

平成 22 年 5 月 20 日現在

研究種目：若手研究（B）
 研究期間：2008～2009
 課題番号：20770016
 研究課題名（和文）雄の繁殖履歴に依存した雌の配偶者選択：コピー戦術の実証とその進化要因の解明
 研究課題名（英文）Female mate-choice depending on the male mating history: evidence for mate-choice copying and its evolutionary mechanism
 研究代表者
 竹垣 毅（TAKEGAKI TAKESHI）
 長崎大学・水産学部・准教授
 研究者番号：50363479

研究成果の概要（和文）：ロウソクギンポ雌のコピー戦術を実証するために、雌の産卵行動の観察と配偶者選択実験を野外で行った。その結果、複数の雌が、ペア産卵を行っている巣の周辺に集まり、その後、雄の求愛を受けることなく無理やり入巣して産卵していたこと、通常、雌が選択しない「配偶履歴のない雄」とモデル雌とのペア産卵を雌（実験雌）に見せると、その後、その実験雌がその雄と産卵に至ったことから、本種雌がコピー戦術を採用していることが強く示唆された。

研究成果の概要（英文）：To clarify mate-choice copying behaviour of female *Rhabdoblennius ellipes*, we observed female spawning pattern in detail and conducted mate-choice experiment in the field. Several females were observed near the spawning nest, and then most of them spawned with the male without the male courtship displays. In the mate-choice experiment, focal females spawned with unpreferred males after forced mating between those males and model females. These results strongly suggested the presence of female mate-choice copying behaviour in this species.

交付決定額

(金額単位：円)

| | 直接経費 | 間接経費 | 合計 |
|---------|-----------|---------|-----------|
| 2008 年度 | 2,000,000 | 600,000 | 2,600,000 |
| 2009 年度 | 1,300,000 | 390,000 | 1,690,000 |
| 年度 | | | |
| 年度 | | | |
| 年度 | | | |
| 総計 | 3,300,000 | 990,000 | 4,290,000 |

研究分野：魚類行動生態学

科研費の分科・細目：生態・環境

キーワード：配偶者選択・性淘汰・子の保護・魚類・進化・行動生態・繁殖生態・コピー戦術

1. 研究開始当初の背景

動物が繁殖相手を選ぶ際に、他個体の選択を観察してそれを真似る「コピー戦術」が鳥類・魚類を中心に多くの種で知られている。

コピー戦術には、相手を選ぶ際に要する時間やエネルギーのコスト削減や、相手を査定する精度の向上などの点で利益があると考えられている。このコピー戦術をはじめとする

他個体の好みに依存した「非独立型配偶者選択」を採用する種で、好みの形質が逆転するなど¹⁾、形質の進化に既成概念を覆すような強い影響を及ぼしていることが実証されており、今後の性淘汰研究を牽引する中心的テーマとなっている。

申請者らは、雄親が単独で卵保護を行う一夫多妻魚ロウソクギンポを材料に、2003年から雌の配偶者選択の研究に取り組んでおり、これまでに前日に繁殖に成功した（雌に選ばれた）雄がその翌日にも高い確率で雌に選ばれることを明らかにしている。

当初は、雄が卵を保護する巣内に産卵後数日経過して発生の進んだ発眼卵がある場合にその雄の卵獲得率が約 1/10 に低下したことから、雌が巣内の発眼卵を確認してその巣への産卵を回避していると考えていた。これは、保護雄が産卵間もない未発眼卵を選択的に卵食する場合、発眼卵の中に自分が産卵すると、自分の産んだ卵（未発眼卵）が選択的に卵食されるリスクが高いからである（後に“選択性無し”が検証された）。

しかし、巣内の保護卵を異なる発生段階の卵と入れ替える野外操作実験の結果、予想に反して、雌は発眼卵を避けているのではなく、また未発眼卵を選んでいないのではなく、前日に卵を獲得したという繁殖履歴に依存して雄を選ぶことが示された。

2. 研究の目的

申請者らはこの実験結果に加えて、同じ雌が生理的に2日連続で産卵できる可能性が低い点と、ペアが産卵中にその巣の周囲で産卵を見ている複数の雌（2-4 個体）が野外・水槽内両方で観察されている点から、雄の産卵履歴に依存したこの雌の配偶者選択が「コピー戦術」である可能性が極めて高いと考えた。本研究では、まず（1）コピー戦術であることを実証し、（2）その適応的意義を明らかにした上で、（3）雌が複数の産卵行動をコピーするバックアップコピー仮説の可能性を検討することを目的とした。

