

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 11 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：2013～2015

課題番号：25304017

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と行動基盤の解明

研究課題名(英文) Study on social structure and behavior of cichlid fish as model systems of vertebrate social evolution

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) 13,900,000円

研究成果の概要(和文)：タンガニイカ湖産の基質産卵性カワスズメ類の血縁ヘルパーを伴う協同繁殖の新たな事例を発見、検証し、社会進化の概略をおさえ、本単系統群の協同繁殖の社会進化の仮説を提唱することができた。また共同的一妻多夫など複雑かつ多様な社会をもつ種あるいはその近縁だが非協同繁殖種の基礎的野外生態調査を実施できた。また協同繁殖種の互惠的利他行動の可能性も示せた。

全く不明だった共同的一妻多夫種で雌による配偶者の父性認識と保護の意思決定の操作のしくみを解明できた。産卵時に雌は卵を産まない疑似産卵行動を頻繁に行った。雄は疑似産卵へも放精し、のべ放精回数が多さに基づき父性認識、それに応じて子育てへの投資量を決めていた。

研究成果の概要(英文)：We found a cooperative breeding cichlid with related helpers from a new lineage, and we can say ca. 10 spp. of the cooperative breeding evolve in 4 times independently. Comparative study suggests several ecological conditions related to these cooperative breeding., and we propose a hypothesis for the ecological conditions associated with these social evolution.

Field studies provided basic ecological information on breeding social structure of the cooperative polyandrous species. Finding to be noted was the revealing of the process of females control of male decision making on parental care investment. Spawning females performed pseudo-spawning frequently and control male's paternity recognition. We suggest this female control will be main social factors forming this polyandrous mating system, instead of previously considered male-male social interaction. We confirmed facial recognition in a cichlid first in fish, and suggested the reciprocal altruism in a dear enemy relation.

研究分野：行動生態学、進化生態学、認知行動学

キーワード：協同繁殖 共同的一妻多夫 雌雄の対立 社会的認知 意思決定 社会進化 利他行動 血縁関係

### 1. 研究開始当初の背景

共同繁殖はヒト社会を含め複雑かつ社会関係の発達した高度な社会では哺乳類や鳥類で散見されている。ほぼ類似した共同繁殖が魚類でも知られ注目されている。これまでタンガニカ湖シクリッド科魚類のランプロロギニ族の約 80 種の中で 3 種が共同繁殖であると、また約 10 種がそうであろうと見なされていた。このため更なる野外調査、大規模な種間比較が望まれており、かつ可能である。このためどのような種に共同繁殖が発達しているのか、共同繁殖種が見せる共通性は何か、これらの調査を行う必要がある。

また、共同繁殖魚は高い社会性のため社会性認知能力も高いと予想されるが、具体的な認知研究は、事実上あまり進んでいなかった。

協同的一妻多夫の動物にとり、雌のはたらしが近年注目されてきている。最も大きな点は、この配偶により、関与する複数雄がそれぞれ自分の父性が高いとの認識にあるはずである。逆に言えばその認識機構を逆手に取り、雌は雄の父性認識を操作していると考えられる。しかしながら、このテーマでの哺乳類や鳥類での研究は困難を極めている。

### 2. 研究の目的

我々が独自に発見した、オプスキュルスの共同繁殖を明確にする。主にネオランプロローガス属魚の共同繁殖魚を中心に種間比較によりその進化をもたらす生態的要因を検討する。また、これら共同繁殖魚の社会的認知能力の検討する実験を行う。

また、協同的一妻多夫魚での雄の父性認識の機構とそれに対する雌による雄の父性認識操作の可能性を検証する。

### 3. 研究の方法

オプスキュルスの野外調査をタンガニカ湖の捕食圧の異なる 2 点で行い、移動分散、成長、生存率を調べ、共同繁殖の成立に与える、捕食圧の影響を評価した。

複数の研究からより一般性のある系統樹を構成し、実際に共同繁殖の出現と系統関係を調べた。

個体識別にどのような色彩模様が用いられているのか、複数種を用い、国内での水槽実験により解明した。

協同的一妻多夫魚のトランスを用い、雄の父性認識機構とそれがわかれば、雌による雄の父性認識操作の可能性について水槽実験にて検証、あるいは検討する。

### 4. 研究成果

(1) オプスキュルスの共同繁殖の実態：本種は共同繁殖のモデル魚といえるプルチャーと比較しうほどの確立された共同繁殖魚であることがわかった。その稚魚の分散遅延は、高い捕食圧が生態的要因として働いていることがほぼ示された。これほどに捕食圧の影響が高いことを示せた事例は哺乳類でも

鳥類でもない。性成熟に達した雌はある程度の大きさになると縄張りをでて繁殖するようになるが、雄は独身雄として、父親の縄張り内にとどまることも明らかになった。これは鳥類や哺乳類にも見られてこなかった現象で、研究者の注目を集めている。このほか、ヘルパーが縄張りに留まるための「pay to stay」仮説検証実験も野外で行い、支持する成果が得られている。

