

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 2 日現在

機関番号：12301

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2015

課題番号：26840142

研究課題名(和文) 雌の配偶者選択多様性の遺伝的基盤の解明～行動シンドロームに対する視覚遺伝子の関与

研究課題名(英文) Genetic background for variation of female mate choice: effects of cone opsin genes to behavioral syndrome

研究代表者

佐藤 綾 (SATO, Aya)

群馬大学・教育学部・講師

研究者番号：00611245

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 1,400,000円

研究成果の概要(和文)：動物の行動には個体差が存在し、そのような行動の違いは個体の性格と考えられている。本研究では、メスの配偶するオスに対する好みの個体差が個体の性格や物の見え方の違いによって説明されるか、グッピーという小型魚類を用いて検討した。その結果、捕食の刺激に対し臆病に反応するメスほど、配偶するオスの査定にかかる時間が短かった。一方で、個体の性格はどの個体を選ぶかという選好性や選好性に関わる視覚の違い、および視覚に関わる遺伝子と関連していなかった。このことから、グッピーにおいて、メスがどのようなオスと配偶するかという個体差は性格や視覚関与遺伝子によって説明されないことを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：There is individual variation in behaviors of animals, and such variation is called personality. In this study, I investigated using female guppies (*Poecilia reticulata*) whether the variation in female mate choice is explained by personality or difference of visual system in individuals. As results, the shy females that sensitively reacted for stimulus of predation spent less time for mate choice. On the other hand, the female personality no affected the preference to male, visual sensitivity and type of cone opsin genes. In conclusion, I revealed, in the female guppies, variation of mate preference is not explained by individual personality or visual sensitivity.

研究分野：行動生態学

キーワード：性淘汰 配偶者選択 パーソナリティ 行動シンドローム 光感受性 グッピー

1. 研究開始当初の背景

クジャクの尾羽やカブトムシの角などに代表されるオスとメスとで形質が異なる「性的二型」は性淘汰によって進化したと考えられている。性淘汰はオス同士がメスとの配偶の機会などを巡って争う同性間競争とメスが配偶相手を選ぶ「配偶者選択」から成り立っている。もし、メスが特定の形質をもつオスを配偶相手として選択し、そのような選択から利益を得ているならば、オスに対する好みは全てのメスで一樣になるはずである。しかしながらメスの配偶相手に対する選り好みには個体差が見られ、結果、選ばれるオスの性的形質にも多様性が保たれている。このような配偶者選択の個体差については捕食の危険など自然淘汰とのバランスによって説明されている。

近年、個体間での行動の違いは個性や性格 (personality) と呼ばれ、行動生態学におけるトピックの1つとなっている。個性は危険な状況や新奇の刺激に対してどのように振る舞うかという、大胆さ/臆病さ (boldness/shyness) で評価される。大胆な個体ほど活動的な採餌を行い、攻撃性が高いなど、性格は行動間の一貫した関連を説明することが知られている。このような複数の行動の関連は行動シンドローム (behavioral syndrome) と呼ばれる。もし、メスの配偶者選択が他の行動と関連した形質であるならば、以下のような仮説が成り立つと考えられる。大胆なメスは活動的であるため、配偶者選択に積極的であり、より適応的な子を残せる。その反面、捕食者の存在によらず活動的な結果、捕食による影響を受けやすい。一方で、臆病なメスは活動的でないため、配偶者選択に消極的であり、適応的な子は期待できない。しかしながら捕食者への警戒心が強く、捕食の危険が低い。よって、最終的に大胆な個体と臆病な個体は同等の適応度を得ることができ、集団内で個性が維持される (図1)。

