北海道噴火湾におけるキュウリウオ雌魚の成熟

井口 謙, 中谷敏邦, 高津哲也, 高橋豊美

(1996年2月5日受付)

Gonadal Maturation of Female Rainbow Smelt
Osmerus eperlanus mordax in Funka Bay, Hokkaido*¹Ken Inokuchi*², Toshikuni Nakatani*²,
Tetsuya Takatsu,*² and Toyomi Takahashi*²

Rainbow smelt *Osmerus eperlanus mordax*, were collected during May 1993 to April 1995 from Funka Bay, Hokkaido, and the Yamazaki and Rukotsu rivers, which flow into the western side of the bay. Ovarian eggs from females were examined histologically. Oocytes from the chromatin-nucleolus stage to the ripe stage were found in the ovaries. From May to August, females had immature oocytes in the yolkless stage and yolk vesicle stage. Postovulatory follicles were also found in the ovaries of females collected from the bay in May. After November, a bimodal distribution of egg diameter was observed. More advanced oocytes developed from the primary-yolk stage in November to the migratory-nucleus stage in April. These observations indicate that group-synchronous oocyte development occurred.

All oocytes in the migratory-nucleus stage from females collected by set nets in the coastal area off Mori were found in late April. From late April to mid-May, oocytes of females collected from the two rivers were in the ripe stage. These results suggest that rainbow smelt inhabiting Funka Bay spawn from late April to mid-May in the rivers flowing into the western coast of the bay. Visual observations of adults in the rivers and the developmental process of oocytes indicate that rainbow smelt return to the sea after spawning.

キーワード：噴火湾, キュウリウオ, 成熟, 卵群同期発達型, 産卵期

キュウリウオ *Osmerus eperlanus mordax* は甲殻類, 多毛類, 小魚などを捕食するキュウリウオ科の魚で, 朝鮮半島東岸からサハリン, カムチャッカ, アラスカを経てパンクパー島に至る北太平洋北部沿岸およびロシアの北極海沿岸に分布し, 北アメリカ東部では陸封型の系群がみられる。¹⁾ 本邦では, 北海道太平洋沿岸およびオホーツク海沿岸に分布している。堀川^{2,3)}は計数形質, 孕卵数および卵径により系群判別を行い, 北海道周辺には森, 日高, 釧路, 厚岸およびオホーツク海沿岸の紋別においてそれぞれ独立した系群が分布していることを明らかにした。

本種は国後島では4月末から5月末にかけて遡上し, 河口から1~2 km 上流の砂礫底に産卵する。⁴⁾ 噴火湾奥部八雲周辺では4月下旬から5月中旬に遡上することが知られている。生殖巣はキュウリウオ科魚類の特徴として左右非対称で左側が大きく, 孕卵数は17,500~

211,600粒であり,³⁾ 生殖巣の長さ, 重量および孕卵数は体長に比例する。^{5,6)} 本種は河川遡上期には遊漁の対象となっており, 沿岸においてはチカ小定置網に混獲されているが, 本邦においては商業価値が低いことなどから生態に関する知見は少ない。本研究では, キュウリウオの生物生産機構を明らかにする基礎として, 噴火湾およびこれに注ぐ河川で標本を採集し, 成熟過程および産卵について検討した。

材料および方法

本研究に用いたキュウリウオは, 1993年5月から1995年4月までの期間に, 噴火湾 (Fig. 1) において北海道大学水産学部研究調査船うしお丸 (128 トン) を使用し, オッター・トロールネット (袖網先端間隔: 10.4 m, 網口の高さ: 1.5 m, 袖網の長さ: 10 m, 袋網目合: 60 mm, 胴尻の内網目合: 12 mm) により採集

*¹ 本論文の概要は, 平成7年度日本水産学会北海道支部例会において発表した。

*² 北海道大学水産学部 (Faculty of Fisheries, Hokkaido University, Minato, Hakodate 041, Japan)。

Fig. 1. Sampling area and bottom contours in Funka Bay (A), Yamazaki River and Rukotsu River (B).
●: Sampling stations

した。産卵のために遡上した個体は、1993年4月、5月、1994年4月および1995年4月に北海道渡島半島のルコツ川および山崎川で地曳き網（袖網の長さ：3.4 m、袋網の長さ：2 m、目合：4 mm）を用いて採集した（Fig. 1）。また、1993年7月、12月および1994年1月には噴火湾沿岸森町の定置網で漁獲された標本も用いた。

