



Title	キアンコウLophius litulonの初期生活史に関する研究
Author(s)	高, 偉峰
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(水産科学)
Dissertation Number	甲第14288号
Issue Date	2020-12-25
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.k14288
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/96737
Type	doctoral thesis
File Information	Gao_Weifeng.pdf



キアンコウ *Lophius litulon* の初期生活史に関する研究

(Study on the early life history of yellow goosefish *Lophius litulon*)

北海道大学大学院水産科学院

海洋生物資源科学専攻

Graduate School of Fisheries Sciences

Division of Marine Bioresource and Environmental Science

高 偉峰

Gao Weifeng

2020 年

目次

緒言	1
第1章 津軽海峡周辺海域における仔魚の分布と食性	3
1-1 目的	3
1-2 材料と方法	3
1-3 結果	6
1-4 考察	12
第2章 仔魚の耳石輪紋形成の日周性の確認と野外における成長	17
2-1 目的	17
2-2 材料と方法	17
2-3 結果	21
2-4 考察	28
第3章 キアンコウの初期形態	32
3-1 目的	32
3-2 材料と方法	32
3-3 結果	34
3-4 考察	43
第4章 初期飼育方法の探索	47
4-1 目的	47
4-2 材料と方法	48
4-3 結果	49
4-4 考察	54
第5章 総合考察	58
要約	61
謝辞	64
参考文献	65

緒言

キアンコウ *Lophius litulon* は北海道以南の日本周辺，渤海，黄海，東シナ海に分布するアンコウ科の魚類で（近藤 1985；山田 2007），日本海南西海域では主に沖合底曳網（河野 2010a; 2011），太平洋北部海域では沖合底曳網漁業のほか底建網，底刺網漁業でも重要な漁業対象種となっている（富永 1991）。本種資源の動向について，太平洋北部における CPUE の推移から 10 年から数十年規模の変動が予想されている（平成 30（2018）年度キアンコウ太平洋北部の資源評価 <http://abchan.fra.go.jp/digests2018/details/201833.pdf>）。また，主要産地のひとつである青森県における漁獲統計データをみると 2009 年までは 900 トン前後で推移していたが，2015 年には 291 トンにまで減少している。2019 年はいくらか持ち直して 492 トンの水揚げを記録しているが（青い森オープンデータカタログ <https://opendata.pref.aomori.lg.jp>），漁獲量の変動を予測する手がかりは得られておらず，持続的利用状況であるか否か不明である。

キアンコウの生態学的知見として，年齢と成長（竹谷ら 2017），食性（小坂 1966; Park *et al.* 2014），繁殖（Yoneda *et al.* 2001; Kim *et al.* 2020），産卵（山田 2007）などがある。また，本種の初期生態について，卵は卵帯と呼ばれる凝集浮遊卵（長さ 4–5 mm，幅 26–36 cm で 24–28 本の縦走る筋がみられる）で表層を浮遊すること，ふ化仔魚は卵帯中にしばらく留まり，卵帯から泳ぎ出る頃（全

長 4.5–4.9 mm) には卵黄はかなり吸収されており、すでに開口していること、全長 5.8–6.1 mm になる頃には卵黄、油球ともに吸収し尽くしていることが知られている(水戸 1963)。その他、卵・仔魚の採集例(水戸 1963; Kim 1976)や飼育記録(星野ら 2006; Nakaya *et al.* 2017)がある。しかし、本種がどこで産卵し、仔稚魚期にはどこに生息し、何を捕食して成長するかといった生活史初期における生態学的知見は無いに等しい。またどのようにしたら安定的に飼育することができるかといった情報は、ほとんどない。

本研究では、キアンコウの生活史初期における生態学的特徴の把握や、仔稚魚の飼育方法の開発を行い、本種資源の維持・増大のための基礎的な生物学的知見と、種苗生産のための基礎技術を得ることを目的とした。第 1 章では、津軽海峡周辺海域と噴火湾で採集された仔魚を用いて、成長に伴う移動や食性の変化を調べた。第 2 章では、飼育実験で日齢が既知の個体を定期的に採集し、その耳石を用いて、耳石輪紋形成の起点および日周性を確認した。これら情報を基に、野外で採集された仔魚の耳石を観察し、ふ化日や成長過程を解析した。第 3 章では、ふ化時から仔魚を飼育し、生活史初期の成長と形態発育を記録した。第 4 章では、成長に伴う魚体比重の変化および発育と餌料の種類とサイズの関係について研究を行い、生残率の高い初期飼育方法を探索した。第 5 章では、上記結果を踏まえ、本種の生活史初期における生物学的特徴をまとめた。

第 1 章 津軽海峡周辺海域における仔魚の分布と食性

1-1 目的

キアンコウは漁獲量の年変動が大きいことが知られているが（富永 1991；鈴木 1993；河野 2010b），その原因は明らかにされていない。乱獲以外で海産魚類の資源量に大きく影響を及ぼす要因として，加入量の変動がある。これは，卵・仔稚魚期などの生活史初期における生き残りの良し悪しによって生じ，海洋環境や餌生物環境の変化が生残率に大きく影響を及ぼすためと考えられている（Houde 1997; 2002）。本種の仔稚魚は野外での採集例が少なく（水戸 1963; Kim 1976），その時空間分布様式や食性に関してはほとんど不明である。津軽海峡東部では，本種の卵帯は 4–6 月に出現する（竹谷ら 2013）。この時期，同海域には津軽暖流が日本海から太平洋に向かって流れ，噴火湾や下北半島太平洋岸まで到達する（小林ら 2019）。したがって本章では，津軽海峡周辺海域と噴火湾で採集されたキアンコウ仔魚を同一の群れとみなして，成長に伴う分布や食性の変化を調べ，生活史初期の生態学的特徴を考察した。

1-2 材料と方法

仔魚標本は、北海道大学水産学部附属練習船うしお丸（179 トン）を用いて、2014 年 7 月 26 日に噴火湾、2015 年 6 月 8 日に津軽海峡でフレームトロール（網口 2×2 m、目合 1.7 mm）の水深 100 m からの傾斜曳を行い採集した。これら標本は 90%エタノール溶液中に保存した。また、2016 年 7 月 13 日、2017 年 5 月 31 日–7 月 31 日および 2018 年 7 月 23 日には、下北半島周辺で漁船（神通丸、2.5 トン）を傭船し、プランクトンネット（口径 80cm；目合 0.33 mm）の表層水平曳きで仔魚を採集した（Figure 1–1）。これら標本は 5%ホルマリン溶液で固定した後、90%エタノール溶液に移して保存した。

なお、固定・保存に伴う体収縮に関しては、Hjörleifsson and Klein–MacPhee（1992）および Joh *et al.*（2003）に基づき、90%エタノール溶液中に直接保存された脊索長 5 mm 以上の仔魚は収縮なし、5%ホルマリン溶液で固定された脊索長 5.1–7.7 mm の仔魚は 4%収縮すると仮定した。

本研究では発育段階を Kendall *et al.*（1984）に従い、卵黄の吸収と脊索後端の屈曲具合で以下の 4 つに区分した。

卵黄のう期（yolk-sac larva）

前屈曲期（pre-flexion larva）

屈曲期（flexion larva）

後屈曲期（post-flexion larva）

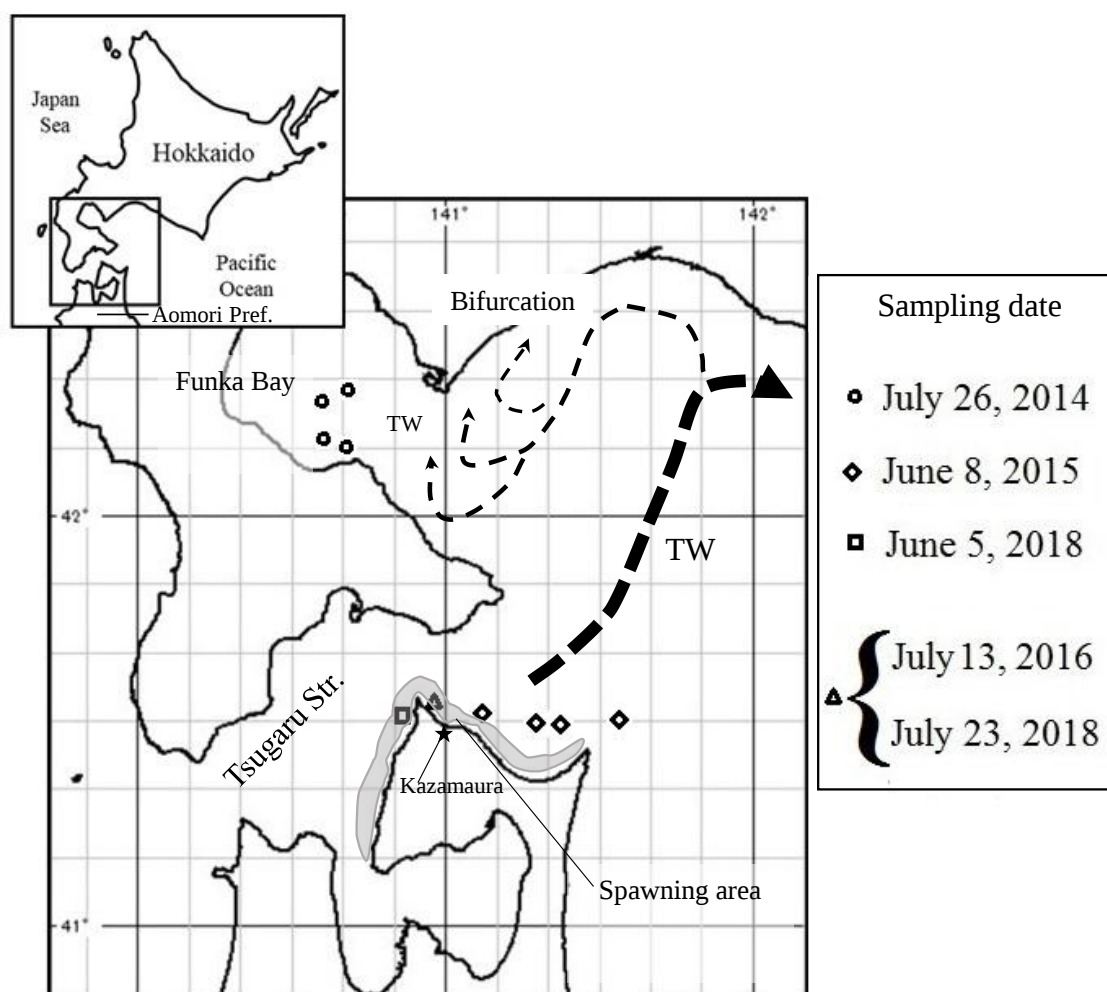


Figure 1-1 Location of study area. Arrows show the surface flow pattern detailed by Kobayashi et al. (2019). TW means Tsugaru Warm Current Water. Location of spawning area is quoted from Takeya et al. (2013; shaded area)

上顎長および脊索長は 0.01 mm 単位で測定し、口径は代田（1970）に従って、上顎長に $\sqrt{2}$ を乗じた値を用いた。仔魚の消化管内容物は、口腔から後腸までに含まれる餌生物を実体顕微鏡下で取り出し、可能な限り下位の分類群まで同定し、計数・計測を行った。捕食可能な餌生物の体サイズは、体長・体幅・体高などの長さの3次元要素のうち、2番目に長い長さに依存するため(Pearre 1980)、仔魚の体サイズとこの餌サイズの関係性を調べた。

餌生物の重要度は、出現頻度（観察した仔稚魚の個体数に対するその餌生物を捕食していた仔稚魚の個体数百分率， $F\%$ ），個体数割合（観察した全餌生物の個体数に対するその餌生物の個体数百分率， $N\%$ ），および体積割合（観察した全餌生物の体積に対するその餌生物の体積百分率， $V\%$ ）で評価した。餌生物の形状は立体の組み合わせとして体積を算出した（Takatsu *et al.* 2007）。これらを用いて、相対重要度指数（ $IRI = (N\% + V\%) \times F\%$; Pinkas *et al.* 1971）と、相対重要度指数の百分率（ $\%IRI = IRI \times 100 / \sum IRI$; Cortés 1997）を求め、主要餌生物を判定した。

1-3 結果

仔魚の空間分布様式

全採集期間を通して、90 個体の仔魚（卵黄のう期仔魚 6 個体、前屈曲期仔魚

77 個体，屈曲期仔魚 1 個体，後屈曲期仔魚 6 個体）が津軽海峡周辺および噴火湾で採集された（Table 1-1, Figure 1-2）。最小個体は，2017 年 5 月 31 日に下北半島津軽海峡側の風間浦村沿岸でプランクトンネットの表層水平曳で採集された，脊索長 4.3 mm の卵黄のう期仔魚であり，最大個体は 2014 年 7 月 26 日に噴火湾内でフレームトロールの海底直上からの傾斜曳で採集された，脊索長 13.4 mm の後屈曲期仔魚であった。仔魚の採集された海域と発育の関係をみると，卵黄のう期仔魚および前屈曲期仔魚は主に 6 月，下北半島の津軽海峡側の沿岸で集中的に採集されており，屈曲期仔魚および後屈曲期仔魚は，6-7 月に下北半島東部の尻屋崎沖や噴火湾内で採集された。

キアンコウ仔魚の食性

仔魚の消化管内容物を観察した結果，卵黄のう期仔魚からは消化管内容物は見られなかった。

前屈曲期仔魚の 77 個体（脊索長範囲 5.9-9.3 mm）のうち，60 個体が餌生物を捕食しており，カイアシ類の卵（卵径 90-110 μm , $IRI\% = 36.6$ ）や，ワムシ類の 1 種 *Synchaeta vorax*（体幅 160-190 μm , $IRI\% = 64.4$ ）を摂餌していた（Table 1-2, Figure 1-3）。屈曲期仔魚の 1 個体（脊索長 9.2 mm）は，カイアシ類コペポダイト（体幅 240 μm , $IRI\% = 59.0$ ）とキタヤムシ *Sagitta elegans*（体幅 240 μm , $IRI\% = 41$ ）を摂餌していた。後屈曲期仔魚の 6 個体（脊索長範囲 9.8-13.4 mm）のうち 5 個

Table 1-1 Sampling date, site, methods, number of samples and range of notochord length (NL). FB: Funka Bay, ETS: the eastern Tsugaru Strait, OK: Off Kazamaura, MB: Mutsu Bay, OO: Off Oma.

Year	Date	Sampling		Tows	Number of samples			Postflexion	Range of NL (mm)
		Site	Gear		Yolksac	Preflexion	Flexion		
2014	26 July	FB	FMT	Oblique (0-max100m)	0	0	1	5	9.2-13.4
2015	8 June	ETS			0	4	0	1	7.1-10.6
2016	13 July				1	0	0	0	5.1
	31 May				3	0	0	0	4.3-5.9
	5 June				1	5	0	0	4.6-6.0
	11 June	OK			0	26	0	0	5.9-7.2
2017	19 June		PLnet	Horizontal (surface)	0	22	0	0	5.9-7.2
	26 June				0	8	0	0	6.9-9.0
	12 July				0	10	0	0	6.0-7.5
	12 July	MB			0	1	0	0	8.7
	31 July	OK			0	1	0	0	6.0
2018	23 July	OO			1	0	0	0	4.9

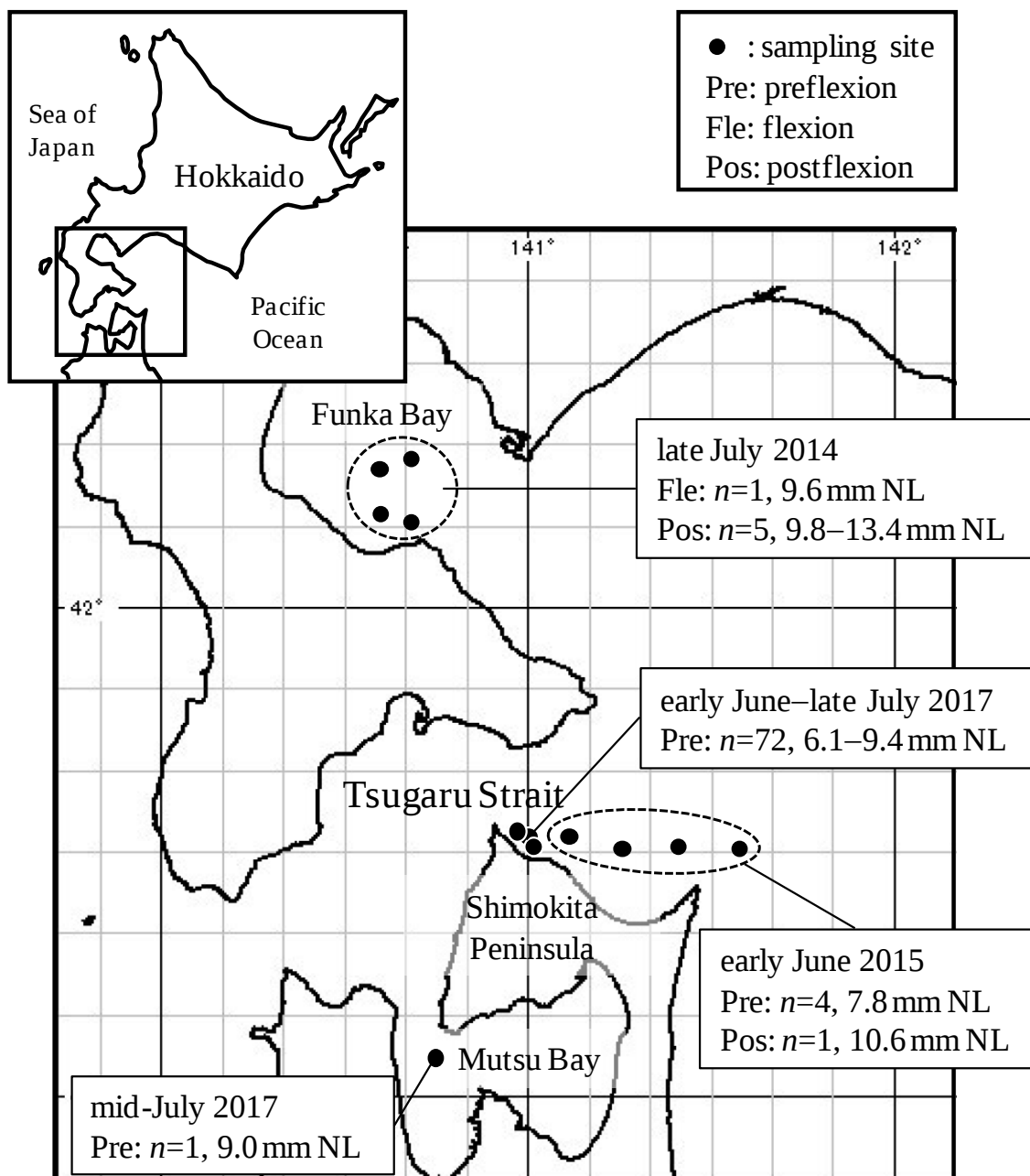


Figure 1-2 Location of the sampling area of larval yellow goosefish *Lophius litulon* around the Shimokita Peninsula and in Funka Bay

