

アオタナゴの交尾生態

櫻井 真

Mating Ecology of Viviparous Fish, *Ditrema viride*

Makoto Sakurai

胎生魚アオタナゴの交尾期の社会構造と求愛・交尾行動などの交尾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月には当歳のYOY雌雄と1-3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。Older雄とYOY雄はアマモ場に重複して縄張りを形成したが、交尾場所となるmating siteを各個体が確保しYOY雄が宥和行動を示すことで干渉を避けていた。雌は複数の縄張りを移動し、雄は縄張りに来遊する雌に求愛した。一連の求愛行動の後に雌雄は腹部を合わせて交尾した。YOY雄では摂餌しながら雌をmating siteに誘導する行動もみられた。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。YOY雌雄、Older雌雄で求愛・交尾する同サイズグループ雌雄による配偶が行われていた。本種は交尾期に雄が縄張りを保持して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婚姻形態を有すると考えられた。

Key Words: アオタナゴ, 胎生, 交尾生態, 社会構造, アマモ場

(Received September 24, 2021)

I. 緒言

ウミタナゴ科魚類Embiotocidaeは環太平洋北部の温帯-亜寒帯水域に分布し、発達した胎生の生殖様式を持つ (Tarp, 1952; Nelson, 2006; Longo *et al.*, 2018)。本科魚類の繁殖生態に関しては北米太平洋岸産で生殖腺の構造と成熟、胎仔の形態、生活史、野外の交尾生態などが研究されてきた (Wiebe, 1968; Webb and Brett, 1972; Gardiner, 1978; Warner and Harlan, 1982; Baltz, 1984; DeMartini, 1988; Schltz, 1993)。日本・韓国の沿岸域には*Ditrema*と*Neoditrema*の2属が分布し、*Ditrema*属は近年4種 (1亜種含む) に分類された (Katafuchi and Nakabo, 2007)。日本産に関しては生殖年周期や胎仔の成長 (Mizue, 1961a; 水江, 1961b; Abe, 1969; Hayase and Tanaka, 1980a; 櫻井他, 2009)、交尾生態 (Nakazono *et al.*, 1981; 櫻井他, 1996; 櫻井, 2021) などが報告されてきた。

ウミタナゴ科魚類は交尾期の秋季に雄が成熟し、交尾終了後に雌が成熟して妊娠するという特異な生殖年周期を示す (Ishii, 1957; Mizue, 1961a; 水江, 1961b; Hayase and Tanaka, 1980a)。9月-11月の交尾期には4月下旬-6月上旬に出生した当歳の雌雄 (YOY個体; Young of the

* 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)

year) と越年した1歳以上の雌雄 (Older個体) が繁殖に参加する。ウミタナゴ科魚類の交尾生態の研究は、これら両サイズグループ間の配偶者選択に着目して研究されてきた (Nakazono *et al.*, 1981; Warner and Harlan, 1982; DeMartini, 1988; 櫻井, 2021)。

ウミタナゴ属アオタナゴ *Ditrema viride* は青森県以南から九州北部の内湾域のアマモ場を中心に分布し標準体長が17cmに達する (中坊, 2013; Katafuchi and Nakabo, 2007)。体色は銀白色から薄緑色を呈し臀鰭基部の黒色線により同属のウミタナゴ, マタナゴ, アカタナゴと識別される。また, 他のウミタナゴ属が岩礁やガラモ場を主な棲み場とするのに対しアオタナゴは主にアマモ場に生息する (Hayase and Tanaka, 1980b)。本種の繁殖生態に関しては生殖年周期などが報告されているが (Abe, 1969; Hayase and Tanaka, 1980a), 潜水調査による研究は無く本種の交尾生態については不明な点が多い。

本研究では交尾期に出現するYOY個体とOlder個体の関係や両サイズグループ間の配偶者選択に着目しつつ標本採集と潜水観察を実施した。これによりアオタナゴの野外における交尾生態, すなわち社会構造, 求愛・交尾行動, 婚姻形態, 生活史戦略などを解明することを目的とした。

現在, 沿岸の埋め立てや護岸工事, 乱獲, 気候変動などが海洋生物へ及ぼす影響が顕在化している。アオタナゴの主要生息場所であるアマモ場は人間活動の影響を最も受けやすい環境の一つで, 埋め立てや護岸工事などにより国内各地で減少してきた。本研究は1987年を中心に実施したものであるが, アマモ場に生息するアオタナゴの野外における生態を記録することは生物多様性保全の観点からも重要と考えられたので報告する。

II. 方法

1. 観察区

玄界灘に位置する壱岐島の東岸, 長崎県壱岐市芦辺 (旧壱岐郡芦辺町) と壱岐市石田 (旧壱岐郡石田町) にまたがる内海のアマモ場を調査場所とした。内海の中央部には周囲約1.5kmの青島があり芦辺と架橋により連絡している (図1-A, B)。内海は最深部の水深が約15mだ

