

魚食性コイ科魚類ハスの初期発育特性

畑田 賢吾*・北川 哲郎**,**・小田 優花**・細谷 和海**

*大阪府立環境農林水産総合研究所 水生生物センター

**近畿大学大学院農学研究科環境管理学専攻

***日本学術振興会特別研究員・DC2

Initial development of the fish-eating cyprinid, *Opsariichthys uncirostris uncirostris*

Kengo HATADA*, Tetsuro KITAGAWA**,**, Yuka ODA**, Kazumi HOSOYA**

* *The Aquatic Life Conservation Center of Research Institute of Environment, Agriculture and Fisheries, Osaka Prefecture, 10-4 Koyamotomachi, Neyagawa, 572-0088, Japan*
Department of Environmental Management, Faculty of Agriculture,
Kinki University, 3327-204 Nakamachi, Nara, 631-8505, Japan

***Program in Environmental Management, Graduate School of Agriculture,*
Kinki University, 3327-204 Nakamachi, Nara, 631-8505, Japan

****Research Fellow (DC2) of Japan Society for the Promotion of Science*

Synopsis

Opsariichthys uncirostris uncirostris, Hasu in Japanese common name is a peculiar piscivorous cyprinid among Japanese freshwater fishes. The larval development of *O. u. uncirostris* is clarified to elucidate the drastic change; the developmental series is divided into nine stages on the basis of morphological, functional and behavioral traits. The larval development of Hasu was compartmentalized by formation process of fins and the notochord. Hatching was observed on the third day after fertilization (6.2 ± 0.70 mm TL: Total Length). The pre-larva at first day after hatching (DAH1), expressed pectoral fin, then opened eyes, and started moving over the bottom (7.0 ± 0.38 mm TL). Mouth opened at DAH3 (6.7 ± 0.40 mm TL). The flexure of the notochord was completed at DAH8 (7.9 ± 0.19 mm TL). Feeding had started at the same time when reached to the post-larva, but it was frequently observed to fail in feeding. At DAH70 (11.8 ± 2.29 mm TL), all the fin rays reached the fixed number. As the characters related to swimming developed drastically at DAH 0-8, those period was thought to be important for Hasu in the developmental process.

Keywords : Danioninae; larval development; morphology; artificial breeding

はじめに

ハス *Opsariichthys uncirostris uncirostris* はコイ科ダニオ亜科に属する日本産淡水魚である (Fig. 1)。本種は、琵琶湖淀川水系と福井県三方湖に自然分布するが、三方湖においては絶滅したと見られている¹⁾。また、琵琶湖においても肉食性外来種との生態的競合や捕食による被害、さらに生息環境の劣化から個体数を減じ²⁾、最新の環境省版レッドリストには絶滅危惧Ⅱ類として掲載されている³⁾。本種の繁殖期は5–8月中旬で、繁殖期の雄には頭部などに追星が生ずるほか、各鱗の大型化や婚姻色の発現など、顕著な二次性徴が認められる⁴⁾。本種は、コイ科魚類では珍しく強い魚食

性を呈し、小型魚類を捕食に適した“へ”型の口や鋭く尖った咽頭歯を有するほか⁵⁾、雑食性であるオイカワなどの近縁種に比べて腸が短いなど⁶⁾、肉食に適応するための様々な形質を獲得している。本種の生態については、自然環境下における食性などの生活史⁷⁾や標本を用いた推定年齢における成長特性^{8,9)}、さらに大陸産亜種コウライハス *O. u. amurensis* の生態情報¹⁰⁾が報告されているが、得られた情報は断片的なものにとどまっている。本種は優れた遊泳能力を有し、広大な開放水系を回遊することから野生下における生態情報、特に初期発育の情報を得るための仔稚魚を確保することが極めて困難である。本種の初期生活史に

