

令和 4 年 9 月 14 日現在

機関番号：24402

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2019～2021

課題番号：19H03306

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婚姻形態および社会構造の解明

研究課題名（英文）Evolution of social structure and mating systems in a tribe Lamprologini cichlids: A model system of social evolution in vertebrate

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） 13,500,000円

研究成果の概要（和文）：鳥類の一部で見られる、雌が複数雄と配偶する古典的一妻多夫は本研究は動物の社会進化を考える上で極めて貴重な研究テーマである。本研究は、魚類で初めて古典的一妻多夫を本格的に野外調査し、その成立要因の解明を行なった。その結果、大型優位雌が複数雄を自身の縄張り内に囲い「産み分け」をすることで、鳥類に匹敵するような一妻多夫を維持していることが世界で初めて明らかになった。

一方、寒冷地魚類の代表としてイトヨの認知能力調べたこと、種内社会関係に関する認知は熱帯域の魚類と遜色なかった負が、情動面などで環境の違いに起因すると思われる違いが認められた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

我々は、魚類での古典的一妻多夫の実態が世界で初めて明らかにすることができた。男性優位社会のヒトによって、魚類にさえこのような「女性優位社会」が存在する自身がヒト社会に与える影響は大きいと考える。もちろん、この発見は従来鳥類で考えられてきた仮説を全く異なる分類群の動物で検証したことの意義は大きい。

また、寒冷地群集と熱帯群集における動物の認知能力の進化に関する一般則に対する仮説を提唱できたことも大きい。

研究成果の概要（英文）：Classical polyandry that shows the reversal of sex role has been documented in some birds, wherein typically large dominant females enjoy high reproductive success than males. We investigated this type of mating system in cichlid fish *Julidochromis marlieri* in their habitats in Lake Tanganyika. Large females had large territories which rarely overlapped each other, and enclosed 1-3 nests with attending males. Females spawned eggs into several nests at which egg clutches were fertilized by the respective males. This breeding system are classical polyandry. The sex role of this fish is reversed, namely female-female fight is more frequent and severe than male-male fight, males took parental care more. This classical polyandry is similar to that of birds. This will be the first document of fish classical polyandry in the world.

研究分野：行動生態学

キーワード：古典的一妻多夫 雌優位社会 繁殖成功 性役割の逆転 雌の雄操作 古典的動物行動学 認知行動学 動物社会学

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、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

(1) 魚類の古典的一妻多夫の研究

タンガニカ湖のカワスズメ科魚類のうち、営巣産卵し孵化後も子の保護をするランブロロギニー族魚類(約 100 種)には、単系統ながら様々な社会構造が認められ、陸上脊椎動物の社会進化を考えるモデル生物と位置づけられる。一夫一妻、ハレム型一夫多妻、雌訪問型一夫多妻、共同的一妻多夫、さらに古典的一妻多夫までと、これほどまで多様な婚姻形態すべてが、科の下位の族という分類群で見られる動物は本族以外にはない。社会構造の多様性には雌雄での親の保護様式のあり方が大きく影響することがわかっている。しかし、古典的一妻多夫については簡単な報告はあるものの、さまざまな調査上の制約もあり詳細は明らかにされていない。

古典的一妻多夫とは、大型の優位雌が縄張りを持ち、その中にそれぞれが巣を持つ複数の雄を囲い、雌は各巣に産卵し雄に子供の世話をさせる繁殖様式で、脊椎動物では鳥類でしか報告がない。この配偶様式では、雄が子の保護を主に行うため、雄という繁殖資源を巡って雌同士が争う。他の複婚とは違い、雌が雄に求愛し、雌が雄より闘争力が高く、子育てをするのは雄であり、通常の性役割が逆転している。この奇妙な現象が魚類の古典的一妻多夫でなぜ進化したのだろうか？なぜ、このような配偶様式が特定の鳥類で進化したのだろうか、多くは未だ未解決である？

