

動物の母親はどのような割合で雄と雌を産むのが適応上有利かという性比調節の進化の問題は、進化のゲーム理論の適用と共に発展してきた進化生態学上の中心的な課題の一つである。特に、寄生蜂では未受精卵は雄になり受精卵は雌になるため、母蜂は条件に応じて雄雌の産み分けが可能であることから、この性比調節の進化ゲームを検証する際に、最も適した研究対象として扱われてきた。Hamilton (1967)は局所的な配偶集団で雄同士が雌をめぐって競争し合う状況下では、母親にとっては息子間の競争を減らす方が有利であるため雌に偏った性比で産むという、局所的配偶競争 (Local Mate Competition; LMC) による雌偏向性比の理論を提唱した。

学位申請者が研究材料としたヒメコバチ科の *Melittobia australica* は、亜社会性の狩りバチやハナバチの前蛹や蛹に寄生する多寄生蜂であるが、極端に雌に性比を偏らせることで知られている。本属には極端な性的二型があり、雄は体色が薄く複眼を欠き、矮小翅を持ち分散せず、交尾は同じ宿主上で羽化した雄雌同士で行われる。よって、LMC 理論がこの偏った雌性比に適用されてしかるべき状況である。しかし、本種はその理論の予測を大きく外れて極端に雌に偏った性比となっており、LMC 理論が考慮していないどんな要因が関係しているのかは、未解決の問題である。申請者は、雄間の闘争がその極端な偏向性比をもたらす要因になっている可能性に注目して、実験およびモデル解析による予測を発展させた。

学位論文全体は 6 章からなり、まず 1 章で性比調節の進化理論の背景と、研究対象としてのこの寄生蜂の特性を述べている。そして、第 2 章では 1 匹の宿主に同時に寄生する母蜂数 (n) を変えて、その結果生じる子世代の性比 (雄の割合, r) を調べたところ、LMC 理論は $r = (n-1)/2n$ に従って母蜂数 n の増加にともなって性比は 0.5 (雄:雌=1:1) に近づくのが進化的に安定な戦略となるが、*M. australica* はほとんど性比 2~4%を維持していることが分かった。また、雄間の闘争では先に羽化している雄個体が有利であり、遅れて羽化する雄はほとんどが蛹の時期か羽化直後に殺されることが明らかとなった。

この 2 章の結果をもとに、3 章では 2 匹の母蜂が順に同一の宿主にやってきて寄生するとき、先手と後手の違いが生じることに注目して、2 人ゲームで性比調節の進化モデルを解析した。これには、雄間で闘争が見られない寄生蜂を対象に作られた Suzuki and Iwasa (1980) の LMC モデルを基礎に、そこに雄間闘争の効果を導入してモデルを変形した。そのとき、後手が先手の性比の情報を知っている場合の Stackelberg 解と、後手がその情報を知らない Nash 解との、双方の平衡解について解析した。その結果、雄間闘争を考慮しない従来 LMC モデルよりも Stackelberg 解の方がより雌に偏った性比を予測したので、それをもとに、本

種の性比調節に関する情報利用について考察している。行動生態学分野で、動物の実例で Nash 解と Stackelberg 解を解き比べた研究は非常に稀で、その点ではたいへん貴重である。

3 章のモデルの予測に従い、4 章では、先手の母蜂と後手の母蜂とで産む性比がどのくらい異なるのかを、マイクロサテライト DNA マーカーを開発して、親子判定をしながら測定している。その結果、先手の母蜂に対して後手の母蜂は少し雄の性比を上げて産んでおり、Stackelberg 解の予測するパターンとは異なるものであった。結局、この *M. australica* の性比調節パターンは、2 人ゲームから予測されるどちらの解も当てはまらないことが明らかとなった。また、母蜂の先手・後手に関係なく、子世代は非常に長期にわたって羽化し続け、同じ母親が産する息子どうしても変わりなく激しい雄間闘争を示すという、今まで *Melittobia* 属の先行研究では全く知られていなかった事実が明らかとなった。

そこで 5 章では、3 章のような 2 人ゲームではなく、4 章の結果を取り入れて、長い羽化期の中で、先に羽化する雄が遅れて羽化する雄を殺すことを基に、母蜂はどのようなスケジュールで息子を産むべきか、という性比調節のスケジュールの最適化をダイナミック・プログラミングでモデル化している。その結果、現実の *M. australica* の性比スケジュールにかなり近づき、極端に雌に偏る性比調節スケジュールの予測を得ている。長期の羽化期間をもつ動物で、性比調節をスケジュールの最適化として解いた進化ゲームの解析としては初めてのものである。

6 章は総合考察で、従来は、母蜂が産下後の死亡率がどちらかの性に強くかかっても、どの個体にも等しくかかるならば、その死亡効果は性比調節の進化に影響しないと予測されていたが、羽化期の中で先と後とで雄間の死亡率に非対称性が見られる場合は、それが大きく最適性比に影響することを主張している。

以上、本研究は、従来の LMC 理論では予測できない性比調節パターンを示す *M. australica* を対象に、実験とモデル解析を連携させて、その性比調節の最適化に関わる要因をあまねく解析したもので、非常にレベルの高い研究となって結実している。よって、本審査委員会は博士（学術）の学位を授与するにふさわしいものと認定する。