

機関番号：24402

研究種目：基盤研究 (C)

研究期間：2008～2010

課題番号：20570023

研究課題名 (和文) ヘルパー型共同繁殖や一妻多夫魚類の繁殖戦術に関する水槽での行動観察及び実験

研究課題名 (英文) Laboratory behavioral-observations and experiments on reproductive tactics of cooperative breeding fishes

研究代表者

幸田 正典 (MASANORI KOHDA)

大阪市立大学・大学院理学研究科・教授

研究者番号：70192052

研究成果の概要 (和文)：共同繁殖をする *J. transcriptus* の雌は、(1) α 雄と β 雄とのトリオ産卵の時に擬似産卵行動を頻繁にすること、(2) 産卵と擬似産卵行動の総和に基づいて雄は父性を認識し、その情報から雄は保護投資量の意思決定をしているらしい事、(3) 雌は雄の父性認識の度合いを認識できるらしい事、さらに本種が推移的推察も行う事など、興味深い事が明らかになった。鏡像認知する可能性も示された。以上から、魚類でも「マキャベリの知性」が進化することが示された。

研究成果の概要 (英文)： Our laboratory experiments suggested following reproductive strategic behaviors in the cooperatively polyandrous cichlid fish *J. transcriptus*: (1) females conducted pseudo-spawning during trio-spawning with two males much more frequently than monogamous spawning, (2) males will recognize the degree of paternity depending on the numbers of ejaculations, and decide the degree of parental care, and (3) females likely recognize how males recognize the paternity in each spawning via the frequency of spawning and pseudo-spawning. Our experiments also show that this fish will conduct transitive inference. Our results suggest the possibility of evolution of 'Macaberrian intelligence' in fish.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008 年度	1,800,000	540,000	2,340,000
2009 年度	1,200,000	360,000	1,560,000
2010 年度	700,000	210,000	910,000
年度			
年度			
総計	3,700,000	1,110,000	4,810,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：脊椎動物、共同繁殖、利他行動、利害の対立、操作、欺き、マキャベリの知性仮説、社会の複雑さ、協同的一妻多夫

1. 研究開始当初の背景

我々はこれまでタンガニカ湖のシクリッド魚類で協同的一妻多夫型共同繁殖種を発見してきた。これら魚種の社会は複雑であり、かつ構成員が安定しており高度な社会とすることができる。これらの社会では、利害の対立が多様であり、理論的にはマキャベリ

的知性の発達が予想されている。実際、雌が雄の受精の操作をしている事を我々は示唆してきた。このような共同繁殖の魚類はタンガニカ湖のシクリッドでしか見つかっておらず、これらでの各個体の繁殖戦術や認知能力の実態解明が大きく期待されていた。共同繁殖するカワスズメは、このような高い認

知能力を持つ事が予測されていた。特に、鳥類や、ほ乳類の一部の種で確認されている推移的推察は、魚類では3年前に一種でその存在を示唆する報告が出ているだけで、さらなる検証研究が必要である。もし、この能力が魚類で見られるとすれば、それは社会性が高い種類からであると予想される。

共同繁殖魚類が視覚により個体識別をしている事は20年も前から報告されている。しかし、どのようにして認識しているのかについては全く分かっていない。この問題は、陸上脊椎動物の個体認識の問題との関連でも興味深いものである可能性があり、なんらかの仮説の提唱ができるように研究を進める。

2. 研究の目的

本研究の目的は、タンガニイカ湖産シクリッドのうち主に共同繁殖種 *Julidochromis transcriptus* (トランス)を水槽で飼育し、そこで詳細に観察される各個体の繁殖戦術について、実験的手法も用いて明らかにする事である。研究テーマは、個別には以下の様に分けられる。テーマ(4)は、*Neolamprologus brichardi*を用いている。

- (1) トランス雌による2雄の受精の操作の実証研究。
- (2) トランス雌による2雄の父性認識の操作実験。
- (3) トランスの推移的推察の実証実験。
- (4) 個体識別のメカニズムの解明実験。

3. 研究の方法

実験は、大阪市立大学理学研究科や基礎教育実験棟での実験室において、主に30x20x23cm, 45x30x25cm水槽を多数使い、実験を行った。実験(1)では、その選択実験を中心に、 α ♂、 β ♂と雌のトリオ、 α ♂と雌のペア、 β ♂と雌のペアを用意し、それぞれが2タイプの人工巣をどのように利用するのかを、新たな実験巣を用いて行った。実験(2)では、雌が雄の受精の操作を行う「楔形」巣を半透明の磨りガラスで作製し、その内部での産卵行動をすべてビデオ撮影できる装置を作製し、それをを用いて雌雄の繁殖行動や関係を録画し、その時の卵の父性も合わせて把握し、雌と二雄の駆け引きの実態の把握を行った。DNA 父性判定も交え実施した。

