論文 Article

大型水槽下で確認されたゴンズイとホンソメワケベラの掃除行動

伊藤寿茂*•神応義夫*

Cleaning behavior of striped eel catfish, *Plotosus japonicus*, and bluestreak cleaner wrasse, *Labroides dimidiatus*, in large aquarium tank. ITOH Toshishige* & KAN-OH Yoshio* (*Enoshima Aquarium, 2–19–1 Katase-Kaigan, Fujisawa, Kanagawa, 251–0035 Japan)

Labroides dimidiatus is a well-known species of cleaner fish, while there are not many observation records on cleaning behavior of *Plotosus japonicus*. In this study, cleaning behavior of *P. japonicus* and *L. dimidiatus* was observed in a large aquarium tank (approximately 1000 m³ in capacity) at the Enoshima Aquarium to examine the relationship between their cleaning behavior and client fishes' requesting behavior. *P. japonicus* was observed to perform cleaning behavior on 32 client species, some of which (17 species) displayed requesting behavior to *P. japonicus*. A total of 53 client species were recorded for *L. dimidiatus*, many of which (26 species) displayed requesting behavior to *L. dimidiatus*. We confirmed that in addition to *L. dimidiatus*, *P. japonicus* and some client species also developed their relationship through symbiotic coactions.

Keywords

cooperation, mutualism, schooling, tactile stimulation 協力, マッサージ, 成群, 相利共生

1 はじめに

掃除行動は動物種間で見られる相利共生の一つで ある^{1,2)}, 掃除する側の種(以下, クリーナーと表記) が、される側の種(以下、クライアントと表記)に接 近して, 体表組織や寄生虫を食べる行動であり, 魚類 では少なくとも 29 科 111 種以上のクリーナーが報 告されている³⁾. クリーナーには, 掃除行動から主な 餌を得ている専門クリーナー種のほか 3), 普段は他の 方法で餌をとり、時折掃除を行なう兼業クリーナー 種や4,専門クリーナー種に擬態して相手の体表組織 を主に食べながらも、それが状況によって掃除行動と なりうる種もある ⁵⁾. また, 巻貝が同種他個体の上に 登って付着物を摂食したり、干潟にすむカニが同種他 個体の体表の泥をつまんで口に運ぶといった、一方の 個体が他方の個体に利益を与える相互関係(協力)も, 状況成立的な掃除行動といえる 1.4). こうした様々な 相互関係も含めると、掃除行動は現在知られている以 上に多くの種間で成立している可能性がある.

この度著者らは、水族館の大型水槽で飼育しているゴンズイが、比較的頻繁に掃除行動をしていることに気付いた.本種の掃除行動に関する知見は少なく、幼魚の群れによるごく数種のクライアントが知られるだけである 4.6-8). 同水槽には頻繁な掃除行動を行うホンソメワケベラ 1.2.5.9-11) も飼育されていた. そこで本研究では、両種の掃除行動の水槽内観察を試みた. 水槽内の条件、例えば各魚種の収容数の多寡や複雑に配置されたレイアウトが定量調査に向かない面があったが、これまで知見に乏しかったゴンズイの掃除行動に関して、主にクライアント魚種や掃除行動時の挙動について、新たな知見を複数得たので、ホンソメワケベラと比較しながら報告する.

2 材料と方法

2 • 1 調査場所

新江ノ島水族館(神奈川県藤沢市)に設置された相模湾大水槽(以下,大水槽と表記)で調査を実施した(図 1). 大水槽は水量約 1000㎡,水深 1.2-6.5m,水温 22-24℃,照明時間約 9h/day で,内部には

^{* 〒 251-0035} 神奈川県藤沢市片瀬海岸 2-19-1 新江ノ島 水族館

自然の景観を模すべく、凹凸に富むモルタル製の擬岩と大小の砂礫や石を随所に設置し、いくつかの環境(タイドプール、入り組んだ岩山、オーバーハングした断崖とその下の暗所、開けた転石地帯)を造成してある(図1)。飼育水として、地先より揚水した海水(塩分28-33 psu)を4基のポンプ(荏原製作所製、3-Phase Induction Moter)及び6基の密閉式 ろ過装置(荏原製作所製、圧力式ろ過機、直径3300 mm×高さ1800 mm,9ターン/day)により循環して、擬岩側面の6ヶ所より吐出させるとともに、高圧曝気ブロワー(新明和製、ヘリカルブロワ、圧力60.0 kpa)により、水槽内4ヶ所からの十分な曝気を施した。

同水槽で飼育されたゴンズイ約 1100 個体とホンソメワケベラ 3-6 個体,及びその他の収容魚種を供試魚とみなし,調査対象とした.供試魚は過去に相模湾周辺海域からの記録がある種とし $^{12)}$,一時的に収容されたものを含め計 121 種とした.供試魚の収容数は種毎に個体数または 3 段階の概個体数(+:10 個体以下.++:11-49 個体.+++:50 個体以上)で把握された.

2・2 調査対象のクリーナー種

2・2・1 ゴンズイ 房総半島南端から九州南岸の 太平洋沿岸と,能登半島沿岸,九州西岸,琉球列島沿 岸に分布する日本固有の海棲ナマズ(ナマズ目ゴンズ イ科)で,ゴンズイ玉と呼ばれる高密度の群れを形成

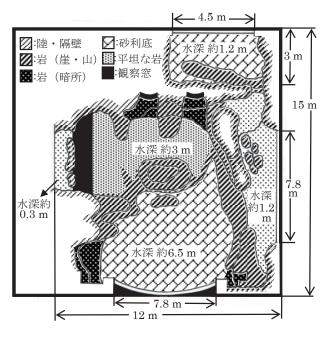


図1 調査場所(相模湾大水槽)の俯瞰略図.

