東京学芸大学リポジトリ
Tokyo Gakugei University Repository

グッピーの産子形質に対する温度環境の影響

メタデータ	言語: Japanese
	出版者:
	公開日: 2011-12-16
	キーワード (Ja):
	キーワード (En):
	作成者: 工藤,宏美, 狩野,賢司
	メールアドレス:
	所属:
URL	http://hdl.handle.net/2309/112012

東京学芸大学紀要　自然科学系　**63**: 33－39，2011.

グッピーの産子形質に対する温度環境の影響

工　藤　宏　美*・狩　野　賢　司**

生命科学分野

（2011年5月30日受理）

KUDO, H. and KARINO, K.: Brood size and offspring sex ratios depending on temperature in the guppy. Bull. Tokyo Gakugei Univ. Div. Nat. Sci., **63**: 33–39. (2011)　ISSN 1880–4330

Abstract

The effect of environmental temperature during reproduction on brood size and offspring sex ratios in the guppy *Poecilia reticulata*, a live-bearing poeciliid fish, was examined. The second-generation descendants from wild-caught guppies from the Hiji River, Okinawa, Japan, were used for the experiment. Mature, virgin females were divided into 3 groups. Body size of females was not significantly different among the 3 groups. Females of the first group were mated with a male and reared at 19°C. In the second and third groups, females were mated and reared until parturition at 24°C and 28°C, respectively. In the first group at 19°C, no females gave birth to offspring until 60 days after the mating trial. On the other hand, all females gave birth in both the second and third groups within 60 days after mating. Females in the third group at 28°C had larger brood size than those in the second group at 24°C. Offspring sex ratios in broods at 28°C were more male biased than those at 24°C. These results indicate that environmental temperature during reproduction influenced both brood size and offspring sex ratios in the guppy.

Key words: brood size, sex ratio, temperature, guppy, *Poecilia reticulata*

＊ *Division of Natural Science Education, The United Graduate School of Education, Tokyo Gakugei University, 4-1-1 Nukuikita-machi, Koganei-shi, Tokyo 184-8501, Japan*

＊＊ *Department of Biology, Tokyo Gakugei University, 4-1-1 Nukuikita-machi, Koganei-shi, Tokyo 184-8501, Japan*

要旨： 卵胎生魚類グッピーにおいて，繁殖時の環境の温度が雌の産子形質に与える影響を調査した。実験に用いた個体は，沖縄県比地川の野生化個体群の子孫であり，繁殖経験のない，成熟した処女雌を用いて３つの実験グループを作成した。３つのグループ間で雌の体サイズに有意な差はなかった。それぞれのグループの雌は実験環境の温度を19℃，24℃，あるいは28℃と設定し，個別に飼育した。そして，それらの雌を雄と配偶させて，子を産むまで各設定温度環境で飼育した。温度環境19℃のグループでは，雄との配偶後60日目までに子を産んだ雌はいなかった。一方，温度環境24℃のグループ，および温度環境28℃のグループでは，配偶後60日までに10個体すべての雌が産子した。温度環境24℃のグループの雌よりも，温度環境28℃のグループの雌の方が産んだ子の数が多かった。また，一腹の子の性比について比較したところ，温度環境24℃で産まれた子に比べ，温度環境28℃で産まれた子は性比が息子偏りになっていた。これらの結果は，グッピーの産子数や子の性比という産子形質は，繁殖時の水温に影響を受けることを示している。

＊　東京学芸大学大学院・連合学校教育学研究科・自然系教育講座
＊＊　東京学芸大学・教育学部・自然科学系・生命科学分野

１．はじめに

生物の性決定機構は，遺伝的性決定と環境依存性決定に大きく分けられる[1)]。温度依存型性決定は環境依存性決定の１つであり，胚発生時の環境の温度によって子の性が決定する[2)]。温度依存型性決定は，主にワニやカメなどの爬虫類で知られているが，魚類ではまれである。魚類における温度依存型性決定は，Atlantic silverside *Menidia menidia* で発見された[3)]。一般に，魚類の温度依存型性決定は３つのパターンがあり，１）低温で100％雄，高温で100％雌，２）低温で100％雌，高温で100％雄，および３）低温と高温で100％雌，その中間で雄となる[4)5)6)7)8)]。Atlantic silverside では，低温で雌となり，高温で雄となる[3)]。Atlantic silverside は産まれた翌年に繁殖するが，繁殖期早期の水温の低い時期に産まれた子は雌になることで，繁殖開始までに充分に成長して多くの卵を生産できるのに対し，繁殖期後期の水温の高い時期に産まれた子は繁殖開始までの時間が短く，雌になっても多くの卵をつくることができないことから，雄になる方が適応的と考えられている[1)]。このように，温度依存型性決定は，環境の温度によって雌雄の適応度に差異がある場合に適応するため進化したと考えられる。

