

平成 31 年 4 月 17 日現在

機関番号：16201

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2018

課題番号：26440241

研究課題名(和文) 雌の多回交尾の進化に関する遺伝的bet-hedging仮説の再検討

研究課題名(英文) Genetic bet-hedging as a mechanism for the evolution of polyandry, reexamined

研究代表者

安井 行雄 (YASUI, Yukio)

香川大学・農学部・准教授

研究者番号：30325328

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：一般に雄は多くの雌と交尾するほど多くの子供を残せるが、雌は複数の雄と交尾しても子供を増やすことはできない。しかし多くの動物で雌は複数の雄と交尾する。この「雌の多回交尾」の進化は進化生態学の重要な研究課題である。

本研究では従来あまり有効でないとみなされてきた両賭け(bet-hedging)仮説を、メタ個体群構造を取り入れた新しい視点から再検討した。コンピュータシミュレーションモデルと解析的数理モデルの両者が、bet-hedgingによる多回交尾の進化の必要条件是、集団中に完全な繁殖失敗をもたらす雄が一定頻度存在し、かつ雌の交尾機会が限られていることであるという結論を導いた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究により雌の多回交尾は雄原因による繁殖失敗やそれによる家系の絶滅を回避するための危険分散であることが示された。雌の多回交尾は動物の適応戦略にとどまらない。「雄は無差別に交尾したが雌は控えめで子育てに励む、しかし子供が増えるわけでもないのに浮気もする」というのは人間にもみられる傾向である。したがってこの性質は文化や宗教などによって後天的に植え付けられたものではなく、ヒトの生物学的背景human natureを暗示している。ただし人間の行動は遺伝子の指令によって突き動かされるよりも個人的な感情に裏打ちされた意識的なものであり、本研究は人間の浮気や不倫を正当化する科学的根拠を与えるものではない。

研究成果の概要(英文)：The origin and maintenance of polyandry is one of the key unresolved questions in evolutionary biology. Many case-by-case hypotheses have been presented to explain this phenomenon but a ubiquitous explanation is still lacking. One possible general explanation is bet-hedging, which is a strategy to avoid the risk associated to mating with a single unsuitable male and thus to minimize the chances of complete reproductive failure by the female. Using computer simulations and an analytical model, I demonstrate that bet-hedging polyandry becomes highly effective if the risk of extinction of a female lineage attributable to male deficiencies is high in small subpopulation or under limited mate availability. Therefore, cuckoldry or polyandry may be a female strategy to spread the risk of extinction of her genotype over multiple males.

研究分野：進化生態学

キーワード：雌の多回交尾の進化 bet-hedging 両賭け 危険分散

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

## 1. 研究開始当初の背景

雌が多回交尾をする進化的理由について、ダーウィン以来実に多くの研究者がさまざまな仮説を提唱し実験的検証を行ってきた。研究代表者は good sperm 仮説 (Yasui 1997) の提唱や、理論的問題点を検討して新たな研究指針を提唱するなど貢献してきた (Yasui 1998, 2001)。Yasui (1997, 1998, 2001) の引用件数は 600 件を超え、これらは雌の多回交尾進化の基本理論として国際的に定着したものと思われるが、より一般的な議論のためには新たな視点が求められている。

遺伝的両賭け (genetic bet-hedging) は、もともと生活史進化の理論として発展してきたもので、一カ所に固めずに分散させて産卵したり、休眠種子を不斉一に発芽させたりすることが危険分散となり子孫の全滅を避ける上で効果的だとするものである。オリジナルの遺伝的両賭け理論は、繁殖期の気候条件 (たとえば夏の気温) のように時間的に変動する環境条件を想定しており、年ごとに暑夏と冷夏が不規則に繰り返される場合、一方の環境にのみ最適化したスペシャリスト遺伝子型よりも、どちらの環境でも最適ではないがある程度成功する中間型 (保守的な両賭け) や、スペシャリスト表現型を両方作って環境に適合した側を生き残らせる「多様化した両賭け」戦略が、世代間の適応度の振動を抑えてより大きな世代間幾何平均適応度を達成することを予測している。しかしながらこの考えを雌の多回交尾の説明に適用することには理論的な問題点がある (Yasui 1998, 2001)。気候変動の場合は個体群中のどの個体にも冷夏は冷夏であるため、スペシャリストの平均適応度は世代間で同調して変動する (これがスペシャリスト遺伝子型の世代間幾何平均適応度を下げる) が、複数の雄と交尾する雌にとっては同じ個体群中に質が異なる雄が存在するため運の良い個体は 1 回交尾でも質の高い雄と交尾することができ、必ずしも多回交尾=両賭けが適応度を高めるとは限らない。Yasui (1998, 2001) は数理モデルおよびコンピュータシミュレーションによって、遺伝的両賭けのロジックが多回交尾を進化させるためには、集団の個体数が極めて少ない等のいささか非現実的な条件を必要とすることを示したため、世界の研究者たちの関心は性的対立など他の仮説に移ってしまった。そのためこの仮説の検証は、複数世代にわたるきわめて精密な実験設定を要することもありほとんど行われていなかった。しかしながら野外の生物の多くは構造化されたメタ個体群のなかで生息しており、集団全体での個体数がいかに多くても実際に雌が交尾相手を選ぶ場 (サブ個体群) においてはごくわずかな数の雄しかいないという状況は大いにあり得る。したがってメタ個体群構造やそれに付随する条件を新たに加えると理論的予測は劇的に変わり、このいったん死んだ仮説を復活させる可能性があった。

