

コバンザメ *Echeneis naucrates* の卵発生と仔魚の形態変化

赤崎 正人・中島 東夫・川原 大・高松 史朗

Embryonic Development and Metamorphosis after Hatching in the Sharksucker, *Echeneis naucrates*

Masato Akazaki, Haruo Nakajima, Hiroshi Kawahara, and Shiro Takamatsu

(Received July 14, 1976)

Abstract. The sharksucker, *Echeneis naucrates* Linnaeus was spawned from June 2nd to August 7th, and from September 18th to December 3rd in a tank of Ōita Ecological Aquarium. Embryonic development and metamorphosis after hatching were observed.

Spawning activities were continued for 30 minutes between 18:20 and 20:00. Lights for exhibition were put out at 18:00. The spawning behavior was always repeated 2~5 times within 30 min in the daily spawning period. The temperature of the breeding aquarium was regulated from 27.5 to 30.5°C.

Fertilized eggs are transparent and free floating. Eggs are rather large, 2.62 mm in diameter, and nearly spherical in shape. One to five yellowish oil globules (2~3 in average) measuring 120 to 170 μ in diameter are found on one side of the vegetal pole. Time intervals of embryonic development after fertilization were summarized in Table 1.

Mouth cleft appeared 2 days after hatching. The mouth and anus were well formed and open, the tail showed a fan-like shape and the yolk mass was completely absorbed on 4th day. On 6th day, the larvae attained 12.0 mm in total length and several pieces of small hooklike projections appeared on the anterior part of each jaw.

When larvae measured up to 15~20.5 mm in total length 9 days after hatching, the epidermal boarding bulge appeared on the median line of the dorsal part of the body above the basal part of the pectoral fin. The caudal fin was twice as long as the head. The number of fin rays reached the fixed number of the species.

Larvae grew to 29~30 mm in total length 12 days after hatching, and the epidermal bulging shifted to the upper part of the posterior margin of the eyes, forming a sucking disk in an oval shape. When larvae reached 34.0 mm in total length (14th day), the anterior margin of sucking disk extended above the middle of the eyes. On 15th to 20th day, the anterior margin of the sucking disk reached above the anterior margin of the eyes.

Young fish grew to 41.0~55.0 mm in total length 20~27 days after hatching, and the anterior margin of the sucking disk reached the anterior margin of the upper jaw. In young fish, 80 mm in total length on 50th day, the sucking disk enlarged to a length longer than the head. The length of the tail reduced.

The first small scales appeared scattering on the lateral side of the young fish when they attained the size of 75.5 mm in total length.

(MA: Faculty of Agriculture, Miyazaki University, Funazuka, Miyazaki-shi 880, Japan; HN, HK and ST: Ōita Ecological Aquarium, Takasakiyamashita, Ōita-Shi 870, Japan).

コバンザメ *Echeneis naucrates* Linnaeus の卵やふ化仔魚については Delsman (1931), John (1950) 等の報告がある。前者は浮遊卵を採集飼育したものの断片的な観察であるが、後者は水族館飼育のコバンザメからの卵発生とふ化仔魚について相当詳しい観察がなされている。しかし、John (1950) の観察もふ化後 48 時間までそれ以

後の観察はなされていない。また、Tåning (1927) は卵の採集からコバンザメの産卵場などを推定している。著者らの一人、川原 (1975, 1976) は、コバンザメの産卵ふ化等に関して通俗的紹介を行った。

著者らは大分生態水族館で飼育中のコバンザメが、1974 年 6 月 2 日から 12 月 3 日まで観察水槽内で産卵す

るのを観察し、その卵発生やふ化仔魚の形態について調査した。ふ化仔魚の生態については別報にゆずり、ここでは卵発生とふ化仔魚および稚魚の形態変化について得られた観察結果を報告する。

材料と方法

親魚のコバンザメは、大分生態水族館の5トン観覧水槽で2年間にわたり飼育したもので、その11尾の平均全長は65.5cmであった。産卵は1974年6月2日から多少の断続はあったが8月7日まで行なわれ、さらに水温降下により一時中断した後再び9月18日から12月3日まで行われた。その時の水槽の水温は27.5~30.5°Cであった。卵発生についての詳細な観察は7月12日および8月2日の2回行なったが、ここでは8月2日の場合を中心詳述する。受精卵は2lのビーカーに収容し、これを29°Cに保温した10lの水槽に入れた。1回の観

