

令和元年5月27日現在

機関番号：32612

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2018

課題番号：15K07133

研究課題名(和文)雌雄交尾器はなぜ噛み合うのか?～理論と実証からの論争解決～

研究課題名(英文) Morphological matching between male and female genitalia: deciphering the maintenance mechanisms by theoretical and empirical approaches

研究代表者

上村 佳孝 (KAMIMURA, Yoshitaka)

慶應義塾大学・商学部(日吉)・准教授

研究者番号：50366952

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：オス交尾器のみならず、メス交尾器の形の進化も速く、両者の間に形の対応(噛み合い)が成立していることが、多くの動物で明らかになりつつある。雌が対応した形態を示すのは、「交尾時の創傷などのコストを避けるため」であるという仮説と、「遺伝的に質の高い雄を選択するためである」という仮説があり、論争が続いている。

論争の解決に向け、実証・理論の両面から研究をおこなった。実証面では各種昆虫類を対象とし、特にショウジョウバエ類を用いた研究により、人為的操作(手術)で雌雄の交尾器の噛み合いを悪くした場合、交尾が成立しなくなる、その後の産卵が阻害されるなど、メスにとって大きなコストになることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

交尾器形態の進化は速いため、交尾器を観察なしでは種類を正確に同定できない動物も多い。特に種数の多い昆虫類では、交尾器形態の観察は、正確な同定や新種の記載に欠かせない作業である。

本研究が明らかにした「交尾器が正確に噛み合うことは、雌にとって重要である」という点は、雌雄の交尾器の形態が互いに影響を与えながら共進化・多様化していくプロセスの根底にあると考えられる。従来、雌の交尾器は観察が難しく、雄のそれに比べて多様性に乏しいと考えられてきたが、本研究の成果に基づき、雄交尾器形態に対応する部位を精査することで、雌サンプルのみでも正確に種同定できるケースが増えると期待される。

研究成果の概要(英文)：Recent studies have revealed that female genital morphology also rapidly evolve corresponding to the male genitals, which shows astonishing across-species diversity. There is ongoing debate on its underlying mechanisms, involving the two major hypotheses: the “sexual conflicts” and “cryptic female choice” hypotheses predict that exact matching of male and female genital morphologies reduces female mating costs or functions for choosing superior males, respectively.

This study tackled this problem from both theoretical and empirical approaches. In the latter, various insect groups were screened as potential model organisms for studying this topic. By surgically manipulating the female genital morphologies, studies on the fruit flies of the genus *Drosophila* revealed that (artificially induced) mismatching in male-female genitals during copulation can impose extensive costs on the female reproductive success, as it can hamper sperm transfer and the subsequent egg-laying.

研究分野：進化生物学

キーワード：微細手術 卵胎生昆虫 熱帯性昆虫 交尾器進化

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

進化生物学における未解決問題として、「雄・雌の交尾器の形はなぜうまく噛み合うように進化していくのか?」というものがある。これは専門家ならずとも興味を持つ身近な疑問であるが、その原因に関して論争が続いている。近年の新しい観察技術の確立により、これまで雄の交尾器形態にのみ、著しい種間差が観察されるとされていた動物群の雌にも、雄の交尾器形態に対応したバリエーションが発見されるようになり、雌雄交尾器の形態的対応 (= 噛み合い) は広く認められるようになってきた。

この共進化の原動力をめぐって、大きく2つの学説があり、それぞれの主張者の間で論争が続いている。一つは性的対立仮説である。一般に雄の方が交尾に積極的な性であるため、雌が望まない交尾を強要するような形質 例えは強力な把握器を備えた交尾器 を発達させることがある。雌はこれによくフィットする交尾器を進化させることで、把握器等による創傷のコストを軽減できるという考え方である。もう一方は、Cryptic Female Choice 仮説 (CFC 仮説) という考え方である。例えば、雄が雌を把握する能力等に遺伝的なバリエーションがある場合、雌は遺伝的に優れた雄の精子が選択的に使用されるようなメカニズムを持つことで、その優れた能力を引き継いだ息子を持つという利益 (= 遺伝的利益) を得る。雌の特異な交尾器形態は、そのような優れた雄の選別に用いられていると考えるのが、このCFC仮説である。雄の交尾成功能力に遺伝的変異がある場合、遺伝的な利益は多かれ少なかれ自動的に生じるため、両仮説は相互に排他的ではない。また、両仮説ともに決定的な証拠が示されている分類群は乏しく、動物界全体を見渡しての相対的重要性について、世界的な論争が続いている。

