

インドネシア、バンガイ島のテンジクダイ科魚類 *Pterapogon kauderni* の産卵行動

林 公 義*

Spawning behavior of Banggai Cardinalfish,
Pterapogon kauderni

HAYASHI Masayoshi*

Spawning behavior of *Pterapogon kauderni* was studied in the inner shallow waters on coral reef of Banggai Island, central Sulawesi, Indonesia. This species named Banggai cardinalfish is an endemic fish of the Sulawesi Sea. Adults and youngs of *P. kauderni* usually foraged at night, gathering in bottom-water, and rested in small dense aggregations (20-30) in some poisonous invertebrate shelters such as corals, sea anemones and sea urchins, in the daytime. Male/Female pairs began to separate from an each aggregation as early as 2-4 days before the beginning of the spawning time. The pair stays at its home site during the daylight hours of each day, attacking and chasing other conspecific approaching it. These prespawning behavior which is the same as the courtship display were taken the lead by the positive female. The courtship patterns of a pair are as follows: warping and side-to-side position by a female, nuzzling and parallel-circling of a pair, mouth-opening by a male. The prespawning behavior on the morning of mating was the same as the courtship mentioned above. An egg mass was released when the pair assumed side-to-side position. The male takes an egg mass in his mouth within 2.45-3.12 seconds after spawning. Individual numbers of the egg are 16 to 18 on an average and 2.5 to 3.5 mm in each diameter. External fertilization occurs in the male's mouth within a few minutes after fertilizing, during the slowly-circling by the female. After spawning, the egg-incubating male either continued to stay with the female in home site. The period of male's mouthbrooding was two weeks at various egg stages and about one more week at juveniles stage after hatching.

はじめに

テンジクダイ科魚類にみられる産卵や口腔内孵化習性の観察については、国内外からの報告はあるがいずれも水槽内での観察例が報告されているだけで、野外における観察 (GARNAUD, 1950; 長崎水族館飼育係, 1962; 中原, 1962; 田名瀬, 1968; 峰・道津, 1973; ALLEN, 1975;

KUWAMURA, 1983, 1985) は少ない。

テンジクダイ科 *Pterapogon* 属の *Pterapogon kauderni* KOUMANS, 1933はインドネシア東部のスラウェシ島周辺の島々にだけ分布し、本科魚類の中では極めて分布域が限定された稀種である。本種については原記載以後の報告例はほとんどなかったが、近年では鑑賞魚として東欧諸国で輸入

* 横須賀市自然・人文博物館 Yokosuka City Museum, Yokosuka 238-0016.

原稿受付 1998年12月5日。横須賀市博物館業績第521号。

キーワード：産卵行動、インドネシア、*Pterapogon*属、テンジクダイ科 Key words : reproduction, Indonesia, *Pterapogon*, Apogonidae.

