

魚類における性淘汰の研究方法 —野外調査、実験、解析法

狩野賢司

〒905-02 沖縄県本部町瀬底3422 琉球大学熱帯生物圏研究センター瀬底実験所

(1995年11月17日受付；1995年12月28日改訂；1996年3月9日受理)

キーワード：性淘汰、配偶者選択、同性間競争、実験・解析法

魚類学雑誌
Japanese Journal of Ichthyology
© The Ichthyological Society of Japan 1996

Kenji Karino. 1996. Study methods of sexual selection in fishes—field observations, experiments and analyses. *Japan J. Ichthyol.*, 43(1): 1-11.

Sesoko Station, Tropical Biosphere Research Center, University of the Ryukyus, Sesoko 3422, Motobu, Okinawa 905-02, Japan

近年、目ざましい勢いで研究が進められている行動生態学の中でも、性淘汰は特にさかんに研究が行なわれている分野の1つである (Harvey and Bradbury, 1991; Andersson, 1994)。性淘汰とは自然淘汰だけでは説明できない、片方の性だけに表れる特徴 (形質 trait) の進化を説明しようとして Darwin (1874) が提唱した理論である。Darwinによれば性淘汰とは配偶相手をめぐる競争の結果として生ずる繁殖成功の個体による差異に起因するものであり、大別して同性間淘汰 (intrasexual selection) と異性間淘汰 (intersexual selection) の2つの要素から成り立っている。具体的にいえば、いかに同性との競争に打ち勝ち (同性間競争)、より好ましい配偶相手を得るか (配偶者選択) というプロセスを通して働く淘汰である。

配偶子を生産する際、雌は精子に比べてずっと大きな卵を少数生産し、雄は多数の精子を生産する。このため、雄は多数の雌と配偶することが可能である。しかるに、雄の繁殖成功は配偶できた雌の数によって大きな影響を受けることになり、雄はできるだけ多くの雌を獲得しようとする。このため、雌をめぐって、もしくは雌の好む資源をめぐって雄間で競争が生じやすい。一方、雌の場合、産める卵の数には限りがあり、それがどれだけ生き残るかということが重要である。したがって、子を受け継がれる遺伝子の優良さや子の保護能力などの父親としての雄の質が雌の繁殖成功に

大きな影響を与えると考えられる。このため、雌は配偶者としてできるだけ良い雄を選び好みするようになる (Andersson, 1994)。したがって、一般的に生物では、雄同士が競争し、雌が配偶相手を選ぶことが多い。しかし、雄が子の保護をする場合など (例: ヨウジウオの一種 *Nerophis ophidion*; Rosenqvist, 1990) 雄の配偶機会が限られている場合には、雄が雌を選び、雌同士が競争することもある (Sargent et al., 1986)。

同性間競争と配偶者選択がどのように性淘汰をもたらすかについては、理論・実証の両面から活発に研究されている (Bradbury and Andersson, 1987; Andersson, 1994)。例えば理論では、雄の形質の派手さとそれに対する雌の好みが相乗効果を引き起こして、雄の形質が過大に派手になってしまうランナウェイ・プロセス (runaway process: Fisher, 1930) や、雄の形質の派手さが生存力の高さを示しており、雌は子に高い生存力を引き継がせるために派手な雄を配偶相手として好むというハンディキャップ原理 (handicap principle: Zahavi, 1975) やパラサイト・モデル (parasite mediated sexual selection model: Hamilton and Zuk, 1982) などがあつとも代表的なものである。このような理論的研究は、日本でも一部の研究者が精力的に行なっている (Iwasa et al., 1991; Iwasa and Pomiankowski, 1995など)。しかし、実証的研究の分野においては、魚類のみならずいずれの生物群においても、

海外の豊富な研究例に日本はおよびもつかないのが現状である。これは、日本では性淘汰研究の重要性、特に実証的研究の重要性に対する認識が十分にはひろまっていることと併せて、性淘汰に関する実証的な研究方法が詳しく紹介されていないためと考えられる。魚類の性淘汰に関する多様な研究の内容については狩野(1996)で詳しく述べられているが、ここでは魚類を対象としてこれまで

で行なわれてきた性淘汰研究の代表的な方法に重点をおいて紹介していくとともに、最近の研究の傾向やこれからの展望についても述べる。

野外における性淘汰研究

まず、野外の自然状態の魚を材料にして、定量的な調査をした性淘汰に関する研究をまとめてみた(Table 1)。

Table 1. Mechanisms of sexual selection and traits selected in fishes studied in the field

Order Species	Selective mechanism	Traits selected	Literature
Salmoniformes			
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	M comp F comp F choice	M size, hooked snout length F size, caudal peduncle M size	Fleming and Gross, 1994
<i>Oncorhynchus nerka</i>	M comp	M size, hump size	Quinn and Foote, 1994
Gasterosteiformes			
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	F choice	M color	Bakker and Mundwiler, 1994
Perciformes			
<i>Acanthemblemaria crockeri</i>	F choice	M size, head width, nest residency period	Hastings, 1988a
<i>Aidablennius sphynx</i>	F choice	M care ability for eggs	Kraak and van den Berghe, 1992
<i>Axoclinus carminalis</i>	F choice	M with eggs or females	Petersen, 1989
<i>Chrysiptera cyanea</i>	F choice	M courtship rate, aggressive rate	Gronell, 1989
<i>Coralliozetus angelica</i>	F choice	M size, head width	Hastings, 1988b
<i>Cyrtocara eucinostomus</i>	F choice	M display site height	Mckaye et al., 1990
<i>Forsterygion varium</i>	F choice	M size, territory quality	Thompson, 1986
<i>Hypsypops rubicundus</i>	F choice	M nest area covered by algae, algal length, nest density	Sikkel, 1988
<i>Malacoctenus hubbsi</i>	F choice	M territory quality	Petersen, 1988
<i>Malacoctenus macropus</i>	F choice	M size, territory quality	Petersen, 1988
<i>Ophioblennius atlanticus</i>	F choice	M size, nest surface area	Cote & Hunte, 1989
	F choice	M age	Cote & Hunte, 1993
	M choice	F size	Cote & Hunte, 1989
<i>Stegastes nigricans</i>	F choice	M courtship rate	Karino, 1995a, b
	M comp	M size	Karino, 1995a
<i>Stegastes partitus</i>	F choice	M courtship rate, aggressive rate, body size	Schmale, 1981
	F choice	M courtship rate	Knapp and Warner, 1991
	F choice	M nest with less predation	Knapp, 1993
<i>Stegastes rectifraenum</i>	M comp	M size	Hoelzer, 1990
	F choice	M nest site quality	
<i>Sympodus trinca</i>	F choice	M with nest/without nest (depending on temperature)	Warner et al., 1995
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	M comp	M size, pectoral fin length, color	Warner and Schultz, 1992
	F choice	M color	
Scorpaeniformes			
<i>Cottus bairdi</i>	F choice	M size	Downhower and Brown, 1980

F, female; M, male; comp, intrasexual competition; choice, mate choice.