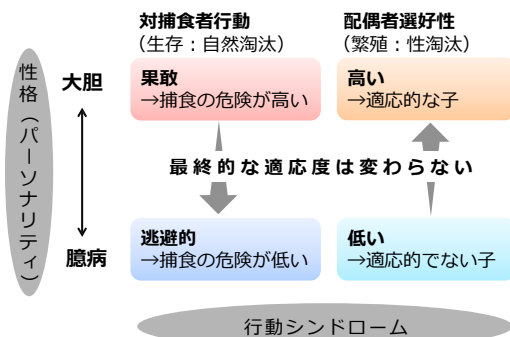


図1 個体の行動の多様性を説明する性格と行動シンドロームの関係

グッピー (*Poecilia reticulata*) は性淘汰研究のモデル種であり、メスはオスの体色を指標に配偶者選択を行う。しかしながら、は体

色が派手なオスをどの程度選り好むかという選好性には個体差が見られる。近年、このようなメスの配偶者選好性の個体差については、視覚遺伝子との関連が提案されている。グッピーでは、視細胞で長波長の光 (オレンジ色付近の光) 吸収に関わるタンパク質である LWS (Long Wavelength Sensitive) オプシン遺伝子の配列型や発現量がオスの体色に対するメスの選好性の強さと関連している可能性が示されている。そして、LWS オプシンの遺伝子型は河川の光環境や採餌行動などとも関連している。

これらの知見を踏まえ、メスの配偶者選択に多様性が維持されるメカニズムを検討するため、以下の仮説を設定した。

- (1) メスの配偶者選好性は個体の性格と関連している
- (2) 個体の性格の違いは光感受性の影響を受ける
- (3) オプシン遺伝子型の多型による光感受性の違いにより、性格と配偶者選択の関連が説明できる

2. 研究の目的

本研究では、

- (1) メスの性格と配偶者選好性、光感受性の関連を明らかにする
- (2) 上記の関連性が LWS オプシンの遺伝子型の違いによって説明されるか明らかにする

こととし、それら結果から、メスの配偶者選択に個体差が見られる適応的、遺伝的背景を明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

実験には沖縄県比地川で採集した野生グッピーを実験室で繁殖させたものを用いた。実験に用いたのはメス個体であり、生後6ヶ月以上でオスとの繁殖経験のない成熟した処女メスとした。以下に示す方法により、メスの性格、配偶者選好性、光感受性に関わる行動の計測を行い、それらの関係性を解析した。また、メスの LWS オプシン遺伝子の配列型を決定し、行動との関連について解析を行った。

(1) メスの大胆さ/臆病さの数量化

Piyapong et al. (2009) を参考に、性格の指標となる大胆さ/臆病さを以下の①②③の項目から数量化した。

- ①新規環境に導入してから探索行動を開始するまでの時間
- ②新奇刺激を与え驚かせた後、通常の行動に復帰するまでの時間
- ③模擬捕食刺激を与え驚かせた後、通常の行動に復帰するまでの時間

水槽にメス 1 個体を入れ、①を計測した。その後 10 分間個体を馴化させた後、水槽側面に設置したモニターにオスの映像を突然写し②を計測した。再びメスを馴化させ、水槽の上側に鳥を模った厚紙を通過させ③を計測した (図 2a)。計測は 1 個体につき日を分けて 2 回行った。そして、1 回目と 2 回目の関連、計測項目間の関連を解析した。

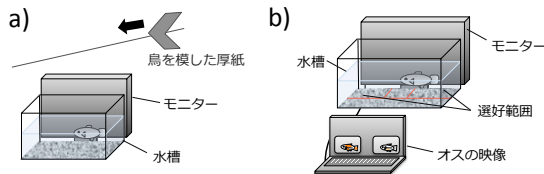


図 2 大胆さ／臆病さを計測した装置 (a)、および配偶者選好性を計測した装置 (b) の模式図

(2) メスの配偶者選択実験

メスの配偶者選択については Sato & Karino (2006) で確立しているオスの編集映像を用いた数量化の方法を用いた。求愛をしているオスの映像の色彩を編集し、体色が鮮やかで派手なオス映像と体色が地味なオス映像を作成した。モニターを側面に設置した水槽にメス 1 個体を入れ、モニターに編集後の 2 種類のオスの映像を同時に投影した。オスの映像から 5cm の範囲を選好範囲とし、メスがそれぞれのオスの映像に反応している時間を計測した (図 2b)。

