

飼育下で観察されたギギの配偶行動

松尾敏生¹・高濱秀樹²

¹〒870-0942 大分市羽田8-2C

²〒870-1192 大分市旦野原700 大分大学教育福祉科学部生物学教室

(2004年1月22日受付；2004年6月11日改訂；2004年7月15日受理)

キーワード：ギギ科，ナマズ目，配偶行動，産卵

魚類学雑誌

Japanese Journal of
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2004

Toshio Matsuo* and Hideki Takahama. 2004. Mating behavior of the freshwater catfish *Pseudobagrus nudiceps* (Siluriformes: Bagridae) in an aquarium. *Japan. J. Ichthyol.*, 51(2): 169–174.

Abstract Mating behavior of aquarium-held freshwater catfish, *Pseudobagrus nudiceps* (Bagridae), was observed. Some 22–33 h following human chorionic gonadotropin injection, males patrolled the nest area, while females maintained a stationary midwater position (pre-mating behavior). Mating began with a female visiting a male's nest, successive stages including male 'embracing' of the female, female stirring of eggs and female departure. Duration of the 'embrace' was 24.4–26.0 s, mating behavior sequences being repeated 10–18 times with intervals. Spawning was performed in the male's nest. The number of eggs, measuring 1.4–2.2 mm in diameter, laid by a single female was estimated at more than 1000. At 22.5°C, the eggs started to hatch 65.0–69.5 h after fertilization. After spawning, the male stayed near the eggs.

*Corresponding author: 8-2C Hada, Oita, Oita 870-0942, Japan (e-mail: matuo@oct-net.ne.jp)

ギギ *Pseudobagrus nudiceps* はナマズ目ギギ科に属する淡水魚で、日本に生息する4種のギギ科魚類の一つである（細谷、2000）。ギギの分布域は、琵琶湖以西の本州、四国、九州東北部の河川中流–上流域で（宮地ほか、1976；森・名越、1989），産卵時期は6–7月頃であり、河川の石下にできた隙間に、直徑1.5–2.0 mmの球形卵を産卵することが知られている（細谷、1988）。しかし、野外における配偶行動の調査は一例あるのみで（山根・長田、2003），詳しい研究は少ない。ギギと同属のネコギギ *P. ichikawai* とアリアケギバチ *P. aurantiacus* では、水槽内の産卵行動の観察ではあるが、雄による造巣行動、同一ペアによる反復産卵、雄による保育行動などが詳細に明らかにされている（Watanabe, 1994b；溝入、1997）。そこで本研究では、大分県内の河川で採集されたギギに性腺刺激ホルモン処理を施し、水槽内で配偶行動を観察し、既報のギギ科2種の配偶行動と

比較することで、本種の配偶行動の特性を明らかにすることを試みた。

材料と方法

観察に供試された親魚は、八坂川本流（大分県山香町）で採集された3個体（雄1個体、雌2個体）と寄藻川本流（同県宇佐市）で採集された6個体（雄2個体、雌4個体）の計9個体である（Table 1）。雌雄の識別と性成熟度は、ネコギギの場合に準拠し（Watanabe, 1994a），雌雄の識別は雄に存在する生殖突起の有無により、また性成熟程度の確認は、雌では卵巣による腹部の膨満の有無、雄では肉眼で確認できる程度に発達した生殖突起の有無より判別した。各親魚は1週間飼育水槽内で馴致飼育した後、観察に用いた。

供試魚は体長(cm)と体重(g)を測定後、背筋注射（魚体重1 g当たり10単位）による性腺刺激ホルモン（ゴナドロピン、帝国臓器社製）の投与がな

された後、再び観察用水槽に戻された。

水槽内における産卵行動の観察は、2003年6-7月に6回行われた(Table 1)。観察水槽は、底部に荒砂（厚さ約5cm）を敷設した水槽1個(90W×45D×45H cm)と荒砂を敷設していない水槽2個(60W×30D×35H cm, 45W×24D×15H cm)を用い、それぞれの観察用水槽内には、営巣のため、上面、側面、奥面を閉鎖し、前面(23 W×15 H cm)のみを開放した箱型プラスチック製シェルター(23 W×18 D×15 H cm)を、2個水槽中央に設置した。なお、各水槽におけるシェルターの内面には、卵の顕微鏡観察のために脱着可能な透明のアクリルシートと白色ビニルシートを設置した。