採集されたキュウリウオは、凍結もしくはブアン液で固定して研究室に持ち帰り、標準体長（1 mm 単位）、体重（1 g 単位）および生殖腺重量（0.01 g 単位）を測定し、成魚の生殖腺重量指数（GSI）を次式により求めた。

$$GSI = \text{生殖腺重量 (g)} \times 10^2 / \text{体重 (g)}$$

卵巣の組織片は通常のパラフィン法による3-8 μm の連続切片とし、デラフィールドのヘマトキシリン・エオシンの二重染色を施し、光学顕微鏡で観察した。また卵黄胞の観察はPAS法による標本を用いた。卵径はろ胞を取り除いた後、万能投影機により計測した。キュウリウオの卵形成過程の観察はYamamoto and Yamazaki⁷⁾のキンギョ *Carassius auratus* の基準に準じて行った。本研究では完熟期までの卵細胞が得られたので、染色仁期から完熟期までを8期に区別した。ここで周辺仁前期および周辺仁後期は区別せずに単に周辺仁期とした。

結 果

卵巣卵の形成過程 周年にわたり採集されたキュウリウオの卵巣卵を観察した結果、以下に示す発達段階に区分された。

1. 染色仁期 (Fig. 2-A) 卵巣卵は卵巣薄板中に数個認められる。細胞質の染色性は乏しい。
2. 周辺仁期 (Fig. 2-B, C) 細胞質は次第に増大し、

卵径が30 μm 以上のもので、細胞質がヘマトキシリンに濃染する。核内には1個の大型の仁が存在するほか十数個の小型の仁が並ぶ（周辺仁前期, Fig. 2-B）。細胞質がさらに増加し、卵径が70~120 μm になると薄い濾胞細胞が卵を取り囲むようになり、細胞質のヘマトキシリンに対する染色性は薄れる（周辺仁後期, Fig. 2-C）。

3. 卵黄胞期 (Fig. 2-D) 卵径が130 μm 前後に達すると、卵細胞質中に卵黄胞（YV）が出現する。この小顆粒は通常のヘマトキシリン・エオシン染色では空胞として認められるが、PAS反応に陽性を示し、薄い桃色に染まることから、卵黄胞と判断される。この小顆粒は次第に数と大きさを増し、細胞質を占める。濾胞と卵細胞との間には卵膜の前駆である放射線帯が出現する。

4. 第1次卵黄球期 (Fig. 2-E) 卵径が300 μm 以上になると、細胞質の中央部から外縁にかけてヘマトキシリンに濃染する卵黄顆粒（YG）が出現する。これらの顆粒は次第に数を増し、求心的に蓄積される。卵黄胞（YV）は数と大きさを増し、細胞質外縁に1~2層配列する。本種では油球の存在が確認されているので、⁸⁾核の周りの空胞状の顆粒は油球（OD）であろうと考えられる。油球の形成はチカ *Hypomesus pretiosus japonicus*⁹⁾ 同様他の魚種に比べて遅く、卵黄形成が始まってから現れる。放射線帯は10 μm 前後に厚くなっていた。

5. 第2次卵黄球期 (Fig. 2-F) 卵径が400 μm のもので、卵黄顆粒が第1次卵黄球期に比べて数が増し、細胞質の2/3以上を占めるようになる。

6. 第3次卵黄球期 (Fig. 2-G) 卵黄顆粒はさらに大きくなり、細胞質全体を占める。卵黄胞は細胞質外縁部に配列する。この時期の卵径は450~500 μm で、放射線帯はさらに肥厚し約15 μm となる。

7. 核移動期 (Fig. 2-H) 卵径が約0.8 mm に達すると、卵の中央に位置していた核（n）が卵門に向けて移動する。

8. 完熟期 (Fig. 2-I) 卵径は1.0~1.2 mm に達し、卵細胞が卵巣薄板から体腔中に排卵されていた。

卵巣卵の発達様式と成熟度 魚類の卵巣卵の発達様式は、組織学的な卵形成区分に基づく卵巣卵の出現頻度と、卵巣卵の卵径分布の季節的推移から求められる。また、その発達様式から産卵生態を推定することが可能である。1993年5月から1994年5月までの期間に得られたキュウリウオの卵巣卵の出現頻度（Table 1）をみると、卵黄胞期（YV）よりも未熟な卵が周年存在していた。卵黄胞期の卵の一部が卵黄形成を開始し、第1次卵黄球期（PY）に達する11月には発達卵と卵黄胞期以前の未熟な卵の卵径は完全に分離した（Fig. 3）。このようにキュウリウオは卵巣内に発達段階の明瞭に異

Fig. 2. Oocytes of female *Osmerus eperlanus mordax* in Funka Bay and Yamazaki River from April 1993 to April 1995.

