

研究種目：若手研究（スタートアップ）

研究期間：2007～2008年度

課題番号：19870002

研究課題名（和文） シテムシのオスは何故メスの触角を食いちぎるのか？

研究課題名（英文） Reproductive strategy in Japanese carrion beetles

研究代表者

廣田 忠雄（HIROTA Tadao）

山形大学・理学部・准教授

研究者番号： 00431635

研究成果の概要：

オオヒラタシテムシの繁殖行動を観察した結果、マウント後雄が触角を強く噛んで引き、交尾相手を拘束することが確認された。雄は射精後も雌を数時間拘束し、その時間は周辺に競争相手がいると長くなった。雌は生殖器を曲げて挿入を拒否し、拘束時間を短縮していた。小さな雄ほどマウント回数が多く、大きな雌ほど挿入を拒否する割合が高かった。野外調査では、飛翔筋の保有率が数%の地域と、約9割の地域があることを発見した。

交付額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	1,370,000	0	1,370,000
2008年度	1,340,000	402,000	1,742,000
総計	2,710,000	402,000	3,112,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・動物生理・行動

キーワード：配偶行動・繁殖・雌雄対立・性比・多型

## 1. 研究開始当初の背景

利害が対立する生物の間には、軍拡競争が生じやすい(Darkins & Krebs 1979)。捕食や寄生関係など異種間の対立については、多くの研究が以前から行われてきた。一方、同一種内の雌雄間に生じる軍拡競争が脚光を浴びたのは、繁殖に伴う利益とコストの詳細が明らか

かになってからである。例えばショウジョウバエでは、オスが精液に分泌したタンパク質によって、前のオスの精子の不活化・メスの再交尾の遅延・交尾後の産卵促進を行うが、結果としてメスの死亡率を高めてしまうことが明らかになった(Chapman *et al.* 1993)。更に、

遺伝的に均一になるように維持したストックのメスとだけオスを交尾させて、メスが対抗進化できない状況で累代飼育すると、精液の毒性はメスの死亡率がほぼ倍増するまでに高まった(Rice 1996)。つまり、通常観察されるメスの寿命は、オスとの軍拡競争を絶えず続けることで、確保されていたのである。これらの発見を期に、Chase-away モデルが提唱され、様々な分類群で雌雄の軍拡競争が検証されるようになった(Holland & Rice 1998)。後にマウスでは、オスが交尾相手の産仔数を操作していることも明らかになった。オスは現在の交尾相手に多くの子を産ませることで適応度を上げられるが、メスは出産で多くのエネルギーを消費するので、将来の繁殖に不利益になり得る。そのため、産仔数が多い系統のメスは授乳への投資を減らすことで、負担を軽減するように対抗進化していた(Hager & Johnstone 2003)。

更に近年、雌雄の繁殖能力に遺伝的トレードオフがあることが数種で発見されている。*Alloenemobius socius*(コウロギ科マダラスズ亜科)では、配偶競争に強いオスの娘は産卵能力が低いことが分かった(Fedorka *et al.* 2004)。またショウジョウバエでは、両性の繁殖能力が同じ遺伝子座で決まるが、オスに有利な対立遺伝子がメスでは不利になることが分かった。そのため、競争力の高いオスの娘は繁殖力が低く、繁殖力の高いメスの息子は競争力が低くなってしまふ。ただし、ショウジョウバエではこの遺伝子がX染色体上にあるため、オスの競争力が息子に全く遺伝しないことが分かった(Pischedda & Chippindale 2006)。これは、配偶競争に長けたオスと交尾してもその形質が息子に伝わらないことを意味するので、メスは配偶者を選択しても間接的利益を得られない。加えて、配偶競争に長けたオスとの間にできた娘は繁殖力が低くなるので、

間接的コストまで負ってしまう。つまり、ショウジョウバエではメスの配偶者選択が、Good genes 仮説や Sexy son 仮説などのように、間接的利益を高めるために進化するとは考えにくいのである。

これらの研究は、X染色体上の同一遺伝子が両性の適応度に相反する影響を持つ場合、強い性選択の下でも大きな遺伝的多型が維持される現象(レックの逆説)も、不思議ではないことを示した。更に、ZW型の性決定機構を持つ鳥類や鱗翅目昆虫で、オスに派手な形質が発達しやすいことも説明できるかもしれない(Pischedda & Chippindale 2006)。ただし、X染色体の関与が明らかになったのはまだショウジョウバエだけであり、その普遍性は定かではない。ショウジョウバエは、ゲノムに占めるX染色体上の遺伝子が20%と多いことと、累代飼育による無意識の淘汰で遺伝的に均一になった系統を実験対象にしていることから、性染色体の関与を過大評価しているのではとの懸念もある。