することで知られる¹²⁻¹⁴⁾. 本種は兼業クリーナー種 であり, 底質や基質上のベントスを主な摂餌対象と するが 6,15), 少ないながら掃除行動に関する報告があ る 4,6-8). 既知のクライアントとしてミギマキが 4,7). 掃除請求行動を行っている(またはそのように見え る) 魚種としてタカノハダイとキハッソク Diploprion bifasciatum がある⁷⁾. また,公式な報告とは言えな いものの、2020年5月時点にインターネット上で閲 覧されたクライアントとして, ウツボ, シロメバル Sebastes cheni, オキスズメダイ Pristotis obtusirostris, ミノカサゴがある. ウツボとオキスズメダイについ ては映像提供会社(前者:アマナイメージズ.後者: image navi corporation) による静止画サンプルで, ミノカサゴについては鳥羽水族館公式 HP の静止画, シロメバルについてはマリンワールド海の中道で来 客が撮影したと思しき動画である. また, 後述のホン ソメワケベラで知られるような掃除時の挙動に関す る詳細な情報はなく, 本種の掃除行動に関する知見は 極めて乏しい.

2・2・2 ホンソメワケベラ 房総半島からインド洋、 中部太平洋域に分布する小型のベラ(スズキ目ベラ科) で7,12, 掃除行動に専門化し、寄生虫をほぼ専食する魚 種とされる^{4,9-11)}. その一方で、寄生虫よりもクライアン トの体表組織そのもの(主に粘液, まれに鱗)を好む, いわばスケールイーターに類する性質が強い魚種ともさ れる ^{1,2,17)}. これは、調査対象とした水域や魚種、さらに はホンソメワケベラの個体差によって、異なる結果が得 られたためと考えられる. クライアントにとって体表組 織の被食は物理的、精神的な被害にあたり、ホンソメワ ケベラとの対立の一因となる 1,2,17 . 本種はこの対立を緩 和するために寄生虫の除去以外にも、相手の体表に連続 で触れる様なマッサージ (tactile stimulation) をしたり, これらを交互に繰り返し行なったりする 1.2. こうした多 様なコンタクトを受けたクライアントは、ストレスや攻 撃性が低下し、軽微な体表組織の提供を許しつつ掃除の 再開や持続を求めるようになる ^{1,2,9-11)}. 本種のクライア ント魚種については、国内の代表的な文献からだけでも 120 種以上が数えられる 1,2,4,5,9-11,17).

2 · 3 潜水調査

調査は 2005 年 1 月~ 2008 年 5 月の期間に実施した. ホンソメワケベラに関しては水槽内で 6 個体が健常に生存していた 2005 年 1 月 29 日~8月 20 日 (期間 I) の 75 回と, 3 個体が健常に生存していた 2008 年 3 月 22 日~ 5 月 8 日 (期間 II の一部) の 18 回、

ゴンズイに関しては水槽内に約1100個体が導入され た後の 2007 年 10 月 23 日~ 2008 年 5 月 8 日 (期 間 II) に 70 回, それぞれ行なった. 潜水者 1 名が水 槽内の各エリアを順番に進みながら観察と記録を行な った. まず水槽東端(図1の最上部)のタイドプール(擬 岩と隔壁に囲まれた水深約 1.2 m の砂利底)と南端 (図1右縁周辺)の浅い岩場(ところどころ擬岩と隔 壁に囲まれ、一部に転石のある水深約1.2 mの岩盤 底)を素潜りで観察した.次に水槽中央のオープン スペース (水深約 6.5m の転石と砂利底), 水槽中央 から東側に凹凸する擬岩上及びその縁部(水深 3-6.5 mで一部に薄暗部あり),水槽北西端(図1の左下) と南西端(図1の右下)にあるオーバーハング下(高 さのある擬岩と隔壁に囲まれた水深 6.5 m の薄暗部) を、それぞれスキューバ潜水により観察した、1回の 調査時間は 10-15 分程度とした. 掃除行動やそれに 至る前兆と思しき行動を確認した際に、対象魚種、相 互行動の挙動パターン,確認地点の明るさ,群れの規 模を記録した、挙動パターンはその共生の度合いなど を鑑みて5段階で記録した. クリーナーとクライア ントの双方が積極的で、クライアントが積極的に掃除 請求行動をとり、眼球や鰓、口内を掃除させるような 場合を双方積極的掃除パターンとした。クリーナーが 積極的に掃除を行なうがクライアントは無反応に見 え, 積極的に掃除を受け入れているかどうか判断でき ない場合を片方積極的掃除パターンとした. クリーナ ーが積極的に掃除を行なうがクライアントは消極的 で, 例えば掃除を受けた後にクリーナーから逃げたり, 追い払ったりする場合を消極的掃除パターンとした. クリーナーとクライアントの直接の接触が見られない が, クライアントが積極的に掃除請求行動をしたり, クリーナーがしばらくクライアントの周りに留まるよ うな場合を積極的接近パターンとした. クライアント が早々にクリーナーを追い払ったり、捕食しようとす る場合を攻撃パターンとした. 確認地点の明るさにつ いては、相互行動が見られた地点について、照明が十 分(明るい),岩陰などで照明が不十分で薄暗い(暗い), 明るい場所と薄暗い場所を行き来するなど(それ以外) のいずれかで記録した. 群れの規模については. ゴン ズイでは他魚種との相互行動が見られた場合に限り記 録を行い、上記の項目に加えて、群れの規模(目測で 1個体を単独, 2-10個体を小群, 11-99個体を中群, 100-500 個体を大群と大別した) とその群れをなす 主要個体のサイズ(目測で全長 20 mm 以下を幼魚, 20-100 mmを若魚, 100-150 mmを成魚と大別した) を記録した. ホンソメワケベラでは相互行動中の個体

数を記録した.

