

TUMSAT-OACIS Repository - Tokyo

University of Marine Science and Technology

(東京海洋大学)

館山湾に生息するベラ科オハグロベラ *Pteragogus aurigarius*
における繁殖行動の多様性と性転換に関する研究

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2017-06-26 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 清水, 庄太 メールアドレス: 所属:
URL	https://oacis.repo.nii.ac.jp/records/1442

博士學位論文

館山湾に生息するベラ科オハグロベラ
Pteragogus aurigarius における繁殖行
動の多様性と性転換に関する研究

平成 27 年度
(2016 年 3 月)

東京海洋大学大学院
海洋科学技術研究科
応用環境システム学専攻
清水 庄太

博士學位論文

館山湾に生息するベラ科オハグロベラ
Pteragogus aurigarius における繁殖行
動の多様性と性転換に関する研究

DIVERSITY OF MATING BEHAVIOUR AND SEX CHANGE
OF *Pteragogus aurigarius* (LABRIDAE) IN TATEYAMA
BEY, CENTRAL JAPAN

平成 27 年度
(2016 年 3 月)

東京海洋大学大学院
海洋科学技術研究科
応用環境システム学専攻
清水 庄太

目次

目次	2
第1章 序論	1
第2章 配偶システム	10
材料及び方法	10
調査場所	10
採集・個体識別方法	12
観察期間と観察方法	12
生殖腺の組織学的観察	14
結果	14
雌雄の特徴	14
産卵期，産卵周期および産卵時刻	17
雄の繁殖行動	17
各繁殖行動を取る雄の全長	26
雄の生殖腺構造	26
考察	28
配偶システム	28
配偶システムの変化	28
FMMの特徴と行動	31
第3章 月齢サンプリングによる性転換が起きる年齢・全長および時期の推定	32
材料および方法	32
月例サンプリング	32
年齢査定	33
結果	34
雌雄および性転換個体のサイズ	34
生殖腺熟度指数の月齢変化と産卵期	36

月別の全長と性別の関係	40
年齢査定	42
月別の年齢と性別の関係	42
考察	44
産卵期と性転換の時期	44
性転換するサイズおよび年齢	45
第4章 飼育実験	48
材料及び方法	48
飼育実験	48
サンプリングと各部の計測	49
飼育方法・観察	49
結果	50
考察	56
第5章 総合討論	58
要約	61
謝辞	64
参考文献	65

第 1 章 序論

配偶システムは餌，配偶相手，配偶場所，隠れ場所などといった資源の分布状況および捕食者の存在によって一夫一妻，一夫多妻，一妻多夫などのパターンがみられる．資源が一様に分布している場合，雄が資源を独占できないため一夫一妻のような配偶システムが進化する．また，資源がパッチ状に分布する場合，優位な雄は多くの資源を獲得し繁殖成功を高めるために，資源そのものを独占しようとする．このような場合，一夫多妻のような配偶システムが進化する (Emlen and Oring 1977; Barlow 1998; Davies et al. 2012)．このような一夫多妻の配偶システムでは資源や雌を巡る雄間競争や雌の配偶者選択によって雌雄間の形態に大きな差が生じた．例えば雄は体が大きかったり，派手であったりする．また，行動面でも他の雄への攻撃や配偶相手への求愛行動などによって性的二型が進化している．このように資源を独占できる大型雄の繁殖成功度は小型雄に比べて非常に高くなっている (Andersen 1994)．

一方で資源や雌を独占できない劣位の雄も，繁殖に参加し繁殖成功を高めるために多様な繁殖行動が進化してきた．例えば，社会的地位の低い比較的小型の雄はストリーキングを用いて，縄張り雄のペア産卵に混ざり，放

精をするといった戦術をとる．このように繁殖行動を自身の社会的地位によって変化させるような戦略を条件付き戦略 (Conditional strategy) とよぶ (Gross 1996)．例えば魚類においてはベラ科 (Labridae), イソギンポ科 (Blenniidae), ハゼ科 (Gobiidae), サケ科 (Salmonidae), スズメダイ科 (Pomacentridae), カジカ科 (Cottidae), カワハギ科 (Monacanthidae) など知られている (Moyer 1991; Charnov 1993; Karino and Nakazono 1993; Fleming and Gross 1994; Magnhagen 1995; Gonçalves et al. 1996; Hayakawa and Munehara 1996; Kawase and Nakazono 1996; Sunobe and Nakazono 1999; Taru et al. 2005; Takegaki et al. 2013)．

サケ科ギンザケ *Onocrhymus kisutch* の場合, 2つの繁殖行動が知られており, 2歳から繁殖に参加するジャックと呼ばれるスニーカーとカギバナと呼ばれ3歳からペア産卵をおこなう個体が存在する．稚魚期に成長率の良かった個体はカギバナよりも一年早く川に戻りジャックになることが知られている．このように成長率によって繁殖行動が異なり遺伝的に決定されるわけではない (Charnov 1993; Fleming and Gross 1994; Koseki and Fleming 2006)．ハゼ科クモハゼ *Bathygobius fuscus* は岩穴などを産卵ための巣として利用し, 訪れる雌とペア産卵するネストホルダーと, 巣穴をもたないスニーカーが知られている．雄は自身の繁殖成功を高めるために小さいうちはスニーカーとして活動し, 成長とともに繁殖行

動を変化させている (Taru et al. 2002; Takegaki et al. 2013).

魚類において雌雄同体现象は約 30,000 種の魚類のうち約 300 種で確認されている (余吾 1987). その中でも雌雄それぞれの機能を生涯の異なる時期に発現させる隣接的雌雄同体现象も多くの魚種で観察されている (Sadovy de Mitcheson and Liu 2008). 隣接的雌雄同体现象には雌から雄に性転換する雌性先熟, その逆の雄から雌に性転換する雄性先熟, 両性を可逆的に転換する双方向性転換に分類することができる (Munday et al. 2010). 性転換の適応的意義については Size-advantage (SA) モデルによって説明されている. 雌の繁殖成功は自身の産卵数によって決定し, 体長や年齢の増加とともに高くなる. 一方, 雄の繁殖成功は受精した卵の数によって決まるため, 配偶システムによって変化する. 雌が大型の雄を好む社会では, 大型雄が雌を独占できるため高い繁殖成功を得るが, 小型雄は雌を獲得できないため, 同サイズの雌よりも繁殖成功が下回る. この場合, 一生を雌あるいは雄として過ごすよりも, 体サイズが小さいうちは雌として過ごし, 大きくなってから雄に性転換することで生涯繁殖成功を高めることができ, このような場合で雌性先熟が進化しやすい (Fig. 1A). 一方, 雌による選択がなければ, 雄はサイズに関わらず雌との繁殖が可能で繁殖成功は一定である. この場合は大型の雌ほど卵を産むことができ同サイズの雄よりは繁殖成功が高くなるので雄性先熟が進化しやすい (Fig. 1B). よって個体は自身のサイズや社会的地位によって自身の性を決定するので, 性転換も条

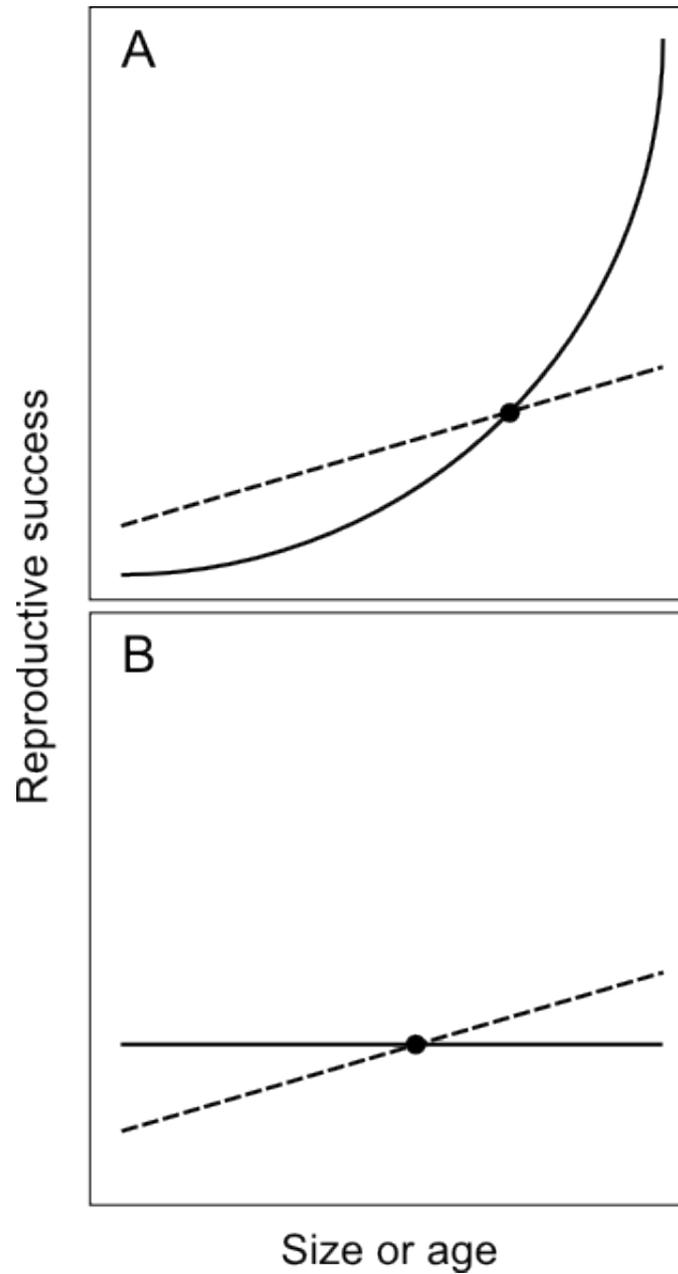


Fig. 1. Size-advantage model.

Changing of the reproductive success of the male and female with the increase of body size or age. (A) Protogyny and (B) protandry. *Solid lines*, male's reproductive success. *Broken lines*, female's reproductive success. *Black circle*, point of occurring sex change

件付き戦略であると考えることができる (Ghiselin 1969; Warner 1975, 1984; Kuwamura and Nakashima 1998; Munday et al. 2006).

SA モデルの発表後, このモデルにそった研究が多くなされてきた (坂井 1997; Shinomiya et al. 2003; 大西 2004; 桑村 2004; Hattori 2012). 雌性先熟魚の例としてキンチャクダイ科 (Pomacanthidae) アカハラヤッコ *Centropyge ferrugata* では雄が縄張りを構え, 多数の雌はその縄張り内で生活し, ペア産卵をおこなう. 縄張りを構えていた雄が消失した場合, 雌の中で最大の個体が性転換をおこなう (坂井 1997). 一方, 雄性先熟の性転換をおこなうコチ科 (Platycephalidae) トカゲゴチ *Inegocia japonica* および, セレベスゴチ *Thysanophrys celebica* では雌は有意に雄よりも大きく, 雌雄共に縄張りを持たない. ペア産卵をおこなうが, 特定のペアで産卵するわけではなく, ペア同士間のサイズにも相関はなくランダム配偶である, SA モデルが予測する結果であった (Shinomiya et al. 2003; Sunobe et al. 2015). また雄性先熟のクマノミ類は一夫一妻であるが, 雌は大きな配偶者を選択するわけではないので (Buston 2003), ランダム配偶に相当するものと言える.

特にベラ科魚類 (ここでは中坊編 [2013] に従いブダイ科も含む) は約 670 種知られており, サンゴ礁域や岩礁域に生息している (Nelson ed. 1994). 生息水深は幅広いが, 浅海で産卵する種も多く, 観察が容易なので性的二型の進化や, 多様な繁殖行動が研究されている. また, 多くの種で雌性先熟の性転換が知られており, 様々な知見が

得られている (Warner 1984; Waner and Schults 1992; Kuwamura and Nakashima 1998; Kuwamura et al. 2000; Munday et al. 2006; Sadovy de Mitcheson and Liu 2008).

本科では雄には生まれたときから雄の一次雄と、性転換を経験して雄になる二次雄が存在する。同種内で一次雄と二次雄が存在する種を *diandric species*、二次雄だけで構成されている場合を *monandric species* と呼ぶ。また、ベラ科はサイズや雌雄間で色彩に大きな差があることが知られている。雌あるいは *diandric species* の小型雄では色彩が地味な *initial phase (IP)* と大型雄でみられる色鮮やかな *terminal phase (TP)* の 2 パターンがある (Kuwamura and Nakashima 1998)。 *Diandric species* や *Monandric species* でも資源を独占している TP 雄が消失すると、大型雌が性転換をおこなうことが知られている (Ross et al. 1983; Warner and Swearer 1991; Nakashima et al. 2000; Sakai et al. 2002)。

一次雄と二次雄の TP 雄は縄張りを構えペア産卵をおこなう。一方、一次雄の IP 雄は縄張りを構えず、ストーリーキングや多数の雄が一尾の雌を追尾して産卵するグループ産卵をおこなう (中園 1979; Warner and Hoffman 1980; 余吾ら 1980; Warner 1984; Moyer 1991; 渋野ら 1994; Adreani and Allen 2008; Suzuki et al. 2008, 2010)。産卵場所に集まる IP 雄が高密度状態になると TP 雄は IP 雄の縄張りへの侵入を防ぎきれないためにグループ産卵の頻度が高くなる。このような代替戦術は個体群密度の変化によって起きる (中園 1979; Warner and Hoffman

1980; Waner 1984; Shibuno et al. 1993; van Rooij et al. 1996; Kuwamura et al. 2009; Suzuki et al. 2010).

ベラ科魚類であるオハグロベラ *Pteragogus aurigarius* (Richardson 1845)は津軽海峡から九州南岸の日本海・東シナ海沿岸，および伊豆諸島，房総半島以南の太平洋沿岸の岩礁域や藻場に生息しており，全長は17cmほどに達する(中坊編 2013)．先行研究が福岡県の津屋崎(中園 1979)と三宅島(Moyer 1991)でおこなわれており，本種も雌性先熟の性転換をおこない，雌雄で色彩，外部形態が大きく異なる．雄はすべて二次雄で一次雄は存在しない．津屋崎での配偶システムは産卵期間を通じて雄は縄張りを構え，縄張り内の4-5匹の雌と産卵するハレム型一夫多妻である．津屋崎では縄張り雄によるペア産卵のみが観察される(中園 1979)．一方，三宅島では雄は産卵期間中，縄張りを構え，雌は産卵のために雄の縄張りを訪れる．そして，非産卵期になると雄は縄張りを放棄する．Moyer (1991)はこのような産卵期のみ縄張りを構える配偶システムをlek-likeとした．縄張り雄はペア産卵の他にストリーキング行動も示した．さらに隣接した雄の縄張りに侵入し，ペア産卵をおこなうスニーキングも観察された(Moyer 1991)．このように津屋崎と三宅島では産卵行動が異なり，配偶システムも異なる．そこで，東京海洋大学館山ステーション地先の海で多数出現する本種の繁殖行動や配偶システムは，上記の地域と異なる可能性が高い．

SAモデルは，あるサイズおよび年齢になると性転換が起こることを予測している(Warner 1975)．しかし，性転

換を起こす具体的な条件は魚種により様々である。ハタ科 (*Serranidae*) ではある体サイズや年齢で性転換することが知られている (Brulé et al. 2003; Burgos et al. 2007; Aronov and Goren 2008; Kline et al. 2011)。年齢と性転換の関係が明らかになった例は少ないがコチ科セレベスゴチ *T. celebica* は 2 歳になると性転換することが知られている (Sunobe et al. 2015)。

しかし、雌性先熟のベラ科ホンソメワケベラ *Labroides dimidiatus* では、性転換に社会的抑制が働き、ハレム内の大型雄が消失することで、最も優位な雌が性転換して雄になる (Robertson 1972; Nakashima et al. 2000; Kuwamura et al. 2002)。また、同様に雌性先熟魚のベラ科 *Thalassoma duperrey* に関する研究では、雌は自分より小さな個体がいると性転換することが報告されている (Ross et al 1983)。

このように性転換の有無はサイズや年齢、もしくは自身の社会的順位によって引き起こされる。雌性先熟魚のベラ科ミツボシキュウセン *Halichoeres trimaculatus* では雌単独で飼育した場合、大型雌が TP 雄に性転換した (Kuwamura et al. 2007)。オキナワベニハゼ *Trimma okinawae* においても雄を除去すると集団の中で一番大きい雌が雄に性転換することが知られている (Sunobe and Nakazono 1990)。つまり雌性先熟魚において社会順位の上位個体 (大型個体) が下位個体 (小型個体) の性転換を抑制している。ホンソメワケベラ *L. dimidiatus* ではハレム内において上位個体は下位個体の性転換を抑制するための攻撃行動がよく観察される (Sakai et al. 2001)。

本研究は、第2章で本種の館山湾における配偶システムを明らかにするため、繁殖行動を観察し、先行研究との比較、検討をおこなった。また、先行研究には報告されていない繁殖行動も観察されたため、なぜ、館山において本種が多く繁殖戦略を持つのか検討した。

続いて第3章では、月例サンプリングをおこない、耳石の横断面上の輪紋数を用いた薄層横断切片法を用いて、年齢を明らかにした。さらに、生殖腺の組織的観察をおこない、野外での性転換を観察し、年齢と性転換の関係、性転換の時期を明らかにした。

第4章では水槽実験をおこない、本種の性転換がどのような社会条件で起きるか観察した。

第5章では第2章から第4章までの結果をまとめ、本種の多様な繁殖行動が現れた理由と、本種の生活史を推定する。

第 2 章 配偶システム

第 2 章では本種の館山湾における配偶システムを明らかにするため，繁殖行動を野外観察し，先行研究との比較，検討をおこなった．その結果，先行研究には報告されていない繁殖戦術を含む 4 種類の戦術が観察された．なぜ館山において本種が多くの繁殖戦術を持つのか検討した．

