

資料

飼育タイラギの繁殖期間中に認められた性転換

松本才絵*¹・船山翔平*¹・淡路雅彦*¹・多賀 茂*²・
安部 謙*²・兼松正衛*^{3,4}

Sex change in the pen shell *Atrina pectinata* throughout the reproductive period

Toshie MATSUMOTO, Shohei FUNAYAMA, Masahiko AWAJI, Shigeru TAGA, Yuzuru ABE and
Masaei KANEMATSU

The sex-change process in *Atrina pectinata* was observed through monitoring marked individuals between one and two years of age. While sex reversal was identified in males of one-year-old pen shells in several months just before the age of two, the number of sex reversals was smaller in two-year-olds. The sex reversal pattern of *A. pectinata* appears to go from male to female. Based on all the evidence, *A. pectinata* was confirmed to be a protandric hermaphrodite.

キーワード：タイラギ, 性転換, 生殖巣
2023年1月4日受付 2023年9月15日受理

日本国内の海産二枚貝類は、常に同時に卵巣と精巣を持つ雌雄同体のトリガイ *Fulvia mutica*, イタヤガイ *Pecten albicans* 等を除けば、機能的に雌雄異体である。このうちいくつかの二枚貝は性転換することが知られている (Park *et al.* 2012, Lee *et al.* 2013) が、二枚貝類の生殖巣は繁殖期にその発達が開始されるまでは雌雄が不明な未分化な状態にとどまっており、性転換は通常繁殖期と次の繁殖期間の生殖巣が未分化の時期に起こるとされている (Thompson *et al.* 1996)。すなわち例えばオスからメスへ性転換する場合、1年目の繁殖期にはオス、産卵終了後未分化期 (雌雄不明) を経て、2年目の繁殖期にはメスといった経過をたどると考えられている。

大型二枚貝であるタイラギ *Atrina pectinata* の資源回復を目指して、水産研究・教育機構では2013年以降タイラギ人工種苗を一定数継続して生産している。筆者らは2014年以降種苗生産の親貝提供を目的に、漁獲された

天然タイラギを三重県五ヶ所湾で垂下飼育して生殖巣の発達状況を観察してきた (松本ら 2023)。多くの二枚貝種の性は外観の特徴からは容易に判別できないが、タイラギの卵巣は赤色、精巣は白色をしており色で雌雄の判別が可能であり、また開口器等を使って比較的容易に開殻して生殖巣の色を確認できる。このためある程度生殖巣が発達したところに性判別を行い、雌雄別に飼育して各種試験を行ってきた。ところが、特に繁殖期後半になるとオスと判別した群の中にメス個体が出現することを経験しており、繁殖期間中に性転換している可能性が考えられた。本資料では個体識別したタイラギ人工種苗 (2015年と2016年種苗、いずれも1才貝) を五ヶ所湾で垂下飼育した結果について報告する。さらに参考事例1として天然タイラギを垂下飼育した際に認められた性転換、参考事例2として異なる場所で垂下飼育した2018年人工種苗の性転換について報告する。

*¹ 国立研究開発法人水産研究・教育機構水産技術研究所 南勢庁舎
〒516-0193 三重県度会郡南伊勢町中津浜浦 422-1

National Research and Development Agency, Japan Fisheries Research and Education Agency, Minami-Ise, Mie 516-0193, Japan
E-mail: matsumoto_toshie85@fra.go.jp