2・4 アンケート・聞き取り調査

潜水調査の補足を目的として、ホンソメワケベラについては2007年6月に、ゴンズイについては2008年9月に、水槽に携わる職員を対象にアンケート用の用紙を配布し、情報の提供を促した。クリーナー2種に関して、観察したことのあるクライアントを回答してもらった。さらに、聞き取り調査として、水槽に携わる職員から適宜、口頭で掃除行動についての情報を受けた。得られた情報は挙動パターンの一つ(有掃除情報パターン)として記録に加えた。

3 結果

大水槽の供試魚種のうち、クリーナー2種との相互行動が確認された魚種と、それらに対する各挙動パターンの観察例数を表1に、ゴンズイの掃除行動の様子を図2に、ホンソメワケベラの掃除行動の様子を図3に、それぞれ示す。

3 • 1 潜水調査

3・1・1 ゴンズイ ゴンズイを対象とした潜水調 査では、27 魚種に対して計 172 例の相互行動が確 認された(表 1).相互行動の確認例が最も多かった クライアント魚種はクエ(掃除33例,その他の行動 2 例. 図 2A) で、次いでツバクロエイ (掃除 13 例. 図 2C), ウツボ (掃除 12 例, その他の行動 1 例. 図 2D - E), タカノハダイ (掃除 12 例), ミノカサゴ (掃 除12例)となった. これら6魚種に対する掃除例 数だけで全掃除例数の 62.0% を占めた. その他, 掃 除行動 10 例未満のクライアント として、ドチザメ、 ホシエイ,マイワシ,カサゴ,ハナミノカサゴ(図 2F), マハタ (図 2G), コショウダイ, チョウチョウ ウオ(図2H)、ミギマキ、オヤビッチャ、イシダイ、 イスズミ, カゴカキダイ, アイナメ, ナンヨウツバメ ウオ, ツバメウオ, ニザダイ, ニセカンランハギ(図 2G), ハコフグ, ショウサイフグ, ハリセンボンの 21種が記録された. これらのうち, ホンソメワケベ ラの調査時にも供試されていて、 ゴンズイだけが掃除 したのはツバクロエイ, ドチザメ, マイワシ, カサゴ, ミノカサゴ,ハナミノカサゴの6種であった.さら に、本種に明確な掃除請求行動をとったクライアント はホシエイ,トラウツボ,ミノカサゴ,マハタ,クエ, コショウダイ, チョウチョウウオ, タカノハダイ, ミ

表 1. 供試魚種別のクリーナー 2種による相互行動状況.

供試魚種の個体数は調査時期別に 2 区分(I: 2005 年 1 月- 8月、II: 2007 年 10 月- 2008 年 5 月)して,個体数または概個体数の 3 段階(+, ++, +++)で示した.相互行動のパターンを 6 区分して略記した(情報:有掃除情報パターンで※が記録あり,双方積極:双方積極的掃除パターン,片方積極:片方積極的掃除パターン,消極的:消極的掃除パターン,積極接近:積極的接近パターン,攻撃:攻撃パターン).

