

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 4 年 6 月 13 日現在

機関番号：33908

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19K06845

研究課題名(和文) 掃除魚擬態の真相：地域間比較と種間比較で謎を解く

研究課題名(英文) The truth of cleaning fish mimicry: solving the mystery with inter-regional and inter-species comparisons

研究代表者

桑村 哲生 (Kuamura, Tetsuo)

中京大学・社会科学研究所・特任研究員

研究者番号：00139974

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：掃除魚ホンソメワケベラによく似た体色・体形をもつニセクロスジギンボ(擬態種)の擬態効果を検証するため、本種及び同属のクロスジギンボ(非擬態種)の個体数変化と摂餌行動を沖縄県宮古島のサンゴ礁で観察し、2種間及び地域間で比較した。擬態種の生存率は非擬態種の倍以上であったが有意差はなく、保護擬態の効果は実証できなかった。擬態種は体長に関わらず、小魚の尾鰭かじりとスズメダイ類の卵食をしていた。これらは非擬態種ではみられず、鰭かじりにおける攻撃擬態の効果が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ニセクロスジギンボの掃除魚擬態については、保護擬態と攻撃擬態の効果が示唆されてきた。本研究ではデータ数が不十分ながら、擬態種の生存率が非擬態種よりも高い可能性が初めて示された。攻撃擬態についてはこれまで小型個体において実証されていたが、本研究では大型個体においても効果があることが初めて示された。掃除魚擬態は、古くから一般ダイバーなどにも興味をもたれてきた現象であるが、内容を誤解されている場合が少なからず見受けられ、本研究により正しい知識の周知が期待される

研究成果の概要(英文)：To verify the mimicry effect of the false cleanerfish *Aspidontus taeniatus* (mimic), which resembles the bluestreak cleaner wrasse *Labroides dimidiatus* in color and shape, the population fluctuation and feeding behavior of this and another species of the same genus, *A. dussumieri* (nonmimic) were observed on the coral reefs of Miyako Island, Okinawa, and compared between the two species and between regions. The survival rate of the mimic was more than twice that of the nonmimic, but the difference was not significant, and the effect of protective mimicry could not be demonstrated. The mimic, regardless of body size, bit on the caudal fins of small fish and fed on the eggs of damselfishes, which were not observed in the nonmimic, suggesting the effect of aggressive mimicry in fish-fin biting.

研究分野：動物社会学、行動生態学、海洋生物学、魚類学

キーワード：ニセクロスジギンボ 掃除魚擬態 攻撃擬態 保護擬態 クロスジギンボ 鰭かじり 卵食 ホンソメワケベラ

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

サンゴ礁にすむニセクロスジギンポ *Aspidontus taeniatus* (写真左: イソギンポ科) は、掃除魚ホンソメワケベラ *Labroides dimidiatus* (写真右: ベラ科) に精巧に擬態している。掃除魚がいるクリーニング・ステーションにはさまざまな魚がやってきて掃除請求姿勢(写真左)をとり、外部寄生虫(ウミクワガタなどの甲殻類)を除去してもらう。掃除魚はそれを餌としており、魚食性の大型魚の口の中にまで入って掃除し、掃除中に捕食されることはない。したがって、ニセクロスジギンポの擬態が進化した理由として、掃除魚に似ることで捕食者に襲われにくい「保護擬態」の効果と、掃除魚と間違えて近づいてきた魚の鰭をかじる「攻撃擬態」の効果が半世紀前から指摘されてきた(Wickler 1968)。



ニセクロスジギンポの野外における摂餌行動・消化管内容物の定量的調査は、研究代表者が1982年に沖縄県瀬底島で実施したのが最初である。瀬底島では主に環形動物多毛類のイバラカンザシの鰓冠をかじる行動(写真)や、スズメダイ科魚類の付着卵を貪り食う行動が見られ、消化管内容物もこれらが大半を占めており、他の魚の鰭かじりは稀であった。このことから、保護擬態として進化したのち二次的・補足的に攻撃擬態を利用しているとの仮説を提唱した(Kuwamura 1983)。



