

水田から琵琶湖へ放流したホンモロコ稚魚の性比

藤岡康弘・米田一紀*1・磯田能年*2・大植伸之*2・根本守仁

Sex ratios of the honmoroko *Gnathopogon caerulescens* reared in paddy fields
and released to Lake Biwa during early life stages

Yasuhiro Fujioka・Kazuki Yoneda・Takane Isoda
・Nobuyuki Ooue・Morihito Nemoto

キーワード ホンモロコ・水田・性比・流下

In order to examine sex ratio of the honmoroko *Gnathopogon caerulescens* reared in paddy fields during the sex differentiation periods of larval and juvenile stages, we studied the temperatures of the paddy fields and the sex of the fish collected when the water was drained from four paddy fields. The mean water temperatures in the paddy fields were 23.5-24.3°C, and the maximum water temperature during the day were 35.5-38.4°C. Although the sex ratios in the three paddy fields did not show a male-bias, that in one paddy field indicated somewhat male-bias. Since high water temperatures in paddy fields can have masculinization effects of the honmoroko, we are needed avoid to introduce the larvae into paddy field since June.

琵琶湖の固有種であるホンモロコ *Gnathopogon caerulescens* は小型のコイ科魚類で、¹⁾ 琵琶湖漁業の重要な漁獲対象種となってきたが、近年漁獲量が激減してその資源量は低位のまま最近まで経過してきた。²⁾ 資源量の減少原因は、オオクチバス *Micropterus salmoides* などの有害外来魚による食害などとされてきたが、水際で産卵する習性から産卵期の春季に起こる琵琶湖の人工的な水位低下による卵の干出が主な原因であることが指摘されている。²⁾ 琵琶湖のホンモロコ資源を回復させるため、減耗率の高い仔稚魚期を通常の稲作水田で育てた後に琵琶湖へ放流する手法が有効であることが明らかとなり、³⁾ 事業的規模で水田を活用した放流事業が 2005 年から実施され、⁴⁾ その資源量は最近では大幅に回復してきている。⁵⁾

ホンモロコはふ化後 1 年で成熟し、春から初夏に湖岸や内湖に来遊して多回産卵を行うことが知られている。^{6,7)} 仔稚魚期を湖岸や内湖で過ごした後に体長 16mm 以上になる 6 月頃に内湖から湖の沿岸域へ移動することが報告されている。⁸⁾ また、生殖腺の組織学

的観察から体長 16mm 以上で雌雄の性別が明確になることから、これに先立つ体長 10-15mm で性分化が起こるものと考えられている。^{9,10)} さらに、この性分化期に高水温を経験した個体には、遺伝的に雌であっても雄に分化し、雄として機能することも知られている。^{11,12)} 田植え後の水田は、魚類の初期餌料となる動物プランクトンが高い密度で発生し、コイ科魚類の生育に適していることが知られているが、^{13,14)} 一方で、水温変化が大きく高水温になるなど魚にとって厳しい環境であることも報告されている。^{3,15)} 自然状態でニゴロブナは産卵期に親が水田に侵入して産卵を行うことがあるが、¹⁶⁾ ホンモロコでは水田内の産卵は知られていないことから、ホンモロコを水田で飼育した場合、性分化期に水田の水温環境を経験することになり、ホンモロコの性分化に影響を及ぼす可能性が考えられる。そこで本研究は、実際に水田で飼育し琵琶湖へ流下した稚魚の性比を調査することにより、性分化への影響がないかどうか検討した。

Table 1. Locations of the paddy fields and density, period, and duration of stocked fish *Gnathopogon caeruleus* in the paddy fields

Paddy field (cohort)	Locality of paddy fields	Date of rice transplanting	Area of paddy field (m ²)	Number of stocked larvae	Density of larvae (number/m ²)	Period of fish stocking in paddy field (days)	Duration of fish stocking in paddy field (days)
A	Kusatsu city	20 May 2009	1,000	80,000	80.0	6 June-2 July 2009	26
B	Moriyama city	04 May 2017	2,700	90,000	33.3	17 May-23 June 2017	37
C	Moriyama city	01 May 2017	2,600	85,000	32.7	17 May-23 June 2017	37
D	Moriyama city	07 May 2017	1,400	45,000	32.1	24 May-23 June 2017	30