(2) タンガニカ湖の共同繁殖魚の系統発生：最新の系統樹に基づき、本種では少なくとも共同繁殖が 5 回独立に進化したことが伺えた。さらに、*Telmatochromis* 属魚類では共同繁殖の祖先種から非共同繁殖に戻ったことが伺えた。共同繁殖魚の繁殖上の特徴は、卵数が少ないこと、共同繁殖魚の親魚のサイズが小さいことも種間比較から強く示唆された。更なる成果もあるが、未発表の成果でもあり、それらの公表は控えたい。

(3) 協同的一妻多夫魚の雄の父性認識と雌による操作：我々が発見した協同的一妻多夫魚のトランスを用いて、野外で得られた仮説を室内水槽にて検証実験を行った。雌は 2 雄の父性を混ぜ合わせ、2 雄の子の保護を誘導していると我々は漠然と考えていた。では、雄はどのようにして父性を認識しているのか、もしその認識があるのなら、雌はその認識操作をしているのだろうかとの疑問を検討する実験を行った。雌雄のペア産卵と 1 雌 2 雄のトリオ産卵では、トリオ産卵で疑似産卵が有意に多くなることを見いだした。卵数は 50 前後とペアとトリオ産卵との違いはないが、疑似産卵ペアの 50 に比べ、トリオでは 200 回にもなる。雌は一回の産卵行動で 1 卵産卵し、そのつど雄は雌の体側で放精する。疑似産卵とは産卵行動と似るが産卵しない行動であるが、それにも雄は放精行動をとる。雄の放精量を調べたところ、産卵、疑似産卵ともに高い放精量が認められた。さらに雄の、産卵時放精、疑似産卵時放精、総合放精回数と、雄の卵保護時間の相関を見たところ、産卵時放精とは相関はなく、疑似産卵時放精回数、総合放精回数には高い相関が認められた。さらに、雄の実際の遺伝的子供の数と保護時間にも相関はなかった。これらのことは、雄が放精回数に基づいて父性認識を行っていることを示唆している。さらに、雌がトリオ産卵で疑似産卵を多く行っているのは、少なくとも結果として、両雄の父性認識を実際より高く誘導する効果がある。これまでの魚類の協同的一妻多夫での複数雄の子供によるクラッチは、このような行動での操作の結果生じたものであると見なすことができた。

これらの成果は、今後の鳥類の協同的一妻多夫の研究の方向性にも大きく影響すると思われる。

(4) 顔認知に基づく個体識別：プルチャーを用いた水槽実験から、本種が微妙に個体ご

とで異なる顔の模様を見分け、縄張り隣人がそうでないかを瞬時にかつ正確に判定していることが明らかになった。このような識別は魚類ではじめての報告である。さらに、共同繁殖魚や順位や縄張りの発達した種類には、「顔」に個体変異の多い明瞭な模様が発達していることも示された。このことは、社会性の発達したタンガニカ湖魚類では顔による個体識別が広く見られることを示唆している。この成果はほぼすべての全国紙、多数の地方紙をはじめネットニュースでも多く報道された。

#### 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14件)

1 Shumpei Sogawa, Kazutaka Ota and Masanori Kohda A dear enemy relationship in a territorial cichlid: evidence for the threat-level hypothesis. *Behaviour* 153 (2016) 387–400

2 Haruki Ochi · Satoshi Awata · Hiroki Hata · Masanori Kohda (2016) A Tanganyikan cichlid *Neolamprologus mustax* selectively exploits territories of another cichlid *Variabilichromis moorii* due to its inter-individual variation in aggression *Hydrobiologia* □DOI 10.1007/s10750-016-2822-7

3 Tanaka H, Takahashi T, Frommen J, Kohda M (2016) Predation risk relates to delayed dispersal in the cooperatively breeding cichlid *Neolamprologus obscurus*. *Animal Behaviour* (in press)

4 Sato S, Tanaka H, Kohda M (2016) Facial recognition in a discus fish (Cichlidae): Experimental approach using digital models. *PLOS ONE* 11(5): e0154543.

5 Jordan LA, Maguire SM, Hofmann HA, Kohda M. 2016 The social and ecological costs of an ‘over-extended’ phenotype. *Proc. R. Soc. B* 283: 20152359.

6 Kohda M, Jordan L.A., Hotta T, Kosaka N, Karino K, Tanaka H, Taniyama M & Takeyama T

(2015) Facial recognition in a group-living cichlid fish. *PLOS ONE*. 10(11): e0142552

<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.2359>

7 Hotta T, Jordan LA, Takeyama T and Kohda M (2015) Order effects in transitive inference: does the presentation order of social information affect transitive inference in social animals. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 3: 59 (doi: 10.3389/fevo.2015.00059)

8 Hotta T, Takeyama T, Heg D, Awata S, Jordan LA, Kohda M (2015) the use of multiple sources of social information in contest behavior: testing the social cognitive abilities of a cichlid fish. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 3: 85 (doi: 10.3389/fevo.2015.00085)

9 Ota K, Kohda M (2015) How and to what extent do sneakers gain proximity to females in an externally fertilizing fish? *Animal Behaviour* 108: 129-136.

