方で、孢子体もしくは配偶体に単為発生して生き延びることが出来る確率は雌雄ともに大きな配偶子ほど高くなることがわかった。単為発生率を組み込んだ数理モデルを用いた理論解析によって、接合子形成率が低い場合には、大きな配偶子同士の同型配偶が安定であることが示唆された。実際に野外調査と培養実験によってもこれを支持する結果が得られた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

多くの真核生物において雄と雌の間に形態的・行動的な違いの進化が広く見られる。異型配偶はその最も根本的な要因となっている。それは、小さくてたくさん生産される精子が、大きくて少ししか生産できない卵をめぐって競争するためである。これが性淘汰を引き起こし、この競争を有利にする形質が選択される。このため、配偶子に異型性が進化する機構を解明することは二つの性がなぜ違うのかを理解することに繋がる学術的のみならず社会的にも重要な意義がある。本研究では、単為発生をはじめとする配偶子から始まる多様な生活史経路の存在が異型配偶の進化において果たしている役割の主要な部分について解明することが出来た。

研究成果の概要(英文)：We found that gametes of a marine green alga, *Monostroma angicava*, have two parthenogenetic pathways (i.e., developing into either a parthenosporophyte or parthenogametophyte) in both sexes. The probability that a gamete develops into either a parthenosporophyte or parthenogametophyte did not depend on its size. However, the parthenogenetic gamete survival through developing into either a parthenosporophyte or parthenogametophyte positively depended on gamete size. Our theoretical study on the evolution of anisogamy in which we took gamete parthenogenesis into account suggests that large isogamy would be evolutionarily stable if unfused gametes can develop parthenogenetically. Our field study and culture experiments supported this theoretical prediction.

研究分野：進化生態学

キーワード：異型配偶 性淘汰 海産緑藻

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

異型配偶、すなわち雌雄の配偶子の間に見られるサイズの違いは、多くの真核生物に広く見られる両性間の形態的・行動的な違いを進化させる原動力となる。小型で多数生産される精子は、大型で少数しか生産できない卵をめぐる競争する。これが性淘汰を引き起こし、この競争を有利にする形質が選択される(Darwin 1871)。このため、配偶子の異型性が進化する理由を説明することによって、性差の起源を理解するうえで根底にある問題を解決することが出来る。

異型配偶は、雌雄の間で配偶子のサイズが異なる同型配偶から進化してきたと考えられている。これまでにその進化機構を説明する主要な理論的枠組みが3つ提案されてきた：

Parker, Baker & Smith's (PBS) theory: 相反する二つの淘汰圧(効率的な接合、雌雄の配偶子の接合によって形成される接合子の発生に必要な資源の確保)によって配偶子サイズが決まる (Parker, Baker & Smith 1972)。

Sperm limitation theory: 精子不足の状態を解消するためにターゲットとなる卵のサイズを大きくする (Levitan 1996 Nature)。

Nuclear-Cytoplasmic conflict theory: 細胞内小器官の利己的な振る舞いや細胞内寄生者の伝播を防ぐために、ミトコンドリアをはじめとする細胞内小器官を片親遺伝させるための手段として、雄性配偶子を極端に小型化させる (Cosmides & Tooby 1981)。

これに対して、アオサ藻綱の海産緑藻類では、上記の理論的枠組みに関連してそれぞれ以下のことがわかっていた：

(1) Parker, Baker & Smith's (PBS) theory: 現生のアオサ藻綱海産緑藻類に見られる多様な配偶システムは、配偶子ならびに接合子のサイズとその適応度の関係に依存することが示された (Togashi et al. 2012 PNAS)。

(2) Sperm limitation hypothesis: 配偶子には走光性と走化性(性フェロモン)の組み合わせからなる接合効率を高めるための仕組みがあることがわかってきた (Togashi et al. 1997, 1999)。その過程で、研究代表者(富樫)らは、海産緑藻類において世界で初めて、性フェロモンを発見した(Togashi et al. 1998)。

(3) Nuclear-Cytoplasmic conflict hypothesis: 同型配偶においても一方の性の配偶子由来の細胞内小器官を早い段階で排除し、細胞内小器官を片親遺伝させるシステムが確立していることがわかった (Kagami et al. 2008)。

すなわち、これまでにアオサ藻綱の海産緑藻類における配偶子サイズの進化機構を考えるうえで主要な理論的枠組みは、PBS theoryであることが浮き彫りになっていた。

