

遊泳と摂餌に関する形質の発達に基づいた クジメ仔稚魚の発育段階

河野 博*・栗田 豊**・青海忠久***

Ontogenetic intervals based on the development of swimming- and feeding-related characters in the hexagrammid, *Hexagrammos agrammus*, larvae and juveniles

Hiroshi KOHNO*, Yutaka KURITA** and Tadahisa SEIKAI***

Abstract : Based on the development of swimming-and feeding-related characters, ontogenetic intervals of larvae and juveniles were established for *Hexagrammos agrammus*. Consequently, the following four and three phases were recognized by the development of each function. Swimming: 1) the phase in which the larvae swim by using the whole body (from hatching to five days after hatching, D-5); 2) the phase in which the larvae swim by using both the whole body and caudal fin (D-5-D-15); 3) the phase in which the propulsion force generated by the caudal fin is effectively used by using the whole body (D-15-D-25/30 : the former period being recognized as a sub-phase in which a more or less complete swimming ability being attained); 4) the functional juvenile phase with complete swimming ability (beyond D-30). Feeding : 1) the phase with the feeding mode of sucking (from hatching to D-10); 2) the phase in which the sucking ability increases (D-10-D-25/30: the former period being recognized as a sub-phase in which characters associated with biting develop; 3) the functional juvenile phase with complete feeding ability (beyond D-30). Relationships between these morphological changes and ecological changes under artificial rearing and natural waters were discussed.

Key words : *Hexagrammos agrammus*, larvae, juveniles, functional development

* 東京水産大学魚類学研究室 〒108-8477 東京都港区港南4-5-7

Laboratory of Ichthyology, Tokyo University of Fisheries, 4-5-7 Konan, Minato-ku, Tokyo 108-8477, Japan

** 水産庁東北区水産研究所八戸支所 〒031-0841 青森県八戸市鮫25-259

Hachinohe Branch, Tohoku Regional Fisheries Research Institute, Fisheries Agency, 25-259 Same, Hachinohe, Aomori 031-0841, Japan

*** 京都大学農学部附属水産実験所 (現住所) 福井県立大学生物資源学科 〒917-0003 福井県小浜市学園町1-1

Department of Bioscience, Fukui Prefectural University, 1-1 Gakuen-cho, Obama-shi, Fukui 917-0003, Japan

1. はじめに

カサゴ目アイナメ科に属するクジメ (*Hexagrammos agrammus*) は、日本沿岸の各地や朝鮮半島南部、あるいは黄海に面した沿岸の藻場に生息する肉食魚である(篠原, 1997)。沿岸磯魚資源として有用なことから、本種の種苗生産の研究は古くから行われてきた(片嶋ら, 1964; 丹下・竹田, 1968; 福原, 1971)。天然海域においても、年齢や成長、産卵生態などの研究が行われている(栗田, 1993; KURITA *et al.*, 1991, 1995; KURITA and OKIYAMA, 1996)。さらに、ふ化した仔魚が浮遊生活をしながら稚魚に発達し、その後着底するという初期生活史を送ることから、浮遊期や着底時の体色の変化(黒田, 1952; 小川, 1963; 栗田, 1993)やホルモンの発達(MATSUMOTO and TANAKA, 1996)についても調べられている。しかし、体色をふくめた仔稚魚の外部形態についての情報は蓄積されているにもかかわらず、内部形

態の知見は乏しい。

本研究では、まず、クジメ仔稚魚の遊泳と摂餌に関連する骨格系を中心とした形質の発達を観察した。さらに、観察結果に基づいた発育段階を設定することによって、ふ化から浮遊期、さらに着底に移行する仔稚魚期の形態的・機能的発育と生態的発達との関連を調べた。

2. 材料および方法

本研究で用いたクジメの標本は、1994年1月31日に神奈川県三浦半島の油壺地先で雄が保護していた卵を潜水により採集し、翌日京都府舞鶴市にある京都大学農学部附属水産実験所に運搬し、同所にてふ化・飼育したものである。2月1日にふ化水槽に収容された卵は、2月15日にふ化した。ふ化した仔魚500個体を、あらかじめ水温を16°Cに設定しておいた100ℓ水槽に収容し、飼育した。飼育は、完全遮光の室内で、照明を11L:13Dにして行った。海水は実験所前から取水したものをそのまま使用し、1日3回転の割合で水量を調節した。餌はナンノクロブシスで培養したワムシをふ化(D-0)からふ化後19日(D-19)まで、油脂と酵母で栄養強化したアルテミアをD-5から実験終了(D-50)まで、配合飼料をD-20から実験終了まで与えた。水温は15.9~16.4°Cであった。

ふ化当日(D-0)からふ化後40日(D-40)までは5日ごとに3~7個体の仔稚魚を、さらにD-46に5個体、D-50に1個体を採集し、5%ホルマリンで保存した。これらの仔稚魚(計55個体)をPOTTHOFF(1984)の方法に従って透明二重染色処理し、観察に用いた。なお、本研究では、透明染色処理をする前のホルマリン保存状態での体長に基づいて記載を行った。さらにLEIS and TRNSKI(1989)に従い、体長は、脊索末端部の上屈前あるいは上屈中の仔魚では脊索長を、上屈後の仔魚では標準体長を示すものとする。その結果、今回用いた仔稚魚は体長7.86~27.9 mmになる。これらの透明標本について、遊泳と摂餌に関する器官の化骨・形成過程を調べ、さらに計数や計測を行った。本研究の記載は、ある現象や事象が最初に観察された最小個体とそのふ化後日数に基づいて行った。なお、仔稚魚の行動の観察については、飼育水槽で適宜行った。

本研究で使用した標本はすべて東京水産大学水産資料館にMTUF-P(L) 7278で登録され、保管されている。

3. 結果

3.1 成長

ふ化当日(D-0)の仔魚の体長(平均±標準偏差)は 8.08 ± 0.18 mm(7個体)であった(Fig. 1A)。その後、体長は急激に増大し、D-10には 10.0 ± 0.56 mm(6個体)、D-20には 11.7 ± 0.84 mm(4個体)、D-30には 18.3 ± 2.35 mm(7個体)、D-40には 22.4 ± 2.43 mm(5個体)となり、D-50には1個体であるが27.9 mmに達した

