



# HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	北海道産両側回遊型アユの多回産卵
Author(s)	酒井, 治己; SAKAI, Harumi; 桂, 和彦 他
Citation	北海道大學水産學部研究彙報, 42(2), 39-45
Issue Date	1991-05
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/24075">https://hdl.handle.net/2115/24075</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	42(2)_P39-45.pdf



北海道産両側回遊型アユの多回産卵

酒井 治己\*・桂 和彦\*\*・平田 龍善\*\*\*・後藤 晃\*\*\*\*

**Multiple Spawning in Amphidromous Ayu, *Plecoglossus altivelis altivelis*, from Hokkaido, Japan**

Harumi SAKAI\*, Kazuhiko KATSURA\*\*, Tatsuyoshi HIRATA\*\*\*  
and Akira GOTO\*\*\*\*

**Abstract**

The possibility that female amphidromous Ayu, *Plecoglossus altivelis altivelis*, from Hokkaido spawn twice per season was investigated by histological observations of ovaries of 29 females caught from the Mogusa River of southern Hokkaido during the spawning period from August to October in 1984. Of those fish examined, 12 out of 16 individuals which had empty follicles in their ovaries were attaining their second maturation. No individuals were caught whose ovary eggs were all in a state of degeneration. Therefore, it was presumed that a large part of the population spawns twice per spawning season. Ayu in the Mogusa River and landlocked Ayu in Lake Biwa share some similar reproductive characters such as multiple spawning and small-sized eggs. Their similarity is thought to be resulted from an adaptive convergence of their reproductive manner. Under unfavorable environmental conditions, both populations of Ayu must compensate for their insufficient number of eggs per batch by attempting to spawn twice.

**結 言**

アユ *Plecoglossus altivelis altivelis* (Temminck et Schlegel) には、一般的な両側回遊型個体群のほか、琵琶湖などに生息している陸封型個体群が知られている。前者では、排卵が1回でありその卵を数回に分けて産出した後に雌が死亡するのに対し(松山・松浦, 1982, 1983), 後者では多くの個体が2回目の排卵を行い、さらにその一部は3回目の排卵を行うことが報告されている(松山・松浦, 1984a, b; Matsuyama and Matsuura, 1985)。

北海道には、道南から留萌付近までの日本海沿岸にかけて両側回遊型のアユが分布し、本種の分布北限地域となっている(川那部, 1973; 後藤ら, 1982)。1983年の著者らによる渡島半島茂草川での予備的な調査において、産卵を終えた後に河川を再遡上しているアユが、遡上トラップに

---

\*-\*\*\*\* 北海道大学水産学部発生学遺伝学講座

(Laboratory of Embryology and Genetics, Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

\* 現所属: 水産大学校増殖学科

(Present address: Department of Biology and Aquaculture, Shimomoseki University of fisheries)

\*\* 現所属: 山形県内水面水産試験場

(Present address: Yamagata Prefectural Inlandwater Fisheries Experimental Station)

\*\*\* 現所属: 日本水産株式会社中央研究所

(Present address: Central Research Laboratory, Nippon Suisan Kaisha, LTD.)

よって数尾捕獲された。これらのアユは、どれもさほど疲弊した状態になく、かつ卵巣がかなり大きく、特に萎縮した様子も認められなかった。この観察から、両側回遊型にも拘らず、茂草川産のアユは2回目の産卵をする可能性があると思われた。

魚類によっては、卵巣の組織学的観察による排卵痕および残存卵の消長過程の調査から、その生殖履歴を明らかにすることができる(吉田・尹, 1981)。松山・松浦(1984a, b)や Matsuyama and Matsuura (1985) が、琵琶湖産アユの多回産卵を明らかにしたのもその手法による。そこで、1984年に産卵期を含む数カ月にわたって茂草川産アユを捕獲し、それらのアユの卵巣の組織学的観察および卵径・卵数調査を行った。その結果から、北海道における両側回遊型アユの多回産卵の可能性と、その繁殖生物学的意味について検討したので報告する。

