

学 位 論 文 題 名

性的対立による集団間の配偶行動の分化
ーサッポロフキバツタの事例

学位論文内容の要旨

昆虫類の多様化には、雌による雄の選別や雌雄間の性的対立が大きく寄与していることが近年の研究で明らかにされつつある。本研究は、飛翔能力を欠き、移動性に乏しいサッポロフキバツタ *Podisma sapporensis* を材料に用い、交尾行動の集団間分化が種分化の促進や遺伝子流動にどのような影響を与えているかを室内実験によって検証した。

サッポロフキバツタには、性決定システムが異なる2つの染色体レース（染色体に相違を持つ地域集団）が存在する。X染色体を1本持つことによって雄が決まるX0レースと、XYによって雄が決まる派生タイプのXYレースで、これらのレースは北海道において側所的に分布する。先行研究では、染色体レース間の交配を行った場合に、集団の組合せによっては受精卵が得られない事例が報告された。隣り合った集団間に交配後隔離機構が存在すると、交配前隔離機構が強化され、共存可能な2種として同所的に存続しうるとする仮説が提唱されてきた。高いレベルの交配後隔離が観察される集団間や、それが未発達な集団間において、どの程度の交配前隔離が成立しているかを明らかにできれば、種分化プロセスの理解に寄与できる。

本研究では、配偶者選択実験（以下、選択実験）に基づき、サッポロフキバツタにおいて染色体レースを異にする集団間で、交配前隔離機構の相違をもたらすメカニズムを明らかにすることを試みた。3章では、北海道の3地域集団を用いて選択実験を行った。選択実験では、染色体レースを異にする集団を2組、染色体レースが同じ異所集団を1組用いた。先行実験では、手稲集団（X0レース）ー阿寒集団（XYレース）間の組み合わせで、ほぼ完全な交配後隔離が確認された一方、下川集団（X0）ー阿寒集団（XY）の組み合わせにおいては、交配後隔離が未発達であった。

2集団から同数の雌雄をケージに入れ、一定時間自由に交配相手を選択させたところ、染色体レースの違いや交配後隔離のレベルに関係なく、どの組合せにおいても、異集団間交配（以下、異系交配）の異なる方向性の組み合わせ間で、交配頻度が有意に異なった（例えば、A集団とB集団の選択実験において、A♂B♀間の交配頻度が、B♂A♀間の交配頻度を有意に上回った）。特に、手稲集団ー阿寒集団の組合せでは、異系交配である手稲♂ー阿寒♀の交配頻度が、同一集団由来の個体間の交配頻度を有意に上回った。このような交配パターンは *Drosophila* やイエバエ以外からはほとんど報告がない。先行研究においては、手稲♂ー阿寒♀の交配実験からは受精卵が得られなかったにもかかわらず、この組み合わせにおいて、最も盛んに配偶行動が観察された。以上の交配頻度定量化実験から、サッポロフキバツタの集団間には、染色体レースの違いや、交配後隔離のレベルの高低とは無関係に、非対称的な配偶行動が生じることが明らかになった。このような配偶行動が生じるメカニズムを説明する要因として、従来の情報から、1) 体サイズの地理的変異、2) 集団間の進化の方向性（祖先ー派生関係）、3) 交尾傾向の地域集団間での遺伝的分化の3つの可能性が考えられた。以下の章では、新たな実験系を準備し、これら3仮説の妥当性を検証した。

第1の可能性として、体サイズの地理的変異が、集団間交配における配偶行動に影響することが想定された。多くの動物では、大型の雌は、繁殖能力の高さから雄により好まれ、また一方、大型雄は小型雄より交尾に成功しやすい。したがって、体サイズに集団差があれば、集団間の非対称な配偶行動の原因になりうると考えられる。4章では、この可能性の検証を試みた。しかし、実験に用いた集団の平均体サイズの違いによって、非対称的配偶行動が生じることを示す証拠は得られなかった。逆に、体サイズの最も大きい阿寒集団の雄が最も低い交配頻度を示した。

