

広島県北広島町および庄原市における ゴギ *Salvelinus leucomaenis imbricus* の繁殖行動

内藤順一¹⁾*・田村龍弘²⁾

¹⁾ 特非) 西中国山地自然史研究会・²⁾ 元太田川漁業協同組合

The Breeding behavior of Gogi, *Salvelinus leucomaenis imbricus*, in Shobara City and Kitahiroshima-cho, Hiroshima Prefecture

*Jun-ichi NAITO and Tatsuhiko TAMURA

Abstract : The Breeding behavior of "Gogi", *Salvelinus leucomaenis imbricus*, have been recorded with a video camera and a camera, at Megahira River in Kitahiroshima-cho and at Kumano River in Shobara city, Hiroshima Prefecture, from 2009 to 2012. From the frequency of these action, the breeding behavior of Gogi was patterned. Breeding behavior was categorized into 5 types. That is, two action of "ATTACK" and "SHAKE" were observed from male. Three action of "DIG", "CROUCH" and "SNAKE DANCE" were observed from female. ATTACK was considered to be a courtship behavior that signals the presence of male to female, because the frequency of ATTACK greatly reduced after spawning. SHAKE was considered to be stronger courtship than ATTACK. DIG was divided in creating a spawning floor and backfilling. It was possible to discern, by "the direction for stream" and/or by "before or after spawning". CROUCH is a behavior to confirm the spawning point, that uses the anal fins. SNAKE DANCE has the purpose of embedding eggs and spreading of sperm.

はじめに

ゴギ *Salvelinus leucomaenis imbricus* は西中国山地や中央中国山地の標高 600 ~ 800m に生息するイワナ属の地方亜種である。その分布域は主に日本海側に流出する河川の源流域で、日本海側では島根県の飯梨川・斐伊川・八戸川・江の川(上流域は広島県)・周布川・高津川に、瀬戸内海側では広島県の太田川(移入の伝承あり)や山口県の錦川の最上流域に生息し、イワナ属のほぼ西限に位置している(内藤 2010)。特に、江の川水系西城川の支流である熊野川やその支流の大羽川に生息する個体群は、1951 年、広島県の天然記念物に指定されて保護されている。また、1991 年には環境庁により「危急種」に選定され、2003 年には環境省により西中国地方のイワナ(ゴギ)として「絶滅のおそれのある地域個体群:LP」に改訂され、2007・2013 年には「絶滅危惧Ⅱ類」にランクアップされている(環境省 2013)。一方、1998 年には水産庁により「危急種」に(木村 1998)、また、1995 年に広島県は「絶滅危惧種」に(広島県 1995)、そして、2004 年には「絶滅危惧Ⅰ類」に(広島県レッドデータブック見直し検討会 2004)、2012 年の「広島県の絶滅のおそれのある野生生物(第3版)」でも「絶滅危惧Ⅰ類」に選定されている(内藤 2012a)。

ゴギの繁殖期の行動については、中央中国山地の熊野川において、佐藤(1952)、佐藤・竹下(1954)や佐藤(1963)の報告があるが、それらは水面上からの観察であり、水中における繁殖行動の詳細は推測の域を出ていない。また、木村(1977)は島根県美濃郡匹見町紙祖字笹山の高津川水系紙祖川の三坂谷において、モータードライブ付きのカメラでその繁殖行動を地上から撮影し、その概要を報告している。今回、筆者らは家庭用ビデオカメラやカメラを工夫して、ゴギの繁殖行動を水中から撮影し、若干の知見を得ることができたのでその概要を報告する。なお、

本研究は北広島町自然学術調査の一環として行われたものである。

調査地

主な観察は広島県山県郡北広島町女鹿原で行い、本調査に付随して広島県庄原市西城町中尺田で観察を行った(図1)。北広島町の女鹿原川は西中国山地の東端である豊山(1,029m)の東斜面を流下し、江の川水系可愛川の最上流域である大塚で本流と合流する。標高は約700mで、周辺はコナラ *Quercus serrata* などの落葉広葉樹林とスギ *Cryptomeria japonica* の植林地がモザイク状に配置されている。川幅は4~5m、流幅は2~4m、水深は10~40cmで、小滝が連続する小渓流である(図版1-A, B, C)。観察地の下流には砂防ダムが設置されているため、結果的にヤマメ *Oncorhynchus masou masou* などの遡上を阻止しているから、観察地域にはゴギとタカハヤ *Phoxinus oxycephalus jouyi* しか生息しておらず、時折、ニホンカワネズミ *Chimarrogala platycephala platycephala* が確認され、細流ではブチサンショウウオ *Hynobius naevius* の幼生が確認されるなど、自然度の高い環境である。約1km下流(標高約400m)では農地が広がり、ヤマメ、アマゴ *Oncorhynchus masou ishikawae* (移入種)、タカハヤ、カジカ *Cottus pollux* (大卵型)、カワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* が生息している。一方、庄原市の熊野川は中央中国山地の立烏帽子山(1,279m)と竜王山(1,256m)の南西斜面を南東方向に流下し、別所で江の川の支流である西城川に合流する渓流である。標高は650~750m、川幅は5~10m、流幅は4~6m、水深は10~60cmで、付近にはヤマメ、アマゴ(移入種)、タカハヤ、カワヨシノボリが生息し、やや下流にはアカザ *Liobagrus reini*、イシドジョウ *Cobitis takatsuensis* が生息している。

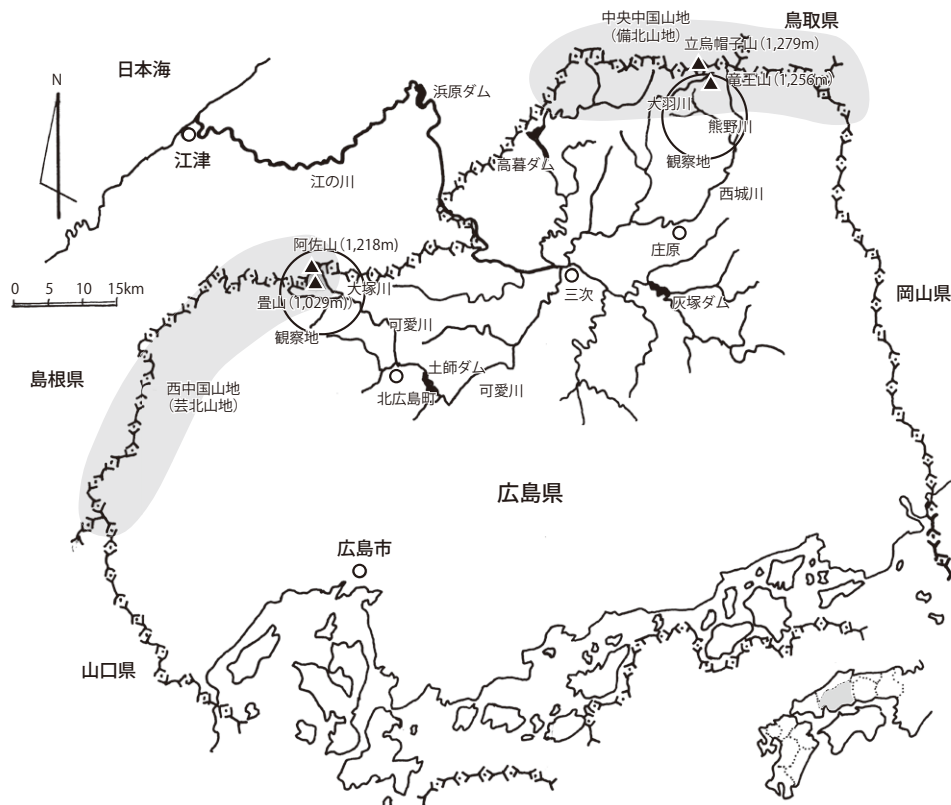


図1 調査地域の概念図と観察地点

調査方法

調査は2009年から2012年まで、繁殖期の10月下旬から11月中旬まで、両観察地で行った。特に、繁殖生態については、2010年11月4日から8日まで連続5日間、早朝7時から17時まで実施した。ゴギは大変臆病な魚であり、小さな物音で隠れてしまうが、繁殖期は人気を察して逃げても、造りかけの産卵床に戻ってくることがある。観察は繁殖の可能性のあるペアを見つけ、産卵床周辺に家庭用ビデオカメラなどをガラス水槽の中に組み込んで撮影した。

ペアを見つけた時は既に繁殖行動は始まっていると考えられるが、産卵床が十分定まっていない時にビデオカメラを設置すると、造りかけの産卵床を放棄するし、産卵ポイントが確定するまで待っていると繁殖行動の終盤の一部しか記録されないことになる。そこで、産卵床が概ね50～60%程度出来上がった頃を見計らって、ビデオカメラを設置し、ペアが帰床するのを待って繁殖行動を記録したので、撮影が開始された時は同じステージとはかぎらないし、終わりも同様である。産卵・放精した映像は2009年から2012年の4年間に14例が撮影されたが、中には、最初の帰床までに時間がかかり、メモリー不足やバッテリー切れになり、また、日没により充分撮影できていない映像も含まれている。

調査結果

サケ科魚類の繁殖行動では「求愛行動」や「産卵行動」などの用語が従来から使用されているが、本報告では「求愛行動」や「産卵行動」の中には、「アタック」、「ブルブル」、「スリ」、「クラウチング」、「舞」で大別される繁殖行動が確認されたことから、筆者らがゴギの繁殖行動型を表現するために造語を作成した。

オスの繁殖行動は次の2行動に大別された。その1つが「アタック」(図版2-D, F; 図版4-A)で、これは放精前に産卵床内でペアメスの後方から体を接近させたり、接触させたりする行動である。もう1つは「ブルブル」(図版2-E, G; 図版4-C, D, E, F, G)で、「アタック」の直後や単独に、ペアメスの後方や隣で口を広げ、体全体を小刻みに震わせる行動である。個体によっては産卵床内の河床に伏せて震わせる行動も含めている。

メスの繁殖行動は次の3行動に大別された。その1つが「スリ」(図版1-F; 図版2-B, C; 図版5-G, H)で、これは産卵前に河床の砂礫を尾鰭で掘り、産卵床をつくるものと、産卵後に卵を埋め戻すものがあり、方向や力強さなどでも識別されるが、産卵の前後で明確に区別できることから、すべて「スリ」として記録した。2つ目は「クラウチング(腰つけ)」(図版2-H; 図版3-B; 図版4-B, D, E, F)で、これは産卵床の産卵ポイント(卵を産み落とす位置)に尻鰭を押し込み、体を「く」の字に反らす行動である。3つ目は「舞」(図版3-E, F, G, H; 図版5-C, D, E)で、これは産卵直後から約15～90分間、産卵床上や産卵ポイント上をヘビが水面を泳ぐように体をくねらせて泳ぐ行動である。ペアによっては、産卵直後にペアオスも数十秒間観察されることがある。

ビデオカメラを水中に埋没させて撮影した映像は2分間ごとに区切り、オスの繁殖行動(アタック、ブルブル)やメスの繁殖行動(スリ、クラウチング、舞)に分け、その頻度(回数/2分間)を図2～6に示し、撮影時間の長い順に作図した。頻度を2分間ごとに計測したのは、産卵・放精の前後にどのような変化があるかを把握するためのものである。また、水中からカメラにより繁殖行動を撮影し、図版1～5に示した。

1. 繁殖期・繁殖時刻・水温

北広島町女鹿原川の生息地において、2009年11月4日から8日までは、調査地のどこかでペアを組んだゴギが観察された。また、11月4日には既に産卵を終えたと思われる産卵床が確認された。また、11月12日の調査ではペアは確認されず、産卵床を守っているメスのみが確認された。西城町中尺田の熊野川の生息地においてもほぼ同様であった。なお、筆者らが観察した最も遅い繁殖例は11月23日である。

筆者らが撮影した繁殖行動はカメラやビデオカメラを設置したために、約1～3時間ほど遅延した時間帯から繁殖行動を行ったので、自然に産卵・放精する時刻とは異なる。また、太陽の光が産卵床にあたると繁殖行動は緩慢になり、ペアは淵に隠れて中断することが多く観察された。また、夜間には繁殖しなかった。調査期間中、14

例の水温は 13～15℃であった。

2. 繁殖環境・産卵床

今回の調査で北広島町女鹿原川の生息地においては、約 300m の間に 8 ヲ所の産卵床を確認した。出水がなく河床に変化がない年は、ほぼ同じ場所・位置が産卵床となることが多かった。産卵床が造られた場所は小さいプール状の溜りの脇で、滞筋より外れている場合が多く、水深は 5～30cm で、流速は緩く、雄の背鰭が水面より出るような浅い環境もあった（図版 1-D, E）。

産卵床の大きさはメスの大きさや産卵回数によっても異なるが、全長約 15cm のメス（目視）で、約 20cm × 30cm のすり鉢状の産卵床が確認された。産卵床の中央付近（最深部）にはピンポン球くらいの小礫が数個あり、その隙間に卵が産み落とされた。この小礫は初めから産卵床に存在したものではなく、メスの尾鰭で河床の砂を払いのける行動「スリ」によって生じたもので、小礫周辺より砂がほとんど出なくなるまで繰り返された。

