

〈総説論文〉

環境条件による魚類生殖周期の制御機構

清水昭男

Environmental regulations of reproductive cycles in teleosts

Akio SHIMIZU

Fishes inhabiting the temperate zone show various types of the spawning season. Warm temperature is the important factor which causes initiation of the spawning period in both of “spring spawning” and “spring-to-summer spawning” teleosts, and high temperature during summer is the predominant factor that causes termination of the spawning period in the “spring spawning” species. In the spring-to-summer spawning species, short daylength in autumn is also the predominant factor that causes the termination of the spawning period. In autumn spawning teleosts, short daylength is the predominant factor that causes initiation of the spawning period, and low temperature during winter is the predominant factor that causes the termination. In summer spawning, spring and autumn spawning, and “winter-to-spring” spawning species, changes in water temperature seem to be the important factors for both initiation of and termination of the spawning period. In addition to the environmental factors, internal factor such as circa-annual rhythm may also be concerned with the controlling mechanism of the annual reproductive cycle, through changes in photoperiodism appearance and/or existence of the refractory period.

Key words: reproductive cycle, spawning period, photoperiod, temperature

1. 魚類の産卵様式の多様性

真骨魚類（以下省略して「魚類」とする）は、種類数の多さと、形態、生態、生理生化学などさまざまな面での著しい多様性が特徴である。生殖現象も極めて多彩であり、水温など環境因子の影響に関してもこれらの多様性を十分に考慮する必要がある。成熟再生産の多様性の中でも、産卵期を中心とした生殖年周期の多様性と1産卵期の間の産卵回数や産卵頻度（short reproductive cycle；産卵期中の産卵リズム）の多様性が顕著である。

魚類は変温性の動物であり、種々の生理機能は基本的には環境水温の影響を大きく受ける。成熟再生産もその例外ではない。さらに成熟現象に関しては、水温の上昇が直接的に代謝の活発化を促すのみならず、水温変化が情報伝達のシグナルとして働き、脳や生殖内分泌系といった上位中枢を介して影響する場合が多いのが著しい特徴である。

1.1. 産卵期の多様性

魚類の産卵期は極めて多様性に富んでおり、ほぼすべての

四季にわたっているが、温帯域では、以下の各型に大別して考えるのが適切である。

1.1.1. 春（～初夏）産卵型

春期に生殖腺が急速に発達して産卵し、春の終わりまたは初夏まで産卵を続けるが、盛夏になる前に産卵を終了する。温帯産淡水魚の多くがこの中に含まれ、温帯性海産魚にも例は多い。アカヒレタビラ *Acheilognathus tabira erythropterus*（清水・羽生，1981）やホンモロコ *Gnathopogon caerulescens*（奥澤ほか，1986）、キンギョ *Carassius auratus*（Yamazaki, 1965）などに代表される多くの温帯性コイ科魚類が相当し、海産魚ではマダイ *Pagrus major*、クロダイ *Acanthopagrus schlegelii*、ヒラメ *Paralichthys olivaceus*、マサバ *Scomber japonicus*、マアジ *Trachurus japonicus*などが挙げられる（落合・田中，1986参照）。分布の広い種類においては、中緯度地方で春期に産卵するものが、低緯度地方では冬期のうちから産卵を開始する場合（マアジなど）もある（落合・田中，1986参照）。また、温水域では春産卵型に分類される魚でも、冷水域では産卵期が遅れ、初夏から盛夏に産卵することもある（ヒラメなど；落合・田中，1986参照）。

1.1.2. 春夏産卵型

春、水温が上昇すると生殖腺が急速に発達して産卵し、盛夏に入っても産卵を続け、晩夏または初秋に産卵を終了す

2008年11月7日受付，2009年12月3日受理

(独) 水産総合研究センター中央水産研究所

National Research Institute of Fisheries Science, Fisheries Research Agency, 2-12-4 Fukuura, Kanazawa, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan

aneko@affrc.go.jp

る。メダカ *Oryzias latipes* (Awaji and Hanyu, 1987), タイリクバラタナゴ *Rhodeus ocellatus ocellatus* (朝比奈ほか, 1980), mummichog *Fundulus heteroclitus* (以後, マミチョグ) (Shimizu, 1997), アミメハギ *Rudarius ercodes* (古川, 1991), チチブ *Tridentiger obscurus* (Kaneko and Hanyu, 1985) などが挙げられる。

1.1.3. 夏産卵型

温水域においても, 最も水温の高い盛夏を中心に産卵する。シロギス *Sillago japonica* (Kashiwagi et al., 1984), ウロハゼ *Glossogobius olivaceus* (落合・田中, 1986 参照) など。

1.1.4. 秋産卵型

ほぼ秋に限って産卵する。アユ *Plecoglossus altivelis*, 大部分のサケマス類, キチヌ *Acanthopagrus latus*, チダイ *Eryniscus japonica*, アイナメ *Hexagrammos otakii*, クジメ *Hexagrammos agrammus*, ボラ *Mugil cephalus* などが含まれる (落合・田中, 1986 参照)。タナゴ類のうち, ゼニタナゴ *Acheiognathus typus* (旧学名: *Pseudoperilampus typus*) (中村, 1969), イタセンパラ *Acheiognathus longipinnis* (中村, 1969), およびカネヒラ *Acheiognathus rhombeus* (典型的なのは当歳魚のみ, 1歳魚以上では早期成熟が起こり, 夏にも産卵する: Shimizu et al., 1987) の3種もこの型である。

1.1.5. 春秋産卵型

春に産卵後, 盛夏に産卵を中断して再び秋に産卵を行う。淡水魚ではほとんど知られていないが, 海水魚には広く存在する可能性がある。典型的なものはトビヌメリ *Repomucenus beniteguri* (Zhu et al., 1989)。キダイ *Dentex tumifrons* もこの型と考えられている (落合・田中, 1986 参照)。