察が終ると卵をビーカーの中に戻し、次の観察は新しい卵で行なった。なお、発生初期の30時間ほどは大分生態水族館で観察を行ない、以後ふ化までは宮崎大学農学部において26.5~29.0°Cの水温で飼育観察した。観察は顕微鏡により、写真撮影とスケッチを並行した。

ふ化仔魚の飼育は大分生態水族館で行なった。形態の観察は毎日の生態行動の観察とともに併行なうほか、毎日あるいは1~2日おきに生きたコバンザメをホルマリンづけあるいはエタノールづけ標本として固定した後、仔魚の形態を測定調査した。ただし、ふ化後10日目以降は個体の少ないものもあって、死亡個体とか小さな個体を標本にすることが多く、また標本作製の間隔も長くなり一定でない。

結果

水族館におけるコバンザメの産卵時刻は非常に規則正

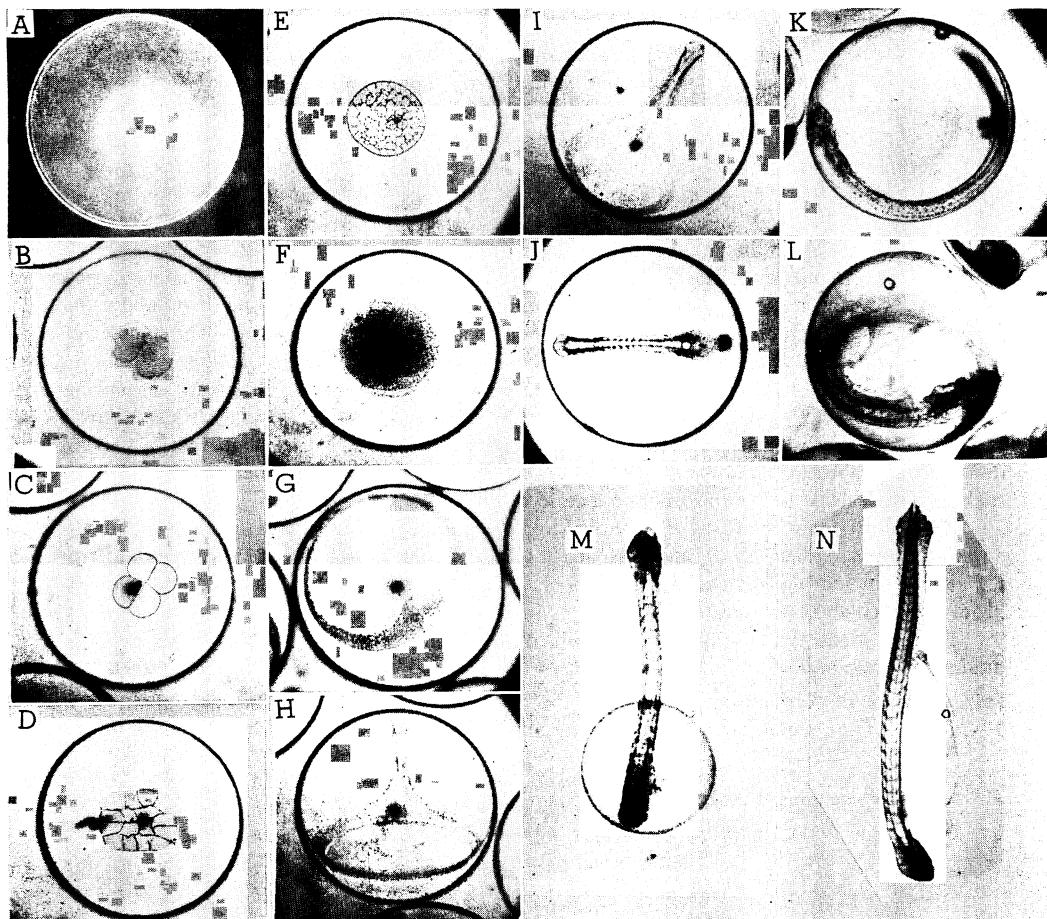


Fig. 1. Embryonic development in *Echeneis naucrates*. For developmental stages and time intervals after fertilization, see Table 1.

