

ハナハゼ *Ptereleotris hanae* のペアボンドと行動生態

鈴木翔子*¹・木村瑞紀*¹・尾花由樹*¹・金森咲季*¹・岩瀬文人*²・中野正夫*³・赤川泉*¹

Pair bonding and behavioral ecology in the gobiid fish, *Ptereleotris hanae*

Shoko SUZUKI, Mizuki KIMURA, Yoshiki OBANA, Saki KANAMORI, Fumihito IWASE, Masao NAKANO and
Izumi AKAGAWA

Abstract

The association in the same nest of three coexisting species, the swimming goby *Ptereleotris hanae*, snapping shrimp *Alpheus bellulus* and gobiid fish *Amblyeleotris japonica*, was investigated in the field by observation of escape responses into the nest. Unlike *A. japonica*, *P. hanae* did not function as a “guard” for the shrimp due to its escape behavior at no time influencing the other two species. Pairs of *P. hanae* were individually recognized during the observations, 33 of 63 pairs being maintained after the end of the reproductive season, thereby demonstrating their social monogamy. Fifteen minute observations during the reproductive season indicated 7.4 (mean) acts of male-to-female nuzzling, 1.4 (mean) acts vice versa. A reduced level of the former and the same level of the latter were observed during the non-reproductive season. This behavioral feature was considered functional in both courtship and pair bond confirmation. Nest takeover was relatively common (n =10), indicating the likelihood of strong competition for nests. Because the latter are very important, providing shelter and spawning beds, a territorial defense hypothesis may explain their monogamy.

緒言

ハナハゼ *Ptereleotris hanae* は神奈川県、および富山湾以南からジャワ島まで分布する体長10cmに達するクロユリハゼ属に分類され、この属のハゼは一般に幼魚は群がっているのに対し、成魚は雌雄一組でいる(吉野, 1984)。同属であるイトマククロユリハゼ *Ptereleotris microlepis* が中層で群れながらプランクトンを捕食し、捕食者の接近に対しては同じくハゼ科のクロイトハゼ属 *Valenciennea* 魚類の巣穴を避難場所として使う(Paulson, 1978) のに対し、ハナハゼはエビとそのエビと共生関係にあるハゼ(以後、共生ハゼとする)のいる巣穴にたびたび侵入すること

が知られている(鈴木・洪川・矢野, 2004)。しかし、ハナハゼが侵入した巣穴の共生ハゼやエビにどのような影響を与えているのか、三者の関係は不明瞭のままである。その巣穴において共生ハゼは「外敵の見張り」—テッポウエビは「巣穴掘り」という分業的な共生関係がある(Karplus, 1987)。一方、ヒモハゼ *Eutaeniichthys gilli* は産卵期になると雄が産卵場を整え産卵するのだが、産卵場としてアナジャコ *Upogebia major* の棲息孔のうち、利用していない空の縦孔を利用する場合もある(道津, 1955)。ハナハゼの場合は、共生ハゼのように見張りのような何らかの役割があってお互いに利益を得るような共生関係にあるのか、または、ヒモハゼのように棲息孔を巣穴として単に利用するだけの関係にすぎないのか不明である。

2013年4月30日受付 2013年6月12日受理

- * 1 東海大学海洋学部 海洋生物学科 〒424-8610 静岡県静岡市清水区折戸3-20-1
School of Marine Science and Technology, Tokai University, 3-20-1 Orido, Shimizu-ku, Shizuoka 424-8610, Japan
- * 2 黒潮生物研究所 〒788-0333 高知県幡多郡大月町西泊560番イ
Biological institute on Kuroshio, 560 Nishidomari, Otsuki, Kochi 788-0333, Japan
- * 3 ダイビングサービス SEAHORSE 〒788-0352 高知県幡多郡大月町橋浦492-4
Diving Service SEAHORSE, 492-4 Tachibanaura, Otsuki, Kochi 788-0352, Japan

Barlow (1984) によると、多くの熱帯性のハゼがペアを形成し、同属のクロユリハゼ *Ptereleotris evides* は一夫一妻である。一夫一妻の定義はペアボンドの長さに関係し、受精後、その卵が孵化するまでペアが維持されたら一夫一妻とする場合と、雌雄が同じパートナーで産卵を繰り返したら一夫一妻とする場合がある (Whiteman and Côté, 2004)。ハナハゼの成魚は雌雄一組でいることは知られているが、ペアがいつまで維持されるのかは明らかでない。

一夫一妻が成立する要因には、両親による卵や子の保護や生息域の制限、個体群における低い密度、繁殖成功の増加、なわばり防衛や配偶者防衛のようなものがある (Barlow, 1984, 1986; Whiteman and Côté, 2004)。ハナハゼは雄のみによる卵の保護を行う (青山, 1998b)。そのため、両親による保護という要因は棄却できると考えられるが、一夫一妻になる要因はわかっていない。クリーニングゴビー *Elacatinus evelynae* やアカハチハゼ *Valenciennea strigata* では、侵入者への反応において、雄は侵入者の雄に対し雌は侵入者の雌に対してより激しく攻撃を行うことが観察されており、侵入者による配偶者の乗っ取りを防衛する配偶者防衛であると推察されている (*Elacatinus evelynae*, Whiteman and Côté, 2003; *Valenciennea strigata*, Reavis and Barlow, 1998)。また、アカハチハゼやサラサハゼ *Valenciennea longipinnis* は、ペア間で雌が雄より多く摂餌し、雄は雌より多く巣穴を整備し (*Valenciennea strigata*, Reavis, 1997; *Valenciennea longipinnis*, 竹垣, 2001)、クリーニングゴビー *Elacatinus evelynae* の場合、雌は平均 5.14%、雄は 1.71% の時間をクリーニング行動に費やす (Whiteman and Côté, 2002)。このように雌雄で行動が異なる場合があり、ハナハゼの雌雄の行動を明らかにすることで、一夫一妻の要因を推察することができると考えられる。

本研究は、ハナハゼとテッポウエビと共生ハゼの三者の同居する巣穴において、巣穴への逃避行動をフィールドで観察し、さらにハナハゼのペアは繁殖期だけなのか、非繁殖期になっても続くのかどうかを調べ、体サイズや行動を記載して、ハナハゼの共生関係と配偶システムを明らかにするための足がかりとすることを目的とした。

材料と方法

高知県幡多郡大月町橘浦の港内 (32° 49' N, 132° 40' E; Fig. 1) においてスキューバ潜水によるハナハゼの目視調査を行った。期間は 2010 年 9 月 6 日～25 日、2011 年 7 月 9 日～9 月 9 日、2012 年 6 月 12 日～11 月 8 日、総潜水時間は約 260 時間であった。調査地は水深 5～10m で、大小様々な石やサンゴの破片が混じった泥底で、水温は調査期間中 22～28℃ の間で変化した。調査期間中に数回の台風があったが、北東側以外は山に囲まれているため、風や波の影響をあまり受けず、海底の地形に変化はなかった。ハマ