1.1.6. 冬~春産卵型

冬から早春にかけて産卵する魚は, 純粋な淡水魚には少ないが, 海水魚にはかなり存在し, 特に寒流系の魚には多い。産卵期自体は春産卵型と重なることがあるが, この型では産卵期に先立つ生殖腺の急速な発達が晩秋から厳冬期にかけて起こることが特徴。アゴハゼ *Chaenogobius annularis* (旧学名: *Chasmichthys dolichognathus*) (金子ほか, 1984), ウキゴリ *Gymnogobius urotaenia* (旧学名: *Chaenogobius urotaenia*) (羽生, 1991), イサザ *Gymnogobius isaza* (旧学名: *Chaenogobius isaza*) (高橋, 1974) などハゼ科魚類には普通にみられ, ほかにワカサギ *Hypomesus nipponensis*, マイワシ *Sardinops melanostictus*, マダラ *Gadus macrocephalus*, スケトウダラ *Theragra chalcogramma*, スズキ *Lateolabrax japonicus* などが挙げられる (落合・田中, 1986 参照)。異体類の多く (マコガレイ *Pleuronectes yokohamae* など) もこの型である (落合・田中, 1986 参照)。

1.1.7. 周年産卵型

熱帯産の多くの魚類にみられるが, 亜熱帯産魚類や暖流性海産魚の一部にも存在する可能性がある。

1.1.8. その他の型

これらの範疇に当てはまらない魚種も存在する。たとえば

サンマ *Cololabis saira* は, 全体としては秋から翌年の春までという非常に長い産卵期を示す (落合・田中, 1986 参照)。

1.2. 産卵回数, 産卵頻度の多様性

魚類においては産卵回数も非常に多様性に富んでおり, 一生に1回しか産卵しないものから, 数ヶ月以上の間, 毎日産卵を続けるものもある。

1.2.1. 1回または年1回産卵型

一生に1回産卵した後死亡するサケ *Oncorhynchus keta*, カラフトマス *Oncorhynchus gorboscha* などおよび1年に1回のみ産卵するニジマス *Oncorhynchus mykiss*, ヤマメ *Oncorhynchus masou* など。これらの産卵型では short reproductive cycle は存在しない。

1.2.2. 多回産卵型

上記以外は1産卵期に複数回産卵し, 多回産卵魚と呼ばれる。

1.2.2.1. 月周期, 半月周期産卵

特定の月齢に合わせて産卵を行う。月周期に関連する潮汐リズムに対応した産卵生態を持つものも多い。カンモンハタ *Epinephelus merra* (Lee et al., 2002; Soyano et al., 2003), Atlantic silverside *Menidia menidia* (Middaugh, 1981) など。また, この型の中には, 特定の月齢に対して各1回のみ産卵を行うものと, 特定の月齢の前後の数日間連続して産卵を行うものがあると考えられる。

1.2.2.2. 多回産卵 (少数回)

産卵期に複数回の産卵を行うが, 2から3回程度と少なく, 明確に産卵リズムといえるほどの周期性が認めにくい。キンギョなど。最近になってアユもこの型に入ることが明らかとなってきた (Shimizu et al., 2007)。キンギョなどでは生殖腺の発達が完了しても直ちには産卵せずに, 環境変化 (水温の急激な上昇など) が最終成熟の引き金になって産卵する傾向があり (山本ほか, 1966), このことが産卵間隔の不規則さにつながっている。

1.2.2.3. 多回産卵 (多数回, 周期的)

数日周期のリズムで産卵を長期間繰り返す。タナゴ類 (Shimizu et al., 1985; 羽生, 1991), アミメハギ (羽生, 1991), チチブ (Kaneko and Hanyu, 1985) など。産卵間隔は一般に水温の影響を受け, 高水温で短くなる傾向にある (羽生, 1991)。

1.2.2.4. 毎日産卵

周期的多回産卵に含まれるが, 頻度が高く, 盛期には毎日産卵する。産卵期の初期や末期には数日おきに産卵をするものが多いと考えられる。メダカ, シロギス (熊井・中村, 1977), マダイ (松浦ほか, 1988), カタクチイワシ *Engraulis japonicus* (靄田, 1991) など。

2. 産卵期と環境条件との関係

陸上恒温動物 (哺乳類や鳥類) では成熟現象は主として日

長の影響を受けているが、変温動物である魚類の産卵期は日長以外に水温によって強い支配を受けていることも多い。産卵期の決定機構を中心とした生殖現象と環境条件との関係を明らかにするためには、対象魚種の生殖年周期を詳細に調べて成熟に関するさまざまな現象（生殖腺の発達・退縮、成熟の段階性、産卵期の開始および終了など）が起こる時期を正確に調べることが前提条件として重要である。続いて、それらの現象に対応するさまざまな季節において、特定の水温条件と日長条件を組み合わせた実験区を多数作り、長期間（1ヶ月あるいはそれ以上）飼育して成熟への影響を調べることにより解析する。さまざまな季節において実験を行う必要があるのは環境条件に対する反応性が季節によって異なる現象がしばしば観察されるからである。しかしながら、このような精密な研究は大型魚や飼育の困難な魚では難しく、現在のところ、解析が本格的になされてきたのは淡水魚および小型沿岸魚にほとんど限定されている。また、春産卵型、春夏産卵型、秋産卵型については比較的研究が進んでいるが、その他の産卵型については研究が少ない。ここでは著者らが解析したタナゴ類（アカヒレタビラ、ゼニタナゴ、カネヒラ）とマミチョグの例を主に、他の魚種の解析例も交えて紹介する。

2.1. 春産卵型、春夏産卵型

2.1.1. アカヒレタビラおよびタイリクバラタナゴ

2.1.1.1. 産卵期の開始要因

アカヒレタビラは3-4月前半にかけて、雌における卵黄球の蓄積と雄における精細胞および精子の形成といった後期の生殖腺発達が起こり、4月下旬から産卵期に入る。生殖腺発達直前の2月下旬から、水温条件8, 13, または16°C、日長条件9, 11, または15Lの各条件を組み合わせると、2ヶ月間飼育すると、日長にかかわらず16°Cの条件で生殖腺が発達し、産卵に至った。このことから、本種の産卵期開始は春期の水温上昇に起因することが明らかとなった（Shimizu and Hanyu, 1982）。また、その際の臨界温度は12°Cと14°Cの間にあることも示された（清水, 1983）。

