

陸上産卵魚ヨダレカケの生活史戦略に関する研究

Life cycle of the terrestrial spawning fish,

*Andamia tetradactyla* (Pisces; Blenniidae).

2006年3月

広島大学大学院 生物圏科学研究科

清水 則雄

# 目次

第1章 緒言	1
第2章 陸上に適応した生態	
第1節 序論	5
第2節 材料と方法	
1. 調査場所	5
2. 野外における生態観察	
1) 生息場所	6
2) 行動観察	7
3) 消化管充満度	8
第3節 結果	
1. 生息場所	8
2. 日周活動	
1) 移動と被食	9
2) 採餌	10
3) 歯の形態と消化管充満度	11
4) ローリング行動	11
5) 陸上滞在時間	11
第4節 論議	12

### 第3章 ヨダレカケの陸上産卵行動

第1節 序論	16
--------	----

#### 第2節 調査方法

1. 調査期間	17
2. 雌雄性	17
3. 行動観察	18
4. 水槽観察	19

#### 第3節 結果

1. 雌雄性	20
2. 繁殖なわばりの形成	21
3. 巣穴の状態	22
4. 求愛、産卵、卵保護	23
5. 水槽飼育による繁殖行動の観察と産卵数、受精率の推定	26
6. 雄によるフィリアルカニバリズム	27
7. 繁殖期	28

#### 第4節 論議

1. 陸上産卵	28
2. 巣穴選択と巣穴の構造	29
3. 繁殖時間と繁殖期	30
4. 受精	31

5. 卵保護	32
6. ヨダレカケの特異性	35

#### 第4章 孵化と着岸メカニズム

～孵化と潮汐との関係・孵化実験・仔稚魚について～

第1節 序論	37
--------	----

##### 第2節 材料と方法

1. 野外観察	38
2. 卵孵化実験	38
3. 稚魚の着岸	39

##### 第3節 結果

1. 卵発生	40
2. 卵孵化実験	41
3. 浮遊仔魚の回帰時期と場所	42

##### 第4節 論議

1. 卵発生と孵化要因	43
2. 仔魚の形態	45
3. 浮遊仔魚期間の推定と着岸行動	46

#### 第5章 卵の微細構造

第1節 序論	48
--------	----

第2節 材料と方法	
1. 卵の走査型電子顕微鏡試料作成と観察	49
第3節 結果	
1. 未受精卵の形態	51
2. 基質に産み付けられた受精卵の形態	51
3. 孵化後の卵膜の形態	51
第4節 論議	52
第6章 総合論議	
1. ヨダレカケの陸上適応戦略	56
要約	60
謝辞	62
引用文献	63

## 第1章 緒言

魚類は深海から、浅海、河川、湖池を含む水圏に生息し、約2万種が今日までに知られている (Nelson, 1994)。このなかには、カツオやマグロ、イワシのような遊泳性のものから、ハゼやアンコウなどの底生性のものまで、生息環境に適応した多くの分類群が存在している (Nakabo, 2002)。一般的に魚類は水中で一生涯を過ごす、潮間帯や干潟などで生活する潮間帯魚類の存在も広く知られている (Gibson, 1982; 1993; Horn *et al.*, 1999)。潮間帯を利用する魚類は、潮間帯に存在する岩礁、転石帯、砂浜、タイドプールなどを含む複雑な環境、台風により受ける生息場所の攪乱、日周的、季節的な潮位の変化など、水中生の魚類と比べて常時環境変動に曝されることが予測される。そのため生息場所に適した行動、生理機構などが特殊化することが予測される (Gibson, 1982; 1992; Graham, 1997; Horn *et al.*, 1999)。

潮間帯魚類は約700種以上記録されており、沿岸生態系を構成する生物として欠くことのできない魚類群である (Horn *et al.*, 1999)。これらの魚類は、その生活形態によって、潮間帯から離れないもの (residents) と、潮汐サイクルなどによって潮間帯に一時的に移動してくるもの (migrants) の2タイプに分けることができる (Gibson, 1993; DeMartini, 1999)。Residentsのほとんどは体長10 cm以下の小さな体に、周囲の環境に類似した体色を持ち、また水温や塩分濃度、乾燥などの環境変化に対しても順応しうる柔軟な生理耐性を有している (Gibson, 1993; DeMartini, 1999)。さらに潮間帯魚類の中には、陸上生活に進出し、空気呼吸をする「両生魚類」 (Air-breathing fishes) も存在する (Graham, 1997)。両生魚類は、これまでに、

硬骨魚綱の17目にわたる49科125属374種が知られ、様々な陸上環境に適応した行動が報告されており (Graham, 1997)、空気中で時々ガス交換に頼り、酸素不足に耐える生理機構を持っている。さらに、完全に水上の空気中で呼吸するタイプも存在する。

イソギンポ科は約58属350種が知られている (Nelson, 1994)。体長は最大でも15cm以下で、熱帯と温帯の潮間帯に生息し、藻類や小型無脊椎動物を採餌していることが知られている (Graham, 1997)。イソギンポ科ではヨダレカケ属 *Andamia* 属を含め、タマカエルウオ属 *Alticus*, カエルウオ属 *Istiblennius*, スジギンポ属 *Entomacrodus*, *Coryphoblennius*, *Blennius*, ヤエヤマギンポ属 *Salarias*, など7属31種以上から、波打ち際での採餌行動や水から出て空気中に滞在していたなどのなんらかの両生行動が報告されている (Graham, 1997)。

両生魚類の生態や繁殖行動については、汽水域の干潟に棲むハゼ科のトビハゼ *Periophthalmus modestus* や、ムツゴロウ *Boleophthalmus pectinirostris* などを含めて、数多く研究されている (Kobayashi *et al.*, 1971; Graham, 1973; Graham *et al.*, 1985; Graham, 1997; Gordon *et al.*, 1985; Clayton, 1993; Colombini *et al.*, 1995; Martin, 1995; Ikebe & Oishi, 1996; Ishimatu *et al.*, 1998; Nieder, 2001; Suzuki, 2003)。しかしながら、亜熱帯リーフの潮間帯に生息する両生魚類の基本生態、繁殖行動などを包含した生活史戦略については、これまで詳細な報告例がない。その生活史戦略を明らかにすることは、魚類の陸上進出を引き起こした要因を解明する上で、極めて重要である。さらに、このような陸域と水域の狭間に生息する魚類の生活史解明は、沿岸生態系を保全、管理する上でも、重要な指標になるものと考えられる。

本研究の対象としたイソギンポ科ヨダレカケ属のヨダレカケ *Andamia tetradactyla* (Bleeker) (Fig. 1.1) は熱帯から亜熱帯リーフの潮間帯に生息する小型の両生魚類であり (Graham, 1997)、水中に入ることは極めて少なく、吻部の下側にある半円形の吸盤で体を岩場に固定しながら、岩や水面上を飛び跳ね素早く移動することが知られている (Rao & Hora, 1938; Yamakawa, 1969; Shen *et al.*, 1986; Fig. 1.2)。インドネシアや台湾、日本の琉球列島などに分布し、波に洗われる岩礁性海岸の潮間帯に生息するとされている (Nakabou, 2002)。しかし、本研究の予備調査において、さらに北方の大隈諸島まで本種が分布しており、特に口永良部島において本種が多数生息することを確認した。

そこで、本研究はヨダレカケが数多く生息する鹿児島県上屋久町口永良部島において野外観察を長期間継続的に実施し、本種の基本生態、潮上帯 (空气中) での繁殖生態を明らかにすることを目的とした。さらに、解剖学的、生理学的な解析による知見も加え、多角的な見地から本種の生活史戦略を解明、検討する。まず第2章では、ヨダレカケが生息環境の潮上帯で行ったジャンプ、水面移動、ローリング行動、採餌行動などの水中生魚類には見られない特異的行動を紹介し、その機能について論議する。第3章では、繁殖場所、繁殖時間帯、繁殖行動を明らかにし、陸上での繁殖戦略について世界で初めて紹介を行い、その機能と進化的意味について論議する。さらに、第4章では、陸上に産み付けられた卵の発生と孵化メカニズム、孵化後の浮遊期を経て、再び陸上へ着岸するまでの初期生活史を、野外観察と水槽実験の結果から検討する。第5章では、その陸上産卵された卵の微細構造について、電子顕微鏡を用いた詳細な観察をもとにその機能について報告する。最後の第6章に、これまでに報告されている陸上産卵魚と本種の生活史戦略を比較し、本種に見



られる陸上生活のコストとベネフィットの観点から魚類の陸上進出の究極要因について議論する。



Fig. 1.1. Rockhopper blenny *Andamia tetradactyla* on the rock (a). Individual of *Andamia tetradactyla* attached to the rock substrate (b). Bar indicate 10mm.

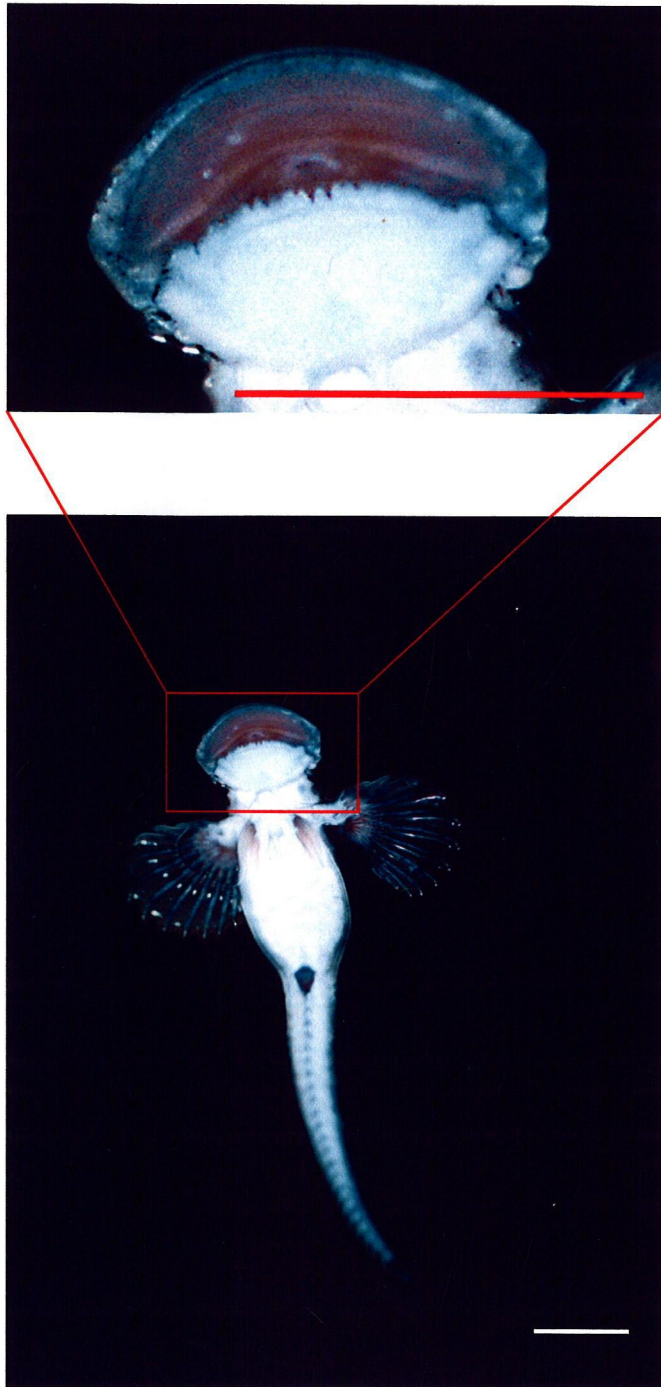


Fig. 1.2. A sucker structure of *Andamia tetradactyla* (in aquarium), from abdominal view. Bar indicates 10mm.

## 第2章 陸上に適応した生態

### 第1節 序論

両生魚類は潮間帯のみならず、陸上でも生活するため、採餌行動や、移動方法、乾燥を避ける代謝方法などにおいて、かなり特異的な生活様式を発達させていることが予測される (Graham, 1997)。これまでに本属に関しては、インド洋と太平洋域に生息する *Andamia heteroptera* と *Andamia reyi* の空気呼吸のメカニズムと陸生生活への適応に関する記載的な研究 (Rao & Hora, 1938) と、台湾におけるヨダレカケ *A. tetradactyla* と *A. reyi* に関する断片的な生態情報を含む分類研究 (Shen *et al.*, 1986) があるが、本格的な生態研究はまったく行われておらず、野外観察に基づいた生態研究の実施が望まれていた (Graham, 1997; Horn *et al.*, 1999)。

そこで本研究では、日本に生息する両生魚類の1種であるヨダレカケの採餌行動、移動逃避行動などの陸上に適応した生態を野外観察と標本採集によって明らかにし、その採餌戦略を解明することを目的とする。

### 第2節 材料と方法

#### 1. 調査場所

本研究は、鹿児島県の大隅諸島、屋久島の北西 12km に位置する口永良部島（東経 130° 10′ 北緯 30° 28′）の本村湾と西浦湾において行った（Fig. 2.1）。西浦は島の北側に面し、沿岸部は火山噴火によって形成された荒々しい岩礁が大部分を占め、湾最奥部に砂浜が存在し、転石帯がところどころに見られた。沖合約 140m くらいまで水深約 1-7m ほど死サンゴに覆われた岩盤リーフがひろがっていた。一方、本村は湾を南西に開口し、その沿岸部は岩礁と砂浜、死サンゴからなっており、コンクリート製の栈橋があり、栈橋の南側にそってテトラポッド（高さ約 2.5m）が 3-5 列に約 100m 並んでいた。テトラポッド内に押し寄せる波による水流は複雑で、その高さも日によって大きく変化した。いずれの生息場所も常時、強い波を受け、時には数メートルの高波が打ち寄せることもあり、風による波浪の影響を強く受ける場所であった。

本調査は、1999-2000 年の 5 から 8 月終わりにかけて行った。調査期間中の水温は 22-30℃、気温は 15.1-32.3℃、日の出時間は 5 時 14 分-6 時 10 分、日没時間は 18 時 05 分-19 時 27 分であった。

## 2. 野外における生態観察

### 1) 生息場所

調査は 1999 年の 6 月に西浦湾、本村湾の両湾の海岸線において行った。その方法は、本種が潮上帯に多く生息していたため、防滴型双眼鏡（Nikon 8×40DCF HP WP）を用いて徒歩によって海岸線を探索した。本種を確認できた場合は、その場所と基質をチェックした。基質は火山性の溶岩、転石、コンクリート製のテトラポッドのいずれかに分類された。急な崖や陸路からアプローチできない場所は、シュノーケ

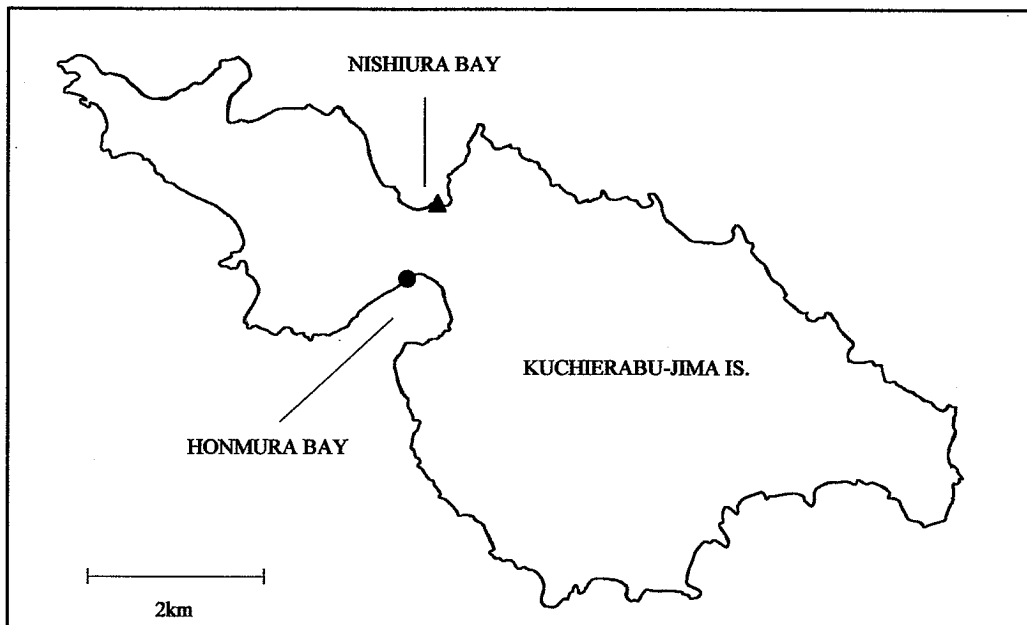
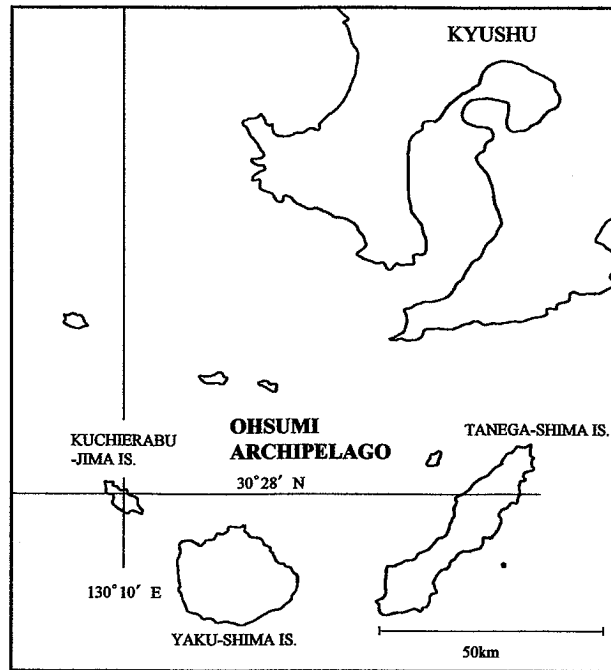


Fig. 2.1. Location map of Kuchierabu-jima Island, Kagoshima, Japan. The solid circle and the solid triangle indicate the study sites, Honmura bay and Nishiura bay, respectively.

リングにより、海側から捜索を行った。観察は、朝から夕方までの日中に、各湾において4時間ずつの観察を行った。

また、予備観察により、生息密度が最も高いと思われた本村湾の棧橋における個体数/30mを計数した。1999年7月2日に棧橋の外洋側と内湾側を棧橋に沿って30mを徒歩で約5分かけて歩き、目視によって確認できた本種個体数をカウンター(FH-102P, TOGOSHISEIKI製)を用いて計数した。計数は、本種が波から逃れて最も岩上に高密度に密集して、観察しやすい満潮前後08時30分と09時00分の時間に2回行った。

## 2) 行動観察

上記の調査によって生息密度が高く、観察が容易な本村湾の棧橋外洋側のコンクリート製テトラポッド(上述)の波打ち際と、自然海岸であり観察が容易な西浦湾の転石帯に生息する本種個体群において、行動観察を行った(Fig. 2.2)。観察は、1999-2000年の5から9月に行った。観察は、早朝から夕方にかけて1日2-4時間総計約120時間行い、大型の個体を中心とする群がり10-20尾を継続的に追跡観察し、本種の移動経路、行動パターンを観察した。観察は、基本的には目視と双眼鏡によって記録し、適宜、ビデオ撮影による記録も行った。さらに、ハイビジョンカメラ(SONY HDW700)によって本種の群がりを1日45-92分、5日間合計345.5分間撮影したデータから、画面上の本種が水中にいるのか陸上(飛沫帯)にいるのかを10秒毎に調べ、陸上に滞在した時間の割合を算出した。同時にこの映像から、採餌行動、ローリング行動のスピードや頻度、他魚種との遭遇回数解析も行った。移動スピードがあまりに速く撮影が困難であった水面移動や、ジャンプ行動については、アナログハイスピードカメラ(コダック社製)を用いて500分の1秒のスピ



Fig. 2.2. Locations of Honmura port and Nishiura Bay. (a) : Tetrapod precast concrete armour units zone where the individuals occurred, in the open sea side of the pier at Honmura Bay. (b): Boulder zone of the Nishiura Bay at the low tide.



ードで撮影を行った。撮影はあらかじめカメラを設置した岩上に採集した本種を静置、もしくは水面に放流し、その移動の瞬間を撮影した。この画像を研究室に持ち帰り、デジタルビデオカメラ (SONY DCR-TRV70K) のスロー再生機能によるコマ送り (1/30 秒送り) により各行動の詳細なパターンやスピード (行動の動きだしから終了まで)、頻度の解析を行った。

### 3) 消化管充満度

本種の消化管充満度を明らかにするため、1999 年は 5 から 10 月に本村湾で、2000 年は 2, 5, 6, 7 および 8 月に本村湾で、6 月に西浦湾で玉網 (柄長: 約 2.0m、口径約: 30cm、目合: 0.5mm) を使用して標本を採集し、直ちに 10% 海水ホルマリン水溶液で固定した後、研究室に持ち帰った。持ち帰った標本は、電子天秤 (カールツァイス社製 SARTORIUS Type1702) を使用して体重 (body weight: BW) を 0.001g 単位で計測した。測定後、開腹して生殖腺、消化管を摘出し、その重量を電子天秤を用いてそれぞれ 0.001g 単位で計測し、消化管重量指数 (stomach contents weight index: SCWI = {消化管重量(g) / 体重(g)} × 100) を算出した。

## 第 3 節 結果

### 1. 生息場所

本種は西浦湾では湾西部の転石帯 (石の直径約 30-60cm)、と湾奥部の温泉 (西之湯) 下の岸沿いの天然岩礁帯の転石帯 (20-60cm) に集中して生息し (Fig. 2.3 a)、本村湾では湾最奥部の砂浜の転石帯 (直径約 20-100cm) と栈橋の外洋側テトラポッド (高さ約 2.5m)、湾沿岸部の転石帯 (直径約 30-60cm) に生息していた (Fig. 2.3 b)。

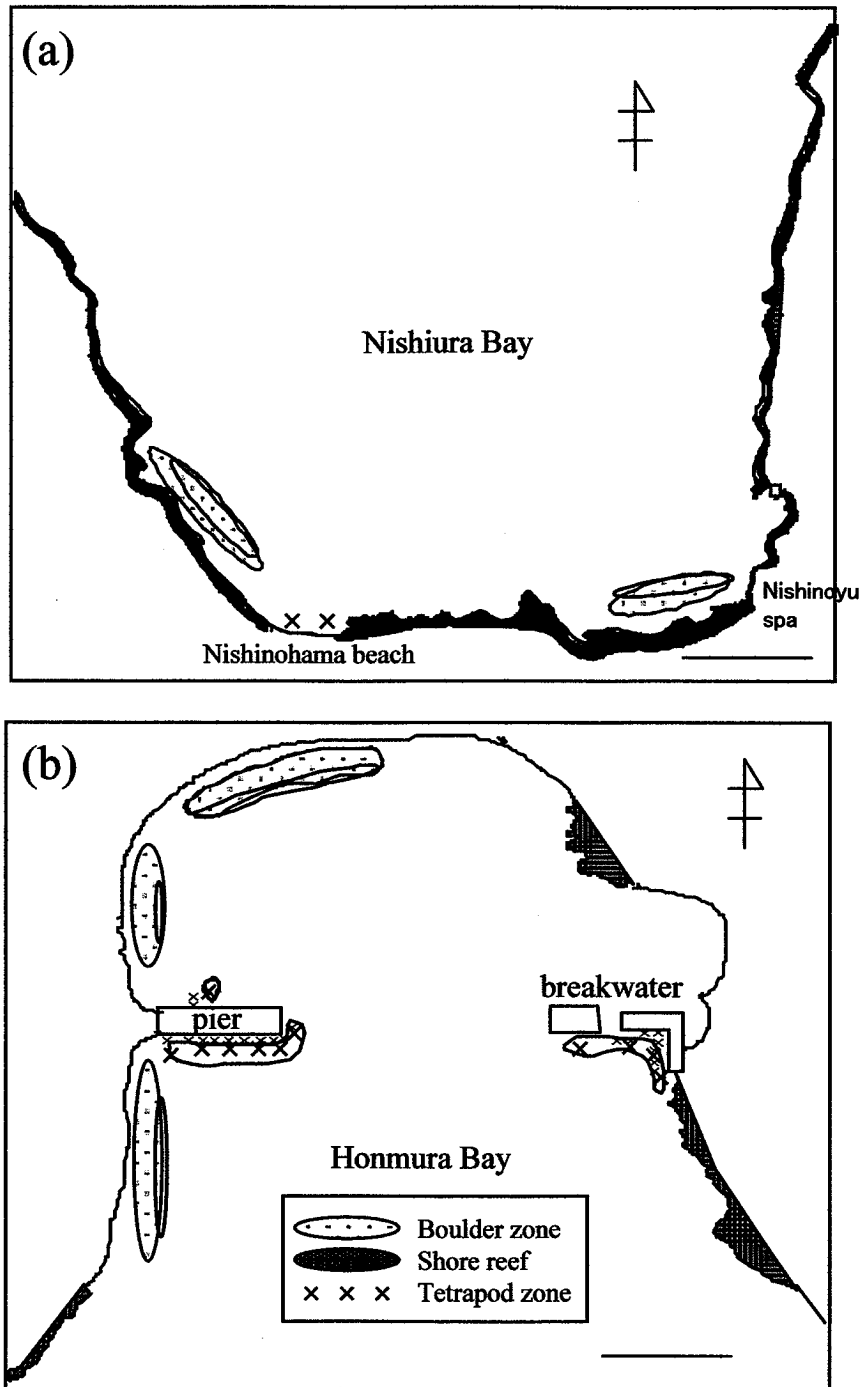


Fig. 2.3. Distribution area of *Andamia tetradactyla*. Black circles indicate distribution area at Nishiura Bay (a) and Honmura Bay (b) in June, 1999. Bar indicates 100m.

いずれの生息場所でも本種は水面上の飛沫帯に生息し、岩上に密集していた。

本種は、波打ち際の表面のなめらかな転石帯上、およびテトラポッド上に集団で採餌行動を行いながら潮位の上昇と共に波の陸側を上下に移動していた (Fig. 2.4)。いずれの生息場所も常時、強い波を受け、時には数メートルの高波が打ち寄せることもあり、絶えず波浪の影響を受ける場所であった。

本村湾の栈橋で行った生息調査では、栈橋の南側の外洋側のラインで、235 尾/30m、214 尾/30m。北側の内湾側のラインで 3 尾/30m、1 尾/30mを確認した。本種が生息していた碎波帯における他魚種との遭遇は、全観察時間を通じて、イソギンポ科のスジギンポ *Entomacrodus striatus* (1 個体を 5 回観察)を除くとまったく見られなかった。

本種は波打ち際に帯状に分布したが、本種の上層 (陸側) には常にフナムシ *Ligia exotica* が帯状に分布し、本種と同じように潮位にあわせて潮上帯を移動した (Fig. 2.5)。

## 2. 日周活動

### 1) 移動と被食

本種は日の出とともに活動を始め、10-30 尾の群がりて潮位とともに潮間帯を移動した。本種の移動は遊泳するのではなく、尾部を使って岩上を移動していた。まず、尾を左右いずれかに振りちょうど体が「U 字状」になるように頭部に近づけ、その尾を起点に体を伸ばし、目測で約 10-30cm の距離を飛び跳ねるように非常に素早く移動した。動き出しからジャンプまでの所要時間は、100-170ms であった (median 150ms, n = 7; Fig. 2.6)。また、岩を覆うような激しい波が来る時には、

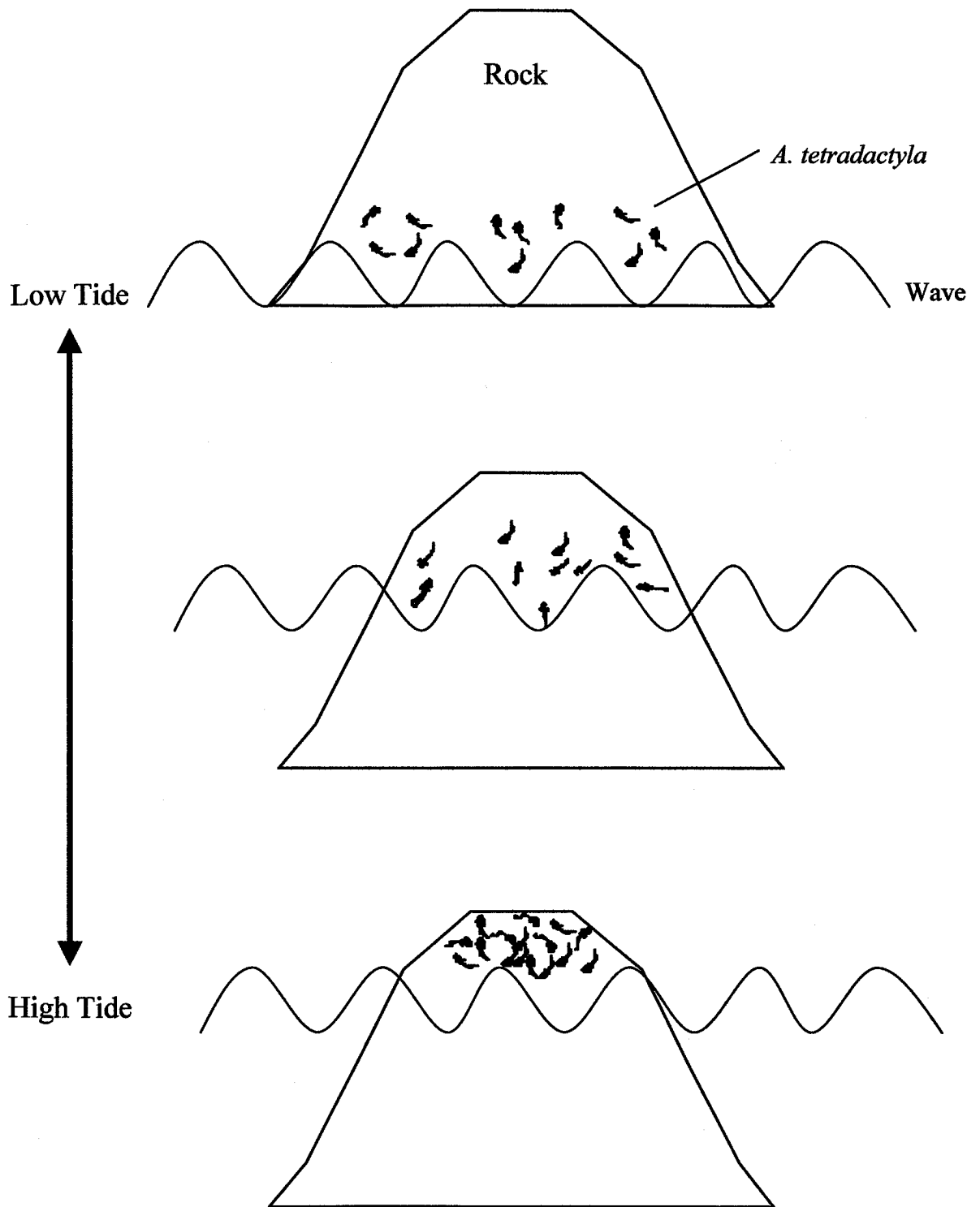


Fig. 2.4. Vertical movement of the *Andamia tetradactyla* in accordance with the change of tide level.