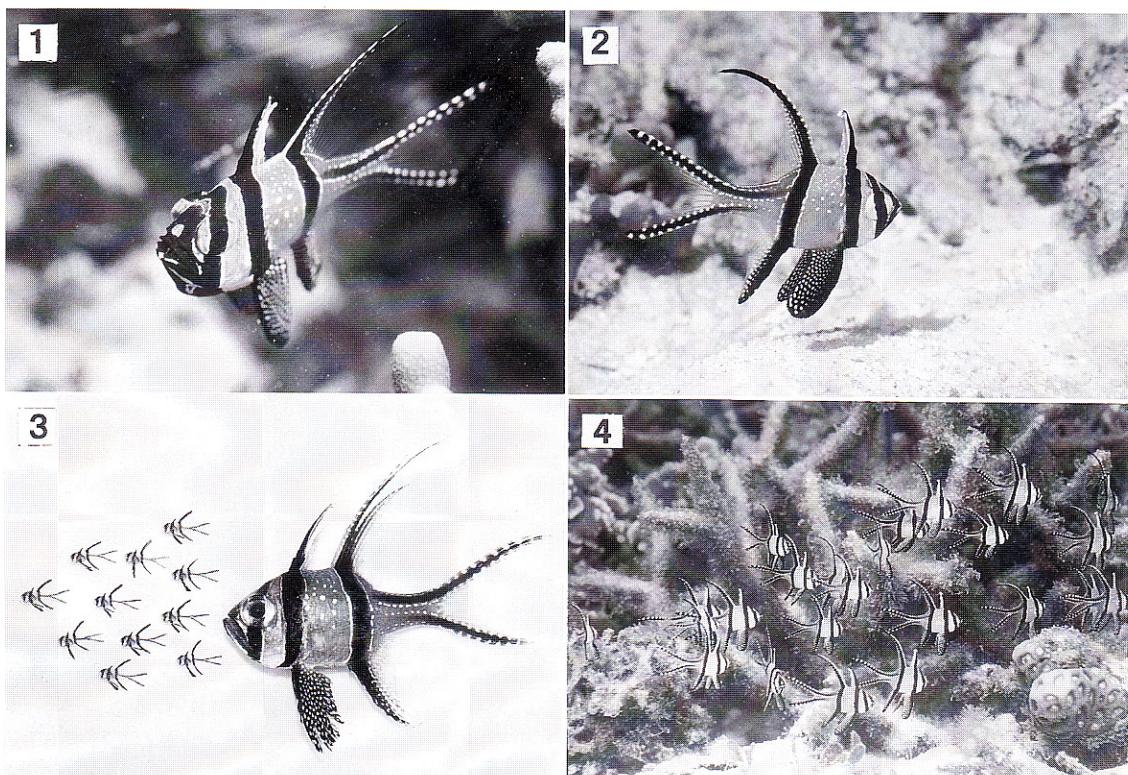
されはじめ、ALLEN and STEEN (1995) によるスラウェシ島調査の結果、原記載地であるバンガイ島での生息状況が報告された。筆者は1997年12月20日から1998年1月10日まで、スラウェシ島を訪れる機会を得、バンガイ島の内湾において *Pterapogon kauderni* の観察を行った（林・尾崎、1998 b）ので、本報では本種の繁殖行動と産卵習性について報告する。

調査場所と方法

調査と観察は、セントラル・スラウェシ島東岸沖のバンガイ島 (12° S, 123° E) にある珊瑚礁内湾で行った。島の中心地から船で1時間ほど南下した位置にある内湾は、周縁はほとんど隆起珊瑚礁海岸であるが、湾の中奥部にはマングローブ水域が発達している。湾奥から水深15m付近の湾

口まではなだらかな海底が続き、湾口から沖は水深80m付近まで急峻な地形となる。湾内の六放サンゴや八放サンゴ類相はそれほど豊富ではないが、調査水域内から約230種類の珊瑚礁魚類が確認できた（林・尾崎、1998 a）。

調査時間と方法は、早朝から日没 (6 : 00AM ~ 8 : 00PM) まで、SCUBA潜水によって行った。また観察は、目視記録と並行してVTR (SONY・BETA-CUM) で撮影し、最大干潮線以下の水深5 m以浅で生活する本種の産卵習性や行動の観察を行った。調査期間中の潮汐は小潮が12/21~23, 1/5~7、大潮が12/28~31という潮周期で、潮汐差は小潮時が35 cm、大潮時が160 cmであった。調査地付近の湾内の表面水温は、25~27°Cであった。



第1図. ♂の *Pterapogon kauderni*, T.L. 50 mm (目測); 第2図. ♀の *Pterapogon kauderni*, T.L. 50 mm (目測); 第3図. 口腔内保育中の♂成魚 (YCM-P33502-1, S.L. 62.4 mm) と放出直前の稚魚 (YCM-P33502-2~12); 第4図. *Pterapogon kauderni* の群がり、シェルターはイソギンチャク。

観察種の概要

テンジクダイ科*Pterapogon*属（1属2種）の*P. kauderni*（以下本種と記す）は、体型や鰓の形状はマンジュウイシモチ（*Sphaeramia*）属に極めて類似する。親魚の体長は50~60 mmで、外観による性的2型はほとんどない（第1, 2図）。本種は海産のテンジクダイ科の中では最も大型の卵を産み、雄の親魚は直径3.5 mm程度の卵を16~18個ほど口腔内で保育する（第3図）。主に水深2~6 m（調査では17 m付近まで確認）の珊瑚礁底付近に生息し、マングローブ域の海草場でも稀に見られる。産卵時期の番（つがい）を除いて、主にガンガゼ類や大型のイソギンチャク類、ウンバチ類、サンゴ枝の周辺をシェルターとして利用しながら集合（群がり）生活をする（第4図）。主に浮遊性甲殻類を夜間に捕食する。本種の分布域はインドネシア・スラウェシ諸島のなかでもバンガイ島周辺海域だけに知られている。