近縁のタイリクバラタナゴの場合も、臨界温度がやや低いことを除き同様な結果が得られている（Asahina and Hanyu, 1983）。

2.1.1.2. 産卵期の終了要因

アカヒレタビラは6月後半には生殖腺の退行が始まり、7月に入ると産卵は完全に終了する。そこで、生殖腺退行前の5月下旬から水温22, 26, または30°C、日長8, 12, または15Lの各条件を組み合わせると、2ヶ月弱飼育すると、22°Cでは日長にかかわらず生殖腺の退行がほとんど起こらなかったのに対して、30°Cでは日長にかかわらず生殖腺が急速に退行した。したがって、本種の産卵期終了要因は夏季の高水温であると結論された（Shimizu and Hanyu, 1982）。また、その際の臨界温度は24°Cと26°Cとの間にあった（清水, 1983）。

一方、初秋まで産卵を行うタイリクバラタナゴにおいては、アカヒレタビラのような高水温による生殖腺退縮は認められていない（Asahina and Hanyu, 1983）。

2.1.1.3. 初期段階生殖腺発達の開始要因（アカヒレタビラ）

本種は8月から9月上旬にかけてが最も未熟であるが、秋期から冬期にかけて生殖腺が徐々に増大し、雌では卵黄胞期卵母細胞の発達、雄では精原細胞の増殖と精母細胞の形成といった初期段階の生殖腺発達が起こる。生殖腺発達が起こる直前の9月上旬より水温22または27°C、日長11または15Lの各条件で約1ヶ月半飼育した。その結果、22°Cでは日長にかかわらず初期段階の生殖腺発達が進んだが、27°Cでは日長にかかわらず未熟なままであった。したがって初期段階生殖腺発達の開始要因は秋期の水温低下であると結論できる（Shimizu and Hanyu, 1982）。この場合の臨界温度はほぼ26°Cであった（清水, 1983）。

2.1.1.4. 秋期成熟の抑制要因

盛夏の未熟な時期を過ぎ、秋に入ると水温は低下してアカヒレタビラの成熟に好適な水温（14-24°C）となるが、この時期には生殖腺発達は初期段階にとどまり、それ以上の生殖腺発達や産卵は起こらない。この阻害要因を解析するため、アカヒレタビラを10月より水温16または22°C、日長11または15Lの条件を組み合わせると、水温にかかわらず日長15Lの区で成熟が進み、産卵に至った。したがって、アカヒレタビラにおける秋期成熟の抑制要因は秋の短日であると結論できる（Shimizu and Hanyu, 1982）。

秋期のタイリクバラタナゴにおいても長日による成熟促進と短日による成熟抑制が認められているが、この種の場合は秋期は生殖腺が退縮して産卵期が終了する時期にあたり、秋の短日が産卵期の終了要因であると結論できる（Asahina and Hanyu, 1983）。

2.1.1.5. 光周性の発達および衰退とその要因

上述のように、アカヒレタビラおよびタイリクバラタナゴは春期には成熟の光周性（photoperiodism；生物が日長に反応する性質）をほとんど示さず、秋期には顕著な光周性を示す（Asahina and Hanyu, 1985; Shimizu and Hanyu, 1991）。したがって、1年の中で光周性の発達と衰退が交互に起こるものと考えられる。この光周性発達または衰退のための要因として、冬期および夏期に現われ得るさまざまな環境要因を想定してアカヒレタビラの飼育実験を行ったが、冬期および夏期の水温および日長条件はいずれも無関係であることが判明した（Shimizu and Hanyu, 1993）。したがって、ほとんど唯一可能性のある要因は内的因子（自律的に光周性の発達と衰退が起こる）である。光周性の発達と衰退が内的な概年周期（circa-annual rhythm；自発的な年周リズム）によって交代すると仮定するとこれらの現象をうまく説明できる（Shimizu and Hanyu, 1993）。

2.1.2. マミチョグ

マミチョグは北米東海岸に広く分布するカダヤシ目広塩魚である。チェサピーク湾原産のマミチョグを環境条件の類似した三浦半島荒崎の屋外池にて飼育したところ、産卵期は3月下旬から8月（1歳魚以上）および3月下旬-7月下旬（当歳魚）であり、産卵盛期には毎日産卵した（Shimizu, 1997）。この魚を用いて、生殖年周期の調節機構を解析した。

2.1.2.1. 産卵期の開始要因

2月上旬よりマミチョグを水温7, 11, または16°C, 日長11または16Lで1ヶ月半飼育した。その結果、水温16°Cの両区で日長にかかわらず後期段階の生殖腺発達（雌における卵黄球の蓄積と雄における活発な精子形成）が急速に進行して産卵に至った。したがって、本種の産卵期開始には、水温上昇が主要因になっていると考えられる。しかしながら、後期段階生殖腺発達の臨界温度は雄で7から11°Cの間、雌で11°C付近にあることも示された（Shimizu, 2003）。荒崎においては自然水温が11°Cを下回することはほとんどなく、生殖腺発達開始の要因を水温上昇のみに帰することはできない。おそらく、生殖概年周期に代表される内的因子が関与しているものと考えられる。

2.1.2.2. 産卵期の終了要因

6月より、マミチョグ当歳魚を、水温22, 26, または30°C, 日長9, 13, または16Lの条件を組み合わせると約1ヶ月間飼育した。その結果、日長9および13Lでは、水温にかかわらず生殖腺が著しく退縮して産卵期が終了した。したがって、産卵期終了の要因の一つとして短日が挙げられる。しかしながら、30°C16Lの条件でも生殖腺は顕著に退縮し、22°C16Lの条件でも退縮が認められたため、高水温や自律的な生殖腺退縮も関与しているものと考えられる（Shimizu, 2003）。一方、1歳魚について同様の実験を行うと、22°C13Lの条件では生殖腺が速やかに退縮したのに対して、22°C16Lおよび30°C16Lの条件では退縮がほとんど起こらず、産卵が維持された。したがって、1歳魚においては、ほぼ短日条件のみによって産卵期が終了しているものと結論される（Shimizu, 2003）。2歳魚以上に関しても産卵期がほぼ同一であることから、同様のメカニズムが考えられる。

