

学 位 論 文 題 名

Reproductive Strategies, Mating Behaviors and the Evolution of Anisogamy in Marine Green Algae

（海産緑藻における繁殖戦略ならびに配偶子の行動と
異形配偶子接合の進化に関する研究）

学位論文内容の要旨

本論文では、おもに繁殖戦略としての配偶子の異形性に着目し、異形の度合いの異なる3種類の海産緑藻とその近縁種を中心に、配偶子のサイズとその行動から、異形配偶子接合の進化について考察した。

現在まで、異形配偶子接合は、主として、配偶子が接合相手を効率的に見つけるという淘汰ならびに、接合子が発生するために多くの資源を与えるという互いに両立しない二つの淘汰の結果、原始的な同形配偶子接合から進化したものと考えられてきた。この考え方に基づいて、多くの数理モデルが提唱され、異形配偶子接合の進化に関する理論的アプローチがなされてきた。しかし、実際の生物における配偶子のサイズと運動能力についての研究はほとんど行われておらず、藻類の配偶子においてよく見られる行動である走光性ならびに性フェロモンの存在についてもほとんど考慮されていなかった。

多くの海産緑藻において、雌雄の配偶子の異形性はわずかであり、ともに走光性器官（i.e. 眼点ならびに光受容器官）を有していて、放出された配偶子は正の走光性を示して海面直下に集合する。これは、接合場所を二次元平面に限定することによって雌雄の配偶子が出会う頻度を高めるための適応的形質ではないかと考えられる。しかし、最近、Togashi et al. (in press) によって、雌雄の配偶子の異形性がより大きいイワツタ目の海産緑藻 *Bryopsis plumosa*（ハネモ）では、雌性配偶子は走光性器官を有しており正の走光性を示すが、雄性配偶子にはそれらの器官が存在せず走光性を示さないことが分かった。正の走光性を示す雌性配偶子と走光性を示さない雄性配偶子が効率的に接合できるのかどうかという点に端を発して、調査した結果、ハネモの雌性配偶子には雄性配偶子を誘引する性フェロモンが存在することが明らかになった（Togashi et al. in press）。雄性配偶子が、走光性器官を失うまでに小型化して走光性を示すことが出来なくなったとしても、正の走光性を示す雌性配偶子から放出される性フェロモンによって、二次元平面における効率的な接合様式が維持されることが考えられる。従って、この性フェロモンの存在は、ハネモにおいて異形配偶子接合が進化するために大変重要な役割を果たしたのではないと思われる。小型化した雄性配偶子は高い探索能力を獲得し、結果として接合効率は上昇するかもしれない。

以下、本論文で重点的に研究された3種の海産緑藻から得られた主なデータと考察の概略は、次のようなものである。まず、雌雄の配偶子の大きさがわずかに異なる *Monostroma angicava*（エゾヒトエグサ）の配偶子は、雌雄ともに紡錘形で、配偶子の長さは、雄性配偶子が平均5.90 μm 、雌性配偶子が平均7.53 μm であり、雌雄の配偶子とも走光性器官を有していて、接合するま

では正の走光性を示した。温度条件、光条件をさまざまに変化させて、配偶子の運動能力について測定を行った結果、雌雄の配偶子ともに光の強さにほとんど影響されないことが分かった。また、エゾヒトエグサが有性生殖を行う時期の海水温は5℃前後と思われたが、この海水温での配偶子の遊泳速度は、雄性配偶子が平均182.7 $\mu\text{m}/\text{sec}$ 、雌性配偶子が平均158.4 $\mu\text{m}/\text{sec}$ であった。性フェロモンの存在は確認できなかった。

これに対して、雌雄の配偶子の大きさの違いがより大きい*Bryopsis plumosa*（ハネモ）の配偶子は、雌雄ともに紡錘形であったが、配偶子の長さは、雄性配偶子が平均5.04 μm 、雌性配偶子が平均8.96 μm であった。ハネモが有性生殖を行う時期の海水温は18℃前後と思われたが、この海水温での配偶子の遊泳速度は、光の強さにほとんど影響されず、雄性配偶子が平均220.4 $\mu\text{m}/\text{sec}$ 、雌性配偶子が平均122.7 $\mu\text{m}/\text{sec}$ であった。性フェロモンの活性は、120℃、20分の加熱の後にも失われなかった。

