

藻類における性比

小亀一弘

なぜ一般に性比は1:1なのか、なぜ有性生殖を行うのかという様な、性比、性差、性行動、繁殖様式に関する問題の研究は、進化生態学や数理生物学の分野で盛んに行われ、理論の確立や検証がなされてきた。ここでは、性比の考え方を簡単に紹介し、藻類の性比について少し述べてみたい。

性比は一般に雌個体と雄個体の比のことである。有性生殖を行う生物にとって、性比は繁殖効率にかかわる要因の一つである。普通は雌と雄の比は1:1であり、性比の偏りは繁殖効率を下げることになる。人の場合は普通、男性1人と女性1人がペアを組むので性比が1:1のときに最もペアが多くなり、この性比が最適であるとわかる。しかし、生物は種や集団として最適な戦略をとっているのではないので、自然淘汰が働く個体や遺伝子からどのような理由で性比が1:1であるのかを説明すべきである。この場合、次のように説明される。ある集団で男性が女性よりも多いとき、平均でみて男性よりも女性の方が自分の子どもをより多く持つことができるだろう。従って、息子より娘を多く生む女性はより多くの子孫を残すことができる。娘をより多く生む形質が遺伝するとすると、この性質は集団中に広がる。すると、女性の比率が増加し、0.5に近づく。女性の比率が0.5以上ではこの形質は不利に働く。したがって、1:1という性比になることが説明され、これは進化的に安定な状態と呼ばれる。

藻類について考えてみると、やはり性比は1:1であるのが一般的であろう。しかし、藻類では実際にペアを組むのは配偶子であるので、雌雄(+/-)配偶子の比が問題となる。同形配偶子の場合、性比が1:1ならば形成される雌雄配偶子の比も1:1となるだろうから、問題はない。しかし、異形配偶子や卵生殖の場合は、性比が1:1ならば、雌配偶子より雄配偶子がかかり多くなっ

てしまう。異形配偶子や卵生殖を行う種でも、性比が1:1であるのが一般的である。これはどのように考えればよいのだろうか。実は、性比の問題は、性分配の問題なのである。つまり、ある限られた資源を、どのような比率で雌的器官(雌配偶子)と雄的器官(雄配偶子)に分配するかが問題となるのである。

ここで、雌配偶子1個への資源投資量が雄配偶子4個分にあたる異形配偶子を考えてみよう。その場合、雌配偶子を1個減らすと雄配偶子を4個増やすことができる。今、雌配偶子16個分の資源があるとするとどのように雌配偶子、雄配偶子に分配すると最も多くの接合子が得られるだろうか。得られる接合子の数は、雌配偶子の数に比例し、また、雄配偶子の数にも比例するとし、得られる接合子数をZn、雌配偶子数をFn、雄配偶子数をMnとすると次のように表すことができる。

$$Z_n = c F_n M_n \quad (c \text{ は定数})$$

具体的に考えてみると、

Fn		Mn	=	Zn
6	x	40	=	240
7	x	36	=	252
8	x	32	=	256
9	x	28	=	252
10	x	24	=	240

雌配偶子8個、雄配偶子32個のときが最も多くの接合子が得られる。資源投資量で考えると雄配偶子32個は雌配偶子8個分であるから、雌雄配偶子への資源分配比は1:1である。同形配偶子の場合も雌雄配偶子の投資比が1:1のとき最も多くの接合子が得られる。以上の説明は、進化的に安定な状態の説明ではないが、単純な条件ではこのように性分配が1:1の状態がやはり進化的に安定であることが知られており、この予測は、動物でも陸上植物でも雌雄同株の場合でも良く当てはまる。雌雄配偶子で1個体あたりの

配偶子への投資量には差はないと考えられ、このとき性比も1:1となる。つまり、異形配偶の藻類でも性比が1:1となるのが道理にかなっているのである。異形配偶を行う緑藻エゾヒトエグサは、1:1の性比を示し、雌雄への資源投資量がほぼ等しく、この理論とよく合うことが報告されている (Togashi *et al.* 1997)。

しかしながら、藻類でも性比が1:1でない例が報告されている。紅藻イボノリ属では、雌配偶体のみがみられる個体群が報告されている (West *et al.* 1978, Ohno *et al.* 1982)。これらの個体群は、雌配偶体に受精を経ずに果胞子体が発達し、果胞子が放出され、果胞子はまた同様の雌配偶体に育つ生活史を示す。従って、雌個体のみの個体群が形成される。異形配偶を行う褐藻ムチモでは、性比が1:1の地点もあるが、雌配偶体の割合が高い地点もあり、性比が雌に偏っている場合が多い。ムチモについても、雌配偶子が直接、雌配偶体に発達する直接型の生活史をもつものがあることが示され、性比の偏りは、有性生殖個体群とそのような直接型の生活史を示すものが混じっていたためと説明されている (Kitayama *et al.* 1992)。これらは雌様の無性生殖個体群が有性生殖個体群に混じって、みかけの性比を偏らせている例である。