本文にはいるに先立ち、アユ捕獲に際して協力をいただいた、小山田長吉氏をはじめとする北海道松前町小島漁業協同組合の各位に謝意を表する。

### 材料と方法

調査を行った茂草川は、北海道渡島半島南部に位置し、日本海に注ぐ流程約16 kmの小河川であり、現在までアユの放流事業はなされていない(Fig. 1)。

採集は、河口から約1 kmから2 km上流の流域で、投網(網丈3.3 m, 目合12 mm)を用いて行い、雌のみを標本とした。採集日ならびに採集個体数は、1984年8月30日6個体、9月19日10個体、10月4日4個体、10月17日6個体、10月27日3個体の、計29個体(140.0-183.0 mmBL)であった。

採集したアユは、直ちに10%ホルマリン溶液で固定し、研究室に持ち帰った。その後すぐに体長(BL)、体重(BW)および生殖腺重量(GW)を測定し、生殖腺指数( $GSI = 100 \text{ GW} / \text{BW} - \text{GW}$ )ならびに肥満度( $K = 100 \text{ BW} / \text{BL}^3$ )を求めた。また、卵巣の一部を切り出し、組織観察のためにブアン氏液で再固定した。組織標本は常法のパラフィン法により作製し、ヘマトキシリン・エオシンの二重染色を施した。これとは別に、卵巣の一部(0.02-0.16 g)を取り出してほぐし、重量法による卵数算定ならびに万能投影機による卵径測定に供した。なお、アユの卵巣は右葉より左葉の方が大きい、そのどの部分も卵径ならびに組織学的成熟度が同じ(松山・松浦, 1984b)であるため、組織観察、卵径および卵数調査には、左葉の中央部から切り出した標本を用いた。

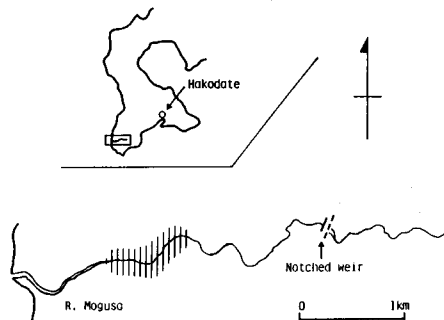


Fig. 1. Map showing the Mogusa River. Ayu, *Plecoglossus altivelis altivelis*, were collected at the striped area.

結 果

組織観察ならびに卵径分布の結果から、各々の個体の成熟相を、松山・松浦 (1982, 1984b) に従い、phase I-VIII の 8 段階に分けた (Fig. 2)。

phase I から IV は、排卵痕の認められない未排卵の卵巢で、最も発達した卵群がそれぞれ第 1 次卵黄球期、第 2 次卵黄球期、第 3 次卵黄球期および胚胞移動期あるいは成熟期にあるものである。phase IV では、次の卵群 (第二卵群) が 300-400  $\mu\text{m}$  にまで発達していたが、周辺仁期卵および卵黄胞期卵は少なくなっていた。

phase V から VIII は排卵後の卵巢で、排卵痕が観察された (Fig. 3)。phase V の個体は排卵直後であり、腹腔には排卵された完熟卵が認められた。また、発達途上の卵群は第 1 次卵黄球期にあり、周辺仁期および卵黄胞期卵が再び多数出現していた。phase VI から VIII は、最も発達した卵群がそれぞれ第 2 次卵黄球期、第 3 次卵黄球期、胚胞移動期あるいは成熟期へと発達した卵巢である。phase VII では、卵数は少ないものの、次に続く卵群 (第三卵群) が 450-600  $\mu\text{m}$  付近にあり、初回の成熟時 (phase IV) における第二卵群よりも大型に発達していることが特徴であった。なお、phase VIII では phase IV と同様に周辺仁期および卵黄胞期卵の数が減少していた。

