

トクビレ科ヤギウオ *Pallasina barbata* (Steindachner, 1876) の繁殖生態と形態発育

誌名	北海道大学水産科学研究彙報
ISSN	13461842
著者名	百田,和幸 宗原,弘幸
発行元	北海道大学大学院水産科学研究科
巻/号	67巻1号
巻号補足	
掲載ページ	p. 7-12
発行年月	2017年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター

Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



トクビレ科ヤギウオ *Pallasina barbata* (Steindachner, 1876) の繁殖生態と形態発育

百田 和幸¹⁻³⁾・宗原 弘幸²⁾

(2016 年 11 月 30 日受付, 2017 年 1 月 11 日受理)

Reproductive Ecology and Morphological Changes during the Early Life Stages of *Pallasina barbata* (Steindachner, 1876)

Kazuyuki MOMOTA¹⁻³⁾ and Hiroyuki MUNEHARA²⁾

Abstract

Aspects of the reproductive ecology and early life history of the tubenose poacher *Pallasina barbata* (Steindachner, 1876) were clarified based on observations on the development of eggs without artificial insemination and on morphological changes of larvae and juveniles. The reproductive mode was identified as internal gametic association, which has been reported in several cottoids. The inferred spawning periods and hatching periods were May and March, respectively, suggesting the embryonic period lasted 10 months, which is near the longest known among the Agonids. The eggs were found in the sponge *Mycale adhaerens*. Newly-hatched larvae were in the flexion stage, and the notochord length (NL) was 7.3 mm. In the flexion larvae stage, two white spots occurred in the dorsal finfold, which have not been reported in larvae of other Agonids. Extension of the snout and protrusion of the lower jaw barbel began from 11.7 mm NL at post-flexion. At 20.2 mm standard length (SL), the finfold had disappeared, and all the fin ray number attained the fixed number. The scale number of bony plates reached the same number as in the adult at 28.7 mm SL.

Key words : Internal gametic association, Copulation, Morphological change, Embryonic period, Larvae and juvenile

緒 言

ヤギウオ *Pallasina barbata* (Steindachner, 1876) はスズキ目 トクビレ科に属し、北日本を含む北太平洋の浅海域の海藻に覆われた砂泥域に生息する (Kanayama, 1991)。トクビレ科は体が広く骨板で覆われること、腹鰭が喉位であり 1 棘 2 軟条であること、背鰭が 1-2 基であること、軟条が分枝しないことなどで特徴づけられる底生魚類で、世界で 6 亜科 22 属 47 種が知られている (Nelson, 2006)。最近の分子系統学的解析では、ケムシカジカ科とヨコスジカジカ属も含める分類群としてトクビレ (ケムシカジカ科) 科が提唱され (Smith and Busby, 2014), それに従うとトクビレ (ケムシカジカ科) 科は、8 亜科 25 属 59 種で構成される (Nelson et al., 2016)。

仔稚魚の形態に関する知見については、ケムシカジカ科とヨコスジカジカ属を除くトクビレ科のうち、北東部太平洋から 16 属 22 種で記載があり (Busby, 1998), 日本に

分布する 13 属 23 種については、13 属 18 種と属レベルの 2 タイプで記載されている。一部は重複するものの、トクビレ科の仔稚魚の形態については、比較的知見が多いと言える (小嶋・塩垣, 2014)。ヤギウオについても、北東部太平洋および日本周辺の両海域から野外採集標本に基づく記載がある (Busby, 1998; 小嶋・塩垣, 2014)。しかし、ふ化直後の形態や産卵生態については、全くわかっていない。

北海道函館市臼尻町前浜で海綿に産みつけられた種不明の卵塊が得られた。その卵を孵化させ育成したところ、ヤギウオであることがわかった。また同海域からヤギウオの稚魚が多数採集され、さらに本種の成熟雌も得られた。そこで本研究では、ヤギウオの仔稚魚の形態発育を再記載するとともに、本種の繁殖生態についても報告する。

