

繁殖時におけるゴギ *Salvelinus leucomaenis imbricus* の 優勢雄による利己的な行動

内藤 順一

認定 NPO 法人 西中国山地自然史研究会

The selfish behavior by the dominant males of Gogi char, *Salvelinus leucomaenis imbricus*, in the breeding behaviors

Jun-ichi NAITO

Abstract : During observations of the breeding behaviors of Gogi char (*Salvelinus leucomaenis imbricus*) in Shisogawa, pair (dominant) males were seen eating spawned eggs fertilized by dominant males as well as by sneak-spawning (sneaker) males. This is thought to be selfish behavior by the dominant males, the attempt to remove eggs fertilized by sneakers so as to eliminate their genes from the next generation. It might be that dominant males also eat eggs fertilized by dominant males because they cannot distinguish between eggs fertilized by dominant males and those fertilized by sneakers.

はじめに

ゴギ *Salvelinus leucomaenis imbricus* は西中国山地と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、これらの地域はイワナ属のほぼ西南限に位置している（内藤 2010）。ゴギの繁殖行動については、佐藤（1952）、佐藤・竹下（1954）や佐藤（1963）が中央中国山地に位置する広島県庄原市西城町尺田の熊野川から報告しているが、これらは地上からの観察であり、細かい行動については記述されていない。また、木村（1977）は島根県美濃郡匹見町紙祖山笹山高地先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。また、内藤・田村（2015）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より撮影し、♂では「アタック」「ブルブル」の2行動に、♀では「スリ」「クラウチング：腰つけ」「舞」の3行動に大別されることを報告し、それぞれの行動型を定義している。

今回、ペア雌が産卵した際、ペア雄（優勢雄）が放精したにもかかわらず、その卵をペア雄（優勢雄）が食べる（以降、食卵と記述する）という利己的な行動が観察されたので、その概要を報告する。

調査地の概要

調査地は島根県益田市匹見町三葛^{みかづら}である。ここは高津川の支流である匹見川の支流の紙祖川の最上流域にあり、広島県、山口県、島根県の県境付近にまたがる額々山（1,279.0m）と寂地山（1,233.9m）の北西斜面に位置している（図 1）。集落周辺には僅かな水田が点在し、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分布しているが、標高 650m 以上ではコナラやミズナラ *Quercus crispula* の落

葉広葉樹が溪谷まで迫っている。川幅は10～15m, 流幅は6～8m, 水深は40～150cm, 水深2～3mの淵や落ち込みが連続する溪流で, 河川形態はAa型, 河川勾配は約100/1000である。観察地の1km下流には砂防ダムが設置されているため, ヤマメ *Oncorhynchus masou masou* などの遡上性魚類が移動できないために, 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, 最上流域の魚類相を示している。また, 周辺にはナガレタゴガエル *Rana sakuraii* が生息し, 支流は山葵畑になっており, ハコネサンショウウオ *Onychodactylus japonicus* などが生息している。

調査方法

観察は紙祖川の標高680m地点(北緯34.3度, 東経132.2度)で行った。予備調査は2015年11月6日に実施し, 本種の生息域を把握した後, 本調査は2016年11月7日に実施した。ゴギは大変臆病な魚であり, 小さな物音で一時隠れてしまうが, 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, 産卵床周辺にガラス水槽の中にカメラを組み込み, 家庭用ビデオカメラで繁殖行動をモニターしながら撮影をおこなった。早朝7時から17時頃まで実施したが, ここでの繁殖行動はほぼ15時で終っていた。

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, 逆に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。今回の観察では, 見つけた時には産卵床が概ね90%程度出来上がっていたので, 直ちにビデオカメラとカメラを設置し, ペアが帰床するのを待つて繁殖行動を記録した。



