

平成22年5月28日現在

研究種目：基盤研究（C）
 研究期間：2007～2009
 課題番号：19570015
 研究課題名（和文） 適応的な子の性比調節に関する雌親・雄親の影響の解明
 研究課題名（英文） Influences of female and male parents on adaptive manipulation of offspring sex ratios
 研究代表者
 狩野 賢司（KARINO KENJI）
 東京学芸大学・教育学部・准教授
 研究者番号：40293005

研究成果の概要（和文）：卵胎生魚類グッピーでは、地味な雄と配偶した雌に比べ、派手で魅力的な雄と配偶した雌の子は、性比が雄偏りとなることが明らかになった。派手な雄の息子は雄親の性的魅力を引き継ぎ、高い繁殖成功が見込める。このような適応的な子の性比調節が雌親、あるいは雄親のいずれによって行われているかを検証するため、雄の相対的魅力を操作して雌と配偶させる実験を行った結果、雌親が子の性比調節をしていることが示された。

研究成果の概要（英文）：In the guppy *Poecilia reticulata*, females that mated with attractive males produced offspring with more male-biased sex ratios than those that mated with less attractive males. Since sexual attractiveness of male guppies is a heritable trait, such manipulation of offspring sex ratios depending on male attractiveness may be adaptive. In order to clarify whether female or male parents execute the offspring sex ratio manipulation, an examination in which the relative attractiveness of males was manipulated was conducted. Results of this study indicate that female parents have responsible for offspring sex ratio manipulation.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	2,000,000	600,000	2,600,000
2008年度	800,000	240,000	1,040,000
2009年度	700,000	210,000	910,000
年度			
年度			
総計	3,500,000	1,050,000	4,550,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：行動生態，性比，性淘汰，産子調節，配偶者選択，性的魅力

1. 研究開始当初の背景

近年、鳥類や哺乳類など性染色体による性決定様式を持つ脊椎動物において、親が一腹の子の性比を適応的に調節する現象に対す

る関心が高まっており、様々な仮説が提唱されてきた。Attractiveness hypothesis はそれらの1つで、雌の配偶者選択と子の性比調節の関連を示したものであり、雄親の性的魅

力が息子へと引き継がれる場合、魅力的な雄と配偶した雌は子の性比を雄偏りにすると予測されている (Hardy, 2002; Sex ratios, Oxford Univ. Press)。

これまで attractiveness hypothesis に関する実証的研究は主に鳥類で行われてきたが、性決定様式が ZZ-ZW 型である鳥類では、配偶した雄の魅力に応じて、雌が Z, あるいは W 染色体を持つ卵の生産や受精を偏らせることで子の性比を調節していると考えられている。一方、哺乳類のような XX-XY 型の性決定様式を持つ動物では、雌が X, あるいは Y 染色体を持つ精子によって優先的に受精させるだけでなく、雄が自分の魅力に応じて X, あるいは Y 染色体を持つ精子を選択的に雌に受け渡すことで子の性比を調節することが可能である。しかし、性決定様式が XX-XY 型の動物では、雄親の魅力と子の性比に関する研究はごく少なく、また子の性比決定を雌親と雄親のいずれが行っているのかまったく知られていなかった。

本研究代表者らのそれまでの研究により、XX-XY 型の性決定様式を持つ卵胎生魚類グッピーにおいて、尾鰭の長い雄の子は性比が息子偏りになることが明らかにされていた。尾鰭の長い雄の娘は体サイズが小さく、繁殖効率が低いのにに対し、息子は全長が大きく、雌に好まれて高い配偶成功が見込めることから、グッピーにおいても雄親の形質に応じた適応的な子の性比調節が行われていることが示唆された。そこで、本研究ではグッピーにおいても attractiveness hypothesis の予測するような性比調節が行われているのか、また、そのような調節が行われている場合、子の性比調節を行っているのは、雌親、雄親のいずれであるかを明らかにするとともに、本種の雌の配偶者選好性に関してこれまでよりも詳細な検証を行うことにした。

2. 研究の目的

(1) 本研究では、XX-XY 型の性決定様式を持つグッピーにおいて、雄の性的魅力に応じた子の性比調節が行われているのかを明らかにする。雄の魅力として、本種の雌における配偶者選択の指標として重要なオレンジスポットに特に着目した。オレンジスポットの大きさは、雄親から息子への遺伝率が高いことから、オレンジスポットが大きく派手な雄の息子もスポットが大きく、性的魅力が高くなると考えられる。

Attractiveness hypothesis の予測通り、オレンジスポットの派手な魅力的な雄の子が息子偏りであった場合、次にこのような適応的な性比調節を行っているのは雌親、雄親のいずれであるか、同一雄の相対的な魅力を操作することで検証した。

