

サケ属魚類の発育と成長

2. 初期生活期におけるサケの発育段階

帰山雅秀

Masahide Kaeriyama. 1990. Development and growth of the genus *Oncorhynchus*
2. Developmental stages of chum salmon during early life period. Tech. Rep.
Hokkaido Salmon Hatchery (159): 45-49.

Abstract: The developmental stages of chum salmon during early life period were classified into egg phase, alevin phase (20-38 mm FL), fry step (38-50 mm FL), fingerling step (50-120 mm FL). The fingerling step was divided into pre-fingerling stage (50-80 mm FL) and post fingerling stage (80-120 mm FL). The phase from fry to fingerling was showed as juvenile.

サケは、これまで、孵化してから沖合へ移動するまでの初期生活期を一括して「稚魚」と呼称されることが多かった。しかし、これは明らかにおかしなことである。初期生活期におけるサケは、その生息場所を河川の産卵床から流れの緩やかな細流へ、さらに雪解け水で増水した本流へ、そして海への入口である汽水性の河口域から沿岸域へと広げる。また、その摂餌戦略は、産卵床では卵黄をエネルギー源とする内部栄養であるが、浮上後、河川では流れに定位して流れてくる動物をかたっぱしから喰う“待ち伏せ”型戦略をとるし、降海してからは比較的大型で運動性のあるパッチ状に分布する餌動物を選択的に探索して摂餌する“広域探索”型戦略へと移行する。

今回は、一つの術語で表すにはあまりにも著しい段階的な変化を示すサケの初期生

活期の発育過程について述べてみたい。なお、精細は拙著（帰山、1986、1988 a, b）を参照していただければ幸いである。

発育段階説 生物の個体は、その種の進化の歴史を背負いながら、時間の経過の中で環境に適応しながら発育し、成長し、子孫を残して死んでいく。一般に、生物は発育に伴って成長し、生活能力の向上に必要なエネルギー獲得を機能化するために形態を変え、さらに生活場所の拡大や変遷をはかり、新たな個体の質的量的変換をはかる。この生物の発育に伴う質的变化を発育段階 (developmental stage) という。生物学辞典第3版（岩波書店）によると、発育段階は「生物の発育過程の区分で、とくに形態・生理・生態などが質的に異なるもの」であり、「魚類の発育過程では生態に関係したエタツプ説と、その発展といわれる E. K.

Balon の跳躍説 (saltation theory) が知られ」ており、「ふつう形態形成の進行の面から形態的に識別される発育過程の区分」を表す発生段階と区別されている。

これまでに述べられてきたエタップ説 (etaps theory) は次のようにまとめられる。魚類の発育過程におけるエタップは成長と発育が生じる過程の生活の間隔であり、同一のエタップ内では量的増大はみられるものの、生物の構造と機能といった質的な新しさは決して現れないし、生物の環境に対する関係も変わらない。エタップの境界では多少とも同時に生能の変化を伴う生物の構造の質的变化がおこる。したがって、エタップからエタップへの移行は飛躍的な性質をもつ。新しいエタップへ移行する基本的前提は先行するエタップでつくられ、それは継続的でもある。エタップの長さは成長と発育の条件しだいで変化する (ワスネツェフ, 1946; ニコルスキー, 1964)。著者には、Balon の跳躍説が発育段階の術語の厳密さ (例えば、period, phase, step, stage など) を除いては、基本的にエタップ説と同じ考えかたであるように思える。ここでは、エタップ説にもとづいて、初期生活期におけるサケの発育段階について述べてゆくこととする。

初期生活期におけるサケの発育段階 サケの発育に伴う形態の変化は、カレイやウナギのような変態を経過するドラマチックな発育と異なり、形態や色彩などが未発達な状態からほぼ直進的に成体形に達する「直達発達」(内田(1964)を引用した沖山

(1979)に基づく)に属する。孵化してから沖合へ移動するまでのサケの初期生活期は、発育に伴う形態と生態の特徴から体長 (fork length) 約20mm, 38mm, 50mm, 80mm および120mmにおいて段階的な変化が認められる。なお、ここではサケの発育段階の区分指標として体長と孵化後の時間(日)を用いたが、それらが絶対的なものでないことは言うまでもない。特に、時間は生育環境の水温により大きく変異する。例えば、前回の有効積算温度の法則で説明したように(帰山, 1989c), サケの受精卵は4℃の水温環境では115日で孵化するのに対して、8℃ではその約半分の64日で孵化してしまう。

サケの発育段階の名称は、Balon (1975) をもとに、初期生活期全体を period とし、孵化するまでを卵期 (egg phase), 体長20~38mmを仔魚期 (alevin phase), 体長38~50mmを稚魚期 (fry step) および体長50~120mmを幼魚期 (fingerling step) とし、さらに幼魚期は体長80mmを境に前期幼魚期 (pre-fingerling stage) と後期幼魚期 (post-fingerling stage) に分けられる。また、稚魚期と幼魚期をあわせて幼稚魚期 (juvenile phase) とした(図1)。このようなサケの発育段階の区分はほぼサケ属魚類全体に適合できるが、以下に、自由生活移行後(自由胚体期)における各発育期の特徴について述べる。