成熟相別の個体数を、採集日ごとに Table 1 に示した。総個体数 29 個体のうち、半数以上の 16 個体が排卵痕を有していたが、そのうち 12 個体は、2 回目の成熟に近いあるいは排卵直前にあたる phase VII, VIII に相当していた。特に 10 月の後半では、大部分の個体が 2 回目の成熟状態

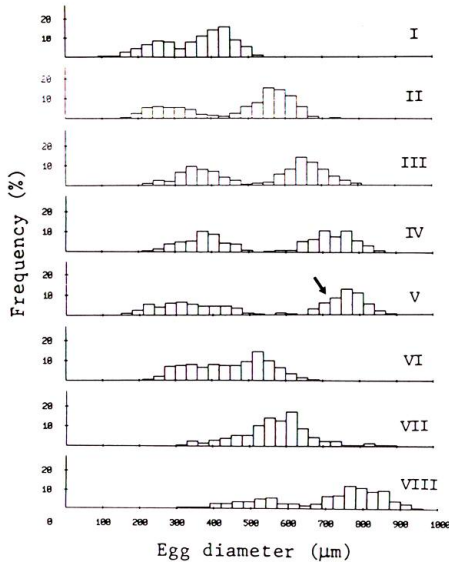


Fig. 2. Frequency distribution of egg diameters at each maturity phase of ovary. Eggs indicated by an arrow in phase V are ovulated one.

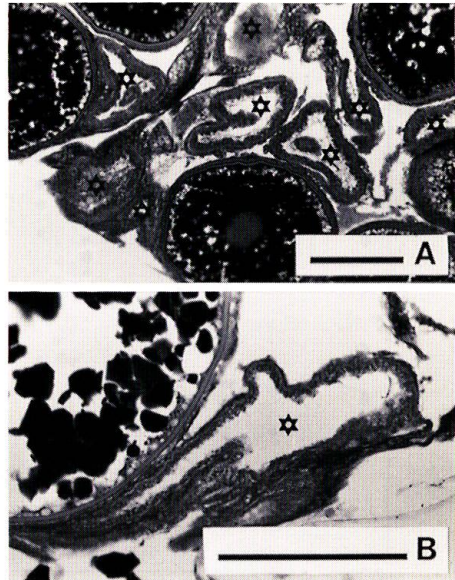


Fig. 3. Photographs of ovulated ovaries of Ayu, *Plecoglossus altivelis altivelis*. An asterisk is put on an empty follicle. The scale bar indicates 300  $\mu\text{m}$ .

A : the ovary just after spawning, phase V ; B : an old empty follicle at phase VII.

Table 1. Collected date and number of specimens of female Ayu, *Plecoglossus altivelis altivelis*, used in this study

	Maturity phase							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1984								
Aug. 30	4		1	1				
Sep. 19	1	1	1	1		1	4	1
Oct. 4			1	1		1		1
Oct. 17				1	1	1		3
Oct. 27							1	2

にあった。しかし、この度の調査では、2回目の排卵をしたと考えられる個体は採集されなかった。一方、その卵のほとんどが吸収過程にあって産卵後死亡すると思われる萎縮した卵巣を持つ個体も全く採集されず、卵巣内の一部に退行卵を持つものがわずかに数個体認められたに過ぎなかった。

成熟相の進行に伴う GSI と K 値の変化を Fig. 4 に示した。なお、phase V の 1 個体については、排卵された卵が腹腔内に残っており、数値を出せなかったため除外した。GSI は、初回の排卵までは phase I から IV にかけて徐々に上昇した。他方、2 回目の成熟に際しては、初回とは異なり、最終的な成熟段階の phase VIII で GSI が上昇する前に、phase VI から VII にかけて一旦下降するようであった。K 値は、産卵後に phase VI において GSI と共に下降する以外は、GSI と逆の変

