

令和 2 年 7 月 7 日現在

機関番号：12102

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07556

研究課題名(和文) 繁殖における雄の代替戦術の進化と母性効果の役割について

研究課題名(英文) Evolution of alternative male mating tactics and the role of maternal effects

研究代表者

佐藤 幸恵 (SATO, Yukie)

筑波大学・生命環境系・助教

研究者番号：60414629

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：同性内淘汰における母性効果の役割を解明することを目的に、繁殖における条件戦略としての雄の代替戦術が見つかったナミハダニ(ダニ目ハダニ科)を対象に、雄が直接経験する環境だけでなく、母親が経験した環境が息子の繁殖戦術に与える影響(母性効果)について調査した。その結果、雄の経験はもちろんのこと、母親が経験した同種異個体群との接触、交尾の有無、交尾相手の戦術、産卵中の実効性比に応じて、母親は息子の交尾行動をより適応的に変えていることが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

雌をめぐる雄間闘争や雄の代替戦術に関する研究は数多くあるが、本研究のように母性効果に着目した研究は非常に数少ない。特に、可変的に戦術を変える雄においては、母性効果が働く余地は無いと考えられていた。しかし本研究により、可変的に繁殖戦術を変えるナミハダニの雄においても、母親の経験が息子の繁殖戦術や交尾行動に影響を与えることが明らかとなり、雌をめぐる雄間闘争や雄の代替戦術における母性効果の重要性が見いだされた。

研究成果の概要(英文)：To understand the role of maternal effects on alternative reproductive tactics (ARTs) in males, we investigated the effects of conditions and environments which males and also their mothers experienced on the males' ARTs in the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* (Acari; Tetranychidae). We found that as well as males' experience, mothers' experience of contact with other conspecific populations, copulation, tactic of males which females mated with, and of operational sex ratio during their oviposition affect ARTs in males so as to increase their mating success.

研究分野：行動生態学

キーワード：性選択 雄間闘争 母性効果 代替戦術 条件戦略 ハダニ

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

子孫を残すために雌をめぐって雄同士が戦う行動(雄間闘争)は、動物界では幅広い分類群で見られる¹。一方で、スニーキングやサテライトといった、ライバルを欺くことで戦わずに雌に近づき子孫を残す行動(代替戦術)も、しばしば観察される^{2,3,4}。例えば、サケ科魚類では雄に2型があり、大型の雄(カギバナ)は産卵する雌への接近を闘って争うのに対して、小型雄(ジャック)は大型の雄の目を盗んで雌に近づき放精することにより、卵塊の一部を受精させて子孫を残す(スニーキング行動)⁵。また、コオロギの雄は闘争によりテリトリーを獲得して雌を惹きつけるために鳴くが、一部の雄は自分では鳴かずに、他の雄の鳴き声に惹きつけられた雌の横取りを狙う(サテライト行動)⁶。戦うのか、それとも代替戦術をとるのかは、遺伝的に決まっている場合も多々あるが、状況や環境によって決まるケース(条件戦略)の方が多いと考えられている²。特に、条件戦略の場合、体が小さいなど戦いに不利な形質や状況にあると代替戦術をとるといった、戦いに負けるような弱い雄が少しでも子孫を残すために進化した行動(Best of a bad job、悪条件の中最善を尽くす行動)として捉えられることが多い^{2,3,4}。しかし、必ずしも弱い雄が代替戦術をとるわけではなく、闘争能力に関係なく代替戦術を組み入れることで、雄は生涯の繁殖成功を高めることが近年の研究により明らかになりつつある^{7,8}。また、行動を含め、多くの形質において、親の経験が子の形質に強く影響を与えること(parental effects)が知られているが⁹、雄の代替戦術における parental effects に関してはあまり研究が進んでいない^{10,11}。