(Fig. 1A)。

3.2 遊泳に関する形質

脊索末端部の角度 D-0ですでに7個体のうちの2個体(体長8.04と8.14 mm)で脊索の末端部が上屈し、角度は各々10.6と18.8度であった(Fig. 1B)。なお、まっすぐな脊索をもった最も大きな個体は8.35 mm(D-0)であった。脊索末端部の上屈はゆっくりとすすみ、上屈が完成したと判断できたのはD-20の13.0 mmの個体で、角度は41.3度であった。なお、大きさではD-25の12.4 mmが最小個体であった。その後の脊索末端部の角度は30~40度で推移した(Fig. 1B)。

尾鰭の支持骨と主鰭条 尾骨の構成骨はすでにD-0の体長8.04 mmで出現し、準下尾骨が認められた。下尾骨1はD-0の8.14 mmで出現した。D-5の9.07 mmでは、下尾骨1と2が癒合し、さらに下尾骨3と第3尾鰭椎前椎体の神経弓門・棘および第2、3尾鰭椎前椎体の血管弓門・棘が出現した。第2尾鰭椎前椎体の神経弓門はD-5の9.69 mmで出現した。D-10の9.33 mmでは、下尾骨3と4および準下尾骨と下尾骨1+2の遠位部が癒合し、さらに第2尾鰭椎前椎体の神経棘と上尾骨(中央の1本)が出現した。同じくD-10の9.62 mmでは後方の上尾骨が、また10.4 mmでは前方の上尾骨が出現し、さらに後者では下尾骨1+2が化骨し始めた。D-15の11.9 mmで尾部棒状骨と下尾骨5が出現し、また準下尾骨と下尾骨3+4が化骨し始めた。D-20の11.4 mmでは、準下尾骨と下尾骨1+2の根元が癒合した。D-20の13.0 mmで第2、3尾鰭椎前椎体の血管弓門・棘および第2、3尾鰭椎前椎体の神経弓門・棘が化骨し始めた。D-25の13.8 mmでは、下尾骨5が3+4と癒合するとともに化骨し始め、さらに尾神経骨1と第2、3尾鰭椎前椎体が出現した。D-30の17.5 mmで上尾骨が3本とも化骨し始めた。

最初に出現した尾鰭主鰭条はD-5の9.07 mmの個体で見られた7本であった(Fig. 1C)。定数である9+8=17本にはD-15(11.0 mm)で達成された。その後は不分枝の副鰭条が徐々に増え、D-40ではぼ安定した(Fig. 1C)。

背鰭支持骨と背鰭鰭条 最初に背鰭支持骨が出現したのはD-15の体長11.0 mmの個体で、4本の近位担鰭骨が中央よりやや後方に認められた。遠位担鰭骨はD-15の11.5 mmの個体で最初に3個が出現した。すべての近位担鰭骨と遠位担鰭骨はD-25の13.8 mmの個体で最初に確認された。化骨の開始はD-30(17.5 mm)で、すでにすべての担鰭骨が化骨し始めていた。

背鰭鰭条はD-15(11.9 mm)で最初に出現し、13本の鰭条が見られた(Fig. 1D)。定数に達したのはD-25の15.6 mmが最初であった(Fig. 1D)。

