シロギスの産卵リズムに及ぼす光周期と水温の影響^{*1}

古川 清, 會田勝美, 吉岡 基, 佐藤英雄, 羽生 功

(1991 年 5 月 15 日受付)

Effects of Photoperiod and Water Temperature on the Spawning Rhythm of Shirogisu *Sillago japonica*Kiyoshi Furukawa,^{*2} Katsumi Aida,^{*2} Motoi Yoshioka,^{*2} Hideo Satoh,^{*3} and Isao Hanyu^{*2}

In order to investigate spawning rhythms of shirogisu, a daily spawner, the spawning time of individual females was monitored every 15 minutes. Females oviposited spontaneously during 1800-2400 h almost every day in summer under natural conditions. The spawning time was highly correlated to the water temperature of sea water 2 or 3 days before. It was confirmed experimentally that high temperature retarded the spawning time and low temperature advanced it in the same female.

Under constant darkness, shirogisu spawned daily. Spawning time gradually delayed about 15 minutes per day after a 4- or 7-day gap. In the experiment, shifting and changing photoperiods, spawning occurred 17.6-17.7 hours after the time of light-on, irrespective of the phase and duration of light periods. It was suggested that the spawning rhythm of shirogisu is based on the inner circadian rhythm of the fish and synchronized to 24 h photoperiod with the time-cue of the onset of the light phase.

シロギスは本邦沿岸域に普通に見られる小型海産魚であり、同一雌がほぼ毎日産卵を続けることが知られている。¹⁾ 産卵期間内に同一の雌が連日にわたって産卵することが確認されている魚種は稀ではなく、他にもメダカ,²⁾ マダイ,³⁾ トビヌメリ,⁴⁾ 等が知られている。これらの魚種は一日の内の特定の時間帯に産卵することから、明瞭な日周産卵リズムをもつものと考えられるが、それがどのような条件により決定されているかを調べた例は少なく、メダカにおいて光周期の関与が知られているに過ぎない。^{2,5,6)}

本研究では、シロギスの個体毎の産卵リズムを調べるために、雌1尾を3尾の雄とともに一水槽内に収容し、産卵時刻を詳細に調べた。まず屋外水槽において産卵リズムを産卵期間全体にわたって観察し、自然条件下における産卵リズムと環境要因との関係を調べ、次いで屋内水槽において水温、光周期の産卵リズムに与える影響について実験的に検討した。

材料および方法

東大農学部附属水産実験所（静岡県舞阪町）において1981年から1985年にかけて、5つの実験を行った。

親魚 実験前年の6月に神奈川県平塚市地先で釣獲し、水産実験所に移送したシロギスと、同じく実験前年の9~10月に静岡県浜名湖内で釣獲したシロギスを蓄養し翌年の実験用親魚とした。親魚は鱭切りにより雌雄をマークした後、屋外コンクリート水槽（8×2×1 m）に収容し、ウナギ用配合飼料を1日1回給餌して翌年まで蓄養した。使用した魚は実験終了時において、雌：体長16.5-19.5 cm、体重54-91 g、雄：体長14.6-18.8 cm、体重40-83 gであった。

産卵水槽 実験1では屋外コンクリート水槽（4×1×0.8 m）4面を使用し、実験2~実験5では屋内コンクリート水槽（2×1×1 m）2~8面を使用した。各水槽には水面下数 cm を排水口とするサイホンを設置して全排水を水槽外に導くようにし、さらに各実験の際に使用した全

^{*1} 本研究の一部は、昭和57年度日本水産学会春季大会および昭和60年度日本水産学会中部支部例会において発表した。

^{*2} 東京大学農学部水産学科魚類生理学講座 (Laboratory of Fish Physiology, Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, University of Tokyo, Tokyo 113, Japan).

^{*3} 東京大学農学部附属水産実験所 (Fisheries Laboratory, Faculty of Agriculture, University of Tokyo, Maisaka, Shizuoka 431-02, Japan).

