

令和 5 年 6 月 19 日現在

機関番号：12702

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H03733

研究課題名(和文)協同繁殖種における装飾の性差と同性内変異：社会淘汰理論の検証

研究課題名(英文) Sex difference and intrasexual variation in ornaments of cooperatively breeding species: testing social selection theory

研究代表者

沓掛 展之 (Kutsukake, Nobuyuki)

総合研究大学院大学・統合進化科学研究センター・教授

研究者番号：20435647

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,600,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、脊椎動物における親以外の個体による子育て行動を研究し、分類群間で見られる共通性、多様性、機能と制約要因を明らかにすることを目的とした。とくに、協同繁殖と呼ばれる、親以外の個体がある程度のコストを伴う子育て行動を行う種を対象に、子育て行動の利得構造、群れ及び親個体への影響を明らかにすることを目的とした。本研究によって、協同繁殖をするといわれている魚ベタ・ブロウノルムにおいて、非繁殖個体が繁殖個体の負担を分担していることがわかった。この点は、魚における協同繁殖の基準と合致するものであり、本種が協同繁殖種である可能性を示唆している。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、脊椎動物における親以外の個体による子育て行動に関する理解を大きく広げた。とくに、ベタ・ブロウノルムが新たな協同繁殖種である可能性を示し、魚類における協力的社会の進化の新しい側面を明らかにした。また、親以外の個体による世話行動を多様な分類群で研究し、一般性・概念性の高い理論の構築を行った点も本科研費プロジェクトの主要な成果である。今後、論文を掲載する際にはプレスリリースを行い、成果を一般社会に分かりやすく公開する。

研究成果の概要(英文)：The purpose of this project was to study parenting behavior by non-parents in vertebrates and to identify similarity, diversity, functions and constraints found among taxa. In particular, this project aimed to clarify a payoff structure of those parental behavior, its effects on a group and parents, particularly in cooperative breeding species. The main finding of this project was that in Betta brownorum, fish that has been believed to be a cooperatively breeder, the presence of non-breeding individuals reduced burden of the breeding individuals. This is consistent with the criteria for cooperative breeding used in studies of fishes and suggests that this species may be a cooperative breeder.

研究分野：行動生態学

キーワード：協同繁殖 社会行動 協力行動 脊椎動物

1. 研究開始当初の背景

親以外の個体が子と関わりを持つ動物種は多い。そのような関わりには様々な種類があり、子に害を及ぼす行動から、世話する個体にとって大きなコストがかかる行動まで存在する。本研究では、脊椎動物を対象にこれらの行動を研究し、分類群間で見られる共通性、多様性、機能と制約要因を明らかにする。とくに、魚類における協力的社会の進化に関して未解決な問題である協同繁殖（親以外の個体の子育て行動を行う繁殖システム）の進化を中心テーマとして研究する。

2. 研究の目的

本研究の目的の一つは、ベタ・ブロウノルム *Betta brownorum* (以後、ブロウノルムと略記) を対象に行動観察と行動実験を行い、利他・協力行動の決定要因、群れ及び親個体への影響、さらには本種が持つユニークな装飾の機能を分析し、その社会性を明らかにすることである。

ブロウノルムは、1992年に記載された東南アジアに生息する魚類(キノボリウオ亜目オスフロネムス科)ベタ属の一種である。本種は一夫一妻型の繁殖システムを基本とし、雌雄間でオスが泡巣を作り、卵・幼魚の保護を行うという役割分業がみられる。また、メスは保護を稀にしか行わない(性的役割が逆転している)。テリトリー防衛は両性が行うが、オスが卵・幼魚を保護している期間中はメスが行う。

図1：ブロウノルムのオス(上)とメス(下)



装飾：ブロウノルムにおける顕著な形質が、体側面にあるエメラルドのスポット(blotch)装飾である。この装飾は両性に発現するものの、その有無・面積に性差と同性内変異を示す稀有な形質である。幼魚の段階では、両性ともに装飾を持たない。成長に伴い、多くのオスと少数のメスに装飾が現れるが、性成熟に達しても装飾が現れない個体もいる。両性において、性成熟した個体の装飾が減少・消失した観察例はない。