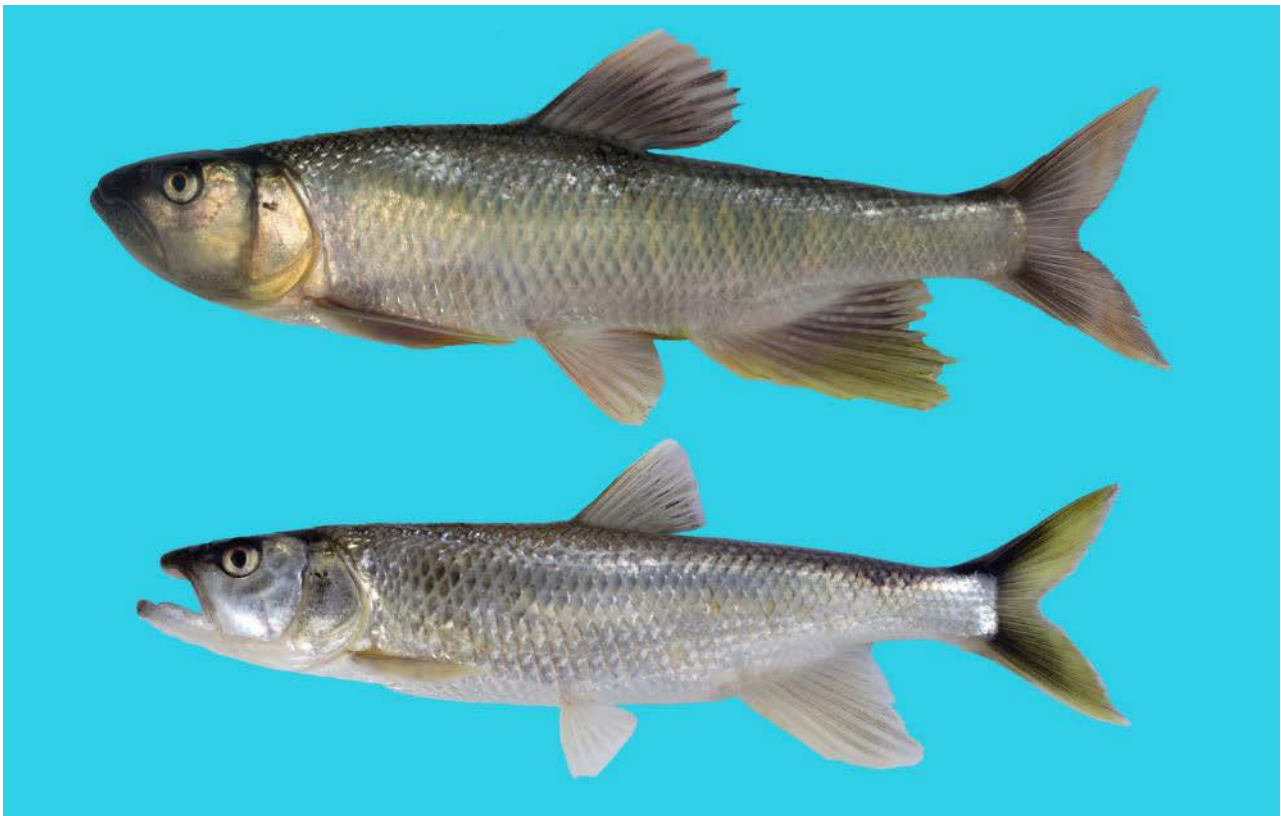


Fig. 1. A pair of Hasu *Opsariichthys uncirostris uncirostris* from the Mano River, Shiga Prefecture, Japan.

Upper: male, 21.1 cm (Standard length : SL); Lower : female, 16.9 cm SL, collected in June, 2014.

については、須永（1970）が仔稚魚の食性を調査しているが¹¹⁾、仔稚魚の発育状態については論じられておらず、さらに最も発育が著しい体長 20mm 未満の個体についてはほとんど情報が得られていない。本種が一般的コイ科魚類と異なる食性へと変化する時期の特定には、種特異性が顕在化する初期発育過程の精査が求められる。

仔稚魚の情報を効率よく集積する手法としては、一般に屋内における人工種苗を用いた研究がなされている^{12,13)}。屋内での種苗生産による個体を用いた研究では、野生下において成長に差を生じさせると考えられる環境要因や、栄養状態による発生速度の差を排した検証が可能となる。さらに、野生下では収集が極めて困難である発育段階を網羅した標本群を確保できるほか、自然下では観察が難しい発育段階に応じた行動の変化を記録できる。本研究では、本種の魚食性への適応に関する情報を集積するため、初期成長時における生物学的指標（Biological Scale）の構築を目的とし、人工繁殖個体を用いて発育段階を区分すると同時に初期飼育下における行動観察を試みた。