¹⁾ 北海道大学大学院環境科学院生物圏科学専攻

(Department of Biosphere Science (Hydrosphere Environmental Biology), Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University, Usujiri Fisheries Laboratory, 152 Hakodate, Hokkaido 041-1613, Japan)

²⁾ 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター臼尻水産実験所

(Usujiri Fisheries Center, Northern Biosphere Field Science Center, Hokkaido University)

³⁾ 現在の所属先: 株式会社海遊館

(Osaka Aquarium Kaiyukan)

材料と方法

繁殖様式の解析には、2011 年 5 月 31 日に北海道函館市臼尻町において SCUBA 潜水により採集した排卵雌個体を用いた (Fig. 1)。トクビレ科魚類では、体内配偶子会合型が知られている (宗原, 2011)。そこで、この個体から腹部圧迫法により卵 20 個をシャーレに取り出し、人為的な媒精を経ずに海水に接水させて翌日に発生を確かめた。

野外卵塊は、2009 年 3 月 5 日に北海道函館市臼尻町にある北海道大学北方生物圏フィールド科学センター臼尻水産実験所前浜において SCUBA 潜水により採集された。採集後、同実験所内で屋外より汲み上げた海水を掛け流した水槽に移した。3 月 30 日にふ化が確認され、その後、アルテミア幼生を餌料として仔稚魚を育成した。稚魚期に達するまで数日間隔で標本採集した。

飼育により得られた 24 個体は、3% 海水ホルマリン溶液中で固定された後、仔稚魚の形態発育の観察に供された。また、2014 年の 5-7 月と 11 月に同実験所前浜、水深

5-7 m のアマモ場において SCUBA 潜水により稚魚 68 個体が採集された。それらも飼育標本と同様に固定後、形態観察し、飼育標本と野外標本間で形態発育の比較を行った。各個体は中坊 (2013) および Kanayama (1991) に従って同定し、計測部位、名称および発達段階については、Maeda and Amaoka (1988) および沖山 (2014) に従った。

使用した標本は、北海道大学総合博物館 (HUMZ) に仔稚魚標本として登録し、所蔵した (飼育個体: HUMZ-L 7517-7526; 野外個体: HUMZ-L 7528-7542)。

結 果

搾出卵の接水実験

腹部を圧迫して搾出した卵は、海水接水前には、囲卵腔がなく未受精卵を呈した。観察後、人為的な媒精を経ずに卵を海水に接水させ、10°C を保つと、翌日には、20 卵全てが 2 細胞期に達し、正常に発生した。

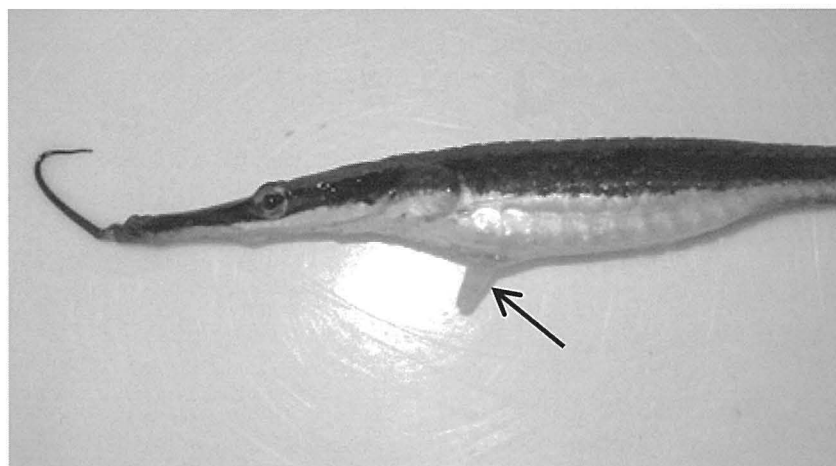


Fig. 1. A gravid female of *Pallasina barbata*, collected at May 31, 2011. An arrow shows the retractable oviduct.



Fig. 2. Fish eggs deposited into the sponge *Micale adhaerens*, collected at March 5, 2009. The circled mass and arrows show *Pallasina barbata* eggs and *Blepsias cirrhosus* eggs, respectively.

