

## ニジカジカ *Alcichthys alcicornis* の生殖周期と産卵生態

古屋 康則<sup>1</sup>・宗原 弘幸<sup>2</sup>・高野 和則<sup>3</sup>

<sup>1</sup>〒085 鈴鹿市桂恋 116 水産庁北海道区水産研究所

<sup>2</sup>〒041-16 北海道南茅部町字田尻 152 北海道大学水産学部附属田尻水産実験所

<sup>3</sup>〒905-02 沖縄県本部町字瀬底 3422 琉球大学熱帯海洋科学センター

### Reproductive Cycle and Spawning Ecology in Elkhorn Sculpin, *Alcichthys alcicornis*

Yasunori Koya,<sup>1</sup> Hiroyuki Munehara<sup>2</sup> and Kazunori Takano<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Hokkaido National Fisheries Research Institute, Fisheries Agency, 116 Katsurakoi, Kushiro, Hokkaido 085, Japan

<sup>2</sup>Usujiri Fisheries Laboratory, Hokkaido University, 152 Usujiri, Minami-kayabe-cho, Hokkaido 041-16, Japan

<sup>3</sup>Sesoko Marine Science Center, University of the Ryukyus, 3422 Sesoko, Motobu-cho, Okinawa 905-02, Japan

(Received December 7, 1993; in revised form February 19, 1994; accepted March 25, 1994)

Histological observations of the ovaries, statistical analyses of catches by trammel net, and observations of territorial males and egg masses by SCUBA diving were made in order to clarify the reproductive biology of the elkhorn sculpin, *Alcichthys alcicornis*. Ovarian development was categorized as immature (July–December), yolk accumulation (January–March), copulation and spawning (April–May), or degeneration (May–June). Sections taken from mature ovaries showed *A. alcicornis* to be a multiple spawner, ovulating and spawning several times in a single breeding season. Trammel net catches during the breeding season suggested that members of the breeding population migrate synchronously by sex from offshore depths to shallow waters, males preceding females by 1 week (in late March–mid April); females achieve initial spawning by late April. Breeding sites were found in cracks or crevices between rocks within territories established by territorial males. At least 80–100 egg masses were deposited in each territory during the overall spawning season. The occurrence or otherwise of sneaking tactics during copulation in *A. alcicornis* is discussed.

海産カジカ類の中には、交尾を行ない、卵巣内で雌雄配偶子の会合を起こし、産卵後に体外で受精を開始する特殊な繁殖様式をとる種が存在し、この様な繁殖様式は「体内配偶子会合型」(internal gametic association)と呼ばれている(Munehara et al., 1989)。これまでにニジカジカ *Alcichthys alcicornis* (Munehara et al., 1989), イソバテング *Blepsias cirrhosus* (Munehara et al., 1991), ベロ *Belo elegans* (古屋, 1992), およびアサヒアナハゼ *Pseudoblennius cottooides* (四宮, 1985; 古屋, 1992) などでこの繁殖様式が確認されており、他の交尾型カジカもこの繁殖様式をとる可能性が指摘されている(Munehara et al., 1989)。

これらの交尾型カジカは、海水に接するまでいかなる

受精反応も開始しないため (Munehara et al., 1989, 1991), これまで硬骨魚類の卵では観察が困難とされてきた受精初期過程 (Iwamatsu et al., 1992) を経時的に捕えることができる (Koya et al., 1993)。また、交尾型カジカは魚類における交尾習性の進化過程を段階的にたどる上でも興味のある魚群であり (宗原, 1988), さらにニジカジカの例で見られるように雄親が血縁関係のない卵を保護することなど (Munehara et al., 1990, 1994), 父性の信頼度が卵保護行動の進化に及ぼす影響を解明する上で、行動生態学的観点からも類まれな好材料であることが知られている (桑村, 1987)。しかしながら、ニジカジカに関しては生殖周期など、生態についてはこれまでほとんど報告がなかった。そこで本研究では、ほぼ周年を