結果

1) 産卵前の行動（第5図-1~8）

調査期間中に3組の産卵行動を観察した。番になる前は、大型の♂に対して♀だけが体を小刻みに震わせながら求愛する行動が1~2日間続いた。普段は各シェルター付近に成魚と幼魚の混じった20~40尾が群がっているが、番形成のきっかけは1♀が1♂を誘導しながら群がりの中の成魚グループから3~4 m程度離れ、岩やサンゴ類などの物陰に番で終日定位した。この番が産卵行動をおこすまでにさらに2~3日を要した。この場合初めの♀の求愛行動に対して♂はどの番においても受身であり、決して♂から行動することはなかった。産卵誘発行動も♀から開始され、定位する♂への左右への回り込み行動と♀の積極的な♂腹部への「体のすり寄せ」および♀吻部での♂腹部への接触行動とが繰り返された。接触行動時に♀は垂直鰓を細かく振動させ、♂を刺激していた。この行動は♂の受入態勢が可能になるまで3~6時間ほど継続する。♂が♀の腹部接触に応えながら、垂直鰓を振動させ始める頃になると、「あくび」に似た口の開閉運動をするようになり、♀の産卵直前では特に頻繁に行った。

2) 産卵行動（第5図-9~15）

産卵直前になると、番は今までのシェルターから群生するガンガゼ類の棘間付近に移動し、2~

3回の「体のすり寄せ」と腹部接触を行った直後に♀は産卵を開始した。この時点ですと♀が「体のすり寄せ」をする互いの接触角度は、それ以前の接触角度よりも広かった。粘着糸で繋がった16~18個の卵塊は、ほとんど一瞬（2.45~3.12秒：VTR計測による）に♂の口腔内に収納された。受精のタイミングをVTRにより精査すると、♀は卵塊の排出と同時に大きな左右の腹鰓と臀鰓を♂の腹側に向けて湾曲させ、卵塊の「受け皿」状の構造をつくってから産卵を開始し、この時点で♂が放精した。

