

水槽内におけるウロハゼの産卵*

千田 哲資・和田 功

(1969年11月10日受領)

The Reproductive Behavior in the Gobiid Fish *Glossogobius olivaceus* (Temminck and Schlegel) in an Aquarium

Tetsushi Senta and Isao Wada

Observations made on the reproductive behavior of *Glossogobius olivaceus* in a glass aquarium gave the following results. With almost no courtship behavior, ritual fighting, nor struggle for a nest, a male and a female goby make a couple to start nesting in an artificial nest, a wooden box. A fish sometimes changes its partner after once being made separate from another. Before oviposition, which takes place 10 hours to 5 days after a start on nesting, a series of pseudo-ovipositing behavior is seen. Then, swimming supinely in the nest, the female and the male goby emit eggs and sperm alternately. This lasts for about 1.5–3.5 hours. The eggs which amount to about 60,000 in number adhere unistratally to the surfaces inside the nest, and hatch out about 80 hours after spawning at a water temperature of 25.5–26.5°C. In general the male goby stays in the nest to guard the eggs. There are, however, some males which repeatedly leave their nest for some time, for 3 hours at the longest. On the other hand, the gobies seem rather insensible to disturbances of the nest and seldom eat their own eggs even after the nests were roughly treated for counting or photographing.

(Fisheries Experiment Station of Okayama Prefecture, Kashino, Ushimado, Okayama Prefecture, Japan)

ウロハゼ *Glossogobius olivaceus* について、石川・中村(1940)は人為的な環境下で産卵させ、卵発生の観察ならびに孵化仔魚から稚魚期までの飼育をおこなっているが、産卵行動についての詳しい観察はしていない。

筆者らは1968年と1969年の産卵期にはぜつぼ漁法(千田・星野、1970)で捕獲したウロハゼを用いて水槽内で産卵させ、産卵行動を観察したので報告する。

材 料 と 方 法

産卵期のウロハゼが産卵室に入る習性を利用して岡山県およびその周辺地域ではぜつぼや木箱を使って本種を漁獲し、この漁法をはぜつぼ漁業と呼んでいる。1968年と1969年の7—8月に、岡山県牛窓町にある岡山県水産試験場地先の海で、上述の漁法で捕獲した魚を用いて実験をおこなった。

1968年の実験には Fig. 1 のような鉄枠のガラス水

槽を用い、13×18 cm の1枚の板に4.5×18 cm の2枚の板をコの字型に組合わせて作った2個の巣箱を図のように水槽の底に伏せ、上に重石をのせた。1969年の実験では122×48 cm、深さ65 cm の鉄枠のガラス水槽を用い、巣箱の規格やその配置は前年同様とした。飼育水は水産試験場地先の海水を砂浜過したもので、1日あたり水槽容量の8倍程度を注水する流水式とした。

当日漁獲した魚、または前日漁獲して他の水槽で蓄養していた魚の中から、通常3尾の雄と2尾の雌を実験水槽に収容し、魚が落着いてから巣箱を入れて観察を始めた。魚の個体識別を容易にするため、赤、黄または緑色の短かいビニール糸を、雄は右の、雌は左の鰓蓋部に縫いつけた。

実験水槽で産卵したウロハゼは1968年に5組、1969年に3組—ただし後者のうち2組は同一の雄が産卵に関与した—であった。しかし水槽に魚を収容してから産卵が始まるまでに19時間—5日半を要したため、雌雄の特定の組についてそれらが巣に入り、産卵し、さらに卵

* 岡山県水産試験場業績

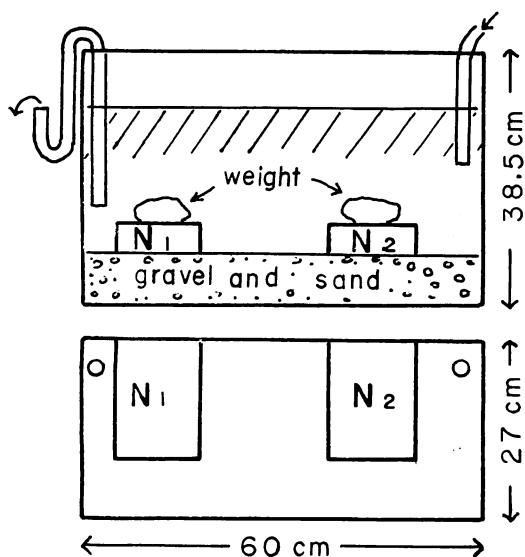


Fig. 1. Arrangement of the two spawning nests (N_1 and N_2) in glass aquarium, which is fed by running sea water, about 8 times in volume of the tank per day. Each nest, made of wooden pieces, is a box ($18 \times 13 \times 4.5$ cm) with the two sides opened. See Figs. 2 and 3 for close-up of the wooden nest box.