臀鰭支持骨と臀鰭鰭条 最初に臀鰭支持骨が出現したのはD-15の体長11.0 mmの個体で、12本の近位担鰭骨

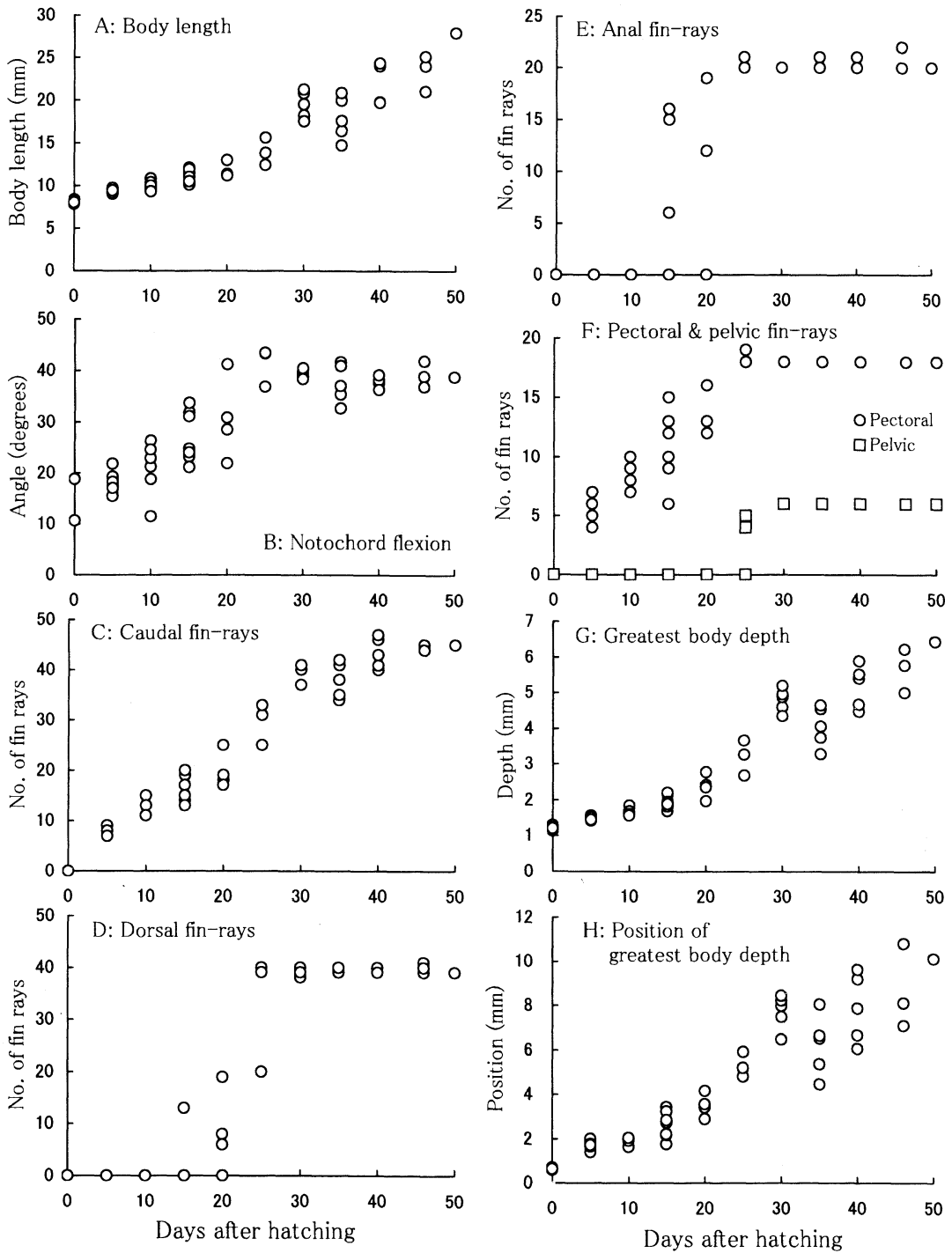


Fig. 1. Growth (A) and changes in swimming-related characters (B-H) with days after hatching in *Hexagrammos agrammus*.

が見られた。遠位担鰭骨はD-15の11.5mmの個体で最初に7個が確認された。すべての近位担鰭骨と遠位担鰭骨はD-25の12.4mmの個体で最初に出現した。化骨の開始はD-30(17.5mm)で、すでにすべての担鰭骨が化骨し始めていた。

臀鰭鰭条はD-15の11.5mmで最初に6本が出現した(Fig. 1E)。最初に定数に達したのは、D-25の13.8mmの個体であった(Fig. 1E)。

胸鰭の支持骨と鰭条 D-0のすべての個体(最小個体は体長7.86mm)で、すでに膜骨の擬鎖骨と肩甲-烏口軟骨、射出軟骨板が出現していた。なお、射出軟骨板は中央近位部に裂け目があり、遠位部で連結しているもの、上下2葉からなっていた。上擬鎖骨と後側頭骨はD-15(10.1mm)で出現し、さらに同個体では射出軟骨板の中央の裂け目の上下にも裂け目が見られた。後方の後擬鎖骨はD-20(11.2mm)で出現し、前方の後擬鎖骨はD-25(13.8mm)で最初に出現した。後者の個体では、肩甲骨が化骨し始めていた。D-25の15.6mmの個体では烏口骨が化骨し始めた。D-30(17.5mm)では、4つに分かれた射出骨のすべてで化骨が認められた。

胸鰭鰭条はD-0の個体では出現しなかった。胸鰭鰭条をもつ最小の個体はD-5の9.07mmで、5本の鰭条が認められた(Fig. 1F)。胸鰭鰭条が最初に定数に達したのはD-25(12.4mm)であった。(Fig. 1F)。

腹鰭の支持骨と鰭条 軟骨性の腰帯はD-10の体長9.33mmの個体で最初に出現した。成長とともに前方に長く伸び、最初の化骨はD-20(13.0mm)で確認された。

D-25の体長13.8mmの個体で最初に腹鰭鰭条(4本)が認められた(Fig. 1F)。定数に達したのはD-30の17.5mmの個体が最初であった(Fig. 1F)。

脊椎骨 D-0の最小個体である体長7.86mmの個体ですでに1番目から43番目までの神経弓門と18番目から43番目までの神経棘、および13番目以降の31個の血管弓門と18番目以降の24個の血管棘が出現していた。D-5の9.07mmの個体では、もっとも前の2個の神経弓門・棘が化骨を開始し、またすべての血管弓門・棘が出現した。すべての神経弓門・棘が出現したのはD-5の9.69mmの個体であった。血管弓門・棘の化骨が見られたのはD-10の9.33mmが最初で、また、この個体では初めて椎骨が前方から5個出現した。D-20の13.0mmの個体ではすべての神経弓門・棘と血管弓門・棘の化骨が始まり、すべての椎骨も出現した。しかし、椎骨は最も前方の5個だけが完全な形で、6番目以降は側方から見ると中央がくびれた形で、さらに最後尾の4個は神経弓門や血管弓門の根元から出現し始めている程度であった。完全な形の椎骨がすべて出現したのはD-25の13.8mmの個体が最初であった。

最大体高とその位置 D-0の個体の最大体高は1.14~1.23mm(Fig. 1G)で、その体長比は14.5~15.8%、また最大体高の位置は吻端から0.59~0.69mm(Fig. 1H)

で体長比は7.3~8.5%であった。最大体高もその位置も、その後D-15まではゆるやかに増大したが、D-15から30にかけてはやや急激に増大した(Fig. 1G, H)。なお、D-15の最大体高とその体長比は1.82~2.19mm, 16.5~18.4%、その位置は2.16~3.41mm, 17.3~29.4%であった。またD-30では各々4.34~5.19mm, 24.5~25.2%、6.47~8.43mm, 36.9~43.8%であった。

3.3 摂餌に関する形質

口幅 D-0ですでにすべての個体(7個体, 最小個体は体長7.86mm)で開口し、その口幅は0.625~0.685mmであった(Fig. 2A)。その後徐々に大きくなり、D-30で変曲点が認められ、D-30以降はやや増大傾向がゆるやかとなった。D-46とD-50では少し口幅が大きくなった傾向が見られたが、観察個体数が少ないため明確ではなかった。なお、D-30での口幅の平均±標準偏差は1.56±0.132mm(5個体)であった(Fig. 2A)。

顎骨 D-0の開口とともに膜骨性の主上顎骨はすべての個体ですでに出現していたが、前上顎骨は7個体中4個体で出現しその最小個体は体長7.99mmであった。すでに主上顎骨の前方には前上顎骨と関節するために突起が、また前上顎骨の前方には主上顎骨と関節するための突起(上向突起)が発達していた。さらに、主上顎骨の後方は幅広くなっていた。

