

## ホシガレイの初期生活史：飼育実験による変態・着底過程の解明

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2025-04-24 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 堀田, 又治, 有瀧, 真人, 田川, 正朋, 田中, 克 メールアドレス: 所属:
URL	<a href="https://fra.repo.nii.ac.jp/records/2014525">https://fra.repo.nii.ac.jp/records/2014525</a>

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



## 総説

ホシガレイの初期生活史：飼育実験による  
変態・着底過程の解明

堀田又治\*1・有瀧真人\*2・田川正朋\*1・田中 克\*1

Early Life History of Spotted Halibut *Verasper variegatus*:  
Metamorphosis and Settlement Analyzed by Laboratory  
ExperimentsYuji HOTTA, Masato ARITAKI, Masatomo TAGAWA,  
and Masaru TANAKA

2001年7月18日受理

近年、栽培漁業の発展に伴い、多くの異体類で種苗生産のための試験・研究が行われている。ホシガレイ *Verasper variegatus* もその1種であり、ヒラメ *Paralichthys olivaceus* に続く栽培漁業対象種として注目されている。現在ではいくつかの水産試験場などで種苗生産技術の開発が行われているが、初期減耗や形態異常個体の出現など解決すべき多くの問題に直面している<sup>1)</sup>。本種の初期生活史に関する生物学的知見は極めて少なく、これまで天然仔稚魚の外部形態と生態についての内田<sup>2)</sup> および乃一<sup>3)</sup> による研究、卵発生とふ化仔魚の外部形態についての水戸<sup>3)</sup> および田北<sup>4)</sup> による研究があるに過ぎない。仔稚魚の初期生態を理解する上で不可欠となる生理学的知見については皆無である。

栽培漁業の推進に当たっては、健全種苗の育成、成育場における稚魚の生態の解明、野生集団の遺伝的集団構造の解明が大量種苗放流に先行してなされるべきであ

る<sup>5)</sup>。健全種苗の育成については、仔稚魚の生理生態や行動に関する基礎的知見の集積が不可欠と考えられる。また、本種のように天然個体群の資源量が著しく小さい魚種では、仔稚魚の生態に関するまとまった知見を得ることは極めて困難であり、飼育実験より得られる基礎的な生理や行動に関する知見をもとに天然海域での生態を予測することが求められる。

そこで著者らは1997年から2000年の4ヵ年にわたり、日本栽培漁業協会宮古事業場において種々の飼育実験を行い、仔稚魚期の形態、生理、行動などについていくつかの基礎的知見を得た。ここでは、著者らの4年間の研究結果<sup>4, 6-8)</sup> を中心にこれまでの知見を加味して本種の初期生活史をまとめる。また、栽培漁業の先行種であるヒラメで得られた知見と比較することによって、本種の発育特性をより明確にし、ほとんど明らかにされていない天然初期生態の推定を試みた。

\*1 京都大学大学院農学研究科応用生物科学専攻 〒606-8502 京都府京都市左京区北白川追分町 (Division of Applied Biosciences, Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kitashirakawa, Kyoto 606-8502).

\*2 日本栽培漁業協会宮古事業場 〒027-0097 岩手県宮古市崎山4-9-1

\*3 乃一哲久・Subiyanto・神原利和・千田哲資 (1991) 九州西岸の砂浜海岸におけるホシガレイ仔稚魚の出現. 平成3年度日本水産学会秋季大会講演要旨集, p. 36.

\*4 堀田又治 (2000) ホシガレイの初期発育と変態, 平成12年度京都大学大学院農学研究科修士論文.

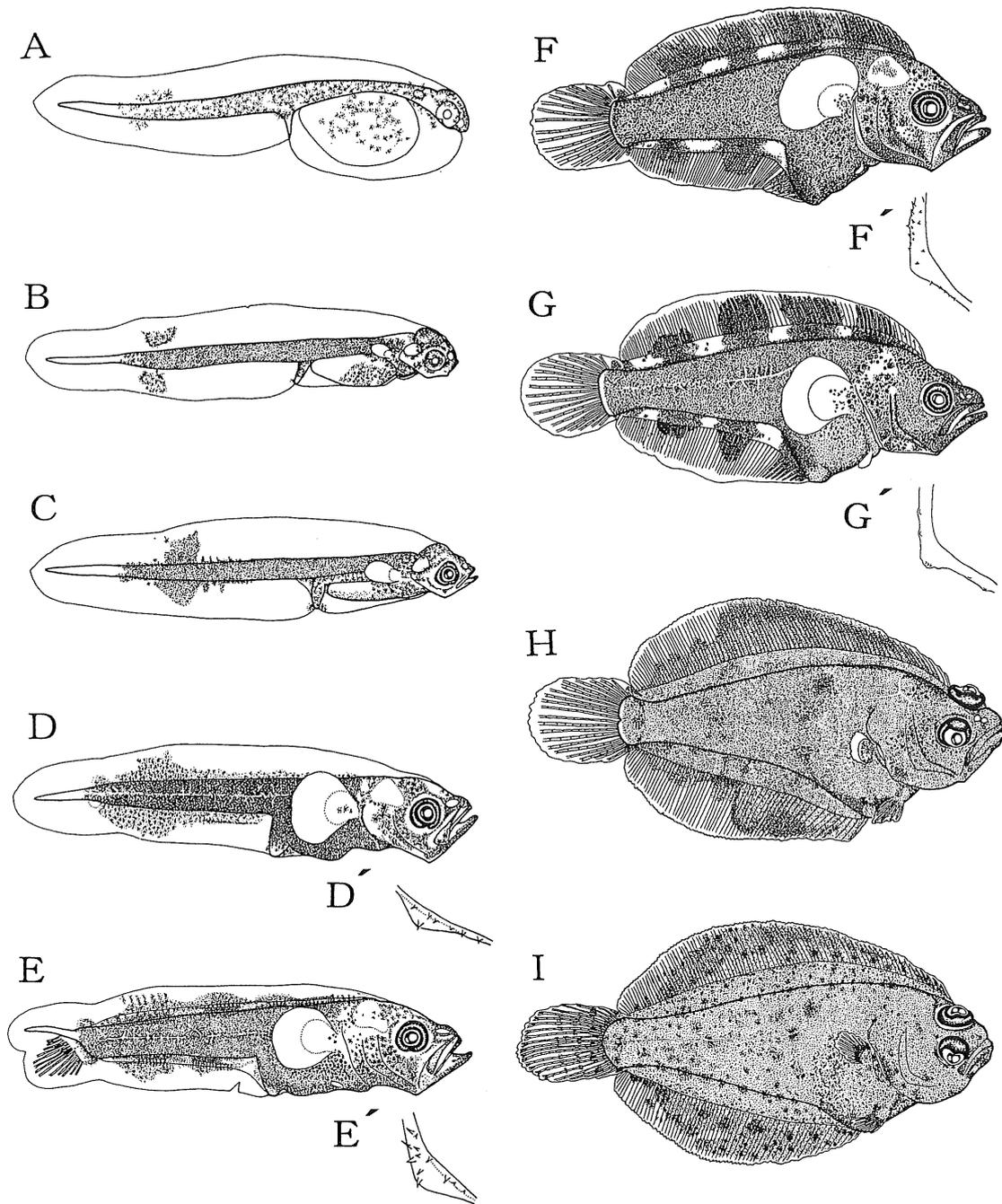


図1. ホシガレイ仔稚魚の発育ステージ (有瀧ら<sup>6)</sup>より)

A: 卵黄仔魚期 (ふ化直後, 全長 4.2 mm), B: 卵黄仔魚期 (ふ化後 5 日目, 全長 5.4 mm), C: preflexion 期, 開口 (ふ化後 10 日目, 全長 6.3 mm), D: preflexion 期卵黄仔魚期 (ふ化後 20 日目, 全長 9.1 mm), D': 前鰓蓋棘, E: flexion 期卵黄仔魚期 (ふ化後 25 日目, 全長 10.1 mm), E': 前鰓蓋棘, F: postflexion 期, 変態開始 (ふ化後 30 日目, 全長 12.0 mm), F': 前鰓蓋棘, G: postflexion 期 (ふ化後 35 日目, 全長 14.3 mm), G': 前鰓蓋棘, H: postflexion 期 (ふ化後 50 日目, 全長 18.2 mm), I: 稚魚期 (ふ化後 60 日目, 全長 27.6 mm).

### 1) 外部形態

本種の外部形態に関しては, 内田<sup>2)</sup>が朝鮮半島で採集した天然仔稚魚を用いて記述している。また, 卵発生とふ化仔魚の外部形態については水戸<sup>3)</sup>および田北ら<sup>4)</sup>によって記述されている。しかし, これらは仔稚魚期を通しての連続的な形態変化を詳細に明らかにしたとは言い難い。そこで有瀧ら<sup>6)</sup>は本種の飼育仔稚魚を用いてふ化直後から変態完了までの形態変化を明らかにするととも

に, 本種の仔稚魚期を A から I の 9 つの発育ステージに区分した (図 1)。有瀧ら<sup>6)</sup>が飼育仔稚魚を内田<sup>2)</sup>の報告した天然魚と比較したところ, 色素分布や体型に大きな差は認められず, ほぼ同じ外部形態を有していることが確認されている。一般に, 仔稚魚期の形態発育は体各部の全長 (または体長) に対する相対成長の変化として表され, 異体類においてもヒラメ<sup>9-11)</sup>, イシガレイ *Kareius bicoloratus*<sup>12)</sup>, マコガレイ *Limanda yokohamae*<sup>12, 13)</sup>, メイ

