

モンガラカワハギ科 (Balistidae)とカワハギ科 (Monacanthidae) 魚類の繁殖行動とその進化

川瀬 裕司

〒260-8682 千葉市中央区青葉町955-2 千葉県立中央博物館 (電子メール kawahagi@cc.rim.or.jp)

(1998年1月8日受付；1998年2月25日改訂；1998年3月7日受理)

キーワード：産卵，なわばり，卵保護，配偶システム，分岐分類

魚類学雑誌
Japanese Journal of Ichthyology
© The Ichthyological Society of Japan 1998

Hiroshi Kawase. 1998. Reproductive behavior and evolution of triggerfish (Balistidae) and filefish (Monacanthidae). *Japan. J. Ichthyol.* 45(1): 1-19.
Natural History Museum and Institute, Chiba 955-2 Aoba-cho, Chuo-ku, Chiba 260-8682, Japan (e-mail: kawahagi@cc.rim.or.jp)

フグ目魚類 (Tetraodontiformes)は、硬骨魚類の中では最も特化したグループで、世界中から10科およそ350種が知られている (Nelson, 1994; Tyler and Sorbini, 1996)。そのうち、モンガラカワハギ上科 (Balistoidea)を構成するモンガラカワハギ科 (Balistidae)とカワハギ科 (Monacanthidae)は互いにごく近縁なグループで (例: Winterbottom, 1974; Tyler and Sorbini, 1996)，系統分類学的に見るとモンガラカワハギ科魚類の方が原始的な形質を持ち、カワハギ科魚類はモンガラカワハギ科魚類、もしくはそれにごく近い仲間から派生したと考えられている (Matsuura, 1979)。

これら両科魚類の行動生態に関する報告を見ていくと、古くには中村 (1942)の研究がある。水槽での観察によると、アミメハギ *Rudarius ercodes* はアマモ *Zostera marina* に産卵して、孵化するまで雌が卵保護をするという。またClark (1950)は、カワハギ類を何種類か水槽で飼育して、それらの威嚇行動や体色の変化について記録している。たとえば、ウチワハギ *Monacanthus ciliatus* では雄どうしが威嚇するときに腹部の棘 (1対の腹鰓が退化して棘状に変化したもの) を下げる腹部皮褶 (ventral flap)をいっぱいにひろげるという (Fig. 1参照)。

1960年以降になると潜水用のSCUBAが徐々に普及しはじめ、魚類の行動研究にも利用されるようになる。その中で、サンゴ礁魚類の行動を研究していたHans W. Frickeは、彼の著書“Bericht aus

dem Riff” (日本語版は「さんご礁の海から」. Fricke, 1985) の中で、イソモンガラ *Pseudobalistes fuscus* を用いたいくつかのおもしろい水中実験を紹介している。たとえば、蓋をした容器の中にウニを入れ、様々な条件設定の中でイソモンガラがどのように問題解決をして、そのウニを手に入れるかを秒単位で時間を追って克明に記述している。彼はその後、イソモンガラとアカモンガラ *Odonus niger* を数年間にわたり追跡観察して、なわばり行動や産卵行動、親による卵保護や配偶システムについて詳細な報告を行った (Fricke, 1980)。

1970年代後半以降になると、潜水観察により多くの魚類で繁殖行動が明らかにされるようになった (Thresher, 1984を参照)。特にペラ科魚類やスズメダイ科魚類は格好の研究対象となり、性転換現象や性淘汰について繁殖戦略論の立場から様々な研究が行われてきた (例: Warner and Robertson, 1978; Thresher and Moyer, 1983)。しかしながら、モンガラカワハギ科魚類やカワハギ科魚類についての報告は非常に少なく (例: Thresher, 1984; Barlow, 1987)，徐々に研究結果が発表されるようになったのは1990年代に入ってからのことである。

そこでこの総説では、モンガラカワハギ科とカワハギ科魚類の繁殖行動について、これまでの研究によって明らかになったことを、性的二型、なわばりと行動圈、ペラ行動、威嚇・求愛行動、産卵前の行動、産卵行動、繁殖時期・時刻、繁殖周

期、繁殖頻度、卵塊と産卵基盤、卵保護、配偶システムの各項目ごとに整理して紹介する。また、それぞれの科でみられる繁殖行動の特徴について触れ、それがどのように進化したのかについて検討する。

対象魚種

これまでにモンガラカワハギ科からは約40種、カワハギ科魚類からは約95種が知られているが(Nelson, 1994), ここで扱うのは、野外での観察により繁殖行動についてある程度の知見が得られている、以下のモンガラカワハギ科5属8種とカワハギ科6属6種である。ただし、水槽での観察結果も一部含んでいる。

モンガラカワハギ科 BALISTIDAE

- アカモンガラ *Odonus niger*
- キヘリモンガラ *Pseudobalistes flavimarginatus*
- イソモンガラ *P. fuscus*
- ナメモンガラ *Xanthichthys mento*
- ツマジロモンガラ *Sufflamen chrysopterus*
- メガネハギ *S. fraenatus*
- オレンジサイドトリガーフィッシュ *S. verres*
- ムラサメモンガラ *Rhinecanthus aculeatus*

カワハギ科 MONACANTHIDAE

- カワハギ *Stephanolepis cirrifer*
- ヨソギ *Paramonacanthus japonicus*
- アミメウマヅラハギ *Cantherhines pardalis*
- アミメハギ *Rudarius ercodes*
- テングカワハギ *Oxymonacanthus longirostris*
- アオサハギ *Brachalutereres ulvarum*

繁殖行動の比較

性的二型

雌雄で体の形態や大きさ、体色に差が見られることを性的二型(sexual dimorphism)といい、体色の差をとくに二色性(sexual dichromatism)と呼んでいる。雌雄差が発達する理由を説明する理論として、Darwin(1871)の有名な性淘汰理論がある。すなわち、一方の性が繁殖の機会をめぐり、同性間での闘争に有利な形質を獲得するという同性内淘汰(intra-sexual selection)と、異性を引きつけるのに有利な形質を獲得するという異性間淘汰(inter-sexual selection)によって説明されている。

このような性的二型現象は魚類でもふつうに見られ、モンガラカワハギ科とカワハギ科魚類の中でもよく発達している(Table 1)。

モンガラカワハギ科魚類では、雄のほうが雌よりも体長が大きい性的二型が顕著であり(Thresher, 1984参照)，対象とした8種のうちでは6種で確認されている(Table 1)。しかし、体形に雌雄差の見られる種は少なく、ソロイモンガラ *Melichthys niger*などで知られているにすぎない(Randall and Klausewitz, 1973)。

いっぽう雌雄間の体色の差異は、みられる種とみられない種がある。対象種のうち、キヘリモンガラの雄は雌よりも体色が濃く、吻は黄色味のあるオレンジ色である(Gladstone, 1994)。ナメモンガラでは、雄の背鰭と臀鰭の周辺は黄色、尾鰭の周辺はオレンジ色であるのに対して、雌は雄とは逆のパターン、すなわち背鰭と臀鰭の周辺はオレンジ色、尾鰭の周辺は黄色である(Randall et al., 1978)。ツマジロモンガラの雄は、喉部から腹部にかけて紫色を呈する(Kawase and Nakazono, 1994a)。メガネハギと *S. verres* の雄では、下顎の周辺と口角の後方に淡色帯が見られる(Berry and Baldwin, 1966; Zama and Hattori, 1975)。このような定常的な雌雄差のほかに、威嚇・求愛時には雌雄それぞれに独特な体色が見られる場合がある(川辺, 1984; Kawase and Nakazono, 1994a; 川瀬, 未発表)。

カワハギ科魚類では、体の大きさや形態の性的二型がみられる種と、そうでない種がいる。対象種のうち、カワハギでは雄の第2背鰭の2番目の軟条が糸状に伸長する(藤田, 1955)。このような雄の特徴は、体長およそ10 cmの若魚でも見ることができる。ヨソギでは、体長は雄のほうが雌よりも大きく、体高は雌のほうが雄より高い(松浦, 1984; Nakazono and Kawase, 1993)。また、雄の尾鰭の上下端と中央部は糸状に伸長する(松浦, 1984; Nakazono and Kawase, 1993)。ただし、尾鰭のフィラメントが3本ともきれいに揃っている雄は少なく、そのうち何本かが途中から切れている場合が多い。アミメハギでは、雄の尾柄部に剛毛状の棘条鱗が多数見られ、体長およそ15 mmくらいから発達する(黒沼, 1941)。テングカワハギ、アオサハギでは雌雄間で形態の差異はみられないが、雄のほうが雌よりも体長が大きい(Barlow, 1987; Akagawa et al., 1995)。

体色の雌雄差は、対象とした6種のうちではテングカワハギで知られており、雄の腹部皮褶には明るいオレンジ色の斑点がある(Barlow, 1987)。このほかに、*Eubalichthys*属、*Meuschenia*属、ハナツノハギ(*Pseudalutarius*)属、*Scobinichthys*属、ウ

マヅラハギ (*Thamnoconus*) 属で雌雄差のある種が知られている (Kuiter, 1993; Gommon et al., 1994)。このような定常的な雌雄差のほかに、威嚇・求愛時に雄は独特な体色を示す。例えば、カワハギの雄では体側に細長い小さな黒斑が多数現れる (Kawase and Nakazono, 1996)。アミメハギの雄は、第1背鰭棘、第2背鰭基底、尾柄部、喉部が黒ずみ、尾鰭には同心円上の縞模様が明瞭に現れる (Kawase and Nakazono, 1995; Akagawa and Okiyama, 1995)。アオサハギの場合、その体色変化が3つのフェーズに分けられ、最も顕著な時には雄の体の下半分は黒くなり、顔は黄色味を帯びたオレンジ色になる (Akagawa et al., 1995)。

なわばりと行動圏

なわばりとは、ある特定の個体が他個体（多くの場合は同種同性個体）の侵入を排除して、独占的に利用するエリアのことをいう。なわばりを維持するには、侵入者と戦ったり追い払ったりする

コストがかかるが、防衛するエリアを摂餌場所や繁殖場所として独占的に利用できるメリットがある。

モンガラカワハギ科魚類では、対象とした8種すべての雄がなわばりを形成することが知られている (Table 2)。これらのうち、キヘリモンガラの雄は周期的に繁殖を行うたびに決まった産卵場所へ移動して、その周辺になわばりを形成する (Gladstone, 1994)。ナメモンガラの雄も繁殖を行なう際になわばりを形成するが、ときどきなわばりから離れて中層の群がりに加わることがある (川瀬, 未発表)。その他6種の雄は継続的ななわばりを形成し、アカモンガラ、イソモンガラ、ムラサメモンガラでは、数年間にわたり同じ場所でなわばりを維持しているのが観察されている (Fricke, 1980; Kuwamura, 1997)。継続的な雄のなわばり内には雌も定住しており、イソモンガラ、ツマジロモンガラ、*S. verres*, ムラサメモンガラでは、複数の雌がそれぞれなわばりを形成している (Fricke, 1980; Thresher, 1984; Ishihara and Kuwamura, 1996;