下顎では、すべてのD-0の個体はメッケル軟骨をもち、その前方と後方には膜骨性の歯骨と角骨が出現していた。後関節骨はD-5(9.07mm)で出現した。

口裂に占める前上顎骨長の割合 前上顎骨をもつD-0の4個体(最小個体は体長7.99mm)における口裂に占める前上顎骨の長さの割合は15.6~37.0%であった(Fig. 2B)。その後割合はやや急に増加し、D-10には49.0±5.54%となり、その後は安定した(Fig. 2B)。

顎歯 先に出現したのは上顎歯で、D-15の7個体のうち5個体(最小個体は体長10.1mm)で1~3本が出現した(Fig. 2C)。その後ゆるやかに増加した上顎歯はD-25では2~4本が見られたが、D-30でやや急激に増加し4~12本となった。その後もやや高い数でゆるやかに増加し、D-40で10~15本、D-46で13~16本、D-50では11本であった(Fig. 2C)。

下顎歯はD-25の13.8mmで出現し、本数は2本だった(Fig. 2D)。D-30でやや急激に増加して3~10本が出現し、その後はゆるやかに増加した。D-40で11~14本、D-46で11~13本、D-50で14本であった(Fig. 2D)。

懸垂骨 D-0(最小個体は体長7.86mm)ですでに棒状の舌顎-接続軟骨と方一後翼状軟骨が出現し、接続骨の部位ではすでに化骨が始まっていた。D-5(9.07mm)では、口蓋軟骨が単独で出現し、方骨と舌顎骨が化骨し始めていた。D-10(9.33mm)になると、口蓋軟骨と方一後翼状軟骨が接続し、1枚の三角形の軟骨板を形成した。後翼状骨の化骨はD-15(11.5mm)で認められたが、最

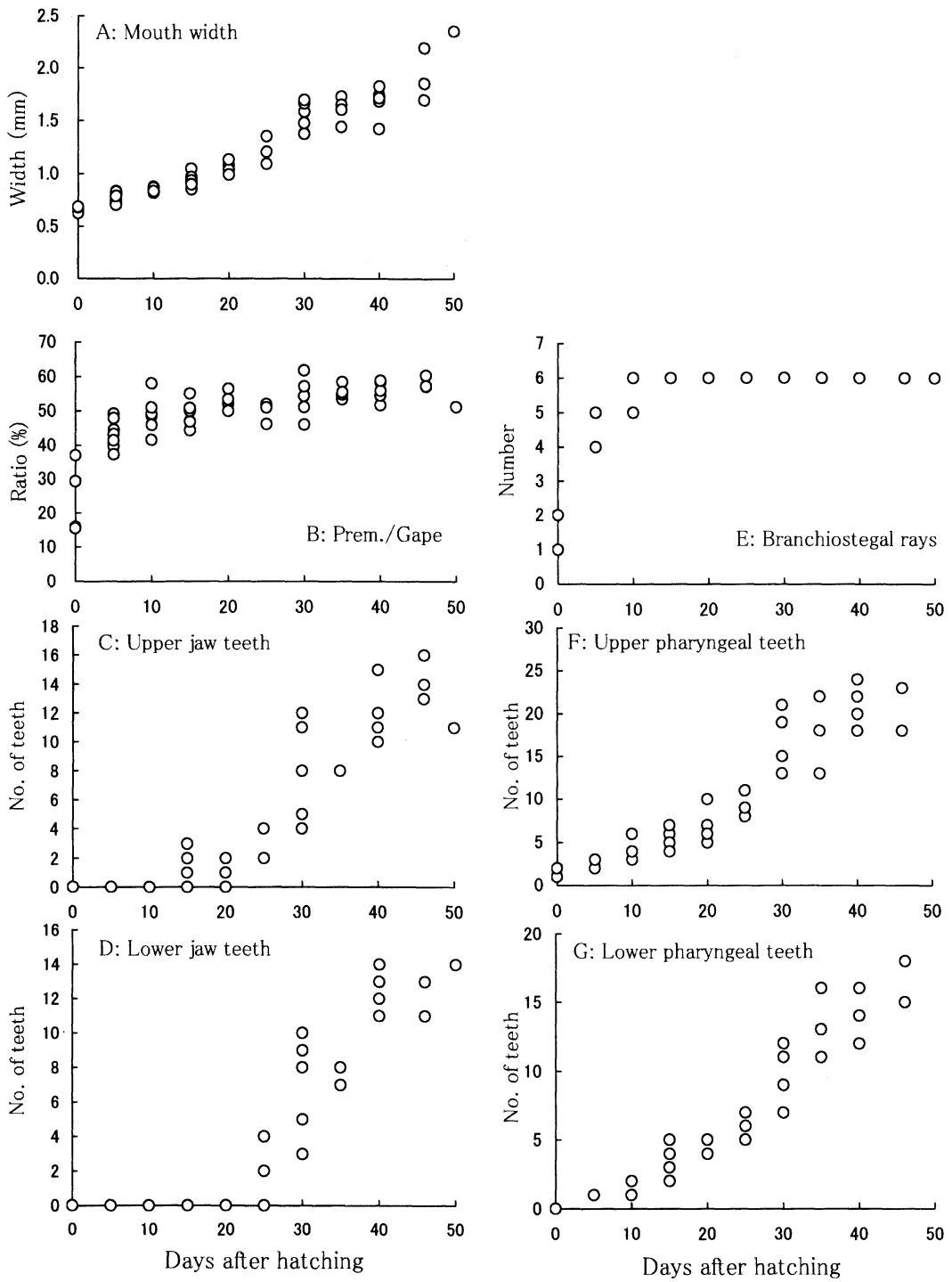


Fig. 2. Changes in feeding-related characters with days after hatching in *Hexagrammos agrammus*.

