

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 13 日現在

機関番号：33601

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24570032

研究課題名(和文) 魚類における雌の二次性徴形質の進化機構の解明

研究課題名(英文) Mechanisms of evolution of female sexual traits in fish

研究代表者

高橋 大輔 (TAKAHASHI, Daisuke)

長野大学・環境ツーリズム学部・教授

研究者番号：90422922

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,300,000円

研究成果の概要(和文)：雄の行動的操作を通じた雌の配偶者選択の精度の向上に有利なために雌の二次性徴形質が進化するという新規の仮説を、雌が青色の婚姻色を示すハゼ科魚類トウヨシノボリを用いて検証した。雌の婚姻色の視認性が弱まる青色光環境よりも自然状態に近い白色光環境の方が、雌は多くの雄と遭遇した。また、白色光環境では雌は大きくかつ肥満度の高い雄と選択的に産卵したが、青色光環境では雌は雄の体サイズのみを選択性を示した。多くの配偶候補者との遭遇は、雄の複数形質による雌の配偶者選択を可能にすると思われた。本研究は、雌の二次性徴形質が、配偶候補者との遭遇機会を高めることを通じて十分な配偶者選択を行うために進化したことを示唆する。

研究成果の概要(英文)：The author propose a new hypothesis that sexual traits of females evolve for mate choice with controlling male behaviours. This hypothesis was tested in a freshwater goby *Rhinogobius kurodai* which females exhibit blue nuptial color in aquariums with controlled light color condition. In contrast to blue light color aquarium (BLCA) where visual confirmation of the female blue nuptial color was low, in natural light color aquarium (NLCA), the number of males encountering females was high. In BLCA, females preferentially mated with larger males. On the other hand, in NLCA females preferred large males with high condition factor. These results suggest that female nuptial coloration increase an opportunity of encounter with potential mates, and females are able to adequately choose mates based on multiple traits of males. This study concludes that evolution of sexual traits of females can be explained in the context of female mate choice, which is traditional theory of sexual selection.

研究分野：生物学

キーワード：性淘汰 雌の性的形質 配偶者選択 ハラスメント

1. 研究開始当初の背景

多くの有性生物が持つ外部形態などの雌雄差(性的二形)は、異性を巡る同性間競争に有利か、二次性徴形質が発達した個体ほど異性に好まれるという異性間選択を通じた性淘汰によって進化する(Andersson 1994. *Sexual Selection*. Princeton Univ. Press)。一般的に、雌に比べて雄は著しく発達した二次性徴形質を持つ。雄の二次性徴形質が発達する理由は、配偶子への投資量の雌雄差によって説明されており、生産コストの小さい精子を配偶子とする雄は雌との配偶機会を巡って同性間で争い(すなわち雄間競争)、生産コストの大きい卵を配偶子とする雌は慎重に雄を選び好みする(雌の配偶者選択)からだと考えられている。雄の二次性徴形質についての研究は非常に多く、その進化機構は従来の性淘汰理論の枠組みにおいてほぼ問題なく説明されている。しかし、雌にも二次性徴形質が発達する動物は極めて多い

(Kraaijeveld et al. 2007. *Anim. Behav.* 74: 657-677 等)。これまで、雌の二次性徴形質については、子育て等により雄の繁殖コストが雌を上回る性役割の逆転した(雌が雄を巡って争い、雄が配偶者選択を行う)一部の動物において主に調べられており(Berglund and Rosenqvist 2001. *Behav. Ecol.* 12: 402-406 等)、一般的な性役割(雄が雌を巡って争い、雌が配偶者選択を行う)を持つ大多数の動物における雌の二次性徴形質については、ほとんど無視された状態であった。

近年、一般的な性役割の動物における雌の二次性徴形質の進化に焦点を当てた研究が、精力的に行われている(Clutton-Brock 2009. *Anim. Behav.* 77: 3-11)。雌の二次性徴形質の進化を説明する仮説の1つは、相互的配偶者選択である(Baldauf et al. 2011. *Behav. Ecol.* 22: 478-485 等)。もし、雌の繁殖力(産卵数など)に雌間で大きな変異があるなら、雄の適応度は繁殖力の高い雌と番うことで

上昇するため、一般的な性役割の動物でも、雄は雌に対して配偶者選択を行うだろう。このような雄の配偶者選択は、雌の二次性徴形質の進化をもたらすかもしれない。しかし、相互的配偶者選択が見られる状況は自然界においてはまれであり、また、雌の二次性徴形質の発現の程度が繁殖力の指標になるのかもほとんど分かっていない。このように、従来の性淘汰理論の枠組みでは、雌の二次性徴形質の進化機構を十分に説明することは困難であり、その枠組みの見直しが必要であることが示唆されている(Clutton-Brock 2009. *Anim. Behav.* 77: 3-11)。