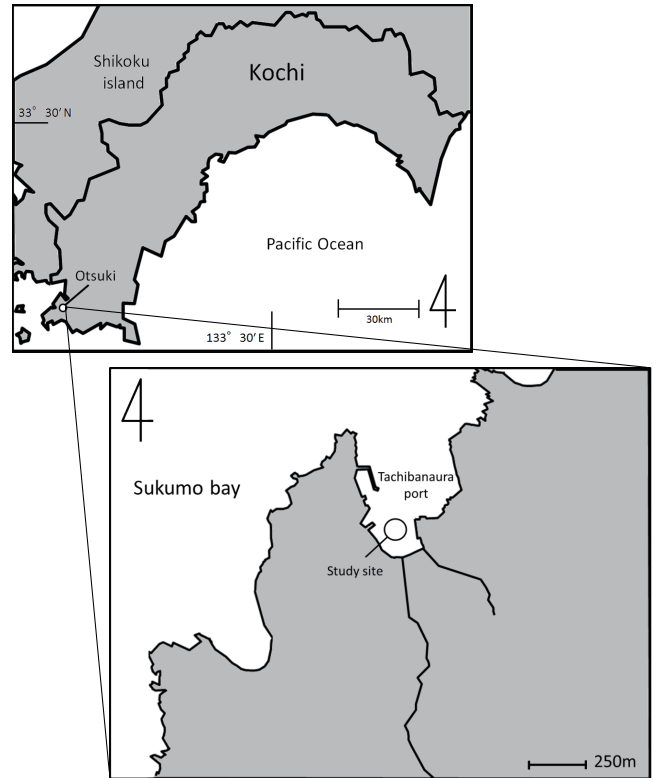


Fig. 1 Study site of *Ptereleotris hanae* in Kochi Prefecture, Japan.

チ *Seriola quinqueradiata* の養殖が港の北側で行われていることと外海との換水が少ないため、港内は常に濁りが強い状態が続いた。そのため 2012 年はハナハゼの行動に関わりが強いと考えられる底層の水中透視度を計測した。15cm×15cm の白い方形のプラスチック板の中央に紐を通し、海底に垂直に固定し、紐を海底と水平に伸ばして、板が見える距離を水中透視度とした。

ハナハゼが比較的高密度で生息する地域に 2010 年は 10×6 m、2011 年は 25×25m、2012 年は 70×100m の調査区を設けた。調査区内のハナハゼが利用する巣穴に番号やアルファベットを記入して巣名とし、巣穴の近くに目印として杭をさした。2011 年と 2012 年の調査開始時に最も近いハナハゼの巣穴との距離を計測し、巣穴の位置を記録した調査区の地図を作成した。巣穴の数はハナハゼの新規加入や消失によって最初の地図作成から調査終了までの間に変化した。行動の解析に使用した巣間距離の平均値は最初に計測したものを利用した。調査区内のハナハゼは尾鰭の伸長した軟条 (伸長鰭条) の本数や長さの差異によって個体識別を行った。同じ巣穴を利用する 2 個体をペアと定義した。

ほぼ毎日午前 11 時から午後 3 時の間に 1～2 時間の調査を行い、巣穴ごとに出ているハナハゼを記録し、またハナハゼのペアボンドを明らかにするためにペア相手を確認した。ハナハゼの伸長鰭条を明確に判別するために、観察者は巣穴から 1 m 以内の距離までゆっくり接近し、ハナハ

ゼの行動を観察した。

2010年の調査では、9月6日～25日は三者（ハナハゼ・共生ハゼ・テッポウエビ）の行動を目視し、一部はビデオカメラ（Panasonic, DMC-TZ10）で記録した。

2011年7月9日～9月9日と2012年6月12日～11月8日にはペアごとに5分間の行動観察を2～3回（計10～15分）行い、一部はビデオカメラで記録した。腹部が膨満した雌が観察された6月から8月中旬を繁殖期、それ以外を非繁殖期とした。

2011年の調査では、7月9日～9月9日に、頭部こすりつけ行動と巣穴に入った回数を記録した。頭部こすりつけ行動とは、他の個体の体側を自分の頭部で前から後ろ、あるいは後ろから前に軽く擦る行動で、水槽内のハナハゼで観察されている（青山, 1998a）。頭部こすりつけ行動は、その回数と、どの個体からどの個体に対して行ったのかを記録した。ハナハゼはプランクトンのパーティクルフィーダーであるため、口の開閉を一回の摂餌と定義し、繁殖期の7月13日～8月7日に、摂餌回数を計測した。また、ハナハゼは巣穴の付近を遊泳する際、多くの場合ペアは上下に分かれて遊泳していたため、非繁殖期の8月27日～9月9日に、ペアの片方がもう一方の上方に滞在する時間（以下、上滞在時間とする）を各ペアで計測した。

2012年の調査では、繁殖期の6月12日～8月3日と非繁殖期の9月13日～10月12日に頭部こすりつけ行動を、非繁殖期の9月13日～10月12日に摂餌回数と上滞在時間を計測した。また、8月7日～9月7日の間にハナハゼの活動時間を調べるために、約15個の巣穴の前に連続撮影が可能なカメラ（サイエンス・アイ株式会社、水中カメラシステム SEYE3OWA-OP）を設置し計274時間撮影した。

ハナハゼは採集して体長を測定することが難しく、また採集の影響を与えないために、標準体長の推定にはビデオ映像を用いた。5 cm のスケールを棒の先端に取り付け、スケールの位置がハナハゼの泳いでいる高さに合うように海底にさして固定した。ハナハゼがスケールの近くを泳いでいる時に、上方から1個体につき10～20秒間のビデオ撮影を行い撮影した動画から10枚の静止画像を得て、標準体長を測定し平均値を標準体長とした。これは13個体について行った。

ハナハゼは外部形態に雌雄で顕著な差がないため、フィールドで見ただけで雌雄を判別することは出来ない。そのため、2010～2012年にスキューバ潜水を用いて32個体を採集し、そのうちの17個体（5ペアを含む）を10%海水ホルマリンで固定し、解剖して雌雄を確認した。その他は多くのハゼ科に報告されているように総排泄孔の生殖突起の形態（雄：長く先の細い小突起、雌：短く太い小突起；Miller, 1984）を用いて性を判別した。繁殖期に腹部が膨満した個体は全て雌であったため、以後繁殖期に腹部の膨満した個体を雌と判断した。

各ペアの雌雄の体長を比較するために、1標本t検定を

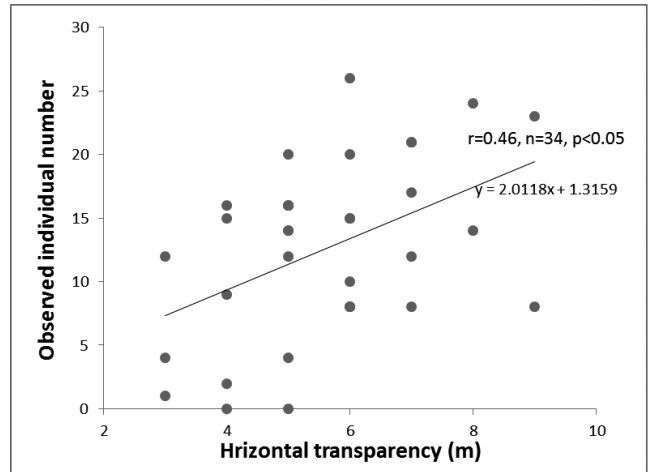


Fig. 2 Relationship between horizontal transparency and observed individual number of paired *Ptereleotris hanae* in 2012.