2. 研究の目的

雌雄交尾器の形態的対応 (= 噛み合い) が進化する原因を、実証と理論の両面から探ることが本研究課題の目的であった。理論研究面では、交尾器進化の数値シミュレーションモデルの構築をおこなった。これにより、性的対立仮説・CFC仮説の相対的重要性を判断する新しい基準を見出すことを目的とした。また、昆虫類を対象とした実証研究をおこなうことで、理論研究上の仮定の妥当性や、モデルによる予測を確認することを目的とした。

3. 研究の方法

(1) 雌雄交尾器形態共進化の成因について論争が起きている最大の原因は、両仮説 (性的対立仮説とCFC仮説) が相互に排他的でないことである。本研究計画のうち、理論研究では、主にコンピューターシミュレーションを用いた理論研究をおこない、両仮説の相対的重要性を測る最適な尺度を探った。シミュレーションモデルのプロトタイプは、複雑な配列演算をコンパクトに記述できる統計ソフト R によって作成されたが、その後、プログラムの複雑化に伴い、計算速度の向上が必要となったため、Python (ver. 3) によって書き直し、さらに改良を加えた。

(2) 理論研究と並行して実施された実証研究では、本課題の論争解決に適した材料を (特に熱帯性の) 昆虫から幅広く探索をおこなった。初年度に微分干渉顕微鏡を購入し、有機溶剤での透明化処理との併用により、交尾中の雌雄交尾器を非破壊的に精度よく観察する体制を整備した。*Drosophila* 属のショウジョウバエに特に適した材料を見出し、その雌交尾器を微細手術する技術を考案した。

4. 研究成果

(1) 理論面では、雌雄双方の交尾器形態を、それぞれ個別のpolygeneに支配される多変数の集合として扱うシミュレーションモデルを作成し、雄交尾器の値配列と雌交尾器の値配列の差により、形態のマッチングの程度を評価 (= 差が小さいほどマッチングが良い) した上で、マッチングすることの雄へのベネフィットや、ディスマッチングによる雌へのコストなどの変数に様々な条件を仮定し、解析を繰り返した。

現実的な時間内で結果を安定的に収束させる条件は限られていたものの、平成29年度には基本的なシミュレーションモデルが完成した。雌が優れた雄を選ぶような交尾器形質は、交尾のコストを軽減するような副作用を持つ場合は進化し易いが、単独では雄の速い進化に追いつかない状況が観察された。これは、交尾器の共進化に関わる仮説のうち、性的対立仮説の重要性を支持する結果である。

さらに広範なパラメーターを解析するにあたり、計算速度の向上が大きな課題となった。当初のモデルは、複雑な配列演算をコンパクトに記述できる統計ソフト R によって作成されたが、

その後、計算速度の向上を目的に Python (ver. 3)によって書き直しをおこなうとともに、一部のアルゴリズムに改良を加えた。理論研究の成果は、助成期間中の出版には至らなかったが、データは十分に得られたため、今後出版に向けて整理・執筆をおこなっていく。

(2) 実証研究の材料としては、交尾器の相関して進化している部位を、雌雄ともに実験的に操作可能な昆虫の選定が重要であった。主にハサミムシ類やショウジョウバエ類について幅広く、このような操作に適した材料が探索された。

