

イジャー 1号に搭載されているプラズマ検出器は太陽風の速度を直接計測できるが、数年間作動していなかった。Krimigisらは低エネルギー粒子について巧みな解析をおこない、必要に応じてデータを補正した結果、太陽風の速度が低下していると結論を出した。また、末端衝撃波面付近で予想されているように、低エネルギー粒子数と軽イオン粒子の増加も確認された。これとは反対に、McDonaldらによる高エネルギー領域の宇宙線異常成分の計測では、ボイジャー 1号の現在位置から少し遠方で粒子が加速されていることが示唆される。McDonaldらは85Au付近でイオンと電子の強度が大きく増大していることを確認したが、まだ前方に存在する末端衝撃波面の前兆にすぎないと主張する。

実は、末端衝撃波面は静止しているとは予想されていない。末端衝撃波面の位置は太陽の状態の変化に反応して変わる太陽圏の状態によって変化していると思われる。実際、Krimigisらはボイジャー 1号は約200日間末端衝撃波面を越えていただけでなく、衝撃波面が再び外側に移動した後、探査機は超音速の太陽風の中に取り残されたと主張する。太陽系で最大の衝撃波面に遭遇しこれを研究するための追跡が再び始まっている場合、おそらく末端衝撃波面は今後数年間は外側に移動するだろう。

問題はもちろんどちらが正しいかだ。ボイジャー 1号はすでに末端衝撃波面に遭遇したのだろうか。個人的には、末端衝撃波面を横断しているとすればデータをより容易に説明できる Krimigis¹らに同意したい。したがって、McDonald²らのデータは末端衝撃波面の形状が予想よりも複雑であるか、ボイジャー 1号の位置よりも遠いところに高エネルギー粒子を加速する何か別の方法があること示唆しているのではなからうか。どちらの説明も確実ではなく、ボイジャー 1号がさらに遠くへ飛行していく過程で、近いうちにこの興味深い領域に再び遭遇することを期待しよう。いったん末端衝撃波面を通過すれば、冒険は新しい段階にはいる。末端衝撃波面の向こう側にある超音速の太陽風の領域は、乱流と粒子の加速、そして珍しいプラズマ現象を特徴とする魅力的なものだろう。ボイジャー探査機は1年に3AUから4AUの速度で移動してお

り、やがては太陽風プラズマと星間プラズマを隔てる境界であるヘリオポーズ(太陽から約150AUの距離にあると推定されている)に遭遇する(図1)。そして我々は本当に星間物質の中に入り込むことになる。ボイジャーはやがて太陽圏自体が星間物質中を超音速で移動しているために起こる「パウショック」に到達するかもしれない。しかし両探査機ともそのはるか前2020年頃には電源が枯渇する。40年間のミッションの後、ボイジャーは汚

くない恒星間空間のかなたへ静かに漂っていただくだろう。 ■

Len A. Fisk is in the Department of Atmospheric, Oceanic, and Space Sciences, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan 48109-2143, USA.
e-mail: lafisk@umich.edu

1. Krimigis, S. M. *et al. Nature* **426**, 45–48 (2003).
2. McDonald, F. B. *et al. Nature* **426**, 48–50 (2003).
3. Stone, E. C. *Science* **293**, 55–56 (2001).

進化生物学

あの手この手の卵争奪戦

Matthew J. G. Gage

雄鶏は、交尾の際に射精液の量を複数の要因によって手加減しているようだ。つまり、雄同士の競争の程度、前にも雌と交尾をしたかどうか、そして、雌の生殖的な「価値」が要因となるらしい。

原文: *Scramble for the eggs*

Nature Vo.426(22)/6 November 2003; www.naturejpn.com/digest

精子競争(sperm competition)とは、複数の雄に由来する精子が1匹の雌の卵を受精させるために競争することである¹。雄は自分の遺伝子を後世に残すために長く奮闘するが、その最終戦には往々にしてこの精子競争が待ち受けている。そのため当然のことながら、雄には生殖にかかわる特徴的な形質がいくつか備わることとなった²。よく見られる適応の1つが、天文学的な数の微小な精子をつくることで、これは精子競争の基本原則が一種の「富くじ」だからだ。つまり、最も多くの精子を射精した雄ほど受精に成功する見込みが高い³。しかし産生できる精子の数が有限なため、雄は数のうえで常に優位に立つことはできない。そこで、他の策をとらねばならない。たとえば2003年11月6日号p. 70のPizzariたちの報告⁴によると、若い雄鶏は精子数で精子競争の優位に立つ必要性をはかりにかけ、限られた供給量の範囲内で精子数をやりくりするという、「前例のない高度な技」をやっている。雄鶏は1回の交尾ごとに、集団内の社会的手がかりや性的手がかりに敏感に反応している。つまり雄は、精子競

