

ナマズ *Silurus asotus* のばらまき型産卵行動

片野 修・斉藤憲治・小泉顕雄

Scatter-Spawning of the Catfish, *Silurus asotus*

Osamu Katano, Kenji Saitoh and Akio Koizumi

(Received August 15, 1987)

Reproductive behaviour of the catfish, *Silurus asotus* was studied in temporary waters around paddy fields. Spawning occurred nocturnally during the first week from the initiation of irrigation. In reproductive activities, a male first energetically pursued a female with its head near to the female's belly (chasing) and then began to cling to the female's body from the side, bending its tail or head (clinging). Finally the male enfolded the female's body, with its anus near to the female's (enfolding). In some cases, 2-4 males pursued a single female and two males enfolded a female at the same time. Although no aggressive behaviour was evident between males, it was always the largest male that could most frequently approach and enfold the female. The mating pair moved a long distance in a ditch, paddy field and/or creek, performing reproductive activities. It is thought that the spawning site and period of spawning of the fish enable the larvae to avoid the danger of predation and to efficiently feed, firstly on plankton and later on larvae of other fishes which become abundant during the irrigation period. Although some eggs and larvae may die due to the drying out or high water temperatures of such unstable temporary waters, scattering eggs may reduce the incidence of the annihilation of the young.

(OK: Department of Zoology, Faculty of Science, Kyoto University, Oiwakecho, Sakyo-ku, Kyoto 606, Japan; KS: Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Oiwakecho, Sakyo-ku, Kyoto 606, Japan; AK: Laboratory of Science Education, Faculty of Literature, Bukkyo University, Murasakino, Kita-ku, Kyoto 603, Japan)

ナマズ *Silurus asotus* は、日本国内に広く分布し、5-7月の温暖な夜に、小川・農業用水路・水田および池沼の岸近くで産卵することが知られている(阿刀田, 1935; 大島, 1940; 青柳, 1957; 友田, 1962, 1978; 宮地ほか, 1976)。友田(1962)は、琵琶湖に面する水田地帯において、6月の大雨の時に多数のナマズが入江から水田へと殺到して一面に卵をまき散らすことを報告した。さらに友田(1978)は、養魚池での観察から、1尾の雄が1尾の雌に20秒以上巻きついて産卵させることを明らかにしている。しかしこれらの報告では、野外におけるナマズの繁殖行動の詳細や雌雄の動きについては、ほとんど明らかにされていない。

私達は1985年から1986年にかけて、京都府八木町の水田地帯において、主として灌漑初期における淡水魚の生態調査を行った。その結果、ナマズを含む多数の魚類が灌水後に水田や小溝に侵入することを確認し、ナマ

ズ・ギンブナ・スジシマドジョウ・ドジョウについては繁殖行動を観察した(斉藤ほか, 1988)。この論文ではこのうちナマズの繁殖行動について記載し、その適応的意義について考察する。

場所と方法

調査は、京都府船井郡八木町西田地区の水田地帯で行った(Fig. 1)。この地域の農業用水路は、約500m西方を流れる大堰川を水源としている。このうち梶原水路には周年にわたって水が流れるが、その他の用水路や水田・小溝は、6月12日から9月23日までの灌漑期にだけ水を湛える一時的水域となっている。私達は、1985年には6月15日から7月22日まで、1986年には6月13日から6月30日まで現地に出かけ、ナマズの出現状況と繁殖行動を観察した。

調査方法としては、一定の区域を見回ってナマズの個

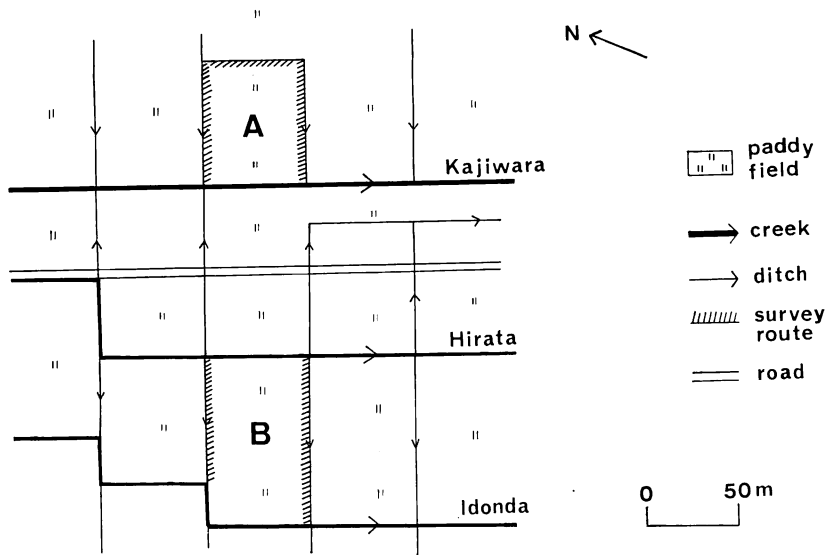


Fig. 1. Map of the study area. Arrows indicate the direction of water flow.