2.1.2.3. 初期段階生殖腺発達の開始要因

本種はアカヒレタビラと同様に生殖腺発達の段階性がみられる。雌雄の生殖腺は8月下旬から9月上旬にかけてが最も小さくて未熟であるが、秋期から冬期にかけて徐々に増大し、雌では卵黄胞期卵母細胞の発達、雄では精原細胞の増殖と精母細胞の形成といった初期段階の生殖腺発達が起こる。これらの生殖腺発達が起こる直前の9月中旬より日長11L, 水温16, 22, 26°C, または30°Cの条件で約2ヶ月飼育した。その結果、30および26°Cではほとんど成熟が進まなかったが、22°C以下の温度では初期段階の生殖腺

発達が進み、その程度は水温が低いほうが顕著であった。したがって初期段階生殖腺発達の開始要因は秋期の水温低下であると結論できる（Shimizu, 2003）。

2.1.2.4. 秋期成熟の抑制要因

マミチョグを10月中旬より、水温16または22°C, 日長11または16Lの条件を組み合わせると2ヶ月余り飼育したところ、22°Cでは日長にかかわらず生殖腺の発達が全く起こらなかった。したがって、本種は秋期から初冬にかけて不応期（refractory period: 繁殖期の直後などにしばしば現れる、成熟に好適な環境条件下でも成熟がほとんど進行しない時期；Harrington, 1957; Yoshioka, 1966）にあることが明らかとなった。16°Cでは長日区の雄でわずかに成熟が進んだ。このことは、やや低い水温での長期飼育によって不応期からの離脱が部分的に起こっている可能性を示唆する（Shimizu, 2003）。

2.1.2.5. 生殖概年周期

未熟なマミチョグを10月中旬より22°C16Lの条件下で長期間飼育した。その結果、恒常的条件にかかわらず、春に生殖腺が発達して夏の間成熟状態を維持し、秋に生殖腺が退縮して冬の間未熟にとどまるリズムを示した（Shimizu, 2003）。厳密な証明は困難であるが、この現象は生殖概年周期の発現と考えるのが妥当である。この概年周期に基づいて、早春における生殖腺発達の開始や、当歳魚における早期の産卵期終了、秋期における不応期の出現など、自律的な生殖関連現象が起こっている可能性が高い。

2.1.3. 春産卵魚および春夏産卵型魚全体への一般化

上記のようにマミチョグにおいても、アカヒレタビラやタイリクバラタナゴと同様、春の水温上昇と晩夏~秋の短日が生殖年周期の成立に重要な役割を果たしていることが明らかとなった。タナゴ類との相違は、秋期における不応期の存在と、生殖概年周期の役割である。春および春夏産卵型タナゴ類では、生殖概年周期は直接的に成熟を支配するというよりも、光周性の発達と衰退を通じて間接的に生殖年周期の成立に関与していると考えられる。マミチョグでは生殖腺発達や退縮、不応期の出現などに対する、より直接的な支配が考えられる。

さらに、これら3魚種の結果がどの程度一般化できるかが問題となる。上記の結果とキンギョ（Razani et al., 1988a, 1988b）、ホンモロコ（Okuzawa et al., 1989）、モツゴ *Pseudorasbora parva*（朝比奈ほか, 1985）、golden shiner *Notemigonus crysoleucas*（De Vlaming, 1975）などのコイ科魚類、イトヨ *Gasterosteus aculeatus*（Baggerman, 1972, 1985; Borg, 1982; Borg and van Veen, 1982）、メダカ（*Awaji and Hanyu*, 1988, 1989）、カダヤシ *Gambusia affinis*（*Koya and Kamiya*, 2000）、アミメハギ（Lee et al., 1984）、チチブ（金子, 1986）などで得られた結果をまとめて以下に示す。