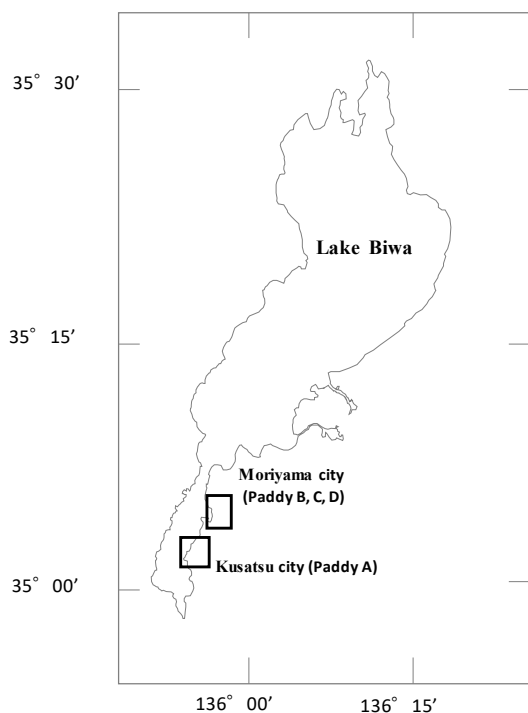


Fig. 1. Map showing the study sites of paddy fields

材料および方法

滋賀県では、琵琶湖のホンモロコ資源の回復を目的に事業規模でふ化仔魚の水田への放流と飼育および琵琶湖への流下事業が実施されているが、その中で2009年と2017年に行われたそれぞれ草津市と守山市の面積1,000m²から2,700m²の4つの水田(A-D)を対象に調査を実施した(Fig.1, Table 1)。

各水田に放流したホンモロコ仔魚は、滋賀県水産試験場で飼育しているホンモロコ親魚を使用して採卵し実験池でふ化したものである。各水田は琵琶湖に隣接した通常の稲作が行われているもので、田植えが行われた約2週間後にふ化後2-3日の仔魚を草津市の水田Aには2009年6月6日に80,000個体、守山市の水田Bと水田Cは2017年5月17日にそれぞれ90,000個体と85,000個体、水田Dには2017年5月24日に45,000個体を放流した。各水田の放流した仔魚の密度

は1m²あたり32.1から80.0個体であった(Table 1)。各水田は、いわゆる中干(苗の根を張らせるために田植え約1ヶ月後に行われる水田からの水の排水)まで水深を3-5cmに保つように時々給水を行い維持され、この間は各水田の水温を1時間ごとにデータロガー(HOBO Pendant Temperature/Light Data Logger; Onset Computer, USA)で測定した。各水田の中干が6月23日および7月2日に行われ、水田Aを除き、この時に排水とともに水田から流下するホンモロコ稚魚を排水口で30分毎に1分間の割合でタモ網を用いて受け捕獲して計数した。この捕獲数を基に前後の時間に引き伸ばして全体の水田からの流下数を推定し、放流から流下までの生残率(流下推定数×100/放流数)を算出した。

水田Aの流下稚魚は、水田での飼育期間が他の水田より26日と短かったことから(Table 1)、水田流下時の体サイズが小さく性分化が十分進行していない可能性があった。このため、流下稚魚160個体を生きたまま実験室に持ち帰り、その内の120個体を容積100ℓの水槽に放養した。水槽には湖岸からくみ上げた琵琶湖水を注水し、実験池で粗放的に培養した動物プランクトンを朝夕与えて70日間飼育した。その後はコイ用の配合飼料を給餌して11月15日まで飼育して115個体が生残したので、その中の100個体を性分化の調査に使用した。水田BからDの流下稚魚は、一部を10%ホルマリンで固定して実験室に持ち帰った。

以上の水田流下ホンモロコとは別に、琵琶湖のホンモロコの性比を調べるために2018年3月29日に沖曳網で高島市の琵琶湖沖合の水深62mで捕獲されたホンモロコを収集し、実体顕微鏡下で鱗の輪紋から年齢を判別し、前年生まれのホンモロコ0⁺魚366個体を調査標本とした。

