

サンゴタツの求愛行動・配偶者選択と配偶システム

吉野美和・荒木香織・鈴木宏易・赤川 泉

Courtship Behavior, Mate Choice and Potential Mating System Variations in
Hippocampus mohnikei

Miwa Yoshino, Kaori Araki, Hiroyasu Suzuki and Izumi Akagawa

東海大学海洋研究所研究報告
第30号(2009), 21 - 29 頁別刷
Reprinted from Bull. Inst. Oceanic Res. & Develop.,
Tokai Univ. (2009) 30, 21 - 29

サンゴタツの求愛行動・配偶者選択と配偶システム

吉野美和¹⁾・荒木香織¹⁾・鈴木宏易²⁾・赤川 泉¹⁾

Courtship Behavior, Mate Choice and Potential Mating System Variations in *Hippocampus mohnikei*

Miwa Yoshino¹⁾, Kaori Araki¹⁾, Hiroyasu Suzuki²⁾ and Izumi Akagawa¹⁾

Abstract

Mate choice in male and female seahorse *Hippocampus mohnikei*, and mating of captive, aquarium-held fish were examined. Males courted females regardless of body size of the latter, whereas females didn't court smaller males and very rarely responded to courtship approaches by such males. Because small males have small pouches, accommodating and hatching all of the eggs laid by a much larger female would be difficult. But females didn't always choose the largest one among males. Moreover, the probability of spawning was higher when females actively courted males, rather than the reverse, suggesting that females of the species may exercise the stronger mate choice. Male parental periods were almost similar with female spawning intervals in continuous spawnings. In cases of two males held in captivity with a smaller female, females didn't divide one brood into two males, but both monogamous and polyandrous behavior resulted, females spawning with the larger of two unequally-sized males and alternately with similarly-sized males, respectively. These different mating systems may also occur in the natural habitat, being subject to the density and sizes of breeding fish.

1) 東海大学海洋学部 〒424-8610 静岡県静岡市清水区折戸3-20-1

School of Marine Science and Technology, Tokai University, 3-20-1, Orido, Shimizu-ku, Shizuoka, Shizuoka, 424-8610, Japan

2) 東海大学海洋科学博物館 〒422-8620 静岡県静岡市清水区三保2389

Marine Science Museum, Tokai University, 2389, Miho, Shimizu-ku, Shizuoka, Shizuoka, 424-8610, Japan)

(2008年9月19日受付 / 2009年1月13日受理)

緒 言

魚による子の世話パターンは実に多様に進化してきた。産卵後、卵の保護や世話をしないという科が76%を占める(桑村, 1988)中でも、ヨウジウオ科魚類は他の動物たちとは明らかに異なる進化を遂げた。雌が雄の腹部に卵を付着させ、孵化するまで雄が卵を運搬し、酸素や栄養を補給して育てる。このように極端でコストのかかる子の保護の形態は雄の父性を確実にしている(Jones et al., 1999)。ヨウジウオ科でさらに特化したタツノオトシゴ属でも同様であり、雄の腹面に発達した育児嚢に雌が卵を産みつけ、雄の育児嚢内で孵化した稚魚を雄が産出する。

このような特殊な子の世話パターンは、種内での競争に変化をもたらす可能性がある。性選択は、配偶成功やパートナーの質を上げることによって、繁殖成功を増すように働く(Andersson, 1994)のだが、雄だけが高いコストを負担して子の世話を担当するからといって、性選択のあり方が逆転するわけではない。繁殖のチャンスをめぐるどちらの性が競争するかは、潜在的繁殖速度が重要な要因になると考えられる(Clutton-Brock, 1991)。潜在的繁殖速度とは、一回の繁殖終了後にどれだけ速く次の繁殖に取りかかれるかであり、「配偶子を作るのに要する時間」+「配偶に要する時間」+「子育てに要する時間」で決まる(長谷川, 1999)。この繁殖速度に雌雄で差があると、性に偏りがなくとも配偶可能な雌雄の数が合わなくなり、余っている方の性が、不足している方の性の個体をめぐって争うことになる。雌は大きい配偶子を少し作る性、雄は小さい配偶子をたくさん作る性なので、時間あたりでいえば、一般的には、雄は雌よりも頻りに繁殖する能力をもっている(桑村, 1988)。その結果、配偶可能な雄が余って雌が不足することから、雌は貴重な性とされることが多い。また、卵生産と精子生産を比べると、一般に雌は雄よりも親としての投資が非常に多い(Trivers, 1971)。よって通常は、貴重とされる雌をめぐる雄が競争し、雌は自分の繁殖成功度を上げるような雄を選択すると考えられる。ところが、タツノオトシゴ属では、卵保護から産仔までの子育てに要する時間とエネルギーの負担が雄に加わる。すると雌雄の繁殖速度と繁殖に掛かるコストが逆転して雌が余る状態になり、雌が雄をめぐる競争し、雄が配偶者の選択をするといった、性的役割逆転の可能性がある。