Table 1. Comparison of dimorphism and dichromatism among balistoid fishes

Species	Dimorphism		Dichromatism	References
	body shape	body size		
Balistidae				
<i>Odonus niger</i>	no	♂ > ♀	no	5
<i>Pseudobalistes flavimarginatus</i>	no	♂ > ♀	yes	7
<i>P. fuscus</i>	no	♂ > ♀	no	5
<i>Xanthichthys mento</i>	no	—	yes	20
<i>Sufflamen chrysopteru</i> s	no	♂ > ♀	yes	8, 11
<i>S. fraenatus</i>	no	♂ > ♀	yes	22
<i>S. verres</i>	no	—	yes	20
<i>Rhinecanthus aculeatus</i>	no	♂ > ♀	no	16
Monacanthidae				
<i>Stephanolepis cirrhifer</i>	yes	no	yes*	6, 14
<i>Paramonacanthus japonicus</i>	yes	♂ > ♀	yes*	18, 19
<i>Cantherhines pardalis</i>	no	—	yes*	12
<i>Rudarius ercodes</i>	yes	no	yes*	1, 13, 15
<i>Oxymonacanthus longirostris</i>	no	♂ > ♀	yes	4
<i>Brachaluterus ulvarum</i>	no	♂ > ♀	yes*	3

* Males exhibit peculiar body color during courtship and aggressive behavior. Hyphens indicate no data. References in Tables 1–7 are 1) Akagawa and Okiyama (1995), 2) Akagawa and Okiyama (1997), 3) Akagawa et al. (1995), 4) Barlow (1987), 5) Fricke (1980), 6) Fujita (1955), 7) Gladstone (1994), 8) Ishihara and Kuwamura (1996), 9) Kawabe (1984), 10) Kawase (unpublished), 11) Kawase and Nakazono (1994a), 12) Kawase and Nakazono (1994b), 13) Kawase and Nakazono (1995), 14) Kawase and Nakazono (1996), 15) Kuronuma (1941), 16) Kuwamura (1997), 17) Lobel and Johannes (1980), 18) Matsuura (1984), 19) Nakazono and Kawase (1993), 20) Randall et al. (1978), 21) Thresher (1984) and 22) Zama and Hattori (1975).

Kuwamura, 1997). これに対して、アカモンガラでは雌どうしの行動圏は重複し、なわばりはみられない (Fricke, 1980).

カワハギ科魚類では、3種でなわばり行動が知られている (Table 2)。カワハギの雄は、転石と岩礁を含む砂底でなわばりを持ち、その中には1-4尾の雌がそれぞれなわばりを形成する (Kawase and Nakazono, 1996)。またヨソギでは、雄は岩礁と砂底になわばりを形成し、その中には1尾の雌が見られる (Nakazono and Kawase, 1993)。いっぽうテングカワハギでは一部の大型個体がなわばりを形成するが、他の多くの個体の行動圏は重複している (Barlow, 1987)。

これに対して、アミメウマヅラハギやアミメハギは、同種個体と行動圏が重複してなわばりは認められない (Kawase and Nakazono, 1994b, 1995; Akagawa and Okiyama, 1995)。また、ウマヅラハギは人工漁礁に設置した50m×50mの観察区内において50尾以上が単独や群がりで見られ、それらは観察区をはるかに越える広い範囲を行動圏としている (川瀬, 未発表)。このウマヅラハギは季節によって回遊することが知られており、標識放流により朝鮮半島から北海道まで移動する例も報告されている (木幡・岡部, 1970; Park, 1985)。

モンガラカワハギ科とカワハギ科の魚類は昼行

性で、日出よりすこし前に活動を開始し、日没をすぎると休息する (Table 2)。アカモンガラ、イソモンガラ、ツマジロモンガラはなわばり内にある決まった岩穴を寝場所とするが (Fricke, 1980; Ishihara and Kuwamura, 1996)、カワハギやアミメハギは決まった寝場所を持たない (Kawase and Nakazono, 1995, 1996)。

ペア行動

雌雄が一緒に行動して、同種個体が現れたときにはその個体を追い払う (ふつう、雄が雌を他の雄から防衛する) ことがあるような場合、それら雌雄はペアであるということができる。ペア行動をすることによる雌雄それぞれのメリットとして、雌は雄によるなわばりの防衛により、摂餌量を増やして繁殖能力を高めることができること、雄はその雌と独占的に繁殖することにより、自分自身の適度度を上げられることが考えられる (Hourigan, 1989)。

モンガラカワハギ科魚類では、日常的に雌雄がペアで行動する種はこれまでに知られていないが、カワハギ科魚類ではテングカワハギ、アミメハギ、アミメウマヅラハギ、アオサハギで知られている (Table 2)。テングカワハギでは、体長の大きな個体

Table 2. Comparison of territorial defense, activity, sleeping site, and pair behavior among balistoid fishes

Species	Territorial defense		Activity	Sleeping site	Pair behavior	References
	♂	♀				
Balistidae						
<i>O. niger</i>	yes	no	diurnal	rocky hole, fixed	no	5
<i>P. flavimarginatus</i>	yes	no	diurnal	—	no	7
<i>P. fuscus</i>	yes	yes	diurnal	rocky hole, fixed	no	5
<i>X. mento</i>	yes	no	diurnal	—	no	10
<i>S. chrysopterus</i>	yes	yes	diurnal	rocky hole, fixed	no	8, 11
<i>S. fraenatus</i>	yes	—	diurnal	—	no	10
<i>S. verres</i>	yes	yes	diurnal	—	no	21
<i>R. aculeatus</i>	yes	yes	diurnal	—	no	16
Monacanthidae						
<i>S. cirrhifer</i>	yes	yes	diurnal	sandy bottom, unfixed	no	14
<i>P. japonicus</i>	yes	no	diurnal	—	no	19
<i>C. pardalis</i>	no	no	diurnal	—	sporadical	12
<i>R. ercodes</i>	no	no	diurnal	by the algae, unfixed	sporadical	1, 13
<i>O. longirostris</i>	yes	yes	diurnal	behind the coral	usual	4
<i>B. ulvarum</i>	no	no	diurnal	—	sporadical	3

Hyphens indicate no data.

でペア行動が継続的に観察されるが、なわばりを維持して摂餌場所を独占しているのは一部のペアのみで、ペア行動にどのような意義があるのかよくわかっていない(Barlow, 1987)。アミメハギでは、一部の優位な雄は特定の雌と1ヶ月以上にわたりペア行動をするのが観察されるが、雄は朝夕にペアを組んでいる雌から離れてほかの雌に求愛することもあり、ペア行動は断続的である。また、必ずしも観察された雌雄がペアで産卵するとは限らず、雌雄とも別の個体と繁殖することがある(Kawase and Nakazono, 1995)。ただし、このようなペア行動はアミメハギの生息密度が高い場所では見られないという(赤川、私信)。

威嚇・求愛行動

モンガラカワハギ科魚類とカワハギ科魚類では、類似した威嚇・求愛行動が観察されている(Table 3)。

その1つは、第1背鰭棘を立てすぼめする(または立てる)と同時に腹部皮褶を広げる行動("vibrating") (Fig. 1)である。この行動は雄どうしが威嚇する時や、雄が雌に求愛する時に見られる。例えばツマジロモンガラでは、雄どうしが威嚇するときに頭をやや下げた姿勢で向かい合って "vibrating"を行なう(Kawase and Nakazono, 1994a)。カワハギやアミメウマヅラハギは "vibrating"を行なう際

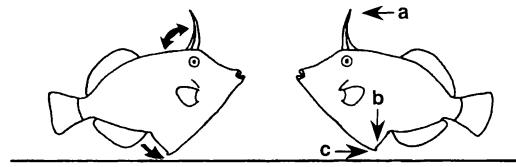


Fig. 1. An aggressive display "vibrating" of two male *Cantherhines pardalis*. Modified from Kawase and Nakazono (1994b). First dorsal spine (a), ventral flap (b) and rudimentary ventral fin (c).

に尾鰭を広げたままであるが(Kawase and Nakazono, 1994b, 1996)、ヨソギは尾鰭を開いたり閉じたりする(Nakazono and Kawase, 1993)。アミメハギやテングカワハギは、尾鰭を広げたまま上へ振る(Barlow, 1987; Kawase and Nakazono, 1995; Akagawa and Okiyama, 1995)。アオサハギでは尾鰭を広げたまま震わせる(Akagawa et al, 1995)。このほかに、ウチワハギ *Monacanthus ciliatus*, *M. tuckerii*, *Cantherhines pullus*, *Aluterus punctatus* でも "vibrating"が知られている(Clark 1950)。

このような第1背鰭棘の立てすぼめと腹部皮褶の拡張は、モンガラカワハギ科およびカワハギ科の魚類に共通した特殊な骨格構造、すなわち強大な第1背鰭棘と棘状に特化した腹鰭構造(Matsuura, 1979)により生じている。したがって、"vibrating"はこれら2科の魚類の形態的特徴を反映し

Table 3. Comparison of displays and courtship behavioral patterns among balistoid fishes

Species	"vibrating"	"tail bending"	"leaning"	"nuzzle"	"thrust"	References
Balistidae						
<i>O. niger</i>	—	—	—	—	—	—
<i>P. flavimarginatus</i>	—	—	—	—	—	—
<i>P. fuscus</i>	—	—	—	—	—	—
<i>X. mento</i>	yes	no	no	yes	yes	10
<i>S. chrysopterus</i>	yes	no	no	yes	yes	8, 11
<i>S. fraenatus</i>	—	—	—	yes	yes	9
<i>S. verres</i>	—	—	—	—	—	—
<i>R. aculeatus</i>	—	—	—	yes	yes	16
Monacanthidae						
<i>S. cirrifer</i>	yes	no	no	yes	yes	14
<i>P. japonicus</i>	yes	no	no	yes	yes	19
<i>C. pardalis</i>	yes	no	yes	yes	yes	12
<i>R. ercodes</i>	yes	yes	yes	yes	yes	1, 13
<i>O. longirostris</i>	yes	—	—	yes	yes	4
<i>B. ulvarum</i>	yes	—	—	—	—	3

Hyphens indicate no data.

