

1 シロウオ *Leucopsarion petersii* 雄の同時的複婚の可能性

2

3 シロウオ雄の同時的複婚の可能性

4

5 竹垣 毅, ^{1*} 松本 有記雄, ¹ 川瀬翔馬, ¹ 井手勇旗, ² 佐藤成祥¹

6

7 ¹長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科, ² 長崎大学水産学部

8

9 The possibility of simultaneous polygamous mating in the ice goby *Leucopsarion*
10 *petersii* males

11

12 TAKESHI TAKEGAKI,^{1*} YUKIO MATSUMOTO,¹ SHOMA KAWASE,¹ YUUKI IDE,² AND
13 NORIYOSHI SATO¹

14

15 ¹*Graduate School of Fisheries Science and Environmental Studies, Nagasaki*

16 *University, Bunkyo-machi, Nagasaki 852-8521,*² *Faculty of Fisheries, Nagasaki*

17 *University, Bunkyo-machi, Nagasaki 852-8521, Japan*

18

19 * Tel : 81-95-819-2819. Fax : 81-95-819-2819. Email: takegaki@nagasaki-u.ac.jp

20

21 和文要旨

22 シロウオ *Leucopsarion petersii* 雄の同時的複婚の可能性

23

24 竹垣 毅, ^{1*} 松本 有記雄, ¹ 川瀬翔馬, ¹ 井手勇旗, ² 佐藤成祥¹

25

26 ¹長大院水・環, ² 長大水

27

28 シロウオ *Leucopsarion petersii* の資源量の推定精度を高めるために、雄の同時的

29 複婚の可能性を野外調査と水槽実験から検討した。野外で産卵巣となる岩の下

30 から確認された雄の数は、1例を除いて全て卵塊の数と同じかそれよりも多か

31 った。また、水槽内に単独の営巣雄と複数の雌を収容しても雄は同時に1個体

32 の雌としか繁殖しなかった。これらの結果から、本種雄の同時的複婚の可能性

33 は低いと考えられた。

34

35 キーワード：一夫一妻，佐々川，巣穴，絶滅危惧種，遡河回遊，配偶システム，ハ

36 ゼ科，卵保護

37 英文要旨

38 The possibility of simultaneous polygamous mating in the ice goby *Leucopsarion*

39 *petersii* males

40

41 TAKESHI TAKEGAKI,^{1*} YUKIO MATSUMOTO,¹ SHOMA KAWASE,¹ YUUKI IDE,² AND

42 NORIYOSHI SATO¹

43

44 The possibility of simultaneous polygamous mating in the ice goby *Leucopsarion*

45 *petersii* males was examined to estimate stock size with greater accuracy. In the field

46 investigation, the number of males caught under the spawning nest was equal to or

47 larger than the number of clutches attached under the nest, except one case. In the

48 aquarium experiment, nesting males mated with only a single female at a time even

49 when several females were available. These results suggested that ice goby males were

50 unlikely to adopt simultaneous polygamous mating.

51 シロウオ *Leucopsarion petersi* は全長約 50mm の小型のハゼ科魚類で、北海道
52 南部から鹿児島にわたる日本各地と朝鮮半島南部に分布している。¹⁾近年、国内
53 個体群が日本海系統と太平洋系統の 2 つの地理的集団に遺伝的に分化している
54 ことが明らかとなっている (本研究の長崎県佐々川の個体群は日本海系統)。²⁾
55 本種は 1 年性の遡河回遊魚で、一生の大部分を海域で過ごし、春に繁殖のため
56 河川を遡上する。³⁻⁴⁾遡上してきたシロウオは漁獲されて「踊り食い」などで食
57 される春の味覚として高値で取引されるが、近年、国内の多くの地域で漁獲量
58 が減少している。⁵⁻⁶⁾また、国内分布域の多くで個体数が減少傾向にあり、環境
59 省のレッドリストで絶滅危惧 II 類に指定される絶滅危惧種でもある。⁷⁾シロウオ
60 を絶滅の危機から回避させつつ、その資源を持続的に利用し続けるためには、
61 正確な資源量の推定が不可欠である。