ヨウジウオでは、性的役割の逆転についての研究が進められ、Berglund and Rosenqvist (2003)によって纏められている。彼らによると、これまでに雌間競争や雄による配偶者選択などの性的役割の逆転が報告されているのは、*Syngnathus typhle*, *Nerophis ophidian*, イシヨウジ *Corythoichthys haematopterus* の3種においてである。例えば、イシヨウジでは実効性比が雌に偏るために、一夫一妻であるにもかかわらず、雌の行動圏が雄よりも広く、求愛行動も雄に比べて積極的という性的役割の逆転が報告されている(Matsumoto and Yanagisawa, 2001)。

配偶システムは広義には、交尾相手をどのようにして得るかということや雌雄による子の世話パターンなどを含む。しかし、Emlen and Oring (1977)によると、配偶システムは個体が交尾の相手を獲得する手段を指すほか、つがいの絆の特徴についての記述などを含むという。タツノオトシゴ属のつがいの絆については数種で研究されている。*Hippocampus whitei* は6ヶ月を超える繁殖シーズンと同じペアで繰り返し産卵する一夫一妻の形をとる(Vincent and Sadler, 1995)。雌雄は毎朝数分間、互いに体色を変化させてダンスをし合うような「あいさつ行動」を行っていた。さらに *H. fuscus* は水槽実験でもこの「あいさつ行動」を行った(Vincent, 1995)。この行動は互いの配偶をコントロールし合いペアの絆を維持することに重要な役割を果たしていると言える。またこの2種以外にも、*H. comes*, *H. histrix* *H. reidi* および *H. zosterae* は一夫一妻の形をとる(Vincent, 1995)。ところが *H. abdominalis* では、雌雄ともにパートナー以外との交尾が観察された(Woods, 2000)。このようにタツノオトシゴ属では一夫一妻の例が多いものの、異なる配偶システムをとることもある。

サンゴタツ *H. mohnikei* の求愛行動は、雄から始められることも雌から始められることもあった。雄複数と雌1個体を同一水槽で飼育すると、2個体の雄が雌に対して同時に求愛を行って互いに体をぶつけ合うといった、雌を取り合うような雌間競争が観察された。しかし雄1個体と雌複数数を同居飼育しても、雌同士が雄を取り合うような雌間競争は観察されなかった(著者ら 未発表)ことから、競争についての逆転はなかったといえる。また、雄1個体と雌複数の場合に産卵が行なわれたペアは全て雄が雌よりも大型であったが、この実験では産卵に至るまでの求愛行動は観察してい

なかったため、実際に雌雄どちらが積極的に求愛して配偶相手を選択したかは断定できなかった。雄が小型の雌を選択したと言えるのは、雄が自分よりも小型の雌にしか求愛しない場合と、大小複数の雌から求愛されても自分より小型の雌からの求愛にのみ答えた場合とが考えられる。雄が小型の雌とだけ繁殖しているとしても、実際には雌の方が大型の雄を選択している可能性があるからである。同様に、雌が大型の雄を選択したと言えるのは、雌が自分よりも大型の雄にしか求愛しない場合と、大小複数の雄から求愛されても大型の雄からの求愛にのみ答えた場合である。配偶相手を選択する積極性が雌雄どちらにあるかという点と雌雄の体サイズの関係とは大きな問題である。

本研究では、さまざまな組み合わせで飼育下のサンゴタツの求愛行動と産卵行動を観察し、雌雄のどちらがより積極的に求愛したか、どのような場合に産卵を行ったかといった点と雌雄の体サイズの間を調べ、雌雄のどちらにより強く配偶者の選択性があるのか、どのような体サイズの相手を選択するのかを明らかにすることを目的とした。さらに、タツノオトシゴ属は種によって配偶システムの異なることが知られているが、本種は飼育下においてどのような配偶システムをとるのかを調べた。

材料と方法

供試魚と飼育方法

サンゴタツは、北海道から九州西部・中国に分布しており、沿岸域や浅い内湾のアマモ場に多い。日本産タツノオトシゴ属としては小型種で成魚でも 80 mm 程度である。尾部は著しく細長く、体色は暗褐色の個体が多く不規則な帯状斑を持つ場合がある(荒賀, 1984)。以上のような形態的特徴から、目視観察による個体識別が可能であった。

供試魚は、東海大学海洋科学博物館で松島湾産親魚から繁殖育成した 31 個体(雄 14 個体, 雌 17 個体)と、2004 年 10 月 14 日に宮城県のマリンピア松島水族館から提供を受けた松島湾産 18 個体(雄 11 個体, 雌 7 個体)の計 49 個体から選んだ。

