

口永良部島におけるヤマズキベラの繁殖行動

渋野 拓郎・千葉 功
橋本 博明・具島 健二

広島大学生物生産学部, 東広島市 724

1994年4月25日 受付

要旨 ヤマズキベラ *Thalassoma lutescens* の繁殖行動について、南西諸島の口永良部島の磯水域で調査した。本種は雌性先熟の雌雄同体で、一次雄もわずかであるが存在した(3.6%)。雄には雌と同じ地味な黄色(I P)と派手な黄緑色(T P)の個体が存在した。TP雄は毎日午前遅くに、やや沖合の海底から突出した岩を中心として一時的に繁殖縄張を形成し、午後早くにそこへ移動してきた雌とペア産卵を行った。I P雄は雌と共に繁殖縄張内へ移動しストリーキングを行った。

キーワード: ヤマズキベラ, 雌性先熟雌雄同体, 複雄性種, 縄張訪問型の婚姻形態, 繁殖行動

緒 言

ベラ科魚類は熱帯から温帯の浅海サンゴ礁、岩礁域の代表的な魚類である。ベラ類は雌から雄へ性転換することがよく知られている(THRESHER, 1984; 余吾, 1987)。ヤマズキベラ *Thalassoma lutescens* (LAY et BENNETT)は、インド洋域と太平洋域の熱帯から亜熱帯のサンゴ礁や岩礁水域に広く分布し、全長は25cmに達するベラ科魚類である。本種は単独性で、底生の無脊椎動物を摂餌する(HIATT and STRASBURG, 1960; 橋本, 1973; SANO et al., 1984; 具島, 1981; 具島ら, 1991)。本種の体色、体形は雌雄によって著しく異なっている(CHOAT, 1969; COLIN and BELL; 1991)。繁殖行動については、潮汐により産卵時間の周期性があることが報告されているのみであり(KUWAMURA, 1981; COLIN and BELL; 1991)、婚姻形態、雌雄性、産卵行動についての詳細な報告はない。

本研究では、鹿児島県屋久島の北西にある口永良部島の磯でヤマズキベラの繁殖行動を調査し、未だ明らかにされていない本種の雌雄性及び婚姻形態、産卵様式について報告する。

調査場所と調査方法

調査は、1986年の6-11月、1988-’89年の各7-10月に、鹿児島県熊毛郡上屋久町口永良部島(30°28'N, 130°10'E)の北側に位置する西浦湾の東岸の磯を行った(渋野ら, 1993)。磯の海底は沖合いに向かって緩やかに傾斜しており、岸から沖合へ約75m、水深約0-3mの範囲の底質の大部分は死サンゴ岩盤からなるが、岸近くには直径0.5-1.0mの転石や死サンゴ片場が存在した。死サンゴ岩盤には深さ0.5-1.0mの溝があり、その底には直径0.5-1.0mの転石や死サンゴ片が散在していた。これより沖合の海底は急に傾斜しており、岸から沖合へ約75-100m、水深約3-8mの範囲の底質は死サンゴ岩盤からなり、所々に直径2-5mの岩や0.5-2mの岩盤の突出がみられた。さらに岸から沖合へ約100-200m、水深約8-18mの範囲の底質は死サンゴ岩盤で、所々に3-10mの岩盤の突出があり、その間には直径1-5mの岩もみられた。この急傾斜した斜面上が産卵場所となった。

繁殖行動の観察は、午前8時から日没の間に主にスノーケリングにより行い、雌雄の採餌場所、産卵行動及び産卵時刻を水中ノートと水中カメラを用いて詳細に記録した。本種の雄個体は尾鰭の上下両端が伸長しているため、雌雄とも尾叉長を目測した。個体の詳細な行動を明らかにするために、各個体を体の斑紋や傷の有無及びアクリルペイントの皮下注射(THRESHER and GRONELL, 1978)により標識を付けて個体識別を行った。

繁殖縄張は、1989年9月14日から10月26日の観察期間中、産卵場所で縄張を形成している雄について30分間観察を最低1回行い、縄張を持つ雄が雌との産卵行動の間に他の雄を攻撃した位置を記録し、その最大範