水田BおよびCの標準体長1.49-2.44cmの流下稚魚10個体について、生殖腺をブアン氏液に固定し定法に従ってパラフィン包埋した後に5μmの切片にして

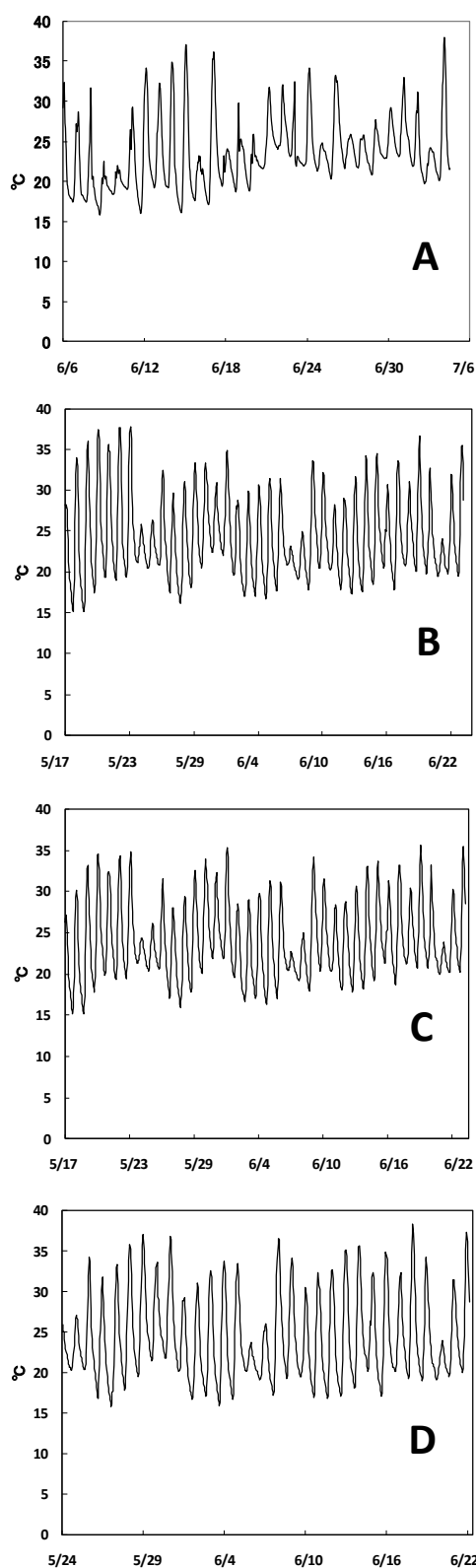


Fig. 2. Changes in temperatures of each paddy filed

H-E 染色を施し、顕微鏡で観察した。各水田から流下した稚魚および水田 A からの飼育した稚魚は、約

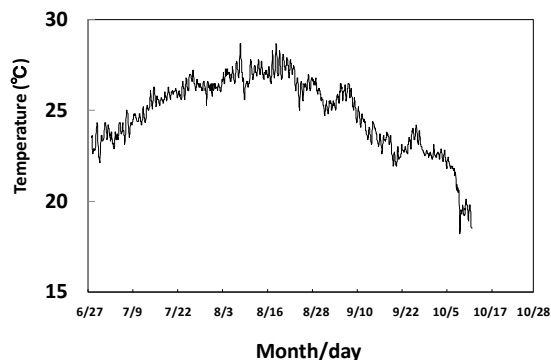


Fig. 3. Changes in temperatures of the rearing water of juveniles from the paddy field A in the laboratory

100 個体を実体顕微鏡下で解剖して両生殖腺を取り出し、顕微鏡で拡大して観察し、既報 (Fujioka 2006, 藤岡 2011) に従い卵母細胞および精原細胞が観察される個体をそれぞれ雌および雄と判定した。また、琵琶湖で沖曳網により捕獲された 0⁺魚は生殖腺を取り出し、実体顕微鏡下で雌雄を判別した。

Table 2. Temperatures in the paddy fields

Paddy fields (cohort)	Temperature (°C)		
	Max	Min	Mean ± SD
A	38.0	15.8	23.5±4.29
B	37.8	15.1	24.2±4.90
C	35.5	15.2	24.0±4.55
D	38.4	15.8	24.3±5.21

