

大きさと形の異なるシオミズツボウムシ 3 株に対する ホシガレイ, ブリ, ヨシノゴチ仔魚の摂餌選択性

赤澤 敦司,¹ 阪倉 良孝,² 萩原 篤志^{1*}

(2007年8月27日受付, 2007年11月19日受理)

¹長崎大学大学院生産科学研究科, ²長崎大学水産学部

Feeding selectivity of marine fish larvae, *Verasper variegatus*, *Seriola quinqueradiata*
and *Platycephalus* sp. on different sizes and shape of three rotifer strains

ATSUSHI AKAZAWA,¹ YOSHITAKA SAKAKURA² AND ATSUSHI HAGIWARA^{1*}

¹Graduate School of Science and Technology, ²Faculty of Fisheries, Nagasaki University, Bunkyo, Nagasaki
852-8521, Japan

We compared the feeding selectivity of three marine fish larvae, spotted halibut, yellowtail and flathead, according to their growth by using two strains of L-type rotifer and one strain of S-type rotifer. In the experiment on the selectivity to shape of rotifer lorica (L and S-type), the larvae of the three species showed similar selectivity though the shape of the lorica and the anterior spines were different. In terms of rotifer size selection, the larvae of the three species positively selected smaller rotifer at the onset of feeding. However, the selection shifted to larger rotifers on 10 DAH for spotted halibut and 16 DAH for yellowtail and flathead larvae. By comparing the selectivity based on mouth size, flathead larvae showed strong selectivity to larger rotifers than spotted halibut and yellowtail larvae.

キーワード: 仔魚, 摂餌選択, ブリ, ホシガレイ, ヨシノゴチ, ワムシ

シオミズツボウムシ (以下ワムシ) は海産魚類の種苗生産では不可欠な初期餌料である。ワムシは遺伝的に異なるグループからなる複合種 *Brachionus plicatilis* sp. complex で, その被甲長は 0.1~0.3 mm であり, 後頭棘の先端が鈍角のいわゆる L 型ワムシと, 先端が鋭角で尖った S 型, SS 型ワムシが含まれている。従来, ワムシの分類については形態, 生殖特性, 生殖隔離状況, アロザイム分析や染色体核型分析の知見をもとに 3 種に分けるのが妥当とされてきたが,¹⁾ 近年では ITS1 (核酸リボソーム RNA のスペーサー領域) やミトコンドリア遺伝子の COI を用いた分子系統解析から, ワムシを 12 種以上に分類しようとする考えが提唱されている。²⁾ しかし, これらの中には, 種間で形態的な違いを認め難いものが含まれており, 現状では種名も付けられていない。ワムシは同種内でも被甲の大きさや増殖特性の異なる株が多数存在していることから,^{3,4)} 種苗生産に使われているワムシも多様な分類群から構成されている可能性が高い。一般に, 培養株の選定には増殖適温や培養の安

定性, 増殖率など, 種苗生産に従事する者にとって有用な特性を持つワムシ株が重用され, 仔魚が摂餌しやすい大きさのワムシ株や捉えやすい動きを示すワムシ株を重視して用いた例は少なく, 仔魚期の口径が特に小さい魚種⁵⁻¹⁰⁾を対象とした場合に留まっている。仔魚の摂餌については, 代田¹¹⁾は天然仔魚の摂餌生態を研究し, 仔魚の口径によって摂餌可能な餌の大きさが変化することを報告している。一方, 海産仔魚の摂餌選択についての飼育研究の例では, 仔魚が餌料の大きさや動きに対して選択的な摂餌を示すことが確かめられており,¹²⁻²²⁾ カサゴ *Sebastes marmoratus*,¹³⁾ 大西洋オヒョウ *Hippoglossus hippoglossus*,²⁰⁾ マハタ *Epinephelus septemfasciatus*¹⁰⁾では餌の大きさに対する選択性が成長に伴って変化することが報告されている。特に, マハタでは, 高い摂餌選択性を示す大きさのワムシを給餌することによって, 仔魚の成長や生残, 活力の上昇に効果を与えることが分かっている。²³⁾ 現在, 魚類の種苗生産では量産技術が確立されている魚種だけでも約 40 種ある。²⁴⁾ 魚種に

* Tel : 81-95-819-2830. Fax : 81-95-819-2830. Email : hagiwara@nagasaki-u.ac.jp

よって仔魚期の大きさや口径が異なるので、それぞれに適したワムシを用いて飼育すれば、現行の種苗生産を質的、量的に改善できる可能性がある。^{5-10,23)}

以上の研究成果から新たに生じる疑問点は、餌の大きさに対する仔魚の選択摂餌は口径のみに依存するのかどうか、口径が同じでも魚種が異なると、大きさの異なる餌料を選択的に摂餌しないかという点である。過去の研究では2魚種以上を飼育下で比較検討した例はない。それぞれの報告の中で、飼育に用いられたワムシは同じ株ではないことから、魚種間で仔魚期の摂餌選択性の発達経過を直接比較することはできなかった。

もう1つの疑問点は、ワムシの被甲の形態が仔魚の選択摂餌に影響を与えることがないのかという点である。ワムシの被甲は背側と腹側とに別れ、背甲の前縁に3対の棘(以下、後頭棘)があり、捕食者による摂餌行動を防衛する機能を果たしている可能性がある。後頭棘は、L型ワムシでは鈍角であるが、S型ワムシでは鋭角に尖っており、²⁵⁾ 仔魚にとっての捉えやすさが両ワムシ間では異なるかもしれない。

そこで、本研究では日本国内の重要な栽培漁業対象種であり、仔魚期の体サイズと口径が大きく異なる3種の海産魚、すなわち、ホシガレイ *Verasper variegatus*、ブリ *Seriola quinqueradiata*、ヨシノゴチ *Platycephalus* sp.²⁶⁾を用い、魚種間でワムシの大きさと形態に対する摂餌選択性を比較した。

試料および方法

ワムシ株 シオミズツボワムシ *B. plicatilis* sp. complexの3株を用いた。このうち1株はいわゆるS型ワムシであり、長崎県総合水産試験場が継代培養してきた長崎水試株を使用した。残りの2株はL型ワムシで、長崎市水産センターで培養中の牧島株と水研センター能登島事業場から譲渡していただいた奄美株の2株を使用した。本研究ではこれらのワムシ株(長崎水試株、牧島株、奄美株)をそれぞれS株、L株、LL株と表記する。各ワムシ株の培養には淡水クロレラ(生クロレラV12、クロレラ工業株式会社製)を使用し、仔魚への給餌の前には各種強化剤(マリングロス、マリンアルファ、日清サイエンス株式会社製; スーパーカプセルA1、クロレラ工業株式会社製)で栄養強化を行った。各ワムシ株の栄養強化水槽から無作為にサンプリングしたワムシ200個体の被甲長を万能投影機(VP-300D、Topcon社製)を用いて、倍率50倍で1 μ mまで計測した。被甲長の測定は本研究期間中に2ヶ月以上間隔を開けて4~5回行い、各株内の被甲長組成の変化の有無を χ^2 独立性の検定を用いて調べた。また、3株の被甲長組成を比較するため、各株の被甲長を用いて一元配置分散分析(ANOVA)を行い、有意な差($p < 0.05$)が