水槽の排水を1カ所に導いて水槽毎に設けた集卵ネット上に落とし、産出卵の有無を水槽内の魚に影響を与えずに調べることができるようにした。テストの結果、この方法では卵の産出後遅くとも2~3分以内に集卵ネット上に卵が排出されることが確認された。屋内水槽は、水槽上面を厚ベニヤ板と塩化ビニル製黒シートで遮光し、その下に40W蛍光灯1灯を設けてタイマーにより光周期を調節できるようにした。

産卵観察 各実験を通じて、産卵水槽には雌1尾雄3尾を収容し、浜名湖の表層水を汲み上げた海水を注水した。実験2を除いて水温制御は行わず、注水量は約20ℓ/分とした。給餌は原則として1日1回午前中に行った。産卵の確認は通常は夕刻から深夜にかけて15分間隔で行い、集卵ネット上に卵の確認された時刻を産卵時刻とした。前日産出された死卵、未孵化卵等が疑われる場合は顕微鏡で新鮮卵かどうかを確認した。水温は水槽内に投入したサーミスタ温度計の出力を自記記録した。塩分濃度は注水海水の電気伝導度を自記記録し、水槽内の塩分濃度の記録に代用した(サーミスタ温度計、電気伝導度計は東亜電波工業(株)製、記録計は横河電機(株)製を使用)。両記録は0~23時の毎正時の値を平均してその日の平均水温、平均塩分濃度とした。

実験1 屋外自然条件下での産卵リズムの観察 産卵観察は蓄養水槽においてまだ産卵を始めていない1981年5月8日に親魚を産卵水槽に収容して開始し、産卵停止後10日目の10月15日に終了した。

実験2 水温制御実験 光周期を明期7~21時の14時間(以下14Lと略記)と一定にし、水温を変化させて産卵時刻の変動を調べた。実験は4例行った。各水槽にはヒートポンプ型加熱冷却装置(タカラ工業(株)、アクアレックス(株))1台を設置し、飼育水を循環させて水温を制御した。設定温度を30, 28, 26, 23°Cとし、一定水温で10日間前後産卵時刻を調べた後、別の設定温度に変える方法をとった。設定温度の変更は産卵確認後1~2時間以内に行った。

実験3 明期暗期移動実験 屋内水槽6面を使用して光周期を下記の如く変化させた。

第1期: 8月1日~8月23日(23日間) 14L・明期5時~19時

第2期: 8月24日~9月6日(14日間) 14L・明期0時~14時

第3期: 9月7日~9月21日(15日間) 19L・明期0時~19時

2水槽は対照として全期間14L(明期5時~19時)のままとした。

実験4 恒明, 恒暗実験 7月24日から約4週間15L(明期4時~19時)においた後、8月17~21日の

間に3水槽を連続照明(恒明条件)、4水槽を連続暗黒(恒暗条件)に移行した。24~28日後の9月13日には再度前と同じ15L(明期4時~19時)に戻して9月30日まで産卵時刻の変動を観察した。恒明, 恒暗期間中の給餌は2日に1回とし、恒暗条件においては、その日の産卵を終えた後の1~3時に暗黒下で遮光蓋を開けて行った。産卵確認は時間帯により30分間隔となった場合もあった。

実験5 短い明期を与える実験 4水槽を使用して光周期を下記の如く変化させた。

第1期: 8月9日~8月22日(14日間) 14L・明期7時~21時

第2期: 8月23日~9月12日(21日間) 3L・明期3時~6時

第3期: 9月13日~9月25日(13日間) 14L・明期3時~17時

結 果

実験1 屋外自然条件下での産卵リズムの観察 産卵観察期間中の産卵時刻と水温、塩分濃度の変化をFig. 1に示した。

1) 産卵期間 産卵は5月13日に2尾がごく少量の卵を出した例に始まり、9月末~10月初めまで続いた。6月10日に2水槽、7月1日に1水槽の魚を、産卵回数が少ないために交換したが、7月1日以降は雌4尾全部が若干の産卵休止日はあるもののほとんど連日産卵を繰り返し、1尾は138日間(5月13日~9月27日)に112回、他の1尾は142日間(5月13日~10月1日)に114回の産卵を行った。産卵開始期、産卵終了期の水温は共に22°C付近であった。