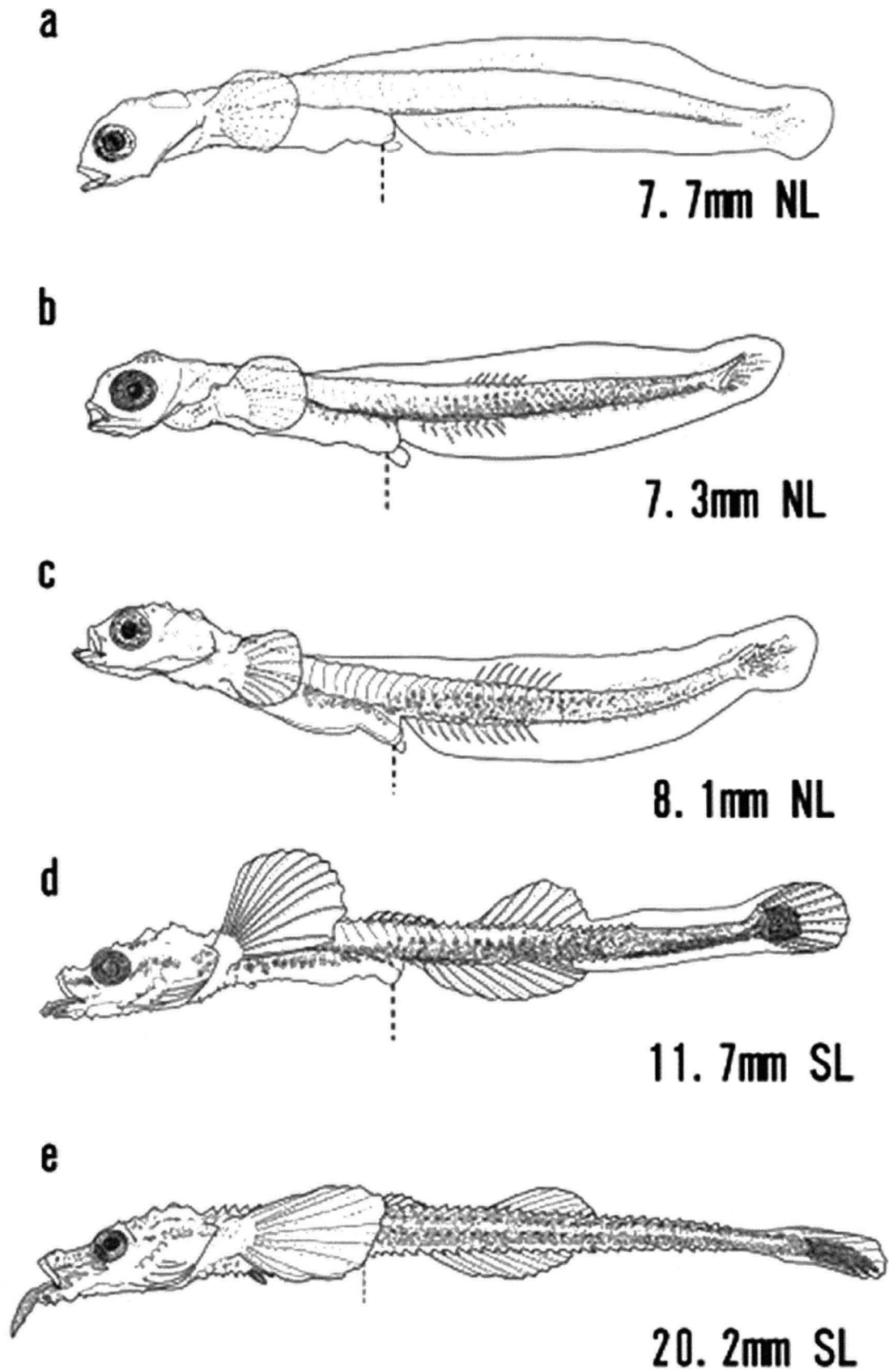


Fig. 3. Developmental series of *Pallasina barbata*. a, 7.7 mm larva newly hatched larva ; b, 7.3 mm larva after 14 days from hatched ; c, 8.1 mm larva after 14 days ; d, 11.7 mm larva after 35 days ; e, 20.2 mm juvenile after 32 days.

