

令和元年6月27日現在

機関番号：24402

研究種目：基盤研究(B) (海外学術調査)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H05773

研究課題名(和文)脊椎動物の社会進化モデルとしてのカワスズメ科魚類の社会構造および行動基盤の解明

研究課題名(英文) Social structure and behaviours of cichlid fishes: the social evolution models of vertebrates

研究代表者

幸田 正典 (Kohda, Masanori)

大阪市立大学・大学院理学研究科・教授

研究者番号：70192052

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,100,000円

研究成果の概要(和文)：タンガニイカ湖における基質産卵性カワスズメ科魚類で新たな属の魚(L. メーリー)で血縁ヘルパー型協同繁殖を砂地で発見した。ここでは野外実験により血縁ヘルパーの働きが、明らかに保護親の保護量を減らしていることが明らかにされた。また魚類ではじめて古典的一妻多夫(J. marlieri)を野外調査により発見した。14例の一妻多夫を調べその登頂や成立要因を実証的に明らかにした。古典的一妻多夫は、大型が維持しており、数多いクラッチを複数巣に分割し産卵することで、自身の繁殖成功をあげていることが明らかにされた。いずれもDNA解析から親子、個体間の血縁判定という証拠を示している。

研究成果の学術的意義や社会的意義

特に古典的一妻多夫の実証研究は、魚類では世界でもはじめての成果である。これら一妻多夫はこれまで鳥類からのみ知られているが、その成立についての生態学的要因や性淘汰、雌雄の対立や性役割の逆転現象における比較研究において、まったく新たな分類群との比較になり学術的価値は極めて高い。今のところ、大型雌が多数のクラッチを複数巣に分割産卵する事で、卵の生存率を高め繁殖成功を高めていると推察され、鳥類との類似性と相違性が見え隠れしている。また、今回のL. メーリーの協同繁殖の発見から、魚類の協同繁殖における行動観察や野外実験が質的に異なるほどの精度の高い研究が期待され、この発見の意義は大きい。

研究成果の概要(英文)： A cooperative breeding system was first found in the genus *Lepidolamprologus* sp. from sandy bottom in Lake Tanganyika. In this cooperative breeding, it is clearly shown that the helping activities of helper fish reduced the parental care duties. Furthermore, we found a classical polyandry in the cichlid of *Julidochromis marlieri* first in fish, and quantitatively studied their mating systems. This is the first documentation from fish. Fourteen examples of the classical polyandry were maintained the larger females than monogamous pairs. The large female produced large clutch of eggs but spawned then into two or three nests, which made the "optimal clutch size" resulting in higher survival rates of brood. As such clutch distribution the large polyandrous females might obtain higher reproductive success, and induce this polyandrous mating systems. These studied are followed with molecular data from the fish samples obtained after the field observations.

研究分野：行動生態学

キーワード：協同繁殖 血縁ヘルパー 古典的一妻多夫 社会進化 繁殖成功 カワスズメ科魚類 タンガニイカ湖

1. 研究開始当初の背景

タンガニカ湖のカワスズメ科魚類はいずれも湖内で種分化した固有種であり250種にも達する。そのうち巣を作り産卵と子育てを行なう基質産卵魚であるランプロロギニ族魚は約80種が生息し、それらの社会構造は配偶システムに大きな影響を受けている。実際には、子育てを両親でするのか、雄がするのか、雌がするのかによって、鳥類やほ乳類の婚姻形態のほぼ全て、一夫一妻、一夫多妻、共同的一妻多夫が出現していることがわかっている。そのなかには古典的一妻多夫も記載論文ではあるが報告がある。さらには血縁ヘルパーを伴う協同繁殖も存在する。この点に注目し我々は本族魚類の多様な社会構造を脊椎動物の社会進化モデルととらえ、野外での行動観察や野外操作実験の格段に容易な本族魚類を対象に研究を行ってきた。80種と言うまとまった単系統群であり、観察や実験が容易だからである。このような状況が本研究を開始する背景にあるが、古典的一妻多夫については断片的な記載論文はあるものの、定量的でより規模の大きな研究はなかった。まずは、この古典的一妻多夫の社会構造の定量的研究および、その成立要因の生態学的、社会学的解明は鳥類の一妻多夫の進化を検討する上でも必要性の高い研究テーマであった。