4 = 1 m 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1			期間毎の		クリーナー2種の相互行動のパターン別回数										
クライアント対象魚種		クライアント			ホンソメワケベラ				ゴンズイ					- 11	
		機個	体数		掃除	行動		その	他		掃除	行動		その	他
学名	和名	I	II		双方 積極	片方 積極	消極 的	積極 接近	攻 擊	情 報	双方 積極		消極 的	積極 接近	攻 撃
Heterodontus japonicus	ネコザメ	+	+												
Mustelus manazo	ホシザメ	+	+												
Triakis scyllium	ドチザメ	++	++									2			
Hemitriakis japonica	エイラクブカ	1													
Rhina ancylostoma	シノノメサカタザメ	2	2												
Rhinobatos schlegelii	サカタザメ	5	+												
Urolophus aurantiacus	ヒラタエイ	3													
Dasyatis matsubarai	ホシエイ	+	4	*	2						1				
Dasyatis akajei	アカエイ	+	2												
Gymnura japonica	ツバクロエイ	+	9									12	4		
Myliobatis tobijei	トビエイ	+	+												
Megalops cyprinoides	イセゴイ	2	1												
Enchelycore pardalis	トラウツボ	+	6	*							1	10	2		
Gymnothorax minor	アミウツボ	+	+	*											
Gymnothorax kidako	ウツボ	+	6		1	7		13				11	2		1
Conger myriaster	マアナゴ	+	+		_	-							_		_
Sardinops sagax	マイワシ	+++	+++										1		
Engraulis japonicus	カタクチイワシ	+++	++										-		
Plotosus japonicus	ゴンズイ	+++	+++												
Myripristis berndti	アカマツカサ	++	+												
Monocentris japonica	マツカサウオ	+	+												
Fistularia petimba	アオヤガラ	+	+												
Mugil cephalus cephalus	ボラ	+	+												
Chelon haematocheilus	ホァ メナダ	+	+												
Sebastiscus marmoratus	カサゴ	+	+									1	1		
Sebastes sp.	メバル属の一種	+	++									1	1		
Pterois lunulata	ミノカサゴ	+	+								0	10			
	ミノカッコ アイゴ	+	+		1	1					2	10			
Siganus fuscescens Pterois volitans	ノイコ ハナミノカサゴ	+	2		1	1						2	2		
	ハナミノカリコ	+	+									4	4		
Hypodytes rubripinnis	ホウボウ														
Chelidonichthys spinosus		+	+			,	1								
Lateolabrax latus	ヒラスズキ	2	2			1	1								
Lateolabrax japonicus	スズキ	+	+		0	0					0	- 1			
Epinephelus septemfasciatus	マハタ	+	2		3	2		1			2	1	4	1	
Epinephelus bruneus	クエ	2	3	\ ! /	15	30		14			19	11	3	3	
Apogon semilineatus	ネンブツダイ	++	1	*											
Apogon doederleini	オオスジイシモチ	1	+												
Apogon notatus	クロホシイシモチ	+++	+++	*											
Scombrops boops	ムツ	+	++												
Echeneis naucrates	コバンザメ	1	+												
Rachycentron canadum	スギ	+	2			4		1							
Coryphaena hippurus	シイラ		+												
Seriola quinqueradiata	ブリ	1			1										
Seriola dumerili	カンパチ	2	+		3	3		1							
Trachurus japonicus	マアジ	+++	+++	*											
Decapterus maruadsi	マルアジ	+++	+++	*											
Alectis ciliaris	イトヒキアジ	++	++												
Caranx sexfasciatus	ギンガメアジ	2	2												
Caranx papuensis	オニヒラアジ	1	1												
Pseudocaranx dentex	シマアジ	+	+												
Lutjanus argentimaculatus	ゴマフエダイ		1							×					
Lutjanus fulviflamma	ニセクロホシフエダイ	+	+	*											
Parapristipoma trilineatum	イサキ	+++	+++			4		1							
Hapalogenys nitens	ヒゲソリダイ	1	+												
Hapalogenys nigripinnis	ヒゲダイ	+	+			6		8							
Plectorhinchus cinctus	コショウダイ	+	+		1	5	1	1			1				
Diagramma pictum	コロダイ	1	+	*	_		-	_			_				

表 1. 供試魚種別のクリーナー 2 種による相互行動状況 (続き).

クライアント対象魚種		期間毎の クライアント 概個体数			クリーナー2種の相互 ホンソメワケベラ 掃除行動 その他					行動のパターン別回数 - ゴンズイ - 掃除行動 その他					
	 和名	I I	II	情	双方	片方		積極	攻	情	双方	片方	消極		攻
Rhabdosargus sarba		+	++	報	積極	積極	的	接近	撃	報	積極	積極	的	接近	撃
Acanthopagrus schlegeli	クロダイ	+	+	*											
Pagrus major	マダイ	+	+	*						*					
Upeneus japonicus	ヒメジ	+	+	/A\						<i>/</i> •\					
Heniochus acuminatus	ハタタテダイ	+	6			1	1	1							
Chaetodon auripes	チョウチョウウオ	+	++			2	1	1			2	3	2	7	
Chaetodontoplus septentrionalis	キンチャクダイ	+	+	*		4					4	U	4	'	
Goniistius zonatus	タカノハダイ	+	+	/•\	6	38		5			6	5	1		
Goniistius zebra	ミギマキ		2			00					1	1	1		
Ditrema temminckii temminckii	ウミタナゴ	+	+								1	1			
Amphiprion clarkii	クマノミ	+	+												
Chromis notata notata	スズメダイ	++	++	*											
Abudefduf sordidus	シマスズメダイ	+	+	/•\											
Dascyllus trimaculatus	ミツボシクロスズメダイ	+	+												
Abudefduf sexfasciatus	ロクセンスズメダイ	+	+	*											
Abudefduf vaigiensis	オヤビッチャ	++	++	/•\	3	11	7	6	2			2			
Pomacentrus coelestis	ソラスズメダイ	++	+					Ŭ	_			-			
Pomacentrus nagasakiensis	ナガサキスズメダイ		+												
Terapon jarbua	コトヒキ	+	+												
Rhyncopelates oxyrhynchus	シマイサキ	2	+			2									
Labracoglossa argentiventris	タカベ	+	++			4									
Kuhlia mugil	デルハ ギンユゴイ	+	+												
Oplegnathus fasciatus	イシダイ	+	+			2		1				1		2	
Oplegnathus punctatus	インタイ イシガキダイ	+	+			1		1				1	1	4	
	インガモッイ	+	+		1	1						1	1		
Kyphosus vaigiensis	イベベミ テンジクイサキ	1	1		1										
Kyphosus cinerascens Microcanthus strigatus	カゴカキダイ	++	++		2	3	2	4			2			2	
Girella mezina	オキナメジナ	TT	1		4	0	4	4			4			4	
Girella punctata	メジナ	++	++			3		1							
Girella leonina	クロメジナ	++	++			U		1							
Psenopsis anomala	イボダイ	+	+												
Polydactylus plebeius	イ ベッイ ツバメコノシロ	5	+												
Choerodon azurio	イラ	1	1			1									
Semicosyphus reticulatus	コブダイ	1	1		2	1				*					
Labroides dimidiatus	コンタイ ホンソメワケベラ	6	+		4					**					
Pteragogus flagellifer	オハグロベラ	+	+												
Pseudolabrus sieboldi	ホシササノハベラ	+	+												
Thalassoma cupido	ニシキベラ	+	++	*											
-	キュウセン	+	+	**											
Parajulis poeciliopterus	オユグビンホンベラ	+	++				4								
Halichoeres tenuispinis	アイナメ	+	+				4				1	4	1		
Hexagrammos otakii Pseudoblennius percoides	アナハゼ	+	+								1	4	1		
Platax orbicuaris		1	3	×*/-				1			0			1	
Platax teria	ナンヨウツバメウオ ツバメウオ	1	3 1	* *	1			1			2 1			1	
Prionurus scalprum	ニザダイ	1	++	* *	1						1	1		1	
Acanthurus dussumieri	ニックイ ニセカンランハギ	1	+	**	2	1		3			2	1 2	1	1 1	
	マサバ	++			Z	1		ō			Z	2	1	1	
Scomber japonicus Triacanthus biaculeatus	ギマ	1	++												
			+	*/											
Aluterus monoceros	ウスバハギ ウマヅラハギ	+	+	*											
Thamnaconus modestus		1	+	*											
Stephanolepis cirrhyfer	カワハギ	+	+	\ ! /		2					- 1				
Ostracion immaculatus	ハコフグ	+	2	*							1				
Canthigaster rivulata	キタマクラ	+	+	*		10									
Takifugu pardalis	ヒガンフグ	3	+	\ ! /	1	10	1			\#Z					
Takifugu chrysops	アカメフグ	+	+	*			4			*					
Takifugu suyderi	ショウサイフグ	++	++		_		1					1			
Takifugu xanthopterus	シマフグ	1	+		3										
Takifugu niphobles	クサフグ	+	+	\•/											
Takifugu rubripes	トラフグ	+	+	*	_	_		_							
Arothron stellatus	モヨウフグ	1	1		3	8		1							
Diodon holocanthus	ハリセンボン	+	2			7		1				2	1		
Diodon hystrix	ネズミフグ	1													
Chilomycterus reticulatus	イシガキフグ	1													
Mola mola	マンボウ	+													
Homo sapiens	ヒト(ダイバー)	1	1							×					

