

# 日本産ウミタナゴ科魚類3種の交尾生態の比較

櫻井 真

Comparison of the Mating Ecology of Three Species of Embiotocid Fish in Japan

Makoto Sakurai

ウミタナゴ, アオタナゴ, オキタナゴの交尾生態を標本採集と潜水観察により調査して結果を比較した。交尾期の9-12月には1-4歳のOlder雌雄と出生後4-5ヶ月のYOY雌雄が藻場や岩礁域に出現して繁殖に参加した。両者の体サイズ差はウミタナゴとアオタナゴでは大きくオキタナゴでは小さかった。雄は縄張りを形成して交尾場所を保持し, 雌は縄張りを訪問する社会を有していた。雌雄は複数個体と交尾する複婚の婚姻形態と考えられた。雌は雄に比べて摂餌頻度が高く交尾後の妊娠に備えると推測された。ウミタナゴとアオタナゴではOlder雄とYOY雄の縄張りは重複して両者間で縄張り行動は見られず, 配偶はOlder雌雄およびYOY雌雄で行われた。これに対しオキタナゴではOlder雄とYOY雄の間で縄張り行動が観察されOlder雌雄, YOY雌雄で配偶したが, YOY雄はOlder雌にも求愛した。本研究の結果を北米産ウミタナゴ科や他の胎生魚と比較して社会構造や婚姻形態などについて考察した。

**Key Words:** ウミタナゴ, アオタナゴ, オキタナゴ, 交尾生態, 社会構造

(Received September 26, 2022)

## I. 緒言

硬骨魚類において胎生の生殖様式は様々な分類群で認められ多くの研究が行われてきた。胎生魚の研究の多くは親魚の生殖器官や胎仔に関する解剖学的, 生理学的研究が中心であり (Hogarth, 1976), 繁殖行動, 社会構造, 婚姻形態などに関する研究は卵生魚類に比べて少ない (Wourms, 1981)。ウミタナゴ科魚類Embiotocidaeは交尾して大型の子魚を出産する胎生魚で環太平洋の温帯-亜寒帯水域に生息する (Tarp, 1952; Longo *et al.*, 2018)。本科魚類に関しては生殖器官や胎仔 (Hubbs, 1921; Wiebe, 1968; Schltz, 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; Froeschke *et al.*, 2007) などが研究されてきた。日本産に関しては生活史 (内田, 1938), 生殖器官や胎仔 (Mizue, 1961a; 水江, 1961b; Igarashi, 1961, 1962; Abe, 1969; Hayase and Tanaka, 1980a), 生息環境や摂餌生態 (Hayase and Tanaka, 1980b, c), 交尾生態 (Nakazono *et al.*, 1981) などが研究されてきた。

日本・韓国の沿岸域には, ウミタナゴ属のウミタナゴ *Ditrema temminckii temminckii*, マタ

\* 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)

ナゴ *D. t. pacificum*, アカタナゴ *D. jordani*, アオタナゴ *D. viride*, オキタナゴ属の *Neoditrema ransonneti* の2属4種と1亜種が分布する (Katafuchi and Nakabo, 2007)。このうち、ウミタナゴ *D. t. temminckii* は岩礁域やガラモ場に、アオタナゴ *D. viride* はアマモ場に生息して底棲または海藻表面の小動物を摂餌する。オキタナゴ *N. ransonneti* は岩礁域の中-表層に生息しカラヌス目やアミ目等の動物プランクトンを摂餌する (Hayase and Tanaka, 1980b, c)。

ウミタナゴ科魚類は秋に雄が成熟し、交尾終了後に雌が成熟して妊娠する生殖年周期を示す (Ishii, 1957; Mizue, 1961a; 水江, 1961b; Hayase and Tanaka, 1980 a)。秋の交尾期には4月下旬-6月上旬に出生した当歳の雌雄 (YOY個体; Young of the year) と越年した1歳以上の雌雄 (Older個体) が繁殖に参加する。本科魚類の交尾生態はYOY個体とOlder個体のサイズグループ間の配偶 (size assortative mating) の有無に着目して研究されてきた (Nakazono *et al.*, 1981; Warner and Harlan, 1982; DeMartini, 1988)。

筆者はウミタナゴ, アオタナゴ, オキタナゴについて標本採集と潜水観察により交尾生態を研究してきた (櫻井, 1996, 2021, 2022)。本研究では、これまでの報告に基づき3種の交尾生態についてYOY個体とOlder個体に着目しつつ諸特徴を比較する。これによりウミタナゴ科魚類の交尾生態について考察し既報の胎生魚と比較する。