Table 1-2 Percent frequency of occurrence ($F\%$), percent by number ($N\%$), percent by volume ($V\%$) and index of relative importance ($\%IRI$) of food items in stomachs of yellow goosefish *Lophius litulon* larvae

	Developmental stage												
	Preflexion				Flexion				Postflexion				
Notochord length (mm) range					6.1–9.4					9.6			9.8–13.4
Larvae with gut contents					60					1			5
Number of larvae examined					77					1			6
	Prey items	F%	N%	V%	%IRI	F%	N%	V%	%IRI	F%	N%	V%	%IRI
ROTIFERA	<i>Synchaeta vorax</i>	35.0	66.2	71.8	64.4	0	0	0	0	0	0	0	0
Copepoda	(egg)	43.0	33.8	28.2	35.6	0	0	0	0	0	0	0	0
Copepoda	(copepodite)	0	0	0	0	100	80.0	38.0	59.0	0	0	0	0
Sagittoidea	<i>Sagitta elegans</i>	0	0	0	0	100	20.0	62.0	41.0	83.3	100	100	100

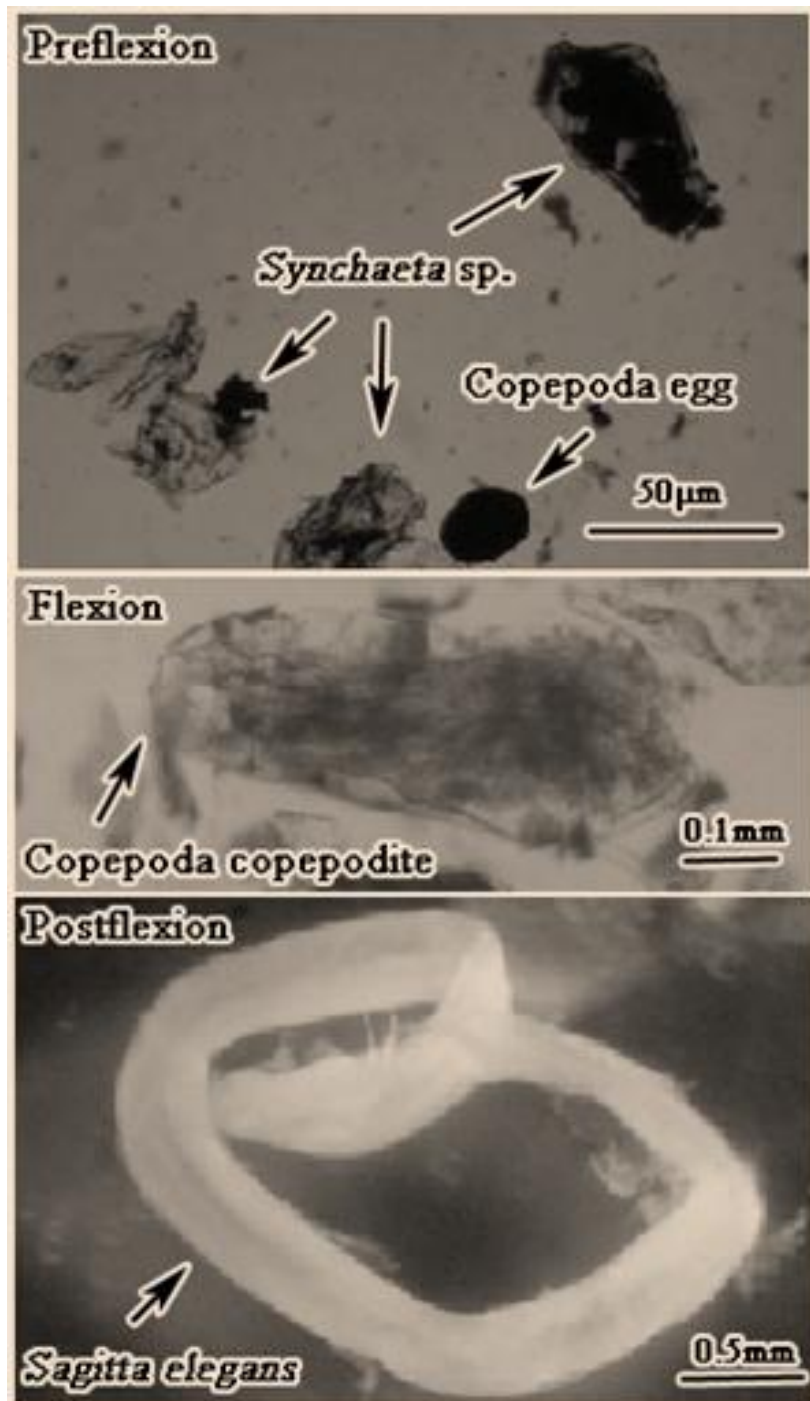


Figure 1-3 Gastrointestinal contents of wild yellow perch larvae

体は、キタヤムシ(体幅 240–1,130 μm , $IRI\% = 100$)のみ捕食していた(Table 1–2)。

キアンコウ仔魚の成長に伴う餌生物のサイズの変化を整理し、Figure 1–4 に示した。摂餌した餌生物は、いずれも口径より小さく、ワムシ類の 1 種は前屈曲期仔魚で口径の 19–36%，カイアシ類卵は 12–20%の範囲を示した。屈曲期仔魚が摂餌していたカイアシ類コペポダイトとキタヤムシはともに口径の 23%であった。後屈曲期仔魚が捕食していたキタヤムシは、口径の 13–61%の範囲を示した。このように、屈曲期から後屈曲期にかけて餌生物の大きさは成長に伴って大きくなり、脊索長 9.8 mm と 13.4 mm の仔魚が捕食していたキタヤムシを除いて、口径の 36%までの餌を捕食していた。

1–4 考察

仔魚の分布

津軽海峡周辺に分布するキアンコウの成魚は、5–6 月になると下北半島周辺の水深 60 m 以浅の海域へ移動することが知られている(竹谷ら 2013)。定量採集はできていないが、5–7 月に下北半島沿岸で、本種の卵帯(凝集浮遊卵)が採集されている(竹谷 2017)。本研究の結果、下北半島北端の風間浦村周辺では、卵黄のう期仔魚が多く採集されており、この成魚の浅所への移動は、産卵に起

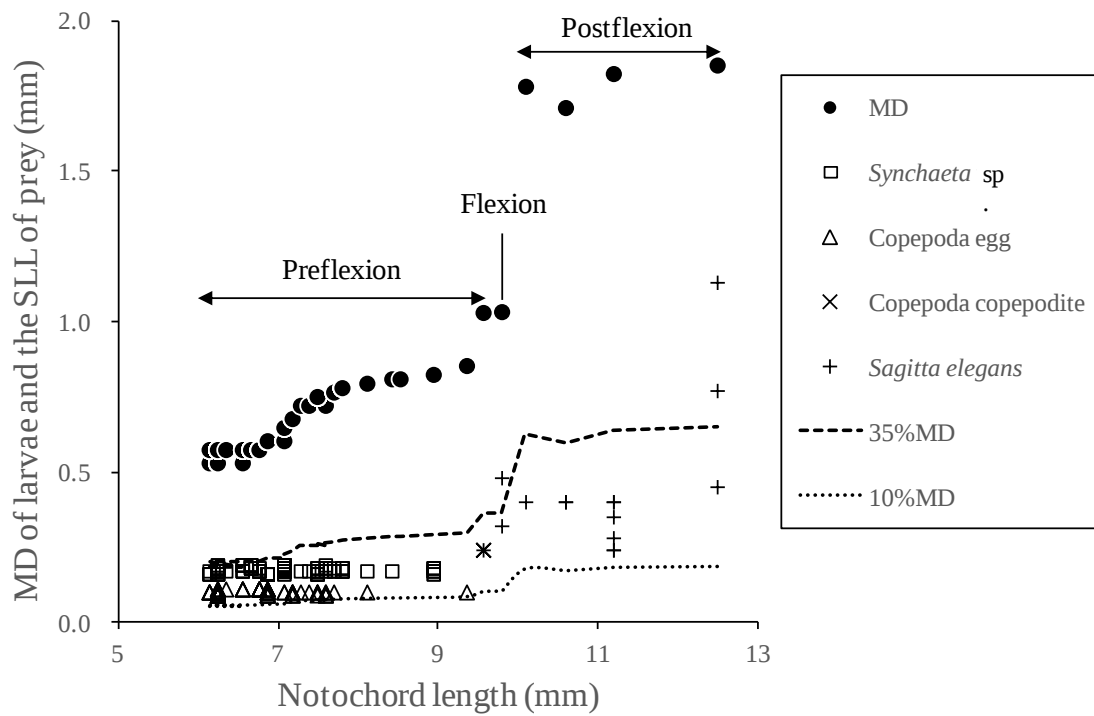


Figure 1-4 Relationship between notochord length of larval yellow goosefish *Lophius litulon* and mouth depth (MD) or second largest length (SLL) of prey items

因するものであると考えられた。また、下北半島津軽海峡側沿岸で卵帯からふ化した仔魚は、しばらくは沿岸域の産卵場付近に分布することがわかった。一方、発育の進んだ屈曲期および後屈曲期仔魚は下北半島沿岸で採集されず、下北半島東端の尻屋崎沖や噴火湾で採集された。これら発育の進んだ仔魚が採集された海域は、初夏の津軽暖流流路に沿うもので（小林ら 2019）、津軽暖流が輸送に大きくかかわっていることがわかった。

仔魚の食性

ふ化直後の仔魚は、しばらくは卵黄から栄養を得るが、卵黄吸収を終えると直ちに餌生物を摂食しなければならない。しかし、この時期の仔魚は、体構造が未発達で遊泳能力に乏しく、摂食能力は大型仔魚に較べて低い。仔魚は発育・成長に応じて餌生物を変え、より大型の餌を摂餌ようになる（Knutsen and Tilseth 1985）。多くの海産魚類は、摂餌開始時にカイアシ類ノープリウス幼生を摂餌し（Hunter 1981）、その後カイアシ類コペポダイトや尾虫類、アミ類など発育とともに大型の餌に転換する（田中 1980）。本種も成長とともに次第に大型の餌へと転換していた。

本種の摂餌開始期にあたる前屈曲期仔魚はワムシ類とカイアシ類の卵を摂餌しており、屈曲期仔魚はカイアシ類コペポダイトとキタヤムシ、後屈曲期仔魚はヤムシを摂餌していた。海洋に存在するプランクトンのうちカイアシ類は

70%以上を占め、その他尾虫類やヤムシ類も多く存在するが（Lalli and Parson 1997）、ワムシ類は高密度には生息しない。しかし、本種は多くの海産魚類が摂餌開始期に主要な餌とするカイアシ類ノープリウスを摂餌せず（田中 1980）、ワムシ類の 1 種 *Synchaeta vorax* やカイアシ類の卵を摂餌していた。また、後屈曲期仔魚についても、環境中にはカイアシ類ほどではないが、ワムシ類よりは高密度に生息し、仔魚の餌としてあまり利用されている例のないキタヤムシのみが消化管から出現した。これら結果から、本種仔魚の摂餌対象は特異的といえるだろう。

ワムシ類の 1 種 *Synchaeta vorax* は、沿岸域と汽水域からのみ出現していることから（Segers 2007; Wilke et al. 2020）、摂餌開始期の仔魚は沿岸域に特化した摂餌生態を有しているといえるだろう。ワムシ類は一般的に、カイアシ類ノープリウス幼生等に較べて、遊泳速度が遅い。またカイアシ類の卵は遊泳能力を持たない。従ってキアンコウ仔魚は、摂餌開始期にこれらの遊泳力に乏しい餌を捕食することで、高い餌獲得機会を得ていると考えられる。

キタヤムシは日本海の水深 1,000 m 以浅に出現するヤムシ類の個体数組成の 93.3–100%を占めるが（Terazaki 1993）、カイアシ類コペポダイトほど高密度には生息しない。キアンコウの屈曲期仔魚と屈曲後仔魚の消化管内容物組成が、キタヤムシが高い体積組成を示し、特に屈曲後仔魚が本種を専食していたこと

は、カイアシ類コペポダイトから大型の餌へ転換して、摂餌効率を高めるだけではなく、キタヤマシを多く捕食する利点があることを示唆している。キタヤマシは完全肉食性種で、カイアシ類に較べて食地位は高い。しかし、キタヤマシに含まれる単位重量あたりのエネルギー価は乾燥重量で 20.64 KJ/g (=4,933 cal/g) であり (Wołowicz and Szaniawska 1986) , 夏季の津軽暖流水中で最も大型なカイアシ類で、キタヤマシよりも体長ではやや小型な *Calanus* spp. の平均 27.9 KJ/g (=6,668 cal/g; Davies 2012) より低い。従ってキアンコウ仔魚の餌の転換は、エネルギー含有量だけでは説明できず、他の海産仔魚がカイアシ類コペポダイトを多く選択することに較べて、特異的な餌選択様式を有していることがわかる。

本研究では環境中の餌生物組成を十分に把握できていない。今後、飼育実験も併用して、本種仔魚の摂餌選択性を明らかにするとともに、環境変化に伴う餌生物環境の変化と仔魚の生残の関係を調べる必要がある。

第2章 仔魚の耳石輪紋形成の日周性の確認と野外における成長

2-1 目的

多くの魚類で、仔稚魚の耳石上に1日1輪形成される耳石日周輪が、ふ化時期の推定や成長解析など、魚類の初期生態を解明する上で有益な情報をもたらす (Sponaugle 2010)。しかし、輪紋がいつ形成されはじめ、1日1本形成されるものであることを魚種ごとに明らかにしておく必要がある。これまでにアンコウ属については、*Lophius piscatorius* や *L. budegassa* で、耳石上に形成された輪紋は日周輪であると仮定して成長解析が行われてきた (Hislop *et al.* 2001; Wright *et al.* 2002; La Mesa and De Rossi 2008; Hernández *et al.* 2015, 2019)。しかし、いずれのアンコウ属でも仔稚魚の飼育技術は確立されておらず、耳石輪紋が日周輪であることは確かめられていない。

本章では、水槽内で卵からふ化したキアンコウ仔魚を飼育し、1) 日齢が既知の個体を用いて、耳石輪紋形成の起点および輪紋形成の日周性を確認し、2) これら情報を用いて、野外で採集された仔魚のふ化日や成長過程を明らかにした。

2-2 材料と方法

受精卵（卵帯）は、2016年5月26日に下北半島風間浦村沿岸の表層（水温14.3℃）で採集されたものを用いた。卵帯はおよそ500gに切り分け、海水10L

を入れたビニール袋に入れ、酸素を充填した後、密封して飼育施設に輸送した。

卵は水槽に收容し、到着時の水温から徐々に昇温させ、仔魚のデータ (Kim 1976) を参考に約 18 °C で管理を行い、飼育実験には水槽の表中層に分布する正常にふ化した個体を用いた。なお、本種の卵はゼラチン状の卵帯に包まれており、ふ化後しばらくは卵帯内で過ごすことが知られている (水戸 1963)。本研究でも、仔魚が卵帯から離脱するタイミングは環境により異なったため、仔魚が卵膜から出た日をふ化日として観察を行った。仔魚は 30L 型円形水槽に收容し、水温 18–20 °C、通気は水槽中央にエアストーンを 1 個配置し、水面が盛り上がらない程度の微通気で飼育を行った。日長は津軽海峡における本種の産卵期と同様の、明期 14 時間、暗期 10 時間とし、光源として蛍光灯を使用した。給餌は 1 日 2 回 (07–08 時と 15–16 時)、ふ化後 2 日目から取上げまで、スーパーカプセル A1 パウダー (クロレラ工業株式会社、東京) で栄養強化したシオミズツボワムシ *Brachionus plicatilis* を 10–30 個体/ml、ふ化後 4 日目からはインディペンデブラス (サイエンテック株式会社、中国) で栄養強化したアルテミア *Artemia* sp. のノープリウスも 5–8 個体/ml の密度で給餌した。なおワムシ、アルテミア幼生の給餌量は残餌量をみて適宜給餌した。水質保持のため、日ごとに水槽水の 30% を目安に水を交換し、掃除は適宜サイフォンを用いて行った。仔魚標本は、ふ化から 12 日目までは 2 日に 1 回 10 個体、その後は 15, 20, 25 日目に 5–10 個

体を無作為に採集し、MS-222（メタアミノ安息香酸エチル・メタンサルホン酸塩：和光純薬株式会社，大阪）で麻酔を施した後 90%エタノールで保存した。

野外標本は，北海道大学水産学部附属練習船うしお丸（179 トン）を用いて，2014 年 7 月 26 日に噴火湾，2015 年 6 月 8 日に津軽海峡でフレームトロール（網口 2×2 m，目合 1.7 mm）の水深 100 m からの傾斜曳を行い，2018 年 6 月 5 日は津軽海峡でプランクトンネット（口径 80 cm；目合 0.33 mm）の表層水平曳で採集した。また，2016 年 7 月 13 日および 2018 年 7 月 23 日には，下北半島周辺で漁船（神通丸，2.5 トン）を傭船して，上記プランクトンネットの表層水平曳きを行い採集した（Table 2-1）。これら標本採集は 1 章と共通であるが，ここではホルマリン固定された標本は使用せず（耳石などカルシウム成分が脱灰するため），90%エタノール溶液で保存したもののみを用いた。

脊索長と耳石半径の関係を調べるため，実体顕微鏡下で脊索長を測定した後，耳石を摘出した。摘出した耳石は，プレパラート上にエポキシ樹脂で耳石を包埋した。硬化後，粒径 9.0 μm のラッピングフィルム（スリーエムジャパン株式会社，東京）で研磨し，0.1 N の塩酸でエッチングした後，光学顕微鏡観察を行い，耳石解析ソフト（ARP Ver. 5.27，ラトック・システム・エンジニア社，東京）を用いて耳石輪紋の計数と輪紋幅を計測した。

耳石半径（ x ）と脊索長（ y ）がアロメトリー関係（ $y = ax^b$ ）にあると仮定し，

Table 2-1 Sampling date, methods, number of samples, range of notocho rd length (NL) and hatch date in the field during the summer of 2014–2018