材料及び方法

調査場所

本研究は千葉県館山市坂田，東京海洋大学水圏科学フィールド教育センターの地先海岸 ($34^{\circ}58'N$, $139^{\circ}46'E$) で実施した．海中は海岸からなだらかに傾斜した岩盤が広がっており，岩盤上には，マクサ (*Gelidium elegans*)，アカモク (*Sargassum horneri*)，スギノリ (*Chondracanthus tenellus*) などの海藻類が生えており，本種が身を隠すのに適した環境となっている．200 m ほど沖に行くと岩盤は途切れそれ以降は砂地が広がっている (Fig. 2)．この境界地点は，水深が満潮時に 8 m になる場所である．この境界地点では本種の産卵が頻繁に観察されたことから，10×16 m のコドラートを設置し観察区とし，観察区内の岩盤や砂地の位置を書き込んだ地図を作成し，観察をおこなった．

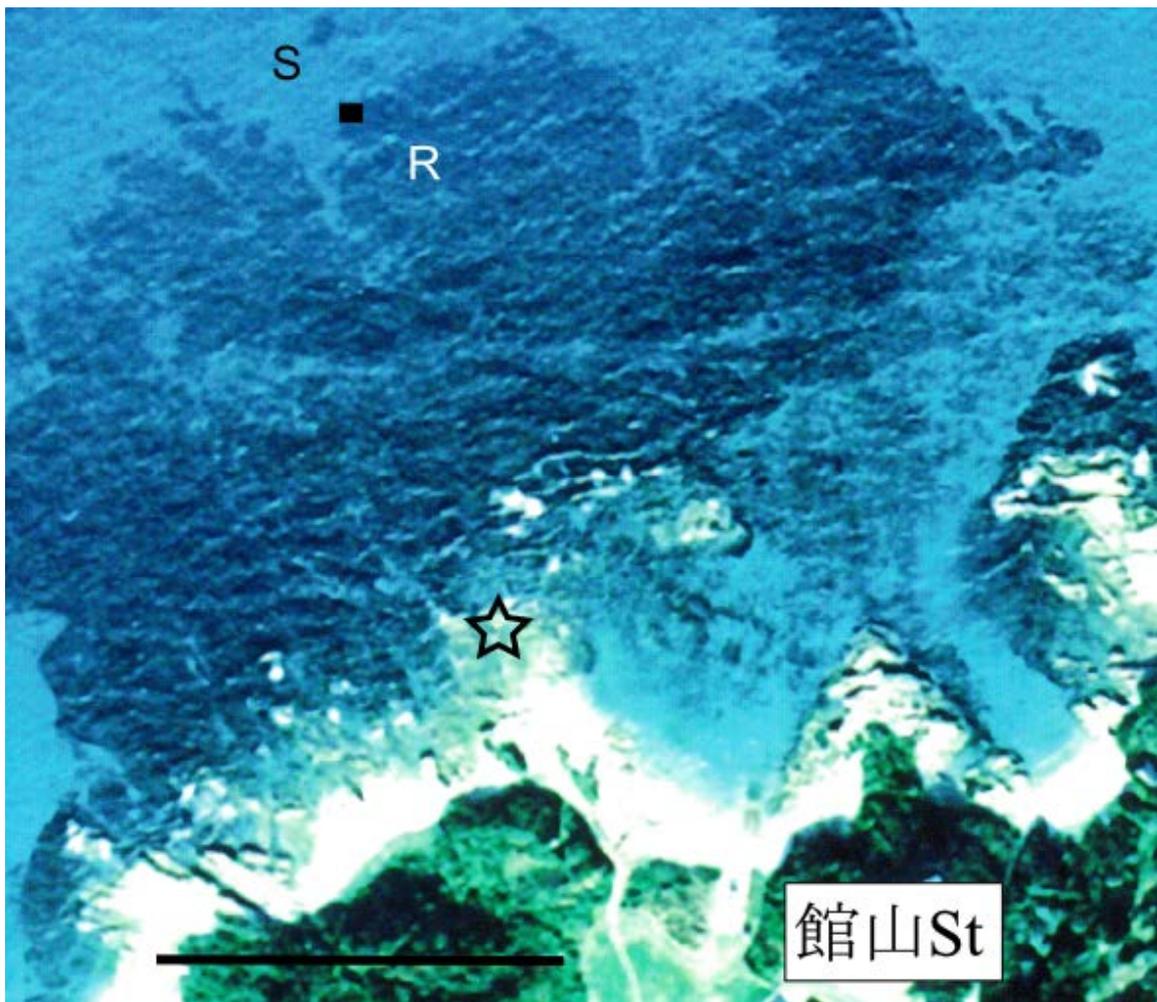


Fig. 2. Study area in Tateyama.

Black square, 10×16 m. *R*, ground area. *S*, sand area. *Star mark*, entry point. *Scale bars*, 200 m

採集・個体識別方法

本種を個体識別するため，採集には追い込み網(目合 1 cm，高さ 150 cm，長さ 300 cm)を用いて，2007，2008，2009 年の 5 月から 7 月に雄をそれぞれ 22，170，193 尾，雌をそれぞれ 52，260，317 尾採集した．採集個体は実験室に持ち帰り計測と個体識別をおこなった．

本種の性別は色彩と外部形態から判別することができ，雄は全長(Total length : TL [mm])と全体と頭部の写真を撮影し，雌は全長を記録した(Table 1)．

個体識別にはイラストマー(Northwest Marine Technology, Washington, USA)を皮下注射し，これに加え，雄については，眼から鰓蓋にかけて個体ごとに模様が異なるので，この特徴も個体識別に用いた．

観察期間と観察方法

本種の産卵期および時刻については福岡県や熊本県での調査で 8 月上旬から 9 月下旬の夕刻となっている(中園 1979)．そこで館山でもほぼ同様と考え，2007 年から 2009 年の 6 月から 9 月の日没の 2 時間前に観察をおこなった．観察には毎回 SCUBA を利用し，観察事項の記録にはアクリル製観察板，デジタルカメラ(Power Shot A630, Canon Electronics Inc., Japan)を用いた．また水温は温度計とダイビングコンピューター(Spider, Suunto, Finland)を用いて記録した．観察期間中の水温は 15.9 から 26.1°C であった．

2007年：6月5日から7月21日まで，本種の採集，繁殖場所の特定，観察区の設置，個体識別をおこない，7月22日から9月27日までコドラート内に出現した雄について各個体を5分間観察し行動の軌跡を地図上にトレースし，求愛行動，産卵行動および他の雄との闘争した場所と時刻を地図上に記録した．また，卵捕食者の数も記録した．8月6日からは産卵時刻と日没時刻との関係を明らかにするために日没前後に潜水した．日没時刻は海上保安庁海洋情報部のホームページのものを利用した

(http://www1.kaiho.mlit.go.jp/KOHO/automail/sun_form3.htm).

2008年・2009年：2008, 2009年は観察区の一部に雄18-76尾の群がり形成された．そこでこの集団について詳しく観察し，この群がりできた場所を集団産卵場とした．2008年7月22日から7月31日まで，集団産卵場に出現した雄について各個体を1分間観察し行動の軌跡を地図上に記録した．8月1日から9月17日まで，集団産卵場での観察時間を30分とし，その間におこなわれた産卵行動の回数と，1尾の雌に対し何尾の雄が放精したかを記録した．また集団産卵場における雌雄の個体数を記録するために雄，雌の数をそれぞれ3回ずつカウントしその平均をその日の集団産卵場に現れた個体数とした．集団産卵場以外で出現した縄張り雄1個体を3分間観察し行動の軌跡を地図上にトレースし，求愛行動，産卵行動および他の雄と闘争した場所と時刻を地図上

に記録した。9月5日、6日は集団産卵場に出現する雄と縄張りを形成した雄の求愛行動、繁殖成功を比較するためにそれぞれ8個体を5分間観察、記録した。今回の調査での繁殖成功度は単位時間当たりの産卵回数とする。2009年も同じ項目を観察した。

生殖腺の組織学的観察

各繁殖戦術をとる雄が一次雄か二次雄であるか判断するために、観察期間中に20尾の雄を採集した。各個体から生殖腺を摘出しブワン液で24時間固定した後、70%エタノールに置換し、厚さ5 μ mのパラフィン切片標本とし、ヘマトキシリン・エオシンの二重染色を施し、光学顕微鏡(BX51TF, Olympus Corporation, Japan)を用いて観察した。一次雄と二次雄の違いは中園(1979)に従い、卵巣腔の有無で判断した。

結果

雌雄の特徴

オハグロベラに2つの色彩があることが確認された。雌は全体的に赤褐色、腹部は白色で青い斑点がある(Fig. 3A)。また雄は全体的に黒緑色をしており、鱗は黄緑色で縁取られ、眼から鰓蓋にかけて黄色の線で作られた複雑な模様がみられた(Fig. 3B)。また雄では背鰭第1-2棘が延長している。2007年から2009年に関して、雄の全長は雌よりも有意に大きい(Table 1)。このような特徴は津屋崎や三宅島でも観察されている(中園 1979, Moyer

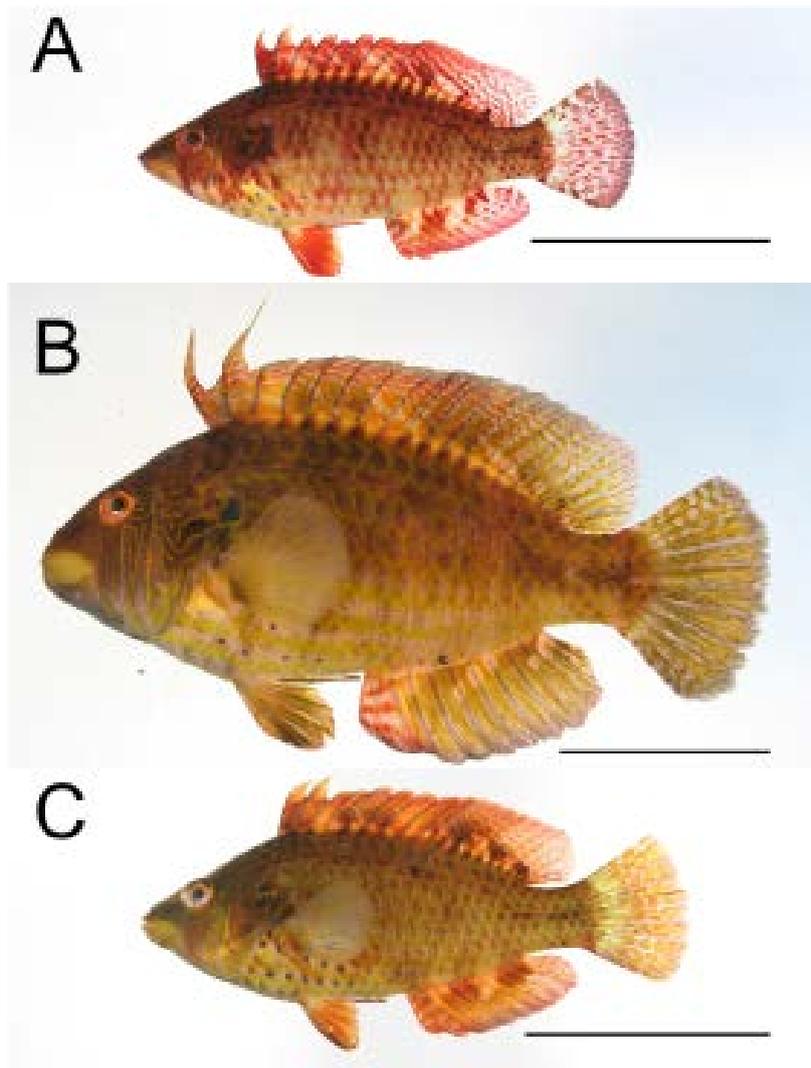


Fig. 3. Coloration of *Pteragogus aurigarius*.
(A) Female. (B) Terminal phase (TP) male. (C) Initial phase (IP) male. *Scale bars*, 50 mm

Table 1 . Yearly fluctuations of body size (mm TL) of male and female in 2007, 2008, and 2009

	2007	2008	2009	Tukey-Kramer		
				2007-2008	2008-2009	2007-2009
Male						
Mean \pm SD	152.8 \pm 18.0	140.1 \pm 19.8	126.3 \pm 18.6			
Range	120-178	91-175	84-170	$q = 10.1$	$q = 4.7$	$q = 10.1$
<i>N</i>	22	170	193	$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p < 0.01$
Female						
Mean \pm SD	94.8 \pm 10.0	83.4 \pm 13.6	78.2 \pm 11.8			
Range	76-117	58-137	50-111	$q = 5.6$	$q = 3.1$	$q = 5.5$
<i>N</i>	52	260	317	$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p < 0.01$
Student <i>t</i> test	$t = 17.8$	$t = 35.1$	$t = 34.9$			
Male-female	$p < 0.01$	$p < 0.01$	$p < 0.01$			

1991). 雌雄の全長はともに年を経るごとに有意に小さくなった (Table 1).

産卵期，産卵周期および産卵時刻

産卵期について，2007年は予備観察をしていた6月21日から9月3日，2008年は7月22日から9月9日，2009年は7月8日から9月6日まで観察された．また，2007年は9月29日，2008年は9月18日，2009年は9月20日に観察区から全ての雄が消失した．これより館山での本種の産卵期は7月上旬から9月上旬までと推定された．

産卵時刻と月齢，日没時刻の関係を Fig. 4 に示す．産卵は月齢に関係なく観察日には観察され，必ずしも大潮あるいは小潮で産卵の頻度が高いということとはなかった．産卵は全て午後に行われ全期間を通じて 15:59 から 17:56 であった．産卵が終了するのは日没より1時間前後早く，日没時刻が早くなるにつれて産卵終了時刻も早くなることが確認された．

雄の繁殖行動

ペア産卵：ペア産卵は全観察期間で観察された．雄 (Territorial male: TM) は産卵場所に縄張りを形成し，ペア産卵をおこなった (Fig. 5A)．隣り合う縄張りの境界付近では闘争が見られ，非縄張り雄が接近すると追い払う行動が観察された．求愛行動については Moyer (1991) によって報告されたものと同様の行動が観察された．産卵時刻の前になると，雌が縄張りを訪れ，海藻の間に身を

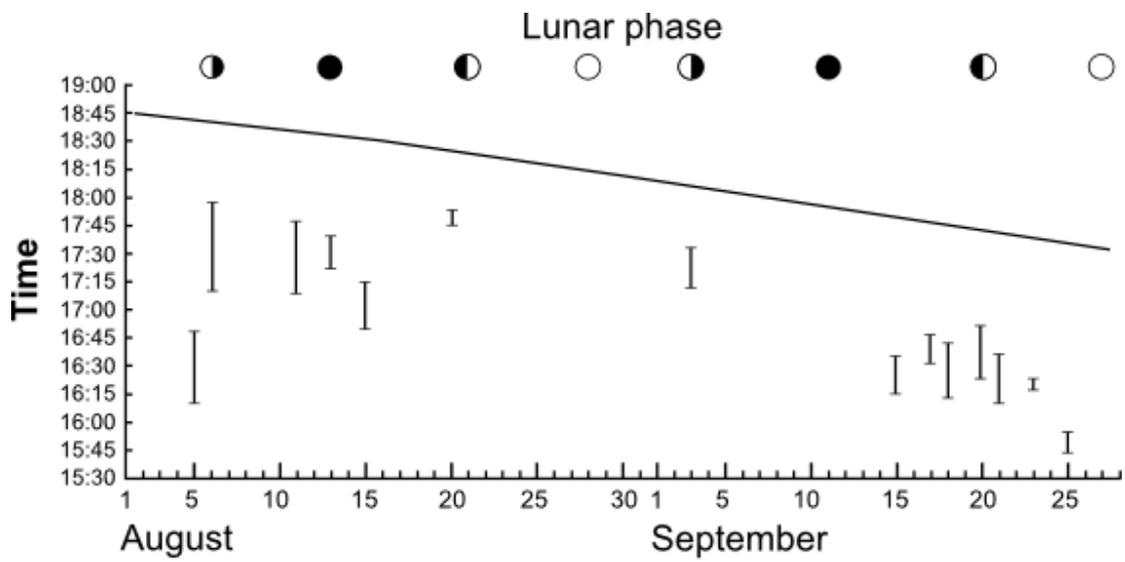


Fig. 4. Relationship between time of sunset and spawning in 2007. *Vertical bars*, observation time. *The solid line*, time of sunset

