

TUMSAT-OACIS Repository - Tokyo University of Marine Science and Technology (東京海洋大学)

人工種苗生産されたキジハタ仔稚魚の遊泳・摂餌関連形質の発達

著者	今井 智, 小金 隆之, 山下 貴示, 河野 博
雑誌名	東京海洋大学研究報告
巻	15
ページ	17-32
発行年	2019-02-28
URL	http://id.nii.ac.jp/1342/00001657/

[論文]

人工種苗生産されたキジハタ仔稚魚の遊泳・摂餌関連形質の発達

今井 智^{*1}・小金隆之^{*1}・山下貴示^{*1}・河野 博^{*2}

(Accepted November 30, 2018)

Development of Swimming- and Feeding-Related Characters in Hatchery-Reared Red Spotted Grouper, *Epinephelus akaara*, Larvae and Juveniles

Satoshi IMAI^{*1}, Takayuki KOGANE^{*1}, Takashi YAMASHITA^{*1} and Hiroshi KOHNO^{*2}

Abstract: Based on the development of swimming- and feeding-related characters, ontogenetic intervals of larvae and juveniles were investigated for hatchery-reared red spotted grouper, *Epinephelus akaara*. Five phases each were recognized for the development of swimming and feeding functions as follows. Swimming: 1) the phase with less active swimming (hatching to 1 day after hatching, D1); 2) the phase with body control by pectoral fins (D2~D9); 3) the phase with preparation of caudal fin propulsion (D10-12~D15-17); 4) the phase with caudal fin and whole body propulsion (D15-17~D20-22); 5) the phase of juvenile swimming mode (beyond D20-22). Feeding: 1) the phase with endogenous nutrient (hatching to D2); 2) the phase with initial feeding of sucking (D3~D9); 3) the phase with sucking ability increasing (D10-12~D20-22); 4) the phase with sucking and initial biting (D20-22~D35); 5) the phase of juvenile feeding mode (beyond D35). The present study revealed that the difficulties of larval rearing of the species would be partly due to the delay of development of characters related to swimming- and feeding-functions during the changeover from endogenous to exogenous feeding. After D30, the juveniles with functional swimming- and feeding-mode showed both swimming in schools and posing with “J-posture”, the latter being considered to be the onset of cannibalistic behavior. The results of present study are expected to contribute to the improvement of larval rearing system in groupers.

Key words: ontogenetic development, swimming function, feeding function, larval rearing

はじめに

キジハタ *Epinephelus akaara* は青森県以南の日本沿岸各地と中国から台湾にかけて分布するハタ科魚類である¹⁾。西日本ではアコウの呼び名で親しまれる高級魚で、古くから栽培漁業対象種として瀬戸内海を中心に産卵生態^{2,3)}や初期減耗要因^{4,5)}、形態⁶⁾および形態異常^{7,8)}、放流方法⁹⁾と放流後の生態¹⁰⁻¹²⁾など、種苗生産を中心に多岐にわたる研究が進められてきた。

ハタ類は初期摂餌開始時の摂餌関連形質の未熟さ¹³⁾や内部栄養から外部栄養への切り換わり時間の短さ¹⁴⁾と絶食耐性の低さ¹⁵⁾から飼育が困難な魚種とされてきた。近年では、初期摂餌の改善^{16,17)}や飼育初期に起こる浮上斃死⁴⁾、沈降死¹⁸⁾などの対策がとられるようになったことから、取り揚げ時までの生残率が大きく改善した。しかし、他のハタ類と共通する飼育過程で起こる形態異常の発生^{7,8,19)}や種苗の取り揚げ直前に起こる共食い²⁰⁾などは解決され

ていない。

そこで本研究では骨格を中心とした形態の発達と機能的発育に着目した。キジハタの骨格系の発達はこれまで棘の伸長²¹⁾や尾骨の発達²²⁾について断片的な知見がある。さらに Park et al.²³⁾は本種の頭蓋骨や鰭支持骨、脊椎骨等の骨格形成を記載しているが、軟骨については記載がなく、機能的な発達についても記述されていない。本研究では、孵化から着底にいたる仔稚魚のとくに遊泳・摂餌機能に関する形態形成を明らかにすることによって、いつ、どのような行動が機能的に可能となるのかを明確にした。これらの結果は、良質な種苗の安定供給のための新たな管理手法の開発に資する有益な知見になると期待される。

材料と方法

1. 飼育方法

本研究に供試した仔稚魚の親魚は、香川県伊吹島周辺の

^{*1} Stock Enhancement and Aquaculture Department, National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, Fisheries Research and Education Agency, Takamatsu, Kagawa 761-0111, Japan (国立研究開発法人水産研究・教育機構瀬戸内海区水産研究所資源生産部)

^{*2} Corresponding author: Laboratory of Ichthyology, Department of Ocean Sciences, Tokyo University of Marine Science and Technology (TUMSAT), 4-5-7 Konan, Minato-ku, Tokyo 108-8477, Japan (東京海洋大学学術研究院海洋環境科学部門 魚類学研究室)

瀬戸内海で採捕された雄 30 尾 (平均全長 340.5 mm、平均体重 642.3 g) と雌 70 尾 (平均全長 286.2 mm、平均体重 385.4 g) で、(独) 水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所玉野庁舎 (当時、現在は閉庁) の陸上コンクリート製 50 トン水槽に收容されたものである。産卵は 2014 年 7 月 7 日から 7 月 8 日にかけておこなわれ、7 月 8 日に得られた浮上卵 45 万粒を同庁舎の 60 トン種苗生産水槽に收容した。

卵收容から飼育開始 2 日目にかけて飼育水温を毎日 0.5 °C ずつ昇温させ、実験中は 27 °C 前後に維持した。D10 (孵化後 10 日齢) までは注水を行わず、水槽表層から吸水した飼育水を水槽底から噴出させて水を循環させる方法¹⁸⁾ で管理をし、海水の注水による換水は D11 から行った。餌料系列は D9 までは SS 型ワムシタイ株を、D10 以降は S 型ワムシ岡山株を給餌した。ワムシ給餌期間中はクロレラ (スーパー生クロレラ V12、クロレラ工業) を毎日午前と午後に 1000 ml ずつ水槽へ添加した。D20 以降は北米産アルテミアと市販の仔稚魚用人工配合飼料 (種苗生産用リッチ B~E、科学飼料研究所; おとひめ EP-0~1、日清丸紅飼料) を併用し、D41 以降は人工配合飼料のみを餌料に用いた。

2. サンプルング方法

D0~5 までの毎日、および D6~48 までは 2 日に 1 度の頻度で午前 7 時から 9 時に仔稚魚のランダムサンプルングを実施した。D14 までは、水槽内の複数箇所でもバケツを用いて飼育水ごと静かに採集した。それ以降は、水槽内の複数箇所でも柱状サンプルングを行った。D33~48 には、口径 15 cm×20 cm (網目 80 目) の網を用いて採集した。合計 965 個体の仔稚魚を採集した。

開鰓率については、本研究のサンプルング個体からではなく、種苗生産水槽から種苗生産管理用にランダムサンプルングされた個体からデータを得た。開鰓率の調査は D5、D10、D15、D22、D35、D41、D45、および D48 に、それぞれ 20 から 31 個体に基づいて行った。

3. 標本の観察方法

採集した個体は寒冷麻酔²⁴⁾ 後に 5% 海水ホルマリンで 6 日間固定し、以降は 70% エチルアルコールへ移して保存した。採集した 965 個体については、まず、体長を記録した。本研究の体長の記載はアルコール保存中の計測値で示し、体長の定義は Leis and Trnski²⁵⁾ に従い、脊索末端部の上屈前および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用いて記載した。

965 個体の中から、247 個体を Potthoff²⁶⁾ に従って透明二重染色骨格標本にした。これらの標本について、遊泳関連形質と摂餌関連形質に区別して、化骨・形成過程を調べ、さらに計数や計測を行った。孵化後日数を経るに従って、

体長だけではなく各形質の発育状態の個体差が大きくなるため、記載には形態的事象が生じた個体の最少日齢を用いた。発育段階の区分は、品川ら²⁷⁾ が行ったように、河野・曾田²⁸⁾ や河野ら²⁹⁾ の表徴形質法と Sakai³⁰⁾ のヒストグラム法を併用して決定した。骨格の撮影は実体顕微鏡 Nikon SZX16 に DS12 を装着して行った。

仔稚魚の行動については、適宜、種苗生産水槽で目視観察したり、サンプルングした麻酔前の仔魚を 500ml ガラスビーカーに收容して観察したりした。

結果と論議

ここではまず、成長と外部形態の発育の概略および開鰓率の成長にともなう変化を示した後、遊泳・摂餌関連形質の発達についての結果を示す。その後、遊泳と摂餌に関する発育段階について、得られた結果と仔稚魚の行動の観察結果に基づいて論議する。

1. 成長および外部形態発育の概略

D0 の仔魚の平均体長 ± 標準偏差は 1.68 ± 0.04 mm ($n = 31$) であった (Fig. 1、Table 1: 本研究では孵化後の日齢に基づいて形態的事象を記載しているため、孵化後の日齢と体長との関係が分かるように Fig. 1 の具体的な数字を Table 1 で示した)。D10 (体長 3.14 ± 0.46 mm [35]) までは緩やかに成長し、その後 D15 (5.66 ± 0.74 mm [44]) にかけてはやや急速に成長した。それ以降は、ほぼ指数関数的に成長し、D20 には 7.05 ± 0.57 mm (40)、D25 には 8.56 ± 0.86 mm (52)、D35 には 15.9 ± 1.64 mm (44)、取り揚げ時の D48 には 29.5 ± 3.53 mm (49) に達した。

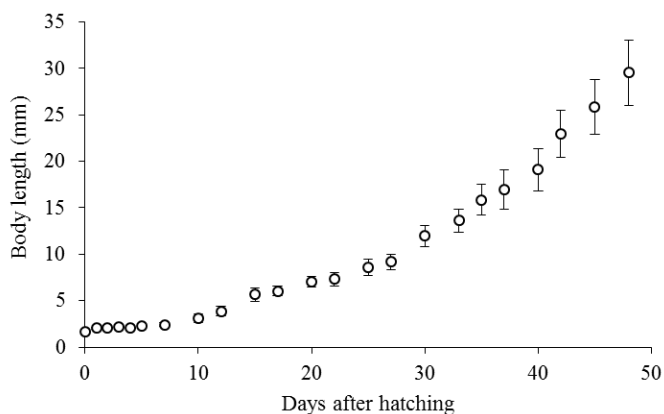


Fig. 1. Growth of hatchery-reared red spotted grouper, *Epinephelus akaara*.