が孵化するまで一切の行動を継続して観察することはできなかった。従ってここで述べる産卵行動は以上の8組の雌雄についての部分的な観察を総合したものである。

観察結果

ウロハゼの産卵の観察結果を、一般になされているようにここでも産卵前行動、産卵行動、産卵後行動に分けて述べる。

産卵前行動

水槽内のウロハゼは通常隅の底にとどまり、各鰓を動かすことは稀で、呼吸も極めて静かである。巣箱に入る前には動きがやや活発となり、まず次のような各行動を示すようになる。体後半ならびに第2背鰓をゆっくり左右に動かし、胸鰓も動かす。喉部および腹鰓を底につけたまま、体後半部を中心浮かす。大きく口を開く。少し泳いで5cm程度浮上したり体の向きを変えたりする。このような行動を雌雄とも、数分—10数分おきに、一定の順序なしに繰り返す。この間々雌雄が水槽内で並ぶことがあるが、はじめの間は特定の相手に関心を示すことはない。

やがて特定の1組の雌雄が交互に巣箱に入り出するよ

うになる。雌雄のいずれかが、何の予備行動もなく、静かに巣に入り、短時間の後に外に出る。雌(もしくは雄)が入っている巣に雄(もしくは雌)が次いで入り、暫く後にいざれかが巣外に去り、残りもそれを追うように出ることもある。この段階では巣内にとどまる時間は数秒一数10秒と短かく、一旦入ってもすぐ出るが、比較的巣の近くにとどまり、浮上して巣箱の重石にのったりする。

以上のような行動に入る前の段階で雄の雌に対する追尾行動は認められなかった。また巣に入り出するようになってからも、一般に雌の方が積極的であった。すなわち、雌の方がより屢々巣に入り、巣外に出かけて雄に近づき、時に口を開いて雄にいどむような動作を示したりする。

方法の項で述べたように、通常の実験では巣箱2個に対し雄3尾、雌2尾を入れた。この際、同時に2組がそれぞれの巣箱に入りて雄1尾が余る場合と、1組だけが巣箱に入って残り3尾は水槽の隅にとどまる場合があるが、その前の段階で雌を奪い合う雄同志の闘争はみられず、自然に特定の相手が決まった。ひとつの実験では巣箱1個に対し雌雄2尾ずつを入れたが、この場合も同様で、闘わずして勝者が決まるかのようであった。

巣の出入りを始めてから早い場合で1時間、遅い場合で40時間ほど経過すると、雌雄が一緒に巣内に留まる時間が長くなり、やがてほとんど巣を離れなくなる。このように産卵に先立ち、雌雄の魚が一緒に巣内にとどまることを道津・堤(1959)にならって“巣ごもり”と呼ぶこととする。巣ごもりの期間中、次のような行動が、一定の順序なしに時間をおいて繰り返される。左右の胸鰓を交互に動かす。巣内で方向を変える。大きく口を開く。体前半を浮かし、時に浮上して巣箱の天井に頭をぶれる。以上の行動は雌雄いずれの魚にもみられたが、主に雌にみられた行動として、相手に体を寄せ小刻みに体を震わすことがある。

やがて雌は巣箱内で背腹逆位となって浮上し、腹部を天井についたまま数秒一数10秒動きまわる動作を数分—10数分おきに繰り返すようになり、次第にその頻度が高くなる。この動作は放卵を伴わぬ点を除いて産卵に際してみられる行動と同じであり、擬似産卵行動とでも呼ぶべきであろう。

やがて放卵を伴うようになり次の段階である産卵行動に移る。巣ごもりに入りてから産卵が始まるまでの時間は個々の組によって長短があり、10時間—6日間の範囲であった。擬似産卵行動の継続時間は1例では約15時間であった。

