

令和 5 年 5 月 31 日現在

機関番号：24405

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2022

課題番号：18K06427

研究課題名(和文) 魚類における情報を使った闘争の解明

研究課題名(英文) competition using information among males in fish

研究代表者

太田 和孝(Ota, Kazutaka)

大阪公立大学・大学院理学研究科・客員研究員

研究者番号：50527900

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：海産ヘビギンボ科魚類ヘビギンボのスニーカーとなわばり雄の繁殖戦略について調べた。スニーカーはなわばり雄の行動をよく観察し、適切なタイミングで接近・停止を繰り返した。接近や逃避などの一連のスニッキング行動内における移動はブラウン運動でよく説明され、この中には成功したら同じ場所を使い(学習)、失敗したら場所を変えるというtrial & errorの探索パターンが見出された。なわばり雄はスニーカーに対して後手の戦略をとった。つまり、パトロールにあまり時間を割かず、スニーカーの動きを検知して攻撃した。スニーカーの動きとなわばり雄の動きが互いに影響しあって各々の戦略が決定されているように思われる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

代替繁殖戦略はダーウィンの時代から知られる現象で、多くの分類群で観察される普遍的な生命現象です。本研究は、スニーカーが繁殖(スニッキング)に用いる行動や意思決定が捕食者や被食者に似るということを見出しました。これは、捕食・被食行動が代替繁殖戦略の進化の前適応になっているという可能性を指摘するものです。なぜ代替繁殖戦略が幅広い分類群で見つかるのか?という問いの一つの答えがこの前適応にあるのかもしれませんが、このような指摘はこれまで皆無であり、学術的に意義のある成果を得たと考えます。

研究成果の概要(英文)：I investigated the reproductive strategies of sneakers and territorial males of the small marine fish, triplefin blenny (*Enneapterygius etheostoma*). Sneakers intensively observed the behaviour of territorial males and approached the spawning pair using pause-travel locomotion, to start the sneaking rush towards them at a closer position. They repeatedly try sneaking at a spawning site, and movements during a series of sneaking attempts were explained by Brownian locomotion. I also observed that sneakers consecutively used the same locations after succeeding in sneaking (i.e. learning) and changed the location after failing the attempts, which indicates a trial-and-error search pattern. Territorial males did not spend much time scanning the surroundings but attacked when they detected the sneaker's movements, suggesting that they took passive strategies against sneakers. Altogether, how both sneakers and territorial males move to succeed in fertilization influenced each other.

研究分野：生態学

キーワード：代替繁殖戦略 なわばり雄 スニーカー 意思決定

1. 研究開始当初の背景

代替繁殖戦術（以下、ARTs）とは同性内で異なる配偶者獲得の手段が共存することを言い、様々な分類群で普遍的に見つかる。典型的には、なわばり戦術とスニーキング（コソ泥）戦術の共存がある。なわばり戦術とは、繁殖資源を防衛して雌を惹きつけ、独占的に配偶する戦術である。スニーキング戦術とは、資源を持たない代わりに、なわばり雄の配偶にコソコソと忍び寄り、配偶に参加する戦術である。繁殖行動に加え、形態、生理（配偶子、ホルモン・免疫レベル）などが戦術間で不連続に異なる。これらの多様化が遺伝的変異に基づくものも、条件に応じて可塑的に変わるものも知られるが、大半は後者だと考えられている。このような顕著な種内、それも同性内の変異は他になく、ARTs は表現型の種内変異の最たる例として知られる。種内変異は進化のプロセスやパターンの理解に欠かせないため、分子生物学の研究の進展は著しい。一方で生態学的研究は極めて限定的である。これは方法論の問題が大きいと思われる。隠蔽的で配偶機会が少ないというスニーカーの性質は定量的研究に向かない。開けた場所で繁殖し、スニーキング頻度も高いヘビギンボ科魚類ヘビギンボは、ARTs の生態研究の問題を解決できる好材料である。