(3) 熱帯性のハサミムシの1種、ナミコモチハサミムシ (*Marava arachidis*) において、雌の受精嚢を実験的に除去する手法を確立した。本種は卵胎生であるが、精子は他の卵生種と同様に受精嚢に貯蔵されることがこの手法により明らかとなった。また、雄交尾器先端部も、交尾中雌雄の妨害処理により破壊された。この先端部を失っても、再び交尾可能であることを明らかにした。熱帯性ハサミムシでは、同科別属の1種 (*Spongovostox semiflavus*) も卵胎生であることを発見し、報告した。また、これまでに卵胎生または胎生と報告されている自由生活型ハサミムシ類全種について、雄交尾器の構造を精査した。その結果、雄交尾器の伸長がいずれの種類においても観察され、このグループにおいては、雌の繁殖様式の変化が、交尾器の進化に重要な影響を及ぼしていると考えられた。また、ナミコモチハサミムシでは、ハサミムシ類としては例外的に、雄が強制的に交尾をおこない、同時に雄交尾器が雌の受精嚢口付近に傷をつける。このような創傷現象は、強い性的対立の存在を示唆した。

卵胎生ハサミムシ類はこのように、雌雄交尾器の対応した進化の研究に適した面もある一方で、体内での卵の発生停止 (= 発生異常) など、その繁殖成功を精度よく測定するには、考慮すべき要因が多いことも明らかとなった。これら一連のハサミムシ類の研究の中で発見された3未記載種についても、新種として記載し、報告した。

(4) 実証研究面では、ショウジョウバエの1種 *Drosophila erecta* について大きな進展があり、その成果を誌上発表した。雌の産卵管先端部は本種を含むグループにおいて多様性が乏しく、これは交尾中にこの構造を把握する雄の把握片についても同様である。しかし、これらの構造が交尾の成立に重要であること、また、雌交尾器に見られる膜質のポケットが、交尾時創傷のコスト低減に重要な役割を果たしていることを、雌交尾器の操作実験から明らかにした。本種の雌交尾器には、膜質のポケットに加えて硬いシールドも持つが、通常創傷を受けないこの部分を人為的に創傷した場合、産卵行動に悪影響を与えることが明らかになった。これは、性的対立仮説のもとで交尾器の噛み合いが進化していくことを強く示唆する結果である。

(5) 上記の結論は、田中健太郎氏 (首都大学東京) らとの共同研究によっても支持された。近縁な2種類のショウジョウバエ (*Drosophila simulans* と *D. mauritiana*) の交雑により、前者の遺伝的背景に後者の染色体断片を持つ系統が複数作成され、様々な雄交尾器パーツについて形態のバリエーションが得られた。その多くは種間差に比べて軽微な変化であったが、雌交尾器との噛み合いの不一致により、交尾の終了に支障を生じる場合があることがわかった。噛み合いの不一致のコストはこれまで考えられていたよりも大きく、普遍的である可能性を示唆する結果である。また、交尾の終了に支障を生じるというコストは、雄の側についても、これまで想定されてこなかったタイプのものである。

(6) アウトリーチ活動として、平成29年度には本課題の研究成果も含め、当該分野の研究の最新事情をまとめた啓蒙書の執筆もおこなった。また、最終年度の平成31年2月には、本課題の最終成果報告、および Michael T. Siva-Jothy 氏 (シェフィールド大) による基調講演を含む計8題の発表によるシンポジウムを開催し、国内外の10の研究機関から、約30名の参加者を迎え討議した。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計11件)

Kamimura, Y., Yang, C.-C. S., and Lee, C.-Y. (2019) Fitness advantages of the biased use of paired laterally symmetrical penises in an insect. Journal of Evolutionary Biology (in press) 査読有

DOI: 10.1111/jeb.13486

Kamimura, Y. and Ferreira, R.L. (2018) Description of a second South American species in the Malagasy earwig genus *Mesodiplatys* from a cave habitat, with notes on the definition of Haplodiplatyidae (Insecta: Dermaptera). *Zookeys* 790: 87–100. 査読有

DOI: 10.3897/zookeys.790.27193

Tanaka, K. M., Kamimura, Y. and Takahashi, A. (2018) Mechanical incompatibility caused by modifications of multiple male genital structures using genomic introgression in *Drosophila*. *Evolution* 72 (11): 2406–2418. 査読有

DOI:10.1111/evo.13592

Kamimura, Y., and Lee, C.-Y. (2017) Ovoviviparity in the tropical earwig species *Spongovostox semiflavus* (Dermaptera: Spongiphoridae), with potential convergent elongation of male genitalia. *Annals of the Entomological Society of America*. 110(2): 189–196. 査読有