本族の *Julidochromis marlieri* (= マリエリ) は、営巣性魚類で古典的一妻多夫が示唆されている唯一の例である。我々は、2018 年にコンゴ共和国ウピラ市近くの調査地で本種が多数生息する場所を見いだした。小型魚類である本種は、間近で詳細な行動観察が可能である。また、標本として捕獲採集もコンゴ政府の許可を取ればなら問題は無い。そこで、本研究ではこのマリエリの一妻多夫の実態並びに成立要因の解明のための野外調査を行った。

(2) 寒冷域魚類とタンガニカ湖魚類の認知の比較研究

熱帯湖やサンゴ礁魚などの低緯度水域群集の魚類は概して高い認知能力を持つことが近年知られてきた。例えばタンガニカ湖カワスズメ魚類では、推移的推察、顔に基づく個体識別、サンゴ礁魚類では、エピソード記憶、視点取得、鏡像自己認知など高次認知能力が次々と明らかにされている。一方、寒冷水域の魚類、その代表格であるトゲウオでは、その行動は未だに生得的解発機構の支配とみなされている。実際、鍵刺激とそれへの反射的行動が多くの教科書にも記載されている。この熱帯・寒冷帯魚類間の認知能力の大きな違いは系統によるのか、生息環境によるのか、あるいは 70 年以上前に行われた鍵刺激研究がそもそも間違っているのか、どうなのだろう。この疑問を明らかにするには、寒冷魚の認知研究を実施するしかないが、その研究がほとんどない。少ない研究も、トゲウオには個体識別能力がないなどと高次認知を否定する論文が、最近も国際誌に掲載されている状況である。

本研究の 2, 3 年目はコロナ禍のため海外調査が不可能となった。この機会を利用し、寒冷魚飼育施設を作り、トゲウオを材料に大々的に飼育し認知研究を実施することとした。

2. 研究の目的

(1) 鳥類で知られる大型の優位雌が縄張りを張り合い複数の雄を囲い込み、それぞれの雄に保護をさせる繁殖様式である古典的一妻多夫の詳細は実はよくわかっていない。行動の詳細な観察とともに、細かな DNA 解析も合わせて行い、*J. marlieri* の古典的一妻多夫の実態、性役割の逆転現象の有無を潜水観察により解明する。

(2) 目的はトゲウオの高次認知研究を実施し、さらに鍵刺激による反射的な社会行動という生得的解発機構の確認あるいは再検討することにある。特に、タンガニカ湖シクリッドで見られるような高次認知能力として、トゲウオにも顔に基づく個体識別能力、さらにそれが真の個体識別かどうかを検討することを通して、トゲウオの認知能力の実態を確認する。

3. 研究の方法

(1) 調査地は、コンゴ民主共和国のウピラ市南 25km 地点のペンバ地点である。水深 3-8m の岩場に 22m x 20m の調査枠を設け、その中に定住する *J. marlieri* のおよそ 150 個体を、頭部の個体変異の多い模様に基づきほぼすべて個体識別し行動観察を行った。調査開始 4 ヶ月後に識別個体をすべて捕獲し、研究用標本として保存した。その後標本の遺伝子解析、行動資料の解析はすべて本学で行った。

(2) いずれの研究も、大阪市立大学理学研究科の飼育室を全室寒冷状態(夏場でも室温 17 度)にし、そこで実験を行った。この室内の水槽の水温は 15-17 度に維持される。トゲウオ類は釧路産のイトヨ、岐阜県大垣市のハリヨである。捕獲や採集は関係者の協力を得て実施された。実験方法は水槽でモデルを提示することによりなされ、魚の反応はすべてビデオカメラにて録画し記録した。行動資料はすべて動画の解析による。

4. 研究成果

(1) 本種には、多夫多妻、共同的一妻多夫、単婚の3つの繁殖様式が認められた。しかし、多夫多妻は古典的一妻多夫に一部共同的一妻多夫が付随したものとみなすべきものであり、この社会は基本的には古典的一夫多妻(Classical polyandry = CLP)だと理解できる。繁殖生態の野外調査、DNA解析結果を検討すると、以下の成果が明らかになった。