しい。すなわち、産卵期間中その時刻は夏はほぼ 18:30 ~ 20:00 の間の約 30 分間に、秋はほぼ 18:20 ~ 19:30 の間の約 30 分間に限られていた。

1. 卵発生

受精卵：コバンザメの受精卵は、無色透明な大型の分離浮性卵である (Fig. 1, A)。卵径は 2.58 ~ 2.62 mm で、ほぼ完全な球形である。120 ~ 170 μ の黄色油球を 1 ~ 5 個持つが、普通 2 ~ 3 個の場合が多い。卵膜の厚さはほぼ 50 μ である。卵膜の表面は円滑かつ無色でき裂、模様とか付着系のようなものは一切見られない。

卵発生 (Fig. 1, Table 1)：受精後数分で卵胞腔が形成され、しばらくして動物極に円形の胚盤が隆起して来る。卵割期：受精後 45 分で胚盤に垂直な方向に分割が起り 2 細胞となる。その後 30 分後にさらに第 1 分割に直角で、胚盤に垂直な方向に分割が起り 4 細胞となる。これから 20 分後に第 1 分割と平行して両方の細胞が分割し 8 細胞となり、さらに 20 分後に第 2 分割と平行な方向に分割して 16 細胞となる (Fig. 1, B ~ D)。3 時間 30 分後には桑実期となる (Fig. 1, E)。6 時間後には、胚盤は広がり卵黄を包み始める (胞胎期 Fig. 1, F)。9 時間 45 分後胚

盤は卵黄を約 1/3 被覆し、はっきりした胚環が形成され、胚樁が見られるようになる (のう胚期 Fig. 1, G)。11 時間後、胚盤が卵黄を約 1/2 被覆し、胚環は卵黄球のほぼ中央部に位置する。胚環と直角の方向に胚体の原基が形成され、頭部は動物極の方に突出する (Fig. 1, H)。12 時間 20 分後、胚盤は卵黄を約 3/4 被覆し、胚体は長く明瞭になり、眼胞原基が出現する。12 時 30 分後、胚体後端にあった 2 ~ 3 個の小点が明瞭な 1 個のクッペル氏胞として出現する。13 時間後、胚環は小さくなり閉鎖の状態に近づく。円い環から長い胚体が延長した形は、栓抜きに似ている。胚体は太くはっきりとなり著しく延長する (Fig. 1, I)。14 時間後には 3 筋節が認められ、この 30 分後には 4 筋節になり、胚環は卵黄の 1/5 以下の位置に達する。15 ~ 16 時間後には筋節は 5 ~ 9 が観察され、原口は完全に閉じ、頭部と尾部に色素胞が多くなる (筋節出現 Fig. 1, J)。クッペル氏胞は大きく非常に明瞭になるとともに眼胞も明瞭になり、胚体も次第に大きくなる。18 ~ 19 時間後には、胚体の長さは卵径とほぼ等しく、尾部は膨出する。筋節数 13 ~ 17。20 時間 10 分後には筋節数 18 ~ 19 となり、胚体長は 2.25 ~ 2.38 mm とな

Table 1. Embryonic development in *Echeneis naucrates*. Water temperature was 26.5 to 29.0°C.

Date and time	Time intervals after fertilization	Fig	Developmental stage
2, Aug. 19:00	0	A	Fertilized egg 2.49 ~ 2.62 mm in diameter
	45	B	2 cell stage
	1:15	C	4 cell stage
	1:30		8 cell stage
	1:50	D	16 cell stage
	3:10	E	Pre-morula stage
	3:30		Morula stage
	6:05	F	Blastula stage
	8:00	G	Gastrula stage
	9:45		Germ ring formation, 1/3 of yolk is covered by blastderm
3 Aug. 1:05	11:00	H	Embryo formation
	12:20		Appearance of optic vesicles
	13:05	I	Appearance of Kupffer's vesicle
	14:00		3 myomeres
	22:00	K	Beginning of heart pulsation, 70 beats/min
	25:10		30 myomeres
	26:00		Appearance of auditory vesicles
	35:30		More than 3/5 of yolk by embryo
	51:45		Embryo encircled yolk, heart pulsation 196/min
	62:10		Majority of eggs begin to sink
4, Aug. 6:30	65:45	L	Beginning of blood flowing
	84:30	M	Hatching of most eggs.
		N	Pre-larva 7.5 mm in total length