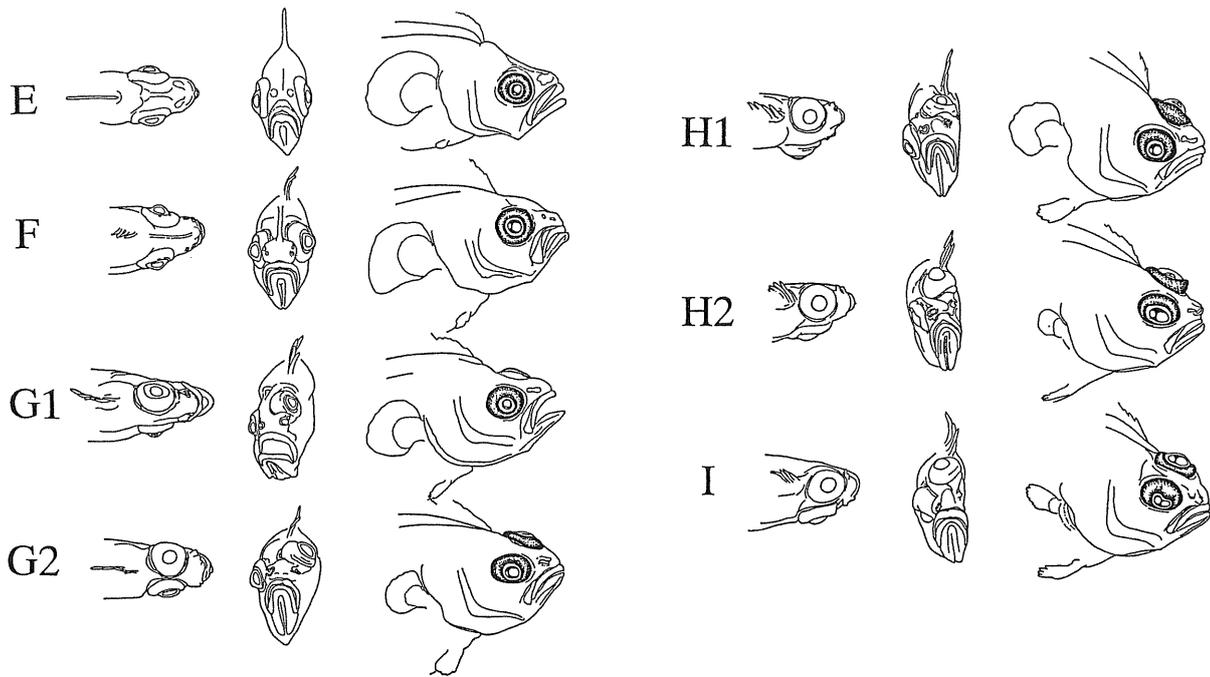


図2. 眼の移動段階に従って細分した変態期ホシガレイの頭部形態（堀田<sup>64</sup>より）  
有瀧ら<sup>6</sup>による G および H ステージをそれぞれ G1, G2 および H1, H2 に区別した。E: 左眼の移動は始まっていない。F: 左眼が移動開始。G1: 左眼の瞳は背中線上に達していない。左眼の縁辺部が有眼側から確認できる。G2: 左眼の瞳は背中線上に達していない。左眼の角膜が有眼側から確認できる。H1: 左眼の瞳は背中線上に達する。胸魚鱭は収縮していない。H2: 左眼の瞳は背中線上を越える。胸魚鱭が収縮する。I: 変態完了。

タガレイ *Pleuronichthys cornutus*<sup>14</sup>、マツカワ *Verasper moseri*<sup>15</sup> など調べられている。本種仔稚魚の体長、前肛門長、頭長、眼径、上顎長、胸鱭長、および体高の全長に対する相対成長には幾つかの変曲点が存在し、それらの変曲点はステージ B（開口直前）から C（開口直後）、E（脊索末端の上屈期）から F（尾鱭の完成）、および G（変態中期）から H（変態後期）の時期に集中する<sup>6</sup>。これらの時期は内部栄養から外部栄養への転換、遊泳能力の向上、着底、潜砂行動の発現などの生態的な転換期と対応する。

また、本種の D から G ステージでは前鰓蓋部に複数本の棘が出現する<sup>6</sup>。このような前鰓蓋棘は、アブラガレイ *Atheresthes evermanni*<sup>16</sup>、ヤナギムシガレイ *Tanakius kitaharai*<sup>16</sup>、ヒレグロ *Glyptocephalus stelleri*<sup>16</sup>、ババガレイ *Microstomus achne*<sup>16</sup>、およびマツカワ<sup>15</sup> においても同様に浮遊期の仔魚において確認されており、浮遊適応と考えられている。

さらに著者は、変態過程を詳細に調べるために有瀧ら<sup>6</sup> が定義した G および H ステージをそれぞれ 2 つに細分した（図 2）<sup>64</sup>。

## 2) 甲状腺ホルモンとコルチゾル

魚類の初期発育には幾つかのホルモンが関与するが、中でも甲状腺ホルモンはとりわけ重要なホルモンと考えられる。魚類の仔稚魚期における甲状腺ホルモンに関しては、仔魚から稚魚への移行期にチロキシン（以下、 $T_4$ ）

濃度のサージ（一過性の濃度の急上昇）が起こることがヒラメ<sup>17-19</sup>、クロダイ *Acanthopagrus schlegeli*<sup>20</sup>、マダイ *Pagrus major*<sup>21</sup>、スズキ *Lateolabrax japonicus*<sup>22</sup>、クロアナゴ *Conger myriaster*<sup>23</sup> など報告されている。特にヒラメでは、甲状腺ホルモンによって変態や着底が誘導されること<sup>24</sup> や 3,5,3'-トリヨードチロニン（以下、 $T_3$ ）が  $T_4$  の数倍の変態促進作用を持つこと<sup>25</sup> などが明らかにされている。また、 $T_4$  の投与により外部形態だけでなく、胃腺<sup>26</sup>、横紋筋<sup>27</sup>、および赤血球<sup>28</sup> の発達が促進されることも確認されており、ヒラメの変態期における形態、生理、行動などの一連の変化が甲状腺ホルモンによって制御されていることは既に明らかとなっている。さらに近年では、ヒラメの近縁種である summer flounder *Paralichthys dentatus* についても同様に変態期の生理的变化が甲状腺ホルモンによってコントロールされていることが明らかにされており<sup>29-32</sup>、甲状腺ホルモンによる変態制御は異体類に共通した現象であると考えられる。

またヒラメでは、コルチゾルにより甲状腺ホルモンの作用が促進されることが明らかにされている<sup>33</sup>。仔稚魚期におけるコルチゾルの動態に関しては、 $T_4$  のサージに先立って変態開始期に最大となることが、ヒラメ<sup>19</sup>、スズキ<sup>22</sup>、クロアナゴ<sup>23</sup> など報告されている。著者ら<sup>7</sup> が本種の初期発育に伴う甲状腺ホルモンとコルチゾルの動態を調べた結果、コルチゾル濃度が変態開始期に最大となり、その後変態最盛期に  $T_4$  濃度が最大となった（図

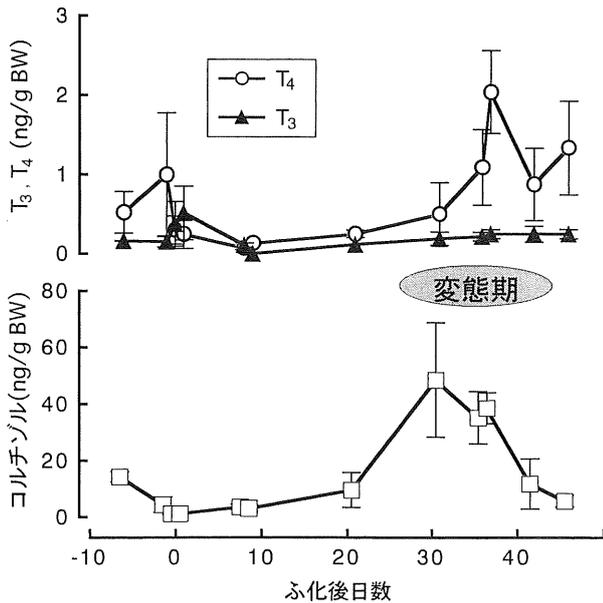


図3. ホシガレイの卵および仔稚魚期における体組織中の甲状腺ホルモンおよびコルチゾル濃度の動態 (堀田ら<sup>7)</sup>より)  
 図中の記号は平均値±標準誤差を意味する。

3). この結果はヒラメをはじめとする多くの魚種と同様であり、本種においても甲状腺ホルモンとコルチゾルが変態期の形態変化に強く関わっている可能性が示唆されている。

発育初期の顕著な外部形態変化として、多くのヒラメ科魚類では、浮遊期に背鰭前部の数本の鰭条が伸長し、変態期に収縮する現象がみられる<sup>34)</sup>。この背鰭伸長鰭条の収縮に甲状腺ホルモンが作用し、またコルチゾルがその収縮作用を促進することが *in vitro* の実験によって明らかにされている<sup>33)</sup>。一方、カレイ科魚類では背鰭の伸長やそれに伴う収縮は生じないものの<sup>34)</sup>、同じように浮遊期に胸鰭が拡大し、変態期に収縮することが知られている。木下 (未発表) によると、異体類では変態着底とともに浮遊期に拡大していた膜状の胸鰭は収縮し、その後鰭条を伴った成魚型の胸鰭へと作り替えられる。本種においても変態期に胸鰭が著しく収縮し<sup>4)</sup>、この時期に対応して  $T_4$  の濃度が上昇する (図4)。このことからヒラメの伸長鰭条の収縮と同様に本種の胸鰭収縮にも甲状腺ホルモンやコルチゾルが関与していることが推定される。

さらに甲状腺ホルモンの作用としては、胃腺の分化を促進することがヒラメ<sup>26)</sup> および summer flounder<sup>30)</sup> で実験的に確かめられている。本種では、胃腺は E から F ステージに形成され始め、変態盛期にその数が増加する<sup>7)</sup>。胃腺が形成され始める時期は  $T_4$  濃度の上昇期と対応するものの、 $T_4$  濃度のピークよりも早い時期にみられる。本種においても甲状腺ホルモンが胃腺の分化を促進するかどうかは実験的には確認されていないものの、その可能性は高く、胃壁における甲状腺ホルモン受容体の発現

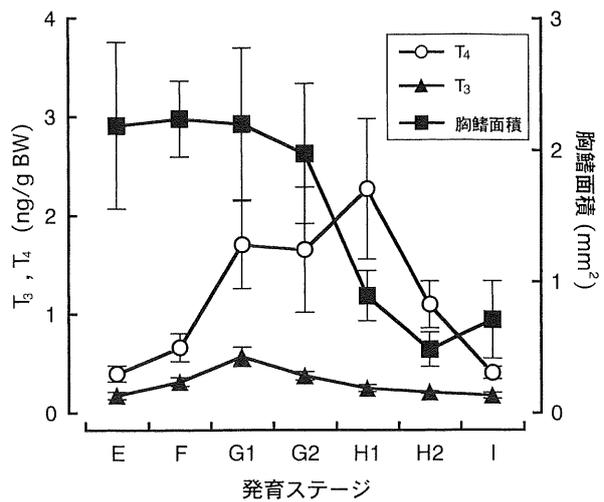


図4. ホシガレイの変態期における胸鰭面積の変化と甲状腺ホルモンの動態 (堀田<sup>4)</sup>より)  
 図中の記号は胸鰭面積については平均値±標準偏差を、 $T_3$  および  $T_4$  については平均値±標準誤差を意味する。

