

シダクロスズメバチの女王の多回交尾における進化メカニズムの解明

岐阜県立多治見高等学校
佐賀 達矢

1. 研究の背景

動物には、メスが複数のオスと交尾する種が多数存在する。オスにとっては、交尾回数が増えるごとに残す子の数が増え、多回交尾はより多くの子を残す合理的な戦略であると考えられる。一方で、メスが残す子の数は自らの卵数に制限され、交尾回数が増加しても残す子の数は変わらないと考えられる。このようにメスの多回交尾は、その利益が確実というわけではなく、交尾回数増加によるメス自身への不利益の存在も指摘されている (Crozier & Fjerdingstad, 2001)。例えば、交尾行動によるエネルギーの消耗、被食される危険性の増加や病原体への感染が報告されている (Arnqvist, 1989 ; Sherman, Reeve, & Seeley, 1988)。このようなメスの多回交尾の進化過程は、現在の進化生物学上の謎である。

スズメバチやアリなどの社会性昆虫は、家族単位の群れで生活する。群れの中には自らの繁殖を放棄し、群れ内の血縁個体を支援する働き蜂、働き蟻（以後、ワーカーとする）と呼ばれるメスの個体が存在する。これらのワーカーたちの自ら子を残さない形質が、子を残さずにどのように進化したのか、その進化過程は長らく進化生物学上の謎であった。この謎に対して、1964年にイギリスの進化生物学者 W.D.Hamilton が、“ワーカーが自ら子を残すより血縁個体の姉妹を助け、姉妹がより多くの子を残せる（ワーカー自らの遺伝子をより次世代に残せる）場合には、不妊の形質が進化する”

という考え（後に血縁選択と呼ばれる）を、理論的に示した (Hamilton, 1964a, 1964b)。その後、実証研究が進み、血縁選択が働くと考えられている (Boomsma, 2007, 2009)。他方で、スズメバチやアリの仲間には、巣を創設するメス（女王）が多回交尾を行う種がいる。社会性昆虫においても、女王が複数のオスと交尾することは他の動物のメスと同様に不利益を生じるだろう。それに加え、女王が多回交尾する場合には、ワーカーと姉妹間の血縁度が低下し、ワーカーが支援した姉妹が子を残しても血の繋がりが薄いために、次世代に残るワーカーの遺伝子は少なくなる不利益が生じる。本研究では、上述のように多くの不利益が考えられる社会性昆虫の女王の多回交尾の進化過程について、女王が多回交尾を行うシダクロスズメバチを用いて、研究を行う。

2. 目的

女王が多回交尾を行う進化過程を明らかにするためには、多回交尾の利益を検出する方法が効果的だと考えられる。女王の多回交尾の利益仮説の主要なものには、精子枯渇仮説がある (Cole, 1983 ; Crozier & Fjerdingstad, 2001)。ハチ目では未受精卵からはオスが、受精卵からはメスが生まれる。そのため、メスであるワーカー、次世代の女王を生産するためには精子が必要である。精子枯渇仮説では、女王がより多くの構成員をより長い期間生産し続けるために、多回交尾が進化したと考えられている

(Crozier & Fjerdingstad, 2001)。ワーカーは全てメスであり、ワーカーを生産するためには精子が必要である。シダクロスズメバチを含む真社会性ハチ目のほとんどの女王はその生涯の一期間だけで交尾し、受け取った精子を長期間、受精嚢に保持しておく仕組みがある (Wilson 1971)。精子枯渇仮説は、ハキリアリ属のアリで実証されており、アリの女王における多回交尾の進化要因の一つであると考えられている (Fjerdingstad & Boomsma, 1998)。

Jaffé ら (2012) は、精子枯渇仮説が正しければ、メス生産 (精子が必要) 数が多い女王ほど、多くのオスと交尾をする必要があり、また、各オスの射精一回あたりの精子数はばらつくと考えられ、生まれてきたワーカーたちの父系に偏りが生じると結論付けている。

