

徳島県吉野川水系産ナガレホトケドジョウの産卵行動

青山 茂^{†*}・土井敏男[‡]

神戸市立須磨海浜水族園 〒654-0049 神戸市須磨区若宮町1丁目3-5

*責任著書

キーワード: 産卵行動 徳島県 ナガレホトケドジョウ 吉野川水系 卵食

2012年4月1日受付 2012年4月24日受理

要旨 徳島県吉野川水系産ナガレホトケドジョウの産卵行動を3尾の雄と8尾の雌を収容した水槽内で観察した。雄はそれぞれ特定の範囲を巡回し、出会った個体を性別に関係なく口でつづいた。雌雄ともに卵食が確認されたが、雄のつづきは他個体による卵食を一時的に排除する機能を持つことが考えられた。産卵に参加した雄は産卵可能な雌の存在に早く気づいた個体であった。産卵行動は1尾の雌に対し、1~3尾の雄で行なわれたが、必ずしもすべての雄が産卵に参加するとは限らなかった。本種の雄の繁殖戦略はそれぞれ頻繁に巡回する事により、雌との遭遇確率を上げることで繁殖成功を高めるものであり、雌の獲得は雄間での早い者勝ちのスクランブル型競争と考えられた。

はじめに

ナガレホトケドジョウ *Lefua* sp. は静岡県から岡山県までの本州と高知県を除く四国に分布する日本固有の淡水魚である(細谷 2003)。同属のホトケドジョウ *L. echigonia* とは形態と生態(細谷 1993, 2003, Aoyama & Doi 2011)において識別されるだけでなく、系統発生的(Sakai et al. 2003)にも異なる未記載種である。本種は山間の流れの緩やかな浅い砂礫底の細流に生息するが(細谷 1998), 近年、生息地の減少などにより、環境省レッドデータブックにおいては絶滅危惧 I B 類に指定されている(細谷 2003)。

ナガレホトケドジョウは一般に体側上に暗色斑点を持たないが(細谷 1998), 徳島県(藤田 1987, 土井 1996)や和歌山県(中谷・吉田 1994, 細谷 1998)の個体群では暗色斑点が存在する事が報告され

[†] 現所属: 神戸市保健福祉局 垂水衛生監視事務所 〒655-8570 神戸市垂水区日向1丁目5-1/
TEL / FAX 078-595-2360 E-mail sh_lefua@yahoo.co.jp

[‡] 現所属: 神戸市環境局 環境評価共生推進室 〒650-8570 神戸市中央区加納町6丁目5-1

ている。なお、ナガレホトケドジョウは分子系統学的に見て、山陽、紀伊・四国の2つの集団に分かれる事が知られている(Mihara et al. 2005)。

希少種の保全に当たって、生活史を含めた生態の把握は必須である(酒井ほか 1989, 中村・尾田 2003)。ナガレホトケドジョウの繁殖生態についてみると、山陽集団については兵庫県加古川水系産の個体に関する報告が存在するものの(Aoyama et al. 2005, 青山 2006, 青山・土井 2006, Aoyama & Doi 2006, 青山ほか 2006, Aoyama 2007), 紀伊・四国の集団についての知見は皆無である。今回、紀伊・四国集団に属する徳島県吉野川水系産について飼育実験による産卵行動の観察を行ない、新たな知見を得たので報告する。

方法

材料には1994年5月21日に徳島県上板町内を流れる吉野川の支流で採集した雄3尾と雌8尾を用いた(表1)。個体識別は体サイズと体側上の暗色斑点の大きさや位置の違いによった。飼育実験には縦90cm×横45cm×水深40cmの160Lガラス水槽を用い、底に底面濾過装置を設置し、その上に粒径約1mmの砂を約3cmの厚さになるように敷いた。砂の上には約10cmの石に加え、植木鉢と枯れ葉を置いた。飼育水の循環にはエアリフトを用い、水温については冷却機を

表1. 飼育実験で用いたナガレホトケドジョウ

Table 1. *L. sp.* used in rearing experiments.

