

ニシン稚仔魚の発育過程－生化学的手法を用いた発育の推定

メタデータ	言語: Japanese
	出版者:
	公開日: 2025-04-24
	キーワード (Ja):
	キーワード (En):
	作成者: 福田, 雅明
	メールアドレス:
	所属:
URL	https://fra.repo.nii.ac.jp/records/2014330

This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License.



綜 説

ニシン稚仔魚の發育過程

——生化学的手法を用いた發育の推定——

福田 雅 明*

(1988 年 3 月 11 日受理)

は じ め に

海産魚類は、脊椎動物のうちでも最も多産なグループに属し¹⁾、卵径は小さく、ふ化した仔魚は生存に必要な最低限の器官を除き未発達のままである。したがって、ふ化仔魚の成長は細胞分裂や細胞分化による新たな器官形成が主体となり、その過程は種の独自性への道程と考えられる。

一般に、細胞分化によって新たな器官を構成する細胞が形成されると、生化学組成が変わることが知られている²⁾。このことは、次々に新しい器官や組織の形成が進行し、著しく形態が変化する魚類の發育初期にも当てはまり、形態変化は生理的、生態的变化を伴うことが古くから推察されてきた。そして、これらの変化を捉えることが、死亡率の高い發育初期の成長を理解する上で非常に重要となることから、漁業生物学の分野では發育段階の概念が取り入れられ、その特性を解明することが主要な研究課題となってきた。その結果、研究目的に応じていくつかの發育段階区分が提唱され、数多くの業績があげられているが³⁻⁷⁾、これらの多くは形態変化と生態変化を関連させた研究であり、生理変化を理解できるまでには至っていないのが現状である。

しかし、近年、栽培漁業の発達に伴って、生理的变化を知る必要性が高まってきたことから、生化学的手法を取り入れて体成分の変化や^{8,9)}、タンパク質、核酸量の変化を検討する試みがなされたり¹⁰⁻¹⁴⁾、RAN/DNA 比を生理活性の指標として用いて発生群の栄養状態を評価する試みがなされている¹⁵⁻¹⁸⁾。

著者はニシンの發育初期の成長について、生化学的手法を用いて体成分変化の過程を検討してきた^{19,20)}。ここでは、タンパク質や核酸量の変化から推定される細胞の発達過程や、エネルギー源物質の蓄積過程にみられる特徴を中心として、形態変化や生態的特性を含めたニシンの發育過程を推定してみたい。

I 体成分の変化

1. タンパク質と核酸

動物の体細胞は種々の微小器官を持つ複雑な代謝システムの複合体であるが、基本的には細胞質基質や各酵素の主成分であるタンパク質と、遺伝情報を担う核酸によって成り立っている。一般に、正常な細胞は核内部の染色体中に、DNA (デオキシリボ核酸) を含み、1 細胞中の DNA 量は器官、組織にかかわらず不変であり、各種のストレス下に置かれても変化せずに一定であることが知られている。このことから、DNA 量は常に細胞数と比例関係にあると考えられ、動物学各分野で細胞数の指標として用いられている²¹⁻²³⁾。

また、タンパク質は細胞重量の大部分を占めていることから、タンパク質/DNA 量は単位細胞あたりの重量と考えられ、この値が増加すれば細胞が増加することを意味する。

一方、細胞内にはもう一種類の核酸である RNA (リボ核酸) が核や細胞質に存在し、タンパク質が生合成される際に DNA の遺伝情報を伝達する役割を持っている。したがって、RNA 量はタンパク質合成の活発な時期に増

* 芙蓉海洋開発株式会社 (103 東京都中央区日本橋馬喰町 1-10-6)

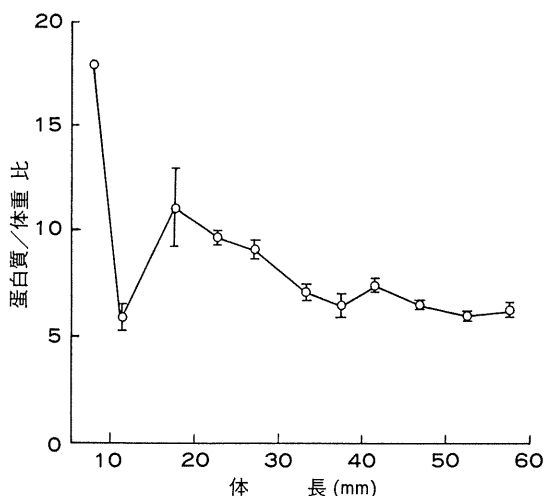


図 1 ニシン稚仔魚の成長に伴う蛋白質/体重比の変化

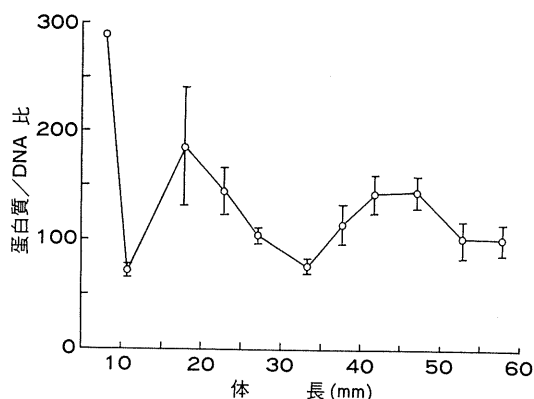


図 2 ニシン稚仔魚の成長に伴う蛋白質/DNA 比の変化

加し、合成活性が低下する時期には減少する特徴がある。このことから、RNA 量はタンパク質合成活性の指標として用いられ、栄養状態や成長速度の評価に利用されている。

しかし、海産魚類の稚仔期のように、器官や組織が未発達な状態では細胞分裂が活発であることから、総 RNA 量は増加する一方で、減少することはまず考えにくい。このような理由から、現在成長や栄養状態の指標として最も多く利用されているのが RNA/DNA 比である。これは単位細胞あたりの RNA 量を意味し、この変化を検討すれば、細胞数の増加による見かけ上の RNA 量増分は消去され、真のタンパク質合成活性が評価される。このような背景の元でニシン稚仔魚の生化学的変化の過程を検討してみる。

(1) **タンパク質体重比の変化 (図 1)** タンパク質重量の体重に対する比、すなわちタンパク質体重比は、ふ化体長 (体長は標準体長 SL を使用) 約 8 mm から卵黄吸収の完了する体長約 10 mm まで急速に減少していた。卵黄吸収期にタンパク質体重比が急速に減少するのは、高濃度の卵黄蛋白が各器官や組織の形成に際し、消費されることを示すものと考えられ、この時期には体重も減少する。

