

精子競争

ダーウィンが見落とした進化メカニズム

京都大学生態学研究センター
椿 宜高



ダーウィンの自然淘汰理論

進化がおきるための3つの条件

- 変異：種のメンバーは少しづつ異なる性質を持っている。
- 遺伝：親の性質の一部は子に伝わる。
- 子孫の数：性質の違いは子孫の数に違いをもたらす。繁殖成功度



チャールズ・ダーウィン

当然の結果として、繁殖に成功しやすい性質は種全体に広まり、繁殖に不利な性質は消失する。

自然淘汰説で説明困難なこと

- 利他行動の進化
 - 自分は繁殖しない働き蜂がなぜ進化したのか

血縁淘汰説 (ハミルトン)
- オスとメスの違いの進化
 - 動物のオスはなぜ派手なのか

性淘汰説 (ダーウィン)




ダーウィンが考えた性淘汰

- メスを獲得するためのオスの闘争
- メスに好かれるファッションブルなオス

オスが何匹のメスを獲得するかが進化の動因



メスが二匹以上のオスと交尾するとは考えなかった

メスの配偶者の数

- 遺伝的単婚
 - 生涯を通してペアが維持される
- 社会的単婚
 - 繁殖シーズンの間はペアが維持される
- 複婚

遺伝的単婚

- オスとメスの利害は完全に一致する。
 - メスの産む子はすべてオスの子でもある。
 - 子孫の数を多くするメスの適応はオスにとっても利益となる。

ところが、
メスが複数のオスと配偶関係にあると、話が全く変わる

鳥類の93%は一夫一妻 (Lack 1968)

しかし、多くの場合

- 一夫一妻であるのは繁殖シーズン中
- 翌年には別の組み合わせでペアになることが多い



繁殖シーズン中の一夫一妻

- 観察している限り、オスとメスはほとんどの時間を一緒に過ごし、ペア外交尾はほとんど観察できない。ペア外交尾の観察は難しい
- しかし、最近のDNAによる研究によると、ヒナ鳥の父親が見かけの父親とは異なる場合がかなり多いことが分かってきた。
- 実の父親はペアでないオスのことも、別のメスとペアを形成していることもある。
- ペア形成後もオス間の競争が起きている



メスが複数のオスと交尾すると

- メスの体内には複数のオスからの精子が混在する
- オスは自分の子を確信できない



オスはどうすべきか

- (1) できるだけ多くのメスと交尾し、前のオスの精子を無効にしたい。
- (2) 交尾したメスは、自分以外とは交尾させないようにしたい。

(Parker 1970)

雌雄関係の多様性

オスの矛盾した欲求

1. できるだけ多くのメスと交尾したい
2. 自分が最初で最後のオスでありたい

オットセイのハーレム



チョウチンアンコウ



メスが多回交尾すると オスにどんな進化が起きるのか？

自分の交尾を有効にする進化

- 精子置換 (他オスの精子を殺す)
- 精子生産量の増大 (他オスに殺された精子を補う)
- 精子使用の配分 (一回に使う精子の節約)
- 精子の役割分担 (精子の多型: 受精能力を持たない精子)

メスの再交尾を阻止する進化

- メスの警護
- 交尾プラグ
- 精漿の成分: 毒、交尾抑制効果、産卵刺激
- ペニスの鉤構造: メスを傷つける

性淘汰は交尾前だけにおきるのではない 交尾後のプロセスこそ多様性を生む

交尾プロセス

性内競争
配偶者選択

交尾回数
子の数

交尾後のプロセス

精子量
精子置換
交尾警護
精子多型
精子生存率

産子場所選択
投資の性差別
選択的流産
給餌の差別

精子選択

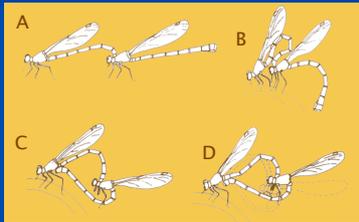
Darwinが
考えた
プロセス

Parkerが
考えた
プロセス

メスの影響力が大

アメリカカワトンボではじめて発見された精子置換 (Waage 1979)

交尾行動の推移

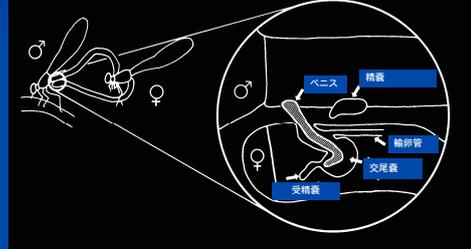


- A: 交尾前のクンテム
- B: オス内移精
- C: 交尾ステージ1 (精子の除去)
- D: 交尾ステージ2 (媒精)

