千葉県館山湾におけるベラ科ホンソメワケベラの グループ構成と行動圏

遠藤周太 1,2 · 戸松紗代 1 · 須之部友基 1

『〒 294-0308 千葉県館山市坂田 670 東京海洋大学館山ステーション魚類行動生態学研究室

(2019年1月8日受付; 2019年8月28日改訂; 2019年8月28日受理; 2019年9月12日 J-STAGE 早期公開)

キーワード:ホンソメワケベラ,グループ構成,クリーニング行動,なわばり,配偶システム

魚類学雜誌 Japanese Journal of Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2019

Shuta Endo, Sayo Tomatsu and Tomoki Sunobe*. 2019. Group structure and home range of the cleaner wrasse *Labroides dimidiatus* in Tateyama Bay, Chiba, Japan. J. Ichthyol., 66(2): 261–267. DOI: 10.11369/jji.19-001.

Abstract Group structure and cleaning behavior of the cleaner wrasse *Labroides dimidiatus* were studied in Tateyama Bay, Chiba, Japan. Two males and four females on a rocky reef, and one male and five females on an artificial reef were confirmed as haremic groups. The home ranges of the former were extensive and those of the latter relatively narrow. The host species, which were cleaned by *L. dimidiatus*, were widely distributed over the rocky reef, but, restricted to a limited area on the artificial reef, indicating that the home range sizes of the cleaner wrasse may be determined by the distribution of the host species.

*Corresponding author: Laboratory of Fish Behavioral Ecology, Tateyama Station, Field Science Center, Tokyo University of Marine Science and Technology, 670 Banda, Tateyama 294-0308, Japan (e-mail: sunobe@biscuit.ocn.ne.jp)

夫多妻や一夫一妻といった配偶システムは, 雄が独占できる雌の数によって決まる. 雌の 分布は, 餌や繁殖場所といった資源の空間分布に 依存し決まるため、雄は雌あるいは資源の周囲に なわばりを形成し独占することで、つがい関係を 成立させる. 資源がパッチ上に分布する場合は, 雌の分布は集中するため雄は複数の雌を独占して 一夫多妻になりやすい. それに対し資源が一様に 分布する場合, 雌は分散するため複数雌の独占は 難しくなり一夫一妻となる (Emlen and Oring, 1977). 例えば, スズメダイ科 Dascyllus marginatus では隠れ家となる枝状サンゴの大きさによって配 偶システムが柔軟に変化し、小さなサンゴでは一 夫一妻, 中程度のサイズでは一夫多妻, 大きなも のでは複雄群となる (Fricke, 1980). また, キンチャ クダイ科チリメンヤッコ Chaetodontoplus mesoleucus は、大きなパッチリーフにおいてなわばりを保持 する雄では一夫二妻, 小さなパッチリーフでは一 夫一妻である (Moyer, 1990).

ベラ科ホンソメワケベラ Labroides dimidiatus は、ハレム型一夫多妻の配偶システムを持つ (Robertson, 1972; Kuwamura, 1984; Sakai et al., 2001). ハレム内の個体どうしには順位関係があり、サイズの大きい個体が小さい個体をつつく攻撃行動が認められるが、体長差の少ない雌どうしは互いに排除し合い、それぞれの個体が排他的なわばりをもつ(Kuwamura, 1984). 雄の消失に伴い最大の雌が雄に性転換するが(Robertson, 1972)、最近、雌の除去により低密度になると雄どうしが一夫一妻のペアになり小さい方が雌に性転換することが確認された(Kuwamura et al., 2011, 2014).

ホンソメワケベラは魚類の外部寄生虫を捕食する「掃除魚」として知られているが、最近では粘液をより好むことが明らかとなり(Grutter and

^{2 〒 134-8587} 東京都江戸川区臨海町 6-2-3 葛西臨海水族園





Fig. 1. View of study sites. a, rocky reef; b, artificial reef. Species aggregating over the artificial reef is *Ostorhinchus notatus*.

Bshary, 2003), 本種にとってクリーニング対象種 そのものも重要な餌資源であることが示された.

