

## 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：13101

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24770016

研究課題名(和文)多様な繁殖生態を有する海産カジカ科魚類の性的形質と精子特性の進化の解明

研究課題名(英文) Study on the evolution of sexual traits and sperm characteristics in marine sculpins with diverse reproductive strategies

研究代表者

安房田 智司 (AWATA, Satoshi)

新潟大学・自然科学系・助教

研究者番号：60569002

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)：海産カジカ科魚類は、科内で交尾種、非交尾種が含まれるだけでなく、子の保護様式も雄保護、雌保護、無保護と、繁殖様式が特に多様化したグループである。繁殖様式の異なるカジカ科魚類18種について、繁殖行動と性的形質(交尾器形態や雌雄の体サイズ差)や精子特性(精子形態や運動性)を調べた。その結果、交尾の有無および保護様式(雄保護、雌保護、無保護)の違いが、性的形質や精子特性と密接に関係しており、繁殖行動に関連して性的形質や精子が進化したことが示された。

研究成果の概要(英文)：Marine sculpins exhibit diverse reproductive modes and parental behaviors within a family Cottidae: non-copulatory with paternal care, copulatory with paternal care, copulatory with maternal care and copulatory with no-care. In the present study, the effects of reproductive modes and the mode of parental care on the evolution of sexual traits (male genitalia and sexual dimorphism) and sperm characteristics (sperm morphology and motility) were investigated in 18 species of marine sculpins showing different reproductive behaviors. The results showed that reproductive modes and the modes of parental care were significantly associated with sexual traits and sperm characteristics, suggesting that sexual traits and sperm may have evolved in relation to changes in reproductive behaviors.

研究分野：行動生態学

キーワード：海産カジカ 性淘汰 精子競争 交尾 親子判定 系統関係

### 1. 研究開始当初の背景

雌雄の体色や体サイズの違いといった性的二形は、動物界で多様に富み、種間変異が大きいことが知られる。この性的二形の種間差は、自然選択に加え、性選択の結果として説明できる場合が多い。交尾器形態も例外ではなく、近年、交尾器の大きさや形態も性選択の影響を強く受けているといった研究が報告されている (Brennan et al. 2007 PLoS One など)。魚類では、体外受精を行い、放卵放精を行う種が大部分を占めるため、交尾をする種は魚類全体の 10% 足らずであるが、魚類の雄の交尾器形態も多様性が高いことが知られ、この多様性は単に雌の体内への精子輸送という基本機能だけでは説明がつかないだろう。しかし、雄の交尾器の大きさや形態と性選択との関連性を研究した例は魚類では皆無で、唯一カダヤシの種群での報告があるのみである (Langerhans et al. 2005 PNAS)。

近年、交尾後であっても雄間競争と雌の配偶者選択が起こることが示され、「交尾後の性選択」について盛んに研究が行われている。精子競争 (複数雄の精子が卵の受精を巡って競争すること) は、精子の形態や運動性に影響を与えると理論予測があるが、精子の運動性と精子競争の関係を種間比較研究で明瞭に示した研究例は少なく、魚類ではカワズメ科魚類の研究ぐらいである (Fitzpatrick et al. 2009 PNAS)。

このように繁殖行動と性的二形、特に雄の性的形質は密接に関係しており、行動・進化生態学で現在最もホットである研究分野であるが、未解明な点も多い。

### 2. 研究の目的

日本海と北太平洋沿岸に広く分布するカジカ科魚類は、魚類も含め脊椎動物の中でも最も繁殖様式を多様化させたグループの一つで、科内で交尾種、非交尾種のどちらも見られる。また、子の保護も無保護から両親保護まで、魚類の子の保護様式を全て網羅する。このような種間の繁殖様式の違いは、雌雄にかかる選択圧の違いを生み、雌雄の形態や行動に大きな影響を与えると予測される。そこで、本研究では、繁殖様式の異なるカジカ科魚類複数種を対象とし、野外観察、親子判定、種間系統比較分析の手法を用い、繁殖行動と性的形質 (交尾器形態や雌雄の体サイズ差) や精子特性 (精子量や精子の運動性) の関連性を調べ、これらの進化過程を明らかにする。

