

Journal of Ethology (2026) 44: 189-206.

Double-income anisogamy offsets the twofold cost of sex by resource defense

資源防衛によって性の 2 倍のコストを相殺する二重収入アニソガミー

安井 行雄 (昆虫学者、進化生物学者、「数理屋でない理論家」: 香川大学農学部)

要旨

「性の 2 倍のコスト」は進化生物学における最大の謎の一つである。異型配偶子生殖 anisogamy (卵と精子の間の受精) では、母親が生産する子供の半数は雄であるため、産雌性単為生殖 thelytoky (雌だけを生産する) と繁殖速度の点で競争するためには、娘の数 $\times$ 幼生生存確率が 2 倍にならないといけない。性の遺伝的利益 (例えば赤の女王) は急速に増加するセリトキーを抑制するには遅すぎる。ここで私は「二重収入アニソガミー」仮説を提唱する。雄による資源防衛は昆虫からヒトにわたる広範な分類群で観察される。多くの雌を誘引するため、雄は子供の発育に必要な資源を含むパッチを防衛する。雄は交尾を受け入れる雌にだけ資源へのアクセスを許すので、セリトキー雌は排除される。したがって、セリトキー雌は「独身のコスト」を負っている。アニソガミー雌は自己獲得資源

(シングルインカム状態)だけでセリトキー雌と同等の産卵数(ただしその半数は雄である)と生存率を達成している。もしアニソガミー雌が雄からの資源(ダブルインカム)を卵数の増加ではなく既存の子供の生存率向上に使うなら、生き残る娘数(適応度)は二倍となり、遺伝的利益を考慮しなくても2倍のコストを相殺できる。シミュレーションはモデルの予測を確認した。

キーワード 雄を作るコスト、異型配偶子生殖、産雌性単為生殖、限定された資源、性の進化

緒言

雄を作る二倍のコストが最大の問題である

真核生物において、配偶子による有性生殖は標準的な生殖様式である (Fisher 1930; Muller 1932; Williams 1975; Hamilton 1980; Kondrashov 1988; Hamilton et al. 1990; Morran et al. 2011; Yasui and Hasegawa 2022)。ほとんどの多細胞生物は異型配偶子生殖 anisogamy であり、雌は大きな卵を産み、雄は小さな精子を生産する (Williams 1975; Maynard-Smith 1978)。この方式では、両親間で子孫への遺伝的投資は等しいが、資源投資は異なる (Parker et al. 1972; Williams 1975; Maynard-Smith 1978, 1982)。親が雌と同数の雄を産む場合 (性比 1:1 ; Fisher 1930)、雄は

卵を産まず個体群の増加に寄与しないため、アニソガミー個体群の成長率は無性生殖の競合相手（雌のみを産む産雌性単性生殖セリトキーthelytoky）の半分となる。このアニソガミーにおける潜在生殖能力の減少は、「雄を作るコスト」と呼ばれ（Maynard-Smith 1978; Lessells et al. 2009; Lehtonen et al. 2012; Kobayashi and Hasegawa 2016）、一般に「性の2倍のコスト」として知られている（Williams 1975; Maynard-Smith 1978; Lessells et al. 2009; Otto 2009; Lehtonen et al. 2012; Yasui and Hasegawa 2022）。

この2倍の物質的コスト（毎世代、生殖物質の半分が雄の生産に浪費される）に対抗するため、研究者たちは、フィッシャー・マラー効果（Fisher 1930; Muller 1932）、赤の女王仮説（Hamilton 1980; Hamilton et al. 1990; Morran et al. 2011）、マラーのラチェット（Muller 1932）、コンドラショフ効果（Kondrashov 1988）といった、アニソガミーの遺伝的利益（後の世代に戻ってくるような）を追求してきた。しかし、減数分裂を省略（すなわちアポミクシス）してクローン卵を産む産雌性単為生殖セリトキー突然変異体がアニソガミー集団内に出現した場合、その変異体は、祖先型のアニソガミー集団の平均値と同等の遺伝的荷重とヘテロ接合度を有しているため、有害遺伝子の蓄積や新たな病原体の大発生による不利益を直ちに被るということは考えにくい。したがって、セリトキー突然変異体の第一世代において、有性生殖を失うことによる遺伝的コストは増加しないが、

雄の生産をしなくなることで、その人口統計学的有利は即座に 2 倍になる。その結果、セリトキーの遺伝子型は 10 世代で $2^{10} = 1024$ 倍に増加する可能性がある。この巨大な差を上回るには、複数世代にまたがる遺伝的利益は弱すぎ、また遅すぎる (Yasui 1998)。これは、他のプロセスに比べて比較的速いと考えられている赤の女王仮説においてさえも同様である。したがって、アニソガミーの利点は遺伝的ではなく、個体群動態においてセリトキーの増加に対抗するのに十分なほどの物質的なものでなければならない。その利点は、セリトキー突然変異体が出現した際（数世代後ではなく）、その個体において即座に失われるようなものでなければならないのだ。

資源の枯渇は二倍のコストを取り除くことはできない

まず、有限な資源が及ぼす影響について考えてみよう。個体群が環境収容力に達すると、多くの子孫を産むことは、単に資源の枯渇による死亡率を高めるだけである（定常個体群では平均適応度は 1 となる。なぜなら、子孫を n 倍産むことは、死亡数を n 倍に増やすことになるからである）。これまでの個体群動態モデル (Doncaster et al. 2000; Lively 2011) は、飽和状態の個体群において、雄の 2 倍のコストが軽減される可能性を示唆している。競争を個体群全体レベルで扱う

場合、単一の個体群内のすべての幼体は、発育のための資源を共有する。図 1 は、個体群構造がない場合の例を示している。3 種類の成体—20 匹のアニソガミー雌、20 匹の雄、および 20 匹のセリトキー雌—が、合計 60 単位の資源を含む単一の飽和個体群を占有しており、これは 60 匹の成体を収容できる環境収容力に相当する。有性生殖を行う雌は娘 2 匹と息子 2 匹を産むのに対し、無性生殖を行う雌は娘 4 匹を産む。したがって、2 倍のコストが織り込まれている。資源は 160 匹の幼体間で均等に分配されるため、生存率 ($60/160=37.5\%$) はアニソガミーとセリトキーで同じである。スクランブル競争の後、15 匹の有性雌、15 匹の雄、および 30 匹の無性雌が生き残った。雄は適応度としてカウントされない。アニソガミー雌は世代間で 20 匹から 15 匹に減少したが、セリトキー雌は 20 匹から 30 匹に増加した。一定サイズの個体群であっても、セリトキーは内部的にアニソガミーに取って代わることができる。したがって、単に個体群が有限（資源が限られている）であると仮定するだけでは、無性生殖の優位性を抑制するには不十分である。この問題に対処するため、これまでのモデル (Doncaster et al. 2000; Lively 2011) では、種内競争が種間競争よりも強いと仮定し、古典的なロトカ・ヴォルテラ相互作用係数を採用してきた。その結果、セリトキーは、アニソガミーを競争的に排除する前にその収容力に達し、両種が共存できると予想された。しかし、この自己制限を実現する実際のメカニズムを特定することは容

易ではない。一部の著者（Doncaster et al. 2000; Lively 2011）は、アニソガミーを行う祖先から新たに生じたセリトキー突然変異体は、祖先種よりも資源ニッチが狭く、その結果、種内競争が激化すると推測した。しかし、セリトキー突然変異体のニッチが狭くても、その平均値はアニソガミーを行う祖先集団のそれに近いままとなることが多い。ニッチの分化が不十分なため、種間競争は種内競争と同程度となり、急速に増加するセリトキーが、アニソガミーに取って代わることを可能にする。

構造のない個体群、雄による資源防衛なし

A: アニソガミー 環境収容力=60個体 雌の産卵数はどちらも4
T: セリトキー

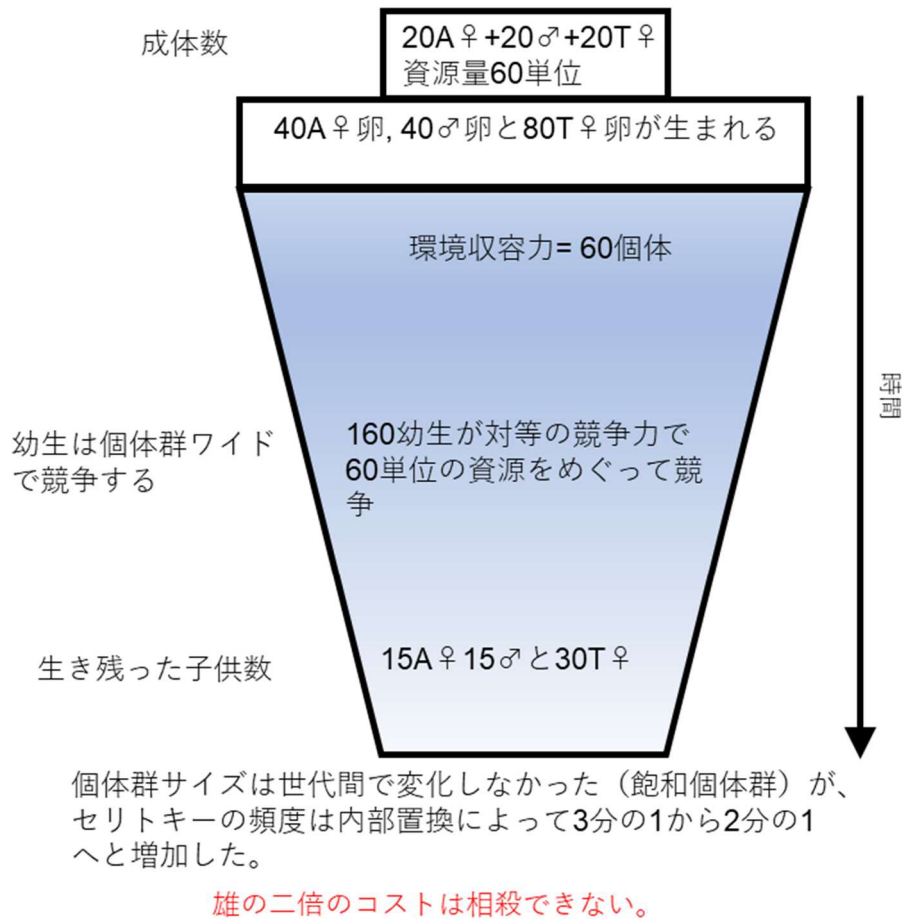


図1 集団構造や雄による資源の貢献がない場合、飽和状態の集団では、セリトキーがアニソガミーに取って代わる。資源競争は青く塗りつぶされた段階で生じる。色が濃いほど、競争は激しい。集団構造が存在しない場合、有性生殖と無性生殖の幼体は集団全体で競合する。飽和状態の集団であっても、より多くの娘を生み出すセリトキーのみが頻度を増し、内部置換を通じて集団を占有するよ

A: アニソガミー 環境収容力=60個体 雌の産卵数はどちらも4
T: セリトギー



し、そのような構造化された個体群であっても、雄が雌に貢献しない場合（シングルインカム状況）、母親の産卵数とパッチ資源が等しければ、有性生殖パッチと無性生殖パッチの間で幼生の生存率は等しくなり、子供の半数が雄になるアニソガミーは不利になる

