

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 20 日現在

機関番号：32702

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2012～2015

課題番号：24770029

研究課題名(和文)単独性寄生バチを用いた血縁選択理論の解明：母親間の血縁と極端な雌偏向性比の関係

研究課題名(英文)Exploration of kin selection theory with a solitary parasitoid wasp: relationship between relatedness among foundresses and extremely female-biased sex ratios

研究代表者

安部 淳(Abe, Jun)

神奈川大学・理学部・助教

研究者番号：70570076

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：性比調節は、進化生物学の中でも最も成功を収めてきた分野であるが、既存理論では寄生バチ*Melittobia*の極端に雌に偏った性比を説明できない。(1)子の性比を調節し適応度を測定した実験により、*Melittobia*の性比(雄率約2%)は、もっと高い性比よりも適応度が低いことが示され、血縁を介した間接的適応度を考慮することが重要なことが示唆された。(2)雌は他の雌が既に寄生している寄主に好んで産卵することが示され、血縁のある雌どうしと一緒に産卵する状況が示唆された。(3)マイクロサテライトマーカーを開発したため、今後、野外集団における雌どうしの血縁と性比の関係が明らかにされることが期待される。

研究成果の概要(英文)：Sex allocation is one of the most successful areas in evolutionary biology. However, contrary to the prediction of theory, the females of *Melittobia* wasps produce extremely and constantly female-biased sex ratios (1-3% males). (1) An experiment that artificially manipulated offspring sex ratios and measured fitness showed that an observed sex ratio in *Melittobia* (about 2%) is not beneficial against higher sex ratios (about 10 or 20%) in a laboratory condition. This suggests that it is important to consider not only direct fitness but also indirect fitness with relatedness between ovipositing females on the same host in the field. (2) The females of *Melittobia* favored laying eggs on a host where other females have already been laying eggs, suggesting that females on a host could be sisters or relatives. (3) We developed microsatellite primers, which could be used for a future research analyzing population genetics to investigate the relatedness between ovipositing females in the field.

研究分野：進化生物学

キーワード：性比調節 適応度 進化 寄生バチ *Melittobia australica* 雄間闘争 遺伝構造 血縁度

1. 研究開始当初の背景

自分の損になるにもかかわらず相手に利益をもたらす利他行動は、進化生物学や行動生態学の分野において重要な現象であるだけでなく、その理解は人間社会にも還元できる興味深いテーマである。血縁選択理論 (Hamilton 1964) によると、利他行動は血縁者の中で進化しやすいと考えられる。相手との血縁関係を直接認識しない場合でも、分散性が低く血縁個体どうしがよく遭遇する状況では、血縁選択がはたらく可能性がある。しかし、この場合の理論的解析は不十分であり、実証的研究についてはほとんど提出されていない。

本研究は、単独性の寄生バチ *Melittobia* の母親が産む子の性比 (雄と雌の割合) を対象に行った。性比調節において、雌を過剰に産むことは集団全体の生産性を増やす利他的な行動と解釈できる。本寄生バチは、既存の理論では説明できないほど極端に雌に偏った性比 (雄率 1-5%) を示し (Abe et al. 2003a) その進化生物学的要因については明らかにされていない。

2. 研究の目的

Melittobia も含め寄生バチの雌は、一緒に産卵する別の雌との血縁関係を直接的に認識して性比を調節することができないことが示されている。しかし、雌の分散性は低く、血縁関係にある雌どうしが一緒に産卵する状況がおりやすいと考えられる。そこで本研究は、*Melittobia* の極端な雌偏向性比が進化した要因とその作用を血縁選択の観点から明らかにし、血縁認識能力がない場合の利他行動について解明することを目的とする。