Sampling					Estimated
Year	Date	Gear	Tows	n	Range of NL (mm) Range of hatch date
2014	26 July	FMT	Oblique (0–max100m)	6	9.2–13.4 12 June–7 July
2015	8 June			5	7.1–10.6 4–26 May
2016	13 July			1	5.1 5 July
2018	5 June	PLnet	Horizontal (surface)	1	6.5 31 May
	23 July			1	4.9 21 July

*FMT: framed midwater trawl net (2 x 2m, 1.7 mm mesh); PL-net: plankton net (80 cm diameter, 0.335 mm mesh)

耳石半径-脊索長の関係式を求めた（Biological intercept 法，Campana 1990）。これにより，野外採集個体の成長履歴を推定した（日齢ごとの耳石半径と脊索長がアロメトリー式で表される軌跡を描いて成長する）。なおパラメータ（a, b）は MS-Excel のソルバー機能を用いて，個体ごとに求めた。

2-3 結果

飼育環境下における仔魚の成長

ふ化仔魚の脊索長の平均値は 4.3 ± 0.12 mm（ $\pm$ 標準偏差）であった。ふ化後 5 日目までに卵黄のほとんどを吸収し尽くし，6 日目（ 6.6 ± 0.15 mm）にはワムシを摂餌し始めた。一部の仔魚は 12 日目（ 7.8 ± 0.08 mm）からアルテミアのノープリウス幼生を摂餌し始めたが，12-20 日目にかけて成長は停滞した。その後再び成長し，25 日目の脊索長は 8.8 ± 0.17 mm に達した（Figure 2-1）。

仔魚の耳石輪紋観察

18℃で仔魚を飼育した結果，扁平石（sagitta），礫石（lapillus）ともにふ化時に輪紋は形成されているが，ふ化後 7 日目までに形成される輪紋は不明瞭であり，明瞭な輪紋はそれ以降に形成されていた。ふ化後 7 日目以降に形成される輪紋数（NI）と，日齢（DAH）の間には，傾きが 1 とは有意に異ならない（t 検定；扁平石： $P = 0.11$ ，礫石： $P = 0.29$ ）回帰式が得られた（扁平石：

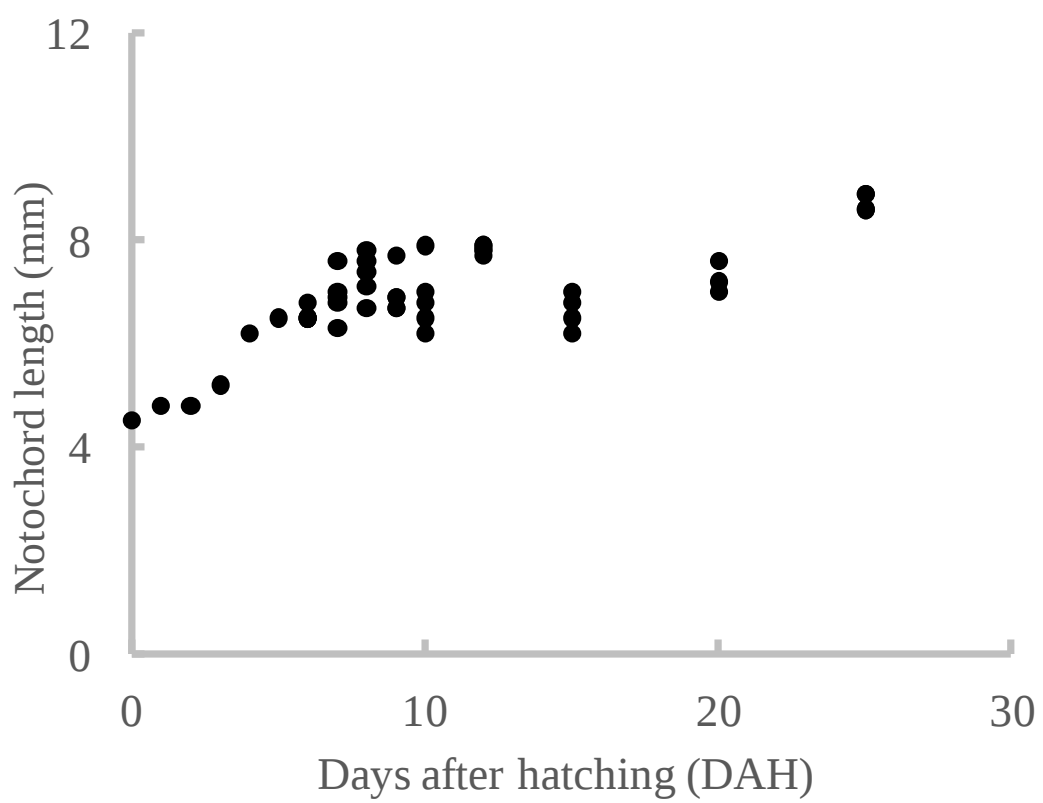


Figure 2-1 Relationship between days after hatching (DAH) and notochord length (NL) of yellow goosefish larvae reared in a tank

$NI = 0.97 DAH - 5.73$, $r^2 = 1.00$, $n = 35$, $P < 0.001$; 礫石 : $NI = 1.00 DAH - 6.00$, $r^2 = 0.99$, $n = 35$, $P < 0.001$) (Figure 2-2) 。

0-25 日齡の飼育仔魚から摘出された 92 個の耳石を観察したところ、扁平石の 73%、礫石の 41%で耳石核が複数みられた (Figure 2-3) 。飼育仔魚から得られた日齡と礫石半径の関係を Figure 2-4 に示した。ふ化仔魚の礫石半径は $15.0 \pm 1.44 \mu\text{m}$ であり、明瞭な輪紋が形成され始めるふ化後 7 日目には $28.1 \pm 0.65 \mu\text{m}$, 25 日目には $52.5 \pm 3.41 \mu\text{m}$ まで成長した。

野外で採集された仔魚の成長

野外で採集された脊索長 4.9-13.4 mm ($n = 14$) の仔魚の礫石輪紋を観察した結果、半径 24.1-30.2 μm の範囲、平均値 $26.6 \pm 1.94 \mu\text{m}$ ($\pm$ 標準偏差) で、この外側から明瞭な輪紋が観察された。この礫石半径を、ふ化後 6 日目の飼育個体と比較した結果、有意差は認められなかった (一元配置の分散分析 ; $P = 0.79$, Figure 2-5) 。したがって、この明瞭な輪紋より外側に形成される輪紋を計数・計測し、野外で採集された仔魚の成長解析を行った結果、輪紋数は 0-38 本だった。この輪紋数に、最初の明瞭な輪紋が形成されるまでに要する日数である 6 を足すことでふ化日を求めた。その結果、ふ化日の範囲は 2014 年が 6 月 12 日-7 月 7 日、2015 年は 5 月 4-26 日、2016 年は 7 月 5 日、2018 年は 6 月 11 日-7 月 22 日と見積もられた。標本が得られた 4 年のうち、最も早くふ化した個体は 2015

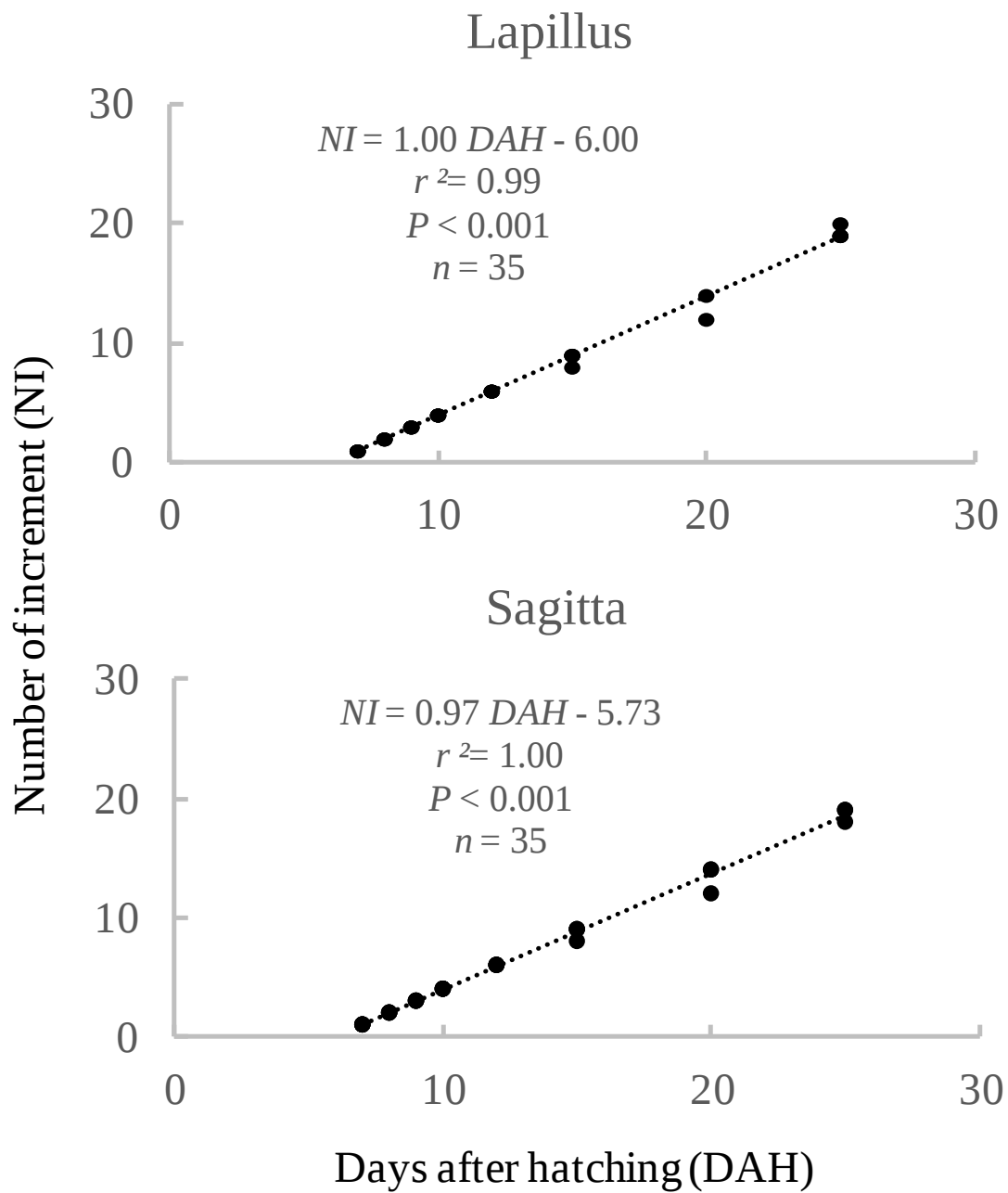


Figure 2-2 Relationship between days after hatching (DAH) and number of increments (NI) for lapillus and sagitta of yellow goosfish reared in a tank

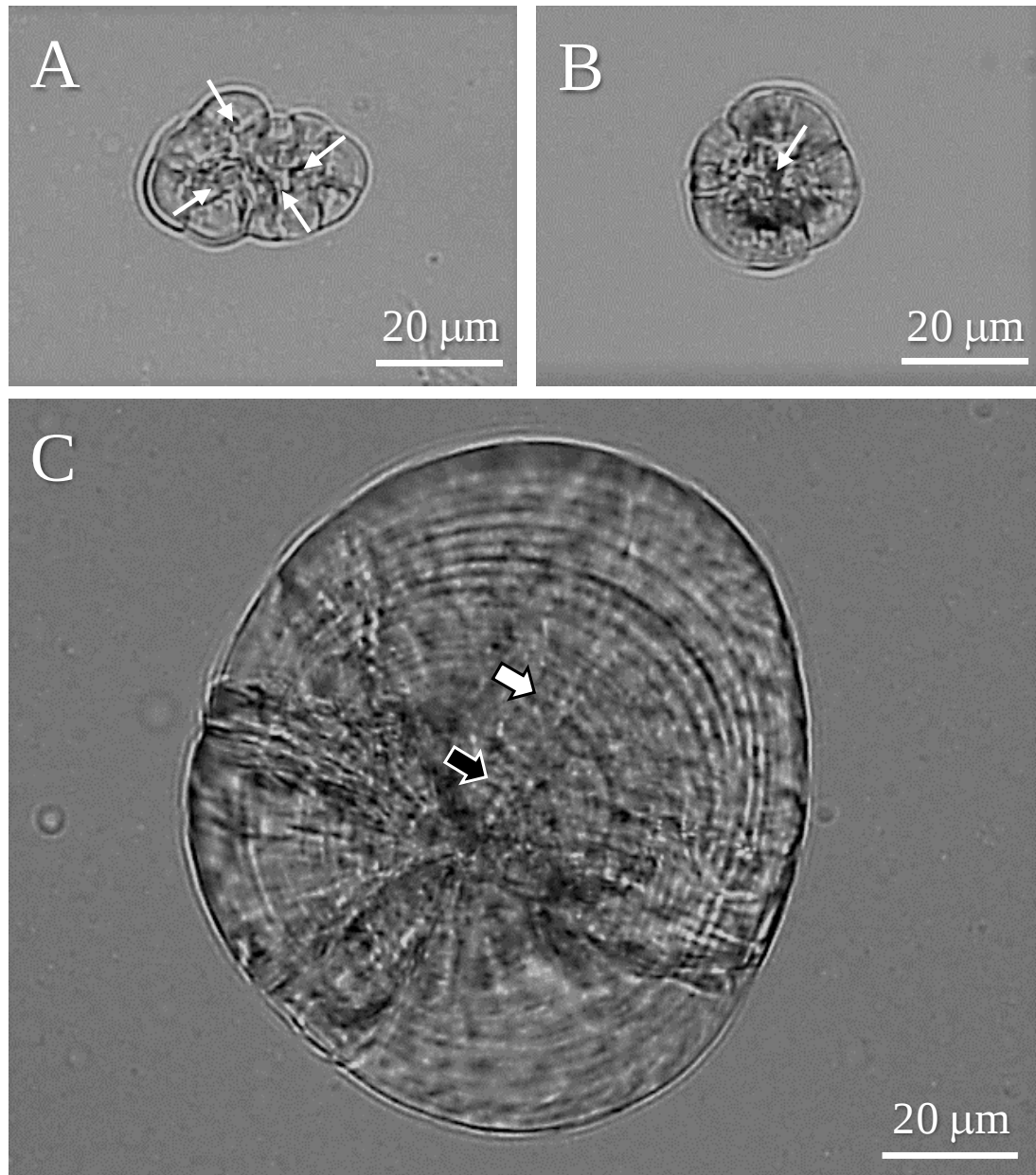


Figure 2-3 Otoliths from larval yellow goosfish. A and B: sagitta and lapillus of larvae 0 days after hatching, respectively, arrows show the primordia. C: lapillus of 25 DAH larva. Black and white arrows show the hatch check and 2nd check (energy transition check), respectively

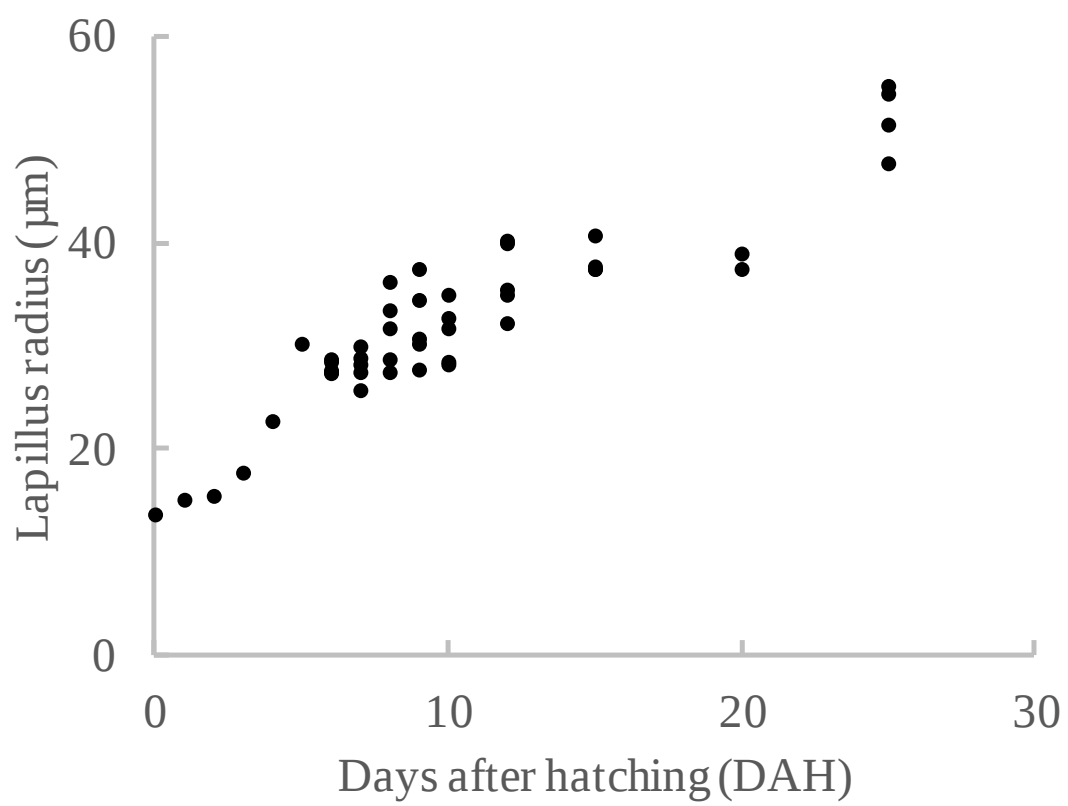


Figure 2-4 Relationship between days after hatching (DAH) and lapillus radius (LR) of yellow goosfish larvae reared in a tank