集団構造は二倍のコストを取り除くことはできない

次に、二段階の競争シナリオにおいて、集団構造が同一タイプ内での競争を激化させる効果について考察する（図 2）。第 1 段階）：移動性の高い成虫が、幼生の発育に不可欠な資源をめぐって競争する。この競争は集団全体で起こる。成体雄（20 個体）は幼体用資源に関心を持たないため、20 匹のアニソガミー雌と 20 匹のセリトキー雌が、60 個の資源を 2 つのパッチに均等に分割する。第 2 段階）：移動能力の低い幼体は、各パッチ内で母親が確保した資源をめぐって競争する。母親の産卵数は同じ（4 個）であるため、幼体の密度（80 個体／30 資源）およびその結果としての生存率は、アニソガミーのパッチとセリトキーのパッチで等しくなる（ $30/80=37.5\%$ ）。しかし、アニソガミーの生存者の半数は雄であるため、アニソガミーの適応度はセリトキーの半分となる。セリトキーによる内部置換は依然として避けられない。したがって、空間構造や兄弟姉妹間の競争が

存在しても、アニソガミーの母とセリトキーの母が同量の資源を獲得する限り、アニソガミーはセリトキーを上回ることにはできない。すべての問題は、子供の半数が雄であることに起因する。間違いなく、雄に伴う二倍のコストは最大の問題である。

ダブルインカムアニソガミー仮説

2 倍の子孫を生み出すには 2 倍の資源が必要だ

1 対 1 の性比を維持し、セリトキーと同数の娘を生み出すためには、卵生産や幼生の生存率を高めることで、アニソガミーの子供の生存数を 2 倍にするという方法しか考えられない。しかし、追加の資源を獲得できなければ、産卵数の増加は必然的に死亡率の上昇を招くことになる—余剰な子孫は単に餓死してしまうからだ（図 3）。競争力が同等であれば、アニソガミーを行う雌は、セリトキーを行う雌の 2 倍以上の資源を獲得することはできない。したがって、雄による何らかの貢献が絶対に必要である。雄と雌が協力して、単独で子育てを行うセリトキー雌の場合と比べて 2 倍の食料資源を獲得し、2 倍の子供（同数の娘）を産むことができれば、2 倍のコストは相殺される（Trivers 1972; Maynard-Smith 1978; Lehtonen et al. 2012）。両親による育児は、雌単独による育児の 2 倍以上も子孫の生存率を高めることができる（Trivers 1972; Maynard-Smith 1978; Lehtonen et al.

2012)。しかし、ほとんどの動物種において、雄はそのような資源の提供や父性
 ケアを行わない。雄は、繁殖に関する努力（雄同士の争いや求愛行動など）を、
 ほぼ完全に、より多くの雌を獲得することに費やしている。

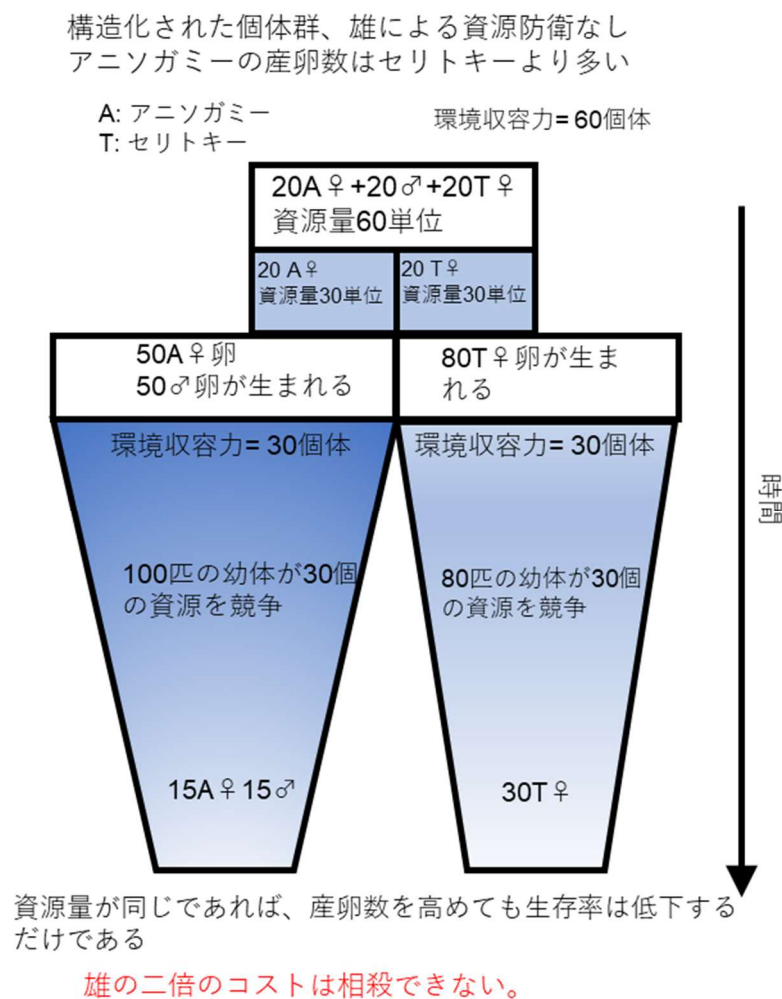


図3 資源が限られて

いる状況下での高い産卵数は意味がない。たとえ構造化された集団において、ア
 ニソガミー雌が利用可能な資源の増加なしに産卵数を増やしたとしても、それ
 は兄弟間の競争を激化させるだけであり、結果としてアニソガミーは不利な立

場に置かれることになる

雄による資源防衛は「ダブルインカム」をもたらす

たとえば雄が雌や子孫に直接資源を投資したり守ったりしなくても、交尾の機会を増やすためには雌を惹きつけなければならない (Andersson 1994; Davies et al. 2012)。その一つの方法が、雄による資源防衛である (Emlen and Oring 1977; Thornhill and Alcock 1983; Davies et al. 2012)。資源防衛は一般的に雄同士の競争という文脈で理解されているが、雄と雌の協力や対立という観点からも捉えることができる。例えば、アメリカウシガエルでは、雄が最適な産卵場所（水温が理想的で捕食者が少ない場所）を守り、そこに引き寄せられた雌の適応度を 2 倍に高めている (Howard 1978)。カワトンボ科 (Calopterygidae) のトンボ (Guillermo-Ferreira and Del-Claro 2011) では、雄は雌が必要とする資源である適切な産卵場所（水没した植物）を含む川沿いの縄張りを守る。雌が雄の縄張りに侵入すると、雄は雌に求愛する。もし雌が反応しなかったり、交尾せずに立ち去ろうとしたりすると、雄は攻撃的になり、物理的に雌の立ち去りを阻止したり、さらには攻撃したりすることもある。仮想的なセリトキー突然変異体の雌が縄張りに侵入した場合、無性生殖の雌は交尾を受け入れないため、この雄の攻撃はそれらに向け

られる可能性がある。その結果、交尾を受け入れるアニソガミー雌のみが、雄が確保した資源にアクセスできるようになる。雌が自ら獲得する資源と合わせることで、これらの雌は著しく多くの資源を確保できる（ダブルインカムの状況）。対照的に、単独で生きるセリトキー雌は、必要な資源を完全に自力で得なければならぬ。私は、この無性生殖に内在する、これまでほとんど見過ごされてきた不利な点を「独身であることのコスト」と呼ぶ。

アニソガミーにおいて、ダブルインカムは子孫の生存率を 2 倍にすることができる

しかし、雄が確保した資源を雌が一切無駄にすることなく 100%活用すると期待するのは非現実的である。この仮説を説明するために、基準値として 60%を用いる。 q を、雌が利用可能な雄が確保した資源の割合とする。 q が増加するにつれて、雌が確保した資源を用いて産まれた既存の幼生の生存率は非線形に上昇する。 $q > 0.6$ の場合、非線形ダブルインカム係数 C_{di} に起因して、生存率はシングルインカム状況の 2 倍以上となる（詳細は「モデル」のセクションおよび図 5 を参照）。言い換えれば、雌の資源 1 単位と雄の資源 0.6 単位を組み合わせることで、ダブルインカムが達成されることになる。

この仮定の根拠は以下の通りである。重要な点は、アニソガミー雌は、自らの獲得資源のみによって、すでにセリトキー雌 ($2n$ 匹の娘) と同数の子 (n 匹の娘 + n 匹の息子) を産み、それらに同等の生存率を提供しているということである。どちらのタイプの雌も、シングルインカムの場合と同じ経済力を持つ。したがって、雄から追加の資源が提供され、アニソガミーの雌がそれらすべてを既存の子孫の生存率向上に充てた場合、生存率は劇的に上昇するだろう。なぜなら、この場合、生存率 (収入) のみが増加し、産卵数 (支出) は増加しないからである。その結果、非線形で下向きに凹み、飽和する生存関数により、生存率は 2 倍以上になる可能性がある。ここでいう生存率の 2 倍増とは、過酷な野生環境における生存率が、収入が 2 倍になったことで 15% から 30% に上昇するシナリオを指すことに注意が必要だ (55% が 110% になるわけではない。生存率は 100% を超えることはできない)。一方、追加のリソースを新たな卵の生産に充てた場合、収入と支出はともに線形に増加する。これは、世帯の収入が増加しても、それに応じて子供の数が増えれば生活が楽になるわけではないという状況に類似している。その結果、たとえ $q=1$ であっても最大産卵数は 2 倍を超えることはなく、損失を考慮すれば、さらに低くなる可能性が高い。

「ダブルインカム・アニソガミー」仮説の定義

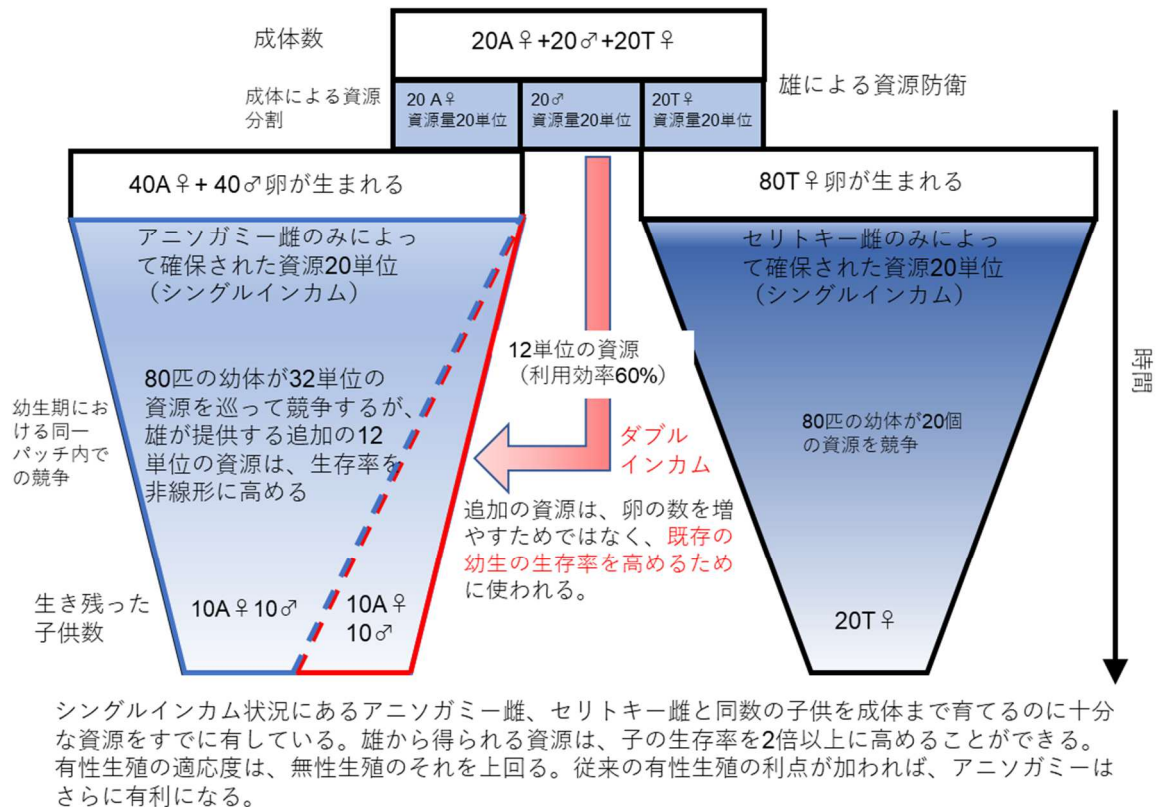
資源防衛という雄の交尾戦略は、交尾相手であるアニソガミーの雌に対する、明示的または暗黙的な資源提供につながる。雌は雄から得た資源を、主に（新たな卵の産卵のためではなく）自身の資源のみで産み出した既存の卵の生存率を高めるために利用する。その結果、この「ダブルインカム」の状況は、自身の資源のみに頼らざるを得ないセリトキーの雌（「シングルインカム」の状況）と比較して、幼体の生存率を2倍（あるいはそれ以上）に高めることができる。したがって、アニソガミーは、生存する娘の数によって測定される適応度においてセリトキーに勝り、それによって、雄の生産に伴う2倍のコストを相殺することができる。