## 2. 研究の目的

本研究では、Yasui (2001) の理論解析を発展させ、メタ個体群での雌の多回交尾が bet-hedging 効果を通じて 1 回交尾に対する適応の有利性を持つかどうかを検討するとともに、その予測をフタホシコオロギを用いた複数世代にわたる長期的適応度 (世代間幾何平均適応度) の測定によって検証することを目的とした。

## 3. 研究の方法

### 理論研究

数台のパーソナルコンピュータを使用してシミュレーションプログラムを走らせ、サブ個体群の数、個体群サイズ、集団間の遺伝子流動の程度、多回交尾の回数、多回交尾に伴うコストなど様々なパラメータの組み合わせが 1 回交尾戦略と多回交尾戦略の固定確率と集団の絶滅確率

に及ぼす影響を検討した。また解析的数理モデルを構築し、1回交尾戦略と多回交尾戦略の世代間幾何平均適応度の理論値（家系の絶滅確率の指標）を比較した。

#### 実験研究

フタホシコオロギの実験室個体群（野生型黒目 BB とアルビノ型白眼 WW の可視遺伝マーカー系統）を用いて1雄交尾区（雌を同一の雄個体と2回交尾させる）と他雄交尾区（異なる雄個体と1回ずつ交尾させる）の間に、卵の孵化率を比較した。一度の実験はブロックと呼び、以下の5つの交尾組み合わせからなる。（雌×最初に交尾する雄）×2番目に交尾する雄で表記。

交尾1 (WW × WW) × WW 白眼系統内で同じ雄と2回交尾 monandry

交尾2 (WW × BB) × BB 異系統の同じ雄と2回交尾 monandry

交尾3 (WW × WW) × BB または (WW × BB) × WW

異なる雄と2回交尾 polyandry（ブロックごとに両方の交尾順序を交互実施）

交尾4 (BB × WW) × WW 黒目雌と白眼雄の2回交尾 monandry

交尾5 (BB × BB) × BB 黒眼系統内で同じ雄と2回交尾 monandry

ブロックを複数回実施し、それを仮想的に連続した複数世代とみなし（実データによるシミュレーション）世代間幾何平均適応度を算出した。

## 4. 研究成果

#### 理論研究

Yasui and Garcia-Gonzalez (2016) はコンピュータシミュレーションにより、集団がメタ個体群構造を持ち、かつ集団中に結果的に完全な繁殖の失敗（適応度の低下ではなく0、すなわち子孫の全滅）をもたらす雄（ハズレ雄）が一定以上含まれていれば bet-hedging は極めて強力な進化要因になり得ることを示した。また文字通りのメタ個体群でなくても、雌にとって配偶者選択の機会が限られていて、集団全体ではたくさんの雄がいても実際の花婿候補はそのなかのほんの2、3匹という状況（大都会の孤独）なら bet-hedging は有効であった。完全な繁殖失敗という条件については、子供ができなくて悩む夫婦が多いのと同様、1回の交尾が繁殖に繋がる確率は意外に低い（すなわち交尾成功 繁殖成功である）。8目30種の昆虫の自然個体群に関するメタ分析において、交尾の約22%（範囲0~63%）はハズレだという統計がある（Garcia-Gonzalez 2004）。Yasui and Garcia-Gonzalez (2016) ではこの22%のハズレ交尾頻度を採用し、メタ個体群のなかで多回交尾は約15~25%のコスト（一回交尾より産仔数が減少）を相殺して進化できることが示された。また Yasui and Yoshimura (2018) では鳥のつがい外交日（EPC）の進化に焦点を当てて解析的数理モデルを展開し、この「約20%のハズレ交尾」条件を採用したとき多回交尾戦略の世代間幾何平均適応度が1回交尾にくらべて最も高くなる（家系の絶滅確率が最小となる）ことを示した。独立に作られたシミュレーションモデルと解析モデルが同じ結論を導いたことはこの理論の信頼性が極めて高いことを示唆する。

両賭けによる絶滅回避は無差別に多回交尾するだけで自動的に機能するので、これまで繰り返されてきたケースバイケースの説明よりも一般性が高い（Yasui and Yoshimura 2018）。すなわち bet-hedging は多回交尾の基盤的利益であり、もし他のメカニズム（物質的利益など）が働くならその上加算される、普遍的な説明であると言える。進化生態学長年の謎である雌の多回交尾に一定の解決を与え、第9回日本動物行動学会賞の受賞につながった。