図1 調査地

調査結果

観察ポイント周辺には産卵床を造りかけていた雌(♀1とする)と、♀1とペアを組んでいた雄(♂2とする)と、最大個体の雄(♂1とする)と、スニーカー(♂3,♂4)の5個体が確認された。それぞれの体長は目測であるが、♀1は約20cm(3齢)、♂1は約25cm(4齢)、♂2は約20cm(3齢)、♂3,♂4は約15cm(2齢、♂3>♂4)と測定された。ビデオカメラやカメラは産卵床から約70cm(繁殖に影響の無い距離)離し、9:27に設置を完了した。♂2はビデオカメラやカメラの設置直後から散発的に帰床していたが、♀1が完全に帰床したのは1時間34分後の11:01であった。11:01から15:04までの4時間3分間に、繁殖行動に関する610枚を撮影した。その中で、重要な繁殖行動写真33枚を抽出し、時系列でその行動の分析を行った。なお、以下に述べる雄の行動「アタック」「ブルブル」、雌の「スリ」「クラウチング:腰つけ」「舞」は内藤・田村(2015)を参照されたい。

考察

ゴギの食卵については、内藤(2011)が2009年10月29日に庄原市西城町上尺田の熊野川において、ペア雄(優勢雄)がスニーカーを追尾していなくなった直後に、周辺から劣勢群(4~5匹、雌雄は区別できない)が出没し、受精卵を食べたことを記録している。本報告はペア雄(優勢雄)が放精した受精卵とスニーカーが放精した受精卵をペア雄(優勢雄)が食べた事例で、内藤(2011)の報告とはやや異なる。

食卵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、劣勢群は産卵床を造れなかった雌个体か、またはペアになれなかった劣勢雄である。ペア雄(優勢雄)がいなくなった直後から食卵を始めたことから、内藤(2011)は劣勢群がペア雄(優勢雄)の受精卵を食べる行動を、劣勢群が繁殖できなかったために、ペア雄(優勢雄)の受精卵を食べることで、ペア雄(優勢雄)の遺伝子を持つ受精卵を除去しようとする利己的な行動としている。これに対して、今回の事例はペア雄(優勢雄:♂1)とスニーカー(♂3と♂4)の3個体が14:35に放精している事例である。ペア雄(優勢雄)は14:18に1回目の放精をしており、ペア雌(♀1)が放卵した時には♂1の精液が少なく、スニーカー(♂3と♂4)の精液の方が多かったために、♂1が食卵したと考えられる。つまり、♂1が食卵することによって、自己(♂1)の受精卵も排除することにもなるが、スニーカー(♂3と♂4)の遺伝子を持つ受精卵を排除しようとした行動と考えられ、ペア雄(優勢雄)の利己的な行動といえる。また、ペア雄(優勢雄)の利己的な行動として、内藤(2012)は2010年11月12日に北広島町の女鹿原川において、放卵・放精直後からペア雄(優勢雄)がペア雌の尾鰭や背鰭を咬み、数分後には完全に口に銜え、振り回す行動が25分間継続したことを記録している。この事例の産卵床は狭かったので、ペア雄(優勢雄)が産卵床に入れなかったため、ペア雄(優勢雄)の精液が放卵された卵に届かず、受精がうまくできなかったことが原因であると推定している。今回の場合、ペア雄(優勢雄:♂1)が放精した瞬間には♀1は放卵していなかった。また、♂1の精液は少なく、スニーカー(♂3と♂4)の精液の方が多く、スニーカー(♂3と♂4)の放精後に♀1が放卵した。こうした行動は偶然に起こったことではあるが、ペア雄(優勢雄:♂1)は受精がうまくいかず、スニーカー(♂3と♂4)の受精卵の方が多く残ることが予想されたので、食卵することによって、スニーカー(♂3と♂4)の受精卵を少なくしようとしたのではなかろうかと考えられる。

内藤(2011)はペア雌が「舞」をしながら、劣勢群の食卵を制止しようとしたことを記録しているが、今回の事例ではペア雌(♀1)はペア雄(優勢雄:♂1)の食卵を制止しなかった。ペア雌(♀1)が食卵を制止しなかったのは、主に劣勢群(♂3,♂4)の受精卵の方が、ペア雄(優勢雄:♂1)の受精卵より多かったと考えられるが、これはあくまで憶測であって、今後、事例を集めて判断したいと考えている。

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田村龍弘氏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

