

マダイ稚仔魚の形態学的研究—I.

鱭の形成について

福原 修

Morphological Studies of Larva of Red Sea Bream-I.

Formation of fins

Osamu FUKUHARA

The newly hatched larvae of red sea bream, *Chrysophrys major*, have been reared in the laboratory to study the functional morphology of fins.

Fertilized eggs were collected during May and June from parent fish which were kept in the concrete aquarium and floating net cages, then transferred to an indoor incubation tank.

Four kinds of live food organisms, oyster larvae, marine rotifer, *Tigriopus* and *Artemia* nauplii, were fed to the larvae and minced fish meat to the juvenile. The rearing was carried out in circular tanks of 500l capacity at the water temperature ranging 18-24°C.

The observations of fin formation were carried out on about 480 specimens preserved in 5% or 10% formalin solution. They were stained with alizarin red and were observed under binocular microscope for outlines, segmentation and branching of fins.

Segmentation of soft rays in each fin occurred during the brief period of transition from the larva to the juvenile. The fin development was mostly completed when no traces of the larval fin fold was observed. The marginal portion of caudal fin also changed rapidly during this period from rounded type to truncated one. High mortalities among the rearing larvae were usually associated with these changes in the fin structures.

The first appearance of the branched ray in the unpaired fins was observed after all the fin rays have been segmented, while in the paired fins the formation periods of segmentation and branching were partly overlapped. The number of branched rays of all the fins increased with growth of the larva, but branching required longer period than segmentation.

近年、マダイ稚仔魚を飼育する技術が発展し、数量的にも増養殖種苗としての使途が期待できる段階になりつつある。しかし、生産された種苗を資源培養のための放流用あるいは養殖用として利用する際に、各成長過程における生態が明らかでないため、放養種苗の適正サイズ、放養水域の環境、放養方法の検討など多くの問題を残している。こうした問題を解決するためには天然域における稚仔魚の生態を追跡すると同時に、各発育段階における諸器官の形態と機能を十分明らかにし、それぞれの発育期に応じた対策を考える必要があろう。生態に関しては特に游泳行動の基礎となる器官の発生を明らかにすることが重要であると思われる。

マダイ幼期の形態に関しては、岸上¹⁾(1915)、神谷²⁾(1922)、梶山・西岡³⁾(1930)、水戸⁴⁾(1963)らが卵および稚仔魚の発生について、山下⁵⁾(1963)が稚仔の形態と行動について、また最近、田中⁶⁾(1969, 1971)⁷⁾は内部諸器官の発達についてそれぞれ報告しているが、外部形態変化を機能の発達との関連において吟味した例はない。本研究では、幼期の形態を特に生活様式に及ぼす影響が大きいと考えられる器官について観察し、各発育段階における形態の特徴を明らかにすることによって、生活様式のうつりかわりを知るための手がかりを得ようと試みた。今までに行った一連の観察によれば仔魚から稚魚への形態的移行期に諸器官が新しい発育段階に達し、生活様式の転換が行われると考えられる。ここでは、主として人工飼育によって得た標本を用いて観察した外部形態のうち、行動と最も関連が深いと考えられる鰭の形成とそれに伴う行動の変化について報告する。

本研究を進めるにあたり、終始、援助と指導をいただいた本所増殖部栄養生理研究室長阪口清次博士、適切な助言と校閲を賜った本所内海資源部倉田博博士、ならびに本文の御校閲をわずらわした遠洋水産研究所水戸敏博士に心から深謝する。また、実験材料の採取に御協力をいただいた広島県水産試験場伏見徹研究員、および統計処理について御指導いただいた梅沢敏技官に感謝の意を表す。

材 料 と 方 法

1. 供試魚と飼育

受精卵は陸上水槽および海上生簀で飼育した親魚が自然産卵したものを用いた。室内で受精卵を流水飼育し、得られたふ化仔魚は主に室内で培養した生物餌料で飼育した。使用した餌料と投与期間（ふ化後経過日数）はつぎのとおりである。すなわち、マガキ、*Crassostrea gigas* 幼生（2日～8日）、シオミズツボムシ、*Brachionus plicatilis*（5日～18日）、シオダマリミジンコ、*Tigriopus japonicus*（10日～30日）、ブラインシュリンプ、*Artemia salina* の nauplii（20日～28日）である。また、ふ化後35日前後からは魚肉小片を投与した。飼育水槽（Polycarbonate 製）は半透明の円形で容量は500ℓである。供試魚の体長は約2.3mm～52.0mmである。