野外採集卵

卵塊は、水深 7 m 地点のミケーレネンチャクカイメン *Mycale adhaerens* の組織内に産みつけられていた (Fig. 2)。卵膜径が約 2 mm の卵が約 40 個、互いに強く付着していた。この卵塊の他、これまで、この海綿を産卵基質とすることが知られている卵膜径が約 3.5 mm のイソパテングの卵も見つかった (Munehara, 1991)。小さな卵の卵塊は、未知であったことから、ふ化させ仔稚魚を成育した。

仔稚魚の形態発育

孵化仔魚は、脊索長 (NL) が 7.3-7.6 mm で、躯幹は細長い (Fig. 3-a)。後頭部にはわずかな隆起が見られる。腹腔は長く、肛門前長は 45.5-46.7% NL である。鰓蓋後縁は鰓蓋骨棘が発達しておらず滑らか。背側膜鰭は躯幹部の中央から始まり、腹側膜鰭は肛門の直後に始まる。腹鰭は認められない。胸鰭は大きく (約 10% NL)、鰭条数 (9-11 本) は、成魚の定数に達している。臀鰭と第 2 背鰭、ともに 7-10 本の未発達な軟条が認められ、成魚の定数に達している。脊索の末端は上屈を開始しており、未発達な尾鰭主鰭条が脊索下に見られる。筋節数は 49。ホルマリン固定後は体の大部分が乳白色。下顎の先端および後頭部の隆起には微小な黒色素胞があり、躯幹部は腹腔直上が淡褐色を呈する。尾部腹縁の膜鰭の基底は淡褐色を呈する。

発育に伴い、各褐色域は明瞭になり、腹腔の背面は細かな樹状の黒色素胞で密に覆われる。尾部にも全体的に細かな黒色素胞が密に発達し、褐色を呈するようになる (Fig. 3-b)。尾部腹面の黒色素胞の発達は著しく、腹腔後端の前方の 4 筋節程度から体側へと拡がり、腹側膜鰭の起部直上では体側の中央の高さまで拡がる。背面の黒色素胞は躯幹部の前方域ではまばらで、中央部付近から次第に濃くなり、第 2 背鰭直下で腹側の色素域と連結し拡がる。

8.1-9.1 mm NL では頭部の棘が発達し、下顎が突出し始める。8.1 mm NL の時点では頭頂棘、翼耳棘および上擬鎖骨が発達する (Fig. 3-c)。また側線上方列骨板および側線下方列骨板の棘も発達する。躯幹部の色素胞の沈着が進み、尾部の大部分は黒色素胞に覆われる。また腹腔の背面の色素胞も数が増し明瞭となる。頭部には下顎先端から胸鰭基部にかけて眼を横切る不明瞭な褐色縦帯が出現する。一方、下顎の先端から肛門にかけて腹側正中線上は、黒色素胞が一行並び、数少なく細い。背側膜鰭には尾部中央および脊索の末端上に白色色素胞の斑が見られる。

脊索の屈曲が完了した標準体長 (SL) 11.7 mm では、吻が伸長し、個体によっては、この頃から下顎の髭の原基が出現する (Fig. 3-d)。眼上部、後側頭部、擬鎖骨、および下顎下に各一対の鋸歯状の棘が出現する。また頭部腹面および鰓条部の基部には、微小棘が発達する。背側および腹側の正中列骨板と背側・腹側列骨板が出現する。伸長した胸鰭の基部後方に、腹鰭原基が出現する。第 1 背鰭の棘条が出現し、第 1 背鰭前方および第 1・第 2 背鰭

間の膜鰭は消失する。第 2 背鰭および臀鰭は高くなり、鰭条も伸長する。背・臀鰭から尾鰭までつながる膜鰭は残存する。尾鰭は脊索の屈曲が完了する。固定後は、躯幹部全体が黒色素胞の分布により褐色を呈し、頭部腹面の微小棘も褐色。尾鰭基部には、濃密に分布する黒色素胞の褐色斑が見られる。腹腔背面とその周囲の褐色部位を除き乳白色。頭部の横帯は明瞭になる。

