

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 6 日現在

機関番号：18001

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2013

課題番号：23570031

研究課題名(和文)メダカ属魚類における性淘汰圧の緯度勾配と生殖的隔離に関する研究

研究課題名(英文) Latitudinal gradient in sexual selection pressure and reproductive isolation in the genus *Oryzias*

研究代表者

山平 寿智 (Yamahira, Kazunori)

琉球大学・熱帯生物圏研究センター・教授

研究者番号：20322589

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,100,000円、(間接経費) 1,230,000円

研究成果の概要(和文)：メダカ属魚類をモデルに、繁殖可能な個体の出現の季節的集中度を、温帯から熱帯にかけて緯度の異なる種間/集団間で比較した。室内飼育実験の結果、熱帯種より温帯種の方が、さらに温帯種の中でも低緯度より高緯度の集団の方が、メスの一腹卵数が多く、産卵間隔も短いことがわかった。また、野外における定期採集調査の結果、高緯度の種/集団ほど繁殖可能な雌雄が季節的に短期間に同調して出現する傾向にあり、低緯度の種/集団に比べて、一年を通して実効性比の偏りが小さいことがわかった。これらの結果は、高緯度の種/集団ほど、季節的環境に対する生活史適応の結果として、性淘汰圧が弱まっていることを強く示唆している。

研究成果の概要(英文)：The degree of seasonal synchronization in the appearance of mature individuals were compared among latitudinal species/populations from the tropic to the temperate, using the genus *Oryzias* as a model system. Laboratory rearing experiments revealed that clutch sizes and spawning intervals are larger and longer, respectively, in higher-latitude species/populations than lower-latitude ones. Besides, periodical field collections revealed that mature females and males tend to appear in synchrony within a seasonally-shorter period in higher-latitude species/populations, and therefore, the operational sex ratio tend not to be biased throughout a year, than lower-latitude populations. These results strongly suggest that sexual selection pressures are weaker in higher-latitude species/populations as a result of life-history adaptations to seasonal environments.

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：性淘汰 緯度 実効性比 メダカ

1. 研究開始当初の背景

生物多様性の空間的不均一性を説明することは、古くから生態学/進化生物学の中心課題の一つであると共に、多様性の保全・管理という視点からも近年その重要性が指摘されている (Gaston 2000). 一般に、生物多様性の空間パターンの要因はスケール依存的であるとされてきた (Cornell & Karlson 2000 など). しかし、近年のマクロ生態学の発展により、'ローカルな生物多様性はリージョナルな多様性によって説明される'ことが次第に明らかになりつつある (Caley & Schluter 1997, Gaston 2000). これはすなわち、地球規模での生物多様性のパターンを決めている要因の解明が、学術的にも社会的にもこれまで以上にその重要性を増していることを意味している.

地球規模で見ると、多くの分類群においてその種多様性は赤道付近で高く、北と南へ緯度が増すにつれて低下するというパターンが見られる. では、なぜ熱帯の生物はかくも多様なのだろうか? 種多様性の緯度パターンを説明する要因は様々挙げられているが、中でも、'種分化仮説'が近年注目を集めている (Mora et al. 2003, Mittelbach et al. 2007). すなわち、多様性の高い地域は種分化速度が速いというのである. 種分化仮説は、珊瑚礁魚類、植食性昆虫、鳥類などを対象に、その妥当性が近年活発に検証・議論されている (Bellwood & Hughes 2001, Berlocher & Feder 2002, Bromham & Cardillo 2003). しかし、そもそもなぜ低緯度地域は種分化が速いのだろうか? そのコンセンサスは未だ得られていない.

メダカ属 (*Oryzias*) 魚類は東アジア・東南アジアに 25 種生息しており、その多くが熱帯域に分布している. 特に、赤道直下のスラウェシ島には 10 種ものメダカが生息しており、多様性のホットスポットとなっている. これら熱帯のメダカの特徴はオスの派手な二次性徴とそれに起因する顕著な性的二型にあり、いずれも強い性淘汰にさらされていると考えられている (山平 2009). 近年、性淘汰が種分化に寄与しているという理論/実証研究がアフリカンシクリッドやショウジョウバエをモデルに蓄積しつつあるが (Higashi et al. 1999, Doi et al. 2001, Seehausen et al. 2008), 申請者は、この強い性淘汰こそが、低緯度地域の生物多様性の創出に関与していると考えている.

興味深いことに、性淘汰圧の緯度勾配は地理的分布域が南北に広い 1 つの種の中にも見られる. 申請者は、日本のメダカ *O. latipes* 種内において、低緯度の集団ほどオスの二次性徴(鱗の伸長や彩色など)の発現が顕著で、性的二型の程度が大きいことを明らかにした (図 1). また、低緯度集団ほどオスはオス間競争もメスへのアピールも頻繁に行い、メスは配偶者をより強く選り好みすることもわかった.

