

稚魚期の攻撃性に性差はあるか。

サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の場合

山岸 宏・中村 將

〒192-03 東京都八王子市大塚 帝京大学医学部動物学教室

1982年6月16日 受領

1982年8月10日 再受領

Does Sexual Differentiation Exist in the Aggressiveness of Masu Salmon (*Oncorhynchus masou*) Fry? HIROSHI YAMAGISHI AND MASARU NAKAMURA (Department of Zoology, Faculty of Medicine, Teikyo University, Hachioji, Tokyo 192-03, Japan)

ABSTRACT An experiment was carried out in order to determine whether sexual differences in aggressiveness exist in masu salmon fry (*Oncorhynchus masou*). Eighteen groups, each consisting of four even-sized fish aged 37-57 days after hatching, were used. Aggressive behavior in individual fish of each group was recorded for 3 days. After the experiment, all the fry were examined histologically to determine their sexes. Females were judged by the appearance of auxocytes with young oocytes and males by blood vessels and sperm ducts in the stroma in the proximal region of the gonad. The 72 fry used consisted of 38 females and 34 males and of the present 18 groups, only one group consisted of individuals of all the same sex (male). Chasing, nipping, lateral display, wigwag display, fighting and territorial defense were taken as expressions of aggressiveness. A dominance order of the nip-dominance type was recognized in most of the groups. No significant difference due to sex was noted in the number of dominant fish either in the 9 groups consisting of the same numbers of both sexes or in the 2 groups consisting of one female and three males, whereas all the dominant fish were females in the 6 group consisting of three females and one male. (*Zool. Mag.* 92: 43-50, 1983)

魚類のなかには稚魚期から強い攻撃性を示し、なわばりを防衛して生活する種が少くない。河川に生活するサケ・マス類はその代表的なものである。脊椎動物において個体が社会的優位を占めるための要因としてCollias (1944)は、性、体の大きさ、過去の体験、健康状態、年齢などをあげている。これらの要因のなかで体の大きさが重要であることを示す研究は魚類については多数ある(たとえば, Greenberg, 1947; Hale, 1956; Newman, 1956; Miller, 1964; Symons, 1968 など)。体の大きさが同じ場合、社会的に優位な個体が劣位の個体よりも成長がよいことはニジマス (*Salmo gairdneri*) の稚魚と1年魚 (Yamagishi, 1962, 1975), サケ (*Oncorhynchus keta*) 稚魚 (山岸ほか, 1981) およびドンコ (*Odonotobutis obscurus*) (Yamagishi et al., 1974)

で知られている。

性の影響についてはBraddock (1945)がプラティ (*Platypleurodon maculatus*) の混性グループでは雄が社会的優位を占める傾向があることを観察したが, Newman (1956) はニジマスとカワマス (*Salvelinus fontinalis*) の稚魚ではドミナント個体の大部分が性別に関係なく大型であることから、性の影響を体の大きさから切り離して論じることは困難であると指摘している。

本研究では攻撃行動が出現してまもないサクラマス (*Oncorhynchus masou*) 稚魚を材料とし、体の大きさの影響が出るのを極力防ぐためにほぼ同じ大きさの個体から成る集団を多数つくり、性と社会的優位との間に関係があるか否かをしらべた。

材料および方法

本研究に用いたサクラマスは茨城県内水面水産試験場里美養魚場において人工受精させて発眼した1腹の卵を研究室に運び、水温15℃で1980年11月10日にふ化させたものである。ふ化日から稚魚の行動を観察し、攻撃行動がふ化後約30日で出現すること

および後述する方法によってこの時期の生殖腺に雌雄の分化が生じていることを確かめ、ふ化後37日、40日、44日および57日の稚魚を材料として用い、体長のほぼ等しい4個体から成るグループを18群つくった。これらの稚魚の体長は2.45~3.05 cm (体重で0.136~0.351g)の範囲にあったが、各グループ内で

