

ビワコオオナマズの産卵行動

前畠政善¹・長田芳和²・松田征也¹・秋山廣光¹・友田淑郎³

¹ 520 大津市打出浜 1-1 滋賀県立琵琶湖文化館

² 563 池田市城南 3-1-1 大阪教育大生物医学教室

³ 520-16 滋賀県高島郡今津町浜分 415-76

Reproductive Behaviour of the Biwa-Sheatfish, *Parasilurus biwaensis*

Masayoshi Maehata¹, Yoshikazu Nagata², Masanari Matsuda¹,
Hiromitsu Akiyama¹ and Yoshio Tomoda³

¹ Department of Aquarium, Biwako-Bunkakan, 1-1 Uchidehama, Otsu 520, Japan

² Department of Biology, Osaka Kyoiku University, 3-1-1 Jonan, Ikeda 563, Japan

³ 415-76 Hamabun, Imazu, Takashima, Shiga Pref. 520-16, Japan

The Biwa-sheatfish, *Parasilurus biwaensis* Tomoda, is endemic to Lake Biwa, and is the largest species of the Japanese silurid fishes. From 23 June to 17 July, 1988, the reproductive behaviour of this fish was investigated during night-time on the rocky shores in the south of the lake. Spawning occurred frequently during midnight following heavy rain. The behavioural patterns observed were as follows: A female first searches for a spawning site, with a male following behind. Immediately the female stops, the male first places his head under that of the female and then, by bending his body towards her anal fin, positions himself such that his tail is towards the end of the female's snout. From this position the male then begins to wrap his tail around the head of the female, gradually winding his body tighter and moving along the body of the female until positioned at the centre of her body. The male then winds his body tightly around the dorsal side of the female's abdomen for 20–30 seconds. The female then shakes her head from side to side several times, and orients her body downward. This behaviour causes the male to become separated from the female. Immediately after separation, the female releases a large number of eggs, and circles around with the male following on the inside. Although gamete release by the male was not actually observed, it seems likely that the eggs are fertilized during such circling. After circling, the pair turns round twice violently, causing the eggs to become widely scattered. The pair then swim away with the female in the lead. Reproductive behaviour of the Biwa-sheatfish was compared with that of the Japanese sheatfish, *Parasilurus asotus* Linnaeus, in temporary waters around paddy fields. Some differences in reproductive behavioural traits were recognized between the two species.

ビワコオオナマズ *Parasilurus biwaensis* Tomoda は琵琶湖固有の種で、全長が 1m 余りに達する本邦最大のナマズである。本種の産卵期は 6 月下旬 – 8 月上旬で、大雨によって湖水が白濁した時に湖岸浅所の水深 0.5 m 程度の礫底で産卵することが知られている（友田, 1962）。本種の産卵行動については琵琶湖の北湖における 2-3 の観察例がある（友田, 1962, 1978；吉岡, 1978）。すなわち、友田（1962）は追尾行動が水面近くで行なわれ、2-3 個体がもつれあいながら渚の平坦部へ近づいてくること、また、雌雄が 1 対となって絡みつき、ほとんど体が水面に現れるような浅所でじっとしているのを観察した。さらに友田（1978）は、雌雄が絡みついたおよそ 20 秒後に魚

の体がもつれ大きな水音とともに 50 cm 四方くらいの水が攪拌され卵の散っていくのを観察した。また、吉岡（1978）は全長 40 cm ほどの雌の体にそれより小型の雄が、その背を雌の尾の方に向けて巻きついているのを観察した。しかし、以上の報告はいずれも断片的な記載であり産卵行動の詳細については明らかでない。

著者らは、1988 年 6 月 23 日 – 7 月 17 日の夜間から明け方にかけて琵琶湖南方の岸辺で 1-3 日間隔で延べ 12 回の調査を行い、本種の産卵行動の詳細を明らかにすることことができたので報告する。主な観察場所は、岸辺沿いに長さ約 200 m、幅 3-4 m にわたり径 30-50 cm の大礫が接してほぼ平坦部をなす浅瀬およびその周辺（以下、産

卵場）である。観察場所の水深は湖水位によって影響を受け、低水位時にはこの平坦部がほぼ干上がり、また高水位時には水没し、水深 10–40 cm となった。なお、本種は近年著しく減少しており、その保護のために具体的な観察場所の地名を省略することをお許しいただきたい。

