

千葉県産ヤリタナゴ *Tanakia lanceolata* の水槽中の繁殖行動

石鍋壽寛¹⁾・望月賢二²⁾・山下金義³⁾

^{1), 3)} 観音崎自然博物館

〒239 神奈川県横須賀市鴨居 4-1120

²⁾ 千葉県立中央博物館

〒260 千葉市中央区青葉町 955-2

要 旨 千葉県産ヤリタナゴ *Tanakia lanceolata* の水槽飼育下での繁殖行動を研究した。その基本的な行動パターンは以下のとおりであった。産卵可能な状態にある雌がいる場合に、雄がマツカサガイ *Inversidens japonensis* のまわりに縄張をつくる。ほかの雄や産卵可能状態にない雌が侵入した場合、chasing, finspreading, jerking, parallel swimming, rotated fighting と呼ばれる特徴的な闘争行動をとる。また、縄張を形成した雄は、頻繁に investigating と呼ばれる目ののぞき込みを行なうが、この時体を水平にし、弓なりに曲げる特異な姿勢をとる。縄張雄がこの姿勢でいる時に、ほかの雄が同じ姿勢で寄り添ってくる場合、追い払いなどの闘争行動はとられない、investigating に続き、縄張雄は産卵可能雌に近付き、吻で雌の腹部を軽く2,3回つつく。すると雌は頭を下にして静止する。続いて雄は反転し、雌を貝の方に誘導し、雌がそれに追従する。貝のところで、雌雄が水平・弓なりの姿勢で並んで investigating を行なう。このとき、ほかの雄が、investigating を行なっている雄の側に、闘争行動がとられることなく、次々と順序よく寄り添うように定位するのがしばしば観察された。その後、雌が出水管から産卵し、次いで縄張雄が入水管に向け放精する。続いて、第2番目、第3番目の雄が順に放精するが、その後はすべての雄が入り乱れて放精する。このことから、ヤリタナゴの縄張は、第1番目に放精することを目的に形成されると考えられる。

キーワード: ヤリタナゴ, *Tanakia lanceolata*, 繁殖行動, 縄張, Cyprinidae.

タナゴ類はコイ科 Cyprinidae の純淡水魚であり、わが国だけでも15種(亜種)を数える。そして、その産卵習性は二枚貝の鰓に托卵するという特異なものである。しかし、その繁殖行動についての研究は、わずかにバラタナゴ *Rhodeus ocellatus* (Regan) (長田・西山, 1976), イタセンバラ *Acheilognathus longipinnis* Regan (長田ほか, 1984), ミヤコタナゴ *Tanakia tanago* (Tanaka) (秋山・小笠原, 1991) の3種についてだけである。さらに関連論文としては、バラタナゴの産卵行動と産卵管の伸長リズムなどの関係についての研究(宮藤, 1980)がある。外国産タナゴ類でも *Rhodeus amarus* (Bloch) についての繁殖行動が報告されているだけである(Wiepkema, 1961)。

近年、千葉県中・北部の少なからぬ場所では、利根川水系産と推定されるヤリタナゴ *Tanakia lanceolata* (Temminck et Schlegel) が増加し、ミヤコタナゴ棲息地のいくつかにも侵入している。このヤリタナゴの侵入地では、ミヤコタナゴの棲息数の減少が観察されているが、ミヤコタナゴの主要な産卵床であるマツカサガイ *Inversidens japonensis* (Lea) にヤリタナゴも産卵するため、両種の間にはマツカサガイをめぐる競争関係が予想される。今後、ヤリタナゴの分布域がさらに拡大した場合には、天然記念物であるミヤコタナゴの生存に大きな影響を与えると推定される。そのた

め、絶滅の危険があるミヤコタナゴの保護対策のうえからも、ヤリタナゴの繁殖行動を明らかにし、ミヤコタナゴ・ヤリタナゴとその産卵床であるマツカサガイの種間関係について研究するための基礎を築くことは、極めて重要になっている。

著者らは、ミヤコタナゴを中心とするタナゴ類の繁殖行動の研究の一環として、千葉県印旛郡師戸川産のヤリタナゴおよびマツカサガイを用い、その産卵行動を観察する機会を得た。その結果、ヤリタナゴの基本的な繁殖行動のパターンが明らかになり、その行動が、従来知られていたタナゴ類のものとは異なった、特異な点を持つものであったのでここに報告する。

材料と方法

本研究は1988年と1989年のそれぞれ4~6月に、神奈川県横須賀市鴨居にある(社)観音崎自然博物館で行なった。観察に供したヤリタナゴとマツカサガイは、各年とも観察を開始する少し前の3月に、千葉県印旛郡師戸川において採集した。

繁殖行動の観察は、主に昼間行なった。できるだけ長時間注意深く見守り、行動が起こりそうになったら、主にビデオで録画する方法で記録し、後日その記録を解析した。ビデオの総収録時間は約80時間である。

観察に用いた水槽は、180×60×60 cm のガラス水槽である。水槽には、「大磯砂」として販売されている、直径が約 7 mm の砂を、約 5 cm の厚さに均一に敷き、底面漉過法により漉過を行なった。水槽の中央より後部に、カナダモ *Elodea canadensis* Michaux を植え込んだ。水槽は、自然光による明るい室内の窓近くに置かれ、人工光線による照明は行なわなかった。

できるだけフィールドに近い条件で本研究を行なうため、観察水槽には原則としてヤリタナゴの雄 10 個体、雌 5 個体、マツカサガイ 3 個体の組み合わせで収容した。このセットでは、産卵可能状態にある雌は通常 1~2 個体であり、2~3 週間に 1~2 回程度しか産卵行動が観察されない。そのため、予備飼育中のものから産卵可能状態にある雌 1~2 個体を取りだし、観察水槽中の産卵可能状態にない雌と置き換え、できるだけ高い頻度で産卵行動が観察されるようにした。マツカサガイは水槽中央に横一列に 50 cm の距離をとるように配置した。