仔魚は D2 まで卵黄を持つが、開口する D3 には卵黄は吸収されていた。D3 には眼の黒化も見られた。D10 にはハタ類仔魚に特有な背鰭第 2 棘と腹鰭棘の伸長が目立つようになり、D15 になると背鰭や臀鰭周辺の鰭膜の退行がはじまった。D27 には背鰭や神経頭蓋の周辺に黒色素胞の沈

着が認められた。D37には、着底したとみなされるような、体側に黒い斑紋を持つ個体が出現し、D40以降はすべての個体で体側の斑紋を持っていた。

Table 1. Mean BL (body length, mm), standard deviation (SD), minimum and maximum BL and individual number (*n*) measured of hatchery-reared red spotted grouper, *Epinephelus akaara*, shown by days after hatching, D

	Mean BL	SD	Minimum	Maximum	<i>n</i>
D0	1.68	0.040	1.60	1.75	31
D1	2.03	0.084	1.85	2.23	43
D2	2.07	0.069	1.90	2.23	32
D3	2.18	0.077	1.95	2.30	36
D4	2.08	0.095	1.90	2.25	27
D5	2.29	0.093	2.13	2.45	27
D7	2.41	0.174	2.17	2.82	29
D10	3.14	0.455	2.45	4.45	35
D12	3.85	0.512	2.90	4.84	46
D15	5.66	0.742	3.48	6.72	44
D17	6.04	0.487	3.91	6.70	41
D20	7.05	0.569	5.88	8.50	40
D22	7.29	0.744	5.00	8.63	42
D25	8.56	0.864	6.00	10.3	52
D27	9.18	0.817	7.75	12.1	47
D30	11.9	1.13	10.0	15.3	44
D33	13.6	1.26	10.4	16.0	47
D35	15.9	1.64	12.1	18.3	44
D37	16.9	2.11	13.1	20.8	35
D40	19.1	2.25	13.7	24.3	57
D42	23.0	2.55	16.4	27.4	56
D45	25.8	2.96	20.7	32.3	61
D48	29.5	3.53	21.9	37.2	49

2. 開鰾率の成長にともなう変化

開鰾は D10 に初めて認められ、開鰾率は 10%であった (Fig. 2)。D15 にかけて上昇した (25%) が、D22 には低下した (5%)。その後、D35 には 46.7%、D48 には 54.0%であった。

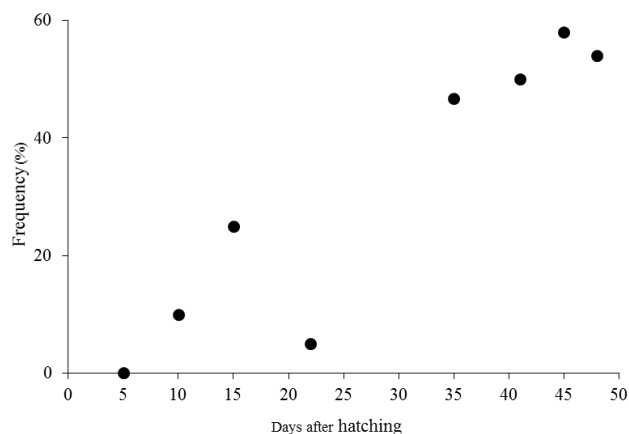


Fig. 2. Frequency of individuals with the inflated swim bladder in hatchery-reared red spotted grouper, *Epinephelus akaara*, shown by days after hatching.

3. 遊泳関連形質の発達

1) 最大体高とその位置

最大体高は、D10 まではほぼ横ばいであったが、その後は指数関数的に増加した (Plate I-A)。D40 を過ぎるとさらに体高が増した。最大体高の位置も、D10 まではやや直線的に増加したが、その後は指数関数的な増加を示し、D40 以降はさらに増した (Plate I-B)。

2) 背鰭支持骨と鰭条数、第 2 棘の長さの変化

背鰭支持骨である担鰭骨が最初に出現したのは D10 で、近位担鰭骨が 3 個出現し、すでに化骨しはじめていた (Photo plate I-A)。D17 で定数に達した。

鰭条は D10 で 2 本が出現し、D15 までは緩やかに増加したもののその後は急激に本数が増した (Plate I-C)。定数に達したのは D20 であった。

D10 で出現した背鰭第 2 棘の長さは 0.56 mm から 1.24 mm で、D30 にかけてやや急速に伸長した (Plate I-D)。その後やや短くなったが、D40 以降は横ばいあるいはさらに伸長した。

3) 臀鰭支持骨と鰭条数

臀鰭支持骨である担鰭骨が最初に出現したのは D15 で、8 本から 12 本が出現して定数に達するとともに化骨もはじまっていた (Photo plate I-B)。

鰭条は D15 で 7 本あるいは定数の 12 本が出現していた (Plate I-E)。

4) 脊索末端部の角度

脊索末端部が上屈中の個体が初めて観察されたのは D12 で、角度は 2° から 6° であった (Plate I-F)。脊索末端部の上屈は急激にすすみ、D17 で 31° から 39° に達した。その後はおよそ 30~45° で推移した。

5) 尾鰭支持骨と主鰭条

D10 で軟骨性の準下尾骨と下尾骨 1~3 が出現した (Photo plate I-C)。D12 には軟骨性の下尾骨 4 と第 2 尾鰭椎前椎体血管弓門が出現した (Photo plate I-D)。D15 になると下尾骨 5、第 3 尾鰭椎前椎体血管棘、第 2,3 尾鰭椎前椎体神経棘および上尾骨 1~3 が出現して軟骨要素が出そろい、下尾骨 1~3 および準下尾骨の化骨が始まった (Photo plate I-E)。D17 に下尾骨 4 の化骨が始まった。D20 には尾部棒状骨と第 2,3 尾鰭椎前椎体、尾神経骨が出現して硬骨要素がすべて出そろい、下尾骨 5 の化骨が始まった (Photo plate I-F)。D22 になると上尾骨、および尾鰭椎前椎体の血管棘と神経棘の化骨が認められ、すべての軟骨要素が化骨し始めた。

尾鰭の主鰭条が初めて出現したのは D12 の 4 本と 7 本で、D17 には定数に達した (Plate I-G)。

6) 胸鰭支持骨と鰭条数

最初に出現したのは D2 の擬鎖骨と肩甲一烏口軟骨、輻

射軟骨であった (Photo plate II-A)。D7 には上擬鎖骨が、D10 には後側頭骨が、D12 には後擬鎖骨 2 が出現した (Photo plate II-B)。D20 で肩甲骨と烏口骨、輻射骨の化骨が始まり、輻射骨は複数の陥入を持つプレート状から 4 つの独立した骨に変化した (Photo plate II-C)。D22 になると後擬鎖骨 1 が出現し肩帯を構成する全ての要素が揃った。

鰭条は D12 で 3 本から 5 本が最初に出現した (Plate I-H)。その後、D20 には定数に達した。

7) 腹鰭支持骨と鰭条数、棘の長さの変化

腰帯は D10 で出現し、すでに化骨し始めていた (Photo plate II-D)。

鰭条は D10 で 1 本あるいは 2 本が出現し、D15 には定数に達した (Plate I-I)。

D10 で出現した腹鰭棘の長さは 0.6 mm から 1.2 mm であった (Plate I-J)。D20 にかけて 2.5 mm 前後に伸長した後、3 mm 前後の長さで推移した後、D40 以降にやや伸長傾向を示した。

8) 脊椎骨と付随骨格の発育

D10 に第 1~4 番椎骨の神経弓門 (Photo plate I-A) と第 12~18 番椎骨の血管弓門 (Photo plate II-E) が出現した。D12 で神経弓門と血管弓門が化骨し始めた。D15 になるとすべての神経弓門・棘と血管弓門・棘が出現した。

D17 で尾部棒状骨と第 2,3 尾鰭椎前椎体を除く 21 個の堆骨が出現した。定数に達したのは D20 である。

4. 摂餌関連形質の発達

1) 口幅

口幅は開口時 (D3) の 0.30 mm から D10 の 0.40~0.72 mm にかけて、ほぼ横ばい、あるいは緩やかに増加した (Plate II-A)。その後、D40 までは直線的に増加したが、それ以降は急激な増加がみられ D48 には 7.00 mm に達した。

