

頭足類生殖システムにおける代替的適応形質の制御基盤

Regulatory basis of alternative adaptive traits in cephalopod reproductive systems

島根大学 隠岐臨海実験所 広橋教貴

有性生殖システムは集団内および雌雄間の対立と調和によって進化・多様化してきたと考えられる。どの種を例に挙げても、生殖システムは複雑で巧妙であり、その全容が明らかにされている種はほとんど存在しない。ダーウィン以来、性淘汰に関する多くの進化モデル・進化理論が提唱されてきたが、それらは有性生殖システム全体の一側面に光を照らすものであり、種が有する各生殖形質の適応意義やそれらの繋がりについて、そのほとんどは依然として謎である。

生殖システムの統合的理解を求めて、私は代替生殖戦術に注目してきた。代替生殖戦術とは、一集団中の雄または雌の生殖行動様式に見られる「一貫した多様性」を指す言葉で、昆虫からほ乳類に至るほとんどの動物門に存在する。そのなかで、頭足類（ヤリイカやアオリイカ）の代替生殖戦術は興味深い。成熟雄には大別して体格の大きいものと小さいものが存在し、大型（ペア）雄は雌体内に精子を受け渡す。これに対し、小型（スニーカー）雄は雌体表に精子を付着させ、卵が雌体外へ出されるときに受精する「体外受精」型である。1匹の雌をめぐるこの大型雄と小型雄は争うことなく同時に精子を、しかも別々の場所に、受け渡すことができるのである。

我々はこれまでに、1) スニーカー精子がペア精子より1.5倍も長いこと (**BMC Evol. Biol.** 2011, 11:236)、2) スニーカー精子は自らの呼吸で吐き出した二酸化炭素を検知して集合すること、即ちCO₂走化性 (**Curr. Biol.** 2013; 23, 775-781)を見つけていった。この顕著な形態的2型と、スニーカー精子にだけ備わったCO₂走化性は、雄のとり2つの行動様式に密接に関連していると考え、さらに生殖行動の違いに起因する「何か」に適応した結果、形質の異なる精子が進化したと想像した。適応意義「何か」を探る第一歩として、スニーカー精子とペア精子の違いを生み出す分子基盤を明らかにすることにした。

精巣mRNAの包括的トランスクリプトーム (RNA-seq) と精子プロテオーム解析を行い、両者のどちらか一方に特異的あるいは有意に発現するタンパク質を調べたところ、エネルギー代謝に関わる多くの酵素が浮かび上がってきた。この情報をもとに、精子エネルギー代謝経路を実験により調べたところ、ペア精子は解糖系からTCA回路によるATP産生が鞭毛運動に必須なのに対し、スニーカー精子は解糖系のみで鞭毛運動を行っていることが分かった。解糖系の最終産物はピルビン酸だが、スニーカー精子はこれをTCA回路に回さず、乳酸にして細胞外へ排出していた。なぜ効率にATPを産生できるTCA回路を使わず、排出してしまうのか？逆説的に乳酸排出の意義を想像し、細胞外酸性化にその役割があるか調べたところ、CO₂走化性で形成した精子集合体が、乳酸排出によってより安定的に維持されることを見出した。さらに精子集合体を形成した後にグルコース勾配下に置くと、その集合体はグルコース濃度の高い方へ移動を始めた。個々の精子はグルコースに対して走化性を示さないが、一旦集合すると集団としてグルコース走化性を示すこと（これをcollective migrationと言う）を明らかにした。

最初の疑問、すなわち何故スニーカー精子はCO₂を使って集合するのか、を考えると、集合自体が本来の目的ではなく、グルコース（栄養源）の高い方角へ移動するための手段ではないかと想像する。雄の生殖行動により、スニーカー精子は雌体外へ受け渡されるが、そこから移動して貯精嚢と呼ばれる精子貯蔵器官に入ることが知られている。これがどうやってなされるか分かっていないが、おそらく何らかの誘引が必要であり、それがグルコース勾配に応答する集団走化性によってなされているかも知れない。

精子進化の原動力はおもに精子競争とされてきた。交尾後性選択を初めて提唱したParkerも、スニーカー、ペア雄が存在する種を用いて精子形質の違いがあるか調べたが、予想に反して見つからなかった。このことと、我々の発見した一連の2型雄間の精子形質の違いを考え合わせて、種に特徴的な精子形態・機能が、一義的に精子競争の所以と結ぶことは正しくないであろう。なぜスニーカー雄が存在するかは別問題であるが、多様な生殖様式進化の中で生じた弱者生存の一形態と考えられる。