筆者の過去の研究結果 (図 1) からは、メス生産数に対して父系の数 (女王の交尾相手のオス数) と父系の偏りに正の相関が認められた。つまり、複数のオスと交尾した女王の巣ではより多くのメスを生産でき、ワーカーの父親に偏りが見られ、Jaffé ら (2012) の述べた精子枯渇仮説が適用されるための条件が満たされている。一方で、Jaffé らの予測では、オスの射精一回あたりの精子数が明示されていない。各オスの射精一回あたりの精子数のばらつきによって、メス生産数とワーカーの父系の数、偏りの関係が予測できると考えられる。そこで、本研究ではオスの射精一回あたりの精子数が一様分布、正規分布に従うとした理論モデルを構築し、過去に得られた実証データとともに精子枯渇仮説について検証した。

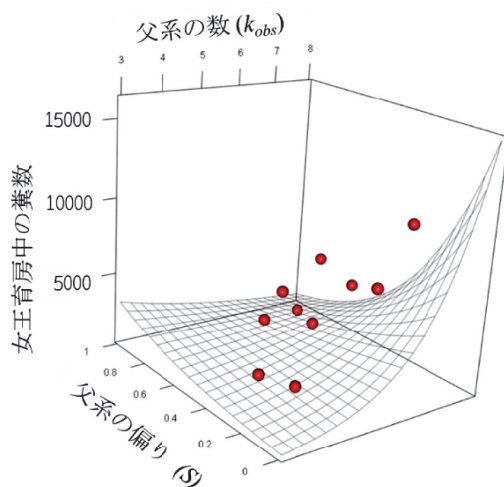


図 1 女王育房中の糞数と父系の数、父系の偏りの実測値を点で示した ($n = 10$)。曲面は、女王育房中の糞数、父系の数と父系の偏り、その交互作用に関する負の二項回帰モデルを示している。女王育房はもっぱら新女王生産に使われ、糞は新女王が育房内で蛹化する際に排出されるものであり、糞数は女王生産数を示すと考えた。新女王育房中の糞数に対して父系の数、父系の偏り、働き蜂育房中の数に有意な正の効果があり、父系の数と父系の偏りの交互作用に有意な負の効果があった (負の二項回帰分析, 有意水準 $\alpha < 0.05$)。

3. 材料・方法

精子枯渇説によれば、女王は一回の射精当たりの精子数が異なる様々なオスと交尾をし、得た精子をすべて使い切ることが仮定されている (Cole, 1983)。今回の理論モデルでは、一回の射精中の精子数を e とし、その確率分布は正規分布、あるいは一様分布に従うと仮定した。計算を容易にするため、一回の射精当たりの精子数の平均を 1 とした。精子数の確率分布が正規分布する場合の分散の値 σ は 0.01、0.1、0.2、0.3 であると仮定した。精子数の確率分布が一様分布の場合、一回の射精中の精子数は最小 0 から最大 2 であると仮定した。女王は、それらの確率分布に基づいて、交尾相手数 (1 ~ 10) に応じて精子を受け取ると仮定した。その後、父系の偏りと女王が持つ精子数を計算した。各条件のシミュレーションは 1000 回ずつ行った。

4. 結果

オスの 1 回の射精中に含まれる精子数が正規分布に従うとしたモデルでは、仮定した全ての標準偏差において、女王の交尾回数、女王が保持する精子数に関係なく、父系の偏りは一定して小さい値を示した (図 2, 3)。精子数が一様分布に従うモデルでは、交尾回数に関わらず父系の偏りは約 0.3 で一定だった (図 4a)。一方、精子数が一様分布に従うモデルでは、女王が保持する精子数が多くなるにしたがって父系の偏りは減少した (図 4b)。

5. 考察

シダクロスズメバチの女王の多回交尾の進化要因として精子枯渇仮説が適応されるか調べるために、父系の数 (女王の交尾回数) と父系の偏り、メス生産数の関係についてシミュレーション結果と実証データ (図