網を繩張とした。

標本は繁殖時間以外に岸近くの生息域で水中銃、刺網、釣りによって採集した。採集標本はその体色を記録した後、ホルマリン10%水溶液で固定して研究室に持ち帰り、体長（尾叉長）を計測し、生殖腺を摘出した。明らかに判別できた卵巣を除いた精巢及び肉眼で性の判別が不可能な生殖巣はパラフィン法によって組織切片を作成し、ヘマトキシリソとエオシンの二重染色を施して顕微鏡下で雌雄及び一次雄、二次雄を判別した。

結果及び考察

雌雄性 本種の色彩と形態には2つのタイプが認められた。その1つは尾叉長91–197 mmの個体でみられ、体全体が黄色で、背鰭前端に黒斑があった。背鰭、臀鰭の基部は赤色であった（initial phase: IP）。他のタイプは尾叉長187–255 mmの個体にみられ、体全体が黄緑色で、頭部には鮮やかな赤色の帶び状斑紋があった。胸鰭後縁は先端から基部にかけて濃紺色で、尾鰭の上下両端部は赤色で伸長していた（terminal phase: TP）（荒賀、1984参照）。この2つのタイプ以外にIPとTPの中間の色彩と形態を示す個体もみられた。

採集標本の生殖腺を肉眼と組織学的方法によって調べた結果をFig. 1に示す。IPの196個体中181個体が卵巣を持っていた（Fig. 2-1）。残りの15個体は精巢を持っていたが、その中の尾叉長128–164 mmの6個体の精巢の構造は全体を包む薄い膜がなく、小葉の接合部に輸精管がみられる一次精巢であった（Fig. 2-2）。このような構造は、これらの個体が産まれながらの雄であることを示している（REINBOTH, 1970）。尾叉長155–197 mmの9個体は、これらの個体が雌から性転換した個体であることを強く示す卵巣被膜の名残りである精巢全体を包む薄い膜があり、その膜内に輸精管がみられる二次精巢を持っていた（REINBOTH, 1970; SADOVY and SHAPIRO, 1987）（Fig. 2-3）。TPの36個体は全て精巢を持っていたが、その中の尾叉長163–238 mmの3個体は一次精巢を、尾叉長187–255 mmの33個体は二次精巢を持っていた。IPとTPの中間的色彩と形態を示す尾叉長178–211 mmの17個体は二次精巢を持っていた。したがって、標本中（n

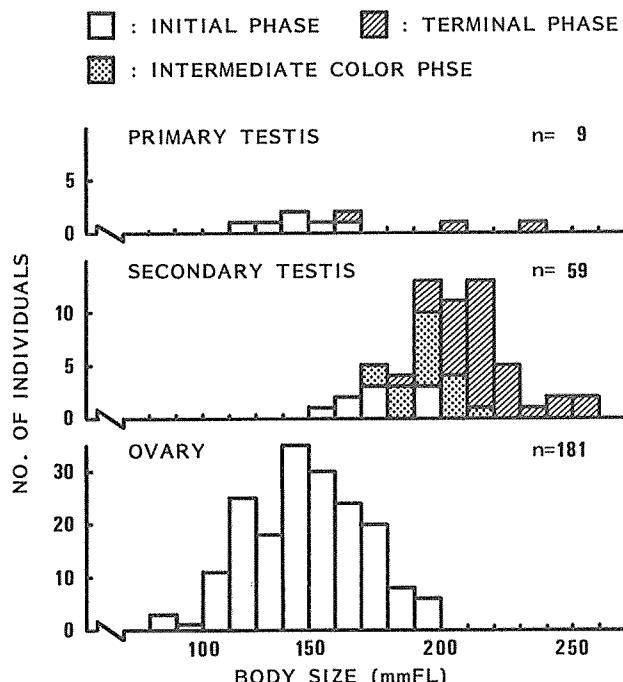


Fig. 1. Relationships between size, color phase and gonad condition in *Thalassoma lutescens*.

