

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 5 月 26 日現在

機関番号：24402

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2010 ～ 2012

課題番号：22405010

研究課題名（和文）脊椎動物の共同繁殖のモデルシステムとしてのタンガニイカ湖魚類の繁殖と社会性の解明

研究課題名（英文）Study on the reproductive behavior and the sociality in Lake Tanganyika cichlids as a model system of cooperative breeding in vertebrates

研究代表者

幸田 正典 (KOHDA MASANORI)

大阪市立大学・大学院理学研究科・教授

研究者番号：70192052

研究成果の概要（和文）：脊椎動物の社会進化モデルとしてタンガニイカ湖のカワスズメの系統関係や彼らの社会構造を調べた。この系統の魚類には多様な婚姻形態や社会構造が含まれており、共同繁殖の進化には巣の維持という生態条件が重要であることが示された。また「共同的一夫多妻」などほ乳類や鳥類でもまったく知られていない社会構造も見いだした。新たな系統からの血縁ヘルパー型共同繁殖魚や協同的一妻多夫の進化も示唆できるなど、様々な成果が得られた。

研究成果の概要（英文）：We studied social structure and reproductive strategy of cichlids of Lake Tanganyika, especially cooperative breeding species, indicate following major suggestions or conclusions. *Neolamprologus obscurus* conduct cooperative breeding with related helpers, and we suggest that cooperative breeding evolves at least four times independently. The tribe Lamprologini cooperative breeding with related helpers are found in species of which nests are or will be immediately destroyed without nest maintenance behavior. In this species we also found for the first time in fish that female young disperse from natal territories earlier than male young, and this tendency will be similar to birds delayed dispersion rather than mammals.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	6,600,000	1,980,000	8,580,000
2011年度	5,200,000	1,560,000	6,760,000
2012年度	3,200,000	960,000	4,160,000
年度			
年度			
総計	15,000,000	4,500,000	19,500,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生物・環境

キーワード：協同繁殖、血縁ヘルパー型共同繁殖、共同的一妻多夫、雌雄の対立、分散遅延、利他行動、血縁淘汰、雌雄の対立

## 1. 研究開始当初の背景

タンガニイカ湖のカワスズメ類は日本人が長年にわたり、繁殖行動、婚姻形態、社会構造について研究してきた。彼らは巣に卵を産み親が子育て（保護）を行う。子の保護様

式は様々であり、このことが鳥類と同様の様々な婚姻形態をもたらしている事が分かっていた。

鳥類やほ乳類でも、一夫一妻、一夫多妻、古典的（ハレム型）一妻多夫が知られている。

さらに、これら陸上脊椎動物では、年上の兄妹がなわばりに留まり、自分たち自身は繁殖せずに、弟妹の子育ての世話をする、「血縁ヘルパー型共同繁殖」、さらに非血縁の雄が一匹の雌と交尾し1つの巣で繁殖する「協同的一妻多」が知られていた。これらは、より複雑で個体間関係の複雑な社会であり、その進化の理由が長年にわたり理論的および実践的研究がなされていた。

ランプロロギニ族魚類にも一夫一妻、一夫多妻、ハレム型一妻多妻はじめ、血縁ヘルパー型共同繁殖、さらには協同的一妻多夫も知られていた。魚類でのこれら共同繁殖は、タンガニカ湖の本族魚類でしか知られていない。その主原因は、これらの魚が片親もしくは両親で子育てをする事にあるのは、ほぼ間違いなく、それが原因で世界の魚類でも本族魚類に共同繁殖が限られているといえる。さらにこれら魚は単系統であり、系統関係が把握されている事、いずれも小型の魚類であり、行動圏も小さく直接の行動観察が容易である事、また飼育実験によるアプローチも容易い等、大きな利点がある。このような背景を考えると、同湖の基質産卵魚であるランプロロギニ族（全80種）は、魚だけでなく脊椎動物の共同繁殖の進化を検討する事も可能なすばらしい研究材料ということができ、このような背景のもと同湖での潜水野外調査や水槽飼育実験を行うことにした。

## 2. 研究の目的

我々は単系統であることが確実である基質産卵魚ランプロロギニ族魚類に焦点を当て、その多様な社会構造の進化とその生態的要因の解明をめざす。とりわけ2つのタイプの共同繁殖種に焦点を当てるし、それだけでなく系統的に近いと考えられる非共同繁殖の魚種の繁殖様式の解明も実施する事により、共同繁殖の進化を把握する。

2つ目の目的としては、水槽観察により、これまで得られている共同繁殖魚種でのいくつかの仮説に付いての野外および飼育実験を行うことにより、それら仮説の検証する事にある。

(仮説1) 協同的一妻多夫魚類の婚姻形態は、雌が雄の父性認識を操作することにより維持されている。

(仮説2) 血縁ヘルパー型共同繁殖種ではヘルパーの滞在は、ヘルパー自身の滞在コストとこのことにより、同湖のカワスズメ科魚類の進化を明らかにするだけでなく、鳥類やほ乳類での多様な社会構造とも比較する事により、脊椎動物の社会構造とりわけ共同繁殖の進化の要因の解明をめざしてきた。