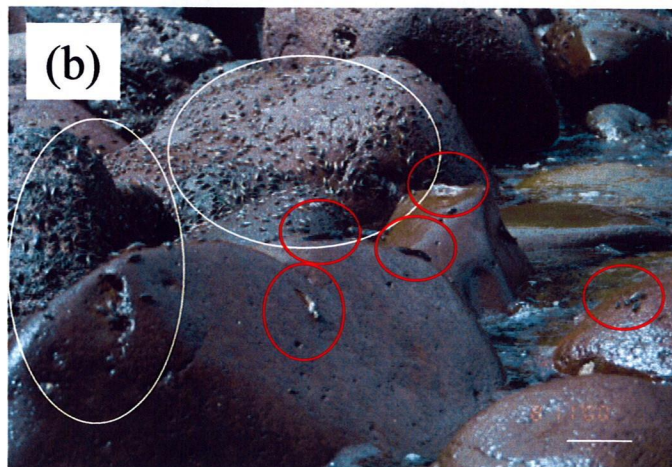
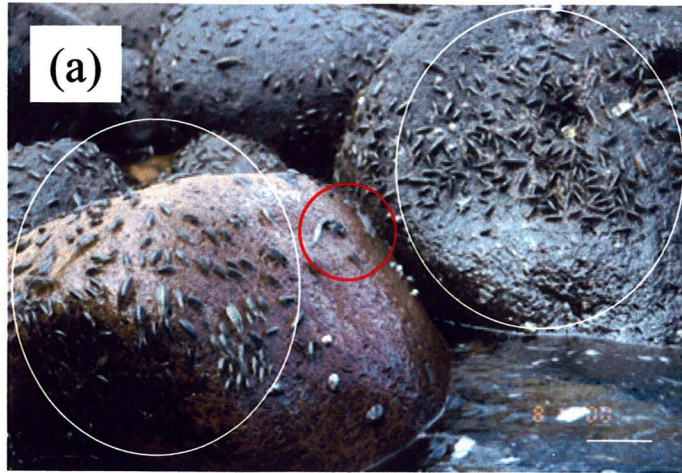


Fig. 2.5. Distribution overlap with terrestrial animal. An isopod *Ligia exotica* moved the shore of *Andamia tetradactyla*, as for the home range of *Ligia exotica* and *A. tetradactyla* overlapped at the ebb tide. Red and white circles indicate the distribution areas of *A. tetradactyla*, and *Ligia exotica*, respectively. Each bar indicates 10cm.

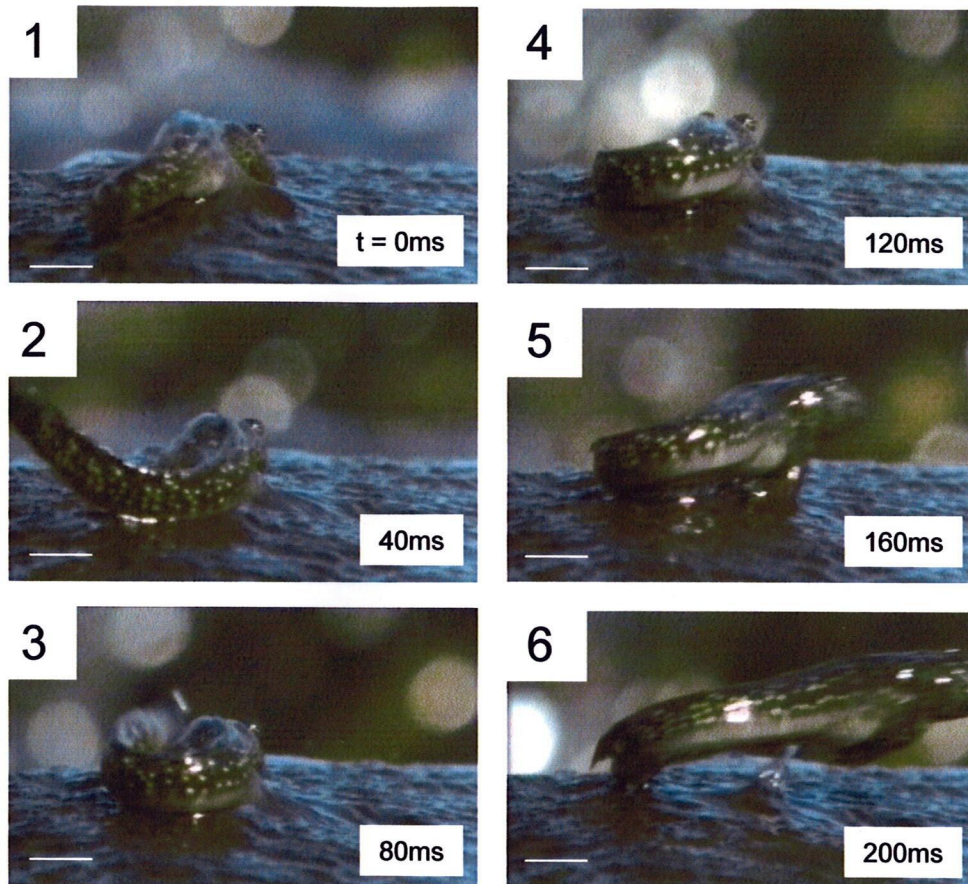


Fig. 2.6. Sequential six frames from a high-speed video recording of jumping behaviour of *Andamia tetradactyla*. Progression by flexure of the tail to the right. Bar indicates 10mm. Video recording by F. Sakuma.

その波を事前に感知し、波の到達する 820-1000ms 前から波の方向へ頭部を反転させ、岩に吸着し、流されるのを避ける行動をとった (n = 2) (Fig. 2.7)。

さらに潮位の上昇とともに岩を移動する時や急激な逃避を行う時に水面上をジャンプすることもしばしば観察された。ハイスピードカメラによる解析では、本種は水面を胸鰭を広げて飛び跳ねるのではなく、ジャンプして着水した勢いで水中に沈んだ体を「S 字状」にくねらせ、それをもとに戻す反動で水面から飛び出し、目測で約 50-300cm の距離を移動した (n = 2; Fig. 2.8)。

台風時などは、本種は栈橋上やテトラポッドの最上部 (栈橋水平部からの高さ約 1.5m) に暴風を避けるように風裏側に密集していた (Fig. 2.9)。本種への捕食行動としては、島民である山口正行氏により水中や水面上の本種をカスミアジ *Caranx melampygus* が攻撃することが確認されている。また、2001 年に、著者は、水面上に逃避した本種稚魚の群れを、アジ科魚類が群れを成して捕食するのを観察した。

## 2) 採餌

本種は波打ち際を活発に移動しながら、波によって保湿された岩上の付着藻類 (Fig. 2.10a, b) を盛んに採餌していた。採集標本から得られた本種の消化管は細長い腸が見られ、腸内には、藻類が充満していた (Fig. 2.10c, d)。消化管内の藻類は微細に破壊されており、種の判別は困難であった (Fig. 2.10e)。本種の碎波帯における他魚種との遭遇は、345.5 分間の観察時間中、0 回で遭遇率は、0% (0-0, n = 5 日) であった。このため、本種が餌である藻類をめぐる異種間で闘争を行うことは、まったく観察されなかった。本種の採餌行動は、上述の尾を使い波打ち際を移動し、頭部を押し下げ吻部を岩上表面に押し付けるように広げ、岩上表面の付着

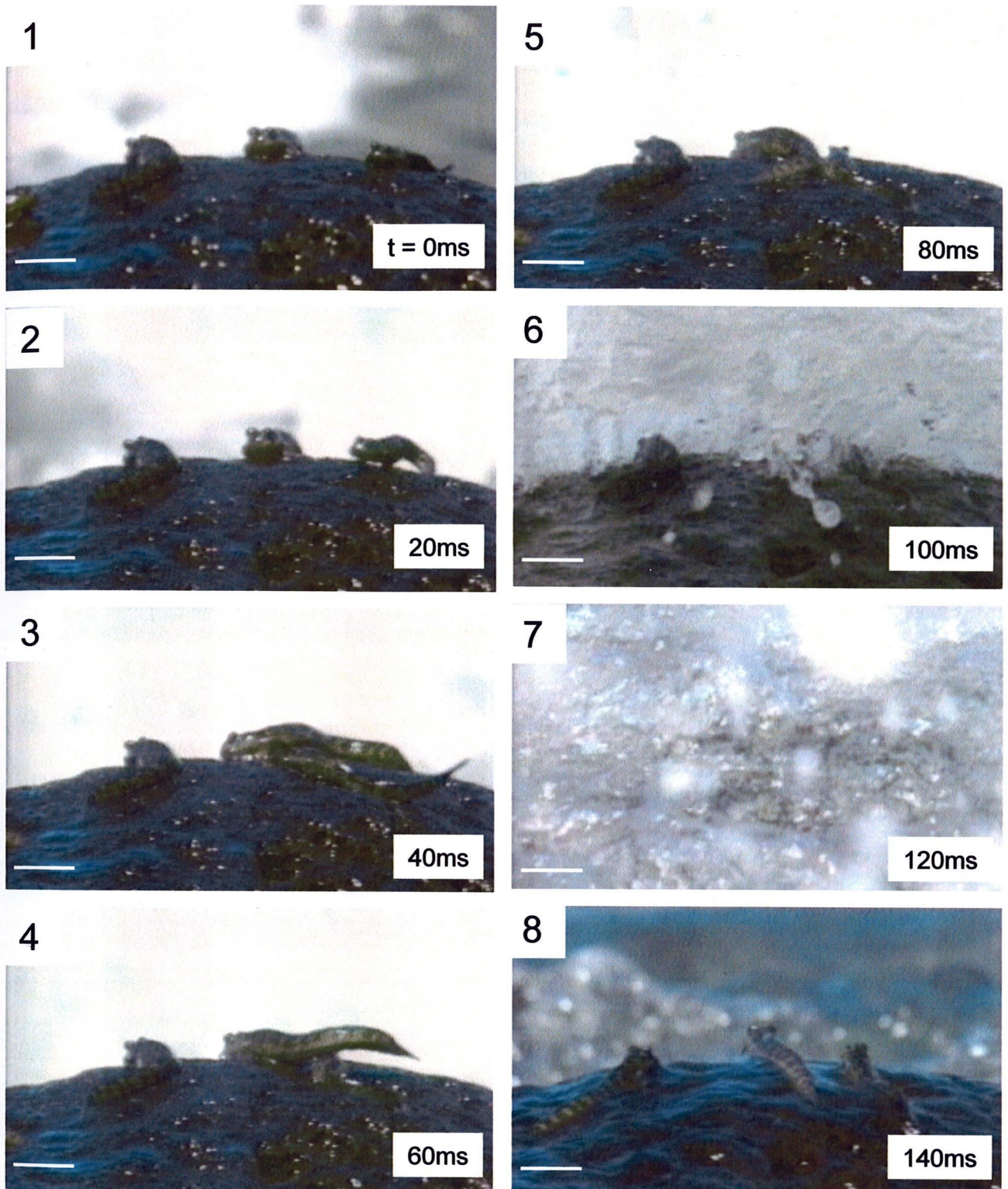


Fig. 2.7. Eight frames from a high-speed video recording of the anti-flow behaviour for the wave by *Andamia tetradactyla*. Each bar indicates 10mm. Video recording by F. Sakuma.



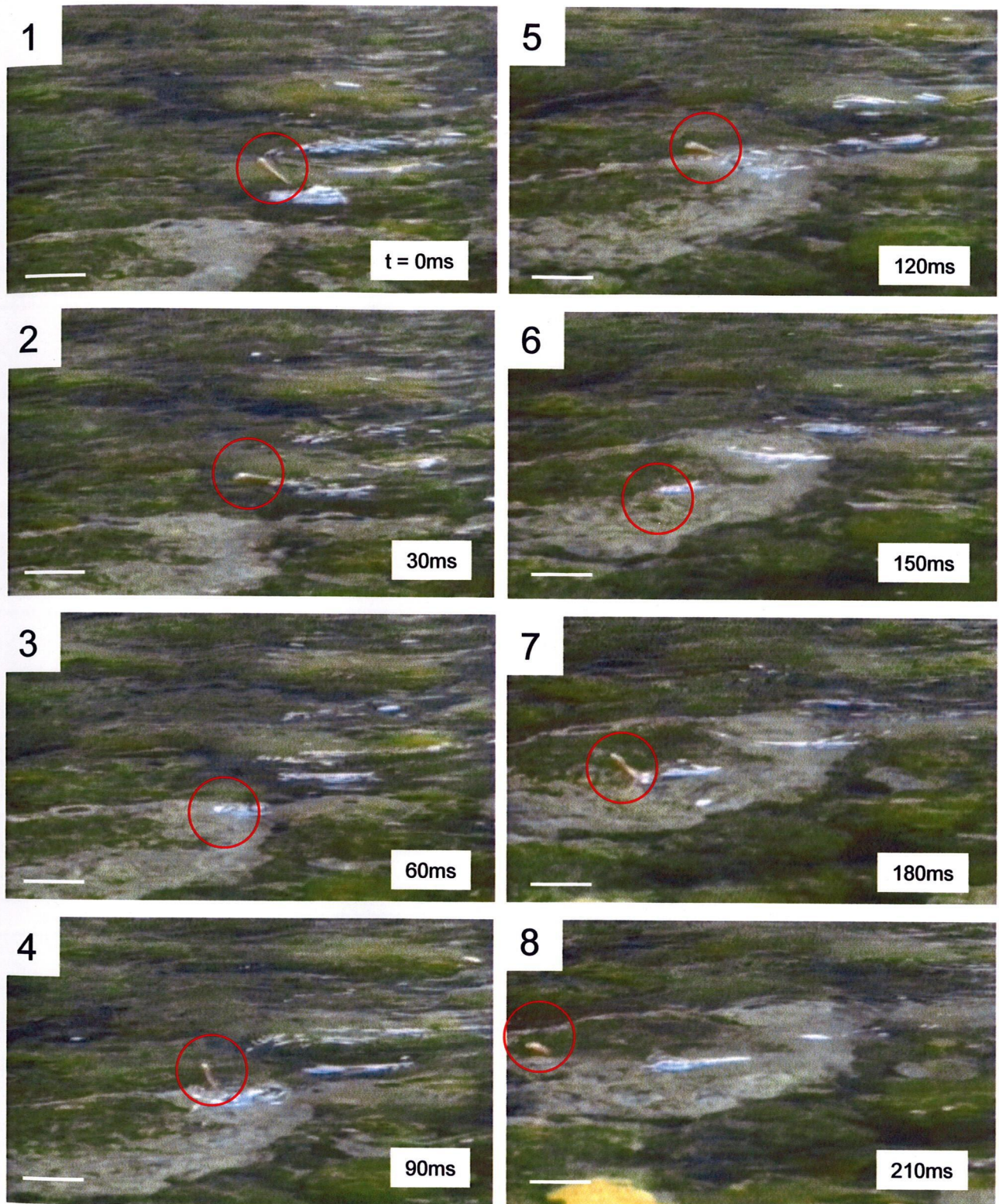


Fig. 2.8. Eight frames from a high-speed video recording of water surface jumping behaviour by *Andamia tetradactyla*. Red circles indicate leaping high into the air and down into the water of *A. tetradactyla*. They moved the distance of approximately 50-300cm with eye measurement. Each bar indicates 10cm. Video recording by F. Sakuma.

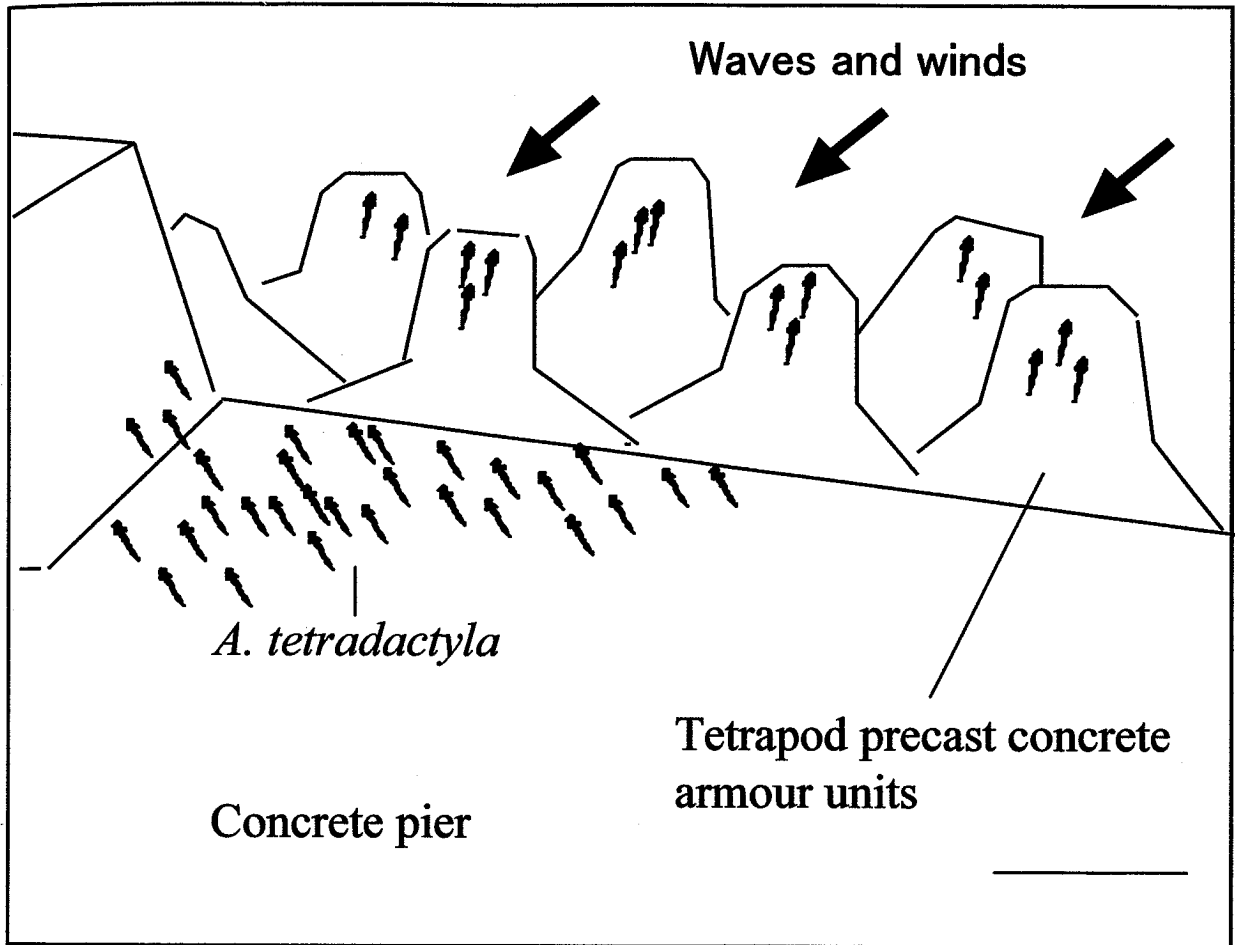


Fig. 2.9. Upward movement of *Andamia tetradactyla* to the pier top and the top of tetrapod precast concrete armour units under uncommon conditions, as high waves (e.g. Typhoon). Bar indicate 1m.

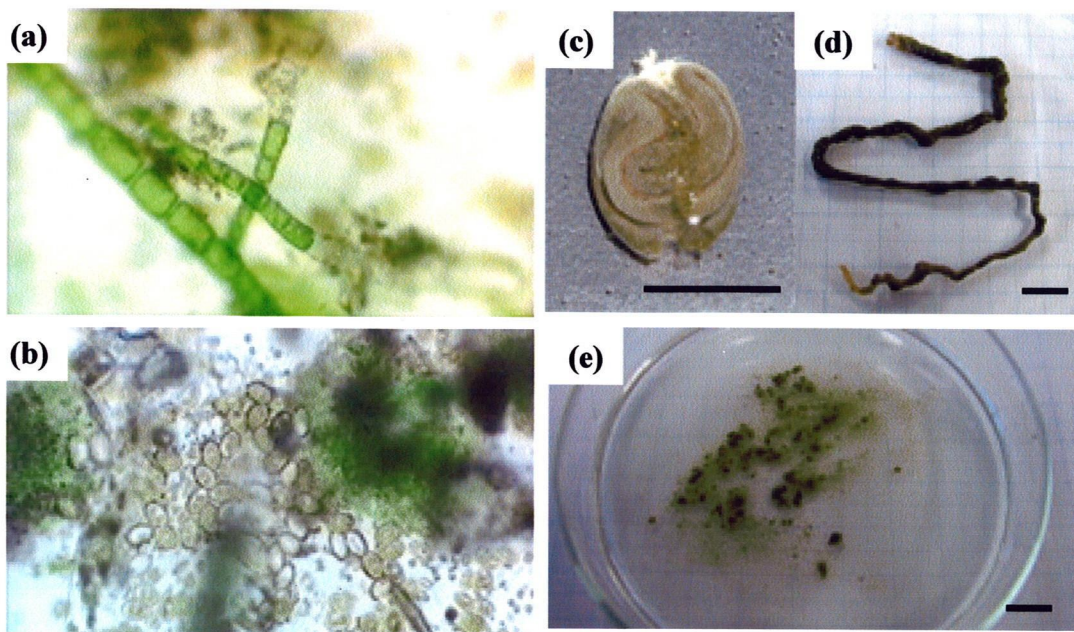


Fig. 2.10. The digestive tract and its contents of *Andamia tetradactyla* (68.8mmSL, female), collected at the Honmura Bay on 23 August, 1999. The mat algae, which was collected from the boulder zone at the Nishiura Bay on 10 August, 2000 ( $\times 140$ ) (a, b). The digestive tract (length: 185mm) (c, d). The digestive tract contents (plant material) (e). Each bar indicates 10mm.

藻類をはみとるように匍匐して行われた。採餌時は、尾鰭による移動は行われず、吻部を使って這うように移動した。このため一度採餌行動が始まると頭部を上下させる行動を盛んに繰り返していた (2.51 回/秒, n=18)。

採餌を行っている群がりを構成する個体間には、優劣関係が存在し、大型の雄による他個体に対する背鰭を広げる威嚇行動が認められた。ただし、激しく他個体を追い払うまでには至らなかった。夜間には本種の多くは群がりとなるか、もしくは単独で岩陰やテトラポッドの脇に入って休止していた。いずれも、夜間に採餌行動はまったく観察されなかった。

### 3) 歯の形態と消化管充満度

本種の歯は、金色の微細な棘状構造が連続した構造をしており、何列もの歯列が層状に並んでいた (Fig. 2.11)。このため、本種が匍匐採餌を行った転石上には、藻類がはみ取られた「はみ跡」がまだら状に見られた。採集標本から得られた消化管充満度は、早朝から正午にかけて上昇し、夕方にかけて維持され、18 時以降の活動の低下とともに大きく減少していた (Fig. 2.12)。このように本種は、日中のほとんどの時間は採餌行動に費やし、夜間には採餌していなかった。

### 4) ローリング行動

晴天時の日中には頻繁に体全体を岩にこすりつけて回転させるローリング行動や、体の側面を小刻みに岩にこすりつける擦り付け行動が頻繁に観察された (Fig. 2.13)。ローリング行動は、すべてが約 1 秒以内に体軸を中心に回転して終了したが、擦り付け行動は始動から終了までの約 1-3 秒間に 1-15 回ほど継続的に体側を盛んに擦り付けた。

### 5) 陸上滞在時間

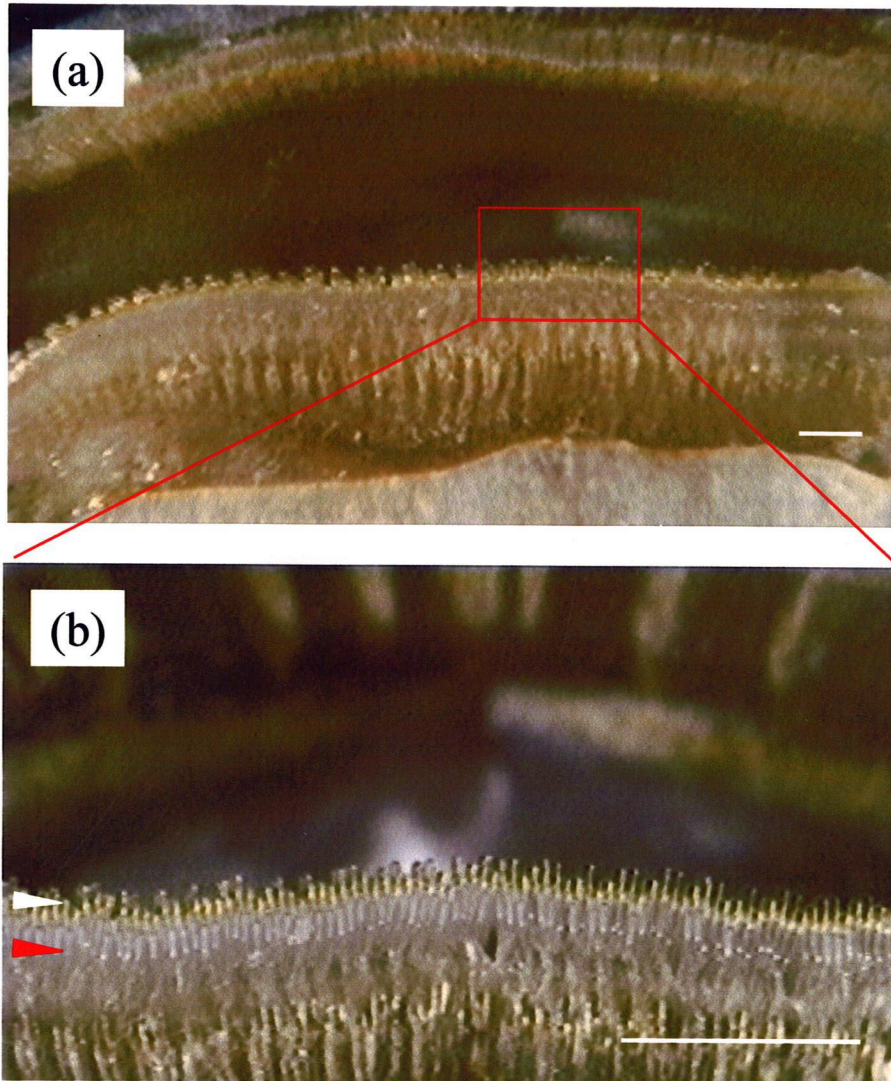


Fig. 2.11. A tooth structure of *Andamia tetradactyla*. The minute combtooth lines up (white arrow), and a new dentition being prepared underneath that (red arrow). Each bar indicates 1mm.

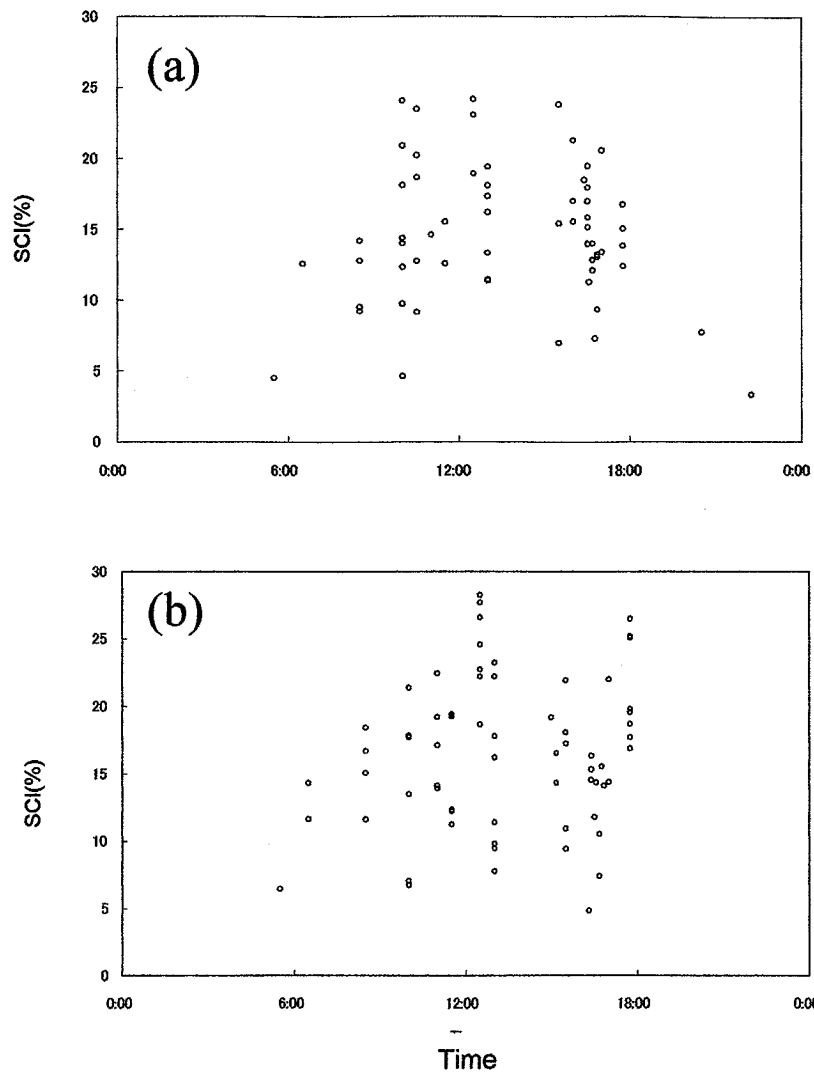


Fig. 2.12. Diurnal changes of stomach contents index (SCI) for male (a) and female (b) of *Andamia tetradactyla*.



