博士論文

オオツノコクヌストモドキにおける
環境要因と性選択の相互作用

2023 年 03 月

清瀬　勝也

1.　１章　総合序論 2

2.　２章　配偶者との同居が性選択の利益に及ぼす影響 5

3.　３章　配偶者と連続した遭遇が性選択の利益に及ぼす影響 13

4.　４章　幼虫期の発育条件がオス内競争とメスの配偶者選択に及ぼす影響 21

5.　５章　総合考察 29

6.　摘要 31

7.　本研究の公表論文 33

8.　謝辞 34

9.　引用文献 35

10.　図表 53

１章　総合序論

性選択はクジャクの羽やカブトムシの角のようなオスの誇張された形質の進化の大きな原動力であり（Andersson 1994）、大きく二つに分けることができます。１つは同性内選択であり、もう一方が異性間選択です。雌雄の適応度の違いは交尾相手の数の違いに関係すると考えられています（Bateman 1948）。オスは小さな配偶子（精子）を大量に生産しますが、メスは大きな配偶子（卵）を少数生産し、オスの適応度は交尾相手の数が多いほど増加します。従って、オスは同性のライバルとメスをめぐって争うことになります。このオス内競争が同性内選択の典型であり、オスはより多くのメスとの配偶機会や受精成功を得るための形質が進化すると考えられます（Thornhill & Alcock 1983; Andersson 1994）。一方、メスの配偶子は大きく限られた数であるため、交尾相手の数が増えても自身の適応度は大きく増加しません。そこで、メスは自身の適応度や子の質の向上に貢献するオスを選択すると考えられます。このメスの配偶者選択が異性間選択の典型であり、選ばれたオスとの交尾によって、自身の適応度もしくは子の適応度が上昇するといった、配偶者選択の利益を得ることになります（Alcock 1994; Head et al. 2005; Okada et al. 2014）。このオス内競争とメスの配偶者選択が性選択の主要なメカニズムです。

物理的なオス同士の戦いはオス内競争の研究の中でも数が多く、多数の分類群で観察されています。この闘争において、体サイズや闘争の武器として使用される角や大顎などが大きいほどに闘争に有利なため、性選択の過程で著しく誇張されます。その結果、メスに比べてオスの体が大きな性的二型や甲虫類の角や大顎のような形質の進化が起こると考えられています（Thornhill & Alcock 1983; Andersson 1994）。一方、メスの配偶者選択で最も重要になるのが、配偶者の選択によって得られる直接的利益と間接（遺伝）的利益です。直接的利益はメス自身の利益になるものを指します。間接的利益はメスの子を通してメスが得られる利益のことです。メスは複数のオスの中から配偶相手を選ぶときに、特定の形質を得られる利益の指標にします。代表的なものが鳥類の煌びやかな羽毛など著しく誇張された装飾形質であり、メスがこれらの誇張形質を指標にしてオスを選択していることを実証している研究は多々あります（Houde 1987; Andersson 1994）。

ただし、オス内競争とメスの配偶者選択は独立に作用することはめったにありません。古典的に、オス内競争で有利なオスはメスの配偶者選択においても有利であるとされ、メスの配偶者選択とオス内競争を通じて同じオスの表現型が選択されると考えられています（Andersson & Simmons 2006; Hunt et al. 2009; Kokko et al. 2006; Shackleton et al. 2005; Wong & Candolin 2005）。しかし、必ずしもこのような関係が成り立たないことが近年明らかになっています（Moore & Moore 1999; Moore et al. 2001; Moore et al. 2003; Pitnick & García-González 2002; Hongo 2012）。これには雌雄の適応度をめぐる対立構造（性的対立）

が大きく関与しており、性選択によって生じるオスへの選択圧の推定が困難になっています（この議論の詳細については 2 章を参照）。さらに、生育環境や個体群密度など環境要因が性選択の選択圧に影響を及ぼすため、上述した古典的な関係が成立しないこと、もしくは選択圧の強度や方向が変化することが議論の対象になっています（García-Roa et al. 2018; Plesnar-Bielak & Łukasiewicz 2021）。したがって、オス内競争とメスの配偶者選択による選択圧による進化的および生態学的影響を理解するためには、環境要因を考慮しなければなりません。

貯蔵穀物の害虫は実験室で飼育することが容易であるため、室内実験での性選択の研究に頻繁に用いられています（Fricke et al. 2009; Michalczyk et al. 2011）。本研究では、オオツノコクヌストモドキ *Gnatocerus cornutus* を実験に使用しました。オオツノコクヌストモドキでは、性選択についての研究が幾分進んでおり、オス内競争とメスの配偶者選択に関する実験プロトコルもすでに確立されています。詳細は必要に応じて各章で記述しますが、端的に述べると、本種のオスは大顎を武器として使い、縄張り争いを行い、大きな武器が闘争に有利であることが分かっています（Okada et al. 2006）。メスはよく求愛行動するオスを配偶者として選り好むことも分かっています（Okada et al. 2014）。上記したとおり、古典的にはオス内競争と配偶者選択は同じオスを選択すると考えられていましたが、本種ではオス内競争と配偶者選択で異なるオスが選択されることが知られており、これには性的対立が大きく関係することが分かっています（2 章を参照）。また、本種の先行研究でオスの大顎サイズが幼虫期の個体群密度や餌量などの環境条件に影響を受けることが分かっていますが（Okada & Miyatake 2010b; Katsuki et al. 2012a）、他の適応度に関連する形質を調べた研究はありません。従って、発育条件や個体群密度など環境条件によってオス内競争とメスの配偶者選択によって生じる選択圧がどのような影響を受けるかについては議論の余地があります。

そこで、性選択に影響を及ぼす可能性がある環境要因について以下の実験を行いました。2 章では、同一配偶者との遭遇頻度が性選択に及ぼす影響について調査しました。3 章では、複数の潜在的な配偶者との遭遇による性選択への影響をより詳細に調査しました。本種だけでなく、貯蔵穀物の害虫は幼虫期の発育条件が成虫の表現型に強く影響を及ぼすため（Fricke et al. 2009; Michalczyk et al. 2011）、4 章では、本種の幼虫期の発育とオスの繁殖成功に関する形質について調べました。これらの検討した環境要因はいずれも個体群密度に関係しています。本種では個体群密度の変化は配偶者との遭遇頻度と大きく関係しています（Okada et al. 2015）。また、幼虫は餌や蛹化場所をめぐって競争するため（Tsuda & Yoshida 1984; Tsuda & Yoshida 1985; Ozawa et al. 2015）、その結果が成虫時の形質に大きく影響することがわかっており、高密度であるほど、幼虫間競争の頻度は高く、成虫時の形質の発達を阻害することが分かっています（Okada & Miyatake 2010b）。これらの実験結果

を踏まえて、オオツノコクヌストモドキにおいて、オス内競争とメスの配偶者選択によって生じる選択圧が、上記した環境要因によってどのような影響を受けるかを考察しました。

2 章　配偶者との同居が性選択の利益に及ぼす与える影響

序論

性選択の主要な原動力である配偶者選択の原理は、メスが配偶者選択の利益を得る、もしくは交尾成功率の高い魅力的なオスと交配することによって正味のコストを被らないことを前提としています（Andersson 1994）。多くの実証研究が配偶者選択によって直接的および間接的にメスの適応度が向上することを報告しています。直接的に受容できる利益の例としては、縄張りへのアクセス、婚姻給餌や子の世話などがあります（Møller & Jennions 2001）。この直接的利益によってメスの寿命および繁殖力など適応度成分が上昇します（Andersson 1994）。一方、メスは遺伝的な品質の高い子を産むことで間接的に利益を得ることができます(Jennions & Petrie 2000; Kokko et al. 2003)。第一に、配偶相手として選ばれる魅力的なオスの息子は父親の魅力度を受け継ぐため、魅力度が高く、交尾成功率が高くなります。したがって、息子の高い交尾成功によってメスの適応度は間接的に増加します（Lande 1981）。第二に、魅力的なオスは遺伝的品質が高いとされ、子はこの「良い遺伝子」を継承し、生存上有利になります（Andersson 2006; Hosken & Stockley 2004）。明るくきれいな色彩の装飾や機敏な求愛行動はオスの品質の指標とされており、メスの配偶者選択の結果、誇張されることが示唆されています（Andersson 1994）。

性選択のもう一方の要素であるオス内競争は比較的単純な概念であり、闘争に優れたオス、大きな体や武器を持つ者がオス同士の競争を通じて選択されると考えられています（Emlen 2008; Shuster & Wade 2003）。カブトムシの角や大顎、またはシカの枝角がその典型的な例です（Andersson 1994; Emlen 2008）。1 章で少し述べたように、オス内競争とメスの配偶者選択は独立に作用することはありません。例えば、オス内競争で有利な闘争能力の高いオスは良い縄張りへのアクセスや外敵からの保護など、直接的にメスの利益向上に貢献します（Andersson 1994; Warren & Smith 2007）。競争能力やそれに関連する武器形質に遺伝変異がある場合、このオスと交尾することでメスはより高い競争能力や品質の良い息子を産むことができます（Cordero & Eberhard 2003）。従って、武器形質は競争能力の高いオスの遺伝的品質の正確な指標となるため、メスの選り好みの対象になる可能性があります（Berglund et al. 1996; Suzaki et al. 2013; Warren & Smith 2007）。したがって、オス内競争とメスの配偶者選択によって同じオスの表現型が選択されることが期待されます。

このオス内競争とメスの配偶者選択の関係は、性的対立の存在によって従来のものと異なる可能性があります（Hosken & Tregenza 2005; Hosken et al. 2009）。性的対立では、交尾成功の高いオスとの交尾によって、メスが適応度上のコストを被ることが前提とされています（Arnqvist & Rowe 2005）。このコストはキイロショウジョウバエでよく調査されており（Chapman et al. 1995; Friberg & Arnqvist 2003; Pitnick 1991; Pitnick & Garcia-Gonzales

2002; Wigby & Chapman 2005)、オスの求愛行動によるハラスメント（Friberg & Arnqvist 2003; Partridge & Fowler 1990）や有毒物質を含む射精物（Chapman et al. 1995; Wigby & Chapman 2005）がメスの適応度の減少の原因とされています。この場合、オスは高い交尾成功を示すため、魅力的でメスに選り好まれるように見えますが、メスに利益を提供してはいません。従って、メスの配偶者選択の考え方とは一致せず、むしろメスを操作、強制的に交尾していると定義されています（Holland & Rice 1998）。実際に、このような「魅力的な」オスと交尾すると、メスの適応度が低下するという多数の実証研究があります（Bonduriansky & Rowe 2003; Hotzy & Arnqvist 2009; Martin & Hosken 2004; Moore et al. 2001; Moore et al. 2003; Rice 1996; Rice 1998; Teuschl et al. 2007）。そのような状況では、メスは交尾成功の高く有害なオスへ対抗するように進化することが期待されており（Holland & Rice 1998）、メスは様々なプロセスを介してそのようなオスに抵抗している報告例も多数あります（Gavrilets et al. 2001; Kokko et al. 2003）。さらに、このメスの対抗的な進化に対応するようにオスも進化する雌雄間の拮抗的な共進化が起こると予測する研究もあります（Parker 1979; Rice & Holland 1997）。これはオス内競争で有利なオスにも同じことが言えます（Arnqvist & Rowe 2005）。たとえば、競争力の高いオスはオスだけでなくメスに対しても攻撃的なことがあります。このオスの攻撃によってメスの適応度が減少する可能性があるため、メスはこの暴力的な競争に強いオスとの交尾を回避する可能性があります（Moore & Moore 1999）。

1 章で述べたように、環境要因が性選択の結果に大きく影響することが確認されているため（Miller & Svensson 2014）、オス内競争とメスの配偶者選択の関係はこの効果によってさらに複雑になります。例えば、性比、配偶者の存在、配偶者の遭遇率などの環境条要因は配偶者選択の利益に影響を与える可能性があります（Arnqvist & Rowe 2005; Kokko & Rankin 2006; Kokko & Mappes 2012）。個体群密度が高い場合や配偶者との遭遇率が高い場合、メスはオスを選ぶ機会が多くなり、選り好みが激しくなると報告されています（Gwynne 1984; Palokangas et al. 1992; Souroukis & Murray 1995; Dukas 2005; Dukas 2008）。また、多くの実証研究でメスは継続的にオスと同居することで適応度が上昇することが報告されています（Bateman et al. 2006; Edvardsson 2007; Kraus et al. 2004; Sakurai & Kasuya 2008）。1 回の交尾ではすべての卵の受精に必要な精子が提供されないため（Slatyer et al. 2012）、配偶者と同居することで精子供給の機会が増えるからだと考えられています。しかし、メスの適応度が減少する場合もあります（Arnqvist & Nilsson 2000）。交尾による怪我や性感染症による交尾自体のコストが増加することや、オスとの遭遇率の増加による性的ハラスメントの増加が原因かもしれません（Blanckenhorn et al. 2002; Arnqvist & Rowe 2005）。したがって、雌雄間の相互作用の頻度に影響を及ぼす環境要因は性選択に影響すると考えられており（Kokko & Rankin 2006）、環境要因を考慮した上で性選択に関する研究を実施する必要があります。

オオツノコクヌストモドキでは、交尾成功が高く魅力的なオスと交尾すると、メスは魅力的な息子を産むことができるため、魅力的なオスとの交尾はメスに間接的な利益をもたらします（Okada et al. 2014）。また、オスの魅力度とはオスが脚でメスの体をこする求愛行動の頻度の間に正の遺伝相関があることが分かっています（Okada et al. 2014）。オスは大顎を使って縄張りをめぐって争い、この武器のサイズが闘争の結果を左右することが知られています（Okada et al. 2006）。また、オスは同種を引き付ける集合フェロモンを生成し（Tebayashi et al. 1998; Tashiro et al. 2004）、ライバルのオスから自身の縄張りを守りつつ、メスを引き付けるためにフェロモンを使用すると考えられています（Yoshida 1958; Okada et al. 2006）。オスは闘争に負けて縄張りを維持できなくなると、新しい縄張りを獲得するために移動します（Okada & Miyatake 2010a; Okada et al. 2010）。大顎サイズは競争の結果による交尾成功数と遺伝的に正の関係があるため（Okada & Miyatake 2009; Yamane et al. 2010）、大きな武器をもつオスと交尾をしたメスは闘争に有利な強い息子を産むことができます。しかし、大きな武器を持ったオスの娘は適応度が低いため（詳しくは Harano et al. 2010 を参照）、大きな武器をもつオスからの間接的利益はほとんどないことが知られています（Katsuki et al. 2012a）。

オオツノコクヌストモドキの先行研究から、競争力の高いオス、または魅力的なオスとの交配による直接的な利益もコストもないと結論付けられていました（Katsuki et al. 2012a; Okada et al. 2014）。しかし、これは 1 個体の配偶者との 1 回の交配という環境条件においての結果によって結論づけられたものです（Katsuki et al. 2012a; Okada et al. 2014）。オオツノコクヌストモドキのメスは複数の交配から必要な精子を受け取らなければ、すべての卵が受精できないことが知られています（Okada et al. 2015）。従って、メスの適応度はオスと交配を繰り返しできる環境や配偶者との遭遇率といった要因の影響を受ける可能性があります。実際、配偶者との継続的な同居による繰り返し交尾はメスの適応度に影響を与えることが多くの種で知られています（Arnqvist & Nilsson 2000; Mühlhäuser & Blanckenhorn 2002; Bateman et al. 2006; Gay et al. 2009; Taylor et al. 2008）。しかし、本種におけるこの影響についてはほとんど知られていないため、この点を本章の研究の焦点としました。ここでは、魅力的なオスまたは競争力のあるオスとの交尾によるメスの適応度への影響がオスとの同居（すなわち、同一配偶者との遭遇頻度）によってどのように変化するかを調査しました。

実験方法・材料

供試虫

実験に用いたオオツノコクヌストモドキの個体群は 1957 年 6 月に日本の宮崎県（北緯 31

度 54 分、東経 131 度 25 分）で収集された成虫に由来します。この個体群は酵母を含んだ全粒粉で、25℃、相対湿度 60%、14：10 時間の明暗サイクルで維持されています（Okada & Miyatake 2010ab）。オオツノコクヌストモドキの幼虫は高密度の飼育下では蛹化しません（Ozawa et al. 2015; Tsuda & Yoshida 1985）。以前の研究（Okada & Miyatake 2010b）の手順に従って、プラスチック容器（直径 70 mm, 高さ 20 mm）で約 100～150 個体の幼虫を飼育し、十分な酵母(EBIOS; Asahi Beer, Tokyo, Japan)が入った全粒小麦粉 20g を加えました。Okada & Miyatake (2010a)の手順に従って、成虫を得るために、終齢の幼虫を 1 g の餌(Cellstar; Greiner Bio- One, Frickenhausen, Germany)を入れた 24 ウェル組織培養プレートの個々のウェルに入れました。この手順により、実験前に成虫が同種と接触しないことが保証されます。今後、この方法をストック培養とし、これにより獲得した個体をストック個体と呼びます。オオツノコクヌストモドキの成虫は性成熟までに最大 7 日かかるため（Tsuda & Yoshida 1984; Katsuki et al. 2012a; Katsuki et al. 2012b）、実験に使用する前に、各個体を 14 日間個別に飼育しました。各実験個体の大顎サイズは解剖顕微鏡（VM-60; Olympus, Tokyo, Japan）を使用して 0.01 mm 単位で測定し（Okada & Miyatake 2010b）、大顎サイズはオスの競争力の指標として使用しました（Okada et al. 2014）。これ以降、すべての実験における測定は特に明記しない限り、この手順に従ったものです。

オスの性選択形質

この章では、オス性選択形質の指標として求愛率を次のように測定しました。オオツノコクヌストモドキの交尾行動は基本的に同じ順序で進みます。オスはメスの背後を取り、マウントし、脚で背中を繰り返し叩きます。この求愛を受け入れるメスは自身の生殖器を開き、オスの外部生殖器を受け入れます。その後、短い交接が起こります。Okada et al.（2014）では、求愛の質の指標として求愛率（1 回成功した交尾の求愛期間 1 秒あたりのメスの体のタップ数）を使用しています。この求愛率はオスの魅力度と強い関係があります。オスがより高い求愛率を提供する、つまりより魅力的である場合、メスはより早く交尾を受け入れます。求愛率の測定は交尾受容性などのメスの形質が部分的に影響している可能性がありますが、本種では求愛率が非常に再現性が高いことが知られており（Okada et al. 2014）、その影響はそれほど大きくはないと考えられます。本章では、メス 1 匹に対してオス 1 匹を提示して交尾させる無選択実験を用いており、以降の実験は特に明記しない限り以下の手順に従ったものです。オスの求愛率を評価するために、ストック培養から無作為に選択した未交尾メスを、濾紙（直径 17mm）を敷いたプラスチック皿（直径 17mm, 高さ 20mm）に個別に入れました。30 分後、各皿に 1 個体の未交尾オスを加え、交尾が終わるまでペアを継続的に観察しました。もう一度交尾が起こらないように、交尾後すぐにオスを取り除きました。求愛率の測定後、各オスの大顎サイズを測定しました。その後、以下のとおり、オスの性選択形質とメスの適応度との潜在的な関連性を調査しました。