卵胎生魚類グッピー *Poecilia reticulata* は，性染色体による遺伝的性決定様式を持ち，性染色体がXXで雌，XYで雄となる雄ヘテロ型である[9)]。一方，近縁のカダヤシ科魚類 *Peociliopsis lucida* では，水温30℃で雌を飼育した場合，その雌が産んだ子の多くが雄だったのに対し，雌を24℃で飼育した場合は子の多くは雌であることが報告されているが，系統が異なるとこれらの産子パターンには再現性がないことが知られている[10)]。また，環境の温度に応じて子の性比を偏らせることでどのような適応的利益があるのかも明らかにされていない。沖縄で野生化しているグッピーの雌は，配偶した雄の魅力などに応じて，子の数や性比といった産子形質を適応的に調節していることが知られている[11) 12) 13)]。したがって，環境の温度に応じて *P. lucida* などカダヤシ科魚類の子の性比が変化する現象も，雌親が適応的に子の性比を操作した結果である可能性が考えられる。特に，熱帯域である南アメリカ北東部のトリニダッドなどのグッピーの原産地とは異なり，四季があり，温度環境の変動が大きい日本の野生化グッピー個体群では，温度環境の変化により子の性比や数を変えることで適応的利益があることが予測される。そこで本研究では，沖縄県北部に位置する比地川に生息する野生化グッピーを用いて，繁殖時の温度環境の違いにより，雌が産む子の数や性比がどの程度変化するのかを明らかにすることを目的とした。本研究では，環境の温度設定を19℃，24℃，および28℃の３つとし，それぞれの環境で飼育した雌が産んだ子の数と性比を比較した。

２．材料および方法

２．１　材料

本研究では，沖縄本島北部に位置する比地川（26°43’N，128°11’E）に生息している野生個体群のグッピーを使用した。2009年４月と７月，および2010年４月に，比地川で採取した個体を，東京学芸大学の実験室で繁殖させた第２世代目の個体を実験に使用した。それらの個体は，水温27℃ ± ２℃，18W昼光色蛍光灯による明期：暗期＝12：12時間の環境下で飼育した。餌はブラインシュリンプ（*Artemia salina* のノープリウス幼生）を１日１回，適量を与えた。

２．２　実験に使用した雄

グッピーの雌は，オレンジ色の斑紋（オレンジスポット）の派手さなど，配偶した雄の性的魅力に応じて子の性比を操作することが知られている[11) 12) 13)]。本研究では，雄の魅力が子の数や性比に与える影響を最小限にするため，同じ母親から生まれた一腹の子の中から，オレンジスポットや体サイズが同程度の３個体の兄弟雄を実験に用いた。これら３個体の雄について，後述する配偶実験の直前に，体サイズと体色を計測し，体形質に大きな差がないかを確認した。個体の体形質を測定する際，個体は 2-phenoxyethanol 1500倍希釈溶液を用いて麻酔した。雄の体サイズやオレンジスポットの大きさや色を計測するため，左右の両体側面をデジタルカメラで撮影した。

デジタルカメラによる雄の撮影は，麻酔した雄を入れたシャーレから垂直方向に6.0 cm離れた位置にデジタルカメラ（Canon PowerShot A710IS）のレンズを固定できる撮影台を設置して行った。雄を入れたシャーレの背景には，鰭先端を鮮明に撮影するために黒いプラスチック板を設置した。また，撮影時における色彩の誤差，及び面積の誤差を補正するため，赤色のコントロールカラー（ダイモテープ），及び5.0 mm × 5.0 mmの格子枠をシャーレに貼付し，雄とともに撮影した。また，撮影の際，シャーレの左右斜め上方の２定点から照明（Tokin 100V 23W）をあてた。撮影した画像は，メモリーカード（Panasonic SD class 6 ）に保存し，コンピューター（Macbook Pro, Apple, USA）に取り込んだ。