仔魚期 この発育期はサケが卵模を破り外界へ初めて出てくる孵化時から産卵床より脱出して初めて自分で餌を取り出す浮上

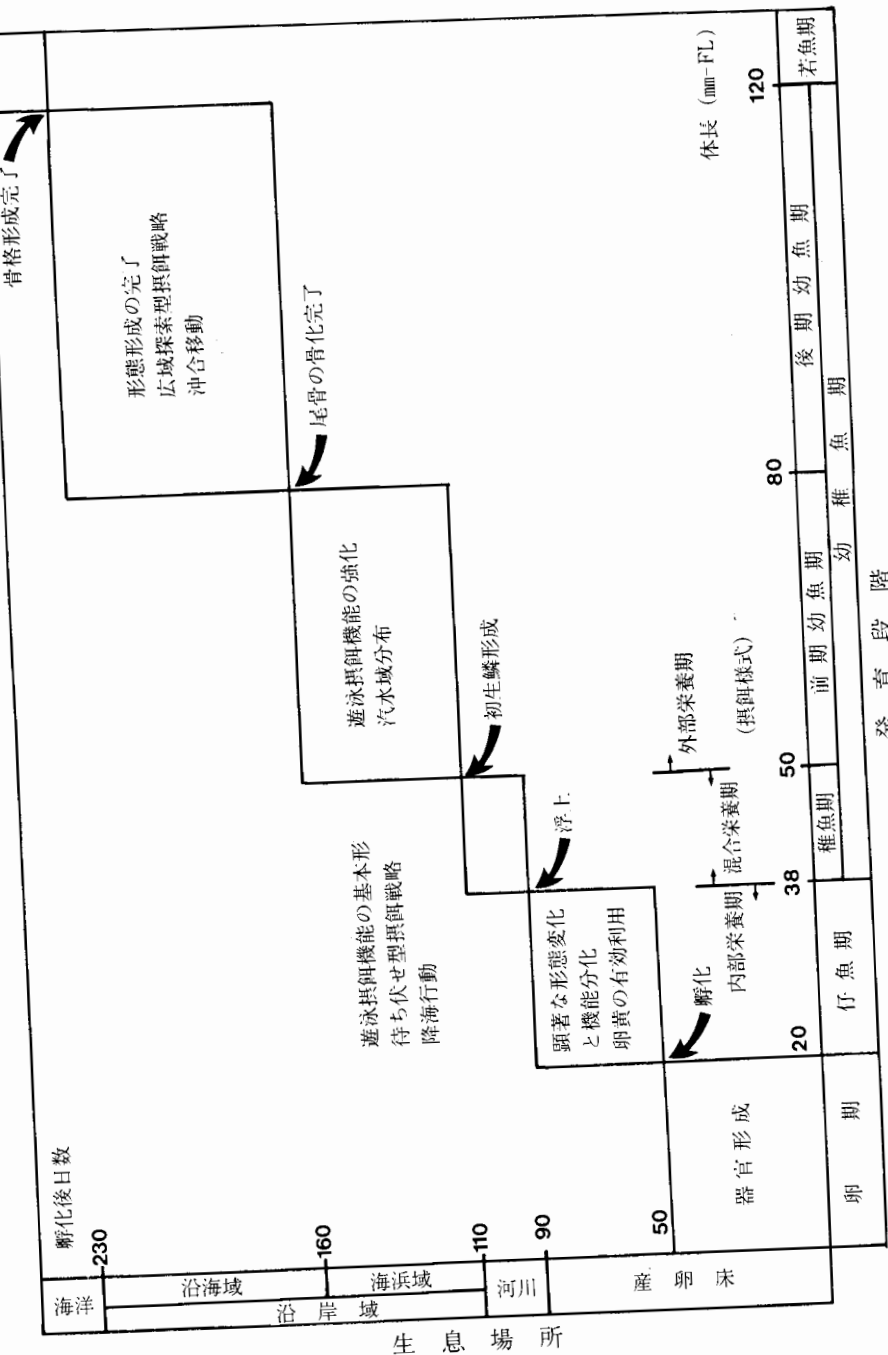


図1 サケの初期生活期における發育段階とその形態的・生態的特徴(堀山, 1986 改変)

時までを表す。仔魚は産卵床の中で生活し、親からもらった卵黄をエネルギー源（内部栄養）として、体組織の造成をはかる。この時期の半ばから、パー・マークが出現する。仔魚期は頭部の発達、膜鰭の退行など形態の変化が著しく、鰭条数も浮上までにはほぼ定数に達し、幽門垂の出現や肝臓の形成も観察され、各機能の分化が顕著な時期である。しかし、骨格はまだ軟骨のみからなり、将来、脊椎骨の椎体となる部位は脊索のままであり、体の支持構造は弱く、遊泳力もほとんどない。