ダブルインカムアニソガミーは、雄の2倍のコストを相殺する

図4は、この仮説の模式図を示している。合計60の資源が、20匹のアニソガミーの雌、20匹の雄、および20匹のセリトキーの雌の間で均等に分割される。移動能力の低い幼体は、パッチ内で、しばしば兄弟姉妹と競合する。合計で、20匹のアニソガミーの雌は20単位の資源を確保し、40個の雌の卵と40個の雄の卵を産む一方、20匹のセリトキーの雌は20単位の資源を確保し、80個の雌の卵を産む。その間、雄は20単位の資源を守り、アニソガミーの雌はその60%を自

身のストックに取り込む。雌は合計で $20+12$ 単位の資源を獲得し、これらを 40 匹の娘と 40 匹の息子に分配する。取り込まれた資源の割合に対する非線形な下向き凹型の生存関数（図 5）を仮定すると、追加の 12 単位の資源 ($q=0.6$) は、単一の収入である 20 単位 ($q=0$) と比較して、幼体の生存率を 2 倍にすることができる。その結果、20 匹の雌と 20 匹の雄の成長を支えることになる（図 4）。つまり、雄にかかる 2 倍のコストは相殺される。もし $q > 0.6$ であれば、この効果だけでアニソガミーはセリトキーを凌駕しうる。雄が何らかの遺伝的利益（赤の女王効果やマラーのラチェット）をもたらす場合、アニソガミーの方がより有利となる。

構造化された個体群、雄による資源防衛あり
A: アニソガミー T: セリトキー 環境収容力= 60個体



2倍のコストが相殺される

図4 雄による資源の防衛と兄弟間の競争が、この2倍のコストを相殺する。雄は、雌を引き寄せるために、幼体用の資源を含む領域を防衛する。雄は、交尾を受け入れた雌に資源の大部分（この場合は60%；図5の $q=0.6$ ）を利用させる。資源は個体群全体で成体間で分配され、各パッチ内では兄弟姉妹間で競争が生じる。アニソガミーの家族における資源利用可能性の有意な（1.6倍の）増加は、

兄弟姉妹間の競争を軽減する。この場合、たとえ遺伝的利益（例：赤の女王）が存在しなくても、この資源の増強により、有性子孫の生存率は 2 倍になる可能性がある。

モデルとシミュレーション

モデル：雄による資源防衛と兄弟間競争

個体群の設定と成体による資源の分配

世代 g の個体群において、 $F(g)$ 匹のアニソガミーの成体雌、 $M(g)$ 匹の成体雄（性比が 1:1 なので $F(g)=M(g)$ ）、および $T(g)$ 匹のセリトキーの成体雌が存在すると仮定する。雄は、雌が雄を引き寄せるために必要な資源を防衛する（すなわち、資源防衛型交尾戦略； Thornhill and Alcock 1983; Andersson 1994; Davies et al. 2012）。各世代において個体群が利用可能な資源量は K で表される。もし 1 個体が生涯に 1 単位の資源を消費する場合（すなわち、 $d_c=1$ 、後述）、 K は個体群の収容力に相当する（飽和密度は K 個体である）。成体個体間の競争力は同等であるため、資源は個体間で均等に分割される（表 1 を参照）。個体当たりの資源蓄積量 K_{pi} は以下の通りである：

$$K_{pi} = \frac{K}{F(g)+M(g)+T(g)} = \frac{K}{2F(g)+T(g)}. \quad (1)$$

アニソガミー雌(K_{Fp})、雄(K_{Mp})、およびセリトキー雌(K_{Tp})の個体群における総確保資源量は以下の通りである：

$$K_{Fp} = K_{pi} \cdot F_{(g)} = \frac{F_{(g)}K}{2F_{(g)}+T_{(g)}} \quad (2a)$$

$$K_{Mp} = K_{pi} \cdot M_{(g)} = \frac{M_{(g)}K}{2F_{(g)}+T_{(g)}} = \frac{F_{(g)}K}{2F_{(g)}+T_{(g)}} \quad (2b)$$

$$K_{Tp} = K_{pi} \cdot T_{(g)} = \frac{T_{(g)}K}{2F_{(g)}+T_{(g)}} \quad (2c)$$

シングルインカム状況（雄の貢献なし）と幼体間の競争

まず、雄(K_{Mp})が確保した資源が雌によって利用されないシングルインカム状況について考える。

アニソガミーを行う母個体が交尾後に n 匹の娘と n 匹の息子を産み、セリトキーを行う母個体が単為生殖により $2n$ 匹の娘を産む場合、新たに生まれたアニソガミーの雌幼体 F_j 、雄幼体 M_j 、およびセリトキーの雌幼体 T_j の数は以下の通りである：

$$F_j = F_{(g)}n \quad (3a)$$

$$M_j = F_j = F_{(g)}n \quad (3b)$$

$$T_j = 2T_{(g)}n. \quad (3c)$$

雄は成長率の計算に含まれないため、アニソガミー雌とセリトキー雌の比率は、出生時の性のコストを反映している。第 1 世代で $F_{(1)} = T_{(1)}$ であり、かつ 2 つの系統の幼体生存率が同じ場合、第 2 世代における成体個体数の差は

$$\frac{F_{(2)}}{T_{(2)}} = \frac{F_{(1)}n}{2T_{(1)}n} = \frac{1}{2^1} \quad (4)$$

g 世代後、個体数の差は $\frac{1}{2^g}$ となり、10 世代後には 1024 倍に蓄積する

$\left(\frac{F_{(11)}}{T_{(11)}} = \frac{1}{2^{10}} = \frac{1}{1024}\right)$ 。したがって、遅延した利益（遺伝的利益）ではこれを相殺で

きない。これは出生時の単純な計算例に過ぎない。幼体期の生存率の違いについ

ては、後で考慮する。

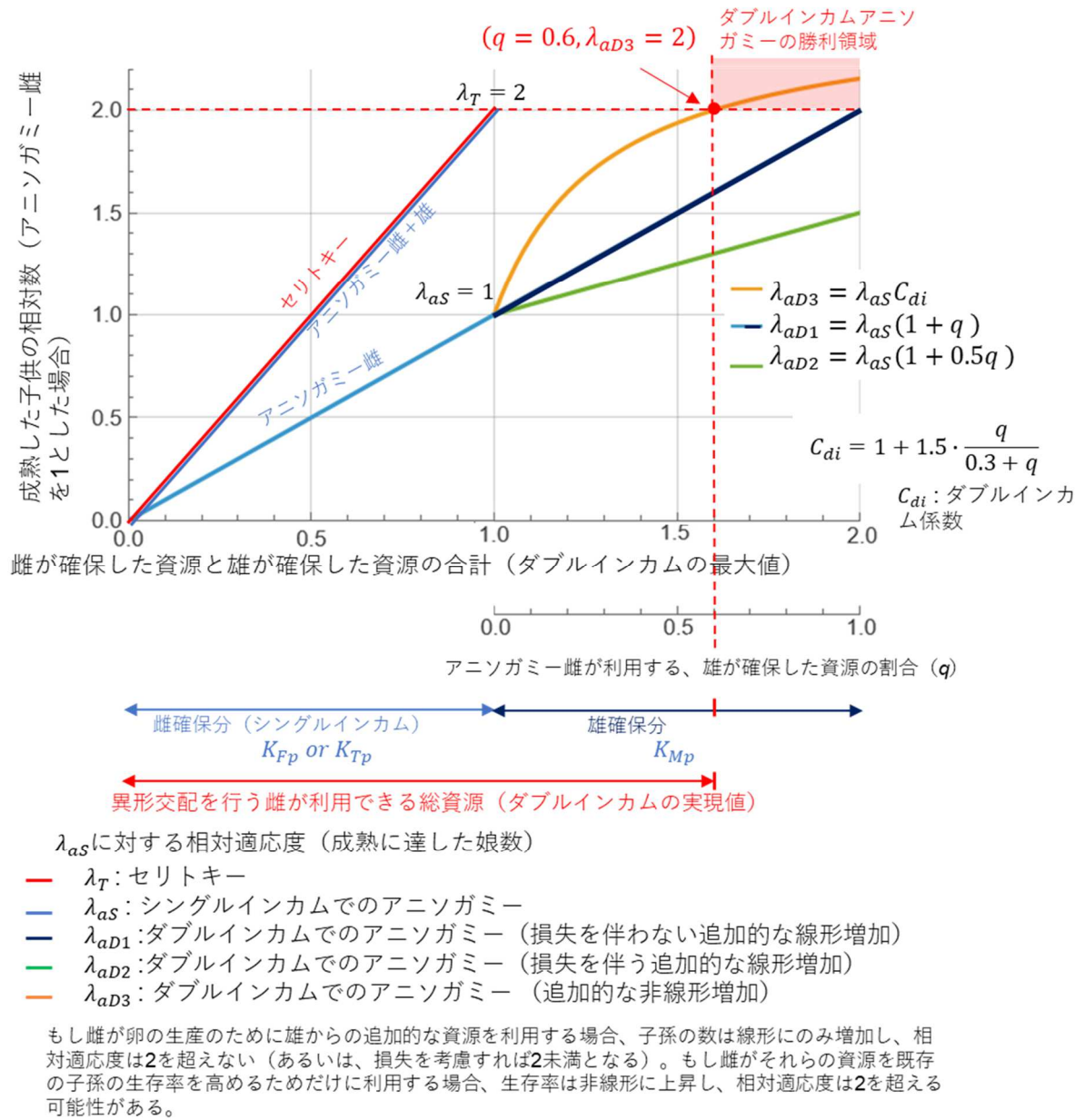


図5 雄による資源の提供は、子の生存率を非線形に高める。雄が確保した資源のうち雌が利用する割合 (q) と、アニソガミー適応度の増加 (C_{di} : 二重所得係数) との間の仮説的な関係。雌が雄から資源を受け取らない場合 ($q=0$)、生存率は単一所得の状況 (λ_{as}) と同じになる。もし雌が雄からの追加資源を既存の子の生存率を高めるためだけに使用する場合、その関係は下向きに凹み、飽和する

曲線（オレンジ色の線）に従うことになる。この場合、幼体の生存率は当初急速に上昇するが、その後、2 倍の値（ $C_{di} > 2, \lambda_{aD3} > 2 \lambda_{aS}$ ）を超える範囲で漸近的に限界値へと収束する。この曲線は標準的なミカエリス・メンテン関数に従う（ $C_{di} = 1 + 1.5 \cdot \frac{q}{0.3+q}$ ）。もし雌がそれらの資源を新たな卵の生産に用いる場合、その関係は線形となり（2 つの効率について図示：濃青線と緑線）、2 倍を超えることはない