*² 山口県水産研究センター

*³ 国立研究開発法人水産研究・教育機構水産技術研究所 百島庁舎

*⁴ 現所属 国立研究開発法人水産研究・教育機構水産技術研究所 八重山庁舎

材料と方法

試験には、2015年及び2016年に水産研究・教育機構百島庁舎において瀬戸内海産有鱗型タイラギから生産された人工種苗を用いた。いずれも中間育成を経て、2015年種苗はタイラギ用垂下養殖カゴで養殖されていた個体、2016年種苗は海底に設置した基質入り丸型収獲カゴで養殖されていた個体を使用した。2015年種苗98個体（飼育開始時の殻長測定は2016年9月）を2016年10月から、2016年種苗58個体を2018年1月から、三重県五ヶ所湾で垂下飼育した。飼育にはアコヤネットを使用し、タイラギ種苗生産・養殖ガイドブック（以下ガイドブック、水産研究・教育機構2019）の6-2-2-2の通り、各個体を防護袋に包んでアコヤネットに収容した。各個体は袋に番号を付けて管理し、定期的に殻長と全重量、あるいはどちらか一方を計測するとともに、繁殖期には性を判別した。性別はガイドブックの2-2の通り、開口器で殻を開き生殖巣の色を目視し判別した。なお人工種苗は殻長サイズが小さく閉殻筋の力も強くなかったため、開殻の際冷蔵庫内に置く等の低温処理をしなかった。雌雄同体個体については、卵巣（図1a）ほど赤みが強くなく、精巣（図1b）ほど白くはない、卵巣と精巣の中間色を呈している個体（図1c）のほか赤に白い斑点がみられるもの、逆に白に赤い斑点がみられるものは、それぞれ卵巣に一部精巣部分があるもの、精巣に一部卵巣部分があるものと考えられ、これらも同体個体と判別した。なおこの方法では生殖巣の発達がある程度以上進まないとは性判別できず、目視で判別できなかった個体は「不明」とした。

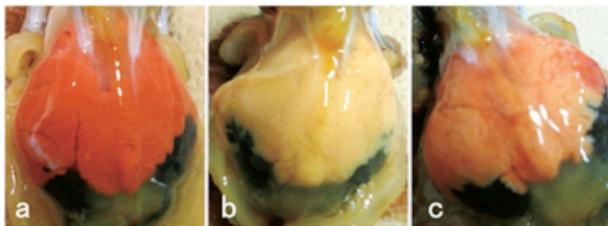


図1. タイラギのメス (a)、オス (b)、同体個体 (c) の生殖巣

上記の性判別を行った期間中に、一部の個体についてはサンプリングして生殖巣の組織観察による性判別も行った。本文中には解剖を伴った体サイズの計測及び性の確認をサンプリングと表記する。2015年種苗は2017年3、4、5月、2018年5月にそれぞれ6、6、2、16個体を、

2016年種苗は2018年5月に8個体をサンプリングし、生殖巣の一部を松本ら（2014）によりDavidson液で固定し、パラフィン包埋して5 μ mの切片を作製した。ヘマトキシリン・エオシン染色後に検鏡し、図2aのように切片上で卵巣部分と精巣部分が認められた個体を雌雄同体と判別した。また図2bのようにわずかであっても卵巣部分と精巣部分が認められた場合は雌雄同体と判別した。

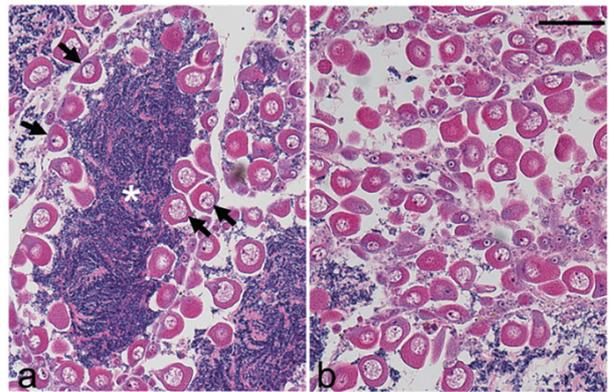


図2. タイラギ同体個体の生殖巣組織

aとbは同一個体で1つの生殖細管に卵母細胞（矢印）と精子（*）が認められる部分（a）と精子がほとんど認められず卵母細胞のみの部分（b）がある、バーは100 μ m。

参考事例1 2014年から2018年の各年に、香川県で漁獲されたタイラギを2月あるいは3月から五ヶ所湾で垂下飼育した。2014年を除いて2015年から2018年は各年4、5月に目視による性判別を行って雌雄別にカゴに収容し、各年7月までに56～99個体をサンプリングした。なお、2014年から2017年の一部のサンプルは松本ら（2023）と重複する。

参考事例2 水産研究・教育機構百島庁舎において生産された、瀬戸内海産有鱗型タイラギ親貝からの人工種苗（2018年種苗）を、2018年10月から基質を入れたカゴに収容し山口県山口湾で垂下飼育した。2019年7月、2020年4月、6月、7月にサンプリングし性を確認した。また同じ種苗の一部を、2020年5月から五ヶ所湾で垂下飼育した。飼育開始時の5月に目視により性判別して雌雄別にカゴに収容し、7月に再び目視により性を確認した。