（1）コピー戦術の実証：本当にコピーしているのか？

過去に報告されているコピー戦術の中には、他のプロセスでも説明可能な例が多く、その検証基準が提唱されるほどである。例えば、より多くの卵がある巣が雌に好まれる場合、他の雌の産卵で卵が増えて巣の魅力が増し、その結果雌に選ばれやすくなるようなケースである。ロウソクギンポ雌のケースがコピー戦術であることを実証するには、コピーしたと思われる雌が前日のモデル雌の産卵を観察していたかどうかを示す必要がある。

（2）コピー戦術の適応的意義：なぜコピーするのか？ 時空間的制約の検証

コピー戦術に関する多くの研究はコピーか否かを検証するに留まっており、その適応的意義が検証された例は皆無に等しい。これは産卵行動のコピーという特殊な戦術を採用する条件・状況を理解するには野外調査が不可欠であるのに対し、過去のコピー戦術の研究のほぼ全てが室内実験によるものだからである。

ロウソクギンポでは「保護卵数の多い巣」で卵の生残率が高いことが示されている。これは卵数が多いほど雄の保護放棄率が低く、かつ自身の産んだ卵が保護雄に卵食（フィリアルカニバリズム）される危険性が「薄めの効果」により低下するからである。数多くの巣の中から、雌が卵の多い巣を探し当てるにはかなりの時間とエネルギーを要すると考えられるが、実際には雌が卵の多い巣を探索するための十分な時間は無い。すなわち、本種の雌は干潮時には潮間帯下部に群れていて、潮が満ちてくると海水とともに雄が産卵巣を構えているタイドプール内に入り、その直後に集中して産卵するからである。各巣内には多くても雌 3-4 個体分の卵しか収容するスペースがなく、また各巣同時に雌 1 個体ずつしか産卵できないため、他の雌よりも先に産卵しなければ、特に保護卵数の多い巣は産卵スペースが無くなってしまう。雌はコピー

戦術を採用することで、いち早く目指すべき巣に到達しているのではないだろうか？

(3) バックアップコピー仮説の可能性

上述の時空間的制約はロウソクギンポのコピー戦術の進化をもたらした重要な要因であると考えられるが、たとえ雌がコピー戦術を採ったとしても状況によっては産卵スペースが無く、別の巣への産卵を余儀なくされる可能性は高い。このような状況下でも適当な雄を効率よく確実に選択するために、雌は複数の巣の産卵状況を事前に収集（バックアップコピー）しているのではないだろうか？

本研究では、確認が困難なコピー戦術を野外で検証するだけでなく、これまでほとんどの種で手つかずであったコピー戦術の適応的意義を明らかにする。本種の時空間的制約下におけるコピー戦術は「選択コストの削減」というよりも「コピーの必然性」を示唆しており、これまでのコピーの概念とは一線を画している。また、複数コピーを状況に応じて使い分けるというバックアップコピー仮説は検証に至れば、コピーが観察学習であるという観点からも、今後の行動生態学研究に大きな進歩をもたらすと思われる。

3. 研究の方法

本研究の野外調査は、長崎市檜山町三重崎海岸で行った。

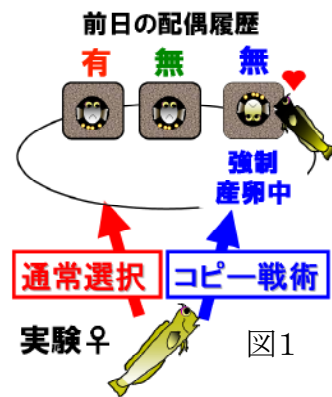
【平成 20 年度】

過去の調査から、前日に卵を獲得したの卵獲得率が極端に高いこと、そして産卵中の巣周辺に複数のメスが定位していたことから、本種雌がコピー戦術を採用している可能性が示唆されている。そこで、野外調査に基づいて、本種メスのコピー戦術を確認することを目的とした。調査では、調査区に設定したタイドプールに進入したメスの配偶者選択を追跡し、どの巣を訪問し、産卵したのか？を記録した。実際に産卵に至ったかどうかは人工巣内のシートを抜き出し、卵を確認した。

【平成 21 年度】

20 年度の調査から、本種メスが他のメスの産卵行動を観察したその日のうちに同じ巣に産卵していることが明らかになった。この時、メスは通常産卵に必要な不可欠だと考えられるオスからの求愛がなくても、ペア産卵中の巣に近づき産卵をしていたことから、ペア産卵中の巣に高い選好性を持つことが示唆された。しかし、同じオスを選択するのはメスが何らかのオスや産卵巣の質を指標として優れたオスを選択した結果かもしれない。そこで、野外での配偶成功率が極端に低い前日に配偶履歴の無いオスにあるメスを強制配偶させ、配偶者選択中のメスに見せる野外操作実験を行なった。もし、他のメスの配偶者選択をコピーしているのであれば、強制産卵させている