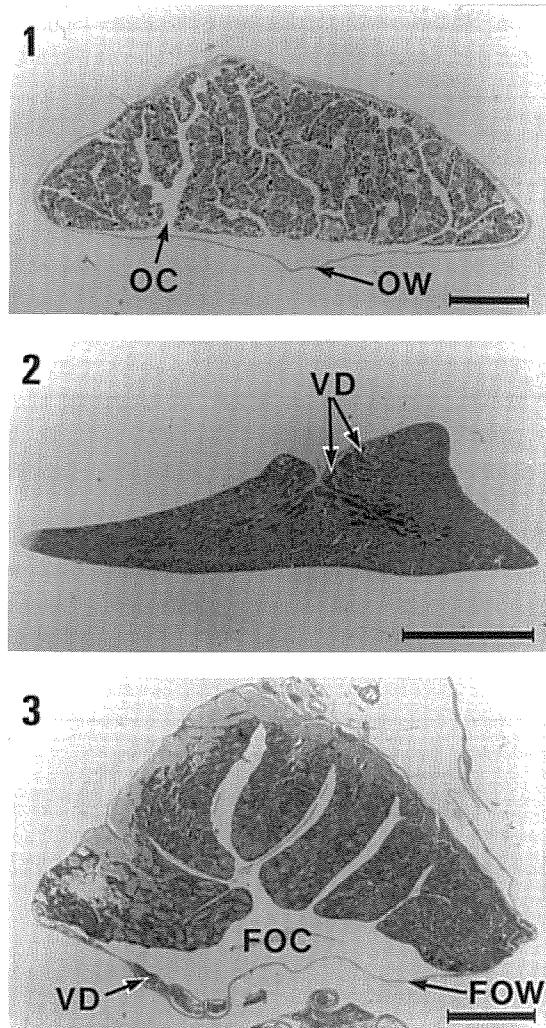


Fig. 2. 1) Cross section of ovary, 2) primary testis and 3) secondary testis of *Thalassoma lutescens*. OC—ovarian cavity; OW—ovarian wall; FOC—former ovarian cavity; FOW—former ovarian wall; VD—vas deferens. Each scale bar represents 1 mm.

=249) での一次雄の出現率は3.6%であった。

以上のことより、ヤマブキベラの雌は尾叉長150–200 mm の範囲で性転換して二次雄となること、性転換に伴って体色変化が起こり、黄色の IP から黄緑色の TP に変化することが明らかとなった。一次雄も上述した範囲内で体色が黄色の IP から黄緑色の TP に変化した。本種が性的二型を示すことは、CHOAT (1969) がオーストラリアのヘロン島で、COLIN and BELL (1991) がマーシャル群島で調査した結果と一致した。また、本種は雌から性転換した二次雄に加えて、生まれながらの雄、一次雄が存在する複雄性種であることが明らかとなった。しかし、この一次雄の比率 (3.6%) は、他のベラ類と比較して非常に低かった (例えば、ホンベラ *Halichoeres tenuispinnis* では50.8%, 中園, 1979; その他 ROBERTSON and CHOAT,

1974; MEYER, 1977; WARNER and ROBERTSON, 1978 も参照)。

雄の繁殖縄張 雄雄とも繁殖行動以外の時間には主に岸から沖へ約20-150m、水深約2-10mの範囲で、具島(1981)も観察しているように、単独またはブダイ類などについて泳ぎながら岩や死サンゴ岩盤上で採餌しているのが見られた。

尾叉長20cm以上の大型のTP雄の多くは、午前10頃になると岸近くの採餌場所を離れ、岸から沖へ約100-200m、水深約8-18mの産卵場所へ移動して、岩(直径1-5m)や岩盤の突出部(高さ3-10m)を中心に繁殖縄張を形成した(縄張D, H, I, J, K)。一方、尾叉長20cm未満の小型のTP雄の中には、岸から沖へ約75-150m、水深約3-10mの範囲から移動することなく、その場所で岩(直径1-5m)や岩盤の突出部(高さ3-5m)を中心に繁殖縄張を形成した個体も認められた(縄張A, B, C, E, F, G)。以上のように、観察区域内には11箇所の繁殖縄張が形成された(Fig. 3)。