認められた場合には多重比較検定(Fisher's PLSD *post hoc test*)を行った。統計解析にはStat View ver. 5.0(SAS Institute Inc.)を用いた。

供試魚と飼育方法 実験に使用した受精卵はいずれも長崎県総合水産試験場から提供していただいた。ホシガレイ、ヨシノゴチについては長崎県近海で漁獲された天然魚を、ブリについては長崎県総合水産試験場で蓄養している養成魚をそれぞれ親魚として用いた。これらの親魚に生殖腺刺激ホルモン放出ホルモンアナログ(LH-RHa, Sigma社製)およびヒト絨毛性ゴナドトロピン(HCG, 帝国臓器製薬社製)を用いて催熟処理を行い、採卵・採精後、人工受精によって受精卵を得た。^{27,28)} これらの受精卵は2kL容のアルテミア孵化水槽に収容し、卵管理を行った。孵化後、脊索末端上屈開始期まで(ホシガレイ・ヨシノゴチ、20日令; ブリ、16日令)、2kL容のアルテミア孵化水槽内で飼育した(以下、飼育水槽と略す)。飼育水には砂濾過海水を使用し、換水率を100%/日とした。ホシガレイ、ブリ、ヨシノゴチの飼育水温は、それぞれ $16.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 、 $20.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 、 $19.0 \pm 1^\circ\text{C}$ に調温した。開口後、S株とL株のワムシをそれぞれ5個体/mLの密度となるように1日2回給餌した。仔魚の成長に伴う体サイズと口径の変化を調べるため、4日令以降、脊索末端上屈開始期まで3日毎に飼育水槽から仔魚20尾をサンプリングし、全長と上顎長を万能投影機で計測し(倍率 $\times 10$)、仔魚の口径を代田¹¹⁾の方法に基づき、口径=上顎長 $\times \sqrt{2}$ により求めた。仔魚飼育実験は、ホシガレイとブリについては1998年および1999年に、ヨシノゴチについては1999年に長崎県総合水産試験場内で実施した。

形態の異なるワムシ株に対する仔魚の摂餌選択性 ここでは被甲長組成が一部重複し、後頭棘の形状が大きく異なるS株とL株を用いた。実験には30Lの透明ポリカーボネート水槽を使用した(以下、実験水槽と略す)。実験水槽の中央部にエアストーンを1つ設置し、緩やかな通気を行った。実験期間中の水温変化を防ぐため、実験水槽をウォーターバス内に設置した。

実験前日に、前述の2kL容飼育水槽から仔魚100~200尾を取り上げ、実験水槽へ収容し、一晩換水を行うことで飼育水中のワムシを取り除いた。さらに、実験の開始直前に実験水槽から仔魚10尾をサンプリングして消化管内容を調べ、空胃であることを確認した。

実験水槽1面にS株とL株をそれぞれ10個体/mLとなるよう給餌した。給餌から30分後に実験水槽から無作為に20尾の仔魚をサンプリングした。サンプリングした仔魚が摂餌した餌を吐き出さないよう、速やかにMS 222(m-アミノ安息香酸エチルメタンスルホン酸塩、和光純薬工業株式会社製)水溶液で麻酔を施し、5%中性ホルマリンで固定した。本実験はホシガレイとヨ

シノゴチでは4, 10, 16, 20日令, プリでは4, 10, 16日令に実施した。

固定後, 実体顕微鏡下で仔魚の消化管を柄付き針で切開し, 仔魚が摂餌していたワムシ株を判別しながら計数するとともに, ワムシの被甲長を万能投影機(倍率×50)で測定した。測定した被甲長を10 μm毎に区分し, S株とL株の組成が重複する170~210 μmの各区分のワムシに対する摂餌選択性を評価した。本研究では, 仔魚の餌料に対する選択摂餌を数値的に比較するため, イブレフの選択指数を用いた。²⁹⁾

イブレフの選択指数は以下の式より求めた。

$$E_i = (r_i - p_i) / (r_i + p_i)$$

このとき, r_i は消化管内容物中に特定の餌(i)が占める割合(%), p_i は環境中で特定の餌(i)が占める割合(%), E_i は-1から1の値を取り, 0より大きい場合が正の選択性, 0より小さい場合は負の選択性, 0の場合は選択性を持たないことを示す。

ワムシ株の判別には, 後頭棘の形状がS株では鋭角, L株では鈍角であるという特徴を利用した。²⁵⁾

ワムシの大きさに対する仔魚の摂餌選択性 サイズ組成が大きく異なるS株とLL株を用い, それぞれを単独給餌した場合と, 混合給餌した場合の3通りについて実験を行った。先の実験と同様, 30Lの透明ポリカーボネート水槽を使用し, 各魚種について100~200尾の仔魚を收容した。実験水槽3面に, S株とLL株の単独給餌区では各株のワムシをそれぞれ10個体/mLとなるよう給餌し, S株とLL株の混合給餌区では2株のワムシをそれぞれ5個体/mLとなるよう給餌した。給餌から30分後に実験水槽3面から無作為に各20~50個体の仔魚を取り上げ, MS222で麻酔後, ホルマリン固定した。本実験はホシガレイとヨシノゴチでは4, 7, 10, 13, 16, 19, 20日令, プリでは4, 7, 10, 13, 16日令で行った。

固定後, 実体顕微鏡下で仔魚の消化管を柄付き針で切開し, 被甲が原形を留めていて測定可能なワムシの被甲長を万能投影機(倍率×50)で200個体計測した。測定したワムシの被甲長を10 μm毎に区分し, それぞれのサイズ区分でのイブレフの選択指数を求めた。さらに, ワムシの大きさに対する仔魚の選択摂餌を解析するため, ワムシの被甲長と10 μm毎に求めたイブレフの選択指数との間で直線回帰分析を行った。³⁰⁾ このとき, 回帰分析が有意であれば, 回帰直線の傾きは大きさが異なる餌に対する仔魚の摂餌選択性の平均的な強さを表す。そこで, 摂餌選択性の指標として回帰直線の傾きの値を用い, 仔魚の口径との関係を魚種間で比較した。統計解析にはStat View ver. 5.0 (SAS Institute Inc.)を用いた。

