

海洋生物の性表現多様性の進化に関する理論的研究とその実証

神奈川大学 工学部 情報システム創成学科
特別助手 山口幸

海洋生物は、雌雄同体や性転換、雌雄異体、極端な性的二型などといった極めて多様な性表現と生活史を持つ。性表現と生活史の進化は、基礎的な進化生態学における中心的問題の1つであるが、同時に生物の個体群動態や絶滅リスクにも影響し、地球温暖化や海洋酸性化・海洋汚染などにより、急激な環境変化に曝されている生物多様性保全の観点からも解明が急務である。

個体の性、個体群が示す性システムは、個体の生存、成長、繁殖活動（雄・雌機能）への時間的な資源配分の結果と見なせる。性の多様性の進化を理解するために、性配分と生活史を統合したモデルを開発するとともに、水族館飼育生物を用いた標本調査をおこなった。テーマとしては、以下の3つであり、それらの結果を説明する。

[1]性配分と生活史、同時的雌雄同体と性転換を統一的に扱う数理モデルの開発

性表現の進化条件を解明することを目的として、生活史と性配分を統合したモデルを作成した。各年齢で個体が持つ繁殖資源を、成長、精子生産および卵生産にどのようなスケジュールで配分して使うと、最もたくさんの子どもを残すことができるか、という最適化問題になっている。個体は、精子生産あるいは卵生産に投資した資源量と配偶システムに応じて、繁殖成功を得ることができるとしている。

性表現の解は、以下の3つのフェイズを含むことが予測された。

Phase [1] 成長のみ。

Phase [2] 成長+雄機能を発現。もしくは成長+雌機能を発現。

Phase [3] 雄機能+雌機能を発現。（あるいは、雄機能のみ、雌機能のみの場合もある。）

各フェイズにおける最適な解の候補をポントリャーギンの最大原理を用いて計算してみたが、フェイズとフェイズをつなぐ条件の解析がうまくできておらず、まだ最後まで結果が出ていないのが現状である。

[2]異性に付着する矮小雄の進化条件の解明

海洋生物の多くの種で、雄の矮小性という現象が見られる。矮小雄（矮雄）は、雌または同時的雌雄同体の体の特定の場所に付着し、移動力をほとんど持たない例が多い。なぜ矮雄が進化適応的なのかについては、まだ明確な答えが得られていない。そこで、異性に付着することが卵の受精成功に有利なため、そのような個体は成長や雌機能よりも資源を雄機能へ投資し、矮小雄になることが適応的であるという仮説を検討した。

理論的研究：

進化的に安定な資源配分を持つ同時的雌雄同体の繁殖集団の中に、1個体だけ他人の体の上に付着する小さな同時的雌雄同体がやってきたとしよう。この個体を肩乗り個体とよぶことにする。肩乗り個体は、他個体上（肩乗られ個体）に乗っかっているため、その肩乗られ個体に対しては精子の供給にアドバンテージがあるとする。このとき、肩乗り個体が最大の繁殖成功を収めることができるような最適な戦略を求めた。

数値計算の結果、肩乗り個体は雄機能を促進させ、他の周りの個体が採る進化的に安定な雄機能投資割合よりも、高い値を採るようになる。肩乗り個体のサイズが小さいほどその傾向は強まり、雄機能にのみ資源を投資し、矮雄としてふるまうことがわかった。

実験的研究：

東京すみだ水族館にて、ダイオウグソクムシとシマイセエビの死亡個体を確認したところ、体表から数種類のフジツボが見つかった。ダイオウグソクムシからは、体長約5mmのウスエボシの仲間が見つかった。ウスエボシ属では、これまで矮雄が知られていなかった種で、近年矮雄の発見がなされてきている。今回見つけた標本からも、矮雄が発見される可能性もあるので、標本を十分に精査していく予定である。

シマイセエビの死亡個体の体表に付着していたフジツボは、ムラサキハダカエボシが圧倒的に多かった。ムラサキハダカエボシは、沖縄美ら海水族館から送っていただいたオオカイカマリの標本にも付着しており、宿主の甲殻類の上に、密集して付着していた。交尾相手がたくさんいる状態では、矮雄はその繁殖集団に侵入するのは困難であるという理論的予測から、ムラサキハダカエボシの矮雄の発見は難しいと推察する。しかし、宿主状の分布パターン、フジツボの性配分のデータは理論研究の妥当性を今後検証する上で重要なデータとなる。

[3] ペア生活生物における性の多様性の理論的研究と実証

性配分理論で有名なCharnovの理論(1982, 1987)によると、海洋固着性生物において、繁殖集団サイズが小さいときに同時的雌雄同体性が進化しやすいとしている。すると、ペアで生活する生物は、繁殖集団サイズが最も小さい状態である。ところがカイメンやウミシダの中に閉じ込められて住むペアのエビは、雌雄同体ではなく、雌雄異体である。これはなぜか、そう思ったのがこの研究のはじまりである。

長期に渡ってペアで繁殖する2個体では繁殖成功は等しく、個体間で利害のコンフリクトがない。ペアが使える資源に限りがあり、雄として繁殖するために最低限の資源投資が必要なとき、ペアは小さな雄と大きな雌にサイズと性役割を分業するのが、適応度を最大化できる。この状態は、2個体に利害の対立が存在しないため、進化で簡単に実現するはずと予想された。そこで、閉鎖空間内にいるプレイヤー1とプレイヤー2において次の進化ゲームモデルを展開し、3つの進化的力学を考えた。

[1] No-adjustment：プレイヤー1、2とも自らの遺伝子型によって決まった表現型をとり、遺伝的力学に従って適応する。

[2] One-player adjustment：プレイヤー1が自らの遺伝子型による挙動をとり、プレイヤー2がそれを見て適応度最大の表現型をとる。

[3] Two-player adjustment：プレイヤー1が遺伝子型による挙動をとり、プレイヤー2がそれを見て適応度最大の挙動をとり、プレイヤー1はそれを見て挙動を取り替える。

進化の結果は以下のことがわかった。形質が遺伝子だけで決まるNo adjustment dynamics では、ペアが性機能の分業をせず雌雄同体になり、最高の適応度には到達できない。しかし、他の2つの力学[2]と[3]では、プレイヤーが相手の挙動を見て可塑的に適応的表現型を自ら採ることができる。すると最大適応度が必ず進化することが一般的に証明できる。これはゲノムの進化だけでは到達できない適応が、表現型可塑性によって進化できることを示す新しい結果である。