### 3. 研究の方法

(1) カジカ科魚類の野外および水槽内での繁殖行動の観察—交尾・雄保護型の繁殖生態については、多くの情報の蓄積があるが、非交尾・雄保護種や交尾・無保護種では報告が少ない。そこで、野外で交尾・無保護種であるアナハゼ類を中心に交尾や産卵行動について調査し、3 つの繁殖様式間での雌雄の

繁殖戦略の違いを調べた。

(2) 一回の産卵に関与する雄数の推定—交尾期間の長さや、性選択圧のかかり方の違いなどから、3 つの繁殖様式間では、一回の産卵に関与する雄数は大きく異なることが予測される。そこで、繁殖様式の異なる複数種について、野外で卵塊を採集し、マイクロサテライト DNA 多型分析により、一個体の雌が何個体の雄と関係するのかを調べた。

(3) 性的形質の測定—繁殖行動と性的形質の関連性を明らかにするため、繁殖様式の異なるカジカ科魚類について、繁殖期の雌雄の形態計測を行った。特に雌雄の体サイズ、体色、雄の交尾器のサイズと形態に注目した。さらに雄については、精子の形態や運動性を調べた。

(4) 種間比較系統解析による性的形質の進化推定—得られたデータと分子系統樹を用い、繁殖行動と雌雄の体サイズ、体色の違い、交尾器サイズ、精子特性との関係性を進化的視点で解明した。

### 4. 研究成果

(1) 野外および水槽での交尾行動—交尾・無保護種であるアサヒアナハゼ、スイ、キリンアナハゼの交尾行動を主に水槽で観察した結果、スイとアサヒアナハゼは雄の背びれの伸張といった若干の性的二型が見られたが、キリンアナハゼは雌雄で体色や形態に違いが無かった。雄同士はほとんど闘争を行わないこと、求愛を行う場合もあれば、求愛無しで交尾を試みようとするなど、基本的に雄間競争に有利にはたらく大きな強い雄が繁殖に成功する雄保護型のカジカとは全く異なっていた。

(2) 一回の産卵に関与する雄数の推定—次世代シーケンサーを用いて、交尾・無保護型アサヒアナハゼのマイクロサテライト DNA (msDNA) マーカーの開発を行った。マーカーの有効性をテストした結果、アサヒアナハゼだけでなく、交尾・無保護種全般に使用可能であることが分かった。野外で採集したスイとキリンアナハゼの卵塊について msDNA 多型を利用した雄数推定を行った結果、2-6 雄の子が一つの卵塊に含まれることが明らかになった。このことから、交尾・無保護型の雄は交尾期間中に複数雄と交尾しており、強い精子競争がはたらいっていると考えられた。

(3) 性的形質と精子特性—体サイズや性的二型の程度は、雄保護の有無が大きく関わっていることが明らかとなった。すなわち、雄保護種では、雄が雌よりもかなり大きく、体色も派手で鱗に装飾が入る種もいた。一方で、無保護種では、雌が雄よりも大きい種もあり、また、性的二型の程度も小さく、若干の色彩の違いが見られる程度であった。このことから、雄保護種では交尾前の性選択が、無保護種では交尾後の性選択が大きく関係していることが示唆された。

非交尾・雄保護種 4 種、交尾・雄保護種 3 種、交尾・雌保護種 2 種、交尾・無保護種 9 種について、精子の運動性と形態について調べた。その結果、交尾型と非交尾型では精子の頭部形態や精子が運動性を有する環境（体内のみ、もしくは海水中のみ）が全く異なること、また、交尾種であっても雄の保護行動の有無によって精子の鞭毛長が大きく異なることが示された（図 1）。このことより、受精環境や精子競争が精子特性と関連している可能性が高いことが示唆された。