62 シロウオの資源量を推定するための指標として、漁獲量に加えて、産卵巣と
63 なる河床の岩の下に付着した卵塊数が一般的に用いられている。⁵⁾卵塊数は再生
64 産量を推定する良い指標であり、さらに本種が一夫一妻配偶で雌雄ともに 1 回
65 繁殖とされていることから、⁴⁾卵塊数を 2 倍することで繁殖に参加した個体数も
66 推定できる。本種が一夫一妻の 1 回繁殖とされている根拠として、雌雄を複数
67 収容した水槽内で繁殖が必ずペアで行われ、その多くの場合、雌は産卵後に、
68 雄は卵保護終了後に死亡すること、^{4,8)}野外で観察される 1 卵塊の卵数が雌 1 個
69 体の腹腔内卵数にほぼ等しいこと、⁴⁾また、各卵塊の発生段階がほぼ同じである
70 ことなどである。⁴⁾しかし、野外において産卵巣となる岩には複数の卵塊が付着

71 している場合が数多く見受けられるほか、⁴⁾水槽内では卵保護を終えた雄が新た
72 な雌と繰り返し産卵することも報告されており、⁸⁾他の多くのハゼ類と同様に、
73 本種の雄が同時にあるいは連続的に複数の雌と繁殖している可能性も否定でき
74 ない。その場合、上述の推定方法では繁殖個体数が過大評価されることになる。
75 本研究では、シロウオの雄が同時に複数の雌と繁殖する可能性を野外調査と水
76 槽実験から検証した。

77

78 方法

79 **野外調査** シロウオの雄が産卵巣として利用する河床の岩の下で複数の雄が
80 卵を保護している場合、巣が近接していることが多く、岩の裏面に付着してい
81 るどの卵塊がどの雄に保護されていたかを特定することは困難である。本研究
82 では、雄が同時に保護する卵塊数を明らかにするために、産卵巣に付着してい
83 る卵塊数とその巣の下に定位する雄の数の関係を調べた。調査は2012年4月6
84 日と20日の干潮時に、長崎県北松浦郡佐々町の佐々川の佐々橋周辺（北緯33
85 度24分、東経129度65分）で行った。岩の下の雄を確実に捕獲するために、
86 止水域あるいは流れがごく緩やかな水深5～20 cmの水域を調査場所とした。ま
87 ず、河床の底質に半分ほど埋まった岩（直径約15～30cm）をランダムに選び、
88 その周囲を3～4名の調査者が5～6個の手網（目合1.0 mm）で水底から水面上
89 までを2重に囲った。次に、その岩を水を濁らせないようにゆっくりと持ち上

90 げて、岩の裏面に付着している卵塊数を確認すると同時に、岩の下に定位して
91 いたシロウオを手網に追い込んで全て捕獲した。この時、岩の下の砂も掘り返
92 して砂中に隠れている個体も捕獲したため、採り落としがある可能性は極めて
93 低いと考えられる。捕獲した個体の性は、生殖突起の形状と体側の黒色色素胞
94 の有無、⁴⁾外部から透き通って見える腹腔内の卵の存在によって判定した。卵塊
95 あるいはシロウオが確認された 49 回の採集を解析の対象とし、いずれも確認さ
96 れなかった場合は解析には含めなかった。

97

98 **水槽実験** 雄が同時に複数の雌と繁殖するかを検証するために 2012 年 3 月 9
99 日から 5 月 4 日まで水槽実験を行った。実験に用いた供試魚は 2012 年 3 月上旬
100 に佐々川の佐々橋周辺で四つ手網により漁獲されたもので、3 月 7 日に長崎大学
101 水産学部の研究室のストック水槽（ガラス水槽：60 x 30 x 30 cm；水深 20cm）
102 に移し、実験開始まで飼育した。実験は 12 基の実験水槽（ガラス水槽：45 x 30
103 x 30 cm；水深 20cm）で行った。各実験水槽には、佐々川の産卵場所から採取し
104 た砂利を約 5 センチの厚さに敷き詰めて、産卵巣として直径約 10cm の岩を 1 個、
105 水槽の中心付近の底質に半分程埋まるように設置した。飼育水は外部フィルタ
106 ーによって濾過循環させ、塩分濃度は人工海水（富田製薬株式会社：マリンア
107 ート・ハイ）によって繁殖に適した 10‰に調整した。⁴⁾水温調節は行わず、実験
108 室の窓を常に開放して外気温に近い温度で推移させた（10～21℃）。供試魚の繁
109 殖行動に他の水槽の個体の存在あるいは観察者の存在が影響しないように、各