その30年後に、ようやく海外のサンゴ礁4地点における定量的行動観察の結果が報告された(Cheney et al. 2014)。いずれの地点でも瀬底島と同様に、魚卵と多毛類が主食であることが追認されるとともに、鰭かじりの頻度には地域差がみられること、及び体長による差がみられることが指摘されたが、それらの原因については解明されなかった。また、保護擬態の効果についても未だ検証されていない。そこで代表者らは、この擬態の真相を解明すべく、2014年から瀬底島における調査を再開した。それまでの国内外における野外調査はいずれも短期・単発的なものにとどまっていたため、摂餌行動の観察のみならず、ニセクロスジギンポの生活史・個体群動態・季節変化等の生態調査も実施して仮説を検討した。

その結果、鰭かじりの頻度は小型個体ほど高く、成長すると卵食の頻度が高くなることが判明した(Fujisawa et al. 2018)。一方、イバラカンザシとヒメジャコガイ(写真: 固着性二枚貝でその外套膜をかじることを2015年に初確認)については、利用頻度に体サイズによる差はなかった。そして、この2種の餌生物が少ない石垣島での調査では、小型個体の鰭かじりの頻度が瀬底島より有意に高い傾向が認められ(Fujisawa et al. 2020)。餌生物の生息密度の違いが摂餌行動の地域差をもたらしていることが示唆された。すなわち、加入場所によっては卵食できるサイズになるまで鰭かじりに依存せざるをえないことが攻撃擬態の進化要因である可能性が出てきた。これを他の地域において追認することを第一の「問い」に設定した。



第二の「問い」は、保護擬態の効果である。瀬底島では7~8月に幼魚が加入し、急激に成長したのち、10月以降は個体数が減少して1年後まで生き残るものは1割もないという季節変化を毎年繰り返すことがわかった(Fujisawa, Sakai, Kuwamura, in prep.)。この高い死亡率は保護擬態の効果に疑問を抱かせたが、実は主な死亡要因は捕食ではなく餌不足である可能性が浮かび上がってきた。すなわち、スズメダイ類の繁殖期が終わる秋~冬は、卵食ができないために死亡率が上がる可能性がある。そこで、スズメダイ類の繁殖期がより長く続く地域として、瀬底島より南方に位置する石垣島を選び、死亡率を瀬底島と比較することでスズメダイ卵の影響を明らかにするとともに、同属の非擬態種クロスジギンポ *A. dussumieri* (写真) と死亡率を種間比較することで保護擬態の効果を検証しようと試みた(2017年)。しかし、両種の個体数が少なく(クロスジギンポは1個体も発見できず)これらの計画が頓挫したので、新たな調査地で再挑戦することにした。



さらに、第三の「問い」として、Kuwamura (1983) が提唱した擬態の進化経路仮説をとりあげ、種間比較により検証する。Kuwamura (1983) は瀬底島では非擬態種クロスジギンポは底生の糸状藻類とイバラカンザシの鰓冠を食べ、鰭かじりや卵食はしないと報告しているが、他の地域からは定量的野外観察の報告がまったくない。そこで、イバラカンザシが存在しない地域においても、クロスジギンポが鰭かじりや卵食をしないことを確認する。これによって、掃除魚擬態の進化と鰭かじりとの関わりを検証する。

クロスジギンポとの種間比較は瀬底島で調査を再開した2014年当初から計画していたが、瀬底島では4年間で1個体しか出現せず、石垣島でも発見されなかったため、新たな調査地を探すことにした。

2. 研究の目的

2018年8月に石垣島の東方に位置する宮古島の周辺7ヶ所で予備調査を実施し、ニセクロス

ジギンポとクロスジギンポが十分な個体数共存している地点を見つけた。また、イバラカンザシとヒメジャコガイがほとんどない場所があることも確認した。そこで宮古島南岸を主な調査地として、上記の3つの問い「攻撃擬態の進化要因」「保護擬態の効果」「掃除魚擬態の進化経路」に答えるのが、本研究の目的である。ニセクロスジギンポの生活史・個体群動態・季節変化等の生態調査を踏まえて考えた仮説を、瀬底島・石垣島・宮古島の地域間比較と、近縁種クロスジギンポとの種間比較の2つの軸から検証する。

