

シマアジの群れ行動の個体発生に関する研究

The Ontogeny of Schooling Behaviour in the Striped Jack Pseudocaranx dentex

益 田 玲 爾

1995

①
シマアジの群れ行動の個体発生に関する研究

The ontogeny of schooling behaviour
in the striped jack *Pseudocaranx dentex*

東京大学海洋研究所 漁業測定部門

益田 玲爾

指導教官 東京大学教授

塚本 勝巳

1995年3月

目次

第1章 緒論	1
第2章 シマアジの生活史特性と群れ行動	
第1節 遺伝的多型	5
第2節 分布および接岸回遊	10
第3節 索餌行動	33
第4節 考察	41
第3章 群れの維持機構	
第1節 視覚	46
第2節 群れサイズ	60
第3節 照度変化	63
第4節 考察	71
第4章 器官形成と走性の発達	
第1節 器官形成	75
第2節 走性	99
第3節 考察	110
第5章 群れ行動と寄りつき行動の発達	
第1節 寄りつき行動	116
第2節 群れ行動	125
第3節 考察	131
第6章 行動の発達と環境要因	
第1節 水温の影響	134
第2節 高度不飽和脂肪酸の影響	141
第3節 DHAの脳への取込み	160
第4節 考察	167
第7章 総合考察	
第1節 脳の発達とDHA	170
第2節 シマアジの生活史と回遊	170
第3節 群れ行動の生態的意義	175
第4節 海洋牧場の展望	176
要約	179
謝辞	182
引用文献	184

第1章 緒論

アリストテレスはその著書「動物誌(島崎訳, 1968)」の中で、網で取り囲まれる魚を「群遊魚」と定義している。またその群遊魚の例として、マグロ、ハゼ、ボラ、カマス、トウゴロウイワシ、ダツ、サバなどとともに、シマアジの名を挙げている。アリストテレスがここでシマアジ *σαυροδ* と呼んでいるのは、ギリシャで今日でも食用にされている *Caranx trachurus* で、本邦のシマアジ *Pseudocaranx dentex* とは近縁の魚である。「動物誌」にはまた、「群遊性の魚には必ずリーダーがいる」こと、「同じ種類の魚ばかりでなく、(異魚種でも) 同じ所や近い所で餌を取るものは、餌が豊富ならば群遊する」ことなどが記されている(前掲書)。

アリストテレスがいかなる観察をもとにこうした記述をしたかは不明であるが、古代ギリシャの自然科学者もまた、群れというテーマに魅かれていたことは確かである。

近現代の魚群に関する研究は、Parr (1927) による群れの定義に始まるといっ
てよいであろう。彼は魚の群れ(school)を「顕著な持続性を有し、個体同士が
習慣的に時空を共有する魚の集団」として定義している。これを受けて
Keenleyside (1955) はschoolを「ある魚が他の1尾以上の魚に反応して、その近く
に留まる結果形成される集団」としている。Breder and Halpern (1946) はschool
をより狭義に解釈し、「全ての個体が同一の方向を向き、均等な距離を保ち、
同一の速度で遊泳する魚の集団」として定義しており、ニシンやサバはschool
を形成するが、コイ科の魚のそれはaggregationとよぶべきであろうと考えてい
る。Shaw (1967) はBrederの定義を発展させて、aggregationとschoolingは、とも
に相互誘引による行動であり、両者は相互に変わりうるものとして定義した。
Shaw (1960; 1961; 1965; 1967; 1978) は主としてトウゴロウイワシの仲間を材料
に用いて、視運動反応や個体間の誘引性について解析した。また受精卵からの
個別飼育を行い、仔魚から単独で飼育された個体同士でも、4時間の馴致の後
には群れを形成できることを示した。一方Radakov (1973) は、Brederの定義を
より拡大し、schoolの定義を「互いに接近しあって形成される魚の集団」とし
ている。

Pitcher (1982) はさらに、「社会的な要因により行動をとる魚の集団」

の意味で"shoal"という用語を導入し、shoalが移動するときに、「斉一性と極性を維持して遊泳する」schoolになるとした。Pitcherらのグループはビデオシステムを駆使して、大規模水槽で自由遊泳するサバやボラック *Pollachius virens* (タラの類)の群れの三次元構造を解析した。その結果サバやニシンが群れの中で、自らと近いサイズの個体を隣接個体として選択することや、視覚を奪ったボラックが側線感覚のみで群れに加わることができることなどを示し、群れ維持のメカニズムについて重要な知見を得た (Pitcher et al., 1973; 1975; 1976; 1979a; 1979b; 1982; 1985)。また群れの生態的意義についても、摂餌や捕食者の回避のために、あるいは学習の場として役立っていることを、主に淡水魚を使って実験的に示している (Pitcher et al., 1982a; 1983a; 1983b 1986; 1987; 1988; 1992)。

近現代の魚群に関する研究には、大きな二つの流れとして、Breder, Shawらの生態学的な興味によるものと、Radakovに代表される漁業生物学的な立場のものがある (井上, 1981)。我が国では青木が生態学的立場から、群れの三次元モデルの詳細な解析や、メダカを材料とした個別飼育の実験などで成果を上げた (Aoki, 1980a; 1980b; 1983; 1985)。一方、井上らは漁網に対する魚群の行動を様々な角度から研究した (井上, 1978; 1985)。

有史以前からヒトは魚の群れを見て、どうすれば一時にすべての個体を洩れなく捕らえられるかと腐心してきたであろう。そうした視点が、冒頭で引用したギリシャの大科学者が残した「群遊魚」の定義にも反映している。しかし、現在の漁獲能力をもってすれば、ある一つの資源を絶滅させることなどたやすい (塚本, 1993) といわれている今日、「いかにして効率よく捕るか」を考えればよい時代は終りを告げようとしている。これからの漁業で必要なのは、魚を管理し、それを捕る人間を管理することであろう。整然とした群れを作る水産重要種の多獲性魚類を適性管理し、資源として持続的利用を図るためには、これらの生活史パラメータを明らかにするだけではなく、その生活史のほとんど全ての局面で維持される群れ行動について理解を深める必要があろう。即ち、「なぜ群れを作るのか」、「どのようにして群れは維持されるか」、「いつどのようにして群れ行動は発現するか」といった、生理・生態学的・行動学的知見は、後に述べる海洋牧場の実現に不可欠と考えられる。そこで本論文は、顕著な群れ行動を示すシマアジを主として用い、その群れ行動の発現と発達のプロセスを明らかにし、行動発現のメカニズムを解明することを目的とした。

以下に本論文の概要を示す。

本章の緒論に続き、第2章ではシマアジの分布や回遊、摂餌行動について観察を行い、群れ行動の生態学的側面を検討した。第3章では、シマアジの群れは視覚により維持されていることを水槽実験により確認した。第4章では、シマアジの器官形成と各種の走性の発現・発達の過程を追ひ、両者の相互関係を把握した。第5章では群れ行動の発現・発達の過程を解析し、前章の結果と比較した。第6章では環境条件が行動の発達に及ぼす影響を検討する目的で、特に餌料中の高度不飽和脂肪酸が群れ行動の発現に果たす役割と、群れの発現メカニズムについて考察した。第7章では実験室における群れ行動の実験結果と野外における生態学的観察結果を対応させて、天然におけるシマアジの群れ行動の発現過程について再構築を試みた。続いて、本論文で得られた知見が来るべき時代の海洋牧場の実現に向けて、どのような形で応用が可能であるかを検討した。

用語の定義

本論で用いた用語は以下のように定義した。“群れ”に関する以下の定義は、Breder (1946), Keenleyside (1955) 及び Shaw (1967) のそれを敷衍したものである。群れの内的側面を解析するには、外見による定義の方が都合が良いと考え、群れの社会行動学的な意味を含めた定義付けを行っている Pitcher (1983) の "shoal" を排し、あえて単純な Keenleyside らの定義を用いた。

群れ (= 魚群) (school): ある魚が他の1尾以上の魚に反応して、相互に誘引され近くに留まる結果形成される集団。可逆的に転換する群泳と群がりの2つの状態を呈する。

群泳 (schooling): 移動している状態の群れ。各個体の遊泳速度が均一で、頭位交角・個体間距離が小さい。Breder (1946) のいう school。

群がり (aggregation): 静止した状態の群れ。頭位交角の斉一性はないが、個体間距離は小さい。

光走性 (phototaxis): 光刺激に向かって定位または遊泳する行動。

目標走性 (telotaxis): 網膜上の一点に、一定の視覚刺激を維持し続けようとして定位または遊泳する行動。

水流走性 (rheotaxis): 水流に逆行して定位または遊泳する行動。

寄りつき (association): 魚が浮体や岩礁、ときには大型の他魚種を目標物としてこれに接近し、近くに定位または周囲を遊泳する行動。

基盤 (reference): 魚が「寄りつく」際の定位目標。通常は人工的な浮体を指す。

第2章 群れ行動と生態

飼育条件下におかれた魚の行動は、環境を制御しやすく観察が容易である反面、人為的な影響を強く受けるため、誤った結論を導く危険性もある。そこで室内実験に先立ち、天然における知見を集積し、群れがその種の生活史でどのような生態的意義を持つのかを理解しておくことは極めて重要なことと考えられる。

天然シマアジの生態については、小笠原において繁殖生態を調べた村井ら(1985)や沖縄島の漁獲サンプルを調べた金城ら(1993)の研究がある。しかしこれらは、幼魚および繁殖期の成魚を扱ったもので、5cm以下の仔稚魚や、未成魚から繁殖前の成魚に関する情報は皆無である。一方分類学的には混乱しており(Gushiken, 1983)、また最近、脊椎骨数の異なる2型が発見され、脊椎骨数が25のシマアジはAタイプ、24のものはBタイプと呼称されている(Yamaoka *et al.*, 1992)。これらの2タイプはアイソザイム分析の結果、遺伝的に顕著に異なることが確認されものの(Yamaoka *et al.*, 1992)、両者の分布の違いについての記載はない。

そこで第1節ではまず、シマアジの分類を再検討し研究対象を正確に判別する手法を確立するために、ミトコンドリアDNA(mtDNA)の制限酵素切断型多型を用いて、A・B両タイプの従来の判別法を再検討した。第2節では、A・B両タイプの地理分布と回遊経路について検討し、第3節では索餌行動について述べた。そして第4節では、生態調査の結果と漁獲情報を従来の知見と照合し、本魚種の生活史特性について整理するとともに、群れの生態的意義について考察を加えた。

第1節 遺伝的多型

1. 材料および方法

材料 大分県蒲江町および小笠原父島周辺で得られたシマアジ計154尾を用いた(表2-1)。大分の個体は、1992年4月および5月に水深5~12mの沿岸で、棒受け網により採集した77個体(定点サンプル)と、1991年3月から翌年8月にかけて定置網に入網した56個体(定置網サンプル)を材料とした。小笠原のシマアジは、1992年6月から7月にかけて小笠原諸島兄島滝之浦において釣獲およびヤスによ

表2-1 脊椎骨の計数および遺伝解析(カッコ内)に用いたシマアジの採集地点・時期および解析尾数.

コード	採集地点	採集日時	採集方法	天然/養殖	分析個体数		
					Aタイプ	Bタイプ	合計
OT-1	大分	1992年4・5月	棒受け網	天然	73 (2)	4 (2)	77 (4)
OT-2	大分	1991年5月~1992年8月	定置網	天然	45 (7)	11 (5)	56 (12)
OG-1	小笠原	1992年6・7月	釣獲	天然	0	9 (4)	9 (4)
OG-2	小笠原	1992年6月	-	養殖	1 (1)	5 (1)	6 (2)
OG-3	小笠原	1992年6月	-	養殖	2 (1)	4 (1)	6 (2)
合計					121 (11)	33 (13)	154 (24)

表2-2 各制限酵素で切断したA・B両タイプシマアジのmtDNAの断片長(塩基対数).

<i>Afa</i> I		<i>Hae</i> III		<i>Hha</i> I		<i>Hinf</i> I		<i>Hpa</i> II		<i>Mbo</i> I	
A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
570	570	300	500	300	300	420	340	430	430	200	260
		200	70	220	220	150	230	140	140	200	200
		70		50	50					110	110
										60	

り採集した9個体と、小笠原海洋牧場および小笠原水産センターにおいて、小笠原で採捕した天然魚を親魚として人工種苗生産した各6個体、計12個体を材料とした。採集地点および採集方法については、第2節で詳述する。

これらの個体は全長、尾又長、体高、体重を測定後、ソフトックス(軟X線)を用いて脊椎骨数を計数した。また、大分および小笠原のサンプルからそれぞれ16個体と8個体、合計24個体を選びミトコンドリアDNAの解析に供した。

粗全DNAの調製 粗全DNAの分離は沼知ら(1992)の方法に従った。各個体の背側より約0.1gの筋組織を切り出して、HMWbuffer (10mM Tris, 10mM NaCl, 50mM EDTA, pH 8.0) 500 μ l と20% SDS 25 μ l の混合溶液に溶かし、Protease K (20mg/ml) を40 μ l 加えて37°Cで1昼夜おいた。試料に5M NaClを25 μ l 加え5分間攪拌し、さらにクロロフォルム・フェノール500 μ l を加えて15分攪拌後、10,000 \times gで15分間遠心してタンパクを除いた。上層を別のチューブに移し、水層に含まれる有機溶媒を除去するためエチルエーテル750 μ l を加え、攪拌した後軽く遠心してエーテル層を捨てた。エタノール80 μ l を加え、-20°Cで1昼夜放置した。これを10,000 \times gで15分間遠心し、上澄みを捨てた。70% エタノールを1ml 加えてさらに同様に遠心し、上澄みを捨てて得た沈澱をTE buffer (10mM Tris-HCl pH8.0, 1mM EDTA) 300 μ l に溶解し粗全DNA試料とした。

PCR法 PCR法によりmtDNAの16S-rRNA領域の増幅を行った。粗全DNA 1 μ g とdNTP 80 μ M, Tris-HCl pH 9.0 50mM, NaCl 50mM, MgCl₂ 1.5mM, 16S primer I および IV それぞれ1 μ M, Taq DNA Polymerase 2単位の混合液にDWを加え50 μ l とした。Primerの配列は以下の通りである。I: 5'-CGC CT(G/C) TT(T/G) (A/C)(T/C/A)(C/T) AAA AAC AT-3', IV: 5'-CCG GT(C/T) TGA ACT CAG ATC A(C/T)G T-3'。この試料について、94°C30秒、50°C30秒、72°C60秒を1サイクルとして30サイクルのPCRを行った。

消化 予備実験で6種類の4塩基対認識酵素 (*Afa* I, *Hae* III, *Hha* I, *Hinf* I, *Hpa* II および *Mbo* I: 宝酒造)を試みた結果、そのうち3種類 (*Hae* III, *Hinf* I, *Mbo* I) で両タイプが識別可能であった。そこでこの3種類の酵素を、2 μ l のPCR産物に0.4 μ l (0.48単位)の割合で加えて消化した。

泳動 TAE buffer を用いて1.6%のゲルを調製し、100V, 65mAの水平ゲル電気泳動によって泳動を行った。泳動後ゲルは約0.01%のエチジウムブロマイド溶液に10分間浸し、310nmのUV光下で発色させ、泳動像をポラロイドカメラで撮影した。6種類の酵素で認識された変異について、Nei and Li (1978)の方法によ

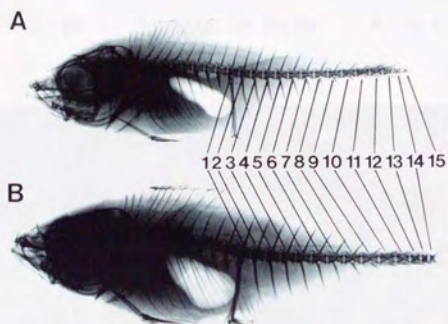


図2-1 シマアジの骨格の軟X線写真. A: Aタイプ (全長94.2mm), B: Bタイプ (全長103.5mm). 尾椎の数が, 前者は15, 後者は14であるため, 脊椎骨数はAタイプで25, Bタイプで24となる.

Hae III						m	Hinf I						m	Mbo I					
A1	A2	B1	B2	B3	B4		A1	A2	B1	B2	B3	B4		A1	A2	B1	B2	B3	B4



図2-2 AタイプとBタイプのシマアジのmtDNA切断片の電気泳動パターン。
A1とA2は大分のAタイプ、B1とB2は大分のBタイプ、B3とB4は小笠原のBタイプを表わす。マーカー (m) は、*Hinc II* で切断した ϕ X174.

り、両タイプの遺伝的距離を求めた。

2. 結果および考察

脊椎骨数 ソフテックス写真から、A、B両タイプは容易に識別できた。即ち、腹椎はともに10であり、尾椎は前者は15、後者は14であるため、脊椎骨数はAタイプで25、Bタイプで24となっていた(図2-1)。

大分のサンプルでは、棒受け網サンプル77個体中4個体(約5%)が脊椎骨数24のBタイプであり、他の73個体は脊椎骨数25のAタイプであった。また定置網サンプルでは56個体中11個体(約20%)が脊椎骨数24であり他の45個体の脊椎骨数は25であった(表2-1)。

小笠原のサンプルでは、天然の9個体は全て脊椎骨数24であった。また海洋牧場および水産センターから貰い受けた、小笠原の天然シマアジを親魚とする人工種苗シマアジでは、12個体中9個体は脊椎骨数24、3個体は脊椎骨数25であった(表2-1)。

mtDNA解析 *Hae* III、*Hinf* Iおよび*Mbo* Iの3酵素による消化結果から、大分のAタイプとBタイプの間で4部位の遺伝子の置き変わりが確認された(図2-2、表2-2)。また小笠原サンプルは天然・養成とも大分のBタイプと同様の泳動結果であった。これらのことから大分のBタイプが小笠原の個体と遺伝的に近いことが示された。また小笠原サンプルのうち養成群中に2尾いた脊椎骨数25の個体は、他の小笠原サンプルや大分のBタイプと同様な泳動結果であった。

A、B両タイプ間の遺伝的距離(D)は0.073と計算され、Yamaoka *et al.* (1992)がアイソザイム分析から求めた $D=0.095$ に近い値である。またリボゾームRNAをコードした領域は、mtDNAの中でも変異の生じにくい保守的な領域とされていることから(長谷川, 1989)、今回示された16S-rRNAにおける大分のAタイプとBタイプの間での4部位の置き変わりは顕著であり、両タイプの間で交配は行われていないものと考えられる。

第2節 分布および接岸回遊

1. 材料および方法

大分県蒲江町地先の天然シマアジ稚魚 1992年4月から同年10月まで毎月1回、大分県蒲江町元猿地先において天然シマアジの生態調査を行った。砂浜域2点、岩礁域4点の合計6定点を設けた(図2-3)。また1994年4月には、新たに岩礁域の



図2-3 大分県蒲江町地先のシマアジ調査定点.

定点を加えた7定点で調査を行った。調査に際しては、冷凍オキアミの入った餌かごを設置し、シマアジの蛸集状況を潜水観察および漁獲により調べた。

St.1 (水深8m) およびSt.2 (水深12m) は外洋に面する磯根で、蒲江元猿6号定置網の垣網の南に位置する。周辺ではムツの群れが常時みられ、キュウセンやオハグロベラなどのベラ類が多い。St.3 (水深5m) は岸に近い岩礁で、メジナやニザダイの群れと各種ベラ類が観察される。St.4 (水深4m) およびSt.5 (水深8m) は砂地で、所々に磯根があり、マアジやキビナゴの群れがよく見られる。St.6 (水深9m) は岸に近い岩礁で、岸から淡水が常に流入している。出現する魚種としてはイシダイやニザダイ、ブダイ、ベラ類、キタマクラがよく見られる。St.7は港に近い水深5m程度の岩礁域で、クロホシイシモチの大群が見られる。

餌かご設置後1時間以上経過した後、これを中心に半径10～20mの円状の水域で15～30分間潜水観察を行い、シマアジの有無・サイズ・成群状態を観察した。水の透明度は高く、調査期間を通じて、5～10m以上は見通せた。観察の後、かごに蛸集した全てのシマアジを小型の変形棒受け網により採集した。1992年の採集個体は全個体について全長を計測し、またソフテックスにより脊椎骨数を計数した。1994年には目視観察のみを行った。また、1991年3月から1992年8月までの期間、蒲江町元猿地先の6号定置網に入網したシマアジ稚魚を採集し、全長と脊椎骨数を測定した。本定置網の垣網は岸から約50m離れた水深5m地点から始まり、袋網部の水深は約30mである。キビナゴ、マアジ、ヒラソウダ、タチウオなどの主たる漁獲物とともに、シマアジ稚魚が1カ月平均数尾程度混獲される。

小笠原諸島のシマアジの分布調査 小笠原父島列島21地点および母島周辺4地点において潜水調査を行い、シマアジの分布状態を調べた(図2-4～7)。調査は、素潜りおよびスキューバ潜水によって行い、原則として2人以上で1地点当たり15分間以上潜水し、シマアジの尾数とサイズ、他の魚種の組成の特徴等を目視により観察した。

小笠原父島宮之浜における定点調査 小笠原父島の宮之浜において昼夜計6回の潜水調査を行い、シマアジの出現状況を調査した(図2-7)。宮之浜南西岸から北東岸へ向かう約210mの測線(Leg.1)と、宮之浜のリーフエッジから岸へ戻る約170mの測線(Leg.2)を設けた。調査線は幅3mとし、調査時にはナビゲーターがコンパスと山立てにより調査線を辿りつつ、調査線に出現する魚の種類と個体数を水中で記録した。



図2-4 小笠原父島列島のシマアジ調査地点.



図2-5 小笠原母島のシマアジ調査地点.



図2-6 滝之浦湾の潜水観察地点と沈船の位置.

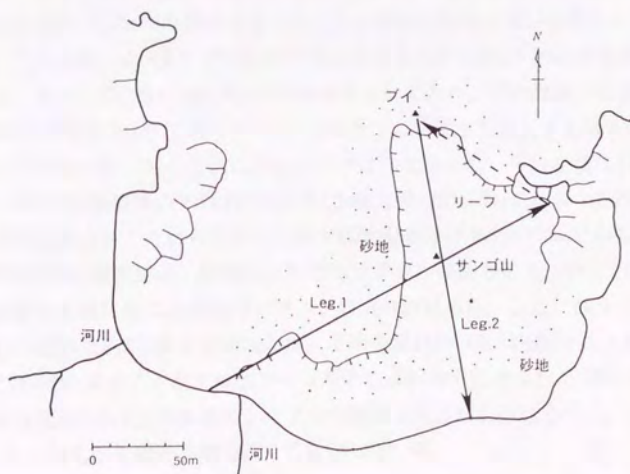


図2-7 小笠原父島の宮之浜におけるシマアジの潜水観察測線.

2. 結果および考察

大分県蒲江町地先の天然シマアジ稚魚 1992年の調査時における、各定点の平均水温とA・B両タイプシマアジの採集尾数の合計を図2-8に示した。シマアジは1992年4月、5月および7月と、1994年4月に確認された。シマアジは10~20尾程度の群れで出現することが多く、餌かごから流れ出るオキアミをつついてさかんに摂餌した(図2-9A)。餌かごから離れて観察者に向かって泳いで来ることもあり、スキューバの気泡をつつく行動がしばしば見られた。餌かごにはシマアジの他、メジナ(全長7~15cm)、トウゴロウイワシ(全長5~10cm)、タカベ(全長4~10cm)等の稚魚が数尾から数十尾集まった。しかし、餌かごを移動して魚を誘導した際、これにもっともよく追隨したのはシマアジで、他の魚種は途中で餌かごから離散した。

1992年4月には定点による体長の差が大きかった(図2-10; 図2-11)。St.1の個体はほとんどが全長8~9.5cmであり、サイズのそろった個体が密な群れを形成していた。St.2の個体は全長8~13cmまでとばらつきが大きく、粗な群れを形成しており、ムツの群れと混合群を作ることも多かった。岸に近いSt.3の個体は全長5~7cmとやや小型であった。St.6の個体はメジナと混合群を形成していた。St.4およびSt.5ではシマアジは採集されなかった。4月の採集個体のうち最小のものは、St.3でとれた全長48.6mmの個体であった。また最大のものはSt.2で採集された全長132.2mmの個体であった。この個体は脊椎骨数24のBタイプのもので、これを除いたAタイプのものでは同じくSt.2の全長129.7mmの魚が最大であった。Bタイプの魚は他にもう1個体採集されており、これはSt.1の標本中最大個体(全長103.5mm)であった。5月の調査では、淡水の流入するSt.6でのみシマアジが採集され、他の定点にはシマアジはいなかった。平均全長は11.7cmであり、4月の採集個体の平均(9.2cm)を2.5cm上回った。7月にはSt.1で29尾のシマアジが採集され、これらの平均全長±標準偏差は14.9±0.95cmであった。

1994年4月の調査では、St.6および7でシマアジが確認された。St.6では餌かごを設置する前に既に約40尾のシマアジの群れが見られ、ここに餌かごを置くと群れの尾数は約200尾まで増加した。平均全長は5~10cm程度であった。また、St.7では3尾のシマアジがクロホシイシモチの群れの中に見られた(図2-9B)。

これまで100尾以上の多数のシマアジが観察または採集されたSt.1、2および6は、いずれも定置網の垣網の近くに位置している。

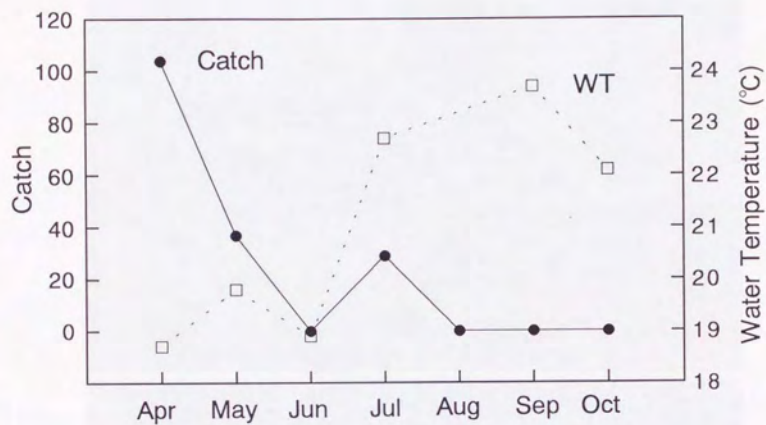


図2-8 大分県蒲江町の1992年シマアジ調査における採集尾数と水温変化.