通して採集可能な雌の生殖腺の組織学的観察、SCUBA 潜水による産卵場の観察などを行ない、本種の繁殖生態についていくつかの知見が得られたので報告する。

### 材料および方法

**供試魚** 生殖腺の組織観察に用いた個体は、1986年から1991年までの間に北海道函館市近郊の南茅部町臼尻沿岸で採集した。採集方法は、3月末から5月までの繁殖期間中は、水深5-20mの岩礁域における三枚網、繁殖期以外では水深60-80mの冲合い砂礫底における釣りであった。このうち、繁殖群の群構成を明らかにする目的で、1986-1988年および1991年の3月から5月に、同地の沿岸に設置した三枚網により捕獲した212個体について、性比および雌魚の未交尾、既交尾の判別を行なった。未交尾、および既交尾の判別は、既交尾個体の卵巣腔液中には精子が存在することに着目して、前報(Munehara, 1988)に従い卵巣腔液中の精子の有無に基づき、また排卵個体では人為的な媒精を施さずに卵を接水し、1ないし2日後における卵割の確認に基づいて行なった。

**組織学的観察** 魚体重を測定後、開腹して卵巣を摘出し卵巣重量を測定した。卵巣は Bouin 液で固定した後、通常のパラフィン法により 5 μm の切片とした。これに Delafield のヘマトキシリソ-エオシンの二重染色を施し、観察に供した。卵母細胞の発達段階の区分は Yamamoto (1956) に準じて行なった。

**産卵環境と卵塊の観察** 1986年から1988年の5月および6月に上記の岩礁浅海域において、SCUBA 潜水により雄のなわばりおよび産みつけられた卵塊の観察を行なった。産卵場の深度、環境、産卵基質、および卵塊の数を耐水紙に記録した。卵塊の計数は、水槽内における観察(Munehara, 1988)から、ひとつの卵塊が直径5-10cm の円形であること、および目視による発生段階の観察結果を基に、隣接卵塊の境界を見定め、産卵床全体を見通せるなわばりを対象に行なった。

### 結 果

**生殖腺体指数の季節変化** ニジカジカ雌魚の生殖腺体指数(GSI; 生殖腺重量/魚体重×100)の季節変化を Figure 1 に示した。雌魚の GSI 値は7月から10月にかけては1%以下の低値で推移し、1月から4月にかけて上昇して、4月には平均で約9%と最高値を示した。そ

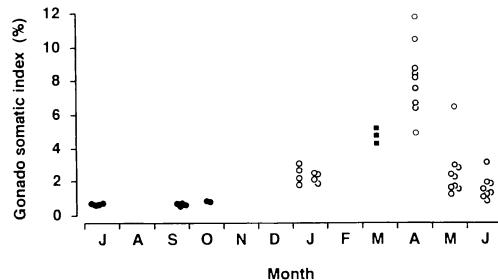


Fig. 1. Seasonal changes of GSI in female *Alcichthys alcicornis*. Symbols indicate samples in 1985 (○), 1990 (●) and 1991 (■).

の後5月から6月にかけてGSI値は次第に減少し、7月には1%以下の低値に戻った。

**卵巣卵の季節的変化** 7月の卵巣は極めて小さく、卵巣薄板は染色仁期から周辺仁期の卵母細胞で占められていた(Fig. 2A)。また、前回の産卵期に排卵に至らなかつたと思われる大型卵の退行像がしばしば認められた(Fig. 2A)。10月の卵巣は、外見的に7月と比べて大きさの変化は見られないが、卵巣内には染色仁期および周辺仁期の卵母細胞に加えて、卵黄胞期のものが出現していた(Fig. 2B)。3月になると卵巣は著しく大きさを増した。卵母細胞の大部分は卵黄球前期および後期の段階に有り(Fig. 2C)，卵黄形成が活発なことをうかがわせた。また、割合は少ないが周辺仁期および卵黄胞期の卵母細胞も存在していた。

4月の卵巣内には完熟期および核移動期の卵母細胞をはじめ、全ての発達段階の卵母細胞が存在していた(Fig. 2D)。また、排卵した個体では卵巣腔は卵と共に粘性を帯びた卵巣腔液で満たされ、卵巣は年間を通じて最も肥大した状態となった。この状態は一部の個体では5月まで維持された。