メスがそれぞれのオスの選好範囲に費やした合計時間のうち、派手なオスの映像に反応していた時間の割合をメスの選好性として算出した。

(3) メスの光感受性

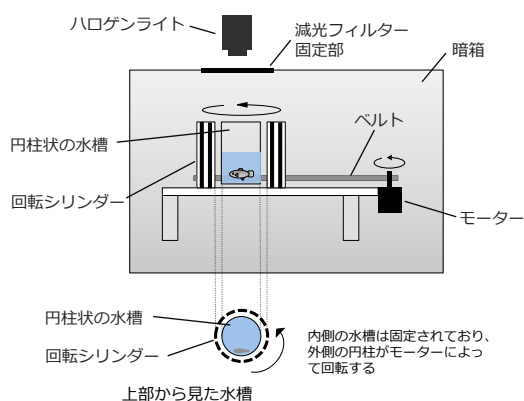


図 3 メスの光感受性を計測するための実験装置を横から見た模式図

メスの光感受性は Krauss & Neumeyer (2003) を参考に、魚のオプトモーター反応を利用して数量化した。魚は周囲の景色が一定方向に動いていると水流によって流されていると認識し、その場に定位しようと景色の移動と同方向に遊泳する。この反応がオプ

トモーター反応と呼ばれる。一般に、円柱状の容器に魚を入れ、一定間隔で引かれた縞模様を容器の周囲に沿って回転させることで魚のオプトモーター反応を引き出すことができる。この時、魚が置かれた環境を次第に暗くしていき、オプトモーター反応を示さなくなった明るさが周囲をよく見ることができなくなった光感受の閾値として数量化される。

本実験では図 3 に示す装置を作成し、円柱状の水槽にメスグッピーを入れ、投射する光の照度を減光フィルターにより段階的に暗くし、オプトモーター反応を示さなくなる閾値照度を計測した。

(4) メスの LWS 遺伝子型

グッピーでは、長波長の光を受容するタンパク質であるオプシンをコードする 4 つの遺伝子座のうち 3 遺伝子座 (LWS-1, 2, 3) においてアミノ酸置換を伴う遺伝的多型が知られている。本研究では、多型により吸収波長に差異が生じている LWS-1 を対象とし、研究協力者の下、LWS-1 の全配列を決定し、遺伝子型を判定した。LWS-1 の配列多型と最大吸収波長は表 1 の通りである。各個体の配列型を決定し、それぞれのアレルをホモでもつ個体について遺伝子型と行動との関連を解析した。

表 1 LWS-1 遺伝子の配列多型

アレル	非同義置換サイト (bp)		最大吸収波長 (nm)
	500	526	
A タイプ	C	G	562
S タイプ	G	T	571

*S タイプの吸収領域は長波長側にシフトしている

以上の実験のうち、画一的な計測が可能となったオプトモーター装置の作成、および LWS-1 の各アレルをホモでもつ個体の作成に時間を要したため、本研究では、メスの配偶者選択と性格の関連を調べるための実験と、メスの性格と光感受性および遺伝子型の関連を調べるための実験を分けて行い、それぞれの実験は別のメスを用いて行った。

4. 研究成果

(1) メスの大胆さ／臆病さ

① メスの大胆さ／臆病さの反復性

表 2 メスの行動の 2 回の計測の相関

	r	p	n
新規環境導入後、遊泳を開始するまでの時間	0.44	<0.001	85
新奇刺激を与え驚かせた後、遊泳を開始するまでの時間	0.32	0.003	84
模擬捕食刺激を与え驚かせた後、遊泳を開始するまでの時間	0.56	<0.001	41

r : Pearson の相関係数

メスの大胆さ／臆病さの指標として計測した3つの項目について、新規環境に導入後、新奇刺激を与えた後、模擬捕食刺激を与えた後、いずれにおいても1回目と2回目のメスの反応はそれぞれ強い相関を示した(表2)。このことから、メスの環境の変化や捕食刺激に対する応答の個体差は一貫した形質であり、個体の性格の指標となることが示された。

