

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 30 年 6 月 25 日現在

機関番号：24402

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K18614

研究課題名(和文) 魚類の受精をめぐる競争と隠れた雌の選択：雄と雌の間で何が起きているのか？

研究課題名(英文) Sperm competition and cryptic female choice in fish

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)：本研究は、ヘビギンポ科魚類ヘビギンポにおけるスニーキング戦術の成功に影響を与える要因を調べたものである。推定される要因として、スニーカーの意思決定、ライバル雄の影響、雌の影響を考えた。スニーカーの意思決定、そしてそれに影響するなわばり雄の行動がスニーカーの成功に離京することが示された。一方で、配偶前の段階では雌の影響は少ないことも示唆された。一方配偶後の性淘汰においては、なわばり雄とスニーカーの精子形質にほとんど差はなかった。唯一、遊泳の直進性に違いがあり、スニーカーの精子はよりまっすぐに泳ぐことが分かった。しかしこのような運動性は、ライバル雄の存在によって変化することはなかった。

研究成果の概要(英文)：In this program, I examined factors affecting success of sneaker males in the triplefin blenny. I hypothesized that decision-making of sneakers and the presence of rival males, and females are the key factors. During the study period (three years), I indeed showed that decision-making of sneakers are sophisticated and often disturbed by territorial males, suggesting that the former two putative factors indeed influenced success of reproductive success. On the other hand, the effect of females on male success was not observed. In post-spawning stage, I found significant difference in linearity of sperm swimming, with more straight for sneaker sperm. However, Such sperm traits were not influenced by the presence of rival male sperm, suggesting that fertilization success is mainly dependent on their own quality of sperm.

研究分野：行動生態学

キーワード：代替繁殖戦術 スニーカー 行動解析 配偶後の性淘汰 意思決定

1. 研究開始当初の背景

ある雌の1回の繁殖に複数の雄が参加したとき、異なる雄の精子は受精をめぐる競争し、雌は特定の雄の精子を選択的に使って父性を操作することがある。前者は精子競争、後者は隠れた雌の選択と呼ばれる。これらの「配偶後の性淘汰」に関連した形質進化の理解は、近年の性淘汰及び性的対立研究の中心議題となっている。

このテーマにおいて、体外受精生物の理解は体内受精生物に比べて遅れている。体外受精生物における遅れとは、体内受精と違い配偶に順序が生じないと考えられてきたこと、精漿や雌の影響が過小評価されてきたこと、などである。

受精様式は「配偶後の性淘汰」の型・原理・機構に大きく影響するので、その包括的理解を進めるためには体外受精生物における研究の進展は不可欠である。

2. 研究の目的

本研究では、ヘビギンボ科魚類ヘビギンボを用いて、体外受精生物の「配偶後の性淘汰」に関連した適応進化の理解を進展させることを目的とする。そのために次の2つを軸に研究を進める。

受精動態の解明を通じた「配偶後の性淘汰」の実態(型・原理・機構)の解明

放卵と受精のタイミング、精子の耐水流機構を調べ、受精動態を解明する。さらに、雌雄の配偶前後の行動、精漿が精子の運動に与える影響を明らかにし、「配偶後の性淘汰」の型・動態を解明する。

精子形質の適応進化の解明

観察によって得られた受精動態に基づいて人工授精実験を実施し、精子形質の機能を探り、適応進化を実証する。

3. 研究の方法

受精動態の解明を通じた「配偶後の性淘汰」の実態(型・原理・機構)の解明

野外調査を実施する。野外観察では、産卵行動をビデオで撮影し、PC上で産卵行動を細かく観察する。産卵場所を広く撮影できるカメラ、そのカメラの周囲に1~2台のカメラをおき、さらに幅広い範囲を撮影できるようにし、スニーカーを追跡観察できるようにした。

同時に産卵場所の中心に焦点を当てたカメラも設置し、雌の放卵行動が観察できるようにした。

2年目以降、雄の放精行動直後から定期的に(5, 10, 30, 60秒ごと)に産卵床に自作の吸引機を当て、負圧を使って精子を採集した。

精子形質の適応進化の解明

初年度は、野外から採集された雌雄から配偶子を採集し、顕微鏡下でその遊泳行動をビデオ撮影した。撮影されたビデオから、遊泳速度、遊泳持続時間(寿命)、直進性を計測し、さらに精子形態として鞭毛長、頭部長を計測した。