一方、この時期の卵巣腔内には多数の精子が確認された(Fig. 2E)。本種の卵巣は一対の囊状器官で、左右の各卵巣内には背方からひだ状に広がる卵巣薄板が発達し、その腹方には卵巣腔が位置している。精子は卵巣腔に広く分布していたが、主に卵巣薄板が皺曲してきた間隙に多数が集塊を成し、浮遊した状態で貯留されていた(Fig. 2E)。まれに精子が卵巣薄板上皮および卵巣壁上皮の細胞に接している場合でも、これらの上皮細胞には精子が定着するような特別な保留機構はないことが、電顕観察により確認された(古屋、未発表)。

5月および6月の経産魚の卵巣は縮小し、卵巣薄板には染色仁期および周辺仁期の卵母細胞に加えて、排卵後

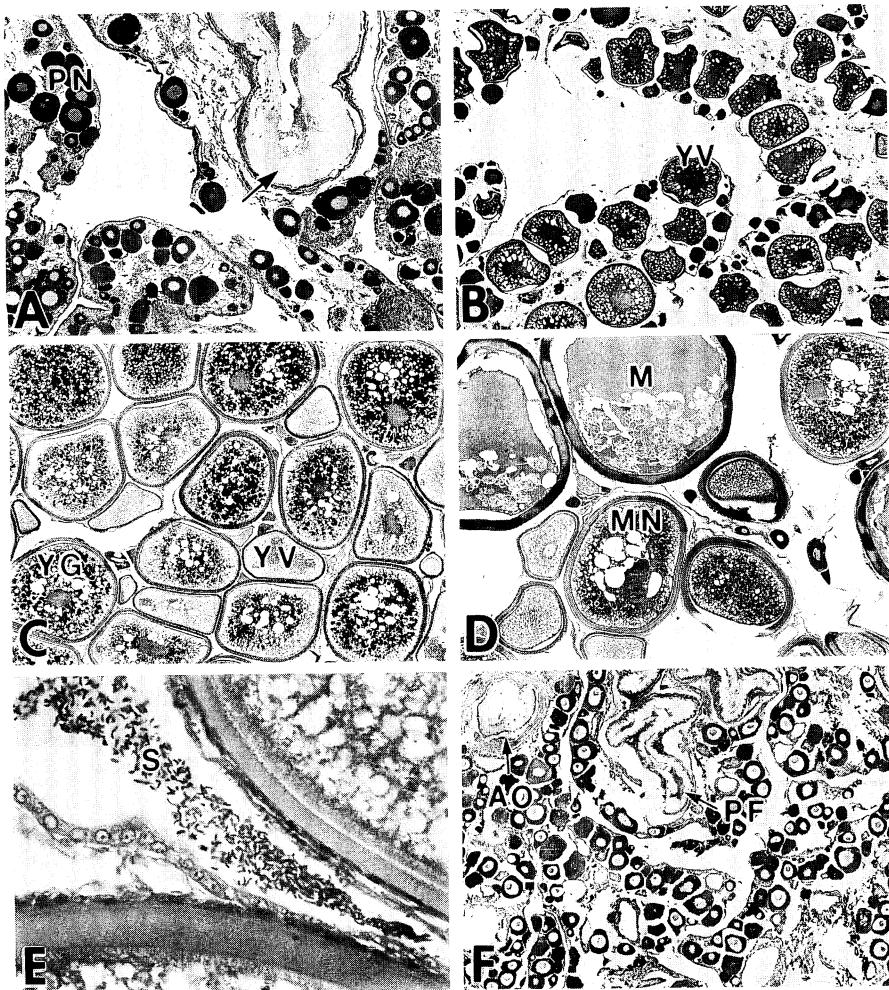


Fig. 2. Photographs of ovaries from *Alcichthys alcicornis*. M—maturation stage oocyte; MN—migratory nucleus stage oocyte; PN—peri-nucleolus stage oocyte; YG—yolk globule stage oocyte; YV—yolk vesicle stage oocyte. A) Section of ovary in July. Arrow indicates degenerating egg ( $\times 320$ ); B) section of ovary in October ( $\times 320$ ); C) section of ovary in March ( $\times 320$ ); D) section of ovary in April ( $\times 320$ ); E) section of ovary in April. Spermatozoa (S) are located in the ovarian cavity ( $\times 415$ ); F) section of ovary in May. Atretic oocytes (AO) and post-ovulatory follicles (PF) are apparent ( $\times 320$ ).