た、特有の誇示行動であるといえる (Kawase and Nakazono, 1995).

“vibrating”的ほかに、アミメウマヅラハギとアミメハギでは雄が雌の後ろで体を海底に水平にする求愛行動 (“leaning”), アミメハギでは雄が雌の後ろで体を傾け、尾柄をその傾けた方向に曲げる求愛行動 (“tail bending”)が観察されている (Kawase and Nakazono, 1994b, 1995). また、産卵の前には雄が雌の顔や腹部、生殖孔の周辺などを吻でついたりさすったりする求愛行動 (“nuzzle”)が共通して観察されている (Table 3).

産卵前の行動

産卵の1–2日前になると、産卵を準備する行動が観察される。例えばキヘリモンガラの雄は、雌より先に産卵場所へやってきて産卵床を整える (Gladstone, 1994). ナメモンガラでは雌雄、ツマジロモンガラでは雌が、産卵しようとする場所からゴミを除去したり、その場所へ吻を出し入れする行動 (“thrust”)が観察される (Kawase and Nakazono, 1994a; 川瀬、未発表).

産卵の1時間くらい前になると、多くの種で雌による “thrust” が観察されている (Table 3). 雌がこのような “thrust” をする理由として、モンガラカワハギ類やカワハギ、ヨソギのように砂底で産卵する種は、吻を出し入れして砂をほぐすことにより、卵が砂粒に付着し易いようにしている可能性がある。それによって、卵と卵の間にすきまができる水が通り易くなり、ガス交換の効率がよくなる効果の生じることが考えられる (Kawase and Nakazono, 1996). また、海藻の表面に産卵する3種のうちテングカワハギとアミメウマヅラハギでは、産卵基盤となる海藻が毒性や草食動物を忌避させる化学物質を持つことから、“thrust” により産卵する海藻を選択している可能性が指摘されている (Barlow, 1987; Kawase and Nakazono, 1994b).

産卵前に雌が行う “thrust” は、産卵に至るまで長時間続くことがある。アミメハギでは、その間に雌の配偶者選択が行われていると考えられている。すなわち、雌が何カ所も行き来して “thrust” を行っている間に、複数の雄が雌の後ろに一列にならんで追尾するのが観察されるが、行列を作って追尾している間には雄どうしの競争が起こり、優位な雄は雌と産卵する際に有利である列の前のほうを占めることができる。こうして産卵を引き延ばすことにより、雌は雄どうしの戦いを勝ち進ん

だ優位な雄と産卵することができると考えられている (Akagawa and Okiyama, 1995; 赤川, 1997). テングカワハギでは、雌は産卵を引きのばすことによってパートナーの雄が別の雌と産卵することのできる機会を減らし、その雄が常に自分の近くにいる状態にして、雄の防衛による攝餌場所を確保しているのではないかと考えられている (Barlow 1987). アミメウマヅラハギでは、雌が “thrust” を行っている間にそこをなわばりとしているスズメダイの仲間に追い払われることがよく観察されることから、単に適当な場所を見つけるのに時間がかかってしまうだけなのかもしれない (Kawase and Nakazono, 1994b).

産卵行動

体外受精を行う魚類の産卵のパターンとして、雌雄が1対1で行うペア産卵、1尾の雌と複数の雄が行う一雌多雄の群れ産卵、複数の雌雄による多雌多雄の群れ産卵がある。ペア産卵が行われるときには、近くに潜んでいた雄が飛び込んでき一緒に放精するスニーキング (sneaking) (ペラ科魚類などではストリーキング (streaking) と呼ぶことがある) という現象が見られることもある (Warner et al., 1975; Gross, 1984).

モンガラカワハギ科魚類では、ペア産卵のみが知られている (Table 4). その際にはストリーキングやスニーキングは見られない (Kuwamura, 1997; 川瀬、未発表). これに対して、カワハギ科魚類ではペア産卵以外に群れ産卵もみられる。アミメハギではペア産卵のほかに1尾の雌に3尾以上の雄がかかわる一雌多雄の群れ産卵が観察されることもある (Kawase and Nakazono, 1995; Akagawa and Okiyama, 1995). また水槽観察によると、ウスバハギは多雌多雄の群れ産卵を行うことが報告されている (北田ら, 1985).

雄は雌が放卵すると同時に放精していると考えられるが、ペア産卵のみをおこなう種では放精する様子が肉眼ではほとんど確認することができない (例: Kawase and Nakazono; 1994b, 1996). これに対して、アミメハギでは多量の精子が放精され、周囲の海水が白濁する (Kawase and Nakazono, 1995). 生殖腺を調べると、常にペア産卵の見られるカワハギでは雄の生殖腺指数 ($100 \times \text{生殖腺重量} / \text{体重}$) がわずか平均 0.29 (範囲 0.06–0.69) (Kawase and Nakazono, 1996) であるのに対して、群れ産卵の見られるアミメハギでは 4.26 (2.89–6.28)

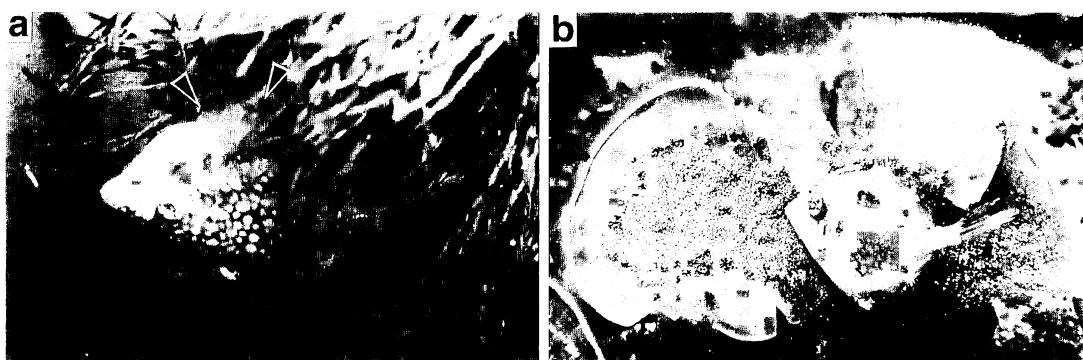


Fig. 2. Spawning and maternal egg care of *Rudarius ercodes*. a) An instant of gamete release of the female (front) and male. b) An egg-tending female and her eggs attached to brown algae, *Padina arborescens* (Kawase and Nakazono, 1995).

に達する (Kawase and Nakazono, 1995). 群れ産卵が行われる場合、雄では受精率をめぐり精子間競争が起こるため、同一の種内でもペア産卵をする個体に較べて群れ産卵をする個体の生殖腺が著しく大きくなる例が報告されている (Choat and Robertson, 1975; Warner and Robertson, 1978)。したがって、アミメハギの雄が大きな精巣を備えて一度に多量の精子を放精することができる原因是、群れ産卵に適応していることによると考えられる

(Kawase and Nakazono, 1995)。

産卵に要する時間は、アオサハギを除くと、モンガラカワハギ科やその他のカワハギ科魚類はすべて2-3秒のうちに完了する (Table 4)。雄は雌に対して体を傾けた姿勢で腹部を合わせ、その後に放卵・放精が行われる。その際にアミメハギでは、雌雄とも腹部を海底に対して45-180度反転して放卵・放精する (Kawase and Nakazono, 1995) (Fig. 2a)。これに対してアオサハギでは、雌雄が腹

Table 4. Comparison of spawning behavior, condition of eggs and spawning substratum and site among balistoid fishes

Species	Spawning style (♂ : ♀)	Time to release eggs (sec)	Condition of eggs	Spawning substratum	Spawning site	References
Balistidae						
<i>O. niger</i>	1 : 1	—	scattered mass	sb	fixed	5
<i>P. flavimarginatus</i>	1 : 1*	—	mass	sb	fixed	7, 17
<i>P. fuscus</i>	1 : 1	—	mass	sb	unfixed	5
<i>X. mento</i>	1 : 1	2-3	scattered mass	sb, sr	—	10
<i>S. chrysopterus</i>	1 : 1	2-3	mass	sb, sr	unfixed	8, 11
<i>S. fraenatus</i>	1 : 1	2-3	mass	sb, sr	—	9, 10
<i>S. verres</i>	1 : 1*	—	mass	sb	—	21
<i>R. aculeatus</i>	1 : 1	2-3	mass	sb, sr	unfixed	16
Monacanthidae						
<i>S. cirrifer</i>	1 : 1	2-3	scattered mass	sb	unfixed	14
<i>P. japonicus</i>	1 : 1	2-3	mass	sb	unfixed	19
<i>C. pardalis</i>	1 : 1	2-3	scattered	al	—	12
<i>R. ercodes</i>	1 : 1-3	2-3	mass	al, ao	unfixed	1, 2, 13
<i>O. longirostris</i>	1 : 1	2-3	scattered	al	—	4
<i>B. ulvarum</i>	1 : 1	20-30	scattered	sp	—	3

Hyphens indicate no data; sb, sandy bottom; sr, sandy reef; al, algae; ao, artificial object; sp, sponge.

* Spawning should be done in a pair judging from female territoriality and egg care.

部を合わせてから雄は1–2秒後で離れるが、雌はそのままの姿勢で産卵基盤に20–30秒間とどまっている (Akagawa et al., 1995).