材料および方法

採卵・初期飼育条件

初期飼育には、2013年6月12日と7月5日に滋賀県真野川河口付近で採集された、自然成熟個体（雄3個体、雌5個体）から得られた受精卵を供した。卵および精液は、搾出法を用いた人工授精によって採取した。受精卵は、外観に異常を呈

していないものを選抜し、200粒を上限として複数の7l水槽（以下、飼育水槽）に収容し、飼育を開始した。飼育水槽は、水温 $23 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ 、長日環境（14h L-10h D）に保ったウォーターバス内に設置し、エアレーションを施した。孵化仔魚にはアルテミアのノープリウス幼生を1日2回、10時と17時に飽食量を給餌した。毎回の給餌時には斃死個体や残餌などをサイフォンで飼育水とともに吸い出し、減水分を事前に曝気し汲み置きした水で補填した。

発育段階区分

発育段階区分には、孵化仔魚を1-3日おきに3-5個体ずつ、飼育水槽から無作為に取り出して固定し、標本化したものを供した。固定液には10%ホルマリン溶液を用いた。得られた標本は、描画装置付きの双眼実体顕微鏡（SMZ-10：ニコン製）下で体型や鰭などを観察した後、外部形態をスケッチした。観察に際しては、顕微鏡に取り付けたデジタルカメラ（ $\mu 770\text{SW}$ ：OLYMPUS社）を用いて仔稚魚の左体側を撮影し、デジタル画像を画像解析ソフト（ImageJ, 1.4.3, Windows）に取り込んで全長（Total length：TL）を測定した。発育段階は、脊索の屈曲および鰭の形成過程に着目し、Hubbs（1943）、渡部・服部（1971）を参照し、前期仔魚期、後期仔魚期、稚魚期の3期ならびにStage A-Iの9段階に区分した^{14,15)}。

行動観察

毎日 10 時と 17 時の給餌時に、それぞれ 5 分間程度、目視により飼育水槽内の個体の遊泳行動ならびに摂餌行動を観察した。遊泳行動については仔稚魚の泳ぎ方と遊泳層に、摂餌行動については、餌に対する行動と摂餌の成功率に着目した。

結果

発育段階

2013 年 6 月 12 日と 7 月 6 日に行なった搾出採卵の結果、1 回目には約 840 粒、2 回目には約 1200 粒の卵が得られたが、不定形のものを含む多数の

未熟卵が同時に搾出されたため、正確な採卵数は計数できなかった。受精卵は採卵から 2 ないし 3 日目に孵化した。正確な産卵数が不明であるため孵化率は不明であるが、得られた孵化仔魚は 1 回目が 109 個体、2 回目が 141 個体と、いずれも 10 % 程度であった。

各発育ステージは、下記のとおり A-I に区分した。さらに、脊索が屈曲していないステージ A から D を前期仔魚期、脊索の上屈開始から終了と各鰭条が定数に達しないステージ E から H を後期仔魚期、全鰭条が定数に達したステージ I を稚魚期とした (Fig. 2)。