性比1:1が安定であるのはいくつかの条件を仮定した場合であり、それらの条件が満たされない場合は性比が偏ることが予想される。性比が偏る要因となるものがいくつか知られており、その一つが自家受精である。これは雌雄同株で異形配偶または卵生殖の場合であるが、自家受精率が高い場合、雄配偶子への資源投資が減少し、性分配の比が偏ることが予想される。実際、ヒバマタ属では、雌雄同株の種の精子への投資量が雌雄異株の種の10分の1であるという報告がある (Vernet & Harper 1980)。異形配偶や卵生殖では、雌配偶子の受精率が100%となる場合、雄配偶子への投資が減らされると予想される。このことも、雌雄同株のヒバマタで精子への投資量が少ない理由と考えられている。雌雄配偶体の大きさが異なったり、雌雄で配偶子への投資量が異なる場合も性比が偏ると考えられる。

紅藻のダルスでは、雌配偶体が雄に比べて著しく微小であり、紅藻のアマノリ属では雌雄同株体と異株体または雄性体がみられる種がある。これらの性分配の状態は興味深いのが、それを調査した報告はないであろう。褐藻コンブ目は異形世代交代を行い、配偶体は微小で雌雄同株と異株の種がある。雌雄異株の種では雌雄配偶体で大きさや形が異なるものが広くみられ、性比は1:1であるので性分配が雌に偏っている可能性がある。

藻類では単為発生が実験室で普通に観察される。雌雄配偶子で単為生殖能力に差がある場合、単為生殖能力のある性が増加するため性比が偏ると予想される。異形配偶を行う褐藻ウスカワフクロノリでは、性比が雌優勢である個体群があり、その原因が雌配偶体の単為生殖のためらしいことが報告されている (Yamagishi & Kogame 1998)。もし、単為生殖が有性生殖よりも繁殖効率がよい場合には、有性生殖をしない形質が有利となるので、その様な突然変異が起きれば、それが集団に広がり無性生殖個体群が形成されると考えられる。

紅藻類では、雄配偶体は精子を放出し終わると枯れるものがあるが、雌配偶体は、受精した造果器がもとになり果胞子体が発達し果胞子が放出されるまで生存する。この様な生存期間の差は見かけの性比に影響し、野外で成熟個体の性比を調査すると雌配偶体の方が多くなる。紅藻類では性分配がどのように行われているかも興味深い。雌配偶体は、配偶子のためだけでなく果胞子体にも資源を投資する必要があるため、雌雄配偶子への資源の分配が1:1ではなく、雄に偏っていると思われる。実は、果胞子体への投資は雌としての繁殖のための投資であるので、雌への資源分配と考えるべきである。従って、雌生殖器官と果胞子体への資源投資量と雄配偶子への資源投資量が等しくなると予想されるのであるが、実際の投資量を比較した研究はないと思われる。

藻類では性比の観察が方法的にむずかしい場合が多いためか性比の研究は少ない。性比に関する理論的な基礎はすでに十分なされており、

動物や陸上植物での検証も進んでいて、それらの生物の性比や性に関わる進化が理論的に説明されてきている。そこで明らかにされてきたことは、性比のような生殖戦略に関わる研究は、その生物の進化について説明することにつながるということである。たとえば、コンブの雌雄配偶体の異形性の進化や紅藻の果胞子体の進化がどのような理由で進んだのかを理論的に説明することにつながるのである。性比に関するだけでなく、広く藻類の進化生態学的研究の発展が期待される。

文献

- Kitayama, T., Kawai, H. & Yoshida, T. 1992. Dominance of female gametophytes in field population of *Cutleria cylindrica* (Cutleriales, Phaeophyceae) in Tsugaru Strait, Japan. *Phycologia* 31: 449-461.
- Ohno, Y., Masuda, M. & Kurogi, M. 1982. Reproductive phenology of *Gigartina pacifica-ochotensis* and *Petrocelis* (Rhodophyta) in Oshoro Bay, Hokkaido. *Jpn. J. Phycol.* 30: 125-133.
- Togashi, T., Motomura, T. & Ichimura, T. 1977. Production of anisogametes and gamete motility dimorphism in *Monostroma angicava*. *Sex. Plant Reprod.* 10: 261-268.
- Vernet, P. & Harper J.L. 1980. The costs of sex in seaweeds. *Biol. J. Linnean Soc.* 13: 129-138.
- West, J.A., Polanshek, A.R. & Shevlin, D.E. 1978. Field and culture studies on *Gigartina agardhii* (Rhodophyta). *J. Phycol.*, 14: 416-426.
- Yamagishi, Y. & Kogame, K. 1998. Female dominant population of *Colpomenia peregrina* (Scytosiphonales, Phaeophyceae). *Bot. Mar.* 41(2): 217-222.

(北海道大学大学院理学研究科)