繁殖時期と時刻および周期性

繁殖がいつ行われるのかという時間的なスケールは、(1)1年のうちでどの時期が繁殖期なのか、(2)1日のうちでどの時刻に繁殖するのかの2つに分けられる。

日本沿岸での調査によると、モンガラカワハギ科のナメモンガラでは6月から9月（東京都八丈島、川瀬、未発表）、ムラサメモンガラでは7月から9月（沖縄県瀬底島、Kuwamura, 1997）が繁殖期である。またカワハギ科魚類では、カワハギは5月中旬から7月下旬（高知県柏島、Kawase and Nakazono, 1996）、ヨソギは7月中旬から9月中旬（福岡県津屋崎、Nakazono and Kawase, 1993）、アミメウマヅラハギは6月中旬から8月中旬（高知県柏島、Kawase and Nakazono, 1994b）、アミメハギは6月中旬から9月中旬（福岡県津屋崎、Kawase and Nakazono, 1995）、5月下旬から10月上旬（神奈川県油壺、Akagawa and Okiyama, 1995）、ウマヅラハギは5月下旬から7月中旬（新潟県沿岸、池原, 1976）、5月下旬から7月上旬（広島湾、北島ら, 1964）であることが報告されている。アオサハギでは6月下旬（神奈川県油壺、Akagawa et al., 1995）に産卵行動が確認されている。

モンガラカワハギ科魚類の多くの種では、日出前後の早朝に産卵する(Table 5)。しかし、ナメモンガラは産卵時刻が一定ではなく、午前中に産卵する場合もあれば、昼過ぎに産卵することもある（川瀬、未発表）。カワハギ科魚類では、カワハギは午前中 (Kawase and Nakazono, 1996)、アミメハギは日出前後の早朝 (Kawase and Nakazono, 1995; Akagawa and Okiyama, 1995)に産卵する。これに対して、ヨソギは午前中に産卵する場合もあれば夕方に産卵する場合もある (Nakazono and Kawase, 1993)。テングカワハギでは、Enewetak環礁での観察によると夕方前に産卵がみられるが (Barlow, 1987)，沖縄県瀬底島ではその時の水温によって産卵時刻が変わると（小北、私信）。アミメウマヅラハギとアオサハギでは野外でそれぞれ1例のみであるが、産卵は朝に観察されている (Kawase and Nakazono, 1994b; Akagawa et al., 1995)。また水槽観察によると、ウマヅラハギでは午前中や夕方（高見・宇都宮, 1969），ウスバハギでは主に午前

中（北田ら, 1985）に産卵することが報告されている。

魚類では、月齢周期や1日の潮汐周期にあわせて繁殖するような種が多く知られている (Thresher, 1984 参照)。モンガラカワハギ科魚類のうち、キヘリモンガラは満月および新月の1–6日前で日没時に満潮が重なる日に産卵する (Gladstone, 1994)。ムラサメモンガラでは、満月と新月の前後に産卵する (Kuwamura, 1997)。これに対して、ツマジロモンガラでは周期性はみられないようである (Kawase and Nakazono, 1994a; Ishihara and Kuwamura, 1996)。いっぽうカワハギ科魚類では、ある程度の期間くり返して繁殖が観察されているカワハギ、ヨソギ、アミメハギの3種では、月齢周期や潮汐周期との関係はみられない (Table 5)。

繁殖頻度

繁殖を行う頻度は、繁殖期間中に1個体がどれくらいの間隔で繁殖するのか、また、1日のうちに何回繁殖するのかについて雌雄別にみることができる (Table 5)。

モンガラカワハギ科の5種では、雌の産卵間隔はふつう数日である (Table 5)。ただし、満月・新月周期で産卵するムラサメモンガラでは、一周期中に2日続けて産卵することもある (Kuwamura, 1997)。これに対して、カワハギ科魚類のアミメハギでは次の産卵を行うまでに6–12日間かかるが、カワハギ、ヨソギ、テングカワハギ (Table 5) やウマヅラハギ（高見・宇都宮, 1969）では産卵した翌日に再び次の産卵を行うのが観察されている。また、1尾の雌が1日に産卵する回数は、これまでに知られている限りでは両科ともすべての種で1回のみである (Table 5)。

雄の場合は、モンガラカワハギ科とカワハギ科の両科で、繁殖した翌日にも再び繁殖することが知られている (Table 5)。これらのうち、キヘリモンガラ、ツマジロモンガラ、ムラサメモンガラ、カワハギ、アミメハギ、テングカワハギでは1日に2尾以上の雌と繁殖することもある (Table 5)。

卵塊と産卵基盤

魚類の卵はその浮力により、沈性卵 (demersal egg)と浮性卵 (pelagic egg)の2つに大きく分けられる。これまでの報告によると、モンガラカワハギ科とカワハギ科魚類の卵はすべて沈性卵で、その

Table 5. Comparison of mating periodicity, time, frequency and bouts among balistoid fishes

Species	Mating periodicity	Mating time	Mating frequency		Max. mating bouts/d		References
			♂	♀	♂	♀	
Balistidae							
<i>O. niger</i>	—	early morning	—	—	>1	1	5
<i>P. flavimarginatus</i>	semi-lunar	early morning	suc. d* ¹	semi-lunar int.	3	1	7
<i>P. fuscus</i>	—	early morning	—	—	1	1	5
<i>X. mento</i>	—	unfixed	—	>2 d int.	—	1	10
<i>S. chrysopterus</i>	no	early morning	suc. d	5–7 d int.	2	1	8
<i>S. fraenatus</i>	—	early morning	—	6–8 d int.	—	1	9
<i>S. verres</i>	—	early morning	—	—	—	1	21
<i>R. aculeatus</i>	semi-lunar	early morning	suc. d* ¹	1–6 d int.* ¹	3	1	16
Monacanthidae							
<i>S. cirrhifer</i>	no	morning	suc. d	suc. d	3	1	14
<i>P. japonicus</i>	no	unfixed	suc. d	suc. d	1	1	19
<i>C. pardalis</i>	—	morning* ²	—	—	—	—	12
<i>R. ercodes</i>	no	early morning	suc. d* ³	6–12 d int.	>1* ⁴	1	13
<i>O. longirostris</i>	—	late afternoon* ⁵	suc. d	suc. d	2* ⁶	1	4
<i>B. ulvarum</i>	—	morning* ²	—	—	—	—	3

Hyphens indicate no data; suc. d, successive days; int., interval.

*¹ In semi-lunar phase.

*² Only one spawning was observed.

*³ The same individuals showed pre-spawning behavior on successive days.

*⁴ Males courted another female after a mating.

*⁵ Mating time changed according to water temperature (T. Kokita, personal com.).

*⁶ Male mated with two females in a bigamous mating system (T. Kokita, personal com.).

Table 6. Comparison of female standard length (SL) and egg features among balistoid fishes

Species	Mean SL (mm)	Mean egg number	Mean egg diameter (mm)	Nature of eggs	References
Balistidae					
<i>O. niger</i>	—	—	—	demersal, adhesive	5
<i>P. flavimarginatus</i>	300* ¹	430,000	0.55	demersal, adhesive	7, 17
<i>P. fuscus</i>	—	—	—	demersal, adhesive	5
<i>X. mento</i>	170* ²	98,400	0.47	demersal, adhesive	10
<i>S. chrysopterus</i>	150* ²	106,000	0.53	demersal, adhesive	11
<i>S. fraenatus</i>	130* ²	73,000	0.55	demersal, adhesive	10
<i>S. verres</i>	—	—	—	demersal, adhesive	21
<i>R. aculeatus</i>	150* ³	55,500	0.49	demersal, adhesive	16
Monacanthidae					
<i>S. cirrhifer</i>	177	17,500	0.62	demersal, adhesive	14
<i>P. japonicus</i>	73	3,550	0.56	demersal, adhesive	19
<i>C. pardalis</i>	140* ²	—	0.53	demersal, adhesive	12
<i>R. ercodes</i>	36	6,100	0.53	demersal, adhesive	1, 13
<i>O. longirostris</i>	65	175	0.7	demersal, adhesive	4
<i>B. ulvarum</i>	42	160	0.82	demersal, adhesive	3

Hyphens indicate no data.

*¹ Approximate SL is shown because no descriptions are on the original literature.

*² SL was measured by eye.

*³ SL was estimated from total length.

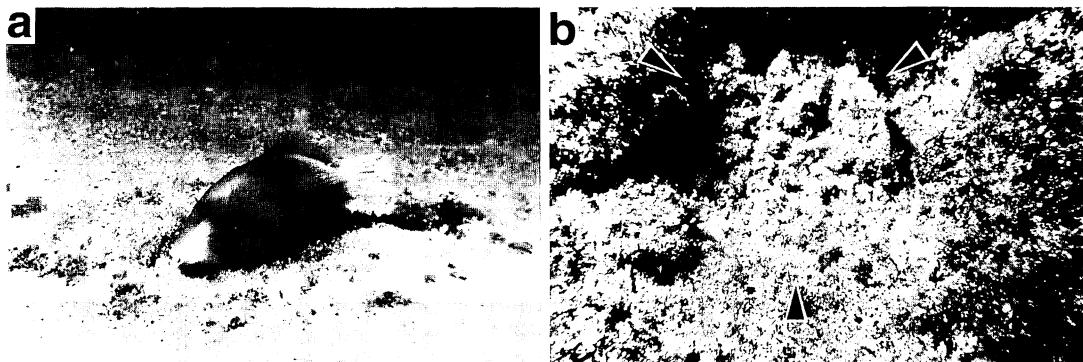


Fig. 3. Egg blowing and fanning by the female *Sufflamen chrysopterus* (a) and her egg mass (b). Modified from Kawase and Nakazono (1994a). Arrows show the outer margin of the egg mass, measuring approximately 75 mm in diameter.

なかでも卵膜の表面に粘着性のある粘着卵 (adhesive egg)である。

平均卵径は、モンガラカワハギ科6種では0.47–0.55 mm, カワハギ科6種では0.52–0.82 mmである (Table 6)。このほかにクロモンガラ *Melichthys vidua* では0.48 mm (川瀬, 未発表), ウマヅラハギでは0.62 mm (北島ら, 1964), ウスバハギでは0.68 mm (居村ら, 1986) であることが報告されている。このように両科の卵は、沈性粘着卵としては非常に小型である。

1尾の雌の1回あたりの平均産卵数は、モンガラカワハギ科5種では55,500–430,000個である (Table 6)。カワハギ科5種では160–17,500個 (Table 6) であるほか、ウマヅラハギでは300,000個 (高見・宇都宮, 1969) で、種によってさまざまである。モンガラカワハギ科魚類ではカワハギ科魚類より産卵数が多い傾向がみられるが、その要因としてモンガラカワハギ科5種(130–300mm)のほうがカワハギ科5種(36–177mm)より体が大きいことや、モンガラカワハギ科のほうが卵径が小さいことが挙げられる。

産卵基盤は、モンガラカワハギ科魚類でよく似た特徴がみられる。卵塊は砂底もしくは砂を薄くかぶった岩礁にあり、卵の表面には砂粒が付着している (Table 4)。卵塊の形状には1カ所で塊状になるタイプと、周辺にやや分散して小さな塊状となるタイプがある (Table 4)。前者のタイプは、砂底に作られた窪みや岩礁の窪みの中に卵塊が納められていることが多い (Fig. 3b)。