飼育実験は1973年から1975年にかけて毎年5月から当研究所水槽室で行った。疾病による飼育稚仔魚への死は認められなかった。

2. 固定および観察

観察標本は、生き残りが良好な飼育水槽から正常と思われる稚仔魚を適時採取し、5～10%中性ホルマリン溶液で固定した後、常温でアリザリン染色⁸⁾を行った。染色した標本は、仔魚膜および各鰭膜の形状観察と各鰭の分節軟条、分枝軟条を計数した。分節軟条とは節をもつ単一軟条を、分枝軟条とは分節した軟条の最上部の節が枝分かれしたものととした⁹⁾(Lagler et al. 参照)。仔魚膜と不對鰭（背、臀、尾鰭）の形状観察は標本と共に、對鰭（胸、腹鰭）の場合は、左体側の鰭を基部から実体顕微鏡下で解剖用器具を用いて切除した後、それぞれ万能投影器を使用して輪郭を透写した。對鰭については稚仔魚の成長に伴う伸長を知るため長さも測定した（Fig. 2 参照）。左側の鰭が破損している場合は、鰭条数を求める場合に限り右側の鰭を用いた。体長測定は観察個体の大きさに応じて光電式マイクロメーター、実体顕微鏡用計測装置またはディバイダーを用い、いずれも $\frac{1}{2}$ mmまで測定した。

結 果

1. 仔魚膜および不對鰭の形状変化

稚仔魚の発育に伴う鰭の形成過程を Fig. 1 に示した。ふ化仔魚から幼魚までの仔魚膜、鰭を中心とした形態変化はつぎのように区分することができる。

前期仔魚期（Fig. 1, A）、仔魚膜は頭部に始まり、肛門部周辺で終わる。背側、腹側はほぼ同じ幅で、脊索後部の上下外縁はなめらかにくぼむ。

後期仔魚期—1 (Fig. 1, B, C), 仔魚膜は頭部後方より始まり幅は前期に比べるとかなり狭くなる。脊索後部上下外縁の仔魚膜のくぼみはさらに増し、背側、腹側周縁の盛り上がりが目立ってくる。この時期に背鰭、臀鰭の基底部、尾下骨の形成がみられる。尾柄部の仔魚膜外縁のくぼみは更に明瞭となり、背鰭、臀鰭とも次第に分化し始めるが、両鰭とも基部後端で尾鰭と連続する。尾鰭後縁は前期仔魚期と大差なく、まだ上下不相称な円形を呈する。

後期仔魚期—2 (Fig. 1, D), 各鰭はほぼ分離し、背鰭は棘条部と軟条部の間にくぼみを生ずる。尾鰭後縁は、円形から截形になる。各鰭条の分節が盛んになり、形態的には後期仔魚から稚魚への移行期にあたり、初生鱗の形成が始まる。

稚魚期 (Fig. 1, E, F), 背鰭基部の前端は前期よりやや後方に位置する。各鰭は完全に分離するが、鰭の形状は前期と大差がない。軟条の分節が盛んな時期である。尾鰭後縁が截形から湾入形へと変化する時期に軟条の分節は完了し、分枝を開始する。体表全面に鱗が認められる。

幼魚期 (Fig. 1, G), 尾鰭後縁が湾入形から叉形へと変化する以外は前期と大差ない。各鰭軟条の分枝が完了する個体が出現する。

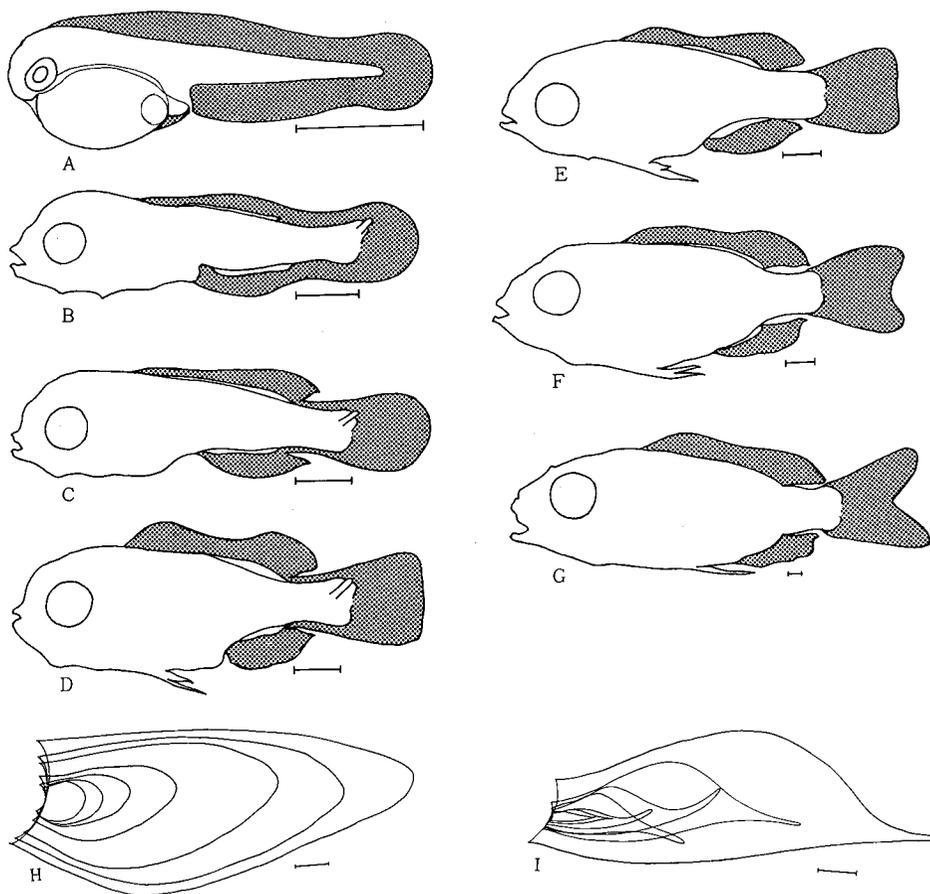


Fig. 1. Semidiagrams showing developmental change in the unpaired (A-G) and paired (H, I) fins: A, pre-larva; B, C, post-larva; D, transitional phase; E, F, juvenile; G, young; H, pectoral fin; I, ventral fin. Scales denote 1 mm.