個体間の闘争による斃死を避けるため、水槽中央に布製ネットの設置、あるいは水槽内に透明プラスチック容器に雌のみを入れることにより、雌雄を分離した。雌のホバーリング（後述）が確認された後、雌雄の分離を解除した。供試魚の行動は照明下（白色蛍光灯20W；2台）においてビデオ撮影し、配偶行動の解析を行った。

産卵後の飼育中の水温は空調により22.0-23.0°Cに維持された。シェルターの内面に設置した透明アクリルシートに付着した卵を顕微鏡下で直径を計測した。産卵数は、透明アクリルシートに付着した卵の重量を計測し、卵1個当たりの湿重量算出することと、産卵前後における雌の体重差（（産卵前体重 - 産卵後体重）/卵重量）により推定した。

結果

ホルモン注射後、底部に荒砂を敷設した水槽に導入された雄は、数分内で設置したシェルターの一方に入り、尾柄部で砂を跳ね上げながら、シェルター内に直径十数cmのすり鉢状の凹みを造った(Fig. 1O)。雄はときおりシェルターの周りで体側部を底面に擦り付けたりする行動をとったり、また水槽内全体を遊泳してはまたシェルターに戻るという行動を繰り返した。底部に荒砂を敷設していない水槽に導入した雄では、シェルター内に定位し、ときおり底面に体側を擦り付ける行動をとりながら、遊泳を繰り返した。一方、雌はもう一方のシェルターに入り、底部の砂の有無にかかわらず、またいざれの個体においても、昼夜ともほとんど活動せず底面に静止していた。

ホルモン注射後22-33時間で、雌は底面から高さ2-6 cmの位置に浮き上がり（ホバーリング行動）、頭部を左右に大きく振り、左右の胸鰓を交互に上下させ、尾柄部を左右に振り始めた(Fig. 1O')。このホバーリング行動は、2-3分間の休息を数回はさみ、2-3時間継続した。

ホルモン投与から24.3-36.3時間後（平均29.8時間±4.4 SD, n=6），配偶行動は雌による雄のシェルターへの訪問から始まった。雌の訪問に対して、雄が攻撃性を示す場合と示さない場合があった。雄が攻撃性を示した場合、雄は近づいた雌に対し鰓を広げて威嚇をするが、雌は雄の体側へ回り込み、雄の腹部へ接触しようとする行動をとった(Fig. 1A)。雄による積極的な誘導・求愛行動は観察されなかった。回り込みに失敗した雌は、雄か

Table 1. Parental fish used for observations of mating behavior in *Pseudobagrus nudiceps*

Pair No.	Aquarium size*	Date of mating	Male No.	Male SL** (mm)	Male BW*** (g)	Female No.	Female SL** (mm)	Female B.W. (g) before spawning (a)	Female BW (g) after spawning (b)	Decrease of BW (g) in female (a)-(b)
1	A	2003.6.20	M1	20.4	79.4	F1	13.4	29.5	23.1	6.4
2	B	2003.7.1	M1	20.4	79.4	F2	13.1	27.0	23.2	3.9
3	B	2003.6.21	M2	22.0	89.1	F3	10.1	21.3	17.1	4.2
4	A	2003.6.27	M2	22.0	89.1	F4	12.5	27.0	23.4	3.6
5	C	2003.7.18	M3	20.5	81.7	F5	12	26.3	22.4	3.8
6	C	2003.7.28	M3	20.5	81.7	F6	11.6	27.9	21.6	6.3

* A, 90 W×45 D×45 H cm; B, 60 W×30 D×35 H cm; C, 45 W×24 D×15 H cm; ** standard length; *** body weight.

Parental fish pairs 1, 2, 3 and 4 collected from Yorimo River, 5 and 6 from Yasaka River.