110 水槽の周囲を黒い紙で覆った。光周期は実験室の蛍光灯をタイマーで、明期 14
111 時間と暗期 10 時間に調節した。本種は遡上後の低塩分環境下ではほとんど摂餌
112 を行わないため、⁴⁾漁獲から実験終了まで供試魚には給餌していない。各水槽に
113 雄 1 個体（平均全長 \pm 標準偏差=39.1 \pm 0.9 mm, 範囲=37.0~40.0 mm, $n=12$ ）と
114 雌 3 個体（43.0 \pm 1.2 mm, 41.0~46.0 mm, $n=36$ ）を収容して自由に繁殖させ、1
115 日 1~2 回水槽内の雌雄の個体数を確認して、同時あるいは最初の繁殖の卵保護
116 が終了するまでに雄が複数の雌と繁殖するかを追跡調査した。

117

118

結果

119 **野外調査** 各岩の下から卵塊は 0~5 個、雄は 1~5 個体、雌は 0~3 個体が確
120 認された。雌は 49 例中 15 例で確認され、そのうち 1 例は産卵期末期の 4 月 20
121 日に、残りは全て 4 月 6 日に確認された。1 例を除いて全て卵塊数と同じかそれ
122 よりも多くの雄が確認された (Fig. 1)。卵塊数よりも多く雄が確認された 15 例 Fig.1
123 のうち 8 例では岩の下から同時に雌が 1~2 個体確認されており、さらにそのう
124 ちの 6 例ではそれらの雌は成熟卵を多数持つ腹部の大きな雌であった（残り 2
125 例は未確認）。卵塊と雄が同数確認された 34 例のうち、同時に腹部の膨満した
126 雌 1~2 個体が 7 例で確認された。

127

128 **水槽実験** 実験に用いた 12 個体の全ての雄が実験終了までに繁殖した。雄は

129 実験開始から 1~12 日 (平均日数 \pm 標準偏差=4.0 \pm 3.5 日, $n=12$) 後に、産卵巣
130 として与えた岩の下の砂を掘り出す営巣行動を開始した。雄の求愛行動は観察
131 していないが、営巣開始後 0~11 日 (3.4 \pm 3.9 日) で 1 個体の雌が水槽内で観察
132 されなくなったことから、雄の巣内に入ったと考えられた。その雌は入巣して
133 から 11~21 日 (16.1 \pm 2.9 日) 後に巣から出てきているのが確認された。再び現
134 れた雌の腹部は入巣前に比べて顕著に縮小していたほか、入巣前に腹腔内に観
135 察された卵巣卵のほとんどが消失していたことから、これらの雌が入巣中に産
136 卵したと推察された。これらの雌の体色は白色を呈した半透明に変化しており、
137 再出現から 0~12 日 (5.2 \pm 4.1 日) 後に死亡、もしくは水底に横たわるなど著し
138 く疲弊していたため水槽から取りあげた。産卵の有無を確認するために、飼育
139 水温から推定される孵化日⁴⁾の 1~2 日前 (雌再出現後 10~14 日) に、産卵巣の
140 岩を水槽から取りあげたところ、全ての水槽で岩の底面に孵化直前の発眼卵が
141 ひとつかたまりになって付着しており、岩の下で卵保護をしていたと思われる雄
142 が確認された。雄は雌が巣に侵入した後は巣の外で 1 度も確認されなかった。