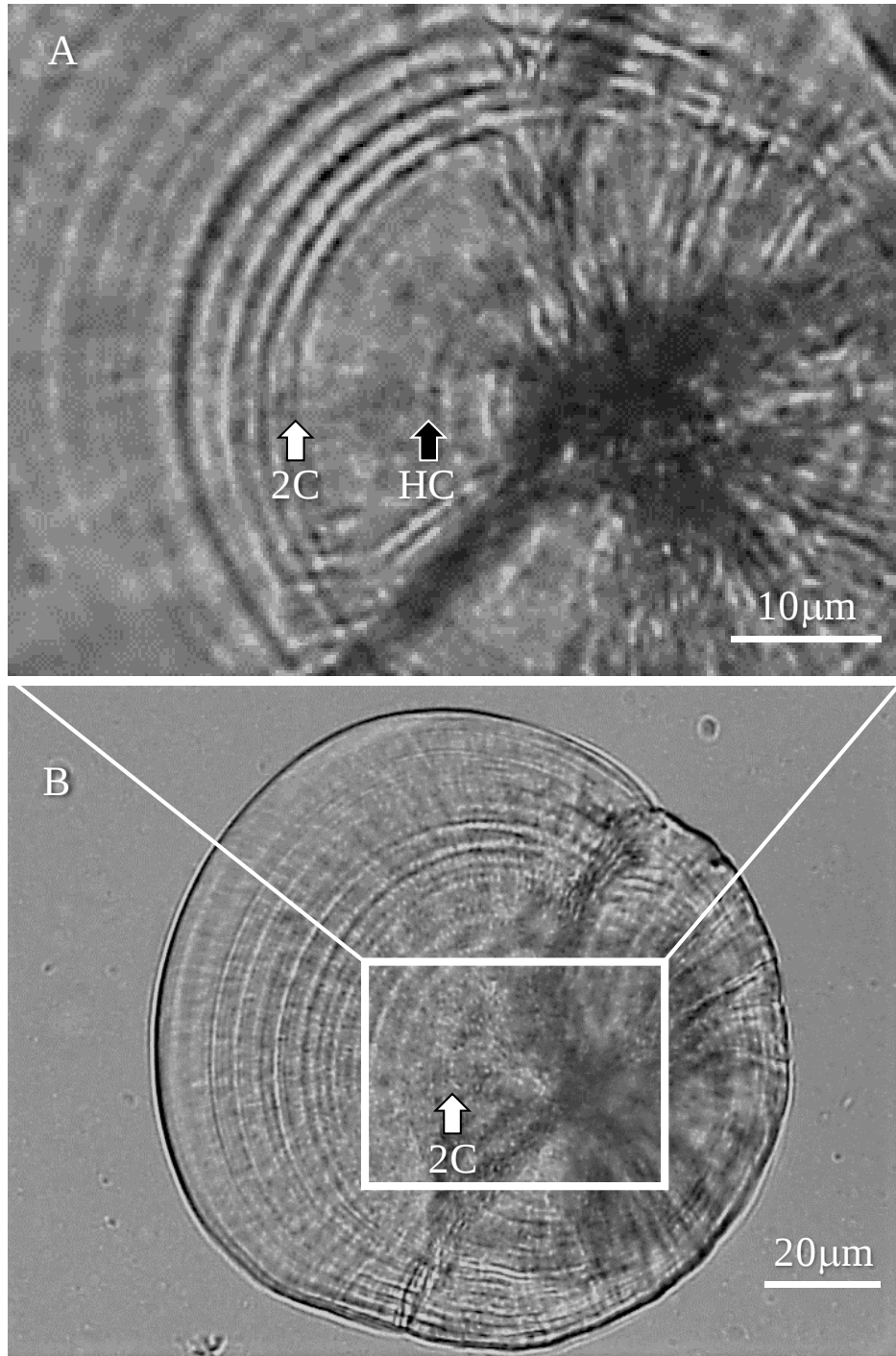


Figure 2-5 Lapillar otolith from wild larvae of yellow goosfish (13.4 mm NL). A: microstructure of the core area (HC: Hatch check; 2C: 2nd check as energy transition check), B: whole image of the lapillus

年 5 月 4 日で、最も遅くにふ化した個体は 2018 年 7 月 22 日であり、ふ化日に約 2 か月半の幅がみられた。

野外採集個体(7–42 日齢)の耳石輪紋幅をみると輪紋間隔の範囲は 1.4–2.1 μm , 平均値は $1.7 \pm 0.13 \mu\text{m}$ ($\pm$ 標準偏差)であった。耳石半径と脊索長の関係式に基づき、各日齢時における脊索長を back-calculation 法によって推定した。その結果、10 日齢の脊索長は $7.1 \pm 0.28 \text{ mm}$, 20 日齢では $8.8 \pm 0.49 \text{ mm}$, 30 日齢では $10.2 \pm 0.70 \text{ mm}$, 40 日齢では $12.4 \pm 0.70 \text{ mm}$ と見積もられた (Figure 2–6)。

2–4 考察

キアンコウ仔魚は 18 $^{\circ}\text{C}$ の条件下で、ふ化後 7 日目以降、扁平石や礫石上に形成される輪紋は日周輪であることが確認された。扁平石には耳石核が複数ある場合が多かったことから、輪紋幅の測定が困難であり、耳石径から体サイズを逆算精度の低下を招くことが考えられた。従って、本種の耳石日周輪解析には礫石を用いるのがよいと考えられた。

本研究で観察されたキアンコウの初期成長は、他のアンコウ属の記述と良く一致した (Hislop *et al.* 2001; Wright *et al.* 2002; La Mesa and De Rossi 2008; Hernández *et al.* 2015, 2019)。礫石の最初の輪紋はふ化時に形成され、この様な現象は white anglerfish, *Lophius piscatorius* (Hislop *et al.* 2001 ;Wright *et al.* 2002) でも観察されている。耳石輪紋は卵黄のう期には不明瞭であるが、卵黄を吸収

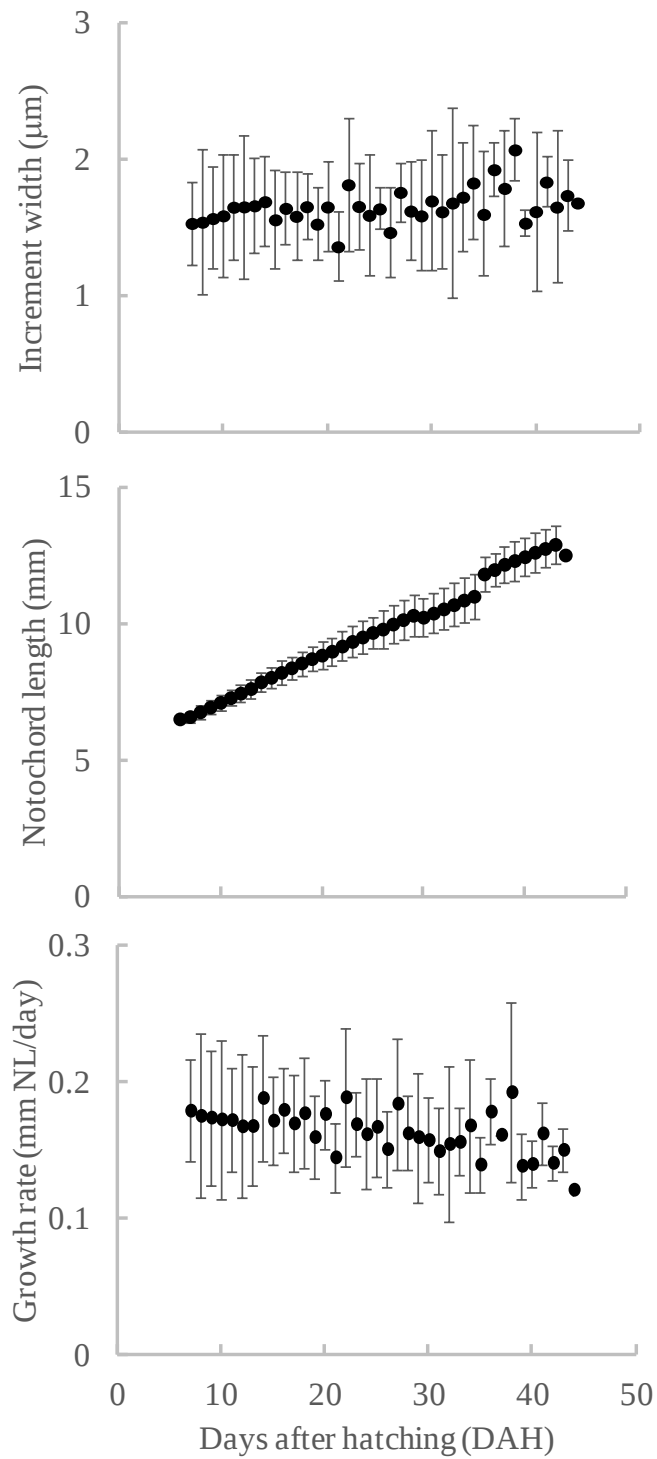


Figure 2-6 Relationships between age (increment count of lapillus + 6; DAH) and increment width, notochord length and growth rate (mm in NL / day) of wild yellow goosefish larvae

し尽くし摂餌を開始する頃から明瞭なものが形成されるようになる。アンコウ属の卵黄のう仔魚の耳石輪紋が不明瞭であることは, La Mesa and De Rossi (2008) や Hernández *et al.* (2015, 2019) などでも報告されている。また, La Mesa and De Rossi (2008) は, ふ化時の次に形成される明瞭な輪紋が内部栄養から外部栄養に転換する時期に形成されることを予想している。本研究では, 津軽海峡青森県沿岸で採集されたキアンコウ受精卵からふ化した仔魚を飼育して, 成長と耳石日周輪形成に関する知見が得られた。これらアンコウ属の耳石輪紋構造に関する予想に合致する結果が得られた。水温 18℃で飼育を行った結果, ふ化時の礫石半径の平均値は $15.0 \pm 1.44 \mu\text{m}$ ($\pm$ 標準偏差) であり, ふ化のタイミングで通常より太い輪紋 (1st チェック) は形成されるが, それ以降に形成される輪紋は不明瞭であることがわかった。卵黄はふ化後 6 日目に吸収され尽くし, 多くの個体が摂餌を開始する, いわゆる内部栄養から外部栄養への栄養源転換時に相当する 7 日目に明瞭な輪紋 (2nd チェック : 平均半径 $28.1 \pm 0.65 \text{ mm}$) が確認された。また, 2nd チェックより外側の輪紋は 1 日 1 本の割合で増加したことから, 本種の耳石上に形成される輪紋は日周輪であると結論づけられた。

野外で採集された仔魚の日齢を, 耳石日周輪を用いて推定した。推定されたふ化時期は主に 5–7 月であり, 津軽海峡東部における本種の産卵時期 4–6 月 (竹谷 2017) より 1 カ月遅いが, 卵期に費やす日数が必要であることを考慮すれ

ば、妥当なふ化時期と考えられる。これら仔魚の耳石輪紋幅の範囲は、1.4–2.1 μm , 平均値は $1.7 \pm 0.13 \mu\text{m}$ ($\pm$ 標準偏差)であり、これまでに報告されているアンコウ属の black anglerfish (*Lophius budegassa*) (耳石輪紋幅の範囲：1.3–2.8 μm , Hernández *et al.* 2015) や white anglerfish (*L. piscatorius*) (耳石輪紋幅の範囲：1.3–2.5 μm , Hernández *et al.* 2019) で求められた同一日齢範囲(ふ化から 40 日齢)における値と大きく異ならなかった。

水温と餌捕食の成功は、仔稚魚の成長に影響を及ぼす 2 大要因である (Heath 1992; Houde and Zastrow 1993)。本種について、発育の進んだ仔魚の採集例は少なく、どの海域を成育場に行っているかは明らかにされていない。また、仔魚の餌となる生物に関する情報も本論文の第 1 章で述べた知見のみである。今後、粒子追跡モデルを用いた卵・仔魚の輸送や成育場の把握および仔魚期の餌環境を把握し、加入量変動予測を実現する必要がある。

第3章 キアンコウの初期形態

3-1 目的

魚類の発育過程で体各部の相対成長が大きく変化するポイントがあり，それらは行動や生理的な変化に対応することが知られている（Osse *et al.* 1995; van Snik *et al.* 1997; Gisbert 1999）。したがって，発育段階ごとに形態を明らかにすることは，生活史初期における行動および生理的な変化を知る上で有益な情報となる（Dettlaff *et al.* 1993）。キアンコウ仔稚魚の形態について，断片的な記載はあるものの（水戸 1963 ; Kim 1976 ; 星野 2006），発育に伴う形態変化については明らかにされていない。

本章では，本種の生活史初期における成長と行動・生理的变化を解明する手がかりを得るため，飼育個体や野外採集個体を用いて仔魚の形態変化や体の各部位の相対成長を調べた。

3-2 材料と方法

飼育実験（第2章参照）と野外採集（第1章参照）で得られた仔魚を用いて，実体顕微鏡下で形態観察し，描画装置を用いて外部形態をスケッチした。以下に記す10か所については，0.1 mm 単位で測定を行った（Figure 3-1）。脊索長

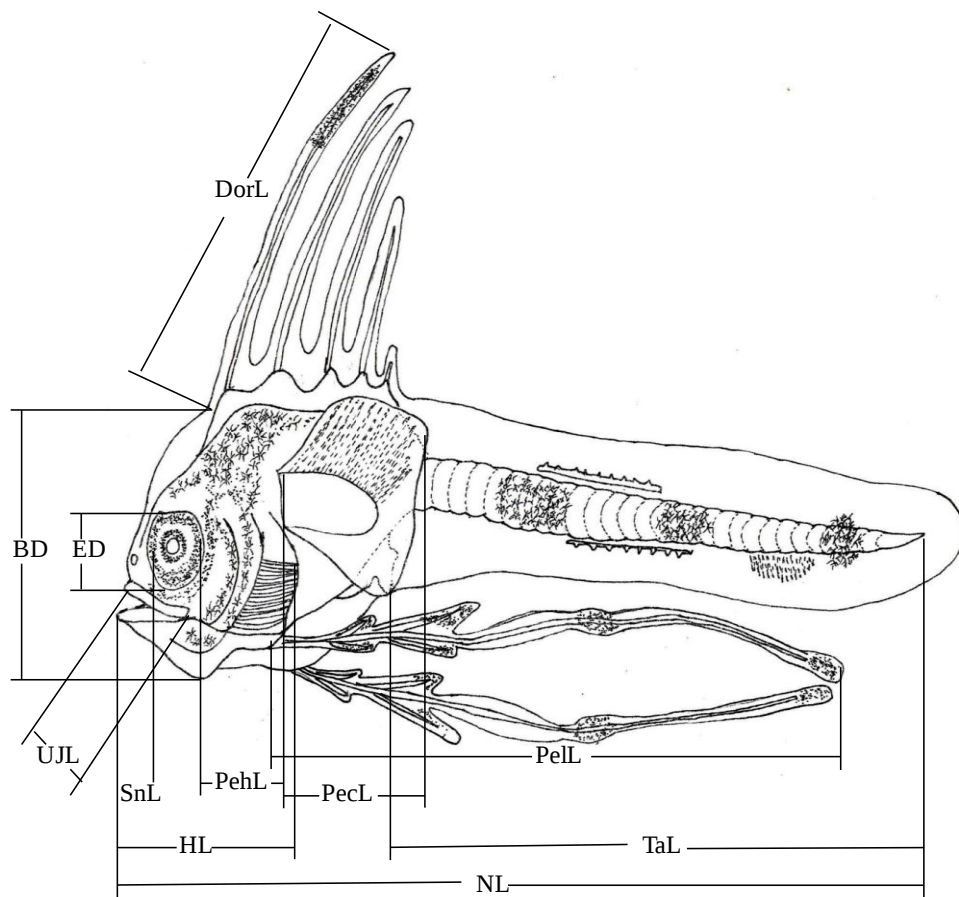


Figure 3-1 Measured parts on yellow goosefish larvae (NL: Notochord length, TaL: Tail length, HL: Head length, BD: Body depth, ED: Eye diameter, UJL: Upper jaw length, SnL: Snout length, PehL: Post-eye head length, PecL: Pectral fin length, PelL: Pelvic fin length, DorL: dorsal fin spine)

(Notochord length : NL) , 尾長 (Tail length: TaL) , 頭長 (Head length: HL) , 体高 (Body depth: BD) , 眼径 (Eye diameter: ED) , 上顎長 (Upper jaw length: UjL) , 吻長 (Snout length: SnL) , 眼後頭長 (Post-eye head length: PehL) , 胸鰭長 (Pectral fin length: PecL) , 腹鰭長 (Pelvic fin length: PelL) , 背鰭棘長 (Dorsal fin spine length: DorL) 。口径 (Mouth depth: MD) は代田 (1970) に従い上顎長に $\sqrt{2}$ を乗じた値を用いた。なお, 野外採集個体の腹鰭と背鰭棘は欠損が大きかったため, 測定から除外した。

アロメトリー式 ($y = ax^b$) を用いて体各部位間の相対成長式を求めた。ここで x は脊索長 (mm) , y は各部位長 (mm) , a は初期成長指数, b は相対成長係数を指す。本研究では, $b \geq 1.05$ を優成長, $0.95 \leq b < 1.0$ を等成長, $b < 0.95$ を劣成長とした。

3-3 結果

飼育個体の観察

ふ化後 1 日目の仔魚は水槽の表面や壁面付近に密集して遊泳はみられなかった。これら仔魚の平均脊索長は 4.3 ± 0.17 mm ($\pm$ 標準偏差) であり, 脊索後端は直線状で, 腹部の大半は卵黄で占められていた (Figure 3-2A) 。口は形成されているが完全には開いておらず, 眼は黒化していた。膜鰭は胴部中央背面から,

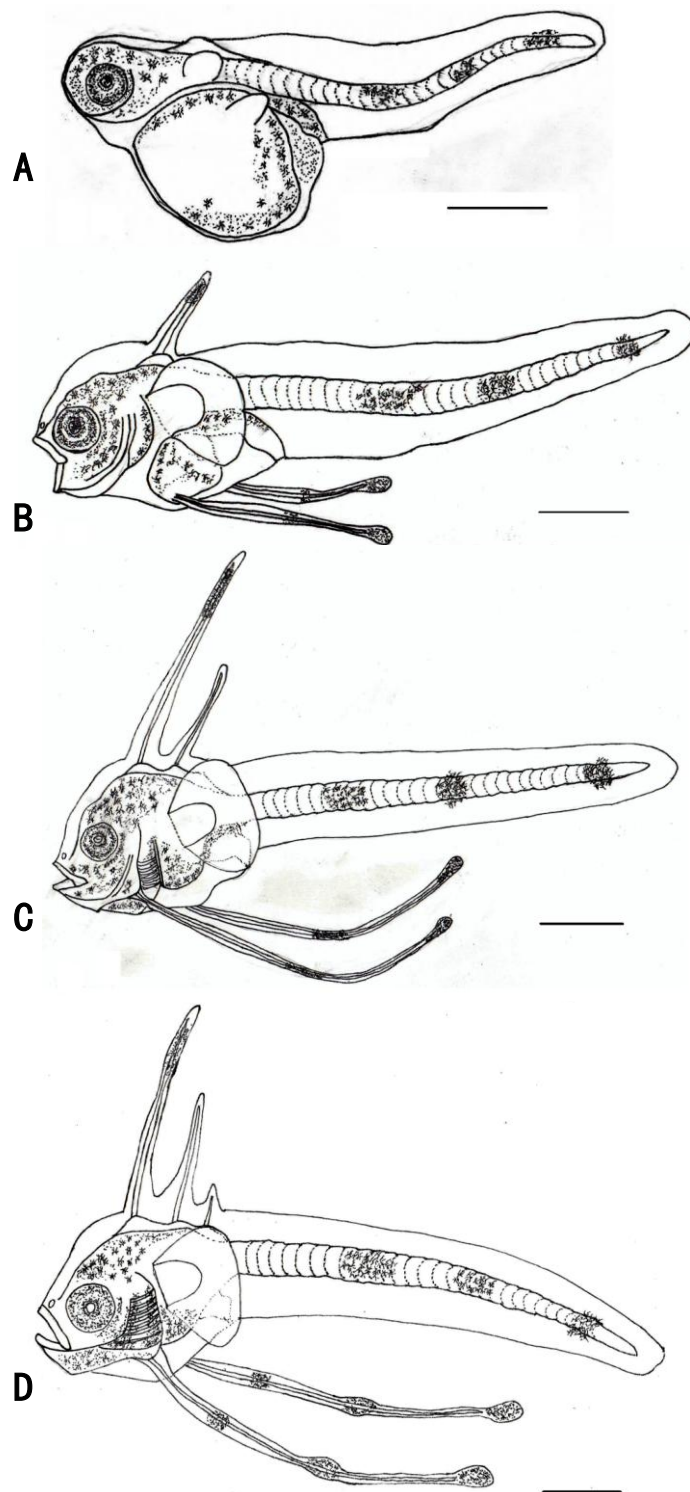


Figure 3-2 Development of larvae of reared yellow goosefish (A: 1 days after hatching (DAH) larva, 5.0 mmNL; B: 6 DAH larva, 6.3 mmNL; C: 10 DAH larva, 7.2 mmNL; D: 13DAH larva, 7.5 mmNL). Scale bars show 1mm