体長約 10 mm から 18 mm まではタンパク質体重比は増加していたが、これはタンパク質の蓄積が急速に進行し、体細胞の成長が活発に起こっていることを示しているのだろう。同様な結果はコイ¹⁰⁾や大西洋ニシン⁹⁾でも報告され、一般にこの時期種々の魚類で、高分子状態のタンパク質が直接腸上皮細胞に取り込まれる飲細胞運動がみられることから²⁴⁾、吸収効率の良いタンパク質の多く含まれた餌料を要求し、里見¹⁰⁾が指摘したように活発に蛋白合成を行っているものと思われる。

体長約 18 mm 以後にみられるタンパク質体重比のゆるやかな減少は、タンパク質以外の他成分であるエネルギー物質や灰分の蓄積による相対的な減少と考えられる。

(2) **タンパク質/DNA 比の変化 (図 2)** タンパク質/DNA 比は卵黄吸収期の体長約 8 mm から 10 mm と、仔魚期の体長約 18 mm から 34 mm に減少し、卵黄吸収直後の体長約 10 mm から 18 mm 及び稚魚期に移行した体長約 34 mm 以上で増加がみられる。この結果から、卵黄吸収期と後期仔魚期後半部では細胞分裂が活発で、卵黄吸収の完了直後および稚魚期以後は細胞自身が大きくなる時期といえる。

卵黄吸収期に細胞分裂が活発である例は、コイ¹⁰⁾、サケ¹²⁾、クロガシラガレイ²⁵⁾などによって、やはり DNA とタンパク質量の関係から推定されており、また、消化管の発達過程を検討した田中²⁶⁾によれば、仔魚前期の後半までに消化系諸器官の分化が急速に進展して基本的な構造が確立することを報告している。したがって卵黄吸収期は、卵黄をエネルギーとして細胞分裂が活発となり、急速な器官形成が行われ、摂餌開始以降の生命維持と成長を保証する基本的な体構造が確立される時期と考えられる。

卵黄吸収を完了した後から稚魚期へ移行する体長約 34 mm までの間は、細胞自身の大きさが増大する時期 (8 mm~18 mm) と細胞分裂が活発に起こる時期 (18 mm~34 mm) のふたつの发育過程に明瞭に区別されたが、

これは後の項で詳細に述べる体側筋の発達過程で一層明瞭となり、前者は筋繊維の直径増加がみられる時期と、後者は筋繊維数の増加が著しい時期と一致している。

このことから、卵黄を吸収した直後から後期仔魚期の前半にかけては、すでに分化した器官や組織の量的な増加が成長の主体となり、その後に種固有の器官、組織が細胞分裂によって形成されるような成長様式が推定される。同様なことは多くの魚種の消化系の発達過程でも報告され²⁷⁾、仔魚後期の前半では、消化系各器官の基本構造に変化は少なく、仔魚後期末期に成魚様器官の分化形成が著しいことから、上で推定した成長様式は体全体にわたって起こることが示唆される。

(3) RNA/DNA 比の変化 (図3) RNA/DNA

比は卵黄吸収期に急速に低下し、その後体長約 22 mm でピークに達するものの仔魚期では総じて低い値をとり、稚魚期への移行後は高い値となっている。

卵黄吸収期にみられる RNA/DNA の減少は、タンパク質/DNA 比から推定されたように、活発な細胞分裂がタンパク質合成活性による細胞の大きさの増大化を上回っていることを示すと考えられる。また、稚魚期へ移行した後は細胞の大きさが増加する時期に RNA/DNA 比も高くなり、活発な蛋白合成が推定される。

しかし、タンパク質/DNA 比が減少し始める後期仔魚期に、RNA/DNA 比が一時的に増加し、これら両者の関係が常に一致するとは限らないことを示している。この原因として、大部分の器官では細胞分裂が起きているが、肝臓など生理活性の高い一部の器官では逆にタンパク質合成活性が活発なため、全体的に RNA/DNA 比が高くなることなどが考えられるが、正確な判断は今後の検討を待つほかないであろう。

2. エネルギー源物質

(1) グリコーゲン (図 4, 表 1) グリコーゲンは糖質の貯蔵形態であって、エネルギー蓄積の一端を担う物質であるが、簡単に移動し、嫌気状態で分解性が高く、エネルギーを放出することができることから、エネルギー源として特別な意味を持っている。

魚類では一般に含有量は低く、0.5~1.5% を越えることはなく、主として肝臓、筋肉、心臓、脳に分布している²⁸⁾。肝臓のグリコーゲンは飢餓時のエネルギー源として、また筋肉中のグリコーゲンは遊泳などの運動エネルギーとして重要である。

ニシンの総グリコーゲン量は成長にともなって増加したが (表 1)、体重に対する比率でみると (図 4)、仔魚期

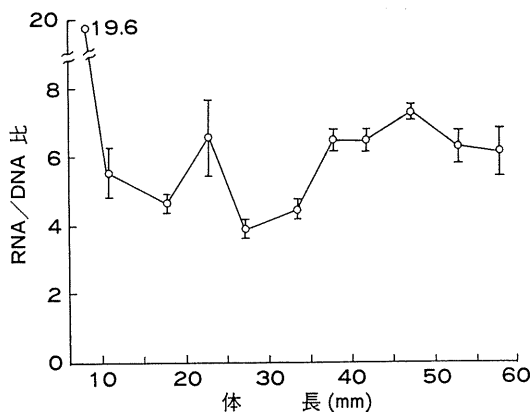


図3 ニシン稚仔魚の成長にともなう RNA/DNA 比の変化

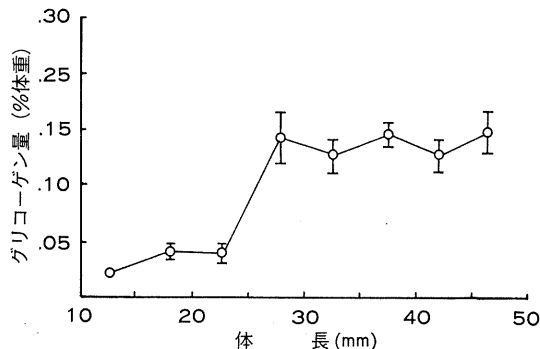


図4 ニシン稚仔魚の成長にともなうグリコーゲン量の変化

表1 ニシン稚仔魚の成長にともなうグリコーゲン蓄積量の変化

平均体長 (mm)	試料数*	グリコーゲン量 平均±標準誤差 (μg/個体)
12.8	7 (70)	0.77±0.09
18.0	6 (30)	7.19±1.55
22.8	31 (54)	31.9±11.1
28.0	15 (15)	250±42.2
32.6	17 (17)	363±44.5
37.6	32 (32)	683±50.7
42.1	17 (17)	971±124
46.5	5 (5)	1608±167
52.6	5 (5)	2704±361