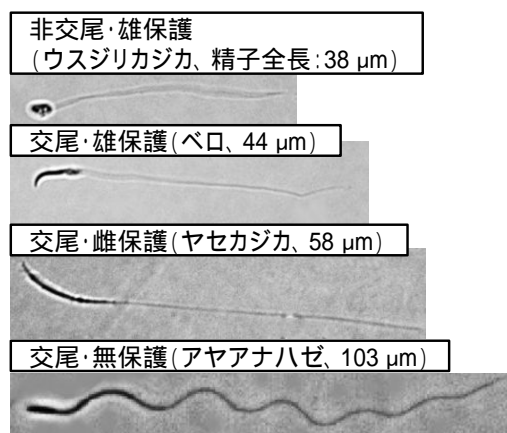


図1. 繁殖様式の異なる種における精子形態の違い。頭部の形状と鞭毛長が、交尾の有無と保護者の性に関連しているようである。

(4) 種間比較系統解析による性的形質の進化推定—現在、得られたデータと分子系藤樹をもとに、繁殖行動と性的形質との関連性を調べている。系統樹から、非交尾から交尾に進化したことが推定されており、交尾の有無に関連して、交尾器（ペニス）を獲得したこと、精子の頭部が細長くなったこと、体内でしか運動性を持たないような精子に進化したことが推測される。また、雄保護から、無保護もしくは雌保護に進化したことを考えると、保護者の性、すなわち性選択に関連して、性的二型の程度が変化したこと、精子の鞭毛長や遊泳速度が変わったことが考えられる。また、精子競争の激化が、交尾器形態の多様化を生み出したことも示唆された。

#### 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 4 件)

Tanaka, H., Heg, D., Takeshima, H., Takeyama, T., Awata, S., Nishida, M. & Kohda, M. Group composition, relatedness, and dispersal in the cooperatively breeding cichlid *Neolamprologus obscurus*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 査読有 69 巻, 2015, 169-181. DOI: 10.1007/s00265-014-1830-8

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

Ota, K., Awata, S., Morita, M. & Kohda, M., Sneak males are not necessarily similar to females in colour in a sexually monochromatic cichlid. Journal of Zoology, 査読有, 293 巻, 2014, 63-70. DOI: 10.1111/jzo.12125  
Ota, K., Awata, S., Morita, M. Yokoyama, R. & Kohda, M., Territorial males can sire more offspring in nests with smaller doors in the cichlid *Lamprologus lemairii*. Journal of Heredity, 査読有, 105 巻, 2014, 416-422. DOI: 10.1093/jhered/esu009

#### 〔学会発表〕(計 16 件)

安房田智司：「カジカ科魚類の繁殖行動の多様性と進化」平成 27 年度日本水産学会春季大会シンポジウム「魚類行動生理学の基礎と水産研究への応用」（招待講演）2015 年 3 月 27 日、「東京海洋大学（東京都）」

安房田智司：「海産カジカにおける生殖関連形質の多様性と進化」形の科学研究センター 2015 シンポジウム「魚・放散虫・腕足動物のかたち」2015 年 2 月 28 日、「新潟大学（新潟県新潟市）」

安房田智司：「カジカ科魚類の多様な繁殖戦略とその進化を探る」第 1 回新潟大学佐渡 3 施設による森里海公開シンポジウム「佐渡から世界へ発信する最新の研究-自然探求から、自然共生、自然再生へ」2015 年 2 月 26 日、「新潟大学理学部附属臨海実験所（新潟県佐渡市）」

安房田智司・後藤智仁・古屋康則・武島弘彦・山崎彩・宗原弘幸：「佐渡島産海産カジカ 9 種の産卵場所としてのホヤ種・カイメン種選択」第 47 回日本魚類学会年会、2014 年 11 月 15 日、「生命の星・地球博物館（神奈川県小田原市）」