また、血縁ヘルパーを伴う協同繁殖はブルチャー、サボリ、オブスキュルスでなされてきたが、いずれも岩場の魚類であり、巣が石の下にあるため観察が難しいという不利な点があり、より包括的な研究には、行動観察がもっと容易な砂地での協同繁殖種の研究が重要であった。

2. 研究の目的

以上の背景を受け、本課題研究はまずは古典的一妻多夫を大々的に調査し、この婚姻形態の実態解明ならびに社会的進化要因を解明する事にある。鳥類での古典的一妻多夫は、レンカク、タマシギ類、バンケン類で知られともに性役割の逆転が生じるなど、性淘汰理論のモデル対象として非常に興味深い。この一妻多夫ほ乳類では見られず、また鳥類の観察は困難なため、この研究は行き詰まりを見せている。もし、魚類での古典的一妻多夫の実態解明、さらに成立要因も明らかにされれば、より広い視点からこの性役割の逆転の問題を捉え直すことができるかもしれないその意味で研究価値は極めて高い。

もう一つの血縁ヘルパーをともなう協同繁殖も、もし砂地で繁殖する魚種が見つければ、ほぼ完全に行動観察を行なうことができるため、これまでのさまざまな課題を克服できる可能性がある。その候補として、メーリーは血縁ヘルパーのいる協同繁殖の可能性が高い。そこで、メーリーを対象として、繁殖生態の調査を進める。以上が本課題研究の2つの大きな目的である。

3. 研究の方法

研究は、現地のザンビア共和国ムプルング市の同国水産省のタンガニカ湖研究所とその周辺湖岸で実施した。今回は、新たな調査地の開拓のため、小型ボートと船外機を新たに用意した。まず古典的一妻多夫の調査のためには、東部のタンザニア国よりのチサンザポイントにて新たな調査区を設け、潜水観察および野外実験を実施した。調査は2年目および3年目に実施した。ここでは22mx26mの区域を2メートル格子の調査枠を作った。結果的にはこの中に、14もの一妻多夫の繁殖ユニットが確認された。調査項目は、調査区内での個体の識別と滞在表の作成、行動圏、摂餌頻度、同種個体の社会関係の記録である。早い段階で巣場所を特定し、巣場所での産卵の産む、子供のサイズと個体数を集に一度計測し、これを5ヶ月間続けた。

協同繁殖種としては、メーリーをオンジーポイントならびに、チコンデポイントに調査区を設け、観察や野外実験を実施した。こちらは初年度から3年間実施した。メーリーの巣は砂地の中のクレーター状の窪みのなかに作られており、繁殖活動はここに点在する貝殻でなされていた。このため、ビデオカメラを窪地の上約1mのところの水中に設置し、その映像を利用することで長時間の行動観察が可能となった。

調査の終了間際には、両種ともに観察個体を捕獲し、解析用にフィンクリップしたものを100%アルコール溶液にて保存し、帰国後大学にて血縁判定作業を行った。

4. 研究成果

まず、J. マリエリの古典的一妻多夫についてはたいへん大きな成果があがった。調査区内に14の繁殖ユニットでは雌が2もしくは3の独立した巣を確保し、それぞれの巣に配偶雄がいる古典的一妻多夫であった。しかも、それぞれの巣において、複数巣での産卵がほぼ確実である。このように大規模で古典的一妻多夫の実態が解明されたのは、魚類では世界ではじめてのことである。この成果は、一妻多夫の進化を考える上で、またとない貴重な成果であると言える。

まず、雌の体長と卵卵数の間にはばらつきはあるものの有意な相関が見られ、大きな雌 (ca.