結 果

水田の水温および流下時の体型・生残率 各水田におけるホンモロコ仔稚魚の飼育期間中の水温は、15.1°C から 38.4°C の範囲を日周的に大きく変化し、晴れた日中には水温が大きく上昇し、最高水温は水田 A と D では 38°C 以上を示した。平均水温は、水田 A の 23.5°C から水田 D の 24.3°C で、その差は 1°C 以内であった (Fig.2, Table2)。また、実験室へ持ち帰り飼育した稚魚の水温は 7 月初めの 22.1°C から 8 月下旬の 28.7°C まで徐々に上昇し、その後は 10 月には 20°C 以下にまで下降した (Fig.3)。

各水田の中干時に琵琶湖へ流下したホンモロコ稚魚の体長分布は、水田 B から D ではほとんどの個体が 1.5cm 以上であったが、水田 A では多くが 1.5cm 未満であった (Fig.4)。平均体長は、水田 A の 1.29cm から水田 B の 2.37cm まで 1cm 余りの差があった (Table 3)。未測定の水田 A を除く水田 B から D の稚魚の推定流下率は、水田 B の 2.3% から水田 D の 49.6% まで大きく変化した (Table 3)。なお、2018 年 3 月 29 日に

琵琶湖の沖合で捕獲されたホンモロコ 0⁺魚の平均体長は 7.47±0.613 (平均±SD) cm であった。

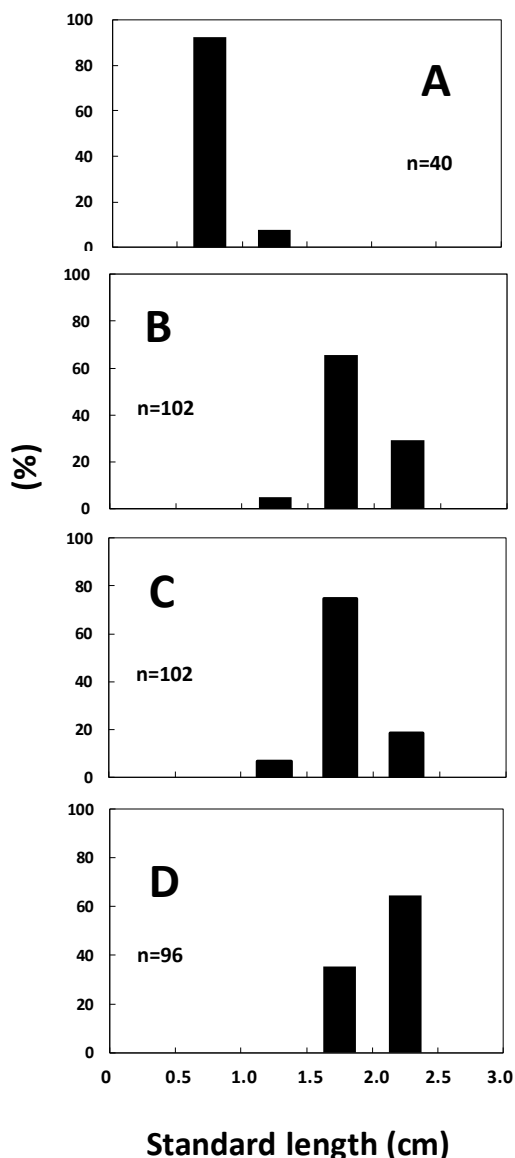


Fig. 4. Standard length distributions of juvenile

水田流下時の稚魚の生殖腺の発達状態 水田流下稚魚の生殖腺は、まだ極めて小さく腹部背面の体腔壁からぶら下がるように位置していた (Fig. 5 A)。明らかに雌に分化した個体では周辺仁前期の大型の卵母細胞が数個確認され、生殖腺と体腔壁の間に囲まれた囲卵腔が形成されていた (Fig. 5 B, C, D)。一方雄では、大型の生殖細胞は少なくわずかな数の精原細胞で構成されると推定される組織が体腔壁から下がる形で糸状の精巣の原基が形成されていた (Fig. 5 E, F)。水田から琵琶湖へ流下したホンモロコ稚魚の体型は、水田 A を除いてほとんどが体長 1.5cm 以上で、約半数の個体では組織学的観察から囲卵腔と大型の周辺仁前期の卵母細胞が観察され雌として分化していることが明らかであった。一方で残りの個体では、生殖腺が雌に比較して糸状で小さく、生殖細胞は精原細胞の段階と考えられ細胞数は少なかった。