20.2 mm SL では稚魚期に移行する。膜鰭が消失し、腹鰭の鰭条が出現し、全ての鰭条数が定数に達する (Fig. 3-e)。下顎の髭は伸長し、吻が更に突出、頭部の棘も顕著になる。体側の棘は側線列骨板を除き、数が成魚の定数に達する。躯幹部の褐色は更に濃さを増す。下顎の髭は一樣に褐色で、下顎先端から胸鰭基部直下までの腹面にかけて広がる微小棘の先端も褐色を呈する。尾鰭の黒色素胞の分布域は、尾鰭の下部では後方に広がる。胸鰭、腹鰭、第 1、第 2 背鰭および臀鰭には色素胞が見られず透明である。

側線列骨板が 28.7 mm SL で成魚の定数に達し、外部形態の発達は完了する。

飼育標本と野外標本の形態発育の比較

飼育下では 3 月末ごろに孵化が確認され、個体差はあるが、5 月に稚魚期への移行 (20.2 mm SL) が確認された。野外では、最初に採集できた 5 月下旬で、飼育個体と同サイズの 18.7 mm SL (範囲=17.7-20.5 mm SL, 標本数=3) の稚魚だった。6 月には 30.9 mm SL (範囲=18.7-51.1 mm SL, 標本数=56)、7 月には 51.9 mm SL (範囲=45.9-59.1 mm, 標本数=8) まで成長した。また、11 月に採集した 1 個体は 82.3 mm SL だった。

飼育個体と野外採集個体の間には、色素や棘など外部形態における発達の差異は、見られなかった。しかし、鰭条数が全て定数に達した稚魚期の個体は、飼育では 20.2 mm SL であったのに対し、野外標本では最小個体の 17.7 mm SL で稚魚期に達していた。

考 察

産卵生態と胚期

本研究で海綿から採集しふ化させた卵塊は、ふ化直後の仔魚の形態や色彩が Busby (1998) により報告されたヤギウオの屈曲前仔魚のものとほぼ一致していたことから、ヤギウオのものと判断した。

卵の発生が確認された接水実験により、供試魚の排卵雌が交尾を済ませた個体だったこと、さらにヤギウオは、産卵後に受精し胚発生を開始する体内配偶子会合種であることが示された。この繁殖様式はカジカ科ニジカジカで明らかになって (Munehara et al., 1989) 以降、トクビレ科、ウラナイカジカ科など、カジカ上科では多くの属・種から広く知られている (宗原, 2011)。また、ヤギウオの卵塊が海綿組織内から見つかったことで、本種の繁殖様式は、

交尾後に無脊椎動物などに卵を隠蔽する交尾-卵隠蔽(寄託)型(宗原, 1999)と類型できる。

本種の産卵期と胚期については、本研究に用いた標本が、5月に排卵個体、5-7月に小型稚魚、3月に孵化直前の卵塊が、それぞれ採集されたこと、それにトクビレ科の多く種が数か月から1年近くに及ぶ長い胚期を持つこと(Breder and Rosen, 1966; Maliave, 1977; 飯岡・郡司, 1979; Munehara, 1997; 宗原, 2011)から、本種も5月に産卵、翌年3月に孵化する、約10か月の長い胚期を要すると推察される。このような長い胚期に、海綿組織内に隠蔽されることにより、卵は捕食者から守られるだろう(Munehara, 1991)。