小個体はD-20の11.2 mmであった。膜骨性の外翼状骨と内翼状骨はD-20 (11.2 mm) で最初に出現した。口蓋骨の化骨はD-25 (13.8 mm) で認められた。

舌弓と鰓条骨 舌弓の構成要素である下舌軟骨, 角舌—上舌軟骨, 間舌軟骨のすべては, すでにD-0 (最小個体は体長 7.86 mm) で出現した。さらに, 角舌骨部では化骨も始まっていた。D-5の9.07 mmでは上舌骨と下舌骨の化骨も始まった。間舌骨の化骨はD-10 (9.33 mm) で認められた。

鰓条骨はD-0のすべての個体 (最小は7.86 mm) ですすでに1~2本が出現していた (Fig. 1E)。本数は急激に増加し, D-10 (10.0 mm) で定数の6本に達した (Fig. 1E)。

咽頭歯 D-0 (最小個体は体長 7.86 mm) ですすでに1~2本の上咽頭歯が出現した (Fig. 1F)。上咽頭歯の数は徐々に増加し, D-25には8~11本になった。その後, D-30では急激な増加が見られ (13~21本), その後はややゆるやかな増加が見られた (Fig. 1F)。

一方, 下咽頭歯はD-5 (9.07 mm) で初めて出現し, 本数はすべての個体で1本であった (Fig. 1G)。その後ゆるやかに増加し, D-25には5~7本が出現したが, D-30で急激に増加し7~12本に達した (Fig. 1G)。D-30以降はゆるやかに増加した。

鰓蓋骨 最初に出現した鰓蓋骨は主鰓蓋骨で, すでにD-0 (最小個体は体長 7.86 mm) で出現していた。D-5 (9.07 mm) にはすべての鰓蓋骨の出現が確認され

た。

3.4 行動の観察

ふ化した仔魚は, 体全体をくねらせるようにして遊泳していた。最初に底生生活をしている個体を観察したのはD-36であったが, 体色は緑色であった (なお, D-36には体長の測定を行っていないが, D-35では体長の範囲は14.7~20.9 mmであった)。D-46 (最大個体は体長25.1 mm) になると, ほぼ3分の1の個体が底近くで生活していた。実験の最終日であるD-50では, 体がやや茶色で底生生活をしていた個体が11個体に対して, 緑がかった体色で浮遊していた個体が16個体であった。

なお, ここでいう底生生活とは, 水槽の底面に腹部が触れていたり, 底近くを遊泳していることを指す。これは, 水面の表層近くを浮遊・遊泳している個体とは明らかに異なり, また, 完全に着底した生活でもない。

4. 論議

4.1 形態発育に基づく発育段階の区分

本研究で得られたクジメ仔稚魚の遊泳と摂餌に関する形質の出現や化骨の開始, 数的完成, 変曲点などを Fig. 3 と Fig. 4 にまとめた。本研究では, 河野・曾田 (1998) が採用した方法によって発育段階を区分した。すなわち, 形質の発現や数的完成などの出現頻度が高く, なおかつ, いくつかの表徴形質によって変化の特徴の説明ができる体長区分を発育段階とする方法である。した

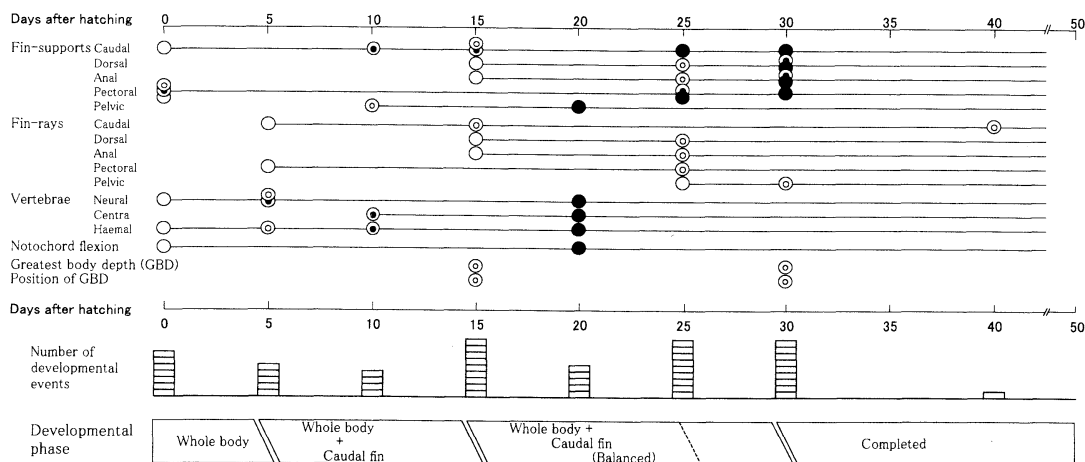


Fig. 3. Schematic representation of the development of swimming-related characters with days after hatching in *Hexagrammos agrammus*. ○: cartilaginous elements or fin rays start appearing, or notochord flexion start occurring; ●: bony elements start appearing, or cartilaginous elements start ossifying; ◎: all cartilaginous elements start appearing, fin rays become complete in number, or flexion points of morphometric characters are observed; ●: all cartilaginous elements start ossifying, all bony elements start appearing, or notochord flexion becomes complete.

がって、各々の図には、発育上の出来事の出現頻度を日令ごとにヒストグラムで表した。また、以下の発育段階の説明では、日令を基準に行うが、体長も付記しておく。

遊泳機能 クジメの遊泳機能の発達は、以下のような4段階からなると判断された (Fig. 3)。

体全体遊泳期 (ふ化[体長約8 mm]~D-5 [約9 mm]) :
すでにふ化時には、神経棘や血管棘が出現していた。これは、やや長いシラス型の体をくねらせて遊泳するために、体軸を補強していると考えられる。また、実際の遊泳観察でも、ふ化直後から体全体をくねらせて遊泳していた。

体全体遊泳期+尾鰭推進期 (D-5 [約9 mm]~D-15 [約11 mm]) : 神経棘や血管棘が数的に完成し、尾鰭と胸鰭の鰭条が出現し始める。さらに脊索末端部の上屈もすすむ。脊索末端部の屈曲と尾鰭鰭条の発達は、尾鰭による推進力の増加を示している (例えば KOHNO *et al.*, 1983)。また、神経棘と血管棘の発達は、尾鰭の推進力を体軸に沿って後方に伝えることで、より効率の良い推進力を得ているものと考えられる (例えば GOSLINE, 1971)。これらのことから、この期間には、体全体による遊泳力に、尾鰭による推進力が加わる時期であると判断される。