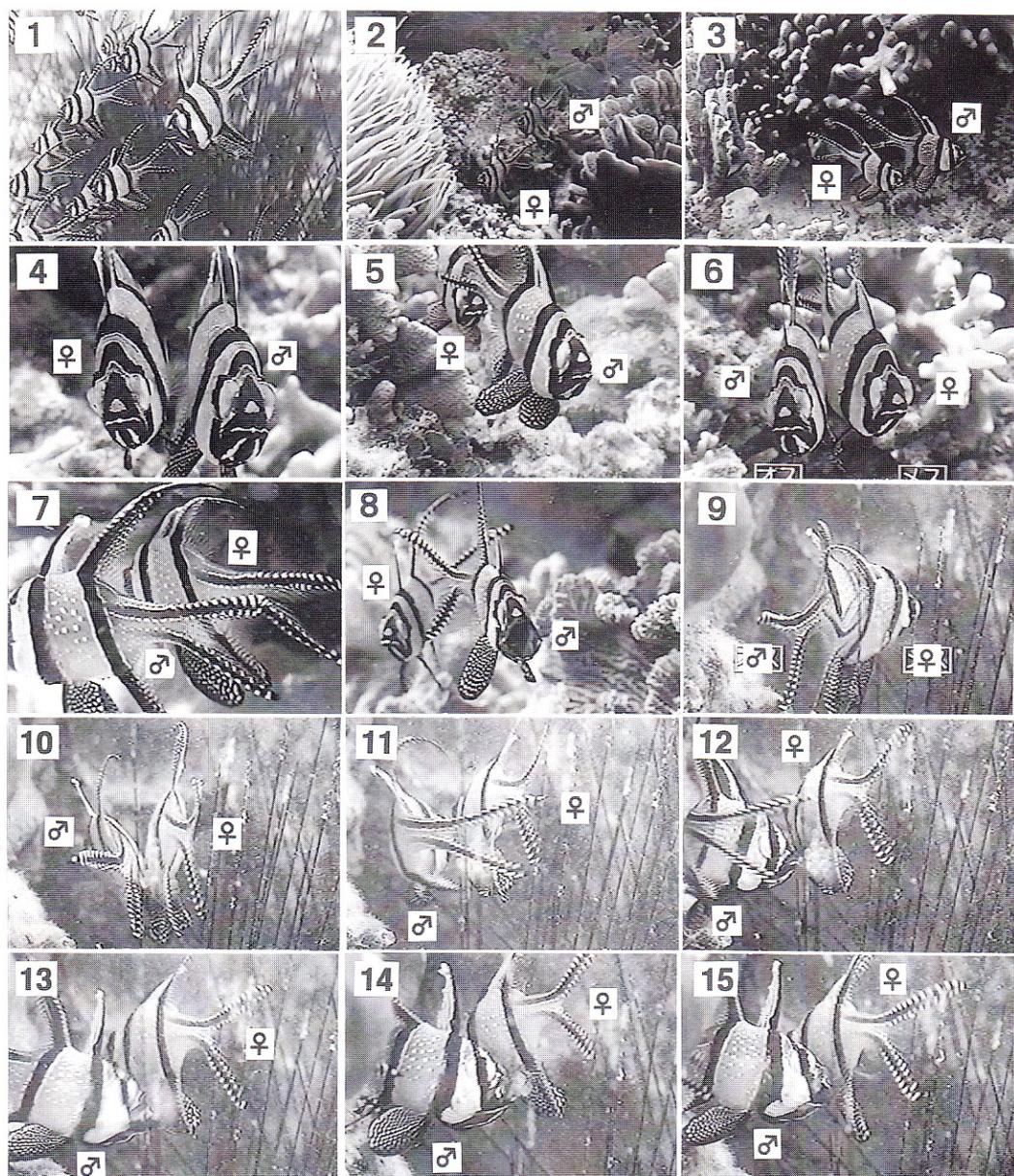
卵塊を口腔に一端収容した♂は卵塊を2~3回ほど吐き戻し、口腔内での卵塊の納まり具合を修正した。しかし♂がこの「吐き戻し」行動をする度に♀は極めて敏感に反応し、卵塊を早く口腔内に納めさせるように♂を神経質に追い回す行動をとっていた。この♀の行動はその後の保育中の♂に対しても度々くり返された。この時点から♂の鰓蓋部は左右に広がり、尾舌骨のある喉部が下方に膨らむので、口腔内保育中の♂は♀と明瞭に外観で区別できた。

♀よりも体長が小さく、口腔の開閉運動回数の少ない産卵行動が未経験と思われる若♂との番の場合、産卵直後の♂の口腔への受け渡しに失敗し、壊れた卵塊が他の魚類に捕食されるのを1例観察した。