尾端を回って肛門直後に至る。体側に小さな腹鰭および胸鰭の原基が認められた。頭部後方の体背面の膜鰭内に背鰭棘の基底原基が認められた。また、各黒色素胞は伸張して樹枝状となって、頭頂部から卵黄のう表面にかけて顆粒状黒色素胞が密に存在した。体側では尾部に3群の黒色素叢がみられた。第6–11筋節にかけてのほか、第17–21筋節にかけての尾中央部、および第26–29筋節にかけての尾端に連続した樹枝状黒色素胞が存在し、尾端近くの膜鰭内にも数個の黒色素胞が認められた。

ふ化後6日目には水槽内を間欠的な動きで遊泳するのが観察された。これら仔魚の平均脊索長は 6.6 ± 0.15 mm で、卵黄は吸収され尽くしており、前屈曲期に進んでいた (Figure 3–2B)。頭部は発達し、上下両顎も形成されて、下顎先端は上顎よりも僅かに前方に突出し、鼻孔が形成されていた。胸鰭は膜鰭状で、第一背鰭棘の後方に第二の棘が現われた。腹鰭は伸びて、1本の鰭条が形成された。黒色素胞は加えて、消化管の下面および背鰭棘の先端にも現われ、頭部の黒色素胞が頭頂部全体を覆ったが、黒色素胞の増加以外は特に変化はみられなかった。

ふ化後10日目には水中を自在に遊泳するようになり、餌として与えたワムシを積極的に追う行動がみられた。平均脊索長は 7.1 ± 0.54 mm であり、上顎には小歯が約10本観察された。胸鰭は依然として膜鰭状であったが、腹鰭は著しく

伸長し、脊索長の約 2/3 に達し、黒色素叢が左右それぞれ 2 つ形成された (Figure 3-2C)。また、背鰭棘の突出が顕著になり、第 1 背鰭棘縁辺の黒色素胞が目立つようになった。第 2 背鰭棘はさらに伸長し、その長さは第 1 背鰭棘の約 45%に達した。

ふ化後 13 日目の平均脊索長は 7.1 ± 0.40 mm であり、上下両顎には約 20 本の小歯がみられた。胸鰭は左右対称で大きく、腹鰭の黒色素叢は 3 個に増加した (Figure 3-2D)。第 1 背鰭棘は脊索長の約 65%、第 2 背鰭棘は脊索長の約 30% まで伸長し、第 3 背鰭棘が観察された。

ふ化後 16 日目の平均脊索長は 7.2 ± 0.29 mm であり、脊索後端の腹側には下尾骨原基が形成されはじめていた (Figure 3-2E)。新たに 1 本の腹鰭鰭条が観察された。背鰭を観察した結果、第 4 背鰭棘が確認された。一方軟条は、背鰭および臀鰭にはまだ形成されていなかった。黒色素胞は、新たに腹鰭鰭条先端付近に樹枝状黒色素胞として出現した。

ふ化後 25 日目の仔魚は水槽内のどの層にも分布し、主に水平方向への遊泳行動が観察された。これら仔魚の平均脊索長は 8.8 ± 0.17 mm であり、発育段階としては、脊索後端の屈曲はまだみられない前屈曲期仔魚に相当した (Figure 3-2F)。腹鰭は 5 本の鰭条が形成され、背鰭には第 5 棘がみられ、第 12-19 筋節にかけて背鰭 8-9 条、臀鰭付近には 7-8 条の鰭条原基が出現し、胸鰭

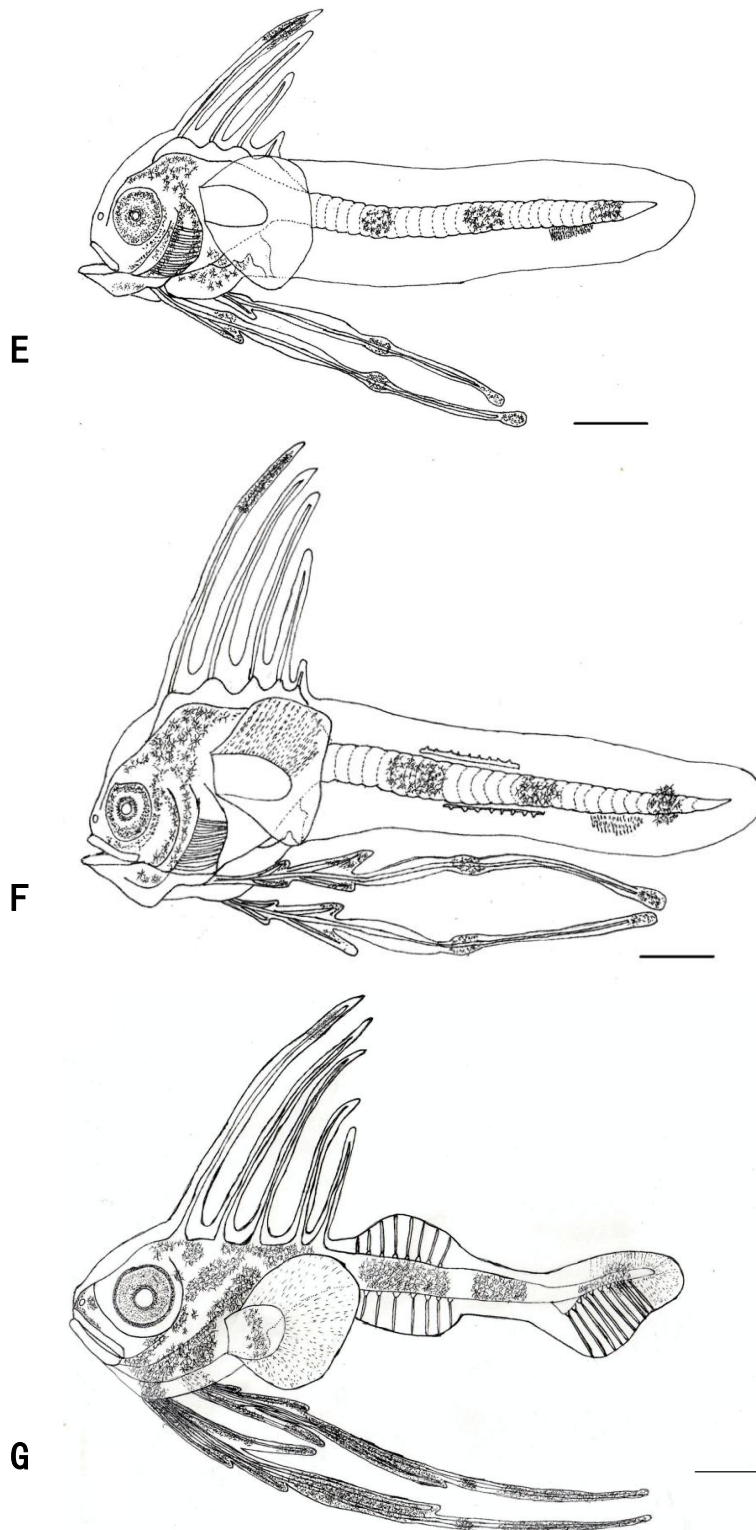


Figure 3-2 (Cont.) Development of reared larvae of yellow goosetfish (E: 16 DAH larva, 7.0 mmNL; F: 25 DAH larva, 8.5 mmNL; G: 40 DAH larva, 10.1 mmNL). Scale bars show 1mm

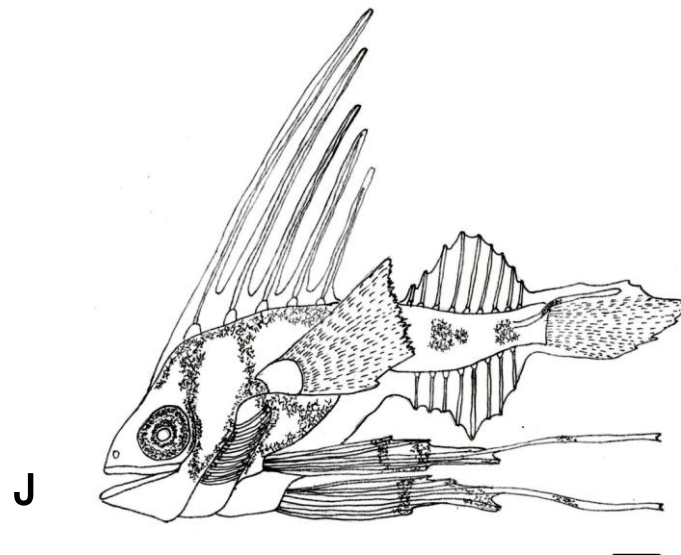
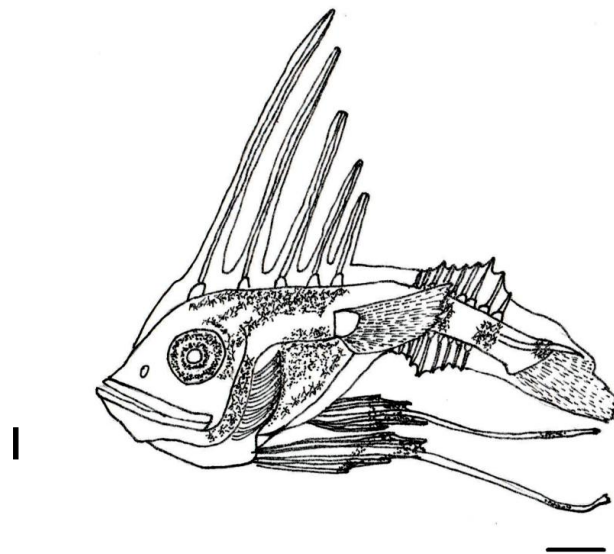
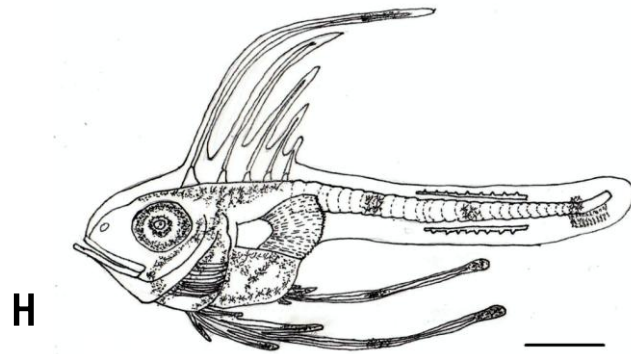


Figure 3-2 (Cont.) Development of wild caught larvae of yellow goosefish (H: 9.2 mmNL; I: 9.8 mmNL; J: 13.4 mmNL). Scale bars show 1mm

には鰭条原基が出現し始めていた。

2019年に青森県産業技術センター水産総合研究所で飼育されたふ化後40日目の仔魚（脊索長10.1 mm）を観察した結果、脊索末端は約45°屈曲し、尾部が大きくなり始めた屈曲期仔魚であった（Figure 3-2G）。頭胴部は前屈曲期よりも発達し、歯の数も増加していた。各鰭は発達し、腹鰭5軟条、背鰭5棘8軟条、臀鰭7軟条、尾鰭10軟条が観察され、胸鰭には鰭条原基が出現し始めていた。

体高の脊索長に対する割合は、ふ化後1日目の17%からふ化後10日目の24%まで増加した（Figure 3-3）。その後やや増加して、ふ化後25日目には27%になった。頭長の脊索長に対する割合は、ふ化後1日目の約11%からふ化後10日目の26%へ急激に増加した。その後、緩やかに増加し、ふ化後25日目には32%になった。眼径の脊索長に対する割合は、ふ化後1日目の5%から緩やかに増加し、ふ化後25日目には9%を示した。口径の脊索長に対する割合は、ふ化後2日目の5%から緩やかに増加し、ふ化後25日目には8%を示した。吻長の脊索長に対する割合は、ふ化後1日目の約2%からふ化後10日目には4%まで、ふ化後25日目には約7%まで増加した。眼後頭長の脊索長に対する割合は、ふ化後1日目の5%から、ふ化後10日目には10%まで増加し、ふ化後25日目には15%になった。

野外採集個体の観察

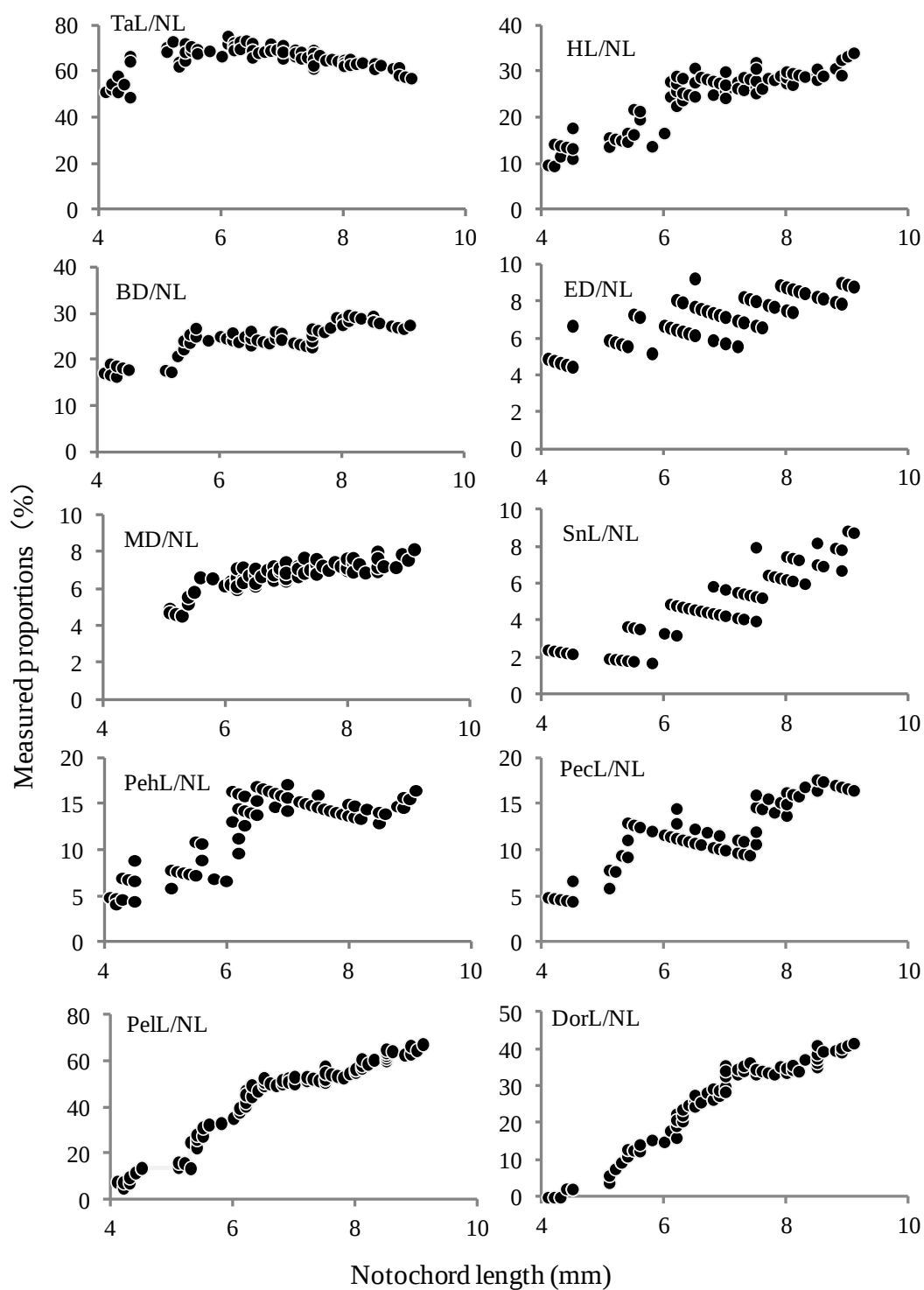


Figure 3-3 Changes in measured proportions of reared yellow goosefish larvae (NL: Notochord length, TaL: Tail length, HL: Head length, BD: Body depth, ED: Eye diameter, MD: Mouth depth, SnL: Snout length, PehL: Post-eye head length, PecL: Pectoral fin length, PelL: Pelvic fin length, DorL: dorsal fin spine)

飼育では得られなかった，発育の進んだ野外採集個体の形態観察を行った。

2014 年 7 月 26 日に噴火湾内で採集された脊索長 9.2 mm の仔魚 (Figure 3-2H)