Fig. 2.13. Rolling behaviour (a) and Rubbing behaviour (b) of *Andamia tetradactyla* . They rolled and rubbed the body actively to the wet rock surface. Each bar indicates 10mm.

本種は 345.5 分間の観察時間のうち、344.3 分間は飛沫帯に滞在し、ほとんどを水上で過ごしていた（滞在時間の割合、median 100%, range 95.6-100, n = 5 日）。ただし、上部に垂直構造の欠落している平坦な岩場に存在した個体については、採餌の際にその岩場に存在する直径約 5-10cm、深さ約 4-5cm の潮だまりに入るか、頭だけを潮だまりにつけていた (n=12)。この生息状況下において、最小の水上滞在時間 (95.6% ; 観察時間 45.5 分間) を記録した。

## 第4節 論議

本種は口永良部島では特に波の荒い外洋に面した陸上の転石帯やテトラポッド上に非常に高密度に生息していた。表面に凹凸の多い火山性の岩礁帯には、ほとんど見られず、表面の滑らかな転石帯や、テトラポッド上に長時間滞在していた。これらは、本種が岩礁表面の付着藻類を採餌しているために、常に激しい波によって広範囲な面積が保湿され、日照条件も良好な潮間帯が採餌可能な面積も広く、藻類の成長が早いために本種にとって好適な餌場となっているためだと考えられる。

また、そのジャンプ行動、波を感知し波の来る方向に瞬時に頭部を向け、流されるのを避ける行動、水面を飛び跳ねて移動する行動は、水中に生息する魚類に見られない極めて稀な行動である。一般的に、潮間帯は複雑な波が頻繁に打ち寄せるために、流れも複雑なので、ここでの移動と採餌はコストが高いことが知られている (Gibson, 1993)。岩上や水表面の移動、波に対して瞬時に正対する行動は、波の抵抗を最小限に抑えることで、岩場から流され、アジ科魚類などによる水中での捕食を回避しているものと考えられる。この意味においても、本種の吸盤がうまく吸着



し、波に流されないためには転石帯やテトラポッドのように表面がなめらかな基質であることが重要と考えられる。

さらに、皮膚呼吸の割合がトビハゼ同様に約 60%の本種（鈴木伸洋、私信）にとって、体表への水分補給は非常に重要である。また陸上への進出に伴い、生理的なストレスとして皮膚の乾燥という問題にも直面する（Brown *et al.*, 1991）。本種が平坦な岩の上での採餌中に、小さな潮だまりに入る行動が観察されたが、これは、このような岩上は体表への波の到達数とその構造上、垂直な岩に比べて少ないために、このような皮膚の乾燥が起こりやすく、それを補うために行われる保水行動のひとつであると考えられる。また、これらへの対策の1つとして、両生魚類には広くローリング行動が知られており、皮膚呼吸の維持と呼吸の効率化のための水分補給の機能をもつものと考えられている（Brown *et al.*, 1991; Suzuki, 2003）。本種には、①体軸を中心に回転するもの、②体側や背面を小刻みに岩に擦り付けるもの、の2タイプのローリング行動がみられた。前者の場合、詳細なデータの計測は行えなかったが、夏場の高気温日にその頻度が高い傾向がしばしば見られたこと。またその頻度が後者に比べて著しく高いことから、特に空気に曝された皮膚の保湿効果を目的とした行動と考えられる。後者のローリング行動は、明確に皮膚を小刻みに擦っていたことから、Suzuki (2003)の本種皮膚のTEM画像で指摘されている、皮膚の古い組織を剥離し、皮膚呼吸の効率を助ける行動と推察される。本種の皮膚には表皮内まで毛細血管がせり出して（表皮内毛細血管網）、呼吸効率を上げていることも見出されており（Suzuki, 2003）、本種においても皮膚呼吸の維持と効率化のための水分補給にはローリング行動が貢献しているものと考えられる。

本種はこのように陸上生活に適応した行動を駆使し、群がりで移動採餌を行っていた。群がりで採餌は、イソギンポ科では水中生活をするサツキギンポ *Meiacanthus ditrema* でも見られるが、これらは浮遊性のプランクトンを採餌している (Myers, 1991)。このような群れ採餌は、捕食に対する希釈効果と捕食者からの回避の機能をもつものと考えられている (Page & Whiteacre, 1975)。本種の被食は、アジ科魚類によるものが観察された。また、確認例はないが潜在的な捕食者として鳥類も考えられる。群れ採餌は各個体にとってこのような陸生、水生捕食者をいち早く察知し逃避する意味と、捕食圧の希釈効果の意味において機能しているのではないだろうか。また、一般的に餌の競合が起こりにくい藻類やプランクトン食性の魚類において大きな群がりが形成されるが (Krebs & Davies, 1984)、本種においても、餌となる藻類の存在量が潮間帯には多く、餌に対する個体間の競合が少ないことが、群がりの形成を可能にしているものと考えられる。

本種の採餌時間帯は、日中に集中して行われており、岩上の付着藻類を、櫛状の微細な歯で食みとって採餌していた。このような歯の形態は、Combtooth blenny (櫛状の歯を持つギンポ) というイソギンポ科の1グループを総称する英名の由来にもなっており (Thresher, 1984)、水中生のイソギンポ科魚類にも多く見られ、本種もこれに含まれる。本種の消化管充満度は、日中に高い値を示しており、行動観察と合わせて、本種が、独占的に潮間帯の藻類を採餌していることが予測された。しかしながら、本種の陸側には、おびただしい数のフナムシが、生息しており幾度もフナムシにより岩場を追い払われる事が観察されたことから、魚類の中では独占できている、陸生生物であるフナムシとは、餌場 (場所) をめぐって競合関係にあると考えられる。

このように本種は、潮間帯に見られる厳しい波や乾燥という生理的なストレス、陸生、水棲捕食者などを、陸上に適応した生態を獲得することで克服していた。本種は観察期間を通して水中に入ることは極めて稀であり、夜間を除く1日の大半を採餌行動に費やしながら、ほとんど他魚種と餌である藻類をめぐって遭遇、競合せず、藻類を独占していると考えられた。

## 第3章 ヨダレカケの陸上産卵行動

### 第1節 序論

潮間帯魚類は、繁殖期のみを潮間帯で過ごすタイプも含めて、その多くは潮間帯で繁殖活動を行なう (Gibson, 1993)。潮間帯に生息する種は、波により生じる水の複雑な流れに耐えられるように付着卵を産むものが多いとされている (DeMartini, 1999)。潮間帯魚種を多く含むイソギンポ科魚類では、粘着性の付着物質をもつ卵が単層で1つずつ基質に産み付けられ、雄が孵化まで保護する習性をもつものが多い (Thresher, 1984; Pitcher, 1993)。また、潮間帯で付着卵を産む魚には、卵の生残を高めるために、卵や孵化仔魚が捕食されにくいような産卵場所 (例えば、岩の下の隙間や、岩穴) を利用することや、孵化仔魚の分散に有効な運搬力の生じる潮汐周期に産卵のタイミングを同調させることが知られている (e.g. Taylor & Dimichele, 1983; Kneib, 1987; 1993)。

では、水に入ることが極めて稀な両生魚類ヨダレカケは、果たしてどのような産卵行動を発達させているのだろうか。ヨダレカケのように亜熱帯リーフの潮間帯に生息する両生魚類に関する繁殖生態はこれまでまったく解明されておらず、その繁殖生態の解明は、沿岸生態系を構成する魚類と陸域をつなぐ生物の繋がりを探索する意味においても非常に重要である。

そこで、著者はヨダレカケが生息する口永良部島において、長期間にわたる野外

調査を行い、本種が干出した巣穴で繁殖行動を行い、雄は巣穴の干出時にも水没時にも卵保護を行うことを発見した。本章では、ヨダレカケの雌雄性、繁殖期、繁殖場所、繁殖時間帯、繁殖行動について報告する。また、水槽飼育下でも繁殖行動を再現し、さらに詳細な産卵行動と卵の発生について述べる。終わりに、これまでに報告されている陸上産卵魚と本種とを比較し、本種の陸上産卵と卵保護の特異性を議論する。

## 第2節 調査方法

### 1. 調査期間

野外での繁殖行動の観察は1999年から2003年の5月から9月にかけて本種の活動時間である昼間に行った。調査期間の水温は22-30°C、気温は15.1-32.3°Cであった。日の出時間は5時14分-6時10分、日没時間は18時05分-19時27分であった。

### 2. 雌雄性

本種の体長組成、体長分布、雌雄性、繁殖期を明らかにするため、1999年は5月から10月に本村湾で、2000年は2,5,6,7および8月に本村湾で、6月に西浦湾で玉網（柄長:約2.0m、口径約:30cm、目合:0.5mm）を使用して標本を採集し、直ちに10%海水ホルマリン水溶液で固定した後、研究室に持ち帰った。持ち帰った標本は、ノギスを使用して標準体長（standard length: SL）、Shen *et al.*, (1986)により本種の性的2型形質として知られている背鰭の第2棘条長（second spine length of dorsal fin: DFSL）を0.1mm単位で計測した。また、体長組成と体長分布の雌雄差を見るた

めに電子天秤を使用して体重(body weight: BW)を 0.001g 単位で計測し、雌雄の体長と体重の関係から体長組成、体長と採集個体数の関係から体長分布、背鰭第 2 棘条長と体長の関係からその相関関係を検討した。また、総排出口付近に見られ、イソギンポ科やハゼ科で雌雄差が認められている生殖腺突起の形状 (Thresher, 1984) をデジタルカメラ (PENTAX S4i) で撮影後、拡大プリントしたものを、トレーシング紙を用いて転写し、スケッチした。各部位測定後、各標本について開腹して生殖腺を摘出し、その重量を電子天秤を用いてそれぞれ 0.001g 単位で計測した。以下の式に基づき生殖腺重量指数 (gonadosomatic index: GSI) を算出し、繁殖期を推定した。また、GSI と体長との関係を検討した。

$$\text{GSI} = \{ \text{生殖腺重量(g)} / \text{体重(g)} \} \times 100$$

本種の標本は夜間にハンドネットを使用してランダムに採集し、採集された雄 59 個体、雌 76 個体について体長を計測した。

### 3. 行動観察

行動観察は陸上から肉眼によって行い、双眼鏡、デジタルビデオカメラ (SONY Digital Handycam DCR-TRV20) を用いて本種を継続観察した。観察は、両湾の観察しやすい巣穴を選び、その巣穴を訪れる個体の性別、体長および行動を 10 秒毎に記録した。本種の雄がなわばりを構え、卵塊が確認された岩穴を巣穴と定義した。体長は、栈橋の本種の生息するコンクリート製のテトラポッドの基質表面に 5cm 間隔のスケールを描き、それを基に目視により計測した。なわばりを持っている雄の個体識別は、体長と頭頂部の斑紋の相違を基に行った。観察は天候の悪い時を除き、早朝 6 時から夕方 7 時にかけての間、1 日 1 から 6 時間、両湾においてランダムに、

総計 156 日間約 136 時間行った。また、2000 年には本村湾において隣接する 2 つの巣穴で、繁殖行動の頻度を観察記録し、その時の時間と潮汐も記録した。調査海域の干満は 1 日に約 6 時間周期が 2 度訪れた。干潮と満潮の潮高の差は、月と日々にもより変わるが、小潮時には、51 から 184cm、大潮時には、-3 から 224cm であった (Maritime Safety Agency, 1999)。しかし、その高さは波の影響を強く受けた。繁殖行動の頻度と潮汐との関係を観察するために、干潮から次の干潮までの 12 時間を 2 時間間隔に分けて、各 1 時間の観察を行った。そして、その時間に巣穴に打ち寄せた波の回数、巣穴を訪問してきた雌の個体数、巣穴周辺で行われた雌雄の求愛行動の回数の計数を行い、記録した。この 1 時間観察は、50 日間にわたりそれぞれ 6 区分の潮時において繰り返し 5 セット行った。西浦湾で大型のなわばり雄が構える巣穴において、大潮の巣穴水没時の 25 分間に巣穴内で産卵行動が行われているかどうかを確認するために、巣穴の前にビデオカメラ (TOSHIBA IK-40) を設置して記録した。

また、巣穴の入口の高さ、幅、奥行きをディバイダーを用いて計測した。計測は、安全に計測できた 18 巣において行った。巣穴の位置は最満潮時の潮位を基準に、潮位表基準面からの高さで表した。巣穴が水没している割合を明らかにするために、海況の安定している繁殖期中盤の 6 月において、潮位と巣穴の高さを比較し、巣穴の高さと同じ高さ以上に潮位が位置するものを水没と定義した。また干潮時刻に、巣穴内、巣穴が存在する岩の表面、空気中の湿度を温湿度計 (大塚機器 SU-635) により計測した。

#### 4. 水槽観察

野外では巣穴のなかの繁殖行動の詳細な観察が困難なため、繁殖期前の2000年5月に本村湾で捕獲した雄2尾(83 mmSL, 73.5 mmSL)、雌10尾(40-70mmSL)を水槽(幅60 cm、高さ45 cm、奥行き45cm)で約4ヶ月間飼育観察した。水槽には約10 cmの高さまで海水を張り、転石を敷き、外部濾過槽からの入水をシャワーパイプによって壁面に当てて飛散させることによって飛沫帯を再現した。転石の隙間は水中、陸上ともに作成した(Fig. 3.1)。飼育餌料としてテトラミンを用い、コンディションの低下がみられた雌個体はその都度海へ返し、コンディションのよい個体を適宜追加した。常に雄2個体に複数雌という自然に近い状態を維持した。光周期は12時間サイクルとした。水槽内の気温は24-26°C、湿度は99.9%に保持した。産卵がみられた場合には、行動パターンを記録するためハイビジョンカメラ(SONY HDW700)により撮影した(n=1)。また写真に基づき、卵塊あたりの卵数の計数を行い(n=6)、産卵から3-4日後の卵の発眼により受精率を計測した(n=3)。

## 第3節 結果

### 1. 雌雄性

サンプリングした雄の標準体長(med. 62mmSL, 39.32-90.4, n=55)は、体重(med. 2.65g, 0.70-7.49, n=55)と有意な正の相関関係を有していた(Fig. 3.2)。また、雌においても同様に、標準体長(med. 54.9mmSL, 38.1-78.0, n=76)と体重(med. 2.65g, 0.65-4.71, n=76)に強い相関関係が認められた(Fig. 3.2)。雄の体長分布には、大型と小型の2峰性の傾向が見られた(Fig. 3.3)。一方、雌は50-60mmクラスが最頻となっていた。



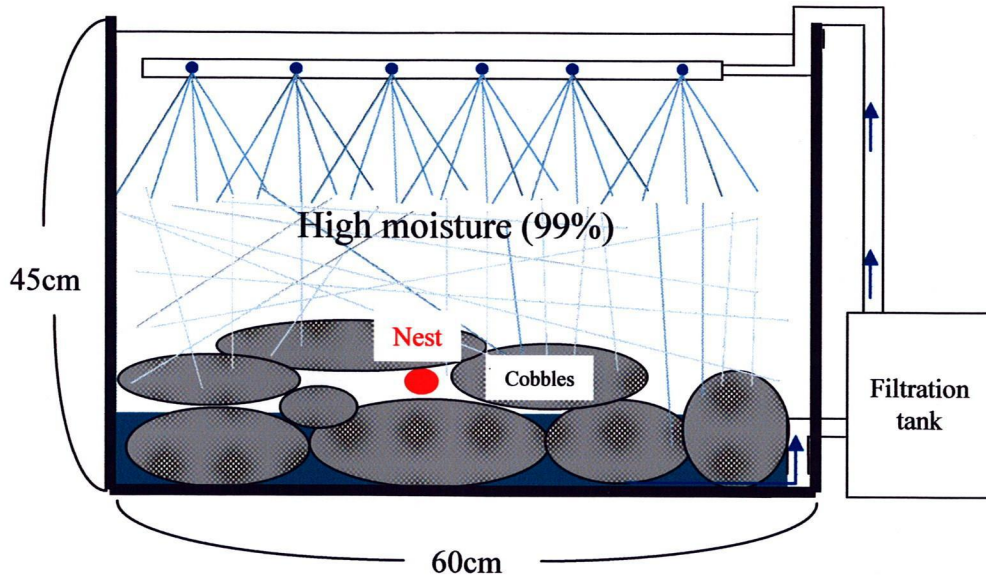
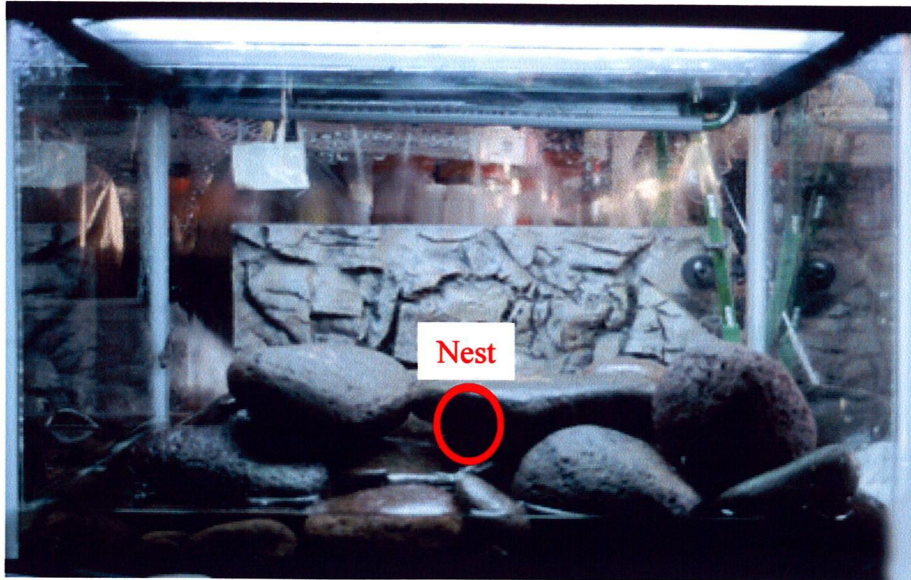


Fig. 3.1. Aquarium system of *Andamia tetradactyla*. Seawater was filled to the height of *c.* 10 cm, and a shower pipe on the surface of a glass wall provided the splash zone. Cobbles were placed on the bottom of the aquarium to the height of *c.* 20 cm to provide numerous narrow spaces between cobbles at both underwater and above water. Fishes were fed daily with Tetramin (Tetra Holding, Inc.). Lighting was controlled as a 12-h cycle. Air temperature within the aquarium was 24-26°C, and humidity was always 99.9%.

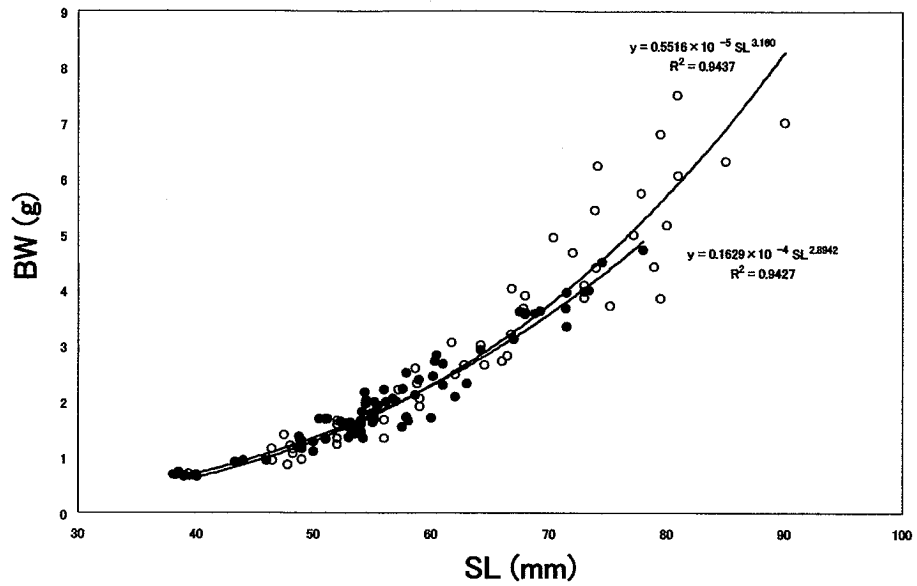


Fig. 3.2. Relationship between standard length (SL) and body weight (BW) in male (○) and female (●) of *Andamia tetradactyla*. Male: n = 59, Female: n = 76.

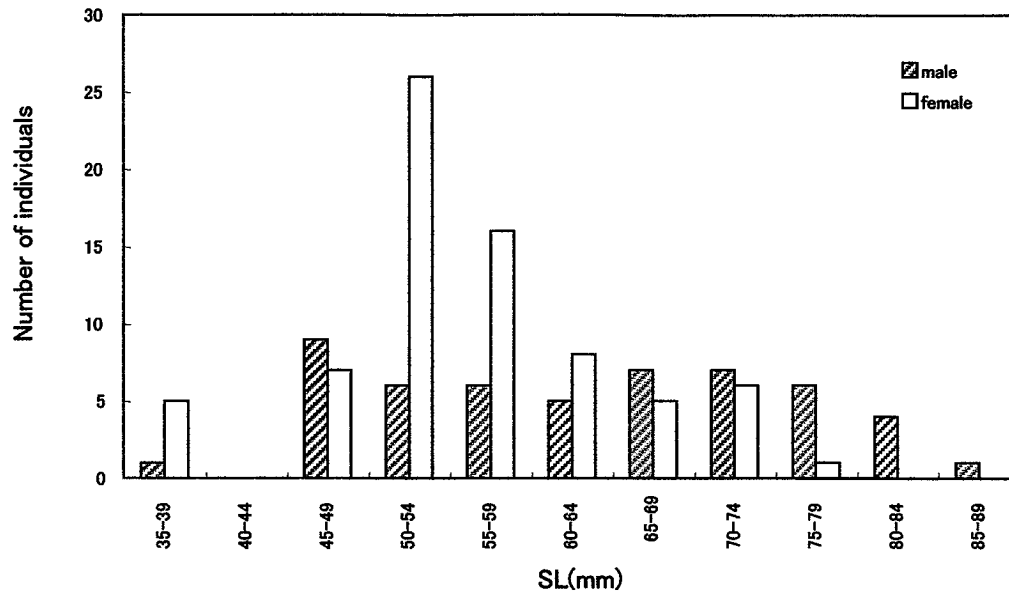


Fig. 3.3. Size frequency of *Andamia tetradactyla*, collected at Honmura bay from May 1999 to August 2000. Male: n = 59, Female: n = 76.

雌雄の外部形態には、雄のみ背鰭の第2棘が著しく伸長するという差異が認められた (Fig. 3.4)。雄は体長が大きくなるにつれて背鰭第2棘条長が伸張し (Fig. 3.5a)、「背鰭第2棘条長/体長」値には有意な差が認められた (Mann-Whitney *U*-test:  $Z = -8.78$ ,  $P < 0.001$ ; Fig. 3.5b)。さらに、大型の雄には、頬が顕著に膨らみ、体色も黒色を呈し、体側に黄色もしくは白色の白斑が散在するという特徴が認められた。これにより、大型雄は肉眼で容易に判別できた。しかし、小型の雄は第2背鰭が伸長しているものの、背鰭を立てることが少ないため、雌との区別がかなり困難であった。また、雄には、総排出口と臀鰭の第1棘の間に透明な円筒状の生殖腺突起が存在した。一方、雌には、直径 1.0-1.5mm の丸く膨んだ形の生殖腺突起があり、横から見ると総排出口 (an) と生殖腺突起 (ugs) が二段構造になって見えるため、検鏡下での雄との識別は容易であった (Fig. 3.6)。

## 2. 繁殖なわばりの形成

1999年の観察では、5月中旬頃から満潮時刻が近づき、本種の群がりが最満潮線付近に密集するようになると、群がりの中の大型雄個体が潮上帯付近に存在する岩穴や岩の隙間をモニタリングする行動が頻繁に観察された。これにあわせて、背鰭と尾鰭を広げる威嚇行動や激しい追い払い行動などの排他的な行動も。大型雄間に頻繁に目撃されるようになった (Fig. 3.7)。この排他的行動が見られるようになっておよそ1週間後の5月下旬から、大型の雄 (med. 82mmSL, 67.5-85.0,  $n = 4$  個体) は干出時に岩穴や岩の隙間に留まるようになり (以後巣穴とする)、そこを中心に繁殖なわばりを形成した (以後なわばり雄とする)。なわばり雄は、巣穴の入口から約 5-20cm の距離に接近した他雄を激しく排斥した。

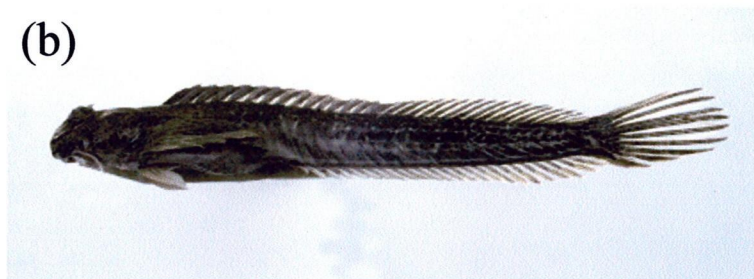


Fig. 3.4. A male (a: 65.0 mm SL) and a female (b: 55.0 mm SL) of *Andamia tetradactyla*, collected at Honmura bay on August, 1999.

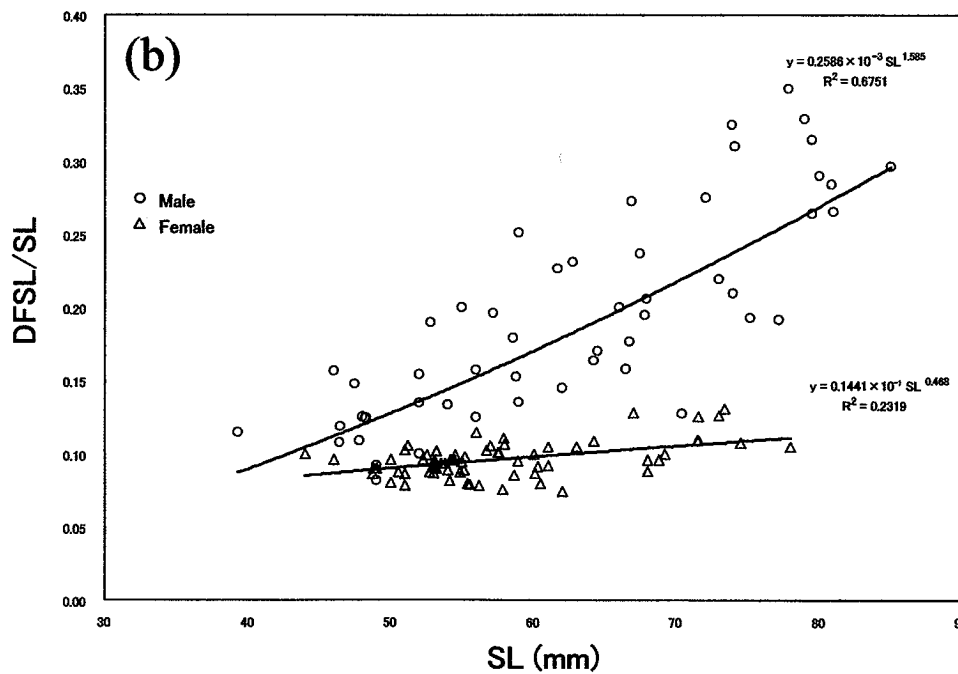
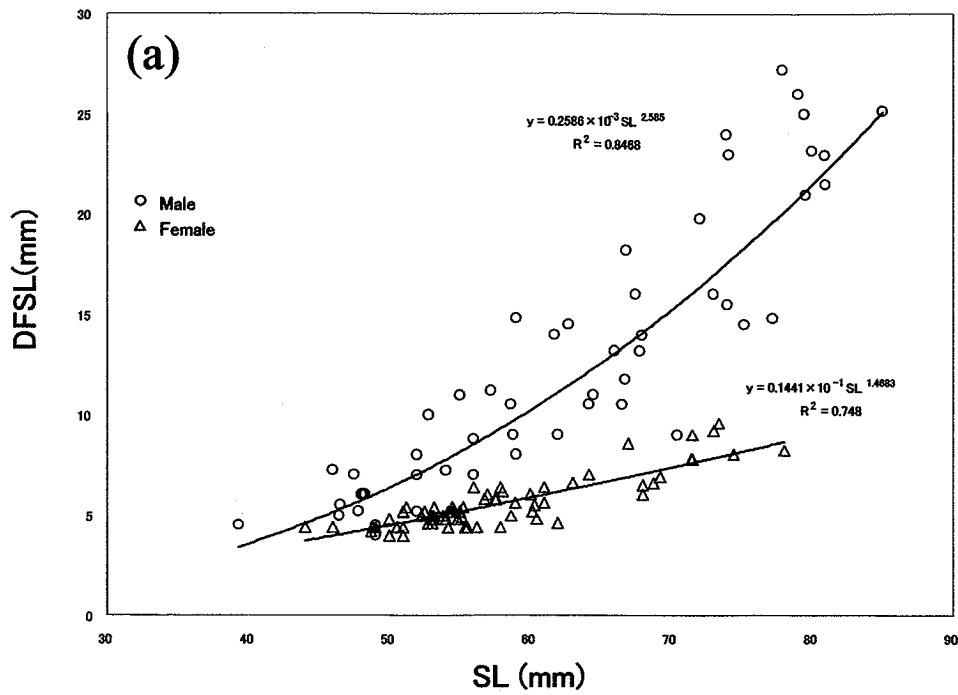


Fig. 3.5. Relationship between standard length (SL) and the second spine length of dorsal fin (DFSL) for male and female of *Andamia tetradactyla*. Male: n = 59, Female: n = 76.