稚魚期 この発育期の生活様式に関する特徴は、エネルギーの獲得方法が内部栄養から外部栄養への移行期で、その両者に依存する混合栄養期を示すことである。形態的に、稚魚期は体側にパー・マークが顕著に現れ、尾鰭の湾入形も完了し、胃の形成、肝臓の移動など遊泳機能と摂餌機能の基本型がほぼできあがる時期である。初生鱗の形成が次の発育期の区分指標となる。頭長、体高、上顎長などの各体部分長に対する体長の割合を表す比成長曲線が変曲したり、膜鰭が復部に痕跡的に残るなど、この時期はまだ形態の変化が観察される。また、内部骨格では、軟骨がこの発育期までに形成を完了する。さらに、この発育期の終わり頃には、体支持構造の中核としての椎体が膜骨として、遊泳推進力の要である尾鰭を支持する尾骨や、摂餌機能の強化と関係する口器関連骨も骨化を開始する。この時期のサケの生活様式は産卵床付近からの最初の分散移動で、盛んな降海行動を示し、

その摂餌様式は先にも述べたように流れに定位して、流下する小動物を無選択に摂食する待ち伏せ型戦略をとる。

幼魚期 サケ属魚類の形態は、この発育期の初期に生活様式の違いから、スマートで群を形成する海洋依存型と体高や尾柄高の太い淡水依存型に分かれ (Kaeriyama, 1989d)、サケは前者に属する。

幼魚期のサケは海洋の沿岸域を生息の場とするが、形態形成の程度と沖合移動能力の有無によりこの発育期は2つに分けられる。すなわち、初生鱗の形成から尾骨の骨化完了までの前期幼魚期とその後から内部骨格の形成完了までの後期幼魚期である。

前期幼魚期は、膜鰭の消失、鰓耙数と幽門垂数の定数化、各体部分長比の安定、活発な骨化など、機能的に摂餌能力と遊泳力が著しく強化される時期であり、幼魚はグアニンの皮膚への沈着とつま黒化といった顕著なスモルト化を示す。この時期、サケは沿岸域でも塩分濃度が低く、波浪の影響が比較的少ない汽水性の河口域や湾内に生息し、餌生物も陸性昆虫からエビペンソスなどの海起源の動物へと変化する。

後期幼魚期において、サケは内部骨格系を完成し、鰭条を骨化、鰭の柔軟性や弾性に関連する鰭軟条の分節数を定数化し、遊泳制御を機能化し、さらに体支持構造を著しく強化してほぼ成魚と変わらない外部形態を呈するようになる。この時期に、サケはパッチ状分布の比較的大型な動物プラントンを選択的に探索して摂餌する広域探索型の摂餌戦略をとるようになり、それが結

果的に能動的な沖合移動の要因となっているようである。なお、沖合への移動要因については環境に支配された受動的な要因もある。いずれにしても、サケはこの発育段階で沖合へ移動する。

まとめ サケは、孵化してから沖合へ移動するまでの初期生活期において、体長約20mm, 38mm, 50mm, 80mmおよび120mmに質的な変化が認められ、その発育段階は卵期、仔魚期、稚魚期および幼魚期に、幼魚期はさらに前期と後期に分けられ、また、稚魚期と幼魚期をあわせて幼稚魚期と見なすことができる。自由胚体期の各発育段階期の形態的・生態的特徴は、仔魚期が形態変化と機能分化の著しい産卵床内生活であり、稚魚期が遊泳・摂餌機能の基本型と顕著な降海移動、前期幼魚期が遊泳・摂餌機能の強化と海洋生活への移行、そして後期幼魚期が形態形成の完了と沖合移動を示す。

(調査課 主任研究官)

引用文献

- Balon, E. K. (1975) : Terminology of intervals in fish development. J. Fish. Res. Bd. Can., 32(9), 1663-1670.
- Balon, E. K. (1985) : The theory of saltatory ontogeny and life history models revisited. Early life histories of fishes (ed. Balon, E. K.), 13-28.
- 婦山雅秀 (1986) : サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum) の初期生活に関する生態学的研究. さけ・ますふ研報, (40), 31-92.
- 婦山雅秀 (1989 a) : 発育段階と形態. 日本

のサケマス-その生物学と増殖事業 (久保達郎編), 67-73. たくぎん総合研究所, 札幌.

婦山雅秀 (1989 b) : 大いなる旅路への序章—沿岸域における生活様式. 日本のサケマス—その生物学と増殖事業 (久保達郎編), 97-103. たくぎん総合研究所, 札幌.

婦山雅秀 (1989 c) : サケ属魚類の発育と成長 1. 発育と成長の概念. 魚と卵, (158), 23-29.

Kaeriyama, M. (1989 d) : Comparative morphology and scale formation in four species of *Oncorhynchus* during early life. Jap. J. Ichthyol., 35(4), 445-452.

沖山宗雄 (1979) : 稚魚分類学入門 1. 稚魚の定義と型分け. 海洋と生物, 1(1), 54-59.

ニコルスキー, G. V. (1964) : 魚類生態学 (亀井健三訳). vi + 317. たたら書房, 米子.

ワスネツェフ, V. V. (1946) : 個体発生に於ける分岐と適応 (浜田啓吉訳). 哺乳類科学, 32(1976), 41-58.