

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 25 日現在

機関番号：12501

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25291097

研究課題名(和文) 非対称な性の進化：緑藻の生活史制御実験と理論による異型配偶の進化機構解明

研究課題名(英文) Evolution of asymmetric sexes: an empirical approach to the evolution of anisogamy using a green alga

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) 13,700,000円

研究成果の概要(和文)：異型配偶は、精子競争を通して性淘汰を引き起こす。このため、異型配偶の進化機構の解明は性的二型が進化する理由を理解するために最も根本的なアプローチとなる。本研究では、ある種の緑藻が有する性質に着目し、未だ実験的な裏付けが得られていない2つの問題に初めて直接的な実験による知見を得た：1) 雄性配偶子の資源が接合子の適応度の向上に果たす役割；2) 接合子のサイズと適応度の関係。

研究成果の概要(英文)：Anisogamy (mating system where gamete size is different between the two sexes) causes sexual selection through sperm competition. Therefore, answering questions on the mechanisms of the evolution of anisogamy is the most fundamental approach to understand the evolution of sexual dimorphism in morphology and behavior. In this research, we obtained the first empirical supports to the two important theoretical assumptions on 1) the role of male gametic resources to improve the fitness of a zygote and 2) the relationship between zygote size and its fitness, by focusing on several useful traits of a green alga.

研究分野：進化生態学

キーワード：異型配偶 性淘汰 精子競争

## 1. 研究開始当初の背景

両性の間に見られる配偶子のサイズの違い(異型配偶)は、生物に形態的・行動的な性的二型を進化させる。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)。従って、異型配偶の進化機構の解明は、非対称な性が進化した理由を理解するために欠かせない。

異型配偶は、同型配偶(両性が同じサイズの配偶子)から進化してきたと考えられている。その進化機構については、おもに理論的なアプローチで研究が進められてきた。これまで提案された理論的枠組みとして以下が挙げられる。

- (1) Parker, Baker & Smith's theory : 効率的な接合と、接合子の発生に必要な資源の確保という相反する二つの淘汰圧によって配偶子サイズが決まると考える理論(Parker, Baker & Smith 1972)。研究代表者(富樫)らによって、アオサ藻綱の海産緑色藻類に見られる多様な配偶システムの進化は、接合子のサイズと適応度の関係式に依存することが明らかにされている(Togashi et al. 2012)。
- (2) Sperm limitation hypothesis : ウニなどの生物で確認されている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が大きくなると考える理論(Levitan 1993)。これに対して、研究代表者(富樫)らは、これまでに、緑藻の配偶子に走光性と走化性(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を発見した(Togashi & Bartelt 2011 for review)。
- (3) Nuclear-Cytoplasmic conflict hypothesis : 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するという理論(Cosmides

& Tooby 1981)。緑藻類では、同型配偶においても一方の配偶子由来の細胞内小器官を早い段階で排除し、それを片親遺伝させるシステムが確立していることが実験によって示されている(Kagami et al. 2008)。

これらのことを背景として、我々は、「接合後の早い段階で接合子から排除されてしまう雄性配偶子から接合子に持ち込まれるミトコンドリアなどの資源は、接合子の適応度の向上にあまり役に立たないのではないか?」、「大きな接合子は本当に高い適応度を有しているのだろうか?」という点に疑問を持って本研究を着想した。

## 2. 研究の目的

本研究では、主に以下の2つの項目について実験による知見を得ることを目的とした。

- (1) 雄性配偶子由来の資源の役割 : 雌雄の配偶子のサイズと、接合子・雌雄単為発生からなるそれぞれの胞子体から生まれる次世代の配偶体の数を比較し、特に、雄性配偶子由来の資源が接合子の適応度への寄与を求める。
- (2) 接合子のサイズとその適応度の関係 : 配偶子形成過程に見られる細胞分裂回数に基づきを利用して、サイズの異なる接合子を作り、胞子体から生まれる次世代の配偶体の数をもとにして接合子のサイズと適応度の関係を求める。

## 3. 研究の方法

本研究で掲げた目的を達成することは多くの生物において極めて困難である。そのおもな理由は、以下の3点にある。

- (1) 雌雄の配偶子が接合せずに発生(単為発生)することができないため、雌雄の配偶子が有する資源がそれぞれ接合子の適応度にどれだけ寄与するかを分けることができない。
- (2) 雌雄の配偶子のサイズが固定され、サイズの異なる接合子を実験的に作ることができない。

(3) 次世代の子供の数が多過ぎるもしくは次世代が得られるのまでに時間が掛り過ぎるなどの理由で、事実上適応度を測定することができない。

これに対して、我々は、次に挙げるヒトエグサ(*Monostroma*)属の海産緑藻が持つユニークな特性に着目して、これらの問題を解決することができると考えた：雌雄の配偶子がわずかな異型配偶で、ともに単為発生する。；配偶子の形成過程の細胞分裂回数に雌雄ともにばらつきがある。；胞子体が全実性で微視的である(図1)。