オスを選択し、通常の配偶者選択ならば、前日の配偶履歴が有る巣を選択すると思われる（図 1）。



4. 研究成果

メスの配偶者選択を追跡した結果、当初の予想と異なり、他のメスの産卵行動を観察したその日のうちに同じ巣に産卵をしていた。当日産卵が起こっている巣は、調査区の中ではごくわずかであるが、配偶者選択中のメスはペア産卵が起こっている巣を集中的に訪問していた。さらにコピーしたメスはペア産卵中の巣に無理やり入巣し産卵したり、産卵

表 1

| | メスが選択した巣 | |
|-----------|-----------------|---------------|
| | オスのみ | ペア産卵中 |
| 求愛したオスの割合 | 100% (18/18) | 14% (2/14) |

Comparison of two proportions: $p < 0.01$

時に必要不可欠なオスの求愛行動なしにメスが産卵に至ったことから(表1)、メスのペア産卵中の巣への高い選好性が明らかになった。

さらに、質の高いオスや巣にメスが集中している可能性を除去するために、前日に配偶履歴の無いオスとメスを強制産卵させ、その後の配偶状況を追跡したところ、そのオスの巣周辺に複数のメスが集まり長時間滞在し、最大3個体のメスが同じ巣で産卵する結果になった(図2)。これらの結果から、本種メスがコピー戦術を採用している可能性が極めて高いと考えられた。

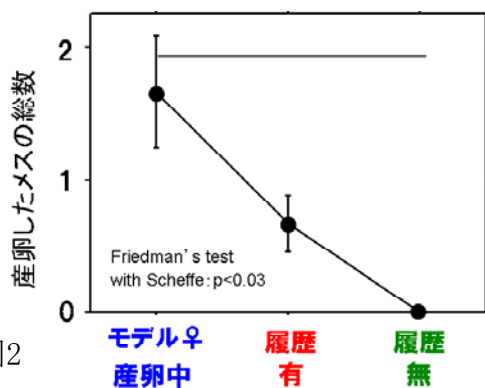


図2

過去の研究で、巣内の卵が多いほどオスが保護放棄をしにくく、また卵の捕食に対する薄めの効果が高いため、メスは同じ日齢の卵が多い巣を選択すれば、自身の卵の高い生残率が見込めることが分かっている。本種の繁殖可能な時間帯は早朝の数時間に限られることから、当初メスはコピーによって素早く目的のオスと配偶することを実現していると考えた。しかし、コピーしたメスの多くがペア産卵中のメスが産卵を終えるまで長時間(最大80分)待機する必要があったことから、素早く配偶できるわけではなかった。メスの配偶者選択を追跡した結果、産卵せずに巣を出るとオスに激しく噛み付かれて傷つくことから、メスによる巣内の卵の確認は困難であることが分かった。さらに、他のメスのペア産卵を観察しなかったメスは当日に産卵があった巣を訪問すらできていないことが分かった。これらのことから本種メスは、他のメスのコピー戦術によって、多くの

巣の中から確実にかつ少ないリスクで多くの卵が存在する巣を選択している可能性が示唆された。

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1件)

- ①. Matsumoto, Y. & T. Takegaki, A. Tawa & Y. Natsukari. 2008. Female within -nest spawning-site preference in a paternal brooding blenny, and its effect on the female mate choice. *Journal of Zoology (London)*, 275: 48-53. (査読有)

[学会発表] (計5件)

- ①. Matsumoto, Y., Y. Yoshimoto & T. Takegaki. "Female mate choice on the basis of male mating history in a paternal brooding blennid fish *Rhabdoblennius ellipes*: mate-choice copying?" 12th *International Behavioral Ecology Congress (ISBE)*. New York, USA, August. 2008.
- ②. 松本 有記雄・竹垣 毅・田和篤史・夏苺豊. 「ロウソクギンポ雌による巣内の産卵箇所選好性と、その配偶者選択への影響」. 第27回日本動物行動学会、金沢、金沢大、2008年9月.
- ③. 松本 有記雄・竹垣 毅. 「ロウソクギンポ雌の配偶者選択: 野外におけるコピー戦術の実証」. 第56回日本生態学会、岩手、岩手県立大、2009年3月.
- ④. 松本 有記雄・竹垣 毅. 「野外におけるロウソクギンポ雌のMate-choice copying (コピー戦術) の実証」. 第28回日本動物行動学会、筑波、筑波大、2009年11月.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

竹垣 毅 (TAKEGAKI TAKESHI)

長崎大学・水産学部・准教授

研究者番号：50363479

(2) 研究協力者

松本 有記雄 (MATSUMOTO YUKIO)

長崎大学大学院生産科学研究科・博士後期
課程 (学振 DC1)

研究者番号：