

ドロクイ属仔稚魚の成長に伴う移動：内湾に依存した初期生活史

上原匡人^{1,2†}, 立原一憲³Habitat shift with growth of larval and juvenile *Nematalosa* spp.: Bay-dependent early life historyMasato UEHARA^{1,2†} and Katsunori TACHIHARA³

本研究では、沖縄海域で漁獲されるドロクイ属2種 (*Nematalosa japonica* and *N. come*) について、仔稚魚の出現様式、成長、骨格系の発達、食性を明らかにした。両種の孵化仔魚は、はじめ湾内の沖合に分布し、尾鰭による推進力の獲得に伴い孵化後10日、体長10 mmで波打ち際に接岸した。接岸場所としては、砂質干潟が選択され、主にカイアシ類を摂餌して成長し、変態期仔魚に相当する孵化後30日、15 mmで泥質干潟へ移動した。このとき、効率的な推進力や操縦性の向上など高い遊泳能力を有し、能動的に移動していると考えられた。移動後も、主にカイアシ類を摂餌し、22 mmからデトリタス食へ食性を変化させた。両種は、泥質干潟と近隣の浅海域で成長を続け、孵化後1年で約100 mmに達した。このように、両種にとって浅海域、特に干潟域が、ごく初期の成育場として極めて重要であり、近年の人為的な干潟域環境の消失は、両種の成育場を消失させることになると考えられた。両種の健全な個体群を維持していくために、沿岸浅海域の保全が不可欠である。

Two *Nematalosa* species, *N. japonica* and *N. come*, are valuable target species for local fisheries in the Okinawan region of Japan. We examined the occurrence patterns, growth, osteological development, and feeding habits of two *Nematalosa* species collected from Nakagusuku Bay, Okinawa Island, Ryukyu Archipelago. Preflexion larvae first occurred in offshore areas and thereafter recruited to sandy tidal flats as they developed swimming abilities. The timing of recruitment to the sandy tidal flats occurred 10 days (10 mm) after the hatching of both species. Postflexion larvae and juveniles occurred mainly at sandy tidal flats and tidal mudflats, respectively. Metamorphosing larvae occurred in both habitats. These findings suggest that the larvae moved from sandy tidal flats to tidal mudflats during the metamorphosis phase. This phase is recognized as a semi-complete period in which swimming ability is attained, thus active movement can be assumed. The timing of this directed movement occurred *ca.* 30 days (15 mm) after hatching. The main food of larvae and juveniles (<22 mm) were calanoid copepods, and juveniles (>22 mm) began to feed on detritus. Juveniles inhabited and grew up in the tidal mudflats and adjacent shallow areas, and reached to *ca.* 100 mm one year after hatching. Shallow areas, especially tidal flats, are considered to be an important nursery area for larval and juvenile stage of these two *Nematalosa* species. Recent artificial environmental changes in Okinawa Island could reduce potential nursery areas for these species. Therefore, shallow habitats should be conserved to preserve the populations of the two species.

Key words: *Nematalosa japonica*, *Nematalosa come*, sandy tidal flats, tidal mudflats, habitat use

2015年11月13日受付, 2016年10月14日受理

¹ 琉球大学大学院理工学研究科, 〒903-0213 沖縄県中頭郡西原町字千原1

Graduate School of Engineering and Science, University of the Ryukyus, 1 Senbaru, Nishihara-cho, Nakagami-gun, Okinawa 903-0213, Japan

² 現所属 沖縄県水産海洋技術センター本部駐在, 〒905-0212 沖縄県国頭郡本部町大浜853-1

Present: Motobu Resident Office of Okinawa Prefectural Fisheries Research and Extension Center, 853-1 Ohama, Motobu, Okinawa 905-0212, Japan

³ 琉球大学理学部海洋自然科学科, 〒903-0213 沖縄県中頭郡西原町字千原1

Laboratory of Fisheries Biology and Coral Reef Studies, Faculty of Science, University of the Ryukyu, 1 Senbaru, Nishihara-cho, Nakagami-gun, Okinawa 903-0213, Japan

† ueharmst@pref.okinawa.lg.jp

はじめに

ドロクイ属 *Nematalosa* は、インド・西太平洋に広く分布するニシン科の魚で、我が国では、ドロクイ *N. japonica* Regan, 1917 とリュウキュウドロクイ *N. come* (Richardson, 1846) が確認されている (Whitehead, 1985; 青沼・柳下, 2013). 前種は沖縄島以北の南日本に、後種は奄美大島以南の琉球列島に分布し (上原ら, 2015a), 両種ともに“あしちん”の方言名で混称される沖縄県の漁獲対象種である (吉野, 2005; 上原ら, 2015a, 2015b).

両種に関する研究では、分布や生息環境 (上原ら, 2015a), 年齢と成長 (Uehara et al., 2009), 成熟特性 (Uehara and Tachihara, 2012, 2015), 漁業実態 (上原ら, 2015a, 2015b) が報告されているが、初期生活史に関する研究例は少なく、成長に伴う形態変化や仔稚魚期の成育場に関する知見に限られる (加納・上原, 2015; 上原・立原, 2016). 魚類の初期生活史は、資源変動機構を理解するうえで、また、沿岸浅海域の環境保全を考えるうえで極めて重要な研究課題である (望岡ら, 2015). 沖縄県水産海洋技術センターでは、継続的な市場調査が実施されており、仮想個体群解析 (virtual population analysis: VPA) による資源量推定に必要な両種の漁業情報が蓄積されている。資源量推定を行う上で、加入量の動向は不可欠な指標の1つであり、直近数年 (例えば3年) の平均値をとる場合も少なくない。これは、多くの魚種で初期生活史が不明なため、加入量の長期的なモニタリングが行えず、機械的に判断する例が少なくないことを意味する。より正確な資源量推定を行うためには、加入量の動向をモニタリングすることが必須となるが、両種の場合、ヤマトミズン属 *Amblygaster* やミズン *Herklotsichthys quadrimaculatus* とは異なり、漁獲量の動向から新規加入量を推定することが困難である (上原ら, 2015b).

一方、沖縄県の自然海岸や浅海域は、消失の一途を辿っている。両種は20 m以浅の浅海域で産卵し (Uehara and Tachihara, 2012, 2015; 上原ら, 2015a), 仔稚魚がタイプの異なる2種類の干潟 (砂質と泥質) を利用することが知られているが (加納・上原, 2015), 詳細な初期生態は不明である。近年、仔稚魚の生息場所が複数ある場合、成魚個体群の形成に大きく貢献している場所が成育場と定義されており (Beck et al., 2001; Dahlgren et al., 2006), 単に出現の有無のみを論じるのではなく、生活史を考慮に入れた各生息環境の貢献度を検討することが求められる。また、沖縄島の中城湾と羽地海域のドロクイ個体群では、遺伝的集団構造が異なることが明らかにされており (Imai et al., 2013), 海域単位の環境保全が個体群の維持に不可欠であることが指摘されている (加納・上原, 2015; 上原ら, 2015a). このように、ドロクイ属2種の初期生活史の解明は、資源管理の視点における加入量変動および環境保全の視点からの沿岸生態系への再評価にとって、重要な意義を

もつと考えられる。

本研究では、沖縄島中城湾で得られたドロクイ属仔稚魚について、経月的・場所的変化、耳石微細輪紋に基づく日齢査定、骨格系の発達および食性を調べ、各干潟の利用様式を明らかにし、干潟の成育場としての意義を論議した。また沿岸環境の改変が個体群に及ぼす影響について検討した。

材料と方法

仔稚魚の採集

調査は、沖縄島中南部の東岸 (26°15'N, 127°72'E) に位置する中城湾の干潟5地点と沖合7地点で行った (Fig. 1). 広範囲な発育段階の標本を得るために、仔稚魚の採集には、小型曳網、投網、シラスパッチ網、稚魚ネットを用いた。干潟での採集は、2005年4月–2006年4月に毎月1回、砂質干潟2ヶ所 (北中城・中城泊) と泥質干潟3ヶ所 (川田・泡瀬・佐敷) で、小型曳網 (幅4 m, 丈1 m, 目合1 mm) を用いた。膝から腰程度の水深帯を汀線と並行に50 m曳網し、各地点で1調査ごとに2, 3回繰り返した。本研究における干潟の底質は、加納・上原 (2015) の区分に従った。また、2003年9月–2006年4月 (2004年10月–2005年3月を除く) には、川田で投網 (7節, 21節, 26節) による採集も併用した。採集物は、冷蔵して持ち帰り、選別後、70%エチルアルコールで保存した。

沖合での採集は、シラスパッチ網 (袖網長約68 m, 袖網の丈約21 m, 袋網の開口幅および丈約3.8 m, 袋網の目合0.33 mm) と目合の異なる2種類の稚魚ネット [タイプ1: 口径1.3 m, 側長4 m, 目合3 mmと1 mmの混合; タイプ2: 口径1.3 m, 側長4 m, 目合1 mm] を用いた (上原, 2015). 前者による採集は、2006年1–12月に毎月1回、湾内の沖合4地点で、亜表層曳きを2分間行った。また、後者による採集は、2010年12月–2011年8月に毎月1回、沖合3地点で、中層と近底層の水平曳きを約2ノットの船速で10分間行った。採集物は、船上で直ちに5%海水ホルマリンで固定、研究室に持ち帰り、よく水洗した後、70%エチルアルコールで保存した。

保存された採集物は後日選別し、ドロクイ属1,167個体を抽出し、体長 (屈曲期以前は脊索長、後屈曲期以降は標準体長) を測定した。なお、抽出した個体のうち1,161個体は、加納・上原 (2015) および上原・立原 (2016) でも用いられた標本であり、両種の同定は上原・立原 (2016) に従った。