る。クッペル氏胞は径約 150μ でますます大きくなり、眼胞は二重となってレンズが分化する。21時間30分後には心臓原基の部分が多少膨らみ、22時間10分後に心臓はゆっくり拍動を開始する。拍動数は70/分(水温 29°C)で、血液の流動はまだ見られない。25時間10分後、筋節数は28~30が観察され、ほぼ完成する。26時間後、心拍数110/分となり、クッペル氏胞は消滅する。眼径は 625μ で、眼胞のレンズが明瞭になり、また、耳胞原基が出現する。26時間30分後、胚体は卵黄をほぼ半周し、時々かすかに動く。この頃脳の皮層のしわは複雑になり4つの部分に分化する。27時間40分後、尾部に黄色を主にした色素胞が密集し、膜状鱗(fin fold)の原基が出原する。30時間55分後、心拍数は156/分で、眼径は 775μ となる。この2時間後には眼に色素胞が出現し、心拍数は176/分となる。35時間30分後、胚体は色素胞のため褐色を帯び、卵黄を $3/5$ 周する(Fig. 1, K)。36時間40分後、胚体は卵黄を約 $2/3$ 周し、尾部は湾曲してくる。心拍数196/分。41時間30分後、心拍数246/分。51時間45分後、胚体は激しく動き卵内を移動する。胚体は卵黄をほぼ1周する。心拍数220/分。耳胞の中に2個の小黒点が出現する。胚体の黄色素胞が顕著になってくる。58時間30分後、胚体は卵黄を $1 1/3$ 周する。尾部は三角形を呈する。62時間10分後、卵膜の一部に円いき裂やくぼみの見られるものがあり、約半数の卵が沈下する。心拍数220/分。65時間後、心臓の

形が鮮明になり、卵黄と卵膜のすき間が広くなり明瞭となる。65時間45分後、心臓部において血液の流動が始まる。ほとんどの卵が沈降する。71時間後、血液の循環が活発になる。大量の血液が心臓に入り脊髄と尾部の方に流れ、さらに肛門付近から卵黄上を流れ心臓に回収される。胚体は卵黄を $1 2/5$ 周する。73時間45分後、心拍数206/分。76時間30分後、心臓拍動は弱くなる。180/分。卵膜表面のき裂やくぼみが著しくなる。(Fig. 1, L)。81時間55分後、2尾ふ化する(Fig. 1, M)。84時間30分後、大部分の卵がふ化する。ふ化仔魚の全長は7.5mmであった(Fig. 1, N)。

11月11日水温 $28\sim 30^{\circ}\text{C}$ で受精後4日目(64時間)にふ化した仔魚は全長6.7~7.5mmであった。

ふ化の際、卵膜の一部がはく離または崩壊して、仔魚は卵殻外にふ出する。コバンザメのふ出孔は水戸(1960a)の類円孔型に分類されると思われる。

2. ふ化仔魚と稚魚の形態

ふ化した仔魚は細長い黄色の棒状を呈している。卵黄の長さは4mm位で全長の約 $3/5$ を占め、尾部色素胞はひし形に分布する。体には黄色素胞が密布し、膜状鱗は透明である。口はまだ開口しない(Fig. 2, A)。ふ化後2日目: 仔魚の全長は9.0mmである。卵黄は2.90mmで、体長の約 $1/3$ を占める。卵黄の中央部腹面に小油球が1個見られる。口裂が形成され、胸鰭が認められる(Fig. 2, B)。ふ化後4日目: 全長10.5~11.0mm。膜状