雌は雄より大きく、雌同士で重複しない大きな縄張りを持ち、その中に1-3の巣を持っていた。各巣には1-3匹の雄がおり、社会的な配偶関係にあった。

DNA解析から、配偶関係にある雌雄は非血縁個体であった。

CLP雌は複数の巣で産卵し、それぞれの優位雄と劣位雄も少ないが受精させていた。

雄は雌よりもより多くの時間子供の保護を行い、逆にその摂餌頻度は雌よりも低かった。

雌間闘争頻度は雄間の頻度よりも遥かに高かった。

古典的一妻多夫雌は一回の産卵を2巣に分けて2クラッチとして産卵していた。

その結果、古典的一妻多夫、共同的一妻多夫、単婚で、それぞれ平均クラッチサイズは差がないが、クラッチ数は古典的一妻多夫の雌で多かった。

その結果、古典的一妻多夫の雌の繁殖成功(独立稚魚数)は、他の繁殖様式の雌より優位に高くなった。

以上ことから、本種の古典的一妻多夫は、鳥類のシギ・チドリ類のものと、社会構造も性役割の逆転も大変よく似ている。質的にこれほどまでに営巣魚類でCLPが明らかにされたのは、今回が世界で初めてである。

以上の成果から古典的一妻多夫の進化的仮説を考えたい。祖先型(*Ornatus*型)は雌雄ともに、小型から大型の個体が存在する。そこから大型雌が進化したものが、*Marlieri*型と考えられ、大型雌が雄を囲うハレムを形成し、古典的一妻多夫を形成する。逆に雄が大型化したものが*Chalinochromis*型である。ここではいわゆるハレムが形成され、一夫多妻型の共同繁殖が進化する。どちらの性が大型化したのか、その理由については現在のところ不明である。鳥類では主に雄の子育ての進化が先んじて、これに伴い雌の多産性、大きなサイズ、闘争力が進化しCLPが出現したとの考えが有力である(子育て投資仮説: Parental investment hypothesis)。しかし、魚類では体サイズの違いの進化が何に起因するかは不明であるが、雌雄の相対サイズの組み合わせが、婚姻形態、性役割の動態、さらに高い繁殖成功の獲得につながるようであり、本研究の結果は、雌雄での子育ての負担と更なる配偶を巡り、雌雄間で性的対立が起きているとする性的対立仮説(sexual conflict hypothesis)を支持すると考えられる。いずれの性によらず大型個体は社会的に優位であり、体サイズの大型化は、性役割のすべての面で優位に立つことができ、個々の性役割の動態は一気に起こってしまうのだと思われる。しかし、今後更なる検討が必要である。

(2)

近年、魚類ではカワスズメ、スズメダイ、メダカ、グッピーなどで顔色彩模様による個体識別が知られている。イトヨの顔に基づく個体識別の実験結果は、これとほぼ同様の成果が得られた。しかも、雌雄ともにその成果が得られた。雌個体での顔認識は魚類では初めての成果である。また、イトヨのこれら顔認識の結果はトゲウオ目では初めての成果である。複雑な社会組織の成立に必要な個体識別能力がトゲウオにもあることが初めて明らかにされた。別の実験から、ハリヨでは、顔認識に基づき真の個体識別(True individual recognition)もなされていることが証明された。この能力は高次の認知能力であり、古典的行動学の常識を覆すほどの成果である。

雄の実験の際、顔や下腹部の赤い婚姻色の広さと濃さに大きな個体変異があった。親しい個体に対する攻撃・未知個体への攻撃と婚姻色の程度を解析したところ、婚姻色の程度は攻撃にほぼ起因していないことが示された。すなわち、鍵刺激とされていた赤い婚姻色は攻撃を引き起こさなかった。この結果は鍵刺激の概念が必ずしも正しくない可能性を示唆する。

