

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 4 月 16 日現在

機関番号：16201

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2013

課題番号：23570029

研究課題名(和文) 雌の多回交尾の進化は生活史進化の理論(r/K戦略)から説明できる

研究課題名(英文) The evolution of female multiple mating as a life-history strategy

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) 4,200,000円、(間接経費) 1,260,000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」の進化は行動生態学・進化生態学の重要な研究課題である。本研究はアズキゾウムシ雌の交尾回数の変異が、長期人工飼育環境下での意図せぬ淘汰によって副次的に生じたという仮説を検証した。野外由来の多回交尾系統と長期累代飼育を経た1回交尾系統を交雑して作った基礎個体群に対する給餌計画と産卵時期による人為淘汰実験(非給餌・初期卵選抜と給餌・後期卵選抜)を通算20回以上実施し、おおむね予測と合致する結果が得られた。

研究成果の概要(英文)：Although most theories explaining the evolution of female multiple mating (polyandry) are based on sexual selection, they can be relevant to life-history strategies. In Japan, *Callosobruchus chinensis* has been reared in the laboratory for over 70 years as a model system. Females in this lab strain are monandrous while females from recently established strains from the wild are polyandrous. In the standard rearing regime newly emerged adults have been supplied with no food but beans as oviposition site. Under such conditions females have to lay eggs before they starve to death. Therefore, monandry may have resulted from inadvertent selection for early reproducing genotypes. To test this hypothesis I conducted artificial selection experiments based on feeding regime-age at reproduction (unfed-early versus fed-late). After more than 20 selection bouts, female mating frequency decreased gradually in the unfed-early reproducing lines, whereas it remained high in the other lines.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：行動生態学 性淘汰 雌の多数回交尾 evolution of polyandry life history evolution

### 1. 研究開始当初の背景

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」の適応的意義と進化条件は行動生態学の重要な研究課題である。この問題について、Bateman (1948)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。申請者はこの世界的な論戦に参加し、good sperm 仮説 (Yasui 1997) を提唱し、従来の仮説群の問題点を理論的に検討して新たな研究指針を提唱した (Yasui 1998, 2001)。この十年間に Yasui (1997, 1998, 2001)の引用件数は 300 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。good sperm モデルの検証実験も世界中で多くの動物で進められてきたが、分類群によっては仮説を支持しない証拠もあり、より一般的な議論のために新たな視点が求められている。

アズキゾウムシはマメゾウムシ科の貯穀害虫で、密度効果の解析など黎明期の日本の個体群生態学を支えた実験動物であり、最もよく研究された昆虫の 1 つである。しかしながら従来の知見はほとんどが実験室内で得られたものであり、野外での繁殖生態には不明の点が多い。これまでアズキゾウムシの雌は通常、羽化直後に一度だけ交尾して再交尾をすることはないと考えられてきた。しかしながらこれらのデータは 1936 年に京都大学の内田俊郎によって少数個体から確立され、その後 70 年以上にわたって室内で飼育されてきた jC 系統において得られた結果である (Utida 1941)。それに対して比較的近年に野外から採集された系統では雌が複数回交尾することがわかってきた (Harano and Miyatake 2005)。これらの事実は、アズキゾウムシ雌は野外個体群では本来多回交尾しているが、累代飼育環境では交尾頻度を減少させるような予期せぬ淘汰がかかったことを示唆している。従来の性淘汰理論による説明ではなく、産卵スケジュールや成虫寿命といった生活史形質の進化に伴う副産物として雌の多回交尾の進化を捉えることが可能なのではないかというのが本研究の出発点であった。

Bateman, A. J. 1948. Intrasexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2: 349-368.

Harano, T. and Miyatake, T. 2005. Heritable variation in polyandry in *Callosobruchus chinensis*. *Animal Behaviour* 70: 299-304.

Utida, S. 1941. Studies on experimental population of the azuki bean weevil *Callosobruchus chinensis* (L.). I. The effect of population density on the progeny population. *Memories College*

*Agriculture, Kyoto Imperial University* 48: 1-31.

Yasui, Y. 1997. A "good-sperm" model can explain the evolution of costly multiple mating by females. *The American Naturalist* 149: 573-584.

Yasui, Y. 1998. The 'genetic benefits' of female multiple mating reconsidered. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 246-250.