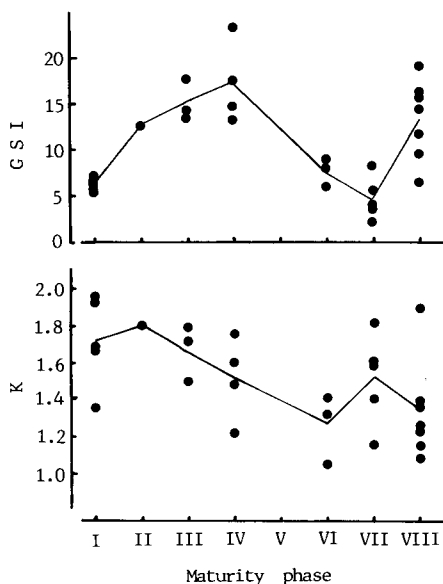


Fig. 4. Changes of gonadosomatic index (GSI) and condition factor (K) according to the maturity phase of the ovary. The lines are drawn connecting the mean value of individuals at each phase.

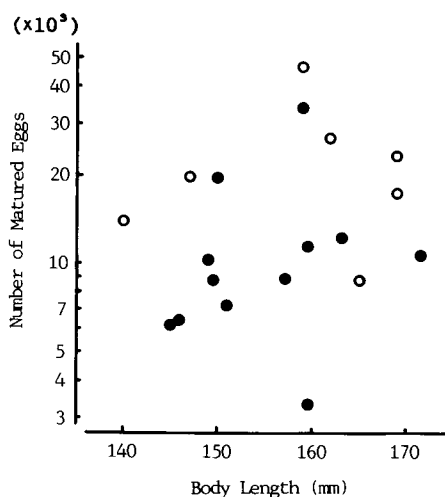


Fig. 5. Scatter diagram of number of matured eggs against body length. The open circle and the solid circle represent first maturation and second maturation, respectively.

化を示す傾向にあった。すなわち、初回の成熟に際して K 値は下降し、2 回目の成熟に際しては一度上昇してから最終的に下降した。

phase IV ならびに VIII の個体は、ほぼ完熟した卵群を持っており、その卵径は 570-930  $\mu\text{m}$  の範囲にあった。これは、筑後川産の両側回遊型のアユの卵径 840-1,020  $\mu\text{m}$  (松山・松浦, 1983) よりもむしろ琵琶湖産のアユの 580-880  $\mu\text{m}$  (松山・松浦, 1982; Matsuyama and Matsuura, 1985) に非常に近い値である。

phase III, IV, VII および VIII における大型卵群は、後に排卵・放卵される卵群と考えられるので、その卵数を初回と 2 回目に分けて Fig. 5 に示した。初回、2 回目ともに成熟卵数と体長の間には明確な相関は認められなかったが、全体的にみて、2 回目より初回の卵数の方が多い傾向にあった。初回成熟においては、7 個体についての平均が  $22,188 \pm 11,271$  SD 個であった。一方、2 回目の成熟においては、12 個体について平均  $11,706 \pm 7,798$  SD 個と、初回の約半数であった。

## 考 察

茂草川産アユの卵巢の成熟過程を組織学的に観察した結果、排卵直前に無卵黄卵がほとんど無くなること、および産卵後に第二卵群が存在することなど、一般的なアユの成熟過程の特徴 (松山・松浦, 1982) を持つことが確認された。しかも、第二卵群が第 2 次卵黄球期以降まで発達することから、琵琶湖産の陸封型アユ (松山・松浦, 1984a, b; Matsuyama and Matsuura, 1985) のように、多回排卵・産卵すると考えられた。また、初回の産卵後、卵巢卵の吸収が始まっている個体がほとんど得られなかったことから、2 回目の成熟をする個体の比率は、かなり高いと推測される。各成熟段階の出現状態からすると、産卵期の後期ほど 2 回目の成熟に達している個体が多くなっていたが、中期では初回と 2 回目の成熟状態にある個体が同時に採集された。したがって、9 月上旬から 10 月下旬にかけての産卵期の間に、数回の産卵が行われ、しかも中期には初回と 2 回目の排卵をした個体が同時に産卵に加わるものと考えられる。10 月下旬には、2 回目の成熟にある個体だけが採集されたことから、産卵期末期における産卵群は、おもに 2 回目の排卵個体からなると考えられる。しかし、北海道においては、この時期に急激な寒波に見舞われる年もあるため、2 回目の成熟に達しながら、排卵に到らない場合もあるかも知れない。