調査方法

産卵行動の観察は、夜間には陸上または産卵場内の岸辺浅所から懐中電灯で照明することにより、また明け方には自然光下で行なった。夜間の観察において、産卵行動開始後まもない頃には懐中電灯の光に驚いて逃避する個体が多くいたが、夜が更けるにつれて照明下でも産卵行動を行なう個体が増加した。特に懐中電灯を直接照射しない弱い光の下では、大半の個体が逃避することなく産卵行動を行なったので容易に観察することができた。また、雌雄が絡みあった状態では、ビデオカメラの照明（300 W ハロゲンランプで 1.5–3 m の距離から照射）のような強い光の下でも産卵行動を中止せず、近づいてナマズの体に触れることさえ可能であった。産卵行動の観察、とくに雌雄の体長の測定については、記録写真やビデオ録画を利用した。また、前夜に産卵活動が活発であった 6 月 26 日の早朝には産卵場に入って産着卵や稚仔魚の確認を行なった。

観察結果

1988 年 6 月 23 日（23 時の水温は 22.7°C）から 7 月 17 日（0 時 30 分の水温は 25.3°C）まで 12 回にわたる調査のうち産卵場にビワコオオナマズが出現したのは 11 回で、このうち産卵活動が観察されたのは 9 回であった。出現した時には日によって異なるが数個体から数十個体のビワコオオナマズがみられた。産卵時刻は、通常は午後 11 時頃から始まり夜が明ける 4 時頃には終了した。しかし、前日または前々日に著しい降雨のあった 6 月 25–26 日と 7 月 16–17 日の夜間から明け方（午後 11 時–午前 6 時頃）にかけてはそれぞれおよそ 50 個体出現し調査期間を通じて 2 回の産卵のピークがみられた。産卵の第 1 回目のピーク時には、大礫が不規則に積み重なった岸辺に、増水によって形成された面積約 10 m²、水深 10–15 cm 程度の数箇所の入江状の窪みの中で主に産卵が行なわれた。そして、さらに増水して岸辺の全てが水没した第 2 回目の産卵のピーク時には、この大礫のある水深 10–15 cm 程度の浅瀬から水深 50 cm 程度までの岩場への掛け上り部分で産卵が行なわれた。産卵場に出現

して産卵活動をした個体の全長は雌が 50–100 cm、雄が 40–80 cm であった。

産卵活動 本種の産卵は次のような一連の行動によって行なわれた。まず、岩場の掛け上り部分に沿って腹部の膨らんだ雌を通常雄 1 個体が追尾した (Fig. 1a)。まれに複数の雄による追尾も観察された。明け方の観察によれば雄は雌よりやや黄色味を帯びて色が薄くみえた。追尾された雌は産卵場内へ入ってきて泳ぎがやや緩慢となり、やがて静止した。雌が静止しない限り一連の産卵行動は開始されなかった。雌が静止しない場合、雄が頭部側面を雌の腹部側面に数度軽くあてる行動をとることもあった。産卵地点の水深は魚の体高の数倍あることもあれば、大型個体であれば背面がしばしば露出するほど深いものもあった。前者の場合には、雌は水底よりも少し浮き上がった状態で静止した。雌が静止するとまもなく雄は頭部を雌の斜め後方から雌の頭部腹面へと潜り込ませる (Fig. 1b)。この時、雄は潜り込みつつ雌の尾鰭方向に旋回しながら尾部を雌の頭部腹面から吻部前方へとすらす (Fig. 1c)。まもなく雄は尾部を軽く折り曲げ、小刻みに尾部を振り動かしながら、雌の頭部背面に絡みつかせる (Fig. 1d)。このとき雄は背を雌の側に傾けるために、その腹面を雌の吻方向に向けることになる。この間に雌が体を前または後ろへと動かせば雄の巻きつき行動は中断される。つづいて雄は絡みつかせた尾部を雌の腹部背面へとすらす。そして体を後退させて胴部で雌の腹部付近に背面からしっかりと巻きつく (Figs. 1e, 2)。この状態は 20–30 秒間続くがその間雌雄ともにほとんど動かない。浅瀬で雄が雌に巻きついた場合、雄の胴部が水面からほぼ完全に露出してしまうことも観察された。深みで雄が雌に巻きついた時、夜間には雌雄がそのままの状態で水面まで浮上してくる場合がしばしば観察された。これを暗闇の中で観察すると雄の腹部が白いため、水面にぼんやりと白い物体が浮遊しているように見える。明け方に深みで雄が雌に巻きつくことが、7 月 17 日に 10 例観察されたが、この場合雌雄は例外なく水底に留まっていた。巻きつき行動を行なう雌雄の体長は全部で 44 例観察されたが、このうち 42 例 (95.5%) で雌の方が雄より大型であった。また、複数の雄が 1 個体の雌に巻きつく例は全く観察されなかった。