飼育には、東海大学海洋科学博物館敷地内の飼育実験棟内に設置された 50 l ガラス水槽(30 × 60 × 高さ 36 cm)以下 50 l 水槽)と 80 l アクリル水槽(30 × 60 × 高さ 52 cm)以下 80 l 水槽)を使用し、全てエ

アーリフトによる底面濾過循環装置を設けた。水温はヒーターを用いて 22 ~ 29 °C に保ち、7 ~ 9 月は換水によって水温上昇を防いだ。照明は室内天井部に設置された蛍光灯を 9 時から 17 時まで点灯した。実験棟にはガラス窓があって自然光の影響を受け、実験中の日照時間は 15 L 9 D ~ 11 L 13 D で変化した。さらに 2004 年 10 月 4 日からは、繁殖が多く見られた初夏と日照時間がほぼ同じになるように、水槽の上部に 18w の蛍光灯 4 本を設置して、午前 5 時から午後 7 時まで点灯した。

餌料としては、アルテミア *Artemia salina* の孵化幼生、またこの幼生にきな粉と小麦粉を与えて 2 週間程飼育成長させ、栄養強化剤(ス・パ・カプセルパウダ-)で強化したものを、イサザアミ *Neomysis intermedia*、イダテンギンボ *Omobranchus punctatus* の仔魚、ヒラメ *Paralichthys olivaceus* の仔魚などを与えた。餌は 1 日 2 回、午前 9 時半と午後 5 時に飽食量与えた。また成長のみられた 10 月 18 日以降は朝夕共にイサザアミのみを与えた。

実験・観察の方法

供試魚のサイズは頂冠から尾部の先端までの長さ(HT)を測定した。雄は 70.6 ± 12.0 mmHT (mean \pm SD χ $n = 18$)、雌は 67.5 ± 7.6 mmHT ($n = 10$, 11 個体のうち 1 個体は測定できず約 60 mmHT とした)であり、雌雄のサイズには有意な差は認められなかった ($t = 0.74$, $P < 0.05$)。個体識別をした供試魚の雌には F、雄には M を付けて個体番号を表記し、雌雄の別を明瞭にした。以下、F・10、M・10 のように記す。

2004 年 6 月 2 日から 2005 年 1 月 8 日の間、全長を測定して個体識別をした供試魚を用いて、以下の A ~ D のような条件を作って実験を行った(Table 1)。実験 A(水槽 A・A・A) : 雌雄 1 個体ずつを同居飼育。水槽 A・A・A : 雌雄 1 個体ずつを同居飼育。実験 B(水槽 B・B・B) : 雌雄を複数個体ずつ同居飼育。B・B・B : 雄が全て雌よりも大型。B・B・B : 雌が全て雄よりも大型。実験 C(水槽 C・C・C) : 雄複数個体と雌 1 個体を同居飼育。雄は全て雌よりも大型。実験 D(水槽 D・D・D) : 雌 3 個体と雄 1 個体を同居飼育。

なお、以後は同居飼育中の同性個体が 3 個体の場合、雌雄表記の前方に大中小を付けて大雄・中雄・小雄とし、2 個体の場合には大雌・小雌と呼ぶ。午前 5 時から午後 7 時の間に 1 日当たり 5 - 6 時間、目視観察またはビデオ撮影(Panasonic, NV-GS100K-S)を行っ

て、求愛・産卵行動を調査した。雌雄どちらか体色を変えて相手に接近した方を積極的に求愛した個体とし、接近された方を求愛された個体とした。1日に複数回求愛しているのが観察されても、同じペア間であれば、求愛回数は1回とした。

Table 1 Male and female *Hippocampus mohnikei* housed in each aquarium and observation periods.