また、観察用水槽と同じものを 1 個用意し、雌約 30 個体、雄約 10 個体を収容し、予備として飼育した。飼育用の餌は、市販のテトラミンのほか、セスジユスリカ *Chironomus yoshimatsui* Nartin et Sublette の幼虫であるアカムシとイトミミズ類 Tubificidae を用いた。また、マツカサガイの予備飼育は、120×45×45 cm の水槽で、「大磯砂」を 5 cm の厚さに敷き、底面漉過で行なった。

繁殖行動の各パターンの名称は、原則として Wiepkema (1961) に従った。ただし、雌が出水管に産卵管を挿入し、産卵に至る行動に対してつけられた“touching”の呼称は、日本産タナゴ類についての既報の論文でも用いられているが、この行動が産卵を目的に行なわれることを考慮するとふさわしくないの、本報告では“spawning”を使用する。

結 果

ヤリタナゴの繁殖行動は、基本的に以下の 2 つからなる。第 1 は、雄がマツカサガイの周囲に縄張を形成する行動である。第 2 は、縄張を持つ雄が雌を誘い、産卵させる行動である。ただし、雄が縄張を形成しないまま雌を誘い、産卵に至る場合がある。また、雄の誘いが無い状態で、雌が“investigating”と呼ばれる貝をのぞき込む行動を開始し、雄が続いて investigating 行動をとり、産卵に至る場合がある。

1. 縄張形成と闘争行動パターン

縄張は、原則として産卵管を十分に延ばしている産卵可能な雌が、水槽内に存在する場合に形成された。そのような雌がいない場合には、縄張形成はもちろん、求愛行動も見られなかった。また、通常縄張は、

最も強く婚姻色が現れている最大の雄個体により形成された。この縄張を守る闘争行動は、ほかの雄の個体に対してとられる。また、発情していない雌に対しても多くの場合とられるが、無視することもある。また、時に発情している雌に対してもとられることもある。この縄張形成に伴う闘争行動の概要は、表 1 および図 1 に示した。

縄張行動は、1~3 cm 離れたところから貝をのぞき込む、investigating 行動をとることにより始まる。このとき、体は水底に対しほぼ平行で、水平に保たれるとともに、弓なりに曲げられているのが特徴である(図 1A)。このとき、通常たたまれているヒゲが、貝の入水管の方向にまっすぐに延びている。また、複数のマツカサガイに縄張を形成する場合には、中心となる貝があり、そのほかの貝は時々をのぞき込む。そして、縄張中にあるマツカサガイにほかの雄や未発情の雌が近付くと、“chasing”と呼ばれる飛びかかるような追い払い行動をとる(図 1B)。これにより、侵入雄が縄張圏外に去った場合には、追い払いはそれで完了する。そして、再びマツカサガイの所に戻り、investigating 行動をとる。また、縄張雄が体を弓なりにした状態で investigating 行動をとっているときに、ほかの雄個体が侵入し、縄張雄に寄り添うように同一姿勢をとった場合には、縄張雄はその姿勢でいる間は、侵入雄を追わない。しかし、2~3 秒間続くこの姿勢が終了したときには、多くの場合追い払うが、時に放置することもある。

investigating 行動中に、縄張雄は前進し、入水管直上部を通過し、回り込むようにして元の位置に戻り、investigating 行動を再開することがある。このとき腹部が入水管近くを通り、放精行動に類似した行動になっている。しかし、放精が行なわれているかどうかは不明である。また、複数の雄が investigating 行動をとっている場合には、縄張雄がこの放精類似行動をとった後、ほかの雄が順に同様の行動をとることがある。しかし、縄張雄だけがこの行動をとり、ほかの雄が続いて行動を開始する前に、縄張雄により追い払われる場合もある。

chasing により侵入雄が逃げなかった場合には、基本的に“fin spreading”(図 1C)、“jerking”(図 1D)、“parallel swimming”(図 1E)、“rotated fighting”(図 1F)の 4 型の行動がとられる。通常は、この 4 型の行動のうち、威嚇行動である fin spreading が最初にとられる。この行動に当たり、縄張雄・侵入雄とも、すべての鰭を最大限に広げるとともに、鰓蓋部と胸部を鮮紅色に、腹部下面を鮮黒色に変化させる。この状態で、両者は 1~2 秒の間、通常 2~3 cm またはそれ以上の距離をおき、自らを誇示するように静止する。この静止状態には 3 型ある。第 1 は、両者が体を水平にし、同じ方向を向く(図 1C₁)。第 2 は、第 1 の状態

表 1. 日本産タナゴ類の基本的縄張行動の比較. +: 観察された場合, -: 観察されない場合, 空白欄: 原論文に記載なし. (ガ): ガラス水槽, (コ): コンテナ.