時期などについても検討する必要がある。

コルチゾルはストレスによって上昇することが魚類でも知られているが<sup>35)</sup>、変態期に見られる甲状腺ホルモン濃度の増加がどのような引き金によって起こるかは明らかにされていない。多くの異体類に見られる接岸移動や着底行動およびそれに伴う生活環境の変化が甲状腺ホルモンやコルチゾルの分泌に何らかの影響を与える可能性も考えられ、今後の研究に期待したい。

### 3) 着底と行動変化

一般に底生魚類は発育初期に生活様式を“浮遊”から“着底”へと変化させる。特に異体類ではその変化が顕著であり、仔稚魚期における重要な生態的变化の1つと位置づけられる。多くの異体類で、着底は変態期に対応して起こることが知られている。この時期には形態的、生理的变化だけでなく、摂餌生態や潜砂の開始など行動様式にも劇的な変化が生じるため、生態的にクリティカルな時期であると考えられている。ヒラメでは着底期に大量減耗が生じることも報告されている<sup>36-39)</sup>。着底過程を明らかにすることは変態期の生態変化を理解する上で極めて重要である。

本種の着底に関する知見としては、内田<sup>2)</sup> および乃一<sup>3)</sup> が、左眼が移動中 (G ステージ) の着底個体を天然海域で採集している。著者が観察した結果<sup>4)</sup>、飼育条件下では F や G ステージでは浮遊・着底の両群が存在し、H ステージになると完全に着底する (図5)。有瀧<sup>6)</sup> は種苗生産過程で眼の移動開始後間もない F ステージで水槽底に横たわることを観察しているが、ヒラメにおいても飼育条件下では一時的に水槽底に横たわる行動 (擬着底行動) が E ステージから一部の仔魚で観察されている<sup>40)</sup>。有瀧<sup>6)</sup> によると、本種の F ステージにおける

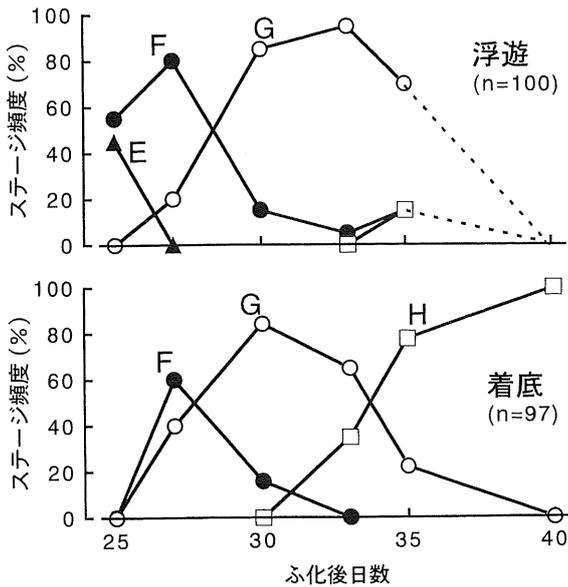


図5. ホシガレイ仔稚魚の水槽中における浮遊群と着底群のステージ組成の推移(堀田<sup>44</sup>より)  
 上段は浮遊群, 下段は着底群のステージ組成を表す。ふ化後35日目には多くの個体が着底し, 依然浮遊している固体には形態異常が多かったため, この時点で浮遊群のサンプリングを終了した。

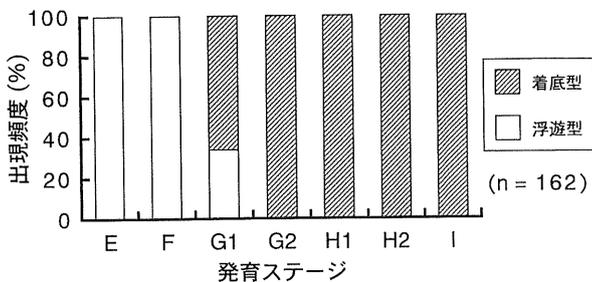


図6. ホシガレイの変態に伴う摂餌様式の変化(堀田<sup>44</sup>より)  
 2Lの容器に仔稚魚を移し, 着底した個体にアルテミアを給餌し摂餌様式を観察した。浮遊型とはアルテミアを摂餌するために着底状態から浮遊状態に戻った個体を意味し, 着底型とは着底したままアルテミアを摂餌した個体を意味する。

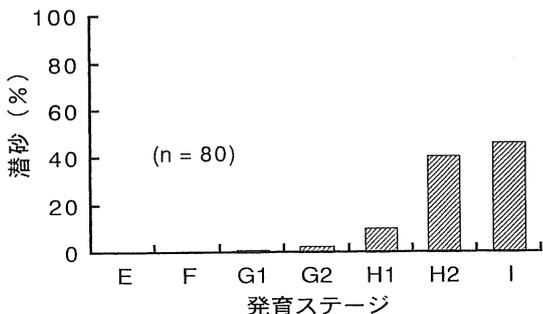


図7. ホシガレイ仔稚魚の潜砂と发育ステージの関係(堀田<sup>44</sup>より)  
 E-Fステージの仔魚80個体を砂を敷いた容器に移し, 潜砂した個体を毎日取り上げた。実験は10日間行った。供試魚80個体中, 58個体が潜砂した。体の一部もしくは全部が砂に潜った状態を潜砂と見なした。

着底は完全な底生生活への移行ではなく, 摂餌のために頻りに浮遊状態へ戻るとされている。著者はFステージの仔魚が着底したまま餌生物を捕食できないことを確認しており(図6)<sup>44</sup>, 本種のFステージでの着底行動はヒラメと同様な擬似着底行動であると判断できる。Gステージになると着底状態のまま摂餌することが可能となるものの(図6), 潜砂することはない(図7)。Gステージの仔魚は膜状の大きな胸鰭を持っていることから浮遊期の特徴を強く残していると考えられる。この様に本種のGステージは浮遊期と底生期の中間的な性格を備えていることから底生生活への移行期と言える。そして, 眼の移動がほぼ完了し胸鰭が収縮するHステージになると潜砂行動を示すようになり(図7), 底生生活への本格的な移行が完結するものと考えられる。

南<sup>41)</sup>は天然でのヒラメの初期生活史を, Gステージまでを浮遊期, Hステージを移行期, Iステージ以降を底生期と区分した。飼育条件下においても, 着底は主にHステージで始まり<sup>40)</sup>, 南<sup>41)</sup>による区分とほぼ対応する。发育ステージを基準として着底過程を比較した場合, 本種はヒラメよりも早い段階で底生生活へ移行する。本種とヒラメにおける底生移行過程の違いに関する考察は, 変態期に生じる形態や生理などの様々な変化を総合的に考慮する必要があるため, 別の項で行う。

#### 4) 消化系の発達及び消化酵素活性の変化

種苗生産における最も大きな問題の一つとして初期減耗が挙げられる。前述のとおり, 本種においても发育初期に著しい減耗が生じる。摂餌は仔稚魚の生残において最も重要な要素であり, 種ごとの发育過程に対応した餌料系列で飼育を行うことが不可欠である。著者ら<sup>7)</sup>は本種の初期发育に伴う消化系の発達過程を明らかにしている。

一般に, 硬骨魚類の消化系の発達過程には摂餌開始時および変態期に2つの顕著な分化期が認められるが<sup>42-44)</sup>, 本種においても, CステージとE-Fステージの2つの時期に消化系の著しい変化が認められた<sup>7)</sup>。卵黄仔魚期のBステージまでは消化管は直線状の細い管として観察され, 消化器官の分化は認められなかったものの(図8a), 摂餌を開始するCステージには腸や直腸, 肝臓および膵臓が分化するとともに, 腸管の伸長・回旋によって消化・吸収面積が拡大する(図8b)。この時期には膵臓系消化酵素であるアミラーゼとトリプシン様酵素の活性が高まることも確認されている(図9)。一方, 食道と腸の間に分化した初期の胃は短く粘膜や筋肉層も未発達であり, 胃腺の分化やペプシン様酵素の活性も見られないことから, 摂餌した食物を一時的に貯え化学的に消化する機能は発達していないと推定される。その後, 変態開始までは主に腸管の伸長や粘膜のひだの発達と上皮細胞の成長および機能的な発達が進むことにより, 消化・吸収能力は高まるものと考えられる。