雄に巻きつかれた雌は、やがて、頭部を軽く左右に振り始める。そして次第に大きく体を振り動かし、尾をくねらせて巻きついている雄を体の後方へとすらしながら頭を下げてその場で小さく体を反転させる (Fig. 1f)。この動作によって雄は雌の体から離される。なお、雌が頭部を左右に振る前に雄が頭部を軽く振って雌の体を締

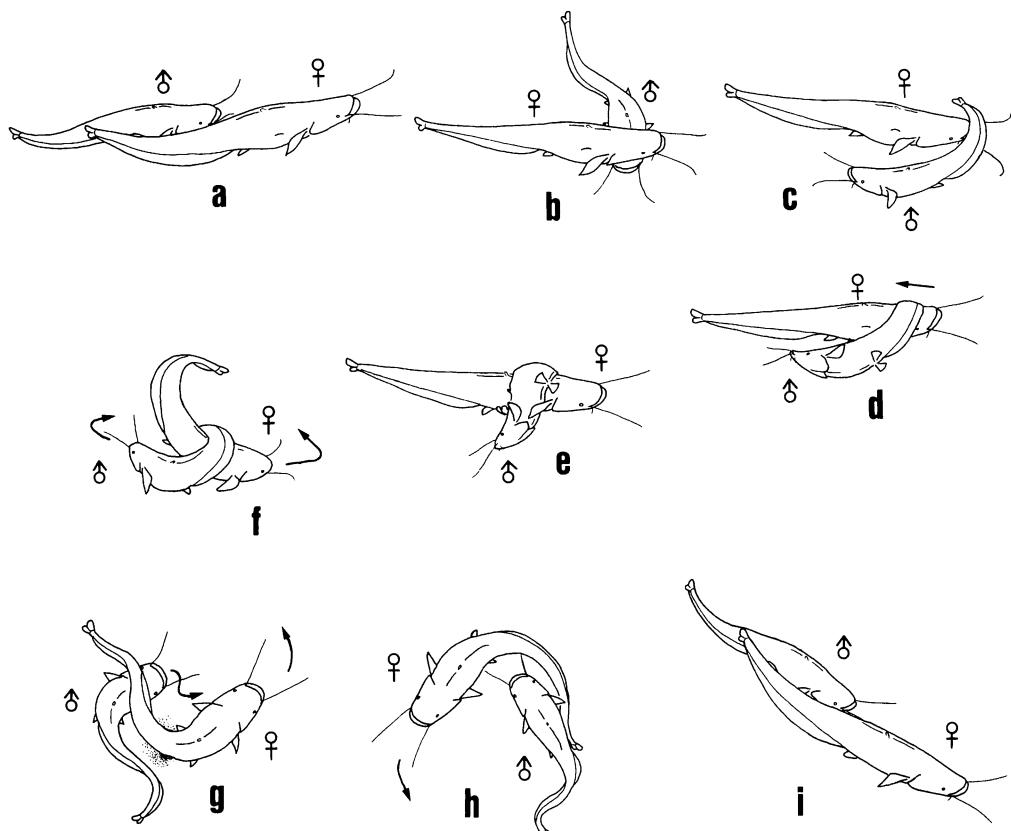


Fig. 1. Reproductive behaviour of *Parasilurus biwaensis*. a: A female, usually larger than the associated male, searches for a spawning site. b–e: When the female stops, the male wraps his body around her abdomen. f: The female shakes her head from side to side causing the male to become separated. g: Immediately after separation, the female spawns and the male probably fertilizes the eggs. h: The pair turns round twice violently. i: The pair swims away from the spawning site.