2) 顎骨

D2 にメッケル軟骨が最初に出現した (Photo plate III-A)。開口した D3 では上顎に線状に湾曲した主上顎骨が出現した (Photo plate III-B)。D10 には前上顎骨と歯骨、角骨が出現した (Photo plate III-C: 歯骨と角骨は染色が弱く図では明瞭ではない)。D12 にメッケル軟骨の後端部が化骨した後関節骨が出現した (Photo plate III-D)。D25 には主上顎骨の上方に線状の上主上顎骨が出現した。

3) 口裂に占める前上顎骨長の割合

前上顎骨が出現した D10 には口裂に占める前上顎骨長の割合が 20.0~63.6% であった (Plate II-B)。D15 にかけて急速に割合が増加し、それ以降は 80% 以上で安定した。

4) 懸垂骨

D2 で口蓋方軟骨、舌顎一接続軟骨が出現した (Photo plate III-B: D3 の個体)。D10 に舌顎一接続軟骨の化骨が、D12 に方骨と後翼状骨が化骨し始めた (Photo plate III-D)。D15 には口蓋骨が化骨し始め、外翼状骨と内翼状骨は D17 に出現した。

5) 舌弓と鰓条骨

D2 で角舌一上舌軟骨が最初に出現した。D3 には下舌骨と間舌骨が出現した。D10 に角舌一上舌軟骨の化骨が始まった (Photo plate III-E)。D15 になると下舌骨の化骨が始まり、基舌骨が出現した。D17 には間舌骨と基舌骨の化骨が始まった。尾舌骨は D20 に出現した。

鰓条骨は D10 で出現し、急激に数を増し、D15 で定数に達した (Plate II-C)。

6) 鰓弓

D2 で基鰓骨および角鰓骨が最初に出現した。D3 には基鰓骨と角鰓骨を接続する下鰓骨が、次いで D5 には上鰓骨が出現した。D10 に咽鰓骨がすでに化骨している状態で見出し、また角鰓骨が化骨し始めた。D12 に基鰓骨と上鰓骨の化骨が始まった。D15 で懸垂咽鰓骨が出現し、下鰓骨の化骨が始まった。

7) 鰓蓋骨

D10 に主鰓蓋骨、前鰓蓋骨、下鰓蓋骨が同時に出現し (Photo plate III-F)、D12 になると間鰓蓋骨が出現した。

8) 上顎歯

上顎歯は D10 で 2 本が出現した (Photo plate IV-A) 後、緩やかに数を増し、D20 には 20~31 本を数えた (Plate II-D)。その後 D33 (23 から 35 本) までは歯数の増加は見られなかったが、それ以降は急激に増加し D48 には 164 本に達した。

9) 下顎歯

下顎歯は D12 に 1 本出現した (Plate II-E)。その後 D20 (4 から 7 本) までは緩やかに、D33 (25 から 34 本) まではやや急激に数を増した。D48 には 118 本を数えた。

10) 咽頭歯

上咽頭歯は D10 に 1~4 本 (Plate II-F, Photo plate IV-B) が、下咽頭歯は D12 に 1~2 本 (Plate II-G) が出現した。上咽頭歯も下咽頭歯も D20 まではやや緩やかに、その後はやや急激に数を増し、D48 には 130 本と 104 本に達した。

11) 口蓋骨歯と前鋤骨歯

口蓋骨歯は D30 に 1 本が出現した (Plate II-H, Photo plate IV-C)。D35 までは緩やかに増加したが、その後は急激に

数を増し、D48には45本を数えた。

前鋤骨歯もD30に1本が出現した(Plate II-I, Photo plate IV-D)。D35までは緩やかに増加し、その後は急激に数を増してD48には46本に達した。

5. 遊泳に関する発育段階

本研究の結果、遊泳に関する発育段階は5段階からなると判断された(Plate III)。

遊泳未発達期(D0~1)：遊泳に関する形質は出現していない。鰭は鰭膜からなる。遊泳能力はほとんどなく、頭部を下に向けてピーカー内の海水中を漂うが、ガラス製ピペットを近づけると短い距離を突発的に移動する。

浮遊および胸鰭発達期(D2~9)：D2に肩帯を構成する擬鎖骨と肩甲-烏口軟骨、および輻射骨とうちわ状の胸鰭が出現した。谷口³¹⁾は、胸鰭には推進力とブレーキとしての機能があると述べているが、本研究でも胸鰭を使って左右への方向転換をしたり(D3)、定位や後退をしたりしている(D4)行動が観察された。

尾鰭推進準備期(D10-12~15-17)：D10-12になると背鰭と腹鰭の支持骨や胸鰭と腹鰭の鰭条が出現し始める。さらに尾骨と鰭条が出現し、脊索末端の上屈ははじまり完成する。脊椎骨を構成する要素も出現し始め、最大体高とその位置の変曲点も認められた。D10から14にかけてはまだ尾鰭による推進ではなく、少し体をくねらせながら胸鰭で遊泳していた。この期間はKendall et al.³²⁾のflexion larva(上屈仔魚)に相当する。

尾鰭+体全体推進期(D15-17~20-22)：臀鰭の支持骨が出現し、尾骨の化骨が始まる。臀鰭、腹鰭および尾鰭の鰭条が定数に達する。脊椎の神経弓門と棘および血管弓門と棘が定数に達し、この期間に脊椎骨も出現し定数に達する。背鰭第2棘と臀鰭棘も、この期間に急激に伸長する。脊索末端の上屈と尾鰭鰭条の完成、および脊椎要素の出現と完成は、Gosline³³⁾やOmori et al.³⁴⁾が述べているように、尾鰭による振動を体軸に伝えて効率よく推進力にしていることを示している。さらに、垂直鰭である背鰭と臀鰭の発達は、尾鰭推進時の際に横ブレを制御すると考えられる³³⁾ことから、この期間には尾鰭による推進力が増すだけではなく、体全体を使った遊泳も可能になると考えられる。

D15を過ぎると、ピーカー内では体を静止したままゆっくり底に向かって沈む動きと突発的に水面に向かって体全体を使って遊泳する動きが繰り返された。沈降する際には、Kawabata et al.³⁵⁾が示したような、背鰭と腹鰭の棘を拡げている様子が観察された。さらに種苗生産水槽における観察では、尾鰭を使って前進する際には棘を閉じているが、流れに対して逆らって定位する際には棘を広げて抗力を利用する行動が観察された。伸長した背鰭と臀鰭の棘の意義については、河端³⁶⁾が浮遊性と遊泳力・流体抵抗、

被食回避の可能性を示している。

遊泳機能完成期(D20-22~)：D20にはすべての脊椎骨が出現し、さらにD22にはすべての鰭支持骨がほぼ完成することから、稚魚としての遊泳機能はほぼ獲得されると考えられる。D20には背鰭と胸鰭の鰭条が定数に達し、鰭の分化という点からも稚魚juvenileになる。背鰭と腹鰭の棘の体長に対する相対的な長さは、最大で43.2%と33.0%を占めたが、Kawabe and Kohno³⁷⁾の比較したハタ類の中では相対的に最も短かった。なお、第2背鰭棘と臀鰭棘の長さ、および最大体高とその位置についてはD40で変曲点が認められたが、本研究では、稚魚的な遊泳能力はすでにD20-22で獲得されたものとした。

種苗生産水槽での観察では、D22以降になると、以前までの体の重さと長い鰭棘の抗力を利用して沈降する方法から、頭を下に向けて能動的に遊泳する行動への変化が観察された。さらにD27には表層からやや深いところで浮遊あるいはゆっくりと遊泳しているが、危険を察知すると一斉に潜る行動が観察された。D30以降になると、群れを形成して遊泳していた。ピーカー内の観察では、D33以降になると、尾柄部を曲げて身体を斜めに保持する「J字」ポーズが見られるようになった。このような行動はブリ³⁸⁾やヒラメ(異体類ではΩ形を示す)³⁹⁾でも知られており、共食いに代表される干渉行動の萌芽期との関連が指摘されている。

6. 摂餌に関する発育段階

摂餌に関する発育段階も5段階からなると判断された(Plate IV)。

摂餌未発達期(D0~2)：D2に口腔を取り囲む形質であるメッケル軟骨と口蓋方軟骨、舌顎-接続軟骨、角舌-上舌軟骨、および基鰓軟骨と角鰓軟骨が出現した。しかし未開口で、卵黄も有している。

初期吸込み期(D3~9)：D3に開口し主上顎骨が出現する。口腔を形成する形質で口腔内に陰圧を生じさせて吸込み摂餌を行うと考えられる^{13,33,40,41)}が、その能力は低い。D3にはピーカー内で、摂餌行動が観察された。

吸込み摂餌期(D10-12~20-22)：口および口腔を形成する形質の出現・化骨によって口腔が強化される。さらに、上顎に占める前上顎骨の長さが一定になり、鰓蓋骨も出現・完成することから、この期間には口の開閉能力が増し^{33,42)}、口腔内の陰圧がより強力になったと考えられる²⁸⁾。顎歯や咽頭歯も出現しはじめる。D17以降の種苗生産水槽の観察では、水面での空気飲み行動(仔魚が水面にぶら下がり水面で口を開閉させる)が盛んに観察された。開鰓率は換水開始後のD15にかけて上昇する。