雄の体サイズやオレンジスポットの数量化に関しては，コンピューターに取り込んだ画像を基に，画像解析

ソフトウェアPhotoshop 6.0（Adobe）を用いて解析を行った。雄の全長，体長および尾鰭長を，雄画像の背景にある格子枠との比から0.1 mm単位で計測した。オレンジスポットの面積は，全てのオレンジスポットの面積を計測した。また，体側全体の面積（体部分＋尾鰭部分）も測定した。これらの面積測定の際は，画像上のスポット等のピクセル数（画像解像度180 pixel / inch ）から面積値を算出した。これらの面積値は背景の格子枠により撮影時の誤差を補正した。また，体サイズによるスポットの面積の差異を補正するため，体側全体の面積に対するオレンジスポットの総面積の割合（オレンジスポット面積比）を算出した。オレンジスポット面積比は，左右それぞれの体側面について求め，左右での平均値を使用した。オレンジスポットの色彩に関しては，1 つのオレンジスポットにつき，ランダムに 6 点を選び，雌の配偶者選択の指標の 1 つである彩度（%）を計測した[11) 12) 13)]。6 点で得た値の平均値をそのオレンジスポットの彩度値とした。この測定を左右両体側面の全オレンジスポットに対して行い，全オレンジスポットの彩度値の平均値を算出した。同様にコントロールカラーもランダムに 6 点を選び，彩度の計測を行い，その平均値を用いてオレンジスポットの色彩における撮影時の誤差を補正した。このようにして得られた値を，その雄個体のオレンジスポットの彩度値とした。

温度設定19℃の雌との配偶に用いた雄は，全長が18.9 mm，体長に対する尾鰭長の比（尾鰭長／体長）は0.3，体面積に対するオレンジスポットの面積比が0.1，オレンジスポットの彩度は91.6%であった。一方，温度設定24℃の雌との配偶に用いた雄は，全長が19.2 mm，体長に対する尾鰭長の比が0.3，体面積に対するオレンジスポットの面積比が0.1，およびオレンジスポットの彩度は95.3%であった。そして，温度設定28℃の雌との配偶に用いた雄は，全長が20.0 mm，体長に対する尾鰭長の比が0.3，体面積に対するオレンジスポットの面積比が0.1，およびオレンジスポットの彩度が92.6%であった。これらの雄は，砂利を敷いた16.0 × 10.0 × 9.0 cmのポリエチレン容器に 1 個体ごと個別に隔離して配偶実験まで飼育した。

２．３　実験に使用した雌

グッピーの雌は，配偶した雄の精子を体内で貯蔵し，複数回の繁殖に使用することが知られている[9)]。本研究では，前の配偶や産子の経験が雌の産子調節に与える影響を避けるため，生まれてから配偶経験のない処女雌を用いて実験を行った。処女雌は，二次性徴形質で性判別可能となる生後30日目に雄から隔離し，砂利を敷いた14.0 × 14.0 × 10.0 cmのポリエチレン容器に 1 個体ずつ隔離して，充分に成熟する生後150日まで飼育し，実験に用いた。また，成熟までの飼育の際，水温は27℃ ± 2 ℃とし，18W昼光色蛍光灯による明期：暗期＝12：12時間の環境下で雌を飼育した。餌はブラインシュリンプを 1 日 1 回，適量を与えた。

生後150日が経過して成熟した雌を用いて，繁殖時の環境の水温をそれぞれ19℃，24℃，および28℃と設定した 3 つのグループを作成した。各グループとも雌の個体数は10個体とした。実験開始時に雌の体サイズを測定した。測定の際，個体を 2-phenoxyethanol 1500倍希釈溶液で麻酔し，体長をノギスを用いて0.1mm単位で計測した。各グループの雌の体長の平均値（±標準偏差）は，温度設定19℃で使用した雌は18.9（± 1.2）mm，温度設定24℃で使用した雌は体長19.6（± 0.7）mm，そして温度設定28℃で使用した雌は体長19.1（± 1.4）mmであった。これら 3 グループの雌の体長に有意な差はなかった（Kruskal-Wallis test, $P > 0.05$）。これらの雌は配偶実験まで，砂利を敷き，プラスチックで作成した模擬水草を入れた16.0 × 10.0 × 9.0 cmのポリエチレン容器に 1 個体ごとに隔離して入れ，設定したそれぞれの温度環境（下記参照）で 1 週間飼育し，順化させた。

