関西自然保護機構会誌 27（1）：45－51, 2005

原　著

琵琶湖固有のハゼ科魚類イサザ *Gymnogobius isaza* の配偶システムへの水生菌の影響

京都大学大学院理学研究科動物生態学研究室　高橋大輔
大阪市立大学大学院理学研究科動物社会学研究室　麻田葉月
大阪市立大学大学院理学研究科動物社会学研究室　幸田正典

Effect of aquatic fungus on mating system of freshwater goby *Gymnogobius isaza* endemic to Lake Biwa. Daisuke Takahashi (*Laboratory of Animal Ecology, Graduate School of Science, Kyoto University*), Hatsuki Asada & Masanori Kohda (*Laboratory of Animal Sociology, Graduate School of Science, Osaka City University*)

Like many other gobies, males of the Isaza goby, *Gymnogobius isaza* endemic to Lake Biwa, Japan, conduct parental care of eggs at nests, and females are likely to choose mates while visiting nests. The reproductive strategy should induce polygyny, but Isaza males never accept additional females in one breeding cycle. Sampling data of broods indicated that the egg mass areas were much smaller than the nest sizes, suggesting that nest size is not the limiting factor in obtaining further eggs from additional females. The brood size greatly decreased as the progress of the care duration. Sixty percent of egg masses at the middle stages of egg development were infected with aquatic fungi, some being covered with a fungus mat that drastically reduced survivorship. Infected egg masses contained more eggs than non-infected ones at the same stage, indicating that large egg masses are prone to be frequently destroyed by fungi. It is likely that the activity of parental males is lowered during the long care periods at low water temperature in early spring. Such lowered activity of caring males might be responsible for infections in large broods that would have needed more care. We propose that male rejection of additional females might be related to optimal brood size, which will be less susceptible to fungus infection and produce more hatching young than otherwise. Finally, we discuss the possibility that fungus infection to egg masses decreases the population size of Isaza.

はじめに

琵琶湖は世界有数の古代湖であり，本水域でしか見られない固有種が数多く生息している。ハゼ科魚類イサザは琵琶湖の北湖でのみ生息が確認されている固有種であり，日本の淡水魚類の進化を考察する上で重要な魚種である（名越，1999）。また，本種を原料とした佃煮は琵琶湖の特産品であり，琵琶湖ではアユに次いで漁獲量が多いことから，イサザは生物学的に重要なだけでなく，水産物としても大切な位置を占めている。近年，イサザの個体数は低下の一途をたどっており，その理由としてアオミドロの異常発生や漁法の変化，そしてオオクチバスやブルーギルなどの外来魚の

関西自然保護機構業績　第366号　　関西自然保護機構研究助成 No.67

移入が挙げられている（名越，1999）。

イサザは普段は琵琶湖の沖合で生活しているが，繁殖期である４月になると大挙して湖岸に訪れ，雄は石の下に巣を造り，雌が巣石の天井に産卵した後，卵がふ化するまでの約１週間保護を行う（Hidaka & Takahashi, 1987）。一般的に，雄の繁殖成功度は番った雌の数に依存するため，多くの動物の雄は同時に複数の雌と配偶しようと試みる（Andersson, 1994）。しかし，イサザの雄は一度雌と番うとその雌の卵が孵化するまで，他の雌が産卵しようとしても攻撃的に排除するという興味深い特徴を持つ（Hidaka & Takahashi, 1987）。繁殖成功度を上げるためには雄は多くの雌と番うべきであるにもかかわらず，イサザの雄が１個体の雌としか番わないのは，複数雌と番うことに何らかの制約が課せられていると見なしてよいだろう。

我々は，イサザの雄が保護している卵群がしばしば水生菌に感染していることに気づき，2002年から野外調査および室内実験を行っている（幸田，2004）。今回，これまでの野外調査結果（Takahashi *et al.*, 2004）を基に，イサザにおける雄が複数雌との配偶を避けるというユニークな配偶システムと保護卵群への水生菌感染との関連性について考察したい。

材料と方法

調査地

調査は2002年４月から５月にかけて琵琶湖北部の海津大崎で行った（図１）。本調査地は岩礁帯で，その底質は様々な大きさの石で覆われており，イサザが巣として利用する石の隙間が豊富に見られる。調査中の水温は10.8℃から17.5℃（平均13.9℃±2.8SD，８日）で，調査期間中イサザ以外の魚類を見かけることはほとんどなかった。

