人為3倍体アユの生殖行動と越冬生残性

稲田 善和, 谷口 順彦

(1991 年 7 月 19 日受付)

Spawning Behavior and After-Spawning Survival in Induced Triploid Ayu
*Plecoglossus altivelis*Yoshikazu Inada,*¹ and Nobuhiko Taniguchi*²

Spawning behavior and after-spawning survival of induced triploid and normal diploid ayu *Plecoglossus altivelis* were observed in an experimental stream. Female triploid did not show spawning behavior, and never came to the spawning bed. On the other hand, male triploid came to the spawning bed and chased female diploid, and took part in spawning activity with male diploid.

Survival rate of female triploid was 80% from the spawning season to next April, being higher than the rate in female diploid.

The problems of releasing triploid ayu to the natural rivers were discussed in relation with spawning behavior and after-spawning survivals.

年魚であるアユ *Plecoglossus altivelis* は、秋季に生殖活動を行った後、そのほとんどが死亡し、越冬することができない。

ところが、人為的3倍体は生殖腺が正常に発達せず、養成池においては、3倍体の雄は大半が死亡してしまうものの、3倍体の雌は越冬して生残することができる。¹⁾

これらの特性をもつ人為3倍体が、繁殖期の河川において正常2倍体と混在した場合、どのような生殖行動や生残性を示すかという点については、未だ検討されていない。

そこで著者らは、自然河川の環境に似せた水路を造り、人為3倍体と正常2倍体を放養して、両者を比較することにより、3倍体の生殖行動と越冬生残性について検討したので報告する。

実験方法

実験用模擬河川 8m×12mのコンクリート池内に、Fig. 1に示したように、コンクリートブロックを用いて幅1m長さ18mの水路を造り、その中に河川から採集してきた石を配置した。アユの産卵床は小砂利が良いとされているので、²⁾ 粒径5~30mmの砂利石を用いて約1.4m²の産卵床を設置した。砂利の厚さは約5~7cm、水深は約12~15cm、流速は13~19cm/secであった。

Fig. 1. Experimental stream for observation on spawning behavior and after-spawning survival of induced triploid and normal diploid fish.

飼育水には地下水を用いたが、水質の悪化を来さず、かつ気温の影響で水温が変化するように、できるだけ注水量を少なくした。また、一定の水流を維持するために、ポンプを用いて用水を循環させた。さらに、産卵放精後死亡した親魚を採取するため、最下流部にネットを斜めに設置した。

生殖行動の観察 生殖行動をみる実験は1989年と1990年の2回実施した。すなわち、実験-Iでは、3倍体の雌雄と2倍体の雌雄の4者が混在する場合の生殖行動を観

*¹ 福岡県内水面水産試験場 (Fukuoka Prefectural Fresh Water Fisheries Experimental Station, Asakura, Fukuoka 838-13, Japan).

*² 高知大学農学部栽培漁業学科 (Department of Cultural Fisheries, Faculty of Agriculture, Kochi University, Nankoku, Kochi 783, Japan).

察し、実験—II では、3 倍体の雄と 2 倍体の雌のみが混在する場合の生殖行動を観察した。

供試魚は、いずれも低温ショック法³⁾で作出した 3 倍体と、同時に通常受精させた 2 倍体を親魚にまで養成したものである。両者の識別は 2 倍体の脂鰭を切除することによってした。

実験—I では、3 倍体の雌雄各 30 尾と 2 倍体の雌雄各 30 尾の計 120 尾を用いた。雌雄の判別は両者とも尻鰭の形態および体型の違いによったが、3 倍体の雌以外の、3 倍体の雄と 2 倍体の雌雄は二次性徴が発現していた。各供試魚の平均体長は、3 倍体の雌が 11.0 cm, 雄が 11.1 cm, 2 倍体の雌が 12.7 cm, 雄は 13.0 cm であった。また、3 倍体雄の生殖行動を水面上から確認し易くするために、背鰭基部に化繊糸を縫い付けて標識とした雄 32 尾 (平均体長 13.8 cm) を追加放流した。実験は 9 月 15 日から生殖行動がみられなくなった 11 月上旬まで行った。

実験—II では、二次性徴が明らかな 3 倍体の雄 50 尾と成熟した 2 倍体の雌 50 尾を用いた。供試魚の平均体長は、それぞれ 14.3 cm と 13.9 cm であった。実験は 10 月 4 日～12 月 28 日の間に行った。

供試魚の観察は、実験期間中は毎日行ったが、必要に応じて VTR や写真撮影による確認も行った。特に、産卵床における瀬付き行動や産卵放精活動を中心に観察した。また、随時、産着卵の状態も観察した。