行い、雌雄の行動を比較するために Wilcoxon の符号順位検定を行った。繁殖期と非繁殖期の頭部こすりつけ行動を比較するために、Mann-Whitney の U 検定を用いた。

結果

I. ハナハゼの生息状況

2010年～2012年の三年間の調査を通して、調査区のハナハゼは繁殖期・非繁殖期ともにダテハゼ *Amblyeleotris japonica* とニシキテッポウエビ *Alpheus bellulus* の巣穴を利用して、調査区内にはクサハゼ *Vanderhorstia* sp. やカスリハゼ *Mahidolia* sp. のようなテッポウエビと共生する他のハゼも生息していたが、ハナハゼが他の共生ハゼの巣穴を利用するのは観察されなかった。また調査区には、ハナハゼの捕食者となる可能性のあるカエルアンコウ *Antennarius* sp., コチ *Platycephalus* sp. が生息し、タコやカニの巣穴もあった。

ハナハゼのペアは日の出の約1時間後（20分後～2時間48分後）に巣穴から出て、行動を開始した。日中はほぼ巣穴の外で活動するが、魚影や観察者の接近により巣穴に入り巣穴に逃げ込むと何時間も出てこないこともあった。日の入りの約1時間前（24分前～1時間59分前）に巣穴に入り、夜は巣穴の外に出ることはなかった。また、調査中の水中透視度は平均 5.6 ± 1.6 m（3～9 m）で、巣穴から出ている観察個体数は透視度と有意な正の相関を示した（ $r = 0.46$, $n = 34$, $p < 0.05$, Fig. 2）。

ダテハゼとニシキテッポウエビの巣穴を数ヶ月にわたって長期利用したのはペアのハナハゼのみで、単独では長期利用が観察されなかった。2010年の調査では、調査区内に24個体（12ペア）を確認し、調査区の巣穴密度は20/100m²であった。2011年には、調査区内に30個体（15ペア）を確認した。調査区の巣穴密度は2.4/100m²で、隣接する巣穴

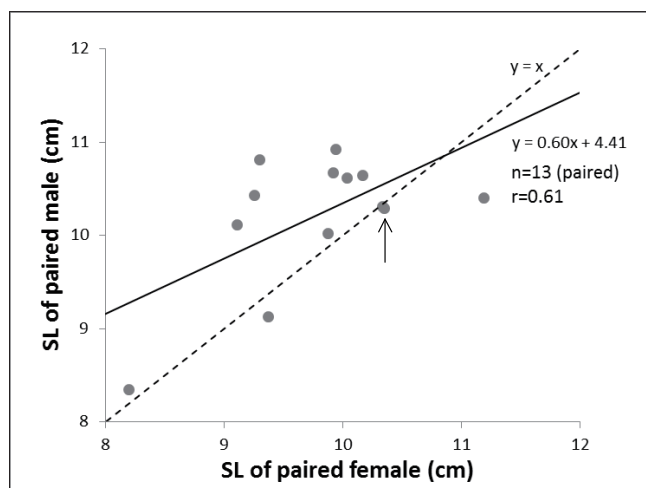


Fig. 3 Relationship of standard lengths between male and female in *Ptereleotris hanae* pairs in 2012. Arrow shows doubled dots. Paired males were significantly larger than their mates (paired t-test, $t = 2.1788$, $p < 0.05$).

との距離は 2.17 ± 0.61 m (1.3~3.0m, $n = 6$)であった。2012年には、調査区内に132個体 (66ペア) を確認した。調査区の巣穴密度は $0.94/100\text{m}^2$ で、隣接する巣穴との距離は 4.1 ± 2.5 m (1~10.5m, $n = 55$)であった。巣穴を利用するハナハゼの中には、2つの巣穴を利用している可能性がある個体もいたが、1ペアにつき1つの巣穴で計算した。

調査区内に特定の巣穴を持たず、ペアでなく単独または3個体以上で調査区内やそれ以外を泳ぎ回るハナハゼ (以下、放浪個体とする) を確認した。放浪個体を観察することは希であり、観察される場所も様々であった。放浪個体は2011年と2012年に観察された。

ハナハゼの幼魚 (体長3~5cm) は2010年9月6日~25日の間には20~30個体の群れで確認され、2012年は9月の中旬ごろから3~15個体の群れが観察された。魚影や観察者に気づくと、特定の巣穴ではなく岩の隙間などに一斉に逃げ込んだ。しかし、2011年7月~9月9日には幼魚は観察されなかった。単独個体や幼魚の群れの巣穴の一時的な利用期間は数日と短く、そこに定住せず巣穴からいなくなった。

II. ペアの構成とペアボンド

同じ巣穴を利用する2個体を5ペア解剖したところペアは全て雌雄であった。ペアを作っていたハナハゼの体長を映像から測定すると、雄が標準体長 102.1 ± 5.3 mm (83.4~109.2mm, $n = 13$) 雌が 97.7 ± 5.4 mm (82.0~111.9mm, $n = 13$)で、ペア内で比べると雄は雌より有意に大きかった (paired t-test, $t = 2.1788$, $p < 0.05$)。また、大きい雄は大きい雌と小さい雄は小さい雌とペアを組み、サイズアソートタイプの関係であった ($r = 0.61$, $n = 13$, $p < 0.05$, Fig. 3)。

