

ホンモロコの親魚ペアーによる産卵および卵の孵化率

誌名	水産増殖
ISSN	03714217
著者名	藤岡,康弘 三枝,仁 亀甲,武志
発行元	水産増殖談話会
巻/号	63巻4号
巻号補足	
掲載ページ	p. 463-468
発行年月	2015年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター

Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



資 料

ホンモロコの親魚ペアによる産卵および卵の孵化率

藤岡康弘^{1,2,*}・三枝 仁¹・亀甲武志¹

Pair spawning and hatching rates of eggs in *Gnathopogon caeruleus*

Yasuhiro FUJIOKA^{1,2,*}, Jin SAEGUSA¹ and Takeshi KIKKO¹

Abstract: The spawning of paired “honmoroko” (*Gnathopogon caeruleus*), a small cyprinid fish that is endemic to Lake Biwa, was investigated in relation to frequency of spawning, egg hatching rates, and occurrence of deformities in hatchlings through a spawning season. Four female/male pairs, which were reared in captivity in tanks supplied with lake water, spawned 6–9 times/pair between April and the end of June or July, with 44.4–100% (mean 84.6%) of the eggs in each brood hatching. The mean deformity rate of the hatchlings was low (1.5%). These results suggest that “honmoroko” is capable of normal spawning in pairs even though this species usually exhibits polyandrous spawning in nature, and that pair spawning can reveal some detailed reproductive traits of this fish.

Key words: “Honmoroko”; *Gnathopogon caeruleus*; Pair spawning; Hatching rate

ホンモロコ *Gnathopogon caeruleus* は、小型のコイ科魚類で琵琶湖の固有種である（細谷 2013）。その生活史の概略は、12月から2月にかけて沖合の深層湖底付近に集まって越冬し、3月から4月に沿岸部に来遊して湖岸や内湖の水草やヨシ・ヤナギなどの根本に産卵を行う。産卵期は3月末から7月で、1産卵期に数回の産卵を繰り返すことが知られている（中村 1949, 1969, 藤岡ら 2013）。卵から孵化した仔魚はワムシなどの小型の動物プランクトンを食べ、体長 5 cm を越える頃より動物プランクトンに加えてユスリカ幼虫などの底生動物も食べながら10月頃まで成長する（牧 1964, 須永 1964）。本種の成熟は雌雄とも10月から開始し、2月から3月にかけて生殖腺が大きく発達する。この間の生殖腺の発達には水温と日長時間が深く関与していることが明らかにされている（奥澤ら 1986, 1991）。雌雄とも孵化後1年で成熟し、2歳

以上はほとんど雌で3歳以上の個体は稀である（中村 1949, 牧 1966, Fujioka and Saegusa 2014）。本種は琵琶湖の重要な漁業資源であり、さまざまな増殖対策が行われてきたが、それにもかかわらず漁獲量は1995年を境に急減し（藤岡 2001, 2013）、その後も減少した状態が続いている。このため環境省のレッドリストで絶滅危惧 IA 類（CR）に位置付けられている（環境省, 2013）。最近では、減少したホンモロコを回復させるため繁殖や性成熟に関する多くの研究が行われており、本種が温度依存的な性決定を行うことや流れのある河川でも産卵を行うこと、さらには産卵期の初期から終期にかけて卵サイズがしだいに小型へと変化するなど新たな生態的知見が明らかにされている（Fujioka 2001, 2006, 亀甲ら 2014, Kikko et al. 2014, Fujioka and Ueno 2014）。

ホンモロコの産卵繁殖に関する研究は、これまで水

2015年3月10日受付；2015年7月15日受理。

¹滋賀県水産試験場（Shiga Prefecture Fisheries Experiment Station, Hassaka 2138-3, Hikone, Shiga 522-0057, Japan）。

²滋賀県立琵琶湖博物館（Lake Biwa Museum, Oroshimo 1091, Kusatsu, Shiga 525-0001, Japan）。

*連絡先（Corresponding author）: Tel, (+81) 749-28-1611; Fax, (+81) 749-28-2461; E-mail, yasuhiko@lbm.go.jp（Y. Fujioka）。