3. 婚姻色

14 例のうち、メスでは 10 例、オスでは 7 例でサビ色の婚姻色を発現したことから、繁殖に際し、全ての個体が婚姻色を発現するものではなかった。また、繁殖前の発現時期も個体差があり、メスの場合では産卵の 7～180 分（平均 65 分）前から、オスでは放精の 7～160 分（平均 63 分）前から婚姻色の発現が見られた（図版 2-E, F）。放卵・放精後は、メスでは 15～95 分（平均 46 分）後、オスでは 5～50 分（平均 11 分）後頃から褪色していった。ただし、今回の 14 例の婚姻色の発現については、メスの 2 回目、オスの数回目の発現も含まれていると考えられる。

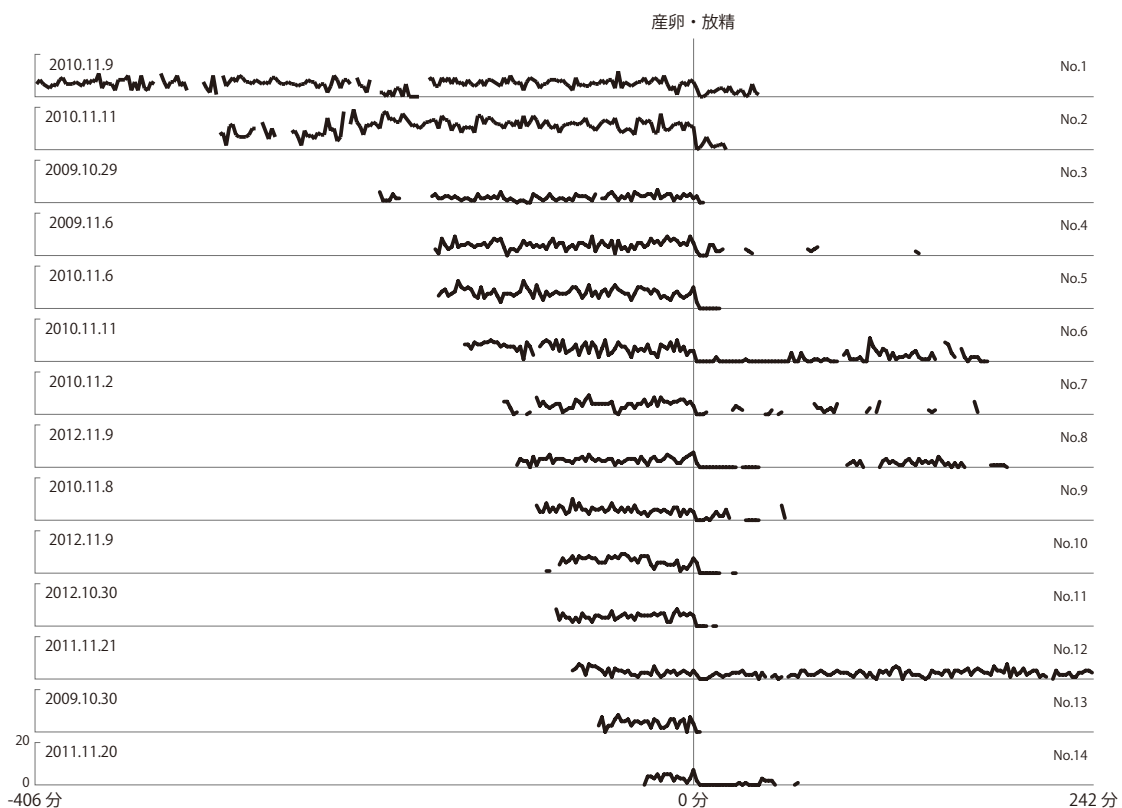


図 2 2009 年から 2012 年までに撮影された 14 例の「アタック」の頻度（回数/2 分間）の変化

4. 繁殖生態

ビデオカメラ設置後、ペアが産卵床に戻ってくるのに30分～2時間30分かかる。最長で2時間38分、最短で15分で、産卵床の完成度が高いペアほど早いように思われた。帰床はオスが先に帰り、その後、メスを産卵床に誘導することが多く、ペアで帰床する場合は帰床までの時間が短く、産卵床の完成度が高いものが多かった(図版1-G; 図版2-A)。また、戻ってこないこともあった。

「アタック」(図版2-D, F; 図版4-A)はオスのメスに対する求愛行動の一部であり、図2は今回撮影された14例の「アタック」の頻度(回数/2分間)の変化を示したもので、メスが産卵床にいる時は常時「アタック」が継続されたことがわかった。産卵までの「アタック」の継続時間は河床の状況や劣勢オスやニホンカワネズミの侵入などにより遅延することもあり、また、ビデオカメラを設置するタイミング(産卵床の完成状況)でも大きく異なるため、14例を比較することはできないが、最短で33分、最長で6時間46分、平均2時間9分であった。図2より、「アタック」は帰床後、産卵・放精まではほぼ同じ頻度で行われ、産卵・放精が近づくにつれて頻度が高くなることは無く、頻度の平均は5.4回/2分であった。オスがメスより大きい場合の「アタック」頻度は3.5～6.0回/2分、オスとメスがほぼ同サイズの場合の「アタック」頻度は2.5～6.4/2分、オスがメスより小さい場合の「アタック」頻度は7.5～11.6回/2分であった。「アタック」頻度の最大は、小さいオスが大きなメスに対して15～19回/2分で、6～8秒に1回の割合で「アタック」をしたことになる。また、帰床初期にはメスの「スリ」が緩慢になると「アタック」が強くなり、メスが産卵床から離れるとオスが追尾し、体を寄せて産卵床へ戻そうとする行動が見られ、その後に「アタック」となる例が多く観察された。

産卵・放精後、8例で2～25分後に最初の「アタック」が開始され、開始時間の平均は11分後であった。ほとんどはペアオスによるもので、メスの「舞」の最中である。図2のNo.12(2011年11月21日)の例のようにペアオスは産卵・放精後3～4時間は後方に待機し、「アタック」を繰り返したが、これは次回の繁殖のための行動と考えられる。中にはペアオスの放棄により、まったく「アタック」がない例や、劣勢オスによる「アタック」

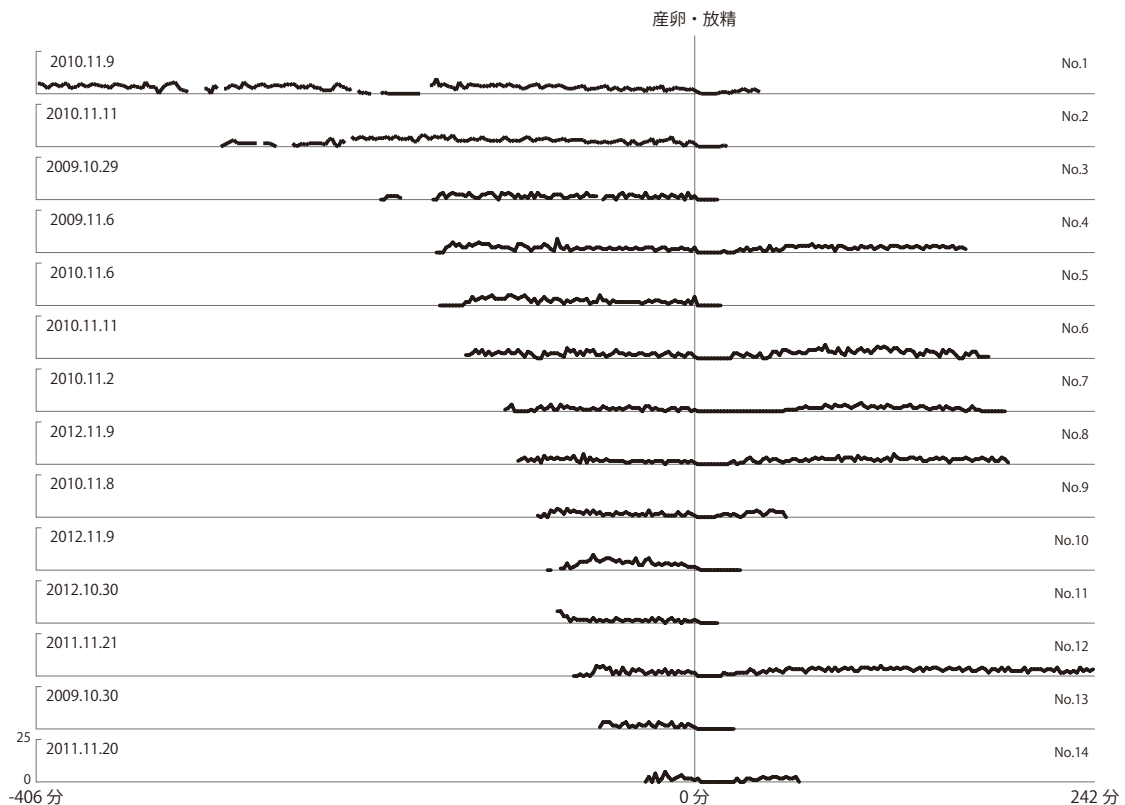


図3 2009年から2012年までに撮影された14例の「スリ」の頻度(回数/2分間)の変化

が観察された。また、産卵床を離れていたペアオスが帰床直後に「アタック」を繰り返し、その後、産卵床を離れるという行動も繰り返された。その時も、メスは「舞」の最中である。

「スリ」はメスが体を横に倒し、尾鰭で河床の砂礫を掘る行動であり、図3は今回撮影された14例の「スリ」の頻度(回数/2分間)の変化を示したものである。「スリ」は産卵前に産卵床をつくるためのものと、産卵後に卵を埋め戻すためのものがあり、さらに、産卵前の「スリ」(図版1-F;図版2-B)は産卵ポイント(卵を産み落とす場所)を探し出す「スリ」と産卵ポイントを完成させる「スリ」(図版2-C)に区別された。

産卵床を探り出す「スリ」はペアになる前のメスが行うもので、主に滞筋を前方へ左右1回ずつ掘り進み、河床の砂泥を払いのける行動である。その行動にオスが気づき、ペアとなる(図版1-G;図版2-A)。ペアオスは産卵床が出来上がるまで後方に待機しているが、水中に舞い上げられた砂泥を避ける行動が頻繁に観察された。その後、ペアメスの後方へ戻っていく際に「アタック」することが多かった。ペアオスが「スリ」を行うことは無かった。

産卵ポイントを完成させる「スリ」は、すり鉢状をした産卵床の最深部の小礫間の砂を取り除くためのもので、「スリ」は最深部の1点に集中しており、前方に掘り進むことは無い。「スリ」を行った後には、産卵ポイントの間隙に臀鰭を挿し込み、位置と深さを確認する行動が繰り返された。この「スリ」はほとんど砂が出なくなるまで続けられ、こうした行動が後述の「クラウチング:(腰つけ)」へ移行していった。

産卵後に卵を埋め戻すための「スリ」(図版5-G,H)は、後述の「舞」の行動の一部が「スリ」に変化したものである。「舞」の行動から突然「スリ」の行動に変わるため、滞筋から離れ、時には産卵床から外れた位置(滞筋に対し、45~90°の方向)で行われることもあるが、時間の経過とともに産卵ポイント前方の砂礫を掘り、産卵ポイントの卵を埋める「スリ」となる。その際の起点となるのは常に産卵ポイントであった。

図3より、産卵前の「スリ」は産卵・放精までほぼ同じ頻度で行われ、産卵・放精が近づくとつれて頻度が高くなることは無かった。むしろ、産卵が近づくとつれて、「クラウチング」の回数やその時間が増加するため、14例中12例でやや減少する傾向が認められ、頻度は1.7~4.3回/2分であり、平均は2.7回/2分であった。オス

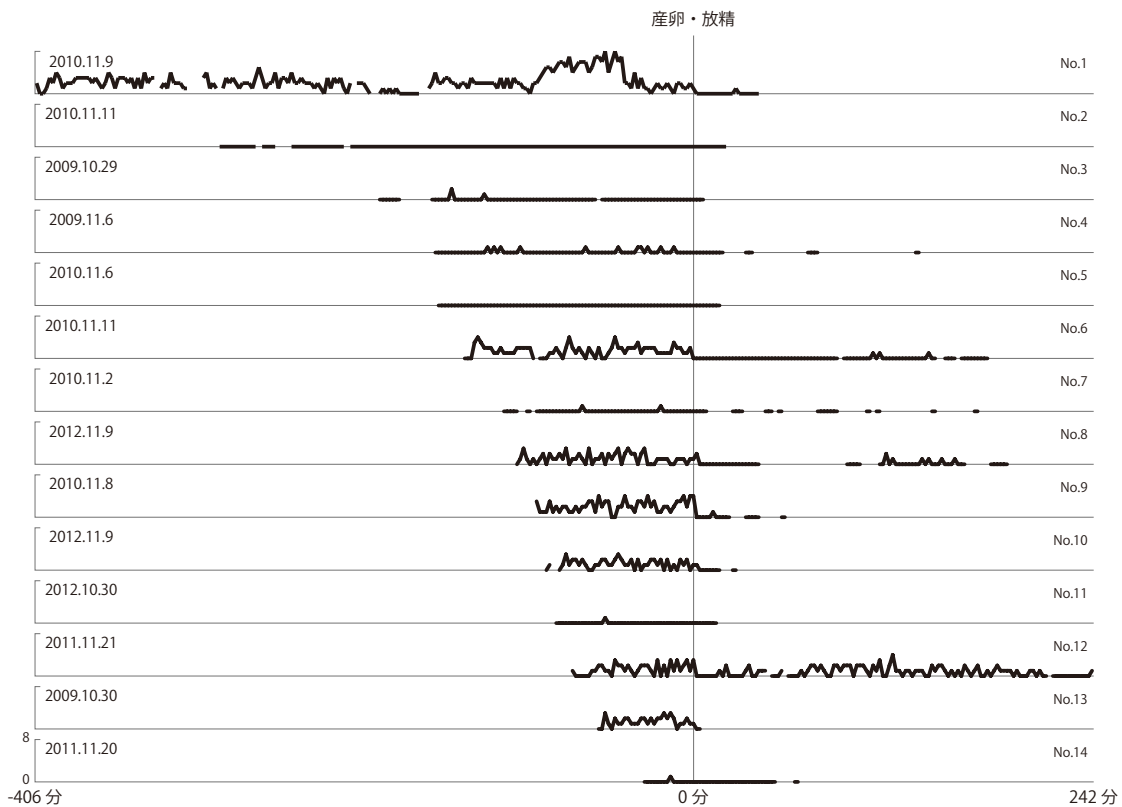


図4 2009年から2012年までに撮影された14例の「ブルブル」の頻度(回数/2分間)の変化

とメスの大きさや組み合わせにより頻度が変わることは認められなかった。

産卵までの「スリ」の継続時間は河床の状況や劣勢オスやニホンカワネズミの侵入などにより遅延することもあり、また、ビデオカメラを設置するタイミング（産卵床の完成状況）でも大きく異なるため、14例を比較することはできないが、最短で33分、最長で6時間46分、平均2時間7分であった。

