

## ギギの繁殖生態と初期生活史

山根英征<sup>1,4</sup>・横山 正<sup>2</sup>・長田芳和<sup>1</sup>・山田卓三<sup>3</sup>

<sup>1</sup>〒582-8582 大阪府柏原市旭ヶ丘4-698-1 大阪教育大学動物生態学研究室

<sup>2</sup>〒679-5301 兵庫県佐用郡佐用町佐用260 兵庫県立佐用高等学校

<sup>3</sup>〒481-8504 愛知県西春日井郡師勝町 名古屋芸術大学

<sup>4</sup>現住所 〒606-8502 京都市左京区北白川追分町 京都大学大学院理学研究科動物学教室

(2004年3月7日受付；2004年6月16日改訂；2004年7月15日受理)

キーワード：ギギ科，配偶行動，初期発育，ムギツク，水中ビデオカメラ

魚類学雑誌  
*Japanese Journal of Ichthyology*

© The Ichthyological Society of Japan 2004

Hideyuki Yamane\*, Tadashi Yokoyama, Yoshikazu Nagata and Takuzou Yamada.  
2004. Reproductive ecology and early life history of the bagrid catfish, *Pseudobagrus nudiceps*. *Japan. J. Ichthyol.*, 51(2): 135–147.

**Abstract** The reproductive ecology and early life history of the bagrid catfish, *Pseudobagrus nudiceps*, were investigated in the field and laboratory. The species reproduced between late June and early August in a tributary of the Kinokawa River, Wakayama Prefecture. During the reproductive period, large mature males maintained a territory around crevices along shoals and banks. Mating behavior was observed there and in an aquarium, the field observations being the first for any Asian bagrid. When a female visited a male's territory, a series of behavioral activities, including courting, embrace and egg-stirring by the female were observed. Females (115–137 mm SL) produced 1200–3000 developed ovarian eggs, apparently spawning in the nests of several males. Parental males cared for the eggs by fanning and cleaning, using the pectoral and pelvic fins, and displayed aggressive behavior against fish approaching the nest. Spawning eggs were adhesive and between 2.5–2.7 mm in diameter. The eggs hatched 2.5–3 days after fertilization at an average water temperature of 26°C. At 2 days posthatching, the larvae began to move at night, leaving the nest after 7 days. Brood parasitism by the Japanese minnow, *Pungtungia herzi*, was frequently observed in the nests of *Pseudobagrus nudiceps*.

\*Corresponding author: Laboratory of Animal Ecology, Department of Zoology, Graduate School of Science, Kyoto University, Oiwake-cho, Kitashirakawa, Sakyo-ku, Kyoto 606-8502, Japan (e-mail: yamane@terra.zool.kyoto-u.ac.jp)

日本産ギギ科魚類は異所的な分布をしており、関東、東北地方に分布するギバチ *Pseudobagrus tokiensis*、九州西・南部に分布するアリアケギバチ *P. aurantiacus*、伊勢湾と三河湾に注ぐ河川のみに分布するネコギギ *P. ichikawai*、鈴鹿・伊吹山脈以西の本州と四国、九州東部に分布するギギ *P. nudiceps* の4種が知られている (Watanabe and Maeda, 1995; Mizoiri et al., 1997; 細谷, 2000)。いずれの種も、昼間は岩や石の下などの物陰に隠れ、夜間に活発に活動することが知られている。これ

までの日本産ギギ科魚類における繁殖生態や生活史に関する研究としては、ギバチの初期生活史 (岡田・清石, 1937; Okada and Seiishi, 1938) と産卵遡上 (中村・尾田, 2003), ネコギギの成長・繁殖期 (Watanabe, 1994a) と水槽での配偶行動と初期発育 (Watanabe, 1994b), アリアケギバチの繁殖生態を含む生活史 (溝入, 1997) についての報告がなされている。

野外におけるギギ類の繁殖生態については十分な知見が得られていないが、これまでに以下のよ

うなことが報告されている。ネコギギでは繁殖期は6月から8月と推定され、水槽における配偶行動の観察から、河岸に沿った隙間を繁殖場所（巣）とし、繁殖雄は卵や仔稚魚を保護することが示唆されている（Watanabe, 1994a, b）。アリアケギバチについては、野外においてヨシ類の根部の隙間で雄と仔魚が共にいるところが発見されている（溝入, 1997）。また、ギバチでは、6月上旬から7月下旬にかけて多くの成熟個体が農業水路へ遡上することから、農業水路が産卵場所のひとつとして機能している可能性が示唆されている（中村・尾田, 2003）。しかしながら、ギギ類の巣は大きな岩の下や河岸の岩などの隙間にあることから、繁殖行動を直接観察するのは非常に困難である。そのため、野外におけるギギ類の繁殖生態の詳細は、未だ明らかになっていない。

一方、ギギ類の初期生活史としては、ギバチ、ネコギギ、アリアケギバチにおける初期発育が報告されているが（岡田・清石, 1937; Okada and Seiishi, 1938; Watanabe, 1994b; Takeshita and Kimura, 1994; 溝入, 1997），繁殖生態同様、野外における初期生態はほとんど報告されていない。

以上のように、ギギ類の生態に関しては断片的な報告しかない。さらに、近年、ギギ類は河川改修や河川水質の悪化の影響を受け、個体数・個体群が減少していることが知られており（小早川, 2003），保全の目的からも、自然河川におけるギギ類の繁殖生態や生活史の解明が急がれる。

本研究では、日本産ギギ科魚類のうち、西日本で比較的一般的な種であるにもかかわらず、これまでほとんど生態的知見がないギギに焦点をあてた。そして、これまで観察が困難とされていた巣内での配偶行動や卵・仔魚に対する保護行動などの繁殖生態を、小型の水中カメラで巣内を撮影することによって初めて観察した。また、配偶行動をさらに詳しく観察するために、水槽実験も行った。さらに、調査中、コイ科のムギツク *Pungtungia herzi* によるギギの巣への托卵が初めて観察されたので、併せて報告する。

#### 調査場所と方法

**調査場所** 調査は、和歌山県の北部を流れる紀ノ川水系梅本川（北緯 34°9'、東経 135°20'）を行った。本河川は、流れ幅が2–7 m、水深は淵の深いところで1–1.5 mほどあり、Aa–Bb 移行型（可児, 1944）の河川形態を示す。水温は夏期に約28°Cに達し、冬期には約7°Cまで下がった。河

岸はコンクリートブロック護岸がなされている場所もあるが、寄り州や岩盤も存在した。調査中に13種の魚類が確認され、カワムツ *Zacco temminckii* とオイカワ *Z. platypus* が優占していた。また、ムギツクも頻繁に観察された。2002年4月に行なった予備調査の結果、ギギが比較的高密度で生息し、繁殖場所（巣）となりうる石の下部や河岸の隙間が多くみられた約100 mの区間について以下の調査を行った。

**体サイズ・雌雄組成** 体サイズおよび雌雄の構成を調べるために、2003年5月5日から10月27日までの期間、月2–5回の間隔で採集調査を行った。採集には主に河川を遡上する個体を対象とする定置網（網目2–3 mm）を用いた。予備調査により、ギギは主に夜間に活動することがわかったため、定置網は日が落ちる前に仕掛け、翌日の早朝に回収した。採集された個体は、標準体長を0.1 mmの精度まで測定し、性別を記録したあと、採集した場所付近に放流した。性別は、雄が肛門の後ろにもつ生殖突起の有無によって判定した。なお、繁殖への影響を考慮し、7月には定置網調査を行わなかった。