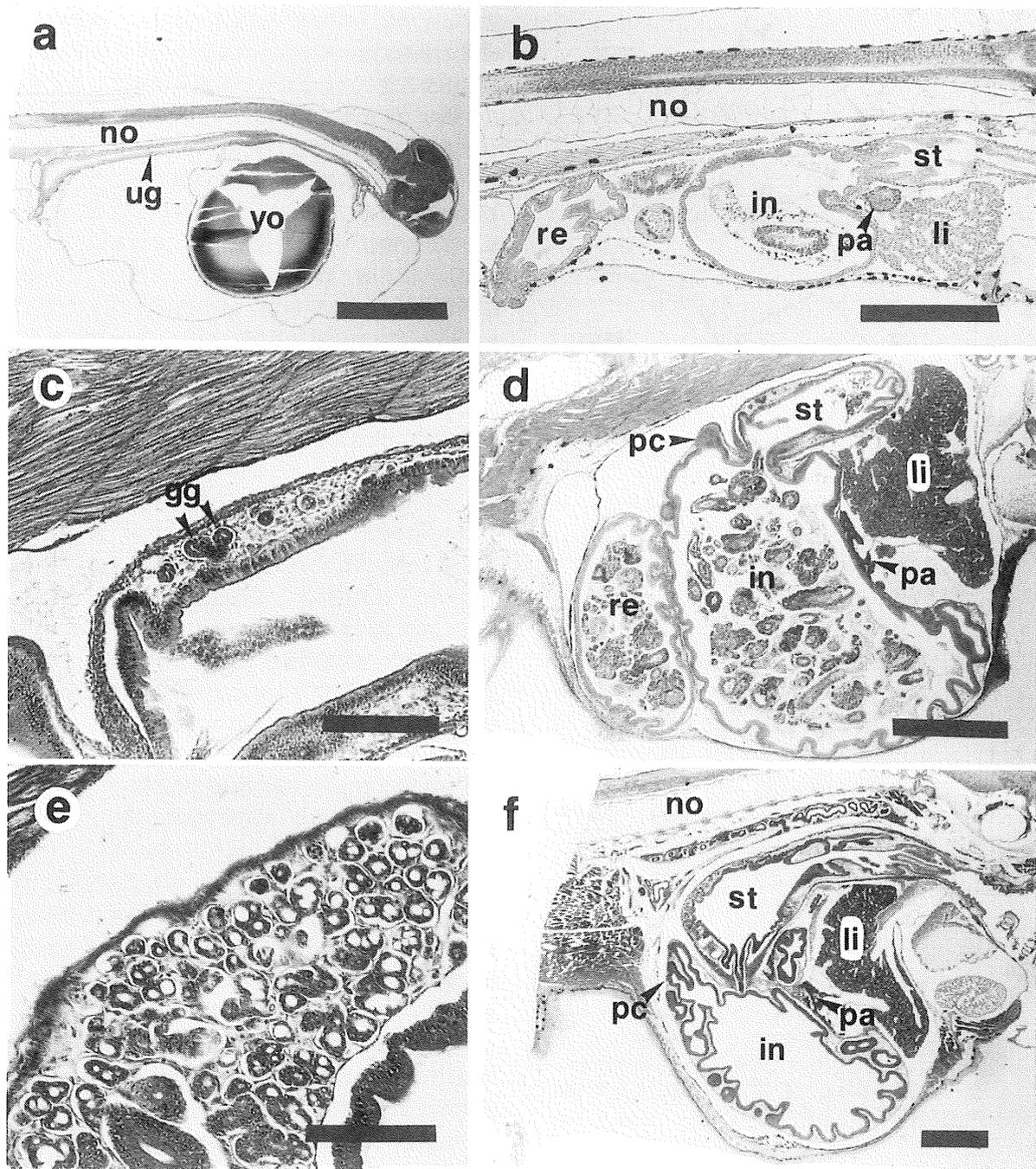


図8. ホシガレイ仔稚魚における消化系の発達（堀田ら<sup>7)</sup>を一部改変）

a: Bステージ（ふ化後3日目，スケール500 $\mu\text{m}$ ）消化管は未分化の細い管として，脊索（no）の下に観察される，b: Cステージ（ふ化後10日目，スケール300 $\mu\text{m}$ ）消化管は胃（st），腸（in），直腸（re）に分化し，腸内には摂餌された餌が観察された，c: Eステージ（ふ化後25日目，スケール100 $\mu\text{m}$ ）胃粘膜中に胃腺（gg）の原基が認められる，d: Eステージ（スケール500 $\mu\text{m}$ ）胃（st）と腸（in）の境界が明瞭になり，腸の始部には幽門垂（pc）の分化が観察される，e: Fステージ（ふ化後30日目，スケール100 $\mu\text{m}$ ）胃の粘膜は厚くなり，無数の胃腺が密集している，f: Fステージ（スケール500 $\mu\text{m}$ ）消化管は腹側に膨らみ，粘膜ヒダの発達がみられた。

gg: 胃腺，in: 腸，li: 肝臓，no: 脊索，pa: 臍臓，pc: 幽門垂，re: 直腸，st: 胃，ug: 未分化消化管，yo: 卵黄のう

変態開始直前のEステージになると胃の粘膜が肥厚し，胃腺の原基が出現するとともに，腸の最前部には幽門垂が分化し始め（図8c, d），Fステージになると胃腺の数は著しく増加する（図8e）。また，この時期に対応して胃腺由来の消化酵素であるペプシン様酵素の活性が高まることも確認されている（図9）。さらにこの時期には

幽門垂が伸長するとともに，腸粘膜のひだが著しく増加することによって腸の表面積が増大し，消化・吸収が効率的に行われるようになることと推定される（図8f）。胃腺を備えた機能的な胃と幽門垂の分化は，消化系が成魚型になることを意味する<sup>4)</sup>。本種のFステージは変態開始期に相当し，この時期に成魚型の消化系が確立されると

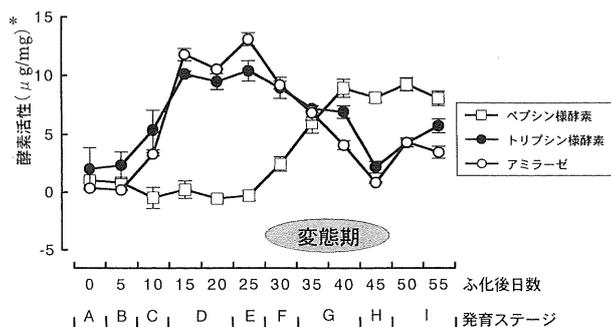


図9. ホシガレイの仔稚魚期における消化酵素活性の変化(堀田\*4より)  
 図中の記号は各日齢における酵素活性の平均値±標準誤差を意味する。\*単位体重 (mg BW) あたりの遊離したチロシンまたはグルコースの重量 (μg)。

言える。飼育したヒラメでは、変態盛期のGステージで胃腺と幽門垂が分化し始めることが知られている<sup>45)</sup>。外部形態を基準として比較すると、本種の方がヒラメよりも早い発育ステージで胃腺と幽門垂が分化することが示された。これは本種がヒラメよりも早い発育ステージで着底することと関係があると思われる。成魚型の消化系の確立は、着底に伴う食性の転換とも関係すると考えられる。ヒラメでは、着底とともに食性がかいあし類や尾虫類からアミ類へと変化する<sup>41)</sup>。本種仔稚魚の食性については、内田<sup>2)</sup>が朝鮮半島で採集した変態期前後の天然仔稚魚8個体について胃内容物を調べている。それによれば、本種は変態期を通して主にかいあし類や裂脚類を摂餌するものの、変態中期から後期の個体では小型の巻き貝も摂餌している。本種ではFステージで成魚型の消化系が確立し、Gステージで着底型の摂餌様式が備わることによって、食性の転換が可能になると考えられる。

### 5) DNA, RNA, およびタンパク質量

生物の体は細胞によって構成されている。個体の発育および成長は全て細胞分裂や細胞分化によって行われる。一般に多くの海産魚類は分離浮遊卵から未発達な形態でふ化した後、短期間に著しい形態発育を経て稚魚となる。DNA量、タンパク質/DNA比、およびRNA/DNA比はそれぞれ細胞数、細胞重量、タンパク質合成活性の指標として用いることができるため、これらの変化から初期発育過程を推察する試みが、クロガシラガレイ *Limanda schrenki*<sup>46)</sup>、ニシン *Clupea pallasii*<sup>47)</sup>、ヒラメ<sup>48, 49)</sup> などで行われている。特にヒラメでは、変態期における核酸やタンパク質量の変化が詳細に調べられており、着底が生じる変態盛期にはRNA/DNA比が著しく変化することが確認されている<sup>48, 49)</sup>。

著者は本種の仔稚魚期におけるDNA量、RNA量、およびタンパク質量の変化を対数軸で表したところ、それぞれに2つの変曲点が存在することを確認している\*4。変曲点は主にCステージ(開口直後)に相当するふ化後10日目とFステージ(変態開始期)に相当するふ化後

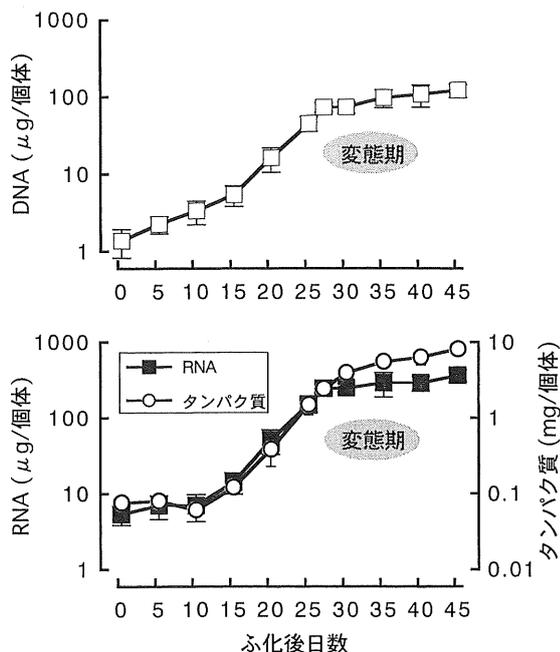


図10. ホシガレイ仔稚魚期におけるDNA, RNA, およびタンパク質量の変化(堀田\*4より)  
 図中の記号は各日齢における平均値±標準偏差を意味する。

27日目に集中する(図10)。卵黄仔魚期(ふ化直後から10日目)にはDNA量は増加するもののRNA量やタンパク質量はほとんど変化しない。この結果は細胞分裂は進むもののタンパク質合成は停滞していることを示している。このことは細胞重量の指標であるタンパク質/DNA比が著しく減少することからも裏付けられる(図11)。摂餌を開始するふ化後10日目からはタンパク質合成が活発に行われるようになる(図10)。ふ化後10日から27日目の間ではDNA量、RNA量、およびタンパク質量の全てが著しく増加することから細胞分裂とタンパク質合成がともに活発に行われていると考えられる(図10)。このためタンパク質/DNA比は変化しない(図11)、つまり細胞自体は肥大または縮小していないと考えられる。変態開始期になるとRNA量の増加が停滞し、タンパク質量の増加率が低下するとともに(図10)、RNA/DNA比が緩やかな減少傾向を示すことから(図12)、タンパク質合成が不活発になるものと思われる。しかしこの時期には細胞分裂も不活発になるため、タンパク質/DNA比が増加する(図11)、つまり細胞の肥大化が進むものと推定される。

前述のとおりヒラメでは着底期にRNA/DNA比が著しく低下することが知られているのに対し<sup>48, 49)</sup>、本種のRNA/DNA比は変態期に減少傾向を示すものの、ヒラメほど顕著な減少は認められなかった\*4。天然海域のヒラメでは着底の際に一時的に摂餌を停止することが知られており<sup>50)</sup>、これによって飢餓状態に陥ることがRNA/DNA比低下の要因と考えられている。飼育条件下においてもヒラメが着底期に摂餌を完全に停止するかどうか