バランス遊泳期 (D-15 [約11 mm]~D-25/D-30 [約13~17 mm]) : この時期にはいろいろな形態的変化が生じた。まず、最大体高とその位置に変曲点が見られたが、これは前進する能力の向上を示していると考えられる (ALEEV, 1963; KOHNO *et al.*, 1983, 1984)。背鰭と臀鰭の鰭条も出現し始め、D-20 までには神経棘や血管棘のすべてが化骨しすべての椎骨も出現する。これらの形質の発現や発達は、GOSLINE (1971) が指摘しているように、尾鰭推進力による体の横ブレを制御し、尾鰭による推進力をより強いものとする。さらに尾鰭鰭条も数的に完成し、脊索末端部の屈曲も完了する。以上のことから、尾鰭による推進とシラス型体形をうまく利用した体全体を使った遊泳がバランスよく適合し、遊泳能力がかなり向上する時期であると考えられる。

D-25 から30にかけてはほぼ完全な遊泳を行うと考えられる。しかし、腹鰭の鰭条が未発達で、さらに最大体高やその位置もまだ D-30 に変曲点が見られることから、この期間は完成期への移行期で、バランス遊泳期の一部であると判断した。

完成期 (D-30 [約17 mm] 以降) : 遊泳に関する形質の出現や化骨も完了し、また最大体高やその位置にも変曲点が見られた。したがって、この時期に、稚魚としての遊泳能力が獲得されたものと判断した。

摂餌機能 一方、摂餌機能の発達は、以下の3段階に大きく区分された (Fig. 4)。

吸い込み期 (ふ化 [体長約8 mm]~D-10 [約10 mm]) :
ふ化時にすでに開口し、上顎と下顎の構成骨もほとんどが出現していた。さらに口腔を形成する懸垂骨と舌弓の

構成要素もほとんどが出現し、いくつかの要素ではすでに化骨が始まっていた。初期の仔魚は口腔に陰圧を生じさせて餌を吸い込む (GOSLINE, 1971; OTTEN, 1982; KOHNO *et al.*, 1996a, 1996b, 1997) が、このような口腔を形成する諸骨の発達は、餌の吸い込み能力がすでにかなりあることを示している。また、すでに発達している鰓条骨や鰓蓋骨も、口腔内陰圧を高める力を補佐している。上咽頭歯はふ化時に、また下咽頭歯もD-5 から発達するが、GOSLINE (1971) によると、咽頭歯は捕らえた餌を確保し食道に送り込む働きがある。これらのことから、ふ化直後から、吸い込み摂餌という様式ではあるが、すでに高い能力を備えているものと判断できる。

機能的吸い込み期 (D-10 [約10 mm]~D-30 [約17 mm]) : 口裂に占める前上顎骨の割合が一定になるが、これは口の開閉がかなり機能的になると考えられる (例えば KOHNO *et al.*, 1983, 1984)。口腔を形成する舌弓の化骨がほぼ完了し、懸垂骨の構成骨も化骨がすすむが、これは口腔内の陰圧をより高くする能力が向上したことを示す (河野・曾田, 1998)。以上のことから、この期間には、かなり機能的な口の開閉と高い陰圧によって、かなり機能的な吸い込み摂餌を行うものと考えられる。上顎歯と下顎歯は D-15 と D-25 に出現し始めるが、この期間中は増加し続けることから、噛み付き様式には至らないと判断された。しかし、D-25 (体長約13 mm)~D-30 の期間は、噛み付き様式の準備期と考えられる。

完成期 (D-30 [約17 mm] 以降) : 上・下顎歯も上・下咽頭歯も、数的にほぼ安定する。また口幅にも変曲点が見られる。したがって、自由な口の開閉と強力な口腔の陰圧による吸い込み摂餌に加えて噛み付き能力をも備え、稚魚の摂餌様式をほぼ獲得したと判断された。

なお、KENDALL *et al.* (1984) の上屈仔魚 (flexion larva) はD-0 (約8 mm) からD-20 (約13 mm) であった。さらに、各鰭の鰭条の定数からみた稚魚への変化はD-30 (最小個体は体長17.5 mm) で、機能からみた稚魚への変化とはほぼ一致した。

4.2 形態的・機能的発育と生態的発達の関連

クジメがふくまれるアイナメ類では、ふ化した後の数か月にわたる表層生活で、沿岸域から沖合いに分散し、その後沿岸の藻場や岩場、砂泥底域などに着底するという初期生活史を送る (岩槻・中田, 1991; 田中, 1991)。ここでは、浮遊生活期のうち、遊泳・摂餌機能が完成する前と後に分けて、形態的な発育と生態的な発達とがどのように関連しているのかを論議する。

浮遊生活の前期 本種では、ふ化直後から遊泳機能も摂餌機能もある程度の能力を備えていると考えられた。これは、ほかの海産魚における形態的発育と比較しても、明らかに特異的である (KOHNO *et al.*, 1983, 1984, 1997; 成澤ら, 1997; KOHNO, 1998)。例えば一般的な

