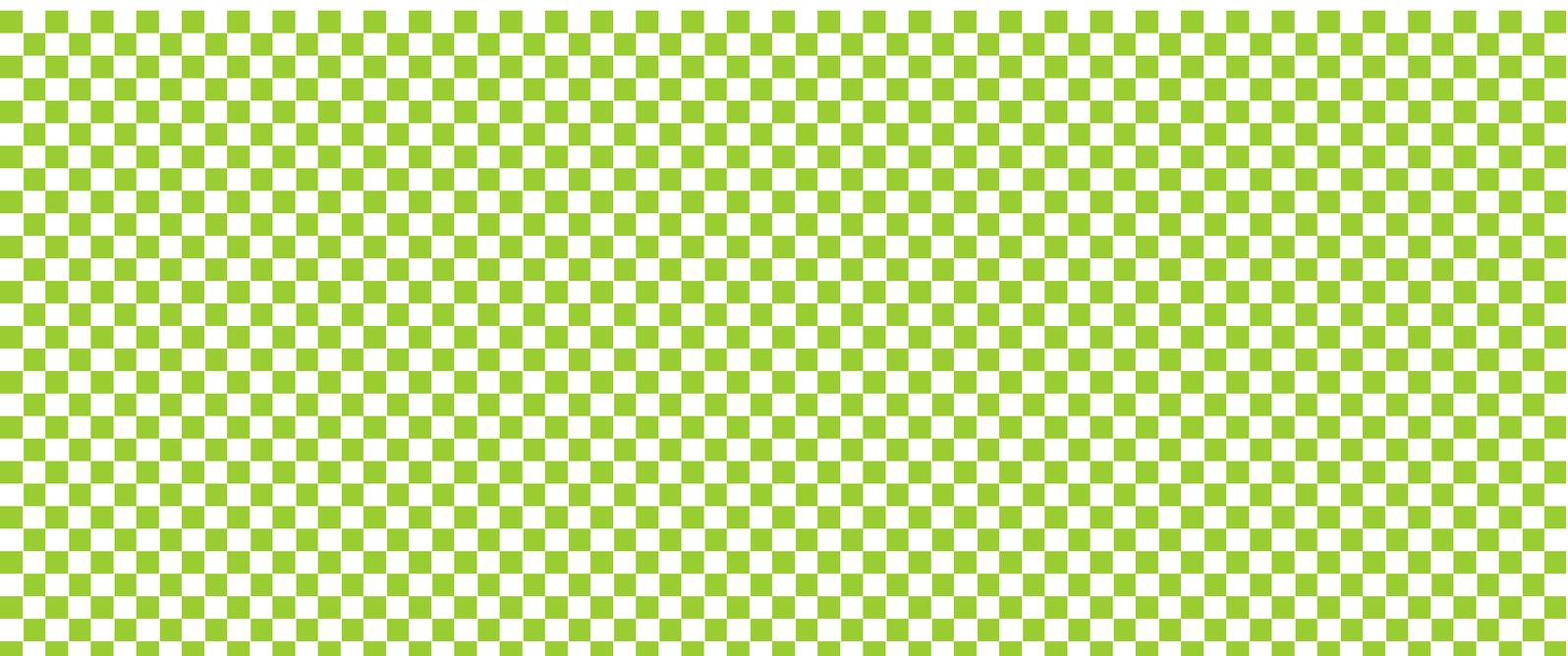


身近な蝶にも謎がある

Konagaya Tatsuro

小長谷 達郎

奈良教育大学 理科教育講座



身近な蝶にも謎がある

奈良教育大学 理科教育講座 小長谷 達郎

住宅街の庭から庭へとチョウが飛び、学校のプールにトンボが卵を産みに来る。コンクリートを突き破った植物に花が咲き、街路樹に鳥が巣をつくっている——。たとえ東京や大阪の大都会に住んでいたとしても、気を付ければどこかに生物の息吹を感じられるものです。ところが、こうした身近な生物が時として生物学の最前線に躍り出ることを知っている人は少ないことでしょう。実は地球上に存在するとされる 800 万種以上の生物のうち、詳しく調べられてきたのはごく一部の種にすぎません。今日の生物学の教科書は限られた生物の研究のうえに成り立っているのです。他方、生物の性質は種ごとに異なり、異なる種や分類群を比較して初めて判明する事実もあります。生物学をつくるのは大腸菌 *Escherichia coli* やハツカネズミ *Mus musculus*、キイロショウジョウバエ *Drosophila melanogaster* などの実験生物だけではありません。身近な生物のもつ性質が従来の生物学への挑戦状になることも少なくないのです。この E-book では、そのような事例のひとつとして、チョウの精子に関する研究を紹介します。生殖細胞という多細胞生物の根本的な部分にも多くの謎が残っているのです。

1. 動物の精子の多様性

精子は動物のオスにとってもっとも重要な細胞のひとつです。精子なくしてオスは自身の遺伝情報を次世代に伝えられません。高等学校の生物の教科書を開いてみると、頭部と中片があり、1本の鞭毛をもつオタマジャクシ形の精子が描かれています。これは精子のごく一般的な模式図といえるでしょう。そして、多くの人がどの動物の精子も模式図と同様の形をしていると考えているのではないのでしょうか。

実際の生物は、教科書で描かれるよりもずっと豊かであり、精子の形態にも著しい多様性が存在します。それは精子の長さを例にとるだけでも明らかです。たとえば、ヒト *Homo sapiens* の精子がわずか 60 μm 程度であるのに対し、シ