実験設計とメスの形質

ストック培養からオスとメスそれぞれ 300 個体を無作為に選び、1 対 1 のペアにしました。各オスの求愛率を測定するために、その 300 組の交尾ペアの交尾行動を観察しました。翌日、ストック培養から 300 個体の新しい未交尾メスを無作為に選び、濾紙（直径 17mm）を敷いたプラスチック皿（直径 17mm, 高さ 20mm）に個別に投入しました。メスの体サイズの指標として使用するために、交尾前に電子天秤(Mettler-Toledo AG, Laboratory and Weighing Technologies, Greifensee, Switzerland)でメスの体重を 0.01 mg 単位で測定しました。30 分後、上述した大顎サイズと求愛率を測定したオス 1 個体を各皿に加え、交尾が終わるまで雌雄を観察し続けました。上記の手順に従った 300 個体のメスを 3 つのグループに分け、十分な餌（20 g）を含む産卵容器（直径 70 mm, 高さ 25 mm）に移しました。1 つ目は、メスを単独で飼育する処理区（メス単独処理区, N = 100）。二つ目は、交尾したオスと一緒に飼育する処理区（オス-メス処理区, N = 100）、三つ目は、ストック培養から無作為に選ばれた未交尾メスと一緒に飼育する処理区（メス-メス処理区, N = 100）です。メス-メス処理区のストック培養の未交尾メスは識別のために鞘翅に白い斑点（三菱ペイントマーカー）でマーキングしました。各メスを産子数測定のために 2 か月間飼育しました。メスの産子数はこの産卵容器から出てきた成虫の総数として記録しました。この産子数はメスの生涯繁殖成功の良い指標として先行研究で使用されています（Tsuda & Yoshida 1984; Katsuki et al. 2012ab; Okada et al. 2011a; Sharma et al. 2012）。産子数の測定中に、卵サイズを測定するために、メス 1 個体あたり 5 個の卵を収集し、Harano et al. （2010）に基づいて、卵の長さ（L）と幅（W）を 0.01 mm 単位で測定し、卵の体積（V）を式 $V = (\pi LW^2) / 6$ を使用して計算しました。各メスの卵の体積の平均を使用しました。測定後、メスが死亡するまで毎週生存率を調査しました。

統計分析

従属変数としてのメスの適応度成分である寿命、卵のサイズ、産子数は、処理区（メス単独処理区、オス-メス処理区、メス-メス処理区）を独立変数とした分散分析（ANOVA）を使用して解析しました。ホルム＝ボンフェローニ法による多重比較の有意水準を補正した Student の *t* 検定を事後検定に使用しました（Rice 1989）。また、ANOVA は処理区、求愛率、大顎サイズ、およびメスの体重を独立変数とし、大顎サイズと求愛率の間の潜在的な関係を評価するためにも使用しました。変数減少法を使用して、フルモデルから有意でない交互作用項を削除しました（Grafen & Hails 2002）。統計分析は JMP 7（SAS Institute 2007）を使用しました。

結果

処理区は産子数に有意な影響を及ぼしました($F_{2, 297} = 25.007$, $P < 0.0001$)。オス-メス処理

区のメスの産子数は、他の処理区のメスの産子数よりも有意に大きくなりました(図 1a)。卵サイズと寿命については、処理区による有意な影響は検出されませんでした（卵サイズ, $F_{2,297} = 0.495$, $P = 0.610$, 図 1b; 寿命, $F_{2,297} = 0.176$, $P = 0.838$, 図 1 c ）。産子数と寿命で、処理区とオスの大顎サイズとの間の有意な相互作用が検出されました（表 1)。大顎サイズは、オス-メス処理区で産子数と負の関係がありましたが、他の処理区では関係はありませんでした(表 2, 図 2)。同様に、大顎サイズはオス-メス処理区では寿命と負の相関がありましたが、他の処理区では相関はありませんでした(表 3, 図 3)。また、すべての処理区において、産子数に対してメスの体重に有意な正の効果が見られましたが、求愛率では有意差はありませんでした(表 2)。言及していない形質については、いずれの処理区においても、寿命と卵サイズに影響を与えませんでした（表 1〜3)。

考察

すべての処理区において、体重が大きいメスは産子数が高いことがわかりました(表 2)。この結果は本種の以前の研究結果と一致しています（Okada et al. 2014; Okada et al. 2015)。繁殖・生活史戦略において、体重や産子数はメスの質、繁殖成功度や適応度を示す指標になっています（Roff 2002; Rowe & Houle 1996; Hunt et al. 2004)。メスの産子数は交尾したオスと一緒に飼育する処理区（オス-メス処理区）が、未交尾メスと一緒に飼育する処理区（メス-メス処理区）やメスを単独で飼育する処理区（単独処理区）と比較して有意に高くなりました（図 1a)。これは、メスがオスと同居することで直接的利益を得ていることを示しています。一方で、寿命と卵サイズは向上しませんでした(図 1bc)。この産子数の違いは繁殖力を向上させるオス由来の物質や 1 個体のオスとの複数回の交尾からの精子提供によって説明ができます(Thornhill & Alcock 1983; Hasson & Stone 2009; South & Lewis 2011; Slatyer et al. 2012)。ヨツモンマメゾウムシのメスは 1 回交尾よりも 2 回交尾したほうが多くの卵を産み、寿命が長いことが知られています（Fox 1993)。これは複数回交尾によってより多くの射精物由来の栄養を受け取るからだと考えられています（Fox 1993)。同様の実験結果が他の昆虫でも報告されています（Vahed 1998; Avila et al. 2011)。本種の交尾時間は比較的短いため、1 回の交尾で輸送できる精子数が少ないことが示されており(Okada et al. 2010; Yamane et al. 2010)、メスは 1 回の交尾で十分な精子を受け取れていない可能性があります（Okada et al. 2015)。したがって、継続的にオスと同居しているメスは、オスとの繰り返し交尾によって受精に十分な精子が供給されたのかもしれません。

対して、継続的にオスと同居するとオスからの性的なハラスメントが増加するため（Arnqvist & Rowe 2005)、メスの適応度が低下することが報告されています（Mühlhäuser & Blanckenhorn 2002; Friberg & Arnqvist 2003; Bateman et al. 2006; Edvardsson 2007; Gay et al. 2009; Sakurai & Kasuya 2008)。これはオスによるハラスメントが、メスの摂食時間の

損失（Dadda et al. 2005）、エネルギー消費（Watson et al. 1998）、捕食のリスクの増加（Croft et al. 2006）および身体的損傷（Leboeuf & Mesnick 1991; Blanckenhorn et al. 2002）などの原因になるからです。これに加えて、過度な求愛行動もハラスメントを引き起こす可能性があります（Partridge & Fowler 1990; Friberg & Arnqvist 2003; Arnqvist & Rowe 2005）。従って、オスとの同居によって本種のメスの適応度は向上しますが、求愛率が高い魅力的なオスとの同居がメスにとって適応度上のコストになる可能性があります。しかし、本種では魅力的なオスとの交尾がメスの適応度に影響を及ぼすことはありませんでした（表 1〜3）。直接的利益はメスの適応度に即時的かつ直接的に影響するため、間接的利益よりもメスの配偶者選択に与える影響が大きいと考えられています（Kirkpatrick 1985; Kirkpatrick & Barton 1997; Arnqvist & Kirkpatrick 2005; Arnqvist & Rowe 2005）。しかし、配偶者選択による直接的利益とそれに関連するコストがメスにない場合、メスの配偶者選択を維持するには、この間接的利益でも十分であると考えられています（Kirkpatrick 1996）。本種では、魅力的なオスを配偶者として選ぶことでメスは間接的利益を得ることができます（Okada et al. 2014）。従って、魅力的なオスとの同居（雌雄間の相互作用の頻度）に関係なく、メスの適応度は魅力的な息子を産むことで間接的に向上します。

一方、大きな大顎を持ったオスと同居したメスは、小さな大顎を持ったオスと同居したメスよりも産子数と寿命が低くなりました（表 1〜3，図 2〜3）。これはオス内競争で有利な競争力の高いオスとの同居はメスにとって適応度上不利になる可能性を示しています。ただし、繰り返しになりますが、継続的にオスと同居すること自体はメスの産子数を向上させます。競争力の高いオスは同種に対しても非常に攻撃的であり（Okada & Miyatake 2009）、しばしばメスを攻撃します。フンバエ *Sepsis cynipsea* でも報告されているように、メスの適応度の低下はオスの攻撃による可能性があります（Teuschl et al. 2007）。昆虫に関する複数の先行研究では、競争力の高いオスがメスの適応度を低下させ、メスにとって有害であることが知られています（Moore & Moore 1999; Moore et al. 2001; Moore et al. 2003; Pitnick & García-González 2002; Hongo 2012）。一方、競争力の高いオスと交尾したが同居はしなかった場合、この産子数と寿命の減少は観察されませんでした。これは本種の以前の研究と一致しています（Katsuki et al. 2012a; Okada et al. 2014）。雌雄間の相互作用がほとんどない場合、競争力の高いオスによるメスへのコストがないことがここから分かります。従って、メスの産子数と寿命の低下は継続的なオスからの攻撃によって引き起こされた可能性があります。

まとめると、継続的なオスとの同居は本種のメスに直接的利益を与えます。これは昆虫で見られる一般的な傾向と同じであり、オスの射精物に含まれるアミノ酸や水などの物質に由来していることが多いですが（Arnqvist & Nilsson 2000; South & Lewis 2011）、本種では複数回の精子提供による効果である可能性が高いと考えられました。オスと同居していない

場合、メスは直接的なコストも魅力的なオスからの利益も得られませんでした。オスは通常、縄張りでメスを守っています（Okada et al. 2006; Okada et al. 2010a）。質の高い求愛行動を示す魅力的なオスに守られている場合、メスは適応度を低下させることなく、直接的利益と間接的利益を得ていると考えられます。一方、競争力の高いオスと同居する場合、オスによる攻撃も受けることになり、オスの攻撃に対する抵抗行動などメスの対抗適応が進化すると予測されます（Holland & Rice 1998; Arnqvist & Rowe 2005）。しかし、同居による繰り返し交尾によって精子の提供量が増えるため、メスの産子数が向上します。従って、競争力の高いオスの攻撃による適応度の減少が起こりにくくなります。同様に、繰り返し交尾などがほとんどない場合、競争的なオスとの交尾はメスへの直接的な利益もコストもありません（Katsuki et al. 2012a; Okada et al. 2014）。結果として、競争力の高いオスへのメスの対抗適応の進化が抑制される可能性があります。本種のメスはオスとの同居によって直接的利益を得る機会が増えますが、大きな大顎を持つ競争力の高いオスからの攻撃を受ける機会も増える可能性があります。上述した一定条件下で行った先行研究の結果と比較すると（Okada et al. 2014）、本章の結果は異なっており、同居によって同一配偶者との遭遇頻度が変化すると、性選択に影響を及ぼすことが明らかになりました。

3 章　配偶者と連続した遭遇が性選択の利益に及ぼす影響

2 章で示したようにオオツノコクヌストモドキでは、オスと同居した場合のメスは 1 個体のオスとの複数回の交尾によって直接的利益を得ることがわかりました。しかし、野外では 1 個体のオスだけとの交尾ではなく、複数のオスと遭遇し、その中で交尾相手を選択することが一般的です（Arnqvist & Nilsson 2000; Hosken & Stockley 2003; Jennions & Petrie 2000; Taylor et al. 2014）。メスは以前に遭遇、交尾したオスの質と現在の交尾相手の質を比較して交尾（再交尾）を決定し（Gibson & Langen 1996; Bateman et al. 2001; De Simone et al. 2018）、子の遺伝的質を高めることができます（Bleu et al. 2012; Pitcher et al. 2003）。この最も知られた仮説の 1 つがトレードアップ仮説です（Halliday 1983; Jennions & Petrie 2000）。この仮説はメスが交尾前に交尾相手の遺伝的な質を評価できる場合、2 回目以降の交尾で遺伝的に優れたオスとの交尾を受け入れることで、質の良い精子を確保するというものです。ここでの遺伝的に優れたオスは、遺伝的親和性の高いオス、血縁関係のないオス、交尾成功の高いオス、生存力の高いオスなどが該当します。しかし、トレードアップ仮説に関するメスの子の質の向上について調べた実証研究はそれほどありません（Pitcher et al. 2003; Byrne & Rice 2005; Moya-Laraño & Fox 2006）。

また、メスが複数のオスと交尾することで交尾後の性選択の機会が生じます（Eberhard 1996; Birkhead & Møller 1998）。この時、配偶者の中で優秀なオスの精子に受精率が偏ることがあります（Hosken & Blanckenhorn 1999; Tregenza & Wedell 2002; Zeh & Zeh 1997; Slatyer et al. 2012）。これは隠れたメスの選好性と呼ばれ（Eberhard 1996; Birkhead 2000）、メスは再交尾を受け入れることで、遺伝的に優れた子を生産することができます。この場合、トレードアップ仮説とは異なり、交尾したメスが交尾前に相手の質を評価する必要は必ずしもありません（Klemme et al. 2006）。ただし、再交尾による利益は病気の感染や捕食のリスクの増加（Reynolds & Gross 1990; Ashby & Gupta 2013; Michalczyk et al. 2011）、身体的損傷（Crudgington & Siva-Jothy 2000; Rönn et al. 2007）、化学的損傷（Chapman et al. 1995; Perry et al. 2013）などとトレードオフの関係にあります。再交尾の利益がこの直接的なコストを上回る場合、再交尾の適応的意義が保証されます（Jennions & Petrie 2000; Taylor et al. 2008）。

2 章で示したとおり、本種を含めた交配実験の多くはメス 1 個体にオス 1 個体を提示して行う無選択試験を用いています（Schäfer & Uhl 2005; Dougherty & Shuker 2014）。しかし、メスは配偶者に連続して遭遇する可能性が高く（Janetos 1980; Real 1991; Gabor & Halliday 1997）、このような実験設計では、メスの配偶者選択やその結果生じる適応度への影響を本質的に見落としているかもしれません（Schäfer & Uhl 2005）。したがって、このような連続した条件下で、メスがどのように配偶者の質によって再交尾を決定するか、そしてこの再交

尾の決定がメスの配偶者選択にどのような利益をもたらすかを調べる必要があります。

本種のメスは複数のオスと交尾し（Yamane et al. 2010）、魅力的なオスがこの中に含まれている場合、配偶者選択の利益を得ることができます。実際、本種の先行研究では 4 匹のオスと交尾したメスは単独交尾のメスよりも高い産子数・産卵数を示し、4 匹のオスと交尾したメスは高い魅力度を示す質の高い息子を産みました（Okada et al. 2015）。このことから、再交尾は繁殖力の向上や質の高い息子の生産を通じて、メスに直接的・間接的な利益を与えることが示唆されています。それにもかかわらず、遭遇した配偶者の質・魅力度にメスの再交尾の決定が影響を受けるかは未だ明らかになっていません。

そこで、メスの再交尾の決定が配偶者の質によって影響を受けるかを、1 回交尾を経験した既交尾メスと 2 匹のオスを使って調べました。なお、この実験では予め各オスの魅力度を測定しているため、再交尾とオスの魅力度の関係を調べることができます。この実験とは別に、魅力度の高いオスと低いオスに分け、そして魅力度の高いオスと交尾したメス、魅力度の低いオスと交尾したメス、魅力度の高いオスと交尾し、魅力度の低いオスと遭遇したメス、魅力度の低いオスと交尾し、魅力度の高いオスと遭遇したメスの 4 つの実験処理区を作成しました。なお、この後者 2 つのメスは再交尾を拒否することができます。各交尾処理区を比較することで、この再交尾の決定がメスの適応度（繁殖成功度（産子数）と寿命）にどのような影響を与えるかを調べました。さらに、メスが産んだ息子と娘の適応度成分も比較しました。得られた結果から、連続したオスとの遭遇とそれに伴うメスの再交尾の決定によって、メスの配偶者選択の利益がどのような影響を受けるかについて議論しました。

実験方法・材料

供試虫

2 章の実験方法・材料「供試虫」を参照してください。

オスの性選択形質

求愛率については、2 章の実験方法・材料「オスの性選択形質」を参照してください。オスの魅力度の指標としてメスが交尾を受容するまでの時間（交尾受容時間）を使用しました。交尾受容時間はオスをメスのいる容器に投入してからメスが交尾を受け入れるまでにかかった時間のことで、受け入れまでの時間が短いオスほど魅力度が高いことが本種だけでなく、多くの昆虫で分かっています（詳しくは Okada et al. 2014 を参照）。求愛率と同様に、交尾受容時間は交尾受容性などのメスの形質が部分的に影響している可能性がありますが、非常に再現性が高いため（Okada et al. 2014）、メスの影響はそれほど大きくはないことがわかっています。交尾受容時間は求愛率と同時に測定できるため、測定方法は 2 章に示し

ている求愛率の測定方法に従いました。

再交尾と魅力度

本実験の目的は、メスが配偶者と順次遭遇した場合、オスの質によって再交尾の受け入れが変化するかを調べることです。そこで、オスと一度交尾したメスが別のオスと交尾するかを調べる 2 回交尾実験を行い、1 番目と 2 番目のオスの魅力度がメスの再交尾の受け入れに影響するかどうかを調査しました。実験の 1 日前にストック培養から 72 匹の未交尾オスの魅力度を上述した手順で評価し、無作為に第 1 オスと第 2 オスの 2 群に分けました（各群 N = 36）。処女メスをストック培養から無作為に 36 匹選び、濾紙（直径 17mm, 高さ 20mm）を敷いたプラスチック皿に個別に入れました。30 分後、各プラスチック皿に 1 匹のオス（第 1 オス）を加え、交尾するまでペアを継続的に観察しました。交尾後はすぐに第 1 オスを取り出し、交尾したメスをそれぞれのプラスチック皿で 1 時間維持しました。その後、第 2 オスを無作為に選び、それぞれの皿に投入しました。メスが再交尾するかどうかを調べるために、各ペアを 1 時間継続的に観察しました。この実験で、第 1 オスはすべて 1 時間以内にメスと交尾し、すべての第 2 オスはメスに求愛したことを書き留めておきます。

再交尾・メスの形質・子の形質

オスの魅力度に応じたメスの再交尾の決定が、メスの適応度成分（産子数・寿命）および子の質に影響を与えるかどうかを調べるために以下の実験を実施しました。再交尾による直接的・間接的な利益を評価するために、ストック培養から未交尾オス 300 匹と処女メス 300 匹を無作為に集め、オスの魅力度を上記と同様に評価しました。そして、魅力度の分布から最も魅力度の高いオス 75 匹を A オスとし、最も魅力度の低いオス 75 匹を U オスとして識別しました（Okada et al. 2014 参照）。翌日、100 匹のメスをストック培養から無作為に選び、4 つの処理区、A オスとの 1 回交尾、U オスとの単交尾、A オスと U オスの 2 回交尾、U オスと A オスの 2 回交尾（処理区あたり N = 25）のいずれかに割りあてました。

1 回交尾区では、濾紙（直径 17 mm, 高さ 20 mm）を敷いたプラスチック皿（直径 17 mm）に処女メスを個別に投入しました。30 分後、各プラスチック皿に 1 匹のオス（A オスまたは U オス）を加え、交尾終了までペアを継続的に観察しました。交尾後にオスはすぐに取り除きました。2 回交尾区では、1 回交尾後、オスを取り出し、交尾したメスをそれぞれのプラスチック皿で 1 時間維持しました。その後、1 匹のオス（第 2 オス）をそれぞれのプラスチック皿に加え、1 時間以内にメスが再交尾したかどうかを調べました。交尾後、またはメスが再交尾しなかった場合は 1 時間後にオスを取り除きました。A オスと最初に交尾したメス 25 匹中 13 匹（52 %）は、U オスと再交尾をしませんでした。以下、A オスと最初に交尾したメスが U オスと再交尾した場合を A + U（N = 12）、U オスを拒否した場合を A - U（N = 13）とします。一方、U オスと最初に交尾したメスはすべて A オスと再交尾しま

した（U＋A, N＝25）。なお、本実験では、1 回交尾・2 回交尾にかかわらず、すべてのメスが 1 時間以内に第 1 オスと交尾し、すべての第 2 オスはメスに求愛しました。また、2 回交尾区では、再交尾を受け入れたメスは 2 回の交尾を経験し、再交尾を拒否したメスは 1 回の交尾を経験しています。従って、1 回交尾区のメスと 2 回交尾区を比較することで、再交尾の受け入れと拒否がメスの適応度成分に及ぼす影響を議論することができます。

交尾処理後、メスの生涯繁殖成功として産子数を測定しました（詳細は 2 章の実験設計とメスの形質を参照ください）。また、産子数の測定後、毎週メスの生存を調査しました。なお、産子数の測定中に死亡したメスはいませんでした。産子数と寿命の測定に用いた各メスから、無作為に 20 個の卵を選び、それぞれガラス容器（直径 15mm，高さ 40mm）に入れ、十分な餌（4g）を入れて飼育しました。成虫の出現直後に、メスあたり 4 匹の息子と 4 匹の娘を無作為に選択し、電子天秤（Mettler-Toledo AG, Laboratory and Weighing Technologies, Greifensee, Switzerland）で 0.01 mg 単位まで計量し、体サイズの指標として使用しました。ストック培養から処女メスを無作為に選んでペアとし、上記の手順に従い息子の魅力度と求愛率を測定しました。測定後、Okada et al.（2011b）に従い、羽化直後のオスを 4g の餌を入れたガラス容器（直径 15mm，高さ 40mm）で飼育し、寿命を評価しました。餌は月 1 回交換し、オスの生存は週 1 回確認しました。娘の寿命と産子数を上記の手順と同様に測定しました。なお、産子数の測定中に死亡した娘はいませんでした。