さらに、雌雄の配偶子の大きさの違いがさらに大きい*Derbesia tenuissima*（ツユノイトケバ）の配偶子の長さは、雄性配偶子が平均4.97 μm 、雌性配偶子が平均9.78 μm であり、有性生殖を行う時期の海水温（25℃）での配偶子の遊泳速度は、光の強さにほとんど影響されず、雄性配偶子が平均222.7 $\mu\text{m}/\text{sec}$ 、雌性配偶子が平均110.9 $\mu\text{m}/\text{sec}$ であった。

以上の結果から、走光性器官を有さないハネモの雄性配偶子は、走光性器官を有するエゾヒトエグサの雄性配偶子よりも小型であるのに対して、走光性器官を有し性フェロモンを放出するハネモの雌性配偶子は、走光性器官は有するものの性フェロモンを放出しないエゾヒトエグサの雌性配偶子よりも大型であることがわかる。また、微細な配偶子の運動について考える際、そのレイノルズ数は極めて小さく、運動は粘性力（体長 $\times$ 速度 $\times$ 流体の粘度 で表される。）に支配されているが、上記の3種の雌雄それぞれの配偶子の体長に遊泳速度を掛けた値は概ね等しく、それぞれの配偶子が有する推進力は ほぼ一定であると考えられる。さらに、本論文で重点的に研究した3種以外の近縁種からも、これらを支持するデータが得られた。

上記の実験結果に基づいて、配偶子の大きさとその性質に関して、最も小型の配偶子は走光性器官を有さず、それよりも大型の配偶子は走光性器官を有し正の走光性を示すことによって海面直下に集合し、さらに大型の配偶子は走光性器官を有するとともに性フェロモンを放出してパートナーの配偶子を誘引すると仮定し、配偶子の推進力は一定であると考えて（この場合、小型の配偶子ほど遊泳速度は速くなる。）、search theoryを用いて、考えられる全ての組み合わせについて性の異なる配偶子どうしが遭遇する頻度を計算した。その結果、エゾヒトエグサにおいて実験的に確かめられたように、雌雄の間で配偶子として投資される資源の量に違いがないとすると、前述したハネモに見られるような小型で走光性器官を有さず遊泳速度が速い雄性配偶子と、大型で走光性器官を有するとともに性フェロモンを放出してパートナーを誘引する雌性配偶子の組み合わせにおいて、性の異なる配偶子どうしが遭遇する頻度が最も高いことが示された。このことは、エゾヒトエグサとハネモの配偶子の接合効率を実験的に比較した結果と矛盾しなかった。

さらに、ある接合子の適応度は、その接合子が持っている資源の量（接合子のvolume）に比例すると考えると、ある個体の適応度は、その個体が放出する配偶子が性の異なる配偶子と遭遇する頻度にそのとき形成される接合子のvolumeを掛けた値に比例すると考えられる。考えられる全ての組み合わせについて、この値を計算すると、ハネモに見られるような配偶システムが最も有利であることが示された。エゾヒトエグサとハネモの雌雄の配偶子のvolumeから推定される接合子のvolumeの比率は、エゾヒトエグサ：ハネモ=1：1.53となるので、接合効率と併せて、このことは実験的にも支持される。

以上の結果から、結論として、海産緑藻においては、雌雄どちらの配偶子も走光性器官を有する同形配偶子接合から、小型で走光性器官を有さず遊泳速度が速い雄性配偶子と、大型で走光性器官を有するとともに性フェロモンを放出してパートナーを誘引する雌性配偶子による異形配偶子接合が進化したものと考えられる。

学位論文審査の要旨

主査	教授	市村輝宜
副査	教授	向井宏
副査	教授	片倉晴雄
副査	助教授	堀口健雄

学位論文題名

Reproductive Strategies, Mating Behaviors and the Evolution of Anisogamy in Marine Green Algae

(海産緑藻における繁殖戦略ならびに配偶子の行動と
異形配偶子接合の進化に関する研究)

配偶子が接合相手を効率的に見つけるという選択圧と接合子が発生するために必要な資源をより多くするという二つの相反する選択圧の結果、原始的な同形配偶子接合から異形配偶子接合が進化したと考えられている。配偶子形成に投与する資源を一定として、上記の二つの選択圧を数理的に解析するモデルによって、異形配偶子接合の進化に関する理論的アプローチがなされてきた。しかし、実際の生物における配偶子のサイズと運動特性、特に藻類の配偶子に見られる走光性ならびに性フェロモンの役割については、これまでの理論的研究ではほとんど考慮されていない。

