

令和 4 年 5 月 27 日現在

機関番号：32683

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2021

課題番号：17K07574

研究課題名(和文) 精子の授受を介した雌雄の配偶戦略の共進化：昆虫類を用いた精子経済理論の検証と発展

研究課題名(英文) Coevolution between male and female reproductive strategies through sperm transfer: the test and development of sperm economy theory with insects

研究代表者

安部 淳(Abe, Jun)

明治学院大学・教養教育センター・研究員

研究者番号：70570076

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：雄と雌の配偶戦略は精子の授受を介してお互いに影響しあって進化すると考えられる。これまでの理論研究はどちらかだけの性の配偶戦略を対象にしてきたが、「精子経済理論」ではこれらの進化を同時に解析した。本研究は、それらの共進化に大きな影響を与えると予測される個体群性比の違いに着目し、寄生バチ、テントウムシ、チョウの仲間を用いて実証的な検証実験を行った。さらに、本理論を婚姻贈呈がある場合に拡張する理論的解析を行った。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の特色は、精子の授受を介した雄と雌双方の配偶行動を同時に検討する点である。精子経済理論はこれらのインタラクションを扱うことにより、どちらか一方のみを対象にしてきた既存理論に対し、新たな予測を導くことができた。本研究は、実証面においても精子経済理論の枠組みに従い、精子の授受をとおした雌雄の配偶行動について検討することが重要であることを示した。さらに、実際の生物で確認された現象をモデルに還元し、理論をさらに発展させることもできた。

研究成果の概要(英文)：Male and female reproductive strategies are likely to coevolve through sperm transfer. While most existing theories examine the strategies of either sex, "sperm economy theory" investigates the interaction of the two sexes' strategies. In the present project, we focused on sex ratios in the populations, which are predicted to influence of the evolution of the strategies, and empirically examined the predictions of the theory in a parasitoid wasp, a ladybird, and a butterfly species. We also develop a theoretical model to apply the theory to the situation with nuptial gifts.

研究分野：進化生物学

キーワード：精子経済理論 雌の複数回交尾 精子競争 性比 細胞内共生細菌

## 1. 研究開始当初の背景

雌が行う複数回交尾は、進化生物学における謎のひとつである。雄が次世代に残す子の数は交尾相手の数に比例して増加する一方、雌の場合は生産できる卵や子の数が制限されるため、複数の雄と交尾しても残せる子の数は変化しない。このため、雌にとって複数回交尾は無駄な行為、むしろ負担をともなう行為であると考えられるが、自然界では雌が複数の雄と交尾を行う場合が多く報告されている。一方、雌が複数の雄からの交尾を受け入れれば、交尾後に異なる雄の精子間で受精をめぐる競争が生じる。この精子間の競争は、雄が状況に応じてどれだけの精子を投資すべきかという、射精量に関する問題を提示する。このため、実際には精子の授受を介して雄と雌の配偶戦略はお互いに影響し合って進化すると考えられるが、既存の理論研究では雄か雌どちらかの配偶戦略を進化的な対象とみなして解析し、それゆえに実証研究でも一方のみに着目して研究が進められることが、この分野における大きな問題であった。

## 2. 研究の目的

精子の供給者である雄と受領者である雌の配偶戦略の相互作用に関する進化的枠組みを構築するため「精子経済理論」を提唱し、雄の射精量と雌の交尾回数が同時に進化する場合について理論的に解析した (Abe & Kamimura 2015)。その結果、集団の性比が雌に偏る場合など、集団全体で精子量が不足するとき、雄は交尾相手の数を増やすため交尾当たりの射精量を少なくし、雌は十分な精子量を確保するため複数回交尾を行うことを予測した。そこで本研究は、実証面において精子の授受を明らかにするため、昆虫類を用いて雄と雌双方の配偶行動を同時に検証し、理論面においても実証面から得られた新たな要因を考慮して精子経済理論を発展させることを目的とした。

