

# ウミタナゴの交尾生態

櫻井 真

Mating Ecology of Viviparous Fish, *Ditrema temminckii temminckii*

Makoto Sakurai

胎生魚ウミタナゴの交尾期の社会構造と求愛・交尾行動などの繁殖生態を、標本採集と潜水観察により調査した。交尾期の9–12月には出生後4–5か月の当歳のYOY雌雄と1–4歳のOlder雌雄が繁殖に参加した。両者の体サイズは体長、体重いずれもOlder個体とYOY個体の間に大きな差が認められた。交尾期間中にOlder雄は岩礁の藻場に縄張りを形成しmating siteを保持した。YOY雄はOlder雄の縄張り縁辺、岩や海藻の陰に縄張りを形成してOlder雄と棲み分けていた。縄張り雄は、摂餌しながら縄張りを訪問する雌に求愛した。一連の求愛行動の後、雌雄は腹部を合わせて交尾した。求愛行動は頻繁に観察されたが、交尾に至る頻度は低かった。求愛と交尾はYOY雌雄、Older雌雄の間でのみ行われ、同サイズグループの雌雄によるsize assortative matingが行われた。ウミタナゴは交尾期に雄が縄張り形成、雌は縄張りを訪問する社会を形成し、雌は複数の雄と配偶すると考えられた。

**Key Words:** [ウミタナゴ] [胎生] [交尾生態] [社会構造] [沿岸魚類の保全]

(Received September 23, 2020)

## I. 緒言

ウミタナゴ科魚類Embiotocidaeは環太平洋の温帯–亜寒帯水域に生息し (Tarp, 1952; Nelson, 2006), 日本・韓国の沿岸域には2属が分布する (中坊, 2013)。ウミタナゴ科魚類は交尾して大型の子魚を出産する胎生魚である。本科魚類に関しては胎生に特化した生殖腺や胎仔 (Hubbs, 1921; Wiebe, 1968; Schlitz, 1993; Gardiner, 1978; Webb and Brett, 1972), 多様な生活史 (Baltz, 1984), 交尾生態 (Hubbs, 1917; Wiebe, 1968; Warner and Harlan, 1982; DeMartini, 1988) などが研究されてきた。

日本産に関しては内田 (1938) の生活史研究に始まり, 生殖年周期や胎仔 (Mizue, 1961a; 水江, 1961b; Igarashi, 1961, 1962; Hayase and Tanaka, 1980a), 棲み分けや摂餌生態 (Abe, 1969; Hayase and Tanaka, 1980b, c), 交尾生態 (Nakazono *et al.*, 1981; 櫻井他, 1996), 水槽内の出産 (櫻井・中園, 1990), 日周活動 (Sakurai and Nakazono, 1995) などが研究されてきた。

日本産ウミタナゴ科の生殖年周期を既往の知見 (Ishii, 1957; Mizue, 1961a; 水江, 1961b;

\* 鹿児島純心女子短期大学生活学科食物栄養専攻 (〒890-8525 鹿児島市唐湊4丁目22番1号)

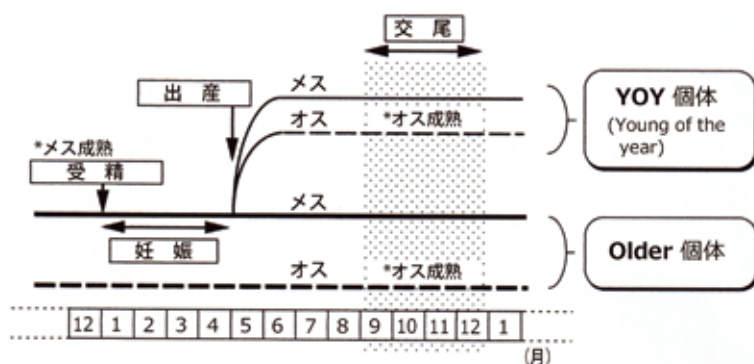


図1 ウミタナゴの生殖年周期

Hayase and Tanaka, 1980a) より要約して図1に示す。雄の精巣は9月－12月に成熟してこの期間に交尾が行われる。交尾期には卵巣は成熟しておらず、交尾によって卵巣に送り込まれた精子は卵巣腔で待機する。卵は交尾期が終わる12月中旬－下旬に成熟して卵巣壁から卵巣腔へと排卵され、蓄えられていた精子と受精する。この後4－5カ月の妊娠期間を経て翌年の4月下旬－6月上旬に胎仔を出産する。出生時の胎仔は成魚とほぼ同じ形態を備えており自力で摂餌して生活する。これら当歳個体の成熟は早い。当歳の雄は出生後約4ヶ月の秋には性的に成熟して交尾する。当歳の雌もこの時期に交尾を行い、交尾期の終了後に卵巣の成熟と排卵が起こり妊娠する。

交尾期である9－12月の個体に注目すると、年齢によって2つのグループに分類出来る (図1)。すなわち、①出生後数カ月しか経っていない当歳の雌雄 (YOY個体; Young of the year), および、②越年した1歳以上の雌雄 (Older個体) である。ウミタナゴ科魚類では交尾期にみられるこれら2つのグループ間の配偶者選択に注目、研究されてきた (Nakazono *et al.*, 1981; Warner and Harlan, 1982; DeMartini, 1988)。

ウミタナゴ科魚類の繁殖生態については多様な研究が実施されてきたが、野外の交尾生態に関しては未だ不明の点が多い。そこで、交尾期の2つのグループであるYOY個体とOlder個体に注目しつつ、交尾期である9月－12月を中心に標準採集と潜水観察を実施した。これにより、ウミタナゴの野外における交尾生態、社会構造や婚姻形態、生活史戦略を解明することを研究の目的とした。現在、乱獲や気候変動などの海洋生物への影響が顕在化しており、海洋生物保全の重要性が高まっている。本研究は1984－1985年に調査を実施したものであるが、日本各地沿岸に生息するウミタナゴ科魚類の野外における生態を記録することは重要と考えて報告する。

日本沿岸に生息するウミタナゴ属 *Ditremma* は近年、4種 (1亜種含む) に見直された (Katafuchi and Nakabo, 2007)。本研究の採集標本の形態学的特徴の記録、および瀬戸内海や九州沿岸の岩礁域やガラモ場にはウミタナゴ *Ditrema temminckii temminckii* しか分布しないことから、本研究の対象種はウミタナゴと判断した (図2)。



図2 観察区のウミタナゴ

## Ⅱ. 方法

### 1. 観察区

福岡県福津市津屋崎（旧福岡県宗像郡津屋崎町）恋の浦海岸の地先水域を調査場所とした。恋の浦海岸に約1800m<sup>2</sup>の観察区を設け海底地形図を作成した（Fig. 3-A, B; Fig. 4-A）。調査場所は玄界灘に面した温帯水域でウミタナゴが出現したが、アオタナゴとオキタナゴは生息しなかった。