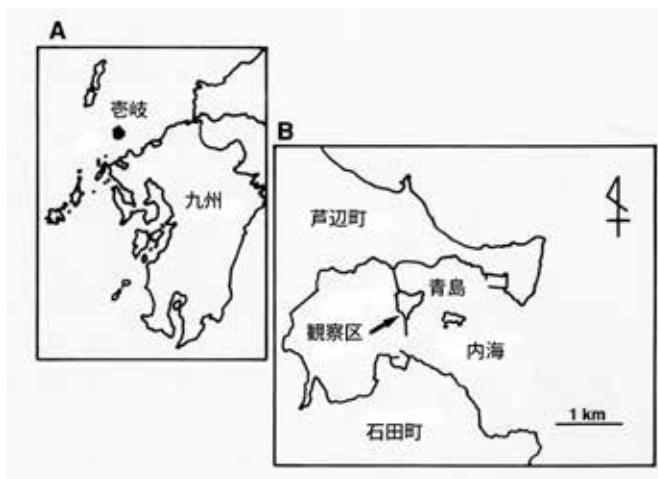


図1 地図 A: 壱岐島, B: 内海



図2 観察区のアオタナゴ

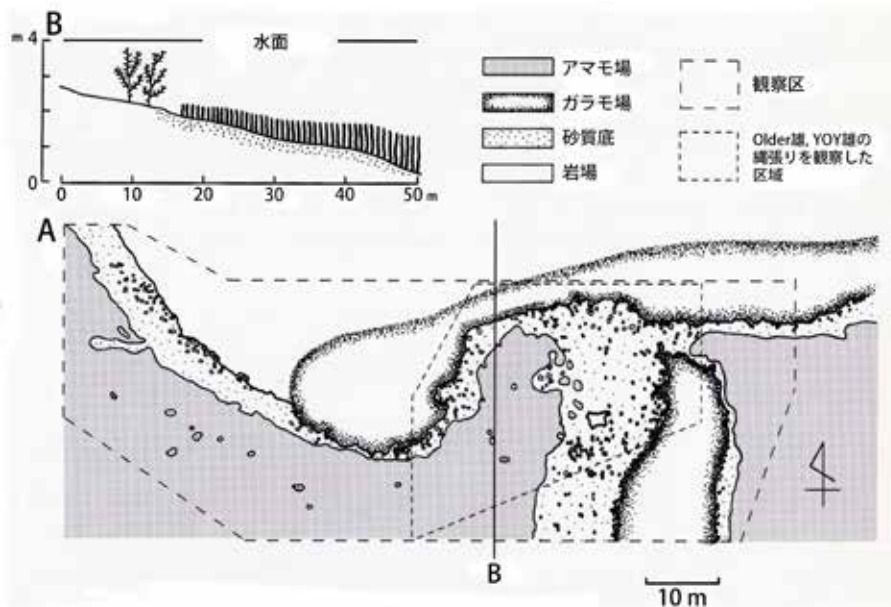


図3 観察区の海底地形図 A：平面図， B：断面図

が、ほとんどの水域は水深10m以浅で波浪の影響が少なくアマモ場が発達する。調査場所付近には温帯性魚類が生息するが、アマモ場には9-12月の観察期間中にアオタナゴ *D. viride*が出現した(図2)。他のウミタナゴ科魚類ではウミタナゴ *D. temminckii temminckii*が少数出現した。青島の南西部の約2900miの水域に観察区を設定して海底地形図を作成した。観察区の海底は草長10-100cmのアマモ場、砂質、岩盤、ホンダワラ類の群落だった(図3-A)。アマモ場は幅30m以上形成され汀線から約50m沖では満潮時の水深が約4mとなった(図3-B)。汀線とアマモ場の間の岩盤やアマモ場の間の岩場にはホンダワラ類が繁茂して小規模なガラモ場を形成した。

2. 標本採集

1987年9-12月に青島周辺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。この他に内海に設置された定置網で漁獲された個体を漁師より購入した。これらにより入手した雄88個体(9月45個体, 10月2, 11月5, 12月36), 雌72個体(9月28個体, 10月7, 11月2, 12月35)を標本として用いた。標本は直ちに耳石を摘出して10%ホルマリンで固定した。後日, 実験室に持ち帰り臀鰭の二次性徴から性別判別し全長と標準体長を測定した。採集時に魚体の損傷(水中モリによる魚体一部損失)が無い146個体(雄77個体, 雌69個体)は体重を計量して胸鰭基部の鱗を採集した。採集標本は胸鰭基部の鱗または耳石の輪紋を実体顕微鏡下で観察しMizue(1962)に従って年齢査定した。

3. 潜水観察

1987年9月5日-12月25日にかけて, 観察区を中心にスノーケリングによる潜水観察を計175時間実施した。観察区内東部の約980m²の水域では求愛行動の詳細な観察を行った。

観察区では日没前から本種が観察区外に移動して物陰で休息する行動が確認された。従ってアオタナゴもウミタナゴ(櫻井, 2021)同様に日中に活動する昼行性と考えられた。そこで本種の観察も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。水中での雌雄判定は雄の臀鰭に現れる二次性徴(櫻井, 2021)に基づいて行った。

10月-12月の交尾期には観察区に出現する雄28個体(Older雄17個体, YOY雄11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から個体識別した。Older雄17個体は観察区内に縄張りを保持した全個体, YOY雄11個体は詳細な観察を行った観察区東部に縄張りを保持した全個体である。これらの雄について遊泳軌跡の観察と記録を行い縄張りの配置や広さを検討した。一方, 雌は活動範囲が広く体側や鰭膜の微細な形態的特徴では個体識別が困難であった。雌については個体識別を行わず, 観察区に出現した個体を見失うまで追跡して行動範囲, 摂餌頻度, 求愛・交尾行動を観察・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4, YOY個体とOlder個体間の体長と体重の比較を表1に示す。交尾期の雄の体長組成は体長57.1-87.0mm (mean73.7±10.1 SD, n=20)の群と, 102.3-145.0mm (120.6±8.6, n=68)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-2歳のOlder雄だった。両群の体重はYOY群が5.6-19.4g (10.9±3.8, n=20), Older群は31.2-86.1g (50.8±9.6, n=57)で差異が大きかった。雄の体長と体重の間には $Y = 1.0049e^{0.0325x}$ ($r = 0.9328$, $n = 77$)で示される高い相関が認められた。YOY雄とOlder雄両者の間の体サイズ比(Older雄/YOY雄)は体長で1.64倍, 体重で4.66倍だった。

雌の体長組成(図5), 体長と体重(表1)の結果も同様に, 体長73.1-95.4mm (82.8±6.4,

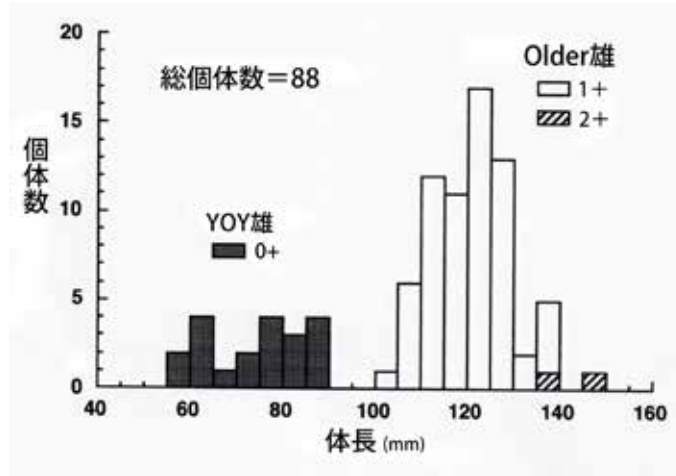


図4 アオタナゴ雄の体長組成と年齢

表1 アオタナゴYOY個体とOlder個体間の体長と体重の比較

	総個体数	体長 (mm) 平均±SD (範囲)	体重測定 個体数	体重 (g) 平均±SD (範囲)	サイズ比 (/YOY雄)	
					体長	体重
YOY雄	20	73.7±10.1 (57.1-87.0)	20	10.9±3.8 (5.6-19.4)	-	-
Older雄	68	120.6±8.6 (102.3-145.0)	57	50.8±9.6 (31.2-86.1)	1.64	4.66
YOY雌	18	82.8±6.4 (73.1-95.4)	18	13.7±2.9 (9.6-19.7)	1.12	1.26
Older雌	54	125.2±10.2 (110.2-153.8)	51	55.5±16.4 (27.4-103.3)	1.70	5.09