1) を比較した。精子枯渇仮説の下では、女王が得たすべての精子は新女王生産のために使い切られるため、シダクロスズメバチの場合には、新女王数が女王の保持する精子数を示す指標になると考えた。過去の研究結果 (図 1) からは父系の数とメス生産数、父系の偏りとメス生産数には有意な正の関係が認められ、その関係だけを見ると Jaffé ら (2012) の述べた精子枯渇仮説が適用される条件に合致する。ところが、Jaffé らは、メス生産数と父系の数、偏りの関係を決めるのに重要であると考えられるオスの射精一回あたりの精子数のばらつきを明示しておらず、本研究では射精一回あたりの精子数のばらつきを定めて精子枯渇仮説のシミュレーションを行った。その結果、新女王数と父系の偏り、父系の数に正の相関があるという過去の研究結果 (図 1) は、精子数が正規分布と一様分布に基づく精子枯渇仮説の理論モデルのシミュレーション結果と一致しなかった (図 3a-d, 4b)。さらに、過去の研究で得られた父系の偏りは 0.317 ± 0.18 (S.D., $n = 27$, 図 1) であり、父系の数やメス生産数に関わらず父系の偏りが 0.1 以下である射精一回あたりの精子数が正規分布に基づいた理論モデルの結果 (図 2, 3) と合致しない。以上の結果から、精子枯渇仮説を基に構築した本研究の理論モデルは妥当でないと考えられた。その要因としては、1) 前提となる精子枯渇仮説が誤っている。2) 実際の精子数が正規分布、一様分布に従わない。3) 女王がもつ各父系の精子を頻度に応じて使わない (メスの隠蔽的な選好み; 特定の父系の精子を選ぶ、または各父系を平等に使う) が考えられた。また、過去の実証データから認められたメス生産数に対して父系の数と父系の偏りに負の交互作用があることについては、どのような要因で生じているのかは現時点では