## 3. 研究の方法

### (1) ゾウムシコガネコバチの精子輸送と交尾行動

寄生バチは産卵時の状況に応じて適応的に性比を調節するため、状況に応じて性比が変化する可能性がある。ゾウムシコガネコバチは、一緒に産卵する雌の数や寄主の大きさによって性比を調節することが明らかにされている。さらに、我々のこれまでの研究では、雌は何らかの条件によって2回目の交尾を受け入れるときがあること、及び、雌が産卵期の終盤に精子不足の状態に陥ることがあることがわかっている。そこで室内実験を行い、精子不足になった雄の交尾行動とそのような雄と交尾した雌のその後の交尾行動を明らかにした。

### (2) クリサキテントウ野外個体群における *Spiroplasma* 感染調査

昆虫などに感染する細胞内共生細菌の一部は、宿主の性を操作し、個体群の性比を雌に偏らせることがある。クリサキテントウは、雄殺しを引き起こす *Spiroplasma* に感染する可能性があることが知られている。性比が異なる *Spiroplasma* に感染した個体群と感染していない個体群で、クリサキテントウの雌雄の配偶行動を比較すれば、精子経済理論の予測を検証できるかもしれない。そこで、本研究では *Spiroplasma* 感染と非感染の個体群を選抜するための野外調査を行った。

### (3) 雌化 *Wolbachia* に感染し性比が雌に偏るキタキチョウの配偶行動

精子経済理論によると、性比が雌に偏るにつれ、雄は複数の雌と交尾するために1回の交尾あたりの投資量を減少させると予測される。キタキチョウは宿主の性を操作して雌にさせる細

胞内共生細菌 *Wolbachia* に感染する可能性があることが知られている。雌化 *Wolbachia* に感染している個体群と感染していない個体群で比較を行えば、上の予測を検証できると期待される。そこで、複数の個体群で野外調査を行い、野外の感染頻度と個体群の性比を明らかにした。さらに、感染頻度と性比の異なる2つの個体群から採集した個体を用いて室内実験を行い、精子経済理論の予測を検証した。

#### (4) 交尾時に婚姻贈呈がある場合を想定したシミュレーションモデルへの拡張

交尾時に精子だけでなく、栄養物質などを雌に渡す動物がいることが知られている。そのような婚姻贈呈がある場合について、精子経済理論の枠組みを拡張し、個体群ベースモデルを構築して検討した。特に、雌がペニス状構造を持つ *Neotroglia* 属のチャテムシを想定してモデルを作成した。得られた結果を用いて、普通は雄が持つペニスを雌が進化させた理由について考察した。

### 4. 研究成果

#### (1) ゴウムシコガネコバチの精子輸送と交尾行動

1つ目の実験では、連続交尾により精子不足になった雄は、一定期間の休息期の後精子量を回復するにもかかわらず、精子不足の状態のまま交尾を続けることがわかった。単数倍数性の性決定機構により、このような精子不足の雄と交尾した雌は、高い割合で雄を産むことを強いられた。2つ目の実験では、一度交尾すると、その雌が十分な精子量を獲得したか否かによらず、雌はその後の交尾受容確率を下げることを示された。さらに、約26%の雌が2回目の交尾を受け入れ、その雌は精子貯蔵量のある程度回復したが、雌の複数回交尾は前の交尾により獲得した精子量や、他の雌との遭遇頻度などの環境状況には影響されていなかった。

これらの結果は、雌雄間における精子の授受をめぐる性的対立によって説明できるかもしれない。雄が精子不足状態であっても、交尾は相手雌の再交尾を妨げ、競争相手の雄の繁殖成功を下げるため、交尾を続けることが有利にはたらくと考えられる。また、雌は交尾相手の雄の状態を認識できない、もしくは、前の交尾によってその後の繁殖行動が制御されるため、雌は再交尾を調節できていないと考えられる。