槽などで雌雄を数個体ずつ収容して飼育しグループで産卵させることが行われてきた（中村 1949, 木村, 1976, 中村, 1979, 藤岡ら 2013）。その結果, ホンモロコの産卵数は個体あたり平均3000～4000粒で, 孕卵数からの推定値よりもかなり多いことや, 4月から7月にわたって産卵が続くことなどが判明しているが, 個体別の調査がほとんど行われていないため, 各個体が産卵期間の初期から終期まで連続して産卵を繰り返すのかどうかや, 産卵毎の産卵数の変化など産卵生態に関わる基礎的な情報が得られていない。これまで1度に複数の親魚を用いて調査が行われてきた背景には, 本種の産卵が野外において一妻多夫の繁殖行動を行うということがある。また, 実験に使用する成熟卵を得るために, 生殖腺刺激ホルモンなどを注射して人工採卵を行っているが, 親魚が採卵後に死亡することが多く, 採取した卵も自然産卵のものに比較して孵化率がかなり低いことを度々経験している（例えば Fujioka 1998）。今後, 本種の増養殖をさらに効率化するためには, 個体毎に産卵繁殖に関わる生態や遺伝的な形質の解明を進めることが必要である。このためには, 雌雄各1個体のペアの自然産卵による実験や, 研究材料として良質な卵を得ることが必要である。そこで本研究では, 実験水槽にホンモロコ親魚を雌雄1個体ずつ収容した場合に産卵が正常に行われるのかどうかを調査し, 今後のさまざまな実験への利用の可能性について検討したので報告する。

材料および方法

実験に使用したホンモロコ親魚は, 2009年に琵琶湖沿岸で採集した自然産着卵を孵化させ育成したもので, ポンプで汲み上げた琵琶湖の沿岸水を注水した水槽で, 孵化後80日間は初期餌料としてワムシやミジンコなどの動物プランクトンを, その後はコイ用およびアユ用の配合飼料を主に与えて飼育した。2011年4月8日に雌雄の親魚1尾ずつ（標準体長; 雌 7.7–9.8 cm, 雄 6.2–7.7 cm, Table 1）を室内に置いた容積240 l の水槽（80×60×50 cm）4個にそれぞれ収容し, 汲み上げた琵琶湖沿岸水を毎分3 l 注水して自然日長のもとでコイおよびアユ用の配合飼料を等量混ぜたものを自動給餌機で1日1 g 与えて飼育しながら自然産卵させた（Table 1）。親魚は, 腹部の膨らみのある個体を雌, 肛門部を軽く押すと白い精液の出るものを雄として判別した。産卵巣として前報（藤岡ら 2013）で使用した直径13 mm の塩ビパイプで作った方形枠（27×27 cm）に市販の黒色の寒冷紗2枚を重ねて張ったものを水面から1 cm ほど沈むように水平に浮かべて設置した。

ホンモロコの産卵は, 基本的に日中に行われ4月から7月の間に数度の産卵を一定の期間毎に繰り返すことがわかっている（藤岡ら 2013）。産卵状況の調査は原則として8:00, 11:00, 17:00の1日3回調査するとともに, 状況に応じてこれらの時間以外にも産卵行動を観察した。産卵行動が観察された日の夕方に産卵巣を取り上げ, 飼育水と同じ湖水を注入した水槽に収容して翌日に卵数を全て計数した。また, わずかに通気した500 ml のビーカーに約100粒の卵を移して孵化まで培養し, 孵化仔魚数を毎日計数して使用した卵数に対する孵化仔魚数の割合を孵化率として算出した。また孵化仔魚は, ピペットの流水で軽く刺激して真っ直ぐ泳がない個体を奇形として判断し, 孵化仔魚数に対する奇形魚数の割合を奇形率とした。卵を収容したビーカーは, 琵琶湖沿岸水を注水したウオーターバスにつけて琵琶湖沿岸水と同じ水温になるように設定した。したがって, 飼育温度は琵琶湖の湖岸環境を模した温度設定となっており, 1時間毎にデータロガーで温度を測定して記録した。産卵行動の観察は, 4月8日から最後の産卵が行われた7月5日から10日経過した7月15日まで行った。