観察区は潮間帯・潮下帯を含む岩礁域で、干潮時には多くの大型の岩が干出してタイドプールが出現した。潮下帯の岩礁にはホンダワラ類によるガラモ場が形成された。汀線から約20m沖の満潮時水深約5m付近で砂質底となった（Fig. 4-B）。

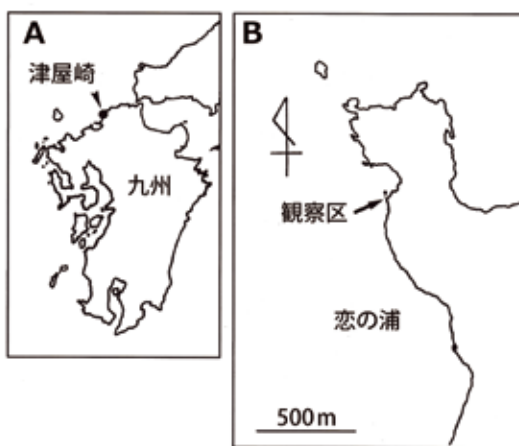


図3 地図 A：津屋崎，B：恋の浦

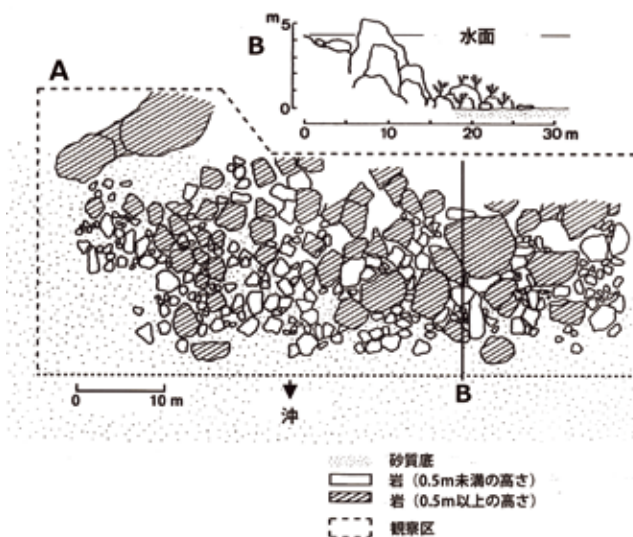


図4 観察区の海底地形図 A：平面図，B：断面図

## 2. 標本採集

1984年9-11月に観察区より約1km離れた岩礁域で、水中手モリと小型追い込み網を用いて採集を実施した。採集個体数は雄38個体(9月12個体, 10月10, 11月16), 雌33個体(9月11, 10月12, 11月10)であった。標本は直ちに実験室に持ち帰り10%ホルマリンで固定した。後日、臀鰭の二次性徴から性判別し、全長と標準体長、体重、消化管内容物量と腹腔内脂肪量を測定・計量した。消化管内容物量を計量した個体は午後12時-午後4時30分の間に採集した。計量結果より、消化管内容物重量指数(Gut weight index=GWI)を(消化管内容物重量/体重)×100の計算式から求めた。腹腔内脂肪の蓄積量は魚類の栄養状態を反映する(Reznicek and Braun, 1987)ことから、腹腔内脂肪量指数(Fat weight index=FWI)を(腹腔内脂肪量/体重)×100の計算式から求めた。さらに、耳石を摘出して実体顕微鏡下で輪紋を観察しMizue, (1962)に従って年齢査定した。

## 3. 潜水観察

1984年7-12月, 1985年7-10月にかけて、観察区でスノーケリングとSCUBA潜水を計142時間実施した。本科魚類は北米産の1種を除いて昼行性であり、夜間は天然の物陰、小湾や港に移動して休息する(Ebeling and Bray, 1976; Sakurai and Nakazono, 1995)。本種においても日没前から観察区内の個体数が減少するのが観察され、日中に活動して夜間は物陰で休息すると考えられた。これより、本研究の観察は日出と日没の間に実施した。観察項目は、出現する個体数、体長、性別、出現場所、遊泳軌跡、求愛・交尾行動、縄張り行動、摂餌頻度であった。観察結果は現場で水中ノートに記録した。観察は排気音や泡などの観察者の影響を最小限にするために、水面でのスノーケリングを中心に行い必要に応じてSCUBAを用いた。

本種の二次性徴に関しては、①臀鰭鰭膜上に腺様体が発達する、②臀鰭軟条後端が伸長する、③臀鰭基部に半円状の凹部が顕著になることが報告されている(Abe, 1969; Nakazono *et al.*, 1981)。水中での性判別はこれらの形質に基づいて行った。

1984年10月-12月の交尾期には出現個体を個体識別した。雄(Older雄11個体, YOY雄3個体)について、体サイズ、体側や鰭膜の傷などのナチュラルマークに基づいて識別した。さらに、観察区で出現した識別個体以外のYOY雄について、10-30分間の行動を観察・記録した。また、Older雌2個体は尾鰭と体側に明瞭な特徴があり個体識別が可能だった。この2個体については出現の有無を継続的に観察した。それ以外の雌では観察区に出現した個体を見失うまで追跡して行動を観察・記録した。

## Ⅲ. 結果

### A. 標本採集

採集標本の調査結果からYOY個体とOlder個体の体サイズや年齢を比較する。雄の体長組成を図5、YOY個体とOlder個体間の体長と体重の比較を表1に示す。交尾期の体長組成は体長70.4-94.3mm (mean78.6±5.6SD, n=24)の群と、129.8-204.5mm (159.1±27.4, n=14)の群に2分された。年齢査定の結果、小型群は当歳のYOY雄、大型群は1歳-4歳のOlder雌だった。体重

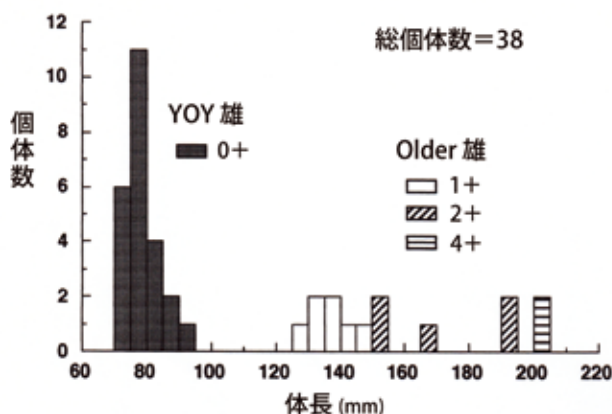


図5 雄の体長組成と年齢

表1 YOY個体とOlder個体間の体長、体重の比較

	個体数	体長 (mm) 平均±SD (範囲)	体重 (g) 平均±SD (範囲)	サイズ比 (/YOY雄)	
				体長	体重
YOY雄	24	78.6±5.6 (70.4-94.3)	15.1±3.1 (10.0-23.2)	-	-
Older雄	14	159.1±27.4 (129.8-204.5)	137.2±72.4 (69.6-274.4)	2.02	9.09
YOY雌	26	79.1±4.9 (70.6-92.4)	15.2±2.5 (11.8-20.9)	1.01	1.01
Older雌	7	163.7±18.1 (137.1-188.5)	139.2±48.5 (84.3-199.9)	2.08	9.22