性淘汰理論の枠組みの再構築のために、申請者は「雌の二次性徴形質は雌の配偶者選択の精度を高めるために有効である」というアイデアを提案する。前述のように、配偶子への投資量の雌雄差から、雌の適応度の上昇には質の高い雄を正確に選ぶことが重要である。雌は常に正しく配偶者選択を行えるわけではなく、時間・エネルギーの不十分さや、他個体からのハラスメントにより、雌の配偶者選択にはしばしばエラーが生じる(Wong and Candolin 2005. *Biol. Rev.* 80: 559-571 等)。このようなエラーを抑え配偶者選択の精度を高めることは、雌の適応度の向上につながるだろう。また、雌の二次性徴形質が配偶者選択の精度を高める具体的なメカニズムとして、「雌による雄の行動操作」という概念の導入も提案する。例えば、雌の目立つ二次性徴形質が雄の雌発見効率を上げ、雄を遠距離から雌自身に引き寄せるために機能するなら(Takahashi 2000. *Ichthyol. Res.* 47: 303-306)、雌は配偶者選択に要する時間やエネルギーをより確保できるだろう。また、雄は雌への求愛時に接近する他個体を攻撃的に排除するため(Takahashi et al. 2001. *Ichthyol. Res.* 48: 91-95)、雄が雌に素早く近づく状況は、配偶者選択時の他個体からのハラスメントを防ぐことにもなる。もし、

雌の二次性徴形質が雄の行動の操作を通じて配偶者選択の精度の向上に貢献するなら、雌の二次性徴形質の進化を、従来の性淘汰理論の枠組み通り、雌の配偶者選択の文脈の中で説明でき、雌の二次性徴形質の進化における近年の混乱した論争 (Clutton-Brock 2009. *Anim. Behav.* 77: 3-11) は収束する。しかし、雌の二次性徴形質が配偶者選択の精度の向上に役立つかどうかを調べた研究は皆無である。

2. 研究の目的

トウヨシノボリは日本の淡水魚に生息するハゼ科魚類である。繁殖期 (5~8月) になると雄は石の下に造巣し、雌が巣石の天井に産卵した後、雄が卵ふ化まで保護を行う。雄は1回の卵保護期間中に複数雌の卵を同時に保護する (Takahashi and Ohara 2006. *Ichthyol. Res.* 53: 87-92)。ヨシノボリ類では実効性比 (繁殖可能な雌雄の割合) は雄に偏り、一般的な性役割を持つことが知られている (Takahashi 2000. *Ichthyol. Res.* 47: 303-306)。トウヨシノボリは性的二形を有し、雌よりも雄の方が第一背鰭が伸長する。また、産卵可能となった雌は腹部に青色の婚姻色を示す。繁殖期中、雌は複数回産卵を行うが、雌は常に婚姻色を示すわけではなく、1回の産卵後から次の産卵のための卵生産の間、婚姻色は消失し、再び産卵可能となった時に婚姻色を呈示する。雌は第一背鰭の長い雄を番い相手として好む (Suk and Choe 2002. *J. Fish Biol.* 61: 899-914)。本種の雌の婚姻色の適応的意義については全く分かっていないが、雌が婚姻色を示す近縁のクロヨシノボリでは、雄は婚姻色を示した雌にしか求愛せず、また、婚姻色を示した雌は他個体への攻撃性を失うことが知られている

(Takahashi 2000. *Ichthyol. Res.* 47: 303-306)。

本研究の目的は、トウヨシノボリを対象に、相互的配偶者選択による雌の二次性徴形質

の進化も視野に入れながら、雌の二次性徴形質である婚姻色と雌の配偶者選択の精度との関係を室内実験より調べ、魚類における雌の二次性徴形質の進化機構を解明することである。具体的には以下の4点を交付期間内に明らかにする。(1) 雌の体内卵数と雌の婚姻色の発現程度との関係、(2) 雌の婚姻色の発現程度に対する雄の配偶者選択性、