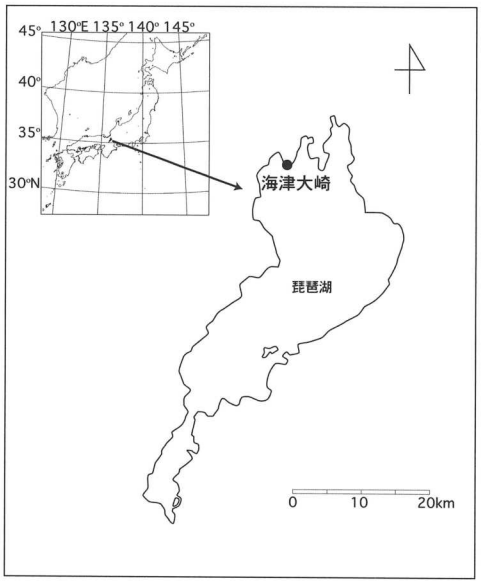


図１． 調査地.

調査方法

個体採集および保護卵群の採集を週１回行った。それぞれの調査日において，10個の方形枠（1.0×1.0m）を調査地の岸辺に無作為に設置し，その方形枠の中にいるほとんど全てのイサザをたも網で採集した。採集した個体は10%ホルマリン溶液で固定した。

雄が保護している卵群を見つけるために，方形枠内の全ての石を裏返した。保護卵群を見つけたら，保護雄を採集して巣に用いられていた石の底面の外周と卵群の外周を耐水紙にトレースした。死卵を含む卵群が見つかった場合，その死卵数を計測した。死卵は白く不透明なので，透明な健常卵とは容易に区別できた。その後，卵群を99.9%エタノールで保存し，実体顕微鏡下で観察した。卵群は水生菌感染の程度に応じて，１）重度感染；卵群の一部もしくは大部分が白いマット状の水生菌に覆われている，２）軽度感染；肉眼では水生菌の感染が認識できないが，実体顕微鏡下では水生菌の菌糸が確認できる卵群，３）未感染；水生

菌が観察されない卵群の３つのグループに分けた。

卵の発生段階から卵群を以下の４つのステージに分類した。ステージ１；産卵直後の明るい黄色の卵で構成されている，ステージ２；ステージ１よりも発生は進んでいるが卵は未発眼である，ステージ３；発眼した卵で構成されている，ステージ４；孵化直前の発生が進んだ卵で構成されている。今回の調査では，Hidaka & Takahashi (1987) で報告されていた異なる発生段階の卵で構成された卵群は観察されなかった。

採集個体は全長を測定した後，解剖して実体顕微鏡下で胃内容物を調べた。調査期間中，調査場所である海津大崎においてイサザ以外に繁殖を行っている魚類は観察されなかったので，胃内容から魚卵が見つかった場合は全てイサザの卵と見なした。

体内卵数を調べるために，雌では卵巣の重量を計測した。卵巣は十分に成熟した大きな卵で構成されており，小さな未成熟卵はほとんど見あたらなかったので，100個の成熟卵の重量から一つの卵巣に含まれている卵数を推定した。

結　果

調査期間中，246個体（雄171個体，雌75個体）の個体を採集した。雄（61.4㎜±4.5SD, n=171）と雌（61.3㎜±5.2, n=75）の全長に有意差は見られなかった（t 検定, t=0.17, P>0.8）。雌の全長と体内卵数との間に有意な相関関係は見られなかった（r=0.26, P>0.08, n=43）。発生段階がステージ１の卵で構成された保護卵群の平均卵数（1067個±871, 218-4764個, n=41）は，雌の平均体内卵数（2750個±990, 915-5600個, n=43）よりも少なかった（t=6.12, P<0.0001）。また，ステージ１の保護卵群の面積（7.7㎠±3.0, 2.6-15.7㎠, n=41）は，巣に用いられていた石の底面積（160.7㎠±149.1, 26.2-625.7㎠, n=96）よりも小さかった。