これらの研究の中でもっとも一般的な方法は、雄または雌の繁殖成功を測定し、それと雄または雌の形質の相関を分析するというものである。繁殖成功の測定は適応度をはかるものであるから、もちろん、繁殖まで生き延びた子の数が測定できれば理想的である。しかし、卵・仔魚が浮遊して分散することの多い魚類では、繁殖をはじめるまで生き残った子の数を測定するのは非常に困難である。そこで、卵の数 (Hastings, 1988a) や卵塊の面積 (Cote and Hunte, 1989; Knapp and Warner, 1991), 卵塊数 (Downhower and Brown, 1980; Gronell, 1989), 雌が産卵している時間 (Quinn and Foote, 1994; Karino, 1995a, b), 産卵行動の回数 (McKaye et al., 1990), 配偶した相手の数 (Petersen, 1989; Warner and Schultz, 1992), 次回の産卵までにかかる時間 (Sikkel, 1988)などを指標として繁殖成功を測定することが多い。これらの様々な指標の中からどれを用いるかは、研究対象とする魚種の配偶システムや卵・仔魚の状態によって決る場合が多い。例えば、多くのベラ科魚類のように海水中に浮遊卵を産む魚の場合には、卵数を計測するのが困難なため、配偶した雌の数を雄の繁殖成功の指標とするのが一般的である (Warner and Schultz, 1992)。一方、サケ科の魚のように雌に複数の雄が寄り添って産卵する場合には、雌に接近していた雄ほど多くの卵を受精させることができるために、雌にどれだけ接近できたかを指標とすることもある (Fleming and Gross, 1994; Quinn and Foote, 1994)。

これらの繁殖成功と、他の形質との相関を分析するのだが、性淘汰に関連する形質には体の大きさや体色などの体形質のみでなく、求愛や攻撃行動の頻度、縄張りや巣の状態などさまざまなものが含まれる (Table 1)。繁殖成功と1つの形質の間での相関を求める場合、データの値が正規分布していれば相関係数 (correlation coefficient: ピアソンの相関係数 Pearson's correlation coefficientともいう)、正規分布していない場合はスピアマンの順位相関係数 (Spearman's rank correlation coefficient) やケンドールの順位相関係数 (Kendall's rank correlation coefficient)などのノンパラメトリック解析法を用いる (粕谷・藤田, 1984; 市原, 1990)。

しかし、繁殖成功に関与している形質は1つではない場合が多い (Burley, 1981; Table 1)。このような場合、繁殖成功と複数の形質との関連を多変量解析を用いて分析する。もっとも一般的に使われるのが、重回帰分析を行なって各形質の選択勾

配 ([directional] selection gradient) をもとめる手法である (Lande and Arnold, 1983; Arnold and Wade, 1984a, b; 粕谷, 1990)。選択勾配とは、それぞれの形質と繁殖成功との関連を、その他の形質からの影響を除いて示したものである。具体的には繁殖成功を目的変数 (従属変数)、形質を説明変数 (独立変数) として重回帰分析を行ない、それぞれの形質の標準偏回帰係数 (standard regression coefficient) としてもとめることができる。この際、いくつかの前提条件がある。まず、これはパラメトリックな解析法なので値が正規分布していないくてはならない。もし、正規分布していない場合は、対数変換などして正規分布にしなおさなくてはならない (Lande and Arnold, 1983; Sikkel, 1988; Warner and Schultz, 1992)。また、形質間に高い相関がある場合、多重共線性 (multicollinearity) という問題が出てきて、選択勾配を正確に算定できない。複数の形質間に高い相関がある場合、それらを平均する、またはそれらの中でもっとも繁殖成功と関連の深そうな1つの形質だけを選んで使う、もしくはそれらを主成分分析して主成分のいくつかを用いるなどの方法がある (Lande and Arnold, 1983)。魚類では、体長と鰭の長さなど体形質間に高い相関があることが多い。そのような場合、鰭の長さなどを体長との直線回帰 (linear regression) からの残差として扱って選択勾配をもとめることも行なわれている (Reist, 1985; Hastings 1988a, b; Warner and Schultz, 1992; Fleming and Gross, 1994)。例えば、体長を横軸、鰭の長さを縦軸にとった場合、回帰直線より上にある個体は体の大きさの割に鰭が長く、逆に直線よりも下にある個体は体の大きさの割に鰭が短いということになる。そして、鰭が体の大きさの割にどれだけ長いか、あるいは短いかは回帰直線からの距離 (残差) によって求めることができる。このようにして、繁殖成功への各形質の寄与率を計算するが、計測した形質のいくつかが繁殖成功とはほとんど関連していないこともある。したがって、逐次選択法 (step-wise method) などで繁殖成功と関連の高い形質だけを選び出すことが多い。重回帰分析、主成分分析等の多変量解析については、日本でもよい参考書が出版されているので (奥野ほか, 1981など)、詳しい理論や計算方法などについてはそちらを参照されたい。

これまで述べてきた相関分析の方法では、相関の方向性 (正もしくは負) や相関の高さをもとめることができたが、繁殖成功に対して形質がどのよ

うな形 (form もしくは shape) で関連しているかをみることはできなかった。例えば、淡水カジカの一種 *Cottus bairdi* では雄の体サイズが大きくなると卵の保護能力が向上するので、雌は大きな雄と好んで配偶する。しかし、雄があまりに大きいと雌は捕食されてしまうので、雌はそのような雄は配偶者として選ばない (Downhower et al., 1983)。この場合、雄の繁殖成功は体サイズとともに高くなるが、ある一定のサイズを越えると逆に低下していくと考えられる。このような繁殖成功と形質との関連の非直線的な形は、これまで紹介してきた相関分析では明らかにすることができない。最近、この関連の形をみるために、非直線回帰分析も行なわれることが多い。もっともよく使われているのが、キュービック・スpline回帰分析法 (cubic spline regression method; Schluter, 1988) で、この方法を用いることで、例えば、体長が大きくなると急に雄の縛張り獲得能力が高くなったり (Warner and Schultz, 1992)、大きな雄だけでなく小さな雄の繁殖成功も高いという体サイズにおける繁殖成功の二分化があり、したがって代替戦術が成り立っている (Fleming and Gross, 1994) などということが明らかになっている。