一旦対となって巣ごもりをしている雌雄の組合せが安定したものであるかどうかを見るため次の2通りの実験をおこなった。

第1の実験では水槽に巣箱を1個だけ入れ、当日対で漁獲された2組の雌雄を収容した。第1の組の雄（♂₁）は体長144mm、雌（♀₁）は132mmであり、第2組の雄（♂₂）は148mm、雌（♀₂）は118mmであった。これらの魚はその日の夕刻まで巣箱外にいたが、翌朝♂₂が♀₁と一緒に巣箱に入っており、そのまま巣ごもりを続けて6日後に産卵した。

第2の実験では直径1.3mの円形水槽の周囲に入口を中心に向けて9個の巣箱を放射状に配置し、雌雄各3尾ずつを収容し、4-5日にわたり毎日朝と夕方の2回各巣箱に入っている個体を記録した。元来この実験はウロハゼが産卵室として最もよく選ぶ巣箱の大きさを知る目的で同僚の松村真作氏と著者らのひとり（千田）が共同でおこなったものであるが、その結果は後日発表する。

1969年7月23-28日と8月2-8日の2回の実験において巣箱に対し入っていた時の雌雄の組合せを示すとTable 1のとおりである。2回の実験で使用した合計12尾の魚のうち、常に同一の相手と対を作った雄は♂_bと♂_eのみであり雌は♀_cのみであった（♂_fおよび♀_fは1回しか対となっていないので対象から除く）。他の魚も同一の相手と対になる場合が多いが、時として相手を変えている。

Table 1. Frequencies of staying of the gobies in a nest as a couple with a certain partner. Each observation was made in a round tank, 1.3 m in diameter, including ribbon-tagged 3 male and 3 female gobies together with 9 nest-boxes arranged radially along the tank wall with their entrances directing towards the center. Twice a day, once in the morning and once in the evening, each box was picked up to check gobies in it.

First test (23-28 : VII : 69)			Second test (2-8 : VIII : 69)				
♀ _a	♀ _b	♀ _c	♀ _d	♀ _e	♀ _f		
♂ _a	1	1	3	♂ _d	1	4	1
♂ _b	5	0	0	♂ _e	7	0	0
♂ _c	1	4	0	♂ _f	0	1	0

巣ごもり期間中に他の雄魚が巣に近づくと、先住の雄は胸鰓を括げ口でつついで相手を追う。しかし逆に先住者が追い出されて、後から来た雄にとって替わられることがある。なお、巣ごもり期間中も摂餌するらしく、日中に与えた餌は夜の間になくなっていた。

産卵行動

産卵はいずれも午前中におこなわれ、午前6-10時頃に始まって1時間半～3時間半続く。まず雌が背腹逆位となり巣箱の天井に腹部を密着させ、尾鰓をゆっくり左右にふるか胸鰓を動かして、やや不規則な軌跡を描いてゆっくり前進しながら産卵する。初めの間、この行動は1回につき数秒～30秒程度であるが後には5分間以上も継続するようになる。生殖突起は鮮かな朱色を呈し、5mm程度にぼっ起して先端はやや前にそっている。産卵しながら巣箱の入口付近に達するとほとんど半分体を乗り出す程になり、そこで反転して再び奥に向かう。(Fig. 2, A-C)。このような運動を繰り返す間に巣箱の内面に付着する卵群の密度が高くなる。雌は腹鰓もしくは生殖突起で卵の付着していない壁面を探すかのようにし、時に尾鰓や背鰓をこまかく震わせながら産卵を続ける。卵がむらなく付着するのを助けるかのように臀鰓を絶えず左右に動かす。

雄は雌の後に続いて同じ姿勢での運動を断続的に繰り返す。すなわち雌が新たに産卵した部分に腹部を密着させて30-60秒間前進し(Fig. 2, D)，次いで30-60秒間巣の底で休む(Fig. 2, E)。精液の放出は確認できなかつたがこの時に放精され卵が受精することに疑問の余地はない。

卵は巣箱の四隅を除く天井全面と、両端3-5cmの部分を除く両側壁全面に一層に産みつけられる(Fig. 3, A)。体長137mmの雌の産んだ卵群の延面積は約270cm²であり、卵数は60,800粒と計算された。(この計算は2×2cmの卵塊を削り落して計数し、面積から求めた。)巣の底の小石には数百粒を越えぬと思われる卵がこぼれ落ちて付着していたが、このような卵もほとんどすべて受精していた。