143 巣に侵入して産卵したと考えられる雌が再出現するまでの間に、他の 2 雌の
144 いずれかが水槽内で確認されなくなることが 3 水槽で計 4 回 (1-3 日間) あった。
145 これらの雌は産卵巣の岩の下に侵入していたと考えられる。さらに、産卵を終
146 えた雌が再出現してから産卵確認のために巣を取りあげるまでの間にも同様に
147 1 水槽で計 2 回 (各 1 日間と 5 日間) の他雌による侵入が確認された。産卵巣を
148 取りあげるまで 5 日間侵入していた雌の腹部は膨満していたが、その他の侵入

149 雌の腹部の大きさには侵入前後で顕著な変化は見られなかった。

150

151 **考察**

152 本研究の野外調査において、産卵巣となる岩の下で確認された雄の数が卵塊の

153 数と同じかそれよりも多かったことから、1 個体の雄が同時に 1 卵塊のみを保護

154 している可能性が強く示唆された。しかし、卵塊数よりも雄の数が少なかった

155 場合が 1 例あり (5 卵塊・4 雄) (Fig. 1)、低頻度ながら同時に複数の卵塊を保護

Fig.1

156 する雄が存在する可能性も示唆された。また、複数の雄と卵塊が同数で確認さ

157 れたとしても、今回の野外調査からは必ずしも各雄が 1 卵塊ずつを保護してい

158 たかどうかは把握できていない。実際に、確認された卵塊と雄が同数の場合で

159 も同時に腹部の膨満した雌が確認された。本種雌の卵巢卵は産卵巣に入ってから

160 ら急速に発達し腹部が膨満することから、⁸⁾雌を巣内に導き入れた産卵準備中の

161 雄が含まれていたと推察される。つまり、卵塊と雄が同数の場合でも、それら

162 の雄の中にすでに複数の卵塊を保護していた雄、あるいは 1 卵塊を保護しながら

163 ら新たな雌との繁殖を準備中であった雄が含まれていた可能性も否定できない。

164 水槽実験の結果からは雄が同時に複数の雌と繁殖している証拠は得られなか

165 った。雌が産卵巣に入っている間と産卵後に雄が卵保護をしている間に他の雌

166 が産卵巣内に侵入することがあったが、いずれも 1〜5 日間と短期間であった。

167 上述したように、本種の雌は産卵巣内で卵巢卵が発達して最終成熟に至り、侵

168 入後十数日で産卵に到る⁸⁾ため、数日間の巢内滞在では産卵に至らない。また、
169 推定孵化日の直前に確認した巢内の各卵塊の卵は全て孵化直前であったことか
170 らも、後から侵入した雌が産卵したとは考えられない。これらの結果から、実
171 験期間中に最初に侵入した雌以外の雌は産卵していないと考えられた。過去の
172 研究においても、水槽内に配偶相手として利用できる複数の雌がいる状況でも
173 (但し雄も複数収容)、各雄は1個体の雌としか同時に繁殖していない。^{4,8)}

174 本研究の野外調査と水産実験の結果から、本種雄の同時的複婚の可能性は低
175 く、もしあったとしてもその頻度は極めて低いと推察された。シロウオの雄は
176 雌を産卵巣内に導いた後に巢の入口を中から砂で塞いでしまうため、⁸⁾その後
177 他の雌が巢に入りにくくなっていると思われる。閉じられた巢に雌が強引に入
178 り込もうとすると雄が噛みついて追い払う行動も確認されており、⁸⁾雄が複数の
179 雌との同時産卵を望んでいないことが示唆される。多くの雄が1回繁殖とされ
180 ているにもかかわらず、⁴⁾雄はなぜ同時に複数の雌と繁殖してより多くの卵を獲
181 得しようとししないのだろうか？