縄張は多くの場合、午前10時頃から午後4時頃にかけて形成された。縄張を持つ雄(以後縄張雄とする)が自己的縄張内に侵入したTP雄やIP雄を発見すると、そこへ突進して追い払う行動(rushing)を示した。しかし、侵入したTP雄が逃げ出さない場合は、縄張雄と侵入したTP雄が、互いに鰓を立てて平行に並んで直線的に泳ぐ行動(parallel swimming)や互いに激しく噛み合う行動(biting)もみられた。

これらの縄張の広さは、平均 1034.1 ± 659.9 (SD) m^2 ($n=11$) であった。1989年9月14日から10月26日の産卵行動の調査期間中、縄張雄の交代はなかった。

産卵行動 雌は午前11時頃になると岸近くの採餌場所を離れ、単独か途中で出会った雌と2-5個体の群れをなし産卵場所へ移動を始めた。雌の産卵場所と採餌場所の間の移動経路は個体により決まっていた。また、雌の中には、約800m離れた観察区域外の岬の先端部近くの産卵場所まで移動した個体もあった。

縄張雄が1尾の雌と産卵するペア産卵行動について以下に示す(Fig. 4)。縄張雄は、自己の縄張内に現

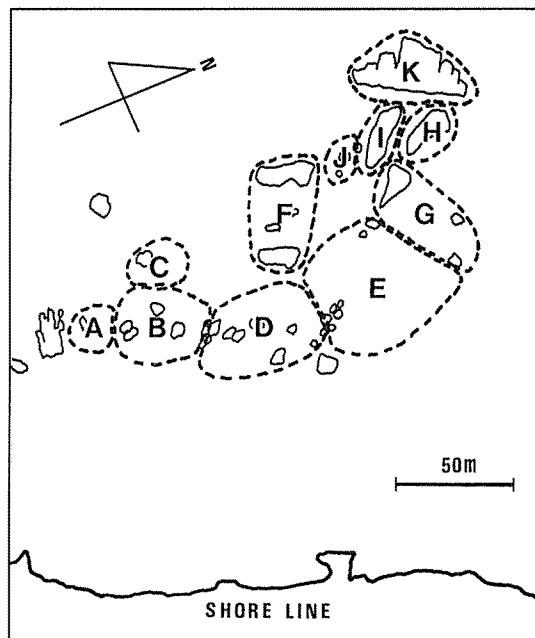


Fig. 3. Location of male mating territories of *Thalassoma lutescens*, observed from 14 September to 26 October, 1989. The area enclosed by a broken line shows each mating territory (A-K). Fine solid lines indicate prominent rocks.

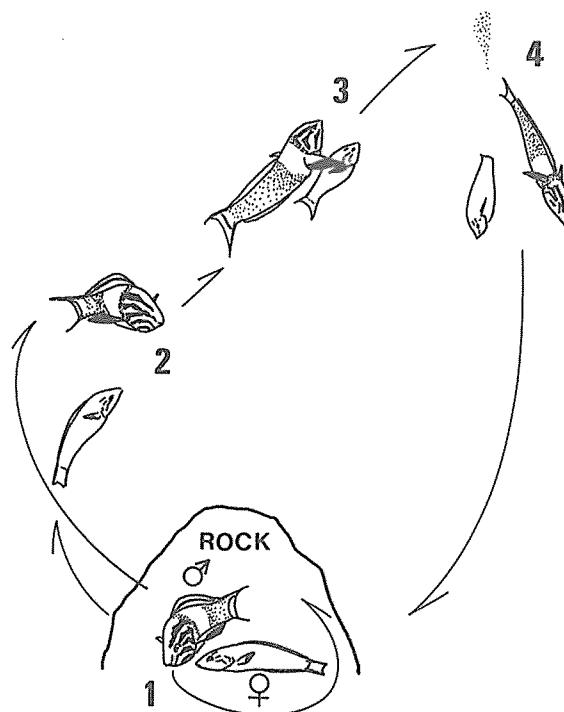


Fig. 4. Schematic representation of pair spawning of *Thalassoma lutescens*: 1) circling; 2) quivering; 3) upward spawning rush; 4) spawning.