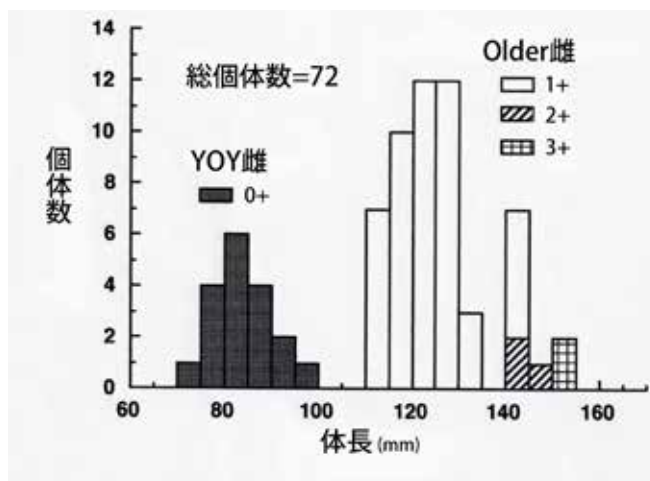


図5 アオタナゴ雌の体長組成と年齢

n = 18) の当歳のYOY雌と、体長110.2–153.8mm (125.2±10.2, n = 54) の1歳–3歳のOlder雌に2分された。体重も9.6–19.7 g (13.7±2.9, n = 18) のYOY雌と、27.4–103.3 g (55.5 ±16.4, n = 51) のOlder雌で差異が大きかった(表1)。体長と体重の間には、 $Y = 1.0450e^{0.0315x}$ ($r = 0.9500$, $n = 69$) で示される高い相関が認められた。YOY雄とOlder雌間の体サイズ比 (Older雌/YOY雄) は体長が1.70倍、体重が5.09倍の差が認められた(表1)。

B. 潜水観察

1. 生息場所と交尾期間

観察区では9–12月を通じて本種が多数出現した。出現個体の体長(水中目視観察)は、約55–160mmでYOY個体とOlder個体の両方が出現した。雄ではこの期間中に縄張り行動と求愛行動が観察された。しかし、12月10日以降は求愛行動の頻度が低くなり縄張りを放棄する雄もみられた。これらの結果から観察区と周辺水域におけるアオタナゴの交尾期は9月上旬–12月上旬と考えられた。この間の海水温度は11.1–24.0°C (1987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 観察区内に縄張りを保持した計17個体のOlder雄の体長は、#1 = 125mm, #2 = 125, #3 = 130, #4 = 128* (1歳), #5 = 125*(1), #7 = 125*(1), #18 = 127*(1), #25 = 125, #26 = 125, #27 = 123*(1), #28 = 135*(2), #29 = 135*(1), #30 = 125, #31 = 130, #32 = 115*(1), #33 = 125, #34 = 120*(1)であった(水中目視観察, *12月4–14日の間に採集)。雄の体長は115–135mmで採集標本のOlder雄の範囲にあり、耳石年齢査定の結果も1–2歳だった。17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、記録して縄張りの場所と広さを決定した(図6)。縄張りは直径(長径)8–20m, 平均87.1m² (range 41.8

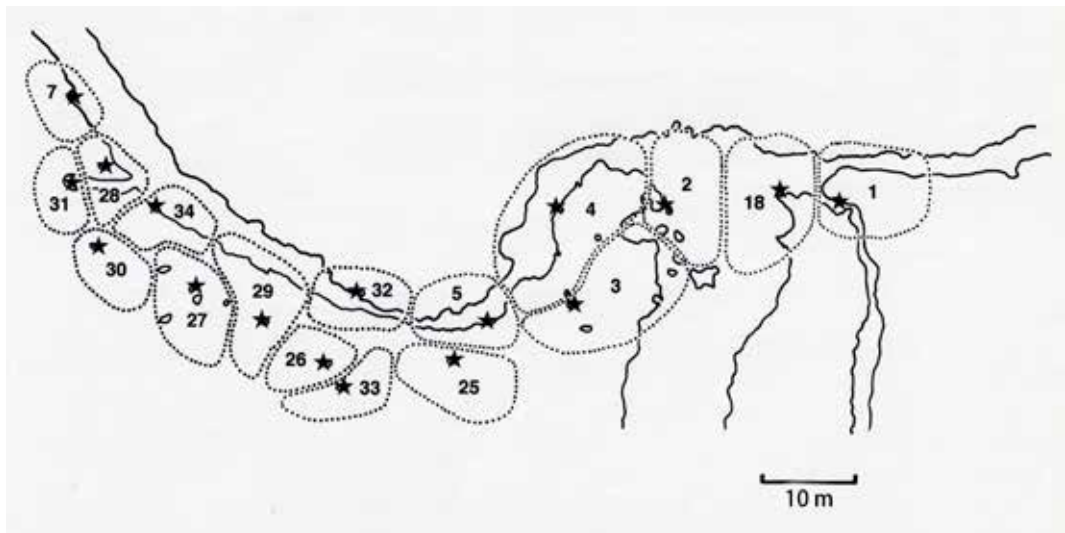


図6 アオタナゴOlder雄17個体の縄張り 数字は個体番号, ★はmating siteを示す

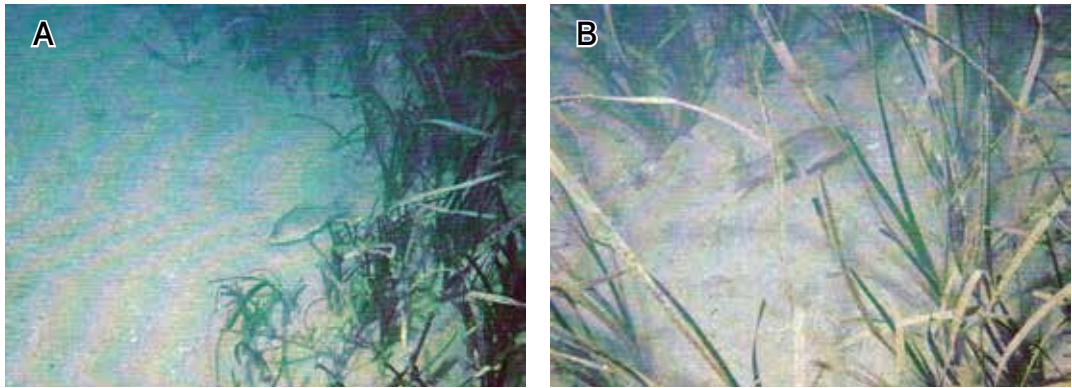


図7 縄張り内のmating site A : #4雄, B : #3雄

- 228.3 ± 50.1 SD, $n = 17$) だった。多くの縄張りはアマモ場を中心に周辺の砂質底を含む水域に形成された。縄張り内には四方または三方をアマモに囲まれた直径1-2mの砂質底が存在しmating siteとなっていた(図7-A, B)。Older雄17個体の縄張りは個体識別の完了した10月中旬-12月上旬の間、同一個体により維持された。