を観察した結果，脊索後端は屈曲が始まっており，屈曲期仔魚と判定された。

前屈曲期仔魚から変化した点として，下尾骨や尾鰭鰭条原基の形成進行が挙げ

られた。2014 年 7 月 26 日に噴火湾内で採集された脊索長 9.8 mm の仔魚

(Figure 3-2I) および脊索長 13.4 mm の仔魚 (Figure 3-2J) を観察した結果，と

もに後屈曲期仔魚であった。前者は尾部に棒状骨が形成されており，周囲には

黒色素胞が多くみられ，尾鰭鰭条節は屈曲期よりも発達していた。後者の尾鰭

は正尾型に近く，脊索後端はほぼ 90°まで屈曲していた。また，背鰭や臀鰭の鰭

条が発達し，膜鰭は背鰭と尾鰭の間，および臀鰭と尾鰭の間を残して，他は消

失していた。

本種の仔魚の尾鰭後縁は下尾骨，尾鰭条の原基が出現し，脊索の後端が屈曲

し始める時期 (Figure 3-2H) に尾鰭後縁中央のやや下方にくびれが生じた。尾

鰭鰭条は，脊索長 10.1 mm (Figure 3-2G) で形成され始め，尾鰭は上下両葉に分

けることができ，下葉は上葉より大きく，尾鰭の鰭条は下葉内にあって最上部

の鰭条の先端の延長上にくびれた凹部があった。このくびれは脊索後端の屈曲

に伴って鰭膜上を背面方向に移動し，脊索長 9.8 mm (Figure 3-2I) のころに尾

鰭背縁基部に到達して縁は完成していた。

野外で採集された卵黄のう期から後屈曲期仔魚（屈曲期仔魚は 1 個体であったため、相対成長は求めている）を用いて、発育段階ごとに相対成長を調べた（Figure 3-4）。その結果、卵黄のう期はすべての部位で優成長を示した。前屈曲期も依然として優成長を示す部位（頭長、眼径、口径、吻長、眼後頭長、胸鰭長）は多いが、体高は等成長（ $b = 1.01$ ）、尾長は劣成長（ $b = 0.51$ ）を示した。後屈曲期は体高、眼後頭長、胸鰭長で優成長を示したが（順に $b = 1.36, 1.11, 1.65$ ）、尾長、頭長、眼径、口径、吻長は劣成長を示した（順に $b = 0.62, 0.84, 0.62, 0.68, 0.85$ ）。

3-4 考察

本種仔稚魚の形態については断片的な記載はあるものの（水戸 1963 ; Kim 1976 ; 星野 2006）、発育に伴う変化については不明な点が多い。本研究では、仔魚の飼育過程において観察された行動や形態変化および野外で採集された仔魚の形態的特徴を明らかにした。特に、鰭の形態変化は特徴的であった。

鰭の発達には遊泳力の増加につながるが、なかでも尾鰭は推進力を生み出すために重要である（Fuiman 1983）。尾鰭の形成は脊索末端の屈曲と同時に急速に進行し、屈曲とともに雄性能力が向上することが推定された。

胸鰭は仔魚の遊泳活動に重要であるが（Batty 1984）、卵黄のう期仔魚

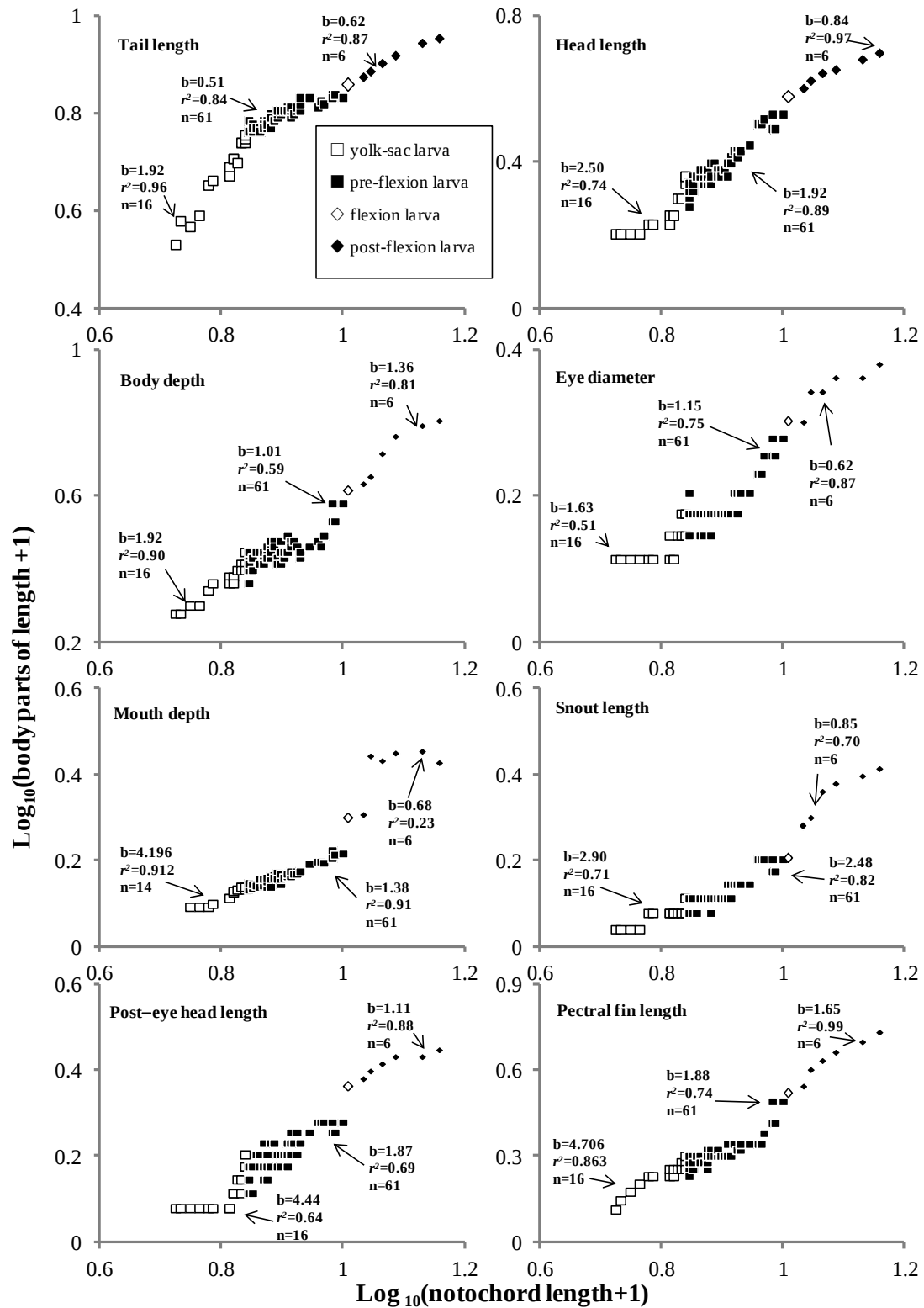


Figure 3-4 Allometric growth functions of morphometric measurements to notochord length (NL) wild yellow goosefish during larval stages.

(Figure 3-2A) では、擬鎖骨後部の体側部に腹鰭原基は認められるものの、膜状で未発達であった。脊索長 6.0 mm (Figure 3-2B) 前後で腹鰭は円形から梨形へと変化し、さらに脊索長 8.7 mm (Figure 3-2F) 前後には不規則な楕円形に変化することがわかった。背鰭について、脊索長 6.0 mm 前後で背鰭棘の前端部に 1 条が分化することからはじまり、ふ化後 25 日目には 5 棘を数えるようになった。背鰭および臀鰭は前屈曲期 (Figure 3-2F) に出現し、背鰭と臀鰭となる部位が凸状に隆起し始め、鰭条は屈曲期 (Figure 3-2H) に形成されることがわかった。従って鰭の形成は頭部から先に形成され、屈曲中にすでに胸鰭の鰭条数が揃い、後体部の鰭（背鰭下部、臀鰭、尾鰭）が遅れて形成される点が特徴的である。多くの海産魚類では、鰭の形成は後体部から前体部に向かって進行するが（松岡 1982）、これとは大きく異なることから、本種は発育とともに遊泳速度の向上を図るよりも、海水に対する中性浮力の維持に重点を置いた形態変化といえるだろう。前屈曲期以降、遊泳力の向上に関係すると考えられる尾長で劣成長を記録している点も、この傾向と矛盾しない。

仔魚について、頭部の成長は、口径、眼径および呼吸器の発達に関連する (Balon 1975; Liem 1981; Gisbert and Doroshov 2006)。仔魚の口径と摂餌する餌のサイズを調べ、本種仔魚は体長・体幅・体高などの長さの 3 次元的要素のうち、2 番目にあたる部分の長さが口径の 10-35%に相当する生物を摂餌することが確認さ

れている（第 2 章参照）。また，眼の発達は餌発見頻度を高めることが知られている（Koumoundouros *et al.* 1999）。卵黄のう期から前屈曲期にかけて脊索長に対する口径および眼径の相対成長は優成長を示したことから，後屈曲期までに急激に摂餌能力が向上するものと考えられた。

第4章 初期飼育方法の探索

4-1 目的

魚類資源の変動は、主として生活史初期の生残の良否によるとされており（例えば Houde 1987），この時期の生態的知見はその後の資源動向を予測するにあたり有益な情報となる。しかし，多くの海産魚類は生息域が広いため，野外調査のみで初期生態が明らかにされた例はほとんどない。したがって，野外調査を補うために飼育実験を行うことも，初期生態を明らかにする上で重要となる。

キアンコウ仔魚の飼育について，これまでに北海道水産試験場（佐藤 2002，試験研究は今 No.488「キアンコウのふ化仔魚の姿は、何ともユーモラス」<http://www.hro.or.jp/list/fisheries/marine/o7u1kr00000072sp.html>（2020年9月15日閲覧）），茨城県水産試験場（星野ら 2006）およびアクアマリンふくしま（松崎ら 2004，2004年度日本魚類学会要旨集「野外より得られた卵塊をもとに，孵化後71日間飼育した，キアンコウ *Lophius litulon* 仔魚の発育」）などで試みられている。近年では，青森県産業技術センター（鈴木・竹谷 2017）や北海道大学水産学部（Nakaya *et al.* 2017）で研究が行われている。しかし，これまでの飼育実験では，摂餌開始時（前屈曲期）にはワムシを摂餌するが，少し成長した後，多くの海産魚類の種苗生産で使用されているアルテミアノープリウスを給餌しても積極的に摂餌を行わず，成長停滞がみられ，稚魚期まで生残した例はない。また，

青森県産業技術センターで実施された本種の種苗生産試験で、ふ化仔魚は極表層に分布するが、卵黄を吸収し尽くし摂餌を開始する頃には表・中層へと分布層を変化させることを観察している（鈴木 私信）。

本章では、キアンコウの初期飼育技術を確立するため、遊泳および水槽内の分布に影響を与える比重の変化や餌の嗜好性変化など、仔魚の性状について調査を行った。

4-2 材料と方法

比重測定

仔魚の比重測定は、鈴木ら（2017）の手法に基づき、グリセリンで比重を調整した海水を用いる density-bottle 法で行った。グリセリン海水の比重は、電子密度計 (DMA35: Anton Paar 社, オーストリア) を用いて測定し、 $1.014\text{--}1.025\text{ g/cm}^3$ まで 0.001g/cm^3 間隔で段階的に密度を調整した人工海水系列を作成した。作成した人工海水は高さ 10 cm の 1 L 蓋付瓶で保管した。試験には、2016 年 5–6 月、2017 年 6–7 月に卵から飼育した個体を水槽から適宜抽出して用いた。仔魚は、MS-222（3-アミノ安息香酸エチル・メタンサルホン酸；SIGMA-ALDRICH 社, 米国）で麻酔し、脊索長を測定した後、ピペットで種々の密度の人工海水中に移し、仔魚が中間層で静止した人工海水の密度をその仔魚の体密度とした。

給餌試験

2019年6月18日に下北半島西岸の表層に浮遊していた卵帯をネットで採集し、水槽内でふ化させて使用した（水温：18℃）。仔魚の餌として摂餌開始期にはシオミズツボワムシ（以下、ワムシ）のみを給餌し、ワムシの摂餌が確認された後はこれに加え、ベトナム産アルテミアノープリウス（以下、アルテミアノープリウス）、冷凍コペポータ（ロウピン貿易株式会社、中国、以下コペポータ）および配合飼料（おとひめ B1、日清丸紅飼料株式会社、東京）も給餌した。仔魚はふ化後8日目までは毎日5個体、その後はふ化後13日目に20個体、23日目に2個体を水槽から抽出した。標本は90%エタノールで保管した後、測定と消化管内容物の観察を行った。

本実験における平均摂餌率は、仔魚の消化管中に各種の餌料が出現した数を測定尾数で割った値とした。キアンコウ仔魚の口径は代田（1970）に従い $\sqrt{2} \times$ 上顎長とした。生物餌料については、平均摂餌数は測定した仔魚1個体当たりの消化管中における餌の総数を測定尾数で割った値とした。餌サイズには、餌生物を3次的にみて2番目にあたる長さを用いた（Pearre 1980）。

4-3 結果

成長に伴う比重変化

ふ化日 1 日目（卵膜を破って外に出た日をふ化日とする）における仔魚（平均脊索長 4.6 ± 0.18 mm, $n = 8$ ）の比重は 1.016 ± 0.0007 であった（Figure 4-1）。その後仔魚の比重は増大し、ふ化後 3 日目（ 5.2 ± 0.19 mm, $n = 10$ ）には 1.021 ± 0.0028 に、ふ化後 5 日目（ 5.9 ± 0.29 mm, $n = 10$ ）には 1.023 ± 0.0000 まで増大した。しかし、その後ふ化後 26 日目（ 7.2 ± 0.51 mm, $n = 3$ ）まで大きな変化はみられず、比重は 1.022–1.023 の範囲で推移した。

消化管内容物の観察

ふ化日からワムシを給餌した結果、ふ化後 5 日目までにワムシを摂餌した仔魚はみられなかったが、ふ化後 6 日目（平均脊索長 6.9 ± 0.10 mm）に 40%，7 日目（ 6.9 ± 0.13 mm）には 60%の仔魚で摂餌が確認された（Figure 4-2）。仔魚の体サイズと摂餌した餌の種類やサイズを調べた結果を Figure 4-3 に示した。ふ化後 6 日目の仔魚（脊索長 6.9 mm）の口径は 0.64 mm であり、摂餌されたワムシの最大サイズは口径の約 20%に相当した。キアンコウ仔魚では、成長とともに摂餌可能な餌は徐々に大型化していくが、体幅 130 μ m 以下のワムシの摂餌は継続していた。給餌したコペポーダには（体幅サイズ範囲：50–350 μ m）様々なサイズが混合されていたが、脊索長 6.8–7.8 mm の仔魚が摂餌したコペポーダの体幅は 70–200 μ m であり、口径の 10–34%に相当した。アルテミアノープリウスの摂餌について、摂餌が確認された最小個体は脊索長 7.0 mm であり、脊索長

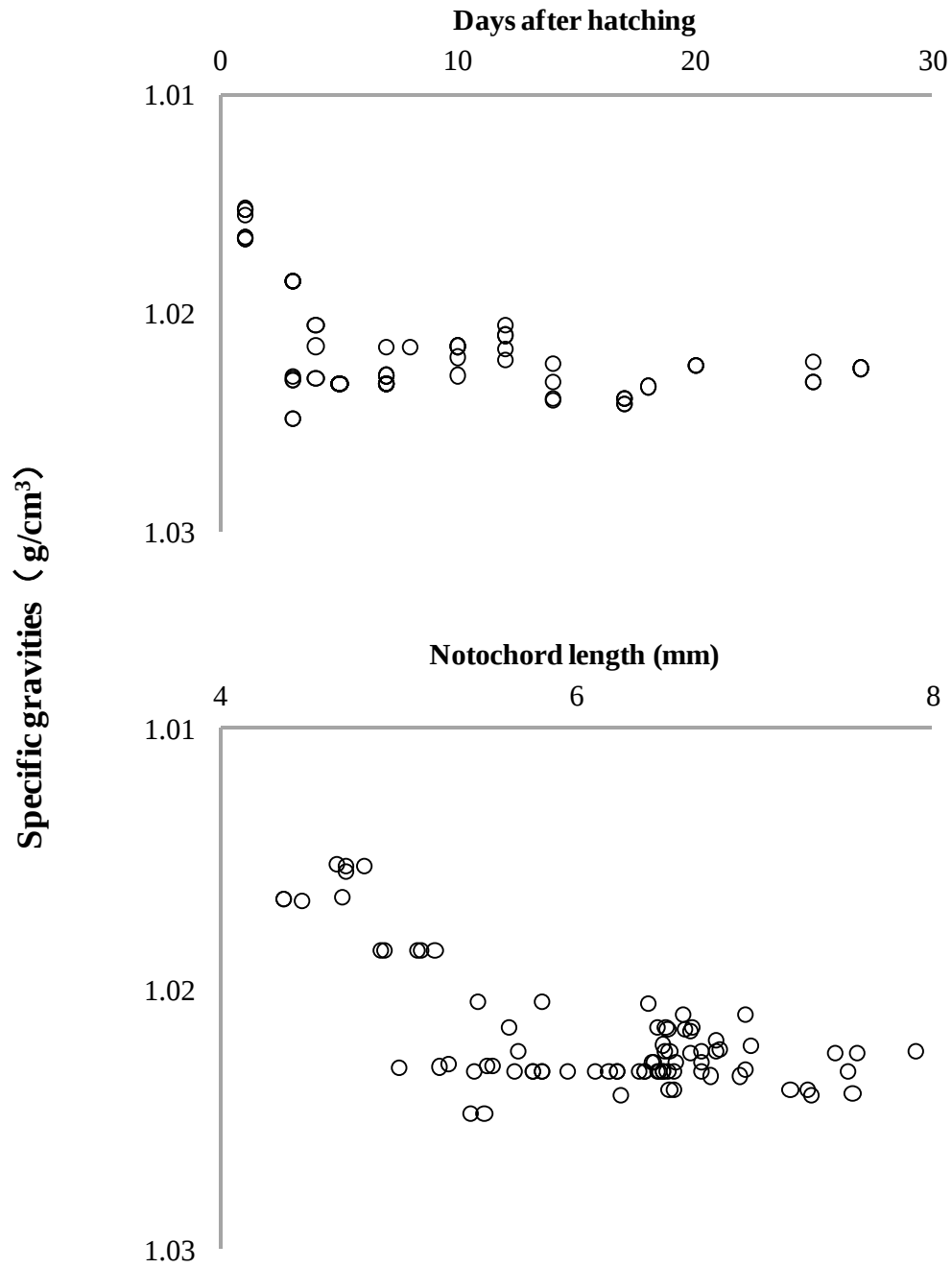


Figure 4-1 Temporal and ontogenetic change in specific gravities of yellow goosefish larvae. Dotted line shows the specific gravity of sea water (18°C)