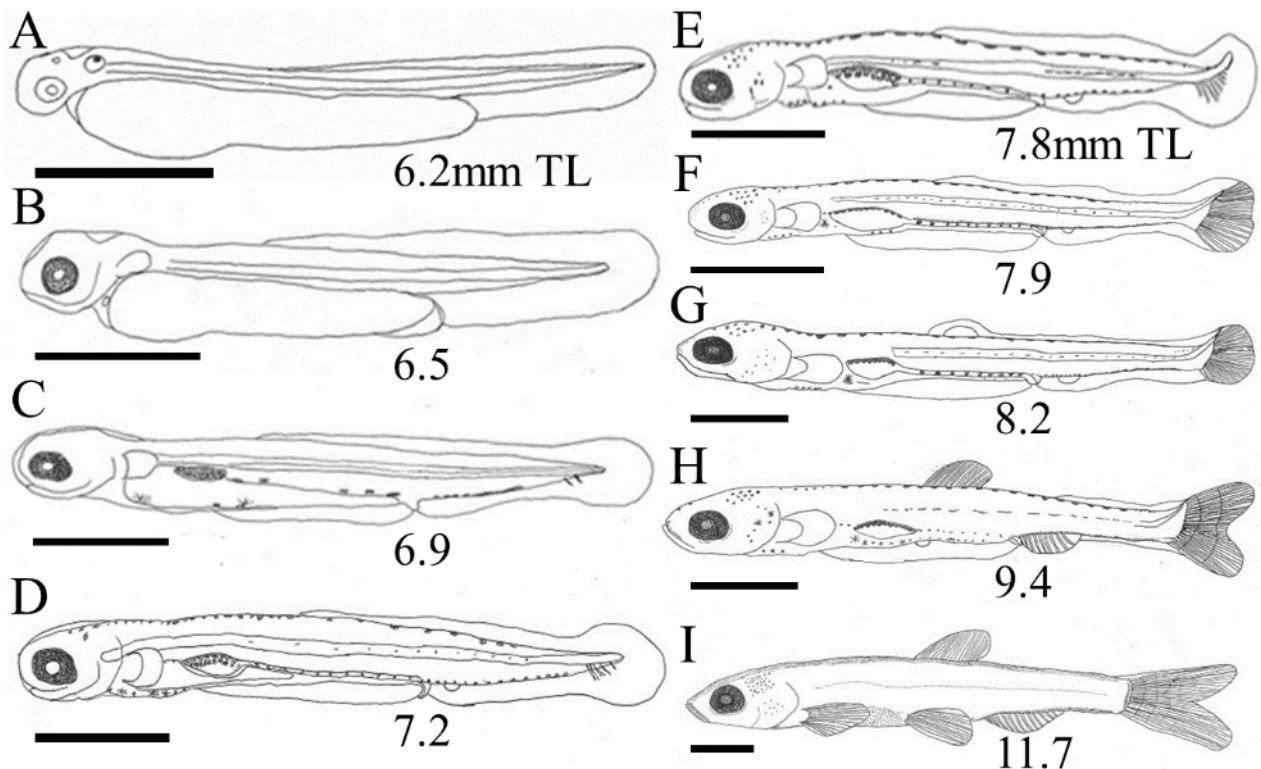


Fig. 2. Developmental stages of *Opsariichthys uncirostris uncirostris*. Pre-larvae (Stage A - D); Stage A : DAH 0, Stage B : DAH 1, Stage C : DAH3, Stage D : DAH 4. Post-larvae (Stage E - H); Stage E : DAH 6, Stage F : DAH 8, Stage G : DAH 16, Stage H : DAH 24. Juvenile; Stage I : DAH 70. Bar, indicate 1.0 mm.

Stage A (Fig. 2 A) : 孵化仔魚 (5.02 – 6.88 mm TL). 眼球表面に色素が現れず, いずれの鰭の原基も出現していない。

Stage B (Fig. 2 B) : DAH1 (Days After Hatching : 孵化後日数, 6.39 – 7.38 mm TL). 胸鰭が出現し, 眼球に黒色素が現れる。

Stage C (Fig. 2 C) : DAH3 (5.46 – 7.25 mm TL). 尾鰭原基が形成され, 開口する。

Stage D (Fig. 2 D) : DAH4 (6.82 – 7.82 mm TL). 臀鰭原基が形成される。

Stage E (Fig. 2 E) : DAH6 (7.32 – 8.32 mm TL). 脊索が上屈を開始する。

Stage F (Fig. 2 F) : DAH8 (7.27 – 8.28 mm TL). 尾鰭鰭条が定数に達すると同時に, 脊索の屈曲が完了する。

Stage G (Fig. 2 G) : DAH16 (8.01 – 8.76 mm TL). 背鰭原基が出現する。

Stage H (Fig. 2 H) : DAH24 (8.39 – 13.38 mm TL). 腹鰭原基が形成される。

Stage I (Fig. 2 I) : DAH70 (10.44 – 26.25 mm TL).

各鰭条が定数となり, 稚魚期に達する。

行動観察

孵化直後では, 全ての個体において運動性はまったく見られなかった。DAH1 では底面で運動を開始し, おおむね半数以上の個体が常時エアストーンの付近に集まっていた。DAH2 では, 中層付近まで泳出する個体が4個体程度出現した。DAH3 では, 開口する個体も出現するも摂餌行動は見られなかった。DAH5 では, 摂餌には至らないまでもアルテミアに興味を示す個体や表層付近まで泳出する個体が現れた。DAH8 では, 摂餌を開始する個体が生じたが, 体の前方に浮遊する餌に向かって直進するのみで摂食に失敗する例が多かった。DAH14 では, 餌の狙う傾向として横の餌を狙わず, 目の前の餌を狙う行動が頻繁に観察された。DAH17 では摂餌量が増え, ほぼ全ての個体が底層付近を遊泳していた。DAH24 になると底層付近を離れ, 中・表層を泳ぐ個体が多く生じた。