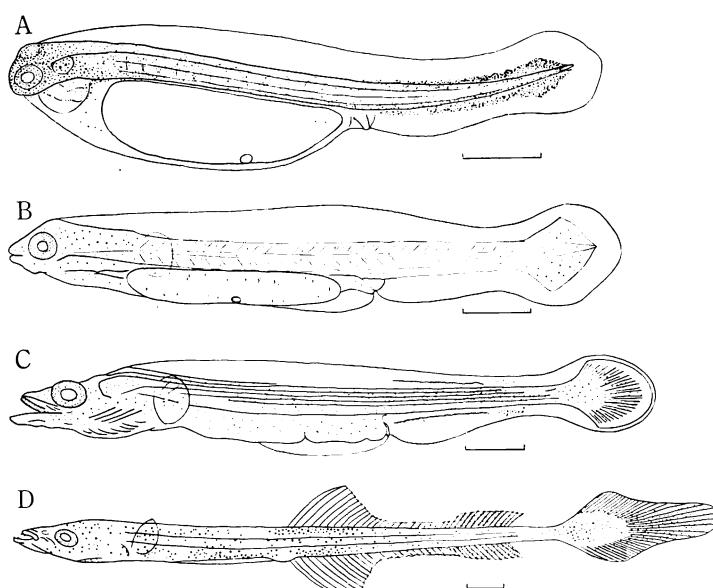


Fig. 2. Metamorphosis of larvae and juveniles. Bars indicate 1 mm. A, pre-larva immediately after hatching, 7.5 mm in total length; B, pre-Larva 2 days after hatching, 8.97 mm; C, post-larva 4 days after hatching, 10.5 mm; D, pre-juvenile, 7 days after hatching, 19.8 mm.

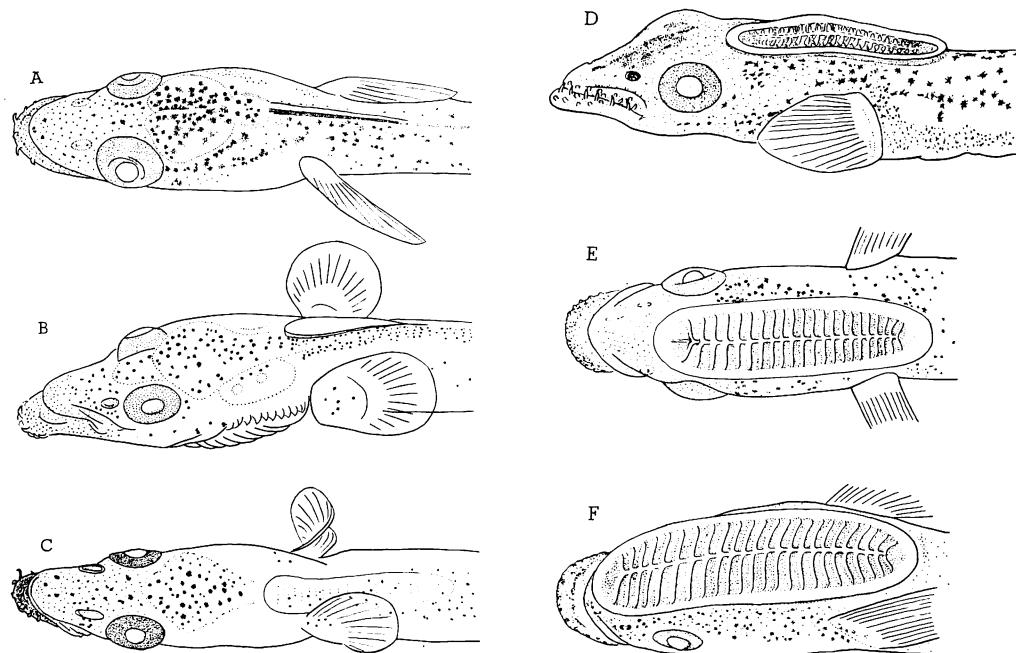


Fig. 3. Formation and growth of sucker. A, epidermal bulging in larva 22.0 mm in total length (11th day after hatching); B, broadening of bulge (10.9 mm, 10th day); C, formation of oval-shaped sucker (21.0 mm, 10th day); D, anterior end of sucker posterior margin of eye (29.0 mm, 12th day); E, 35.0 mm, 15th day; F, anterior end of sucker anterior margin of upper jaw (55.0 mm, 27th day).

