

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 25 日現在

機関番号：33908

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24570033

研究課題名(和文) 魚類の社会システムと逆方向性転換 - 配偶者除去実験と強制同居実験による検証

研究課題名(英文) Social system and reversed sex-change in fish: examination by mate-removal or cohabitation experiments

研究代表者

桑村 哲生 (Kuwamura, Tetsuo)

中京大学・国際教養学部・教授

研究者番号：00139974

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,200,000円

研究成果の概要(和文)：魚類には雄から雌へ、あるいは雌から雄へ性転換するものがある。さらに、同一種内で逆方向(双方向)の性転換が起こることも一部の種で報告されている。本研究では、逆方向性転換の進化に関する低密度仮説を検証するため、様々な配偶システムをもつ種を対象として、野外における配偶者除去実験と、水槽における同性個体強制同居実験を実施した。その結果、一夫多妻的な雌性先熟種においては、低密度条件で配偶者を失った雄が、移動のリスクを避けて配偶者を獲得するために逆方向性転換するという仮説を支持する結果が得られた。

研究成果の概要(英文)：Sex change from male to female or from female to male occurs in some fishes. Moreover, reversed sex change or bi-directional sex change within a species has been reported in a part of them. To test the low-density hypothesis for the evolution of reversed sex change, we conducted mate-removal experiments in the field and aquarium experiments forcing cohabitation of males or females in species of various mating systems. Our results seem to support the hypothesis that in the low-density conditions of polygynous species, widowed males will change sex to acquire a new mate avoiding the risk of movement.

研究分野：行動生態学

キーワード：逆方向性転換 双方向性転換 配偶システム 野外除去実験 水槽内同居実験 独身雄 サンゴ礁魚類

### 1. 研究開始当初の背景

魚類においては雌性先熟(雌から雄へ)あるいは雄性先熟(雄から雌へ)の性転換をする種が少なくない。さらに、同一種内で逆方向(双方向)に性転換するケースも知られている。しかし、逆方向性転換については、申請時の2011年時点では、この現象が発見されてから約20年経過していたにも関わらず、硬骨魚類6科25種で報告されているにすぎず、とくに野外観察・野外実験で確認されたのは9種のみであった。

### 2. 研究の目的

本研究の目的は、逆方向性転換が特定の配偶システムをもつ種において、特定の社会状況において自然選択されてきた適応的な性質であることを示すことである。

異なる配偶システムをもつできるだけ多くの種を対象として、野外における配偶者除去実験と、野外ケージまたは飼育水槽における同性個体強制同居実験により、逆方向性転換するか否かを確かめることにした。

具体的には、一夫多妻的な雌性先熟種が、低密度条件では一夫一妻にしか成れないことに注目した。この状況で、たまたま雌が死亡して独身になった雄が、新たな配偶者を探すために移動し、他の独身雄と出会った際に、さらなる移動のリスクを避けて配偶者を獲得するために逆方向性転換が進化したと考えた。この「逆方向性転換の低密度仮説」を検証する。

#### 逆方向性転換の低密度仮説

一夫多妻・雌性先熟  
低密度 一夫一妻  
雌死亡 独身雄 移動  
他の独身雄と出会う  
小雄が性転換

### 3. 研究の方法

雌性先熟あるいは雄性先熟と報告されてきた様々な分類群に属する魚類について、逆方向性転換するか否かを検証するため、野外配偶者除去実験を沖縄県瀬底島(主として桑村が担当)と鹿児島県口永良部島(主として坂井が担当)のサンゴ礁海域において実施した。また、水槽内同性個体同居実験を、飼育設備が充実している千葉県の東京海洋大学館山ステーション(主として須之部が担当)において実施した。