No.	Sex	TL(mm)	BW(g)
1	♂	66.7	2.1
2	♂	57.0	1.3
3	♂	50.8	1.1
4	♀	76.6	3.2
5	♀	72.9	3.4
6	♀	72.6	2.9
7	♀	72.1	3.1
8	♀	66.5	2.1
9	♀	63.9	1.8
10	♀	58.9	1.4
11	♀	50.4	0.9

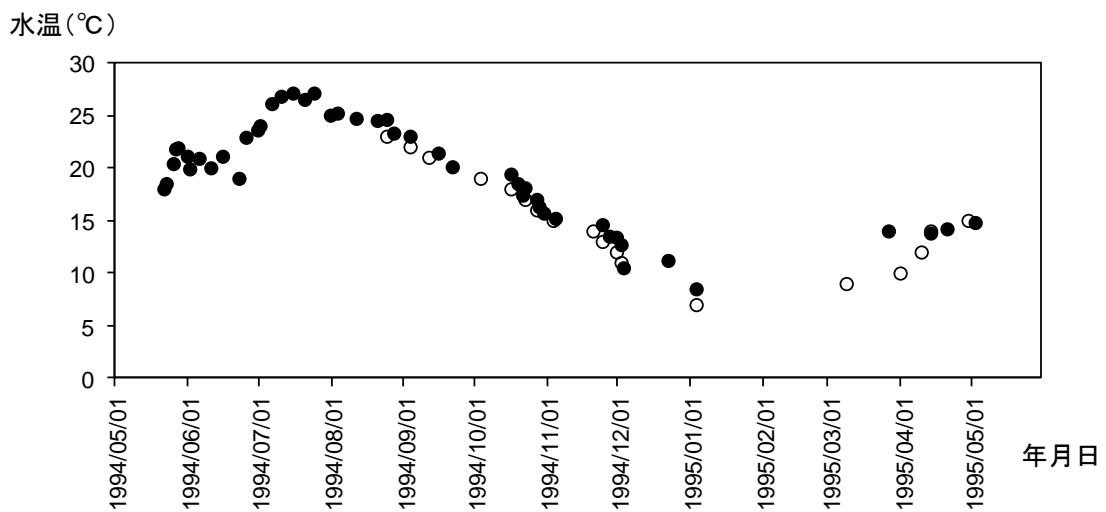


図1. 吉野川産ナガレホトケドジョウが産卵に至るまでの飼育水温の変化。●:測定値;○:冷却機の水温設定値。

Fig.1. Change of water temperature till the onset of *Lefua* sp. Spawning. ●: measured water temperature; ○: temperature set in a cooling temperature regulator.

用いて冬季の 8.5°Cから夏季の 27.1°Cの間になるように調節した(図 1). 照明は天窓から入る間接的な自然光によつた. 餌には冷凍赤虫を用い, 每日, 十分な量を与えた.

親魚の行動を 1995 年 4 月から 7 月にかけてほぼ毎日観察し, 産卵行動の兆候が見られたときには, 目視に加えてビデオカメラで録画を行なつた.