春産卵魚および春夏産卵魚の産卵期開始に関しては、水温の上昇が主要因であるという解析結果と、日長の増加が

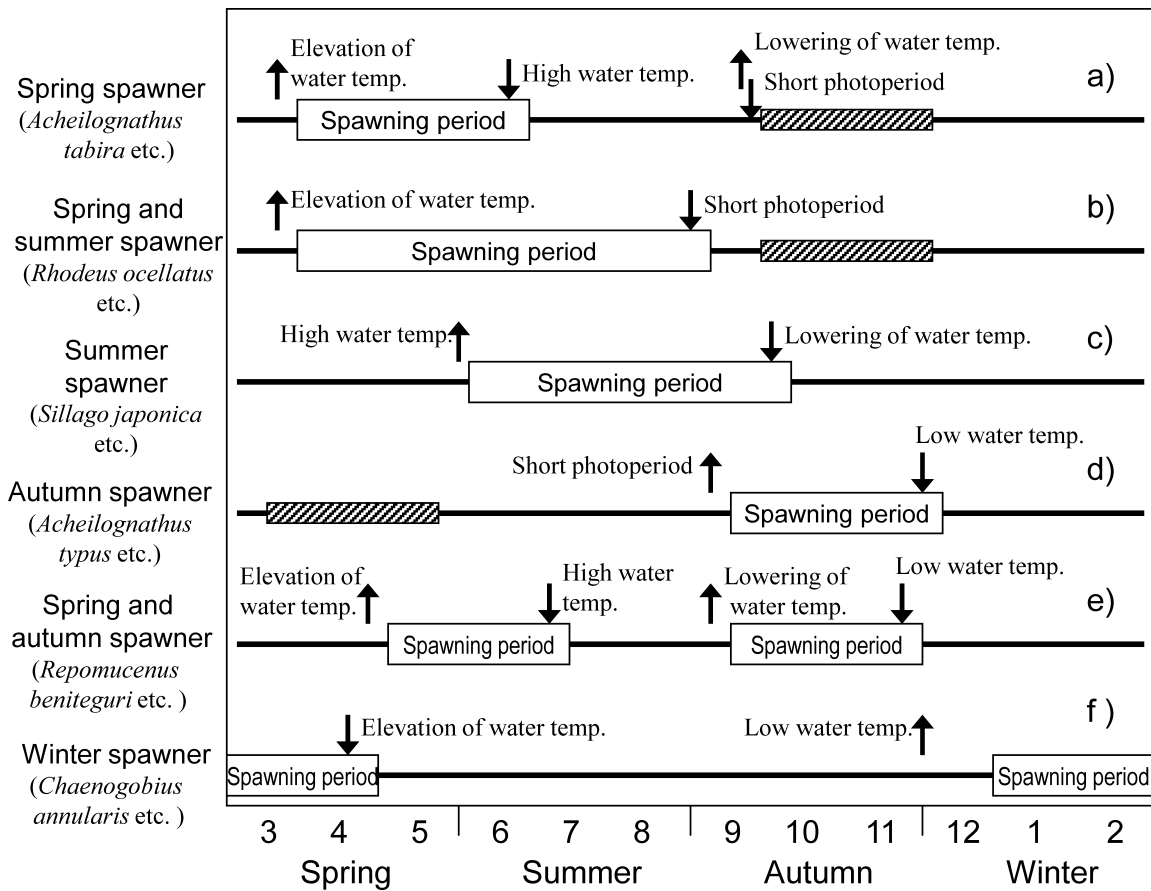


Figure 1. Major environmental factors controlling annual reproductive cycle of fishes with various spawning seasons. The upward arrows indicate promoting factors for maturation, and the downward arrows inhibitory factors. The shaded boxes indicate refractory periods which are observed in some species.

主要因であるという解析結果とがあるが、後者の結論が得られた実験は設定または解釈に問題のあることが多い。主として古い研究に認められる主要な問題点は以下の3つである。1) 日長に対する反応性の季節変化を考慮していない。2) 極端な日長条件 (0Lや24L) の設定とそれに基づく結論。3) その季節の自然条件から著しくはずれた条件を設定した実験による結論。これらの問題点を考慮して精密に設計された実験においては、いずれも産卵期の開始には水温の上昇が成熟促進に働くことが示されており、基本的には、温水性の春産卵魚、春夏産卵魚に関しては、水温の影響が重要であると考えられる (Fig. 1a, b)。魚種 (アミメハギ、モツゴなど) によっては日長の増加の影響も加わりうる。

産卵期終了に関しては、春産卵魚において高水温により生殖腺の退行が著しく促進され、産卵期終了の主要因となっていると考えられる (Fig. 1a)。一方、春夏産卵魚においては、高水温による生殖腺の退行があまり起こらず、これが産卵期の盛夏への延長に関係している。この場合、産卵期の終了は一般に秋期の短日によって誘導される

(Fig. 1b)。

秋期は水温条件としては春産卵魚の成熟には好適であるが、実際にはこの時期には成熟・産卵は起こらない。春産卵魚は秋期において顕著な光周性を示すか (短日で成熟抑制) または不応期に入っていることが多く、これが、春産卵魚の秋期成熟を抑制する要因になっている (Fig. 1a)。春期の生殖腺発達に関する水温条件の重要性と秋期における顕著な光周性または不応期の存在は多くの春～春夏産卵型の魚類に共通すると考えられ、また、それらの出現や衰退には生殖概年周期が関与している可能性がある。

三浦半島におけるマミチョグと同様、春産卵型の一部の魚においては水温の明らかな上昇以前に生殖腺発達が起こると考えられるものがあり、やはり生殖概年周期が関与している可能性が高い。また、一部のコイ科魚類などいくつかの魚種で、光周性の発現に関する水温依存性 (高水温で光周性が顕著になり、低水温でははっきりしない) が報告されており (De Vlaming, 1975; Razani et al., 1988a, 1988b; Okuzawa et al., 1989)、かなり普遍的な現象である可能性がある。

2.2. 夏産卵型

このタイプでは成熟に好適な水温がかなり高い範囲にあり、主として水温によって産卵期の開始と終了が支配されているものと考えられている (Fig. 1c).

シロギスでは、産卵の開始時期および終了時期の水温はいずれも約22°Cであり、これ以上の温度で産卵が継続されるものと考えられている (古川, 1991). 産卵期の調節機構に関しては詳しい実験は行われていないが、7-8月にかけて11Lの短日条件においても産卵が継続されること、秋以降水温を24-25°Cに保った場合に12月まで産卵を続けた例があることを考慮すると、成熟促進および維持に対する日長の関与は少ないものとされている (古川, 1991).

2.3. 秋産卵型

2.3.1. 産卵期の開始要因

未熟なカネヒラ当歳魚を産卵期前の8月下旬より水温20または28°C、日長12または15Lを組み合わせた条件で1ヶ月弱飼育したところ、水温にかかわらず、12Lの条件で成熟が急速に進み、産卵に至った (Shimizu et al., 1994). 同様の結果はゼニタナゴでも得られており (Shimizu and Hanyu, 1983), いずれの場合も産卵期の開始要因は秋の短日と思われる。

2.3.2. 産卵期の終了要因

カネヒラを11月下旬から日長10L、水温13または20°Cの条件で約1ヶ月半飼育したところ、20°Cでは成熟が維持されたが、13°Cでは生殖腺が急速に退縮して産卵期が終了した (Shimizu et al., 1994). 同様の結果はゼニタナゴでも得られており (Shimizu and Hanyu, 1983), 産卵期の終了要因は両種とも冬期の低水温であると結論される。

2.3.3. 春期成熟の抑制要因

カネヒラ1歳魚を4月中旬より、水温24°C、日長9Lまたは15Lで1ヶ月半飼育したところ、どちらの区でも生殖腺の発達に全く起こらなかつた。したがってこの時期のカネヒラは明らかな不応期に入っているものと結論された (Shimizu et al., 1994).