(2) 本種の雌は、オレンジスポットや全長など複数の雄形質を指標に配偶者選択を行っているが、配偶者選択におけるそれらの形質の相対的重要性を明らかにする。それにより、雌の配偶者選好性、及びそれに影響を受ける子の性比調節に関して、どのような雄形質が最も重要であるかを示すことができる。

3. 研究の方法

(1) グッピーにおいて attractiveness hypothesis が予測するような子の性比調節が行われているかを検証した。体サイズが等しく、オレンジスポットの派手さの異なる雄 2 個体と、雌 2 個体を一組とした。そして、それぞれの雌に対し、透明な仕切り越しに 2 個体の雄を提示し、それぞれの雄に対する選好性を測定し、どの雌もオレンジスポットが大きく、派手な雄に対する選好性が強いことを確認した。配偶者選好実験の後、一方の雌は好みの派手な雄、もう一方の雌は好みでない地味な雄と配偶させた。そして、それぞれの雌が産んだ子の性比を比較した。

(2) 上記 (1) の研究の結果、雄の魅力に応じて子の性比が偏ることが明らかになったことから、雄の魅力に対応した子の性比調節が、雌親、雄親のいずれによってなされているかを検証した。オレンジスポットの派手さが平均的な、雌と配偶させる雄 (配偶雄) 1 個体と、雌 2 個体を一組とした。配偶雄と雌を配偶させる前に、透明な仕切り越しに配偶雄、及び雌に視覚刺激を与えるだけの刺激雄をペアにして、それぞれの雌に提示した。一方の雌に対しては、配偶雄とそれよりもオレンジスポットの派手な刺激雄、もう一方の雌に対しては配偶雄とオレンジスポットが地味な刺激雄を提示した。そして、配偶雄と刺激雄に対する各雌の選好性を計測した。

刺激雄がより派手な場合、配偶雄の相対的魅力が低くなるのにに対し、刺激雄がより地味な場合は配偶雄の相対的魅力は高くなると考えられる。同一配偶雄の相対的魅力をこのように操作し、その後、それぞれの雌と配偶させ、子の性比を比較した。子の性比調節が雌親によって行われている場合、同一の配偶雄であっても相対的魅力が低い場合に比べ、相対的魅力が高い場合の子の方が息子偏りになると予測される。一方、雄親が子の性比を調節しているなら、相対的魅力によらず、同じ配偶雄の子の性比には差がないと予測される。

(3) グッピーの雌の配偶者選択において指標となる複数の雄形質の相対的重要性を明らかにした。ターゲットとする形質だけに差があり、他の体形質や行動はまったく同一の雄動画をj使って、各雄形質に対する雌の配

偶者選好性を検証した。まず、雌に求愛している雄をデジタルカメラで撮影し、典型的な求愛行動を示していた雄の動画をコンピューターに取り込んだ。取り込んだ動画を複数コピーし、画像処理ソフトウェアを用いて、ターゲットとする形質だけを操作した雄映像を作成し、雌の選好性に対するそれぞれの雄形質の重要性を比較した。

①雄のオレンジスポットの鮮やかさと全長の重要性について調査した。オレンジスポットの鮮やかさだけが異なる雄映像を雌に提示した。次に、全長だけが異なる雄映像を雌に提示し、オレンジスポットの鮮やかさ、及び全長に対する雌の選好性を確認した。その後、オレンジスポットと全長がそれぞれ異なる組み合わせの雄映像を雌に提示した。オレンジスポットの鮮やかさがより配偶者選択に重要であるなら、全長は小さくともオレンジスポットの鮮やかな雄映像が雌に好まれると考えられる。一方、雄の全長の方が重要な場合、オレンジスポットが地味でも、全長の大きな雄映像が雌に好まれると予測される。

②雌選択における雄のオレンジスポットの鮮やかさと大きさの相対的重要性を検証した。オレンジスポットの鮮やかさだけが異なる雄映像、あるいは大きさだけが異なる雄映像を雌に提示し、オレンジスポットの鮮やかさと大きさに対する雌の選好性を確認した。次に、オレンジスポットの鮮やかさと大きさの双方が異なる組み合わせの雄映像を雌に提示した。オレンジスポットの鮮やかさの方が雌の選好性に重要である場合、スポットが小さくとも鮮やかな雄映像が好まれるのに対し、オレンジスポットの大きさの方が重要であるなら、スポットが地味でも大きな雄映像が雌に好まれると予測される。