Older雄では縄張りの巡回や求愛行動を専ら行った。縄張り境界線付近で縄張り雄同士が遭遇した場合にはウミタナゴ(櫻井, 2021)と同様の正面誇示行動(frontal display), 体側誇示行動(lateral display), 闘争(fighting)が行われた。しかし、アオタナゴではウミタナゴに比べてこれら縄張り行動の観察頻度は低かった。

(b) Older雄の他種に対する攻撃 観察区のアマモ場周辺には温帯性魚類であるボラ, イシダイ, クロダイ, メジナ, サビハゼ, ニジギンポ, ササノハベラ, ホンベラ, キュウセン, アイゴ, アイナメ, アミメハギ, カワハギ, ハオコゼ, アサヒアナハゼ, カサゴ, メバル, ヒラメ等が出現した。Older雄は他種が縄張りに侵入しても排除行動を示さなかったが, mating site内に他種が侵入した6例ではササノハベラ(2例), アイナメ(3), カサゴ(1)といった侵入個体を激しく攻撃して排除した。

(c) YOY雄の縄張り行動 観察区東部に出現したYOY雄11個体(#8=65mm, #9=104, #11=90, #12=88, #14=77, #15=115, #16=75, #19=82, #20=65, #22=77, #24=85)はOlder雄同様に交尾期間の10月下旬-12月上旬の間縄張りを保持した。縄張りは長径3-8m, 平均 35.6m^2 ($22.9-51.4 \pm 10.6$, $n = 11$)でアマモに囲まれた直径0.5-1mの砂質底がmating siteとして利用されていた(図8)。縄張りが隣接する場合には境界線をはさんで雄同士のfrontal displayやlateral displayが観察されたがfightingは期間中に1回観察されたにすぎなかった。

YOY雄では縄張り外を移動する例も観察された。YOY雄(#16)の観察例では15分間の観察中に縄張り内と周辺を移動し隣接する#9雄の縄張りにも侵入して攻撃を受けた。最後の1分は#9雄の縄張りでYOY雌3個体と合流し, 雌と共に頻繁に摂餌しながら観察区外へ移動して行った。#16雄は約30分後に自身の縄張り内で再確認された。

(d) YOY雌雄とOlder雄の関係 Older雄とYOY雄の縄張りは平面的には重なり合っていたが、それぞれのmating siteは別の場所に形成されていた(図8)。YOY雌雄がOlder雄のmating siteに侵入した場合には攻撃を受けた。しかし、Older雄のmating site近くで遭遇したYOY雌雄が、(i) 各鰭を広げ体側を誇示してOlder雄と並行に泳ぐ(側面誇示, lateral display, 図9-A), (ii) Older雄を避けて摂餌を開始(図9-B)した場合にはOlder雄は攻撃しなかった。

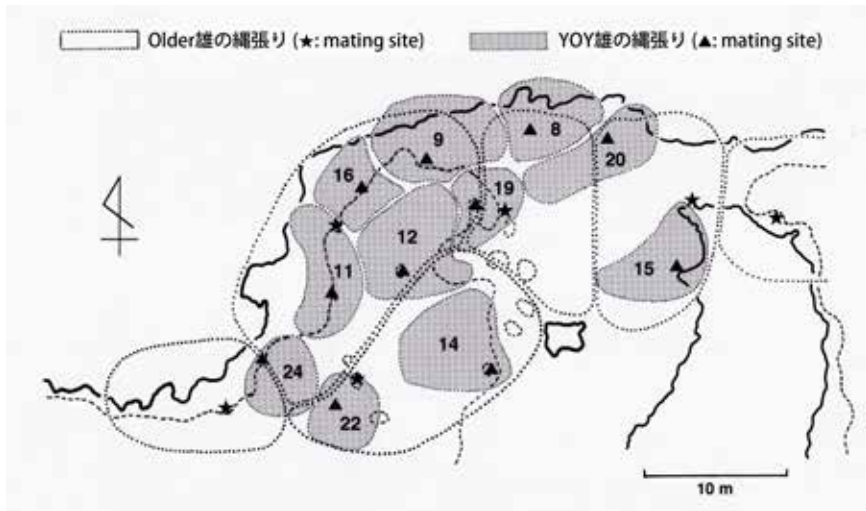


図8 観察区東部のOlder雄6個体, YOY雄11個体の縄張り配置

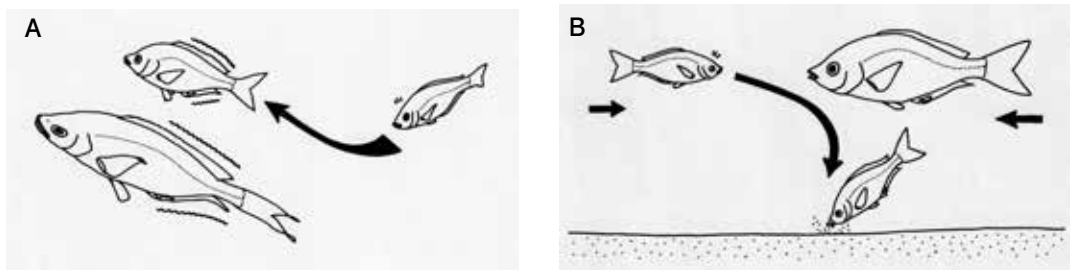


図9 YOY雌雄の宥和行動 A: 側面誇示, B: 摂餌

(2) 雌の行動

交尾期間中、Older雌は単独から約80個体までの群れ、YOY雌は単独から約50個体までの群れで出現した。Older雌2個体の観察結果を図10に示す。観察Aの雌(体長約125mm:水中目視)は8-12個体の群れで移動し、Older雄6個体(#27, 28, 29, 30, 31, 34)の縄張りを通過した。この間、群れは各雄から求愛を受けた。観察Bの雌(125mm)はOlder雄4個体(#5, 26, 29, 33)の縄張りを単独で移動して各雄から求愛を受けた。この間、雌は移動しながらアマモ草体根本やアマモ葉上を頻繁についばんで摂餌していた。Older雌は多くの場合群れを形成して、Older雄の複数の縄張りを移動した。YOY雌の観察でも、短時間の間に複数のYOY雄の縄張りを移動して縄張りを保持する各YOY雄から求愛を受けた。この間YOY雌も頻繁に摂餌していた。

