

## 有明海産トビハゼの産卵前行動

的場 実\*・道津喜衛

## Prespawning Behavior of the Mud Skipper

*Periophthalmus cantonensis* in Ariake Sound

Minoru MATOBA and Yoshie DOTSU

Observations on the prespawning behavior of the mud skipper *Periophthalmus cantonensis* (OSBECK) were made in a tidal flat of the Honmyo Estuary in the Ishahaya Bay of Ariake Sound, Kyushu, in the summers of 1974 and 1975.

Spawning season extends from late May to middle of August. The mature male first occupies an entrance of abandoned nest of other animals such as the blue spotted mud skipper, the fiddler crab, etc., on mud flat and establishes his territory, 1~2 m<sup>2</sup> wide around the entrance. The male then digs a burrow with his mouth to construct a spawning nest, about 30 cm deep. Most spawning nests were provided with two particularly formed entrances, about one centimeter in diameter, to so called YL-shaped burrows. Nests are more densely distributed near small, shallow streams running on tidal flat than in other parts of tidal flat.

The male bearing an orange nuptial color begins to play sexual displays as soon as the completion of the nest. The male crawls around his territory in arched posture and sometimes jumps 5~10 cm high.

When a mature female approaches, the male orients himself about 40 cm before the female and displays his frontal or lateral side and vigorously plays a winding dance in arched posture. The male repeats the dance and gradually leads her to the nest. When they arrive in his territory, the male again plays a winding dance in head-up posture, while the female gets closer to him. Soon the male leads the female to an entrance of the nest and enters into it, followed by her. On entering a nest, the female exhibits characteristic entering movements. Few minutes later, the male comes out the nest again, and vigorously defences his territory against invaders, if any, he, however, does not play sexual display any more. Finally he stays in the nest with the female and they make up the "nesting".

In most cases, it took 3~5 hours from the completion of the spawning nest to the nesting.

魚類の産卵行動については、Breder and Rosen (1966)の著書にみられるように、多岐にわたる分類群のもので数多くの報告がある。それらによると、一般に番(つかい)を形成するグループの産卵行動には類似性が認められ、産卵は、テリトリーの形成、営巣、求愛、放卵・放精、卵保護という一連の行動過程を経ておこなわれる。そして、この過程の中で求愛行動においては特に種類による差異が目立つことが知られており、スズメダイ類、ハゼ類などについての例が Reese (1964)の総説の中にあげられている。

インド、太平洋域の熱帯から温帯域にかけての潮間

帯に生息するトビハゼ類は、水陸両界で生活するという特異な習性をもっていることから人目をひき、これまでにも、形態学、生理学、生態学などの各分野においてそれを材料とした多くの研究があるが、産卵行動に関しては、トビハゼ属の一種 *Periophthalmus chrysospilos* で番形成までの行動が観察されているにすぎない (Macnae, 1968)。

筆者らは、1974年および1975年の夏期に、長崎県諫早市本明川の河口域で有明海諫早湾のトビハゼ *Periophthalmus cantonensis* (OSBECK)の産卵前行動を観察し、その大要を知ることができたので報告する。

\* 島根県隠岐郡西郷町島根県隠岐支庁水産部。

ここで産卵前行動としたのは、成熟雄魚が産卵巣をつくり、そこへ雌成熟魚を誘導し、そして、巣ごもり（堤・道津，1961）をするまでの行動の経過をいう。トビハゼの場合にはこれらの行動はすべて空中に露出した干潟の泥面上で観察できた。

### トビハゼについて

日本産トビハゼの生態，生活史については，すでに内田（1931，1932），小川ら（1969），小林ほか（1971），道津（1974）などの報告がある。それらによると，本種は東京以西の太平洋岸各地および瀬戸内海に分布し，日本海側では北は下関市安岡まで分布する\*。また，これまでの知見によると，トビハゼの生活様式は，季節によって大きく2つにわけられる。すなわち，干潟の泥中に坑道を掘ってつくった生息室（巣）の中に留まって静止し，越冬する冬期を中心とした11月中旬から3月上旬までの休止期と夏期を中心とした3月中旬から11月上旬までの活動期である。活動期におけるトビハゼは，潮がひいて干潟が露出している間は泥面上で摂食活動を行なうが，潮が満ちてきて泥面が水に没す

ると水際まで移動してそこに静止し，潮がひくのを待つという，潮汐の干満に従った二重生活を営む。生後約1年で成魚となり，6月から8月にわたる産卵期に干潟の泥中に深さ20~30cmの坑道を掘って産卵巣をつくり，その中で産卵する。大きな個体では全長が100mm（標準体長82mm）を越える。

### 研究場所および方法

筆者らの研究は，小林ほか（1971）が先に同じくトビハゼの生態研究を行った諫早市本明川の河口域で行った。本明川は佐賀，長崎両県にまたがる多良岳山系にその源を発し，有明海の一支湾である諫早湾に注ぐ流程約20kmの小河川であり，その川口から上流へ約4kmにわたる感潮域には軟泥の干潟が発達している。本研究は，この汽水域のうち，川口より約700mさかのぼった所にかかっている不知火橋付近の流れに沿って約500mにわたる水域で行った（Fig. 1）。研究場所の位置，環境条件などについてはすでに小林ほか（1971）が詳しく述べているのでここでは省略する。