はYOY群が10.0-23.2 g ( $15.1 \pm 3.1$ ,  $n = 24$ ), Older群が69.6-274.4 g ( $137.2 \pm 72.4$ ,  $n = 14$ )で差異が大きかった。雄の体長と体重の間には  $Y = 2.1432e^{0.0251x}$  ( $r = 0.9514$ ,  $n = 38$ ) で示される高い相関が認められた。YOY雄とOlder雄間の体サイズ比 (Older雄/YOY雄) は体長で2.02, 体重で9.09だった。

雌の体長組成 (図6), 体長と体重 (表1) の結果も同様に, 体長70.6-92.4mm ( $79.1 \pm 4.9$ ,  $n = 26$ ) の当歳のYOY雌と, 1歳-3歳の137.1-188.5mm ( $163.7 \pm 18.1$ ,  $n = 7$ ) のOlder雌の群に2分された。体重も11.8-20.9 g ( $15.2 \pm 2.5$ ,  $n = 26$ ) のYOY雌と, 体重84.3-199.9 g ( $139.2 \pm 48.5$ ,  $n = 7$ ) のOlder雌で差異が大きかった。雌の体長と体重の間には  $Y = 2.0522e^{0.0253x}$  ( $r = 0.9460$ ,  $n = 33$ ) で示される高い相関が認められた。YOY雄に対するYOY雌の体サイズ (YOY雌/YOY雄) は体長1.01, 体重1.01とほぼ同じだったが, YOY雄に対するOlder雌の体サイズ (Older雌/YOY雄) は体長が2.08倍, 体重が9.22倍と大きな差が認められた (表1)。

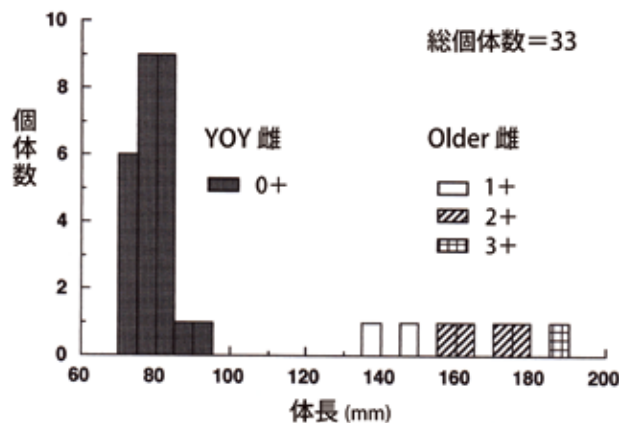


図6 雌の体長組成と年齢

## B. 潜水観察

### 1. 季節による生息場所の移動と交尾期間

観察区周辺では3-5月頃に1歳以上のOlder個体が出産と摂餌のために、単独-約30個体の群れで出現した。この時期には縄張りや闘争行動は観察されなかった。Older個体は6月以降浅瀬から姿を消したが、8月末-9月上旬に再び浅瀬に出現して12月上旬まで留まった。一方、5-6月には水深1-5mの岩礁やガラモ場に産み出されて間もない若魚（YOY個体）が多数観察されるようになり、YOY個体は12月上旬まで浅瀬に生息した。9月上旬-12月上旬にはYOY個体とOlder個体が浅瀬に出現して縄張り行動や求愛・交尾行動が観察された。1984年の調査では雄の求愛行動が最後に観察されたのは12月9日で、これ以降、雄は縄張りを放棄した。これらの結果から観察区におけるウミタナゴの交尾期は9月上旬-12月上旬と考えられた。この間の海水温度は18.7-27.4℃（1984年）であった。

### 2. 交尾期の社会構造

#### (1) 雄の社会構造

(a) Older雄の縄張り行動 観察区内に継続的に出現したOlder雄11個体を個体識別した。各個体の体長（水中目視観察）は、#1=170mm, #2=160, #3=150, #4=150, #5=170, #6=180, #7=145, #8=185, #9=150, #10=145, #11=170であった。11個体の出現場所、遊泳軌跡、雄同士の闘争行動の場所を観察、記録して縄張りを確定した（図7）。縄張りは直径5-10mで146.6m<sup>2</sup>（range55.0-501.8±129.5SD, n=11）だった。縄張りの中央部分には岩やホンダワラ類の群落に囲まれた2-3m<sup>2</sup>の平坦な場所があり交尾場所（mating site）として利用されていた。#1, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11の雄は9月下旬-12月上旬の間、同一場所に縄張りを保持した。#3雄は潮間帯付近（3-A）と沖（3-B）の2箇所に縄張りを保持した。3-Aは周囲を岩に囲まれ交尾場所として適していると考えられたが、岸に近く干潮時には水深1m弱となり波浪の影響が強かった。この時には波浪の影響が少ない3-Bに移動した。3-Aは荒天が多くなる11月中旬以降は放棄された。