産卵中の巣箱に他の魚が入って来ると、雄は侵入者の鰓蓋などにかみついて追い出しが普通であるが、1例においては同じ巣に雌2尾が入り1尾の雄とともに同時に産卵した。

産卵後行動

産卵が終ると雌は巣の外に出、雄は巣内にとどまって卵を保護する(Fig. 2, F)。原則として雄は卵が孵化するまでの期間巣を離れることなく絶えず胸鰓および尾鰓を動かす。多くの場合頭を入口に向いているが、時に向きを変え、また口を開いて卵塊に近づき半ば口を閉じる動作もみられる。

普通、産卵を終えて外に出た雌は再び巣箱に近づかない。ただ1尾の雌は一旦外に出て40分後に再び巣に帰り、出入りすることを数回繰り返した。これとは別に、



Fig. 2. Photographs to show the spawning behavior by male and female of *Glossogobius olivaceus* demonstrated in an artificial nest, a wooden box. A-C, a female laying eggs to the surfaces inside the nest (see Fig. 1); D, a male (left) emitting sperm to fertilize newly laid eggs; E, a male (right) waiting his turn; F, a male guarding eggs. (Photos by Mr. Kunio Shirahige).

雄が卵を保護している巣の中に、人影に驚いて他の雄が逃げ込むこともあった。このような時、卵保護中の雄は侵入者に対し何ら攻撃的な態度を示さなかった。

雄魚の中には卵の保護に熱心でないものもあった。この雄は産卵翌日の午前中に約3時間にわたって巣(Fig. 1 の N₂)を離れ、その後も短時間の外出が数回あった。上記の3時間のうちにたまたま隣りの巣(N₁)で卵を保護していた雄が自分の巣を出てN₂に入り、約5分後に再びN₁に帰ったのが観察された。

上記のように卵保護中の雄魚は時に自分の巣を離れる

ことがある。再び巣に帰る時、場所として記憶するのか、巣そのものを識別するのかを見るため1969年に次の実験をおこなった。巣箱N₂(Fig. 1参照、ただし水槽の大きさは方法の項で述べたように図のものより大きい)で卵を保護していた雄魚1尾を残し他の魚は取り揚げた。N₁の巣箱には卵が付着していなかった。一旦雄魚をN₂から水槽外のバケツに移し、N₂とN₁の位置を入れ替えて後、水槽内に魚を帰したところこの魚はN₂に入りそのまま卵保護を続けた。次いで再び同様のことを繰り返したところ今度は卵の付着していないN₁



Fig. 3. Eggs of *Glossogobius olivaceus* and their development. A, eggs deposited on the surfaces inside the nest (see Fig. 1); B, embryos in eggs 24 hours after spawning; C, eggs about to hatch out, 78 hours after spawning; D and E, larvae hatched out and dispersed in the nest. (Photos by the senior author).

に入ったが、28分後にそこを出てN₂に帰りそこに留まつた。最後に水槽内にN₁のみを残し、一旦魚がそこに入つてからN₂を水槽に入れたところ、30分後にN₂に帰つて卵保護を始めた。

前記の実験のほかに、付着卵数の計数や写真撮影のために雄の外出中に巣箱を水槽外に取り出したり、雄魚が入っている巣箱をそのまま他の水槽に移しかえたりしたことが多かったが、ただ1例を除きそのために後で雄が卵を食うことはなかった。

どの場合も卵発生は順調に進み、その経過は石川・中村(1940)によって詳細に報告されているとおりであった。水温25.5—26.5°Cで産卵後約24時間を経過し、筋肉節数12を数える頃まで胚体の頭部は一様に卵殻の基部を向いている(Fig. 3, B)。27時間目頃から体位が逆転するものが現われ始め、多くの卵では頭部を外に向けるようになる。78時間後頃から少しづつ孵化し始め、

84時間後頃盛んに孵化した。仔魚が頭で卵膜を突張つて数秒間尾部を震わす動作を何回か繰り返すと、やがて卵膜が破れて仔魚は瞬間に外にとび出す。孵化直前まで頭を卵殻の基部に向けていた仔魚もかなりみられた(Fig. 3, C)。

巣の中の雄魚が鰓を動かすたびに壁面に付着している卵は水流でゆるやかにゆすられる。孵化が始まり、やがて盛んに孵化するようになると、雄魚が胸鰓をふる度に仔魚が巣箱からあおぎ出される。雄魚は時に向きを変えゆっくりと尾鰓をふる(Fig. 3, D, E)。孵化が始まる前と後で雄魚の鰓の動かし方に特別の差はなかった。ある雄は最初の卵が孵化し終った翌日に、次の雌と巣ごもりを始めその翌日に産卵がおこなわれた。一方産卵を終えた雌は3日目ぐらいまでに死ぬ場合もあるが、4日目を過ぎても極めて元気でそのまま海に放してやった場合も多い。