2. 対鱭の形状変化

胸鱭と腹鱭の成長に伴う形状変化をそれぞれ Fig. 1, H, I に示した。胸鱭はふ化後1日目に認められ⁴⁾、体長7.0mm前後までウチワ状を呈するが、前期仔魚期の胸鱭は長さが幅より短いウチワ状である。以後、成長するに従い楕円状となり、さらに先端が尖がり、游泳に適した鎌状の形態へと発達する。胸鱭の発達を基部の幅 (W) と長さ (L) の関係で表わすと Fig. 2 に示したように回帰直線式 $W=0.252L+0.283$ が得られ、基部の幅より長さの増加が著しいことを表わしている。胸鱭の長さ (Y) と体長 (X) との関係を Fig. 3 に示した。胸鱭の長さは体長約12mmを境に $Y=0.376X-1.627$ 、 $Y=0.225X+0.110$ の二つの回帰直線式で示され、ふ化から体長50mm前後までは体長の約22%程度を占めることになる。体長約12mmの稚魚は、鱭の発達からみると各鱭条の分節を終了し、分枝の開始が認められる時期にある。

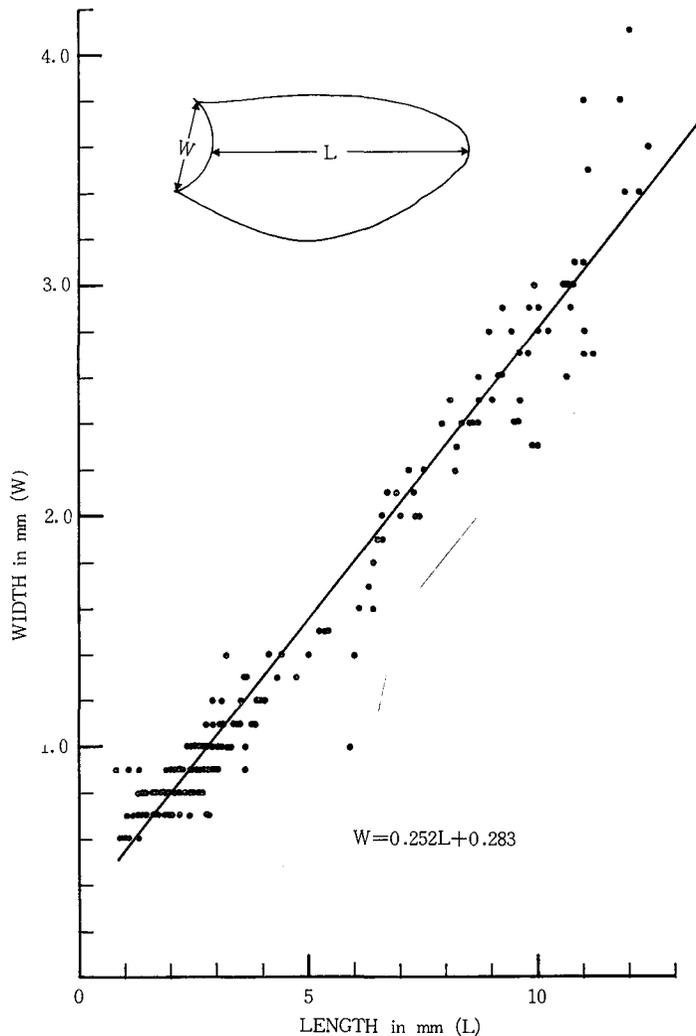


Fig. 2. Diagram showing relation between the width at base and the length of the pectoral fin.

腹鰭は仔魚期にはほぼ相称な楔形を呈し、体長9.0mm前後から最外軟条が著しく長くなると共に 鰭の中央部のふくらみが増す。鰭の長さの増加はほぼ胸鰭と同様な傾向を示し、腹鰭の長さ (Y) と体長 (X) との間に回帰直線式 $Y=0.267X-0.489$ が得られた。