2010年には、8ペア中8ペアで全調査期間 (9月6日~25日) の20日間同じパートナーとのペアが維持され、2011

年も15ペア中15ペアで全調査期間 (7月9日~9月9日) の62日間同じパートナーとのペアが維持された。2012年には、63ペア中33ペア (52%) はパートナーを変えることなく、全調査期間 (6月12日~11月8日) の149日間同じペアを維持した。しかし、9ペア (14%) では前日までは同じペアが観察されたにもかかわらず、パートナーの片方 (雄5, 雌3, 雌雄不明1) がそれまで観察されていない新しいパートナーとペアを形成するパートナー変更を行った (7月=3ペア, 8月=6ペア)。しかも、この9ペア中3ペアでパートナー変更後に再度パートナーを変更した。この3ペア中2ペアは1度目のパートナー変更後1日や3日と短期間で、残りの1ペアは約1ヶ月後に2回目のパートナー変更を行った。消えたパートナーはその後観察されなかった。21ペア (33%) は途中でペアの両方が調査区から消えた (6月=6ペア, 7月=8ペア, 8月=3ペア, 9月=4ペア)。そのうち10ペアは別のハナハゼのペアに巣穴を乗っ取られた (6月=3ペア, 7月=4ペア, 8月=3ペア)。巣穴を乗っ取られたハナハゼが、また別のハナハゼの巣穴を乗っ取るのも観察された ($n = 2$)。乗っ取る方のペアが乗っ取る巣穴の周りを泳ぎ巣穴を覗き込む様子が、前日に観察された。

III. ペアの行動

ペアは多くの場合1~2m程度離れて泳いでいたが、ごく希に5~10m以上離れて泳ぐこともあった。時折、ペアの片方がもう片方に急に近づき、吻先で相手の腹部や尾鰭など体の一部を触る頭部こすりつけ行動を行った。この時、近づく方の個体は背鰭や臀鰭を広げていることが多く、頭部こすりつけ行動を受ける個体は鰭を広げずそのままの場合と鰭を広げて体側誇示を行う場合があった。繁殖期と推定された2011年の7月9日~9月9日の間では、5ペア中5ペアで、雄から雌に対する頭部こすりつけ行動の回数が多く (雄から雌, 6.6 ± 3.0 回/15min, 雌から雄, 2.6 ± 0.9 回/15min, $n = 5$)、ただし5ペアのデータであるので統計的には結果がでなかった。2012年の6月12日~8月3日の間でも6ペア中6ペアで雌からより雄からのその行動が多く (雄から雌, 7.4 ± 2.9 回/15min, 雌から雄, 1.4 ± 1.1 回/15min; Wilcoxon signed-rank test, $n = 6$, $p < 0.05$; Fig. 4)、統計的に有意な雌雄差が認められた。2012年の繁殖期と推定される6月12日~8月3日と非繁殖期と推定される9月13日~10月12日の調査で、頭部擦りつけ行動を雌雄それぞれ比較してみると、雄は繁殖期の方が有意に多かったが、雌には統計的に有意な差が見られなかった (雄, 繁殖期= 7.4 ± 2.9 回/15min, $n = 6$, 非繁殖期= 0.6 ± 0.5 回/15min, $n = 5$, Mann-Whitney U-test, $U = 0$, $p < 0.01$; 雌, 繁殖期= 1.4 ± 1.1 回/15min, $n = 6$, 非繁殖期= 0.3 ± 0.3 回/15min, $n = 5$, $U = 4.5$, $p > 0.05$, Fig. 5)。

巣穴の外では、ハナハゼは常に摂餌を行っていた。2011年の繁殖期と推定される7月13日~8月7日の摂餌回数の

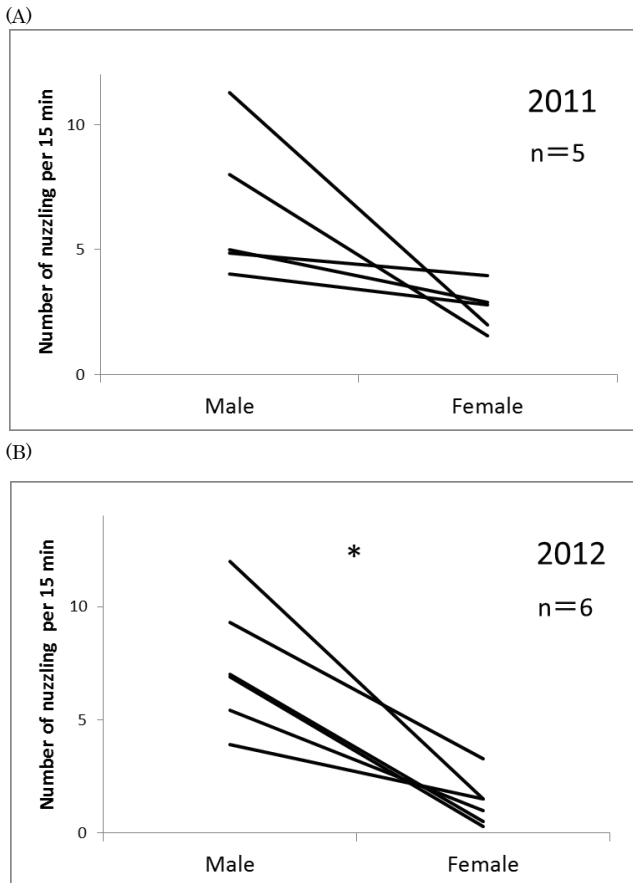


Fig. 4 Mean number of nuzzling actions in *Ptereleotris hanae* pairs per 15 min observation period between 9 July and 9 September in 2011 (breeding season) (A) and between 7 August and 9 September in 2012 (breeding season) (B), * $p < 0.05$, Wilcoxon signed-rank test

計測では、4ペア中4ペアで雌の方が雄より摂餌回数が多く、4ペアなので統計的な結果はでないが図に示した（雄 = 300.7 ± 57.7 回 /15min, 雌 = 448.7 ± 116.9 回 /15min, $n = 4$ ）。2012年の非繁殖期と推定される9月13日～10月12日では、雌と雄の摂餌回数に統計的に有意な差はなかった（雄 = 344.6 ± 153.9 回 /15min, 雌 = 345.6 ± 78.7 回 /15min, Wilcoxon signed-rank test, $n = 6$, $p > 0.05$, Fig. 6）

ハナハゼは巣穴の付近を遊泳するとき、ペアが並列するのではなく、ペア間の距離は変わるが上下になって泳ぐことが多かった（Fig. 7）。2011年の非繁殖期と推定される8月27日～9月9日の調査では、4ペア中4ペアは雄の方が雌より上方に位置する時間が長かったが4ペアのデータのため統計的な結果はでなかった（雄 = $81.9 \pm 8.6\%$, 雌 = $18.1 \pm 8.6\%$, $n = 4$ ）。しかし、2012年の非繁殖期と推定される9月13日～10月12日では雌雄に統計的な有意差はなかった（雄 = $44.5 \pm 27.0\%$, 雌 = $39.5 \pm 27.7\%$, Wilcoxon signed-rank test, $n = 6$, $p > 0.05$, Fig. 8）。2012年非繁殖期には雌雄が上下に分かれて泳ぐのではなく、横に並列して泳ぐことが多かった。