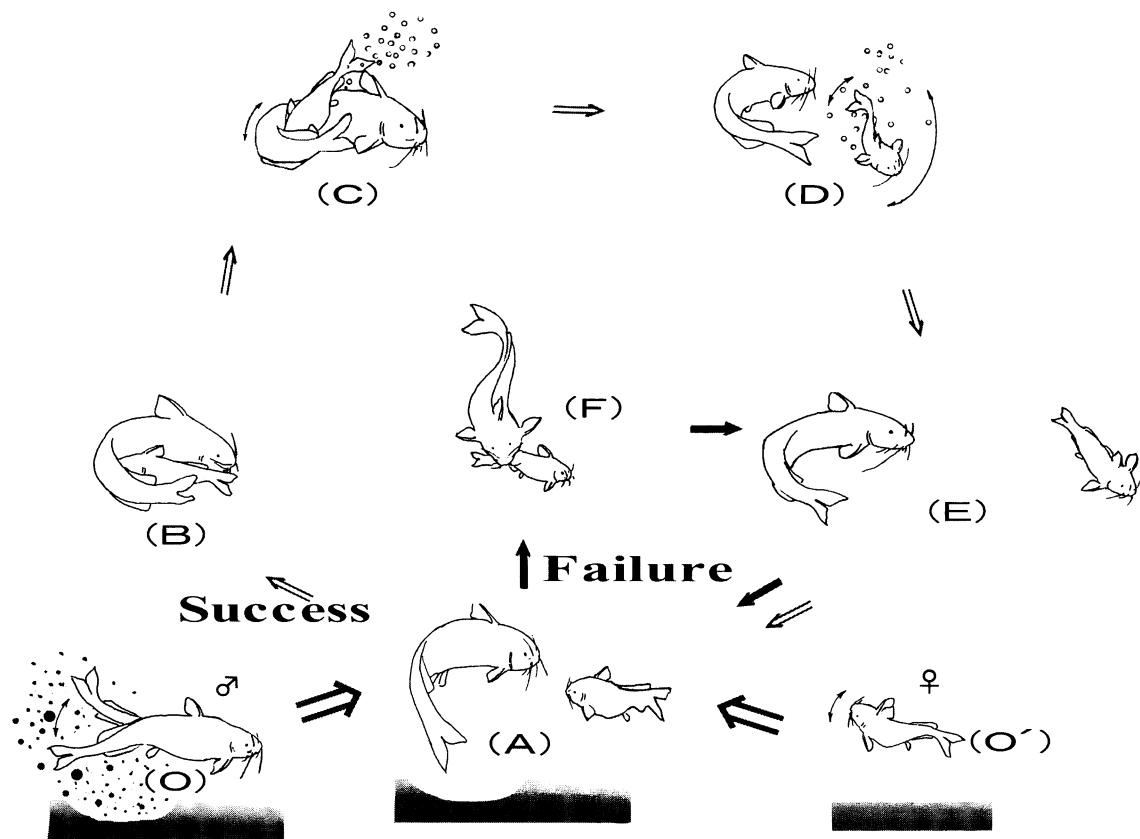


Fig. 1. Mating behavior of *Pseudobagrus nudiceps*. Pre-mating behavior: (O) preparation of spawning site; (O') female maintaining position in water column. Mating behavior: (A) female visiting nest of male; (B) 'embracing'; (C) spawning; (D) female stirring eggs. Post-spawning: (E) female leaving nest. (F) failure of mating.

ら尾部を激しく噛みつかれ、シェルターから追い出されることもあった(Fig. 1F)。回り込みに成功した場合と雄が攻撃性を示さなかった場合、雌は雄の生殖突起あるいは胸鰓付近にその吻端を近づけながら、雄の体側に接触した。雄が動くと、雌は直ちに雄を追尾し、雄と常に接触する位置を保った。雌雄の位置はT字状になることが多くなり(Figs. 1B, 2)，雄は体を雌の前体に巻きつけ、体を底に沈めて静止した。その後、雌は雄の下へ潜り込み、頭部を雄の下腹部に押し当て、左右へこすりつけるような行動をとった。この行動は24.4–26.0秒間(平均 $25.8\text{秒} \pm 0.6\text{ SD}$, $n=6$)継続した(Table 2)。その後、雄は体を上下に2–3回痙攣させる行動を数秒間行い、これと同時に雌は尾部を高く持ち上げた(Fig. 1C)。このとき放卵が観察された。

放卵は、いずれの場合もシェルター内の底部で行われた。放卵直後、雌は約4–8秒間、体を左右

に激しく7–15回程度振り動かした(Fig. 1D)。この行動によって水流が生じ、卵はシェルター内全体に拡散した。卵には強い粘着性があり、大部分は底面の砂やシェルター内の壁面に付着したが、一部(数十個)は産卵したペア自身の体側や鰓に付着した。雌が水流を起こしている間、雄はシェルター内ではほとんど動かずに静止していた。

産卵後、雌はシェルター外に出るか、またはシェルター内で雄から5–6 cm程度離れたところにいたが(Fig. 1E)，再び雄のシェルターを訪問し、A–B–C–D–EあるいはA–F–E (Fig. 1)までが繰り返された。産卵から次の産卵までの間隔は4.4–11.8分(9.3 ± 2.7 , $n=85$)で、ペア毎の繰り返しは10–18回(14.2 ± 3.0 , $n=6$)であった(Table 2)。

産出された卵は、F6において卵径 $1.2\text{--}2.2\text{ mm}$ (1.9 ± 0.6 , $n=12$)であった。1個の卵の湿重量は $3.0 \times 10^{-3}\text{ g}$ ($n=108$)と推定され、総産卵数は、産卵後の卵の膨潤を考慮して1000粒以上と見積もられた。



Fig. 2. ‘Embracing’ during mating of *Pseudobagrus nudiceps*. Male and female positioned as shown in Fig. 1B.

