

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 21 日現在

機関番号：32687

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2016

課題番号：26840137

研究課題名(和文)同種精子優先の進化的・生態的帰結

研究課題名(英文)Ecological and evolutionary significance of conspecific sperm precedence

研究代表者

鈴木 紀之(Suzuki, Noriyuki)

立正大学・環境科学研究所・客員研究員

研究者番号：00724965

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,000,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、あるメスが同種オスと他種オスの双方と交尾したときに、同種オスの精子が卵の受精に使われる現象(同種精子優先)が近縁種間の共存に与える影響について調べた。ジェネラリストのナミテントウとスペシャリストのクリサキテントウを用いて交尾行動の観察を行なった。その傾向をもとに、数理モデルを作成し、両種の個体群動態を解析した。その結果、たとえ同種精子優先のメカニズムが備わっていたとしても、種間で交尾行動が生じる場合は、両種の共存が妨げられることが分かった。本研究の成果は、同種精子優先が繁殖干渉のコストを軽減し、共存を促進するという従来の考えとは異なっている。

研究成果の概要(英文)：This study examined the effects of conspecific sperm precedence on species coexistence between closely related mating signals. I used generalist and specialist Harmon ladybirds for the mating experiments. Based on the results of the experiments, I developed the mathematical model to predict the population dynamics of the two species. I showed that the two species cannot coexist in the same niche despite the mechanism of conspecific sperm precedence. This study illustrates the underestimated significance of conspecific sperm precedence.

研究分野：進化生態学

キーワード：繁殖干渉

### 1. 研究開始当初の背景

同種精子優先（Conspecific sperm precedence）とは、あるメスが同種オスと他種オスの双方と交尾したときに、同種オスの精子が卵の受精に使われる現象を指す。他種と交尾しても同種の子を産むため、他種からの遺伝子流入を妨げるメカニズムとして働かうる。そのため、交配後の生殖隔離機構として、隔離強化や種分化の研究で注目されてきた。

また、同種精子優先は生態学にとっても無視できない現象である。種間交尾の結果として雑種の適応度が低下すると、競争排除やニッチ分割が導かれる。しかし、同種精子優先があれば同種の子を産めるため、そうしたコストを大幅に軽減できると予測されている。つまり、種間交尾が生じるグループであっても、共存が促進されると考えられてきた。

これらは同種精子優先の進化的・生態的意義についてのスタンダードな解釈である。しかし、従来の研究では雑種の産生や適応度といった「交配後」の要素ばかりが注目され、その代わりに「交配前」の行動の観察や定量化はほとんど進んでいなかった。そのため、配偶者選択から始まる一連の複雑な繁殖プロセスを考慮した場合に、同種精子優先が進化的・生態的結末に対してどれほどの効果を持っているのか明らかになっていなかった。

### 2. 研究の目的

「交配前」の行動に着目すると、これまでの考えとは異なる予測が生まれてくる。すなわち、同種精子優先のメカニズムが備わっていても、他種がいるとそもそも同種と交尾できないため、同種の精子を受精に利用できない可能性がある。

これらの状況から、同種精子優先に対する新たな解釈が生まれてくる。まず、遺伝子流入を妨げられないため、遺伝分化を促進しにくいと考えられる。さらに、種間交尾のコストを軽減できないため、近縁種間の競争排除やニッチ分割が生じやすいと考えられる。これらは同種精子優先の有効性を主張する従来の解釈とは対照的なものである。

以上の状況をふまえ、本研究では「交配前の行動によって同種どうしの交尾が妨げられ、同種精子優先の働く機会が失われること」を行動実験により検証する。また、数理解析で仮説の妥当性を確認する。

### 3. 研究の方法

#### (1) テントウムシを用いた行動実験

研究材料はナミテントウ *Harmonia axyridis* とクリサキテントウ *Harmonia yedoensis* の2種である。ナミテントウはさまざまな樹木に寄生するアブラムシを食べるジェネラリストの捕食者であり、北海道から九州本土にかけて生息している。個体数も多く、益虫として農業現場でも活用されている。その一方、クリサキテントウは松類（アカマツやクロマツ）に寄生するアブラムシだけを食べるスペ

シャリストである。マツオオアブラムシ *Cinara pini* はすばやく動き回るためテントウムシの幼虫にとって捕まえにくく、さらに栄養的な質も低いことが先行研究によって明らかになっている。また、クリサキテントウは野外でいっさい利用することのないアブラムシを食べても順調に成長・繁殖できる。以上の状況から、クリサキテントウのスペシャリスト化はエサの質そのものでは説明しにくい。代わりに、ナミテントウとのニッチ分割をもたらした要因について解明する必要がある。



ジェネラリストのナミテントウ



スペシャリストのクリサキテントウ



ナミテントウ（左）とクリサキテントウ（右）の幼虫。幼虫の色彩は種間ではっきりと異なるため、確実に同定できる。

2014年5月から6月にかけて、東北大学青葉山キャンパス（宮城県仙台市）のアカマツから昆虫ネットで両種の成虫を採集した。両種の成虫は外見のみから正確に同定することが難しいため、実験室で産卵させF1を飼育することで、幼虫の形態から種を判別した。人工飼料（冷凍メイガ卵等）によって飼育した。