これに対してカワハギ科魚類では、産卵基盤と卵塊の形状が種によって多様である (Table 4)。カワハギの卵塊は砂底で直径約15 cmの範囲に分散

した塊状 (Kawase and Nakazono, 1996)、ヨソギの卵塊は直径およそ4 cmの塊状 (Nakazono and Kawase, 1993) (Fig. 4b) となっており、モンガラカワハギ科魚類の例と類似している。アミメウマヅラハギの卵はアミジグサ科 Dictyotaceae の紅藻、テンガカワハギの卵は藍藻の表面に散乱して付着している (Barlow, 1987; Kawase and Nakazono, 1994b)。アミメハギはウミウチワ *Padina arborescens* やホンダワラ類 *Sargassum spp.*、アマモ *Zostera marina* などの海藻や海草のほか、人工構造物などにも産卵する (Kawase and Nakazono, 1995; Akagawa and Okiyama, 1995, 1997) (Fig. 2b)。卵塊の形状は産卵基盤の形状により変化し、平面状になる場合や塊状になる場合がある (Kawase and Nakazono, 1995)。アオサハギは、産卵場所としてセッカイカイメン *Grantessa mitukurii* を選択し、入水孔から産卵して卵は流入溝に付着している (Akagawa et al., 1995)。

産卵場所が継続的に観察されているモンガラカワハギ科魚類5種とカワハギ科魚類3種のうち、アカモンガラとキヘリモンガラでは雄のなわばり内に決まった産卵場所がある (Table 4)。アカモンガラでは、雄の寝場所近くに複数の産卵場所があり、その場所は一定の雌によって利用される (Fricke, 1980)。キヘリモンガラでは、砂とサンゴ片で作られた直径約2 mのマウンドが繰り返し使用され、卵塊は中央にある窪みの中に納められる (Gladstone, 1994)。またアオサハギでは、同じ海綿が複数の雌により産卵場所として利用される (Akagawa et al., 1995)。

卵保護

硬骨魚類では様々なタイプの卵や子の保護がみられるが、次の3つに大きく分けることができる。ウミタナゴやカサゴの仲間のように親の体内で子を保育する体内運搬型 (internal bearer), ヨウジウオやネンブツダイの仲間のように自分の体表や口内に子を保持して保護する体外運搬型 (external bearer), そして産卵基盤に付着した卵や孵化した仔稚魚を親が見張って保護する見張り型の保護 (guarder) (Balon, 1975, 1981; 桑村, 1987)である。これら3タイプのうち、見張り型の保護が最も一般的で、卵保護 (egg care)には親が卵に水を吹きかけたり鰓でおおったりして卵の生存率を高めるような直接的な保護 (卵の世話: egg tending) と、卵に近づく魚を追い払って食卵を防ぐ間接的な保護 (卵の防衛: egg guarding) に分けることができる (Kawase and Nakazono, 1995)。

モンガラカワハギ科魚類では、すべての種で親による卵保護が見られ、そのパターンは非常によく似ている (Table 7)。卵の世話をするのは雌の役割で、雄は一切行わないこと、卵の防衛は雌が行

なう点で共通している。相違点は、雄も卵の防衛にかかわるか否かにある。こうしてモンガラカワハギ科魚類の卵保護には、雌による卵保護 (maternal egg-care)と両親による卵保護 (biparental egg-care)がみられることになる。

これに対してカワハギ科魚類で卵保護が見られるのは、ここに挙げた6種のうちカワハギ、ヨソギ、アミメハギの3種である。これら3種では、それぞれ異なったタイプの卵保護が知られている (Table 7)。

カワハギの場合、雄は産卵が終わるとすぐにその場所を離れ、卵保護は見られない。これに対して、雌は卵塊の真上で体を斜めに傾けて、臀鰭を砂底に接するようにして左右に数十回小回りをする。この行動には、卵塊を砂粒で隠して捕食されにくくする効果や、付着した砂粒によって間隙をつくり、卵膜からのガス交換をよくする効果があると考えられる (Kawase and Nakazono, 1996)ので、卵の世話とみなすことができる。雌は産卵からおよそ10分間は卵塊の近くにとどまり、近づく魚を追い払って卵の防衛を行う。しかし、それ以降は雌も卵塊から離れて卵塊に関心を示すことはなく、

Table 7. Comparison of parental egg care and mating system among balistoid fishes

Species	Typical parental care	Egg-tending		Egg-guarding		Duration of care	Time of hatching	Mating system	References
		♂	♀	♂	♀				
Balistidae									
<i>O. niger</i>	biparental	no	yes	yes	yes	1 d	—	ntf-p	5
<i>P. flavigularis</i>	biparental	no	yes	yes	yes	1 d	after sunset	mtv	7
<i>P. fuscus</i>	maternal	no	yes	no	yes	1 d	—	tf-p, fm	5
<i>X. mento</i>	biparental	no	yes	yes	yes	2 d	after sunset	mtv	10
<i>S. chrysopterus</i>	maternal	no	yes	no	yes	1 d	after sunset	tf-p, fm	8, 11
<i>S. fraenatus</i>	maternal	no	yes	no*	yes	1 d	after sunset	—	9, 10
<i>S. verres</i>	maternal	no	yes	no	yes	1 d	—	tf-p	21
<i>R. aculeatus</i>	maternal	no	yes	no	yes	1 d	after sunset	tf-p	16
Monacanthidae									
<i>S. cirrhifer</i>	maternal	no	yes	no	yes	10 min	—	tf-p, fm, mtv	14
<i>P. japonicus</i>	biparental	yes	yes	yes	yes*	2–3 d	—	m	19
<i>C. pardalis</i>	no care	no	no	no	no	0	—	—	12
<i>R. ercodes</i>	maternal	occasional	yes	occasional	yes	2–4 d	after sunset	p	13
<i>O. longirostris</i>	no care	no	no	no	no	0	—	m, b*	4
<i>B. ulvarum</i>	no care	no	no	no	no	0	—	—	3

Hyphens indicate no data; mtv, male-territory-visiting polygamy; m, monogamy; fm, facultative monogamy; b, bigamy; p, promiscuity; ntf-p, non-territorial-female polygyny; tf-p, territorial-female polygyny.

*¹ Male egg-guarding was observed just after mating in an aquarium (Kawabe, 1984).

*² Female egg-guarding was much more infrequent than that of male.

*³ Bigamy was observed due to female-biased sex-raito (T. Kokita, personal com.).

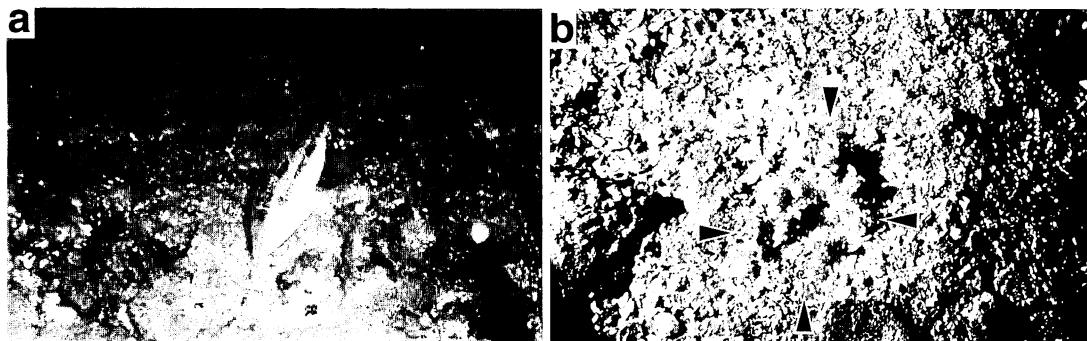


Fig. 4. Egg blowing by the male *Paramonacanthus japonicus* (a) and an egg mass on the sandy bottom (b). Modified from Nakazono and Kawase (1993). Arrows show the outer margin of the egg mass, measuring approximately 40 mm in diameter.

卵塊は孵化するまでのおよそ3日間砂底に放置される (Kawase and Nakazono, 1996).

ヨソギでは、産卵が終わると雄は産卵場所からすぐに離れる。いっぽう、雌は砂底に産卵した卵塊に盛んに水を吹きかけて世話をすると、やがてこの雌も卵塊から離れる。それ以降は、親が卵塊のそばに常時いることはないが、雌雄はそれぞれ卵塊のある場所へ時々やってきて水を吹きかける (Fig. 4a)。また、卵塊に他の魚が近づくを見つけると、親は猛スピードで突進してその魚を追い払う。この卵の防衛は主に雄が行い、雌が行う頻度は非常に低い。ヨソギの雌は連日産卵することがあり、産卵場所は毎回異なっている。それらの卵が孵化するまでには2–3日かかることから、雄のなわばかり内には最高3個の卵塊が同時に観察される。その場合、雌雄はそれらすべての卵塊の世話と防衛を行う (Nakazono and Kawase, 1993)。

アミメハギでは、ふつう雌のみによる卵保護がみられる (Fig. 2b)。産卵を終えると、雌はすぐに海藻に産みつけた卵塊に水を吹きかけるとともに、吻で卵塊を海藻に押しつける行動を開始する。雌は卵保護を始めてからおよそ2時間は卵塊からほとんど離れないが、それ以降はときどき卵塊から離れて、半径およそ1mの範囲で摂餌を行う。このため、卵の世話と摂餌が数十秒間隔で交互に行われる。また雌は卵塊に近づく魚を見つけると、その魚に突進して追い払い、卵を防衛する。ただし夜間には、雌は卵塊が産みつけられた海藻に寄り添って休息する。卵保護は2–4日間続き、最終日の日没直後に卵は一斉に孵化する (Kawase and Nakazono, 1995; Akagawa and Okiyama, 1995)。ところが、場合によっては雌が卵保護をしている卵

塊の周辺に雄もとどまって、その卵の防衛を行う。ただし、雄が卵塊に近づこうとすると、雌は雄を容赦なく追い払う。さらに、稀ではあるが雌が卵塊を放棄した場合には、雄が単独で雌と同様な卵保護を行うのが観察されている。また、卵保護をしている雌を実験的に除去すると、数10分後にその雌と産卵した雄がやってきて、卵保護を行う場合がある。このように、アミメハギではふつう雌による卵保護が見られるが、雄が卵保護に参加することにより両親あるいは雄のみによる保護も見られ、卵保護をする親の性別の組み合わせにより3つのパターンが生じる (Kawase and Nakazono, 1995)。

配偶システム

配偶システム (mating system)とは、雌雄それぞれの繁殖戦略の結果生じる雌雄の配偶関係のことである、どのような雌雄の組み合わせで繁殖が繰り返されるのかということを示す。

モンガラカワハギ科魚類では、7種について配偶システムが報告されている (Table 7)。キヘリモンガラとナメモンガラでは、雄が産卵なわばかりを形成し、そこへやってくる雌を誘って繁殖する (Gladstone, 1994; 川瀬, 未発表)。したがって、配偶システムはなわばかり訪問型複婚 (MTV (male-territory-visiting) polygamy. 桑村, 1996) (Fig. 5a) である。アカモンガラでは雄のなわばかり内に複数の雌が生息し、それらの雌の行動圏は重複している。これらの雌雄が繁殖を繰り返すことから、非なわばかり雌一夫多妻 (non-territorial-female polygyny) (Fig. 5b) である。そのほかの4種では雄がなわばかり