統計解析

メスが第 1 オスと第 2 オスの魅力度によって再交尾の受け入れを変えるかを調べるため、第 1 オスと第 2 オスの魅力度とその相互作用を独立変数とし、メスの交尾の有無（再交尾した ＝1、再交尾しなかった ＝0）を従属変数として、過分散パラメータを含んだ一般化線形モデル（GLM，誤差分布は二項分布，リンク関数はロジット）を用いて再交尾の決定とメスの交尾状態の関係について解析しました。完全モデルと縮小モデル（交互作用なし）の適合度を比較するため、Burnham & Anderson (2002)に従って、小さいサンプルサイズを補正した赤池情報量規準（AICc）を計算しました。メスの適応度がオスの魅力度に応じて再交尾の受け入れに影響するかを調べるため、メスの産子数と寿命を従属変数として、交尾処理区（A, U, A＋U, A-U, U＋A）を独立変数とした ANOVA で分析しました。娘と息子で測定した形質（体サイズと寿命）、息子で測定した形質（交尾受容時間，求愛率）および娘で測定した形質（産子数）について、メスあたりの平均値を算出しました。次に交尾処理区を独立変数とした ANOVA を用いて各形質の平均値を分析しました。ホルム＝ボンフェローニ法による多重比較の有意水準を補正した Student の t 検定を事後検定に使用しました（Rice 1989）。統計解析は、JMP 7（SAS Institute 2007）を用いて行いました。

結果

再交尾と魅力度

実験に使用した 36 匹のメスのうち、23 匹（64 %）が 1 時間以内に再交尾しました。再交尾率において、フルモデルでは第 1 オスと第 2 オスの魅力度の交互作用は有意ではありませんでした（$\chi^2_1 = 0.004$, $P = 0.946$）。また、縮小モデルはフルモデルよりも再交尾率についてより良く説明できており（フルモデルでは 43（AICc），縮小モデルでは 40）、メスの再交尾決定は第 1 オスの交尾受容時間と正の相関があり（係数 ± SE, 0.0025 ± 0.001, $\chi^2_1 = 11.628$, $P < 0.001$, 図 4a）、第 2 オスの交尾受容時間とは負の相関があることが示されました（-0.0021 ± 0.001, $\chi^2_1 = 5.890$, $P = 0.015$, 図 4b）。ここで交尾受容時間が長いほど、オスの魅力度が低いことを改めて書き留めておきます。従って、すでに魅力的な（魅力的でない）オスと交尾したメスは、第 2 オスと再交尾しない（する）傾向があり、交尾したメスは再交尾相手に魅力的なオスを好むことが分かりました。

メスの形質と子の形質

メスの産子数（$F_{4, 95} = 0.759$, $P = 0.555$, 図 5a）と寿命（$F_{4, 95} = 0.512$, $P = 0.727$, 図 5b）には交尾処理区による有意差は見られませんでした。これは 1 回の追加交尾がオスの魅力度に関係なく、メスの適応度（産子数や寿命）を直接的に向上させないことを示唆しています。また、交尾処理区が息子の交尾受容時間（$F_{4, 95} = 25.804$, $P < 0.001$）と求愛率（$F_{4, 95} = 31.076$, $P < 0.001$）に影響を与えることが明らかになりました。多重比較の結果、魅力度の低いオスのみと交尾したメス（U）では、他の交尾処理区のメスに比べて息子の交尾受容時間が長く（図 6a）、求愛率も低い（図 6b）ことが示されました。これは魅力度の高いオスと交尾したメスは、その相手が 1 番目か 2 番目かに関係なく、魅力度の高い息子を産むことを意味しています。交尾処理区は息子の体重（$F_{4, 95} = 0.559$, $P = 0.693$ 図 6c）および寿命（$F_{4, 95} = 0.219$, $P = 0.928$, 図 6d）に有意な影響をありませんでした。いずれの娘の形質においても有意な影響はありませんでした（娘の産子数, $F_{4, 95} = 0.467$, $P = 0.780$, 図 6e; 体重, $F_{4, 95} = 1.722$, $P = 0.152$, 図 6f; 寿命, $F_{4, 95} = 2.122$, $P = 0.08$, 図 6g）。

考察

2 つの実験結果から、本種のメスは魅力度の低いオスと交尾した場合、異なるオスとの再交尾を容易に受け入れることが明らかになりました。既交尾メスは魅力度の高いオスと出会うと積極的に再交尾することもわかりました。さらに、再交尾の有無は子の質にも影響しました。魅力度の低いオスと交尾した後、魅力度の高いオスと再交尾したメスは魅力度の高い息子を産むことがわかりました。本種のメスは、息子の質を向上させるために、初回交尾と再交尾相手の魅力度によって再交尾を決定していると考えられます。このことは、上述したトレードアップ仮説（Halliday 1983; Jennions & Petrie 2000）と一致しております。トレー

ドアップ仮説では、処女メスは精子を得るために最初の交尾機会においては比較的無差別に交尾を受け入れますが（Halliday 1983）、その後はより遺伝的に質が高いオスを選択して交尾すると仮定されています（Gabor & Halliiday 2016; Pithers et al. 2003; Klemme et al. 2006）。本種では処女メスは通常は 1 時間以内に魅力度に関わらず交尾を受け入れますが、魅力度の高いオスとの交尾はより早く受け入れており（Okada et al. 2020）、本章においても同様の結果が得られているため、トレードアップ仮説と矛盾はないようです。また、本種では、オスの魅力度と求愛行動の間に正の遺伝相関があることが明らかになっており（Okada et al. 2014）、メスは求愛行動をオスの質の指標として交尾相手を評価していると考えられています。

さらに、本種では、交尾後の性選択によっても息子の質が向上する可能性があります。魅力度の高いオスと交尾したメスの半数は魅力度の低いオスとの交尾を拒否しましたが、もう半数のメスは魅力度の低いオスとの交尾を受け入れ、魅力度の高い息子を産みました。このことから、メスは交尾の順序に関係なく、魅力的なオスに父性を偏らせている可能性があります。この結果は隠れたメスの選好性（Brikhead & Moller 1998; Eberhard 1996）と関係しているようです。本種の先行研究でも、メスが複数のオスと交尾する条件下では、魅力的なオスに受精バイアスがかかることが知られています（Okada et al. 2015）。メスは 2 匹以上のオスと遭遇した場合、交尾相手の遺伝的な質を基にした再交尾の決定（トレードアップ）と魅力的なオスの精子を選択的に受精に使用すること（隠れたメスの選好性）によって、魅力的な息子を産むことができると考えられます。これは本種において交尾後の性選択と交尾前のメス配偶者選択が同じオスを選択することを示唆し、コクヌストモドキ(Fedina & Lewis 2007)、グッピー（Evans et al. 2003）、ニワトリ（Pizzari et al. 2002）も同様の結果が得られています。この場合、複数の交尾過程で同じオスの表現型を選択することで、評価の間違いによる低い質のオスを選ぶ可能性を減らすことができるため、魅力的な息子を生む可能性が高くなると考えられます（Fedina & Lewis 2007）。

本章の結果は、本種の交尾前と交尾後の両方の過程で魅力的なオスが好まれるため、魅力的な遺伝子を持つオスが集団内で有利になります。従って、このような遺伝子が集団中に固定されるため、オスの魅力度に遺伝変異が小さくなることが示唆されます。しかし、オスの魅力度に有意な遺伝変異があることが分かっています（$h^2 = 0.78$）（Okada et al. 2014）。この矛盾は本種においてオス内競争が交尾前の性選択の重要な要素であることと関係しているかもしれません。本種のオスはメスをめぐって闘争を行いますが（Okada et al. 2014; Okada et al. 2020）、魅力的なオスが常に闘争に勝つとは限らないため、メスの配偶者選択とオス内競争において同じ表現型が選択されることはありません。このメスの配偶者選択とオス内競争によって生じる選択のぶつかり合いによって、魅力度に関係する形質と競争に関係する形質の遺伝変異が維持されていると考えられます（Okada et al. 2014）。オスの魅力度に

加えて、闘争の結果を左右する大顎サイズも有意な遺伝変異が検出されています（Okada & Miyatake 2009; Okada et al. 2014）。

隠れたメスの選好性を通じてオスの精子を選択できない場合でも、精子競争の結果によって受精の偏りが生じることがあります（Simmons 2001; Simmons 2005）。このような場合、オスの遺伝的質と精子の競争力が関連していれば、遺伝的に優れたオスは複数のオスと交尾を行うメスにおいて高い父性を獲得することができます（Birkhead et al. 1993; Yasui 1997）。複数の種で複数のオスと交尾を行うメスは精子競争を通じて遺伝的に優れたオスの子を産むことが知られています（Hosken et al. 2003; Pai & Yan 2002）。特定のオスの精子の受精の偏りはオスを介したプロセスとメスを介したプロセスを区別することが難しい場合があり（Birkhead 2000）、本種ではメスによる受精の偏りは精子競争の結果と相互に排他的ではないことが示唆されています（Okada et al. 2015）。グッピーでは、メスが交尾相手のオスを魅力的だと認識すると、そのオスの精子をより多く受精に利用することが知られています（Pilastro et al. 2004）。射精物の質や大きさは一般的に受精率を左右しており、その多くはオスの制御下にあることが知られています（Firman et al. 2017）。本種において魅力的なオスと魅力的でないオスの間で射精物に差がなければ、メスが魅力的なオスの精子を選択的に受精に使用している可能性が高いです。オスの魅力度と射精物の間の関係はあまり調べられていないため、今後さらなる調査が必要です。

本種では魅力的なオスと魅力的でないオスとの再交尾によっても、メスの寿命や産子数に影響がありませんでした。これは、メスはオス 1 匹との再交尾から直接的利益を得ていないことを示しています。一方、メスが 4 匹のオスと交尾すると、適応度の減少はなく、産子数が約 20%増加することが知られており（Okada et al. 2015）、これはオス 4 匹と交尾した場合は直接的利益があることを示しています。1 回の交尾による直接的な影響はそれほど大きくないため、本章ではオス 2 匹と交尾したメスからは繁殖力の増加が検出されなかった可能性があります。一方、複数のオスとの交尾によって、メスのトレードアップや隠れたメスの選好性などのプロセスによって魅力的なオスを選択する機会が生じますが、メスの配偶者選択による間接的利益は直接的利益よりも小さいとされています（Jennions et al. 2001; Møller & Jennions 2001）。しかし、今回の実験のように直接的利益がない場合では、メスのトレードアップや隠れたメスの選好性による間接的利益がメスの再交尾を促進していることが示唆されています（Halliday 1983; Jennions & Petrie 2000; Byrne & Rice 2005）。このため、本種では再交尾による直接的・間接的な利益によって、複数匹のオスと交尾をするメスが選択上有利になります。ただし、両者の効果の大きさはオスとの遭遇頻度に依存すると考えられます。オスとの遭遇頻度が高い環境では、メスはより多くのオスと交尾することで直接的利益を受容し、メスの適応度が向上すると考えられます。一方、オスとの遭遇頻度が低い環境では直接的利益をメスは得ることが困難なため、トレードアップやメスの隠れた

選好性を通じて間接的にメスの適応度が向上するのかもしれません。

４章　幼虫期の発育条件がオス内競争とメスの配偶者選択に及ぼす影響

序論

2、3 章では、成虫期の環境要因が性選択に影響を及ぼすことが明らかになりましたが、本章では幼虫期の環境要因とオス内競争とメスの配偶者選択の関係に焦点を当てます。昆虫では幼虫期の環境要因によって成虫期の形態・行動が変化することはよく知られています。特に角や大顎を持つ武装昆虫では、性選択によって誇張されたこの武器形質の発現や大きさが栄養状態や個体群密度などの幼虫期の環境要因に著しく影響されることが知られています（Emlen & Nijhout 1999; Emlen & Nijhout 2000; Bonduriansky & Rowe 2005; Candolin 2005; Miller & Emlen 2010; Katsuki et al. 2012b; House et al. 2016a）。従って、この武器形質の環境要因による変異は性選択に影響を及ぼす可能性があります。実際、この武器形質の変化がオスの繁殖戦術に影響することが分かっています。環境条件によって武器形質に著しい差異が生じることで、オス内で顕著な形態の違いが生じることがあります。典型的な例が大型オスと小型オスのように異なる２形態を示すオス内二型であり、両者の間では繁殖戦術に違いがあることが報告されています（Moczek & Emlen 2000; Hunt & Simmons 2001; Forslund 2003; Okada et al. 2006; Okada et al. 2011c）。また、この武器形質はアロメトリーの研究材料としても扱われています。アロメトリーとは生物の体の大きさに関わらず、ある形質とある形質もしくは全体の間にみられる線形の関係のことであり、相対成長とも呼ばれます。通常、種内で観察されるアロメトリーは線形ですが、武器のアロメトリーは非線形を示すことがあります（Eberhard & Gutierrez 1991; Emlen & Nijhout 2000; Tomkins et al. 2005a）。その中には、体サイズの指標に対する両数対数線形関係において、その回帰の傾きが 1.0 を超える「ポジティブアロメトリー」を示す種もいます（Gould 1966; Emlen & Nijhout 2000）。このような種では、大型オスはより大きな武器を持ち、小型オスはより小さな武器を持つ傾向にあるため、ポジティブアロメトリーを示す種はオス内二型の研究でも対象になっています（Tomkins et al. 2005a）。

大型オスはメスと交尾するために大きな武器を持ち、闘争によってメスを獲得しますが、小型オスは小さな武器しか持たず、代替交尾戦術を採用することが知られています。代替交尾戦術の例として、他のオスが守っているメスにこっそり近づき交尾をするスニーキング戦術や様々な場所へ移動しメスを探しまわるサテライト戦術などがあります（Tomkins et al. 2005a; Knell 2009b）。しかし、大半の研究は大型オスと小型オスの交尾戦術や繁殖形質の違いにのみに焦点を当てており（Eberhard 1982; Gross 1996; Simmons et al. 1999; Moczek & Emlen 2000; Tomkins & Simmons 2000; Tomkins et al. 2005a; Okada et al. 2007）、生活史形質などの適応度に関連する形質の違いを調べた研究は限られています（Hunt & Simmons 1997; Radwan & Bogacz 2000; Kotiaho & Simmons 2003; Smallegange 2011）。しかし、これらの非繁殖形質の変異も大型オスと小型オスの繁殖成功に寄与することがあります（Gross

1996; Smallegange & Johansson 2013)。また、これらの形質の違いは大型オスと小型オスの武器形質の違いから生じる可能性があります(Nijhout & Emlen 1998; Emlen 2001; Simmons & Emlen 2006; Okada & Miyatake 2009)。武器形質は発達上で大きな投資が必要になるため(Kotiaho 2001)、武器形質の発達は他の形質の発達を阻害する可能性があります。この発達上のトレードオフによって、武器をもたない小型オスは適応度に関係する武器形質以外の形質に投資が可能になり、代替戦術の採用が容易になるかもしれません(Pizzari et al. 2007; Yamane et al. 2010; Suzaki et al. 2015)。対照的に、幼虫期に十分に資源を獲得できたオスは成虫期にその資源をより多くの適応度に関する形質に投資できることが考えられます(Grafen 1990; Hunt et al. 2004)。このようなオスは武器形質だけでなく、他の適応度に関連する形質についても優れた発育・発達がみられるため(Candolin 2003)、大型オスと小型オスの差異が生じるかもしれません。以上のことから、形態、行動、生活史などの複数の形質において大型オスと小型オスの間で違いが生じる可能性があります(Tomkins et al. 2005b; Morris et al. 2016; Ito et al. 2017)。

オオツノコクヌストモドキのオスの大顎サイズには遺伝変異がありますが(Okada & Miyatake 2009; Okada et al. 2014)、幼虫期の発育環境にも強く影響されます(Okada & Miyatake 2010b; Katsuki et al. 2012b)。幼虫は餌や蛹化場所をめぐって競争し、時には共食いも発生するため(Tsuda & Yoshida 1984; Tsuda & Yoshida 1985; Ozawa et al. 2015)、幼虫期の競争は幼虫の資源獲得に影響を及ぼします。1 章で少し述べましたが、この幼虫の資源競争は密度に大きく左右され、高密度であるほど幼虫の資源獲得量に個体差が生じます(Okada & Miyatake 2010b)。その結果、オス内に著しい大顎サイズの変異が生じます(Okada & Miyatake 2010b)。大顎サイズと体サイズの関係はポジティブアロメトリーを示すため、大きなオスは小さなオスに比べ、相対的に大きな大顎を持つことが分かっています(Okada et al. 2006)。しかし、大きなオスと小さなオスにおける生活史形質などの違いに関する情報はありません。本種のオスに関する先行研究から、精巣が大きいほど多くの精子をメスに輸送することができ、受精の成功率においても有利であると考えられています(Yamane et al. 2010; Lane et al. 2015)。本種では、歩行活動量が捕食者回避、採餌、配偶者の探索に関連しています(Yamane et al. 2010; Fuchikawa & Okada 2013)。さらに、本種のオスを対象とした量的遺伝学的アプローチでは、大顎サイズと歩行活動量(Fuchikawa & Okada 2013)および精子競争形質(Yamane et al. 2010)との間に負の遺伝相関が検出されましたが、オスの魅力度や求愛の質である求愛率とは関連しませんでした(Okada et al. 2014)。上述したとおり、武器形質との関係性がみられる形質については大きなオスと小さなオスとの間に違いがあるかもしれません。

そこで、本種のオスの体サイズと大顎サイズの関係を分析するとともに、体サイズと闘争・交尾行動、精子競争形質(精巣サイズ・精子数・受精成功数)、歩行活動量(単位時間当た

りの歩行距離)、生活史形質（発育期間・寿命）との関係を調べました。この調査から、大きなオスと小さなオスの間でこれら形質に違いあるかが分かります。得られた結果から、本種の大きなオスと小さなオスとの間の繁殖戦術の違いを考察しました。

実験方法・材料

前述のように、体サイズの違いは幼虫競争の結果で生じます。勝者はより多くの餌を獲得することで大きいオスになりますが、敗者は十分な餌を獲得できないため小さいオスになります。ストック培養では幼虫競争が起こる密度で飼育・維持されており、ストック個体の体サイズには一定のばらつきが生じます（詳しくは Okada et al. 2006 を参照)。本章ではストック培養からオスとメスを無作為に選び、以下の実験に使用しました。

オスの大顎サイズと前胸幅

ストック培養から無作為に 357 匹のオスを採取し、大顎サイズと前胸幅（±0.01 mm）を Okada & Miyatake (2010b）にしたがって測定しました。前胸幅は体サイズの指標として用いました（Okada & Miyatake 2009)。

オス同士の闘争行動

オス同士の闘争行動を観察するために、闘争の場となるプラスチック皿（直径 17mm, 高さ 20mm）に濾紙（直径 17mm）を設置しました。ストック培養から無作為に 63 匹のオスを集めました（オス 1)。次に、オス 1 の闘争者としてストック培養からオスを無作為に採取しました（オス 2)。オス 2 には識別のために鞘翅に白点（三菱ペイントマーカー）をつけました。2 匹のオスを同時にプラスチック皿に投入し、30 分間行動を観察しました。相手を押しのけて戦いの場から追い出したオスを勝者とし、戦いから退いたオスを敗者としました。 実験方法の詳細については、Okada & Miyatake (2010a)を参照してください。実験後、各オスの前胸幅を測定しました。

求愛率と魅力度

求愛率については、2 章の実験方法・材料「オスの性選択形質」を、また魅力度については 3 章の実験方法・材料「オスの性選択形質」を参照してください。ここでは、80 匹のオスを測定に使用しました。

精巣

ストック培養から 63 匹のオスを無作為に採取し、各オスの前胸幅を測定しました。その後、Yamane et al. (2010）に従って精巣サイズの測定を行いました。ピンセットで左右の精巣を体から取り出し、脱イオン水の中で周囲の組織と分離しました。精巣の長さ(L)と幅(W)を、

