



Title	保護卵の存在がクモハゼ雄の配偶成功に与える効果
Author(s)	永瀬, 翔一; 竹垣, 毅
Citation	長崎大学水産学部研究報告, 98, pp.1-4; 2017
Issue Date	2017-03
URL	http://hdl.handle.net/10069/37102
Right	

This document is downloaded at: 2020-09-18T05:27:54Z

保護卵の存在がクモハゼ雄の配偶成功に与える効果

永瀬 翔一, 竹垣 毅

Effect of the presence of eggs in the nests on additional mating of the dusky frillgoby *Bathygobius fuscus* males

Shoichi NAGASE and Takeshi TAKEGAKI

Effect of the presence of eggs in the spawning nests on additional mating of the dusky frillgoby *Bathygobius fuscus* males was investigated in the field. Males tending eggs acquired new eggs significantly earlier than males without eggs. Even in the comparison within the same individual, males could acquire new eggs earlier when already having eggs than when having no eggs. These results suggest that females prefer to mate with males with eggs than those without eggs in the nests, as known in some fishes. Females may benefit from the mating with males with eggs in terms of survival of their own eggs through the dilution effect and avoidance of egg desertion by males. Actually, the males disappeared from the nests before hatching had significantly fewer eggs than those succeeded in egg care until hatching.

Key words : ハゼ科 Gobiidae, 配偶者選好性 mate preference, 親による子の保護 parental care, 複婚 polygamy, 繁殖行動 reproductive behavior

雌は配偶相手を選択する際に、雄間の質的な差異を反映する様々な形質を指標にする。^{1, 2)} 例えば、雄親が子の保護を行う種では、雄の保護能力の高さを反映する体サイズや体コンディション、あるいは子の生残や成育に貢献する縄張りや繁殖場所のような雄の繁殖資源が指標となりやすい。マダラカジカ *Cottus bairdi* の雌は、卵保護中の巣を放棄することなく、多くの卵を孵化させることができる体の大きな雄を好む。³⁾ ハゴロモガラス *Agelaius phoeniceus* の雌は、外敵に襲われにくく、採餌に有利な縄張りを持つ雄を配偶相手に選ぶことで子の死亡率を抑制している。⁴⁾

複数の魚種で、雄が保護中の子(卵)の存在により、雌がその雄を繁殖相手として好むようになることが知られている。例えば、ペルカ科魚類の1種 *Etheostoma olmstedii* の雄は、卵を保護している場合により早くより頻繁に新しい卵を獲得する。⁵⁾ すでに子を保護している雄を選択すると、雌は以下のような理由で自身の子の生存率を高められると考えられている。(1) 薄めの効果: すでに存在する卵塊に自身の卵を産み加えることで保護卵数が増えるため、自身の卵に対す

る捕食者による捕食や保護雄による卵食の危険性が低下する。⁶⁻⁸⁾ (2) 保護努力量の増加: 保護卵数が増えるに伴って保護雄にとっての保護卵の価値が高まり、保護雄が卵捕食者への防衛行動を増加させるなどする。^{9, 10)} (3) 保護放棄の抑制: 保護卵数が少ない場合、保護コストを上回る成功度が得られないため保護雄が卵食を伴って保護を放棄することがある。^{11, 12)} (4) 産卵場所の質: 巣内の卵の存在は、例えば、外敵の侵入リスクの低さのような巣の質の高さを示すかもしれない。¹³⁾ 雌による保護雄への好みは、配偶成功の雄間の偏りを大きくするだけでなく、各雄の成功度を時間的に変動させる可能性もあるため、雄の繁殖戦略や繁殖形質の進化を理解する上で重要な現象である。