#### 実験研究

4年間で23ブロックの有効なデータが得られた。クラッチ(卵200個基準)あたりの卵孵化率を評価関数として比較した。23ブロックを擬似的に5家系(一雄交尾4ライン、多雄交尾1ライン)の連続した23世代とみなして幾何平均適応度を算出し、繁殖失敗(産卵しないまたは孵化率0)はどちらの交尾区で多いかを検討した。その結果、一雄交尾は $2 \times 3 \times 4 = 9 \times 2$ 試行中16回で繁殖失敗したのに対して、多雄交尾は23試行中1回で繁殖失敗したに過ぎなかった。繁殖失敗は孵化率0.000001として計算(1回でも0が出ると幾何平均は0となる:0の出やすさを比較したいから)したところ、23世代の幾何平均は多雄交尾が一雄交尾よりも有意に高かった(randomization検定:10万回抽出:P=0.050片側検定)。それゆえ多回交尾 bet-hedging 仮説に対する一定の支持が得られたといえる。新たに採択された基盤C研究(2019~2024)において引き続きこの問題を追及していく。

#### 引用文献

- Garcia-Gonzalez, F., 2004. Infertile matings and sperm competition: the effect of "Nonsperm Representation" on intraspecific variation in sperm precedence patterns. *American Naturalist* 164: 457-472. DOI: 10.1086/423987
- Yasui, Y. 1997a. A 'good-sperm' model can explain the evolution of costly multiple mating by females. *American Naturalist* 149:573-584.
- Yasui, Y. 1998. The 'genetic benefits' of female multiple mating reconsidered. *Trends in Ecology and Evolution* 13:246-250.
- Yasui, Y. 2001. Female multiple mating as a genetic bet-hedging strategy when mate choice criteria are unreliable. *Ecological Research* 16:605-616.
- Yasui, Y. and Garcia-Gonzalez, F. 2016. Bet-hedging as a mechanism for the evolution of polyandry, revisited. *Evolution* 70: 385-397.  
<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/evo.12847/abstract>
- Yasui, Y. and Yoshimura, J. 2018. Bet-hedging against male-caused reproductive failures may explain ubiquitous cuckoldry in female birds. *Journal of Theoretical Biology* 437: 214-221. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.10.029>

#### 5 . 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 4件)

- (1) Garcia-Gonzalez, F., Yasui, Y. and Evans, J. P. 2015. Mating portfolios: bet-hedging, sexual selection and female multiple mating. *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. vol.282 <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.1525>
- (2) Garcia-Gonzalez, F., Yasui, Y. and Evans, J. P. 2015. Risk-spreading by mating multiply is plausible and requires empirical attention. *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*. vol.282 20150866 <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.0866>
- (3) Yasui, Y. and Garcia-Gonzalez, F. 2016. Bet-hedging as a mechanism for the evolution of polyandry, revisited. *Evolution* 70: 385-397.  
<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/evo.12847/abstract>
- (4) Yasui, Y. and Yoshimura, J. 2018. Bet-hedging against male-caused reproductive failures may explain ubiquitous cuckoldry in female birds. *Journal of Theoretical Biology* 437: 214-221. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.10.029>

〔学会発表〕(計 4 件)

- (1) 安井 行雄. 生活史戦略としての雌の多回交尾の進化, 日本応用動物昆虫学会第 58 回大会, 2014 年 3 月, 高知大学朝倉キャンパス
- (2) 安井 行雄. 雌の多雄交尾の進化メカニズムとしての両賭け (bet-hedging): 理論と検証, 日本応用動物昆虫学会第 61 回大会, 2017 年 3 月, 東京農工大学
- (3) 安井 行雄. 雌の多回交尾の進化に関する bet-hedging 理論の死と復活, 第 9 回日本動物行動学会賞受賞講演, 日本動物行動学会第 37 回大会, 2018 年 9 月, 京都大学
- (4) 安井 行雄. 雌の多雄交尾の進化メカニズムとしての両賭け (bet-hedging): 理論と検証, 京都大学生態学研究センター研究集会「異なるマクロ生物学分野のインタープレイ」, 2018 年 10 月, 鳴門教育大学

〔図書〕(計 1 件)

- (1) 安井行雄 (日本動物学会編, 分担執筆) 『動物学の百科事典』 「多回交尾 - 雌はなぜ浮気するのか?」 の項目. 584-585. 2018 年 9 月, 丸善出版

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

取得状況 (計 0 件)

〔その他〕

ホームページ等

カダイラボ 香川大学農学部 安井行雄

<https://www.kagawa-u.ac.jp/kadailab/22540/>

## 6 . 研究組織

(1)研究分担者

なし

(2)研究協力者

なし

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。