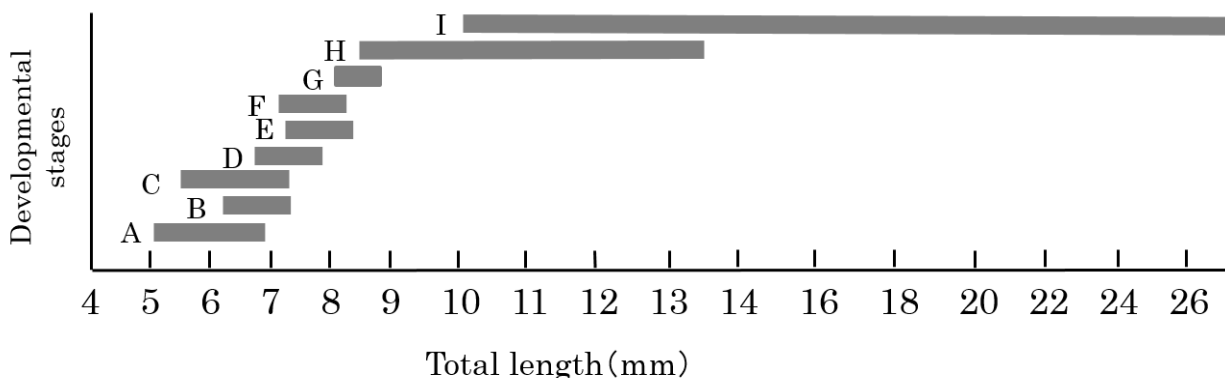


Fig. 3. Correlation between growth and development of *Opsariichthys uncirostris uncirostris*. The total lots for materials are 86.

考 察

初期発育特性

本種は、DAH3に開口し、DAH8で尾鰭の形成をほぼ完了した。さらに、同期間に胸鰭の発達が認められたことから、本種が発生初期に高い遊泳力を獲得することが確かめられた¹⁶⁾。胸鰭や尾鰭に比べて臀鰭、背鰭、腹鰭の形成が遅れるのは、産卵場である河川から琵琶湖のような広大な水域へ移行する時期が早く、発生初期の段階で回遊するための遊泳力が求められることが関係していると考えられた。本種の発育過程を近縁で雑食性を示すオイカワ *O. platypus* と比較した結果^{7,17)}、本種はDAH1の時点でDAH3のオイカワよりも発達した胸鰭を有していた。さらに、DAH4とDAH5では、両種とも胸鰭、尾鰭の原基が出現したが、臀鰭の原基は本種のみ出現していた。後期仔魚期(DAH14)においては、胸鰭、尾鰭は両種とも同じように発達したが、本種では背鰭がほぼ完成していたのに対し、オイカワではわずかに出現するのみであった。同様の傾向は臀鰭にも認められ

た。以上の結果は、本種の仔稚魚期における各鰭の発達はオイカワと比較して早期に生じ、高い遊泳力を獲得することで摂食開始直後から動物性餌料を追跡し捕食する能力を有することを強く示唆している。

初期生態と発育の相関

行動観察において、Stage Bでは、行動開始と同時に障害物の下に集合する傾向が認められ、本種が早期から遊泳力に長け、孵化後には負の走光性を有している可能性が示された。また、Stage C以降、開口後しばらく摂餌行動が見られなかったが、これは卵黄の吸収が終了していなかったためと考えられた。Stage Cでは尾鰭原基が、Stage Dでは臀鰭原基と胸鰭の伸長がそれぞれ確認されたことから、両期は遊泳・索餌能力が発達する期間と考えられた。Stage Fでは卵黄を完全に吸収し終え、摂餌行動が確認されたが、摂餌に失敗する個体が多く見られた。これは、この段階では各鰭が十分に発達せず、尾鰭と胸部の筋力から推力を、前進