吸込み+噛みつき期(D20-22~D35)：摂餌関連形質はすべて出現・完成し、大きさなど量的な発達がみられる。

D30 になると上下の咽頭歯の本数が急激に増え、前鋸骨歯や口蓋骨歯も出現する。咽頭歯の増加は、捉えた餌をしっかり確保し食道へ送り込む働きがある³³⁾。この時期のキジハタは消化器官の発達とともに消化能力が高まることから餌料の食い貯めがある程度可能になるとされている⁴³⁾。

摂餌機能完成期 (D35～) : D35 以降になると、とくに顎歯と前鋸骨歯や口蓋骨歯が急激に増加し、稚魚としての摂餌機能がほぼ獲得されたと考えられる。

結論

キジハタ仔魚の初期生残率の低さの一因は、本研究によって、ふ化後内部栄養期から外部栄養期に移行した後、D9 までは遊泳・摂餌機能に関する形質がほとんど出現しないことであると推察された。また、鰭条数の定数という意味で稚魚になったのは D20 であったが、遊泳・摂餌能力という観点からはそれぞれ D20-22 と D35 以降に稚魚としての機能を獲得すると考えられた。さらに D30 以降は群れを形成する一方で、D33 になると共食いの萌芽期のような行動を示した。今後、本研究で示した形態的発育と餌料系列や共食いの実態、取りあげの時期などを考慮した新たな管理手法を開発することが必要である。

謝辞

本研究を行うにあたり、(独)水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所増養殖部部長の藤井徹生博士、同部資源増殖グループ長の太田健吾氏、同部閉鎖循環システムグループ長の山本義久博士、同西海区水産研究所亜熱帯研究センターの武部孝行博士には有益な助言をいただいた(所属はいずれも当時)。ここに記してお礼申し上げる。

参考文献

- 1) 瀬能 宏. 2013. ハタ科. 中坊徹次(編)日本産魚類検索 全種の同定 第三版: 757-802. 東海大学出版会, 神奈川.
- 2) 鶴川正雄・樋口正毅・水戸 敏. 1966. キジハタの産卵習性と初期生活史. 魚類学雑誌, 13: 156-161.
- 3) Okumura S., K. Okamoto, R. Oomori and A. Nakazono. 2002. Spawning behavior and artificial fertilization in captive reared red spotted grouper, *Epinephelus akaara*. *Aquaculture*, 206: 165-173.
- 4) Yamaoka K., T. Nanbu, M. Miyagawa, T. Isshiki and A. Kusaka. 2000. Water surface tension-related deaths in prelarval red-spotted grouper. *Aquaculture*, 189: 165-176.
- 5) 與世田兼三・照屋和久・菅谷琢磨・関谷幸生. 2006. 初期摂餌の遅れがキジハタ *Epinephelus akaara* 仔魚の摂餌, 成長, および生残に及ぼす影響. 日本水産学会誌, 72: 702-709.
- 6) Fukuhara O. and T. Fushimi. 1988. Fin differentiation and squamation of artificially reared grouper, *Epinephelus akaara*. *Aquaculture*, 69: 379-386.
- 7) Setiadi. E and S. Tsumura. 2007. Observation on skeletal deformity in hatchery-reared red spotted grouper, *Epinephelus akaara* (Temminck et Schlegel) from larval to juvenile stage. *Indonesian Aquacult. J.*, 2: 35-45.
- 8) 岩崎隆志・町 敬介. 2017. 5 章 キジハタに発現する形態異常. 有瀧真人・田川正朋・征矢野 清(編)魚の形は飼育環境で変わる一形態異常はなぜ起こるのか?: 35-42. 恒星社厚生閣, 東京.
- 9) 奥村重信・萱野泰久・草加耕司・津村誠一・丸山敬悟. 2003. ホタテガイ貝殻を利用した人工漁礁へのキジハタ幼魚の放流実験. 日本水産学会誌, 69: 917-925.
- 10) 萱野泰久・田中丈裕・林 浩志. 1998. 複合型海洋牧場における放流魚の定着状況と魚類相. 水産工学, 35: 303-309.
- 11) 萱野泰久. 2001. 人工魚礁域に蟄集するキジハタの食性. 水産増殖, 49: 15-21.
- 12) 佐々木智史・宮川昌志・神田 優・安部昌明・山岡耕作・末永慶寛. 2009. 瀬戸内海伊吹島における放流人工種苗と天然当歳魚の生態. *Eco-Engineering*, 21: 15-26.
- 13) Kohno, H., R. S. 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.
- 14) Ordonio-Aguilar, R., H. Kohno, A. Ohno and Y. Taki. 1995. Development of grouper, *Epinephelus coioides*, larvae during changeover of energy sources. *J. Tokyo Univ. Fish.*, 82: 103-108.
- 15) 與世田兼三・照屋和久. 2015. 3 章 初期減耗の科学. 征矢野 清・照屋和久・中田 久(編)ハタ類魚類の水産研究最前線: 34-46. 恒星社厚生閣, 東京.
- 16) 照屋和久・與世田兼三. 2006. クエ仔魚の成長に適した初期飼育条件と大量種苗量産試験. 水産増殖, 54: 187-194.
- 17) 與世田兼三. 2008. ハタ類 3 種(ヤイトハタ *Epinephelus malabaricus*, キジハタ *Epinephelus akaara*, スジアラ *Plectropomus leopardus*) の初期消耗要因の解明に関する研究. 水産総合研究センター研究報告, 23: 91-144.
- 18) 武部孝行・小林真人・浅見公雄・佐藤 琢・平井慈恵・奥澤公一・阪倉良孝. 2011. スジアラ仔魚の沈降死とその防除方法を取り入れた種苗量産技術. 水産技術, 3: 107-114.
- 19) Setiadi. E., S. Tsumura, D. Kassam and K. Yamaoka. 2006. Effect of saddleback syndrome and vertebral deformity on the body shape and size in hatchery-reared juvenile red spotted grouper, *Epinephelus akaara* (Perciformes: Serranidae): a geometric morphometric approach. *J. Appl. Ichthyol.* 22: 49-53.
- 20) 福永恭平・野上欣也・吉田儀弘・浜崎活幸・丸山敬悟. 1990. 日本栽培漁業協会・玉野事業所における最近のキジハタ種苗生産量の増大と問題点について. 栽培技研, 19: 33-40.
- 21) Kusaka A., K. Yamaoka, T. Yamada, M. Abe and I. Kinoshita. 2001. Early development of dorsal and pelvic fins and their supports in

- hatchery-reared red-spotted grouper, *Epinephelus akaara* (Perciformes: Serranidae). Ichthyol. Res., 48: 355-360.
- 22) 日下 文・山岡耕作・山田達夫・安部昌明. 1994. キジハタの尾骨の発達. 水産増殖, 42 : 273-278.
- 23) Park, J.Y., K.H. Han, J.K. Cho, J.I. Myeong and J.M. Park. 2016. Early osteological development of larvae and juveniles in red spotted grouper, *Epinephelus akaara* (Pisces: Serranidae). Dev. Reprod., 20: 87-101.
- 24) 太田健吾. 2012. トラフグ稚魚の寒冷麻酔効果. 水産技術, 4 : 73-75.
- 25) Leis, J. M. and T. Trnski. 1989. The larvae of Indo-pacific shore fishes. University of Hawaii Press, Honolulu, 371pp.
- 26) 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: 35-37.
- 27) 品川絢哉・加地弘一・河野 博・藤田 清. 2002. 両側回遊型カジカ仔稚魚の遊泳・摂餌機能の発達に基づく発育段階. 東京水産大学研究報告, 88 : 25-32.
- 28) 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.
- 29) 河野 博・栗田 豊・青海忠久. 2000. 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. La mer, 38 : 77-86.
- 30) Sakai, H. 1990. Larval developmental intervals in *Tribolodon hakonensis* (Cyprinidae). Japan. J. Ichthyol. 37: 17-27.
- 31) 谷口順彦. 1987. Ⅲ 鱭. 落合 明 (編著) 魚類解剖学: 23-32. 緑書房, 東京.
- 32) 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. Richardson, eds. Ontogeny and systematics of fishes. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol., Spec. Pub., No. 1: 11-22.
- 33) Gosline, W. A. 1971. Functional morphology and classification of teleostean fishes. University Press of Hawaii, Honolulu, 208pp.
- 34) Omori, M., Y. Sugawara and H. Honda. 1996. Morphogenesis in hatchery-reared larvae of the black rockfish, *Sebastes schlegeli*, and its relationship to the development of swimming and feeding functions. Ichthyol. Res., 43: 267-282.
- 35) Kawabata Y., G. N. Nishihara, T. Yamaguchi, T. Takebe, K. Teruya, T. Sato and K. Soyano. 2014. The effect of spine postures on the hydrodynamic drag in *Epinephelus ongus* larvae. J. Fish Biol., 85: 1757-1765.
- 36) 河端雄毅. 2014. I -4. 孵化仔魚の変態・遊泳・行動～伸長した鱭棘の機能に着目して～. シンポジウム記録 ハタ科魚類の繁殖の生理生態と種苗生産. 日本水産学会誌, 80 : 993.
- 37) Kawabe, K. and H. Kohno. 2009. Morphological development of larval and juvenile blacktip grouper, *Epinephelus fasciatus*. Fish. Sci., 75: 1239-1251.
- 38) Sakakura. Y. and K. Tsukamoto. 1996. Onset and development of cannibalistic behavior in early life stages of yellowtail. J. Fish Biol., 48: 16-29.
- 39) Sakakura. Y. and K. Tsukamoto. 2002. Onset and development of aggressive behavior in the early life stage of Japanese flounder. Fish. Sci, 68: 854-861.
- 40) 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.
- 41) Kohno, H., R. Ordonio-Aguilar, A. Ohno, and Y. Taki. 1996. Osteological development of the feeding apparatus in early stage larvae of the seabass, *Lates calcarifer*. Ichthyol. Res., 43: 1-9.
- 42) Kohno, H., Y. Taki, Y. Ogasawara, Y. Shirojo, M. Taketomi and M. Inoue. 1983. Development of swimming and feeding functions in larval *Pagrus major*. Japanese J. Ichthyol., 30: 47-60.
- 43) 萱野泰久. 2009. 飼育条件下におけるキジハタ仔稚魚期の摂餌生態と成長の変化. 水産技術, 2 : 31-38.