共同繁殖魚はグループメンバーが多く、互いに個体識別している事が知られている。血縁ヘルパー型共同繁殖では、鳥類では雌が、

ほ乳類では雄が早く分散する事が知られている。カワスズメで分散の性差を調べる事で、魚類のケースを調べることができる。

(仮説3) 視覚で個体識別する彼らは、おそらく個体変異の多い顔の模様で識別しているだろう。

また、共同繁殖種のうち、完全な岩場で繁殖する *N. bushery* の社会構造を明らかにすることで、社会構造と生態要因の関係について検討する。

## 3. 研究の方法

主な方法は野外での潜水行動観察、野外実験および室内飼育実験（現地研究所および国内）である。現地のタンガニカ湖湖畔のムブルング市の研究所をベース基地とし、そこからボートで5-20km離れた調査地点で継続観察を行う。

社会関係の調査のために、対象魚を個体識別し長期間追跡する。場合によっては、長期識別措置をとり、翌年度に追跡観察することもある。

また、現地で水槽飼育実験も野外調査と平行して実施した。一部の魚は、ザンビア政府の許可のもと、持ち帰り国内での水槽飼育実験も行った。さらに、本族魚類の系統樹についての検討も行った。

## 4. 研究成果

(1) オブスキュルスは共同繁殖の可能性が高いと予測していたとおり、その社会関係、保護行動、グループ個体の血縁度、サイズ組成からなどから血縁ヘルパー型共同繁殖魚であることがほぼ確認された。また、これらの資料から雄の方が分散遅延を起こしていることがほぼ明らかとなった。これは魚類でははじめての成果であり、魚類の分散遅延がほ乳類よりも鳥類に近い事を示唆している。

(2) 系統と共同繁殖を対比させた所、オブスキュルスは、これまでの共同繁殖種とは独立した系統であることが明らかになった。いずれも *Neolamprologus* 属魚(35種)であり、それらの共同繁殖、非共同繁殖を比較した所、繁殖巣の維持の必要性が、共同繁殖の進化にとり最も大きな要因と言えそうである。このように巣から砂を常に出す必要のある種群で血縁ヘルパー型共同繁殖は4回独立に進化した事がわかった。

(3) 一方で、同じ *Neolamprologus* 属ながら、野外調査の結果社会構造は血縁ヘルパー型共同繁殖ではなく、*N. bushery* は共同的一妻多夫の可能性が高い事が分かりつつある。残念ながら、「β雄」の捕獲が出来ておらず、結論は今後の課題である。本種は、砂をかぶる巣ではなく、完全に岩戸その隙間で繁殖している。この生息環境は、共同的一妻多夫のジュリドクロミスやカリノクロミスと似ており、生態的要因が社会様式に大きく影響す

る事を明示している。

(4) 共同的一妻多夫のジュリドクロミスを用いた実験観察から、一妻多夫の雌は、擬似産卵を多用する事で雄に自分の受精卵が多いと嘘をつき、その結果としてそれぞれの雄に自分の子供が多いと思わせ、より子の世話をを行い、その結果雌自身の保護量を減らしている事が強く示唆された。また、この傾向をこれまでの鳥類での研究事例を考慮すると、この「雄の父性認識の操作」は鳥類の共同繁殖の成立要因として、これまでの雄間での対立と協調が主要因との諸説とは大きく異なることを示している。すなわち、本研究での成果が、協同的一妻多夫の成立要因の見方を大きく覆すものとなっている。

(5) 共同繁殖種はグループメンバーが多く、かつ互いに視覚により個体識別していることが知られている。その一種であるブリチャージを用いた水槽実験により、彼らが顔の模様にもとづいて個体識別をしている事が明らかになった。本種は顔の模様に変異があり、彼らはこの変異に基づいて識別をしていると考えられる。さらに、顔の模様と社会構造を種間で比較した所、共同繁殖種で顔もようは発達し、一夫一妻種などでは顔の模様がないあるいは少ない事が分かった。このことから共同繁殖種等、個体識別の必要な種は顔の模様で個体識別がなされているとの仮説を立て、今後その検証をしてゆく。

#### 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 19 件)

- ①Takeyama T, Namizaki N, Kohda M (2013) Mate availability accelerates male filial-cannibalism in a nest brooding fish: effects of number and fecundity of mates. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67: 421-428. 査読有
- ② Ochi H, Awata S, Kohda M. (2012) Differential attack by a cichlid fish on resident and non-resident fish of another cichlid species. *Behaviour*, 149:99-109. 査読有
- ③Ota K, Aibara M, Morita M, Awata S, Hori M, Kohda M. (2012) Alternative reproductive tactics in the shell brooding Lake Tanganyika cichlid *Neolamprologus brevis*. *Inter. J. Evolutionary Biology* (on line). 査読有
- ④Awata S, Kohda M, Shibata J, Hori M, Heg D. (2011) Group structure, nest size and reproductive success in the cooperatively breeding cichlid *Julidochromis ornatus*. *Ethology*, 115: 1-13. 査読有
- ⑤Ota K, Heg D, Hori M, Kohda M. (2011)