繁殖成功との相関をもとめる他に、雄を形質の大きさなどから2つ、もしくはもっと多数のカテゴリーに分けて、それぞれの繁殖成功を比較するという方法も頻繁に用いられている。例えば、雄が保持している求愛場所の大きさ (McKaye et al., 1990) や巣中の卵の有無 (Sikkel, 1988)、または雄が巣を持っているかいないか (Warner et al., 1995) など、それぞれの指標にしたがって雄をいくつかのカテゴリーに分け、カテゴリー間の繁殖成功の差を比較する。2つのカテゴリーを比較するには、パラメトリック法として2標本t検定など、ノンパラメトリック法としてMann-WhitneyのU検定などがある (柏谷・藤田, 1984; 市原, 1990)。また、それぞれのカテゴリーに対応のある場合、例えば、雄の巣中の卵を実験的に除去する前と後を比較するときなどは、1標本t検定 (paired t-test) や Wilcoxonの符号化順位検定 (Wilcoxon signed-ranks test) を用いて、同一雄での繁殖成功の差を比較する。さらに、カテゴリーの他に要因も2つある場合、例えば雄の体サイズで2つに分け、それらの雄を訪れた雌が産卵したか、しないかという時は、 2×2 の分割表になるが、これは χ^2 検定や Fisher の正確確率検定 (Fisher's exact probability test), G 検定などで分析する (柏谷・藤田, 1984; 市原,

1990)。また、カテゴリーが3つ以上ある場合には、分散分析 (analysis of variance; ANOVA) や、 Kruskal-Wallis検定、Friedman検定、あるいはG検定などを行なって解析する (柏谷・藤田, 1984; 市原, 1990)。

このようにして、繁殖成功と形質との関連をもとめることができるが、ここで注意しなければならないのはその結果の解釈である。例えば、体の大きな雄ほど繁殖成功が高いという結果が出た場合、それは雌が大きな雄を配偶相手として好んでいたからか、または大きな雄は他の雄を押し退けて雌の好む産卵場所を確保できたからなどという具体的な因果関係を明らかにしなくてはならない。前者の場合は雌の配偶者選択が、後者の場合は雄の同性間競争が雄の繁殖成功に関連していることになる。これを明らかにする場合、実験的手法が有効であることが多い。例えば、Hoelzer (1990) はスズメダイの一種 *Stegastes rectifraenum* で、雄の体の大きさと繁殖成功に正の相関があることを明らかにしたが、その後、雄が保持している巣をすべて同じ大きさの植木鉢に置き換えて巣の質を均一にすると、雄の体サイズと繁殖成功との相関がなくなるという実験をし、雌は巣の質で配偶相手を選んでいること、大きな雄は雄間競争に打ち勝って質のよい巣を獲得できるため繁殖成功が高くなるということを明らかにした。このような人工物による巣の均一化実験は、他にもルリスズメダイ *Chrysiptera cyanea* (Gronell, 1989) やカジカの一種 *C. bairdi* (Downhower and Brown, 1980) などで行なわれている。また、縛張り雄を除去したり、入れ替えたりする実験も行なわれる (Hoelzer, 1990; Warner and Schultz, 1992)。Warner and Schultz (1992) は、ベラの一種 *Thalassoma bifasciatum* で縛張り雄の除去・入れ替えを含む巧妙な実験を行ない、雄間競争と雌の配偶者選択のそれぞれに寄与している雄の形質を明らかにした。

この他にも、雄の巣から卵を除去したり、捕食者の匂いのついたタイルを巣においてその後の雌の選択の変化を見たり (Knapp, 1993)、個体群の密度を変えて競争の度合を変えたり (Fleming and Gross, 1994) と、野外における実験も最近では様々な角度からさかんに行なわれるようになってきている。