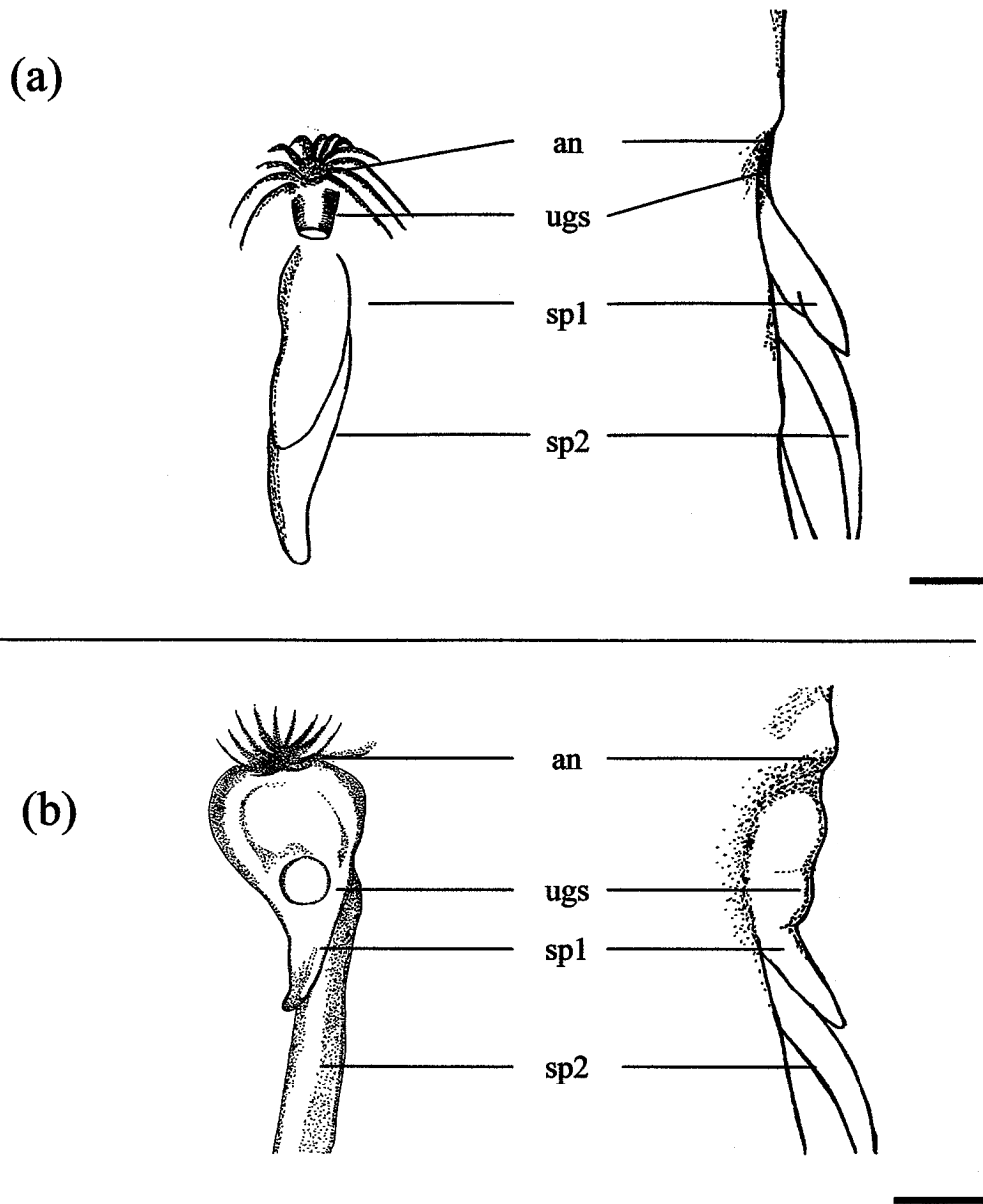


Fig. 3. 6. Schematic illustration of genital papillae of a male (a: 73.0mm SL) and a female (b: 58.8mm SL) of *Andamia tetradactyla*. an: anal, ugs: urogenital sinus (cavity), sp1: 1st spine of anal fin, sp2: 2nd spine of anal fin. Each bar indicates 1 mm.



Fig. 3.7. Threatening behaviour and intense attack of *Andamia tetradactyla*. From the middle of May, large males appeared around caves or crevices between rocks near the supralittoral zone (a). Territorial male (left) and nonterritorial male (right) (b). Broken line indicate nest entrance. Each bar indicates 10mm.



一方、この時期に、巣穴を獲得できなかった多くの雄は雌とともに 20~40 尾ほどの群がりを形成し、潮位の上昇とともに巣穴を訪れていた。これらの群がりの雄 (med. 62.4mmSL, 39.3-80.9, n = 48 個体) と雌の体長 (med. 54.7mmSL, 38.1-78.0, n = 74 個体) は、いずれも巣穴に留まっているなわばり雄よりも有意に小さかった (Mann-Whitney *U*-test:  $Z = -3.00$ ,  $P = 0.003$ )。これらの群がりは波が巣穴に到達している時間帯には巣穴周辺に滞在し、モニタリングや威嚇行動などを繰り返し、潮位の下降とともに巣穴から離れていた。

### 3. 巣穴の状態

5 から 8 月にかけて、なわばり雄の巣穴を西浦で 15 箇所、本村で 11 箇所、合計 26 箇所を確認した。西浦の巣穴は岩の自然な隙間や割れ目 (Fig. 3.8)、本村の巣穴はコンクリート製のテトラポッドの重なった人工的な隙間に存在した (Fig. 3.9)。

観察した巣穴のうち 11 カ所は巣穴の入り口の高さが横幅よりも高い形状をしていた (巣穴入り口高さ、med. 71mm, 39-106, 幅、med. 10.5mm, 9-13, 奥行き、med. 72mm, 61-92, 面積 87.4 mm<sup>2</sup>, 48-195, n = 6)。そのような巣穴では内部の左右の側面を中心に卵が産出されていた。他の 15 巣は、巣穴入口の高さより横幅が大きな形状であった (巣穴入り口高さ、med. 13mm, 8-16, 幅、med. 57.5mm, 20-107, 奥行き、med. 78.5mm, 50-160, 面積 88.6mm<sup>2</sup>, 27-235.4, n = 12)。このタイプでは、卵は巣穴内部の天井と基質底部を中心に産みつけられていた。いずれの形状の巣穴ともに、入口がせまく奥行きのある巣穴であった。

巣穴は碎波帯上縁である最満潮線付近に分布していた (Fig. 3.10)。すべての巣穴が、潮汐周期に関わらず、干潮時には完全に干出し、約半日波しぶきも届かない

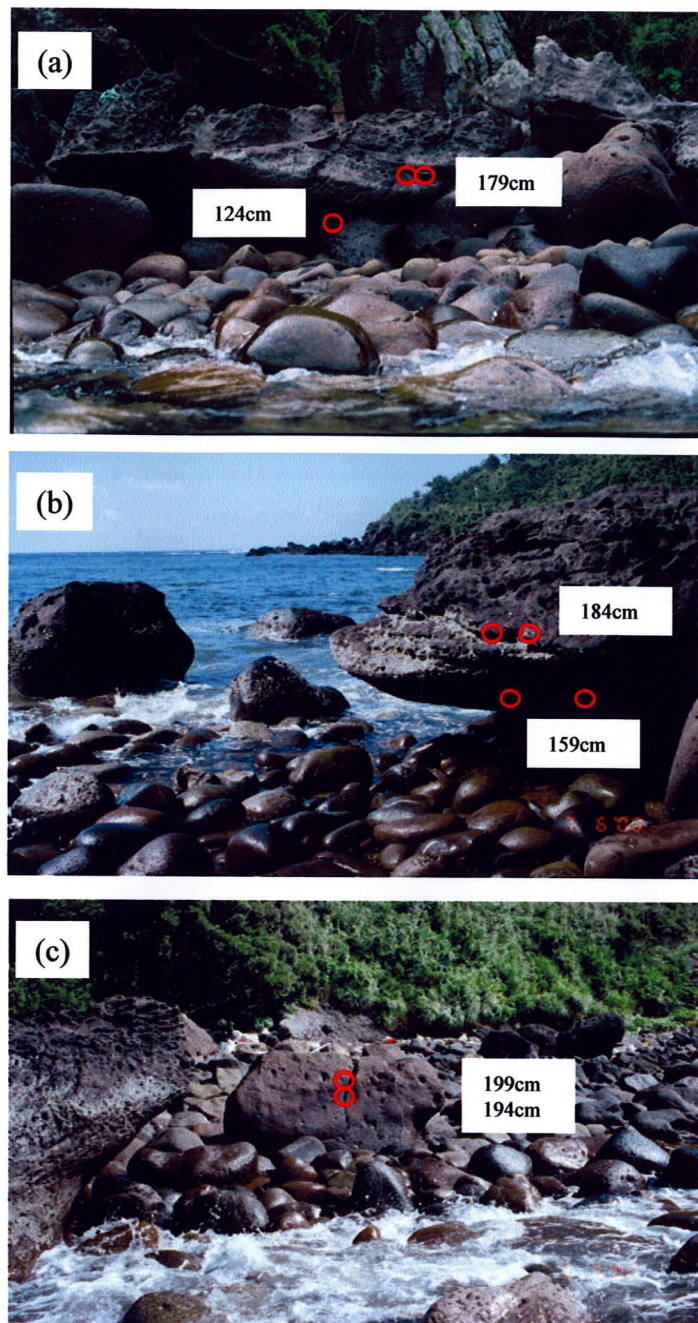


Fig. 3.8. Locations of the nests of *Andamia tetradactyla* in Nishiura Bay, Kuchierabu Island. Red circles indicate nest positions. Numerals within the figure show the distance of the nest location from the standard sea level; Maritime Safety Agency, 1999. Each boulder size about 30-250cm width.

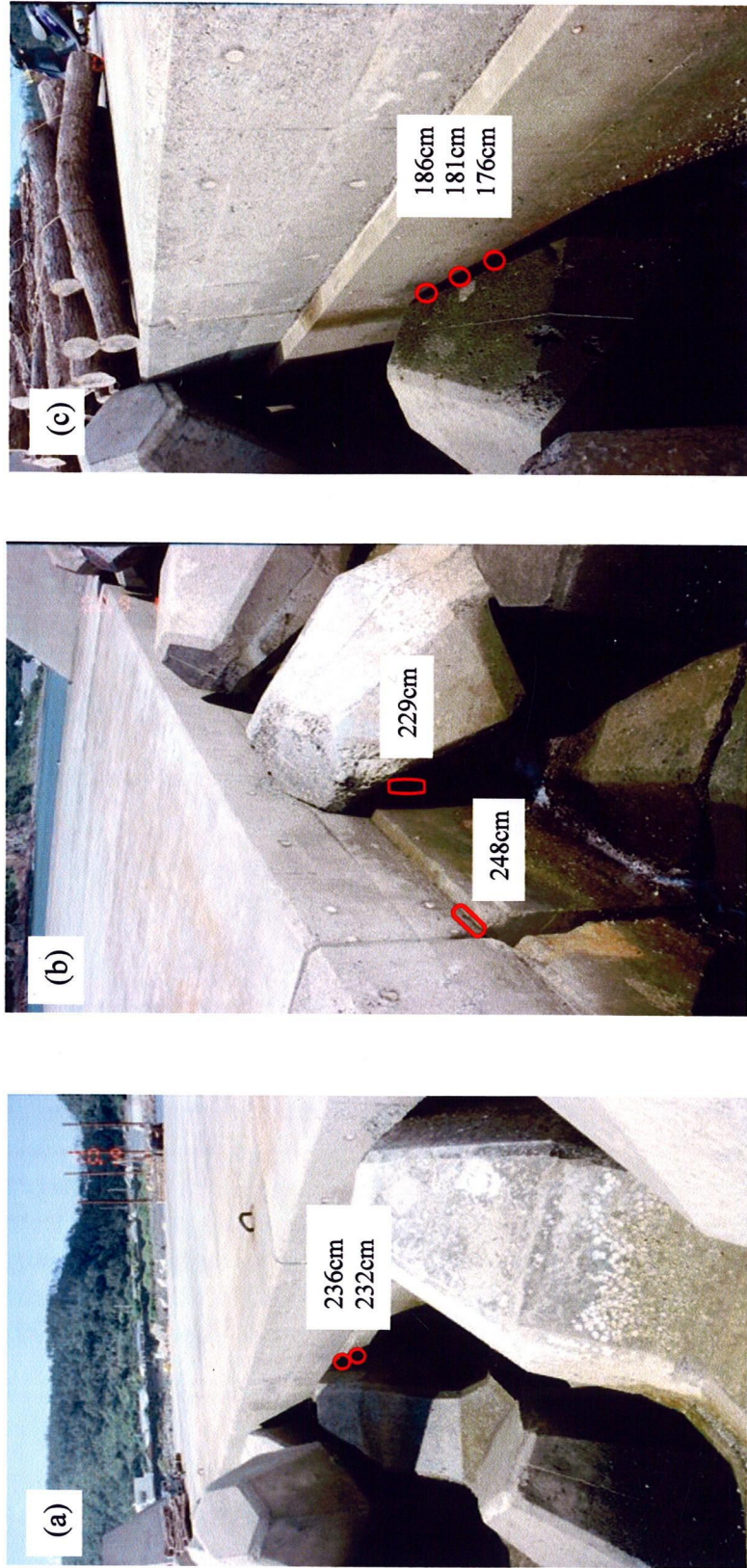


Fig. 3.9. Locations of the nests of *Andamia tetradactyla* in Honmmura Bay, Kuchinoerabu Island. Red circles indicate nest positions. Numerals within the figure show the distance of the nest location from the standard sea level; Maritime Safety Agency, 1999. Tetrapod precast concrete armour is about 250cm height.

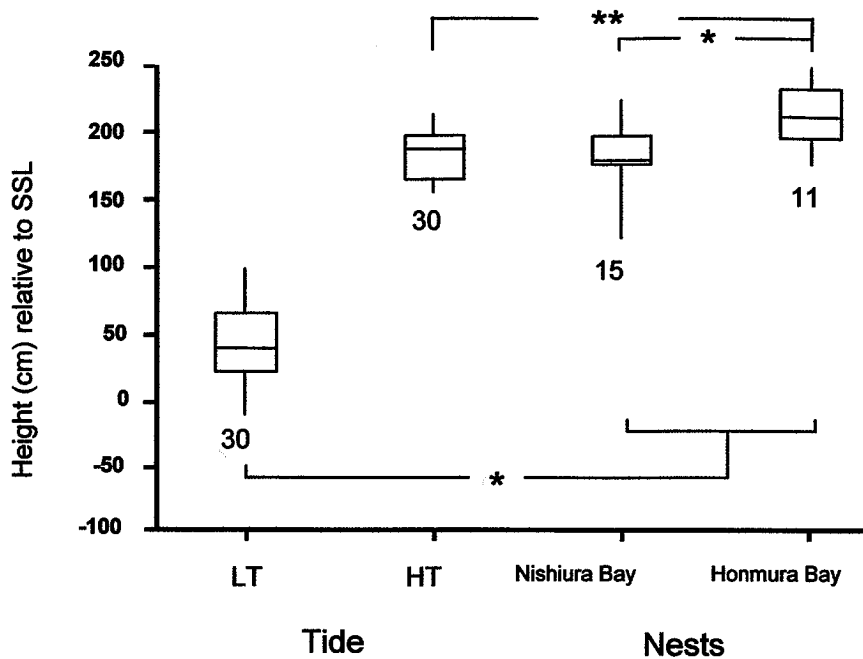


Fig. 3.10. Locations of nest sites of *Andamia tetradactyla*, compared with seawater levels during high tide (HT) and low tide (LT). Nest location and sea water levels (based on the standard sea level (SSL) at Kuchierabu-jima Island) indicate representative data for June 2000, when sea conditions were relatively stable in the middle of a breeding season. Data of sea water levels are taken from the tide tables (Maritime Safety Agency 1999). Vertical bars indicate ranges of locations of the nest site. Horizontal bars within squares (quartile deviations) are medians. Numerals within the figure show sample sizes. Statistical differences were tested by Mann-Whitney *U*-test (\*,  $P < 0.001$ ; \*\*,  $P < 0.05$ ).

状態が続いていた(台風などの荒天時を除く)。巣穴の干出時における巣穴の中の湿度は (med. 85.2%, 47.4-99.9, n = 76)、巣穴の外の空気の湿度 (med. 79.6%, 47.3-90.4, n = 34) や、巣穴近くの外気に面した岩の表面湿度 (med. 71%, 50.6-91.9, n = 18) よりも有意に高かった (Mann-Whitney *U*-test:  $Z = -3.67$ ,  $P < 0.001$ )。

潮位が上がるにつれ、波しぶきが巣穴に到達しはじめ、最満潮時刻の近くになると、巣穴付近まで水位が達していた。西浦の巣穴の標準海水面からの高さ (med. 179cm, 124-224, n = 15 巣) と満潮時の潮位 (med. 187.5cm, 156-213, n = 30d) との間に有意な差は無く (Mann-Whitney *U*-test:  $Z = -1.23$ ,  $P = 0.2$ )、15 箇所の巣穴のほとんどが満潮時に水没していた(水没割合: med. 80.0%, 13.3-93.3, n = 30d)。大潮の満潮時には、高さ 199cm の典型的な位置にある巣穴は約 25 分間、完全に水没していた (n = 1)。本村の巣穴の位置は (med. 211cm, 176-248, n = 11 巣) は西浦の巣穴よりも有意に高く (Mann-Whitney *U*-test:  $U = 22$ ,  $n_1 = 15$ ,  $n_2 = 11$ ,  $P = 0.002$ )、満潮時の潮位よりも有意に高かった。そのため 11 箇所の巣穴が、満潮時に水没することは稀であった(水没割合: med. 27.3%, 0-54.5, n = 30d)。しかし、本村湾の巣穴は、大型のテトラポッドの重なった隙間に存在していたために、打ち寄せた波は複雑に変化し、テトラポッド表面を激しく打ち、満潮時には必ず巣穴まで海水が到達していた。

#### 4. 求愛、産卵、卵保護

本種の巣穴には、満潮の 2-3 時間ほど前から波が打ち寄せはじめ、満潮時には波あたりはピークを迎えた (Fig. 3.11a)。本種の求愛行動と雌の巣穴訪問は、満潮前の巣穴に波が到達しはじめたときから、満潮 (High Tide: HT) をはさみ (巣穴水没

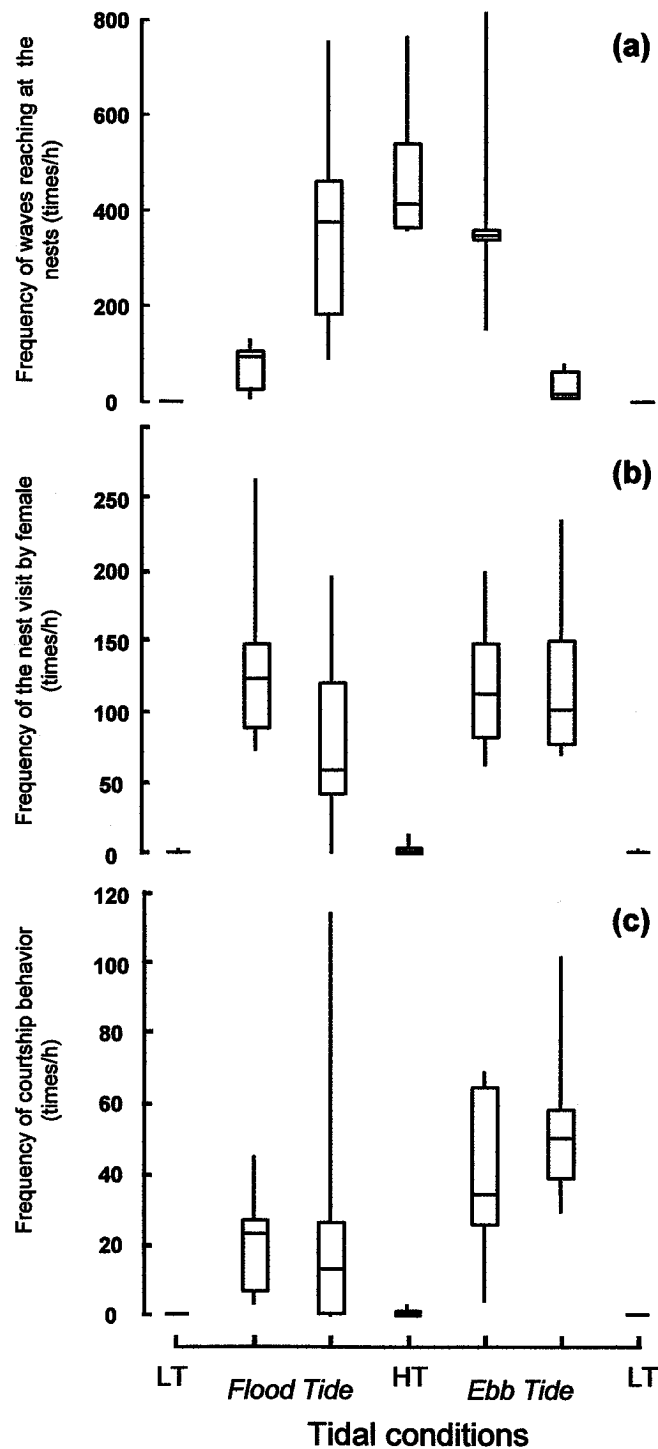


Fig. 3.11. Frequencies of waves reaching at the nest sites (a), females' visits to nests (b), and courtship displays of both sexes of *Andamia tetradactyla* (c), in relation to tidal conditions during daytime. Bars indicate ranges. Horizontal bars within squares (quartile deviations) are medians. Data were taken at Honmura Bay for 50 days, 2000.

時を除き)、波が到達しなくなるまで続いた (Fig. 3.11b, c)。これらの行動は日周  
的な干満の潮汐に依存し薄明から薄暮までの 2-4 時間ほど観察できた。

繁殖は雌が巣穴へ接近することをきっかけに以下のパターンで進行した (Fig.  
3.12)。まず、なわばり雄は、接近してきた雌に対して巣穴から頭部だけを出すか、  
巣穴から出て雌に向かって頭部を持ち上げ左右に振り求愛した (スピード med.  
2.8bouts/s, 1.6-4.8, n = 80display)。この行動は一度に med. 6.5 回 (2-14, n = 15)  
ほど行い、その頻度は med. 16.5bouts/h (0-75, n = 12 時間) であった。これを  
受けて、雌は背鰭を立てながらさらに雄の目の前まで接近していた。雄は近づいた  
雌を成功率 26.4%の割合で巣穴に誘導していた (n = 91; Fig. 3.12a)。この時、雄  
は頭部を黄色に、頭頂部を赤色に体をピンクに、雌は白色、または薄い黄色の体色  
に変化させた (Fig. 3.13)。また、他の雄個体が近づくとなわばり雄は巣穴の前で背  
鰭と尾鰭をひろげ雌をガードし、他雄を撃退した。雌が巣穴に入ると産卵が始まっ  
た。それから雄は産み付けられた卵塊を保護する行動を始めた。

巣穴には、同時に複数の雌が入巣することがあったが (n = 5)、多くの場合は単  
独で入巣した。雌は満潮近くの上げ潮時と下げ潮時に頻繁に巣穴を訪問していた  
(pooled data; med. 105.5 females/h, 1-263, n = 20; Fig. 3.11b)。対照的に最  
干潮時と最満潮時の訪問頻度は大きく減少し、上記の潮汐区分との間に有意差が認  
められた (pooled data, med. 0 female/h, 0-13, n = 10; Fig. 3.11b) (Mann-Whitney  
U-test:  $Z = -4.30$ ,  $P < 0.001$ )。なわばり雄と訪問雌の両者の求愛行動についても、  
上げ潮時と下げ潮時に高い頻度で行われるのに対し (pooled data, med. 28 bouts/h,  
0-114, n = 20; Fig. 3.11c)、干潮時と満潮時には大きく減少し (med. 0 bouts/h,  
0-3, n = 10; Fig. 3.11c)、この 2 つの潮汐区分間に有意差が認められた

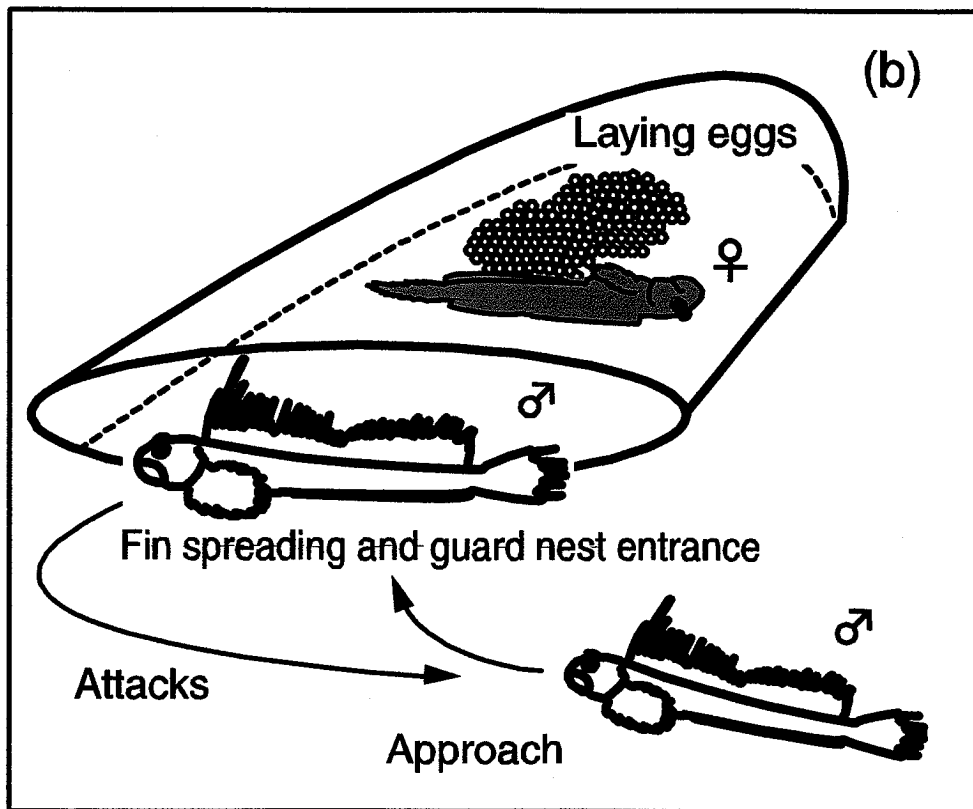
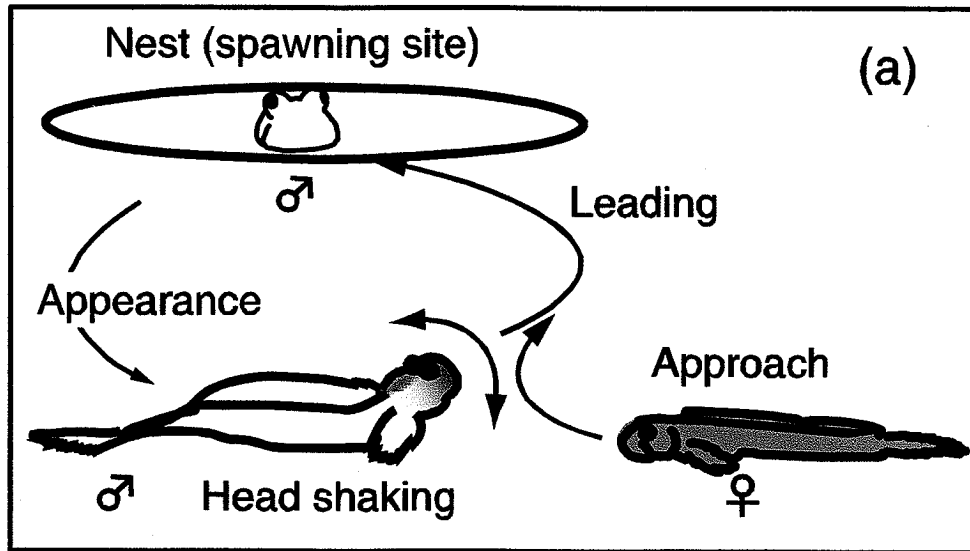


Fig. 3.12. Reproductive behaviours of *Andamia tetradactyla*. Territorial males perform courtship displays to approaching females (a), and they guard nest entrance while females spawn (b).