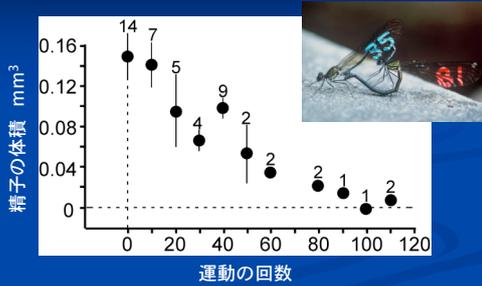


交尾ステージ1

オスとメスの交尾器の結合状態

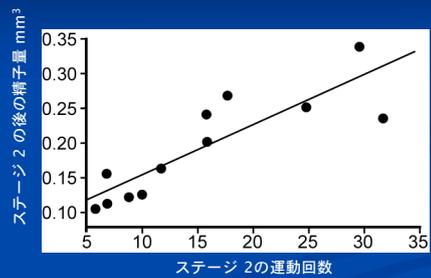


ステージ1の間に減少する精子量



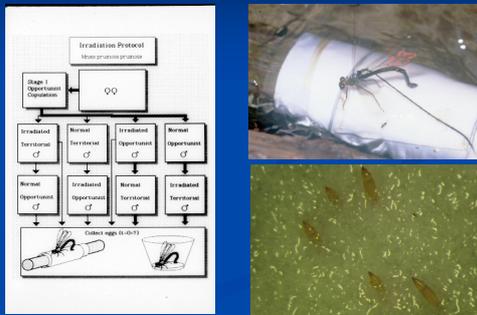
Stage 1: Slow, rhythmic flexions (approximately 1 Hz in frequency)
Data from *Mnais pruinosa* (Siva-Jothy and Tsubaki 1986)

ステージ2で再び増加する精子量



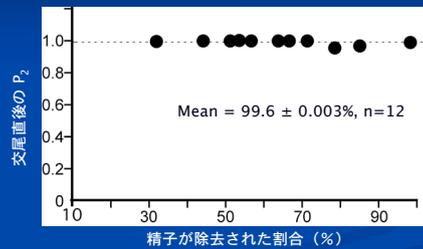
Stage 2: Rapid shallow rhythmic flexions (approximately 2 Hz in frequency)
Data from *Mnais pruinosa* (Siva-Jothy and Tsubaki 1986)

放射線 (γ線) 照射法による P₂ 値の測定

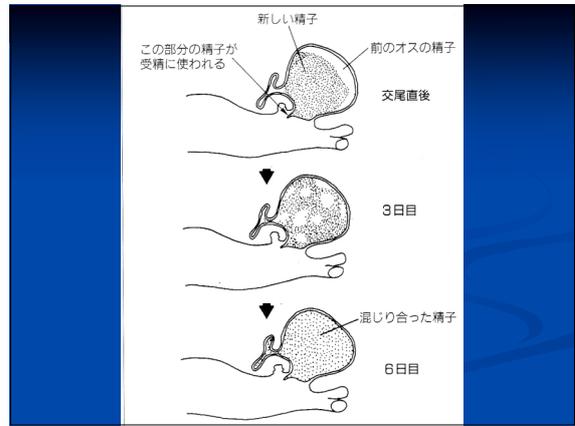
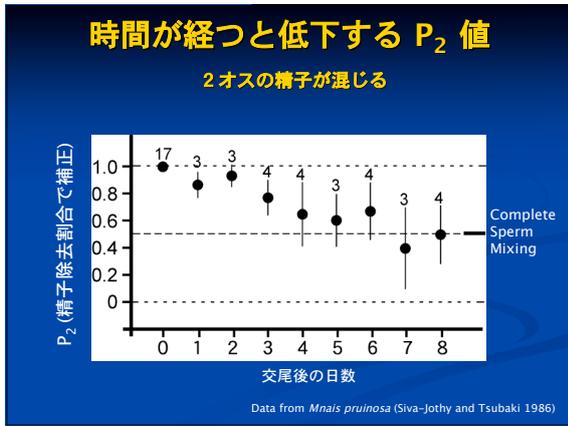