2.3.4. カネヒラ1歳魚の早期成熟の要因

カネヒラ1歳魚を5月下旬より、水温24°C、日長9Lまたは15Lで1ヶ月飼育したところ、どちらの区でも成熟が急速に進み、完熟に至った。したがって、この時期のカネヒラは光周性をほとんど喪失しており、水温条件が好適であれば、自律的に成熟が進行し、その結果、天然1歳魚において認められるような早期成熟が起こるものと考えられる (Shimizu et al., 1994). また、春の不応期およびそれに連続する夏の早期成熟は、マミチヨグ同様生殖概年周期によって誘導されると考えるのが妥当であろう。

2.3.5. 秋産卵魚におけるまとめ

サケマス類を除く秋産卵魚においては、調べられた範囲 (ゼニタナゴおよびカネヒラのほか、アユ：白石・武田, 1961；およびボラ：Kuo et al., 1974) では生殖腺の発達は

日長 (秋の短日) によって支配されており (Fig. 1d), 水温の関与は少ない。一方、産卵期の終了条件は、産卵期後死亡するアユなどを除けば冬季の低水温によるものと考えられる (Fig. 1d). サケマス類は特殊であり、生殖腺発達の前半では長日が、後半では短日が促進的に働く (隆島, 1982; 朝比奈, 1989; 羽生, 1991の各総説参照)。これは、サケマス類が例外的にサイズの大きな卵を発達させ、冷水魚であることもあって、卵母細胞の発達に長い期間を必要とすることに関係しているものと考えられる。また、この類は1回産卵型または年1回産卵型であり、産卵期の終了条件を考慮する必要はない。

サケマス類については生殖概年周期の重要性が指摘されている。恒常的条件下において、ニジマスが周期がほぼ1年の生殖周期を示すことが明らかにされており、また、日長をコントロールして擬似的な短縮年周期を作ることによって1年に2から3回の生殖サイクルを回転させることが可能である (Bromage et al., 1982, 1984; Duston and Bromage, 1986, 1987; Bromage and Duston, 1987)。成熟の初期と後期で促進的に働く日長条件が逆転するという一見矛盾するような上記現象も、これらの種類では生殖概年周期の働きが強く、日長条件は、直接生殖現象を支配するというよりもむしろ、生殖概年周期の“entrainment” (いわゆる「時計合わせ」) に働くことで間接的に生殖をコントロールすると考えると、よく説明できる。

2.4. 春秋産卵型

トビヌメリにおいて実験的な解析がなされている (羽生, 1991; Zhu et al., 1991)。

この研究によれば、トビヌメリを産卵開始前の8月下旬から各種の水温日長条件で飼育すると、15L、28-29°C区では未熟のままであったが、22-23°C区では産卵が開始された。しかしながら、12Lのほうが15Lより成熟が進み、産卵数も多かった。また、産卵期の魚を用いて水温および日長条件を変化させた場合、日長13Lのまま水温を段階的に下げていくと、16°Cでは産卵は継続し、11°Cでは停止した。また、水温を20-22°Cに保ったまま日長を変化させると、日長を15Lにすると産卵が停止し、11Lに戻すと産卵が再開された。したがって、産卵期の開始、終了とも水温条件が重要であるが (Fig. 1e), 日長もある程度関与するものと考えられる。

2.5. 冬~春産卵型

冬から早春にかけて産卵する魚は、ハゼ科魚類や異体類、寒流系の魚などに比較的多くみられる。しかしながら、実験的な解析がなされた魚種は少ない。

アゴハゼを用いた研究 (金子, 1986; 羽生, 1991) によれば、本種を11月中旬から7週間、水温14, 18, または20°C、日長10または13Lで飼育したところ、日長にかかわらず18°Cでわずかに生殖腺が発達し、14°Cで明らかに成熟が進行した。ただし、本種は水槽内で産卵させること

が困難なため、産卵自体は確認されていない。また、完熟魚を5月下旬から1ヶ月間、日長14L、水温15、18、または21°Cの条件で飼育すると、18、21°Cの両区で生殖腺の退行が起こった。したがって、アゴハゼの産卵期開始要因は秋から初冬にかけての水温低下であり、産卵期終了要因は春の水温上昇であると考えられる (Fig. 1f)。同様の結果はウキゴリおよびlongjaw mudsucker *Gillichthys mirabilis*でも得られているが、この両種では産卵期の開始に短日の促進効果も加わる可能性が示されている (羽生, 1991; De Vlaming, 1972)。また、マイワシの成熟についても、日長と水温の両方がかかわっている可能性がある (松原, 1991)。

2.6. 季節変化以外の要因

水平的あるいは垂直的に広大な水域に棲息する魚については、回遊や垂直移動による環境水温の変化という大きな問題がある。たとえば、琵琶湖のイサザは、昼間は湖の深部に潜み、夜間に浅部に浮上する大きな垂直異動を行う。その結果、春から秋にかけては最大で15°Cに達する水温の日内変動を経験することとなる。イサザも近縁のウキゴリと同様に秋以降の低水温で生殖腺の発達が促進されるが、単なる平均水温の低下ではなく、最高水温が閾値(16–17°C)以下に下がることが生殖腺発達の引き金になっているという (Takahashi, 1982)。今後、水温などの成熟再生産への影響に関する理解をより広く一般化するためには、沖合や外洋などに棲息する魚類など、実験の困難性などから研究が進んでいない魚種についても解析を行う必要があると思われる。

3. まとめ

Fig. 1a–fにまとめて図示したとおり、魚類の成熟を制御する最も主要な環境条件は水温であるが、一部の産卵型では季節によって日長条件も成熟に密接に関係している。また、生殖概年周期などの内的因子も直接的に、あるいは日長や水温などの環境条件を介して間接的に成熟にかかわっていると考えられる。先述のとおり、特によく調べられてきた春および春夏産卵型の小型魚と他の魚種との間の知見の蓄積の差が大きく、この差をできるだけ埋めることが今後の課題である。特に、冬～春産卵型については海産の重要産業種が多く含まれるため、これらについての知見を増やすことが重要である。これについては、飼育技術の向上やバイオテクノロジーの成果を応用した生化学的、分子生物学的指標の利用による環境影響検出の感度および精度向上など、研究および技術の高度化が有力な手段となるであろう。