本研究対象種のクモハゼ *Bathygobius fuscus* は、インド洋から太平洋、国内では能登半島から九州南岸の日本海・東シナ海沿岸、千葉以南から琉球列島に至る太平洋沿岸の岩礁性海岸やサンゴ礁域の潮間帯および河口付近の汽水域に生息するハゼ科魚類で、¹⁴⁾ 最大全長は10cm に達する。本研究の調査地である長崎県南部における繁殖期は5月下旬から9月中

旬までで、¹⁵⁾ その間半月周期に同調して繁殖が行われる。¹⁶⁾ 繁殖期になると比較的大型の雄は転石の下や岩の割れ目、貝の空き殻等を産卵巣として占有し、行動ディスプレイ¹⁶⁾ や音声シグナル¹⁷⁾ により雌に求愛する。求愛に応じて巣に入った雌は、巣の内壁表面に沈性粘着卵を一層に産み付ける。産み付けられた卵は雄親が単独で孵化まで約4日間保護する。保護雄は、卵捕食者から卵を防衛したり、胸鰭を煽って卵に酸素を供給するなどの卵保護を行う。このような雄の繁殖戦略をネストホールディング戦略とよび、この戦略を採用する雄をネストホルダー雄とよぶ。ネストホルダー雄は卵保護期間中でも雌に求愛して新たな卵を獲得することが可能である。¹⁶⁾ 一方で、比較的小型の雄はネストホルダー雄がペア産卵中の巣に侵入して放精するスニーキング戦略を採用している。^{16, 18)} このスニーカー雄は卵保護には関与しない。

これまでに本種雄を野外で個体識別して追跡した調査において、卵保護中の雄が途中で別の雄に入れ替わる現象がたびたび観察され、その入れ替わった雄が巣内の卵を孵化まで保護することが確認されている(永瀬私信)。このような同種他個体の子を保護する行動は、魚類を含むいくつかの分類群で確認されている。^{19, 20)} その理由として、上述したように子を保護する雄に対する雌の配偶者選好性^{5, 8)} や、卵保護を引き継いだ後に新たに獲得した自身の卵に上述した薄めの効果⁶⁻⁸⁾ が期待できること、そして、引き継いだ卵と自分との血縁関係の存在^{21, 22)} などが考えられている。本研究では、これらの理由の1つである子を保護する雄に対する雌の配偶者選好性を明らかにするために、クモハゼの卵保護雄と無保護雄の配偶者獲得可能性を比較し、保護卵の存在が雌の配偶者選択に与える影響を検討した。

材料と方法

野外調査は2014年の5月18日-8月27日に、長崎県長崎市壱山町の三重崎海岸(北緯32度48分, 東経129度44分)にある5つのタイドプール(最干潮時の面積: 約0.8-12.1m²; 水深: 11.3-28.0cm)で行った。本種は半月周期、すなわち大潮時に卵が孵化するタイミングで繁殖するため、野外観察は産卵が行われると予測される大潮以外の潮で計88日間実施した。調査は午前と午後の干潮時に1日2回行った。雄の配偶成功を確認しやすいように、また、雄の配偶成功に与える巣のサイズや質の影響を排除するために、本研究ではタイドプール内に設置した人工産卵巣(20個)を対象に調査を行った。人工巣は内径4cm, 長さ12cmの塩化ビニール製のパイプで、開口部の一方には蓋を、もう一方にはクモハゼが出入りする穴(直径2cm)を開けた蓋を取り付けた。巣内には出し入れ可能なプラスチックシート(12cm×18cm)を予め挿入しておき、そのシートを取り出すことで産み付けられた卵を容易に観察できるようにした。巣の奥部に位置する蓋の内側にはポリエチレン製のネット(目合い4mm)を被せて雌が蓋の裏に卵を産み付けないようにした。