Aquarium	Male (mmHT)	Female (mmHT)	Observation period (days)
A-I	M-8 (71.5)	F-3 (60.7)	Oct.16-Nov.11 (27)
A-II	M-15 (80.0)	F-6 (66.3)	Oct.25-Nov.9 (15)
B-I	M-9 (73.6)	F-4 (63.7)	Jun.2-Jul.7 (35)
	M-11 (74.8)	F-7 (69.8)	
	M-12 (75.7)		
	M-13 (76.3)		
	M-16 (82.5)		
B-II	M-1 (45.6)	F-9 (77.8)	Jul.18-25 (7)
	M-2 (46.3)	F-10 (80.2)	
	M-3 (50.2)	F-11 (ca.80)*	
	M-3 (50.2)	F-1 (57.3)	
B-III	M-2 (46.3)	F-4 (63.7)	Aug.11-21 (10)
	M-3 (50.2)	F-4 (63.7)	
C-I	M-7 (71.1)	F-5 (65.8)	May.31-Aug.31 (93)
	M-9 (73.6)		
	M-10 (74.3)		
C-II	M-11 (74.8)	F-8 (72.4)	Jul.28-Aug.31 (35)
	M-12 (75.7)		
	M-13 (76.3)		
C-III	M-5 (66.2)	F-2 (60.0)	Oct.26-Jan.8 (75)
	M-6 (68.7)		
C-IV	M-14 (78.4)	F-6 (66.3)	Nov.10-Dec.21 (42)
	M-15 (80.0)		
C-V	M-4 (65.9)	F-3 (60.7)	Nov.12-Dec.2 (21)
	M-8 (71.5)		
D-I		F-1 (57.3)	Jul.8-12 (4)
	M-17 (83.6)	F-4 (63.7)	
		F-12 (85.7)	
D-II	M-11 (74.8)	Same as D-I	Jul.12-23 (11)
D-III	M-13 (76.3)	Same as D-I	Jul.23-28 (5)

*, not measured

結 果

求愛行動

サンゴタツの求愛行動は、雌雄どちらかによる相手への接近から始まる。その時、雌雄ともに体の表面を

白っぽく淡色化させた。体の淡色化は全体が一様になるものではなく、腹部がもっとも白くなり、頭部、尾部など腹部から離れるにしたがい変化は緩やかで、普段よりも体色が薄くなる程度であった。なお、体の縁や背部の体色には変化が見られなかった。

雄は淡色化すると育児嚢を膨らませ、体を反らせたり「くの字」に曲げたり、育児嚢の入り口を開口して雌の周りを遊泳した。育児嚢を膨らませたり開口するこれらの行動以外には求愛行動に雌雄差は認められなかった。さらに、雌雄で頭部を上下させながら並んで遊泳した。その際、雌雄のうち積極的に接近したほうが相手に寄り添い、体を小刻みに振るわせて体をぶつけた。ペアで飼育した場合と複数で飼育した場合とでは、求愛行動の形に大きな違いは認められなかった。ペア飼育と雌雄複数飼育

雄が雌よりも大きいペア飼育 A- と A- では、求愛は全て雄から雌へ行われ、産卵はどちらのペアも1回行われた。同じく雄が雌よりも大きい雌雄複数飼育 B- では、雄7個体のうち求愛や産卵に関与したのは3個体のみであった。関与しなかった4個体(7個体中最大個体と最小個体を含む)を除外して大中小雄とすると、求愛は3雄とも小雌に対して行ったが、小雌は中雄(小雌よりも12.6 mm大)に産卵した。また雌からの求愛も見られ、大雌は大雄と中雄に対して積極的に求愛したが、大雌に積極的に求愛する雄は確認できなかった。大雌は大雄(大雌よりも13.8 mm大)を選ばず、中雄(大雌よりも6.5 mm大)に産卵した。雌に求愛した雄のうち、中雄のみが大小どちらの雌からも卵を受け取った。

一方、雄が雌よりも小さい雌雄複数飼育(B- , B-)では、求愛は全て雄から雌へ行われた。B- では、大雄が対象の特定できない求愛を盛んに行った。B- では、小雄は小雌(小雄よりも11 mm大)に何度も求愛し、大雌(小雄よりも17.4 mm大)にも二度求愛したが、雌は反応せず、産卵も行われなかった。一方、大雄は小雌(大雄よりも7.1 mm大)に求愛して卵を得た。つまり、雄が雌に比べて小さくても産卵は行われたものの、このような例は1回のみで、しかもこの場合は、最も体長差が小さい7.1 mmという組み合わせであった。ただし、産出時期になっても産仔は見られなかった。

実験 D では雄1個体と雌3個体を同居飼育したが、雄を交換しても、求愛も産卵もまったく見られなかった。

雌雄の求愛積極性

実験 A ~ C のなかで、17ペア(同じペアでも雄からの求愛、雌からの求愛の場合を別に数えると19ペア)の雌雄で46回の求愛行動を観察した(Table 2)。

Table 2 Size differences and numbers of courtship and spawning events in pairs of actively and passively courted individuals of *Hippocampus mohnikei*.