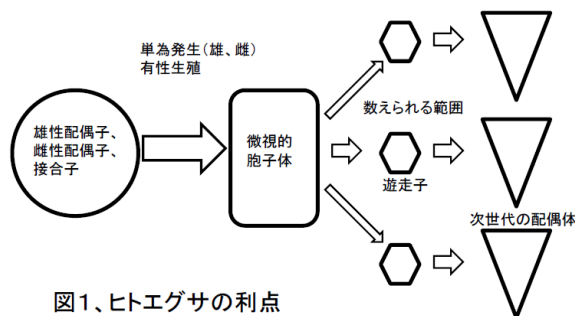


図1、ヒトエグサの利点

そこで、本研究ではこれらのことを利用して、ヒトエグサ(*Monostroma*)属海産緑藻を用いて、接合子ならびに単為発生する雌雄の配偶子から発生する微視的な胞子体において、生育条件を制御することによって遊走子形成を誘導し、放出された遊走子の数ならびに遊走子から発生してくる次世代の配偶体の数を比較した。同様に、配偶子形成過程での細胞分裂回数が異なる配偶子を雌雄で組み合わせ、サイズの異なる接合子の系列を作り、それらから放出される遊走子の数ならびに遊走子から発生してくる次世代の配偶体の数を調べた。

#### 4. 研究成果

本研究では、上記に示したようにヒトエグサが有する類まれな生活史形質を利用することによってこれまで困難だった実験を狙い通り成功させることが出来た。その結果は、極めて重要かつ興味深い。雌性配偶子が有す

る資源のみで(単為発生によって)生み出すことのできる次世代の子供(配偶体)の数は、雄性配偶子が有する資源のみで(単為発生によって)生み出すことのできる次世代の子供(配偶体)の数よりも多かった。これは、雌性配偶子が雄性配偶子よりも大型で、より多くの資源を有していることが一つの要因として考えられる。雌雄の配偶子を接合させて作った接合子からは、雌性配偶子が有する資源のみで(単為発生によって)生み出すことのできる次世代の子供(配偶体)の数と雄性配偶子が有する資源のみで(単為発生によって)生み出すことのできる次世代の子供(配偶体)の数を足した数よりもはるかに多くの次世代の子供(配偶体)が生み出されることがあることがわかった。大きな接合子の方が小さな接合子よりも多くの次世代の子供(配偶体)を生み出す傾向が強くなることがわかった。雄性配偶子が有する資源は、雌性配偶子が有する資源と合わさることによって適応度の向上に大きな役割を果たしている。このことは、コストも多い有性生殖を敢て行うことに対する重要な理由のひとつであると考えられる。

#### 引用文献

Cosmides L.M., Tooby J. 1981. Cytoplasmic inheritance and intragenomic conflict. *J. Theor. Biol.* 89: 83-129.

Darwin C.R. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex.* J. Murray.

Kagami Y. et al. 2008. Sexuality and uniparental inheritance of chloroplast DNA in the isogamous green alga *Ulva compressa* (Ulvophyceae). *J. Phycol.* 44: 691-702.

Levitan D.R. 1993. The importance of sperm limitation to the evolution of egg size in marine invertebrates. *Am. Nat.* 141: 517-536.

Parker G.A. et al. 1972. The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *J. Theor. Biol.* 36: 529-553.

Togashi T., Bartelt J.L. 2011. Evolution of

anisogamy and related phenomena in marine green algae In: Togashi, T. and P.A. Cox (eds) *The Evolution of Anisogamy: A Fundamental Phenomenon Underlying Sexual Selection* (Cambridge University Press) pp. 194-242.

Togashi, T., J.L. Bartelt, J. Yoshimura, K. Tainaka, P.A. Cox . 2012. Evolutionary trajectories explain the diversified evolution of isogamy and anisogamy in marine green algae. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 109: 13692-13697.

#### 5 . 主な発表論文等 (研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 31 件)

Togashi, T., Y. Horinouchi, H. Sasaki and J. Yoshimura. 2015. Evidence for equal size cell divisions during gametogenesis in a marine green alga, *Monostroma angicava*. *Scientific Reports* 5, 13672; DOI: 10.1038/srep13672 査読有り

Atsushi Ishida, Takashi Nakano, Minaco Adachi, Kenichi Yoshimura, Noriyuki Osada, Phanumard Ladpala, Sapit Diloksumpun, Ladawan Puangchit, Jin Yoshimura. 2015. Effective use of high CO<sub>2</sub> efflux at the soil surface in a tropical understory plant. *Scientific Reports* 5, 8991; DOI: 10.1038/srep08991 査読有り

Satoru Morita, Jin Yoshimura, Disadvantages of Preferential Dispersals in Fluctuating Environments. 2015. *Journal of the Physical Society of Japan* 84, 034801(1-4) DOI: org/10.7566/JPSJ.84.034801 査読有り

Jomar F. Rabajante, Jerrold M. Tubay, Takashi Uehara, Satoru Morita, Dieter Ebert and Jin Yoshimura. 2015. Red Queen dynamics in multi-host and multi-parasite interaction system. *Scientific Reports* 5,