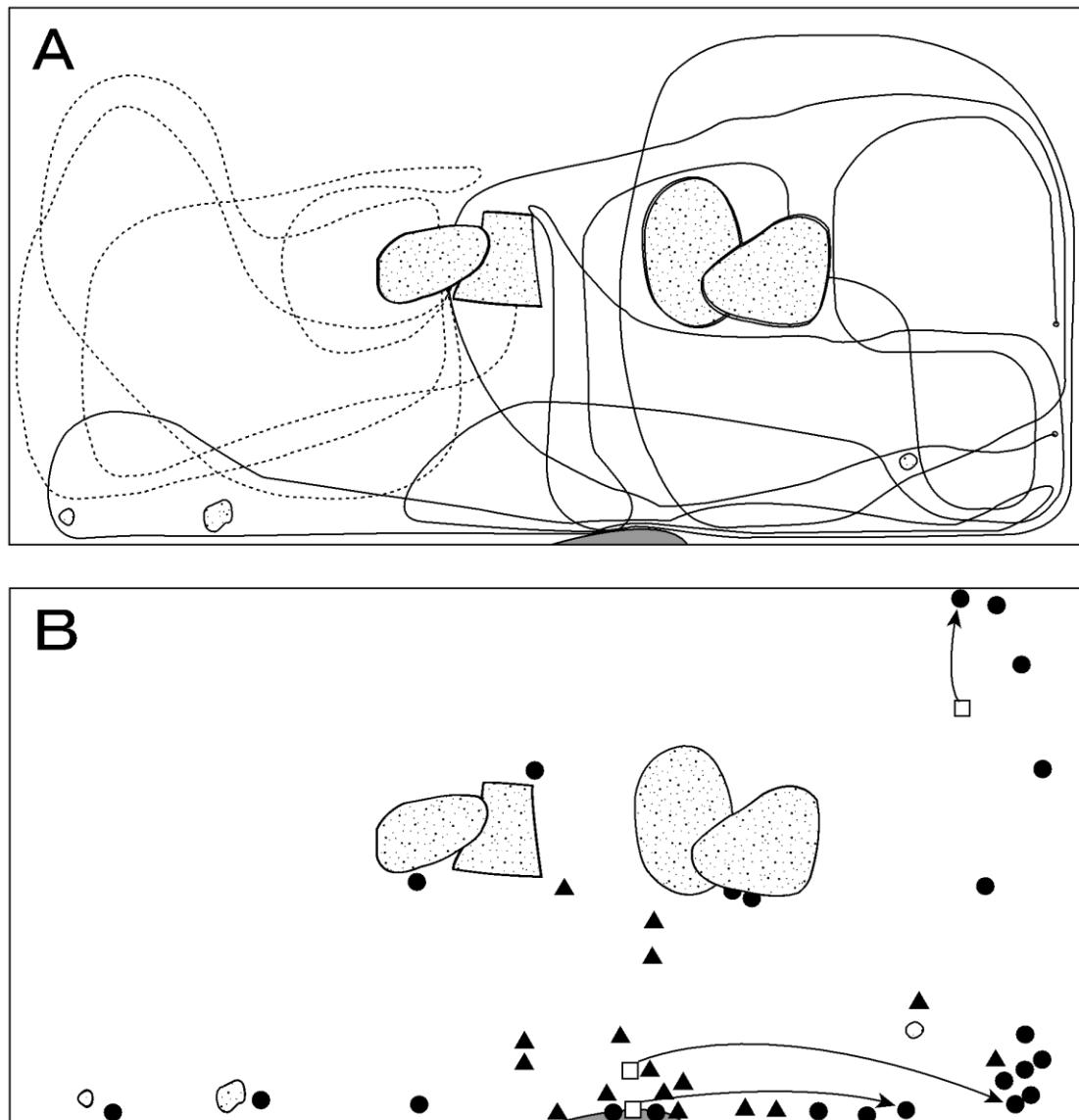


図 2. 吉野川産ナガレホトケドジョウの雄の巡回行動とつつき行動. A:雄 No.1(実線)と No.3(点線)の各 2 分間における巡回行動. 下側の灰色の部分は底面濾過装置の網とガラス面との隙間を表す; B:雄 No.1 の 15 分間におけるつつき行動の場所. ●:対雌, ▲:対雄, □:産卵場所(矢印は産卵直前のつつき行動の場所を示す). A, B 何れも水槽の上から見た状態を表す.
 Fig. 2. Patrol and pecking behaviors in males of *Lefua* sp. A: patrol behavior of the males, No.1 and No.3, in two minutes. Solid line: No.1; dotted line: No.3. A grey part shows an interstice between glass wall and nylon net covering a bottom filter; B: points of pecking behavior by the male, No.1 in 15 minutes. ●: toward a female; ▲: toward a male; □: a spawning site (an arrow indicates a pecking site just before spawning).

結果

最初の産卵が行なわれた 1995 年 5 月 2 日は 14.8°C, 最後の産卵が確認された 7 月 9 日は 17.3°C であった。本報ではこの期間を産卵期とし、それ以外を非産卵期とした。産卵期において産卵が観察されたのは計 12 日で、このうち 9 日は雌 No.4~No.7 の何れかによるものであったが、残る 3 日については産卵雌の識別はできなかった。

雄の巡回行動

非産卵期において、ほとんどの個体は日中、植木鉢や丸石にそれぞれ立てかけた平たい石の陰に隠れていた。産卵期になると、雄は石の陰から出て水槽内を活発に巡回するようになった。7 月 9 日に雄 No.1 と No.3 の巡回行動をそれぞれ 2 分間ビデオカメラで撮影した(図 2A)。No.3 は主に水槽の左半分を巡回し、途中で植木鉢に立てかけた石の陰に入るのが観察された。No.1 は主に水槽の右半分と左側の手前を巡回し、ときどき前面ガラスと底面ろ過装置に巻いた網との間にできた隙間に入るのが観察された(図 2A)。その後も合計 13 分間にわたり No.1 の巡回行動を撮影したところ、行動範囲は殆ど変わらなかった。No.2 の行動については記録していなかった。

雄のつつき行動

7 月 9 日に雄 No.1 の行動を 15 分間録画により追跡したところ、39 回のつつき行動が観察された(図 2B)。No.1 は巡回中、他の雄や雌との遭遇において、単にすれ違う場合もあったが、多くは瞬間的に口でつつき行動を行ない。つかれた個体は跳ねるように逃散した。静止している雌に遭遇した時は一度止まり、口先を近づけてからつつき行動を行ない、つかれた雌は何れも逃散したが、産卵直前の雌の場合には、後述するように産卵を行なった。No.1 はガラスと網の間の隙間に頻繁に出現し、近づいてきた他個体を専らつづいて追い払ったもの(図 2B)、時には他の雄の接近に対し、小さく頭を向けて身構える行動も観察された。また、他の雄が No.1 を避ける行動も見られた。

産卵行動

雌の多くは非産卵期と同じく、摂食時と産卵時以外には石の陰でじっとしていることが多く、そこで産卵は認められなかった。また、巡回中の雄につかれた雌がこの石の陰に逃げ込むのが何度か観察されたが、雄が追いかけてつづくということはほとんどなく、入口付近まで来てもそのまま巡回を続けた。

産卵が近付いた雌は石の陰から出てきて落ち着きなくガラス面などを泳ぎ回り、水底で静止したときは呼吸が速かった。やがて雌は産卵場所を探すように水底を動き回り、ガラスと網の間の隙間や砂の中に尾を持ち上げて潜り込もうとした。雄はこうした雌に対し、体側を口でつづいた。他の雄もこのような雌に気づくと近づいてきた。つかれた雌は多少場所を変えながらも激しく尾を振って潜り込もうとし、雄も追いついて雌の体側をさらにつづくと雌は最終的に潜り込んで体を震わせた(図 3A)。雄も雌に体を沿わせて体を震わせ(図 3B)、両者はぱっと小さく突進して体を離した(図 3C)。その際に産出された卵が確認できることがあった(図 3C)。途中で雌が産卵場所に潜り込むのに失敗したり、逃げ出したり、雄が雌を見失ったりすることもあったが、以上のような産卵行動が繰り返し観察された。

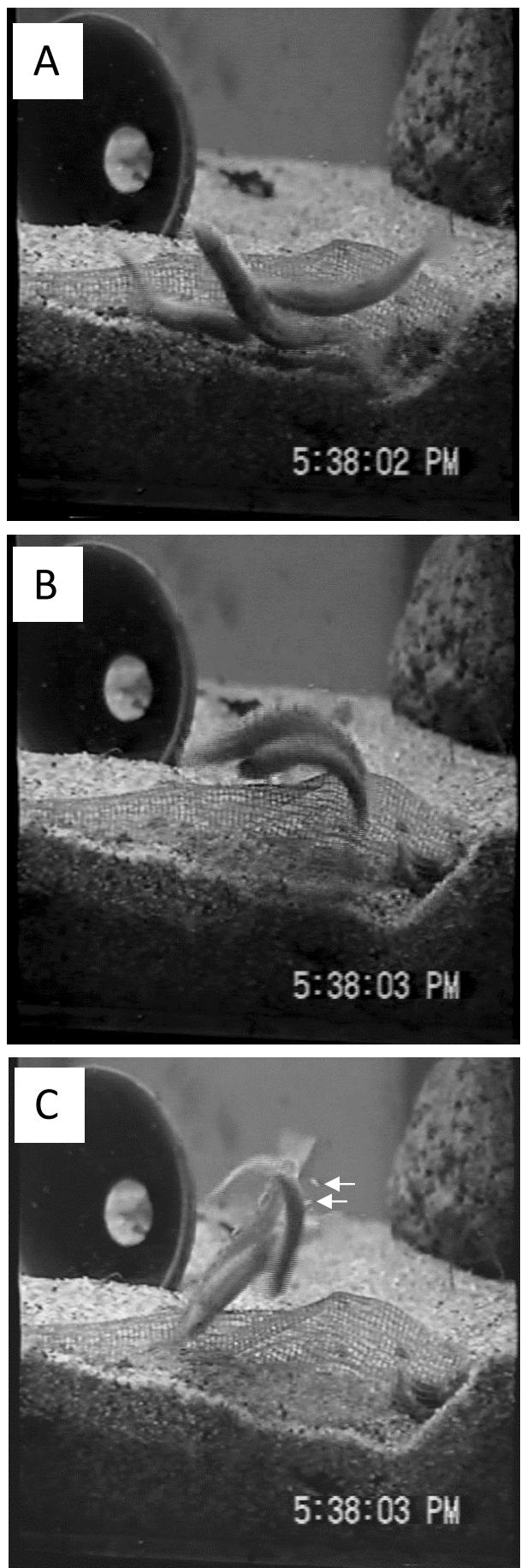


図 3. 吉野川産ナガレホトケドジョウの産卵行動.

A: 雌(中央)の体を雄 No.1(右)と No.2(左)がつつく状態; B: 雌が体を震わせ、寄り添った雄も体を震わせた状態; C: ぱっと飛び散るように雌雄が離れる瞬間。白い卵(矢印で示す)が 2 粒産み出される。

Fig. 3. Photos of spawning behavior of *Lefua* sp. A: a female (middle) was pecked by two males (right: No.1; left: No. 2) ; B: they remained adjacent to each other and muscular spasms, resembling trembling, were observed; C: they burst with a little jerking movement and two eggs were released. Arrows show two eggs.

ビデオ撮影において産卵行動は4回観察された。1回目は雌の1尾と雄No.3との間で植木鉢の少し左の枯葉の下で始まったが、魚の動きで枯葉も動いたため結局は砂だけの部分で産卵した。2回目は雌の1尾と雄No.1によって右側奥の砂の部分で行なわれた(図2B)。3回目は水槽ガラスと網の間の隙間で雌の1尾と雄No.1, No.2によって行なわれた(図2B)。4回目はその隙間の近くの砂だけの部分で、雌1尾と雄3尾が参加し、行なわれた(図2B)。この際、産卵直後にNo.1がNo.2とNo.3を口でつつくように追い払った。これらの産卵場所以外に植木鉢の下に潜り込んで産卵することも見られた。

5月13日の目視の観察では、雌No.6が12回、産卵するのが確認できた。産卵に繋がる雌の尾を持ち上げての潜り込みから、雌雄が体を震わせ終わる、あるいは両者が小さく突進して体を離すまでの時間は1~7秒であった。

表2. ナガレホトケドジョウの雄の産卵への参加回数と繁殖寄与率

Table 2. Number of spawning which each male of *Lefua* sp. participated in, and contribution rate of reproduction.

	No. of males participating in spawning			Total	Contribution rate of reproduction (%)
	1	2	3		
No. of spawning occurred	8	8	3	19	
Individual male					
No.1	3	8	3	14	73.7
No.2	2	6	3	11	57.9
No.3	3	2	3	8	41.1

各個体の産卵への参加

繁殖期間中に観察された繁殖行動のうち、産卵が確認されたのは約30例であった。産卵に関与した雄が識別できた19例の結果を表2に示した。No.1の繁殖寄与率は73.7%, No.2は57.9%, No.3は41.1%であった。結果として、1回の産卵に参加した雌は1尾であったのに対し、雄は1~3尾となつた。

卵食

卵食が確認できたのは、雌の場合、1尾が舞い上がった卵を1粒食べた1例だけであった。雄の場合、雌の1尾と雄No.1, No.2による産卵が行なわれた際に、No.3も遅れてやってきて舞い上がった2粒の卵を食べるのが確認された。また、撮影時の3回目の産卵直後にもNo.2が口元に来た1粒の卵を食べるのが観察された。なお、網とガラスの隙間などで複数の個体が何かを食べているのを数回観察したが、卵を食べているかどうかは確認できなかった。

考察

Aoyama et al. (2005)は兵庫県加古川水系産ナガレホトケドジョウを1ペアで飼育し、観察された産卵行動について報告している。今回、観察された繁殖行動のパターンは基本的に加古川水系産ナガレホトケドジョウと同様であった。しかし、今回は広い水槽に複数の雌雄を入れたことから、Aoyama et al. (2005)とは若干異なる結果となった。

今回、観察された2尾の雄の巡回コースはほぼ決まっており、両者の行動範囲は一部を除いてほとんど重複しなかった(図 2A)。これらの雄はいずれも巡回中に出会った他個体を口でつつき、つかれた個体は産卵直前の雌を除き、雌雄何れとも逃散した。このため、ナガレホトケドジョウの雄による巡回は縄張りを防衛する行動と判断され易い。Aoyama & Doi (2006)は野外で本種の卵を岩の下の隙間から発見すると共に、雄がその付近で他個体をつついで追い払っていたことを観察したことから、本種の雄が縄張りをつくる可能性を示唆している。しかしながら、本種は雌が雄より大型の性的二型を示すことから、雄間には雌の獲得に関して、雄が雌より大型の性的二型の種で見られる様なコンテスト型競争よりも、早い者勝ちのスクランブル型競争が考えられている(Aoyama 2007)。野外で雄は複数の隙間を訪れるよう巡回した(青山 2006)。本研究での縄張りに見える雄の巡回範囲も単にそれぞれの雄が水槽内という限られた空間において巡回可能な範囲を巡回した結果に過ぎないとも考えられる。さらに、雄は単に求愛行動として性別に関係なく他個体をつづいているのかもしれない。ただし、つかれた個体が逃げるのは多少とも肉体的ダメージを避けるためと考えられ、また、青山(2006)は野外においても雄同士が闘争するのを観察している。今回の雄の巡回範囲は雄同士のつきあいの結果をある程度反映している可能性もあり、今後より広い水槽を用いて、巡回範囲が形成される過程を詳細に観察する必要がある。

Aoyama & Doi (2006)は、雄によるつつき行動は、産卵直前の雌に対しては産卵を促す機能があり、雌をめぐる競争相手となる雄や卵の捕食者となる他個体に対しては、それらを排除する機能があるとしている。ただし、Aoyama & Doi (2006)は、野外で雄は産卵場所となる岩の下などの隙間を離れることも多く、他個体も容易にこうした場所へ侵入できることや、巡回中の雄同士が何事もなくすれ違うこともあることから、他個体を排除する傾向はそれほど強くない事も述べている。本種の生息環境は礫の多い浅場であるため(細谷 1998)、礫に遮られ、水底で活動する雄が接近してくる他個体を視覚的に遠くから見つけて排除することは難しいと考えられる。一方、本研究では、本種が雌雄ともに産卵時に卵食を行なうのが確認された。他個体による卵食はホトケドジョウでも観察されている(勝呂 2002)。本研究の雄 No.1 はガラス面と網の間にできた隙間を中心に巡回し、その辺りで産卵が起きた直後に、近くにいた他の雄をつづいて追い払った。このことから Aoyama & Doi (2006)が述べているように、つつき行動には卵の捕食者や他の雄を排除する機能も一部として存在する事が考えられる。

青山・土井(2006)は青山ほか(2006)の実験で観察された4例の産卵のすべてが1尾の雌と一緒に飼育されていた雄3尾によって行なわれたと述べている。今回の観察でも青山ほか(2006)の実験と同じ大きさの水槽に雄3尾を収容して行なったが、1回の産卵にかかわった雄は1~3尾で、毎回すべての雄が参加するとは限らなかった。雄が繁殖行動に参加するためには産卵直前の雌を見つけてつづく必要があり(Aoyama et al. 2005)、本研究では雄がこうした雌を見つけるに当たって、①静止中など産卵場所に潜り込もうとする前の雌に偶然に遭遇する場合、②産卵場所に潜り込もうと1尾だけで尾を振り始めた雌を発見する場合、③別の雄と産卵行動を開始した雌を発見する場合の3通りが確認された。したがつ

て、今回、産卵に参加した雄の数がばらついたのは、雌を探すため、個々別々に巡回し、産卵直前の行動を示す雌の近くに居合わせていち早く雌に気づいた雄だけが産卵に参加した結果であると考えられる。礁が多い本種の生息環境では、雌の発見においても遠くから視覚に頼って行なうことは難しいと考えられる。そのため、雄はそれぞれ活発に巡回して雌との遭遇率を上げることで繁殖成功を高める戦略と考えられ、先に述べたように雄間には雌の獲得においてスクランブル型競争が存在すると考えられる。本研究では雄の繁殖回数と体サイズの間に正の相関が見られたが(表2)、今後、それぞれの雄が産卵に参加する回数についても、より大きな水槽で体サイズの異なる雄を用い、雄の巡回回数との関連を詳細に調べる必要がある。

引用文献

- 青山 茂. 2006. ナガレホトケドジョウの雄の巡回行動と攻撃的行動. 動物園水族館雑誌 47: 108-112.
- Aoyama, S. 2007. Sexual size dimorphism, growth, and maturity of the fluvial eight-barbel loach in the Kako River, Japan. Ichthyol. Res. 54 (3): 268-276.
- 青山 茂・土井敏男. 2006. 水槽内で観察されたナガレホトケドジョウの群れ産卵. 兵庫陸水生物 58: 95-98.
- Aoyama, S. & Doi, T. 2006. Spawning site of the fluvial eight-barbel loach, *Lefua* sp., in the natural environment. Ichthyol. Res. 53 (2): 107-112.
- Aoyama, S. & Doi, T. 2011. Morphological comparison of early stages of two Japanese species of eight-barbel loaches: *Lefua echigonia* and *Lefua* sp. (Nemacheilidae). Folia Zool. 60 (4): 355-361.
- Aoyama, S., Doi, T. & Baba, K. 2005. Spawning habits of the fluvial eight-barbel loach, *Lefua* sp., observed in captivity. Ichthyol. Res. 52 (3): 237-242.
- 青山 茂・土井敏男・柳内 健. 2006. ナガレホトケドジョウの人工増殖における産卵床選択と子の育成. 水産増殖 54 (2): 135-138.
- Sakai, T., Mihara, M., Shitara, H., Yonekawa, H., Hosoya, K. & Miyazaki, J. 2003. Phylogenetic relationships and intraspecific variations of loaches of the genus *Lefua* (Balitoridae, Cypriniformes). Zool. Sci. 20 (4): 501-514.
- 酒井治巳・横山智哉・酒井康司・松本聰司・久保田善二郎. 1989. 山口県蓋の井川産インドジョウの生活史特性. 日本生物地理学会会報 44: 39-47.
- 勝呂尚之. 2002. ホトケドジョウの初期飼育条件. 水産増殖 50 (1): 55-62.
- 土井敏男. 1996. 淡路島産ナガレホトケドジョウについて. 兵庫陸水生物 47: 13-16.
- 中谷義信・吉田 誠. 1994. 和歌山県におけるナガレホトケドジョウの分布状況(1). 和歌山県立自然博物館館報 12: 27-30.
- 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 (3): 315-320.
- 藤田 光. 1987. ホトケドジョウ. 徳島淡水魚研究会(編). 徳島県魚貝図鑑 淡水魚編. pp. 24-27. 徳島新聞社, 徳島.

- 細谷和海. 1993. ドジョウ科. 中坊徹次(編). 日本産魚類検索. pp. 231-235, 1260-1261. 東海大学出版会, 東京.
- 細谷和海. 1998. ナガレホトケドジョウ. 水産庁(編). 日本の希少な野生水生生物に関するデータブック. pp. 152-153. (社)日本水産資源保護協会, 東京.
- 細谷和海. 2003. ナガレホトケドジョウ. 環境省自然環境局野生生物課(編). 改訂・日本の絶滅の恐れのある野生生物-レッドデータブック-4 汽水・淡水魚類. pp. 108-109. (財)自然環境研究センター, 東京.
- Mihara, M., Sakai, T., Nakao, K., Martins, L. O., Hosoya, K. & Miyazaki, J. 2005. Phylogeography of loaches of the genus *Lefua* (Balitoridae, Cypriniformes) inferred from mitochondrial DNA sequences. Zool. Sci. 22 (2) : 157-168.

Observations on spawning behavior of the fluvial eight-barbel loach *Lefua* sp. collected
in the Yoshino River system in Tokushima Prefecture, Japan.

Shigeru Aoyama^{†*} & Toshio Doi^{††}

Kobe Municipal Suma Aqualife Park, 1-3-5 Wakamiya, Suma, Kobe, Hyogo 654-0049, Japan

* Corresponding author

Abstract Spawning behavior of the fluvial eight-barbel loach (nagare-hotokedojo) *Lefua* sp. (sensu Hosoya, 1993) collected in the Yoshino River system in Tokushima Prefecture was observed in a tank with three males and eight females. Each male briskly patrolled the bottom of the tank and chased and bit at other individuals irrespective of their sex. In this study, egg-eating behavior was observed in both males and females. It was considered that the male's ongoing aggressive behavior may protect eggs from being eaten by other individuals. Patrolling males who found a female just before spawning could participate in spawning with the female. The number of individuals that participated in a given spawning event was one female to between one and three males. In the midst of this competitive spawning environment it was thought that males have a strategy of briskly patrolling to increase the encounter rate with females thereby increasing their reproductive successes.

Keywords: egg-eating, *Lefua* sp., spawning behavior, Tokushima Prefecture, Yoshino River system

Received: April 1, 2012 / Accepted: April 24, 2012

[†] Present address: Tarumi Hygiene Inspection Office, 1-5-1 Hyuga, Tarumi, Kobe, Hyogo 655-8570, Japan /
TEL 078-595-2360 E-mail sh_lefua@yahoo.co.jp

^{††} Present address: Environmental Assessment and Symbiosis Promotion Division of Kobe Municipal Office, 6-5-1, Kanou, Tyuou, Kobe, Hyogo 650-8570, Japan