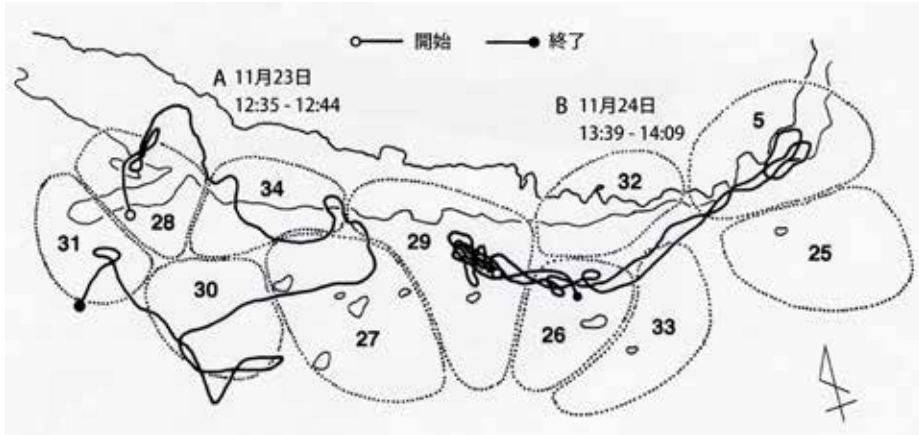


図10 Older雄の縄張りとOlder雌の遊泳軌跡

3. 求愛・交尾行動

(1) 求愛行動と交尾行動

(a) 雌をmating siteへ誘導する求愛 雄が雌を縄張り内のmating siteへ誘導する求愛方法には2パターンが認められた。

(a)-1 倒立誇示行動 (head standing display) と体誇示行動 (presentation of the body)

雌が縄張りへ来遊すると、雄は雌の前方で体軸を海底に対して約90度の角度で倒立の姿勢をとりつつ雌を縄張り内のmating siteへと誘導する倒立誇示行動 (head standing display) を行った (図11-1, 図12)。倒立誇示行動を行う際には顕著な体色変化は見られなかった。雄は倒立

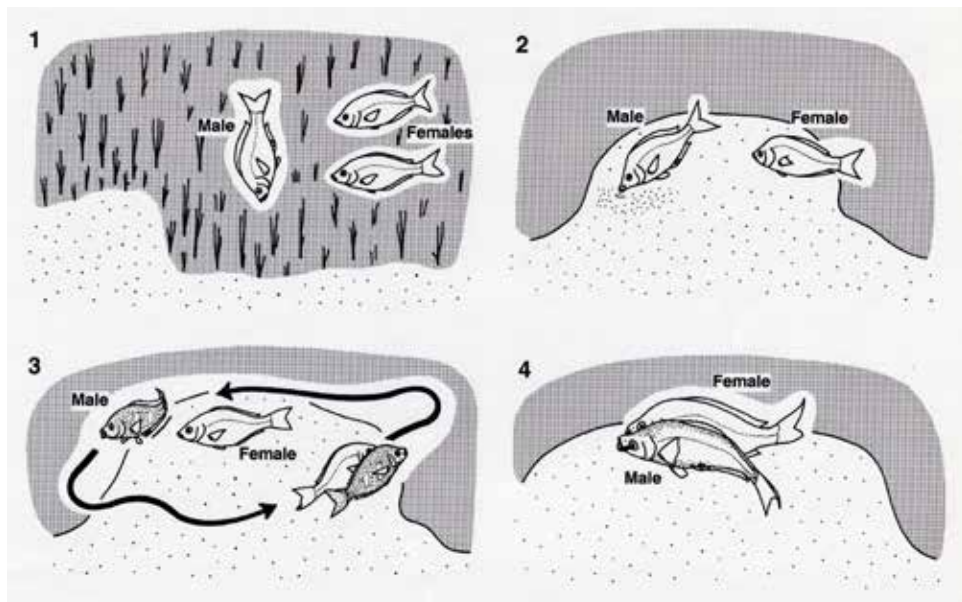


図11 アオタナゴの求愛, 交尾行動

1: 倒立誇示行動, 2: 交尾場所のついばみ行動, 3: ジグザグ遊泳, 4: 交尾



図12 雄の倒立誇示行動

誇示を止めて体を斜めから水平に倒し、各鰭を広げて体を揺らしたり体全体を小刻みに震わせる行動（体誇示行動, presentation of the body）を示す場合もあった。雌が群れで縄張りへ来遊した場合には、倒立誇示行動や体誇示行動によって群れから1個体の雌を誘い出そうとした。倒立誇示行動は雌が縄張りに滞在する間継続して行われ、この間雄は摂餌しなかった。

(a)-2 摂餌による雌の誘導 (feeding with females) 雌が縄張り内で摂餌している場合（図13-1）、雄は倒立誇示行動を行わずに雌と一緒に摂餌して誘導する観察例があった。雄は雌のやや前方に位置して摂餌しながら、ゆっくりとmating siteの方へ移動した（図13-2）。このように、雄が雌と摂餌しながらmating siteへ誘導する行動（図13-3）を、摂餌による雌の誘導（feeding with females）と呼称することにする。

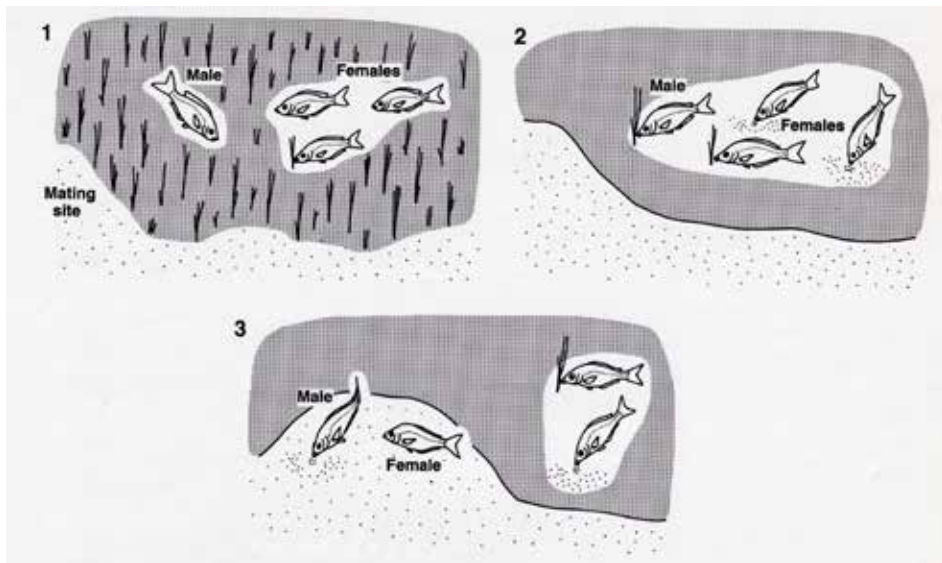


図13 アオタナゴ雄の摂餌による雌の誘導

- 1：縄張り雄と雌の遭遇，2：雌と一緒に摂餌しながら交尾場所（mating site）へ移動，
- 3：交尾場所のついでみ行動

雄が縄張り内の雌に行う求愛行動について、倒立誇示行動や体誇示行動、摂餌による雌の誘導どちらの求愛を選択するかOlder雄とYOY雄で記録して比較した。Older雄（54例）では46例が倒立誇示行動と体誇示行動による求愛、8例が摂餌による雌の誘導であった。一方、YOY雄（48例）では47例が摂餌による雌の誘導、倒立誇示行動や体側誇示行動による求愛は1例だった。Older雄とYOY雄が雌をmating siteへ誘導する求愛方法の選択には差が認められた（Fisher's exact probability test, $p > 0.001$ ）。