さらに、ティンバーゲンが実験に用いたトゲウオのモデルを再現し、繁殖期の様々な繁殖段階のトゲウオに提示したところ、営巣していない雄では、モデルに対する攻撃的反応は全く見られなかった。ただ、同種雄を見せると、この本物のオスには激しく攻撃を行った。雄の婚姻色が鮮明でなくても、である。その直後に下腹部の赤いモデルを見せると、雄は攻撃をした。この結果は、ティンバーゲンの結果と大幅に異なっている。これはどう解釈すれば良いだろうか。

現在の我々の仮説は以下の通りである。寒冷地と熱帯域の大きな違いは種の多様性である。これに関連して熱帯域では捕食圧も高く、周囲の捕食者への警戒は生存に大きな意味があるが、寒冷地ではその意味も小さいだろう。このため熱帯域では、雄間闘争や求愛に没頭しすぎると高い捕食圧を招き大きなコストになりうる。一方捕食者の少ない寒冷地では、これらにむしろ没頭する方が、結果的に繁殖成功が高くなる可能性がある。すなわち、トゲウオは一度攻撃や求愛のスイッチが入ると、「頭に血が昇る」のではないが、そのためスイッチが入った没頭状態では単純な刺激でも攻撃や求愛が起こり、この結果から生得的解発機構との考えが導かれた可能性がある。しかしながら、基本的にはトゲウオの認知能力も熱帯性魚類とは違わないだろうと考えられる。

これらの結果を踏まえ、行動学のモデル生物であるトゲウオの認知研究は広く展開する必要があると思われる。その先には、従来の魚類に対する「下等な脊椎動物」との捉え方が、改められる時がすぐそこまで来ていると思われる。

最後に本課題研究を総括すると、コロナ禍のため当初の計画とはかなり変更が加えられたものの、十分な成果を上げることができたということが出来る。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Matsumoto Kazunori, Okamoto Yuki, Tsurumi Yuka, Kohda Masanori	4. 巻 157
2. 論文標題 Context-dependent agonistic response to neighbours along territory boundaries in a cichlid fish	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Behaviour	6. 最初と最後の頁 559 ~ 573
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1163/1568539X-bja10013	査読の有無 無
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 Satoh S, Bshary R, Shibasaki M, Inaba S, Sogawa S, Hotta T, Awata S, Kohda M.	4. 巻 12
2. 論文標題 Prosocial and antisocial choices in a monogamous cichlid with biparental care.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 1775
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-021-22075-6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Hotta Takashi, Ueno Kentaro, Hataji Yuya, Kuroshima Hika, Fujita Kazuo, Kohda Masanori	4. 巻 15
2. 論文標題 Transitive inference in cleaner wrasses (<i>Labroides dimidiatus</i>)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0237817
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0237817	査読の有無 無
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 Satoh, S., Awata, S., Tanaka, H., Jordan, L.A., Kakuda, U., Hori, M., Kohda, M	4. 巻 128
2. 論文標題 Bi-parental mucus provisioning in the scale-eating cichlid <i>Perissodus microlepis</i> (Cichlidae)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Biological Journal of the Linnean Society	6. 最初と最後の頁 926-935
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/biolinnean/blz124	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 4. Mushagalusa, D.C., Awata, S., Satoh, S. Ota, K., Hori, M., Nshombo, M., Kohda, M	4. 巻 36
2. 論文標題 Do scales of the cichlid <i>Altalamprologus 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 該当する

1. 著者名 6. Satoh, S., Ota, K., Awata, S., Kohda, M.	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 Hotta T, Kawasaki K, Satoh S, Kohda M.	4. 巻 9
2. 論文標題 Fish focus primarily on the faces of other fish.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 8377
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-019-44715-0	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Kawasaki K, Hotta T, Kohda M	4. 巻 22
2. 論文標題 Does a cichlid fish process face holistically? Evidence of the face inversion effect?	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Animal Cognition	6. 最初と最後の頁 153-162
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10071-018-01231-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