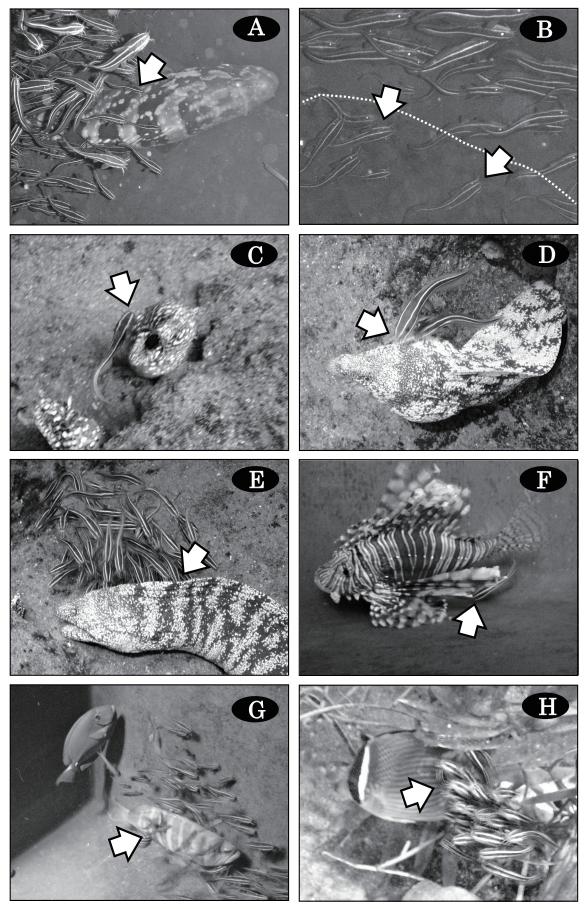


図2 ゴンズイによる掃除行動の様子.

クライアントは、A: クエ. B: ツバクロエイ(白破線下側がエイ背面).C: トラウツボ. D, E: ウツボ. F: ハナミノカサゴ. G: マハタと掃除請求するニセカンランハギ. H: チョウチョウウオ. 矢印は掃除中のゴンズイ個体または群れを示す.

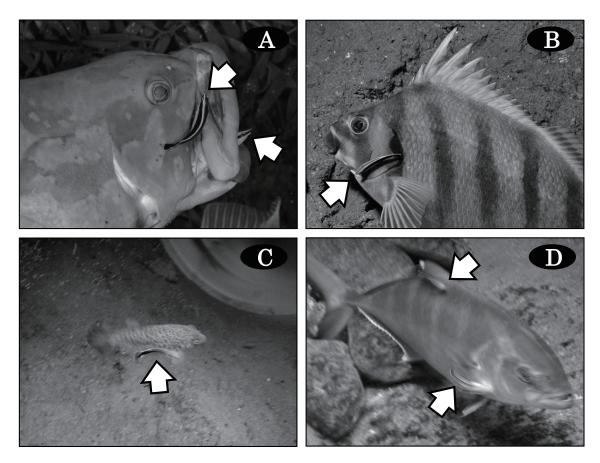


図3 ホンソメワケベラによる掃除行動の様子.