引用文献

朝比奈潔 (1989) 生殖周期とその調節。「水族繁殖学」隆島史夫・羽生功編、緑書房、東京、103–131。
Asahina, K. and I. Hanyu (1983) Role of temperature and photoperiod in

annual reproductive cycle of the rose bitterling *Rhodeus ocellatus ocellatus*. Nippon Suisan Gakkaishi, **49**, 61–67.
Asahina, K. and I. Hanyu (1985) Development of photoperiodism involved in the gonadal activity of the rose bitterling. Nippon Suisan Gakkaishi, **51**, 1665–1670.
朝比奈潔・岩下いくお・羽生 功・日比谷京 (1980) タイリクバラタナゴの生殖年周期。日本水産学会誌, **46**, 299–305。
朝比奈潔・松岡 剛・藤本広明・広瀬一美・日比谷京 (1985) モツゴ (*Pseudorasbora parva*) の成熟に及ぼす水温と光周期の影響。日大農獣医学術研報, **42**, 203–210。
Awaji, M. and I. Hanyu (1987) Annual reproductive cycle of the wild type medaka. Nippon Suisan Gakkaishi, **53**, 959–965。
Awaji, M. and I. Hanyu (1988) Effects of water temperature and photoperiod on the beginning of spawning season in the orange-red type medaka. Zool. Sci., **5**, 1059–1064。
Awaji, M. and I. Hanyu (1989) Seasonal changes in ovarian response in orange-red type medaka. Zool. Sci., **6**, 945–950。
Baggerman, B. (1972) Photoperiodic responses in the stickleback and their control by a daily rhythm of photosensitivity. Gen. Comp. Endocrinol., Suppl., **3**, 466–476。
Baggerman, B. (1985) The role of biological rhythms in the photoperiodic regulation of seasonal breeding in the stickleback *Gasterosteus aculeatus*. Neth. J. Zool., **35**, 14–31。
Borg, B. (1982) Seasonal effects of photoperiod and temperature on spermatogenesis and male secondary sexual characters in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. Can. J. Zool., **60**, 3377–3386。
Borg, B. and T. van Veen (1982) Seasonal effects of photoperiod and temperature on the ovary of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. Can. J. Zool., **60**, 3387–3393。
Bromage, N. and J. Duston (1987) Circannual rhythms of reproduction and their entrainment by photoperiod in female rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Gen. Comp. Endocrinol., **66**, 28。
Bromage, N., J. A. K. Elliot, J. R. C. Springate and C. Whitehead (1984) The effects of constant photoperiods on the timing of spawning in the rainbow trout. Aquaculture, **43**, 213–223。
Bromage, N., C. Whitehead and B. Breton (1982) Relationships between serum levels of gonadotropin, oestradiol-17 β and vitellogenin in the control of ovarian development in the rainbow trout II. The effects of alteration in environmental photoperiod. Gen. Comp. Endocrinol., **47**, 366–376。
De Vlaming, V. L. (1972) The effects of temperature and photoperiod on reproductive cycling in the estuarine gobiid fish, *Gillichthys mirabilis*. Fish. Bull., **70**, 1137–1152。
De Vlaming, V. L. (1975) Effects of photoperiod and temperature on gonadal activity in the cyprinid teleost, *Notemigonus crysoleucas*. Biol. Bull., **148**, 402–415。
Duston, J. and N. Bromage (1986) Photoperiodic mechanism and rhythms of reproduction in the female rainbow trout. Fish Physiol. Biochem., **2**, 35–51。
Duston, J. and N. Bromage (1987) Constant photoperiod regimes and the entrainment of the annual cycle of reproduction in the female rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Gen. Comp. Endocrinol., **65**, 373–384。
古川 清 (1991) シロギスなど。「海産魚の成熟・産卵リズム」廣瀬慶二編、恒星社厚生閣、東京、65–77。
羽生 功 (1991) 生殖周期。「魚類生理学」板沢靖男・羽生 功編、恒星社厚生閣、東京、287–325。
Harrington, R. W., Jr. (1957). Sexual photoperiodicity of the cyprinid fish, *Notropis bifrenatus* (Cope), in relation to the phases of its annual reproductive cycle. J. Exp. Zool., **135**, 529–553。
金子豊二 (1986) 「ハゼ科魚類の生殖周期に関する研究」。博士論文、東京大学、108pp。
Kaneko, T. and I. Hanyu (1985) Annual reproductive cycle of the