水田流下稚魚の性比 水田 D を除く各水田から流下した稚魚の雌の割合は 44.0% から 58.8% で、雌雄比が 1:1 と仮定した場合の有意差は認められなかった (Table 3)。しかし、水田 D は雌の割合が 33.3% で雌雄比 1:1 に対して有意差が認められ ($p < 0.01$)、雄の割合が高かった。2018 年 3 月に琵琶湖の沖合で捕獲された産卵直前のホンモロコ 0⁺魚の雌の割合は 51.4% で、雌雄比 1:1 に対して有意差は認められなかった。

考 察

本研究の結果から、水田 A を除いて水田流下稚魚は性分化が明確になった後に琵琶湖へ流下しているものと考えられる。

Table 3. Size and sex ratios of honmoroko reared in the paddy fields

Paddy field (cohort)	Estimated number of fish at exile from paddy fields	Exile rate (%) ^{*1}	Density of fish at exile from paddy fields	Mean standard length ± SD (cm)	Sex ratio			% female	χ^2
					Female	Male	Total		
A	- ^{*2}	-	-	1.29±0.155	44	56	100	44.0	1.44< $\chi^2_{0.05}$
B	2,100	2.3	0.78	2.37±0.232	47	55	102	46.1	0.63< $\chi^2_{0.05}$
C	20,500	24.1	7.88	1.78±0.232	60	42	102	58.8	3.18< $\chi^2_{0.05}$
D	22,300	49.6	15.93	2.05±0.118	32	64	96	33.3 ^{**}	10.67> $\chi^2_{0.01}$
Natural stock ^{*3}	-	-	-	7.47±0.613	188	178	366	51.4	0.27< $\chi^2_{0.05}$

** Significant difference from female:male = 1:1 ($p_{(0.01)} < \chi^2$)

*1 Estimated number of fish at exile *100/stocked number of fish

*2 No data

*3 The fish caught by trowl net (Chubiki-ami) in Lake Biwa in 29 March 2018

各水田の水温は、平均水温では 25℃以下であった

が、最高水温は晴れた日中に 35°C 以上を示し、水田 D では最も高い 38.4°C を示した。ホンモロコの成長や生殖腺発達に及ぼす飼育水温の影響については、30°C 以下では影響はないが 34°C では生残率が低下して成長が悪く、生殖腺の発達も阻害されることが報告されている。¹⁷⁾ このため今回観察された 35°C 以上の水温では、ホンモロコ仔稚魚は通常では正常な成長や生残ができない可能性があるが、水田 D では流下時の生残率が約 50% と高く、前報³⁾でも高水温にもかかわらず生残率の極端な低下は見られなかったことから、高水温時に仔稚魚は水田内のより水温の低い場所に避難している可能性があるものと考えられる。同様な事例はニゴロブナ仔稚魚の水田飼育と琵琶湖への流下でも報告されている。¹⁵⁾

本研究において、水田 A から C の 3 つの水田からのホンモロコ流下稚魚では雌雄の偏りは観察されな

田 D からの稚魚では、雌が 33.3% でその割合が有意に低く、雄に偏る結果を示した。実験的に 34°C の一定水温で性分化期を飼育したホンモロコの雌の割合は、20% 以下と極端に低下することが報告されているので、¹¹⁾ 各水田の水温は、全て最高水温が 35°C 以上で高い値を示していたことから、高水温の影響を受けて性が雄に偏る可能性があったと考えられるが、実際にはそれほど極端な性比の偏りは観察されなかった。同様に、水田へ収容されたニゴロブナ仔魚でも性分化期に本研究と同様に 30°C 以上の高水温を経験していると考えられたが性比に顕著な雄化の傾向は観察されていない。¹⁵⁾ これは水田の水温が日周的に大きく変動し一時的に危険な高水温になるものの魚は安全な水温域に避難しているためではないかと考えられる。実際にホンモロコが高水温時にこのような行動を行っているのかどうか確認することが必要である。