水槽実験による性淘汰研究

配偶者選択や同性間競争を明らかにする目的で、水槽の中で実験を行なう研究もさかんである。

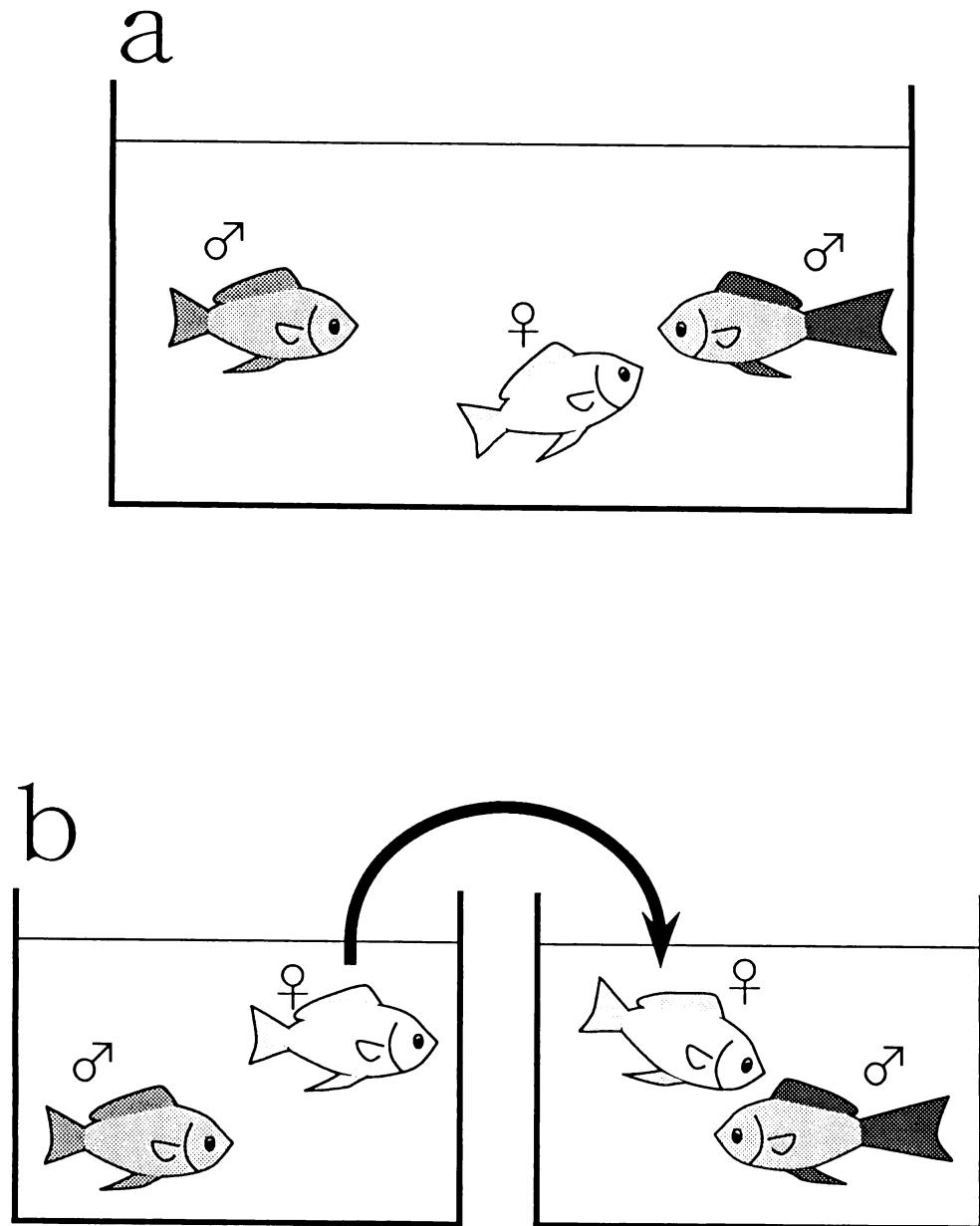


Fig. 1. Scheme of simultaneous (a) and sequential (b) methods of laboratory experiments for female mate choice between two males.

水槽実験の場合、ある特定の形質と配偶者選択あるいは同性間競争のいずれかの関連を見るものが多いので、野外調査のように結果の解釈に煩わされることが少ない。しかし、限られた環境の中での特定の形質と淘汰との関連しか判定できないということを、水槽実験を行なう場合には常に意識している必要があるであろう。

配偶者選択を水槽実験で調べる場合、もっとも一般的なのが、ある個体に2個体（もしくは3個体以上）の異性個体を見せて、そのどちらを配偶相

手として選ぶかを見る方法である。そして、選ばれた個体と選ばれなかった個体の形質の差を比較して、配偶者選択に寄与している形質を明らかにする。この方法は異性個体を見せるやり方で、大きく2つに分けられる。1つは、2個体の異性を同時に見せて選ばせる方法で同時法 (simultaneous method) と呼ばれる (Fig. 1a)。もう1つは、1個体の異性を見せた後にそれとは別の個体を見せ、そのどちらを選ぶかを観察するやり方で、これは逐次法 (sequential method) と呼ばれている (Fig. 1b)。

逐次法では呈示する異性個体の順序が選択に重要であることが多い (Bakker and Milinski, 1991; Downhower and Lank, 1994)。雌に雄を選ばせる場合には、雌に呈示する雄の順序を変えたりして何度か実験を反復して、相対的にどのような雄が好みられたのかを明らかにする必要がある。この2つの方法のどちらを用いるかは、実験する魚種の配偶システムやどのような形質を比較の対象とするかで変わってくる。例えば、雄が個々に繁殖縄張りや巣を構え、そこを雌が次々と訪れていて相手を選ぶような配偶システムの魚種の場合には逐次法が適しているだろうし、雄が集団求婚場をつく

ってそこを訪れた雌がその中の雄から配偶相手を選ぶ場合や、相手が発する音や匂いで配偶者選択が行なわれる場合には同時法を用いるべきである。また、2個体の雄を対面させた際に行なわれるディスプレイや、対面させたときの社会的優位性が選択に重要な場合も同時法で実験することが必要だろう。

それらの方法で行なわれた配偶者選択の実験結果をTable 2にまとめた。それぞれの種類で様々な形質が配偶者選択に重要であることが明らかにされているが、同一種を材料にした実験でもどの形質に注目したかで選択された形質がそれぞれ異なる。

Table 2. Laboratory experiments for testing mate choice in fishes

Order Species	Chooser's sex	Method	Traits selected	Literature
Cyprinodontiformes				
<i>Cyprinodon macularius</i>	M	Simul	F size	Loiselle, 1982
<i>Pimephales promelas</i>	F	Simul	M with eggs	Unger and Sargent, 1988
<i>Poecilia reticulata</i>	F	Simul	M tail size	Bischoff et al., 1985
	F	Simul	M courtship rate, with less parasites	Kennedy et al., 1987
<i>Xiphophorus helleri</i>	F	Simul	M color	Kodric-Brown, 1989
<i>Xiphophorus multilineatus</i>	F	Simul	M tail (sword) length	Basolo, 1990
	F	Simul	M color	Morris et al., 1995
Gasterosteiformes				
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	F	Seqn	M with eggs	Ridley and Rechten, 1981
	F	Seqn	M nest quality	Sargent, 1982
	M	Simul	F fecundity	Sargent et al., 1986
	F	Simul	M courtship rate	Jamieson and Colgan, 1989
	F	Simul	M size (model)	Rowland, 1989
	F	Seqn	M color	Bakker and Milinski, 1991
Syngathiformes				
<i>Nerophis ophidion</i>	M	Simul	F size, skin fold size	Rosenqvist, 1990
<i>Syngnathus typhle</i>	M	Simul	F size	Berglund, 1994
	M	Simul	F with less parasites	Rosenqvist and Johansson, 1995
Perciformes				
<i>Chrysipera cyanea</i>	F	Simul	M size, tail color	Gronell, 1989
<i>Cichlasoma citrinellum</i>	F	Seqn	M size, aggressiveness, reproductive experience	Rogers and Barlow, 1991
<i>Cichlasoma nigrofasciatum</i>	F	Seqn	M size	Noonan, 1983
<i>Coryphopterus nicholsi</i>	F	Simul	M dominancy	Cole, 1982
<i>Etheostoma flabellare</i>	F	Seqn	M with eggs, with egg mimics	Knapp and Sargent, 1989
<i>Padogobius martensi</i>	F	Simul	M nest size	Bisazza et al., 1989
Scorpaeniformes				
<i>Cottus bairdi</i>	F	Seqn	M size	Downhower and Lank, 1994
<i>Cottus gobio</i>	F	Seqn	M size, with eggs	Bisazza and Marconato, 1988

F, female; M, male; Simul, simultaneous; Seqn, sequential.