ヨウジョウバエの一種 *Drosophila bifurca* の精子は実に 5.8 cm にも及びます¹⁾。たった 3 mm 程度のハエのオスがこのように巨大な精子をつくることには驚きを隠せません。長さ以外の形にも多様性があります。頭部が目立たずオタマジャクシ形に見えない精子も多いですし、そもそも精子に鞭毛がない生物も存在します。精子が 1 本ずつ単独で行動するというイメージすら正しいとは限りません。脊椎動物でも無脊椎動物でも精子が集団を形成して移動する例が報告されているためです²⁾。1 個体のオスが複数型の精子をつくる精子多型という現象も様々な動物で見つかってきました。たとえば、ムカデの仲間にはオスが長さの異なる 2 種類の精子をつくる種が数多く知られています³⁾。

現在のところ、このような「変わった」精子のうち、その形態の意義や機能がわかっているのはごく一部にすぎません。生物の形質を研究する強力な武器になるのは、今も昔も生きた生物を観察することです。ところが、動物の個体に比べると精子は脆弱な存在なので、精子を正常な状態で観察するにはかなり注意を払わなければなりません。特に体内受精する種ではメス体内の精子を観察することに多大な困難が伴います。精子の研究は簡単でないのです。それでも、実験や種間比較などの様々なアプローチによって、何とかその機能に迫ろうとする試みがおこなわれてきました。

2. 無核精子の謎

鱗翅目とはチョウとガによって構成される昆虫のグループのひとつです。鱗翅目昆虫の特徴のひとつに、オスが有核精子と無核精子という 2 種類の精子をつくることを挙げられます(図 1)。このことは今から 1 世紀以上前にはすでに明らかになっていたようです。有核精子は卵と受精する通常の子孫です。一方の無核精子には核がないため、当然ながら卵と受精する能力をもちません。遺伝情報を運ぶ配偶子としては全く機能していないのです。そのため、無核精子を減数分裂に失敗した出来損ないの精子と考える人もいました。ところが、無核精子の数は極めて多く、チョウ類ではその数が全精子の 8~9 割に達するのが普通です。そのため、無核精子には何らかの機能があり、出来損ないの精子ではないと考えられるようになりました。日本でも古くから無核精子の研究がなされており、大正時代の論文には「知らず後日何人かこの神秘の鍵を開き得るものぞ」と記されています⁴⁾。