2) 産卵時刻 産卵は夕刻以降18~24時に行われ、大半は暗くなってからであったが、早い場合には日没近くの明るい間にも産卵が観察された。個体毎の産卵時刻の変動を見ると、産卵開始からしばらくは産卵休止日も多く、産卵時刻の変動が激しいため産卵リズムに一定した傾向は認めにくかった。6月後半からは個体毎の産卵時刻は波を打って前進後退するような変動を示すようになり、また個体間でも変動の波が同期してくる傾向が認められた。7月後半からは産卵休止日も減り、個体間の産卵時刻の変動もかなり同期した。8月に入ると変動しながらも産卵時刻は次第に遅くなり21時から23時の間に集中した。9月以降も雌4尾はほとんど同期した産卵時刻の変動を示し、産卵時刻は19時~22時とやや早くなって産卵を停止した。

3) 産卵時刻と水温・塩分濃度との関係 浜名湖の表層水を汲み上げた海水を使用しているため、水温、塩分濃度共に気象の影響を強く受けた。水温は気候の周期的変

Fig. 1. Daily changes of water temperature (mean±range) (A), salinity of sea water (mean±range) (D), spawning time of four females (C) and mean spawning time (B). In (B), open circles and solid circles indicate averaged time of three females and four females respectively. The days when one or two female spawned are omitted. In (C), ○, □, ● and ▲ indicate individual female. Solid line indicates that spawning occurred in successive day and broken line means intervening of no-spawning day.

動と対応して5~15日程度の周期の大きな波を打ちながら、5月上旬の20°C付近から徐々に上昇して行き8月上旬には28°Cに達した。9月に入ってから台風の影響で急低下した後は25°Cを越えることなく、9月末には22°C台へ低下した。塩分濃度は5月から7月上旬までは30‰前後を維持したが、7月後半の梅雨末期の大雨とそれに続く台風に伴う豪雨により極端な低下を招いた。その後回復し8月中は25~30‰の間を推移し、9月に入ってから再度の台風による雨でもう一つの谷を迎え、徐々に30‰付近まで回復して9月末となった。産卵時刻と水温・塩分濃度との関係を見るために、雌4尾中3尾以上が産卵した日の産卵時刻の平均を求めた (Fig. 1-B)。平均産卵時刻は水温の変動の形にかなり似た形を示した。特に7月25日を底とする水温の谷と7月28~30日の産卵時刻の谷、9月12日を底とする水温の谷と9月14日の産卵時刻の谷の符合が明瞭であり、産卵時刻の波は水温の波に比べ2~3日遅れている傾向が認めら

れた。塩分濃度と産卵時刻との関係を見ると、7月末と9月中旬の産卵時刻の変化は7月27~28日、9月12~13日の塩分濃度の変化と類似していたが、8月3~5日の極端な塩分濃度の低下時には産卵時刻は対応した変化を示さなかった。平均産卵時刻82例とその3日前の日平均水温、当日の日平均塩分濃度との相関を求めると、前者は相関係数 $r=0.757$ 、後者は $r=-0.265$ となり、前者との間に強い相関のあることが認められた。

実験2 水温制御実験 屋内人工照明下の水槽では、実験1の屋外水槽に比べて継続した自然産卵を得るのが難しい傾向があり、孵化率の低い卵を産み続けた例を除外すると、4水槽中2水槽で設定温度4例を、他の2水槽では設定温度2例の実験が可能であった。いずれの場合も産卵水槽に収容した直後の数日と、設定温度を変更した直後の数日を除けば、水温が一定であると産卵時刻もほとんど変化せず、大半は30分以内、変動があっても1時間以内におさまった。水温と産卵時刻の変化の1

Fig. 2. Changes in spawning time of one female by controlling water temperature artificially. Solid and broken line in the spawning time mean the same as Fig. 1-C.

Fig. 3. Relationship of water temperature and spawning time of shirogisu. ◐, ◐, ◑ and ♦ indicate mean spawning time ($\pm$ S.E.) of four females in the periods of constant temperature. Arrows show the changing direction of water temperature.