- chichibu-goby *Tridentiger obscurus*. Nippon Suisan Gakkaishi, **51**, 1645–1650.
- 金子豊二・羽生 功・広瀬慶二 (1984) アゴハゼ *Chasmichthys dolichogonathus* の生殖年周期. 日本水産学会誌, **50**, 1535–1540.
- Kashiwagi, M., N. Yamada, Y. Okada and F. Nakamura (1984) A periodic variation of spawning time of Japanese whiting *Sillago japonica* during the spawning season. Nippon Suisan Gakkaishi, **50**, 2135.
- Koya, Y. and E. Kamiya (2000) Environmental regulation of annual reproductive cycle in the mosquitofish, *Gambusia affinis*. J. Exp. Zool., **286**, 204–211.
- 熊井英水・中村元二 (1977) キスの自然産卵について. 近畿大学農学部紀要, **10**, 39–43.
- Kuo, C. -H., C. E. Nash and Z. H. Shehadeh (1974) The effects of temperature and photoperiod on ovarian development in captive grey mullet (*Mugil cephalus* L.). Aquaculture, **3**, 25–43.
- Lee, T. Y., I. Hanyu, and K. Furukawa (1984) Effects of photoperiod and temperature on the gonadal activity in small filefish, *Rudarius ercodes*. Bull. Korean Fish. Soc., **17**, 523–528.
- Lee, Y. D., S. H. Park, A. Takemura and K. Takano (2002) Histological observations of seasonal reproductive and lunar-related spawning cycles in the female honeycomb grouper, *Epinephelus merra* in Okinawan waters. Fish. Sci., **68**, 872–877.
- 松原孝博 (1991) マイワシ. 「海産魚の成熟・産卵リズム」廣瀬慶二編, 恒星社厚生閣, 東京, 113–124.
- 松浦修平・古松政幸・丸山克彦・松山倫也 (1988) マダイ1尾による毎日産卵の確認とその卵質. 水産増殖, **36**, 33–39.
- Middaugh, D. P. (1981) Reproductive ecology and spawning periodicity of the Atlantic silverside, *Menidia menidia* (Pisces: Atherinidae). Copeia, **1981**, 766–776.
- 中村守純 (1969) 「日本のコイ科魚類」. 資源科学研究所, 東京, 306 pp.
- 落合 明・田中 克 (1986) 「新版魚類学 (下)」. 恒星社厚生閣, 東京, 1140 pp.
- 奥沢公一・古川 清・会田勝美・羽生 功 (1986) ホンモロコ *Gnathopogon elongatus caeruleus* の生殖年周期. 日本水産学会誌, **52**, 1957–1966.
- Okuzawa, K., K. Furukawa, K. Aida and I. Hanyu (1989) Effects of photoperiod and temperature on gonadal maturation, and plasma steroid and gonadotropin levels in a cyprinid fish, the honmoroko *Gnathopogon caeruleus*. Gen. Comp. Endocrinol., **75**, 139–147.
- Razani, H., I. Hanyu and K. Aida (1988a) Environmental influence on ovarian activity and related hormones in yearling goldfish. Nippon Suisan Gakkaishi, **54**, 1505–1511.
- Razani, H., I. Hanyu and K. Aida (1988b) Environmental influence on testicular activity and related hormones in yearling goldfish. Nippon Suisan Gakkaishi, **54**, 1513–1520.
- 清水昭男 (1983) 「春産卵型及び秋産卵型タナゴ類の生殖周期に関する研究」. 博士論文, 東京大学, 200 pp.
- Shimizu, A. (1997) Reproductive cycles in a reared strain of the mummichog, a daily spawner. J. Fish Biol., **51**, 724–737.
- Shimizu, A. (2003) Effect of photoperiod and temperature on gonadal activity and plasma steroid levels in a reared strain of the mummichog (*Fundulus heteroclitus*) during different phases of its annual reproductive cycle. Gen. Comp. Endocrinol., **131**, 310–324.
- Shimizu, A., K. Aida and I. Hanyu (1985) Endocrine profiles during the short reproductive cycle of an autumn-spawning bitterling, *Acheilognathus rhombea*. Gen. Comp. Endocrinol., **55**, 174–181.
- Shimizu, A., K. Aida and I. Hanyu (1987) Annual reproductive cycle in an autumn-spawning bitterling *Acheilognathus rhombea*. Nippon Suisan Gakkaishi, **53**, 529–536.
- Shimizu, A., K. Aida and I. Hanyu (1994) Effects of photoperiod and temperature on gonadal activity and plasma steroid levels in an autumn-spawning bitterling, *Acheilognathus rhombea*, during different phases of its annual reproductive cycle. Gen. Comp. Endocrinol., **93**, 137–150.
- 清水昭男・羽生 功 (1981) 春産卵魚アカヒレタビラの生殖年周期. 日本水産学会誌, **47**, 333–339.
- Shimizu, A. and I. Hanyu (1982) Environmental regulation of annual reproductive cycle in a spring-spawning bitterling *Acheilognathus tabira*. Nippon Suisan Gakkaishi, **48**, 1563–1568.
- Shimizu, A. and I. Hanyu (1983) Environmental regulation of spawning period in autumn-spawning bitterling *Pseudoperilampus typus*. Nippon Suisan Gakkaishi, **49**, 895–900.
- Shimizu, A. and I. Hanyu (1991) Changes in photoperiodism involved in the gonadal development of a spring-spawning bitterling *Acheilognathus tabira*. Nippon Suisan Gakkaishi, **57**, 177.
- Shimizu, A. and I. Hanyu (1993) Factors involved in the development of and decline in photoperiodism as it relates to the gonadal activity of a spring-spawning bitterling, *Acheilognathus tabira*. J. Exp. Zool., **265**, 134–143.
- Shimizu, A., K. Uchida, M. Udagawa, A. Inoue, T. Sato and K. Katsura (2007) Multiple spawning and the related variations of female reproductive parameters in the amphidromous type ayu. Fish. Sci., **73**, 9–18.
- 白石芳一・武田達也 (1961) アユの成熟に及ぼす光周期の影響. 淡水研報, **11**, 69–81.
- Soyano, K., T. Masumoto, H. Tanaka, M. Takushima and M. Nakamura (2003) Lunar-related spawning in honeycomb grouper, *Epinephelus merra*. Fish Physiol. Biochem., **28**, 447–448.
- 高橋さち子 (1974) イサザ (ハゼ科) の性成熟について-1. 日本水産学会誌, **40**, 847–857.
- Takahashi, S. (1982) Vitellogenesis of the isaza, *Chaenogobius isaza*, controlled by the subjective diel thermoperiod cause by vertical migration. Proc. Japan Acad., **58B**, 13–16.
- 隆島史夫 (1982) サケ, マス類. 「魚類の成熟・産卵の制御」日本水産学会編, 恒星社厚生閣, 東京, 90–103.
- 鶴田義成, 1991: カタクチイワシ. 「海産魚の成熟・産卵リズム」廣瀬慶二編, 恒星社厚生閣, 東京, 101–112.
- 山本喜一郎・長浜嘉孝・山崎文雄 (1966) 金魚の周年採卵法について. 日本水産学会誌, **32**, 977–983.
- Yamazaki, F. (1965) Endocrinological studies on the reproduction of the female goldfish, *Carassius auratus* L., with special reference to the pituitary gland. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., **13**, 1–64.
- Yoshioka, H. (1966) On the effects of environmental factors upon the reproduction of fishes. 3. The occurrence and regulation of refractory period in the photoperiodic response of medaka, *Oryzias latipes*. J. Hokkaido Univ. Edu. II B, **17**, 23–33.
- Zhu, Y., K. Furukawa, K. Aida and I. Hanyu (1989) Annual reproductive rhythm of the tobinumeri-dragonet *Repomucenus beniteguri* in lake Hamana. Nippon Suisan Gakkaishi, **55**, 591–599.
- Zhu, Y., K. Furukawa, I. Hanyu and K. Aida (1991) Effects of temperature and photoperiod on the initiation and termination of autumn spawning season in a tobinumeri-dragonet. Nippon Suisan Gakkaishi, **57**, 1871–1876.