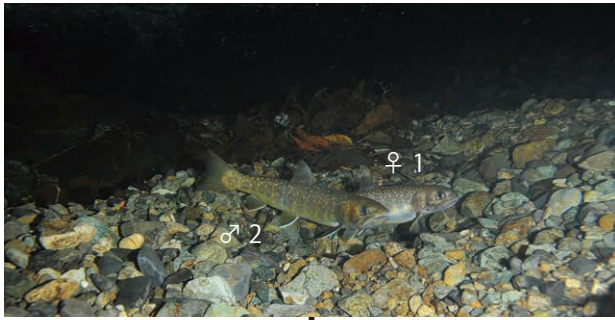
教育振興会事務局長 中村慎吾博士に対し深甚なる謝意を表す。

摘要

1. 紙祖川の標高 680m 地点でゴギの繁殖行動を観察し、ペア雄（優勢雄）の行動を記録した。
2. スニーカーが放精した受精卵をペア雄（優勢雄）が食べる行動は、ペア雄（優勢雄）以外の遺伝子を排除しようとする、ペア雄（優勢雄）の利己的な行動と考えられる。ペア雄（優勢雄）が放精し、受精した卵をペア雄（優勢雄）が食べた行動は、その受精卵がペア雄（優勢雄）の放精によるものか、それともスニーカーによるものか、区別できないためと考えられる。

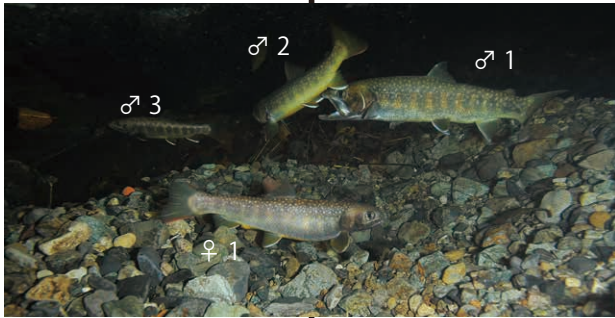
引用文献

- 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
- 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。Red Data Book 2014 日本の絶滅のおそれのある野生生物 4 汽水・淡水魚類：290-291p. 環境省自然環境局野生生物課希少種保全推進室
- 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（2012）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・田村龍弘（2015）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。高原の自然史 16：35-50.5pls.



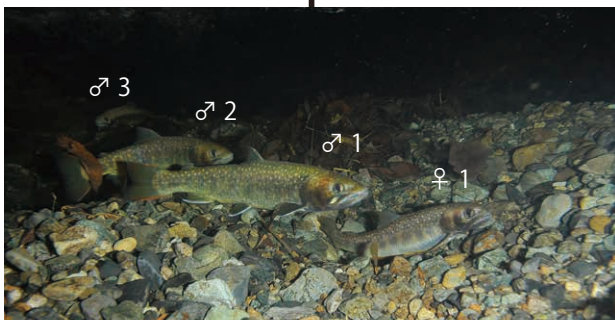
1 時間 15 分

11:16 ♂2 は淵に隠れていた ♀1 を誘導し、11:01 に帰床した。帰床後、♀1 はスリ、クラウチングを始めた。♂2 が ♀1 の後方に定位していたら、♂3、♂4 が産卵床に入り込んだため、♂2 による ♂3 と ♂4 への攻撃が始まった。♂2 が ♀1 を誘導したことから、♂2 と ♀1 が最初のペアと考えられる。



8 分

12:31 12:13 に ♂1 が産卵床に入り込み、♂1 と ♂2 の闘争が始まった。♀1 はスリとクラウチングを継続している。時折、♂3 と ♂4 も産卵床に入り込むため、♂1 は排除しようとする。図は ♂1 が ♂2 を咬んで排除しようとしている場面である。



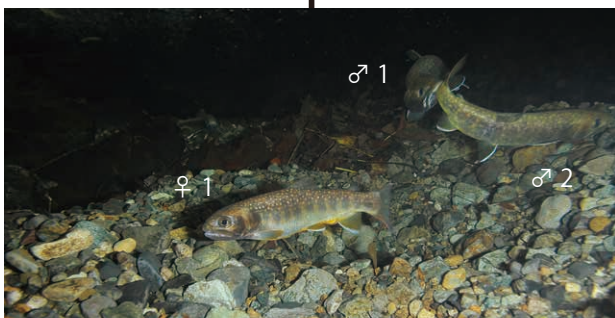
4 分

12:39 約 8 分の闘争後、♂1、♂2、♂3 の順位が決まり、♂2 と ♂3 は ♂1 の前に出られなくなった。♀1 はスリとクラウチングを継続している。図は ♀1 がクラウチングを行い、産卵床の深さを確かめている場面である。最大個体の ♂1 が乗っ取り、ペアが代わった。