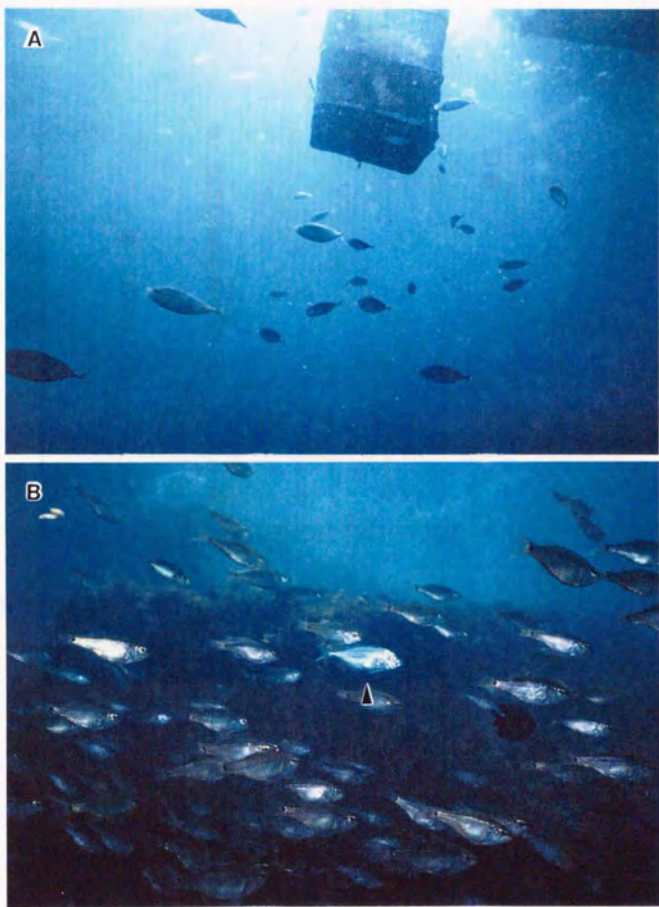


図2-9 大分県蒲江町で潜水観察されたシマアジ。A: 餌かごに寄り付くシマアジ, B: クロホシイシモチの群れに混入したシマアジ (▲)。

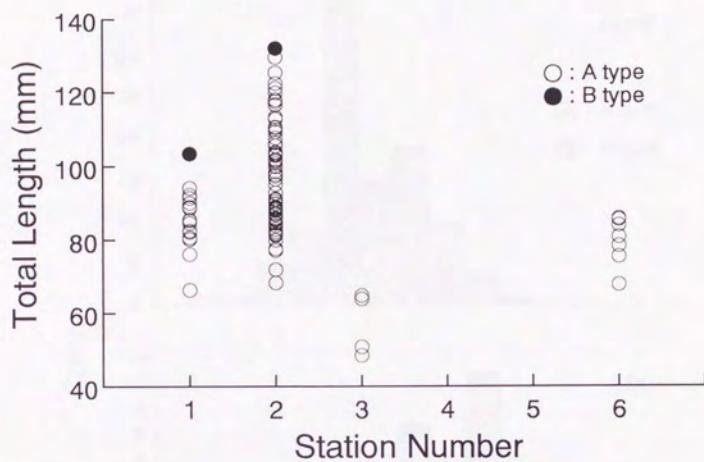


図2-10 1992年4月に大分県蒲江町の各調査定点で採集されたシマアジの全長.

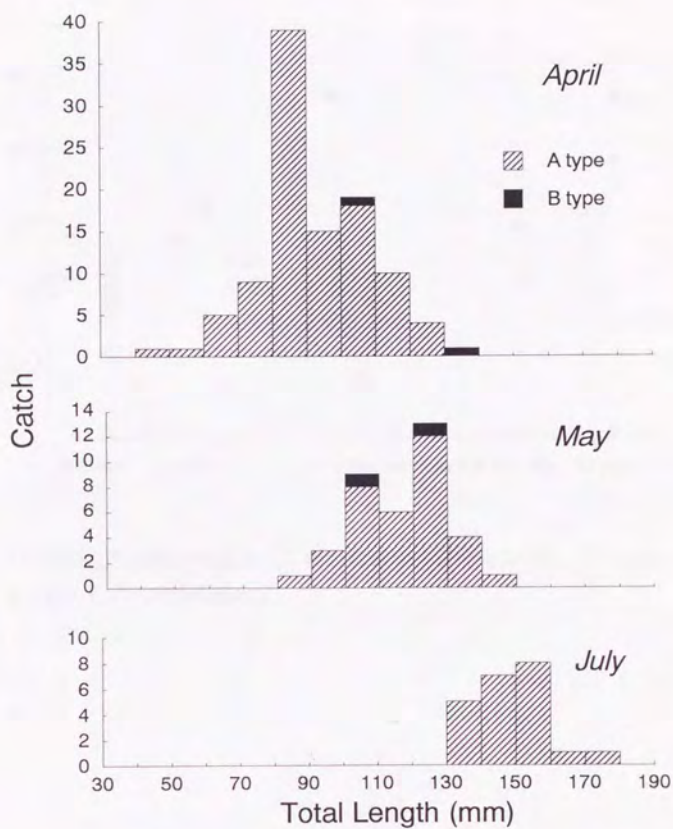


図2-11 大分県蒲江町沿岸で採集したシマアジの全長組成.

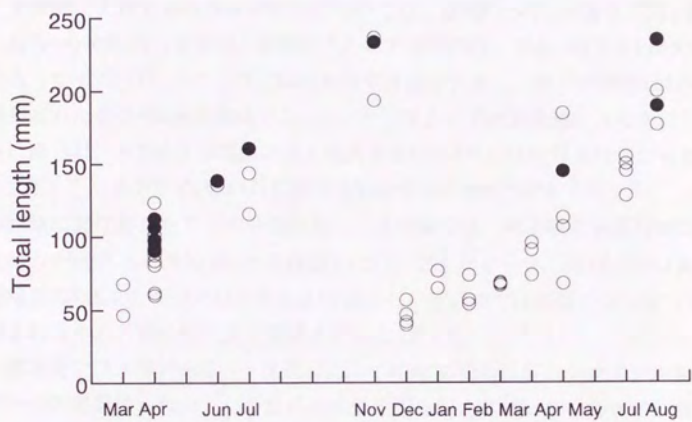


図2-12 大分県蒲江町元猿の定置網に入網したシマアジ稚魚の全長. ○はAタイプ, ●はBタイプの個体を表わす.

前述の通り定点調査の採集個体77個体には、Bタイプが4個体(約5%)含まれていたが、これらのBタイプシマアジはAタイプの群れに混ざって行動しており、潜水観察で行動の差異を識別することは出来なかった。

定置網に入網するシマアジ稚魚については、第1節で示した通り56尾(全長40~237mm)を解析した結果、45尾がAタイプ(約80%)、11尾(約20%)がBタイプであった(図2-12)。Aタイプは12月から定置網に入網し、最小の個体は12月に採集された全長40mmの個体であった。一方Bタイプが定置網に入るのは4~11月に限られ、Aタイプ小型魚の多く加入する12~3月には採集されなかった。またBタイプの最小サイズは4月に採集された全長91mmの個体であった。

小笠原におけるシマアジの分布調査 父島列島では、滝之浦の水深15mにある沈船(バラ沈)と水深30mにある沈船(中沈)、宮之浜リーフ、巽(たつみ)湾東、巽湾裏の4地点でシマアジの存在を確認した。滝之浦では多数のシマアジが確認されたため、重点的に潜水観察を行った(図2-6)。

滝之浦では水深15mのバラ沈周辺に、平均全長30cm程度のシマアジが常時100~500尾確認された。バラ沈の船体は原型を留めてはいないものの、船体の一部は海底から5m程度立上り、格好の魚礁となっている。シマアジはこの沈船の一番大きい陰で群がりを作って静止しているか、沈船の上方1~5mで群泳していることが多かった。また沈船から数十m離れた砂地で群れを作って摂餌している場合もあった。水深30mの砂泥底にある中沈の周辺では、異なる3サイズのシマアジがそれぞれ別々に群れを形成しているのが観察された。中沈は全長100m以上の船体の原型をほぼ保って海底に沈んでおり、最上部は砂地の海底から5m以上の高さがあった。最も小型のグループは全長20cm程度で、沈船中央部において300~1000尾程度の密な群れを形成していた。この群れは沈船中央部にいるヨスジフエダイの群れと接しており、ときに混合群を形成することもあった。群れの中の2個体をヤスを用いて捕獲したところ、全長20cmと24cmであった。

2番目のグループは全長25~30cmと推定され、100~200尾の群れを形成し沈船上を遊泳していた(図2-13A)。最も大型個体のグループは全長35~40cmで、50~100尾程度の群れを形成し、沈船から10m程度離れた砂地で摂餌していることが多かった。いずれのグループのシマアジも、潜水中の観察者に興味を示して接近してきた。沈船の内部と周辺にはヨスジフエダイ(12~25cm)とアカヒメジ(15~25cm)が多かった。また沈船の上の水深20m付近にはスズメダイ類

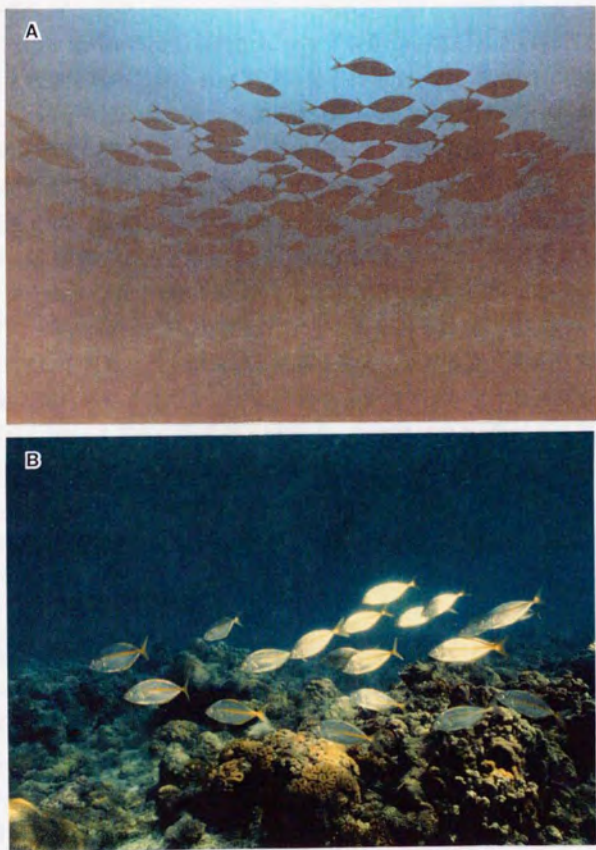


図2-13 小笠原のシマアジ魚群. A: 兄島滝之浦湾の中沈(水深30m)のシマアジ魚群(全長20~30cm), B: 宮之浜リーフ内(水深2m)のシマアジ魚群(12~16cm).

が、水深10m付近にはクマザサハナムロとタカサゴが多かった。沈船付近の海底から水深10mにかけて全長60cm程度のヒレナガカンパチ数尾の群れをしばしば見かけた。

滝之浦の水深40mの沈船(深沈)にシマアジがついているとの情報を得ていたため潜水観察を試みたが、シマアジは見られなかった。沈船内に全長1mのヒレナガカンパチが1尾いた。また沈船の上方3~5mにも、全長50~60cmのヒレナガカンパチ6尾が群泳していることを確認した。強力な捕食者の存在が、深沈に寄り付いたシマアジ群を逸散させた可能性も考えられる。

巽湾東では、水深5m付近で全長12~18cmのシマアジ7尾を確認した。シマアジは50~100尾のアカヒメジの群れの中に混入していた。巽湾裏でも同様にアカヒメジとの混合群が観察された。また宮之浜では、水深2mのリーフ内で6尾の全長12~16cmのシマアジがアカヒメジと混合群を形成していた。シマアジ1~2尾に対してアカヒメジ数尾が混成群を作ることが多かったが、時には1:1の計2尾の群れも見られた。いずれの場合もシマアジがアカヒメジを追って群れを維持しているように見えた。同時に、シマアジのみ6尾による単独群も確認できた。巽湾東および宮之浜でシマアジと混合群を形成したアカヒメジはいずれも全長20cm前後でシマアジよりやや大きかった。

父島ではこの他、小港、ジョン浜、南島サメ池、ブタ海岸、巽湾西、釣浜、境浦、初寝浦、八瀬川、二見大村浜で潜水調査を行ったが、これらの調査地点ではシマアジは確認できなかった。

母島では4地点で潜水調査を行い、特に東港では湾の北側を90分にわたり調査したにもかかわらず、シマアジは1尾も見られなかった(表2-3)。東港の水深15m地点では10m付近に顕著な水温躍層があり、表層付近の水温が27℃であったのに対し、海底の水温は22℃と5℃の水温差があった。母島でみられる魚はイシガキダイやベラ類など、父島に比べ温帯系の魚が多かった。

父島列島の6地点で釣獲を試みたところ、シマアジ6尾を含む18魚種が得られた。シマアジ以外ではヨスジフエダイ、アカハタ、ミナミイスズミ、ウスバハギ、ツバメウオなどが特に多く釣獲された。シマアジは滝之浦で早朝のみ釣獲され、各個体の全長はいずれも31~36cmとよく揃っていた。これらのシマアジは6時頃に2尾または3尾が続けて釣獲されたことから、1つの群れの中にいた個体と考えられる。

表2-3 小笠原の潜水調査におけるシマアジの出現尾数と全長 (cm).

調査地点	調査日	調査時刻	方法	水深	シマアジ		その他主な魚種
					尾数：全長		
父島列島							
滝之浦浅沈	6/26	11:40	素潜り	5	0		チョウチョウウオ類
滝之浦バラ沈	6/21	11:00	素潜り	15	50	30~40	ツバメウオ、ヨスジフエダイ
滝之浦バラ沈	7/3	15:20	スキューバ	15	10	30~40	
滝之浦中沈	6/26	10:00	スキューバ	30	500	20	タカサゴ、ヨスジフエダイ
					200	25~30	
					100	35~40	
滝之浦中沈	6/26	11:48	スキューバ	30			
滝之浦中沈	6/26	14:40	スキューバ	30			
滝之浦中沈	6/27	15:20	スキューバ	30			
滝之浦中沈	7/3	10:05	スキューバ	30	400	20	
滝之浦中沈	7/3	13:58	スキューバ	30	400	20	
滝之浦深沈	7/3	12:03	スキューバ	40	0		ホウセキキントキ、ヒレナガカンパチ
滝之浦湾岸	6/23	16:00	素潜り	7	0		シマハギ
小港	6/21	14:10	素潜り	4	0		クマザサハナムロ
小港	6/24	15:40	素潜り	8	0		ヒラタエイ
ジョン浜	6/21	14:30	素潜り	5	0		クマザサハナムロ、スズメダイ類
南島サメ池	6/21	14:50	素潜り	2	0		ネムリブカ
ブタ海岸	6/21	16:00	素潜り	3	0		ヒメジ、ベラ、ブダイ類
宮之浜北	6/22	7:50	素潜り	12	0		セダカスズメダイ
宮之浜リーフ	6/25	14:00	素潜り	2	12	12~16	ロクセンスズメダイ
宮之浜西	6/28	14:30	素潜り	7	0		セダカスズメダイ
巽湾西	6/27	11:03	スキューバ	24	0		クマザサハナムロ
巽湾東	6/27	11:40	スキューバ	7	7	15	アカヒメジ
巽湾裏	6/27	13:42	スキューバ	7	5~6	15	アカヒメジ
釣浜	6/29	13:40	素潜り	10	0		クマザサハナムロ、ヒレナガカンパチ
境浦	6/24	15:10	素潜り	7	0		ヒメジ、ベラ、ブダイ類
初寝浦北	6/27	14:20	素潜り	5	0		ヒメジ、ベラ、ブダイ類
初寝浦南	9/27	14:40	素潜り	3	0		ヒメジ、ベラ、ブダイ類
八瀬川	6/29	15:30	素潜り	1	0		ティラピア
二見大村浜	6/29	18:00	素潜り	2	0		トビハゼ
母島							
北港	6/30	11:32	素潜り	10	0		ミナミイスズミ、ユウゼン
東港	6/30	13:40	素潜り	15	0		イシガキダイ、ベラ類
南京浜	7/2	10:10	素潜り	3	0		シマハギ
御幸之浜	7/2	10:55	素潜り	6	0		シマハギ、ヤマブキベラ

小笠原父島宮之浜における定点調査 宮之浜ではシマアジを含め合計40種の魚が調査測線上で確認できた。日中の調査では17~22魚種が出現し個体数の合計は60~98個体であったのに対し、夜間の調査では7~8魚種、尾数も10~12尾と著しく少なかった(図2-14)。シマアジは午前中に行った3回の調査で出現し、夜の調査では1尾も見られなかった(表2-4, 図2-13B)。夜間シマアジがどこにいるのかは分からないが、このリーフ内で見られるシマアジのサイズ構成と尾数が毎回あまり変わらないことから、恐らく同一群が居ついていると考えられる。

分布と棲息域 佐藤ら(1991)の1990~1991年の調査では、母島の北港でたびたびシマアジが確認されたとある。我々の調査では北港でシマアジを観察することは出来なかった。佐藤らは調査を3月および6月に行っており、本研究の調査時期がやや遅かったためシマアジがすでにいなかったとも考えられる。また本年は北港にシマアジが棲み着かなかったとも考えられる。一方、聞き取り調査によれば、1990年には母島で人工養成シマアジの放流を行っており、佐藤らが観察したのはこの放流シマアジであった可能性もある。

1992年6月23日に、小笠原水産センターが母島の東港と沖港に、種苗生産されたシマアジ合計2000尾を放流した。我々の潜水調査は放流後わずか7日目であったにも関わらず、シマアジを見ることはなかった。放流後シマアジは東港から逸散したか、または放流シマアジは潜水調査を行っていない湾の南半分に偏在していた可能性もある。

大分県蒲江では20cm以下のシマアジは5~10mの水深の、磯と砂浜域の境界に多く見られた。しかし小笠原では、シマアジは水深1~2mのごく浅いリーフ内か、または沈船の周辺でみられ、水深5~10mにはいなかった。これは大分県蒲江で主として見られるAタイプと小笠原に分布するBタイプのシマアジの生態の違いかもしれない。潜水調査で見る限り、小笠原の水深5~10mにはヒレナガカンパチを始めとする大型の肉食性魚類が多い。小笠原では、シマアジはヒレナガカンパチの捕食を避けるためにごく浅いリーフ内か、やや深い所では沈船周辺に追いやられている可能性がある。

小笠原でシマアジが多くみられた滝之浦と宮之浜には、いずれも少量ながら陸上から淡水が流入してる。蒲江で多くのシマアジが採集されたSt.6にも、やはり沢からの少量の淡水が常時流入している。低鹹水塊や何らかの陸水の影響を好む性質が、シマアジにあることも考えられる。

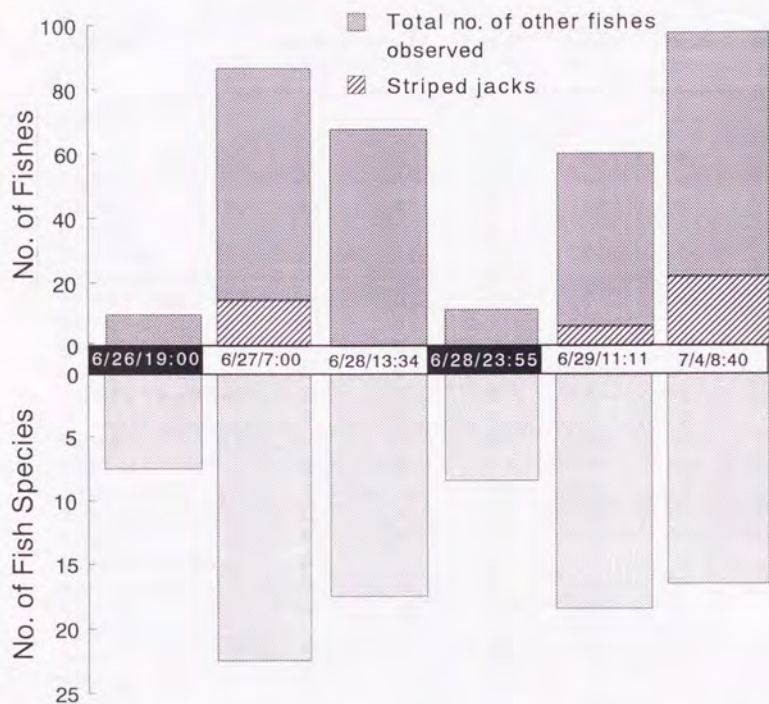


図2-14 小笠原父島の宮之浜定点に出現したシマアジとその他の魚類の個体数と種類数。横軸の数字は各観察回次の日付と観察開始時刻を示す。例えば6/28/23:55は、1992年6月28日の23時55分を表わす。

表2-4 宮之浜の定点調査における出現種と尾数.

出現魚種等	June 26 19:00	June 27 7:00	June 28 13:34	June 28 23:55	June 29 11:11	July 4 8:40
シマアジ	0	15	0	0	6	22
アオヤガラ	0	0	0	0	0	1
アカエイ	0	0	1	0	0	0
アカハタ	0	0	0	2	3	0
アカヒメジ	2	0	1	0	0	6
アカマツカサ	2	2	0	2	0	0
アジアカシヨウダイ	0	0	0	1	1	0
ウミツキチョウチョウウオ	0	0	2	0	0	0
オキナヒメジ	0	0	1	0	0	2
オキナメジナ	1	0	0	0	0	0
オジサン	0	2	6	3	2	3
カガミチョウチョウウオ	0	2	0	0	0	0
カンモンハタ	0	1	1	0	0	1
ゴマハギ	0	15	3	0	20	2
ササノハベラ	0	5	1	0	1	0
シマタレクチベラ	0	1	0	0	1	1
スジクロハギ	0	4	1	0	3	17
ダイミョウサギ	0	0	0	1	0	0
タテジマキンチャクダイ	0	1	0	0	0	0
チョウチョウウオ	0	3	0	0	0	0
チョウハン	0	0	0	0	1	2
ツノダシ	1	1	2	0	1	3
ツユベラ	0	1	1	0	2	0
テリエビス	0	0	0	1	0	0
テングハギ	0	0	0	0	1	0
トゲチョウチョウウオ	0	1	0	0	1	0
ナガサキスズメダイ	0	2	18	0	0	10
ナンヨウブダイ	0	0	0	0	4	0
ネズミフグ	1	0	0	1	0	0
ハタタテダイ	1	3	0	0	0	0
ハナアイゴ	0	8	0	0	0	0
ヒトスジギンボ	0	1	0	0	0	1
ヒレナガカンパチ	0	0	0	1	0	0
ホンソメワケベラ	0	1	1	0	0	0
マダラエソ	0	0	0	0	1	0
ミナミイスズミ	2	0	10	0	5	1
ミナミダテハゼ	0	1	0	0	0	0
モンツキハギ	0	0	1	0	0	0
ヤマブキベラ	0	2	2	0	4	3
ロクセンスズメダイ	0	15	16	0	3	23
アオウミガメ	0	0	0	0	1	1
スナダコ	0	0	0	1	0	0

九州沿岸における回遊 大分県蒲江町地先の沿岸で棒受け網によってシマアジ稚魚を採集している漁師から聞き取りを行ったところ、沿岸で採集される稚魚のうち最小サイズ(40mm)の個体は12月に出現するという。定置網で採集されるシマアジ稚魚の最小サイズもこれと同様40mmであり、出現時期は12月であった。また、シマアジの若魚は夏には岩礁周辺の浅瀬から砂地へ棲息域を替える(山崎茂晴氏私信)。7月に五島高浜の砂地でシマアジが多数観察されたことも考えあわせると、初冬に沖合いから接岸したシマアジ稚魚は、最初は岩礁に寄りついて成長する。夏には砂地へ移って砂の中の餌を食べて生育し、秋になるとやや沖合いの根につくか、または産卵海域へ回遊を開始するものと推測される。

小笠原における回遊 潜水調査および聞き取り調査の結果を総合し、小笠原におけるシマアジの接岸回遊の経路について考察する(図2-15)。小笠原周辺で見られる最小サイズのシマアジは、境浦において観察される、シロワニについて接岸する全長10cm前後の個体である(小笠原ダイビングセンター森田康弘氏私信)。サメや流木などについて沖合いから小笠原沿岸に加入したシマアジは、ヒレナガカンパチなどの大型魚の捕食を避けるため、まず浅いリーフ内に入るものと推定される。15cmを越えるとやや棲息水深を深め、沈船などの安全な岩礁へ移動する。リーフに入らず直接沈船につく個体もいるかもしれない。成長するに伴い捕食に遭う危険は減り、また摂餌量が増すため、シマアジは行動半径を広げ、より深い場所の沈船へと移動を行う。今回シマアジがいなかった水深40mの深沈にも、例年はシマアジがついているという(森田氏私信)。そして全長40cmを越えると、捕食を受ける危険がさらに減少し、また沈船周辺の餌ではまかないきれなくなるためか、あるいは産卵のために、“オオカミ”と呼ばれる10尾以内の少数個体の群れて沖へ回遊すると考えられる。

A、B両タイプの回遊経路 大分の定置網に入網するA・B両タイプシマアジのサイズを比較すると、Aタイプは平均全長 100 ± 51 mm(最小40mm, 最大237mm)であるのに対しBタイプは平均全長 146 ± 51 mm(最小91mm, 最大235mm)であった。また、Bタイプが定置網に入るのは4~11月に限られ、Aタイプ小型魚の多くが加入する12~3月には採集されていない。従って大分のBタイプは、全長90mm程度になるまでは他の海域で成長し、90mm以上になってから当海域へ加入するものと考えられる。

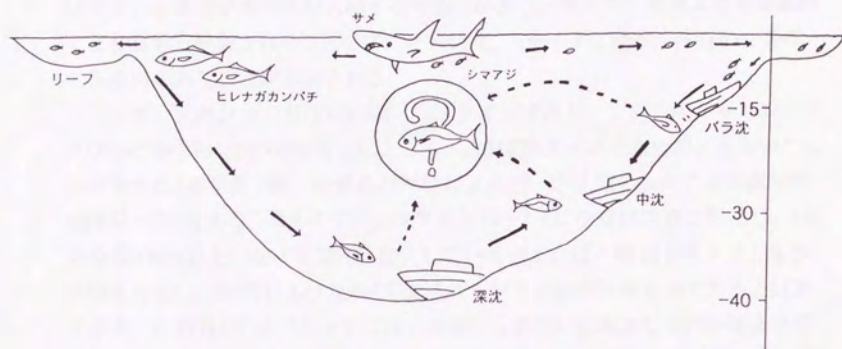


図2-15 小笠原父島列島之浦周辺におけるシマアジ回遊経路.