結 果

ペアによる産卵状況

雌雄の親魚4組による産卵は4月18日に始まり7月5日までの間に各組あたり6–9回行われた。産卵行動は, 朝（8:00）から夕刻（18:00）までの間に雌を雄が追尾する行動から始まり, その後産卵巣の上に載って泳ぐ行動がしばらく継続した後に実際の産卵が行われた。卵は産卵巣として張った寒冷紗の上に行われ, 卵は1層に分散して付着しており, 水槽の底や周囲に付着することはなかった。1回あたりの産卵数は, 390粒から2782粒と大きく変動し, ペアによっても産卵毎に異なっていた（Fig. 1）。また, P1を除く各組の1回あたりの産卵数は, 産卵期の初期に比較して後期の産卵ほど減少する傾向を示した。各組の総産卵数は, P1が7465粒, P2が4820粒, P3が6540粒, P4が12142粒であった。産卵間隔は, 1回目から2回目までの間が最も長く18日から22日間であったが, 徐々に短くなり6回目以降は5日から7日間とほぼ一定となった（Fig. 2）。産卵期間中も配合飼料を摂餌する様子が観察されたが, 7月15日の実験終了時には4月8日の実験開始前と比較して雌雄とも体重が減少して, その値は雌では0.58–5.92 g, 雄では0.36–0.69 gであった（Table 1）。

なお, 実験期間中の水温は9.8℃から26.9℃まで17.1℃上昇した（Fig. 3）。

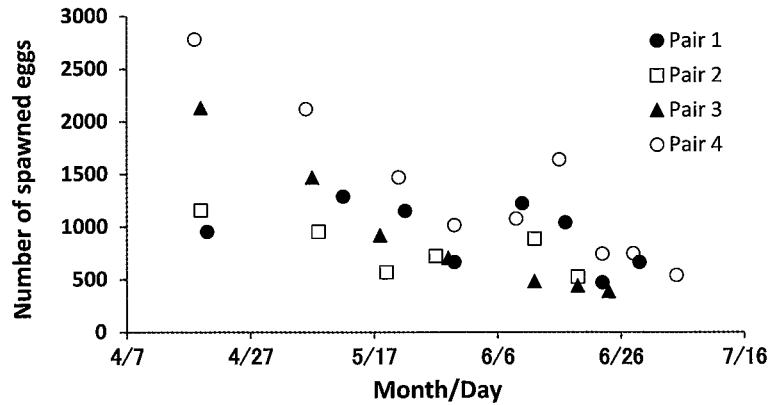


Fig. 1. Temporal changes in number of spawned eggs of 4 captive pairs of *Gnathopogon caeruleus* through the spawning season.

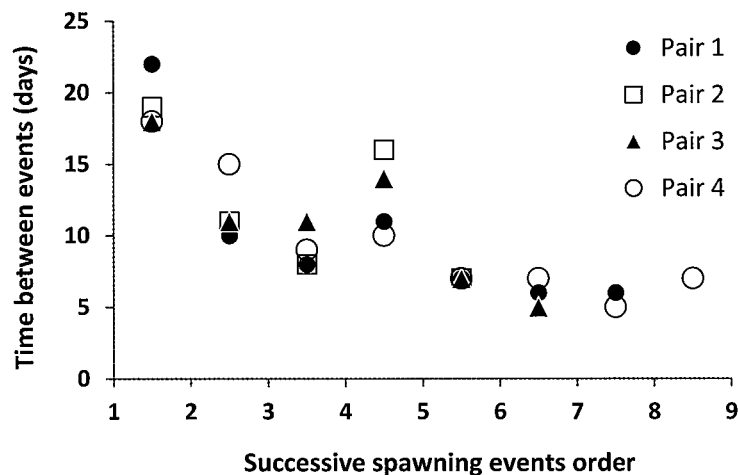


Fig. 2. Changes in duration (days) between the successive spawning events of 4 captive pairs of *Gnathopogon caeruleus* through the spawning season.

Table 1. Body sizes of parents of *Gnathopogon caeruleus* at the start (8 April) and the end of the study (15 July)

			Pair 1 (P1)	Pair 2 (P2)	Pair 3 (P3)	Pair 4 (P4)
Start	Female	BW	8.30	8.76	15.97	16.33
		SL	7.7	7.7	9.8	9.5
	Male	BW	4.57	3.48	6.74	6.00
		SL	7.7	6.2	6.8	7.4
End	Female	BW	6.48	8.18	11.95	10.41
		SL	7.4	8.0	9.7	9.2
	Male	BW	3.88	3.11	6.02	5.64
		SL	7.4	6.2	7.2	7.2

BW: Body weight (g), SL: Standard length (cm).