耳石微細輪紋の観察

魚類の内耳に存在する耳石に形成される微細輪紋は、日周輪であることが多くの魚種で確認されている (Tsuji and Aoyama, 1982; Tsukamoto and Kajihara, 1987; Lou and Moltschanivsky, 1992). 本研究では、ドロクイとリュウキュウドロクイの日齢と成長の関係を明らかにするため、耳石微細輪紋を日輪として計数し、第一輪を孵化日と仮定

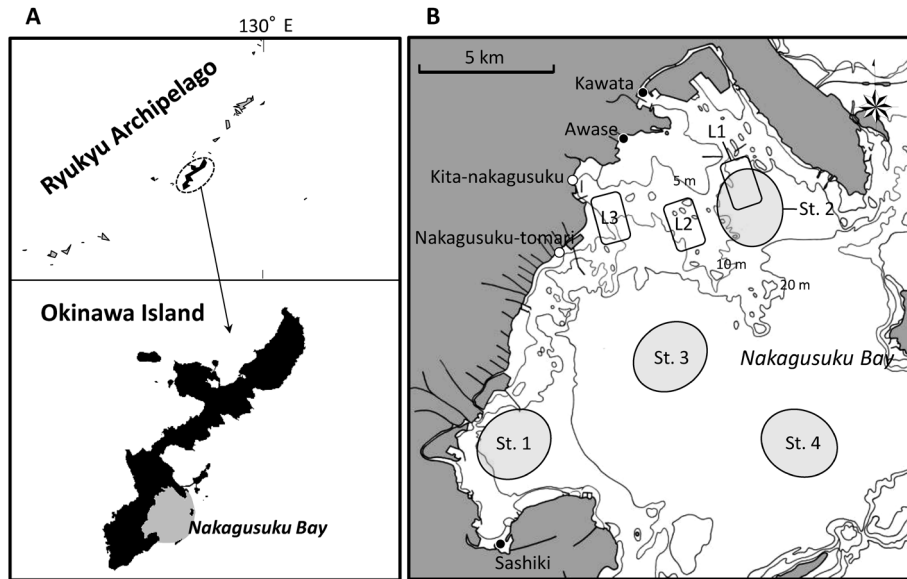


Figure 1. Map showing the sampling sites where larval and juvenile *Nematalosa* spp. were collected by small seine net (Kawata, Awase, Kita-nakagusuku, Nakagusuku-tomari, and Sashiki), cast nets (Kawata), larva nets (L1–L3), and shirasu trawl (St. 1–St. 4). Solid and open circles represent tidal mud flats and sandy tidal flats, respectively.

した。標本は、干潟域で採集されたドロクイ123個体(12.9–24.7 mm)とリュウキュウドロクイ111個体(9.7–25.5 mm)を用い、扁平石を取り出した後、透明マニユキアでスライドガラスに張り付け、光学顕微鏡下で400–1000倍に拡大して観察した。なお、仔稚魚の成長解析については、日齢に対する体長のプロットを非線形の成長式に回帰させる方法を用い、von Bertalanffyの成長式(von Bertalanffy, 1938)を適用した。

骨格系の発達

骨格の形成過程を観察するため、上述の期間に沖合で採集された4個体(7.1–10.1 mm)に加え、2009年5,6月に中城泊と佐敷で小型曳網により採集した98個体(9.8–24.5 mm)も標本として加えた。これらの標本は、脊椎骨数や腹部後方稜鱗数により形態学的に同定した。透明標本は、沖合および干潟域で採集されたドロクイ49個体(9.8–24.5 mm)とリュウキュウドロクイ53個体(7.1–21.5 mm)を用い、Digerkus and Uhler (1977), Pottoff (1984) および河野ら(2006)を参考に、アルシャンブルー8GX(Merck社製)とアリザリンレッドS(関東化学社製)の2重染色とトリプシン(ナカライテスク社製)による透明化を施し、遊泳機能に関する形質の観察を行った。

消化管内容物の観察

消化管内容物組成を明らかにするため、上述の期間に採集された99個体(8.9–27.5 mm)に加え、2014年5,6月に泡瀬で小型曳網により採集された13個体(18.2–30.6 mm)も解析に加えた。これらの標本は、干潟域で11:00–15:00の間に採集されたドロクイ51個体(12.2–30.6 mm)および

リュウキュウドロクイ61個体(8.9–27.2 mm)であり、食道から直腸までの消化管内容物組成を調べた。消化管の観察は、八木ら(2006)を参考に、まず乳酸(関東化学社製)で透明化を施し、消化管から内容物を取り出した。次に、得られた内容物を実体顕微鏡下で観察し、餌生物を同定した。このとき、カイアシ類は古賀(1984)に、その他のプランクトンは千原・村野(1997)に従い同定し、カラヌス目カイアシ類(calanoid copepod)、その他カイアシ類(other copepod)、無脊椎動物の卵(invertebrate egg)、その他動物プランクトン(other zooplankton)、デトリタス(detritus)、消化不明(digested food)に区分した。内容物は、消化が進んだものやデトリタスが含まれていたことから、食性の評価は金城(1997)に従い、出現頻度法を用いた。すなわち、ある餌生物 k の出現頻度($\%F_k$)は、ある体長階級中に出現したすべての餌生物の出現回数に対するある餌生物の出現回数の割合とし、成長に伴う食性の変化を調べるために体長2 mmごとに次式で求めた。

$$\%F_k = 100 \times \frac{t_k}{\sum_{k=1}^n t_k}$$

ここで、 $\%F_k$ はある体長階級中の餌生物 k の出現頻度(%)を、 t_k はある体長階級中の餌生物 k の出現回数を示す。なお、調査個体のうち、消化管内に内容物が認められなかった個体の割合を空消化管率として算出した。

結果

採集された仔稚魚の発育段階と体長組成

本研究で採集された発育段階は、ドロクイが後屈曲期以降、リュウキュウドロクイが前屈曲期以降の個体であった。採集場所別の体長組成をみると (Fig. 2), ドロクイは沖合 (St. 1-4 および L1-3) では採集されず、砂質干潟で体長 11.2-23.4 mm ($n=323$), 泥質干潟で 9.8-158.2 mm ($n=525$) の個体が確認され、その体長は、泥質干潟が砂質干潟よりも有意に大きかった (Welch の t 検定, $t=-13.69$, $df=534.78$, $p<0.001$)。一方、リュウキュウドロクイは沖合で 4.3-12.3 mm ($n=28$), 砂質干潟で 8.9-22.4 mm ($n=113$), 泥質干潟で 9.3-110.7 mm ($n=260$) の個体が出現し、沖合よりも砂質干潟で有意に大きかった ($t=-11.33$, $df=42.23$, $p<0.001$)。またドロクイ同様、泥質干潟に出現した体長は、砂質干潟よりも有意に大きかった ($t=-8.54$, $df=283.91$, $p<0.001$)。

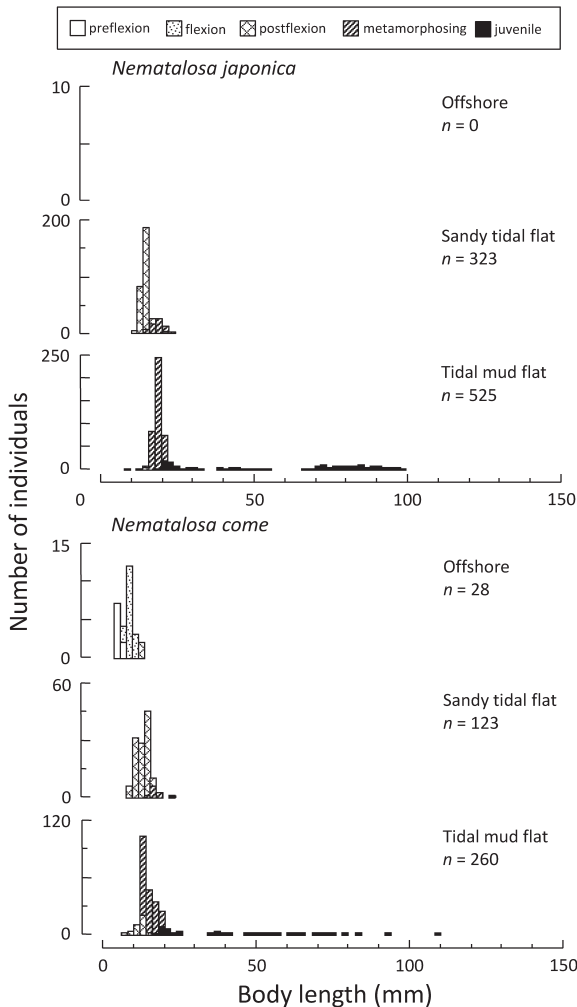


Figure 2. Body length frequency of larval and juvenile *Nematalosa* spp. collected at offshore and tidal flat of Nakagusuku Bay, Okinawa Island, Ryukyu Archipelago.

