

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 15 日現在

機関番号：24402

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24770017

研究課題名(和文) 魚類の代替繁殖戦術の進化に関する研究

研究課題名(英文) Evolution of alternative reproductive tactics

研究代表者

太田 和孝(Ota, Kazutaka)

大阪市立大学・大学院理学研究科・博士奨励研究員

研究者番号：50527900

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：本課題では、アフリカ・タンガニカ湖産シクリッド(カワスズメ科)魚類で著しく発達した代替繁殖戦術(ARTs)の進化に関する研究に取り組んだ。調べることができた本族7属35種のうち、6属、25種でARTsが見つかった。ARTsが見つかった属の中にはARTsを持たない種も多く存在しており、本族で見られるARTsの著しい発達には、各々の種で独立に進化した結果だと推測された。本研究では、繁殖戦術として、なわばり戦術、スニーキング戦術、サテライト戦術、パイラシー戦術を考慮した。最も頻繁に見られたスニーキング戦術の存在は婚姻形態と繁殖基質と関連していることが示唆された。

研究成果の概要(英文)：In this study, the evolution of alternative reproductive tactics (ARTs) was examined in Lake Tanganyika cichlids where ARTs are considerably developed and diversified. Among 35 species from 7 genera of tribe Lamprologini, ARTs were found in 25 species from 6 genera. Some of species in these genera did not exhibit ARTs. These show that ARTs evolved independently of each other within this tribe. This study also showed that the evolution of sneaking tactics is related to mating system and spawning substrates.

研究分野：行動生態学

キーワード：代替繁殖戦術 タンガニカ湖 魚類 系統樹 適応進化

### 1. 研究開始当初の背景

種内変異や種内多型は、形態や行動といった形質の進化を理解する上で世界的に注目されている。代替繁殖戦術は、幅広い生物分類群で見られる普遍的な種内変異現象である。ARTs は理論研究が盛んに行われ、多型を維持するメカニズムは明らかになりつつあるが、各型に働く選択圧や適応を調べる行動・進化生態学的研究は後れを取っている。原因は二つ考えられる。一つは、理論モデルの検証が難しく、実証研究が僅かしかないのである。生涯繁殖成功の推定には生活史の解明が不可欠である。代替繁殖戦術が頻繁に見られる魚類は、代替繁殖戦術に関する多くの研究があるが、魚類の多くは生活史初期に子が分散するため、生活史の解明が困難である。もう一つの原因は、研究の偏りである。特に、オスはなぜ、どのように受精成功を得ているのか、という適応進化(つまり、各戦術に働く選択圧や適応の実態)の研究がほとんど進んでいない。さらに、代替繁殖戦術は族内レベルで多様性が乏しく、種間比較の研究が困難であった。すなわち、今日まで、代替繁殖戦術についての進化の研究はあまり進んでいない。

### 2. 研究の目的

私がこれまで対象としてきたタンガニカ湖産カワスズメ科魚類(シクリッド)は、上記の困難さを克服できる可能性を持つ。このような背景から、本研究ではタンガニカ・シクリッドを用いて代替繁殖戦術の進化・行動生態学的研究を進めることで、その進化の理解を進めることを目的とする。具体的には、(1) 詳細な野外観察・実験による適応進化の解明、(2) 系統を考慮した種間比較による代替繁殖戦術の進化の背景にある進化要因の解明を通して、代替繁殖戦術の進化的理解を前進させる。

### 3. 研究の方法

本研究は、タンガニカ湖産カワスズメ科ランプロロギニ族を用いて、各戦術を採用するオスの生活史、適応進化の実態の解明と、種間比較による代替繁殖戦術の進化の背景にある要因の解明のために集中的な野外調査を実施した。適応進化・生活史に関しては、シクリッドのカリプテルス(*Lamprologus callipterus*)、ピッタータス(*Telmatochromis vittatus*)、モンダブ(*Neolamprologus mondabu*)の3種を用いた。生活史に加え、これまで未解明であった色彩の適応についても野外観察・実験を実施した。種間比較については、実験所周辺の数個体群において、ランプロロギニ族の8属(アルトランプロログス属、カリノクロミス属、ジュリドクロミス属、ランプロログス属、レピディオランプロログス属、ネオランプロログ