発生段階の進行に伴って雄の保護卵数は減少した（ANOVA, $F_{3,84}$=8.61, P<0.0001；図２）。採集した96個の保護卵群の内，19卵群が水生菌に感染していた。その内の８卵群は重度感染で，11卵群は軽度感染だった。水生菌に感染した卵群は，ステージ２とステージ３の卵で構成された卵群で主に見つかった（χ^2 検定, χ_3^2=37.38, P<0.0001；図３）。重度感染の卵群における死卵の割合は，軽度感染および未感染の卵群よりも有意に高かった（ANOVA, $F_{2,85}$=262.37, P<0.0001；図４）。

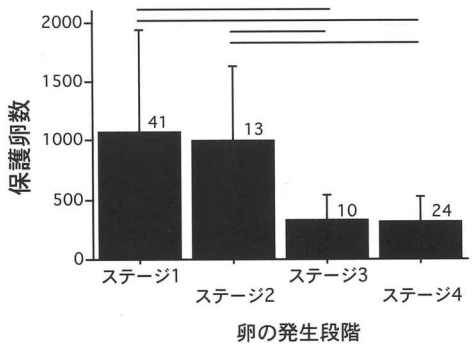


図２． 保護卵の発生段階と平均卵数．縦線は標準偏差を示し，図中の数字はサンプルサイズを表す．横線は Fisher's LSD において有意差（P<0.05）の見られた群を示す．

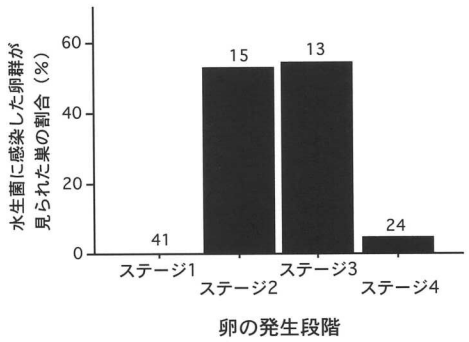


図３． 保護卵の発生段階と水生菌感染との関係．数字はサンプルサイズを示す．

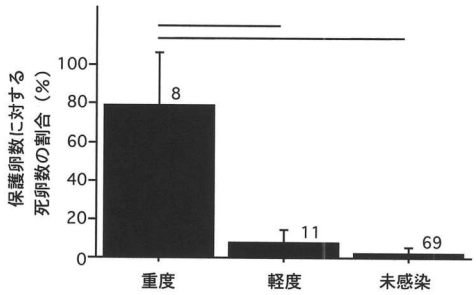


図4. 水生菌感染の程度と卵群中の死卵の割合．数字はサンプルサイズを示し，横線はFisher's LSDにおいて有意差（$P<0.05$）のある群を表す．

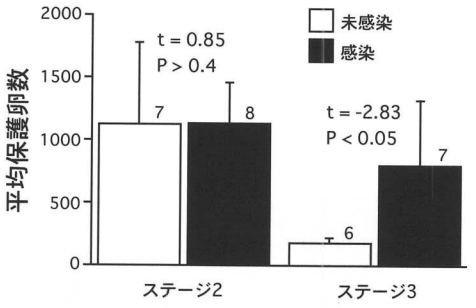


図5. ステージ2と3の卵群での水生菌感染と卵群サイズとの関係．重度感染と軽度感染を併せて感染群とした．縦線は標準偏差を示す．

ステージ2の卵群において，水生菌に感染している卵群と未感染の卵群の卵数との間に有意な違いは見られなかった（図5）。一方，ステージ3の卵群では，水生菌に未感染の卵群よりも感染している卵群の方が，有意に卵数が多かった。

胃内容からイサザの卵や水生昆虫などが見つかる個体も見られたが，採集個体の半数以上は空胃だった（表1）。保護雄，非保護雄，雌の間で胃内容物の構成に有意な違いは見られなかった（χ^2検定，$\chi_4^2=7.12$，$P>0.1$）。48個体の保護雄の内，わずか3個体の胃内容から，イサザの卵が見つかった（平均卵数35.0個±37.6 SD，n=3）。保護雄と同様に，非保護雄（39.7個±46.3，n=2）および雌（28.4個±21.1，n=7）の胃内容からイサザの卵が見つかることがあったが，食卵個体はわずかだった（表1）。

表1. 繁殖期におけるイサザの保護雄，非保護雄，雌の胃内容物．

	n	胃内容物		
		イサザ卵	卵以外の餌生物	空胃
雄				
保護	48	3 (6.2)	19 (39.6)	26 (54.2)
非保護	37	2 (5.4)	11 (29.7)	24 (64.9)
雌	50	7 (14.0)	9 (18.0)	34 (68.0)