出現時期および水平分布

中城湾における投網を除くすべての採集漁具による1曳網あたりの個体数を Fig. 3 に、干潟域で小型曳網により採集されたドロクイ属2種の月別出現量と各発育段階の出現割合を Fig. 4 に示す。ドロクイは周年をとおして沖合で採集されず、1-6月 (盛期4月) に干潟域に出現した (Figs. 3, 4)。本種の水平分布は、中城泊と佐敷で出現が偏る傾向が認められた (Fig. 3)。1-4月は主に変態期以前の発育段階が出現し、4月には稚魚も出現した (Fig. 4)。稚魚の割合は月の経過と共に増加し、6月は稚魚のみで構成された。一方、リュウキュウドロクイは、6, 7月に沖合で後屈曲期以前の仔魚が出現した (Figs. 3, 4)。干潟域では、ほぼ周年 (盛期4, 7月) にわたり出現した (Figs. 3, 4)。また干潟域では、後屈曲期以降の発育段階が出現し、5, 6月は稚魚、それ以外の月は後屈曲期と変態期の仔魚で構成された。

成長に伴う生息場所の移動

両種の体長階級別の出現場所を Fig. 5 に示す。ドロクイは、体長階級 11 mm で砂質干潟に出現した。15 mm になると泥質干潟にも出現し始め、16 mm ではその割合が半数以上となり、24 mm 以降は泥質干潟にのみ出現した。一方、リュウキュウドロクイは、4 mm で湾沖合に出現した。8 mm になると砂質干潟に、9 mm からは泥質干潟にも出現し始め、10-14 mm には、砂質海岸に出現する個体の割合が50%を超えた。15 mm からは泥質干潟に出現する個体の割合が急激に増加し、23 mm 以降では泥質干潟にのみ出現した。出現した発育段階は、各採集場所で大きく異なり (χ^2 独立性の検定, ドロクイ: $\chi^2=610.5$, $df=8$, $p<0.001$; リュウキュウドロクイ: $\chi^2=628.36$, $df=2$, $p<0.001$)、両種とも砂質干潟で後屈曲期仔魚が、泥質干潟で変態期仔魚がそれぞれ優占した (Fig. 6)。また、沖合に出現したリュウキュウドロクイは、屈曲期仔魚が優占した。

孵化日組成と成長

扁平石に形成される輪紋は両種ともに明瞭であった (Fig. 7)。採集日と耳石輪紋数から各個体の孵化日を推定すると (Fig. 8)、その範囲はドロクイで1-3月、リュウキュウドロクイで1-10月であった。次に、採集場所別の日齢組成をみると (Fig. 9)、ドロクイは砂質干潟で11-81日 ($n=78$), 泥質干潟で42-90日 ($n=45$) の個体が出現し、泥質干潟での日齢が砂質干潟よりも有意に高齢であった (Welch の t 検定, $t=-9.98$, $df=117.20$, $p<0.001$)。一方、リュウキュウドロクイは砂質干潟で7-41日 ($n=113$), 泥質干潟で7-97日 ($n=260$) で、ドロクイ同様、泥質干潟が砂質干潟よりも有意に高齢であった ($t=-5.72$, $df=92.99$, $p<0.001$)。さらに、日齢と体長の関係をみると (Fig. 10)、ドロクイでは日数の経過とともに体長が増加し、日齢30で約15 mm、日齢60で約20 mm に達した。本種の日齢と体長の関係は次式で表された。

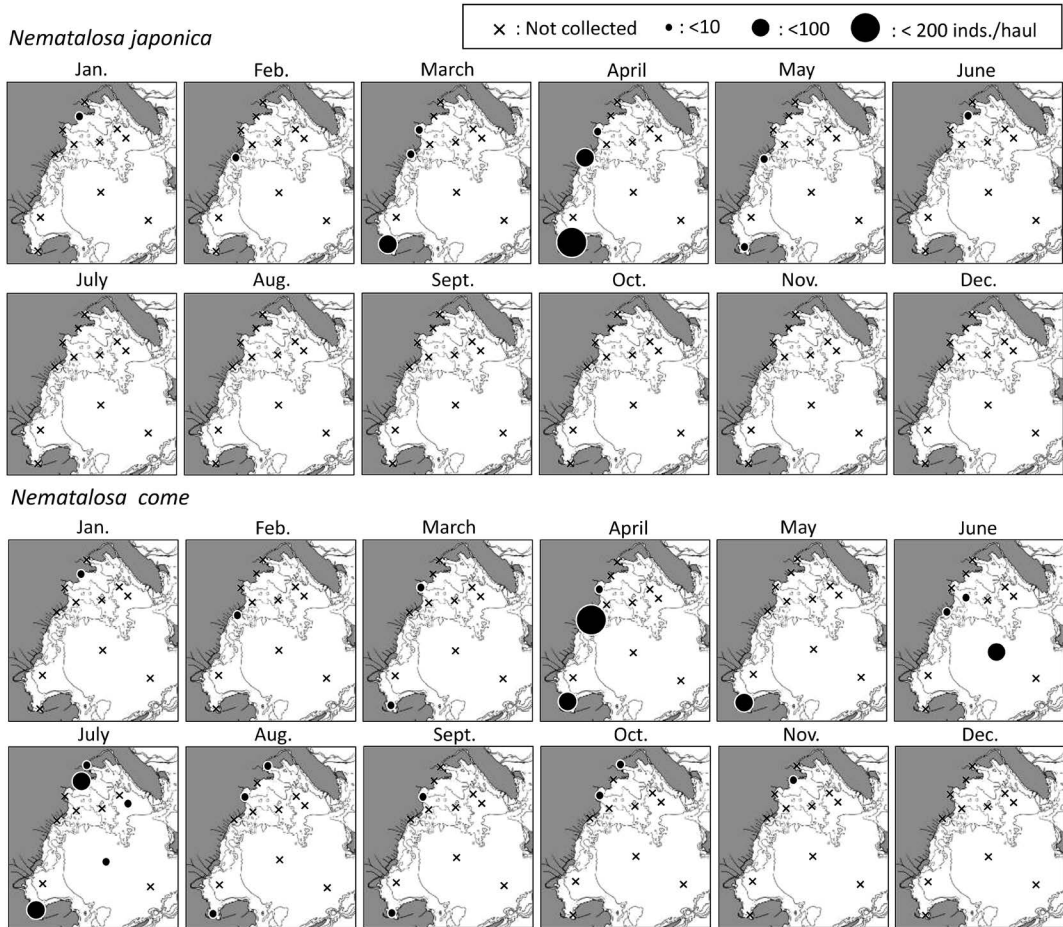


Figure 3. Seasonal changes in horizontal distributions of larval and juvenile *Nematalosa* spp. collected by small seine net, larva nets, and shirasu trawl in Nakagusuku Bay, Okinawa Island, Ryukyu Archipelago. Sampling gears correspond to those in Fig. 1. Data in different sampling years are pooled for analyses.

$$L_t = 22.7\{1 - \exp[-0.023(t + 22.8)]\}; \quad (n = 123, r^2 = 0.838)$$

リュウキュウドロクイでは、出現期間が長いことから、水温の季節変化による日間成長率の変動を考慮し、1-4月の低水温期に生まれのもの（低水温群）と5-10月に生まれのもの（高水温群）に分けてF検定法により残差平方和を比較した結果、両群の成長曲線に違いが認められ ($F = 5.684, df = 3, 111, p < 0.01$), それぞれ次式で表された。

$$\text{低水温群: } L_t = 28.2\{1 - \exp[-0.011(t + 46.3)]\} \\ (n = 44, r^2 = 0.805)$$

$$\text{高水温群: } L_t = 29.2\{1 - \exp[-0.019(t + 19.6)]\} \\ (n = 67, r^2 = 0.838)$$

なお、生まれが同じ時期のドロクイ（1-3月生まれ）とリュウキュウドロクイ（低水温群：1-4月生まれ）の成長曲線には、有意差は認められなかった ($F = 0.210, df = 3, 166, p > 0.05$).

当歳魚の成長

中城湾において、複数の採集漁具で得られた全個体の体長

組成の月別変化を Fig. 11 に示す。ドロクイでは、1-4月に体長 11.8-23.7 mm の個体が出現した。これらは経月的に成長し、7月に約 50 mm, 12月には約 90 mm に達した。一方、リュウキュウドロクイでは、1-4月に 10.1-20.7 mm の個体が、6-10月に 4.3-22.4 mm の個体が出現した。1-4月に出現した個体は経月的に成長し、8月には約 60 mm, 12月には約 80 mm に達した。しかし、6-10月に出現したコホートは、そのモードの推移が不明瞭であった。

骨格系の発達

観察を行った30の骨格部位の軟骨化および硬骨化の過程を Figs. 12, 13 に示す。ドロクイの体長階級 9 mm では (Fig. 12), 背鰭, 臀鰭および尾鰭の支持骨, 神経棘や血管棘, 椎体が出現し始め, 椎体, 胸鰭や尾鰭の支持骨の硬骨化が進んでいた。15 mm になると腹鰭支持骨が出現, 神経棘や血管棘の硬骨化が進み, 神経棘や血管棘の数的な完成が認められた。また, この時期に椎体の硬骨化はおおむね完了した。20 mm からは腹部の稜鱗も形成され始め, 24 mm では多くの部位で硬骨化が完了した。一方, 沖合で採集され

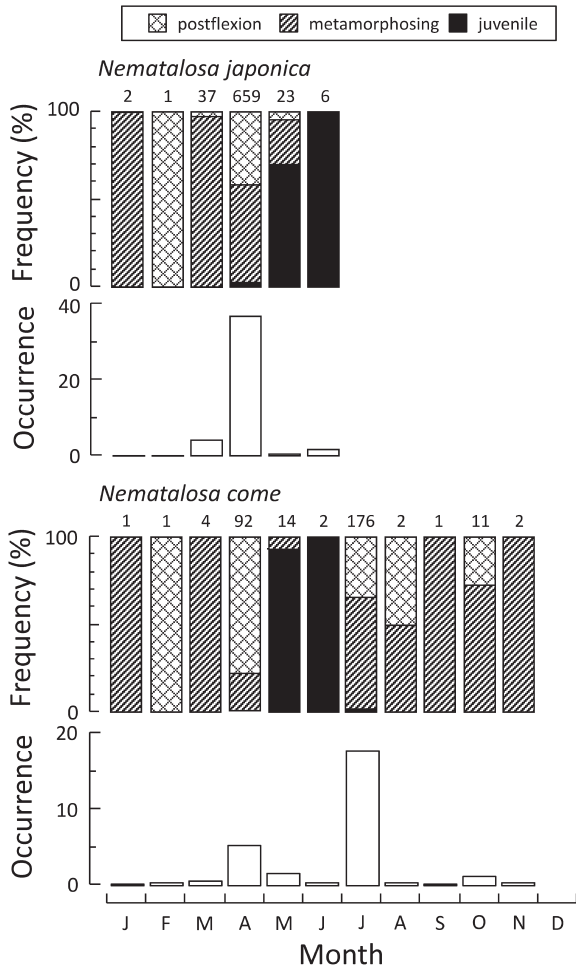


Figure 4. Monthly changes in occurrence (number of individuals per haul) and frequency of each developmental stage of *Nematalosa* spp. collected by small seine net at tidal flats of Nakagusuku Bay, Okinawa Island, Ryukyu Archipelago. Numbers on bars indicate sample size. Data in different sampling years are pooled for analyses.