雌をmating siteへ誘導した後の求愛・交尾行動はOlder雄とYOY雄で同じだったので以下にまとめて記す。

(b) 交尾場所のついでみ行動（biting at themating site） 雌1個体を縄張り内のmating siteへ導くと、雄は雌の前方でmating siteの砂質底を3-5回ついでんだ（図11-2, 図13-3, 図14）。



図14 雄の交尾場所（mating site）ついでみ行動

Older雄を10月28日午前8時50分 - 午前9時30分（40分）に追跡した例では、観察中mating site外では1回も摂餌しなかった。しかし、雌をmating siteへ誘導するのに成功したとたん、雌の前方でmating siteの砂質底を3回ついでんだ。このような観察例から、雄がmating site内をついでむ頻度をmating siteに雌がいる場合といない場合に分けて記録して比較した。Older雄では、雌がいる場合；8.8回/分（range, 0.0 - 13.3 ± 3.7SD, n = 12）、雌がいない場合；0.5（0.0 - 1.9 ± 0.8, n = 12）で差が認められた（Mann-Whitney's U-test, $Z = 4.24$, $p < 0.001$ ）。YOY雄では、雌がいる場合；12.6（7.3 - 16.4 ± 2.9, n = 8）、雌がいない場合；1.6（0.0 - 5.5 ± 2.2, n = 8）で、やはり両者の値に差が認められた（Mann-Whitney's U-test, $Z = 3.39$, $p < 0.001$ ）。また、交尾場所のついでみ行動が行われなかった場合は求愛行動が次の段階に進まなかった。以上の結果より、雌がmating siteにいる時に雄が行うついでみ行動（biting at themating site）は交尾場所を示す求愛行動であると考えられた。交尾場所のついでみ行動の際に雄が実際に摂餌しているか、あるいは摂餌を伴わずにmating siteをついでんでいるだけかについては明らかに出来なかった。

(c) ジグザグ遊泳（zigzag swimming） 交尾場所のついでみ行動の後、雌がmating siteに留まっていた場合、雄は雌を素早く追尾した。雌が雄から逃避しなければ雌雄は並行に定

位しつつ素早く遊泳した。このペアは素早く約2-3m移動し、すぐに遊泳方向を変えながら mating siteを中心に遊泳した(ジグザグ遊泳, zigzag swimming, 図11-3)。ジグザグ遊泳の間、雄は雌の前方で時々静止して臀鰭を小刻みに震わせた。雄の体色は黒色を呈した。ジグザグ遊泳は平均44.7秒 (range, 5-180±36.9 SD, n = 39) 継続した。

(d) 交尾 (copulation) ジグザグ遊泳の後、ペアは遊泳速度を緩めて mating siteの中央で静止した。その瞬間90-100度の角度で雌雄は腹部を合わせて交尾(copulation)した(図11-4)。交尾の瞬間には雄は臀鰭を小刻みに震わせ体色は虹色がかった銀白色を呈した。交尾は2-3秒の短時間のうちに終了した。交尾後、雌はすぐに雄の縄張りから去った。

(2) 交尾観察例

雄の倒立誇示行動や摂餌による雌の誘導は日中頻繁に観察されたが、ジグザグ遊泳に進む頻度は低く、ジグザグ遊泳から交尾に至る頻度も低かった。1208分間に及ぶ求愛行動の観察中、交尾は1例観察しただけだった(YOY雌雄, 11月16日)。交尾行動の観察結果を図15に示す。11時1分に#12雄の追跡を開始した。#12雄は11時14分までに雌A, B, Cに対して摂餌による雌の誘導を試みたが、雌はmating siteに移動せず失敗した。この間、縄張り境界線付近でYOY雄と2回遭遇して威嚇した。11時15分に雌Dに遭遇して摂餌による雌の誘導を2回試みた。雌Dは縄張りに留まり摂餌を続けていたが、#12雄と3度目に出会った瞬間、ペアを形成してジグザグ遊泳を約3分間継続した。その後、mating site中央、海底から約30cm上方で雌雄は2-3秒腹部を合わせて交尾した(11時29分)。交尾後、雌は直ちにmating siteを離れた。

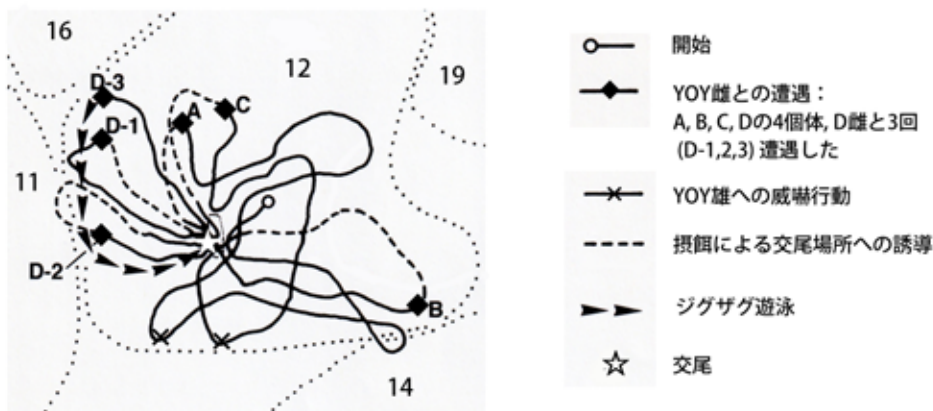


図15 アオタナゴ雄の求愛から交尾に至る行動
#12YOY雄がYOY雌と交尾するまでの遊泳軌跡 (11:01-11:29)

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

アオタナゴは背面の緑色がアマモ場での保護色となっており、短時間の観察(15-30分)で観察区域内の本種を正確に計数するのは困難だった。本研究ではウミタナゴ(櫻井, 2021)のように, Ridley (1983)の方法に従いYOY個体とOlder個体の出現比率に基づいて両者間の配偶の有無を検討することはできなかった。そこで本種では, 1個体の雄を追跡して観察中に遭遇した雌に対し, 求愛行動(倒立誇示行動, 体誇示行動, 摂餌による雌の誘導, ジグザグ遊泳)

表2 アオ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	遭遇回数	150	8	158
	求愛回数	150	1	151
Older雄	遭遇回数	205	623	828
	求愛回数	1	623	624