スニーカーの失敗の原因のほとんどは「配偶前」の局面にあることから、ヘビギンボの研究はこの局面に着目して進められている。先行研究では、スニーカーはなわばり雄や産卵雌、他スニーカーの行動を観察し、そこから得た情報に基づいて意思決定をすることが示唆された。しかしながら、スニーキングの成功はなわばり雄の振る舞いに強く影響されると考えられるので、ARTs のさらなる理解のためには、なわばり雄の戦略もよく理解する必要がある。

2. 研究の目的

本研究は、ARTs に関連しておこる認知レベルの適応進化について、異なる戦術間の駆け引きの観点を取り込んで、ARTs の生態学的理解を深めることを目的とする。特に、配偶前の局面においてヘビギンボの両戦術雄はどのように成功を得ているのか？という点を明らかにするため、スニーカーについては「どのような情報を用いて飛び込むタイミングを決めるのか」「どのように成功しやすい場所を見出すのか」「どのような運動を用いて瞬間的に放精するのか」、なわばり雄については「どのような方法でスニーカーを見付け出し、事前に受精が盗まれるリスクを回避するのか」という問題を明らかにすることを目指した。

3. 研究の方法

愛媛県南西部の宇和海浅海域で、2018年、2019年は5月中旬から約1.5か月、2021年、2022年は5月下旬から1週間～10日、SCUBA潜水による野外調査を行った。スニーカーの行動となわばり雄の行動は基本的に同じビデオを使って撮影された。ただし、突進の際に用いられる運動の解析については別に用意したカメラを用いて撮影された。録画データは、スニーカーについては、どのようになわばり雄の警戒網を回避して雌に接近し、最終的に放精に至る（スニーキングに成功する）かについて、なわばり雄についてはどのようにスニーカーを発見するかに着目して観察された。産卵時間中の各雄の、移動経路を定量化するために、5秒ごとの雄の位置（頭部先端）を映像上にプロットした。この解析にはある程度の継続観察時間が必要である。しかし、本種の産卵床がある岩の表面は起伏が乏しいものの、岩の形によってはビデオでは賄いきれない位置に行くことがある。そのために、データがしばしば途切れる。可能な限りなわばり雄を追跡するため、ビデオを2-4台用いて撮影したが、15分以上途切れることなく観察できた雄は限られた（スニーカーは12個体、なわばり雄は11個体）。このデータを用いて雄の移動パターンの解析を行った。

それとは別に、行動データ取得のためにビデオを観察した。スニーカーが移動停止するごとにその位置と、状況（なわばり雄が何をしていたかなど）を記録した。なわばり雄によるスニーカー発見行動については、能動的なプロセスと受動的なプロセスを考慮した。つまり、周囲を警戒し、パトロールしている際に発見する場合と、そのような行動に出ていないが偶然見つけたというケースである。産卵中のなわばり雄は多くの時間をメスの周辺で過ごす。時折雌から離れて周囲を徘徊する。この行動がパトロールとみなせる。スニーカーの行動に基づいて、産卵床中心から20cm離れた場合をパトロールとみなした。

スニーカーによる行動について2つの実験を行った。一つは接近時の情報収集にかかわる実験で、この情報収集が複雑であればあるほど、集中力を要するものだと考えられ、その結果他への注意がおろそかになると考えられる。これについて接近プロセス中に捕食者を近づけ、その効果を検証した。もう一つは、スニーキング開始時の加速運動、なわばり雄・捕食者から逃避する際に用いる加速運動の解析のための実験である。この研究において、スニーキングとな

なわばり雄の攻撃は自然条件下で幾度も観察できたので、そのデータを用いた。しかし捕食者からの逃避は自然条件下で観察できなかったため、実験的に捕食者を提示することで誘導した。

4. 研究成果

新型コロナの蔓延に伴う緊急事態宣言が本種の産卵時期と重複していたため、2020年以降は期待通りに調査が進められなかったが、期待以上のデータが取れた項目もあり、下記のようなことが分かってきた。

(1) スニーキング行動

多くの接近や突進のタイミングは、なわばり雄がスニーカーへの警戒が緩みそうな状況で発生した(図1)。突進する際は、被食者が捕食者から逃げる際に、或いは捕食者が獲物を捕らえる際に用いる fast-start を用いた(図2)