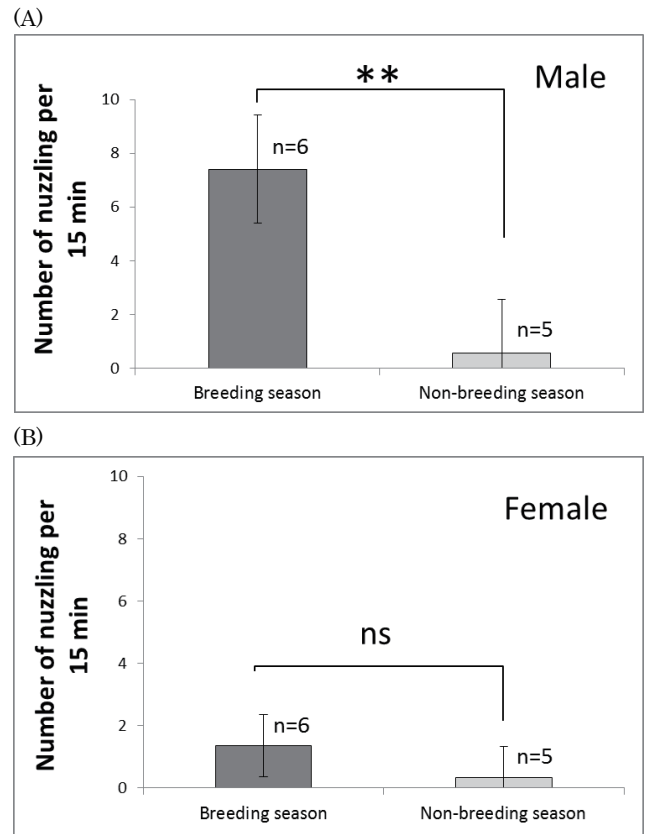


Fig. 5 Mean number of nuzzling actions by male (A) and by female (B) *Ptereleotris hanae* per 15 min observation period in breeding and non-breeding seasons in 2012. ** $p < 0.01$, Mann-Whitney U-test

ダテハゼもハナハゼ同様に魚影や観察者に反応して巣穴へ逃げ込むのが頻りに観察されたが、ダテハゼがハナハゼにつられて巣穴へ逃げ込むのは観察されなかった。ニシキテッポウエビはハナハゼが巣穴へ逃げる際に一緒に巣穴へ押し込まれていくことが多かったが、ダテハゼが巣穴の入口に残っていた場合はすぐに出てきた。しかし、ダテハゼが魚影などに反応して巣穴へ逃げ込んだ場合（ $n = 11$ ）は、ハナハゼも同様に巣穴へ逃げ込むことが多く（雄 = 4回, 雌 = 5回）、ニシキテッポウエビは4回中4回すぐに巣穴へ逃げ込んだ（Table 1）。その場合、長い時には1時間以上どの個体も現れず、また、出てくる場合は必ずダテハゼが一番先に顔を出し、続いてハナハゼとニシキテッポウエビの姿が確認された。

巣穴の隣接するハナハゼ同士の攻撃行動は、観察者が近づくことでハナハゼが隣接するハナハゼのなわばりに入らない限り、一度も観察されなかった。しかし、放浪個体やハナハゼの幼魚の群れがペアに近づくと、ペアはどちらもすべての鰭を大きく広げ、顎の下の皮弁を出し、鰓蓋の薄いピンク色を少し濃くして威嚇を行った。それでも近づいてくる個体には突進し、激しい時は体に噛み付いて攻撃した。ハナハゼから他種に対する攻撃行動は観察されなかつ

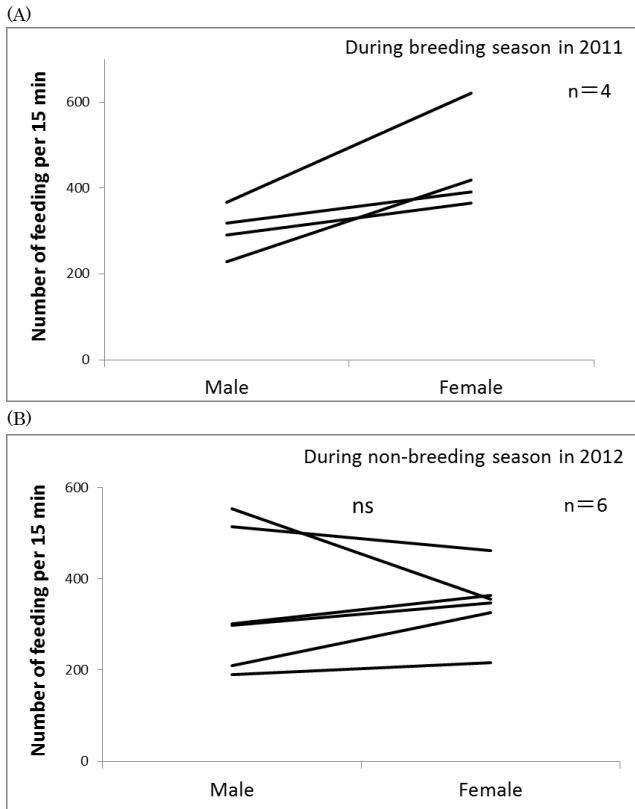


Fig. 6 Mean number of feeding actions by *Ptereleotris hanae* pairs per 15 min observation period between 13 July and 7 August in 2011 (breeding season) (A) and between 13 September and 12 October in 2012 (non-breeding season) (B). ns, non significantly different between male and female by Wilcoxon signed-rank test

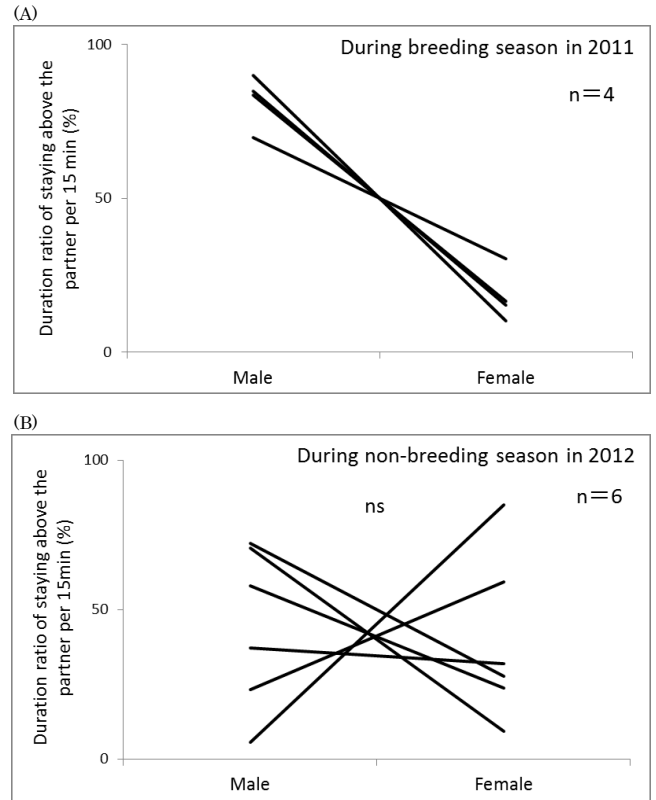


Fig. 8 Ratio of time spent above partner in each pair per 15 min observation period between 27 August and 9 September in 2011 (non-breeding season) (A) and between 13 September and 12 October in 2012 (non-breeding season) (B). ns, non significantly different between male and female by Wilcoxon signed-rank test



Fig. 7 Tandem swimming (above or below) in *Ptereleotris hanae*.