3. 研究の方法

2019年～2021年に宮古島南岸の調査地において、スノーケリングによる各個体30分間行動観察と600～700mのルートセンサス(個体数調査)を定期的に行い、以下の3つの課題を検証した。

(1) 攻撃擬態の進化要因

ニセクロスジギンポの摂餌行動の観察に基づき、イバラカンザシとヒメジャコガイがほとんどない地域においては、小型個体は鱈かじりへの依存(攻撃擬態の利用)が高まることを追認する。一方、大型個体については、スズメダイ類の産卵期には卵食への依存が高まり、スズメダイ類の非産卵期にのみ鱈かじりへの依存が高まることを実証する。

(2) 保護擬態の効果

2種の個体数調査結果を種間比較することにより、保護擬態の効果を可視化する。スズメダイ類の産卵期には擬態種ニセクロスジギンポのほうが非擬態種クロスジギンポより死亡率が低く(保護擬態の効果)、スズメダイ類の非産卵期には逆転する(スズメダイ卵への依存の逆効果が保護擬態の効果を上回る)ことを実証する。

(3) 擬態の進化経路

クロスジギンポの摂餌行動を観察し2種を比較することで、Kuwamura(1983)仮説を実証する。また、ニセクロスジギンポは卵食の際に群れ形成することでスズメダイ類のネスト侵入成功率を高めている(Fujisawa et al. 2018)が、クロスジギンポが卵食しないなら群れも作らないと予想される。そこで、同一個体が単独か群れるかにより摂餌戦術をどのように切り替えているかを2種間で比較する。ニセクロスジギンポについては餌条件(と攻撃擬態への依存度)が異なる宮古島と瀬底島を比較し、群れ形成が擬態とは無関係であることを示す。

4. 研究成果

(1) 攻撃擬態の進化要因

イバラカンザシとヒメジャコガイがほとんどない宮古島南岸の調査地においては、ニセクロスジギンポは小型のみならず、大型個体も鱈かじりをしてきた(攻撃擬態を利用)。また、卵食の頻度にも体長による差はなかった。その要因としては、調査地にはアツクチスズメダイなど小型スズメダイ類が多数生息・繁殖していたことが考えられる。それらの卵保護中の親からの攻撃は大型種からの攻撃に比べると弱く、小型のニセクロスジギンポでもネストに侵入可能であった。一方、大型のニセクロスジギンポにとっては、小型スズメダイ類のネストに侵入しても十分な量の卵を食べることができないため、鱈かじりも利用する必要があると考えられた(Kuwamura, Sato, Sakai 2022: 投稿論文査読中)。

(2) 保護擬態の効果

ニセクロスジギンポとクロスジギンポの幼魚(全長5～6cm)が浮遊期を終えて加入(着底)してくる8月から、スズメダイ類の産卵期が終わる直前の12月までの両者の生存率を比較した。ニセクロスジギンポの生存率はクロスジギンポの2倍以上であったが、データ数が少なく有意差はでなかった(Kuwamura, Sato, Sakai 2022: 投稿論文査読中)。分析に使えたデータは2019年のみで、2020年は新型コロナウイルス感染症拡大のために予定していた時期に調査出張することができず、2021年はクロスジギンポが1個体も加入しなかったため比較できなかった。

なお、予定外であったが、2019年に瀬底島で調査中に、ニセクロスジギンポの体色変異個体(青の部分が茶色:全長6.5cm)が初めて発見された(Sato et al. 2020)。3週間弱で消失するまでの間、周りにいた同サイズの掃除魚擬態体色個体と生存率および摂餌行動を比較したが、変異個体が1個体とサンプル数が少なすぎて有意差はでなかった(佐藤ほか 2020)。