**巣の観察** 繁殖生態に関する調査は、2002年の5–8月と2003年の5–8月の期間中、ほぼ毎日行った。巣の搜索には、ライト付き水中ビデオカメラを用い、河床や河岸にできた石の隙間を一つ一つ確認した。雄がなわばりを形成している横穴を巣とみなした。確認された巣の大きさと環境を繁殖期終了後に記録した。折れ尺と水中ビデオカメラを用いて、巣内の奥行き、幅、高さを測定し、それらの測定値をもとに巣の平均的な断面積を求め、高さの平均値を掛けることによって、巣内の容積を算出した。

巣を発見した場合、巣内にいる繁殖雄をビデオで録画し、同時に卵・仔魚の有無を確認した。雄の標準体長はビデオ画像から推定した。巣内の卵・仔魚の有無の確認は、巣の発見日から雄が巣から姿を消すまで行った。

**配偶行動** 巣内の配偶行動は、赤外線ライト付き水中ビデオカメラを巣の出入口付近に設置し、陸上に設置したモニターで観察した。必要に応じてビデオ録画し、後日、解析を行った。

水槽での配偶行動の観察は、1997年7月に兵庫教育大学（兵庫県加東郡社町）の水槽で行った。千種川（兵庫県赤穂郡上郡町）で採集された雌（132 mm SL）雄（167 mm SL）各1個体を別の水槽（60 l）に入れ、水槽の環境に馴染ませるために1週

間飼育した。水槽内には、隠れ家として塩化ビニルパイプ(直径×長さ、10 cm×30 cm)や煉瓦、石を入れた。実験中の水温は、25.0–26.8°Cであった。その後、雌雄両方の個体に、性腺刺激ホルモンである Human chorionic gonadotropin (HCG) を体重1 g当たり100単位、背部筋肉に注射した。注射後、雄を飼育水槽に戻すと同時に、雌も雄と同じ水槽に入れた。配偶行動の観察は薄暗い照明のもと8ミリビデオカメラで記録し、行動の解析を行った。

**卵巢重量と孕卵数** 雌の体サイズと卵巢重量および孕卵数との関係を調べるために、2003年6月16日に紀ノ川から成熟した雌個体を7個体採集し、10%ホルマリン溶液で固定した。固定した標本は、標準体長、湿重量をそれぞれ0.1 mm, 0.1 gの精度まで測定した後、解剖して卵巢を取り出した。卵巢重量は0.01 gまで測定し、成熟期の卵数を数えた。

**仔魚の観察** 野外の巣内に仔魚が確認された場合、仔魚が巣内の外へ泳出するまでの期間、赤外線ライト付き水中ビデオカメラを用いて日中と夜間に行動を観察した。必要に応じてビデオ録画し、後日、解析を行った。また、1日1回、巣内から仔魚を3–11個体採集し、10%ホルマリン溶液で固定した。固定した仔魚は、双眼実体顕微鏡下で全長を0.1 mmまで測定し、観察・スケッチを行った。

## 結 果

**体サイズ・雌雄組成** 定置網による採集個体数は2003年5月には少なかったが、6月から増加し、9月中旬になると再び減少した(Fig. 1)。その後、9月18日と10月27日の調査においては、まったく採集されなかつた。標準体長が110 mm以上の個体では、雄性生殖突起の有無から雌雄判別が可能であった。採集された雄個体の平均体長土標準偏差は $140.3 \pm 32.8$  mm ( $n=37$ )で、雌は $123.2 \pm 9.1$  mm ( $n=19$ )であった。雌雄間による体サイズに差がみられた(Mann-WhitneyのU検定,  $U_{\text{cal}}=213$ ,  $P=0.016$ )。また、採集されたすべての個体における雌雄の比率は雄：雌=1.9:1で、性比は雄に偏っていた(二項検定,  $P=0.022$ )。

6月下旬に標準体長が200 mmを超える雄個体が2個体みられたが、他の時期にはみられなかつた。また、2002年の繁殖期後である9–10月の期間中、新規加入個体と考えられる40 mm以下の小型個体が観察されたのに対し、2003年においては、まつ