	<i>Tanakia lanceolata</i> (本研究)	<i>Acheilognathus longipinnis</i> (長田ほか, 1984)	<i>Tanakia tanago</i> (秋山ほか, 1991)	<i>Rhodeus ocellatus</i> (長田ほか, 1976) ¹⁾
観察装置	ガラス水槽 (180×60×60 cm)	コンクリート水槽 (400×200×? cm)	ガラス水槽 (60×30×36, 45×45×30 cm) コンテナ (60×60×36 cm)	ガラス水槽 (60×30×45 cm) ため池 (700 平米)
個体数	雄 10, 雌 5	2 歳魚雄 7, 雌 13 1 歳魚雄 3, 雌 8	雄 100, 雌 100 (ガ) 雄 2~3, 雌 2~5 (コ)	各亜種雌雄 5 ずつ, 計 20
縄張行動の有無	+/-	+	+/- (ガ), + (コ)	+
Investigating の姿勢	水平, 体は弓なり	head-down posture	head-down posture	head-down posture
Chasing	+	+	+	+
Fin spreading	+	+		+
・両者の位置と体の角度	・水平・平行で同方向または逆方向を向く, または平行・同方向で 30 度下方を向く	・水平で, 侵入雄の前面に直角か, 水平で, 同方向を向く		・平行または侵入雄の前面に直角
・頭と体の動き	・静止	・体を左右に大きく揺する		・停止
・鰭の状態	・すべての鰭を大きく広げる	・すべての鰭を大きく広げる		・背鰭と臀鰭を広げる
・継続時間	・1~2 秒	・あまり継続されず, 次に移行		
・次の行動	・chasing, jerking まれに parallel swimming	・jerking		
Jerking	+	+	+ (parallel swimming に次いで多い)	+ ²⁾
・両者の位置と体の角度	・体が接する位置で平行になり, 水平または 30 度下方で, 同方向を向く	・体が密着する位置で水平・平行で, 同方向または逆方向を向く		・平行
・頭と体の動き	・体前半部を左右に振る	・体を急激に左右に大きく揺する		・体を大きく左右にゆする
・鰭の状態	・すべての鰭を大きく広げる	・各鰭をいっばいに広げる		・背鰭と臀鰭を広げる
・継続時間	・1~2 秒, 時に 5 秒			・1-2 秒
・次の行動	・chasing, parallel swimming まれに rotated fighting	・rotated fighting		・head butting

表 1. 続 き

	<i>Tanakia lanceolata</i> (本研究)	<i>Acheilognathus longipinnis</i> (長田ほか, 1984)	<i>Tanakia tanago</i> (秋山ほか, 1991)	<i>Rhodeus ocellatus</i> (長田ほか, 1976) ¹⁾
Rotated fighting	極まれに見られる	普通に見られる		しばしば見られる
・両者の位置と体の角度	・体が密着する位置で、同方向を向き、片方が他方のやや前にでる	・体が密着する位置で平行になり同方向または逆方向を向く		・体が密着する位置で平行になり、同方向または逆方向を向く
・回転方向	・先行する方が内側になりあらゆる方向	・水平方向		・先行する方が内側になり、水平または垂直方向
・回転数	・1 回未満が多い	・1 回未満が多い		
・頭と体の動き	・頭部を左右に振る	・体を左右に振る		・頭部を左右に振る
・鰭の状態	・すべての鰭を大きく広げる	・すべての鰭を大きく広げる		
・継続時間	・2~3 秒			・約 10 秒 (1~26 秒)
・次の行動	・chasing, parallel swimming	・jerking または parallel swimming		・rotated fighting または head buting
Parallel swimming	まれに見られる	もっとも頻繁に見られる	もっとも頻繁に見られる	2 回観察された
・両者の位置と体の角度	・2 cm 以上離れ、平行・同方向で、水平または 30 度下方を向く	・5 cm 以内の位置で平行・同方向を向く		・1 cm 間隔で、平行・同方向を向く
・頭と体の動き	・滑べるように泳ぐ	・体を左右に振るわせる。遊泳速度の速い場合と、遅れて吻突きをする場合あり		・体を左右に振るわせる
・鰭の状態	・すべての鰭を大きく広げる	・すべての鰭を大きく広げる		・背鰭・臀鰭を広げる
・遊泳距離	・2~3 cm 浮き上がった後、15~100 cm 遊泳する	・100 cm に達する場合あり		・約 15 cm
・遊泳方向	・前方	・様々な方向。間隔を広げながら下降し、着底寸前で頭を少し下げ、左右に分かれ少し前進する行動が頻繁		・前方
・次の行動	・闘争行動の終了、時に fin spreading または jerking	・闘争行動の終了または jerking		
Head butting	—		+	+
・基本行動			・ (観察例少ない)	
・継続時間			・ 吻突き行動および吻を押し付けあいながら左右に回転	・ 正面または斜めからの吻突き行動
・次の行動ほか			・ 10~30 分	
			・ Parallel swimming の合間に行なわれる	・ rotated fighting に移行

¹⁾ 亜種関係にあるタイリクバラタナゴ *R. o. ocellatus* とニッポンバラタナゴ *R. o. kurumeus* を混在させ、実験に供している。