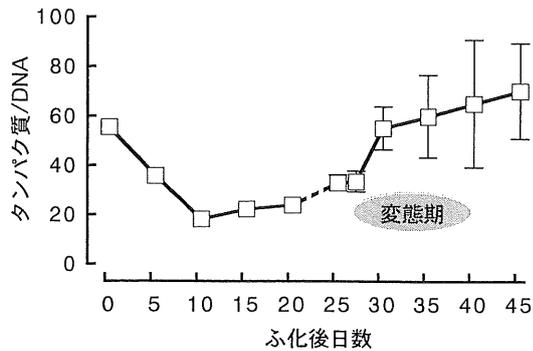


図 11. ホシガレイ仔稚魚期におけるタンパク質/DNA 比の変化 (堀田<sup>\*4</sup>より)  
 ふ化後 20 日目までは 5 個体の平均タンパク質量を平均 DNA 量で割った値を、25 日目以降は個体ごとのタンパク質/DNA 比の 5 個体における平均値 ± 標準偏差を示した。

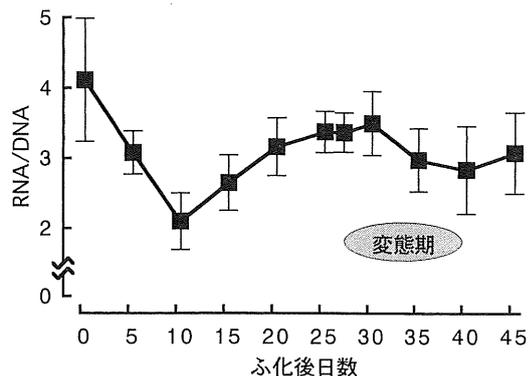


図 12. ホシガレイ仔稚魚期における核酸比の変化 (堀田<sup>\*4</sup>より)  
 図中の記号は平均値 ± 標準偏差を意味する。

は明らかにされていないものの、有瀧 (未発表) はマガレイおよびマコガレイについて、飼育条件下でも着底期に摂餌が停止することを観察している。一方、飼育したホシガレイでは着底期においてもほぼ飽食に近い摂餌状態を示し、摂餌が停止する様子は観察されなかった。ヒラメでは RNA/DNA 比と同様に、着底期に腸上皮細胞の高さが著しく減少することが知られているが<sup>51)</sup>、ホシガレイの腸上皮細胞ではヒラメほど顕著な変化は見られていない<sup>7)</sup>。これらの差異は両種の着底過程の違いに起因すると考えられるが、これについては、ホシガレイとヒラメの着底と摂餌の関係を飼育実験によって比較検討する必要がある。

## 6) 発育に伴う低塩分耐性の発達

多くの沿岸性異体類は沖合である期間の浮遊生活を経た後、沿岸浅海域へ接岸して着底する。本種においても変態期の仔稚魚が極めて浅い波打ち際近くで採集された例が報告されている<sup>2), \*3)</sup>。沿岸の浅い海域は沖合と比べ

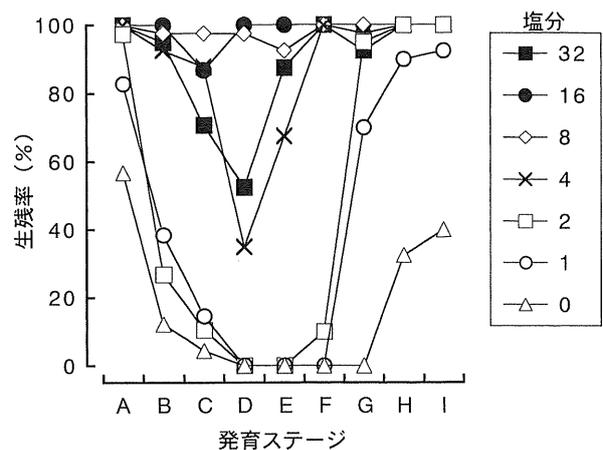


図 13. ホシガレイ仔稚魚の発育ステージごとの低塩分移行による 48 時間後の生残率 (堀田<sup>\*4</sup>より)  
 図中の記号は各ステージについて行った 2 回の実験における平均生残率を意味する。

て河川の流入などによる淡水の影響を強く受けるため低塩分になりやすく、塩分環境の変動も大きい。このような環境下で生活するためには低塩分適応能力の発達は不可欠と考えられる。

著者は飼育した本種仔稚魚を低塩分環境へ移し、48 時間後の生残率を調べることによって低塩分耐性を評価した<sup>\*4)</sup>。本種仔稚魚の低塩分耐性は卵黄仔魚期には高いものの、卵黄吸収後から変態開始までは低く、その後変態期になると再び高くなる (図 13)。この変化パターンは同じ沿岸性海産魚であるヒラメ<sup>52)</sup> やスズキ<sup>\*5)</sup> とほぼ同様である。HIROI *et al.*<sup>52)</sup> はヒラメで開口時に低塩分耐性が低下することに関して、開口と鰓の分化によって体表面積が急激に増大するためと考察している。また、低塩分耐性が高まる F から G ステージは本種が碎波帯に出現する発育ステージと一致し、生態的な変化と対応している。ヒラメ<sup>52)</sup> やスズキ<sup>\*5)</sup> においても低塩分耐性の上昇時期は河口域や砂浜域への接岸時期と対応する。このように、接岸移動と低塩分耐性の発達時期が対応することは、異体類に限らず、河口域や砂浜域を成育場とする沿岸性海産魚類に共通して見られる現象と考えられる。

低塩分耐性の発達には、浸透圧調節に関わる生理的能力の発達が必要である。低塩分環境下における浸透圧調節に関わるホルモンとしては脳下垂体から分泌されるプロラクチンが知られている。海産魚類ではスズキ<sup>\*5)</sup>、クロダイ<sup>53)</sup>、ヒラメ<sup>52)</sup> において、低塩分条件下でプロラクチン産生細胞が活性化することが確認されている。これらの種では、仔稚魚期のプロラクチン産生細胞の活性は、海水環境下においても発育に伴って上昇するが<sup>52, 53), \*5)</sup>、特にクロダイ<sup>53)</sup> やヒラメ<sup>52)</sup> では接岸時期に対応して著しく活性が高まることが明らかにされている。同じ沿岸性海産魚類で分類学上近縁な種でも、河口

\*5 中山耕至 (1996) 中国産、有明海産および千葉県産スズキ仔稚魚の形態ならびに低塩分耐性の比較。京都大学大学院農学研究科修士論文。

域のごく岸近くまで接岸するクロダイではプロラクチン産生細胞の活性が高く、水深 10 m 付近までしか接岸しないマダイではプロラクチン産生細胞の活性が低いことが確認されている\*6。本種のプロラクチン産生細胞に関する知見は皆無であるが、低塩分耐性の高まる F から G ステージではプロラクチン産生細胞の活性が高まっていると推定される。

また、浸透圧調節器官としては鰓、腎臓、消化管が挙げられる。鰓には塩類細胞と呼ばれるミトコンドリアの豊富な細胞が存在し、海水環境下では体内の過剰なイオンの排出に重要な役割を持つことが知られている<sup>54, 55</sup>。ヒラメでは仔魚期には体表面上に大型の塩類細胞が多数分布しているが、変態開始期 (E ステージ) になるとその数や大きさは減少し、変態盛期 (G, H ステージ) には全く見られなくなる<sup>56</sup>。一方、鰓の塩類細胞は、鰓が分化し始めるのと同調して一次鰓弁上に出現し、一次鰓弁の伸長に伴ってその数は増加する<sup>56</sup>。このようにしてヒラメ仔魚の浸透圧調節機構は仔魚型から成魚型へと変換され、この変化が低塩分適応能力が向上する一因であると考えられる。本種の仔魚期における塩類細胞の分布変化は明らかにされておらず今後の研究課題であるが、低塩分耐性が高まる F から G ステージの仔魚では多数の塩類細胞を備えた鰓が発達し、成魚型の浸透圧調節機構が確立していることが予想される。稚魚への移行とともに淡水域にも進出するスズキ稚魚では、海水から淡水への移行に伴い一次鰓弁上の塩類細胞は消失し、二次鰓弁上に新たに塩類細胞が出現する<sup>57</sup>。この淡水型塩類細胞が低塩分環境下で重要な役割を果たしていると考えられており、本種においても低塩分耐性の向上期に発現する可能性が推定される。

ヒラメでは、稚魚 (I ステージ) においても塩分 0 (水温 18°C) で 48 時間生残することはできないが<sup>52</sup>、本種では H ステージにおいても約 30% が塩分 0 (水温 18°C) で生残した (図 13)。このことから本種稚魚は、ヒラメよりも低塩分に強いことが明らかとなり、淡水の影響を強く受け易い極浅い海域を成育場として利用する可能性が考えられる。

## 7) 変態に及ぼす水温の影響

現在、本種を含む多くのカレイ科魚類の種苗生産において、形態異常の出現が大きな問題となっている。形態異常には、変態期に体の左右両側が有眼側へと変態する両面有色個体や、体の左右両側が無眼側へと変態する白化個体があり、有瀧<sup>58</sup>によってタイプ分けされている。有瀧 (未発表) はこれらの形態異常の出現率が飼育水温によって変化することを異体類数種について確認している。このような形態異常は変態の異常と考えられるが、

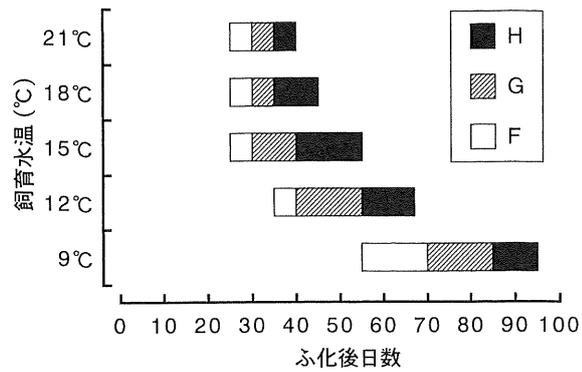


図 14. 水温別に飼育したホシガレイの変態期におけるステージ進行 (HOTTA *et al.*<sup>8)</sup> より)