* () 内は尾数

表 2 ニシン稚仔魚の成長にともなう体部位別（頭部，消化管，体側筋）グリコーゲン量の変化（未発表）

平均体長 (mm)	試 量 数	頭 部		消 化 管		体 側 筋*	
		($\mu\text{g}/\text{個体}$)	($\mu\text{g}/\text{mg}$)	($\mu\text{g}/\text{個体}$)	($\mu\text{g}/\text{mg}$)	($\mu\text{g}/\text{個体}$)	($\mu\text{g}/\text{mg}$)
25.4	51	14.6	0.74	42.4	1.73	33.7	0.75
28.9	35	47.4	1.07	719.0	12.59	442.1	4.70
34.1	20	59.8	0.78	579.4	9.70	693.4	2.54
41.8	17	160.9	0.79	495.0	4.82	2120.9	4.65

* 鰭条と骨格を含む

の間は低い値のまま推移し，稚魚期へ移行する直前の体長約 28 mm で急増し，その後は高い値をとるようになる。多くの魚類で摂餌開始とともにグリコーゲンが肝臓中に蓄積され始めることが報告され²⁰⁾，本種でも同様な蓄積が生じるものと思われるが，仔魚期には非常に低いレベルであることから，長期間の飢餓には耐えられないものと考えられる。

一方，稚魚期以後では筋肉，消化管に急速なグリコーゲンの蓄積がみられる（表 2）。そして消化管の値 0.48～1.26% は（表 2），ニマス成魚の 0.5～4.0%³⁰⁾，クロマス科 4 種の成魚の 0.8～3.0%³¹⁾

と類似した値であり，サッパ属の一種 *Harengula humeralis* の 0.15%³²⁾ より高い値を示していることから，稚魚期以後は成魚なみのグリコーゲン蓄積がなされるものと推定される。

つぎに糖代謝酵素のうち糖新生系の律速酵素である Fructose-1, 6-diphosphatase (FDPase) と解糖系の律速酵素である Phosphofructokinase (PFK) の比活性を 3 段階の体長群に分けて比較してみた（表 3）。その結果，PFK では体長 30 mm 以下の仔魚では低く，30 mm 以上の稚魚では有意に高くなることを見いだされ（ $P < 0.005$ ），稚魚期以後グリコーゲン分解によるエネルギー産出系の亢進が認められた。これに対し，FDPase では成長にともなって順次比活性が増加する傾向がみられ，仔魚期と稚魚期に明瞭な相違は認められない。このことは仔魚期には糖新生が活発であるが，解糖機能は低い状態であることを示している。

(2) 脂質（図 5，表 4）脂質は重要なエネルギー源物質であり，大きく単純脂質と複合脂質に分類され，前者は主としてトリグリセリドなどの中性脂質でエネルギー源として，また，後者はリン脂質，糖脂質などで生体膜の構成成分として重要である。

一般に魚類成魚の中性脂質は消化管内部，外部の脂肪組織，肝臓あるいは筋肉に蓄積しており，底棲魚類では肝

表 3 ニシン稚仔魚の成長にともなう FDPase, PFK, G6P DH 各酵素の比活性の変化（未発表）

体長範囲	FDPase	PFK	G6P DH
	($\mu\text{moles}/\text{min}/\text{g}$ 湿重量)		
20 mm 以下	1.42 ± 0.30 (11)	0.15 ± 0.02 (8)	0.10 ± 0.01 (13)
20 - 30 mm	2.69 ± 0.20 (19)	0.14 ± 0.02 (19)	0.12 ± 0.03 (11)
30 mm 以上	4.21 ± 0.32 (10)	0.23 ± 0.02 (16)	0.31 ± 0.03 (16)

比活性は平均土標準誤差で示し，() 内の数値は試料数を示す

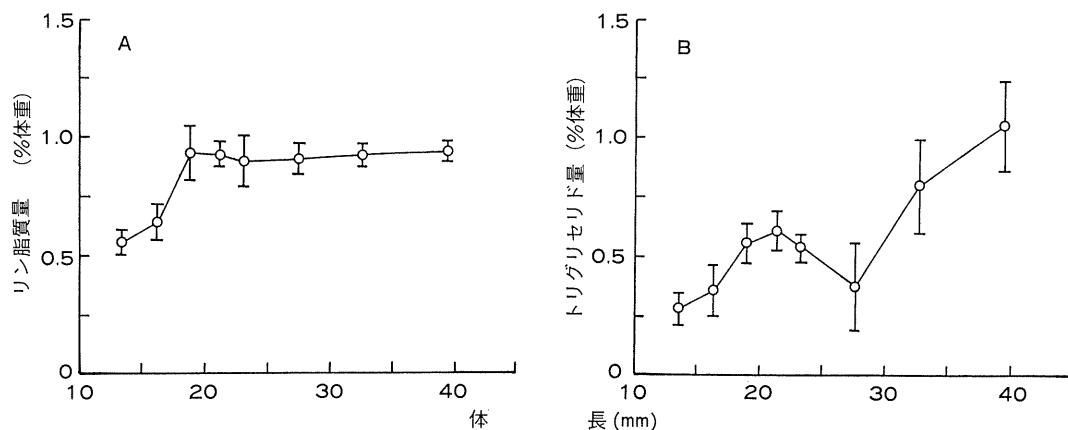


図 5 ニシン稚仔魚の成長にともなう脂質量 (A) とトリグリセリド量 (B) の変化

臓に多く、遊泳の活発な回遊魚では筋肉に多い傾向がみられる。

ニシン仔魚のトリグリセリド体重比は卵黄吸収の完了した体長約 10 mm から 20 mm にかけて急速に増加する(図 5)。田中³³⁾は多くの海産魚類で摂餌開始後、活発な脂肪吸収と腸上皮層への脂肪の蓄積を認めており、ニシンのこの時期のトリグリセリドの増加は腸上皮層の蓄積を示すと考えられる。しかし、その後は稚魚期へ移行する直前の体長約 28 mm までトリグリセリドの蓄積は低下した(図 5)。この体長範囲はタンパク質/DNA 比から細胞分裂の活発な時期と推定され、形態変化も著しいことから、新たな組織を形成する際のエネルギーとしてトリグリセリドの利用された可能性が示唆される。このことはイソギンポ科の一種 *Ophioblennius atlanticus* の変態³⁶⁾期やニジマス降海型における parrsmolt 転換期³⁵⁾、あるいは海産無脊椎動物の変態期³⁰⁾に、それぞれ脂肪量の低下が報告されていることから支持される。