表 1 パラメータのリストと定義

記号	定義
$F_{(g)}$	世代 g におけるアニソガミー成体雌の数
$M_{(g)}$	世代 g における成体雄の数
$T_{(g)}$	世代 g におけるセリトキー成体雌の数
n	アニソガミーの母が産む娘または息子の数（性比 1:1）。セリトキーの母は $2n$ 匹の娘を産む。
F_j	出生時のアニソガミー雌の幼体数
M_j	出生時の雄の幼体数
T_j	出生時のセリトキー雌の幼体数
K	1 世代あたりに外部から個体群に供給される資源の総量。 K は、個体群の構成にかかわらず、その上限を決定する。たとえ雄が確保した資源 $(1 - q)K_{am}$ の一部または全部が未使用のままだったとしても、雌が獲得した資源のみを用いて、両系統とも上限まで成長することができる。したがって、 K は、 $d_c = 1$ の場合の環境収容力を表す。
K_{pi}	成体 1 匹あたりに割り当てられる資源量
K_{Fp}	アニソガミー雌個体群全体で保有する資源量。雄からの資源提供がない場合（シングルインカム）は、これがアニソガミーの適応度の上限を決定する。

K_{Mp}	雄個体群が確保した資源の総量。ダブルインカム下では、このうち q の割合が、アニソガミーの雌（交尾相手）によって、ダブルインカム係数 C_{di} に従って既存の子孫の生存率を高めるために利用される。
K_{Tp}	シングルインカムのセリトキー雌個体群の総資源蓄積量
K_{ai}	アニソガミーの子供（両性とも）1 匹あたり利用できる資源量
K_{Ti}	セリトキーの子供 1 匹あたり利用できる資源量
d_c	個体が 1 つのライフサイクルを完了するために必要な資源。簡略化のため、本論文ではすべての個体を $d_c = 1$ とする。異なる d_c の値を設定することで、性的二型や、有性生殖と無性生殖の違いを表現することができる。
R_{sufS}	シングルインカム状況下における、アニソガミーの個体の資源要求量に対する資源充足率。発育過程におけるアニソガミーの個体（両性）の生存率として解釈され、上限は 1 である。
R_{sufT}	シングルインカム状況下における、セリトキーの個体の資源要求量に対する資源充足率。発育過程におけるセリトキーの個体の生存率として解釈され、上限は 1 である。
b	性による伝統的な遺伝的利点（例：赤の女王、コンドラショフ効果など）を、世代ごとの生存率の増加に換算したもの
q	雄が確保した資源のうち、雌が利用できる割合
C_{di}	二重所得係数：母親が既存の子孫の生存率を高めるために追加の雄の資源を利用する場合、 C_{di} は q を子孫の生存率 S_D の向上へと変換し、下向きに凹んだ非線形の飽和曲線を描く。
S_D	母親が既存の子孫の生存率を高めるために追加の雄の資源を利用する、ダブルインカム状況下における、アニソガミーの個体（両性）の発育中の生存率。上限は 1 とする。
λ_{aS}	シングルインカムの状況下において、雌が確保した資源を用いて卵の数と生存率を高める場合のアニソガミーの適応度（成長因子）。離散的かつ世代が重ならない場合、 $\lambda_{aS}, \lambda_{aD1}, \lambda_{aD2}, \lambda_{aD3}, \lambda_T$ は雌の系統／遺伝子型の世代ごとの有限な成長因子に相当する。
λ_{aD1}	ダブルインカム状況下で雌が雄から提供された資源を損失なく利用して産卵数を増やす場合の、アニソガミーの適応度
λ_{aD2}	ダブルインカム状況下で雌が雄から提供された資源を多少の損失を伴いながら利用して産卵数を増やす場合の、アニソガミーの適応度
λ_{aD3}	雌が雄から提供された資源を用いて既存の子孫の生存率を増やす

	場合、アニソガミーの適応度。これは、1 世代あたり、1 匹の雌あたりに期待される生存する娘の数である。
λ_T	世代ごと、雌 1 頭あたりの生存する娘の期待数に基づくセリトキーの適応度。「独身であることのコスト」を伴う。

成体間の競争は個体群全体で生じる一方、幼体間の競争はアニソガミーのパッチおよびセリトキーのパッチそれぞれの内部で生じる。アニソガミーの母個体全体が確保した資源量(K_{Fp})とセリトキーの母個体全体が確保した資源量(K_{Tp})を子供の数で割ることで、アニソガミーの子(K_{ai})およびセリトキーの子(K_{Ti})が 1 匹あたりで利用できる資源量が得られる：

$$K_{ai} = \frac{K_{Fp}}{F_j + M_j} = \frac{F_{(g)}K}{(F_j + M_j)(2F_{(g)} + T_{(g)})} = \frac{F_{(g)}K}{(2F_{(g)}n)(2F_{(g)} + T_{(g)})} = \frac{K}{2n(2F_{(g)} + T_{(g)})} \quad (5a)$$

$$K_{Ti} = \frac{K_{Tp}}{T_j} = \frac{T_{(g)}K}{2T_{(g)}n(2F_{(g)} + T_{(g)})} = \frac{K}{2n(2F_{(g)} + T_{(g)})}, \quad (5b)$$

したがって、雄が守っている資源(K_{Mp})が利用できない場合、有性生殖による子孫は、無性生殖による子孫と同じ量の資源($K_{ai} = K_{Ti}$)を受け取る。これは、アニソガミーおよびセリトキーを行う母親が、同じ数の子 (n 匹の娘 + n 匹の息子、あるいは $2n$ 匹の娘) を持ち、同じ量の資源ストックを持っているためである。

幼体が成体へと成長し、その後、繁殖活動（雌の産卵および雄の交尾）を行うまでのライフサイクルコストは、 d_c として定義される。簡略化のため、 d_c は 3 つのタイプすべてで共通としている。もし体サイズに性差がある場合は、異なる値を

採用することで対応可能だが、これにより性比に偏りが生じたり、収容力が一定でなくなったりする可能性があるため、モデルは必然的に複雑化する。 $d_c = 1$ と設定することで、総個体群資源 K は収容力 K 個体として解釈できる。

シングルインカムのアニソガミーおよびセリトキーの個体ごとの資源充足度 (R_{sufS}) および (R_{sufT}) は、供給された資源量を必要な資源量で割ることで算出される。

$$R_{sufS} = \frac{K_{ai}}{d_c} = \frac{K}{2n(2F_{(g)} + T_{(g)})d_c} \quad (6a)$$

$$R_{sufT} = \frac{K_{Ti}}{d_c} = \frac{K}{2n(2F_{(g)} + T_{(g)})d_c} \quad (6b)$$

R_{sufS} および R_{sufT} は、発育過程における幼生生存率に相当する。したがって、シングルインカムの状況下では、アニソガミーとセリトキーは同じ幼生生存率を持つ ($R_{sufS} = R_{sufT}$)。親個体の総数 $2F_{(g)} + T_{(g)}$ (=成体個体群サイズ) が K より小さい未飽和個体群では、 R_{sufS} と R_{sufT} が 1 を超えることがあるが、生存率は 1 を超えることはできないため、1 より大きい値は 1 に修正される ($R_{sufS} \leq 1, R_{sufT} \leq 1$)。

世代が重ならないため、個体群動態は 1 世代の範囲内で完全に決定される。すなわち、各成体雌は娘を生み、その一部が生存して次世代の成体雌となる。したがって、1 世代あたりの適応度は、雌 1 頭あたりの生存する娘の期待値、すなわ

ち生まれた娘の数（アニソガミーの場合は n 、セリトキーの場合は $2n$ ）とその生存率の積として表すことができる。この離散的な生活環の下では、この量は雌系統の有限な世代ごとの成長係数（ λ ）と同一である。

シングルインカムのアニソガミー（ λ_{aS} ）とセリトキー（ λ_T ）における適応度は、以下の通りである：

$$\lambda_{aS} = n \cdot b \cdot R_{sufS} = \frac{nbK}{2n(2F_{(g)}+T_{(g)})d_c} = \frac{bK}{2(2F_{(g)}+T_{(g)})d_c}, \quad R_{sufS} \leq 1 \quad (7a)$$

$$\lambda_T = 2n \cdot R_{sufT} = \frac{2nK}{2n(2F_{(g)}+T_{(g)})d_c} = \frac{K}{(2F_{(g)}+T_{(g)})d_c}, \quad R_{sufT} \leq 1 \quad (7b)$$

b は、性による伝統的な遺伝的利益（例：赤の女王、コンドラシヨフ効果など）を、世代ごとの生存率の増加率に換算したものである。もし雄の遺伝子の発現が、次世代の生存率を即座に高める効果を持つならば、 $b > 1$ となる。しかし、そのような即効的な効果は期待できない。したがって、ほとんどの場合、 b は 1 のままである。アニソガミーの適応度とセリトキーの適応度の比は

$$\frac{\lambda_{aS}}{\lambda_T} = \frac{bK}{2(2F_{(g)}+T_{(g)})d_c} \cdot \frac{(2F_{(g)}+T_{(g)})d_c}{K} = \frac{b}{2} \text{ である。} \quad (8)$$

式 8 は、シングルインカムの状況においてアニソガミーがセリトキーを上回るためには、 b が 2 より大きくなければならないことを明確に示している。つまり、世代ごとに生存率を 2 倍に高めるのに十分な、大きな遺伝的有利が必要となる。これは極めてあり得ないことだ。

ダブルインカム状況（雄による資源の提供）

次に、3つのダブルインカム状況を考察する。1) 雌が雄から提供された資源を、損失なく追加の卵生産に充てる場合、2) 損失を伴う場合、あるいは3) 雌がそれらを既存の卵の生存率を高めるために使う場合である。性比が 1:1 ($F_{(g)} = M_{(g)}$)、 $K_{Fp} = K_{Mp}$ であるため、ダブルインカム下での生存率の増加は個体群の規模に依存しない（なぜなら、1匹の雌が確保する資源量は、交尾する雄が確保する量と等しいためである）。ダブルインカムの適応度は、単に q を生存率（または適応度）の増加率に変換する係数と、シングルインカムの適応度 λ_{as} との積に他ならない。

(1) 雌が、生存率を一定に保ちつつ、自身の資源と同様に、雄由来資源の割合 q ($0 \leq q \leq 1$) を用いて産卵数を増加させる場合、適応度は係数 $(1+q)$ で線形に増加する（図5の濃い青線）。したがって、

$$\lambda_{aD1} = \lambda_{as}(1+q) = \frac{bK(1+q)}{2(2F_{(g)}+T_{(g)})d_c}, \quad (9)$$

アニソガミーの適応度がセリトキーのそれを上回る条件は、

$$\frac{\lambda_{aD1}}{\lambda_T} = \frac{bK(1+q)}{2(2F_{(g)}+T_{(g)})d_c} \cdot \frac{(2F_{(g)}+T_{(g)})d_c}{K} = \frac{b(1+q)}{2} > 1 \quad \text{である} \quad \text{不等式 1}$$

$b=1$ の場合、 $q>1$ となる。 q は 1 を超えることができないため、アニソガミーはセリトキーに勝つことはできない。

(2) 損失を考慮すると、アニソガミーの適応度はさらに低下する (図 5 の緑線)。

したがって、雄が提供する資源による追加的な卵の生産は、アニソガミーの進化的維持にはつながらない。

(3) 雌が q を既存の子の生存率を高めるためだけに用いる場合、子の生存率は、 q の標準的なミカエリス・メンテン型の下に凹の非線形飽和関数 (図 5 のオレンジ色の線) としての二重所得係数 ($C_{di} = 1 + 1.5 \cdot \frac{q}{0.3+q}$) に従って非線形に増加し、その結果、以下のようなになる。

$$S_D = R_{sufS} \cdot C_{di} = \frac{KC_{di}}{2n(2F_{(g)}+T_{(g)})d_c}, \quad S_D \leq 1 \quad (10)$$