具体的には、(1) 血縁関係を考慮しない場合どのような性比が適応的なのかを明らかにし、(2) 雌の分散行動は血縁関係のある雌どうしが一緒に産卵する状況を生じさ

せやすいのかについて検討し、(3) 野外集団において一緒に産卵している雌どうしの血縁関係を解析するための遺伝マーカーを開発することを目的に研究が行われた。

3. 研究の方法

(1) 血縁関係を考慮しない場合の最適な性比

Melittobia における既存の理論では説明できないほど雌に偏った性比を説明する要因の候補として、雄間闘争によって後から羽化する雄が殺されやすい効果が影響している可能性が、我々の過去の理論および実証研究から示唆されている (Abe et al. 2003a, b, 2005, 2007)。そこでこの要因について検討するため、性比を人為的に調節した後、羽化、闘争、交配させ、各性比を示す母親の適応度を測定した。性比の調節は、遺伝マーカーの遺伝子型をコントロールした代理母を用意し、複数の代理母が産んだ子を蛹の時点で集め、仮想的な母バチが産んだ子として追跡した。適応度の測定は、それぞれの仮想的な母バチが産んだと想定する息子と娘の子の数を遺伝マーカーを用いて追跡し、適応度は孫の数 (息子の子と娘の子の合計) として測定した。

(2) 雌の分散様式の解明

Melittobia の雌がどのようにして寄主を探索しているのか、特に他の探索個体の影響について明らかにする。シャーレ内に 2 頭の寄主を置き、そこに 2 頭の *Melittobia* の雌を導入したとき、それぞれの雌がどちらの寄主に寄生するのかを観察した。さらに、シャーレ内に既に 1 頭の雌が産卵している寄主と産卵されていない寄主を置き、新たに導入した雌が、どちらの寄主に寄生するのかを観察した。また、寄生効率を明らかにするため、3 種の異なる寄主それぞれについて、雌が 1 頭で寄生した場合と 2 頭で寄生した場合について、羽化した子の

数を測定した。

(3) DNA マーカーの開発

野外個体群内における個体間の血縁構造を解明するため、マイクロサテライト DNA マーカーを開発した。*M. australica* の全ゲノムを抽出し、制限酵素を用いたショットガン法によりライブラリを作成した。次世代シーケンサー (Ion Torrent PGM) を用いてシーケンスを行った。マイクロサテライト探索ソフト (Mstatcomander) を用いてマイクロサテライトを探索し、Primer 3 を用いて候補となるプライマーを設計した。

4 . 研究成果

(1) 血縁関係を考慮しない場合の最適な性比

2頭の雌が同じ寄主に産卵する状況を想定し、実際の*Melittobia*の性比(約2%)、既存理論が予測する最適値(約20%)、それらの中間の性比(約10%)の3種類の性比について、それぞれの組合せで産んだ場合の適応度を測定した。実際の性比で産む母親は、それよりも高い割合(約10%と20%)で雄を産む母親よりも適応度が低くなることがわかった。つまり、この状況では実際に見られる極端な雌偏向性比は、進化的に安定になりえない。この結果は、雄間闘争など、寄主の中で起こる要因だけでは本種の性比を説明できないことを示唆している。今回の結果は、この実験では検討されていない遺伝構造の影響を新たな可能性として考慮することが重要であることを示唆する。さらに、性比調節の分野では、理論研究の背景にある適応度について、実証研究で測定されることがなかったが、今回の実験のように適応度を実際に測定し、性比の進化について検討することが重要であることが示された。

(2) 雌の分散様式の解明

一般的に寄生バチは他個体が寄生している寄主を避けて産卵する。しかし、*Melittobia*の雌は、むしろ他個体が寄生している寄主を好んで産卵することが明らかになった。寄主の種類によっては他個体と寄生するほうが、寄生効率が上がることが確認され、このことが一緒に寄生することを好む理由の一部であると解釈される。しかし、別の種類の寄主では、一般的な寄生バチの場合と同様に、他の個体と一緒に寄生すると、雌1頭あたりの子の数は減少することが確認され、寄生効率だけでは完全に説明できない。今後は、寄主の発見効率など他の要因についても検討する必要がある。また、今回示されたように、雌が他個体と一緒に寄生することを好み、自分が羽化した寄主からあまり分散しないのであれば、野外集団において血縁関係のある雌どうしと一緒に寄主に産卵する状況が起こりやすいと考えられる。

(3) DNA マーカーの開発

シーケンスを行った結果、平均 244 bp のリード長で、トータル 867 bp のゲノムが解読された。この中からマイクロサテライト領域を探索し、69 の遺伝子座についてプライマーを設計した。PCR 反応による増幅と多型を確認したところ、47 ペアのプライマーで増幅が確認され、この内 38 ペアでマイクロサテライトの繰り返し回数に多型が見られた。今後は、ここで開発されたマイクロサテライト DNA マーカーを用いて、野外で採集されたサンプルを解析する。*Melittobia* の極端な雌偏向性比が進化した野外個体群の遺伝構造を解析することにより、特に一緒に寄主に産卵している雌どうしの血縁度と性比調節の関係が解明されることが期待される。