全ゲノムが解読され、次世代モデル生物として研究がすすめられている植食性の節足動物、ナミハダニ(*Tetranychus urticae*; 図1)では、激しい雄間闘争があることが古くから知られている¹²。本種の雌は、複数の雄と交尾をするものの、最初の交尾で受け取った精子しか受精に使われない^{13,14}。そのため、雄は確実に処女雌を獲得するために、脱皮して成虫になる直前のステージの雌(第3静止期雌)にマウントして、闘争により他の雄から雌をガードする(図1)¹²。この雄間闘争では、体が大きい雄が有利であることがわかっている¹²。これまで本種には、雄に代替戦術はないと思われてきたが、近年、申請者達の研究により、本種においても、マウントはするが他の雄を攻撃しない、かつ他の雄から攻撃されないスニーカー雄の存在が明らかになった¹⁵。更なる調査により、本種では代替戦術をとる個体は遺伝子型で決まっているわけではなく、典型的な条件戦略で見られるような形態の2型性や、体サイズといった雄間闘争の勝敗を決めるような形質との関係性もみられていない一方で、雄の齢や密度に影響されることがわかった¹⁶。雄の齢の影響として、若い雄の一部がスニーカーになるが、日齢が進むにつれて全員ファイターになること(図2)¹⁶、また、スニーキング戦術をとった若い雄の方が雄間闘争に身を投じた雄よりも長く生きることがわかっている⁸。そのため、代替戦術により、闘争のリスクやコストを回避して将来の繁殖をより確実なものにし、生涯の繁殖成功を高めているのではないかという「生活史戦略説(life-history theory)」^{18,19}の視点から、現在調査を行っている⁸。しかし、この代替戦術が雄の生存にもたらす効果は、1匹の雌をめぐって争う雄の数(雄の密度)が多すぎると消えてしまい⁸、また、雄の密度が高いほどスニーキング行動が見られるわけではなく、雄の密度とスニーカー雄の割合は山型の関係にある(図3)¹⁶。そのため、スニーキング行動はいつでも有効というわけではなく、適した雄の密度があると考えられる。また、雄の密度の重要性は、本種のコロニーサイクルからも明らかである。本種は集団で生活する(コロニーをつくる)タイプのハダニであるが、数匹の雌により寄主植物の葉裏にコロニーが創設され、世代がまわるにつれてコロニーは大きくなり、最後は寄主植物の劣化とともに分散して新天地でコロニーをつくるといったサイクルをもつ(図4A)¹⁷。コロニーステージに応じて、雄が現在と将来の繁殖にどれだけ投資すべきかが変わってくるが、世代重複の影響から、雄の密度も変化する(図4B)。



図1. ナミハダニの雄が成虫になる直前のステージの雌(第3静止期雌)にマウントしている様子

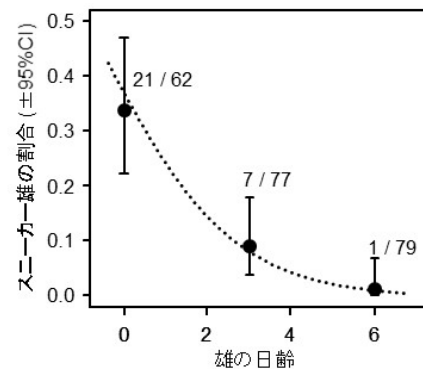


図2. 直径1.5cmのマメの葉に、雄5匹と第3静止期雌1匹を導入した時の、雄の日齢とスニーカー雄の割合(スニーカー雄/マウントした雄)の関係

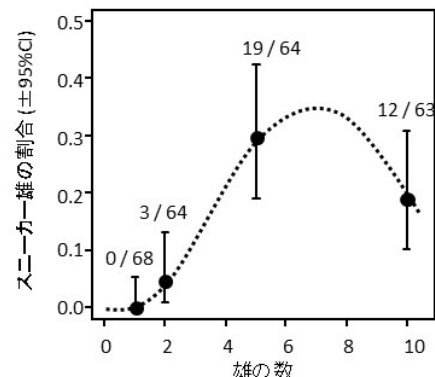


図3. 直径1.5cmのマメの葉に、1日齢の雄と第3静止期雌1匹を導入した時の、スニーカー雄の割合(スニーカー雄/マウントした雄)の関係

同時に、コロニー内の血縁度も変化するため、戦う相手も、同世代か上の世代かだけでなく、血縁者が非血縁者か、といったように変化する(図4B)。これら変化に応じて、若い雄は戦術を変えると期待される一方で、ダニ類では、分散行動など様々な形質において parental effects が見つかったことから^{18,19,20}、母親がコロニーステージに応じて、「タカ型(常にファイター)」と「ハト・タカ型(若いうちはスニーカーでその後ファイター)」に息子を産み分けていることも十分に期待される。

2. 研究の目的

条件戦略としての雄の代替戦術が観察されているナミハダニを対象に、環境や状況が雄の繁殖戦術と繁殖成功に与える影響を調べるとともに、母親が息子の繁殖戦術に与える影響についても調査することで、同性内淘汰における母性効果の役割を解明する。