繰り返しになるが、生存率が 1 より大きい値は 1 に調整される。

$q > 0.6$ の場合、 $C_{di} > 2$ となる。これは、ダブルインカムが幼生の生存率を 2 倍以上にすることを意味する (図 5 のピンク色の領域)。資源の増加量と子の生存率との間にこのような下向きに凹状の関係が見られることは、多くの親の投資システム (例えば、鳥類や昆虫) において報告されている (Trivers 1972; Emlen and Oring 1977)。具体的な関数形式であるミカエリス・メンテン型は、資源の配分や利用に関する特定のメカニズムを暗示するものではない。重要な点は、この式が、資源の追加に伴い生存率が下向きに凹状に増加し、ある範囲内で飽和に達することを示していることだ。この要件が満たされれば、どのような関数形式で

も許容される。

アニソガミーの適応度は、次のように計算される：

$$\lambda_{aD3} = n \cdot b \cdot S_D = \frac{bnKC_{di}}{2n(2F_{(g)}+T_{(g)})d_c} = \frac{bKC_{di}}{2(2F_{(g)}+T_{(g)})d_c}, \quad S_D \leq 1 \quad (11)$$

世代 $g+1$ の成虫雌の数は、世代 g の成虫雌の数に、対応する雌 1 匹あたりの適応度（成長係数）を乗じることで得られる。

$$F_{(g+1)} = F_{(g)} \cdot \lambda_{aD3} \quad (12a)$$

$$M_{(g+1)} = F_{(g+1)} \quad (12b)$$

$$T_{(g+1)} = T_{(g)} \cdot \lambda_T. \quad (12c)$$

総個体数が環境収容力を超えた場合（ $F_{(g+1)} + M_{(g+1)} + T_{(g+1)} > K$ ）、3 つのタイプすべてにおいて密度依存的死亡が等しく生じる。個体数は次のようにリセットされる。

$$F_{(g+1)} \text{ as } \frac{KF_{(g+1)}}{F_{(g+1)}+M_{(g+1)}+T_{(g+1)}} \quad (13a)$$

$$M_{(g+1)} \text{ as } \frac{KM_{(g+1)}}{F_{(g+1)}+M_{(g+1)}+T_{(g+1)}} \quad (13b)$$

$$T_{(g+1)} \text{ as } \frac{KT_{(g+1)}}{F_{(g+1)}+M_{(g+1)}+T_{(g+1)}}. \quad (13c)$$

したがって、 $F_{(g+1)} + M_{(g+1)} + T_{(g+1)} = K$ であり、これは飽和個体群を意味する。

3 つのタイプ全てで $d_c = 1$ であるため、収容力 K は性比やアニソガミーおよびセ

リトキーの頻度による影響を受けない。

さて、アニソガミーが勝利するための条件は

$$\lambda_{aD3} > \lambda_T \quad \text{不等式 2}$$

$$\frac{\lambda_{aD3}}{\lambda_T} > 1 \quad \text{不等式 3}$$

$$\frac{\lambda_{aD3}}{\lambda_T} = \frac{bKC_{di}}{2(2F_{(g)}+T_{(g)})d_c} \cdot \frac{(2F_{(g)}+T_{(g)})d_c}{K} = \frac{b \cdot C_{di}}{2} > 1 \quad \text{不等式 4}$$

$$b \cdot C_{di} > 2 \quad \text{不等式 5}$$

$$b - \frac{2}{C_{di}} > 0 \quad \text{不等式 6}$$

$b \cdot C_{di}$ は、性そのものの総利益であり、世代ごとに推定される遺伝的利益(b)と、即時の物質的利益(C_{di})の積である。もし性が利益をもたらさない場合($b \cdot C_{di} = 1$)、雄のコストは常に2倍となる($\lambda_T = 2\lambda_{aD3}$)。 $b \cdot C_{di} > 2$ の場合のみ、アニソガミーがセリトキーに勝る。したがって、不等式5は、2倍のコストを相殺するには2倍の利益が必要であるという我々の直感を数学的に証明している。 b の効果が現れるには数世代(赤の女王の場合)あるいは多くの世代(マラーのラチェットなど)を要するため、性の利益は主に雄の資源的貢献(C_{di})に由来する。式7bおよび11は、適応度が収容力(K)に比例し、親個体群のサイズ($2F_{(g)} + T_{(g)}$)に反比例することを示しているが、アニソガミーとセリトキーの比較においては、両パラメータは不等式4で相殺され、その後消失する。したがって、性のコストは個体群サイズや平衡の度合いに依存しない。個体群サイズが増加するにつれて($2F_{(g)} + T_{(g)}$ が K に近づくにつれて)、両方のタイプの適応度は $\lambda_{aD3} = 0.5$ お

および $\lambda_T = 1$ に向かって低下する（式 11 および 7b）が、それらの比 $\left(\frac{\lambda_{aD3}}{\lambda_T}\right)$ は一定 $\left(\frac{1}{2}\right)$ のままとなる。もし雄が遺伝的または物質的な利益を提供しない場合 ($b \cdot C_{di} = 1$)、アニソガミーは個体群サイズにかかわらず常に 2 倍のコストを伴う $\left(\frac{b \cdot C_{di}}{\lambda_T} = \frac{\lambda_{aD3}}{\lambda_T} = \frac{1}{2}\right)$ 。

個体群動態のコンピュータシミュレーション（図 6 および図 7）

Windows 版 Mathematica ver. 14.2.0（Wolfram 言語）を用いてプログラムを作成した。収容力 $K = 100$ 匹の成体からなる単一の個体群を設定し、コンピュータシミュレーションを通じてこのモデルを検証した。戦略の相対的な優位性を評価する際、標準的な方法は、その戦略が ESS（進化的に安定した戦略—個体群を占拠している場合、他のいかなる戦略にも侵されない戦略：Maynard-Smith 1982）を構成するかどうかを調べることである。図 6c、6d および 7a、7b は、世代ごとの雌 1 頭あたりの生存する娘の数を侵入基準として用いて、この侵入可能性テストを可視化したものである。シミュレーションは以下の 3 つのシナリオで実施された：1) 侵入可能性分析 1：セリトキーを行う 1 雌 ($T_{(g)} = 1$) が、第 1 世代において 49 ペア ($F_{(g)} = M_{(g)} = 49$) のアニソガミー個体群が占有する生息地に入り込んだ場合（図 6c および 7ab）、2) 侵入可能性分析 2：1) の逆のケース（第 1 世代で $F_{(g)} = M_{(g)} = 1$ と $T_{(g)} = 98$ 、図 6d)、および 3) 対等な競争：アニソガミーの

1 ペア ($F_{(g)} = M_{(g)} = 1$) とセリトキーの 1 雌 ($T_{(g)} = 1$) が第 1 世代に空の生息地に入った場合 (図 6b および 7c)。モデル設定は正確にシミュレーションされた。すべての成体は同等の競争力を持つため、個体数に応じて資源を分配する (アニソガミーの 1 ペアはセリトキーの 1 雌の 2 倍の資源を獲得する)。アニソガミーの雌は交尾後に n 匹の娘と n 匹の息子を生むが、セリトキーの雌は $2n$ 匹の娘を生む。幼体は兄弟姉妹と競争する。各幼体は発育に d_c の資源を必要とする。簡略化のため、 d_c は 1 に設定し、アニソガミーにおける性比は 1:1 とする。個体あたりの獲得資源量をこの資源必要量で割ることで生存率が算出される。個体群サイズが環境収容力より小さい場合、生存率は 1 より大きな値をとるが、1 に切り捨てられる。簡略化のため、ランダムドリフトは導入しなかった。個体群サイズが 1 未満になった場合、0 に設定した (すなわち絶滅)。シミュレーションは、有性型または無性型のいずれかが絶滅するか、あるいは両型が平衡状態で共存するまで、世代を重ねて継続された。

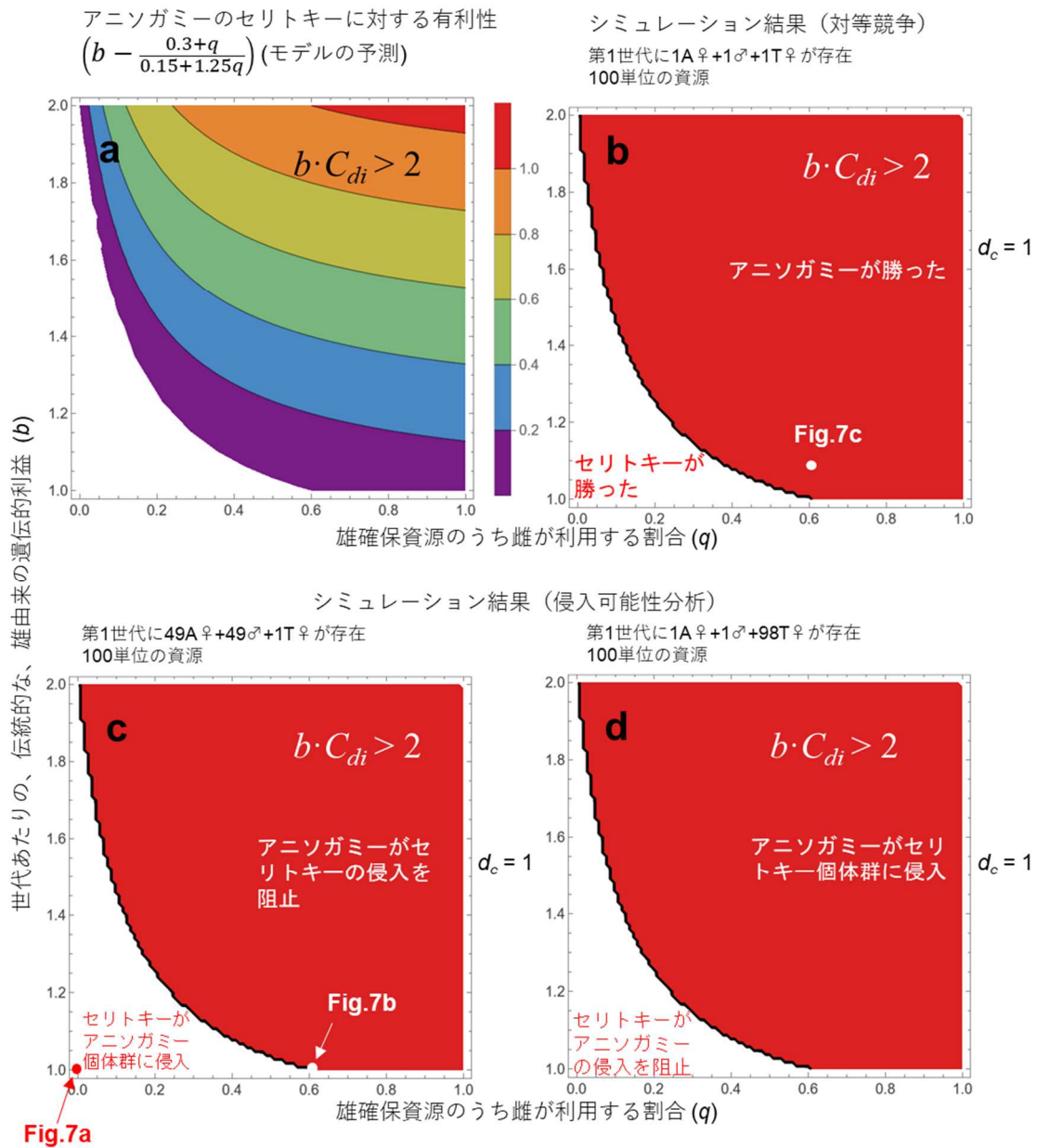


図 6 アニソガミーのセリトキーに対する有利性。雌が利用する雄が確保した資源の割合 (q) および世代あたりの雄由来の遺伝的利益 (b) が、アニソガミーの有利性に及ぼす影響。モデルによる予測 (a) とシミュレーション結果 (b-d)。