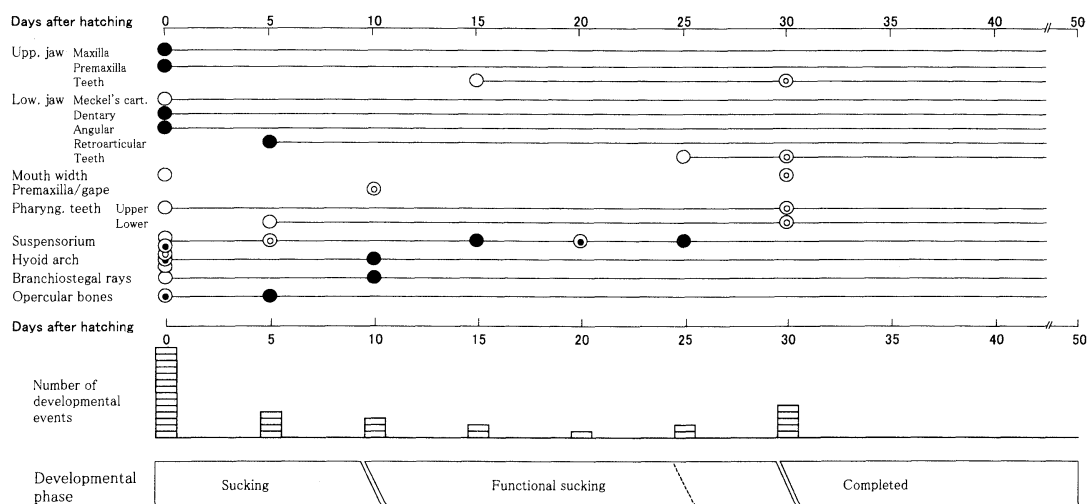


Fig. 4. Schematic representation of the development of feeding-related characters with days after hatching in *Hexagrammos agrammus*. ○: cartilaginous elements, teeth or branchiostegal rays start appearing, or mouth starts opening; ●: cartilaginous elements start ossifying, or bony elements start appearing; ◎: all cartilaginous elements start appearing, or flexion points of teeth number or morphometric characters are observed; ●: all cartilaginous elements start ossifying, all bony elements start appearing, or branchiostegal rays become complete in number.

海産魚のふ化直後の仔魚では、遊泳に関連する形質は肩帯の擬鎖骨と肩甲-烏口軟骨、分化していない射出軟骨板くらいで、ほかの形質はふ化後1週間とか10日後に出現するが、本種では、肩帯以外にも尾鰭の支持骨や脊椎骨の血管・神経線が出現し、さらに脊索末端部もすでに屈曲を開始していた。また摂餌についても、一般的な海産魚ではふ化当日は未開口で、数日して懸垂骨や舌弓などの口腔を構成する要素が出現するが、本種ではふ化した際にすでに開口し、さらに口腔や口裂を構成する要素がほとんど出現していた。なお、同じシラス型の体形をもつサバヒー (*Chanos chanos*) のふ化仔魚では、遊泳や摂餌に関する形質はほとんど発現しないことが知られている (TAKI *et al.*, 1987)。

岩槻・中田 (1991, 1995) は、東京湾や紀伊水道の湾口部にアイナメ類の仔魚が、輸送されてくる、としている。さらに、田中 (1991) は、沖合いから浅海域へと移動する接岸回遊を受動的な輸送を主とする前期と能動的な輸送を主とする後期とに分け、両期は変態によって区分されるとしている。しかし、形態的、機能的な観点から判断すると、少なくともクジメの場合には、ふ化から沖合いへの生活の場の拡大とそれに続く沖合いから浅海域への接岸回遊からなる浮遊生活期が、単なる受動的な分散ではなく、ある程度の能動的な移動・回遊によってのものと考えられる。

浮遊生活の後期から着底期 　ふ化後30日、体長約17

mmで、形態的には遊泳や摂餌の機能がほぼ完成したと判断された。これは、丹下・竹田 (1968) が観察した飼育個体の結果、すなわち全長 20 mm を超えるふ化後27~28日目に3個体中の1個体が底生生活を始めたこととほぼ一致する。しかし彼らはまた、3個体中の2個体目は43日目頃に底生生活を始めたことを報告している。本研究での観察でも、最初の底生生活個体が確認できたのはふ化後36日 (35日目の最大個体の体長は 20.1 mm) であった。一方、MATSUMOTO and TANAKA (1996) の飼育観察によると、最大の浮遊個体の体長は 28 mm、最小の着底個体は37mm、着底あるいは底生生活はしているも体色が緑色から茶色へと変化している途中の中間型が 25~40 mm である。

以上の結果から、少なくとも飼育下では、体長 20 mm までには遊泳・摂餌機能が発達して底生生活に移行できる準備ができ、さらに実際の着底は体長 35 mm くらいであるが、体長 20 あるいは 25~40 mm の広い体長範囲で潜在的に着底は可能であると考えられる。

一方、天然海域では、黒田 (1952) や小川 (1963) の採集した浮遊していた個体の全長は 45 mm あるいは 43 mm で、小川 (1963) のまとめた資料では、浮遊個体の全長は 40~45 mm である。これは、体長に換算すると 34~38 mm に相当する。さらに、本研究で用いた試料の採集場所である神奈川県三浦半島の油壺での野外採集によると、浮遊期は45日前後で、浮遊していた個体の最

大体長は32 mm, 着底していた個体の最小体長は33 mmである(栗田, 1993)。この様に, 天然での着底体長は, 飼育で観察された着底可能な体長の範囲の中でもより大きい方にかたより, しかもかなり限られた体長範囲となっている。また天然では, 飼育で認められたような中間型は発見されておらず, 浮遊型から底生生活型への体色および体形の変化は急に起こるものと考えられる。

生活史戦略の一つとして, 各発育段階における死亡率をいかに減少させるか, ということがあげられる。本種のように浮遊生活から着底生活へと劇的な変化をする魚種にとって, いつ着底するかというのは環境条件に左右される(COWEN and SPONAUGLE, 1997)が, 着底するかそのまま浮遊生活をするかということは発育段階の変化にともなう死亡率をいかに低く押さえるかという問題と関連する(HOUE, 1997)。上述した天然と飼育下における着底様式の違いは, 両者の環境要因の違い(例えば食圧や餌量, ストレスなど)に起因しているのかもしれない。

しかしいづれにしても, 浮遊生活から着底あるいは底生生活に移行するためには, 生理・生態的な変化や形態的な発達が必要である。本研究で明らかとなったように, 少なくともクジメの場合には, 底生生活に必要な形態的な発達は, 潜在的に着底可能となる体長 25 mm よりもかなり早い時期に見られた。これは, 底生生活あるいは着底という生活史の中でのひとつの大きな転機に際して, 機能的な裏付けを形態的に保証しているものと考えられる。