## 2. 研究の目的

繁殖戦略が進化を考察する上で重要な課題として注目されている『雌雄の対立』について、特異な交尾行動が観察されているオオヒラタシデムシ *Eusilpha japonica* (Coleoptera: Silphidae)を対象に調査する。本種は、オスが交尾する際に交尾相手の触角を強く引っ張る(ひげ噛み行動)。この行動は、シデムシ類全般に観察され、時にはメスの触角をオスが引きちぎることもあると記載されている。しかし本種は日本全国で容易に捕獲可能な普通種であるにも関わらず、交尾行動について定量的な調査は行なわれていない。そこで本報では、複数の地域で野外個体を採集し、オオヒラタシデムシの生活史を明らかにした。またその採集個体の交尾行動を定量的に観察した

上で、様々な条件下で雌雄の行動がどのように変化するか観察した。その過程で、以下の4点について明らかになった; ①交尾時間と局所的性比の影響 ②拒否行動 ③配偶者選択 ④飛翔筋の有無。

### 3. 研究の方法 サンプリング

2006年の調査で多くの個体を採集できた、山形県の最上川・馬見ヶ崎川・寒河江川、宮城県の名取川の河川敷を調査した。野外で活発に行動している期間は、誘引餌として蛹粉を加えた、プラスチック製のピットフォールトラップ(φ90×80 mm)で採集した。越冬期間にもトラップを仕掛けたが、採集された個体は主に土の中で発見した。

#### 交尾行動の観察

観察に用いるまで、採集個体はオスとメスを別々に、パームピートを約10 cm 敷いたプラスチックケース(400×750×高さ305 mm)で飼育した(25°C, 16L8D)。餌は鶏肉を十分量与えた。

局所的な性比が交尾時間に影響するかどうか調べるため、3種類のオス比を変えて交尾行動を観察した(♂1×♀3頭[62], ♂3×♀3頭[58], ♂10×♀3頭[52], []内は群数)。観察の前日に使用する個体にマーキングし、中央に仕切りのあるプラスチックケース(115×150×高さ50 mm)にオスとメスを分けて入れた。観察に用いたケースにはパームピートを敷いたが、観察中に個体が土中に潜ると観察できないため、深さは約1 cmにした。餌は十分量をアルミホイルの上に提示し、翌日まで自由に利用できるようにした。次の日の実験30分前に残っている餌とアルミホイルを取り、時間になったら中央の仕切りを取り観察した(25°C, 16L8D)。また、オスがメスの触覚を噛むことがマウント時間に影響するかどうか調

べるために、触覚を切ったメスを用いた観察も行った(♂3×♀3頭[11], ♂10×♀3頭[17], []内は群数)。

オオヒラタシデムシは交尾時にオスがメスの触覚を噛んで引っ張るため、偶然のマウントと交尾行動を区別できる。本報では、挿入に至らずとも触覚を噛んだ場合のマウントも交尾行動と判断した。マウント時間、挿入時間、挿入後のマウント時間、挿入後の触覚噛み時間、挿入の有無、左右どちらの触覚を噛んだかを観察・記録した。また、触覚を切ったメスとの交尾時にメスの口付近を噛んだペアが1例見られたが、解析からは除外した。

#### 拒否行動の観察

観察の前日に飼育ケースからオス3匹、メス3匹を無作為に選び、二区画になるよう仕切りを一つ入れたプラスチックケース(120×180×高さ50 mm)内に移した。メスは越冬中に採集した個体を50頭、越冬後にトラップで採集した個体37頭を用いた。観察時に仕切りを取り除き、それぞれの個体の交尾行動を観察した。拒否行動の候補として、メスが交尾中に体を左右に揺らす行動(体揺らし行動)、交尾器を下に向ける行動(尾曲げ行動)に注目して、時間や頻度を記録した。闘争行動やメスがオスを蹴る行動も注目したが、観察された頻度が極めて少なかったので解析には加えなかった。

#### 配偶者選択

体サイズの影響を調べるために、オスを20.5 mm以下(S), 20.6~21.5 mm(M), 21.6 mm以上(L)の3群、メスを21.5 mm以下(S), 21.6~23 mm(M), 23.1 mm以上(L)の3群に分けた。雌雄各サイズ、計6個体をマーカーで標識した後、実験容器に入れ、1日おいて慣らした。この間、仕切りで区切り、雌雄の接触を防いだ。翌日仕切りを外し、観察を開

始した。

交尾回数、交尾時間、生殖器の挿入回数、挿入時間を記録した。異なる個体を用いて、45回反復した。

### 有筋率

行動観察に用いなかった個体は、解剖して飛翔筋の有無を観察した。解剖した個体は、乾熱器で18h乾燥させ、全体乾燥重量と腹部乾燥重量(上翅と内翅と小楯板と膜と脚を取り除いた状態)を電子天秤(精度0.01mg)で計測した。成虫期間に飛翔筋が融解される可能性を考慮して、採集した幼虫を室内で羽化させ、その直後に解剖した。さらに、幼虫期間の栄養条件が有筋率に与える影響を評価するため、充分量の餌を与えた群と、飢餓を経験させた群を用意した。