5 分

12:43 ♀1 がクラウチングを行い、放卵の姿勢をとると、ペア ♂1 が放精の姿勢をした。しかし、♀1 が放卵しないので、体をすり寄せてアタックをした。♂2 はスニーカーとして産卵床に入った。その後、♂1 は ♂2 を追尾し、攻撃をした。



12:48 ♂1 が ♂2 の尾鰭を咬む。その後、67 分間 ♀1 はスリとクラウチングを繰り返す、産卵床をつくる。♂2 や ♂3 が産卵床に入り込むので、♂1 は ♂2 を追尾するが、♂3 は小さいので追尾しなかった。13:40、♂1 が口を開き、1 回目の産卵の請求(ブルブル)を行う。

1時間7分



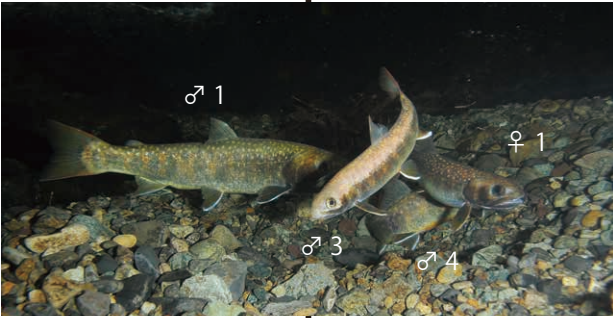
13:55 ♂ 1 が ♀ 1 に対して、2 回目の産卵の請求 (ブルブル) を行う。直後、口を大きく開いた (2 回目)。2 回目の請求はスニーカーのいない時に行われた。

10 秒



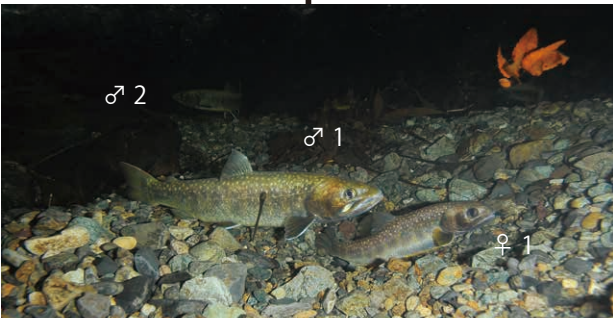
13:55 2 回目の産卵の請求を行った直後、♂ 1 が ♀ 1 に対して、口を大きく開いて、3 回目の産卵の請求 (ブルブル) を行う。請求はスニーカーのいない時に行われた。その後、♀ 1 はスリとクラウチングを繰り返した。

11 分



14:06 ♂ 1 が ♀ 2 を追尾していると、♂ 3 と ♂ 4 が産卵床に入り込み、あわてて ♂ 1 が帰床し、♂ 3 と ♂ 4 を排除した。産卵が近いことがスニーカーにも解るようである。

4 分



14:10 ♂ 1 が ♀ 2, ♂ 3, ♂ 4 を排除していたら、♀ 1 がクラウチングを行ったので、(放卵するかもしれないので)、♂ 1 は急いで帰床し、後方で待機した。

8 分



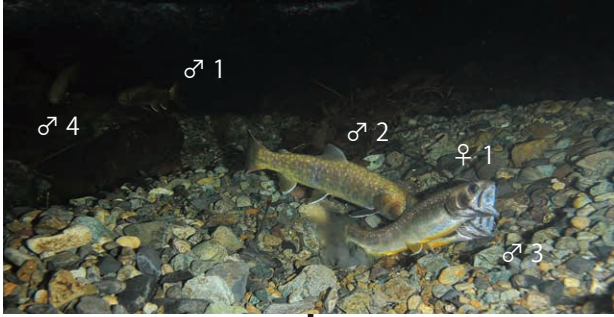
14:18 ♂ 1 と ♀ 1 のペアで 1 回目の放卵・放精行動を行うが、♀ 1 は放卵せず、♂ 1 は放精した (1 回目)。♂ 1 の体側に白く写っているのが精液である。♂ 1 と ♀ 1 の口が開いていないのは、シャッターが遅れたためである。