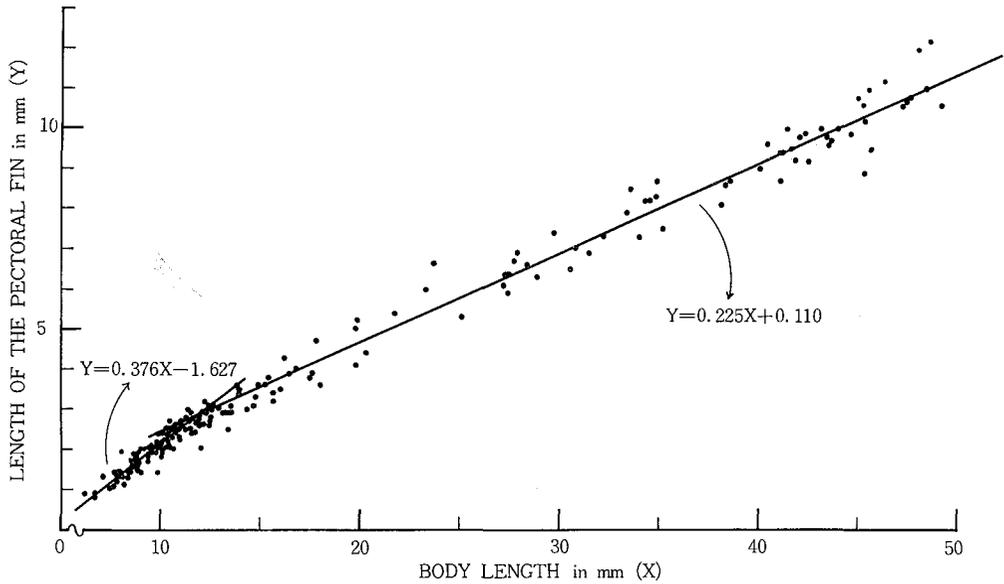


Fig. 3. Relation between the length of pectoral fin and body length.

3. 各鰭の分節および分枝

各鰭の成長に伴う分節、分枝軟条数の変化を Fig. 4 (不對鰭), および Fig. 6 (對鰭) にそれぞれ示し、各鰭の軟条にまだ分節、分枝が全く認められない最大個体および全軟条が分節、分枝を完了した最小個体の体長を Table 1 に示した。観察個体は不對鰭については約480尾、對鰭については、不對鰭を観察した個体の中から胸鰭、腹鰭に破損がなく、かつ正常な状態で切除できた約230尾である。分節、分枝軟条数と体長が全く同じであった複数の個体は前述した図中には1点で示してある。以下、各鰭について記載する。

背鰭 (Fig. 4 一上)

軟条10本の分節はきわめて短期間のうちに完了する。分節軟条が現れる体長は約6.0mmで、軟条10本の分節が終了するのは約9.0mmである。分節経過を最大、最小個体についてみると Table 1 に示したように分節の開始が最も遅い個体の体長は8.2mm、分節完了の最も早い個体の体長は7.5mmである。分枝は全軟条が分節した後、体長13mmの頃から始まる。軟条が未分枝の最大個体は体長18.3mmである。また、分枝完了の最小個体は体長26.5mmであり、分枝期間は分節に比べ長く、個体差が大きい。分節、分枝とも後方の軟条から始まり前方へ進む。

臀鰭 (Fig. 4 一中)

軟条8本の分節は背鰭ときわめて類似した傾向を示す。体長8.0mmで盛んに行われ、軟条が未分節の最大個体は体長8.2mm、また分節完了の最小個体は、同様に体長8.2mmである。軟条が未分枝の最大個体は背鰭と同じであるが、分枝の開始は背鰭よりやや早く11.0mm頃からである。分枝の完了した最小個体は23.3mmで分枝の完了も早い傾向を示す。分節、分枝の開始部位は背鰭と同様後方から行われる。