産卵後の埋戻しの「スリ」の開始は産卵・放精後、13～55分までに始まり、平均23分であった。メスの自発的なものが12例、オスの「アタック」にうながされて起きたと思われる例が2例確認された。その後、頻度は徐々に上昇し、約20分後にピーク値になり、その値が継続された。すなわち、ほぼ同じ頻度で埋戻しの「スリ」が継続した。継続時間は河床の状況にも影響されると考えられるが、最短で60分、最長で4時間02分、平均1時間47分間継続し、その後、徐々に頻度が下がっていった。産卵後の埋戻しの「スリ」の頻度は、最大で3.6回/2分、最小で2.0回/2分、平均2.8回/2分が確認された。

「ブルブル」(図版2-E, G; 図版4-C, D, E, F, G) はペアオスがペアメスの隣で、体全体を小刻みに震わせる求愛行動の一部である。時には口を広げてエスカレートする場合もあるし、個体によっては産卵床内の河床に伏せて同じような行動をすることが観察された。図4は今回撮影された14例の「ブルブル」の頻度(回数/2分間)の変化を示したものである。そのほとんどが産卵・放精前に行われている。産卵・放精までに頻度が徐々に上昇した例が2例、下降した例が2例、ほぼ一定の頻度であった例が3例であることから、時間の経過と「ブルブル」の頻度との関係は明瞭でなかった。最大で2.2回/2分、最小で1.1回/2分、平均頻度は1.5回/2分であった。産卵・放精前の「ブルブル」の継続時間は、単発・連続の違いはあるが、最短で16分、最長で6時間46分、平均1時間36分継続した。産卵・放精後の「ブルブル」は多くが単発で行われ、最短で14分、最長で1時間56分、平均62分後から始まった。また、頻度は0.3～0.7回/2分、平均頻度は0.5回/2分であった。

図4のNo.1とNo.6の例は同一個体によるもので、「ブルブル」の頻度は、No.1が1.6回/2分、No.6が1.5回/2分であることから、同一個体であれば「ブルブル」はほぼ同じような頻度で行われるといえる。また、

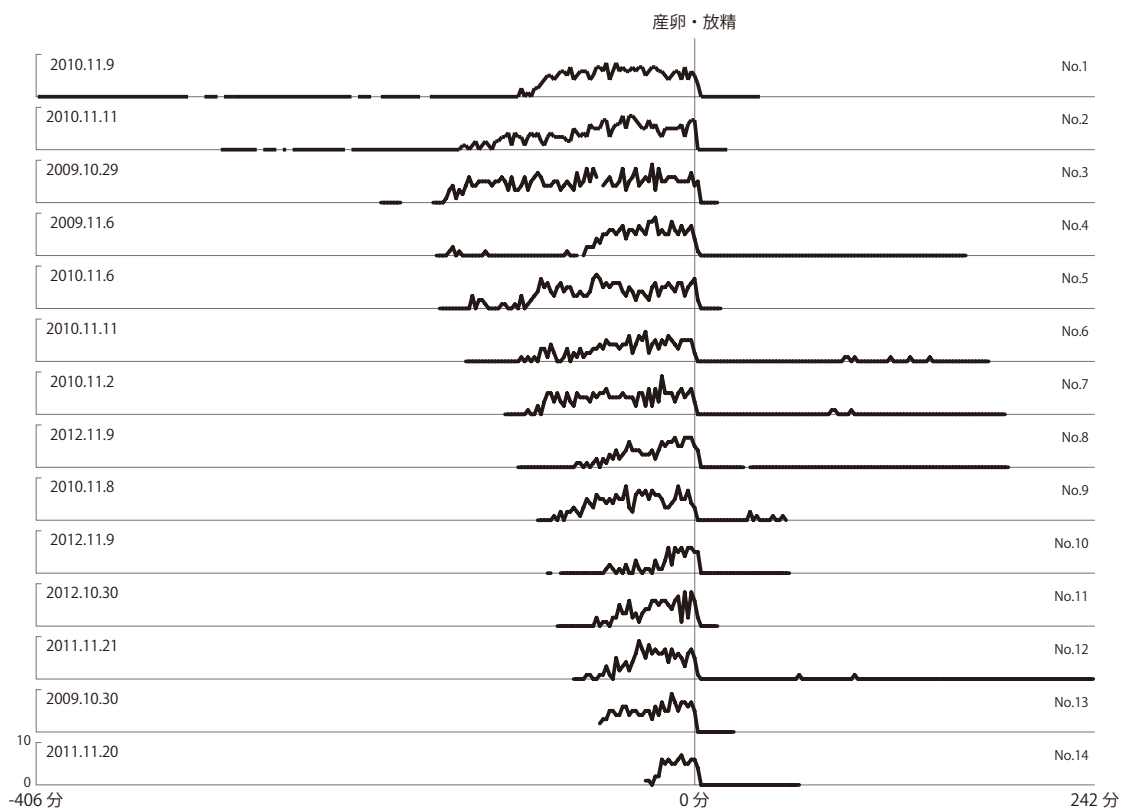


図5 2009年から2012年までに撮影された14例の「クラウチング」の頻度(回数/2分間)の変化

図4より、「ブルブル」を単発的に行うグループ (No.3, No.4, No.7, No.11, No.14,) と産卵・放精まで継続的に行うグループ (No.1, No.6, No.8, No.9, No.10, No.12, No.13) の2群に大別できた。

「クラウチング:(腰つけ)」(図版2-H; 図版3-B; 図版4-B, D, E, H) は、産卵前にメスが産卵ポイントに尻鰭を挿し込み、体を「く」の字に反らす行動で、産卵ポイントを完成させる「スリ」の直前や直後に多く観察されることから、卵を産み落とす位置と深さなどを確認する行動と考えられる。図5は今回撮影された14例の「クラウチング」の頻度(回数/2分間)の変化を示したものである。最大で5.4回/2分、最小で2.2回/2分、平均頻度は4.1回/2分で、オス・メスの大きさや組み合わせにより頻度が変わることは認められなかった。図5より「クラウチング」のほとんどは産卵前に行われ、産卵・放精が近づくと徐々に頻度が高くなるが、産卵・放精直前の数分間は頻度がやや下がることが解った。また、「クラウチング」の始まりは、産卵床の完成状況が影響していると考えられるため開始時間の比較はできないが、概ね、60~80%(平均78%)程度出来上がった頃から始まり、早い例では産卵前2時間35分頃から、遅い例では産卵前33分頃から、平均で産卵前の1時間30分頃から始まるのがわかる。このことは、約1時間30分間ほど「クラウチング」と「スリ」が繰り返されることであり、産卵までの「クラウチング」の延べ回数は最大で376回、最小で73回、平均194回が確認された。約28秒に1回の割合で「クラウチング」が行われたことになる。また、ペアメスは産卵直前になると産卵ポイントに腹部を付け、「クラウチング」をして休むことがしばしば観察された。

「産卵」(図版3-D; 図版5-A) はペアメスによる「クラウチング」の次におこる行動である。ペアメスは最後の「クラウチング」の際、胸鰭を上下にゆすりながら水平を保ち(やじるべえ型)、口を少し開いて尾鰭や尾柄部を小刻みに震わし、ペアメスの後方に待機しているペアオスに産卵が近いことを知らせる。ペアオスの「放精」は、「クラウチング」姿勢をしているペアメスに並行して行われる。大きく口を開き、全身の鰭を痙攣させて、産卵ポイントに放精する。同時にしくは直後にペアメスも口を全開し、全身の鰭を痙攣させて卵を産み出す。産卵・放精の最後にはオス・メスともにほぼ垂直近くまで大きくのけぞり、産卵・放精を終える。

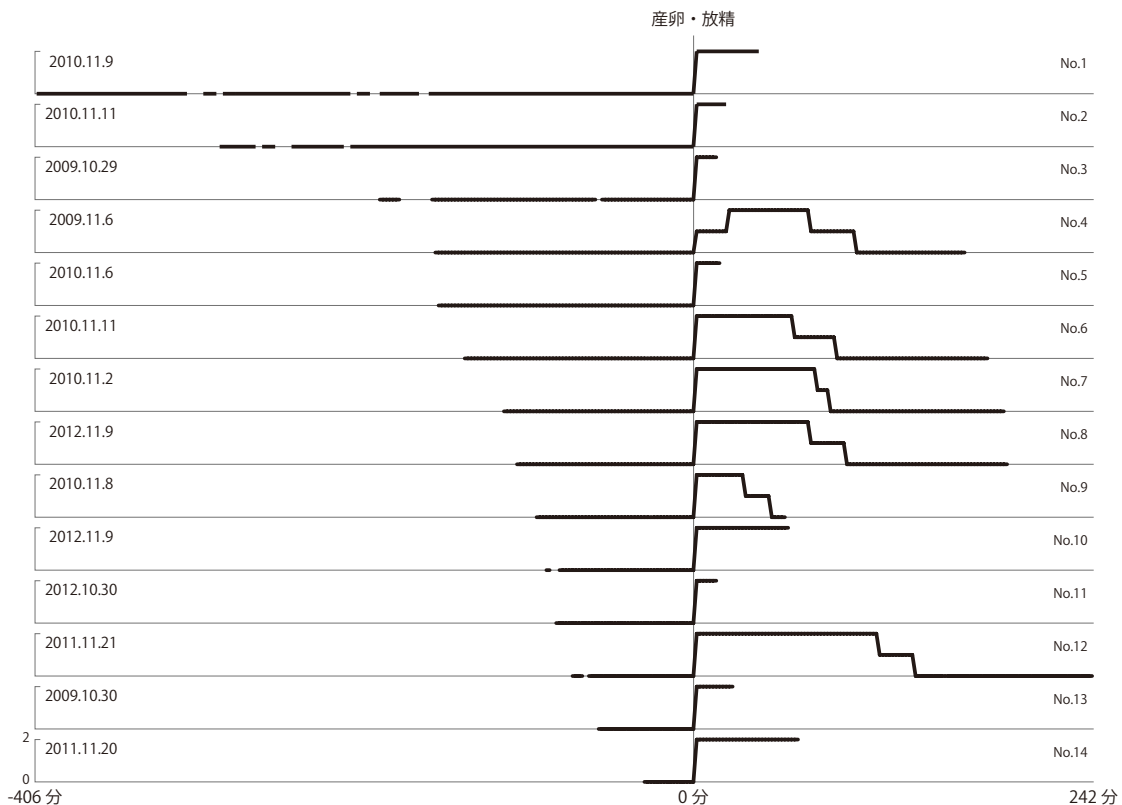


図6 2009年から2012年までに撮影された14例のペアメスの「舞」の継続状況

今回の14例では、ペアメスの開口時間は、最短で2.48秒、最長で6.13秒、平均4.23秒であった。また、ペアオスの開口時間は、最短で2.75秒、最長で5.66秒、平均4.18秒であった。オス・メスのサイズの違いや組み合わせにより、開口時間が長くなったり、短くなったりすることは認められなかった。産卵・放精後の1～2週間以内にオス・メスが死んだ個体を確認したことはないので、河川陸封されているゴギは産卵・放精後に死亡しないと考えられる。

実際に卵を出し、精子を放出する行動は1繁殖行動に1回しか行われぬ。しかし、個体によっては産卵・放精前に擬似行動(図版3-C)が数回繰り返されることが確認された。2009年11月6日の例ではペアメスは大きく口を開いてのけぞったが卵を出さなかった。その際、ペアオスもペアメスに並行し、口を開いたが放精しなかった。2回目も同じ行動が繰り返され、3回目に産卵・放精を終えた。2010年11月2日の例ではペアメスが小さく口を開いて合図し、ペアオスが並行して先に口を開いたが産卵・放精しなかった。2回目もペアメス・ペアオスともに口を開いたが産卵・放精しなかった。3回目はペアオスのみ口を開いたが放精しなかった。4回目に産卵・放精した。2010年11月8日、11日の例も1回目では産卵・放精せず、2回目で産卵・放精した。2012年10月30日の例ではペアメスはペアオスが不在時(劣勢オスを排除していた)に2回口を開いたが産卵しなかった。また、ペアメス・ペアオスは並行し3回口を開いたが、産卵・放精しなかった。結局、4回目で卵を出したが、ペアオスは精子を出さなかった。2012年11月9日の例では、1～3回はペアメス・ペアオスともに口を開いたが、産卵・放精しなかった。結局、4回目に産卵・放精した。