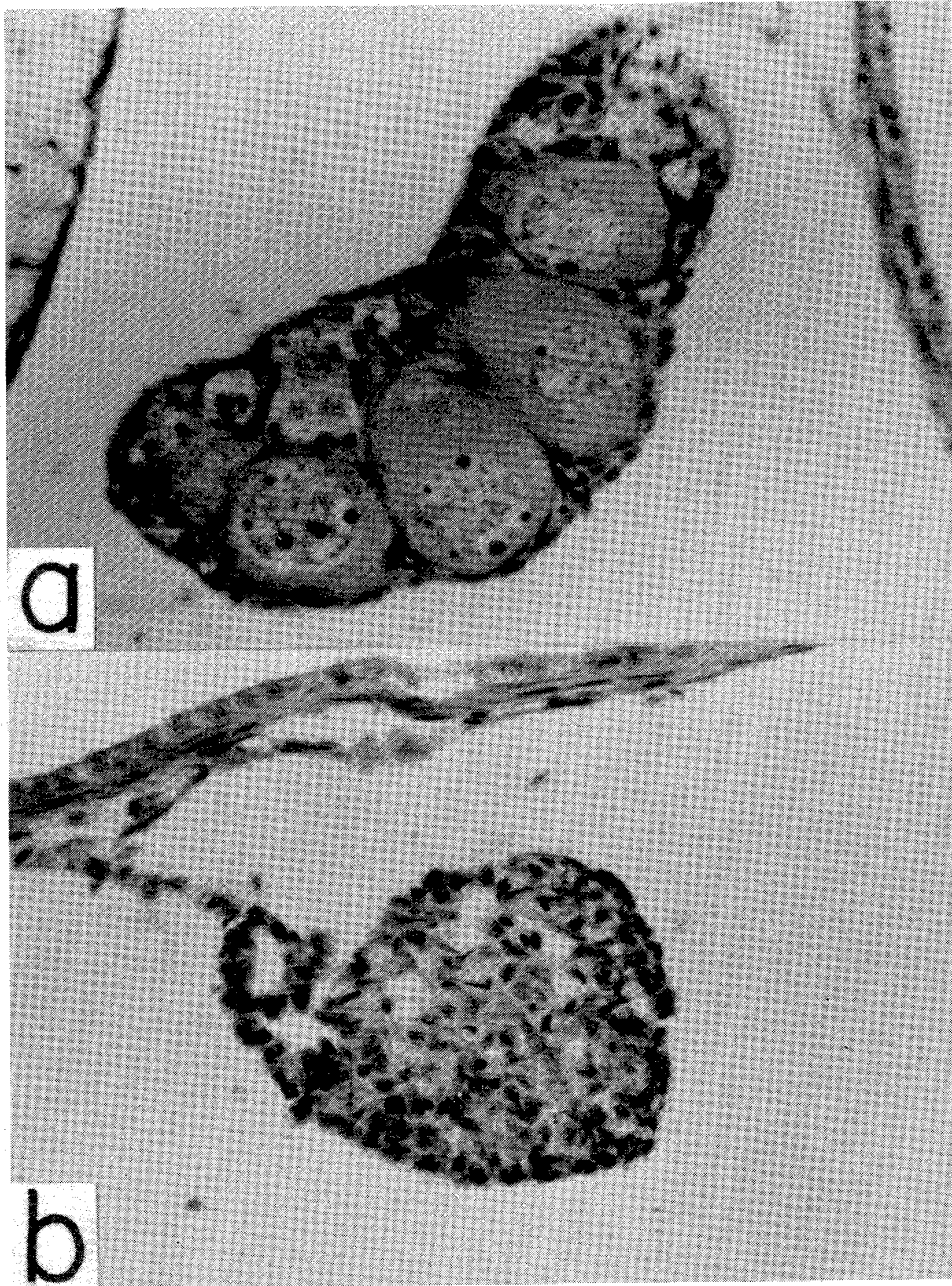


Fig. 1. Cross-sections of gonads of the masu salmon (*Oncorhynchus masou*) fry. (a) Ovary of a 40-day old fish ($\times 370$). Many auxocytes are seen. (b) Testis of a 44-day old fish ($\times 350$). Efferent ducts are seen in the proximal region of the gonad. Spermatogonia in the resting stage distribute singly in the stromal tissue.