を行うか、何も行わないかについて、YOY雌とOlder雌に区別して記録することで検討した。

本目的の観察は、出現するYOY雄、Older雄を個体識別していた観察区東部の区域で行った。結果を表2に示す。YOY雄（追跡11個体、433分）の結果ではYOY雌に150/150回（求愛回数/遭遇回数）求愛したが、Older雌に対しては1/8回しか求愛せず、Older雌との遭遇回数も少なかった。Older雌への1回の求愛行動は体誇示行動を約5秒間行っただけで、Older雌は求愛行動に反応せず泳ぎ去った。YOY雄はYOY雌に選択的に求愛していた（Fisher's exact probability test, $p < 0.05$ ）。Older雄（追跡5個体、775分）の結果ではOlder雄はYOY雌に対して1/205回しか求愛せず、YOY雌への一回の求愛行動は体誇示行動を約10秒間行っただけだった。一方、Older雌に対しては623/623回、遭遇したすべての雌に対して求愛行動を行った。Older雄はOlder雌に選択的に求愛した（Fisher's exact probability test, $p < 0.001$ ）。

以上の結果、およびYOY雌雄による交尾観察から、アオタナゴではYOY雌雄同士、Older雌雄同士で求愛・交尾する、同サイズグループの雌雄による配偶（size assortativemating）が行われていると考えられた。

5. 摂餌頻度の相違

アオタナゴは砂質底、アマモ草体の根本、葉上などの小動物を餌生物としており（Hayase and Tanaka, 1980c）、これら基質へのついでみ行動は摂餌行動と考えられた。本種では体サイズグループや性別により交尾期の社会構造や行動様式が異なることから、グループ間で摂餌頻度が異なることが予測された。そこで、YOY個体とOlder個体間および雌雄間の摂餌頻度（砂質底、アマモ根元、アマモ葉上をついでむ回数）を計数して比較した。

摂餌頻度は、YOY雄：平均7.8回/分（range 3.6–16.2±3.6SD, $n = 20$ ）、YOY雌：12.2（7.7–16.2±3.0, $n = 14$ ）、Older雄：1.1（0.0–3.8±1.1, $n = 39$ ）、Older雌：4.2（1.8–6.5±1.5, $n = 14$ ）であった。同性間では、YOY個体がOlder個体より摂餌頻度が高かった（Scheffe's F test, YOY雄 vs Older雄, $p < 0.001$ ；YOY雌 vs Older雌, $p < 0.001$ ）。雌雄間では、雌が雄より摂餌頻度が高かった（Scheffe's F test, YOY雄 vs YOY雌, $p < 0.001$ ；Older雄 vs Older雌, $p < 0.001$ ）。また、YOY雄の頻度はYOY雌より低いOlder雌よりも高かった（Scheffe's F test, YOY雄 vs Older雌, $p < 0.001$ ）。交尾期間中の摂餌頻度には差が認められYOY雌が最も高く、以下YOY雄、Older雌の順で、Older雄が最も低かった。

IV. 考察

本研究の結果より、玄界灘の壱岐における本種の交尾期間は9月-12月上旬と考えられた。Hayase and Tanaka (1980a) は神奈川県三浦半島において、生殖腺指数の季節変動と胎仔の出現状況からアオタナゴの交尾期間は9月-11月と推定している。本研究の調査水域においても同時期に交尾を行うと考えられた。

交尾期の雄は縄張りを形成した。YOY雄では縄張り外の行動も観察されたが、Older雄とYOY雄は長期間縄張りを維持すると考えられた。YOY雄とOlder雄の縄張りはアマモ場とその周辺に形成され、両者の縄張りは重なり合う場合も観察された。縄張り行動はOlder雄間、YOY雄間で行われOlder雄とYOY雄間では行われなかった。一方、mating siteは縄張りが重なり合う場合でもOlder雄、YOY雄が個別に保持していた。濃密に草体が繁茂するアマモ場において砂質底のmating siteは限定された資源であると推測される。また、Older雄のmating site近くでOlder雄とYOY雌雄が遭遇した場合には、YOY雌雄は側面誇示や摂餌を行うことでOlder雄からの攻撃を緩和していた。YOY雌雄のこれらの行動は宥和行動と推察された。Older雄とYOY雄は宥和行動を示すことで干渉を避け、アマモ場に同所的に縄張りを形成していると考えられた。

雄の縄張りの機能について考察する。Older雄では、求愛行動が行われたこと、mating siteを他種や同種YOY個体から防衛することから、①求愛と交尾の場所としての機能を持つと考えられた。また、雌は縄張り内で頻繁に摂餌することから、②摂餌場所としての機能を持つと考えられた。YOY雄では、Older雄同様に①求愛と交尾の場所、および、摂餌による雌の誘導が頻繁に観察されたことから②摂餌場所としての機能を持つと考えられた。YOY雄では縄張り外での行動も観察されており、Older雄ほど縄張りを強く保持しないと考えられた。YOY雄では狭い縄張りを離れて餌を探索していると推測された。

求愛・交尾行動は、①倒立誇示行動 (head standing display)、体誇示行動 (presentation of the body)、摂餌による雌の誘導 (feeding with females)、②交尾場所のついでみ行動 (biting at the mating site)、③ジグザグ遊泳 (zigzag swimming)、④交尾 (copulation) の過程で行われていた。本種の求愛・交尾行動は同属のウミタナゴ (Nakazono *et al.*, 1981; 櫻井, 2021) と類似していた。Older雄は倒立誇示行動を頻繁に行うが交尾に至る頻度は低い点もウミタナゴと同様で、交尾行動はYOY雌雄の1例しか観察されなかった。交尾は縄張り中心付近の砂質底であるmating siteで行われた。日本産のウミタナゴでは岩礁に囲まれた平坦な場所またはホンダワラ陰で交尾が行われ (櫻井, 2021)、北米産ウミタナゴ科の*Embiotoca jacksoni*では海底の岩陰 (穴) で交尾する (Froeschke *et al.*, 2007) ことが報告されている。周囲から隠れた遮蔽された場所で交尾する点がウミタナゴ科で共通していた。

一方、倒立誇示行動の詳細には相違が認められ、アオタナゴは海底に対して約90度の角度で垂直な倒立の姿勢をとり体色変化がほとんど認められなかったのに対して、ウミタナゴでは海底に対して45-75度の斜めの倒立姿勢を取り体色は黒色を呈して白色斑紋も生じた。アオタナゴとウミタナゴの倒立姿勢 (角度) と体色の相違が両者の生殖的隔離に働いている可能性がある。本研究の観察区東端の岩礁が入り込んだ場所にはウミタナゴ*D. temmincki temmincki*雄1個

体（Older個体，全長約150mm）が縄張りを保持していた。ここにはウミタナゴ雌は来遊せずアオタナゴ雌のみが来遊した。このウミタナゴ雄はアオタナゴ雌に頻繁に倒立誇示行動を行ったが，アオタナゴ雌が求愛に応じることはなかった。

YOY雄では雌と共に摂餌しながらmating siteへ誘導するという，摂餌による雌の誘導（feeding with females）が行われた。この行動によりYOY雄は雌への求愛を行いつつ摂餌頻度を高くできると考えられた。