体数を数える見回り調査と、一つの産卵集団を追跡する行動観察調査を併用した。見回り調査は、1985年には梶原水路に面した区域 A で 49 回行い、1986 年には区域 A で 28 回行ったほか、平田用水と井戸ン田水路に面した区域 B でも 28 回行った。夜間の観察には懐中電灯と蛍光灯を併用し、魚を驚かすことのないように注意した。行動観察は、見回り区域とその周辺で随時行った。行動観察にあたっては、繁殖行動の様式と頻度のほかに、それに関与する雌雄の数やおよその全長についても記録した。互いに繁殖行動を行う雌雄の集まりを、これから産卵集団と呼ぶことにする。いくつかの産卵集団については、その泳跡を記録した。また繁殖行動観察後に、2 地点において手網を用いて卵の有無を調査した。ナマズの個体識別は行わなかった。

結 果

ナマズの出現 Fig. 2 は、1985 年には区域 A を、1986 年には区域 A と B を見回って発見されたナマズについて示したものである。各数字は、一地点で発見されたナマズの数を表わし、同一区域の複数地点でナマズが発見された場合には、その個体数を並列した。

ナマズは、どの区域においても昼間にはほとんど発見されなかった。ナマズの産卵集団は計 6 回観察されたが、6 月 14 日から 18 日までの 21 時から 3 時までの時間帯に限られていた。産卵集団が形成された晩には、まず単独のナマズが 18-21 時の間に発見され、その後、時間の経過に伴って次第に多くの個体が見られるよう

になった。

調査を行った日のうち、1985 年には 8 日、1986 年には 3 日、降雨があったが、必ずしも降雨時のみ繁殖行動が見られたわけではない。

繁殖行動 ナマズの繁殖行動は、ふつう雌雄 1 尾ずつによって行われた。繁殖行動の一般的な様式を Fig. 3 に示した。

ナマズの繁殖行動は、追尾行動と巻きつき行動に分けられる。追尾行動においては、雄は雌の腹部に頭を近づけるようにして速やかに雌を追いかけた (Fig. 3A: chasing)。もっとも動きの激しい時には、その遊泳速度は 1 秒あたり 3 m にも達していた。追尾していた雄はやがて雌の横に並び、巻きつき行動が開始された。雄はまず、尾部 (38 例中 33 例, Fig. 3B の下図) もしくは頭部 (38 例中 5 例, Fig. 3B の上図) を屈曲させることにより、自分の体を雌の体に絡ませた (clinging)。このとき雄は、雌と同じ方向を向いてから雌の背側へ絡むことがふつうだが (38 例中 35 例)、そのほかに雌の腹部に尾を回して絡みつくことが 1 例、並んだときに雌と反対方向を向いていて尾を雌の頭部から絡みつけることが 2 例観察された。雄は、その尾部を小刻みに震わせたり、くちひげを激しく動かせることもあった。この後、雄はさらに体を屈曲させて、雌の胸鰭と腹鰭の間に自分の体を巻きつけた (Fig. 3C: enfolding)。このとき雄の体軸は、雌の体に対して直角の位置にあり、その腹部は 3 例を除いて雌の尾側を向いていた。巻きついた雄は、くちひげを動かしたり、激しく体全体を震わせることがあった。