の体長差は最大 1 mmにとどめ、大部分のグループで 0.5 mm以下にしてある。各グループの4個体は、異なるひれをわずかに切断して観察のさいの個体標識にした。各グループはそれぞれ18×8×13cmの亚克力製の観察用水槽に入れた。各水槽はU字管で連結し、水を外部の濾過槽を通して1.1 l/分の速さで循環させた。全期間を通して水温は11.5~14.0°Cの範囲に維持された。

攻撃行動の観察は魚を水槽に入れてから2~3日後に開始し、3日間続けて行なった。毎日給餌1時間後から20分間観察し、各個体の位置、攻撃回数およびなわばり防衛が記録された。餌はマス稚魚用の顆粒状配合飼料を用いた。

体長と体重の測定およびひれ切りは1:10000のMS222溶液で稚魚を麻酔して行なった。行動の記録と解析にはVTRと写真を併用した。3日間の観察が終わってから稚魚をブアン液で固定し、通常のパラフィン法で生殖腺を含む体幹部の組織標本作製し、雌雄の判定を行なった。

結 果

1. 生殖腺の分化と性比

ふ化後37~57日の稚魚の生殖腺には卵巣および精巣の分化がすでに認められた。卵巣には直径35~60 μmの多数の肥大卵母細胞と減数分裂前期にある卵母細胞が認められた。このような生殖腺をもつ個体を雌と判定した (Fig. 1, a)。精巣では生殖細胞は休止期にあるが、生殖腺の基部には将来の輸精管が認められた。このような生殖腺をもつ個体を雄と判定した (Fig. 1, b)。

Table 1 に各グループの判定結果を示す。18グループの合計72尾のうち雌は38尾 (52.8%)、雄は34尾 (47.2%)で、性比は雄1に対して雌1.12であった。18グループ中雌雄同数のグループが9、雌1に対して雄3のグループが2、雌3に対して雄1のグループが6、雄だけのグループが1であった。

2. 攻撃行動

稚魚はふ化後22日には完全に浮上し、その後水底に分散し、ふ化後29日から明瞭な攻撃行動を示し、ふ化後31日にはなわばりを形成し始めた。攻撃行動として確められた主なものは追いかけ (chasing)、咬みつき (nipping)、側方誇示 (lateral display)、ゆれ動き誇示 (wigwag display) および闘い (fighting) である。咬みつきは頻繁にみられ、攻撃個体は相手の腹部や尾部めがけて咬みつこうとするが、

Fig. 2, a のように攻撃が相手の頭部に向けて行なわれることもあった。側方誇示は他のサケ・マス類にみられるものと同様に、背びれ、胸びれを大きく広げ、体をいくらか彎曲させる。下顎部はいくらか広がることもあるが口はあまり開かない。ゆれ動き誇示はHartman (1965) がギンマス (*Oncorhynchus kisutch*) の稚魚で、North (1979) がブラウントラウト (*Salmo trutta*) の稚魚で、山岸ほか (1981) がサケの稚魚で記述したものに類似し、側方誇示の誇張されたものと考えられる (Fig. 2, b)。体は側方誇示よりも一層彎曲してS字型になる。ただし頭はブラウントラウトの稚魚と同様に上側に向けることが多いので、頭を下側に向けるギンマスの稚魚とは異なっている。この行動の継続時間は側方誇示より短く、通常1~2秒以下である。闘いは2尾が小さな輪をえがいてぐるぐる廻りながら互いに体の後部に咬みつこうとする行動で、ふつう誇示のあとに起る (Fig. 2, c)。これはStringer and Hoar (1955) がカンループストラウト (*Salmo gairdneri Kamloops*) の稚魚で、Yamagishi (1962) がニジマスの稚魚で記述したものとよく似ている。

Table 1. Number of females and males in each group.

Group No.	Days after hatching	Number of females	Number of males
1	37	3	1
2	37	2	2
3	37	2	2
4	37	3	1
5	37	2	2
6	37	1	3
7	40	0	4
8	40	2	2
9	40	2	2
10	40	2	2
11	40	3	1
12	40	3	1
13	44	2	2
14	44	2	2
15	44	3	1
16	57	3	1
17	57	1	3
18	57	2	2
Total		38	34

3. なわばりと順位

A. 雌雄が同数のグループ

Table 2 に雌雄同数の各グループの3日間の個別攻撃回数（負け数）の少ない個体を上位とし、順位は、3日間の攻撃回数の合計の多い個体を上位とし、同数か0の個体が2以上あるときは、