## II. 方法

ウミタナゴ科魚類3種について9月-11月を中心に九州の3箇所 (図1) に観察区を設けて潜水観察を行い標本採集を実施した。



図1. 調査場所

福岡県福津市津屋崎  
長崎県壱岐市  
大分県佐伯市上浦

### 1. ウミタナゴ

(1) 調査場所 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に約1800m<sup>2</sup>の観察区を設けて海底地形図を作成した。観察区は潮間帯・潮下帯を含む岩礁域でホンダワラ類によるガラモ場が形成された。

- (2) 標本採集 1984年9-11月に観察区付近の岩礁域で、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、雌33個体であった。
- (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潜水による観察を実施した（櫻井他、2021）。

## 2. アオタナゴ

- (1) 調査場所 長崎県壱岐市芦辺（旧壱岐郡芦辺町）と石田（旧壱岐郡石田町）に位置する内海のアマモ場に約2900m<sup>2</sup>の観察区を設けて海底地形図を作成した。観察区は草長10-100cmのアマモ場が中心で周辺には砂質底が広がり、ホンダワラ類の群落が一部に形成された。
- (2) 標本採集 1987年9-12月に観察区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。採集個体数は雄88個体、雌72個体であった。
- (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実施した。10月-12月には観察区に出現する雄28個体（Older雄17個体、YOY雄11個体）について体サイズや傷などのナチュラルマークから個体識別して観察を行った（櫻井、2022）。

## 3. オキタナゴ

- (1) 調査場所 大分県佐伯市上浦（旧南海部郡上浦町）に位置する福泊漁港、蒲戸漁港と周辺の岩礁域を調査場所とした。福泊漁港の岸壁外側には約400m<sup>2</sup>の観察区を設けて海底地形図を作成した。福泊漁港は船だまり面積約580m<sup>2</sup>の小漁港で、港外側には岸壁に沿ってテトラポットが設置され底質は岩盤または砂質であった。
- (2) 標本採集 1980年10月-12月、1986年12月には水中手モリと釣りにより雄44個体、雌50個体を採集した。
- (3) 潜水観察 1986年9月-1987年8月にかけて、観察区を中心にスノーケリングによる潜水観察を実施した（櫻井他、1996）。

採集標本は全長と標準体長、体重、生殖腺重量（オキタナゴ）、消化管内容物量（ウミタナゴ）を計測した。胸鰭基部の鱗（アオタナゴ、オキタナゴ）と耳石（ウミタナゴ、アオタナゴ）を摘出して輪紋（Mizue, 1962）から年齢を査定した。潜水観察では観察区の出現個体数、体長、性別、出現場所、遊泳軌跡、求愛・交尾行動、縄張り行動、摂餌頻度を記録した。観察区に出現した一部個体については、体サイズや傷などのナチュラルマークから識別個体した。採集標本や潜水観察における性判定は雄の臀鰭二次性徴である、(i) 臀鰭鰭膜上の腺様体、(ii) 臀鰭軟条後端の伸長、(iii) 臀鰭基部の半円状凹部発達の有無（Abe, 1969; Nakazono *et al.*, 1981）に基づいて行った。オキタナゴでは雄の尾鰭上端と下端軟条の伸長、及び前上顎骨の下面と歯骨の上面に発達する鋸歯状突起の有無も参考にした（櫻井他、1996）。

### Ⅲ. 結果と考察

#### 1. 交尾期

潜水観察では3種ともに9-12月に雄の縄張り行動や求愛行動が活発となり、二次性徴も顕著に発達した。この時期の採集標本では雄の生殖腺重量指数 (G. S. I) の値が高くなった (オキタナゴ)。これらの結果から福岡県福津市のウミタナゴ, 長崎県壱岐市のアオタナゴ, 大分県佐伯市のオキタナゴの交尾期は9-12月と考えられた。従来報告では, 神奈川県産のウミタナゴ, アオタナゴ, オキタナゴの3種について (Ishii, 1957; Hayase and Tanaka, 1980a), 福岡県産 (Nakazono *et al.*, 1981) と長崎県産 (水江, 1961a, 1961b) のウミタナゴについて, 交尾期が9-11, 12月と報告されている。本研究の結果はこれらと一致しており関東以西におけるウミタナゴ科魚類の交尾期はほぼ同じであると考えられた。交尾期の生息場所に関してはウミタナゴでは岩礁域やガラモ場, アオタナゴではアマモ場, オキタナゴは岩礁域の中-表層に出現し3種とも交尾期に接岸する点で共通していた (表1, 1)。

