

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 30 日現在

機関番号：13701

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2016

課題番号：26450259

研究課題名(和文) カジカ科魚類における卵保護から卵隠蔽への進化に伴う生殖関連形質の進化とその意義

研究課題名(英文) Adaptive significance and evolution of reproductive characteristics from egg-guarding to egg-hiding in cottidae

研究代表者

古屋 康則 (Koya, Yasunori)

岐阜大学・教育学部・教授

研究者番号：30273113

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：交尾を行う単系統のニジカジカ属グループについて、繁殖生態、分子系統関係、生殖関連形質を調べた。分子系統解析の結果、雄卵保護型のニジカジカ属とベロ属からなるクレードAと卵隠蔽型のサラサカジカ属、アナハゼ属、スイ属、及び繁殖様式不明のイダテンカジカ属からなるクレードBに分けられた。クレードBで最初に分岐したイダテンカジカ属は、生殖関連形質については雄卵保護型と同様の形質を持っていたことから、雄卵保護型であることが示唆された。つまり、本グループでは雄卵保護型が2つのグループに分岐し、一方(クレードA)は雄卵保護型を維持し続け、もう一方(クレードB)では雄卵保護型から卵隠蔽型を進化させたと考えられた。

研究成果の概要(英文)：Molecular phylogeny and reproductive characteristics were investigated in monophyly Alcichthys group (Alcichthys, Bero, Ocynectes, Furcina, Pseudoblennius, and Vellitor) showing copulatory reproduction in cottidae. The results of molecular phylogeny showed that Alcichthys group was divided into two clades; clade A (Alcichthys and Bero with egg-guarding type) and clade B (Furcina, Pseudoblennius, and Vellitor with egg-hiding type, and Ocynectes which reproductive style is unknown). Ocynectes which firstly branch off from other genus in clade B had the same reproductive characteristics as the egg-guarding type genus (Alcichthys and Bero), strongly suggesting to be egg-guarding type. These results denote that the ancestor species with egg-guarding type were divided into two clades; one clade (clade A) continue to maintain egg-guarding, and other clade (clade B) evolve egg-hiding from egg-guarding in Alcichthys group.

研究分野：魚類生理生態学

キーワード：カジカ科 交尾 分子系統 生殖形質 精巢 精子 進化 卵隠蔽

1. 研究開始当初の背景

脊椎動物の繁殖様式は卵生から胎生まで様々であり、胎生は卵生から進化したと考えられる。哺乳類の多くは胎生であるが、軟骨魚類、硬骨魚類、は虫類などでも胎生現象がみられる。このうち硬骨魚類では、胎生現象が異なる分類群にまたがって散見され、各分類群で独自に卵生から胎生への進化が起きたと考えられる。卵生から胎生への様々な進化的段階の種が現存している分類群は、繁殖様式の進化を探る上で有用な研究対象となる。

胎生では体内での受精が必須条件となるため、胎生への進化に際して「交尾」は最初に起きた進化イベントといえる。では、交尾はなぜ、どのように進化したのであろうか？また、交尾の進化に伴い、生殖器系にはどのような進化が生じたのであろうか？この問題に回答を導く上で、有用な分類群が硬骨魚類のカジカ科である。カジカ科には交尾を行う種が数多く含まれ、交尾が複数の系統で独自に進化したと考えられている。申請者はこれまでに本科魚類における生殖関連形質と交尾の有無との関係について研究してきた。その結果、交尾の進化に伴い、精巣構造の複雑化（貯精嚢とよばれる付属構造を伴う）や精子頭部の著しい伸長、精子の運動特性の変化などが系統間で並行的に生じた可能性を示した。これらの形態的・生理的な進化の適応的な意義は不明であり、これが解明されれば、脊椎動物全体での胎生種を含めた交尾種における生殖関連形質（例えば哺乳類の特異な精巣構造や伸長した精子頭部の形態など）の適応的意義を正しく理解することが可能となる。

カジカ科のニジカジカグループは形態形質により単系統性が推定されている分類群である。本グループ6属は極東太平洋沿岸を分布の中心とし、形態的な分化に伴って、分布域が南方へ拡大し、体長が小型化し、生息水深が浅海化してきた。さらに、ニジカジカ属が非交尾型から交尾型への過渡的な繁殖様式をもち、卵生の祖先種に近い生殖関連形質をもつものに対して、アナハゼ属では交尾型特有の生殖関連形質がみられ、系統の分化と繁

殖様式・生殖関連形質の進化が連動しているようにみえる。

ニジカジカグループでは非交尾から交尾への進化に伴い、卵の保護形態にも進化がみられる。ニジカジカ属では雄の縄張りに雌が産卵（その直後に雄が交尾）し、雄が卵を保護するのに対して、アナハゼ属では、産卵期の数ヶ月前に雄が成熟して交尾をする。その後成熟した雌は、単独でホヤ類などの無脊椎動物の体内に卵を産みつける（卵隠蔽）。雌による卵隠蔽の進化の背景には、雄の成熟・交尾時期の早期化が関係していることは想像に難くない。一方で、ニジカジカでは繁殖期の最初に交尾をした雄の精子が、2番目以降に交尾した雄の精子よりも、その後の受精に有利であり、成熟・交尾時期の早期化には雄間の精子競争の存在が関与している可能性が考えられる。