これまでホンソメワケベラの繁殖グループの構成や行動圏とクリーニング対象種の分布との関係を検討した研究はない。本研究では千葉県館山湾において、平坦に広がった岩盤域と砂地に孤立した鉄骨から成る人工漁礁という異なる環境に生息するホンソメワケベラの行動圏、繁殖グループを観察し、餌資源となるクリーニング対象種の分布とホンソメワケベラの繁殖グループの構成および行動圏の広さについて興味深い結果が得られたので報告する。

材料と方法

調査場所 本研究は千葉県館山市坂田, 東京海洋大学水圏科学フィールド教育センターの地先海岸(34°58′N, 139°46′E)で実施した. 本調査地は海岸から沖に向かってなだらかに傾斜した平坦な岩盤が広がっており(Fig. 1a), 200 m ほどで岩盤

は途切れ、その先は砂地が広がっている。この岩盤に $32 \text{ m} \times 32 \text{ m}$ のコドラートを設置し観察区 (以下、岩礁区) とした (Fig. 2a). さらに、岩礁区から砂地を隔て約 20 m 離れた場所に設置されている人工漁礁にも観察区を設けた (以下、人工漁礁) (Fig. 1b). この人工漁礁は長さ 4.5 m, 幅 3.5 m, 高さ 1.5 m の鉄骨製漁礁で、南西に隣接する約 $5 \times 3.5 \text{ m}$ の範囲には直径 30 cm ほどの岩石や鉄骨が置かれていた (Fig. 2b). これらの観察区について水中ノートに地図を作成した.

個体識別 ホンソメワケベラを個体識別するた め,2011年6月17日から7月26日にかけて,手 網と追い込み網(目合1 cm, 高さ150 cm, 長さ 300 cm) を用いて採集した. 採集個体を実験室に 持ち込み、キナルジンで麻酔をした後、イラスト マー(Northwest Marine Technology, Inc.)を皮下注 射し、全長(TL)を測定し写真撮影した. 雌雄 判別のため腹部を押し、卵を出した個体を雌とし た. その結果, 岩礁区 (R) で雄 (M) 2 尾 (個体 番号 RM1:77 mm TL; RM2:90 mm TL), 雌(F) 4 尾(RF1: 72 mm TL; RF2: 80 mm TL; RF3: 75 mm TL; RF4:72 mm TL) を識別した. 人工漁礁 (A) では雄1尾 (AM1:78 mm TL), 雌5尾 (AF1: 70 mm TL; AF2: 58 mm TL; AF3: 55 mm TL; AF4:50 mm TL; AF5:45 mm TL) を識別した. 識別後の個体は、それぞれの観察区へ放流した.

繁殖グループ 調査期間は 2011 年 7 月 27 日か ら10月10日にかけての荒天を除く毎日であった. ホンソメワケベラの産卵時刻は和歌山県白浜では 11:00 から 13:00 と報告されているため(Kuwamura, 1981)、潜水調査の時間は産卵が観察できると考え られる 10:00 から 15:00 の間とした. 繁殖グループ の雌雄の構成を明らかにするため、SCUBA 潜水に より識別した個体について出現地点を地図上に記録 し、その最外郭を結んだ多角形を行動圏と定めた. 行動圏の面積は、PC上に行動圏を画像として取り 込み, PC ソフト lenaraf220b.xls (http://hp.vector.co.jp/ authors/VA004392/Download.htm) を用いて算出した. 産卵行動が確認された場合は、個体番号、時刻を 記録した. また, 先に述べた個体識別期間中に産 卵行動が観察された場合, 時刻を記録した. 個体 間の攻撃行動については攻撃した個体とされた個 体の個体番号を記録した.

個体識別した9個体の雌の内,調査期間を通じて産卵行動が観察できたのは6個体であった.本種はハレム型一夫多妻であり,同じグループの雌雄の行動圏は重なることが報告されている

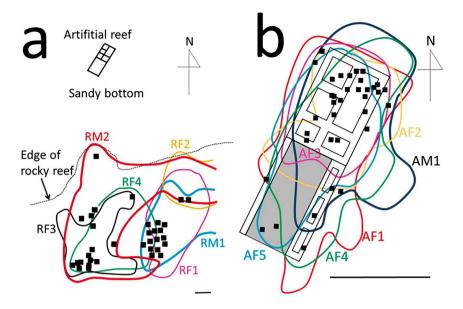


Fig. 2. Home ranges of *Labroides dimidiatus* in the study area (a, a rocky reef and an adjacent artificial reef; b, enlarged view of the artificial reef). Letters and solid squares indicate individual number and cleaning points, respectively. Shaded area in b shows the substrate covered with boulders. Scales indicate 5 m.