めつけるような動作をとることもしばしば観察された。6月26日早朝の自然光下の観察によって、雄の体が雌から離れた直後に雌から淡緑色の多数の卵が放出されることが明らかになった。雄は雌の体から離れた直後に、急いで雌の腹部後方の下を通り抜けて、雌が遊泳して描く円の内側へ入って雌につき従う形で旋回遊泳を始める(Fig. 1g)。一回転し終えた雌雄は、今度はさらに体を激しくねらせて大きな円を描くように旋回遊泳する(Fig. 1h)。ただ、7月17日5時以降に明るくなつてからは、観察した10回の産卵のうち6回は1回目の旋回遊泳しか行なわなかった。旋回遊泳は1回目には比較的静かであるが、2回目にはたいへん激しく、通常水面には大量の水しぶきが上がり、10m以上離れていてもその水音が聞こえるほどであった。旋回遊泳を終えた雌雄は、雄が雌を追尾する形で産卵地点を離れ、産卵場外または

岸辺沿いに泳ぎ去って見えなくなった(Fig. 1i)。このため番いの持続時間や一夜における雌雄の放卵・放精の回数は殆ど不明である。ただ、7月17日の夜明けに撮影した録画によると背部の傷の特徴によって識別される番いが約20分間に連続して3回産卵を行なった。それに続いて先の番いの雄が他の雌と2回産卵した。その後、先の番いを形成していた雌も他の雄と番いとなって産卵を1回行なった。この例における婚姻制度は乱婚である。

以上の産卵活動は番いで行なわれたが、6月25–26日および7月16–17日の深夜に懐中電灯によって産卵場を広く観察したところ、番い以外に30–50個体がほぼ全域にわたってゆっくり移動していた。これらの個体の分布状況、性比、性成熟の程度などは明確にできなかつたが、体長は番いの雄程度かそれより小さかつた。これらの個体の一部は番いによる産卵活動が行なわれている地点付

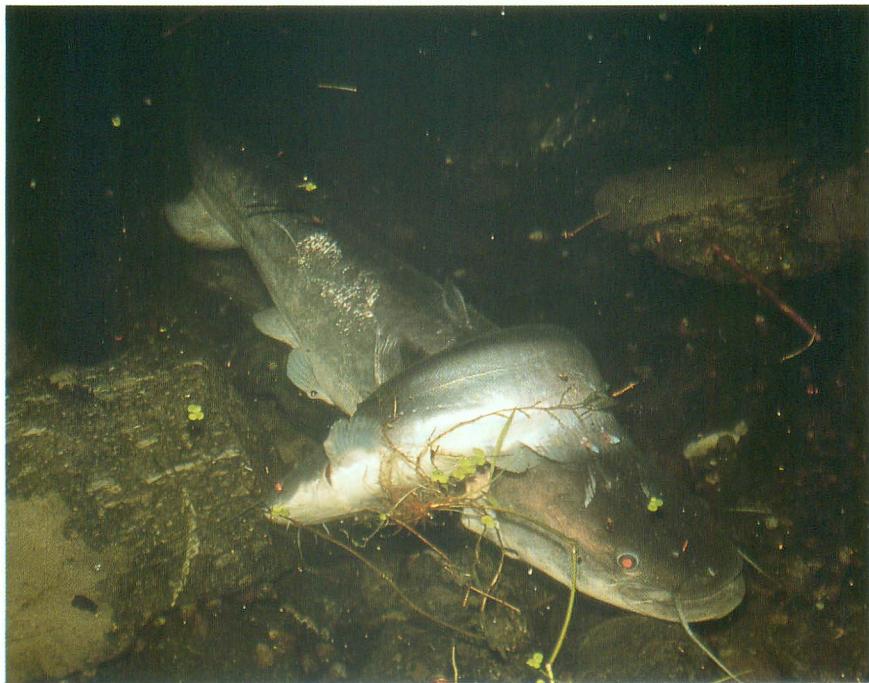


Fig. 2. A male of *Parasilurus biwaensis* winding round a female with his body.