本研究から、ホンモロコ仔魚を水田に放流して育てた稚魚を琵琶湖へ放流する場合、性比が雄に偏る場合もあり得ることが明らかとなった。自然状態でも琵琶湖岸で産卵し育つホンモロコにおいても産卵後期の個体では湖岸水域の水温が上昇して性比が雄に偏る現象が見られるが、¹⁸⁾ 水温がさらに上昇する 6 月から 7 月期の遅い時期にホンモロコ仔魚を水田に収容することは避ける必要があるものと考えられる。

謝 辞

水田へのホンモロコ仔魚の放流と飼育および流下調査に協力いただいた草津市と守山市の農家の方々に感謝を申し上げる。

摘 要

- 1) 田植え直後の水田へホンモロコ仔魚を放流し、中干までの約 1 か月間を水田内で粗放的に飼育し琵琶湖へ流下した場合の稚魚の性比について、滋賀県草津市および守山市の 4 つの水田における事業について調査を実施した。
- 2) 放流水田の水温は、日周的に大きく変化し平均水温は 23.5-24.3°C であったが、最高水温は 35°C 以上を示した。
- 3) 中干までの期間が短かった水田 A からの流下稚

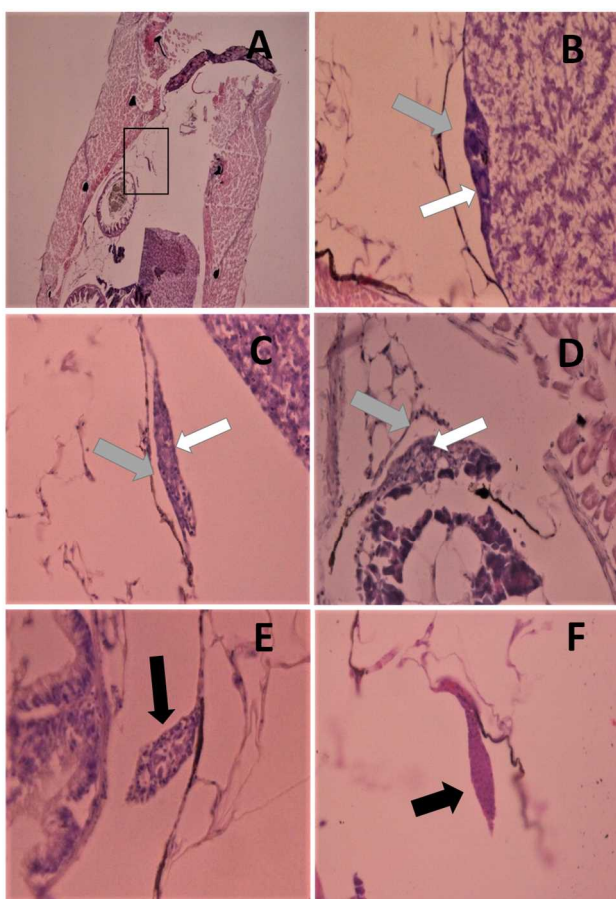


Fig. 5. Gonadal fetures of juvenile honmoroko at exile from paddy field. A: Position of gonad ($\times 4$), B: Female (SL 24.4mm), C: Female (SL 21.4mm), D: Female (SL 16.3mm), E: Male (SL 14.9mm), F: Male (SL 23.5mm) ($\times 400$). Box (A) indicates gonad. Black, white and grayish arrows show testes, oocytes and ovarian cavity, respectively.