先に述べたとおり、トクビレ科は、Smith and Busby (2014)による分子系統結果に基づき、ケムシカジカ科とヨコスジカジカ属を含めたトクビレ(ケムシカジカ科)科が提唱されている(Nelson et al., 2016)。また、ケムシカジカ科とトクビレ科の近縁性は、系統分類学的にも支持されている(Yabe, 1985; 矢部, 2011)。本研究でヤギウオでも明らかになった体内配偶子会合を伴う交尾-卵隠蔽(寄託)、および長い胚期という、トクビレ科の特異的な繁殖形質は、ケムシカジカ科ケムシカジカ *Hemitripterus villosus* やイソバテング *Blepsias cirrhosis* でも知られており(Munehara, 1991, 1992, 1996; Munehara et al., 1991)、この2つの科の共有派生形質と考えられる(宗原, 2011)。ヨコスジカジカ *Hemilepidotus gilberti* は、交尾をしないが、産卵直後の海水に溶解前の卵巣液中で卵と精子が会合する点で、受精環境が体内配偶子会合と似る(Hayakawa and Munehara, 1996, 1998)。これらの繁殖形質の共有性は、ケムシカジカ科とトクビレ科の近縁性を支持する。また、この2つの科とヨコスジカジカ属の近縁性は、ヨコスジカジカの繁殖形質が体内配偶子会合へ進化する前段階とみなすことで理解できる。

初期形態変化の特徴

ヤギウオを含むシチロウオ亜科 Brachyopsinae の仔魚は、日本近海から7種が報告されている(沖山, 2014)。本亜科は前屈曲期仔魚および稚魚期に上屈する吻を持つことで特徴づけられる(Busby, 1998)。ヤギウオは発育過程の大部分で管状の吻を備えることや細長い体軀などで、シチロウオ亜科他種と明瞭に識別される(Busby, 1998; 小嶋・塩垣, 2014)。しかし、本研究で吻が管状に変形するのが観察されたのは11.7 mm SLであり、それ以前の屈曲期仔魚においては識別形質が報告されていない。本研究で観察した屈曲期仔魚(8.1-9.1 mm NL)の段階で認められた膜鰭上に2つの白斑は、他種でも報告されていないことから、この発育段階における本種の分類形質になると考えられる。

その後の形態変化については、本研究と先行研究(Busby, 1998; 小嶋・塩垣, 2014)で一致する結果が多かった。しかし、下顎の髭の発達、腹鰭の出現、頭部棘の発達サイズ、

稚魚期への移行サイズ、および側線列骨板の完成時期などで、若干の相違は見られた。例えば、他種との識別において重要な形質である下顎の髭の発達段階には、地域差があると考えられていた(Busby, 1998; 小嶋・塩垣, 2014)が、多数の標本が得られた本研究では、この形質の発達段階には、大きな個体差があることが示唆された。腹鰭の発達については、本研究では11.7 mm で鰭膜が出現することを初めて確認することができた。同様に、頭部棘の発達サイズや稚魚期への移行サイズ、側線列骨板についても、連続的な標本採集を行ったことにより、これらの完成時期が先行研究で示されたよりも早期であることを観察した。一方、種の特徴的な尾鰭の褐色斑は、11.7 mm SL では基部のみであったが、20.2 mm SL の稚魚期に入り、尾鰭の下部で後方に広がった。野外から採集した同サイズの標本も同様であった。しかし、北東部太平洋で採集された23.5 mm SL の標本では、尾鰭全体が黒色素胞に覆われる。この形成状態の差は、小嶋・塩垣(2014)が指摘したように地域差であるかもしれない。

謝 辞

標本採集および飼育においてご協力いただいた北海道大学北方生物圏フィールド科学センター白尻水産実験所の方々、ならびに本稿を進めるにあたり、適切な助言を頂いた山崎彩博士に心より感謝申し上げます。また、本研究で用いた標本の登録に便宜を図っていただいた矢部衛博士、今村央博士、河合俊郎博士、本文英語のご校閲を賜った John Bower 博士に心より感謝申し上げます。本研究はJSPS 科研費 25304001 および 26292098 の助成を受けた。