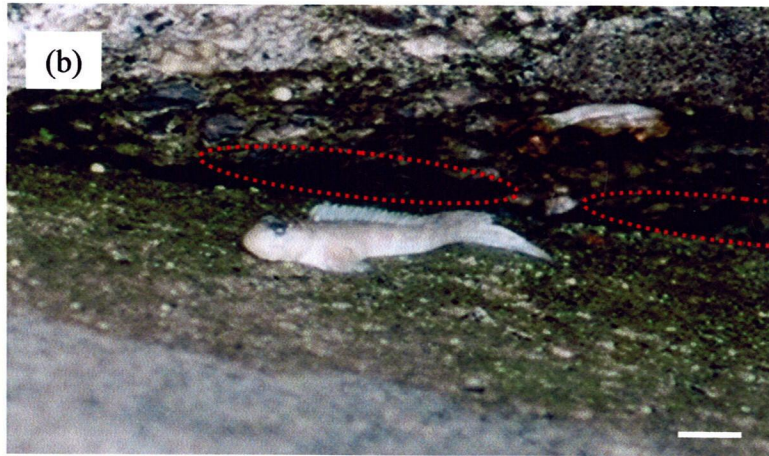
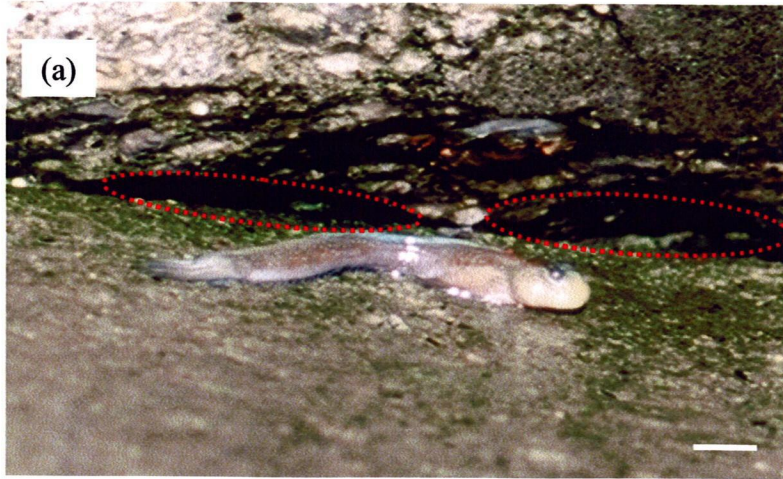


Fig. 3.13. Nuptial coloration of *Andamia tetradactyla*.  
(a): male, (b): female. Broken line indicate nest entrance  
(Fig. 3.4a). Bar indicates 10mm.

(Mann-Whitney  $U$ -test:  $Z = -4.10$ ,  $P < 0.001$ )。このような雌の訪問や求愛行動は例外的に台風時の最干潮時間帯にも、波しぶきが巣穴に到達すると確認できた。巣穴が完全に水没した大潮満潮時の 25 分間において、固定ビデオによる水中観察を試みた例では、雄は巣穴内に滞在をつづけていたが、雌雄の求愛行動および雌の訪問はまったく確認されなかった。

放卵放精の詳細は巣穴の入口が小さいことと、打ち寄せる波のために、産卵の行われている時間帯の巣穴内はほとんど観察できなかったが、波が巣穴にあまり到達しなくなった下げ潮時に巣穴入口付近で、雌が壁面に総排出口を擦り付けるように産卵し、雄が放精している例を確認した ( $n = 3$ )。この時、雌の産卵中に巣穴の奥から出現した小型個体が、雌に寄り添いなわばり雄に先んじて放精することを確認した (スニーキング ;  $n = 3$  回)。

干潮時には、以前に卵がなかった場所に多数の産出卵を各巣内で確認した。卵は約 1mm の球形で基質に密に一層に産み付けられた。巣穴の上面、側面、下面、ときには巣穴内の貝類やカメノテ *Capitulum mitella* に産み付けられた。卵は白色の粘着物質によって基質に強力に付着していた。巣が干出する潮時においても、雄は単独で巣穴内に滞在し、時折、体を卵に擦りつけたり、藻類を食むように吻部で卵表面を盛んにケアするマウシング行動などの卵保護と思われる行動を開始した (Fig. 3.14)。このような巣穴干出時の卵保護時にはローリング行動 (前述) は、ほとんど観察されなかったが、雄の体表は光沢のある粘液で覆われているようであった。口永良部島では、巣穴は小潮時には、1日に12時間59分 ( $n = 1$ )、大潮時には、1日に11時間49分の間、完全に干上がったが ( $n = 1$ ) (全時間観察)、大型雄による卵保護は巣穴が完全に干出する間、継続して行われた。卵は干出する巣穴で発生を

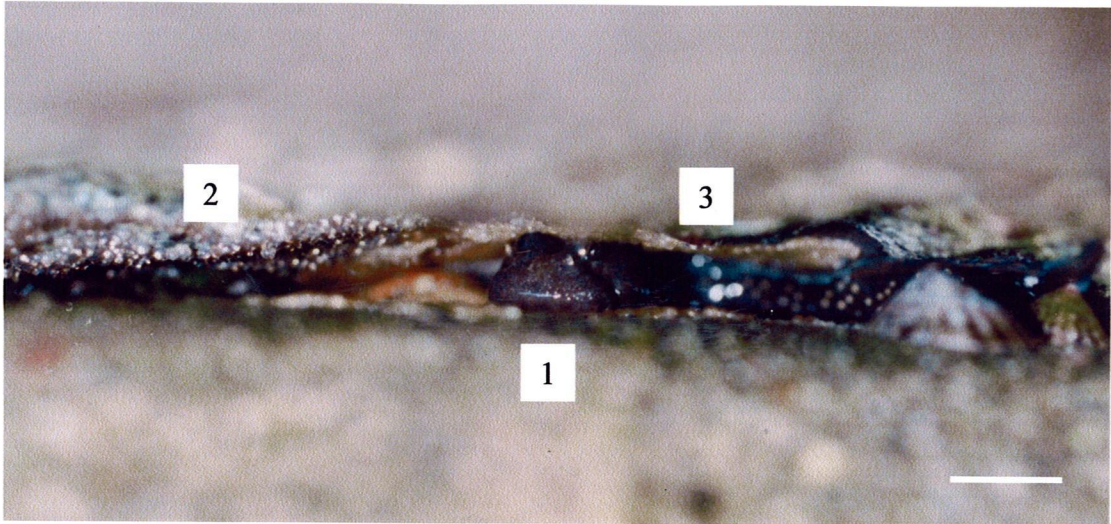


Fig. 3.14. Terrestrial egg care behaviour of *Andamia tetradactyla*.  
1: Egg guarding male, 2: Egg mass just before hatching, 3: Egg mass 1-3 days after the spawning. Photograph show a nest in Honmura (Fig. 3.4a, Fig. 3.8. Right nest). Bar indicate 10 mm.

続け、産卵から約7-10日後の満潮後に孵化直後の卵膜を確認した。

巣の干出時には、フナムシ *Ligia exotica*、ミナミイワガニ *Grapsus albolineatus* (Fig. 3.15) などの陸生動物が巣穴内に進入を試みたが、その多くが、卵を保護している雄によって撃退された。また、先の西浦の巣穴水没時の25分間において、雄は巣穴内で盛んに吻部で卵表面を擦るマウシング行動 (6.6回/分, n = 5) と背鰭と尾鰭を盛んに振るファニング行動 (22.4回/分, n = 5) を行っていた。この観察時に、巣穴にカエルウオ属の一種 *Istiblennius* sp. (80-100 mm SL) とメシマウバウオ *Pherallodichtys meshimaensis* (10-20 mm SL) が侵入し、盛んに卵を捕食することを確認した (それぞれ、n = 18, 13回; Fig. 3.16)。この時、保護雄は、ほとんど撃退行動を行わなかった (撃退率 0%, n = 31)。巣穴干出時のフナムシ *L. exotica* やミナミイワガニ *G. albolineatus* への激しい撃退行動 (撃退率 93.3%, n = 15) と排斥成功において大きな差が見られた。

2000年に継続的に観察した西浦のなわばり雄 (約100mmTL) は42日間、繁殖と卵保護を継続し、21卵塊を獲得していた。また、このなわばり雄に隣接した巣穴を持つ、より小型のなわばり雄 (約90mmTL) は、36日間で20卵塊を獲得した。

なわばり雄が巣穴から消失すると周囲の非なわばり雄が、再び巣穴をめぐる闘争を繰り返し、数日後には新しいなわばり雄が巣穴を構え、繁殖行動が観察された。

8月終わりから、9月にかけて、本種の巣穴内にマダコが侵入しているケースが観察された (Fig. 3.15.c)。マダコは干潮時にも巣穴内に留まっており、このような巣穴では、新たななわばり雄が巣穴を構えることなく繁殖は終了した。

##### 5. 水槽飼育による繁殖行動の観察と産卵数、受精率の推定



Fig. 3.15. Terrestrial predators on eggs of *Andamia tetradactyla* at low tide. Crustacean animals, e.g. an isopod *Ligia exotica* (a) and a decapod *Grapsus albolineatus* (b), were often seen to invade the emerged rockhopper blenny nests though usually they were repulsed by attacks from the territorial males. An Octopus *Octopus vulgaris* (c) invaded and occupied the emerged rockhopper blenny nests at night on the late breeding season. Each bar indicates 10mm.

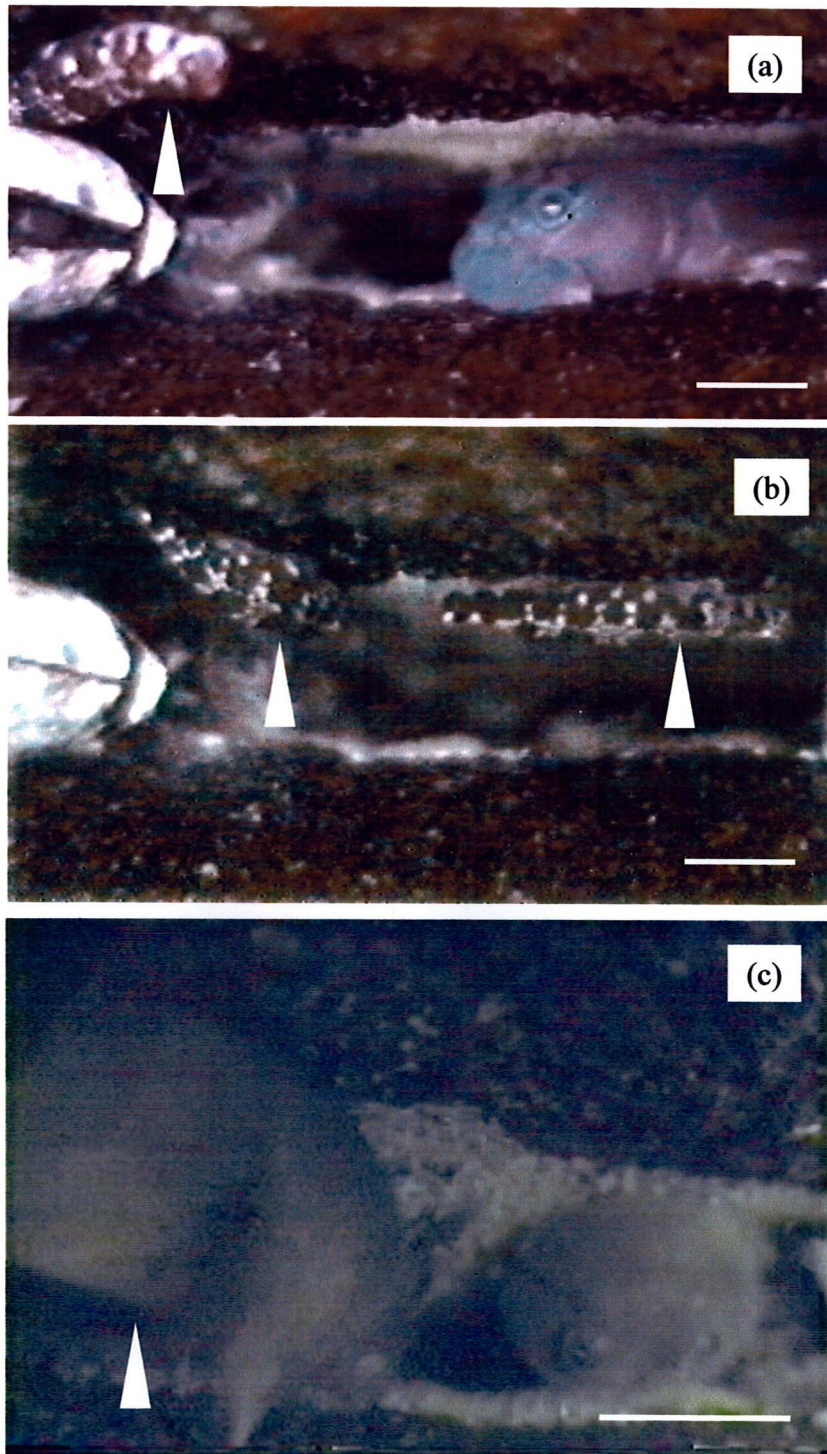


Fig.3.16. Underwater egg-predators on *Andamia tetradactyla* eggs in the high tide. Around the high tide level, a clingfish, *Pherallodichtys meshimaensis* (10-20 mm SL; a, b) and a combtooth blenny, *Istiblennius* sp. (80-100 mm SL; c). Arrow shows egg-predators. Each bar indicates 10mm.

水槽飼育をはじめて翌日には、大型の雄同士がなわばり争いを始め、数日後には大型の雄 (83.0mmSL, 5.83gBW) が他雄 (73.5mmSL, 4.19gBW) を水槽の片隅に追いやり水槽の中央の水面上の転石になわばりを形成した。水槽飼育から約 4-5 週間でなわばり雄は水槽中央の水面上の転石の隙間に入り、求愛 display を始めた。

なわばり雄の攻撃のため雌の中には餌を十分とることが出来ず、コンディションが低下するものも見られた。コンディションが低下した個体はその都度、採集場所の海に戻し、代わりに新たな個体を追加した。

飼育後約 6 週間目に産卵が確認された。雌は、なわばり雄の求愛 display を受けて入巣すると巣穴の天井に張り付き産卵した (Fig. 3.17)。この時、なわばり雄は全身を使って巣穴の入口をガードしていた。雄は雌の産卵の間隙をぬって天井に張り付き総排出口を卵に擦り付けるように左右に振って放精を繰り返した。放精時間は med. 2 秒 (1-3, n = 18 回)、放精間隔は med. 108 秒 (36-118, n = 18 回) であった。放精が終わると雄はすぐに巣穴入り口に戻り入り口をガードした。7 月 6 日から 8 月 10 日の間に 13 回の産卵を確認した。巣に産みつけられた卵塊あたりの産卵数は med. 322 個 (217-530, n = 6 卵塊) であった。卵は野外と同様に水位より上の巣穴で発生を続け、約 7 から 10 日で発生後期まで発育した (Fig. 3.18a) が、孵化までには至らず、雄親によって食べられた。水没しない巣内での卵の受精率は med. 100% (97.2-100, n = 3 卵塊 ; Fig. 3.18b) であった。

## 6. 雄によるフィリアルカニバリズム

なわばり雄は常に巣穴に留まっていたため、他の個体のように飛沫帯を移動しながら藻類を採餌することはなかった。水槽飼育では、なわばり雄が天井の卵塊には

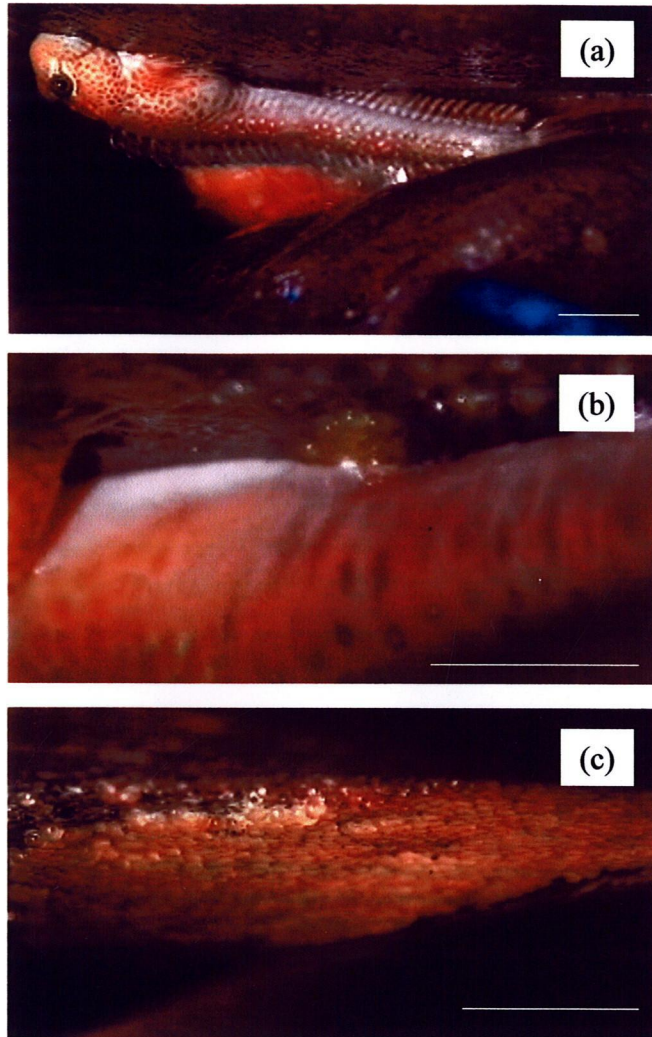


Fig. 3.17. Spawned eggs of *Andamia tetradactyla* observed in aquarium experimentation. A female readied to spawn and attached to the ceiling of the nest (a), then spawned for 20 min (b). Eggs attached on ceiling of the nest in a single layer (c). Each bar indicates 10 mm. Photo by F. Sakuma.



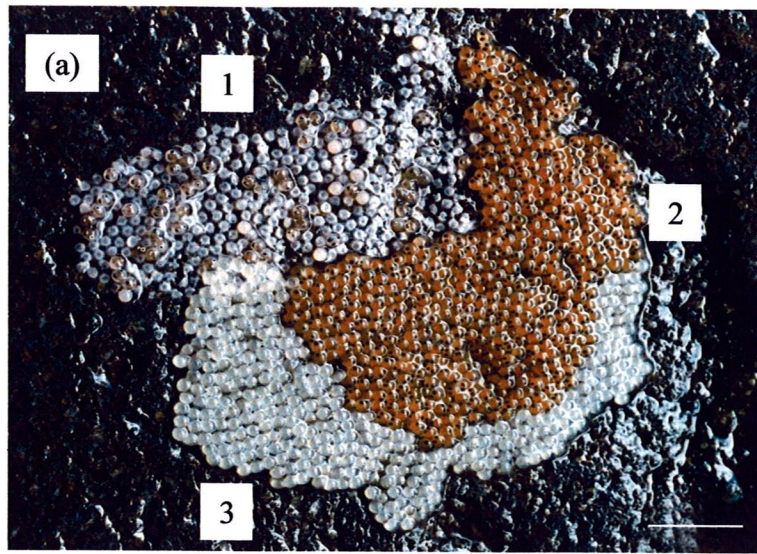


Fig. 3.18. Egg masses of *Andamia tetradactyla* observed in aquarium experimentation. Three egg masses with different developmental stages attaches on ceiling of the nest in a single layer (1: just before hatching, 2: 4 days after the spawning, 3: on the day of spawning)(a). Arrows show unfertilized egg (b). Each bar indicates 10 mm.

りつき、口や体を卵に接触させる行動中に卵塊の端の卵が基質からはがれることがあった。こういった卵は即座になわばり雄によって食べられた。また、野外で採集したなわばり雄 4 個体中 2 個体の消化管からは本種の卵が多数確認された。83mmSL のなわばり雄は 85 個の発生初期卵（産卵後 1-3 日）と 11 個の発生後期卵（産卵後 6-10 日）、29 個の卵膜。また 85mmSL のなわばり雄は発生初期卵 12 個、発生中期卵 2 個（孵化後 4-5 日）、卵膜 21 個がそれぞれ確認された。

## 7. 繁殖期

本種の GSI の値は雌雄とも 5 月から徐々に上昇し 6 月にピークを示し、7, 8 月は依然高い水準を維持しながらも値の低い個体も増加していった。9 月に入ると値は減少し、10 月には 2 月と同様の低い値に戻った (Fig. 3. 19)。また、雄は、46. 5mmSL、雌は 48. 8mmSL が生物学的最小形を示した (Fig. 3. 20)。また、雄の 50mmSL 周辺に、GSI 値の高い個体が多く存在し、体長の中央値である 62mmSL を境に、それ以下の体長個体の GSI 値は、62mm 以上の個体よりも有意に高かった (Mann-Whitney *U*-test:  $Z = -2.17, P < 0.05$ )。

## 第 4 節 論議

### 1. 陸上産卵

陸上産卵は、魚類の再生産の中では極めて稀な行動である (Thresher, 1984; Graham, 1997)。これまでに南米ガイアナの淡水に生息するカラシン *Copeina arnoldi* はジャンプして水面上の葉に (Krekorian & Dunham, 1972)、日本ではク

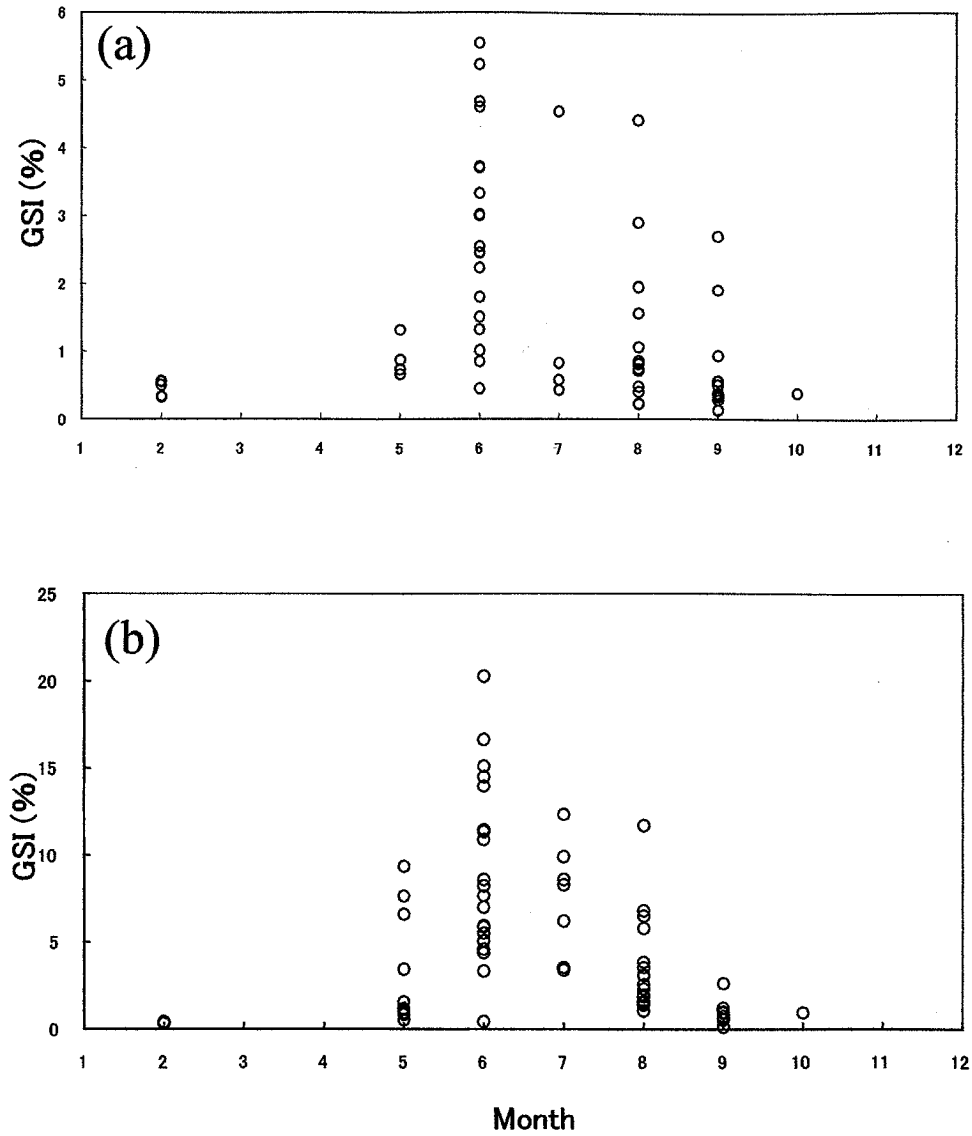


Fig. 3.19. Monthly changes of gonad somatic index in *Andamia tetradactyla*, collected at Kuchierabu-jima Island from May 1999 to August 2000. (a) Male: n = 59, (b) Female: n = 76.

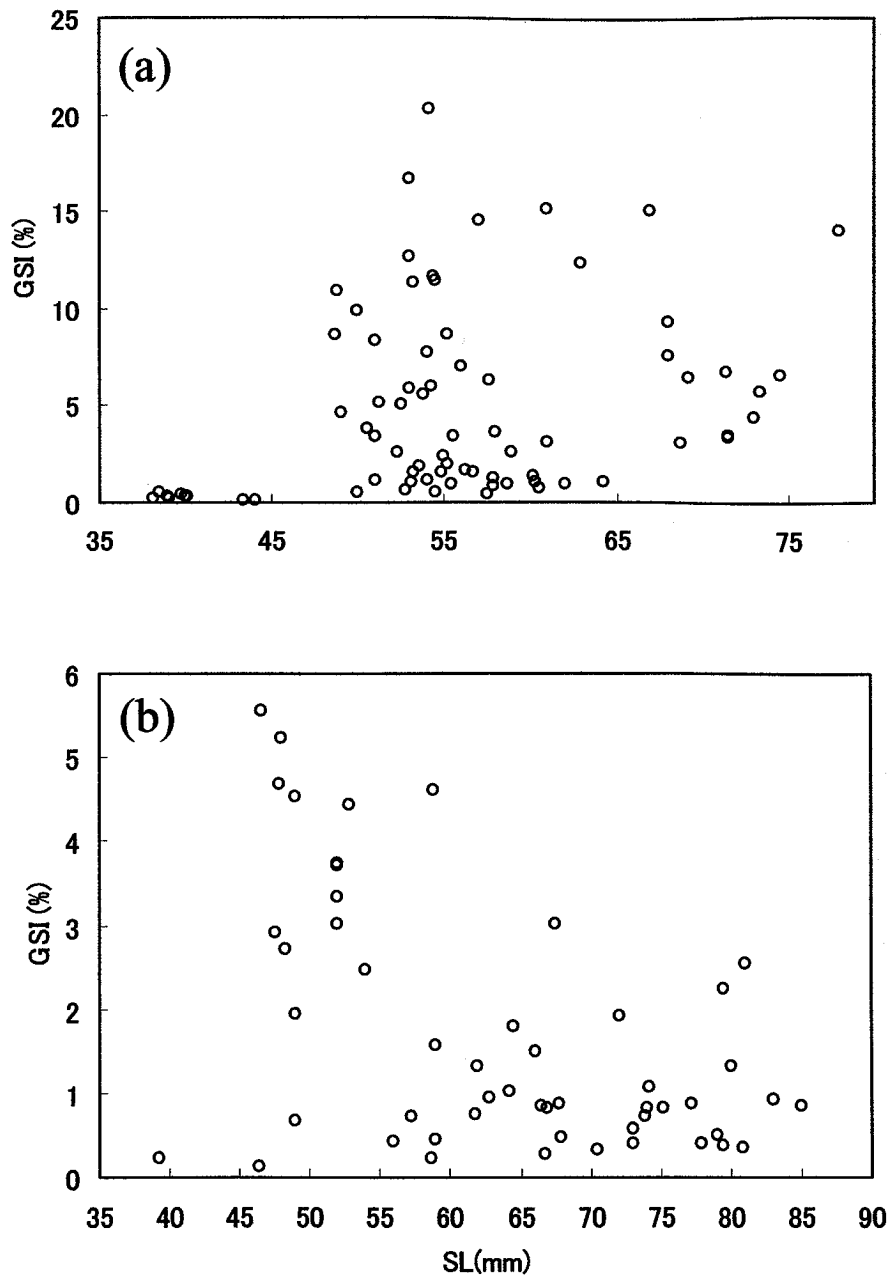


Fig. 3.20. Relationship between standard length and gonad somatic index in *Andamia tetradactyla*, collected at Kuchierabu-jima Island from May 1999 to August 2000. (a) Male: n = 59, (b) Female: n = 76.