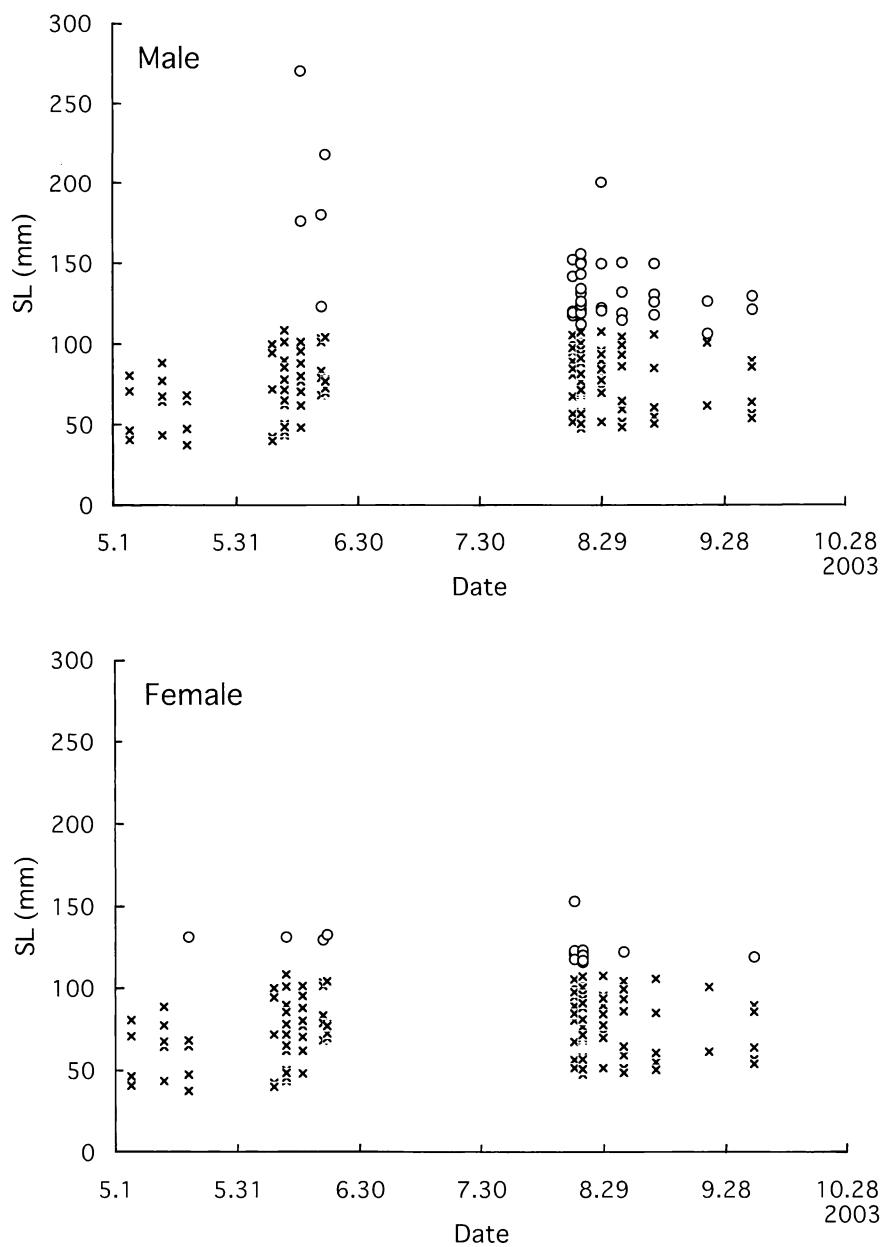
たく採集されず、調査中、観察もされなかつた。

**巣の環境** 繁殖場所として利用された巣は、2002年に3巣(Nest A, B, C)が確認され、そのうちNest B, Cは2003年にも巣として利用された。2002年のNest Bが巣として観察される4日前の7月5日に、巣の出入口付近で後のなわばり雄個体と他の雄個体による巣の獲得が目的と思われる闘争行動が観察された。観察された個体は両者とも標準体長が約250 mmを超す大型個体であった。確認された巣はすべて寄り州や岸辺に沿った岩やコンクリート塊の下や間に形成された空隙であり、Nest AB間とNest BC間の距離は、それぞれ約50 cmと約70 mであった。巣の出入口の水深は31–64 cm、巣内の大きさは奥行き45–55 cm、幅16–57 cm、高さ7–15 cmで、巣の容積は $1.1$ – $1.9 \times 10^4$  cm<sup>3</sup>であった(Table 1)。底質は、Nest A, Bでは長径2–10 cmの礫が、Nest Cでは主に砂がそれぞれ優占していた。Nest Cの底部に長さ19 cm、高さ9 cm、幅12 cmの石が存在した。Nest A, B, Cとともに巣内の壁面からヨシなどの植物の根がみられたが、2003年のNest Bでは植物の根は消失していた。

**巣における卵と仔魚の出現** 雄が繁殖のために巣穴になわばりを形成・維持した期間は、2002年、2003年ともに6月下旬から8月上旬にかけてであった(Fig. 2)。なわばりを形成した雄は、いずれの個体も標準体長が270 mmほどの大型個体であった。雄は体側の傷や口鬚の欠損から個体識別が可能であり、なわばりの保有期間中、すべての巣においてなわばり雄が他の雄個体に入れ替わることはなかつた。観察されたなわばりの保有日数は6–47日で、最も長かった巣は2002年に確認されたNest Cであった。

2002年7月26日にNest A内において、2003年8月6日にはNest B内において配偶行動が観察された(Fig. 2)。卵や孵化した仔魚は、雄がなわばりを形成した巣穴内で観察され、孵化した仔魚は孵化後7–10日で巣の外へ泳出し始めた。巣内に産卵された卵が孵化をし、仔魚が巣の外へ泳出するまでの期間を1回の繁殖とすると、2002年のNest Cを除くすべての巣において繁殖回数は1回であった。2002年のNest Cでは、6月22日、7月13–24日、7月29日–8月3日の3回、別の日に産卵されたと考えられる卵や仔魚が観察された。3回の繁殖期間が重複することはなかつた。

2003年には、6月25日と8月8日の2度にわたり大雨による出水が起こった(Fig. 2)。6月25日の出水の後、Nest Cで繁殖雄の姿が確認されなくなつ

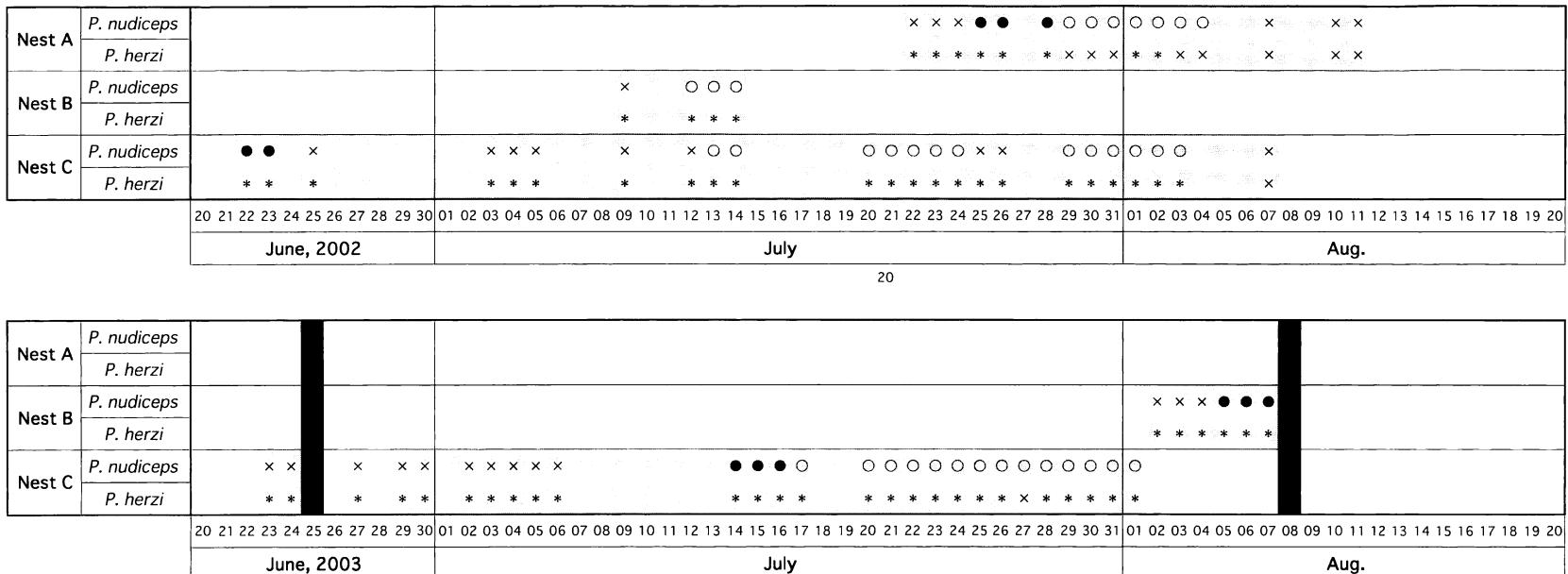


**Fig. 1.** Seasonal changes in size distribution of *Pseudobagrus nudiceps*. SL, standard length. Upper, male (○), unknown (×); lower, female (○), unknown (×).

**Table 1.** Characteristics of nests utilized by *Pseudobagrus nudiceps* as reproductive sites

Nest	Water depth at entrance (cm)	Characteristics of nest				
		Depth (cm)	Width (cm)	Height (cm) <sup>a</sup>	Capacity (cm <sup>3</sup> )	Substrate
A	40	55	30–57	10	$1.9 \times 10^4$	gravel
B	31	47	16–36	9	$1.1 \times 10^4$	gravel
C	64	45	25–35	15	$1.9 \times 10^4$	sand

<sup>a</sup> Mean value.



**Fig. 2.** Occurrence of eggs and larvae of *Pseudobagrus nudiceps* and parasitic cyprinid *Pungtungia herzi* in three nests (A, B and C). ●, eggs of *Pseudobagrus nudiceps*; ○, larvae of *Pseudobagrus nudiceps*; \*, eggs of *Pungtungia herzi*; ×, no eggs or larvae of *Pseudobagrus nudiceps* or eggs of *Pungtungia herzi*. Shaded area, period during which a reproductive male *Pseudobagrus nudiceps* maintained a territory around the nest. Flooding, following heavy rain, occurred on June 25 and August 8, 2003 (vertical black bars).