²⁾ 著者は、threat 行動として記載しているが、内容から jerking 行動を含むと判断し、両行動に分けた。

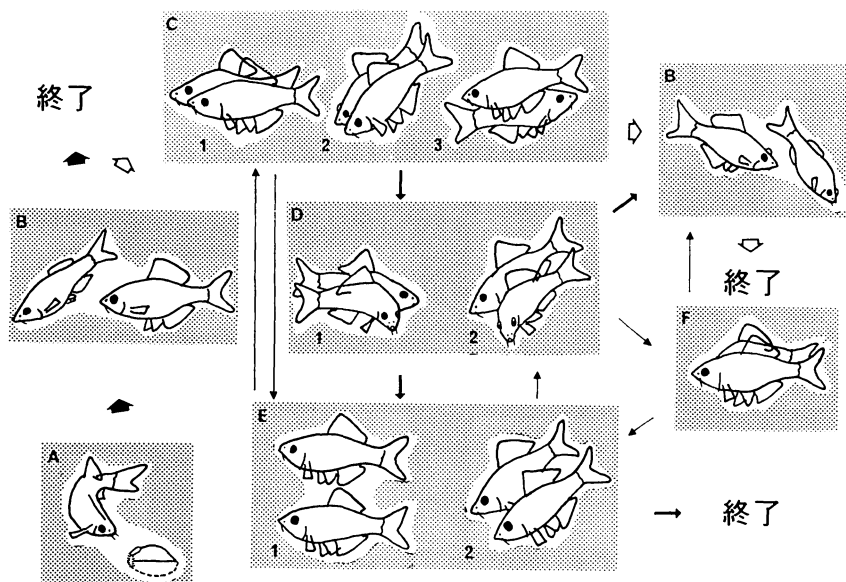


図1. ヤリタナゴ *Tanakia lanceolata* の縄張をめぐる基本的闘争行動パターン。A: 縄張雄が体を水平・弓なりにし、目をのぞく (investigating)。B: 縄張雄が侵入雄に飛びかかるようにして追い払う (chasing)。C: 平行に位置し、すべての鰭を大きく広げ、静止するが、このとき (1) 体が水平、(2) 頭部を約30度下げる、(3) 逆向きになるの3型がある (fin spreading)。D: 平行に位置し、体前半部を左右に振るが、このとき (1) 体が水平と (2) 頭部を約30度下げるの2型がある (jerking)。E: 平行に位置したまま前方に泳ぐが、このとき (1) 体が水平と (2) 頭部を約30度下げるの2型がある (parallel swimming)。F: 平行に位置し、先行した方が内側になるように回転する (rotated fighting)。太短黒矢印: 頻繁に観察される移行パターン。太短白抜き矢印: 時々観察される移行パターン。中太矢印: まれに観察される移行パターン。細線矢印: 極めてまれに観察される移行パターン。

に似ているが、頭部を約30度下方に向けて静止する点で異なる (図1C₂)。第3は、第1の型に似るが、両者が逆の方向を向く点で異なる (図1C₃)。これらの行動により、侵入雄が鰭をたたむと、縄張雄は chasing 行動に移り、侵入雄を縄張外に追い出すことにより威嚇行動は終了し、investigating 行動に戻る。縄張雄が鰭をたたんだ場合には、両者の立場が入れかわり、縄張雄は前述と同じ行動パターンにより追われ、新しい縄張雄ができる。この行動により決着が付かない場合には、jerking 行動に移ることが多い。まれに parallel swimming 行動に移ることがある。

jerking は、互いに頭部を同じ方向に向け、体は水平あるいは約30度下方を向き、平行に位置し、体が接するかそれに近い距離をとる (図1D_{1,2})。この状態で、互いに体前半部を左右に振ることにより闘争が行なわれる。このとき、鰭と体色は fin spreading のときと同じである。この行動は、通常1~2秒で決着が付くが、時には5秒程度続くこともある。この結果、一方が鰭をたたむと、他方が chasing により鰭をたたんだ方を追い、investigating 行動に戻る。これにより決着がつかない場合、parallel swimming 行動に移行することが多いが、まれに rotated fighting 行動に移行することもある。

parallel swimming は、互いに2~3 cm またはそれ以上の間隔で平行に位置したまま、水平または頭部を30度下方に向けた状態で、前方に15~100 cm の距離を泳ぐ間、互いに自らを誇示する行動である。このとき、すべての鰭はそれまでと同様に大きく広げられている。体色も同様である。また、この行動に移行するときには、それまでの闘争位置から2~3 cm 程度浮き上がるとともに、ほとんど鰭を動かすことなく、滑るように泳ぐ。しかし、遊泳距離が長くなった場合には、尾部をわずかに左右に振る動作が認められる。また、頭部を下げた状態で始まった場合で、遊泳距離が長くなった場合、途中から頭部を上げ、体が水平になる。この行動は、互いに分かれることにより決着がつく。そして、一連の闘争行動はこのまま終了し、侵入雄は去り、縄張雄は investigating 行動に戻ることが多い。しかし、fin spreading または jerking 行動が再開されることもある。

rotated fighting 行動は、jerking 行動が未決着の場合にそれに引き続いて起こるが、前述のとおりこの行動がとられることは極めてまれである。この行動は、互いに体を密着させたまま、片方が先行し、もう一方がやや後ろに位置した状態で、どちらも頭部を左右に振りながら、先行した方が内側になるように回転

表 2. 日本産タナゴ類 4 種の基本的産卵行動の比較

	<i>Tanakia lannceolata</i> (本研究)	<i>Acheilognathus longipinnis</i> (長田ほか, 1984)	<i>Tanakia tanago</i> (秋山ほか, 1991)	<i>Rhodeus ocellatus</i> (長田ほか, 1976)
雌への働きかけ				
• 雄の行動	• 吻で雌の腹部を 2, 3 回つつく	• 雌に突きかかる		• 追い払い
• 雌の反応	• 頭部をほぼ垂直に下げて, 静止する	• 停止するか, 停止したまま突かれる方へ浮き上がる		• 停止
leading, following				
• 雄の行動	• U ターンし, 鰭をたたみ, 体を震るわせ, 貝の方に泳ぐ	• 体を小刻みに震るわせ貝の方 向に泳ぐ	• 鰭をたたみ, 体を小さく震る わせ, 貝の方に泳ぐ	• 体をひるがえし, 貝の方に泳 ぐ
• 雌の行動	• 追尾する	• 追尾する	• 追尾する	• 追尾する
investigating				
• 雄の行動	• 弓なり・水平にした体を震わ せながら, 鰭をわずかに開閉 し, 入水管側からのぞく	• 体や鰭を震るわせながら, 斜 め上方からのぞき, その後, pre-skimming 行動に入る	• 入水管側からのぞく	• すべての鰭を小刻みに開閉 し, 体を小刻みに震るわす
• 雌の行動	• 雄の体の膨らんだ側にそっ て, 同様に体を曲げて並び, 貝をのぞく	• 雄の後下方位置し, 雄の pre- skimming の後に, head- down posture の姿勢をとる	• 雄に並ぶ	• 雄の後下方に位置し, head- down posture の姿勢の後, 体を貝の長軸に対し 90 度ま わす
• ほかの雄の行動	• 第 1 位の雄にそって並び, 貝 をのぞく. 以下同様に定位す る			
spawning				
• 雌の行動	• 入水管側から近付き, そのま ま産卵し, 立ち去る	• 貝の「背側」から, 体を沈め, 産卵する	• 入水管側から近付き, 頭部を 下げ, 180 度回転した後, 産 卵する	• 体を貝の長軸に一致する位置 まで回転させ, 出水管の直上 を突進する間に産卵する
skimming				
• 雄の行動	• 入水管側から近付き, 放精す る	• 雌を追い払い, 複数回放精す る	• 雌を追い払い, 複数回放精す る	• 頭部を下にし, 近付き, 出水管 に腹部を近付けて放精する
• ほかの雄の行動	• 第 1 順位の雄に続き, 第 3 順 位まで並んだ順に放精し, そ の後集団放精する	• 近付くが, 追い払われること が多い. 集団放精になること もある	• 縄張雄に撃退される. 侵入個 体数が多いと集団放精になる	