これらの実験による逆方向性転換の有無と、実験対象種の配偶システムのタイプとの関係を分析して、逆方向性転換が進化する条件を絞り込んだ。

### 4. 研究成果

配偶システムのタイプと性転換の基本的方向(雌性先熟または雄性先熟)をもとに大きく2グループに分け、それぞれについて実

験対象にした種ごとに、逆方向性転換の有無と、それに関わる状況を説明し、最後に全体のまとめと結論を述べる。

#### (1) 一夫多妻・雌性先熟種

##### 1 ホンソメワケベラ *Labroides dimidiatus* (ベラ科)

野外雌除去実験により独身にした雄が、移動して他の独身雄に出会い、小さいほうが逆方向性転換することを確かめた(発表論文<sup>4</sup>)。独身雄のなわばり内に新たな雌や幼魚が加入した場合は、それらを受け入れて移動しなかったことから、「低密度仮説」を支持すると判断された。

##### 2 クレナイニセスズメ *Pictichromis porphyrea* (メギス科)

これまで配偶システムも性転換も報告がなかったが、雌雄の空間分布・性比(雄が少ない)と体長分布(雄のほうが大きい)から、一夫多妻・雌性先熟であることが示唆された。野外配偶者除去実験により、雌のみにした区域では雌から雄への性転換が、雄のみにした区域では雄から雌への逆方向性転換が起ることを確認した(発表論文<sup>3</sup>)。

メギス科においては、野外における逆方向性転換の確認はこれが初めてである。

##### 3 ミスジリュウキュウスズメダイ *Dascyllus aruanus* (スズメダイ科)

予備調査を含め5年間の間に、個体群密度が高密度から低密度に変化した。サンゴが連続分布する高密度の年には、性比はほぼ1対1で雌雄の体長差もなく、雌雄異体であることが示唆された。台風によるサンゴの破壊等により、密度は年とともに低下し、一夫多妻のグループにおいて雌雄の体長差(雌<雄)が見られるようになり、雄除去実験により雌から雄への性転換が確認できた。

さらに低密度になってから、孤立したサンゴから雌を除去して雄2個体を残す実験を実施したところ、小雄の逆方向性転換が確認できた。うち1例は独身になって移動した雄が、他の独身雄と出会ってから逆方向性転換したものであり、「低密度仮説」を支持すると考えられた(発表論文<sup>1</sup>)。

スズメダイ科における逆方向性転換の確認は本種が初めてである。

##### 4 フタスジリュウキュウスズメ *Dascyllus reticulatus* (スズメダイ科)

野外においてハレム型のグループから雄を除去する実験により、雌から雄への性転換を確認した。その際、最大雌だけでなく、体長順位の低い雌が雄の行動をとることなく、生殖腺を精巢に変化させた例もあった(学会発表<sup>2,8</sup>)。

雌除去実験も実施したが、雄から雌への逆方向性転換は現在のところ確認されていない。

<sup>5</sup> ナメラヤッコ *Centropyge vrolikii* (キンチャクダイ科)

過去に例をみない高密度であったため、「低密度説」を検証するための実験をするには無理があると判断し、まず自然状態の観察を行った。その結果、予想通り、雌から雄への性転換のみが確認され、性転換とともにハレムを離れて独身雄になる例も見られたが、低密度時とちがって、逆方向性転換は見られなかった(学会発表<sup>1 9</sup>)。

<sup>6</sup> ダングラトラギス *Parapercis cylindrica* (トラギス科)

野外雌除去実験により複数の雄を独身にしたが、幼魚が多数加入した結果(すなわち高密度状態) 雄は幼魚を囲い込むなわばりを構え、逆方向性転換はみられなかった(学会発表<sup>5 13</sup>)。

そこで、幼魚加入期より前に実験を終わらせる必要があると考え、実験開始時期を早めることを試みたが、たまたま低密度すぎて実験個体数が十分確保できず、独身にした雄がすべて消失して、予定した時期に性判定ができなかった。今後、再度実験を試みる必要がある。

(2) ランダム配偶・雄性先熟種

<sup>1</sup> セレベスゴチ *Thysanophrys celebica* (コチ科)