サフグ *Torafugu niphobles*\* は大潮時に砂浜の上縁に (Uno, 1955)、北アメリカのボラ目のグルニオン *Leuresthes tenuis* は大潮の満潮に潮上帯の砂浜に産卵することが知られている (Walker, 1952; Thomson & Muench, 1976)。しかし、これらの魚類は生理的にも形態的にも水中に適応しているため、親魚は陸上で長期滞在することは不可能であり、産卵時間は *C. arnoldi* は約 4 秒、*L. tenuis* では約 30 秒、同属の *L. sardina* の場合は約 3-7 秒、*T. niphobles* は約 30 秒である。すなわち、いずれも潮下帯 (水中) から潮上帯 (水際) への「訪問者」(migrants, visitor) である。また、トビハゼ *Periophthalmus modestus* も干潟の単孔内の水上で産卵している可能性が示唆されているが (Kobayashi *et al.*, 1971)、その詳細は未だに明らかになっていない。本研究において、ヨダレカケは水上でペア産卵を行なうこと、さらには、干出する巣穴での卵保護を行なうことが確認された。なわばり雄は、半日もの間、完全に干上がる巣穴にもかかわらず、卵の孵化まで約 40 日間、卵保護を行っていたが、このような産卵からふ化まで一貫した水上環境に順応した繁殖行動は、岩礁性海岸に生息する硬骨魚類においては初めての報告である。

## 2. 巣穴選択と巣穴の構造

口永良部島において、ヨダレカケのなわばり雄は、巣穴を最満潮線付近に構えていた。入口が狭く奥行きのある巣穴の形状と、壁面に一層に産み付ける産卵様式は、多くのイソギンポ科魚類と共通している (Gibson, 1982, 1993; Thresher, 1984)。水上においても、岩穴型の巣穴は、巣穴内の湿度を保持するのに役立ち、また、潮間帯の動物だけでなく鳥などの陸生捕食者からも身を守るシェルターの役割を持つ

---

\* 現在は、*Takifugu niphobles* (Nakabou, 2002)

ものと考えられる。

西浦湾の巣穴は本村湾の巣穴よりもより低い位置に構えられており、その水没割合も有為が高く、水中生の魚類から卵捕食を許した。巣穴の位置の高さの差異については、本村湾が南側に開口し、季節的に強い南風を受けるために常に波が高くなることと深く関連している。このような本村湾の巣穴は月間を通してほとんど水没することがなかったため、水中生魚類の侵入は考えにくい。本種の巣穴選択は、水分補給と水中生の捕食者からの回避のバランスにより決定され、波の到達限界で水没がない最満潮線の巣穴がこの2つのベネフィットを獲得する最適な選択であるだろう。

### 3. 繁殖時間と繁殖期

一般に魚類の繁殖は早朝や強い流れの生じる潮汐にあわせて行われることが多い (Johannes, 1978)。陸上産卵する本種は巣穴を最満潮線近くに構えることにより、毎日満潮時刻に水分の補給を受け、湿度条件が良い波の到達前や波の到達直後の海水の飛沫時にうまく繁殖することができている。このような潮上帯の満潮時刻の水分を利用しての産卵は、他の陸上産卵魚であるクサフグ *Torafugu niphobles* (Uno, 1955)、グルニオン *Leuresthes tenuis* にも見られる (Walker, 1952; Thomson & Muench, 1976)。ただし、これらの魚類が大潮に同調して産卵を行っているのに対し、本種は、大潮に同調していない点で異なる。この相違については第4章で詳しく検討する。また、本種の繁殖行動は台風時の最干潮時間帯にも確認されたが、これは高波で巣内の湿度条件が整ったためと考えられる。

本種は最満潮線付近に巣穴を構えることで、巣穴が水没する時間が短く、かつ繁

殖可能な湿度を確保していた。繁殖行動の頻度は、巣穴が水没するような満潮時には低く (Fig. 3.11b, c)、また、高湿度下の水没しない水槽飼育においても繁殖行動が行われたことから、本種は、あまりに波が激しく親や卵が流出し被食の危険が高まるような潮位 (波) での産卵を避け、受精に必要な「水分」が存在する「高湿度な時間帯」を選択して産卵行動を行っていると考えてよいだろう。

行動観察と GSI 値から本種の繁殖 6 月がピークと判断された。この 6 月は、口永良部島においては梅雨時期に重なり、高湿度な日が永く続く時期でもある。本種の巣穴内は、干出時にも巣穴外に比べて高い湿度を保持していたが、この時期に繁殖のピークを持つことは、親と卵の保湿に効果があり、親の保護期間の持続や卵の生残にとって良い条件が整っているのかもしれない。

#### 4. 受精

本種は雌が一層に産み付けた卵に雄が総排出口を何回も擦り付けるようにして放精し受精させていた。卵の表面と隙間には水分が保たれていたため精子はその水分を利用して受精しているものと考えられる。このため、激しい砕波によって本種自身が壁面に吸着しなければならない時間帯よりも、むしろ波が去った後の高湿度の状態が最も受精のピークであるかもしれない。巣への訪問頻度と求愛頻度についても波あたりの激しい潮時を避けて上昇する傾向がみられたが、これも受精に合うタイミングを反映しているのかもしれない (Fig. 3.11)。さらに野外において、実際の産卵放精を確認したが、これらもやはり、完全に空気中で行われていたことから、本種はこのような受精時間を選択することで受精率を高め、繁殖適応度を高めていると考えて間違いないだろう。

野外観察において、大型雄の巣穴内での雌の産卵中に小型雄が巣穴の奥から現れ、放精を行う例を確認した。また、本種の雄の体長分布にも大型と小型の2峰性が見られたこと、小型雄のGSIの値が大型雄よりも有意に高かったことから、巣穴を獲得・維持できない小型雄に、スニーキングにより受精成功を得る繁殖戦術（戦略）が発達している可能性がある。小型雄によるスニーキング戦術は、イソギンポ科を含めた水中で基質粘着卵を産む魚類において広く報告されている（Okuda *et al.*, 2003; Oliveira *et al.*, 2002; Taborsky, 1994; 1998）。ただし、なわばり雄の巣穴に入り込むタイプの報告は、タンガニイカ湖に生息し、巻貝の中で産卵するシクリッドの一種 *Lamprologus callipterus* (Sato *et al.*, 2004) で報告されているのみであり、本種においてもこのような稀な代替戦術が、水中とはまったく異なった環境である空气中で機能している可能性が強く示唆された。

本種の卵門が存在すると考えられる卵の動物極側には卵の基質への粘着を行う付着糸が高密度に存在しており、卵門部の水分維持の機能も持っていると考えられる（第5章）。精子がこのような高密度な付着糸の隙間を縫って卵門に到達し、受精するためには、精子が自由に遊泳できる他の水中生の魚類と比べてより時間がかかる可能性が考えられ、多くの水中魚類の例とは異なり、大型のなわばり雄と小型のスニーカー雄の間の受精をめぐる精子競争が放精タイミング以後も決着していない可能性がある。なお、野外観察時、なわばり雄はスニーカーよりも遅れて放精を行っていた。この精子間競争については今後さらなる精査を行なう必要がある。

## 5. 卵保護

本種のなわばり雄の消化管から本種の卵が多数出現したが、卵保護魚の1種であ



る本種においてなわばり雄によるカニバリズムは特別な行動ではない。なわばり雄は、常に巣穴に留まり卵保護を行っているために、採餌の機会がまったくない。したがって、そのような条件下で雄が長期間餌として質的にも量的にも非常に効率の良い自己の保護卵を採食すること（フィリアルカニバリズム）で繁殖能力の維持を可能にし(FitzGerald, 1991)、次の繁殖サイクルで新たな繁殖機会を得ることができるとする Rohwer(1978)の説と一致する行動であろう。

血縁関係にある卵を親魚が食するフィリアルカニバリズムはさまざまな魚から報告されている (Dominey & Blumer, 1984; FitzGerald & Whoriskey, 1992)。しかし、卵食することは直接的に適応度を下げることにつながるのでなわばり雄としてはできれば卵食する数は少ない方がよい。そのため、雄は主に栄養価の高い発生初期の卵を食べることが知られている (Salfert & Moodie, 1985; Petersen & Marchetti, 1989; Sikkil, 1988)。FitzGerald (1991) は雄にとって発生初期卵は栄養価が高いだけでなく、様々な発生段階の中で、保護コストが少ないため食べても繁殖成功への影響が最も少ないので、フィリアルカニバリズムの対象となるのだと説明している。したがって、本種の消化管から出現した卵の大半が発生初期だったことは、雄が飢餓を補うために発生初期卵の一部を捕食した結果だと考えられる。さらに、11個の発生後期卵が消化管から出現したことは、雄にとって卵塊の大きさが保護にかかるコストに見合わないのなら、小さな卵塊をすべて食べてしまい新たな繁殖機会を得た方が良いためかもしれない (Petersen & Marchetti, 1989; Coleman & Robert, 1991; Lindstrom & Craig, 1997; Kvarnemo *et al.*, 1998)、本種に限られた産卵面積を効率的に使うためにコストに見合わない発生後期卵を卵食したのかもしれない。また、多くの卵膜も出現したが本種のなわばり雄は孵化後の基質に残った卵膜を口

で掃除して、翌日にはその場所に新たな卵を産卵させていることから、多くはこの時に食べられているものと考えられる。これらの卵食は、卵保護のため藻類を充分採餌できない雄にとっては、貴重な栄養源といえるだろう。

また、本種のなわばり雄の卵保護中には、ローリング行動がほとんど見られなかった。また、保護時の雄の体表には粘液で覆われているようであった。これは、巣穴内には体表を潤すことができるような十分な水分は存在していないことから、本種がなんらかの粘液で体表を覆うことにより、乾燥を耐えていると考えられる。

本種の巣穴が水没した時には、なわばり雄は、メシマウバウオやカエルウオ属の一種が巣穴に進入し、卵食してもまったく撃退行動をとらず、高い頻度でファニングを繰り返して行っていた。ファニング行動はヘビギンポ科魚類やハゼ科魚類などでも多く報告がなされており、卵への酸素の供給と、ゴミの除去、孵化の誘因が主な要因と考えられている (Gibson, 1993)。本種においては、巣穴内に打ち寄せる波は十分に酸素を供給し、卵塊に付着するような微細なゴミは洗い流してしまう効果があるだろう。本種の卵が波の刺激だけで孵化する可能性が示唆されているが (第4章)、もしそうならば、親はファニングを行わず、卵捕食者を撃退した方がより適応的だろう。FitzGerald (1991) は雄にとって発生初期卵は栄養価が高いたくだけでなく、様々な発生段階の中で、保護コストが少なく繁殖成功への影響が最も少ないので、フィリアルカニバリズムの対象となるのだと説明している。本種の場合、卵保護のコストをかけた発生後期卵が、孵化直前に迫っていても巣穴が干出していたならば、そこでの孵化は仔魚の死を意味する。孵化が迫り、巣穴に波が到達 (巣穴が水没) する短い時間に、発生初期卵の保護よりも直接繁殖成功に繋がる発生後期卵の孵化を促すファニング行動を優先すると考えてもよいだろう。

## 6. ヨダレカケの特異性

ヨダレカケは、陸上産卵を可能にした様々な形態や行動の適応を保持していた。しかしながら、水中生のイソギンポ科魚類との高い共通性もまた有していた。雌雄の体長組成には大きな差は認められなかった。また、雄は雌に比べて第1背鰭第2棘条長が伸長していた。ベラ科、ハゼ科、イソギンポ科などの多くの魚類において鰭の伸長は、性的二型形質として有名であり (Thresher, 1984)、特に配偶者選択に関して重要な意味を持つことが広く知られている。また、本種では巣穴獲得時に激しく背鰭を広げる威嚇行動が見られた。このような雄の行動を雌は周囲で見えており、雄の質を評価する1つの基準になっていると思われる。また生殖腺突起の形状にもその差が見られた。このような雌雄の形態の類似点や相違点は、これまでに報告されているイソギンポ科魚類の雌雄の形態の差 (Thresher, 1984) とほぼ同様の結果であった。求愛行動において、本種は頭部に明瞭な婚姻色を呈し、頭部を左右に振る求愛行動を行った。これらの行動もまた多くの水中生のイソギンポ科魚類で知られている (Losey, 1976; Phillips, 1977; Gibson, 1982; 1993)。そして、これらは巣穴の位置を雌に示し、雌を巣穴の中に誘導する機能を持つと考えられている (Gibson, 1982; 1993)。さらに、活発な頭部の動きも、イソギンポ科魚類における求愛行動の特性である (Losey, 1976; Phillips, 1977; Gibson, 1982; 1993)。一夫多妻性の複婚の婚姻様式もまた広くイソギンポ科魚類で知られており (Thresher, 1984)、本研究でも、巣穴内に複数の卵塊が存在していたことによって確認された。

このような、ヨダレカケと水中生のイソギンポ科魚類との繁殖様式の共通性は、本種が祖先種の基本的な繁殖様式を変化させないまま、その繁殖場所を陸上へ移し

たと言える。

しかしながら、ヨダレカケにおいて最も特異的な事は、これらの繁殖行動の基本的な様式や形態は、水中であっても陸上であっても類似しているが、そのすべてが空気中で行われている点でまったく意味が異なる。求愛の display において頭部を持ち上げる行動は、浮力のない陸上では非常にエネルギーが必要であるだろう。婚姻職の色彩は、水中で見えている色と陸上で見えている色では違いうだろう。受精に関しても、水中と違い精子が自由遊泳できない場所で受精が行われていた。すなわち、本種は水中生のイソギンポ科魚類と共通する様式を見た目は維持しながらも、巣穴の位置、繁殖時間帯、繁殖期、産卵様式および卵保護のすべてを巧みに工夫することによって、陸上産卵を実現し、かつ適応度を高めているだろう点で水中生のイソギンポ科魚類とはまったく異なっているのである。

## 第4章 孵化と着岸メカニズム

～孵化と潮汐との関係・孵化実験・仔稚魚について～

### 第1節 序論

潮上帯で産卵・保護されるヨダレカケ *Andamia Tetractyla* の卵の孵化は、満潮後に確認された(第3章)。しかし、本種の巣穴には潮汐周期のタイミングによっては水没しないものも多く存在していた。また、本種の卵を水没させたまま静置する予備実験を行なったところ、孵化は導けなかった。例えば、集団で陸上産卵することで知られるカルフォルニア グルニオン *Leuresthes tenuis* の卵は、砂浜で干出に耐え、産卵から2週間後の大潮時の波により砂と卵が擦れる刺激により孵化することが知られている (Griem & Martin, 2000)。本種の卵においても、産卵される陸上環境に応じた特異的な孵化メカニズムを有しているのかもしれない。

また、Johannes (1978)によれば、一般的に魚類の仔魚は水流により一旦外洋に運ばれ、1-2週間 Gyre(渦流)に入り、また海岸に戻る(回帰)と考えられている。潮上帯の陸側に生息する本種の孵化後の仔魚がどのようなメカニズムで、陸上に戻ってくるかは、孵化要因の解明とともに本種の生活史戦略を考える上で非常に重要な問題である。

そこで、本章では、野外における観察結果と、発生後期卵を用いた孵化実験の結果と、稚魚の着岸場所・時間の観察結果を基にして、陸上産卵魚ヨダレカケの孵化

と着岸メカニズムを明らかにし、水中で生活史を完結させる通常の魚類との比較から、特異性の有無を議論する。

## 第2節 材料と方法

### 1. 野外観察

本種の卵の孵化日数を特定するために、2000年の5月12日から7月5日にかけて、西浦湾の天然岩礁において隣接する2つの巣穴に生息する個体の野外観察を行った。観察は、干潮時に各巣穴の卵塊の位置と後述する発生段階を記録し、孵化日数を特定した。発生段階は、黄色を発生初期、発眼初期を発生中期、発眼し眼の黒化が明瞭になり、卵全体が灰色に見えるものを発生後期として便宜的に識別した。孵化を識別するには、発生後期卵が満潮経過後に卵膜のみを残していた場合を孵化と見なし、産卵日から孵化後の卵膜を確認した日数を孵化日数とした。この孵化日を、潮汐周期（大潮）と比較した。

孵化の観察のためにシュノーケリングによる水中での巣穴内の観察を行ったところ、打ち寄せる波と泡によって非常に困難であったことから、2000年8月29日の大潮の満潮時（潮位229cm）に小型カメラを用いた撮影を水没時間の25分間行った。撮影は、鉄製のポールを巣穴前に設置し、そのポールに小型ビデオカメラ（TOSHIBA IK-40）を設置して行った。

### 2. 卵孵化実験

2000年7月6日から8月10日までに水槽内で産出された13卵塊（第3章）の最

初の2卵塊は、水槽内の高湿度な状態では、孵化が起こらず、産卵後約10日を経過すると、卵が白濁、もしくは潰れて死亡し、なわばり雄によってすべて食べられた。そこで、その後の3卵塊について卵が発生後期になった時期に水槽内の海水を増加させ、卵を保護している雄の巣穴を水没させる実験を行った。一般的に、潮間帯魚類の孵化は、夜間に行われること (Gibson, 1993)、また潮汐リズムに同調する可能性 (Sunobe, 1995) を考慮して、夜間の満潮時刻に合わせて、巣穴を水没させた。水没時間は、西浦湾の巣穴が大潮時に実際に水没していた時間を基準とし(第3章)、25分間とした。

また、波あたりの激しい産卵場所の環境要因を再現する孵化誘発実験もあわせて実施した。実験1として、スクリー管(6cc)内に海水と発生後期卵を入れ、攪拌器 VORTEX-GENE 2 (SCIENTIFIC INDUSTRIES 社製) を使用し、振動レベル「SHAKE 1」(約120rpm)にて20分間振動させ経過を観察した。コントロールとして、そのまま静置するものを設定した。卵は野外の巣穴から採集した同一発生段階(孵化直前)のものを20個ずつ用い、のべ5回行った。実験2として、振動レベルを一定に上記振動時間を、0秒、30秒、5分、20分にコントロールした実験を行った。また、5分間の振動を与えた卵をシャーレ上で静置し、実体顕微鏡下で孵化の瞬間の観察を試みた。

孵化仔魚の形態観察は、仔魚を氷にて冷却麻酔したのちアリザリンレッド溶液(片山化学工業株式会社)を数滴滴下し染色を行った後、実体顕微鏡下で観察を行い、スケッチを行った。

### 3. 稚魚の着岸の野外調査

2000年に、西浦湾の巣穴で確認できた最初の卵塊の孵化日である5月28日から、毎日転石帯の波打ち際を約40m歩き、目視により稚魚の着岸の有無の確認を行った。稚魚の着岸が確認できた場合は、個体数を計数し、そのうち1尾を玉網を用いて採集した。採集した標本は、直ちに10%海水ホルマリン水溶液で固定した後、研究室に持ち帰り、ノギスを使用して標準体長(SL)を0.1mm単位で計測した。また電子秤(カールツァイス社製SARTORIUS Type1702)を使用して体重(BW)を0.001g単位で計測した。その後、デジタルカメラ(PENTAX S4i)により接写撮影を行い、A4サイズにプリントアウトしたものを、トレーシング用紙を用いてトレースし、スケッチを作成した。

2002年には、本種の繁殖期のピーク(第3章)の6月半ばの孵化仔魚が、仔魚浮遊期約40日(後述)を経て、着岸すると予測して、目撃証言のあった大潮の早朝の満潮時における野外観察を行った。観察は、例年、本種稚魚が着岸し、盛んに採餌行動を行っている本村湾の栈橋内側の約50mの区域で行った。観察は、7月24, 25, 26, 27日、8月7, 8, 9, 10, 11日の早朝の満潮時刻30分前(4:30-8:30)から1時間、栈橋に沿って5分おきに徒歩によって往復し、仔魚の着岸の有無を確認した。仔魚の着岸を確認した場合は、ビデオカメラ(SONY, DCR-TRV20)により撮影した後、玉網(前述)を用いて採集し、体長の計測を行った。

## 第3節 結果

### 1. 卵発生

巣穴には次々と新しい卵が産みつけられていくので発生状況の違う卵塊がパッ



チ状に見られた。産出直後の卵の色彩は濃いオレンジや薄いオレンジ、薄い黄色などさまざまであったが、産卵から約3-4日で発眼し、約7-10日で灰色、銀色へと変化したのち孵化した。野外観察では発生後期卵は満潮後に卵膜だけが密に基質に残るといふかたちで孵化を確認できたが、その孵化は、大潮や小潮などの潮汐周期には同調していなかった (Fig. 4.1)。

## 2. 卵孵化実験

水槽飼育で得られた卵塊は水上（高湿度下）では孵化しなかったため、水槽の水位を上げ巣穴を水没させ、水流を卵塊に当てる孵化実験を行った。この時、雄親は、巣穴水没直後は、巣穴内に残り、野外観察同様、盛んにファニング行動を行ったが、孵化の確認は出来なかった。

卵の孵化実験では、振動を与えた卵(b)100個中56個が孵化し、その孵化率には振動を与えなかったコントロールと比べて有意な差が見られた (Table 4. 1a; Mann-Whitney *U*-test:  $U = 2.5$ ,  $n_1 = 5$ ,  $n_2 = 5$ ,  $P < 0.05$ )。コントロールは孵化には至らなかった。

振動時間をコントロールした孵化実験を行ったところ、5分以上の振動を与えた卵が高い割合で孵化した (Table 4. 1b; Mann-Whitney *U*-test:  $U = 0$ ,  $n_1 = 10$ ,  $n_2 = 13$ ,  $P < 0.001$ )。また、この時、20分の振動時間中にスクリー管内に孵化仔魚の確認ができたので、振動を5分間行った卵をシャーレ上で海水に浸してそのまま静置したところ、観察直後から卵内仔魚の心臓の拍動が振動を与えない状態よりも早まっており、静置後約15分後から、時折、卵の中で仔魚が体を動かし始めた。この時の卵膜は、ピンセットにより触れると、通常時に比べかなり柔らかくなっており、

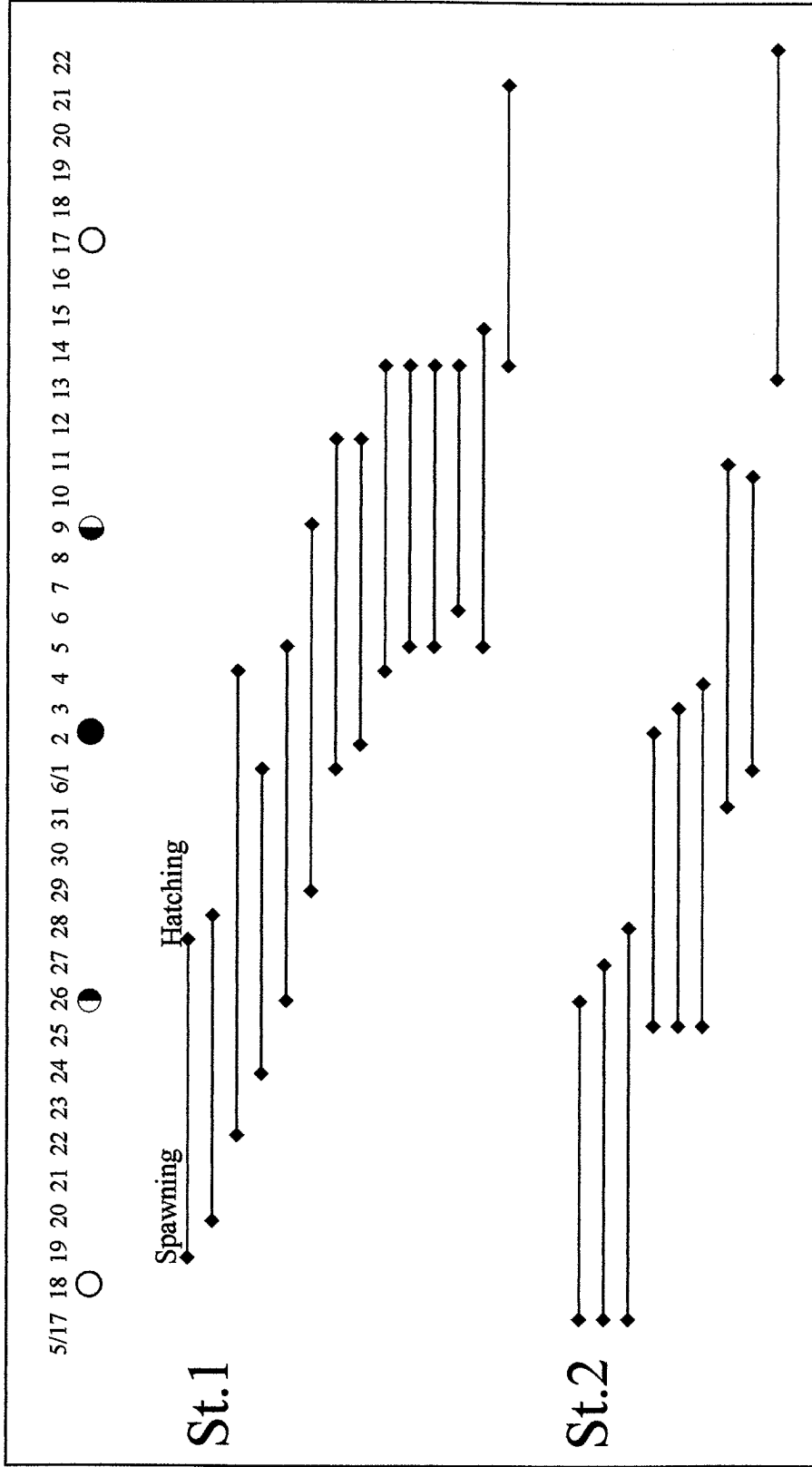


Fig. 4.1. Records for spawning and hatching days of *Andamia tetractyla* and the moon age, 2000.

Table 4.1. Hatching experiments of *Andamia tetradactyla* by mechanical shaking water. Hatching of *A. tetradactyla* induced by mechanical shaking vibration (a). Mechanical shaking vibration for five and more minutes induced hatching of *A. tetradactyla* (b).

(a)

Number of experiment (number of egg)	Control	Number of hatching individual by mechanical shaking vibration
1 (20)	0	13
2 (20)	0	0
3 (20)	0	20
4 (20)	0	7
5 (20)	0	16
Total	0	56

(b)

Vibration time(min.)	Number of eggs	Number of hatching eggs	Hatching rate (%)
0	28	0	0
0.5	28	0	0
5	66	48	72.7
20	179	131	73.2

仔魚が急激に動いた瞬間に孵化が観察された (Fig. 4.2 a, b)。仔魚は頭部から卵膜を破り、孵化した。孵化直後の仔魚はシャーレ上を素早く遊泳し (Fig. 4.2c)、他の卵に衝突し、その衝撃で他の卵の孵化も起きることが観察された。

### 3. 浮遊仔魚の回帰時期と場所

孵化直後の仔魚は 3.8mmTL でよく泳ぎ、底に定位することなく遊泳性であった。尾部に下側には、6 点の明瞭な黒色素胞が存在した。吻部は前方に向き上下に開閉し、親に見られるような吻部の吸盤は見られなかった (Fig. 4.2d)。

1999 年に観察された最初に着岸したと見られる最小個体は、いずれの湾においても約 14mmTL であった (Fig. 4.3a)。その着岸場所は、成魚の生息する転石帯やテトラポッド上に見られた。これらの新規加入個体は、すでに吻部に吸着器が形成され (Fig. 4.3b)、成魚同様に盛んに付着藻類を採餌する行動が観察された。これらとは別に成魚の生息していない波あたりの弱い栈橋の内側や港内のコンクリートの水面よりやや上の壁面やスロープに、約 10 から約 100 尾ほどの本種稚魚の群がりが高密度に着岸していることも観察された。

2000 年には、西浦湾での第 1 卵塊の孵化日は 5 月 28 日であり、それから 43 日後の 7 月 9 日に同湾の転石帯でその年の最初の着岸個体 5 個体を数メートル間隔で確認した。

2002 年に行った大潮時の早朝観察では、8 月 9 日の 6 時 28 分 (満潮時刻 6 時 58 分) に本村湾の栈橋脇のスロープ側面のコンクリート壁面において 2 個体の着岸直後の個体を確認した。この 2 個体は、発見直後は、体全体が透明で、体表への色素の沈着は見られず、採集後約 2 時間で灰色へと変化した。2005 年 8 月 18 日 (満潮

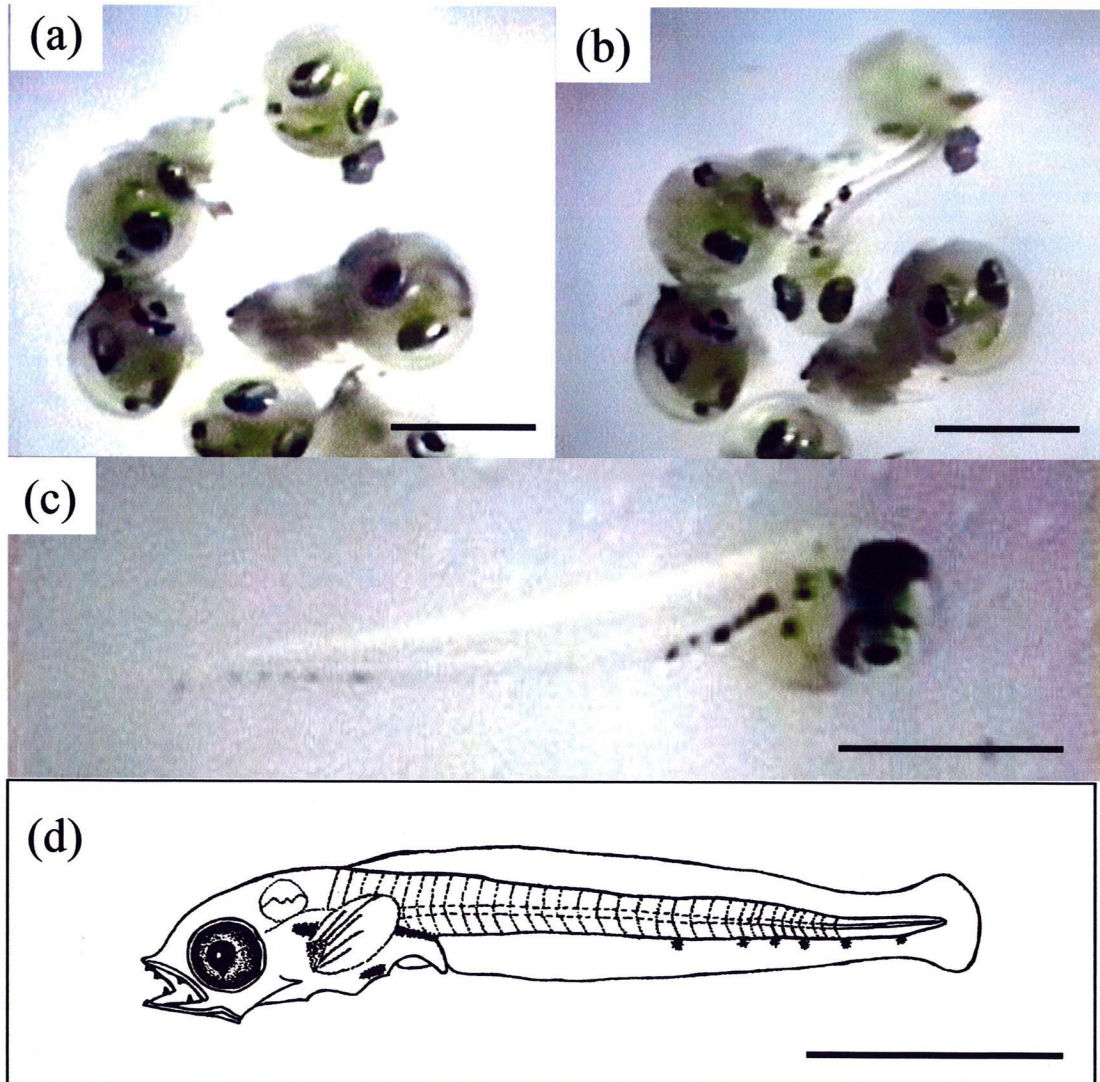


Fig. 4. 2. Eggs and larvae of *Andamia tetradactyla*.  
Eggs and hatching larva of *A. tetradactyla* (a-c). A larvae specimen of *A. tetradactyla* (3.2mmTL) collected during the hatching experiment, 2000 (d).  
Each bar indicates 1mm.