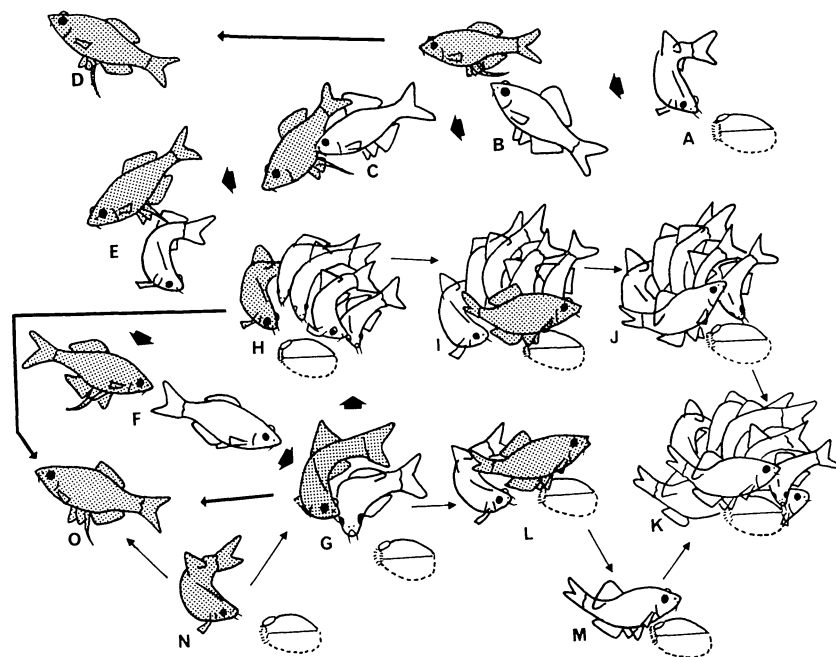


図2. ヤリタナゴ *Tanakia lanceolata* の産卵行動パターン。A: investigating. B: 縄張雄が発情雌に近づく。C: 雄が雌の腹部を2, 3回つつく。D: 雄につかれる前に、逃げ出す (fleeing). E: 雌は頭部を下げて静止する。F: 雄が各鰭をたたみ気味にし、体を震るわせ、貝の方へ雌を誘導し、雌が追尾する (leading and following). G: 雌雄で investigating に入る。H: 非縄張雄が investigating に順に参加する。I: spawning. J: 縄張雄が放精し、続いて第2, 3順位の雄が順に放精する (skimming). K: 集団放精になる。L: spawning. M: 縄張雄が放精する (skimming). N: 雌が独自にマツカサガイに近付き、investigating を行なう。O: 雌が investigating をやめて立ち去る。白抜き個体: 雄。黒個体: 雌。太短矢印: 頻繁に観察される移行パターン。中太矢印: 普通に観察される移行パターン。細線矢印: まれに観察される移行パターン。

する泳ぎである。この回転はあらゆる方向をとり、1回転未満で、継続時間は2~3秒の場合が多い。この行動で、一方が鰭をたたんだ場合、chasing 行動によりたたんだ個体は追われ、たたまなかった方は investigating 行動に移行し、終了する。決着が付かない場合には、parallel swimming に移行する。

以上の縄張の形成に伴う各闘争行動の移行関係は、図1に示した。この図から分かるとおり、闘争行動は chasing から開始される。ほとんどの場合、この行動をとることにより決着がつく。これで決着がつかない場合には、すべて fin spreading に移行する。この場合、侵入雄（希に縄張雄）が鰭をたたみ、chasing により追われて闘争が決着することが多い。しかし、決着がつかない場合がある。この場合 jerking に移行し、負けた方が chasing により追われる。jerking でも決着が着かない場合は、parallel swimming に移行する。これら以外の闘争行動の移行パターンは、極めて少ない。

2. 産卵行動パターン

ヤリタナゴの基本的産卵行動は、次の6段階からな

る。(1) 雄がマツカサガイをのぞくような investigating 行動をとる（周囲に縄張をつくっていることが多い）、(2) 雄が発情中の雌に近寄り、吻で雌の腹部を2, 3回軽くつつき、雌は頭部を下げて静止する、(3) 雄は回り込むようにUターンし、雌をマツカサガイの方に導き (leading)、雌が追尾する (following)、(4) マツカサガイの所で雌雄が体を水平にし、かつ弓なりに曲げて定位し、貝に対し investigating 行動をとる、(5) 雌がマツカサガイの出水管から産卵する (spawning)、(6) 雄が入水管にむけ放精する (skimming)。この概要は表2および図2に示した。各段階の詳細は以下のとおりである。

(1) 前項で述べたとおり、水槽内に産卵管を長く伸ばした発情雌がいる場合に、雄はマツカサガイをのぞく investigating 行動をとる (図2A)。この時、この雄は縄張を形成していることが多い。