- A. Oocyte in the chromatin nucleolus stage ($\times 1000$)
- B. Oocyte in the early peri-nucleolus stage ($\times 400$)
- C. Oocyte in the late peri-nucleolus stage ($\times 400$)
- D. Oocyte in the yolk vesicle stage. PAS preparation YV; yolk vesicle ($\times 400$)
- E. Oocyte in the primary yolk stage. OD; oil drop YG; yolk globules ($\times 100$)
- F. Oocyte in the secondary yolk stage ($\times 100$)
- G. Oocyte in the tertiary yolk stage ($\times 100$)
- H. Oocyte in the migratory nucleus stage. n; nucleus ($\times 40$)
- I. Oocyte in the Ripe stage ($\times 20$)
- J. Empty follicle ($\times 40$)

Table 1. Frequency of oocytes of female *Osmerus eperlanus mordax* in seven developmental stages in Funka Bay and Yamazaki River from May 1993 to April 1995

Month	Sampling site	Number of fish examined	Developmental stage*(%)						
			PN	YV	PY	SY	TY	MN	RS
May, 1993	Funka Bay	4	100	100					
July, 1993	Funka Bay	2	100						
Aug., 1993	Funka Bay	2	100	100					
Nov., 1993	Funka Bay	11	100	18	100				
Dec., 1993	Funka Bay	11	100	9	27	45	64		
Jan., 1994	Funka Bay	9	100	22	11		89		
Feb., 1994	Funka Bay	5	100	20			100		
Apr., 1995	Funka Bay	8	100					100	
Apr., 1994	Yamazaki River	6	100	83				17	
May, 1994	Yamazaki River	2	100	100					

* PN: peri-nucleolus stage, YV: yolk vesicle stage, PY: primary yolk stage, SY: secondary yolk stage, TY: tertiary yolk stage, MN: migratory nucleus stage, RS: ripe stage.

Fig. 3. Frequency distributions of egg diameter of *Osmerus eperlanus mordax* collected from July 1993 to April 1994.

なる2つの卵群が認められる二峰型の卵径分布を示し、卵の発達様式はニジマス *Oncorhynchus mykiss*,¹⁰⁾ クロガレイ *Pleuronectes obscurus*,¹¹⁾ スケトウダラ *Theragra chalcogramma*¹²⁾ およびウナギガジ *Lumpenus sagitta*¹³⁾ などと同様に、産卵数は、あらかじめ産卵期に入る前に決定し、未熟卵群からの補充は起こらない卵群同期発達型に属することが示された。卵巣内に見られる熟度の異なった卵群のうち、実際に生み出される卵はより発達の進んだ卵群であることから、これらの熟度を指標として以下のように区分し、成熟度とGSIとの関係をTable 2に示した。

1. 無卵黄期 (Yolkless stage) 周辺仁後期までの卵巣卵からなり、7月の個体で観察された。GSIは平均0.39で、すべての時期を通じて最も低い値を示した。

2. 卵黄胞期 (Yolk vesicle stage) 卵黄胞期までの卵細胞からなり、5月および8月に採集された個体で観察された。5月に採集された個体には残留卵の退行像および排卵後濾胞が認められた (Fig. 2-H)。GSIは平均0.61であった。

3. 卵黄形成前期 (Early yolk formation stage) 発達卵群が第1次および第2次卵黄球期に達する時期。11月のすべての個体が第1次卵黄球期にあたり、12月から2月にかけてこの期の個体が占める割合は低下した。GSIは平均1.86であった。

4. 卵黄形成後期 (Late yolk formation stage) 発達卵群が第3次卵黄球期に達する。12月から1月にかけてその割合が高くなり、2月のすべての個体が卵黄形成後期に達していた。この段階では肉眼で容易に卵粒が認められる。GSIは平均4.39であった。

5. 核移動期 (Migratory nucleus stage) 4月に湾内

Table 2. Means, standard deviations (SD), and ranges of gonadosomatic index (GSI) of female *Osmerus eperlanus mordax* collected from May 1993 to April 1995

Maturity	Number of fish examined	GSI		
		Mean	SD	Range
Yolkless stage	2	0.39±0.090		0.326-0.454
Yolk vesicle stage	6	0.61±0.204		0.329-0.808
Early yolk formation stage	15	1.86±0.597		0.856-2.888
Late yolk formation stage	20	4.39±0.942		2.658-6.004
Migratory nucleus stage	8	14.44±1.476		16.261-11.851
Ripe stage	1	13.97		