解剖顕微鏡モニタリングシステムを用いて 0.01mm 単位で測定し、精巣が楕円形であると仮定して、$V = (\pi LW^2)/6$ の式を用いて精巣サイズ（mm^3）を算出しました。

精子数

オスからメスに輸送された精子数を調べるために、ストック培養から 60 匹の未交尾オスを無作為に採取し、ストック培養から採取した未交尾メスとペアリングしました。交尾は濾紙を敷いたガラス容器（直径 15mm, 高さ 40mm）内で、通常の明期に行いました。交尾後、メスは追加の交尾を防ぐために容器から取り出し、-20℃の冷凍庫で保存しました。その後、メスの体から受精嚢を取り出し、スライドガラス上の脱イオン水の中に入れ、破砕します。精子懸濁液をピンセットで撹拌して精子を分散させ、スライドガラス上で風乾させます。光学顕微鏡（BX51, Olympus, Tokyo, Japan）を用いてスライドガラス上の精子数をカウントします。これによりオスが輸送した精子数を評価しました（詳しくは Okada et al. 2010 および Yamane et al. 2010 を参照）。実験後、各オスの前胸幅を測定しました。

受精成功数

ストック培養から無作為に 68 匹の未交尾メスを採取し、各メスを濾紙（直径 17mm, 高さ 20mm）入りのプラスチック容器に個別に投入しました。30 分後、各容器にオスを 1 匹ずつ加え、交尾が終了するまでペアを継続的に観察しました。交尾後、追加の交尾を防ぐためにオスをプラスチック容器から取り出し、前胸幅を測定しました。その後、メスは餌（20g）を入れた産卵容器（直径 70mm, 高さ 25mm）にそれぞれ移し、2 ヶ月間単独で飼育しました。メスの産子数はこの産卵容器から出てきた子の総数として記録しました。このメスの産子数は本種におけるオスの受精成功数の代用として使用されています（詳細は House et al. 2016b を参照）。

歩行活動量

成虫の歩行活動量を測定するためにビデオ画像解析システム使用しました（詳細は Fuchikawa & Okada 2013 を参照）。歩行活動量測定のために、ストック培養から 115 匹のオスを採取し、各オスをプラスチック皿（直径 35mm, 高さ 10mm）に入れ、容器の中で自由に動けるようにしました。画像は、25℃条件下で CCD ビデオカメラ（VCC-250A；CIS, 東京，日本）により 1 フレーム／秒で 10 分間記録されました。得られた画像は画像解析ソフト（Image Hyper II; Digimo, Osaka, Japan）を用いて解析し、各オスの移動距離を算出しました。測定環境に慣らすために、追跡開始の 60 分前にオスを個別の容器に入れました。（詳細は Fuchikawa & Okada 2013 を参照）。実験後、各オスの前胸幅を測定しました。

寿命

ストック培養から無作為に 98 匹のオスを採取しました。Okada et al.（2011b）に従い、羽

化直後の各オスを 4g の餌が入ったガラス容器 （直径 15mm, 高さ 40mm）で飼育し、寿命を評価しました。餌は 1 ヶ月に 1 回交換し、生存率を毎週調べました。この実験に用いたオスの前胸幅は死亡時に測定しました。

発育期間

ストック培養から産卵されたばかりの卵を 100 個採取し、プラスチック容器（直径 70mm, 高さ 20mm）に餌（20g）を十分に入れて飼育し、発育期間を調べました。この飼育密度は、他の実験で使用したオスの飼育密度と同じです。前述したように、高密度では蛹化が阻害されます（Okada et al. 2006）。幼虫を 25℃の容器内で個別に飼育した場合、卵から成虫までの平均発育期間はオスが約 45 日でメスが約 43 日です（Katsuki et al. 2012b）。本種の蛹化期間は約 6 日であり（Tsuda & Yoshida 1984）、30 日後に個別に飼育することで、高密度下での蛹化阻害は無視できます。そのため、卵を導入してから 30 日後に、各幼虫を 24 ウェルの組織培養プレートの 1 ウェルに 1g の餌とともに個別に入れました。また、繰り返しを３つ設けました。

統計解析

従属変数をオス 1 が勝ったか、先に攻撃したか（1＝勝つ, 0＝負ける、または 1＝攻撃する, 0＝攻撃される）とし、独立変数をオス 1 とオス 2 の前胸幅とするロジスティック回帰分析を用いて、オスの闘争行動の結果と体サイズの関係を調べました。各形質（大顎サイズ、交尾受容時間、求愛率、精巣サイズ、精子数、受精成功数、歩行活動量、寿命、発育期間）を累乗関数（Gould 1966）に当てはめました。累乗関数 $y = mx^{\alpha}$ において、y は各形質サイズの実測値、x は前胸幅の実測値、α と m は回帰係数です。ある形質の α が 1 以上(1 未満)の場合、大きくなるにつれ(小さくなるにつれ)、その形質は不釣り合いに大きく(小さく)なり、正(負)のアロメトリーを示します。$\alpha = 1$ の場合、その形質はアイソメトリーになります（Shingleton et al. 2007）。発育期間の実験で、幼虫の生存率と出現したオスとメスの割合において繰り返し間の違いがあるかどうかを調べるために、繰り返し（1, 2, 3）を独立変数とするロジスティック回帰分析を用いました。卵から成虫までの発育期間を従属変数とし、繰り返し（1, 2, 3）を独立変数とする ANOVA を用いて、繰り返しの間で発育期間に違いがないかを調べました。変数減少法を使用して、フルモデルから有意でない交互作用項を削除しました（Grafen & Hails 2002）。JMP 7（SAS Institute 2007）を用いて統計解析を行いました。

結果

すべてのオス同士のペアで闘争が観察されました。オス 1 の前胸幅が大きいほど、そしてオス 2 の前胸幅が小さいほど、オス 1 が闘争に勝つ頻度が高くなりました(オス 1, 26.91±

6.78 (coefficient±SE), $\chi^2_1 = 29.902$, $P < 0.001$, オス 2, -9.82±4.87, $\chi^2_1 = 4.414$, $P = 0.036$)。一方、オス 1 が相手を先に攻撃する頻度はオス 1 やオス 2 の前胸幅とは関係がありませんでした(オス 1 , $\chi^2_1 = 0.296$, $P = 0.586$, オス 2, $\chi^2_1 = 0.307$, $P = 0.580$)。なお、オス 1 とオス 2 の前胸幅に有意な差はありませんでした（オス 1, 1.18±0.01（平均±標準誤差), オス 2, 1.20±0.009, $F_{1,124} = 0.744$, $P = 0.118$)。飼育した 100 個の卵のうち、繰り返し 1、2、3 で、それぞれ 86 匹、87 匹、84 匹の成虫が羽化に成功しました。生存率において繰り返しの間で有意な差はありませんでした（$\chi^2_2 = 0.377$, $P = 0.828$)。羽化した成虫は、繰り返し 1 ではオス 45 匹とメス 41 匹、繰り返し 2 ではオス 43 匹とメス 44 匹、繰り返し 3 ではオス 40 匹とメス 40 匹がそれぞれ羽化しており、繰り返しの間で雌雄の割合に有意な差はありませんでした（$\chi^2_2 = 0.197$, $P = 0.906$)。卵から成虫になるまでの発育期間については、繰り返しの間で差がなかったため（$F_{2,129} = 0.580$, $P = 0.561$)、繰り返しのデータを 1 つに統合して累乗関数に当てはめました。

大顎サイズ、精巣サイズ、歩行活動量、発育期間については累乗関数による回帰係数 α が有意でした（表 4, 図 7, 図 9ad, 図 10b)。大顎サイズでは、回帰係数 α は 1 よりも有意に大きく、オスの大顎サイズと前胸幅の関係は正のアロメトリーを示しています。また、精巣の大きさについては、回帰係数 α が 1 と有意な差がなかったことから、精巣はアイソメトリーを示すことがわかりました。一方、歩行活動量と発育期間は前胸幅との間に負の関係がありました。交尾受容時間（魅力度)、求愛率、メスに輸送した精子数、受精成功数と寿命では、有意な係数 α は得られず（表 4, 図 8ab, 図 9bc, 図 10a)、これらの形質は前胸幅と関係性がないことを示しています。

考察

本研究の結果から、前胸幅といくつかの適応度に関連した形質との間に有意な関係があることがわかりました。従って、本種の大きなオスと小さなオスの間に形態、行動、生活史に違いがあるようです。また、オスの前胸幅と大顎サイズの関係は正のアロメトリーを示し、前胸幅の大きなオスは大きな武器を持っていることが分かりました。我々の以前の研究（Okada et al. 2006）と一致しており、同様の知見は他の昆虫でも観察されています（Oliveira et al. 2008)。大きなオスは小さなオスに比べて闘争の勝率が高く、相手が小さいオスであるほど勝率は高くなりました。これは、大顎サイズや前胸幅が戦いの結果を左右するためかもしれません（Okada et al. 2006; Okada & Miyatake 2010a)。しかし、小さなオスは積極的にオス同士の闘争に参加しており、オスの前胸幅と攻撃頻度に有意な差はありませんでした。同様に、*Onthophagus acuminatus* と *O.taurus* でも、大型オス（角のあるオス）と小型オス（角のないオス）に関わらず、オスはメスに近づくためにライバルのオスと戦います（Emlen 1997; Moczek & Emlen 2000)。どちらの甲虫も、小型オスは闘争の勝率が低

く、負けた後はスニーキング戦術をとります（Emlen 1997; Moczek & Emlen 2000）。小型オスは歩行活動量が高く、大型オスが守っているメスにこっそりと近づくことができます（Moczek & Emlen 2000）。本種のオスでは、闘争に負けた際に、新しい縄張りに移動・分散する傾向があります（Okada et al. 2010; Fuchikawa & Okada 2013）。本研究で、歩行活動量は前胸幅と負の関係にあることから、前胸幅の小さいオスは歩行活動量が高く、他のオスのいない新しい縄張りに分散するかもしれません。

本種では、大きいオスは闘争に強く縄張り内でメスを守ることができるため、小さいオスはメスを守るオスとの間で頻繁に精子競争にさらされます（Okada et al. 2010; Yamane et al. 2010）。精子競争を通じて精子生産に多くの投資をするオスが選択されるということが知られています（Parker 1998; Hosken & Ward 2001; Simmons 2001）。実際、*O. binodis* の小型オスは受精成功を得るために射精物に投資します（Simmons et al. 1999; Tomkins & Simmons 2000）。本種では、前胸幅と精巣はアイソメトリーを示し、大きなオスと小さなオス間で精巣サイズに有意な差がありますが、前胸幅に対する相対サイズに差がありませんでした。ただし、小さなオスは大きなオスよりも精巣が小さいにもかかわらず、受精成功数とメスに輸送した精子数は、大きなオスと違いはありませんでした。従って、小さなオスは1回の交尾で、相対的に多くの精子をメスに輸送できると考えられます。あるいは、大きなのオスは闘争に強く、新しい縄張りに分散する必要がないため、縄張り内で同じメスと繰り返し交尾することができます。そのため、1回の交尾でより多くの精子をメスに輸送する必要がないのかもしれません。

生活史形質の測定では、前胸幅は発育期間（卵から成虫まで）と負の関係にあり、成虫の寿命とは相関がないため、大きいオスは小さいオスよりも発育期間が短いことがわかりました。本種も含め、一般的に発育が速い個体は適応度上有利だと考えられています（Roff 2002; Okada et al. 2015）。さらに、発育期間が短いと交尾の機会が多くなるため、交尾の成功数が多くなる可能性もあります（Andersson 1994）。大顎サイズと幼虫期の発育期間（蛹期間）の間に負の遺伝相関があることが分かっており（Okada et al. 2011b）、本研究結果と矛盾しません。これは幼虫期により多くの資源を獲得することで、大顎と発育速度に関係する形質により多く投資できるからかもしれません（Hunt et al. 2004）。

オスの前胸幅はオスの魅力度（交尾受容時間）や求愛率とは関連しておらず、これは本種の先行研究と一致しています（Okada et al. 2014）。*O. acuminatus* での知見と同様に（Emlen 1997）、本種でも魅力度や求愛率において大きいオスと小さいオスの間に有意な差がないことを示しています。一般的に、闘争に優れたオスは、交尾中や交尾後に直接的利益や間接的利益を提供することができます。この場合、競争力のあるオスを好むような選好性が進化すると予測されますが、本種では前胸幅や大顎サイズが大きい競争的なオスによる直接的な

メスの適応度の向上は見られませんでした（Okada et al. 2014; 2 章参照）。本種では、競争力のあるオスと交尾をすると、メスはより競争力のある息子を産むが、その娘の適応度は低いことが知られています。そのため、競争力のあるオスによる間接的な利益は減少します（Harano et al. 2010）。 2 章で、競争力の優れたオスに対するメスの選好性は抑制されていると結論づけられており、本章のより大きなオスに対するメスの選好性はないという研究結果と一致しています。

結論として、大きなオスは大顎サイズが大きく、闘争能力が高く、発育期間が短くなりました。一方、小さなオスは大顎サイズが小さいが、相対的な精巣サイズが大きく新しい縄張りへの分散能力（歩行活動量）が高いことが明らかになりましました。これは、大きなオスでは闘争によってメスを獲得し、小さなオスではスニーキング戦術やサテライト戦術などの代替戦術によってメスを獲得していると考えられます。個体群密度が高い場合では、幼虫競争は激しいため、代替戦術を採用する小さなオスの出現率が高くなります。一方、低密度環境では、多くの幼虫は十分な餌資源を獲得することで大きなオスになり（Okada & Miyatake 2010b）、集団中のオスは闘争によってメスを獲得していると考えられます。従って、幼虫期の密度条件はオス内競争の結果に影響する可能性があります。一方で、大きなオスと小さなオスの魅力度と求愛行動に違いがなかったため、メスの配偶者選択への影響は大きくないようです。

６章　総合考察

本研究では、オオツノコクヌストモドキを用いて、性選択の主要因であるオス内競争とメスの配偶者選択が環境要因に影響を受けるかについて調査しました。

2 章では、同一オスとの同居によってメスの適応度は上がりますが、同居した相手が闘争に強いオスの場合、メスの適応度の増加率は低くなりました。3 章では、オス 2 匹と遭遇した場合、メスは自身の適応度を間接的に増加させるために、再交尾するかを決定します。また、交尾相手が多くなれば、メスは直接的な利益も得ることが明らかになっています（Okada et al. 2015）。これらの結果を本種の生態に照らし合わせてみます。本種のオスは同種を引き寄せる集合フェロモンを分泌することが知られています（Yoshida 1958; Tebayashi et al. 1998; Tashiro et al. 2004; Okada et al. 2006）。集合フェロモンはメスを誘引しますが、ライバルであるオスも引き寄せてしまいます。そのため闘争に強いオスは縄張りを維持できる可能性が高く、メスはそのようなオスとの同居が長くなると考えられます。このような場合、メスは他のオスと交尾する機会は少なく、2 章の実験環境に近いことが分かります。この縄張りの維持・防衛が成功する割合は、個体群密度が大きく影響します。低密度環境では闘争頻度は低く、オスが入れ替わることも少なくなります。そのため、メスは同じ強いオスと複数回の交尾をすることで直接的な利益を得ることができますが、オスからの誤った攻撃にも晒されます。この 2 章の実験環境と似た個体群密度が低い環境では、オス内競争はより強く作用しますが、メスの配偶者選択はそれほど強く作用しないかもしれません。

個体群密度が高い環境では、縄張りを防衛するオスは、縄張りに侵入するオスとの闘争頻度が高くなるため、メスや縄張りを維持するコストが大きくなることが知られており、本種も例外ではないようです(Kokko & Rankin 2006; Knell 2009a; Sasaki et al. 2010)。また、4 章で示したように、スニーキング戦術など代替戦術を採用するオスもより多く出現するため、メスを防衛しきれず、縄張りを維持する利益が小さくなる可能性が高いです（Simmons et al. 1999）。このような状況では、オスはメスの防衛に失敗する頻度が増すため、メスは複数のオスと交尾することになります。その結果、オス内競争による闘争に強いオスへの選択圧が弱くなることが考えられます。この個体群密度が高い状況は 3 章の実験環境に近く、メスは複数のオスとの交尾によって間接的・直接的利益を得ることができるのかもしれません。また、この状況下では、交尾後の性選択がメスの配偶者選択による魅力的なオスへの選択圧と同調しているため、メスの配偶者選択がオスに強く作用することが考えられます。

4 章とこれまでの先行研究の結果から（Okada & Miyatake 2010b）、低密度環境では、多くの幼虫が十分な餌資源を利用できることから、小さいオスの出現割合は低く、武器の大きいオスが多くなります。その結果、闘争によってメスを獲得するため、オス内競争の選択圧が

強くなると考えられます。また、上述したように低密度環境では縄張りの維持が容易になるため闘争に強い個体が有利になります。一方、高密度環境では十分な餌資源を獲得できない幼虫が増加するため、代替戦術を使用する小さなオスの出現割合が高く、闘争によって得られるオスの繁殖成功は小さくなるようです（Pomfret & Knell 2008）。その結果、オス内競争の選択圧は弱くなるかもしれません。従って、幼虫期と成虫時の個体群密度はオス内競争とメスの配偶者選択に同じように作用すると考えられます。

以上のことから、オス内競争とメスの配偶者選択は環境要因によって影響を受けることが明らかになりました。性選択の多くの研究は一定の環境下での実験がほとんどで、野外の環境条件に即していないことが近年指摘されています（García-Roa et al. 2020; Plesnar-Bielak & Łukasiewicz 2021）。性選択に影響を及ぼす環境要因は密度だけではなく、温度、湿度、日長や外敵の存在など数多く存在します。例えば、天敵の有無が性選択に影響を及ぼすことが知られています（Okada et al. 2021）。また近年、地球温暖化の影響もあり、温度環境が性選択に影響を及ぼすことに焦点を当てた研究もいくつか存在しています（Suzaki et al. 2018; García-Roa et al. 2020）。このように、環境要因が性選択に影響を及ぼすという証拠は増えつつあります（Cornwallis & Uller 2010; Miller & Svensson 2014; Evans & Garcia-Gonzalez 2016; García-Roa et al. 2018; Plesnar-Bielak & Łukasiewicz 2021）。今後は、これら環境要因間の相互作用も調べることで、より性選択の理解が深まるのではないかと考えています。進化生物学の中心的な課題の 1 つは、なぜ同種でも様々な形態が存在し、異なる形態を持つ集団が淘汰されずに生存しているのかという生物の多様性を解き明かすことです。今後は、性選択の研究において環境の効果を取り入れた研究が増えることで、この問題の解決につながるのではないかと私は考えています。

摘要

本研究では、オオツノコクヌストモドキを用いて、環境要因によって性選択におけるオス内競争とメスの配偶者選択がどのような影響を受けるかについて、2 章から 4 章で調査しました。その摘要を以下に記します。

２章　配偶者との同居が性選択の利益に及ぼす影響
本種の先行研究から配偶者選択による直接的な利益がないことが分かっています。しかしながら、1 個体の配偶者との 1 回の交配という実験設定で行っており、メスの適応度はオスと交配を繰り返しできる環境や配偶者との遭遇率といった要因の影響を受けるため、その可能性を考慮していません。そこで、本章では配偶者との同居がメスの適応度にどのような影響を及ぼすかを調べました。継続的なオスとの同居によって、メスの適応度（産子数）が向上しました。これは複数回の精子提供による効果と考えられます。質の高い求愛行動を示す魅力的なオスが同居相手の場合では、この同居の効果に更なる影響を及ぼすことはありませんでした。一方、競争力の高いオスと同居する場合、オスからの攻撃を受けることになり、メスの適応度が減少することがわかりました。とはいえ、同居による繰り返し交尾によってメスの適応度は向上するため、競争力の高いオスによる適応度の減少による効果は大きくありません。本種のメスはオスとの同居によって直接的利益を得る機会が増えますが、競争力の高いオスからの攻撃を受ける機会も増える可能性があります。従って、同じ配偶者との遭遇頻度が変化すると、性選択に影響を及ぼすことが明らかになりました。

3 章　配偶者と連続した遭遇が性選択の利益に及ぼす影響
野外では、メスは 1 個体のオスだけはなく、複数のオスと遭遇することが一般的です。配偶者選択の利益のため、メスは連続した遭遇条件で交尾相手を選ばなければなりません。したがって、このような条件下で、メスがどのように遭遇した配偶者を評価し再交尾するか、そしてこの再交尾の決定がメスにどのような利益をもたらすかを調べる必要があります。そこで、メスの再交尾の決定が配偶者の質によって影響を受けるかを、1 回交尾を経験した既交尾メスを使って調べました。その結果、2 匹のオスとの交尾ではメスは直接的な利益を得ていませんでした。ただし、メスは 4 匹のオスと交尾すると、コストなしに直接的な利益があることが先行研究より報告されています。一方、2 匹のオスとの交尾によって、トレードアップや隠れたメスの選好性によって、メスは魅力的なオスの精子を取得する機会が生じます。以上のことから、本種では再交尾による直接的・間接的な利益があるので、複数のオスと交尾をするメスが選択上有利になります。ただし、この効果の種類と大きさはオスとの遭遇頻度に依存すると考えられます。オスとの遭遇頻度が高い環境では、メスはより多くのオスと交尾し、直接的な利益を得ることができます。その結果、メスの適応度は向上することが考えられます。一方、オスとの遭遇頻度が低い環境では、メスは直接的利益を得ること

が困難であるが、トレードアップやメスの隠れた選好性による間接的な利益を得ることができるようです。

４章　幼虫期の発育条件がオス内競争とメスの配偶者選択に及ぼす影響

昆虫では、成虫期の形質は幼虫期の発育環境に強く影響されます。本種の幼虫は餌や蛹化場所をめぐって競争し、この競争に幼虫の資源獲得は大きく左右されます。１章で少し述べましたが、この資源競争は密度に大きく左右され、高密度であるほど幼虫の資源獲得量に個体差が生じます。その結果、オス内にオス内競争とメスの配偶者選択に関与する形質の変異が生じます。大きなオスは大顎サイズが大きく、闘争能力が高く、発育期間が短くなりました。一方、小さなオスは大顎サイズが小さいが、大きなオスと大差ない数の精子をメスに送り、新しい縄張りへの分散能力（歩行活動量）が高いことが明らかになりました。これは、大きなオスでは闘争によってメスを獲得し、小さなオスではスニーキング戦術やサテライト戦術などの代替戦術によってメスを獲得していると考えられます。高密度環境では、幼虫競争が激しいため、代替戦術を採用する小さなオスの出現率が増加します。一方、低密度環境では、多くの幼虫は十分な餌資源を獲得するため、大きなオスの集団中の割合が高くなり、闘争によってメスを獲得する割合も高くなるのかもしれません。

本研究の公表論文

Kiyose, K., Katsuki, M., Suzaki, Y., & Okada, K. (2015). Competitive males but not attractive males reduce female fitness in *Gnatocerus cornutus*. *Animal behaviour*, *109*, 265-272.