Pairs			CP - AC *	Courtship events	Spawning events
Actively courted	Passively courted				
A-I	M-8	F-3	-10.8	4	1
A-II	M-15	F-6	-13.7	1	1
B-I	F-7	M-17	+13.8	1	-
		M-13	+6.5	1	1
	M-11		-11.1	1	-
	M-17	F-4	-19.9	2	-
	M-13		-12.6	1	1
B-II	M-3	unknown	+9.8<.<+30	5	-
B-III	M-2	F-1	+11.0	4	-
	M-3		+7.1	1	1
	M-2	F-4	+17.4	2	-
C-I	F-5	M-9	+7.8	3	3
	M-10	F-5	-8.5	2	3
	M-9		-7.8	1	-
C-II	M-13	F-8	-3.9	3	-
C-III	M-6	F-2	-8.7	5	5
	M-5		-6.2	1	1
C-IV	M-15	F-6	-13.7	2	2
C-V	M-8	F-3	-10.8	4	1
D-I				-	-
D-II				-	-
D-III				-	-
Total events				46	20

* CP-AC indicates size difference between actively and passively courted individuals. +, larger individuals actively courted; -, smaller individuals actively courted.

雄による積極的な求愛は41回で、そのうち雄が雌よりも大きいペアでは10ペアで28回観察され、雌が雄よりも大きいペア間では4ペアで13回観察された(Table 3)。雌による積極的な求愛は、雄が雌よりも大きいペアでは3ペアで5回観察されたが、雌が雄よりも大きいペアでは観察できなかった。雄が雌よりも

Table 3 Number of courtship events, and male active and female active pairs in pairs of unequally-sized *Hippocampus mohnikei*.

	Male active		Female active	
	Courtship (times)	Number of pairs	Courtship (times)	Number of pairs
Male larger	28	10	5	3
Female larger	13	4	0	0

Fisher's exact test, $P = 0.3$ (courtship), $P = 0.54$ (pairs)

大きい場合と雌が雄よりも大きい場合では、設定した例数も観察時間も同じではなかったので安易に比べることはできないが、観察例においては、雌からの求愛よりも雄からの求愛が多く、雌が大きいペアでは、雌からの求愛は一度も見られなかった。

また、雌雄の積極的な求愛の回数と産卵の関係では、雄による積極的な求愛は41回観察され、その内産卵したのは9回であった。一方、雌による積極的な求愛は5回観察され、その内産卵したのは4回であった(Table 4)。この結果、雌が積極的な方が産卵に至る確率が高く、雌雄のどちらが積極的に求愛を行なったかという点と産卵との間には有意な関係があった(Fisher's exact test, $P < 0.02$)。

Table 4 Relationship between numbers of spawnings in pairs, actively courting-male pairs and actively-courting-female pairs of *Hippocampus mohnikei*, and probability of spawning.

	Male active pairs	Female active pairs
Spawning (times)	9	4
Non-spawning (times)	32	1
Probability of spawning	21.9%	80.0%

Fisher's exact test, $P = 0.018$

また、産卵したペアでは、雄が雌よりも大きいペアが8ペア、反対に雌が雄よりも大きいペアは1ペアのみ(B-III, M-3とF-1, 雌が7.1 mm大)であったが、後者では2週間後にも産仔はなかった。

配偶システム

雌1個体と雌より大きな雄2-3個体を収容する5つの水槽(C- ~)では、C- の雌は大雄(雌より10.8 mm大)に1度だけ産卵し、C- の雌もやはり大雄(雌より13.3 mm大)に2度産卵した。

C- (10-12月)では、雌は最初に、小雄(雌より6.2 mm大)に産卵したが、その後は5回連続で大雄(雌より8.7 mm大)に産卵した。雄の育児期間は小雄が15日($n = 1$)、大雄は13-15日($n = 4$)、雌の産卵間隔は14-15日($n = 5$)であった。雌は5回の産卵のうち4回は雄の産仔と同日に、1回は2日後に産卵した。この間、水温はヒーターで22 に加温した。

またC- (6-7月)では、雌は最初に大雄(雌より8.5 mm大)に産卵した後、中雄と大雄に交互に3回ずつ産卵した。大雄と中雄の体長差は0.7 mmであった。小雄は求愛にも産卵行動にも一切関与しなかった。大

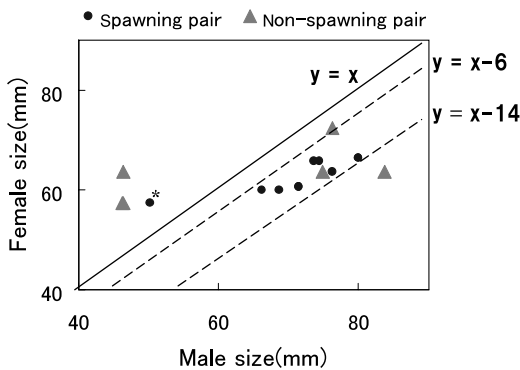


Fig. 1 Relationship between male and female size (height) in spawning ($n = 10$) and non-spawning pairs ($n = 6$) of *Hippocampus mohnikei*, identified by active courtship by males. * means a spawning pair without delivery.