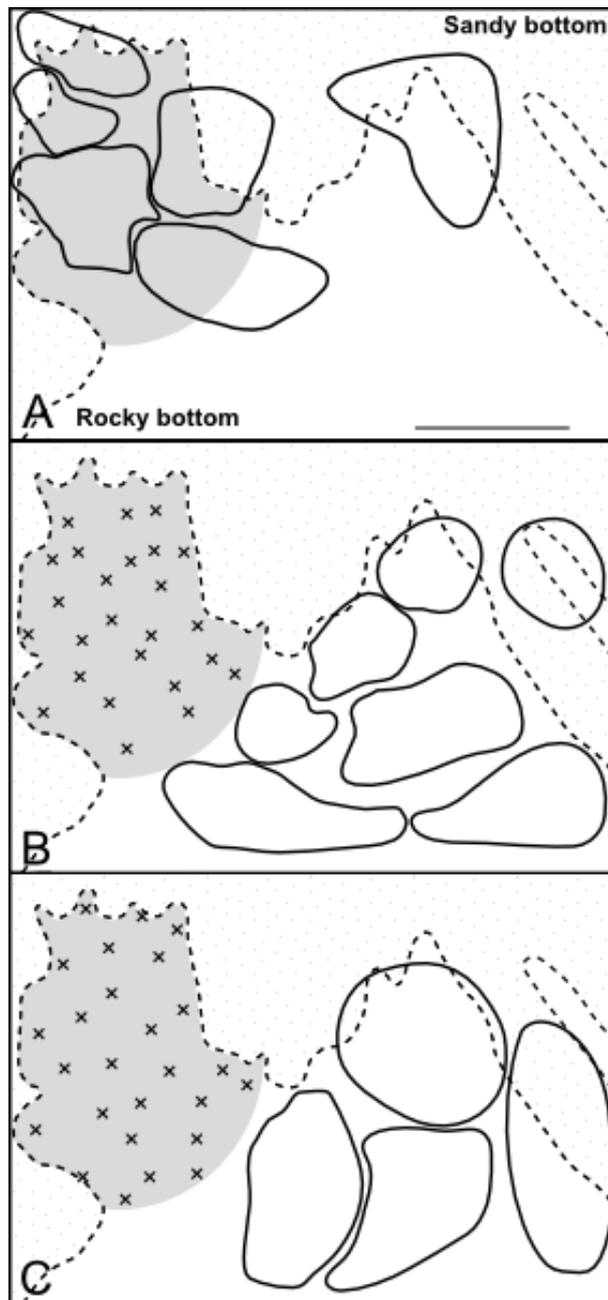


Fig. 5. Distribution of territories in (A) 2007, (B) 2008, and (C) 2009. *Solid line*, boundaries of territories. *Broken line*, borders between rocky and sandy area. *Gray area*, the main spawning site. *x*, location of group spawning males. *Scale bars*, 4 m

隠す。縄張り雄が雌を見つけると、自身の縄張り内を、体を横倒しにして、波打たせながら、腹部を雌に見せるように求愛する(Lateral wave swimming and Sway-swimming)。雌は求愛を受け入れると、雄に体を寄り添わせるように泳ぎ、雌の腹部を雄がつつくような仕草をすると、ペアは速度をあげ上昇し放卵と放精をおこなう。産卵が終了すると雌は縄張りを離れ、雄は他の雌に求愛をおこなう(Fig. 6A)。2007年に8個体、2008年に7個体、2009年に4個体の縄張り雄を観察し、416回のペア産卵を観察した。

縄張りを追い出された雄は元の縄張りの周囲に留まり、追い出した縄張り雄が他の雄と闘争などを行っている隙に、奪われた縄張り内の雌とペア産卵をおこない、ストリーキングや集団産卵に参加することはなかった。追い出されるまでの縄張りの変化を Fig. 7 に示す。

ストリーキング：ストリーカー(Streaker)と呼ばれる非縄張り雄は、縄張り雄の周辺を泳ぎ回り、ペアが産卵の為に上昇するのを追尾し、ペアに割り込み縄張り雄とともに放精をおこなう(Fig. 6B)。2007年に3個体出現したが2008、2009年には出現しなかった。

集団産卵：2008年、2009年において集団産卵場はコドラート内で海底から60-70 cm高くなっている、西側の8×4 mの範囲に形成されていた。出現する雄は縄張りを形成していなかった(Fig. 5B, C)。この場所に集まった雄

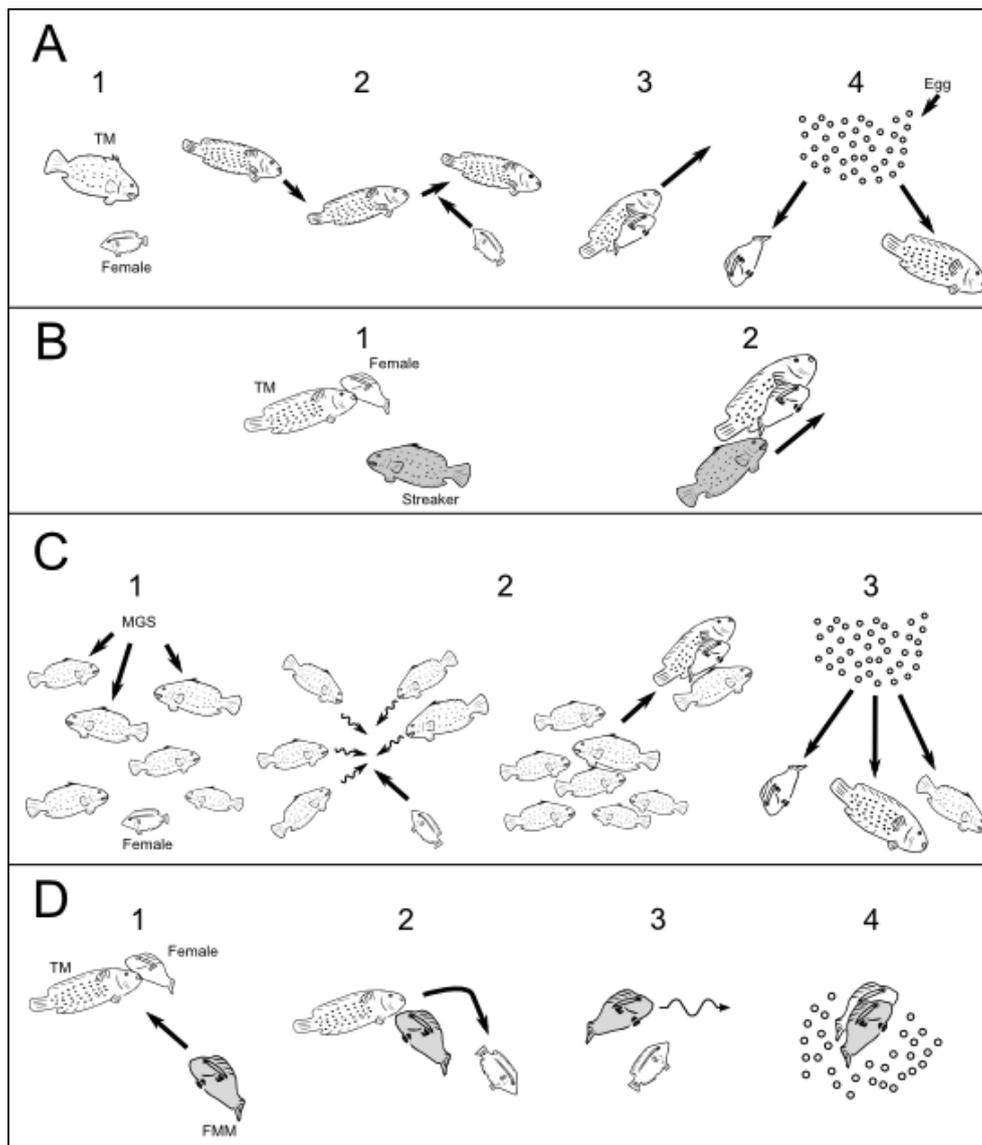


Fig. 6. Motor patterns of four types of reproductive behavior. Video of these behavioral sequences is registered in the Movie Archives of Animal Behavior (<http://www.momo-p.com>; registered number; pair spawning, momo150116pa01b; streaking, momo150116pa02b; group spawning, momo150116pa03b; female mimicry male, momo150116pa04b).

(A) pair spawning: (1) rushing and circling, (2) sway-swimming and female rising, (3) body-touching, (4) spawning.

(B) streaking: (1) approaching a pair, (2) releasing sperm with pair.

(C) group spawning: (1) rushing and circling, (2) approaching a female rising, (3) spawning by one to three males and female.

(D) spawning by FMM: (1) approaching a pair, (2) expelling female, (3) sway-swimming and female rising, (4) spawning.

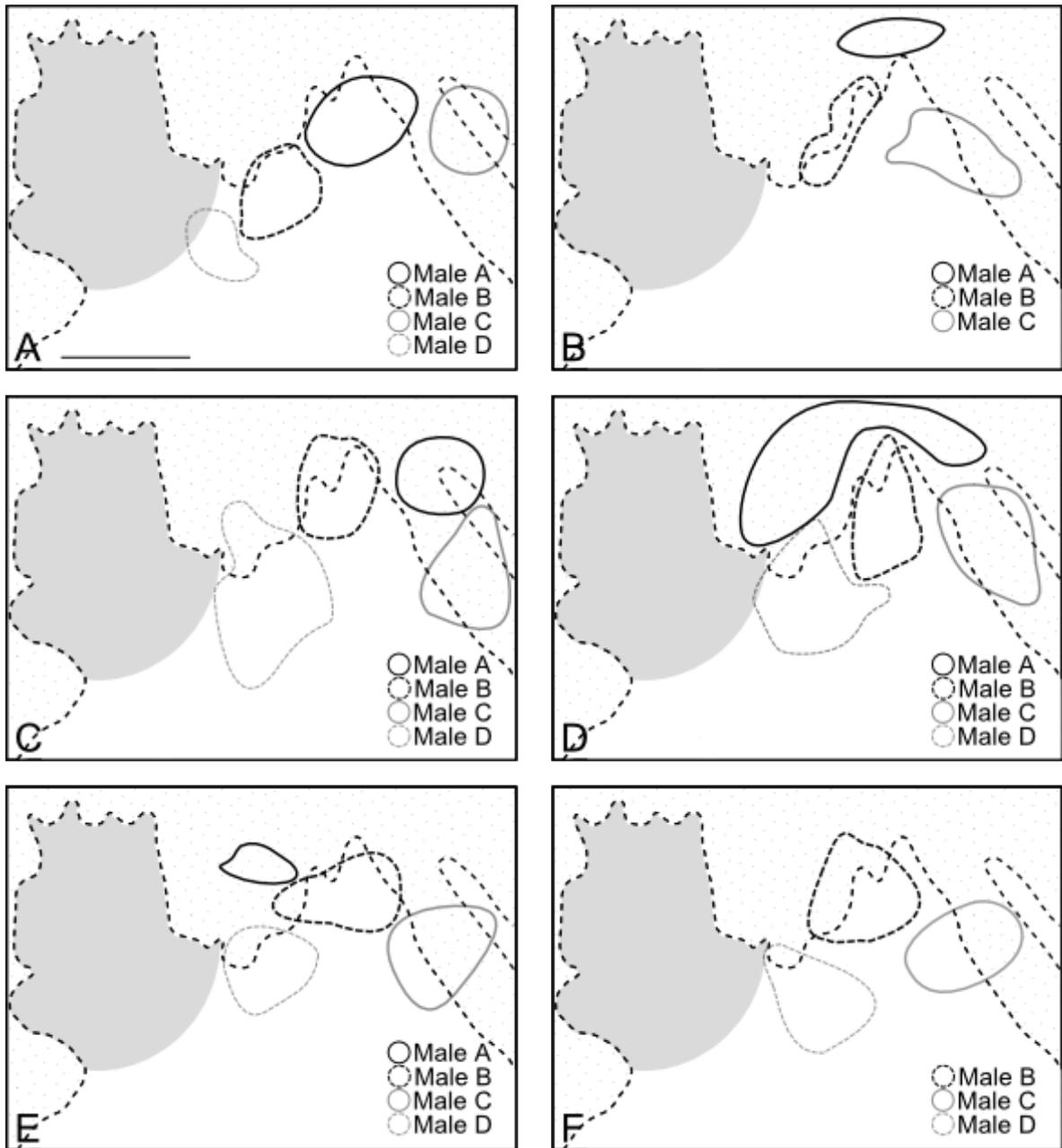


Fig. 7. Daily changes in male A's territory. Observed on; (A) August 6, 2008; (B) August 7, 2008; (C) August 10, 2008; (D) August 15, 2008; (E) August 18, 2008; (F) August 20, 2008. *Broken line*, borders between rocky and sandy area. *Gray area*, the main spawning site. *Scale bars*, 4 m

を集団産卵雄と呼ぶ (Group spawning male: GSM). GSM は 18 尾から 76 尾集まっており ($\text{mean} \pm \text{SD} = 49 \pm 15$ 個体, $n = 49$), GSM 間での闘争は観察されなかった. 産卵時刻間近になると雌が産卵場を訪れ岩場や藻場に身を隠し, 数尾の雄が求愛行動をおこなう. 上昇してきた 1 尾の雌に対し, 団子状に集まり求愛をおこない, その中の 1 から 3 尾が雌とともに水面に向かって急上昇をして産卵をおこなった (Fig. 6C). また, 集団産卵場から離れたところでは縄張り雄が縄張りを構えてペア産卵をおこなった (Fig. 5B, C). 観察期間を通じて集団産卵雄と縄張り雄の入れ替わりは観察されなかった.

集団産卵場における雌雄の個体数と産卵行動の相関関係を (Fig. 8) に示す. 集団産卵場における雄: 雌の平均個体数は 42: 39 であった. 集団産卵場に出現する雌の割合と雄の産卵行動には有意な相関が認められ, 集団産卵場に出現する雌の個体数が多くなると GSM の産卵行動はペア産卵が中心となり, 低くなると雄が 2 尾以上加わった産卵が多く観察された.

TM と GSM の繁殖成功度を比較すると TM の方が有意に大きかった (Fig. 9).

雌擬態: 本種の性的二型は明らかに異なっているが, 雌に非常によく似た外部形態を持つ雄が 2007 年に 1 個体, 2009 年に 1 個体観察された. さらに 2012 年 8 月 11 日から 18 日に 1 個体出現した. これらの雄は全長が雌と変わらず小さく, 雄の特徴である背鰭第 1-2 棘は若干伸びるが, 眼から鰓蓋にかけての様子は見られない. また, 雌

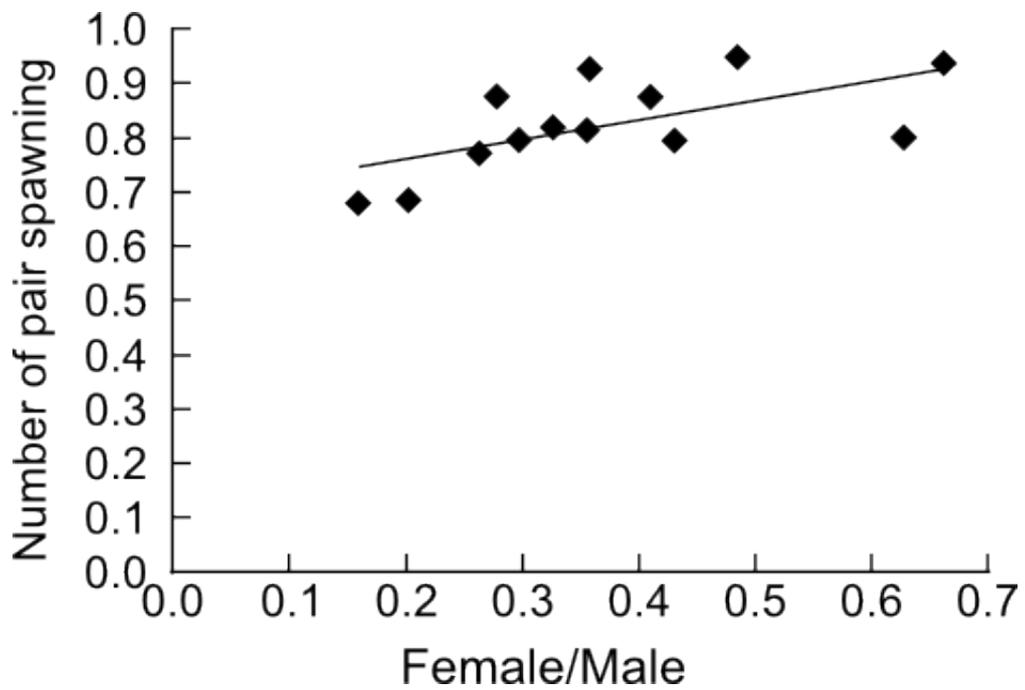


Fig. 8. Relation between sex ratio and mating system. *Lozenge points*, pair spawnings. Pearson correlation, $r = 0.7$, $P < 0.05$. The curves were fitted by: $y = 0.1817x + 0.6516$

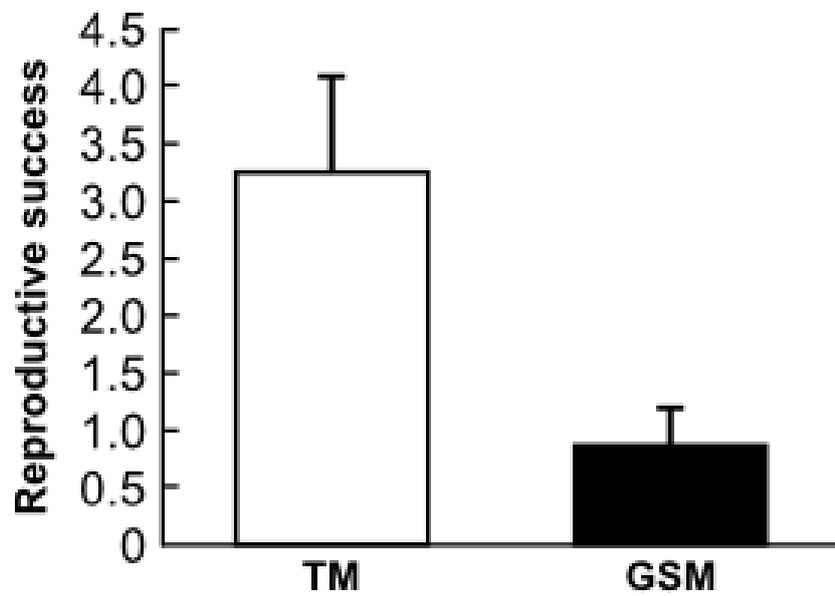


Fig. 10. Compared TM (3.3 spawnings/5minutes, range 0-7 spawnings/5minutes) and GSM (0.9 spawnings/5minutes, range 0-3 spawnings/5minutes). Reproductive success: $Z = -2.1$, $P < 0.05$; Mann-Whitney U-test

の色彩に近く，頭部から腹部にかけて黄色，背側から尾部にかけて赤褐色を濃くした配色となっている (Fig. 3C). このような特徴を持った雄を雌擬態雄 (Female mimicry male: FMM) とした. FMM の行動はとても特異的で，縄張り雄の縄張り内で，追い払われることなく繁殖行動をおこなった. 縄張り雄がペアを形成し上昇を始めると縄張り雄と雌の間に割り込み，縄張り雄と雌を引き離し，引き離れた雌に縄張り雄と同様な求愛行動を示し，ペア産卵をおこなった (Fig. 6D). また，FMM はこの他にも通常のペア産卵やストリーキングもおこなった.