(2) 次に、雄はマツカサガイから離れて雌を捜す行動をとる。産卵可能な雌が見つからない場合には、再びマツカサガイの所に戻る。見つかった場合には、雄から雌に近付いて行き (図2B)、吻で雌の腹部を軽く2~3回つつく行動をとる (図2C)。時には、縄張を

持たないまま、ただちに雌に対するこの行動を起こすこともある。腹部をつつかれた雌は、雄の行動に反応し、ただちに頭部を垂直に近い位置まで下げ、静止する(図 2E)。

しかし、誘われた雌が頭を下げる姿勢をとらずに、fleeing と呼ばれる雄からの逃避行動をとることもある(図 2D)。雌に逃げられた場合には、雄はマツカサガイの所に戻り、再び雌を誘う行動をとるか、investigating 行動をとる。

(3) 雄は雌の腹部をつついたあとただちに反転し、背鰭、臀鰭、腹鰭をほぼたんだ状態で、頭部と尾部を中心に体全体を小刻みに震わせながら、雌を誘うようにして、マツカサガイの方向に戻る leading 行動をとる。腹部をつつかれ頭部を下にして定位した雌は、雄の leading に従いマツカサガイの所へ行く(following)(図 2F)。この時の leading による移動距離は長い場合には、100 cm を越える。

(4) ついで、雌雄でマツカサガイに対し investigating 行動をとる(図 2G)。雄はマツカサガイの入・出水管を通る軸上に頭部を位置し、入水管側からのぞき込む。この時、頭部を中心に体全体を小刻みに震わせる。また、体を弓なりに曲げるため、体がこの軸に対しほぼ直角になる。体がこの軸の右側に定位した時には、体の左側を膨らませるように弓なりになる。左側に定位した時には、右側を膨らませるように曲げる。この investigating 行動中の体色やヒゲの方向は、縄張行動の所で述べたのと同一である。ただし、leading 行動に続く investigating 行動の場合、縄張行動の際と異なり、背鰭、臀鰭、腹鰭をたたみぎみにして、これらの鰭をわずかに立てたり、たたんだりする動きを繰り返す。ついで、雌は雄の体の膨らんでいる側に、頭を少し下げた状態で寄り添うように定位する(図 2G)。そして、両者は雌が寄り添った方向に回転しながら移動しつつ、次第に雌が雄より前に出てくる。

この investigating 行動中に、他の雄が参加してることが多い(図 2H)。参加数は 2~5 尾であることが多い。この時、後から加わった雄は、既に定位している雄と同じ方向に体を曲げ、その雄の体に寄り添うように定位する。第 3 番目、第 4 番目など、次々に雄が加わってくるときには、同じく第 2 番目、第 3 番目など、その直前に加わった雄に規則正しく寄り添う。このときに、後から加わった雄が、当初の雄と反対側、すなわち雌の側に寄り添うことはまれである。これら途中参加個体に対し、当初の雄または雌から、妨害を受けることはない。途中参加雄間での闘争行動も認められない。また、途中参加行動において、高順位をとるような割り込み行動は観察されなかった。

この段階で雌が行動を中断し、泳ぎ去ることがある(図 2O)。残った雄は、しばらくの間 investigating 行

動を続けるが、当初の縄張雄が後から加わった雄を chasing 行動により追い払うことが多い。そして、再びこの雄により縄張が再形成・維持され、産卵行動に移る。しかし、特に目立った行動が無いまま解散し、しばらくの間縄張形成・産卵行動が起らない場合もある。

leading 行動において雌の追尾が遅れた場合には、雄は単独でマツカサガイの入水管に向け、後に述べる放精行動と類似の行動とすることがある。この場合、行動中に雌が目のところに定位した場合には、行動後、ただちに investigating の位置まで後ずさりし、雌とともに investigating 行動に移行する。雌が、雄の行動終了時までには到着しない場合には、目の上を通過し、回り込んで investigating の位置に戻り、定位する。このとき放精しているかどうかは不明である。

(5) 前項の investigating 行動に引き続き、雌は回転しながら前に出て、入水管側から貝の出水管に近づく。そして、出水管に産卵管の基部を差し込む。卵が排出されるのにもとない産卵管は出水管内に深く挿入されてゆく。最終的に産卵管はほぼ完全に出水管内に挿入され、卵が産み出される(図 2I, L)。卵を産み出す時には、雌親は口を大きく開け、尾部を上方にそらす。卵の産み出しには約 1 秒、産卵管を出水管に挿入し始めてから終了までは約 2 秒かかる。このとき、雄は当初の位置に待機するように定位し、特に顕著な動きはない。

産卵行動を起こした場合でも、産卵管が出水管の中に入らずに、失敗する場合もある。この場合、卵は放出されない。そして、雌はただちにその場所から立ち去る場合と、反転し雄の後方から回り込み、雄の間に割り込み、再び investigating 行動に移る場合もある。この場合は再び産卵行動をそこから再開する。

産卵終了後、出水管から卵が吐き出される場合がある。この場合には、その卵をめがけてすべての個体が寄り集まり、食べてしまう。

(6) 雌は、産卵が終了すると、マツカサガイから離れる。雌がマツカサガイから離れると、ただちに第 1 番目の雄が入水管側から近づき、入水管めがけて放精する(図 2J, M)。そして、ただちに反転し、待機中の雄の群の後方に向かう。第 1 番目の雄が放精位置を離れると、ただちに第 2 番目の雄が第 1 番目と同様に放精し、ついで待機雄群の後ろに回り込む。続いて、第 3 番目の雄が同様に放精するが、それが終了した後は、既に放精した雄を含め、複数の雄が入り乱れて放精を行ない(図 2K)、順位は守られない。