雄の育児期間は11-13日(3回目は産仔前に死亡), 中雄の育児期間は10-11日であり, 雌の産卵間隔は, 最も長期間を要した最後の産卵で21日, それ以外は10-14日であった。また雌は, 6回の産卵の内2回は一方の雄の産仔と同日に, 1回は翌日に, 1回は前日に他方の雄へ行なった。この間, 水温は29℃まで次第に上昇している。

考 察

求愛積極性と配偶者選択

ヨウジウオの一種 *Syngnathus typhle* の雌は, 卵を渡した雄がまだ仔魚を産出しないうちに違う雄に卵を渡す (Berglund and Rosenqvist, 2003)。産卵準備が整った雌は繁殖成功度を上げるために, 雄に預けた卵が孵化する前であっても, 配偶可能な雄が近くにいればすぐに繁殖の機会を得ようとするだろう。このように雌雄で繁殖速度に差が生じる時には, 配偶可能な一方の性が余って競争が起こることもある。また, このヨウジウオは大きな雌ほど多くの雄に卵を渡すことによって雄の育児嚢内での子ども間の競争を下げる (Berglund et al., 1988; Ahnesjö, 1996)。雄は一度に1個体または複数の雌の卵を抱える。雌たちは目立った求愛ディスプレイを行って雄を巡って争う。複数の雌がいる場合, 小型の雌は繁殖しないこともある。直接的な求愛や産卵の邪魔だけでなく, 間接的な競争もあると言える。さらに, 配偶者の選択性は雄により強く見られ, 競争も選択も雌雄逆転しているといえる。

さて, 本種にもこのような性的役割の逆転はあるのだろうか。本種においては雄を取り合うような雌間競争は観察されなかった。積極的な求愛は, 雄からも雌からも行われた。ただし, 雄からの積極的な求愛が数多く観察され, 雄は自分よりも小型の雌にも(10ペアで28回), 大型の雌にも(4ペアで13回)求愛した。一方, 雌からの積極的な求愛は「雄サイズ > 雌サイズ」では3ペアで5回あったが, 「雄サイズ < 雌サイズ」では全く観察されなかった (Table 3)。今のところ有意な違いは認められないが, 求愛積極性には雌雄のサイズの関係による偏りがありそうである。

さらに, 産卵は雌よりも雄の方が大きいペアで行われる傾向があった (Fig. 1)。タツノオトシゴの一種 *H. whitei* では, 育児嚢が大きい方が子どもの平均的な重量が多い。卵と卵との間に程よい空間を設けることができるので, 育児嚢の大きさは仔魚の成長に影響するのではないかと報告されている (Vincent and Giles, 2003)。本種では育児嚢内の構造は研究が進んでおらず, 雄がどのように卵を保護し, 孵化を促しているのかよく分かっていないが, 「雄サイズ < 雌サイズ」ペアで産卵すると, 雌の卵の量と雄の育児嚢の大きさが釣りあわず, 育児嚢内が過密状態になってコンディションが悪化するため, 卵がうまく孵化しない可能性が考えられる。1ペアだけ「雄サイズ < 雌サイズ」(M-3, 50.2 mm と F-1, 57.3 mm) で産卵したが, 数日後に雄の育児嚢がしぼんでしまい産仔されなかった。一腹の卵を複数の雄に産み分けることのない本種の雌では, 自分の卵を全て受け渡すことができない小型雄や全部渡すとうまく孵化させられない小型雄と配偶しても繁殖成功は上がらない。このことから, 雌は小型の雄には求愛せず, また小型の雄からの求愛にも応じないと考えられる。さらに, C- と C- で見られたように, 自分よりも大型の雄でも, 複数いる時にはより大型のものを選んで産卵していたが, 自分に比べてあまりにも大きい雄 (B- , サイズ差 19.9 mm) には, 求愛されても産卵しなかったことから, 雄が大きすぎると卵の受け渡しがいまいかないなどのマイナスがあるのかもしれない。産卵したペアのほとんどは, 雄が雌に比べて大きく, サイズの差は 6 mm 以上 14 mm 以内であった (Fig. 1)。

求愛と産卵の回数を見ると, 雄からの求愛は41回で, このうち産卵に至ったのは9回であり, 雌からの求愛は5回で, 産卵に至ったのは4回であった (Table

4). 例数は少ないが、雌から求愛した場合のほうが雄から求愛された場合よりも産卵する確率は高かった (Fisher's exact test, $P < 0.02$). ただし、このことは別に、雄から雌への求愛によって雌の卵の成熟が促され、次に成熟卵を持った雌から雄への求愛によって産卵が行われるのではないかと、いう考え方もあり、著者らにおいても議論されたが、この点を明らかにするためには、求愛と産卵のタイミングを詳しく調べる必要がある。ここでは雌雄のサイズの関係と求愛積極性に注目した。すなわち、雄が雌のサイズに関係なく求愛を行っていたことや、雌が自分よりも小型の雄からの求愛には応えず産卵しなかったことも合わせると、本種の配偶者選択は雄ではなく、雌により強くあることが示唆される。