古屋康則・三橋直哉・安房田智司・宗原弘幸：「カジカ科スイ *Vellitor centropomus* における体内配偶子会合型の生殖様式の再確認」第 47 回日本魚類学会年会、2014 年 11 月 15 日、「生命の星・地球博物館（神奈川県小田原市）」

河相吉紀・古屋康則・安房田智司・宗原弘幸：「ニジカジカグループの分子系統と生殖関連形質の多様性」第 47 回日本魚類学会年会、2014 年 11 月 15 日、「生命の星・地球博物館（神奈川県小田原市）」

安房田智司・後藤智仁・古屋康則・武島

弘彦・山崎彩・宗原弘幸：「魚とホヤの切っても切れない関係」日本動物行動学会第33回大会、2014年11月2日～3日、「長崎大学（長崎県長崎市）」  
上松沙織・安房田智司：「性的二型の小さい交尾魚キリンアナハゼの雄の交尾成功を決める要因」日本動物行動学会第33回大会、2014年11月1日～2日、「長崎大学（長崎県長崎市）」  
安房田智司：「クサビ型の巣が決め手：共同的一妻多夫魚の雌による父性の操作」日本動物行動学会第33回大会ラウンドテーブル「雌による密かな配偶者選択への挑戦」（招待講演）2014年11月1日、「長崎大学（長崎県長崎市）」  
安房田智司：「佐渡島の海産カジカ9種は産卵場所としてどのようなホヤやカイメンを選ぶのか？」第14回東日本魚類生態研究会、2014年3月1日、「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（千葉県館山市）」  
安房田智司：「交尾行動や性選択は海産カジカの精子をどのように進化させるのか？予備的な研究」第4回JAMBIOフォーラム、2014年1月16日、「筑波大学東京キャンパス（東京都）」  
安房田智司・鶴田哲也・井口恵一朗：「温泉排水流入池に生息するテラピアの雄のなわばり行動、体色と性ホルモン」日本動物行動学会第32回大会、2013年11月29日～12月1日、「広島大学東広島キャンパス（広島県東広島市）」  
安房田智司：「多様な繁殖生態を有する海産カジカの進化・行動生態学的研究」形の科学研究センター2013年シンポジウム「チューリングが繋ぐ魚と放散虫」、2013年9月3日、「新潟大学理学部附属臨海実験所（新潟県佐渡市）」  
安房田智司：「多様な繁殖生態を有する海産カジカの進化・行動生態学的研究」第13回東日本魚類生態研究会、2013年2月27日、「東京大学（東京都）」  
Awata, S. : 「Diverse reproductive strategies in fishes: case studies of cichlids and sculpins」Science Seminars in Faculty of Science, Niigata University, 2013年1月11日、「新潟大学（新潟県新潟市）」  
安房田智司：「魚類の多様な繁殖戦略のさらなる理解に向けて：進化・行動生態学的アプローチ」第45回日本魚類学会年会（魚類学会奨励賞受賞講演）2012年9月22日、「水産大学校（山口県下関市）」

〔図書〕(計1件)

桑村哲生・安房田智司共編著、東海大学出版会、「魚類行動生態学入門」、2013年11月20日、1-265

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.sc.niigata-u.ac.jp/sc/sadomaine/> (新潟大学理学部附属臨海実験所HP)

[http://researchers.adm.niigata-u.ac.jp/html/100000519\\_ja.html](http://researchers.adm.niigata-u.ac.jp/html/100000519_ja.html) (新潟大学研究者総覧)

<http://www.sc.niigata-u.ac.jp/sc/res/intro/AwataLab.html> (新潟大学理学部研究紹介)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

安房田 智司 (AWATA, Satoshi)

新潟大学・自然科学系・助教

研究者番号：60569002