さらに、Bタイプは定点調査ではシマアジ全体の5%程度でしかないのに対し、定置網サンプルでは約20%を占めた。定点はすべて波打際から100m以内で水深4~12mの岸寄りの浅所にあるが、定置網の場合は陸から50mの垣網の先端(水深5m)から400m沖合いの袋網部(水深30m)までの、かなり幅広い水深帯に設置されている。それゆえ、定置網には定点のものより沖合いに棲息する、あるいは沖合いを通過する個体が入網する可能性がある。従って、定点よりも定置網でより高率で捕獲されるBタイプシマアジは、Aタイプに比べ、沖合いに分布する傾向のあることが示唆される。

小笠原の天然シマアジは9個体すべてBタイプであり、これらのミトコンドリアDNAのRFLPについて解析したところ、大分のBタイプと遺伝的にも近いことが示された(本章第1節)。村井ら(1985)によれば、小笠原のシマアジの産卵時期は12~2月である。Bタイプのシマアジが12~2月に小笠原周辺で孵化し、4月に全長90mm以上になって蒲江に加入しているとするれば、時期・サイズとも矛盾は生じない。四国および九州のBタイプシマアジが小笠原由来であると仮定すると、これらBタイプシマアジは小笠原から島伝いに北上し本州中部より南下して九州へ加入するか(図2-16の(1)の経路)、または小笠原海流に乗って一度南下し、北赤道海流および黒潮にのり沖縄方面を経由して加入するものと推定される(図2-16の(2)の経路)。沖縄のシマアジは90%以上がAタイプであり、Bタイプは10%以下であるという情報もあり(木村基文氏私信)、これはBタイプの(1)の経路を支持している。

一方、大分で90%程度を占めたAタイプシマアジの産卵海域は明らかでない。関谷(1988)によれば23℃の水温で56日間飼育したシマアジの平均全長は30.8mm(19.6~40.7mm)であり、これより成長率を求めると約0.5mm/日となる。Aタイプの個体はすでに12月に40~57mmになって加入していることから、シマアジの成長速度を考慮すると、Aタイプシマアジの孵化時期は遅くともこれより2カ月程度前の10月頃には開始していると考えられる。両タイプのシマアジの回遊経路を解明するには情報が大幅に不足しており、本州の静岡県や三宅島・八丈島など多くの地点でサンプルを採集し、解析することが必要である。



図2-16 Bタイプのシマアジの九州への加入経路.

第3節 索餌行動

1. 材料および方法

長崎県五島高浜のシマアジ若魚 1990年7月29日午後12時15分から約2時間にわたって、五島列島福江島北部の高浜海水浴場において、天然シマアジの行動を素潜りにより観察した。高浜海水浴場は遠浅の砂浜で、南側に沖へ伸びた岩礁域をもつ(図2-17)。観察は砂浜および岩礁の海岸から約200mの沖合い、水深約2mの砂地で行った。

鹿児島県屋久島灯台下のシマアジ未成魚 1994年1月8日午前11時から11時30分まで、および翌々日の1月10日午前8時30分から9時まで、屋久島西端の永田岬にある屋久島灯台下でシマアジの潜水観察を行った(図2-18A)。同地点は岸から水深20m付近までは急峻な岩礁地帯であり、これより沖側には砂地と転石地帯が広がる。観察はスキューバ潜水によった。

屋久島田代沖のシマアジ成魚 1994年9月5日、15時15分から30分間、屋久島の田代沖にある天然シマアジ飼付け現場で潜水調査を行った(図2-18B)。飼付け現場は屋久島南東部の安房港から北東に約5km、田代浜沖約3kmに位置し、調査地点の最大水深は36.6m、透明度は30mであった。付近の海底は直径1~10cm程度の小石からなる礫底であり、所々に直径1~10mの磯根が点在していた。根の表面には著しく凹凸があり、上にミドリイシ類(テーブルサンゴ)の形成されているものもいくつか見られた。潜水開始地点周辺には根が点在していたが、北西方向に進むと200mほどは根のない礫底が続き、再び小さな根の群落が現れた。ここから南に引き返して元の根の周辺に戻り観察を終了した。

2. 結果および考察

長崎県五島高浜の砂地のシマアジ若魚 1990年7月29日午後12時15分頃、全長約18cmの個体約50尾からなるシマアジの群れを発見した。群れの中には全長約15cmのカンパチが1尾混入しており(図2-19A)、またこの群れの周辺に2~3尾のクロサギと10尾以上のキイヒラアジが常時みられた(図2-19B)。

砂底には波状の模様があり、その畦に沿って砂をさらうようなシマアジの摂餌行動(砂中に吻部を突っ込み砂ごと食べて鰓裂から砂を噴出する行動)が確認された。このような摂餌行動を1~2分続けた後、底から30~80cm浮上して5~10秒群泳して移動し、別の場所で同様な摂餌行動を繰り返した。

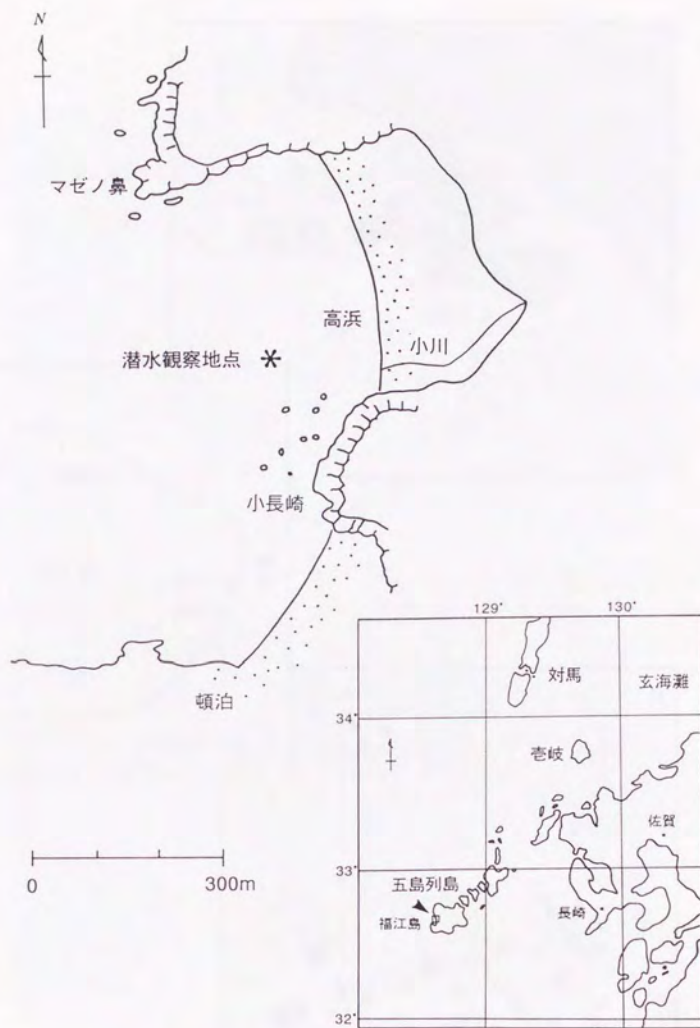


図2-17 長崎県五島高浜のシマアジ観察地点.

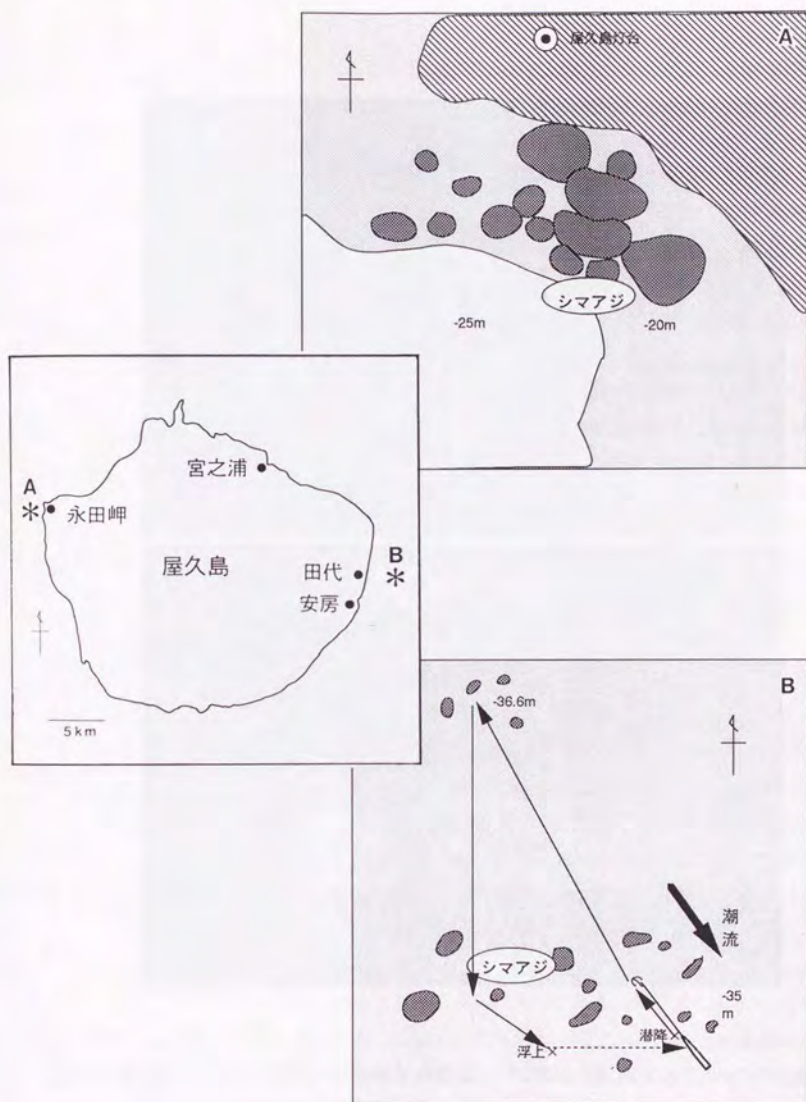


図2-18 屋久島のシマアジ観察地点. A: 永田岬の屋久島灯台下, B: 田代沖の天然シマアジ飼付け現場.

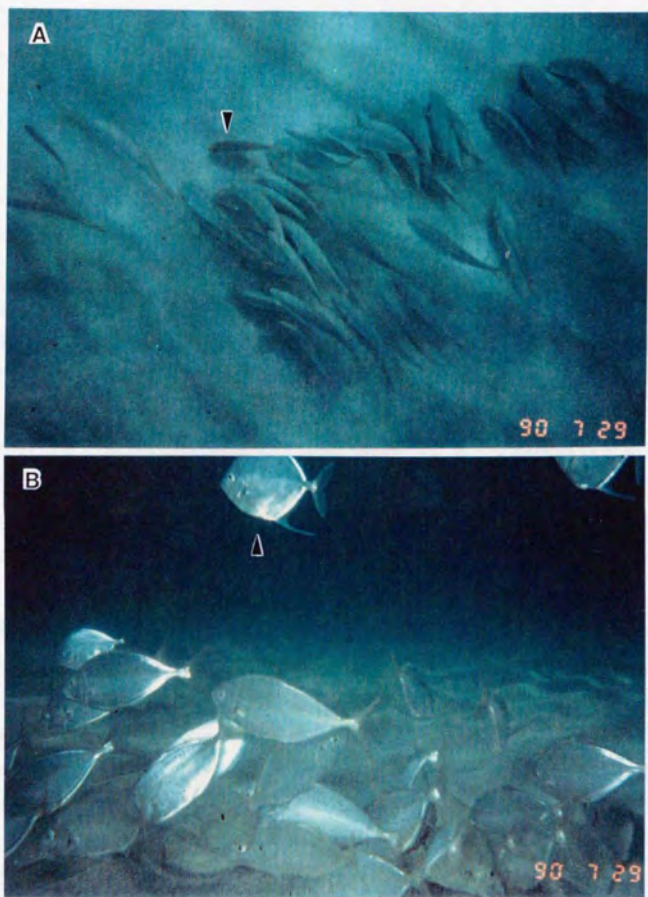


図2-19 砂地のシマアジ若魚(五島福江島高浜). A: 砂地で索餌するシマアジ若魚の群れ. カンパチが1尾混入している (▼). B: 餌を発見して摂餌するシマアジ. 群れの上方にキイヒラアジが混入している (▲).

2時間にわたる観察中、シマアジが移動した範囲はわずか直径10m以内の限られた1ヶ所に留まり、繰返し摂餌行動を行うのが観察された。群れの離合集散はほとんどなく、まれに20~30尾ずつの2群れに分かれても、両群はすぐにまた集合し50尾の群れが復活した。シマアジはコンパクトな群れを終始作り、摂餌の時以外は体の方向もそろっていた。

これらのシマアジは全長から1歳魚と推定される。またこの前年に当地の周辺でシマアジの放流は行われていないこと、鰭抜去・アンカータグ等の標識も見あたらなかったことから、これらは放流された人工種苗ではなく天然シマアジであると考えられる。

屋久島灯台下のシマアジ未成魚と老成魚 1月8日には、全長30cm程度のシマアジ約20尾が、水深20mの岩礁地帯を群泳していた(図2-20A)。シマアジは観察者を発見すると近付いてきて周囲をぐるぐるまわるが(図2-20B)、これに飽きると群れを維持したまま、岩伝いにゆっくり移動していった。

1月10日にも、前々日とほぼ同じサイズと尾数のシマアジが同地点で見られた。この日は、岩の表面を吸い取るような摂餌行動(図2-21A; B)がしばしば観察された。これらのシマアジは、全長から2~3歳魚と推定された。

2回の観察時に同一サイズのシマアジが観察されたことから、一群のシマアジが、少なくとも3日間は観察地点周辺に留まっていたものと考えられる。

標識等は見られなかったが、8日の観察中、背鰭基部に標識の跡を思わせる傷跡をもった個体1尾を確認した。屋久島周辺ではシマアジの種苗放流は行われていない(箕作順二氏私信)ため、これが放流魚であるとしたら、2~3年前に他の海域で放流した個体が移動してきたことになる。1991年および92年の秋には、鹿児島県が指宿で、熊本県が水俣湾で、また沖縄県が沖縄本島の本部で、それぞれシマアジの種苗放流を行っている。

10日午前10時頃には、これら未成魚とは別にこの付近で1m近いシマアジの老成魚1尾を確認した。

屋久島田代沖のシマアジ成魚 磯根の周辺でシマアジ4尾を確認した。いずれも全長約40cmであり、ニザダイの群れに囲まれながら4尾がかたまって海底から1m前後のところを遊泳していた(図2-22)。4尾中1尾には、「入れ墨」と呼ばれる顕著な黒い斑入り模様が、吻部・尾柄部および各鰭の基部に認められた(図2-22の▼の個体)。

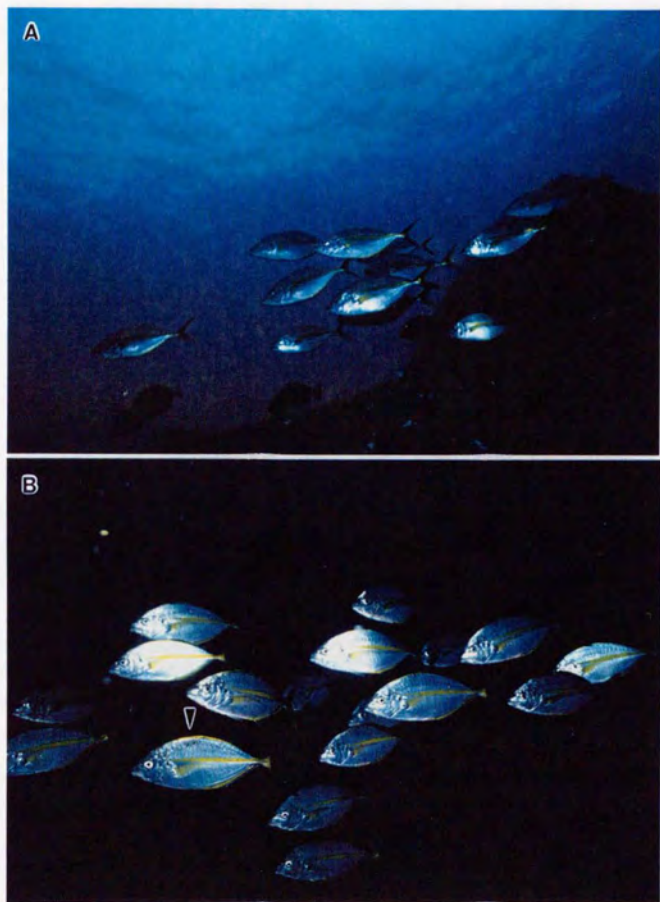


図2-20 岩礁のシマアジ未成魚(屋久島灯台下, 水深20m). A: 群泳するシマアジ, B: 背鰭基部に標識跡らしき傷をもった個体(▼)が見られる。

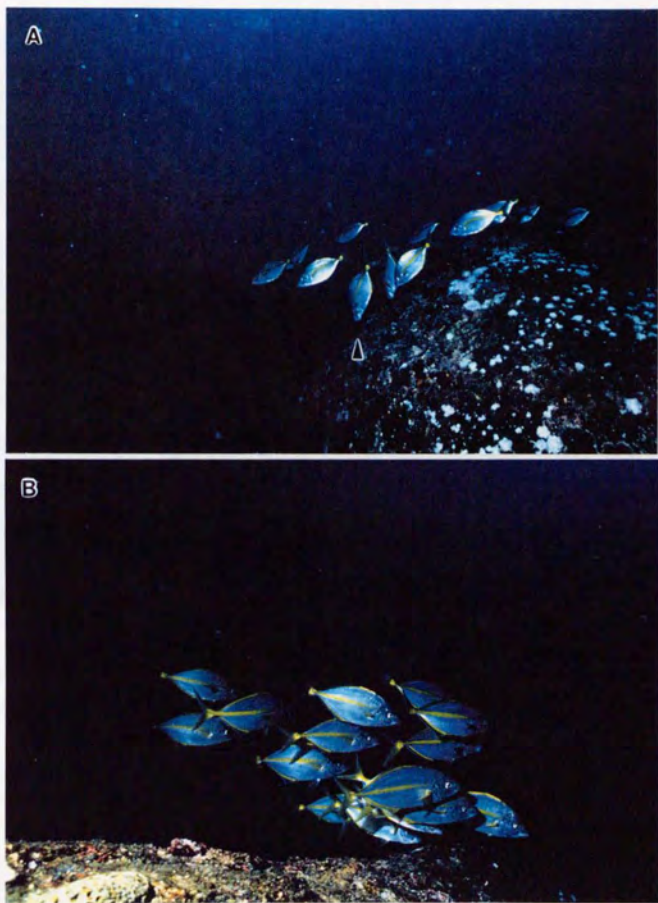


図2-21 岩礁のシマアジ未成魚(屋久島灯台下, 水深20m). 岩の表面を吸い取るような動作の摂餌行動(▲)が観察された.



図2-22 飼付け現場でニザダイの群れに囲まれた4尾のシマアジ(屋久島田代沖, 水深35m). 先頭の個体(▼)の吻部と尾部には顕著な黒斑がある.