調査期間中に人工巣を占有していた全ての雄(61個体)を

ハンドネットで捕獲し、キナルジン溶液(600ppm)で麻酔後に、個体識別のためにシリコンペイント(Elastomer Injection Systems; Northwest Marine)を皮下に注入した。その際に、雄の全長をノギスで測定した(54.00-92.75mm)。麻酔から回復した雄は採集した巣に戻し、卵保護中の雄については巣内で卵保護を再開することを確認した。各雄の卵獲得状況を調べるために、調査毎に巣内のプラスチックシートを抜き出してデジタルカメラ(Power Shot S110, Canon)で撮影し、その画像から保護卵数の変化を確認した。撮影終了後はシートを速やかに巣内に戻し、雄が保護を継続することを確認した。

卵を保護している雄としていない雄のどちらの配偶成功が高いかを調べるために、両条件の雄が新しい卵を獲得するまでの期間を比較した。卵保護雄は最初の卵保護確認時から保護卵数の増加(追加卵の獲得)を確認するまでの期間を、無保護雄は営巣確認時から最初の卵保護を確認するまでの期間を比較に用いた。ただし、雄が新たな卵を獲得するまでの期間は、産卵可能な雌の利用可能性、すなわち雄が各潮の繁殖可能な期間のいつ繁殖するかにも影響されると考えられる。この繁殖のタイミングの影響をできる限り排除するために、本研究では各潮の繁殖期間内で最も高い頻度で産卵が確認された日の前後2日間を含めた繁殖ピーク期間(計5日間)のデータを用いて解析した。両条件の雄の卵獲得までの期間はlog-rank testで比較した。本研究の野外調査は1日2回、10-15時間間隔で行ったため、卵獲得までの期間は12時間間隔でカテゴリー化して解析に用いた。調査期間中に観察された卵保護66例の内、上述した繁殖ピーク期間内に確認された57例の卵保護を対象に解析した。この内、卵の無い状態から卵獲得までの期間を特定できた38例(無保護雄)と、保護期間中に追加配偶が確認できた52例(卵保護雄)の卵獲得までの期間を比較した。これらの事例には、同じ雄が行った異なる複数の卵保護が含まれていたため、同じ雄による卵獲得までの期間を無保護期と卵保護期で比較した(35例)。

卵保護雄が卵の孵化前に消失する事例が16例確認された。これらの雄の消失は主に保護放棄によるものと推察され、保護失敗とみなすことができる。雌が卵を保護している雄を好む理由を検討するため、雄の保護失敗に与える保護卵数の影響を調べた。消失した事例では、消失を確認する直前の観察で雄が保護していた卵数を、雄が消失せずに保護を継続した事例では、その卵保護期間中の最大保護卵数を、それぞれ計測して比較した。卵の計数は、プラスチックシートに写った卵塊の写真をパソコンに取り込み、画像解析ソフトウェア(!0_! Excel シリーズ長さ・面積測定 Free Ver. 2.20b, furu)を用いて行った。シート上の総卵数と卵付着部分の総面積は比例関係にあるため、単位面積(1cm²)あたりの卵数と卵付着部分の総面積からシート上の総卵数を推定した。単位面積あたりの卵数は計数フリーウェア(かちかちかうんたー, ver. 2.71, GT)を用いて計数した。各調査時について、1シート上の卵が存在する部分から1cm²あたりの卵数をランダムに5箇所計数し、その平均値を単位面積あたりの卵数として用いた。