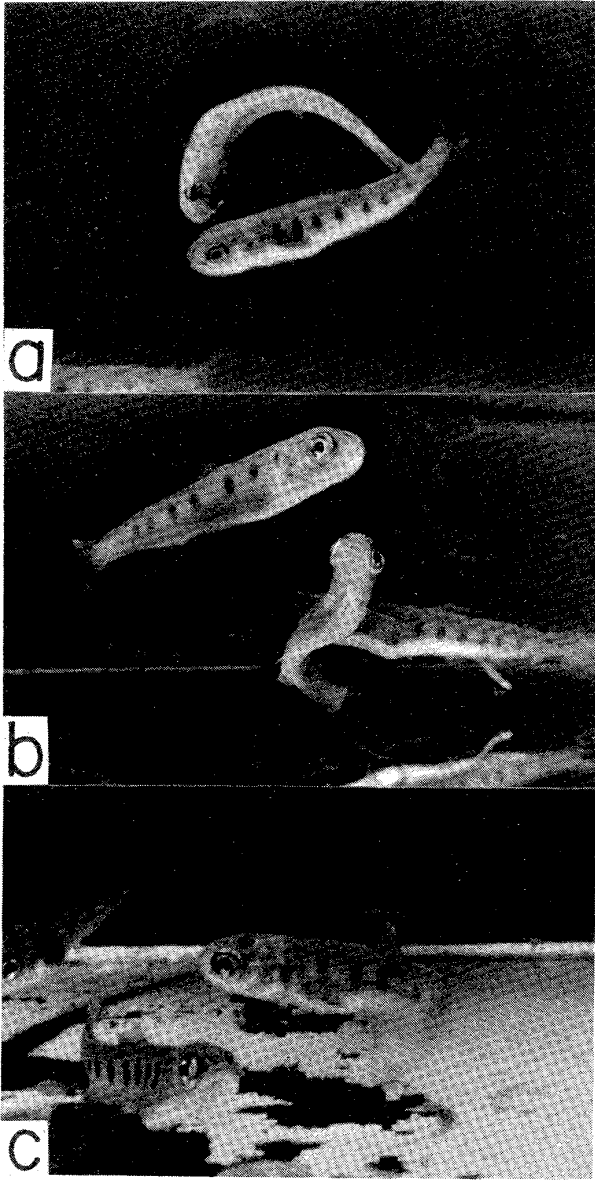


Fig. 2. Aggressive behavior of the masu salmon (*Oncorhynchus masou*) fry. (a) Nipping; attacking is directed toward the head of the opponent fish. (b) Wigwag display; the right fish is threatening the left fish with a wigwag movement. (c) Fighting; both fish swim around each other in a tight circle repeatedly nipping each other.

なわばりを占有した日数の多い個体を上位とし、なわばりを全く占有しなかった個体については、被攻撃回数（負け数）の少ない個体を上位にした。

なわばりの数はグループによって、また日によって0から3まで変動した。なわばりが2以上ある場合、上位の個体のなわばりは下位の個体を全く寄せつけないものではなく、殆どが互いに侵入されるものであった。第9グループの雌 (F_2) と第13グループの雄 (M_2) は、いずれもただ1尾で底面を占有し、他の個体がなわばりをつくることを許さず、しかも攻撃回数が他の個体より圧倒的に多いので、独裁的に振舞っているように見えるが、このようなドミナント個体ですら下位の個体の攻撃を受けている。たとえば、第13グループでは第2日にドミナント個体 (M_2) は18回の攻撃を受けているが、このうち16回は第2位の雌 (F_2) の攻撃によるものであった。このような状況は他のすべてのグループにもみられた。したがって、サクラマス稚魚の順位は相対的 (nip-dominance) 順位であるといえる。

攻撃数の合計で雄が第1位であったのは5グループ（第2, 3, 10, 13および18グループ）、雌が第1位であったのは4グループ（第5, 8, 9および14グループ）である。しかしこれらのグループの中には3日間でドミナントが交替しているものがあるので、第1位の個体のすべてを真のドミナントと認めることはできない。3日間通して同一個体がドミナントであったのは、雄で3グループ（第3, 13, および18グループ）、雌で2グループ（第9および14グループ）しかない。雌雄同数グループでは雄がやや優勢ということができる。