ス属、テルマトクロミス属、バリアビリクロミス属)40種について繁殖生態の調査を実施した(以前に調査したものも含む)。

### 4. 研究成果

(1) 生活史の研究について、耳石の採集とマーク&リキャプチャーによる調査を実施した。当初行う予定であったカリプテルスでは、マーク個体の再捕獲がほとんどできなかった。これは高い死亡率あるいは高い移動率によるものだと考えられる。そこで、カリプテルスでは耳石調査だけを実施した。観察による生活史調査はモンダブとピッタータスの2種を用いて実施した。これらの2種については耳石も採集した。その結果、同じ属であるにもかかわらず、寿命に大きな違いがあることが判明した。カリプテルスは3年ほどの寿命であるが、ピッタータスは10年近く生存している個体が確認された。観察から、モンダブとピッタータスは、いずれもかなり定着性が高く、少なくとも1年以上同じような場所になわばりを構えることも判明した。戦術の変更もごく一部の個体で確認されたが、例数が少ないために、現状では戦術は遺伝的ではないということ以外の結論は出せそうにない。現在、耳石と体長と戦術の関係性について明らかにするため、解析を行っている。

カリプテルスにおいて形態の適応進化の研究を実施した。以前の研究において明らかとなった体サイズの進化(Ota et al. 2010)について、さらに理解を深めるために体格の適応について調べた。そのために、共同研究者とともに、スニーカー、なわばり雄、雌の頭骨の3次元CTスキャン技術を用いて画像解析(3DGM)を実施した。現在も解析中である。

モンダブにおいて、スニーカーに色彩二型(白色型と黒色型)があることが判明した。色の異なる生体を対象個体に提示する野外実験によって、派手な色彩(黒色)には、なわばり保持のシグナルの機能があり、地味な色彩(白色)は、背景色とよくマッチしており、なわばり雄に見つかりにくいという機能があることが明らかとなった(Ota et al. 2014)。また、体が小さい方が見つかりにくいという結果も得ており、地味な色彩の小さなスニーカーは雄間競争の回避に有利であることが示唆された。すなわち、モンダブのスニーカーの形態には自然淘汰が強く働くことが判明した。モンダブに限らず(魚類に限らず)、一般的にはスニーカーは小さく地味な色彩をしている。本種で得られた知見は、他種にも当てはまるものと考えられる。本種ではスニーカーでありながら一部の雄は採餌なわばりを保持することも判明した。このようななわばり性スニーカーは、繁

殖なわばりを持つ大型なわばり雄と同様に黒色を呈するが、非なわばり性（白色）スニーカーと同様に精巣が大きく、繁殖ステータスは明らかにスニーカー型であった。このなわばり性スニーカーは、大型なわばり雄よりも小さく、白色スニーカーよりも大きかった。すなわち、本種雄は成長とともに、まず精巣を発達させ、その後採餌なわばりを保持し、黒色を呈する。その後、繁殖なわばりを保持するようになり、それと同時に精巣が小さくなるという生活史を持つことが判明した。また、保護期間は約2か月続き、その間親が子に給餌するという特殊な生態も明らかとなった（Ota & Kohda 2014）。巣立った子がどう定着するかは、まだ未解明である。これらの観察結果を耳石の結果と併せることで、大まかな生活史が明らかとなることが期待される。これらのデータとともに、現在実施中の父性解析の結果から、生涯繁殖成功の概算を実施する予定であるが、産卵行動の観察例が非常に少なく、サイズに応じたスニーカー成功の算出はできそうにない。個体の分散・繁殖行動の更なる理解のために、今後も引き続き調査を実施していく必要がある。

(2) 種間比較では本研究の調査拠点であるムプルング周辺の3個体群（ウォンジー、クンプラ、イサンガ）において調査した。当初、ランプロロギニ族8族40種を対象としたが、8種（*A. calvus*, *J. regani*, *L. profundicola*, *L. signatus*, *N. buescheri*, *N. cunningtoni*, *N. prochilus*, *N. signatus*）については十分なサンプルが得られなかったため解析から除外し、残りの32種で解析した(表1)。