182 本研究の調査場所である佐々川では、繁殖の最盛期には卵塊の密度が100個
183 /m²を超えることがあるほか、拳大の比較的小さな岩に複数の卵塊が付着してい
184 ることもある。本種の卵は他の多くのハゼ類と同様に産卵基質に一層に産み付
185 けられるため、巢内の産卵基質のスペースが受け入れ雌数や卵数を制限してい
186 る可能性が考えられる。しかし、本研究の水槽実験では、雄は十分に大きな岩
187 を単独で占有しており、もしその岩の底面使って巣を作ったなら複数卵塊を受

188 け入れるに十分であったことから、産卵スペースが同時的複婚の制限要因では
189 ないと考えられる。雄の卵保護能力に制約があり、複数の雌と同時に繁殖して
190 も自身の繁殖成功が上がらない例も他のハゼ類で報告されている。⁹⁻¹¹⁾シロウオ
191 の産卵巣は小さく閉鎖的で、卵保護中は雄自身と卵の代謝により巣内部の環境
192 水は極めて低酸素な状態にある。¹²⁾巣内の保護卵数の増加はさらなる低酸素と雄
193 の保護コストの増大をもたらし、保護成功率の低下に繋がるかもしれない。¹³⁾
194 実際に野外で観察される卵塊の中には多数の白濁した死卵が観察される。

195 雄の同時的複婚の可能性が低い一方で、すでに水槽内で確認されているよう
196 に、⁸⁾雄が連続的に複数の雌と繁殖する可能性は考えられる。これは、本研究の
197 水槽実験で保護中の卵塊が孵化する前に新たな雌が巣内に入り成熟が進みつつ
198 あったことと、野外調査で雄と卵塊が同数確認された巣から成熟した産卵前の
199 雌が確認されたことから示唆される。佐々川におけるシロウオの産卵期（保
200 護期間を除く）は3月中旬から4月下旬までの約40日間で、産卵期初期に繁殖
201 した雄は保護を終えてからもう一度他の雌と繁殖する時間的な余裕がある。保
202 護を終えた雄はたいていやせ細って疲弊し数日で死に至るが、コンディション
203 の良い雄が野外でも連続産卵している可能性は否定できない。⁸⁾つまり、繁殖期
204 に確認される各卵塊はそれぞれ雄1個体が保護しているものとみなせるが、同
205 一雄が繁殖期間中に2回以上繁殖している可能性もあるため、確認された卵塊
206 数を2倍して繁殖した個体数を推定することは過大評価になる可能性がある。
207 今後は、野外で連続産卵している雄の割合を推定するための調査が必要である。

208

209

謝辞

210 本研究の野外調査にご協力頂いた西海区水産研究所門田 立博士、九州大学大
211 学院田和篤史博士、國富株式会社宮野哲平氏ならびに西海国立公園九十九島水
212 族館長田信人氏に御礼申し上げます。また、本研究の遂行に多大なご協力を頂い
213 た長崎県佐々町役場の職員の皆様ならびに町民の皆様に心から感謝申し上げます。
214 なお、本研究は長崎県佐々町受託研究費および（財）河川環境管理財団平成23
215 年度河川整備基金の補助を受けて実施したものである。ここに記して謝意を表
216 します。

217

218

文献

- 219 1) 明仁, 坂本勝一, 池田祐二, 岩田明久. シロウオ. 「日本産魚類検索 全種の同
220 定 第二版」 (中坊徹次編) 東海大学出版会, 東京, 2000; 23.
- 221 2) Kokita T, Nohara K. Phylogeography and historical demography of the anadromous
222 fish *Leucopsarion petersii* in relation to geological history and oceanography around
223 the Japanese Archipelago. *Mol. Ecol.* 2011; **20**: 143–164.
- 224 3) 道津喜衛, 内田隆信. ハゼ類の生活史—シロウオを中心に. *海洋と生物* 1979;
225 **3**: 9-16.
- 226 4) 松井誠一. 1986. シロウオの生態と増殖に関する研究. *九大農学芸誌*, **40**:

- 227 135-174.
- 228 5) 安成 淳. シロウオの産卵調査について. 水産研究センターだより, 2008; **1**:
- 229 17-19.
- 230 6) 福岡市水産業振興審議会. 第9次福岡市水産業総合計画(素案), 福岡. 2011.
- 231 7) 秋山信彦. シロウオ. 「改訂レッドリスト付属説明資料, 汽水・淡水魚類」(環
- 232 境省自然環境局野生生物課編). 環境省自然環境局野生生物課, 東京, 2010;
- 233 46.
- 234 8) 秋山信彦, 小笠原 義光. 飼育状況下でのシロウオの繁殖行動. 水産増殖
- 235 1994; **42**: 577-584.
- 236 9) Kuwamura T, Yogo Y, Nakashima Y. Size-assortative monogamy and paternal egg
- 237 care in a coral goby *Paragobiodon echinocephalus*. *Ethology* 1993; **95**: 65-75.
- 238 10) Takegaki T, Nakazono A. Reproductive behavior and mate fidelity in the
- 239 monogamous goby, *Valenciennea longipinnis*. *Ichthyol. Res.* 1999; **46**: 115-123.
- 240 11) Takahashi D, Asada H, Takeyama T, Takahata M, Katoh R, Awata S, Kohda M. Why
- 241 egg-caring males of *Isaza* (*Gymnogobius isaza*, Gobiidae) refuse additional females:
- 242 preliminary field observations. *J. Ethol.* 2004; **22**: 153-159.
- 243 12) 秋山信彦. シロウオの酸素消費量. 東海大学海洋研究所研究報告 1994; **15**:
- 244 49-56.

245 13)Takegaki T, Nakazono A. Responses of the egg-tending gobiid fish *Valenciennea*
246 *longipinnis* to the fluctuation of dissolved oxygen in the burrow. *Bull. Mar. Sci.*
247 1999; **65**: 815-823.

248 **Figure legend**

249

250 Fig. 1. Relationship between number of clutches and males observed under spawning

251 nests. The size of the symbols and numbers beside the symbols represent the sample

252 size. The solid line indicates $y = x$.

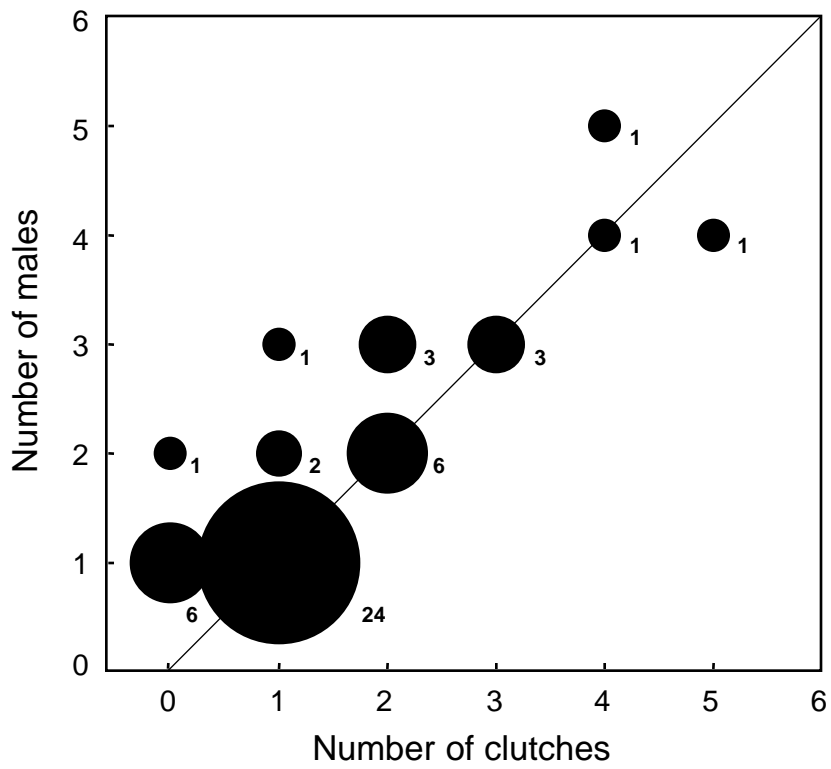


Fig.1