3. 研究の方法

<材料>

ナミハダニ (*Tetranychus urticae*) のうち、雄のスニーカー行動が報告されたコパートシステムを用いた(Koppert line; アムステルダム大学・個体群生物学研究室から譲渡。現在は Houten-1 と改名されている)⁵。ハダニは、インキュベーターを用いて一定条件下(気温 25℃、日長 15L9D)で寄主植物の一つであるインゲンマメ (*Phaseolus vulgaris*) の葉を使って、リーフディスク法(濡れたスポンジや脱脂綿上に切り取った葉を浮かべ、そこにコロニーをつくらせる方法)により小スペースで大量飼育した。また、餌用のインゲンマメも同じ条件下で栽培した。ハダニの飼育や実験には本葉ではなく子葉のみを用いた。

<実験1 雄密度が繁殖成功に与える影響について>

若い雄の間で第3静止期雌を争わせ、スニーカーとファイターのどちらがよりマウントポジションのキープに成功するかを雄の密度を変えて調べた。なお、マウントのポジションは、第3静止期雌が脱皮し始めた際に、すみやかに交尾姿勢に入っていくことができるポジションだと考えられているが、確かめられてはいない。そこで、マウントポジションのキープ率だけでなく、第3静止期雌が脱皮して交尾に至るまで観察を続け、最終的に最初に交尾した雄を確認することで、最終的な繁殖成功率の違いについても比較した。

<実験2 母親の繁殖状況および交尾相手の繁殖戦術が息子の繁殖戦術や交尾行動に与える影響について>

雌は自身が未交尾か既交尾かにより、また、交尾相手の繁殖戦術により、現在自分が属するコロニーがどの段階にあるのかを予測できると思われる(図4)。本実験では、未交尾雌、ファイター雄と交尾した雌、スニーカー雄と交尾した雌に子供をうませ、雌間で息子の繁殖戦術と交尾行動を比較することにより、母親が息子の繁殖行動や交尾行動をコントロールするかどうかを調べた。

<実験3 母親が経験した同種他系統の存在が息子の繁殖戦術や交尾行動に与える影響について>

これまでの研究ではコパートシステムのみを使用したが、他の系統も用いることにより、同種他系統(alien)の存在が息子の繁殖戦術や交尾行動にどのような影響をあたえるのか調査した。なお、コパートシステムを Y-line、新たな系統を G-line とし、細胞内共生細菌の感染状況を PCR 検査で確認したところ、G-line は *Cardinium* に感染していた。同種他系統の存在の経験として、発育時に同系統または他系統に囲まれる状況をつくり、さらに交尾相手を同系統または他系統にして、それぞれの系統で、雌に4つの異なる経験を与えた。そしてこれら雌に息子を産ませ、息子の繁殖戦術と交尾行動を比較することにより、母親が経験した同種他系統の存在と交尾相手が息子の交尾戦術や交尾行動に与える影響を調査した。

<実験4 母親が経験した実効性比が息子の繁殖戦術や交尾行動に与える影響について>

実効性比が雄に偏ると、雌をめぐる雄間闘争が激しくなるだけでなく、雌も執拗に雄から交尾を迫られるなどハラスメントを受け、ハラスメントを受けた雌は、産卵数が低下する^{21,22}。また、

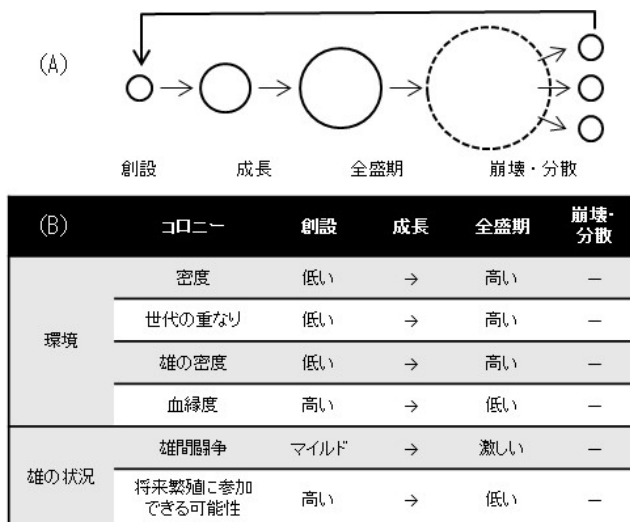


図4. ナミハダニのコロニーサイクル (A) と、それに伴う環境と雄の状況変化 (B)。もし、スニーカー行動が雄間闘争のリスクやコストを削減し、雄の将来の繁殖を促進するのであれば、コロニーの創設期や崩壊・分散期ではなく、成長期 (=雄の密度がそこそこの時) に雄は代替戦術をとると考えられる。