4分



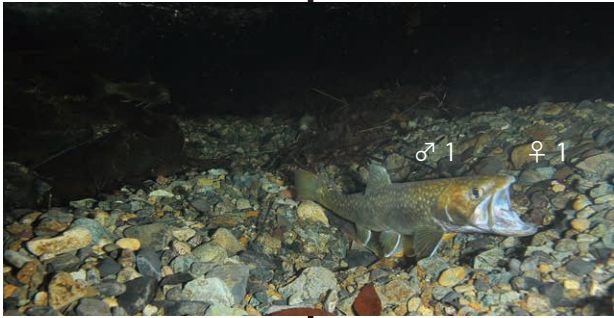
14:22 ♂ 1 と ♀ 1 のペアで 2 回目の放卵・放精行動を行う。♀ 1 は口を開き (2 回目), ♂ 1 も口を開くが, 放卵・放精しなかった。

2分



14:24 ♂ 1 が ♂ 4 を追尾し, 産卵床を離れた時に, ♀ 1 が口を開き (3 回目), ♂ 3 が産卵床に入り込み, 放精したが, ♀ 1 は放卵しなかった。♂ 2 がスニーカーとして産卵床に入ろうとしている。

4分



14:28 ♂ 1 と ♀ 1 のペアで 4 回目の放卵・放精行動を行う。♀ 1 は口を開き (4 回目), ♂ 1 も口を開くが, 放卵・放精はしなかった。♀ 1 は ♂ 1 に隠れて見えない。

4分



14:32 ♂ 1 と ♀ 1 のペアで 5 回目の放卵・放精行動を行う。♀ 1 は口を開き (5 回目), ♂ 1 も口を開くが, 放卵・放精はしなかった。♂ 3 が後方で待機し, ♂ 4 が産卵床周辺を遊泳している。

2分



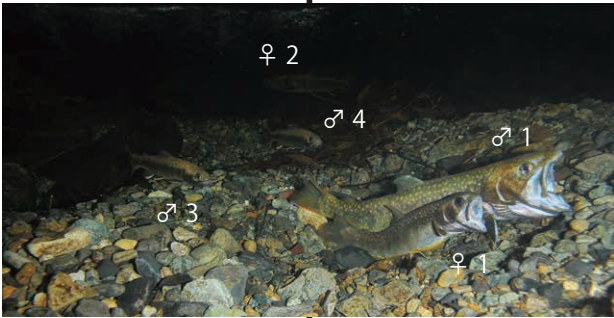
14:34 ♂ 1 と ♀ 1 のペアで 6 回目の放卵・放精行動を行う。♀ 1 は口を開き (6 回目), ♂ 1 も口を開くが, 放卵・放精はしなかった。♂ 3 と ♂ 4 がスニーカーとして産卵床に入ろうとしている。

1分



連続写真

14:35 ♂ 1 と ♀ 1 のペアで 7 回目の放卵・放精行動を行う。♀ 1 は口を開き (7 回目), ♂ 1 も口を開くが, 放卵・放精はしなかった。♂ 3 と ♂ 4 は産卵床周辺を遊泳している。



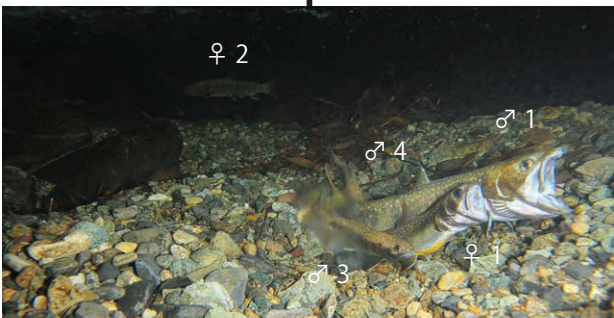
連続写真

14:35 ♂ 1 と ♀ 1 のペアで 8 回目の放卵・放精行動を行う。♀ 1 は口を開き (8 回目), ♂ 1 も口を開く。♂ 3 と ♂ 4 がスニーカーとして産卵床に入ろうとしている。♂ 2 は後方を遊泳している。