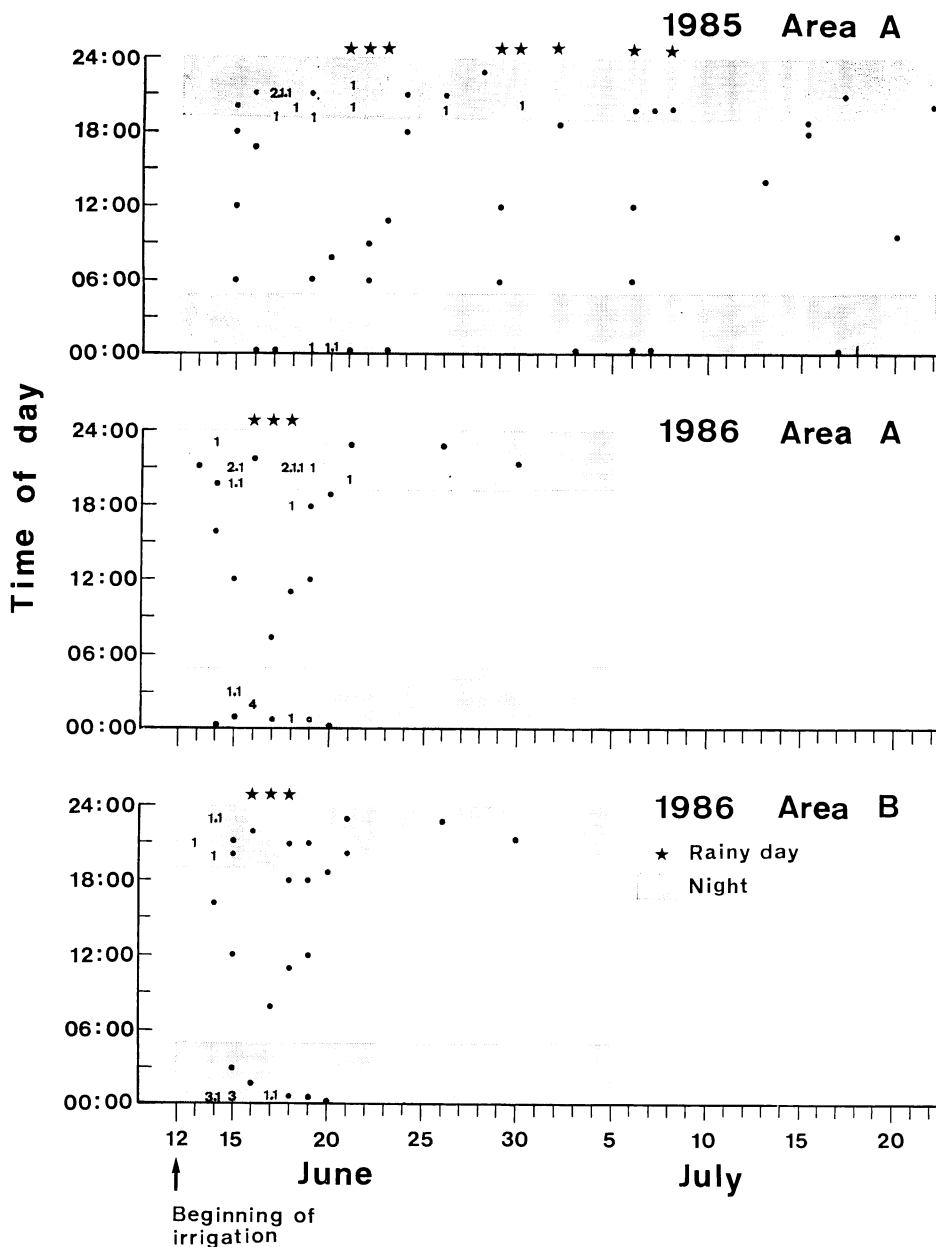


Fig. 2. Number of individuals of *Silurus asotus* found during surveys in each area. ●: no fish was found. 1: solitary individual. 2-4: spawning group. A small dot between figures indicates that the fish were observed at separate points within the area.

雄に巻きつかれている間、雌はとくに顕著な行動を示さなかった。雌は雄に巻きつかれたまま、徐々に底部へ沈んでいったり流下することが多かった。雄の巻きつきは、5-30秒間 ($\bar{x} \pm SD = 11.6 \pm 5.4$) 続いたが、10-20秒で完了することがふつう (44例中 36例) だった。

雌1尾に対して複数の雄が追尾することもあり、2尾の雄が1尾の雌に巻きつくことも4例観察された。この場合、2尾目の雄は、最初の雄が巻きついた後で、さらに雌の頭に近い側に隣接して巻きついた。3尾以上の雄が1尾の雌に巻きつく例は観察されなかった。

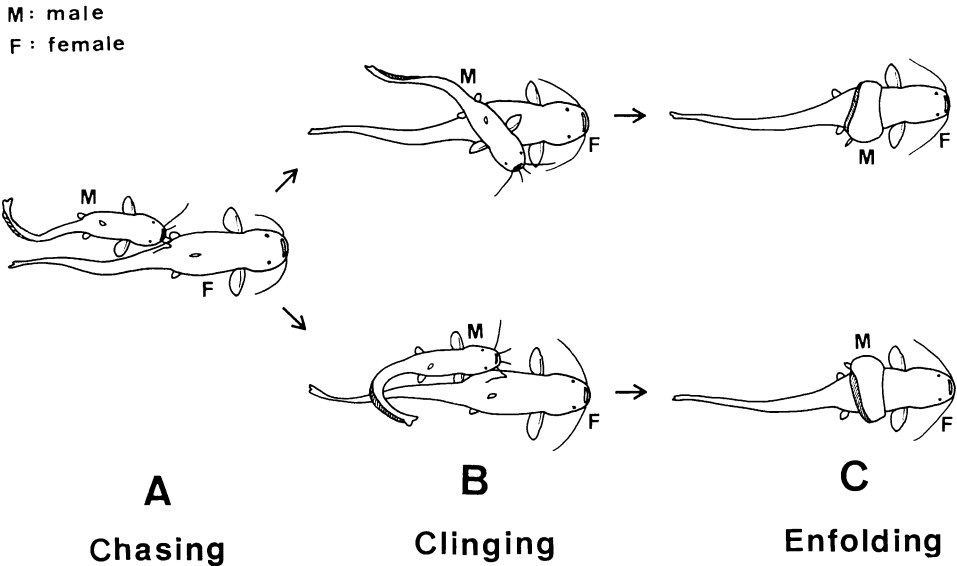


Fig. 3. Behavioural patterns observed during the reproductive activities of *Silurus asotus*.