（ ）内はパーセンテージを示す．

考　察

一般的に，ハゼ科魚類の雌は，産卵基質に一層に卵を産み付けるので（例えばTakahashi & Yanagisawa, 1999），産卵できるスペースは産卵基質のサイズに制限される。そのため，イサザの雄が一度に複数の雌と番わない理由として，巣石の産卵スペースが制限されている可能性が考えられる。しかしながら，今回の調査では保護卵群面積よりも巣石の底面積の方が圧倒的に広く，巣に用いられていた石はさらに卵を産み付けるスペースを十分に有すると思われたことから，巣石の大きさが複数の雌との配偶を制限しているとは考えにくい。

今回，保護の進行に伴って保護卵数は大きく減少した。子育てを行う魚類において，保護雄が悪化した自分の生理的コンディションを回復させるために保護をしている卵を食べることが報告されている（Marconate *et al.*, 1993など）。イサザでも保護雄による食卵が，保護の進行に伴う卵数の減少を引き起こすのだろうか？しかし，保護雄

の胃内容から卵が見つかることはほとんど無かったことから，保護雄の卵食が原因で，保護の進行に伴って卵数が減少しているわけではないと思われる。

ステージ2とステージ3の卵で構成された卵群の60%は水生菌に感染しており，その内の30%は重度感染だった。水生菌に感染する前後のどちらで卵が死亡したのかは，今回の調査では明らかにできなかった。しかし，死卵がほとんど見られなかった軽度感染の保護卵群を実体顕微鏡で観察すると，水生菌の菌糸が健常卵の周囲で見つかることから，卵が死亡した後に水生菌が生えるのではなく，健康な卵が徐々に水生菌に冒され，そして最終的に死に至ることが多いのではないかと思われる。魚類において，水生菌は卵の死亡率を増加させることが知られており（Knotek & Orth, 1998），今回の調査においても，感染の程度が激しいと卵群中の死卵の割合が高まった。このステージ2とステージ3の卵群における水生菌感染が，保護の進行に伴う卵数の減少を引き起こすと考えられる。

ステージ2の保護卵群では，水生菌に感染している卵群と未感染の卵群との間に有意な卵数の違いは見られなかったが，ステージ3の保護卵群において，水生菌に未感染の卵群よりも感染している卵群の方が卵数が多かった。この結果は，保護卵群のサイズが上昇すると，水生菌に感染する可能性が高まることを示唆する。そのような卵群サイズと水生菌感染との関連性は，他の魚類でも報告されている（Mousseau *et al.*, 1987）。なぜ，卵群サイズが大きいと水生菌に感染しやすいのだろうか？ニジマスでは，水の流れがある環境では卵が水生菌に感染しにくいことが知られている（Rach *et al.*, 1995）。イサザの雄は，卵に新鮮な水を送るために胸鰭を使ってファニング行動を行う（Hidaka & Takahashi, 1987）。卵群サイズが大きくなると，雄が世話をしなければならない範囲が広まり，一つ一つの卵がファニングによって受ける水の流れが弱まるのかもしれない。このように，卵群サイズの増加が水生菌による卵死亡を引き起こすので，雄は一度に保護する卵数をあまり多くしないように複数の雌との配偶を避けるのではないだろうか？

保護卵数の調節は，雄だけでなく雌も行っているかもしれない。今回，産卵直後の卵で構成された保護卵群の平均卵数は，雌の体内卵数よりも少なかった。胃内容物調査の結果から，イサザ自身による卵食はほとんど見られなかったことや，調査期間中に卵を捕食するイサザ以外の生物が観察されなかったことから，保護卵数が雌の体内卵数よりも少なかったのは，同種や異種の卵捕食が理由ではないと思われる。もしかすると，イサザの雌は保護卵群のサイズが大きくなって水生菌に感染するのを避けるために，成熟卵を一度に全て産まずに，小分けにして産卵するのかもしれない。