2. 研究の目的

異型配偶の進化に関するこれまでの研究では、接合しなかった配偶子そのまま死亡数すると考えられてきたが、藻類をはじめとする生物では接合しなかった配偶子は、必ずしも死亡せず単為発生するものがあることが知られている。また、ヒトエグサを使った我々のこれまでの研究によって、接合子が単細胞の孢子体に発生するばかりでなく、多細胞体になるものもあることがわかっている。本研究では、これまで考慮されてこなかったこれらの生活史経路がPBS theoryの枠組みに与える影響を定量化しながら、異型配偶の進化を考えることを目的とした。

3. 研究の方法

(1) ヒトエグサ属の海産緑藻を用いて、配偶子囊のサイズのばらつきと配偶子形成過程における減数分裂を伴わない同調的な等割細胞分裂の結果生じる遺伝的に異なる様々なサイズの雌雄の配偶子を得る。

(2) (1) で得られた配偶子を組み合わせることでそれぞれの系列で遺伝的には同じで様々なサイズのみが異なる接合子の系列を作る。

(3) 孢子体もしくは配偶体に発生する配偶子ならびに接合子の割合と配偶子ならびに接合子のサイズの関係それぞれ調べる。成長した孢子体は遊走子形成を誘導し、放出された遊走子から発生する次世代の配偶体(適応度)を計数する。

(4) (1) から(3)の過程から得られる知見を基にして、PBS theory の枠組みを用いた数理モデルによる配偶子サイズ進化の過程の検証を行う。

(5) (4) の理論研究によって、予測される配偶システムを持つ種が実際に存在するかについて野外調査と培養実験によって調べる。

4. 研究成果

(1) 形成された配偶子には孢子体に単為発生するものが多くあるほか、配偶体に単為発生するものもあることがわかった。この現象を詳しく調べた結果、遺伝的に異ならずサイズも等しい同じ配偶子囊内に生産される配偶子の間においても単為発生運命(i.e., 孢子体に単為発生するか、配偶体に単為発生するか)の違いが生じることがわかった。また、孢子体に単為発生するか配偶体に単為発生するかの割合の違いは配偶子のサイズに依存しないことがわかった。これらの結果から、単為発生運命の違いはエピジェネティックなメカニズムによって制御されていることが示唆された。一方で、孢子体もしくは配偶体に単為発生して生き延びることが出来る確率は雌雄ともに大きな配偶子ほど高くなることがわかった。

(2) 接合子についても、遺伝的に異なる同一の親配偶体の組み合わせによって形成された接合子の中に単細胞の孢子体に発生するものがあるほか、多細胞体に発生するものもあることがわかった。この多細胞体が接合しなかった配偶子が多細胞体を我々が雌雄それぞれを次世代シークエンスすることによって開発に成功した性特異的遺伝マーカーを使って詳しく調べたところ、雌雄それぞれに特異的な遺伝子配列を両方有しており接合子から発生した単細胞の孢子体と同じ複相世代であり確かに接合子から発生したものであることがわかった。これらの結果から接合子の発生運命(i.e., 孢子体に発生するか、多細胞体に発生するか)の違いもエピジェネティックなメカニズムによって制御されていることが示唆された。

(3) これまでのモデルにはなかったサイズが大きな配偶子ほど高い確率で単為発生することが出来るということを組み込んで理論解析を行った結果、厳しい環境で接合子形成率が低くなると大きな配偶子同士の同型配偶が安定な戦略になることが示された。

(4) (3) で示された理論研究を元にして、野外調査と培養実験を行った結果、沖縄本島中部

で採集したタンポヤリがこの条件によく合った大きな配偶子同士の同型配偶子接合をおこなっていることがわかり（図1）、理論的な予測が実際の緑藻においてよく支持された。タンポヤリはこれまで配偶子が単為発生しないとされていたが、本研究によって本種が生産する同型配偶子の両方の接合型において単為発生を行うことが初めて確認できた。



図1 野外調査によって採集された海産緑藻タンポヤリから放出された異なる接合型の同型配偶子によって形成された接合子。サイズがほとんど異なる配偶子同士が接合していることがわかる。同型配偶を行う他の海産緑藻類とは異なって、緑藻にとっては必ずしも良い環境とは言えない比較的深い水深で採集された。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計20件（うち査読付論文 20件／うち国際共著 6件／うちオープンアクセス 12件）