ペアメスが産卵するとその直後から「舞」を始めるが、口を開いて産卵行動を行っても、卵を出さない時は「舞」は行わなかった。ペアオスはペアメスが産卵する直前に放精するが、ペアメスが卵を出さない場合は放精しないことが確認された。

「舞」(図版3-E, F, G, H; 図版5-C, D, E)は産卵直後から始まるペアメスの行動で、産卵床上や産卵ポイント上をヘビが水面を泳ぐように体をくねらせて泳ぐ行動であり、今回、14例全てで確認された。また、ペアオスも放精直後に短時間「舞」を行い、10例で確認され、4例では「舞」は皆無だった。また、「舞」は産卵・放精前に行われることは皆無であった。図6は今回撮影された14例のペアメスの「舞」の継続状況を示したもので、活発に行われている時は頻度「2」で、緩慢な時は頻度「1」で示した。産卵・放精後3時間以上撮影された5例のペアメスの「舞」の継続時間は、最長で2時間15分、最短で1時間25分、平均1時間39分であった。10例のペアオスの「舞」の継続時間は最長で120秒、最短で10秒、平均43秒であった。

産卵直後の約1分間は、ペアメスの「舞」は口を半開きにして呼吸も荒く、忙しく行われた。この時、ペアオスはペアメスを追尾して「舞」をすることがあるが、ペアオスが劣勢オスを排除するために産卵床を離れても、ペアメスは単独で「舞」を行った。産卵直後、ペアメスは産卵ポイントで2～3秒間激しく「舞」を行い、やがて産卵床全体に「舞」の範囲を広げる。この時、ペアオスはペアメスを追尾し、「舞」を行うことがあるが、時間の経過とともに、産卵床後方に定位し、あまり動かなくなる。ペアメスは4～12分(平均8分)頃には「舞」の範囲を縮小し、再び産卵ポイント上を中心にして「舞」を行う。今回、9例のペアメスで確認された。残りの5例は排卵直後からずっと産卵ポイントで「舞」を続けた。

内藤(2012d)は2010年11月5日、産卵・放精直後にペアメスが「舞」を行わず、産卵直後から埋戻しの「スリ」を行ったことを報告しているが、今回の14例ではそのような行動は見られなかった。この時の産卵環境は早瀬にできた砂礫底であり、流速は速かった。本来、早瀬にゴギが産卵床を造るのも不自然だし、約40例の繁殖を撮影したが、「舞」を行わないことも初めてのことであった。産卵後の埋戻しの「スリ」の開始は産卵・放精後、13～55分(平均23分)までに始まることから、13～55分間、「舞」のみが続けられたことになり、その後、「舞」の行動の一部が「スリ」の行動に変わり、産卵ポイントの状況を確認する「クラウチング」が数回行われる。「舞」が突然「スリ」に変わるため、この時の「スリ」は産卵ポイントから離れ、時には産卵床から外れることがあるが、時間の経過とともに産卵ポイント前方の砂礫を掘る「スリ」となり、「舞」が終了する。

5. 呼吸

呼吸は産卵・放精時を起点とし、その前後に口を開いた頻度(回数/10秒間)で比較した。図7は2～6個体

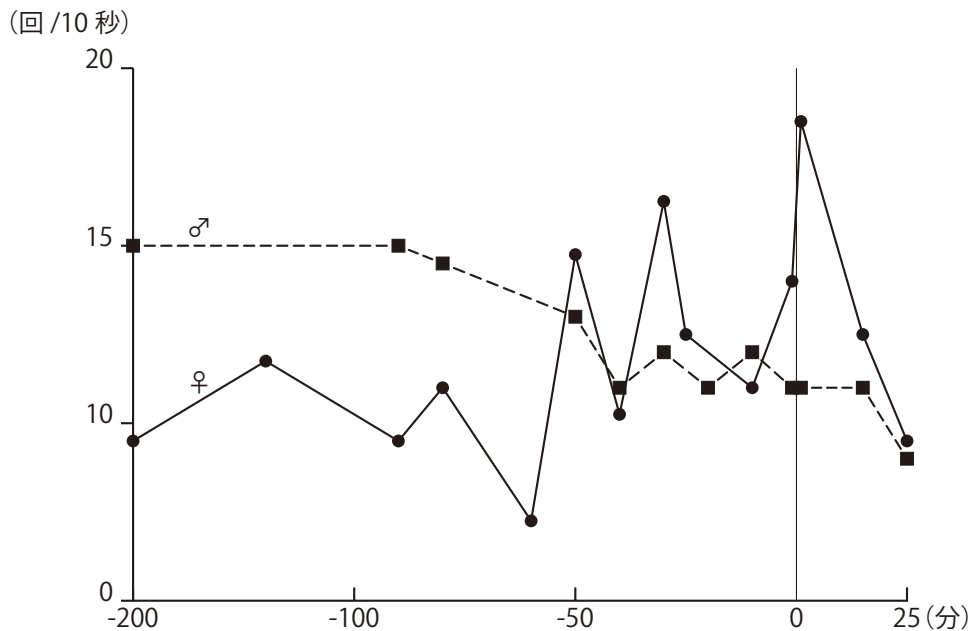


図7 産卵・放精時を起点とした、呼吸頻度(口を開いた回数/10秒間)の変化

の平均呼吸頻度の変化をグラフ化したものである。筆者らがビデオ撮影を始める時はすでに繁殖行動を始めていた個体である。平常時の呼吸頻度は不明だが、淵などで採餌している時の呼吸頻度は潜水目視などから繁殖行動時の頻度を下回っている。図7から、オスは放精前90分頃の呼吸頻度は15回/10秒、その頃から減少し、放精直前で11回/10秒、放精直後も11回/10秒、15分後も11回/10秒で、その後、徐々に減少した。一方、メスの産卵前90分頃の呼吸頻度は13回/10秒、その頃から増加し、産卵直前で16回/10秒、産卵直後で19回/10秒の最高値を示した。15分後には15回/10秒に減少し、その後、徐々に減少した。

6. 劣勢個体

オスの劣勢個体はペアオスに執拗に排除される行動が観察された(図版5-E, F)。繁殖環境が狭い時は0.5～1m程度、繁殖環境が広い時は3～5m程度追尾される。時折、当歳魚(7～8cm)は産卵ポイントに入り込み、体を伏せて静止する行動がしばしば観察されたが、これもペアオスが気付くまでのことで、簡単に排除された。また、産卵・放精後も同じような行動が観察された。産卵後にペアオスがいなくなると、劣勢オスがペアメスに「アタック」や「ブルブル」などの求愛行動を行った6例が観察された。

メスの劣勢個体(近接するポイントにすでに産卵を終えたメス個体であり、小型で劣勢ということではない)は、ペアメスの産卵ポイントに入り込み(図版3-A)、体を伏せてペアメスの行動を阻止しようとする行動が2例観察された。ほぼ同サイズであったが、その後、ペアメスによって排除された。

7. その他の行動

繁殖行動中、物音に驚くとペアメスは産卵ポイントに伏せ、5～10分程度動かず、その場をやり過ごすことがしばしば観察された。さらに強い驚異には逃避する。その際、ペアオスはペアメスに対し、執拗に「アタック」をしかけるが、ペアメスは産卵ポイントに伏せたまま(まったく動かない)、「スリ」を再開しなかった。また、ニホンカワネズミの通過に対して、産卵・放精前ではペアメス・ペアオスとも一瞬で逃避し、しばらく帰床しなかったが、産卵・放精後の通過に対しては、産卵床から離れなかった。

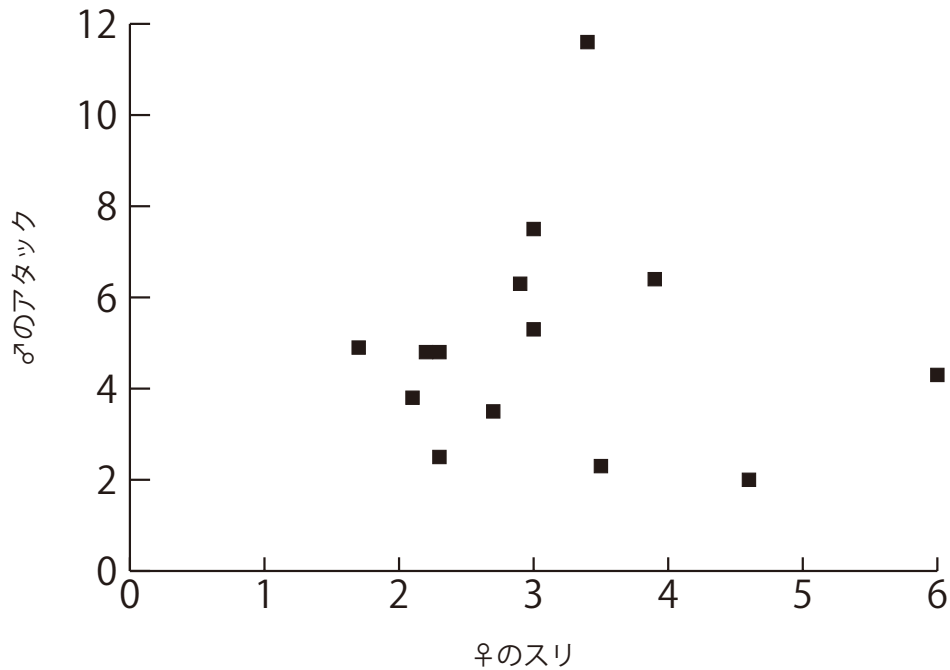


図8 放精前のオスの「アタック」頻度と産卵前のメスの「スリ」頻度の関係 (回/2分)

考察

標高 700m 付近の調査地では繁殖盛期が 11 月上旬であった。筆者らは庄原市西城町中尺田の熊野川（標高 650m）において、10 月 28 日に繁殖を確認していることから、繁殖期は 10 月下旬に始まるものと考えられる。また、島根県金城町の周布川（鍋滝峠：標高 780m）において、11 月 23 日に繁殖を確認していることから、終了期は 11 月中旬と考えられ、ゴギの繁殖期間は 10 月下旬から約 1 ヶ月と推定される。

早朝 7 時、調査地に到着すると、既にペアが出来ていることがある。また、午後から産卵床を掘り始めると日没までに産卵・放精に至らないことも多く観察されたことから、繁殖行動は日中に行われ、日没後は産卵床から離れ、次の日の早朝に産卵・放精すると考えられる。シロザケ *Oncorhynchus keta* のように日没後（月明り程度でも繁殖可能）に行われることはなかった。繁殖行動時間帯は、産卵床の出来具合やメスの初産か、2 回目かによっても影響され、また、劣勢オスの侵入により、ペアオスとの闘争が長くなると、産卵・放精までの時間は大きく遅延するため、産卵・放精する時間帯は決まっていないものと考えられる。

内藤ほか（1997）は、サツキマス（アマゴ）が滞筋の瀬頭に産卵床をつくり、産卵・放精直後にメスが砂をかきけることを報告しているが、ゴギの繁殖環境は、佐藤・竹下（1954）も報告しているように滞筋より外れた流れが緩い環境が多かった。これは地域の人たちが「ゴギは下流に向かって産卵する」という表現によく表れていると思われる。一方、2012 年 10 月 30 日の大羽川（熊野川の支流）の例では、産卵床の中央付近（最深部：産卵ポイント）が岩盤であったが、ペアメスは通常どおりの産卵を行い、「舞」を行ったのちに卵を埋め戻した。平らな岩盤から割れ目を探り出そうとして長時間の「スリ」行動を要したが、産卵床を放棄しなかったことから、産卵床の位置決めには、河床からの伏流水も影響しているのではないかと推測された。

婚姻色の発現はメスで顕著で、オスでは発現する個体と発現しない個体があった。2010 年 11 月 11 日の観察ではオスは全く婚姻色を発現せず、2010 年 11 月 6 日の観察例では 160 分前から発現し、個体差は大きいと考えられる。また、放精後に婚姻色は褪めていくが、オスの方がメスに比べて褪めるのが早かった。

図 2 から「アタック」の頻度は産卵・放精が近づくにつれて高くなるものではなく、メスにオスの存在を知らせるものと考えられる。2010 年 11 月 6 日、11 月 11 日の例では、小さいオスが大きなメスに対して平均以上の「ア

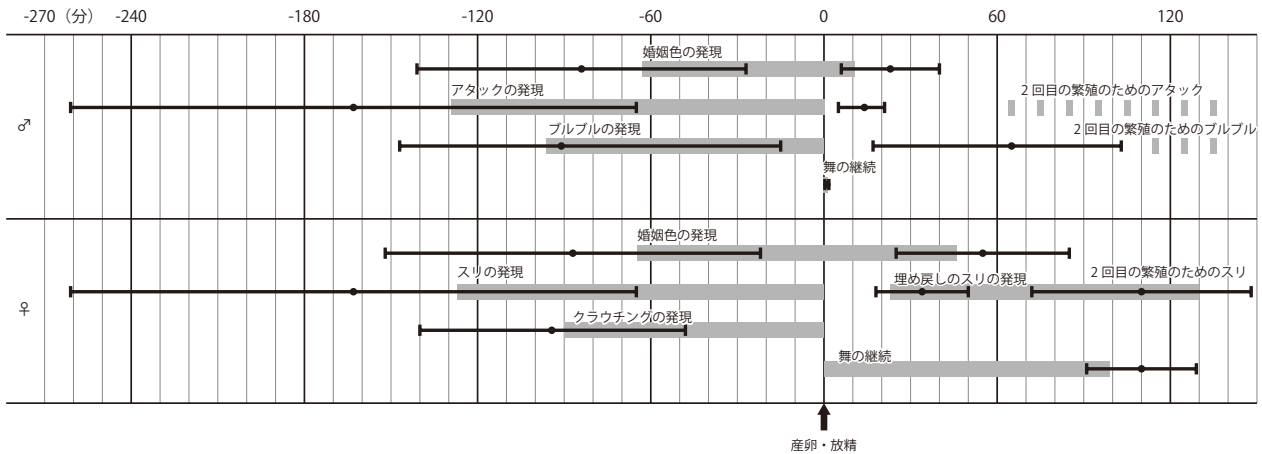


図9 調査結果から得られたゴギの繁殖行動のモデル図

「アタック」をしたことから、「アタック」の頻度はオスの個体差によるところが大きいと考えられる。2010年11月9日と11日の例は同一個体によるもので、「アタック」頻度は9日が6.4回/2分、11日が6.3回/2分であることから、同一個体であればほぼ同じような頻度で「アタック」することがわかった。