クライアントは、A: クエ、B: タカノハダイ、C: ヒガンフグ、D: カンパチ、矢印は掃除中のホンソメワケベラ個体を示す。

ギマキ, イシダイ, カゴカキダイ, アイナメ, ナンヨウツバメウオ, ツバメウオ, ニザダイ, ニセカンランハギ. カワハギの17種であった.

ゴンズイの挙動パターンについては、観察された相互行動全 172 例のうち、掃除行動が 153 例 (89.0%)で、その内訳は双方積極的掃除パターンが 44 例 (26.0%)、片方積極的掃除パターンが 83 例 (48.0%)、消極的掃除パターンが 26 例 (15.1%)であった(表 1). その他の行動 19 例のうち、積極的接近パターンが 18 例 (10.0%)、攻撃パターンが 1 例 (0.6%)であった (表 1).

ゴンズイの相互行動が見られた地点の明るさについては、観察された全172地点のうち、明るい地点が29地点、暗い地点が142地点、それ以外1地点となった。暗い地点が全体の82.5%を占めた。

ゴンズイの相互行動時の群れの規模とそれを構成する主要な概サイズ別の例数を表 2 に示す. ゴンズイの例数の総計は 195 例となり, 先述のクライアント種毎の例数より 23 例多くなった. これは, 同一のクライアントに対して, サイズの異なる個体が同時に

関わるケースがあり、複数の群れの顕著な接近または一時的な合流と見なし、複数の群れとして記録したためである。群れの規模別に見ると、大群の67例(34.4%)が最も多く、小群の53例(27.2%)と中群の52例(26.7%)がそれに次ぎ、単独での行動も21例(11.0%)あった。群れの構成個体の概サイズ別に見ると、若魚の102例(52.3%)が最も多く、次いで幼魚の73例(37.4%)で、成魚も18例(9.2%)あった。最も例数が多かったのは若魚の小群と大群(それぞれ37例、19%)であった。

3・1・2 ホンソメワケベラ ホンソメワケベラを対象とした潜水調査では、31 魚種に対して 290 例の相互行動(うち掃除行動 224 例)が確認された. 相互行動の回数が特に多かったクライアント魚種はクエ (掃除行動 45 例, その他の行動 14 例. 図 3A) とタカノハダイ (掃除行動 44 例, その他の行動 5 例. 図 3B) で、次いでオヤビッチャ (掃除行動 21 例, その他の行動 8 例)、ヒガンフグ (掃除行動 12 例. 図 3C)、モヨウフグ (掃除行動 11 例, その他の行動

表 2. 相互行動が確認されたゴンズイの群れの規模とその構成個体サイズ.

		単独	小群	中群	大群	不明	合計
群れの 構成個体の 概サイズ	幼魚	16	16	15	26		73
	若魚	4	37	24	37		102
	成魚	1	0	13	4		18
	不明					2	2
	合計	21	53	52	67	2	195

1例)となった. これら 5 魚種に対する掃除例数だけで全掃除例数の 59.4% を占めていた. その他の 26 種は掃除行動 10 例未満であり、そのうちゴンズイと重複しなかったものは、アイゴ、ヒラスズキ、スギ、ブリ、カンパチ(図 3D)、シマイサキ、イスズミ、メジナ、イラ、ホンベラ、カワハギ、シマフグの 9 種であった. なお、多くのクライアント(26 種)が本種に掃除請求行動をとった. 対して、接近以外に掃除請求とみなせる行動が認められなかった魚種はヒラスズキ、チョウチョウウオ、シマイサキ、イシガキダイ、イラ、カワハギの 6 種だけであった.

ホンソメワケベラの挙動パターンについては、観察された相互行動全 290 例のうち、掃除行動が 224 例 (77.2%) で、その内訳は双方積極的掃除パターンが51 例 (18.0%)、片方積極的掃除パターンが155 例 (53.4%)、消極的掃除パターンが18 例 (6.2%) であった(表1). その他の行動66 例のうち、積極的接近パターンが64 例 (22.0%)、攻撃パターンが2 例 (0.7%) であった(表1).

ホンソメワケベラの行動が見られた地点の明るさについては、相互行動が観察された290例のうち、明るい地点が104例、暗い地点が147例、それ以外が39地点となった。相互行動の確認例のうち、暗い地点の割合は50.7%であった。また、相互行動のうち、単独での行動が266例(91.8%)で、その中で2個体のクライアントに対して交互に行う行動が10例あった。1個体のクライアントに対してペアと思われる2個体で行う行動(図3D)が21例(7.2%)、3個体で行う行動が3例(1.0%)あった。

3・2 アンケート・聞き取り調査

3・2・1 ゴンズイ アンケート・聞き取り調査でのみ確認されたクライアントはゴマフエダイ,マダイ,コブダイ,アカメフグの4種であった(表1). 例外となるダイバーに対する掃除行動もあった. 潜水

調査の結果と合わせると、ゴンズイのクライアントは計32種(調査時の全供試魚種の29.4%)となった.

3・2・2 ホンソメワケベラ アンケート・聞き取 り調査で確認されたクライアントは25種であった(表 1). このうち、本調査でのみ確認されたクライアン トはトラウツボ, アミウツボ, ネンブツダイ, クロホ シイシモチ、マアジ、マルアジ、イトヒキアジ、ニセ クロホシフエダイ, コロダイ, クロダイ, マダイ, キ ンチャクダイ, スズメダイ, ロクセンスズメダイ, ニ シキベラ、ニザダイ、ウスバハギ、ウマヅラハギ、ハ コフグ, キタマクラ, アカメフグ, トラフグの 22種 であった. また, ゴンズイとも重複しないものは, ア ミウツボ, ネンブツダイ, クロホシイシモチ, マアジ, マルアジ、ニセクロホシフエダイ、コロダイ、クロダ イ, キンチャクダイ, スズメダイ, ロクセンスズメダ イ, ニシキベラ, ウスバハギ, ウマヅラハギ, キタマ クラ, トラフグの 16 種であった. 潜水調査とアンケ ート・聞き取り調査の両方で確認されたホンソメワケ ベラのクライアントは計53種(調査時の全飼育魚種 の 48.6%) となった.