②メスの性格に関する形質同士の関連

性格に関する3つの計測項目について主成分分析を行った。その結果、3つの形質の関連性は互いに強く、1つの因子として抽出された(表3)。また、1因子で説明される寄与率は70.6%であった。このことから、この因子得点をメスの性格を示す変数として設定した。

表3 メスの行動についての主成分分析

	主成分負荷量
新規環境導入後、遊泳を開始するまでの時間	0.86
新奇刺激を与え驚かせた後、遊泳を開始するまでの時間	0.84
模擬捕食刺激を与え驚かせた後、遊泳を開始するまでの時間	0.82
寄与率	70.6%

(2)メスの性格と配偶者選好性

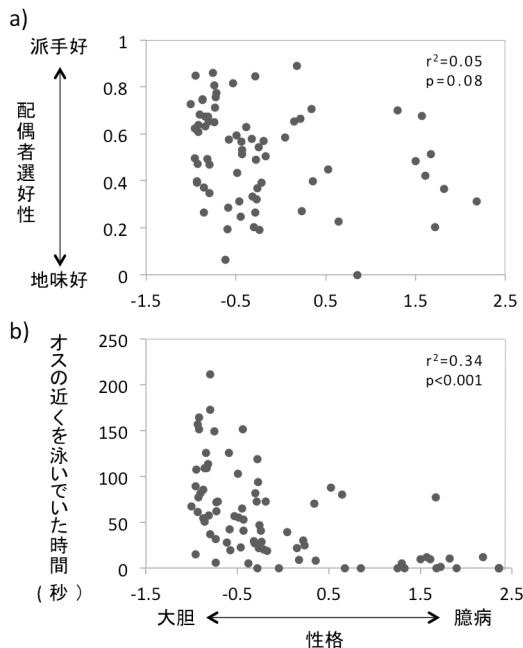


図4 メスの性格と配偶者選択

派手なオスの映像と地味なオスの映像に対するメスの応答について、性格との関連性を解析した結果、派手なオスに対する選り好みの強さである「配偶者選好性」は大胆さ／臆病さと関連していないことが示された(図4a)。一方で、メスが双方のオスの映像に対して反応していた合計時間は性格と関連し

ており、臆病な個体ほどオスの査定に費やす時間が短いことが示された(図4b)。このことから、臆病な個体ほど配偶者選択の機会が少ないことが示唆された。

(3)メスの性格と光感受性

メスがオプトモーター反応を示す閾値照度と性格の関連について解析した。もし個体の性格が光感受性と関連しているならば、わずかな光にでも過敏に反応する個体ほど(つまり、周囲の様子が良く見える、あるいは同じ照度でもよりまぶしく見えている個体ほど)、性格が臆病であると予測していた。しかしながら解析の結果、メスが示す光感受性と性格の間に関連は見られなかった(図5)。

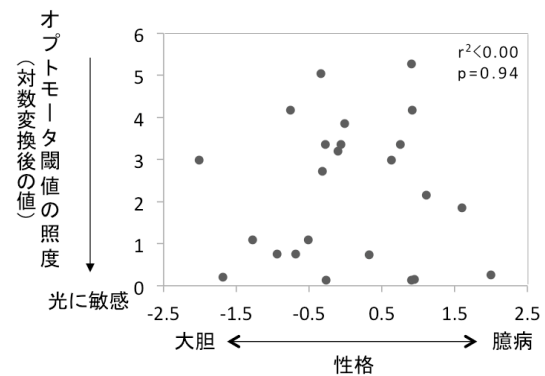


図5 メスの性格と光感受性

(4)メスの性格と光感受性、およびLWS-1 オプシン遺伝子型

LWS-1の遺伝子型と個体の性格、光感受性の関連を解析した結果、LWS-1の遺伝子型が異なっても、性格や光感受性には差が見られないことが明らかとなった(表4)。また、個体の性格と光感受性の関係はLWS-1 オプシン遺伝子の型で説明されなかった(図6)。