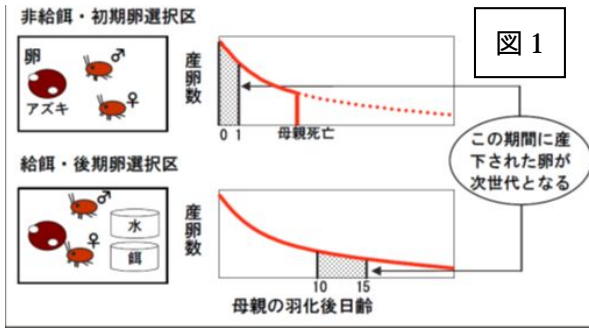
Yasui, Y. 2001. Female multiple mating as a genetic bet-hedging strategy when mate choice criteria are unreliable. *Ecological Research* 16: 605-616.

### 2. 研究の目的

本研究では、累代飼育環境で起こりうる生活史形質 (産卵スケジュールや寿命など) への人工的な淘汰圧を実験的に再現し、それに伴って雌の交尾回数という性的形質にどのような相関反応が現れるかを検討した。アズキゾウムシの累代飼育において一般的に用いられている方法は、アズキ豆から脱出した新成虫に餌・水を与えることなく、産卵基質であるアズキのみを与えて産卵させるというものである。この場合成虫は約一週間で餓死する。しかし成虫に餌 (花粉) を与えて飼育すると二ヶ月以上生存し、長期間産卵することがわかってきた。おそらく野外では本種成虫は各種花粉を摂食しながらアズキの登熟を待ち、繰り返して交尾し産卵を継続するのであろう。本種雌は産卵によって消耗した貯蔵精子を再交尾によって補充することができるが、このメリットは累代飼育下では精子が消費する以前に餓死が起るために享受できない。一方で多回交尾は産卵数を減少させるコストをもたらす。したがって実験室系統は、野外とは異なる特殊な給餌計画 (feeding regime) に長期間おかれたために、羽化後の短期間に集中して繁殖するような r 淘汰 (r-selection) を受け、その結果多回交尾をする性質を失ったものと推定される。

本研究ではこの仮説を検証するために、実験室内でアズキゾウムシの 1 回交尾系統と多回交尾系統を交雑して遺伝的変異を高めた人工個体群を作成し、成虫に餌・水を与えて産卵を継続させ、成虫期間後期に産下された卵から次世代を選抜する給餌・後期卵選択区 (以後給餌区と呼ぶ) と成虫に餌・水を与えず、羽化当日の産下卵だけから次世代を選抜する非給餌・初期卵選択区 (以後非給餌区) との 2 つの選択の結果、アズキゾウムシ雌の交尾頻度に相関反応としての分断淘汰がかかるかどうかを検討した。

### 3. 研究の方法

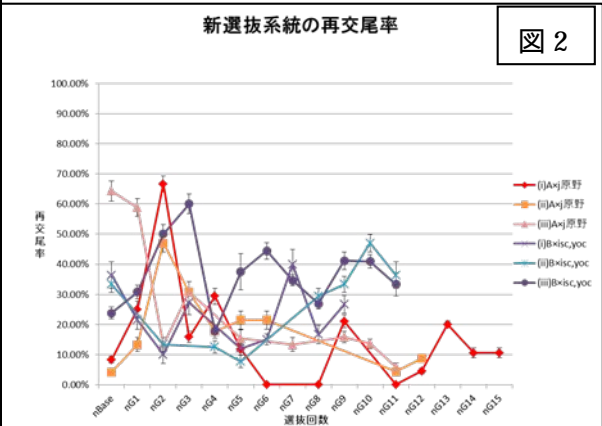


非給餌・初期卵選択区	給餌・後期卵選択区
繁殖への投資が羽化後初期に偏る 具体的には 1回交尾 羽化直後の産卵数増加 産卵後期の子の生存率が下がる	長期間にわたって繁殖を続ける 具体的には 多回交尾 産卵は長期間にわたり緩やかなペースで行われる 産卵後期も子の生存率は比較的高い値を維持
産卵スケジュール	卵の孵化率 孵化幼虫の羽化率

羽化した雌成虫が食物を得られるかどうかによって異なる交尾パターンが進化すると予測される。すなわち食物を得られる場合は長期間生存・繁殖でき、再交尾による精子補給も必要となる。食物を得られないと短期間で餓死してしまうので、短期繁殖が進化し交尾は1回だけで十分である。この進化シナリオを実験室内で再現するために、野外系統（多回交尾）と実験室系統（1回交尾）の交雑によって遺伝的変異を高めた基礎集団に対して、羽化後の餌条件と産卵期間による人為淘汰をかける。このような人為淘汰の下では寿命や産卵スケジュールには直接の選択がかかるので、非給餌区では給餌区に比べて雌の寿命は短く、産卵パターンは短期集中型に進化するだろう。しかし直接選択をかけていない雌の交尾頻度（再交尾を受け入れるかどうか）という性的形質はどのように反応するだろうか。このような相関反応としての進化を実験的に再現する。選抜の元となる基礎集団を二つに分け、非給餌・初期卵選択区では成虫に餌・水を与えず、羽化当日の産下卵だけから次世代を選抜した。給餌・後期卵選択区では成虫に餌・水を与えて産卵を継続させ、羽化後10～15日に産下された卵から次世代を選抜した（図1）。統計的に有意な結果を得るために、それぞれの実験区には3系統の繰り返しを設けた。選抜開始後の毎世代において、両実験区の雌の生活史形質と交尾頻度を測定しその進化的変化を観察した。3年の間に20回以上の選抜を繰り返すことにより、累積した進化的変化が予測（表1）と合致するかどうか検討した。