蛹から羽化した成虫は、少なくとも1か月はエサを与え続け、実験の準備とした。これは、性成熟に至るまでは交尾意欲が低いための処置である。

オスとメスを同じシャーレに入れ、交尾行動を15分間観察した。このとき、「同種どうしの組み合わせ」と「異なる種類での組み合わせ」となる実験区を設定した。求愛行動（オスがメスに接近したあとに、マウントして交尾しようとした行動）および交尾に至ったかどうかを記録した。

このような交尾実験を継続し、交尾経験が交尾行動に与える影響も定量化した。つまり、交尾未経験の個体と交尾済みの個体で交尾のしやすさに違いがあるか検証した。

同時に、ナミテントウとクリサキテントウでこのような交尾行動に差があるか検証した。

2015年4月には埼玉県熊谷市荒川河川敷にて両種を採集し、追加で実験を行なった。その目的は、異なる個体群を用いてサンプル数を増やし、結果の妥当性・普遍性を見ること、ビデオ撮影によって交尾行動の詳細を記録するためである。これによって、複数回の交尾を観察できるようになった。

#### (2) 数理モデルによる予測

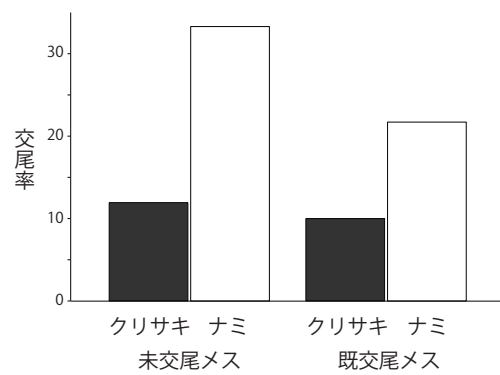
上述の実験では、特定の行動を観察し、当該世代の繁殖成功を定量化することしかできない。そこで世代をこえた個体群動態を予測するために、数理モデルを用いた。まずは種間で交尾の生じない（種認識が完璧な）状況を扱った。次に、種間で交尾行動（繁殖干渉）が生じる状況を調べた。このとき、種間で選好性が異なる状況も考慮した。いずれの場合も、増殖率や競争係数に種間差はないことを仮定した。すなわち、生態的に中立な状態を扱った。これによって、交尾行動が個体群動態にもたらす影響について明らかにすることができる。

### 4. 研究成果

#### (1) 行動実験

2014年の仙台個体群と2015年の埼玉個体群では、どちらも同じ傾向の行動が観察された。ナミテントウは交尾をしやすことが分かった。これはオスが積極的に求愛を試みるのが原因であると考えられる。その一方で、クリサキテントウは交尾に至る割合が有意に低かった。メスの交尾経験は交尾確率に有意な影響を与えていなかった（図参照）。すなわち、ナミテントウは交尾済みであっても再び交尾を行ないやすことが分かった。ビデオ観察の結果、ナミテントウは交尾した後にすぐに再び交尾しやすい傾向にあることが明らかになった。

そのほか、体サイズ（絶対値・相対値）、斑紋パターンが交尾行動に与える影響についても定量化することができた（ナミテントウとクリサキテントウともに、遺伝的に異なる



る4つの斑紋パターンがあることが知られている）。

#### (2) 数理モデル

まず、繁殖干渉がなく、かつ生態的に中立な種間では、安定的な共存が生じることが分かった。次に、種間の交尾行動を組み入れると、どちらかの種の絶滅が起こりやすことが分かった。特に、交尾を積極的に行なう種は、そうでない種を排除しやすいことが分かった。

ただし、初期値依存性も認められた。すなわち、不利な種であっても、初期の（相対的な）個体数が多い場合は、相手種を排除することもある。これは、繁殖干渉のある種間で先住効果（すでにニッチを占有していた種類が他種の侵入を妨げる）が観察されている事実を支持している。

行動実験の結果から、ナミテントウのほうがクリサキテントウよりも交尾行動が積極的であることが分かっている。すなわち、数理モデルの結果は、ナミテントウがクリサキテントウを排除しやすいことを示唆している。これは、野外においてナミテントウが質のよい資源を利用し、クリサキテントウが質の低い資源に特化していることを説明できる可能性がある。

ナミテントウとクリサキテントウは本州から九州本土にかけては同所的に分布しニッチ分割をしている。その一方、北海道ではナミテントウだけ、奄美大島や沖縄をはじめとした南西諸島ではクリサキテントウだけが分布している。先行研究から、ナミテントウのいない地域では、クリサキテントウもジェネラリストであることが分かっている。本研究の成果は、こうした食性（幅）の地理変異を種間相互作用の観点から説明できると考えられる。

#### (3) 考察

以上の成果を総合すると、ナミテントウとクリサキテントウはどちらも同種精子優先のメカニズムが備わっているが、交尾前の行動特性の違いから、両種の安定的な共存は妨げられ、特にクリサキテントウが一方的に排除されやすことが分かった。これは、同種精子優先が備わっていれば繁殖干渉のコスト