例を Fig. 2 に示した。Fig. 3 には設定温度変更後の 3 日間を除いて産卵時刻の平均を求め水温との関係を雌 1 尾毎に示した。同じ水温でも個体により産卵時刻は異なるが、同一個体においては水温が高いと産卵時刻は遅く、水温が低いと産卵時刻は早いことが共通して認められた。

実験 3 明期暗期移動実験 光周期を変化させた区の雌 6 尾中 4 尾, 対照区雌 2 尾中 1 尾の産卵時刻は Fig. 4

のようになった。明期 5 時～19 時の第 1 期では産卵時刻は 20～1 時の間を変動していたが、同じ 14L で点灯消灯時刻を 5 時間ずつ早くすると (第 2 期: 明期 0 時～14 時), 3～4 日の移行期の後に 16～19 時の間に産卵するようになった。その後点灯時刻は変えずに消灯時刻のみを 5 時間遅くしても (第 3 期: 明期 0 時～19 時) 産卵時刻は変化しなかった。第 1 期 (23 日間), 第 2 期 (最初の 4 日間を除いた 10 日間), 第 3 期 (15 日間) の産卵時刻の平均は各々 22 時 56 分, 17 時 48 分, 17 時 48 分であり, 点灯から産卵までの時間は各期順に, 17.7, 17.6, 17.6 時間であった。

実験 4 恒明, 恒暗実験

1) 恒暗実験: 15L から恒暗条件へ移した雌 4 尾はすべてが約 4 週間の連続暗黒の中で産卵を継続した (Fig. 5)。明期 4～19 時に馴致期間中, 産卵時刻は変動はあるものの平均 20 時 00 分を中心に推移した。恒暗条件に変えると, 4～7 日後から産卵時刻は徐々に遅れて行くようになった。ただし, 恒暗期間の最後の 1 週間には産卵時刻がやや早くなったり, 少量の未受精卵を排出する例もあった。約 4 週間後の 9 月 13 日に元の光周期に戻すと, 2～3 日後には産卵時刻は前の 15L の期間と同じ時間帯に戻った。雌 4 尾の平均産卵時刻は 20 時 25 分であった。Fig. 6 に産卵時刻の推移の 1 例を示した。恒暗期間中の産卵時刻の遅延の程度を個体毎に最小二乗法により求めると, 4 例は 13.4, 13.6, 16.7, 17.6 分となり, 平均 15.3 分となった。

2) 恒明実験 雌 3 尾中 2 尾は連続照明下で, 断続的ながら産卵を継続した (Fig. 7)。恒明条件へ移した後 1 尾は約 1 週間後から産卵時刻が遅くなって行き早朝から午前へと移行した。他の 1 尾の産卵時刻は移行後約 1 週間から逆に早くなり, 午後から午前次いで早朝へと変化した。両雌共に 15L の光周期に戻すと, 4～5 日後には再

Fig. 4. Effects of three different photoperiod regimes on the spawning time of shirogisu (○, □ and ●). △ indicate the spawning time of the first kept under initial photoperiod throughout the experimental period. Dotted and white area mean dark and light period respectively.

Fig. 5. Effects of constant darkness on the spawning time of shirogisu. Each symbol means individual female. Symbols above the frame indicate the starting day of constant darkness in each female. Dotted and white area mean dark and light period respectively.

Fig. 6. Changes in spawning time of a representative female under constant darkness and 15L photoperiods. Lines in 15L periods indicate mean spawning time and linear regression line is applied in the constant dark period. Spawning time with asterisk are excluded in the calculation. ΔT is the gradient of regression line. Dotted and white area mean dark and light period respectively.

Fig. 7. Effects of constant light on the spawning time of shiorogisu. Each symbol means individual female. Symbols above the frame indicate the starting day of constant light in each female. Dotted and white area mean dark and light period respectively.

Fig. 8. Effects of extremely short length of light period (3L) on the spawning time of shirogisu. Each symbol means individual female. Dotted and white area mean dark and light period respectively.