接近中の捕食者の接近は、接近していないときに比べて逃避が遅れた。小さな移動を繰り返すブラウン運動のパターンで産卵床(産卵ペア)に接近した(図3)。

失敗したら(なわばり雄に見つかり、攻撃を受けたら)逃げるが、逃避方向はほとんど一様であった。スニーキングに成功した場合、失敗した場合と比べて、次の試行で同じ場所を利用する傾向があった。

スニーカーは接近と停止を繰り返して前進しており(pause-travel locomotion)、まさに捕食者が獲物にそりりと近づくような動きだった。観察によって、この間スニーカーはなわばり雄の行動を注意深く観察することが示唆されたし、これは捕食者提示実験からも明らかであった。これまでのヘビギンボの研究においても、スニーカーは捕食-被食の文脈で用いられる行動や意思決定をすることが明らかになっている。例えば、なわばり雄の攻撃に対する逃避タイミングの決定は、被食者が捕食者から逃げるタイミングを予測する理論モデルでうまく説明できた(Ota 2016)。スニーカーは一連の繁殖行動の中で、見つからない限りは獲物を狙う捕食者のようにふるまう一方で、見つかると被食者のように逃げる。すなわち、スニーカーは、繁殖において攻撃(スニーキング)と防御(逃避)の両方の役割を担うことが分かる。この成果は Animal Behaviour に掲載された(Ota 2019, 2020)。

これに加え、スニーキングの突進に fast-start を用いることも示唆された。ほとんどのスニーキングでは、一般に捕食者が獲物を襲撃する際に用いる S-start を用いて突進を開始したが、一部のスニーキングでは、一般的には逃避によく使われる double-bend C-start も用いた(図2のクラスターB内の Snk-T-Cd)。後者のケースは、なわばり雄の攻撃をきっかけとしてスニーキングをするときのみ見られた。運動的には、これらはなわばり雄や捕食者の逃避に用いた同じ double-bend C-start と同等であったことから、逃避に動機づけられた行動の可能性はある。今日まで、fast-start は主に逃避に用いられることが知られていた。例外的に他の行動に用いられる例はあったものの、繁殖に用いられることを示したのは本研究が初めてである。この成果をまとめた論文を現在投稿中である。

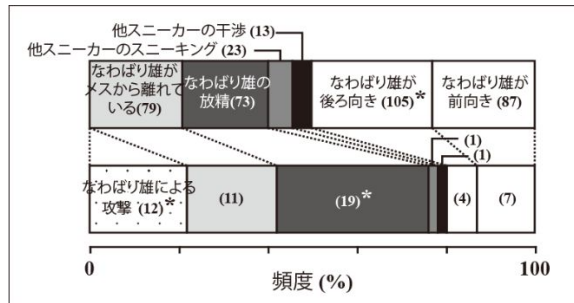


図1 スニーカーが接近(上)や突進(下)に用いるキュー。アスタリスクは接近と突進の間で統計的に優位な違いがみられたものを表す。

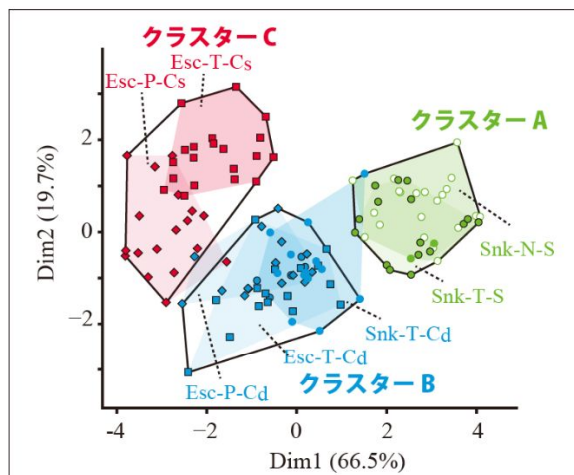


図2 クラスタ分析の結果。スニーカーがスニーキングしたとき(Snk)、なわばり雄の攻撃(T)から逃げたとき(Esc)、実験的に提示した捕食者(P)から逃げたとき(Esc)の行動を録画し、解析した。動きは体の屈曲からS-start, double-bend C-start, single-bend C-startに分けられた。スニーキングには前者2つ、逃避には刺激にかかわらず後者2つの運動のみが用いられた。同じクラスターは多角形で囲われ、色で分けられた。