図 2 に一般的な鱗翅目昆虫のメスの内部生殖器の模式図を示しました。無核精子と有核精子は、精包と呼ばれるタンパク質のかたまりに包まれた状態でオスからメスの交尾嚢に送り込まれます。交尾嚢は精子を受け取る器官です。しばらくすると両型の精子が交尾嚢から出て、卵管を経由して最終的な精子貯蔵

器官である受精囊へと移動します。鱗翅目昆虫の受精は産卵直前に起こるため、有核精子はその時まで受精囊に貯められます。

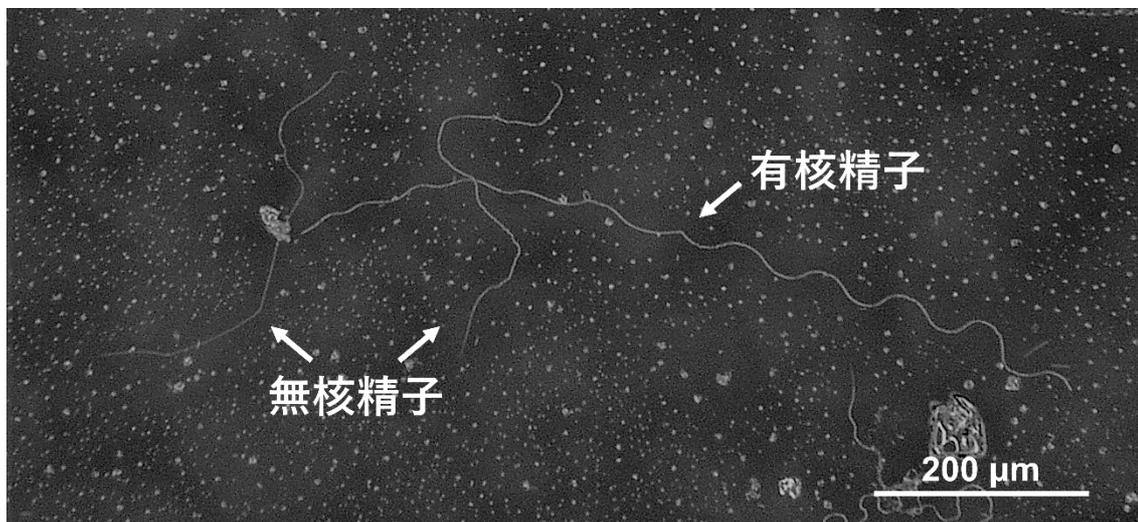


図1. ジャコウアゲハの有核精子と無核精子. 無核精子の方が小さく数が多い.