4 考察

先述したように、本研究は運用に様々な制限のある 展示水槽を用いており、一部のデータで精度や定量性 が十分とは言えない. しかし、これまで事例が極めて 乏しかったゴンズイの掃除行動について、主にクライ アント種の検出と掃除行動時の挙動について、まとまった量の知見を得られたと考えている. ここではまず、既に多くの知見があり、本研究でも多くの追加データを得たホンソメワケベラについて、まとめてから、ゴンズイと比較することにする.

4・1 ホンソメワケベラの掃除行動について

本研究では、本種の挙動パターンについて既報ほど詳細なデータを得たとは言えないが、既報と同様に、本種の周囲では多くの魚種が掃除請求行動や接近行動を示すことが再確認された 1.2.4.5.9-11). 本研究は自然下より魚種数や密度を恣意的に高めた飼育下であったこともあり、120種を超える既知のクライアント魚種と重複しながらも 1.2.4.5.9.11.17)、新規と思われるクライアントや、自然下では遭遇すること自体が稀なクライアントも検出することができた。分類群や種間で掃除のされやすさや請求しやすさに違いがあるものの、これらは各調査の条件が異なるため 1.2.4.5.9.

11,17), それらを定量的に比較するのは難しい. 本研究 では、供試魚の概個体数と、クリーナーから受けたパ ターン別の掃除回数から、共生の程度を概略的に判断 するに留まる. まず, 個体数が少ないにも関わらず多 数の掃除が確認されたクエやタカノハダイ,ヒガンフ グは、ホンソメワケベラと強い共生関係を結ぶクライ アントであり, いくつかの既報とも合致する ⁹⁻¹¹⁾. 一 方で、クライアントとして既に報告があるにも関わら ず,本研究で掃除が全く確認されなかった種もあり, ドチザメ、ゴンズイ、カサゴ、メバル属の一種、ソラ スズメダイ, タカベ, クロメジナ, ホシササノハベラ, クサフグがそれにあたる. ただし, これについては調 査外で掃除を受けていた可能性が残る. 対して, 既知 のクライアント報告がなく,2020年5月時点のイン ターネット上でも掃除行動に関する動画や静止画が 見当たらないにもかかわらず、本研究の潜水調査とア ンケート聞き取り調査において複数回の掃除が認め られ、明確にクライアントとみなせた種としてホシエ イ、ヒラスズキ、スギが挙げられる、また、本研究で は供試魚種を相模湾に生息する魚種から選定してお り、水槽内の環境は相模湾の岩礁域を模している。本 研究の結果は現時点では不足している黒潮流域北端 域、温帯海域におけるホンソメワケベラの生態を、飼 育下で代替した追加知見とみなすこともできよう 17).

4・2 ゴンズイの掃除行動について

先述したとおり、本種はホンソメワケベラなどと異 なり、掃除行動を専門に行う魚種ではない. 水族館で 飼育されることも比較的多い魚であるが、本研究を 行う以前の大水槽や,他の飼育施設を含めた飼育下 で、本種の掃除行動が見られることはほとんどなかっ た. 自然環境を模した広い空間で多数の個体を健常に 飼育したことにより、本種が有する掃除行動の習性が 表れたのかも知れない. 本研究で新たに確認されたク ライアントは28種にのぼり、その中で潜水調査とア ンケート聞き取り調査において複数回の掃除が認め られた種に限定しても15種が数えられる.さらにこ の中で、ホンソメワケベラによる掃除例もないクライ アントとして、ツバクロエイが挙げられる。また、ホ ンソメワケベラによる掃除例が少なくゴンズイで多 かったクライアントとして, トラウツボとミノカサゴ が挙げられる. ゴンズイのクライアント魚種について は、引き続き自然下と飼育下両面での事例を集積した

ゴンズイの相互行動時の挙動パターンについては, 本研究で初めて具体的なデータが得られたと言える.

ホンソメワケベラで見られるように、場合によって共 生の度合いが異なり、魚種によってある程度の傾向が 見いだせる、まず、本研究の双方積極的パターンと積 極的接近パターンに着目したい.これらはクライアン トが掃除請求行動を行なったことから、ゴンズイをク リーナーとして認識したことが確実とみなせる. 本研 究では、観察時間が限られ、供試されたゴンズイ全個 体の観察を行なえたわけではないため、特に積極的接 近パターンについては多くの見逃しがあると思われ る. それを鑑みたうえで、上記2パターンの合計数 から, クエ (計22例), チョウチョウウオ (計9例), タカノハダイ(計7例)の3種は、ゴンズイと強い 共生関係を結ぶクライアントとみなせる. 一方で、片 方積極的掃除パターンと消極的掃除パターンは、ホン ソメワケベラでのそれとは状況が異なる. クリーナー として積極的にクライアントに接近し、上述のような 様々な挙動を示すホンソメワケベラに対し、ゴンズイ の挙動は掃除時とそれ以外(単なる移動時やベントス の摂餌時)で違いに乏しい.よって、ゴンズイの遊泳 経路にたまたまクライアントが静止しており、その接 触刺激に対して鈍感だったり、マッサージとして許容 した結果, 掃除行動が成立, というケースをより多く 含むように思える. 特に掃除を受けた挙動例数のう ち, 双方積極的掃除パターンが少ないツバクロエイ (16 例中 0 例)やトラウツボ(13 例中 1 例), ウツボ(12 例中 0 例), ミノカサゴ (12 例中 2 例), アイナメ (6 例中1例)がそれに該当する. これらの魚種はゴン ズイの接触を受け入れ、掃除行動が成立したクライア ントには違いないが、総掃除例数で劣るチョウチョウ ウオやタカノハダイよりも共生関係の強さという点 では低い種であるかも知れない.