B. 雌雄が同数でないグループ

Table 3 に示すように、雌1に対して雄3の2グループでは、第6グループで雄が第1位を占めたが、第17グループでは雌が第1位を占めた。雌3に対して雄1の6グループでは、すべて雌が第1位を占めた。これら雌雄が同数でない8グループ（雄だけの第7グループを除く）で3日間通して同一個体がドミナントであったのは5グループ（第1, 4, 15, 16および17グループ）で、ドミナントはすべて雌で占められた。

考 察

サクラマスの生殖腺の性分化については、中村ほか (1974) がふ化直後から13週まで水温 8°C で飼育した稚魚の生殖腺を組織学的に観察している。そ

Table 2. Changes in attacking frequency by the individual fish, recorded by 20 min observation of each of the groups with the same number of females and males. Figures in parentheses indicate the frequency attacked while asterisks indicate the territory-holding fish.

Group No.	Attacking fish	Number of attacks			Total	Rank-order
		1st day	2nd day	3rd day		
2	F ₁	3 (5)	1 (13)	3 (24)	7(42)	4
	F ₂	1 (17)	2 (8)	7 (11)	10(36)	3
	M ₁	0 (1)	20*(0)	19 (27)	39(28)	2
	M ₂	22*(3)	0 (2)	41*(8)	63(13)	1
3	F ₁	4 (10)	16*(20)	39*(45)	59(75)	2
	F ₂	10 (7)	25*(24)	0 (30)	35(61)	3
	M ₁	20*(8)	43*(24)	81*(25)	144(57)	1
	M ₂	0 (9)	5 (21)	1 (21)	6(51)	4
5	F ₁	4 (2)	16*(18)	3*(9)	23(29)	4
	F ₂	52 (35)	1 (4)	4 (1)	57(40)	1
	M ₁	1 (2)	43*(20)	2*(2)	46(44)	3
	M ₂	34 (52)	9*(27)	9*(6)	52(85)	2
8	F ₁	1 (1)	0 (3)	7 (8)	8(12)	2
	F ₂	3 (4)	3 (0)	22*(4)	28(1)	1
	M ₁	0 (1)	3 (1)	1 (17)	4(19)	3
	M ₂	3 (1)	0 (2)	0 (0)	3(3)	4
9	F ₁	2 (19)	0 (0)	2 (28)	2(49)	3
	F ₂	44*(2)	8*(0)	70*(6)	122(8)	1
	M ₁	0 (12)	0 (2)	4 (27)	4(41)	2
	M ₂	0 (13)	0 (6)	0 (15)	0(34)	4
10	F ₁	3 (1)	0 (12)	4 (0)	7(13)	3
	F ₂	0 (0)	0 (6)	0 (2)	0(8)	4
	M ₁	1 (3)	19*(55)	0 (3)	20(61)	2
	M ₂	0 (0)	70*(17)	1 (0)	71(2)	1
13	F ₁	0 (54)	2 (25)	0 (76)	2(155)	3
	F ₂	1 (17)	19 (27)	0 (15)	20(59)	2
	M ₁	0 (4)	0 (0)	dead	0(4)	—
	M ₂	74*(0)	49*(18)	91*(0)	214(18)	1
14	F ₁	25*(22)	2 (3)	3 (13)	30(38)	2
	F ₂	58*(24)	37*(3)	31*(3)	126(30)	1
	M ₁	2 (30)	4 (20)	1 (5)	7(55)	4
	M ₂	0 (9)	0 (17)	1 (15)	11(41)	3
18	F ₁	2 (5)	0 (7)	1*(10)	3(22)	3
	F ₂	5 (17)	2 (5)	9*(12)	16(44)	2
	M ₁	0 (1)	0 (1)	dead	0(2)	—
	M ₂	18*(2)	11*(0)	14*(2)	43(4)	1

Table 3. Changes in attacking frequency by the individual fish, recorded by 20 min observation of each of the groups with different numbers of females and males. Figures in parentheses and asterisks indicate the same as in Table 2.