野外におけるトビハゼの行動についての観察は川岸

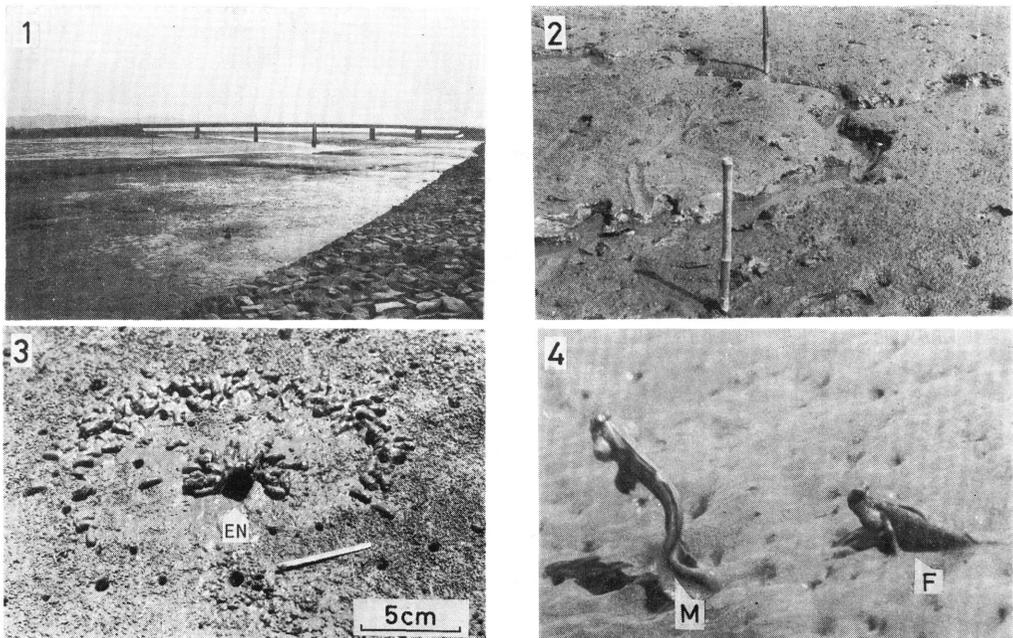


Fig. 1. The research area, tidal flat in the Honmyo Estuary at ebb tide.

Fig. 2. A part of the mud flat where small, shallow streams run.

Fig. 3. Soft mud pellets brought by the male mud skipper from its spawning nest during the course of nest construction in mud. EN, entrance of the nest.

Fig. 4. Jumping, a sexual display of the male mud skipper in front of the female. M, male; F, female.

\* 森慶一郎氏の採集標本によって新に同地における生息を確認できた。ここに同氏に謝意を表する。

から肉眼によって行ない、また、7倍の双眼鏡を用いた。行動の記録写真の撮影には200mm望遠レンズをつけたモータードラブつき35mm一眼レフカメラを使用した。また、必要に応じて適宜に研究材料としてトビハゼを採集した。

1974, 1975年の2年間における観察時間の合計は300時間を越え、観察はすべて昼間の干潮時に行なった。この間に行なった産卵前行動についての観察は100例以上に及び、その中の31例については全行動過程を観察することができた。そして、それらの観察結果を総合して、普通、あるいは、標準的といえる行動型を求めた。

### 産卵期と産卵場所

研究水域においては、1974年、1975年共に、5月下旬から8月中旬までの約3か月間にわたってトビハゼの産卵行動がみられたのでその期間を産卵期とした。また、この期間中、特に多数の産卵行動が観察できた6月中旬から7月下旬までを研究水域における産卵盛期とした。

産卵行動は、普段にトビハゼがすんでいる河口域一帯でみられたことから、この水域にすむトビハゼは産卵のために特に移動することはないと考えた。

### 縄張りおよび産卵巣の形成

産卵期にはいと、成熟雄魚は干潟上の一地点を選び、そこを中心にして、その周囲に縄張りを形成し、中心点から泥中に口で坑道を掘り、産卵巣をつくる。すなわち、雄は干潟面上の各所において、その形状からみて、同じく干潟上にすみ、泥中に坑道の生息室(巣)をつくる魚類のムツゴロウおよびカニ類のヤマトオサガニ、シオマネキ、チゴガニなどの他動物がすでに放棄したと思われる古い巣、あるいは、放棄された巣が潮汐の作用によって泥で埋まり、その入口(巣穴)が親指大からこぶし大の凹部となってわずかに泥面に残ったと思われる個所を選んで、中心点とする。この巣穴を中心として雄がその周囲の干潟上に占める縄張りの広さは、雄の魚体の大きさ、付近にすむほかのトビハゼを含む他の動物の生息密度、干潟の起伏状態などで変わるとは思われたが、一般に巣穴から20~40cmの範囲内であり、その広さは1~2㎡であった。

雄魚にはその縄張り形成と同時に他のトビハゼに対する攻撃行動がみられるようになる。縄張り形成後の雄は、その縄張り内に侵入してくるほかのトビハゼに対して、相手の性に関係なく、背鰭をいっぱいたて

て威嚇し、それでもなお侵入個体が立ち去らない場合には攻撃を加えて追い払う。このとき、両個体が背鰭をいっぱいたてて互に体側を誇示し合いながら争う場合があるが、これは、近接して縄張りを形成している雄間にみられる。

縄張りを形成した雄はその巣穴から泥中に坑道を掘り始める。雄は坑内から泥を口にふくんで干潟面に出てきて、巣穴の周囲20cm以内の干潟上に長径1cm、短径0.5cmほどの小泥粒として1個ずつ吐き出して積み上げてゆく行動を繰り返しながら坑道を深く掘り進み、1日ないし2日間で産卵巣をつくりあげる。この雄魚の産卵巣の営巣行動は、小林ほか(1971)が先に報告しているトビハゼの越冬のためにつくる生息室(巣)の営巣行動との間に大きな差異が認められなかった。

小林ほか(1971)は、本研究水域のトビハゼの産卵巣について、産卵巣は干潟全面にみられ、特定の区域に集中するようなことはないとしている。しかし、より微細に産卵巣の分布状態をみると、トビハゼはその巣穴を干潟上を縦横にはしっている浅い小水路 small, shallow stream (Fig. 2) の付近に多く選んでいると思われた。この小水路の形状は、場所により、また、同じ場所でも潮汐の大小によって状態が変わって一樣でないが、幅10~40cm、深さ10~20cmのものも多く、小水路内には水がゆるやかに流れているものから、水路内には水がなく、柔らかい泥がたまっているものなど多様である。一例として、1975年6月29日、干潟上に任意に選んだ一地域におけるトビハゼ産卵巣の分布状況の平面図を Fig. 5 に示した。これによると、調

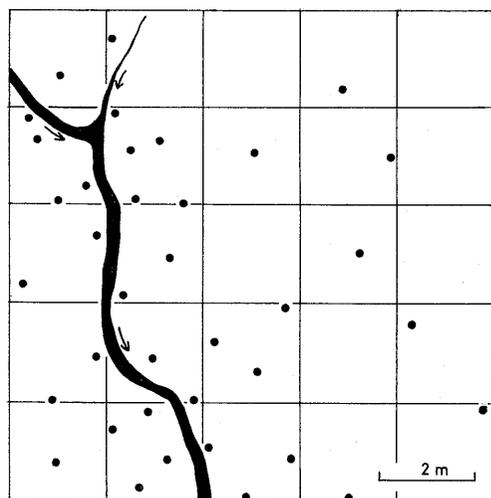


Fig. 5. Distribution of spawning dots of the mud skipper around a small, shallow stream on tidal flat.

Each dot represents a nest, and arrows show directions of flow.