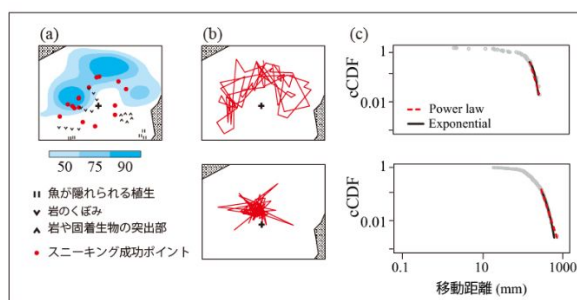


図3 スニーカー(上段)となわばり雄(下段)の移動パターン(5秒ごとのプロット)の1例。(a)スニーキング成功場所と利用頻度のカーネル密度推定。(b)スニーカーの移動経路。(c)べき乗分布への当てはめ。

以上をまとめると、スニーキング行動やそれを決定する意思決定は、捕食・被食の文脈で見られるものとの類似点が多かった。ARTsは、カンブリア紀には成立していたと考えられる捕食・被食関係よりも後に誕生したと推定されている。このことから、捕食・被食への適応がARTs進化の前適応になっている可能性が考えられた。これは、なぜARTsが生物に広く広まっているかを部分的に説明するかもしれない。

スニーカーは巢の周辺の広範囲にわたってまんべんなく利用していたことから、成功しやすい特定の場所はないと考えられた。そもそも特定しやすい場所があるならなわばり雄は学習できるだろう。この時、場所の有利性は消失する。毎日同じ産卵床を利用する本種において、特定の有利な場所は生じえないと考えられる。スニーキングに成功しやすい場所は、なわばり雄との駆け引きの中で刻々と変わるかもしれない（下記なわばり雄の項も参照）。そのような状況の中で、スニーカーはなわばり雄に見つかった際には予測不可能性を利用した逃避パターンを示し（図1）、成功した場合、直前の動きを繰り返すという行動パターンを持っていた。これらの結果から、スニーカーの行動は成功しやすい場所を見出すためのトライアル&エラーとみなすことができる。つまり、スニーカーは「成功しやすい場所」という資源を見つけるタスクに対し、ヒューリスティックなアプローチを用いているという可能性が考えられる。この成果をまとめた論文を現在投稿中である。

(2) なわばり雄のスニーカー発見のための戦略

先行研究と同様に、なわばり雄がスニーカーを発見できる可能性は高く（73%）、その大部分（68%）はスニーカーが動いた直後だった。

パトロール（産卵床中心から200mm以上離れることと定義）に割く時間は観察時間のわずか（8%）だった。

特定の場所（例えば隠れやすい植生や凹凸）の強い警戒を見せず、小さな移動を繰り返すブラウン運動のパターンで産卵床内外を動き回った（図3）。

これらの結果から、なわばり雄はスニーカーの発見のために積極的に動き回るといっても、見つけたら対応するという後手の戦略を持つことが示唆された。上記のような特定の場所に依存しないスニーカーの移動戦略によって、なわばり雄は事前の対策ができないというのが関係していると思われる。今回の解析では、なわばり雄がスニーカーほどの情報を利用した戦略を持つことは見いだせなかった。ただし、なわばり雄がスニーカーを攻撃する際、その接近速度に大きなばらつきがあった。現在集計中だが、スニーカーが逃避する0.1秒前のなわばり雄の遊泳速度は0（つまり停止状態）から1600mm/sとかなりばらついていて（中央値=134）。また、スニーカーが動いた直後になわばり雄がスニーカーの方向に体の向きを変えた（ゆえに気付いたとみなせる）にもかかわらず、攻撃しないこともあった。状況に応じて攻撃するかしないか、するならどのようにするかに関する意思決定があることは間違いないと思われる。今後の課題として残った。ただ、ヘビギンポでは（そしておそらく多くの魚類では）なわばり雄に対する認知能力に対する選択がスニーカーよりも弱いかもしれない。なぜなら、雌は数百卵を少しずつ時間をかけて産むので、1回のスニーキングでは多くても数卵しか受精できないからである。スニーキング1回の成功は、スニーカーにとっては大きな利益だが、なわばり雄にとってはごく一部の損失に過ぎない。