たが、6月29日に再びNest Cで同じ雄が確認された。8月8日の出水の後では、Nest B内に大量の砂がたまっており、繁殖雄や卵・仔魚は消失し、この増水後、繁殖のためになわばりを形成する個体は観察されなかった。

**ギギの巣へのムギツクによる托卵** 2002年と2003年の調査期間中、ギギの巣へのムギツクによる托卵が観察された(Fig. 2)。ムギツクの卵は主に巣内の天井に多数産みつけられていた。ムギツクの卵は、ギギの卵が確認される以前から巣内に存在し、ギギの繁殖雄がなわばりを保有していたほとんどの期間で観察された。ムギツクの産卵は5–10個体の集団で行われた。泳出直前のギギの仔魚がムギツク卵を摂取するのが観察された。

**繁殖行動** 野外における配偶行動は、Nest A, Bでそれぞれ2002年7月26日と2003年8月6日に観察され、いずれのペアにおいても雄が雌より大きかった(Nest A, ♂ m1 270 mm vs ♀ f1 140 mm; Nest B, ♂ m2 240 mm vs ♀ f2 140 mm, f3 150 mm)(Table 2)。水槽における配偶行動は、1ペアについて観察された(Table 2)。

野外の観察において、配偶行動が行われる前、繁殖雄は巣内を活発に旋回し、巣への同種・異種の侵入者に対する激しい攻撃行動が観察された。また、体全体を小刻みに震わせ、尾鰭を巣の底や側面に打ちつけたり、底に腹部をこすりつけながら胸鰭と腹鰭を前後に大きく動かすことで、巣内の砂を掃き飛ばすような行動が観察された。観察中、雄は巣を離れることはなかった。水槽内の観察においても、同種の予備個体を水槽に入れる雄の行動が活発になり、予備個体に対して激しい攻撃を行った。

野外における配偶行動は、上記の雄2個体、雌3個体による計3ペア(a–c)で観察され(Table 3)、

いずれも以下のようにであった(Fig. 3)。まず、繁殖雄がなわばりを形成している巣内に雌が自発的に訪れた。巣内に入ってきた雌に対して雄は吻端で雌の腹部をしきりにつついた(Courting; Fig. 3A)。また、雌は、時折、雄の腹部に執拗に潜り込もうとした。このような行動は、19–179秒間続いた(Table 3)。その後、雌が雄の体側に潜り込むことで、雌に対する雄の抱擁が始まった(Embrace; Fig. 3B, C)。抱擁中、雌の頭部は雄の生殖口付近に固定され、この間、雌の尾鰭はゆっくり左右に動いていた。抱擁は22–26秒間続けられた(Table 3)。抱擁が終わる直前、雄は雌に強く巻き付き、雌は体を曲げ腹部を上に向けるとともに雄の腹部を頭部で強く押さえつけた(Fig. 3D)。雌は直ちに雄から離れ、底付近で頭部を斜め下に傾けて、4–7秒間、体全体を大きく左右に動かした(Egg stirring; Fig. 3E)(Table 3)。この時に、産卵はすでに行われており、雌によって搅拌された卵が確認された。雌は、搅拌終了後、巣の外へと退去した。この間、明らかな雄による放精行動や精液は確認されなかつた。

産み落とされた卵は、主に巣内の底質の礫の上や壁面にみられる植物の根に付着していた。ペアa, bについては、数分後、雌が雄の巣内に戻り、再び上記と同様の行動が観察された。配偶行動の間隔はペアごとに平均12.2分と3.2分であった(Table 3)。ペアaにおいて、1回目の産卵時には、搅拌された多くの卵が確認されたが、2, 3回目の産卵時にはほとんど確認されなかつた。付着卵のビデオ映像の解析の結果、Nest Aで観察されたペアaによる3回の産卵で約240個の卵が産み落とされ、前日にすでに産卵されていた卵数を含めると計約360個の卵がNest A内で確認された。

水槽での配偶行動は、HCGを注射後、26時間

**Table 2.** Parental fish and date of mating behavior observations of wild and aquarium-held *Pseudobagrus nudiceps*

	Fish	SL (mm)	BW (g)	Date of mating
Nest A	m1	270 <sup>a</sup>	—	July 26, 2002
	f1	140 <sup>a</sup>	—	July 26, 2002
Nest B	m2	240 <sup>a</sup>	—	Aug. 6, 2003
	f2	140 <sup>a</sup>	—	Aug. 6, 2003
	f3	150 <sup>a</sup>	—	Aug. 6, 2003
Aquarium	m3	167	80.0	July 23–24, 1997
	f4	132	40.2	July 23–24, 1997

<sup>a</sup> Standard length estimated from videos. m, male; f, female.

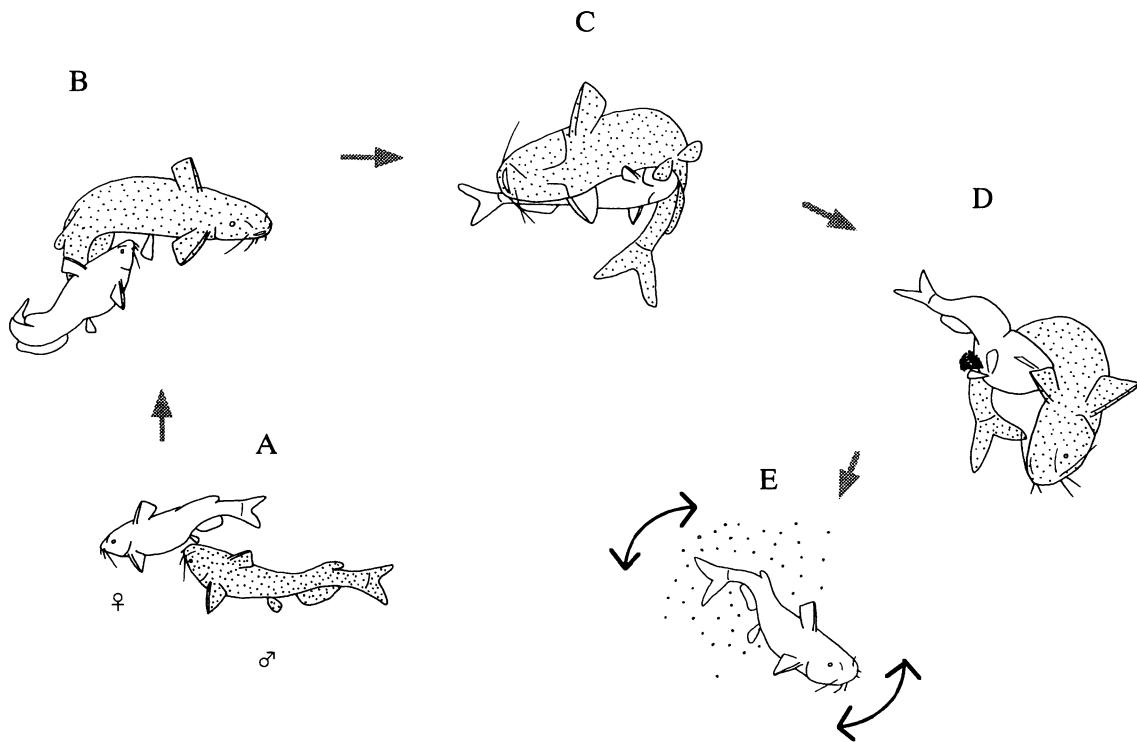


Fig. 3. Mating behavior of *Pseudobagrus nudiceps*. A, courting; B, start of embrace; C, embrace; D, termination of embrace; E, egg stirring.