2年目以降、他雄の精子(精漿)の存在が精子の運動能力にどのような影響を与えるのかを明らかにするため、なわばり雄同士精子競争、なわばり雄対スニーカーの精子競争、精子競争無しという3つの精子競争を顕微鏡下で再現した。ビデオ撮影し、そこから上記と同様の精子の運動パラメーターを計測した。

最後に、上記と同じ3つの精子競争の条件下で人工授精実験を行い、その勝敗について父性判定を用いて解析しようと試みた。

4. 研究成果

受精動態の解明を通じた「配偶後の性淘汰」の実態(型・原理・機構)の解明

全ての雌の放卵のタイミングを正確に計測することは叶わなかったため、雌の影響を正確に決定することができなかった。この理由は、雌は卵を紅藻類の枝の間に産み付けるのでビデオではどうしても、全ての放卵行動を観察できなかったことにある。しかし、一部の放卵行動は観察でき、そこから、なわばり雄は雌の放卵に合わせて放精する頻度が高いことが判明した。雌側からなわばり雄に働きかけるような行動は見られなかったことから、なわばり雄の放精タイミングは主に雄自身にあると考えられた。雌の体を振る(wriggling)行動が放卵とある程度リンクしており、なわばり雄はそれを指標に放精タイミングを決定することが示唆された。

スニーカーは、様々なタイミングで雌に飛び込む(スニークする)ことが判明した。それはなわばり雄の攻撃の有無と関与しており、なわばり雄の攻撃に対してスニークをするという attack-initiated sneaking (全体の31%)、他のスニーカーに攻撃した際についてスニークする induced sneaking (17%)、攻撃とは無関係な attack-free sneaking (52%)が見つかった。attack-free sneaking の多くは、なわばり雄が放精のために雌に近寄ったタイミングで起こっていることから、スニーカーはなわばり雄の行動から飛び込むタイミングを決定することが示唆された。また、この attack-free sneaking が最も益の高い手法だ

と考えられた。すなわち、放精時の雌との距離、なわばり雄からの放精の遅れが他のスニーキングに比べて、最も小さかった。

attack-free sneaking はパッシブな意思決定であり、次善の策として飛び込んだ可能性が考えられる。一方で、attack-free sneaking では、スニーカーはなわばり雄に邪魔されることなく最適なタイミングを観察し、最適な意思決定をできたものと推察できる。実際、attack-free sneaking は他のスニーキングに比べ、スニーキング開始までにかかる時間が長く、最大で 11 回ものなわばり雄の放精行動を見過ごしていた。邪魔されなければ、これだけの待ち時間を使う。なわばり雄がどこを向いているかというのも飛び込むのに重要な意思決定要素であることも示唆され、この時間の中で最もなわばり雄にばれにくく、かつより良いタイミングで放精できる瞬間をスニーカーは待っていることを示唆する。これは、今まで一般的に考えられてきたような「スニーカーはなわばり雄の間を抜いて放精する」というのとは大きく異なる行動であると言える。

これらの事は、「配偶後の性淘汰」の型・原理・機構はスニーカーがいつ飛び込むのかという意思決定に強く依存して決定されることを示唆する。これは体内受精の生物と極めて類似している。体外受精では初めて明らかになったことである。

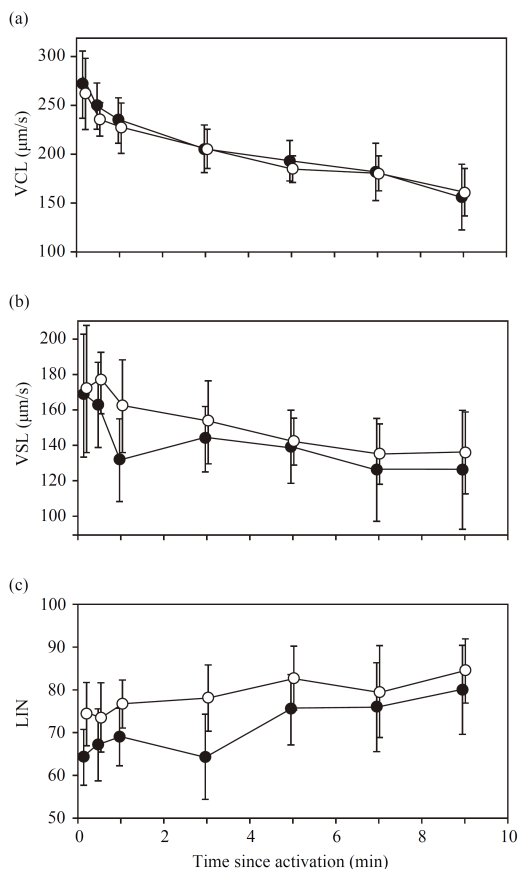
精子の耐水流機構については、自作の吸引機がうまく作動せず、3 年目まで調査を行った。幸い、最終年度である程度のサンプルが集まり、現在解析中である。