れた(Table 2)。いずれのペアも、20.0–23.0°Cにおいて産卵から孵化までに65–70時間(67 ± 1.6 , $n=4$)を要した。

雌の放卵が確認されなくなった後も、雌は雄のシェルターへの訪問を2–4回繰り返し、また、一連の配偶行動が見られた。雄は雌の訪問を受けても次第に対応しなくなり、やがて雌は産卵前にいたシェルター内に静止し、産卵行動は完全に終了した。雄はその後もシェルター内に留まった。しかし、鰓などを使った水送りや卵清掃といった顕著な卵保護行動は観察されなかった。一方、孵化までに、全てのペアにおいて雄による食卵が認められた。

考 察

本研究で観察されたギギの産卵行動は、すでに報告されているネコギギ(Watanabe, 1994b)やアリアケギバチ(溝入, 1997)のものと比べ、産卵前後の雌雄の一連の行動様式、雄の縄張り内で起こる産卵場所、多数回の反復産卵、卵の特徴(産卵数、卵径、球形卵、粘着性、孵化時間)において多くの類似点が見受けられた。一方、抱擁時間、雄の求愛行動と卵への保護行動においては若干の相違点が見られた。

ネコギギやアリアケギバチでは、雄は産卵前後に縄張りを保持し、その縄張り内で産卵が行われ

Table 2. Time records of mating behavior of *Pseudobagrus nudiceps* and estimates of number of eggs spawned

Pair No.	Duration of 'embracing' (s)*	Interval between injection and first spawning (h)	Interval between successive matings (min)*	Number of matings	Estimated number of eggs**	Interval between spawning and hatching (h)
1	24.9 ± 1.9 (16)	33.0	10.4 ± 3.6 (15)	16	2100	65.0
2	26.0 ± 2.7 (18)	36.3	4.2 ± 4.4 (17)	18	1200	69.5
3	24.8 ± 3.1 (14)	30.7	10.5 ± 4.3 (13)	14	1400	67.0
4	25.4 ± 2.1 (10)	27.5	11.8 ± 4.0 (9)	10	1200	no hatching
5	24.4 ± 3.9 (12)	27.2	10.4 ± 3.9 (11)	12	1300	no hatching
6	25.7 ± 3.6 (15)	24.3	9.9 ± 4.5 (14)	15	2100	66.5
Average ±SD	25.8 ± 0.6	29.8 ± 4.4	9.3 ± 2.7	14.2 ± 2.9	1600 ± 430	67.0 ± 1.6

* Mean ± SD (n); **estimated from weight of an egg (3.7×10^{-3} g) and decrease in body weight of female parent after spawning.

ている (Watanabe, 1994b; 溝入, 1997)。ギギの雄が水槽内に設置したシェルターを中心にその周辺を遊泳することと他個体の侵入（雌の訪問）を阻止する場合があることから、本種も縄張り行動を示すことが示唆された。このことは、野外観察からも報告されている (山根・長田, 2003)。一方、雌の産卵前行動として、アリアケギバチでは、ホルモン投与後、約21時間で動きが活発になることが知られていて (溝入, 1997)，それを発情としている。本研究でも、ほぼ同じ時間 (22–33時間) が経過した後、それまで静止していた雌がホバーリングを開始し、アリアケギバチと同様に活発に活動し始めるので、この行動をギギの雌における発情とみなすことができる。また産卵場所についても、野外観察 (山根・長田, 2003) および今回の水槽内観察から、ギギも雄の縄張り内に産卵することが示され、配偶前行動とともにギギ科魚種に共通した特徴であると考えられる。ギギの配偶行動は、雌の雄が占めるシェルターへの訪問に始まり、雌雄の抱擁、産卵、雌による卵攪拌、そして雌の産卵場所から退去という一連の行動からなっているが、ネコギギやアリアケギバチのそれらと高い類似性があり、産卵のための抱擁は、ナマズ目では広く見られる (片野ほか, 1988; Maehata, 2001)。