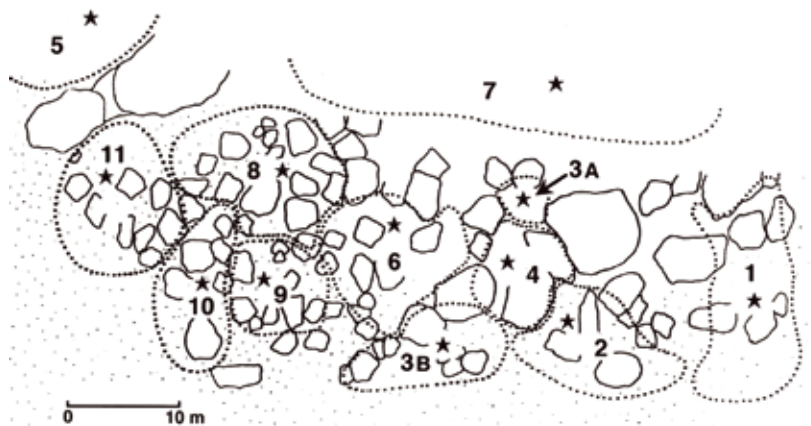


図7 Older雄の縄張り 数字は雄の個体番号 mating siteを★で示す

Older雄同士が縄張り境界線で遭遇した時には誇示行動や闘争が観察された。①正面誇示行動 (frontal display) : 雄同士が胸鰭, 背鰭, 腹鰭, 臀鰭, 尾鰭を広げて縄張り境界線を挟んで正面に対峙して威嚇した。雄の体色は黒色を呈した。②体側誇示行動 (lateral display) : 背鰭, 臀鰭, 尾鰭を広げ臀鰭を小刻みに震わせつつ体側を相手に誇示した。雄の体色はやや黒色を呈した。③闘争 (fighting) : 縄張り境界線を挟んでfrontal displayが行われた後, 境界線付近で互いに噛み合った。激しい場合には噛み合いが3-5回連続して行われた。fightingの際には雄の体色は黒褐色に変化して体側に2つの大きな白色斑紋が浮き出た。Older雄が他のOlder雄の縄張りに侵入した場合には, 縄張り雄が侵入雄を激しく攻撃して排除した。Older雄間では顕著な縄張り行動が観察された。

一方, Older雄の縄張りにはYOYの雌雄がしばしば出現したが, YOY個体 (雌雄) に対しては攻撃を行う場合と行わない場合が観察された。ただし, YOY個体がmating siteに侵入した場合には必ず攻撃して排除した。

(b) Older雄の他種に対する攻撃 Older雄は縄張りに侵入した他種に対しても攻撃 (排除) した。Older雄による攻撃が観察された魚種はボラ, イシダイ, タカノハダイ, メジナ, ササノハベラ, コブダイ, ホンベラ, キュウセン, ツノダシ, アイゴ, カワハギ, ウマヅラハギ, カサゴ, メバル, アイナメ, ヒラメ, カレイ科sp. の17種だった。他種に対する攻撃はmating siteに侵入した場合や縄張り内で摂餌行動を示した場合に限られた。これら魚種の多くは体サイズがOlder雄とほぼ同じ, またはやや大きい種であった。ベラ類やアイゴではOlder雄より小型の個体も多数出現したが, 全長7-10cm以上の大型個体を攻撃する傾向が認められた。

(c) YOY雄の行動 YOY雄は個体識別に利用できる形態的特徴が少なかったが, YOY雄3個体 (水中目視観察体長; #1=75mm, #2=85, #3=90) は体側の傷により個体識別が可能であった。このうち, YOY-#1と#2は10月上旬-12月上旬の間, 他のYOY雄に対して同一場所に縄張りを保持した。また, 個体識別したYOY雄3個体以外にも縄張りを保持するYOY雄が6個体観察された。YOY雄9個体の縄張りを図8に示す。YOY雄の縄張りは観察区に散在していたが, 岩陰やホンダワラの陰などに縄張りを形成する場合が多く, すべての

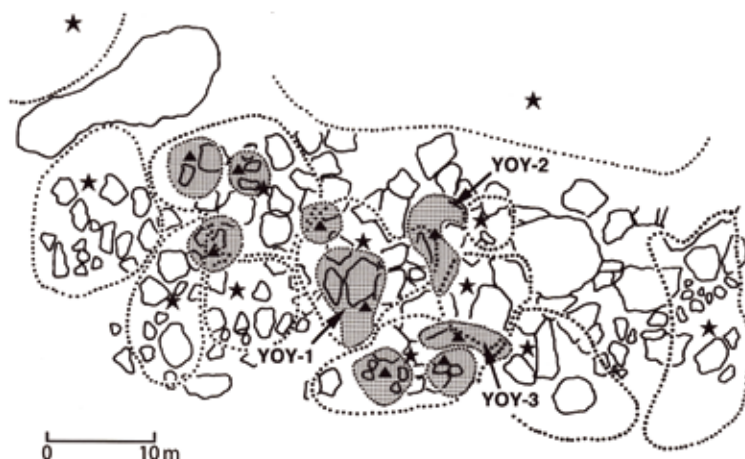


図8 Older雄の縄張り（灰色）

mating siteをOlder雄 ★ YOY雄を▲で示す

縄張りを確認するのは困難だった。縄張りは直径1.5–5m、面積 $19.1\text{m}^2$  (range $7.9\text{--}32.7 \pm 7.8\text{SD}$ ,  $n = 9$ ) だった。縄張り内には岩やホンダワラ類の陰、または $2\text{--}3\text{m}^2$ の平坦な場所がありmating siteとして利用されていた。YOYの縄張り雄ではOlder雄や他種への攻撃は観察されず、YOY雄に対してのみ縄張りが防衛されていた。

YOYの縄張り雄では、観察時に縄張りに不在であっても30分–1時間後に縄張りで確認される例や、縄張り外を単独で遊泳して摂餌する行動も観察された。任意に選択したYOY雄1個体を30分間にわたり追跡した観察例では、雌雄が混じる群れで約 $1800\text{m}^2$ の範囲を移動した後に観察区外へ移動した。このように雌雄の群れが広い範囲を遊泳する行動がしばしば確認され、群れには複数の雄が含まれる場合もあった。群れの中で雄同士の闘争や排除行動は観察されなかった。

(d) YOY雄とOlder雄の関係 YOY雄とOlder雄の縄張りは水平的に重なり合う場合も認められた（図8）が、求愛・交尾行動中以外は互いに排除することはなかった。両者の縄張りが重なる場合にもOlder雄とYOY雄のmating siteは別の場所に設けられていた。YOY個体がOlder雄の縄張りのmating siteや中心部に侵入した場合にはOlder雄はこれを排除した。

YOY雄とOlder雄のmicrohabitatの相違を検討するために、観察区全域を15分間で遊泳してラインセンサスし（YOY雄=2回、Older雄=7回）、両者の出現場所を次の3か所に分けて記録した。①岩やホンダワラ類の陰、②Older雄の縄張りの縁辺部（縄張り境界線から1m以内）や外部、③ホンダワラや岩から離れた岩礁の中層域。結果を表2に示す。YOY雄（45個体）では、

表2 YOY雄とOlder雄の出現場所の比較

雄の サイズグループ	岩やホンダワラ類の 周辺	Older雄の縄張りの 縁辺や周辺	ホンダワラや岩から 離れた岩礁の中層域	計
YOY雄	18	19	8	45
Older雄	29	7	36	72



岩やホンダワラ類の陰（18個体）やOlder雄の縄張り縁辺部や外部（19）への出現が多く、縄張りの中層域（8）は少なかった。Older雄（72個体）では、岩やホンダワラ類の陰（29）や縄張りの中層域（36）が多く、縄張り縁辺部や外部（7）への出現頻度は低かった。両者の出現傾向には有意な差が認められた（ $\chi^2$ 独立性検定,  $df=2$ ,  $\chi^2=20.808$ ,  $p<0.001$ ）。YOY雄とOlder雄は交尾期には岩礁域に生息したがmicrohabitatが異なり、両者間の干渉を避けていると考えられた。