10004; DOI: 10.1038/srep10004 査読有り

T. Koyama, H. Ito, S. Kakishima, J. Yoshimura, J. R. Cooley, C. Simon and T. Sota. 2015. Geographic body size variation in the periodical cicadas *Magicicada*: implications for life cycle divergence and local adaptation. *Journal of Evolutionary Biology* 28: 1270–1277. DOI: 10.1111/jeb.12653 査読有り

Togashi, T., H. Sasaki and J. Yoshimura. 2014. A geometrical approach explains Lake Ball (Marimo) formations in the green alga, *Aegagropila linnaei*. *Scientific Reports* 4, 3761; DOI: 10.1038/srep03761 査読有り

Akira Shimizu, Ikumi Dohzono, Masayoshi Nakaji, Derek A. Roff, Donald G. Miller III, Sara Osato, Takuya Yajima1, Shu^hei Niitsu, Nozomu Utsugi, Takashi Sugawara & Jin Yoshimura. 2014. Fine-tuned Bee-Flower Coevolutionary State Hidden within Multiple Pollination Interactions. *Scientific Reports* 4, 3988; DOI: 10.1038/srep03988 査読有り

Hiromi Asanuma, Satoshi Kakishima, Hiromu Ito, Kazuya Kobayashi, Eisuke Hasegawa, Takahiro Asami, Kenji Matsuura, Derek A. Roff and Jin Yoshimura. 2014. Evolutionary optimality in sex differences of longevity and athletic performances. *Scientific Reports* 4, 5425; DOI: 10.1038/srep05425 査読有り

C. W. Clark and J. Yoshimura. 2014. The economic incentives underlying resource and environmental depletion. *Environmental and Resource Economics*. DOI: 10.1007/s10640-014-9763-2 査読有り

Hiroki Inoue, Jin Yoshimura, Kikuo Iwabuchi. 2014. Gene Expression of Protein-Coding and Non-Coding RNAs Related to Polyembryogenesis in the Parasitic Wasp, *Copidosoma floridanum*,

PLoS ONE. 9(12), e114372. DOI: 10.1371/journal.pone.0114372 査読有り

Tubay J.M., H. Ito, T. Uehara, S. Kakishima, S. Morita, T. Togashi, K. Tainaka, M.P. Niraula, B.E. Casareto, Y. Suzuki, J. Yoshimura. 2013. The paradox of enrichment in phytoplankton by induced competitive. Scientific Reports 3, 2835; DOI: 10.1038/srep02835 査読有り

Kazuya Kobayashi, Eisuke Hasegawa, Yuuka Yamamoto, Kazutaka Kawatsu, Edward L. Vargo, Jin Yoshimura & Kenji Matsuura. 2013. Sex ratio biases in termites provide evidence for kin selection. Nature Communications 4, 2048; DOI: 10.1038/ncomms3048 査読有り

Daisuke Uka, Azusa Takahashi-Nakaguchi, Jin Yoshimura and Kikuo Iwabuchi. 2013. Male soldiers are functional in the Japanese strain of a polyembryonic wasp. Scientific Reports 3, 2312; DOI: 10.1038/srep02312 査読有り

Satoru Morita and Jin Yoshimura. 2013. "Analytical solution of a stochastic model of risk spreading with global coupling" PhysRevE. 88, 052809; DOI: 10.1103 査読有り

Kazuya Kobayashi, Jin Yoshimura & Eisuke Hasegawa. 2013. Coexistence of sexual individuals and genetically isolated asexual counterparts in a thrips. Scientific Reports 3, 3286; DOI: 10.1038/srep03286 査読有り

#### [学会発表](計 45 件)

堀之内祐介、杉井優太郎、若菜雄、茂呂竜太郎、富樫辰也、海産緑藻エゾヒトエグサにおいて新たに発見した生活史経路、第 6 3 回日本生態学会大会、2016 年 3 月 20 日 24 日、仙台国際センター(仙台市)

富樫辰也、海産緑藻配偶システムの進化

に見る偶然と必然、第 6 3 回日本生態学会大会、2016 年 3 月 20 日 24 日、仙台国際センター(仙台市)

池田純、堀之内祐介、宮下紘樹、郷田陽介、杉井優太郎、富樫辰也、大きな接合子は有利? : エゾヒトエグサの特性を活かす、第 6 2 回日本生態学会大会、2015 年 3 月 18 日 22 日、鹿児島大学郡元キャンパス(鹿児島市)

堀之内祐介、池田純、宮下紘樹、郷田陽介、杉井優太郎、富樫辰也、隠された生活史ステージ、第 6 2 回日本生態学会大会、2015 年 3 月 18 日 22 日、鹿児島大学郡元キャンパス(鹿児島市)

堀之内祐介、青山峻、榊原加織、宮下紘樹、池田純、郷田陽介、富樫辰也、海産緑藻エゾヒトエグサの配偶子生産、第 6 1 回日本生態学会大会、2014 年 3 月 14 日 18 日、広島国際会議場(広島市)

#### 6. 研究組織

##### (1) 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

##### (2) 研究分担者

吉村 仁 (YOSHIMURA, Jin)  
静岡大学・創造科学技術大学院・教授  
研究者番号: 10291957