期間中の成果を総括すると、スニーカーとなわばり雄の間の駆け引きはある種の情報戦争と言えるだろう。特にスニーカーは、なわばり雄（と雌）の動きを詳細に観察し、情報を得るように思われた。また、産卵床周辺の動きは、学習とランダムを併用したものであり、なわばり雄が学習・予想するのを難しくするようなものであった。探索のランダム性によって、なわばり雄はスニーカーの警戒ポイントを絞れない。実際、なわばり雄は周囲への警戒にあまり労力を割いていないように思われた。上記のように、スニーキング1回の成功は、なわばり雄にとってはごく一部の損失に過ぎず、そうすることの利益がないのかもしれない。動作に敏感に反応するというだけで大部分のスニーキングを阻止できるということも併せて考えると、なわばり雄はある程度スニーキング成功を許容していると考えられる。これによってできる警戒網の「穴」、すなわち成功しやすい場所が、スニーカーにとっての資源であり、それを探索することがスニーカーのタスクと言える。この「穴」はスニーカーが意図的に見つかることで作り出すという可能性もあり得る。例えば、「失敗してもすぐに再開し、見つかる」という行動を様々な場所で行うと、狙いの場所から注意を背けることが可能になるかもしれない。また、なわばり雄に頻繁に攻撃させ、疲弊させ、集中力を落とさせることで成功しやすくなるという可能性もあるだろう。つまり失敗には「意図的な失敗」が含まれている可能性もあり得る。実際、目立つような動きが何度も観察された、しばしばなわばり雄は攻撃していた。一方では上記のように、なわばり雄は攻撃に対して必ずしも全力ではない。今後はこのような観察結果も定量化し、解析を進めていく必要がある。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Ota Kazutaka	4. 巻 167
2. 論文標題 Sneakers take a predation risk to gain sneaking opportunities	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Animal Behaviour	6. 最初と最後の頁 255-262
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.anbehav.2020.07.020	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Shun Satoh, Kazutaka Ota, Satoshi Awata, Masanori Kohda	4. 巻 832
2. 論文標題 Dynamics of sibling aggression of a cichlid fish in Lake Tanganyika	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Hydrobiologia	6. 最初と最後の頁 201-213
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10750-018-3768-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Deo C. Mushagalusa, Satoshi Awata, Shun Satoh, Kazutaka Ota, Michio Hori, Muderhwa Nshombo, Masanori Kohda	4. 巻 36
2. 論文標題 Do Scales of the Cichlid <i>Altolamprologus compressiceps</i> in Lake Tanganyika Function as a Morphological Defense Against Scale-Eating?	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Zoological Science	6. 最初と最後の頁 147-153
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.2108/zs180130	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Kazutaka Ota	4. 巻 152
2. 論文標題 Pause and travel: how sneakers approach closer to spawning sites under territorial vigilance	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Animal Behaviour	6. 最初と最後の頁 1-10
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.anbehav.2019.04.001	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計3件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 太田和孝
2. 発表標題 ランダム・ウォーキング・スニーカー
3. 学会等名 日本動物行動学会 第38回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 太田和孝
2. 発表標題 薄情な夫？：配偶中，雌より早く逃げる雄
3. 学会等名 日本動物行動学会 第37回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 幸田正典，野崎龍彦，神田橋由久，太田和孝，平田智法，安房田智司
2. 発表標題 ゼブラガニ雄による宿主(ラッパウニ)の操作：夏の夜，雄は雌の家まで車を走らせる
3. 学会等名 日本動物行動学会 第37回大会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------