たリュウキュウドロクイの7-10 mmでは (Fig. 13), 背鰭, 尾鰭, 胸鰭にいくつかの軟骨要素が認められ, 擬鎖骨ではすでに硬骨化が完了していた。砂質干潟で採集された11 mmになると, 背鰭, 臀鰭および尾鰭の支持骨, 椎体が出現し始め, 椎体, 胸鰭や尾鰭の支持骨の硬骨化が進んでいた。15 mmでは腹鰭支持骨が出現, 神経棘や血管棘の硬骨化が進み, 神経棘や血管棘の数的な完成が認められた。また, この時期に椎体の硬骨化はおおむね完了した。19 mmからは腹部の稜鱗も形成され始め, 20 mmではドロクイ同様, 多くの部位で化骨が進んだ。

消化管内容物組成

両種の消化管内容物は (Fig. 14), カイアシ類 (カラヌス目, ハルパクチス目, キクロプス目), 腹足綱 (クチキレウキガイ科, ミジンウキマイマイ科), 十脚目, ミジンコ目,

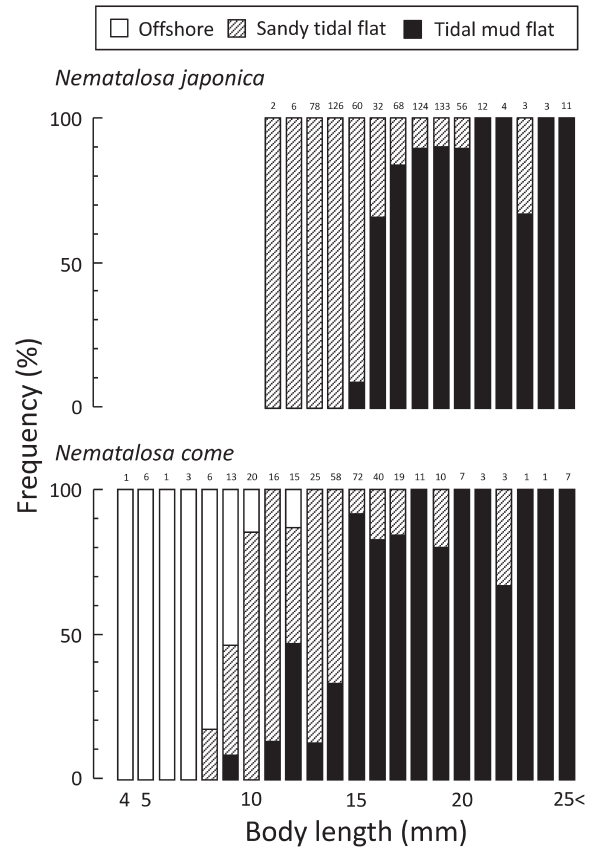


Figure 5. Frequency of the offshore and the tidal flat in different body length class for *Nematalosa* spp. collected from Nakagusuku Bay, Okinawa Island, Ryukyu Archipelago. Numbers on bars indicate sample sizes.

ミオドコバ上目, 無脊椎動物の卵, デトリタスが出現した。両種は体長階級22 mmまで, 主にカラヌス目を中心とするカイアシ類を摂餌しており, 多くの階級で50%を超えた (Fig. 14)。これ以降, デトリタスの割合が増加した。一方, 空消化管個体は, ドロクイ12-18 mm, リュウキュウドロクイ14-18 mmの体長階級で出現した (Fig. 14)。

考察

中城湾における出現様式

本研究より, 両種は約10日で砂質干潟に接岸することが明らかとなった (Figs. 5, 10)。この接岸までの日数を浮遊期と考えると, 両種の浮遊期は, 沖縄島に出現するサンゴ礁性仔稚魚の浮遊期 (14-57日: Ishihara and Tachihara, 2011) と比べても短い特徴を有していた。すなわち, 両種は仔魚期の分散範囲を狭め, 親魚の生息海域に加入することで, 個体群を維持する戦略をもつと考えられた。このような“self-recruitment”の戦略は, 個体群の維持機構や資源の管理単位を理解するうえで重要であり (Kingsford et al., 2002; Swearer et al., 2002; Sponaugle et al., 2002; Almany et al.,

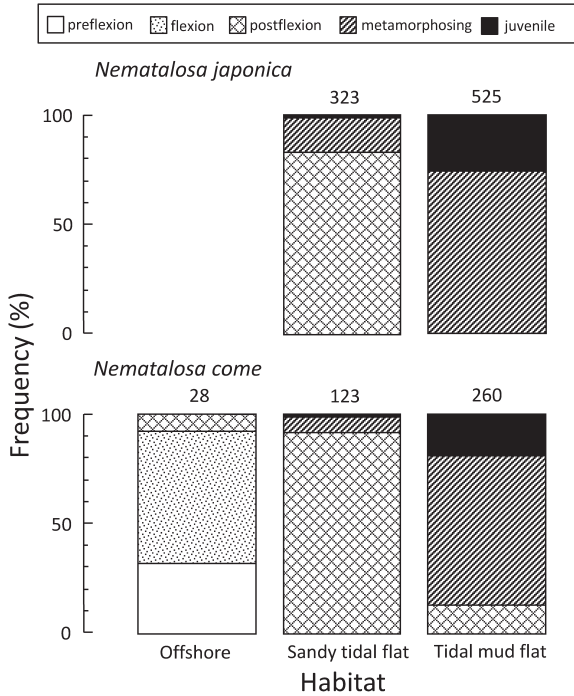


Figure 6. Frequency of the sandy tidal flat and tidal mud flat in different stage for *Nematalosa* spp. collected from Nakagusuku Bay, Okinawa Island, Ryukyu Archipelago. Numbers on bars indicate sample sizes.

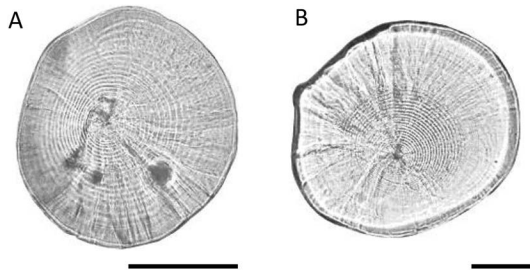


Figure 7. Sagittal otoliths of *Nematalosa* spp. collected from tidal flats of Nakagusuku Bay, Okinawa Island, Ryukyu Archipelago. A: *N. japonica*, 24 rings are counted for an individual of 15.4 mm standard length (SL); B: *N. come*, 46 rings are counted for an individual of 17.4 mm SL. Scale bars indicate 100 μ m.

2005; Fisher, 2005; Buston et al., 2014), ドロクイの集団遺伝構造が、沖縄島の海域間で異なることもよく一致する (Imai et al., 2013). また、両種は日齢30で砂質干潟から泥質干潟に移動し、1年で約100 mmに達した (Figs. 5, 10, 11). その後、2歳に相当する150 mmで漁獲され始めて以降、湾内の20 m以浅の浅海域を主な生息環境としていた (Uehara et al., 2009; 上原ら, 2015a). このように、両種が“self-recruitment”の初期生活史戦略を有し、ほぼすべての発育段階が湾内に出現することが明らかとなった。

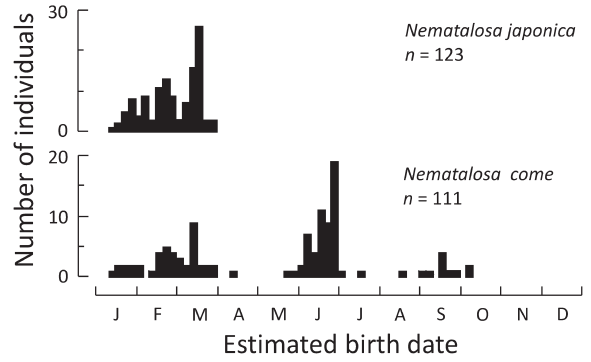


Figure 8. Estimated hatching date calculated by otolith increment counts of *Nematalosa* spp. occurring in Nakagusuku Bay, Okinawa Island, Ryukyu Archipelago.