ることが判る。また、魚がどの配偶相手を選んだかを判断する基準も様々である。例えば、相手との産卵 (Cole, 1982; Noonan, 1983; Bisazza and Marconato, 1988; Bisazza et al., 1989; Downhower and Lank, 1994) や交尾 (Kodric-Brown, 1989; Bergland, 1994) まで確認するものもあれば、相手にディスプレイした回数の多寡 (Jamieson and Colgan, 1989; Bakker and Milinski, 1991) や、寄り添っていた時間の長さ (Basolo, 1990; Godin and Dugatkin, 1995), 相手の近くにいた頻度 (Knapp and Sargent, 1989) なども選択の指標に使われる。もちろんこれらの評価基準を用いる場合には、実験個体や雌雄の組み合せを変えて何度も実験を繰り返して、相対的にどのような相手をどの程度の割合で選んでいるかということを定量化する必要がある。さらに、実験後に生まれた子の体色パターンから、どの雄が雌に選ばれてどれだけ子を残すことができたかを推定したり (Houde, 1988b), 体内受精する魚類では、放射線同位元素で雄の精子にマーキングしておき、実験後に雌の体内にどれだけ精子があるかで配偶者選択を評価する場合もある (Luyten and Liley, 1991)。

また、魚種や、どのような形質と配偶者選択との関連を見るかで、実験の細かい手順も変わってくる。例えば、2個体の同性個体を一緒の水槽に入れておくと同性間競争が生じ、この影響で異性による配偶者選択が明らかでなくなってしまう場合には、同時法でも雄を別々の、しかし雌からは同時に見える場所に仕分けしておくことが必要である。これには水槽を3つに仕切り、中心部分に雌を入れて、両端に雄を入れておく方法がよく行なわれる (Bisazza et al., 1989; Basolo, 1990)。また、雌がいることで誘発される雄のディスプレイの影響を受けることなしに、雄の大きさなどの体形質に対する雌的好みに注目して実験する場合、雌からは見えるが雄からは見えないような鏡 (one way mirror) を仕切りに置いたりする (Rosenqvist, 1990)。一方、匂いなどの要素を取り除いて、純粹に視覚による選択を見る場合には、雌雄を別の水槽に入れたり (Bakker and Milinski, 1991), 水槽の仕切りを水を通さないものにして (Basolo, 1990) 対面させる必要がある。さらに、被験個体に呈示する配偶相手を均一にするため、もしくは自然状態では決してみられない、例えば異常に大きな相手を呈示して超正常刺激の影響を確かめるために、モデル (模型) を用いた実験もよく行なわれている (Rowland, 1989)。最近ではモデルの代りにビデオ

映像を使うこともある (Rowland et al., 1995b)。

水槽実験では様々な操作が容易にできる点も特長の1つである。グッピー *Poecilia reticulata* やソードテール *Xiphophorus helleri* などに雄の尾鰭の大きさで雌が配偶相手を選択する魚類の場合、雄の尾鰭を切除して小さくしたり (Bischoff et al., 1985; Basolo, 1990), 逆に尾のモデルを付加して (Basolo, 1995), 雌の選好性を検証することができる。また、すでに他の雌の卵が産みつけられている雄の巣に好んで雌が産卵する魚種は多数知られているが、それを検証するため、水槽内の雄の巣に卵を加えてみたり、除去したりする実験もよく行なわれている (Unger and Sargent, 1988; Knapp and Sargent, 1989)。雌が配偶相手を雄の体色で選ぶ種の場合、背景の色や光線の波長をいろいろと変えてみて、体色のどの色が選択に重要なのかを明らかにしたものもある (Endler, 1983; Long and Houde, 1989)。さらに、雄の縞模様を凍結焼却 (freeze-branding) して除去したり (Morris et al., 1995), 特定の色以外の条件をできるだけ同じにするため、一腹の子を2つに分けて片方には赤色系を発色させるためにカロチンの含有した餌を与え、もう一方にはカロチンの含まれていない餌を与えて兄弟で色彩の違う2つのグループをつくったりとする (Kodric-Brown, 1989)。また、パラサイト・モデルを検証するため、様々な量の寄生虫を強制的に寄生させた魚を異性個体に呈示して、寄生虫の有無や量などが配偶者選択にどのような影響を与えていているかを明らかにする実験もよく行なわれている (Kennedy et al., 1987; Milinski and Bakker, 1990; McMinn, 1990)。

同性間競争を水槽実験で調べる場合、2個体もしくは3個体以上の同性個体を1つの水槽に入れ、個体間の直接的な攻撃行動などを観察する (Houde, 1988b; Frank and Ribowski, 1989; Beaugrand et al., 1991) 他に、雌に対する求愛行動などの変化 (Travis and Woodward, 1989) や二次性徴形質の発達の度合い (Rosenqvist, 1990) などで同性間競争を推察することもある。また、2個体の雄と1個体の雌を1つの水槽に入れ、どちらの雄が他の雄を排除して雌に接近する機会を独占するか (Hughes, 1985) や、他の同性個体による巣の乗っ取り (Bisazza and Marconato, 1988; Bisazza et al., 1989) で雄間競争を評価することも多い。これらの実験の多くでは、体の大きな個体ほど同性間競争に強いという結果が出ている (Hughes, 1985; Bisazza and Marconato, 1988; Bisazza et al., 1989; Rosen-

qvist, 1990; Beaugrand et al., 1991). さらに、配偶者選択の実験の場合と同様、ビデオ映像などを用いて同性の他個体に対する反応をみることもある。Rowland et al. (1995a)は、トゲウオ *Gasterosteus aculeatus* の雄に対し、同じ雄の映像をモノクロの画面とカラー画面で写し、それぞれのビデオ映像に対する攻撃頻度から、トゲウオの雄では同性個体の体色が雄間競争を惹起することを明らかにした。

これらの水槽実験の結果を解析する方法として、2つのカテゴリーやグループの間での差異を比較するなら上述したt検定やMann-WhitneyのU検定、Wilcoxonの符号化順位検定などを用いる。また、3つ以上のカテゴリーやグループに分けた場合は、ANOVAやKruskal-Wallis検定、Friedman検定などを用いることが多い。水槽実験の場合、実験個体の組み合せや試行回数など、予め分析しやすいように準備することが可能なので、結果の解析は比較的シンプルなものが多い。

はじめに述べた通り、これらの水槽実験は限られた環境におけるある特定の形質と配偶者選択もしくは同性間競争との関連を見るのものであって、多様な要因が影響をもたらす自然条件下でも同様の結果が出るとは限らない。したがって、水槽実験で得られた結果が実際に性淘汰にどれだけ重要な役割を果たしているかを知るため、野外調査によって水槽実験の結果を検証することも有効であろう。例えば、トゲウオの雄の体色に注目して、様々な角度から水槽実験を行なって得られた体色の鮮やかさと雌の配偶者選択との関連 (Milinski and Bakker, 1990; Bakker and Milinski, 1991; Bakker, 1993) を検証するため、Bakker and Mundwiler (1994) は野外調査を行ない、自然状況下でも同様に雄の体色の鮮やかさが雌の配偶者選択に重要であることを明らかにした。