稚魚期へ移行するとトリグリセリドの蓄積は明瞭となり、個体差による蓄積量の差も認められるようになる。後期仔魚期の末期では多くの魚種で脂肪の蓄積部位が腸上皮層から腸壁、脾臓、肝臓へと変化することが知られ³³⁾、代謝様式の変化が生じるものと推定されている。ニシンでも脂質代謝に関与するペントースリン酸回路の律速酵素である Glucose-6-phosphate dehydrogenase (G6P DH) の活性が高くなり(表 3)、代謝型の変化が示唆される。

一方、リン脂質の体重比は卵黄吸収後から体長約 18 mm まで徐々に増加するが、その後はほぼ一定したまま推移する(図 5)。発育初期にリン脂質が増加することは、リン脂質が膜成分として重要なことから、細胞膜の量的変化と一致し、これは十分納得できることである。しかし、通常リン脂質の増加は細胞数の増加、すなわち DNA の増加と一致することが多く¹⁰⁾、ここでは異なった結果が得られた。この時期、ニシンではタンパク質/DNA 比が増加し、細胞の大きさが増加する時期と推定したが、DNA 量自身の増加も著しいこと、およびリン脂質の増加などから、細胞は数的にも量的にも増加し、これらを総合すると量的な増加が勝る時期と判断される。

サケでは卵黄吸収完了時に中性脂質の急速な低下が認められ³⁷⁾、卵黄エネルギーから外部エネルギーへの転換期に、リン脂質のエネルギー源としての重要性が指摘されている。ニシンでも仔魚期を通じて、リン脂質量がトリグリセリド量を上回っていることから、同様なことが推察される。

表 4 ニシン稚仔魚の成長にともなうトリグリセリド量、リン脂質量の変化

平均体長 (mm)	試量数*	トリグリセリド 平均±標準誤差 (mg/個体)	リン脂質 平均±標準誤差 (mg/個体)
13.5	2(766)	0.11 ±0.004	0.031±0.018
16.2	2(92)	0.036±0.011	0.064±0.009
18.8	6(155)	0.121±0.022	0.197±0.026
21.3	4(116)	0.249±0.022	0.388±0.004
23.2	4(82)	0.413±0.095	0.655±0.101
27.5	4(18)	0.684±0.373	1.427±0.097
32.7	3(12)	3.592±0.992	4.187±0.409
39.4	3(15)	7.295±1.703	6.352±0.595

* () 内の数値は尾数を示す

II 形態変化と体成分変化

(1) 外部形態と骨格系の発達 前項でニシンの成長に伴う体成分の変化をみてきたが、タンパク質体重比あるいはタンパク質/DNA 比、エネルギー物質の体重比で体長 18~30 mm 前後に変曲点ともいふべき転換点が認められた。

一般に魚類の発育初期には著しい形態変化が認められ、その変化の過程には段階性のあることが知られている。これは代謝様式の段階的な変化が顕在化した結果と考えられ、各段階ごとの生理的、生態的要求を満たす必要性から形態的な変化が生じると考えられる。そこで、この項では形態変化の概要を検討し、体成分変化とどの様に対応しているか述べてゆきたいと思う。

体各部長の体長に対する相対比と鰭条、骨格系の発達過程をまとめて図 6 に示した。体各部長比は体長 18 mm と 30~33 mm に屈折点が集中し、これらの体長は鰭条、骨格系の形成開始時期や完成時期とほぼ一致している。

卵黄の吸収を完了した直後の体長 10 mm から 18 mm までは体形は細長く延長し、体各部比の変化は概してゆるやかであった。肛門前体長の比率は増大しているが体幹部長は一定し、形態に大きな変化はみられない。このことは、タンパク質/DNA 比から推定された細胞の大ききの増大する現象と一致している。しかし、頭長の比率は増加しているので、頭部の発達が推定され、リン脂質と DNA 量の増加傾向から推定される細胞分裂は、このことと関連しているのかも知れない。鰭条、骨格系では尾鰭条と両顎骨の骨化が体長 14 mm 頃から始まった。この時

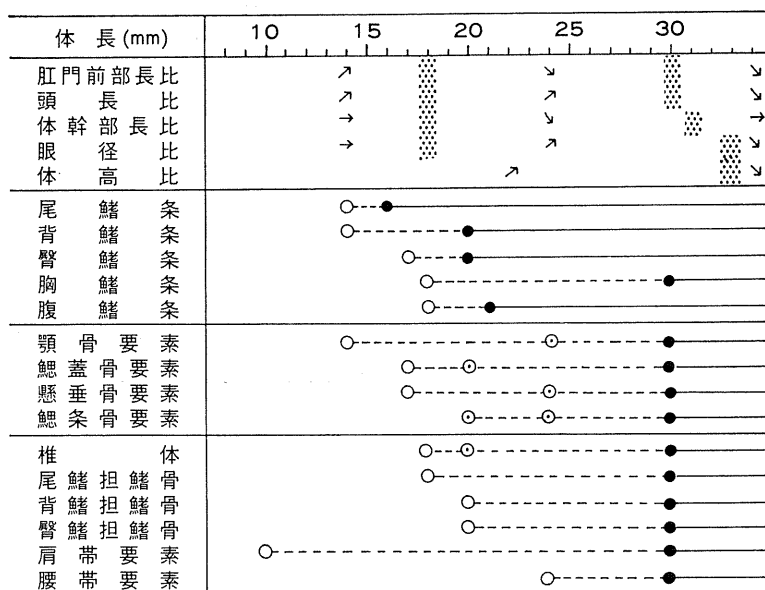


図 6 ニシン稚仔魚の成長にともなう比成長の変化と骨格系の発達過程を示す模式図 (未発表)
 矢印は比成長の増減を示し、網部は比成長の変曲点を示す。白丸は骨化の開始を示し、中点白丸は全要素の出現を示すが、骨化が不十分であることを示す。黒丸は十分な骨化を示す。

期は摂餌が活発になるときに相当し、最低限の摂餌活動を保障する両顎骨の発達は必要不可欠と考えられるし、体をS字に曲げ、尾部を支点としてバネをはじくような摂餌行動³⁸⁾は、尾鰭条の早期形成と関連する可能性が示唆される。

体長 18~34 mm までは比成長の変化から判断して、シラスから成魚様の形態へと移行する変態期と考えられる。このうち体長約 18 mm から 25 mm までは典型的なシラス型仔魚の外観を呈し³⁹⁾、外部形態の変化はまだそれほど顕著ではない。しかし、鰭条や骨格系が急速に発達し、鰭条では胸鰭を除く全鰭条が定数に達するほか、椎体も体長約 20 mm でほぼ全要素が出現した。また、顎骨、懸垂骨、鰓蓋骨、鰓条骨も体長約 24 mm に達する頃には全要素の出現が認められる。BATTY⁴⁰⁾は体長 22 mm 頃より游泳様式 (Swimming style) の変化を認め、著者も体長 22~23 mm 頃から水槽内を群をなして周回し始めるのを観察したことから、これら鰭条、骨格系の発達と游泳行動に密接な関連があると思われる。