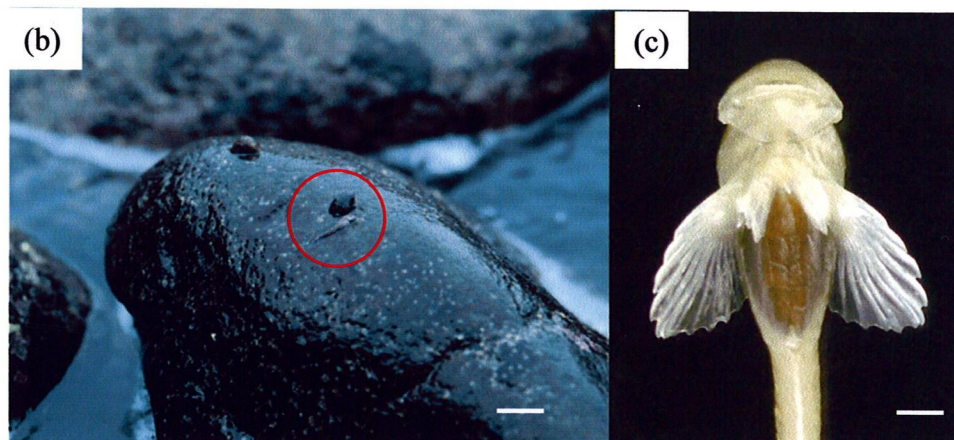
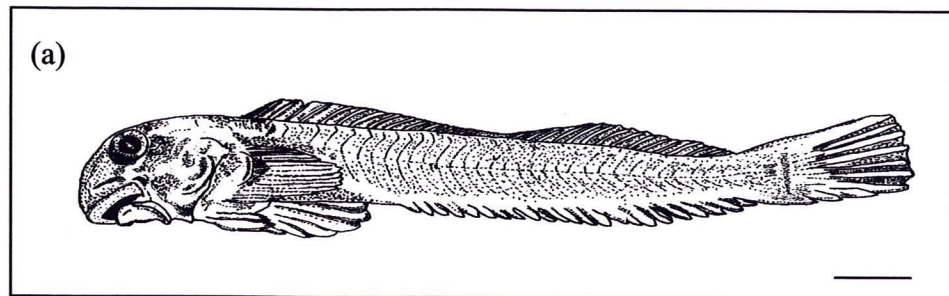


Fig. 4. 3. Juvenile specimen of *Andamia tetradactyla*(14.23mmSL), collected at the Honmura Bay on 29 June, 2001(a). Bar indicates 10mm. Juvenile of *A. tetradactyla* on the surface of boulder of Nishiura Bay, 15 August, 2000(b). Ventral view of the anterior portion of a juvenile specimen(c). Bar indicates 1mm.

時刻 5 時 17 分、大潮) の午後には前日まで確認されていなかった西浦湾の港スロープに、体長 15mm、28 個体の群がりの接岸を確認した (坪井美由紀, 私信)。着岸後の稚魚は、盛んに採餌行動を繰り返し、ジャンプ行動、ローリング行動、波に正対する行動、水面移動 (2 章) を行っていた。成魚に混じっての採餌行動する際にも激しく排斥されることは観察されなかった。

## 第 4 節 論議

### 1. 卵発生と孵化要因

本種の孵化までの日数は、7-10 日であった。他のイソギンポ科魚類のものと比較すると、セダカギンポ *Exallias brevis* 6-9 日 (口永良部島、西浦湾) (木寺, 2004), カエルウオ *Istiblennius enosimae* 約 7 日 (7.7days $\pm$ 1.5SD, range 4-11days, n = 151) (Sunobe, 1995), フタイロカエルウオ *Ecsenius bicolor* 約 7.8 日, 水温 27-28 度 (Suzuki *et al.*, 2001), ハナダイギンポ *E. midas* 約 6.6 日, 水温 27-28 度 (Suzuki *et al.*, 2001), *Meiacanthus nigrolineatus* 10-11 日 (Fishelson, 1976) と比較しても大きな差はないと考えられる。

一般的に魚類の孵化は大潮時の夜間の満潮に同調させることで、孵化仔魚や親の捕食者が少ない夜間に孵化仔魚を沖の渦流に乗せて分散させることが仔魚の生残を高めると言われている (Johannes, 1978)。しかしながら、本種の孵化は、大潮には同調しておらず、満潮であれば行われていた。これは、同じイソギンポ科のカエルウオ *Istiblennius enosimae* (Sunobe, 1995) が大潮に同調しているのとは相違する。これは本種の巣穴が潮上帯に存在するために、その産卵行動が時間的に大きく

制限されていること。また、本種には明確な産卵周期が見受けられなかった (Fig. 4.1) ことから、訪れる数の少ない月齢に同調させるのではなく、毎日確実に訪れる日周的な潮汐サイクル (満潮) のリズムに同調させることで、仔魚の生残を高めていると考えられる。

本種の孵化は、水への浸漬や親のファニングだけでは起こらず、振動刺激が与えられた場合に確認された。このことから、本種の卵は、激しく打ち寄せる波の振動 (衝撃) が孵化の引き金となっている可能性が高い。また、孵化率から、振動を加える時間は5分以上 (約 600rpm 以上) が有効と認められたが、これは野外での巣穴に波の打ち寄せる頻度を考慮する (第3章: Fig. 3.11a) と、巣穴には満潮までに、最小数でものべ500回ほど波が到達しており、一概に比較は難しいかもしれないが、最も「水」が存在する満潮時刻付近に孵化できると考えてよいだろう。

イソギンポ科の多くの種では、孵化直前卵の卵内仔魚の頭部や吻部、眼球周辺に孵化酵素腺の形成が認められており (道津・太田, 1973; 道津・森内, 1980; 道津, 1982)、本種も孵化酵素を分泌し、孵化することが予想される。本種の場合は卵が波による刺激をある時間受けると、孵化酵素の分泌が始まり、孵化が行われると考えられる。

しかし、問題も考えられた。まず、第1に卵保護雄は、卵捕食者に対して撃退行動を行わず、高い頻度でファニングを繰り返して行っていたことである (第3章)。前章ではファニング行動は、孵化が迫り、巣穴に波が到達 (巣穴が水没) する短い時間に、直接繁殖成功に繋がる発生後期卵の孵化を促す行動を優先すると述べた。本章の結果においても、実体顕微鏡下で、遊泳する孵化仔魚が、他の卵にぶつかり孵化することが確認されたので、親によるファニングも、卵膜を刺激し孵化を助け



る効果があると考えてよいだろう。これらから、水槽飼育下での巣穴水没実験では、卵は水没とファニングだけでは孵化しなかったが、ファニングもまた重要な孵化要因の1つと考えられる。

上述のような機械的な振動が孵化を誘引することは、beach spawning を行うカルフォルニア グルニオン *L. tenuis* でも知られている。グルニオンにおいては、砂中に埋まっている卵が干出時の高酸素状態から海水に浸漬することによる低酸素状態への移行による刺激が、孵化を誘引するという可能性が考えられていた。しかし、グルニオンにおいては、波の振動によって砂と擦れ合うことによるのみ孵化することが明らかとなっている (Griem & Martin, 2000)。また、水生魚類や両生類によって陸上に産出されるほとんどの卵は、発育が進展しても孵化しないことが知られている (Griem & Martin, 2000)。彼らは発生後期まで発育しながら孵化せずに、周辺環境が水分を保持された環境に戻ったことを感知して孵化することが報告されている (Petranka *et al.*, 1982)。このような特殊な孵化形態は、陸上産卵魚の生残を支える重要な戦術であり、本種もまた、潮上帯の巣穴に訪れる1日2度の満潮という潮汐リズムを利用してうまく産卵と孵化を行っていた。

## 2. 仔魚の形態

本種の仔魚の形態は、浮遊性の仔魚であり、明瞭な尾部下側に見られる6点の黒色素胞が見受けられた。このような仔魚に見られる黒色素胞パターンの変異は多くの魚類で知られており (沖山, 1988)、この6点で明瞭に本種であることが区別できると思われる。さらに特筆すべき点は、本種仔魚に見られる大型の顎の形状と上下両顎に見られる2対の歯の存在である。このような顎の形状は本研究との共同研究

でも明らかになってきており (踊場 & 石塚, 2003)、他のイソギンポ科魚類と比較しても相対的に大きいこと、発達した歯を有することから、浮遊仔魚期には動物性プランクトンを採餌している可能性が示唆された。これらの仔魚の形質により、本種の仔魚が、陸上に残るのではなく、他の陸上産卵魚 (Walker, 1952; Uno, 1955; 小林ら, 1972; Krekorian & Dunham, 1972; Thomson & Muench, 1976) やイソギンポ科魚類同様 (道津・太田, 1973; 道津・森内, 1980; 道津, 1982; Fishelson, 1976; Sunobe, 1995; Suzuki *et al.*, 2001)、孵化後は水中で浮遊生活を送ることが明らかとなった。

### 3. 浮遊仔魚期間の推定と着岸行動

本種の新規加入は、西浦湾の調査では、最初の卵塊の孵化から 43 日後に最初の着岸を確認できた。また、本村湾での着岸直後の稚魚の確認と高密度な群がりも確認されたことから、本種は約 40 日間ほどの外海浮遊期を過ごした後、潮流や海流を利用して、砕波帯に戻ってくると考えられる。

類似した生活様式を持つトビハゼは約 30 日間の浮遊期を経た後、底生生活へと移行し約 50 日後に陸上に上がることが知られている (小林ら, 1972)。本種の場合は、大潮の満潮時の潮の流入と共にそれまで見られなかった透明個体が観察されたこと、このような個体はすでに空気中で親同様に行動を行っていたことから、底生生活を経ないで直接、陸に上がっていることも考えられる。また、着岸時に体を透明にして着岸することは、被食を軽減していると考えられる。

稚魚の新規加入の成功は、他魚種と同種の双方の密度が、競争関係と捕食圧の観点から密接に影響することが知られており、微小生息地の条件の違いによって、潮

間帯魚類においてもこの影響が予測されている (Pfister, 1999)。Nakamura (1976) は、カジカ科の *Oligocottus maculosus* と *O. snyderi* は、両者の競争関係をタイドプールの高さをわずかに変えていることで回避していると論じている。また、Shafer (1991) は、ハゼ科の *Bathygobius fuscus* の稚魚は好適な生息地から、競合する先住者や、肉食性の成魚から排斥されることを報告している。本種においては、他魚種がまったく存在しない潮上帯に、数尾から数十尾以上の集団での着岸が見られた。このような潮上帯には、成魚も存在したが、潮間帯に多く存在する藻類をめぐって稚魚と成魚が競合することはなかった。このことから、本種は、潮上帯に直接着岸することで、同種や他種との競合を回避し、稚魚の生残を高めていると考えられる。

本種の卵は、機械的な振動という環境刺激を受けて大潮に同調することなく満潮時に孵化した。浮遊期を終了した稚魚は、潮流に依存していると思われる上陸行動が観察され、定着後の稚魚は同種や他種と競合することはなかった。これらから、本種は、陸上産卵という魚類において極めて稀な繁殖戦略を有しながらも、「仔魚は水中に帰る」という水とは離れられない魚類としての適応限界が浮き彫りとなった。しかしながら、本種の孵化・着岸メカニズムは、波の振動（衝撃）という潮上帯における水分保持環境にリンクした刺激をうまく利用すること、また仔魚が Johannes (1978) の説と同様に渦流に乗って捕食圧を軽減し、成長すると思われること。また競争相手の少ない潮上帯に着岸することにより、巧みに子の生残を高め、陸上産卵に適応していると考えられる。これからは、孵化を誘引する刺激に巣穴干出時の高酸素状態や巣穴水没時の低酸素の刺激がどのように関与するのか、また、仔魚浮遊期の形態変化が新たな解明課題であるだろう。

## 第5章 卵の微細構造

### 第1節 序論

これまでに、本種が陸上の巣穴で産卵し、その卵が約半日もの間、完全に干上がる巣穴で雄親によってフナムシやミナミイワガニなどの陸生生物から保護されること。卵は空気中でも発生を続け、約7-10日後の満潮後に孵化し、その孵化は、機械的な振動刺激によって誘引されることが明らかになった（第3・4章）。

一般に、本種のように潮間帯に生息し、沈性卵を産む種は、その卵を捕食者や強い水流から守るために巣穴としての岩の隙間や岩穴を選び、そこに粘着沈性卵を産む（Gibson, 1982, 1993; Thresher, 1984）。親は巣穴を防衛し、卵へ酸素を供給したり、ゴミを除去などして卵保護することが多くの魚種で知られている（Gibson, 1982, 1993; Thresher, 1984）。また、このような魚類の沈性卵は、たいてい、波動による水圧や乾燥に耐えるために強い卵膜を有し、さらに基質に卵を粘着させるための特別な構造を持っていることが知られており（Howe, 1991）、近年の電子顕微鏡技術の確立により特殊な微細構造が次々と明らかになってきている（Ohta, 1984; Kobayakawa, 1985; Howe, 1991; Koya *et al.*, 1995; Hara & Mitani, 2003; Hara, 2003）。

Martin *et al.*, (2004) は、陸上産卵魚、特に砂浜に乗り上げて産卵するような

beach-spawning fish の研究結果から、陸上で産卵することは、卵の発育速度の増加につながることを上げている。また、DeMartini(1999)は、親や卵に水中の捕食者からの回避効果があるとしている。陸上という環境に対して、卵がどのような体制で適応しているか調べることは陸上産卵のメカニズムを知る上で重要であるが、そのような情報の蓄積は少ない (DeMartini, 1999)。特に、ヨダレカケのような陸上で産卵し、卵保護まで行う魚種についてはその情報は皆無である。

そこで、本研究は陸上に産み付けられたヨダレカケの卵の形態を走査型電子顕微鏡 (SEM) により詳細に観察し、陸上産卵を可能にした耐乾燥と孵化のメカニズムを解明することを目的とする。

## 第2節 材料と方法

### 1. 卵の走査型電子顕微鏡試料作製と観察

本種の繁殖期の盛期であった2000年6月に鹿児島県口永良部島の本村湾の栈橋において繁殖行動を2週間連続観察した。その後に繁殖行動の盛んな巣穴において未受精卵の採集を行った。採集は求愛行動の最も盛んな時間帯である満潮後約1-2時間の時間帯(第3章)に約10尾の雌をハンドネットを用いて捕獲した。このなかから、目視により明らかに腹部がふくれ、卵巣が成熟していると観察された2個体の雌(65mmSL、68mmSL)を採集標本とした。採集標本はすぐに実験所に持ち帰り氷水にて凍死させた後、体長を計測後、すぐに総排出口より腹部を解剖し卵巣を取り出した。卵巣には総排出口側に吸水した約300個の卵巣卵が存在し、その他は未成熟の微小な卵が存在した。卵巣を開き、この吸水卵をピンセットを用いてひとつずつ

取りだし、前固定（後述）を行った。

また、基質に産出後の卵との比較を行う為に、西浦湾の天然の巣穴から繁殖行動を観察し産卵を確認後 1-2 日の卵をステンレス製のメスを用いて基質表面からそぎとり、30 個採取した。さらに巣穴内に残存していた孵化後卵膜を卵が付着していた基質のカメノテ *Capitulum mitella* ごと採取し、同様に前固定（後述）を行った。

前固定は以下の方法で行った。繁殖盛期 6 月終わりの卵巣、精巣、巣穴から採取した産出卵、孵化後の卵膜を 0.1M リン酸緩衝液 (pH7.4) 8%パラフォルムアルデヒドの混合液で固定した。標本は、0.1Mカコジル酸緩衝液 (pH7.4) を 2-3 回交換しながら洗浄した後、数日間 4°C で静置した。

後固定として、1%四酸化オスミウムと 0.1M カコジル酸緩衝液の混合液で、室温で 2 時間固定した。固定後、エタノール系列の 50%、70%、80%、90%、95%をそれぞれ 5 分ずつ 2 回と 99%を 15 分で 3 回通して脱水を行った。脱水後、酢酸イソアミルを通して液化二酸化炭素で臨界点乾燥した。標本卵を試料台にカーボンテープを用いて固着させ、白金パラジウム蒸着を施して、走査型顕微鏡（日立製作所製 S-4500）で観察を行った。

卵膜の厚さの計測は、1 枚の電子顕微鏡写真に等間隔に 5 点を決定し、その 5 点の平均値を求めた。卵膜上の付着装置の分布密度は、2 枚の電子顕微鏡写真からランダムに縦横 1 片 18  $\mu\text{m}$  の四角形を 3 カ所設定し、その中の付着糸数の平均値を求めた。さらにこの方形枠の左辺と上辺に垂直に接する付着糸の太さを計測し、その平均値を求めた。

## 第3節 結果

### 1. 未受精卵の形態

卵巣内から採取した本種の未受精卵は、薄い黄色やオレンジ色を呈した卵径 0.99mm の球形卵であった。2 個体の標本から採集された吸水卵の合計は、それぞれ 306 個と 310 個であった。卵の動物極側には単繊維が密集する直径 770 $\mu$ m の円形の付着装置が存在した (Fig. 5.1a)。この付着器を形成するフィラメント (付着糸) は、卵門が存在すると思われる場所の周辺に面積 0.466 mm<sup>2</sup> で存在していたが、その長さとお数を計測することは不可能であった。細切刃によって付着糸を切断し、卵門の観察を試みたが成功しなかった。これらのフィラメントは折りたたまれており、基質に付着すると伸びるようであった (Fig. 5.1b, c)。

### 2. 基質に産み付けられた受精卵の形態

産出後の卵は、岩穴の天井や側面に一層に密に産み付けられていた。受精卵は、フィラメント (前述) により強力に基質に付着していた (Fig. 5.1d)。またフィラメントは末端部に向かうに従って無数に伸び、非常に密であった (Fig. 5.1e)。このようなフィラメントのいくつかは直径 0.46 $\pm$ 0.09 $\mu$ m、密度は、平均 64.7 本 (n = 3) であった。カメノテごと採取した受精卵の付着部分を観察すると、卵から垂直に伸びた微細なフィラメントが無数観察され、卵を基質に強力に付着させている様子が観察された (Fig. 5.1f)。

### 3. 孵化後の卵膜の形態

本種の卵は、野外観察により産卵より約 7-10 日後の満潮後に巣穴に孵化後の卵膜

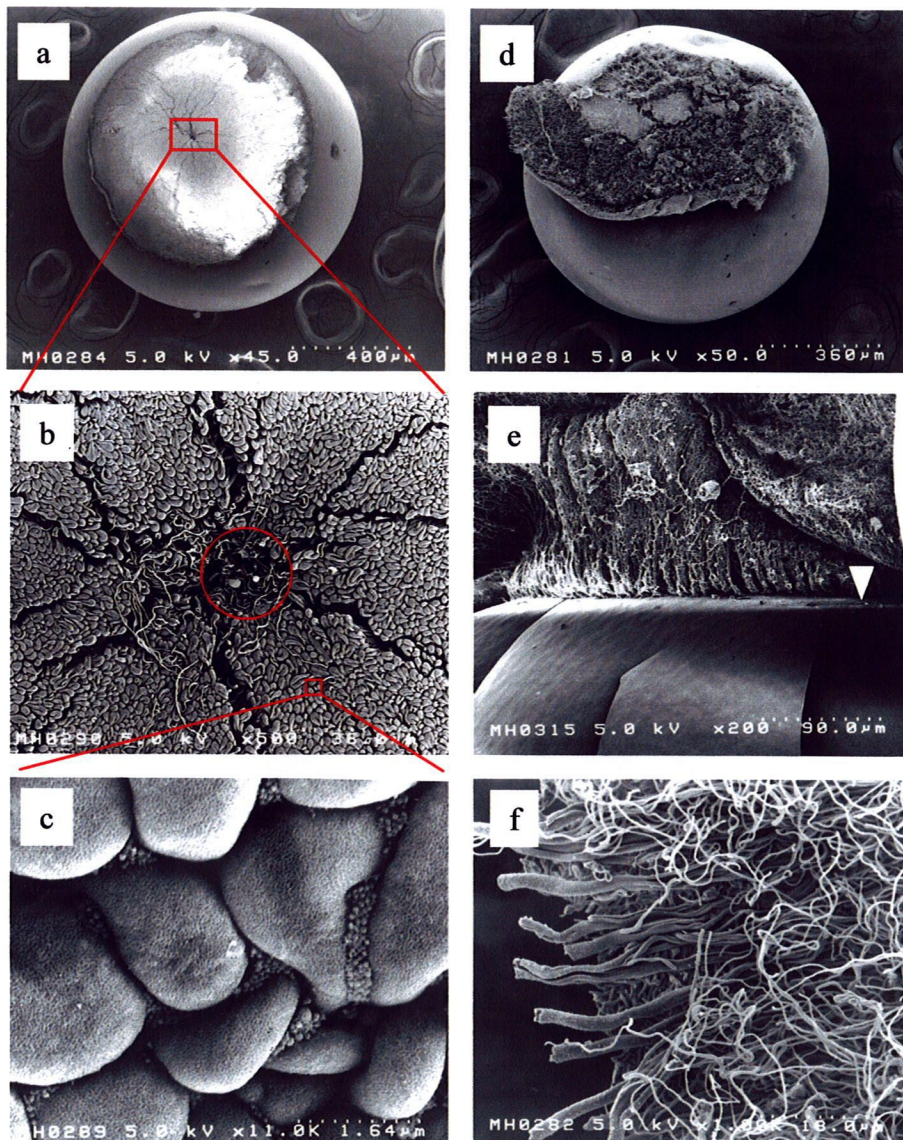


Fig. 5.1. External egg morphology of *Andamia tetradactyla*. Part of the egg of *A. tetradactyla* with adhesive disc, consisting of clasping filaments (a). Micropylar region (red circle) of the egg *A. tetradactyla* (b). Enlargement of the clasping filaments (c). The surface of the adhesive disc sampled from the substrate (d). Connected part of adhesion filament. Arrow indicate egg membrane (e). Edge of adhesion filament (f).



が残るといふ形で孵化が確認された。この孵化後の卵膜は、卵の植物極側から大きく菊花状に割れていた(Fig. 5.2a, b, c)。この割れた卵膜は、平均  $8.52 \pm 0.05 \mu\text{m}$  ( $n = 5$ )の厚さを有していた。また、卵膜内側から外側に向かって、順に厚くなっていく7層の構造の卵膜が観察された(Fig. 5.2d, e)。この7層の卵膜は内側からそれぞれ、 $0.55 \pm 0.06 \mu\text{m}$ ,  $0.60 \pm 0.03 \mu\text{m}$ ,  $0.88 \pm 0.05 \mu\text{m}$ ,  $0.94 \pm 0.04 \mu\text{m}$ ,  $1.14 \pm 0.01 \mu\text{m}$ ,  $1.65 \pm 0.06 \mu\text{m}$ ,  $2.76 \pm 0.1 \mu\text{m}$  ( $n = 5$ )の厚さであった。これらの卵膜表面には、あらかじめ卵膜が破断するような構造は特に見受けられず、凸凹状の微小突起が均一に並んでいた(Fig. 5.2d, f)。

## 第4節 論議

魚卵は、浮性卵と沈性卵に大別される。両者にはいくつかの形態的な相違があり、それらは多様な生態学的条件への適応を反映していると考えられている(Nagahama, 1983)。例えば、浮性卵では卵膜が薄く、卵膜の層板構造が複雑であるとされている(Stehr & Hawkes, 1979)。卵膜の厚さについてはノルウェー北方産のタラ科、カレイ科、ニシン科など11種において浮性卵が  $2.2 \mu\text{m}$  から  $15 \mu\text{m}$  であるのに対し、沈性卵は、 $15 \mu\text{m}$  以上と厚いことが指摘されている(Lonning *et al.*, 1988)。また卵膜表面に粘着物を持つ魚卵についてはニシン目(狩野, 1952; Shelton, 1978; Ohta, 1984), コイ目(Long & Ballard, 1976), ナマズ目(Kobayakawa, 1985), トゲウオ目(Laale, 1980), スズキ亜目(宗原・三島, 1986)とカレイ目(狩野, 1951)などの多様な分類群で見いだされており、粘着層の性状や粘着物質は種による変異があることが指摘されている。Koya *et al.*, (1995) はスジアイナメの卵膜における粘着物質

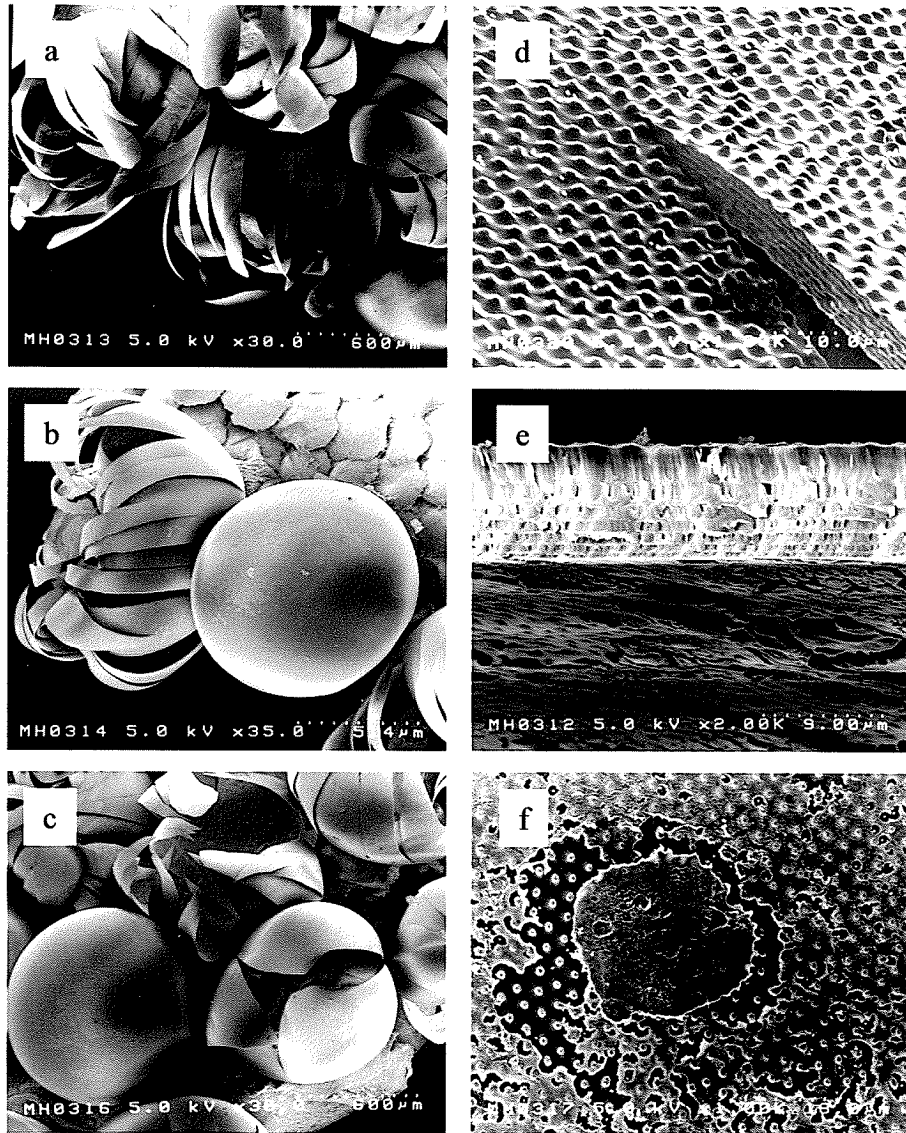


Fig. 5.2. Scanning electron micrographs showing the external egg morphology of *Andamia tetradactyla*, after hatching out. Scanning electron micrograph (SEM) of broken membrane of the eggs after the hatching (a), (b), (c). Broken edge of the egg membrane after the hatching (d). Cross section of the membrane. The membrane of the egg consists of seven continuous horizontal lamellae (e). The surface morphology of the egg membrane (f).