越年生残性 1989 年の生殖行動実験—I の供試魚について、ひきつづき越年生残性に関する観察実験を行った。実験期間は、自然死する親魚がみられ始めた日から翌春までとした。生残尾数の変化をみるために、産卵放精を終えて衰弱あるいは死亡して下流のネットに流れ着いた親魚をその都度採取した。3 倍体または 2 倍体であることの確認は、脂鰭の有無、および開腹して生殖腺をみるることによってした。また、実験終了時の生残魚について、尾数と生殖腺重量を計測した。

結 果

生殖行動 1989 年の実験—I において、産卵期が近づくると雄は群れを成して産卵床の上下を泳ぐようになり、雄群の繁殖準備態勢ともいえるべき産卵床への瀬付き行動が 9 月 20 日すぎから見られ始めた。そして最初の産着卵が 9 月 26 日に認められた。

産卵放精活動は、10 月 9 日以降活発となり、10 月末まで盛んに行われた。特に 10 月下旬は、昼間でもみられるほど活発であった。しかし、11 月に入ると次第に少なくなり、同月中旬にはほとんどみられなくなった。

産着卵の状態については、産卵盛期の 10 月 20 日に、50 粒の産着卵をベトリ皿に採集して通水しておき、4 日

目に観察したところ、その生存卵率は 84% であった。また、産卵床で直接観察した場合も、概ね同程度の生存卵率であった。

3 倍体の雄は、生殖期間中産卵床において、Fig. 2 に示したように 2 倍体の雄とまったく同様の瀬付き行動を示し、2 倍体雌の産卵のための進入に備えた。ただ、瀬付き開始時期は 2 倍体よりやや遅い傾向がみられた。そして、Fig. 3 に示したように、3 倍体の雄は、2 倍体の雄とともに、産卵床に来た 1 尾の 2 倍体雌を一群となって盛んに追尾し (Fig. 3 の 1)、その直後、水しぶきを上げ水面を大きく波立たせる産卵放精活動に参加した (Fig. 3 の 2)。この産卵放精の瞬間には、周囲の雄も産卵する雌の側に瞬時に集中するが、3 倍体の雄も例外ではなかった。これら一連の 3 倍体雄の行動は 2 倍体の雄と何ら変わるところはなかった。

一方、3 倍体の雌は、ほぼ常時上流部に分散しており、時々産卵床を通過することはあっても、そこに留まり雄群の追尾を受けることはなかった。

生殖行動観察中の模擬河川の水温は 16.0～25.0℃で、付着藻類は藍藻類の *Homoeothrix* sp が優占種であった。

1990 年の実験—II において、3 倍体の雄は、実験—I で見られたような、明らかな瀬付き行動を示さず、産卵床に短時間留まることはあっても、2 倍体の雌を待つ状態ではなかった。また、2 倍体の雌と遭遇しても、それを追尾し産卵させる行動もごく軽微で活発なものではなかった。

産着卵の状態については、産卵の形跡は僅かにみとめられたものの、産着卵数も少なく、その卵は白濁し、石から容易に剝離する死卵がほとんどであった。実験—I 同様の 4 日目の観察でも生存卵率は 0% であった。

供試魚の死亡は 11 月 9 日からみられ始めたが、死亡した 2 倍体の雌親魚 7 尾のうち 6 尾までが、腹部を膨出させ過熟卵を有していた。

生殖行動観察中 (10 月 4 日～11 月 30 日) の模擬河川の水温は 13.5～20.1℃で、付着藻類の優占種は、実験—I 同様、*Homoeothrix* sp であった。

12 月 28 日の実験終了時まで、3 倍体の雄は 11 月 30 日以降 12% が死亡し、2 倍体の雌は 11 月 9 日以降 14% が死亡した。

越年生残性 成熟魚の自然死亡がみられ始めたのは、産卵放精活動も後期の 10 月 26 日からであった。死亡開始時から翌年 4 月 6 日の実験終了時までの、3 倍体の雌雄および 2 倍体の雌雄 4 者の経日的な生残率の変化を Fig. 4 に示した。実験期間の中で、年内の 12 月 28 日までの生残率をみると、3 倍体の雌では全く死亡がみられず、生残率 100% であったが、3 倍体の雄の方は

Fig. 2. Schooling behavior of male triploids and male diploids in spawning bed. One half of male triploid fish were marked by white ribbon at frontal part of dorsal fin.

Fig. 3. 1: Male triploids and male diploids chasing one female diploid fish (Δ). One half of male triploid fish were marked by white ribbon at frontal dorsal fin.

2: Spawning action happened just after chasing movement of males. Not only chasing males but also not-chasing males came together around one female dioloid momentarily, and splashed water during spawning action.