(Robertson, 1972; Kuwamura, 1984; Sakai et al., 2001). そこで産卵ペアとなった, あるいは行動 圏が重なった個体どうしは同じ繁殖グループに属するものとした.

クリーニング行動と対象魚種 2011年9月14日,10月12日,11月4日,11月26日に各観察区の各個体について5分ずつ4回,クリーニングを行った地点と回数,対象となった魚種を記録した.さらに,各観察区におけるクリーニング回数が多かった上位3種の分布を調べるため,11月28日に,岩礁区を岸に平行に移動し左右2m以内に出現した3種の出現場所を地図上に記録した.この調査は20分間で観察区全体を記録するように行い、合計8回繰り返した.人工漁礁は周囲を10分かけて泳ぎ,同様の方法で記録した.

結 果

行動圏の面積 岩礁区における個体の行動圏の範囲は人工漁礁に比べ著しく広かった (Fig. 2). 岩礁区の RF1, RF3 および RF4 の行動圏の面積がそれぞれ 426, 343, 479 m^2 で, RM1, RM2 および RF2 は観察区を外れ東側に大きく行動圏を広げていた. 一方, 人工漁礁における 6 個体の行動圏の面積は AM1 が 40 m^2 で, 5 個体の雌は平均値34 m^2 (標準偏差 9 m^2 ; 範囲 24-44 m^2) であった.

岩礁区と人工漁礁における雌の行動圏の面積には有意差があった(Mann-Whitney の U 検定,U=0,P<0.05).

繁殖グループ 観察期間を通じて16回の産卵が観察された.最初の産卵行動は6月28日に,最後は8月15日に観察された.産卵時刻は全観察期間を通じて11:20-14:15の間であった(Table 1).なお,個体識別前に観察された産卵行動では,個体は特定されていない.

岩礁区では RM1 と RF1 の間では産卵が見られ なかったが, 行動圏が重なっていたため同じ繁殖 グループに属すると判断し Group1 とした. RM2 と RF2 では産卵が観察されなかったものの行動 圏が大きく重なっていた(Fig. 2a). また、RM2 は RF3 との間で産卵が見られた (Table 1). そこ で RM2, RF2, RF3 は同じグループに属するもの と見なし Group2 とした. RM2 は東側の最大 60 m 離れた地点にも出現し、腹部が大きく膨れた雌(未 識別)と思われる個体と行動圏が重複していた. RM1 と RM2 は行動圏の一部が重複するにもかか わらず攻撃行動は観察されなかった. RF4 の行動 圏は Group2の RF3 および Group1の RF1と重複 していたが (Fig. 2a), RM2 および RF3 との重複 の方がより大きいことから Group2 に帰属すると 見なした. RF4 は RF3 から 4 回, RF1 から 1 回攻 撃を受けた.

| Date | Time | Male | Female |
|---------|-------|---------|---------|
| June 28 | 14:15 | Unknown | Unknown |
| July 14 | 12:13 | Unknown | Unknown |
| July 14 | 12:50 | Unknown | Unknown |
| July 14 | 13:11 | Unknown | Unknown |
| July 14 | 13:21 | Unknown | Unknown |
| July 14 | 13:50 | Unknown | Unknown |
| Aug. 1 | 11:54 | RM2 | RF1 |
| Aug. 10 | 11:20 | AM1 | AF1 |
| Aug. 10 | 11:47 | AM1 | AF3 |
| Aug. 10 | 12:03 | AM1 | AF2 |
| Aug. 11 | 11:31 | AM1 | AF2 |
| Aug. 11 | 11:45 | AM1 | AF1 |
| Aug. 11 | 11:48 | AM1 | AF3 |
| Aug. 13 | 12:47 | AM1 | AF4 |
| Aug. 13 | 11:54 | AM1 | AF5 |
| Aug. 15 | 13:07 | AM1 | AF5 |