これからの展望

これまでの魚類における性淘汰研究では、配偶者選択や同性間競争と各形質との関連をみるだけに留まっているものが多かった。しかし、最近では性淘汰の理論を前提として、その理論を検証するようなもっと踏み込んだ研究が行なわれつつある。例えば、ランナウェイやハンディキャップなどのいずれの理論にしても、雄の派手な形質と雌の形質に対する好みの双方が子に遺伝することが大きな前提条件だったが、魚類の中でもっとも研究が進んでいるグッピーとトゲウオでやっとこの前提が検証されはじめた (Bakker, 1993; Pomiankowski

and Sheridan, 1994)。また、雄の形質に対する雌の選好性の個体による変異も配偶者選択の理論の前提条件だが、Godin and Dugatkin (1995) はグッピーを材料にこの雌の変異を明らかにした。さらに、ハンディキャップ原理で重要な形質の派手さと生存力との関連についても徐々に解明されつつある (Nicoletto, 1991)。また、雌が配偶者を選択することによって得られる直接的な利益 (例、雄が保護する卵の生残 : Downhower and Brown, 1980; Knapp and Kovach, 1991など) に関しても研究が進んでいる。ランナウェイやハンディキャップ以外の理論についても、さまざまな実証的研究が行なわれている。例えば、雌がもともと持っていた好みや感覚にしたがって、後から雄の形質が進化するという感覚便乗モデル (sensory exploitation model または pre-existing bias model) については、ソードテールなどの *Xiphophorus* 属で系統樹を考慮して進化の過程を推測する研究がなされつつある (Basolo, 1995)。また、他の雌の配偶者選択を真似して、選択する際にかかる時間的・エネルギー的なコストを減らすというコピー戦術 (mate copying) に対しても、実証的な研究が行なわれはじめた (Dugatkin, 1992)。これらの実証的研究の進展は、理論的研究にもフィードバックされ、さらに新たな性淘汰理論が構築されるようになるだろう。

さらに、性淘汰と遺伝子との関連も実証的研究が進みつつある (Farr, 1983; Ryan et al., 1990; Ryan, 1993)。例えば、McKaye et al. (1993) はアフリカ・マラウイ湖のカワスズメ科魚類の1属 *Tramitichromis* の5つのグループにおけるタンパク質多型を電気泳動法によって分析し、その結果認められたグループ間の遺伝的類似性と、これらの雌が配偶相手を選ぶ際の評価形質である雄の求愛場所の形状におけるグループ間の類似性とがよく一致していることを明らかにしている。McKaye et al. はこの結果は、性淘汰によって生殖的に隔離された種が生じるというランナウェイ仮説を支持するものだとしているが、それを証明するにはさらなる遺伝学的な調査を、行動・生態に関する調査と並行して行なわなければならないだろう。また、どのような内的刺激によって配偶者選択や同性間競争が惹起されるかというメカニズムについても、ホルモンなどとの関連が指摘されており (Bakker and Sevenster, 1989)，将来は遺伝学的・生理学的なアプローチもさかんに行なわれるようになるとさえられる。

一方、これまで多数の研究が行なわれてきた種

類では、その多様な成果を統合して考察する試みが始まっている。もっとも研究の進んでいる種の1つであるグッピーでは、生息している環境条件によって雄の体形質の派手さや行動、およびそのような雄形質に対する雌の選り好みの程度が異なっていることがよく知られている(Endler, 1983, 1987; Luyten and Liley, 1991)。例えば、生息環境の水の透明度や捕食者密度が高いところでは、雄の体色は地味になり、雌も他の場所の雌より地味な色の雄を好むようになることが明らかにされている(Endler, 1983; Houde, 1988a)。Endler(1995)はこれらの様々な研究結果を統括して、グッピーの雄の形質の進化と、それに関連する環境の変化を様々な側面からつなぎあわせて、性淘汰と自然淘汰の相互関係を1種の巨大なネットワークとして示している。将来はそれぞれの種において、形質の進化における配偶者選択や同性間競争の多様な関わり方、それらに影響を与える遺伝的・環境的原因の関連性や淘汰の可塑性が明らかになっていくだろう。

最近、日本でも若手の研究者を中心として性淘汰への関心が急増していることから、これからは魚類においても性淘汰研究がさかんになっていくのではないかと期待される。

謝 詞

桑村哲生氏、中嶋康裕氏、酒井一彦氏には性淘汰に関して常に有意義な論議をしていただいた。これらの方々ならびに貴重なコメントをいただいた校閲者の方々に深く感謝の意を表します。琉球大学熱帯生物圏研究センター瀬底実験所業績。

引 用 文 献

- Andersson, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, New Jersey. 599 pp.
- Arnold, S. J. and M. J. Wade. 1984a. On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution*, 38: 709–719.
- Arnold, S. J. and M. J. Wade. 1984b. On the measurement of natural and sexual selection: applications. *Evolution*, 38: 720–734.
- Bakker, T. C. M. 1993. Positive genetic correlation between female preference and preferred male ornament in sticklebacks. *Nature*, 363: 255–257.
- Bakker, T. C. M. and M. Milinski. 1991. Sequential female choice and the previous male effect in sticklebacks. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29: 205–210.
- Bakker, T. C. M. and B. Mundwiler. 1994. Female mate choice and male red coloration in a natural three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) population. *Behav. Ecol.*, 5: 74–80.
- Bakker, T. C. M. and P. Sevenster. 1989. Changes in the sexual tendency accompanying selection for aggressiveness in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. J. Fish. Biol., 34: 233–243.
- Basolo, A. L. 1990. Female preference for male sword length in the green swordtail, *Xiphophorus helleri* (Pisces: Poeciliidae). *Anim. Behav.*, 40: 332–338.
- Basolo, A. L. 1995. A further examination of a pre-existing bias favouring a sword in the genus *Xiphophorus*. *Anim. Behav.*, 50: 365–375.
- Beaugrand, J., C. Goulet and D. Payette. 1991. Outcome of dyadic conflict in male green swordtail fish, *Xiphophorus helleri*: effects of body size and prior dominance. *Anim. Behav.*, 41: 417–424.
- Berglund, A. 1994. The operational sex ratio influences choosiness in a pipefish. *Behav. Ecol.*, 5: 254–258.
- Bisazza, A. and A. Marconato. 1988. Female mate choice, male-male competition and parental care in the river bullhead, *Cottus gobio* L. (Pisces, Cottidae). *Anim. Behav.*, 36: 1352–1360.
- Bisazza, A., A. Marconato and G. Martin. 1989. Male competition and female choice in *Padogobius martensi* (Pisces, Gobiidae). *Anim. Behav.*, 38: 406–413.
- Bischoff, R. J., J. L. Gould and D. I. Rubenstein. 1985. Tail size and female choice in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17: 253–255.
- Bradbury, J. W. and M. B. Andersson. 1987. Sexual selection: testing alternatives. Wiley, Chichester, UK. 308 pp.
- Burley, N. 1981. Mate choice by multiple criteria in a monogamous species. *Am. Nat.*, 117: 515–528.
- Cole, K. S. 1982. Male reproductive behaviour and spawning success in a temperate zone goby, *Coryphopterus nicholsi*. *Can. J. Zool.*, 60: 2309–2316.
- Cote, I. M. and W. Hunte. 1989. Male and female mate choice in the reedlip blenny: why bigger is better. *Anim. Behav.*, 38: 78–88.
- Cote, I. M. and W. Hunte. 1993. Female reedlip blennies prefer older males. *Anim. Behav.*, 46: 203–205.
- Darwin, C. 1874. The descent of man, and selection in relation to sex, 3rd ed. Henneberry, Chicago. 672 pp.
- Downhower, J. F. and L. Brown. 1980. Mate preferences of female mottled sculpins, *Cottus bairdi*. *Anim. Behav.*, 28: 728–734.
- Downhower, J. F., L. Brown, R. Pederson and G. Staples. 1983. Sexual selection and sexual dimorphism in mottled sculpins. *Evolution*, 37: 96–103.
- Downhower, J. F. and D. B. Lank. 1994. Effect of previous experience on mate choice by female mottled sculpins. *Anim. Behav.*, 47: 369–372.
- Dugatkin, L. A. 1992. Sexual selection and imitation: females copy the mate choice of others. *Am. Nat.*, 139: 1384–1389.
- Endler, J. A. 1983. Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes. *Env. Biol. Fish.*, 9: 173–190.
- Endler, J. A. 1987. Predation, light intensity and courtship