条件 $\left(b - \frac{2}{C_{di}} > 0 \text{ かつ } C_{di} = 1 + \frac{1.5q}{0.3+q} \text{ ゆえに } b - \frac{0.3+q}{0.15+1.25q} > 0\right)$ を満たす色付き領域で

はアニソガミーが有利であり、a の等高線が高いほど有利である。b では、アニ

ソガミーとセリトキーが空の生息地でコロニーを確立するために競争した。c および d では、少数の突然変異体がライバル遺伝子型が占拠する生息地への侵入を試みた（侵入可能性分析）。b および c の赤と白の点は、図 7 の例のシミュレーション設定を示す。 $q > 0.6$ の場合、雄による資源貢献だけで雄の 2 倍のコストを相殺できる。 $b = 1$ の場合、雄はアニソガミー集団に世代ごとの遺伝的利益をもたらさない。 $b = 2$ の場合、雄は 2 倍の利益をもたらすが、遺伝的利益は多くの世代を経て還元されるため、これほど大きな b は非現実的である。b-d では、合計 10201（101 個の $q \times 101$ 個の b ）の条件がシミュレーションされた。

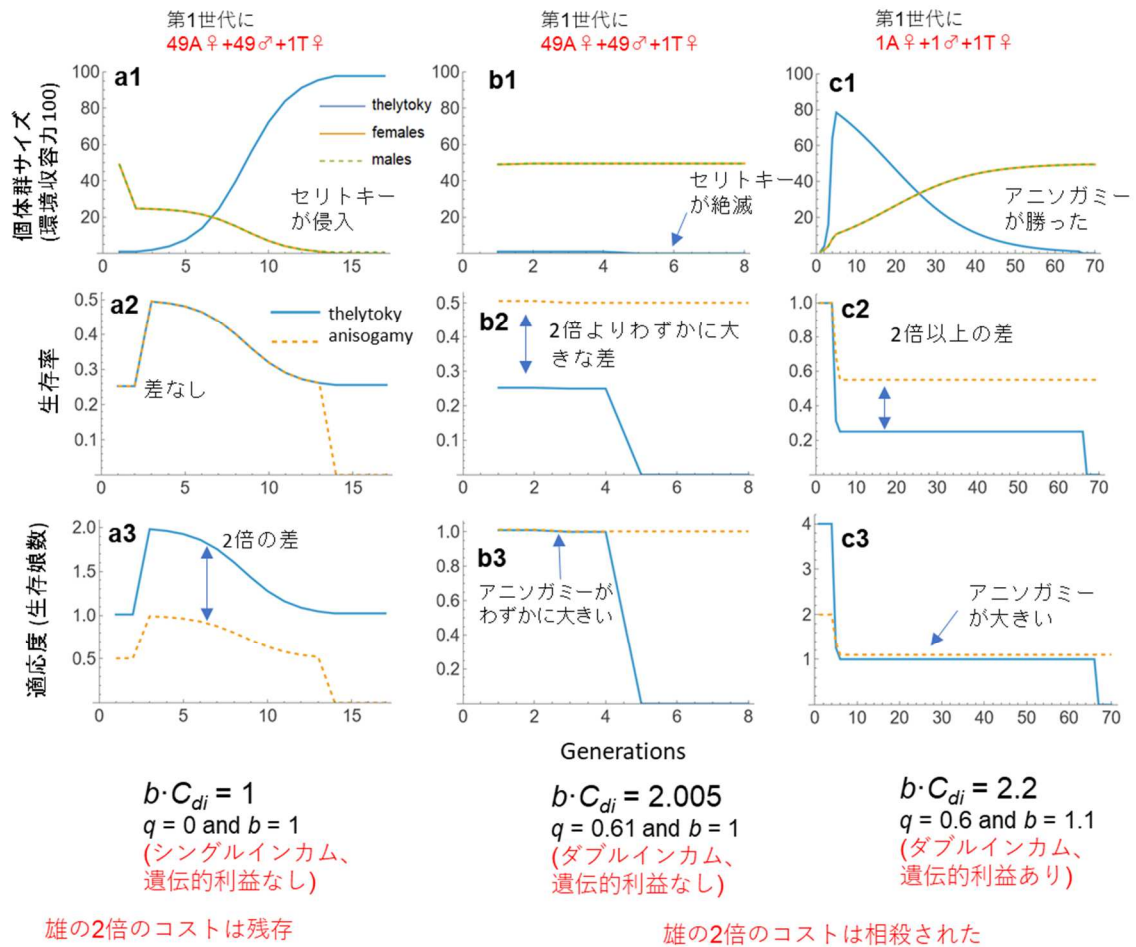


図 7 モデル予測に基づく個体群動態の 3 つの例。セリトキーの侵入可能性に関する分析において、2 倍のコストが残存した場合 ($b \cdot C_{di} < 2$; a)、セリトキーの突然変異体はアニソガミーの個体群に侵入できた。しかし、そのコストが雄の貢献によって相殺された場合 ($b \cdot C_{di} > 2$; b)、アニソガミーはセリトキーの侵入を阻んだ。空の生息地への同時侵入の場合 (c)、当初はどちらの遺伝子型においても密度依存的死亡は発生しなかったため、セリトキーの生存率は 1 であった。アニソガミーの勝利条件 ($b \cdot C_{di} > 2$) が満たされる場合、アニソガミーの生存率は潜在的に 2 となるが、この値は 1 を超えることはできない。この場合、セリ

トキーは娘の数 (n または $2n$) の差に比例して、2 倍速い増加率を示す。収容力に達し、生存率の差が 2 倍以上 (例: アニソガミーで 0.55、セリトキーで 0.25) となった後、アニソガミーは逆転勝利を収めた。

結果

シミュレーション：資源防衛と個体群構造

パラメータの範囲は、 $b = 1$ (雄は遺伝的利益をもたらさない) から $b = 2$ (世代あたり 2 倍の遺伝的利益) まで、および $q = 0$ (アニソガミー、セリトキーともシングルインカム状況) から $q = 1$ (セリトキーに比べて、ダブルインカムのアニソガミーにおける生存率が約 2.154 倍高い) まで検討した (図 5)。図 6a は、アニソガミーの勝利に必要な条件としての不等式 6 の等高線図を示している。モデル予測 (図 6a) は、コンピュータシミュレーション (図 6b-d および図 7) によって十分に裏付けられている。

雄が十分な利点をもたらさない場合 ($b \cdot C_{di} < 2$; 不等式 5)、単一のセリトキー突然変異体がアニソガミー集団に侵入することができる (図 7a)。しかし、雄由来の利益が 2 倍のコストを相殺する場合 ($b \cdot C_{di} > 2$)、アニソガミーはセリトキーを排除する (図 7b)。少数の先駆者 (アニソガミーの 1 ペアとセリトキーの 1

雌) が空の生息地に同時に侵入した場合 (図 6b および 7c)、最初の 2~3 世代において、セリトキー個体群の成長率はアニソガミーの 2 倍となる。アニソガミーの子の半数は雄であるため、アニソガミー個体群の成長は緩やかである。しかし、個体群が収容力に達すると、セリトキーの指数的增长は止まる (図 7c)。条件 ($b \cdot C_{di} > 2$; 不等式 5) が満たされれば、アニソガミーは徐々に増加し、最終的には内部でセリトキーに取って代わる (図 7c1)。したがって、 $b \cdot C_{di} > 2$ のとき、アニソガミーはセリトキーに対して進化的に安定な戦略 (ESS) (Maynard-Smith 1982) となる。

考察

不完全なメカニズムが正しい説明につながる

私は、すべての種を説明する普遍的な理論を提唱しているわけではない。この仮説が当てはまらない例も数多くあるだろう。しかし、たとえ一部の種にしか当てはまらなくても、それは有効な仮説であり続ける。私の目的は、抽象的な概念や複雑な因果関係を数学的に解明することではなく、経験的研究者を刺激する、直感的に理解可能で検証可能な因果メカニズムを提示することにある。この仮説におけるすべての仮定とプロセスは、経験的に検証可能だ。経験的証拠が蓄積されれば、理論の一般性は自然と明らかになるだろう。これはより専門的な数学者

たちにフィードバックされ、さらに高度な理論的分析へとつながっていく。

もちろん、この「ダブルインカムアニソガミー仮説」は、すべての生物を説明できるわけではない。例えば、植物において雄による資源の防衛は考えにくい。しかし、すべての種を説明する必要はない。もしこのメカニズムがセリトキーの侵入を完全に防ぐのであれば、セリトキーの種は存在しないはずだ。このメカニズムは不完全であるからこそ、自然界におけるアニソガミーとセリトキーの共存を合理的に説明できるのである。適応的視点に基づくこの仮説と、制約的視点に基づく「減数分裂制約仮説」(Yasui, 査読中)を組み合わせることで、ほとんどの事例を説明できるかもしれない。いずれの仮説もセリトキーの侵入を完全に防ぐことはできないため、セリトキーはしばしば進化するが、中長期的な有性生殖の利点（ここで赤の女王やマラーのラチェットといった伝統的な利点が重要な役割を果たす）を失い、その結果、適応放散を起こすことができず、有限の時間内に絶滅する (Simon et al. 2003)。

飽和個体群においても二倍のコストは残る

一部の研究者は、平衡状態にある飽和個体群では、雄を産むことによる二倍コストが減少すると示唆している (Doncaster et al. 2000; Lively 2011; Gavina et al. 2018)。

しかし、本研究ではこの説は支持されない。アニソガミーとセリトキーの適応度は個体群サイズの増加に伴い低下する（式 11 および 7b。ここで λ_{aD3} および λ_T は個体群サイズ $2F_{(g)} + T_{(g)}$ と負の相関関係にある）が、その比率は一定であり、飽和個体群においても持続する $\left(\frac{\lambda_{aD3}}{\lambda_T} = \frac{b \cdot C_{di}}{2}\right)$ 。高密度個体群において出生率が低下し死亡率が上昇したとしても（Lively 2011）、これらの要因は有性生殖型と無性生殖型の双方に等しく適用される。個体群の大きさにかかわらず、雌がシングルインカムに依存し、雄から遺伝的利益を得ることができない場合（すなわち $b \cdot C_{di} = 1$ ）、アニソガミーは 2 倍のコストを伴う $\left(\lambda_{aD3} = \frac{\lambda_T}{2}\right)$ 。飽和個体群において、アニソガミーおよびセリトキーを行う母は、平均して 1 匹の生存する子供しか残さない。セリトキーではその子供を雌として産むことができる（適応度は 1）が、アニソガミーでは 50%の確率で雄として産まなければならない（適応度は 0.5）。適応度に寄与しない雄を産むのに、追加の資源が必要となる。したがって、雄を産むことによる 2 倍のコストは消え去らない。ロトカ・ヴォルテラ種間競争モデル（Doncaster et al. 2000; Lively 2011; Gavina et al. 2018）における共存は、単に種内競争が種間競争よりも強いという設定によるものであり、個体群の飽和によるものではない。飽和した個体群内でも、セリトキーはアニソガミーに取って代わることができる（図 1）。言い換えれば、飽和した個体群は平衡状態ではないということである。