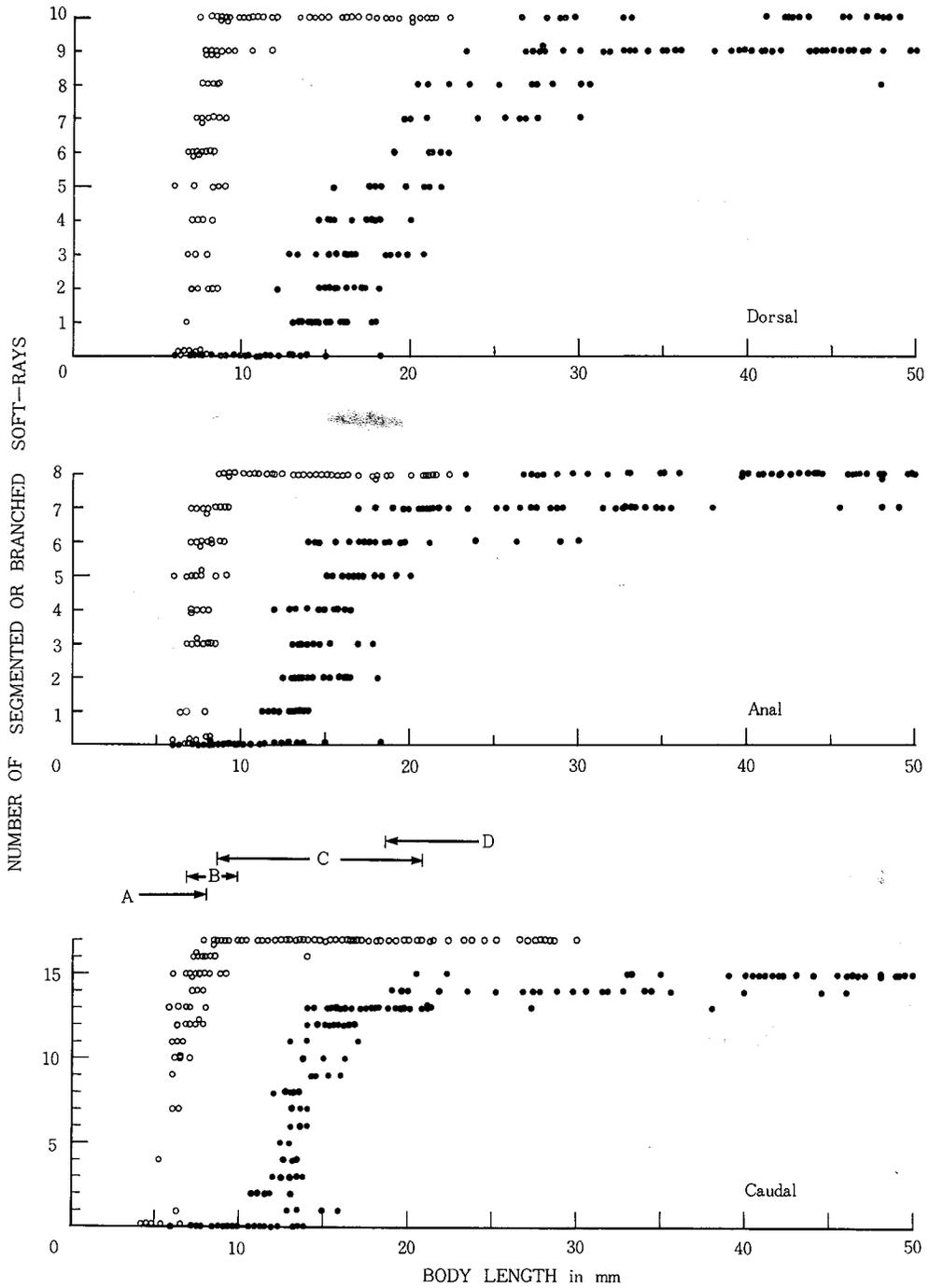


Fig. 4. Segmentation (open circles) and branching (closed circles) of soft rays in the unpaired fins. A-D in the lower figure refer to the shape of hind margin of the caudal fin illustrated in Fig. 5.

尾鱗 (Fig. 4 一下)

尾鱗後縁の形状は軟条の分化とよく符合するので、Fig. 4 には後縁の各形状 (Fig. 5) に対応する体長範囲を示してある。分節条数は鱗葉の根元にある棘に類似する痕跡的な鱗条を含めると21本であるが、ここでは一応分類学的に定数とされている17本¹⁰⁾について観察した。分節は、他の不對鱗より早く、体長8.0mmまでにはほとんど完了する。軟条が未分節の最大個体は体長6.3mmで分節完了の最小個体は、体長7.8mmである。

稚仔魚の發育段階および分節の状態は、Fig. 5 に示した尾鱗後縁形状からもうかがい知ることができる。すなわち、A型は軟条分節の開始から完了する直前までの後期仔魚期から稚魚期まで、B型は軟条の約半数以上の分節が完了する稚魚への移行期あるいは稚魚期、またC型は全軟条が分節した稚魚期以降といえる。截形の尾鱗 (B型) は稚魚への移行期における一つの指標といえる。

分枝は、分節軟条17本のうち15本について認められる。すなわち、不分枝軟条は2本である。臀鱗と同様体長11.0mm頃から分枝が始まる。軟条が未分枝の最大個体は14.4mmである。分枝完了の最小個体は体長20.5mmで35mm以上はほとんどの個体で、分枝が完了する。後縁の又形 (D型) は、分枝がほぼ完了する時期から認められる。

腹鱗 (Fig. 6 一上)

分節、分枝共に形成期間が長く、かつ重複しているのが大きな特徴である。軟条が未分節の最大個体は体長8.9mm、分節完了の最小個体は体長10.3mmで、不對鱗に比べるとやや大きい。分枝は、分節が未だ完了しない体長9.0mm頃から始まり、軟条が未分枝の最大個体は体長10.5mmで、分枝完了の最小個体は15.6mmである。分枝の完了は他の鱗に比べて著しく早いのが特徴である。分節、分枝は最外軟条から始まる。

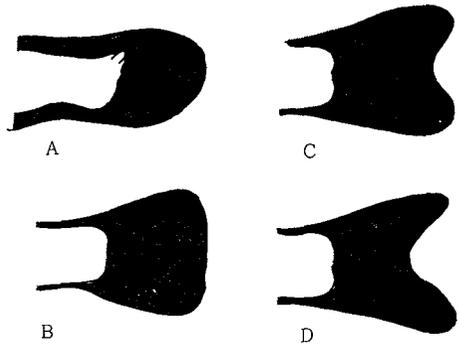


Fig. 5. Developmental criteria in the caudal fin.