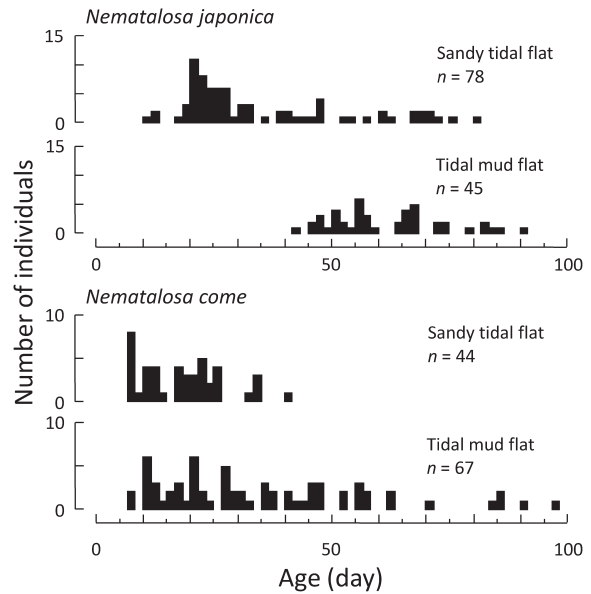


Figure 9. Age frequency of larval and juvenile *Nematalosa* spp. collected at sandy tidal flat and tidal mud flat of Nakagusuku Bay, Okinawa Island, Ryukyu Archipelago.

本研究では、ドロクイの接岸以前の個体が採集されなかった (Figs. 2, 4, 5). 田子 (2009) は、富山湾において、同様の稚魚ネットを用いた採集を行い、採集されたアユ *Plecoglossus altivelis altivelis* 仔魚の体長が、船首側方曳と船尾曳では大きく異なることを報告している。本研究では、稚魚ネットの曳網はすべて船尾から行っているが、スクリューの影響を低減するため、曳網索を100 m張り出して可能な限り船尾から遠ざけて曳網を行った。リュウキュウドロクイについては、同様の方法で接岸前の個体が採集されており、遊泳機能に寄与する形質は未発達であった (Figs. 2, 4, 5, 13). また、東京湾のコノシロ *Konosirus punctatus* でも、干潟域に接岸する以前の個体は、沖合に分布しており、遊泳機能が未発達であることが報告されている (河野・今

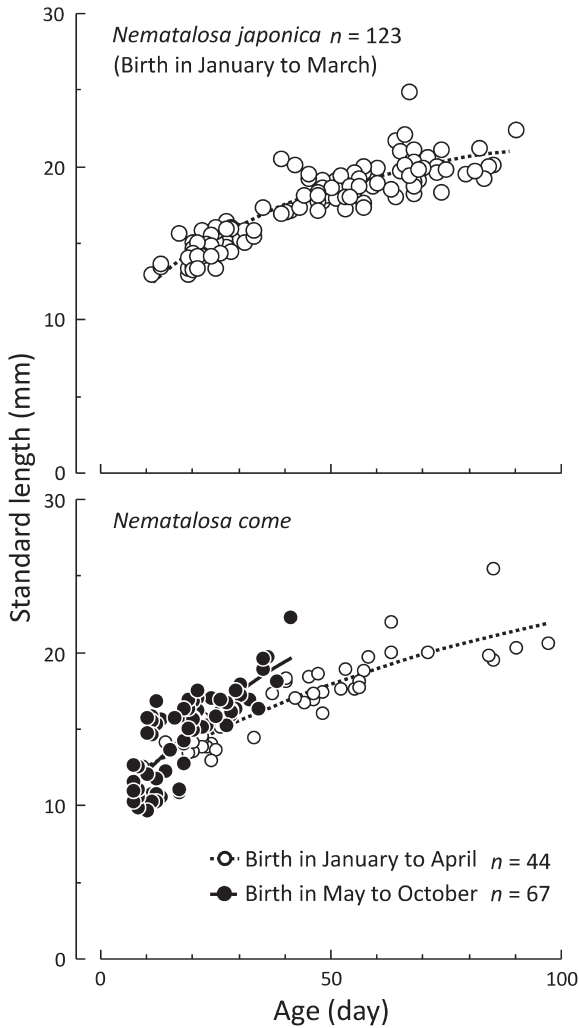


Figure 10. Relationship between age in days and body length of *Nematalosa* spp. occurring in tidal flats of Nakagusuku Bay, Okinawa Island, Ryukyu Archipelago.

井, 2006). ドロクイ属仔稚魚は, 藻場やサンゴ礁池にはほとんど出現しないことが知られているため(野田・立原, 未発表; 石原, 2012), 本種の日齢10以内の仔魚が採集されなかったことは, 田子(2009)が指摘するスクリュウ攪拌による採集効率低下の影響よりも, むしろ, 今回調査を行うことができていない干潟域と沖合を結ぶ環境に分布している可能性がある. このような環境での仔稚魚採集はされておらず, 今後の詳細な調査が望まれる.

一方, リュウキュウドロクイでは, 産卵期後半にあたる6月以降に加入したコホートを追うことができなかった(Fig. 11). この理由として, まず沖縄島に來襲する台風による影響が考えられる. 調査を行った2005年は6-10月に8回沖縄県に接近しており, 過去20年間(1981-2010年)の平均をみても, この期間は0.6-2.2回/月の頻度で接近している (<http://www.jma-net.go.jp/okinawa/menu/syokai/>

toukei/toukei.html, 2015年8月7日). 干潟域に生息する両種にとって, この時期に生まれた仔魚は遊泳能力が乏しく, また, 2種類の干潟間を移動するため(後述), 台風の接近や上陸は大きな攪乱要因の1つと推察され, 仔魚の減耗が示唆される. 次に, 分布の中心が熱帯域にある本種にとっては(Whitehead, 1985), 沖縄島の冬季の低水温は厳しく, 多くが死滅してしまう可能性も予想される. 実際, 沖縄県下では1,2月の急激な気温低下で, 沿岸魚が仮死状態で海岸に打ち上げられことが知られている. このとき, ドロクイ属も打ち上げられており, そのほとんどがリュウキュウドロクイである(上原・立原, 未発表). 特に, リュウキュウドロクイの産卵期後半生まれの群は, 水温が低下する時期に干潟域で成育することになるため, 減耗が著しい可能性がある. 本研究のように特定のコホートが消失する事例は異体類でも報告されており(富山・南, 2015), 母性効果が加入量変動に及ぼす影響を無視できないことが認識されつつある(栗田ら, 2010). そのため, 親魚の繁殖特性を考慮に入れた複合的な初期生活史研究の展開が強く望まれる(富山・南, 2015).

遊泳機能の発達と成長に伴う生息場所の移動

本研究より, 体長階級7mmのリュウキュウドロクイでは, 胸鰭を支える骨格のみ出現し, 遊泳機能に寄与する形質の多くが未発達であったことから(Fig. 13), 沖合に分布する個体の遊泳能力はまだ乏しいと考えられた. 砂質干潟に出現する10mmになると, 両種ともに背鰭, 臀鰭および尾鰭の支持骨, 神経棘や血管棘, 椎体が出現し始め, 椎体, 胸鰭や尾鰭の支持骨では硬骨化が進み(Figs. 12, 13), 多くの個体で脊索末端の上屈が完了していた(上原・立原, 2016). このような脊索末端の上屈と尾鰭の発達は, 尾鰭による推進力の増大を示していると考えられ(Kohno et al., 1983; 河野・今井, 2006), 両種の仔魚が, 孵化後沖合に分布し, 尾鰭の推進力を獲得する体長約10mmで砂質干潟に接岸し始めることが明らかとなった(Figs. 5, 12, 13).

両種の体長組成は, 砂質干潟と泥質干潟で有意に異なり, 泥質干潟で大きかった(Fig. 2). また, 出現する発育段階は, 砂質干潟で後屈曲期と変態期の仔魚, 泥質干潟で変態期仔魚と稚魚がそれぞれ80%以上と高い値を示した(Fig. 6). さらに, 両種は体長15mm, 日齢30を境に, 砂質干潟と泥質干潟での出現割合が大きく変化し(Figs. 5, 8), 泥質干潟でデトリタス食へ食性を変化させた(Fig. 14). 両種とも日齢30には椎体の硬骨化もおおむね完了(Figs. 12, 13), 神経棘や血管棘の数的な完成が認められた. また, この時期には背鰭や臀鰭も数的に完成し, 胸鰭や腹鰭も数を増す(上原・立原, 2016). そのため, 両種は, 脊椎骨の発達に伴う効率的な推進力(Gosline, 1971; Omori et al., 1996)や背鰭, 臀鰭および腹鰭の発達に伴う横ぶれの制御や操縦性の向上の機能を獲得し(Omori et al., 1996; 河野・今井, 2006), 遊泳能力がより向上していると考え