- behaviour in *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae). *Anim. Behav.*, 35: 1376–1385.
- Endler, J. A. 1995. Multiple-trait coevolution and environmental gradients in guppies. *Trends Ecol. Evol.*, 10: 22–29.
- Farr, J. A. 1983. The influence of quantitative fitness traits in guppies, *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae). *Evolution*, 37: 1193–1209.
- Fisher, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford University Press, Oxford. 272 pp.
- Fleming, I. A. and M. T. Gross. 1994. Breeding competition in a Pacific salmon (coho: *Oncorhynchus kisutch*): measures of natural and sexual selection. *Evolution*, 48: 637–657.
- Franck, D. and A. Ribowski. 1989. Escalating fights for rank-order position between male swordtails (*Xiphophorus helleri*): effects of prior rank-order experience and information transfer. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24: 133–143.
- Godin, J. J. and L. A. Dugatkin. 1995. Variability and repeatability of female mating preference in the guppy. *Anim. behav.*, 49: 1427–1433.
- Gronell, A. M. 1989. Visiting behaviour by females of the sexually dichromatic damselfish, *Chrysipera cyanea* (Teleostei: Pomacentridae): a probable method of assessing male quality. *Ethology*, 81: 89–122.
- Hamilton, W. D. and M. Zuk. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, 218: 384–387.
- Harvey, P. H. and J. W. Bradbury. 1991. Sexual selection. Pages 203–233 in J. R. Krebs and N. B. Davies, eds. Behavioural ecology: an evolutionary approach, 3rd ed. Blackwell, Oxford.
- Hastings, P. A. 1988a. Correlates of male reproductive success in the browncheek blenny, *Acanthemblemaria crockeri* (Blennioidea: Chaenopsidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 22: 95–102.
- Hastings, P. A. 1988b. Female choice and male reproductive success in the angel blenny, *Coralliozetus angelica* (Teleostei: Chaenopsidae). *Anim. Behav.*, 36: 115–124.
- Hoelzer, G. A. 1990. Male-male competition and female choice in the Cortez damselfish, *Stegastes rectifraenum*. *Anim. Behav.*, 40: 339–349.
- Houde, A. E. 1988a. Genetic difference in female choice between two guppy populations. *Anim. Behav.*, 36: 510–516.
- Houde, A. E. 1988b. The effects of female choice and male-male competition on the mating success of male guppies. *Anim. Behav.*, 36: 888–896.
- Hughes, A. L. 1985. Male size, mating success, and mating strategy in the mosquitofish *Gambusia affinis* (Poeciliidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17: 271–278.
- 市原清志. 1990. バイオサイエンスの統計学. 南江堂, 東京. 378 pp.
- Iwasa, Y. and A. Pomiankowski. 1995. Continual change in mate preferences. *Nature*, 377: 420–422.
- Iwasa, Y., A. Pomiankowski and S. Nee. 1991. The evolution of costly mate preferences. II. The handicap principle. *Evolution*, 45: 1431–1442.
- Jamieson, I. G. and P. W. Colgan. 1989. Eggs in the nests of males and their effect on mate choice in the three-spined stickleback. *Anim. Behav.*, 38: 859–865.
- Karino, K. 1995a. Male-male competition and female mate choice through courtship display in the territorial damselfish *Stegastes nigricans*. *Ethology*, 100: 126–138.
- Karino, K. 1995b. Effective timing of male courtship displays for female mate choice in a territorial damselfish *Stegastes nigricans*. *Japan. J. Ichthyol.*, 42: 173–180.
- 狩野賢司. 1996. 魚類における性淘汰～さまざまな雄間競争と雌の配偶者選択. 桑村哲生・中嶋康裕(編). 魚類の繁殖戦略1. 海游舎, 東京. (印刷中)
- 柏谷英一. 1990. 行動生態学入門. 東海大学出版会, 東京. 316 pp.
- 柏谷英一・藤川和幸. 1984. 動物行動学のための統計学. 東海大学出版会, 東京. 131 pp.
- Kennedy, C. E. J., J. A. Endler, S. L. Poynton and H. McMinn. 1987. Parasite load predicts mate choice in guppies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 21: 291–295.
- Knapp, R. A. 1993. The influence of egg survivorship on the subsequent nest fidelity of female bicolor damselfish, *Stegastes partitus*. *Anim. Behav.*, 46: 111–121.
- Knapp, R. A. and J. T. Kovach. 1991. Courtship as an honest indicator of male parental quality in the bicolor damselfish, *Stegastes partitus*. *Behav. Ecol.*, 2: 295–300.
- Knapp, R. A. and R. C. Sargent. 1989. Egg-mimicry as a mating strategy in the fantail darter, *Etheostoma flabellare*: females prefer males with eggs. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 25: 321–326.
- Knapp, R. A. and R. R. Warner. 1991. Male paternal care and female choice in the bicolor damselfish, *Stegastes partitus*: bigger is not always better. *Anim. Behav.*, 41: 747–756.
- Kodric-Brown, A. 1989. Dietary carotenoids and male mating success in the guppy: an environmental component to female choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 25: 393–401.
- Kraak, S. B. M. and E. P. van den Berghe. 1992. Do female fish assess paternal quality by means of test eggs? *Anim. Behav.*, 46: 865–867.
- Lande, R. and S. J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, 37: 1210–1226.
- Loiselle, P. V. 1982. Male spawning-partner preference in an arena-breeding teleost *Cyprinodon macularius californensis* Girard (Atherinomorpha: Cyprinodontidae). *Am. Nat.*, 120: 721–732.
- Long, K. D. and A. E. Houde. 1989. Orange spots as a visual cue for female mate choice in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Ethology*, 82: 316–324.
- Luyten, P. H. and N. R. Liley. 1991. Sexual selection and competitive mating success of male guppies (*Poecilia reticulata*) from four Trinidad populations. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 28: 329–336.
- McKaye, K. R., S. M. Louda and J. R. Stauffer, Jr. 1990. Bower size and male reproductive success in a cichlid fish. *Am. Nat.*, 135: 597–613.
- McKaye, K. R., J. H. Howard, J. R. Stauffer, Jr., R. P. Morgan and F. Shonhiwa. 1993. Sexual selection and genetic relationships of a sibling species complex of bower building