争の程度や雌の繁殖価に対して最適で、自身の精子の蓄えとも帳尻が合うような量の射精をする。

雄はおびただしい数の精子をつくるが、その過程は多くの場合、コストがかかる。たとえば1個1個の精子細胞は、進化の過程で特殊化し競争するDNA保持単位となるべく強力な圧力を受けている。こうした特殊化のため、精子完成までの時間が長くなっているのかもしれない。哺乳類では、雄の生殖細胞系列から成熟した精子細胞ができるまでに5~11週間かかる⁵。さらに、精子形成には無視できないほどのエネルギーが必要なことがわかっていて。たとえばヨーロッパサリヘビ(*Vipera berus*)では、精子形成期(雄は身体の動きが鈍くなる)の体重減少は、その後の探索行動や求愛行動、競争や交尾をする活発な時期と同じくらい大きい⁶。

進化生物学者たちは以上のような制限事項を考慮して、雄は射精1回ごとに細心の注意を払っており、1回ごとの交尾の特異的かつ局所的な必要性に応じて射精量を調節しているはずだと推測してきた^{7,8}。実際に実験で、雄

▶ が適応的にみえるやり方で精子数を操作できることを示す証拠が得られている⁹⁻¹²。ところが Pizzari たちの研究⁴で、ニワトリ (*Gallus gallus*) がこれまで報告されたものよりずっと精度の高い「はかり」と信号をもとに精子数を調節できることが明らかになった。

セキショクヤケイとその家畜化された子孫であるニワトリは、雌が妊娠可能な時期に数羽の雄と交尾する乱婚型の配偶様式を進化させてきた。雄は序列が優位(交尾のために雌にいつでも近づける)か、劣位(あまり近づけない)のどちらかをとりうる。こうした乱婚型の配偶様式は動物界全体を通じて広く見られ、純粋な単婚(一夫一婦制)を進化させた種は少数派である²。雄にとって雌の乱婚は、交尾の成功イコール受精の成功とならないことを意味する。

では、雄鶏はライバルの雄たちと競争する際にどうやって卵を受精させるチャンスを高めるのだろうか。解明するため Pizzari たちは、野生化したニワトリやセキショクヤケイの放し飼い集団を研究した。鳥を人間に慣れさせ、雌には、自然状態で出された射精液を採集して干渉が最小限の状態で行分析できるような装置をつけた。

1 回目の精子競争の程度の影響を見る実験では、雄鶏はライバルの雄がゼロか1羽か3羽いる状態で交尾でき、雄の数が多くなるほど競争の程度は高くなる。Pizzari たちは、雄の社会的な地位によって射精反応が違ふことを観察した。予想通り、優位の雄は競争のリスクが高まるとより多くの精子を射精した。これはおそらくライバルよりも数の上で優位に立とうとしたためである。しかし劣位の雄は、もっと複雑な反応を見せた。精子競争の激しさが低程度から中程度に上がるときには精子数は上昇したが、競争の激しさが最大級になると精子数は下降した。

これらの反応は、雄の射精反応に関する2つの説とかなり符合する。一方の「競争のリスク」モデル(risk model)⁷によれば、優位の雄はリスクが高まれば受精競争を勝ち抜くために精子の投資を増やすよう振る舞う。しかし劣位の雄はもっと精妙な「競争の激しさ」モデル(intensity model)⁸をとらねばならない。社会的地位が低いということは雌を支配する力が弱いということであり、そのためライバル

の雄の数が多ければ精子競争は激しくなる可能性が非常に高くなる。この筋書きでは、劣位の雄は自身の精子投資を減らしてその後の交尾のために精子をとっておくと予想される。なぜなら、こうした精子競争で優位のライバルの雄に精子数のうえで勝つのは、コストがあまりに高くつくからである。「富くじ」を引き合いに出すと、賞品をめぐる競争相手がいない場合には、券を1枚買えば賞品がもらえる。もし競争相手が少数なら、券をたくさん買えば当たる確率を最大限にできる。だが、競争がすごい場合には、当たる確率ももっと高い次回以降の富くじにお金をとっておいて券を買うほうが得策である。