近にいることもあった。7月17日の夜間（午前1-4時）のビデオ録画によると、10回の産卵のうち5回は雄が雌に巻きつき始めてから旋回遊泳が終わるまで番いの周囲の半径約1mの範囲に他個体が存在しなかったが、残りの5回はその範囲内に1-5個体の番い以外の個体が存在した。これらの個体はいずれも番いが到着する以前からいたもので、番いに追尾して産卵地点付近に現れたものではない。その体長は巻きついている雄とほぼ同じかそれよりやや小さかった。番いの雄が巻きつくために雌への接近を繰り返しても周囲の他の個体は雌に巻きつこうとしないし、番い形成の邪魔をしようともしないでただゆっくりと付近を泳いでいるのみであった。そして5例中4例は雄が巻きつく前に産卵地点から離れてしまった。産卵場での個体間での追い払いや咬みつきは本録画の中では全く観察されなかった。また、放卵時の旋回遊泳中に番い以外の個体が産卵地点の周囲から突入してきた例も皆無であった。同日の夜明け後（午前5-6時）の録画によると、10回の産卵のうち5回は雄の巻きつきから旋回まで番い以外の個体は存在しなかった。また、3回は産卵地点が深くて周囲の他個体の有無が判断できなかった。他の1例は石で囲まれた直径1m程度の窪みに、雄とそれより小型の3個体がそれぞれ体が接触する

程度に集合し、雄はそのうちの2個体に巻きつこうとしていた。しかし、完全な巻きつきにまで至らず、結局後になって出現したその雄より大型の個体への巻きつきに成功した。この場合も番い以外の個体が巻きつこうとしたり邪魔をするような行動は全くなかった。残りの1例では、雄が巻きつく30秒前に雄とほぼ同じ大きさの2個体が番いの50cm以内にいたが、雄が巻きつくまでに2個体ともその場から離れてしまった。

以上のように番い以外の個体間あるいは番いと間近にいる他個体との関係は攻撃的なものではなかった。また産卵直後に付近の個体が競って放卵あるいは放精する兆候は全く観察されなかった。

産着卵・仔魚の発見と卵の捕食 1988年6月26日の早朝に、前夜から明け方にかけて巻きつき行動が5回観察された入江状の窪み2ヶ所について調査を行なったところ、底質上にはおびただしい数の産着卵が認められた。卵は付近一帯の岩・大礫・砂礫・水草の破片、あるいはビニール袋やプラスチックの破片など付近にある殆どあらゆるものに付着していたが、その多くは面積的に広くない岩と岩の間にできた窪みにある砂礫に付着していた。卵は友田（1978）の報告にあるように粘着性はさほど強くなく、弱い水流を送れば礫からすぐにはなれた

り、指で触れるとたやすく礫から離れて指についたりした。また、産卵場で仔稚魚の発見につとめたところ、入江状の窪みを構成している直径 50 cm の大礫の下から 2 個体の仔魚が発見された。仔魚は全長約 10 mm で、全身に黒色素胞が沈着していた。仔魚は日光に照らされると強い負の走行性を示して直ちに岩の割れ目の暗がりへと泳ぎ去った。なお産着卵 50 個を実験室に持ち帰り水温 24.0°C のもとでシャーレで飼育したところ 48 時間以内にすべて孵化した。孵化仔魚は 2-3 日で卵黄を吸収し、以後アルテミア幼生やイトミズをよく食べたが、成長につれて餌の有無とは無関係に個体間の咬み合いが激しくなり、やがて共食いもするようになった。

1988 年 6 月 26 日と 7 月 17 日の早朝にビワコオオナマズの産卵を観察していたところ、オイカワ *Zacco platypus* (Temminck et Schlegel) やブルーギル *Lepomis macrochirus* Rafinesque などの小魚による卵の捕食が観察された。これら的小魚の集団は、岩場への掛け上り部分にあたる水深 30-60 cm のところで産卵行動中のビワコオオナマズの近くに常に待機しており、ビワコオオナマズが卵を放出するやいなや産卵地点に一斉に集合して水中に漂っている産卵直後の卵をむさぼるように食べているのが観察された。なお、ビワコオオナマズが岩場にできた入江状の窪み (6 月 26 日、水深 10-30 cm) や浅瀬 (7 月 17 日、水深 10-30 cm) へ入り込んで産卵した場合、あるいは夜間に産卵した場合には小魚の集団による卵の捕食はすぐには観察されなかった。しかし、早朝に産卵した場合には 5-20 分後に、また夜間に産卵した場合には明け方になるとオイカワの群れが産卵場へ入り込んで卵を盛んに捕食しているのが観察された。