北米西岸に生息する本科魚類は, 潮間帯の潮だまりに生息する種から水深100m以深で捕獲される種, さらに河川に生息する種まで認められ生息環境が多様性に富む (Tarp, 1952; Baltz, 1984)。これら北米産本科魚類では出産期に浅場へ移動する例が多いが (Shrode *et al.*, 1983; Baltz, 1984), 交尾に伴う生息場所の移動も報告されている。藻場や岩礁域などに生息する *Cymatogaster aggregata* は出産後間もなく交尾するが, 出産と交尾の時期には浅瀬に移動する (Wiebe, 1968)。一方, *Embiotoca jacksoni* は周年 kelp bed に縄張りを維持し交尾場所が確保されている (Hixon, 1981)。潮だまりや岩礁域に生息する *Micrometrus minimus* では求愛・交尾行動も同じ生息場所で観察される (Warner and Harlan, 1982)。交尾期や出産時期に藻場や浅瀬の岩礁域に移動することで, 雌雄の配偶の機会を増やし, 餌場や捕食者からの隠れ場となる環境を確保できると推測された。

#### 2. 二次性徴

ウミタナゴとアオタナゴの雄では交尾期には臀鰭鰭膜上に腺様体が発達する, 臀鰭軟条の後端が伸張する, 臀鰭基部に半円状の凹みが現れるという二次性徴が発現した。オキタナゴの雄では体色が全体に黒色を呈する, 尾鰭上下末端が伸張する, 前上顎骨・歯骨に鋸歯状突起が発達するという二次性徴が認められた。しかし, オキタナゴでは雄の臀鰭に腺様体が現れるが半円状の凹みは顕著でなく臀鰭末端は伸張しなかった (表1, 2)。

北米産でも交尾期の雄の臀鰭鰭膜上に腺様体が発達することが知られている (Wiebe, 1968; Warner and Harlan, 1982; DeMartini, 1988)。ところがオキタナゴに見られた尾鰭末端の伸張と前上顎骨・歯骨の鋸歯状突起は他のウミタナゴ科では報告されておらず, 本種に特徴的な形質であった。鋸歯状突起は雄同士の闘争に使われると考えられ雄の闘争が激しいことを示唆していた。

表 1. 日本産ウミタナゴ科魚類 3 種の交尾生態の比較 (1)

特徴	ウミタナゴ <i>D. temminckii</i>	アオタナゴ <i>D. vidua</i>	オキタナゴ <i>N. ransonneti</i>
1. 交尾期と生息環境	9月-12月 岩礁の浅瀬, ガラモ場	9月-12月 アマモ場	9月-12月 岩礁浅瀬の中-表層
2. 雄の二次性徴	腎臓膜上の腺様体が顕著に発達 腎臓軟条後端の伸長 腎臓基部の半円状の凹み	腎臓膜上の腺様体が顕著に発達 腎臓軟条後端の伸長 腎臓基部の半円状の凹み	腎臓膜上の腺様体が発達 尾緒上下末端が伸張 前上顎骨・歯骨に鋸歯状突起が発達 体色が全体に黒色が強くなる
3. 年齢と体サイズ			
(1) 年齢	雄 0-4 雌 0-3	雄 0-2 雌 0-3	雄 0-1 雌 0-2
(2) 体サイズ			
体長 (mm)	雄 78.6 雌 79.1	Older 159.1 163.7	YOY 73.7 82.8
体重 (g)	雄 15.1 雌 15.2	Older 137.2 139.2	YOY 10.9 13.7
(3) 体サイズ比	Older雄/YOY雄 2.02 Older雌/YOY雄 9.09	Older雄/YOY雄 2.08 Older雌/YOY雄 9.22	Older雄/YOY雄 1.26 Older雌/YOY雄 1.88

### 3. 採集標本の結果

#### (1) 年齢

交尾期間中に採集された標本を比較すると、ウミタナゴとアオタナゴの雌雄では当歳から4歳、または3歳までの個体が採集された。オキタナゴではほとんどが当歳で1、2歳の個体は少数であった。潜水観察でもオキタナゴは出現個体の大部分がYOY個体であった。オキタナゴでは多くの個体が2回目の交尾期より前、すなわち1歳の9-12月の交尾期以前に死亡すると考えられた。Hayase and Tanaka (1980a) はウミタナゴ属2種の寿命は3-4歳であること、オキタナゴの寿命はほとんどの個体が1歳であると報告しているが本研究の結果もこれと一致した(表1, 3(1))。