発見直後シマアジはニザダイの群れとともに観察者に近付いてきたが、観察者の周囲を2、3周まわると、磯根から数m離れた礫底へ移動し、ここで海底から数十cm付近をゆっくりと群泳した。摂餌行動を直接観察することはできなかったが、4尾が礫底の海底付近を遊泳する様子は、本節の五島高浜や屋久島灯台の例から類推すると、索餌行動と考えられた。

調査地点の海底付近にはニザダイ、テングハギモドキ、ハマフエフキ、インガキダイ、インダイなどの岩礁性の魚類と、ハタタテダイ、タテジマキンチャクダイ、サザナミヤッコなどのサンゴ礁でよく見られる魚類が共に見られた。また、中層にはムロアジの群れがいた。

現場は周囲よりも高い台地状の地形であるため、潮流が3ノット程度と極めて速かった。このため、粒径の小さい砂は運び去られ、小石の多い底質になったものと考えられる。海底に出ている磯根はサンゴの死骸による石灰岩で、これらは礫底の下に岩盤から生えているのであろう。

当地の飼付け漁業は1993年度は1月末に終了し、1994年度は11月に始まる。したがって、調査時点(1994年9月5日)現在には投餌は行っておらず、周辺ではシマアジはまれに漁獲される程度であるという。今回観察された個体は、昨年度の漁期から残っていた滞留群であるのか、今期になって新たに加入した群であるのかは明らかではない。「入れ墨」の入った個体は一般に痩せており、肉質が劣るとされる。「入れ墨」個体1尾を含む今回の4尾が、移動能力に欠けるグループであるとするならば、昨年からの滞留個体である可能性もある。

第4節 考察

シマアジの漁獲 沿岸浅海域におけるシマアジ稚魚の採捕は、今回調査を行った大分県のほか、宮崎県沿岸や鹿児島県の種子島(山本進氏私信)、奄美大島(池田義本氏私信)などでも行われている。いずれも養殖用の種苗として出荷され、かつては1尾1,500円という時代もあったが、人工種苗の普及とともに値が下がり、最近では1尾300円前後が相場である(1994年4月現在)。種子島周辺で毎年シマアジの採捕を行っている山本進氏によれば、宮崎県南部では2月、種子島北西部の西之表では3月、同東側の川脇では6月によくシマアジが見られるようになる。大分県蒲江では12月からシマアジが見られることも考慮すると、九州沿岸では南東ほどシマアジの出現時期が遅いことになる。沿岸の漁場に出現する稚魚の最小サイズはどの海域もほぼ同様であることを考えると、シマア

ジ成魚の産卵場は時期が進むにつれ南下することが示唆される。

一方、屋久島の南東部田代沖では、第2節で述べた通り、天然シマアジの飼付け漁業が行われている。当海域は従来からチビキやイシダイなどのすぐれた漁場として知られており、シマアジも少数釣獲されていた。1992年から、鹿児島県と屋久町漁協の出資により飼付け漁業を試みたところ、著しい成果が得られているという。飼付けの餌料として、当初はオキアミを用いたが、他の魚種が集まることが多かった。このためキビナゴとカタクチイワシを給餌するようになったところ、シマアジがよく釣れるようになった。釣獲時の餌としてはキビナゴを用いている。出漁している漁船は20隻で、少ない人で1日当り1~2尾、多い人で14~15尾、平均すると5~6尾釣獲する。漁期の始めには5~6kgの大型の魚が多く釣れ、漁期の終りに近付くと1.2~1.5kg程度の小型の魚が多くなる。1kg前後の個体は海底に、また3kgを越える大型個体は中層にいることが多い。1992年度の漁期は11月1日から1月31日まで、93年度は12月1日から2月28日までであった。屋久町漁協全体で、1992年度には1600尾、翌年度には1700尾のシマアジが釣獲された(以上、箕作順二氏私信)。

飼付けの漁期以外にこの付近でシマアジが釣獲されることはまれであることから、本漁場では投餌により回遊途中のシマアジが留められていると考えられる。第2節で論じたように、屋久島ではシマアジの放流は行われていないものの、沖縄本島の本部や鹿児島県指宿では人工種苗の放流が行われており、これらが成長して屋久島で釣獲されている可能性はありうる。さらに、当海域でしばしば釣獲されるという前述の“入れ墨”個体の外観は、水槽や生簀で生じる擦れによる傷と酷似している(図2-22)。よってこれら入れ墨個体は、ハンドリングや網のなかでの擦れなど、人為的な理由で傷を負ったのちに放流されたか、あるいは生簀から逃げ出した個体であるのかもしれない。

遺伝的多型 本章第1節でシマアジのA・Bタイプの識別に用いられたのは、mtDNAの中の16S-rRNAをコードした領域で、前述の通り一般に遺伝的変異が生じにくいとされる領域である。これよりも変異が生じやすいD-roopをコードした領域もPCR法により増幅を試みたところ、鮮度の良い材料では成功し、D-roopの制限酵素切断型多型はA・B両タイプ内での変異も示した(益田ら、未発表)。従って今後は、D-roop領域を利用して詳細な系群を把握することが望まれる。さらに、人工種苗シマアジを放流する際、mtDNAのRFLPの情報をプールしてあれば、再捕魚からこれらの移動・分散の経路を明らかにすることも可能

である。

A・B両タイプは同所的に棲息しながら異なる遺伝的集団に属していることが、本研究により示された。従って両タイプは種レベルで異なるといえる。しかし現在のところ、両タイプの外見による識別は、凍結したときにBタイプで顕著な横縞が生じる点以外では困難である。今後両者の詳細な形態的比較と分類学的検討が待たれる。なお本論文の第3章以降の実験では、使用した個体の脊椎骨数を適宜計数し、Aタイプのシマアジを材料として用いていることを確認した。

摂餌行動 大分県蒲江でしばしば観察された5~15cmのシマアジは、餌のないときには観察者のエアーをつつき、また餌かごを設置すると、これからもれ出るアミを盛んについばんだ。よってこのサイズのシマアジは、天然でも岩礁地帯の中層に懸濁する餌を摂餌している可能性が強い。蒲江の岩礁では15cmを越えるシマアジはあまりみられなくなる。15~20cmのシマアジは高浜で観察されたように、砂地で餌をすくいにとって食べる習性が強くなるらしい。また、これより成長して20~40cmになると、屋久島灯台下や小笠原で観察されたように、岩の表面に付着する餌をつついて摂餌する習性が現れる。この時期のシマアジの胃内容物には、カニなどの甲殻類およびウニが多いという(木村基文氏私信)。40cmを越えるシマアジについて摂餌行動の情報は得ていないが、ルアーを用いた釣りて大型のシマアジが釣獲されることから、これら大型のシマアジは魚食性が強いものと推察される(宇井, 1994)。

大分、長崎、小笠原のいずれにおいてもシマアジは砂地か、または砂地に近いところにある立体構造物(岩礁、サンゴ礁、沈船等)で観察された。摂餌行動や生態的位置も考慮すると、本魚種の棲息環境として、餌場としての砂地とすみかとしての立体構造物が隣接していることが重要であるものと考えられる。

混合群 多くの沿岸性の魚類では、他魚種との混合群を形成することが観察されている(Barlow, 1974; 桑村, 1987)。宮之浜のシマアジ(全長12~16cm)は自分より少し大きいサイズのアカヒメジ(全長20cm)の群れに入り、体側にアカヒメジの特徴とされる顕著な黄色い縦線を強く呈した。しばしばメジナと混成群をつくる大分県蒲江のシマアジは、小笠原のシマアジよりも黒味が強い。また時にイシダイの陰に隠れることがあり、その際は顕著な横縞の生じるのが観察された。クロホシイシモチの群れにまぎれこんだシマアジは、やはりクロホシイシモチに自らを似せているようであった(図2-9B)。このようにシマアジは自

分が身を隠すのに適した他の魚種を選択し、しかもその魚に似た体色を呈することができるようである。これは一種の保護色あるいは擬態であるとも考えられる。逆に、シマアジの群れにカンパチが1尾入る例も、五島高浜において観察されている。自分に似た他魚種を見つけてその群れに加わり、しかも体色を周囲の魚種に似せるといった能力が生来備わったものであるのか、あるいは警戒物質 (Chibers and Smith, 1994) や母川記銘 (Hansen and Jonsson, 1994) のように学習が関与するものであるのかは不明である。

群れの生態的意義 本章の観察から、群れの生態的意義はシマアジの場合、効率的摂餌と外敵からの逃避が重要と考えられる。群れの意義について、餌に関する情報を効率的に得る場であるとする考えは古くからあり (Bowen, 1931)、また群れサイズが大きいほど餌の発見が早いことは Pitcher et al. (1982a) により実験的に示されている。五島高浜の砂地で索餌するシマアジは、横に並んだ群れで餌のパッチを探し、1尾が探し当てると他の個体もそこで摂餌した。これほど典型的ではないが、屋久島の岩礁や小笠原の沈船のシマアジもこれとほぼ同様なシステムで索餌を行っていたと考えられる。このように、群れ形成により索餌の効率を高めていると考えられる例が観察された。

天然海域で単独のシマアジを見ることは、老成魚を別にするとこれまで一度もなかった。群れの規模としては10~100尾が普通で、これ以下の数の場合は他の魚種とでも群れを形成しようとした。このことは、シマアジの群れが10尾を最小単位としていることを示す。

小笠原においても大分においても、比較的近いサイズのシマアジ同士が群れを形成していた。群れを形成する個体のサイズが一定になる機構としては、遊泳力の違いにより受動的に規定されるという説 (Muzinic, 1977) と、積極的に近いサイズの個体を選んでいくとする説 (Pitcher et al., 1985) がある。幅9.7mの広い水槽に6cmと12cmの2群のシマアジを収容した実験では、小サイズは大サイズについて泳ごうとするが、遊泳力の差により引き離されることが観察されている (益田ら, 1992)。しかし、小サイズのシマアジが大・中・小サイズを任意に選べるような条件では、小サイズのシマアジは小サイズを選んだという (塚本ら, 未発表)。滝之浦の沈船では、異なる3サイズのシマアジがすぐ近くでそれぞれ独立に群れを形成していたことから、近いサイズの個体同士が互いに認識して群れを形成する何らかのメカニズムがあるものと考えられる。

シマアジは混合群を形成する場合、アカヒメジ (小笠原宮之浜)、メジナ、ク

ロホシイシモチ(大分)など、それぞれの海域で個体数が多く、形やサイズがシマアジに近い種を選んでいた。宮之浜ではヤスを用いて採集を試みたところ、シマアジはアカヒメジの影にかくれてしまうため、多くの試行にも関わらずすべて失敗に終わった。採集を試みた観察者を捕食者になぞらえれば、シマアジは他魚種と混群を形成することによって外敵を幻惑し回避するものと考えられる。またこうした観察から、シマアジにとって群れの形成は捕食者回避の意味合いが強いことが示唆される。

魚が回遊する際、群れを維持していれば個体毎の偏差が補正されてより正確な回帰が可能であろうとする仮説は、Larkin and Walton (1969)により指摘されている。シマアジの場合も、回遊は群れを維持して行っているものと考えられるので、群れが回遊における何らかのオリエンテーションに役立っている可能性はある。A・B両タイプのシマアジは大分県蒲江では一つの群れの中で混在しているのが確認された。これら両タイプは遺伝的に隔離された集団であり、両タイプの幼魚が混在した群れも混群といってよい。これらは成長すれば産卵回遊を行うと考えられるが、その際、それぞれのタイプ同士が集まって別々の群れを形成し、各々の産卵場へ向かうものと推察される。

第3章 群れの維持機構

前章では、索餌や外敵の回避などシマアジの生態のいくつかの重要な局面で、群れ行動が重要な意義をもつことをみてきた。本章では、群れがどのような感覚器でどのようなメカニズムにより維持されているかをみてゆく。まず第1節では、視覚剥奪実験により群れ維持に果たす視覚の役割を検討した。次に第2節では、群れの構成尾数を変えたときの行動の差異について論じた。第3節では、群れと深い関わりを持つと思われる「寄りつき行動」を取り上げ、照度変化と寄りつき行動の関係について記した。

第1節 視覚

1. 材料および方法

材料 1989年3月18日および19日に日本栽培漁業協会古満目事業場で採卵し、これを同五島事業場で約490日間飼育した満1歳のシマアジを用いた。1990年7月23日に海面の小割生簀(4×4×3.5m)から陸上水槽へ収容し実験に備えた。各実験に供したシマアジの収容時のサイズと尾数を表3-1に示した。

視覚の剥奪 2-phenoxy-ethanolによる麻酔の後、眼球表面の水分を除き脱脂綿を用いて硝酸銀を塗布し、両眼の視覚を奪った(以下、両眼喪失魚と呼ぶ)。硝酸銀の塗布は3回行った。対照として海水を同様に塗布した個体(正常魚)を用意した。片眼の視覚を奪う場合(以下、右眼喪失魚または左眼喪失魚と呼ぶ)は、右眼のみまたは左眼のみに硝酸銀を塗布し、他方の眼には正常魚と同様に海水を塗布した。

実験1 屋外に透明な円形ポリカーボネイト水槽(直径98~105cm、深さ75cm、容量0.5m³)を2面設置し、それぞれにシマアジ正常魚と両眼喪失魚7尾ずつを収容した(表3-1)。底から25cmおよび50cmの水槽側面に目印をつけ、水槽の脇に鏡を斜め上45°に向けて置き、上方から遊泳水深を観察できるように工夫した。水槽上部には夜間観察用として100Wの赤外線ランプ1基を付設した。水槽中央部の排水ネットと注水により、毎時2~3m³の換水を行った。実験中の水温は27.2~29.0℃で、給餌は行わなかった。2日間の馴致の後、7月25日21:00から7月27日23:00まで50時間にわたり、水槽上方から暗視カメラ(ナイトビュー、浜松ホトニクス製)およびビデオカメラ(ハンディカム、SONY製)によりシマア

表3-1 視覚剥奪実験に用いたシマアジの体サイズと尾数.

実験	全長 (mm)			体重 (g)			尾数			
	平均	最小	最大	平均	最小	最大	正常	右喪失	左喪失	両喪失
1	215	204	234	160	140	196	7			7
2	236	216	252	161	169	194	21+11			21+11
3	230	164	292	190	94	334	10	5	5	10
4	251	212	276	213	126	278	2	1	1	2

表3-2 視覚剥奪が群れの形状に与える影響.

実験番号	水槽番号	供試魚	群れの形状 (出現回数)		
			群泳	群がり	分散
実験1	1	正常魚	0	26	0
	2	両眼喪失魚	0	0	26
実験2	1	正常魚	24	0	0
	2	両眼喪失魚	0	0	24
	3	正常魚	23	0	1

ジの行動を連続撮影し、得られた画像を2時間ごとに26回抽出して解析した。

解析は群れの様式、遊泳水深および遊泳方向の3項目について行った。群れの様式については、個体同士は集まるが各個体の方向が揃っていない場合を群がり、個体同士が集まって同一方向に遊泳する場合を群泳、そして個体同士が集まらず水槽全体に広がっている状態を分散として分類・記録した。遊泳水深については、観察時の画面で最も多数の魚がいる水深を3段階に分け、水槽側面の目印を基準にして記録した。遊泳方向は、抽出した画面とその前後の画像から、顕著な右旋個体(右方向=上方より観察して時計まわりに回転する傾向のある個体)、顕著な左旋個体、およびどちらでもない個体のいずれかに分類してそれぞれの尾数を記録した。

実験2 屋外の長方形水槽(8.0×4.5×1.7m, 60m³)を3面用い、水槽1には正常魚21尾、水槽2には両眼喪失魚21尾、水槽3には正常魚11尾と両眼喪失魚11尾をそれぞれ収容した。両眼喪失魚は体色が黒くなるため、正常魚と混合しても容易に識別できた。供試魚の分布を把握するために、水槽上部にロープを設置し、18の区画にわけた。夜間観察のために、水槽上方に100Wの白色灯1基を付設した。各水槽の中央部に木製の基盤(1.8×0.9m)を1基ずつ設置した。水槽側面から緩やかに注水し、オーバーフローにより排水して毎時5~6m³程度の換水を行った。実験中の水温は26.3~28.7℃であり、給餌は行わなかった。

2日間の馴致の後、群れの様式、水平分布、遊泳水深および基盤への滞留時間について観察した。群れの形状については、7月25日から7月30日までの6日間、6:00、13:00、19:00および23:00の1日4回、合計24回の定時観察を行い、実験1と同様に記録した。特に26日の11:00および21:00には、各区画にいるシマアジの尾数をそれぞれの水槽で数え、水槽内の水平分布を記録した。遊泳水深および基盤への滞留時間は、7月25日6:00から7月26日24:00までの42時間にわたり、2時間ごとに記録した。遊泳水深は水槽底面から50cmまで、50~100cm、および100cm以浅を、それぞれ1、2、3区画として、水槽中で最も深い所にいる個体と最も浅い所にいる個体の区画を記録した。基盤への滞留時間は、5分間の観察時間中に供試魚の過半数が基盤の下にいた時間を計測して記録した。

実験3 実験2と同じ屋外の長方形水槽を3面用いた。1990年8月2日に、水槽1には正常魚10尾を、水槽2には両眼喪失魚10尾を、水槽3には右眼喪失魚と左眼喪失魚各5尾を収容した。8月2日19:00より8月8日15:00までの6日間にわたり、一日1回の観察を行った。

ポリプロピレン製の梱包用の紐を彩色して各個体の背鰭基部に付けて個体を識別し、遊泳方向を観察した。記録にあたっては、各個体ごとに1分間で右旋(右方向に旋回)していた時間、左旋していた時間、および停止していた時間(秒)を測定し、これらから以下に定義した「右旋指数」を求めた。

$$\text{右旋指数} = (\text{右旋時間} - \text{左旋時間}) \div 60$$

常に右回りでしか泳がない個体の右旋指数は1に、左回りでしか泳がない個体は-1に、またどちらの傾向もない個体および静止している個体は0になることが期待される。

実験4 屋内の長方形水槽(244×134×84cm, 2.5m³)を3面用いて、右眼喪失魚と左眼喪失魚を1尾ずつ収容した水槽(A水槽)、両眼喪失魚を2尾収容した水槽(B水槽)、および正常魚を2尾収容した水槽(C水槽)を用意した。収容に先立ち、実験3と同様の方法で白または赤の標識をシマアジの背鰭基部に付け、個体識別が出来るようにした。

7月30日の12:00に供試魚をそれぞれの水槽に収容し、当日の16:15, 19:20, 翌日の8:10, 13:30, 16:50, 翌々日の7:30, 11:00, 14:20の合計8回の観察を行った。A水槽の観察では、両個体の位置関係をポイントにより記録した。すなわち、右眼喪失魚(赤標識)が右に、左眼喪失魚(白標識)が左に位置して平行に遊泳または定位しているときには1ポイント、その逆の位置関係のときには-1ポイント、両者が並行遊泳せず前後にずれている、または両者の方向が異なるときには0ポイントとした(図3-1)。1回の観察時には10秒ごとに20回の記録をとり、ポイントの合計を20で除して「偏定位指数」とした。常に視覚の残った側に相手の個体を置いて平行に定位していれば偏定位指数の値は1に、また両個体がランダムな配置であれば偏定位指数の値は0になることが期待される。偏定位指数が0.5以上または-0.5以下となった場合について、位置関係が有意に偏ったものと判断した($p < 0.05$, χ^2 検定)。

対照として、両眼喪失魚(B水槽)および正常魚(C水槽)についても、赤と白の標識をつけて同様にポイントを記録し、偏定位指数を求めた。

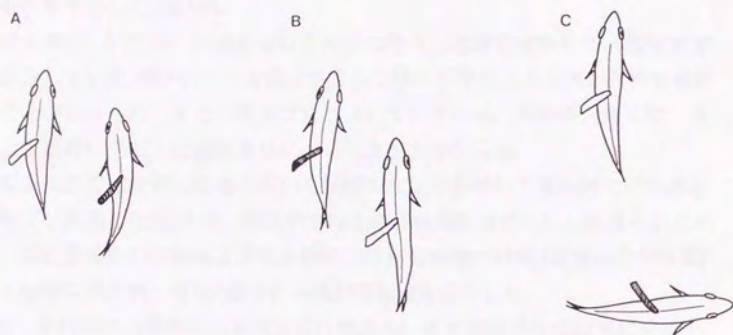


図3-1 片眼視覚剥奪実験における実験魚の位置関係と偏定位指数の求め方.

A: 右眼喪失の赤標識個体が左眼喪失の白標識個体の右側に位置するときは1ポイント, B: 赤標識の個体が左のときは-1ポイント, C: 2尾が離れたときは0ポイント.

2. 結果および考察

実験1 合計26回の観察で、正常魚は常に群がりを形成し、両眼喪失魚では常に分散状態を示した(表3-2).

遊泳水深については、正常魚はほとんどの場合、水槽底面から50cm程度の水深で遊泳していた(図3-2). 一方両眼喪失魚では、正常魚よりも浅い区画を遊泳することが多かった. また、グラフには示していないが、両眼喪失魚では、個体および観察回次ごとに遊泳水深にばらつきが大きかった.

両眼喪失魚では時間の経過に従い右旋回または左旋回して連続的に回転遊泳する個体が出現した(図3-3). 正常魚ではこの回転遊泳はまれにしか見られなかった. 両眼喪失魚の右旋および左旋個体は観察開始後11時間(収容後約60時間)目から顕著にみられ、常に7尾中3~6尾が回転遊泳を示した.

実験2 合計24回の観察中正常魚は常に群泳を、また両眼喪失魚は常に分散を示した. 両者を混合した実験区では、正常魚は24回中23回群泳し、両眼喪失魚は常に分散状態であった(表3-2). 水平分布については、正常魚はコンパクトな群れを形成し、昼間は基盤の下または水槽壁の影で群がりまたは群泳状態となり、夜間は水槽の壁面に沿って群泳することが多かった. 両眼喪失魚は、昼夜とも常に水槽全体に分散していた(図3-4). 遊泳水深は、正常魚は水槽の底面近くから中層で一定しているのに対し、両眼喪失魚では水槽の底付近にいる個体と水面付近にいる個体があり、遊泳水深は個体ごとに大きく異なった(図3-5).

視覚を喪失したシマアジは群がりや群泳を示さず、水槽内で水平方向にも鉛直方向にも分散していたことから、シマアジの群れの維持には視覚が不可欠と考えられた. 基盤への滞留についてみると、正常魚は昼間基盤へ滞留するのが観察されたが、両眼喪失魚は昼夜とも基盤の下に滞留することはなかった(図3-6). ペニヤ板の下で定位する行動は、アジ科魚類で顕著に見られる「寄りつき」行動の一つと考えられる(小金ら, 1993). このサイズでは寄りつき行動もまた、視覚に強く依存していると考えられる.

実験1で正常魚が常に群がりを形成していたのに対し、実験2の正常魚はほとんどの場合群泳を示した. この行動の違いは、両実験で用いた水槽の違いに起因するのかもしれない. すなわち、実験1で用いた水槽は0.5m³の円形水槽であり、正常魚が自由に遊泳できる広さではなかったため群がりを形成した. 一方実験2で用いた水槽は60m³と十分に広がったため、正常魚はほとんど常に群泳したのと考えられる.

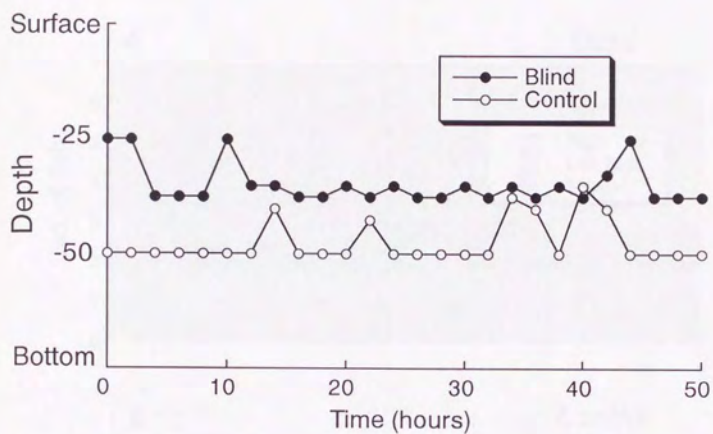


図3-2 両眼喪失魚 (Blind) と正常魚 (Control) の遊泳水深の違い。

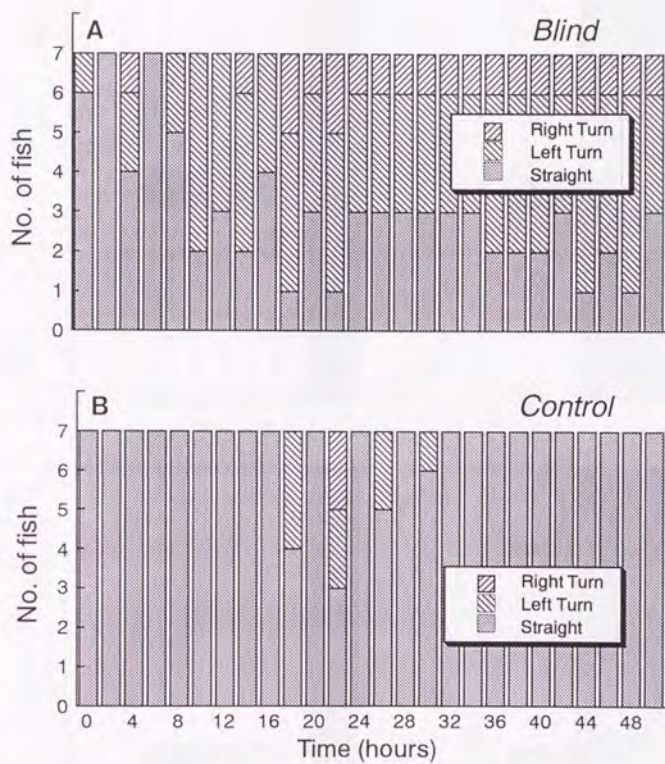


図3-3 視覚剥奪実験における右旋および左旋個体の出現尾数. A: 両眼喪失魚, B: 正常魚.

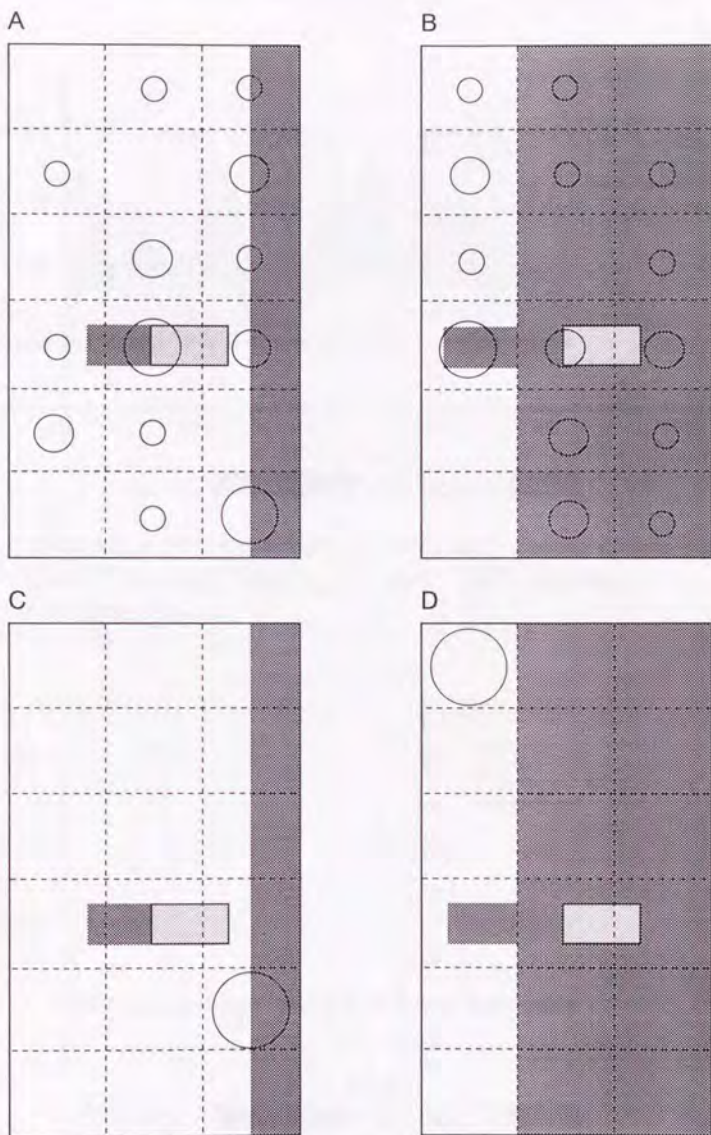


図3-4 視覚喪失魚と正常魚の水平分布. A: 視覚喪失魚, 11:00, B: 同 21:00, C: 正常魚, 11:00, D: 同21:00. 中央付近の長方形は基盤を, 灰色部分は, 水槽壁と基盤による影を表わす.