を和らげることができるという従来の視点とは大きく異なっている。

本研究は隔離強化やニッチ分割に関する実験データの解釈に再検討を迫るものといえる。これまでは「同種精子優先のメカニズムが備わっている場合」には、交配後の生殖隔離が働いていると解釈され、遺伝分化が促進されると示唆されてきた。あるいは、繁殖におけるコストが緩和されると解釈され、種間の共存が予測されてきた。それに対し本研究では、交配前の行動によって同種精子優先のメカニズムが発揮されない可能性を主張している。つまり、従来の研究の結論は動物の複雑な繁殖プロセスの実態を反映せず、同種精子優先の有効性を過大評価している可能性が高い。今後は、研究プログラムの重要な一部として交配前の種間相互作用が広く認識されるきっかけになるだろう。

同種精子優先は、ショウジョウバエやコロギといった昆虫のほかにも、マウスやウニなどの動物で報告されている。また、植物では、同種と他種の花粉が柱頭に付着したときに、どちらの種の花粉が優先的に受精に用いられるか調べられてきた（同種花粉優先; conspecific pollen precedence）。動物と植物を合わせて、「同種配偶子優先（conspecific gamete precedence）」と呼ばれる現象である。本研究の成果は、動物から植物に至るまでの研究にこれまでにない視点を提供することになるだろう。

また、研究期間中に、繁殖干渉とニッチ分割に関するレビュー論文を2件公表した（下記リスト参照）。これまでニッチ分割は、主にニッチ（エサや生息環境）自体への適性か、あるいは種間の資源競争によって引き起こされると考えられてきた。本論文では、これらの仮説の問題点を指摘した上で、代替のアイデアとなる、繁殖干渉によるニッチ分割のメカニズムについて詳述した。本研究の行動解析は、この一般的な仮説に行動学的な基礎を与えるものである。また、少しの行動の差異が競争排除とニッチ分割という生態的帰結をもたらすことを意味している。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕（計5件）

(1) [Suzuki Noriyuki](#) & Naoya Osawa (2016) Reproductive interference and niche partitioning in aphidophagous insects. *Psyche*, Article ID 4751280. doi: <http://dx.doi.org/10.1155/2016/4751280>（査読あり）

(2) [Suzuki Noriyuki](#), Yukari Suzuki-Ohno & Koh-Ichi Takakura (2016) Variation of clutch size and trophic egg proportion in a ladybird with and without male-killing bacterial infection. *Evolutionary Ecology*, **30**, 1081–1095. doi: [10.1007/s10682-016-9861-4](https://doi.org/10.1007/s10682-016-9861-4)

（査読あり）

(3) [Naoya Osawa](#), Narihiro Kagami, [Suzuki Noriyuki](#) & Nobuko Tuno (2015) Size-related non-random mating in a natural population of the ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, **79**, 113–119. <http://www.zoospol.cz/?sekce=act&jazyk=en>（査読あり）

(4) [Suzuki Noriyuki](#) (2015) Host selection in insects: reproductive interference shapes behavior of ovipositing females. *Population Ecology*, **57**, 293–305. doi: [10.1007/s10144-015-0491-4](https://doi.org/10.1007/s10144-015-0491-4)（査読あり）

(5) [Suzuki Noriyuki](#) & Naoya Osawa (2015) Geographic variation of color polymorphism in two sibling ladybird species, *Harmonia yedoensis* and *H. axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Entomological Science*, **18**, 502–508. doi: [10.1111/ens.12147](https://doi.org/10.1111/ens.12147)（査読あり）

〔学会発表〕（計5件）

(1) [Suzuki Noriyuki](#) Conspecific sperm precedence does not work as a barrier against reproductive interference. The 25th International Congress on Entomology, フロリダ(アメリカ), 2016年9月20日

(2) [鈴木紀之](#)「害虫、益虫、タダの虫：“格差”をもたらす繁殖期の種間相互作用」静岡県植物防疫協会研究会. 伊豆農業研究センター、静岡県伊豆市、2015年2月10日

(3) [Suzuki Noriyuki](#), Naoya Osawa & Takayoshi Nishida Asymmetric reproductive interference between specialist and generalist *Harmonia* ladybirds in their native range. Symposium on predatory lady beetles: global opportunities for biological control and challenges as invasive species (organized by Yukie Kajita and John Obrycki), The 62nd Annual Meeting of the Entomological Society of America, ポートランド(アメリカ), 2014年10月11日

(4) [鈴木紀之](#)「近縁種と細菌が駆動するテントウムシの寄主選択」岡山大学昆虫学土曜セミナー、岡山県岡山市、2014年5月20日

(5) [鈴木紀之](#)「繁殖干渉と共生細菌がもたらすスペシャリストの進化」鳥取大学害虫研特別セミナー、鳥取県鳥取市、2014年5月25日

〔図書〕（計1件）

(1) [鈴木紀之](#) (2017) すごい進化 「一見すると不合理」の謎を解く. 中公新書.

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

鈴木 紀之 (SUZUKI, Noriyuki)  
立正大学・環境科学研究所・客員研究員  
研究者番号: 00724965