Group No.	Attacking fish	Number of attacks			Total	Rank-order
		1st day	2nd day	3rd day		
1	F ₁	1 (12)	12*(45)	3 (11)	16(68)	3
	F ₂	1 (16)	0 (14)	5 (11)	6(41)	4
	F ₃	41*(0)	95*(18)	29*(5)	165(23)	1
	M	1 (16)	15*(45)	4 (14)	20(75)	2
4	F ₁	13*(0)	29*(0)	58*(36)	100(36)	1
	F ₂	17 (9)	2 (27)	47*(58)	66(94)	2
	F ₃	0 (3)	0 (0)	0 (9)	0(12)	4
	M	1 (19)	0 (4)	0 (2)	1(16)	3
6	F	3 (3)	2 (2)	0 (2)	5(7)	4
	M ₁	4*(1)	3 (31)	2*(0)	9(32)	3
	M ₂	0 (2)	15*(30)	10*(8)	25(40)	2
	M ₃	0 (1)	51*(8)	0 (2)	51(11)	1
7	M ₁	1 (1)	5 (22)	9 (35)	15(58)	3
	M ₂	2 (4)	1 (5)	0 (12)	3(21)	4
	M ₃	9*(6)	26*(9)	0 (13)	25(28)	2
	M ₄	3 (4)	15 (11)	54*(3)	72(18)	1
11	F ₁	2*(1)	2*(2)	3 (11)	7(14)	2
	F ₂	0 (0)	0 (1)	0 (0)	0(1)	4
	F ₃	8*(3)	5 (1)	13*(3)	26(7)	1
	M	1 (7)	0 (3)	0 (2)	1(12)	3
12	F ₁	7*(4)	8 (15)	1 (14)	16(33)	4
	F ₂	19 (12)	10 (13)	18 (8)	47(33)	1
	F ₃	12 (20)	15 (6)	16 (14)	43(40)	2
	M	4*(6)	9 (8)	4 (3)	17(17)	3
15	F ₁	19*(4)	16*(2)	32*(0)	67(6)	1
	F ₂	3 (3)	0 (0)	0 (9)	3(12)	3
	F ₃	1 (15)	2*(16)	0 (20)	3(51)	4
	M	3*(4)	0 (0)	0 (3)	3(7)	2
16	F ₁	4 (8)	1 (0)	0 (4)	5(12)	3
	F ₂	32*(1)	4*(0)	41*(0)	77(1)	1
	F ₃	0 (21)	0 (1)	0 (31)	0(53)	4
	M	2 (8)	0 (4)	1 (7)	3(19)	2
17	F	11*(2)	3*(0)	20*(1)	34(3)	1
	M ₁	1 (2)	0 (0)	3 (6)	4(8)	2
	M ₂	1 (7)	0 (3)	0 (14)	1(24)	4
	M ₃	1 (3)	0 (0)	0 (2)	1(5)	3

れによると、ふ化後第5週に、対合期前期の卵母細胞の包囊の出現により卵巣の分化が開始する。その後、第7～8週には卵母細胞は周辺仁前期に達する。一方、精巣の分化は、やはりふ化後第5週に始まる。この時期の生殖細胞は少数にとどまり、包囊形成も顕著ではなく、減数分裂は開始しないが、生殖腺間膜に接する部位の基質中に血管とそれを取りまく輸精管が形成され、分化の開始を示している。本研究に用いたサクラマスは水温15°Cでふ化させたものであるが、ふ化後37～57日の稚魚の生殖腺には、卵巣ではすでに多数の肥大卵母細胞が、精巣では輸精管の形成が認められた。このことから、使った稚魚の生殖腺は生殖腺の分化直後の発達期にあるものと推定される。このような性分化直後の生殖腺で性ホルモンが分泌されているか否かについては、現在のところ魚類では明らかにされていない。

Maeda and Hidaka (1979) はサクラマスの河川型であるヤマメ成魚の攻撃行動を approach, attack, lateral display, open-mouth display および chasing に分けている。これらのうち open-mouth display を除く行動はサクラマスの稚魚にもみられたが、攻撃にさいして口を大きく開くことは殆どなかった。

順位が相対的順位であったことは、ニジマスの稚魚と1年魚の集団でドミナント個体による独裁的な順位がみられたこと (Yamagishi, 1962, 1975) と対照的で、むしろサケ稚魚の順位 (山岸ほか, 1981) に似ている。