第2の可能性は、集団間の進化の方向性（祖先－派生関係）が、非対称的配偶行動に影響することを想定するもので、Kaneshiroによって、ハワイ諸島の *Drosophila* 種群の例に基づいて主張された。Kaneshiro 説では、派生集団が起源する際にボトルネックを経験することで、雄の求愛パターンが変化したり、雌の高い交尾受容性が発達したりした結果、非対称な配偶行動が生じると仮定する。本研究のこれまでの結果は、この仮説の予測と一致した。そこで、5章では選択実験に用いる集団を6集団に増やし、染色体レースを異にする集団の組合せを新たに4組作り、推定された進化の方向性と非対称な配偶行動との関連性を調べた。しかし、染色体レースを異にする集団の4組中2組で、配偶行動の頻度は予測と一致しないことが明らかになった。この結果から、Kaneshiro 説は必ずしも強くは支持されなかった。

第3の可能性として、局所集団によって交尾傾向(mating propensity)が遺伝的に分化を遂げていることが想定された。雌が必要以上の交尾を避けようとする交尾拒否力と、雄がより多くの回数の交尾を確保しようとする交尾活力が集団間で異なれば、人為的に集団間交配が試みられた時、非対称な配偶行動が生じうる。これまでの一連の選択実験の結果は、この可能性と矛盾しなかった。5章に示した実験結果において、交尾傾向の指標とした雄や雌の平均交尾数は集団間で大きく異なった。また、集団間で雌の平均交尾数の差が小さいほど、非対称な配偶行動は観察されなかった。これらのことから、サッポロフキバツタの集団間の選択実験の際に見られる非対称的交配パターンは、主に雌の交尾傾向、すなわち交尾拒否力によって決定されていることが示唆された。雌にとって、必要以上の交尾が適応度上のコストになれば、より交尾機会を増やしたい雄との間に最適な交尾数を巡る性的対立が生じうる。雌の交尾拒否力と雄の交尾活力の間に拮抗的な共進化が起これば、集団によって異なる進化的平衡状態に達していると想定することで、集団間で交尾傾向が異なることを説明できる。

第3の可能性によって集団間の非対称な交配頻度が生じるためには、交尾傾向の集団差を進化させる究極要因として、交尾に伴って雌にコストが生じると予想される。6章では、雌の交配頻度を変化させた処理区を作ることによって、多数回の交尾が雌の繁殖成功に及ぼす影響の検出を試みた。実験の結果、交尾回数が増加した実験区では、雌の生存日数や産卵数などの適応度成分が有意に減少した。コストの存在が実証できたことにより、最適な交尾回数を巡り、集団内で性的対立が生じる可能性が強められた。

結論として、サッポロフキバツタの集団間では、交配後隔離が交配前隔離を強化している証拠は得られなかった。交尾傾向が集団によって異なることが示され、これが集団間の非対称な交配頻度をもたらす主要因と考えられた。交尾傾向が大きく異なる集団が出会うと、染色体レースの違いや交配後隔離のレベルに関係なく、強い交尾活力を示す集団の雄と拒否力の弱い集団の雌の間で頻繁な交配が起これると予想される。この結果、交尾傾向の異なる集団間では、一方向の遺伝子流入が起これる。この現象がサッポロフキバツタの集団間遺伝的分化にどのように作用しているのかを総合考察において議論した。

学位論文審査の要旨

主査	教授	秋元信一
副査	教授	大原昌宏
副査	准教授	吉澤和徳
副査	准教授	長谷川英祐

学位論文題名

性的対立による集団間の配偶行動の分化 －サッポロフキバツタの事例

本論文は、図 20, 表 8, 引用文献 134 編からなる、総頁 116 頁の和文論文である。参考論文 5 編が添えられている。

昆虫類の多様化には、雌雄間の相互作用や利害の対立が大きく寄与していることが明らかにされつつある。本研究では、飛翔能力を欠き、移動性に乏しいサッポロフキバツタ *Podisma sapporensis* を材料に用い、性的対立による配偶行動の集団間分化が、種分化の促進や遺伝子流動にどのような影響を与えているかを室内実験によって検証した。