Table 1. Date, time and individual no. of male and female for spawning

人工漁礁では AM1 は全ての雌 (AF1, AF2, AF3, AF4, AF5) と産卵行動を示していたので (Table 1), これらの個体が 1 つのグループを形成していると見なし Group3 とした (Fig. 2b). AM1 は攻撃行動を示さなかったが,最大雌である AF1 が AF3, AF4, AF5 を それぞれ 5, 1, 5 回, AF2 は AF3 を 3 回, AF5 を 2 回, AF4 は AF5 を 1 回 攻撃した.

クリーニング行動と対象魚種 観察されたクリーニングは岩礁区では112回, 人工漁礁では56回で, 出現した魚種は岩礁区では49種, 人工漁礁では40種であった (Table 2).

岩礁区では岩盤がオーバーハングしている主に2つの場所でクリーニングが多く観察され、それ以外の場所でも回数は少ないもののクリーニングが見られた(Fig. 2a). 人工漁礁では漁礁内のほぼ全域でクリーニングが見られた(Fig. 2b). 例外的に8月11日に全長30-40 cmほどの6個体のカンパチ Seriola dumerili の群れが漁礁に来遊した際に、6個体のホンソメワケベラすべてが一斉に砂地に進出し、さかんにクリーニングをおこなった.

クリーニング回数が多い上位 3 魚種は、岩礁区においてはオハグロベラ Pteragogus aurigarius 52 回、ホンベラ Halichoeres tenuispinis 12 回、ソラスズメダイ Pomacentrus coelestis 10 回、人工漁礁ではカワハギ Stephanolepis cirrhifer 19 回、コロダイ Diagramma picta 13 回、クロホシイシモチ Ostorhinchus notatus 9回であった(Table 2). 各観察区においてクリーニ

ング回数が多いこれら上位3種の分布をFig.3に示す。ただし、クロホシイシモチについてはFig.1bが示すように多数出現し、調査時にも1000個体以上が出現したため出現範囲を示す。岩礁区ではオハグロベラおよびホンベラは観察区全体に広く分布しており、ソラスズメダイはクリーニングがよく見られた2つの場所に多く出現したが、他の場所にも広く分布していた(Fig.3a)、人工漁礁では、上位3種共に漁礁内の狭い範囲に密集していた(Fig.3b)。

考察

岩礁区のホンソメワケベラの行動圏は Fig. 2 が示す様に人工漁礁に比べ著しく広い. Group1 の RM1 の行動圏は観察区の東に広がり (Fig. 2a), RF1 以外とも繁殖グループを形成していた可能性がある. また, Group2 の RM2 は観察区から 60 m離れた場所にいる雌とつがい関係にあったと推測された.

ホンソメワケベラの餌資源はクリーニング対象 魚の外部寄生虫と体表面の粘液であり(Grutter and Bshary, 2003),対象魚の分布は本種の行動圏 や配偶システムに重要な影響を与えると考えられ る.岩礁区ではクリーニング対象となる主要3種 のうちオハグロベラとホンベラは岩礁域全体に分 布し、ソラスズメダイはクリーニングが頻繁に見 られた場所に多く出現したものの、それ以外の場 所にも出現していた(Fig.3a).すなわち餌資源は

Table 2. List of species and number of cleanings observed in rocky reef and artificial reef