○ : 1尾 ○ : 2尾 ○ : 3尾 ○ : 4尾以上

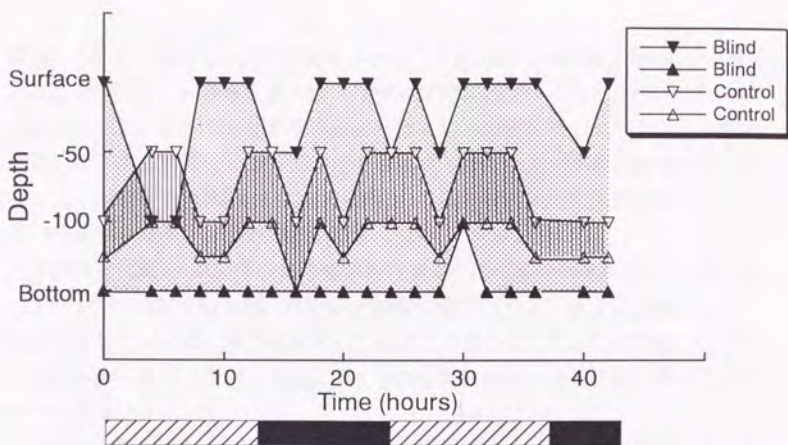


図3-5 両眼喪失魚と正常魚の分布水深の違い。▼～▲(ドットの領域): 両眼喪失魚の分布, ▽～△(縦線の領域): 正常魚の分布。横軸下の斜線部は日中を、黒色部は夜間を表わす。

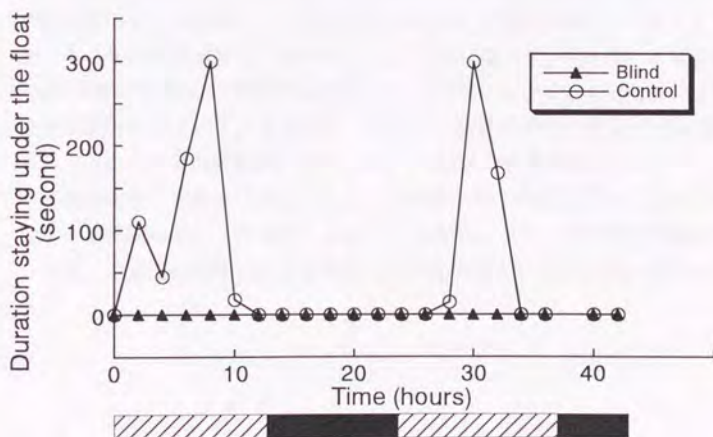


図3-6 両眼喪失魚と正常魚の基盤への寄りつき時間(秒)。横軸下の斜線部は日中を、黒色部は夜間を表わす。

実験3 正常魚は目立った回転遊泳はせず、右旋指数は10個体とも0に近い値をとった(図3-7A)。両眼喪失魚では、7個体は右旋指数が1に近く、3個体は-1に近い値を示し、それぞれ顕著な右旋または左旋の傾向を示した。また、日数の経過に従って、右旋または左旋の傾向は強まった。一方、片眼喪失魚についてみると、左眼喪失魚は5尾とも右旋指数が1に近く、右眼喪失魚は5尾とも-1に近い値を示す傾向が、実験開始当日から強かった(図3-7B; C)。

本実験と実験1において、正常魚では右旋または左旋の個体がほとんど出現しない(図3-3; 図3-7A)のは、かれらが視覚によりバランスをとって遊泳しているためと考えられる。視覚を喪失した魚は、このバランスを失うため、右旋または左旋のくせがつきやすく、このくせが時間の経過とともに強くなってゆくのであろう。

また右眼喪失魚が左旋し左眼喪失魚が右旋したのは、それぞれ眼の見える方向へ進もうとした結果であると考えられる。

実験4 A水槽の片眼喪失の個体は、右に右眼喪失(赤標識)の個体を置いて平行に遊泳または定位している(図3-8)ことが多く、20回中平均して15.8回はこのような配置であった。従って、偏定位指数は8回の観測のうち7回で、0.5を越える有意な値を示した(図3-9)。B水槽の両眼視覚喪失魚は、2個体間の距離が離れていることが多く、平行に定位したのは三日間の観察で一度だけであった。よって偏定位指数は一度を除いてすべて0になった。C水槽の正常個体は、2尾が平行に位置して水槽内を遊泳することは多かったが、赤標識魚と白標識魚の位置関係はランダムであった。従って、偏定位指数の値は0に近い値をとることが多く、8回の観測でいずれも-0.5から0.5の範囲の値を示した。

右眼喪失魚と左眼喪失魚が、見える方の眼の側に相手を置いて遊泳または定位をする傾向が強かった(図3-8; 図3-9)ことから、シマアジの群れの維持においては、視覚で他個体の位置を確認して平行遊泳することが最も重要と考えられた。

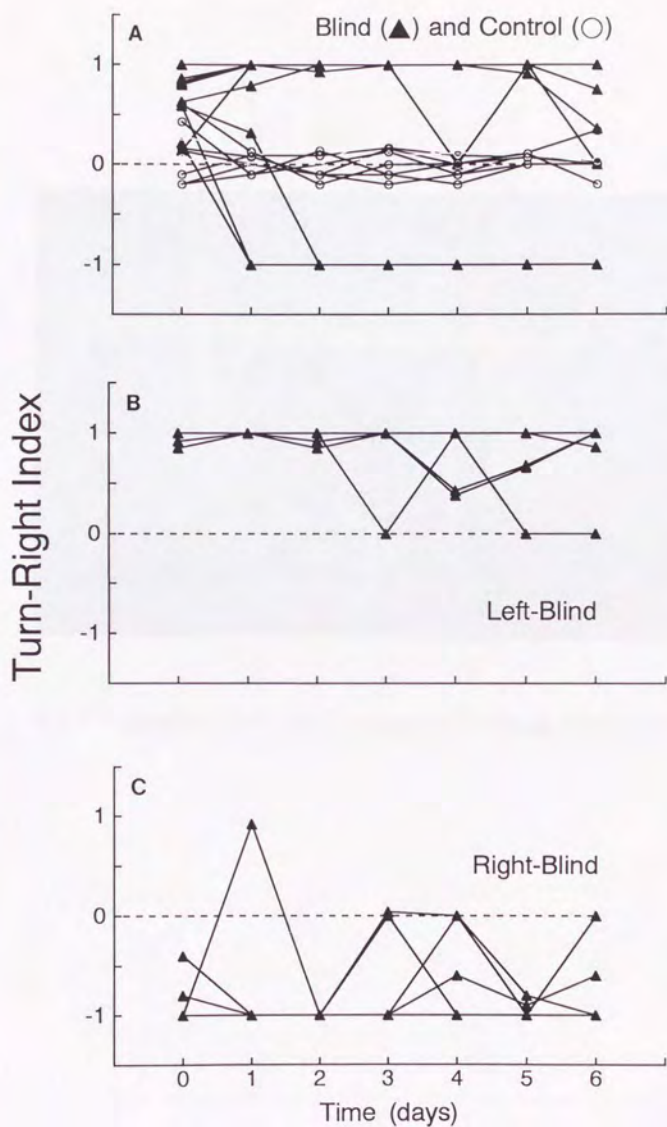


図3-7 右旋指数の経時変化. A: 両眼喪失魚 (▲) と正常魚 (○), B: 左眼喪失魚, C: 右眼喪失魚.

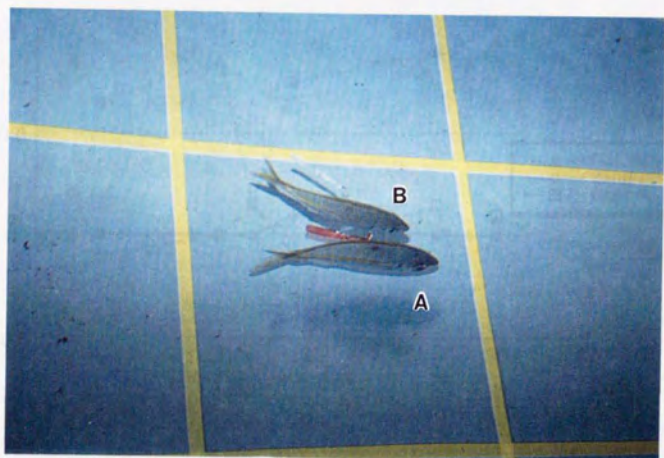


図3-8 右眼喪失シマアジ(A)と左眼喪失シマアジ(B)の平行遊泳.

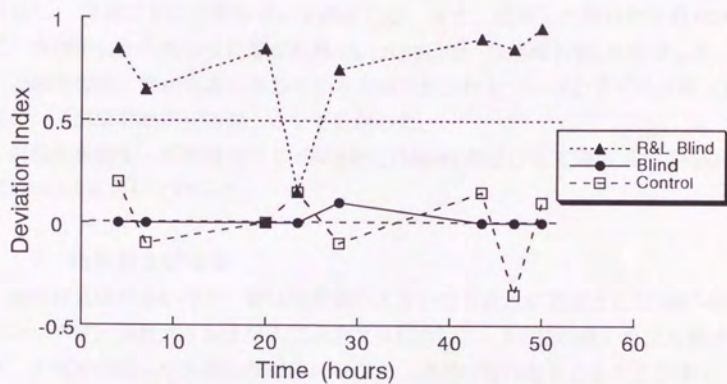


図3-9 視覚剥奪実験における偏定位指数の経時変化。▲: 右眼喪失魚と左眼喪失魚, ●: 両眼喪失魚, □: 正常魚。

第2節 群れサイズ

1. 材料および方法

八角形コンクリート水槽(水深1m, 最大幅9.7m, 容量150m³)を4面用いて、これらにそれぞれ1尾, 4尾, 8尾, 32尾のシマアジ(平均全長104mm)を別々に収容し、水槽ごとに行動の違いを観察した。また、収容した翌日の午前10:00に、水槽中央から湿らせた配合飼料(おとひめ3号, 日清飼料製)を投餌した。この給餌の際、餌が水面に落ちてから1尾目がこれをついばむまでの時間を計測し、「摂餌開始所要時間」として記録した。

同様の実験を、天然種苗ブリ(平均全長114mm)および人工種苗ブリ(平均全長111mm)を用いて行った。

2. 結果および考察

群構成員数が多いほど、個体間距離の大きい粗な群れが形成された(図3-10)。

シマアジ、天然ブリおよび人工種苗ブリにおいて、1尾で収容した区の個体は、水槽中央の穴や水槽の壁に隠れるなど、逃避的な行動をとることが多く、特にブリは体側に警戒色と考えられる横縞を生じた。これらの個体は、投餌に対しては無反応であるか、または逃避行動を示した。1尾区のシマアジは約10分後に摂餌を開始したが、天然および人工種苗のブリは10分以上経過しても摂餌せず、逃避的な行動を続けた。4尾区と8尾区の魚は個体間距離の小さい密な群れをつくり、高速で群泳していることが多かった。これらの実験区では、投餌から摂餌開始までの所要時間は15秒から360秒の範囲であった(表3-3)。シマアジはブリに較べて摂餌開始までの時間は短く、また人工ブリは天然ブリに較べて早く摂餌を開始した。これら魚種間の差は、実験に用いた餌に対する慣れの程度を反映しているのかもしれない。

32尾区の群れは個体間距離が大きく、遊泳の速度は緩やかであった。これらの群れでは摂餌開始所要時間は3~7秒と他の区に較べて著しく短く、1尾が餌を発見するとその動きに反応してすべての個体が激しく摂餌した。

本実験のシマアジとブリでは4尾および8尾では群れを構成する各個体が依然として警戒しており、32尾で初めて安定した群れが出現した。従ってこれらの魚種では、8~32尾の間に群れが心理的に安定する尾数の閾値があるものと考えられる。



図3-10 群れサイズによる群れの形状の変化. A: 4尾, B: 8尾, C: 32尾.

表3-3 群れサイズと摂餌開始所要時間 (秒) の関係.

収容尾数	シマアジ	天然ブリ	人工種苗ブリ
1	約600	> 600	> 600
4	60	360	30
8	32	56	15
32	7	5	3

表3-4 照度変化実験に用いたシマアジの平均全長 (mm).

	水槽No.		
	1	2	3
1回目	102±5.4	109±8.0	109±5.7
2回目	108±9.3	117±4.1	117±5.4

第3節 照度変化

1. 材料および方法

急激な照度変化を与えて、シマアジの群れ行動と寄りつき行動の変化をみた。屋内のウォーターバスに透明な円形ポリカーボネイト水槽(直径98~105cm, 深さ75cm, 容量0.5m³)を3面設置し、それぞれに平均全長110mmのシマアジ10尾ずつを収容した(表3-4)。ウォーターバスの周囲は暗幕で覆い、観察用の覗き穴を開けて、シマアジに観察者の存在を知られずに観察できるようにした(図3-11)。

それぞれの水槽に、直径12cm, 長さ60cmの灰色の塩化ビニル製パイプを、細いひもで水槽の上方から吊るした。これらの水平位置は、水槽内で中心よりずらして観察者から遠い側に置き、また垂直位置は、パイプの下端が水槽の底面に接するように設置した(図3-12)。

実験は2回行い、1回目では7月26日の14:00にシマアジを収容し、当日18:00、翌日の8:00と18:00、および翌々日8:00の計4回観察を行った。8:00の観察では水銀灯ライトを点灯したときの、また18:00の観察では消灯したときの行動の変化を記録した。また2セット目には、1セット目と同じタイムコースに加えて、収容翌々日の12:00(消灯)および13:00(点灯)にも観察を行った。水銀灯の点灯時および消灯時の照度変化を水中照度計(ALM-1, アレック社製)を用いて、また光量子の変化を光量子計(OSP-170B, Biospherical Instruments Inc.製)により計測した。水銀灯を消している状態のときの水面照度は11~13ルクスであり、点灯すると直後の80ルクスから急激に上昇し、約4分で19500ルクスの安定状態に達した(図3-13)。消灯の場合は一瞬にライトが消えるので、照度は19500ルクスから11~13ルクスへ急変する。

寄りつき行動を定量化するにあたっては、パイプから1魚体長以内(約110mm以内)にいる個体の尾数(0~10)をそれぞれの水槽で数えて記録した。各観察時の消灯(または点灯)10分前から10分後までの20分間、10秒ごとにこの記録をとり、各観察時当たり合計120のデータを得た。この記録の1分ごと(6データごと)の移動平均を求め、「平均寄りつき尾数」として、消灯(点灯)の前後で比較した。



図3-11 照度変化実験における観察.



図3-12 照度変化実験における寄りつき行動. パイプに対し1魚体長以内に寄りつく.

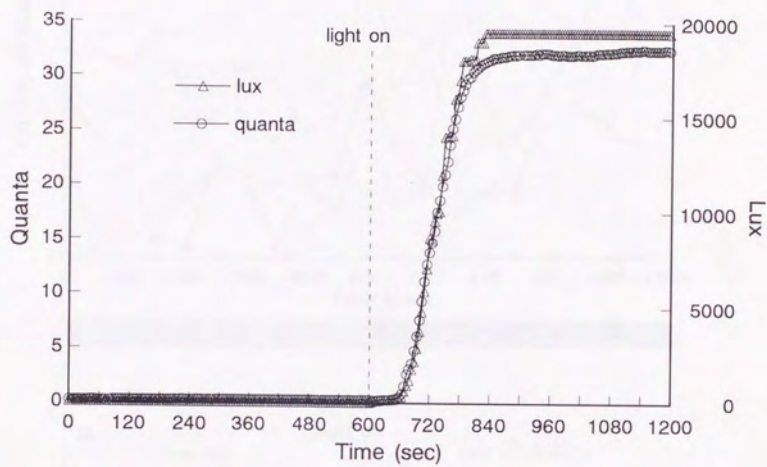


図3-13 水銀灯を点灯した時の、照度および光量子数の変化.

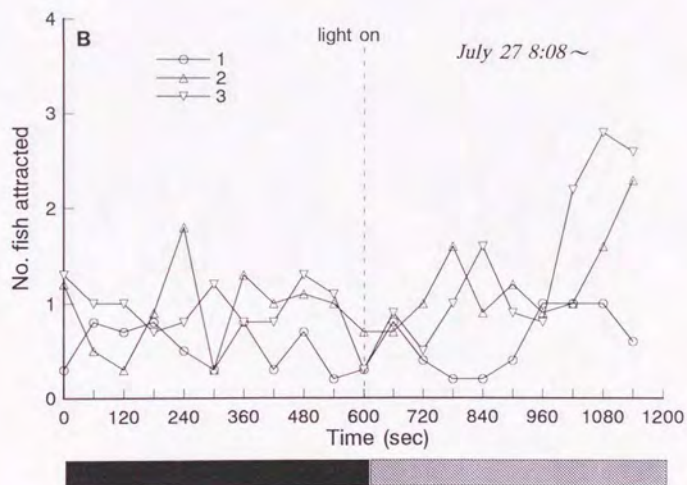
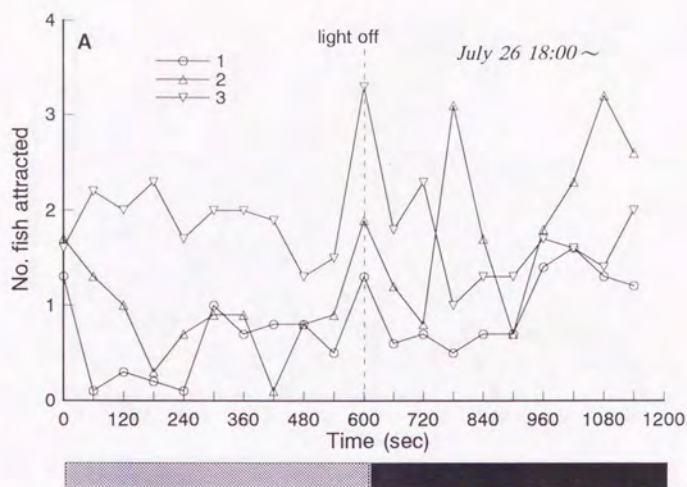


図3-14a 照度変化が寄りつき行動に及ぼす影響.

横軸下の灰色部は水銀灯の点灯中を, 黒色部は消灯中を表わす.

A: 7月26日18:00 (消灯), B: 27日8:08 (点灯).

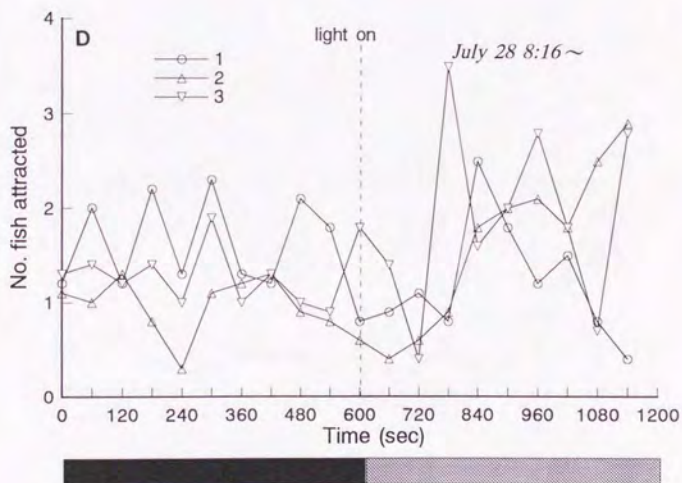
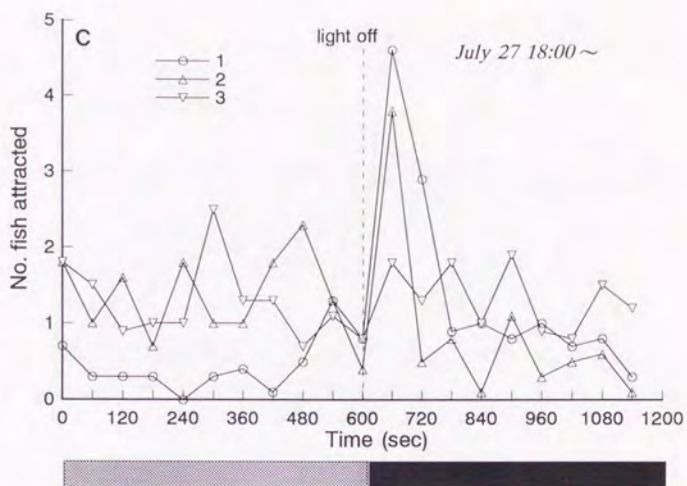


図3-14b 照度変化が寄りつき行動に及ぼす影響.

横軸下の灰色部は水銀灯の点灯中を, 黒色部は消灯中を表わす.

C: 7月27日18:00 (消灯), D: 28日8:16 (点灯).

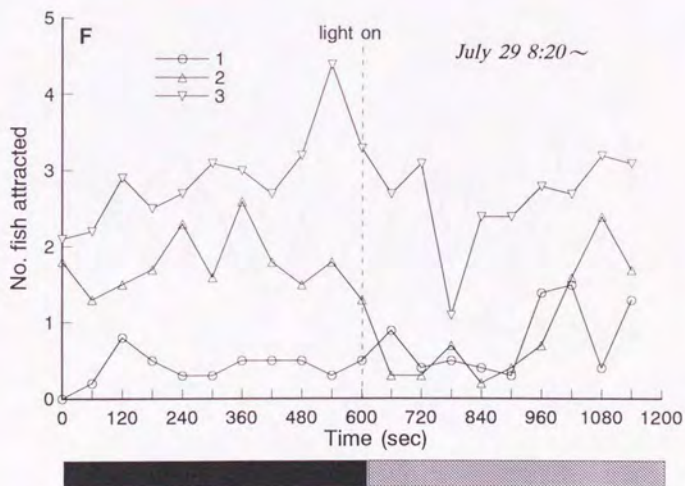
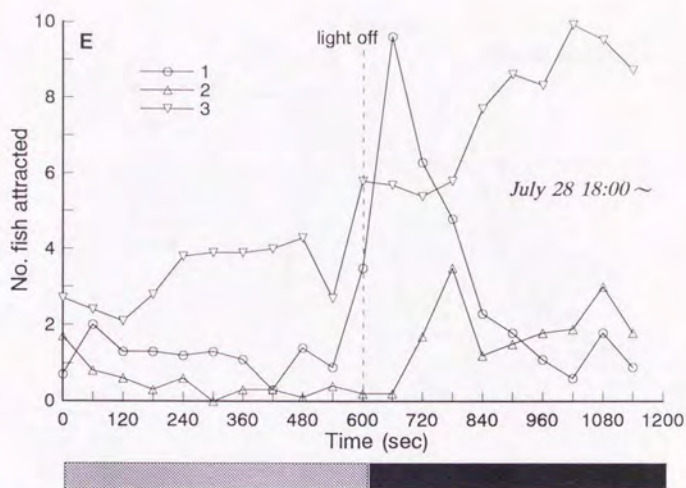


図3-14c 照度変化が寄りつき行動に及ぼす影響。

横軸下の灰色部は水銀灯の点灯中を、黒色部は消灯中を表わす。

E: 7月28日 18:00 (消灯), F: 29日 8:20 (点灯)。

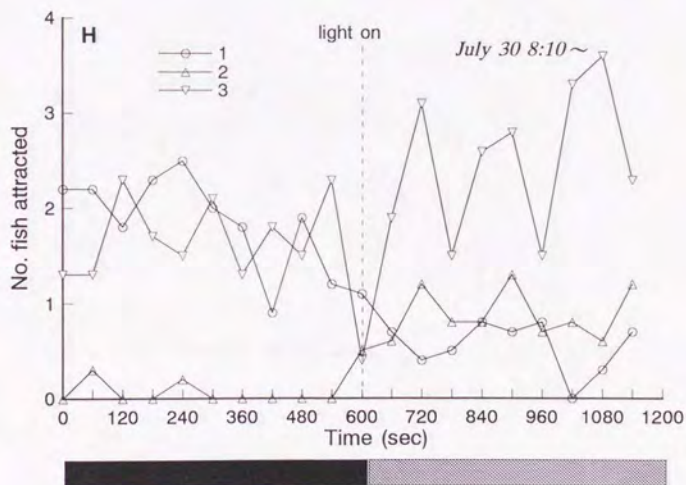
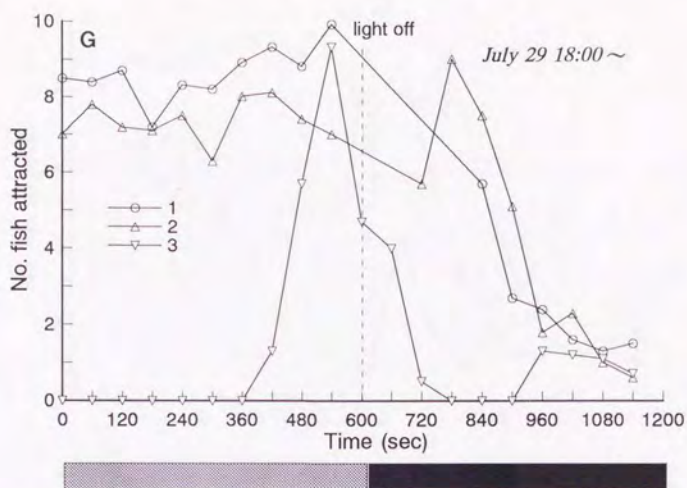