4. 研究成果

(1) 雄の魅力に応じた子の性比調節

一組にした雄2個体、雌2個体に関して、それぞれの雄に対する雌の選好性を計測したところ、いずれの雌もオレンジスポットが小さい地味雄よりも、オレンジスポットが大きく派手な雄を好んでいた。雌の好みを確認した後、一方の雌は好みの派手雄と配偶させ、もう一方の雌は好みでない地味雄と配偶させた。それぞれの雌が産んだ子の性比を比較したところ、好みでない地味雄と配偶した雌に比べ、好みの派手雄と配偶した雌の方が子の性比が息子偏りとなっていた。ロジスティック回帰分析の結果、配偶した雄に対する雌の選好性が強いほど、子の性比が息子偏りになっていることが明らかになった。

スポットの大きさなど、本種の雄のオレンジスポットの派手さは高い遺伝率を示すこ

とから、オレンジスポットが派手な雄の息子はオレンジスポットが派手になり、雌に好まれて高い配偶成功が期待できる。したがって、attractiveness hypothesis が予測するとおり、オレンジスポットが派手な、好みの雄と配偶した雌が産んだ子が息子偏りであることは適応的であると考えられる（雑誌論文③）。

(2) 子の性比調節に関する雌親と雄親の関与

オレンジスポットの大きさが平均的な配偶雄を、よりスポットが大きく派手な刺激雄とともに雌に提示した場合、配偶雄に対する雌の選好性は低かった。対照的に、オレンジスポットが小さく地味な刺激雄とともに配偶雄を提示した場合、配偶雄に対する雌の選好性は高かった。したがって、一緒に提示する刺激雄により、同一の配偶雄であっても雌に対する相対的魅力を操作できることが確認された。

より派手な刺激雄により、相対的に好まれない役割で配偶雄が雌と配偶した場合、及びより地味な刺激雄により、相対的に好まれる役割で配偶雄が雌と配偶した場合のそれぞれで得られた子の性比を比較した。その結果、同一配偶雄の子であっても、好まれない役割での配偶に比べると、相対的に魅力的で好まれる役割で雌と配偶した場合の方が、子の性比が息子偏りになっていた。実験中に配偶雄は刺激雄を見ることができないことから、自分の相対的魅力を感知することはできない。それに関わらず、配偶雄の相対的魅力により、子の性比に差異が生じた結果から、雄親の魅力に応じて子の性比を調節しているのは雌親であることが判明した。

Attractiveness hypothesis に関する子の性比調節の検証は、これまで主に ZZ-ZW 型の性決定様式を持つ鳥類で行われてきたが、鳥類ではその性決定様式により、雌親が子の性比調節を行っていると考えられている。しかし、XX-XY 型の性決定様式の動物では、雌親、雄親の双方が子の性比調節を行うことが可能である。本研究の結果により、XX-XY 型の性決定様式を持つ動物において、雄の魅力に応じて雌親が子の性比を調節することがはじめて実証された（雑誌論文②）。

(3) 雌の配偶者選択に関する雄のオレンジスポットの鮮やかさと全長の相対的重要性

オレンジスポットの鮮やかさだけが異なる雄映像を雌に提示して二者択一実験を行ったところ、雌はオレンジスポットが鮮やかな雄映像を好んでいた。次に、全長だけが異なる雄映像を雌に提示した場合、雌は全長の大きな雄映像を好んでいた。したがって、雄映像におけるオレンジスポットの鮮やかさ、

及び全長の大きさに対する雌の選好性が確認された。

オレンジスポットの鮮やかさ、及び全長の双方が異なる雄映像を雌に提示したところ、雌は全長が大きく、オレンジスポットが地味な雄映像よりも、全長が小さく、オレンジスポットが派手な雄映像を選び好んでいることが明らかになった。この結果は、本種の雌の配偶者選択の指標として、雄のオレンジスポットの鮮やかさの方が、全長よりも重要であることを示している。

自然状態において、全長が大きい雄には体サイズが大きい雄だけでなく、体サイズは小さいが尾鰭の長い雄が含まれている。体サイズが小さく、尾鰭の長い雄の娘は体サイズが小さく、繁殖効率が低いことから、雌がそのような雄と配偶することはコストとなることが知られている。一方、雄のオレンジスポットの鮮やかさは、カロテノイド源である藻類摂取によって発現するカロテノイド依存形質である。したがって、雄のオレンジスポットの鮮やかさは、その雄の採餌能力などの指標と考えられる。したがって、雌にとっては尾鰭の長い雄という雄の騙しが混入しうる全長よりも、雄のオレンジスポットの方が信頼できる配偶者選択の指標であることが示唆された（雑誌論文⑤）。

(4) 雌の配偶者選択に関する雄のオレンジスポットの鮮やかさと大きさの相対的重要性

オレンジスポットの鮮やかさだけが異なる雄映像を雌に提示し、二者択一実験を行ったところ、雌はオレンジスポットの鮮やかな雄映像を好んでいた。一方、オレンジスポットの大きさだけが異なる雄映像を雌に提示した場合、雌はオレンジスポットの大きな雄映像を好んでいた。したがって、オレンジスポットが鮮やか、あるいは大きい雄映像を雌が選んでいることが確認された。