#### (2) 体長と体重

交尾期のYOY個体の標準体長は、ウミタナゴ：雄=78.6mm, 雌=79.1, アオタナゴ：雄=73.7, 雌=82.8, オキタナゴ：雄=78.0, 雌=91.0で3種間に大きな差は認められなかった。一方、Older個体の標準体長は、ウミタナゴ：雄=159.1mm (1-4歳), 雌=163.7 (1-3歳), アオタナゴ：雄=120.6 (1-2歳), 雌=125.2 (1-3歳)であった。これに対しオキタナゴ：雄=98.3 (1歳), 雌=108.4 (1-2歳)でほとんどが1歳であった。Older個体ではウミタナゴ, アオタナゴ, オキタナゴの順で大型・高齢の個体が出現した。

サイズ差に関する同様の現象は体重でも認められた。YOY個体では3種の間で体重の差が小さかったが、Older個体では3種間の差が大きく、ウミタナゴで体重の差が最大でアオタナゴ, オキタナゴの順でこれに続いた(表1, 3(2))。

#### (3) YOY雄とOlder個体間の体サイズ差

YOY個体とOlder個体のサイズグループ間の配偶の有無を検討する形態的データとしてYOY雄とOlder雌雄間の体サイズ比(平均体長比, 平均体重比)を算出した。YOY雄に対するOlder雄の平均体サイズ比(Older雄/YOY雄)はウミタナゴ：体長比2.02, 体重比9.09, アオタナゴ：1.64, 4.66, オキタナゴ：1.26, 1.88と順に小さくなった。YOY雄に対するOlder雌の平均体サイズ比(Older雌/YOY雄)も、ウミタナゴ：体長比2.08, 体重比9.22, アオタナゴ：1.70, 5.09, オキタナゴ：1.39, 2.55と順に小さくなった(表1, 3(3))。

### 4. 潜水観察の結果

#### (1) 社会構造

3種の交尾期の社会構造は、雄が縄張りを形成し雌が複数の縄張りを移動する点で共通していた。ウミタナゴとアオタナゴではOlder雄の縄張りが隣接して形成されたが、Older雄とYOY雄の縄張りの分布は重複しており両者間で縄張り行動は認められなかった。縄張り境界線の闘争頻度はウミタナゴに比べてアオタナゴは低かった。一方、オキタナゴではOlder雄とYOY雄の間で縄張り行動が認められ縄張りは重複しなかった。YOY雄は縄張りを強く保持せず縄張り雄同士の闘争がOlder雄ほど顕著ではない点で3種は共通していた。ウミタナゴでは縄張りを持つ個体と持たない個体が出現、アオタナゴでは縄張り外へと行動範囲を広げ、オキタナゴでは雌の出現個体数が少ない時には縄張り行動が不活発になるのが観察された。縄張り面積はウミタナゴ：Older雄=146.6m<sup>2</sup>, YOY雄=19.1, アオタナゴ：Older雄=87.1, YOY

雄 = 35.6, オキタナゴ; Older雄 = 7.5, YOY雄 = 4.0であった。Older雄がYOY雄よりも広い面積の縄張りを維持したがオキタナゴの縄張りはウミタナゴ属よりかなり狭かった(表2, 1(1))。

胎生魚の社会構造はメバル *Sebastes inermis* (Shinomiya and Ezaki, 1991) やカサゴ *Sebastes marmoratus* (Fujita and Kohda, 1996) で報告されている。メバルも雄が縄張り形成して雌が縄張りを訪問した。定住性の強いカサゴでは雄は周年縄張りを維持し、雌も排他的な行動圏を保持した。カサゴ雄の縄張り行動は体長の近い個体間で見られ体長が大きく異なる雄間では縄張りが重複していた。ウミタナゴ科魚類の社会構造は、雄の縄張りや雌の行動などの点で他の胎生魚と類似していた。