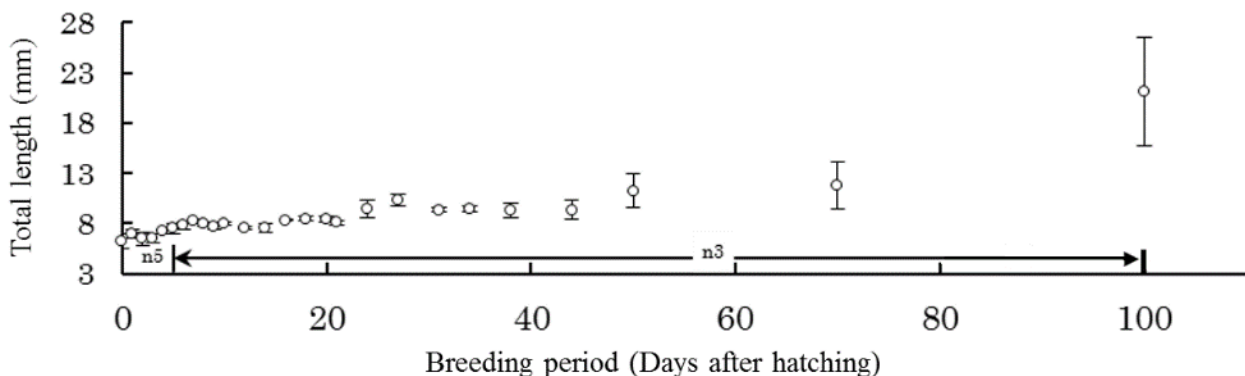


Fig. 4. Growth of larvae and juveniles of *Opsariichthys uncirostris uncirostris*. Circle expresses mean, and bar expresses a standard deviation value.

が可能となる一方で、方向転換など細かい動作に用いられる胸鰭や腹鰭がまだ十分に発達していないためだと推察された。以上により、遊泳関連形質である尾鰭が DAH8 までに著しく変化したことにより、本種の発育過程においては、DAH 0 - 8 まで (Stage A - F) の期間が重要と示された。

行動観察の結果、DAH8 以降になると底層部を離れ、中・表層部を泳ぐ個体が多く見られるようになった。遊泳層の変化は、尾鰭の鰭条数が定数に達し、尾鰭が完成したことにより遊泳力が向上したためと考えられる。また、Stage F 以降、8 mm 以下の個体が底層部に集中する傾向が認められた。成長差は栄養不足による成長不良によって生じたと考えられ、仔稚魚の摂餌成功率に差が生じている可能性が示唆される。本種の初期段階における発育と成長の相関から (Fig. 3)、仔魚の全長が 6 - 9 mm へ成長する期間に Stage A - F へと著しく発育し、発育上重要な期間と確かめられた。さらに、仔稚魚の成長曲線から、本種が DAH20 付近まで急速に成長することが示され (Fig.4)、さらに発育初期の段階で尾鰭、臀鰭、胸鰭などの各鰭の出現による運動能力の獲得や開口することによる摂餌の開始など生存に重要な要素を獲得すると推察された。また、DAH20 以降に成長率が緩やかになったが、これは体が量的な成長よりも各鰭の鰭条形成など質的な成長が優先される時期に入ったことによると考えられる。その後、DAH60 頃から成長率は再び上昇したが、この変化は本種の初期発育における各鰭の形成が約 2 ヶ月間でほぼ完

了し、自身の体を形成する仔魚期を脱することを示唆している。以上の結果に加え、須永 (1970) では体長 20 - 50 mm の仔稚魚がオナガミジンコ属の 1 種である *Diaphanosoma brachyurum* やハリナガミジンコ *Daphnia longispina* を好むと報告されていることから、本種の仔稚魚は開口の直後から浮遊性動物プランクトンを選択的に捕食し、成長に伴って魚食性に移行していると判断された。

本研究により、本種は、仔魚期の早期に尾鰭など遊泳関連形質を発達させ、高い遊泳能力を獲得することが示された。本成果は、今まで不十分であった仔稚魚の発育段階の情報を収集し、早期に高い遊泳力を獲得するという特異な生態を解明するという課題をこなしたものである。今後は、稚魚期移行後の形態変化や摂餌あるいは消化器官などを対象とした、より詳細な発育過程の追跡が期待される。

要 約

本研究では、ハスの初期発育の特異性を解き明かすため、生物学的指標 (Biological Scale) の構築を目的とし、人工繁殖個体を用いて発育段階を区分すると同時に初期飼育下における行動観察を行なった。供試魚には自然成熟個体を親魚とし、搾出法を用いた人工授精によって受精卵を収集した。発育段階は、脊索の屈曲と鰭の形成過程に着目し、3 期 9 段階に区分した。受精卵は、授精から 2 ないし 3 日後に孵化した。孵化仔魚には、眼球に色素が現れておらず、運動性が見られなかつ