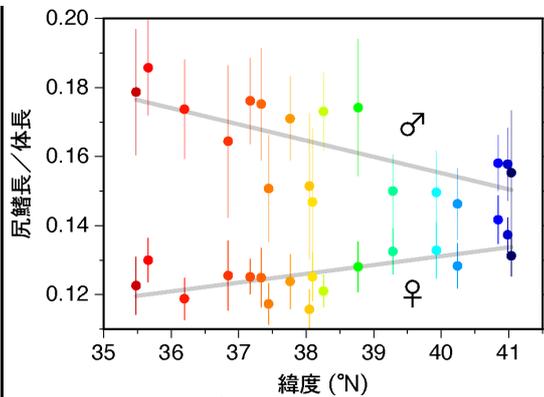


図 1 メダカの尻鰭長の緯度勾配

では、なぜ性淘汰圧に緯度勾配が生じるのだろうか? 申請者は、高緯度ほどメスの産卵が季節的に短期間に集中することがその理由だと考えている. 例えば、繁殖期の短い高緯度では、産卵可能なメスが同じ日に重複して出現する割合は確率論的に高くなる (ミッドドメイン効果). また、高緯度のメスは、短い繁殖可能期間に対する適応の結果として、高い卵生産能力を獲得し産卵間隔が短いことが予想されるが、これは産卵可能メスの重複出現を助長すると考えられる. こうした環境: 高緯度では、特定のオスによるメスの独占が生じにくく、オス間の生涯獲得メス数の差が潜在的に小さくなる = 性淘汰圧が弱くなると考えられる.

2. 研究の目的

本研究は、高緯度の集団/種ほど産卵可能なメスの出現が短期間に集中することの検証を目的とする. そのために、(1) メダカ *O. latipes*, およびスラウェシ島に生息するウォウオラエメダカ *O. woworae* をモデルに (図 2), 高緯度の集団/種ほど卵生産能力が高く、産卵間隔が短いことを検証する. また、(2) メダカ *O. latipes* の緯度の異なる集団を対象に、ランダムに採集した個体に占める繁殖可能個体の割合の季節変化を追跡し、高緯度の集団の方が産卵可能メスの出現が季節的に集中するため、実行性比の偏りが小さいことを検証する. 得られた結果をもとに、性淘汰圧に緯度勾配が生じる生態的背景について論じることを、本研究の最終目的とする.

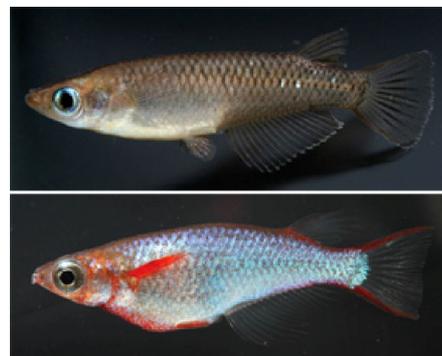


図 2 メダカ (上) とウォウオラエメダカ (下)

### 3. 研究の方法

#### (1) 温帯種と熱帯種の産卵特性の比較

青森（青森市馬屋尻）と沖縄（国頭郡宜名真）から、メダカ *O. latipes*（温帯種）を採集した。また、インドネシアのスラウェシ島から、ウオウラエメダカ *O. woworae*（熱帯種）を採集した。採集個体は実験室に持ち帰り、実験室の共通環境下（26℃，14L：10D）で繁殖させ、各メスの産卵履歴を記録した。各メスの産卵特性（産卵開始サイズ、産卵間隔、一腹卵数など）に関する解析を行い、種間/集団間で比較した。

#### (2) メダカにおける繁殖可能個体の出現パターンの集団間比較

青森（青森市馬屋尻）と沖縄（国頭郡宜名真）の2地点に調査定点を設置し、月1～2回、各地点からタモ網と四手網を用いてランダム採集を行った。雌雄20個体ずつを活かしたまま室内に持ち帰り、各個体の繁殖能力の有無を確認した。繁殖能力の有無は、実験室で飼育していた、繁殖能力のある個体と2日間交配させることで確認した。すなわち、メスに関しては繁殖能力のあるオスと番って卵を放出した個体を、オスに関しては繁殖能力のあるメスと番って受精卵を産ませた個体を、それぞれ繁殖可能メスおよび繁殖可能オスとみなした。採集個体に占める繁殖可能メスの割合、ならびに繁殖可能オスの割合から実効性比を推定し、その季節変化パターンを両地点間で解析・比較した。