また，コントロールとして研究室のストック水槽から体サイズが同程度の妊娠雌を 3 個体（温度設定19℃の雌は体長22.1 mm，温度設定24℃の雌は体長22.0 mm，および温度設定28℃の雌は体長21.5 mm）選び，処女雌同様に実験開始まで 1 週間個別に飼育した。

２．４　温度環境の設定と配偶実験

室温19.0℃，24.0℃，および28.0℃に設定した飼育環境を作成した。環境の温度を19.0℃に維持するためにインキュベーター（TVG241AA, Advantec社）を用いた。また，室温を24.0℃，あるいは28.0℃に保つため，24.0℃の飼育室ではエアーコンディショナー（PAR-24MA, MITSHUBISHI）を，28.0℃の飼育室ではエアーコンディショナー（PC-4R, HITACHI）を使用して室内の温度設定を行い，常に一定の温度に保った。いずれの設定温度においても，砂利を敷き，プラスチックで作成した模擬水草を入れた16.0 × 10.0 × 9.0 cmのポリエチレン容器に水量900mlを入れた装置を用いて，雌を個別に飼育した。また，いずれの飼育環境においても，18W昼光色蛍光灯によって明期：暗期＝12：12時間とした。

それぞれの温度環境において，個別に隔離した処女雌10個体とコントロールの妊娠雌 1 個体，および雄 1 個体を 1 週間飼育し，順化させた。その後，雄をある処女雌の飼育容器に入れて配偶させた。そして，24時間後に雄

をその雌の容器から取り出し，次の雌の容器に入れて配偶させた。この操作を繰り返し，グループとした処女雌10個体を同じ雄と配偶させた。

２．５　産子形質

配偶後60日目まで，雌は各温度環境で飼育した。本種の雌は通常配偶後30日程度で産子することが知られている[9]。いずれの温度環境においても，各雌に対して餌は１日１回，ブラインシュリンプを適量与えた。産子の有無を確認するため，毎日１回，雌を入れた容器を観察した。容器内に子が確認できた場合，子は雌親から隔離し，一腹の子の数を産子数として記録した。なお，配偶実験後60日目までに雌が産子しなかった場合，それらの雌の産子数は０と見なした。

生まれた子は14.0 × 14.0 × 10.0 cmのポリエチレン容器を用いて，１個体あたり200mlの等密度で飼育した。飼育の際の水温は27 ± 2 ℃，光環境は18W昼光色蛍光灯によって明期：暗期＝12：12時間とした。餌は１日１回，ブラインシュリンプを適量与え，生後30日目まで飼育した。グッピーの雄と雌は生後約４週齢で外観に性差があらわれはじめ，雌の総排泄口付近には黒い斑紋が観察できる[9]。そこで，生後30日目に，子を2-phenoxyethanol 希釈液で麻酔し，腹部の着色の有無を確認することで性判別を行った。そして，一腹の子のうち息子の数の割合（息子数／一腹子数）を性比とし，解析に用いた。

２．６　解析

温度環境の異なる３グループ間で雌の産子数に差があるか明らかにするために，従属変数を産子数としてKruskal-Wallis 検定によって比較した。また，３グループ間で差がみられた場合，各グループ間での差異を比較するため Mann-Whitney の U 検定を行い，Bonferroni 法で修正した有意確率（有意水準1.67%）によって検定した。また，温度環境19℃の雌は子を産まなかったため（結果参照），性比については Mann-Whitney の U 検定を行い，温度環境24℃と28℃のグループの性比を比較した。

以上の解析を行うにあたっては，解析プログラムPASW Statistics 18.0（SPSS Inc.）を使用した。

３．結果

３．１　産子数

温度環境19℃のグループの雌では，配偶後60日目までに産子した個体はいなかった（図１）。24℃，および28℃のグループでは，それぞれ10個体全ての雌が産子した。温度環境19℃，24℃，および28℃のグループの雌の産子数には，グループ間で有意な差が認められた（Kruskal-Wallis test, $P < 0.0001$; 図１）。温度環境24℃のグループの雌は，温度環境19℃のグループの雌と比較して産子数が有意に多かった（Mann-Whitney U test, $P < 0.0001$; 図１）。同様に，温度環境28℃のグループの雌は，温度環境19℃のAグループの雌と比較して有意に産んだ子の数が多かった（Mann-Whitney U test, $P < 0.0001$; 図１）。さらに，温度環境28℃のグループの雌は，温度環境24℃のBグループの雌と比較して，産子数が有意に多かった（Mann-Whitney U test; $P < 0.01$, 図１）。

