

交尾をめぐる雄と雌の駆け引き

コーディネーター 巖佐 庸

イギリスには鳥の観察のマニアがいる。ワイトムの森では、巣場所をすべて記録し、それらが誰と交配してどの子供を産んだかなど分担して観察し続けるというアマチュア研究者の伝統がある。日本でそれに対応するものは、さしずめチョウなのかもしれない。

日本には、チョウのマニアだったという人が数多くいる。先日、アフガニスタンとパキスタンで医療活動や灌漑水路建設などの国際貢献を続けておられる中村 哲さんにお会いして、どういう経緯でアフガニスタンに最初に行かれたのかと聞いたところ、実はアフガニスタンには特別のチョウがいて、それを見たくて登山に行った、といわれた。それを聞いていた九大の医学部長も、私もチョウのマニアで……みたいな話に。そういえば、私の高等学校の世界史の先生は、授業が進んで時間が空いたのでチョウチョの話をしなすといつて、生殖器を解剖する話など実に熱を込めて語られた。その先生は、図鑑の編集にも携わり、日本鱗翅学会の理事も務めておられたようだ。

本書は、そのようなチョウを集めるマニアというところから一歩踏み込んで、チョウを対象にした行動生態学の研究を紹介している。生態学への見事な入門書になっているとともに、リズムのある文章から学問として生物の研究を行うことの楽しさと興奮が伝わってくる。

本書の中心的テーマは、チョウの配偶行動というより、交尾の後

の雌の体内での雄の精子の使われ方、そして雌が雄との交尾を求める機構などである。これらは「精子競争」といわれ、動物行動学のここ数十年の中心的テーマであった。

その基本にある考え方は、「動物個体は、その個体の繁殖成功を最大にする意味で適応的な行動をとる」というものである。著者の渡辺 守さんは、それ以前にあった「生物の個体は種の存続に役立つような行動をとる」という考えから上記のように変わることで大きな影響があったことを強調する。

第2章と第3章においては、チョウがどのような生活をし、どのようにその集団が維持されているかが説明される。

チョウは、卵として生まれてから、幼虫になり、生育段階を進んで、寄生蜂や鳥などの捕食者のリスクにさらされ、最終的には生まれ たうちのごく一部しか成体には辿り着けない。蛹の後に羽化して成虫になってからは、飛翔能力が強いために遠くの集団とも交流し、1つの場所だけではなく多数の個体群が移住で繋がった「メタ個体群」になっている。

チョウの食草は、様々な毒性物質で防御しているため、利用できる幼虫はそれを解毒する能力をもつ。他方で、チョウは植物の花粉媒介者として働く。成虫が利用する蜜は、成虫の寿命を増やす。花のほうでは、自らの花粉を持って行ってほしい時期と、他の花から花粉を受け取る時期では、蜜の量を変えるという。

このような生物学的な基礎知識をかいつまんで説明するこれらの章の記述は魅力的で、広い野外に生育しているチョウがどのように生活しているのかのイメージがよく伝わる。

昆虫の生態学、特に個体数の変動の優れた研究には、農業害虫の防除からスタートしたものが多い。しかしチョウは、害虫でないのに随分盛んに研究されてきた。渡辺さんは、チョウを対象として生

生態学の様々な研究手法や概念が開発されたといわれる。チョウの生態学研究者の誇りが伝わってくる。

第4章からいよいよ本題である配偶行動とその後の精子競争に向かう。

チョウは雌が複数の雄を受け入れることがわかってきた。雌は、雄から精子だけでなく、多量のタンパク質を含んだ物質（精包）を受け取る。交尾をして十分な量を受け取ると、しばらくは他の雄を受け入れないものの、その間に精包を破って栄養を得て、それをもとに最終的には卵生産を増やす。