鰓はそのままである。尾部は扇形を呈し、後端は円い。卵黄はほとんど認められない。口と肛門は完全に開く。両顎のかぎ状突起はまだ認められない (Fig. 2, C)。ふ化後 6 日目：全長 120 mm。卵黄は完全に吸収されて認められない。両顎外側に微小なかぎ状突起が数本認められる。扇形をした尾の先端がとがり始める。背、臀、尾鰓を連絡していた膜状鰓が欠刻し始める。ふ化後 7 日目：全長 16.3 mm。尾鰓中央部が後方に延長し、長扇形になる。背鰓、臀鰓の前半部がやや隆起する (Fig. 2, D)。

ふ化後 9 日目：全長 15.0~20.5 mm。胸鰓基部上方の体背面正中線上に細長い板状の表皮隆起が認められる。この部分を体背面から見ると幅の狭い 3 本のみぞが並んでいるようである。背鰓、臀鰓条数はそれぞれ 35~37 本で、その基部前端はほぼ体の中央に位置し、両鰓は隆起して三角形を呈する。尾鰓は伸長し、頭長の約 2 倍となる。両顎の前半部外側にかぎ状突起が不規則に並ぶ (吸盤の出現 Fig. 2, D, Fig. 3, A)。

ふ化後 12 日目：全長 29.0~30.0 mm。表皮隆起は胸鰓基部上方から眼の後縁上方の頭部背面にその前縁が移動する。隆起は幅広くなり、板状の横列しづわがやや明瞭になり、小判状を呈するようになる。以後これを吸盤と

称する。腹鰓が小突起状に出現する (Fig. 3, B~D)。ふ化後 14 日目：全長 34.0 mm。眼の中央上方の頭部背面に吸盤の前縁が移動する。小判形の板状体隔壁は明瞭になり吸盤は完成する。吸盤の板状体数は 22~23 である。ふ化後 15~20 日目：全長 35~42.5 mm となる。吸盤の前縁が眼の前縁上方の頭部背面まで移動する。背鰓、臀鰓の基部前端は、体の中央よりやや前方に位置する。両顎の前方にかぎ状突起が 1~2 列ならぶ (Fig. 3, E)。

ふ化後 20~27 日目：全長は 41.0~55.0 mm に達する。吸盤は上顎の前端まで移行する。ふ化後 30~40 日目：全長 64.0~73.5 mm になる。吸盤は大きくなり、その前端は上顎前端に位置する。両顎には彎曲した細い歯が 1 列に並び、両顎の外側にあったかぎ状突起は不明瞭になってくる (Fig. 3, F)。尾鰓の上下縁は白くて短く、中央部は黒くて長く、白い部分の 2 倍ほど延長する。ふ化後約 50 日目：全長 80 mm に達する。頭長は 8 mm で吸盤の長さは 10 mm となり、吸盤長が頭長より長くなる。この頃から尾の長さは体長に比して短くなり始める (Fig. 6)。

3. 鱗の発生と尾鰓の形態変化

コバンザメの鱗は全長 75.5 mm の個体の体側中央部

にきわめてまばらに散在するのが初めて認められる。この個体はふ化後約40日目のものであり、鱗の大きさは長さ156 μ, 幅62.4 μであり鱗紋の環状線はどの鱗でも2~3本であり少ない (Fig. 4, A)。次にふ化後50日目

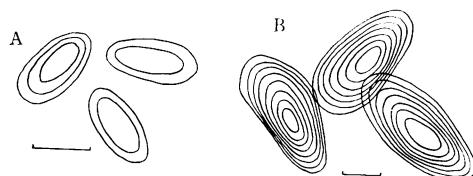


Fig. 4. Scales in early stages of the sharksucker. A, of a specimen 75.5 mm in total length; B, of a specimen 82.5 mm. Bars indicate 0.1 mm.

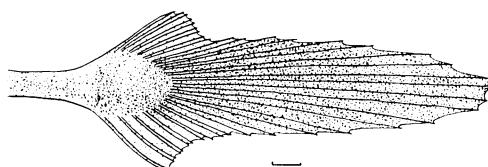


Fig. 5. Caudal fin of the sharksucker 42.5 mm in total length. Length of the caudal fin is 15.0 mm and a scale indicates 1 mm.