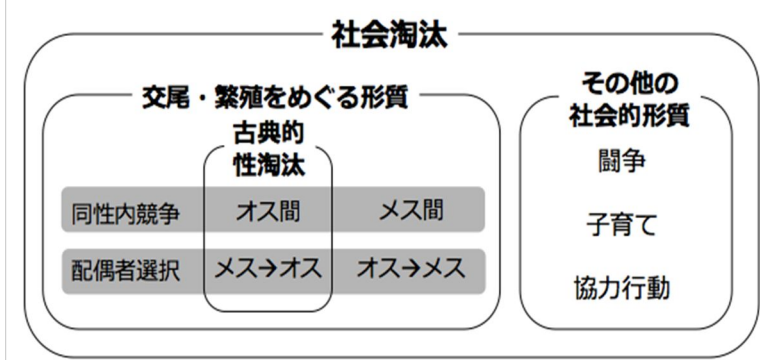
動物にみられる派手な装飾の機能・適応的意義を解明することは、行動生態学における中心テーマの一つである。オス間競争・メスによる配偶者選択を柱とする古典的な性淘汰理論によると、派手な装飾形質はオスに進化しやすいと予測される。しがたって、ブロウノルムのオスが派手であることは性淘汰理論によって説明できるが、装飾の性差と同性内変異を完全に説明することは難しい。

多くの種において、メスにも繁殖をめぐる激しい同性内競争、および装飾が存在することが知られている。また、雌雄双方において、装飾が配偶者選択以外の状況でも用いられる社会的信号になっている可能性がある。

これらの現象の説明として、1970年代に提唱された社会淘汰(social selection)が注目を集めている。社会淘汰は、社会的な競争・協力状況において、適応度を上昇させるために働く淘汰圧をすべて含む概念であり、古典的な性淘汰を内包する理論である。

本研究では、協同繁殖・性役割の逆転という社会システムが生み出す社会淘汰理論からの予測(装飾は子育て能力・闘争能力の社会的信号である)を検証した。

図2：社会淘汰と古典的性淘汰の関係



協同繁殖：ブロウノルムが記載された論文において、非繁殖個体が出生群に残留し、縄張りに侵入した異種に対して縄張り防衛を行うと述べられている。このことから本種は協同繁殖種であると考えられてきた。しかしその定量的なデータは存在せず、観察例の真偽を定量的に確かめる必要があった。そこで本研究では、ブロウノルムの非繁殖個体が家族群において果たす役割を検証した。

3. 研究の方法

ブロウノルムを飼育し、定期的に個体の体長、装飾(スポットの面積・色)を記録した。ペア飼育により繁殖させ、家族群内の社会行動(攻撃、服従、求愛ディスプレイ、行為個体・被行為)

個体)と子育て行動(泡巣の作成、卵・幼魚の保護)を全事象記録法によって記録した。装飾の機能に関する研究ではガラス越しの対面実験を行った。縄張りの防衛に関しては、同所的に生息する他種を一時的に導入して観察した。研究はすべて総研大・動物研究検証委員会の承認を得て行った。

4. 研究成果

計 53 個体を対象に装飾の有無・面積を雌雄で比較したところ、装飾は、大部分のオスと、一部のメスしか持たなかった(図3)。

異性間の対面実験の結果、装飾は配偶者選択の基準として用いられていなかった。その一方、同性個体間で対面実験の結果、雄では装飾と闘争行動は関係していなかったが、雌では装飾の大きさが闘争行動と関連していることが分かった(Nomano & Kutsukake 2022 *Anim Behav*)。これらの結果は、装飾が性的な機能でなく、社会的な機能を持っていることを示している。

また、本種が協同繁殖かどうかという点に関しては、その可能性を支持する結果が得られた。まず、実験的に対面させた異種に対して、非繁殖個体が繁殖と同様に積極的な攻撃を行っていた(図4;コントロールは異種個体がない条件)。非繁殖個体を一時的に取り除いたところ、繁殖個体による攻撃頻度が上昇した。この結果は、非繁殖個体の存在が繁殖個体の負担を低減させていることを示している。これらの結果は、魚における協同繁殖の基準と合致するものである。本結果は、現在、論文投稿中である。プロウノルムを対象とする研究以外に、比較対象として、脊椎動物における親以外の子育て行動、協力的社会を形成する行動生態学的基盤に関する研究を行い、その機能と制約要因を明らかにすることができた。

図3：プロウノルムのオス(左)とメス(右) 装飾の有無と面積の性差。装飾を持たない個体は黄色で示す。オス(左)では装飾を持たない個体が少ないが、装飾の面積は大きい。メス(右)は装飾がない個体が多く、面積も小さい。このように装飾に性差、同性内変異がある種は本種以外に知られていない。