野外観察により、雌雄のペアが形成される際には必ず雌のほうが大きく、パートナーが固定しないランダム配偶であることが確認できた。

雄から雌への性転換を野外と水槽の両方で確認し、年齢査定により2歳で性転換することが明らかになった(発表論文<sup>2</sup>)。複数の雌を同居させた水槽飼育では性転換は起こらず、大雌と同居させた雄が性転換したことから、社会的性決定ではなく、年齢に応じた雄性先熟であり、逆方向性転換はしないと結論づけた。

<sup>2</sup> カクレクマノミ *Amphiprion ocellaris* (スズメダイ科)

水槽内2雌同居実験を実施したところ、大雌が小雌を攻撃して水槽全体を支配した。2雄の同居では雌を追加することで雄間の攻撃頻度が上がった(学会発表<sup>15</sup>)。

以上のことから、雌は隠れ家・産卵場所として必要なイソギンチャクという資源をめぐる競争し、雄は雌をめぐる競争するために、1つのイソギンチャクには1ペアしか繁殖できないと考えられた。さらに、イソギンチャクの助けにより、小さな雄でも卵保護ができるため、雌は雄の体長に対する好みがなく(ランダム配偶と同じ) 雄性先熟のみが進化し、逆方向性転換はしないと判定した(学会発表<sup>3 11</sup>)。

(3) まとめと結論

以上の実験により、2016年5月現在で逆方向性転換の確認科数・種数は7科31種(うち野外での確認11種)まで増加した。

また、一夫多妻・雌性先熟魚における「逆方向性転換の低密度仮説」を支持する証拠が集まりつつある一方で、ランダム配偶や雌が小さな雄でも受け入れる一夫一妻では雄性先熟のみが進化し、逆方向性転換はしないと結論づけてよいと判断された。

当初の目的であった、「逆方向性転換が特定の配偶システムをもつ種において、特定の社会状況において自然選択されてきた適応的な性質であることを示す」ことができつつあると考えているが、今後さらに多くの種でとくに野外実験により検証していく必要がある。

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4件)

<sup>1</sup> Kuwamura, T., Suzuki, S. & Kadota, T. 2016 Male-to-female sex change in widowed males of the protogynous damselfish, *Dascyllus aruanus*. *Journal of Ethology* 34:85-88. 査読有  
DOI: 10.1007/s10164-015-0450-8

<sup>2</sup> Sunobe, T., Sakaida, S. & Kuwamura, T. 2016 Random mating and protandrous sex change of the platycephalid fish *Thysanophrys celebica* (Platycephalidae). *Journal of Ethology* 34:15-21. 査読有  
DOI:10.1007/s10164-015-0439-3

<sup>3</sup> Kuwamura, T., Kadota, T. & Suzuki, S. 2015 Bidirectional sex change in the magenta dottyback *Pictichromis porphyrea*: first evidence from the field in Pseudochromidae. *Environmental Biology of Fishes* 98: 201-207. 査読有  
DOI: 10.1007/s10641-014-0265-4

<sup>4</sup> Kuwamura, T., Kadota, T. & Suzuki, S. 2014 Testing the low-density hypothesis for reversed sex change in polygynous fish: experiments in *Labroides dimidiatus*. *Scientific Reports* 4: 4369 査読有  
DOI: 10.1038/srep04369

[学会発表](計21件)

<sup>1</sup> 佐々木司・富山毅・坂井陽一 2015 ナメラヤッコ高密度個体群における社会構造と性転換動態. 日本動物行動学会第34回大会、2015.11.20-22、東京海洋大学(東京都・港区)

<sup>2</sup> 坂上嶺・富山毅・坂井陽一 2015 フタスジリュウキュウスズメダイにみられる隠蔽的な性転換. 日本動物行動学会第34回大会、2015.11.20-22、東京海洋大学(東京都・港