その他にゴンズイがホンソメワケベラと異なる挙動として、掃除時にも群れを成すこと ^{4,7)}、暗い地点での掃除行動が多いことが挙げられる。本種の成群については詳細な知見がある。初夏に産卵、ふ化した仔魚は、その数日以内に同腹仔魚同士で集合し、その後も群れの個体構成を維持すること ¹⁵⁾、他の群れとの合流や個体の交換がないため、成長に伴い構成個体の死亡や離脱が生じるため、群れの規模は小型個体ほど大きいこと ^{15,16)}、夜行性が強いものの群れの密度は夜間に低下すること ¹⁶⁾、幼魚期までは日中も群れでの移動や探餌を活発に行うこと ¹⁶⁾ などが知られている。本研究では掃除行動中の群れの規模と、それを構成する主要個体の概サイズを記録しており、成魚より幼魚や若魚の群れの規模の方が大きい既知見と同様の傾向がみられた一方で、成魚でも群れで掃除をする

ケースがほとんどであったり、幼魚や若魚であっても 単独や小群で掃除をするケースが多かったり、同一の クライアントに同時に複数の群れが掃除を行うケー スも認められた. これらは本研究で新たに確認された 挙動と言え,本種が掃除行動の際,一時的に群れを分 断したり、合流したり、個体が群れから離脱したりす ることを示唆する. もしくは、群れから意図せず離れ てしまった個体が、緊急避難的に近くにいるクライア ントに身を寄せ続けるという状況もあるかも知れな い. なお、掃除行動が行なわれた場所の詳細な環境に ついては記録していないが、明るさに着目すると、暗 い岩陰や隔壁端での行動が確かに多いものの、照明の 当たる明るい岩盤底や砂利底でも少なくない例数が 確認されている. これは本種の群れ行動に関する既知 の知見と矛盾しないとともに¹⁶⁾,今後自然下での調 査をする際にも、完全な暗黒となる夜間や暗渠へのア プローチを必須としないことを示唆する.

本研究のゴンズイの場合、掃除行動をとっている場合にも、クリーナーとクライアントの双方が積極的に掃除行動を成立させるケースのほかに、先述のツバクロエイなどのような状況成立的な掃除行動も混在していることがうかがわれる。また、もともとゴンズイのクライアントでなかった種でも、意図せず掃除を受けた時に、その積極刺激がマッサージとして作用して強化され、後天的に積極的な掃除請求を行なうクライアントに変化したり、ゴンズイの持つ縦縞模様と細長い体形が、相手にクリーナーと認識され⁵、掃除請求を促すことも考えられる。これらを鑑みて広義に掃除行動を捉えることで、ゴンズイ以外の生物種についても未知の掃除行動を検出できるかも知れない。

引用文献

- 1) 北條 賢:比較生理生化学, 33, 60-67 (2016).
- 2) 堀田 隆:動物心理学研究, 69, 161-173 (2019).
- 3) Helfman, G.S., Collette, B. B., Facey, D. E., & Bown, B. W.: "The Diversity of Fishes Biology, Evolution, and Ecology" (2009), (Wiley-Blackwell).
- 4) 桑村哲生:南紀生物, 22, 29-32 (1980).
- 5) 桑村哲生:南紀生物, 23, 61-70 (1981).
- 6) 益田 一, 荒賀忠一, 吉野哲夫: "改訂版魚類図鑑 南日本の沿岸魚"(1975), (東海大学出版会).
- 7) 岡村 収, 尼岡邦夫: "山渓カラー名鑑 日本の海水魚" (1997), (山と渓谷社).
- 8) 重田利拓:瀬戸内水研ニュース,11,13-14(2004).
- 9) 奥野良之助:日本生態学会誌, 19, 184-191 (1969).
- 10) 奥野良之助:日本生態学会誌, 19, 217-222 (1969).
- 11) Kuwamura, T.: Publications of the Seto Marine Biological Laboratory, 23, 119–144 (1976).
- 12)中坊徹次編: "日本産魚類検索 全種の同定 第三版" (2013), (東海大学出版会).
- 13)瀬能宏監修,山川皓章著: "海の魚大図鑑"(2010), (つり情報社).
- 14) 中坊徹次編:"小学館の図鑑 Z 日本魚類館"(2018), (小学館).
- 15) 森内新二, 道津喜衛:長崎大学水産学部研究報告, 36, 7-12 (1973).
- 16) 林 徳之, 中村聡一, 吉川弘正, 安部恒之, 小林 博: 魚類学雑誌, 41, 7-13 (1994).
- 17) 遠藤周太, 戸松紗代, 須之部友基: 魚類学雑誌, 66, 261-267 (2019).

(2020年6月1日受付, 2020年8月21日受理)