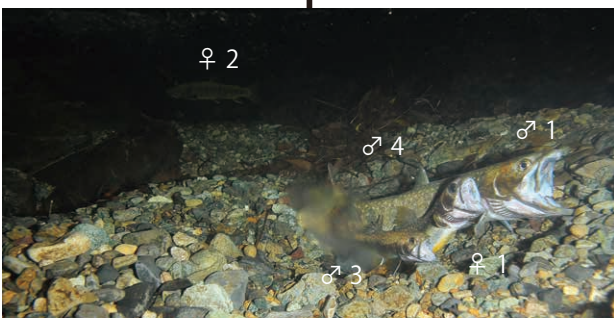
連続写真

14:35 ♀ 1 は口を開き, ♂ 1 も口を開き, 放精が始まる (♂ 1 は 2 回目)。♂ 3 と ♂ 4 がスニーカーとして産卵床に入ろうとしている。♂ 2 は後方を遊泳している。精液は放出されているが, 未だ放卵されていない。



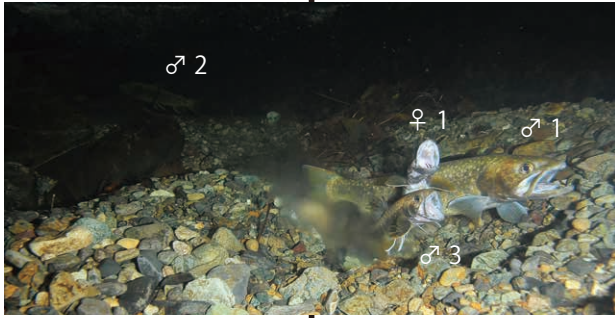
連続写真

14:35 ♀ 1 が口を開き, ♂ 1 も口を開き, 放精が始まる (♂ 1 は 2 回目)。♂ 3 と ♂ 4 がスニーカーとして産卵床に入る。♂ 2 は後方で遊泳している。精液は放出されているが, まだ放卵されていない。



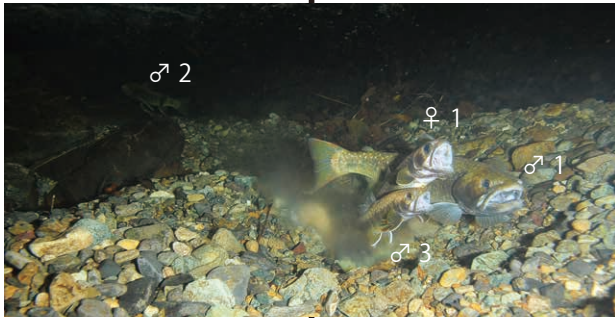
14:35 ♀ 1 が口を開き, ♂ 1 も口を開き, 放精が始まる (♂ 1 は 2 回目)。♂ 3 と ♂ 4 がスニーカーとして産卵床に入り, 放精が始まる (♂ 3 は 2 回目, ♂ 4 は 1 回目)。♂ 2 は後方を遊泳しているが, 繁殖には参加しない。精液は放出されているが, まだ放卵していない。

連続写真



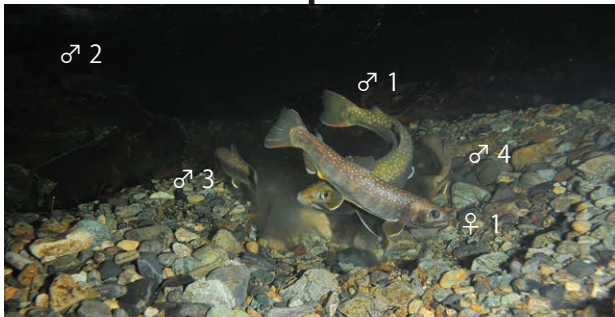
14:35 ♂1, ♂3, ♂4の精液が拡がり, ♀1が放卵する。口の開け方から推察すると, ♂1は放精を終えているようである。♂4は♂1に隠れて見えない。♂2は後方を遊泳したままで, 繁殖には参加しなかった。