10 Hata H, Tanabe AS, Yamamoto S, Toju H, Kohda M, Hori M (2015) Diet disparity among sympatric herbivorous cichlids in the same ectomorphs in Lake Tanganyika: amplicon pyrosequencing on algal farms and stomach contents. *BMC Biology* (in press)

11 Hata H, Shibata J, Omori K, Kohda M, Hori M (2015) Depth segregation and diet disparity revealed by stable isotope analyses in the coexisting herbivorous cichlids in Lake Tanganyika. *Zoological Letters* (in press)

12 Tanaka H, Heg D, Takeshima H, Takeyama T, Awata S, Nishida M, Kohda M (2015) Group composition, relatedness, and dispersal in the cooperatively breeding cichlid *Neolamprologus obscurus*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 69: 169-181. (DOI 10.1007/s00265-014-1830-8)

13. Li N, Takeyama T, Jordan LA, Kohda M  
(2015) Female control of paternity by spawning  
site choice in a cooperatively polyandrous  
cichlid. Behaviour, 152: 231–245. DOI  
10.1163/1568539X-00003242

14 Ota K, Kohda M (2014) Maternal food  
provisioning in a substrate-brooding African  
cichlid. PLOS ONE 9: e99094

〔学会発表〕(計 11 件)

1 幸田正典 「魚類で見つかった向社会性  
や援助行動」口頭発表, 新学術領域共感性の  
進化。公募班シンポジウム, 2016, 1月30日、  
東京大学、東京、文京区、本郷。

2 十川俊平、幸田正典 「プルチャー雌雄  
ペア間での救援行動：電気ショックの解除」  
ポスター発表。新学術領域共感性の進化。公  
募班シンポジウム, 2016, 1月30日、東京大  
学、東京、文京区、本郷。

3 佐藤駿、幸田正典 「ペア繁殖するコン  
ピクトシクリッドでのオスのメスへの向社  
会的行動」ポスター発表。新学術領域共感性  
の進化。公募班シンポジウム, 2016, 1月30  
日、東京大学、東京、文京区、本郷。

4 十川俊平、幸田正典 「魚類の親敵関係:  
しっぺ返し戦略に基づく互惠的利他行動」  
日本動物行動学会 (東京海洋大学:東京、  
品川) 2015, 11月21日 (ポスター発表)

5 堀田崇、小坂直也、谷山雅美、幸田正  
典 「魚類における個体識別能力 ~他種を個  
体識別できるのか?~」日本動物行動学会  
(東京海洋大学:東京、品川) 2015, 11月  
21日 (ポスター発表)

6 佐藤駿、田中宏和、幸田正典 「基質産卵  
シクリッド *N. furcifer* 幼魚の仮装効果は  
保護親魚に波及する」日本動物行動学会  
(東京海洋大学:東京、品川) 2015年11  
月21日 (ポスター発表)

7 山内宏子、太田和孝、平田智法、幸田  
正典 「エビ—ハゼ共生関係の見直し: ハゼ  
の役目は見張りだけではなかった」日本動  
物行動学会 (東京海洋大学:東京、品川)  
2015年11月21日 (ポスター発表)

8 十川俊平、幸田正典 「魚類の親敵関  
係: しっぺ返し戦略に基づく互惠的利他行  
動」新学術領域、共感性の進化 (東京大  
学 東京、目黒区、駒場、2015, 9月30  
日)(ポスター発表)

9 堀田崇、上野健一郎、幸田正典 「ホン  
ソメワケベラにおける、オペラント条件付  
けを用いた推移的推察」新学術領域、共感  
性の進化 (東京大学 東京、目黒区、駒  
場、2015, 9月30日)(ポスター発表)

10 佐藤駿、田中宏和、幸田正典 「デイス  
カスの繁殖ペア個体間の顔認知」新学術領  
域、共感性の進化 (東京大学、東京、目黒  
区、駒場、2015, 9月30日)(ポスター)

11 幸田正典 「鳥類と魚類の嘘」日本心理  
学会、名古屋国際会議場 愛知県、名古屋市、  
2015年9月4日

#### 6. 研究組織

##### (1) 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

##### (2) 研究分担者

堀 道雄 (Hori Michio)  
京都大学・大学院理学研究科・名誉教授  
研究者番号: 40112552

##### (2) 研究分担者

高橋 鉄美 (Takahashi Tetsumi)  
兵庫県立大学・自然・環境科学研究所・教授  
研究者番号: 70432359

##### (2) 研究分担者

守田 昌哉 (Morita Masaya)  
琉球大学・熱帯生物圏研究センター・准教授  
研究者番号: 80535302

##### (2) 研究分担者

武山 智博 (Takeyama Tomohiro)  
岡山理科大学・生物地球学部・准教授  
研究者番号: 70452266