図3-14d 照度変化が寄りつき行動に及ぼす影響。

横軸下の灰色部は水銀灯の点灯中を，黒色部は消灯中を表わす。

G: 7月29日18:00 (消灯)，H: 30日8:10 (点灯)。

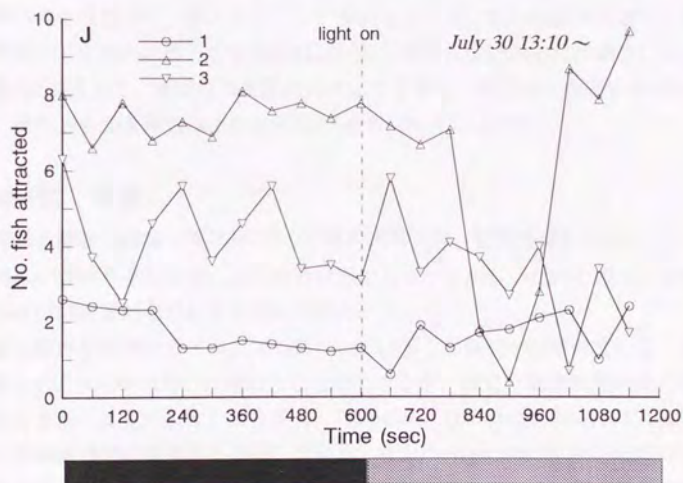
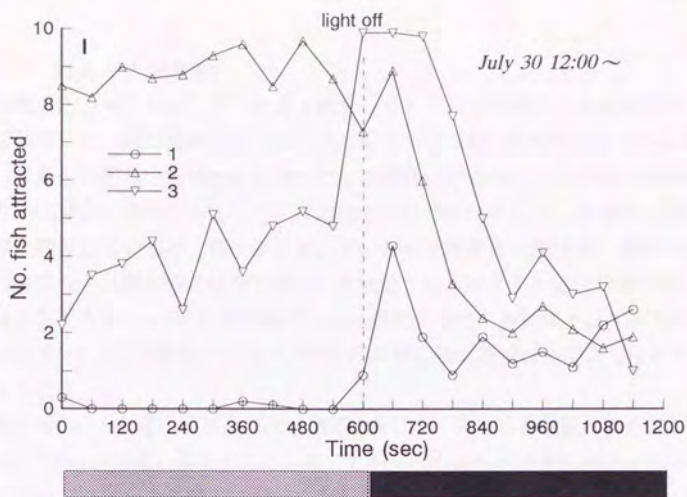


図3-14c 照度変化が寄りつき行動に及ぼす影響。

横軸下の灰色部は水銀灯の点灯中を、黒色部は消灯中を表わす。

I: 7月30日12:00 (消灯), J: 30日13:10 (点灯)。

2. 結果および考察

水槽内のシマアジは、日中は通常群泳しており、平均寄りつき尾数は0~2の間で推移した。消灯直後には、図3-14のA, CおよびEに典型的に見られるように、基盤への寄りつき尾数が急増した。この時、方向がランダムないわゆる群がりの状態と、方向がそろって平行定位した状態が出現した。後者は一見群泳状態と類似しているが、群れが静止している点で群泳とは異なる。通常シマアジの寄りつきは群がりの状態を伴い、本実験で見られた平行定位状態の寄りつきは異例である。これは、本実験で与えた照度変化が大きなストレスの原因(ストレッサー)として働き、シマアジがこれに対し強く警戒行動を示したためと考えられる。

図3-14のGの水槽1, 2およびIの水槽2の例では、寄りつき尾数は消灯前にすでに、7から10の高い値を示していた。これは、これらの水槽の個体がなんらかの理由でストレスを感じ、観察の前からパイプに寄り付いていたためと考えられる。水銀灯の消えた状態では、シマアジは分散または群泳状態であり、平均寄りつき尾数は0~2尾であることが多かった。点灯直後は通常高速で水槽内を群泳し、このため寄りつき尾数は点灯前と変わらないかまたは減少した。点灯後4分程度して、水銀灯の光量が安定してくると、寄りつきを示す個体が増え、平均寄りつき尾数は上昇した(図3-14B, D, FおよびH)。

第4節 考察

感覚器と群れの維持 本章第1節の一連の実験では、視覚を奪われたシマアジが群泳や群がりを示さず、常に分散状態であることから、群れの維持に視覚が重要な役割を果たしていると考えられた。

魚が群れを維持するメカニズムについては多くの研究がなされている。視覚を奪われたpollackは群れに加わることができるが、視覚と側線感覚の両方を奪われると群れに加われないことから、Pitcher *et al.* (1976) はpollackの群れ維持における側線感覚の重要性を強調している。またPartridge and Pitcher (1980) は、側線神経を切断した際に群れの個体間距離が広がることから、側線は群れの運動の微調整に関与しているとしている。シマアジでは側線神経の切断実験は成功しなかったため、側線感覚の関与の程度については明らかではないが、後述(第5章)のように、隣接した透明アクリル水槽中に別々に入った個体同士でも群れが形成されることから、必ずしも側線は必要ではないものと考えられる。

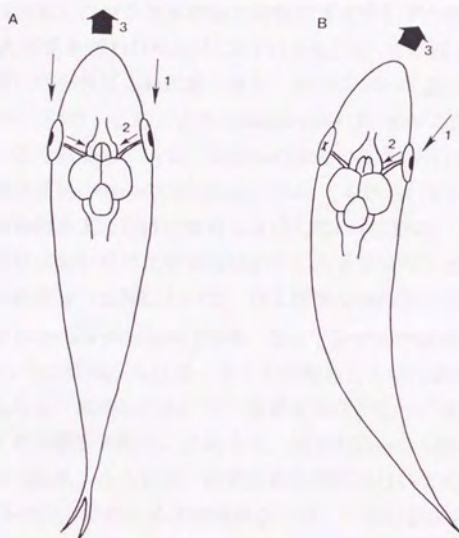


図3-15 両眼の視覚刺激が遊泳行動に及ぼす影響 (概念図).

A: 正常魚では視覚による情報 (1) が両眼から脳へ伝えられ (2), 直進する (3).

B: 左眼喪失魚では視覚情報 (1) は右眼からしか入らない (2) ため, より多くの情報を得ようとして右へ曲る (3).

一方、群れ維持に化学物質が関与しうることも、数種の淡水魚およびゴンズイなどで知られている。ゴンズイは夜行性の魚であり、夜間も極めて緊密な群れを維持している。この群がりの維持は視覚とフェロモンによっており、またフェロモンは採集したゴンズイの棲息海域により少しずつ異なるという(木下, 1975)。また視覚を奪われたrudd(コイ科の魚)は、穴の開いた水槽壁の反対側に同種の群れがいればこれに誘引され、ナマズがいる場合誘引されないという(Keenleyside, 1955)。このことからKeenleysideは、ruddの群れ維持に化学感覚が関与していると結論している。他個体の体表の化学物質に反応する魚種としては、この他コイ科のroach(Hemmings, 1966)でも知られている。シマアジにおいては、他個体の表面の粘液には特に反応しない(益田ら, 未発表)ことから、本魚種の群れ維持においては化学物質は必ずしも重要でないと考えられる。

視覚喪失魚の巡回遊泳 魚類において、視覚情報は視神経から視交叉をへて中脳の視蓋へ入る(Koyama and Ueda, 1984)。従って正常魚が遊泳するときには、図3-15Aに示すように両眼から視蓋へ入った情報をもとに、遊泳方向を調節していると考えられる。本実験において、右眼喪失魚が左へ、左眼喪失魚が右へ巡回遊泳を行うのが観察された。これらは、視力の残った側からより多くの情報を得ようとした結果、あるいは、視覚情報の得られない方向を避けた結果と考えられる(図3-15B)。このため片眼喪失魚では、一方の眼からの情報が得られなくなった直後から、強い巡回行動を示すのであろう(図3-7B; C)。一方、両眼喪失魚が巡回遊泳を示すのは、これとは異なった理由によると考えられる。両眼喪失魚では視覚情報はまったく得られず、遊泳方向の調節がまったくできない。従って一方に曲る傾向が生じやすく、このような傾向が一度表われるとこれが次第に強まってゆくためと考えられる。

最適群れサイズ 兼廣ら(1985)はタイリクバラタナゴを用いて、水槽内の収容尾数が3尾以上になると個体間距離の変化が少なくなり、行動が安定することを示している。また神田ら(1986)によれば、メダカは5尾で収容すると1尾で収容したときよりも個体当りの酸素消費量が少なくなり「心理的に落ち着く」としている。本章第2節で、収容尾数を増やすにしたがって摂餌開始所要時間が極端に短くなった理由については、Pitcherら(1982a)が指摘したように尾数が多いほど眼が多いため情報が多く得られ、群れとして餌の発見時間が短くなった可能性も残されているが、むしろ心理的影響の方が強いと考えられる。すなわち、実験は濾過海水を満たした浅く明るい水槽中で行われたため透視度は十

分高く、餌も約3m以内に落下したための実験区の魚も投餌後ごく短時間でこれを視認しえたはずである。本実験の場合、神田らの指摘したように、他個体の存在により魚が心理的に落ち着いた結果警戒心が軽減され、摂餌行動を開始するまでの時間が短くなった可能性もあろう。シマアジは、通常群れを形成する魚種であり、こうした正の群効果が当然予想される。

シマアジの群れ行動に関する実験を行う際は、群効果の十分に発揮されるであろう尾数により実験を設定するのが望ましい。しかし、尾数が多いと分散しやすく、水槽内で群れが2つに分かれることもある。さらに、成長段階によって群れの最適尾数も変化することが予想される。以上の点を考慮して、群れに関する行動実験を行う際には、100mm以上の魚では10尾を、100mm未満の魚では20尾を標準的な水槽収容尾数として採用した。

寄りつき行動と群れ行動 寄りつき行動は、シマアジが中程度のストレスを感じているときに現れる行動であると考えられる。すなわち、非常に強いストレスを感じたときには逃走しようとして狂奔し、これよりもやや弱いストレスの状態のときは高速の群泳を示す。そして高速の群泳から少し落ち着いた状態のときに、群がりが出現する(今泉ら、未発表)。その際、付近に視覚的な定位目標となるものがある場合、この定位目標の周囲で群がりを形成することが多い。ストレスがほとんどなくなったときには、シマアジは水槽内の広い範囲に分散する。

本章では、照度の変化に伴う行動変化の指標として、寄りつき行動を取り上げた。ある視覚目標に対して接近し寄りついた状態になると、結果として群がり状態が出現し、これは始めに定義したように群れ行動の一要素に含まれる。従って寄りつきは、群れ行動と多くの共通性を持っている。まず群れ行動も寄りつき行動も、主として関与する感覚器官は眼である。視覚喪失した魚は群泳や群がりを作ることもないし、基盤に対し寄りつくこともなかった。また生態観察や水槽実験を通じて見たように、シマアジの群れ行動が外敵からの逃避の意味が強く、外敵・仲間の数などの強いストレスによって心理的に不安定になったりこれに対し警戒した時に、個体間距離の小さい緊密な群れを作った。これと同様に、照度変化をストレスとして与えた時にも、警戒心の表われとして寄りつき行動が出現した。同じ心理状態の時に同じ感覚器を用いて出現する群れ行動と寄りつき行動は、シマアジの基本的なストレス反応として重要と考えられる。

第4章 器官形成と走性の発達

シマアジが群れを維持する上で、視覚が不可欠であることをこれまでの章でみてきた。一方、側線感覚が群れ行動に関与することも多くの魚種で知られている。さらに感覚器の他に、種々の走性や遊泳力、体姿勢の保持能などの各種機能の発達も群れ行動の発現には不可欠であり、こうした器官形成・走性・機能の発達が複合した結果、群れ行動が成立するものと考えられる。そこで本章では、群れの基礎となる器官形成と走性の発達過程をシマアジにおいて明らかにする。

第1節 器官形成

1. 材料および方法

材料 1991年3月20日に日本栽培漁業協会古満目事業場において採卵・孵化したシマアジ約32万尾を24時間以内に上浦事業場へ輸送し、25m³の飼育水槽に収容した。2日齢からワムシを、20日齢からアルテミア・ノープリウスと配合飼料を、27日齢からはコペポーダを給餌した。飼育水槽の水温は、収容直後から3日齢までは $22 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ とし、4日齢から6日齢までは1日1 $^{\circ}\text{C}$ ずつ昇温させ、6日齢から29日齢までは $25 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ で飼育した。30日齢からは1日1 $^{\circ}\text{C}$ ずつ水温を下げて、36日齢からは海上の生簀へ移した。

外部形態の観察および組織解析用として、孵化当日を0日齢とし、孵化後1日、2日、3日、7日、10日、14日、18日、20日、23日、25日、28日、30日、35日、37日、50日、140日目に約100尾ずつランダムサンプリングを行った。これらは解析の目的に応じた固定液により固定した(表4-1)。

これとは別に、飼育水槽内から定期的に約30尾ずつサンプリングを行い成長曲線を求めた。

固定したサンプルから、明らかに奇形な個体を除外して、ノギスで全長を測定した後、組織学的解析を行った(表4-2)。

外部形態の測定部位 仔稚魚の外部形態は、実体顕微鏡下で観察し、描画装置を用いてスケッチした。胸鰭長と背鰭長、尾柄高および体高を以下の通りに定め、接眼マイクロメーターを用いて計測した(図4-1)。尾鰭面積は、実体顕微鏡下でケント紙上に尾鰭をトレースしこれを切り抜いて重量をはかり、ケント紙

表4-1 組織学的解析に用いた仔稚魚の固定液.

解析部位	固定液
外部形態	10%海水ホルマリン
骨格	10%海水ホルマリン
体側筋	ブアン液
眼	ブアン液
側線	10%海水ホルマリン カルノフスキー液
脳	ブアン液

表4-2 組織学的解析に供した仔稚魚の平均全長 (mm).

日齢	外形	骨格	筋肉	眼	軀幹部側線	頭部側線			脳
						実体顕	光顕	走査電顕	
1	3.3								
2				3.3					
3	3.5		3.5	3.5					
7	4.0								
10		4.2	4.3	4.3					
14	5.1	4.9					5.1	5.2	
18			6.2				6.2		5.8
20	8.3	8.6	8.0	8.0		8.3	8.0	8.0	7.8
23	9.8		10.2				10.3		9.9
25	12.1	12.0	12.4	12.4		12.1	12.4	12.4	11.7
28									14.3
30	14.9	15.0			14.9	14.9			14.3
35	23.6				23.0				
37					26.2				
50					30.0	33.4			

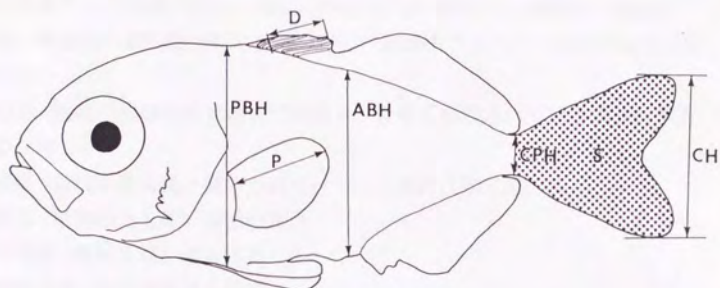


図4-1 外部形態の測定部位. ABH: 肛門部体高, CH: 尾鰭の高さ, CPH: 尾柄高, D: 背鰭長, P: 胸鰭長, PBH: 胸部体高, S: 尾鰭面積.

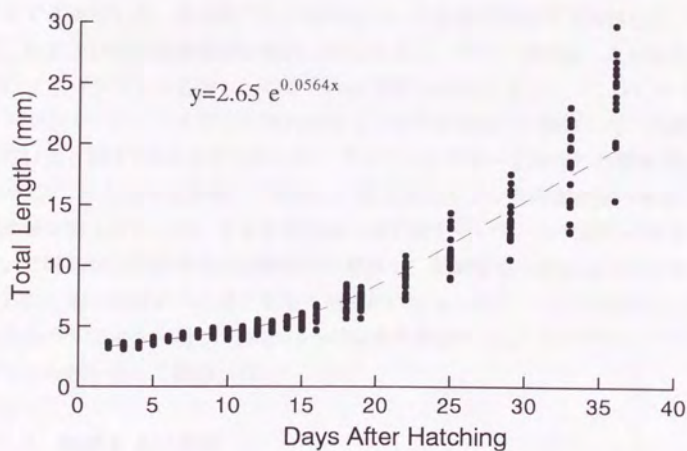


図4-2 シマアジの成長曲線.

の単位面積当りの重量で除し、3回の平均をとって求めた。胸鰭長、背鰭長、尾柄高、体高は41個体について計測を行い、尾鰭のアスペクト比は20尾を用いて求めた。

胸鰭長：胸鰭の基部から先端までの長さ。軟条の形成されている場合は第五軟条の長さ。

背鰭長：背鰭の最大長。棘の形成されている場合は第三棘の長さ。

尾柄高：尾柄の最も細い部位の高さ。

胸部体高：胸鰭基部を通る体高。

肛門部体高：肛門部を通る体高。

尾鰭のアスペクト比：尾鰭の高さの二乗を尾鰭の面積で除した値。

相対胸鰭長：胸鰭長を全長で除した値。

相対背鰭長：背鰭長を全長で除した値。

相対胸部体高：胸部体高を全長で除した値。

胸部/肛門部体高比：胸部体高を肛門部体高で除した値。

組織学的方法 骨格透明標本の作成は福原ら(1987)に従い、軟骨をアルシアンブルーで、硬骨をアリザリンレッドで染色した後、トリプシンと水酸化ナトリウムで透明化した。各日齢で3~5個体について実体顕微鏡下で観察した。体側筋、眼および頭部側線器官の解析を行うために、ブアン液固定した仔稚魚を常法によりパラフィン包埋し、厚さ4 μ mの横断連続切片とした。これにマイヤーのヘマトキシリン・エオシン染色を施し、光学顕微鏡下で観察した。組織学的観察は各日齢で3尾以上ずつ行った。サイアニンブルーで染色した個体(各日齢2~3尾ずつ)を実体顕微鏡下で観察し、頭部側線および躯幹部側線の管器の発達過程を明らかにした。また走査型電子顕微鏡を用いて、各日齢2~3尾ずつについて頭部および躯幹部の遊離感丘を観察し、側線管器の形成過程を解析した。さらに、脳・神経系の発達の概要を明らかにするために、ブアン液固定した仔稚魚をパラフィン包埋し、厚さ6 μ mの縦断連続切片とし、ヘマトキシリン・エオシン染色を施して観察した。

2. 結果および考察

外部形態 シマアジの初期成長は以下の曲線に回帰された(図4-2)。

$$y = 2.65 \times e^{0.0564x}, \quad r = 0.969$$

(ここでyは全長、xは孵化後日数、eは自然対数の底、rは相関計数)

シマアジの外部形態の発達過程を概説すると以下のようであった。

1日齢(全長3.3mm): 体は細長く伸長し、仔魚膜で被われていた(図4-3A)。眼球全体とレンズの形は認められるものの、網膜には色素は沈着していなかった。まだ開口していないが、肛門は既に開いていた。胸鰭は円形で小さく未発達であった(図4-4A)。

3日齢(3.5mm): 開口し、眼に色素が沈着した(図4-3B)。

7日齢(4.0mm): 主鰓蓋骨に棘が生じた。鰓に気体の充填が確認された(図4-3C)。

14日齢(5.1mm): 主上顎骨と前上顎骨が分離した。また、主鰓蓋骨と前鰓蓋骨の分離が確認され、鰓蓋の棘が発達した。頭頂部の仔魚膜が後退した。脊椎骨後端部の屈曲と尾鰭の鰭条の形成が始まった。背鰭および臀鰭の原基が生じた(図4-3D)。

20日齢(8.3mm): 脊椎骨の屈曲は完了し、尾鰭は円形から截形になった。胸鰭・第一・第二背鰭・臀鰭の鰭条が発達した(図4-3E)。

25日齢(12.1mm): 尾鰭が彎入形へ変化した。胸鰭の形が幅広い形から縦長へと変化しはじめた。腹鰭が発達した(図4-3F)。

30日齢(14.9mm): 頭胸部が相対的に小さくなった。尾柄が細くなった(図4-3G)。

35日齢(23.6mm): 頭胸部がさらに小さくなった。胸鰭は伸長し、尾鰭は彎入形へと変化した。尾柄はさらに細くなった(図4-3H)。

胸鰭 成長に伴う胸鰭の形態変化を図4-4に示した。20日齢から30日齢にかけて胸鰭は伸長し、形も急激に変化した(図4-4BおよびD)。全長5mmから105mmまでの仔稚魚41個体について、全長に対して相対胸鰭長をプロットしたところ、相対胸鰭長は、全長5mmの仔魚では0.08前後を示し、その後全長15mmの稚魚まで急速に増加して0.17前後に達し、37mmになるまで大きく変化することとはなかった(図4-5)。しかし、全長74mmおよび105mmの若魚では相対胸鰭長はそれぞれ0.18および0.20であったことから、胸鰭は40mm以上になってもわずかではあるが相対的伸長を続けるものと考えられた。

尾鰭 尾鰭の形は、14日齢(全長5.1mm)以前は円形であり、20日齢(全長8.3mm)では截形、30日齢(全長14.9mm)以降は彎入形へと変化していった(図4-6)。尾鰭の鰭条は14日齢より形成され、20日齢で完成した。23日齢からは軟条の分節がみられ、25日齢では分枝がみられた。

5mmから98mmまでの20尾のシマアジについて、水中翼としての性能を示すアスペクト比と全長の関係を見ると、全長5mmでは1.0、15mmでは1.5、35mm

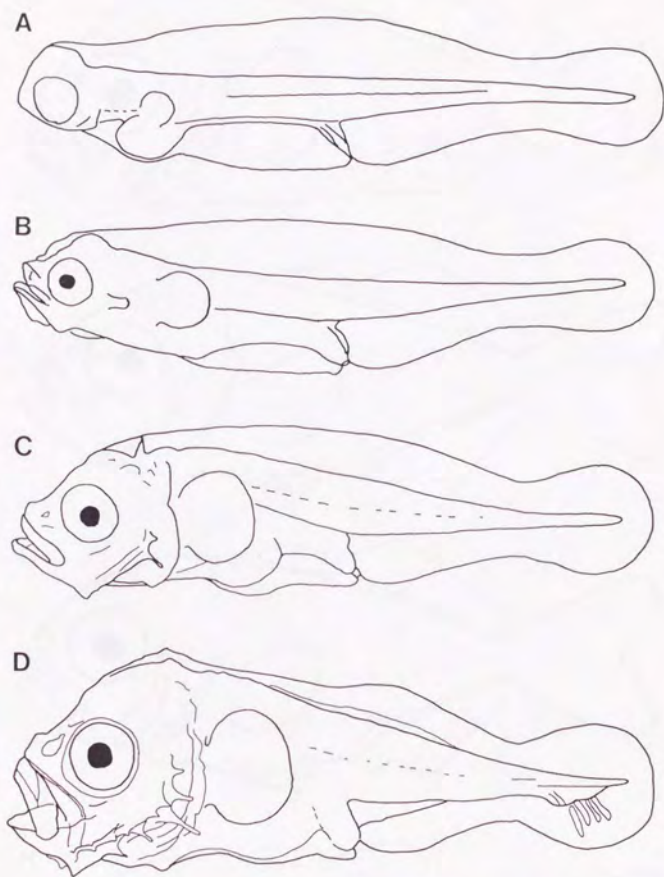


図4-3a シマアジの成長に伴う外部形態の変化. A: 1日齢 (全長3.3mm), B: 3日齢 (全長3.5mm), C: 7日齢 (全長4.0mm), D: 14日齢 (全長5.1mm).



図4-3b シマアジの成長に伴う外部形態の変化. E: 20日齢 (全長8.3mm), F: 25日齢 (全長12.1mm), G: 30日齢 (全長14.9mm), H: 35日齢 (全長23.6mm),

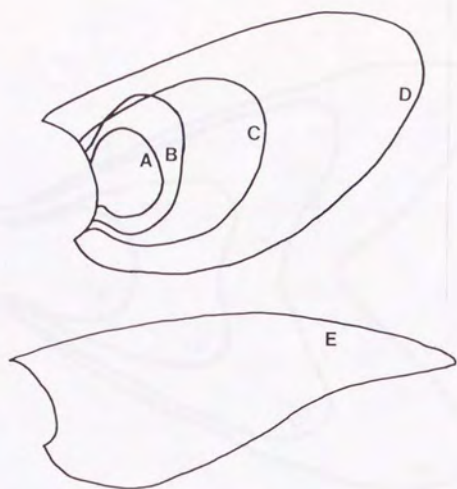


図4-4 胸鰭の成長の模式図. A: 14日齢 (全長5.1mm), B: 20日齢 (全長8.3mm), C: 25日齢 (全長12.1mm), D: 35日齢 (全長23.6mm), E: 140日齢 (全長102mm).