## (2) 縄張りの機能

北米産ウミタナゴ科の *E. jacksoni* で雄が周年維持する縄張りは、摂餌場所および求愛・交尾場所としての2つの機能を持つことが報告されている (Hixon, 1981)。本研究の3種においても縄張り内に交尾場所 (mating site) が認められたことから、求愛・交尾場所の機能を有すると考えられた。ウミタナゴとアオタナゴでは雌が雄の縄張り内で頻繁に摂餌したことから、摂餌場所としての機能も持つと推測された。しかし、YOY雄では縄張りを持たない個体や縄張り外に行動範囲を広げる個体が観察されたことから、YOY雄の縄張りはOlder雄に較べて摂餌場所としての機能が低いと推測された。これに対しオキタナゴは、プランクトン食性であるが縄張りは直径1-4mと狭く餌となるプランクトンを十分な量供給できるとは考え難い。オキタナゴの交尾期の縄張りはOlder雄、YOY雄いずれにおいても専ら求愛・交尾場所としての機能を持つと考えられた(表2, 1(2))。

## (3) Older雄とYOY雄の関係

ウミタナゴはOlder雄が岩礁域に広く出現するのに対してYOY雄は主に岩礁域内の海藻や岩陰などに多く出現して両者で微小生息域 (microhabitat) が異なった。Older個体とYOY個体で微小生息域が異なる現象はgiant kelp (*Macrocystis pyrifera*) が繁茂する岩礁域に生息する北米産ウミタナゴ科の *E. jacksoni*, *E. lateralis*, *Hypsurus caryi*, *Rhacochilus toxotes*, *Damalichthys vacca* (Ebeling and Laur, 1985) と同様であった。

アオタナゴではOlder雄とYOY雄は同じアマモ場に出現した。しかし、Older雄の交尾場所でOlder雌とYOY個体が出会った場合には、YOY個体は体側誇示などの宥和行動を示してOlder雄の攻撃を避けていた。



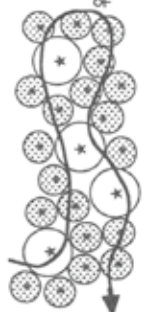
オキタナゴでは中-表層に隣接して縄張りが形成されOlder雄とYOY雄間で縄張り行動が頻繁に観察された。オキタナゴでは雄間の競争が激しいために、尾鰭末端の伸張や前上顎骨・歯骨の鋸歯状突起の二次性徴が発達したと推測された(表2, 1(3))。

## 5. 摂餌頻度

ウミタナゴとアオタナゴは底棲の小型動物を捕食し、オキタナゴは動物プランクトンを捕食する (Hayase and Tanaka, 1980c) が、交尾期の摂餌頻度は雌雄、Older個体とYOY個体間で異なった。

消化管内容物重量指数、腹腔内脂肪量指数、摂餌頻度の調査の結果、ウミタナゴとアオタナ

表2. 日本産ウミタナゴ科魚類3種の交尾生態の比較 (2)

特徴	ウミタナゴ <i>D. temminckii temminckii</i>	アオタナゴ <i>D. vidua</i>	オキタナゴ <i>N. ransonneti</i>
1. 雌雄の行動の相違 (1) 社会構造 雄 = 縄張りを保持 雌 = 複数の雄の縄張りを移動			
Older雄の縄張り	一部のYOY雄は縄張りを保持しない	YOY雄は自分の縄張り外でも活動	YOY雄とOlder雄間で縄張り行動
YOY雄の縄張り	YOY雄=19.1 Older雄=146.6	YOY雄=35.6 Older雄=87.1	YOY雄=4.0 Older雄=7.5
★と* : 交尾場所			
縄張りサイズ (m <sup>2</sup> )			
(2) 縄張りの機能	交尾場所, 摂餌場所	交尾場所, 摂餌場所	交尾場所
(3) YOY雄とOlder雄の関係	YOY・Older雄間で微小生息域が異なり干渉を避ける	YOY・Older雄で微小生息域は同じ YOY雄はOlder雄の交尾場所でも育ち行動を示す	YOY・Older雄で微小生息域は同じ
2. 摂餌生態			
餌生物	小型底棲動物	小型底棲動物	動物プランクトン
摂餌頻度	YOY雄 ++ Older雄 + YOY雄 +++ Older雄 +	YOY雄 ++ Older雄 + YOY雄 +++ Older雄 +	YOY雄 + or +++ Older雄 +++ YOY雄 +++ Older雄 +++



ゴではOlder雄はYOY雄や雌に較べて交尾期間中の摂餌量が少なかった。Older雄は当該交尾期においては摂餌よりも繁殖（求愛・交尾）に多くの時間を費やすと考えられた。これに対してYOY雄では翌年以降にも交尾の機会が見込めるため、当歳の交尾期には摂餌も行い成長や生残をよくすることが適応的である。また、アオタナゴのYOY雄では摂餌しながら交尾場所へ雌を誘導する摂餌誘導が観察されたが、この行動は雌に求愛しつつ摂餌できるため雄にとっては有効な方法と考えられた。