Kiyose, K., Okada, Y., Katsuki, M., Suzaki, Y., & Okada, K. (2021). Sexually selected traits and life history traits of larger and smaller males of the horned flour beetle *Gnatocerus cornutus*. *Ecological Entomology*, *46*, 807-815.

Kiyose, K., Katsuki, M., Suzaki, Y., & Okada, K. (2022). Female remating decisions and mate choice benefits in the beetle *Gnatocerus cornutus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *76*, 55.

謝辞
岡山大学大学院環境生命科学研究科岡田賢祐准教授には、本研究の遂行にあたり終始懇切丁寧な御指導と御助言を賜り、本論文の御校閲を頂きました。ここに厚く御礼申し上げます。岡山大学大学院環境生命科学研究科廣部宗教授ならびに岡山大学大学院環境生命科学研究科福田宏准教授には、本研究の遂行課程を通して数多くの御教示を頂きました。以上の方々に厚く御礼申し上げます。 東京都立大学理学研究科香月雅子博士、東京都立大学理学部生命科学科岡田泰和准教授、株式会社大林組洲崎雄博士には、本研究の遂行課程を通して数多くの御教示を頂きました。以上の方々に厚く御礼申し上げます。

引用文献

Andersson, M. (1994). *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton.

Andersson, M. (2006). *Condition-dependent indicators in sexual selection: development of theory and tests*. In Lucas, J.R, Simmons, L.W. (eds) Essays in animal behavior. Elsevier, London, pp 255–269.

Andersson, M.B., & Simmons, L.W. (2006). Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology & Evolution, 21*, 296–302.

Arnqvist, G., & Kirkpatrick, M. (2005). The evolution of infidelity in socially monogamous passerines: the strength of direct and indirect selection on extrapair copulation behavior in females. *The American Naturalist*, *165*, S26–S37.

Arnqvist, G., & Nilsson, T. (2000). The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Anmal Behaviour*, *60*, 145–164.

Arnqvist, G., & Rowe, L. (2005). *Sexual conflict*. Princeton University Press, Princeton.

Ashby, B., & Gupta, S. (2013). Sexually transmitted infections in polygamous mating systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *368*, 20120048.

Avila, F.W., Sirot, L.K., LaFlamme, B.A., Rubinstein, C.D., & Wolfner, M.F. (2011). Insect seminal fluid proteins: identification and function. *Annual Review of Entomology*, *56*, 21–40.

Bateman, A.J. (1948). Intra-sexual selection in Drosophila. *Heredity*, *2*, 349–368.

Bateman, P.W., Ferguson, J.W.H., & Yetman, C.A. (2006). Courtship and copulation, but not ejaculates, reduce the longevity of female field crickets (*Gryllus bimaculatus*). *Journal of Zoology*, *268*, 341–346.

Bateman, P.W., Gilson, L.N., & Ferguson, J.W.H. (2001). Male size and sequential mate preference in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Animal Behaviour*, *61*, 631–637.

Berglund, A., Bisazza, A., & Pilastro, A. (1996). Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*, *58*, 385–399.

Birkhead, T.R., & Møller, A.P. (1998). *Sperm competition and sexual selection*. Academic Press, New

York.

Birkhead, T.R. (2000). Defining and demonstrating postcopulatory female choice-again. *Evolution*, *54*, 1057–1060.

Birkhead, T.R., Briskie, J.V., & Møller, A.P. (1993). Male sperm reserves and copulation frequency in birds. *Behavioral ecology and sociobiology*, *32*, 85–93.

Blanckenhorn, W.U., Hosken, D.J., Martin, O.Y., Reim, C., Teuschl, Y., & Ward, P.I. (2002). The costs of copulating in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Behavioral Ecology*, *13*, 353–358.

Bleu, J., Bessa-Gomes, C., & Laloi, D. (2012). Evolution of female choosiness and mating frequency: effects of mating cost, density and sex ratio. *Animal Behaviour*, *83*, 131–136.

Bonduriansky, R., & Chenoweth, S.F. (2009). Intralocus sexual conflict. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*, 280–288.

Bonduriansky, R., & Rowe, L. (2003). Interactions among mechanisms of sexual selection on male body size and head shape in a sexually dimorphic fly. *Evolution*, *57*, 2046–2053.

Bonduriansky, R., & Rowe, L. (2005). Sexual selection, genetic architecture, and the condition dependence of body shape in the sexually dimorphic fly *Prochyliza xanthostoma* (*Piophilidae*). *Evolution*, *59*, 138–151.

Burnham, K.P., & Anderson, D.R. (2002). *Model selection and multimodel inference, 2nd edn*. Springer, New York.

Byrne, P.G., & Rice, W.R. (2005). Remating in *Drosophila melanogaster*: an examination of the trading-up and intrinsic male-quality hypotheses. *Journal of Evolutionary Biology*, *18*, 1324–1331.

Candolin, U. (2003) The use of multiple cues in mate choice. *Biological Review*, *78*, 575–595.

Candolin, U. (2005). Why do multiple traits determine mating success? Differential use in female choice and male competition in a water boatman. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*, *272*, 47–52.

Casasa, S., Zattara, E.E., & Moczek, A.P. (2020). Nutrition-responsive gene expression and the developmental evolution of insect polyphenism. *Nature Ecology & Evolution*, *4*, 970–978.

Chapman, T., Liddle, L.F., Kalb, J.M., Wolfner, M.F., & Partridge, L. (1995). Cost of mating in *Drosophila melanogaster* females is mediated by male accessory gland products. *Nature*, *373*, 241–244.

Crudgington, H.S., & Siva-Jothy, M.T. (2000). Genital damage, kicking and early death. *Nature*, *407*, 855–856.

Cordero, C., & Eberhard, W.G. (2003). Female choice of sexually antagonistic male adaptations: a critical review of some current research. *Journal of Evolutionary Biology*, *16*, 1–6.

Cornwallis, C.K., & Uller, T. (2010). Towards an evolutionary ecology of sexual traits. *Trends in Ecology & Evolution, 25,* 145–152.

Croft, D.P., Morrell, L.J., Wade, A.S., Piyapong, C., Ioannou, C.C., Dyer, J.R.G, Chapman, B.B., Yan, W., & Krause, J. (2006). Predation risk as a driving force for sexual segregation: a cross-population comparison. *The American Naturalist, 167,* 867–878.

Dadda, M., Pilastro, A., & Bisazza, A. (2005). Male sexual harassment and female schooling behaviour in the eastern mosquito fish. *Animal Behaviour, 70,* 463–471.

De Simone, G.A., Manrique, G., & Pompilio, L. (2018). Females' sequential mating decisions depend on both the quality of the courting male and the quality of the potential mates in a blood-sucking bug. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *72*, 1–9.

Dougherty, L.R., & Shuker, D.M. (2015). The effect of experimental design on the measurement of mate choice: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, *26*, 311–319.

Dukas, R. (2005). Learning affects mate choice in female fruit flies. *Behaviral Ecology, 16,* 800–804.

Dukas, R. (2008). Evolutionary biology of insect learning. *Annual Revview of Entomology, 53,* 145–160.

Eberhard, W.G. (1982). Beetle horn dimorphism: making the best of a bad lot. *The American*

Naturalist, *119*, 420–426.

Eberhard, W. (1996). *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press, Princeton.

Eberhard, W.G., & Gutierrez, E.E. (1991). Male dimorphisms in beetles and earwigs and the question of developmental constraints. *Evolution*, *45*, 18–28.

Edvardsson, M. (2007). Female *Callosobruchus maculatus* mate when they are thirsty: resource-rich ejaculates as mating effort in a beetle. *Animal Behaviour, 74*, 183–188.

Emlen, D.J. (1997). Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *41*, 335–341.

Emlen, D.J. (2001). Costs and the diversification of exaggerated animal structures. *Science*, *291*, 1534–1536.

Emlen, D.J. (2008). The evolution of animal weapons. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics, 39*, 387–413.

Emlen, D.J., & Nijhout, H.F. (1999). Hormonal control of male horn length dimorphism in the horned beetle *Onthophagus taurus*. *Journal of Insect Physiology*, *45*, 45–53.

Emlen, D.J., & Nijhout, H.F. (2000). The development and evolution of exaggerated morphologies in insects. *Annual Review of Entomology*, *45*, 661–708.

Emlen, D.J., Warren, I.A., Johns, A., Dworkin, I., & Lavine, L.C. (2012). A mechanism of extreme growth and reliable signaling in sexually selected ornaments and weapons. *Science*, *337*, 860–864.

Evans, J.P., Pilastro, A., & Ramnarine, I.W. (2003). Sperm transfer through forced matings and its evolutionary implications in natural guppy (*Poecilia reticulata*) populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, *78*, 605–612.

Fedina, T.Y., & Lewis, S.M. (2007). Female mate choice across mating stages and between sequential mates in flour beetles. *Journal of Evolutionary Biology*, *20*, 2138–2143.

Firman, R.C., Gasparini, C., Manier, M.K., & Pizzari, T. (2017). Postmating female control: 20 years of cryptic female choice. *Trends in Ecology & Evolution*, *32*, 368–382.

Forslund, P. (2003). An experimental investigation into status dependent male dimorphism in the European earwig, *Forficula auricularia*. *Animal Behaviour*, *65*, 309–316.

Fox, C.W. (1993). Multiple mating, lifetime fecundity and female mortality of the bruchid beetle, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *Functional Ecology*, *7*, 203–208.

Friberg U., & Arnqvist, G. (2003). Fitness effects of female mate choice: preferred males are detrimental for *Drosophila melanogaster* females. *Journal of Evolutionary Biology*, *16*, 797–811.

Fuchikawa, T., & Okada, K. (2013). Inter-and intrasexual genetic correlations of exaggerated traits and locomotor activity. *Journal of Evolutionary Biology*, *26*, 1979–1987.

Gabor, C.R., & Halliday, T.R. (1997). Sequential mate choice by multiply mating smooth newts: females become more choosy. *Behavioral Ecology*, *8*, 162–166.

García-Roa, R., Garcia-Gonzalez, F., Noble, D.W., & Carazo, P. (2020). Temperature as a modulator of sexual selection. *Biological Reviews*, *95*, 1607–1629.

Gay, L., Eady, P.E., Vasudev, R.A.M., Hosken, D.J., & Tregenza, T. (2009). Costly sexual harassment in a beetle. *Physiological Entomology*, *34*, 86–92.

Gavrilets, S., Arnqvist, G., & Friberg, U. (2001). The evolution of female mate choice by sexual conflict. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *268*, 531–539.

Gibson, R.M., & Langen, T.A. (1996). How do animals choose their mates? *Trends in Ecology & Evolution*, *11*, 468–470.

Gould, S.J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, *41*, 587–640

Grafen, A. (1990). Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *Journal of Theoretical Biology*, *144*, 473–516.

Grafen, A., & Hails, R. (2002). *Modern Statistics for the Life Sciences*. Oxford University Press, Oxford.

Gross, M.R. (1996). Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution*, *11*, 92–98.

Gwynne, D.T. (1984). Sexual selection and sexual differences in Mormon crickets (Orthoptera: Tettigoniidae, *Anabrus simplex*). *Evolution*, *38*, 1011–1022.

Halliday, T.R. (1983). *The study of mate choice*. In: Bateson, P. (ed) Mate choice. Cambridge University Press, Cambridge, pp 3–32.

Harano, T., Okada, K., Nakayama, S., Miyatake, T., & Hosken, D.J. (2010). Intralocus sexual conflict unresolved by sex-limited trait expression. *Current Biology*, *20*, 2036–2039.

Hasson, O., & Stone, L. (2009). Male infertility, female fertility and extrapair copulations. *Biological Reviews*, *84*, 225–244.

Hoffmann, A.A. (1999). Is the heritability for courtship and mating speed in Drosophila low? *Heredity*, *82*, 158–162.

Holland, B., & Rice, W.R. (1998). Perspective: chase-away sexual selection: antagonistic seduction versus resistance. *Evolution*, *52*, 1–7.

Hongo, Y. (2012). Mating interaction of the Japanese horned beetle *Trypoxylus dichotomus septentrionalis*: does male-excluding behavior induce female resistance? *Acta ethologica, 15*, 195–201.

Hosken, D.J., & Blanckenhorn, W.U. (1999). Female multiple mating, inbreeding avoidance, and fitness: it is not only the magnitude of costs and benefits that counts. *Behavioral Ecology*, *10*, 462–464.

Hosken, D.J., & Ward, P.I. (2001). Experimental evidence for testis size evolution via sperm competition. *Ecology Letters*, *4*, 10–13.

Hosken, D.J., Garner, T.W.J., Tregenza, T., Wedell, N., & Ward, P.I. (2003). Superior sperm competitors sire higher–quality young. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *270*, 1933–1938.

Hosken, D.J., & Stockley, P. (2004). Sexual selection and genital evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, *19*, 224–225.

Hosken, D.J., & Tregenza, T. (2005). Evolution: Do bad husbands make good fathers? *Current Biology*, *15*, 836–838.

Hosken, D.J., Stockley, P., Tregenza, T., & Wedell, N. (2009). Monogamy and the battle of the sexes. *Annual Review of Entomology*, *54*, 361–378.

Hosken, D.J., & House, C.M. (2011). Sexual selection. *Current Biology*, *21*, 62–65.

Hotzy, C., & Arnqvist, G. (2009). Sperm competition favours harmful males in seed beetles. *Current Biology*, *19*, 1–4.

Houde, A.E. (1987). Mate choice based upon naturally occurring color-pattern variation in a guppy population. *Evolution*, *41*, 1–10.

House, C.M., Jensen, K., Rapkin, J., Lane, S., Okada, K., Hosken, D.J., & Hunt, J. (2016a). Macronutrient balance mediates the growth of sexually selected weapons but not genitalia in male broad-horned beetles. *Functional Ecology*, *30*, 769–779.

House, C.M., Sharma, M.D., Okada, K., & Hosken, D.J. (2016b). Pre and post-copulatory selection favor similar genital phenotypes in the male broad horned beetle. *Integrative and Comparative Biology*, *56*, 682–693.

Hu, Y., Linz, D.M., & Moczek, A.P. (2019). Beetle horns evolved from wing serial homologs. *Science*, *366*, 1004–1007.

Hunt, J., & Simmons, L.W. (1997). Patterns of fluctuating asymmetry in beetle horns: an experimental examination of the honest signalling hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *41*, 109–114.

Hunt, J., & Simmons, L.W. (2001). Status-dependent selection in the dimorphic beetle *Onthophagus taurus*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *268*, 2409–2414.

Hunt, J., & Hosken, D.J. (2014). *Genotype-by-environment interactions and sexual selection*. John

Wiley & Sons Press, Chichester.

Hunt, J., Bussiere, L.F., Jennions, M.D., & Brooks, R. (2004). What is genetic quality? *Trends in Ecology & Evolution*, *19*, 329–333.

Hunt, J., Breuker, C.J., Sadowski, J.A., & Moore, A.J. (2009). Male–male competition, female mate choice, and their interaction: determining total sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology*, *22*, 13–26.

Ito, J., Ohkubo, Y., & Hasegawa, E. (2017). Morph-Specific Weapon-Correlated Traits in a Male Dimorphic Stag Beetle *Prosopocoilus inclinatus*, (Coleoptera: Lucanidae). *Annals of the Entomological Society of America*, *110*, 281–285.

Ingleby, F.C., Hunt, J., & Hosken, D.J. (2010). The role of genotype-by-environment interactions in sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology*, *23*, 2031–2045.

Janetos, A.C. (1980). Strategies of female mate choice: a theoretical analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *7*, 107–112.

Jennions, M.D., & Petrie, M. (2000). Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews*, *75*, 21–64.

Katsuki, M., Harano, T., Miyatake, T., Okada, K., & Hosken, D.J. (2012a). Intralocus sexual conflict and offspring sex ratio. *Ecology Letters*, *15*, 193–197.

Katsuki, M., Okada, Y., & Okada, K. (2012b). Impacts of diet quality on life-history and reproductive traits in male and female armed beetle, *Gnatocerus cornutus*. *Ecological Entomology*, *37*, 463–470.

Kelly, C.D., & Adam-Granger, É. (2020). Mating with sexually attractive males provides female Gryllus firmus field crickets with direct but not indirect fitness benefits. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *74*, 1–12.

Kirkpatrick, M. (1985). Evolution of Female Choice and Male Parental Investment in Polygynous Species: The Demise of the" Sexy Son". *The American Naturalist*, *125*, 788–810.

Kirkpatrick, M. (1996). Good genes and direct selection in the evolution of mating preferences.

Evolution, *50*, 2125–2140.

Kirkpatrick, M., & Barton, N.H. (1997). The strength of indirect selection on female mating preferences. preferences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *94*, 1282–1286.

Klemme, I., Eccard, J.A., & Ylönen, H. (2006). Do female bank voles (Clethrionomys glareolus) mate multiply to improve on previous mates? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *60*, 415–421.

Knell, R.J. (2009a). Population density and the evolution of male aggression. *Journal of Zoology*, *278*, 83–90.

Knell, R.J. (2009b). On the analysis of non-linear allometries. *Ecological Entomology*, *34*, 1–11.

Kokko, H., & Mappes, J. (2012). Multiple mating by females is a natural outcome of a null model of mate encounters. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *146*, 26–37.

Kokko, H., & Rankin, D. (2006). Lonely hearts or sex in the city? Density-dependent effects in mating systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *361*, 319–334.

Kokko, H., Brooks, R., Jennions, M.D., & Morley, J. (2003). The evolution of mate choice and mating biases. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *270*, 653–664.