内藤(2012c)は2010年11月9日から12日の4日間に同一個体による4回の産卵を報告している。また、図2の2010年11月9日から11日にかけて2回繁殖した例(No. 6, No. 7)も、同一個体による繁殖例である。これらからも、産卵・放精後の「アタック」は次回の産卵に向けての求愛行動であると考えられる。しかし、繁殖盛期には、周辺にいる別のメスとペアを組み、以前からのペアを一時的に解消することもあった。また、繁殖終期には「アタック」は散発的になり、産卵床の後方に待機することが多くなり、時には産卵床からいなくなることが多く観察された。このような行動は、内藤ほか(1997)が降湖型サツキマスにおいても報告しているように、オスの利己的な行動と考えられる。

産卵・放精後の撮影時間が3時間以上継続された5例のうち、産卵前の「スリ」の平均頻度は3.0回/2分であり、産卵後の「スリ」の平均頻度は3.5回/2分であった。5例とも産卵後の「スリ」の頻度が産卵前の「スリ」の頻度より高いのは、産卵後の「スリ」は卵の埋没を目的としているために、捕食から免れるためや、日没前に終了させるために、頻度が高くなるものと考えられる。また、上流側に掘り進むため、次回の産卵のための、産卵ポイントを探し出す「スリ」に移行すると考えられる。このことは、14例の産卵前の「スリ」の平均頻度が2.7回/2分、産卵後の平均頻度が2.8回/2分とほぼ同じ値であることから支持される。

観察結果から「スリ」の継続時間は産卵床の出来具合によるものと考えられる。河床の様子やスニーカーの侵入などにより遅延することがあるが、メスが「スリ」をおこなっている間は「アタック」が継続されることが14例全てで確認された。図8は放精前のオスの「アタック」頻度と産卵前のメスの「スリ」頻度の相関を示したものである。また、図9は、今回の調査結果からゴギの繁殖行動を産卵・放精を起点として、オス・メスごとにまとめたものである。繁殖行動中であることから、「アタック」に刺激されて「スリ」を行ったのか、「スリ」を見ることによって「アタック」を行ったのか、その因果関係は明確ではないが、図9の「アタック」の開始時間の平均値は放精前129分であり、「スリ」の開始時間の平均値は産卵前127分であり、ほぼ同時期に起こっていることから、相互によっておこることが支持される。また、産卵直後にスニーカーが「アタック」を行い、埋戻しの「スリ」が始まる前、すなわち「舞」の最中にペアオスからの最初の「アタック」が8例確認されていることなどから、「アタック」はオスの自発的な行動と考えることができる。観察では「スリ」のあとに「アタック」が頻繁に行われたことから、「アタック」は「スリ」に対する「付随的なアタック」と「自発的なアタック」の2行動が混在しているように思われた。

今回の調査で「ブルブル」が確認されたペアは12例で、これらは同サイズか、オスのサイズが大きい組み合わせ

せであった。2010年11月11日に撮影されたペアと11月6日に撮影されたペアの2例(No. 2・No. 5)はメスが22cm, オスが12cm(いずれも目視)であり、「ブルブル」は皆無であった。オスがメスより小さい組み合わせの場合は「ブルブル」は行われぬものと考えられる。ただし、この2例は「アタック」の頻度が7.5～11.6回/2分であり、平均の頻度(5.4回/2分)を大きく越えていることから、「ブルブル」を「アタック」で代用したとも考えられる。

産卵・放精以降、約3時間撮影された5例の産卵・放精前の「ブルブル」頻度の平均は1.5回/2分で、産卵・放精後の「ブルブル」頻度の平均は0.5回/2分であった。また、産卵・放精前の「アタック」頻度の平均は4.7回/2分で、産卵・放精後の「アタック」頻度の平均は2.7回/2分であることから、産卵・放精前後で「アタック」・「ブルブル」の変化が顕著であった。また、14例のうち、産卵・放精後に「アタック」が行われた例は9例、「ブルブル」が行われた例は5例であった。また、産卵・放精前に「ブルブル」を行い、産卵・放精後に「ブルブル」を行わなかった例は3例あることや単発に行われる「ブルブル」は産卵・放精前に頻発することから、「ブルブル」が「アタック」よりも産卵に対してより強い求愛行動であると考えられる。

繁殖行動中のペアメスの代謝量は、「スリ」や「産卵」後に呼吸回数が増加することから通常より高いと推察される。「クラウチング」は、産卵床を造る「スリ」と「産卵」の間におこる行動であり、産卵が近くなると、産卵床を造る「スリ」によって一時的に消耗した体力を回復させるために、産卵ポイントに腹部を付け、不完全な「クラウチング」姿勢で休息することがある。その時、ペアオスは後方に待機し、時折、「アタック」の求愛行動をしかけて、「クラウチング」を再開させようとするが、「アタック」が早すぎたり、強すぎたりすると「クラウチング」姿勢が壊され(図版4-C)、産卵に至らないことが多く、そうした時、ペアオスは産卵床に伏せて「ブルブル」を行うことが多い(図版4-F, G)。こうした行動と振動音はペアメスにも伝わっていると推測されることから、「ブルブル」は強い産卵要求の合図と考えることができる。

ペアメスが「クラウチング」の際、体や尾鰭を小刻みに震わせることがある。この行動は、産卵直前の合図と考えられる(図版4-H)。ペアオスはそうした行動を後方で察知しており、求愛行動(アタック・ブルブル)にするか、放精の準備にするかを見分けているようである。産卵・放精後の「クラウチング」は4例しか確認されていないが、いずれも「舞」が終わりかけて、埋戻しの「スリ」が始まった頃に、産卵ポイントに対して2～3回行われている。これは産卵ポイントの間隙が砂によって埋められた確認のための「クラウチング」と考えられる。こうした行動は内藤ほか(1997)が降湖型サツキマスにおいても報告している。

今回の14例から、ペアメスの平均開口時間は4.23秒、ペアオスの平均開口時間は4.18秒で、ほぼ同じ開口時間であることが解った。しかし、14例のペアではほぼ同じような開口時間を示したのは1例のみで、多くは0.22～1.70秒(平均0.73秒)の違があった(図版5-B)。すなわち、ペアオスが長かったり、ペアメスが長かったりする。サイズや組み合わせにより開口時間に一定の行動パターンのようなものは認められなかったが、観察結果では、2～3回目の産卵のほうが1回目より開口時間が長いように思われ、開口時間はペアメスの産卵回数に影響されるのではないかと考えられる。

観察結果から、産卵は1シーズンに2回が多く、2回目の産卵は翌日か2日後が多い。内藤(2012c)は2010年11月9日から12日にかけての観察では、同一個体が4回産卵したことを記録している。また、本報告の2010年11月8日から11日にかけて3回産卵した個体も同一個体である。これらの観察結果から、オスでは繁殖シーズン終期には精子の濃度が薄くなったり、放精量が少なくなったり、時には放精しないこと(意図的に放精しない場合もあると考えられる)が確認された。2009年11月6日、2010年11月2日、2010年11月8日・11日、2012年10月30日、2012年11月9日の例では、ペアメスが口を開いてもペアオスは放精しなかったことから、ペアメスが卵を出さないことを察知したら、ペアオスは口を開いていても放精を止めることができると考えられる。これはペアメスが口を開いたその都度にペアオスが放精を繰り返したら、ペアメスが産卵した時に精子量が不足するため、不要な放出を止めることができると考えられる。また、今回観察された14例のうち、1回で産卵・放精したのは7例であり、残りの7例で産卵・放精の前に擬似行動が観察されていることから(図版3-C)、こうした擬似行動は産卵と放精のタイミングが合わなかったために起こったとも考えられるが、内藤(未発表)は降湖型サツキマスの繁殖の際、最優勢オスがペアオスを排除して新しいペアを組み(オスが入れ替わる)、

その後、放精しない繁殖行動を3例観察している。この場合、1ヵ月後に、すべて未受精卵であったことを確認していることから、この最優勢オスの行動は繁殖行動というよりも、ペアオスの繁殖行動を妨害したと考えられる。すなわち、最優勢オスの子孫が増えなくても、ペアオスの子孫の増加を阻止することで、最優勢オスの子孫の割合は増加すると考えられ、このような行動は最優勢オスの利己的な行動と考えることができる。

ゴギの場合でも、2012年10月30日の例のように、ペアメスが産卵してもペアオスは放精しないことから、擬似行動の中には、ペアオス（乗っ取りオス）を嫌い、産卵を遅延（抑制）させたり、放精しなかったりする利己的な行動も含まれていると考えられる。

観察結果から、「舞」の行動は2つの目的があると考えられ、その1つは精子の攪拌と考えられる。ゴギの産卵環境は淵尻の逆流が多く、流速は遅く、淀んでいることが多い。また、2012年11月9日の例のように、すり鉢状の産卵床を造るため、流れはすり鉢の縁部（上部）を流れ、精子は産卵ポイントの最深部（すり鉢の底部）で淀み、産卵された卵全体に精子が行き届かないことがあると推察されるため、「舞」の行動をするものと考えられる。「舞」は産卵直後に行われ、ペアメスでは産卵ポイント中層で2～3秒間の「舞」が、ペアオスも10例で産卵直後に「舞」が確認された。また、1例であるが、2012年10月30日の例のように、ペアメスが産卵し、ペアオスは放精しない時、ペアメスは「舞」を行ったが、ペアオスは「舞」をしなかった。ペアオスは放精しなかったので「舞」をしなかったと考えられることから、「舞」は精子の攪拌を目的に行う行動であることが支持される。

他の1つは産卵ポイントに産み落とされなかった卵（はみ出た卵）を間隙に落とし込み、流下を防ぐためと考えられる。この時の「舞」は、産卵・放精後、しばらく経ってペアメスが産卵床全体の下層をゆっくりと遊泳するもので、ちょうど箒で床を掃くように、臀鰭や尾鰭を河床に付けて遊泳する。今回、6例で卵や小石が間隙に落ち込む様子が確認された。この時、ペアオスは産卵床の近くに定位していることが多かった。

内藤(2011)は2009年10月29日、ペアオスがいないなくなった直後から、雌雄不明の劣勢ゴギ群4～5匹が出没し、受精卵を採餌する行動を報告している。ペアメスは劣勢ゴギ群を排除しようとして「舞」をしながら劣勢ゴギ群に咬みつこうとするが、「舞」を中断して排除することをしなかった。これは排除行動よりも「舞」を優先しているためと考えられ、「舞」の行動は、受精卵の定着を目的とした行動と考えられる。また、劣勢ゴギ群は、産卵床を造れなかった劣勢メスや、ペアになれなかった劣勢オスと推定され、これらの劣勢ゴギ群の行動は空腹を満たすための採餌行動と考えることもできるが、ペアオスがいないなくなった直後から採餌が始まったことから考えると、受精卵を採餌する行動はペアオス（優勢オス）の子孫を減少させようとする利己的な行動と考えることができる。また、ペアメスの「舞」の最中にペアオスが産卵床の後方に定位しているのは、受精卵が採餌されないための監視と考えられる。

内藤(2012b)は2010年11月12日、放精したペアオスがペアメスの尾鰭や背鰭を咬む行動を報告している。ペアメスの全長は約10cm、ペアオスは約28cm、オスの体長はメスより2倍強大きい組み合わせである。この場合、オスにとっては繁殖環境が狭く産卵床が小さかったので、メスの上方に定位し、放精の機会を窺っていた。約4時間30分後、放卵・放精したが、産卵床が狭いためにペアオスは産卵ポイントに近寄れず、精子は卵に達していないように見えた。ペアメスは排卵直後に「舞」を開始したが、直後からペアオスはペアメスの尾鰭や背鰭を咬み始めた。ペアメスはペアオスからの攻撃をかわしながら「舞」を継続したが、数分後には、ペアオスはペアメスを完全に口に銜え、振り回す行動に変わった。その後、約25分間攻撃を続けたが、「舞」は止めなかった。

放卵・放精後にペアオス（優勢オス）が劣勢オス（スニーカー）を排除するために攻撃することは、しばしば観察されている（図版5-F）。また、劣勢オスを咬むつもりが、間違っただけでペアメスを咬んだ例も観察しているが、この例のように、2匹しかいない狭い環境で、ペアオスがペアメスを長時間にわたり攻撃したのは初めてである。ペアメスが攻撃されても逃避せず、「舞」を止めなかったことから、「舞」はペアメスにとって受精卵の定着を目的とした最も重要な行動と考えられる。なお、「舞」の最中にヒトが産卵床近くを歩いた場合は、一時的にペアメスは産卵床を離れるが、静かになれば再び産卵床に戻り、「舞」を継続することがしばしば確認されている。