連続写真



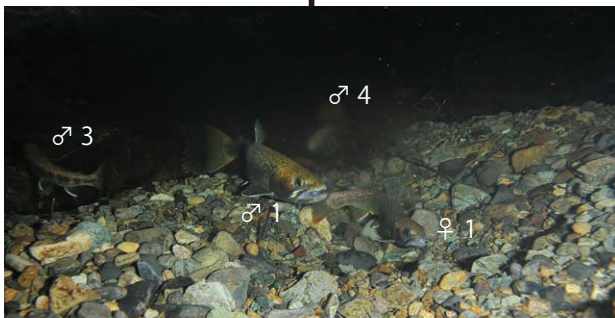
14:35 ♂1, ♂3, ♂4の精液が拡がり, ♀1の放卵が続く。口の開け方から推察すると, ♂1は放精を終えているようである。しかし, ♂1の精液量が少ないようであった。♂2は後方を遊泳したままで, 繁殖には参加しなかった。

連続写真



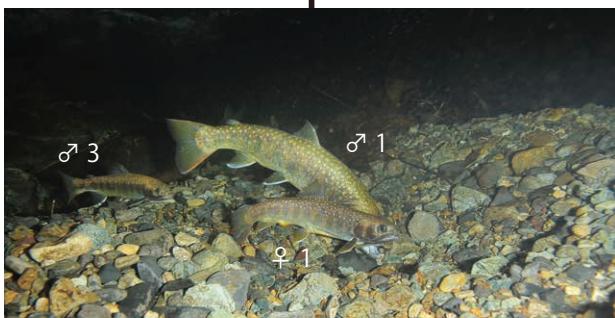
14:35 放卵・放精時間は約2秒。放卵完了直後からペア(♀1と♂1)による「舞」を始め, 精液の拡散を行う。♂3と♂4は♂1から攻撃を受けるので, 産卵床からすばやく逃避する。♂2は後方で遊泳したままで, 繁殖には参加しなかった。

連続写真



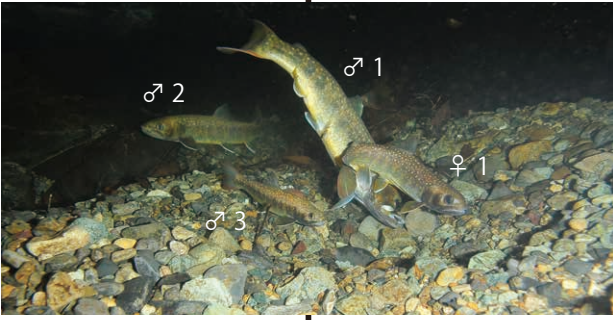
14:35 ♀1は産卵ポイントで「舞」を行い, ♂1は♀1の後方で「舞」を行う。♂3と♂4は産卵床の後方へ逃避する。

連続写真



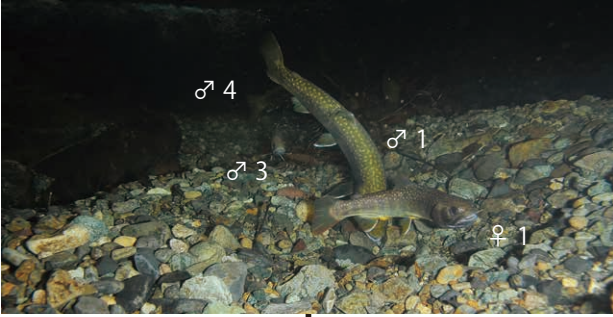
14:35 ♂1による食卵の開始 ♂1は5秒間「舞」を行ったが, 「舞」を中断し, その直後から食卵を始める。♀1は「舞」を続け, ♂1を攻撃しなかった。♂3は後方で待機し, ♂1を攻撃しなかった。