茂草川産アユは、多回産卵することだけでなく、他のいくつかの繁殖特性においても、琵琶湖産アユに似ているように思われる。琵琶湖産アユの成熟卵径は、両側回遊型アユのそれより小さく、また産卵期の始まりが周辺の両側回遊型アユに比べて約一ヶ月早い (東, 1973)。両側回遊型である茂草川のアユの卵径は琵琶湖産アユとほぼ同じであり、また産卵期も琵琶湖のオオアユのそれ (Matsuyama and Matsuura, 1985) にほぼ一致して、9 月初旬の早い時期に始まった。成熟時の GSI も、茂草川産アユでは初回で平均 17.2、2 回目で平均 13.5 と低く、琵琶湖産アユのそれ (初回平均 19.1、2 回目平均 16.1; 松山・松浦, 1984b) よりむしろ少し低いほどであった。

川那部 (1973, 1976) は、琵琶湖産アユのなわばり性の強さを、氷河期の遺存習性で北方的だとしたが、繁殖特性においても北方的だということになる。このことを、北海道産アユが琵琶湖産アユ的だと言い換えることも可能であろう。

しかし、遺伝学的にみれば、北海道産アユは各地に分布する両側回遊型アユのグループに属し、琵琶湖産アユとはクラスターを形成しない (関ら, 1988)。したがって、茂草川産アユと琵琶湖産アユの繁殖特性の類似は、両者の系統的類縁を示すものではなく、繁殖様式の適応的収斂だと考えられる。

琵琶湖産アユの多回産卵については、松山・松浦 (1984b) と Matsuyama and Matsuura (1985) は、食物条件や個体群密度の変動により、琵琶湖産アユの成熟卵数が大きく変動する可能性があ

り、また体長に対する卵数の割合が常に高いとは限らないことから、多回産卵をして全ての卵細胞を産み尽くすことにより、再生産の増大を獲得しているのではないかと述べている。

本報告の茂草川産アユにおいても、成熟個体の GSI は琵琶湖産アユ (松山・松浦, 1984b) に比べても低い値を示していたが、琵琶湖産アユと同様に多回産卵することによってそれを補償しているのではないだろうか。北海道では、アユの分布中心地に比較して稚アユの遡上期が遅く、しかも産卵が早い (西田, 1989)。さらに成長期における平均河川水温も低く、日照量も少ないはずである。したがって、北海道のアユは、餌である藻類の生産速度の低い条件下で短期間に成熟しなければならぬわけである。そこで、初回の排卵においてとりあえず一部の卵を産卵し、2 回目の排卵で残りの卵細胞を産み尽くすことにより産卵数の増加を計り、必ずしも有利とはいえない環境条件に適応しているのではないかと考えられる。

特に 2 回目の成熟に際しては、phase VII において一度 GSI が下がる一方で、K 値が上昇していた。茂草川産アユは、初回の産卵の後に摂取したエネルギーを、直接卵成熟に回すのではなく、いったん活発に摂餌して蓄えた後、きわめて短期間に卵を成熟させるように思われる。

卵の大きさについては、Nishida (1986) が、琵琶湖の沖合いやより北方の沿岸域では、種の多様性が貧弱で競争者や捕食者に乏しくかつ餌となるプランクトン量の多いことが卵の小型化に関係しているのだらうと推測した。卵が小型であることも、二次的に卵数の増大に寄与している可能性がある。Nikolsky (1963) によれば、多産性を増大させるには、生殖腺そのものを大きくすること、多回産卵すること、および卵黄量を少なくする、すなわち卵を小型化することの三つの方法がある。茂草川産アユの場合、GSI の比較から判断して生殖腺はそれほど大きく発達しない。したがって、これ以外の二つの方法、すなわち直接的に多回産卵すること、および二次的に卵を小型化することにより、多産性を増大させていると考えられる。