さらに、ロトカ・ヴォルテラの枠組みは、もともと明示的な競争係数を用いて種間競争や個体群間の共存を分析するために開発されたものである。種間競争モデルは、セリトキー突然変異体がアニソガミーからの生殖隔離（種分化）を達成して初めて適用可能となる。しかし、その時点で、競争係数が想定するような十分なニッチ分化がすでに生じているかどうかは疑問である。一方、本稿の問い——アニソガミー集団がセリトキー突然変異体の侵入に抵抗し得るか——は、本質的に単一種内における侵入可能性の問題であり、その成否は同一の遺伝子プール内での頻度依存的増殖によって決定される。競争係数によって導かれる共存条件に焦点を当てるのではなく、私はむしろ、閾値条件——ここでは $b \cdot c_{di} > 2$ ——その下では、アニソガミーが世代あたりの成長率（すなわち、雌1頭あたりの生存する娘の数）を高め、それによってセリトキーの侵入を防ぐ条件を探求している。

従来の仮説との比較：何が新しいのか？

Trivers（1972）などの従来の親による養育理論も、雄による資源防衛が雌とその子供に間接的な利益をもたらし得ることを認めていた。直接的な父性ケアと間接的な資源防衛は、究極的な適応度への影響ではなく、主にその至近的な経路に

よって区別されるものである。Lehtonen ら（2012）もまた、父性投資と雌雄の相互作用が、性のコストの実質的な程度にどのように影響し得るかについて論じている。しかし、本論文の独創性は、通常は利己的な雄の交尾戦略と見なされる資源防衛が、アニソガミーを行う雌のみが資源にアクセスできるようにするという具体的なシナリオを提案している点にある。この「ダブルインカム」効果は、「シングルインカム」であるセリトキーを行う雌と比較して、幼体の生存率を2倍に高める。これは抽象的な概念に基づく議論ではなく、検証を前提としたメカニズムの提示である。

McNamara ら（2003）は、子供の生存率が父親の投資に対して逡減する効果を示すという前提の下で、通常、両親による育児は片親による育児よりも有利であることを実証した。これは、関数を下向き凹型の非線形飽和曲線として設定するなど、私のモデル設定を正当化するものである。たとえ特定の限られた条件下では、片親による育児が両親による育児よりも有利な場合があったとしても、そのような稀な事例は本モデルの妥当性を損なうものではない。

Kokko と Jennions（2008）は、親の投資、性選択、および数的性比と実効性比を結びつける統合的枠組みを提示し、進化的予測にはしばしばこれらの要素間の集団レベルでのフィードバックが必要であることを強調した。また彼らは、複数

の要因が相互作用すると、言葉だけの議論では容易に誤解を招く恐れがあり、フィードバックに富んだ動態を追跡するには数式によるモデリングが必要であると指摘している。彼らの統合的枠組みにおいて、私は雄による資源防衛を、性選択において有利となる交尾努力の一形態として扱っている。これは、雌とその子供に対して、交尾相手だけに限られた物質的利益を生み出す可能性がある。豊富なフィードバックを内包したシステム全体をモデル化しようとする試みは、本論文の範疇を超える。その代わりに、私は意図的に問題を「2 倍のコスト」問題に絞り込み、そのような特定の交尾相手に限られた利益が、生存する娘の期待数を十分に増加させ、セリトキーを排除できるような、検証可能な閾値を導出しているのだ。

セリトキーにおける「独身の 2 倍のコスト」は、これまでほとんど見過ごされてきた

本研究の最も重要な発見は、アニソガミーの雌は、雄から資源を得られなくても、セリトキーの雌と同じ経済的地位（すなわちシングルインカム）にあるということだ。両者は同じ基準点を共有しているため、アニソガミーの雌が雄から追加の資源を得れば、セリトキーの雌に対して明らかに優位に立つことになる。前述の

通り、アニソガミーの雌は、新たな卵を産むことよりも、既存の子孫の生存率を高めることを優先すべきである。なぜなら、卵の数を倍増させるには 2 倍の物質的資源が必要となるが、既存の子の生存率を倍増させることは、はるかに少ない資源で達成できるからだ。しかし、これ自体が検証を要する仮説であり、かつ検証可能なものである。もし雄の資源貢献が、既存の子の生存率を向上させるだけでなく、一部の種において線形的な増加を超えて新たな産卵数を増加させることができるならば、これはさらにアニソガミーを有利にさせる。単独で生活する雌への追加的な資源供給が、発育中の子の生存率を大幅に高めることを示す実証的証拠は数多く存在する (Pribil and Searcy 2001; Perrig et al. 2014)。マダラヒタキ *Ficedula hypoleuca* およびオオヨシキリ *Acrocephalus arundinaceus* においては、資源が豊富な縄張りを有する雄とペアを組んだ雌の適応度は、劣悪な縄張りで繁殖する雌に比べて 2 倍になる (Alatalo et al. 1981; Dyrce 1986)。無性生殖を行う雌は、雄を産むことによる 2 倍のコストを負うことはないが、その代わりに独身であることによる 2 倍のコストを負わなければならない。

雄による資源防衛は広く見られる

本研究の主要な仮定は、雄が幼体の発育に必要な資源を含む領域を確保し、交尾

を受け入れた雌がその資源の大部分（割合 q ；図 5 参照）を利用することを許容するというものである。自然界において、雄による資源防衛は、昆虫（Thornhill and Alcock 1983）から魚類（Jones 1981）、両生類（Howard 1978）、鳥類（Arcese 1989）、哺乳類（ヒトを含む； Mulder 1990）に至るまで、広範な分類群に見られ、交尾成功率を高めるための戦略として機能している（Davies et al. 2012; Breed and Moore 2022）。雌の繁殖成功が、交尾相手の占有する縄張りの質（雄の資源保持能力）に依存する事例は数多く知られている（Orians 1969; Howard 1978; Davies et al. 2012; Breed and Moore 2022）。雄は子を産まないため、その縄張りにある幼体発育のための資源は、主に雌が産んだ子によって利用される（図 5 は妥当である）。さらに、交尾を受け入れない雌を攻撃する雄は、性的対立の典型的な例である（Arnqvist and Rowe 2005）。

従来、雄による資源防衛は、一夫多妻制を実現するための交尾戦略としてのみ捉えられてきた。しかし、本研究では、これを「2 倍のコスト」の説明、特にアニソガミーの維持という観点と結びつけた。雄が明示的に婚姻贈呈を行ったり子を守ったりしない種であっても、そのような間接的な貢献が、何らかの隠れた形でなされている可能性がある。本論文は、今後、実証的証拠の蓄積を促すものとなるだろう。

残された課題

本研究では十分に検討できなかったいくつかの観点について論じる。

雄と雌の共進化および性的対立

セリトキーの雌が交尾を避けるという仮定も妥当である。もし雌が交尾を受け入れた場合、不完全な生殖隔離により有性生殖への回帰が可能となる。これは「川津プロセス」として知られている (Kawatsu 2013)。このプロセスと私の仮説は互いに排他的ではなく、両者が相まってセリトキーの侵入を防ぐことになる。しかし、新たに発生したセリトキーの変異体は、アニソガミーの祖先と表現型が類似しており、当初は欺瞞によってオスが防衛する資源へのアクセスを得る可能性がある。雌性生殖 gynogenesis を行う魚類で観察されているように (Schlupp 2005)、セリトキーの雌は交尾を受け入れるが、精子を廃棄する可能性が考えられる。こうした場合、雄の適応度はゼロとなり、そのような雌を識別して排除するか、あるいは回避するように進化すると予想される。しかし、雄が擬態単為生殖を効果的に排除できるかどうかは、雄による識別にかかるコスト、交尾前と交尾後の識別タイミング、および個体群におけるセリトキーの頻度など、様々な要因に依存する。さらに、雄の識別能力の進化は、セリトキーの雌における対抗適応への選択圧を生み出し、進化的な軍拡競争につながる可能性がある。

実際、様々な単為生殖種において擬交尾が確認されている (Crews and Fitzgerald 1980)。これは、受精可能な状態を模倣する行動が進化し得ることを示唆している。このような共進化のシナリオはあり得るだろう、しかしそれは明らかに種ごとの状況に依存するものである。雄はときには雌の擬態者を排除できるかもしれないが、逆に雌が寄生に成功する場合も考えられる。これは時間と場所によって異なるだろう (Holland and Rice 1998)。特定の分類群においてセリトキーの侵入が許容されることは、「不完全なメカニズム」を構成しており、前述の通りの仮説を支持するものである。

個体群動態

資源防衛型一夫多妻制 (Thornhill and Alcock 1983) では、雄が複数の雌と交尾することがあり、その結果、雄が確保した資源の雌 1 頭あたりの分配量は減少する。しかし、資源が豊富な縄張りが複数の雌で共有される一方で、資源の乏しい縄張りが単一の雌を支える場合、個体群全体は「理想自由分布」を示し、雌間の不平等を緩和することになる (Davies et al. 2012)。たとえ雄個体群の総資源量が雄間で不平等に分配されたとしても、多くの雌が惹きつけられるため、大きなピースでは q は減少するが、小さなピースでは q は増加する。したがって、個体群

全体で見れば、1頭の雌が雄から得る資源量は大きく変動しないと予想される。その結果、これは本モデルの基礎を脅かすものではないように思われる。しかし、このメカニズムも不完全である。理想自由分布が成立しない状況（例：雌の移動制限、縄張り質の評価誤差）下では、モデルの予測に対する調整が必要となる可能性がある。ただし、本論文ではそのような詳細な条件については扱わない。さらなる研究が待たれる。これもまた、この仮説を支持する「不完全なメカニズム」である。なお、私の「不完全なメカニズム」に関する議論は、反証不可能性 unfalsifiability を示唆するものではない。仮説に合致する種が見つからない場合、それは仮説の反証 falsification となる。

比較予測と空間構造

この仮説は、異なる交尾システムを持つ分類群におけるセリトキーの分布に関して、検証可能な予測を導き出す。これらの予測は、雄による資源防衛と単為生殖の希少性との関連性を形式的に検証できる比較系統学的手法に照らし合わせることで、より強固なものとなるだろう。昆虫の各目における縄張り性（資源防衛の代用指標）と単為生殖の進化的起源との相関関係を調べることや、資源防衛を行う一夫多妻制種とレック繁殖種との間で単為生殖の頻度を比較することな

ど、具体的な比較分析が有望であると考える。

さらに、この仮説は空間的な個体群構造にも影響を及ぼす可能性があり、検討に値する。Agrawal (2009) は、空間的な不均一性が、局所適応や移動と選択のバランスに及ぼす影響を通じて、性の進化に影響を与え得ることを示した。ここで提案された資源防衛メカニズムは、個体群を縄張りを守るオスによって支配される離散的なパッチに分割することで、固有の空間構造を生み出す。資源防衛と空間的個体群構造とのこの関連性は、局所的な競争が激化する空間的に構造化された環境において、遺伝的組み換えによる利益が増大し得るため、本仮説に対するさらなる理論的裏付けとなり得る。

Bell (1982) は、広範な分類群にわたる生物において、高緯度地域や高地など、個体密度が低く非平衡状態にある個体群に生息する種では無性生殖（セリトキー）がより一般的である一方、熱帯雨林など、環境収容力に近い平衡密度で生息する種では有性生殖（アニソガミー）がより優勢であるという一般的な傾向を報告した。さらに最近では、Meirmans ら (2012) が有性生殖と無性生殖の地理的分布に関する包括的な総説を行い、「地理的単為生殖」パターンを示した。これによれば、過酷な環境や限界環境に生息する種では、単為生殖の頻度が高くなることが多い。これらの傾向は、飽和密度において有性生殖のコストが 2 倍未満