DOI: 10.1093/aesa/saw071

上村佳孝・松村洋子(2017)体より長い交尾器を進化させた昆虫たち. *昆虫と自然* 52(1) : 8–11. 査読無

http://hokuryukan-ns.co.jp/cms/book_category/x07/

Kamimura, Y. and Ferreira, R.L. (2017) Earwigs from Brazilian caves, with notes on the taxonomic and nomenclatural problems of the Dermaptera (Insecta). *Zookeys* 713: 25–52. 査読有

DOI: 10.3897/zookeys.713.15118

Mattei, A.L., Kamimura, Y., and Wolfner, M.F. (2017) Intimate intimas: Positioning of copulatory organs in mating *Drosophila*. *Molecular Reproduction and Development* 84(11): 1117. 査読有

DOI: 10.1002/mrd.22867

Kamimura, Y., Nishikawa, M. and Lee, C.-Y. (2016) The earwig fauna (Insecta: Dermaptera) of Penang Island, Malaysia, with descriptions of two new species. *Zootaxa*. 4084(2): 233–257. 査読有

DOI: 10.11646/zootaxa.4084.2.4

Kamimura, Y., Tee, H.-S. and Lee, C.-Y. (2016) Ovoviviparity and genital evolution: a lesson from an earwig species with coercive traumatic mating and accidental breakage of elongated intromittent organs. *Biological Journal of the Linnean Society* 118: 443–456. 査読有

DOI: 10.1111/bij.12755

Kamimura, Y. (2016) Significance of constraints in genital coevolution: why does female *Drosophila* appear to cooperate males by accepting harmful traumatic matings? *Evolution* 70(7): 1674–1683. 査読有

DOI: 10.1111/evo.12955

Kamimura, Y., Nishikawa, M. and Lee, C.-Y. (2016) A new earwig of the genus *Echinosoma* from Penang Island, Peninsular Malaysia, with notes on the taxonomic and nomenclatural problems of the genus *Cranopygia* (Insecta: Dermaptera: Pygidicranidae). *ZooKeys* 636: 51–65. 査読有

doi: 10.3897/zookeys.636.10592

[学会発表](計7件)

上村佳孝(2019)Innovative female traits can drive genital coevolution between the sexes. 科研費 No. 15K07133 成果ミニシンポジウム「Sexual Selection in Insects」(慶應義塾大学・横浜)

上村佳孝(2018)交尾器、右利き?左利き? ハサミムシ類のスペアペニスの進化. 日本昆虫学会第78回大会(小集会:DNAから紐解く昆虫の不思議な世界—昆虫の性の進化—)(招待講演)(名城大学・名古屋)

上村佳孝、Chin-Cheng (Scotty) YANG、Chow-Yang LEE(2017)オオハサミムシ *Labidura riparia* の右利きペニスの意義. 日本昆虫学会第77回大会(愛媛大学・松山)

上村佳孝(2017)雌交尾器形態の研究:その重要性和難しさ. 研究集会「ショウジョウバエ

の生殖システムと生殖戦略」(招待講演)(遺伝学研究所・三島)

上村佳孝 (2016) 交尾器はなぜ噛み合う? ショウジョウバエで探るその進化メカニズム. 日本昆虫学会第 76 回大会・第 60 回日本応用動物昆虫学会大会「小集会: ゲノムからみた複合適応形質の進化」(招待講演)(大阪府立大学中百舌鳥キャンパス・大阪)

Kamimura, Y. (2015) Significance of precise genital coupling for female *Drosophila* fruit flies: why do females appear to cooperate with males by accepting harmful traumatic matings? Behaviour 2015 (Cairns, Australia)

上村佳孝・Tee, Hui-Siang・Lee, Chow-Yang (2015) 卵胎生ハサミムシにおける創傷と交尾器破損を伴う強制交尾. 日本昆虫学会第 75 回大会 (九州大学・福岡)

[図書] (計 1 件)

上村佳孝 (2017) 昆虫の交尾は、味わい深い…。岩波書店 113 ページ

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。