体長 11cm)ほど卵数が多く、例えば体長 7-8 cm の雌の 3-4 倍の卵数を持っていた。このため、もし産卵数を一度に一巣に産みつければ、クラッチ数が大きくなり、稚魚数は巣の収容力を遥かに超え、かれらの死亡率は極めて高くなると思われる。しかし、これを 2 ないし 3 巣に分配し、それぞれを各巣の雄に保護させれば、最適卵数に近い値になり、卵の生存率は大きく改善されると思われる(最適卵数仮説)。この最適卵数仮説にのっとれば、雌は同時に複数巣に産卵分配する事で、繁殖成功を高め、その結果として本種の古典的一妻多夫が生じるのだと考えられる。複数雄に保護させる事により、卵の生存率を高めている点は、鳥の一妻多夫と共通している。

ここは、30 年ほど前にはじめてマリエリの一妻多夫が確認された場所である。その当時は最大雌が 9cm であり、一妻多夫の例も少なかった。この個体群での特に雌サイズの増大が古典的一妻多夫の普遍化に寄与していると思われる。

本種の一夫一妻の場合でも巣に雄と小型の雄が滞在する場合があった。この場合、両雄は子育てしている。すでに父性判定の結果から、 が受精に関与している事がほぼ確かである。すなわち、この場合本種の婚姻形態は協同的一妻多夫でもある訳だ。一妻多夫には古典的一妻多夫と共同的一妻多夫がある。鳥類ではこの両方が同一種の同一個体群で見られる事はこれまで報告はない。しかし、本調査地ではこの両方の一妻多夫が同時に成立しているのである。このことに関して、現時点では、これ以上の考察はできないが、ひょっとすると一妻多夫の積進進化の理論的モデルで大きな展開が可能になるかもしれない。

メーリーの協同繁殖についても大きな成果が得られた。とにかく、本種は直径 1 m までの窪地の中で繁殖行動を行っており、ビデオ撮影が効果的である。行動観察を遮るものはほぼほぼない。すでに、ヘルパーの除去実験によって、ヘルパーの役割が明確にされた。さらに巣を破壊する砂の付加実験や餌料のコントロールなどの実験を組む事ができ、その成果はこれまでにないようなクリアな成果が期待できる。

5 . 主な発表論文等

[雑誌論文](計 16 件)

1 Kohda M, Hotta T, Takeyama T, Awata Satoshi, Tanaka H, Asai J, Jordan AL (2019)

If a fish can pass the mark test, what are the implications for consciousness and self-awareness testing in animals? PLoS Biol 17: e3000021.

2 Kawasaki K, Hotta T, Kohda M (2019) Does a cichlid fish process face

holistically? Evidence of the face inversion effect? Anim Cogn 22:153-162.

3 Saeki T, Sogawa S, Hotta T, Kohda M. (2018) Territorial fish

distinguish familiar neighbours individually. Behaviour 155: 279-293.

Doi.org/10.1163/1568539X-

4 Sogawa S, Kohda M (2018) Tit for tat in the dear enemy relationship between territorial females of

a cichlid fish. Frontiers Ecol Evol, 6: 44. doi:10.3389/fevo.2018.00044

5 Tanaka H, Frommen JG, Koblmueller S, Sefc KM, McGee M, Kohda M, Awata S, Hori M,

Taborsky M. (2018) Evolutionary transitions to cooperative societies in fishes revisited. Ethology, 124: 777-789. 10.1111/eth.12813