た。また、ハナハゼが巣穴を利用するダテハゼのハナハゼに対する攻撃は観察されなかったが、ハナハゼが利用していない巣のダテハゼでは、近づいてくるハナハゼに対し口や鰭を大きく広げ威嚇し、巣穴の入口を体で隠す行動や、時には突進し追い払う行動を行った個体もいた。

考察

巣穴から出ているハナハゼの数と透視度に正の相関があった (Fig. 2)。水圏生態系の濁度は捕食者と被食者の相互作用に影響を及ぼす (Shoup and Wahl, 2009)。一般に透視度が低い時は、接近する生物が捕食者かどうか見分けることは難しく、捕食者に反応しにくくなり、捕食される危険が増えると考えられる。ハナハゼも透視度が低い時は巣穴からあまり離れず、観察者や魚影に対しより敏感に反応し、あるいは警戒して巣穴から出ないため観察個体数が減少したと考えられる。

巣穴密度は2010年の20/100m² (調査地面積60m²) で、2011年の2.4/100m² (625m²)、2012年の0.94/100m² (7000m²) と減少しているのは、2010年はハナハゼが密集する狭い調査区のみで計測したためである。調査面積の広い2012年では明らかにハナハゼが高密度で密集する場所とそうでない場所があった。ハナハゼはパッチ状に生息しているため、調査区を広げるほど生息密度が下がったと考えられる。ハナハゼが密集する場所はテッポウエビとダテハゼの巣穴密度に関連している可能性がある。ホリテッポウエビ *Alpheus*

Table 1 Number of escaping into burrows in 10 hour (n=8)

	Number of escaping into burrows	Number of following within one min			
		<i>P. hanae</i> ♀	<i>P. hanae</i> ♂	<i>Amblyeleotris japonica</i>	<i>Alpheus bellulus</i>
<i>P. hanae</i> ♀	38	-	0	0	0
<i>P. hanae</i> ♂	29	9(31.0)	-	0	0
<i>Amblyeleotris japonica</i>	11	5(45.5)	4(36.4)	-	4(36.4)
<i>Alpheus bellulus</i>	4	0	0	0	-

macellarius のような穴を掘る生物は基質への依存が強い (Palomar et al., 2005). 調査地内の基質に差があり、テッポウエビの分布に違いがあったかもしれない。

放浪個体は希にしか見かけられず、ペアを形成していなかった。パートナーとなりうる個体は存在するが体サイズなどの要因でパートナーを得られないか、ほとんどのハナハゼがペアを形成しているためペアを形成できないかの二つの可能性が推定される。

ハナハゼの幼魚は2010年と2012年には観察されたが、2011年は観察されなかった。2010年は9月に観察を行い幼魚を確認できたが、2011年は9月上旬で観察を終了し確認できなかった。2012年には9月中旬頃から頻繁に観察され始めた。ハナハゼの幼魚は9月中旬から調査地に現れ、群れを形成すると考えられる。幼魚の群れは魚影や観察者に気づくと、特定の巣穴ではなく岩の隙間などに一斉に逃げ込んだ。この反応はクロユリハゼ科の群れの捕食者に対する一般的な行動と同様である (Paulson, 1978)。

ハナハゼはエビと共生ハゼの巣穴にたびたび侵入する (鈴木・徳川・矢野, 2004) とされるが、調査区にはクサハゼやカスリハゼのような他の種類の共生ハゼがいるにも関わらず、ダテハゼとニシキテッポウエビの巣穴のみを利用し、選択的に利用していると考えられる。繁殖期・非繁殖期を通して巣穴を利用し続けたことから、巣穴は隠れ家として機能していると言えよう。また、ハナハゼは巣の天井に、基底部の付着糸束によって相互に房状に連結した不規則塊状の1卵塊を形成する (青山, 1998b)。巣穴内の卵は確認していないが、巣穴は産卵床としても機能する。

ハナハゼが巣穴に逃げ込んでも、ダテハゼやテッポウエビは巣穴へ逃げ込むことはなかった。テッポウエビの仲間と共生するハゼの中には触角によるコンタクトや尾振りディスプレイを行わないが、巣穴に逃げ込むことによって結果的にエビに危険を知らせるものがある。例えば Randall et al. (2005) は共生ハゼである *Ctenogobius saepepallens* とテッポウエビ類の *Alpheus floridanus* との間に触角を使ったコミュニケーションは確認できず、ハゼも危険を知られるために尾鰭を振る合図をしなかったが、巣穴に逃げ込むことによってエビに危険を知らせている可能性があり、明確な相利共生に至るまでの第一段階である可能性を示した。ダテハゼは危険が迫ったら尾を震わせてテッポウエビに

知らせるといふ明らかな相利共生である (Yanagisawa, 1984) が、ハナハゼはダテハゼとは異なり、常に泳ぎ回っているため、*C. saepepallens* と同じように、巣穴に逃げ込むことによりエビに危険を知らせている可能性もある。しかし、ハナハゼが利用していない巣のダテハゼがハナハゼに対し威嚇や攻撃を行うことから、ダテハゼにはハナハゼに巣穴を利用されるメリットはないと思われる。ダテハゼは6月下旬から8月中旬にテッポウエビの巣穴で産卵する (Yanagisawa, 1982)。ダテハゼとハナハゼの繁殖期は重なっており、テッポウエビの巣穴の広さには限りがあるため、ハナハゼの存在がダテハゼの繁殖にとってマイナスとなる可能性も考えられる。

社会的な一夫一妻とは雄と雌が長い時間を共に過ごす場合に当てはまり、繁殖期だけでなく、非繁殖期の間も異性とのペアを維持する (Wickler and Seibt, 1983)。サンゴ礁の魚ではハゼ科を含む少なくとも14科で社会的な一夫一妻が報告されている (Barlow, 1984)。ハナハゼは2011年には15ペア中15ペアで繁殖期の62日間、2012年には66ペア中33ペアで繁殖期から非繁殖期にかけての149日間ペアが維持されていたため社会的な一夫一妻であると言えよう。