## (2) 雌の行動

観察区にOlder雌は単独—約20個体の群れ、YOY雌は単独—約30個体の群れで出現した。

(a) Older雌の行動 Older雄2個体の追跡結果を図9に示す。観察例1（1984年11月3日 15時45分—16時45分, #OF-1 個体識別個体, 体長175mm）では、1時間のうち40分間は#8雄の縄張りへ滞在したが#5, 6, 11の縄張りへも移動し、それぞれの縄張り雄（#8, 11, 5, 6）から求愛を受けた。雌は追跡中に1—2個体の別の雌と合流して行動した。観察例2（1984年10月26日 15時37分—15時50分, 個体識別していない個体, 体長150mm）では雄#4と3Bの縄張りを単独で移動し、それぞれの縄張り雄（#4, 3）から求愛を受けた。

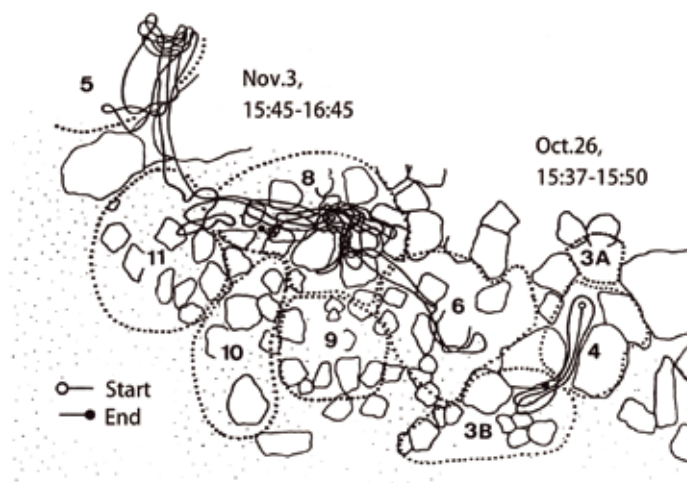


図9 Older雄の遊泳軌跡とOlder雄の縄張り

雌はある雄の縄張り内に1時間以上留まり続ける例もあったが、別の雄の縄張りにも出現した。多くの雌が複数のOlder雄の縄張りを移動した（複数の雄縄張りを移動した観察回数／雌の観察回数=38/49, 77.6%）。また、個体識別したOlder雌2個体（#OF-1, #OF-2）の9—12月の交尾期間中の出現率（出現日／観察日）はOF-1=68.8%（22/32）、OF-2=56.3%（18/32）であり、高頻度で観察区に出現した。

雌が雄の縄張りを移動する間、岩や岩盤、ホンダワラ類の表面、砂質底を頻繁についばんだ。基質の表在性小動物を摂餌するウミタナゴの食性（Hayase and Tanaka, 1980c）から判断して、この行動は摂餌行動と考えられた。

(b) YOY雌の行動 YOY雌は単独または群れで移動した。群れを構成する個体は離合と

集散を繰り返して入れ替わった。YOY雌は複数のYOY雄の縄張りを移動し、それぞれのYOY雄から求愛を受けた。雌はこの間に岩、ホンダワラ類、砂質底の表面を頻繁についばみ摂餌した。また、群れにYOY雄が含まれる場合があったが、群れ中のYOY雄は縄張り雄から攻撃を受けた。

### 3. 求愛・交尾行動

#### (1) 求愛行動と交尾行動

縄張り内に雌が来遊した時に縄張り雄は雌に求愛し、一連の求愛行動の後に交尾が観察された(図10)。

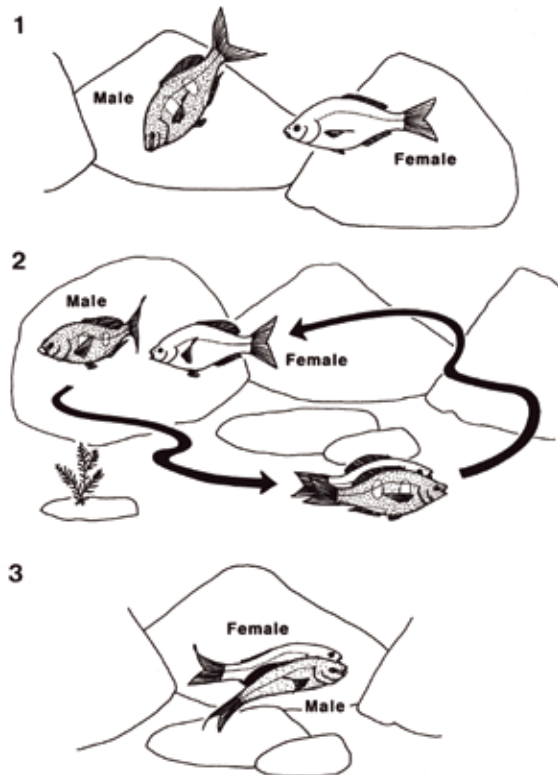


図10 ウミタナゴの求愛、交尾行動

1: 倒立誇示行動, 2: ジグザグ遊泳, 3: 交尾

(a) 倒立誇示行動 (head standing display) 雌が縄張り内に移動して来ると雄は雌の前方で倒立誇示行動 (head standing display) を行なう。head standing displayは、雄が体軸を海底に対しておよそ45-75度の角度で倒立の姿勢をとり、雌の前方で静止する求愛行動である(図10-1)。head standing displayの際には雄の体色は黒色を呈し体側には大きな2つの白色斑紋、臀鰭付け根に小さな白色斑紋1つが浮き出た。head standing displayは雌が縄張りに留まる際に行なわれ1時間以上継続する例もあった。YOY雄も縄張りに雌が来遊した場合にhead

standing displayを行った。YOY雄の体色も黒色を呈したが、黒色はOlder雄より淡く体側の白色斑紋も不明瞭だった。

(b) ジグザグ遊泳 (zigzag swimming) 雄はhead standing displayにより雌を縄張り中心のmating siteへと誘導した。mating siteでは次に雌雄ペアでジグザグ遊泳 (zigzag swimming) を行った。雌雄が平行に並んで速度を上げて円を描くように遊泳する行動である (図10-2)。zigzag swimmingの途中では、雄が雌の10-20cm前方で静止して臀鰭を小刻みに震わせる行動が時々見られた。zigzag swimmingは約10秒-10分以上継続した。この際にも雄の体色は黒褐色を呈し白色斑紋が認められた。YOY雄もOlder雄同様のzigzag swimmingを行ったが体色変化はOlder雄ほど明瞭ではなかった。