なお、産卵場付近では調査期間を通して深夜から明け方にかけてコイ *Cyprinus carpio* Linnaeus やニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* Temminck et Schlegel が所々に自生している水草や流れ藻に断続的に産卵しているのが観察され、また浅瀬の岩場にはこれらの仔稚魚や多数の動物プランクトンがみられた。

考 察

友田 (1962) によると、ビワコオオナマズの産卵期は 6 月下旬 - 8 月中旬の大暴雨があった後で、産卵は普通 2-3 日で終了し、しかも主な産卵は年に 1-2 回であるという。今回の観察においても本種の産卵は 6 月下旬 - 7 月下旬に行なわれ、とくに大雨の 1-2 日後の夜間に産卵のピークが認められた。ただし、産卵の継続期間は友田 (1962) の報告と異なり、6 月 23 日 - 7 月 17 日の観察期

間中ほぼ継続していた。しかし、いずれにしても友田 (1962) の報告にあるように本種の産卵が大雨による湖水の増水と密接な関係にあることを裏付けることとなった。本種の産卵場について友田 (1962) は、出水で新たに水没した岸辺の水深 0.5 m 程度の平坦部で、特に礫の多い小さい入江が多く選ばれると報告しているが、これは今回の観察結果とほぼ一致している。産卵行動について友田 (1962) は、本種が水面近くで追尾しあった後、2-3 個体がもつれあって渚の平坦部へ近づいていくのを観察し、また体がほとんど水面へ現れるような浅瀬で雌雄が絡みあっているのを確認した。さらに、友田 (1978) は産卵時に雄が雌の体に巻きつくことを報告し、吉岡 (1978) は雄が背を雌の尾の方向に向けて巻きつくことを観察しているが、以上の行動は今回の観察結果とほぼ一致した。しかし、追尾行動については友田 (1978) の報告と若干異なっていた。すなわち、今回観察された追尾行動は一般に雌雄一対でなされ、これらが産卵場外から接近してくることもあれば、産卵場内の別の地点から移動してくるものもあった。ただし、産卵場外から接近する場合には追尾途中で産卵場付近にいる性別不明の他個体がこれに加わる場合もまれに観察されたため、友田 (1978) の観察したように複数の個体による追尾行動もなかったわけではない。

友田 (1978) と吉岡 (1978) は、産卵場で雌が白い腹を上にして水面を漂うような行動があることを観察した。友田 (1978) はこれを雄に対する誘惑行動ではないかと述べているが、今回この行動は一例も観察されなかった。

ナマズ科魚類 Siluridae の産卵行動については、インド産の *Heteropneustes fossilis* (Bloch) について Roy and Pal (1986) が、また日本産ナマズ *Parasilurus asotus* Linnaeus について片野ほか (1988) が報告している。前者は水槽内での、また後者は京都府船井郡の農業用水路ならびにこれに面した水田での観察例であり、この両者の産卵場所の環境はビワコオオナマズのそれとはまったく異なるが、いずれも産卵行動はビワコオオナマズと同じく雄が雌の体に巻きつく点で類似している。*H. fossilis* において雄が雌の体に巻きつく際、雄が体側で雌の頭部を包み込むと報告されているだけで巻き方の詳細は述べられていないが (Roy and Pal, 1986)，その巻きつきの初期に雄の生殖口が雌の吻部に位置することや、放卵が雄の体が雌から離れるとほぼ同時に起こる点ではビワコオオナマズによく似ている。しかし、*H. fossilis* の巻きつきの時間は 2-3 秒でビワコオオナマズ (20-30 秒) やナマズ (5-30 秒で多くは 10-20 秒) に比較して著しく短い。一方、日本産ナマズとビワコオオナマズを比較すると、ビワコオ