になるという仮定によって説明されてきた (Lively 2011)。しかし、本研究は、雄にかかる 2 倍のコストが集団密度に依存しないことを実証している (4.2 節参照)。私は別の説明を提案する。すなわち、集団密度が低く、競争レベルも低い環境では、雌は単一の収入源だけで繁殖に成功できる。しかし、飽和状態で競争の激しい環境においては、雄からの追加的な資源が不可欠となる。極地や高地に生息する非平衡個体群において、物理的・化学的に過酷な環境 (低温、乾燥など) は、たとえ両親が協力しても克服できないが、熱帯地域における捕食や競争といった生物学的に過酷な環境は、両親の協力によって克服できる可能性がある。生物学的過酷な環境下では、独身のコストをセリトキーは許容できない。もう一つの可能性は、資源が乏しく雄による資源防衛が効果的でない過酷な環境や限界環境に生息する種において、単為生殖が定着したということだ。これらの仮説はすべて検証可能である。

雄の存在そのものが、雄の貢献を暗示してやまない。

この研究からは、さらに興味深い予測が導き出される。明確な父性ケアが子供の生存に大きく寄与する動物においては、雌が単為生殖へと移行する可能性は低い。これは、雄からの投資が失われてしまうためである。さらに、雌が単独で十

分に子供を育てられる種では、雄は不要となり、セリトキーへの進化が起こりやすい。したがって、母親が単独で子育てもしているにもかかわらず、常に雄が共存している種においては、雄が何らかの隠れた形で雌や子に資源を提供していると推測される。実際、正常なセリトキーによる胚発生は、子の生存に（少なくとも片親による）保護が不可欠な鳥類や哺乳類では知られていない。哺乳類において、これは胚発生に父方のエピジェネティックなゲノム修飾が必要であることに起因するとされる（Kono et al. 2004）が、これは隠れた父方の貢献が失われるのを防ぐためのメカニズム（至近要因）である可能性もある。半数倍数性の社会性膜翅目昆虫では、セリトキーが頻繁に進化する（Rabeling and Kronauer 2013）。しかし、このグループ内では、雄は自身の子供との血縁関係が兄弟姉妹とのそれよりも高いため、ワーカーになろうとはしない。したがって、雄の消失は妥当な進化的帰結である。二倍体のシロアリでは、高い血縁関係を維持するために女王の交代期にのみセリトキーが起こり、その他の階級は有性生殖によって産生される（Yashiro and Matsuura 2014）。これらの真社会性種は、セリトキーが繁殖率の向上以外の目的で行われるため、検討の対象から除外すべきである。

結論

本研究は、アニソガミーを維持するために必要な条件を再確認した。雄の 2 倍

のコストは、資源の枯渇、平衡密度、あるいは空間構造だけでは克服できず、子供の生存率が2倍になり、その結果として（同数の娘を含む）2倍の子供が生存することによってのみ相殺される。子供の数は追加の資源に対して直線的にしか増加しないが、生存率は非線形に増加し得る（図5）。性による複数世代にわたる（遅延した）遺伝的利益（例：赤の女王効果）は、世代ごとに生存率を倍増させるにははるかに不十分だが、雄による資源防衛を通じた即時の物質的利益がこれを可能にする。アニソガミーとセリトキーの違いは雄の有無にあるため、アニソガミーに選択的優位性があるならば、それは雄によってもたらされるに違いないというのは論理的である。雄は単独では子を産むことができない。繁殖するためには雌と協力しなければならない。考えてみてほしい。寄生者の数と宿主の数が等しいシステムが、進化的に安定的でありうるだろうか。たとえ雄と雌の間に、時には協力的であり、時には対立的な共進化のサイクルが存在したとしても、雄は寄生者ではなく、究極的には雌にとって相利共生者なのである（Yasui & Hasegawa, 2022）。前述の通り、この仮説には豊富な支持証拠があるが、その普遍性を確認するためにはさらなる研究が必要だ。例えば、1) 雄による資源防衛が、本当に雌が利用できる資源を増加させるのか、2) 雄由来の資源が追加されるにつれて、子孫の生存率が非線形かつ飽和的に増加するのか（図5で予想される通り）といった点が不可欠である。

謝辞： 性の進化という問題について、長年にわたり協力してくれた長谷川英祐氏に感謝する。彼は、父性ケアが子孫の生存率を非線形に高める可能性など、いくつかの予備的なアイデアを提示してくれた。しかし、父性ケアを示す種は分類学的に限られているため、彼の提案は行き詰まりとなった。私が独自に導き出した着想は、資源防衛——すなわち雄の利己的な交尾戦略——が、実際には雌や子孫への隠れた貢献として機能しているというものである。2名の匿名査読者のコメントは私の思考を刺激し、本論文を大いに改善してくれた。

引用文献

- Agrawal Aneil F (2009) Spatial Heterogeneity and the Evolution of Sex in Diploids. *The American Naturalist* 174:S54-S70
- Alatalo RV, Carlson A, Lundberg A, Ulfstrand S (1981) The Conflict Between Male Polygamy and Female Monogamy: The Case of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *The American Naturalist* 117:738-753
- Andersson M (1994) *Sexual Selection*. Princeton Univ. Press, Princeton
- Arcese P (1989) Intrasexual competition and the mating system in primarily monogamous birds: the case of the song sparrow. *Animal Behaviour* 38:96-111
- Arnqvist G, Rowe L (2005) *Sexual conflict*. Princeton Univ Press, Princeton and Oxford
- Bell G (1982) *The Masterpiece of Nature*
- Breed MD, Moore J (2022) Chapter 11 - Mating Systems. In: Breed MD, Moore J (eds) *Animal Behavior* (Third Edition). Academic Press, San Diego, pp 377-414
- Crews D, Fitzgerald KT (1980) "Sexual" behavior in parthenogenetic lizards (*Cnemidophorus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 77:499-502
- Davies NB, Krebs JR, West SA (2012) *An Introduction to Behavioural Ecology*
- Doncaster CP, Pound GE, Cox SJ (2000) The ecological cost of sex. *Nature* 404:281-285

- Dyrce A (1986) Factors affecting facultative polygyny and breeding results in the Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*). *Journal für Ornithologie* 127:447-461
- Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems. *Science* 197:215-223
- Fisher RA (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford Univ. Press, Oxford
- Gavina MKA, Tahara T, Tainaka K-i, Ito H, Morita S, Ichinose G, Okabe T, Togashi T, Nagatani T, Yoshimura J (2018) Multi-species coexistence in Lotka-Volterra competitive systems with crowding effects. *Scientific Reports* 8:1198
- Guillermo-Ferreira R, Del-Claro K (2011) Resource Defense Polygyny by *Hetaerina rosea* Selys (Odonata: Calopterygidae): Influence of Age and Wing Pigmentation. *Neotropical Entomology* 40:78-84
- Hamilton WD (1980) Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos* 35:282-290
- Hamilton WD, Axelrod R, Tanese R (1990) Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (a review). *PNAS* 87:3566-3573
- Holland B, Rice WR (1998) Perspective: Chase-Away Sexual Selection: Antagonistic Seduction Versus Resistance. *Evolution* 52:1-7
- Howard RD (1978) The Influence of Male-Defended Oviposition Sites on Early Embryo Mortality in Bullfrogs. *Ecology* 59:789-798
- Jones GP (1981) Spawning-site choice by female *Pseudolabrus celidotus* (Pisces: Labridae) and its influence on the mating system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8:129-142
- Kawatsu K (2013) Sexual conflict over the maintenance of sex: effects of sexually antagonistic coevolution for reproductive isolation of parthenogenesis. *PLoS One* 8:e58141
- Kobayashi K, Hasegawa E (2016) A female-biased sex ratio reduces the twofold cost of sex. *Sci Rep* 6:23982
- Kokko H, Jennions MD (2008) Parental investment, sexual selection and sex ratios. *J Evol Biol* 21:919-948
- Kondrashov AS (1988) Deleterious mutations and the evolution of sexual reproduction. *Nature* 336:435-440
- Kono T, Obata Y, Wu Q, Niwa K, Ono Y, Yamamoto Y, Park ES, Seo J-S, Ogawa H (2004) Birth of parthenogenetic mice that can develop to adulthood. *Nature* 428:860-864
- Lehtonen J, Jennions MD, Kokko H (2012) The many costs of sex. *Trends Ecol Evol* 27:172-178
- Lessells CM, Snook RR, Hosken DJ (2009) The evolutionary origin and maintenance of sperm: selection for a small, motile gamete mating type. In: Birkhead TR, Hosken DJ, Pitnick S (eds) *Sperm biology An evolutionary perspective*. Academic Press, Cambridge, Massachusetts, pp 43-67
- Lively CM (2011) The cost of males in non-equilibrium populations. *Evolutionary Ecology*

- Maynard-Smith J (1978) The Evolution of Sex. Cambridge Univ. Press, Cambridge
- Maynard-Smith J (1982) Evolution and the theory of games. Cambridge Univ. Press, Cambridge
- McNamara JM, Houston AI, Barta Z, Osorno J-L (2003) Should young ever be better off with one parent than with two? Behavioral Ecology 14:301-310
- Meirmans S, Meirmans PG, Kirkendall LR (2012) The Costs Of Sex: Facing Real-world Complexities. The Quarterly Review of Biology 87:19-40
- Morran LT, Schmidt OG, Gelarden IA, Parrish RC, Lively CM (2011) Running with the Red Queen: Host-Parasite Coevolution Selects for Biparental Sex. Science 333:216-218
- Mulder MB (1990) Kipsigis women's preferences for wealthy men: evidence for female choice in mammals? Behavioral Ecology and Sociobiology 27:255-264
- Muller HJ (1932) Some genetic aspects of sex. Am Nat 66:118-138
- Orians GH (1969) On the Evolution of Mating Systems in Birds and Mammals. The American Naturalist 103:589-603
- Otto SP (2009) The evolutionary enigma of sex. Am Nat 174 Suppl 1:S1-S14
- Parker GA, Baker RR, Smith VG (1972) The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. J Theor Biol 36:529-553
- Perrig M, Gruebler MU, Keil H, Naef-Daenzer B (2014) Experimental food supplementation affects the physical development, behaviour and survival of Little Owl *Athene noctua* nestlings. Ibis 156:755-767
- Pribil S, Searcy WA (2001) Experimental Confirmation of the Polygyny Threshold Model for Red-Winged Blackbirds. Proceedings: Biological Sciences 268:1643-1646
- Rabeling C, Kronauer DJC (2013) Thelytokous Parthenogenesis in Eusocial Hymenoptera. Annual Review of Entomology 58:273-292
- Schlupp I (2005) The Evolutionary Ecology of Gynogenesis. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 36:399-417
- Simon JC, Delmotte F, Rispe C, Crease T (2003) Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. Biological Journal of the Linnean Society 79:151-163
- Thornhill R, Alcock J (1983) The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Trivers RL (1972) Parental Investment and Sexual Selection. In: Campbell B (ed) Sexual Selection and the Descent of Man The Darwinian Pivot, New York, pp 52-95
- Williams GC (1975) Sex and Evolution. Princeton Univ. Press, Princeton
- Yashiro T, Matsuura K (2014) Termite queens close the sperm gates of eggs to switch from sexual to asexual reproduction. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United

States of America 111:17212-17217

Yasui Y (1998) The 'genetic benefits' of female multiple mating reconsidered. *Trend Ecol Evol* 13:246-250

Yasui Y, Hasegawa E (2022) The origination events of gametic sexual reproduction and anisogamy. *Journal of Ethology* 40:273-284