統計解析 2015年種苗と2016年種苗の殻長及び全重量は、Mann-Whitney *U* 検定により各種苗における雌雄間、同年令時における種苗間で比較した。またカイ二乗検定（有意水準0.05）により雌雄比に偏りがあるか検定した。

結果

2015年及び2016年種苗の殻長と全重量の測定結果を図3に示す。五ヶ所湾での垂下飼育開始時には、2015年種苗の平均殻長13.3cm、平均全重量48.2gであり、2017年1月には平均殻長14.1cm、平均全重量79.9gであった。さらに2017年7月には平均殻長15.2cm、平均全重量116.2gになり、2019年4月には平均殻長18.6cm、平均全重量243.2gであった。2016年種苗では、五ヶ所湾での垂下飼育開始時の2018年1月の平均殻長は17.6cm、平均全重量107.5gであり、2015年種苗の2017年1月の殻長、全重量と比較してともに有意に高かった（それぞれ $U=63.5$ と 978 、いずれも $p<0.01$ ）。2018年7月には平均殻長18.4cm、平均全重量161.7gであり、2019年4月には平均殻長20.5cm、平均全重量247.8gであった。

2015年種苗の繁殖期における性を表1に示す。タイラギの産卵期は夏であり、春から生殖巣が発達し性を色で判別できるようになった。2015年種苗を2017年には春と夏に性判別した。2017年3月には、メス23、オス73個体と有意にオスに偏っていたが、同年7月にはメス48、オス26個体とメスの比率が有意に高かった。2018年春にはメス43、オス18個体、2019年春にはメス23、オス7個体とメスの比率が高いままであった。雌雄の履歴をみると、2017年3月にメスであった個体は同年7月

にもメスである一方、3月にオスであった個体のうち7月に31個体がメスに性転換していた。2017年7月から2018年4月ではさらに5個体がオスからメスに性転換した。2018年4月から2019年4月には性転換した個体はみられなかった。2017年3月から7月、2018年4月から2019年4月の間にそれぞれ8、16個体をサンプリングしその性と履歴を示した。死亡個体は2017年3月から7月、2017年7月から2018年4月、2018年4月から2019年4月の間にそれぞれ1（2017年3月にはメス）、17（2017年7月にはメス12、オス2、同体2、不明1）、14個体（2018年4月にはメス9、オス2、不明3）であった。

2016年種苗を2018年には春と夏に性判別した（表2）。2018年4月には、メス22、オス28個体と雌雄比はほぼ1:1であったが、同年7月にはメス27、オス14個体とメスの比率が有意に高かった。雌雄の履歴では、2018年4月にメスであった個体は同年7月にもメスである一方、4月にオスであった個体のうち7月に10個体がメスに性転換していた。2018年7月から2019年4月には、雌雄同体からメスになっていた2個体を除いて性転換した個体は認められなかった。2018年4月から7月の間に8個体をサンプリングしその性と履歴を示した。死亡個体は2018年4月から7月、2018年7月から2019年4月の間にそれぞれ5（2018年4月にはメス2、不明3）、6個体（2018年7月にはメス3、オス2、不明1）であった。