(3) 雌の婚姻色が雄の雌発見効率や雌の配偶者選択の精度に及ぼす効果、(4) 雄の質に応じた雌の婚姻色変化の有無

3. 研究の方法

(1) 雌の体内卵数と雌の婚姻色の発現程度
雌の婚姻色の発現程度が雌の質の指標となるかを知るために、長野県上田市の産川中流域で2012年の繁殖期に雌の採集を行った。採集した雌をデジタルカメラで撮影した後、全長など外部形態の計測を行った。そして、解剖して卵巣及び肝臓を摘出し、それぞれの臓器の重量を計測後、卵巣に含まれる卵数を計測した。また、デジタルカメラ画像をコンピューターに取り込んで婚姻色の色相・彩度と婚姻色が表れている面積を測定することで、婚姻色の色彩とその発現の程度を定量化した。さらに、生理的コンディションの指標として、生殖腺指数 (卵巣重/体重) と肝量指数 (肝臓重/体重) を算出した。そして、これらの雌の形質を変数とした偏相関分析を行った。

(2) 雌の婚姻色の発現程度に対する雄の配偶者選択性

雌の婚姻色に対する雄の配偶者選択性を明らかにするために、配偶者選択研究に頻用される二者択一実験法を用いた室内実験を2012年の繁殖期に行った。あらかじめ全長などの外部形態やデジタルカメラ画像から婚姻色の発現の程度 [色相や婚姻色面積比 (婚姻色面積/体側面積) など] を定量化した雌2個体と雄1個体を室内実験水槽 (図1) に入れた。

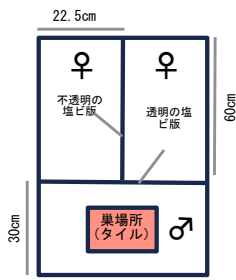


図1. 雄の配偶者選択実験水槽

応答変数とし、雌の全長や婚姻色の発現の程度を説明変数としたロジスティック回帰分析を行った。

(3) 雌の婚姻色が雄の雌発見効率や雌の配偶者選択性の精度に及ぼす効果の検討

雌の婚姻色が雌雄の繁殖行動に及ぼす影響を知るために、2013年および2014年の繁殖期に自然状態に近い光色環境である白色光水槽と、背景が青色になるため婚姻色の視認性が低減される青色光水槽の2種類の実験水槽(図2)を用いて雌雄の繁殖行動を観察した。

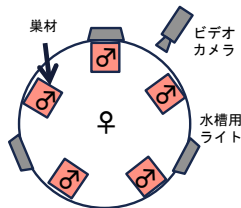


図2. 円形実験水槽

青色光は雌の婚姻色の色に類似したカラーフィルター(Rosco supergel #74)を白色光水槽用LEDライトに貼付して発生させた。また、白色光水槽ならびに青色光水槽とも水槽中央部の照度が250luxになるように電圧調整器を用いて調整した。水槽は円形水槽(直径130cm×高さ70cm)を用い、巣材としてレンガを5つ配置した。そして、それぞれの水槽に雄5個体を投入し、水槽環境に1日慣らした後、婚姻色を示している雌1個体を、水槽中央部に設置した不透明塩ビパイプに入れた。雌投入から10分後に塩ビパイプを静かに引き上げ、その後、雌が産卵するまでの雌雄の行動をデジタルビデオカメラで記録した。雌雄の投入から雌が産卵するまでを1トライアルとした。雌の産卵後、雌雄を取り出し、雌が産卵した雄を記録すると共に、雌の全長、雄の全長・体長・第1背鰭長・

そして、10分間の観察を行い、雄が側にいた時間が長い雌を雄に選好された雌と判断した。この雄の選好性を

体重を計測した。雄の生理的コンディションの指標として肥満度(体重/体長³)を計算した。また、ビデオカメラの映像から、産卵までの時間、産卵までに雌が雄から受けた求愛回数、産卵までに雌が遭遇した雄個体数を計測した。

解析には各トライアルの平均値を用いた。両水槽において、産卵までにかかった平均時間、雄からの平均求愛頻度(求愛回数/5分)、産卵までの平均遭遇雄個体数をU-検定で比較した。また、雌の配偶者選択性を説明するモデルを構築するために、雌の選好性(雌が産卵した雄を雌に好まれた雄とみなした)を応答変数とし、雄の形質[全長・補正背鰭長(Suk and Choe 2002, J. Fish Biol. 61: 899-914)・肥満度]を説明変数とした一般化線形モデルにより解析した(リンク関数: logit、分布: 二項)。変数選択には赤池の情報量規準(AIC)を用い、AICが低いモデルほど説明力が高いとした。

(4) 雄の質に応じた雌の婚姻色変化の有無
雌がより好みの雄を誘引するために雄の質に応じて婚姻色を変化させる可能性を探るために、透明アクリル板で雄区画と雌区画を区切った実験水槽(45cm×30cm×30cm; 図3)を用いて雌雄の繁殖行動の観察を行った。予備実験の結果、本種は日照および水温条件を繁殖期と同様(日照14.5L:9.5D、水温約24℃)にすることで、一年中繁殖させることが可能であることがわかったため、本実験は非繁殖期も含む2015年4月から2016年3月にかけて行われた。