連続写真



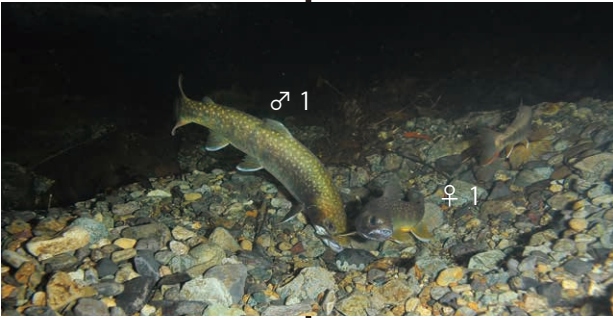
14:35 ♂ 1は「舞」を中断し、食卵を続ける。♀ 1は「舞」を続け、♂ 1を攻撃しなかった。♂ 3は産卵ポイントに入り込むが、♂ 1を攻撃しなかった。♂ 2は産卵床周辺を遊泳している。

連続写真



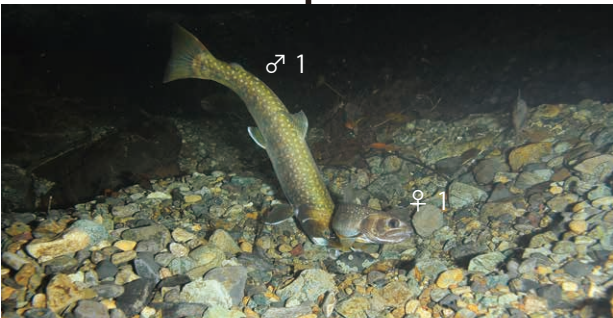
14:35 ♂ 1は食卵を続ける。♀ 1は「舞」を続け、♂ 1を攻撃しなかった。♂ 3は産卵床の後方で待機し、♂ 1を攻撃しなかった。♂ 4は産卵床周辺を遊泳している。

連続写真



14:35 ♂ 1は食卵を続ける。♀ 1は「舞」を続け、♂ 1を攻撃しなかった。

連続写真



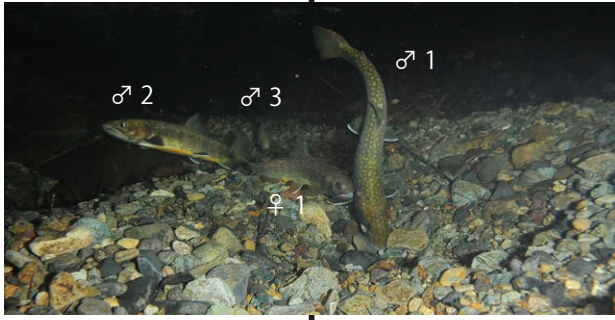
14:35 ♂ 1は食卵を続ける。♀ 1は「舞」を続け、♂ 1を攻撃しなかった。

連続写真



14:35 ♂ 1は食卵を続ける。♀ 1は「舞」を続け、♂ 1を攻撃しなかった。♂ 3, ♂ 4は産卵床周辺を遊泳していたが、♂ 1を攻撃しなかった。

連続写真



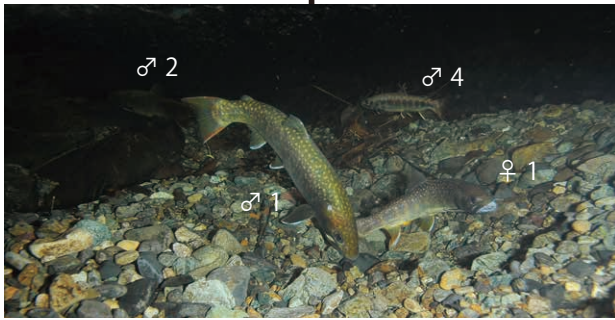
14:35 ♂ 1 は食卵を続ける。♀ 1 は「舞」を続け、♂ 1 を攻撃しなかった。♂ 2 は産卵床周辺を遊泳している。♂ 3 は後方で待機しているが、♂ 1 を攻撃しなかった。

連続写真



14:35 ♂ 1 は食卵を続ける。♀ 1 は「舞」を続け、♂ 1 を攻撃しなかった。

連続写真



14:35 ♂ 1 は食卵を続ける。♀ 1 は「舞」を続け、♂ 1 を攻撃しなかった。約 1 分間で♂ 1 は卵を食べ尽くす。♂ 3、♂ 4 は産卵床周辺を遊泳している。食卵の後、♂ 1 は♀ 1 が「舞」を行っている間は後方に待機し、15:04 に♂ 1 は産卵床周辺から姿を消した。