結 果

ワムシ株の被甲長組成 被甲長の測定を1998年と1999年の両年のワムシ培養期間中に各株2~3回ずつ行ったが, 同株内では被甲長組成に有意な差は見られなかった(S株, $\chi^2 = 35.92$, $df = 48$, $p = 0.90$; L株, $\chi^2 = 22.29$, $df = 32$, $p = 0.90$; LL株, $\chi^2 = 32.40$, $df = 45$, $p = 0.92$)。そこで, 本研究では初回に測定した値を3株の被甲長組成として用いた(Fig. 1)。3株の被甲長には統計学的に有意な差が認められ(ANOVA, $F = 902.68$, $p < 0.01$, Fisher's PLSD *post hoc test*, $p < 0.01$), S株(平均被甲長 $147.6 \pm 23.3 \mu\text{m}$)が最も小さく, L株(同 $193.9 \pm 18.2 \mu\text{m}$), LL株($249.6 \pm 29.3 \mu\text{m}$)の順であった。

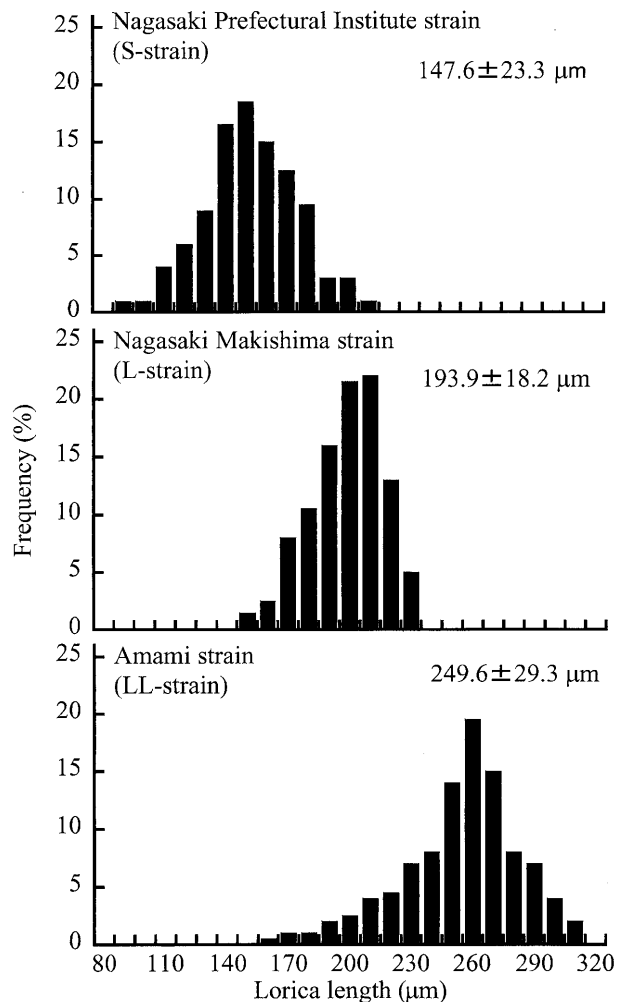


Fig. 1 Distribution of *Brachionus plicatilis* lorica length (each $n = 200$) in S-type rotifer, Nagasaki Prefectural Institute strain (S-strain), and two L-type rotifers, Nagasaki Makishima strain (L-strain) and Amami strain (LL-strain). Average and standard deviation of lorica length of each strain are denoted.

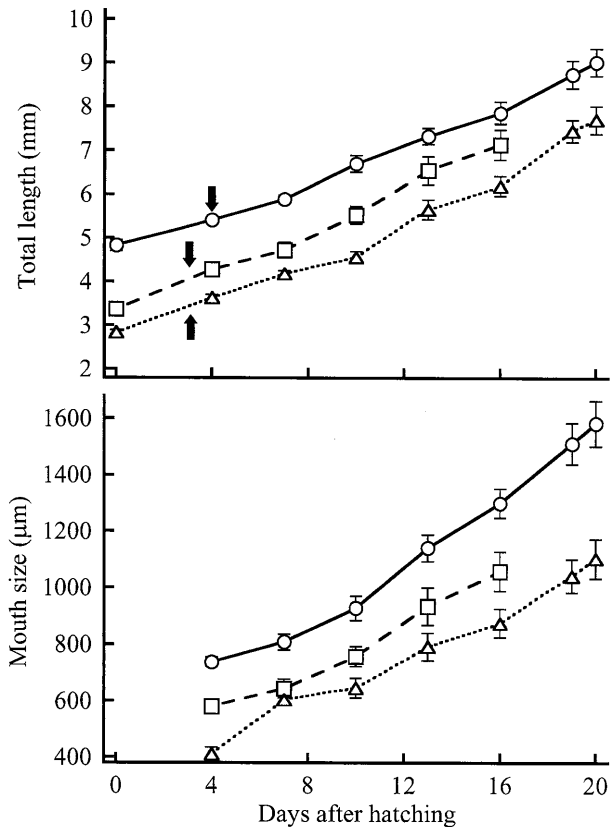


Fig. 2 Total length (mm \pm SD) and mouth size (μ m \pm SD) of *Verasper variegatus* (\circ), *Seriola quinqueradiata* (\square) and *Platycephalus* sp. (\triangle) larvae (each $n=20$). The arrows indicate the days after hatching when the mouth opened in each fish species.

仔魚の成長 仔魚の成長に伴う全長と口径の変化を Fig. 2 に示した。孵化時の3魚種の平均全長はホシガレイ 4.83 ± 0.13 mm, プリ 3.37 ± 0.09 mm, ヨシノゴチ 2.84 ± 0.05 mm で, 開口時の平均口径はホシガレイ (738 ± 17 μ m), プリ (580 ± 16 μ m), ヨシノゴチ (412 ± 23 μ m) の順に大きかった。これら3魚種の全長と口径を同じ日令で比較した場合, 飼育期間を通じ, この大小関係が変わることはなかった。

形態の異なるワムシ株に対する摂餌選択性 S株とL株を混合給餌したとき, ホシガレイ, プリ, ヨシノゴチ仔魚のL株に対するイブレフの選択指数を Fig. 3 に示した。L株に対するイブレフの選択指数は, 各魚種ともいずれの日令でもほぼ0に近い値を示した。