(c) 交尾 (copulation) zigzag swimmingの後、雌雄はmating siteで遊泳を止め、並行に定位して約90度の角度で腹部を合わせ交尾 (copulation) した (図10-3)。交尾の瞬間には臀鰭を小刻みに震わせ、体色は銀白色または紅色を呈した。この体色変化もOlder雄ではYOY雄より明瞭だった。交尾は1-2秒以内の短時間だった。交尾後、雌はすぐに雄の縄張りから移動した。

## (2) 交尾観察例

縄張り雄によるhead standing displayは日中頻繁に観察されたが、zigzag swimmingに至る例は少なかった。zigzag swimmingから交尾に至る頻度はさらに低かった。909分間の求愛行動の観察中、head standing displayは162例、zigzag swimmingは17例、交尾は4例しか観察されなかった (表3)。交尾観察4例のうち3例はOlder雌雄間、1例はYOY雌雄間の交尾であった。Older雌雄交尾の2例 (表3、観察番号3, 4) ではhead standing displayから交尾に至るすべての過程を、1例 (表3、観察番号2) ではzigzag swimmingから交尾までの過程を観察した。交尾はmating siteで行われた。観察番号1のYOY雄 (個体識別なし、縄張り保持不明の個体) では、観察開始時にはペアを形成しておりホンダワラの陰で雌雄が並行に定位していた。観察開始数秒後、雌雄は腹部を合わせて臀鰭を小刻みに震わせて交尾した。交尾場所は水面下約1.5mのホンダワラの陰だった。交尾が観察された時間は12時34分、12時48分、15時31分、16時3分であり特定の時間帯に求愛・交尾行動が集中することはなかった。

表3 ウミタナゴの交尾観察例

観察番号	観察日 (1984年)	時刻	個体番号 (雄)	雄の体長 (mm)	雌の体長 (mm)
1	9月26日	15時31分	不明	75-80	75-80
2	9月28日	12時34分	3	150	140-150
3	9月28日	12時48分	3	150	140-150
4	10月15日	16時35分	9	150	150

## (3) 縄張りを持たないYOY雄の求愛行動

縄張りを持たずに雌と群れて移動するYOY雄は行動範囲が広く、追跡途中で見失う場合も多く観察が困難であった。10例 (180分間) の観察では、群れ中の雌へのhead standing displayやzigzag swimmingは確認されず繁殖行動は不明であった。

#### 4. 同サイズグループの雌雄による配偶 (size assortative mating)

Older雄とYOY雄間では顕著な縄張り行動は観察されず、求愛や交尾もOlder雌雄、YOY雌雄でのみ観察された。そこで、Ridley (1983) に従いYOY雌雄、Older雌雄という同サイズグループ雌雄による配偶 (size assortative mating = homogamy for size) が行われているか否かを検討した (表4)。<sup>①</sup>10-11月に個体数の計数を8回実施した。観察区内のYOY個体とOlder個体の個体数 (8回の合計) は、YOY個体=361個体、Older個体=138個体で比率は、YOY個体:Older個体=0.72:0.28であった。<sup>②</sup>雄の求愛行動 (head standing display) を909分間観察した。YOY雄の求愛行動 (34回) はすべてYOY雄に対するもの、Older雄の求愛行動 (128回) もすべてOlder雌を相手に行われたものだった。heterogamyが行われていると仮定した場合の期待値と観察値の間には有意な差が認められた (Fisher's exact probability test, YOY雄:  $p < 0.001$ , Older雄:  $p < 0.001$ )。さらに、観察された交尾もYOY雌雄、Older雌雄で行われた (表3) ことから、ウミタナゴではYOY雌雄、Older雌雄で求愛・交尾を行うsize assortative matingが起こっていると考えられた。

表4 ウミタナゴのサイズグループ間の配偶者選択

雄の サイズグループ		求愛相手と回数		
		YOY雌	Older雌	計
YOY雄	観察値	34	0	34
	期待値*	24.5	9.5	34
Older雄	観察値	0	128	128
	期待値*	35.8	92.2	128

\*期待値は両者の出現割合 (YOY個体:72%, Older個体28%) から算出

#### 5. 摂餌量の相違

交尾期間中には雌雄間およびYOYとOlder個体間で行動様式が異なり、摂餌量が異なることが予想された。そこで消化管内容物重量を計量し消化管内容物重量比 (GWI) を比較した。GWI値はYOY雄が $0.00-2.02$  ( $\text{mean} 0.95 \pm 0.62$  SD,  $n = 14$ ), Older雄が $0.00-0.83$  ( $0.22 \pm 0.34$ ,  $n = 6$ ), YOY雌が $0.12-2.02$  ( $1.20 \pm 0.54$ ,  $n = 14$ ), Older雌が $0.31-1.51$  ( $0.98 \pm 0.57$ ,  $n = 5$ ) であった。GWIはOlder雄で低くYOY雄との間に有意な差が認められた (Scheffe's F test,  $p < 0.01$ )。またYOY雌やOlder雌のGWIはYOY雄同様に高い値を示した。

次に、腹腔内脂肪量指数 (FWI) をYOY雌雄、Older雌雄間で比較した。FWIはOlder雌で $1.23-3.55$  ( $\text{mean} 2.31 \pm 0.81$  SD,  $n = 6$ ) と最も高く、YOY雄の $0.13-0.85$  ( $0.40 \pm 0.24$  SD,  $n = 14$ ), YOY雌の $0.14-0.97$  ( $0.39 \pm 0.26$ ,  $n = 13$ ), Older雄の $0.28-1.91$  ( $0.93 \pm 0.59$ ,  $n = 7$ ) と比較して有意な差が認められた (Scheffe's F test,  $p < 0.001$ )。

#### IV. 考察

本研究の結果から福岡県北部沿岸に生息するウミタナゴの交尾期間は9月–12月と考えられた。Nakazono *et al.* (1981) は潜水観察と生殖腺の観察結果から、同水域における本種の交尾期間を9月上旬–12月上旬としているが本研究においても同様の結果が得られた。水江 (1961b) は長崎県で、Hayase and Tanaka (1980a) は神奈川県において、生殖腺の観察結果よりウミタナゴ類の交尾期間は9月–11月と推測している。福岡県北部沿岸においてもほぼ同時期に交尾を行うと考えられた。

交尾期のウミタナゴではOlder雄は縄張りを形成して交尾期を通じて保持した。また、YOY雄は縄張りを持つ個体と持たない個体が認められた。一方、Older雌とYOY雌の行動範囲は広く複数の雄の縄張りに及んでいた。以上のことからYOY雄で縄張りを持たない個体が出現するものの、本種の交尾期の社会構造は、雄は縄張り形成、雌は複数の縄張りを訪問移動する社会構造 (桑村, 1988) であると考えられた。