卵の孵化率および奇形率

各組の産卵毎の卵の孵化率は、P1 が69.9–100% (平均81.7%), P2 が64.1–98.5% (平均86.2%), P3 が44.4–99.2% (平均86.7%) および P4 が64.3–96.6% (平均82.7%) で、P3 の産卵1回目の44.4%を除いて60%

以上であり、全体の平均孵化率は84.6%と高かった (Fig. 4)。また、奇形率は0–8.6% (平均1.5%) で、P1 の4・5回目の産出卵で6.1%および8.6%と他の卵よりも若干高かったが、全体的には低い値であった (Fig. 4)。

考 察

動物の配偶システムには、一夫一妻から一妻多夫や乱婚などさまざまなものがあることが知られている (粕谷 2012)。本実験で使用したホンモロコは、繁殖期間中に一定間隔をおいて産卵が数度にわたり行われる多回産卵魚であり、各回の産卵は1尾の雌が数尾の雄と交配することから一妻多夫の産卵生態であるが、雌は繁殖期間中にこのような産卵行動を数度繰り返すことから乱婚型の配偶システムであるということもできる。このような配偶システムは魚類では最も普通に見られるものであり、「両性複婚」とも呼ばれて

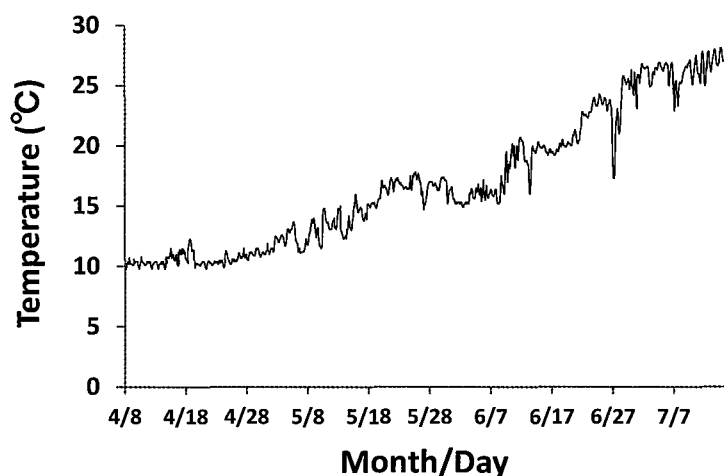


Fig. 3. Changes in ambient water temperature during the experiment.

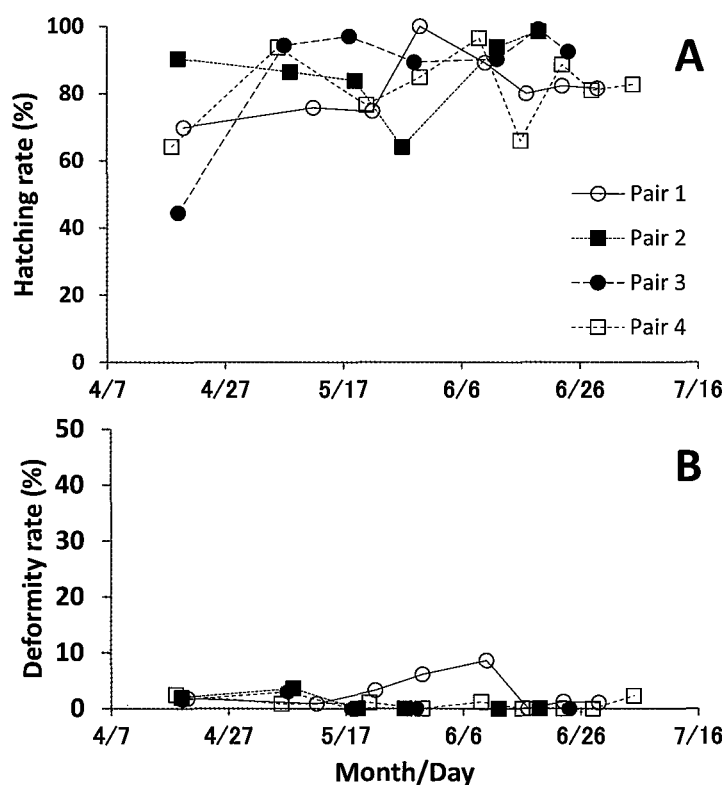


Fig. 4. Hatching rates of the eggs (A) and deformity rates of the hatchlings (B) of 4 captive pairs of *Gnathopogon caeruleus* through the spawning season.