ワムシの大きさに対する仔魚の摂餌選択性 S株を給餌したとき, ホシガレイ, プリおよびヨシノゴチ仔魚が摂餌したワムシの大きさとワムシの大きさの仔魚の口径に対する割合(ワムシの平均被甲長/平均口径)を Table 1 に示した。3魚種とも, 摂餌したワムシの平均被甲長は成長にともない大きくなった。これらの仔魚が摂餌していたワムシの大きさとワムシの大きさの仔魚の

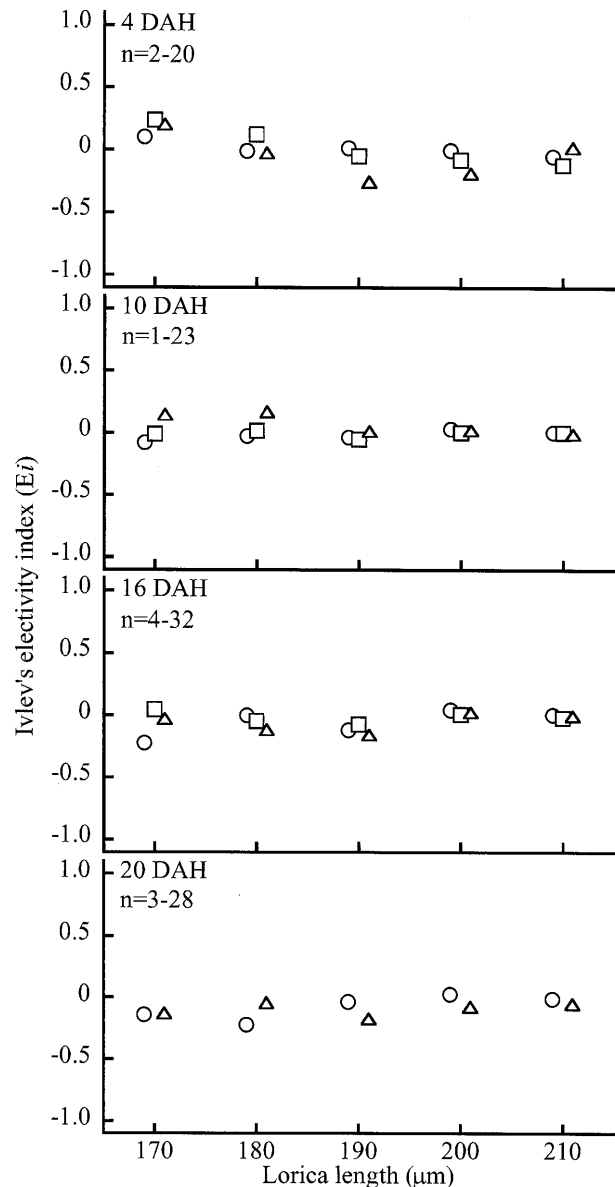


Fig. 3 Feeding selectivity of *Verasper variegatus* (\circ), *Seriola quinqueradiata* (\square) and *Platycephalus* sp. (\triangle) larvae to L-strain rotifers under mixed feeding (S and L-strain). n indicates range in number of L-strain rotifers ingested at each lorica length range.

口径に対する割合は, 日令が同じであれば常にヨシノゴチが最も大きく, プリ, ホシガレイの順で小さくなった。大きさが異なるワムシに対するホシガレイ, プリ, ヨシノゴチ仔魚の選択摂餌の一例として, S株を用いて4, 10, 16, 20日令で行った実験結果を Fig. 4 に示した。ワムシの大きさと各ワムシの大きさに対するイブレフの選択指数を回帰分析した結果, ホシガレイとヨシノゴチでは4, 10, 16, 20日令の全てで, プリでは10日令以外の日令で, 有意な相関がみられた。LL株単独または, S株とLL株を混合で給餌した実験でも同じ結果が得ら

Table 1 Change in feeding characteristics of spotted halibut *Verasper variegatus*, yellowtail *Seriola quinqueradiata* and flathead *Platycephalus* sp. when fed S-strain

Characters	Species	Days after hatching						
		4	7	10	13	16	19	20
Mouth size ($\mu\text{m} \pm \text{SD}$, n=20)	Spotted halibut	738.1 \pm 17.1	808.2 \pm 27.7	927.8 \pm 42.7	1140.6 \pm 46.3	1299.3 \pm 51.6	1511.8 \pm 73.2	1583.6 \pm 80.1
	Yellowtail	579.7 \pm 16.1	643.3 \pm 33.1	758 \pm 35.5	934.3 \pm 65.8	1058 \pm 69.2	—	—
	Flathead	411.9 \pm 22.9	602.5 \pm 17.4	645.4 \pm 35.4	792 \pm 47.9	875.3 \pm 50.1	1041.7 \pm 59	1103.2 \pm 69.3
Lorica length of fed rotifers ($\mu\text{m} \pm \text{SD}$, n=200)		148.1 \pm 23.3						
Lorica length of rotifers in the larval gut ($\mu\text{m} \pm \text{SD}$, n=200)	Spotted halibut	145.6 \pm 23.5	151.2 \pm 23.3	153.1 \pm 24	157.4 \pm 25.3	165.7 \pm 24	170.4 \pm 24	168.7 \pm 22.9
	Yellowtail	136.2 \pm 24.1	140.8 \pm 24.9	147.5 \pm 24.1	150.3 \pm 23.4	151.6 \pm 22.8	—	—
	Flathead	142.4 \pm 23.8	147.7 \pm 24.2	152.4 \pm 23.2	165.9 \pm 22.8	169.3 \pm 23	169.7 \pm 22.7	172.5 \pm 23.5
Lorica length of rotifers/mouth size of fish larvae (%)	Spotted halibut	19.7	18.7	16.5	13.8	12.8	11.3	10.7
	Yellowtail	23.5	21.9	19.5	16.1	14.3	—	—
	Flathead	34.6	24.5	23.6	20.9	19.3	16.3	15.6

Data are indicated as average \pm standard deviation. Mouth size was calculated as upper jaw length $\times \sqrt{2}$ (Shirota 1970).

Table 2 Regression lines calculated from Ivlev's electivity index of spotted halibut *Verasper variegatus*, yellowtail *Seriola quinqueradiata* and flathead *Platycephalus* sp.