結果と考察

卵を保護しているクモハゼの雄 ($n=52$) は、卵を保護していない雄 ($n=38$) よりも有意に早く追加卵を獲得していた (log-rank test, $p<0.001$; Fig. 1)。卵保護雄の80%以上が最初の卵保護が確認されてから12時間以内に、全ての雄が36時間以内に新しい卵を獲得していたのに対して、無保護雄の40%は最初の卵保護が確認されるまでに24時間以上を要した。本種雄は大型個体ほど多くの卵を獲得する傾向があるが (川瀬ほか, 未発表データ), 本研究の卵保護雄 (平均全長 \pm 標準偏差= 85.85 ± 5.32 mm, 範囲= $70.00-92.75$ mm, $n=52$) と無保護雄 (86.31 ± 4.79 mm, $72.65-92.75$ mm, $n=38$) の体サイズには差がなく (t-test, $t= - 0.42$, $df=88$, $p>0.05$), 体サイズが獲得に要した期間の差に影響していないと思われる。また、同じ雄が同じ巣で行った異なる繁殖においても、雄は卵を保護している時 (平均時間 \pm 標準偏差= 13.0 ± 3.4 時間, 範囲= $12-24$ 時間) の方が卵を保護していない時 (21.6 ± 12.3 , $12-48$ 時間) よりも早く追加卵を獲得していた ($n=35$; log-rank test, $p<0.001$)。これらの結果から、卵保護中のクモハゼ雄は卵を持たない雄に比べて雌を獲得しやすいことが示された。本種の産卵は雌が雄の求愛に応じる形で行われるので、保護雄の配偶成功の高さは雌が好んで卵を持つ雄と配偶することを強く示唆している。

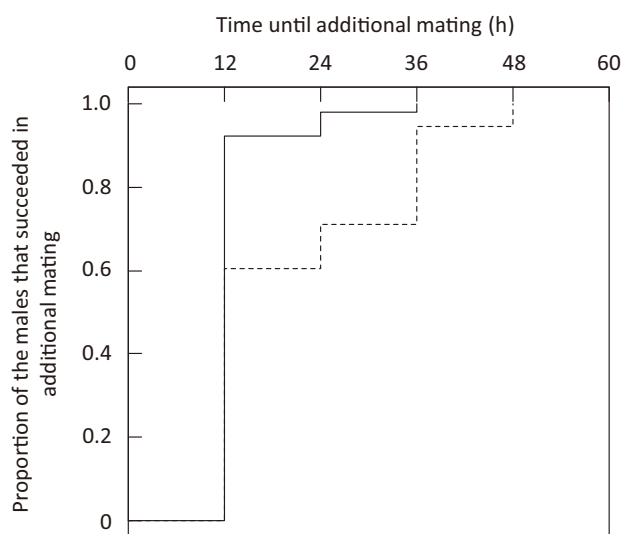


Fig.1 Comparison of the time until additional mating between males with eggs ($n= 52$; solid line) and without eggs ($n=38$; dashed line) in the nests.

クモハゼの雌が卵保護雄を選ぶ際に、巣内の卵の存在を指標にしている可能性と、卵保護雄の保護行動や求愛行動を指標にしている可能性が考えられる。まず、雌は産卵前に必ず巣に入るため、巣内の卵の存在を直接確認可能であり、卵の存在を指標に雄を選ぶことは十分可能である。実際に、巣に入っても産まずに巣から出てくる雌が頻りに観察される。次に、雄の卵を保護する行動や保護中の求愛行動が、雌を惹き付けている可能性が考えられる。クモハゼの卵保護雄は卵へ

の酸素供給や卵捕食者からの防衛などに従事していて、雌への求愛行動に投資できる時間やエネルギーは制約を受けていると予想され、保護中に求愛強度や努力量が高まるとは考えにくい。しかしながら、ハゼ類を含む多くの魚類で、雄親の主要な卵保護行動である卵への酸素供給のためのファニング行動が雌への求愛ディスプレイとして機能していることが分かっている。²³⁻²⁵ クモハゼにおいても同様に雄の保護行動そのものが雌を惹き付ける機能を持つ可能性があるため、今後の検証が必要である。

それではクモハゼの雌は卵を保護する雄を選ぶことでどのような利益があるのだろうか？まず、保護卵数が増えることによって卵捕食者による捕食や保護雄による卵食が起こった際に自身の卵が犠牲になる確率が下がる薄めの効果が考えられる。⁶⁻⁸ 本研究においても、保護期間中に卵塊が部分的に消失するのが確認された。卵保護中の巣で、ヒメヨウラク *Ergalatax contractus* やイボニシ *Thais clavigera* などの巻貝が卵を捕食していたほか、巣に侵入を試みようとする数種の魚類が観察されており、保護卵が卵捕食者に捕食されていることは間違いない。また、本種保護雄が保護卵の一部を食べる部分卵食を行っていることから、²⁶ 卵食に対しても薄めの効果が期待できる。