人工種苗生産されたキジハタ仔稚魚の遊泳・摂餌関連形質の発達

今井 智^{*1}・小金隆之^{*1}・山下貴示^{*1}・河野 博^{*2}

(^{*1} 国立研究開発法人水産研究・教育機構瀬戸内海区水産研究所資源生産部)
(^{*2} 東京海洋大学学術研究院海洋環境科学部門 魚類学研究室)

人工種苗生産されたキジハタ仔稚魚について、遊泳と摂餌に関する形質の発育を記載し発育段階の設定を行った。遊泳では以下の5段階に分けられた：1) 遊泳未発達期 (D0~1) - 遊泳に関する形質は出現しない時期；2) 浮遊および胸鰭発達期 (D2~9) - 肩帯の構成要素が出現する時期；3) 尾鰭推進準備期 (D10~12~15~17) - 脊索末端の上屈が開始・完了する時期；4) 尾鰭+体全体推進期 (D15~17~20~22) - 脊椎要素が出現・完成し、臀鰭と腹鰭、尾鰭の鰭条が定数になる時期；5) 遊泳機能完成期 (D20~22~) - 稚魚としての遊泳能力が獲得される時期。摂餌でも以下の5段階に分けられた：1) 摂餌未発達期 (D0~2) - 未開口で内部栄養に依存する時期；2) 初期吸込み期 (D3~9) - 口腔を形成する要素が出現し、開口したことで陰圧を利用した摂餌が可能となる時期；3) 吸込み摂餌期 (D10~12~20~22) - 口腔を形成する要素の化骨により吸込み機能が強化され、上顎に占める前上顎骨の長さが一定になることで口の開閉能力が増す時期；4) 吸込み+噛みつき期 (D20~22~35) - 摂餌関連形質はすべて出現・完成し、顎歯だけでなく前鋤骨歯や口蓋骨歯も出現する時期；5) 摂餌機能完成期 (D35~) - 稚魚としての摂餌能力が獲得される時期。本研究の結果から、本種の初期飼育の困難さの一因が、内部栄養から外部栄養に切り替わる期間の遊泳・摂餌関連形質の発育の遅さであることが判明した。さらにD30を過ぎると、群れを形成するとともに、共食いの萌芽行動である「J字」ポーズが見られた。本研究の結果は、今後の本種をふくむハタ科魚類の種苗生産の新しい管理手法の開発に資すると期待される。

キーワード： 個体発生、発育段階、遊泳機能、摂餌機能、種苗生産

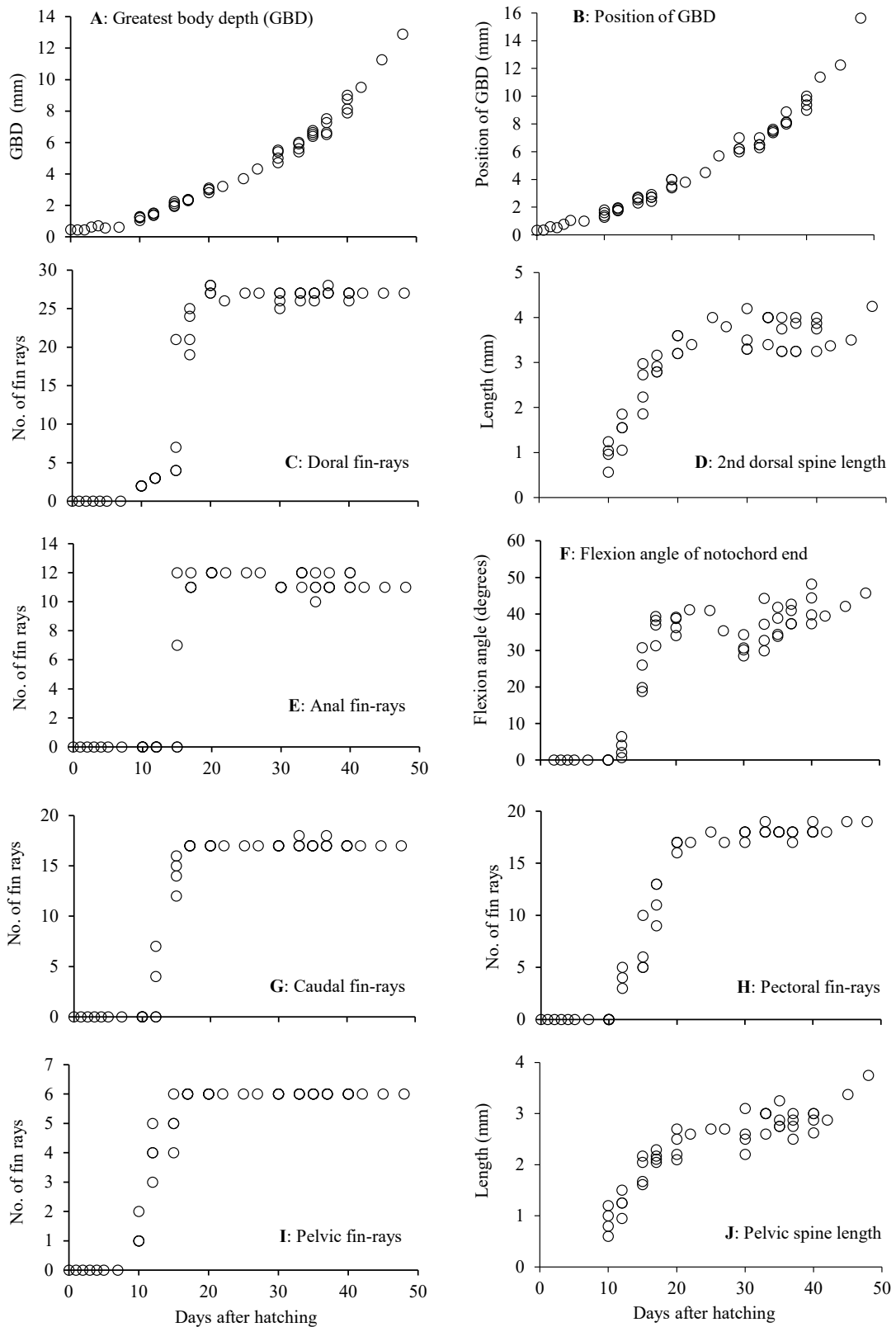


Plate I. Changes of swimming-related characters with days after hatching in hatchery-reared red spotted grouper, *Epinephelus akaara*.