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4件)

J. Abe, Y. Kamimura (2012) Do female parasitoid wasps recognize and adjust sex ratios to build cooperative relationships? *Journal of Evolutionary Biology*, 25, 1427-1437

J. Abe, Y. Kamimura, S. A. West (2014) Inexplicably female-biased sex ratios in *Melittobia* wasps. *Evolution*, 68, 2709-2717.

J. Abe, Y. Kamimura (2015) Sperm economy between female mating frequency and male ejaculate allocation. *American Naturalist*, 185, 406-416

E. Kasamatsu, **J. Abe** (2015) Influence of body size on fecundity and sperm management in the parasitoid wasp *Anisopteromalus calandrae*. *Physiological Entomology*, 40, 223-231.

[学会発表](計17件)

J. Abe & Y. Kamimura: Male and female reproductive strategies under an extremely female biased sex ratio in a parasitoid wasp. 5th East Asian Federation of Ecological Societies, 2012 (Otu, Japan)

J. Abe & Y. Kamimura: Possibility of a reciprocal cooperative sex allocation in a parasitoid wasp. The 11th International Association for Ecology Congress, 2013 (London, UK)

J. Abe, Y. Kamimura & S. A. West: Inexplicably female-biased sex ratio in a parasitoid wasp *Melittobia*. Netherlands-Japan Seminar of Parasitoid Biology: Advances in Basic and Applied Research, 2014

(Wageningen, the Netherlands)

S. R. Parry, **J. Abe** & J. M. González: Courtship behavior of a polyphagous parasitoid wasp. California Plant and Soil Conference, 2015 (Fresno, USA)

安部 淳, 上村佳孝: 雌の交尾回数と雄の射精量の関係: ストカスティックな効果と認識の効果. 日本動物行動学会第31回大会, 2012 (奈良)

安部 淳: 昆虫の行動をゲームで説明する: 寄生バチの極端な雌偏向性比の話. 日本昆虫学会・日本応用動物学会東海支部合同講演会, 2012 (岐阜)

安部 淳, 上村佳孝: 寄生バチの性比を調節して適応度を測定する. 日本生態学会第60大会, 2013 (静岡)

安部 淳: 寄生バチ *Melittobia* の示す極端な雌偏向性比の適応的意義. 日本応用動物昆虫学会第57大会, 2013 (藤沢)

安部 淳, 田上陽介: 寄生バチの生態学適応的な行動の進化. 日本応用動物昆虫学会第57大会, 2013 (藤沢)

安部 淳, 上村佳孝: 既存理論では説明できない寄生バチの雌偏向性比: 適応度測定実験による検証. 日本動物行動学会第32回大会, 2013 (東広島)

笠松栄一, **安部 淳**: ゾウムシコガネコバチ雌の繁殖戦略. 日本生態学会第61大会, 2014 (広島)

柳澤宏秋, **安部 淳**: 他の雌と一緒に寄生するのを好む寄生バチ *Melittobia*. 日本動物行動学会第33回大会, 2014 (長崎)

安部 淳, 上村佳孝, West S.A.: Inexplicably female-biased sex ratios in *Melittobia* wasps. ゲーム理論ワークショップ, 2015 (京都)

中村浩希, **安部 淳**: どうするとゾウムシコガネコバチの雌は複数回交尾を行うのか?. 日本生態学会第62大会, 2015 (鹿児島)

安部 淳: ゾウムシコガネコバチにおける雌の条件依存的複数回交尾．日本動物行動学会第 34 回大会，2015（東京）

安部 淳，上村佳孝: Sperm economy between female mating frequency and male ejaculate allocation. ゲーム理論ワークショップ，2016（東京）

安部 淳: ゾウムシコガネコバチにおける雄の射精量と雌の交尾回数．日本応用動物昆虫学会第 58 大会，2016（大阪）

6．研究組織

(1)研究代表者

安部 淳 (Abe, Jun)

神奈川大学・理学部・特別助教

研究者番号：70570076