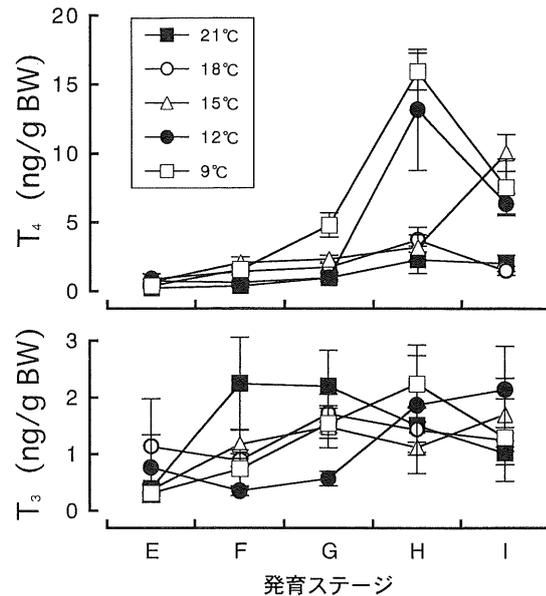


図 15. 水温を変えて飼育したホシガレイ仔魚の甲状腺ホルモン濃度と発達ステージの関係 (HOTTA *et al.*<sup>8)</sup> より)  
図中の記号は平均値±標準誤差を意味する。

仔魚期の発育・成長・変態に及ぼす水温の影響については、ヒラメを用いた飼育実験から既に明らかにされており、水温が高いほど変態開始までのふ化後日数が短く、また短期間で変態を完了することが知られている<sup>11</sup>。マコガレイに関してもヒラメと同様な結果が得られている<sup>59</sup>。著者ら<sup>8)</sup>により、本種においてもヒラメやマコガレイと同様な結果が得られている (図 14)。これらの3種の変態が水温の影響を受けるという結果より、変態過程を制御する甲状腺ホルモンも水温の影響を受けることが予想される。ヒラメ仔魚を 15°C と 22°C の 2 水温で飼育した場合には、T<sub>4</sub> の体組織中濃度は変態最盛期にピークを示し、ピーク時の濃度には水温間で有意な差は認められていない<sup>60</sup>。著者ら<sup>8)</sup> は、本種における変態期の甲状腺ホルモン分泌量と水温との関係をより詳し

\*6 木村 量 (1992) 海産魚類の仔魚期におけるプロラクチンの産生について. 京都大学大学院農学研究科修士論文.

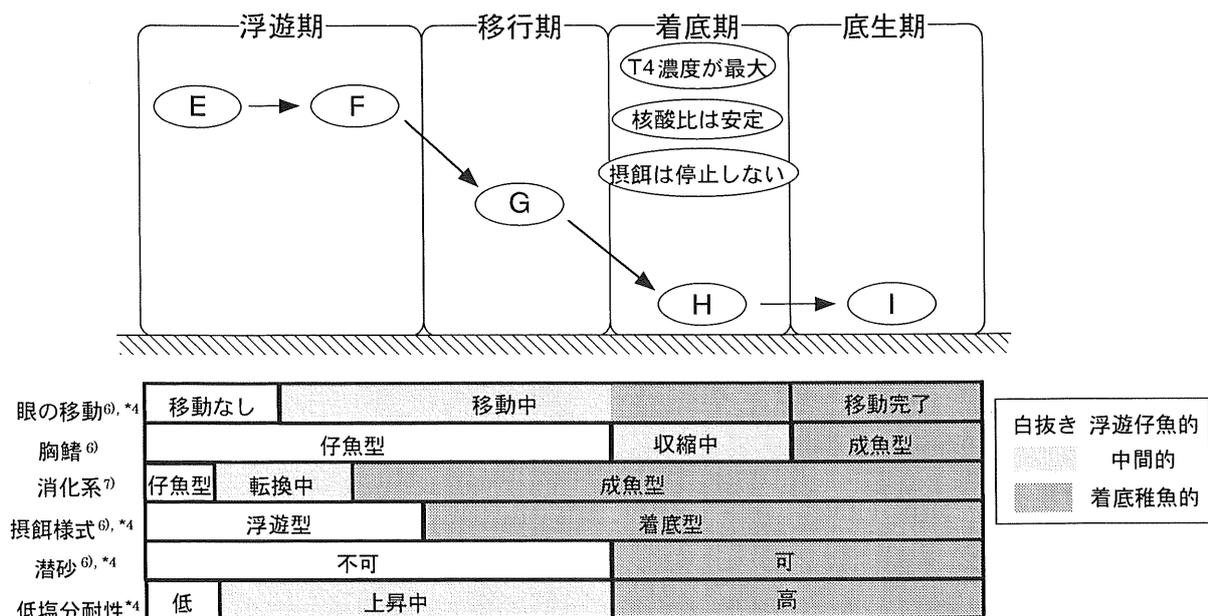


図 16. ホシガレイの変態と着底に伴う諸変化

く調べるために、9℃ から 21℃ の範囲で 5 つの水温区を設定して飼育を行い、体組織中の甲状腺ホルモン濃度と甲状腺ろ胞の組織性状を調べた。その結果、本種では水温と変態最盛期の T<sub>4</sub> 濃度に負の相関がある、つまり水温が低いほど変態最盛期の T<sub>4</sub> 濃度が高くなることを明らかにした<sup>8)</sup> (図 15)。この結果から、本種においては 1) 低水温では甲状腺活性が高いため T<sub>4</sub> が多量に分泌された、2) 低水温では産出された T<sub>4</sub> の消費量が少ないため体内に残留し、その結果として体組織中濃度が高くなった、などの可能性が考えられる。一般に甲状腺は活性が高くなると、ろ胞上皮細胞が厚くなり、コロイド中の空胞の数が増え、コロイドの量が減少する<sup>35)</sup>。著者らの研究<sup>8)</sup> では、甲状腺ろ胞の組織学的観察において、コロイド中の空胞の数は個体によって大きくばらつき、ろ胞上皮細胞の高さと水温には明確な傾向は認められなかった。この結果から、水温間で甲状腺の活性に差はないと考えられた。さらに、9℃ でコロイド中に空胞がほとんど見られなかったという結果は、低水温では甲状腺活性が低下することを意味している。したがって上記 1) の可能性は否定され、上記 2) の可能性が有力であると考えられる。甲状腺ホルモンは、甲状腺ろ胞で産出された T<sub>4</sub> が体内で脱ヨード化され、活性の高い T<sub>3</sub> へと変換されて作用すると考えられている<sup>35)</sup>。本種に関しては水温間で T<sub>3</sub> 濃度に差は認められなかった。体内での T<sub>4</sub> から T<sub>3</sub> への転換に水温がどのような影響を与えるか、また水温に対する甲状腺の反応が種によって異なるかどうかについては明確な知見が得られておらず<sup>61), 62)</sup>、現段階でホシガレイとヒラメの両種における違いを考察することは不可能であり、今後の研究に期待したい。

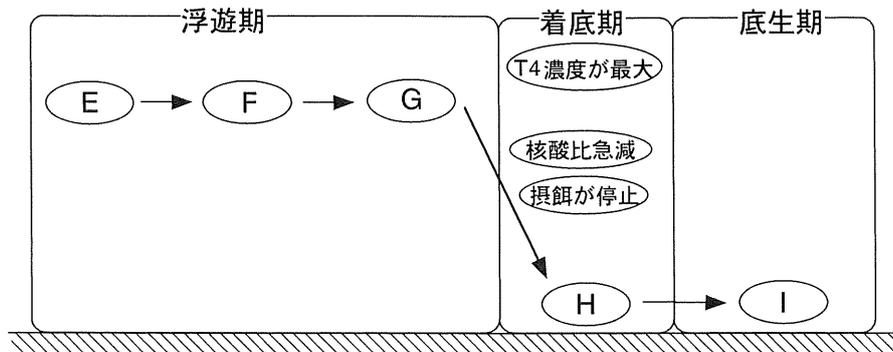
前述のとおり本種の種苗生産過程では、初期減耗に加えて形態異常の出現が大きな問題となっている。津崎<sup>1)</sup>

によると、ホシガレイの飼育適水温は 18℃ 前後であり、この水温では正常個体が高頻度で出現する。また、著者らは、飼育水温によって本種の正常魚や白化魚、両面有色魚の出現状況が一定の傾向をもって変化することを確かめつつある。今回、高水温では変態最盛期の T<sub>4</sub> 濃度が低く、また低水温では変態最盛期の T<sub>4</sub> 濃度が高いという結果が得られた。さらに、有瀧 (未発表) および著者ら<sup>63)</sup> は水温別に飼育したマガレイについても形態異常の出現パターンと水温および T<sub>4</sub> 濃度の動態について研究し、両面有色個体の出現する水温では T<sub>4</sub> 濃度が低く、白化個体が最も高頻度で出現する水温では T<sub>4</sub> 濃度が高いという結果を得ている。変態最盛期の T<sub>4</sub> 濃度の違いが形態異常の出現と関連しているかどうかについては明らかにされていないが、高濃度の T<sub>4</sub> が変態過程に何らかの影響を与える可能性は十分に考えられる。また低水温で変態期が長くなることは、体内で T<sub>4</sub> の高濃度状態が長期間続くことにつながり、このことも変態の進行に何らかの影響を及ぼすかもしれない。

ヒラメではコルチゾルが甲状腺ホルモンの変態促進作用を高めることが知られている<sup>33)</sup>。また、体内のコルチゾル濃度はストレスに反応して上昇することも知られている<sup>35)</sup>。従って、コルチゾルの分泌も水温によって変化することが考えられる。今後は高濃度の甲状腺ホルモンが形態異常を誘導するかどうかを明らかにするとともに、水温別に飼育した場合のコルチゾルの動態についても検討する必要がある。

### 8) 変態・着底過程のヒラメとの比較

著者らの一連の研究により、ホシガレイの初期発育過程、特に変態・着底過程の概要が明らかとなった<sup>\*4)</sup>。これまでに得られた結果をまとめ、同じ異体類であり栽培



眼の移動 <sup>10, 11, 42)</sup>	移動なし	移動中	移動完了
胸鰭 <sup>10, 11, 42)</sup>	仔魚型		成魚型
消化系 <sup>46)</sup>	仔魚型		成魚型
摂餌様式 <sup>51)</sup>	追尾型		待ち伏せ型
潜砂 <sup>65)</sup>	不可		
低塩分耐性 <sup>53)</sup>	低	上昇中	高