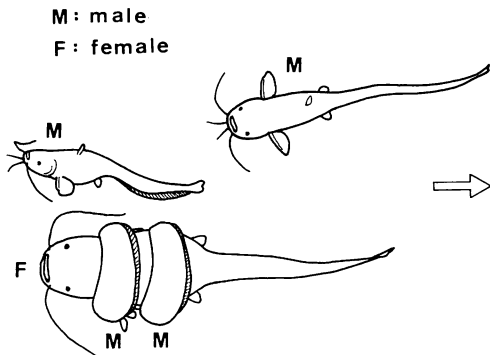


Fig. 4. Illustration of the spawning group with one female and four males on June 14, 1986. The arrow indicates the direction of the stream flow.

繁殖行動のどの段階で卵が放出されたかは不明であるが、卵の有無を調べた2例においては、いずれも巻きつき行動の観察された地点で卵が確認された。卵は何の保護もされないで、付近の水草の上や水底にばらまかれていた。

産卵集団 次に、巻きつき行動が観察された例について、その日時・場所・雌雄の体長・巻きつき行動の頻度および移動距離についてまとめてみた (Table 1)。

産卵集団は合計9例観察された。このうち3例は、見回り調査の結果として Fig. 2 に示された資料に対応している。巻きつき行動はすべて、6月14日から19日までの夜間、20時15分から1時53分までの間に

行われた。この結果は、見回り調査によって確認された産卵集団の形成時期とほぼ一致する。

産卵集団は7例までが小溝で観察され、その他水田内で観察された場合が1例、水田・小溝・用水路を移動しつつ観察された場合が1例あった。

産卵集団において雌は常に1尾であったが、雄の数は1尾だけの場合が4例、2尾の場合が4例、4尾の場合が1例観察された。雄の間に攻撃行動などの顕著な干渉は観察されなかった。

1986年の6月14日・22時5分には、区域Bにおいて全長35cmと25cmの雄が50cmの雌を追尾していた。その後7分間観察するうちに、35cmの雄は4回雌の肛門近くに巻きついたが、25cmの雄はそのうち1回にあとから加わって巻きつくだけだった。

その後、この産卵集団の動きが速いために見失っていたが、22時25分から28分にかけて、ほぼ同じ所で50cmの雌の周りに25-35cmの雄が4尾集まっているのを発見した。個体識別をしていないので、この雌雄が22時5分から12分にかけて観察された個体と同一かどうかはわからなかった。巻きつき行動は2回観察され、いずれも雄2尾が雌1尾に巻きついた。このうち2回目の巻きつき行動の時の様子について Fig. 4 に示した。この時は、まずもっとも大型の35cmの雄が雌に巻きついた。その後5秒経過すると、さらに30cmの雄が雌の頭部近くに巻きついた。一方25cmの雄は、雌の頭部に近づいたまま巻きつくことなく、単独で体を震わせていた。残りの35cmの雄は、雌の20cm横でうろろう

Table 1. Observations on the spawning groups and behaviour of *Silurus asotus*. Figures in parentheses indicate the values per minute. * Number of males observed varied from one to four. ** Males which were observed to perform enfolding.
—: Data were not obtained.

Date	Time	Area	Site	Total length of participants				Freq. of enfolding	Distance moved (m)	
				Female	Male*		(cm)			
					1	2	3	4		
1985										
June 17	20:15-31	A	ditch	40	30**				8 (0.50)	156.7 (9.8)
	21:30-40	A	ditch	40	30**				5 (0.50)	—
1986										
June 14	0:13-20	B	ditch	35	45	25			4 (0.57)	—
	22:05-12	B	ditch	50	35**	25**			4 (0.57)	—
	22:25-28	B	ditch	50	35**	35	30**	25	2 (0.67)	—
	22:50-23:07	other area	paddy field ditch creek	45	35**				6 (0.35)	134.3 (7.9)
June 15	0:55-1:25	B	ditch	40	30**	30			1 (0.03)	—
	1:50-53	other area	ditch	35	30**		25**		4 (1.33)	—
June 19	20:45-23:30	other area	paddy field	45	20**				22 (0.13)	24.6 (0.1)