た。孵化後1日目(DAH1)には、胸鰭が出現し、眼球に色素が現れ、底面上で運動を開始した。DAH3には、尾鰭原基の形成、開口が確認された。DAH4には、臀鰭原基が形成された。DAH6には、脊索の上屈が観察された。DAH8には、尾鰭鰭条が定数に達し、脊索の屈曲が完了した。DAH16には背鰭原基が観察された。DAH24には腹鰭原基が形成された。DAH70には全鰭条が定数となり、稚魚期に達した。ハスの鰭の形成時期は、近縁であるオイカワよりも早く、本種が仔稚魚期に高い遊泳力を獲得し、摂食開始直後から動物性餌料を追跡し捕食することを強く示唆している。また、DAH8までに遊泳関連形質である胸鰭、尾鰭が著しく変化したことから、本種の発育過程においては、DAH0-8までのステージA-Fの期間が重要であると推察される。

謝 辞

近畿大学農学部水圏生態学研究室の北川忠生准教授、早坂大亮講師からは、研究全般において熱心なご指導を賜った。川瀬成吾博士、ならびに小西雅樹氏、井藤大樹氏、乾 偉大氏をはじめとする院生諸氏からは、実験親魚を提供いただくとともに多くの場面で助言、協力をいただいた。ここに記して深謝の意を表す。

引用文献

1) 福井県. 2002. 淡水魚. pp. 95-114. 福井県の絶滅のおそれのある野生動物-福井県レ

ッドデータブック(動物編). 福井県自然保護課, 福井.

- 2) 西野麻知子. 1995. 沖合生態系の異変に伴う食物連鎖構造の解析. 琵琶湖研究所所報, 14: 30-35.
- 3) 環境省. 2013. 環境省第4次レッドリスト 汽水・淡水魚. 7pp. 環境省.
- 4) 中村守純. 1951. 琵琶湖産ハスの生活史. 資源科学研究所彙報, 19-21: 70-78.
- 5) 細谷和海. 2000. ハス. 落合 明(編) 魚類解剖大図鑑 図解編, pp. 93-96. 緑書房, 東京.
- 6) 森宗智彦・足羽 寛・細谷和海. 2006. ハス属とオイカワ属魚類における腸の種間比較. 日本生物地理学会会報, 61: 99-108.
- 7) 中村守純. 1969. 日本のコイ科魚類. 455 pp, 資源科学研究所.
- 8) 田中 晋. 1970 a. びわ湖におけるハスの成長に関する研究 I. 産卵群標本を用いて推定した各年令時における体長と成長曲線について. 日本生態学会誌, 20: 13-25.
- 9) 田中 晋. 1970 b. びわ湖におけるハスの成長に関する研究 II 成長過程にみられる成長の個体変異と補償作用について. 日本生態学会誌, 20: 80-92.
- 10) 内田恵太郎. 1939. コウライハス. pp. 350-354. 朝鮮魚類誌. 朝鮮総督府水産試験場.
- 11) 須永哲雄, 1970, 魚類の摂餌量と食物選択性の関係について I. ハス稚魚の食物選択. 日

- 本生態学会誌, 20 : 129-137.
- 12) Sakai, H. 1990. Larval developmental intervals in *Tribolodon hakonensis* (Cyprinidae). 魚類学雑誌, 37 : 17-28.
- 13) 勝呂尚之. 2013. 日本産希少淡水魚の保護増殖に関する研究. 近畿大学農学部紀要, 46 : 133-248.
- 14) Hubbs, C. L. 1943. Terminology of early stages of fishes. *Copeia*, 1943 : 260.
- 15) 渡部泰輔・服部茂昌. 1971. 魚類の発育段階の形態的区分とそれらの生態的特徴. 東海区. 水産研究所業績 C 集"さかな", 7 : 54-59.
- 16) 福原 修. 1976. マダイ仔稚魚の形態学的研究-I 鰭の形成について. 南西海区水産研究所研究報告, 9 : 1-11.
- 17) 岡田彌一郎・清石禮造. 1936. 日本産淡水魚の仔魚及び稚魚の形態並に生態的研究 (III). 水産研究誌, 31 : 687-696.