図 17. ヒラメの変態と着底に伴う諸変化  
凡例は図 16 と同様。

漁業の先行種であるヒラメと比較することにより、本種における変態・着底過程の特徴をより明瞭に見出すことができる (図 16, 17)。

図 16 より本種の G ステージは浮遊仔魚的な性質と着底稚魚的な性質の両方を備えた過渡的な発育期であることがわかる。本種は天然海域においても G ステージで着底できるのに対し、ヒラメは G ステージでは依然浮遊生活をおくる。このことから、本種の G ステージは底生生活へある程度適応可能であるのに対し、ヒラメの G ステージは底生生活にはまだ適応できないと判断される。両種の G ステージは形態的に過渡的段階であるため底生生活に適した索餌や摂餌の能力は未発達と考えられ、この発育ステージで着底することは飢餓状態に陥る可能性が大きいと考えられる。著者ら (未発表) が F から G ステージのホシガレイ仔魚を 10 日間無給餌 (水温 17.4℃) で予備的に飼育したところ、飢餓による死亡は全く見られなかった。一方、G ステージのヒラメでは、9~10 日間の無給餌 (水温 18.4℃) によって 50% が死亡し、12 日間の無給餌で 100% が死亡すると報告されている<sup>51)</sup>。このことは本種がヒラメより飢餓に強いことを示し、索餌や摂餌の能力が発達途中であっても早い発育ステージで着底することができるかと推定される。一方、飢餓に弱いヒラメでは G ステージで着底することは生残上リスクが大きいため、着底と同時に H ステージから I ステージへ劇的に変態する必要があるのではないかと考えられる。そのため、“一時的な飢餓”というコストを払ってこの時期を短期間で乗り切り、十分な能力を備えてから底生生活へと移行する戦略をとっているのかもしれない。このように、本種ではヒラメに比べて比較的長い移行期を経た後に着底するため、ヒラメで見られるよ

うな RNA/DNA 比や腸上皮細胞層の高さに劇的な変化が現れないと考えられる。

本種は G ステージで着底できるものの、この時点では潜砂することはできない。また本種は浮遊期から体全体に黒色素胞が密布し、黒い体色を呈しており、G ステージにおいてもその体色に変化は見られない。そのため砂浜域に着底した G ステージの仔魚は、視覚によって捕食する天敵 (昼行性の魚食性魚類や浅所では鳥類など) に発見されやすいと考えられる。著者らの飼育実験における観察では、本種は G ステージで着底すると索餌のために動き回ることがほとんどなく、ごく近辺の餌生物しか捕食しなかった。着底後に動き回ることが被食の危険性を増すことになる。本種は飢餓に強いため、G ステージで着底した場合“摂餌”よりも“被食回避”を優先する生残戦略をとっていると推定される。

#### 9) 今後の課題

本種の初期発育に関する研究はスタートしたばかりであり、今後更なる研究が必要とされる。本種の資源量は極めて少なく、天然海域における浮遊期や変態期の仔稚魚を対象としたまとまった生態的知見の集積は極めて困難と考えられる。従って、飼育実験によって基礎的知見の集積を更に進めるとともに、人工種苗を用いた囲い網実験や試験的放流を通じて天然に近い環境下での生態、生理、行動などについて明らかにすることがとりわけ重要である。特に変態・着底過程において、比較的長い移行期を経て着底することや着底期に摂餌の停止が見られないことなどの特徴については、同一飼育条件下でヒラメやその他の異体類と比較することが求められる。着底に伴う食性の転換についても囲い網実験によって確認す

ることによって本種の着底過程における特徴がより明確になるものと思われる。また、低塩分に強いという本種の特徴をプロラクチン産生細胞や塩類細胞などの組織観察を行って生理学的に裏付けるとともに、低塩分環境下での発育・成長などを調べることによって、淡水の影響を受けやすい場所への着底の可能性や放流場所としての適性を明らかにする必要がある。本種の種苗生産は、取りあげ時の生残率で 10~20% と量産レベルの技術が確立しているとは言い難い。福島県では、初期飼育において飼育水の塩分濃度を下げることにより生残率が向上することを明らかにしており<sup>64)</sup>、上記生理・生態的な特徴を明らかにすることは、これら技術開発においても重要となろう。さらに、形態異常の出現機構を明らかにするために、甲状腺ホルモンの過多や過少が形態異常を誘因するかどうかを明らかにするとともに、変態関連ホルモン分泌の引き金となる要因や甲状腺ホルモン受容体の発現時期などについても今後の研究課題である。

本種の栽培化の前提である種苗生産技術の改善により、仔稚魚期の飼育実験の研究への道が開かれ、本稿で引用した一連の研究が展開された。先に述べたように本種は、18℃が飼育に適した水温との結果が得られているが<sup>1)</sup>、この水温は冬季に産卵する本種の仔稚魚が自然界で経験する水温よりかなり高いと考えられる。東北太平洋沿岸域における本種の仔稚魚が出現する場所や時期に関する知見は皆無であるが、養成親魚の成熟水温より推定して 10℃より低い水温ではないかと思われる。著者らが行った水温別飼育において、このような低水温下では仔稚魚の成長・発育の遅滞から変態完了まで飼育すること自身容易でなかった(有瀧ら未発表)。

ホシガレイで観察された、飼育条件下での好適水温と自然界での出現水温との“ギャップ”は他の異体類仔稚魚においても知られている。例えば、ヒラメでは 13℃前後が変態完了まで飼育できる最も低い水温とされている<sup>11)</sup>が、自然界では水温 10~11℃でも出現することが知られている<sup>\*7)</sup>。しかも、水温 13℃では着底までに飼育下で 70 日を要するのに対し<sup>11)</sup>、自然界では 30~40 日であることが耳石輪紋解析より明らかにされている<sup>\*7)</sup>。このような差が生じる原因は現在のところ不明であるが、自然界では生存を左右する摂餌のしやすさと捕食のされにくさのバランス上、相対的に低水温下での出現が有利であるかもしれない。この問題は仔稚魚の環境適応や種苗生産の改善にも関わる可能性が高く、今後本種をモデルにその原因の究明が期待される。

ここにまとめた知見は、東北太平洋沿岸海域で漁獲された天然魚を親魚養成し、それらより得られた受精卵をもとに行われた実験に基づいている。東北太平洋沿岸域は本種の分布の北限に近く、本種への関心の高い西日本沿岸域とりわけ九州沿岸域とは水温環境が著しく異なる。

本種の未成魚や成魚の回遊に関する知見はないが、試験的な人工種苗の放流結果によると、本種は定着性が強く、放流海域にとどまる傾向が認められている<sup>65, 66)</sup>。わが国周辺におけるホシガレイの遺伝的集団構造は未解明であるが、水温環境が大きく異なった東北太平洋沿岸と九州沿岸では、それぞれの地域の水温環境に適応した生理特性の分化も推定される。今後の栽培漁業の展開には一層きめ細かい地域個体群の生理特性への配慮が求められる。これまでの栽培漁業が指摘されてきた生物学的諸問題<sup>9)</sup>に配慮した新たなモデルケースとして本種の栽培化を展開するためには、本論文にまとめた種々の生理生態的実験が西日本の個体群についても行われ、種として共通の特徴と地域個体群ごとの特性の解明が期待される。

## 謝 辞

本研究を行うにあたり、種々の便宜を図って頂いた日本栽培漁業協会宮古事業場服部圭太場長(現本部技術部課長)に深く御礼申し上げます。本研究の一部は農林水産省「健苗育成技術開発委託事業」および文部省「科学研究費補助金」の予算により、社団法人日本栽培漁業協会と京都大学大学院農学研究科海洋生物増殖学研究室による共同研究として実施された。

## 引用文献

- 1) 津崎龍雄(1995) ホシガレイの種苗生産の現状と問題点。水産増殖, **43**, 273-276.
- 2) 内田恵太郎(1933) 本邦産異体魚類の変態期前後 II ホシガレイ。動雑, **45**, 268-277.
- 3) 水戸 敏(1967) 日本近海に出現する浮遊性魚卵-IX コバンザメ目およびカレイ目。魚雑, **11**, 88, Plate 33.
- 4) 田北 徹・藤田矢郎・道津喜衛(1967) ホシガレイの卵発生およびふ化仔魚について。長崎大学水産学部研究報告, **23**, 101-106.
- 5) 田中 克(1999) ヒラメにみる栽培漁業の根幹に関わる生物学的諸問題。水産育種, **27**, 3-13.
- 6) 有瀧真人・太田健吾・堀田又治・田中 克(2001) ホシガレイ飼育仔稚魚の形態発育および成長。日水誌, **67**, 58-66.
- 7) 堀田又治・有瀧真人・太田健吾・田川正朋・田中 克(2001) ホシガレイ仔稚魚期における消化系の発達と変態関連ホルモンの動態。日水誌, **67**, 40-48.
- 8) Hotta, Y., Aritaki, M., Tagawa, M., and M. Tanaka (submitted) Changes in tissue thyroid hormone levels of metamorphosing spotted halibut *Verasper variegatus* reared at different temperatures. *Fisheries Sci.*
- 9) 高橋庸一(1985) 人工飼育したヒラメ仔稚魚の成長に伴う形態と行動の変化。水産増殖, **33**, 43-52.
- 10) Fukuhara, O. (1986) Morphological and functional development of Japanese flounder in early life stage. *Nippon Suisan*

\*7 前田経雄(1997) 若狭湾西部海域におけるヒラメ仔稚魚の加入構造。京都大学農学研究科修士論文。

*Gakkaishi*, **52**, 81–91.

- 11) SEIKAI, T., TANANGONAN, J. B., and M. TANAKA (1986) Temperature influence on larval growth and metamorphosis of the Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* in the laboratory. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **52**, 977–982.
- 12) 水田洋之介 (1973) 仔稚魚期におけるマコガレイとイシガレイの形態的相違. 栽培技研, **2**, 33–38.
- 13) FUKUHARA, O. (1988) Morphological and functional development of larval and juvenile *Limanda yokohamae* (Pisces: Pleuronectidae) reared in the laboratory. *Mar. Biol.*, **99**, 271–281.
- 14) 北島 力・村田豪介・安元 進 (1988) メイタガレイ仔稚魚の飼育と形態の変化. 魚雑, **35**, 69–77.
- 15) 有瀧真人・鈴木重則・渡辺研一 (2000) 飼育したマツカワ仔稚魚の形態発育と成長. 日水誌, **66**, 446–453.
- 16) 沖山宗雄・高橋伊武 (1976) 日本産カレイ亜科魚類の幼期. 日水研報, **27**, 11–34.
- 17) MIWA, S., TAGAWA, M., INUI, Y., and T. HIRANO (1988) Thyroxine surge in metamorphosing flounder larvae. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **70**, 158–163.
- 18) TAGAWA, M., MIWA, S., INUI, Y., DE JESUS, E. G., and T. HIRANO (1990) Changes in thyroid hormone concentrations during early development and metamorphosis of the flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Zool. Sci.*, **7**, 93–96.
- 19) DE JESUS, E. G., HIRANO, T., and Y. INUI (1991) Changes in cortisol and thyroid hormone concentrations during early development and metamorphosis in the Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **82**, 369–376.
- 20) TANAKA, M., KIMURA, R., TAGAWA, M., and T. HIRANO (1991) A thyroxine surge during development of black sea bream larvae and its ecological implication in inshore migration. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 1827–1832.
- 21) KIMURA, R., TAGAWA, M., TANAKA, M., and T. HIRANO (1992) Developmental changes in tissue thyroid hormone levels of red sea bream *Pagrus major*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **58**, 975.
- 22) PEREZ, R., TAGAWA, M., SEIKAI, T., HIRAI, N., TAKAHASHI, Y., and M. TANAKA (1999) Developmental changes in tissue thyroid hormones and cortisol in Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus* larvae and juveniles. *Fisheries Sci.*, **65**, 91–97.
- 23) YAMANO, K., TAGAWA, M., DE JESUS, E. G., HIRANO, T., MIWA, S., and Y. INUI (1991) Changes in whole body concentrations of thyroid hormones and cortisol in metamorphosing conger eel. *J. Comp. Physiol. B.*, **161**, 371–375.
- 24) INUI, Y., and S. MIWA (1985) Thyroid hormone induces metamorphosis of flounder larvae. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **60**, 450–454.
- 25) MIWA, S., and Y. INUI (1987) Effects of various doses of thyroxine and triiodothyronine on the metamorphosis of flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **67**, 356–363.
- 26) MIWA, S., YAMANO, K., and Y. INUI (1992) Thyroid hormone stimulates gastric development in flounder larvae during metamorphosis. *J. Exp. Zool.*, **261**, 424–430.
- 27) YAMANO, K., MIWA, S., and Y. INUI (1991) Thyroid hormone regulates developmental changes in muscle during flounder metamorphosis. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **81**, 464–472.
- 28) MIWA, S., and Y. INUI (1991) Thyroid hormone stimulates the shift of erythrocyte populations during metamorphosis of the flounder. *J. Exp. Zool.*, **259**, 222–228.
- 29) SCHREIBER, A. M., and J. L. SPECKER (1998) Metamorphosis in the summer flounder (*Paralichthys dentatus*): Stage-specific developmental response to altered thyroid status. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **111**, 156–166.
- 30) HUANG, L., SCHREIBER, A. M., SOFFIENTINO, B., BENGTSON, D. A., and J. L. SPECKER (1998) Metamorphosis of the summer flounder (*Paralichthys dentatus*): Thyroid status and the timing of gastric gland formation. *J. Exp. Zool.*, **280**, 413–420.
- 31) SCHREIBER, A. M., and J. L. SPECKER (1999) Metamorphosis in the summer flounder, *Paralichthys dentatus*: Thyroidal status influences salinity tolerance. *J. Exp. Zool.*, **284**, 414–424.
- 32) SCHREIBER, A. M., and J. L. SPECKER (1999) Early larval development and metamorphosis in the summer flounder: changes in per cent whole-body water content and effects in altered thyroid status. *J. Fish Biol.*, **55**, 148–157.
- 33) DE JESUS, E. G., INUI, Y., and T. HIRANO (1990) Cortisol enhances the stimulating action of thyroid hormones on dorsal fin-ray resorption of flounder larvae *in vitro*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **79**, 167–173.
- 34) 南 卓志・福井 篤・小沢貴和 (1988) カレイ目. 「日本産稚魚図鑑」(沖山宗雄編), 東海大学出版会, 東京, pp. 899–964.
- 35) 会田勝美・小林牧人・金子豊二 (1991) 内分泌. 「魚類生理学」(板沢靖男・羽生 功編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 167–234.
- 36) 田中 克 (1988) 志々伎湾におけるヒラメ仔稚魚の出現. 加入, 着底及び減耗過程. 水産土木, **24**, 33–44.
- 37) 後藤常夫・首藤宏幸・富山 実・田中 克 (1989) 志々伎湾におけるヒラメ仔稚魚の着底時期. 日水誌, **55**, 9–16.
- 38) AMARULLAH, M. H., SUSBIYANTO, NOICHI, T., SHIGEMATSU, K., TAMAMOTO, Y., and T. SENTA (1991) Settlement of larval Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) along Yanagihama Beach, Nagasaki Prefecture. *Bull. Fac. Fish., Nagasaki Univ.*, **70**, 7–12.
- 39) SUBIYANTO, HIRATA, I., and T. SEOTA (1993) Larval settlement of the Japanese flounder on sandy beaches of the Yatsushiro Sea, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **59**, 1121–1128.
- 40) 青海忠久 (1985) 飼育実験からみたヒラメの変態と着底過程. 水産海洋研究会報, **47**・**48**, 81–84.
- 41) 南 卓志 (1982) ヒラメの初期生活史. 日水誌, **48**, 1581–1588.
- 42) 田中 克 (1969) 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究 I 前期仔魚の消化系の発達. 魚雑, **16**, 1–9.
- 43) 田中 克 (1969) 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究 II 摂餌開始時の仔魚の消化系の特徴. 魚雑, **16**, 41–49.
- 44) 田中 克 (1971) 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究 III 後期仔魚の消化系の発達. 魚雑, **18**, 164–174.
- 45) 安永義暢 (1972) ヒラメ稚仔消化器官の発達について. 東海水研報, **69**, 75–89.
- 46) 福田雅明・矢野 豊・中野 広・杉山元彦 (1986) クロ

- ガシラガレイ稚仔魚の成長に伴うタンパク質量と核酸量の変化. 日水誌, **52**, 951-955.
- 47) 福田雅明 (1988) ニシン稚仔魚の発達過程—生化学的手法を用いた発育の推定—. 栽培技研, **17**, 69-80.
- 48) TANANGONAN, J. B., NAKANO, H., and M. TANAKA (1998) Changes in DNA, RNA, and protein content during early growth and development of Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. *SUISANZOSHOKU*, **46**, 243-252.
- 49) GWAK, W. (1999) Evaluation of the nutritional status of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* larvae and juveniles, and its application to the wild. *PH. D. dissertation, Kyoto Univ.*
- 50) TANAKA, M., KAWAI, S., SEIKAI, T., and J. S. BURKE (1996) Development of the digestive organ system in Japanese flounder in relation to metamorphosis and settlement. *Mar. Fresh. Behav. Physiol.*, **28**, 19-31.
- 51) GWAK, W., SEIKAI, T., and M. TANAKA (1999) Evaluation of nutritional status of laboratory-reared Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* larvae and juveniles based on morphological and histological characteristics. *Fisheries Sci.*, **65**, 339-346.
- 52) HIROI, J., SAKAKURA, Y., TAGAWA, M., SEIKAI, T., and M. TANAKA (1997) Developmental changes in low-salinity tolerance and responses of prolactin, cortisol, and thyroid hormones to low-salinity environment in larvae and juveniles of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. *Zool. Sci.*, **14**, 987-992.
- 53) KIMURA, R., and M. TANAKA (1991) Prolactin production during larval and early juvenile periods of euryhaline marine fish, black sea bream *Acanthopagrus schlegeli*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 1833-1837.
- 54) FOSKETT, J. K., and C. SCHEFFEY (1982) The chloride cell: Definitive identification as the salt-secreting cell in teleosts. *Science*, **215**, 164-166.
- 55) ZADUNAIKEY, J. A. (1984) The chloride cell: The active transport of chloride and the paracellular pathways. in "Fish Physiology Vol XB" (ed. by Hoar, W. S., and D. J. Randall), Academic Press, New York, pp. 129-176.
- 56) HIROI, J., KANEKO, T., SEIKAI, T., and M. TANAKA (1998) Developmental sequence of chloride cells in the body skin and gills of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) larvae. *Zool. Sci.*, **15**, 455-460.
- 57) HIRAI, N., TAGAWA, M., KANEKO, T., SEIKAI, T., and M. TANAKA (1999) Distributional changes in branchial chloride cells during freshwater adaptation in Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus*. *Zool. Sci.*, **16**, 43-49.
- 58) 有瀧真人 (1995) カレイ類の変態と形態異常. 月刊海洋, **27**, 732-739.
- 59) 睦谷一馬 (1988) 人工飼育におけるマコガレイ仔稚魚の成長と変態について. 水産増殖, **36**, 27-32.
- 60) TANANGONAN, J. B., TAGAWA, M., TANAKA, M., and T. HIRANO (1989) Changes in tissue thyroxine level of metamorphosing Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* reared at different temperatures. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 485-490.
- 61) EALES, J. G. (1979) Thyroid functions in cyclostomes and fishes. in "Hormones and Evolution" (ed. by Barrington, E. J. W.), Academic Press, London, pp. 341-436.
- 62) LEATHERLAND, J. F. (1982) Environmental physiology of the teleostean thyroid gland: a review. *Env. Biol. Fish.*, **7**, 83-110.
- 63) 堀田又治・有瀧真人・田川正朋・田中 克 (印刷中) 水温を変えて飼育したマガレイ変態期における甲状腺ホルモンの動態. 日水誌.
- 64) 秋山雅浩・磯上孝太郎・長田 明・菊地正信 (1995) 飼育水の塩分濃度がホシガレイ仔魚に与える影響. 平成5年度福島県種苗研究所事業報告. 9-10.
- 65) 中村良成・山田 敦・照井方舟 (1997) 東京湾におけるホシガレイ小型種苗の放流. 神水研研報, 第2号, 55-63.
- 66) 中村良成・山田 敦 (1999) 東京湾におけるホシガレイ小型種苗の放流—II. 神水研研報, 第4号, 27-36.