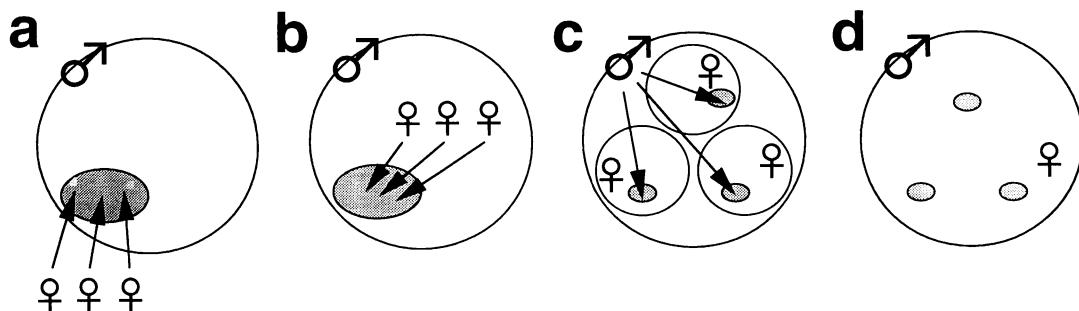


Fig. 5. Four types of mating system among balistid and primitive monacanthid fishes. a) Male-territory-visiting polygamy, b) non-territorial-female polygyny, c) territorial-female polygyny and d) monogamy. Open circles indicate territory, solid ovals spawning site, and arrows female (male) visiting of spawning site (s).

を持ち、その中には複数の雌が生息してそれぞれなわばりを持っている。こうして雄は、それらの雌と繁殖を繰り返すことから、なわばり雌一夫多妻 (territorial-female polygyny) (Fig. 5c)である。ただし、条件次第ではなわばり内の雌の数が1尾になることもあります。この場合は一夫一妻 (facultative monogamy)である。

カワハギ科魚類では4種で配偶システムが報告されている (Table 7)。カワハギでは、雄は自分のなわばり内でそれぞれなわばりを形成している1-4尾の雌と繁殖を繰り返すことから、配偶システムはなわばり雌一夫多妻 (Fig. 5c) (雌が1尾のみの場合の一夫一妻) である。さらに、なわばり雄は自分のなわばりの外からやってくる非なわばり雌 (訪問雌) とも繁殖を行うことから、なわばり訪問型複婚 (Fig. 5a) でもある (Kawase and Nakazono, 1996)。ヨソギでは、通常はなわばり雄とその中にいる1尾の雌が繁殖をくり返すことから、配偶システムは一夫一妻 (monogamy) (Fig. 5d) である (Nakazono and Kawase, 1993)。アミメハギでは、一部の優位な雄が特定の雌とペア行動するが、必ずしもそのペアで繁殖を行うわけではない。また、産卵はペアで行われるだけでなく一雌多雄の群れ産卵が行われる。このように、雌雄のいずれからみても配偶者が一定でないことから、配偶システムは乱婚 (promiscuity) である (Kawase and Nakazono, 1995; Akagawa and Okiyama, 1995)。テングカワハギでは、雌雄が常にペア行動をし、その雌雄が繁殖を繰り返すことから、配偶システムは一夫一妻である (Barlow, 1987)。ただし、性比の偏りによって一夫二妻 (bigamy) になることも観察されている (小北、私信)。

繁殖行動の進化

ここまで、モンガラカワハギ科の8種とカワハギ科の6種の繁殖行動を各項目ごとにみてきた。それによると、モンガラカワハギ科魚類の繁殖行動はそれぞれの種で共通点が比較的多いのに対して、カワハギ科魚類では種によって非常に多様であることがわかる (Tables 1-7)。

繁殖行動の進化の道筋を考える方法の一つとして、形態を分類形質に用いて構築された系統類縁関係を参照する方法がある。すなわち、どのグループが原始的でどのグループが派生的であるのかという情報を参照して、行動の進化の方向性を考えるのである。

そこでまず、モンガラカワハギ科とカワハギ科を含むフグ目全体の系統類縁関係と、それら両科の関係を見るところにする。その上で、これらモンガラカワハギ上科魚類の繁殖行動の進化について検討する。

フグ目およびモンガラカワハギ上科の系統類縁関係

フグ目は、3つの亜目に分けることができる。その中で一番原始的なグループは、ベニカワムキ科 (Triacanthodidae) とギマ科 (Triacanthidae) を含むギマ亜目 (Triacanthidei) で、それと共に祖先種からフグ亜目 (Tetraodontoidae) とモンガラカワハギ亜目 (Balistoidei) が派生したと考えられている。そのモンガラカワハギ亜目にはイトマキフグ科 (Arajanidae) とハコフグ科 (Ostraciidae) よりなるハコフグ上科 (Ostracioidea) と、ここで扱っているモンガラカワハギ上科が含まれている (Winterbottom,

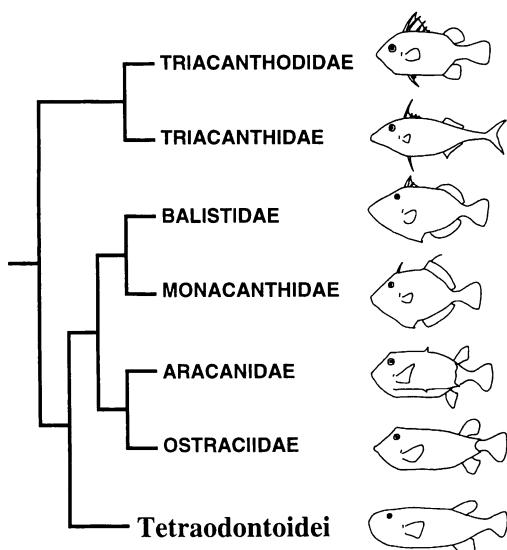


Fig. 6. Cladogram of the phylogenetic relationships of the order Tetraodontiformes based on Winterbottom (1974) and Tyler and Sorbini (1996).

1974; Tyler and Sorbini, 1996) (Fig. 6).

モンガラカワハギ上科では、腹鰭構造によって系統類縁関係が明瞭に示されている。腹鰭構造は特化したグループほど退化しているが、モンガラカワハギ科魚類では腹鰭構造が原始的であり、カワハギ科魚類では退化しつつある様々な段階の腹鰭構造が認められることから、後者は前者、あるいはそれにごく近い仲間から派生したと考えられている。また、その他の形態形質を比較すると、モンガラカワハギ科魚類では共通点が多いのに対して、カワハギ科魚類では種によって多様に分化している (Matsuura, 1979, 1981) (Fig. 7).

中層産卵から海底産卵への進化

ここで対象としているモンガラカワハギ科やカワハギ科より原始的な形質を持っているギマ科のギマ *Triacanthus biaculeatus* では、水槽内での産卵行動が報告されている (鈴木ら, 1983)。それによると、産卵が見られるのは夕方で、1尾の雌と数尾の雄が水面近くで放卵・放精する。また、同じモンガラカワハギ亜目であるハコフグ科のハコフグ *Ostracion immaculatus*, ウミスズメ *Lactoria diaphanus*, シマウミスズメ *L. fornasini* は、いずれの種もすべて夕方に中層で分離浮性卵を産むことが知られている (Moyer, 1979)。

また、モンガラカワハギ科魚類では、(1) 産卵が

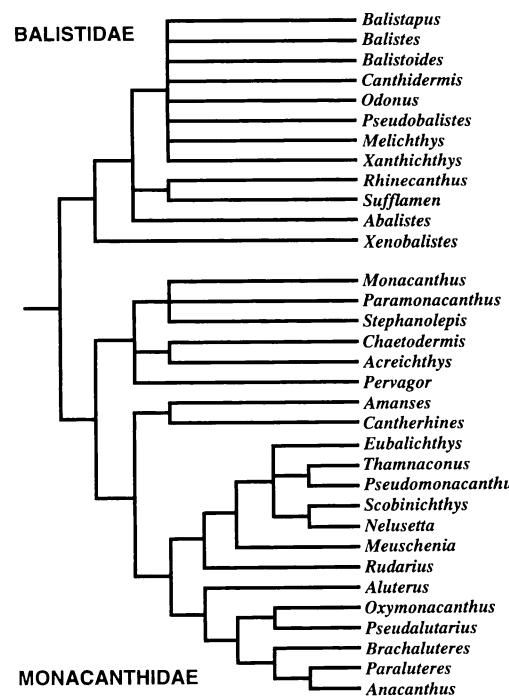


Fig. 7. Cladogram of the phylogenetic relationships among the balistoid families and genera based on Matsuura (1979, 1981).

わずか2-3秒のうちに行われること (Table 4), (2) 卵径が0.5 mm前後と非常に小形であること (Table 4), (3) ナメモンガラを除きふつう1日以内に孵化することが共通して挙げられる。これら3つの特徴は、中層で分離浮性卵を産む仲間にみられる特徴と非常によく似ている。

このような系統類縁関係や産卵行動、卵の性質から考えると、モンガラカワハギ科魚類は、どうも中層で分離浮性卵を産卵するような祖先種から派生したらしい。

では、はじめて海底へ降りた祖先種は、いったいどこで産卵したのだろうか？

モンガラカワハギ科魚類では、すべての種が砂底もしくは砂をうっすらとかぶっているような岩礁で産卵する。また、カワハギ科魚類では様々な基質を産卵に利用しているが、最も原始的なグループに含まれるカワハギ属のカワハギや、ヨソギ属のヨソギは砂底で産卵する (Table 4)。したがって、海底で産卵するようになった祖先種が、産卵場所として最初に利用したのは砂底であったと考えられる。そして、モンガラカワハギ科魚類では砂底や砂をかぶった岩礁で産卵する行動が定着したが、カワハギ科では海藻や海綿など様々な基盤

を利用する種が進化していったのであろう。

卵保護と配偶システムとの関係

対象としたモンガラカワハギ上科魚類のうち砂底で産卵する種では、雌または両親による卵保護がみられる。卵保護と配偶システムの間にはある程度の対応関係が見られるが(桑村, 1987), これらの種についてはどうであろうか?