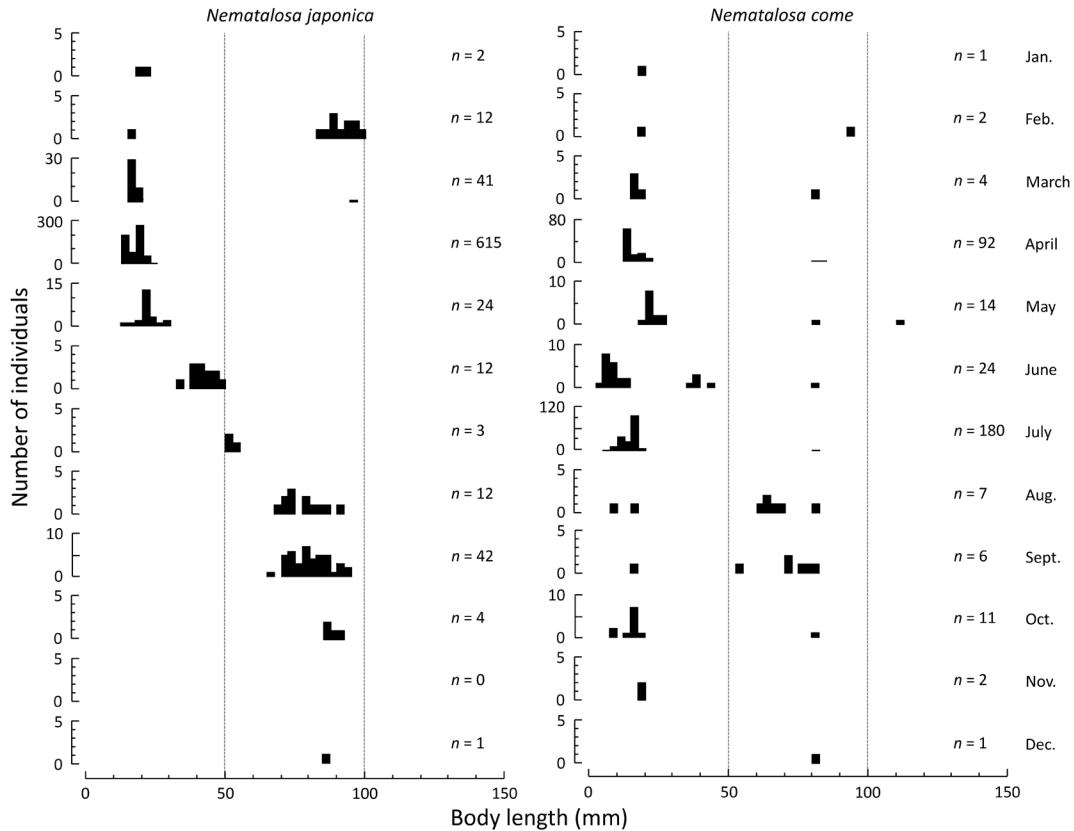


Figure 11. Monthly changes in body length frequency of *Nematalosa* spp. collected by all sampling gears in Nakagusuku Bay, Okinawa Island, Ryukyu Archipelago.

られた。以上のように、両種は2種類の干潟を利用し、遊泳能力がより向上する変態期に、両種が砂質干潟から泥質干潟へ移動する可能性が示唆された。このような遊泳能力の向上に伴い生息環境を移動する例は、近縁種のコノシロでも知られており、遊泳能力の発達度合から能動的な移動であると考えられている(河野・今井, 2006)。本研究でも、両種の変態期仔魚がコノシロの移動時と同等の遊泳能力を有していると判断されたことから、能動的な移動であると考えられた。

一般に、変態期は体の急激なつくり換えの時期である(南, 2001)。すなわち、外部や内部に急激な変化が生じ、個体自体のリスクに加え、移動によるリスクも生じることが予想され、危険が増大する時期であると考えられる。飼育環境下のカレイ目魚類では、変態期に死亡が多く起こる事例が確認されており、摂餌率がこの時期に一時低下するという(南, 2001)。本研究でも、変態期に相当する15 mm前後に空消化管の個体が出現し(Fig. 14)、外部形態の著しい変化が認められたことから(上原・立原, 2016)、両種でも同様の現象が起こっているものと推察される。一方、移動については、その期間が長ければ長いほど捕食や飢餓のリスクが高くなることが推察される。Leis et al.

(2007)は、7科9種の仔魚について、成長に伴う遊泳速度の向上度合を実験的に明らかにした。この9種の中には、両種と同じシラス型仔魚期をもつサバヒー *Chanos chanos* が含まれており、体長と遊泳速度には直線的な関係があることが示されている。そこで、サバヒーの遊泳能力を基に、1日に移動できる距離を試算すると、体長15 mmの個体では、約18 km・日⁻¹という結果になった。魚種により、遊泳機能の発達過程が異なるため単純には比較できないが、この試算では、中城湾でのドロクイ属仔魚の移動が、少なくとも1日以内である可能性が示唆される。また近年、水の濁りが仔稚魚の生残機構に及ぼす影響について詳細な検討が行われている(Ohata et al., 2011a, 2011b)。これらの研究では、濁りの条件を変化させ、シラス型(アユおよびカタクチイワシ *Engraulis japonicus*)と非シラス型(マダイ *Pagrus major*)の仔魚を、視覚捕食者(マアジ *Trachurus japonicus*)と接触捕食者(ミズクラゲ *Aurelia* sp.)に遭遇させ、その生残率を比較した。その結果、濁りはいずれの仔魚にとっても視覚捕食者による被食を軽減するのに対し、接触捕食者による被食には影響を及ぼさないという。砂質干潟には多くの捕食者が存在することが知られており(Noichi et al., 1993; 乃一ら, 1993)、中城湾でも、泥質干潟

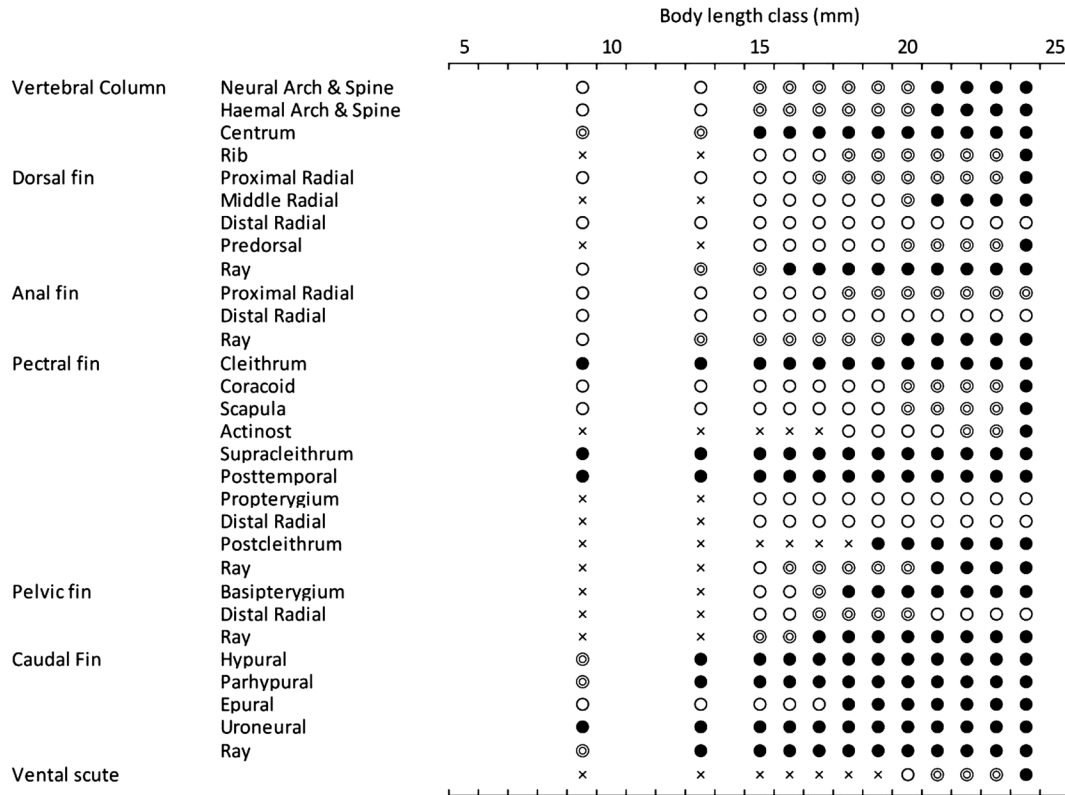


Figure 12. Osteological development of vertebral column, fin-supports and rays, ventral scutes with body length in *Nematalosa japonica* collected from tidal flats of Nakagusuku Bay, Okinawa Island, Ryukyu Archipelago. x: unformed; ○: cartilage formation; ⊙: full complement of cartilage and initial ossification; ●: ossification.

でギンガメアジ属 *Caranx*, マゴチ属 *Platycephalus* の1種, テンジクタチ *Trichiurus* sp., カマス属 *Sphyræna* などの出現が確認されている (上原, 2015). このように, ドロクイ属は, 移動と被食のリスクを最小限に抑えるため, 遊泳機能に寄与する形質がおおむね完成したタイミングで, より濁りの強い泥質干潟へ速やかに移動していると考えられた.

干潟域の成育場としての意義

温帯域では, 砂質干潟に出現する種の初期生活史を通して, 成育場としての意義について言及されている. 例えばヘダイ亜科3種では, 干潟域が, 10日未満の短期間に底生生活への移行を行う場所であると結論されている (木下, 1993). 一方, サバヒーでは干潟域は次の成育場への通過点とされ (Morioka et al., 1993), シロギス *Sillago japonica* では生活史の大部分を過ごす場所と結論付けられている (荒山, 2006). このように, 魚種により砂質干潟への依存度は異なるものの, 初期生活史の中で必然的に利用する点では共通する. 両種の仔稚魚は主に干潟に出現し, 遊泳能力の向上に伴い砂質干潟から泥質干潟へ能動的に移動した (Figs. 5, 12, 13). また, 両種は泥質干潟へ移動後, 変態を完了させ稚魚期へ移行するとともに, デトリタス食に食性

を変化させて成長を続けた (Figs. 5, 14). すなわち, 両種にとって, 砂質干潟は変態への準備を行う場, 泥質干潟は変態期以降の生活の場と区分され, Beck et al. (2001) や Dahlgren et al. (2006) の定義に従うと, 特に泥質干潟が重要な成育場と結論される. しかし, 例え短期間であっても, 中城湾では, 両種がまず砂質干潟に接岸することを考慮すると, これら2種類の干潟が成育場として不可欠であると考えられた.

沖縄島は, 現在も浅海域の埋立や海岸線の開発が進行している. 特に中城湾では, ドロクイ属の資源減少が危惧されており, その要因として干潟域など浅海域の消失が指摘されている (上原ら, 2015a). 本研究で明らかになったように, ドロクイ属2種は, 砂質干潟や泥質干潟に強く依存した初期生活史をもつことから, このような人為的な干潟域環境の消失は, ドロクイ属にとっての成育場の消失を意味する. そのため, 両種のモニタリングは, 漁業の管理のみならず, 干潟環境の再評価にとっても重要な意義をもつと考えられる. 換言すれば, 両種は干潟域の健全性を量る指標種であるとも言え (加納・上原, 2015), 今後も, 両種の個体群を管理・保全していくために, 海域単位で個体群のモニタリングを継続することが望まれる.

ドロクイ属 2 種の初期生活史

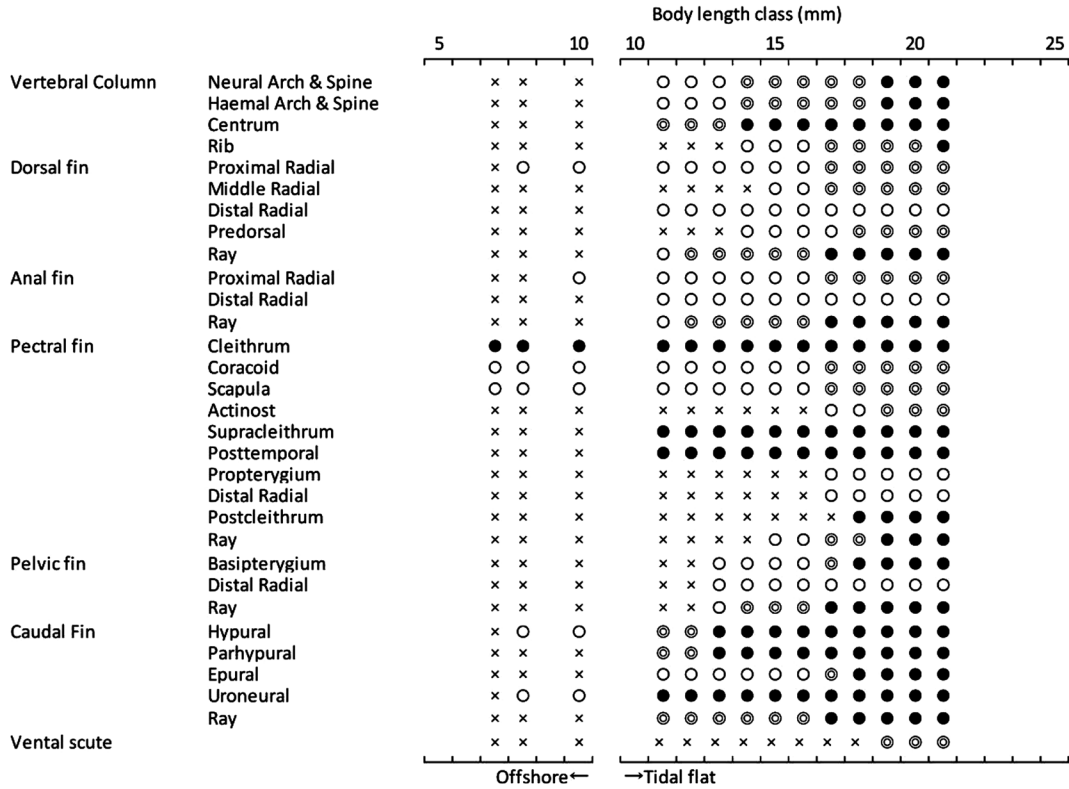


Figure 13. Osteological development of vertebral column, fin-supports and rays, ventral scutes with body length in *Nematalosa come* collected from offshore and tidal flats of Nakagusuku Bay, Okinawa Island, Ryukyu Archipelago. x: unformed; O: cartilage formation; ⊙: full complement of cartilage and initial ossification; ●: ossification.

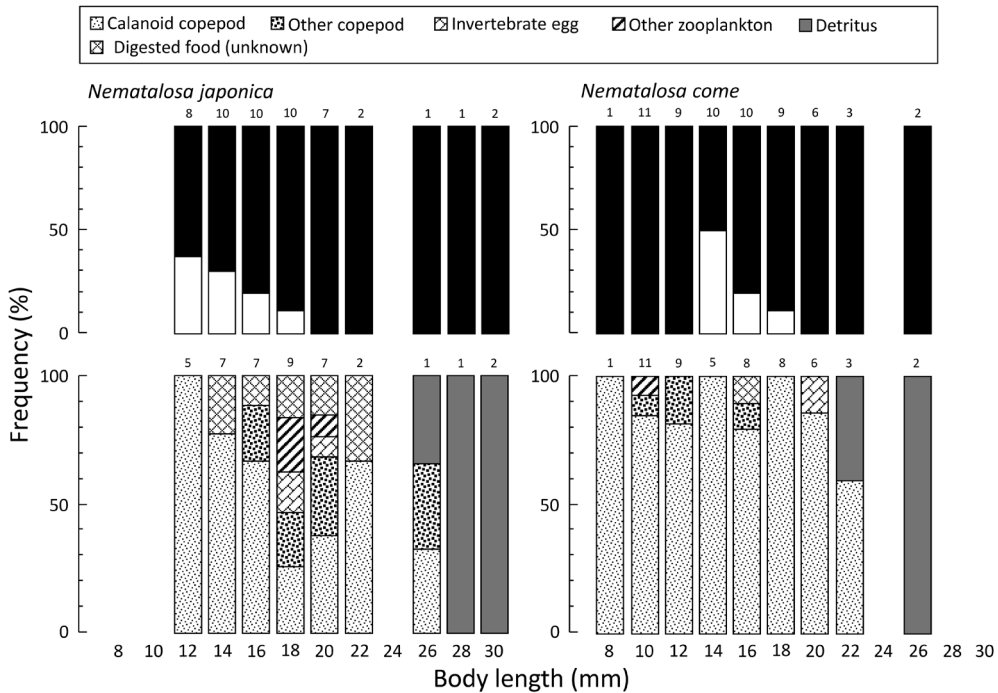


Figure 14. Changes in the ratio of empty digestive tract (black bars: feeding; white bars: empty) and food item composition with its growth of larval and juvenile *Nematalosa* spp. collected from tidal flats of Nakagusuku Bay, Okinawa Island, Ryukyu Archipelago. Numbers on bars indicate sample sizes.

謝 辞

本研究を行うにあたり、一般財団法人沖縄美ら島財団総合研究センターの吉野哲夫研究顧問には多くの助言を頂いた。琉球大学の今井秀行准教授には遺伝学的手法に関するご指導を、同大学のReimer James Davis准教授には本論文の英語の校閲を賜った。佐敷・中城漁業協同組合の饒波正徳氏には調査船の使用と操船を、いであ株式会社沖縄支社長の細谷誠一氏、同社の田端重夫氏、鳥居高志氏、塩根嗣理氏、沖縄環境調査株式会社の桜井雄氏、有限会社鴻洋の武井直行氏には、シラスパッチ網使用の便宜と調査の協力を頂いた。さらに、琉球大学立原研究室（当時）の石原大樹氏、徳永圭史氏、村田真孝氏、近藤正氏、石川哲郎氏、宮岡勇輝氏には調査や採集物のソーティングを手伝って頂いた。担当編集委員と匿名の査読者2名には的確で丁寧なご意見を頂いた。なお、本研究の一部は、財団法人亜熱帯総合研究所（現公益財団法人沖縄科学技術振興センター）受託研究費、文部科学省科学研究費（研究課題番号：22580206、研究代表者：立原一憲）、公益信託ミキモト海洋生態研究助成金、内閣府沖縄振興特別推進交付金事業のうち「沖縄沿岸域の総合的利活用推進事業」の援助を受けた。ここに記して謝意を表する。

引用文献

- Almany, G. R., M. L. Berumen, S. R. Thorrold, S. Planes and G. P. Jones (2005) Local-replenishment of coral reef fish populations in marine reserve. *Science*, **316**, 742–744.
- 青沼佳方・柳下直己 (2013) ニシン科。「日本産魚類検索全種の同定第三版」中坊徹次編, 東海大学出版会, 秦野, 243–250.
- 荒山和則 (2006) 第5章 渚の住人 シロギス一渚で育つ仔稚魚たち。「魚類環境生態学入門」猿渡敏郎編, 東海大学出版会, 秦野, 111–132.
- Beck, M. W., K. L. Heck Jr, K. W. Able, D. L. Childers, D. B. Eggleston, B. M. Gillanders, B. Halpern, C. G. Hays, K. Hoshino, T. J. Minello, R. J. Orth, P. F. Sheridan and M. P. Weinstein (2001) The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *BioScience*, **51**, 633–641.
- Buston, P. M., G. P. Jones, J. S. Planes and S. R. Thorrold (2014) Probability of successful larval dispersal declines fivefold over 1 km in coral reef fish. *Proc. R. Soc. B*, **279**, 1883–1888.
- 千原光雄・村野正昭 (1997) 「日本産海洋プランクトン検索図説」. 東京大学出版会, 東京, 1574 pp.
- Dahlgren, C. P., G. T. Kellison, A. J. Adams, B. M. Gillanders, M. S. Kendall, C. A. Layman, J. A. Ley, I. Nagelkerken and J. E. Serafy (2006) Marine nurseries and effective juvenile habitats: Concepts and applications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **312**, 291–295.
- Dingerkus, G. and L. D. Uhler (1977) Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology*, **52**, 229–231.
- Fisher, R. (2005) Swimming speeds of larval coral reef fishes: Impacts on self-recruitment and dispersal. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **285**, 223–232.
- Gosline, W. A. (1971) Functional morphology and classification of teleostean fishes. University Press of Hawaii, Honolulu, 208 pp.
- Imai, H., C. Kuroda and C. W. Chang (2013) Genetic isolation among gizzard shad, *Nematalosa japonica* (Clupeidae) off Okinawa Island, Ryukyu Archipelago, Japan. 9th Indo-Pacific Fish Conference, Abstracts, 39.
- 石原大樹 (2012) 沖縄島サンゴ礁池に出現する仔稚魚相の季節的変化と初期生活史. 琉球大学博士学位論文, 488 pp.
- Ishihara, T. and K. Tachihara (2011) Pelagic larval duration and settlement size of Apogonidae, Labridae, Scaridae, and Tripterygiidae species in a coral lagoon of Okinawa Island, Southern Japan. *Pac. Sci.*, **65**, 87–94.
- 金城清昭 (1997) 沖縄島の海草藻場に着底するシロクラベラ *Choerodon schoenleinii* 仔稚魚の形態および成長にともなう分布と食性の変化. *日本水産学会誌*, **64**, 427–434.
- 加納光樹・上原匡人 (2015) 第4章 成育場としての泥質干潟域の重要性。「魚類の初期生活史研究」望岡典隆・木下 泉・南卓志編, 恒星社厚生閣, 東京, 47–60.
- Kingsford, M. J., J. M. Leis, A. Shanks, K. C. Lindeman, S. G. Morgan and J. Pineda (2002) Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bull. Mar. Sci.*, **701**, 309–340.
- 木下 泉 (1993) 砂浜海岸砕波帯に出現するヘダイ亜科仔稚魚の生態学的研究. 高知大学海洋生物センター紀要, **13**, 21–99.
- 古賀文洋 (1984) 橈脚類ノープリウスの形態, 生態, 分類ならびに分化に関する研究. 南西海区水産研究所研究報告, **16**, 95–229.
- 河野 博・今井 仁 (2006) 1江戸前ずしの代表—コノシロ。「東京湾 魚の自然史」河野 博監修, 平凡社, 東京, 132–140.
- 河野 博・茂木正人・加納光樹 (2006) 特殊な標本処理と研究方法。「東京湾 魚の自然史」河野 博監修, 平凡社, 東京, 45–48.
- Kohno, H., Y. Taki, Y. Ogasawara, Y. Shirojo, M. Taketomi and M. Inoue (1983) Development of spawning and feeding functions in larval *Pagrus major*. *Jpn. J. Ichthyol.*, **30**, 47–60.
- 栗田 豊 (2010) 産卵親魚個体群の繁殖能力の時空間的変化が加入量に及ぼす影響. *水産海洋研究*, **74**, 4–18.
- 栗田 豊・米田道夫・松山倫也 (2010) 産卵親魚個体群の繁殖能力と加入量変動—母性効果研究の現状と今後の展開—. *水産海洋研究*, **74**, 1–3.
- Leis, J. M., A. C. Hay, M. M. Lockett, J. P. Chen and L. S. Fang (2007) Ontogeny of swimming speed in larvae of pelagic-spawning, tropical, marine fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **349**, 255–267.
- Lou, D. C. and N. A. Moltschanivsky (1992) Daily otolith increments in juvenile tropical parrotfishes and surgeonfishes. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, **43**, 973–981.
- 南 卓志 (2001) 第6章 カレイ科魚類の変態と着底。「魚の自然史」千田哲資・南 卓志・木下 泉編, 北海道大学図書刊行会, 北海道, 67–81.
- 望岡典隆・木下 泉・南 卓志 (2015) 第1章 魚類初期生活史研究のこれまでとこれから。「魚類の初期生活史研究」望岡典隆・木下 泉・南 卓志編, 恒星社厚生閣, 東京, 9–15.
- Morioka, S., A. Ohono, H. Kohno and Y. Taki (1993) Recruitment and survival of milkfish *Chanos chanos* larvae in the surf zone. *Jpn. J. Ichthyol.*, **40**, 247–260.
- Noichi, T., M. Kusano, T. Kanbara and T. Senta (1993) Predation by fishes on larval and juvenile Japanese flounder at Yanagihama Beach, Nagasaki, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **59**, 1851–1855.
- 乃一哲久・草野 誠・植木大輔・千田哲資 (1993) 長崎県大瀬戸町柳浜においてヒラメ着底仔稚魚を捕食する魚類の食性. 長崎大学水産学部研究報告, **73**, 1–6.
- Ohata, R., R. Masuda, M. Ueno, Y. Fukunishi and Y. Yamashita (2011a) Effects of turbidity on survival of larval ayu and red sea bream exposed to predation by jack mackerel and moon jellyfish. *Fish. Sci.*, **77**, 207–215.
- Ohata, R., R. Masuda and Y. Yamashita (2011b) Ontogeny of antipredator performance in hatchery-reared Japanese anchovy *Engraulis japonicus* larvae exposed to visual or tactile predators in relation to turbidity. *J. Fish Biol.*, **79**, 2007–2018.

- Omori, M., Y. Sugawara and H. Honda (1996) Morphogenesis in hatchery-reared larvae of the black rockfish, *Sebastes schlegeli*, and its relationship to the development of swimming and feeding functions. *Ichthyol. Res.*, **43**, 267–282.
- Pottoff, T. (1984) Clearing and staining techniques. In: *Ontogeny and systematics of fishes*, eds. H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall Jr. & S. L. Richardson, American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Lawrence, pp. 35–37.
- Sponaugle, S., R. K. Cowen, A. Shanks, S. G. Morgan, J. M. Leis, J. Pineda, G. W. Boehlert, M. J. Kingsford, K. C. Lindeman, C. Grimes and J. Munro (2002) Predicting self-recruitment in marine population: Biophysical correlates and mechanism. *Bull. Mar. Sci.*, **70**, 341–375.
- Swearer, S. E., J. S. Shima, M. E. Helberg, S. R. Thorrold, G. P. Jones, D. R. Robertson, S. G. Morgan, K. A. Selkoe, G. M. Ruiz and G. M. Warner (2002) Evidence of self-recruitment in demersal marine population. *Bull. Mar. Sci.*, **70**, 251–271.
- 田子泰彦 (2009) 富山湾におけるアユ仔魚の分布特性. *海洋と生物*, **31**, 487–494.
- 富山 毅・南 卓志 (2015) 第11章 底魚の分散と加入. 「魚類の初期生活史研究」望岡典隆・木下 泉・南 卓志編, 恒星社厚生閣, 東京, 129–139.
- Tsuji, S. and T. Aoyama (1982) Daily growth increments observed in otoliths of the larvae of Japanese red sea bream *Pagrus major* (Temminck and Schlegel). *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **48**, 1559–1562.
- Tsukamoto, K. and T. Kajihara (1987) Age determination of Ayu with otolith. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **53**, 1985–1997.
- 上原匡人 (2015) 琉球列島におけるドロクイ属2種の資源生態および初期生活史に関する研究. 琉球大学博士学位論文, 393 pp.
- Uehara, M., H. Imai and K. Tachihara (2009) Age and growth of two gizzard shads, *Nematalosa come* and *N. japonica*, in coastal waters around Okinawa Island, southwestern Japan. *Fish. Sci.*, **75**, 295–301.
- Uehara, M. and K. Tachihara (2012) Reproductive biology of Japanese gizzard shad (*Nematalosa japonica*) in coastal waters around Okinawa Island, Ryukyu Archipelago, southwestern Japan. *Ichthyol. Res.*, **59**, 314–322.
- Uehara, M. and K. Tachihara (2015) Reproductive traits of the western Pacific gizzard shad *Nematalosa come*: Implications for conservation and management in a population at its distributional margin. *Env. Biol. Fish.*, **98**, 1–10.
- 上原匡人・今井秀行・岩本健輔・太田 格・海老沢明彦・吉野哲夫・立原一憲 (2015a) ドロクイ属2種の分布および生息環境：近年の沿岸域の改変と交雑個体の出現の関係. *魚類学雑誌*, **62**, 13–28.
- 上原匡人・太田 格・海老沢明彦 (2015b) 沖縄海域で漁獲されるニシン科魚類の漁獲状況 (資源管理体制推進事業). *沖水海技セ事報*, **75**, 42–48.
- 上原匡人・立原一憲 (2016) 沖縄島中城湾に出現するドロクイ属2種の仔稚魚の形態変化. *水産増殖*, **64**, 321–331.
- von Bertalanffy, L (1938) A quantitative theory of organic growth (inaquiries on growth laws II). *Hum. Biol.*, **10**, 181–213.
- Whitehead, P. J. P (1985) FAO species catalogue. Vol. 7: Clupeoid fishes of the world. An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolf-herrings. Part I—Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. *FAO Fish. Synop. No. 125*, 7(Pt. 1) i–x+1–303.
- 八木佑太・美藤千穂・船越 徹・木下 泉・高橋勇夫 (2006) 土佐湾沿岸域におけるアユ仔魚の分布および食性. *日本水産学会誌*, **72**, 1057–1067.
- 吉野哲夫 (2005) ドロクイ. 「改定沖縄県の絶滅のおそれのある野生生物 (動物編), レッドデータおきなわ」沖縄県文化環境部自然保護課編, 沖縄県文化環境部自然保護課, 那覇, 184.