オキタナゴの摂餌行動は餌となるプランクトンが出現する場合に主に行われたが、この状況においてもOlder雄の摂餌頻度は低かった。プランクトンが出現する際にはこれを摂餌する雌も多数出現したが、YOY雄には雌に求愛して摂餌頻度が低い個体と、専ら摂餌を行う個体の両方が観察された。

雌では、3種いずれにおいても摂餌頻度が高かった。ウミタナゴ科の雌にとっては交尾期の後に迎える妊娠のために、交尾に費やすコストを押さえて摂餌して栄養を蓄えることが適応的と考えられた（表2, 2）。

## 6. 求愛・交尾行動

求愛・交尾行動に関しては、(i)雄による一連の求愛行動の後にペアを形成する、(ii)求愛行動に比べて交尾の頻度が低い、(iii)縄張り内の交尾場所で2-3秒の短時間で交尾する点で共通していた。一方、3種間で次のような相違が認められた（表3, 1）。

ウミタナゴ属では雌の前で倒立姿勢で体を誇示する倒立体側誇示（head standing display）が行われたが、ウミタナゴでは体側の黒色が濃くなり白色斑紋が生じ倒立の角度が海底に対して約45-75度であるのに対し、アオタナゴでは体色変化は顕著でなく倒立の角度が海底に対して約90度であった。また、アオタナゴでは雄が雌を交尾場所に誘導した際に砂質底をついばむ“交尾場所のついばみ行動”を行ったが、ウミタナゴでは観察されなかった。さらにアオタナゴのYOY雄では、雌と一緒に摂餌しながら交尾場所へと誘導する摂餌誘導が高頻度で観察された。




オキタナゴでは中層-表層で雄が雌の前で素早く泳ぐ求愛（courtship dance）を行いウミタナゴ属と異なった。交尾場所については海底の物陰で行う例と表層-中層域で交尾する例が認められた。中層域で交尾する例では Older雌雄の交尾の瞬間にYOY雄がその間に割り込もうとする行動（streaking）が観察された。

求愛・交尾行動について北米産ウミタナゴ科と比較すると、表層-中層で素早く泳ぐオキタナゴの求愛行動は*C. aggregate* (Hubbs, 1917; Wiebe, 1968; Shaw and Allen, 1977) と類似していた。メバルやカサゴの求愛・交尾行動 (Shinomiya and Ezaki, 1991; Fujita and Kohda, 1996) と比較すると、体側誇示などの一連の求愛行動の後にペアを形成する、求愛行動に比べ交尾の頻度が低い、交尾は短時間の内に行われるという点で共通していた。

## 7. 婚姻形態

本研究では雌が2回以上交尾する例は観察できなかった。しかし、雄は縄張りに来遊する複数の雌に求愛する、雌は複数の縄張りを移動する、ペアによる交尾が行われるが結びつきは

表3. 日本産ウミタナゴ科魚類3種の交尾生態の比較 (3)

特徴	ウミタナゴ <i>D. temminckii temminckii</i>	アオタナゴ <i>D. vidua</i>	オキタナゴ <i>N. ransonneti</i>
1. 求愛・交尾行動 3種で共通	(i) 雄による一連の求愛行動の後にペアを形成する, (ii) 求愛行動に比べて交尾の頻度が低い (iii) 縄張り内の交尾場所で2-3秒の短時間で交尾する		
求愛行動, 交尾行動と 3種間の相違	<p>Older雄とYOY雄</p> <p>(1) 倒立誇示行動(45-75度)</p> <p>(2) ジグザグ遊泳</p> <p>(3) 交尾</p>  <p>倒立誇示行動</p>	<p>Older雄</p> <p>(1) 倒立誇示行動(90度)</p> <p>(2) 交尾場所のついでにばみ行動</p> <p>(3) ジグザグ遊泳</p> <p>(4) 交尾</p>  <p>倒立誇示行動</p>	<p>Older雄とYOY雄</p> <p>(1) 素早く遊泳 (求愛ダンス)</p> <p>(2) 体側誇示</p> <p>(3) 円を描いて互いに追尾</p> <p>(4) 交尾</p> <p>* YOY雄の割り込み交尾あり</p>  <p>求愛ダンス</p>
2. 婚姻形態	縄張り訪問型の複婚		
3. サイズグループ間の配偶 (size assortative mating)	<p>YOY雄 → YOY雄</p> <p>Older雄 → Older雄</p>	<p>YOY雄 → YOY雄</p> <p>Older雄 → Older雄</p>	<p>YOY雄 → YOY雄</p> <p>Older雄 → Older雄</p>