オレンジスポットの鮮やかさ、及び大きさの双方が異なる雄映像を雌に提示して選好実験を行った結果、雌はオレンジスポットが鮮やかで小さい雄映像よりも、スポットが地味で大きな雄映像を好むことが判明した。この結果から、雄のオレンジスポットの大きさの方が、鮮やかさよりも雌の配偶者選択に重要であることが明らかになった。

本種の雄のオレンジスポットはその個体の質を示しており、スポットが大きい雄、及び鮮やかな雄の子は繁殖効率や採餌能力などが優れていることが知られている。雄のオレンジスポットに関し、大きさは高い遺伝率を示す遺伝形質であるのに対し、鮮やかさはカロテノイド摂取によって発現の程度が異なるコンディション依存形質である。したがって、生息環境にカロテノイド源である藻類

が豊富にある場合は、採餌能力の低い雄もオレンジスポットが鮮やかになる場合もあるだろう。したがって、雄のオレンジスポットの鮮やかさよりも、大きさの方が環境などに影響を受けない、より信頼性の高い指標であるため、雌の配偶者選択において重要性が高いことが示唆された（雑誌論文①）。

これらの結果から、本種の雌の配偶者選択において、雄のオレンジスポットの大きさはきわめて重要であることが示された。本研究において、オレンジスポットの大きさという雄の性的魅力により、雌が子の性比を調節していることが明らかになったが、これは雌の配偶者選択におけるオレンジスポットの大きさの重要性を反映したものと考えられる。

これらの他に、雌に配偶相手として好まれない尾鰭の長い雄は、求愛ではなくスニーキングという代替繁殖行動を頻繁に示すが、これらの繁殖行動の頻度は雄の尾鰭切除によって逆転することから、コンディション依存型の行動形質であることを明らかにした（雑誌論文④）。

また、本研究の成果の一部を含めて、魚類の性淘汰に関する総説を英文の専門書の一章としてまとめ、国際的な出版社から出版した（図書①）。

5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕（計5件）

- ① Kenji Karino, Yukako Shimada, Hiromi Kudo & Aya Sato, Relative importance of the area and intensity of the orange spots of male guppies *Poecilia reticulata* as mating traits preferred by females, *Journal of Fish Biology*, 査読有, Vol. 96, 2010, in press
- ② Aya Sato & Kenji Karino, Female control of offspring sex ratios based on male attractiveness in the guppy, *Ethology*, 査読有, Vol. 116, 2010, 524-534
- ③ Kenji Karino & Aya Sato, Male-biased sex ratios in offspring of attractive males in the guppy, *Ethology*, 査読有, Vol. 115, 2009, 682-690
- ④ Kenji Karino & Noriko Kamada, Plasticity in courtship and sneaking behaviors depending on tail length in the male guppy, *Poecilia reticulata*, *Ichthyological Research*, 査読有, Vol. 56, 2009, 253-259
- ⑤ Kenji Karino & Yoko Urano, The relative importance of orange spot

coloration and total length of males in female guppy mate preference, Environmental Biology of Fishes, 査読有, Vol. 83, 2008, 397-405

〔学会発表〕(計6件)

- ① 佐藤綾, 狩野賢司, グッピーにおける♀の適応的な産子調節, 日本動物行動学会第28回大会, 2009.11.27-29, 筑波大学
- ② 川越智子, 狩野賢司, 集団性比に対応したグッピーの性比調節, 日本動物行動学会第28回大会, 2009.11.27-29, 筑波大学
- ③ 工藤宏美, 狩野賢司, 集団組成の変動に対応したグッピーの繁殖形質の適応, 日本動物行動学会第28回大会, 2009.11.27-29, 筑波大学
- ④ 佐藤綾, 狩野賢司, 子の数・性比と子の形質の関連ー野生グッピーでの検証, 日本動物行動学会第27回大会, 2008.9.24-26, 金沢大学
- ⑤ 狩野賢司, グッピーの配偶行動と雌雄の駆け引き, 第55回日本生態学会, 2008.3.17, 福岡国際会議場
- ⑥ 狩野賢司, グッピーにおける雄親の尾鰭長に応じた適応的な子の性比調節, 日本動物学会第78回大会, 2007.9.20-22, 弘前大学

〔図書〕(計1件)

- ① Kenji Karino, Science Publishers, Sexual selection: signaling and courtship, In: Reproductive Biology and Phylogeny of Fishes (Agnathans and Bony Fishes) Part B, Barrie G.M. Jamieson (ed), 2009, pp. 181-220

6. 研究組織

(1) 研究代表者

狩野 賢司 (KARINO KENJI)
東京学芸大学・教育学部・准教授
研究者番号: 40293005