Fish species	Days after hatching	Feeding condition	Formula	n	r	p
Spotted halibut	4	S-strain	$f(x) = -0.0027x + 0.40$	13	0.745	**
		LL-strain	$f(x) = -0.0042x + 1.01$	16	0.810	**
		S, LL-strain mix	$f(x) = -0.0028x + 0.55$	23	0.700	**
	10	S-strain	$f(x) = 0.0039x - 0.59$	13	0.850	**
		LL-strain	$f(x) = 0.0015x - 0.36$	16	0.582	*
		S, LL-strain mix	$f(x) = 0.0022x - 0.47$	23	0.570	**
	16	S-strain	$f(x) = 0.0120x - 1.88$	13	0.917	**
		LL-strain	$f(x) = 0.0050x - 1.26$	16	0.685	**
		S, LL-strain mix	$f(x) = 0.0048x - 1.01$	23	0.831	**
	20	S-strain	$f(x) = 0.0113x - 1.77$	13	0.868	**
		LL-strain	$f(x) = 0.0062x - 1.55$	16	0.772	**
		S, LL-strain mix	$f(x) = 0.0055x - 1.19$	23	0.848	**
Yellowtail	4	S-strain	$f(x) = -0.0107x + 1.56$	13	0.946	**
		LL-strain	$f(x) = -0.0065x + 1.22$	16	0.906	**
		S, LL-strain mix	$f(x) = -0.0111x + 2.65$	23	0.937	**
	10	S-strain	$f(x) = -0.0006x - 0.08$	13	0.358	NS
		LL-strain	$f(x) = -0.0005x + 0.12$	16	0.280	NS
		S, LL-strain mix	$f(x) = -0.0002x + 0.07$	23	0.059	NS
	16	S-strain	$f(x) = 0.0036x - 0.58$	13	0.836	**
		LL-strain	$f(x) = 0.0019x - 0.45$	16	0.667	**
		S, LL-strain mix	$f(x) = 0.0017x - 0.26$	23	0.428	*
Flathead	4	S-strain	$f(x) = -0.0045x + 0.69$	13	0.835	**
		LL-strain	$f(x) = -0.0115x + 1.83$	16	0.948	**
		S, LL-strain mix	$f(x) = -0.0076x + 1.39$	23	0.933	**
	10	S-strain	$f(x) = 0.0035x - 0.52$	13	0.727	**
		LL-strain	$f(x) = -0.0013x + 0.35$	16	0.500	*
		S, LL-strain mix	$f(x) = -0.0021x + 0.40$	23	0.566	**
	16	S-strain	$f(x) = 0.013x - 2.08$	13	0.887	**
		LL-strain	$f(x) = 0.0061x - 1.56$	16	0.780	**
		S, LL-strain mix	$f(x) = 0.0073x - 1.32$	23	0.823	**
	20	S-strain	$f(x) = 0.0122x - 1.93$	13	0.847	**
		LL-strain	$f(x) = 0.0072x - 1.82$	16	0.864	**
		S, LL-strain mix	$f(x) = 0.0085x - 1.59$	23	0.828	**

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, NS: not significant.

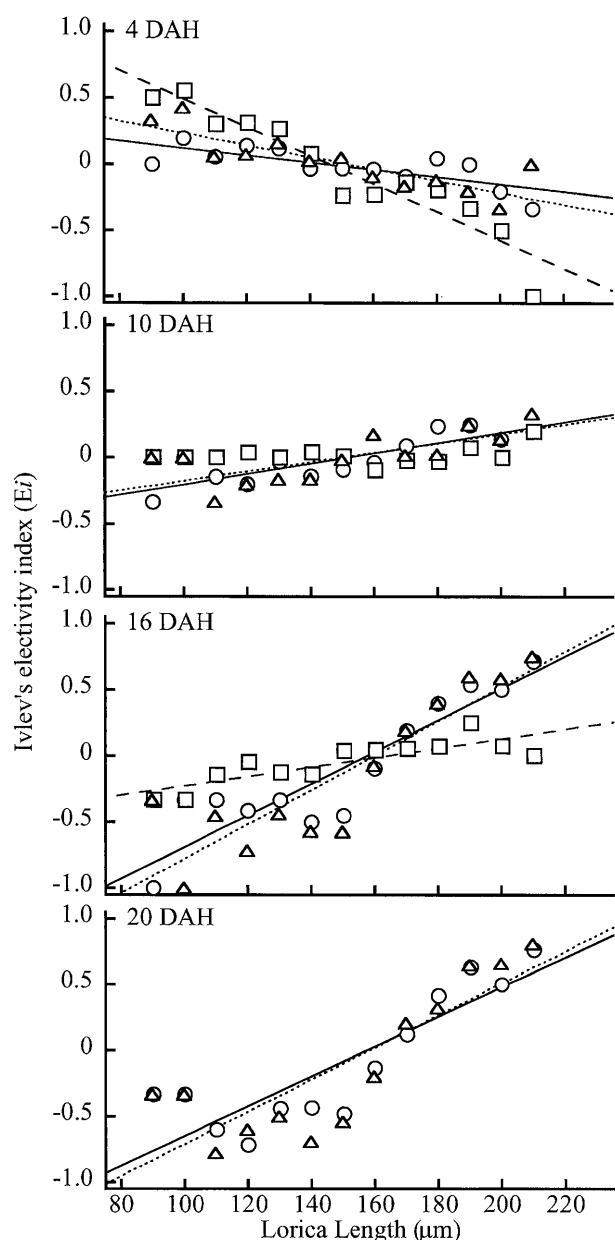


Fig. 4 Ivlev's selectivity index of *Verasper variegatus* (○), *Seriola quinqueradiata* (□) and *Platycephalus* sp. (△) larvae at four different ages when S-strain rotifers were fed. Regression lines are indicated for each species (see Table 2).

れた。4, 10, 16, 20 日令の各魚種で行った実験で得られた回帰式を Table 2 に示す。仔魚の選択摂餌の指標となる回帰直線の傾きの値は、S 株を給餌した場合、開口直後の 4 日令では 3 魚種とも負の値を示した (S 株給餌の場合; ホシガレイ -0.0027 , プリ -0.0107 , ヨシノゴチ -0.0045) が、10 日令ではホシガレイ, ヨシノゴチでは正の値 (ホシガレイ 0.0039 , ヨシノゴチ 0.0035) に転じ、プリでも 4 日令のときに比べて傾きが 0 に近づいた (-0.0006)。16 日令以降では 3 魚種ともに回帰直