滤胞と卵黄形成途上で退行したと思われる退行卵が数多く認められた (Fig. 2F). 卵巢腔内にはしばしば残留卵が存在していたが、精子は極くまれにしか確認できなかった。

**繁殖期間中の捕獲尾数の性比および未交尾雌の比率の推移** Figure 3 に岩礁浅海域での三枚網による捕獲結果を示した。調査を行なったいずれの年においても、3月中旬まではニジカジカが捕獲されず、3月 24 日過ぎになって初めて羅網するようになった。捕獲個体の性比に

ついて見ると、1988 年には採集期間中に雄が 1 個体も捕れなかったが、その他の 3 年間では、雄は 3 月下旬から 4 月中旬までしか採集されず、しかもこの期間に、雄の比率は急減した (Fig. 3A). 一方、雌は、3 月下旬から 5 月中旬まで捕獲された。これらのうち、いずれの年でも未交尾雌の割合は 4 月上旬に高く、それ以降徐々に減少し、5 月に捕獲された個体はすべて既交尾雌であった (Fig. 3B).

**雄のなわばりと産卵基質** 本種の産卵場は、岩盤上に

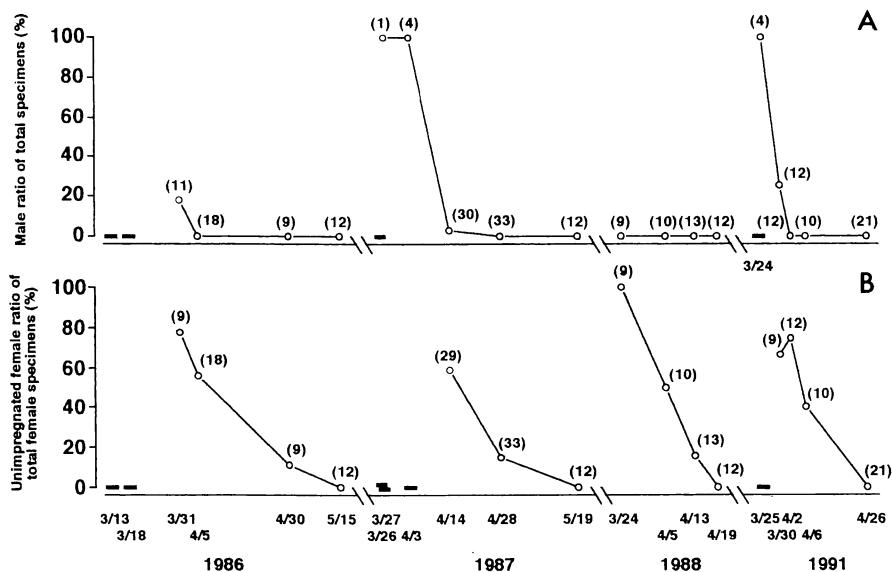


Fig. 3. Changes in sex ratio (A) and proportion of non-mated females (B) in specimens caught by trammel net during the early breeding season. Number of specimens caught is shown in parentheses.

直径数 10cm の岩が随所に見られる岩礁地帯にあり、そこで雄は岩穴や岩の谷間に中心とする場所になわばりを形成していた (Fig. 4). 産卵基質は、急な傾斜あるいは岩穴の天井に相当する場所で海藻や付着物に占拠されていない岩の表面であった。卵塊は薄層状にびっしりと産みつけられ、所によっては卵塊の境界が不明瞭になるほど密集していた。1986 年から 1988 年までの間に観察された 9 つのなわばりのうち、岩の谷間にあった 3 つを対象に卵塊数を計数した。得られた計数値には、計数日以前に孵化した卵塊および計数後に産みつけられた卵塊の数は含まれていないので、過小評価と考えられるが、ひとつのかなわばりにおける卵塊数は 80~100 個であった。