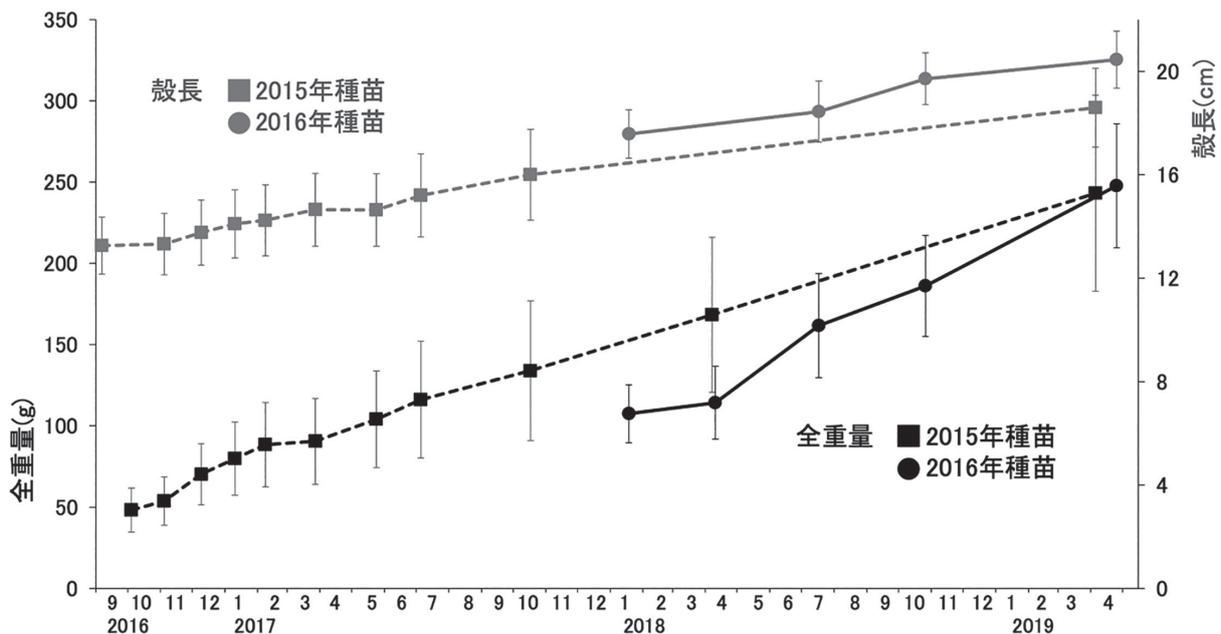


図3. 三重県五ヶ所湾で飼育した2015年種苗(□)と2016年種苗(○)の殻長(グレー)と全重量(黒)、バーは標準偏差

表 1. 2015 年種苗の性追跡結果

		2017.3 (1才)		2017.7 (1/2才)		2018.4 (2才)		2019.4 (3才)	
個体数	性判別(目視)	92		83		66		36	
	性判別(解剖)	6	8			16			
	死亡			1	17			14	
性	♀	23	3	48		43	7		23
	♂	73	2	26		18	8		7
	同体	2	3	7		1	1		
	不明			2		4			6
前回からの履歴	♀→♀		3	17		33	7		23
	♂→♀			31		5			
	同体→♀					4			
	不明→♀					1			
	♂→同体		3	7					
	同体→同体					1	1		
	♂→♂		2	26		18	8		7
	♀→不明			1		3			4
	♂→不明			1		1			1
	不明→不明								1
3回の性の履歴	♀→♀→♀					8			
	♂→♀→♀					25			
	♂→♂→♀					5			
	♂→同体→♀					4			
	♂→不明→♀					1			
	♂→同体→同体					1			
	♂→♂→♂					18			
	♀→♀→不明					3			
♂→♂→不明					1				

「性判別 (目視)」は解剖せず目視により判別, 「性判別 (解剖)」は解剖して組織観察により判別した個体数。

表 2. 2016 年種苗の性追跡結果

		2018.4 (1才)		2018.7 (1/2才)		2019.4 (2才)	
個体数	性判別(目視)	57		44		38	
	性判別(解剖)		8				
	死亡			5		6	
性	♀	22	4	27			26
	♂	28	4	14			12
	同体			2			
	不明	7		1			
前回からの略歴	♀→♀		4	16			24
	♂→♀			10			
	同体→♀						2
	不明→♀			1			
	♂→同体			2			
	不明→♂			2			
	♂→♂		4	12			12
不明→不明			1				
3回の性の略歴	♀→♀→♀					15	
	♂→♀→♀					9	
	♂→同体→♀					2	
	♂→♂→♂					12	