われた雌に対してすばやく泳ぎ寄り、尾鰭、背鰭、臀鰭を広げ胸鰭を横に伸ばした状態で、雌の周囲を小さく回る行動 (rush and circling) を示した。雄は circling を行った後、縄張の中心部の岩の周囲を活発に泳ぎ回りながら、時々胸鰭を横に伸ばし尾鰭を激しく振って斜め上方に約 1 m 突進し、再び中層に戻る行動 (looping) を示した。また、縄張雄は縄張の中心部の岩の約 1 m 上で尾鰭を閉じ、背鰭、臀鰭を広げた状態で、胸鰭を横に伸ばし小刻みに動かす行動 (pectoral-fluttering) を繰り返し、底にいる雌を岩の上に誘った。このような求愛行動中には、雄の体側中央部には青白色の横帯が現われた。誘われた雌が岩の上に上がって来ると、雄は雌の上方を小さく弧を描くように回り、さらに雌を上へと誘った。雄は雌がすぐ下まで来ると、体を S 字状に曲げ、胸鰭を横に伸ばした状態で一瞬体全体を小刻みに激しく震わせた (quivering)。その後、雌雄はともに斜め上方に約 1.2–1.5 m 突進した (upward spawning rush)。その際、雌が雄よりも一瞬早く突進を始めた。突進している途中で雄は雌に追い付き体を接触させた。雌雄は水面下 1–2 m の突進の頂点で体を曲げ、反転する瞬間に放卵と放精を行なった (spawning)。頂点には放精と放卵による直径 20 cm ぐらいの白濁が認められた。その後、直ちに雌と雄は左右に別れて底に戻った。雄は産卵直後の雌に近づき、再び circling を行った (post spawning display) が、それに対して雌は反応を示さず岸へ戻った。

縄張雄と雌が放精放卵する瞬間に、雌と一緒に雄の縄張に移動してきた小型の IP 雄が突進し、同時に反転したのも観察された (streaking)。この IP 雄は、反転後縄張を持つ雄によって縄張内から追い出された。縄張雄と雌のペア産卵は全部で 259 回観察され (1986 年 13 回, 1988 年 48 回, 1989 年 198 回), そのうち IP 雄がストリーキングしたのは 4 回であった。

縄張雄の 1 日の産卵回数については、1989 年の 9 月 14 日から 10 月 26 日の観察結果によると (Table 1), 採餌場所と縄張が別な縄張 D, I, J, K の大型の縄張雄の 1 日の産卵回数は 2–21 回で、平均は 13.9 ± 6.3 (SD) 回 ($n=10$) であった。一方、採餌場所と縄張が重複していた縄張 B, C, E の主に小型の縄張雄の 1 日の

Table 1. No. of spawning activities of territorial males in *Thalassoma lutescens*, from 14 September to 26 October, 1989

Mating territory	FL of territorial male (mm)	No. of spawnings observed per day and date
B	190	0 (21 Oct.), 0 (24 Oct.)
C	180	0 (16 Oct.), 0 (18 Oct.)
D	210	9 (14 Sep.), 11 (15 Sep.), 2 (28 Sep.), 6 (26 Oct.)
E	200	6 (14 Oct.)
I	250	18 (10 Oct.), 21 (11 Oct.), 21 (12 Oct.)
J	200	16 (6 Oct.), 15 (9 Oct.)
K	230	20 (25 Oct.)

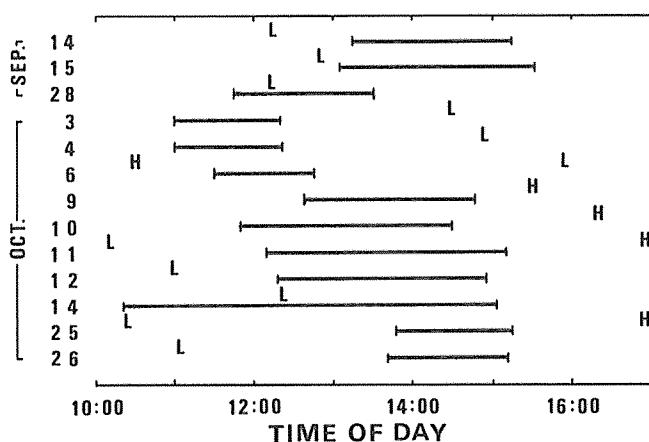


Fig. 5. Diurnal spawning activities of *Thalassoma lutescens* in the study area, observed from 14 September to 26 October, 1989. Solid lines indicate the range of spawning time. H—time of high tide; L—time of low tide.