各繁殖行動を取る雄の全長

以上のようにペア産卵，集団産卵，ストリーキング，雌擬態の4つの繁殖戦術が確認された. 各戦術をとる雄の全長を (Fig. 10) に示す. TM (151.0 ± 9.1 mm TL) は有意に GSM (133.5 ± 19.0 mm TL) よりも大きい (Student *t* test, $t = 3.76$, $P < 0.01$), TM よりも大きい GSM も出現した. サンプル数が少ないため統計学的な解析はできなかったがストリーカー (110.0, 120.0, and 130.0 mm TL) より TM の方が大きい傾向にあった. しかし，ストリーカーと同じサイズの縄張りも出現した. FMM (70.0, 80.0, and 90.0 mm TL) は他のタイプの雄に比べて小型であった.

雄の生殖腺構造

各繁殖戦術をとる雄の生殖腺を観察した. TM ($n = 8$), ストリーカー ($n = 3$), GSM ($n = 8$) の生殖腺は全て二次雄のもので，卵巣被膜由来の薄い膜で包まれており，かつ

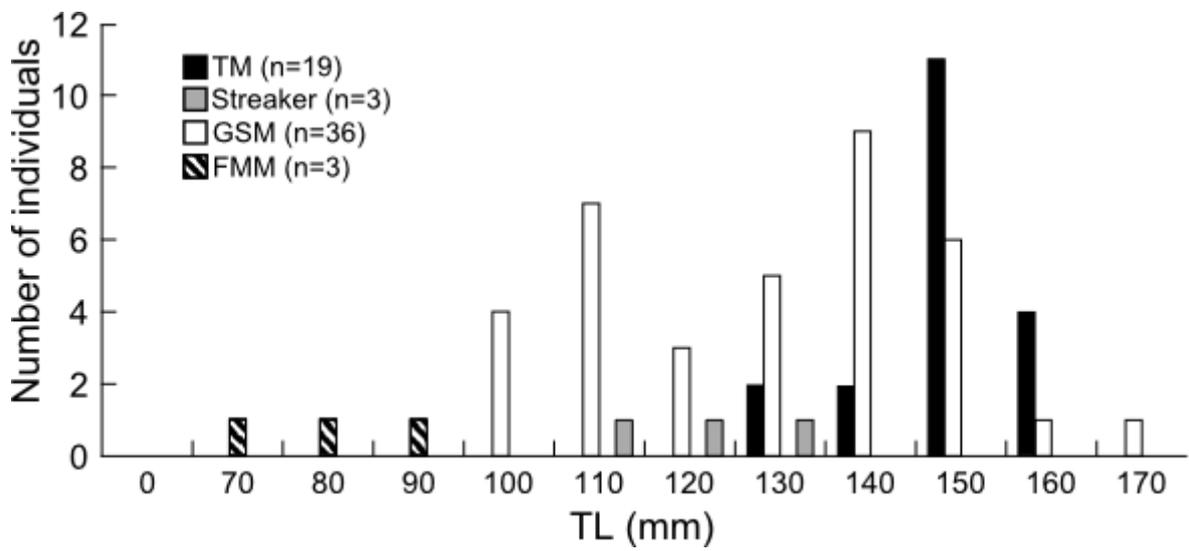


Fig. 10. Bode sizes (mm TL) of the territorial male (TM), streaker, group spawning males (GSM), and female mimicry males (FMM)

卵巣腔が存在し，精原細胞は精子形成を始めていた (Fig. 11A). 一方，FMM ($n = 1$) の生殖腺には卵巣腔が認められないことから (Fig. 11B)，性転換を経験した個体ではなく，一次雄であった．本種における一次雄の存在が明らかになったのは今回の研究が初めてである．しかし，精子形成は観察されず，精原細胞は精母細胞の段階で止まっている (Fig. 11C).

考察

配偶システム

Moyer (1991) は三宅島で本種を観察し，配偶システムは産卵期のみ縄張りを形成し，雌が産卵の為に雄の縄張りを訪れ，非産卵期には産卵場から消失する，lek-like であると報告している．しかし，津屋崎では産卵期に 4 から 5 個体の雌が雄の縄張り内で活動するハレム型の一夫多妻とされている (中園 1979). 館山においては三宅島と同様に多くの雄が 6 月から 9 月上旬に縄張りを形成しており，雌はその縄張りに産卵に訪れ，9 月下旬には産卵場から消失した．上記の Moyer の定義にしたがうと，館山における配偶システムは lek-like と考えられる．

配偶システムの変化

Moyer (1991) によれば，隣り合う TM 同士によるストーリーキングやスニーキングが三宅島では観察されているが，館山ではストーリーキングは非縄張り雄によっておこなわれ，スニーキングは観察されなかった．これは縄張

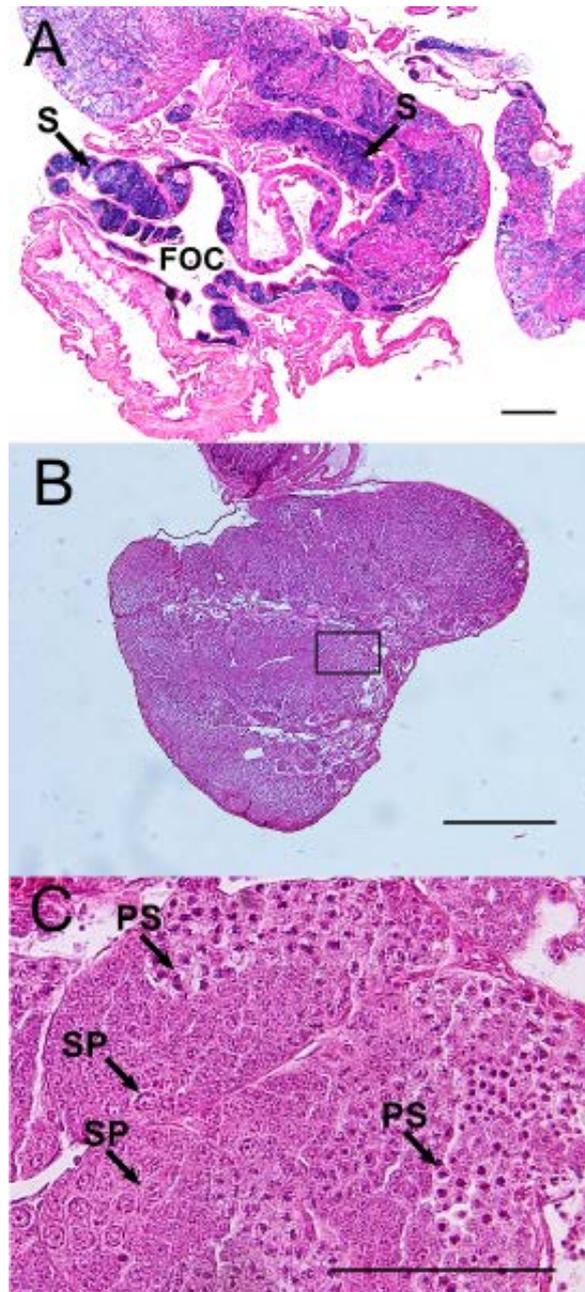


Fig. 11. Cross section of testis of a (A) territorial male (166 mm TL), (B) female mimicry male (80 mm TL), and (C) higher magnification of the open square in B. *S*, sperm. *FOC*, former ovarian cavity. *SP*, spermatogonium. *PS*, spermatocyte. *Scale bars*, 200 μm

りの大きさが関係していると考えられる。三宅島の縄張りは 3×4 m から 20×30 m (Moyer 1991) と館山の縄張りに比べて非常に大きい (Fig. 5)。三宅島の縄張りは広いので、TM にとって容易に隣の縄張りに侵入することができ、ストリーキングとスニーキングが観察されたと考えられる。一方、館山では縄張りが狭く隣の縄張り雄の侵入を容易に防ぐことができる。その反面、TM が他の縄張りに侵入を試みると、他の TM に侵入される可能性がある。そこで TM によるストリーキングとスニーキングは観察されなかったと考えられる。

集団産卵は 2008 年、2009 年に観察された。雌雄の全長は 2007 年から 2009 年にかけて年を経るごとに小さくなる傾向にあり (Table 1)、性転換の起きる全長も小さくなることが示唆されている。2007 年において、TP 雄は縄張りを形成するのに十分な大きさであったため、縄張りを形成しペア産卵をおこなった。その結果、小型の非縄張り TP 雄はストリーキングを試みたと考えられる。しかし、小型の TP 雄が 2008 年から 2009 年にかけて増加したため (Table 1)、小型 TP 雄は集団産卵場に容易に侵入し、産卵のための群れを形成されたと思われる。その結果、TP 雄は縄張りを放棄し集団産卵が形成されたと考えられる。他のベラ科魚類では IP 雄の個体数が増加すると、IP 雄のグループは TP 雄の縄張りにしばしば侵入し、TP 雄は縄張りを放棄し、グループ産卵に加わることが報告されており (中園 1979; Warner and Swearer 1991; Shibuno et al. 1993; van Rooij et al. 1996; Sara et al. 2005;

Suzuki et al. 2010), IP 雄と TP 雄の比率が入れ替わることで,このような条件付き戦略が出現したと考えられる.

FMM の特徴と行動

FMM の精巣には卵巣腔が観察されないことから一次雄であった (Fig. 11B). FMM は他のベラ科, ササノハベラ属 *Pseudolabrus* sp, ニシキベラ属 *T. bifasciatum*, ヤマブキベラ *T. lutescens* の IP 雄がおこなうようなストーリーキングをおこなった (Nakazono 1979, Warner & Hoffman 1980, Warner 1984, Shibuno et al. 1994). しかし, 今回の研究ではストーリーキングだけでなく, FMM は TM のペア産卵の際に雄と雌を引き離したのちに雌とペア産卵をおこなった. このようなタイプの産卵行動はこれまで魚類では報告がない.

FMM はサンフィッシュ科 (Centrarchidae) ブルーギル *Lepomis macrochirus* やイソギンポ科 (Blenniidae) *Salaria pavo* で観察されている (Gross 1982; Gonçalves et al. 1996). 本種の FMM でも観察されたストーリーキングが観察されている. しかし, 精巣重量とサイズにおいて本種と大きく異なる. *L. macrochirus* と *S. pavo* の FMM の精巣は他のネストホルダーに比べて大きく, 精子形成を有利にしている. しかし, FMM の生殖腺指数 (GI) は 0.2% と産卵期の TM の平均値 0.2% (第 3 章参照) に比べても同程度で精子は未成熟であり, また精子も形成されていない (Fig. 11C). 産卵行動は有効に見えるが, 受精は起こっていないと考えられる. このような FMM の生殖腺構造と産卵行動については, さらなる研究が必要である.

第 3 章 月齢サンプリングによる性転換が起きる年齢・全長および時期の推定

第 2 章より性転換のサイズは年によってばらつきがあることが明らかになった。そこで性転換と年齢の関係を明らかにするために耳石による年齢査定をおこなった。また月齢サンプリングをおこない本種の性転換が起きる時期を考察した。

材料および方法

月例サンプリング

年齢査定，性転換の時期，サイズの変動を明らかにするため 2011 年 6 月から 1 年間，月例サンプリングをおこない 2011 年 6 月 20 個体，7 月 25 個体，8 月 29 個体，9 月 18 個体，10 月 15 個体，11 月 19 個体，12 月 16 個体，2012 年 1 月 16 個体，2 月 19 個体，3 月 19 個体，4 月 19 個体，5 月 16 個体，計 231 個体を採集した。採集は手網または水中釣りでおこない，採集した個体は氷水で即殺し，全長 (Total length: TL [mm]) を測定後，生殖腺を摘出し，魚体を 70% エタノールで固定した。

231 個体から生殖腺を摘出し，生殖腺重量 (Gonad weight: GW [g]) を計測して生殖腺熟度指数 (Gonad index: $GI = [GW/TL^3 \times 10^4]$) を計算した。6 月から 8 月のサンプルについては，結果で述べるように産卵期に当たりよく発達しているため，外見により卵巢，精巣かを判別し性別を

決定した。9月から5月の生殖腺は、外見では卵巣、精巣の判別が困難であるため、生殖腺の組織学的観察を行った。そのため、これらのサンプルはブロン液で固定し、厚さ5 μm のパラフィン切片標本を作製した後に、ヘマトキリン・エオシンの二重染色を施して検鏡した。生殖腺構造の観察により、組織全体が卵母細胞によって占められている生殖腺構造をもつ個体を雌、卵母細胞が全く見られず精細胞によって占められている生殖腺構造をもつ個体を雄とした。また、精細胞と卵母細胞の両方をもつ個体を雌雄同体個体とした。

GIと月別の平均水温の関係を明らかにするために千葉県水産総合研究センターのホームページの水温データを利用した(<https://www.p.pref.chiba.lg.jp/pbcbsuishi/cbkaikyo/04sokuho/frame/kouiki-color-frame-top.html>)。

年齢査定

年齢査定には扁平石を使用し、増田ら(2004)に従って耳石横断薄層切片法を用いて行った。各月ごとに全長分布に従って1 cmおきに各サイズクラスから1個体ずつを選択し、それらの個体の左側面から摘出した耳石を用いた。ただし、摘出に失敗したものに関しては、右側面の耳石を用いた。摘出に失敗した個体や輪紋が不明瞭で読みにくい個体は、解析から除外したので、耳石を観察したのは140個体であった。摘出した耳石はシャーレに入れて蒸留水で洗浄し、付着物を取り除いた後乾燥させ、サンプリングチューブに入れて保存した。

耳石を包埋するためポリプロピレン製の容器に耳石を静置した後に、エポキシ樹脂を流し込み 24 時間放置した。樹脂固定後、光学顕微鏡下で耳石の中心を油性マジックでマークした後、耳石の長軸方向に直角にマークした点の直前まで研磨した。研磨には小型平面研磨機(マルトーラップ ML-110NT, マルトー社, 東京)を用い、荒削りには研磨盤(Reflex, 400/2400), 仕上げには研磨盤(Reflex, 4000/4000)を用いた。片側研磨終了後は、研磨した面を乾燥させた後、瞬間接着剤を用いてスライドガラスに接着した。その後十分に乾燥させてからもう一方を同様に研磨した。研磨終了後は乾燥させ、研磨面にマニキュアを塗って検鏡し輪紋数を計測した。研磨した耳石より縁辺成長率(MIR)の算出を行った。不透明帯から透明帯に移行する境界を輪紋標示部位とし、耳石の中心にある核 F から耳石後端までの長さを耳石長 R とし、 F から最も外側の輪紋標示および、その 1 つ手前の輪紋標示までの距離をそれぞれ $r_{max} \cdot r_{max-1}$ として(Fig. 12), 次式より MIR を求めた。

$$\text{MIR} = (R - r_{max}) / (r_{max} - r_{max-1})$$

結果

雌雄および性転換個体のサイズ

生殖腺構造の観察の結果より、雌が 99 個体 (Mean \pm SD = 89 \pm 15.0 mm TL, range = 47-133 mm TL) 出現した。雌雄同体個体が 3 個体出現し、それぞれ 88, 94, 102 mm TL であった。雌雄同体個体の生殖腺は精母細胞と卵母細胞

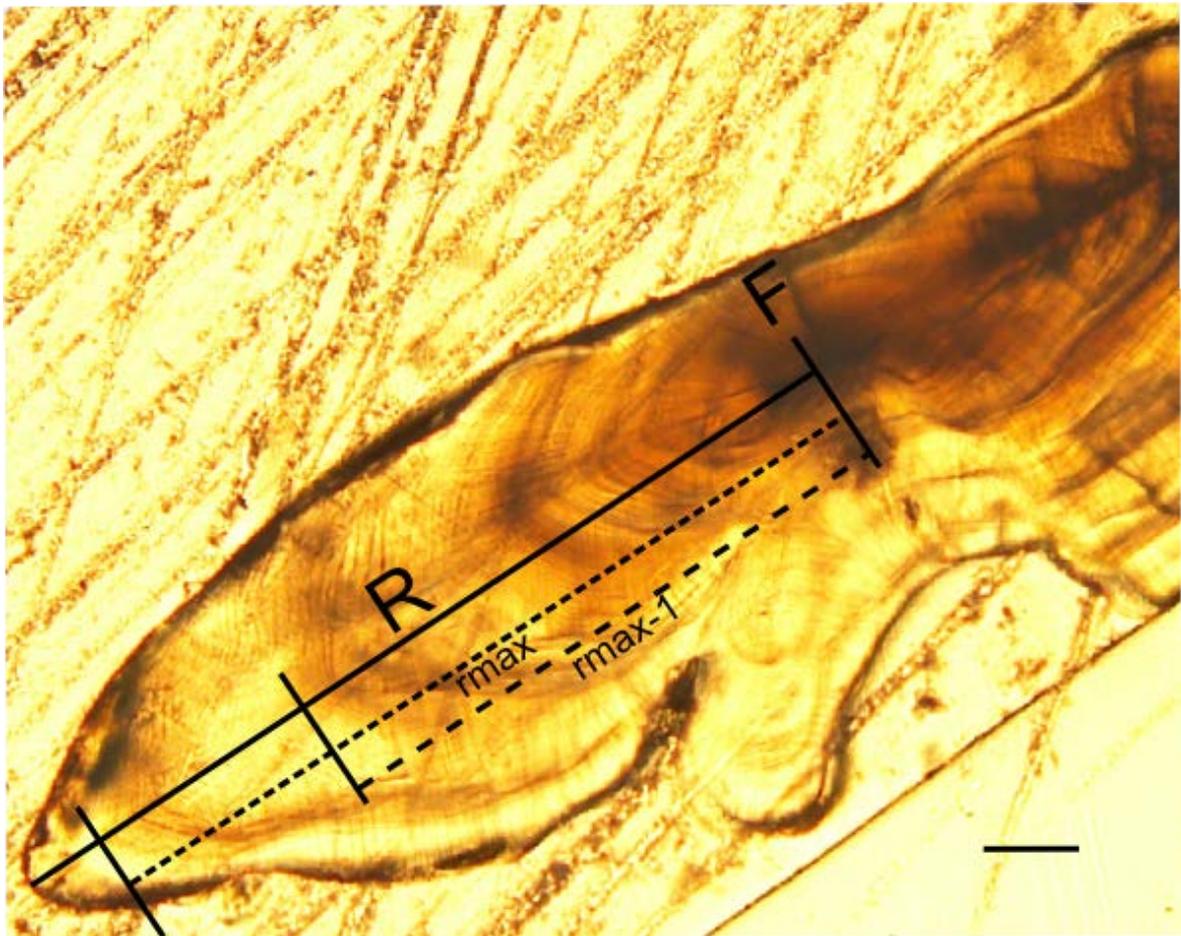


Fig. 12. Otolith of *P. aurigarius* (164 mm TL). Scale bars, 500 μ m

が観察された。卵母細胞は染色仁期で退縮傾向にあり，精原細胞が観察された (Fig. 13A)。Fig. 11A のような卵巢腔を持つ雄が 129 個体 (129 ± 20.7 mm TL, 85-176 mm TL) 出現した。さらに，雄と判断された個体のなかには外見は雌と同様に赤味がかった色彩で，背鰭の第 1・2 棘の伸長が観察されないが，生殖腺は精巢構造 (Fig. 13B) を示す個体 (Male in Female Appearance: MFA) が 43 個体 (116 ± 12.9 mm TL, 85-135 mm TL) 出現した。MFA の生殖腺では，卵母細胞は完全に消失し，卵巢薄板周辺部に精原細胞や精母細胞が観察され精細胞も観察された。しかし精子は形成されていなかった。

全長は，雄は雌や MFA に比べて優位に大きかった (雄 vs 雌: Kruskal-wallis, $H = 24.51$, $p < 0.01$; Tukey-kramer, $q = 6.94$, $P < 0.01$; 雄 vs MFA: $H = 24.51$, $P < 0.01$; $q = 8.8$, $P < 0.01$)。MFA と雌では MFA が有意に大きかった ($H = 24.51$, $P < 0.01$; $q = 8.6$, $P < 0.01$) (Fig. 14)。

生殖腺熟度指数の月齢変化と産卵期

Fig. 15 に館山の 2011 年 6 月から 2012 年 5 月にかけての各月における海水温の平均値と雌雄の GI の季節的变化を示す。雌の GI 値は，水温が上昇しつつある，7 月にピークを迎え，水温が下がり始めた 9 月から 10 月にかけて急激に減少し，以降は低い値で推移した。雄の GI 値も雌と同様に，7 月にピークを迎え，水温の低下とともに減少した。11 月にやや増加するが，その後は低い値で推移し，水温が 18 度を超え始めた 3 月に上昇を示した。

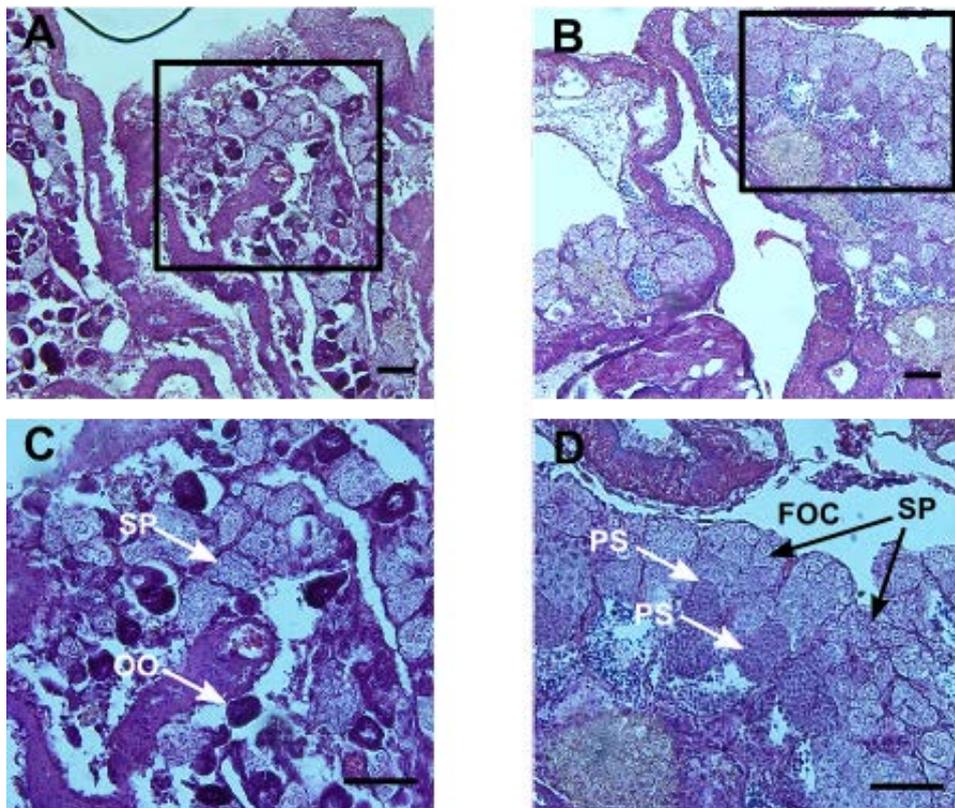


Fig. 13. Gonad structure of (A) hermaphrodite (92 mm TL) and (B) MFA (92 mm TL), and higher magnification of the open square in A and B (C, D). *OO*, oocyte. *SP*, spermatogonium. *PS*, spermatocyte. *FOC*, former ovarian cavity. *Scale bars*, 50 μ m

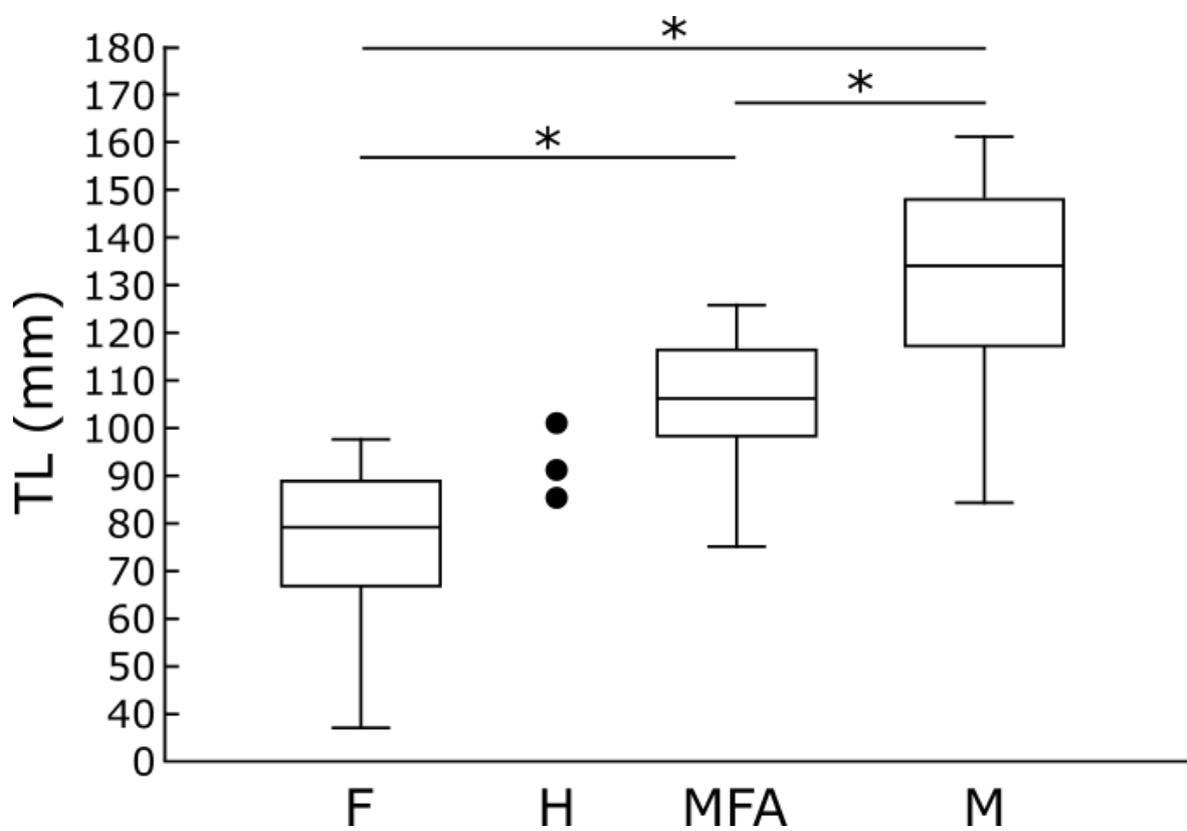


Fig. 14. Body sizes of the (*F*) females, (*H*) hermaphrodites, males in female appearance (*MFA*), and males (*M*).

For the *box plots*, the *box* indicates interquartile range (IQ), the *thick line* the median, and the *bars* $1.5 \times \text{IQR}$. *Horizontal bars at top* indicate significant differences: $*P < 0.01$

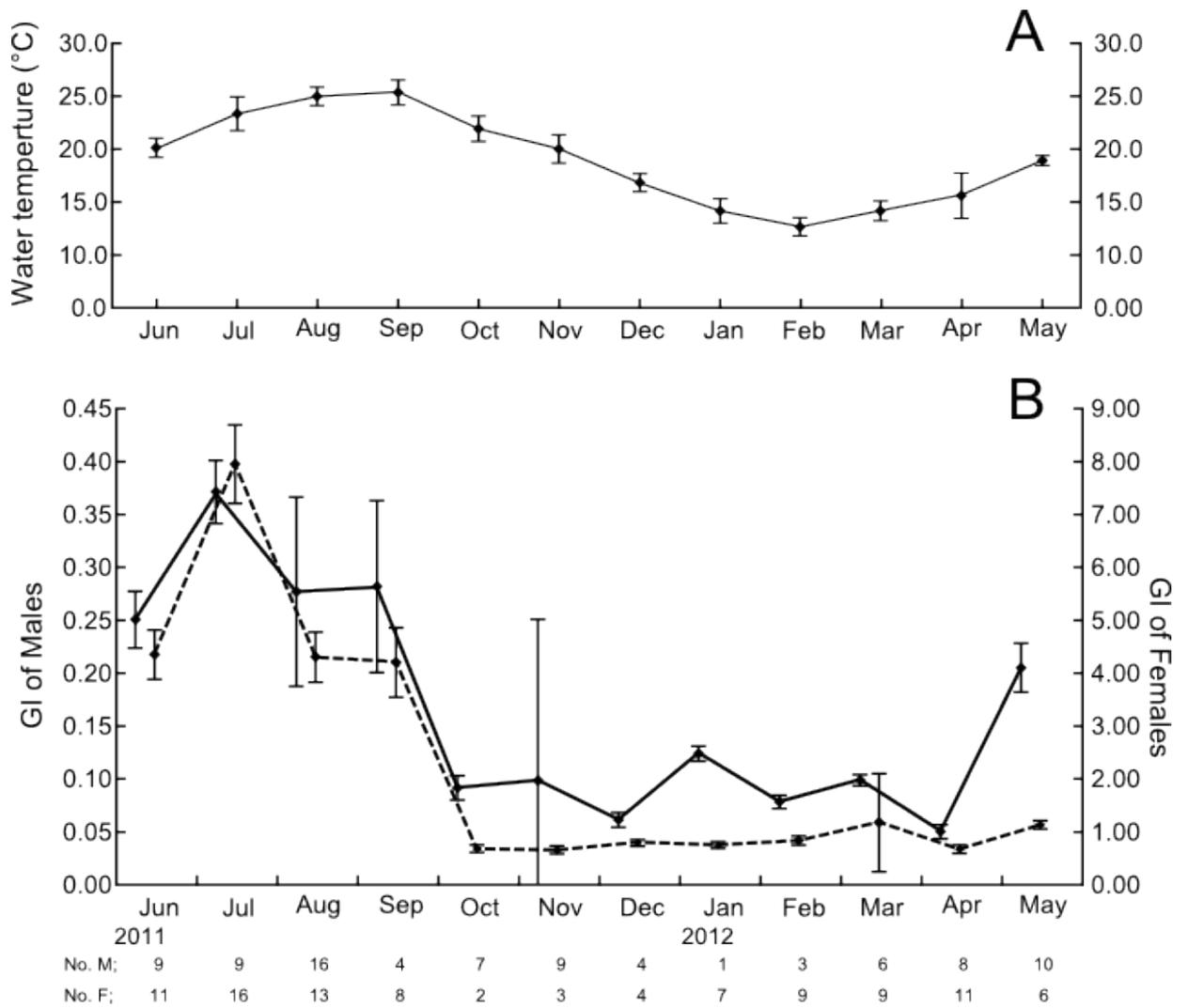


Fig. 15. Monthly fluctuations of (A) water temperature and (B) GI. *Lozenge points*, mean. *Vertical bars*, standard deviation. *Solid line*, GI of males. *Broken line*, GI of females

GI 値の推移と第 2 章の野外観察から本種の産卵期は 6 月から 9 月と推定された。

月別の全長と性別の関係

各月に出現した雌，雄，雌雄同体個体，および MFA のサイズと個体数を Fig. 16A に示す。

雌は産卵期の 6 月から 9 月にかけて 70 から 100 mm TL の間に多くの個体が出現したが 9 月には 40 mm TL 台の個体も出現し始めた。非産卵期の 10 月以降は全体の出現頻度も低くなり翌年 1 月まで 100 mm TL 台の大型雌は観察されなかった。2 月以降は再び 100 mm TL を超える大型雌が出現した。雌の最小の個体は 2011 年 9 月に採集された 47 mm TL の個体であり，最大の個体は 2011 年 7 月に採集された 133 mm TL の個体であった。

雄は 2011 年 6 月から 12 月にかけて 140 mm TL を超える大型雄が出現したが，2012 年 1 月から 3 月には 100-120 mm TL の小型雄が出現し，同年 4 月以降に再び大型雄が見られるようになった。最小の個体は 2011 年 8 月に採集された 94 mm TL の個体であり，最大の個体は 2012 年 3 月に採集された 176 mm TL の個体であった。

雌雄同体個体が出現したのは 2011 年 9 月と 10 月であった。また，MFA は非産卵期の 2011 年 9 月から翌年の 3 月にかけて出現した。最小個体は 2011 年 12 月と 2012 年 1 月に出現した 85 mm TL の個体で，最大の個体は 3 月に採集された 135 mm TL の個体であった。

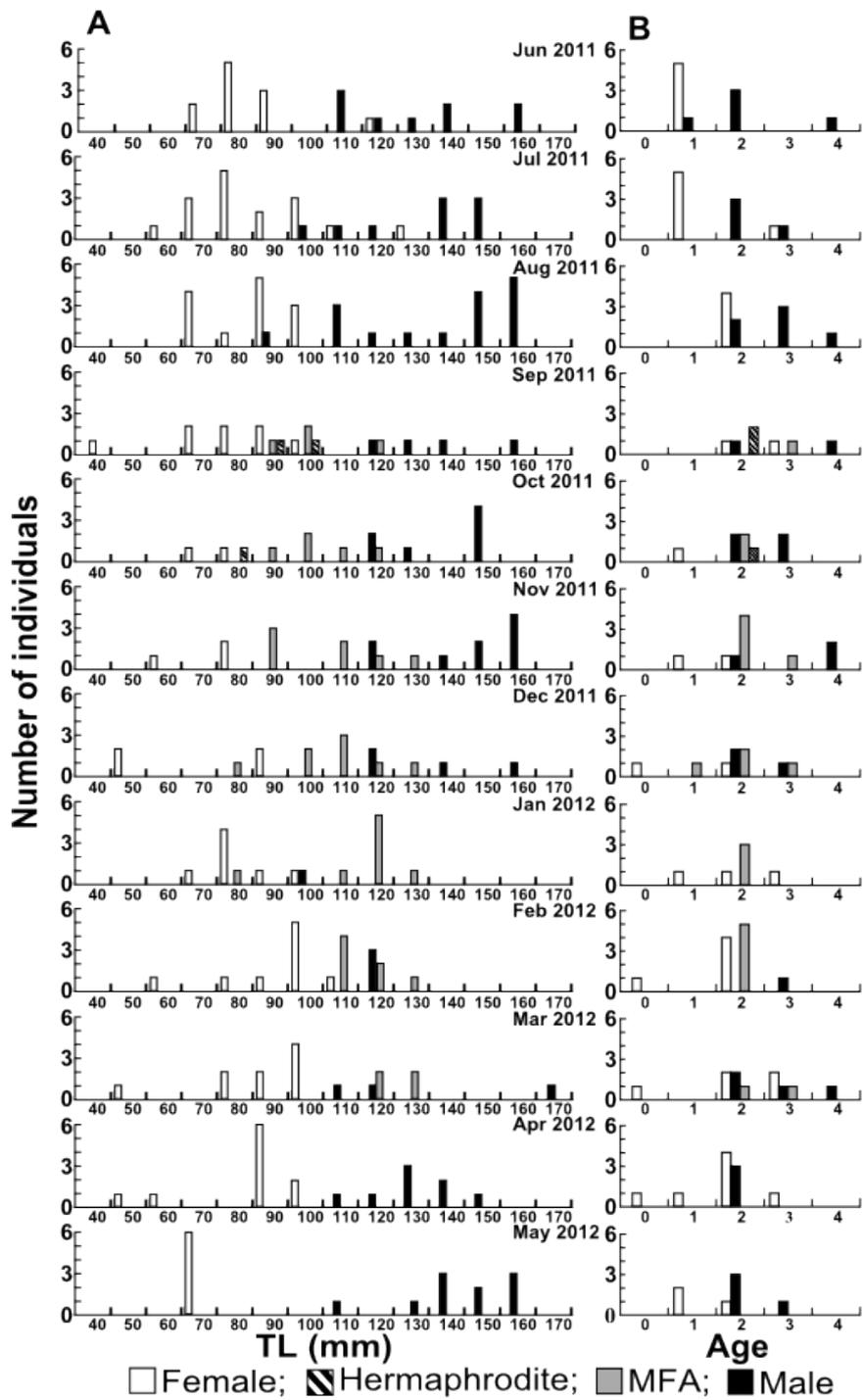


Fig. 16. Monthly (A) size and (B) age distributions of *female*, *hermaphrodites*, *males in female appearance (MFA)*, and *males*

年齢査定

MIR は 6 月，7 月がほぼ 0 であり，8 月になると成長率が増加するようになり，9 月以降はほぼ連続的に増加し，3 月にピークを迎えそれ以降減少していく (Fig. 17). 縁辺部に不透明帯を持つ個体が出現した月は，2011 年 6 月 (90%)，7 月 (81.8%)，2012 年 4 月 (14.3%)，および 5 月 (62.5%) であり，他の月の個体はいずれも縁辺部が透明帯であった．これらの結果から輪紋標示形成時期は 5-7 月であり，輪紋は年輪であると判断した．本種の耳石は中心部周辺が不透明であり，そこから外に向かって透明帯，不透明帯を交互に繰り返した．解析したサンプルの中には，耳石全体が不透明な個体があり，これらはいずれも 65 mm TL 以下の小型個体であった．よってこれらの個体を 0 歳とし，以降は輪紋標示部の本数を年齢とした．

月別の年齢と性別の関係

各月に出現した雌，雄，雌雄同体個体および MFA の年齢と個体数を Fig. 16B に示す．

雌の最若齢は 2011 年 11 月，2012 年 2 月，3 月に採集された 0 歳の個体であり，最高齢は 2011 年 7 月，9 月および 2012 年 1 月，3 月，4 月に採集された 3 歳の個体であった．

雄の最若齢は 2011 年 6 月に採集された 1 歳の個体であり，最高齢は 2011 年 6 月，8 月，9 月，11 月および 2012 年 4 月に採集された 4 歳の個体であった．産卵期が終わると出現頻度が低下し最高齢の 4 歳の個体は 11 月の 2 個体を除き，翌年 3 月まで出現しなかった．

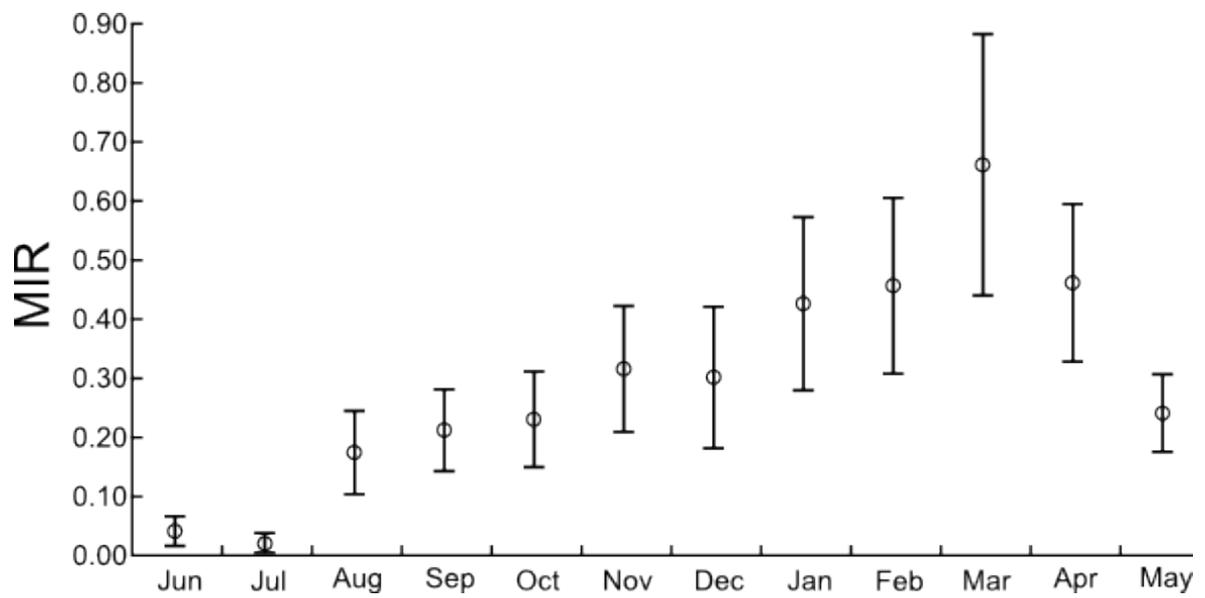


Fig. 17. Monthly fluctuations of margin growth rate: MGR.
Vertical bars, standard deviation. Circle, average

雌雄同体個体はいずれも2歳であった。MFAは1歳から3歳で、23個体中18個体(81.8%)が2歳であった。1歳は2011年12月に1個体、3歳は2011年9月、11月、12月、2012年3月に1個体ずつ計4個体観察された。

考察

産卵期と性転換の時期

第2章では本種の産卵行動が6月から9月に観察されたことを述べたが、GI値も水温が20°Cに維持される6月から9月に高い値を示した(Fig. 15)。よって本種の産卵期は6月から9月までと推定した。

2011年9月から2012年3月まで出現したMFAは、生殖腺が二次雄の特徴を示すが(Fig. 13B, D)、外部形態は雌の特徴を持っていることから性転換直後の個体であると考えられる。また、2011年9月と10月に出現した雌雄同体個体が出現した(Fig. 16A)。このようなMFAと雌雄同体個体の出現時期から、本種の性転換は産卵期終了後の9月から3月に起きていると推定される。このように非産卵期に性転換する種として野外で観察された種はベラ科ホンベラ *H. tenuispinis*、ハゼ科オキナワベニハゼ *T. okinawae* が知られている(中園 1979; Manabe et al. 2007)。

一方、ハタ科キンギョハナダイ *Pseudanthias squamipinnis*、キンチャクダイ科アカハラヤッコ *C. ferrugata*、トラギス科コウライトラギス *Parapercis snyderi*、ベラ科ホンソメワケベラ *L. dimidiatus* では産卵

期間中に雄が消失すると，雌の一部が性転換して雄になった(余吾 1985; Nakazono et al. 1985; Sakai 1997, 2001). しかし，非産卵期に性転換をする種でも，縄張り内の雄を人為的に除去すると，産卵期間中でも性転換をすることが知られている(Warner and Swearer 1991; Sakai et al. 2002). 本種も産卵期間中に消失した縄張り雄が観察されたが(Fig. 7)，産卵期間中の性転換は観察されなかった. 第2章で示したように高い繁殖成功度を得られるのは体長が比較的大きな個体に限られる. 2007年のように集団産卵場が存在しない環境では大型個体が産卵場に縄張りを構えており，そのような雄が消失しても性転換をする前に隣接する大型個体がすぐに縄張りを拡大したり，縄張りを持たない雄が侵入する. また2008, 2009年のように集団産卵場が形成されている場合，さまざまなサイズの雄が集まるがGSMの繁殖成功度はTMに比べて低く(Fig. 9)，例え性転換したところで十分な繁殖成功を得られない. また性転換中は繁殖に参加できない. このように本種では産卵期間中に性転換をしても高い繁殖成功を見込めないため，非産卵期に性転換をおこなうと考えられる.

性転換するサイズおよび年齢

本種のような一夫多妻の社会構造を持つとき，SAモデルによるとあるサイズや年齢で雌から雄へと性転換することで繁殖成功を飛躍的に高めることができる雌性先熟の性転換が進化的に有利とされている(Warner 1975). ハタ科ヤスリハタ属 *Mycteroperca rubra*，マハタ属

Epinephelus morio などではある年齢や全長で性転換することが知られている (Burgos et al. 2007; Aronov and Goren 2008). また, ヤスリハタ属 *M. bonaci* では尾叉長で 85.5-125.0 cm に達すると性転換することが知られており, マハタ属 *E. adscensionis* は 260 mm を境に性転換することが示唆されている (Brulé et al. 2003; Kline et al. 2011). 一方, コチ科セレベスゴチ *T. celebica* では決まった体長で性転換をするわけではなく, 2 歳になると雄から雌に性転換する (Sunobe et al. 2015). しかしホンソメワケベラ *L. dimidiatus* などでは性転換が社会的にコントロールされており, 雄が消失するとともに優位な雌が性転換をすることが知られており, 必ずしもモデルが予測するような年齢あるいはサイズで性転換をしない (Robertson 1972; Nakashima et al. 2000; Kuwamura et al. 2002).

本種において, 雄は有意に雌や MFA よりも大きく, 雌は MFA と比べ有意に小型である. また, 性転換途中や直後と考えられる雌雄同体個体や MFA は様々なサイズで出現している. つまり決まったサイズに達すると性転換するのではなく, 幅広いサイズで性転換が起こることが明らかとなった (Fig. 16A).

年齢と性別の関係を見ると, 出現した雌雄同体個体はいずれも 2 歳であり, MFA も 81.8% が 2 歳であったことから, 本種は基本的に 2 歳で性転換するものと考えられる. しかし, 中には 1 歳の MFA, 3 歳の雌や MFA も観察されたため, 2 歳を境に全ての個体が性転換するわけではない (Fig. 16B). 多くの雌性先熟種では雄が消失すると,

雌が性転換することは多くの魚種で示されている (Monday et al. 2006). オハグロベラでも 9 月以降大型雄が出現する頻度は低下して (Fig. 16A) 社会的抑制がなくなり, 性転換がおきると思われる. したがって多くの個体が 2 歳で性転換するのは, 2 歳になると自動的に性転換が起こるのではなく, 性転換できるようになる個体の多くが個体にとって 2 歳であるからだと考えられる.

1 歳や 3 歳で性転換をする個体が出現するのはなぜであろうか. 本種の産卵期は 6 月から 9 月であり, 6 月に生まれた個体と 9 月に生まれた個体の間には大きな成長の差があることが考えられる. つまり, 6 月生まれの個体は, それ以降に生まれた同じ年級群の個体よりもサイズが大きく, 性転換の抑制が早く解除されるため 1 歳で性転換するが, 9 月生まれの個体は同じ年級群の個体よりもサイズが小さく, 性転換の抑制が解除されるのに時間がかかるため 3 歳で性転換するのではないだろうか. そして, 産卵盛期である 7 月, 8 月に生まれる個体が両者の中間的な成長により 2 歳で性転換すると考えられる. しかし, 今回の研究では誕生日による成長の違いを明らかにすることができなかった. 今後の課題として, 耳石の日輪解析による誕生日推定を行うことで, 誕生日の違いによる成長が明らかになることを期待したい.

本章では, オハグロベラが非産卵期に性転換することが明らかになった. 次の章では水槽実験を用いて本種の雌がどのような社会構造下で性転換するのか考察する.

第 4 章 飼育実験

第 3 章では本種が非産卵期に性転換することが明らかになった。しかし，本種の雌がどのような社会条件のもとで性転換するかは不明である。そこで本章では雌をさまざまな条件で飼育し，どのような社会条件で性転換が起きるのかを示す。

材料及び方法

飼育実験

個体間の社会関係が性転換に与える影響を明らかにするために，2013年9月21日から2014年6月4日と，2014年9月3日から2015年6月8日に飼育実験をおこなった。

大型個体による攻撃行動で小型個体の性転換が抑制されるかを明らかにするために大型雌と小型雌のペア，大型雄と小型雌のペアで飼育した。雌同士のペアに用いる個体は全長で10 mm以上差がある個体を選びそれぞれを大型個体，小型個体とした。さらに，ペアの水槽内に仕切りを作ることで，大型個体と小型個体の接触をなくして個体間の物理的な接触を排除した場合の性転換の有無を観察した。さらに，雌を単独で飼育することで社会的抑制を排除し，性転換の有無を観察した。よって飼育実験は大型雌と小型雌ペア(仕切りなし)，大型雌と小型雌ペア(仕切りあり)，小型雌と大型雄ペア(仕切りなし)，

小型雌と大型雄ペア(仕切りあり), 雌単独の5種類をおこなった.

サンプリングと各部の計測

2013年8月, 9月, 2014年8月に雄, 雌を採集した. 実験開始時の性判別は色彩と背鰭第1・2棘条の伸長の有無, 及び腹押しをして精子あるいは卵の排出の有無よりおこなった. 個体識別にはイラストマーを皮下注射し, さらに左側面の写真撮影をおこなった. 全長(Total length: TL [mm]), 背鰭の第1棘条および, 第2棘条の長さ(mm)を計測した(Table 2, 3). 飼育中にペアの片方が死亡した場合, 生存個体も氷殺し, 実験終了時と同じ手順で観察した.

飼育方法・観察

水槽内には人口海藻を設置し, 仕切り板には2mmメッシュの園芸用の鉢底ネットを用いた. 飼育水は館山ステーション地先より汲みあげた海水を濾過したものを注入する流水式とした. 飼育中の水温は12.3-27.2°Cであった. 餌料はおとひめEP-2(日清丸紅餌料株式会社, 東京)を毎朝与えた.

飼育個体の行動の観察をするために, 1週間に1度, 1つの水槽当たり5分間と定めて行動の観察をおこなった. 記録した内容は1) 他個体をつつく行動, 2) 追いかけて泳ぐ行動, 3) 野外で観察される雄同士の闘争のように, 口を大きくあけて相手を威嚇する行動の3つを記録した.

実験終了時は氷殺し，各部の計測と生殖腺摘出後，70%エタノールで固定した．取り出した生殖腺はブワン液で固定し，厚さ5 μm のパラフィン切片標本を作製した後に，ヘマトキシリン・エオシンの二重染色を施して組織学的観察をおこない，生殖腺の状態と，色彩と背鰭第1・2棘条の伸長の有無から性転換の有無を判断した．

結果

性転換が#1-4，#5-10，#16-18のグループで観察された(Table 2)．性転換をしたのは仕切りの有無に関わらず大型雌と単独飼育の雌であった．性転換した大型雌は背鰭の第1・2棘条は有意に伸長し(Table 3)，体色は黄色に変化し，眼から鰓蓋にかけての複雑な模様が観察され，本種の雄の特徴が出現していた(Fig. 18)．また，生殖腺構造も生殖腺構造は卵巢腔を有する二次雄の精巢の特徴が観察された(Fig. 19)．

一方，仕切りの有無に関わらず小型雌，雄と同じ水槽に入れた雌は性転換が起きなかった．小型雌は色彩変化や第1・2棘条の伸長は観察されず(Table 3)，生殖腺構造は卵母細胞で占められていた(Fig. 20)．

#1では大型雌が小型雌をつつくような行動が9月10日に観察された．#11では大型雄が小型雌をつつく行動や，追い掛け回す行動が9月17日，10月16日，12月25日に観察された．

Table 2 The results of the aquarium experiments in five categories

Group	Individual number	TL (mm) at the start		TL (mm) at the end		Period of the experiment		Sex change
		Female	Male	Female	Male	Start	End	
Paired female (no partition)								
#1*	1	83.3		91.6		21 Sep., 2013	19 May., 2014	No
	2	130.6			149.4	21 Sep., 2013	19 May., 2014	Yes
#2*	3	75.4		84.4		21 Sep., 2013	24 May., 2014	No
	4	115.8			146.6	21 Sep., 2013	24 May., 2014	Yes
#3*	5	73.6		78.6		21 Sep., 2013	19 Apr., 2014	No
	6	104.0			145.4	21 Sep., 2013	19 Apr., 2014	Yes
#4	7	77.0		86.0		21 Sep., 2013	4 Jun., 2014	No
	8	98.1			140.2	21 Sep., 2013	4 Jun., 2014	Yes
Paired female (partition)								
#5	9	84.5		91.2		21 Sep., 2013	4 Jun., 2014	No
	10	98.5			125.0	21 Sep., 2013	4 Jun., 2014	Yes
#6	11	86.6		99.4		3 Sep., 2014	8 Jun., 2015	No
	12	97.5			118.5	3 Sep., 2014	8 Jun., 2015	Yes
#7*	13	88.8		108.0		3 Sep., 2014	26 May., 2015	No
	14	99.9			119.1	3 Sep., 2014	26 May., 2015	Yes
#8*	15	90.2		95.3		3 Sep., 2014	13 May., 2015	No
	16	110.7			125.5	3 Sep., 2014	13 May., 2015	Yes
#9	17	74.8		86.1		3 Sep., 2014	8 Jun., 2015	No
	18	104.6			135.7	3 Sep., 2014	8 Jun., 2015	Yes
#10*	19	78.4		79.4		3 Sep., 2014	14 Jan., 2015	No
	20	110.4			113.0	3 Sep., 2014	14 Jan., 2015	Yes
Paired male and female (no partition)								
#11	21	105.7		113.3		21 Sep., 2013	4 Jun., 2014	No
	22		160.0		180.7	21 Sep., 2013	4 Jun., 2014	No
#12	23	74.0		107.0		21 Sep., 2013	4 Jun., 2014	No
	24		140.4		180.9	21 Sep., 2013	4 Jun., 2014	No
Paired male and female (partition)								
#13*	25	82.0		117.5		21 Sep., 2013	10 May., 2014	No
	26		129.6		175.6	21 Sep., 2013	10 May., 2014	No
#14	27	87.7		121.8		21 Sep., 2013	4 Jun., 2014	No
	28		138.6		187.9	21 Sep., 2013	4 Jun., 2014	No
#15	29	86.0		118.0		21 Sep., 2013	4 Jun., 2014	No
	30		132.9		164.7	21 Sep., 2013	4 Jun., 2014	No
Single Female								
#16	31	101.3			143.7	21 Sep., 2013	4 Jun., 2014	Yes
#17*	32	107.1			132.5	21 Sep., 2013	19 May., 2014	Yes
#18	33	91.0			121.8	21 Sep., 2013	4 Jun., 2014	Yes

* The experiments was finished early, because one died.

Table 3 Compared before sex change with after sex change of 1st and 2nd dorsal spines

	1st dorsal fin (mm)		Student <i>t</i> test start-end	2nd dorsal fin (mm)		Student <i>t</i> test start-end
	Start	End		Start	End	
Sex changed female						
Mean ± SD	12.0 ± 1.8	29.1 ± 9.6	<i>t</i> = -5.4 <i>P</i> < 0.01	13.2 ± 1.8	29.4 ± 11.4	<i>t</i> = -4.7 <i>P</i> < 0.01
Range	7.8-15.0	10.3-46.6		9.4-16.3	8.4-47.0	
<i>N</i>	13			13		
Non sex changed female						
Mean ± SD	9.9 ± 1.5	11.0 ± 3.1	<i>t</i> = -1.1 <i>P</i> > 0.01	10.5 ± 1.7	12.0 ± 2.6	<i>t</i> = -1.1 <i>P</i> > 0.01
Range	8.3-13.0	7.9-20.0		7.7-13.8	9.2-18.8	
<i>N</i>	15			15		
Student <i>t</i> test	<i>t</i> = 1.8	<i>t</i> = 3.9		<i>t</i> = 1.9	<i>t</i> = 2.7	
sex changed-non sex changed	<i>P</i> > 0.01	<i>P</i> < 0.01		<i>P</i> > 0.01	<i>P</i> < 0.01	

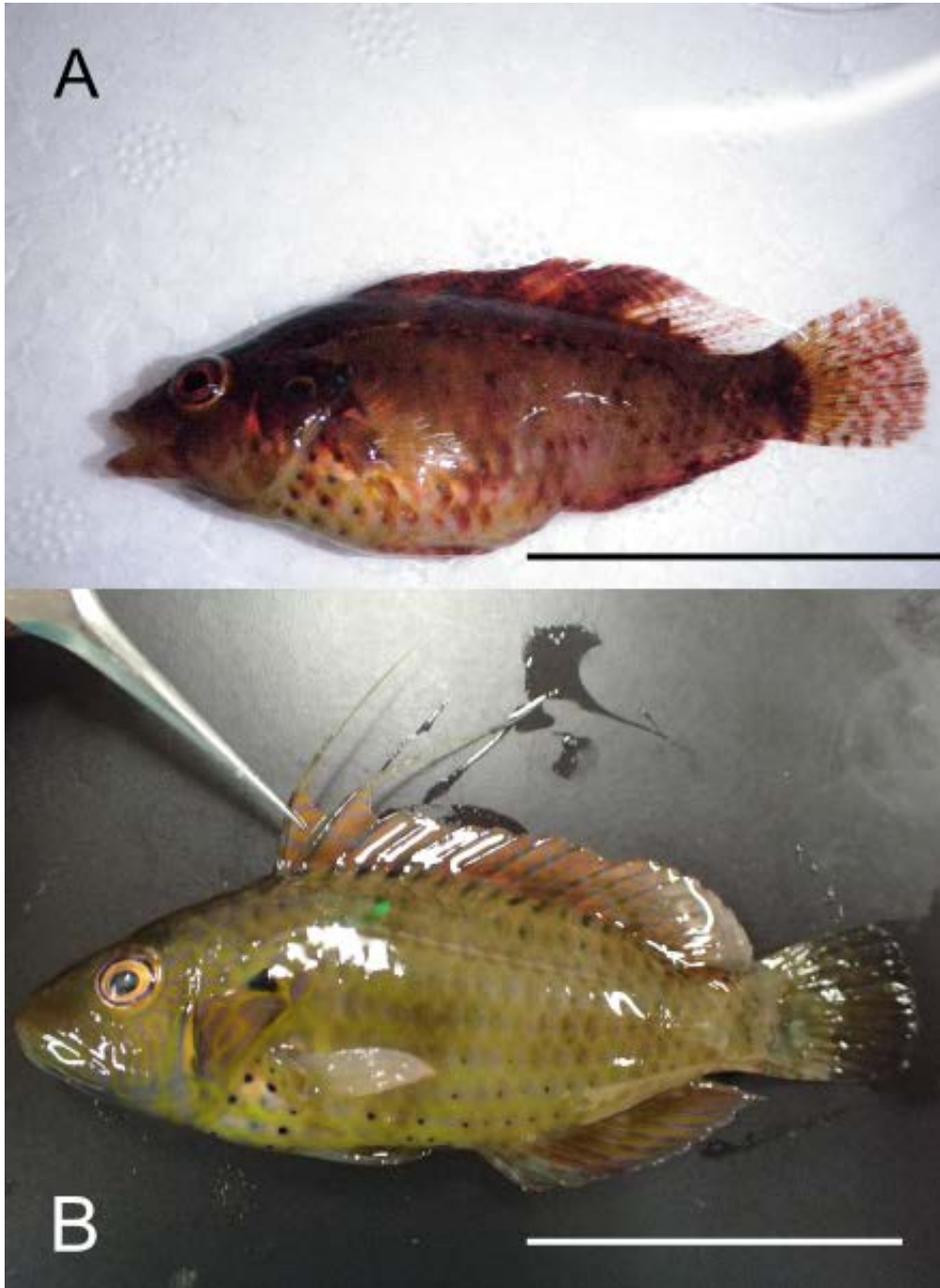


Fig. 18. No. 12 Changed from female to male (A) before and (B) after. *Scale bars*, 50 mm

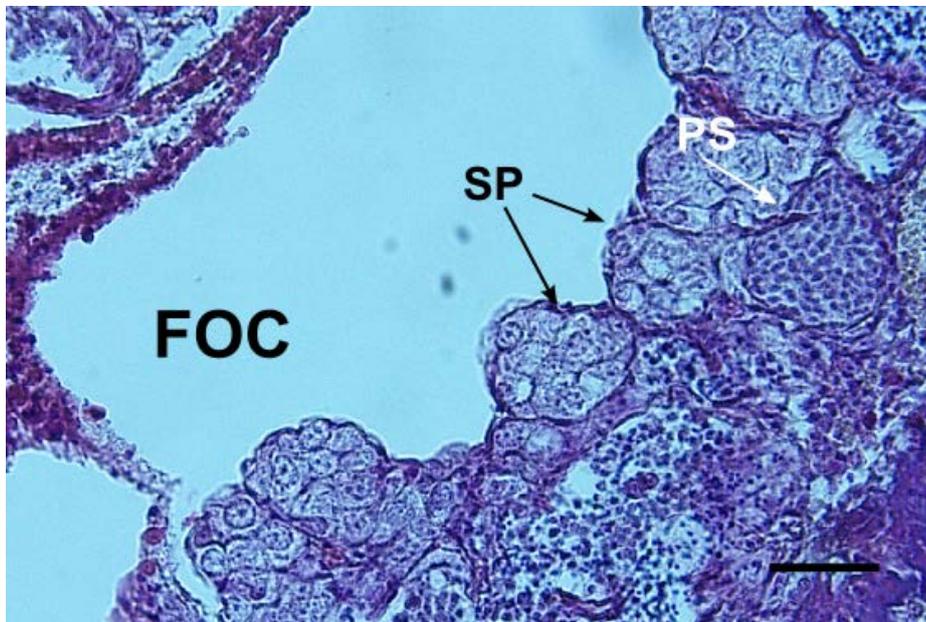


Fig. 19. Cross section of No. 12's gonad. *SP*, spermatogonium. *PS*, spermatocyte. *FOC*, former ovarian cavity. *Scale bars*, 30 μm

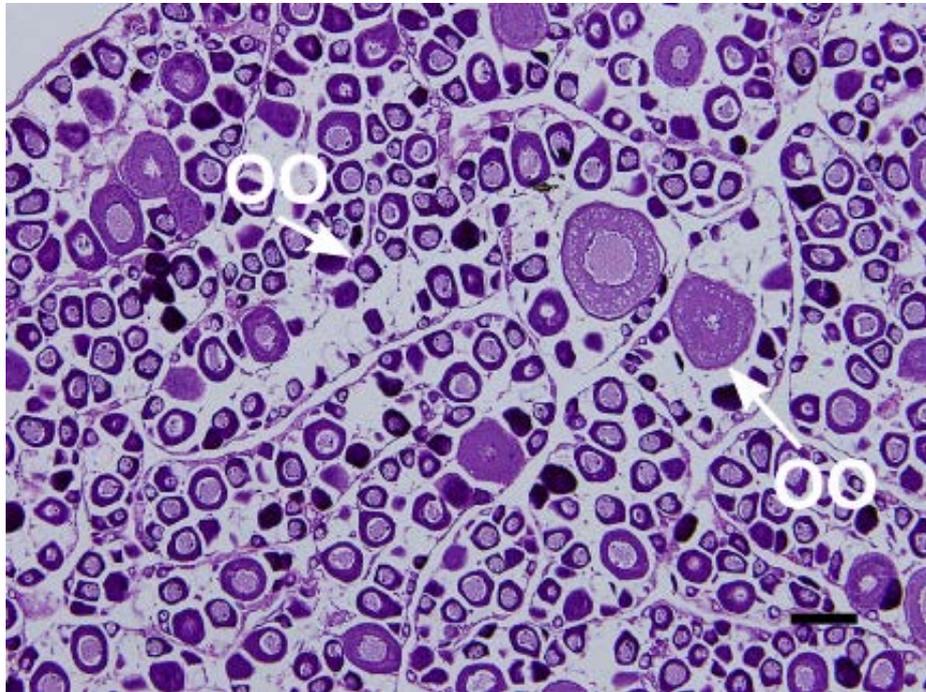


Fig. 20. Cross section of No. 11's gonad. *OO*, oocyte. *Scale bars*, 100 μm

考察

多くの雌性先熟魚類では体サイズに依存した性転換を行うことが知られている。ホンソメワケベラ *L. dimidiatus* では、ハレム内の優位個体から劣位個体への抑制行動によって性転換が社会的にコントロールされており、雄が消失すると最も有意な雌が性転換をする (Robertson 1972; Nakashima 2000; Sakai et al. 2001; Kuwamura 2002)。ミツボシキュウセン *H. trimaculatus* も同様にハレム雄の消失後、残された雌のうち最大個体が雄に性転換し、ハレムを引き継ぐことが知られている (Kuwamura et al. 2007)。今回の水槽実験の結果でも、社会的な抑制を排除した雌単独飼育では性転換が観察された。一方、仕切りのない大型雌と小型雌、および大型雄と小型雌では社会的な抑制が働き小型雌の性転換は観察されなかった。# 1 と # 11 の水槽では大型個体から小型個体への攻撃行動が観察されたがその頻度は低く、さらに他の水槽では観察されなかった。これにより、雌雄に関わらず物理的な接触ではなく大型個体の存在が社会的な抑制になっていることが示唆された。加えて、物理的な接触を排除した仕切りのある大型雌と小型雌、および雄と雌のペアでも仕切りなしの実験と同様に小型雌の性転換は観察されなかった。よって本種の性転換は大型個体の存在が視覚的な社会的抑制となり、その存在の有無が性転換を引き起こすと考えられる。

本種の雌が性転換した体長をみると様々なサイズで性転換していることがわかる (Table 2)。また、第 3 章

より 9 月以降に様々なサイズの MFA が出現するとともに、9 月以降では大型の雄が減少している (Fig. 16A). このように本種の雌はサイズの大小に関わらず条件がそろえば性転換すると考えられ、また野外でも大型雄の存在が雌の性転換を抑止していると考えられる。大型雄の存在が性転換を抑制している例としてハレム型の配偶システムを持つホホワキュウセン *H. miniatus* は、雄の除去後ハレムに残された雌のうち最大の雌のみならず 2 位、3 位の雌も雄に性転換し、ホホワキュウセンにおいて性転換を誘発する要因は雄の不在であるとしている (Munday et al. 2009). よって本種の性転換は大型個体が存在するような社会状況では性転換が抑制されるが、抑制がなくなると体サイズに関わらず、雄に性転換すると考えられる。

第 5 章 総合討論

本研究では，第 2 章では館山での配偶システムが lek-like であることが明らかになり，縄張り雄によるペア産卵，非縄張り雄によるストリーキング，集団産卵が観察され，さらに雌擬態雄によるペア産卵の計 4 タイプの繁殖行動が明らかになった．雌擬態雄の生殖腺構造は卵巣腔を持たず，本種において初めて一次雄の存在が明らかになった．しかし成熟した精子は観察されず，産卵行動は疑似産卵であった．第 3 章では月例サンプリングより本種の性転換が非産卵期におきることが明らかになった．また，性転換は年齢や全長を問わず起きることが明らかになった．第 4 章では水槽実験で本種の性転換は大型個体の存在が社会的抑制となっていることが明らかになった．

2008 年や 2009 年に出現した GSM には様々なサイズが含まれていた．このように幅広いサイズの雄が出現した理由として非産卵期に大型（高齢）個体が消失したことが考えられる．本種の性転換は大型個体の存在が社会的抑制となっている（第 4 章）．しかし，非産卵期には大型（高齢）個体が少なくなっている（Fig. 16）．2007 年から 2008 年の非産卵期にかけて何らかの理由で大型個体が消失することで多くの雌が性転換したと思われる．その結果，TM になることができない雄が GSM としてふるまったと考えられる．McCormic et al. (2010) はベラ科ホクロキュウセン *H. miniatus* において生息密度が異なる場

合，高密度環境において性転換は低密度環境に比べ小型でおこり，雌雄の行動にも違いが起きることを明らかにしている．ホクロキュウセンの研究では異なる産卵場を比較して得られた結果だが，本研究により，同一の産卵場でもその年の生息密度に応じた繁殖行動を取ることが明らかになった．

FMMは受精能を持たない一次雄であった．別種の一次雄では二次雄に比べて，大きな精巣を持ち，放精時に多くの精子をかけることで自身の遺伝子を残し易くしており，本種の一次雄の性質とは異なる．本種の性転換は大型個体の存在が抑制機構として働いているが，行動でも抑制している可能性がある．FMMが雄として振る舞うことで雌の性転換を抑制し，次の産卵期にTMとして振る舞い，高い繁殖成功を得て，生涯繁殖成功も高めている可能性がある．しかし，非産卵期にTMの縄張りは解消されてしまうため，次の産卵期でFMMがTMとして活動できるかは不明である．また，TMの中で一次雄は発見されていない．今後の課題として今回の研究では行動を観察した3個体のうち，生殖腺を観察できた個体が1個体であったため，サンプル数を増やすことと，年をまたいでFMMを追跡調査することが挙げられる．

最後に本種の生活史を推定してみる．本種の産卵期は6月から9月と約3ヵ月にわたって続き，着底した稚魚の大半は，翌年の産卵期には雌として成熟する．性転換は多くの場合2歳で起きることが多い．しかし，その個体が生活する社会構造によって性転換が起きる年齢は異なり，非産卵期に大型個体が存在しない社会では1歳か

らでも性転換し，反対に大型個体が存在する社会では3歳になっても性転換しない場合もある．性転換後は縄張りを構え **TM** と活動し，高い繁殖成功を残す個体もあるが，非産卵期に多くの個体が性転換し雄が産卵場所に多く存在すると，体長に関わらず縄張りを放棄し **GSM** として繁殖に加わる．4歳の産卵期を終えると多くの個体は死亡する．

本研究において，同一の産卵場でも年を追って観察することで，非産卵期における個体群の動態が翌年の産卵期の繁殖行動に大きな影響を及ぼすことが明らかになり，普遍的な種であっても今まで知られていなかったような繁殖行動などが明らかになった．ベラ科魚類の代替繁殖戦術の研究については異なった産卵場を比較することが多いが，本研究のように同一の産卵場を経年で観察することで新たな知見を得られることが期待される．

要約

配偶システムには資源の分布状況にあわせて、一夫一妻、一夫多妻、一妻多夫などのパターンがみられる。サイズの大きい雄が資源を独占できる場合に一夫多妻の配偶システムが進化する。大きな雄は資源を独占する一方、資源を独占できないような小さな雄も自身の社会的地位に応じて繁殖成功を高めようと、スニーキングなどの戦術を用いる。魚類において雌雄同体现象は300種で確認されているが、資源を独占できないような体サイズのとときは雌としてふるまい、大きくなってから雄に性転換をすることで生涯繁殖成功を高める。このような雌性先熟の性転換も自身の社会的地位に応じた戦術のひとつと言える。館山湾に生息するオハグロベラは雌性先熟の性転換をおこない、産卵期に雄が縄張りを構え縄張り内の雌とペア産卵をすることが知られている。他にもスニーキングやストリーキングといった繁殖行動も知られている(中園 1979; Moyer 1991)。そこで本研究では2007年から2009年野外観察をおこない、先行研究と比較した。また、性転換はあるサイズや年齢で起きることが示唆されているが、本種についての知見はなく、性転換が起きる時期・社会条件を月齢サンプリングと水槽実験から明らかにした。

2007年の産卵期は産卵場所に縄張りが形成され、ペア産卵と非縄張り雄によるストリーキングが観察された。2008・2009年は産卵場の一部に非縄張り雄の集団産卵が

形成された。その周辺では縄張りが形成されペア産卵も観察された。2007年と2009年は外部形態が雌に酷似した雌擬態雄が出現した。雌擬態雄は縄張り雄の縄張り内で追い出されることなく、雌とペア産卵をおこなった。3年間の野外観察により雄の繁殖行動には縄張り雄によるペア産卵、非縄張り雄によるストリーキング、集団産卵および雌擬態雄によるペア産卵の4タイプが認められた。集団産卵および雌擬態雄のペア産卵は本種において初報告である。各タイプの生殖腺構造を観察した結果、ペア産卵・ストリーキング・集団産卵をおこなった雄は全て性転換を経験した二次雄であった。一方、雌擬態雄の生殖腺は産まれながらの雄である一次雄であった。本種の一次雄の存在は本研究で初めて明らかになった。2007年から2009年にかけて雌雄ともに全長は有意に小さくなり、性転換が小さな全長で起きたことが示唆された。これにより2008年は多くの雄が出現し縄張り雄は縄張りを放棄し、産卵場の一部で集団産卵が起きたと考えられる。雌擬態雄は一次雄であったが生殖腺を組織学的に観察したところ、成熟した精子は観察されなかったため、疑似産卵であったことがわかった。

月例サンプリングにより本種が性転換する時期、サイズ、年齢を調査した。生殖腺観察より雌99個体、雌雄同体個体3個体、卵巢腔を持つ雄が129個体観察された。雄の中には外見は雌と同様で生殖腺は精巢構造を示す **Male in Female Appearance (MFA)** が43個体出現した。MFAは性転換直後の個体と考えられ、生殖腺では卵母細胞は完全に消失し、精細胞が観察された。雌雄のGI値

は7月にピークを迎え9月から10月にかけて減少したことから、野外観察の結果を踏まえて本種の産卵期は6月から9月と推定された。雌雄同体個体とMFAは非産卵期に出現しており、本種の性転換は非産卵期である秋から冬にかけて起きることが明らかになった。さらに、MFAは幅広い全長(85-135 mm TL)で出現していた。耳石による年齢査定をおこなった結果MFAの多くは2歳であったものの、1歳や3歳でも出現しており、本種の性転換は一定の年齢やサイズで起きるのではなく、個体間の社会関係によって起きることが示唆された。そこで非産卵期に大雄-小雌、大雌-小雌、単独雌で飼育実験し、性転換が起きる社会条件を明らかにした。大雄-小雌ペアでは性転換が起きず、大雌および単独雌が性転換したことから、体サイズによる社会順位が性転換に重要であることが示された。

館山において年によって繁殖行動に違いがみられたのは、性転換が小さな全長でも起きたためであると考えられる。2007年から2008年の非産卵期に何らかの影響で多くの大型個体が消失したために社会的抑制が解除され、多くの雌が性転換した結果雄が増加し、縄張りを構えられない雄が集団産卵を形成したと考えられる。他のベラ科では生息密度が異なる場合、高密度環境において性転換は低密度環境に比べ小型でおこり、雌雄の行動にも違いが起きることを明らかになっているが、本研究により同一の産卵場でも年によって繁殖行動に違いがみられることが明らかになった。

謝 辞

本研究を行うにあたり，研究を始めるきっかけを与えてくださり，御指導ならびに御諸言を賜った，東京海洋大学水圏科学フィールド教育研究教育センター館山ステーションの須之部友基准教授に深く感謝の意を表します。また，副査をお引き受けくださり原稿の校閲を賜った同大学河野 博教授，茂木正人准教授，土屋光太郎准教授に深く御礼申し上げます。

同ステーションの益子正和技術専門職員には公私にわたる暖かい励ましと叱責を頂きました。この場を借りて厚く御礼申し上げます。

村瀬敦宣氏，高山朋弥氏，木原聡美氏，境田紗知子氏，渡井幹雄氏には研究を進めるにあたり採集やフィールドでの潜水調査に協力していただき，ここに感謝の意を表します。

遠藤周太氏，佐々木雅大氏，福田和也氏には月例サンプリングや耳石の解析，水槽実験で多大な協力を頂きここに深く感謝します。また魚類行動生態学研究室の皆様には様々な面で援助を頂いた。この場を借りて御礼申し上げます。

最後になりますが，長い学生生活を支えてくれた，家族に心より感謝いたします。

参 考 文 献

- Adreani MS, Allen LG (2008) Mating System and Reproductive Biology of a Temperate Wrasse, *Halichoeres semicinctus*. *Copeia* 2008: 467-475
- Andersson M (1994) Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Arnov A, Goren M (2008) Ecology of the mottled grouper (*Mycteroperca rubra*) in the eastern Mediterranean. *Electronic Journal of Ichthyology* 2: 43-45
- Barlow GW (1998) Monogamy in relation to resources. In: Slobochioff CN (ed) The ecology of social behavior. Academic Press, New York, pp 55-79
- Brulé T, Renán X, Colás-Marrufo T, Hauyon Y, Tuz-Sulub AN, and Déniel C (2003) Reproduction in the protogynous black grouper Mexico (*Mycteroperca bonaci* (Poey)) from the Southern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* 101: 463-475
- Burgos JM, Sedberry GR, Wyanski DM, and Harris PJ (2007) Life history of red grouper (*Epinephelus morio*) off the coasts of North Carolina and South Carolina. *Bulletin Marine Science* 80: 45-65
- Buston P (2003) Social hierarchies: Size and growth modification in clownfish. *Nature* 424: 145-146

- Charnov EL (1993) Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology. Oxford University Press, Oxford
- Davies NB, Krebs JR, and West SA (2012) Competing for resources. In: An introduction to behavioural ecology. Wiley-Blackwell, West Sussex, pp116-146
- Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection and the evolution of mating system. *Science* 197: 215-223
- Fleming IA, Gross MR (1994) Breeding competition in a pacific salmon (Coho: *Oncorhynchus kisutch*): measures of natural and sexual selection. *Evolution* 48: 637-657
- Ghiselin MT (1969) The evolution of hermaphroditism among animals. *Quart. Rev. Biol.* 44: 189-208
- Gonçalves EJ, Almada VC, Oliveira RF, and Santos AJ (1996) Female mimicry as a mating tactic in males of the blenniid fish *Salaria pavo*. *J. Mar. Biol. Assoc.* 76: 529-538
- Gross MR (1982) Sneaker, satellites and parentals: polymorphic mating strategies in North American sunfishes. *Z. tierpsychol.* 60: 1-26
- Gross MR (1996) Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends Ecol. and Evol.* 11:92-98
- Hayakawa Y, Munehara H (1996) Non-copulatory spawning and female participation during early egg care in a marine sculpin *Hemilepidotus gilbert*. *Ichthyol. Res.* 43: 73-78

- Kawase H, Nakazono A (1996) Two alternative female tactics in the polygynous mating system of the threadsail filefish, *Stephanolepis cirrhifer* (Monacanthidae). Ichthyol. Res. 43: 315-323
- Kline RJ, Khan IA, and Holt GJ (2011) Behavior, color change and time for sexual inversion in the protogynous grouper (*Epinephelus adscensionis*). Plos one 6: 1-8
- Koseki Y, Fleming IA (2006) Spatio-temporal dynamics of alternative male phenotypes in coho salmon populations in response to ocean environment. J. Anim. Ecol. 75: 445-455
- 桑村 哲生 (2004) 性転換する魚たち - サンゴ礁の海から - . 岩波書店, 東京都
- Kuwamura T, Nakashima Y (1998) New aspects of sex change among reef fishes: recent studies in Japan. Environ Biol. Fish 52: 125-135
- Kuwamura T, Karino K, and Nakashima Y (2000) Male morphological characteristics and mating success in a protogynous coral reef fish, *Halichoeres melanurus*. J. Ethol. 18: 17-23
- Kuwamura T, Suzuki S, Tanaka N, Ouchi E, Karino K and Nakashima Y (2007) Sex change of primary males in a diandric labrid *Halichoeres trimaculatus*: coexistence of protandry and protogyny within species. J. Fish Biol. 70:1898-1906

- Kuwamura T, Tanaka N, Nakashima Y, Karino K, and Sakai Y (2002) Reversed sex-change in the protogynous reef fish *Labroides dimidiatus*. *Ethology* 108: 443-450
- Kuwamura T, Sagawa T, and Suzuki S (2009) Interspecific variation in spawning time and male mating tactics of the parrotfishes on a fringing coral reef at Iriomote Island, Okinawa. *Ichthyol Res* 56:357-362
- Hattori A (2012) Determinants of body size composition in limited shelter space: why are anemonefishes protandrous? *Behav. Ecol.* 23: 512-520
- MaCormick MI, Ryen CA, Munday PL, and Walker SPW (2010) Differing Mechanisms Underlie Sexual Size-Dimorphism in Two Populations of a Sex-Changing Fish. *Plos One* 5: 1-6
- Magnhagen C (1995) Sneaking behavior and nest defense are affected by predation risk in the common goby. *Anim. Behav.* 50: 1123-1128
- Manabe H, Ishimura M, Shinomiya A, and Sunobe T (2007) Field evidence for bi-directional sex change in the polygynous gobiid fish *trimma okinawae*. *J. Fish Biol.* 70: 600-609
- 増田 育司, 野呂 忠秀 (2004) 耳石横断薄層切片を用いた魚類の年齢査定 の 薦め . 鹿 児 島 大 学 水 産 学 部 紀 要 52: 51-56
- Moyer JT (1991) Comparative mating strategies of labrid fishes. The Watanabe Ichthyological Institute Monograph 1: i-x + 1-90

- Munday PL, Buston PM, and Warner RR (2006) Diversity and flexibility of sex-change strategies in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 89-95
- Munday PL, Kuwamura T, and Kroon FJ (2010) Bidirectional sex change in marine fishes. In: Cole KS (ed) *Reproduction and sexuality in marine fishes: patterns and process*. University of California Press, California, pp 241-271
- Munday PL, Ryen CA, McCormick MI, and Walker SPW (2009) Growth acceleration, behaviour and otolith check marks associated with sex change in the wrasse *Halichoeres miniatus*. *Coral Reefs* 28: 623-634
- Munday PL, White JW, and Warner RR (2006) A social basis for the development of primary males in a sex-changing fish. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 273:2845-2851
- 中坊 徹次 (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
- Nakashima Y, Sakai Y, Krino K, and Kuwamura T (2000) Female-female spawning and sex change in a harem coral-reef fish, *Labroides dimidiatus*. *Zool. Sci.* 17:967-970
- 中園 明信 (1979) 日本産ベラ科魚類 5 種の性転換と産卵行動に関する研究. 九州大学農学部附属水産実験所業績 139: 1-64
- Nakazono A, Nakatani H, and Tsukahara H (1985) Reproductive ecology of the Japanese reef fish,

- Parapercis synderi*. Proc. Internat. Coral Reef Symp. 5:
355-360
- Nelson JS (1994) Fishs of the world. 3rd ed. John wiley &
Sons, New York, pp 386-388
- 大西信弘 (2004) なわばり型ハレムをもつコウライトラギ
スの性転換, 魚類の社会行動 3 (幸田正典・中嶋康裕共
編), 海游社, 東京都, pp 117-150
- Robertson DR (1972) Social control of sex reversal in coral
reef fish. Science 1977: 1007-1009
- Ross RM, Losey GS, and Diamond M (1983) Sex change in
a coral-reef fish: Dependence of stimulation and
inhibition on relative size. Science 221: 574-575
- Sadovy de Mitcheson Y, Liu M (2008) Functional
hermaphroditism in teleosts. Fish and Fisheries 9:1-43
- Sakai Y (1997) Alternative spawning tactics of female
angelfish according to two different contexts of sex
change. Behav. Ecol. 8: 372-377
- 坂井 陽一 (1997) ハレム魚類の性転換戦術 - アカハラヤ
ッコを中心に, 魚類の繁殖戦略 2 (桑村哲生・中嶋康裕
共編), 海游舎, 東京都, pp 37-64
- Sakai Y, Kohda M, and Kuwamura T (2001) Effect of
changing harem on timing of sex change in female
cleaner fish *Labroides dimidiatus*. Anim. Behav. 62:
251-257
- Sakai Y, Karino K, Nakashima Y, and Kuwamura T (2002)
Status-dependent behavioural sex change in a

- polygynous coral-reef fish, *Halichoeres melanurus*. J. Ethol. 20: 101-105
- Sara G, Bianchi CN, and Morri C (2005) Mating behaviour the newly-established ornate wrasse *Thalassoma pavo* (Osteichthyes: Labridae) in the Ligurian Sea (Northwestern Mediterranean). J. Mar. Biol. Assoc. 85: 191-196
- Shibuno T, Chiba I, Gushima K, Kakuda S, and Hashimoto H (1993) Reproductive behavior of the wrasse, *Halichoeres marginatus*, at Kuchierabu-jima. Jpn. J. Ichthyol. 40:351-359
- 渋野 拓郎, 千葉 功, 橋本 博明, 具島 健二 (1994) 口永良部島におけるヤマブキベラの繁殖行動. 生物生産学研究. 広島大学生物生産学部紀要, 33: 43-50
- Shinomiya A, Yamada M, and Sunobe T (2003) Mating system and protandrous sex change in the lizard flathead, *Inegothia japonica* (Platycephalidae). Ichthyol. Res. 50: 383-386
- Sunobe T, Nakazono A (1990) Polygynous mating system of *Trima okinawae* (Pisces: Gobiidae) at Kagoshima, Japan with a note in sex change. Ethology 84: 133-143
- Sunobe T, Nakazono A (1999) Alternative mating tactics in the gobiid fish, *Eviota prasina*. Ichthyol. Res. 46:212-215
- Sunobe T, Sakaida S, and Kuwamura T (2015) Random mating and protandrous sex change of the platycephalid

- fish *Thysanophrys celebica* (Platycephalidae). J. Ethol. 1-7
- Suzuki S, Kuwamura T, Nakashima Y, Karino K, and Kohda M (2010) Social factors of group spawning as an alternative mating tactic in the territorial males of the threespot wrasse *Halichoeres trimaculatus*. Environ Biol. Fish 89: 71-77.
- Suzuki S, Toguchi K, Makino Y, Kuwamura T, Nakashima Y, and Karino K (2008) Group spawning results from the streaking of small males into a sneaking pair: male alternative reproductive tactics in the threespot wrasse *Halichoeres trimaculatus*. J. Ehtol. 26: 397-404.
- Taru M, Kanda T, and Sunobe T (2005) Competition for spawning sites between two gobiid fishes, *Bathygobius fuscus* and *Eviota abax*, derived by alteration of mating tactics of the former. Ichthyol. Res. 52:198-201
- Takegaki T, Kaneko T, and Matsumoto Y (2013) Tactic changes in dusky frillgoby sneaker males: effects of body size and nest availability. J. Fish Biol. 82: 475-491
- van Rooij JM, Kroon FJ, and Videler JJ (1996) The social and mating system of the herbivorous reef fish *Sparisoma viride*: One-male versus multi-male groups. Environ Biol. Fish 47:353-378.
- Warner RR (1975) The adaptive significance of sequential hermaphroditism in animals. Am. Nat. 109: 61-80
- Warner RR (1984) Mating behavior and hermaphroditism in coral reef fishes. Amer. Sci. 72: 128-136

Warner RR, Hoffmann SG (1980) Local population size as determinant of a mating system and sexual composition in two tropical reef fish (*Thalassoma* spp.). *Evol.* 34: 508-518

Warner RR, Swearer SE (1991) Social control of sex change in the bluehead wrasse, *Thalassoma bifasciatum* (Pisces: Labridae). *Biol. Bull.* 181: 199-201

Warner RR, Schultz ET (1992) Sexual selection and male characteristics in the bluehead wrasse *Thalassoma bifasciatum*: mating site acquisition, mating site defense, and female choice. *Evolution* 46: 1421-1442

余吾 豊, 中園 明信, 塚原 博 (1980) ハゲブダイの産卵生態. 九州大学農学部学芸雑誌, 34: 105-114

余吾 豊 (1987) 魚類に見られる雌雄同体現象とその変化. 魚類の性転 (中園 明信・桑村 哲生共編). 東海大学出版, 東京都, pp 1-47