実験(3)：推移的推察の検証研究は、魚類での研究例がほとんどなく、我々は鳥類であるマツカケスでの手法を参考に実施した。雄のトランスを用い、これまで互いに出会った事のない個体を対象に、2雄を水槽越しに始めて出会わせた時、一度で合わせ優劣をつけておいた後、水槽越しに出会わせた時の行動を観察した。さらに、3個体A, B, Cを用意し、AとBを闘わせ、AがBより優位である事をC

に見せる、次にBとCを闘わせ、BがCより優位であるところをAに見せる。その後、AとCを水槽越しに見せ、彼らの順位行動について検討する。

実験(4)：まず、タンガニイカ湖のネオランプロギニ族魚類のうち、社会構造が研究されている種類での検討を行った。彼らは視覚により個体識別をしているため、その手がかりとして、体の色彩模様の個体変異に注目した。これまでの標本や我々が現地で殺意英した手中写真、図鑑など写真を参考に、色彩の個体変異の有無あるいは程度と社会性について検討した。また魚の頭部と頬の色彩変異を頭部に色彩を付加することでモデルとして被験個体に提示し、個体認識を相手個体のどの部分で行っているのかを検討した。

4. 研究成果

実験(1)：実験には、開放巣(巣の幅が広く大型 α ♂が入り込める)と「階段巣」(奥半分は狭く α ♂は入れない)を提示したところ、雌と β ♂は階段巣に選択的に滞在し、10例の雌すべてが、階段巣で産卵した。しかも、産卵場所は狭部と幅広部との境界付近に限られていた。ここでの産卵は狭部から小型 β ♂が、幅広部からは大型 α ♂が放精できる場所である。 β ♂とのペア雌は7例で階段巣、4例では開放巣で産卵した。しかも、階段巣での産卵は多くが狭部中央での産卵である。また α ♂とのペア雌は4例で開放巣、8例では階段巣で産卵した。階段巣での産卵位置は、ほとんどが幅広部であった。以上の結果は、トリオ雌は二雄に受精をさせるため、産卵場所を洗濯している事を明確に示している。

実験(2)：開放巣では優位な大型 α ♂は小型 β ♂を排撃し、開放巣での産卵は α ♂が独占した。一方、ペアの場合雌は開放巣と楔巣どちらをも用いており、巣の選択性は見られなかった。また、2雄が受精した場合の雄ののべ保護量は増え、その分雌の保護が減少する傾向が認められた。これらの事は、雌は2雄に受精させる事により、雄の保護をひきだしているものと考えられた。トリオ産卵での α ♂と β ♂の受精率は平均するとほぼ半々となった。また楔巣のなかでの産卵位置をかえることにより二雄の受精率を操作していると考えることができた。つまり、雌の受精操作により、2雄の受精率の偏りが下げられたと結論できた。

実験(3)：推移的推察研究は魚類では、すべて出会った事のない個体の組み合わせで実験を行っている。まず優劣行動の確認のため、優劣を付けた個体を、水槽をくっつけガラス越しに出会わせた時、優位個体は水槽の接するガラス面近くに長く滞在し、ガラス越し

に相手への攻撃回数、攻撃時間が多くなった。逆に劣位個体はガラス面からはなれ、攻撃頻度は少なかった。始めて出会う個体を水槽越しに出会わせると、ともにガラス面近くに滞在し、頻繁に相手に攻撃した。

A, B, C の 3 個体を用意し、A と B を 1 つの水槽に入れ闘わせ A が B より優位とさせ (A>B)、それを同時に C にも見せておく。次に B と C を闘わせ B>C の関係を作り、この闘争を A に見せておく。その後、実際には直接闘った事のない。A と C を水槽越しに見せ彼らの社会行動をビデオ撮影する。もし、彼らがもし、推移的推察ができるならば、A は「俺より弱い B に C は負けたから、C は俺より弱い」との推察ができるはずである。逆に C は「俺より強い B に A は勝ったのだから、A は俺より強い」と推察できる。果たして、A と C は、A が有意に長くガラス面に留まり、より長く攻撃行動を示したのである。この結果は、トランスの雄が、推移的推察を行える事を明瞭に示している。今後、近縁のカワズメ魚類で、社会性がそれほど発達していない種類を用い、同様の推移的推察能力の検証実験をすることが重要である。おそらく、社会性の低い種では、この能力は検出できないか、できたとしても弱いと予想され、もしそうなれば、霊長類研究から提唱された「社会的知性仮説」の検証研究となりえる。