Sperm phenotypic plasticity in a shell-brooding cichlid: a territorial male's counterstrategy against spawning takeover *Behavioural Ecology*, 21: 1293-1300. 査読有

⑥Matsumoto S, Takeyama T, Ohnishi N, Kohda M (2011) Mating system and size-advantage in mating in a protogynous swamp eel *Monopterus albus* with paternal care in a semi natural habitat. *Zoological Science*. 28: 360-367. 査読有

⑦Ota K, Kohda M (2011) Social status-dependent nest choice of territorial males under reproductive parasitism in a Lake Tanganyika cichlid *Telmatochromis vittatus*. *J. Fish Biology*, 78: 700-712. 査読有

⑧Myint O, Takeyama T, Okuda N, Ohnishi N, Kohda M (2011) Mate availability facilitates cannibalistic behavior of a paternal nest brooding fish: effects of timing during brood cycle. *Behaviour*. 148: 247-264. 査読有

⑨Myint O, Takeyama T, Ohnishi N, Tsujimoto H, Kohda M (2011) Mate availability to males affects female choice in a fish with paternal care: female counterstrategies against filial cannibalism. *Journal of Ethology*. 29: 153-159. 査読有

⑩Ota K, Kohda M, Sato T (2010) Allometry for sexual size dimorphism in a cichlid where males are extremely larger than females: it is not explained by sexual selection. *Journal of Biosciences*. 35: 257-265. 査読有

⑪Ota K, Kohda M, Sato T (2010) Why are reproductively parasitic fish males so small? - influence of tactic-specific selection. *Naturwissenschaften* 97: 1113-1116. 査読有

[学会発表] (計 12 件)

① Kohda M. (2010) Female control of paternity in a cooperative polyandrous cichlid in Lake Tanganyika. ISBE at Parth, Australia. 28<sup>th</sup> September.

② Takeyama T, Kohda M (2010) Mate availability accelerates male's filial cannibalism in a nest brooding fish: effects of fecundity and number of additional mates. ISBE (International Society of Behavioural Ecology: 国際行動生態学会) at Parth Australia. 28-29<sup>th</sup> September.

③山本直樹、幸田正典(2010) シクリッド魚 *Julidochromis transcriptus* は A>B かつ B>C から A>C を導けるか? 日本動物行動学会、琉球大学、那覇。11月19-20日

④安田裕樹、幸田正典(2010) ハゼ科魚類カワヨシノボリの雄のサイズによる繁殖戦略の違い: 卵保護と追加産卵のトレードオフ。琉球大学、那覇。11月19-20日

⑤吉村直也、武山智博、幸田正典(2010) 雄のサイズにより逆転するカワヨシノボリの雌の雄選択基準。日本動物行動学会、琉球大学、那覇、11月19-20日。

⑥幸田正典 (2011) 魚類と鳥類の共同繁殖。日本進化学会、京都、7月31日

⑦Kohda M, Hotta T, TakeyamT, Horie S, Yoshimura N, Jordan A (2012) Self-recognition in fish: cleaner wrasse passes the mark test. ISBE Lund, Sweeden. 16<sup>th</sup> August

⑧Kohda M, Hotta T, Heg D, Awata S, Jordan A, Takeyama T. (2012) Fish can use transitive inference to predict social dominance. ISBE, Lund Sweeden. 16-17 Th August.

⑨幸田正典 (2012) ほんとうは賢い魚たち。日本動物行動学会。奈良女子大学、奈良。11月21日

⑩李寧、武山智博、安房田智司、幸田正典 (2012) 共同的一妻多夫魚の、雌による雄の父性認識の操作。日本動物行動学会、奈良女子大学、奈良、11月22-23日

⑪谷山雅美、小坂直也、武山智博、幸田正典 (2012) 社会性カワスズメ科魚類の顔認識による個体識別。日本動物行動学会、奈良女子大学、奈良。11月22-23日

⑫堀田崇、武山智博、A. Jordan, 幸田正典 (2012) 社会性カワスズメ科魚類の推移的推察。奈良女子大学、奈良。11月22-23日

[図書] (計2件)

①堀道雄、神崎護、幸田正典、曾田貞二(2012) 生態学 (原著第4版): 個体から生態系へ。京都大学出版会。京都。987頁

②幸田正典 (共著) (2010) 魚類の繁殖生態。

恒星社厚生閣, 320頁。

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

幸田 正典 (KOHDA MASANORI)  
大阪市立大学・大学院理学研究科・教授  
研究者番号: 70192052

### (2) 研究分担者

宗原 弘幸 (MUNUHARA HIROYUKI)  
北海道大学・北方圏フィールド科学センター・准教授  
研究者番号: 80212249  
松本 一範 (MATSUMOTO KAZUNORI)  
香川大学・教育学部・准教授  
研究者番号: 90452664  
畑啓生 (HATA HIROKI)  
愛媛大学・大学院理工学研究科・助教  
研究者番号: 00510512

### (3) 連携研究者

なし