## 考 察

**生殖周期** ニジカジカの卵母細胞は GSI が低値を示した 7 月には、染色仁期および周辺仁期のもので占められていたが、10 月には卵黄胞期のものが出現した。このことから、7 月から 10 月の間に卵母細胞はゆるやかに成長し、卵黄胞の形成を開始するものと思われる。GSI が急激に増加した 3 月の卵巣内には卵黄球前期および後期の卵母細胞が数多く認められた。また、GSI は 1 月から徐々に増加しはじめていた。このことから、本種では 1 月以降に卵黄顆粒の蓄積を開始するものと考えられる。

4 月には GSI がピークに達し、卵巣内には核移動期および完熟期の卵母細胞が出現した。また、多くの個体が排卵しており、産卵盛期の状態にあった。一方、この時期の卵巣内には、卵黄球前期および後期の卵母細胞も多数認められた。このことは、本種が 1 回の産卵期に繰り返し排卵および産卵する、多回産卵型の魚種であること (Munehara, 1988) を裏付けている。さらに、今回の観察では、産卵期の個体の卵巣腔内に精子が確認された。これらの精子は、卵巣薄板の間隙に集塊をなしておらず、卵巣薄板上皮とは密接なかかわりを持たず、卵巣腔に浮遊した状態で貯留されていた。一方、ニジカジカと同じ体内配偶子会合型の繁殖様式をとるアサヒアナハゼ、アナハゼ *Pseudoblennius percooides*、およびサラサカジカ *Furcina ishikawai* では、卵巣後端部の卵巣壁上皮細胞に精子が頭部を向けて整列する (四宮, 1985)。このような精子貯留形態の相違は、ニジカジカの交尾が一回の繁殖行動の中で産卵とともにに行なわれ、交尾と産卵行動が分離していない (Munehara, 1988) のに対し、上述の魚種では卵が未熟な時期に交尾が行なわれ、産卵までの数カ月間卵巣内に精子を保持しなければならない (四宮, 1985)、という生態上の相違を反映しているのかも知れない。

5 月から 6 月にかけて GSI 値が減少し、大部分の個体は産卵を終えていた。卵巣内の卵母細胞は染色仁期および周辺仁期のもののみとなっていた。また、数多くの排卵後濾胞および退行卵が見られ、これらは 7 月までに大部分