本ハダニでは、局所的配偶者競争モデルに従って母親が子の性比を調節することが知られており、母親は、現在の実効性比から、息子が経験するであろう次世代の実効性比を予測可能だと思われる。そこで、母親が交尾や産卵時に経験する実効性比を変え、次世代の性比が局所的配偶者競争モデルに従うものかを確認し、その上で、息子の繁殖戦術や交尾行動を異なる実効性比を経験した母親間で比較した。

<実験5 生まれた順番が雄の繁殖戦術や交尾行動に与える影響について>

同じ母親から生まれた息子でも、生まれた順番により戦う相手や適した戦術は変わってくると思われる。母親は、産む順番により息子の繁殖戦術や交尾行動を変えているのかを知るために、長男、次男、三男、四男、五男、六男で繁殖戦術や交尾行動を比較した。

4. 研究成果

<実験1 雄密度が繁殖成功に与える影響について>

第3静止期雌1匹に対して、雄の数を1匹、2匹、5匹、10匹と変えてリーフディスクに導入し、雄を導入してから1時間毎に雄が雌にマウントしているかを確認し、マウントしていた場合、Artificial Disturbance法¹⁵にてマウントしている雄がスニーカーかファイターかを確認した。その上で、雌が脱皮して最初の交尾がおこるまでの行動を実体顕微鏡カメラで録画した。解析に十分な量の録画データを取得したが、現在その録画データの解析中であるため、本実験の結果と結論について、現時点において報告することができない。

<実験2 母親の繁殖状況および交尾相手の繁殖戦術が息子の繁殖戦術や交尾行動に与える影響について>

ファイター雄と交尾した雌は、未交尾雌やスニーカー雄と交尾した雌に比べて産卵数が多く、かつ、より多く娘を生んだ。また、ファイター雄と交尾した雌の息子は、雌のマウンティング(配偶者への交尾前ガード)に積極的であった。ハダニは半倍数体であるため(雌が2nで雄がn)、息子の遺伝子は全て母親由来となり、父親の遺伝子は引き継がれない。そのため、父親の繁殖戦術により息子の交尾行動が異なるのは、遺伝によるものではなく、父親の精液経路で、または雄の戦術を認知した母親の何かしらのコントロールにより操作された結果と考えられた。

<実験3 母親が経験した同種他系統の存在が息子の繁殖戦術や交尾行動に与える影響について>

同じナミハダニでも系統間で雄の交尾前ガードの積極性が異なることがわかった。また、G-lineは、Y-lineに比べて、雌の交尾前ガードが積極的ではないが、他系統のいる環境で育ったG-line雌の息子は、雌への交尾前ガードが積極的になった。そして、G-lineの雄と交尾したY-lineの雌の息子は、ファイターになる傾向がみられた。したがって、母親が経験した同種他系統の存在や交尾相手が息子の繁殖戦術や交尾行動に影響をあたえること、そして、その影響の与え方は系統間で異なることを明らかにした。

<実験4 母親が経験した実効性比が息子の繁殖戦術に与える影響について>

本研究で使用した系統においても、局所的配偶者競争モデルに従って母親が子の性比を調節することを確認した。また、実効性比が雄に偏ると、雄からのハラスメントにより産卵数が減少することも確認した。その上で、異なる実効性比を経験した母親間で、息子の繁殖戦術や交尾行動を比較したところ、雌に偏った実効性比を経験した雌から生まれたスニーカー息子は、他のスニーカー雄よりも、早く雌へのマウンティングを始めることがわかった。雌に偏った実効性比を経験した雌はより多く息子を産むため、息子が経験する雄間競争は激しくなると予想される。また、スニーカー戦術はファイター雄に有効であり¹⁶、かつ、スニーカー雄は、ライバルがファイターであれスニーカーであれ、誰よりも早く雌にマウントすることがその戦術を成功させる上で重要となる。そのため母親は、現在の実効性比から次世代の実効性比を予測し、息子の繁殖成功を高めるべく、息子の繁殖戦術や戦術に関わる交尾行動をコントロールしたと思われる。