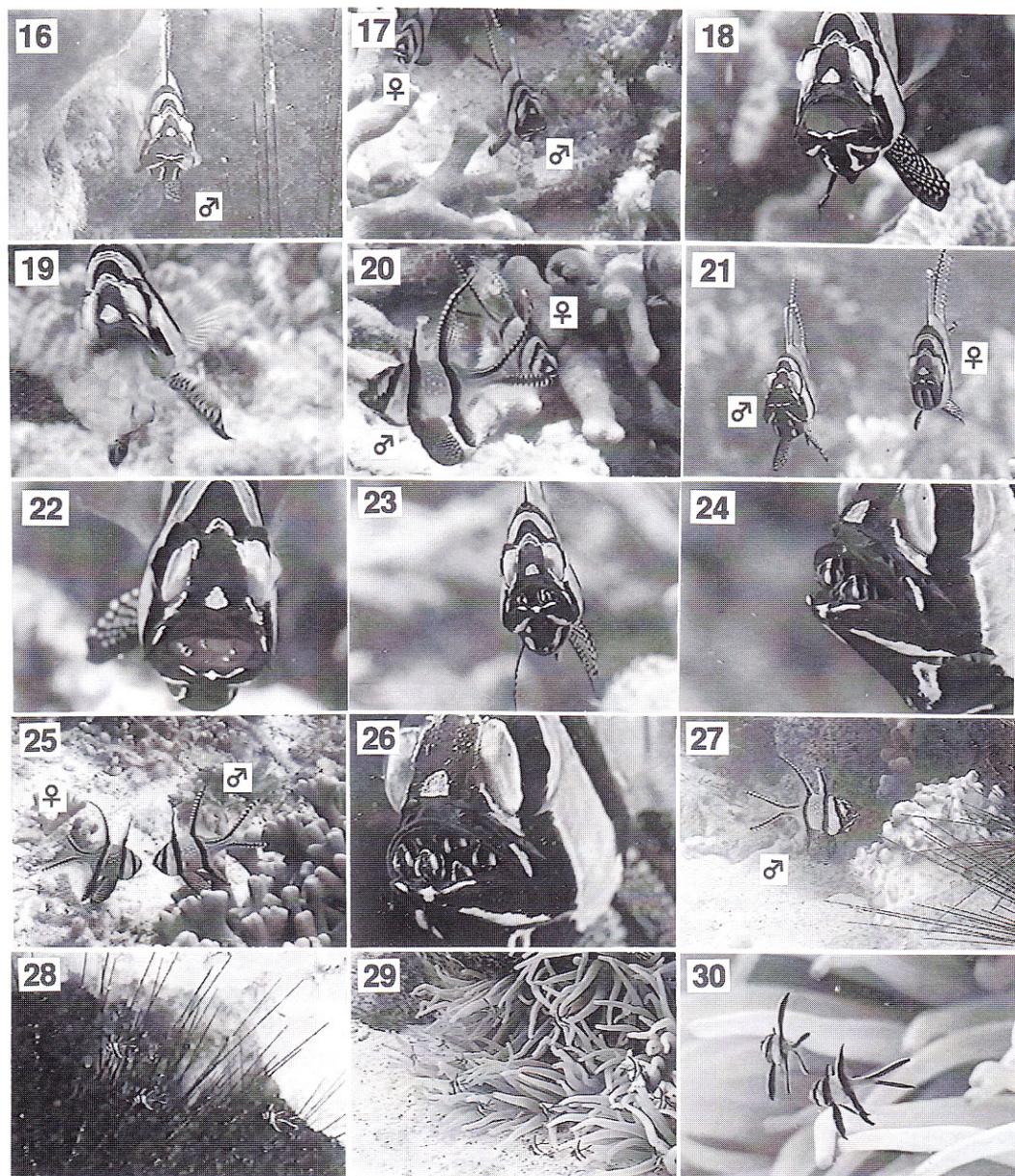
3) 保育行動（第6図-16~30）

♂が口腔内保育を開始してから10~12日で発眼卵が観察された。その間、番は解消されることはないが、♀は度々♂から離れてもとのシェルター内の群がりにもどり、餌を捕食するのが観られた。♂は時折卵塊を口腔内で回転させ「鰓洗い」に近い行動をとるが、保育を開始してからの捕食行動は一度も観察されなかった。この「鰓洗い」をする♂に対して♀はたえず神経質に♂の行為を監視し、♀が♂を追い回す行動が観られた。

発眼後、6~7日で口腔内に孵化仔魚が観察され、口唇付近に顔や体の一部が見え隠れするようになる。孵化仔魚の全長は約8 mm程度で、成魚の体色と同じ色素胞の配列が完成していた。調査期間中では、これより先6~7日後に稚魚が♂の口からシェルターに放たれた。稚魚を放出する時が近くになると、♀が適当なガンガゼやイソギンチャクなどのシェルターを選び、♂をその近くまで誘導する行動を繰り返していた。この場合の行動も



第5図-1~15. *Pterapogon kauderni*の産卵前の行動と産卵行動。1. シェルター中の「群がり」；2. ♀が♂を誘導して「群がり」からである；3. シェルターに近い物陰で番になる；4. 積極的な求愛は♀から始まり、垂直鰭を微動させながら♂に接触する；5. ♀は定位する♂の体の両側へ交互に回りこみをしながら鰭の微動と体の接触を繰りかえす；6. 互いに腹部を接触させる機会が増える；7. 雌の鰭の微動に対し、♂も激しく鰭を微動する；8. ♂の「あくび」に似た口の開閉行為が頻繁になる；9. 産卵の直前はガンガゼに近づき、激しい腹部接触と♀が体を激しく痙攣させる；10. 産卵と同時に♂は放精し、腹鰭であおりながら受精をたすける；11. ♀は腹鰭を♂側に曲げ、受け皿状になった腹鰭で卵塊の落下を防ぐ；12. 放精が終わった♂は体を翻して卵塊を咥えようとする；13,14. ♂は卵塊を一瞬に咥え、その速さは2.4-3.12秒；15. ♂は口中の卵塊を回転させながら納める位置を修正する。