琵琶湖にはイサザの他にヨシノボリ類やヌマチチブなどのハゼ科魚類が生息しており，イサザと同様に沿岸の石の下で繁殖を行っている。これらのハゼでは，雄が保護している卵群サイズは卵数・卵群面積ともにイサザよりもはるかに大きいが，雄が世話を行っている卵群が水生菌に感染していることはほとんど無い（高橋，未発表データ）。なぜ，イサザでのみ水生菌に感染した保護卵群が見られるのだろうか？その答えは，イサザが低水温時に繁殖することにあるのではないかと考えられる。琵琶湖に生息するハゼ科魚類の中で，イサザは最も水温が低い時期に繁殖を行う種である。これは，繁殖期を春先の低水温期に早めることで他のハゼとの産卵場所を巡る競争を避けるためだといわれている（Hidaka & Takahashi, 1987）。水生菌は低水温期に高い活性を示すことが知られており（Knotek & Orth, 1998），また，子育て

を行う魚類において，雄の保護活性は低水温時に低下することが報告されている（Skolbekken & Utne-Palm, 2001）。他のハゼとの競合を避けた代償として，イサザの雄は，水生菌の活性が高く，そして卵を世話する能力が低下する低水温期に繁殖を行わなければならず，その結果として多くの卵を一度に世話することができないのではないだろうか。つまり，卵保護の困難な低水温期に繁殖することが，本種の雄の複数雌との配偶を制限する要因だと思われる。

おわりに

冒頭で述べたように，イサザの個体数は年々減少しており，その理由として，動物プランクトンやヨコエビなどのイサザの餌生物種の個体数変動や，イサザの産卵場所である湖岸におけるアオミドロの異常発生，また漁法の変化や外来魚による捕食の影響が挙げられている（名越，1999）。今回報告した水生菌感染は卵の生存に強く関与していたことから，イサザの個体数に重要な効果をもたらす要因の一つとなる可能性が考えられる。上述の餌生物種の変動やアオミドロの異常発生は，生活排水の流入による琵琶湖の富栄養化が原因と考えられているが，このような水質の悪化は水生菌の繁殖にも正の効果をもたらすかもしれない。もしそうであれば，水質悪化によって保護卵への水生菌感染の頻度が上昇し，イサザの個体数が減少する危険性が考えられる。今回のような野外における保護卵群の調査を今後も継続的に調査を行うことによって，琵琶湖の水質変化と保護卵への水生菌感染との関連性を明らかにできると期待している。

引用文献

Andersson, M. 1994. Sexual selection. 599pp. Princeton University Press, Princeton.

Hidaka, T. & Takahashi, S. 1987. Reproductive Strategy and Interspecific Competition in the Lake-Living Gobiid Fish Isaza, *Chaenogobius isaza*. Journal of Ethology, 5：185-196.

Knotek, W. L. & Orth, D. J. 1998. Survival for specific life intervals of smallmouth bass, *Micropterus dolomieu*, during parental care. Environmental Biology of Fishes, 51：285-296.

幸田正典. 2004. 琵琶湖におけるイサザの研究をめぐって. 関西自然保護機構会誌, 26：145-147.

Marconato, A., Bisazza, A. & Fabris, M. 1993. The cost of parental care and egg cannibalism in the river bullhead, *Cottus gobio* L.（Pisces, Cottidae）. Behavioral Ecology and Sociobiology, 32：229-237.

Mousseau, T. A., Collins, N. C. & Cabana, G. 1987. A comparative study of sexual selection and reproductive investment in the slimy sculpin, *Cottus cognatus*. Oikos, 51：156-162.

名越誠. 1999. 琵琶湖におけるイサザの現状とその保全.「淡水生物の保全生態学」（森誠一編）, 184-192. 信山社サイテック，東京.

Rach, J. J., Marks, J. A. & Dawson, V. K. 1995. Effect of water flow rates in hatchin jars to control fungal infections of rainbow trout eggs. Progressive Fish Culturist, 57：226-230.

Skolbekken, R. & Utne-Palm, A. C. 2001. Parental investment of male two-spotted

goby, *Gobiusculus flavescens* (Fabricius). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 261 : 137-157.

Takahashi, D., Asada, H., Takeyama, T., Takahata, M., Katoh, R., Awata, S. & Kohda, M. Why egg-caring males of Isaza (*Gymnogobius isaza*, Gobiidae) refuse additional females: preliminary field observations. Journal of Ethology, 22 : 153-159.

——. & Yanagisawa, Y. 1999. Breeding ecology of an amphidromous goby of the genus *Rhinogobius*. Ichthyological Research, 46 : 185-191.