Kokko, H., Jennions, M.D., & Brooks, R. (2006). Unifying and testing models of sexual selection. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, *37*, 43–66.

Kotiaho, J.S. (2001). Costs of sexual traits: a mismatch between theoretical considerations and empirical evidence. *Biological Review*, *76*, 365–376.

Kotiaho, J.S., & Simmons, L.W. (2003). Longevity cost of reproduction for males but no longevity cost of mating or courtship for females in the male-dimorphic dung beetle *Onthophagus binodis*. *Journal of Insect Physiology*, *49*, 817–822.

Kraus, F.B., Neumann, P., Praagh, J. van, & Moritz, R.F.A. (2004). Sperm limitation and the evolution of extreme polyandry in honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *55*, 494–501.

Lande, R. (1981). Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *78*, 3721–3725.

Lane, S.M., Solino, J.H., Mitchell, C., Blount, J.D., Okada, K., Hunt, J., & House, C.M. (2015). Rival male chemical cues evoke changes in male pre-and post-copulatory investment in a flour beetle. *Behavioral Ecology*, *26*, 1021–1029.

Leboeuf, B.J., & Mesnick, S. (1991). Sexual behavior of male northern elephant seals.1. Lethal injuries to adult females. *Behaviour*, *116*, 143–162.

Martin, O.Y., & Hosken, D.J. (2004). The reproductive consequences of population divergence through sexual conflict. *Current Biology*, *14*, 906–910.

Michalczyk, Ł., Millard, A.L., Martin, O.Y., Lumley, A.J., Emerson, B.C., & Gage, M.J. (2011). Experimental evolution exposes female and male responses to sexual selection and conflict in *Tribolium castaneum*. *Evolution*, *65*, 713–724.

Miller, C.W., & Emlen, D.J. (2010). Dynamic effects of oviposition site on offspring sexually-selected traits and scaling relationships. *Evolutionary Ecology*, *24*, 375–390.

Miller, C.W., & Svensson, E.I. (2014). Sexual selection in complex environments. *Annual Review of Entomology*, *59*, 427–445.

Moczek, A.P., & Emlen, D.J. (2000). Male horn dimorphism in the scarab beetle *Onthophagus taurus*: do alternative reproductive tactics favor alternative phenotypes? *Animal Behaviour*, *59*, 459–466

Møller, A.P., & Jennions, M.D. (2001). How important are direct fitness benefits of sexual selection? *Naturwissenschaften*, *88*, 401–415.

Moore, A.J., & Moore, R.J. (1999). Balancing sexual selection through opposing mate choice and male competition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *266*, 711–716.

Moore, A.J., Gowaty, P.A., Wallin, W.G., & Moore, P.J. (2001). Sexual conflict and the evolution of female mate choice and male social dominance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *268*, 517–523.

Moore, A.J., Gowaty, P.A., & Moore, P.J. (2003). Females avoid manipulative males and live longer. *Journal of Evolutionary Biology*, *16*, 523–530.

Morris, M.R., Friebertshauser, R.J., Rios-Cardenas, O., Liotta, M.N., & Abbott, J.K. (2016). The potential for disruptive selection on growth rates across genetically influenced alternative reproductive tactics. *Evolutionary Ecology*, *30*, 519–533.

Moya-Laraño, J., & Fox, C.W. (2006). Ejaculate size, second male size, and moderate polyandry increase female fecundity in a seed beetle. *Behavioral Ecology*, *17*, 940–946.

Mühlhäuser, C., & Blanckenhorn, W.U. (2002). The costs of avoiding matings in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Behavioral Ecology*, *13*, 359–365.

Nijhout, H.F., & Emlen, D.J. (1998). Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *95*, 3685–3689.

Okada, K., & Miyatake, T. (2009). Genetic correlations between weapons, body shape and fighting behaviour in the horned beetle *Gnatocerus cornutus*. *Animal Behaviour*, *77*, 1057–1065.

Okada, K., & Miyatake, T. (2010a). Effect of losing on male fights of broad-horned flour beetle, *Gnatocerus cornutus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *64*, 361–369.

Okada, K., & Miyatake, T. (2010b). Plasticity of size and allometry in multiple sexually selected traits in an armed beetle *Gnatocerus cornutus*. *Evolutionary Ecology*, *24*, 1339–1351.

Okada, K., Miyanoshita, A., & Miyatake, T. (2006). Intra-sexual dimorphism in male mandibles and male aggressive behavior in the broad-horned flour beetle *Gnatocerus cornutus* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Insect Behavior 19*, 457–467.

Okada, K., Nomura, Y., & Miyatake, T. (2007). Relations between allometry, male-male interactions and dispersal in a sap beetle, *Librodor japonicus*. *Animal Behaviour*, *74*, 749–755.

Okada, K., Yamane, T., & Miyatake, T. (2010). Ejaculatory strategies associated with experience of losing. *Biology Letters*, *6*, 593–596.

Okada, K., Blount, J.D., Sharma, M.D., Snook, R.R., & Hosken, D.J. (2011a). Male attractiveness, fertility and susceptibility to oxidative stress are influenced by inbreeding in *Drosophila simulans*. *Journal of Evolutionary Biology*, *24*, 363–371.

Okada, K., Katsuki, M., Okada, Y., & Miyatake, T. (2011b). Immature performance linked with exaggeration of a sexually selected trait in an armed beetle. *Journal of Evolutionary Biology*, *24*, 1737–1743.

Okada, K., Suzaki, Y., Okada, Y., & Miyatake, T. (2011c). Male aggressive behavior and exaggerated hindlegs of the bean bug *Riptortus pedestris*. *Zoological Science*, *28*, 659– 663.

Okada, K., Katsuki, M., Sharma, M.D., House, C.M., & Hosken, D.J. (2014). Sexual conflict over mating in *Gnatocerus cornutus*? Females prefer lovers not fighters. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 281*, 20140281.

Okada, K., Archer, C.R., Katsuki, M., Suzaki, Y., Sharma, M.D., House, C.M., & Hosken, D.J (2015). Polyandry and fitness in female horned flour beetles (*Gnatocerus cornutus*). *Animal Behaviour, 106,* 11–16.

Okada, K., Okada, Y., Dall, S.R., & Hosken, D.J. (2019). Loser-effect duration evolves independently of fighting ability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *286,* 20190582.

Okada, K., Katsuki, M., Kiyose, K., & Okada, Y. (2020). Older males are more competitive in male fights and more aggressive toward females in the broad-horned flour beetle *Gnatocerus cornutus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology, 74,* 36.

Okada, K., Katsuki, M., Sharma, M.D., Kiyose, K., Seko, T., Okada, Y., Wilson, A. J., & Hosken, D. J. (2021). Natural selection increases female fitness by reversing the exaggeration of a male sexually selected trait. *Nature Communications*, *12*, 3420.

Okada, Y., Gotoh, H., Miura, T., Miyatake, T., & Okada, K. (2012a). Juvenile hormone mediates developmental integration between exaggerated traits and supportive traits in the horned flour beetle *Gnatocerus cornutus*. *Evolution & Development, 14,* 363–371.

Okada, Y., Suzaki, Y., Miyatake, T., & Okada, K. (2012b). Effect of weapon-supportive traits on

fighting success in armed insects. *Animal Behaviour*, *83*, 1001–1006.

Okada, Y., Katsuki, M., Okamoto, N., Fujioka, H., & Okada, K. (2019). A specific type of insulin-like peptide regulates the conditional growth of a beetle weapon. *PLoS Biology*, *17***,** e3000541.

Oliveira, R.F., Taborsky, M., & Brockmann, H.J. (2008). *Alternative reproductive tactics*. Cambridge University Press, Cambridge.

Ozawa, T., Ohta, K., Shimada, M., Okada, K., & Okada, Y. (2015). Environmental factors affecting pupation decision in the horned flour beetle *Gnatocerus cornutus*. *Zoological Science*, *32*, 183–187.

Pai, A., & Yan, G. (2002). Polyandry produces sexy sons at the cost of daughters in red flour beetles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *269*, 361–368.

Palokangas, P., Alatalo, R.V., & Korpimäki, E. (1992). Female choice in the kestrel under different availability of mating options. *Animal Behaviour*, *43*, 659–665.

Parker, G.A. (1979). *Sexual selection and sexual conflict*. In Blum, M.S., Blum, N.A. (eds) Sexual selection and reproductive competition in insects. Academic Press, London, pp 123–166.

Parker, G.A. (1998) *Sperm competition and the evolution of ejaculates: towards a theory base*. In Birkhead, T.R., Møller, A.P. (eds) Sperm Competition and Sexual Selection. Academic Press, London, pp 3–54.

Partridge, L., & Fowler, K. (1990). Non-mating costs of exposure to males in female *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, *36*, 419–425.

Perry, J.C., Sirot, L., & Wigby, S. (2013). The seminal symphony: how to compose an ejaculate. *Trends in Ecology & Evolution*, *28*, 414–422.

Pilastro, A., Simonato, M., Bisazza, A., & Evans, J.P. (2004). Cryptic female preference for colorful males in guppies. *Evolution*, *58*, 665–669.

Pitcher, T.E., Neff, B.D., Rodd, F.H., & Rowe, L. (2003). Multiple mating and sequential mate choice in guppies: females trade up. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *270*, 1623–1629.

Pitnick, S. (1991). Male size influences mate fecundity and remating interval in *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour*, *41*, 735–745.

Pitnick, S., & García-González, F. (2002). Harm to females increases with male body size in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *269*, 1821–1828.

Pizzari, T., Cornwallis, C.K., & Froman, D.P. (2007). Social competitiveness associated with rapid fluctuations in sperm quality in male fowl. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*, 853–860.

Pizzari, T., Froman, D.P., & Birkhead, T.R. (2002). Pre-and post-insemination episodes of sexual selection in the fowl, Gallus g. domesticus. *Heredity*, *88*, 112–116.

Plesnar-Bielak, A., & Łukasiewicz, A. (2021). Sexual conflict in a changing environment. *Biological Reviews*, *96*, 1854–1867.

Radwan, J., & Bogacz, I. (2000). Comparison of life-history traits of the two male morphs of the bulb mite, *Rhizoglyphus robini*. *Experimental & Applied Acarology*, *24*, 115–121.

Rice, W.R. (1989). Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, *43*, 223–225.

Real, L.A. (1991). Search theory and mate choice. II. Mutual interaction, assortative mating, and equilibrium variation in male and female fitness. *The American Naturalist*, *138*, 901–917.

Reynolds, J.D., & Gross, M.R. (1990). Costs and benefits of female mate choice: is there a lek paradox?. *The American Naturalist*, *136*, 230–243.

Rice, W.R. (1989). Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, *43*, 223–225.

Rice, W.R. (1996). Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution. *Nature*, *361*, 232–234.

Rice, W.R. (1998). Male fitness increases when females are eliminated from the gene pool: implications for the Y-chromosome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *95*, 6217–6221.

Rice, W.R., & Holland, B. (1997). The enemies within: intergenomic conflict, interlocus contest evolution (ICE), and the intraspecific red queen. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *41*, 1–10.

Roff, D.A. (2002). *Life history evolution*. Sinauer Press, Sunderland.

Rönn, J., Katvala, M., & Arnqvist, G. (2007). Coevolution between harmful male genitalia and female resistance in seed beetles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *104*, 10921–10925.

Sakurai, G., & Kasuya, E. (2008). The costs of harassment in the adzuki bean beetle. *Animal Behaviour 75*, 1367–1373.

SAS Institute (2007). *JMP Release 7*. SAS Institute Inc., Cary.

Sasaki, T., Okada, K., Kajiwara, T., & Miyatake, T. (2010). On the optimal duration of memory of losing a conflict–a mathematical model approach. *Journal of Biological Dynamics*, *4*, 270–281.

Schäfer, M.A., & Uhl, G. (2005). Sequential mate encounters: female but not male body size influences female remating behavior. *Behavioral Ecology*, *16*, 461–466.

Shackleton, M.A., Jennions, M.D., & Hunt, J. (2005). Fighting success and attractiveness as predictors of male success in the black field cricket, *Teleogryllus commodus*: the effectiveness of no-choice tests. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *58*, 1–8.

Sharma, M.D., Griffin, R.M., Hollis, J., Tregenza, T., & Hosken, D.J. (2012). Reinvestigating good genes benefits of mate choice in *Drosophila simulans*. *Biological Journal of the Linnean Society*, *106*, 295–306.

Shingleton, A.W., Frankino, W.A., Flatt, T., Nijhout, H.F., & Emlen, D.J. (2007). Size and shape: the developmental regulation of static allometry in insects. *BioEssays*, *29*, 536–548.

Shuster, S.M., & Wade, M.J. (2003). *Mating System and Strategies*. Princeton University Press, Princeton.

Simmons, L.W. (2001). *Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects*. Princeton

University Press, Princeton.

Simmons, L.W. (2005). The evolution of polyandry: sperm competition, sperm selection, and offspring viability. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, *36*, 125–146.

Simmons, L.W., & Emlen, D.J. (2006). Evolutionary trade-off between weapons and testes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *103*, 16346–16351.

Simmons, L.W., Tomkins, J.H., & Hunt, J. (1999). Sperm competition games played by dimorphic male beetles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *266*, 145–150.

Slatyer, R.A., Mautz, B.S., Backwell, P.R., & Jennions, M.D. (2012). Estimating genetic benefits of polyandry from experimental studies: a meta-analysis. *Biological Reviews*, *87*, 1–33.

Smallegange, I.M. (2011). Complex environmental effects on the expression of alternative reproductive phenotypes in the bulb mite. *Evolutionary Ecology*, *25*, 857–873.

Smallegange, I.M., & Johansson, J. (2013). Life-history differences favor evolution of male dimorphism in competitive games. *The American Naturalist*, *183*, 188–198.

Souroukis, K., & Murray, A.M. (1995). Female mating behavior in the field cricket, *Gryllus pennsylvanicus* (Orthoptera, Gryllidae) at different operational sex ratios. *Journal of Insect Behavior*, *8*, 269–279.

South, A., & Lewis, S.M. (2011). The influence of male ejaculate quantity on female fitness: a meta-analysis. *Biological Reviews*, *86*, 299–309.

Suzaki, Y., Katsuki, M., Miyatake, T., & Okada, Y. (2013). Male courtship behavior and weapon trait as indicators of indirect benefit in the bean bug, *Riptortus pedestris*. *PLoS ONE*, *8*, e83278.

Suzaki, Y., Katsuki, M., Miyatake, T., & Okada, Y. (2015). Relationships among male sexually selected traits in the bean bug, *Riptortus pedestris* (Heteroptera: Alydidae). *Entomological Science*, *18*, 278–282.

Tashiro, T., Kurosawa, S., & Mori, K. (2004). Revision of the structure of the major aggregation pheromone of the broad-horned flour beetle (*Gnatocerus cornutus*) to (1 S, 4 R, 5 R)-α-acoradiene by

Its synthesis. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry. 68*, 663–670.

Taylor, M.L., Wigmore, C., Hodgson, D.J., Wedell, N., & Hosken, D.J. (2008). Multiple mating increases female fitness in *Drosophila simulans*. *Animal Behaviour*, *76*, 963–970.

Tebayashi, S., Hirai, N., Suzuki, T., Matsuyama, S., Nakakita, H., Nemoto, T., & Nakanishi, H. (1998). Identification of (+)-acoradiene as an aggregation pheromone for *Gnatocerus cornutus* (F.) (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Stored Products Research*, *34*, 99–106.

Teuschl, Y., Hosken, D.J., & Blanckenhorn, W.U. (2007). Is reduced female survival after mating a by-product of male-male competition in the dung fly *Sepsis cynipsea*? *BMC Evolutionary Biology*, *7*, 194.

Thornhill, R., & Alcock, J. (1983). *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press, Cambridge.

Tomkins, J.L., & Simmons, L.W. (2000). Sperm competition games played by dimorphic male beetles: fertilization gains with equal mating access. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *267*, 1547–1553.

Tomkins, J.L., Kotiaho, J.S. & LeBas, N.R. (2005a). Matters of scale: positive allometry and the evolution of male dimorphisms. *The American Naturalist*, *165*, 389–402.

Tomkins, J.L., Kotiaho, J.S. & LeBas, N.R. (2005b). Phenotypic plasticity in the developmental integration of morphological trade-offs and secondary sexual trait compensation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *272*, 543–551.

Tregenza, T., & Wedell, N. (2002). Polyandrous females avoid costs of inbreeding. *Nature*, *415*, 71–73.

Tsuda, Y., & Yoshida, T. (1984). Population biology of the broad horned flour beetle *Gnathocerus cornutus* (F) (Coleoptera Tenebrionidae) I. Life table and population parameters. *Applied. Entomology & Zoology*, *19*, 129–131.

Tsuda, Y., & Yoshida, T. (1985). Population biology of the broad-horned flour beetle, *Gnathocerus cornutus* (F.) II. Crowding effects of larvae on their survival and development. *Researches on Population Ecology*, *27*, 77–85.

Vahed, K. (1998). The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. *Biological Reviews*, *73*, 43–78.

Warren, I., & Smith, H. (2007). Stalk-eyed flies (Diopsidae): modelling the evolution and development of an exaggerated sexual trait. *BioEssays*, *29*, 300–307.

Watson, P.J., Arnqvist, G., & Stallmann, R.R. (1998). Sexual conflict and the energetic costs of mating and mate choice in water striders. *The American Naturalist*, *151*, 46–58.

Wigby, S., & Chapman, T. (2005). Sex peptide causes mating costs in female *Drosophila melanogaster*. *Current Biology*, *15*, 316–321.

Wong, B.B.M., & Candolin, U. (2005). How is female mate choice affected by male competition? *Biological Reviews*, *80*, 558–571.

Yamane, T., Okada, K., Nakayama, S., & Miyatake, T. (2010). Dispersal and ejaculatory strategies associated with exaggeration of weapon in an armed beetle. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 277*, 1705–1710.

Yasui, Y. (1997). A" good-sperm" model can explain the evolution of costly multiple mating by females. *The American Naturalist*, *149*, 573–584.

Yoshida, T. (1958). A note of four stored product pest species newly established in Japan. *Plant Protection*, *12*, 59–63 (in Japanese).

Zeh, J.A., & Zeh, D.W. (1997). The evolution of polyandry II: post–copulatory defenses against genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *264*, 69–75.