### 4. 研究成果

(1) 共通環境下における産卵特性の比較から、熱帯種であるウオウラエメダカより、温帯種であるメダカの方が産卵開始サイズが大きく、またクラッチサイズも大きいことがわかった。また、同じメダカ種内でも、低緯度の集団（沖縄）より高緯度の集団（青森）の方が産卵開始サイズが大きく、クラッチサイズも大きい傾向にあることがわかった。さらに、産卵間隔も、沖縄より青森のメダカの方が短い傾向にあった。こうした産卵特性の種間/集団間変異パターンは、高緯度の季節的環境で集中的に産卵を行うための適応を反映していると考えられた。こうしたメスの産卵特性に見られる気候適応は、野外における繁殖可能メスの季節的出現の重複を助長し、実効性比の偏りを消失させる役割があると考えられた。

(2) 2012年と2013年に、それぞれ沖縄（国頭郡宜名真）と青森（青森市馬屋尻）に調査定点を設置し、繁殖可能個体の割合の季節変化を調べた。沖縄では、産卵可能なメスは3月中旬から出現しはじめ、6月には約50パーセントのメスが産卵可能な状態にあることがわかった（図3）。その後、産卵可能なメスは10月まで、およそ6ヶ月間にもわたって出現した。一方、オスは3月の時点ですで

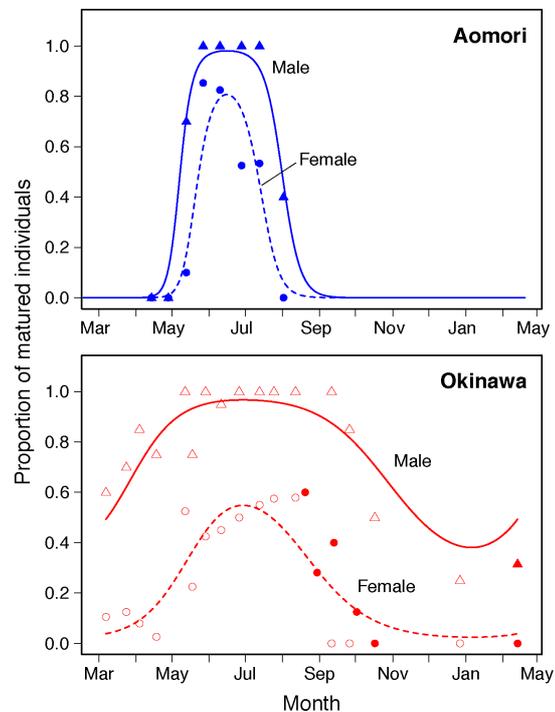


図3 繁殖可能個体の割合の季節変化

に半数以上が受精能を有しており、性的に成熟していることがわかった。その後、オスは一年を通じて多くが繁殖可能な状態を維持しており、産卵可能メスが少ない時期でも、繁殖可能なオスが多数出現した。結果的に、集団中の実効性比は大きくオスに偏り、その偏りは特に繁殖期初期と後期に高くなるという季節変化パターンを示すことが明らかとなった。

一方、青森では、産卵可能なメスの出現は5月から7月の2ヶ月間に限られているが、繁殖盛期には約80パーセントのメスが産卵可能な状態にあることがわかった（図3）。また、繁殖可能なオスの出現もこの時期に集中しており、産卵可能メスの少ない時期には、繁殖可能なオスも少なくなる傾向にあった。こうした繁殖可能な雌雄の季節的同調出現の結果、集団中の実効性比の偏りは、沖縄に比べて全体的に小さくなっていることが明らかとなった。

また、スラウェシ島に生息するウオウラエメダカを対象に、野外における繁殖可能個体の割合を2013年12月に調べた。その結果、温帯では真冬にあたる12月においても、多くのメスが繁殖可能であることがわかった。これは、熱帯のメダカは繁殖における季節性が非常に小さく、年中実効性比がオスに偏っていることを示唆している。

我々の先行研究から、熱帯種（ウオウラエメダカ）より温帯種（メダカ）の方が、また、同じメダカ種内においても低緯度（沖縄）より高緯度（青森）の集団の方が、それぞれオスの二次性徴が隠微で性的二型の度合いが小さいことがわかっている（図1）。また、高緯度の種/集団ほどオスは闘争にも求愛にも消極的であり、メスはオスに対する選好

性が弱い傾向にある。これらの事実はいずれも、高緯度の種/集団の方が、性淘汰圧が弱いことを強く支持する。こうした繁殖の季節的集中度の違いによってもたらされる性淘汰圧の緯度勾配は、メダカ属に限らず、多くの生物に普遍的に見られるパターンかもしれない。

## 5. 主な発表論文等

### 〔雑誌論文〕(計9件)

Suzuki Y, Yamahira K, Kajihara N, Takada Y (2013) Spatial variation in population dynamics of the sand-burrowing amphipod *Haustorioides japonicus*. *Population Ecology* 55:107-119 (査読有)