いる (グロス・前川 1989)。多回産卵魚の1繁殖期における産卵回数や産卵数をできるだけ正確に調査するためには、産卵期の開始時期から終了時期まで連続して各個体の繁殖行動を観察する必要がある。これまでに魚類において1繁殖期間を通じて雌1個体の産卵回数や産卵数などの繁殖形質を調べた研究は、Atlantic cod *Gadus morhua* (Chambers et al. 1986, Kjesbu et al. 1996), マダイ *Pagrus major* (松浦ら 1988), ヒラメ *Paralichthys olivaceus* (平野・山本 1992), haddock *Melanogrammus aeglefinus* (Rideout et al. 2005), マツカワ *Verasper moseri* (渡辺ら 2008) などがある。こ

れらの研究の中でマダイとヒラメ、マツカワでは雌1尾に対して雄は2-3尾が使われている。これはこれらの魚の配偶システムが1妻多夫であることを考慮したものであると同時に、雌雄1尾ずつのペアにした場合に雄の精子の質も問題となってくるため、受精率を高めるために雄を複数にしたのではないかと考えられる。

ホンモロコの1繁殖期における産卵回数については、中村 (1949) は3-4回、あるいは3-5回 (中村 1969) であるとしており、藤岡ら (2013) も平均で1.5-3.5回ではないかと推定している。本実験によるホンモロ

コの産卵回数は6回から9回であり、これまでの報告よりかなり多い結果となった。この原因は、これまでの調査が綿密に行われていなかった可能性があることと、後者では複数の親魚を用いた調査に基づく推定値であったためと考えられる。本実験において初回の産卵は4月18日から4月20日までの間に観察され、最終回は3組では6月下旬に、1組では7月まで続いて行われた。本種の産卵はおおよそ水温10℃から25℃の範囲で行われることが知られているが(奥澤ら 1986, 1991, 藤岡ら 2013, Kikko et al. 2014), 産卵が開始された4月18日から最初に産卵が終わったP2の6月19日までの水温範囲は9.8–20.7℃であり、P1とP3はそれぞれ9.8–25.6℃, 9.8–24.3℃であり、最終回の産卵が7月5日に行われたP4では、温度範囲が9.8–26.9℃であった。これらの値から判断して少なくともP2を除く3組は産卵可能な温度期間にわたって産卵を続けたものと考えられる。また、この3組では産卵期初期と比較して後期ほど1回の産卵数が減少する傾向がみられたが、このことがホンモロコにとって一般的な傾向なのかどうかは、今後観察例を増やして確認する必要があると考えられる。

各組の孵化率は、P3の1回目の44.4%を除いて60%以上であり全体平均では86.7%と比較的高い値を示した。木村(1976)は、ホンモロコ卵の孵化率について調査を行い、天然の産着卵8組では43.0–85.1% (平均67.15%)であったことを報告しており、この値と比較しても今回のペアー産卵による孵化率は低いものではなかった。また、奇形率も平均1.5%と低い値であった。

以上を総括すると、ホンモロコは1尾の雌に数尾の雄が同時に産卵行動を行う1妻多夫の産卵生態をもっているが、水槽で雌雄1対1のペアーで飼育しても1産卵期を通して1ペアーの親魚から孵化率の高い卵を得ることができた。本実験のペアーによる産卵では、これまで報告されている産卵回数よりもかなり多いことが判明した。また、今回採用した産卵巣を使った実験で、ホンモロコは卵を寒冷紗に1層に分散して付着させており、卵の計数が正確に行えた。また、実験に必要な卵を寒冷紗から取り外さなくても寒冷紗ごと切り取って使用できるなど、今後の実験手法として本産卵巣の活用が期待できる。今後、この産卵調査法によってホンモロコの個体別の産卵回数や産卵数などの再生産形質の詳細を明らかにできるものと思われる。また、特定のペアーでの交配実験により再生産に関する形質の遺伝的特性評価も可能となる。さらに、産卵前の雄による雌の追尾行動などによって排卵が事前に把握できることから、実験に必要な良質な未受精卵が得られるなどの利点があると考えられる。

要 約

ホンモロコは一妻多夫の産卵行動を行う。これまで群れでの産卵行動に関する知見しかなかった。このためホンモロコの再生産形質を詳細に調査する方法として、水槽を用いて雌雄1個体の4組を飼育し、1産卵期を通して産卵回数や孵化率などを調査してペアー産卵による調査法の妥当性を検討した。産卵巣として方形枠に張った寒冷紗の膜を使用し、これを水槽の表層に水平に設置した。産卵は4月から7月にかけて産卵巣上に6–9回行われ、これまで報告されている回数よりもかなり多かった。本研究において、4ペアーの孵化率、奇形率の平均値は82.7% (44.4–100%), 1.5% (0–8.6%)であり、過去に群れで求められた値と遜色がないことが明らかになった。以上の結果は、今回の雌雄1個体のペアーによる産卵が、ホンモロコの再生産形質を個体別に調査する方法として応用可能であることを示していると考えられる。