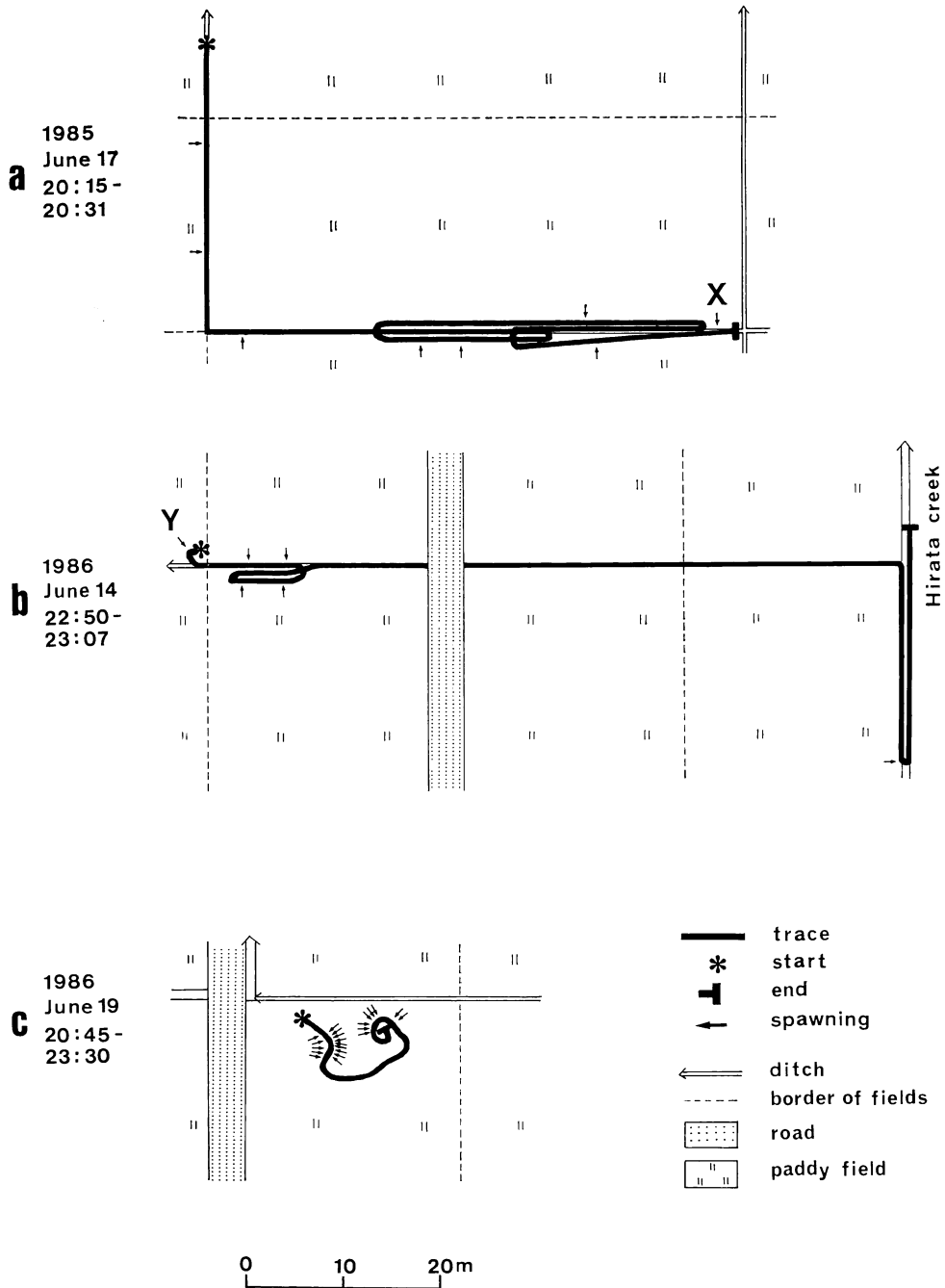


Fig. 5. Traces of three pairs on June 17, 1985, and June 14 and 19, 1986. Sites where enfolding was observed are indicated with small arrows. For clarity, repeated passes of the same point in a ditch are drawn with separate lines, protruding beyond the ditch.