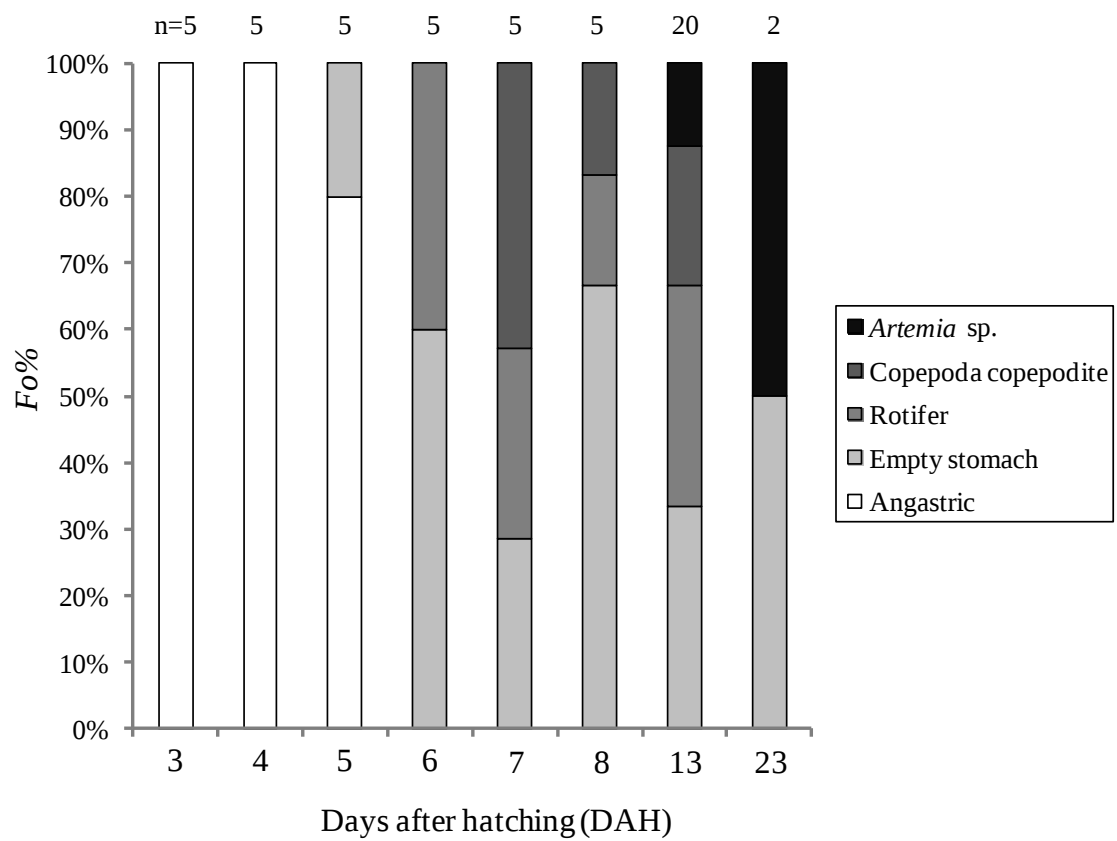


Figure 4-2 Percent frequency of occurrence ($Fo\%$) of yellow goosefish larvae by age (days after hatching)

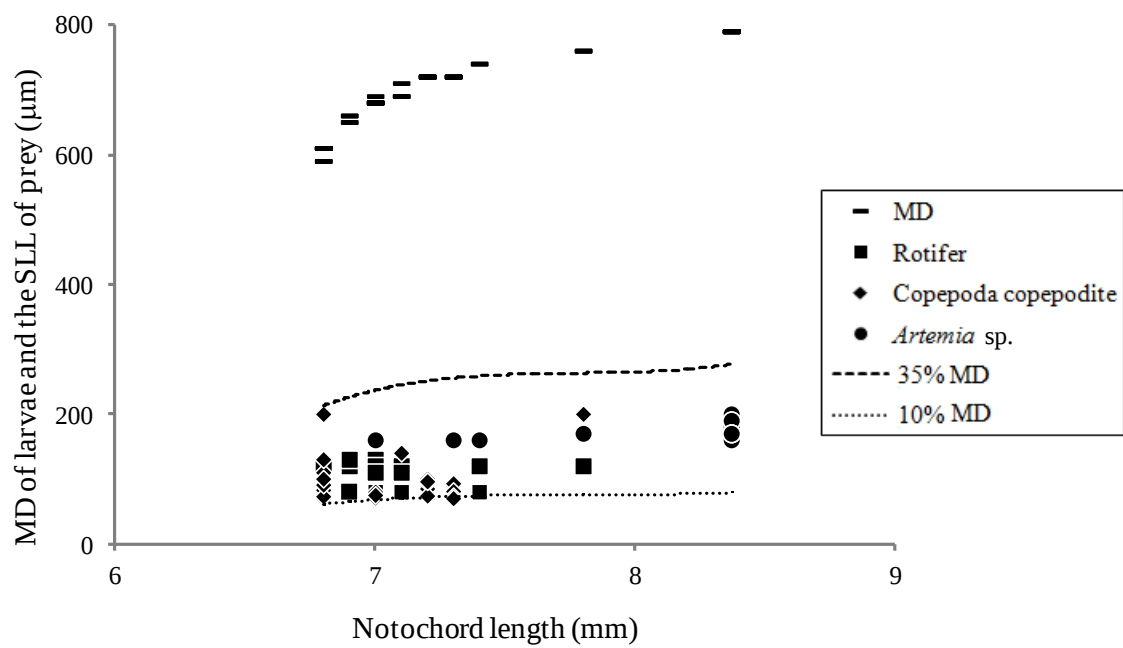


Figure 4-3 Relationship between notochord length of larval yellow goosefish and mouth depth (MD) or second largest length (SLL) of prey items

8.4 mm 以上になると水槽内で成長した大型のアルテミアノープリウスも摂餌していた (Figure 4-4)。仔魚が摂餌したアルテミアノープリウスは、口径の 20–25% に相当した。

4-4 考察

比重変化の意義

キアンコウのふ化仔魚の比重は約 1.016 であり、知見のあるヒラメ (安永 1988), イシダイ (Tanaka 1990), マダイ (Tanaka *et al.* 1991), クロダイ (北島ら 1994), アカガレイ (鈴木ら 2017) など他魚種の仔魚の比重 1.022–1.023 に比べて著しく小さかった。これは、キアンコウ仔魚が採集された沿岸域における海水の比重 (1.023 g / cm³ ; 水温 : 18.0℃ ; 塩分 : 33.0) よりも小さい値であり、本種のふ化仔魚は摂餌を開始するまでしばらくは極表層に分布した。これら卵黄のう期仔魚の比重の小ささは、遊泳力の乏しい時期に沈降してしまうことを避けるためと考えられた。しかし、摂餌を開始するまでに比重は徐々に増加して、摂餌を開始したふ化後 5 日目には他魚種並みの 1.023 になっていた。この比重の増加は、本種仔魚の鉛直的な移動を容易にし、摂餌成功確率を高めるための適応と考えられた。

飼育環境下における餌の選択

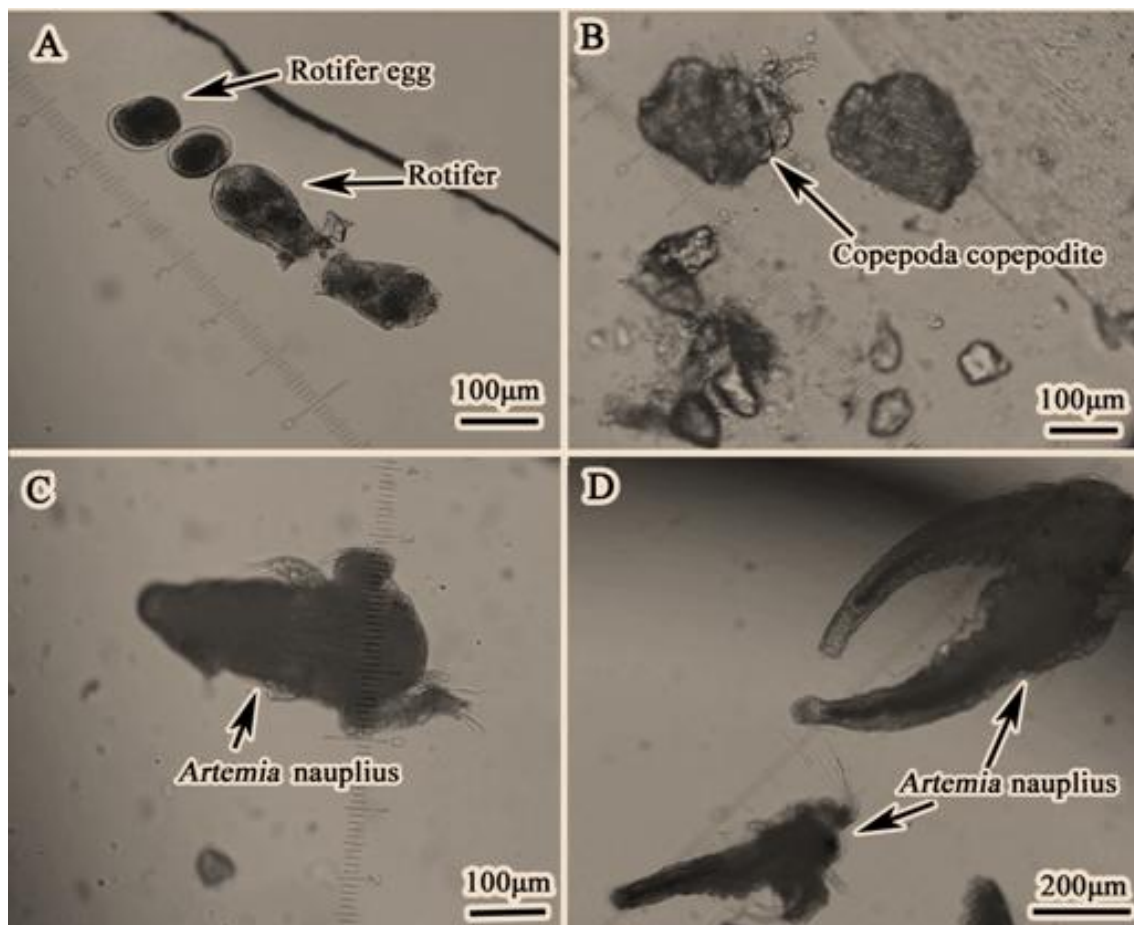


Figure 4-4 Gastrointestinal contents of larval yellow goosefish. A, B and C are 13 DAH and D is 23 DAH larvae

仔稚魚の口径は餌の大きさを、口幅は餌の体高もしくは体幅を規定し、口裂は餌を捕獲する機能を持つとされる (Yasuda 1960)。一般に、仔魚が摂餌する餌の大きさは口径が制限要因になっており、仔魚が摂餌する餌の大きさは口径の 25–50% に相当すると考えられている (代田 1970; Cuuha *et al.* 1999; Øtergaard *et al.* 2005)。餌に対する選択性は、捕獲可能な生物のうち見つけやすい餌を大きい方から順に摂餌していることを示すものが多い (魚谷ら 1978; 赤澤ら 2008)。

しかし、キアンコウ仔魚の場合、摂餌開始時においては、大小さまざまなサイズの餌 (ワムシ、アルテミアノープリウス、コペポード) を給餌したにもかかわらず、野外で得られた摂餌可能なサイズ範囲 (口径の 10–35%, 第 1 章) のうち、より小型のもの (口径の 20%) を選択的に摂餌する傾向が認められた。一般に餌の豊富な環境下では、食べる餌メニューの狭い「スペシャリスト」が、逆に餌の乏しい環境下では様々な餌をとる「ジェネラリスト」がそれぞれ摂餌効率の点から有利になることが知られている (佐原 2010)。飼育環境下において高密度で給餌されるワムシは、仔魚の口器サイズに対する体サイズが適切で、遊泳速度が高くないため、本種仔魚の初期摂餌の成功率を高め、摂餌開始期における減耗を回避するために効果的な餌となっている可能性が高い。

20 日齢の本種仔魚の胃内容物のサイズ組成の上限は口径の 35% であり、仔魚の成長に伴い口径に対する餌サイズの比率が増加することを示している。また、

摂餌状況を見ると、小型のアルテミアノープリウスよりも、成長した大型のアルテミアノープリウスを多く摂餌していた。他魚種ではアルテミアを給餌する際の問題点として、栄養成分、特に **n-3HUFA** が不足する場合があることが指摘されている（**Michael and Bori 1992**）。今のところキアンコウ仔魚の栄養要求に関する情報はなく、本実験で用いたアルテミアノープリウスが仔魚の栄養要求量を十分に満たしていなかった可能性も否定できない。今後、本種仔魚期の栄養要求に関しては、検討が必要である。

第5章 総合考察

本研究ではキアンコウを対象として、初期生態に関する研究（野外調査と飼育実験を併用して仔稚魚の成長生残に適した環境を把握する）や、資源の維持・増大方法の開発に取り組んだ。その結果、本種仔魚が何を摂餌し、どのように成長していくかという生態学的知見が得られた。

キアンコウ仔魚の形態は、尾鰭以外の鰭が伸長・巨大化し、中性浮力を維持するのに有利であった。また鰭の形成過程は、冬季や春季に出現する他の海産魚類仔魚とは異なり、遊泳速度の向上をある程度犠牲にした食性変化であった。津軽海峡周辺で夏季に出現する魚類の中では、ヒラメ *Paralichthys olivaceus* の仔魚の形態変化が参考になる。ヒラメは仔魚期にキアンコウと同様に背鰭の前半部の鰭条が伸長し、着底後収縮する（Seikai et al. 1986）。またヒラメ仔魚は他魚種に較べてカイアシ類コペポダイトへの依存度が低く、代わりに遊泳速度の遅い尾虫類（Alldredge 1976）を多く捕食する（長谷川ら 2003）。ヒラメを含む異体類仔魚の遊泳速度は、他魚種に較べて遅い（Bailey et al. 2005）。従ってキアンコウ仔魚も、摂餌開始期に逃避能力の低いワムシ類を捕食対象として特化させることで、生残率を高める再生産戦略であると考えられる。また海洋ではワムシ類の豊度はそれほど高くはなく、極沿岸域や汽水域で相対豊度が高い。キアンコウの卵が、ゼラチン状の卵体内でふ化することは、沿岸の海藻類など

に絡みつ়くことで、ワムシ類の多い極沿岸域にとどまることに適しているのかもしれない。一方でゼラチン状の卵帯は、自由浮遊する卵に較べて酸素の供給が滞る可能性がある。これを防ぐには擾乱しやすい極表層域や沿岸波打ち際などの酸素供給が十分な水域を選択する必要がある、そのためにも沖合へと流されにくい形態が必要と考えられ、産卵場が沿岸域に形成されるものと考えられる。

キアンコウ仔魚の大型の鰭の発達は、夏季産卵魚にのみ適した生態である可能性がある。海水の粘性は、水温 5℃では 30℃に較べて 2 倍に相当し、小型の生物ほど粘性の差が遊泳速度に強く影響を及ぼす。つまりキアンコウやヒラメなどの鰭が伸長する魚種が一定以上の遊泳速度を保つためには、粘性が低い必要があり、そのためには高水温期での産卵が担保されなければならない。ヒラメ仔魚の場合、低水温で飼育すると相対的に体高が減少し、ひょろ長い体形になることが知られており (Seikai *et al.* 1986)、表現型可塑性と考えられている。

仔魚以外にも夏季に出現するイセエビ類のフィロゾーマ幼生も、大型で長い脚を有し、長期浮遊しやすい形態を獲得している (Yoshimura *et al.* 1999)。キアンコウ仔魚の場合、ふ化直後はワムシ類を捕食可能な極沿岸域に生息し、その後は鰭を伸長させることで「沈まない」浮遊生活を送ることで、鉛直移動コストを削減し、大型の口器で、大型ではあるが夏季にも生息する完全肉食性のヤ

ムシ類を栄養源とする，という他の海産魚類にはみられない特殊な生活史を有するものと考えられる。

流速が速い津軽海峡域の極沿岸域でキアンコウの産卵が生じている理由は，摂餌開始期の極沿岸域への生活から，素早く分散できる沖合への移動が容易であるためかもしれない。津軽海峡の特徴は，流速の速い津軽暖流が周年流れる水域ではあるが，その津軽暖流は太平洋に抜けると北海道側では噴火湾まで，本州側では青森県沿岸までの大陸棚上で消失する恒流であり，広大な太平洋に分散する流れではない。つまり津軽海峡は流速が速いが，ある程度閉鎖された海域範囲にしか分散しないメリットがあり，個体群の維持に役立つ水域なのかもしれない。

今後本種の資源変動を予測するには，研究面では，本研究を参考として，飼育技術の確立と，生産された仔稚魚を用いた飼育実験を行い，卵・仔稚魚にとって好適な環境を把握し，遊泳力のない卵帯や遊泳力の弱い浮遊期仔魚を粒子と仮定して，高解像度沿岸粒子追跡モデル (Kuroda *et al.* 2014; 品田・黒田 2016) を用いて，輸送経路を解明することが望まれる。

要約

本研究では、キアンコウの資源の維持，増大を目的として，キアンコウの生活史初期における生態的知見の収集と飼育手法の探索を行った。得られた知見は以下に要約された。

1. 下北半島津軽海峡側沿岸で産卵された卵帯（凝集浮遊卵）や仔魚は，しばらくは付近に滞留することがわかった。しかし，発育の進んだ屈曲期および後屈曲期仔魚は下北半島沿岸で採集されず，下北半島東端の尻屋崎沖や噴火湾で採集された。当海域に生息する本種は初夏の津軽暖流の流路に沿った海域で生活史初期をすごすことが予想された。
2. 仔魚の消化管内容物を観察した結果，前屈曲期仔魚（脊索範囲：6.0–9.3 mm）はワムシ類とカイアシ類の卵が観察された。屈曲期仔魚（9.8 mm）では，これらに加え，カイアシ類コペポダイトとキタヤムシもわずかに観察された。後屈曲期仔魚（10.1–13.4 mm）はキタヤムシが多く観察された。
3. 飼育環境下（水温 18 °C）の成長について，ふ化時の脊索長は 4.3 ± 0.12 mm（Mean $\pm$ SD）であり，ふ化後 6 日目（ 6.6 ± 0.15 mm）には卵黄はほぼ吸収され尽くし，摂餌を開始した。ふ化後 12–20 日目にかけて成長の停滞はみられた。その後，再び成長がみられ，ふ化後 25 日目の脊索長は 8.8 ± 0.17 mm に達した。