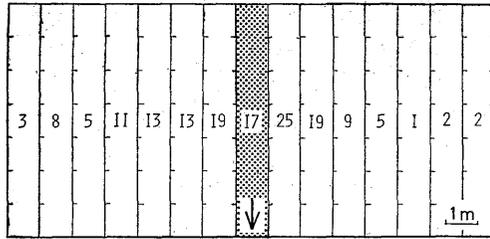


Fig. 6. Schematic representation of distribution of spawning nests of the mud skipper around a small, shallow stream.

Dotted section shows the stream zone, 7 m x 1 m along a semi-straight stream, and each number represents number of nests in each section, 7 m x 1 m.

査域 100 $m^2$  内における産卵巣数は37個で、その平均分布密度は0.37個/ $m^2$ であるが、小水路付近40 $m^2$ の地域には24個がみられ、平均密度は0.6個/ $m^2$ となっている。さらに、同年7月30日、干潟上をほぼ直線形をなしている幅約30cm、深さ約10cmの小水路沿いに長さ7mの地域を選び、水路の中心部から左右それぞれ50cmの範囲内、すなわち、7 $m^2$ (7m×50cm×2)の矩形域を水路域とし、さらに、その左右に長さ7m、幅1m、広さ7 $m^2$ の矩形域14区画をもうけ、水路域を含めて、それぞれの広さが7 $m^2$ の15区画内にある産卵巣数を数えたところ、調査全域105 $m^2$ (7 $m^2$ ×15)の干潟上には152個の産卵巣があり、平均分布密度は1.45個/ $m^2$ であったが、水路域およびその左右2m以内のところには93個の巣があり、平均密度は3.9個/ $m^2$ となっていた (Fig. 6)。

なお、干潟上における産卵巣の存在は、後に述べるように、その巣穴の特異な形状によって判別できるが、本研究では、さらに、巣への雄魚の出入りを観察してその確認をした。

先に、トビハゼの生活様式は季節によって大きくわけられ、温暖な季節の活動期においては、潮がひいて干潟があらわれている間には干潟上で摂食活動するが、潮が満ちてきて干潟が水没すると水際の陸上に留まり、静止して次の干満を待つと述べた。しかし、干潟上に縄張りを占有し、産卵巣をつくった雄は、干潟が水没する前に巣内に入り、潮が満ちている間は巣内に留まり、潮がひいて干潟があらわれると再び干潟上に出てくることを今回、新たに観察した。すなわち、雄は潮の干満にかかわらず産卵巣に留まってその占有を続ける。

1975年の産卵期をさきだ5月から9月までの期間に、研究水域で毎月2回、満潮時に川岸の水際に静止していたトビハゼをたも網で採集してその性比を調べた結果を Table 1 に示した。これによると、産卵期

Table 1. Change of sex ratio of the mud skipper before, during, and after the spawning season.

Col. no.	Col. date	No. of specimens	Range of S.L. in mm	Sex ratio (male/female)
1	May 14, 1975	153	28~75	0.82
2	May 29	87	33~76	0.93
3	June 16	92	39~76	0.46
4	July 2	57	48~77	0.04
5	July 16	82	54~76	0.30
6	July 26	76	47~79	0.49
7	Aug. 15	38	58~81	0.12
8	Aug. 29	33	53~69	1.54
9	Sept. 12	29	55~82	1.07
10	Sept. 28	17	56~75	1.43

Specimens were collected from a river bank of the Honmyo River where the mud skipper rested during high tide. The spawning season extended from late May to middle of August.

以外のときの性比(雄/雌)は0.8~1.5であるのに対して、産卵期におけるそれは、産卵初期に当る5月29日の0.93を除くと0.04~0.49であり、雄が雌に対して少ないことを示している。このことは、産卵期になって産卵巣を占有し、巣内に留まる雄が多くなったことによると考えられる。

#### 産卵巣の形状

今回の研究によって分った産卵巣の形状は、さきに小林ほか(1971)が報告しているそれとの間に、後述の巣穴の形状を除いて大きな差異が認められなかった。

産卵期末期に当る1975年8月1日に調査した100余個の産卵巣についてみると、小林ほか(1971)がYL型としているものが全体の約8割を占めており、これがトビハゼの産卵巣を代表するものと思われた。Fig. 7 にその断面図を示した。

小林ほか(1971)もすでに報告しているように、トビハゼの産卵巣は3つの部分に分けられる。まず第1は、干潟面にみられる2つの入口(巣穴)である。しかし、今回調査したYL型の産卵巣のうち約6割のものでは Fig. 7 に示すように、2つの巣穴のうち一方の巣穴が泥でもって閉ざされており、1つの巣穴だけしか出入口としての役割を果たしていないと思われた。第2の部分は、2つの巣穴から1本ずつ出た坑道が泥中を斜めに約10cm下った所で互に連絡して1本の坑道となり、さらに、この1本の坑道は垂直あるいは斜めに15~20cmほど下って底部に達し、そこから水平に5

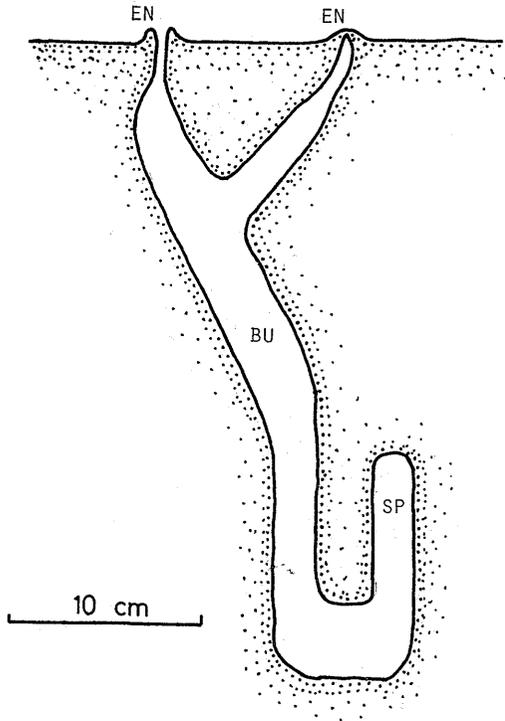


Fig. 7. Diagrammatic vertical section view of a typical spawning nest of the mud skipper constructed in mud. EN, entrances of the nest, one of them closed; BU, burrow connects entrances with the spawning room; SP, spawning room.