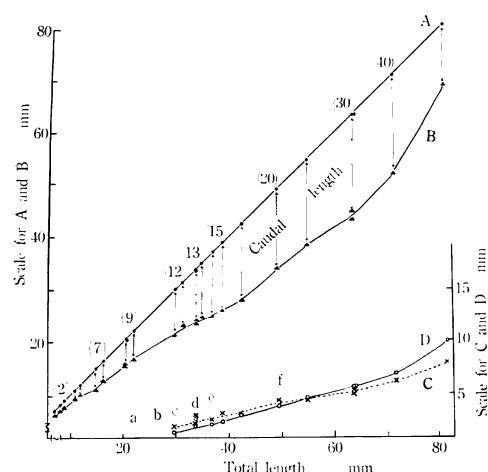


Fig. 6. Relations between total length (A), standard length (B), head length (C), and length of sucker (D). Days after hatching are shown in parentheses above the line A. Stages of sucking disc: a, appearance of dermal fold; b, dermal bulging; c, anterior end of disc posterior to eye; d, anterior end middle of eye; e, anterior end anterior to eye; f, anterior end at the tip of upper jaw.

で、全長82.5 mmの個体では、前者の2倍以上大きい鱗がびっしり重なって体側を覆っている。この鱗は片方の若干細い卵形に近い橢円形を呈し、長さ374.4 μ, 幅150 μで鱗紋の環状線は大部分5~6本である (Fig. 4, B)。なお、この頃には鱗上に黒色素も大量に分布しているのが認められる。

コバンザメの仔魚・稚魚期における尾鰭の形態変化および生態的機能は特異的であり興味深い。尾鰭は、ふ化後6日目全長12.0 mmを越える頃から急に伸長し始め、9日目の全長22.0 mmの個体では尾鰭長5.5 mmであるが、16日目の全長42.5 mmの個体では尾鰭長15.0 mmと著しく延長形になる (Fig. 5)。ふ化後30~40日目で全長64.0~73.5 mmの頃には尾鰭長20.5~21.8 mmと最長になり全長の28.9~32.0%に達する。しかし、これ以後尾鰭は急速に短くなって行く (Fig. 6)。そしてコバンザメは後期稚魚期に入る。

この尾鰭は静止時または摂餌行動以外の時は折りたたんでいる。摂餌の際は体をS字状に曲げ尾鰭を広げあおるようにして泳ぐが、ふつうの遊泳には胸鰭を使い、尾鰭は関与しない。

考 察

水族館の閉館は18時で、その時照明の電燈を消して20~30分を経過して産卵が始まることは、日没などが産卵条件の一つとも考えられる。

産卵の全シーズンを通じて産卵行動に参加した雌は2~3尾と思われる。なお、雌雄の区別は非常に困難で、腹部の膨大という現象も顕著ではない。飼育水槽の採卵数から推察してコバンザメ1尾の1回の産卵数は500~1000個と考えられる。

海産魚の分離浮性卵で、コバンザメのように卵径が2.5~2.6 mmと大型の球形卵は珍らしい。多少大きいフリソデウオ属の1種の卵が1.98~2.28 mm、ホウライエソの2.04~2.16 mmおよびウナギ目の2.5~4.8 mmなどが大きい卵の例である。しかも油球を1~5個持つものは他に例がない。卵内発生中の油球の位置や変化は種の分類上重要な形質の一つとされている。水戸(1960a)によれば、海産魚の分離浮性卵の油球は全くないか1個かまたは多数の3つの群に分けて検索されている。コバンザメは発生初期には普通2個以上が多いが、発生後期には油球が合一し易いので、油球が1個の型に入れてよいと考えられる。

卵径の大きいことや卵発生中の多くの現象その他から考えて、コバンザメの卵は、サンマ、サヨリ、トビウオ類のいくつかの種にいくつかの類似点が見られる。しか

し、後者のグループには普通纏絡糸が見られるが、コバンザメにはそれがない。

コバンザメの色素胞の出現は非常に早く、しかもふ化直前になると体全体に密布すること、黃色素胞でほとんどが占められることなどが特徴的である。

胚体が成長するにつれて原口は閉鎖して行く。コバンザメは卵が大きいためか、胚盤が卵黄を被覆するのに多少時間がかかり、2/3位被覆した頃から円い胚環と長い胚体の組合せから栓抜き形を呈するようになる。海産の普通の分離浮性卵においてこのようなはっきりした形の観察される時間と機会は少ない。