20分後に始まり、連続して11回の配偶行動が隠れ家(塩化ビニルパイプ)の中と外で観察された(Table 3)。配偶行動は野外と同様であり、放卵は抱擁が終わる直前(Fig. 3D)に確認された。求愛の時間(範囲6–30秒、平均±標準偏差=13.9±7.6秒、n=10)と抱擁の時間(範囲17–22秒、平均±標準偏差=19.7±1.4秒、n=11)は、野外(求愛時間、

範囲19–179秒、平均±標準偏差=86.3±69.4秒、n=6; 抱擁時間、22–26秒、23.3±1.6秒、n=6)に比べ短かった(Table 3)。配偶行動は、平均15.7±15.2分の間隔で行われた(Table 3)。また、1, 2回目の配偶行動後、雄による卵の捕食が観察された。

野外および水槽内での観察において、配偶行動

Table 3. Aspects of mating behavior observed for each pair of *Pseudobagrus nudiceps*

Site	Pair No.	Mating pair <sup>a</sup>	Number of matings	Duration of courting (sec)	Duration of embrace (sec)	Duration of egg stirring (sec)	Interval between successive matings (min)
Fields	a	m1, f1	3	68.3±82.3 (19–164)	22.7±1.2 (22–24)	5.3±1.5 (4–7)	12.2±1.2 (11.3–13)
	b	m2, f2	2	67.0±7.1 (62–72)	23.0±1.4 (22–24)	6.0±0.0	3.2
	c	m2, f3	1	179	26	7	—
Aquarium	d	m3, f4	11	13.9±7.6 <sup>b</sup>	19.7±1.4	3.8±0.9 <sup>b</sup>	15.7±15.2 <sup>b</sup>

Data shown as mean±SD (range). Spawning time: Pair a, 9:25 a.m., 9:41 a.m., 9:53 a.m.; Pair b, 8:10 a.m., 8:15 a.m.; Pair c, 8:36 a.m. <sup>a</sup> See Table 2. <sup>b</sup> n=10.

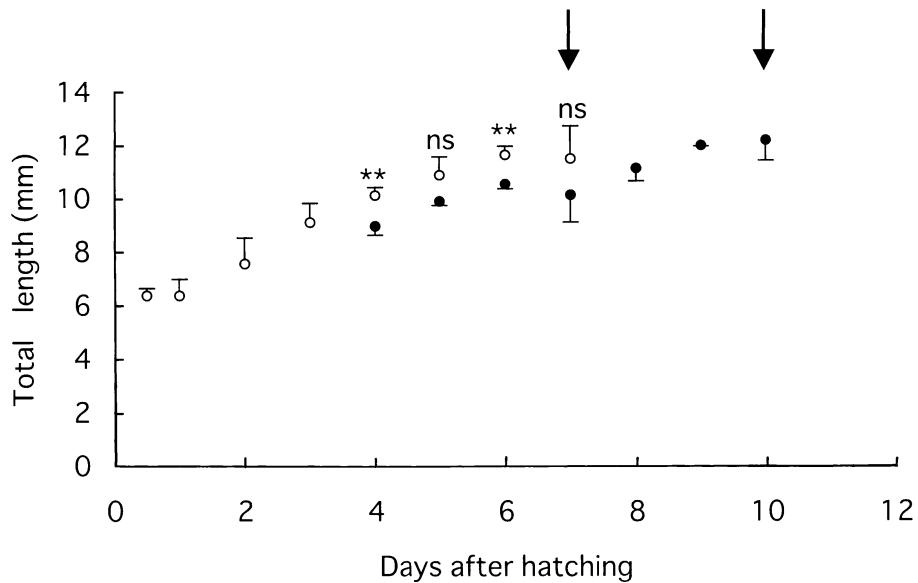


Fig. 4. Growth of *Pseudobagrus nudiceps* larvae from hatching to swimming away from nest. ○, Larvae in nest A in 2002 (average water temperature 26°C). ●, Nest C in 2003 (21°C). Vertical bars indicate SD. Arrows indicate day of larval departure from nest. Differences between total lengths of larvae in nests A and C examined by Mann-Whitney *U*-test; \*\*  $P < 0.01$ , ns  $P \geq 0.05$ .

後も繁殖雄は巣内にとどまり、卵・仔魚の保護を行なうことが認められた。卵保護中の雄では、時折、腹部を産卵床に近づけ、胸鰓、腹鰓を前後に大きく動かす行動や、産卵床を口でつつく行動が観察された。また、卵に近づくカワニナ *Semisulcospira libertina* を口でくわえ、巣の外へはき出す行動や、巣の出入口付近に近づいた他個体に対し激しく追い払う行動が観察された。仔魚の保護中には、巣に近づいてきた同種や異種の他個体を追い払う行動のみが観察された。

仔魚の行動と成長 2002年のNest Aでの観察において、孵化直後の仔魚は自ら移動する様子ではなく、底質の石と石の隙間に頭部を入れ、体の後半部を左右に盛んに動かしていた。孵化後2日目には、底質の石の表面に沿って自ら移動する個体が現れた。孵化後3日目には、ほとんどの個体が移動し、巣内に分散していたが、水中を遊泳して移動する個体は確認されなかった。孵化後、4日目から水中を遊泳する個体が現れ、その後、巣からの泳出が近づくにつれ、仔魚の行動は活発になった。このような仔魚の活動は主に夜間のみに観察でき、日中は巣の出入口から奥へ約20 cmの場所に集まっていた。巣からの泳出は、孵化後7日目の夜間に観察された。

2002年のNest A内と2003年のNest C内から採

集された卵のサイズ (Nest A, 直径 2.5–2.7 mm, 平均  $\pm$  標準偏差 =  $2.6 \pm 0.1$  mm,  $n=8$ ; Nest C, 2.5–2.6 mm,  $2.5 \pm 0.1$  mm,  $n=5$ ) に大きな違いはみられなかつたが (Mann-Whitney の *U*検定,  $U_{\text{cal}}=17.0$ ,  $P=0.661$ ), Nest A内 (平均水温, 約 26°C) の仔魚が Nest C内 (平均水温, 約 21°C) の仔魚より成長が速かつた (Fig. 4)。Nest A, C 間で孵化後4日目から7日目における全長を比較したところ、4日目と6日目において有意な差が認められた (Mann-Whitney の *U*検定,  $U_{\text{cal}}=0.00$ ,  $P<0.01$ )。また、孵化から泳出までの日数は Nest Aの方が短かつたが、泳出時の仔魚サイズ (Nest A, 範囲 9.6–13.1 mm TL, 平均  $\pm$  標準偏差 =  $11.5 \pm 1.2$  mm,  $n=9$ ; Nest C, 11.0–13.4 mm TL,  $12.2 \pm 0.8$  mm,  $n=11$ ) に大きな違いはみとめられなかつた (Mann-Whitney の *U*検定,  $U_{\text{cal}}=32.5$ ,  $P=0.197$ )。

体サイズと完熟卵数と卵巣重量の関係 標準体長が 115.1–137.1 mm (平均  $\pm$  標準偏差 =  $124.6 \pm 8.2$  mm,  $n=7$ ) の成熟した雌個体において、完熟卵数は 1181–2947 個 (平均  $\pm$  標準偏差 =  $1904 \pm 612$  個,  $n=7$ ), 卵巣重量は 2.99–12.63 g (平均  $\pm$  標準偏差 =  $6.61 \pm 3.57$  g,  $n=7$ ) であった。雌の標準体長 (SL; mm) と完熟卵数 (NO), 卵巣重量 (WO; g) の関係は、それぞれ次のような式で表された:

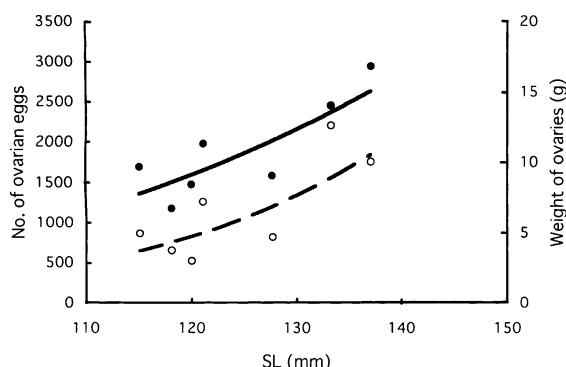


Fig. 5. Relationships between standard length (SL), number of ovarian eggs (●) and weight of ovaries (○) in *Pseudobagrus nudiceps*.