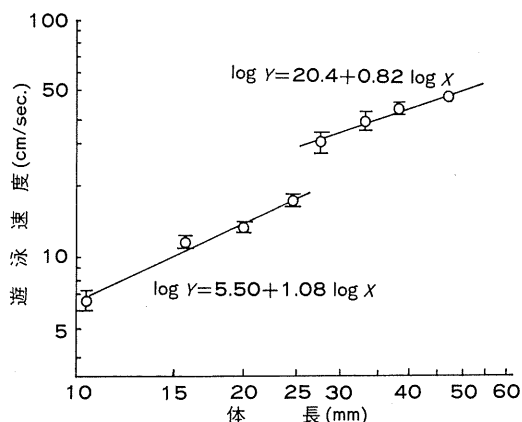


図 7 ニシン 稚仔魚の 遊 泳 速 度 と 体 長 の 関 係 (未 発 表)

体長 24~25 mm 程度になると、背部に黒色素胞の分布が認められ、胃の発達や幽門垂の分化も始まる⁴¹⁾。体形はまだシラス様であるが体重の増加とともに肛門前体長の減少や体高の増加も明瞭となり、消化器系の発達が推察される。

体長 30 mm 以上になると体各部長比の変化はゆるやかになり体形は成魚に近づく。色素胞は体全体に広がって体色が濃くなるとともに、腹部にグアンの蓄積が明瞭となる。また、鰭条、骨格系では全要素に硬化ないしは骨化が認められ、形態的には種の独自性を獲得したといえる。この時期以後、RNA/DNA 比の増加からタンパク質合成の活発となることが推察され、成長の主体は細胞の大きさを増加させる方向へ移行するものと考えられる。さらに、糖代謝活性が全体にレベルアップし、エネルギー

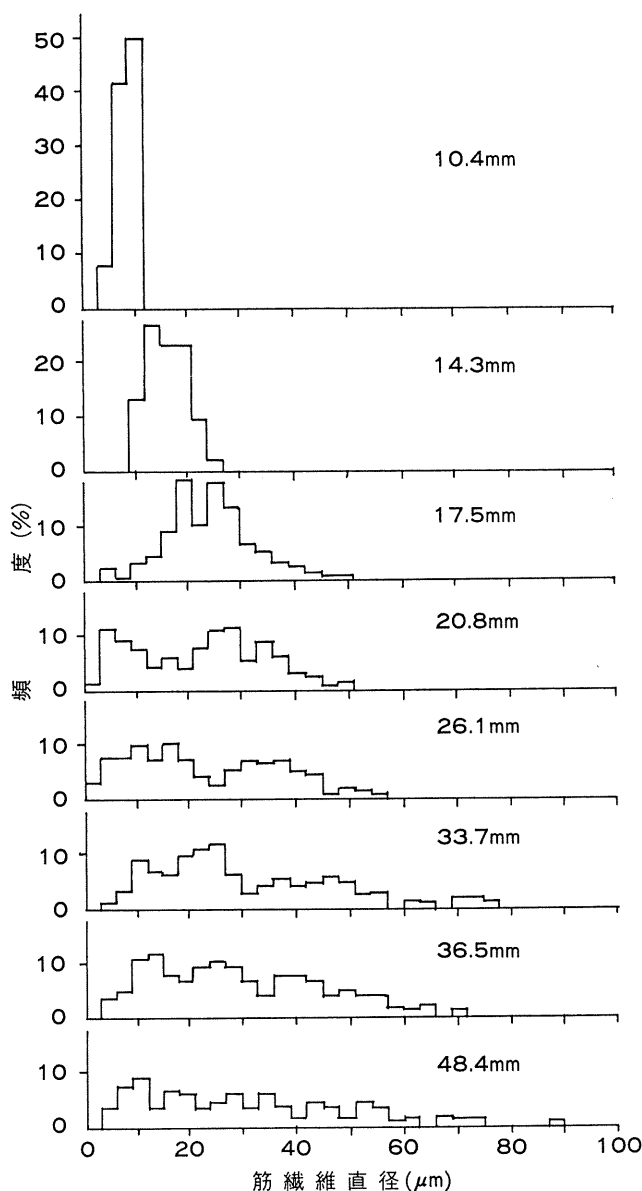


図 8 ニシン稚仔魚の成長にともなう白色筋繊維直径の変化 (未発表)
図中の数値は体長を示す

一蓄積も活発となることから、代謝様式も種の独自性を完成したと考えられる。このことは遊泳速度の不連続な増加となって表れ (図 7), 呼吸器系, 運動器系を含めた総合的な代謝系の飛躍的な発達を推察させる。

(2) 体側筋の発達 タンパク質/DNA 比の変化から細胞自身の大きさが增大する時期と細胞分裂が活発に起こる時期の二つの発達過程が明瞭に区別された。ここではこの間の成長をさらに理解するために、体の 60% 近くを占める体側筋の発達過程を検討してみた。なお、体側筋の直径と筋繊維数の測定は、背鰭基底前端部において体軸と垂直方向の組織切片を作製し、検鏡によって行った。体側筋の大部分を占める白色筋繊維直径の成長に伴う増加傾向をみると (図 8), その頻度分布は体長約 18 mm まではほぼ単峰型を示し、モードが順次大きい方へ移行している。このことは筋繊維 1 本 1 本の太さが増加していることを示し、筋繊維の増加が体成長の増加をもたらす可能性を示唆している。つぎに体長 20 mm を越える頃になると、頻度分布は 2 峰型になり、小型筋繊維の出現とその直径の増加が認められるようになる。これは新たな筋繊維が細胞分裂の結果出現する可能性を示唆している。

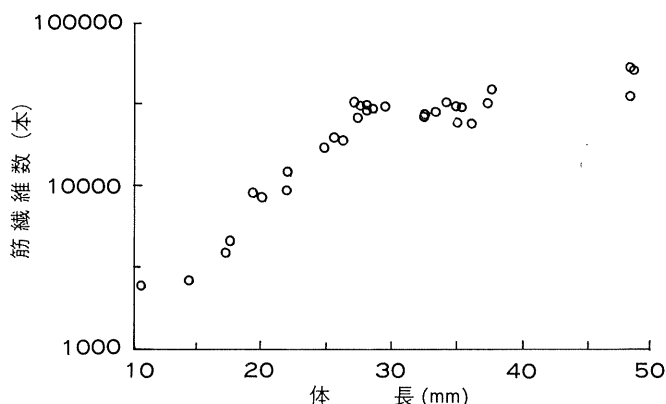


図 9 ニシン稚仔魚の成長にともなう背部体側筋中の筋繊維数の変化 (未発表)