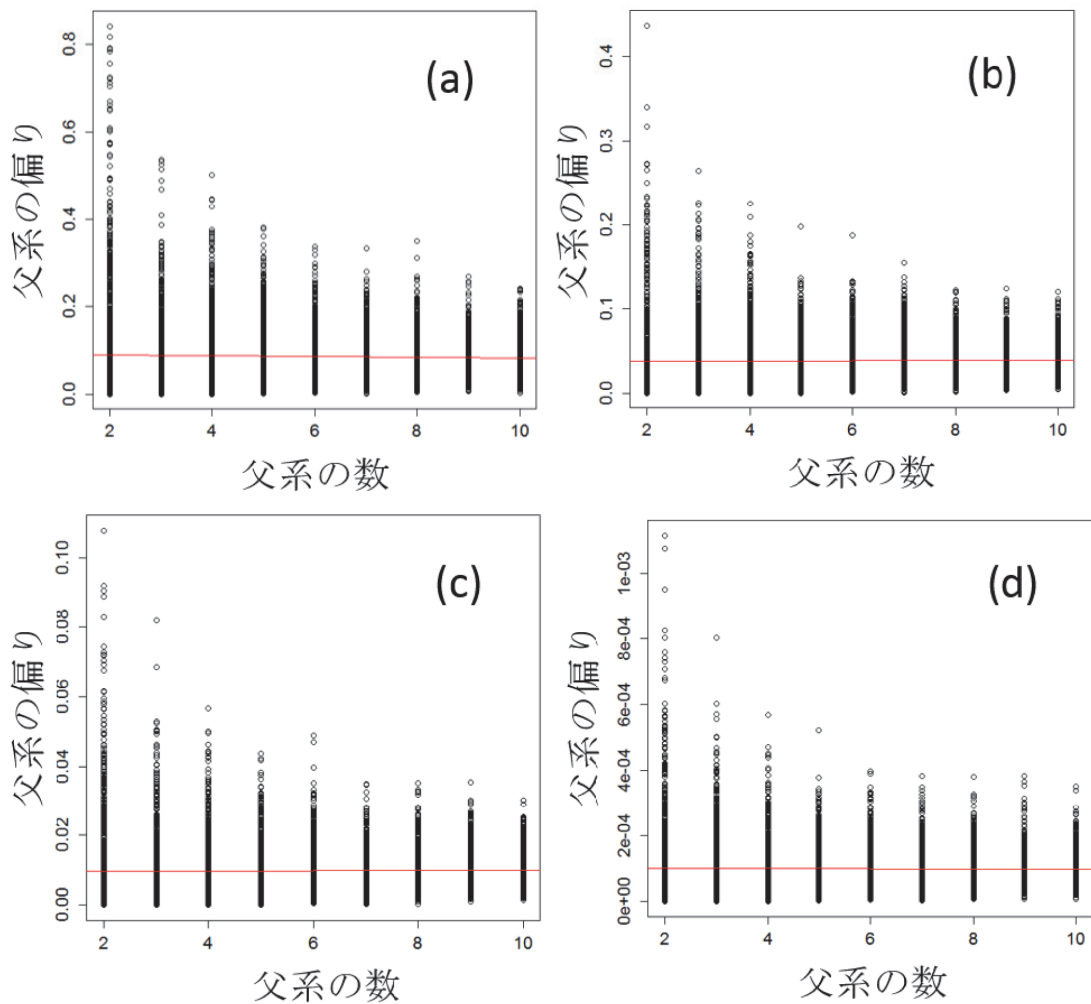


図2 精子数が正規分布に従うと仮定した理論モデルによる父系の数（女王の交尾相手のオス数）と父系の偏りの関係を示した。父系の数と父系の偏りの関係は、精子数の標準偏差（ σ , $a = 0.01$, $b = 0.1$, $c = 0.2$, $d = 0.3$ ）に関わらず一定で、父系の偏りは常に低い値だった。赤い実線は、父系の数と父系の偏りの単回帰直線を示した。