表1 種間比較に用いられたタンガニカ・シクリッド32種とその基礎生態情報。

種名	ARTs			主食	基質	性淘汰インデックス	
	sn	sat	pr			配偶システム	性別二型
<b>Atilanprologus 属</b>							
1 <i>A. compressiceps</i>	○			母親	甲殻類	岩穴	一夫多妻 0
<b>Charinochromis 属</b>							
2 <i>C. brichardi</i>	○			再親	ベントス	クレバス	一夫一妻 0
<b>Julidochromis 属</b>							
3 <i>J. dickfeldi</i>	○			協同	海綿	クレバス	一妻多夫 0
4 <i>J. mariehi</i>	○			協同	海綿	クレバス	一妻多夫 0
5 <i>J. ornatus</i>	○			協同	海綿	クレバス	一妻多夫 0
6 <i>J. transcriptus*</i>	○			協同	海綿	クレバス	一妻多夫 0
<b>Lepidolamprologus 属</b>							
7 <i>L. attenuatus</i>				再親	魚類	岩・貝	一夫一妻 1
8 <i>L. elongatus</i>				再親	魚類	岩	一夫一妻 0
9 <i>L. kendalli</i>				再親	魚類	岩	一夫一妻 0
10 <i>L. meeli</i>	○	○		母親	プランクトン	貝	一夫一妻 0
<b>Lamprologus 属</b>							
11 <i>L. ocellatus</i>	○			再親	ベントス	岩	一夫多妻 0
12 <i>L. ornatoriparis</i>				母親	ベントス	貝	一夫多妻 1
13 <i>L. callipterus</i>	○	○		母親	甲殻類	貝	一夫多妻 1
14 <i>L. lemairii</i>	○			母親	魚類	岩・クレバス	一夫多妻 1
<b>Neolamprologus 属</b>							
15 <i>N. brevis</i>	○	○		母親	プランクトン	貝	多夫多妻 1
16 <i>N. caudopunctatus</i>				再親	植物プランクトン	岩・貝	一夫一妻 0
17 <i>N. chrysi</i>	○			母親	水生昆虫	岩	一夫多妻 0
18 <i>N. cyllindricus</i>	○			母親	甲殻類	岩	一夫多妻 0
19 <i>N. fasciatus</i>	○	○		母親	甲殻類	貝	多夫多妻 1
20 <i>N. fruefer</i>	○			母親	甲殻類	岩	一夫多妻 0
21 <i>N. mondabu</i>	○			母親	水生昆虫	岩	一夫多妻 0
22 <i>N. multifasciatus</i>				母親	プランクトン	貝	一夫一妻 0
23 <i>N. mustax</i>				母親	甲殻類	岩	一夫一妻 0
24 <i>N. obsoletus</i>	○			協同	甲殻類	岩	一夫一妻 0
25 <i>N. pulcher</i>	○			協同	プランクトン	岩	一夫一妻 0
26 <i>N. sanoyi</i>	○			協同	プランクトン	岩	一夫一妻 0
27 <i>N. seifasciatus</i>				再親	プランクトン	岩	一夫一妻 0
28 <i>N. tetraacanthus</i>	○			母親	甲殻類・魚類	岩	一夫多妻 1
<b>Telmatochromis 属</b>							
29 <i>T. temporalis</i> (shell-bed)				母親	藻類	貝	一夫多妻 0
30 <i>T. temporalis</i>	○	○		母親	藻類	岩	一夫多妻 0
31 <i>T. vittatus</i>	○	○		母親	藻類	貝	多夫多妻 0
<b>Falkenbergichromis 属</b>							
32 <i>F. moarji</i>				再親	藻類	岩	一夫一妻 0

\* 水棲卵食

比較には十分な数と言えるが、今後さらに種数を増やしていきたい。この点において、今後も継続して調査を実施する必要がある。

8属32種のうち、7属22種(69%)から代替繁殖戦術の証拠が見つかった。複数種のサンプルが得られた5属のうち、4属で代替繁殖戦術を持つ種も持たない種も確認されており、代替繁殖戦術の進化は系統的な制約というよりは、各々独立に生じたものと考えられた。