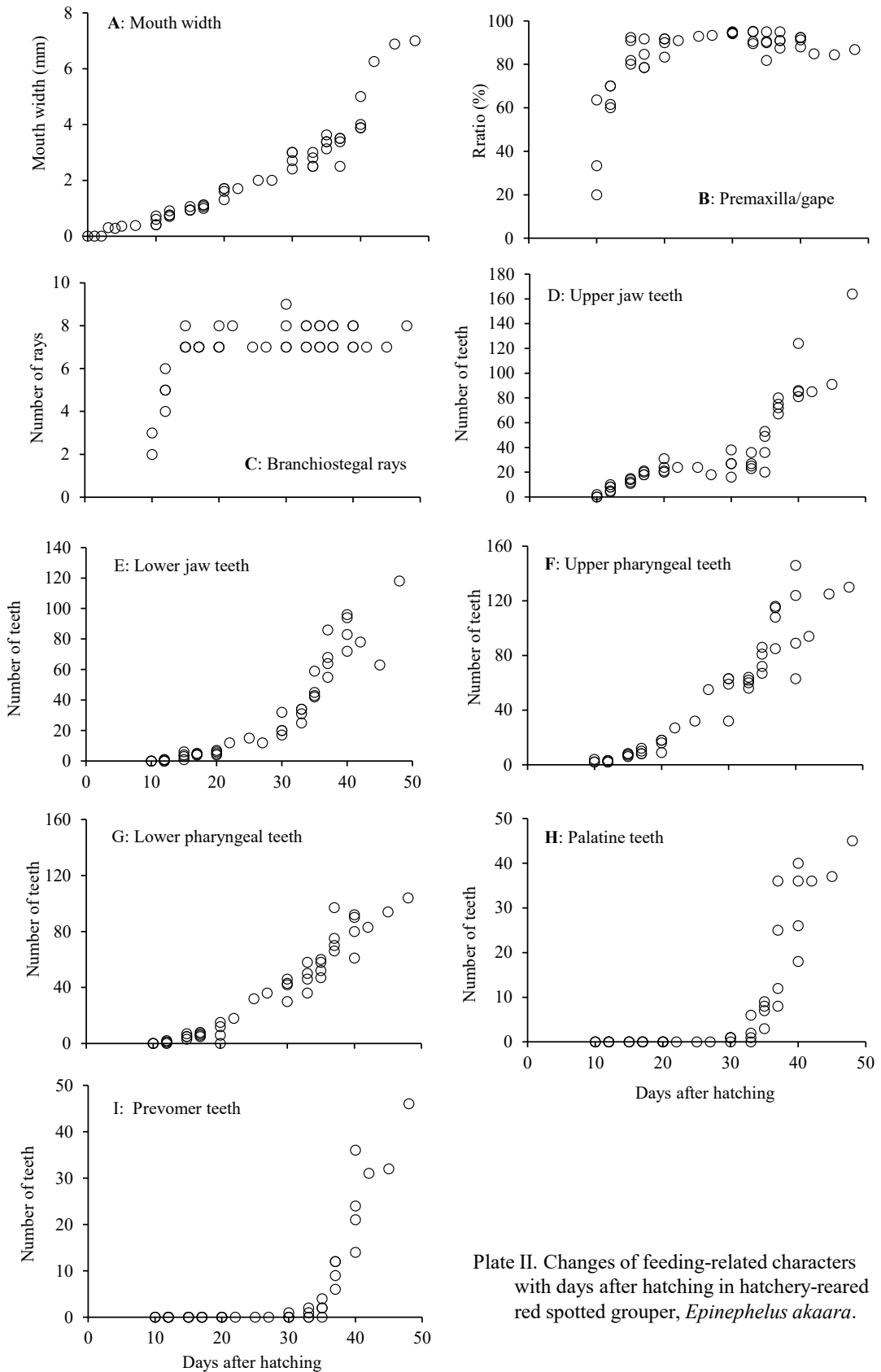


Plate II. Changes of feeding-related characters with days after hatching in hatchery-reared red spotted grouper, *Epinephelus akaara*.

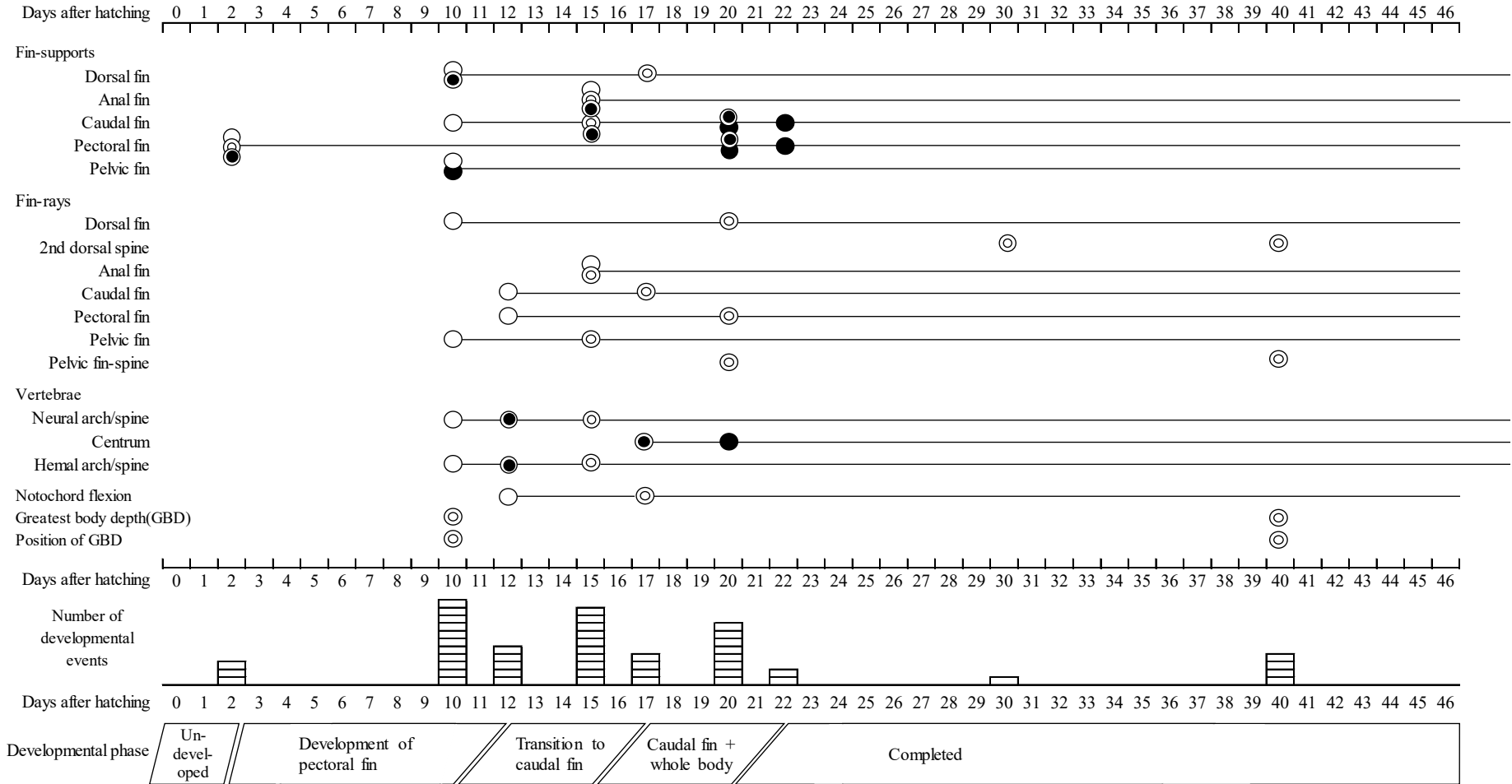


Plate III. Schematic representation of the development of swimming-related characters with days after hatching in hatchery-reared red spotted grouper, *Epinephelus akaara*. ○: cartilaginous elements and fin rays start appearing or notochord flexion begins; ⊙: all cartilaginous elements appear, numbers of fin rays and vertebral elements and notochord flexion become complete, or flexion points of morphometric characters appear; ●: bony elements start appearing, or cartilaginous elements start ossifying; ⦿: all cartilaginous elements start ossifying, or all bony elements start appearing. Developmental events are shown by boxes, and developmental phases are also shown in the bottom.