～10cmのびる。第3は、底部の水平坑の末端から垂直に上方へ10cmほど上って閉じている坑道であり、この部分が産卵室となり、その内壁に卵が産みつけられる。巣穴および産卵室の大きさは、巣を占有する雄の魚体の大きさによって定まっているようであり、それぞれの内径は10～12mmおよび20～40mmである。しかし、第2の部分の坑道は、前述のようにトビハゼが他動物の放棄した古い巣を利用してその産卵巣をつくるためによると思われるが、その巣穴から底部に到る坑道は、垂直なものからかなり傾斜したものまであり、また、その内径も小は20～30mm、大は40～50mmで、変異が大きい。なお、今回の研究では、小林ほか(1971)がL型としている巣穴が1つしかない型の産卵巣のほかに、巣穴が3つある型も新たにみられた。この型とL型の巣とはそれぞれ調査した産卵巣のうちの約1割を占めていた。なお、産卵巣の形状については、その付近の泥を鍬で掘り起して調べた。

産卵巣の巣穴の内径は、10～12mmであると前に述べたが、雄が巣を掘り始めるときの巣穴の径は20～40mmでそれよりはかなり大きい。そして、雄は営巣行動の

終りごろにその巣穴を後述のように狭めて、特異な形状に仕上げる。すなわち、営巣中の雄魚が坑内から泥をくわえてきて吐き出す位置は、営巣初期においては巣穴から10～20cm離れた干潟上であるが、営巣が進むに従ってその位置は巣穴に近づき、巣穴の周囲2cmほどの所から巣穴の下に連なる坑道内の深さ3cm程度の坑内壁までとなり、そこに泥粒をつぎつぎに吐き出して積み上げてゆき、その結果、最初に内径20～40mmの円形ないしは楕円形をしていた巣穴は内径10mm程度に狭くなる (Fig. 3)。この過程には2つの型が認められる。その第1は、巣穴の径が30～40mmで大きい場合、あるいは、巣穴近くまで坑内に水がたまっている巣においてみられるものであり、この場合には、Fig. 8, Aに示すように、巣内から運ばれてきた泥粒は最後に巣穴の周囲に積み上げられて泥面より高さ2～4cmの塔状の突起物をなす。第2は、巣穴の径が20～30mmで比較的小さな巣でみられる。この場合には、泥粒は巣穴から3cmほど下った坑内壁まで積み上げられる。しかし、この場合には、Fig. 8, Bに示すように、泥粒の量は第1の場合の半分にも足りず、巣穴も干潟面上に著しく突出することはない。このようにして、第1、第2のいずれの場合にも、巣穴の内径は5～10mmに一旦は狭められるが、その後、雄が巣から出入りすることによって、その体高よりやや大きい程度におし広げられて、産卵巣は完成する。今回調査した完成後の産卵巣82例についてみると、巣穴の内径は短径6～12mm (平均10mm)、長径8～18mm (平均12mm)であった。

今回、実験的に産卵巣を完成して後述の求愛行動を行っていた雄が占有していた巣穴の径を指先でもって20mm程度におし広げてみたところ、雄はすぐに求愛行動を止めて巣穴の補修にかかり、もとの大きさに狭めた。また、同様な雄の巣穴補修行動は、求愛行動がさらに進んで番形成まで到った雄に対する同様な実験においてもみられた。後述のように、巣穴の大きさは、卵巣が成熟して腹部がふくれ、雄よりは腹部が著しく大きくなっている雌成魚が雄の誘導に従って入巣 (産卵巣内へ入ること) する場合、小さすぎる例が多い。この場合、巣穴は雌の入巣に際してその体によっておし広げられる。しかし、この後、巣内で番を形成したその雌雄間で産卵が行なわれず、雌が巣から立ち去る場合には、雌の出入りによって大きくなった巣穴を雄が補修して狭める例もみられた。これらのことからみると、産卵期を通じて干潟面にみられる産卵巣の巣穴の形状がいずれもほぼ定った形状を保っているのは、巣を占有する雄の前述のような不断の補修行動の結果であると考えられる。

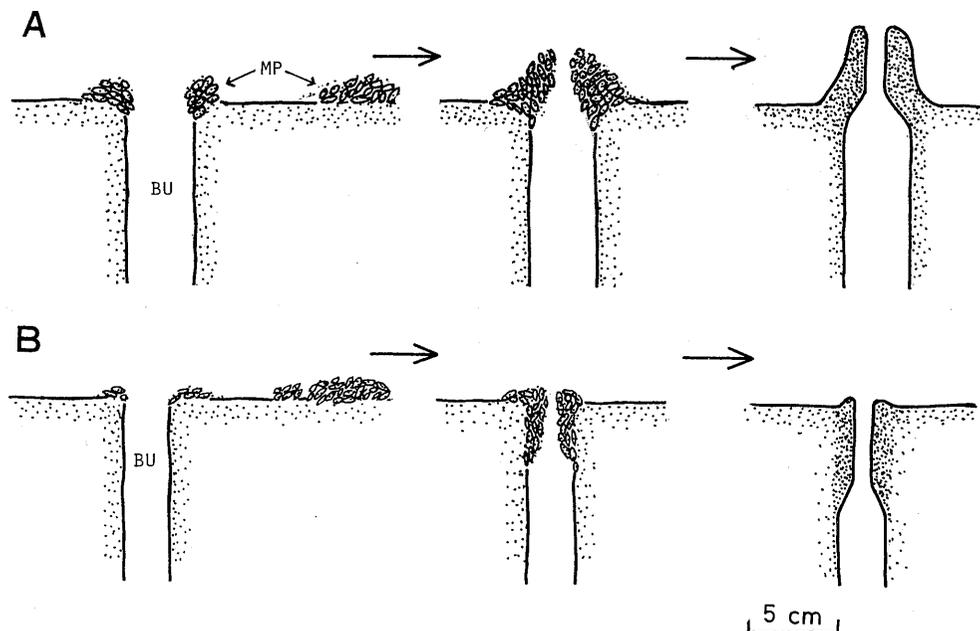


Fig. 8. Construction of the entrance of the spawning nest by the male mud skipper.

A, a nest with a big-type burrow. B, a nest with a small-type burrow.

BU, burrow connects the entrance with the spawning room. MP, soft mud pellets brought from the nest, arrows show the course of construction.