配偶システム

本種と同属の *H. Comes*, *H. histrix*, *H. reidi* および *H. zosterae* はいずれも一夫一妻の配偶システムをとる (Vincent, 1995)。本種では、複数の雌雄を同一水槽で飼育したところ、パートナーの死亡などによる例

外もあったが、繰り返し産卵を行うペアが観察された (著者ら, 未発表) ので、本種も一夫一妻の配偶システムをとる可能性が推察される。さらに、雌の産卵間隔と雄の育児期間が多くの場合ほぼ同じであり、早くても雌の産卵が雄の産仔より1日早いただだったので、雌の産卵準備ができた時点で雄の育児期間がまだ長く残るために、雌が別の雄を産卵相手とするという考え方は困難となる。

雄間の体長差が25 mmであったC-IIIでは、雌は小雄に1回産卵した後、5回連続して大雄に産卵した。体長差がある、あるいはコンディションの良否がある場合には、一夫一妻というより、有利な繁殖相手を選んで産卵を続けることが繁殖成功を上げるのだろう。ところが、雄間のサイズの相違が僅か0.7 mmのC-Iでは、雌は2個体の雄に3回ずつ交互に産卵を行った。雄の育児期間と雌の産卵間隔は10・14日(雌の産卵間隔は1回のみ21日)とほぼ同じであり、雌は最大でも1日待てば前の雄に産卵することが可能であったにも関わらず、2個体の雄に交互に産卵を行った (Fig. 2)。

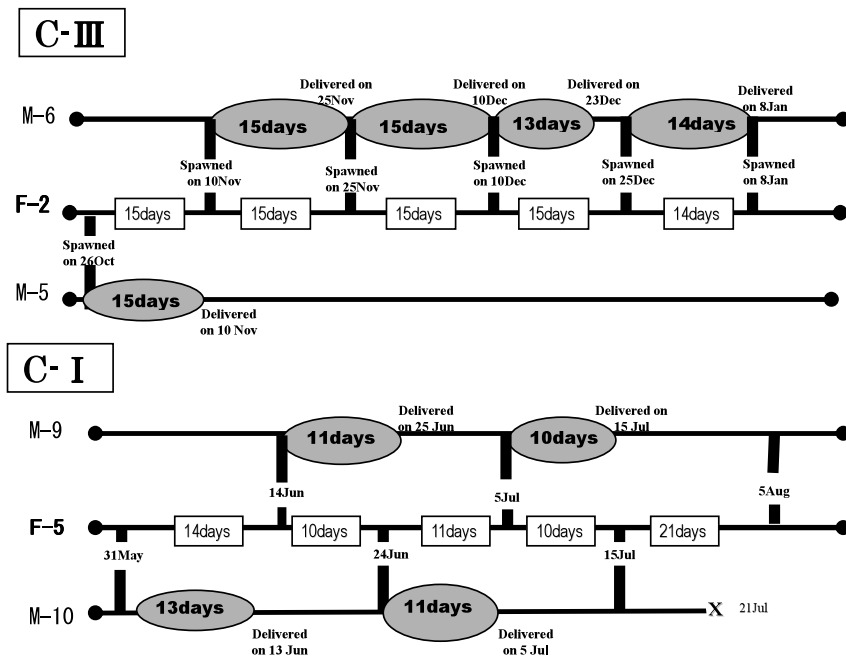


Fig. 2 Female spawning and male delivery patterns in two groups of *Hippocampus mohnikei*, each involving one female and two males. Thick vertical lines indicate spawning, being connected to the male receiving the eggs. Figures in ovals indicate male parental periods, in rectangles, female spawning intervals. C-III, The female (F-2, 60.0mmHT) spawned initially with the smaller male (M-5, 66.2mmHT), thereafter 4 times with the larger male (M-6, 68.7mmHT). C-I, The female (F-5, 65.8mmHT) spawned in turn with the two similarly-sized males. X means M-10 died on 21 Jul. The smallest male (M-7) is excluded from this figure because of no courtship and no delivery.