ギギ科3種に共通した特徴として、放卵前の抱擁行動と同一のペアが反復して産卵を繰り返す行動がある。ギギにおける抱擁時間の長さは24.4–26.0秒 (平均25.8秒±0.6SD, n=6) で、ネコギギの6.1–7.8秒 (7.0±0.59, n=8) やアリアケギバチの11.9–18.6秒 (15.0±2.1, n=17) に比べ、有意に長い (Ryanの多重比較, df=28, ギギ–ネコギギ間: $P<0.001$; ギギ–アリアケギバチ間: $P<0.001$)。しかし、反復の回数については、3種それぞれに大きな変異があり、ギギでは10–18回、一方、ネコギギでは7–56回 (Watanabe, 1994b), アリアケギバチでは12–58回 (溝入, 1997) である。同種個体間において、反復回数の差異が生ずる要因は、孕卵数の差異をはじめとして、その他年齢やその時期の栄養条件の違い、あるいは飼育による影響等が考えられるが、はっきりとした理由は分からぬ。ギギ科内における抱擁時間差が、生態学的に何を意味しているかについても不明であり、これらのことと解明するには自然下における産卵場所等の差異を詳細に比較検討することが必要である。

ギギの野外観察では、訪問した雌に対する雄の

誘導 (求愛行動) および卵への保護行動が報告されている (山根・長田, 2003)。飼育条件下のアリアケギバチでは、死卵除去・水送りなどの雄による保護行動が確認され (溝入, 1997), ネコギギでもシェルターに近づく魚への攻撃性から、雄が卵と仔魚を保護している可能性が指摘されている (Watanabe, 1994b)。本研究では、雄の積極的な求愛は観察されず、卵保護に関しても、雄は産卵後もシェルター内に留まったが、アリアケギバチ様の保護行動は観察しなかった。これについては、道津ら (2000) がハゼ科魚類 *Hypseleotris compressus* において、自然産卵 (Auty, 1978) と比較し、ホルモン投与による配偶に至るまでの時間や産卵行動において短絡的な進行が生じるのではないかと示唆しているように、ホルモン投与による人為的な影響の可能性が考えられる。今後、ホルモンによらない自然産卵や野外観察で解析し、雄による誘導の有無、婚姻様式、産卵反復回数と孕卵数等の諸条件との関連、受精率などについて明らかにする必要がある。

謝 辞

本研究を行うにあたり、長崎大学名誉教授道津喜衛博士ならびに同大学名誉教授多部田修博士には文献等のご紹介を頂いた。大分大学教育福祉科学部生物学教室の小出久乃氏には、供試魚の採集や実験観察に多大なご協力を頂いた。また、この論文を完成させるに当たり有益なご助言を頂いた二人の査読者の方々に対し、ここに記して深く謝意を表する。

引 用 文 献

- Auty, E. H. 1978. Reproductive behavior and early development of Empire fish *Hypsereotris compressus* (Eleotridae). Aust. J. Mar. Freshwater Res., 29: 589–597.
- 道津喜衛・柳昌之・乾輝男. 2000. オーストラリア産ハゼ科タナゴモドキ属魚類 *Hypsereotris compressus* の採卵と仔魚の飼育. 長崎大学水産学部研究報告, 81: 43–48.
- 細谷和海. 2000. ギギ科. 中坊徹次(編), pp. 278, 1470. 日本産魚類検索—全種の同定—第2版. 東海大学出版会, 東京.
- 細谷和海. 1988. ギギ科. 沖山宗雄(編), pp. 165–166. 日本産稚魚図鑑. 東海大学出版会, 東京.
- 片野修・齊藤憲治・小泉顯雄. 1988. ナマズ *Silurus asotus* のばらまき型産卵行動. Japan. J. Ichthyol. 35: 203–211.
- Maehata, M. 2001. Mating behavior of the rock catfish, *Silurus lithophilus*. Ichthyol. Res. 48: 283–287.
- 宮地伝三郎・川那部浩哉・水野信彦. 1976. 原色日本

- 淡水魚類図鑑—改訂版. 保育社, 大阪. 462 pp.
- 溝入真治. 1997. アリアケギバチ *Pseudobagrus aurantiacus* (Temminck & 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. 平成9年度博士学位論文. 111 pp.
- 森 誠一・名越 誠. 1989. ギギ. 川那部浩哉・水野 信彦 (編), pp. 404–405. 日本の淡水魚. 山と渓谷社, 東京.
- 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.
- 山根英征・長田芳和. 2003. ハゲギギの繁殖生態. 平成15年度日本魚類学会年会 講演要旨集: 28.