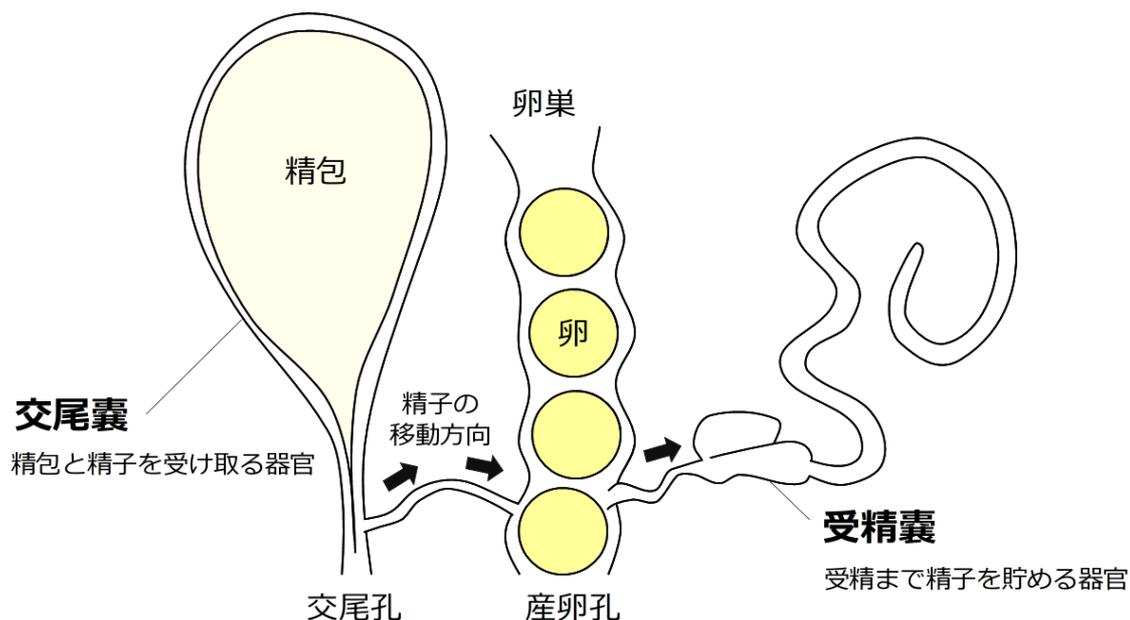


図2. 鱗翅目昆虫のメスの内部生殖器の模式図.

この1世紀の間に無核精子の機能に関する数多の仮説が提案されてきました⁵⁾。現在では、無核精子が有核精子の受精囊への移動を助けるという「移動補助説」と受精囊内の無核精子がメスの再交尾活性を抑制するという「詰物仮説」の2つが有力視されています。鱗翅目昆虫では、メスが生涯に複数のオスと交尾する多回交尾制が普通です。メスが複数のオスと交尾すると、メス体内でそ

これらのオスの精子が混ざり、卵との受精を巡る精子競争が発生します。精子競争の回避は、自身の子が生まれる可能性を高くするため、オスにとって適応的な行動といえます。「詰物仮説」はこの精子競争の回避に無核精子が用いられるという仮説なのです。

1999年にはヨーロッパ産のエゾスジグロシロチョウの近縁種 *Pieris napi* で「詰物仮説」を支持する研究が報告されました⁶⁾。一度交尾したメスを実験的に別のオスと同居させたところ、一定期間内に再交尾を受け入れなかったメスは再交尾したメスより多くの無核精子を受精囊にもつことが示されたのです。この研究が著名な学術誌であるネイチャー誌に掲載されたこともあり、「詰物仮説」は幅広い支持を集め、行動生態学の教科書にも掲載されるようになりました。野生の昆虫を扱う研究者の間では「詰物仮説」が支配的な仮説になっていたのです。

3. 単婚制の蝶

私がこの問題に取り組み始めたのは大学院1年目のことでした。私自身は元々チョウ類の冬への適応と繁殖戦略の関係を主な研究テーマにしていました。最初は精子の研究のように細かい作業を必要とする研究はするまいと思っていたのをよく覚えています。ところが、無核精子の機能解明は所属研究室の主要な研究課題のひとつでもあったので、いつの間にか無核精子の問題にも関心をもつようになりました。無核精子という存在の面白さもさることながら、1世紀以上の難問というフレーズも私の心をくすぐりました。

研究対象に選んだのはジャコウアゲハ *Byasa alcinous* でした (図3)。ジャ



図3. 静止するジャコウアゲハのメス (左) とメスの腹部末端に付着した交尾栓 (右). 交尾栓は図2で示した交尾孔だけを塞ぐように形成されるため、交尾栓が硬化してもメスは自由に産卵できる.

コウアゲハは黒色のアゲハチョウで、河川敷や空き地のような開けたところをゆったりと飛ぶ姿が印象的です。当時所属していた筑波大学にはジャコウアゲハがたくさん生息していました。学生の住む宿舎の壁に蛹が鈴なりになることもあったほどです。