び元の時間帯に産卵するようになった。

実験 5 短い明期を与える実験 Fig. 8 に雌 3 尾の産卵時刻の推移を示した。自然日長から点灯時刻の遅い 14L (明期 7~21 時) に移したため産卵水槽に収容後 4~5 日間は徐々に産卵時刻は後退したが、その後 0 時 30 分~3 時の間に産卵時刻は安定した。点灯時刻を 4 時間早くすると共に明期の長さを 3 時間にすると (第 2 期: 明期 3~6 時), 産卵時刻は早くなり、3~4 日後には光周期変更前の産卵時刻より 4 時間早い 21~22 時となった。しかし産卵はその後も早くなり続け、第 2 期開始から 19 日目には 15 時付近まで前進した。点灯時刻を変えずに明期を 14L に戻すと (第 3 期: 明期 3~17 時), 産卵時刻は 19 時 30 分~21 時の時間帯まで後退した。第 3 期まで産卵を継続した雌 2 尾の平均産卵時刻は 18 時 35 分であった。

考 察

今回の屋外水槽における観察からもシロギスは同一雌がほとんど毎日産卵を続けることが確認された。産卵期

間はこれまで 6 月下旬~7 月上旬から 10 月上旬、産卵開始・終了時の水温は概ね 22~23°C と報告されており、^{1,7,8)} 本報の観察例も産卵開始が 1 月程早かった点を除いて一致している。5 月上旬に急速に温かくなり水温も平年より高くなったためと考えられる。産卵は 18 時~24 時の間に行われたが、本種は夜間暗い時ばかりでなく明るい時刻にも産卵をすることも見出された。雌個体毎の産卵は 7 月後半以降の産卵盛期と考えられる時期においても時折産卵を休む日があった。産卵休止の理由は不明であるが、産卵を休んだ日をはさんでも次の産卵時刻は大幅にずれるようなことはなく、何等かの概日性のリズムが魚体に存在することが自然条件下の産卵観察からも推定された。

シロギスの産卵時刻の変動は水温との相関が強いことが示された。Kashiwagi, et al.⁸⁾ は調べ方がやや異なるものの、産卵時刻と水温との相関を見出しており、相関係数 0.47~0.69 を得ている。実験 2 により水温と産卵時刻の相関は実験的に確認された。即ち、産卵時刻は低水温では早く高水温では遅くなること、さらに一定水温で

は産卵時刻はほとんど変化しないことが判明した。毎日産卵する魚種であるトビヌメリでは水温を変化させてもその直後を除いて産卵時刻は影響を受けない結果が得られている。⁹⁾ 産卵時刻が水温によって変化することの理由は不明であり、このような現象が他の魚種でもみられるかどうかも含めて今後の検討が必要と考えられる。

実験3によりシロギスの産卵リズムは光周期の影響を強く受けていることが判明した。点灯時刻から産卵までの時間は3期間でまったく一致し、点灯即ち明期の開始が産卵時刻を決定する要因であることが示された。メダカを用いて光周期と産卵時刻の関係を調べた例では、メダカは光周期を変化させてから約一週間の後には明期の開始後約1時間以内に産卵するようになることが知られている。^{5, 8)} トビヌメリにおいて本報のシロギスと類似の実験をした場合、産卵時刻は主として消灯時刻によって決り、消灯前の2時間程の間に産卵が行われる結果が得られている。¹⁰⁾ 魚の産卵が光周期に同期してなされることは、*Trichopsis vittatus*, *T. pumilus*,¹¹⁾ キンギョ,¹²⁾ コイ¹³⁾でも知られており、かなり一般的なことと考えられるが、光周期のどの因子を産卵時刻の調節に使っているかは魚種によって異なっているものと考えられる。

光周期を移動させた実験3では産卵リズムが新たな光周期に同期するまでに3~4日の移行期が認められた。この事実は魚体内因性の概日リズムが存在していることを示唆している。¹⁴⁾ 実際に暗黒中での産卵を観察した結果(実験4)、このことが裏付けられた。暗黒期間後の産卵が再び元の時間帯に戻ったことから、暗黒期間中の産卵は自由継続リズムを示していると考えられる。シロギス雌4尾の示した概日周期は24時間13.4分~24時間17.6分の間にあり、日周行動より求められた魚の概日リズムの周期に比べて、24時間からの変動幅も小さく、個体間の差も少ないようである。¹⁴⁾ ただし、今回のシロギスの実験例では恒暗条件の末期に産卵時刻の遅延の程度がやや鈍くなっている傾向が認められた。この時期、水温は9月5日から低下し9月10日からは25°C以下になった。恒暗条件においても産卵時刻が水温の影響を受けるものとする、概日リズムの周期は計算上やや短い値を得た可能性がある。恒明条件下での産卵は個体により変化のしかたがまちまちで、しかも時に跳躍的な変化を示しており、産卵リズムはみだされてしまったと言えよう。恒明条件下での産卵時刻が不規則になる事はメダカでも報告されている。⁹⁾ 恒明条件下では魚体の持つ自由継続リズムが産卵現象にまで反映されないと考えられる。今回の実験の2例では、産卵時刻が跳躍的に変化した後数日間はある範囲の時間帯にとどまる傾向も見られた。このことは産卵リズムをみだす要因を解析する鍵になると考えられ、今後実験例を増やすと共に産卵間