#### (2) クリサキテントウ野外個体群における *Spiroplasma* 感染調査

高知県と山形県にて、クリサキテントウ野外個体群の調査を行った。また、室内実験により感染の有無および垂直感染率を調べた。これまでに得られている他の個体群のデータも含めると、個体群ごとに性比がばらつくことが確認された。今後は、これらのデータを用いて、*Spiroplasma* に操作された性比に対抗するような性比調節が、宿主側で進化していないか検討していく予定である。

本項目は鈴木紀之博士（高知大）との共同研究で行っている。

#### (3) 雌化 *Wolbachia* に感染し性比が雌に偏るキタキチョウの配偶行動

鹿児島県の種子島と志布志で野外調査を行った。種子島個体群は雌化 *Wolbachia* に感染しており、採集された個体の性比も雌に偏っていたのに対し、志布志個体群は雌化 *Wolbachia* には感染しておらず、性比もほぼ 1:1 であることが確認された。採集した雄を解剖したところ、種子島個体群のほうが保有精子数が少ない傾向が確認された。個体群の性比が雌に偏っているため、交尾頻度が高く、精子使用頻度が高い傾向が伺えた。

そこで、雄の交尾頻度が異なると考えられるこれらの個体群において、雄の1回あたりの交尾に対する投資量を比較するため室内実験を行った。各個体群で採集された個体を産卵させ、

次世代に交尾を行わせた。雄が羽化後最初に交尾した相手の雌を解剖したところ、個体群間で精包サイズ、有核精子数、無核精子数ともに有意な違いは見られなかった。以上の結果より、雄の1回あたりの交尾に対する投資量の違いは、少なくとも進化的な戦略として生じていない可能性が示唆された。

本項目は小長谷達郎博士（奈良教育大学）と陰山大輔博士（農研機構）らとの共同研究で行っている。

#### (4) 交尾時に婚姻贈呈がある場合を想定したシミュレーションモデルへの拡張

交尾時に雄から雌へ精子だけでなく栄養物質などを渡す婚姻贈呈がある場合について、精子経済理論の枠組みを拡張し、個体ベースシミュレーションモデルを作成して検討した。Abe & Kamimura (2015) のモデルでは、雄は有限な精子を各交尾に分配することを想定しているが、雄の有限な資源量を精子や栄養物質などを含めた投資量として各交尾に分配すると想定することにより、婚姻贈呈の状況をモデル化した。その結果、精子経済理論と共通の結果も得られた一方、雌による精子の使用パターン（父性パターン）が、雌雄の配偶戦略の共進化に大きく影響するなど新たな要因の効果も示された。

雌がペニス状構造を持つ *Neotroglia* 属のチャタテムシでは、雌が栄養物質を含んだ精包を消化するためのスロットを2つ持ち、連続した交尾で得られた2つの精包を同時に消化することができる。シミュレーションモデルでもスロットの数の進化を含めて解析したところ、広い条件で2つのスロットの進化が安定となり、その場合に雌の複数回交尾と雄の各交尾における投資量の減少という精子経済理論の予測が顕著に表れた。以上の結果より、婚姻贈呈に加えて2つのスロットの進化が、雌を交尾に対して積極的にさせる性的役割の逆転に重要であり、*Neotroglia* 属で雌がペニス状構造を進化させることになった大きな要因であることが示唆された。