- 区)
- 3 桑村哲生・門田立・鈴木祥平 2015 逆方向性転換が進化する条件：配偶システムと低密度仮説．2015 年度日本魚類学会年会、2015.9.6、近畿大学奈良キャンパス（奈良県・奈良市）
  - 4 桑村哲生・門田立・鈴木祥平 2014 スズメダイ科魚類の性転換様式：雄性先熟，雌性先熟，および逆方向性転換．2014 年度日本魚類学会年会、2014.11.15、神奈川県立生命の星・地球博物館（神奈川県・小田原市）
  - 5 小木曾恵太・須之部友基・鈴木祥平・桑村哲生 2014 ダングラトラギスのハレム雌除去実験：独身雄の配偶者獲得戦術と逆方向性転換．2014 年度日本魚類学会年会、2014.11.15-16、神奈川県立生命の星・地球博物館（神奈川県・小田原市）
  - 6 桑村哲生・鈴木祥平・門田立 2014 ミスジリュウキュウスズメダイの逆方向性転換と低密度仮説．日本動物行動学会第 33 回大会、2014.11.1-2、長崎大学（長崎県・長崎市）
  - 7 小木曾恵太・須之部友基・鈴木祥平・桑村哲生 2014 ダングラトラギスの産卵時間帯における雄の行動活性と月齢の関係．日本動物行動学会第 33 回大会、2014.11.1-2、長崎大学（長崎県・長崎市）
  - 8 坂上嶺・富山毅・坂井陽一 2014 口永良部島におけるフタスジリュウキュウスズメダイの性転換能力．日本動物行動学会第 33 回大会、2014.11.1-2、長崎大学（長崎県・長崎市）
  - 9 佐々木司・富山毅・坂井陽一 2014 ナメラヤッコの高密度個体群におけるハレム構造．日本動物行動学会第 33 回大会、2014.11.1-2、長崎大学（長崎県・長崎市）
  - 10 桑村哲生・鈴木祥平・門田立 2014 性転換の進化に関する体長有利性説と個体群密度の影響：魚類の場合．日本進化学会 第 16 回大阪大会、2014.8.22、高槻現代劇場（大阪府・高槻市）
  - 11 Kuwamura, T., Kadota, T., Suzuki, S. 2014 Effects of population density on the evolution of hermaphroditism among fishes. International Society for Behavioral Ecology 2014 Conference, 2014.8.2, Hunter College, The City University of New York and New York University, New York (USA)
  - 12 桑村哲生・鈴木祥平・門田立 2014 雌雄同体の進化に関する低密度仮説の再検討．第 61 回日本生態学会大会、2014.3.18、広島国際会議場（広島県・広島市）
  - 13 小木曾恵太・須之部友基・桑村哲生・鈴木祥平・門田立 2013 一夫多妻のダングラトラギスにおける独身化した雄の幼魚防衛行動と逆方向性転換．日本動物行動学会第 32 回大会、2013.11.29-12.1、広島大学（広島県・東広島市）
  - 14 桑村哲生・門田立・鈴木祥平 2013 ホンソメワケベラの逆方向性転換：一夫多妻種における低密度仮説の検証．日本動物行動学会第 32 回大会、2013.11.29-12.1、広島大学（広島県・東広島市）
  - 15 須之部友基・施辰豪・桑村哲生 2013 クマノミ類はなぜ一夫一妻か?: カクレクマノミにおける同性間競争仮説の検討．2013 年度日本魚類学会年会、2013.10.5、宮崎観光ホテル（宮崎県・宮崎市）
  - 16 桑村哲生・門田立・鈴木祥平 2013 独身化した雄の配偶者再獲得戦術 一夫多妻のホンソメワケベラの場合(2)．2013 年度日本魚類学会年会、2013.10.5、宮崎観光ホテル（宮崎県・宮崎市）
  - 17 小木曾恵太・須之部友基・桑村哲生・鈴木祥平・門田立 2013 一夫多妻のダングラトラギスの野外雌除去実験における独身化した雄の幼魚防衛行動．2013 年度日本魚類学会年会、2013.10.5、宮崎観光ホテル（宮崎県・宮崎市）
  - 18 Kuwamura, T., Kadota, T., Suzuki, S. 2013 Testing the low-density hypothesis for reversed sex change in protogynous polygynous fishes: field experiments in the cleaner wrasse *Labroides dimidiatus*. Behaviour 2013: a joint meeting of the 33rd International Ethological Conference and the Association for the Study of Animal Behaviour, 2013.8.4-8, Newcastle Gateshead (UK)
  - 19 桑村哲生・鈴木祥平・門田立 2013 逆方向性転換の進化条件：低密度仮説の検証．第 60 回日本生態学会大会、2013.3.8、グランシップ静岡（静岡県・静岡市）
  - 20 門田立・桑村哲生・鈴木祥平 2012 一夫多妻魚ホンソメワケベラの独身雄の雌獲得戦術 - 逆方向性転換に注目して - . 日本動物行動学会第 31 回大会、2012.11.23-24、奈良女子大学（奈良県・奈良市）
  - 21 桑村哲生・門田立・鈴木祥平 2012 独身化した雄の配偶者再獲得戦術 一夫多妻のホンソメワケベラの場合．2012 年度日本魚類学会年会、2012.9.23、水産大学校（山口県・下関市）
- 〔図書〕(計 3 件)
- 1 桑村哲生・安房田智司(共編著) 2013 『魚類行動生態学入門』．東海大学出版会、265 頁（12 月 5 日発行）
  - 2 桑村哲生(分担執筆) 2013 クマノミ，そうじ行動，ベタ，放精，放卵，矮雄．In：上田恵介ほか編『行動生物学辞典』．東京化学同人、637 頁（11 月 22 日発行）
  - 3 桑村哲生(単著) 2012 『サンゴ礁を彩るブダイ-潜水観察で謎をとく』．恒星社厚生閣、103 頁（6 月 29 日発行）
- 〔その他〕
- 招待講演(計 5 件)
- 1 桑村哲生 2015 サンゴ礁魚類の性転換--野外実験と飼育実験で謎を解く．東京大学