DOI:10.1007/s10144-012-0358-x

山平寿智 (2013) *Oryzias eversi* の系統的位置と繁殖生態について. 月刊アクアライフ 2013-5:41 (査読無)

山平寿智 (2013) メダカの尻鰭条の関節数の集団間変異について. 月刊アクアライフ 2013-5:42-43 (査読無)

Kiso S, Miyake T, Yamahira K (2012) Heritability and genetic correlation of abdominal and caudal vertebral numbers in latitudinal numbers in latitudinal population of the medaka *Oryzias latipes*. *Environmental Biology of Fishes* 93:185-192 (査読有)

DOI:10.1007/s10641-011-9904-1

Fujimoto S, Kawajiri S, Suzuki Y, Yamahira K (2012) Evolution of growth rates under the constraint of growth-development trade-off in a fish. *Population Ecology* 54:275-283 (査読有)

DOI:10.1007/s10144-011-0297-y

Kawajiri M, Yamahira K (2011) Ontogenetic variation in fin ray segmentation between latitudinal populations of the medaka, *Oryzias latipes*. *Environmental Biology of Fishes* 92:285-293 (査読有)

DOI:10.1007/s10641-011-9839-6

Kawajiri M, Fujimoto S, Yamahira K (2011) Genetic and thermal effects on the latitudinal variation in the timing of fin development of a fish *Oryzias latipes*. *Journal of Thermal Biology* 36:306-311 (査読有)

DOI:10.1016/j.jtherbio.2011.06.003

山平寿智 (2011) メダカ属魚類の系統進化と地理的分布について. 月刊アクアライフ 2011-5:22-23 (査読無)

山平寿智 (2011) メダカの尻鰭の形態と機能の緯度間変異について. 月刊アクアライフ 2011-5:30-31 (査読無)

### 〔学会発表〕(計12件)

藤本真悟・武田哲・山平寿智・メダカにおける性淘汰圧の緯度間変異:高緯度での短い繁殖期間が実効性比の偏りを打ち消す. 2014.3.16, 第61回日本生態学会大会, 広島国際会議場, 広島

藤本真悟・山平寿智・メダカ属における性的二型の緯度間変異とその生態的背景. 日本動物学会第84回大会, 2013.9.28, 岡山大学

Kawajiri M, Yoshida K, Fujimoto S, Mokodongan DF, Yamahira K, Kitano J. The genetic architecture of the latitudinal variation in sexual dimorphism of medaka. 9th Indo-Pacific Fish Conference, 2013.6.26, Okinawa Convention Center

Fujimoto S, Yamahira K. Latitudinal variation in mating competitiveness and mate choosiness. 9th Indo-Pacific Fish Conference, 2013.6.26, Okinawa Convention Center

Mokodongan DF, Yamahira K. Molecular phylogeny and origin of Sulawesi adrianichthyids. 9th Indo-Pacific Fish Conference, 2013.6.26, Okinawa Convention Center

川尻舞子・吉田恒太・藤本真悟・Mokodongan DF・山平寿智・北野潤・メダカ野生集団における性的二型の緯度間変異をもたらす遺伝的基盤. 第60回日本生態学会大会, 2013.3.7, グランシップ静岡 Mokodongan DF, Fujimoto S, Tanaka R, Mizuno N, Yamahira K. Independent evolution of egg-brooding behavior in medaka fishes. 第60回日本生態学会大会, 2013.3.6, グランシップ静岡

藤本真悟・山平寿智・メダカにおける配偶者獲得競争と配偶者選好性の緯度間変異. 日本動物行動学会第31回大会, 2012.11.24, 奈良女子大学

Mokodongan DF, Yamahira K. Phylogenetic relationships among *Oryzias* and *Adrianichthys* spp. in Sulawesi. 第45回日本魚類学会年会, 2012.9.22, 水産大学校

Yamahira K, Fujimoto F, Kawajiri M. Inter- and intrapopulation correlations between growth and development rates in the medaka *Oryzias latipes*. The 5th EAFES International Congress, 2012.3.19, Ryukoku University

Yamahira K. Unequal evolutionary lability between abdominal and caudal vertebral numbers in a fish *Oryzias latipes*. 13th Congress of the European Society for Evolutionary Biology, 2011.8.21-24, Tübingen, Germany

川尻舞子・内田勝久・森山俊介・山平寿智・メダカの個体発生における性ホルモン動

態の緯度間変異．日本進化学会第 13 回大会，2011.7.30，京都大学

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

取得状況 (計 0 件)

〔その他〕

ホームページ等

## 6．研究組織

### (1)研究代表者

山平 寿智 (YAMAHIRA, Kazunori)

琉球大学・熱帯生物圏研究センター・教授

研究者番号：20322589