| - | e e | - | |
|------------------------------|-------------------------------|------------|----------------|
| Family | Species | Rocky reef | Artificial ree |
| Muraenidae | Gymnothorax kidako | 2 | 0 |
| | Muraena pardalis | 0 | 0 |
| Plotosidae | Plotosus japonicus | 0 | 0 |
| Apogonidae | Apogonichthyoides niger | - | 0 |
| | Ostorhinchus doederleini | 8 | 1 |
| | O. endekataenia | 2 | 1 |
| | O. notatus | 7 | 9 |
| | O. properuptus | 0 | 0 |
| Gobiidae | Istigobius campbelli | 0 | 0 |
| | I. hoshinonis | 0 | |
| | Sagamia geneionema | 0 | 0 |
| | Ptereleotris evides | 0 | _ |
| | P. hanae | 0 | _ |
| Pomacentridae | Chromis notata | 0 | 1 |
| | Pomacentrus coelestis | 10 | 0 |
| Mugilidae | Mugil cephalus cephalus | 0 | 0 |
| Blenniidae | Petroscirtes breviceps | 0 | 0 |
| Fistulariidae | Fistularia commersonii | _ | 0 |
| Pinguipedidae | Parapercis pulchella | 0 | _ |
| 5 1 | P. snyderi | 0 | _ |
| Labridae | Coris dorsomacula | 0 | _ |
| | Halichoeres poecilopterus | 0 | 0 |
| | H. tenuispinnis | 12 | 4 |
| | Oxycheilinus bimaculatus | 0 | _ |
| | Pseudolabrus eoethinus | 0 | _ |
| | P. sieboldi | 0 | 0 |
| | Pteragogus aurigarius | 52 | 0 |
| | Stethojulis interrupta terina | 1 | 0 |
| | Thalassoma amblycephalum | 0 | 0 |
| | T. cupido | 0 | _ |
| Gerreidae | Gerres equulus | 0 | 3 |
| Mullidae | Mulloidichthys vanicolensis | 0 | 0 |
| | Parupeneus ciliatus | 0 | 0 |
| | P. multifasciatus | 0 | O |
| | | 0 | 0 |
| | Upeneus japonicus | 1 | |
| Oplegnathidae | U. tragula | 1 | 1 0 |
| | Oplegnathus punctatus | _ | |
| Serranidae Chaetodontidae | Epinephelus septemfasciatus | 0 1 | 0 |
| | Chaetodon auripes | 0 | _ |
| | C. nippon | | _ |
| | Heniochus acuminatus | 0 | 0 |
| Haemulidae | Diagramma picta | 0 | 13 |
| | Parapristipoma trilineatum | 0 | 0 |
| Lutjanidae | Aprion virescens | _ | 0 |
| | Lutjanus gibbus | 0 | 0 |
| 31 11 1 2 11 1 | L. kasmira | _ | 0 |
| Cheilodactylidae | Goniistius zonatus | 4 | 1 |
| Siganidae | Siganus fuscescens | 0 | 0 |
| Scorpaenidae | Pterois lunulata | _ | 2 |
| | Scorpaenodes evides | 0 | _ |
| Zanclidae | Zanclus cornutus | 0 | _ |
| Ostraciidae | Ostracion immaculatus | 0 | 0 |
| Balistidae | Sufflamen fraenatum | 0 | - |
| Monacanthidae | Stephanolepis cirrhifer | 8 | 19 |
| Tetraodontidae | Canthigaster rivulata | 4 | 1 |

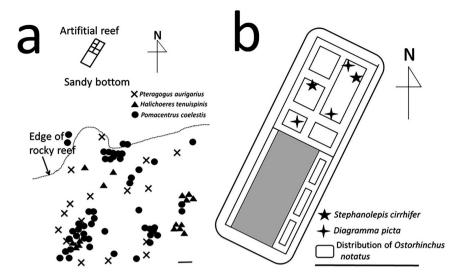


Fig. 3. Locations of the three species, which were most-frequently cleaned by *Labroides dimidiatus*. a, a rocky reef and an adjacent artificial reef; b, enlarged view of the artificial reef. Shaded area in b shows the substrate covered with boulders. Scales indicate 5 m.