謝 辞

本研究をおこなうにあたり, ご支援とご協力をいただいた京都大学農学部附属水産実験所のみなさんに感謝の意を表します。

文 献

- ALEEV, Y. G. (1963): Function and gross morphology in fish. Transl. edn. from Russian by M. Raveh (1969). Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 268pp.
- COWEN, R.K. and S. SPONAUGLE (1997): Relationships between early life history traits and recruitment among coral reef fishes. *In*: R.C. CHAMBERS and E. A. TRIPPEL (eds.) Early life history and recruitment in fish population. Fish and Fisheries Series 21, Chapman & Hall, London, pp. 423-449.
- 福原 修 (1971): クジメの卵発生と仔魚期. 水産増殖, **19**, 159-165.
- GOSLINE, W. A. (1971): Functional morphology and classification of teleostean fishes. University Press of Hawaii, Honolulu, 208 pp.
- HOUE, E. D. (1997): Patterns and consequences of selective processes in teleost early life histories. *In*: R. C. CHAMBERS and E. A. TRIPPEL (eds.) Early life history and recruitment in fish population. Fish and Fisheries Series 21, Chapman & Hall, London, pp. 173-196.
- 岩槻幸雄・中田英昭 (1991): 東京湾口におけるアイナメ科魚類の浮遊仔魚の輸送過程. 月刊海洋, **23**, 204-207.
- 岩槻幸雄・中田英昭 (1995): 沿岸フロントと魚類卵稚仔. 沿岸海洋研究, **33**, 49-58.
- 片嶋一男・浜口 章・竹田文彌・山内幸児 (1964): クジメ *Agrammus agrammus* (T et S) 孵化稚仔の飼育について(魚類種苗生産化試験その1). 兵庫県立水産試験場事業報告昭和38年度別冊 **No.1**, 1-10.
- KENDALL, A. W., Jr., E. H. AHLSTROM and H. G. MOSER (1984): Early life history stages of fishes and their characters. *In*: H. G. MOSER, W. J. RICHARDS, D. M. COHEN, M. P. FAHAY, A.W. KENDALL, Jr., and S. L. RICHARDS (eds.) Ontogeny and systematics of fishes. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol., Spec. Publ. **No.1**, pp. 11-22.
- KOHNO, H. (1998): Early life history features influencing larval survival of cultivated tropical finfish. *In*: S. S. De SILVA (ed.) Tropical mariculture. Academic Press, London, pp. 71-110.
- 河野 博・曾田一志 (1998): 遊泳と摂餌に関連する形質の発達に基づいたオニオコゼ仔稚魚の発育段階. 水産増殖, **46**, 333-342.
- KOHNO, H., R. ORDONIO-AGUILAR, A. OHNO and Y. TAKI (1996a): Osteological development of the feeding apparatus in early stage larvae of the seabass, *Lates calcarifer*. Ichthyol. Res., **43**, 1-9.
- KOHNO, H., R. ORDONIO-AGUILAR, A. OHNO and Y. TAKI (1996b): Morphological aspects of feeding and improvement in feeding ability in early stage larvae of the milkfish, *Chanos chanos*. Ichthyol. Res., **43**, 133-140.
- KOHNO, H., R. ORDONIO-AGUILAR, A. OHNO and Y. TAKI (1997): Why is grouper larval rearing difficult?: an approach from the development of the feeding apparatus in early stage larvae of the grouper, *Epinephelus coioides*. Ichthyol. Res., **44**, 267-274.
- KOHNO, H., M. SHIMIZU and Y. NOSE (1984): Morphological aspects of the development of swimming and feeding functions in larval *Scomber japonicus*. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., **52**, 1719-1725.
- KOHNO, H., Y. TAKI, Y. OGASAWARA, Y. SHIROJO, M. TAKETOMI and M. INOUE (1983): Development of

- swimming and feeding functions in larval *Pagrus major*. Japan. J. Ichthyol., **30**, 47-60.
- 栗田 豊 (1993): クジメの生活史と繁殖生態. 東京大学農学系研究科博士論文, 153 pp.
- KURITA, Y. and M. OKIYAMA (1996): Body size at maturity and spawning season for 0+ females of *Hexagrammos agrammus* in central Japan. Fish. Sci., **62**, 492-493.
- KURITA, Y., M. SANO and M. SHIMIZU (1991): Age and growth of the hexagrammid fish *Hexagrammos agrammus* at Aburatsubo, Japan. Nippon Suisan Gakkaishi, **57**, 1293-1299.
- KURITA, Y., M. SANO and M. SHIMIZU (1995): Reproductive cycle and body size and age at maturity of the hexagrammid fish *Hexagrammos agrammus* in central Japan. Fish. Sci., **61**, 1-6.
- 黒田長禮 (1952): 稀魚の生活色に就いて(第2). 魚類学雑誌, **2**, 214-219.
- LEIS, J. M. and T. TRNSKI (1989): The larvae of Indo-Pacific shore fishes. University of Hawaii Press, Honolulu, 371 pp.
- MATSUMOTO, S. and M. TANAKA (1996): The influence of thyroid hormone on development and settlement of spottybelly greenling (*Hexagrammos agrammus*; Pisces). Mar. Fresh. Behav. Physiol., **28**, 33-44.
- 成澤行人・河野 博・藤田 清 (1997): チャイロマルハタ仔魚の遊泳・摂餌関連形質の発達. 東水大研報, **84**, 75-92.
- 小川良徳 (1963): クジメの幼稚魚について. 日水研報告, (11), 85-90.
- OTTEN, E. (1982): The development of a mouth-opening mechanism in a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae). Netherlands J. Zool., **32**, 31-48.
- POTTHOFF, T. (1984): Clearing and staining techniques. In: H. G. MOSER, W. J. RICHARDS, D. M. COHEN, M. P. FAHAY, A. W. KENDALL, Jr., and S. L. RICHARDSON (eds.) Ontogeny and systematics of fishes. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol., Spec. Publ., No.1, pp. 35-37.
- 篠原現人 (1997): クジメ. 日本の海水魚(岡村 収・尼岡邦夫編). 山と溪谷社, 東京, p.224.
- TAKI, Y., H. KOHNO and S. HARA (1987): Morphological aspects of the development of swimming and feeding functions in the milkfish *Chanos chanos*. Japan. J. Ichthyol., **34**, 298-208.
- 田中 克 (1991): 接岸回遊の機構とその意義. 魚類の初期発育(田中 克編). 恒星社厚生閣, 東京, pp.119-132.
- 丹下勝義・竹田文弥 (1968): クジメのふ化飼育試験. 昭和43年度兵庫県立水産試験場報告, 121-122.

2000年6月1日受付
2000年10月15日受理