たいていの動物では、子供は、母親からは卵として多量の物質を受け取るが、父親からの精子には栄養はほとんどない。雄は精子をいくらかでも作れるのに対して、雌は限られた数の卵しか作れない。そのため雄は余ってしまい、いつでも機会を逃さず交尾をしかける。また限られた雌との交尾の機会を巡って雄同士で互いに喧嘩をする。それに対して雌は交尾相手を慎重に選ぶようになる。これが、雌雄のあり方についての動物行動学の基本的な考え方だった。

しかしチョウは違う。雄が栄養の意味で大きな貢献をしているために、いったん交尾をした後、雄は次の精包を作るために餌を食べ、雌に与えるべき精包のもとになる物質を作らねばならない。逆に雌は、栄養がなくなると雄を求めて交尾を促す。雌が交尾に積極的で、雄は自分の精子を渡した相手の雌が十分な卵数を残している若い雌であることを注意深く調べる配偶者選択を行う。ある意味で雌雄の役割が逆転するのだ。

第6章では、雄が自らの繁殖成功を確保するために、様々な行動上の工夫をしていることが説明される。さらに核をもたない「無核精子」がかなりの数作られることと、その効果が述べられる。世界中の研究者が取り組んで様々なことがわかってきたものの、意義に

つについてはまだ複数の可能性が残っていて決着はついていないようだ。

渡辺さんは、三重大学教授として教鞭をとり、その後筑波大学に移って研究を続けてこられた。200編を超える論文を執筆し、これまで多数の大学生および大学院生を育ててこられた。主にトンボとチョウを研究対象とした生態学の研究であるが、テーマとしては、精子競争、保全、生活史戦略、生物多様性など多岐にわたる。その業績の一部は英文の単著 *Sperm Competition in Butterflies* (Springer, 2016) にもまとめられている。

35年も前のことだが、私自身、チョウの配偶行動の研究にかかわったことがある。1年で1世代しか過ぎず、決まった季節に蛹から羽化してきて数週間の配偶行動を経て産卵を終えるというタイプの昆虫は、雄が雌よりも早く羽化する（プロタンドリー現象、第4章参照）。たとえばカリフォルニアの蛇紋岩土に生える食草で育つ、ヒョウモンモドキである。雨が降って地上が草に覆われる冬が終わり、半年間晴れの日ばかりが続く季節に入る。その時にこのチョウは突然現れて、数週間のうちに交尾と産卵を済ませる。雌は、夜明け前に蛹から羽化して待っている。雄がそれらの雌を探し回って交尾をする。雌は交尾を済ませると、適切な食草を探し産卵することに専念するため、交尾拒否姿勢をとる。もし雌が最初の雄と交尾をし、それ以降は一切他の雄を受け入れないとすると、羽化したての雌に出会わないことには雄には子供を残す機会がないことになる。だから雄にすれば、雌と同時に羽化したのでは遅く、先に羽化して毎日雌に出会えるように探し回るのが望ましい。他方で、このようなチョウでは1日当たりの死亡率は結構高く、あまりに早すぎると雌に出会う前に死んでしまうので適当な羽化日があるだろう。

この問題を、雄がそれぞれ自分の羽化する日を選んで、自らの交尾成功率を最大にするとすれば、どのような結果になるかを考えた。これは雄をプレイヤーとして、自らの羽化日を戦略として選ぶゲームの均衡を求めることになる。長い進化の途上では、できるだけ多くの繁殖成功度を収めるような行動ができた個体がより多くの子孫を残してきたはずだ。今見られる生物はそれらの子孫であるので、ベストを尽くして最大の繁殖成功を収められる適応的な行動をとるだろう。とするとゲームの均衡で、現実のチョウの羽化パターンが予測できるのではないか。