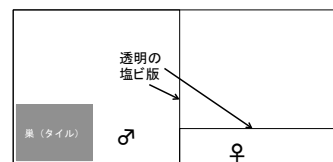


図3. 雌の婚姻色の変化を調べるために用いた実験水槽

実験は以下の手順で行われた; 1) 雄1個体を雄区画に入れて、1

日水槽環境に慣らす。2) 雌区画に婚姻色を示している雌を1個体入れ、5分後、雌雄の求愛行動を10分間デジタルビデオで撮影す

る。3) 撮影後、雌雄を取り出し、雄は全長・体長・第1背鰭長・体重を計測した後、別の雄1個体を雄区画に入れる。4) 翌日、前日と同じ雌を雌区画に入れ、雌雄の求愛行動を10分間撮影する。5) 雌の全長、雄の全長・体長・第1背鰭長・体重を計測する。1)～5)までの手順を1トライアルとした。

雄の生理的コンディションの指標として肥満度を計算した。また、ビデオ画像をコンピューターに取り込み、雄の求愛行動の一つであるリーディングディスプレイの回数を数え、雄の求愛頻度とした。さらに、雌の婚姻色の発現の程度を定量化するために、雌の左右体側面の画像をコンピューターに取り込み、婚姻色が示されている範囲において無作為に5箇所を選び、CIE L*a*b*色空間に色彩情報を変換し、一般的に青さを表すb*の数値を計測した。それぞれの体側面で計測したb*の平均値を足して2で割り、この値を雌の婚姻色の発現の程度の指標とした。そして、雌の婚姻色の発現の程度が、雄の質によって変化するかどうかを知るために、それぞれの雌が1回目に呈示した雄に示したb*値から2回目の雄に呈示したb*値を引いたものを応答変数とし、雄の全長などを1回目の雄から2回目の雄を引いたものを説明変数とした一般化線形モデル(リンク関数:恒等、分布:正規)により解析した。変数選択には補正済み赤池の情報量規準(AICc)を用い、AICcが低いモデルほど説明力が高いとした。

4. 研究成果

(1) 雌の体内卵数と雌の婚姻色の発現程度
偏相関分析の結果、雌の婚姻色の発現程度と雌の体内卵数や生理的コンディションとの間に有意な相関は認められなかった($r = -0.21 \sim 0.18$, 全て $p > 0.05$, $n = 39$)。この結果は、雌の婚姻色が雌の繁殖力などの指標とならないことを示唆する。

(2) 雌の婚姻色の発現程度に対する雄の配偶者選択性

表1. 雄の配偶者選択実験の結果。雄の選好性を応答変数とし、雌の全長や婚姻色の発現の程度を説明変数としたロジスティック回帰により分析。

雌の形質	推定値	標準誤差	LLR χ^2	P
傾き	0.96	0.97		
全長	-0.40	4.50	0.01	0.92
生殖腺指数	0.60	1.67	0.13	0.71
肝臓指数	-0.21	1.67	0.01	0.89
婚姻色面積比	1.58	1.23	2.02	0.15
色相	-0.91	2.21	0.17	0.67
彩度	0.42	1.88	0.05	0.82
明度	-4.85	5.57	0.80	0.37

サンプルサイズは16。

雄の配偶者選択実験において、雄の選好性と雌の婚姻色の発現程度

などとの間に有意な関係性はみられなかった(表1)。この結果から、本種の雄は婚姻色の発現程度も含め雌の外部形態に基づく配偶者選択を行わないことが示唆される。よって、相互的配偶者選択は、本種の雌の婚姻色の進化の説明としては不適であると思われる。

(3) 雌の婚姻色が雄の雌発見効率や雌の配偶者選択の精度に及ぼす効果

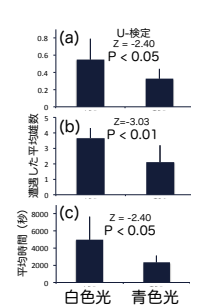


図4. 白色光水槽 ($n = 12$) と青色光水槽 ($n = 10$) における雄からの求愛頻度 (a)、産卵までに遭遇した雄数 (b)、産卵までにかけた時間 (c)。縦棒は標準偏差。

雌の婚姻色の視認性が弱まる青色光環境よりも自然状態に近い白色光環境の方が、雌への雄の求愛頻度が高く、雌は産卵までに多くの雄と遭遇した(図4)。この結果は、雌の婚姻色は雄と出会う機会を増加