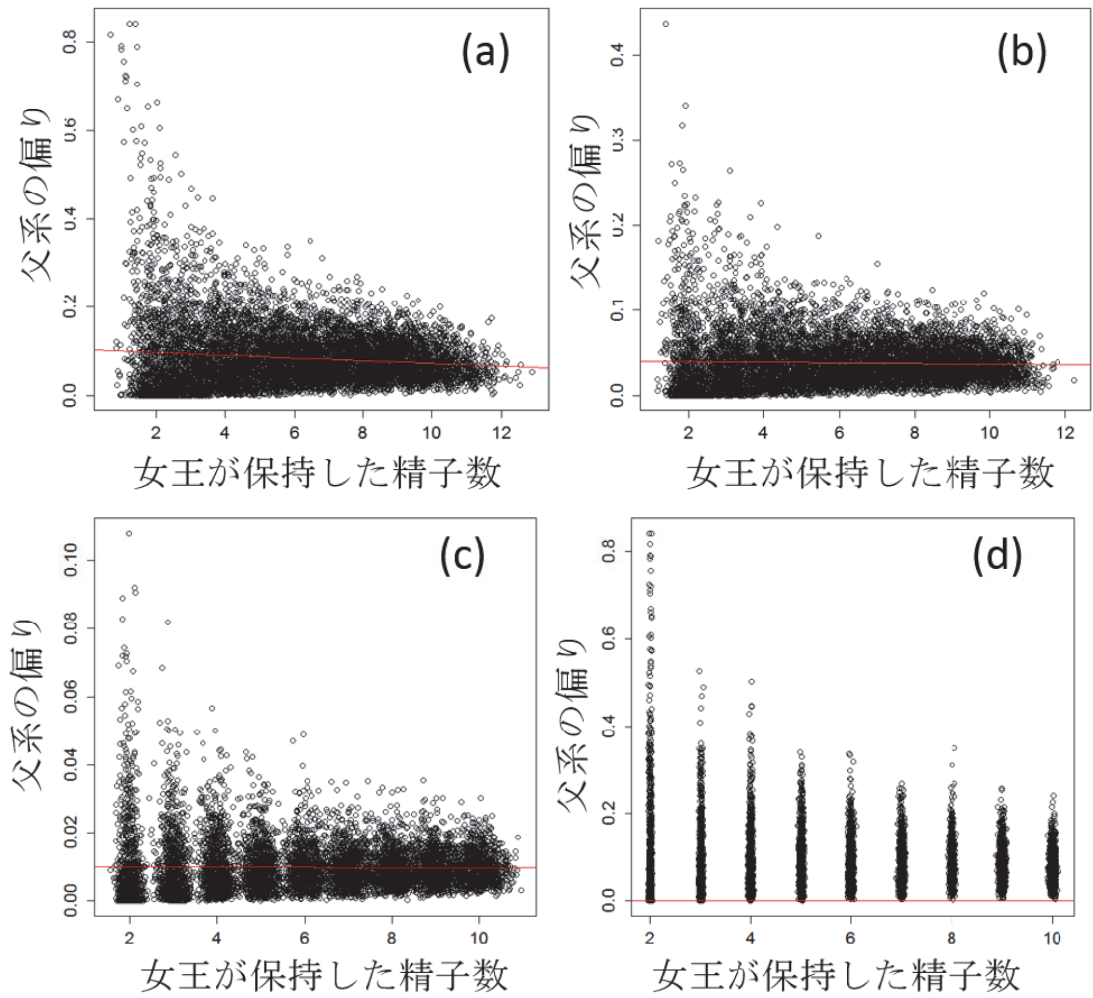


図3 精子数が正規分布に従うと仮定した理論モデルによる女王の精子保持数と父系の偏りの関係を示した。女王の精子保持数と父系の偏りの関係は、精子数の標準偏差 (σ , $a = 0.01$, $b = 0.1$, $c = 0.2$, $d = 0.3$) に関わらず一定で、父系の偏りは常に低い値だった。赤い実線は、女王の保持精子数と父系の偏りの単回帰直線を示した。

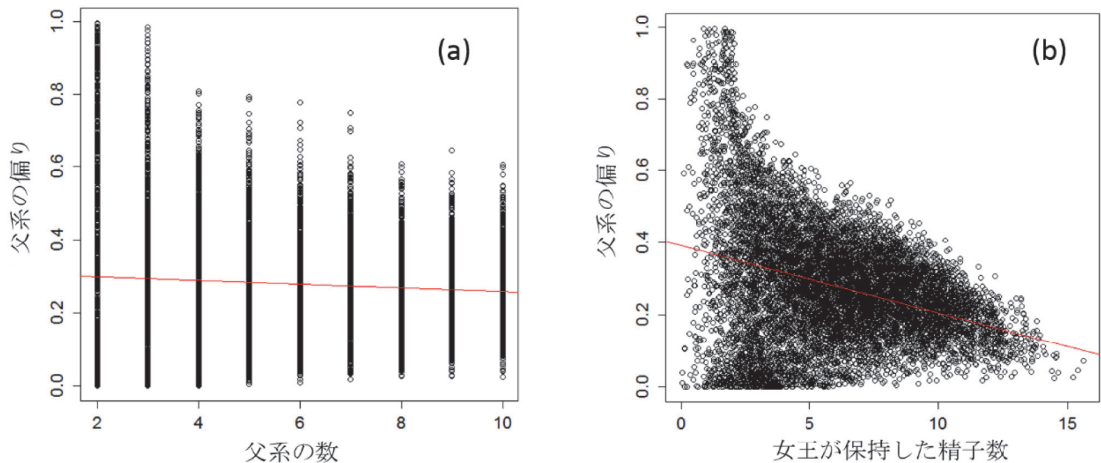


図4 精子数 (e) が一様分布に従うと仮定した時 ($0 < e < 2$) の理論モデルによる父系の数 (女王の交尾回数) と女王の保持精子数、父系の偏りの関係を示した。(a) 父系の数に関わらず父系の偏りは約0.3であり、ほぼ一定だった。(b) 女王の保持精子数が増加するにつれて父系の偏りは減少した。赤い実線は、2変数間の単回帰直線を示した

わからない。

上記の結果から、本種の女王における多回交尾の進化要因として精子枯渇仮説が適用されるか判断できなかった。さらに検証するためには、シダクロスズメバチの射精一回あたりの精子量を調べる必要がある。また、繁殖終了時期の創設女王の受精嚢内の精子数を数える方法も、精子枯渇仮説を検証する方法の一つだろう。

6. 謝辞

本研究の理論モデルの構築は東京大学大学院の柴崎祥太氏に協力していただきました。また、東京大学の嶋田正和教授、岡田泰和助教には本研究に関して大変有意義な議論をしていただきました。この場を借りて、皆様には感謝申し上げます。

最後に、本研究は公益財団法人下中記念財団の研究助成により遂行することができました。本報告では、すでに完了した理論的な研究結果だけの報告となりましたが、

実証研究の方は現在進めている段階です。研究活動を通して、東海地方にのみ存在する蜂の採集方法、飼育方法を島根県や宮城県へと広める機会にも恵まれ、環境教育についても考える機会をいただきました (図5)。誠にありがとうございました。



平成29年(2017年) 7月21日(金)

発行所 島根日日新聞社 〒693-0064 出雲市地方町545

編集 (0853) 23-6760 営業 (0853) 23-6777 FAX (0853) 24-3530

TEL (0852) 31-1041 FAX (0852) 31-9205

TEL (0854) 45-3991 FAX (0854) 45-3993

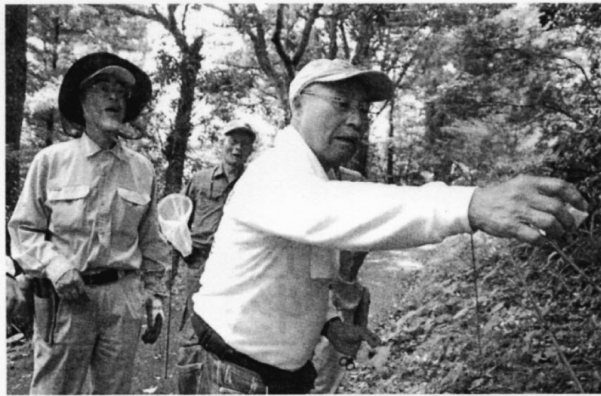
TEL (0854) 82-7388 FAX (0854) 82-7366

TEL (03) 3519-5575 FAX (03) 3519-5836

島根県東部の動きがわかる 月刊フリーペーパー 島日たいむす 無料 出費・松江・雲南・大田

購読のお申し込み ご意見・ご要望は 0853・23・6760

地蜂食べる文化 大田に



仕掛けた餌にとまったハチを手に乗せて目印を付ける 全国地蜂連合会の高橋会長

愛好家グループが発足

【大田】とよはれるクロスメバチやシタクロスメバチ。この地蜂を探して育てて食べる「石見大田タミミ倶楽部(和田孝夫会長)」がこのほど発足。会の発足を祝って、地蜂の愛好家グループの連合会「全国地蜂連合会」の高橋勝幸会長(63)が、大田市を訪問し、約15人地蜂を追った。

長野や岐阜、愛知、山形、石川、福井などの山間部では昔から、地蜂の幼虫やサナギを食べる文化が受け継がれている。地方によつてさまざまな呼び名があり、大田地域(三瓶)では「タミミ」と呼ばれることが多い。

同倶楽部発足は、2015年に、地蜂追いや、歴70年以上の深津長さん(78)が、愛知県の三瓶登山を訪れた際、同倶楽部の事務局を務める石飛清治さんと知り合った。地蜂追いや、仕掛け(イカ)を地蜂がくわえたところに、細いひもで、目印となる薄く裂いたナイロンを結びつけ、地蜂がその餌を巣に持ち帰ろうと飛んでいくところを、追って巣を見つけて、目を頼らせてハチの行先を飛ばすように追いかける姿は、少年のようだった。今回は、田んぼの一角に、地蜂の餌を置くことにした。高橋会長は、全国にいるが、田んぼのあぜや藪の中などで、数個の巣を見つけた。岐阜県から参加した地蜂研究者で博士号を取得した佐賀達也さん(31)は、「地蜂は、全国にいて、田んぼのあぜに巣があるのは希少。豊かな自然が残っているところ、良かった」と話し、大田の自然の豊かさを評価した。また、高橋会長は、「これまで文化がなかったところで、新しい人が始めてくれるのはうれしいと喜んだ。和田会長(67)は、「ハチが目印を付けてヒラヒラと飛んでいくのがいい。男のロマン」と楽しんで、今回持ち帰った巣は同倶楽部の会員が世話をし、秋ごろまで成長を見守るといふ。