1. 著者名 Jussi Lehtonen, Yusuke Horinouchi, Tatsuya Togashi and Geoff A. Parker	4. 巻 in press
2. 論文標題 Evolution of anisogamy in organisms with parthenogenetic gametes	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The American Naturalist	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1086/715185	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Tatsuya Togashi, Yusuke Horinouchi and Geoff A. Parker	4. 巻 8
2. 論文標題 A comparative test of the gamete dynamics theory for the evolution of anisogamy in Bryopsidales green algae	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Royal Society Open Science	6. 最初と最後の頁 201611
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rsos.201611	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Yusuke Horinouchi and Tatsuya Togashi	4. 巻 57
2. 論文標題 Identification of genomic differences between the sexes and sex-specific molecular markers in <i>Monostroma angicava</i> (Ultraphyceae)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Phycology	6. 最初と最後の頁 447-453
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jpy.13128-20-177	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Yusuke Horinouchi, Akihiro Dozono, Atsuko Tanaka and Tatsuya Togashi	4. 巻 33
2. 論文標題 Asexual reproduction of the marine green alga <i>Struvea okamurae</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Marine Biosystems Research	6. 最初と最後の頁 2-7
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yusuke Horinouchi and Tatsuya Togashi	4. 巻 60
2. 論文標題 Characteristics of mitosis in the gametophyte cells of the marine green alga <i>Monostroma angicava</i> .	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Botanical Studies	6. 最初と最後の頁 8
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s40529-019-0256-z	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Muhammad Almaududi Pulungan, Shota Suzuki, Maica Krizna Areja Gavina, Jerrold M. Tubay, Hiromu Ito, Momoka Nii, Genki Ichinose, Takuya Okabe, Atsushi Ishida, Masae Shiyomi, Tatsuya Togashi, JinYoshimura and Satoru Morita.	4. 巻 9
2. 論文標題 Grazing enhances species diversity in grassland communities.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 11201
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-019-47635-1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Kazuto Yoshida, Yusuke Horinouchi, Masami Watanabe and Tatsuya Togashi	4. 巻 85
2. 論文標題 Estimation of the genome sizes of males and females in the marine green alga <i>Monostroma angicava</i> using flow cytometry.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Cytologia	6. 最初と最後の頁 169-175
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1508/cytologia.85.169	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Maica Krizna A. Gavina, Takeru Tahara, Kei-ichi Tainaka, Hiromu Ito, Satoru Morita, Genki Ichinose, Takuya Okabe, Tatsuya Togashi, Takashi Nagatani, and Jin Yoshimura.	4. 巻 8
2. 論文標題 Multi-species coexistence in Lotka-Volterra competitive systems with crowding effects.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 1198
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-017-19044-9	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Yusuke Horinouchi and Tatsuya Togashi.	4. 巻 31
2. 論文標題 Within-clutch variability in gamete size arises from the size variation in gametangia in the marine green alga <i>Monostroma angicava</i> .	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Reproduction	6. 最初と最後の頁 193-200
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00497-018-0323-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Takeru Tahara, Maica Krizna Areja Gavina, Takenori Kawano, Jerrold M. Tubay, Jomar F. Rabajante, Hiromu Ito, Satoru Morita, Genki Ichinose, Takuya Okabe, Tatsuya Togashi, Kei-ichi Tainaka, Akira Shimizu, Takashi Nagatani and Jin Yoshimura.	4. 巻 8
2. 論文標題 Asymptotic stability of a modified Lotka-Volterra model with small immigrations.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 7029
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-018-25436-2	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Horinouchi, Y., Yamaguchi, M., Chibana, H. and Togashi, T.	4. 巻 55
2. 論文標題 Nuclear behavior and roles indicate that <i>Codiolum</i> phase is a sporophyte in <i>Monostroma angicava</i> (Ultrichales, Ulvophyceae)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Phycology	6. 最初と最後の頁 534-542
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jpy.12841	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Gavina Maica Krizna A., Tahara Takeru, Tainaka Kei-ichi, Ito Hiromu, Morita Satoru, Ichinose Genki, Okabe Takuya, Togashi Tatsuya, Nagatani Takashi, Yoshimura Jin	4. 巻 8
2. 論文標題 Multi-species coexistence in Lotka-Volterra competitive systems with crowding effects	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 1198
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-017-19044-9	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Horinouchi Yusuke, Togashi Tatsuya	4. 巻 31
2. 論文標題 Within-clutch variability in gamete size arises from the size variation in gametangia in the marine green alga <i>Monostroma angicava</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Reproduction	6. 最初と最後の頁 193-200
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00497-018-0323-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Hasegawa Eisuke, Mizumoto Nobuaki, Kobayashi Kazuya, Dobata Shigeto, Yoshimura Jin, Watanabe Saori, Murakami Yuuka, Matsuura Kenji	4. 巻 7
2. 論文標題 Nature of collective decision-making by simple yes/no decision units	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 14436
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-017-14626-z	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Yasui Yukio, Yoshimura Jin	4. 巻 437
2. 論文標題 Bet-hedging against male-caused reproductive failures may explain ubiquitous cuckoldry in female birds	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Theoretical Biology	6. 最初と最後の頁 214-221
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jtbi.2017.10.029	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 杉井優太郎、富樫辰也	4. 巻 30
2. 論文標題 北海道小樽市の忍路湾に生育するハネモ属海産緑藻1種の分類学的位置付けについて	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 海洋バイオシステム研究	6. 最初と最後の頁 2-11
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Daisuke Uka, Takuma Sakamoto, Jin Yoshimura, Kikuo Iwabuchi	4. 巻 6
2. 論文標題 Sexual complementarity between host humoral toxicity and soldier caste in a polyembryonic wasp.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 29336
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/srep29336	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Hisanori Harayama, Atsushi Ishida and Jin Yoshimura	4. 巻 3
2. 論文標題 Overwintering evergreen oaks reverse typical relationships between leaf traits in a species spectrum.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Royal Society Open Science	6. 最初と最後の頁 160276
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rsos.160276	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Hiromu Ito, Yuki Katsumata, Eisuke Hasegawa, and Jin Yoshimura	4. 巻 11
2. 論文標題 What is true halving in the payoff matrix of game theory?	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 PLoS ONE	6. 最初と最後の頁 159670
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0159670	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Saori Watanabe, Taiga Murakami, Jin Yoshimura and Eisuke Hasegawa	4. 巻 2
2. 論文標題 Color polymorphism in an aphid is maintained by attending ants.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Science Advances	6. 最初と最後の頁 e1600606
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/sciadv.1600606	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