引 用 文 献

- Busby, M.S. (1998) Guide to the Identification of Larval and Early Juvenile Poachers (Scorpaeniformes: Agonidae) from Northeastern Pacific Ocean and Bering Sea. *NOAA Tech. Rep. NMFS*, **137**, 1-88.
- Breder, C.M. and Rosen, D.E. (1966) *Modes of reproduction in fishes*. Amer. Mus. Natl. Hist., New York.
- Hayakawa, Y. and Munehara, H. (1996) The reproductive behavior of Gilbert's Irish lord *Hemilepidotus gilberti*: the first recognition of the non-copulating marine sculpin. *Ichthyol. Res.*, **43**, 73-78.
- Hayakawa, Y. and Munehara, H. (1998) Fertilization environment of the non-copulating marine sculpin, *Hemilepidotus gilberti*. *Env. Biol. Fish.*, **52**, 181-186.
- 飯岡正実・郡司義男(1979) アツモリウオの水槽内繁殖について。動物園水族館雑誌, **21**, 21-25.
- Kanayama, T. (1991) Taxonomy and phylogeny of the family Agonidae (Pisces: Scorpaeniformes). *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **38**, 1-199.
- 小嶋純一・塩垣 優(2014) ヤギウオ. pp. 1089-1090, 沖山宗雄(編), 日本産稚魚図鑑第2版, 東海大学出版会, 東京.

- Maeda, K. and Amaoka, K. (1988) Taxonomic study on larvae and juveniles of agonid fishes in Japan. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **35**, 47-124.
- Marliave, J.B. (1977) Spawning and yolk-sac larvae of the agonid fish species, *Agonomalus morizoi*. Wilimovsky and Wilson. *Syesis.*, **11**, 285-286.
- Munehara, H. (1991) Utilization and ecological benefits of a sponge as a spawning bed by little dragon sculpin *Blepsias cirrhosus*. *Jpn. Jour. Ichthyol.*, **38**, 179-184.
- Munehara, H. (1992) Utilization of polychaete tubes as spawning substrate by the sea raven *Hemitripterus villosus* (Scorpaeniformes). *Env. Biol. Fish.*, **33**, 395-398.
- Munehara, H. (1996) Sperm transfer during copulation in the marine sculpin *Hemitripterus villosus* (Pisces : Scorpaeniformes) by means of a retractable genital duct and ovarian secretion in females. *Copeia*, **1996**, 452-454.
- Munehara, H. (1997) The reproductive biology and early life stages of *Podothecus sachi* (Pisces : Agonidae). *Fish. Bull.*, **95**, 612-619.
- 宗原弘幸 (1999) カジカ類における交尾行動の進化. pp. 85-119, 松浦啓一・宮 正樹 (編), 魚の自然史, 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 宗原弘幸 (2011) 生態進化から見たカジカ類の適応放散とそのプロセス. pp. 85-119, 宗原弘幸・後藤 晃・矢部 衛 (編), カジカ類の多様性 —適応と進化—, 東海大学出版会, 東京.
- 学出版会, 東京.
- Munehara, H., Takano, K. and Koya, Y. (1991) The little dragon sculpin *Blepsias cirrhosus* : Another case of internal gametic association and external fertilization. *Jpn. Jour. Ichthyol.*, **37**, 391-394.
- 中坊徹次 (2013) 日本産魚類検索 全種の同定. 東海大学出版会, 東京.
- Nelson, J.S. (2006) *Fishes of the World. 4th edition.* John Wiley and Sons, Inc., Hoboken.
- Nelson, J.S., Grande, T.C. and Wilson, M.V.H. (2016) *Fishes of the World. 5th edition.* John Wiley and Sons, Inc., Hoboken.
- 沖山宗雄 (2014) 日本産稚魚図鑑 第2版. 東海大学出版会, 東京.
- Smith, W.L. and Busby, M.S. (2014) Phylogeny and taxonomy of sculpins, sandfishes, and snailfishes (Perciformes : Cottoidei) with comments on the phylogenetic significance of their early-life-history specializations. *Mol. phylogenet. evol.*, **79**, 333-352.
- Yabe, M. (1985) Comparative osteology and myology of the superfamily Cottoidea (Pisces : Scorpaeniformes), and its phylogenetic classification. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **32**, 1-130.
- 矢部 衛 (2011) カジカ類の種多様性と形態進化. pp. 2-42, 宗原弘幸・後藤 晃・矢部 衛 (編), カジカ類の多様性 —適応と進化—, 東海大学出版会, 東京.