産卵回数は0-6回で、平均は 1.2 ± 2.4 (SD) 回 ($n=5$) であった。

大型の縄張雄は、雌が産卵を終えてその場所から完全に去った後も縄張周辺のパトロールを続け、午後5時頃には岸よりの採餌場所へ戻った。本種の産卵期については明らかにできなかったが、1986年の調査では、調査を始めた6月18日にはすでに産卵は始まっており、11月以降はみられなかった。

産卵は毎日ほぼ正午から午後3時頃の間に行われ(Fig. 5)、沖縄県八重山諸島の黒島(KUWAMURA, 1981)やマーシャル諸島のエニウェトク環礁(COLIN and BELL, 1991)での報告と異なり潮汐による周期性はないと思われる。

婚姻形態と産卵様式 大型のTP雄は毎日午前遅くに沖合の斜面上に移動して一時的な繁殖縄張を形成し、午後早くにそこに移動してきた雌と産卵した。一方、斜面上で採餌していた小型のTP雄はその場所で繁殖縄張を形成し、移動してきた雌と産卵しようとしたが、ほとんど産卵することはできなかった。このように、口永良部島の磯では、本種の婚姻形態は縄張訪問型であることが明らかとなった。本種の繁殖縄張が形成された斜面上は、産み出された卵を捕食者の少ない沖合へ早く移送するのに適した場所であった(渋野ら, 1993)。

本種の産卵は、ほとんどが縄張を持つ大型のTP雄と雌とのペア産卵であった。本種のペア産卵様式は同属のブルーヘッド *Thalassoma bifasciatum* (REINBOTH, 1973; ROBERTSON and HOFFMAN, 1977), ニシキベラ *Thalassoma cupido* (MEYER, 1977) とよく類似していたが、quivering の時に体をS字状に曲げるこ

と、post spawning display がみられたことで異なった。本種の post spawning display は COLIN and BELL (1991) でも報告されている。IP 雄のストリーキングは他の複雄性のベラ類と同様であったが (WARNER et al., 1975; WARNER and ROBERTSON, 1978; 中園, 1979), 本調査場所では COLIN and BELL (1991) がマーシャル諸島で報告している IP 雄による群産卵は観察されなかった。

謝辞 本論文をとりまとめるにあたり、有益な御助言をいただいた広島大学名誉教授角田俊平博士に深謝する。また、研究を遂行するにあたり、こころよく調査場所を提供して下さった口永良部島の方々に厚くお礼申し上げる。