隔などのより詳細な解析が必要であろう。メダカでは恒暗条件下でも産卵が不規則になった結果が得られているが、⁹⁾ メダカの場合通常の産卵は明るい中でのみ行われるため、恒暗条件においては産卵に魚体の持つ概日リズムが反映されないものと考えられる。

実験5の短い明期を与える実験では、明期3~6時の3L期間では産卵時刻が次第に早くなることが観察された。この時の水温については3Lに変更してから16日目の9月7日までは日平均28.2~29.0°Cと大差はなく、それにもかかわらず産卵時刻は9月7日において17時前後、即ち点灯から14時間前後にまで早くなった。その後23~26°Cにまで水温は低下したが、消灯時刻を17時まで遅らせると産卵時刻も後退した点も考え合わせると、3L期間中の産卵時刻の前進は水温に影響されたものではないといえる。3L期間中の産卵時刻の継続した前進は、かならずしも明期の開始時刻のみでは産卵時刻が決らないことを示唆している。Nishi¹⁵⁾はタイリクバラタナゴを使い6時間の明期の後の暗期に2時間の明期を挿入する実験を行い、6Lの明期の開始から13~17時間後に明期が挿入された場合成熟が促進されることから、光感受性の高い時間帯の存在を示した。シロギスの産卵リズムの調節においても、明期の開始から一定の時間帯に光感受性の高い時間帯が存在する可能性があるものと推察される。

以上の結果から、シロギスの日周産卵リズムは魚体の持つ内因性の概日リズムを骨格とし、24時間周期の明暗サイクルに調節する「同調因子」として明期の開始を主として利用していることが判明した。光感受性の高い時間帯の関与も示唆されたが、この点については今後さらに検討する必要がある。

本研究の一部は文部省科学研究費補助金によって行った。

文 献

- 1) 熊井英水, 中村元二: 近大農学部紀要, **10**, 39-43 (1977).
- 2) E. J. Robinson and R. Rough: *Biol. Bull.*, **84**, 115-125 (1943).
- 3) 松浦修平, 古市政幸, 丸山克彦, 松山倫也: 水産増殖, **36**, 33-39 (1988).
- 4) Y. Zhu, K. Furukawa, K. Aida, and I. Han-yu: *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 1865-1870 (1991).
- 5) N. Egami: *Annot. Zool. Japon.*, **27**, 57-62 (1954).
- 6) 高野和則, 春日清一, 佐藤 茂: 北大水産彙報, **24**, 91-99 (1973).
- 7) H. Kumai and M. Nakamura: *Nippon Suisan Gakkaishi*, **44**, 1055 (1978).
- 8) M. Kashiwagi, N. Yamada, Y. Okada, and

- F. Nakamura: *Nippon Suisan Gakkaishi*, **50**, 2135 (1984).
- 9) Y. Zhu, K. Furukawa, K. Aida, and I. Hanyu: *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 1871-1876 (1991).
- 10) Y. Zhu, K. Furukawa, K. Aida, and I. Hanyu: *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 2033-2037 (1991).
- 11) J. A. Marshall: *Anim. Behav.*, **15**, 510-513 (1967).
- 12) N. E. Stacey, A. F. Cook, and R. E. Peter: *J. Fish Biol.*, **15**, 349-361 (1979).
- 13) A. J. G. Santos, K. Furukawa, K. Bando, K. Aida, and I. Hanyu: *Nippon Suisan Gakkaishi*, **52**, 1167-1172 (1986).
- 14) 田畑満生: 水産動物の日周活動 (羽生 功, 田畑満生編), 恒星社厚生閣, 東京, 1988, pp. 79-100.
- 15) K. Nishi: *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **30**, 109-115 (1979).