ふ出約20時間前、このふ出孔のくぼみができる頃、卵が沈降する原因については滲透圧説とか中層浮性卵近似説や物理的ふ出孔開通説など種々論義されたが決定的な論拠はまだ無い。ふ出直前には、大型卵のいろいろな種類である程度の沈降が認められているのでふ出機構に何らかの関係があると考えられ、コバンザメの卵が實際の海でどの程度まで沈降するかが問題である。この時期にコバンザメは卵殻から出ることなく死亡する個体が多い。

ふ化に要する時間は積算温度の法則により高水温では短くなり、低水温では長くなる。コバンザメの場合、John(1950)の実験では72時間でふ化した仔魚の全長は5.8mmであった。今回の実験では水温28~30°Cの場合64時間でふ化し、その全長は6.7~7.5mmであったが、水温26~29°Cの場合には84時間30分でふ化し、仔魚の全長は7.5~8.9mmで、John(1950)の場合よりも全長が長かった。

コバンザメの卵は水槽などに収容して自然にふ化させる場合はふ出が困難である。Delsman(1931)も卵殻を破って仔魚を取り出し観察しているし、また大分生態水族館でも強くエアレーションなどいろいろ苦労の末ふ化に成功している。シンガポール水族館でも少数がふ化に成功し、ただ1尾だけがふ化後2日間生存した(John, 1950)。

コバンザメのふ化仔魚は時間の経過とともに体が伸長し、これに並行して尾鰭が延長する。仔魚の時代に尾鰭の伸長する例は少ないようである。恐らくこれは生態的適応の結果の形態を示すものである。

吸盤の成立と頭部背面前端への移動はきわめて短時日の間に行なわれるが、その成因、過程などいずれも興味ある問題である。すなわち、これまで吸盤は第1背鰭棘の変形であるといわれて来た、事実それらしき位置に吸盤原基である膜状鱗のような隆起が発生し、間もなく小判形と認知されるような形になるや否や眼の後方から前方までの間を約1週間で前方へと移動する。前進機構や背鰭の変形であるか否かは、組織学的な観察にまたねば今のところ何とも云えない。

謝　　辞

コバンザメの産卵および文献その他につき有益な御助言を頂いた九州大学名誉教授内田恵太郎博士、英文抄録に対し貴重な御意見を頂いた前東京水産大学教授石山礼蔵博士、文献複写に便宜を与えられた九州大学農学部水産学科木村清朗氏ならびに卵の性質につき御討議頂いた遠洋水産研究所水戸敏博士に感謝の意を表する。

引　用　文　獻

- Delsman, H. C. 1931. Fish eggs and larvae from the Java sea, 18. The genus *Cybium* with remarks on a few other Scombridae. *Treubia*, 13 (3~4): 401~410.
- John, C. M. 1950. Early stages in the development of the sucker fish *Echeneis naucrates* Linn. *Bull. Central Res. Inst.*, 1 (1), series C: 47~55, pl. 1.
- 川原大. 1975. コバンザメの産卵・ふ化を追う. フィッシュマガジン, (1), 緑書房: 98~109, 4 figs.
- 川原大. 1976. 「コバンザメの産卵・ふ化」その後. フィッシュマガジン, (4), 緑書房: 39~41, 1 fig.
- 水戸敏. 1960a. 浮游性魚卵および孵化仔魚の種の同定について. 九大農芸雑誌, 18 (1): 61~69, pl. 1.
- 水戸敏. 1960b. 日本近海に出現する浮游性魚卵および孵化仔魚の検索. 九大農芸雑誌, 18 (1): 71~94, pls. 2~17.
- 中島東夫・川原大・高松史朗. 1976. 水槽内におけるコバンザメの産卵と仔稚魚の行動(未発表).
- Tåning, A. V. 1927. Breeding places of sucking fish in the North Atlantic. *Nature*, August 13: 224~225.
- (赤崎: 880 宮崎市船塚町 宮崎大学農学部; 中島・川原・高松: 870 大分市高崎山下海岸 大分生態水族館)