の形成過程を解明する中で、卵膜の放射帯を3層にわけ、最外側を粘着帯 ( $Z_1$ ) としている。同様に Park & Kim(2000)は韓国産ドジョウ科固有属 *Iksookimia* の卵膜構造について比較形態学的研究を行い、卵膜の放射帯を3層にわけ、最外側放射帯 ( $Z_1$ )は濾胞細胞の下にある粘着物質が付着するための部位であり、種によって概観を異にすると報告した。このように様々な分類群で、多様な環境に適応した卵膜構造が見いだされている。両生魚類については、Howe(1991)は、ヨダレカケと同亜目の両生魚類 *Dialommus fuscus* の卵において、高密度のフィラメントネットワークに関して、基質への粘着と周囲の卵と密に接するのを可能にする点を指摘した。同様の粘着ディスクは、水中に生息するイソギンポ科魚類 *Blennius pavo* でも観察されており (Patzner, 1984)、沈性卵を産むギンポ亜目魚類で共通する特徴として注目された。しかしながら、*D. fuscus* と *B. pavo* は共に卵表面の約 1/3 ほどを覆う高密度なフィラメントネットワークを持ちながらも、卵門付近にそのネットワークは存在せず、オープンスペースが存在し、容易に卵門が確認できる。本種においても卵表面の約 1/3 ほどがフィラメントに覆われ、さらに卵門周辺域まで完全に覆われている点で他と異なった。そのため、本種の付着器は他種と比べて粘着力がより高いと言ってよいだろう。このような本種の高密度な付着糸は、卵門まで長時間の乾燥に対して十分に水分の保持が可能な機能を持つこと、および多様な基質に対応可能な粘着構造を持ち、巣穴干出時には乾燥に耐え、さらに激しい波による乱流から卵の流失を防ぐ機能を果たしていることが推測された。

ヨダレカケの卵膜は、受精卵においては卵の内側から外側に向かって順に厚くなる7層構造を有し約  $8.52 \pm 0.05 \mu\text{m}$  ( $n=5$ ) の厚さを持っていた。これは Looning *et al.*, (1988) が示した卵膜の構造からみると層状構造が多い点で特異な形状を持

つといえる。水中生のイソギンポ科 *B. pavo* (Patzner, 1984) の卵(直径 1.2mm)においては卵の中心に向かって厚くなる 7 層構造の卵膜(約 4.2  $\mu$ m)が報告されており、本種の卵膜はその約 2 倍の厚さを持つことになる。7 層の卵膜構造はイソギンポ科共通のものとして注目される。また、卵膜表面には、均一な微細突起が並んでいた。卵膜上の特殊な構造物の機能について Robertson(1981)は、呼吸のためのガス交換、代謝の促進、防御、粘着、卵の上昇速度への影響などをあげている。本種の場合にも、このような構造物は潜在的に呼吸面積の増加や、水をからめとる水分保持面積の増加が考えられるので呼吸の為のガス交換や水分保持に効果があると考えられる。また、本種の卵は薄い黄色やオレンジ色を呈していた。これらの卵の色(明るい黄色、オレンジ、赤色)は、カロチノイドの存在によるものであり(Mikulín & Sojin, 1975; Balon, 1975)、その機能は呼吸時の酸素輸送を促進すると報告されている(Fishelson, 1976; Balon, 1977)ので、これらは、卵の空気中でのガス交換に効果を高めていると考えられる。

本種の卵膜の破断は特異的であった。このような破断は未だかつて報告されていない。本種の卵は、約半日ものあいだ干上がる最満潮線付近の巣穴に産出され、この巣穴は水没せずに波がかかるだけの日が多いこと、卵の孵化は大潮に同調していなかったこと、大潮のような潮位が高い日に巣穴が完全に水没する時間も約 30 分と非常に短いことがわかっている(第 3・4 章)。さらに本種の卵は、海水への浸漬だけでは孵化せず、波のような外的な刺激(振動)を受けることにより孵化することも確認されている(第 4 章)。これらのことから、本種の卵が、波の刺激により水を感じ、巣穴に波が打ち寄せる衝撃ではじけるように孵化している可能性が示唆された。

しかしながら、Fig. 5.2c で見られるように、菊花状に割れていない卵膜も観察されており、この違いがどのような場合に起きるかを機能面で説明する必要がある。

本種の卵膜の厚さ、付着糸の密度は陸上環境に対する生理的、形態的な適応によるものと考えられた。これらは本種の陸上での繁殖戦略を支えるのに重要な役割を果たしていると考えられた。今後は、卵門の発見による受精メカニズムと、生理的な卵の代謝メカニズムの解明によるさらなる陸上環境への適応の解明が望まれる。

## 第6章 総合論議

### 1. ヨダレカケの陸上適応戦略

本種は、潮上帯の岩上で尾を使ったジャンプ、水面移動、波への反転行動、ローリング行動という魚類において極めて稀な陸上への適応を進化させていた。これらの行動は、吻部の吸盤や、空気呼吸を可能にした皮膚構造などの形態変化によって裏打ちされており、これらにより、空気呼吸を行い、かつ波によって流されるのを防ぎ、アジ科魚類などの水中に生息する魚類からの捕食圧を軽減させていることが推察された。本種は、これらの適応により、1日の大半を藻類の採餌に費やすことが可能となり、競合相手である他魚種が進出できない潮上帯において独占的に藻類を採餌することに成功していた(第2章)。

本種の産卵が行われる巣穴は、最満潮線前後の潮上帯に位置する岩穴や岩の隙間に存在し、その繁殖行動のピークは、巣穴が水没するような満潮時ではなく、巣穴に適度に波が到達するような満潮前後の時間帯であった。その産卵は、高い湿度下で十分に行われ、高い受精率を示し、雄親により約半日もの間、干上がる巣穴で陸生生物から卵保護が行われた(第3章)。卵の孵化は、波の衝撃のような機械的な振動により誘引され(第4章)、卵には陸上環境に適応した厚い卵膜と波に流されないような強力な付着装置が見られた(第5章)。このように、本種は他の陸上産卵魚や、両生魚類と比較しても類稀な陸上への適応を行っていた。

また、卵は空気中で十分、発生を続け 7-10 日で孵化したこと。親の皮膚には、乾燥に耐える皮膚構造が見出されていること (Suzuki, 2003) などから、本種は親と卵の双方に、陸上環境における乾燥耐性が存在すると考えてよいだろう。

雄は、最満潮線付近に巣穴を構え、巣穴が水没するような満潮時には繁殖行動は、ほとんど行われていなかった(第3章)。沖縄県西表島に生息するヨダレカケ個体群も、岩礁性海岸の水面上の切り立った岩に生息していることが知られている(池辺裕子, 私信)。これらから、本種は共通して水から出て生活し、長時間干上がるような巣穴を持つと思われる。

しかしながら、本種の生活史には、なわばり雄以外は、波の届く場所を常に移動していること(第2・3章)。巣穴は必ず波の届く場所にあること(第3章)。浮遊仔魚期は水に帰ること(第4章)など、水から離れられない局面も多く存在していた。魚類の進化の過程において、突然変異や、地理的隔離などがきっかけとなり、このような生活史戦略を獲得したのか、もしくは余儀なくされたのかを知ることは困難であるが、いずれにしても本種のこの生活史は、魚類の適応放散のひとつの極致であると考えられる。

そもそも魚類が陸に卵を産むという行為にはさまざまな問題が考えられる。第1に、親と卵の乾燥の問題である。通常魚類では卵は水中に産卵するためにこの問題はまったく考えられることはないが、1日の約半分もの間、“水”との接触がほとんどない状態でいかにうまく卵を発育させるかということと、親自身の乾燥からの湿度保持は本種では大きなコストが伴う。第2に、捕食者の問題である。卵に対する捕食、雄自身に対する捕食やフナムシやカニなどの陸上生物からの捕食も大きなコストが伴う。第3に、受精の問題である。水中でない空気中でうまく受精できるの

かというコストが伴う。第4に、孵化の問題である。陸に産んでしまった卵はどうやって海に戻るのか、またどのように孵化するのかというコストが伴うだろう。

このような多くのコストを乗り越え、現在繁栄しているベネフィットとはいったい何なのだろうか。

魚類の陸域進出の生態的な主要な利益は、(1) 卵の発育の促進 (Macdonald *et al.*, 1995; Yamahira, 1996; DeMartini, 1999; Martin *et al.*, 2004)、(2) 他者の利用できない餌資源の独占 (Nelson, 1964; Sayer & Davenport, 1991)、(3) 捕食者からの回避 (Krekorian & Dunham, 1972; Sayer & Davenport, 1991; DeMartini, 1999; Martin *et al.*, 2004)、が知られている。

本種に当てはめて考えて見ると、本種の孵化期間である約7-10日 (水温22-30°C、気温15.1-32.3°C) を他の水中生のイソギンポ科魚類と比較すると [例えば、セダカギンポ *Exallias brevis*, 6-9日 (口永良部島、西浦湾) (木寺, 2004); カエルウオ *Istiblennius enosimae*, 4-11日 (Sunobe, 1995); *Meiacanthus nigrolineatus*, 10-11日 (Fishelson, 1976); フタイロカエルウオ *Ecsenius bicolor*, 約7.8日, 水温27-28度 (Suzuki, 2001); ハナダイギンポ *E. midas*, 約6.6日, 水温27-28度 (Suzuki, 2001)]、それほど大きな差があるようには思えない。それゆえ、本種においては、前述の陸上進出の利益に関してあまり重要でないと思われる。

第2の要因について、本種は、砕波帯の転石上で他魚種と重複することなく独占的に岩上の付着藻類を採餌していた(第2章)。水中生の藻類食魚類がある特定の潮位では、水没した岩の藻類を利用していると考えられるけれども、本種の生息場所である潮上帯における採餌において直接的な他種からの攪乱が無いことは、ヨダレカケにおける大きな利益だと考えられる。



最後に、著者は、本種の巣穴が水没したときに本種の卵が水中生の魚類によって捕食されたことを観察した。さらに、観察者の移動により岩上から水面にジャンプした本種の成魚個体がアジ科魚類によって捕食されたことも観察した。対称的に、卵と親は陸上環境においては、陸生捕食者から攻撃されることはあっても捕食されることはほとんどなかった。それゆえ、他者の利用できない餌資源の独占と親と子の双方にとっての低い捕食圧は、陸上環境への進出によってヨダレカケが享受する生態的な大きな利益であるだろう。ヨダレカケは、このような利益を求めて積極的に陸上に上がったのかもしれない。

激しい波に洗われ、環境変動の激しい潮上帯は、魚類にはあまり利用されていないと従来考えられてきた。しかしながら、本研究により、ヨダレカケのような特殊な生態を有する魚によって実にうまく利用されていた。このような魚類の生活史解明は、陸域から沿岸域を包含する健全な海洋生態系を評価するうえでの指標種的な役割を持つことが期待される。特に、本種は、潮上帯生物と水生生物の双方の局面を持っていることから、潮上帯環境と水中環境の健全さを、その存在で水中に潜ることなく目視によって証明できる貴重な魚類である。このような魚類の生き方の多様性に関する情報を蓄積することは、自然保護や環境教育において、非常に重要であると確信する。

## 要約

イソギンポ科魚類の1種ヨダレカケ *Andamia tetradactyla* は波に洗われる岩礁性海岸の潮間帯から潮上帯に生息する魚である。本種は潮間帯の水面上の岩に付着した藻類をはみながら干満により移動し、ときには水面上をとびはねて移動するなど特異な生態を有した。本研究は両生魚類 (Air-breathing fish)、ヨダレカケの生活史戦略を長期的な野外観察と水槽実験により行動生態学的観点から明らかにすることを目的として行った。

本種は潮上帯という陸域と水圏の狭間において、水面移動やジャンプ、波への反転行動、ローリング行動など巧みな行動を持っていた。また、その採餌行動は、群れを形成して日中に絶えず行われ、他魚類との競合の少ない砕波帯の藻類を独占的に採餌していることが明らかになった。

本種の産卵が行われる巣穴は、最満潮線前後の潮上帯に位置する岩穴や岩の隙間に存在し、その繁殖行動のピークは、巣穴が水没するような満潮時ではなく、巣穴に適度に波が到達するような満潮前後の時間帯であった。そして、その産卵は、高い湿度下で十分に行われ、高い受精率を示し、雄親により約半日もの間、干上がる巣穴で陸生生物から卵保護が行われた。このような産卵行動と、卵保護行動は魚類においては極めて稀であり、高い湿度を保持できるような巣穴の構造がこのような戦術の成功を左右する重要な要因であると考えられた。卵は空気中で発生を続け7-10日で孵化したが、その孵化は、潮汐に依存せず、また水への浸漬だけでは孵化せず、波の衝撃のような機械的な振動を引き金として孵化が誘引されることが示唆

された。孵化仔魚は約 43 日の海面浮遊期間を経た後に、再び上陸し、まもなく親と同様に採餌行動を行った。本種の卵には、陸上環境に適応した 7 層構造の厚い卵膜と波に流されないような強力な付着装置が見られ、潮上帯という過酷な環境条件に、実にうまく適応を行っていた。

このような極めて特殊な生活史を有する本種において、その陸上進出をもたらした生態的な利益は、水生捕食者からの回避と他者の利用できない餌資源の独占が本種の親と子にとって大きな利益があると結論した。

## 謝辞

本研究を行うにあたって御指導を頂き、また本論文をとりまとめる上でも終始丁寧な御校閲を賜った広島大学大学院生物圏科学研究科、水圏資源生物学研究室、具島 健二 教授、橋本 博明 教授、および坂井 陽一 助手に深く感謝申し上げます。また、本論文を御校閲、御指導して頂きました水族生理学研究室 植松 一眞 教授、瀬戸内圏フィールド科学研究センター 大塚 攻 教授にこの場を借りてお礼申し上げます。さらに、本研究に多大なる御協力と御助言を頂いた、長崎大学環東シナ海海洋環境資源研究センター 石松 惇 教授、広島修道大学人間環境学部 中野 進 教授、水産庁養殖研究所 鈴木 伸洋 博士、東京大学海洋研究所 原 政子 博士、東海大学社会教育センター・博物館 鈴木 宏易 氏にも心よりお礼申し上げます。

本研究の方向性および内容の検討に多くの御助言をいただき、さらに口永良部島での生活において多大なご助力をいただいた水圏資源生物学研究室のチェ・スンホ一、竹内直子、加村 聡、塚村慶子、藤田 治、門田 立、福井行雄、片岡朋子（敬称略）をはじめとする学生諸氏に厚くお礼申し上げます。本研究は日本科学財団笹川科学研究助成、財団法人藤原ナチュラルヒストリー財団による御助成を頂いた。この場を借りてお礼申し上げます。

また、本研究を温かく見守って頂き快く研究場所を提供して下さった口永良部島の住民の方々に心から感謝する。

最後に、私の研究を理解して頂き、長年にわたり甚大なご援助を頂いた、両親にこの場を借りて深くお礼申し上げます。

## 引用文献

- Balon, E. K. (1975). Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **32**: 821-864.
- Balon, E. K. (1977). Early ontogeny of *Labeotropheus* Ahl 1927(Mbuna, Cichlidae, Lake malawi), with a discussion on advanced protective styles in fish reproduction and development. *Environ. Biol. Fish.* **2**: 147-176.
- Brown, C. R., S. G. Malkom & Chin, H. G. (1991). Field and laboratory observations on microhabitat selection in the Amphibious Red Sea Rockskipper Fish, *Alticus Kirki*. *Mar. Behav. Physiol.* **19**: 1-13.
- Clayton, D. A. (1993). Mudskippers. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **31**: 507-577.
- Coleman, R. M. & Robert, U. F. (1991). Brood size, male fanning effort and the energetics of a nonshareable parental investment in bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus* (Teleostei:Centrarchidae). *Ethology* **87**: 177-188.
- Colombini, I., Berti, R., Ercolini, A., Nocita, A. & Chelazzi, R. (1995). Environmental factors influencing the zonation and activity patterns of a population of *Periophthaltnus sobrinus* Eggert in a Kenyan mangrove. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **190**: 135-149.
- DeMartini, E. E. (1999). Intertidal Spawning. In Intertidal fishes: life in two worlds: 143-164. Horn, M. H., Martin, K. L. M. & Chotkowski, M.A. (Eds.). San Diego: Academic Press.
- Dominey, W. J. & Blumer, L. S. (1984). Cannibalism of early life stages in fishes. In Hausfaster, G. & Hrdy, S. B. (eds). *Infanticide: Comparative and evolutionary perspectives*, Aldine Publishing Company. Pp 43-64.
- 道津善衛・太田泰三 (1973). クモギンポの生活史, 長崎大学水産学部研究報告, **36**: 13-22.
- 道津善衛・森内新二 (1980). イソギンポの生活史, 長崎大学水産学部研究報告, **49**: 17-24.
- 道津善衛 (1982). ニジギンポの初期生活史およびふ化後約 3 ヶ月の飼育魚の産卵, 長崎大学水産学部研究報告, **52**: 19-27.
- Fishelson, L. (1976). Spawning and larval development of the blenniid fish *Meiacanthus nigrolineatus* from the Red Sea. *Copeia* 1976: 798-800.

- FitzGerald, G. J. (1991). The role of cannibalism in the reproductive ecology of the three spine stickleback, *Ecology* **89**: 177-194.
- FitzGerald, G. J. & Whoriskey, F. G. (1992). Empirical studies of cannibalism in fish. In Elgar, M. A. & Crespi, B. J. (eds). *Cannibalism: Ecology and evolution among diverse taxa*, Oxford University Press. Pp 238-255.
- Gibson, R. N. (1969). The biology and behaviour of littoral fish. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **7**: 367-410.
- Gibson, R. N. (1982). Recent studies on the biology of intertidal fishes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **20**: 363-414.
- Gibson, R. N. (1993). Intertidal teleosts: life in a fluctuating environment. In *Behaviour of teleost fishes*. 2nd ed. : 513-536. Pitcher T. J. (Ed.). London: Chapman & Hall.
- Gordon, M. S., Gabaldon, D. J. & Yip, A. Y.-w. (1985). Exploratory observations on microhabitat selection within the intertidal zone by the Chinese mudskipper fish *Periophthalmus cantonensis*. *Mar. Biol.* **85**: 209-215.
- Graham, J. B. (1997). *Air-breathing fishes: evolution, diversity, and adaptation*. San Diego: Academic Press.
- Graham, J. B. (1973). Terrestrial life of the amphibious fish *Mnierpes macrocephalus*. *Mar. Biol.* **23**: 83-91.
- Graham, J. B., Jones, C. B. & Rubinoff, I. (1985). Behavioural, physiological, and ecological aspects of the amphibious life of the pearl blenny *Entomacrodus nigricans* Gill. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **89**: 225-268.
- Griem, J. N. & Martin, K. L. M. (2000). Wave action: the environmental trigger for hatching in the california gurunion *Leuresthes tenuis* (Teleostei: Atherinopsidae). *Mar. Biol.* **137**: 177-181.
- Gushima, K. & Murakami, Y. (1976). The reef fish fauna of Kuchierabu, offshore Island of southern Japan. *J. Fac. Fish. Anim. Husb., Hiroshima University* **15**: 47-56.
- Hara, M. & Mitani, I. (2003). Fine structures of the egg chorion of alfonsino *Beryx splendens*. *Japan. J. Ichthyol.* **50(2)**: 141-146. [In Japanese with English Abstract]
- Hara, M. (2003). Fine structures and functional characteristics of the gamete of the Japanese sand lance, *Ammodytes personatus*. *Japan. J. Ichthyol.* **50(1)**: 35-45. [In Japanese with English Abstract]
- Horn, M. H., Martin, K. L. M. & Chotkowski, M. A. (eds.) (1999). *Intertidal Fishes: Life in Two Worlds*. Academic Press, San Diego.

- Howe, J. C. (1991). Egg surface morphology of *Dialommus fuscus* Gilbert (Pisces: Labrisomidae). *J. Fish Biol.* **38**: 149-152.
- Ikebe, Y. & Oishi, T. (1996). Correlation between environmental parameters and behaviour during high tides in *Periophthalmus modestus*. *J. Fish Biol.* **49**: 139-147.
- Ishimatu, A., Hishida, Y., Takita, T., Kanda, T., Oikawa, S., Takeda, T. & Khoo, K. H. (1998). Mudskippers store air in their burrows. *Nature* **391**: 237-238.
- Johannes, R. E., (1978). Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. *Environ. Biol. Fish.* **3(1)**: 65-84.
- 狩野康比古 (1951). 付着型を異にする2種の魚卵. 動物学雑誌, **60**: 65-67.
- 狩野康比古 (1952). ニシンの卵子. 採集と飼育, **11**: 162-164.
- 木寺哲明 (2004). 口永良部島におけるセダカギンポ *Exallias brevis* の繁殖戦略に関する研究. 広島大学生物圏科学研究科修士論文.
- Kneib, R. T. (1987). Predation risk and use of intertidal habitats by young fishes and shrimp. *Ecology* **68**: 379-386.
- Kneib, R. T. (1993). Growth and mortality in successive cohorts of fish larvae within an estuarine nursery. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **94**: 115-127.
- Kobayakawa, M. (1985). External characteristics of the eggs of Japanese catfishes (Silurus). *Japan. J. Ichthyol.* **32**: 104-106.
- Kobayashi, T., Dotsu, Y. & Takita, T. (1971). Nest and nesting behavior of the mud skipper, *Periophthalmus cantonensis* in Ariake Sound. *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.* **32**: 27-40. [In Japanese with English Abstract]
- 小林知吉・道津善衛・三浦信男 (1972). トビハゼの卵発生および稚魚の飼育, 長崎大学水産学部研究報告, **33**: 49-62.
- Koya, Y., Munehara, H. & Takano, K. (1995). Formation of Egg adhesive material in Masked Greenling, *Hexagrammos octogrammus*. *Japan. J. Ichthyol.* **42**: 45-52.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. (1987). An introduction to behavioural ecology. Blackwell, Oxford.
- Krekorian, C. O. & Dunham, D. W. (1972). Preliminary observations on the reproductive and parental behavior of the spraying Characid *Copeina arnoldi* Regan. *Z. Tierpsychol.* **31**: 419-437.
- Kvarnemo, C., Ole, S. & Elisabet, F. (1998). Parental behaviour in relation to food availability in the common goby, *Anim. Behav.* **56**: 1285-1290.
- Laale, H. W. (1980). The perivitellin space and egg envelopes of bony fishes: a review.

- Copeia*, 1980: 210-226.
- Lindstrom, K. & Craig S.R. (1997). Food access, brood size and filial cannibalism in the fantail darter, *Etheostoma flabellare*. *Behav.Ecol. Sociobiol.* **40**: 107-110.
- Long, W. L. & Ballard, W. W. (1976). Normal embryonic stages of the White Sucker, *Catostomus commersoni*. *Copeia* 1976 : 342-351.
- Lonning, S., Kjorsvid, E. & Petersen, I. B. F. (1988). A comparative study of pelagic and demersal eggs from common marine fishes in North Norway. *Sarsia* **73** : 49-60.
- Losey, G. S. (1976). The significance of coloration in fishes of the genus *Hypsoblennius* Gill. *Bull. S. Calif. Acad. Sci.* **75**: 183-198.
- MacDonald, J. F., Bekkers, J., Macisaac, S. M. & Blouw, D. M. (1995). Intertidal breeding and aerial development of embryos of a stickleback fish (*Gasterosteus*). *Behaviour* **132**: 1183-1206.
- Maritime Safety Agency (1999). Tide tables, Vol. 1, 2000, Japan and its vicinities. Tokyo: Japan Hydrographic Association.
- Martin, K. L. M. (1995). Time and tide wait for no fish: intertidal fishes out of water. *Environ. Biol. Fish.* **44**: 165-181.
- Martin, K. L. M., Van Winkle, R. C., Draais, J. E. & Lakisic, H. (2004). Beach-spawning fishes, terrestrial eggs, and air breathing. *Physiological and Biochemical Zoology* **77(5)**: 750-759.
- Mikulin, A. Y. & Sojin, S. G. (1975). The functional significance of carotenoids in the embryonic development of teleosts. *J. Ichthyol.* **15**: 749-759.
- 宗原弘幸・三島清吉(1986). ニジカジカの胚発生と稚仔魚の形態変化, 日本水産学会誌, **33**: 46-50.
- Myers, R. F. (1991). Micronesian reef fishes: a practical guide to the identification of the coral reef fishes of the tropical central and western pacific. 2nd. ed. *Coral Graphi* 215pp.
- Nagahama, Y. (1983). The functional morphology of teleost gonads. In Hoar, W. S., Randall, D. J., Donaldson, E. M. (eds.). *Fish physiology* **9**: pp223-275. Academic Press, New York.
- Nakabo, T. (2002). Fishes of Japan with pictorial keys to the species, English edition. Tokyo: Tokai University Press.
- Nakamura, R. (1976). Temperature and vertical distribution of 2 tidepool fishes (*Oligocottus maculosus*, *O. snyderi*). *Copeia* 1976: 143-152.



- Nelson, K. (1964). Behavior and morphology in the glandulocaudine fishes (*Ostariophysi*, Characidae). *Univ. Calif. Publ. Zool.* **75**: 59-152.
- Nelson, J. S. (1994). *Fishes of the World*, 3rd ed. John Wiley and Sons, Inc, New York; 407-409.
- Nieder, J. (2001). Amphibious behaviour and feeding ecology of the four-eyed blenny (*Dialommus fuscus*, Labrisomidae) in the intertidal zone of the island of Santa Cruz (Galapagos, Ecuador). *J. Fish Biol.* **58**: 755-767.
- Ohta, H. (1984). Electron microscopic study on adhesive material of Pacific herring(*Clupea pallasii*) eggs. *Japan. J. Ichthyol.* **30**: 404-411.
- Okuda, N., Ito, S. & Iwao, H. (2003). Female mimicry in a freshwater goby *Rhinogobius* sp. *OR. Ichthyol. Res.* **50**: 198-200.
- Oliveira, RF., Carvalho, N., Miranda, J., Gonçalves, E. J., Grober, M. & Santos, S. (2002). The relationship between the presence of satellite males and nest-holders' mating success in the Azorean rock-pool blenny *Parablennius sanguinolentus parvicornis*. *Ethology* **108**:223-235.
- 踊場秀兵 & 石塚裕隆 (2003). 水槽内におけるヨダレカケ *Andamia tetradactyla* の繁殖と卵・仔魚, 東海大学海洋学部卒業論文.
- 沖山宗雄 (1988). 日本産稚魚図鑑, 東京, 東海大学出版会.
- Page, G. & Whiteacre, D. F. (1975). Raptor predation on wintering shorebirds. *Condor* **77**: 73-83.
- Park, J. Y. & Kim, I. S. (2000). Fine structure of oocyte envelopes of three related cobitid species in the genus *Iksookimia*(Cobitidae). *Ichthyol. Res.* **48**: 71-75.
- Patzner, R. A. (1984). The reproduction of *Blennius pavo*(Teleostei, Blenniidae) II. Surface structure of the ripe egg. *Zoologischer Anzeiger* **213**: 44-50.
- Petersen, C. W. & Marchetti, K. (1989). Filial cannibalism in the Cortez damselfish *Stegastes rectifraenum*. *Evolution* **43**(1): 158-168.
- Petranka, J. W., Just, J. J., Crawford, E. C., (1982). Hatching of amphibian embryos: the physiological trigger. *Science* **217**: 257-259.
- Pfister, C. A. (1999). Recruitment of Intertidal Fishes. In *Intertidal fishes: life in two worlds*: 181-196. Horn M. H., Martin K. L. M. & Chotkowski, M. A. (Eds.). San Diego: Academic Press.
- Phillips, R. R. (1977). Behavioral field study of the Hawaiian Rockskipper, *Istiblennius zebra* (Teleostei, Blennidae). *Z. Tierpsychol.* **43**: 1-22.

- Pitcher, T. J. (1993). Intertidal teleost: life in a fluctuating environment. In "The behaviour of teleost fishes" (T. J. Pitcher, ed. ), pp. 514-533.
- Rao, H. S. & Hora, S. L. (1938). On the ecology, bionomics and systematics of blennioid fishes of the genus *Andamia* Blyth. *Rec. Indian Mus.* **40**: 377-401.
- Robertson, D. A. (1981). Possible functions of surface structure and size in some planktonic eggs of marine fishes. *New Zealand J. Mar. Freshw. Res.* **15**: 147-153.
- Rohwer, S. (1978). Parent cannibalism of offspring and egg raiding as a courtship strategy. *Am.Nat.* **112**: 429-440.
- Sato, T., Hirose, M., Taborsky, M. & Kimura, S. (2004). Size-dependent male alternative reproductive tactics in the shell-brooding Cichlid fish *Lamprologus callipterus* in Lake Tanganyika. *Ethology* **110**: 49-62.
- Salfert, I. G. & Moodie, G. E. E. (1985). Filial egg-cannibalism in the brook stickleback, *Culaea inconstans* (KIRTNAND). *Behaviour* **76**: 152-161.
- Sayer, M. D. J. & Davenport, J. (1991). Amphibious fish: Why do they leave water? *Rev. Fish Biol. Fish.* **1**: 159-181.
- Shafer, D. J. (1991). The brown goby, *Bathygobius fuscus* (Gobiidae): Responses to biological and physiochemical intertidal gradients. *Pacific Sci.* **45**: 102.
- Shelton, W. L. (1978). Fate of the follicular epithelium in *Dorosoma petense* (Pisces: Clupeidae). *Copeia* 1978: 237-244.
- Shen, S. C., Yang, T. H. & Lin, J. J. (1986). A review of the blennioid fishes in the waters around Taiwan and its adjacent islands. *Taiwan Mus. Spec. Publ. Ser.* **5**: 1-74.
- Sikkel, P. C. (1988). Factors influencing spawning site choice by female garibaldi, *Hypsypops rubicundus* (Pisces: Pomacentridae). *Copeia* **3**: 710-718.
- Stehr, C. M. & Hawkes, J. W. (1979). The comparative ultrastructure of the egg membrane and associated pore structure in the starry flounder, *Platichthys stellatus*, and pink salmon. *Cell and Tissue Research* **202**: 347-356.
- Sunobe, T., Ohta, T. & Nakazono, A. (1995). Mating system and spawning cycle in the blenny, *Istiblennius enosimae*, at Kagoshima, Japan. *Environ. Biol. Fish.* **43**: 195-199.
- Suzuki, H., Ishida, E. & Ohashi, M. (2001). Reproductive behavior, egg and larvae of two blennioid fishes, *Ecsenius bicolor* (Day) and *E. midas* (Starck), in the aquarium. *Sci. Rep. Mus. Tokai Univ.* **3**: 29-42.
- Suzuki, N. (2003). Epidermal ultra-structure of *Andamia tetradactyla* with an adaptation for terrestrial habit. *Bull. Inst. Oceanic Res. & Develop., Tokai Univ.* **24**: 17-24. [In Japanese with English Abstract]

- Taborsky, M. (1994). Sneakers, satellites, and helpers: parasitic and cooperative behavior in fish reproduction. *Adv. Study. Behav.* **23**: 1-100.
- Taborsky, M. (1998). Sperm competition in fish; 'bourgeois' males and parasitic spawning. *Trends Ecol. Evol.* **13**: 222-227.
- Taylor, M.H., DiMichele, L. (1983). Spawning site utilization in a Delaware population of *Fundulus heteroclitus* (Pisces: Cyprinodontidae). *Copeia* 1979: 291-297.
- Thresher, R. E. (1984). Reproduction in reef fishes. New Jersey: TFH Publications.
- Thomson, D. A. & Muench, K. A. (1976). Influence of tides and waves on the spawning behavior of the Gulf of California grunion, *Leuresthes sardina* (Jenkins and Evermann). *Bull. S. Calif. Acad. Sci.* **75**: 198-203.
- Uno, Y. (1955). Spawning habit and early development of a puffer, *Fugu (Torafugu) Niphobles* (Jordan et Snyder). *J. Tokyo Univ. Fish.* **41**: 169-183.
- Walker, B. W. (1952). A guide to the grunion. *Calif. Fish Game* **38**: 409-420.
- Yamahira, K. (1996). The role of intertidal egg deposition on survival of the puffer, *Takifugu niphobles* (Jordan et Snyder), embryos. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **198**: 291-306.
- Yamakawa, T. (1969). Additional records of marine fishes from Amami (III). *Rep. Usa Mar. Biol., Sta.* **16**: 11-16.