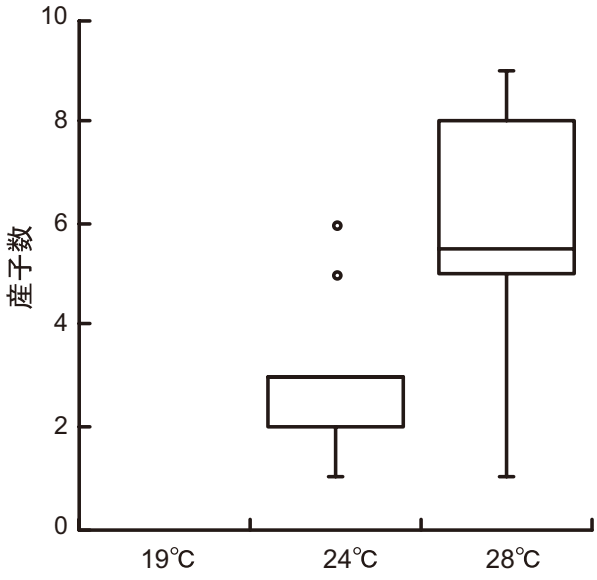

図１．温度環境19℃のグループ，24℃のグループ，および28℃のグループの雌が産んだ子の数の比較。ボックス内の水平線は中央値，ボックスは75および25パーセンタイル，バーは範囲，○は飛び値を示す。

コントロールとした実験開始前から妊娠していた雌については，温度環境19℃では子を産まず，温度環境24℃では産子数は２個体，温度環境28℃では３個体の子を産んだ。

３．２　性比

温度環境19℃のグループの雌は産子しなかったため，性比の解析から除外した。温度環境28℃のグループの雌は，温度環境24℃のグループの雌と比較して有意に雄偏りに子を産んでいた（Mann-Whitney U test, $P < 0.0001$; 図２）。

一方，コントロールとした実験前から妊娠していた雌は，温度環境24℃では子の性比は0.5で等性比であり，温度環境28℃では子の性比が0.67であった。

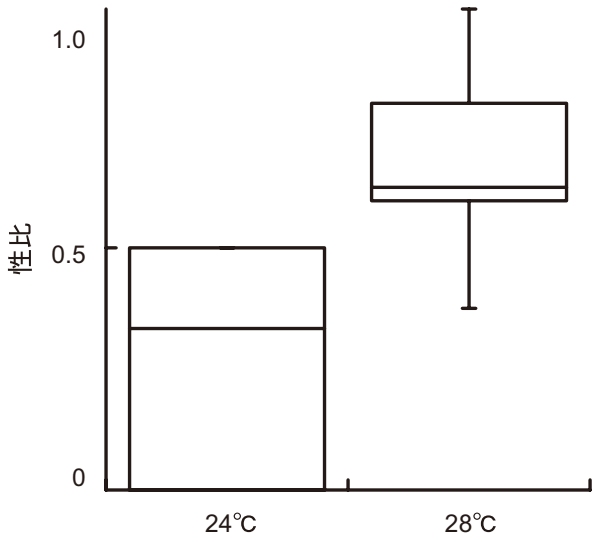

図2．温度環境24℃のグループおよび28℃のグループの雌が産んだ子の性比（息子の数 / 一腹子数）の比較。ボックス内の水平線は中央値，ボックスは75および25パーセンタイル，バーは範囲を示す。

4．考察

先行研究により，グッピーの雌は配偶した雄の性的魅力に応じて子の数や性比を調節していることが明らかにされている[11) 12) 13) 14)]。本研究の結果，グッピーの雌において，雄との配偶時，および妊娠期間の環境温度によって，産子数や子の性比に差異が見られることが明らかになった。

本研究において，温度環境19℃のグループの雌は全く産子しなかった。また，温度環境24℃のグループの雌に比べ，温度環境28℃のグループの雌の方が産んだ子の数が多かった。これらの結果は，繁殖時の環境の温度が高いほどグッピーの雌は多くの子を産むことを示している。一般に，魚類においては体サイズの大きい雌ほど多く子を産む傾向にある[15)]。また，グッピーでは，配偶した雄が魅力的である場合，雌は多くの子を産む[12) 14)]。しかし，本研究において用いた雌の体長は各温度環境のグループ間で差はなく，雄親の体サイズやオレンジスポット形質にも大きな差はなかった。したがって，雌親の体サイズや雄親の魅力とは独立に，繁殖時の環境の温度が雌の産む子の数に影響していたと考えられる。