6 Hori M, Kohda M, Awata S, Takahashi S (2019) Dynamics of laterality in Lake Tanganyika

scale-eater driven by cross-predation. Symmetry, 11: 119 doi:10.3390/sym11010119

- 7 Tanaka H, Frommen JG, Kohda M (2018) Helpers increase food abundance in the territory of a cooperatively breeding fish. *Behav Ecol Sociobiol* 72: 51
doi .org/10.1007/s00265-018-2450-5
- 8 Morita M, Ugwu SI, Kohda M (2018) Variations in the breeding behavior of cichlids and the evolution of the multi-functional seminal plasma protein, seminal plasma glycoprotein 120. *BMC Evolutionary Biology*, 18: 197. doi.org/10.1186/s12862-018-1292-0
- 9 Mushagalusa DC, Awata S, Satoh S, Ota K, Hori M, Nshombo M, Kohda M (2019) Do scales of the cichlid *Altolamprologus compressiceps* in Lake Tanganyika function as a morphological defence against scale-eating? *Zoological Science*, 36: 147-153. 10.2108/zs180130
- 10 Satoh S, Ota K, Awata S, Kohda M (2019) Dynamics of sibling aggression of a cichlid fish in Lake Tanganyika. *Hydrobiologica*, 832: 201-213. doi.org/10.1007/s10750-018-3768-8
- 11 Tanaka H, Kohda M, Frommen JG (2018) Helpers increase the reproductive success of breeders in the cooperatively breeding cichlid *Neolamprologus obscurus*. *Behav Ecol Sociobiol*, 72:152. doi .org/10.1007/s00265-018-2566-7
- 12 Hotta T, Komiyama S, Kohda M (2018) A social cichlid fish failed to pass the mark test. *Anim Cogn* 21: 127-136.
doi.org/10.1007/s10071-017-1146-y
- 13 Tanaka H, Frommen JG, Engqvist L, Kohda M. (2018) Task-dependent workload adjustment of female breeders in a cooperatively breeding fish. *Behav Ecol* 21: 221-229.
doi.org/10.1093/beheco/arx149
- 14 Hori M, Nakajima M, Hata H, Yasugi M, Takahashi S, Nakae M, Yamaoka K, Kohda M et al. (2017) Laterality is universal among fishes but increasingly cryptic among derived groups. *Zool Sci*, 34: 267-274. doi:10.2108/zs160196
- 15 Hotta T, Satoh S, Kosaka N, Kohda M (2017) Face recognition in the Tanganyikan cichlid *Julidochromis transcriptus*. *Anim Behav* 127: 1-5. doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.03.001
- 16 Satoh S, Takahashi T, Tada S, Tanaka H, Kohda M. (2017) Parental females of a nest-brooding cichlid improve and benefit from the protective value of young masquerading as snails. *Anim Behav*, 124: 75-82. doi .org/10.1016/j .anbehav .2016 .12 .001

- 1 Mushagalusa Deo, 安房田智司、太田和孝、幸田正典 (2019) 基質産卵魚類ではじめて見つかった古典的一妻多夫：性役割の逆転を伴う繁殖特性. 日本生態学会 神戸国際会議場: 3月

- 2 佐藤 駿, 田中宏和, 佐伯 泰河, 堀 道雄, 守田 昌哉, 安房田 智司, 幸田 正典(2019) タンガニイカ・シクリッドのきょうだい間 競争の進化: なぜ幼魚同士は争うか? 日本生態学会 神戸国際会議場 : 3月

- 3 佐伯泰河, 佐藤駿, 安房田智司, 幸田正典 (2019) タンガニイカ湖産カワスズメ科魚類における協同繁殖 (日本生態学会 神戸国際会議場 3月)

- 4 十川俊平・幸田正典 (2018) 縄張り性魚類における隣人の縄張りへの侵入に対する攻撃は罰なのか? 日本動物行動学会 (京大理学部: 9月)

- 5 川坂健人・幸田正典 (2018) 魚も眼と眼で通じ合う?-魚類における視線追従に関する研究2 (日本動物行動学会 京大理学部: 9月)

- 6 Kohda Masanori (2017) Female control of paternity recognition of males in the cooperative polyandrous cichlids *Julidochromis transcriptus* [the symposium for Social complexity: the process, pattern and evolution, (Germany: December)

- 7 Kawasaka K, Kohda M (2017) Does a cichlid fish process face holistically? Evidence of the face inversion effect? [the Congress of the International Society of Ethology (IEC, Behaviour 2017) (Portugal) 2017 年 July and August]

- 8 幸田正典 (2017) ほんとうは賢い魚たち [日本動物行動学会、動物心理学会合同大会 (東京大学 : 8月)(招待講演)

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕
出願状況(計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年：
国内外の別：

取得状況(計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年：
国内外の別：

〔その他〕
ホームページ等

6. 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名：堀 道雄
ローマ字氏名： Hori Michio
所属研究機関名： 京都大学
部局名： 大学院理学研究科
職名： 名誉教授
研究者番号（8桁）：40112552

(1)研究分担者

研究分担者氏名：高橋 鉄美
ローマ字氏名： Takahashi Tetsumi
所属研究機関名： 兵庫県立大学
部局名： 自然環境科学研究所
職名： 教授
研究者番号（8桁）：70432359

(1)研究分担者

研究分担者氏名：太田 和孝
ローマ字氏名： Ota Kazutaka
所属研究機関名： 大阪市立大学
部局名： 大学院理学研究科
職名： 博士奨励研究員
研究者番号（8桁）：50527900

(2)研究協力者 なし

研究協力者氏名：
ローマ字氏名：

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。