ジャコウアゲハを選んだ理由は単婚制という特殊な配偶様式と関係があります。単婚制とはメスが生涯にほぼ1度しか交尾しない配偶様式のことです。この種のオスは基本的に羽化直後の飛べないメスと交尾し、交尾が終わると相手のメスの腹部末端に交尾栓と呼ばれる塊を形成します(図3)。交尾栓にはメスが別のオスと再交尾するのを妨げる機能があり、一度交尾栓が硬化するとメスは物理的に二度と交尾できなくなります⁷⁾。しかも、実験的にメ스에複数回交尾を強いるとメスの寿命が短くなることも知られてきました⁸⁾。この種のメスにとっては、複数回交尾が不利益を伴う行為になっているのです。

「詰物仮説」は無核精子がメスの再交尾を抑制するという仮説でした。メスが何度も交尾する多回交尾制の種ではこのような機能はオスにとって重要です。それに対し、ジャコウアゲハのような種では、そもそもメスが積極的に再交尾する機会がないため、オスが無核精子を使ってメスの再交尾活性を下げる必要がありません。無核精子が詰物としての機能しかもたないのであれば、ジャコウアゲハのオスにとって無核精子は無用の長物といえます。この場合、無核精子をつくらないオスの方が余計なエネルギーを使わないので、無核精子をつくるオスより多くの子孫を残せるに違いありません。「詰物仮説」のみが正しいならば、ジャコウアゲハでは無核精子が少なくなるような進化が起こるという予測が成立するのです。

実際にオスがつくる精子の数やメス体内の精子数の推移を調べたところ、予想外の結果が得られました⁹⁾。無核精子の占める割合は、オスがつくる精子・メスに渡される精子・受精囊に到達する精子のいずれにおいても、約9割に達していたのです。この値は多回交尾制の他のアゲハチョウ類とほとんど同じ値でした。単婚制のジャコウアゲハでも無核精子が何らかの役割を果たしている可能性が高いといえるでしょう。

それだけでなく、無核精子が有核精子よりも早く受精囊に到達することや、受精囊に到達した無核精子の運動性が次第に失われること、受精囊に到達した無核精子が急速に消失することも明らかになりました。無核精子が受精囊から消えるのはすでに役目を終えたからと解釈可能です。オスが体の大きなメスにより多くの無核精子を渡すこともわかりました。これらは「移動補助説」と矛盾しない結果といえます。

2016年に公表されたこの研究は、野生の鱗翅目昆虫における定説とされて

きた「詰物仮説」の万能性に疑問を投げかけるものでした。もちろん「移動補助説」を証明したのではないので華々しい成果とはいえませんが、ある海外の研究者からは定説に挑戦した研究と評価されています。実は「移動補助説」は家畜昆虫であるカイコガ *Bombyx mori* の研究者によって支持されてきた仮説です。カイコガでは無核精子の異常がオスの不妊の原因になることが実験的に明らかになっていました¹⁰⁾。これは「詰物仮説」では説明できない結果です。カイコガが家畜として特殊化しているとはいえ、無核精子の機能が野生のチョウ類と全く異なるとも思えません。「移動補助説」と「詰物仮説」は互いに排他的な仮説ではないので、無核精子が複数の機能をもつ可能性も十分に考えられます。

最近、無核精子に関する研究が再び活発になってきました。カイコガでは無核精子と有核精子の分化に関わる遺伝子が同定されました¹¹⁾、野生の鱗翅目昆虫を使った研究も増加しています。私の研究室でも、カイコガを使った詳細な実験と野生のチョウやガを使った比較研究の両方を進めるようになりました。無核精子の研究は新たな局面を迎えているといえるでしょう。

4. おわりに

私がジャコウアゲハを研究した時から5年以上の月日が経ちました。残念ながら今の研究室がある奈良教育大学の近くではあまりジャコウアゲハを見かけません。それでも大学内を少し歩くだけで数種のチョウを観察できます。読者の皆さんの家のまわりにもきっと多くのチョウが住んでいることでしょう。チョウの無核精子に限らず、私たちの身近に生息する生物にも何かしら未解明の部分があるのが普通です。よく観察すれば合理的な説明の知られていない生物の行動や奇妙な形はいくつも見つかりますし、産卵数や寿命といった基本的な性質が明らかな種も少数派にすぎません。適切な手法を用いれば、誰もが生物学的に新しいことを見つけられる状況にあるのです。