雌が雄のなわばりを訪問して、その中の特定の場所で沈性卵を産卵するような場合には、雄による卵保護が発達しやすい。雄であれば複数の雌の卵塊を1カ所で同時に保護することができる上、配偶者の数を著しく減らすことがないからである(例: Baylis, 1981; 桑村, 1987)。ここでは、なわばり訪問型複婚(Fig. 5a)や非なわばり雌一夫多妻(Fig. 5b)の場合に相当するが、両親または雌による保護が行われている(Table 8)。アカモンガラやキヘリモンガラで両親による保護が行われる理由として、雄だけでは十分な卵の世話(水の吹きかけ)ができないので、雌が雄のなわばり内にとどまつて世話をするためにあると考えられている(Kuwamura, 1997)。ただし、ナメモンガラのように世話をする頻度が低くても卵の生存率が非常に高いのに関わらず、両親による保護がみられる例もある(川瀬, 未発表)。また、カワハギでは雌のみによる卵保護がみられるが(Kawase and Nakazono, 1996), 産卵直後のわずかな時間に限られているので、雌にとってさほどコストがかからないのかもしれない。

雄のなわばり内に複数の雌がそれとなわばりを形成するなわばり雌一夫多妻(Fig. 5c)の場合、雄はなわばりを防衛しないと配偶者を失う恐れが

あるため、雄による卵保護が発達しにくい(Fricke, 1980; 桑村, 1987)。たとえば、ムラサメモンガラでは雄がある1尾の雌の卵の世話や防衛を行うと、ほかの雄に自分のなわばり内の雌を奪われる危険性が考えられる。さらに、同じ日に2, 3尾の雌と繁殖することがあるので、卵保護により繁殖機会を失う恐れもある。雌からみると、卵保護をしている間は雌の摂餌量は減るため、次に繁殖をおこなうコストになるかもしれない。しかし、卵保護は1日で終わるので、むしろ繁殖の合間の摂餌量により大きな影響を受ける可能性がある(Kuwamura, 1997)。

同じ雌雄が繰り返し繁殖する一夫一妻(Fig. 5d)の場合、雌の産卵数が雌雄それぞれの繁殖成功につながるので、卵保護が必要な場合には雄による保護が進化しやすい(例: 桑村, 1987, 1996)。ヨソギでは、雄のなわばり内に最高3個の卵塊が別々の場所にあるため(Nakazono and Kawase, 1993), 片親による保護では不十分で両親による保護が進化した可能性がある。

卵保護と配偶システムの進化

見張り型の保護を行う魚の卵保護について、Gross and Sargent(1985)は、雄による保護がまず発達し、それから両親による保護、雌による保護が進化したと推定している。すなわち雌雄のコストの差によって、まずはじめに雄による保護が進化し、次に、雄親だけでは保護が不十分なときに雌も加わり両親による保護が進化する。そして、性比が雌に偏ると雄が子育てを放棄して雌親による保護が進化するという。しかし、環境条件によつてはこれとは逆の方向に進化する可能性もあり、

Table 8. Four types of mating system and related parental egg-care role, territorial defense and female resource use among balistid and primitive monacanthid fishes

Mating system	Typical parental egg-care	Egg-tending		Egg-guarding		Territorial defense		Female resource use		
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	spawning	feeding	
a	mtv	maternal	—	+	—	+	+	—	+	—
a	mtv	biparental	—	+	+	+	+	—	+	—
b	ntf-p	biparental	—	+	+	+	+	—	+	+
c	tf-p, fm	maternal	—	+	—	+	+	+	+	+
d	m	biparental	+	+	+	±	+	—	+	+

Four types (a-d) of mating system and abbreviations are shown in Fig. 5 and Table 7.

+, present; -, absent; ±, infrequent.

雌雄のいずれが卵保護を行うかは祖先種の配偶システムに左右されると考えられている（桑村，1987）。

対象としたモンガラカワハギ上科魚類のうち砂底で産卵する種では、4タイプの配偶システム（Fig. 5）がみられるが、これらの配偶システムの中では共通した特徴がみられる（Table 8）。それは、(1) 雄がなわばりを形成すること、(2) 雌は雄のなわばり内で産卵すること、(3) 雌が卵の世話と防衛を行うことである。もし、祖先種がこれらの行動形質をはじめに獲得したとすれば、まず無保護から雌による卵保護が進化し、それに引き続き環境や配偶システムの変化により両親による保護が進化した可能性が考えられる。4タイプの配偶システムのうち、どれが最も原始的なタイプであるかを推定しうる明確な情報はいまのところ得られていない。これらのシステムの中にはいくつかの共通点がみられることや、カワハギでは一つのシステムの中になわばり訪問型となわばり雌一夫多妻の2タイプがみられることから推測すると、4タイプの配偶システムは別々に進化したのではなく、はじめいすれかのタイプが進化し、そこから別のタイプが派生的に進化した可能性が考えられる。

今後の課題と展望

今回は、これまでに野外で潜水調査が行われたモンガラカワハギ科8種とカワハギ科6種の繁殖行動を比較し、そこでみられる行動形質がどのように進化したのかについて考察した。大雑把ではあるが、それぞれの科の繁殖行動の特徴や、行動の進化の方向性が見えてきたのではなかろうか。

しかしながら、ここで取り上げることができたのは、両科をあわせた33属中11属、約140種中14種で、全体のおよそ10分の1にすぎない。これらモンガラカワハギ上科魚類の繁殖行動の特徴や進化の道筋をより詳しく理解するためには、まだ繁殖行動が知られていない種を調査して知見を増やしていく必要があるが、その際には次のような点に留意する必要がある。

モンガラカワハギ科魚類では、砂底で沈性卵を産むことや、雌には卵の世話と防衛をする役割があることなど、繁殖行動にはいくつかの共通点がみられた。対象とした8種以外にも同様な特徴を示す種や、おそらくそうであろうと考えられる種が何種かある（Lobel and Johannes, 1980; 川瀬、未発表）。それらを対象にして調べることにより、配偶システムと卵保護との関係や、それらの進化の

方向性をより明確にできる可能性がある。また、アミモンガラ *Canthidermis maculata* は他の多くの種が沿岸の浅海に生息しているのに対して外洋性である。はたして他のモンガラカワハギ科魚類のように沈性卵を産むのか否か、確認する必要がある。

対象とした6種のカワハギ科魚類のうち、原始的なグループに含まれるカワハギやヨソギではモンガラカワハギ科と類似した繁殖行動がみられるが、他の4種では多くの点で相違点がみられた。そこで、これらの多様な繁殖行動がいかにして進化していったのかを明らかにする必要がある。そのためにはなるべく多くの属にわたり調査する必要があるが、日本の沿岸では記録がなかったり、ごくまれにしか見られない属もかなりある。その中には、オーストラリア南部の温帯域沿岸には普通に生息している種もたくさんいるので、いすれはそちらで調査する必要もある。

将来的に繁殖行動に関するデータが十分に集まったときには、行動パターンを形質に用いて分岐分類（cladistics）を行うことができる。つまり、共有派生形質（synapomorphy）を持つグループを単系統群（monophyletic group）として、類縁関係を構築していくのである（Wiley et al., 1991）。このような分岐分類は、もともと形態を形質に用いて行われてきたが、最近では行動を形質に用いて解析されることもある（例：トゲウオ科 Gasterosteidae, McLennan, 1993）。これにより、どの段階で行動形質が変化したのかということや、収斂や放散による適応などについて検証することができる（Brooks and McLennan, 1991）。

分岐分類を行う際にはもちろんであるが、行動形質を扱う際には注意しなければならないことがある。それは、行動は形態形質のように安定しておらず、環境によって変化しやすいということである。たとえば、モンガラカワハギ科でみられるなわばり雌一夫多妻は容易に一夫一妻に変わり得る（例：Fricke, 1980）、アミメハギでは普通は雌による卵保護がみられるが、場合によっては両親または雄による保護もみられる（Kawase and Nakazono, 1995）。したがって、一般にみられるパターンのみならず、起こりうるすべてのパターンに留意する必要がある。ふだんはあまり見られない行動パターンの中に、行動の進化を知る上で手がかりが隠されている場合もあるからである。また、あまり包括的な形質を比較すると、相似形質であることを見落とす恐れがある。たとえば、これま

でに卵保護の進化について議論されるときに、卵の世話と卵の防衛について明瞭に区別して考えられることは少なかった。しかし、誰が保護するかという区分（雄親、雌親あるいは両親）は同じであっても、雌雄の役割（世話と防衛）は大きく異なる場合がある（例えば、モンガラカワハギ科3種でみられる両親による保護と、ヨソギによる両親の保護。Table 8参照）。

従来、系統関係を明らかにする際には、体の形態を形質にとって比較する方法が広く行われてきたが、最近では遺伝子の塩基配列やタンパク質のアミノ酸配列を解析することにより、系統関係や系統が分岐した年代を推定する方法が確立されつつある（例：Nishida, 1997）。したがって、モンガラカワハギ上科魚類でも今後そのような情報が得られるようになれば、カワスズメ科（Cichlidae）の例（桑村, 1997）のように、よりいっそう詳しく行動の進化の方向性を推定することが可能となる。

謝 辞

ここで取り上げた14種のうち、モンガラカワハギ科のツマジロモンガラと、カワハギ科のカワハギ、ヨソギ、アミメウマヅラハギ、アミメハギの5種の繁殖行動には、私が大学院在籍中に行った研究が含まれている。その際には、九州大学農学部の中園明信教授から懇切丁寧なご指導を賜わった。また、所属研究室の教職員・院生の方々からは、研究を進めるうえでたいへん有益な助言をいただいた。

潜水調査を行う際には、福岡県津屋崎では、九州大学農学部水産実験所の北島力元教授、古川哲二元技官をはじめ、実験所の方々にたいへんお世話になった。高知県柏島では、同島での滞在中に富永新一郎・美佐代夫妻と富永基之氏に様々な便宜をはかっていただいた。

本稿をまとめに際しては、国立科学博物館の松浦啓一博士にモンガラカワハギ上科魚類の形態的な特徴とその進化について、丁寧に教えていただいた。九州大学農学部の小北智之氏には、テングカワハギに関して一部未発表データを引用させていただいた。

これらお世話になった方々すべてに対して、心から感謝の意を表する。

引 用 文 献

赤川 泉. 1997. アミメハギの雌はどのようにして雄を選ぶか. 桑村哲生・中嶋康裕(編), pp. 92-125. 魚

類の繁殖戦略2. 海游舎, 東京.