「性判別 (目視)」は解剖せず目視により判別, 「性判別 (解剖)」は解剖して組織観察により判別した個体数。

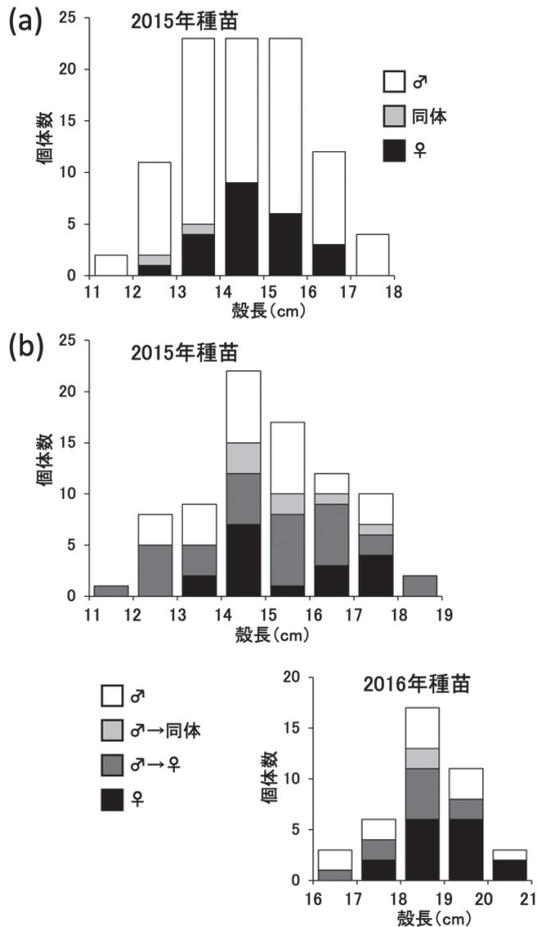


図 4. 殻長別のオス、メス、性転換個体数
 (a) 2015 年種苗 (2017 年 3 月)。
 (b) 2015 年種苗 (2017 年 7 月) と 2016 年種苗 (2018 年 7 月)。

殻長別のオス、メス、性転換個体数を図 4 に示す。2015 年種苗では 2017 年 3 月にはオスは 11～18cm、メスは 12～17cm、同体個体は 12, 13cm においてみられた。1 才から 2 才になる 2017 年 7 月に、オスは 12～18cm、メスは 13～18cm、性転換個体は 11～19cm の範囲においてみられた。最も殻長の小さい 11, 12cm では同年 3 月にメスだった個体はいなかった。15, 16cm では半数以上が性転換した。17cm では 4 個体が 3 月に既にメスであり、性転換したのは 3 個体であった。2016 年種苗では 2018 年 4 月には殻長を計測していないが、1 才から 2 才になる 2018 年 7 月にはオスは 16～21cm、メスは 17～21cm、性転換個体は 16～20cm の範囲においてみられ、20cm 以上では性転換個体はみられなかった。最も殻長の小さい 16cm では同年 4 月にメス個体はいなかった。17, 18, 19cm で 4 月に既にメスであったのはそれぞれ 2, 6, 6 個体であり、性転換個体の割合は 19cm でより低かった。2015 年種苗 (2017 年 3 月), 2015 年種苗 (2017 年 7 月), 2016 年種苗 (2018 年 7 月) においてオス個体とメス個体の間、あるいはオスのままの個体、性転換した個体とメスのままの個体の間で殻長に有意な差は認められなかった。

参考事例 1 2014 年から 2018 年の各年にサンプリングした香川県産タイラギの殻長、全重量と、目視による性判別時からサンプリング時までには性転換が認められた個体数を表 3 に示す。2014 年は目視による性判別を行わな

表 3. 垂下飼育した香川県産タイラギのサンプリング時に認められた性転換個体数

	2014	2015	2016	2017	2018
個体数	56	61	99	84	61
♂→同体	—	0	3	2	2
♂→♀	—	0	2	2	2
殻長 (cm)	20.9 (17.9 - 23.6)	21.7 (18.0 - 24.8)	19.9 (13.8 - 27.0)	20.4 (16.1 - 24.9)	20.0 (17.4 - 23.3)
全重量 (g)	333.1 (225.0 - 426.0)	348.9 (180.7 - 601.2)	228.4 (43.9 - 496.6)	245.4 (106.2 - 534.3)	227.8 (152.8 - 378.2)

各年にサンプリングした個体数とその殻長、全重量 (上段は平均値, 下段は (最小値-最大値) を示す)。性判別時とその後のサンプリング時で性が異なった個体数を示した。2014 年は性判別を行わなかった。

表 4. 山口湾と五ヶ所湾で垂下飼育した 2018 年種苗の性比

	2019.7 (0/1 才)	2020.4	2020.5	2020.6	2019.7 (1/2 才)
山口湾 個体数	♀			4	6
	♂	7	3	16	13
	同体				1
五ヶ所湾 個体数	♀		20		44
	♂		80		46
履歴	♀→♀				18
	♂→♀				26
	♂→♂				46