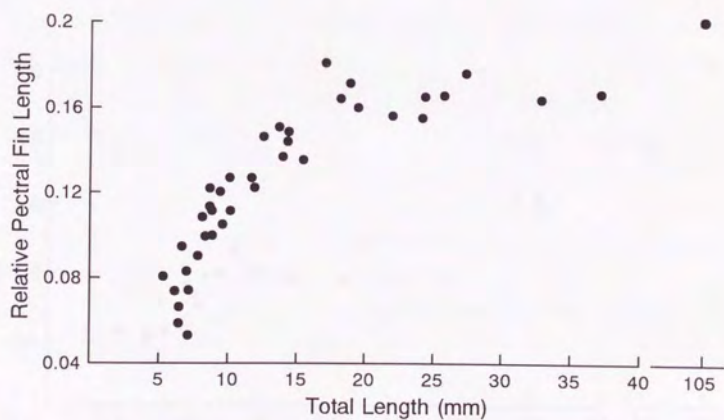


図4-5 成長に伴う相対胸鰭長の変化.

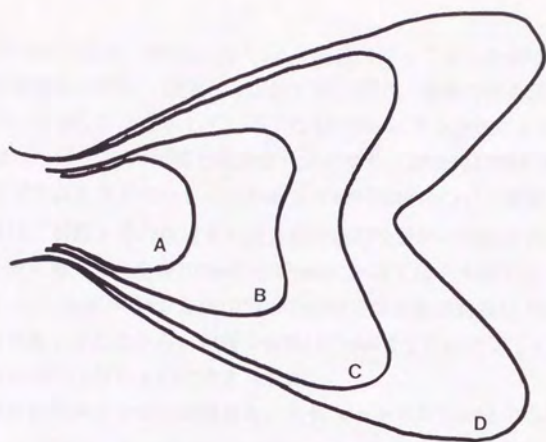


図4-6 尾鰭の成長の模式図. A: 14日齢 (全長5.1mm), B: 20日齢 (全長8.3mm), C: 30日齢 (全長14.9mm), D: 35日齢 (全長23.6mm).

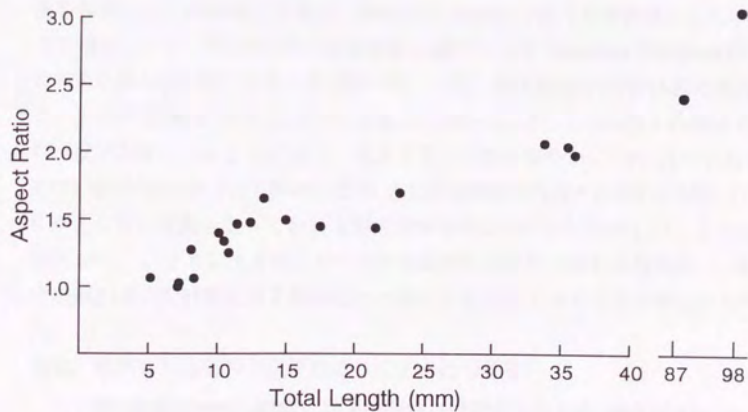


図4-7 成長に伴う尾鰭アスペクト比の変化.

では2.0, 87mmでは2.4, 98mmでは3.1と, 成長に伴って増加を続けた(図4-7). これは, 仔稚魚から幼魚, 若魚へと成長する過程で, 尾鰭の推進器官としての性能が上昇してゆくことを示している. なお25mm以下を詳細にみると, 12mmまでは急増し, 12~25mmの間ではほぼ一定となり, 以後再び増大する.

背鰭 相対背鰭長を全長5mmから105mmまでの41個体について検討した(図4-8). 相対背鰭長は, 背鰭とその担鰭骨の硬骨化の進む全長5~10mmの間に0.02から0.08へと急激に増大し, 全長10mmから17mmにかけてはやや緩やかに増大して0.1に近付いた. 全長74mmおよび105mmの若魚では相対背鰭長はそれぞれ0.10および0.12であったことから, 背鰭の伸長は17mmまでにほぼ完了し, これ以降相対成長に変化はないものと考えられた.

尾柄高 相対尾柄高と全長との関係を, 全長5mmから105mmまでの41個体について検討した(図4-9). 相対尾柄高は全長5mmから15mmにかけて0.12から0.06まで急激に減少し, これ以降37mmまでは0.06から0.045までの範囲で緩やかに減少した. 全長74mmおよび105mmの若魚についてみると, 相対尾柄高はそれぞれ0.038および0.039であった. 全長40mm以上の稚魚から若魚にかけても尾柄は少しずつ細くなるが, 大きな変化は15mm前後までに完了しているものと考えられた.

体高 全長5mmから105mmまでの41個体について, 相対胸部体高と全長との関係を検討した. 相対胸部体高は, 5mmから10mmにかけて0.30前後から0.33程度まで増加したが, 10mm以降では緩やかに減少し全長74mmおよび105mmではそれぞれ0.28および0.27となった(図4-10). 一方, 胸部体高/肛門部体高比をみると, 5-10mmの個体では1.15から1.35までの値をとるが, 15mm以上の個体では, 1.15以下の値をとるようになり, 成長するにつれて緩やかに1.0に近付いた(図4-11). 全長74mmおよび105mmの若魚では相対胸部体高はそれぞれ1.03および0.98となり, 若魚となってからも相対胸部体高はわずかに減少した. これらの結果から, シマアジは成長するにつれ頭胸部が大きな水滴形の体形から, 体の中央部が最大の体高となる紡錘形へと徐々に変化してゆくことが明らかになった.

骨格 骨格の形成過程は以下の通りにまとめられる.

10日齢(全長4.2mm): 鰓蓋骨および顎骨は硬骨化していた(図4-12A).

14日齢(4.9mm): 脊椎骨の硬骨化が体前半部より開始した(図4-12B).

20日齢(8.6mm): 脊椎骨の硬骨化が完了した. 胸鰭, 背鰭, 臀鰭, 尾鰭の鰭

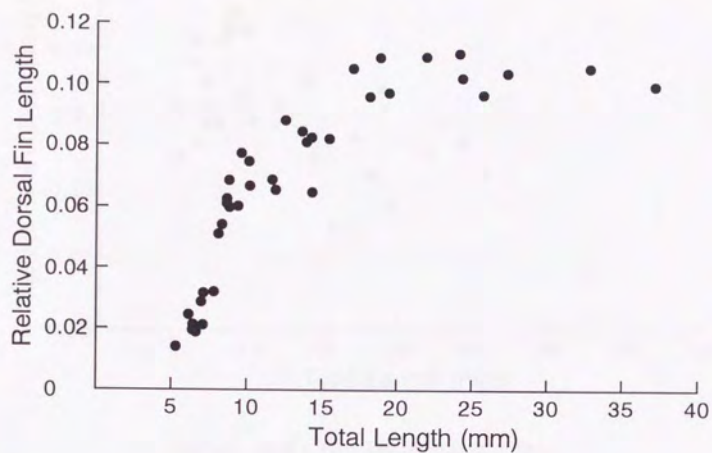


図4-8 成長に伴う相対背鰭長の変化.

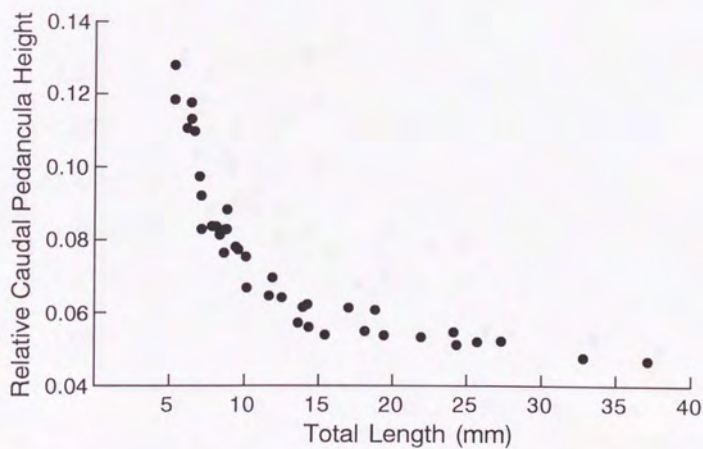


図4-9 成長に伴う相対尾柄高の変化.

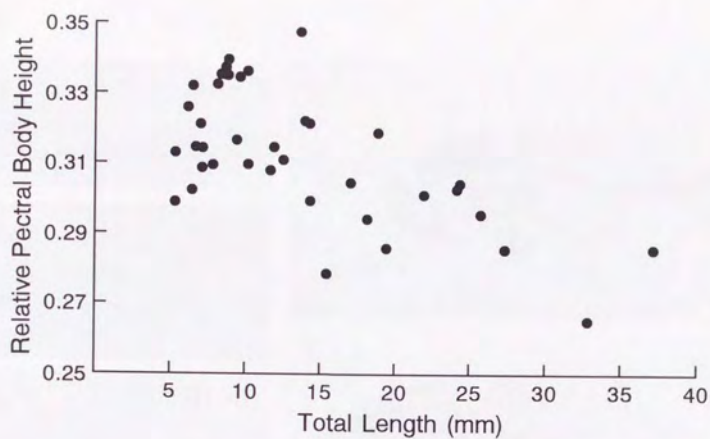


図4-10 成長に伴う相対胸部体高の変化.

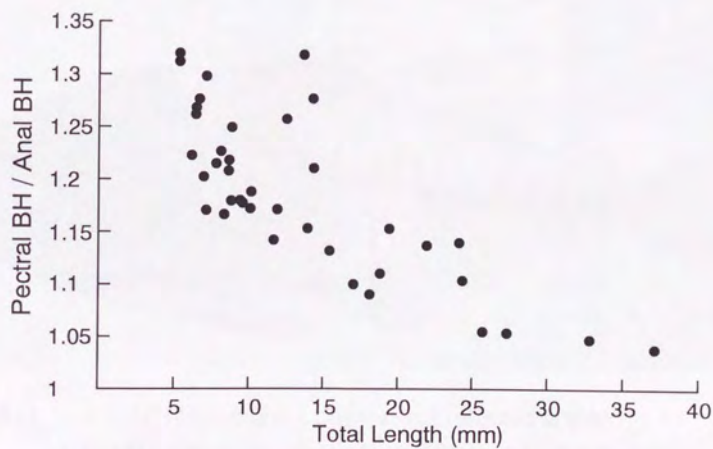


図4-11 成長に伴う胸部体高/肛門部体高の変化.

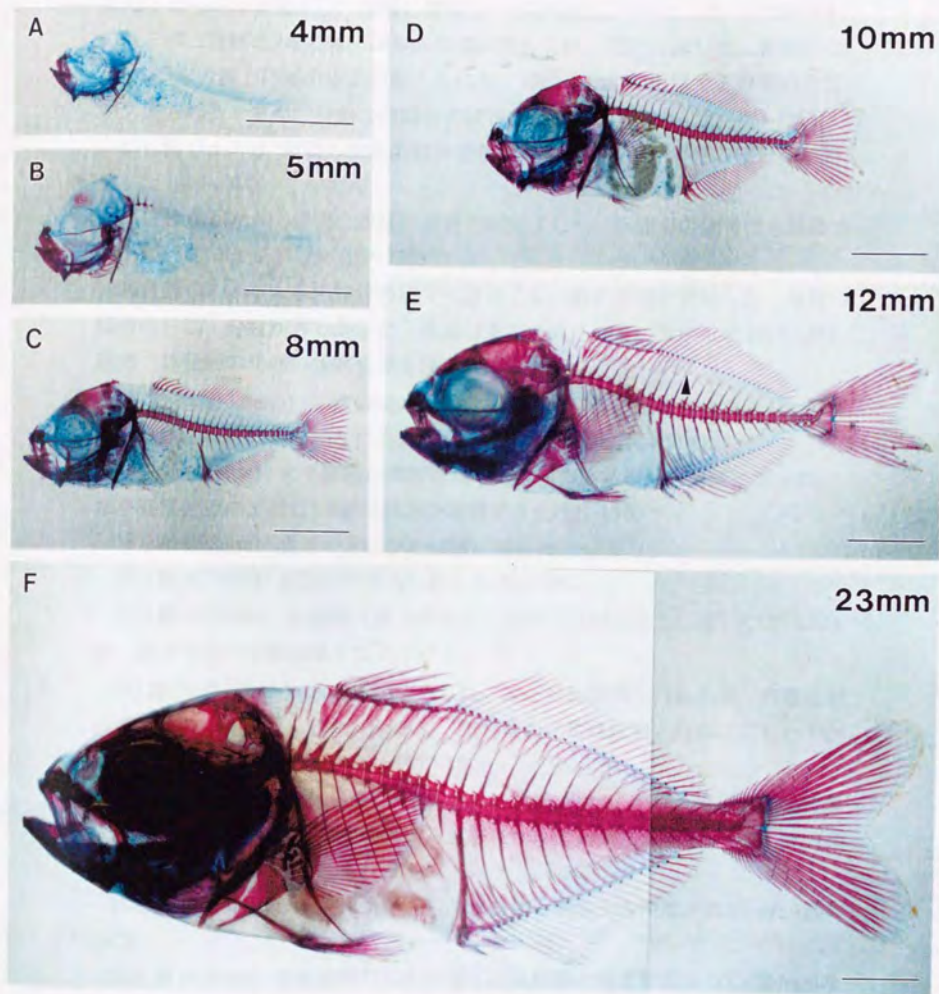


図4-12 シマアジ仔稚魚の軟骨および硬骨の発達(実体顕微鏡写真).

A: 10日齢 (全長4.2mm), B: 14日齢 (全長4.9mm), C: 20日齢 (全長8.6mm),
 D: 23日齢 (全長9.8mm), E: 25日齢 (全長12.0mm), F: 35日齢 (全長23.6mm).
 25日齢で担鰭骨(矢印)がほぼ完成する。スケールは2mm.

条の硬骨化がほぼ完了し、腹鰭の鰭条も一部硬骨化していた。第一背鰭の8本の棘と第二背鰭の1本の棘、26本の軟条が数えられ、定数に達した。臀鰭については3本の棘と19本の軟条が数えられた。背鰭と腹鰭の担鰭骨と肩帯の軟骨が形成された。また、背鰭の担鰭骨の硬骨化が前方より開始した(図4-12C)。

23日齢(9.8mm): 臀鰭の軟条の数が定数の23本に達した。肩帯の硬骨化が開始した(図4-12D)。

25日齢(12.0mm): 肩帯と腹鰭の硬骨化が完了した。担鰭骨の硬骨化も体後方を残してほぼ完了した(図4-12E)。

30日齢(23.6mm): 各担鰭骨の硬骨化は完了し、鱗の形成が開始した。尾鰭の鰭条の分節・分枝が著しかった。稜鱗はまだ形成されていなかった(図4-12F)。筋肉 体側筋の発達の観察結果を以下に示す。

3日齢(全長3.5mm): 垂直隔膜は明瞭であるが水平隔膜は不明瞭であった。体側筋は筋繊維束の不明瞭な白筋により形成されていた(図4-13A)。

10日齢(4.3mm): 水平隔膜が明瞭になり、白筋の筋繊維束も明瞭になった。水平隔膜付近の表層に1-2層の赤筋が確認できた(図4-13B)。

18日齢(6.2mm): 表層の赤筋が2~3層になった。

20日齢(8.0mm): 赤筋が多層化し始めた(図4-13C)。

25日齢(12.4mm): 赤筋層は最も肥厚した部位では10層以上に達した(図4-13D)。眼 眼の発達の観察結果を以下に示す。

2日齢(全長3.3mm): 水晶体が認められ、神経節細胞層、内細胞層、内顆粒層、外顆粒層の分化が見られた。しかし、黒色素の沈着は網膜と虹彩にごくわずかに見られるのみであった(図4-14A)。

3日齢(3.5mm): 水晶体の分化が進行し、内細胞層が広がり、視細胞層と色素上皮の発達が顕著であった。網膜から虹彩にかけて一面に黒色素が沈着した(図4-14B)。

10日齢(4.3mm): ガラス体が発達し、水晶体と網膜との距離が広がった(図4-14C)。

20日齢(8.0mm): 視細胞層の厚みが増し、視細胞の密度が高まった(図4-14D)。

25日齢(12.4mm): 外顆粒層の核の密度がさらに密になった(図4-14E)。

頭部側線 頭部側線管器の形成の観察結果を以下に示す。

3日齢(全長3.5mm): 眼上部に遊離感丘の形成を確認した。固定状態が不良であったため、この時期の仔魚の遊離感丘の分布については、詳細な解析が行え

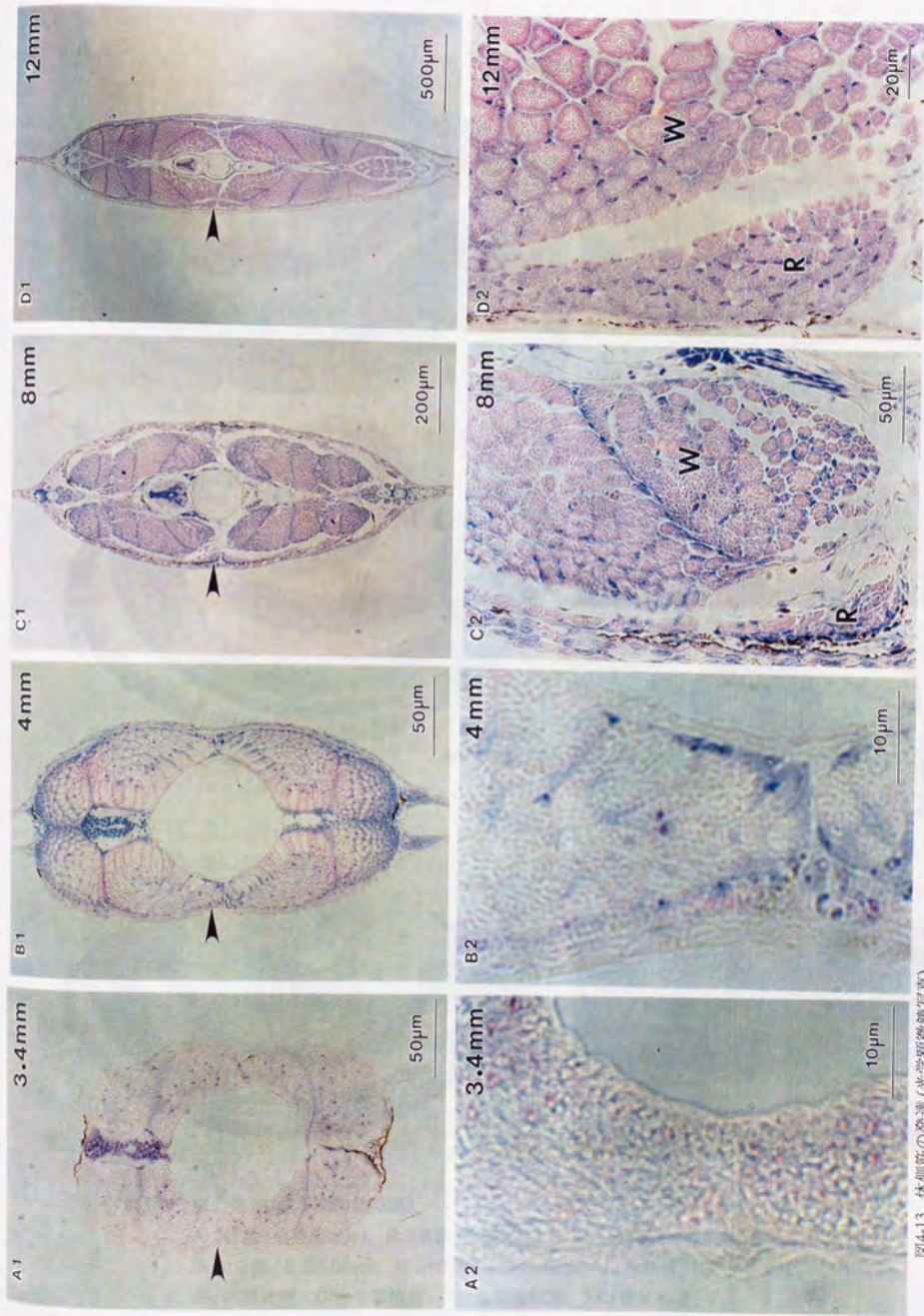


図4-13 体側筋の発達 (光学顕微鏡写真)。

A: 3日齢 (全長3.5mm), B: 14日齢 (全長4.3mm), C: 20日齢 (全長8.0mm), D: 25日齢 (全長12.4mm), R: 赤筋, W: 白筋, 2はそれぞれの体側の拡大。

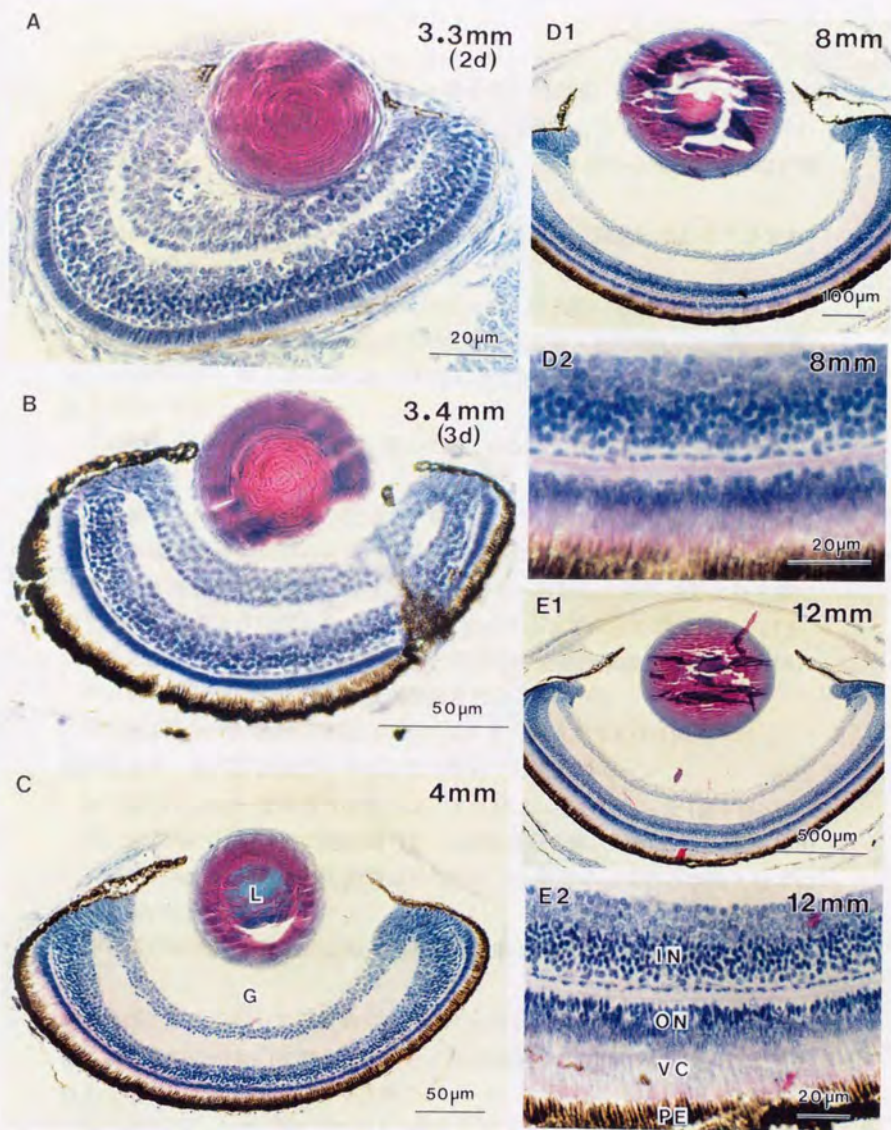


図4-14 眼の発達 (光学顕微鏡写真).

A: 2日齢 (全長3.3mm), B: 3日齢 (全長3.5mm), C: 10日齢 (全長4.3mm),

D: 20日齢 (全長8.0mm), E: 25日齢 (全長12.4mm). L: 水晶体, G: ガラス体,

IN: 内顆粒層, ON: 外顆粒層, PE: 色素細胞層, VC: 視細胞層.