Fig. 4. Changes in survival rate (SR) of triploid and diploid fish observed after breeding period to next spring.

○—○: Female triploid.
△—△: Male triploid.
●—●: Female diploid.
▲—▲: Male diploid.

37%の生残率であった。一方、2倍体では、雌は40%が生残していたが、雄の生残率は7%であった。

12月28日以降翌春の4月6日までの越冬生残率をみると、3倍体の雌は80% (24尾/30尾)が生残し、雄は3% (1尾)の生残率であった。2倍体の方は、雌が10% (3尾)生残したが、雄は生残しなかった。

実験終了時における各供試魚の生殖腺指数 GSI ($\text{GW} \times 100/\text{BW}$) の平均値と標準偏差 SD は、3倍体の雌では $0.2 \pm 0.23\%$ で、生殖腺は未発達のみであった。1尾生残した3倍体の雄は、外見は雄であったが生殖腺は非常に少なく、 0.03% であった。2倍体の雌は $11.0 \pm 0.68\%$ で、未熟卵が残っていた。

10月26日～翌春4月6日の実験期間中の模擬河川の水温は $22.0 \sim 6.9^\circ\text{C}$ で、10月下旬が最も高く、1月下旬が最も低かった。

考 察

模擬河川を用いて、人為3倍体の生殖行動と越冬生残性について、正常2倍体との関連で検討した。

3倍体の生殖行動について、実験—IおよびIIの観察結果からみると、まず、3倍体の雌は、2倍体の雌雄と混在する条件下において、産卵行動をまったく示さず、専ら上流部に分散し、産卵床に来ることもなかった。したがって、河川での繁殖期にあっても、3倍体の雌は何ら生殖行動を示さないものと判断される。一方、3倍体の雄は、2倍体の雌雄が混在する条件下では、2倍体の雄同様、産卵床への瀬付き行動を示し、産卵に来た2倍体の雌を追尾して、産卵放精活動に参加した。しかし、2倍体の雌のみと混在する場合は、瀬付き行動も明確で

はなく、相手を追尾し、産卵を補助する行動もほとんど見られなかった。また、2倍体の雌が過熟卵を有したまま死亡したもの、この行動が一因と考えられる。このように、3倍体の雄は、異なる条件下で異なる生殖行動を示した。二つの条件における主要な差異は、3倍体の雌と2倍体の雄の存在の有無である。3倍体の雌は、前述したように、産卵放精活動にまったく関与しないので、除外すると、2倍体の雄との関係が考えられる。本来、産卵放精活動は、光りや水温などの環境条件の他に、フェロモンなどの雌雄の相互刺激で行われると考えられている。⁴⁾ 3倍体の雄も、2倍体の雌雄が存在する時は、2倍体雌の刺激を受けて、生殖行動を示し、2倍体の雄が存在しない時は、2倍体の雌からの刺激が少なく、活発な生殖行動を示さないのではないかと推察される。また、二つの実験条件におけるもう一つの差異は、2倍体の雌に対する3倍体雄の放流尾数である。実験—Iでは、2倍体の雌30尾に対して3倍体の雄は標識分を含めて62尾であり、実験—IIでは、両者とも50尾ずつの同数であった。2倍体の雌と3倍体の雄の相対的な尾数の違いが両者の生殖行動にどの様に影響するのか、今回の結果からは明かにすることはできなかったが、実験—IIの3倍体雄は、産卵放精活動の前段であり繁殖の準備態勢ともいうべき産卵床への瀬付き行動すら明確に示さなかった。このことから、3倍体の雄自体の生殖のための行動力は2倍体の雄よりも弱いことが推察された。

伊藤らは、水槽実験における3倍体の産卵時の生理的变化から、3倍体雄と2倍体雌の組み合わせで、2倍体雌の放卵がみられたとし、また、3倍体は雌雄共に産卵に参加する可能性があることを示唆している。^{*} 本研究では、前述したように、3倍体の雄と2倍体の雌が混在した場合、卵数は少ないものの、2倍体雌の産卵の形跡は認められた。また、産卵放精活動への参加については、3倍体雄の参加は確認されたが、3倍体の雌では認められなかった。

今回の実験—Iで、3倍体の雄が2倍体の雌雄と混在した場合、生殖活動盛期の産着卵の生存卵率は84%であった。これは、3倍体の雄の尾数が、標識分も含めて62尾で、2倍体の雄30尾よりも約2倍多いという条件下での結果である。琵琶湖の人工河川における生存卵率は約96%とされており、⁵⁾ 今回の実験はこれよりやや低い。河川の条件が異なるので直接の比較は困難であるが、この生存卵率の低い分は、受精能力の無い3倍体の雄が放精行動に参入したためとも考えられる。雌 $\times$ 1尾の産卵に対して、回りで放精する雄 $\times$ 2尾の数は限られるであろうし、その可能性も否定できないであろう。

3倍体の越冬生残性については、4月6日の実験終了

* 伊藤文成, 山口元吉, 井口恵一朗, 征矢野清, 山内皓平: 平成2年度日本水産学会春季大会講演要旨集, p. 57.