精子形質の適応進化の解明

本種の精子の形質（遊泳速度、寿命、鞭毛長、頭部長）は戦術間で差がなかった（図 1）。しかしながら、波の強い場所で産卵するにもかかわらず、精子寿命が平均で 20 分を超えることが判明した。これは予備調査と同様の結果であった。興味深いことに、直進性の差が検出され、スニーカーの精子はなわばり雄よりもまっすぐに泳ぐという特性を持つことが判明した。先の結果と合わせると、雌から離れた位置で放精するスニーカーにとっては、この特徴は短時間になわばり雄の精子に追いつくことを可能にするかもしれない。一方で、なわばり雄は近くにある卵をぐるぐると回りながら探り当てるのに長けた精子と言えるのかもしれない。

精子競争無し、なわばり雄同士の精子競争、なわばり雄対スニーカーの精子競争に関する顕微鏡下での再現を試みた実験において、予想していた結果は得られなかった。すなわち、他の雄の存在は精子の運動活性に効果を持たなかった。サンプル数が十分とは言えず、結論を出すには早計だが、波に洗い流されや

すい環境では精漿に対する強い選択は働きにくいことの反映であるかもしれない。これは、先の耐水流実験の結果と合わせることで理解を進めることができると期待される。



人工授精実験は、ほとんどが失敗に終わった。理由は明らかであり、約 20 日という長い孵化までの時間の間に卵が死んでしまうことが多かったからである。調査地を離れなければならないことが度々あり、その度に死滅してしまったので今後何らかの対策が必要である。胚発生は進んでいたため人工授精そのものは成功しており、今後も継続することで成果は期待できる。

■ 図 1 ヘビギンボの精子の遊泳速度 (a: VCL, b: VSL) と直進性 (c)。VCL は軌跡に基づいた速度、VSL は実際の移動距離に基づく速度を示す。白丸がスニーカーを、黒丸がなわばり雄を表す。本研究では直進性のみ戦術間で有意な差が見つかった。

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 6 件)

Ota K, Kohda M (2015) How and to what extent do sneakers gain proximity to females in an externally fertilizing fish? Animal Behaviour 108, 129-136.

Sogawa S, Ota K, Kohda M (2016) A dear enemy

relationship in a territorial cichlid: evidence for the threat-level hypothesis. *Behaviour* 153, 387-400.

Ota K (2016) When to flee? the economics of sneakers facing territorial aggression. *Animal Behaviour* 114, 181-188.

Takahashi T, Ota K (2016) Body size evolution of a shell-brooding cichlid fish from Lake Tanganyika. *Journal of Evolutionary Biology* 29, 2373-2382.

Kohda M, Yamanouchi H, Hirata T, Satoh S, Ota K (2017) A novel aspect of goby–shrimp symbiosis: gobies provide droppings in their burrows as vital food for their partner shrimps. *Mar. Biol.* 164, 22.

Ota K (2018) Fight, fatigue, and flight: narrowing of attention to a threat compensates for decreased anti-predator vigilance. *J. Exp. Biol.* 221, jeb.168047.

〔学会発表〕(計5件)

太田和孝(2015)スニーカーとなわばり雄の精子競争,第34回日本動物行動学会,東京.

太田和孝(2016)いつ逃げる?~攻撃を受けたスニーカーの逃避戦略~,第35回日本動物行動学会,新潟.

山内宏子,太田和孝,幸田正典(2016)エビ-ハゼ共生関係の見直し(II):エビの役割は巣穴提供だけじゃない(仮説),第35回日本動物行動学会,新潟.

佐藤駿,太田和孝,幸田正典(2016)なぜ基質産卵シクリッド *Neolamprologus furcifer* 幼魚は互いに攻撃し合うか?,日本生態学会第64回全国大会,東京.

太田和孝(2017)闘争中の逃走:疲弊による注意力の低下を補償する注意対象の選択, KOUDOU2017(行動関連学会合同大会),東京.

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・博士研究員

研究者番号: 50527900