2018 年種苗を 2018 年 10 月から山口湾で垂下飼育し、その一部を 2020 年 5 月から五ヶ所湾で垂下飼育した。前者では解剖、後者では目視による性判別を実施。

かった。目視による性判別時にオスと判別された個体で、後のサンプリング時に雌雄同体あるいはメスであった個体は、2015年には0であったが、2016、2017、2018年にはそれぞれ5、4、4個体であった。目視による性判別時にメスで、サンプリング時に雌雄同体あるいはオスであった個体はなかった。

参考事例2 山口湾で飼育した2018年種苗を、2019年及び2020年にサンプリングして性を確認した(表4)。2019年7月と2020年4月にはサンプリングした個体全てがオスであり、6月には20個体中4個体がメスであったのが、7月には20個体中6個体とメス個体数がやや増加した。一方五ヶ所湾で飼育した同種苗は目視により性を確認し、5月にはメス20、オス80個体と山口湾での6月と性比が同じであったが、7月にはメス44、オス46個体となり、性比はほぼ1:1になった。5月にメスであった個体は7月にもメスである一方、5月にオスであった個体のうち7月に26個体がメスに性転換していた。5月にメスであった2個体、オスであった8個体の計10個体が飼育期間中に死亡した。

考 察

タイラギ人工種苗を五ヶ所湾で垂下飼育し同一個体を継続して性判別することにより、1才から2才になる繁殖期に多くのオス個体がメスへ性転換することを確認した(表1, 2, 4)。ホタテガイ *Patinopecten yessoensis* では、0才から1才になる繁殖期に雌雄と生殖巣の発達を観察し、繁殖期の初めは全個体オスであるのが、徐々にメスや同体の個体が出現し、繁殖期の終わりには雌雄はほぼ1:1になることが報告されている(Osanai *et al.* 1980)。タイラギ種苗の0才から1才の繁殖期における雌雄は不明であるが、2016年種苗は2018年4月にはオスがやや多いものの雌雄比はほぼ1:1であり、ホタテガイの状況に近かったのかもしれない。一方2015年種苗は2017年3月にはオスに偏っており、この差は1つには両者のサイズの違いによるのかもしれない。メキシコの北西岸に生息するタイラギと同じ属の *Atrina maura* において、殻長サイズ別の雌雄比は10~11cmでは全個体がオス、12~15cmではオスの割合が高く、それ以上では1:1であることが報告されている(Camacho-Mondragón *et al.* 2015)。2016年種苗では五ヶ所湾での垂下飼育開始時の2018年1月の平均殻長は17.6cmであり、一方2015年種苗では2017年1月には平均殻長14.1cmであった。これらのサイズの違いから2015年種苗はオスの割合が多く、2016年種苗は既に性転換し雌雄比がほぼ1:1であった可能性があり、より成長の早い群ではより低年齢で性転換がおこることが示唆される。ただし図4aの殻長分布においていずれの殻長にもオス個体が認められることから、早く大きいサイズになった個体が必ずしもメスにな

るというわけではない。実際2017年3月においてオス個体とメス個体で殻長に有意差は認められなかった。また殻長30cm前後の *A. maura* においてもオス個体や同体個体が認められている(Camacho-Mondragón *et al.* 2015)ことから、タイラギに性転換が起こるのはサイズだけが要因ではないと考えられる。

性転換の方向性についてはマガキ *Crassostrea gigas* やアサリ *Ruditapes philippinarum* では、オスからメスへも、メスからオスへも性転換することが報告されている(Park *et al.* 2012, Lee *et al.* 2013)。タイラギにおいては多くのオス個体がメスへ性転換することを確認した一方で、メス個体からオスあるいは同体への性転換は認められなかった。*Atrina maura* においても殻長サイズが小さいと全個体がオスで、殻長が大きくなると雌雄比が1:1になる(Camacho-Mondragón *et al.* 2015)ことから、タイラギではホタテガイ同様に雄性先熟であると考えられる。