引用文献

- 荒賀忠一. 1984. ベラ科, p. 205, pl. 199, 益田一・尼岡邦夫・荒賀忠一・上野輝彌・吉野哲夫, 編. 日本産魚類大図鑑. 東海大学出版会, 東京.
- CHOAT, J. H. 1969. Studies on the biology of labroid fishes (Labridae and Scaridae) at Heron Island, Great Barrier Reef. Ph.D. Thesis, Univ. Queensland, St. Lucia, 294 pp.
- COLIN, P. L. and L. J. BELL. 1991. Aspects of the spawning of labrid and scarid fishes (Pisces: Labroidei) at Enewetak Atoll, Marshall Islands with notes on other families. *Env. Biol. Fish.*, 31: 229-260.
- 具島健二. 1981. 口永良部島における磯魚の摂餌生態に関する研究. 広島大学生物生産学部紀要, 20: 35-63.
- 具島健二・羽澄義穂・角田俊平. 1991. 口永良部島におけるヤマズキベラ *Thalassoma lutescens* の成長に伴う食性と採餌行動の変化. 魚類学雑誌, 38: 307-313.
- 橋本 淳. 1973. 珊瑚礁に於けるベラ類 Labridae の食性について. *Kuanos Oikos* (鹿児島大学海洋生態研究会), 16: 67-96.
- HIATT, R. W. and D. W. STRASBURG. 1960. Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. *Ecol. Monogr.*, 30: 65-127.
- KUWAMURA, T. 1981. Diurnal periodicity of spawning activity in free-spawning labrid fishes. *Japan. J. Ichthyol.*, 28: 343-348.
- MEYER, K. A. 1977. Reproductive behavior and patterns of sexuality in the Japanese labrid fish *Thalassoma cupido*. *Japan. J. Ichthyol.*, 24: 101-112.
- 中園明信. 1979. 日本産ベラ科魚類5種の性転換と産卵行動に関する研究. 九州大学農学部附属水産実験所報告, 4: 1-64.
- REINBOTH, R. 1970. Intersexuality in fishes. pp. 515-543 in G. K. Benson and J. G. Phillips, eds. Hormones and the environment. *Mem. Soc. Endocrinol.*, 18. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- REINBOTH, R. 1973. Dualistic reproductive behavior in the protogynous wrasse *Thalassoma bifasciatum* and some observations on its day-night changeover. *Helgoländer wiss. Meersunters.*, 24: 174-191.
- ROBERTSON, D. R. and J. H. CHOAT. 1974. Protogynous hermaphroditism and social systems in labrid fish. *Proc. 2nd Int. Symp. Coral Reefs*, 1: 217-225.
- ROBERTSON, D.R. and S. G. HOFFMAN. 1977. The roles of female mate choice and predation in the mating systems of some tropical labroid fishes. *Z. Tierpsychol.*, 45: 298-320.
- SADOVY, Y. and D. Y. SHAPIRO. 1987. Criteria for the diagnosis of hermaphroditism in fishes. *Copeia*, 1987: 136-156.
- SANO, M., M. SHIMIZU and Y. NOSE. 1984. Food habits of teleostean reef fishes in Okinawa Island, southern Japan. *Univ. Mus., Univ. Tokyo, Bull.*, 25: 1-128.
- 渋野拓郎・橋本博明・具島健二. 1993. カノコベラの産卵場所の水流環境. 生物生産学研究, 広島大学生物生産学部紀要, 32: 87-92.
- THRESHER, R. E. 1984. Reproduction in reef fishes. T.F.H. Publ., Neptune City, New Jersey, 399pp.
- THRESHER, R. E. and A. M. GRONELL. 1978. Subcutaneous tagging of small reef fishes. *Copeia*, 1978:

- 352-353.
- WARNER, R. R. and D. R. ROBERTSON. 1978. Sexual patterns in the labroid fishes of the western Caribbean, I : the wrasses (Labridae). *Smithson. Contr. Zool.*, 254: 1-27.
- WARNER, R. R., D. R. ROBERTSON and E. G. LEIGH, Jr. 1975. Sex change and sexual selection. *Science*, 190: 633-638.
- 余吾 豊. 1987. 魚類にみられる雌雄同体現象とその進化. 中園明信・桑村哲生編. 魚類の性転換, pp. 1-47. 東海大学出版会, 東京.

**Reproductive behavior of the wrasse,
Thalassoma lutescens, at Kuchierabu-jima**

Takuro SHIBUNO, Isao CHIBA,
Hiroaki HASHIMOTO and Kenji GUSHIMA

*Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima University,
Higashi-Hiroshima 724, Japan*

Reproductive behavior of the wrasse, *Thalassoma lutescens*, was studied on a shallow reef at Kuchierabu-jima Island, southern Japan. The population consisted of protogynous hermaphrodites and a few (3.6%) primary males. The species is sexually dichromatic: secondary males showed the terminal phase (TP), and primary males the initial phase (IP) similar to females. TP males set up temporary mating territories above prominent rocks on the offshore reef slope in the late morning, and pair-spawned with females, which migrated there from the inshore area in early afternoon. IP males, which migrated into the mating territories with females, spawned by streaking.

Key words: *Thalassoma lutescens*, protogynous hermaphrodite, diandry, lek-like mating system, reproductive behavior