論 議

道津・堤 (1959) は一般にハゼ類の産卵前行動として雄魚による産卵巣の確保と雌魚の誘導、雌雄の巣ごもりがみられ、巣ごもり行動中に卵巣内卵が成熟状態から完熟状態に達すると推測している。ウロハゼの場合水槽内で観察した限りでは、雄が雌に対し誘引もしくは追尾行動をすることではなく、石川・中村 (1940) も特にこのことについて述べていない。水槽内の産卵実験がおこなわれたハゼのうちサツキハゼ *Parioglossus taeniatus* Regan (道津, 1956), キヌバリ *Pterogobius elapoides* (Günther) (道津・堤, 1959), チャガラ *P. zonoleucus* Jordan and Snyder (堤・道津, 1961), などにおいては誘引・追尾の行動がかなり顕著であるのに対し、ミジンベニハゼ *Lubricogobius exiguus* Tanaka (道津・藤田 1963), ドンコ *Mogurnda obscura* (Temminck and Schlegel), (道津・塚原, 1964) ヒメハゼ *Rhinogobius gymnauchen* (Bleeker) (中村, 1944) などにおいてはこのような行動が認められず、いつとはなしに巣ごもりに入り産卵している。ウロハゼの産卵前行動も後者の型に属している。

雌をめぐる雄魚同志の闘争は顕著でなく、いつとはなしに組合せが決まってしまう。雌あるいは巣を獲得できなかった雄はその後の実験期間を通じて水槽の隅に潜んでいた。一旦巣ごもりを始めた雌雄も、途中で一時強制的にひき離されるとその後で相手を変えることがあり、雌雄の組合せはある程度不安定なものであると言えよう。

石川・中村 (1940) はウロハゼの1群の卵は概算 6-7 万粒であるとし筆者らの得た結果と一致する。これは日本産ハゼ類の1尾の雌による1回の産卵数としては極めて多く、10万粒前後の卵を産むとされているカワアナゴ *Eleotris oxycephala* Temminck and Schlegel (道津・藤田, 1959) およびボウズハゼ *Sicydium japonica* Tanaka (道津・藤田, 1963) に次ぐものである。

卵の保護は他のハゼ類と同じく雄の役目である。ただしそくとも水槽内で観察した限りでは、巣に近づく他の魚に対してキヌバリ (道津・堤, 1959) やチャガラ (堤・道津, 1961) などのように激しい攻撃をみせなかつた。また、すべての雄が孵化期間中熱心に卵の保護にあたった訳ではなく、長時間にわたって巣を離れる例もあった。この時隣りの巣にいた雄が一時的にこの巣箱に入った例もあったが何故であるのか判らない。一時に巣を離れ、または強制的に巣から離された雄魚は、たとえ水槽内で巣の位置が変えられていても結局はもとの巣に

帰って卵保護を続ける。つまり自分の巣（卵群も含め）を識別できるかのようである。ただ、この結果は狭い水槽内で得たものであり、ひき離された巣までの距離がもっと大きくなつた場合自己の巣に帰り得るかどうかは明らかでない。

卵の付着した巣箱を水槽外に取り出すなどしてそのために雄魚が自分の卵を食うことは稀で、多くのハゼ類、例えばアシロハゼ *Aboma lactipes* (Hilgendorf) (道津, 1959), ミジンベニハゼ (道津・藤田, 1963), ドンコ (道津・塚原, 1964), チャガラ (堤・道津, 1961) などが乱された産卵巣の卵を自分で食うと際立った対照をなしている。ウロハゼにおいては卵保護に当つて攻撃性や熱心さが少ないと、巣を乱されることに対する鈍感さとは互いに表裏をなしているように考えられる。

他のほとんどすべてのハゼ類について正常卵では胚体形成の初期にすでに頭部は卵膜の先端に向っている。胚体形成が進み尾部がかなり伸長するまで頭部を卵殻基部に向いているのは、ウロハゼの他にはクモハゼ *Gobius poecilichthys* Jordan and Snyder (道津, 1955) において知られているのみである。