第5図-16~30. *Pterapogon kauderni*の保育行動. 16. 卵塊が口中に納まると♀はしばらく放心状態になる; 17. ♀は♂にまとわりつくようにして監視する; 18. ♀はゆっくりと呼吸し、口中の水の循環に気を配る; 19. 一日数回卵塊を吐出すようにして、卵の付着物を取り除く; 20. ♂が卵塊を口から出す度に、♀は♂に対して矯正行動をとる; 21. 番で移動することもあるが、元のシェルターや産卵場所から遠くは離れない; 22. 保育開始後の10~12日目で発眼卵がみられ、この頃から♀が♂から頻繁に離れる; 23, 24. 発眼後、約6~7日で口中に仔魚がみられる; 25. 成長した稚魚の放出が近づくと、♀は♂に放出先のシェルターへと誘導する; 26. 稚魚が口元に集まり、外の様子を頻繁にうかがう; 27. 稚魚を放出するためのガンガゼの周囲で♀は終日定位する; 28. ガンガゼに隠れる放出直後の全長10 mmの稚魚、親魚は元の「群がり」に戻っている; 29, 30. 全長17~19 mm(採集測定による)の稚魚で、ほぼ成魚と同様な体側模様が完成している。

♂は受身であった。日中に、♂が何度かシェルターに近づき、臭いを嗅ぐように吻部を付ける行動が観られた。しかし観察を続けてきた3番のいずれの♂も日中に稚魚を放出することはなく、周囲が暗くなつた夜間に稚魚はシェルターに放出されていた。早朝の観察では、♂が前日に選んだ（吻部をガンガゼに付ける行動）シェルターかまたはその近辺のシェルターに全長10 mm程度の稚魚が14~16尾群がつているのを確認できた。第1に選択されるシェルターはガンガゼ類が多く、稚魚が少し成長するとイソギンチャク類に移行する傾向が観られた。

考 察

テングクダイ科魚類の産卵習性について、産卵後に♂親魚が卵を口腔内保育することは様々な属の各種から知られている（テングクダイ属 *Apogon* : GARNAUD, 1963 ; 中原, 1962 ; 田名瀬, 1968 ; 峰・道津, 1973 ; KUWAMURA, 1983, 1985 ; ヤライイシモチ属 *Cheilodipterus* : FISHELSON, 1970 ; *Glossamia*属 ; RUDEL, 1984 ; *Phaeoptyx*属 : THRESHER, 1980 ; マンジュウイシモチ属 *Sphaeramia* : ALLEN, 1975）。これらの種類の♀が産む1卵塊中の卵数は、クロイシモチ *Apogon niger* が8,000~18,000個（峰・道津, 1973），ホソスジマンジュウイシモチ *Sphaeramia orbicularis* が6,100~11,700個（ALLEN, 1975）と極めて多く、卵径も0.6~0.7 mmと小さい。しかしこれら1卵塊中の卵数や卵径は本種とヒカリイシモチ属（卵塊の形状が異なり卵数は約160個前後；ALLEN, 1993）を除くテングクダイ科魚類では一般的であり、その点では本種の1卵塊中の少ない卵数（12~16個）と大きな卵径（2.5~3.5 mm）は極めて特異的である。多くのテングクダイ科魚類は、温帶性種（クロイシモチ, クロホシイシモチ, ネンブツダイなど）や亜熱帯・熱帶性種（ヤライイシモチ, ホソスジマンジュウイシモチ）など生息水域の水温に関わらず、仔魚の孵化日数は8~10間が平均的で、♂親魚は孵化と同時に仔魚を口から放出する。しかし本種の仔魚の孵化日数は約26~28日（飼育環境下の報告でも22~28日間）と長いばかりでなく、口腔内保育が始まつてから約21日で孵化するが、仔魚はその後も6~8日間は♂親魚の口腔内で稚魚期を過ごすという特異な習性があり、この点で