H. whitei では、同ペア間で2回産仔をした雄4個体の内3個体で、子の総数と1個体当たりの重量が1回目と比べて低下した(Vincent and Giles, 2003)。雄は抱卵・産仔を繰り返すことによってコンディションが低下していくと考えられる。本研究においても、雄には抱卵・産仔したことによる負荷がかかるため、産仔直後の雄に産卵しても繁殖成功率が下がると考えれば、同じサイズの雄がいれば雌は相手を変えたほうがよい。このことから、本種は必ずしも一夫一妻ではないことが示唆された。

配偶システムは、種によって固有のもので、その種が住んでいる生態学的環境との関係で決まるものと考えられていた。しかし、近年の研究からそのような単純な要因で一義的に配偶システムが決まるのではなく、雄と雌のそれぞれが自分の繁殖成功率を最大化しようとする結果、両者の最適化された行動の総和として最終的に表れてくるのが配偶システムであると考えられるようになった(長谷川, 1999)。

本種と同属の *H. subelongatus* では、観察した雄14個体の内、8個体は同じ雌と配偶し、6個体は異なる雌と配偶したという報告がある(Kvarnemo et al., 2000)。同じ種の中でも、それぞれの個体はその条件に合った配偶システムを使い分けている可能性がある。たとえ一夫一妻のように見えても、もしもペアの雄と同じような条件の雄がいたら、あるいは、条件の悪い雄2個体しかいなければ、雌は複数の雄に産卵して一妻多夫の配偶システムをとるかもしれない。

本種は体調の善し悪しを外見から判断することが困難であり、また雌雄を長期に同一水槽で飼育しても必ずしも求愛・産卵を行うわけではなかった。成熟状態も様々な個体の中から、条件の揃った実験を設定することは難しかったが、飼育下において雌雄の数や全長差を変えて多様な状況を作ることによって複数の配偶システムをとり、野外でも同様の可能性があることが示唆された。

謝 辞

本研究を実施するにあたり、東海大学海洋科学博物館館長の西源二郎博士には研究の機会と場所とを与えていただき、同館学芸員の小林弘治博士には終始指導を賜りました。心から感謝申し上げます。さらに研究遂行にあたり諸々の援助を賜った同館学芸員の方々、供

試魚を提供して下さったマリンピア松島水族館に感謝申し上げます。英文校閲については、ニュージーランド Ngunguru の G. S. Hardy 博士に御願いしました。お礼申し上げます。

引用文献

- Ahnesjö, I. (1996): Apparent resource competition among embryos in the brood pouch of a male pipefish. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 38(3), 167-172.
- Andersson, M. B. (1994): *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton. 599pp.
- 荒賀忠一(1984): ヨウジウオ目. 83-88. 益田一・尼岡邦夫・荒賀忠一・上野輝彌・吉野哲夫編, 日本産魚類大図鑑. 東海大学出版, 東京.
- Berglund, A. and G. Rosenqvist (2003): Sex role reversal in pipefish. *Adv. Stud. Behav.*, 32, 131-167.
- Berglund, A., G. Rosenqvist and I. Svensson (1988): Multiple matings and paternal brood care in the pipefish *Syngnathus typhle*. *Oikos*, 51(2), 184-188.
- Clutton-Brock, T. H. (1991): *The Evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton. 352 pp.
- Emlen, S. T. and L. W. Oring (1977): Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197(4300), 215-223.
- 長谷川真理子(1999): オスの戦略メスの戦略. 日本放送出版協会, 東京. 246 pp.
- Jones, A. G., G. Rosenqvist, A. Berglund and J. C. Avise (1999): The genetic mating system of a sex-role-reversed pipefish (*Syngnathus typhle*): A molecular inquiry. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 46(5), 357-365.
- 桑村哲生(1988): 魚の子育てと社会 誰が子育てすべきか. 海鳴社, 東京. 136 pp.
- Kvarnemo, C., G. I. Moore, A. G. Jones, W. S. Nelson and J. C. Avise (2000): Monogamous pair bonds and mate switching in the Western Australia seahorse *Hippocampus subelongatus*. *J. Evol. Biol.*, 13(6), 882-888.
- Matsumoto, K. and Y. Yanagisawa (2001): Monogamy and sex role reversal in the pipefish *Corythoichthys haematopterus*. *Anim. Behav.*, 61

- (1), 163-170.
- Trivers, R. L.(1972): Parental investment and sexual selection. 136-179. In: Campbell B. ed., *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971*. Aldine, Chicago.
- Vincent , A. C. J.(1995): A role for daily greetings in maintaining seahorse pair bonds. *Anim Behav.*, 49(1), 258-260.
- Vincent, A. C. J. and L. M. Sadler(1995): Faithful pair bonds in wild seahoses, *Hippocampus whitei*. *Anim Behav.*, 50(6), 1557-1569.
- Vincent, A. C. J. and B. G. Giles(2003): Correlates of reproductive success in a wild population of *Hippocampus whitei*. *J. Fish Biol.*, 63(2), 344-355.
- Woods, C. M. C.(2000): Preliminary observations on breeding and rearing the seahorse *Hippocampus abdominalis* (Teleostei: Syngnathidae) in captivity. *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.*, 34(3), 475-485.