- A, continuous anteriorly, hind margin convexed.
- B, isolated anteriorly, hind margin truncated.
- C, hind margin emarginated.
- D, hind margin furcated.

Table 1. The largest size with unsegmented or unbranched rays and the smallest size with completely segmented and branched rays.

Criteria	Fin	Segmentation	Branching
Largest size with undeveloped rays (body length in mm)	Dorsal	8.2	18.3
	Anal	8.2	18.3
	Caudal	6.3	14.4
	Pectoral	7.9	19.8
	Ventral	8.9	10.5
Smallest size with fully developed rays (body length in mm)	Dorsal	7.5	26.5
	Anal	8.2	23.3
	Caudal	7.8	20.5
	Pectoral	18.0	34.0
	Ventral	10.3	15.6

胸鱗 (Fig. 6 一下)

軟条15本のうち、第1軟条(上縁の痕跡的鱗条)は体長50mm以内では節を生じない。また、成魚においてもこの鱗条はきわめて細く、かつ短い棘様構造をしている。また分節も判然としないため、本実験では第1軟条を除いた14本の軟条について分節、分枝を観察した。分節は主に体長約8.0mmから体長約20mmの間に行われ、他の鱗に比べ形成期間が長い。軟条が未分節の最大個体の体長は7.9mmで分節完了の最小個体の体長は18.0mmである。体長40mm以上でも分節軟条13の個体が多い。

分枝は、軟条11本について認められる。体長12mm頃から始まり、軟条が未分枝の最大個体は体長19.8mm、分枝完了の最小個体の体長は34.0mmで、分節と同様他の鱗に比べ形成期間が長いのが特徴である。

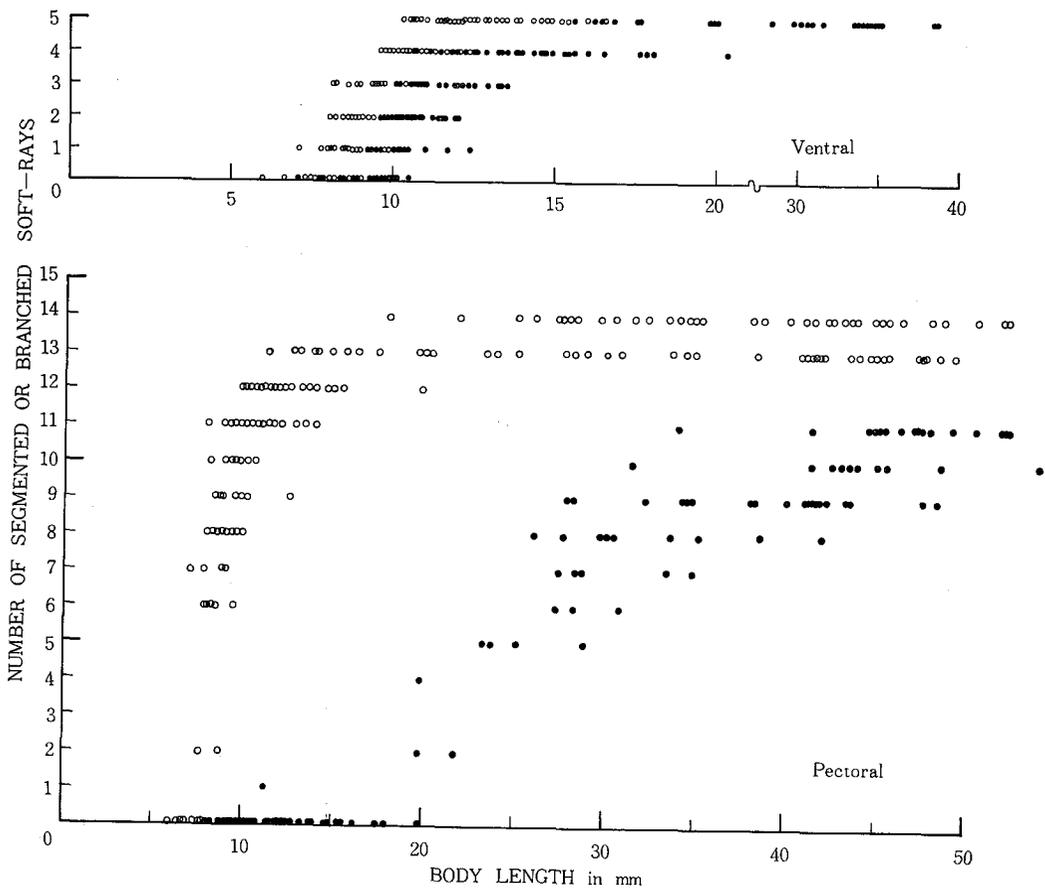


Fig. 6 Segmentation (open circles) and branching (closed circles) of soft rays in the paired fins.