図5 平成29年7月21日 島根日日新聞

【参考文献】

- Arnqvist, G. (1989). Multiple mating in a water strider: mutual benefits or intersexual conflict? *Animal Behaviour*, 38, 749-756.
- Boomsma, J. J. (2007). Kin Selection versus Sexual Selection: Why the Ends Do Not Meet. *Current Biology*, 17(16), R673-R683. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.06.033>
- Boomsma, J. J. (2009). Lifetime monogamy and the evolution of eusociality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1533), 3191-3207. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0101>
- Cole, B. J. (1983). Multiple mating and the evolution of social behavior in the hymenoptera. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12(3), 191-201. <https://doi.org/10.1007/BF00290771>
- Crozier, R., & Fjerdingstad, E. (2001). Polyandry in social Hymenoptera-disunity in diversity? *Annales Zoologici Fennici*, 38(3/4), 267-285. Retrieved from <http://www.sekj.org/PDF/anz38-free/anz38-267p.pdf>
- Fjerdingstad, E. J., & Boomsma, J. J. (1998). Multiple mating increases the sperm stores of *Atta colombica* leafcutter ant queens. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42(4), 257-261. <https://doi.org/10.1007/s002650050437>
- Hamilton, W. D. (1964a). The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 1-16. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/5875341>
- Hamilton, W. D. (1964b). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 17-52. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90039-6](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90039-6)
- Jaffé, R. et al., 2012. Patterns of paternity skew among polyandrous social insects: What can they tell us about the potential for sexual selection? *Evolution*, 66(12), pp.3778-3788.
- Sherman, P. W., Reeve, T. D., & Seeley, H. K. (1988). Parasites, Pathogens, and Polyandry in Social Hymenoptera. *The American Naturalist*, 131(4), 602-610. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2461747>
- Wilson, E. O., 1971 *The insect societies*. Cambridge, MA: Harvard University Press



佐賀 達也先生
(さが たつや)

<略歴>

- 昭和61年1月 愛媛県松山市生まれ
 平成22年3月 岐阜大学大学院応用生物科学研究科修士課程修了
 同 4月 岐阜県立岐阜農林高等学校赴任
 平成23年4月 岐阜県立大垣桜高等学校赴任
 平成26年4月 東京大学大学院総合文化研究科博士後期課程入学
]
 平成29年3月 東京大学大学院総合文化研究科博士後期課程修了 博士(学術)
 平成29年4月 岐阜県立多治見高等学校赴任
 現在に至る

<研究歴>

- 平成19年4月～平成20年3月
 岐阜大学応用生物科学部生産環境科学課程昆虫生態学研究室 学部生
 主テーマ：ヒメスズメバチの採餌行動に関する生態学的研究

- 平成20年4月～平成22年3月
 岐阜大学大学院応用生物科学研究科生物環境科学専攻昆虫生態学研究室 修士課程
 主テーマ：シダクロスズメバチの巣仲間認識に関する生態学的研究
- 平成22年4月～平成26年3月
 岐阜県立岐阜農林高等学校、岐阜県立大垣桜高等学校に在籍期間
 主テーマ：高校生がハチから簡易的にDNAを抽出し、PCR、電気泳動を行う方法の確立
- 平成26年4月～平成29年3月
 東京大学大学院総合文化研究科広域科学専攻 動物体系学講座 博士後期課程
 主テーマ：クロスズメバチ属の多回交尾の進化背景と繁殖生態学
 副テーマ：中等教育におけるアクティブラーニングを軸とした進化学教育方法
- 平成29年4月～現在
 岐阜県立多治見高等学校
 主テーマ：高校「生物」で自然選択を検出する実験を確立するための研究
 副テーマ：スズメバチ類の巣内の遺伝的多様性とその進化背景

<勤務校>

- (下中科学研究助成金取得時)
 岐阜県立大垣桜高等学校
 〒503-0103 岐阜県大垣市墨俣町上宿465-1
 電話 0584-62-6131
- (現在)
 岐阜県立多治見高等学校
 〒507-0804 岐阜県多治見市坂上町9-141
 電話 0572-22-4155