〔学会発表〕 計13件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 幸田正典・安房田智司・William Sowersby・川坂健人・久保直樹・十川俊平
2. 発表標題 ホンソメワケベラはヒトのように自己顔（心象）に基づき自己鏡像を認識する
3. 学会等名 日本動物行動学会第39回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 山田泰智・横田克巳・幸田正典・安房田智司
2. 発表標題 餌でつながるエビとハゼの相利共生：摂餌生態の異なるハゼ2種の行動の比較
3. 学会等名 日本動物行動学会第39回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 小林大雅・幸田正典・安房田智司・十川俊平
2. 発表標題 ホンソメワケベラは鏡を見て自分の体長を認識できるのか？
3. 学会等名 日本動物行動学会第39回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 日高諒・十川俊平・安房田智司・幸田正典
2. 発表標題 タンガニイカ湖産協同繁殖魚サボリの親は手伝わないヘルパーを「罰する」のか？
3. 学会等名 日本動物行動学会第39回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 仲谷滉祐・十川俊平・佐伯泰河・佐藤駿・幸田正典・安房田智司
2. 発表標題 タンガニイカ湖の小型の基質産卵魚マルチファ好きアータスは協同繁殖か？
3. 学会等名 日本動物行動学会第39回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 近藤湧生・十川俊平・幸田正典・安房田智司
2. 発表標題 実はものすごく巧妙：ミナミメダカの雄におけるスニーキングと精子配分戦略
3. 学会等名 日本動物行動学会第39回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 佐伯泰河・佐藤駿・幸田正典・安房田智司
2. 発表標題 ヘルパーになるのはどの個体？協同繁殖する魚類の稚魚のきょうだい間闘争と分散様式
3. 学会等名 日本生態学会第39回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 幸田正典
2. 発表標題 顔による個体識別と鏡像自己認知から．シンポジウムS17「動物の複雑な社会を維持する知性の源流を探る「認知進化生態学」：実践と展望」
3. 学会等名 日本生態学会第68回大会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Awata, S., Yamanouchi, H., Saeki, T., Satoh, S., Sogawa, S. & Kohda, M.
2. 発表標題 A novel aspect of goby-shrimp mutualism
3. 学会等名 Behaviour 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kohda, M., Awata, S., Kubo, N., Fujita, A. & Jordan, A
2. 発表標題 Supplementary mark-test for mirror self-recognition of the cleaner wrasse
3. 学会等名 Behaviour 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐伯泰河・佐藤駿・安房田智司・幸田正典
2. 発表標題 ヘルパーになるのはどの個体？協同繁殖シクリッドの幼魚の分散様式ときょうだい間闘争
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 幸田正典・十川俊平・久保直樹・藤田陽光・安房田智司
2. 発表標題 ホンソメワケベラの鏡像自己認知の再検証：追試実験と追加実験から
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 佐藤駿・安房田智司・角田宇海・堀道夫・幸田正典
2. 発表標題 タンガニイカ産カワスズメ科魚類ペリソウダスの粘膜給餌行動
3. 学会等名 日本動物行動学会第38回大会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 幸田正典	4. 発行年 2021年
2. 出版社 筑摩書房	5. 総ページ数 254
3. 書名 魚にも自分がわかる	

1. 著者名 幸田正典 (大幡直也 他 編集)	4. 発行年 2021年
2. 出版社 北大路書房	5. 総ページ数 259
3. 書名 「隠す」心理を科学する	

〔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
研究分担者	太田 和孝 (Kazutaka Ota) (50527900)	大阪市立大学・大学院理学研究科・博士奨励研究員 (24402)	

6. 研究組織（つづき）

	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
研究分担者	安房田 智司 (Satoshi Awata) (60569002)	大阪市立大学・大学院理学研究科・准教授 (24402)	
研究分担者	高橋 鉄美 (Tetsumi Takahashi) (70432359)	兵庫県立大学・自然・環境科学研究所・教授 (24506)	

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			
オーストラリア	Melbourne University			
スイス	University of Neuchatel			
ドイツ	Constance University			