一方で2012年には63ペア中9ペアでパートナーが替わった。パートナー変更は8月に6ペアと繁殖期の後期に集中したため、繁殖のためにパートナーを替えた可能性は低く、その原因はパートナーの死亡あるいは放棄と考えられよう。9ペア中3ペアは変更後に再びパートナーを替えた。繁殖期後期は繁殖で疲労した個体が死亡または捕食される可能性が高いと考えられ、パートナー変更は質の良い配偶者を選んだというよりも残された個体がとりあえずペアになり、その後により条件が良い配偶者が現れた時、再度パートナーを替えたと推定される。サザナミハゼではペアの体サイズ関係はサイズアソートタイプであり、体サイズがミスマッチなペアほど関係が解消されやすい傾向があった (竹垣, 2001)。ハナハゼは単独での巣穴の長期利用が観察されなかったため、単独でいるよりもサイズがミスマッチでもとりあえずはペアでいる方を優先したが、サザナミハゼと同様に体サイズがミスマッチであるとペア相手を替えたと考えられる。

一方、巣穴の乗っ取りが見られたことから、巣穴には質の違いとそれに伴う競争があると考えられる。ホリテッポ

ウエビは砂礫基質の割合によって巣穴の構成と安定性が異なる (Palomar et al, 2005). ハゼ科の *Pomatoschistus minutus* の場合, 乗っ取りは先住者の体長より平均16.3%大きいと成功し, 乗っ取り雄は巣の外側の状態で巣のサイズを推定したと考えられる (Lindström, 1992). ハナハゼも巣穴を乗っ取る前日から巣穴の周りを泳ぎ巣穴を覗き込むことから, 乗っ取る巣穴を選んでいることが示唆される.

“頭部こすりつけ”(ナズリング)は様々な魚で観察されている. 例えば, シクリッド *Cyprichromis microlepidotus* の雄は雌がナズリングを行っている間に放精し (Ochi, 1996), フェダイ *Lutjanus stellatus* は放精・放卵の直前にナズリングを行い, 雌を上方に向けて下から押し上げる (Hamamoto et al., 1992). 一般にナズリングには放卵・放精を促す役割がある. また, アカネハゼ *Valenciennea bella* は産卵3~4日前, 雌は雄に近づき, 吻端で雄の体の各部をつつく行動をとった (塩原・田中, 1995). このようなことから, 相手の体に触れる行動は産卵に関係している可能性が高い. ハナハゼのナズリング回数はオスでは非繁殖期より繁殖期の方が多く (Fig. 5), 雄から雌に対して行うことが多かった (Fig. 4). しかし, シクリッドやフェダイのように産卵の直前でなく, 非繁殖期にも頻繁にみられた. この行動は飼育下で同属のクロユリハゼ, オグロクロユリハゼ *P. heteroptera*, ゼブラハゼ *P. zebra*, イトマンクロユリハゼでもそれぞれ観察されており, 同種に対してのみで, さらにペア間で頻繁に観察されているため, 求愛行動でペアの維持に対する効果があると考えられている (青山, 1999).

ペアのうち, 上方を泳ぐ個体は下方の個体より巣穴から離れており, 巣穴に逃げるのに時間がかかる. 上方の個体は視野が広く早く捕食者を発見する見張り役である可能性がある. 上方より下方で摂餌回数が多いのは, 上方を泳ぐ個体が周りを警戒し, 下方を泳ぐ個体は摂餌に専念できるためではないかと推察された. アカハチハゼは, 雄が雌より多く巣穴を整備することで, 雌の巣穴の整備の時間を減らし, 雌は摂餌により多くの時間をかけることができ, 雄の体サイズが大きいほど, 雌の摂餌時間は長くなるため, 雌はより大きい雄を得ることが有利になる (Reavis, 1997, Reavis and Barlow, 1998). ハナハゼも, 繁殖期には雄が多く上方を泳いで周りを警戒し, 雌が下方で摂餌回数を増やした方が効率がよいだろう. 実際に雄が先に巣穴に入り, 続けて雌が入ることがしばしばあった (Table 1). また, 繁殖期の摂餌回数は雌の方が多かった (雄 = 300.7 ± 57.7回/15min, 雌 = 448.7 ± 116.9回/15min, n = 4).

巣穴が隣接するハナハゼは巣間距離が1mと近くても互いに攻撃しなかったが, 巣穴を持たない放浪個体は攻撃された. 飼育下のイトマンクロユリハゼもまた同様に“追い”や“体側誇示”を利用し縄張りを防衛した (青山, 1999). ハナハゼペアは放浪個体に対し雌雄どちらも威嚇を行ったため, 性別に関係なく巣穴に近づく個体を警戒し

ているように見え, 攻撃は巣穴防衛であることが示唆された. 巣穴を長期に利用しているのはペアのハナハゼだけであることから, 巣穴はペアで防衛しなければ失う可能性が高いのかもしれない. ダテハゼによるハナハゼに対する威嚇や攻撃があることから, ペアでなければダテハゼに巣穴を追い払われる可能性もある. なわばり防衛は一夫一妻となる要因の1つで (Whiteman and Côté, 2004), 例えば, テングカワハギは摂餌なわばりをペアで維持することに付随する一夫一妻とされる (小北, 2001). ハナハゼは巣穴の防衛のために一夫一妻である可能性が高いだろう. しかし, 一夫一妻の要因がなわばり防衛なのか配偶者防衛なのか明確に分けることは難しい (Whiteman and Côté, 2004). 質の良い配偶者とペアを組むことが有利になる場合, 配偶者防衛の可能性は大きくなると考えられる. 本研究でハナハゼが非繁殖期もペアでいる社会的な一夫一妻であることが明らかになったが, 一夫一妻となる要因がどのような条件下でなわばり防衛と配偶者防衛のどちらに偏っているのか, あるいは両者を包含しているのかは今後の課題としたい.

謝辞

本研究に対する暖かいご援助と貴重なご意見を頂いた黒潮生物研究所の中地シュウさん・目崎拓真博士・田中幸記博士・小淵正美博士, さらに魚の採集を手伝って下さった東海大学海洋学部水産学科横地研究室の斎藤宇泰君・宮川直喜君・松村哲君・喜多村鷹也君・竹内友規君・倉田友香さんに厚く御礼を申し上げます.