Pizzari たちは、雄鶏が雌鶏の「とさか」の大きさに敏感なことも明らかにしている。雌の「とさか」が卵の平均サイズの予測指標となり、したがって繁殖上の「価値」の指標となることを見つけたのだ。つまり、雄は「とさか」の大きい雌ほど、多くの精子を投資したのである。同じように、雄は新顔の雌にも反応した。同じ雌との交尾を何度もしていると、精子の蓄えが減るかのように、雄の精液量がしだいに減っていく。ところがその雄が新顔の雌に出会うと、熱意も新たに交尾を再開し、射精液は以前のように精子数が多くなった。この生殖上の反応は、米国の元大統領カールビン・クーリッジにちなんで「クーリッジ効果」¹³として最初に報告されたものである。同大統領は政府の農場を訪れた際に、1羽の雄鶏が交尾する回数の多さに驚きの言葉を発し、そのあと雄鶏が次々と新しい雌を相手に交尾することを知らされて納得した。このクーリッジ効果はこれまで、性的行動を再開させることしか報告されていなかった¹⁴。ところが今回 Pizzari たちは、新しい雌が交尾行動と射精量の両方を回復させることを示したのだ。

Pizzari たちの成果⁴は、雄が精子競争を勝ち抜くためにとる戦略が進化するのを押し進める選択の力を例証したものだ。しかし、この「消費と貯蓄」戦略が本当に適応したものかどうかを知るには、競争する雄たちの実際の受精率や繁殖率を定量化し、長期または生涯の繁殖成功度に換算することも重要である。また、精子形成にかかるエネルギーコストや繁殖コストについて、もっと情報が必要である。

将来的に交尾を受け入れる雌に出会う可能性があれば、必然的に精子の投資戦略は慎重なものになる。これを考えると、雄は交尾を受け入れてくれる雌の個体数を知るために局所的な手がかりを感じとっているのかどうか、という(予想されるような)疑問がまた1つ出てくる。

最終的には、今後の研究で射精量の操作を裏で支えている仕組みが調べられるかもしれない。乱婚性の齧歯類シカシロアシネズミ (*Peromyscus maniculatus*) に関する生理学研究では、精管の筋収縮性がオピオイドホルモンに直接反応することが明らかになっている¹⁵。精管は精子を射精部位まで運び、オピオイドホルモンは雄どうしの相互作用に際して精子競争の直接的な合図として分泌される。推論するに、ニワトリでもこれと似た仕組みが働いている可能性がある。 ■

Matthew J. G. Gage is in the School of Biological Sciences, University of East Anglia, Norwich NR4 7TJ, UK.

e-mail: m.gage@uea.ac.uk

1. Parker, G. A. *Biol. Rev.* 45, 525–567 (1970).
2. Birkhead, T. R. & Møller, A. P. *Sperm Competition and Sexual Selection* (Academic, London, 1998).
3. Gage, M. J. G. & Morrow, E. H. *Curr. Biol.* 13, 754–757 (2003).
4. Pizzari, T., Cornwallis, C. K., Løvlie, H., Jakobsson, S. & Birkhead, T. R. *Nature* 426, 70–74 (2003).
5. Setchell, B. P. in *Reproduction in Mammals* Vol. 1, *Germ Cells and Fertilization* (eds Austin, C. R. & Short, R. V.) 63–101 (Cambridge Univ. Press, 1982).
6. Olsson, M., Madsen, T. & Shine, R. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264, 455–459 (1997).
7. Parker, G. A., Ball, M. A., Stockley, P. & Gage, M. J. G. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264, 1793–1802 (1997).
8. Parker, G. A., Ball, M. A., Stockley, P. & Gage, M. J. G. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263, 1291–1297 (1996).
9. Gage, M. J. G. *Anim. Behav.* 42, 1036–1037 (1991).
10. Wedell, N., Gage, M. J. G. & Parker, G. A. *Trends Ecol. Evol.* 17, 313–320 (2002).
11. Martin, O. Y. & Hosken, D. J. *Anim. Behav.* 63, 541–546 (2002).
12. Pilastro, A., Scaggiante, M. & Rasotto, M. B. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 99, 9913–9915 (2002).
13. Wilson, J. R., Kuehn, R. E. & Beach, F. A. J. *Comp. Physiol. Psychol.* 56, 636–644 (1963).
14. Dewsbury, D. A. *Psychol. Bull.* 89, 464–482 (1981).
15. Pound, N. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266, 1755–1758 (1999).