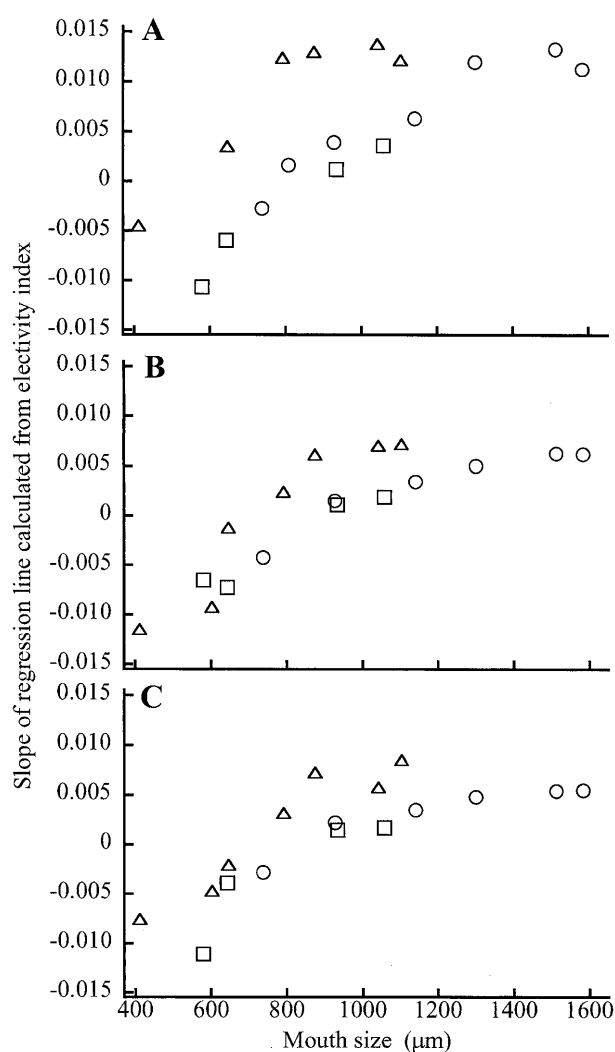


Fig. 5 Degree of feeding selection in *Verasper variegatus* (○), *Seriola quinqueradiata* (□) and *Platycephalus* sp. (△) larvae when fed S-strain (A), LL-strain (B) or S and LL-strain (C).

線の傾きの値は正の値を示した。LL 株単独または S 株と LL 株を混合して給餌した場合にもほぼ同様の傾向がみられたが、10 日令のヨシノゴチでは S 株を単独給餌した場合とは異なり、傾きの値は負の値 (LL 株単独 -0.0013 , 両株混合 -0.0021) を示した。

Table 2 に示した回帰直線の傾きの値と仔魚の口径の関係を Fig. 5 に示した。S 株を給餌した場合 (Fig. 5A), 口径が約 $900 \mu\text{m}$ の時に得られた回帰直線の傾きはヨシノゴチが 0.013 (平均口径 $875 \pm 50 \mu\text{m}$) と最も大きく、ホシガレイでは 0.004 (同 $928 \pm 43 \mu\text{m}$)、プリでは 0.001 (同 $934 \pm 66 \mu\text{m}$) であった。同じく、口径約 $1100 \mu\text{m}$ で得られた回帰直線の傾きもヨシノゴチでは 0.012 (同 $1103 \pm 69 \mu\text{m}$) で最大であったのに対し、ホシガレイでは 0.006 (同 $1141 \pm 46 \mu\text{m}$)、プリでは 0.004 (同 $1057 \pm 69 \mu\text{m}$) となった。回帰直線の傾きが

負の値から正の値に移行したときの平均口径はヨシノゴチが $645 \pm 35 \mu\text{m}$ であったが、ホシガレイとブリではそれぞれ $808 \pm 28 \mu\text{m}$, $934 \pm 66 \mu\text{m}$ であった。LL 株単独または S 株と LL 株を混合で給餌した場合でも同様に、口径が同程度のときの回帰直線の傾きはヨシノゴチが最も高い値を示し、回帰直線の傾きが負から正の値に変化したときの口径はヨシノゴチが最も小さかった (Fig. 5B, 5C)。

考 察

本研究で仔魚の摂餌選択の評価に用いたイブレフの選択指数は 1961 年に提唱されて以来,²⁹⁾ 選択性を数値として比較できる選択指数として多くの研究に用いられている。³⁰⁻³⁴⁾ イブレフの選択指数は、環境中の餌の相対量が増減したときに選択指数が変化するため、異なる餌密度で実施した実験間では比較ができない。²⁹⁾ そこで、本研究では仔魚の摂餌による環境中のワムシ密度の変化を抑えるため、餌を充分量与えらるとともに、摂餌実験の時間を 30 分と比較的短くした。また、実験に用いたワムシは 3 株とも実験期間中に被甲長組成の変化がみられなかったため、同じワムシ株を使った実験であれば、同じ餌密度で実施したものとして扱うことができ、異なる魚種間でも選択指数を比較することが可能となった。

被食者であるプランクトンの中には淡水のミジンコやツボワムシなどで外敵の存在を感知すると外部形態や行動、生活史を変化させて、捕食者から防御する機能を持つ例が報告されている。³⁵⁻³⁸⁾ シオミズツボワムシでは捕食者に由来する化学物質がケミカルシグナルとして働くかどうかは知見がないが、本実験で用いた L 株と S 株は被甲の形態や後頭棘の形状が異なることから、捕食者にとって捉えやすさが異なるのではないかと当初予想していたが、そのような結果は得られなかった。すなわち、Fig. 3 に示すように被甲長 $170 \sim 210 \mu\text{m}$ の L 株に対するイブレフの選択指数は 3 魚種ともに全ての日令ではほぼ 0 であったことから、仔魚は S 株と L 株を同じ頻度で摂餌することがわかった。このことは、種間で異なるシオミズツボワムシの形態の違いが本研究で用いた 3 種の仔魚の選択摂餌に影響を与えないことを示している。

本研究では、仔魚の消化管内のワムシを測定、解析することによって、間接的に仔魚の選択摂餌を求めた。この方法では仔魚の選択摂餌を直接観察しているわけではないので、仔魚にとって嗜好性が強い餌料であっても、それを捉えることができず、摂餌成功率が低くなったときにはイブレフの選択指数の値が小さくなることを考慮しなければならない。本研究では、被甲の形態が異なる S 株と L 株に対する仔魚の選択摂餌に差はないと結論付けたが、これは仔魚の特定の餌に対する摂餌行動の頻