これらのことは筋繊維数の増加傾向においてもさらに明瞭にみられ (図 9), 体長 18 mm から 30 mm 前後にかけて急速な筋繊維数の増加が認められる。この時期はいわゆる変態期に相当することから, 外部形態の変化をもたらす一要因として筋繊維数の増加が考えられる。

一般に筋肉の発達過程は非常に複雑で, 筋繊維の増加が直接細胞分裂を示すことにはならないが, LUQUET and DURAND⁽⁴²⁾ はニジマス稚魚の筋成長過程をタンパク質と核酸の変化から検討し, 少なくとも発育初期の筋発達に細胞分裂による増加が関与していることを報告していることから, ニシンでもやはり細胞分裂による筋繊維数の増加が起こると推定することに大きな誤りはないであろう。

III 成長様式の推定

成長とは生物体量の増加と定義され, 魚類では生涯にわたって生体量の増加がみられるが, 特に発育初期では細胞数の増加と個々の細胞の量的増加が成長の主体となり, これにエネルギー物質の蓄積が加わって成長が進行すると考えられる。ニシンでは細胞分裂に重点の置かれた時期と, 細胞の大きさが増加する時期が比較的明瞭に区分され, 生理的变化に段階性のあることが見いだされた。このことは物質代謝の段階的な変化を推察させ, 形態は生理的要求を効率よく供給するように変化していることが推察された。この項では生理的特徴を中心として, 器官, 組織の発達や生態的特性に関する既往の知見を含めて, ニシンの成長様式を総合的に推定してゆくことにする。

卵黄吸収期については, 卵黄をエネルギーとした急速な細胞分裂が推定されるが, ニシンのこの時期における組織学的な研究は見あたらない。しかし, ニシンと類似したシラス期を経るアユでは摂餌開始直前までに基本的な消化器管の形成が認められ⁽⁴³⁾, 大西洋産カタクチイワシ⁽⁴⁴⁾, ブリ⁽⁴⁵⁾, や多くの魚種でも類似した結果が得られていることから, この時期ニシンも摂餌開始期に必要な消化器官の形成が進むものと考えられる。

体長約 10 mm から 18 mm までは細胞の大きさが増加する時期に相当し, 体重に占めるタンパク質の比率が顕著に増加する。この時期, 外部形態や骨格系に大きな変化はみられないし, 消化器官も顕著な変化は報告されていない⁽⁴¹⁾。したがって, 新たな器官や組織の形成は少なく, 質的な変化も少ないと考えられるが, 筋繊維直径の増加にみられたように, 量的な増加は十分推察される。このことから, 摂餌開始から体長 18 mm までは体基本構造の量的な増加が基本的な成長様式となり, グリコーゲンやトリグリセリドの蓄積が少ないことから判断して, 餌料の欠乏に対する耐性は弱く, 長期間の飢餓は致命的になると推定される。そしてこのような成長様式は, 限られた栄養を器官形成やエネルギー蓄積に振り分けるより, 早く体を大きくすることによって, 逃避能力や摂餌能力を高めるための戦略と考えられる。

この時期の高い栄養要求に対する適応は種々の側面に現れている。例えば, 摂餌に必要な歯骨, 顎骨は早期に骨化するし, 摂餌行動の支店となる尾鰭は鰭条の中でも最も早く分化する。さらに, 餌を認知するための視覚を司る, 網膜上の錐体もこの時期には分化していることが知られている⁽⁴⁰⁾。また, 硬骨魚類仔魚では消化管の分化程度の低い魚種でも, 腸上皮細胞の飲作用によってタンパク質を高分子のままでも吸収する能力を持っていることが知られ⁽²⁴⁾, 消化器系が未発達ながらも貪欲な栄養摂取を可能にする適応がうかがえる。

天然海域における摂餌開始期の生態的特性としては垂直分布と日周移動があげられ、これに関する報告は多いが、その知見は必ずしも一定していない。例えば、昼間は中上層に集中し、夜間は各層に散らばる例⁴⁷⁾、昼間は各層に均一に分布するが、夜間には 20 mm 以浅に集中する例^{48,49)}、あるいは成長とともに生息水深を増してゆく例^{41,49)}などがある。このような相違はたぶん、生息する水利環境によって選択する分布域が異なることを示し、物理環境に対して受動的である証拠と考えられる。しかし、日周移動は確実に存在し⁵⁰⁾、能動的な側面も見られる。

以上体長 10~18 mm までをまとめると、海流などの物理環境に対しては受動的であり、代謝能力が低く弱小であるが、摂餌器官の早期分化や日周移動などの能動的な側面もすでに発現し、体を大きくすることが主体となった成長様式といえよう。

体長 18~30 mm までは細胞分裂による器官、組織の活発な分化によって変態の起こる時期といえ、それはまず鰾条、骨格系などの運動機能を支える基本構造の変化に始まる。そして運動機能をさらに補強する鰾—内耳—側線感覚器系 (Swimbladder-inner ear-lateral line system) の分化⁵¹⁾、あるいは呼吸機能を充実するための鰾薄板の出現⁵²⁾が、より高い運動性を保証し、集群行動の開始⁵³⁾など積極的な行動を可能にする。その結果、栄養効率のよい大型餌生物の摂取が可能となり⁵⁴⁾、餌生物も多用化⁵⁵⁾して体全体にわたる構造の変化に必要なエネルギー確保が可能となる。そして、成魚の形態、代謝様式に向けて急速な変化が進行する。この時期、消化器系は急速に発達し⁴¹⁾、筋繊維も増加する傾向は明かとなったが、体全体にわたってどのような変化が起こるか不明な点が多く、変態期の詳細な研究は今後の問題として残されている。また、ニシンでは変態期の生態的知見も少なく、主分布域さえも明らかにされていない^{41,56,57)}。いずれにしろこの時期は、高い内的代謝要求を行動能力の強化によって支え、種固有の代謝系へ向けて大規模な転換がなされることに誤りはないであろう。

体長 30 mm 以上は成長様式が器官、組織の分化期から細胞の大きさの増加する成長期へと転じ、エネルギー物質の蓄積が生じたことで特徴づけられる。変態期に始まった各器官、組織の分化はほぼ終了し、各鰾条も種固有の数に達した。大西洋ニシンの網膜では低照度に閾値のある双錐体と、暗順応時に機能する桿体が出現して網膜運動反応の開始が認められるし⁴⁸⁾、また、圧力変化を感知する側線系の機能など⁵¹⁾、つぎつぎに感覚器官の発達が進行する。さらに、呼吸器系でも鰾面積の十分な拡張や血球の分化が報告され⁵²⁾、これらの完成がほぼ体長 30 mm に集中している。このことは代謝様式をはじめ、体を構成する全ての要素が種としての独自性を確立することを意味している。