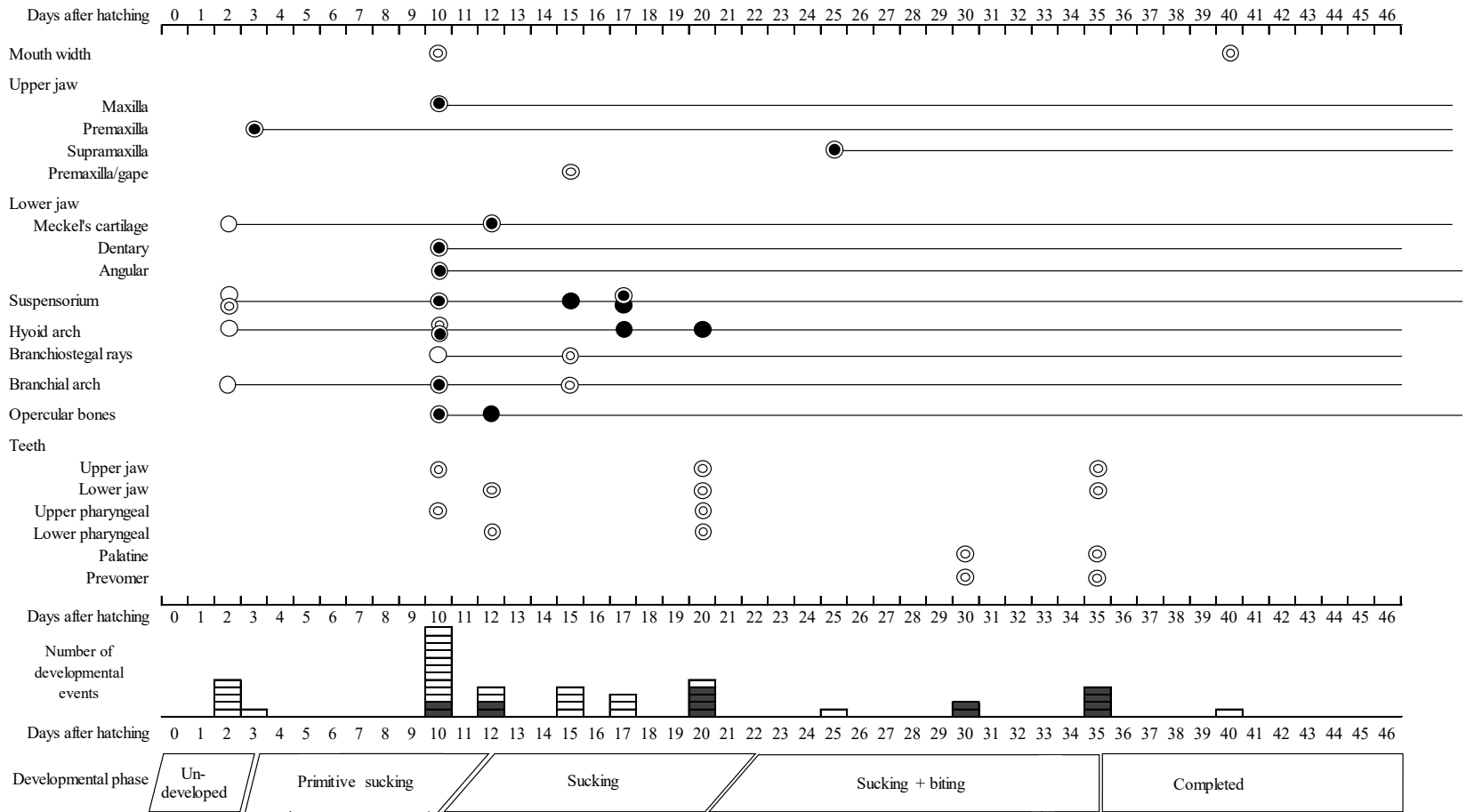


Plate IV. Schematic representation of the development of feeding-related characters with days after hatching in hatchery-reared red spotted grouper, *Epinephelus akaara*. ○: cartilaginous elements start appearing; ⊙: all cartilaginous elements appear, or flexion points of mouth width and morphometric characters appear; ●, ○: bony elements start appearing, or cartilaginous elements start ossifying; ●: all cartilaginous elements start ossifying, or all bony elements start appearing. Developmental events are shown by boxes, and developmental phases are also shown in the bottom. Shaded boxes in developmental events indicate the characters related to teeth.

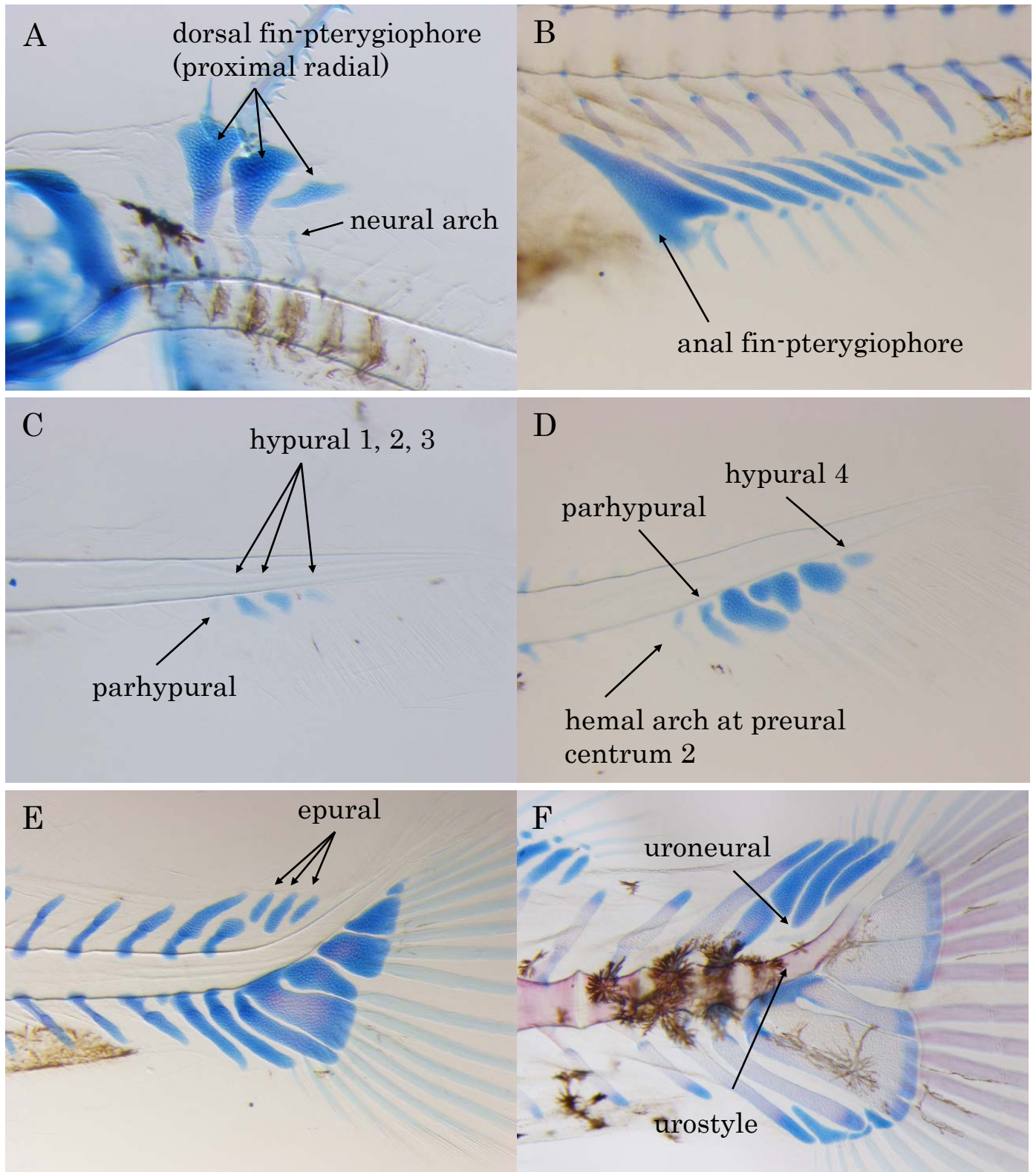


Photo plate I. Photographs of swimming-related characters in hatchery-reared red spotted grouper, *Epinephelus akaara*. A: D10 larva, 3.6 mm in body length, BL. B: D15 larva, 5.5 mm BL. C: D10 larva, 4.0 mm BL. D: D12 larva, 4.6 mm BL. E: D15 larva, 5.5 mm BL. F: D20 larva, 8.5 mm BL. Blue, cartilages; red, bones; black or brown, melanophores.

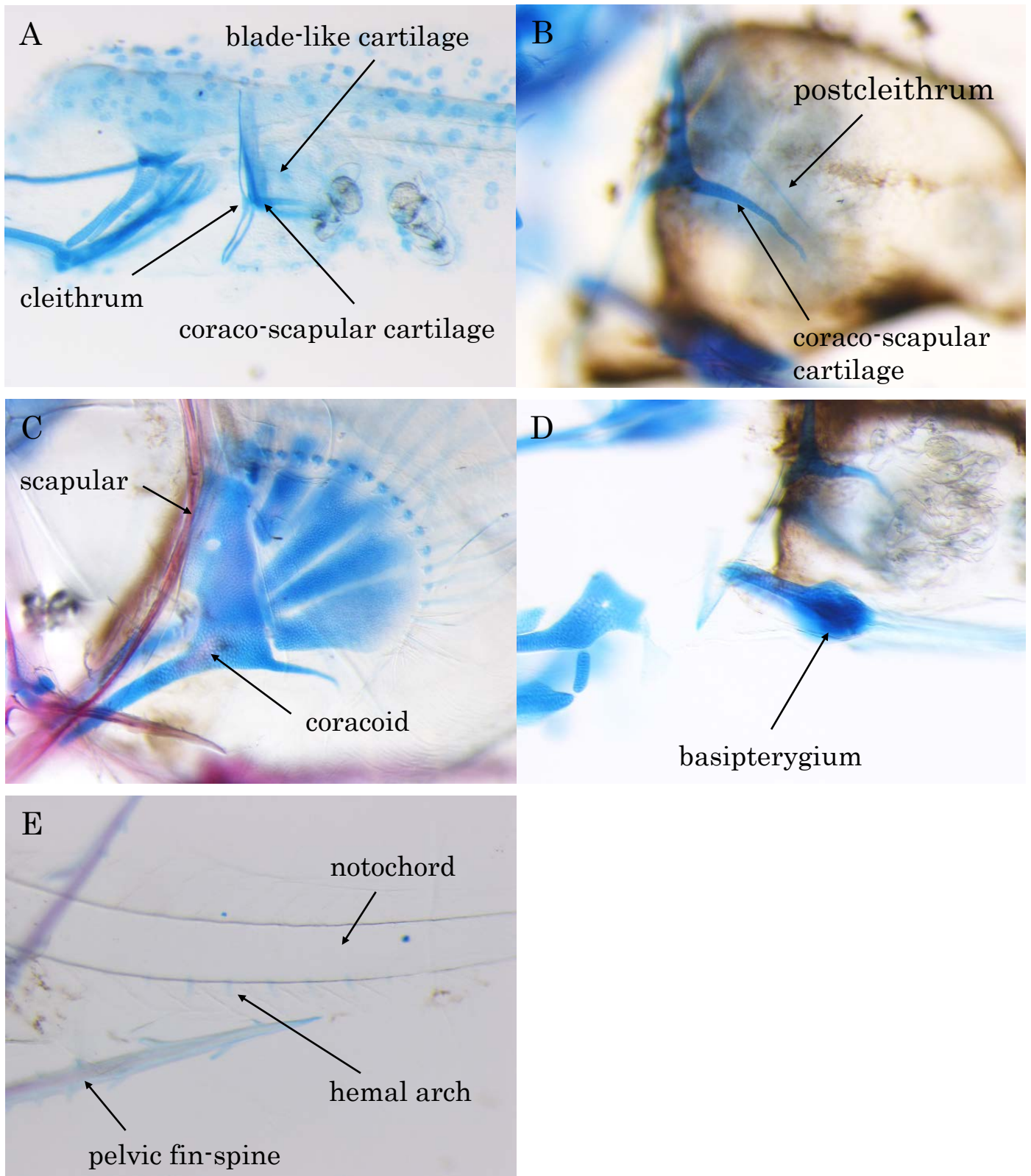


Photo plate II. Photographs of swimming-related characters in hatchery-reared red spotted grouper, *Epinephelus akaara*. A: D2 larva, 2.0 mm BL. B: D12 larva, 4.6 mm BL. C: D20 larva, 7.5 mm BL. D: D10 larva, 3.4 mm BL. E: D10 larva, 4.0 mm BL. Blue, cartilages; red, bones; black or brown, melanophores. Blue spots in A indicate neuromasts.