- Akagawa, I. and M. Okiyama. 1995. Reproductive behavior of the filefish *Rudarius ercodes*: male spawning parades and female choice. Env. Biol. Fish., 43: 51-62.
- Akagawa, I. and M. Okiyama. 1997. Reproductive and feeding ecology of *Rudarius ercodes* in different environments. Ichthyol. Res., 44: 82-88.
- Akagawa, I., Y. Tsukamoto and M. Okiyama. 1995. Sexual dimorphism and pair spawning into a sponge by the filefish, *Brachalutereres ulvarum*, with a description of the eggs and larvae. Japan. J. Ichthyol., 41: 397-497.
- Balon, E. K. 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. J. Fish. Res. Board Can., 32: 821-864.
- Balon, E. K. 1981. Additions and amendments to the classification of reproductive styles in fishes. Env. Biol. Fish., 6: 377-389.
- Barlow, G. W. 1987. Spawning, eggs and larvae of the long-nose filefish *Oxymonacanthus longirostris*, a monogamous coralivore. Env. Biol. Fish., 20: 183-194.
- Baylis, J. R. 1981. The evolution of parental care in fishes, with reference to Darwin's rule of male sexual selection. Env. Biol. Fish., 6: 223-251.
- Berry, F. H. and W. J. Baldwin. 1966. Triggerfish (Balistidae) of the eastern Pacific. Proc. Calif. Acad. Sci., 34: 429-474.
- Brooks, D. R. and D. A. McLennan. 1991. Phylogeny, ecology, and behavior. The University of Chicago Press, Chicago. 434 pp.
- Choat, J. H. and D. R. Robertson. 1975. Protogynous hermaphroditism in fishes of the family Scaridae. Pages 263-283 in R. Reinboth ed. Intersexuality in the Animal Kingdom. Springer Verlag, New York.
- Clark, E. 1950. Notes on the behavior and morphology of some west Indian plectognath fishes. Zoologica, 35: 159-168.
- Darwin, C. 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. John Murray, London. 672 pp.
- Fricke, H. W. 1980. Mating systems, maternal and biparental care in triggerfish (Balistidae). Z. Tierpsychol., 53: 105-122.
- Fricke, H. W. 1985. さんご礁の海から. 思索社, 東京. xxii+283+xvi pp.
- 藤田矢郎. 1955. カワハギの卵発生と仔魚前期. 九州大学農学部学芸雑誌, 15: 229-234.
- Gladstone, W. 1994. Lek-like spawning, parental care and mating periodicity of the triggerfish *Pseudobalistes flavimarginatus* (Balistidae). Env. Biol. Fish., 39: 249-257.
- Compton, M. F., J. C. M. Glover and R. H. Kuiter. 1994. The fishes of Australia's south coast. State Print, Adelaide. 992 pp.
- Gross, M. R. 1984. Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fish. Pages 55-75 in G. W. Potts and R. J. Wootton eds. Fish reproduction: strategies and tactics. Academic Press, New York.
- Gross, M. R. and R. C. Sargent. 1985. The evolution of male and female parental care in fishes. Amer. Zool., 25: 807-822.

- Houigan, T. F. 1989. Environmental determinants of butterflyfish social systems. Env. Biol. Fish., 25: 61–78.
- 池原宏二. 1976. 新潟県沿岸におけるウマヅラハギの産卵と成長に関する2・3の知見. 日本海区水産研究所研究報告, 27: 41–50.
- 居村憲昭・吉田範秋・荒川敏久. 1986. ウスバハギの卵発生と仔稚魚の形態の変化. 長崎県水産試験場研究報告, 12: 37–42.
- Ishihara, M. and T. Kuwamura. 1996. Bigamy or monogamy with maternal egg care in the triggerfish, *Sufflamen chrysopterus*. Ichthyol. Res., 43: 307–313.
- 川辺良一. 1984. 水槽内で観察されたメガネハギ *Sufflamen flauatus* の産卵行動. 魚類学雑誌, 31: 193–197.
- Kawase, H. and A. Nakazono. 1994a. Reproductive behavior of the flagtail triggerfish, *Sufflamen chrysopterus*. Proc. 7th Int. Coral Reef Symp., Guam, 905–907.
- Kawase, H. and A. Nakazono. 1994b. Reproductive behavior of the honeycomb leatherjacket, *Cantherhines pardalis* (Monacanthidae), at Kashiwajima, Japan. Japan. J. Ichthyol., 41: 80–83.
- Kawase, H. and A. Nakazono. 1995. Predominant maternal egg care and promiscuous mating system in the Japanese filefish, *Rudarius ercodes* (Monacanthidae). Env. Biol. Fish., 43: 241–254.
- Kawase, H. and A. Nakazono. 1996. Two alternative female tactics in the polygynous mating system of the threadsail filefish, *Stephanolepis cirrhifer* (Monacanthidae). Ichthyol. Res., 43: 315–323.
- 木幡 孝・岡部 勝. 1971. 相模湾産重要魚種の生態—I ウマヅラハギ *Navodon modestus* (Günther)について. 神奈川県水産試験場相模湾支所事業報告, 24–41.
- 北田哲夫・吉田範秋・居村憲昭・吉田満彦. 1985. ウスバハギの水槽内産卵について. 長崎県水産試験場研究報告, 11: 25–27.
- 北島 力・川西正衛・竹内卓三. 1964. ウマヅラハギ *Navodon modestus* (Günther)の卵発生と仔魚前期. 水産増殖, 12: 49–54.
- Kuiter, R. H. 1993. Coastal fishes of south-eastern Australia. Crawford House Press, Bathurst. xxxi+347 pp.
- 黒沼勝造. 1941. アミメハギ *Rudarius ercodes* Jordan and Fowler の第二次性徵, 其他. 水産研究誌, 36: 44–50, 79–81.
- 桑村哲生. 1987. 魚類における子の保護の進化と保護者の性. 日本生態学会誌, 37: 133–148.
- 桑村哲生. 1996. 魚類の繁殖戦略入門. 桑村哲生・中嶋康裕(編), pp. 1–41. 魚類の繁殖戦略1. 海游舎, 東京.
- 桑村哲生. 1997. シクリッドの子育て—母性の由来. 桑村哲生・中嶋康裕(編), pp. 126–156. 魚類の繁殖戦略2. 海游舎, 東京.
- Kuwamura, T. 1997. Evolution of female egg care in harem triggerfish, *Rhinecanthus aculeatus*. Ethology, 103: 1015–1023.
- Lobel, P. S. and R. E. Johannes. 1980. Nesting, eggs, and larvae of triggerfishes (Balistidae). Env. Biol. Fish., 5: 251–252.
- Matsuura, K. 1979. Phylogeny of the superfamily Balistoidea (Pisces: Tetraodontiformes). Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 26: 49–169.
- Matsuura, K. 1981. *Xenobalistes tumidipectoris*, a new genus and species of triggerfish (Tetraodontiformes, Balistidae) from the Marianas Islands. Bull. Natl. Sci. Mus., (A), 7: 191–200.
- 松浦啓一. 1984. カワハギ科魚類. 益田 一, 尼岡邦夫, 荒賀忠一, 上野輝彌, 吉野哲夫(編), pp. 357–366, pls. 321–334, 370. 日本産魚類大図鑑. 東海大学出版会, 東京.
- McLennan, D. A. 1993. Phylogenetic relationships in the Gasterosteidae: An updated tree based on behavioral characters with a discussion of homoplasy. Copeia, 1993: 318–326.
- Moyer, J. T. 1979. Mating strategies and reproductive behavior of Ostraciid fishes at Miyake-jima, Japan. Japan. J. Ichthyol., 26: 148–160.
- 中村中六. 1942. アミメハギ *Rudarius ercodes* Jordan et Fowler の産卵習性其の他に就いて. 植物及動物, 10: 8–10.
- Nakazono, A. and H. Kawase. 1993. Spawning and biparental egg-care in a temperate filefish, *Paramonacanthus japonicus* (Monacanthidae). Env. Biol. Fish., 37: 245–256.
- Nelson, J. S. 1994. Fishes of the world. 3rd ed. John Wiley & Sons, Inc, New York, 600 pp.
- Nishida, M. 1997. Phylogenetic relationships and evolution of Tanganyikan Cichlids: A molecular perspective. Pages 2–23 in H. Kawanabe, M. Hori and M. Nagoshi eds. Fish communities in Lake Tanganyika. Kyoto University Press, Kyoto.
- Park B. H. 1985. Studies on the fishery biology of the filefish *Navodon modestus* (Günther) in the Korean waters. Bull. Fish. Res. Dev. Agency. 34: 1–64. (韓国語. 英語の要旨付).
- Randall, J. E. and W. Klausewitz. 1973. A review of the triggerfish genus *Melichthys*, with description of a new species from the Indian Ocean. Senckenberg. Biol., 54: 57–69.
- Randall, J. E., K. Matsuura and A. Zama. 1978. A revision of the triggerfish genus *Xanthichthys*, with description of a new species. Bull. Mar. Sci., 28: 688–706.
- 鈴木克美・日置勝三・北沢 博. 1983. ギマ *Triacanthus brevirostris* (フグ目ギマ科) の水槽内産卵と生活史. 東海大学紀要海洋学部, 17: 131–138.
- 高見東洋・宇都宮正. 1969. ウマヅラハギの種苗生産に関する研究. 山口県内海水産試験場調査研究業績, 18: 1–32.
- Thresher, R. E. 1984. Reproduction in reef fishes. T. F. H. Publications, New Jersey, 399 pp.
- Thresher, R. E. and J. T. Moyer. 1983. Male success, courtship complexity and patterns of sexual selection in three congeneric species of sexually monochromatic and dichromatic damselfishes (Pisces: Pomacentridae). Anim. Behav., 31: 113–127.
- Tyler, J. C. and L. Sorbini. 1996. New superfamily and three new families of tetraodontiform fishes from the Upper

- Cretaceous: The earliest and most morphologically primitive plectognaths. Smithsonian Contr. Paleobiol., 82: 1–59.
- Warner, R. R. and D. R. Robertson. 1978. Sexual patterns in the labroid fishes of the western Caribbean, I: The wrasses (Labridae). Smithsonian Contr. Zool., 254: 1–27.
- Warner, R. R., D. R. Robertson and E. G. Leigh. 1975. Sex change and sexual selection. Science, 190: 633–638.
- Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks and V. A. Funk. 1991. The compleat cladist: A primer of phylogenetic procedures. Museum of Natural History, The University of Kansas, Lawrence. x+158 pp.
- Winterbottom, R. 1974. The familial phylogeny of the Tetraodontiformes (Acanthopterygii: Pisces) as evidenced by their comparative myology. Smithsonian Contr. Zool. 155: 1–201.
- Zama, A. and J. Hattori. 1975. Sexual dimorphism of a triggerfish, *Sufflamen fraenatus*, and record of its juvenile from Kominato, Chiba Prefecture, Japan. Japan. J. Ichthyol., 22: 171–174.