するだけだった。巻きつき行動は、始められてから 20 秒後に、2 尾の雄が雌から離れることによって終了した。

1986 年の 6 月 15 日・0 時 55 分から 1 時 25 分の間には、区域 B において 30 cm の雄 2 尾が 40 cm の雌 1 尾を追尾していた。巻きつき行動は 1 回だけ観察された

が、追尾していた雄の一方だけが巻きついた。もう一方の雄の行動については、蛍光灯の視野外に出たためによくわからなかった。

同じく6月15日の1時50分から53分の間には、区域Bから少し離れた地点で、30cmの雄と25cmの雄が35cmの雌を追尾していた。巻きつき行動は合計4回観察されたが、いずれも30cmの雄が雌の肛門近くに巻きついた。25cmの雄は、そのうち1回にあとから加わって雌の頭部近くに巻きつくだけだった。

1986年の6月14日、0時13分から20分にかけて区域Bで観察された4回の巻きつき行動については、雄2尾のうちどちらの個体が巻きついたのか確認できなかった。雄が複数の場合に確認した11回の巻きつき行動のうち、雄2尾が雌1尾に巻きついたのは4例だけだった。巻きつき行動を行う回数が多く、雄2尾が巻きつく場合でも雌の肛門近くに最初に巻きついたのは、きまって大型の雄だった。

繁殖行動の観察された雌雄の体長を比べると、明らかに雌の方が雄よりも大型であった(Mann-Whitney U-test, $P < 0.05$)。産卵集団ごとにみても、雌がもっとも大型であることがほとんどで(9例中8例)、20cmしかない小型の雄が2倍以上大きな45cmの雌に巻きつくことすら観察された。

巻きつき行動の頻度は、1分間に0.03-1.33回まで場合によって異なった。繁殖活動の始めから終わりまで完全に追跡した例はないが、その段階によって巻きつき行動の頻度は変わるものと思われる。産卵集団における雌の体長と雄の数、雌の体長と巻きつき行動の頻度、雄の数と巻きつき行動の頻度の間には、いずれについても有意な相関関係は認められなかった($P > 0.1$)。

産卵集団の移動距離については、3例だけ記録された。移動距離は、1分間あたり0.1-9.8mまで場合によって異なった。これらの例については、移動の仕方と巻きつき行動の観察された地点を図示した(Fig. 5)。

aの例では、雌雄は小溝の中を行ったり来たりしながら速やかに動き回っていた。巻きつき行動の行われた場所も、小溝の中の特定の場所ではなく分散していた。最後に巻きつき行動の観察された場所(Fig. 5a: X地点)では、巻きつき行動の直後に卵の有無を調べ、卵1個を確認した。

bの例では、観察開始時に雌雄は水田の中におり、そこで1回巻きつき行動を行った。その後、雌雄は水田に隣接する小溝へ出て、その5mほどの区間を往復しながら4回巻きつき行動を行った。それから雌雄は、小溝の流れを溯りながら60mほど移動して平田用水に入り、

さらにその流れを20m溯上したところで1回巻きついた。その後、雌雄が平田用水を逆に25m流下したところまで追跡したが、水が濁っていたために見失った。翌日の12時30分に、巻きつき行動の観察された水田内(Fig. 5b: Y地点)で卵の有無を調べ、卵5個を確認した。その他の地点では卵の有無については調査しなかった。

cの例では、雌雄は水田の中を少しずつ移動しながら巻きつき行動を行った。移動速度はa・bの例に比べて遅く、停止していることが多かった。165分間観察したが、雌雄は水田の中から外へ出なかった。

これらの例は、雌雄が繁殖行動を一地点で集中的に行うのではなく、水田・小溝・用水路などを移動しながら広範囲で行うことを示している。

論 議

この調査地域で行われたもんどりによる捕獲調査では、ナマズは主に灌漑開始後10日間の夜に用水路から小溝へ侵入することが明らかになっている(斉藤ほか, 1988)。小溝や水田における見回り調査の結果によると、ナマズはまず18時から21時までは単独で発見され、その後深夜にかけて複数の個体が発見され、産卵集団が観察されることが多くなった。したがってナマズの産卵集団は、別々に用水路から小溝に侵入した雌雄が、時間の経過とともにしだいに集まって形成されると考えられる。

ナマズがどこからやってくるのかは明らかでない。調査地域の中で、梶原水路だけは周年にわたって水が流れており、非灌漑期にもナマズの生息が確認されている(京都野生動物研究会, 1985, 1987)。したがって、梶原水路の石垣護岸に周年生息するナマズが、灌漑初期に小溝に侵入して産卵を行った可能性はきわめて大きいと思われる。またナマズは、水が流れるようになったばかりの平田用水や井戸ン水路周辺の小溝でも数多く発見された。灌漑の開始に伴って大量の取水が行われると、魚は大堰川と水田地帯の間をきわめて容易に移動できるようになるだろう。多数のナマズが、産卵のために大堰川本流から水田周辺へ移動したということも、十分に考えられることである。

ナマズの繁殖行動は、友田(1978)の養魚池での観察と同様に、雄が雌の腹部に巻きつくことによって行われた。こうした巻きつき型の繁殖行動は、他のナマズ類(吉岡, 1978; Roy and Pal, 1986)やドジョウ(塚原, 1948)でも知られている。