## 4. 研究成果

### (1) 交尾時間と局所的性比の影響

配偶行動はオスがメスにマウントすることから始まり、その直後にオスがメスの触角を噛み、挿入を開始することが分かった。挿入に成功したオスは、挿入後も平均で数時間、最大20時間以上マウントを継続した。このようにオスは、精子競争を回避するために、交尾後ガードを行なうと考えられる。事実、観察ケージに多数のオスを入れてオス比を高めた場合、マウント時間が1時間以上延びた。だが、のべ数百の交尾対を通じて、『オスがメスの触角を噛み切る』現象は全く観察されなかった。触角を噛み切る現象はあったとしても、その頻度は非常に低いことが分かった。むしろ触角はオスがメスを長時間拘束する上で、欠かせないものと思われる。事実、あらかじめ触角を切断したメスとの交尾では、交尾後ガードが平均2時間半短くなっていた。交尾中メスは頻繁にオスを振り落とそうとす

ることからも、触角を噛むことでオスが対抗していると推定される。

### (2) 拒否行動

拒否行動に注目して観察したメス87頭の内、13頭で挿入が確認された。尾曲げ行動は20個体、体揺らし行動は34個体で観察された。メスが交尾器を下に曲げた後に挿入できたケースはわずか1例で、残りの19例ではオスが試みても挿入に至らなかった。メスが体を揺らし始めた後に挿入できたケースも2例だけで、残りの21例ではオスが試みても挿入に至らなかった。そのため、尾曲げ行動と体揺らし行動は、メスがオスの挿入を拒否する上で有効に機能していると考えられる。しかし、メスが尾曲げも体揺らしを行なわなくても挿入に至らなかったケースが6例あったので、この2つの行動以外にも挿入の有無に関与する要因があると思われる。

### (3) 配偶者選択

GLMで選択されたモデルから、小さいオスほど、マウントを開始するまでの時間が短く、マウント回数が多いことが分かった。一方、メスの体サイズは、被マウント回数に対する影響はみられなかったが、被挿入頻度との負の相関が検出された。だが、挿入頻度にオスの体サイズは影響していなかった。マウント・挿入いずれの段階でも、同類交配の傾向はなかった。

大きいメスほど挿入される機会が少ないことから、大きな体サイズが挿入を拒否しやすくする効果があることが示唆された。これは、小さいオスが積極的にマウントしていたにも関わらず、挿入機会が増えていなかったことも矛盾しない。

### (4) 飛翔筋

有筋率は最上で 1.7% (n=2414)、馬見ヶ崎で 95.1% (n=82)と、局所個体群によって大きく異なった(Fisher の正確確率検定,  $P < 0.001$ )。両地点の幼虫を飼育した場合の新成虫の有筋率も、最上で 5% (n=80)、馬見ヶ崎で 100% (n=19)だった( $P < 0.001$ )。餌条件を変えた場合も、最上・餌少 7.1% (n=28)、最上・餌多 0% (n=6)、馬見ヶ崎・餌少 100% (n=3)、馬見ヶ崎・餌多 100% (n=9)だった。この際、餌量差に有意な影響はなく、局所個体群の差だけが検出された( $P < 0.01$ )。

同じ県内に位置する局所個体群間でも、飛翔筋の保有個体の頻度に大きな差異が見られたのは、本種の繁殖戦略を考察する上でも重要な発見となった。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[学会発表] (計 7 件)

- (1) 白石恭輔, 廣田忠雄 (2009年3月18日) 飛ばない昆虫: オオヒラタシデムシの飛翔筋 2 型. 日本生態学会第 56 回大会. 岩手県立大学. PC1-418.
- (2) 白石恭輔, 廣田忠雄 (2008年9月25日) 木の根元で越冬するオオヒラタシデムシ. 日本動物行動学会第 27 回大会. 金沢大学. P040.
- (3) 藤森大輔, 廣田忠雄(2008年9月25日) オオヒラタシデムシの体サイズと繁殖行動の関係. 日本動物行動学会第 27 回大会. 金沢大学. P039.
- (4) 小針洋助, 廣田忠雄 (2008年9月25日) オオヒラタシデムシ(*Eusilpha japonica*)における交尾拒否行動. 日本動物行動学会第 27 回大会. 金沢大学. P036.
- (5) 住友宏幸, 廣田忠雄 (2008年9月25日) ライバルオスが多いと交尾時間は変わるの

か? 日本動物行動学会第 27 回大会. 金沢大学. P035.

- (6) 藤森大輔, 白石恭輔, 廣田忠雄 (2008年3月26日) オオヒラタシデムシの分散能力と身体的特徴の関係. 日本応用動物昆虫学会第 52 回大会. 宇都宮大学. D107.
- (7) 白石恭輔, 山田和史, 藤森大輔, 廣田忠雄 (2008年3月17日) オオヒラタシデムシの生態調査. 日本生態学会第 55 回大会. 福岡国際会議場. P3-231.

#### 6. 研究組織

(1) 研究代表者

廣田 忠雄 (HIROTA Tadao)

山形大学 理学部 准教授

研究者番号 : 00431635