図7から産卵・放精前約60分はオスの呼吸頻度の方が高く、メスの呼吸頻度の方が下回っていることがわかる。こうした現象は、ペアオスの劣勢オスへの排除行動やペアメスへの「アタック」が頻繁に行われたために呼吸頻度が増加したと考えられる。こうした行動によりペアメスが「スリ」を積極的に行うようになり、ペアメスの呼吸頻

度が増加してくると考えられる。ペアメスは産卵 30～50 分前では呼吸頻度が 14～17 回/10 秒と変動している。これは「スリ」の後に小休止を繰り返したため、「スリ」に多量のエネルギーが消費されているものと考えられる。その時、ペアオスは後方で産卵床が出来上がるまで待機しているだけであるから呼吸頻度は徐々に減少したものと考えられる。ペアメスは産卵 15 分前には 14 回/10 秒と産卵直前よりやや下がるが、これは産卵床が出来上がり、産卵ポイントへ「クラウチング」を行っている回数が多くなり、結果的に「スリ」の回数が減少し、小休止の状態が多くなるので呼吸頻度が減少したものと考えられる。

産卵直前にはペアメスの呼吸頻度は 16 回/10 秒に上昇し、産卵直後は 19 回/10 秒へとさらに上昇することから、全身を痙攣させ、各鰭を立てて産卵することは、数秒間ではあるが、多くのエネルギーを消費しているものと考えられる。一方、ペアオスは放精直前と放精直後の呼吸頻度はほとんど変化がないことから、メスと比較すると消費エネルギー量は多くないものと考えられる。これらの違いは、メスは 1 シーズンに 2～4 回、オスは多くの産卵床を巡り、放精回数も多いことから、このような違いが生じたものと考えられる。

内藤ほか（1997）は降湖型サツキマスの繁殖において、産卵直前になってやってきた最大個体のオスがペアオスを排除して繁殖したことを報告している。ゴギの場合も多くの事例でサツキマスの繁殖事例に類似するが、ペアオスが産卵直前にやって来た最大個体よりやや小型である場合には、ペアオスが最大個体と闘争し、最大個体を排除した例が観察された。また、ペアオスは最大個体に乗っ取られても、ペアメスの方が最大個体を嫌い、産卵に至らず、その後、以前のペアオスの帰還によって産卵した例も観察されたことから、ゴギのペアリングはサツキマスとはやや異なり、最初のペアメスとペアオスの結びつきが強いと考えられる。

近接するポイントにすでに産卵を終えたメス個体が、ペアメスの産卵ポイントに入り込み、体を伏せて静止する行動は、すでに産卵が終わっている産卵ポイントを壊されないための防御行動と考えられる（図版 3-A）。ペアメスは産卵後、卵を完全に埋没させるために産卵ポイントに埋戻しの「スリ」を行う。この行動はすでに産卵が終わっているメス個体にとっては産卵床を掘り返されることになるので（図版 3-C）、産卵ポイントを掘り返されまいとする防御行動と考えられる。このようなことは 2 例観察されたが、2 例とも後に産卵したペアメスによって先に産卵したメス個体が排除され、埋戻しの「スリ」を完了した。

内藤ほか（1997）は降湖型サツキマスが繁殖行動中に、物音やトビ *Milvus migrans lineatus* やアオサギ *Ardea cinerea jouyi* などの大型鳥類の飛翔影に驚き、逃避することを報告しているが、ゴギは降湖型サツキマスとはやや異なり、産卵前でも産卵ポイントを守ろうとする傾向が強いと考えられる。また、ニホンカワネズミの侵入に対しても、産卵後は産卵ポイントから離れなかったことから、産卵ポイントを保守する傾向が強いと考えられる。

謝辞

本調査を実施するにあたり、現地調査の便宜を図ってくださった北広島町教育委員会をはじめ、可愛川漁業協同組合、西城川漁業協同組合や地域住民の方々に対しお礼を申し上げる。また、高原の自然館主任学芸員 白川勝信博士にはパソコンのご指導をいただいた。また、本稿のご校閲を賜った比婆科学教育振興会事務局長 中村慎吾博士に対し深甚なる謝意を表す。

摘要

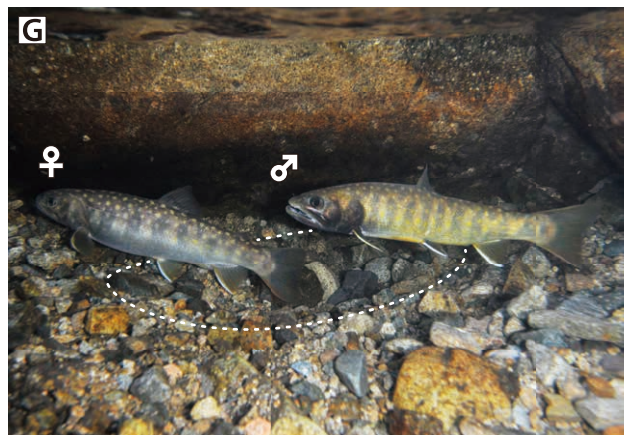
- 2009 年から 2012 年までの繁殖期に、広島県山県郡北広島町大塚女鹿原川と広島県庄原市西城町中尺田熊野川において、ゴギの繁殖行動を水中でビデオカメラやカメラを使用して撮影した。その結果から、繁殖行動（「アタック」「ブルブル」「スリ」「クラウチング」「舞」）の頻度（回数/2 分間）を比較することにより、ゴギの繁殖行動について記述した。
- ビデオカメラで撮影された繁殖行動は、オスの場合、「アタック」「ブルブル」の 2 行動と、メスの場合、「スリ」「クラウチング」「舞」の 3 行動に区分されると考え、それぞれの行動型を定義した。
- 「アタック」の頻度は産卵・放精前では変化はないが、産卵・放精の前後で大きく変化することから、ペアメ

スにペアオスの存在を知らせる求愛行動と考えられる。

4. 「ブルブル」の頻度は産卵・放精の前後で大きく変化することから、「アタック」よりも「ブルブル」の方が産卵に対して強い求愛行動であると考えられる。また、小さなペアオスが大きなペアメスに対し「ブルブル」を行っていないことから、その発現には、オス・メスの組み合わせが影響すると考えられる。
5. 「スリ」は産卵床をつくる「スリ」と、産卵床を埋め戻す「スリ」の2つに大別され、それらは産卵の前後、濡筋に対する方向・力強さによって区別することができる。
6. 「クラウチング」は臀鰭による産卵ポイントの確認と産卵に近いことをペアオスに知らせる合図と考えられる。
7. 「産卵」はペアメスが胸鰭を水平に保ち、口を少し開いて尾鰭や尾柄部を小刻みに震わせ、直後、口を全開し、全身の鰭を痙攣させ、最後は大きくのけぞり、卵を産み終えたことを示す行動であり、最後の「クラウチング」の次におこる行動である。
8. 「放精」はペアメスの産卵の合図に気づいたペアオスが、ペアメスに並行し、直後、口を全開し、全身の鰭を痙攣させ、最後は大きくのけぞり、精子の放出を終えたことを示す行動である。
9. 「舞」は産卵床内での精子の拡散と卵の埋没を目的とした行動と考えられる。
10. 調査結果から得られたそれぞれの繁殖行動の頻度より、ゴギの平均的な繁殖行動のモデル図を作成した。

引用文献

- 環境省（2013）報道発表資料 第4次レッドリストの公表について（お知らせ）。<http://www.env.go.jp/press/press.php?serial=15619>
- 木村清朗（1977）ゴギの産卵習性と仔稚魚。九州大学農学部学芸雑誌 2/3:125-140
- 木村清朗（1998）ゴギ。日本の希少な野生水生生物に関するデータブック（水産庁編）：166-167。日本水産資源保護協会
- 佐藤月二（1952）ゴギに関する研究（六）～繁殖期のゴギに就いて～。比婆科学 26：1-6
- 佐藤月二・竹下敦（1954）ゴギに関する研究～ゴギの自然産卵について～。比婆科学 31：3-6
- 佐藤月二（1963）ゴギ（中国地方のイワナ）。広島県文化財調査報告第3集：3-30, 5pls.
- 内藤順一（2010）ゴギ。改訂レッドリスト付属説明資料 汽水・淡水魚類：41。環境省自然環境局野生生物課
- 内藤順一（2011）劣勢ゴギが産卵直後の卵を採餌。広島県動物誌資料（28）。比婆科学 238：15-20, 3pls.
- 内藤順一（2012a）ゴギ。広島県の絶滅のおそれのある野生生物（第3版）レッドデータブックひろしま 2011：105。広島県
- 内藤順一（2012b）ゴギ（雄）がペア雌を咬む。広島県動物誌資料（31）。比婆科学 243：1-8, 5pls.
- 内藤順一（2012c）ゴギが1シーズンに4回産卵。広島県動物誌資料（31）。比婆科学 243：1-8, 5pls.
- 内藤順一（2012d）ゴギが産卵直後に埋め戻しの「スリ行動」を行なう。広島県動物誌資料（31）。比婆科学 243：1-8, 5pls.
- 内藤順一・田村龍弘・米司隆（1997）太田川水系のサツキマス。比婆科学 182：11-36, 10pls.
- 広島県（編）（1995）ゴギ。広島県の絶滅のおそれのある野生生物 レッドデータブックひろしま：139。広島県
- 広島県版レッドデータブック見直し検討会（編）（2004）ゴギ。改訂・広島県の絶滅のおそれのある野生生物 レッドデータブックひろしま 2003：90。広島県



A：ゴギの繁殖環境

水際はチュウゴクザサが生茂る。

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010 年 11 月 10 日

B：ゴギの繁殖環境

サワグルミ・スギ(植林)・コナラ・チュウゴクザサの植生。

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010 年 11 月 10 日

C：ゴギの繁殖環境

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010 年 11 月 10 日

D：ゴギの繁殖環境

淵尻の反流域が利用される。

矢印：オスのパトロール

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010 年 11 月 10 日

E：ゴギの産卵床

良い環境では、同一個体や別個体によって産卵床が近接することが多い。

破線：産卵床

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010 年 11 月 10 日

F：メスによる産卵床づくり「スリ」

良い環境では、既に産卵された産卵床を掘り返して、次の産卵床が造られることが多い。

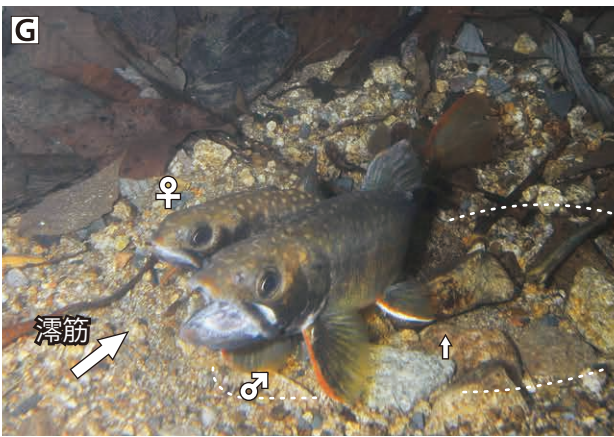
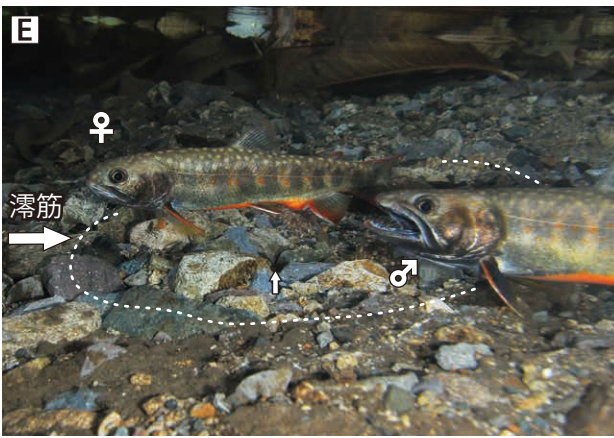
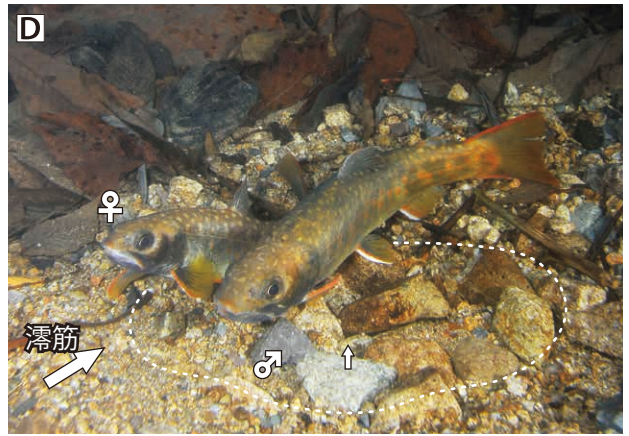
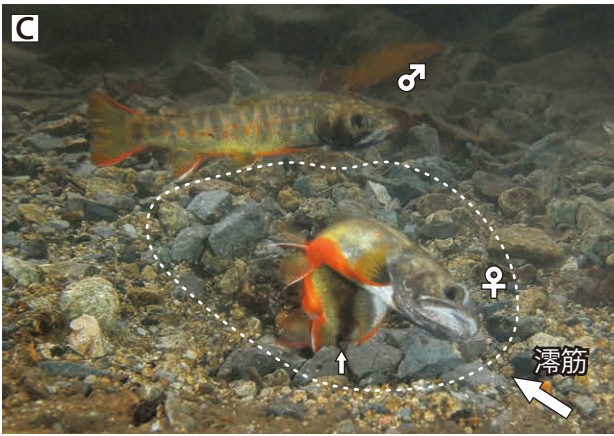
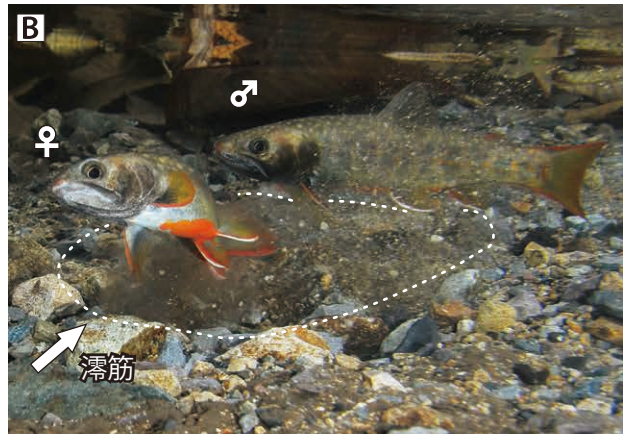
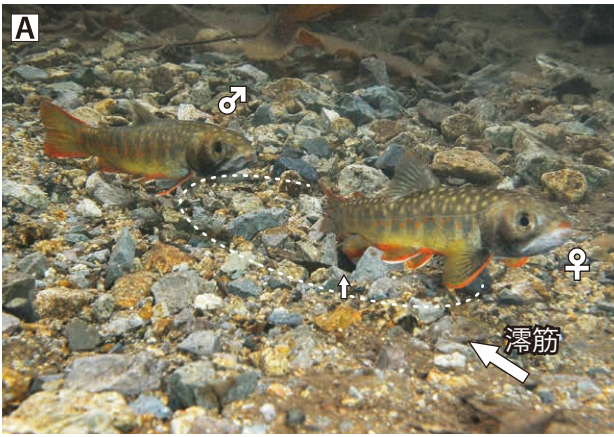
矢印：掘り出されたゴギの産出卵