塚原(1948)は、ドジョウにおいては、雄が雌に巻きつ

いてその腹部を締めつけることによって卵が放出されると述べている。今回の観察では、ナマズの雌がどの段階でどのような機構によって卵を放出するのかわかる確認できなかった。しかし調査を行った 2例においては、いずれも巻きつき行動の観察された地点で卵が確認されている。また成熟しきった雌は、腹部を指で押すだけで簡単に放卵する。ナマズにおいても、雄の巻きつきが雌の腹部になんらかの物理的圧力を加え、卵の放出を促進することにまちがいはないだろう。

巻きつきをする魚種は、細長い体形をし、夜間に産卵することも特徴的である。とくにナマズは、広く動き回りながら繁殖行動を行い、雄が巻きついてからも雌は少しずつ移動することが多かった。雄の巻きつきには、雌に密着し、放出される卵にもっとも精子をかけやすい位置を確保する意味もあると思われる。仮に、放卵の時期が雌によって決定されるとしても、雄は雌に密着さえしていれば、その時期を正確に認知できるのではないだろうか。雌 1 尾に対して複数の雄が追尾することもあり、同時に雄 2 尾が巻きつくことも観察された。この場合、あとから加わる雄は雌の頭部近くに巻きつくために、卵をしぼり出させる効果はきわめて小さいと思われる。したがって二番目の雄は、最初に雌の肛門近くに巻きついた雄に比べれば不利であるが、やはりそれに隣接して巻きつくことによって、多くの精液を卵にかけようとしていたと考えられる。

産卵集団の中に複数の雄がいる場合でも、雄の間にはとくに顕著な攻撃行動は見られなかった。しかしその場合にもっとも雌に接近し、その肛門近くに巻きついたのは、きまって大型の雄だった。どうして小型の雄は、大型の雄と争って雌に絡みつこうとしなかったのであろうか？ 雄が 1 尾しかいない時には、20 cm しかない雄が 45 cm もある大型の雌に巻きつくことが幾度も観察されている。したがって、雄は体が小さいと雌に巻きつくことができないというわけではない。一般に魚では、大型の個体の方が高い順位を占めることが知られている (Noakes, 1978; Colgan, 1983; Katano, 1983)。速やかに動き回る産卵集団において雄どうして激しく干渉し争うことは、その間に雌を見失ったり、他の雄に雌を横取られる危険性が大きく、その当事者にとって著しく不利であると考えられる。したがって小型の雄は、闘っても勝つ見込みが少なく、何の得にもならない干渉を避けて、あとから雌に巻きつく方法を選んだと考えられる。

多くの淡水魚において、卵は親によって特別に守られたり産卵床の中に埋めこまれることなく、ただ産み放されるだけである (Keenleyside, 1979; Balon, 1981; 後藤・

前川, 1985)。しかしこの場合でも、卵は礫の間に沈着したり、水生植物の葉の裏側など特別な場所に産みつけられることにより、何らかの保護を受けることがふつうである (Keenleyside, 1979)。今回観察したナマズは、用水路・小溝・水田などを広く動き回りながら繁殖行動を行い、卵を保護するような行動を全く示さなかった。友田 (1978) は、ナマズの卵がほかのコイ科淡水魚と比べても著しく分散して産み放されていることを報告している。今回の調査では繁殖行動後の卵の正確な分布状況は不明であったが、巻きつき行動の観察された地点が広範囲にわたっていることから、やはり卵は広くばらまかれ何の保護も受けなかったと考えられる。しかしナマズの産卵場所は、灌漑期にだけ水を湛える一時的水域であり、産卵は灌水後一週間以内に限られていた。水田地帯以外の湿地帯や池沼においても、ナマズは主に梅雨期の増水時に、小川や池沼の岸近くなど普段は水量の少ない場所へ侵入して産卵すると言われている (阿刀田, 1935; 大島, 1940; 青柳, 1957)。すなわちナマズは、他の捕食者が少なく卵や仔稚魚が食べられる危険性の少ない場所と時期を選んで産卵していると考えられる。

水田周辺の一時的水域は、灌漑初期に多くのプランクトンが大量発生するために、多くの種類の仔稚魚にとってきわめて好適な摂餌場所になることが指摘されている (斉藤, 1984)。今回ナマズの産卵を観察した水田地帯においても、ギンブナ・ドジョウ・スジマドジョウなど多くの魚が灌漑初期に一時的水域に侵入し産卵を行った (斉藤ほか, 1988)。したがってこの地域では、灌漑期の進行に伴って、多くの仔稚魚や幼魚がナマズの幼魚とともに生息すると思われる。ナマズは、仔稚魚の時は原生動物や動物プランクトンを、幼魚になると他の魚の仔稚魚や幼魚を捕食することが報告されており (友田, 1978)、水田周辺の一時的水域はナマズの仔稚幼魚の摂餌場所として適していると考えられる。

しかし、一時的水域は水量が少なく浅いので、そこに生息する魚が高水温や乾燥にさらされる危険性も合わせもっている。ナマズが、一時的水域の中で特定の場所に集中して卵を産みつけるのではなく、広範囲にばらまきように産卵することには、不安定な環境の中で卵や仔稚魚が全滅することを避ける意義もあるだろう。また卵が集中的に産みつけられると、孵化した仔稚幼魚は、広く分散しない限り相互に競争関係を発達させ、場合によっては共食いも起るかもしれない。ナマズにとって親魚の高い移動能力によって卵を分散させておけば、こういう不利益も緩和され餌資源を効果的に利用できると考えられる。

謝 辞

京都府八木町西田地区在住の平井敬一郎氏には、ナマズやアユモドキなど現地の淡水魚についていろいろと御教示頂いた。仏教大学の学生の方々、とくに栗田要治氏と古野馨氏には、実際の調査にあたって御協力頂いた。京都大学理学部動物学教室の川那部浩哉教授には、研究の遂行に際して多大の便宜と有益な助言を賜わり、同教室の Andrew Rossiter 博士には本論文の英文を校閲して頂いた。これらの方々には深く感謝の意を表したい。本研究は、1985 年度には京都府水産課からの委託調査費、1986 年度には宝酒造株式会社が創設した TaKaRa ハーモニストファンドからの研究助成費の一部援助を受けて行われた。また本論文は、京都大学理学部動物学教室生態学研究室業績第 495 号である。

引用文献

- 青柳兵司. 1957. 日本列島産淡水魚類総説. 大修館, 東京, 272pp.
- 阿刀田研二. 1935. 鯰 *Parasilurus asotus* Linné の稚仔魚及び卵. 動物学雑誌, 47: 228-230.
- Balon, E. K. 1981. About processes which cause the evolution of guilds and species. *Env. Biol. Fish.*, 6: 129-138.
- Colgan, P. W. 1983. Comparative social recognition. John Wiley & Sons, New York, xiv+281pp.
- 後藤 晃・前川光司. 1985. 魚類における子の保護—なぜ雄による保護のケースが多いのか?— 生物科学, 37: 188-198.
- Katano, O. 1983. Spawning of the dark chub, *Zacco temminckii* (Temminck et Schlegel) (Pisces: Cyprinidae), with special reference to male social status. *Physiol. Ecol. Japan*, 20: 33-52.
- Keenleyside, M. H. A. 1979. Diversity and adaptation in fish behaviour. Springer-Verlag, Berlin, xiii+208pp.
- 京都野生動物研究会. 1985. 昭和 59 年度アユモドキ生態分布調査報告書. 京都府農林水産部水産課, 43 pp.
- 京都野生動物研究会. 1987. 昭和 60 年度アユモドキ生態分布調査報告書. 京都府農林水産部水産課, 36 pp.
- 宮地傳三郎・川那部浩哉・水野信彦. 1976. 原色日本淡水魚類図鑑 (全改訂新版). 保育社, 大阪, 462 pp., 56 pls.
- Noakes, D. L. G. 1978. Social behavior as it influences fish production. Pages 360-382 in S. D. Gerking, eds. *Ecology of freshwater fish production*. Halstead Press, New York.
- 大島正満. 1940. 魚. 三省堂, 東京・大阪, 661 pp.
- Roy, S. and B. C. Pal. 1986. Quantitative and qualitative analysis of spawning behaviour of *Heteropneustes fossilis* (Bloch.) (Siluridae) in laboratory aquaria. *J. Fish Biol.*, 28(3): 247-254.
- 齊藤憲治. 1984. 農業用水路の改修工事の影響を少なくするために (私案). 淡水魚, (10): 47-51.
- 齊藤憲治・片野 修・小泉顕雄. 1988. 淡水魚の水田周辺における一時的水域への侵入と産卵. 日生態会誌, 38: 35-47.
- 友田淑郎. 1962. びわ湖産魚類の研究—I. びわ湖産 3 種のナマズの形態の比較およびその生活との関連. 魚類学雑誌, 8: 126-146.
- 友田淑郎. 1978. 琵琶湖とナマズ. 日本の野生動物 10. 汐文社, 東京, xii+326 pp.
- 塚原 博. 1948. ドジョウの二次性徴と産卵習性との関係に就いて. 生物, 3: 64-69.
- 吉岡みどり. 1978. 琵琶湖のナマズ. 淡水魚, (4): 87-91.
- (片野: 606 京都市左京区北白川追分町 京都大学理学部動物学教室; 齊藤: 606 京都市左京区北白川追分町 京都大学農学部水産学教室; 小泉: 603 京都市北区紫野北花の坊町 96 仏教大学文学部教育学科)