身近な生物にも謎がある——。そのように考えると、生き物を見る目が変わるのではないのでしょうか。近年、生物学の分野でも、部活動や探求活動などで高校生が未知の課題に挑戦する機会が増えてきました。もちろん大学レベルの研究では、実験や観察、技術の習得、統計処理、先行研究の調査、問題の整理、論文執筆などに多大な労力を必要とします。高校生だけでこれらをこなすのはかなり難しいでしょう。それでも高校生の探求が新たな発見につながる可能性は決して小さくありません。世界を驚かす発見も十分に期待できると考えています。

引用文献

- 1) Pitnick S, Spicer GS, Markow TA (1995) How long is a giant sperm? *Nature*, 375: 109-109.
- 2) Moore H, Dvorakova K, Jenkins N, Breed W (2002) Exceptional sperm cooperation in the wood mouse. *Nature*, 418: 174-177.
- 3) Rosenberg J, Müller CHG (2009) Morphology in Chilopoda—a survey. *Soil Organisms*, 81: 1-55.
- 4) 塚口利三郎・黒津敏行 (1922) 鱗翅類の無核精子に就いて. *動物学雑誌*, 34: 310-317.
- 5) Swallow JG, Wilkinson GS (2002) The long and short of sperm polymorphisms in insects. *Biological Reviews*, 77: 153-182.
- 6) Cook PA, Wedell N (1999) Non-fertile sperm delay female remating. *Nature*, 397: 486-486.
- 7) Matsumoto K, Suzuki N (1992) Effectiveness of the mating plug in *Atrophaneura alcinous* (Lepidoptera: Papilionidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30: 157-163.
- 8) Kawagoe T, Suzuki N, Matsumoto K (2001) Multiple mating reduces longevity of females of the windmill butterfly *Atrophaneura alcinous*. *Ecological Entomology*, 26: 258-262.
- 9) Konagaya T, Idogawa N, Watanabe M (2016) Motility and dynamics of eupyrene and apyrene sperm in the spermatheca of the monandrous swallowtail butterfly *Byasa alcinous*. *Physiological Entomology*, 41:185-192.
- 10) Sahara K, Kawamura N (2002) Double copulation of a female with sterile diploid and polyploid males recovers fertility in *Bombyx mori*. *Zygote*, 10: 23-29.
- 11) Sakai H, Oshima H, Yuri K, Gotoh H, Daimon T, Yaginuma T, Sahara K, Niimi T (2019) Dimorphic sperm formation by *Sex-lethal*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116: 10412-10417.

小長谷 達郎 (Konagaya Tatsuro)

- 2018年 京都大学大学院 理学研究科博士後期課程修了
博士 (理学)
- 2018年 日本学術振興会 特別研究員 (PD)
(受入研究機関: 基礎生物学研究所)
- 2021年 奈良教育大学 准教授



【研究テーマ】生理生態学・進化生態学・昆虫生態学。野外調査と室内実験の両方を駆使して生物の秘密を紐解こうとしています。現在は鱗翅目昆虫（チョウやガ）の繁殖戦略を研究するだけでなく、絶滅危惧昆虫の凍結保存技術の研究にも取り組んでいます。

【今の研究分野を選択したきっかけ】

研究者を志望するようになったきっかけのひとつは中学校で経験した探求型の特別授業でした。これは夏休みを利用して好きな生物の行動を探求する内容の授業で、自分で実験や観察をして未知の課題に取り組むことの面白さに夢中になりました。その思いが今へと繋がっています。

身近な蝶にも謎がある

著者 こながや たつろう
小長谷 達郎

2022年4月1日 第1版

奈良教育大学出版会

〒630-8528

奈良市高畑町

TEL: 0742 (27) 9343 FAX: 0742 (27) 9147

E-mail: g-kenkyu@nara-edu.ac.jp

URL: <https://www.nara-edu.ac.jp/PRESS/>