3日間通して同一個体がドミナントであったのは、雌雄同数の9グループでは雌2に対して雄3であり、有意な性差があるとは考えられない。一方、雌雄が同数でない8グループでは雌5に対して雄は0で、明らかに雌が優位である。両者を合計すると雌7に対して雄3になり、この場合も雌が優位である。しかし雌雄が同数でないグループは、雌1に対して雄3が2グループなのに対して、雌3に対して雄1が6グループもあり、両者の間のグループ数の差が非常に大きいことを考慮すると雌が攻撃性において雄に勝るという結論を出すのは単純すぎると考えられる。

なお、ここで得られた結果はあくまでふ化後37～57日の稚魚を短期間観察したときのものであり、より成長した稚魚でも、あるいは観察期間を延長した場合でも同様な結果が得られるか否かを推察することは困難である。しかしこのような条件で実験を行なうことは非常に容易ではない。魚類は一般に成長

すればするほど体の大きさの個体変異が増大する (山岸, 1964) ので、大きさの差の小さい個体による集団を多数つくるのが難かしくなるし、また多数の集団を長期にわたって観察を続けることも実行が困難であろう。

本研究を行なうに当たって材料のサクラマス発眼卵の提供をたまわった茨城県内水面水産試験場里美養魚場の位田主任研究員に厚くお礼申しあげます。

文 献

- BRADDOCK, J. C. (1945) Some aspects of the dominance-subordination relationship in the fish *Platyopocilus maculatus*. *Physiol. Zool.* 18: 176—195.
- COLLIAS, N. E. (1944) Aggressive behavior among vertebrate animals. *Physiol. Zool.* 17: 83—123.
- GREENBERG, B. (1947) Some relations between territory, social hierarchy, and leadership in the green sunfish (*Lepomis cyanellus*). *Physiol. Zool.* 20: 93—107.
- HALE, E. B. (1956) Effect of forebrain lesions on the aggressive behavior of green sunfish, *Lepomis cyanellus*. *Physiol. Zool.* 29: 107—127.
- HARTMAN, G. F. (1965) The role of behaviour in the ecology and interaction of underyearling coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 22: 1035—1081.
- MEDA, N. AND T. HIDAKA (1979) Ethological function of the parr marks in a Japanese trout, *Oncorhynchus masou* f. *ishikawai*. *Zool. Mag.* 88: 34—42.
- MILLER, R. J. (1964) Studies on the social behavior of the blue gourami, *Trichogaster trichopterus* (Pisces, Belontiidae). *Copeia* 3: 469—496.
- 中村 将・高橋裕哉・広井 修 (1974) サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の生殖腺の性分化過程・北海道さけ・ますふ化場研究報告 Na 28: 1—8
- NEWMAN, M. A. (1956) Social behavior and interspecific competition in two trout species. *Physiol. Zool.* 29: 64—81.
- NORTH, E. (1979) Aggressive behaviour of juvenile brown trout *Salmo trutta* L.:

- an analysis of the wigwag display. *J. Fish Biol.* 15: 571-577.
- STRINGER, G. E. AND W. S. HOAR (1955) Aggressive behaviour of underyearling Kamloops trout. *Can. J. Zool.* 23: 148-160.
- SYMONS, P. E. K. (1968) Increase in aggression and in strength of the social hierarchy among juvenile Atlantic salmon deprived of food. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 25: 2387-2401.
- 山岸 宏 (1964) 魚類の生長の個体変異について。生物科学 16:98-104
- YAMAGISHI, H. (1962) Growth relation in some experimental populations of rainbow trout fry, *Salmo gairdneri* RICHARDSON with special references to social relations among individuals. *Jap. J. Ecol.* 12: 43-53.
- (1975) Role of vision and olfaction in the release of aggression and the maintenance of social hierarchy in the yearling rainbow trout, *Salmo gairdneri* RICHARDSON. *Zool. Mag.* 84: 248-257.
- , T. MARUYAMA AND K. MASHIKO (1974) Social relation in a small experimental population of *Odontobutis obscurus* (Temminck et Schlegel) as related to individual growth and food intake. *Oecologia (Berl.)* 17: 187-202.
- 山岸 宏・松島敏之・中村 將 (1981) サケ稚魚の攻撃行動について。北海道さけ・ますふ化場研究報告 No. 35:21-31。