表4 LWS-1の遺伝子型間での個体の性格と光感受性。平均値±標準偏差を示す

	Aタイプ ホモアレル	Sタイプ ホモアレル	P
臆病さ/大胆さ	0.11±0.71	-0.20±1.09	0.45
反応照度閾値	2.36±1.91	2.47±1.70	0.90

有意確率は対応のないt検定(両側検定)による

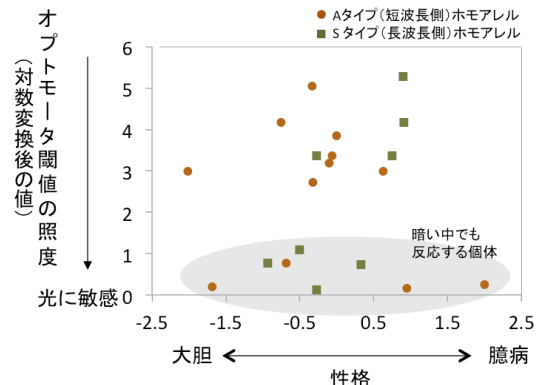


図6 LWS-1の遺伝子型に応じた個体の性格と光感受性の関連

(5) 結論と今後の展望

本研究では、メスの配偶者選択のばらつきが個体の性格によって説明されるなら、自然淘汰と性淘汰によるメスの適応度のバランスを行動シンドロームによって説明できるだろうと予測していた。そして、外界の認識と配偶者の認識に同一の視覚遺伝子が関連しているなら、行動シンドロームの遺伝的背景を視覚関与遺伝子の多型から説明できると考えていた。

しかしながら、本研究の結果から、特定のオスに対する選り好みの強さのばらつきは個体の性格によって説明されないこと、配偶者選択に影響を与えると考えられている光感受性や視覚関与遺伝子の多型もまた、個体の性格とは関連していないことが明らかとなった。このことから、メスの配偶者への好みの多様性は個体の性格とは独立しているという結論を得ることができた。これは、自然淘汰と性淘汰のバランスを遺伝的基盤から説明するための1つの仮説を棄却できたという点で、性淘汰形質の多様性の理解に貢献するものである。

また、本研究における重要な結果として、メスの配偶者選択に費やす時間が個体の性格と関連していることを明らかにした。このことは、メスの特定のオスに対する好みの強さは性格と関連しないものの、配偶者を選ぶための時間的な労力は性格の影響下にあることを示している。つまり、本研究により、配偶者選択への積極性と対捕食者行動との行動シンドロームの存在を示すことができた。今後、配偶者選択に費やす時間がメスの適応度とどのような関係にあるのか検証し、大胆な個体は配偶者を積極的に探し回り、適応的な子を残す一方、積極的なオス探索行動のため生存率が低く、臆病な個体は配偶者の査定に消極的で適応的な子を残さないものの、長く生存することで繁殖の機会が多いなどといった関連性が示されることで、性格の個体差に対する性淘汰と自然淘汰の双方向的な理解が進むものと期待される。

<引用文献>

Piyapong et al. (2009) Behav. Ecol. 21: 3-8

Sato & Karino (2006) Ichtyol. Res. 53: 398-405

Krauss & Neumeyer (2003) Vison Res. 43: 1273-1282

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)

[学会発表] (計2件)

①佐藤綾「グッピーにおけるメスのパーソナリティと配偶者選好性」第63回日本生態学会、2016年3月22日、仙台国際センター(宮城県・仙台市)

②佐藤綾・河田雅圭「グッピーの雌の好みは遺伝するのか?しないのか?」日本動物行動学会第33回大会、2014年11月1日、長崎大学(長崎県・長崎市)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

佐藤 綾 (SATO, Aya)

群馬大学・教育学部・講師

研究者番号: 00611245

(2) 研究分担者

(3) 連携研究者