度とその成功率を総合して評価した結果である。以下で述べるワムシの大きさに対する仔魚の選択摂餌についても全く同じ事が言える。

S 株を給餌した場合、ホシガレイ、ブリ、ヨシノゴチの 3 魚種とも、開口直後は小型のワムシを選択的に摂餌することが分かった (Fig. 4, 5)。一方、ホシガレイとヨシノゴチでは 10 日令以降、ブリでは 16 日令以降で、仔魚の成長に伴い、より大型のワムシを選択的に摂餌する傾向がみられた (Fig. 4)。過去の研究例では、仔魚が成長にともなってサイズの大きな餌を選択的に摂餌するようになることが天然魚と飼育魚ともに報告されており、^{10,11,13,18,20,21,39-45)} 今回の実験でも同様の現象がホシガレイ、ブリ、ヨシノゴチで確認された。仔魚が 1 回の摂餌行動に費やすエネルギーは餌の大小に関わらず等しいとすれば、餌の大きさが大きいほど 1 回の摂餌で得られるエネルギー量は多くなる。従って、仔魚が成長に伴い大型の餌料を選択するようになることは、効率的にエネルギーを確保する上で有利となる。Hunter⁴⁵⁾ が northern anchovy *Engraulis mordax* の仔魚を用いて行った飼育実験では、給餌する餌料の大きさを仔魚の成長に合わせて大きくすると成長が速くなることを報告している。

ワムシの大きさと各ワムシの大きさに対するイブレフの選択指数から求めた回帰直線の傾きは、仔魚が選択的に摂餌するワムシの大きさ (傾きの正負) と選択摂餌の強さ (絶対値の大きさ) を示している (Fig. 4 および Table 2)。そこで、回帰直線の傾きを用いて、口径がほぼ等しい成長段階にある 3 魚種の摂餌選択性を比較すると (Fig. 5)、ヨシノゴチが他の 2 魚種よりも大型のワムシに対して強い選択摂餌を示すことが明らかになった (S 株給餌、口径約 $900 \mu\text{m}$ のときの選択指数の傾き; ホシガレイ 0.004, ブリ 0.001, ヨシノゴチ 0.013)。また、回帰直線の傾きが負から正の値に変化したときの口径、すなわち、選択摂餌が小型のワムシから大型のワムシへと変化したときの平均口径はヨシノゴチが最も小さく、3 魚種間での差も大きかった (S 株給餌の場合; ホシガレイ $808 \mu\text{m}$, ブリ $934 \mu\text{m}$, ヨシノゴチ $645 \mu\text{m}$)。

これらの結果は仔魚の選択摂餌が口径だけで決定するのではなく、魚種に固有の性質があることを示している。たとえば、ヨシノゴチは他の 2 種と比較して、小さな口径のステージであっても、より大型の餌を選択的に摂餌する傾向が特に強い。一方、ブリでは成長して口径が大きくなって大型の餌を積極的に摂餌しようとする傾向はあまりみられなかった (Fig. 4, 5 および Table 1)。

一般に、仔魚が摂餌する餌の大きさは口径が制限要因となっており、仔魚が摂餌する餌生物の大きさは口径の

25~50%に相当すると考えられている。^{11,18,46-48)} 本研究ではS株を給餌した場合、ホシガレイでは開口直後、ブリでは10日令以降に、ヨシノゴチでは16日令以降にこの割合が20%以下になっていることから (Table 1), 実際の仔魚飼育ではもっと大型の餌料が適している可能性が高い。Østergaardら⁴⁸⁾は天然海域の仔稚魚では、口径に対する摂餌した餌生物の大きさの割合が魚種毎に異なることを報告している。本研究に用いた3魚種についても十分な大きさの餌生物を与えたときの口径に対する摂餌生物の大きさの割合を比較することで、口器の発育や形態が仔魚の摂餌特性にどのような影響を与えるか明らかになるかもしれない。

マハタでは選択的に摂餌する餌が成長や生残に対しても有用な餌となることが報告されている。²³⁾ 仔魚の摂餌選択性の変化に応じてデザインした餌料系列, すなわち, 仔魚が高い選択摂餌を示す大きさのワムシを積極的に与える餌料系列と従来の餌料系列で実際に飼育試験を行い, 成長や生残を比較することで, 選択摂餌の発達が仔魚の生存戦略と初期生活史にどのような意義を持つのか検討を行うことが, 次の研究課題である。

謝 辞

本研究の実験材料をご提供いただき, 実験の遂行にご便宜いただいた長崎県総合水産試験場の皆様に深く感謝申し上げます。本研究の一部は, 平成9, 10年度長崎県技術開発研究委託および平成16年度長崎大学学長裁量経費による。