(3) 擬態の進化経路

クロスジギンポは宮古島の調査地では底質(岩または砂)を頻繁につついており、鱈かじりや卵食はまったく行わなかった。また、群れを形成することもなかった。これらはKuwamura(1983)の瀬底島における観察結果と一致しており、ニセクロスジギンポの掃除魚擬態には鱈かじりを開始したことが深く関わっていることが改めて強く示唆された(Kuwamura, Sato, Sakai 2022: 投稿論文査読中)。一方、ニセクロスジギンポが卵食する際には、卵を保護しているスズメダイ類の親から激しく攻撃されることから、擬態効果はないと考えられ、その代わりに群れを形成することで被攻撃率を低下させ、ネスト侵入率(卵食成功率)を高めていることが、瀬底島におけ

る観察から明らかになってきた (Sato et al. 2022)。

(4) 研究成果の位置付けと今後の展望

ニセクロスジギンボの攻撃擬態については、生息場所の餌条件に応じて、他の餌が十分利用できないときには、体サイズにかかわらず鱗かじりを行うことが初めて確認できた。一方、非擬態種クロスジギンボは鱗かじりをまったくしないことが、イバラカンザシ等の餌が利用できない地域においても確認できた。したがって、攻撃擬態の効果については、Wickler の 1960 年代の研究から半世紀以上続いた論争に決着をつけることができた。

一方、保護擬態の効果については、非擬態種よりも生存率が高い可能性が示唆されたが、データ数が不十分で有意差がでなかった。また、自然個体群の生存率追跡では捕食以外の死亡要因を排除することができないため、今後は捕食者の反応 (捕食行動) を直接観察する野外・水槽提示実験を実施し、掃除魚体色に捕食回避効果があることを検証する予定である。

<引用文献>

- Cheney, K. L., Grutter, A. S., & Bshary, R. (2014) Geographical variation in the benefits obtained by a coral reef fish mimic. *Animal Behaviour* 88, 85-90.
- Fujisawa, M., Sakai, Y. & Kuwamura, T. (2018) Aggressive mimicry of the cleaner wrasse by *Aspidontus taeniatus* functions mainly for small blennies. *Ethology* 124, 432-439.
- Fujisawa, M., Sakai, Y. & Kuwamura, T. (2020) The false cleanerfish rely on aggressive mimicry to bite fish fins when benthic foods are scarce in their local habitat. *Scientific Reports* 10, 8652.
- Kuwamura, T. (1983) Reexamination on the aggressive mimicry of the cleaner wrasse *Labroides dimidiatus* by the blenny *Aspidontus taeniatus* (Pisces; Perciformes). *Journal of Ethology* 1, 22-33.
- Sato, H., Sakai, Y. & Kuwamura, T. (2020) Non-mimic color variant of the false cleanerfish *Aspidontus taeniatus* found in Okinawa, Japan. *Galaxea Journal of Coral Reef Studies* 22,1-2.
- 佐藤初・坂井陽一・桑村哲生. (2020) ニセクロスジギンボの体色変異個体を用いた掃除魚擬態の効果の検証. *魚類学雑誌* 67, 253-258.
- Sato, H., Sakai, Y. & Kuwamura, T. (2022) Effects of group behavior in the predatory raid on damselfish nests by the false cleanerfish *Aspidontus taeniatus*. *Ethology* 128, 77-84.
- Wickler, W. (1968) *Mimicry in plants and animals*. New York: McGraw-Hill.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 5件）

| | |
|---|---------------------|
| 1. 著者名 Kuwamura Tetsuo | 4. 巻 24 |
| 2. 論文標題 Behavioral ecology of coral reef fishes studied at Sesoko Station since 1982 | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 Galaxea, Journal of Coral Reef Studies | 6. 最初と最後の頁 19～30 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3755/galaxea.G2020_S3R | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である） | 国際共著 - |