大気海洋研究所共同利用シンポジウム「水族館と動物行動学。研究・展示・教育」、2015.12.11 東京大学大気海洋研究所（千葉県・柏市）

2 桑村哲生 2014 魚類における性転換の進化：基本モデルから例外の解明へ。京都大学生態学研究センター・ワークショップ「進化と生態の階層間相互作用ダイナミクス：生態学のリストラ」、2014.12.13、京都大学生態学研究センター（滋賀県・大津市）

3 桑村哲生 2014 サンゴ礁魚類の性転換-社会関係で決まる性。動物学会中部支部大会公開シンポジウム「魚類の性-遺伝・行動・生態-」、2014.3.9、自然科学研究機構岡崎コンファレンスセンター（愛知県・岡崎市）

4 桑村哲生 2013 性の決まり方からみた魚類の多様性。国立科学博物館・公開シンポジウム「魚類の系統と多様性」、2013.7.7、国立科学博物館（東京都・台東区）

5 桑村哲生 2012 サンゴ礁魚類の社会的性決定とその適応的意義。文部科学省科学研究費補助金・新学術領域研究「性差構築の分子基盤」領域会議、2012.10.15、和歌山マリーナシティロイヤルバインズホテル（和歌山県・和歌山市）

## 6. 研究組織

### (1)研究代表者

桑村 哲生 (KUWAMURA, Tetsuo)  
中京大学・国際教養学部・教授  
研究者番号：00139974

### (2)研究分担者

坂井 陽一 (SAKAI, Yoichi)  
広島大学・大学院生物圏科学研究科・教授  
研究者番号：70309946

### (3)連携研究者

須之部 友基 (SUNOBE, Tomoki)  
東京海洋大学・水圏科学フィールド教育研究センター館山ステーション・准教授  
研究者番号：00250142

### (4)研究協力者

門田 立 (KADOTA, Tatsuru)  
鈴木 祥平 (SUZUKI, Shohei)  
小木曾 恵太 (OGISO, Keita)  
坂上 嶺 (SAKANOUÉ, Rei)  
佐々木 司 (SASAKI, Tsukasa)  
境田 紗知子 (SAKAIDA, Sachiko)