本項目は、上村佳孝博士（慶應大学）らとの共同研究で行った。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計9件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Abe Jun, Iritani Ryosuke, Tsuchida Koji, Kamimura Yoshitaka, West Stuart A.	4. 巻 118
2. 論文標題 A solution to a sex ratio puzzle in <i>Melittobia</i> wasps	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 e2024656118
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1073/pnas.2024656118	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する
1. 著者名 Iritani Ryosuke, West Stuart A., Abe Jun	4. 巻 5
2. 論文標題 Cooperative interactions among females can lead to even more extraordinary sex ratios	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Evolution Letters	6. 最初と最後の頁 370 ~ 384
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/evl3.217	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する
1. 著者名 Kamimura Yoshitaka, Yoshizawa Kazunori, Lienhard Charles, Ferreira Rodrigo L., Abe Jun	4. 巻 21
2. 論文標題 Evolution of nuptial gifts and its coevolutionary dynamics with male-like persistence traits of females for multiple mating	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 BMC Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1186/s12862-021-01901-x	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する
1. 著者名 野副朋子、安部淳	4. 巻 16(1)
2. 論文標題 植物バイオテクノロジーに関する実験実習	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 明治学院大学教養教育センター紀要：カルチュラル	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 安部淳	4. 巻 -
2. 論文標題 ほとんどオスを産まないハチの謎から見えてきた協力の進化	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 明治学院大学教養教育センター付属研究所年報 : SYNTHESIS	6. 最初と最後の頁 8~12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 上村佳孝、吉澤和徳、安部淳	4. 巻 36
2. 論文標題 婚姻贈呈の進化を探るモデル研究: オスからメスへの「ギフト」の発達	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 昆虫 DNA 研究会ニュースレター	6. 最初と最後の頁 1~16
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Daisuke Kageyama, Satoko Narita, Tatsuro Konagaya, Mai N. Miyata, Jun Abe, Wataru Mitsuhashi, Masashi Nomura	4. 巻 なし
2. 論文標題 Persistence of a Wolbachia-driven sex ratio bias in an island population of Eurema butterflies	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 bioRxiv	6. 最初と最後の頁 なし
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1101/2020.03.24.005017	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Abe Jun	4. 巻 73
2. 論文標題 Sperm-limited males continue to mate, but females cannot detect the male state in a parasitoid wasp	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Behavioral Ecology and Sociobiology	6. 最初と最後の頁 52
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00265-019-2653-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 安部 淳	4. 巻 52
2. 論文標題 雌が多いと雄はケチに雌は尻軽になる!?: 精子の授受を介した雄と雌の配偶行動の共進化	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 昆虫と自然	6. 最初と最後の頁 46-50
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計11件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 安部 淳
2. 発表標題 寄生バチMelittobiaの性比における局所的資源増進 (LRE) の検討
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 安部 淳
2. 発表標題 LMCの寄生バチにおけるLREの検討
3. 学会等名 日本動物行動学会第38回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 安部 淳, 入谷亮介, 上村佳孝, Stuart A. West
2. 発表標題 局所的資源増進 (LRE) ありの局所的配偶競争 (LMC) 性比調節モデル
3. 学会等名 日本生態学会第67回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 安部 淳, 入谷亮介, 土田浩治, 上村佳孝, Stuart A. West
2. 発表標題 LRE付きLMCモデルによる寄生バチMelittobiaの極端な雌偏向性比の検討
3. 学会等名 第64回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Jun Abe
2. 発表標題 Male sperm allocation and female mating frequency: sperm economy theory and empirical experiments in a parasitoid wasp
3. 学会等名 6th International Entomophagous Insects Conference (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 安部 淳, 上村佳孝, 土田浩治, Stuart A. West
2. 発表標題 寄生バチにおける低い分散性による協力的な雌偏向性比の進化
3. 学会等名 日本動物行動学会第37回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 安部 淳
2. 発表標題 寄生バチMelittobiaの雌は血縁度に応じて性比や闘争行動を調節するのか?
3. 学会等名 日本生態学会第66回大会
4. 発表年 2019年



1. 発表者名 安部 淳
2. 発表標題 血縁度に応じて性比を調節する寄生バチMelittobiaの血縁認識機構の検討
3. 学会等名 第63回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 安部 淳、上村佳孝
2. 発表標題 寄生バチMelittobiaの雌が分散しないと血縁者が集合し協力的な雌偏向性比が進化するのか？
3. 学会等名 行動2017
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 安部 淳、入谷亮介、土田浩治、上村佳孝
2. 発表標題 寄生バチにおいて協力的雌偏向性比をもたらす集団構造の検討
3. 学会等名 日本生態学会第65大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 安部 淳、入谷亮介、土田浩治、上村佳孝
2. 発表標題 寄生バチMelittobiaの血縁雌による協力的雌偏向性比
3. 学会等名 日本応用動物昆虫学会第62大会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------