一般に，魚類などの変温動物では温度が高いと代謝が高くなることが知られている[15) 16)]。したがって，本研究において，環境の温度が高いほど雌の代謝率が高くなり，多くのエネルギーを繁殖に投資できたことから産子数が多くなったと考えられる。また，魚類では子の発生や生存には生息環境の温度も大きな影響を与えることから，環境の温度に関して子の生存率が高くなるようなタイミングで子を産むことが知られている[17)]。例えば，多くの魚類では，水温が高い時期に卵を産むと孵化率がよいことが知られている[18) 19)]。また，環境の温度は，子の生存率や成長にも大きな影響を与えることが知られている[20)]。グッピーは，南アメリカ北東部のトリニダッドを中心とする熱帯域の河川を原産とする卵胎生淡水魚である[9)]。そのため，雌体内での卵発生の最適温度が高く，環境の温度が低い場合，胚の発生が遅くなり繁殖効率が低くなる可能性が考えられる。本研究では，温度環境19℃のグループの雌は子を産まなかった。この結果は，低水温での胚発生の遅れを回避するため，環境の温度が低い場合にはグッピーの雌は卵を受精させず，産子を避けている可能性を示唆している。また，コントロールとして用いた，実験開始前から妊娠していた雌についても，温度環境19℃では子を産まなかった。これは，水温が19℃以下であると雌体内での胚発生が遅くなり，妊娠期間が長くなることで，子を産むまで受精後60日以上という長期間を要する可能性も示唆している。環境の温度が低い場合，グッピーの雌は配偶しても卵を受精しないのか，もしくは受精後胚発生に長期間を要するのか，さらなる調査で明らかにする必要がある。

子の性比に関しては，温度環境24℃のグループの雌に比べ，温度環境28℃のグループの雌が産んだ子は性比が息子に偏っていた。グッピーの雌は配偶相手の雄の魅力によって子の性比を調節していることが知られているが[11) 12) 13)]，上述したように本研究で用いた雄の体サイズやオレンジスポットなどの配偶者選択形質にはほとんど差がなかった。したがって，産子数同様，雄親の魅力とは独立して，環境の温度はグッピーの一腹の子の性比に影響を与えることが明らかになった。一般に，生物の性比は雄：雌が1：1で進化的に平衡になると考えられている[1)]。しかしながら，自然界では気候などの要因で生息環境が様々な状況に変化するため，子の性比を1：1で産まない方が適応的な場合もあると予測されている[21) 22) 23)]。実際に，ツチガエルにおいて季節的な子の性比調節を，性染色体上で行っていることも明らかになっている[24)]。グッピーでは，雄の成長率は雌と比較して高い[25)]。そのため，環境の温度が高く，代謝率が高い場合，母親は早く成熟する雄を多く産み，早いサイクルで繁殖への新規加入個体を増やすことで，繁殖効率を向上させている可能性が考えられる。本研究で用いた沖縄の個体群においては，夏の高温時に産まれた雄はその年の繁殖期間中に成熟し，繁殖を開始できるのに対し，雌は成長に時間がかかるため，冬を越した翌年の繁殖期にならないと繁殖を開始できない状況が想定される。このように，雌雄による子の成長量の違いが，温度環境に

応じた子の性比調節に影響を与えていると考えられる。グッピーにおいて，餌となる資源の量など環境要因に応じて雌は繁殖への投資量を調節し，産子数などを変える能力を持つことが知られている[26]。したがって，沖縄県・比地川の個体群のグッピーにおいても，子の繁殖成功度を高くするように雌は温度変化に対応して性比を適応的に調節している可能性が考えられる。今後，異なる温度環境での雌雄の成長や繁殖開始時期の差異などを比較し，環境の温度に応じた子の性比調節が適応的であるのか明らかにしていくことが必要である。

5．謝辞

本研究を進めるにあたり，東京学芸大学 佐藤綾氏，宮崎苑子氏，林七重氏には，野外採集や個体の飼育にあたり，多大なる協力をいただいた。また，東京学芸大学狩野研究室の他の皆様にも飼育をはじめ多方面にわたりご協力いただいた。ここに記して感謝の意を表する。

6．引用文献

1）West, S. Sex Allocation. Princeton University Press, New Jersey, 466 pp. 2009.