産卵後の雌について石川・中村 (1940) は「甚しく傷つき鱗は脱落し皮膚は破れ、各鰓も破損して居り或時間後には死亡するものと思はれ、……翌日までには皆死亡して居た」と述べているが、筆者らの観察では産卵後死亡した雌もあるが、半数以上は甚だしくは傷ついておらず少なくとも産卵後 4 日を経ても元気であった。はぜつぼで漁獲されるウロハゼ産卵群の雌の体長範囲は 7.5—15.0 cm であり、4つの体長群に分けることができる (千田・星野, 1970)。各体長群と年令群との対応関係は未だ明らかでないが、少なくともすべてが同一の年令群に属するとは考えにくい。産卵後すべての雌が死亡すると仮定すれば、1) 4つの体長群は同一年令群に属し、すべての雌は同一年令で産卵する、または 2) 産卵群は 2 群以上の年令群よりなるがどの個体も産卵を経験するのは初めてである、のいずれかであることになる。また産卵群が 2 群以上の年令群からなるとすれば上記の 2) のほかに、3) 産卵を終えた雌の一部は死亡するが他は生き残って翌年再び産卵する、この際高年魚ほど死亡する割合が大きい、という場合が考えられる。現在のところ筆者らは 3) の可能性が最も高いと考えている。

摘要

はぜつぼ漁法により捕獲したウロハゼに水槽内で産卵させ産卵行動を観察した。巣ごもりに先立つ雄の雌に対する誘引・追尾行動はみられず、また巣や雌をめぐる雄

同志の闘争も顕著でなく、いつとはなしに特定の組合せが決まって巣ごもりに入る。巣ごもりの組合せはある程度不安定で、一時強制的にひき離された後では相手を変えることもある。巣ごもりを始めてから10時間—6日後に産卵するが、それに先立って擬似産卵行動がみられる。水槽内の巣箱への産卵行動について写真を示した。1腹の産卵数は約6万粒で、巣の天井と側壁に1層に産みつけられる。産卵が終わると雄魚が卵を保護するが、個体によっては必ずしもその仕事に熱心でない。反面巣を乱されることに対して鈍感で、自分の卵を食うことは稀であった。産卵後の雌がすべて死亡するかどうかには疑問があり、少なくとも若い雌の一部は翌年まで生き延びて産卵する可能性があると考えられる。

謝 詞

この研究に深い興味を示され終始御鞭撻を賜わった岡山県水産試験場の星野暹場長に深謝の意を表する。同試験場の白髭邦夫氏には写真撮影の労を賜わり、また松村真作技師には実験にあたり御協力頂いた。お二人に心からお礼申し上げる。論文作成にあたりいろいろ御指導戴いた米国 Antioch College の Robert Bieri 博士に深謝する。

引 用 文 献

道津喜衛. 1955. クモハゼの生活史. 九大農学芸誌, 15 (1): 77-86, figs. 1-3.

- 道津喜衛. 1956. サツキハゼの生活史. 九大農学芸誌, 15 (4): 489-496, figs. 1-3.
 ———. 1959. アシシロハゼの生態・生活史. 長崎大水産研報, (8): 196-201, figs. 1-3, pl. 19.
 ———・藤田矢郎. 1959. カワアナゴの生態・生活史. 長崎大水産研報, (8): 191-196, fig. 1, pl. 18.
 ———・藤田矢郎. 1963. ミジンベニハゼの産卵, 卵発生および仔魚. 日水会誌, 29 (11): 969-975, figs. 1-3.
 ———・水戸敏. 1955. ボウズハゼの生活史. 九大農学芸誌, 15 (2): 213-221, figs. 1-4.
 ———・塙原博. 1964. ドンコの生活史. 日水会誌, 30 (4): 335-342, figs. 1-4.
 ———・堤俊夫. 1959. キヌバリの産卵行動. 長崎大水産研報, (8): 186-190, fig. 1, pls. 16-17.
 石川昌・中村中六. 1940. ウロハゼの生活史. 水学報, 8 (1): 1-16, figs. 1-3, pls. 1-2.
 中村中六. 1944. ヒメハゼの産卵習性. 水学報, 9 (2-4): 99-102, figs. 1-5.
 千田哲資・星野暹. 1970. はぜつぼ漁業からみたウロハゼの生態. 魚雑, 17 (1): 1-6, figs. 1-5.
 堤俊夫・道津喜衛. 1961. チャガラの産卵行動. 長崎大水産研報, (10): 149-154, fig. 1, pl. 22.

(岡山県牛窓町鹿忍　岡山県水産試験場)