## 要 約

北海道南部茂草川において、1984 年 8 月 30 日から 10 月 27 日にわたって採集した雌アユ 29 個体の卵巣の組織学的観察を行い、本河川産アユの多回産卵の可能性とその繁殖生物学的意味について検討した。

1. 卵巣の組織観察および卵径組成から、各個体の成熟相を phase I-VIII の 8 段階に区分した結果、phase V-VIII のものが 16 個体見出された。
2. そのうちの 12 個体は、2 回目の成熟に近いあるいは排卵直前にあたる phase VII と VIII の成熟相を示していた。
3. また、これら 16 個体の中に、卵のほとんどが吸収過程にある個体が全く含まれていなかったことから、茂草川産雌アユの多くは一繁殖期に 2 回以上排卵・産卵することが示唆された。
4. 本河川産アユは、多回産卵することや小型卵を産むことなど、いくつかの繁殖特性において琵琶湖産アユに類似していた。
5. この類似は、系統的な類縁を反映したものではなく、必ずしも有利とはいえない環境条件下での産卵数の低下を補償するための、繁殖様式の適応的収斂の結果であると考えられた。

## 文 献

- 東 幹夫 (1973). びわ湖における陸封型アユの変異性に関する研究 III. 各集団間における成熟過程、産卵習性および形態的特徴について. 日生態会誌, 23, 147-159.  
後藤 晃・小野里坦・酒井治己・高田啓介・山羽悦郎 (1982). 北海道奥尻島の淡水魚とその起源. 展

- 示基礎資料研究報告 No. 1. 19 頁. 奥尻町郷土資料館設立準備委員会.
- 川那部浩哉 (1973). アユの‘なわばり’とはなにか. 科学, **43**, 74-83.
- 川那部浩哉 (1976). びわ湖アユのなわばりについて. 水期遺存習性説による一考察. 生理生態, **17**, 395-399.
- 松山倫也・松浦修平 (1982). 組織学的観察に基づく筑後川産両側回遊型アユの成熟・産卵様式. 日本誌, **48**, 1573-1582.
- 松山倫也・松浦修平 (1983). 筑後川産両側回遊型アユの成熟・排卵に伴う卵径・卵数の変化. 日本誌, **49**, 561-567.
- 松山倫也・松浦修平 (1984a). 琵琶湖産コアユの多回産卵現象. 日本誌, **50**, 183-187.
- 松山倫也・松浦修平 (1984b). 琵琶湖産コアユの成熟・産卵様式. 日本誌, **50**, 225-231.
- Matsuyama, M. and S. Matsuura. (1985). On the ovarian maturation and spawning of the landlocked large type ayu *Plecoglossus altivelis* in Lake Biwa. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., **51**, 691-698.
- Nikolsky, G.V. (1963). *The ecology of fishes*. (亀井健三訳, 1964. 魚類生態学, 315 頁. たたら書房, 米子).
- Nishida, M. (1986). Geographic variation in the molecular, morphological and reproductive characters of the ayu *Plecoglossus altivelis* (Plecoglossidae) in the Japan-Ryukyu Archipelago. Japan. J. Ichthyol., **33**, 232-248.
- 西田 陸 (1989). アユ, 66-79 頁. 川那部浩哉・水野信彦編, 日本の淡水魚, 山と溪谷社, 東京.
- 関 伸吾・谷口順彦・田 祥麟 (1988). 日本及び韓国の天然アユ集団間の遺伝的分化. 日本誌, **54**, 559-568.
- 吉田英雄・尹 泰憲 (1981). 夏期ベーリング海沖合表層域に出現するスケトウダラの成熟度と経産魚の判別. 北大水産彙報, **32**, 329-337.