## 求 愛 行 動

産卵巣を完成した雄が、その縄張りの付近にいる成熟雌に近づき、雌を産卵巣へ誘導して番を形成し、巣ごもりをするに到るまでの一連の行動を求愛行動とした。以下、これらの一連の行動について述べる。

なお、干潟上にいる成熟トビハゼの性の判別は、雌は卵巣の成熟によって雄と比べると腹部が著しくふくれているので離れたところからでも容易にできる。また、後述のように、求愛行動中の雄は橙色の婚姻色を現わし、特別な行動を示すので区別できる。さらに、本研究では必要に応じてトビハゼを採集して性の確認を行った。

### I 雄の求愛誇示

営巣を終った後の雄には、その体色と爬行様式にそれ以前と比べて著しい変化が現われる。また、新たに跳躍が認められる。これらは、いずれも雄の性的興奮が高まったと思われる状態のときにより顕著に認められた。また、それらの雄の行動によって後述の雌の「近づき」が誘発されることからみてそれらを雄の求愛誇示と考えた。

#### 1. 雄の婚姻色

営巣を終った雄の体色はそれまでの体側にうすい4、5条の黒色斜走帯がみられる黒褐色から一様な橙色へ変る。この橙色の婚姻色 orange nuptial color の発

現状況は、その後の求愛行動の経過に従って変わる。すなわち、営巣完了後間もないとき、あるいは、縄張り付近に成熟雌がみられないときには、体色は淡橙色を示すが、その後にかかんなら求愛誇示を始めようとするとき、または、成熟雌が急に接近してくるような場合には雄の体色は数秒のうちに鮮明な橙色に変わる。しかし、求愛行動を中断すると体色は淡橙色になる。また、縄張り内に侵入してきたほかの雄を追い払うとき、あるいは、人が近付いたために巢内に逃げこむときには雄の婚姻色は急に消えて黒褐色に変わる。

#### 2. 雄の爬行様式の変化

トビハゼ属の魚の爬行様式については、すでに Harris (1960) が *Periophthalmus koelreuteri* について、Stebbins and Kalk (1961) が *P. sobrinus* について観察しており、Harris はその爬行様式を特に“ambipedal progression or crutching”と呼んでいる。トビハゼの爬行様式もこの両種のそれと大差がない。すなわち、トビハゼは、胸鰭と腹鰭とを交互に用いながら、胸鰭をボートのオールのようにつかって干潟上を爬行する。まず、左右の胸鰭を前方へのばし、それと尾鰭とで体を支え、胸鰭を後方へ動かすことによって体を前方へのり出す。次いで体重を腹鰭にかけて体を支えたのち、再び胸鰭を前方へのばす。この方法の繰り返しによって干潟上を爬行する間は体の腹面は干潟面上に接しておらず、体の長軸は頭部を上にし

てわずかに斜上方に向かう直線形をなす。しかし、前述の婚姻色を現わした雄の爬行様式は通常のそれと異なる。すなわち、雄は胸、腹両鰭および尾鰭もしくは尾柄部を支点として体を大きく弓状に背方へ曲げる。このとき体の腹面は干潟面から大きく離れている。これを雄の弓状姿勢 *arched posture of male* と呼ぶ。雄はこの姿勢を保ちながら爬行する *crawling of male in arched posture*。このとき背、臀両鰭はたてられ、尾鰭は閉じて斜上方へのばされ、そして、鰓蓋部はふくれている場合がある (Fig. 10)。

弓状姿勢において、雄の体が背方へ曲る程度は、上述の婚姻色の現われ方と同様に求愛行動の経過に従って変化し、後述の「近ずき」および「定位」行動のときに最も著しく、そのときには体は半円形をなすほどに湾曲する。

### 3. 雄の跳躍

婚姻色を現わし、弓状姿勢をとっている雄は、その縄張り内かその付近に留まっているとき、または、爬行しているときに5~10cmの高さの跳躍 *jumping of male* を行なう。跳躍時における空中の姿勢は弓状姿勢に似ており、背、臀両鰭はたてられている (Fig. 4)。跳躍地点と跳躍後の落下地点とは必ずしも一致せず、10~20cmずれる場合があり、また、この跳躍を数回くり返して移動することもある。

雄の求愛誇示に応じて、それまで離れた所にいた成熟雌が雄から50cm~1mの距離まで接近してくると、雄の婚姻色はさらに鮮明になり、弓状姿勢はさらに顕著になるが、これに反して跳躍はみられなくなり、それに代って後述の弓状しりふりダンスがみられるようになる。このことから、雄の跳躍誇示は、平坦な干潟上においてその行動範囲を立体的に広げることによって遠くにいる雌の視覚による雄確認を助長し、それによって雌の「近ずき」行動をより効果的に誘発するものと考えられる。なお、これと同様の跳躍誇示は *P. chrysospilos* においても観察されており (Macnae 1968)、また、ムツゴロウの雄においても今回新たに観察できた (未発表)。一方、トビハゼの雌においては跳躍その他の顕著な求愛誇示は認められず、雄の求愛誇示に応ずる時の体色が一樣に灰色になって黒ずんでくるのが目立つ程度である。

## II 雌の近ずき

産卵巣をつくったのち、跳躍誇示を含む求愛誇示を行なう雄に応じて遠くにいた成熟雌が雄から20~50cmの所まで接近してくる過程を近ずき *approach of female* と呼ぶ (Fig. 9)。雌がその近くにいないときの雄の求愛誇示は著しくないが、50cm~1mの近くまで雌が近ずくと、求愛誇示は激しくなり、それによ

って雌の「近ずき」がさらに誘発される。雄が求愛誇示を行なう所は、普通、その縄張り内および巣穴から1~1.5mの範囲内であるが、付近にトビハゼが少ない場合 (生息密度0.5個体/m<sup>2</sup>以下) には3m以上も離れた所にいる雌の所に逆に雄が近ずいて行なった例も観察された。

## III 雄の定位

上述の「近ずき」によって接近してきた雌の前方に雄が位置する行動を定位 *orientation of male* と呼ぶ。接近してきた雌に対して、雄は弓状姿勢をとりながら、体を連続的にゆっくりと左右にくねらせる。このとき、背鰭はいっぱいたてられており、鰓蓋は大きくふくれている。この行動を雄の弓状しりふりダンス *winding dance of male in arched posture* と呼ぶ。雄のこのダンスは、「近ずき」および後述の「誘導—I」においてもみられたが、この「定位」行動中に最も顕著にみられた。

雄は接近してきた雌に対して弓状しりふりダンスを誇示しながら近寄り、その前方または側方でさかんに体側を誇示 *frontal or lateral display of male* する。このとき雌は背鰭をたて、近づくと雄に対することがある。雄の体側誇示に対して雌がなお立ち去らずにいると、雄は次第に雌の前方10~40cmの所へまで移動し、尾部を雌に向けるように位置して激しく弓状しりふりダンスを行なう (Fig. 10)。