弱く交尾が終了するとペアは解消するという点で3種は共通していた。マイクロサテライトDNA多型によるウミタナゴ胎仔の解析では複数の父性が認められ(高木・谷口, 2002), 酵素多型に基づいた*C. aggregata*の一腹胎仔の分析でも父性の多型が報告されている(Darling *et al.*, 1980)。ウミタナゴ科魚類の婚姻形態は1交尾期間中に(i)雄は縄張りに来遊する雌に求愛・交尾する, (ii)雌は複数の雄の縄張りを訪問して交尾するという縄張り訪問型の複婚である(桑村, 1988)と考えられた(表3, 2)。

メバルやアナハゼといった胎生・交尾型魚類ではウミタナゴ同様, 複婚の婚姻形態を持つと推測されている(Shinomiya and Ezaki, 1991; 四宮, 1985)。カサゴでは縄張り雄が雌の行動圏を訪問して複数雌と求愛することや雌雄が複数の配偶者と交尾すること(Fujita and Kohda, 1996)から, 緩やかな一夫多妻的な婚姻形態を持つことが示唆されている。本研究の結果はこれら胎生・体内受精型魚類の婚姻形態と類似していた。

## 8. サイズグループ間の配偶

ウミタナゴとオキタナゴではOlder雌雄とYOY雌雄の出現比率および求愛相手の選択(Ridley, 1983)の調査結果, またアオタナゴでは雄が遭遇した雌に対する行動の調査結果からOlder雌雄とYOY雌雄というサイズグループ間の配偶の有無を検討した。

ウミタナゴとアオタナゴでは求愛・交尾行動はOlder雌雄, YOY雌雄間でのみ観察された。Older雌を巡って競争の起こらないこの2種ではYOY雄とOlder雄間で縄張り行動が認められず両者の縄張りは重複した。これに対してオキタナゴではOlder雄はOlder雌に対してのみ求愛したが, YOY雄はYOY雌とOlder雌の両者に求愛した。Older雌を巡ってYOY雄とOlder雄の間で競争が認められた。Older雄はYOY雌には求愛しなかったが, 若齢で小型の雌と配偶することは適応的ではないためと考えられた(表3, 3)。

北米産ウミタナゴ科の*M. minimus*と*C. aggregata*では, YOY雌雄およびOlder雌雄間でのみ求愛・交尾が行われたが, *Brachyistius frenatus*ではオキタナゴと同様にYOY雄がYOY雌とOlder雌の両者に求愛・交尾した。その原因は精子競争やYOY個体とOlder個体の体サイズ差の大小だと推測された(Warner and Harlan, 1982; DeMartini, 1988)。日本産ウミタナゴ科では交尾期の雄の精巣重量はOlder雄, YOY雄ともに1%程度であり(Hayase and Tanaka, 1980a, 櫻井他, 1996)強い精子競争は認められなかった。一方, YOY雄と雌の体サイズ差はウミタナゴとアオタナゴで大きいオキタナゴでは比較的小さい(表1, 3(2), (3))。さらに, オキタナゴでは1歳以上の生残個体の割合は低かった(表1, 3(1))。ウミタナゴとアオタナゴでは, YOY個体とOlder個体の体サイズ差および寿命が要因となり同サイズグループ同士で配偶するが, オキタナゴのYOY雄はYOY雌とOlder雌に配偶すると考えられた。

## IV. 総括

本研究により日本産ウミタナゴ科のウミタナゴ, アオタナゴ, オキタナゴの交尾生態を明らかにすることが出来た。3種は交尾期の9-12月にはガラモ場, アマモ場, 岩礁域に生息し, 当歳のYOY個体と1歳以上のOlder個体が繁殖に参加した。交尾期間中に雄は縄張りを保持し雌

が縄張りを訪問する社会を形成した。雄は縄張りを訪問する雌に求愛行動を行ったが、雌が交尾に応じる例は稀であった。北米産ウミタナゴ科と比較すると、交尾期に浅瀬に移動する習性、社会構造、求愛行動などが類似していた。社会構造や求愛・交尾行動の結果から考察される縄張り訪問型の複婚の婚姻形態は、胎仔父性の生化学的研究の結果を支持するものであった。雄が縄張りを保持する社会構造などはメバルやカサゴなど他の胎生魚と類似していた。多くの胎生魚類は縄張り訪問型の社会構造を有し複婚の婚姻形態であると考えられた。