Older雄とYOY雄は縄張りを形成したが、両者間で縄張り行動は認められなかった。Older雄とYOY雄の縄張りが平面的には重なり合っている場合があったがmicrohabitatは両者で異なっていた。また、周囲を物陰に囲まれたmating siteは、縄張りが重なる場合でも別の場所に形成された。YOY雄とOlder雄は交尾期には岩礁域に生息するがmicrohabitatを棲み分けることで干渉を避けていると考えられた。

Older雄の縄張りの機能について考察する。求愛・交尾行動が縄張り内で行われたこと、およびmating siteを防衛することから、①求愛と交尾のための場所 (mating site) としての機能を持つと考えられた。次に、雌は縄張り内で頻繁に摂餌すること、本種と類似の食性 (岩礁やホンダワラ葉上の小動物を捕食) を有する他魚種を縄張り内から排除することから、②摂餌場所としての機能を持つと考えられた。縄張りを持つYOY雄ではOlder雄同様に、求愛と交尾の場所としての機能を持つと考えたが、Older雄の縄張りより摂餌場所としての機能は弱いと推測された。

求愛から交尾は、①head standing display, ②zigzag swimming, ③copulationの過程で行われた。交尾行動はOlder雌雄で3回、YOY雌雄で1回の計4回観察した。Nakazono *et al.* (1981) では求愛・交尾行動は①head standing display, ②pair formation and following of the male, ③presentation of the male, ④copulation by the pairと整理されているが、②と③は本研究ではzigzag swimmingとまとめて呼称する行動であった。Older雄はhead standing displayを頻繁に行う、求愛は日中頻繁に行われるが交尾に至る頻度は低い、交尾が行われる時間帯に一定の傾向はない点で同様の結果が得られた。

一方、YOY雄の求愛・交尾行動を比較すると、求愛・交尾行動時の体色変化がOlder雄ほど顕著ではない、ホンダワラ等の陰がmating siteとして利用される点でOlder雄と異なることが明らかとなった。

雌の行動観察より、交尾期間中に雌は複数の雄の縄張りを移動していることが明らかになった。雌は雄の縄張りに留まっている間にそれぞれの縄張り雄から求愛を受けた。交尾の頻度が低い場合、本研究では同一の雌が2回以上交尾する例は観察できなかった。一方、求愛・交尾

でペアが形成されるものの、求愛や交尾が終了するとペアは解消され、雌雄の結びつきは弱かった。以上の結果から、本種では一交尾期間中に、①雌は複数の雄の縄張りを移動して複数雄から求愛を受ける、②雄は縄張りに来遊する雌に対して求愛・交尾するという乱婚型の婚姻形態(桑村, 1988)をとると考えられた。

求愛・交尾行動はYOYの雌雄間、Olderの雌雄間のみで行われるsize assortative matingであり、両者間で雌を獲得する競争は行われていなかった。また、Older雄とYOY雄の間で縄張り行動は行われず両者のmicrohabitatも異なっていた。Older雄とYOY雄の縄張りは重なり合って形成されるが、これはmating siteを形成できる場所が限られ餌も重複していることが反映した結果と推測された。

交尾期間中の標本採集の結果によると、YOY雄とOlder雄との体長比は2.02倍(Older雄／YOY雄)であり、この両者間では求愛・交尾行動は行われなかった。一方、Older雄は体長129.8mm(1歳)－204.5mm(4歳)が出現しOlder雄内の体長差は最大1.58倍であった。Older雄間ではOlder雌の獲得で競争が行われた。また、YOY雄間の体長差は最大1.34倍(70.4－94.3mm)で、YOY雄間でYOY雌獲得の競争が行われた。

size assortative matingが起こる理由として、①YOY雄はOlder雌との体長差が大きい(Older雌／YOY雄=2.08)ため交尾時にOlder雌と精子の受け渡しができない。②YOY雄は体長差2.02倍のOlder雄と競争するにはリスクが大きいことが推測される。本研究の野外観察からは理由を特定できなかったが、YOY雄は出生後数か月で迎える1年目の交尾期には、YOY雌獲得を目指してYOY雄間で競争すると考えられた。

Older雄では求愛行動と縄張り行動が頻繁に観察された。消化管内容物の比較でもOlder雄の摂餌量はYOY雄や雌に比べて低いと考えられた。腹腔内脂肪量の比較からもOlder雄はOlder雌よりも摂餌量が少ないことが示唆された。これらの結果は、Older雄は交尾期に繁殖行動(求愛・交尾行動、縄張り行動)に多くのコストを費やしているのに対し、YOY雌雄は繁殖に費やすコストがOlder雄より小さく、代わりに摂餌を頻繁に行っていることを示唆している。Older雄は交尾期間中の摂餌頻度を抑え、より多くの雌と繁殖するために縄張り保持と求愛・交尾にコストをかけることは自己の子孫をより多く残すために適応的だと考えられた。

YOY雄は縄張り個体でも頻繁に摂餌が観察され、GWIやFWIの値からも摂餌量が多いことが示唆された。また、縄張りを持たずに群れで行動するYOY雄も出現した。YOY雄にとって交尾の機会は翌年以降にも期待できる可能性が高い。従って、当歳で迎える交尾期には繁殖行動に対するコストを抑え、エネルギーの蓄積(摂餌)に時間を費やすことが生活史戦略上適応的であると推測された。

一方雌にとっては、交尾期にも摂餌を行いつつ配偶相手の雄を選択することで繁殖(交尾)に費やすコストを出来るだけ抑え、交尾期終了後に迎える妊娠(Hayase and Tanaka, 1980a)に備えてエネルギーを蓄積することは適応的だと推測された。

## V. 総括

胎生のウミタナゴについて、交尾期の縄張り社会、YOY個体とOlder個体の棲み分け、求



愛・交尾行動、婚姻形態、YOY個体とOlder個体各グループ内で配偶が起こるsize assortative mating、生活史戦略などが本研究で明らかとなった。雌雄の行動観察より本科魚類は乱婚型の婚姻形態を有することが示唆された。本研究の後、マイクロサテライトDNA多型を活用してウミタナゴ雌の一腹胎仔の父性を判別した結果、胎仔の父性は複数であることが判明した(高木・谷口, 2002)。胎生の繁殖様式を持つ本科魚類は乱婚型の婚姻形態を有することが生化学的研究からも支持された。

温帯-亜寒帯沿岸の藻場や岩礁域に生息するウミタナゴでは、海岸の人工構造物建造や気候変動に伴う藻場喪失などの環境変化が本種の生息場所、餌生物、繁殖などに大きな影響を及ぼすと考えられた。沿岸域に生息する魚類の保全に資する基礎的知見として、生態学的情報の蓄積は重要であると考えられた。