$NO = 2.2071 \times 10^{-5} \times SL^{3.7796}$  ( $r^2 = 0.6284$ ,  $P < 0.02$ ,  $n = 7$ ),  $WO = 1.2610 \times 10^{-12} \times SL^{6.0468}$  ( $r^2 = 0.5636$ ,  $P < 0.05$ ,  $n = 7$ ) (Fig. 5).

初期発育 以下の卵・仔魚の記載には、巣内で連続的に観察された2002年のNest Aのものを用いた。

受精卵は球形をしており、直径2.5–2.7 mm (平均±標準偏差 =  $2.6 \pm 0.1$  mm,  $n = 8$ ) で黄色みがかった (Fig. 6A)。粘着性が非常に強く、巣内から採集された卵の表面には小さな石や砂が付着していた。卵膜には不規則な模様が確認された。

孵化は産卵後約2.5–3日で始まり (平均水温、約26°C)，主に夜間に確認された。孵化数時間後の仔魚の全長は6.4 mmで、胸鰓の原基はすでに存在しており、上顎に1対、下顎に2対の鬚が確認された (Fig. 6B)。孵化して約1日後には、全長7.3 mmになり、口が開き、尾鰓の鰓条の分化が始まった (Fig. 6C)。また、頭部や体側、膜鰓の背側に黒色素が確認された。孵化後約2日目には全長8.3 mmになり、臀鰓の鰓条の分化が始まった (Fig. 6D)。さらに、頭部や体側、膜鰓にみられた黒色素の数が増え、膜鰓の腹部側にも黒色素が確認された。孵化後約3日で全長9.7 mmに達し、背鰓と胸鰓に鰓条の分化が確認され、胸鰓の棘条の形成も確認された (Fig. 6E)。背鰓と膜鰓との分離もこのときに始まり、約4日目の全長10.5 mmの個体で完全に分離した。また、孵化後約4日目には、背鰓の棘条の形成が確認され、この段階において尾鰓の鰓条数が18–19と定数になった (Fig. 6F)。

孵化後約5日目には全長11.1 mmに達し、胸鰓、臀鰓、背鰓の鰓条数が定数となった (胸鰓: i+6, 臀鰓: 18–20, 背鰓: ii+7) (Fig. 6G)。臀鰓と膜

鰓の分離もこのときに始まり、孵化後約7日目の全長13.1 mmの個体で完全に分離した。また、孵化後7日目の個体には、鼻部に1対の鬚が確認され、腹鰓の原基とそれに鰓条の分化が認められた。さらに、尾鰓が二叉し始めた (Fig. 6H)。卵黄は孵化後約6–7日で吸収され、この時期に巣内から採集した数個体の仔魚の消化管内からデトリタスのような餌が確認された。

## 考 察

### 繁殖期と繁殖場所(巣)

本調査において、ギギの自然河川における巣と配偶行動及び卵・仔魚に対する保護行動が初めて確認され、配偶行動の観察は東アジア産ギギ科魚類でも初めてである。ギギの繁殖期は6月下旬から8月上旬にかけてであり、これまで知られているネコギギやアリアケギバチと同様であった (Watanabe, 1994a; 溝入, 1997)。また、主に遡上個体が捕獲されると考えられる定置網により、標準体長が200 mmを超える大型の雄個体は6月のみに採集された。これらの雄個体は繁殖に参加する雄であると考えられ、繁殖期前に巣を求めて移動していたのではないかと考えられる。ギバチにおいても、6–7月にかけて多くの成熟した雌雄個体が、産卵のために河川から農業水路へと遡上することが報告されている (中村・尾田, 2003)。本調査において、雄が雌よりも多く採集されたが、調査地における実際の個体群構成については、定置網による採集に偏りがあると考えられるため、明らかにはならなかった。

2003年には、新規加入個体と考えられる40 mm以下の小型個体が確認されなかった。この原因としては、繁殖期中であった8月8–9日の台風による出水の影響が考えられる。その出水の後、卵保護を行っていたNest Bでは巣内に多くの砂が入り、繁殖雄の姿は確認されなくなった。また、その後、その他の場所も含めて繁殖する個体は確認されなかつた。結果的に、2003年において調査区間内で繁殖が成功したのは、Nest Cの1巣だけであった。このような出水による搅乱が個体群に影響を与えることはネコギギにおいても報告されている (Watanabe, 1994a)。2003年のような繁殖期における河川環境の搅乱は、繁殖の失敗や仔稚魚の流出を通して、特に当歳魚における個体数の大きな年変動を引き起こし、個体群動態に影響を与える結果となることが推察される。したがって、本河川におけるギギの個体群構造が不安定である可能性