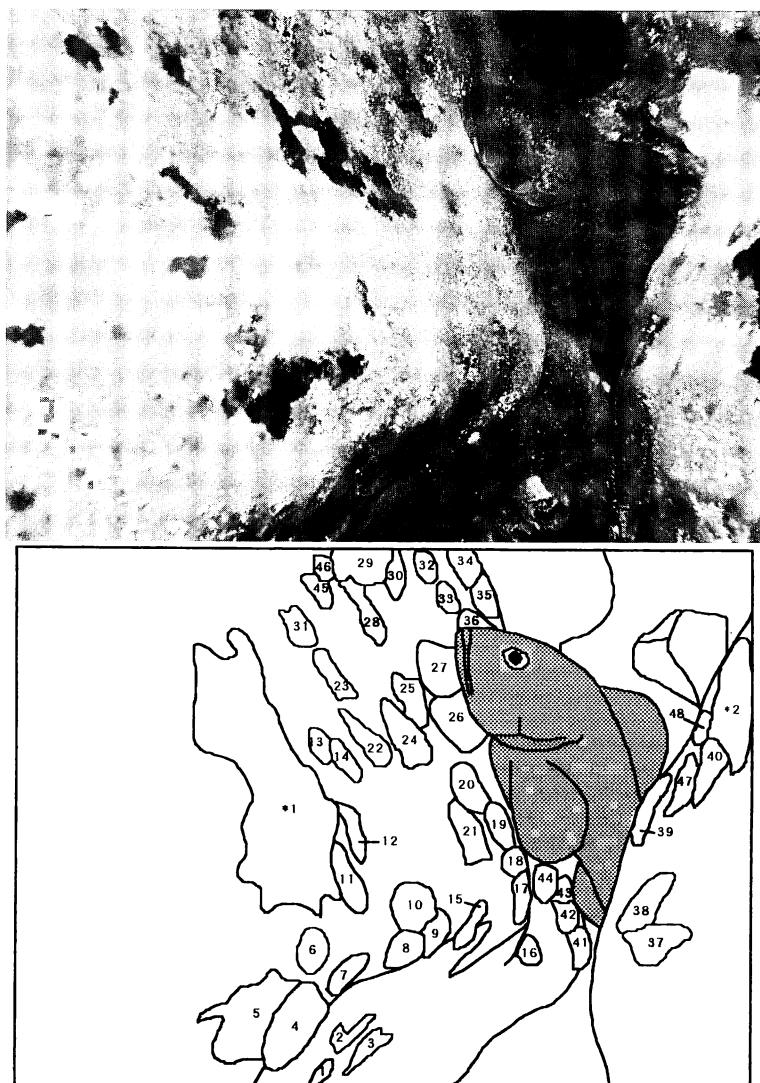


Fig. 4. A site of a territorial male showing egg masses contained therein. \*1 and \*2 indicated 8–12 and 3–5 egg masses, respectively. Including only those egg masses deposited on the surface of rocks under and beyond the territorial male, approximately 100 egg masses were evident in the territory.

が退縮および吸収されるものと考えられた。従って、この期間は次回の産卵に向けて卵巣組織を修復する時期と見なされた。

以上の観察結果から、ニジカジカ雌魚の生殖周期を未成熟期（7–12月）、卵黄蓄積期（1–3月）、交尾・産卵期（4, 5月）、退縮期（5, 6月）の4期に分けることができる。

**産卵生態** 卵巣組織の観察から本種の繁殖期は4月と5月であることが分かった。そして、この期間中は沖合

いの砂礫底（水深60–80m）から、浅海岩礁地帯（水深7–20m）に分布域を移しており、本種が繁殖のために深浅移動を行なっていることが明らかになった。この深浅移動を三枚網の捕獲結果から分析すると、1) 雄は雌よりも一旬早く、そしてこのわずかの期間中に成熟したすべての個体が産卵場に到達し、なわばりを確保すること、2) すべての雌は産卵期の前半にあたる4月中に産卵場に来遊して産卵を開始し、5月には既交尾雌となることが示される。このように個体群レベルで繁殖スケジュールが

厳密に決まっていることの生態的意味は、本種の特異な繁殖行動と関係があるものと考えられる。すなわち、本種の一回の繁殖行動は産卵と交尾が同時に進行なわれ、未交尾の雌が産む卵は交尾の時に海水中に放出される精子で受精し (Munehara, 1988), さらに交尾により雌体内に入った精子は、2回目以降の産卵の際にも使われる (Munehara et al., 1994)。したがって、雄にとって自己の繁殖成功度を高めるためには、未交尾雌と多く番うことが、単に多くの雌と番い多くの卵塊を獲得すること以上に重要な条件となる。実際、繁殖期の後半では、雄が保護している卵のはほとんどは血縁関係がなく (Munehara et al., 1990, 1994), 雄にとって卵を保護することの直接的な利益は喪失している。換言すると、雄にとって繁殖資源としての価値の高い未交尾雌の比率が高い繁殖期前半に来遊してなわばりを確保しておくことが、高い繁殖成功度を得るための必要条件であり、そのために、雌の回遊より一足早い同期的な雄個体群の回遊が起こると考えられる。

ペアで産卵する魚類の多くで、スニーカーの存在が知られ (Turner, 1993 ほか), また雄による卵保護習性を持つ魚種では、なわばりを持てない、いわゆる非なわばり雄がなわばり雄の隙をついて放精する (Clutton-Brock, 1991)。交尾型カジカでもアサヒアナハゼでは、非なわばり雄によるスニーキングが観察されている (四宮, 1985)。しかし、同じ交尾型のニジカジカでは、非なわばり雄は観察されなかった。さらに、非なわばり雄が頻出しているなら、繁殖盛期に設置した三枚網に雌同様に雄も羅網するはずであるが、実際には採集されなかった。以上のことから、本種では非なわばり雄によるスニーキングは存在しないか、あっても極めてまれであると考えられる。同じ交尾型カジカ間でのこのような相違は、両種の生活史の相違によって生じたものと考えられる。すなわち、アサヒアナハゼは周年藻場で生活する年魚で、なわばり場所や雌をめぐる雄間の闘争に不利な成長不良の雄は、繁殖成功度は低くても、子孫を残すにはスニーキングするしかないのに対し、ニジカジカは年魚ではなく、しかも産卵場所は索餌場所とは異なる。そのため、繁殖に参加することに伴う移動と成長コストは、将来の繁殖成功度に著しい負の影響を及ぼすと考えられる。それ故、本種の場合、少なくとも 80 回以上の繁殖機会が見込めるなわばり雄になるまで成長した後に成熟する場合と比較して、若齢のうちからスニーカーとして繁殖に加わることが、その個体の適応度を高くするという