文 献

- Kotani T, Hagiwara A, Snell TW, Serra M. Euryhaline *Brachionus* strains (Rotifera) from tropical habitats: morphology and allozyme patterns. *Hydrobiologia* 2005; **546**: 161-167.
- Gomez A, Serra M, Carvalho GR, Lunt DH. Speciation in ancient cryptic species complexes: Evidence from the molecular phylogeny of *Brachionus plicatilis* (rotifera). *Evolution* 2002; **56**: 1431-1444.
- Fu Y, Hirayama K, Natsukari Y. Morphological differences between two types of the rotifer *Brachionus plicatilis* O. F. Müller. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1991; **151**: 29-41.
- Fu Y, Hirayama K, Natsukari Y. Genetic divergence between S and L type strains of the rotifer *Brachionus plicatilis* O. F. Müller. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1991; **151**: 43-56.
- 塚島康雄, 吉田範秋, 北島 力, 村松靖治. 小型シオミズツボワムシを用いたシロギスの種苗生産. 水産増殖 1983; **30**: 202-210.
- 宮木廉夫, 多部田修. タイ国産S型ワムシのシロギス初期餌料としての有効性. 長崎水試研報 1991; **17**: 43-46.
- 萱野泰久, 何 玉環. キジハタ仔魚の初期摂餌と成長. 水産増殖 1997; **45**: 213-218.
- 川辺勝俊. アカハタ仔魚の初期餌料としてのいわゆるS型ワムシの有効性. 水産増殖 1999; **47**: 403-408.
- 與世田兼三, 浅見公雄, 福本麻衣子, 高井良幸, 黒川優子, 川合真一郎. サイズの異なる2タイプのワムシがシオミズ仔魚の初期摂餌と初期生残に及ぼす影響. 水産増殖 2003; **51**: 101-108.
- 田中由香里, 阪倉良孝, 中田 久, 萩原篤志, 安元進. マハタ仔魚のワムシサイズに対する摂餌選択性. 日水誌 2005; **71**: 911-916.
- 代田昭彦. 魚類稚仔期の口径に関する研究. 日水誌 1970; **36**: 353-368.
- Dabrowski K, Bardega R. Mouth size and predicted food size preferences of larvae of three cyprinid fish species. *Aquaculture* 1984; **40**: 41-46.
- 桑原賢也, 水津洋志. カサゴ仔魚のシオミズツボワムシL型とS型に対する摂餌選択性について. 栽培技研 1986; **15**: 79-82.
- Khadka RB, Ramakrishna TR. Prey size selection by common carp (*Cyprinus carpio* var. *communis*) larvae in relation to age and prey density. *Aquaculture* 1986; **54**: 89-96.
- Meeren TVD. Selective feeding and prediction of food consumption in turbot larvae (*Scophthalmus maximus* L.) reared on the rotifer *Brachionus plicatilis* and natural zooplankton. *Aquaculture* 1991; **93**: 35-55.
- Oozeki Y, Hagiwara A, Eda H, Lee CS. Development of food selectivity of striped mullet *Mugil cephalus* during the larval stage. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1992; **58**: 1381.
- Pryor VK, Epifanio CE. Prey selection by larval weakfish (*Cynoscion regalis*): the effects of prey size, speed, and abundance. *Mar. Biol.* 1993; **116**: 31-37.
- Fernández-Díaz C, Pascual E, Yúfera M. Feeding behaviour and prey size selection of gilthead seabream, *Sparus aurata*, larvae fed on inert and live food. *Mar. Biol.* 1994; **118**: 323-328.
- Reiriz L, Nicieza AG, Braña F. Prey selection by experienced and naïve juvenile Atlantic salmon. *J. Fish Biol.* 1998; **53**: 100-114.
- Olsen AI, Attramadal Y, Reitan KI, Olsen Y. Food selection and digestion characteristics of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) larvae fed cultivated prey organisms. *Aquaculture* 2000; **181**: 293-310.
- Shaw GW, Pankhurst PM, Purser GJ. Prey selection by greenback flounder *Rhombosolea tapirina* (Günther) larvae. *Aquaculture* 2003; **228**: 249-265.
- Yilmaz E, Bozkurt A, Gökçek K. Prey selection by African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) larvae fed different feeding regimes. *Turk. J. Zool.* 2006; **30**: 59-66.
- 阪倉良孝. 種苗生産を支える個別の技術開発—餌料環境. 長崎県地域結集型共同研究事業事業終了報告書「別冊」, 長崎県, 長崎. 2006; 284-287.
- 水産庁, 佃水産総合研究センター, 佃全国豊かな海づくり推進協会. 平成17年度栽培漁業種苗生産, 入手・放流実績 (全国), 佃全国豊かな海づくり推進協会, 東京. 2007; 8-12.
- 福所邦彦. 形態とその変異. 「シオミズツボワムシ—生物学と大量培養」(日本水産学会編) 恒星社厚生閣, 東京. 1983; 35-51.
- 増田育司, 原口美茶江, 小澤貴和, 松井誠一, 林 功. 周防灘西部および八代海南部海域産コチ属2種の形態学のおよび遺伝生化学的比較. 日水誌 1997; **63**: 345-352.
- 中田 久. トラフグおよびブリの親魚養成と採卵技術に関する研究. 長崎水試研報 2002; **28**: 63-91.
- 竹本悟郎. ヨシノゴチ *Platycephalus* sp. 1天然親魚の卵巣卵径からみたHCG投与適期について. 長崎水試研報 2000; **26**: 23-24.

- 29) イブレフ BC. 摂餌の選択性. 「魚類の栄養生態学」(児玉康雄, 吉原友吉訳) たちばな書房, 米子. 1970; 26-75.
- 30) Carrascal LM, Diaz JA, Huertas DL, Mozetich I. Behavioral thermoregulation by treecreepers: trade-off between saving energy and reducing crypsis. *Ecology* 2001; **82**: 1642-1654.
- 31) Eeva T, Lehtikoinen E, Pohjalainen T. Pollution-related variation in food supply and breeding success in two-nesting passerines. *Ecology* 1997; **78**: 1120-1131.
- 32) Alwany M, Thaler E, Stachowitsch M. Food selection in two corallivorous butterflyfishes, *Chaetodon austriacus* and *C. trifascialis*, in the Northern Red Sea. *Mar. Ecol.* 2003; **24**: 165-177.
- 33) Gaymer CF, Dutil C, Himmelman JH. Prey selection and predatory impact of four major sea stars on a soft bottom subtidal community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2004; **313**: 353-374.
- 34) Rotjan RD, Lewis SM. Parrotfish abundance and selective corallivory on a Belizean coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2006; **335**: 292-301.
- 35) Gilbert JJ. Rotifer ecology and embryological induction. *Science* 1966; **151**: 1234-1237.
- 36) Grant JWG, Bayly IAE. Predator induction of crests in morphs of the *Daphnia carinata* King complex. *Limnol. Oceanogr.* 1981; **26**: 201-218.
- 37) Krueger DA, Dodson SI. Embryological induction and predation ecology in *Daphnia pulex*. *Limnol. Oceanogr.* 1981; **26**: 219-223.
- 38) Dodson S. The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: Predator-avoidance behavior in *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* 1988; **33**: 1431-1439.
- 39) Last JM. The food of four species of pleuronectiform larvae in the Eastern English Channel and Southern North Sea. *Mar. Biol.* 1978; **45**: 359-368.
- 40) Last JM. The food of three species of gadoid larvae in the Eastern English Channel and Southern North Sea. *Mar. Biol.* 1978; **48**: 377-386.
- 41) 魚谷逸郎, 出羽 敦, 浅井克敏. カタクチシラスの食性と摂餌選択について. 日水誌 1978; **44**: 427-434.
- 42) 鈴木重喜, 桑原昭彦. 若狭湾西部海域におけるマダイ仔魚の鉛直分布と食性. 水産海洋研究会報 1983; **42**: 10-16.
- 43) Ghan D, Sprules WG. Diet, prey selection, and growth of larvae and juvenile burbot *Lota lota* (L.). *J. Fish Biol.* 1993; **42**: 47-64.
- 44) 野口弘三, 平野哲美. 唐津湾及び周辺海域におけるマダイ仔稚魚の生態に関する研究一Ⅱ, ロサイズと餌サイズの関係. 佐賀水産研報 1997; **2**: 21-30.
- 45) Hunter JR. Behavior and survival of northern anchovy *Engraulis mordax* larvae. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 1977; **19**: 138-187.
- 46) Munk P. Prey size spectra and prey availability of larval and small juvenile cod. *J. Fish Biol.* 1997; **51**: 340-351.
- 47) Cunha I, Planas M. Optimal prey size for early turbot larvae (*Scophthalmus maximus* L.) based on mouth and ingested prey size. *Aquaculture* 1999; **175**: 103-110.
- 48) Øtergaard P, Munk P, Janekarn V. Contrasting feeding patterns among species of fish larvae from the tropical Andaman Sea. *Mar. Biol.* 2005; **146**: 595-606.