なかった。

14日齢 (5.2mm): 眼上部, 眼下部, 上側頭部, 側頭部, 鰓蓋部および下顎部に発達した遊離感丘が確認できた。陥入はまだ始まっていなかった(図4-15A)。断面構造をみると, 遊離感丘が神経節上にあり, 神経節から延長した神経が脳につながるのが確認できた(図4-16A)。

18日齢 (6.2mm): 眼上部の遊離感丘の陥入が開始し, 感覚細胞が取り込まれた(図4-16B)。

20日齢 (8.0mm): 眼上部の遊離感丘が陥入し, 眼上管の形成が開始した(図4-15B1; 図4-17A)。また鰓蓋部および下顎部の感丘の陥入も開始した。頭部横断面の組織像から, 眼上部の感丘の上を薄く表皮細胞が覆っていることが確認できた(図4-16C)。

23日齢 (10.3mm): 管の中央部に1ヶ所開口する眼上管が完成した。鰓蓋管の形成が進行した。

25日齢 (12.4mm): 鰓蓋管が完成し, 眼下管, 上側頭管, 側頭管の形成が進行した。側頭部から体側寄りに分布する遊離感丘はまだ陥入していなかった。眼上管の断面像を観察すると, 管は深く頭頂寄りへ移動し, 頭部表面よりも脳に近い部位を通るようになった(図4-16D)。サイアニンブルーで側線管の走行を調べると, 眼上管の分枝と, 上側頭管と側頭管の連結が確認できた(図4-17B)。

30日齢 (14.9mm): 眼下管の陥入が確認された(図4-17C)。

50日齢 (33.4mm): 頭部側線系の管が深くまで陥入していた(図4-17D)。

躯幹部側線 躯幹部側線管の形成の様子を以下にまとめる。

30日齢 (14.9mm): 遊離感丘の陥入は, まだ起こっていなかった(図4-18A)。

35日齢 (23mm): 躯幹部の尾部寄りから, 遊離感丘の陥入が始まった(図4-18B)。

37日齢 (26mm): 頭部寄りの遊離感丘も陥入し, 躯幹部の中央のみが陥入せずに残った(図4-18C)。

50日齢 (30mm): 遊離感丘の陥入は完了し, 躯幹部側線管が完成した(図4-18D)。

脳神経系 観察を行った18日齢 (5.2mm) から30日齢 (17.6mm) の範囲では, 魚体に対する脳の相対的な割合は成長とともに減少した(図4-19A~D)。これらの脳の部位ごとの発達を以下にまとめる。

18日齢 (6.0mm): 視蓋はすでによく発達しているが, 嗅球は未発達であった(図4-20A)。

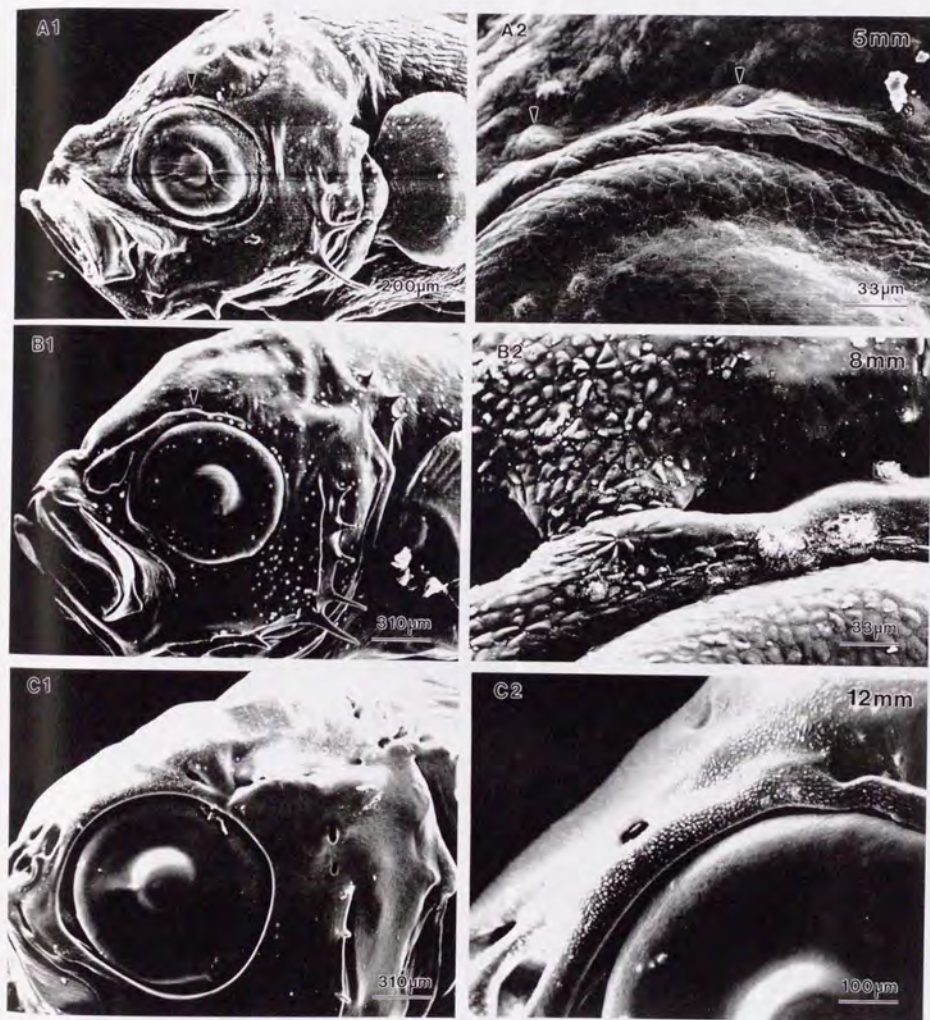


図4-15 頭部側線管器の発達(走査電子顕微鏡写真)。A: 14日齢(全長5.2mm), B: 20日齢(全長8.0mm), C: 25日齢(全長12.4mm)。2はそれぞれ1の眼上部の拡大。

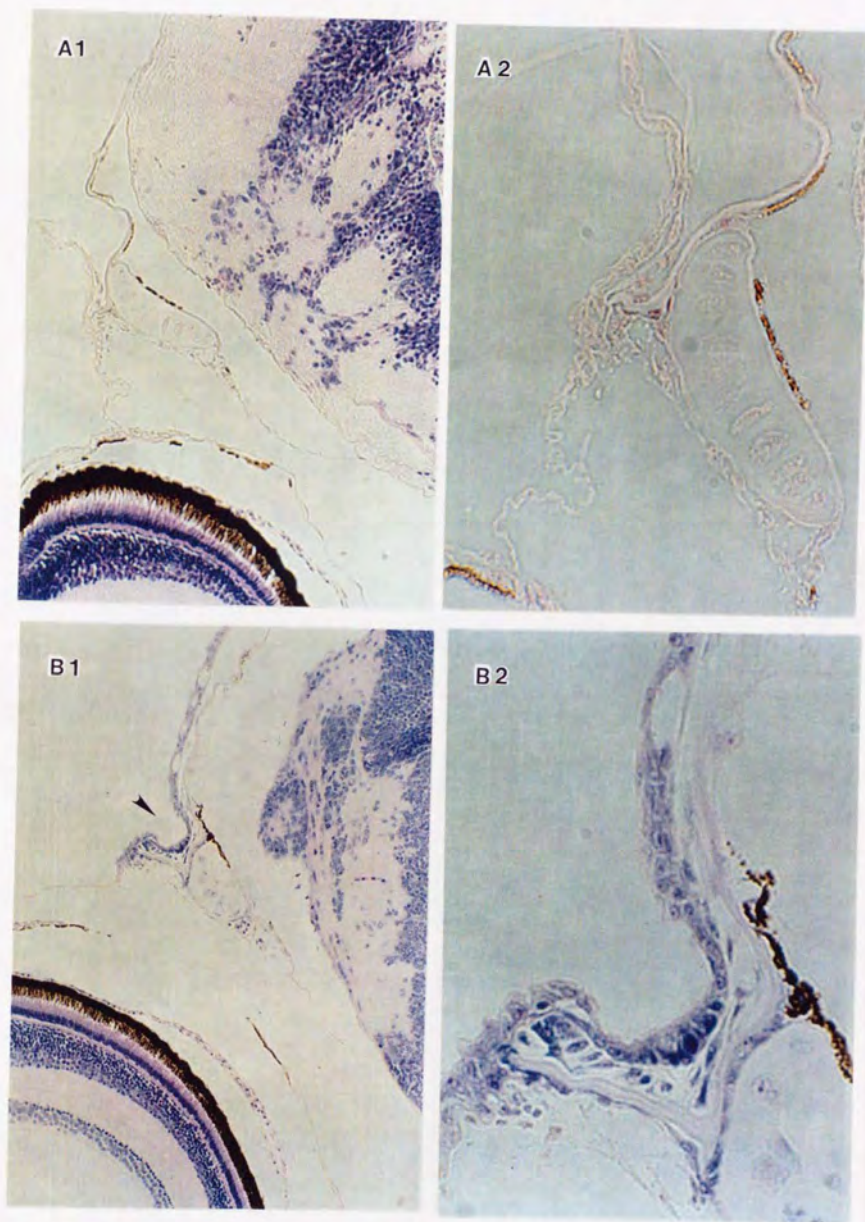


図4-16a 頭部側線管器の発達 (光学顕微鏡写真).

A: 14日齢 (全長5.1mm), B: 18日齢 (全長6.2mm). 矢印は眼上管.

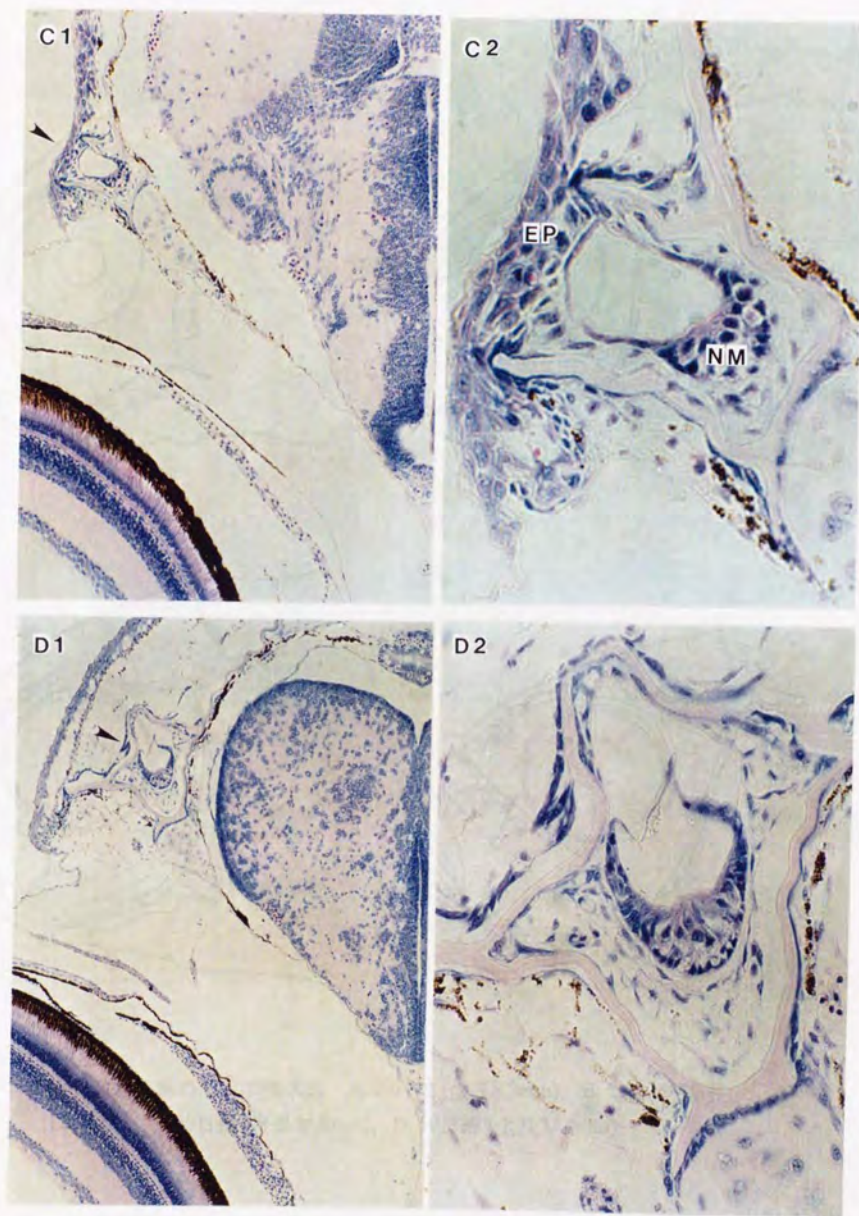


図4-16b 頭部側線管器の発達(光学顕微鏡写真). C: 20日齢(全長8.0mm), D: 25日齢(全長12.4mm). EP: 表皮細胞, NM: 遊離感丘. 矢印は眼上管.

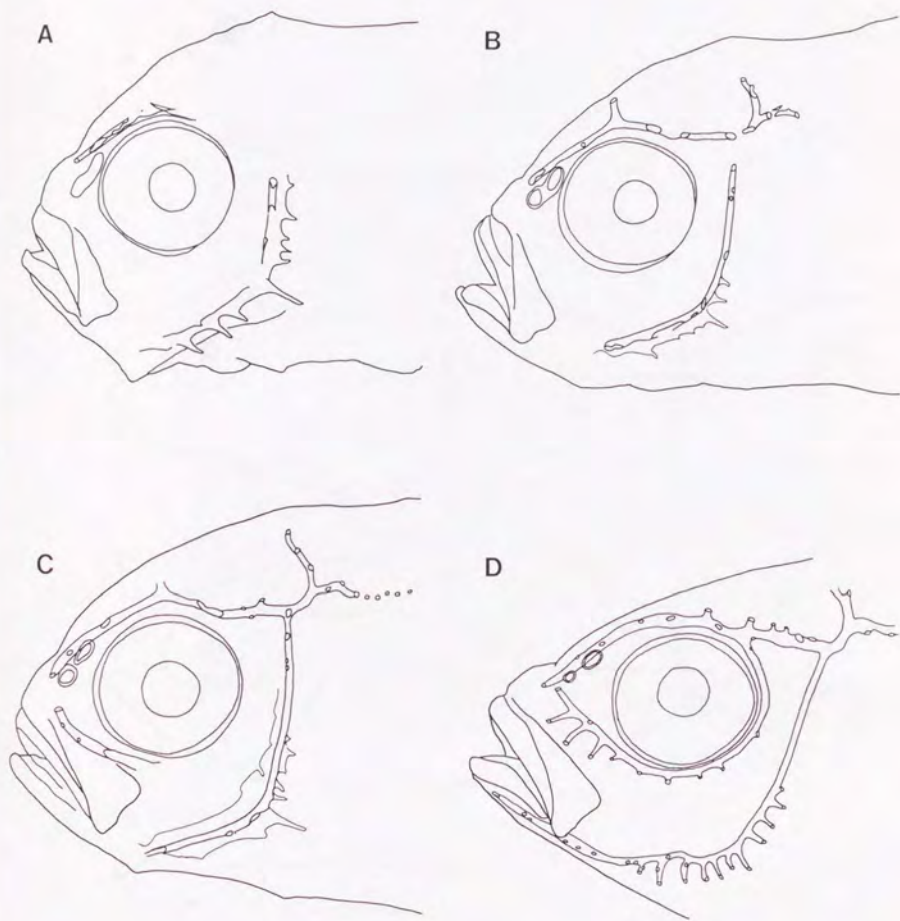


図4-17 頭部側線管器の形成の模式図. A: 20日齢 (全長8.3mm), B: 25日齢 (全長12.1mm), C: 30日齢 (全長14.9mm), D: 50日齢 (全長33.4mm).

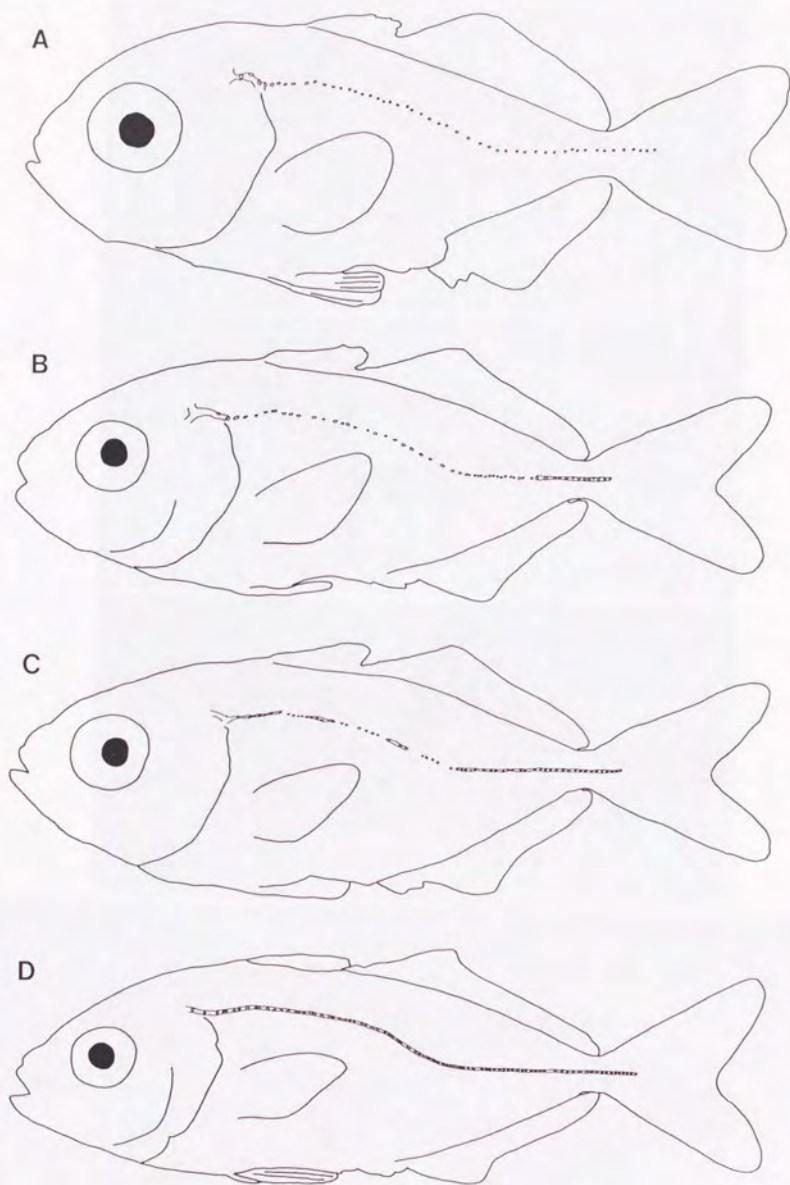


図4-18 躯幹部側線管器の形成の模式図. A: 30日齢 (全長14.9mm), B: 35日齢 (全長23.0mm), C: 37日齢 (全長26.2mm), D: 50日齢 (全長30.0mm).

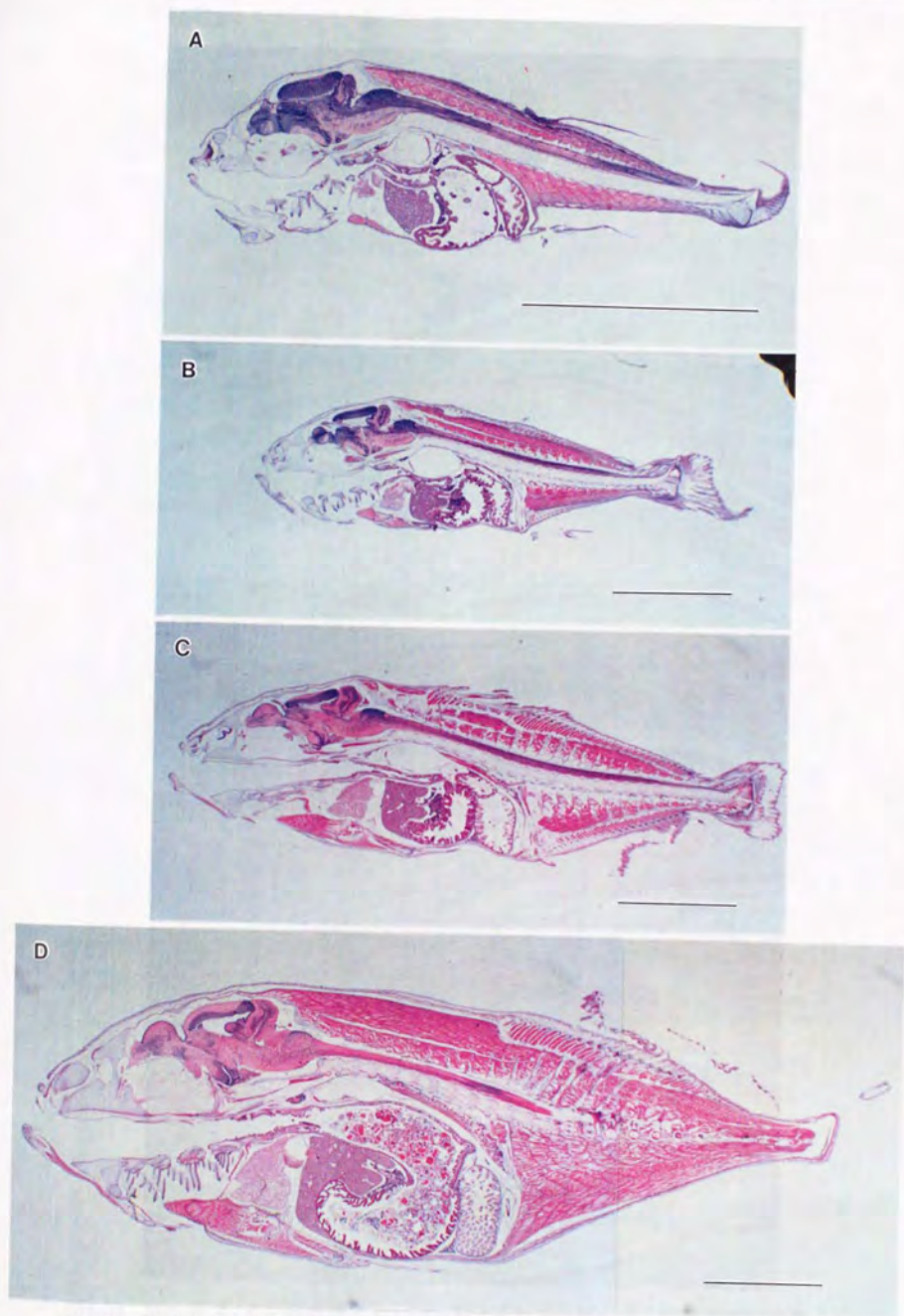


図4-19 脳神経系の発達(光学顕微鏡写真). A: 18日齢(全長5.2mm), B: 20日齢(全長8.5mm), C: 25日齢(全長12.4mm), D: 30日齢(全長17.6mm). スケールは2mm.

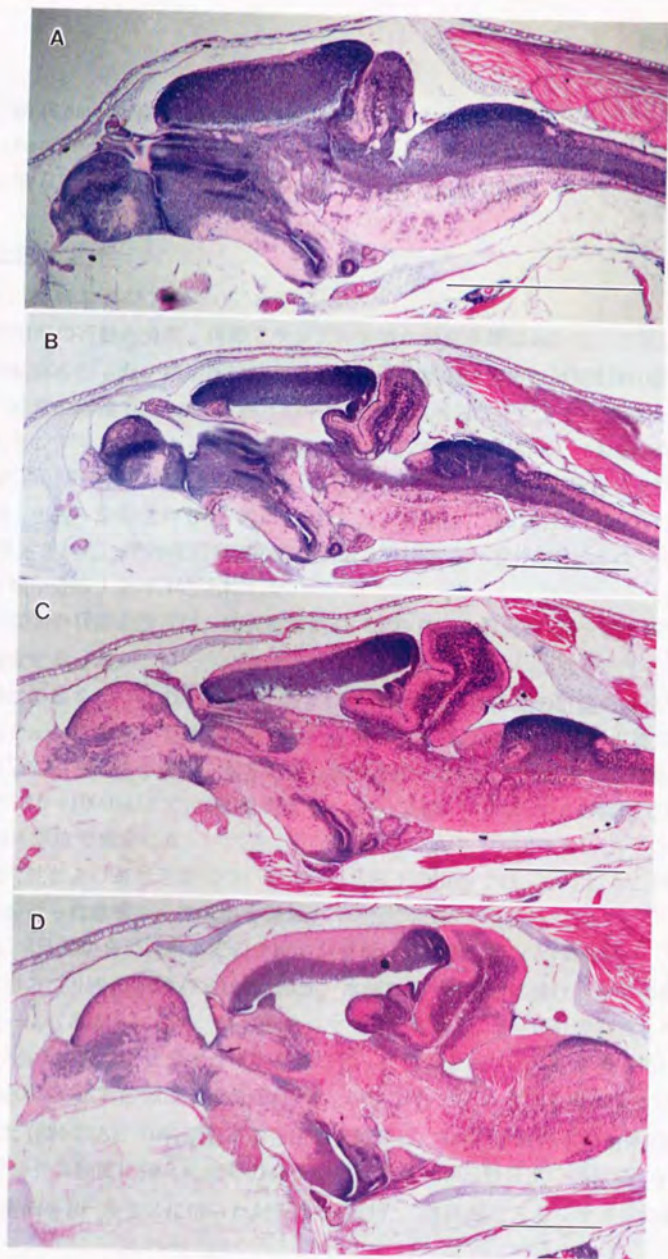


図4-20 脳の発達(光学顕微鏡写真)。A~Dはそれぞれ図4-19の脳周辺の拡大像。
スケールは500 μ m.