- cichlids in Lake Malawi, Africa. *Japan. J. Ichthyol.*, 40: 15–21.
- McMinn, H. 1990. Effects of the nematode parasite *Camallanus cotti* on sexual and non-sexual behaviours in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Am. Zool.*, 30: 245–249.
- Milinski, M. and T. C. M. Bakker. 1990. Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males. *Nature*, 344: 330–333.
- Morris, M. R., M. Mussel and M. J. Ryan. 1995. Vertical bars on male *Xiphophorus multilineatus*: a signal that deters rival males and attracts females. *Behav. Ecol.*, 6: 274–279.
- Nicoletto, P. F. 1991. The relationship between male ornamentation and swimming performance in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 28: 365–370.
- Noonan, K. C. 1983. Female mate choice in the cichlid fish *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Anim. Behav.*, 31: 1005–1010.
- 奥野忠一・久米 均・芳賀敏郎・吉澤 正. 1981. 多変量解析法, 改訂版. 日科技連出版, 東京. 431 pp.
- Petersen, C. W. 1988. Male mating success, sexual size dimorphism, and site fidelity in two species of *Malacoctenus* (Labrisomidae). *Env. Biol. Fish.*, 21: 173–183.
- Petersen, C. W. 1989. Females prefer mating males in the carmine triplefin, *Axoclinus carminalis*, a paternal brood-guarder. *Env. Biol. Fish.*, 26: 213–221.
- Pomiankowski, A. and L. Sheridan. 1994. Linked sexiness and choosiness. *Trends Ecol. Evol.*, 9: 242–244.
- Quinn, T. P. and C. J. Foote. 1994. The effects of body size and sexual dimorphism on the reproductive behaviour of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Anim. Behav.*, 48: 751–761.
- Reist, J. D. 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data. *Can. J. Zool.*, 63: 1429–1439.
- Ridley, M. and C. Rechten. 1981. Female sticklebacks prefer to spawn with males whose nests contain eggs. *Behaviour*, 76: 152–161.
- Rogers, W. and G. W. Barlow. 1991. Sex differences in mate choice in a monogamous biparental fish, the Midas cichlid (*Cichlasoma citrinellum*). *Ethology*, 87: 249–261.
- Rosenqvist, G. 1990. Male mate choice and female-female competition for mates in the pipefish *Nerophis ophidion*. *Anim. Behav.*, 39: 1110–1115.
- Rosenqvist, G. and K. Johansson. 1995. Male avoidance of parasitized females explained by direct benefits in a pipefish. *Anim. behav.*, 49: 1039–1045.
- Rowland, W. J. 1989. Mate choice and the supernormality effect in female sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24: 433–438.
- Rowland, W. J., K. J. Bolyard and A. D. Halpern. 1995a. The dual effect of stickleback nuptial coloration on rivals: manipulation of a graded signal using video playback. *Anim. Behav.*, 50: 267–272.
- Rowland, W. J., K. J. Bolyard, J. J. Jenkins and J. Fowler. 1995b. Video playback experiments on stickleback mate choice: female motivation and attentiveness to male colour cues. *Anim. Behav.*, 49: 1559–1567.
- Ryan, M. J. 1993. Sexual selection on P-alleles and the evolution of mating asymmetries in swordtails (*Xiphophorus nigrensis* and *X. pygmaeus*). Pages 269–277 in J. H. Schroder, J. Bauer and M. Schartl, eds. *Trends in ichthyology. An international perspective*. GSF, Germany.
- Ryan, M. J., D. K. Hews and W. J. Wagner, Jr. 1990. Sexual selection on alleles that determine body size in the swordtail *Xiphophorus nigrensis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 26: 231–237.
- Sargent, R. C. 1982. Territory quality, male quality, courtship intrusions, and female nest-choice in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Anim. Behav.*, 30: 364–374.
- Sargent, R. C., M. R. Gross and E. P. van den Berghe. 1986. Male mate choice in fishes. *Anim. Behav.*, 34: 545–550.
- Schlüter, D. 1988. Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. *Evolution*, 42: 849–861.
- Schmale, M. C. 1981. Sexual selection and reproductive success in males of the bicolor damselfish, *Eupomacentrus partitus* (Pisces: Pomacentridae). *Anim. Behav.*, 29: 1172–1184.
- Sikkel, P. C. 1988. Factors influencing spawning site choice by female garibaldi, *Hypsypops rubicundus* (Pisces: Pomacentridae). *Copeia*, 1988: 710–718.
- Thompson, S. 1986. Male spawning success and female choice in the mottled triplefin, *Forsterygion varium* (Pisces: Tripterygiidae). *Anim. Behav.*, 34: 580–589.
- Travis, J. and B. D. Woodward. 1989. Social context and courtship flexibility in male sailfin mollies, *Poecilia latipinna* (Pisces: Poeciliidae). *Anim. Behav.*, 38: 1001–1011.
- Unger, L. M. and R. C. Sargent. 1988. Allopaternal care in the fathead minnow, *Pimephales promelas*: females prefer males with eggs. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 23: 27–32.
- Warner, R. R. and E. T. Schultz. 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.
- Warner, R. R., F. Wernerus, P. Lejeune and E. van den Berghe. 1995. Dynamics of female choice for parental care in a fish species where care is facultative. *Behav. Ecol.*, 6: 73–81.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection - a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.*, 53: 205–214.