(7) 産卵行動において、雄が雌を誘うことによって開始される場合が多いが、時に雄の誘いが無いままに、雌が単独で産卵行動を開始する場合がある(図 2N)。

この場合、発情雌は単独で investigating 行動を開

始する。このとき、そのマツカサガイに対して縄張が形成されている場合でも、縄張雄にその行動を妨害されることはない。縄張が形成されている場合、縄張雄は investigating 行動中の雌に近付き、前記産卵行動パターンの第4段階として示した行動に移る。縄張が形成されていない場合には、いずれかの雄が雌に従い、同様に第4段階の行動を開始する。これらの場合には、その後の行動は前述の基本的産卵行動パターン第5・6段階どおりである。

この雌が単独で産卵行動を開始した場合でも、雌が途中で investigating 行動を中断する場合もある。

また、ある雄が縄張を形成しているときに、ほかの雄が発情中の雌に近づき、求愛行動をし、産卵に至る場合もあった。この場合、縄張雄は第2順位あるいはそれ以下の放精順の位置をとり、産卵やほかの雄の放精を妨害することはなかった。

考 察

ヤリタナゴの繁殖行動は、すでに研究報告のあるタナゴ類3種と比べ、いくつかの点で大きな違いが認められた。以下、イタセンバラ（長田ほか、1984）、ミヤコタナゴ（秋山・小笠原、1991）、およびバラタナゴ（長田・西山、1976）との報告内容の比較において、ヤリタナゴの繁殖行動の特徴について検討した。これらタナゴ類の繁殖行動は、表1と表2に、ヤリタナゴの結果とあわせて示した。

1. ヤリタナゴの縄張の特徴

ヤリタナゴでは、縄張を形成しないまま、産卵に至る場合のあることが観察された。また、investigating 行動中の縄張雄に対し、ほかの雄が同様の姿勢で侵入し、縄張雄より下位に定位した場合には、chasing による追い払い行動が見られなかった。さらに、縄張雄がいるにもかかわらず、非縄張雄が雌を誘い、産卵に至る場合、縄張雄はそれを妨害せず、第2順位以下の位置から放精に参加することも示された。これは、独占的な縄張をもつほかのタナゴ類に比べ、ヤリタナゴの繁殖行動に伴う縄張が不完全なものであることが明らかになった。

また、ヤリタナゴの繁殖行動において、発情雌がいない場合には、雄は縄張を形成しない。さらに、産卵時に、縄張雄は、非縄張雄が縄張雄の下位に定位・放精することを妨げないことや、縄張雄は、第1回目の放精の後、待機中の雄の後ろに回り込み、集団放精の段階で再度放精行動に参加することなどの特徴をもつ。これらの特徴は、ヤリタナゴの縄張が、独占的放精権を狙ったものではなく、むしろ第1順位の放精権を獲得するためであると考えられる。これは、侵入個体数が多すぎ、追い払いができないために集団放精になるイタセンバラやミヤコタナゴと異なり、ヤリタナ

ゴの繁殖が基本的に集団放精によるものであることを示していると推定される。

この、集団放精において、第2順位以下の雄は、第1順位である縄張雄の下位に、参加した順に定位し、入り乱れての集団放精になる前に、少なくとも第3順位の雄まで順番に放精する。このことは、結果として集団放精であるが、その放精行動の中に、一定のルールが存在することを示している。また、雌を伴わない investigating 行動中の縄張雄に対し、ほかの雄が同様の姿勢で侵入し、縄張雄より下位に定位した場合には chasing 行動が見られないが、これは雌を伴った産卵前の investigating 行動と同一の行動パターンであることと深く関連していると推定される。

2. investigating 行動時の姿勢

ヤリタナゴは、縄張維持中の雄の場合と産卵前の雌雄の場合のどちらの場合も、investigating 行動時の姿勢は弓なりにした体を水平に保持しており、head-down posture と呼ばれる逆だち姿勢をとるイタセンバラ、ミヤコタナゴ、バラタナゴなどとは明らかな違いが見られた。これは、ヤリタナゴの重要な特徴である可能性があるが、どのような意味があるのかについては今後の研究を待ちたい。

3. 縄張をめぐる闘争行動

縄張をめぐる闘争行動においては、いくつかの点で、従来知られていたタナゴ類と異なった結果が得られた。

fin spreading においては、イタセンバラとバラタナゴでは、互いに平行に定位する場合とともに、侵入雄に対し直角に位置し、体側でその前進を阻むように定位する場合のあることが観察されている。しかし、ヤリタナゴでは、直角に定位する例は観察されなかった。一方ヤリタナゴでは、縄張雄と侵入雄が、ともに約30度の角度で頭部を下げ、平行に並ぶことがあるのが観察されたが、イタセンバラやバラタナゴでは、このような例は報告されていない。また、平行に並んだ場合、ヤリタナゴでは逆向きになる場合があったが、イタセンバラとバラタナゴではそのような例は報告されていない。

jerking 行動では、ヤリタナゴで体が30度下方を向く例があったが、イタセンバラでは観察されていない。また、イタセンバラでは、体が逆向きになる例が観察されたが、ヤリタナゴでは観察されなかった。また、この行動の後、ヤリタナゴでは parallel swimming に移行することが多かったが、イタセンバラでは rotated fighting 行動、バラタナゴでは head butting 行動に移行する。

rotated fighting は、ヤリタナゴではまれにしか観察されなかったが、イタセンバラでは普通に、バラタ

ナゴではしばしば観察されている。また、イタセンバラとバラタナゴでは、体の位置が互いに逆向きになる例が報告されているが、ヤリタナゴでは観察されなかった。また、この行動の継続時間は、ヤリタナゴとバラタナゴでは、違いがある可能性がある。この行動で決着が着かない場合、ヤリタナゴでは parallel swimming に移行するが、イタセンバラでは jerking または parallel swimming に、バラタナゴでは rotated fighting または head butting に移行する。

parallel swimming 行動は、ヤリタナゴではあまり観察されていないが、イタセンバラやミヤコタナゴではもっとも頻繁に起こる闘争行動である。この行動において、ヤリタナゴでは体を顕著に動かすことはないが、イタセンバラやバラタナゴでは、体を左右に振わせるなどの動きを伴う。また、ヤリタナゴやバラタナゴでは前方に進むが、イタセンバラでは様々な方向に進む点で異なる。

head butting はヤリタナゴとイタセンバラでは観察されていないが、ミヤコタナゴとバラタナゴでは観察されている。特に、ミヤコタナゴでは 10~30 分間続く。