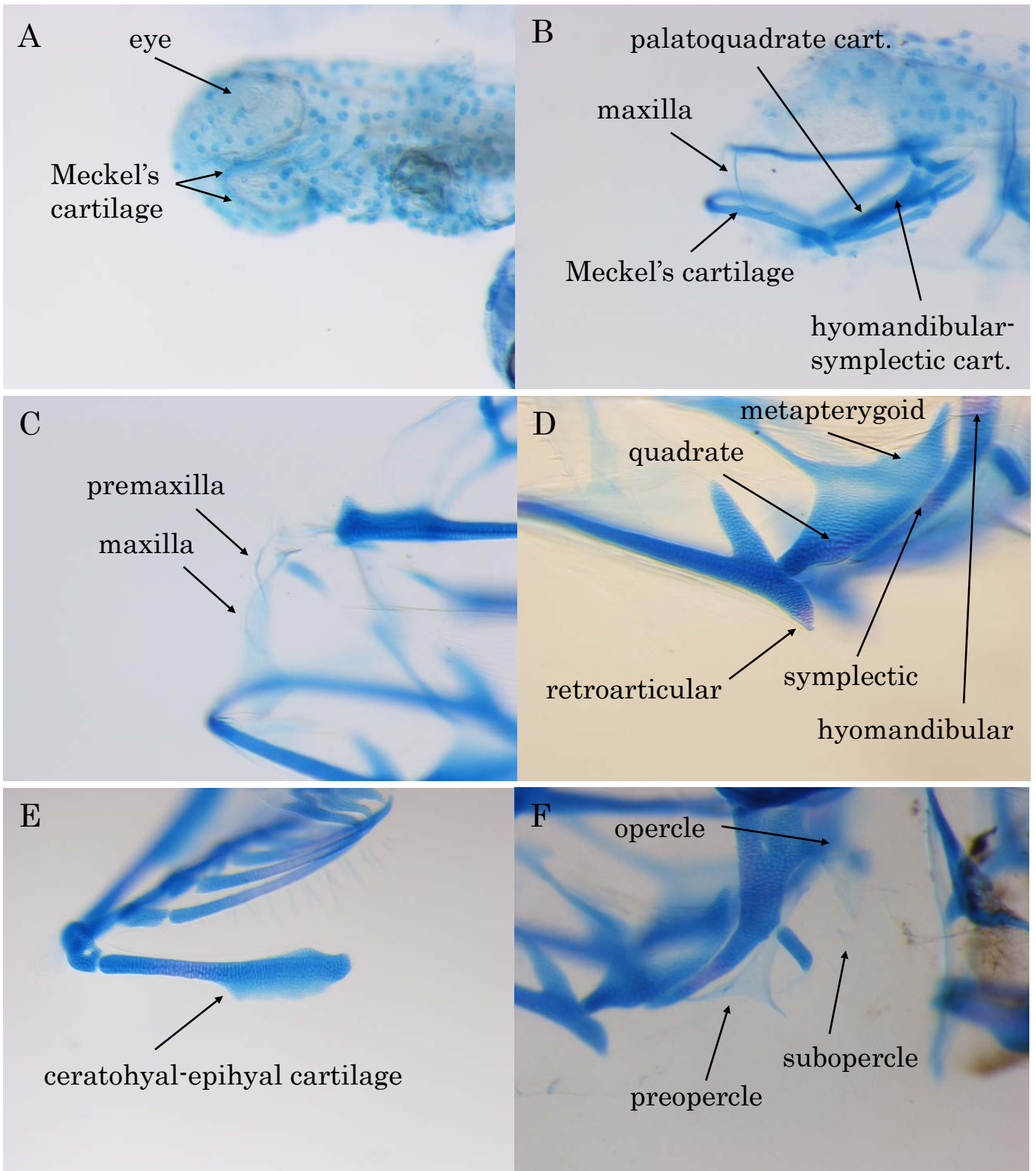


Photo plate III. Photographs of feeding-related characters in hatchery-reared red spotted grouper, *Epinephelus akaara*. A: D2 larva, 2.0 mm BL (ventrolateral view). B: D3 larva, 2.3 mm BL. C: D10 larva, 3.6 mm BL. D: D12 larva, 4.6 mm BL. E: D10 larva, 4.1 mm BL. F: D10 larva, 4.1 mm BL. Blue, cartilages; red, bones; black or brown, melanophores. Blue spots in A and B indicate neuromasts.

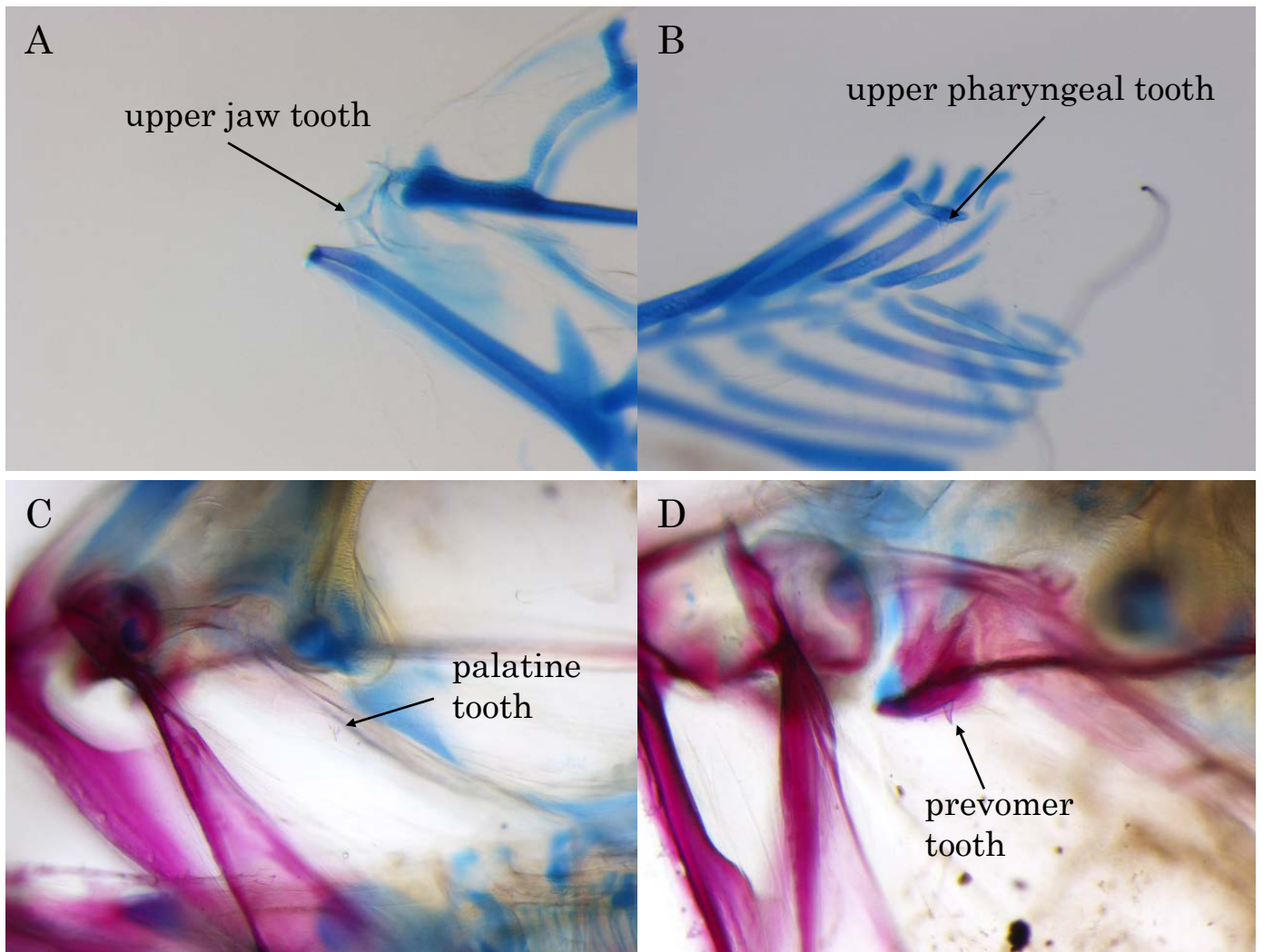


Photo plate IV. Photographs of feeding-related characters in hatchery-reared red spotted grouper, *Epinephelus akaara*. A: D10 larva, 4.1 mm BL. B: D10 larva, 4.0 mm BL. C: D33 juvenile, 15.0 mm BL. D: D35 juvenile, 18.1 mm BL. Blue, cartilages; red, bones; black or brown, melanophores.