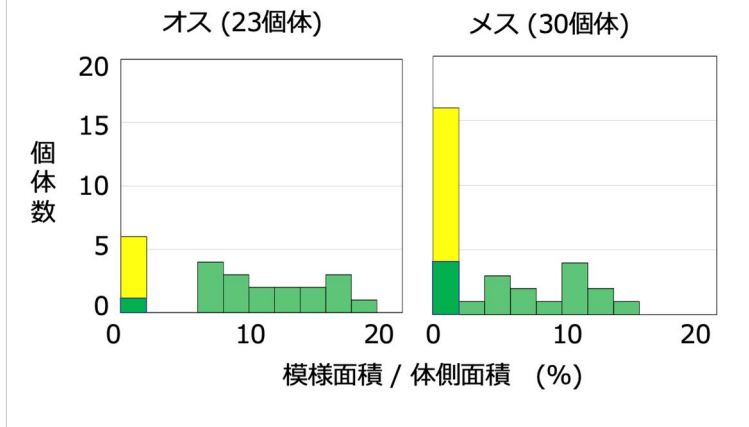
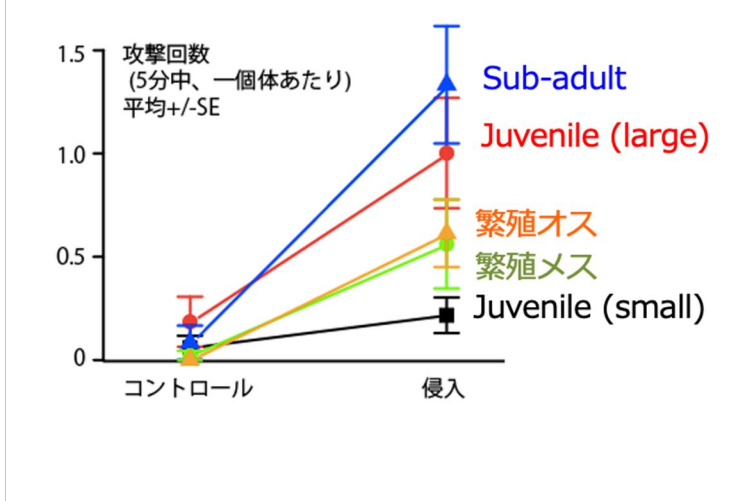


図4：異種侵入実験における各個体属性の行動頻度 非繁殖個体である sub-adults, juveniles が、侵入個体に対して攻撃を行っていた。



5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件／うち国際共著 0件／うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Hasegawa M, Kutsukake N.	4. 巻 37
2. 論文標題 Kin selection and reproductive value in social mammals.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Ethology	6. 最初と最後の頁 139-150.
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10164-019-00632-3	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Sekizawa M, Kutsukake N.	4. 巻 156
2. 論文標題 Maternal protectiveness is negatively associated with infant handling in wild Japanese macaques. Behaviour. 156: 155-179.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Behaviour	6. 最初と最後の頁 155-179.
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1163/1568539X-00003534	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kutsukake N, Inada M, Sakamoto SH & Okanoya K.	4. 巻 37
2. 論文標題 Behavioural interference in work among eusocial naked mole-rats.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Ethology	6. 最初と最後の頁 101-109.
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10164-018-0581-9	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ito MH, Yamaguchi M, Kutsukake N.	4. 巻 35
2. 論文標題 Sex differences in intrasexual aggression among sex-role-reversed, cooperatively breeding cichlid fish Julidochromis regani.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Ethology	6. 最初と最後の頁 137-144.
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10164-016-0501-9	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Nomano Fumiaki Y., Kutsukake Nobuyuki	4. 巻 190
2. 論文標題 Aggression induced by ornament similarity is limited to females in a mutually ornamented fish, <i>Betta brownorum</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Animal Behaviour	6. 最初と最後の頁 233-240
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.anbehav.2022.05.018	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計4件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 Kutsukake, N., Ito, MH.
2. 発表標題 Redirected aggression as a conflict management tactic in the social cichlid fish.
3. 学会等名 Göttinger Freilandtage. Social complexity: patterns, processes and evolution. Göttingen, Germany. (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 沓掛展之・野間野史明
2. 発表標題 闘魚 <i>Betta brownorum</i> は協同繁殖種か? 侵入実験による検証
3. 学会等名 第39回日本動物行動学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 野間野史明・沓掛展之
2. 発表標題 雌雄が装飾を持つ闘魚 <i>Betta brownorum</i> における同性間闘争の性差
3. 学会等名 日本進化学会第22回オンライン大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 野間野史明・沓掛展之
2. 発表標題 雌雄が装飾を持つ闘魚Betta brownorumにおける同性間闘争の性差
3. 学会等名 第39回日本動物行動学会大会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

代表者のwebsite https://sites.google.com/view/nkutsukake/home
--

6. 研究組織			
	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------