図表

表 1 メスで測定された形質の分散分析

形質	要因	自由度	平均平方	*F*値	*P*値
産子数	処理区	2	22747.031	35.076	<0.0001
	メスの体重	1	51932.691	80.081	<0.0001
	大顎サイズ	1	2625.832	4.049	0.045
	求愛率	1	265.777	0.410	0.523
	処理区 ×大顎サイズ	2	3129.873	4.826	0.009
	エラー	292	648.500		
卵サイズ	処理区	2	4.182×10^{-5}	0.447	0.640
	メスの体重	1	7.896×10^{-5}	0.843	0.359
	大顎サイズ	1	2.740×10^{-5}	0.293	0.589
	求愛率	1	8.333×10^{-5}	0.890	0.346
	エラー	294	9.364×10^{-5}		
寿命	処理区	2	5.151	0.143	0.867
	メスの体重	1	15.643	0.435	0.510
	大顎サイズ	1	0.072	0.002	0.964
	求愛率	1	2.603	0.072	0.788
	処理区 ×大顎サイズ	2	234.040	6.513	0.002
	エラー	292	35.937		

有意でない交互作用項はモデルから削除しています。

表 2 メス単独処理区、オス-メス処理区、メス-メス処理区でのメスの産子数の分散分析

処理区	要因	自由度	平均平方	*F*値	*P*値	偏相関係数（± SE）
メス単独処理区	メスの体重	1	9745.282	16.973	< 0.0001	0.386 ± 0.094
	大顎サイズ	1	15.242	0.027	0.8709	
	求愛率	1	437.606	0.762	0.3848	
	エラー	96	574.163			
オス-メス処理区	メスの体重	1	13250.973	26.759	< 0.0001	0.454 ± 0.088
	大顎サイズ	1	8530.205	17.226	< 0.0001	-0.354 ± 0.085
	求愛率	1	0.803	0.002	0.968	
	エラー	96	495.198			
メス-メス処理区	メスの体重	1	30126.611	35.161	< 0.0001	0.512 ± 0.087
	大顎サイズ	1	64.932	0.076	0.784	
	求愛率	1	1942.635	2.267	0.135	
	エラー	96	856.828			

有意でない交互作用項はモデルから削除しています。

表 3 メス単独処理区、オス-メス処理区、メス-メス処理区でのメスの寿命の分散分析

処理区	要因	自由度	平均平方	*F*値	*P*値	偏相関係数（± SE）
メス単独処理区	メスの体重	1	19.951	0.671	0.415	
	大顎サイズ	1	18.774	0.631	0.429	
	求愛率	1	2.192	0.074	0.787	
	エラー	96	29.754			
オス-メス処理区	メスの体重	1	5.747	0.219	0.641	
	大顎サイズ	1	294.592	11.233	0.001	-0.325 ± 0.097
	求愛率	1	0.030	0.001	0.973	
	エラー	96	26.226			
メス-メス処理区	メスの体重	1	0.035	0.001	0.980	
	大顎サイズ	1	147.008	2.763	0.100	
	求愛率	1	0.980	0.018	0.892	
	エラー	96	53.217			

有意でない交互作用項はモデルから削除しています。

表 4 累乗関数による各形質における α 値

形質	α ± SE	*t* 値	*P* 値	95%信頼区間
大顎サイズ	2.76 ± 0.12	22.55	< 0.001	2.52 – 3.00
交尾受容時間	-0.77 ± 1.60	-0.48	0.631	-3.97 – 2.42
求愛率	0.33 ± 0.63	0.49	0.628	-1.05 – 1.73
精巣	1.06 ± 0.21	5.17	< 0.001	0.65 – 1.48
精子数	0.38 ± 0.84	0.46	0.650	-1.30 – 2.07
受精成功数	-0.18 ± 0.88	-0.21	0.835	-1.95 – 1.58
歩行活動量	-2.79 ± 1.21	-2.30	0.023	-5.19 – -0.38
寿命	0.62 ± 0.41	1.50	0.138	-0.20 – 1.44
発育期間	-0.37 ± 0.14	-2.59	0.010	-0.65 – -0.09

図 1

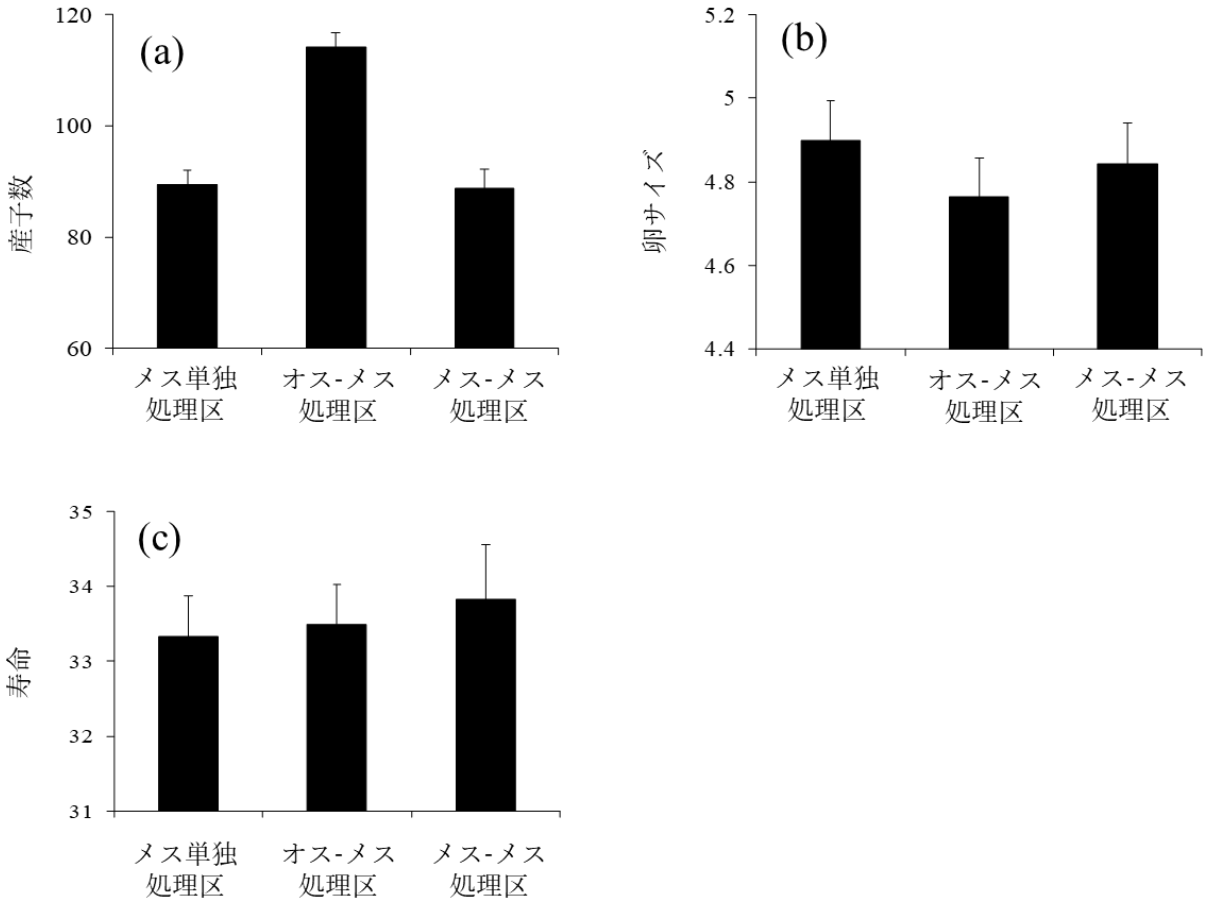


図 1 メス単独処理区、オス-メス処理区、メス-メス処理区のメスにおける産子数(a)、卵サイズ(b, $mm^3 \times 10^{-2}$)、寿命(c, 週)の平均値と標準誤差。卵サイズはメス 1 個体あたり 5 個の卵の平均値を使用。異なるアルファベットはホルム＝ボンフェローニ法(Rice 1989)による Student の t 検定で $P < 0.05$ で有意差があることを示します。

図 2

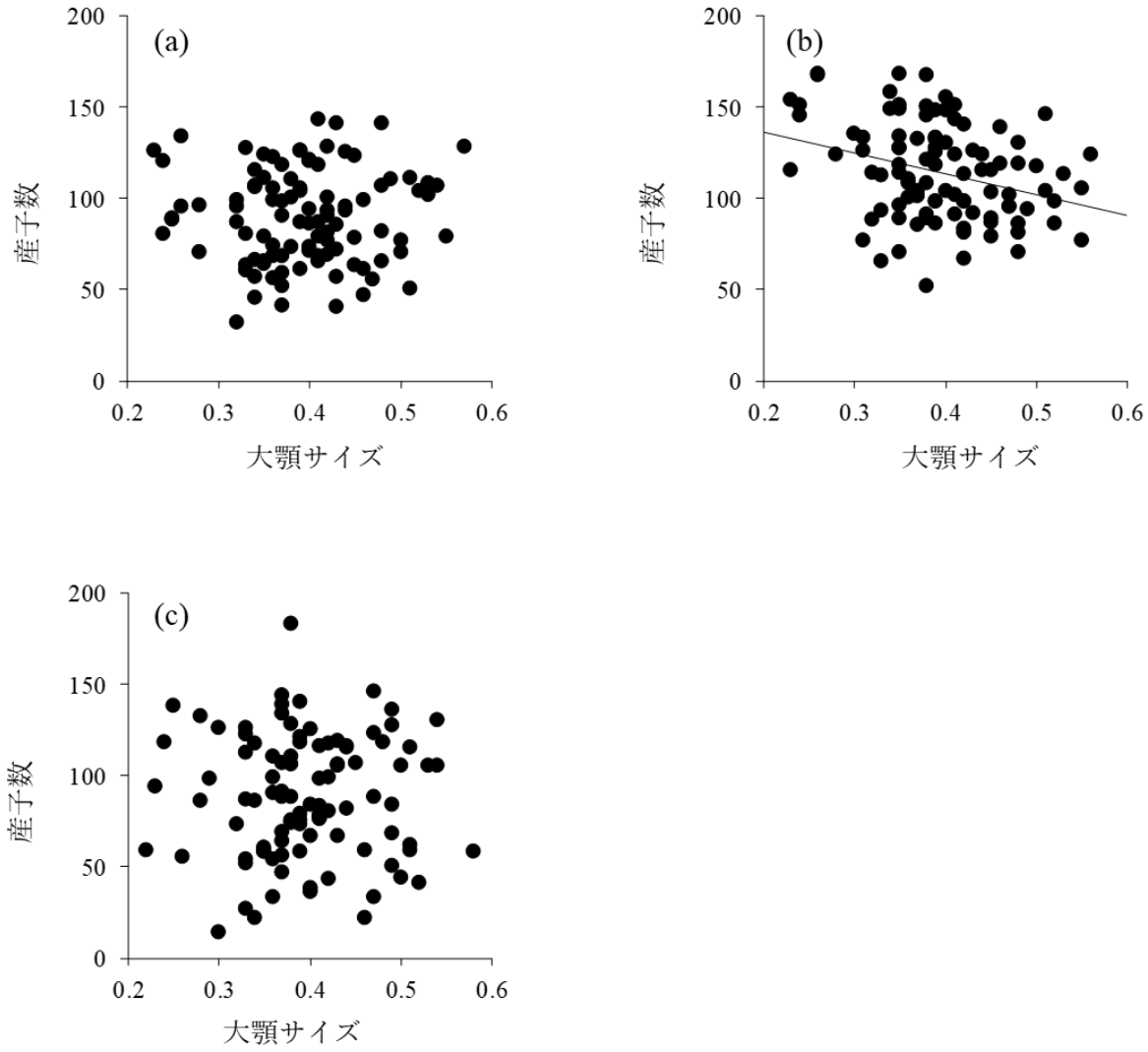


図 2 メス単独処理区(a)、オス-メス処理区(b)、メス-メス処理区(c)における産子数とオスの大顎サイズ(mm)の関係

図 3

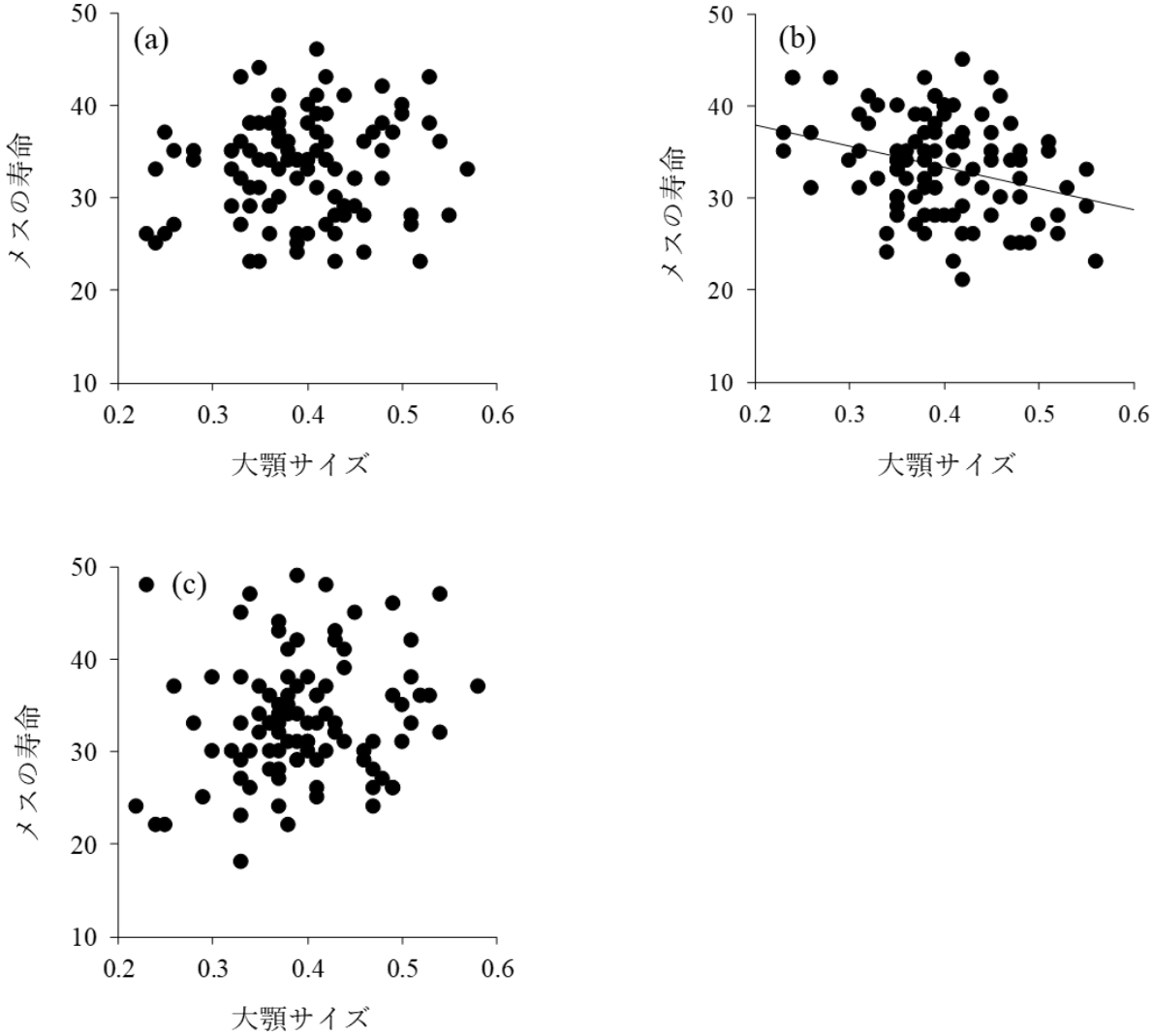
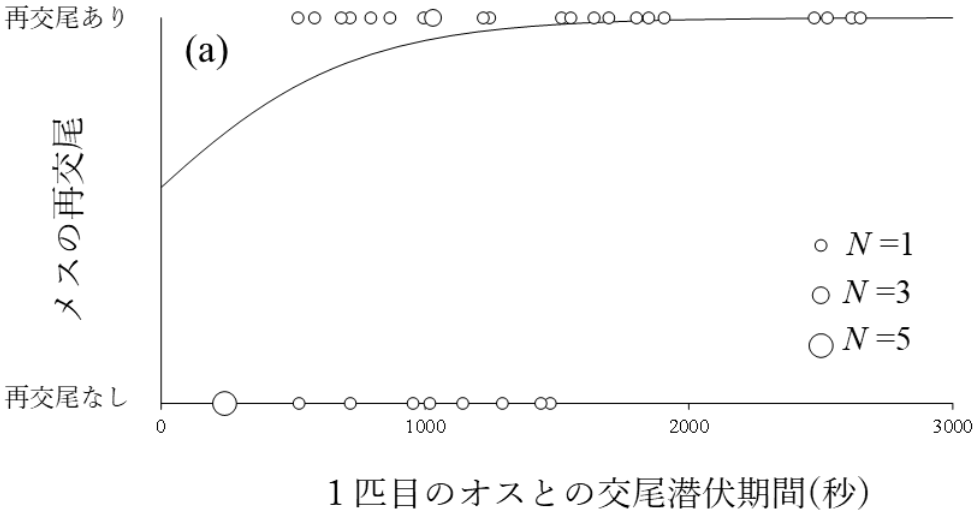


図 3 メス単独処理区(a)、オス-メス処理区(b)、メス-メス処理区(c)におけるメスの寿命(週)とオスの大顎サイズ(mm)の関係

図 4



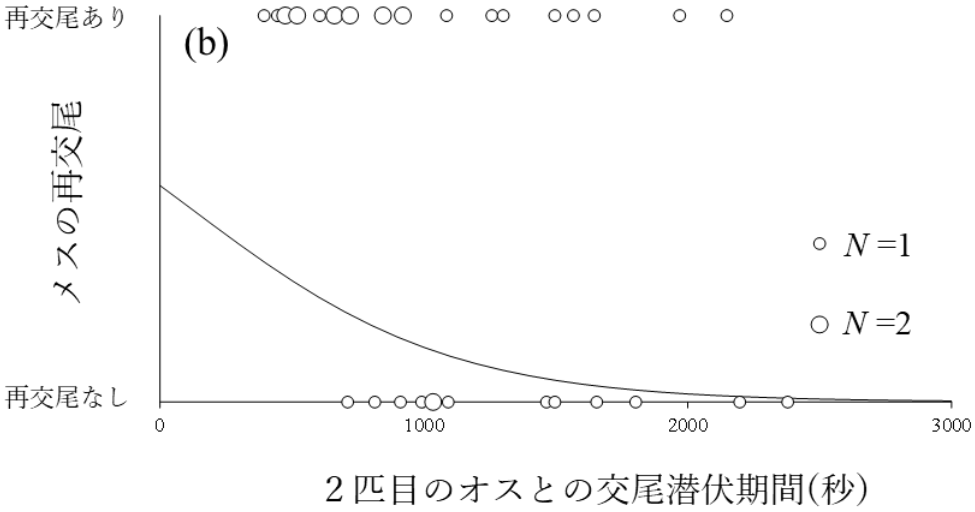


図 4　第 1 オスの交尾受容時間とメスの再交尾率の関係(a)、および第 2 オスの交尾受容時間とメスの再交尾率の関係(b)。36 匹のメスのうち 23 匹が再交尾しました。交尾受容時間が長いほど魅力度が低くなります。各○は個々の形質値を表します。円の大きさはオスのサンプル数を表します。曲線は一般化線形モデルから推定しました（詳細は本文参照)。

図 5

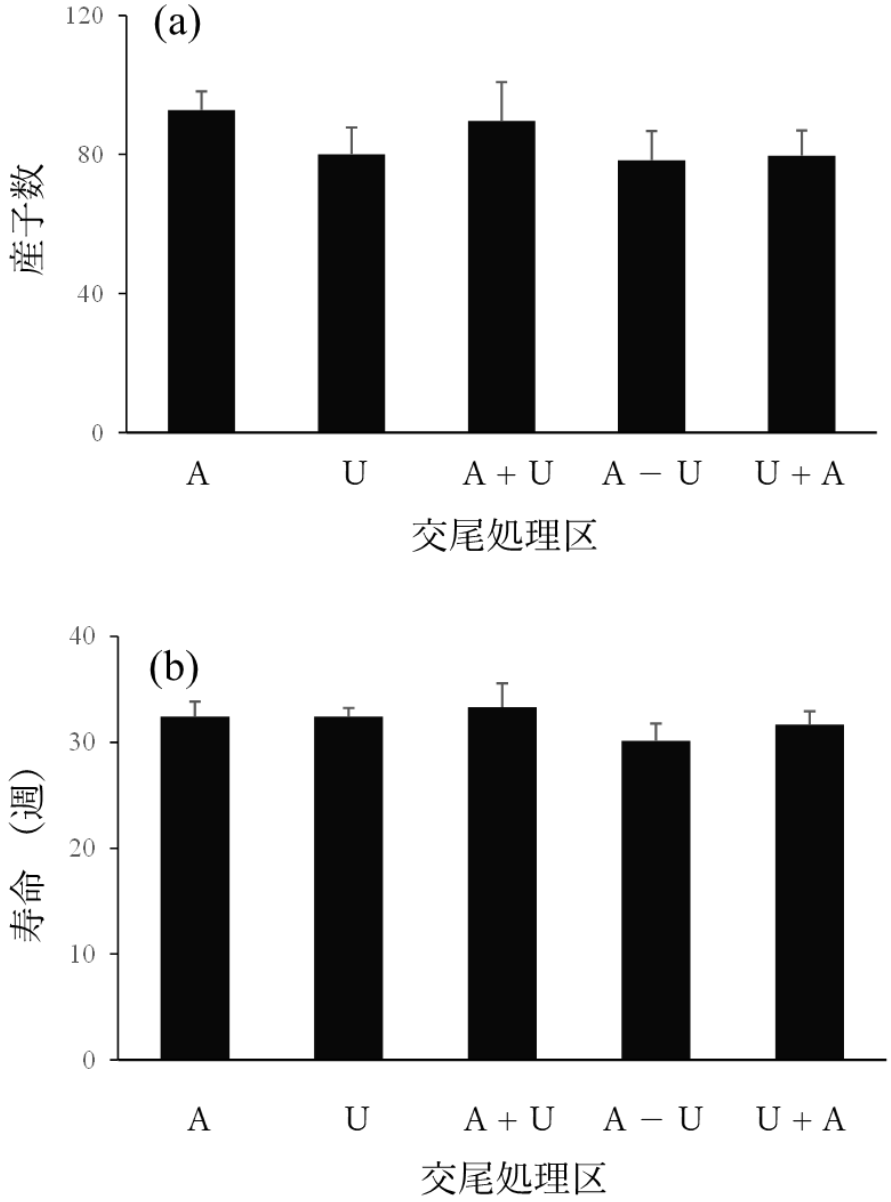


図 5　魅力度の高いオスと交尾したメス（A, N = 25）、魅力度の低いオスと交尾したメス（U, N = 25）、魅力度の高いオスと最初に交尾し、魅力度の低いオスと再交尾したメス（A + U, N = 12）、魅力度の高いオスと最初に交尾し、魅力度の低いオスとの交尾を拒否したメス（A − U, N = 13）、および魅力度の低いオスと最初に交尾し魅力度の高いオスと再交尾したメス（U + A, N = 25）における(a)産子数と(b)寿命の平均値と標準誤差。なお、魅力度の低いオスと最初に交尾したメスで魅力度の高いオスとの交尾を拒否した個体はいませんでした。