庄原市西城町中尺田熊野川水系大羽川 標高 700m 2012 年 10 月 31 日

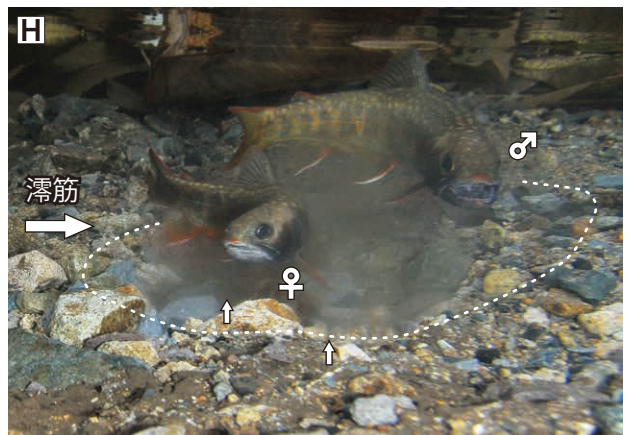
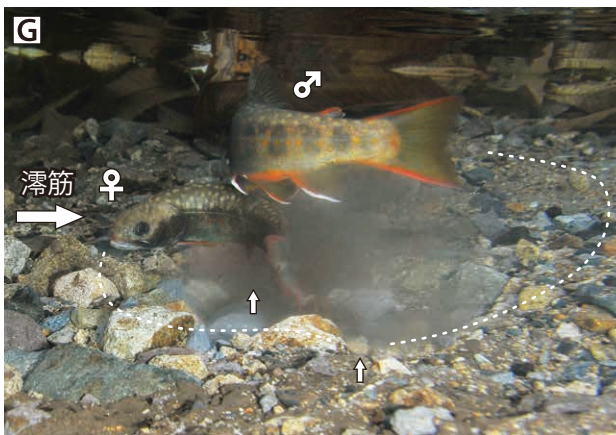
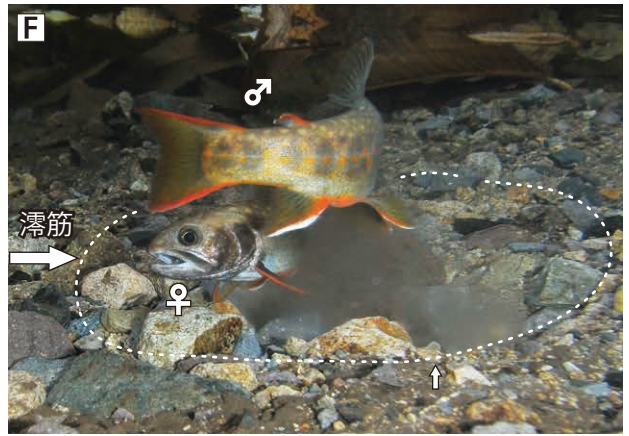
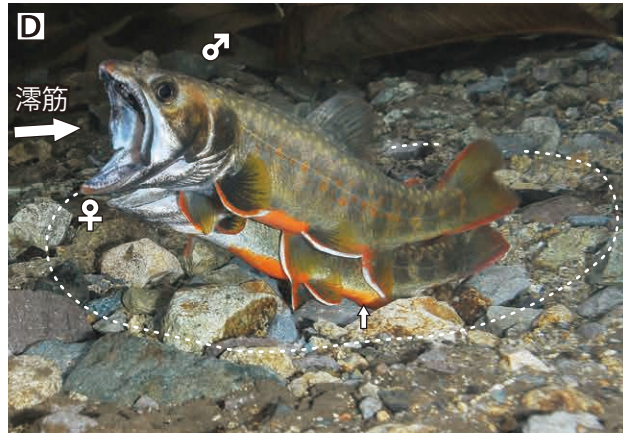
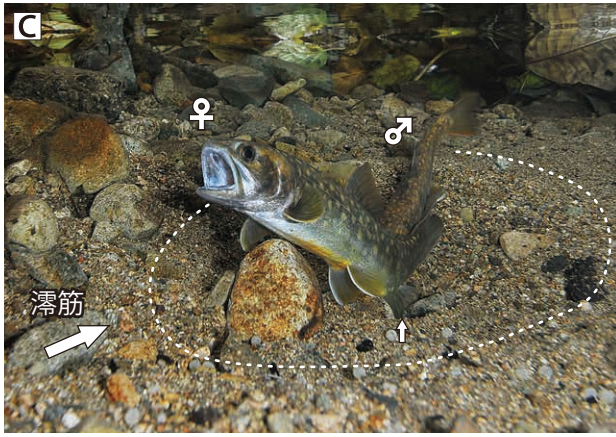
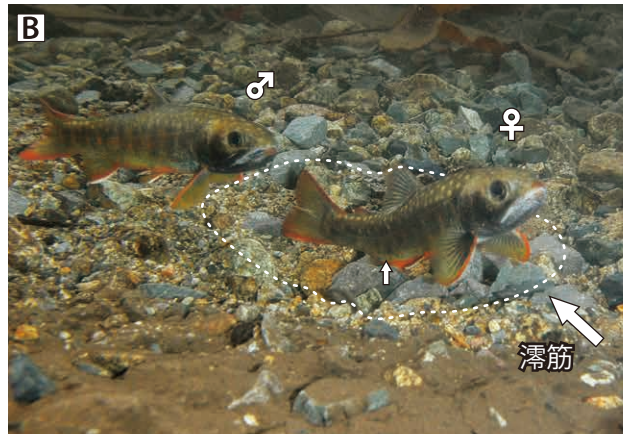
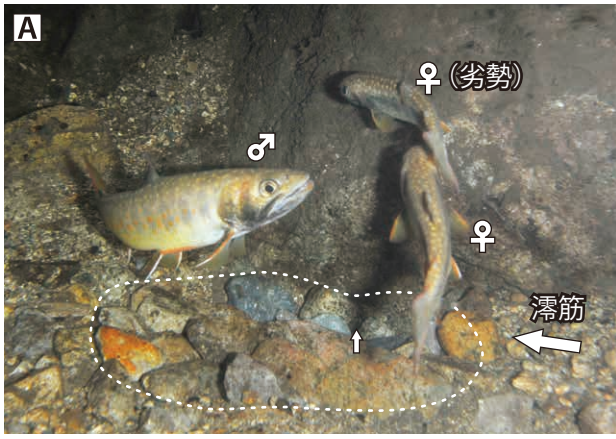
G：メスの「スリ」に気づき、オスが後方に定位する。

破線：産卵床

庄原市西城町中尺田熊野川水系大羽川 標高 700m 2010 年 11 月 1 日



- A：メスの「スリ」に気づき、オスが後方に定位する。
破線：産卵床 矢印：産卵ポイント
2010年11月12日
- B：メスは滯筋の方向に「スリ」を続け、オスは後方に定位する。
「スリ」の初期では産卵床から砂泥が舞い上がる。
破線：産卵床
北広島町大塚女鹿原川 標高700m 2010年11月10日
- C：メスは滯筋の方向に「スリ」を続け、オスは後方に定位する。
「スリ」の後期では、産卵ポイントへの「スリ」に変わり、砂泥が舞い上がらなくなる。
体を倒しても、眼球は鉛直が維持される。
破線：産卵床 矢印：産卵ポイント
北広島町大塚女鹿原川 標高700m 2010年11月12日
- D：オスによるメスへの「アタック」
後方からオスがメスに体を接触させる。
破線：産卵床 矢印：産卵ポイント
北広島町大塚女鹿原川 標高700m 2011年11月16日
- E：オスによるメスへの「ブルブル」
後方からオスが口を半開きにして体を震わせ、産卵の要求をする。
破線：産卵床 矢印：産卵ポイント
北広島町大塚女鹿原川 標高700m 2010年11月10日
- F：オスによるメスへの「アタック」
後方からオスがメスに体を接触させ、産卵の要求をする。 オスの婚姻色が発現してくる。
破線：産卵床 矢印：産卵ポイント
北広島町大塚女鹿原川 標高700m 2010年11月10日
- G：オスによるメスへの「ブルブル」
後方からオスが口を半開きにして体を震わせ、産卵の要求をする
産卵の要求が強い時は、メスより前で口を開き、「クラウチング」の姿勢をとることがある。
ペアメスはペアオスに押されて、産卵ポイントから外れることがある。
破線：産卵床 矢印：産卵ポイント
北広島町大塚女鹿原川 標高700m 2010年11月16日
- H：メスの「クラウチング」
産卵が近くなると、体を「く」の字にして、産卵ポイントへ臀鰭を挿し込み、確認する。
ペアオスは後方で待機しながら、「アタック」と「ブルブル」を繰り返す。
破線：産卵床 矢印：産卵ポイント
北広島町大塚女鹿原川 標高700m 2010年11月10日