実験 4: ランプロロギニ族の普通種約 40 種を比較検討したところ、顔の頬の部分や目の後ろ、鰓蓋に色彩模様が発達している種類が数多く検出された。それらの多くは、共同繁殖種であった。また、これら顔面の色彩は全てで著しい個体変異が認められた。また複数の種類では、体の色彩変異は顔面にしか存在しない種類もあり、これらの事から、顔面の色彩変異を手がかりに、彼ら、特に共同繁殖種は個体識別をしている事が強く示唆された。また、これら個体変異は長期間変化しない事も合わせて確認された。

さらに、珊瑚礁魚類における社会性が発達したと見なせる種類で、色彩の個体変異を検討したところ、縄張り性ベラ科などでもやはり顔面に色彩変異が発達する傾向が認められた。この事は、魚類が個体識別に、我々ヒトと同様に顔あるいは顔周辺の変異を利用してしている事を意味する。陸上脊椎動物での視覚に寄る個体識別で、鳥類、ヒツジなどの有蹄類、霊長類などで顔面の変異が個体識別に利用されている事が知られており、今回魚類で見つかったこととの類似性が、系統発生的に相同なものなのか、平行進化したものなのか、今後脊椎動物全般での検討が求められる。

顔面に色素の皮下注射するなどし、認識行動に変化が出るかなど、予備的な実験を行っ

たところ、全体としては、顔に色素を受けたり、マスクをかぶせたりする方法は、魚にあたる影響が大きすぎ、実験手法としては不都合が多いことが判明した。個体認識メカニズムの検証研究の今後の方針としては、パソコン上での合成写真で、顔だけを入れ替えるなどした実験が効果的である事が考えられた。

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 13 件)

①Matsumoto S, Takeyama T, Ohnishi N, Kohda M (2011) Mating system and size-advantage in mating in a protogynous swamp eel *Monopterus albus* with paternal care in a semi natural habitat. Zoological Science. 28: 360-367. 査読有り

②Myint O, Takeyama T, Okuda N, Ohnishi N, Kohda M (2011) Mate availability facilitates cannibalistic behavior of a paternal nest brooding fish: effects of timing during brood cycle. Behaviour. 148: 247-264. 査読有り

③Ota K, Kohda M (2011) Social status-dependent nest choice of territorial males under reproductive parasitism in a Lake Tanganyika cichlid *Telmatochromis vittatus*. J Fish Biology 78: 700-712. 査読有り

④Ota K, Kohda M, Sato T (2011) Why are reproductively parasitic fish males so small? – influence of tactic-specific selection. Naturwissenschaften 97: 1113-1116. 査読有り

⑤Ota K, Heg D, Hori M, Kohda M (2011) Sperm phenotypic plasticity in a shell-brooding cichlid: a territorial male's counterstrategy against spawning takeover.

Behavioral Ecology. 21 : 1293-1300. 査読有り

⑥Myint O, Takeyama T, Ohnishi N, Tsujimoto H, Kohda M (2011) Mate availability to males affects female choice in a fish with paternal care: female counterstrategies against filial cannibalism. *Journal of Ethology*. 29: 153-159. DOI: 10.1007/s10164-010-0238-9 査読有り

⑦Suzuki S, Kuwamura T, Karino K, Nakashima Y, Kohda M (2010) Social factors of group spawning as an alternative mating tactic in the territorial males of the three spotted wrasse *Halichoeres trimaculatus*. *Environmental Biology of Fishes*. 89: 71-77. 査読有り

⑧Ota K., Kohda M. and Sato T. 2010. Allometry for sexual size dimorphism in a cichlid where males are extremely larger than females: it is not explained by sexual selection. *Journal of Biosciences*. 35, 257-265. 査読有り

⑨Awata S., Kohda M., Shibata J., Hori M. and Heg D. 2010. Group structure, nest size and reproductive success in the cooperatively breeding cichlid *Julidochromis ornatus*. *Ethology*. 115, 1-13. 査読有り