| | |
|--|---------------------|
| 1. 著者名 Sato Hajime, Sakai Yoichi, Kuwamura Tetsuo | 4. 巻 128 |
| 2. 論文標題 Effects of group behavior in the predatory raid on damselfish nests by the false cleanerfish <i>Aspidontus taeniatus</i> | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Ethology | 6. 最初と最後の頁 77～84 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/eth.13242 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である） | 国際共著 - |

| | |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名 佐藤 初、坂井 陽一、桑村 哲生 | 4. 巻 67 |
| 2. 論文標題 ニセクロスジギンボの体色変異個体を用いた掃除魚擬態の効果の検証 | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 魚類学雑誌 | 6. 最初と最後の頁 253～258 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.11369/jji.20-019 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である） | 国際共著 - |

| | |
|--|-----------------|
| 1. 著者名 Fujisawa Misaki, Sakai Yoichi, Kuwamura Tetsuo | 4. 巻 10 |
| 2. 論文標題 The false cleanerfish relies on aggressive mimicry to bite fish fins when benthic foods are scarce in their local habitat | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 Scientific Reports | 6. 最初と最後の頁 - |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-020-65304-6 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である） | 国際共著 - |

| | |
|---|-------------------|
| 1. 著者名 SATO Hajime, SAKAI Yoichi, KUWAMURA Tetsuo | 4. 巻 22 |
| 2. 論文標題 Non-mimic color variant of the false cleanerfish <i>Aspidontus taeniatus</i> found in Okinawa, Japan | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 Galaxea, Journal of Coral Reef Studies | 6. 最初と最後の頁 1~2 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3755/galaxea.22.1_1 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である) | 国際共著 - |

[学会発表] 計6件(うち招待講演 0件/うち国際学会 0件)

| |
|--|
| 1. 発表者名 佐藤初・坂井陽一・桑村哲生 |
| 2. 発表標題 ニセクロスジギンポの集団卵食は魚類で最高レベルの社会的捕食か? |
| 3. 学会等名 日本動物行動学会第40回大会 |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|---------------------------------|
| 1. 発表者名 佐藤初・坂井陽一・桑村哲生 |
| 2. 発表標題 ニセクロスジギンポにおける協力行動の進化 |
| 3. 学会等名 日本生態学会第68回大会 |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|---------------------------------|
| 1. 発表者名 佐藤初・坂井陽一・桑村哲生 |
| 2. 発表標題 ニセクロスジギンポの擬態と卵食と群れ行動 |
| 3. 学会等名 日本動物行動学会第39回大会 |
| 4. 発表年 2020年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 桑村哲生・佐藤初・坂井陽一・藤澤美咲 |
| 2. 発表標題 掃除魚に擬態するニセクロスジギンボの体色変異個体～適応度は低いかな？ |
| 3. 学会等名 日本動物行動学会第38回大会 |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--------------------------------------|
| 1. 発表者名 佐藤初・坂井陽一・桑村哲生 |
| 2. 発表標題 掃除魚に擬態するニセクロスジギンボの卵食と群れ行動 |
| 3. 学会等名 日本動物行動学会第38回大会 |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|-------------------------------------|
| 1. 発表者名 佐藤初・坂井陽一・桑村哲生 |
| 2. 発表標題 ニセクロスジギンボの繁殖生態 沖縄県からの初報告 |
| 3. 学会等名 2019年度日本魚類学会年会 |
| 4. 発表年 2019年 |

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

| | 氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号) | 所属研究機関・部局・職 (機関番号) | 備考 |
|-------|---|---|----|
| 研究分担者 | 坂井 陽一 (Sakai Yoichi) (70309946) | 広島大学・統合生命科学研究科(生)・教授 (15401) | |

6. 研究組織（つづき）

| | 氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号) | 所属研究機関・部局・職 (機関番号) | 備考 |
|-------|---------------------------|-----------------------|----|
| 研究協力者 | 佐藤 初 (Sato Hajime) | | |

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

| 共同研究相手国 | 相手方研究機関 |
|---------|---------|
| | |