前畠ほか：ビワコオオナマズの産卵行動

オナマズの産卵行動はナマズのそれに似るが、次の点で大きく異なる。つまり、ナマズの場合は追尾していた雄はやがて雌の横に並んで、尾部もしくは頭部を屈曲させることによって雌の背面から巻きつく。このとき雄は雌と同じ方向を向いてから雌の背側に巻きつくのが普通である。しかし、ビワコオオナマズのように雄がまず雌の下に潜り込んで尾部から巻きつきはじめる行動は皆無であった。また、ビワコオオナマズでは巻きついた時に例外なくすべて雄の腹側が雌の頭側に向くのに対して、ナマズではほとんどが雌の尾側を向いていて、少数例のみが頭側に向いていた。さらに、ビワコオオナマズでは雌1個体に対して複数の雄が巻きつく例は皆無であったが、ナマズでは2個体の雄が1個体の雌に巻きつくとが44例中4例観察されている。以上のことから、雄による雌への巻きつき行動についていえば、ビワコオオナマズの方がナマズより定型化された行動の連鎖を示しているものといえる。ただし、ナマズの産卵行動において雄に巻きつかれている間に雌が特に顕著な行動を示さないことや、巻きついている時間はビワコオオナマズとよく似ている。なお、ナマズの場合放卵が産卵行動のどの段階で起こるのかは確認されていないが、片野ほか(1988)はナマズの場合、雄の雌へ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と推測している。ビワコオオナマズや*H. fossilis*においても、放卵前に雄が雌の体を締めつける動作をとることが観察されており、巻きつき行動が卵の放出を促す効果をもっているかもしれない。今回、雄の放精時期については確認できなかったが、放卵直後に引き続いて起こる旋回遊泳の時に行なわれるものと考えられる。

次に、ビワコオオナマズの産卵が主に夜間に行なわれる理由について考察する。著者らはビワコオオナマズが早朝に岩場への掛け上がり部分で産卵した場合、放卵直後の卵が水中に漂っている間にオイカワやブルーギルなど昼行性の小魚によって捕食されるのを観察した。一方、友田(1978)は琵琶湖の北湖の湖岸で夜間においても本種の放卵直後の卵がヒガイ、ギギ、オイカワなどの小魚によって捕食されるのを観察し、卵への捕食圧が大きくなることを指摘している。今回の観察において卵の捕食は夜間には観察されなかったが、これは両者の観察場所の環境条件や魚類相、ならびに魚類の数量などの違いに起因するものと考えられる。特に友田(1978)の観察場所が港湾内で港内灯が光を投げている水域で

あったことがヒガイやオイカワといった昼行性魚類の出現を招いたと考えられ、ギギのような夜行性魚類による卵の捕食はあるにしても通常はこうした昼行性魚類による卵の捕食は夜間にはほとんどないものと思われる。こう考えると本種の産卵が主に夜間に行なわれることは卵の捕食を防ぐうえで効果があるものと推察される。また、著者らは飼育下で孵化後間もない本種仔魚の共食いを観察したが、本種の産卵行動において見られる2回に及ぶ旋回遊泳は放卵直後の卵を分散させ、卵が孵化してから起こるであろう仔魚間の空間や餌をめぐっての争いを回避させる意義があるものと考えられる。

今回観察した本種の産卵場には孵化後間もない仔稚魚が好む暗がり(岩の隙間)が無数にあり、しかも付近には彼らの餌となるであろう動物プランクトンや他の魚の仔稚魚が多く生息していたことを考え併せれば、産卵場の一帯はビワコオオナマズの仔稚魚にとって格好の生育場所となっているものと考えられる。

謝 辞

本稿をまとめるにあたり、貴重な助言と文献の提供を頂いた九州大学農学部の小早川みどり女史、並びに京都大学農学部の齊藤憲治氏に深く感謝する。また、京都大学理学部のAndrew Rossiter博士にはお忙しい中英文の校閲を頂いた。さらに、琵琶湖文化館学芸員桑原雅之氏には本研究を進める上で有益な討論を頂くとともに、同館職員の皆様には多大の御協力と御支援を得た。ここに記して深謝する。

引 用 文 献

- 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. 魚類学雑誌, 35(2): 203-211.
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.
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(5/6): 126-146.
友田淑郎. 1978. 琵琶湖とナマズ. シリーズ日本の野性動物 10, 汐文社, 東京, xii + 326 pp., 4 pls.
吉岡みどり. 1978. 琵琶湖のナマズ. 淡水魚, (4): 87-91.

(Received February 20, 1989; accepted June 7, 1990)