⑩Takeuchi Y., Hori M., Myint O. and Kohda M. 2010. Lateral bias of agonistic responses to mirror images and morphological symmetry in the Siamese fighting fish (*Betta splendens*). *Behavioural Brain Research*. 208, 106-111. 査読有り

⑪Morimoto Y., Shibata J., Takahata M., Myint O. and Kohda M. 2010. Males of Isaza

(*Gymnogobius isaza*, Gobiidae) prefer large mates: a counterstrategy against brood parasitism by conspecific females. *J Ethology*. 査読有り

⑫Morita M., Awata S., Takahashi T., Takemura A. and Kohda M. 2010. Sperm motility adaptation to ion-differing aquatic environments in the Tanganyikan cichlid, *Astatotilapia burtoni*. *Journal of Experimental Zoology*. 313A, 169-177. 査読有り

⑬Kohda M., Heg D., Makino Y., Takeyama T., Shibata J., Watanabe K., Munehara H., Hori M. and Awata S. 2009. Living on the wedge: female control of paternity in a cooperative polyandrous cichlid. *Proceedings of the Royal Society London B*. 276, 4207-4214. 査読有り

[学会発表] (計 13 件)

①Kohda M, 他. Cooperative polyandrous fish females may control paternity recognition of males. [International Society of Behavioral Ecology (Perth: Australia) 10th October 2010]

②Takeyama T, Omar M, Kohda M. Mate availability accelerates filial cannibalism in a freshwater fish with paternal care. [International Society of Behavioral Ecology (Perth: Australia) 11th October 2010]

③オマーミン, 武山智博, 幸田正典. [日本魚類学会 2010 年度大会 (津) 2010 年 9 月 25 日]

④安田裕樹, 幸田正典[日本魚類学会 2010 年度大会 (津) 2010 年 9 月]

⑤山本直輝, 幸田正典. 魚類の推移的推察: シクリッドは, A>B かつ B>C なら, A>C を導けるか? [日本動物行動学会 第 29 回大会 (那覇) 2010 年 11 月 15 日]

⑥吉村直也, 幸田正典. カワヨシノボリにおける雄サイズにより逆転する♀の配偶者選択基準. [日本動物行動学会第 29 回大会 (那覇) 2010 年 11 月 16 日]

⑦安田裕樹, 幸田正典. カワヨシノボリの雄卵保護における卵保護と追加産卵のトレードオフ. [日本動物行動学会第 29 回大会 (那覇) 2010 年 11 月 17 日]

⑧竹内勇一, 越智晴基, 幸田正典 他. アフリカ・タンガニイカ湖沿岸における魚類群集の過去20年間での変遷. 日本動物学会 東京 2010年9月15日.

⑨Takeuchi Y, Hori M, Myint O, Kohda M. Correlation between the lateralized eye use during agonistic response and its morphological asymmetry in Siamese fighting fish. 9th International Congress of Neuroethology. Salamanca, Spain. 10th August, 2010.

⑩竹内勇一,堀道雄,Omar Myint, 幸田正典 闘魚の形態的左右非対称性に対応した威嚇誇示. 日本生態学会 東京 2010年3月

⑪オマーミン, 幸田正典. 保護卵のない巣を選ぶ, カワヨシノボリの雌. [日本動物行動学会第 28 回大会 (筑波) 2009 年 10 月 20 日]

⑫安田裕樹, 幸田正典. カワヨシノボリの雄にみられる卵保護行動と追加配偶のトレードオフ. [日本動物行動学会第 28 回大会 (筑波) 2009 年 10 月 21 日]

⑬竹内勇一, 越智晴基, 幸田正典, 堀道雄 タンガニイカ湖沿岸域魚類の長期定点調査による群集構造の解明 日本生態学会 盛岡 2009年3月15日

[図書] (計 2 件)

①幸田正典 2010. 現代の魚類生態学 -社会- (分担執筆) 恒星社厚生閣. 4 章 : 27-41.

②幸田正典 2010. 現代の魚類生態学 -なわばり- (分担執筆) 恒星社厚生閣. 22章 : 251-263.

6. 研究組織

(1) 研究代表者
幸田 正典 (MASANORI KOHDA)
大阪市立大学・大学院理学研究科・教授
研究者番号 : 70192052

(2) 研究分担者
渡邊 勝敏 (KATSUTOSHI WATANABE)
京都大学・大学院理学研究科・准教授
研究者番号 : 00324955

松本 一範 (KAZUNORI MATSUMOTO)
香川大学・教育学部・准教授
研究者番号 : 90452664

(3) 連携研究者
なし