一方、種としての独自性は分布域の選択にもみられ、稚魚期のニシンは海流の方向とは無関係に移動することや⁵⁶⁾、沿岸水域への集中と群泳が認められている⁵⁷⁾。このような事実は代謝系、筋肉系、骨格系、呼吸器系などの総合的な発達が完了し、相互に調和のとれた機能が完了して始めて可能となり、これらは稚魚期に移行して完成される。

む す び

これまで筆者らの研究を中心として、ニシン稚仔魚の生理的变化と形態、生態変化の関連を検討し、死亡率の高い発育初期の成長様式を推定してきた。その結果、卵黄吸収の完了する時期や後期仔魚期の前半、あるいは稚魚期へ移行する時期に、タンパク質/DNA 比やエネルギー源物質の蓄積過程で大きな変化の生じることが推定された。このような転換期はそれぞれがクリティカルな時期と考えられ、それを乗り越えた個体だけが生き残れると思われる。このように考えると、本研究で得られた結果は、資源変動を解明するための基礎的な知見を得るだけにとどまらず、栽培漁業など飼育技術にも大きな影響を与えていると思われる。例えば、卵黄を吸収した直後からタンパク質体重比が増加し、脂質の蓄積が始まることなどは、この時期の餌に対する大きな示唆を与える。また、各発育段階毎の生理的特性を知ることができれば、給餌に関する対処だけではなく、飼育環境の設定、放流時期の見極めなど多くの利益が得られるものと考えられる。

一方問題点として、本研究では体全体を扱ったデータであるため、器官、組織別の発達過程を検討できなかったことがあげられる。特に、細胞数などは重量比率の低い器官であっても細胞の数の多い例が見受けられることから、今後は器官、組織別に検討する必要がある。また、ニシンでは変態期にタンパク質/DNA 比が減少し、細胞分裂が活発であったが、これはサケ¹²⁾と一致するもののクロガシラガレイ²⁸⁾とは反対の結果であった。このことは魚種によって異なる可能性のあることを示唆しており、今後は多くの魚種について同様な検討を行う必要性のあることを示している。

文 献

- 1) 伊藤嘉昭 (1978) 比較生態学. 岩波書店, 東京: 7-11 pp.
- 2) TRUMAN, D. E. S. (1974) 細胞分化の生化学. (三浦義彰・赤松 暢 訳). 培風館, 東京: 1-10 pp.
- 3) HUBBS, C. L. (1943) Terminology of early stages of fishes. *Copeia*, (4): 260.
- 4) 内田恵太郎・道津喜衛 (1958) 対馬暖流水域の表層に現れる魚卵・稚魚概説. 水産庁対馬暖流開発調査報告書第2号(卵・稚魚・プランクトン篇): 1-110 pp.
- 5) 東 幹夫 (1969) びわ湖のアユの発育段階と変異. ミチューリン生物学研究, 5: 165-172.
- 6) 渡部泰輔 (1970) マサバの発育初期における形態・生態ならびに資源変動に関する研究. 東海水研報, (62): 1-283.
- 7) BALON, E. K. (1975) Terminology of intervals in fish development. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32: 1663-1670.
- 8) EHRLICH, K. F. (1974 a) Chemical changes during growth and starvation of larval *Pleuronectes platessa*. *Mar. Biol.*, 24: 39-48.
- 9) ——— (1974 b) Chemical changes during growth and starvation of herring larvae. In Blaxter, J. H. S. (ed.), *The early life history of fish*. Springer-Verlag, Berlin: 301-323 pp.
- 10) 里見至弘 (1969) コイ稚魚の体成分(核酸, 燐脂質, 全窒素, 全燐, 水分)におよぼす飽食と絶食の影響. 淡水研報, 19: 47-72.
- 11) ——— (1970) アサギゴイの初期発育段階における体成分(核酸, 燐脂質, 全窒素, 水分)の消長. 淡水研報, 20(1): 27-38.
- 12) 中野 広・安藤義秀・白旗総一郎 (1985 a) 成長に伴うサケ稚魚の酸性フォスファターゼ活性, 総蛋白質, RNA および DNA 量の変化. 北水研報, (50): 71-77.
- 13) ———・————— (1985 b) 成長に伴うサケ稚魚の酸性プロテアーゼ活性の変化. 北水研報, (50): 83-85.
- 14) ———・————— (1985 c) サケ稚魚の鰓の Na-K-ATPase 活性の成長にともなう変化と降海サイズについて. 北水研報, (50): 93-98.
- 15) BUCKLEY, L. J. (1979) Relation between RNA-DNA ratio, prey density and growth rate in Atlantic cod (*Gadus morhua*) larva. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36: 1497-1502.
- 16) ——— (1980) Changes in ribonucleic acid, deoxyribonucleic acid, and protein content during ontogenesis in winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, and the effect of starvation. *Fish. Bull., U. S.*, 77: 703-708.
- 17) ——— (1980) Effects of temperature on growth and biochemical composition of larval winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 8: 181-186.
- 18) BUCKLEY, L. J., T. A. TURNER, A. S. HALAVIK, S. M. DREW SMIGIELSKI and G. C. LAURENCE (1984) Effects of temperature and food availability on growth, survival and RNA-DNA ratio of larval sand lance (*Ammodytes americanus*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 15: 91-97.
- 19) 福田雅明・中野 広・山本和久 (1986) ニシンの発育初期における体成分の変化. 北大水研究彙報, 37(1): 30-37.
- 20) 福田雅明 (1986) ニシンの発育初期における成長と生残に関する研究. 北海道大学博士学位論文.
- 21) ENESCO, M. and P. C. LEBLOND (1962) Increase in cell number as a factor in the growth of the organs and tissues of the young male rat. *J. Embryol. Exp. Morphol.*, 10: 530-562.
- 22) CHURCH, R. B. and F. W. ROBERTSON (1966) A biochemical study of the growth of *Drosophila melanogaster*. *J. Exp. zool.*, 162: 337-352.
- 23) LANG, C. A., H. Y. LAU and D. J. JEFFERSON (1965) Protein and nucleic acid changes during growth and aging in the mosquito. *Biochem. J.*, 95: 372-377.
- 24) 渡辺良朗 (1982) 硬骨魚類仔稚魚の腸上皮細胞における分子状蛋白質の摂取および消化機構とその栄養的意義. 北海道大学博士学位論文.
- 25) 福田雅明・矢野 豊・中野 広・杉山元彦 (1986) クロガシラガレイ稚仔魚の成長に伴うタンパク質量と核酸量の変化. 日水誌, 52: 951-955.
- 26) 田中 克 (1968) 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究—I. 前期仔魚の消化系の発達. 魚類学雑誌, 15: 1-9.
- 27) ——— (1971) 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究—III. 後期仔魚期の消化系の発達. 魚類学雑誌, 18: 164-174.
- 28) SHUL'MAN, G. E. (1972) Life cycles of fish, physiology and biochemistry. (Translated from the Russian by Kaner, N., 1974.). Jhon wiley & Sons, New York and Tront. Israel Program for Scientific Translation Jerusalem, London.
- 29) 田中 克 (1975) 稚魚の消化系. 日本水産学会編, 稚魚の摂餌と発育. 恒星社厚生閣, 東京: 7-23 pp.