4. 水槽内における稚仔魚の行動

ふ化直後の仔魚は水槽表面に懸垂した状態で水の動きに従う。2日目には時折り動くようになるが、静止している時間が長い。正位姿勢で游泳を開始するのはふ化後3日以降で日数が経過するに従い水槽内の上層を盛んに游泳するようになる。摂餌行動は体をS字状あるいはL字状に曲げることにより行われる。鰭が連続している後期仔魚期までは体を折り曲げて餌を捕食する。また、通気によって生ずる水槽内の流れには、きわめてゆるやかな場合以外は概して抗しきれない。不對鰭が分離し、對鰭が長さを増し、尖ってくる体長8.0mm前後から中層ないし下層での游泳が多くなり、行動はすばやくになると同時に物陰にかくれるようになり、槽内に生じた流れにはほとんど抗しきれぬ。またこの時期は、特に顕著ななわばり形成、友喰い現象が認められ、物陰からすばやく死餌を捕食するようになり、明らかに仔魚期とは異なる行動が認められる。稚魚期以降は前述したなわばり形成、友喰い行動も少なくなり、多くは底層を游泳し、行動面での特に大きな変化はない。

考 察

鰭の発達は、幼期に限らず生活史全般において、すみ場、行動、食性などの生活様式と密接に関連していると考えられる。今回の観察からみるとマダイの場合、鰭としての形態、機能の基本は体長30mmの成長段階で完成しているといえる。鰭の形成を中心にまとめると Fig. 7 のように表わされよう。Fig. 7 の鰭、鱗の形成期間はそれぞれが形成開始の認められた個体の最小体長から形成完了個体の最小体長の範囲で表示してある。体長8.0mmから20mmまでは鰭の形成にとってきわめて重要な時期である。また、初生鱗の形成もこの期間内に認められる（未発表）。形態的には体長8.0mm前後で最初の転換時期を迎え、各鰭の形状は外縁が円い連続した形から游泳に適した尖った形へと変化し、機能的には波状運動によって“動く”過程から鰭の推進力によって“泳ぐ”過程へと進む。体表面積に対して鰭の表面積が占める割合は、Fig. 1 で理解できよ

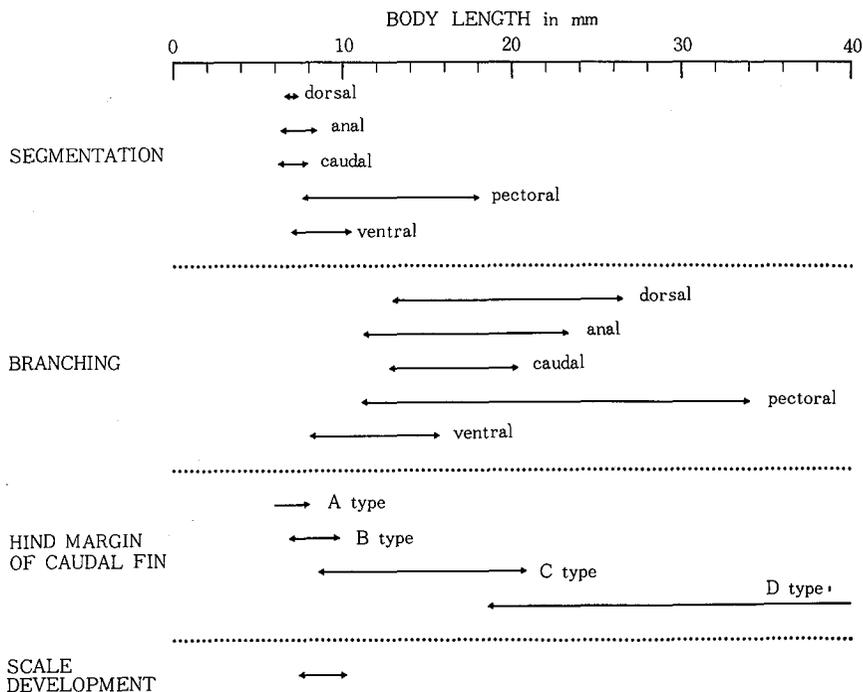


Fig. 7 Sequence in the development of fins.

う。体長8.0mm前後で鰭の表面積は相対的に減少するが、質的に発達し游泳機能を増大すると考えられる。

鰭の分節は軟条に柔軟性をもたせることにより抗流性を増し、軟条の柔軟性と弾性とが複合することによって鰭の効率は増大するという (Gosline 1973)¹²⁾。水槽内の稚仔魚の行動を観察すると、分節を完了した時期になるとほとんどの稚魚は底層にすむようになり、行動が敏捷になるだけでなく、食性も変化し明らかに生活様式が変わったと判断される。鰭の分化が従来の生活の場から新しい生活の場への進出を保障していることがうかがえる。こうした外部形態の変化する時期は内部形態の変化や生態の変化を伴うといわれている (内田1966¹³⁾、渋谷1969¹⁴⁾)。田中 (1971)⁷⁾ は稚仔魚の内部形態、主として消化系器官の観察から、マダイの場合には後期仔魚から稚魚への移行期に内的にも新しい発達段階に達すると指摘している。移行期前後に観察されるなわばり形成、友喰い現象などは生態の変化と解され、種苗生産過程におけるこの時期のへい死防除法を検討する際留意する必要がある。反面、こうした形態的移行期は外部環境の変化に大きな影響を受けやすく、死亡率は高いが、新しい環境条件へ体内機能を調節させやすい。つまり、新しい適応性を獲得する時期であるといえる¹⁴⁾。こうした観点からマダイをみると鰭の分化が著しい後期仔魚から稚魚への移行期には大量へい死が起こるが、流水飼育、魚肉への餌付などの飼育様式の変換が比較的容易である。稚魚期になるとへい死がきわめて少なくなり、一応、飼育管理の面では安定した時期に入る。移行期における生理的危険期を経過した個体のみが新しい食性と生活の場を獲得し、生き残ったといえる。