他の可能性として、保護卵数が雄の保護努力量や保護放棄率に与える影響が考えられる。数種の魚類では保護卵数が多いほど雄親が頻りに卵捕食者を追い払ったり、^{9, 10} 保護卵数が少ないほど全卵食を伴って保護放棄が起こること^{11, 12} が知られている。本研究においても卵保護中の雄が巣から消失する保護放棄と思われる現象が16例観察された。これらの消失した雄が消失が確認される直前の調査の際に保護していた卵の数 (平均卵数 \pm 標準偏差= 39563 ± 16968 個, 範囲= $11727-61739$ 個, $n=16$) は、孵化まで保護を放棄しなかった雄の保護卵数 (49076 ± 14867 個, $15491-70880$ 個, $n=45$) に比べて有意に少なかった (t-test, $t= - 2.12$, $df=59$, $p<0.05$)。これらの雄の体サイズ (消失雄: 平均全長 \pm 標準偏差= 85.26 ± 5.94 mm, 範囲= $72.65-92.75$ mm, $n=16$; 保護成功雄: 85.75 ± 5.00 mm, $70.00-92.70$ mm, $n=45$) には有意な差は見られなかった ($t= - 0.32$, $df=59$, $p=0.75$)。また、確認された消失16例のうち13例は、各潮の繁殖可能期間において繁殖頻度が最も高い日より後で起こっていた。これらの結果から、消失した保護雄は、獲得した卵が少なく、かつ追加配偶によって新たな卵を獲得できる可能性、すなわち雌利用可能性が低くなったために保護を放棄した可能性が示唆される。従って、雌はすでに卵を持つ雄の巣に産卵することで、自身の産んだ卵の保護が放棄される危険性を下げることができると考えられる。

本研究の結果から、クモハゼのネストホルダー雄は卵を保護している際に、雌との配偶に成功しやすいことが示された。これは、保護卵が多い場合に薄めの効果や雄の保護放棄率の低下などによって、自身の産む卵の生残率が高まることを期待する雌が卵を持つ雄を好んで配偶相手として選んだことが原因と考えられる。保護卵の存在という変動する要因が雌の配偶者選択に与える影響を明らかにすることは、本種両

性の繁殖戦略の進化を理解する上で極めて重要である。今後は、雌の配偶者選択性についての定量的な選択実験が必要である。

謝 辞

本研究の統計解析にご助言頂いた佐藤成祥博士と竹下文雄博士、野外調査及び卵の計数手法を御指導して頂いた川瀬翔馬氏と井手勇旗氏に心から感謝の意を表します。また、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、高橋宏司博士、金谷洋佑氏、中西絢子氏、迎 佳織氏、大朝 葵氏、中武洋佑氏には日々の様々な面で御協力・御指導頂きました。最後に、野外調査に深い理解を頂いた新三重漁業協同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。なお、本研究は長崎大学水産学部魚類実験要項に従って実施された（承認番号 NF-0007号）。