4. 水温 18 °C で飼育を行った結果，ふ化時の礫石半径は $15.0 \pm 1.44 \mu\text{m}$ (Mean $\pm$ SD) であり，ふ化のタイミングで輪紋 (1st チェック) は形成されるが，それ以降に形成される輪紋は不明瞭であることがわかった。卵黄はふ化後 6 日目に吸収され尽くし，多くの個体が摂餌を開始する，いわゆる内部栄養から外部栄養への栄養源転換時に相当する 7 日目に明瞭な輪紋 (2nd チェック：半径 $28.1 \pm 0.65 \text{ mm}$ (Mean $\pm$ SD)) が確認された。また，2nd チェックより外側の輪紋は 1 日 1 本の割合で増加したことから，本種の耳石上に形成される輪紋は日周輪であると結論づけられた。
5. 耳石日周輪解析を行い，野外で採集された仔魚のふ化日を推定した。4 ヶ年のふ化日範囲は 2014 年が 6 月 12 日–7 月 7 日，2015 年が 5 月 4 日–5 月 26 日，2016 年が 7 月 11 日，2018 年が 6 月 11 日–7 月 22 日であった。
6. 野外採集個体 (7–42 日齢) の耳石輪紋幅は $1.4\text{--}2.1 \mu\text{m}$ ($1.7 \pm 0.13 \mu\text{m}$ (Mean $\pm$ SD)) であった。礫石半径と脊索長の関係式に基づき，各日齢における脊索長を back-calculation 法で求めた。その結果，ふ化後 10 日目の脊索長は $7.1 \pm 0.28 \text{ mm}$ (Mean $\pm$ SD)，20 日目は $8.8 \pm 0.49 \text{ mm}$ ，30 日目は $10.2 \pm 0.70 \text{ mm}$ ，40 日目は $12.4 \pm 0.70 \text{ mm}$ と見積もられた。
7. 仔魚の形態について，ふ化直後 ($4.3 \pm 0.17 \text{ mm}$ (Mean $\pm$ SD)) 眼は完全に黒化し，胸鰭腹鰭の原基および背鰭棘の基底原基が認められた。脊索長

6.6 ±0.15 mm で卵黄は吸収され尽くし、脊索長 7.1 ±0.54 mm で歯が分化した。脊索長 10.1 mm で脊索末端は 45°上屈して、尾部が大きくなり始めていた。鰭条を観察したところ、腹鰭 5 軟条、背鰭 5 棘 8 軟条、臀鰭 7 軟条、尾鰭 10 軟条を数え、胸鰭に鰭条の原基が出現し始めていた。脊索長 13.4 mm の仔魚の脊索末端はほぼ 90°上屈していた。

9. ふ化後 1 日目の仔魚の比重は 1.016 であり、一般的な海水 (1.023) よりも低い値を示し、極表層に分布することが示唆された。その後、ふ化後 5 日目には 1.023 まで増加した。その後 26 日目まで大きな変化はみられず、比重は 1.022–1.023 の範囲で推移した。海水と同様の比重を保つ意義として、鉛直的な移動を容易にして、摂餌成功確率を高めるための適応と考えられた。
10. 仔魚の餌生物を調べた結果、摂餌開始期には口径の 20%ほどの体幅を示すワムシが重要な餌となることがわかった。その後、仔魚の成長に伴い口径に対する餌料サイズの比率が増加することを示している。脊索長 7.0–7.8 mm の仔魚はワムシのほかアルテミアノープリウスを摂餌しており、この餌転換期における減耗は摂餌不良に起因するものではなく、栄養成分の偏りと関連するものと考えられた。

謝辞

本研究をとりまとめるにあたり、ご指導頂きました北海道大学大学院水産科学研究院資源生物学分野高津哲也教授およびご校閲の労と有益なご助言を賜った同研究院同分野の綿貫 豊教授に厚く御礼申し上げます。研究全般にわたりご協力頂いた北海道大学の中屋光裕准教授に感謝致します。

本研究をはじめるにあたり、様々な便宜を図っていただいた青森県庁の竹谷 裕平博士、貴重な標本を提供していただき有益な情報・コメントを頂いた青森県産業技術センター水産総合研究所の鈴木 亮氏、同研究所所長の野呂恭成博士に厚く御礼申し上げます。調査では易国間漁協の金田一善唯氏，風間浦村役場の富岡 宏村長，木村佑生氏をはじめ，産業建設課産業振興グループの方々，株式会社駒嶺商店代表取締役駒嶺剛一氏，北海道大学水産学部練習船うしお船長亀井佳彦准教授はじめ乗組員の方々に対して多大なる御協力を賜り，深く感謝の意を表します。また，2016–2020 年に資源生産学講座に在籍された院生・学生諸氏には，調査への協力に加え日常生活においても常に励ましをいただきましたこと厚く御礼申し上げます。最後に，長きにわたる留学研究生活を支援いただいた家族に対し，あらためて感謝の意を表します。

参考文献

Allredge A (1976) Appendicularians. *Scientific American*, 235: 94–105

赤澤敦司, 阪倉良孝, 萩原篤志 (2008) 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. *日本水*

産学会誌, 74 : 380–388

Bailey KM, Nakata H, Van del Veer HW (2005) The planktonic stages of flatfishes:

physical and biological interactions in transport processes. In: Gibson,

RN (Ed.), Flatfishes Biology and Exploitation. *Fish and Aquatic Resources Series*

No. 9. Blackwell Science, Oxford, UK, 94–119

Balon EK (1975) Terminology of intervals in fish development. *J Fish Res Board Can*,

32: 1663–1670

Batty RS (1984) Development of swimming movements and mass-culture of larval

herring (*Clupea harengus*). *J Exp Biol*, 110: 217–229

Campana SE (1990) How reliable are growth back-calculations based on otoliths?

Can J Fish Aquat Sci, 47: 2219–2227

Cortés E (1997) A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis

of stomach contents : application to elasmobranch fishes. *Can J Fish Aquat Sci*, 54:

726–738

- Cunha I, Planas M (1999) Optimal prey size for early turbot larvae (*Scophthalmus mazimus* L.) based on mouth and ingested prey size. *Aquaculture*, 175 : 103–110
- Dettlaff TA, Ginsburg AS, Schmalhausen OI (1993) Sturgeon fishes. Developmental biology and aquaculture. *Berlin, Springer Verlag*, p300
- Davies K, Ryan A, Taggart CT (2012) Measured and inferred gross energy content in diapausing *Calanus* spp. in a Scotian shelf basin. *J Plank. Res* 34: 614-325
- Fuiman LA (1983) Growth gradients in fish larvae. *J Fish Biol*, 23: 117–123
- Gisbert E (1999) Early development and allometric growth patterns in Siberian sturgeon and their ecological significance. *J Fish Biol*, 54: 852–862
- Gisbert E and Doroshov SI (2006) Allometric growth in green sturgeon larvae. *J Appl Ichthyol*, 22: 202–207
- 長谷川藍, 高津哲也, 伊村一雄, 南條暢聡, 高橋豊美 (2003) 陸奥湾におけるヒラメ *Paralichthys olivaceus* 仔魚の摂餌生態. 69 : 940–974
- Heath MR (1992) Field investigations of the early life stages of marine fish. *Adv Mar Biol*, 28: 1–174
- Hernández C, Landa J, Barrado J, Antolín A, Santos MB (2015) First estimates of age and growth of juvenile black anglerfish (*Lophius budegassa*), in north-eastern Atlantic waters. *Fish Res*, 161: 269–272

- Hernández C, Landa J, Antolín A, Barrado J, Villamor B (2019) Estimation of age and growth of juvenile angler *Lophius piscatorius* in the Bay of Biscay from otolith microstructure analysis. *Regional Studies Mar Sci*, 27: 1–6
- Hislop JRG, Gallego A, Heath MR, Kennedy FM, Reeves SA, Wright PJ (2001) A synthesis of the early life history of the anglerfish, *Lophius piscatorius* (Linnaeus, 1758) in northern British waters. *ICES J Mar Sci*, 58: 70–86
- Hjörleifsson E, Klein–MacPhee G (1992) Estimation of live standard length of winter flounder *Pleuronectes americanus* larvae from formalin–preserved , ethanol–preserved and frozen specimens. *Mar Ecol Prog Ser*, 82: 13–19
- 星野尚重, 市毛清記, 鈴木正伸, 山口安男, 豊島征司 (2006) キアンコウの飼育試験. キアンコウの飼育試験及び栽培漁業対象種としての検討. 茨城水試研報, 40: 11–28
- Houde ED (1987) Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am Fish Soc Symp*, 2: 17–29
- Houde ED, Zastrow CE (1993) Ecosystem– and taxon–specific dynamic and energetics properties of larval fish assemblages. *Bull Mar Sci*, 53: 299–335
- Houde ED (1997) Mortality. In: *Early life history and recruitment in fish populations* (ed. by RC Chambers & E Trippel). *Chapman and Hall Publications Ltd, London*.

173–196

Houde ED (2002) Mortality. In: *Fishery Science: the unique contributions of early life stages* (ed. by LA Fuiman & RG Werner). *Blackwell Science Publications Ltd*, Oxford. 64–87

Hunter JR (1981) Feeding ecology and predation of marine fish larvae. In “*Marine fish larvae - Morphology, ecology and relation to fisheries*” (ed. by RI Lasker). University Washington Press, Seattle. 37–77

Joh M, Takatsu T, Nakaya M, Imura K, Higashitani T (2003) Body-length shrinkage of marbled sole *Pseudopleuronectes yokohamae* larvae preserved in formalin and in ethanol solutions. *Aquacult Sci*, 51: 227–228

河野光久 (2010a) 日本海南西海域におけるキアンコウの資源管理に関する研究
– I 沖合底びき網によるキアンコウの漁獲実態. 山口県水産研究センター
研究報, 8: 31–36

河野光久 (2010b) 日本海南西海域におけるキアンコウの資源管理に関する研究
– II キアンコウの資源解析の試み. 山口県水産研究センター研究報告, 8:
37–43

河野光久 (2011) 日本海南西海域におけるキアンコウの生物特性. 山口県水産
研究センター研究報告, 9 : 115–118

Kendall AW Jr, Vinter B (1984) Development of hexagrammids (Pisces: Scorpaeniformes) in the northeastern Pacific Ocean. *NOAA Tech Rep NMFS Circ*, 2: i–iii+1–44

Kim YU (1976) On the morphology of larval stages of *Lophius litulon* (Jordan). *Bull Korean Fish Soc*, 9: 273–280

Kim DG, Im YJ, Kim JN, Lee HW, Jin S, Choi YJ, Baeck GW (2020) Maturity and Spawning of the Yellow Goosefish *Lophius litulon* in the Coastal Waters of Korea. *Korean J Fish Aquat Sci*, 53: 67–73

北島 力, 山根康幸, 松井誠一 (1994) クロダイ仔稚魚の発育に伴う比重の変化. *日本水産学会誌*, 60: 755–762

Knutsen GM, Tilseth S (1985) Growth, development, and feeding success of Atlantic cod larvae *Gadus morhua* related to egg size. *Trans Amer Fish Soc*, 114: 507–511

小林直人, 磯田 豊, 堀尾一樹 (2019) 初夏の噴火湾表層時計回り水平循環流の数値実験. *海の研究*, 28: 51–74

近藤正人 (1985) 東シナ海・黄海漁場の海況に関する研究— I. 50m 深及び底層における平均水温・塩分の分布. *西水研報*, 62: 19–66

小坂昌也 (1966) キアンコウの食生活. *東海大学紀要(海洋学部)*, 1: 51–70

Koumoundouros G, Divanach P, Kentouri M (1999) Ontogeny and allometric plasticity

- of *Dentex dentex* (Osteichthyes : Sparidae) in rearing conditions. *Mar Biol*, 135: 561–572
- Kuroda H, Takahashi D, Mitsudera H, Azumaya T, Setou T (2014) A preliminary study to understand the transport process for the eggs and larvae of Japanese Pacific walleye Pollock *Theragra chalcogramma* using particle-tracking experiments based on a high-resolution ocean model. *Fish Sci* 80: 127–138
- Lalli CM, Parsons TR (1997) Zooplankton. In “*Biological Oceanography: An Introduction*, (2nd ed.)”, Butterworth-Heinemann, Oxford. 74–111
- La Mesa M, De Rossi F (2008) Early life history of the black anglerfish *Lophius budegassa* Spinola, 1807 in the Mediterranean Sea using otolith microstructure. *Fish Res*, 93: 234–239
- Liem KF (1981) Larvae of air-breathing fishes as countercurrent flow devices in hypoxic environments. *Science*, 211: 1177–1179
- 松岡正信 (1982) マダイの脊柱と尾骨の発達. *魚類学会誌*, 29 : 285–294
- Michael WD, Bori LO (1992) Comparison of growth, behavior and lipid concentrations of walleye pollock *Theragra chalcogramma* larvae fed lipid-enriched, lipid-deficient and field-collected prey. *Mar Ecol Prog Ser*, 90: 23–30
- 水戸 敏 (1963) 日本近海に出現する浮游性魚卵-X^{1, 2}タラ目およびアンコウ目

魚類学雑誌, 11(3/6) : 103–113

Nakaya M, Takeya Y, Suzuki R, Noro K, Gao W, Takatsu T (2017) The effect of temperature on the early development and starvation tolerance of yellow goosefish

Lophius litulon. *Aquacult Sci*, 65: 251–254

Osse JWM, van den Boogart JGM (1995) Fish larvae, development, allometric growth, and the aquatic environment. *ICES Mar Sci Symp*, 201: 21–34

Øtergaard P, Munk P, Janekarn V (2005) Contrasting feeding patterns among species of fish larvae from the tropical Andaman Sea. *Mar Biol*, 146 : 595–606

Park JM, Huh SH, Jeong JM, Baeck GW (2014) Diet composition and feeding strategy of yellow goosefish, *Lophius litulon* (Jordan, 1902), on the southeastern coast of Korea. *J Appl Ichyol*, 30: 151–155

Pearre SJ (1980) The copepod width–weight relation and its utility in food chain research. *Can J Zool*, 58: 1884–1891

Pinkas LM, Oliphant S, Iverson ILK (1971) Food habits of albacore, Bluefin tuna and bonito in California water. *State of California the Resources Agency Department of Fish and Game Fish Bulletin*, 152: 1–105

佐原雄二 (2010) 採餌生態, 「魚類生態学の基礎 (塚本勝巳編)」 恒星社厚生閣.
東京 202–213

Segers H (2007) Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. *Zootaxa*, 1564: 1–104

Seikai T, Tanangonan JB, Tanaka M (1986) Temperature influence on larval growth and metamorphosis of the Japanese flounder *Palalichthys olivaceus* in the laboratory. *Bull Jan Soc Sci Fish*, 52: 977–982

品田晃良, 黒田 寛 (2016) 高解像度沿岸モデルの可能性と現在の取組. *黒潮の資源海洋研究*, 17: 6

代田昭彦 (1970) 魚類稚仔期の口径に関する研究. *日本水産学会誌*, 36 : 353–368

Sponaugle S (2010) Otolith microstructure reveals ecological and oceanographic processes important to ecosystem-based management. *Environ Biol Fish*, 89: 221–238

鈴木孝行 (1993) キアンコウについて. *北水試だより*, 22: 29–31

鈴木孝太, 中屋光裕, 柳 海均, 松田泰平, 高津哲也 (2017) アカガレイ卵・仔稚魚期の比重変化および卵発生速度と水温の関係. *日本水産学会誌*, 83: 580–588

鈴木 亮, 竹谷裕平 (2017) 「キアンコウ」の初期飼育試験～初期生態の解明に向けて～. *豊かな海*, 43 : 3–6

Takatsu T, Suzuki Y, Shimizu A, Imura K, Hiraoka Y, Shiga N (2007) Feeding habits

of stone flounder *Platichthys bicoloratus* larvae in Mutsu Bay, Japan. *Fish Sci*, 73: 142–155

竹谷裕平，奈良賢静，小坂善信（2013）バイオロギングによるキアンコウの行動解析. *水産技術*, 61: 1–15

竹谷裕平，高津哲也，山中智之，柴田泰宙，中屋光裕（2017）青森県周辺海域におけるキアンコウの背鰭第一棘による年齢査定法の検証. *日本水産学会誌*, 1: 9–17

竹谷裕平（2017）青森県周辺海域におけるキアンコウの生態および資源に関する研究. *北海道大学大学院水産科学院博士論文* p195

田中 克（1980）海産仔魚の摂餌と生残(I). 天然海域における食性. *海洋と生物*, 11: 440–447

Tanaka Y（1990）Change in the eggs and larval densities of striped beakperch (Pisces ; Oplegnathidae) during development. *Mem Fac Agr Kinki Univ*, 23: 19–24

Tanaka Y, Mukai Y, Takai K, Kumai H（1991）Chemoreception and vertical movement in planktonic larvae of red sea yolk-sac bream *Pagrus major*. *J Appl Ichthyol*, 7: 129–135

Terazaki M（1993）Deep-sea adaptation of the epipelagic chaetognath *Sagitta elegans* in the Japan Sea. *Mar Ecol Prog Ser*, 98: 79–88

- 富永 修（1991）北海道西部沿岸域におけるキアンコウ漁獲量の急増．*北海道立水産試験場研究報告*, 36: 13–17
- 魚谷逸郎，出羽 敦，浅井克敏（1978）カタクチシラスの食性と摂餌選択について．*日本水産学会誌*, 44 : 427–434
- van Snik GMJ, van den Boogaart JGM, Osse JWM (1997) Larval growth patterns in *Cyprinus carpio* and *Clarias gariepinus* with attention to fin fold. *J Fish Biol*, 50: 1339–1352
- Wilke T, Ahlrichs WH, Bininda ORP (2020) The evolution of Synchaetidae (Rotifera: Monogononta) with a focus on *Synchaeta*: An integrative approach combining molecular and morphological data. *J Zool. Sys. Evol. Res.* DOI: 10.1111/jzs.12378
- Wright PJ, Woodroffe DA, Gibb FM, Gordon JDM (2002) Verification of first annulus formation in the illicia and otoliths of white anglerfish, *Lophius piscatorius* using otolith microstructure. *ICES J Mar Sci*, 59: 587–593
- Wołowicz M, Szaniawska A (1986) Calorific value, lipid content and radioactivity of common species from Hornsund, Southwest Spitsbergen. *Polar Res* 4 n.s.: 79-84
- 山田梅芳，時村宗春，堀川博史，中坊徹次（2007）*東シナ海・黄海の魚類誌*. 東海大学出版会，静岡．331–338
- 安永義暢（1988）ヒラメ仔稚魚の生理生態に関する研究．*水工研報告*, 9: 9–164

- Yoneda M, Tokimura M, Fujita H, Takeshita N, Takeshita K, Matsuyama M, Matsuura S (2001) Reproductive cycle, fecundity, and seasonal distribution of the goosefish *Lophius litulon* in the East China and Yellow seas. *Fish Bull*, 99: 356–370
- Yoshimura T, Yamakawa H, Kozasa E (1999) Distribution of final stage phyllosoma larvae and free-swimming pueruli of *Panulirus japonicus* around the Kuoshio Current off southern Kyusyu, Japan. *Mar Biol*, 133: 293–306