<実験5 生まれた順番が雄の繁殖戦術や交尾行動に与える影響について>

兄弟間で交尾行動に違いみられたが、まだ結果の詳細を解析しきれておらず、結果やその適応的意義について現時点において報告することができない。

<総合考察>

まだ一部の実験にて結果の解析が終わっていないため、現時点において、全てを網羅した考察はできていない。しかし、これら一連の研究より、ナミハダニ雄の繁殖戦術や交尾行動において、父性や母性効果が重要な役割を果たしていることを明らかにした。雄の繁殖戦術における父性・母性効果については研究が進んでいないことから、本研究成果の貢献は大きいと思われる。特に、本研究で対象としているナミハダニの雄は、可変的な条件戦略を示す。可変的であるがゆえに、父性・母性効果の役割は小さいと思われがちであるが、そのようなナミハダニにおいても、父性・母性効果が見られたことから、今後、雄の繁殖戦術における父性・母性効果はますます注目されると思われる。

<引用文献>

¹Anderson (1994) *Sexual selection*. Princeton, NJ Princeton University Press; ²Gross (1996) *Trends Ecol Evol* 11: 92-98; ³Brockmann (2001) *Adv Stud Behav* 30: 1-51; ⁴Radwan (2009) *Adv Stud Behav* 39: 185-208; ⁵Esteve (2005) *Rev Fish Biol Fisher* 15: 1-21; ⁶Bertram (2000) *Anim Behav* 60: 333-339; ⁷Candlin & Vlieger (2013) *PLoS ONE* 8: e57992; ⁸Sato et al. (2016) *Ecol Evol* 6: 7367-7374; ⁹Qvarnström & Price (2001) *Trends Ecol Evol* 16: 95-100; ¹⁰Smallegange (2011) *Evol Ecol* 25: 857-873; ¹¹Buzatto et al. (2012) *BMC Evol Biol* 12: 118; ¹²Potter et al. (1976) *Science* 193: 160-161; ¹³Boudreaux (1963) *Ann Rev Entomol* 8: 137-154; ¹⁴Helle (1967) *Entomol Exp Applicata* 10: 103-110; ¹⁵Sato et al. (2013) *Exp Appl Acarol* 61: 31-41; ¹⁶Sato et al. (2014) *Anim Behav* 92: 125-131; ¹⁷Helle & Sabelis (1985) *Spider Mites. Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol. 1A. Elsevier, Amsterdam; ¹⁸Bitume et al. (2014) *Proc R Soc B* 281: 20141061; ¹⁹Walzer & Schausberger (2015) *J Exp Biol* 218: 2603-2609; ²⁰Freinschlag & Schausberger (2016) *Exp Appl Acarol* 69: 35-47; ²¹Oku (2010) *Exp Appl Acarol* 50: 107-113; ²²Macke et al. (2012) *Am Nat* 179: 147-162

<謝辞>

本研究は、University of Vienna の Peter Schausberger 博士、ならびに University of Amsterdam の Martijn Egas 博士とともに遂行した。また、ハダニ系統の取得や維持において、University of Amsterdam の Merijn Kant 博士と Juan Alba Cano 博士のご協力をいただいた。本研究結果発表の一部において、学内支援（研究大学強化促進費補助金）をいただいた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計9件（うち査読付論文 9件/うち国際共著 7件/うちオープンアクセス 6件）

1. 著者名 Schausberger Peter、Sato Yukie	4. 巻 33
2. 論文標題 Parental effects of male alternative reproductive tactics (ARTs) on ARTs of haploid sons	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Functional Ecology	6. 最初と最後の頁 1684 ~ 1694
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2435.13385	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 Schausberger Peter、Gotoh Tetsuo、Sato Yukie	4. 巻 6
2. 論文標題 Spider mite mothers adjust reproduction and sons' alternative reproductive tactics to immigrating alien conspecifics	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Royal Society Open Science	6. 最初と最後の頁 191201 ~ 191201
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rsos.191201	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

〔学会発表〕 計8件（うち招待講演 0件/うち国際学会 5件）

1. 発表者名 Schausberger Peter、Sato Yukie
2. 発表標題 Trans-generational plasticity of alternative reproductive tactics in male spider mites
3. 学会等名 IOBC meeting, Working Group "Integrated Control of Plant-Feeding Mites" (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Y.Sato, P.T. Ruhr, H. Schmitz, M. Egas, A. Blanke
2. 発表標題 Coexistence of late-hawk strategy and hawk strategy for male competition in the two-spotted spider mite.
3. 学会等名 The 2017 Congress of the European Society for Evolutionary Biology (国際学会)
4. 発表年 2017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
--	---------------------------	-----------------------	----