結果をもたらさないのかも知れない。

## 謝 辞

本研究を行なうにあたり、実験魚の採集および飼育に多大の御協力を賜った北海道大学水産学部田尻水産実験所施設長山本弘敏教授並びに野村潔、嵐田洋悦両技官に厚く御礼申し上げる。また、本研究に対し、適切な御助言を賜った北海道大学水産学部高橋裕哉教授に深謝する。本研究の一部は、文部省科学研究費補助金（課題番号 05760145）および北海道大学教育研究学内特別経費によった。

## 引 用 文 献

- Clutton-Brock, T. H. 1991. The evolution of paternal care. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey. 352 pp.
- Iwamatsu, T., K. Onitake, Y. Yoshimoto and Y. Hiramoto. 1992. Time sequence of early events in fertilization in the medaka egg. Develop. Growth Differ., 33: 479-490.
- 古屋康則. 1992. 海産カジカ科魚類に見られる体内配偶子会合型の繁殖様式に関する生理学的、微細構造学的研究。北海道大学博士論文。191 pp.
- Koya, Y., K. Takano and H. Takahashi. 1993. Ultrastructural observations on sperm penetration in the egg of elkhorn sculpin, *Alcichthys alcicornis*, showing internal gametic association. Zool. Sci., 10: 93-101.
- 桑村哲生. 1987. 子育てと社会. 海鳴社、東京. 136 pp.
- 宗原弘幸. 1988. ニジカジカ・イソバテングの繁殖様式と受精機構. 会記. 昭和 62 年度日本魚類学会シンポジウム. 魚類学雑誌, 34: 532.
- Munehara, H. 1988. Spawning and subsequent copulating behavior of the elkhorn sculpin *Alcichthys alcicornis*, in an aquarium. Japan. J. Ichthyol., 35: 358-364.
- Munehara, H., H. Okamoto and K. Shimazaki. 1990. Paternity estimated by isozyme variation in the marine sculpin *Alcichthys alcicornis* (Pisces: Cottidae) exhibiting copulation and paternal care. J. Ethol., 8: 21-24.
- Munehara, H., K. Takano and Y. Koya. 1989. Internal gametic association and external fertilization in the elkhorn sculpin, *Alcichthys alcicornis*. Copeia, 1989: 673-678.
- Munehara, H., K. Takano and Y. Koya. 1991. The little dragon sculpin *Blepsias cirrhosus*, another case of internal gametic association and external fertilization. Japan. J. Ichthyol., 37: 391-394.
- Munehara, H., A. Takenaka and O. Takenaka. 1994. Alloparental care in the marine sculpin *Alcichthys alcicornis* (Pisces: Cottidae): copulating in conjunction with parental care. J. Ethol., 12. (In press.)
- 四宮明彦. 1985. 海産カジカ科 3 種の生殖生理および繁殖生態

ニジカジカの生殖周期と産卵生態

- に関する研究。北海道大学博士論文。145 pp.
- Turner, G. 1993. Teleost mating systems and strategies.  
Pages 307–331 in T. J. Pitcher, ed. The behaviour of  
teleost fishes, 2nd ed. Croom Helm, London.
- Yamamoto, K. 1956. Studies on the formation of fish eggs  
I. Annual cycle in the development of ovarian eggs in the  
flounder, *Liopsetta obscura*. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.,  
Ser. VI, Zool., 12: 362–378.