#### 4. 研究成果

計画通り通算約30回ほどの選抜を実施した。選抜系統によっては途中で個体数が著しく減少し遺伝的変異が失われるボトルネックを経験したものがあったが、そのような場



合は再び元の系統を掛け合わせ変異の補給を行った。変異補給後に再び選抜を再開したところ（図2）形質の測定値は当初、世代ごとに大きく振動しなかな安定しなかったが選抜9回を超える頃から傾向が明瞭となり、最終世代では雌の再交尾率（初回交尾5日後における）は非給餌・初期卵選択区で10%以下（図2の暖色Aで表示）給餌・後期卵選択区で40%程度（寒色Bで表示）となり、産卵時期という生活史形質に対する人為分断淘汰が雌の交尾頻度に相関反応をもたらしたことが推測できた。雌の寿命や生涯産卵数、産卵スケジュールなどの生活史形質にも進化的応答が得られ、非給餌・初期卵選択区では給餌・後期卵選択区に比べて繁殖が前倒しとなり、初期産卵数の増加と後期産卵数の減少、生涯産卵数の減少、寿命の短縮、後期産下卵の孵化率とそこから生まれた子供の羽化率の減少などの傾向が得られた。これらの結果により、雌の交尾頻度が生活史形質と関連して進化するという仮説は一定の支持が得られたと考えられる。研究成果は現在取りまとめ・分析中であり、今後論文発表の予定である。

#### 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）

〔雑誌論文〕(計 2 件)

Yasui, Y., Garcia-Gonzalez, F. Genetic Bet-hedging as a Mechanism for the Evolution of Polyandry, Proceedings of the 14th International Behavioral Ecology Congress, 査読なし 274, 2012.

Hayashi, K., Ichikawa, T. and Yasui, Y. Critical factors in the limited occurrence of the Japanese tree sap mite *Hericia sanukiensis* (Acari: Astigmata: Algophagidae) inhabiting the sap of the oak *Quercus acutissima*. Experimental and Applied Acarology, 査読あり Springer Verlag Netherlands, 54, 395-409, (2011)

〔学会発表〕(計 6 件)

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 27 日、高知大学朝倉キャンパス

安井 行雄、真空乾燥による昆虫標本作製、日本昆虫学会四国支部第 52 回大会、2013 年 7 月 20 日、ラ・フォーレつるぎ山

伊賀 千紘、大津 朋也、安井 行雄、山口 堅三、ミヤマカラスアゲハ蝶の構造色における光学特性評価、2013 年度 応用物理・物理系学会中国四国支部合同学術講演会、2013 年 7 月 27 日、香川大学工学部。

Yasui, Y., Garcia-Gonzalez, F. Genetic Bet-hedging as a Mechanism for the Evolution of Polyandry. Proceedings of the 14th International Behavioral Ecology Congress (ISBE2012), Lund University, Lund, Sweden, 2012 年 8 月 12-17 日

Garcia-Gonzalez, F., Yasui, Y., and Evans, J. P.: An empirical test of polyandry as a bet-hedging strategy. The 13th Congress of the European Society for Evolutionary Biology (ESEB2011), Lecture hall centre of the Natural Sciences, University Tuebingen, Tuebingen, Germany, 2011 年 8 月 20-25 日

安井行雄、オーストラリアの自然と昆虫。第 50 回日本昆虫学会四国支部大会、香川県綾歌郡綾川町粉所東 柏原溪谷キャンプ村、2011 年 6 月 25 日

〔図書〕(計 1 件)

安井行雄ほか共同執筆(上田恵介ほか編) 行動生物学辞典、東京化学同人、2013、637 ページ

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
出願年月日：  
国内外の別：

取得状況(計 0 件)

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
取得年月日：  
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 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

(2) 研究分担者

( )

研究者番号：

(3) 連携研究者

( )

研究者番号：