分節を完了すると各鰭の基本的形状が完成し、分枝が始まるが、対鰭では分節と分枝の期間が重複しているのが不對鰭との大きな相違点で、鰭としての役割が異なることを意味している。対鰭の形状は基部が短く、逆三角形に鰭が広がり、基部を支点に回転させやすい構造をしている。不對鰭は推進、対鰭は方向転換と制御をそれぞれ主な機能とするといわれている。分枝は体長30mmから40mmの間でほぼ完了し、一応、鰭としての形態、機能が新しい段階に達したことを示唆している。この時期に達した幼稚魚は、若魚に類似した行動を示すものと思われる。初期生活史における諸器官の発達のうち、最も行動に影響を及ぼす鰭の各発達段階は、生活様式の新しい段階への転換時期との対応を暗示しているといえよう。

人工的に生産されたマダイ種苗を自然の生産力を利用して資源の維持培養をはかるため放流する場合は、自然に適應するための機能を構成する諸器官の分化を十分解明しなければならない。マダイの生活初期における生態解明の基礎的知見を得ることが種苗生産技術の改良、あるいは生産種苗の有効利用と維持培養技術の確立をはかる上で必要とならう。

摘 要

マダイ幼期における鰭の形成過程を知るため人工飼育で得た仔魚期から稚魚期までの標本をアリザリンで染色した後、仔魚膜、各鰭の形状および軟条の分節、分枝数を観察した。得られた結果はつぎのとおりである。

1. 連続した仔魚膜は、体長8.0mm前後になると各鰭に分化し、後期仔魚から稚魚へ形態的に移行する。
2. 各鰭は成長に伴って周縁が円い形状から游泳に適した尖りを増す形状へ発達する。特に尾鰭後縁の変化は、後期仔魚期から稚魚期における発育段階によく符合する。
3. 各鰭における軟条の分節は体長7.0mm前後から始まり、体長18mm頃までにほぼ完了する。不對鰭の分節は対鰭に比べ短期間に行われる。
4. 分枝は分節に比べ形成期間が長い。不對鰭は分節完了後に分枝が始まるが、対鰭は分節の完了しない時期から分枝が認められる。
5. マダイの幼期における鰭の形成過程を形態的に区分すると、体長8.0mm前後と体長30mm前後で次の発育段階に移行する。この時期は機能的変化を伴い稚仔魚の生活様式に影響を及ぼすことが推察された。

文 献

- 1) 岸上鎌吉, 1915: タイ類の発生及成長. 水産学会報 1 (3), 185—199.
- 2) 神谷尚志, 1922: 瀬戸内海ニ於ケル浮性魚卵並ニ其稚仔. 水産講試報18(3), 32—35.
- 3) 梶山英二・西岡丑三, 1930: 鯛「ラーパー」飼育完成に就て. 水研誌25(2), 15—19.
- 4) 水戸敏, 1963: 日本近海に出現する浮游性魚卵—Ⅲ. スズキ亜目. 魚雑11(1, 2), 48—50.
- 5) 山下金義, 1963: マダイ養殖の基礎的研究 1, 稚仔の行動について. 水産増殖11(4), 189—206.
- 6) 田中克, 1969: 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究—Ⅰ. 前期仔魚の消化系の発達. 魚雑16(1), 1—9.
- 7) 田中克, 1971: 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究—Ⅲ. 後期仔魚の消化系の発達. 魚雑18(4), 164—174.
- 8) 高橋善弥, 1962: 瀬戸内海とその隣接海域産硬骨魚類の脊梁構造による種の査定のための研究. 内水研報(6), 73—74.
- 9) Lagler, K.F., J.E. Bardach & R.R. Miller, 1962: Ichthyology. xiii + 545pp., Jhon Wiley & Sons Inc.
- 10) 中国科学院海洋研究所, 1964: 中国經濟动物誌, 海产鱼类, 真鯛. 100—102.
- 11) J. R. ノルマン, 1970: 魚の博物学. 黒沼勝造・上野達治共訳, xii + 393pp., 社会思想社.
- 12) Gosline, W.A., 1973: Functional morphology and classification of teleostean fishes. vii + 208pp., The university press of Hawaii.
- 13) 内田恵太郎, 1966: 魚類の変態. 脊椎動物発生学, 初版, 115—121, 培風館.
- 14) 渋谷寿夫, 1969: 生物学入門. 第3版, 186pp., 法律出版社.
- 15) Nikolsky, G.V., 1963: The ecology of fishes. xv + 352pp., Academic press.