文 献

- 1) Andersson MB. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton. 1994.
- 2) Shuster SM, Wade MJ. *Mating systems and strategies*. Princeton University Press, Princeton. 2003.
- 3) Downhower JF, Brown L. Mate preferences of female mottled sculpins, *Cottus bairdi*. *Anim. Behav.* 1980; **28**: 728-734.
- 4) Searcy WA. Female choice of mates: a general model for birds and its application to red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Am. Nat.* 1979; **114**: 77-100.
- 5) Stiver KA, Alonzo SH. Alloparental care increases mating success. *Behav. Ecol.* 2010; **22**: 206-211.
- 6) Rohwer S. Parent cannibalism of offspring and egg raiding as a courtship strategy. *Am. Nat.* 1978; **112**: 429-440.
- 7) Constantz GD. Allopaternal care in the tessellated darter, *Etheostoma olmstedii* (Pisces: Percidae). *Environ. Biol. Fish.* 1985; **14**: 175-183.
- 8) Unger LM, Sargent RC. Allopaternal care in the fathead minnow, *Pimephales promelas*: females prefer males with eggs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1988; **23**: 27-32.
- 9) Goulet D. Spawning success in the damselfish *Amblyglyphidodon leucogaster*: the influence of eggs in the nest. *Anim. Behav.* 1998; **55**: 651-664.
- 10) Manica A. The effect of brood size and age on partial filial cannibalism in the scissortail sergeant. *J. Fish Biol.* 2003; **63**: 37-47.
- 11) Ochi H. Termination of parental care due to small clutch size in the temperate damselfish, *Chromis notata*. *Environ. Biol. Fish.* 1985; **12**: 155-160.
- 12) Matsumoto Y, Tawa A, Takegaki T. Female mate choice in a paternal brooding blenny: the process and benefits of mating with males tending young eggs. *Ethology* 2011; **117**: 227-235.
- 13) Welsh DP, Fuller RC. Where to place your eggs: the effects of conspecific eggs and water depth on oviposition decisions in bluefin killifish. *J. Zool.* 2011; **284**: 192-197.
- 14) 明仁, 坂本勝一, 池田祐二, 藍澤正宏. ハゼ垂目 Gobioidae. 「日本産魚類検索全種の同定第三版」(中坊 徹次編) 東海大学出版会, 秦野. 2013; 1447.
- 15) Takegaki T, Kaneko T, Matsumoto Y. Tactic changes in dusky frillgoby *Bathygobius fuscus* sneaker males: effects of body size and nest availability. *J. Fish Biol.* 2013; **82**: 475-491.
- 16) Taru M, Kanda T, Sunobe T. Alternative mating tactics of gobiid fish *Bathygobius fuscus*. *J. Ethol.* 2002; **20**: 9-12.
- 17) 張国勝, 竹村陽. クモハゼ *Bathygobius fuscus* の音響生態学的研究. 長崎大学水産学部研究報告 1989; **66**: 21-30.
- 18) Takegaki T, Kaneko T, Matsumoto Y. Large-and small-size advantages in sneaking behaviour in the dusky frillgoby *Bathygobius fuscus*. *Naturwissenschaften.* 2012; **99**: 285-289.
- 19) Clutton-Brock TH. *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton. 1991.
- 20) Wisenden BD. Alloparental care in fishes. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 1999; **9**: 45-70.
- 21) Taborsky M, Limberger D. Helpers in fish. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1981; **8**: 143-145.
- 22) Zöttl M, Heg D, Chervet N, Taborsky M. Kinship reduces alloparental care in cooperative cichlids where helpers pay-to-stay. *Nat. Commun.* 2013; **4**: 1341.
- 23) Östlund S, Ahenesjö, I. Female fifteen-spined sticklebacks prefer better fathers. *Anim. Behav.* 1998; **56**: 1177-1183.
- 24) Wantola K, Clelland E, Grande G, Corkum LD. Fin size and associated fanning behaviour as indicators of reproductive status in male round gobies (*Neogobius melanostomus*). *Behaviour* 2013; **150**: 1623-1639.
- 25) Symons N, Svensson PA, Wong BB. (2011). Do male desert gobies compromise offspring care to attract additional mating opportunities?. *PLoS ONE*. 2011; **6**: e20576.
- 26) Hishida Y. Egg consumption by the female in the paternal brooding goby *Bathygobius fuscus*. *Fish. Sci.* 2002; **68**: 449-451.