以上のように、縄張をめぐる闘争行動では、基本的な点ではよく類似していたが、姿勢、移行パターン、出現頻度などの点で、本研究と従来の研究報告の間に違いが認められた。しかし、それぞれの実験条件の設定が異なることや、観察結果の定量的解析がなされていないため、詳細な比較検討は困難である。

また、ヤリタナゴでは、fin spreading 行動中、体は静止していたが、長田ほか (1984) では、fin spreading に当たる threatening 行動として、イタセンバラでは体を左右に大きく揺ると書かれている。この体を左右に揺る動きは本来 jerking の特徴であり、この長田報告では fin spreading (threatening) 行動を jerking 行動と混同しているのか、あるいは jerking とは異なる独立した fin spreading (threatening) 行動として認められるのかを明記していないため、ここでその違いについて論じることはできない。

4. 産卵行動

前述した skimming 行動を除く産卵行動の比較結果は以下のとおりである。

ヤリタナゴの産卵行動における雄から雌への働きかけの方法が、腹部を 2, 3 回つつく行動であり、雌はそれに対し頭部を下にして静止するものであった。これに対し、イタセンバラでは、雄が雌に突きかかり、雌は停止するかまたは停止したまま突かれる方に浮き上がる行動をとる。バラタナゴでは、雄の突きかかりと、雌の停止行動からなる。これらの点で、ヤリタナゴは他の 2 種と明らかな違いを示した。

ヤリタナゴの場合、雌は入水管から近付き、そのま

ま産卵する。一方ミヤコタナゴでは、入水管に近付いた後、体を 180 度回転させ、侵入時とは逆向きになり産卵する。この点で、両種間で明らかな違いがある。

以上のように、タナゴ類 4 種の産卵行動において、大筋ではよくにっていたが、いくつかの重要な点で、ヤリタナゴはほかのタナゴ類と明らかに違っていた。特に、雄の雌への働きかけの方法と雌の反応のし方、investigating 行動における姿勢、investigating から skimming にいたる縄張雄とその他の雄の行動、産卵時の雌の姿勢などの点があげられる。

謝 辞

(社)観音崎自然博物館前館長幡井 勉博士には、本研究の推進に当たり、様々な御援助や御便宜をはかっていただき、また有益な御助言を賜った。大阪教育大学の長田芳和博士には、実験の推進に当たり、有益な御助言をいただいた。また、千葉大学の田川裕美氏には、本原稿の査読をしていただいた。記して深い感謝の意を表する。

引用文献

- 秋山信彦・小笠原義光. 1991. ミヤコタナゴの繁殖行動. 神奈川自然保全研究会報告書 (10): 13-18.
宮藤浩子. 1980. バラタナゴの産卵行動について. 陸水生物学報 (1): 39-47.
長田芳和・西山孝一. 1976. バラタナゴの繁殖行動. 生理生態 (17): 85-90.
長田芳和・小川力也・国富隆夫. 1984. イタセンバラの繁殖行動. 淡水魚 (10): 71-78.
Wiepkema, P.R. 1961. An ethological analysis of the reproductive behavior of the bitterling (*Rhodeus amarus* Bloch). Arch. Neerl. Zool. 14(2): 103-199.

Reproductive Behavior in Aquarium of *Tanakia lanceolata* (Subfamily Acheilognathinae, Family Cyprinidae) from Chiba, Japan

Toshihiro Ishinabe¹⁾, Kenji Mochizuki²⁾
and Kaneyoshi Yamashita³⁾

^{1), 3)} Kannon-zaki Nature Museum
4-1120, Kamoi, Yokosuka, Kanagawa Pref. 239, Japan

²⁾ Natural History Museum and Institute, Chiba
955-2, Aoba-cho, Chuo-ku, Chiba 260, Japan

Reproductive behavior of *Tanakia lanceolata* (Temminck et Schlegel), subfamily Acheilognathinae, family Cyprinidae, from Chiba Prefecture, Japan, was studied in a glass aquarium, in which 10 male and 5 female individuals of the fish and 3 mussels, *Inversidens japonensis* (Lea), were kept. A

male often defended an area around 1–3 mussels as territory when a ripe female ready to spawn was present, and the characterized defending behaviors such as chasing, fin spreading, jerking, parallel swimming and rotated fighting were observed when the other male(s) and/or unripe female(s) invaded the area. The owner of the territory frequently investigated the mussel(s) at its exhalant siphon with a horizontal and bending posture, and the posture is unique in the subfamily. When the owner investigated, the other male(s) often joined the owner in investigating orderly and oriented parallel to the preceding male with the same posture, and this behavior is also very unique in the subfamily. After investigating, the owner came close to the ripe female and pecked the female's abdomen by snout 2 or 3 times. If the female had

a head-down posture and kept still, the male leaded the female to the mussel and the female followed the male. The two fishes investigated the mussel at its exhalant siphon with the horizontal and bending posture, when the male's body was shaken, and the other male(s) often joined the owner and the ripe female in investigating orderly and oriented parallel to the preceding male with the same posture. Then the female spawned eggs into the mussel through the exhalant siphon, and the owner of the territory successively skimmed just over the inhalant siphon to spend spermatoc fluid. The second male spent after the owner, and the third after the second, and then all males did in a group. According the above observation, it is supposed that the male defended an area around the mussel(s) to spend spermatoc fluid first.