2）Charnier, M. Action de la temperature sur la sexratio chez l'embryon d'*Agama agama* (Agamidae, Lacertilien). Comptes Rendus des Se´ances de la Societe´ de Biologie de l'Ouest Africain 160, 620–622. 1966.

3）Conover, D. O. and Kynard, B. E. Environmental sex determination: interaction of temperature and genotype in a fish. Science 213, 577–579. 1981.

4）Baroiller, J. F., Guigen, Y. and Fostier, A. Endocrine and environmental aspects of sex differentiation in fish. Cellar and Molecular Life Science 55, 910–931. 1999.

5）Strüssmann C. A., and Patiño, R. Sex determination, environmental. In: Knobil, E., Neill, J. D. (Eds.), Encyclopedia of Reproduction. Academic Press, New York, pp. 402–409. 1999.

6）Baroiller, J. F. and D'Cotta, H. Environment and sex determination in farmed fish. Comparative Biochemistry and Physiology C 130, 399–409. 2001.

7）Devlin, R. H. and Nagahama, Y. Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences. Aquaculture 208, 191–364. 2002.

8）Conover, D. O. Temperature-dependent sex determination in fishes. In:Valenzuela, N., Lance, V. (Eds.), Temperature-dependent Sex Determination in Vertebrates. Smithsonian Books, Washington, pp. 11–20. 2004.

9）Houde, A. E. Sex, Color, and Mate Choice in Guppies. Princeton University Press, Princeton, 207 pp. 1997.

10）Sullivan, J. A. and Schultz, R. J. Genetic and environmental basis of variable sex ratios in laboratory strains of *Peociliopsis lucida*. Evolution 40, 152–158. 1986.

11）Karino, K., Kobayashi, M., and Orita, K. Adaptive offspring sex ratio depends on male tail length in the guppy. Ethology 112: 1050–1055. 2006.

12）Karino, K. and Sato, A. Male-biased sex ratios in offspring of attractive males in the guppy. Ethology 115, 682–690. 2009.

13）Sato, A. and Karino, K. Female control of offspring sex ratios based on male attractiveness in the guppy. Ethology 116, 524–534. 2010.

14）Sato, A., Shimoichi, A. and Karino, K. Copulation type affects parturition in the guppy. Zoological Science 28, 98–104. 2011.

15）Wootton, R. J. Ecology of Teleost Fishes, second edition. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, 386 pp. 1998.

16）Schmidt-Nielsen, K. Animal Physiology: Adaptation and Environment (5 th ed.). Cambridge University Press, Cambridge, pp 223–224. 1983.

17）Ojanguren, A. F. and Braña, F. Thermal dependence of embryonic growth and development in brown trout. Journal of Fish Biology 62, 580–590. 2003.

18）Alderdice, D. F. and Forrester C. R. Effects of salinity, temperature, and dissolved oxygen on early development of the Pacific cod (*Gadus macrocephalus*). Journal of the Fisheries Research Board of Canada 28, 883–902. 1971.

19）Alderdice, D. F. and Velsen F. P. J. Some effects of salinity and temperature on early development of Pacific herring (*Clupea pallasi*). Journal of the Fisheries Research Board of Canada 28, 1545–1562. 1971.

20）Karayücel, İ., Ak, O. and Karayücel, S. Effect of temperature on sex ratio in guppy *Poecilia reticulata* (Peters 1860). Aquaculture Research 37, 139–150. 2006.

21）Trivers, R. L. and Willard, D. E. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. Science 179, 90–92. 1973.

22）Charnov, E. L. and Bull, J. J. When is sex environmentally determined?. Nature 266, 828–830. 1977.

23）Green, R. F., Gordh, G. and Hawkins, B. Precise sex ratios in highly inbred parasitic wasps. American Naturalist 120, 653-665. 1982.

24）Sakisaka, Y., Yahara, T., Miura, I. and Kasuya, E. Maternal control of sex ratio in *Rana rugosa*: evidence from DNA sexing. Molecular Ecology 9, 1711–1715. 2000.

25）佐藤 綾．グッピーにおける雄の体色に応じた雌による子の性比調節．東京学芸大学大学院学位論文．2011．

26) Reznick, D. N. and A. P. Yang. The influence of fluctuating resources on life history: patterns of allocation and plasticity in female guppies. Ecology 74, 2011–2019. 1993.