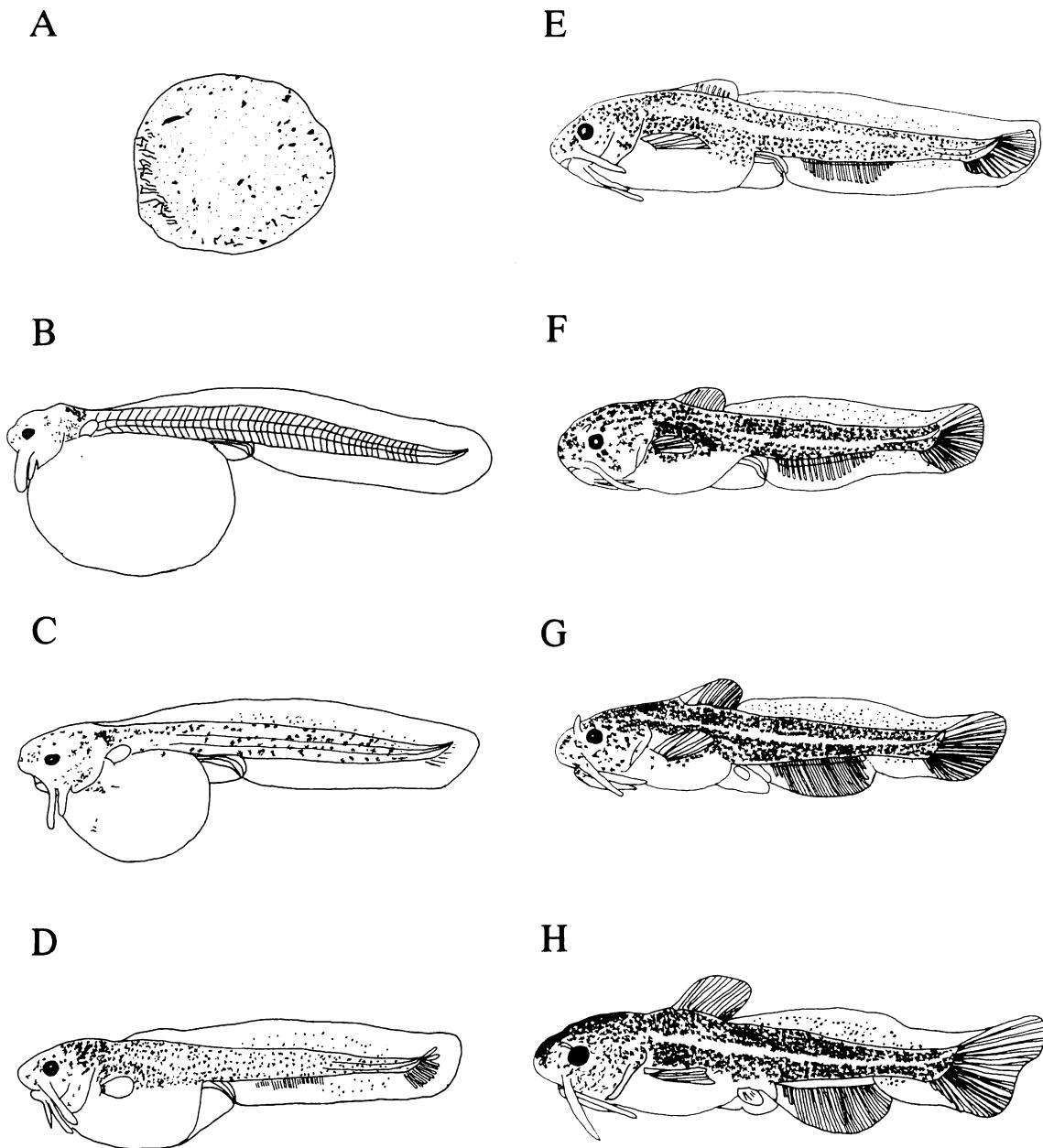


Fig. 6. Egg and larvae of *Pseudobagrus nudiceps*. A, egg, 2.5 mm diameter; B, day 0 after hatching, 6.4 mm TL; C, day 1, 7.3 mm TL; D, day 2, 8.3 mm TL; E, day 3, 9.7 mm TL; F, day 4, 10.5 mm TL; G, day 5, 11.1 mm TL; H, day 7, 13.1 mm TL.

が示唆された。今後、近隣の生息地での動態や個体の移出入についても明らかにする必要がある。

ギギが繁殖に利用した場所は、いずれも寄り州や岸辺に沿う岩などの下か間に形成された奥行きが50 cmほどの空隙であった。調査区間内で、巣として使われた場所以外にそのような大きな空隙はなく、さらに、河川流心部の浮き石などによってできた空隙は巣として利用されなかった。本研究で確認された巣は3ヶ所だけであり、そのうち

2ヶ所は両年とも巣として利用されていた。つまり、本調査区間約100 mの流程でギギが巣として利用できる空隙はごくわずかであったと示唆される。さらに、巣をめぐる争いと考えられる大型の雄間の闘争行動が確認されたことや野外において巣を保有したすべての繁殖雄の標準体長が約270 mmと大型であることから、雄間で繁殖資源である巣をめぐる競争が激しく、雄が巣を獲得するには、体サイズが重要であることが示唆された。

雌雄判別が可能な体長110 mm以上の個体において、雄の方が雌より大型であるという結果もこれを支持していると考えられる。同様に雄が大型になるネコギギにおいて、巣をめぐる雄間競争により、成熟雄個体の生存率が低下する可能性が示唆されている(Watanabe, 1994a)。

繁殖期以外には、繁殖巣として利用された空隙でギギの姿をみるとほとんどなく、生活場所としては別の環境を隠れ家に利用しているものと推測される。岩盤の下や間に形成された空隙が繁殖に利用されるのは、おそらく流水による搅乱が少なく、安定しているためであると考えられる。しかし、このような空隙の多くは、近年、河川改修によるコンクリート護岸によって急速に減少している。河川改修による河岸・河床構造の単純化は、ギギの隠れ家や繁殖場所を奪うと考えられ、現在のギギ類の主な減少原因であると推察された。

#### 配偶行動と繁殖様式

繁殖雄は産卵が近づくと、巣への侵入者に対して攻撃的になり、同時に、巣内の底質や側面に対し、尾鰭、胸鰭、腹鰭を使って巣内の砂を掃き飛ばす行動が観察された。これらの行動は、繁殖のためのなわばり形成と卵を付着させるための産卵基質の掃除であると考えられる。水槽実験においては産卵基質を掃除する行動は観察されなかったが、同様な配偶前行動はネコギギやアリアケギバチについても観察されている(Watanabe, 1994b; 溝入, 1997)。

ギギの配偶行動は、求愛、雄による雌の抱擁、雌による卵の搅拌の順で行われた。このような行動は、近縁種であるネコギギやアリアケギバチでも観察されているが(Watanabe, 1994b; 溝入, 1997)、以下のような違いもみられた。ギギの抱擁時間は、19–26秒間であるに対し、ネコギギでは5.2–9.2秒、アリアケギバチでは平均15秒と、ギギではかなり長かった。しかし、抱擁と卵の搅拌に関しては、ばらまき型の産卵行動を示すナマズ科のナマズ *Silurus asotus* やビワコオオナマズ *S. biwaensis* でも報告されており(片野ほか, 1988; 前畠ほか, 1990)、ナマズ類で広くみられる行動であると考えられる。

ネコギギやアリアケギバチと同様、ギギにおいても放精がどの段階で行われたかは確認されなかった。ナマズ目カリクティス科のコリドラス *Corydoras aeneus* では雌が雄の生殖口付近に口を近づけ、雄が放精した精子を飲み込み、飲み込ん

だ精子を肛門から排出し受精させることが確認されている(Kohda et al., 1995)。ギギにおいても、抱擁中に雌の頭部が雄の生殖口付近にあることから、この時に放精された精子を口に含み、含んだ精子を抱擁時か卵の搅拌時に鰓蓋または口から吐き出して受精させている可能性もある。アリアケギバチについて、溝入(1997)もまた雄が放精した精子を雌が口に含み、鰓蓋から吐き出す可能性を推測している。一方、ネコギギでは抱擁時の雌の頭部の位置から、そのようなことは考えにくいという(渡辺勝敏氏、私信)。卵を搅拌させる行動は、雌のみが行う行動で、繁殖雄や他の個体からの捕食を避けるために巣内に卵を分散させていると考えられるが、卵の受精率を高めるための行動としての機能もあるかもしれない。ギギ類の受精様式については、今後の詳細な研究が必要である。

ネコギギやアリアケギバチの観察では、後から産着された卵が先に孵化した仔魚に捕食されることが報告されているが(Watanabe, 1994b; 溝入, 1997)、今回の野外における観察からは確認されなかつた。また、野外におけるギギの配偶行動はいずれも巣内で最初の卵が確認されてから1日以内に確認され、さらに、巣内の仔魚のサイズに大きな違いがみられなかつたことからも、産卵はほとんど日を空けずに行われると考えられる。このように産卵が短期間に集中して行われる理由として、後から産卵された卵が先に孵化した仔稚魚によって捕食されないための雌の戦略を推測することができるが、この点についてはより詳細な解析が必要である。

標準体長115.1–137.1 mmの雌の卵巣内の完熟卵数は1200–3000個であるのに対し、確認されたNest A内の全卵数が約360個であったことから、雌は複数の巣に卵を分散して産卵している可能性があることが示唆された。複数の巣に卵を分散させることは、卵に対する捕食や流水による搅乱といった危険性を分散させることにつながる。

大陸産の近縁種であるコウライギギ *P. fulvidraco* で報告されているように(Nikol'skii, 1954)、ギギについても、繁殖雄による卵・仔魚の保護が確認された。巣内に卵がある期間中、雄は巣に近づく他個体に対して激しい攻撃行動を示した。また、カワニナを巣の外へ取り除く行動や、胸鰭や腹鰭を前後に大きく動かす行動も観察された。最後の行動は、卵に対してファニングやクリーニングの効果があると考えられる。孵化後は、巣に近づく他個体に対する攻撃行動のみが観察された。