交尾直後の P₂ 値

メスが2オスと連続交尾した時、後のオスの精子が使われる割合



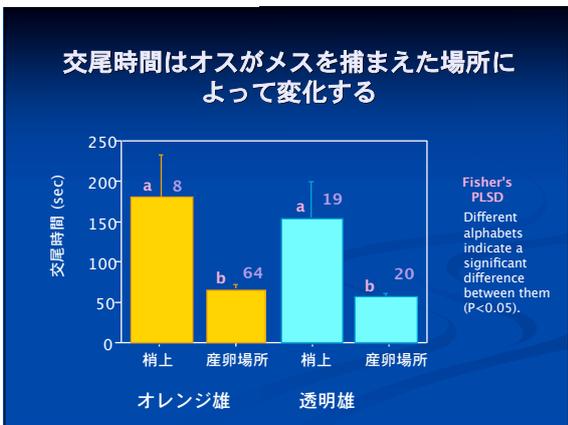
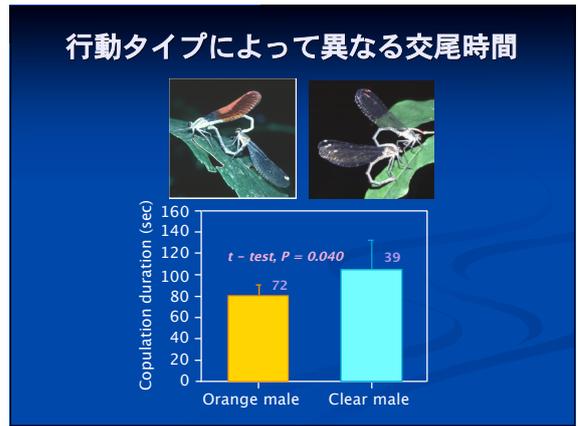
P₂: Degree of last male sperm precedence in controlled double mating experiments.
Data from *Mnais pruinosa* (Siva-Jothy and Tsubaki 1986)



カワトンボの精子競争の特性
不完全な精子置換と
ゆっくりした精子混合

交尾時間の長さは
精子を入れ替える程度を反映している





交尾時間（精子入れ替え率）は可塑性にとんだオスの戦略だった

- ★メスがすぐに産卵しそうなら、少量の精子を入れ替えて自分の精子を受精に有利なポイントに置く
交尾直後の精子優先度は精子置換率に関わらず100%。
精子の節約、交尾時間の節約。
- ★メスがすぐに産卵しそうにないなら、全部の精子を入れ替える。
そのメスが再交尾しない限り、精子優先度は100%。
全部入れ替えておかないと、他の雄の精子とまじってしまう。

産卵警護：

メスの再交尾を阻止するだけか？

トンボの産卵警護のタイプ

メスが産卵している最中のオスの行動

- 警護なし産卵
 - オスとメスが時間・空間的に分かれている。
- 警護あり産卵
 - オスとメスが連結して (接触警護)
 - オスがメスの近くで (非接触警護)

警護なし産卵



ムカシトンボ



オニヤンマ



ルリボシヤンマ



トラフトンボ



アオモンイトトンボ

連結警護産卵



ナツアカネ



ギンヤンマ



キイトンボ



ホソミイトンボ

非連結警護産卵



シオカラトンボ



アオハダトンボ



ハッチョウトンボ



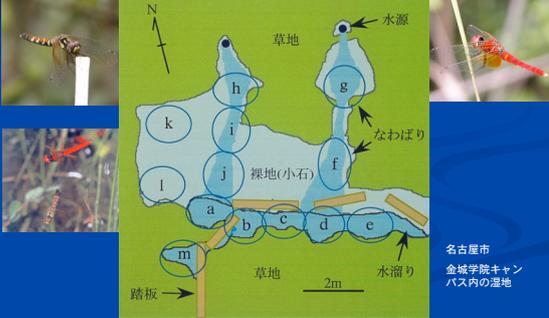
ハナダカトンボ

警護の機能

- (1) 他のオスにメスを奪われないこと
 - 自分の父性を守る
- (2) 特定の場所に産卵を集中させること
 - 卵や幼虫の生存に適した場所にメスを導く
- (3) メスの産卵を刺激すること
 - 産卵速度を高めて自分の精子で多くの卵を受精させる

雌雄の利害は一致
雌雄の利害が対立する可能性

ハッチョウトンボの警護行動



観察ポイント: a, b, c, d, e, f, g, h, i, j, k, l, m

環境要素: 草地, 水源, なわぼり, 裸地(小石), 水溜り, 踏板

スケール: 2m

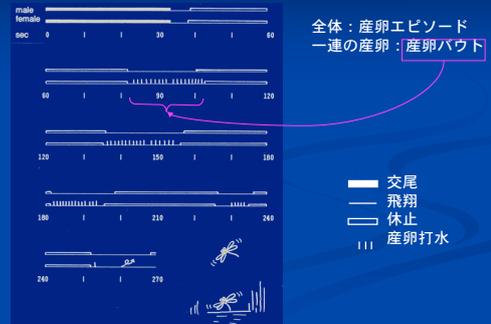
名古屋市
金城学院キャンパス内の湿地

交尾と警護が産卵速度に与える影響を調べる

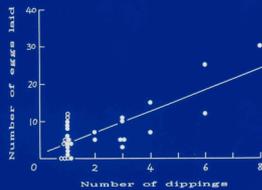
オスの除去実験

- 交尾後、そのまま警護つきで産卵させる：コントロール
- 交尾後、オスを除去：警護の影響を消去
- 全オスの除去：交尾と警護の影響を消去

交尾、産卵、警護の流れ



打水回数と産卵数

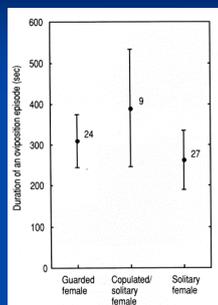


打水 1 回あたり 4 卵程度

以下の項目を比較

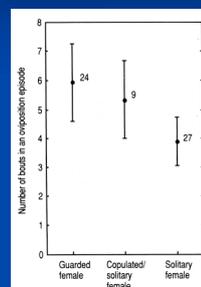
- 産卵エピソードの長さ
- 産卵バウトの数
- 産卵バウトの長さ
- 打水の速度
- メスが動き回る範囲