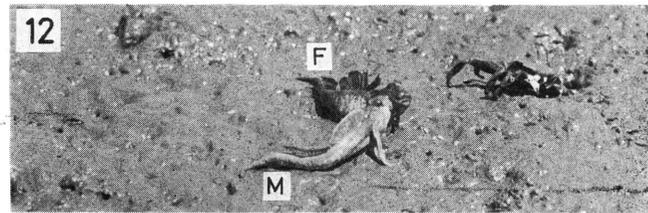
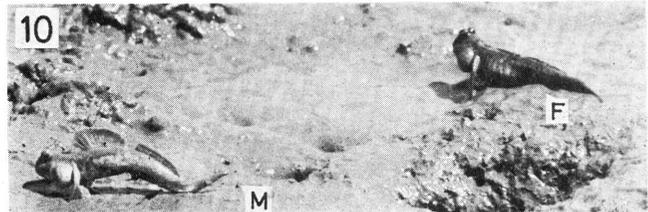
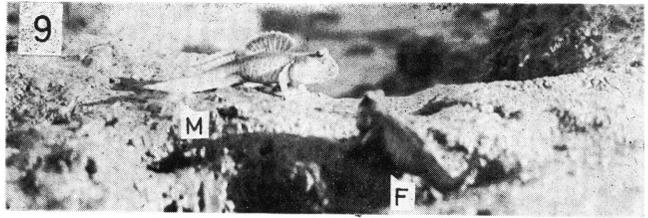
## IV 雄の誘導—I

雄がそのテリトリー外で「定位」し、そこからテリトリー内まで雌を誘導する行動を誘導—I *lead of male-I* とした。この行動は、巣穴から50cm以上離れた縄張り外の所で観察されるものであり (Fig. 11)、それよりは巣穴へ近い所で「近ずき」および「定位」がみられたときにはこの行動はさほど顕著でなかった。「誘導—I」においては、雄は弓状しりふりダンスを誇示しながら雌を巣穴の方へ誘導しようと試みる。このときの雌雄間の距離は10~40cmであり、雌はときおり背鰭をたてる以外には目立った反応は示さず、雄の後方に位置している。そして、雄がダンスを誇示しながら誘導を始めてもすぐには追従 *follow* せず、静止を続ける場合もある。これに対して雄はさらに入念にダンスを行なう。その結果、雌は次第に雄に追従するようになる。しかし、雌が追従してこないときには、雄は誘導をやめ、雌に対して、その体で雌を包みこむようにして体側を誇示する。これに対して雌がなお退去しない場合には、その前方に再び「定位」し、誘導を再開する。「誘導—I」中に「定位」が2、3回くり返された例もみられた。

### V 雄の誘導—II

巣穴の周囲40cm以内のテリトリー内でみられる雄の誘導行動を「誘導—II」lead of male-II とした。この行動中における雌雄間の距離は10cm以下に縮っている (Fig. 13)。雄は胸鰭で体前部を持ち上げるようにして支えており、体の長軸はまっすぐにのびて干潟面と約20度の傾斜をなしている。このとき頭部は約45度の角度を保ってさらに上方に向けられている。これを雄の頭上げ姿勢 head-up posture と呼ぶ。雄はこの姿勢を保ちながらしりふりダンスを誇示する。これを頭上げしりふりダンス winding dance of male in head-up posture とした。このダンス誇示中に雄の背鰭がいっぱいなたてられ、鰓蓋がふくれていることは前述の弓状しりふりダンス行動中と同様である。これに対して雌も頭上げ姿勢を示すが、ダンスは行なわない。雄は連続して頭上げしりふりダンスを誇示しながら巣穴から10cmの所まで雌を誘導してきたのち、急にその体の方向を180度かえ、頭部をできるだけ高く上げて雌と向い合う。雌もこれに対して同様な姿勢でこれに応じ、雌雄が背鰭をいっぱいなたてて互に頭部を誇示し合う行動がみられることもある (Fig. 12)。この場合、雌雄の張り出した下顎部が互に触れて、両者が下顎部を押しつけ合うような姿勢になることもある。そして、両者が頭部を交叉させ、さらに、互に体側を誇示し合いながら旋回することもある。これらの雌雄間にみられた行動は、その現われ方に程度の差はあったが、「誘導—II」についての観察例中の約半数でみられた。

「誘導—I」, 「誘導—II」行動に共通していえることは、雄は雌からはば一定の距離を保ちながら、段階的に誘導を行なうことである。すなわち、雄はまず雌の前方10~40cmのところを位置し、雌に尾部をみせるようにしてしりふりダンスを誇示する。これをみた雌がそこから退去しないときには、雄はさらに巣穴の方へ10~20cm近づき、そこで再びしりふりダンスを誇示する。この間、雌は雄と10~30cmの距離を保ちながら雄に追従して巣穴に近づく。かくして、雌雄が巣穴へ接近するに従って両者の距離は次第に接近してきて、巣穴の周辺に達するときには、雌は雄の直後に位置するまでになる。



Figs. 9~15. Progression of the courtship behavior of the mud skipper.

Fig. 9. Approach of the female to the male, bearing nuptial color, displaying its lateral side to the female. M, male; F, female.

Fig. 10. Courting orientation of the male in arched posture.

Fig. 11. Lead of the male-I.

Fig. 12. Frontal or lateral display of the male in head-up posture during lead of the male-II.

以上述べてきたトビハゼの求愛行動の「近づき」, 「定位」, 「誘導—I」, 「誘導—II」の各相においてみられる雄の各種の誇示の発現状況をまとめてみると Table 2 に示すようになる。

### VI 雄および雌の入巢

雄が雌を巣穴の所まで誘導し、雄がその頭部を巣穴の所におき、雌が雄の直後に位置する状態になると、雄はただちに産卵巣内へ入る (Fig. 14)。雌もこれに続いて数秒内に、遅くとも2分以内には巣内に入り、巣内で番が形成される。しかし、雄が入巣後10秒以上経っても雌が入巣しない場合には、ひとたび入巣した

雄が巣穴の所へ頭部を出し、雌に対する誘い込み行動を数回くりかえす例もみられた。なお、Macnae (1968) は *P. chrysospilos* において雄がこの誘い込み行動中に雌に対して気泡を吹きつけることを観察しているが、トビハゼにおいてはそのような行動は認められなかった。