分散しており、それに伴って各個体の行動圏も大きく広がったと考えられる。Emlen and Oring (1977) のモデルからは、雄は複数の雌の独占が困難になるため一夫一妻になることが予想されたが、それに反して雄はなわばりの大きさを拡大しハレム型の繁殖グループを維持していた。これは、本種の雄が雌の行動圏のサイズに応じて柔軟になわばりの範囲を変化させることを示唆している。

人工漁礁では、Group3 を構成する 6 個体の行動圏は、漁礁とその周辺部の約 $10 \text{ m} \times 4 \text{ m}$ の狭い範囲に限られ、これは他地域と比べても狭い (Kuwamura, 1984; Sakai et al., 2001). また、5 個体の雌は全て同一の雄 (AM1) と産卵していたことから、人工漁礁ではハレム型繁殖グループを形成していた.岩礁区では他地域(Robertson, 1972; Kuwamura, 1984; Sakai et al., 2001)と同様に雌の行動圏の方が雄よりも小さかったが、人工漁礁ではそのようなことはなく、雌雄の行動圏の広さには大きな違いがなかった (Fig. 2).

人工漁礁は砂地に孤立しており、クリーニング対象種を含む 40 種のほとんどの個体がそこに分布しており、さらに主なクリーニング対象種の一つであるクロホシイシモチは個体数が多く、高密度であった。また、本種が積極的にクリーニングしたカンパチは、クリーニングを受けるとそこで停止していたことから、ホンソメワケベラのクリー

ニングを受けるため一時的に人工漁礁を訪問したと推測される。従って、人工漁礁のホンソメワケベラにとっては、行動圏を広げず人工漁礁に留まっている方が餌資源を得られやすいことが予測される。さらに、周囲の砂地にはマゴチ Platycephalus sp. やオキエソ Trachinocephalus myops のような捕食者が存在している(戸松、未発表データ)。これらの要素によって、雌雄共に行動圏は人工漁礁に限られ、行動圏重複型のグループ構成になったのだろう。また、雄の行動圏が雌の行動圏を包含しないのは、人工漁礁の周囲には他の雄がおらず、雌を防衛する必要が無いためであると考えられる。

以上の様に、本研究におけるホンソメワケベラでは岩礁区と人工漁礁の双方でハレム型繁殖グループが形成されたが、これは既に報告されている本種の基本的なグループ構成と同じであった.しかし、行動圏の大きさや重複の程度は異なっていた. Kuwamura(1984)は、本種は摂餌なわばりを持たないとしているが、本研究の結果は少なくとも餌資源の分布状態によって雌の行動圏が定められ、それによって雄の行動圏が決定されることを示唆している.

謝辞

本研究を進めるにあたり東京海洋大学館山ス

テーションの清水庄太,境田沙知子,横川翔大の各氏にご協力をいただいた.原稿改訂に際し2名の査読者より貴重なご意見をいただいた.ここに厚く御礼申し上げます.

引用文献

- Emlen, S. T. and L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science, 197: 215–223.
- Fricke, H. W. 1980. Control of different mating systems in a coral reef fish by one environmental factor. Anim. Behav., 28: 561–569.
- Grutter, A. S. and R. Bshary. 2003. Cleaner wrasse prefer client mucus: support for partner control mechanisms in cleaning interactions. Proc. R. Soc. Lond. B (Suppl.), 270: S242–S244.
- Kuwamura, T. 1981. Life history and population fluctuation in the labrid fish, *Labroides dimidiatus*, near the northern limits of its range. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 26: 95–117.

- Kuwamura, T. 1984. Social Structure of the protogynous fish *Labroides dimidiatus*. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 29: 117–177.
- Kuwamura, T., T. Kadota and S. Suzuki. 2014. Testing the low-density hypothesis for reversed sex change in polygynous fish: experiments in *Labroides dimidiatus*. Sci. Rep., 4: 4369.
- Kuwamura, T., S. Suzuki and T. Kadota. 2011. Reversed sex change by widowed males in polygynous and protogynous fishes: female removal experiments in the field. Naturwissenschaften, 98: 1041–1048.
- Moyer, J. T. 1990. Social and reproductive behavior of *Chaetodontoplus mesoleucus* (Pomacanthidae) at Batayan Island, Philippines, with notes on pomacanthid relationships. Japan. J. Ichthyol., 36: 459–467.
- Robertson, D. R. 1972. Social control of sex reversal in a coral-reef fish. Science, 177: 1007–1009.
- Sakai, Y., M. Kohda and T. Kuwamura. 2001. Effect of changing harem on timing of sex change in female cleaner fish *Labroides dimidiatus*. Anim. Behav., 62: 251–257.