時の生残率からみると、3倍体の雌が80%、雄が3%、2倍体の雌は10%、雄は0%となり、3倍体の雌のみが高い生残率で、冬季越冬も可能であると判断された。ただし、3倍体の雄型で3%（1尾）が生残したが、この個体は、前述したように、GSIが0.03%で生殖腺が発達しておらず、そのため外見は雄でも雌のように生残できたものと考えられる。また、2倍体では、雄は生残しなかったが、雌は10%が生残した。河川においても、冬季の水温が温かいと、越冬する雌アユが存在する。今回の実験では、最低水温が6.9°Cであったことからみて、模擬河川の環境は冬季河川の自然環境ほど厳しくはなかったとも考えられる。加えて、終了時の生残率には水鳥の食害も影響している。実験期間が5カ月余りにわたったため、中でも1~4月の間に、食害によるためと思われる数尾の不明個体がみられた。以上のような点も考慮する必要があるが、2倍体の雌がいくらか生残できるような河川においては、3倍体の雌は比較的高い生残率で越冬するものと推察される。

今回の実験に用いた模擬河川が実際の河川の自然環境とどの程度異なるものであるかは明らかではない。しかし、観察中の産卵放精活動は極めて自然に近い形態で行われており、⁶⁾ また、産卵放精後の親魚の自然死亡や、産卵終期における2倍体の雌雄の構成比（雄が少なく、雌が多い）も河川での観察とよく似ている。⁷⁾ したがって、仮に3倍体が自然の河川に放流された場合も、今回の実験とほぼ同様な生殖行動や越冬生残性を示すものと考えられ、いくつかの問題点があげられる。

先ず繁殖期の海川において、2倍体とともに3倍体が存在した場合、3倍体の半数の雌は、産卵場集まることはなく、2倍体の繁殖に直接影響を及ぼすことはないと考えられる。しかし、3倍体の雄は、2倍体の雄とともに産卵場に群れを成して瀬付きし、産卵にきた2倍体雌を追尾し、産卵放精活動に参加することが予想される。その産卵放精活動の時点で、3倍体の雄が2倍体の雄よりも数量的に非常に少ない場合は、2倍体の繁殖への影響は極めて少ないと考えられる。しかし、3倍体の雄が

2倍体の雄よりも多い場合は、繁殖への影響が考えられる。すなわち、前述したように、受精能力の無い3倍体の雄が放精行動に加わるために、受精率が低くなる可能性があると考えられる。また、2倍体の雌1尾の卵に受精する2倍体雄の数が、3倍体の雄のために少なくなれば、遺伝的影響も生じるかもしれない。これらの受精への影響は、産卵場において相対的に雌の比率が高くなる産卵期後半に現れやすくなるであろう。ただ、2倍体の雄に対する3倍体の雄の数量と、繁殖への影響の度合いについては不明であり、さらに検討が必要である。

越冬生残性については、前述したように、2倍体の越冬魚が存在するような温かい河川であれば、3倍体の雌は高い生残率で越冬できると推察された。3倍体の雌が2倍体の繁殖に関与せず、温かい水域で越冬することに特に問題点はないように思われる。越冬後も成長し、漁業の対象にもなり得よう。問題点があるとすれば、他魚種との生態的な競合であろう。

謝 辞

本研究を実施するにあたり、3倍体アユ種苗の一部を快く分譲していただいた熊本県水産試験場内水面支場の原田俊秀支場長、および浜竹芳久技師に深謝する。なお、この研究の一部は、水産庁の地域バイオテクノロジー研究開発促進事業の国庫補助金により実施した。

文 献

- 1) 畑中宏之, 稲田善和, 谷口順彦: 水産増殖, **39**, 241-247 (1991).
- 2) 石田力三: 日水誌, **27**, 1052-1057 (1961).
- 3) N. Taniguchi, A. Kijima, J. Fukai, and Y. Inada: *Nippon Suisan Gakkaishi*, **52**, 49-53 (1986).
- 4) H. Honda: *Nippon Suisan Gakkaishi*, **45**, 1375-1380 (1979).
- 5) 中 賢治: 滋賀県水産試験場研究報告, 第 39 号, 243-251 (1987).
- 6) 西田 睦: 日水誌, **44**, 577-585 (1978).
- 7) 石田力三: 日水誌, **25**, 259-268 (1959).