で採集された個体で観察され、発達卵群は卵黄形成をおおむね完了していると考えられる。GSIは平均14.44であった。

6. 完熟期 (Ripe stage) 5月に河川で採集された個体で観察され、卵細胞が卵巣薄板から体腔中に排卵されていた。GSIは13.97であった。

成魚の判別 卵径分布が明瞭に分かれる1994年の2月の標本を用いて雌魚の生殖腺重量指数 (GSI) と体長との関係を検討した結果 (Fig. 4), 標準体長148 mmを境としてGSIが3.0以上と1.0以下の2群に分かれた。組織標本の観察によると、雌でGSIが3.0以上の個体の成熟度はすべて卵黄形成後期であった。ニジマス,¹⁰⁾ スケトウダラ¹²⁾ およびヒラメ *Paralichthys olivaceus*¹⁴⁾ では卵黄形成期に達した個体を成魚としていることから、体長148 mm以上のキュウリウオ雌魚は成魚であろうと考えられる。

生殖腺重量指数の季節変化 1993年5月から1995年4月までに採集された成魚 (標準体長148 mm以上) の生殖腺重量指数 (GSI) の季節変化をみると (Fig. 5), 海洋で採集された5月下旬から8月までは1.0以下であり、すべての個体が卵黄胞期となる8月でも0.30-

Fig. 4. Relationship between gonadosomatic index (GSI) and body length of female *Osmerus eperlanus mordax* collected in February 1994 in Funka Bay. **Fig. 5.** Seasonal change in gonadosomatic index (GSI) of adult female *Osmerus eperlanus mordax* collected from May 1993 to April 1995 in Funka Bay (circle), Yamazaki River and Rukotsu River (triangle).

Each point and bar represent the mean and standard deviation of GSI, respectively. Numerals above bars show the number of fish examined.

0.80の範囲 (平均0.47) であった。11月のGSIは平均で1.86となり、その後、2月以降急激に増加し、5月に河川で採集された個体のGSIは平均で19.12であった。これに対して5月に海洋で採集された放卵後の個体のGSIは低かった。また、卵黄胞期の卵黄顆粒を持たない個体のGSIは非常に低く、卵黄顆粒が形成された後GSIが急増した。

考 察

卵巣内卵の組織観察の結果から、卵黄胞期以前の未熟な卵群が周年観察され、それらの一部が8月から11月にかけて第1次卵黄球期に移行した。発達卵群は2月にはすべて第3次卵黄球期に達し、その後4月には核移動期に進んでいた。Fig. 5で示したように卵黄形成前期となる8月から11月の間にGSIが増加し始め、産卵

直前の4月にはGSIは14.44となった。4月および5月に採集された標本では完熟期の卵が観察されており、また河川で行った産卵魚の目視観察の結果から、本種の産卵期は北海道南部の八雲近郊では4月下旬から5月中旬であろうと考えられる。

目視観察によると親魚は日没後しばらくすると遡上を開始し、山崎川では河口から約1 kmの所にある堰堤の手前の礫底で午前3時頃まで産卵行動が見られた。産卵後は日出前までにほとんどの個体が降海した。産卵を終え斃死した個体は調査期間を通じてみられたが、遡上した個体に比べてごくわずかであった。雌のGSIは産卵期の5月に高い値を示し、特に1993年5月にルコツ川河口付近で夜間遡上途中に採集された個体は、非常に高い値を示した(平均:19.12)。これに対し、1994年4月の標本は山崎川河口からおおよそ1 km上流で昼間採集されたもので、産卵を終えた個体が含まれていたためにGSIは低い値(平均:1.48)となっていた(Fig. 5)。このとき採集された標本のうち、放卵を完了していない個体も観察されたが、目視観察によると夜間に遡上する個体に比べて日中河川に分布する個体が非常に少ないことから、大部分の個体は遡上したその日のうちに産卵を終えるものと考えられる。先に述べたように本種の卵巣卵は卵群同期発達型の発達様式を示し、5月に海洋において経産卵魚が採集されたことから、同じく河川に遡上して産卵するサクラマス *Oncorhynchus masou*¹⁵⁾ (完全同期発達型) などとは異なり産卵後生き残った個体は再び海へ下るものと考えられる。

本研究で明らかにした通り、キュウリウオは山崎川では4月下旬から5月中旬に河川に遡上して産卵する。著者らの聞き取り調査によると山崎川では近縁種であるシシャモ *Spirinchus lanceolatus* の遡上が見られ、キュウリウオと同様な産卵場所を利用している。しかしながら、シシャモの産卵期は北海道太平洋岸では河川において10月下旬から12月上旬であることから^{16,17)} シシャモとキュウリウオの産卵期が重なることはないと思われる。一方、近縁種であるチカは北海道南部ではキュウリウオと同時期の3月から5月上旬に河川水の影響のある浅海で産卵する。¹⁸⁾ 以上のようにキュウリウオとその近縁種間では、産卵時期あるいは産卵場所の分離が見られることから、産卵場所をめぐる競合が生じないものと考えられる。