ここで大事なことは、雄同士は競争相手であるため、その日に羽化すれば他の雄よりもより多くの雌と出会えるという「最適羽化日」が存在しないことである。もし最適羽化日があるならば、そこに他のすべての雄も羽化するように進化するはずだが、同じ日に羽化した雄は互いに同じ雌を奪い合うことになるため、次第に1匹あたりの成功率は減少してしまい、他の雄と違った日に羽化した雄のほうが交尾成功率が高くなってしまう。その結果、進化すべき最終状態では、雄はある期間にわたって毎日羽化すると予測できた。

私はスタンフォード大学の博士研究員をしていた時に、このモデルを Paul Ehrlich のグループがとったヒヨウモンモドキのデータを用いて実証することになった。それぞれの個体の羽化日は第2章に解説されているようなエイジを使って特定する。カリフォルニアポピーが一面に咲く草原で、毎朝3~4名の研究者が、夜明け前から昼過ぎまで走り回り、チョウを何度も捕まえては標識を確認して放つという作業を繰り返した。推定によると、すべての雄が数回以上捕まえられていた。

イギリスのオックスフォード大学の遺伝学者やスウェーデンのチョウのグループも独立に似たアイデアをモデル化し実証しようとし

ているとの情報が入ってきた。しかし、それらのグループの数理モデルは羽化日の分布の平均値を議論することしかできていなかったのに対して、私たちの理論は、雌の羽化曲線の任意の形に対して均衡での雄の羽化曲線が計算できる。Paul は、これほどまでに徹底的な標識採捕法を行なった例は他にはなく、このデータは世界で最高だ、理論は競争相手に勝てるから、あわせて後世に残る研究になる、とってくれた。今でもこの論文は、生物学でのゲーム理論を話す時には例として紹介することになっている。

実は、データと比較すると、雄はゲームモデルが予測するよりも幅広い日程で羽化していた。論文ではその理由をいくつか述べた。その1つが、雌が再交尾をするということだ。雄は雌に交尾栓をするのだが、それが外れる場合があり、複数回の交尾による精包をもつ雌がいる（第4章参照）。雌が再交尾をし、雌の羽化日より後も雄の繁殖の機会があるならば、雄の羽化日が広がることは理解できる。しかしそれをモデルに考慮するには、雌が再び雄を受け入れるまでにかかる日数や、再度の交尾で受け入れた精子が授精させる卵数は最初の交尾による授精卵数とどう違うか、などを定量的に知る必要がある。

私自身は当時、別の理由がより重要と考えていた。ヒョウモンモドキの繁殖季節は毎年大きく変動する。雄が羽化をする日を決定する生理機構はまだわかっていないものの、雄が自分の羽化日を決定した後で、雨が降って気温が低下すると雌の羽化は数日間遅れる。天候は予測できないため、不確定な情報のもとで、意思決定を行うことになる。このような状況では、雄の羽化すべき日の分布は、雌の羽化パターンを完全に知っていた場合よりも広くなるよう進化するだろう。そのことを示す数理理論が作れたのは11年後のことだった。しかしそれを実証しようとする、羽化日を決める生理機構

を詳しく知る必要がある。

このようにチョウの雄が雌よりも早く羽化するということだけをとっていても、その理由をきちんと知ろうとすると、様々な事柄を知り、さらに研究を深める必要が出てくるのだ。

本書の最後の第7章には、渡辺さんが大学の教員として長年教鞭をとってきたこと、その学生たちと過ごすことの楽しさが書かれている。その前の章では、国際会議の晴れの舞台で、渡辺さんが、学生たちがとったデータに基づいた見事な研究成果の発表をして外国人を感心させる場面が紹介されている。学生たちを誇りに思っておられることが伝わってくる。

渡辺さんは大学で、学生たちにとって素晴らしい先生だったのだろうと思う。それらの学生の多くは教員となって教壇に立っているとのこと。渡辺先生から教師としてのあり方、情熱を多く受け取って巣立っていったことだろう。

もしこの「コーディネータのあとがき」を先に読まれた方がおられたら、ぜひ本書を読んで、渡辺教授の情熱的講義を受けることにしよう。