代替繁殖戦術が見つからなかった唯一の属は一属一種のバリアビリクロミス属だけであった。ただし、本種にしても、スニーカー専門の雄は見られなかったが、なわばり雄が他雄の産卵にスニーカーすることが確認された。今回は、各々専門の戦術を持つものに限定しているため、今回は代替繁殖戦術があったと考えることもできる。また、本研究では協同繁殖種のヘルパーについては、子を残している限りスニーカーとして扱った。ヘルパーは、バリアビリクロミス属とは異なり、なわばり戦術を採用していないからである。ただし、これら点についてはまだまだ議論の余地がある。次に述べる結果も、その解釈によって結論が変わりうることに注意が必要である。

本研究の結果及び、過去の調査から分かった生態情報も考慮に入れて、種間比較を行った結果、餌や生息場所のような生態よりも、婚姻形態と繁殖基質がスニーカー戦術の出現と強く関係していることが明らかとなった。予定していたすべての種で調査できなかったため、今後も継続して調査を実施する予定である。

## 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7件)

Morita M, Awata S, Yorifuji M, Ota K, Kohda M, Ochi H (2014) Bower-building behaviour is associated with increased sperm longevity in Tanganyikan cichlids. Journal of Evolutionary Biology 27, 2629-2643. (doi: 10.1111/jeb.12522) 査読有

Ota K, Kohda M (2014) Maternal food provisioning in a substrate-brooding African cichlid. PLoS One 9, e99094. (doi: 10.1371/journal.pone.0099094) 査読有

Ota K, Awata S, Morita M, Yokoyama R, Kohda M. (2014) Territorial males can sire more offspring in nests with smaller doors in a cichlid. Journal of Heredity 105, 416-422. (doi: 10.1093/jhered/esu009) 査読有

Ota K, Awata S, Morita M, Kohda M. (2014) Sneak males are not necessarily similar to females in colour in a sexually monochromatic cichlid. *Journal of Zoology* 293, 63-70. (doi: 10.1111/jzo.12125) 査読有

Ota K, Aibara M, Morita M, Awata S, Hori M., Kohda M (2012) Alternative reproductive tactics in the shell-brooding Lake Tanganyika cichlid *Neolamprologus brevis*. *International Journal of Evolutionary Biology* 2012, 193235. (doi: 10.1155/2012/193235) 査読有

Ota K, Hori M, Kohda M (2012) Testes investment along a vertical depth gradient in an herbivorous fish. *Ethology* 118, 683-693. (doi: 10.1111/j.1439-0310.2012.02056.x) 査読有

Takahashi T, Ota K, Kohda M, Hori M (2012) Some evidence for different ecological pressures that constrain male and female body size. *Hydrobiologia* 684, 35-44. (doi: 10.1007/s10750-011-0961-4) 査読有

〔学会発表〕(計1件)

太田和孝 社会的地位に応じて巣場所を選ぶタンガニカシクリッド, 第61回日本生態学会, 広島国際会議場(広島県広島市), 2014年3月14日. 自由集会「産卵/営巣場所の選択: 昆虫から鳥類まで」にて発表.

〔図書〕(計3件)

太田和孝 (分担執筆)(2013) 雄間競争と配偶者選択(シクリッドの受精をめぐる雄間競争(桑村・安房田編: 魚類行動生態学入門, 東海大学出版会) pp 2-33.

太田和孝 (分担翻訳)(2013) 第16章 群集の性質 (堀道雄 監訳: 生態学 [原著第4版]: 個体から生態系へ), 京都大学出版会. pp 617-653.

太田和孝 (分担翻訳)(2013) 第15章 種間相互作用についての生態学の応用 (堀道雄 監訳: 生態学 [原著第4版]: 個体から生態系へ), 京都大学出版会. pp 577-614.

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.sci.osaka-cu.ac.jp/biol/asoci/kaz/toppage.html>

## 6. 研究組織

(1) 研究代表者

太田 和孝 (Kazutaka Ota)

大阪市立大学・大学院理学研究科・博士奨励  
研究員

研究者番号: 50527900