も一般的なテングクダイ科魚類の産卵・保育習性と異なる。卵塊を口腔内保育することによって子孫を捕食の危険性から護り、生存率を高める習性を獲得したテングクダイ科魚類の中でも、本種は最もその習性が特化した種類であると推測できるが、環境要因や群集構造と本種の産卵習性の関連性については今後の研究課題として残されている。本種 (*Pterapogon*亜属) と同属の *Pterapogon mirifica* MEES (Quinca亜属) は、本種と同様に西オーストラリアの特定の珊瑚礁水域に生息するとされているが、MEES (1966) は *mirifica* に本種と同様な繁殖生態や産卵習性の有無については記載していない。野外での観察では、保育中の3番の♂が稚魚をシェルターに放出する機会を今回は観れなかつたが、水槽飼育下でも日中に♂は稚魚を放出することなく、稚魚は夕方から翌朝にかけて発見されている例 (GROBE, 1996) から、稚魚の放出は日没後の夜間に行われるものと推測される。野外での夜間撮影に際して水中照明を使用したために、稚魚の放出が行われなかつたことが原因の一つとして考えられた。本種の飼育観察によれば、一端放出された稚魚が再び♂の口腔内に出入りすることが報告されているが、野外での観察では稚魚のこのような行動は確認できなかつた。しかし放出される前日頃の稚魚は盛んに♂の口から体を半分ほど出す程度の活発な動きを頻繁に行つていた。

産卵前の行動で観察された♂の口の開閉運動は、卵塊を口腔内に収容するための事前準備運動であり、後半の頻繁な開閉運動は♀への受入可能の合図と思われる。テングクダイ科魚類における同様な行動は、KUWAMURA (1983) がクロホシイシモチ (*Apogon notatus*) で観察している。また産卵に際して、♀が臀鰭と左右の腹鰭で卵塊の「受け皿」状の構造をつくつてから産卵するという状況は、♂の放精時の受精タイミングを確実にし、大きな卵塊の落下を防止するためには極めて有効なことと思われた。本種の各鰭の大きさは他のテングクダイ科魚類では類がないので、このような受精効率と落下防止の効果が推測される行動習性のあるものは本種だけと思われる。

本種の「群がり」の単位と年齢構成についての観察では、1シェルターに大きなものでは30~40個体が群がり、推測される年齢構成では5~6個体の成魚群と体長の異なる2つの年齢群（孵化時

期が明瞭に異なる)が観察された。今回観察した3番は、いずれも異なるシェルターにつく「群がり」からのもので、それぞれのシェルター付近で産卵行動を示し、産卵・口腔内保育期間が終了すると直ぐに♂と♀は以前のシェルターの「群がり」にもどるのを確認した。まだ十分な検討がなされてないが、体長の異なる2つの年齢群はその「群がり」の中にいる親魚の子孫群である可能性が考えられた。もしこの仮定が正しいとすれば、1シェルターの「群がり」は遺伝的に近縁なグループで構成されていることになる。次期繁殖集団としての年齢群が世代交代をする頃に、近くのシェルターに放出された稚魚群は彼らの親魚や兄弟グループに合流するような構図が推測される。1つの「群がり」の単位が「家族」単位のようにも観れたが、限定された水域に分布する本種の「群がり」の構成は集団遺伝学の立場からも興味深い。

まとめ

(1) インドネシアのバンガイ島周辺海域にだけ分布するテンジクダイ科魚類の固有種、*Pterapogon kauderni*の産卵習性を観察した。

(2) 本種は主に水深5m以浅の珊瑚礁に生息し、日中はガンガゼ類・イソギンチャクやウンバチ類などをシェルターとして利用しながらその周辺からあまり離れず、20~40個体が「群がり」生活をしている。

(3) 産卵行動は♀が主体となって♂を誘発・誘導し、「群がり」から番となって離れて行なわれる。産卵までのペアリングの期間は2~4日間である。

(4) 徐々に活発になる♀の「鳍振り」や「体のすり寄せ」行動に刺激されながら、♂は「口の開閉運動」を繰り返し、共に高ぶりを示しながら産卵のタイミングを計る。

(5) 産卵と放精は一瞬(2.45~3.12秒)にして行われ、♂は卵塊を口腔内に収納してから約2週間ほど保育(発眼期から孵化時期まで)し、さらに孵化仔魚の状態から約1週間程度の保育期間をもつ。このような保育習性は他のテンジクダイ科魚類にはみられない。