本研究では、「精子競争の激化が雄の成熟・交尾を早めた結果、雄による卵保護の機会が失われ、雌が無脊椎動物への卵隠蔽を進化させた」という仮説を立て、これを様々な角度から検証することを目的とした。そのためにはまず、ニジカジカグループ内の属間および種間の系統関係を確かなものにする必要がある。さらに、各属および種における繁殖様式（非交尾/交尾・雄卵保護/卵隠蔽）と生殖関連形質（生殖腺の構造・配偶子の特性）について比較し、それらの進化の過程と、適応的な意義を明らかにして行く必要がある。

2. 研究の目的

ニジカジカグループの全種を採集し、属間・種間の分子系統を明らかにする。

ニジカジカグループの各属・種について、繁殖様式と生殖関連形質を明らかにし、それぞれを比較することで、生殖関連形質が移行段階にある属・種を探索する。これにより、生殖関連形質の進化の過程が明らかとなり、各形質の適応的意義について推定できる。

卵保護から卵隠蔽への移行段階前後に相当する属・種に関して、生殖関連形質（精子量・精子運動速度・射精量・精子形成速度など）をさらに詳細に比較し、産卵基質となる無脊椎動物の種類・資源量などを調べ、卵隠

蔽への進化の原動力となった形質を洗いだす。

以上を総合して、卵隠蔽の進化に関する仮説を検証する

3. 研究の方法

26年度には予備調査で得られている試料と新たな採集により得られた試料を用いて、分子系統解析と生殖関連形質解析を中心に進める。27年度には、さらに広範な地域、および26年度とは異なる時期での採集活動を行い、全種の採集を実現する。得られた試料については、前年度と同様の解析を行い、分子系統解析を完結させる。また、試料採集・解析と平行して、卵隠蔽種の産卵基質となる無脊椎動物の探索を行う。28年度には、卵隠蔽種を中心に、さらに異なる時期での採集を行い、これらを基に雌雄の非同期的な生殖周期を検証する。また、卵隠蔽種への移行前後の属・種について、雄の生殖関連形質のより詳細な解析を行い、仮説の検証を行う。

4. 研究成果

分子系統解析の結果、比較的信頼性の高い系統樹が得られた。本グループは雄卵保護型のニジカジカ属とベロ属からなるクレードAと、卵隠蔽型のサラサカジカ属、アナハゼ属、スイ属、及び繁殖様式不明のイダテンカジカ属からなるクレードBの2つのクレードに大別された。クレードBではイダテンカジカ属が最初にその他の3属から分岐した。このことから、イダテンカジカ属は卵隠蔽型の繁殖様式をとるクレードに属するものの、このクレード内ではもっとも基部に位置する属であることが示唆された。一方、イダテンカジカ属魚類の実際の繁殖生態を観察するには至らなかった。

ニジカジカグループ6属について、雄の生殖突起の形態、精巢の構造、精子頭部の形態、精巢内での精子形成の進行状態、雌の卵巣内での精子の貯留形態など、生殖関連形質を調べた。その結果、ニジカジカ属とベロ属では円錐型の生殖突起を持つこと、輸精管の後方が発達した精巣を持つこと、進行に部位差のない精子形成が行われること、交尾後の精子は卵巣腔に浮遊した状態で貯留されること、などが共通してみられ、雄卵保護型としても特徴が明確となった。精子頭部の形態についてはニジカジカ属では楕円形の頭部を持っていたのに対し、ベロ属では著しく伸長した細長い頭部を持っており、ニジカジカ属の方が祖先型に近い形態を持っていた。一方、サラサカジカ属、アナハゼ属、スイ属の3属については、鉤状構造が付随した生殖突起を持つこと、輸精管後方が貯精嚢に変化した精巣を持つこと、頭部が細長い精子を持つこと、進行に部位差のある精子形成が行われること、交尾後の精子は卵巣腔に面する上皮組織に頭部を埋没させて貯留されることなどが共通して見られ、卵隠蔽型としての特徴が明

確となった。イダテンカジカ属では生殖突起の形態、精巢の構造、精子形成の進行状態、雌の卵巣内での精子の貯留形態が雄卵保護型の特徴に一致し、精子頭部の形態はニジカジカ属と同様、祖先型に近い形態を有していた。この結果は、イダテンカジカ属の繁殖生態が雄卵保護型であることを強く示唆している。

以上の結果を総合すると、本グループでは雄卵保護型の祖先種から2つのクレード(クレードAとクレードB)に分岐し、クレードAは雄卵保護型を維持し続け、クレードBでは雄卵保護型から卵隠蔽型を進化させたと考えられた。クレードBにおいて卵隠蔽がなぜ進化したのか、あるいはなぜイダテンカジカ属だけが雄卵保護型を維持し続けたのか、が今後の課題として残された。