トビハゼの雌の入巣に際しては特異な行動がみられる。雌はその頭部を巣穴内に突っ込み、体を逆立ちにして入巣する。個体によって回数に差がみられるが、このとき体を2~10回くねらせ、さらに、尾部を円を描くように激しく振り動かし、その体で巣穴の泥壁をおし広げるようにして入巣 *entering into nest* を遂げる (Fig. 15)。しかし、この入巣行動を10秒ほど続けてもなお入巣できない場合には、巣穴から頭部を抜き出して泥面上で5秒程度休んだ後に再び同様な入巣行動をくりかえす。今回の観察では入巣行動を4回くりかえした後に入巣を果たした雌の例もあった。この様な特異な雌の入巣行動は、入巣を観察した雌38例の9割以上のものでみられ、このうち、1割足らずの雌は、この行動をとりながら、ついに入巣を果たせずに退去した。

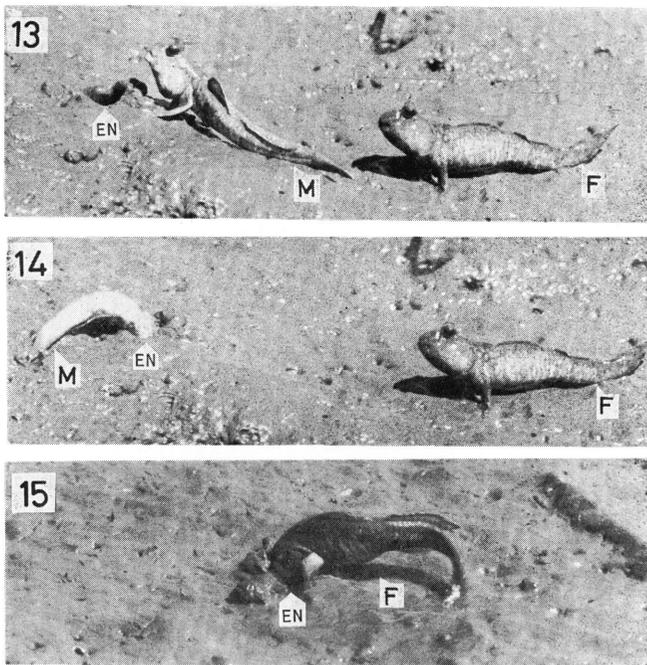


Fig. 13. Lead of the male-II occurring near an entrance of the spawning nest.

Fig. 14. Entering of the male into the spawning nest.

Fig. 15. Entering of the female follows the male with characteristic movements.

EN, entrance of the spawning nest M, male; F, female.

Table 2. Sexual displays of the male mud skipper in progression of the courtship behavior.

Sexual displays of male	Progression of the courtship behavior			
	Approach of female	→ Orientation of male	→ Lead of male-I	→ Lead of male-II
Orange nuptial color	++	++	+	+
Jumping	++	-	-	-
Crawling in arched posture	++	+	-	-
Winding dance in arched posture	-	++	+	-
Frontal or lateral display	-	-	+	++
Winding dance in head-up posture	-	-	-	++

++, much or frequent; +, moderate; -, none.

Arrows show the course of progression (Fig. 16).

このような雌の特異な入巣行動は、卵巣が成熟して腹部がふくれた雌の体断面に対して巣穴が小さ過ぎるために起きると考えられる。今回、産卵巣を掘り起してその中ですでに番を形成してひそんでいたトビハゼ

の雌雄を採集し、それらの魚体の大きさと掘り起す前に計った巣穴の大きさとの関係を Table 3 に示した。これによると、巣穴の径は、雄の体高、体幅よりはやや大きく、雌のそれらとはほぼ等しいかやや小さい。

Table 3. Relation between body sizes of the paired mud skipper and diameters of entrances of their spawning nests.

Observed no.	Date	S. L. (mm)		Body depth (mm)		Body width (mm)		Entrance diameter of the nest (mm)
		male	female	male	female	male	female	
1	July 1, 1975	54	63	7.5	12.6	10.5	14.2	9~12
2	do	59	56	6.5	10.0	10.2	11.6	10~11
3	do	47	58	6.1	11.0	8.4	12.4	8~9
4	do	66	64	7.8	11.6	10.5	13.0	10~13
5	do	49	59	6.0	10.4	8.3	12.3	10~12
6	July 2	62	57	7.8	10.6	10.5	12.4	8~9
7	do	55	67	7.0	12.2	9.4	13.8	9~12
8	July 17	59	66	7.8	12.5	11.0	14.6	11~13
9	do	55	58	7.5	11.0	9.6	12.2	12~14
10	July 24	51	56	6.8	10.2	7.8	11.4	9, 9
11	do	51	56	6.0	8.4	8.0	10.5	8~10
12	do	53	52	7.0	10.0	9.2	11.2	8~10
13	do	55	59	6.4	11.0	9.0	11.6	11~12
14	July 25	48	59	6.5	11.0	9.3	13.0	7~8
15	do	61	57	8.0	10.5	10.0	12.0	12~14
16	do	59	61	7.2	12.0	10.0	12.7	12~14
17	do	58	56	7.0	10.0	10.8	11.0	12~16
18	July 29	51	57	7.0	13.0	8.8	14.0	12~14

Body sizes were measured on preserved specimens.

前述のように、雌がその体断面よりやや小さな巣穴をそのふくれた腹部でもっておし広げるようにして入巢していることと、先に産卵巣の形状について説明した項で述べたように、産卵巣をつくり上げた後にそれを占有する雄が絶えず巣穴を補修して常にほぼ定った形状を保つように努めていることを合せて考えると、産卵巣の巣穴の特異な形状は、それによって巣を占有する雄以外の他の動物の侵入を阻害して、巣の隠れ場所 shelter としての効果を高めていると考えるよりは、雌の特異な入巢行動を引き起すのに役立つと考えられる。そして、狭い巣穴を無理に通過する時に雌の腹部が穴壁から受ける刺戟は次の産卵を引き起すための不可欠な刺戟となり、産卵行動の一要素をなしているとも考えられる。しかし、この問題の解明は、トビハゼが秋期につくる越冬用の巣の巣穴の形状、それに対する入巢行動との比較検討を含めて今後の問題である。Macnae (1968) は *P. chrhysopilos* の雌の入巢行動については特に触れていない。

#### VII 番形成以後

雄および雌の入巢後すぐには放卵、放精は行なわれない。雌の入巢後1~3分を経ると、雄は巢内から干潟上に出てきて巣穴付近で再び縄張り占有行動を示す。一方、雌はそのまま巢内に留まる。巢内で番を形成した後再び干潟上に現われた雄の体色は、個体によ