産卵エピソードの長さ



有意差なし

産卵バウトの数

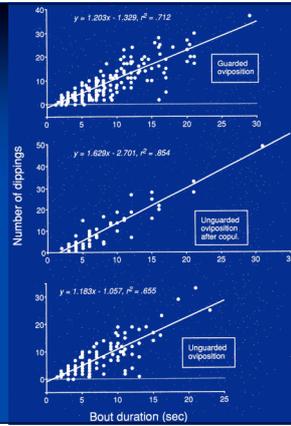


交尾または警護によってバウト数が増える

産卵バウトの長さ

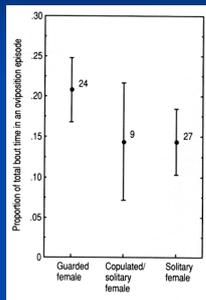
Oviposition type	Bout duration (sec) ± SD	No. dippings ± SD	Dipping rate ± SD	Sample size n
(1) Guarded	8.54 ± 5.11	8.84 ± 7.19	0.974 ± 0.449	192
(2) Copulated/solitary	7.96 ± 5.50	10.02 ± 9.67	1.086 ± 0.629	50
(3) Solitary	7.54 ± 4.62	7.92 ± 6.66	0.986 ± 0.505	128
Probability (Kruskal-Wallis test)	0.187	0.882	0.450	

打水の速度



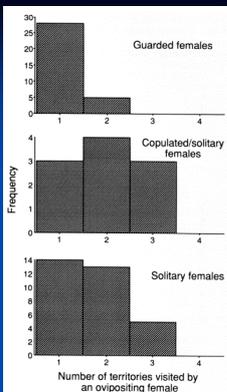
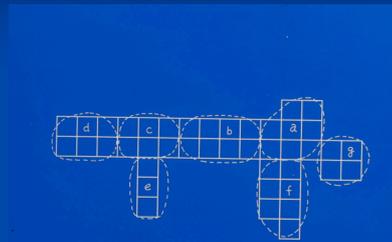
打水の速さには違いは見られない

エピソードあたりバウト時間の割合は警護によって増える



警護による産卵数の増加

メスがどこで打水したかを記録



警護を受けないメスは、広い範囲を動き回って産卵

警護するオスはメスの行く手をさえぎるように飛び、メスを自分のなわばりに引き戻す

なぜ交尾/警護によって産卵速度が大きくなるのか？

2つの仮説

(1) メイトチョイス仮説：
縄ばりの質が高いか、オスの質が高い場合、そのオスの子を今多く産むのが有利である

(2) 性的コンフリクト仮説：
オスによって操作されており、メスにとっては不利益。

コンフリクト仮説とは？

繁殖スケジュール



4年に一度川を遡上し全部の卵を産んで生涯を閉じるサケ

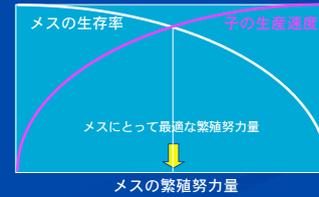


数年に一度のペースで繰り返して子を産み育てるゾウ

当面の繁殖と将来の繁殖

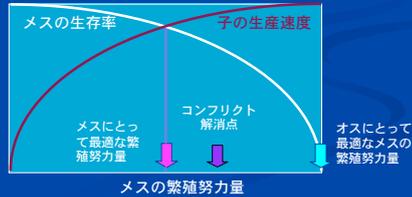
当面の繁殖努力が大きすぎると翌年までの生存が難しくなり、将来の繁殖は望めないかもしれない。

当面の繁殖努力を小さくしすぎると、生存率は高いかもしれないが、繁殖はあまりできない。



メスが単オスとしか交尾しなければ、メスの最適繁殖努力量はオスにとっても最適である

メスが複数のオスと交尾する場合、オスにとっての最適解はメスの当面の繁殖努力を最大にさせることに変わる



メイトチョイス仮説

雌雄の利害は一致

VS

性的コンフリクト仮説

雌雄の利害が不一致

警護を受けて産卵速度を上げることが生涯産卵数の低下につながるかどうかを示す必要。