今回、ギギの巣に対するムギツクによる托卵が初めて観察された。ムギツクでは卵保護をしている他種の巣に産卵をし、他種の卵とともに仮親に守らせるという習性が確認されており、現在、宿主としてオヤニラミ *Coreoperca kawamebari* とドンコ *Odontobutis obscura* が知られている (Baba et al., 1990; 長田・前畠, 1991)。ドンコの巣への托卵は、2002年に同水系の別的小河川においても観察されたが (長田芳和・山根英征, 未発表データ), 今回調査を行った小河川には、オヤニラミやドンコは生息しておらず、ギギのみが潜在的な宿主であった。ムギツクの産卵集団は、時としてギギの巣をみつけるためのよい目印となった。泳出直前のギギの仔魚によるムギツクの卵の捕食が観察されたことから、ギギの繁殖のタイミングや成功にムギツクの托卵が何らかの影響を与えていた可能性がある。

#### 初期生活史

近縁種であるギバチ (岡田・清石, 1937; Okada and Seiishi, 1938), アリアケギバチ (Takeshita and Kimura, 1994), およびネコギギ (Watanabe, 1994b) と今回観察されたギギの初期発育を比較すると、ギギの卵は直径2.5–2.7 mmでアリアケギバチ (2.4–2.7 mm) とほぼ同じ大きさであり、ネコギギ (1.6–2.1 mm) やギバチ (約2.3 mm) に比べて大きかった。卵サイズに違いはあるものの、ギギとギバチの初期発育には次のような類似点があった。ギギの前期仔魚の全長は、約6.0–6.6 mmで、ギバチ (6.2 mm) とほぼ同じであったが、ネコギギ (4.1–5.1 mm), アリアケギバチ (5.3–5.5 mm) に比べると大きかった。ギギにおける卵黄吸収は、孵化約6–7日後 (24–28°C) であり、ネコギギは孵化後4日目 (21–24°C), ギバチは孵化後6–7日目 (27°C), アリアケギバチでは孵化後7日目 (18–23°C) であった。一方、胸鰓、尾鰓、背鰓および臀鰓は、ギギでは全長10.5–11.1 mmで完成し、ネコギギ (10.6–12.0 mm) やアリアケギバチ (10.2–12.4 mm) と大きな違いは認められなかった。腹鰓が形成される時期についても、3種 (ギギ、全長11.1 mm; ネコギギ、11.9–12.6 mm; アリアケギバチ、10.2–10.7 mm) の間で大きな違いは認められなかった。

仔魚の活動は孵化後2日目の夜間から観察され、一方、日中の仔魚は巣内の1ヶ所に固まっていた。捕食者の多い日中は巣内に固まって親の保護を受けることで生存率を高め、捕食者の少ない夜間に

巣内を中心に活動を行っていると考えられる。仔魚の巣からの泳出もまた、主に夜間に観察され、捕食圧の少ない時間帯を選んでいることが推測された。泳出後の仔稚魚の生活史については今後の解明が待たれる。

2つの巣における仔魚の成長を比較したところ、卵サイズには違いが認められなかつたが、仔魚の成長速度には差異があり、主に仔魚が成長した時期の水温が影響したと考えられる。一方、2巣間での泳出個体サイズには違いがみられず、低水温ほど仔魚は巣内に長くとどまることがある。このような成長速度の違いから生じる保護期間の違いは繁殖雄の繁殖後の生存や1シーズン中の繁殖回数に影響を与える可能性があるが、この点についてはさらに多くの繁殖巣を観察することによって解明する必要がある。

#### 謝 辞

本研究をまとめるにあたり、ご指導や多くの助言を賜った、京都大学大学院理学研究科の渡辺勝敏助教授に心から感謝する。現地調査に際しては、貴志川漁業協同組合に便宜を図っていただいた。また、大阪教育大学の笠松加奈、真鍋愛子、岸本純平、八木 優、橋平穂諸氏には、実際の調査にあたってご協力いただいた。以上の方々に心からお礼申しあげる。

#### 引 用 文 献

- Baba R., Y. Nagata and S. Yamagishi. 1990. Brood parasitism and egg robbing among three freshwater fish. Anim. Behav., 40: 776–778.
- 細谷和海. 2000. ギギ科. 中坊徹次(編), pp. 278, 1470. 日本産魚類検索. 東海大学出版会, 東京.
- 可児藤吉. 1944. 溪流性昆虫の生態. 古川晴男(編) 昆虫(上). 研究社, 東京.
- 片野 修・斎藤憲治・小泉顕雄. 1988. ナマズ *Silurus asotus* のばらまき型産卵行動. 魚類学雑誌, 35: 203–211.
- 小早川みどり. 2003. ネコギギ、ギバチ、アリアケギバチ. 環境省(編), pp. 110–111, 158–159, 185. 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック—4 汽水・淡水魚類. 自然環境研究センター, 東京.
- Kohda M., M. Tanimura, M. K.-Nakamura and S. Yamagishi. 1995. Sperm drinking by female catfishes: a novel mode of insemination. Env. Biol. Fish., 42: 1–6.
- 前畠政善・長田芳和・松田征也・秋山廣光・友田淑郎. 1990. ピワコオナマズの産卵行動. 魚類学雑誌, 37: 308–313.
- 溝入真治. 1997. アリアケギバチ *Pseudobagrus auratus* (Temminck and Schlegel) の地理的分布と生活史に

- 関する研究. 長崎大学大学院海洋生産科学研究科. 博士学位論文. 111 pp.
- Mizoiri S., N. Takeshita, S. Kimura and O. Tabeta. 1997. Geographical distributions of two bagrid catfishes in Kyushu, Japan. *SUISANZOSHOKU*, 45: 497–503.
- 長田芳和・前畠政善. 1992. ムギツクによるドンコの巣への産卵. 滋賀県立琵琶湖文化館研究紀要, (9): 17–20.
- 中村智幸・尾田紀夫. 2003. 農業水路へのギバチの産卵遡上. 水産増殖, 51: 315–320.
- Nikol'skii, G. V. 1954. Special ichthyology. (English translation by J. I. Lengy and Z. Krauthamer, 1961. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem. 538 pp.)
- 岡田彌一郎・清石禮造. 1937. 日本産淡水魚の仔稚魚及び稚魚の形態並びに生態的研究(9). 水産研究誌, 32: 620–623.
- Okada, Y. and R. Seiishi. 1938. Studies on the early life history of 9 species of fresh-water fishes of Japan. *Bull. Bio-geogr. Soc. Japan*, 8: 223–253.
- Takeshita, N. and S. Kimura. 1994. Egg, larvae and juveniles of the bagrid fish, *Pseudobagrus aurantiacus*, from the Chikugo River in Kyushu Island, Japan. *Japan. J. Ichthyol.*, 40: 504–508.
- Watanabe, K. 1994a. Growth, maturity and population structure of the bagrid catfish, *Pseudobagrus ichikawai*, in the Tagiri River, Mie Prefecture, Japan. *Japan. J. Ichthyol.*, 41: 15–22.
- Watanabe, K. 1994b. Mating behavior and larval development of *Pseudobagrus ichikawai* (Siluriformes: Bagridae). *Japan. J. Ichthyol.*, 41: 243–251.
- Watanabe, K. and H. Maeda. 1995. Redescription of two ambiguous Japanese bagrids, *Pseudobagrus aurantiacus* (Temminck and Schlegel) and *P. tokiensis* Döderlein. *Japan. J. Ichthyol.*, 41: 409–420.