謝 辞

本論文をとりまとめるにあたり、御意見と御批判を賜った北海道大学水産学部前田辰昭名誉教授に対し、深甚なる謝意を表します。野外での標本採集にあたって、多大な御協力を頂いた北海道大学水産学部研究調査船うし

お丸の乗組員の方々ならびに標本を提供された森漁業協同組合清水 明氏に対し、厚くお礼を申し上げます。また本研究を進めるにあたり、御協力を頂いた北海道大学水産学部大学院生筒井浩之氏、高木繁郎氏、シャフィール・メデイ氏、小岡孝治氏、澤村正幸氏、伊勢諭至氏、佐々木美枝子氏、松本明男氏ならびに平成5~6年度漁場学講座学生諸氏に対し感謝いたします。

文 献

- 1) D. E. McAllister: A revision of the smelt family, *Osmeridae*. *Nat. Mus. Can.*, **191**, 11-53 (1963).
- 2) 堀川 渉: 北海道におけるキュウリウオ, *Osmerus eperlanus mordax*, の計数形質の地理的変異について. 北大水産彙報, **38**, 50-59 (1987).
- 3) 堀川 渉, 久新健一郎: 北海道におけるキュウリウオ, *Osmerus eperlanus mordax*, の卵径と卵数について. 北大水産彙報, **39**, 230-236 (1988).
- 4) 柴田幸一郎: 北海道に於ける胡瓜魚の分布と其の生態二, 三 (其の一). 魚と卵, **7**, 22-27 (1950).
- 5) 柴田幸一郎: 北海道に於ける胡瓜魚の分布と其の生態二, 三 (其の二). 魚と卵, **8**, 18-31 (1950).
- 6) 伊藤小四郎: キュウリウオの形態と生殖巣について, 水産孵化場研報, **25**, 103-111 (1970).
- 7) K. Yamamoto and F. Yamazaki: Rhythm of development in the oocyte of the goldfish *Carassius auratus*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **12**, 93-110 (1961).
- 8) J. E. Cooper: Identification of eggs, larvae, and juveniles of the rainbow smelt, *Osmerus mordax*, with comparisons to larval alewife, *Alosa pseudoharengus*, and gizzard shad, *Dorosoma cepedianum*. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **107**, 56-62 (1978).
- 9) K. Yamamoto: Studies on the formation of fish eggs VIII, The fate of the yolk vesicle in the oocyte of the smelt *Hemimemus japonicus*, during vitellogenesis. *Embryologia*, **3**, 131-138 (1956).
- 10) 山本喜一郎, 大田 勲, 高野和則, 石川徹二: ニジマスの成熟に関する研究 I, 1 年魚の卵巣の発達について. 日本誌, **31**, 123-132 (1965).
- 11) 山本喜一郎: 海産魚類の成熟度に関する研究 II, クロガレイの雌魚の成熟度について. 北水研報, **11**, 68-77 (1954).
- 12) 伊 泰憲: 北海道噴火湾におけるスケトウダラ雌魚の生殖周期. 北大水産彙報, **32**, 22-38 (1981).
- 13) 筒井浩之, 中谷敏邦, 高津哲也, 高橋豊美: 北海道噴火湾におけるウナギガシ雌魚の性成熟. 日本誌, **61**, 707-712 (1995).
- 14) 北川大二, 石戸芳男, 桜井泰憲, 岡本浩明, 山田秀秋, 福永辰廣: 三陸北部沿岸におけるヒラメの年齢, 成長, 成熟および食性. 北日本底魚部会報, **24**, 3-14 (1991).
- 15) 山本喜一郎, 甲斐久行, 石田力一: マス *Oncorhynchus masou* の卵形成について (予報). 北水研報, **20**, 109-116 (1959).
- 16) 疋田豊治: 柳葉魚 (シシャモ) *Spirinchus lanceolatus* (Hikita) の発生について. 水産孵化場研報, **13**, 39-49 (1958).
- 17) 伊藤小四郎: シシャモの生態調査 II, 地域性について. 水産孵化場研報, **18**, 27-40 (1963).
- 18) 丸山秀佳: チカ, 「北のさかなたち」(長澤和也, 鳥澤雅編), 第1版, 株式会社日本海洋センター, 札幌, 1991, pp. 34-35.