サイズグループ (Older個体とYOY個体) 間の配偶に関しては、ウミタナゴとアオタナゴは同サイズグループ間でのみ配偶が行われたが、オキタナゴYOY雄はOlder雄にも求愛した。オキタナゴではOlder個体とYOY個体の体サイズ差が小さいことや寿命の短さが、サイズグループ間の配偶が行われる要因と考えられた。

ウミタナゴ科魚類は温帯-亜寒帯の沿岸環境に広く生息している。ウミタナゴ、アオタナゴ、オキタナゴは東北-関東、西日本沿岸の藻場や岩礁域の重要な構成種であり、交尾生態に関しても藻場や岩礁域の環境を利用していることが明らかとなった。気候変動などの諸要因による沿岸環境の変化は本科魚類の生息状況に大きな影響を与えると考えられた。

## V. 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) の教職員の皆様、長崎県壱岐市芦辺の皆様、大分県佐伯市上浦の皆様からは調査にあたり多大な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に心より感謝する。

## VI. 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.
- Darling, J. D. S., M. L. Noble, and E. Shaw. 1980. Reproductive strategies in the surfperches I. Multiple insemination in natural populations of the shiner perch, *Cymatogaster aggregata*. *Evolution*, 34(2): 271-277.
- DeMartini, E. E. 1988. Size-assortative courtship and competition in two Embiotocid fishes. *Copeia*, 1988: 336-344.
- Ebeling, A. W. and D. R. Laur. 1985. The influence of plant cover on surfperch abundance at an offshore temperate reef. *Env. Biol. Fish.*, 12(3): 169-779.

- 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.
- Fujita, H. and M. Kohda. 1996. Male mating effort in the viviparous scorpionfish, *Sebastes marmoratus*. Japan. J. Ichthyol., 43(3): 247-255.
- 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.
- Hixon, M. A. 1981. An experimental analysis of territoriality in the California reef fish *Embiotoca jacksoni* (Embiotocidae). Copeia, 1981(3): 653-665.
- Hubbs, C. L. 1917. The breeding habits of the viviparous perch, *Cymatogaster*. Copeia, 47: 72-74.
- Hubbs, C. L. 1921. The ecology and life-history of *Amphigonopterus aurora* and other viviparous perches of California. Biol. Bull., 40(4): 181-209.
- Hogarth, P. J. 1976. 胎生 (磯野直秀訳). 朝倉書店, 東京, pp. 102.
- 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, 5pl.
- 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, 2pl.
- 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 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.
- Longo, G. C., G. Bernardi and R. N. Lea. 2018. Taxonomic revisions within Embiotocidae (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, 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 temmincki* Bleeker-II: on the annulus of otolith and the growth. Rec. Oceanogr. Works Japan (Special Number 6) : 73-79, 5pl.
- Nakazono, A., Y. Tateda, and H. Tsukahara. 1981. Mating habits of the surfperch, *Ditrema temmincki*. Japan. J. Ichthyol., 28(2): 122-128.
- 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. 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.
- 櫻井真. 2022. アオタナゴの交尾生態. 鹿児島純心女子短期大学研究紀要. 52 : 61-78.
- Schultz E. T. 1993. Sexual size dimorphism at birth in *Micrometrus minimus* (Embiotocidae): A prenatal cost of reproduction. Copeia, 1993(2): 456-463.
- Shaw, E. and J. Allen. 1977. Reproductive behavior in the female shiner perch *Cymatogaster aggregata*. Marine Biology, 40: 81-86.
- 四宮明彦, 1985. 海産カジカ科3種の生殖生理および繁殖生態に関する研究. 北海道大学水産学部, 博士論文., pp. 145, 22pl.
- Shinomiya, A. and O. Ezaki. 1991. Mating habits of the rockfish *Sebastes inermis*. Env. Biol. Fish., 30: 15-22.
- Shrode, J. B., L. J. Purcell, and J. S. Stephens, Jr. 1983. Ontogeny of thermal preference in four species of viviparous fishes (Embiotocidae). Env. Biol. Fish., 9(1): 71-76.
- 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子の父性判別. 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.
- Wourms, J. P. 1981. Viviparity: The maternal-fetal relationship in fishes. Amer. Zool., 21: 473-515.