て違うが、番形成後10~30分はなお橙色を示す。しかし、成熟雌が近づいてきても求愛行動は行わず、逆に追い払う。トビハゼの雄は同時に2尾以上の雌を産卵巣へ誘い入れることはない。雄の体色はその後時間が経つにつれて黒褐色へ変る。しかし、雄の縄張り占有行動は顕著で、巣穴の周囲20~30cmの範囲内を弓状姿勢をとり、背鰭をたてて爬行し、また、ときどきピョンピョンと小さくはねる。そして、縄張りに近づく他のトビハゼがいると雄に対しては勿論、成熟雌に対しても威嚇し、すぐに体当たりをするようにして突進して行って追い払ってしまう。

番形成以後約1時間では雄が産卵巣に出入りする回数は10分間に1回程度であり、巢内に留まる時間は1回に約1分間であるが、時間の経過と共に入巢回数は増し、また、毎回の巢内滞留時間も長くなって、雌雄と一緒に巢内に留まる時間が長くなり、ついに「巣ごもり」の状態に到る(堤・道津, 1961)。なお、巣ごもり状態にある雌雄がひそむ産卵巣の巣穴が内部から泥で閉ざれてしまう例もみられた。

以上述べてきたトビハゼの産卵前行動中における雌雄が互に反応し合いながらみせる一連の行動経過をまとめてみると Fig. 16 に示すようになる。

なお、雄が巣を完成して求愛行動を始めてから巣ごもりに到るまでに要する時間は、個体によって差がみ

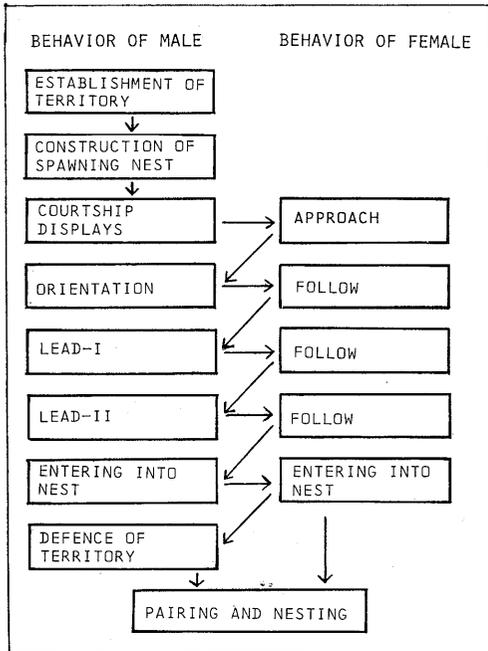


Fig. 16. Progression of the prespawning behavior of the mud skipper between the male and the female.

られたが、大部分の個体で3～5時間であり、営巣から巣ごもりまでを一回の干潮時間内に終る個体もみられた。

要 約

トビハゼの産卵前行動について1974年および1975年の夏季に九州有明海諫早湾に注ぐ本明川の河口域の干潟で干潮時に観察を行った。研究水域における本種の産卵期は5月下旬から8月中旬にわたり、その盛期は6月中旬から7月下旬までである。

産卵期にはいと成熟雄は干潟上にみられる他動物が放棄したと思われる巣穴を選んでそれから20～40cmの範囲の干潟を縄張りとして確保し、巣穴から泥中に産卵巣の坑道を掘り始める。雄は坑道内から口で泥粒をくわえて上ってきて干潟上に積みあげるといふ営巣行動を繰り返す、1～2日で深さ30cmほどのYL型をした坑道を掘り、産卵巣を完成する。干潟上に特異な形状をした巣穴2個がみられるトビハゼの産卵巣は、干潟上を縦横にはしっている小水路付近に多くつくられている。

産卵巣をつくった雄は潮汐の干満にかかわらずそこに留ってその占有を続ける。そして、巣完成後すぐに干潟上で近くにいる成熟雌に対して求愛行動を始める。このとき雄は橙色の婚姻色を現わし、弓状姿勢をとっ

て干潟上を爬行し、また、ときどき5～10cmの高さに跳躍する。これに応じて雌が接近してくると雄はその前方10～40cmのところ的定位し、その前方または側方で体側を誇示し、また、弓状しりふりダンスを行なう。このときには跳躍はみられない。この後、雄は弓状しりふりダンスを誇示しながら雌をさらに巣穴の近くへ誘導し、雌はこれに追従する。そして雄の縄張り内までくると雌雄間の距離は10cmに縮まる。ここで雄は頭上げしりふりダンスを行なってさらに巣穴の方へ雌を誘導し、雌はそれに追従する。そして巣穴の所までくると、まず雄が巣内に入り、次いで雌もこれに従って入巣する。雌の入巣時には巣穴の所で特異な入巣行動がみられる。巣内でひとたび番を形成した後、雄はすぐに干潟上に出てきて再び縄張り占有行動を示すが、求愛行動は行なわない。一方、雌はずっと巣内に留っている。その後、次第に雌雄が一緒に巣内に留まる時間が長くなり、ついに巣ごもりの状態に到る。なお、雄が産卵巣を完成後、求愛行動を行ない、巣ごもりの状態に到るまでに要する時間は3～5時間である。

最後に、本研究の一部は伊藤魚学振興財団からの助成に与えられた研究助成金によったことを記して当財団に対して謝意を表す。また、原稿のご校閲をいただいた本学部付属水産実験所長千田哲資博士に深謝する。

引用文献

Breder, C. M. Jr. and Rosen, D. E. (1966). Modes of reproduction in fishes. Nat. Hist. Press, N. Y., xv+1-941.

道津喜衛 (1974)。九州沖繩の生きものたち。1, 西日本新聞社, 福岡, 146-180.

Harris, V. A. (1960). *Proc. Zool. London*, 134, 107-135.

小林知吉・道津喜衛・田北 徹 (1971)。本誌, 32, 27-40。

Macnae, W. (1968). *Advance Mar. Biol.*, 6, 73-207.

小川雅康・小川チヨ (1969)。半田市誌資料篇, 2, 自然篇, 半田市誌編さん委員会, 半田, 3-29.

Reese, E. S. (1964). *Oceanogr. Mar. Biol.*, Ann. Rev. 2, 455-488.

Stebbins R. C. and Kalk, M. (1961). *Copeia*, 1961 (1), 18-27.

堤 俊夫・道津喜衛 (1961)。本誌, 10, 149-154.

内田恵太郎 (1931)。科学, 1, 226-227.

内田恵太郎 (1932)。日本学術協報, 7, 109-117.