させる働きを持つことを示唆する。また、白色光環境では雌は体サイズが大きくかつ肥満度の高い雄と選択的に産卵したが、青色光環境では雌は雄の体サイズのみを選択性を示した(表2)。

表2. 白色光水槽 ($n = 12$) と青色光水槽 ($n = 19$) における雌の配偶者選択性。雌の選好性(雌が産卵した雄を雌に好まれた雄と判断)を応答変数とし、雄の形質(全長・背鰭長・肥満度)を説明変数とした一般化線形モデルにより解析。表中の数値は推定値(標準誤差)。AICcが低い3つのモデルを示す。

光色環境	モデル順位	AICc	雄の形質		
			全長	背鰭長	肥満度
白色光	1	16.97	69.28 (39.10)**		27.39 (19.57)*
	2	17.77	47.30 (27.19)**		
	3	21.66	37.87 (25.20)*	9.51 (11.26)	
	Null	21.97			
青色光	1	20.95	55.22 (23.21)***		
	2	21.77	48.14 (20.84)**		15.42 (13.74)
	3	24.09	49.11 (20.74)***	3.85 (9.89)	
	Null	37.68			

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.0001$

産卵までに多くの配偶候補者と出会うことは、雌が複数の手がかりに基づいてより良い雄を選択することを可能にするかもしれない。以上の結果は、本種における雌の二次性徴形質は、潜在的な配偶候補者との遭遇機会を高めることを通じて、十分な配偶者選択を行うために進化した可能性を示唆する。

(4) 雄の質に応じた雌の婚姻色変化の有無
雌は背鰭が長く、求愛頻度の高い雄により青色の婚姻色を示すことがわかった (表 3)。

表3. 雌の婚姻色 (b*) と雄の形質との関係。雌の婚姻色を応答変数とし、雄の形質を説明変数とした一般化線形モデルにより解析。全て1回目から2回目の値を引いた値を解析データに用いた。AICcが小さい程、説明力が高いモデルとみなした。括弧内は標準誤差を示す。サンプルサイズは13。

モデル 順位	雄の形質 (推定値)			AIC
	全長	背鰭長	求愛頻度	
1	-0.05 (0.02)*		-0.05 (0.01)**	50.65
2			-0.05 (0.02)**	51.02
3		-22.16 (9.13)*		53.37
Null				54.77

* P < 0.05, ** P < 0.01

背鰭については不明であるが、もし雄の求愛頻度が高い雄ほど生理的コンディションが良く卵保護能力が高いのであれば、雌はより保護能力の高い雄を選び出すために、求愛頻度の高い雄に対して婚姻色の発現の程度を強めるのかもしれない。

(5) 結論

今回の研究結果は、本種の雌の婚姻色は、相互的配偶者選択ではなく、雄を誘引して潜在的な配偶候補者との遭遇機会を高めることを通じて、十分な配偶者選択を行うために進化した可能性を示唆する。よって、「雌の二次性徴形質は、雄の行動操作を通じた雌の配偶者選択の精度を高めるために有効である」という仮説を支持するものであるといえる。

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 1 件)

① Takahashi D. Nest site use by two

freshwater Rhinogobius gobies inhabiting Lake Biwa in Japan. Ichthyological Research. 査読有り. 60: 263-267. 2013.

[学会発表] (計 4 件)

① 高橋大輔・矢島花波. ハゼ科魚類トウヨシノボリの雌は雄の質に応じて婚姻色を変化させるのか? 第 63 回日本生態学会大会. 2016 年 3 月 24 日. 仙台国際センター (宮城県・仙台市).

② 高橋大輔・矢島花波. ハゼ科魚類トウヨシノボリの雌の婚姻色の適応的意義. 第 62 回日本生態学会大会. 2015 年 3 月 21 日. 鹿児島大学 (鹿児島県・鹿児島市).

③ 高橋大輔. コイ科魚類オイカワにおける雄間闘争と婚姻色との関係. 2013 年度日本魚類学会年会. 2013 年 10 月 4 日. 宮崎観光ホテル (宮城県・宮崎市).

④ 高橋大輔・矢島花波. ハゼ科魚類トウヨシノボリのオスの配偶者選択. 第 60 回日本生態学会大会. 2013 年 3 月 7 日. グランシップ静岡 (静岡県・静岡市).

[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

<http://yayarhinogobius.wix.com/daisuke>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

高橋大輔 (TAKAHASHI Daisuke)

長野大学・環境ツーリズム学部・教授

研究者番号: 90422922

(2) 研究分担者

()

研究者番号:

(3) 連携研究者

()

研究者番号: