



Title	シマギンポにおける雌の配偶者選択と雄の性的形質発現に与える雄性ホルモンの影響
Author(s)	井手, 勇旗; 松本, 有記雄; 竹垣, 毅
Citation	長崎大学水産学部研究報告, 97, pp.19-24; 2016
Issue Date	2016-03
URL	http://hdl.handle.net/10069/36365
Right	

This document is downloaded at: 2017-12-22T12:19:42Z

シマギンボにおける雌の配偶者選択と雄の性的形質発現に与える雄性ホルモンの影響

井手 勇旗*¹, 松本 有記雄*^{1,2}, 竹垣 毅*¹Female mate choice and the effects of androgen levels on the expression of male sexual traits in the combtooth blenny *Salarias luctuosus* (Pisces: Blenniidae)Yuki IDE*¹, Yukio MATSUMOTO*² and Takeshi TAKEGAKI*¹

Effects of male courtship behavior and male sexual traits on female mate choice in a combtooth blenny *Salarias luctuosus* were investigated in the intertidal zone at Mie coast, Nagasaki, Japan. Females entered into the nests occupied by males with vigorous courtship displays, but they sometimes came out of the nests without spawning. The females that had entered the nests spawned there when larger males occupied the nests. As known in many animals, larger males might have a higher quality of parental care of eggs. On the other hand, the male head crest size and orange spot size did not have any influence on the female mate choice. In addition, the female preference for the males tending eggs in the nests was not confirmed in this study. In this study, factors influencing expressions of male courtship behavior and sexual dimorphism were also investigated. The time spent for male courtship behavior was not affected by available spawning space in the nests or male body condition, but was positively correlated with plasma levels of 11-ketotestosterone (11-KT). Moreover, a positive correlation between 11-KT levels and male head crest size was suggested, but there was no significant correlation between 11-KT levels and orange spot size.

Key words : イソギンボ科 Blenniidae, 繁殖 Reproduction, 配偶者選択 Mate choice, 性的二型 Sexual dimorphism, アンドロジェン Androgen, 潮間帯 Intertidal zone

近年、生物の繁殖戦略とその進化メカニズムを明らかにする上で、繁殖に関わる行動や形態が適応度と与える効果を定量化するだけでなく、その形質の発現機構を明らかにする重要性が認識されるようになった¹⁾。例えば、多くの種に見られる鮮やかな雄の体色は、その雄が高い免疫能を持つことを雌にアピールするシグナルと考えられているが、これを検証するには、体色を鮮やかにするホルモンや色素を明らかにすると同時に、それらが雄の免疫機能に与える影響を理解する必要がある^{2,3)}。浅海域に生息するハゼ科魚類やイソギンボ科魚類は、繁殖生態に関する野外観察や水槽飼育観察が比較的容易であることから、行動とそれを調節する生理メカニズムを検証する上で魅力的な研究対象種であり、いくつかの種では行動生態学や行動生理学などのモデル生物として詳細な研究がなされている⁴⁻⁶⁾。

本研究の対象種であるシマギンボ *Salarias luctuosus* は最大全長約10cm のイソギンボ科魚類で、我が国では紀伊半島以南、太平洋側の岩礁性海岸に生息する南方系魚種である⁷⁾。長崎県では近年になって分布が確認されている⁸⁾。著者らの予備調査から、雄が岩穴などを産卵巣として占有し、そこに複数の雌が訪問して産卵するなわばり訪問型複婚の配偶様式⁹⁾を採用していることが分かっている。雌は産卵巣の内壁に卵を産み付け、卵は孵化するまで雄が単独で保護する。本研究では、本種の繁殖戦略を行動生態学的、および生理生態学的な側面から明らかにする一環として、まず雄の求愛行動と雄の形態的特徴が雌の配偶者選択に与える影響を野外で調査した。そして、魚類において雄の繁殖に密接に関わっていることが知られている雄性ホルモン11-ケトテストステロン (11-KT)¹⁰⁾が、本種の雄の性的二型である頭部の正中線皮

* 1 長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科
Graduate School of Fisheries and Environmental Sciences, Nagasaki University
* 2 水産総合研究センター・東北区水産研究所
Tohoku National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency

弁と胸鰭基部のオレンジスポット, および求愛行動に与える影響を調べ, 本種の繁殖生態に関わる行動生理学的な基礎知見を収集した。

方法

野外調査

本研究の野外調査は長崎市壱山町三重崎海岸(北緯32度45分, 東経129度48分)の4つの隣接するタイドプール(干潮時面積約8.8m², 水深約25cm; 2.9m², 20cm; 5.9m², 50cm; 12m², 30cm)で行った。本調査場所の潮間帯は岩礁を主体として一部に転石帯が発達しており, 沖に向かって緩やかな傾斜で下降している。調査対象としたタイドプールは, 低潮線から約1-2m上方に位置し, 側壁にはピリヒバ *Collarina pilulifera* などの付着藻類が繁茂しており, 礫や砂の堆積が見られる。調査は2012年の繁殖期間中の6月8日から9月27日までの, 荒天の日を除く80日間行った。予備調査の際に, 早朝の上げ潮もしくは下げ潮の際に本種の産卵行動が観察されたことから, 本調査も同条件時に実施した。

雌が訪問した雄の巣で産卵したかを確認するために, 調査区にアクリルパイプ製(口径11, 14, 17mm, 長さ70mm; Fig. 1a)と塩化ビニールパイプ製(口径10, 15mm, 直径48mm, 長さ150mm; Fig. 1a)の人工産卵巣を計126個を設置した。各人工巣に収容可能な卵数は, アクリルパイプ製では口径11mmで2205個, 14mmで2835個, 17mmで3654個で, 塩化ビニールパイプ製では21600個である。人工巣内には透明なプラスチックシートが丸めて挿入されており, シートを抜き出すことで, シートに産み付けられた卵を観察することができ

る(Fig. 1b)。人工巣奥部の壁面は産卵シートで覆えないため, 奥部壁面に雌が産卵しないように, アクリルパイプの巣には入口から63mmの位置に釣り糸を格子状に張り巡らせ, 塩化ビニールパイプの巣には140mmの位置にナイロンネットを装着した。シートに産み付けられた卵はデジタルカメラ(TOUGH TG-310, オリンパス)で撮影した。撮影した画像はパソコンに取り込み, モニター上で卵の発生段階を確認し, 計数ソフトウェア(かちかちかうんたー; <http://www.vector.co.jp/soft/win95/art/se347447.htm>)を使って卵数を計測して追加産卵の有無を確認した。

雄の求愛行動と性的二型が雌の配偶者選択に与える影響

本種の繁殖行動を観察するために, 産卵時間帯に雄が営巣している巣穴を水中ビデオカメラ(Xacti DMX-WH1, 三洋電機)で撮影して, 雌雄の繁殖行動を記録した。巣内の卵の有無が雌の配偶者選択に与える影響を検討するため, 行動を記録する前に人工巣内のプラスチックシートを取り出して卵の有無を確認した。水中ビデオカメラは三脚(Gorillapod, JOBY)で人工巣から約60cm離れた海底に設置した。カメラ設置作業が雄の行動に与える影響を除外するために, 撮影開始後10分間の映像は解析から除いた。

観察中, 雌が巣に近づくと雄の頭部は黒色を呈して, 次の3つの求愛行動を示した。すなわち, 巣入口から胸鰭を出して体を上方に反る行動(反り返り), その状態で胸鰭を煽ぐ行動(ディスプレイファニング), 雌が近づくと頭部を上下に激しく振る行動(ヘッドシェイキング)である。雌が産卵のために巣に入る場合, その前に必ずこの一連の雄の求愛行動が観察されたことから, 本研究ではこの3つの行動に費やす時間をそれぞれ計測した。調査期間中に43個体の雄の行動を記録したが, その中で, 雄の行動が10分以上明瞭に記録できて(平均27分間), さらにその後その雄を捕獲できた22個体(平均体長±標準偏差 = 53.75 ± 7.85 mm; 平均体重±標準偏差 = 2.24 ± 1.10 g)のデータのみを解析に用いた。撮影した映像はパソコンに取り込み, 液晶モニター上で1秒毎のコマ送り再生しながら観察した。雄の求愛行動に応じて入巣した雌の数を指標に, 雌の配偶者選択を評価した。

雌が巣内に入った後に, 産卵することなく巣から出る行動が頻繁に観察されたため, 巣内に入って雌が産卵するか否かには上述の求愛行動以外の指標が影響している可能性が示唆された。そこで, 雄の性的二型が雌の産卵の意思決定に与える影響を明らかにするため, ビデオ撮影が終了した後に, ハンドネットを用いて, 雄を採集した。

シマギンボの両鰓蓋の基部には大小2つのオレンジ色の斑点があり(以下, オレンジスポット; Fig. 2), 雄のオレンジスポットは雌よりも鮮やかなオレンジ色を呈している(Fig. 2a)。グッピー *Poecilia reticulata* では, オレンジスポットが体長に対して相対的に大きい雄が配偶の際に雌に好まれる傾向があるため¹⁾, 本種雄でもオレンジスポットを雌の選択指標の候補として測定した。本研究では, 2つのスポットのうち小スポットはサンプルを冷凍保存したことで色落ちしている個体が多かったため, 大スポットのみを測定した。また, 他

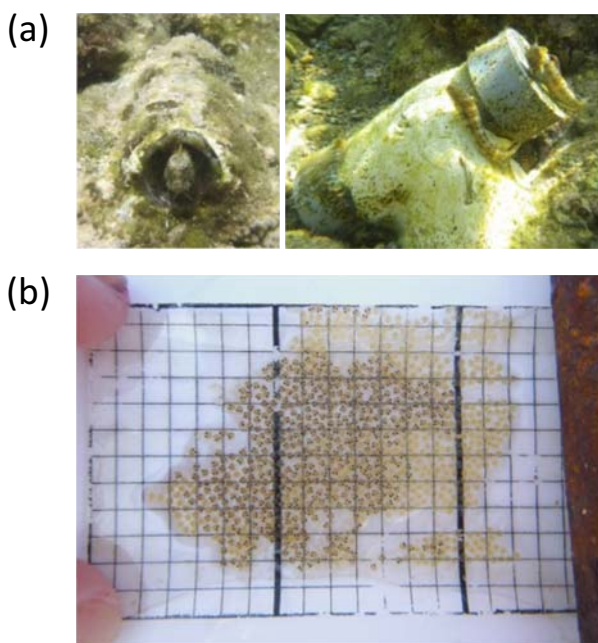


Fig. 1. (a) The artificial nests were attached on the sea floor using an epoxy resin bonding agent (left: acrylic pipe nest; right: polyvinyl chloride pipe nest). (b) The eggs attached on the plastic sheet with 3 mm square grid.

のイソギンポ科魚類では雄の頭部に突出する正中線皮弁の大きさが雌の選択指標となっているため¹²⁾、本種においても正中線皮弁 (Fig. 2b) のサイズを測定した。測定では、まず頭部から総排泄口までの体表とオレンジスポット、正中線皮弁をデジタルカメラで撮影し、エクセルのマクロ機能 (!0_0! Excel 「長さ・面積測定」; <http://www.vector.co.jp/soft/win95/art/se312811.html>) を用いて液晶画面上で表面積を算出した。そして、オレンジスポットと正中線皮弁の体サイズに対する相対面積でそれぞれのサイズを評価した: 正中線皮弁の相対面積=正中線皮弁面積 (mm²) / 頭部から総排泄口までの表面積; 大スポットの相対面積=左右の大スポット面積の合計 (mm²) / (頭部から総排泄口までの表面積) × 2。

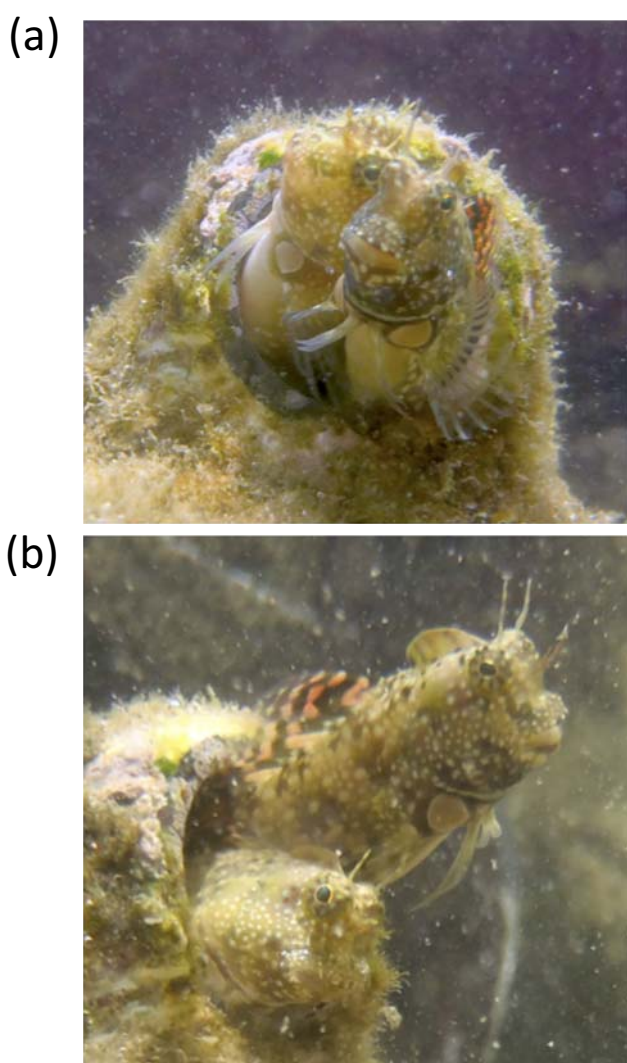


Fig. 2. A pair of *Salarias luctuosus* at the nest entrance. (a) Both male (right) and female (left) have orange spots at the base of both sides of pectoral fins, but they are brighter in the male. (b) Both male (above) and female (below) have a head crest, but it is larger in the male.

雄の求愛活性と性的二型の発達に与える要因の解明

雄の求愛活性については、雄の体コンディションと雄性ホルモン濃度、卵を受け入れ可能な巢内の空きスペースの広さの影響を、雄の性的二型の発達については雄性ホルモン濃度の影響を、それぞれ検討した。ビデオ撮影後に採集した雄は、現地でキナルジナルコール (600ppm) を用いて麻酔し、標準体長をノギスで、体重をポータブル電子天秤で測定した。雄の体コンディションを表す指標として肥満度 (体重/体長³ × 1000) を算出した。また、雄性ホルモンとして11-KT の血中濃度を測定した。測定に用いる血液は、麻酔した個体の尾丙部をメスで切断し、ヘマトクリット管を押し当てることで採血した。血液サンプルは冷蔵して研究室に持ち帰り、遠心分離機 (ヘマトクリット遠心分離機3220, 久保田製作所) によって、血漿を分離後 (12000rpm で15分間)、マイクロピペットでマイクロチューブ (2ml) に移した。血漿の入ったマイクロチューブは測定まで-30℃で冷凍保存した。測定は市販の11-keto Testosterone EIA Kit (ケイマンケミカル社) を用いた。血漿はキットに付属している希釈溶媒を用いて110倍に希釈して測定した。計23個体の血液サンプルを測定して、キットの有効測定範囲内であった12個体の測定値を解析に用いた。追加産卵可能な巢内の空きスペースの広さは、各人工巢に収容可能な卵数から、ビデオ設置前に撮影した産卵シートに産み付けられていた卵数を引いた値で評価した。

統計解析

雄の各求愛行動 (反り返り, ディスプレイファニング, ヘッドシェイキング) に費やした時間が雌の入巢頻度に与える影響を明らかにするため、各行動を説明変数, 入巢した雌の数を応答変数, 行動記録時間をオフセット項, 誤差分布をポアソン分布とした一般化線形モデル (GLM) を構築した。

入巢後の雌の産卵の有無に与える影響を明らかにするために、雄の体長と正中線皮弁の相対面積 (平均相対面積 ± 標準偏差 = 0.024 ± 0.0078), オレンジスポットの相対面積 (平均相対面積 ± 標準偏差 = 0.020 ± 0.003), 巢内の保護卵の有無 (無保護雄 = 11個体, 保護雄 = 11個体) を説明変数として、巢内に入った雌 (n=12雌) の産卵の有無を従属変数, 確率分布を二項分布とした GLM により解析した。

雄が求愛行動に費やした総時間に与える要因は、雄の肥満度 (平均肥満度 ± 標準偏差 = 0.13 ± 0.002), 11-KT 濃度 (平均濃度 ± 標準偏差 = 1.96 ± 1.17 ng / ml), 巢内に追加産卵可能な卵数 (平均卵数 ± 標準偏差 = 9163 ± 8887個) を説明変数とした、ガンマ分布の GLM により解析した。正中線皮弁の相対面積とオレンジスポットの相対面積に11-KT 濃度が与える影響も同様にガンマ分布の GLM により解析した。

構築した5つの GLM の説明変数の有意性は、フルモデルから各変数を取り除いた際のモデルの逸脱度の変化を解析する尤度比検定により検定した。全ての解析は、R software package (version 2.13; <http://www.r-project.org>) で行った。

結果および考察

雄の求愛行動と性的二型が雌の配偶者選択に与える影響

産卵時間帯に各雄の産卵巣を訪問する雌の数は平均3.3個体(標準偏差 = 4.1個体; 範囲: 0-12個体)で、営巣雄がヘッドシェイキングに費やす時間が長いほど多かったが ($\chi^2 = 6.10, p < 0.05$; Fig. 3), ディスプレイファニング ($\chi^2 = 2.45, p > 0.05$) と反り返りに費やす時間 ($\chi^2 = 0.15, p > 0.05$) とは有意な関係性は検出されなかった。これらの結果から、ロウソクギンポの雌は、雄のヘッドシェイキングを指標にその雄の巣への入巣を決めていると考えられた。ハゼ科魚類の1種 *Pomatoschistus minutus* では、雄のファニング行動が雌の選択指標になることが報告されているが¹³⁾、本種ではそのような雌の選好性は見られなかった。しかし、本種雄が近づいてきた雌に対して行うディスプレイファニングは、雌がいない時よりも高い頻度で行われることから(松本, 未発表データ)、時間ではなく頻度で評価することで、本種でもディスプレイファニングの効果が検出されるかもしれない。一方で、反り返り行動は雌が近くにいない状態でも観察されるため、雌に対する求愛というよりも雌を探すための探索行動である可能性が高い。

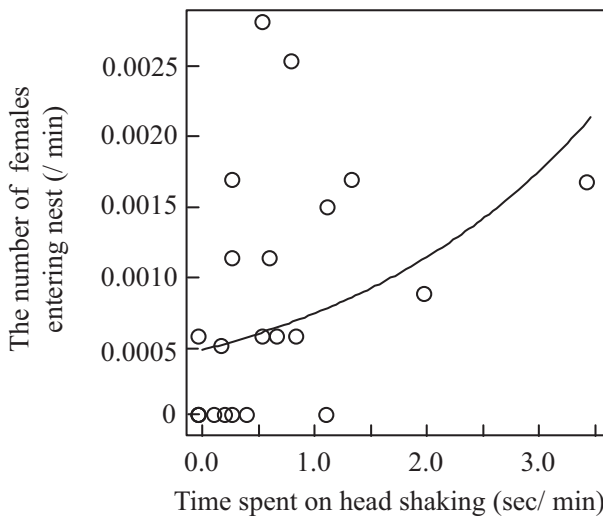


Fig. 3. Effect of time spent on the male head shaking display on the number of females entering the nests. The regression line is $y = \exp(-7.63 + 0.43x)$.

雌が産卵巣に入った後に実際に産卵する確率は、雄の体長が大きいくほど高くなったが ($\chi^2 = 5.56, p < 0.05$; Fig. 4), 正中線皮弁の相対面積 ($\chi^2 = 2.06, p > 0.05$) とオレンジスポットの相対面積 ($\chi^2 = 0.08, p > 0.05$), 巣内の卵の有無 ($\chi^2 = 0.34, p > 0.05$) とは有意な関係性がなかった。雄親が卵保護を行う複数の魚種で、雌が卵捕食者に対する防衛能力や¹⁴⁾保護努力量の高さ¹⁵⁾を期待して大型雄を好むことが報告されている。本研究では、保護卵の生残率は調査していないが、本種においても、雌が高い卵保護能力を有する大型雄を好んでいるのかもしれない。また、自身の産み付けた卵が捕食される確率が低くなるため(薄めの効果)、複数の雌が同じ雄の巣に連続

して産卵するような種では、雌がすでに他の雌の卵を保護している雄を好む例が多数報告されている¹⁶⁻¹⁸⁾。しかしながら、本研究では、雌による卵保護雄への好みは検出されなかった。これは、本種の卵保護期間が10日間以上と比較的長く、調査区内に卵を保護していない雄がほとんどいなかったことが原因かもしれない。本種雌の卵保護雄への好みを検証するには、調査区内の卵保護雄の密度と雌が配偶者探索の際に移動する範囲も調査する必要があるだろう。さらに、他の魚種で雌に好まれる装飾として知られる頭部の正中線皮弁¹²⁾とオレンジスポットの大きさ¹¹⁾は、本種では雌の配偶者選択に影響していなかった。オレンジスポットに関しては、雌が大きさだけではなく、明度や彩度を評価しているという他魚種の報告がある¹⁹⁾。本種には雌にも地味なスポットが存在するため、雄のスポットの明度や彩度が選択の際の指標となっている可能性が推察される。あるいは、雌が配偶者選択の際に指標とする形質を状況に応じて変化させることが知られており^{20, 21)}、これらの形質の進化を解明するには、異なる時期や個体群においても同様の調査を行う必要があるであろう。

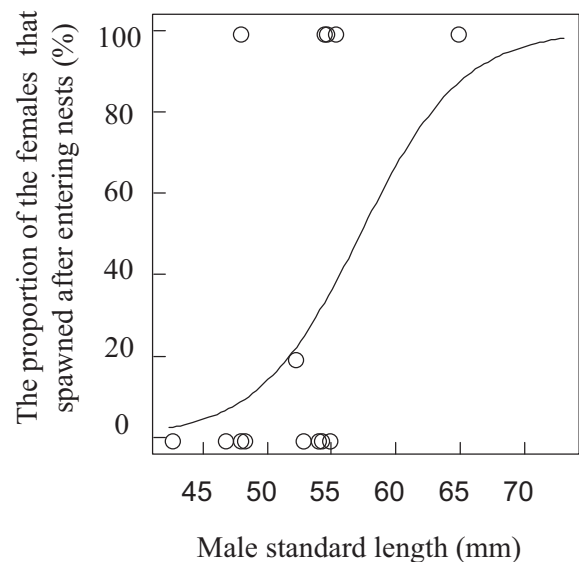


Fig. 4. Effect of male standard length (mm) on the proportion of the females that spawned after entering the nests. The regression line is $y = 1 / (1 + \exp(14.44 - 0.25x))$.

雄の求愛行動と性的二型の発現に与える要因の解明

雄の求愛行動に費やす時間に影響する変数として、血中の11-KT濃度が取り込まれたが ($\chi^2 = 1.13, p < 0.05$; Fig. 5), 巣内の空きスペース ($\chi^2 = 0.32, p > 0.05$) と雄の肥満度 ($\chi^2 = 0.17, p > 0.05$) は選択されなかった。この結果は、他魚種と同様に¹⁰⁾、11-KTがシマギンポ雄の求愛活性を促進している可能性を示唆する。常に高い雄性ホルモンの濃度を維持すると免疫が低下するリスクがあると考えられており³⁾、雄は配偶可能性が低い場合にはホルモン濃度を低く抑えているのかもしれない。しかし、巣内に追加産卵可能な広い空きスペースがあり配偶可能性が高いと思われる場合でも、雄が積極的に求愛しているわけではなかった。これは、今回使用した人工産卵巣が天然

巢に比べてやや大きく、観察したいずれの雄の巢にも十分な産卵スペースが存在していたことが原因のひとつかもしれない。雄の求愛活性を調節すると思われる11-KTがどのような条件で変動するのかを明らかにするには、今後のより詳細な調査が必要である。

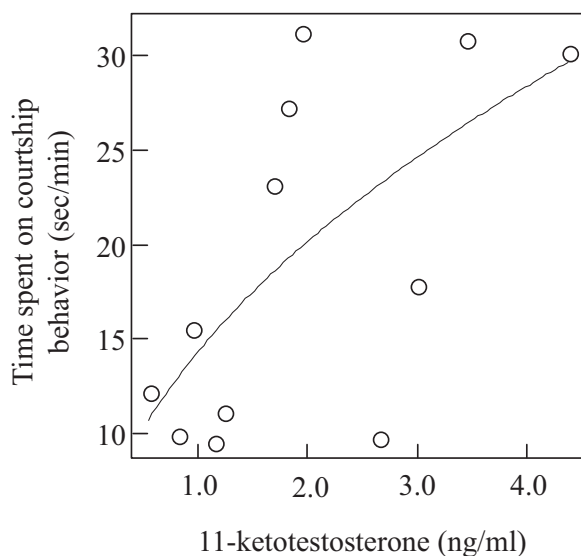


Fig. 5. Relationship between time spent on the male courtship behavior and plasma levels of 11-ketotestosterone. The regression line is $y = \exp(2.66) x^{0.50}$.

肥満度が低く、体コンディションの悪い雄は、保護卵の一部を食べる卵食を起しやすいたことが複数の魚種で確認されている¹⁸⁾。例えば、クロヨシノボリ *Rhinogobius* sp. DA では、求愛に投資ができる雄は肥満度が高いため、雌は求愛活性が高い雄を選択すれば、結果的に卵食によって自身の卵が食べられるリスクを回避できる²²⁾。シマギンボの卵は孵化までに10日以上を要し、また複数の雌が連続的に産卵するため、雄は保護を長期間継続する必要があり、体コンディションの良い雄が高い保護成功を実現している可能性はある。しかし、シマギンボ雄の求愛活性と肥満度には関連性は見られず、本種雄の求愛活性は体コンディションの指標とはなっていないことが示された。

雄の正中線皮弁のサイズは11-KT濃度が高いほど大きかった ($\chi^2 = 0.49, p < 0.05$; Fig. 6)。同様の現象が、同じイソギンボ科魚類の *Salarias pavo* でも示唆されており^{23, 24)}、11-KTが正中線皮弁の発達に関与している可能性は高いと考えられる。その一方で、オレンジスポットのサイズと11-KT濃度には有意な関連性が見られなかった ($\chi^2 = 0.009, p > 0.05$)。魚類で観察されるオレンジスポットはカロテノイド由来のもので、このカロテノイドは体内で生成することができないため、藻類などの餌料から取り入れていると考えられている²⁵⁾。オレンジスポットの発達は、アンドロジェン濃度よりも餌量環境によって説明できるかもしれない。

雌が配偶者選択の際に指標とする雄の形質は、その雄の質を反映していると考えられている。しかし、どのような質な

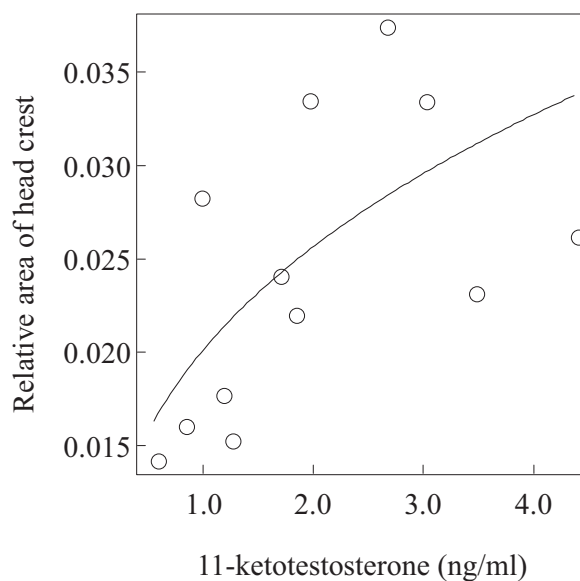


Fig. 6. Relationship between relative area of male head crest and the plasma levels of 11-ketotestosterone. The regression line is $y = \exp(-3.91) x^{0.35}$.

のかを理解するためには、行動観察だけでなく、形質を発現することで雄が被るコストなどを生理学的側面からも理解する必要があるだろう。例えば、前述したように求愛行動や雄の派手な装飾の発達を促す雄性ホルモンは、免疫機能を低下させることがあり、免疫機能が遺伝的に高い雄だけが、求愛や派手な装飾を維持できるのかもしれない³⁾。本研究で、11-KTが求愛や性的二型の発達を促す可能性とそれらが雌の選択指標となることが確認できたことは、本種の繁殖戦略の進化を理解する上で重要な知見といえる。

要 旨

イソギンボ科魚類シマギンボの雄の求愛行動と性的二型が雌の配偶者選択に与える影響を野外で調査した。雌はより活発に求愛する雄の産卵巣に入ったが、その巣から産卵することなく出てくるがあった。巣に入った雌は宮巣雄の体長が大きいほどその巣で産卵した。多くの動物で知られているように、大型雄は高い保護能力を持つのかもしれない。一方で、雄の性的二型である頭部の正中線皮弁と体側のオレンジスポットのサイズは、雌の選択に影響していなかった。また、卵を保護している雄に対する好みも確認できなかった。本研究では、雄の求愛行動と性的二型の発現に与える要因についても検討した。雄の求愛活性は、雄の肥満度や巣内の産卵可能な空きスペースには影響されていなかったが、雄の血中11-ケトテストステロン (11-KT) 濃度が高いと高かった。さらに、11-KT濃度が正中線皮弁サイズに影響する可能性が示された一方で、オレンジスポットサイズと11-KT濃度との関連はみられなかった。

謝 辞

本研究を行うにあたり、様々な御協力・御指導をくださいました、長崎大学水産学部進化・行動生態学研究室の向 草世香博士、佐藤成祥博士、川瀬翔馬氏に感謝の意を表して、厚く御礼を申し上げます。また、野外での採集や観察に深い理解を頂いた新三重漁業組合ならびに周辺住民の方々に厚く御礼を申し上げます。

文 献

- 竹垣 毅. 適応進化を追求するための生理学, 「魚類行動生態学入門」(桑村哲生・安房田 智司編) 東海大学出版, 東京. 2013; 213-219.
- Vinkler M, Albrecht T. Carotenoid maintenance handicap and the physiology of carotenoid-based signalisation of health. *Naturwissenschaften*. 2010; **97**: 19-28.
- Kurtz J, Kalbe M, Langefors A, Mayer I, Milinski M, Hasselquist D. An experimental test of the immunocompetence handicap hypothesis in a teleost fish: 11-ketotestosterone suppresses innate immunity in three-spined sticklebacks. *Am Nat*. 2007; **170**: 509-519.
- Oliveira RF, Almada VC, Forsgren E, Gonçalves EJ. Temporal variation in male traits, nesting aggregations and mating success in the peacock blenny. *J. Fish. Biol.* 1999; **54**: 499-512.
- Oliveira RF, Carneiro LA, Canario AVM, Grober MS. Effects of androgens on social behavior and morphology of alternative reproductive males of the Azorean rock-pool blenny. *Horm. Behav.* 2001; **39**: 157-166.
- Matsumoto Y, Yabuno A, Takegaki T, Solomon K, Soyano K. Changes in male courtship intensity and androgen levels during brood cycling in the blennioid fish *Rhabdoblennius nitidus*. *J. Ethol.* 2012; **30**: 387-394.
- 藍澤正宏・土居内 龍. イソギンポ科. 「日本産魚類検索 全種の同定 第3版」(中坊徹次編) 東海大学出版会, 秦野. 2013; 1295- 1324.
- 田和篤史, 竹垣 毅. 長崎県野母崎沿岸の浅海魚類相. 長崎大学水産学部研究報告 2009; **90**: 9-18.
- 桑村哲生. 魚類の繁殖戦略入門. 「魚類の繁殖戦略1」(桑村哲夫・中嶋康裕編) 海遊社, 東京. 1996; 1-41.
- Borg B. Androgens in teleost fishes. *Comp. Biochem. Physiol.* 1994; **109**: 219-245.
- Karino K, Shinjo S. Female mate preference based on male orange spot patterns in the feral guppy *Poecilia reticulata* in Japan. *Ichthyol. Res.* 2004; **51**: 316-320.
- Fagundes T, Goncalves DM, Oliveira RF. Female mate choice and mate search tactics in a sex role reversed population of the peacock blenny *Salaria pavo* (Risso, 1810). *J. Fish. Biol.* 2007; **71**: 77-89.
- Lindström K, Mary CMS, Pampoulie C. Sexual selection for male parental care in the sand goby, *Pomatoschistus minutus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2006; **60**: 46-51.
- Côté IM, Hunte W. 1989. Male and female mate choice in the redlip blenny: why bigger is better. *Anim. Behav.* 1989; **38**: 78-88.
- Lindström K, Hellströma M. Male size and parental care in the sand goby, *Pomatoschistus minutus*. *Ethol. Ecol. Evol.* 1993; **5**: 97-106.
- Forsgren E, Karlsson A, Kvarnemo C. Female sand gobies gain direct benefits by choosing males with eggs in their nests. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1996; **39**: 91-96.
- Kraak SBM, Grootuis TGG. Female preference for nests with eggs is based on the presence of the eggs themselves. *Behaviour.* 1994; **131**: 189-206.
- Manica A. Filial cannibalism in teleost fish. *Biol. Rev.* 2002; **77**: 261-277.
- Sato A, Karino K. Use of digitally modified videos to examine female mate preference for orange spot coloration of males in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Ichthyol. Res.* 2006; **53**: 398-405.
- Chaine AS, Lyon BE. Adaptive plasticity in female mate choice dampens sexual selection on male ornaments in the lark bunting. *Science.* 2008; **319**: 459-462.
- Lehtonen TK, Wong BBM, Lindström K. Fluctuating mate preferences in a marine fish. *Biol. Lett.* 2010; **6**: 21-23.
- Takahashi D, Kohda M. Courtship in fast water currents by male stream goby *Rhinogobius* sp. DA. *Zool. Sci.* 2004; **19**: 1241-1244.
- Fagundes T, Simões MG, Gonçalves D, Oliveira RF. Social cues in the expression of sequential alternative reproductive tactics in young males of the peacock blenny, *Salaria pavo*. *Physiol. Behav.* 2012; **107**: 283-291.
- Oliveira RF, Almada VC, Gonçalves EJ, Forsgren E, Canario AVM. Androgen levels and social interactions in breeding males of the peacock blenny. *J. Fish. Biol.* 2001; **58**: 897-908.
- Karino K, Shinjo S, Sato A. Algal searching ability in laboratory experiments reflects orange spot coloration of the male guppy in the wild. *Behaviour.* 2006; **144**: 101-113.