図 6

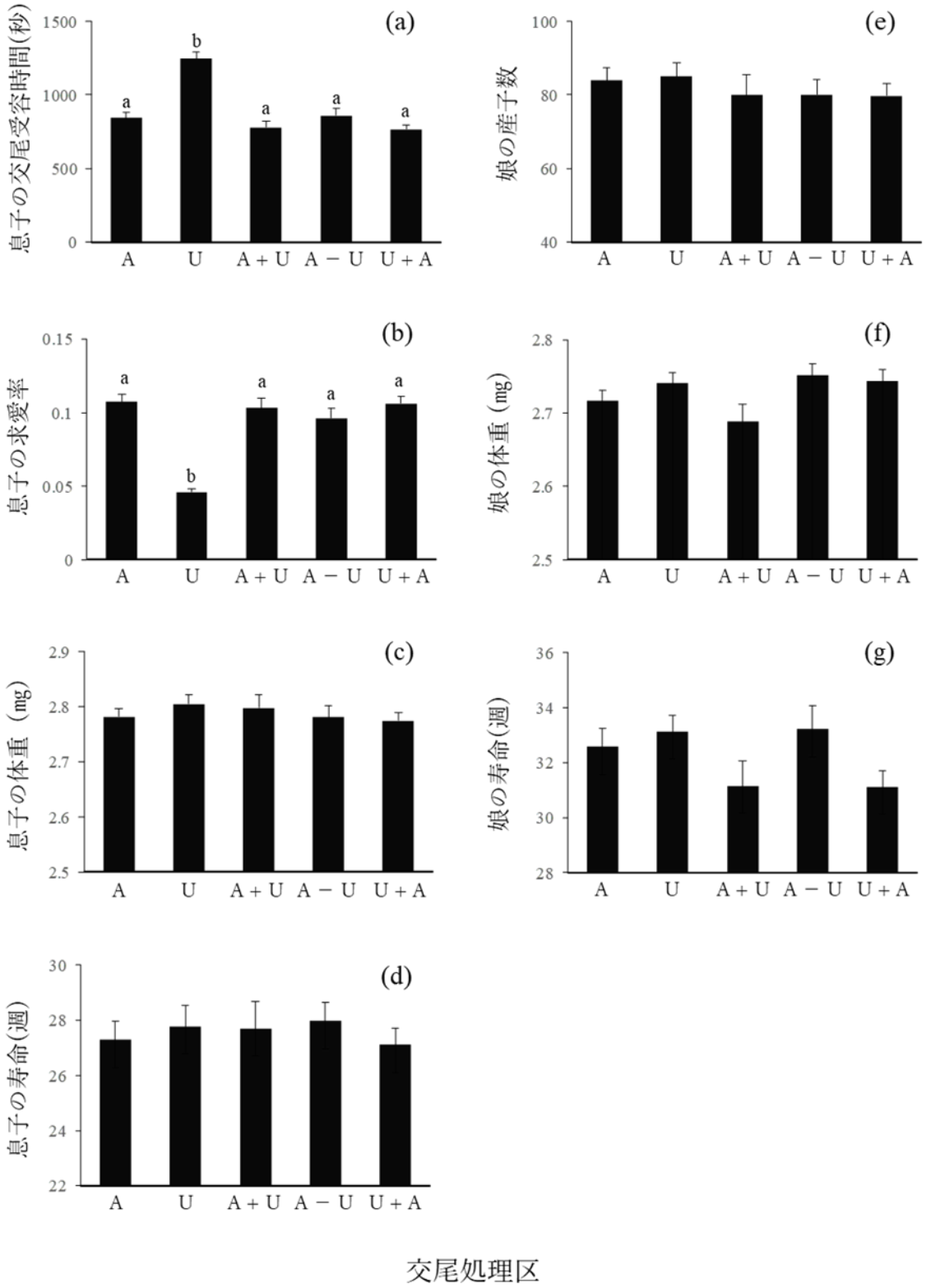

(a)
息子の交尾受容時間(秒)
1500
1000
500
0
a
b
a
a
a
A
U
A＋U
A－U
U＋A
(b)
息子の求愛率
0.15
0.1
0.05
0
a
b
a
a
a
(c)
息子の体重（mg）
2.9
2.8
2.7
2.6
2.5
(d)
息子の寿命(週)
30
28
26
24
22
(e)
娘の産子数
100
80
60
40
(f)
娘の体重（mg）
2.8
2.7
2.6
2.5
(g)
娘の寿命(週)
36
34
32
30
28
交尾処理区

図 6　魅力度の高いオスと交尾したメス (A, N = 25)、魅力度の低いオスと交尾したメス (U, N = 25)、魅力度の高いオスと最初に交尾し、魅力度の低いオスと再交尾したメス（A + U, N = 12)、魅力度の高いオスと最初に交尾し、魅力度の低いオスとの交尾を拒否したメス (A − U, N = 13)、および魅力度の低いオスと最初に交尾し魅力度の高いオスと再交尾したメス（U + A, N = 25）における(a)息子の交尾受容時間、(b)息子の求愛率、(c)息子の体重、(d)息子の寿命、(e)娘の産子数、(f)娘の体重および(g)娘の寿命の平均値と標準誤差。図中の異なるアルファベットはホルム＝ボンフェローニ法(Rice 1989)による Student の t 検定で $P < 0.05$ で有意差があることを示します。なお、魅力度の低いオスと最初に交尾したメスで魅力度の高いオスとの交尾を拒否した個体はいませんでした。また、交尾受容時間の増加は魅力度が低下したことを意味します。

図 7

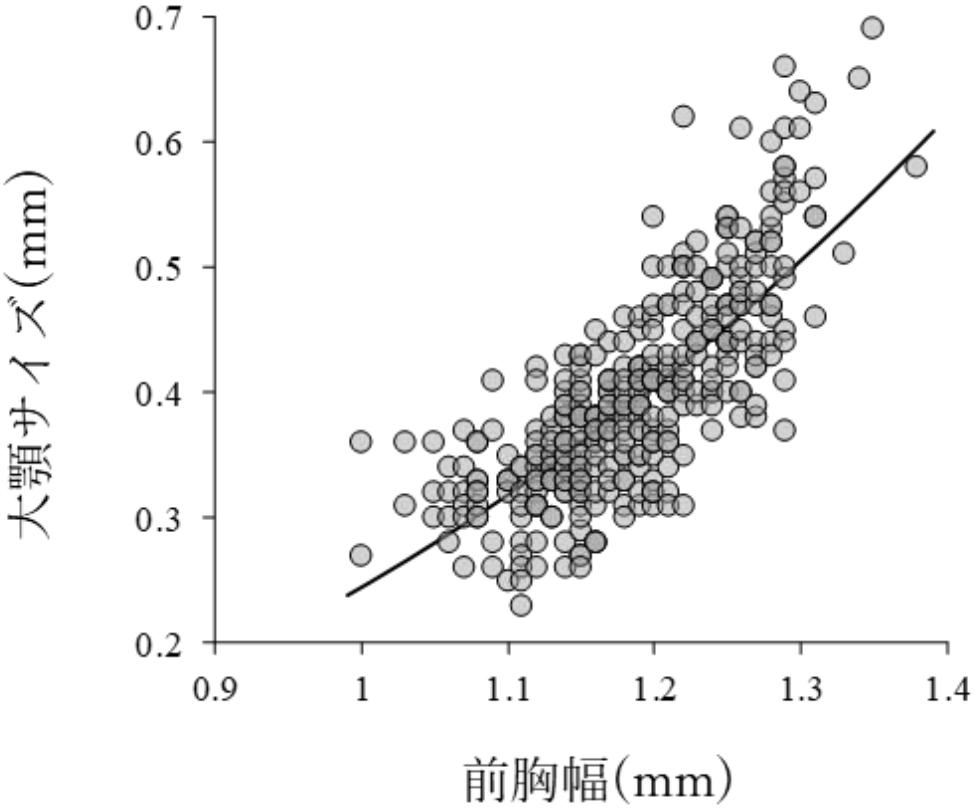


図 7　オオツノコクヌストモドキのオスにおける前胸幅と大顎サイズの関係。図中の曲線は推定された累乗関数です（詳細は表 4 参照)。

図８

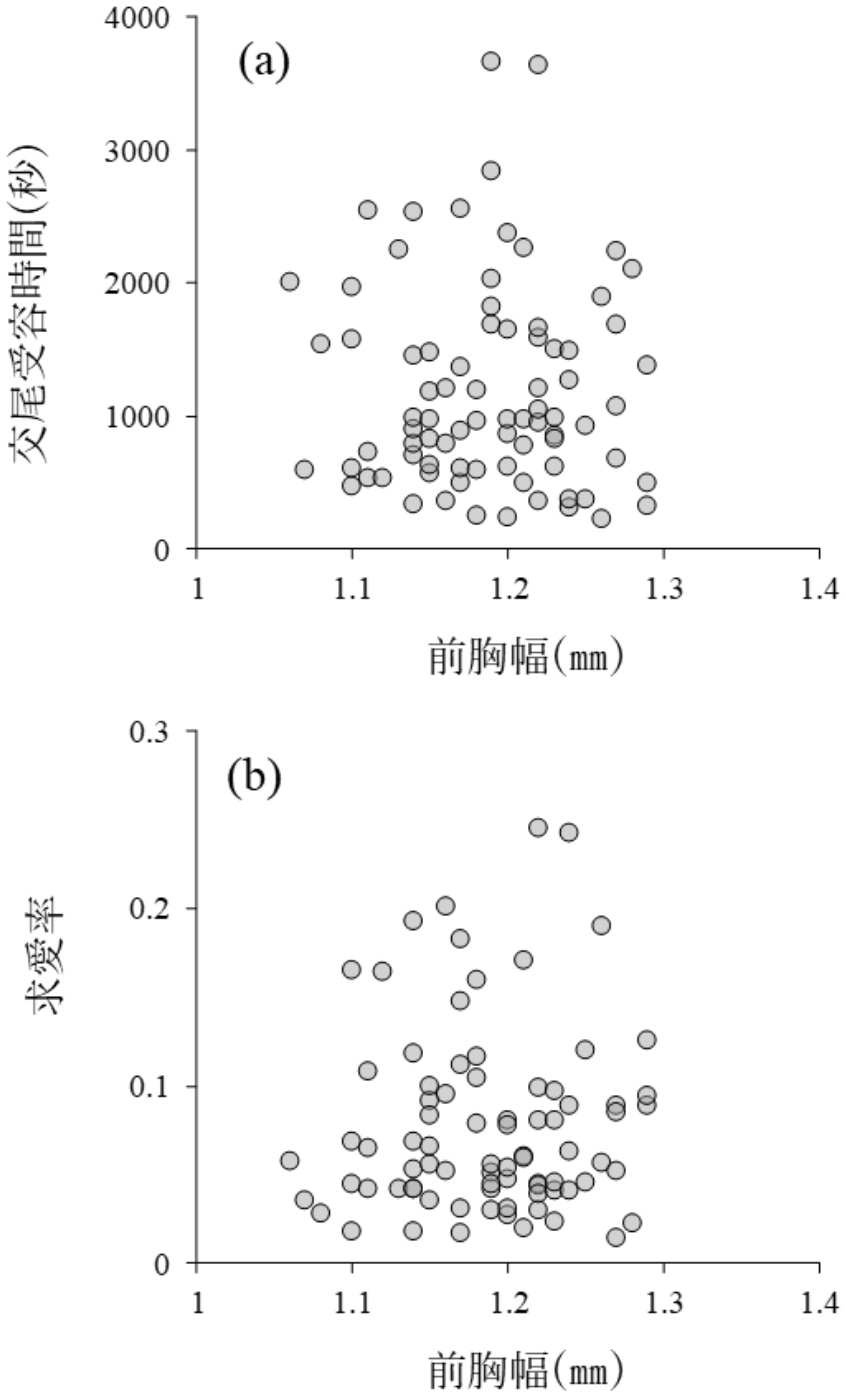


図８　オオツノコクヌストモドキのオスにおける前胸幅と(a)交尾受容時間および（b）求愛率との関係。

図 9

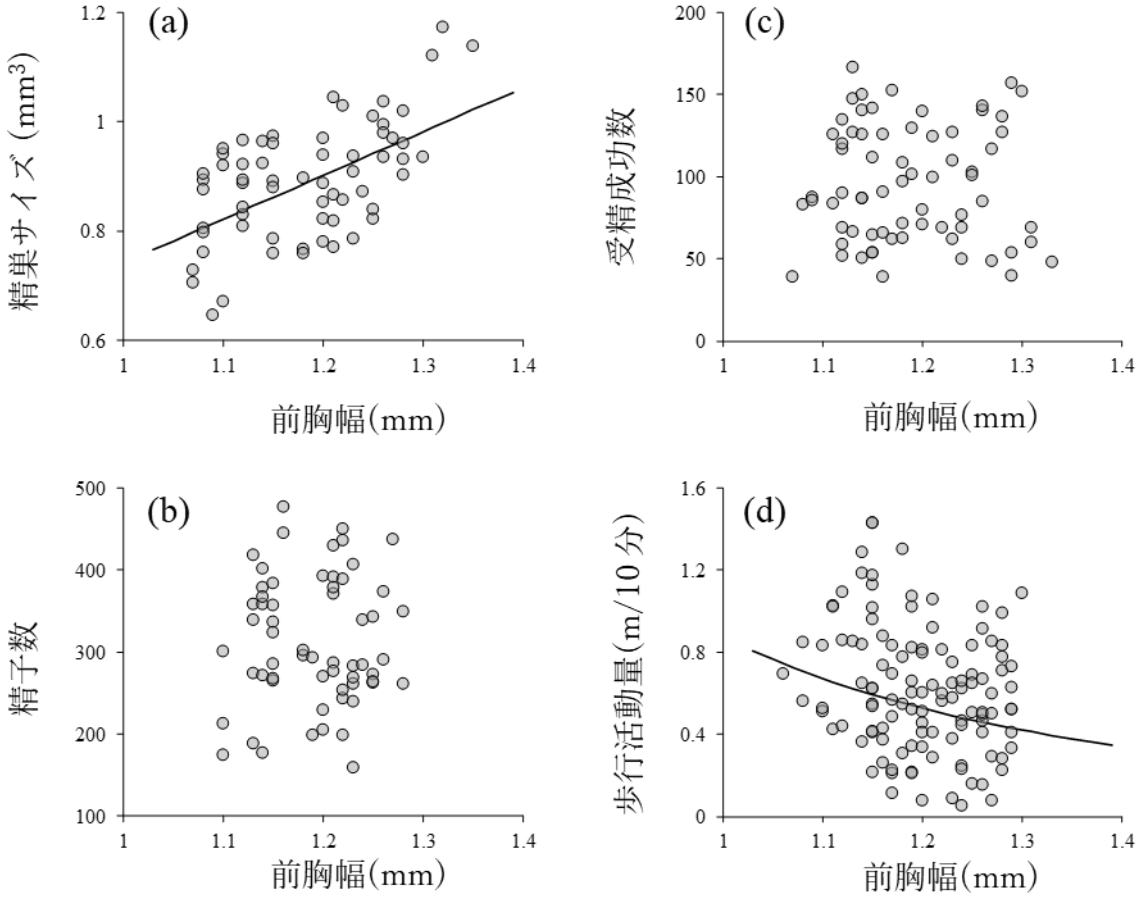


図 9　オオツノコクヌストモドキのオスにおける前胸幅と(a)精巣サイズ，(b)精子数、(c)受精成功数および(d)歩行活動量との関係。図中の曲線は推定された累乗関数です（詳細は表 4 参照)。

図 10

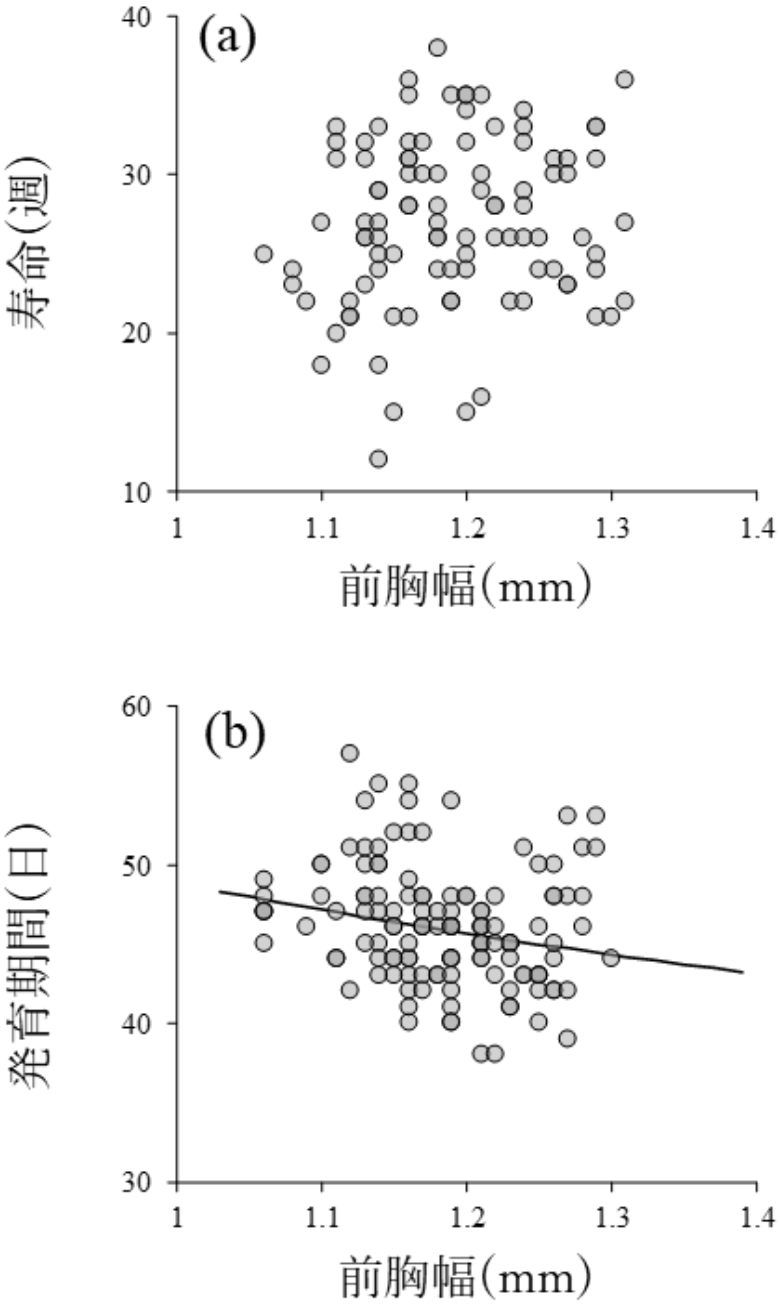


図10　オオツノコクヌストモドキのオスの前胸幅と（a）寿命および(b)発育期間との関係。発育期間では、繰り返しの間で有意な違いが見られなかったため、繰り返しのデータは 1 つに統合しました。図中の曲線は推定された累乗関数です（詳細は表 4 参照)。