引用文献

- 青山茂 (1998a): 水槽内で見られたハナハゼの行動. 動物園水族館雑誌, **39**(3), 73-76.
- 青山茂 (1998b): 水槽内で得られたハナハゼの卵. 動物園水族館雑誌, **39**(4), 119-120.
- 青山茂 (1999): 飼育下で見られたイトマンクロユリハゼの縄張り行動と求愛行動. 動物園水族館雑誌, **40**(2), 47-55.
- Barlow, G. W. (1984): Pattern of monogamy among teleost fishes. Arch. Fisch. Wiss., **35**, 75-123.
- Barlow, G.W. (1986): A comparison of monogamy among freshwater and coral-reef fishes. In: T. Ueno, R. Arai, T. Taniuchi & K. Matsuura (ed.) . Indo-Pacific Fish Biology. Proc. Second Internat. Conf. on Indo-Pacific Fishes, Ichthyological Soc., Japan, Tokyo, pp. 767-775.
- 道津喜衛 (1955): ヒモハゼの生活史. 日本生物地理学会会報, 16-19巻, 338-344.
- Hamamoto, S., S. Kumagai, K. Nosaka, S. Manabe, A. Kasuga, and Y. Iwatsuki (1992): Reproductive behavior, eggs and larvae of a lutjanid fish, *Lutjanus stellatus*, observed in an aquarium. Japan. J. Ichthyol., **39**, 219-228.
- Karplus, I. (1987): The association between gobiid fishes and

- burrowing alpheid shrimps. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **25**, 507-562.
- 小北智之 (2001): テングカワハギの配偶システムをめぐる雌雄の駆け引き. 桑村哲生・狩野賢司 (編). 魚類の社会行動 1, 海游舎, 東京, pp41-81.
- Lindström, K. (1992): The effect of resource holding potential, nest size and information about resource quality on the outcome of intruder-owner conflicts in the sand goby. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **30**, 53-58.
- Miller, P. J. (1984): The tokology of gobioid fishes. In: G.W. Potts & R. J. Wootton (eds.) *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*, Academic Press, London., pp. 119-153.
- Ochi, H. (1996): Mating systems of two midwater-spawning cichlids, *Cyprichromis microlepidotus* and *Paracyprichromis brienii*, in Lake Tanganyika. *Ichthyol. Res.*, **43**, 239-246.
- Palomar, N. E., M. A. Juinio-Meñez and I. Karplus (2005): Behavior of the burrowing shrimp *Alpheus macellarius* in varying gravel substrate conditions. *J. Ethol.*, **23**, 173-180.
- Paulson, A. C. (1978): On the commensal habits of *Ptereleotris*, *Acanthurus* and *Zebrasoma* with fossorial *Valenciennea* and *Amblygobius*. *Copeia*, **1978**, 168-169.
- Randall, J. E., P. S. Lobel and C. W. Kennedy (2005): Comparative ecology of the gobies *Nes longus* and *Ctenogobius saepepallens*, both symbiotic with the snapping shrimp *Alpheus floridanus*. *Env. Biol. Fish.*, **74**, 119-127.
- Reavis, R.H. (1997): The natural history of a monogamous coral-reef fish, *Valenciennea strigata* (Gobiidae): 2. Behavior, mate fidelity and reproductive success. *Env. Biol. Fish.* **49**, 247-257.
- Reavis, R.H. and G.W. Barlow (1998): Why is the coral-reef fish *Valenciennea strigata* (Gobiidae) monogamous? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **43**, 229-237.
- Shoup D. E. and D. H. Wahl (2009): The Effects of Turbidity on Prey Selection by Piscivorous Largemouth Bass. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **138**, 1018-1027.
- 塩原美敏・田中洋一 (1995): アカネハゼ *Valenciennea bella* の繁殖習性と卵内発生および前期仔魚. 東海大学紀要海洋学部, **39**, 207-220.
- 鈴木寿之・洪川浩一・矢野維幾 (2004): ハナハゼ. 瀬能宏 (監). 日本のハゼ. 平凡社, 東京, pp. 508.
- 竹垣 毅 (2001): サザナミハゼのペア行動と子育て——一夫一妻の制約のなかで. 桑村哲生・狩野賢司 (編). 魚類の社会行動 1, 海游舎, 東京, pp115-152.
- Whiteman, E. A. and I. M. Côté (2002): Sex differences in cleaning behaviour and diet of a Caribbean cleaning goby. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **82**, 655-664.
- Whiteman, E. A. and I. M. Côté (2003): Social monogamy in the cleaning goby *Elacatinus evelynae*: ecological constraints or net benefit?. *Anim. Behav.*, **66**, 281-291.,
- Whiteman, E. A. and I. M. Côté (2004): Monogamy in marine fishes. *Biol. Rev.*, **79**, pp. 351-375.
- Wickler, W. and U. Seibt (1983): Monogamy: an ambiguous concept. In: P. P. G. Bateson (ed.). *Mate Choice*. Cambridge University Press, Cambridge, UK., pp. 33-50.
- Yanagisawa, Y. (1982): Social Behaviour and Mating System of the Gobbid Fish *Amblyeleotris japonica*. *Japan. J. Ichthyol.*, **28**, 401-422.
- Yanagisawa, Y. (1884): Studies on the interspecific relationship between gobiid fish and snapping shrimp II . Life history and pair formation of snapping shrimp *Alpheus bellulus*. *Publ. Seto. Marine Biol. Lab.*, **29**, 93-116.
- 吉野哲生 (1984): ハナハゼ. 益田一・尼岡邦夫・上野輝弥・吉野哲生 (編). 日本産魚類大図鑑. 東海大学出版, 東京, pp. 237.

要 旨

ハナハゼ *Ptereleotris hanae* はテッポウエビの巣穴を、テッポウエビと共生する共生ハゼ類とともに利用する。この三者の関係とハナハゼの配偶システムを明らかにするために、伸長鰭条の差異による個体識別をして潜水観察を行った。巣穴への回避を調べると、ハナハゼが巣穴に逃げ込んでも、同居するダテハゼ *Amblyeleotris japonica* やニシキテッポウエビ *Alpheus bellulus* が逃げ込むことはなく、ハナハゼの同居は相利共生とはいえないと判断された。ハナハゼ成魚のほとんどは観察中雌雄でペアを形成し、63ペア中33ペアは繁殖期終了後も維持され、社会的な一夫一妻と推定された。繁殖期にはペア間で頭部をこすりつける行動が観察され（この行動の回数は雄から雌、 7.4 ± 2.9 回/15min、雌から雄、 1.4 ± 1.1 回/15min）、非繁殖期には回数が減少したものの雌雄で観察され、この行動には求愛やペア維持の機能があると考えられた。ハナハゼ間でペアによる巣穴の乗っ取りが観察された（観察回数10回）ことから、巣穴を巡る競争があることがわかった。巣穴に近づく単独のハナハゼに対しては雌雄ともに威嚇したため、配偶者の乗っ取りに対する防衛というより巣穴の防衛と考えられた。巣穴は隠れ家や産卵床として重要であることから、一夫一妻のペアボンドの進化を説明するための「なわばり防衛仮説」に相当するものと推察された。

キーワード: ハナハゼ, ペアボンド, 一夫一妻, 配偶システム, 行動生態, *Ptereleotris hanae*, Pairbond, Monogamy, Mating system, behavioral ecology