2015年種苗も2016年種苗も1才から2才の繁殖期には性転換する個体数が多かったが、その翌年の春にオスからメスへ性転換した個体は2016年種苗にはなく、2015年種苗では5個体であった。さらにその翌年の春に2015年種苗でオスからメスへ性転換した個体はなく、これらのことから主に性転換する時期は2才までと考えられる。天然タイラギを飼育した参考事例1では、初めオスと判定した個体が後に同体やメスと判明した個体が2016年以降現れている(表3)。2014年以降サンプリングしたタイラギの殻長では差はややわかりづらいが、平均全重量は2016年以降低い傾向にあり、漁獲されるタイラギの低年齢化が示唆される。2016年以降性転換個体が認められるようになったとはいえ、繁殖期初めの判別時とサンプリング時で雌雄が異なる個体の数がそれほど多くないので、これらは2才から3才以上の貝であると考えられる。

参考事例2では5月から7月のわずか2ヶ月の短い飼育期間で山口と三重飼育群において性転換する個体数に差がみられる可能性が示唆された。本事例では同じ2018年種苗を用いており、タイラギの性転換に環境要因が寄与するのか精査する必要がある。

種苗生産用のタイラギ親貝を雌雄判別する際、雌雄同体個体を認めるかもしれない。図1cは同体個体の一例であるが、このように卵巣と精巣の中間色を呈している個体の生殖巣を組織観察すると、図2aのように1つの生殖細管内に発達した卵母細胞と精子が認められる。図2のaとbは同一個体において観察されたもので、図2bは生殖細管の中央にあった精子が放出され、ほぼ卵母細胞のみが認められる状態であり、この後このような部分が増えていきメスと判断されることが考えられる。組織観察したとき図2bのようなほぼ卵巣部分のみが認められる同体個体や、逆に卵母細胞が幼若でほぼ精巣部分のみが認められる同体個体は、目視での性判別ではメスあるいはオスと判定されている可能性がある。初めオス

と判定され、後にメスと判明する個体では、精細胞が発達している生殖細管壁に幼若な卵母細胞が認められるようになり、発達が進み細管内の精子がすべて放出されると、放出後の細管内には十分発達した卵母細胞だけが認められるようになると考えられる。

謝 辞

本研究の一部は農林水産業・食品産業科学技術研究推進事業（生研支援センター「イノベーション創出強化研究推進事業」）（平成28～30年度）、さけ・ます等栽培対象資源対策事業（新規栽培対象種のうち二枚貝）（令和元、2年度）の支援を受けて行った。

文 献

- Camacho-Mondragón MA, Ceballos-Vázquez BP, Rivera-Camacho A, Arellano-Martínez M (2015) Unnoticed sex change in *Atrina maura* (Bivalvia: Pinnidae): Histological and size structure evidence. *Amer. Malac. Bull.*, **33**, 43-51.
- Lee JS, Park JS, Shin YK, Lee YG, Park JJ (2013) Sequential hermaphroditism in Manila clam *Ruditapes philippinarum* (Bivalvia: Veneridae). *Invert. Reprod. Dev.*, **57**, 185-188.
- 松本才絵・淡路雅彦・日向野純也・長谷川夏樹・山本敏博・柴田玲奈・秦 安史・櫻井 泉・宮脇 大・平井 玲・程川和宏・羽生和弘・生嶋 登・内川純一・張 成年（2014）日本国内6地点におけるアサリの生殖周期. *日本水産学会誌*, **80**, 548-560.
- 松本才絵・淡路雅彦・小島大輔・兼松正衛（2023）タイラギの生殖巣発達の把握と採卵のための親貝養成. *水産技術*, **15** (2), 25-32.
- Osanai K, Hirai S, Odashima M, Kyojuka K (1980) Sexual differentiation in the juveniles of the scallop, *Patinopecten yessoensis*. *Bull. Mar. Biol. Stn. Asamushi Tohoku Univ.*, **16**, 221-230.
- Park JJ, Kim H, Kang SW, An CM, Lee SH, Gye MC, Lee JS (2012) Sex ratio and sex reversal in two-year-old class of oyster, *Crassostrea gigas* (Bivalvia: Ostreidae). *Dev. Reprod.*, **16**, 385-388.
- 水産研究・教育機構（2019）タイラギ種苗生産・養殖ガイドブック. 瀬戸内海区水産研究所, 141p.
- Thompson RJ, Newell RIE, Kennedy VS and Mann R (1996) "Reproductive process and early development". In *The eastern oyster Crassostrea virginica*, Edited by: Kennedy VS, Newell RIE and Eble AF. 335-370. College Park, MD: Maryland Sea Grant.