## VI. 謝辞

本研究を実施するにあたり、終始懇切丁寧な御指導をいただいた九州大学名誉教授(元九州大学農学部教授)中園明信博士に深謝する。当時の九州大学農学部水産学第二講座(現九州大学大学院生物資源環境科学府水産増殖学研究室)の教職員、学生の皆様からは様々なご支援・ご協力、ご助言と温かい励ましをいただいた。また、当時の九州大学農学部附属水産実験所(現九州大学大学院生物資源環境科学府附属水産実験所)の教職員、学生の皆様にはフィールド調査など様々な研究活動に関して便宜をいただいた。本研究に関わった全ての方々には心より感謝する。

## VII. 引用文献

- Abe, Y. 1969. Systematics and biology of the two species of embiotocid fishes referred to the genus *Ditrema* in Japan. Japan. J. Ichthyol., 15(3): 105-121.
- Baltz, D. M. 1984. Life history variation among female surfperches (Perciformes: Embiotocidae). Env. Biol. Fish., 10(3): 159-171.
- DeMartini, E. E. 1988. Size-assortative courtship and competition in two Embiotocid fishes. Copeia, 1988: 336-344.
- Ebeling, A. W. and R. N. Bray. 1976. Day versus night activity of reef fishes in a kelp forest off Santa Barbara, California. Fish. Bull., 74(4): 703-717.
- Gardiner, D. M. 1978. Cyclic changes in fine structure of the epithelium lining the ovary of the viviparous teleost, *Cymatogaster aggregata* (Perciformes: Embiotocidae). J. Morph., 156: 367-380.
- Hayase, S. and S. Tanaka. 1980a. Growth and reproduction of three species of embiotocid fishes in the *Zostera marina* belt of Odawa Bay. Nippon Suisan Gakkaishi, 46(9): 1089-1096.
- Hayase, S. and S. Tanaka. 1980b. Habitat and distribution of three species of embiotocid

- fishes in the *Zostera marina* belt of Odawa Bay. Nippon Suisan Gakkaishi, 46(8): 955–962.
- Hayase, S. and S. Tanaka. 1980c. Feeding ecology of three species of embiotocid fishes in the *Zostera marina* belt of Odawa Bay. Nippon Suisan Gakkaishi, 46(12): 1469–1476.
- Hubbs, C. L. 1917. The breeding habits of the viviparus perch, *Cymatogaster*. Copeia, 47: 72–74.
- Hubbs, C. L. 1921. The ecology and life-history of *Amphigonopterus aurora* and of other viviparous perches of California. Biol. Bull., 40(4): 181–209.
- Igarashi, T. 1961. Histological and cytological changes in the ovary of a viviparous teleost, *Neoditrema ransonneti* Steindachner during gestation. Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ., 12 (3): 181–188, 5 pl.
- Igarashi, T. 1962. Morphological changes of the embryo of a viviparous teleost, *Neoditrema ransonneti* Steindachner during gestation. Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ., 13(2): 47–52, 2 pl.
- Ishii, S. 1957. Seasonal changes in the ovary and testis of the viviparous teleost, *Ditrema temminckii*. Annot. Zool. Japon., 30(4): 204–210.
- Katafuchi H. and T. Nakabo. 2007. Revision of the East Asian genus *Ditrema* (Embiotocidae), with description of a new subspecies. Ichthyol. Res. 54: 350–366.
- 桑村哲夫. 1988. 魚の子育てと社会：誰が子育てをすべきか. 海鳴社, 東京.
- Mizue, K. 1961a. Studies on *Ditrema temminckii* –I: about the seasonal cycle of mature testis and the spermatogenesis. Rec. Oceanogr. Works Japan (Special Number 5): 67–78, 4 pl.
- 水江一弘. 1961b. ウミタナゴの研究 –Ⅲ：ウミタナゴの卵巣の成熟並びに季節的循環に関する研究. 長崎大学水産学部研究報告. 11：1–18.
- Mizue, K. 1962. Studies on marine viviparous teleost, *Ditrema temminckii* Bleeker–II: on the annulus of otolith and the growth. Rec. Oceanogr. Works Japan (Special Number 6): 73–79, 5pl.
- 中坊徹次 (編). 2013. 日本産魚類検索 全種の同定 第三版. 東海大学出版会, 神奈川.
- Nakazono, A., Y. Tateda, and H. Tsukahara. 1981. Mating habits of the surfperch, *Ditrema temminckii*. Japan. J. Ichthyol., 28(2): 122–128.
- Nelson, J. S. 2006. Fishes of the world. John Wiley and Sons, Inc. New Jersey. 4<sup>th</sup> ed.
- Reznick, D. N. and B. Braun. 1987. Fat cycling in the mosquitofish (*Gambusia affinis*) fat storage as a reproductive adaptation. Oecologia, 73: 401–413.
- Ridley, M. 1983. The explanation of organic diversity: the comparative method and adaptations for mating. Clarendon Press, Oxford.
- 櫻井 真・中園明信 1990. 水槽内でのウミタナゴの出産と出生後の若魚の形態変化. Japan. J. Ichthyol., 37(3)：302–307.
- Sakurai, M. and A. Nakazono. 1995. Twilight migrations of the temperate Japanese surfperch *Neoditrema ransonneti* (Embiotocidae). Japan. J. Ichthyol., 42(3/4): 261–267.
- 櫻井 真・松本豊隆・中園明信. 1996. オキタナゴの交尾生態. 水産増殖, 44(4)：395–405.

- Schultz E. T. 1993. Sexual size dimorphism at birth in *Micrometrus minimus* (Embiotocidae): A prenatal cost of reproduction. *Copeia*, 1993(2): 456–463.
- 高木基裕・谷口順彦, 2002. マイクロサテライトDNA多型によるウミタナゴ胎仔の父性判別. *水産育種*, 31(2): 87–91.
- Tarp, F. H. 1952. A revision of the family Embiotocidae (The surfperches). *Fish. Bull. Calif. Dep. Fish and Game*, 88: 1–99.
- 内田恵太郎. 1938. 胎生魚ウミタナゴの生活史. *Zool. Mag. (Japan)*, 50(4): 194.
- Warner, R. R. and R. K. Harlan. 1982. Sperm competition and sperm storage as determinants of sexual dimorphism in the dwarf surfperch, *Micrometrus minimus*. *Evolution*, 36(1): 44–55.
- Webb, P. W. and J. R. Brett. 1972. Respiratory adaptations of prenatal young in the ovary of two species of viviparous seaperch, *Rhacochilus vacca* and *Embiotoca lateralis*. *J. Fish. Res. Board Can.*, 29(11): 1525–1542.
- Wiebe, J. P. 1968. The reproductive cycle of the viviparous seaperch, *Cymatogaster aggregata* Gibbons. *Can. J. Zool.*, 46: 1221–1234.