異なる集団を用いて配偶者選択実験（以下選択実験）を行うと、一般には、同じ集団の雌雄どうしが他集団の異性とよりも高い頻度で交尾する「同類交配」が観察される。これに対して、一方の集団の雄は異集団の雌とよく交尾するのに対して、他方の集団の雄は異集団の雌とほとんど交尾しない「非対称な交配」もまた頻繁に報告されてきた。本研究では、サッポロフキバツタを用いた交配実験において、非対称的な交配が頻繁に生じることを確認し、それが生じる原因を雌雄の性的対立の観点から説明した。性的対立は、雌の交尾拒否と雄の交尾活力が対抗的に共進化することを想定し、集団間で交尾特性が遺伝的に分化しうると予測してきた。しかしながら、これまで性的対立に起因する交尾特性の分化を野外集団で検証した研究は皆無であった。

先行研究において、形態や核型レベルの分化が報告されてきた 3 集団（手稲集団、下川集団、阿寒集団）を用いた選択実験において、任意の 2 集団から同数の雌雄をケージに入れ、一定時間自由に交配相手を選択させたところ、どの組合せにおいても、顕著な非対称な交配が確認された。特に、手稲集団－阿寒集団の組合せでは、同一集団内交配の交尾頻度より、集団間交配である手稲♂－阿寒♀の交配が高度に有意となり、一方、阿寒♂－手稲♀の交配は極端に低頻度だった。観察された非対称な交配は、集団間で雌雄の平均交尾頻度が有意に異なることが

原因となっていた。手稲集団の雌は交尾拒否力が強く、その雄は交尾活力が高い。一方、阿寒集団の雌は交尾拒否力が低く、その雄の交尾活力も低かった。下川集団は、雌雄とも中間的な交尾拒否力と交尾活力を示した。こうした交尾特性の集団間の分化によって、非対称的な交尾頻度を説明できた。

交尾特性の集団間分化の検証のために、これまでの3集団に対して、新たに3集団を加え、6集団間で選択実験を行った。その結果、交尾傾向の指標とした平均交尾数は、6集団の雄間あるいは雌間で有意に異なった。実験に用いた集団間で、特に雌の平均交尾数の差が大きいほど、より顕著な非対称性が観察された。逆に、集団間の雌の平均交尾数の差が小さいほど、同類交配が観察された。これらのことから、サッポロフキバツタの集団間の非対称な交配行動は、雌の交尾拒否力によって主に決定されていることが示唆された。また、集団間に交尾拒否力の違いがなければ、他の生物同様、同類交配も起こりうることが明らかになった。

性的対立は、度重なる交尾が雌にとってコストとなることから生じると想定されてきた。複数回の交尾が雌にとってコストとなるか否かを明らかにするために、雌に対して異なる回数の交尾を強制する処理区を作り、雌の繁殖成功に及ぼす影響を調べた。その結果、交尾回数を増加させた実験区では、雌の生存日数や産卵数等の適応度成分が有意に減少した。これにより、複数回の交尾は雌にとってコストであり、最適な交尾数を巡り、集団内で雌雄間の性的対立が生じる可能性が支持された。さらに、交尾活力が強い集団の雄と交尾拒否力が弱い集団の雌を掛け合わせると、この交配は、雌にとってより大きなコストを課す可能性がある。この可能性をテストするため、自集団雄との多回交尾区と、交尾活力が強い集団の雄との多回交尾区を作り、雌のコストに差が現れるか否かを調べた。その結果、交尾活力の強い集団の雄との多回交尾区では、雌の生存日数や産卵数がさらに有意に減少した。加えて、雌は鼓膜や腹部などに、有意に多くの傷を負った。これにより、交尾時の雄のハラスメント行動が集団間で分化していることも明らかになった。

配偶行動に関して集団間分化が存在した場合に、交尾傾向が大きく異なる集団同士が出会うと、一方向の遺伝子流入が進むことが予測される。集団間に交配後隔離が発達していない条件下では、遺伝子流動は集団間の融合を促進する働きをもたらす。本研究は、野外生物において、交尾に伴う雌のコストを定量化し、また、雌雄間の性的対立が、集団間の配偶行動の分化を引き起こした証拠を世界に先駆けて提示した。この成果は、関連学会からも高く評価されている。よって、審査員一同は、別に行われた外国語試験、口頭試問の結果と併せて、菅野良一が博士（農学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと認めた。