かったが、最高水温と平均水温ともに最も高かった水

魚は実験室へ持ち帰り秋まで飼育して後に性別を判定した。水田 B-D からの流下稚魚は流下時に固定して性別を判定した。

- 4) 水田 A を除き、流下時の体長はほとんどの個体が 1.5cm 以上で、生殖腺の組織学的な観察から雌雄に性分化していた。
- 5) 各水田からの稚魚の雌の割合は、水田 D の 33.3% を除いて雌雄 1:1 に対して有意差はなかった。また、琵琶湖で捕獲された産卵直前の 3 月の 0+ の個体も雌雄比は 1:1 であった。
- 6) 水田 D の流下稚魚は、若干雄に偏った性比を示した。水田 D は最高水温と平均水温ともに最も高かったことから、高水温が性比に影響を及ぼした可能性があり、水温が高くなる 6 月以降のホンモロコ仔魚の水田への放流は避ける必要がある。

文 献

- 1) 細谷和海 (2013): ホンモロコ. 日本産魚類検索 (中坊徹次 編) 東海大学出版会, 神奈川, pp. 324.
- 2) 藤岡康弘 (2013): 琵琶湖固有(亜)種ホンモロコおよびニゴロブナ・ゲンゴロウブナ激減の現状と回復への課題. 魚雑, **60**, 57-63.
- 3) 亀甲武志・根本守仁・伴 修平・三枝 仁・澤田宣雄・石崎大介・中橋富久・寺本憲之・藤岡康弘 (2013): 稲作水田におけるホンモロコ *Gnathopogon caerulescens* 仔稚魚の育成. 水産増殖, **61**, 303-309.
- 4) 滋賀県 (2011): 過年度増殖事業実績, ホンモロコ. 滋賀の水産, 平成 23 年度, 29-31.
- 5) 寺井章人・根本守仁・磯田能年 (2023): 2021 年秋季におけるホンモロコの資源尾数推定. 滋賀県水産試験場事業報告, 令和 3 年度, 39.
- 6) 中村守純 (1949): 琵琶湖産ホンモロコの生活史. 日水誌, **15**, 88-96.
- 7) 藤岡康弘・三枝 仁・亀甲武志 (2015): ホンモロコの親魚ペアーによる産卵および卵の孵化率. 水産増殖, **63**, 463-468.
- 8) Kikko T., D. Ishizaki, K. Kuwamura, H. Okamoto, M. Ujiie, A. Ide, J. Saegusa, Y. Kai, Y. Nakayama, Y. Fujioka (2018): Juvenile migration of the exclusively pelagic cyprinid, *Gnathopogon caerulescens* (Honmoroko) in Lake Biwas, central Japan. J. Fish Bio., **92**, 1590-1603.
- 9) 藤岡康弘 (2011): ホンモロコの性分化過程について. 滋水研報, **54**, 167-171.
- 10) Kobayashi, T., H. Ashida (2019): Gonadal formation and pre-meiotic proliferation of gonocytes in the Japanese willow minnow *Gnathopogon caerulescens*. Aquacult. Sci., **67**, 9-17.
- 11) Fujioka, Y. (2001): Thermolabile sex determination in honmoroko. J. Fish Bio., **59**, 851-861.
- 12) Fujioka, Y. (2006): Patterns of sex ratio response to water temperature during sex determination in honmoroko *Gnathopogon caerulescens*. Fish. Sci., **72**, 1034-1041.
- 13) 倉沢秀夫 (1956a): 水田における Plankton の消長. 日本生物地理学会報, **16**, 9-16.
- 14) 倉沢秀夫 (1956b): 水田における Plankton 及び Zoobenthos の組成ならびに Standing crop の季節変化(1), 資源科学研究所彙報, **41/42**, 86-98.
- 15) Fujioka, Y., M. Nemoto, T. Kikko, T. Isoda (2014): Sex ratios of nigorobuna *Carassius auratus grandoculis* reared in paddy fields with fluctuating temperatures during larval and juvenile growth stages. Fish. Sci., **80**, 985-991.
- 16) 前畑政善 (2004): 琵琶湖の水辺移行帯一魚にとつての水田の役割一. 月間「水」, **46**, 26-36.
- 17) 藤岡康弘 (2008): ホンモロコの初期成長に及ぼす飼育水温の影響. 滋水研報, **52**, 27-31.
- 18) Fujioka, Y., T. Kikko, J. Saegusa, T. Usuki, T. Ohtsuka (2015): Response of sex ratio to timing of breeding in the small cyprinid *Gnathopogon caerulescens*. J. Fish Bio., **87**, 958-966.