- 30) BLACK, E. C., A. C. ROBERTSON, A. R. HANSLIP and W.-G. CHIU (1960) Alteration in glycogen, glucose and lactate in rainbow and kamloop trout, *Salmo gairdneri*, following muscular activity. *J. Fish. Res. Board Can.*, **17**: 487-500.
- 31) DEAN, J. M. and C. J. GOODNIGHT (1964) A comparative study of carbohydrate metabolisms in fish as affected by temperature excise. *Physiol. Zool.*, **37**: 280-299.
- 32) WITTENBERGER, C. (1968) Biologie du chinchard de la Mer Noire (*Trachurus mediterraneus ponticus*). XV. Recherches sur le métabolisme d'effort chez *Trachurus* et *Gobius*. *Mar. Biol.*, **2**: 1-4.
- 33) 田中 克 (1972) 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究—VI. 摂餌にともなう腸前部および中部上皮層の変化と脂肪の吸収. 魚類学雑誌, **19**: 15-25.
- 34) LALELLE, M. and J. R. NURSALL (1985) Some aspects of the early life history of the redlip blenny, *Ophioblennius atlanticus* (Teleostei: Blennidae). *Copeia* 1985: 39-49.
- 35) FOSSLER, J. L. and H. H. WAGNER (1961) Some Morphological and biochemical changes in steelhead trout during the parr-smolt transformation. *J. Fish. Res. Board Can.*, **26**: 2841-2853.
- 36) HOLLAND, D. L. (1987) Lipids reserves and energy metabolisms in the larvae of benthic marine invertebrates. In Malins, D. C. and Sargent, J. R. (eds.), Biochemical and biophysical perspectives in marine biology. Academic Press, London: 83-123 pp.
- 37) 坂田澄男・中野 広・安藤義秀・白旗総一郎 (1985) 成長にともなうサケ稚魚のグリコーゲンと脂質含量変化. 北水研報, (50): 79-82.
- 38) ROSENTHAL, H. and G. HEMPEL (1970) Experimental studies in feeding and food requirement of herring larvae (*Clupea harengus* L.). In Steele, J. H. (ed.), Marine food chains. Oliver and Boyd, Edinburgh: 344-364 pp.
- 39) 内田恵太郎・今井貞彦・水戸 敏・藤田矢郎・上野雅正・庄島洋一・千田哲資・田福正治・道津喜衛 (1958) 日本産魚類の稚魚期の研究. 第1集. 九大農学部水産学第二教室. 89 pp.
- 40) BATTY, R. S. (1984) Development of swimming movement and musculature of larval herring (*Clupea harengus*). *J. Exp. Biol.*, **110**: 217-229.
- 41) 飯塚 篤 (1966) 厚岸湾におけるニシンの発育幼期の生態. 北水研報, (31): 18-63.
- 42) LAQUET, P. and DURAND, G. (1970) Évolution de la teneur en acides nucléiques de la musculature épaxiale au cours de la croissance chez la Truite arc-en-ciel (*Salmo gairdnerii*); rôles respectifs de la multiplication et du gradissement cellulaires. *Ann. Biol. anim. Biochem. Biophys.*, **10**(3): 481-492.
- 43) 田中 克・川合真一郎・山本章造 (1972) アユ仔稚魚の発達と消化酵素活性について. 日水誌, **38**(10): 1143-1152.
- 44) O'CONNELL, C. P. (1981) Development of organ systems in the northern anchovy, *Engraulis mordax*, and other teleosts. *Amer. Zool.*, **21**: 429-446.
- 45) 煤田 晋・落合 明 (1973) 仔稚魚期におけるブリの消化管の構造と機能の発達について. 日水誌, **39**(9): 923-930.
- 46) BLAXTER, J. H. S. and M. P. JONES (1967) The development of the retina and retinomotor responses in the herring. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **47**: 677-697.
- 47) WOOD, R. J. (1971) Some observations on the vertical distribution of herring larvae. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.*, **160**: 60-64.
- 48) DRAGENSUND, O. (1971) Factors influencing year-class strength of Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* Linne). *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.*, **160**: 74-75.
- 49) STEVENSON, J. C. (1962) Distribution and survival of larvae (*Clupea pallasii* Valenciennes) in British Columbia waters. *J. Fish. Res. Board Can.*, **19**: 735-810.
- 50) SELIERSTOV, A. S. (1974) Vertical migration of larvae of Atlanto-scandian herring (*Clupea harengus*). In Blaxter, J. H. S. (ed.), The early life history of fish. Springer-Verlag. Berlin: 253-262.
- 51) ALLEN, J. M., J. H. S. BLAXTER and E. J. DENTON (1976) The functional anatomy and development of swimbladder-inner ear-lateral line system in herring and sprat *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **56**: 471-486.
- 52) DE SILVA, C. D. (1974) Development of the respiratory system in herring and plaice larvae. In Blaxter, J. H. S. (de.), The early life history of fish. Springer-Verlag. Berlin: 465-485 pp.
- 53) MARLIAVE, J. B. (1980) Survival through metamorphosis of Pacific herring prevented from schooling *Tran. Amer. Fish. Soc.*, **109**: 327-328.
- 54) SHELMAN, K. and K. A. HONEY (1971) Seasonal variation in the food of larval herring in coastal waters of central Maine. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.*, **160**: 121-124.
- 55) WAILES, G. H. (1935) Food of *Clupea pallasii* in southern British Columbia waters. *J. Biol. Board Can.*, **1**: 477-486.

- 56) HOURSTON, A. S. (1958) Population studies of juvenile herring in Barkley Sound, British Columbia. *J. Fish. Res. Board Can.*, **15**: 909-960.
- 57) NIKITINSKAJA, I. V. (1966) サハリン系ニシンの後胚期発育の形態・生理学的特性. (崎浦治之 訳), ソ連北洋漁業関係文献集, 第 75 集, 73-91 pp.