交尾期間中，Older雌とYOY雌は複数の雄の縄張りを含む広い範囲を移動し，それぞれの縄張り雄から求愛を受けた。雄も縄張りに来遊する複数の雌に対して求愛した。交尾観察例においても交尾後に雌は縄張りをすぐに去りペアは解消された。以上の結果より，アオタナゴは一交尾期間中に，①雌は複数の雄の縄張りを移動して求愛を受ける，②雄は縄張りに来遊する雌に対して求愛・交尾するという縄張り訪問型の社会構造で乱婚の婚姻形態（桑村，1988）を有すると考えられた。ウミタナゴ（櫻井，2021）やオキタナゴ（櫻井他，1996）の潜水調査の結果と同様であった。また，ウミタナゴ雌の一腹胎仔の父性が複数であることを示すマイクロサテライトDNA多型を活用した研究結果（高木・谷口，2002）にも従うものであった。

本種の求愛・交尾行動は専らOlder雌雄間，YOY雌雄間で観察され，同サイズグループの雌雄による配偶（size assortativemating）が行われていた。本種の縄張りはOlder雄とYOY雄で重なり合って形成されていたが，両者間で縄張り行動は観察されなかった。Older雄とYOY雄の間で雌を獲得する競争が起こらないためと考えられた。同サイズグループ雌雄による配偶は，北米産のウミタナゴ科（Warner and Harlan, 1982; DeMartini, 1988）や日本産のウミタナゴ（Nakazono *et al.*, 1981；櫻井，2021）で知られている。

交尾期におけるYOY雄とOlder雄間の体長差を採集標本で検討すると，Older雄では体長102.3mmの1歳魚から145.0mmの2歳魚までが出現した。Older雄内の体長差は最大1.42倍で，Older雄間ではOlder雌獲得の競争が行われた。YOY雄の体長57.1mm - 87.0mmで体長差は最大1.52倍であり，YOY雄間でYOY雌獲得の競争が行われた。YOY雄とOlder雄間で体長（体重）を比較すると，Older雄はYOY雄の1.64倍（4.66倍）だった。また，YOY雄とOlder雌間で体長（体重）を比較すると，Older雌はYOY雄の1.70倍（5.09倍）だった。同サイズグループの雌雄による配偶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 = 1.70）ためOlder雌と精子の受け渡しができない。②体長差が大きいOlder雄とYOY雄間（Older雄/YOY雄 = 1.64）で雌獲得競争するとYOY雄のリスクが大きいことが推測された。

交尾期間中の摂餌頻度はYOY雌が最も高く，次にYOY雄，Older雌の順でOlder雄の摂餌頻度は低かった。Older雄が摂餌より雌の獲得を優先させることは適応的と考えられた。一方，YOY雄には翌年以降も交尾の機会が期待されるため，当歳の交尾期には繁殖行動を行いつつ摂餌頻度も高めてエネルギーを蓄えることは生活史戦略上適応的であると推測された。一方，YOY雌とOlder雌は交尾の後に妊娠するため（Mizue, 1961a; Hayase and Tanaka, 1980a），交尾期間中に十分摂餌して栄養を蓄える必要があると考えられた。

本研究の結果を同属のウミタナゴ（櫻井，2021）と比較すると，生息環境はアオタナゴがアマモ場，ウミタナゴが岩礁・ガラモ場と異なるが交尾生態には多くの共通点が見いだされた。すなわち，交尾期には雄が縄張りを保持し雌が訪問する社会を形成する，乱婚型の婚姻形態を

有する，同サイズグループの雌雄で配偶する，雌は交尾期間中も摂餌頻度が高いなどの点で類似していた。さらに，倒立誇示の求愛行動では角度がほぼ垂直で体色変化が乏しく，YOY雄はYOY雌と摂餌しながら求愛するなどの相違や特徴も明らかとなった。

V. 総括

胎生のアオタナゴについて標本採集と潜水観察により交尾生態を明らかにした。アオタナゴは交尾期にはアマモ場に雄が縄張りを保持し雌が訪問して配偶する社会を形成していた。アマモ場は本種の生息場であるとともに繁殖に関しても重要な環境だと考えられた。日本各地のアマモ場はかつて埋め立てや護岸工事などにより減少したが，気候変動に伴う海水温上昇により分布域に影響が生じることが予想されている（桑原他，2009）。沿岸環境ならびに魚類の保全に資する基礎的知見として，沿岸性魚類の生態学的情報の蓄積は重要と考えられた。

VI. 謝辞

本研究を実施するにあたり，丁寧なご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。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に関して便宜をいただいた。壱岐市芦辺の民宿高野の皆様からは滞在調査にあたりご支援をいただいた。本研究にご助力いただいたすべての方々へ心より感謝する。

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.
- Froeschke, B., L. G. Allen and D. J. Pondella II. 2007. Life history and courtship behavior of black perch, *Embiotoca jacksoni* (Teleostomi: Embiotocidae), from southern California. Pacific Science., 61(4): 521-531.
- 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.
- Ishii, S. 1957. Seasonal changes in the ovary and testis of the viviparous teleost, *Ditrema temmincki*. Annot. Zool. Japon., 30(4): 204-210.
- Katafuchi H. and T. Nakabo. 2007. Revision of the East Asianguen *Ditrema* (Embiotocidae), with description of a new subspecies. Ichthyol. Res. 54: 350-366.
- 桑原久美・明田定満・小林聡・竹下彰・山下洋・城戸勝利. 2006. 温暖化による我が国水産生物の分布域の変化予測. 地球環境. 11(1): 49-57.
- 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.
- Longo, g. C., G. Bernardi and R. N. Lea. 2018. Taxonomic revisions within Embiotocida (Teleostei, Perciformes) based on molecular phylogenetics. Zootaxa., 4482(3): 591-596.
- Mizue, K. 1961a. Studies on *Ditrema temmincki* -I: about the seasonal cycle of mature testis and the spermatogenesis. Rec. Oceanogr. Works Japan (Special Number 5): 67-78, 4pl.
- 水江一弘. 1961 b. 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 temmincki* 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 temmincki*. Japan. J. Ichthyol., 28(2): 122-128.
- Nelson, J. S. 2006. Fishes of the world. John Wiley and Sons, Inc. New Jersey. 4th ed.
- Ridley, M. 1983. The explanation of organic diversity: the comparative method and adaptations for mating. Clarendon Press, Oxford.
- 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.
- 櫻井真・涌井邦浩・小城智美・階元恵美子・溝上智美. 2009. 福島産ウミタナゴ胎仔の成長. 鹿児島純心女子短期大学研究紀要. 39 : 77-86.
- 櫻井真. 2021. ウミタナゴの交尾生態. 鹿児島純心女子短期大学研究紀要. 51 : 103-119.
- 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.

- 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.