本論文では、このような不備欠陥を補い、海産緑藻の生息場所と生態をも含めた実際の生物の生活と繁殖戦略を考慮に入れ、個々の種の配偶子のサイズと運動特性、接合効率と接合子のサイズを綿密に実測し、解析することにより、より実験科学的に異形配偶子接合の進化に対する理解を深め、現代の進化生物学に貢献するものである。

エゾヒトエ *Monostoroma angicava* 等の多くの海産緑藻では、雌雄の配偶子の異形性は僅かであり、ともに走光性器官（眼点ならびに光受容器官）を有していて、放出された配偶子は正の走光性を示して海面直下に集合する。これは、雌雄の配偶子が出会う水域を二次元平面に限定することによって接合頻度を高めるための適応的形質ではないかと考えられる。しかし、雌雄の配偶子の異形性がより大きいイワツタ目の海産緑藻 *Bryopsis plumosa*（ハネモ）では、雌性配偶子は走光性器官を有しており正の走光性を示すが、雄性配偶子にはそ

これらの器官が存在せず走光性を示さないことが明らかと成った。正の走光性を示す雌性配偶子と走光性を示さない雄性配偶子が効率的に接合できるのかどうかという点を問題にして、さらに研究を進めた結果、ハネモの雌性配偶子には雄性配偶子を誘引する性フェロモンが存在することが明らかになった。雄性配偶子が、走光性器官を失うまでに小型化して走光性を示すことが出来なくなったとしても、正の走光性を示す雌性配偶子から放出される性フェロモンによって、二次元平面における効率的な接合様式が維持されることが考えられる。従って、この性フェロモンの存在は、ハネモにおいて異形配偶子接合が進化するために大変重要な役割を果たしたのではないかと考えられる。小型化した雄性配偶子は高い探索能力を獲得し、結果として接合効率は上昇させ得る。

走光性器官を有さないハネモの雄性配偶子は、走光性器官を有するエゾヒトエグサの雄性配偶子よりも小型であるのに対して、走光性器官を有し性フェロモンを放出するハネモの雌性配偶子は、走光性器官は有するものの性フェロモンを放出しないエゾヒトエグサの雌性配偶子よりも大型である。微細な配偶子の運動について考える際、そのレイノルズ数は極めて小さく、運動は粘性力（＝体長 $\times$ 速度 $\times$ 流体の粘度）に支配されている。雌雄それぞれの配偶子の体長に遊泳速度を掛けた値は概ね等しく、それぞれの配偶子が有する推進力はほぼ一定である。

最も小型の配偶子は走光性器官を有さず、それよりも大型の配偶子は走光性器官を有し正の走光性を示すことによって海面直下に集合し、さらに大型の配偶子は走光性器官を有するとともに性フェロモンを放出してパートナーの配偶子を誘引すると仮定し、配偶子の推進力は一定であると考え（この場合、小型の配偶子ほど遊泳速度は速くなる。）、search theory を用いて、考えられる全ての組み合わせについて性の異なる配偶子同志が遭遇する頻度を計算する。その結果、前述したハネモに見られるような小型で走光性器官を有さず遊泳速度が速い雄性配偶子と、大型で走光性器官を有するとともに性フェロモンを放出してパートナーを誘引する雌性配偶子の組み合わせにおいて、性の異なる配偶子同志が遭遇する頻度が最も高い。接合子の適応度は、その資源の量（接合子の volume）に比例すると考えると、個体の適応度は、その個体が放出する配偶子が性の異なる配偶子と遭遇する頻度に形成される接合子の volume を掛けた値に比例すると考えられる。考えられる全ての組み合わせについて、この値を計算すると、ハネモに見られるような配偶システムが最も有利である。

本研究は、理論が先行し勝ちな繁殖戦略と異形配偶子接合の進化について、実際の生物の諸性質を解析することにより、実験科学的基礎を与えるものである。異形の度合いの異なる海産緑藻に焦点を合わせ、異形配偶子接合の進化要因について妥当な理論的考察を行い進化生物学に貢献するところ大なるものがある。よって著者は、北海道大学博士（理学）の学位を授与される資格あるものと認める。