(6) 本種の卵径は2.5~3.5mmと異例な大きさで、1回の産卵数が16~18個と極めて少なく、他のテンジクダイ科魚類(卵径は0.6~0.7mm、卵数は6,000~18,000個)に比べて特異的である。

(7) ♂の口腔から放出された体長10mmの稚魚は親魚とは別のガンガゼ類などのシェルターで群がり、産卵・保育を終えた番は元のシェルターにもどり、以前の「群がり」と合流する。

謝辞

本調査・研究を行うにあたり、現地での撮影記録に携わった東京シーハントの尾崎幸司氏、日本放送協会番組制作局科学番組部の河野裕一氏・西村健一郎氏に深く感謝する。また現地での調査手配の労を煩わせたTour & Dive Center, Blue Banterの八巻宏之氏にお礼申し上げる。

引用文献

- ALLEN G.R. 1975. The biology and taxonomy of the cardinalfish, *Spaeramia orbicularis* (Pisces; Apogonidae). *Jour. Royal Society West. Austr.*, **58** (3) : 88-92.
- ALLEN G.R. 1993. Cardinalfishes (Apogonidae) of Madang Province, Papua New Guinea, with descriptions of three new species. *Revue fr. Aquariol.*, **20**(1):9-20.
- ALLEN G.R. and STEEN R. 1995. Notes on the ecology and behavior of the Indonesian cardinalfish (Apogonidae) *Pterapogon kauderni* Kaumans. *Revue fr. Aquariol.*, **22** (1995): 7-9.
- FISHELSON L. 1970. Spawning behavior of the cardinal fish, *Cheilodipterus lineatus*, in Eilat (Gulf of Aquaba, Red Sea). *Copeia*, 1970(2): 370-371.
- GARNAUD J. 1950. La reproduction et l'incubation branchiale chez *Apogon imberbis* G. et L. *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco*, (977): 1-10.
- GARNAUD J. 1963. Ethologie d'un poisson extraordinaire: *Apogon imberbis* (Linne) 1758. *Congr. Intern. Aquar.*, 1D: 51-60.
- GROBE J. 1996. *Pterapogon kauderni*, gelungnre nachzucht des schwarzweißen cardinalbarsches. *Das Aquarium*, (328): 35-39.
- 林 公義・尾崎幸司 1998 a. バンガイ島(インドネシア)の海. 伊豆海洋公園通信. **9** (6) : 2-7.

- 林 公義・尾崎幸司 1998 b. *Pterapogon kaude-rni* (テンジクダイ科) の繁殖行動. 1998年度 日本魚類学会年会講演要旨 : 59.
- KOUMANS F.P. 1933. On a new genus and species of Apogonidae. *Zool. Meded., Leiden*, **16** (1~2): 78.
- KUWAMURA T. 1983. Spawning behavior and timing of fertilization in the mouthbrooding cardinalfish *Apogon notatus*. *Japan. Jour. Ichthyol.*, **30**(1): 61-71.
- KUWAMURA T. 1985. Social and reproductive behavior of three mouthbrooding cardinalfishes, *Apogon doederleini*, *A. niger* and *A. notatus*. *Environment. Biol. Fishes*, **13**(1): 17-24.
- MEES, G.F. 1966. A new fish of the Apogonidae from tropical western Australia. *Jour. Royal Society West. Australia.*, **49**(2): 82-83.
- 峰 謙二・道津喜衛 1973. クロイシモチの口内化習性について. 長崎大水産学部研報, (36): 1-6.
- 中原官太郎 1962. クロホシイシモチ *Apogon notatus* (Houttuyn) の産卵習性. 鹿児島大水産紀要, **11** (1) : 14-17.
- 長崎水族館飼育係 1962. 水族館における魚類生態の研究 I, クロイシモチ *Apogon niger* Doderleinの産卵習性. 動水雑, **4** (4) : 94-95.
- RUDEL. A. 1934. Ein neuer Maulbruter (*Glossamia gillii*). *Blatt. Aquar. Terrarienk.* **45**: 141-143.
- 田名瀬英朋 1968. クロイシモチ (テンジクダイ科魚類) の産卵習性に関する若干の知見. 南紀生物, **10** (1/2) : 16-18.
- THRESHER R.E. 1980. *Reef fish*. 171pp. Palmetto Publ. Co., Florida.