A：ペアメスによる劣勢メスへの排除

産卵が近づくと、以前にこの場所で繁殖した劣勢メスが侵入することがある。

破線：産卵床 矢印：産卵ポイント

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010年 11月 8日

B：メスの「クラウチング」

産卵が近くなると、体を「く」の字にして、産卵ポイントへ臀鰭を挿し込み、確認する。

オスは後方で待機しながら、「アタック」と「ブルブル」を繰り返す。

破線：産卵床 矢印：産卵ポイント

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010年 11月 12日

C：ペアメスによる擬似産卵

産卵が近くなると「クラウチング」から口を開いて「産卵」の擬似行動をすることがある。

ペアオスは産卵床に伏せ、体を震わせる「ブルブル」の産卵要求をする。

破線：産卵床 矢印：産卵ポイント

庄原市西城町中尺田大羽川（広島県天然記念物地域） 標高 700m 2012年 10月 31日

D：ペアメス・ペアオスによる産卵・放精の瞬間

口を大きく開き、各鰭を開き、全身を痙攣させて放卵・放精を行う。

胸鰭が反り返り、「やじろべえ型」にして水平バランスをとる。

破線：産卵床 矢印：産卵ポイント

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010年 11月 10日

E：【Dからの連写】産卵・放精直後の「舞」の開始

精子はすり鉢状の底に滞留する。

破線：産卵床 小矢印：産卵ポイントからはみ出した産出卵

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010年 11月 10日

F：【Dからの連写】産卵・放精直後の「舞」の開始

ペアメスの「舞」により精子が拡散する。

破線：産卵床 小矢印：産卵ポイントからはみ出した産出卵

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010年 11月 10日

G：【Dからの連写】産卵・放精直後の「舞」の開始

ペアメスの「舞」により精子が拡散する。

破線：産卵床 小矢印：産卵ポイントと、産卵ポイントからはみ出した産出卵

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010年 11月 10日

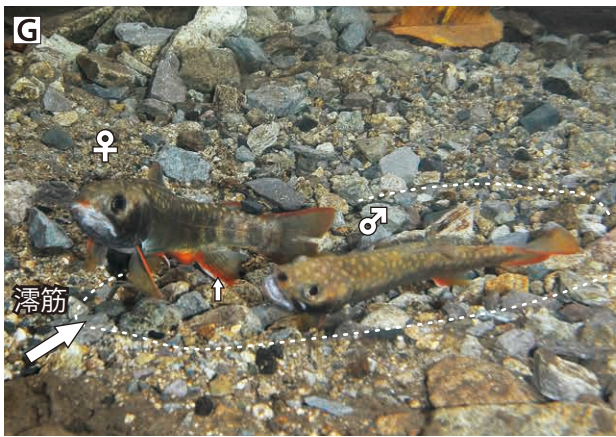
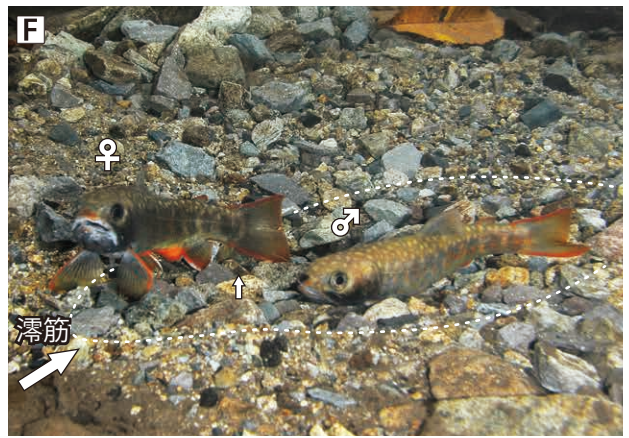
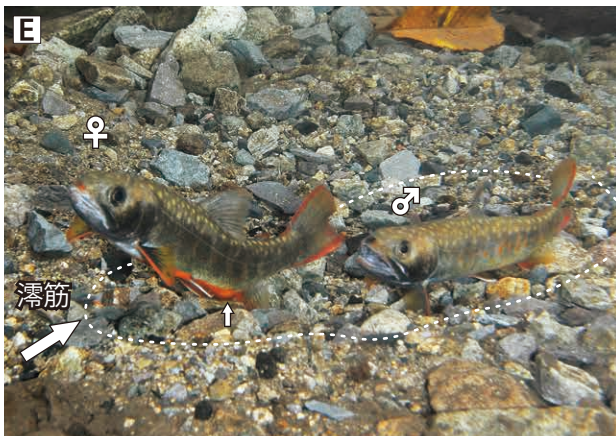
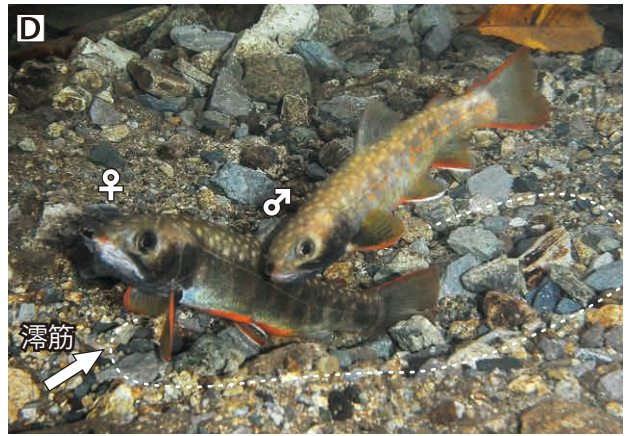
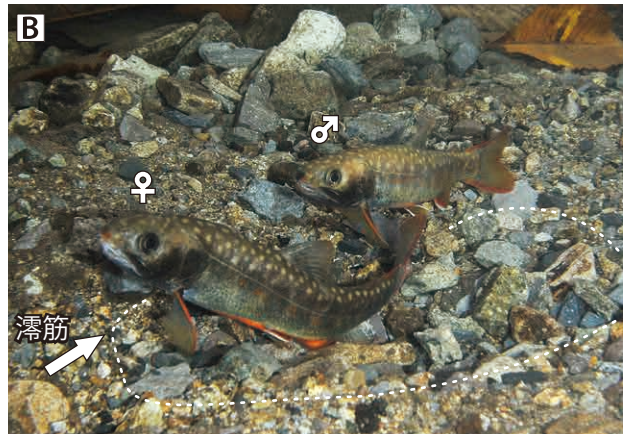
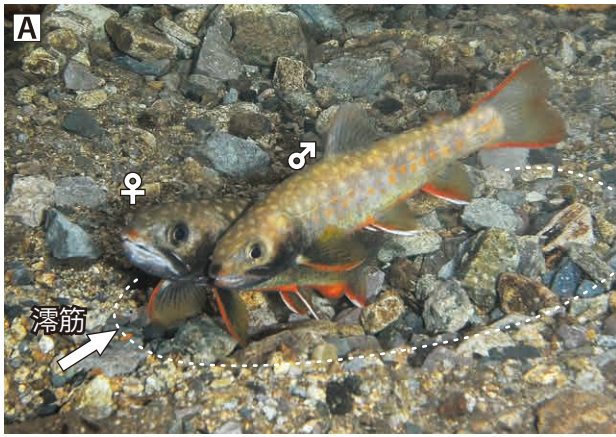
H：【Dからの連写】産卵・放精直後の「舞」の開始

ペアメスの「舞」により精子が拡散する。

ペアオスもペアメスにシンクロし、「舞」を数秒間行うことがある。

破線：産卵床 小矢印：産卵ポイントと、産卵ポイントからはみ出した産出卵

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010年 11月 10日



A：オスによるメスへの「アタック」

後方からオスがメスに体を接触させる。

破線：産卵床

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010年 11月 11日

B：メスの「クラウチング」

産卵が近くなると、体を「く」の字にして、産卵ポイントへ臀鰭を挿し込み、確認する。

オスは後方で待機しながら、「アタック」と「ブルブル」を繰り返す。

破線：産卵床

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010年 11月 11日

C：オスによるメスへの「ブルブル」

後方からペアオスが体を震わせ、産卵の要求をする。産卵の要求が強い時は、「クラウチング」の姿勢をとることがあるが、ペアメスはペアオスに押されて、産卵ポイントから外れることがある。

破線：産卵床

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010年 11月 11日

D：メスの「クラウチング」とオスの「ブルブル」

産卵が近くなると、体を「く」の字にして、産卵ポイントへ臀鰭を挿し込み、確認する。

オスは後方で待機しながら、「ブルブル」を繰り返す。

破線：産卵床

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010年 11月 11日

E：メスの「クラウチング」とオスの「ブルブル」

産卵が近くなると、体を「く」の字にして、産卵ポイントへ臀鰭を挿し込み、確認する

オスは産卵床に伏せて、「ブルブル」を繰り返す

破線：産卵床 矢印：産卵ポイント

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010年 11月 11日

F：オスの「ブルブル」

産卵が近くなると、オスは産卵床に伏せて、「ブルブル」を繰り返し、産卵を要求する。

破線：産卵床 矢印：産卵ポイント

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010年 11月 11日

G：オスの「ブルブル」

産卵が近くなると、オスは産卵床に伏せ、口を半開きにして、体を倒し、「ブルブル」を繰り返す、産卵を要求する。

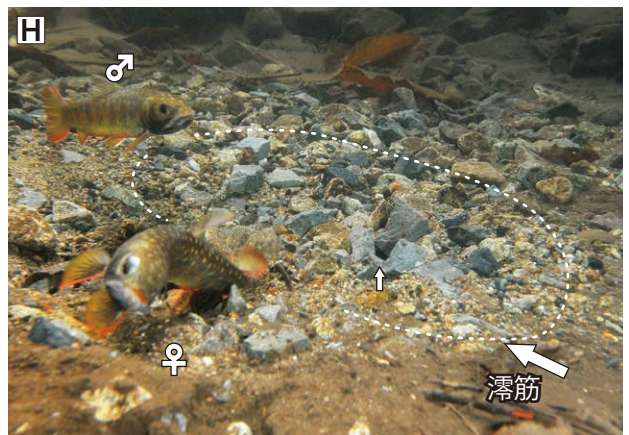
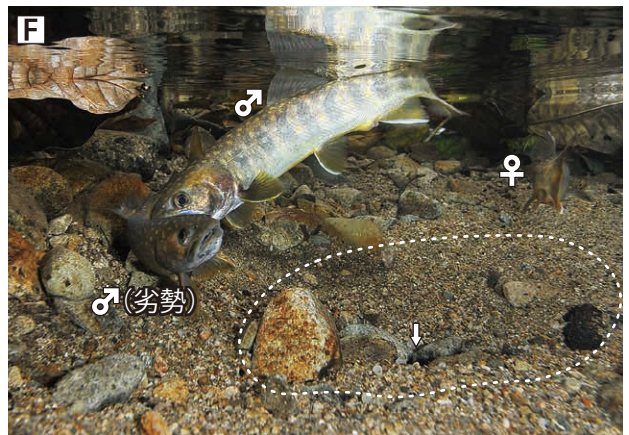
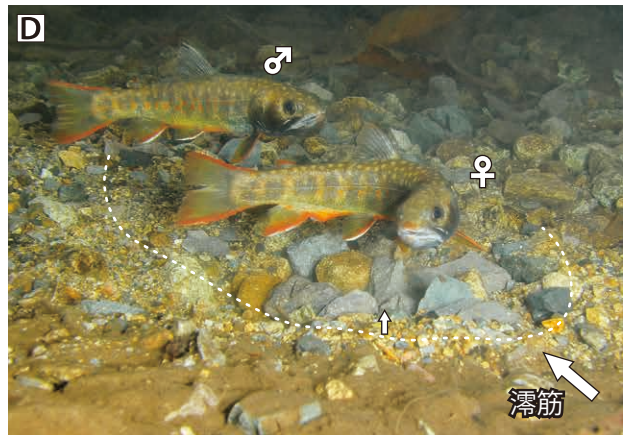
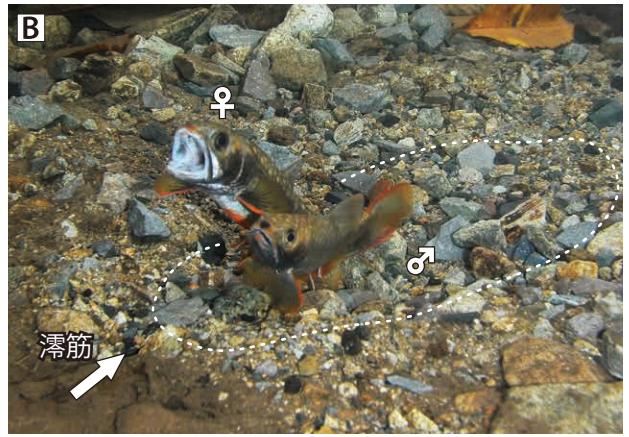
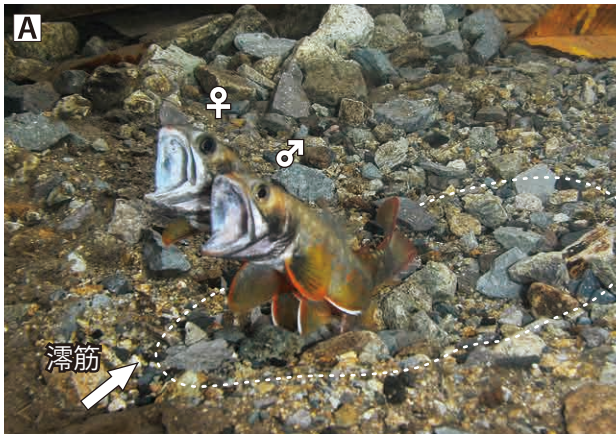
2010年 11月 11日

破線：産卵床 矢印：産卵ポイント 北広島町大塚女鹿原川 標高 700m

H：産卵直前のメスの「クラウチング」

破線：産卵床 矢印：産卵ポイント

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010年 11月 11日



A：ペアメス・ペアオスによる産卵・放精の瞬間

口を大きく開き，各鰭を開き，全身を痙攣させて放卵・放精を行う。

胸鰭が反り返り，「やじろべえ型」にして水平バランスをとる。

破線：産卵床

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010 年 11 月 11 日

B：ペアメス・ペアオスによる産卵・放精の直後

産卵・放精の直後，口を閉じるタイミングは必ずしも同時ではないことが多い。

破線：産卵床 北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010 年 11 月 11 日

C：産卵・放精直後の「舞」

産卵ポイントを集中的に「舞」を行うペアメス。

ペアオスもペアメスにシンクロし，「舞」を数秒間行うことがある。

破線：産卵床 矢印：産卵ポイント

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010 年 11 月 11 日

D：産卵・放精直後の「舞」

産卵ポイントを集中的に「舞」を行うペアメス。

ペアオスは後方で待機する。

破線：産卵床 矢印：産卵ポイント

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010 年 11 月 12 日

E：産卵・放精直後に劣勢オスが侵入し，ペアオスが排除する。

ペアメスは産卵ポイントで「舞」を継続する。

庄原市西城町中尺田大羽川 (広島県天然記念物地域) 標高 700m 2012 年 10 月 31 日

F：優勢オスの咬みつき

ペアオスが劣勢オスを排除していたが，執拗に劣勢オスが産卵床に侵入するので，咬みついた。

ペアメスは「舞」を中断し，後方で待機する。

矢印：産卵ポイント

庄原市西城町中尺田大羽川 (広島県天然記念物地域) 標高 700m 2012 年 10 月 31 日

G：埋戻しの「スリ」

ペアメスは濡筋から 45～90°の方向の「スリ」を行い，産卵床を埋めていく。ペアオスは後方で待機。

破線：産卵床 矢印：産卵ポイント

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010 年 11 月 11 日

H：埋戻しの「スリ」

ペアメスは濡筋から 45～90°の方向の「スリ」を行い，産卵床を埋めていく。ペアオスは後方で待機。

破線：産卵床 矢印：産卵ポイント

北広島町大塚女鹿原川 標高 700m 2010 年 11 月 12 日