〔学会発表〕 計9件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 堀之内祐介、大槻久、富樫辰也
2. 発表標題 緑藻で発見した接合子の発生切り替えが生活環の進化に果たす役割
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 富樫辰也
2. 発表標題 雄と雌はなぜ違うのか？ 海産緑藻の配偶システムの進化に見る偶然と必然
3. 学会等名 Mini-Symposium of Ecology and Evolution (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 吉田航登、堀之内祐介、富樫辰也
2. 発表標題 緑藻エゾヒトエグサのオルガネラは両親から遺伝するか？
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Horinouchi, Y. and T. Togashi
2. 発表標題 Equal size cell divisions during gametogenesis in the marine green alga, <i>Monostroma angicava</i>
3. 学会等名 8th East Asian Federation of Ecological Societies International Congress (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 吉田航登、堀之内祐介、富樫辰也
2. 発表標題 海産緑藻エゾヒトエグサのオルガネラ遺伝パターン
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 堀之内祐介、吉田航登、富樫辰也
2. 発表標題 緑藻の配偶子サイズのばらつきは配偶子嚢サイズのばらつきから生じる
3. 学会等名 第65回日本生態学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 堀之内祐介、茂呂竜太郎、若菜雄、富樫辰也
2. 発表標題 海産緑藻の生活環における隠れた種内多型の発見
3. 学会等名 第64回日本生態学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 勝又雄基、上原隆司、一ノ瀬元喜、伊東啓、吉村仁、泰中啓一
2. 発表標題 格子気体モデルによるアユの最適放流方策
3. 学会等名 第15回情報科学技術フォーラム
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 岡部拓也, 吉村仁
2. 発表標題 クラゲの触手の最適ハッシュ配列
3. 学会等名 日本物理学会2016年秋季大会
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	吉村 仁 (Yoshimura Jin) (10291957)	長崎大学・熱帯医学研究所・客員教授 (17301)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
英国	University of Liverpool			
オーストラリア	University of Sydney			