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6件)

1. 山野井貴浩・佐藤千春・古屋康則・大槻朝(2016): ゲンジボタルの国内外来種問題を通して生物多様性の保全について考える授業の開発. 環境教育, 25: 75-85. (査読あり)
2. 山野井貴浩・根本知美・古屋康則(2016): メダカが水中の小さな生き物を食べていることを実感させる映像教材の開発. 生物教育, 58, 2-9. (査読あり)
3. 向井貴彦・北西滋・伊藤玄・古屋康則(2016): 岐阜県の河川におけるブラウントラウトの分布拡大. 魚類学雑誌, 63: 157-159. (査読あり)
4. Koya Y, Fujii R, Yambe H, Tahara D (2016): Hypertrophy and polysaccharide production in the kidney associated with sexual maturation of male small-egged Kajika, *Cottus pollux* SE. *Ichthyological Research*, 63: 260-266. (査読あり)
5. Koya Y, Fujii R, Yambe H, Tahara D (2016): Nesting behavior is associated with increased urinary volume in the urinary bladder during the reproductive period in small-egged Kajika, *Cottus pollux* SE. *Ichthyological Research*, 63: 59-67. (査読あり)
6. 古屋康則・三橋直哉・安房田智司・伊藤岳・宗腹弘幸(2015): カジカ科スイ *Vellitor centropomus* における雌雄の生殖腺組織と体内配偶子会合の確認. *魚類学雑誌*, 62: 121-132. (査読あり)

〔学会発表〕(計10件)

1. 五十嵐直・瓜生知史・古屋康則・宗原弘幸・安房田智司(2016): ホヤやカイメンに卵寄託を行う海産カジカでは宿主の違いが産卵管形態の種内変異を生み出す. 2016年度日本魚類学会年会, 岐阜大学.
2. 藤井亮史・棗田孝晴・田原大輔・古屋康則

- (2016): カジカ大卵型の産卵期の変異と水温の関係. 2016 年度日本魚類学会年会, 岐阜大学.
3. 伊藤岳・守田昌哉・柴小菊・稲葉一男・宗原弘幸・山崎彩・古屋康則・武島弘彦・安房田智司 (2016): カジカ科魚類における精子の形態と運動性の進化: 交尾行動と精子競争に注目して. 2016 年度日本魚類学会年会, 岐阜大学.
 4. 高田舞未・古屋康則 (2016): キヌカジカの生殖腺の発達過程. 2016 年度日本魚類学会年会, 岐阜大学.
 5. 安房田智司・佐々木晴香・後藤智仁・古屋康則・武島弘彦・山崎彩・宗原弘幸 (2016): 同所的に生息する卵寄託カジカ 9 種の宿主選択と産卵管の進化. 2016 年度日本魚類学会年会, 岐阜大学.
 6. 安房田智司・佐々木晴香・後藤智仁・古屋康則・武島弘彦・山崎彩・宗原弘幸 (2015): ホヤやカイメンに卵を預ける魚の産卵場所選択と産卵管の進化. 平成 27 年度日本水産学会北海道支部大会, 東京農業大学オホツクキャンパス.
 7. 安房田智司・後藤智仁・古屋康則・武島弘彦・山崎彩・宗原弘幸 (2014): 魚とホヤの切っても切れない関係. 日本動物行動学会第 33 回大会, 長崎大学.
 8. 安房田智司・後藤智仁・古屋康則・武島弘彦・山崎彩・宗原弘幸 (2014): 佐渡島産海産カジカ 9 種の産卵場としてのホヤ・カイメン種選択. 2014 年度日本魚類学会年会, 神奈川県立生命の星・地球博物館.
 9. 河相吉紀・古屋康則・安房田智司・宗原弘幸 (2014): ニジカジカグループの分子系統と生殖関連形質の多様性. 2014 年度日本魚類学会年会, 神奈川県立生命の星・地球博物館.
 10. 古屋康則・三橋直哉・安房田智司・宗原弘幸 (2014): カジカ科スイ *Vellitor centropomus* における体内配偶子会合の生殖様式の再確認. 2014 年度日本魚類学会年会, 神奈川県立生命の星・地球博物館.

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

名称:
 発明者:
 権利者:
 種類:
 番号:
 出願年月日:
 国内外の別:

取得状況 (計 0 件)

名称:

発明者:
 権利者:
 種類:
 番号:
 取得年月日:
 国内外の別:

〔その他〕
 ホームページ等
<https://aris2.gifu-u.ac.jp/profile/ja.f66s04.html>

6. 研究組織
 (1) 研究代表者
 古屋 康則 (KOYA Yasunori)
 岐阜大学・教育学部・教授
 研究者番号: 30273113

(2) 研究分担者
 ()

研究者番号:

(3) 連携研究者
 ()

研究者番号:

(4) 研究協力者
 ()