謝 辞

本研究を実施するにあたり、滋賀県水産試験場の職員の方々には多大な協力をいただいた。また、論文作成にあたり校閲していただいた琵琶湖博物館のマーク・J・グライガー氏に深く感謝申し上げる。

文 献

- Chambers, R.C. and K.G. Waiwood (1986) Maternal and seasonal differences in egg sizes and spawning characteristics of captive Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **53**, 1986–2003.
- 藤岡康弘 (2001) ホンモロコの増養殖研究の現状と課題。滋賀水試研報, **48**, 47–56. [Fujioka, Y. (2001) Present status of the stock enhancement and culture research of Honmoroko *Gnathopogon caeruleus*. *Bull. Shiga Pref. Fish. Exp. Sta.*, **48**, 47–56]
- 藤岡康弘 (2013) 琵琶湖固有(亜)種ホンモロコおよびニゴロブナ・ゲンゴロウブナ激減の現状と回復への課題。魚類学雑誌, **60**, 57–63. [Fujioka, Y. (2013) Present status and conservation of the endangered endemic Lake Biwa cyprinids, Honmoroko (*Gnathopogon caeruleus*), Nigorobuna (*Carassius auratus grandoculis*), and Gengoroubuna (*Carassius cuvieri*). *Japan. J. Ichthyol.* **60**, 57–63.]
- 藤岡康弘・田口貴史・亀甲武志 (2013) 多回産卵魚ホンモロコの産卵時期・産卵回数・産卵数。日水誌, **79**, 31–37. [Fujioka, Y., T. Taguchi and T. Kikko (2013) Spawning time, spawning frequency, and spawned egg number in a multiple-spawning fish, the honmoroko

- Gnathopogon caerulescens*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **79**, 31-37 (in Japanese with English abstract).]
- Fujioka, Y. (1998) Survival, growth and sex ratios of gynogenetic diploid honmoroko. *J. Fish Biol.* **52**, 430-442.
- Fujioka, Y. (2001) Thermolabile sex determination in honmoroko. *J. Fish Biol.* **59**, 851-861.
- Fujioka, Y. (2006) Patterns of sex ratio response to water temperature during sex determination in honmoroko *Gnathopogon caerulescens*. *Fish. Sci.*, **72**, 1034-1041.
- Fujioka, Y. and J. Saegusa (2014) Sex ratios in relation to age and body size in "Honmoroko", *Gnathopogon caerulescens*. *Ichthyol. Res.*, DOI 10.1007/s10228-014-0452-5.
- Fujioka, Y. and S. Ueno (2014) Genetic contribution of parents in sex determination of honmoroko *Gnathopogon caerulescens*. *Fish. Sci.*, **80**, 943-950.
- グロス, M.R.・前川光司 (1989) 魚類の繁殖戦略の進化. 魚類の繁殖行動 (後藤 晃・前川光司編), 東海大学出版会, 東京, pp. 161-201.
- 平野ルミ・山本栄一 (1992) 個別飼育実験によるヒラメの産卵周期と産卵数の確認. 鳥取水試報告, **33**, 18-28. [Hirano, R. and E. Yamamoto (1992) Spawning rhythm and egg number at the individual female spawning experiment in the hirame flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Bull. Tottori Pref. Fish. Exp. Sta.* **33**, 18-28 (in Japanese with English abstract).]
- 細谷和海 (2013) ホンモロコ. 日本産魚類検索 (中坊徹次編) 東海大学出版会, 神奈川, pp. 324.
- 粕谷英一 (2012) 動物の行動と社会. 生態学入門 (日本生態学会編) 第2版, 東京化学同人, 東京, pp. 107-128.
- 環境省 (2103) [汽水・淡水魚] 環境省第4次レッドリスト (2013). <http://www.env.go.jp/press/files/jp/21437.pdf>, 2015年5月1日.
- 亀甲武志・岡本晴夫・氏家宗二・石崎大介・臼杵崇広・根本守仁・三枝 仁・甲斐嘉晃・藤岡康弘 (2014) 琵琶湖内湖の流入河川におけるホンモロコの産卵生態. 魚類学雑誌, **61**, 1-8. [Kikko, T., H. Okamoto, M. Ujiie, D. Ishizaki, T. Ushuki, J. Saegusa, Y. Kai and Y. Fujioka (2014) Spawning ecology of Honmoroko, *Gnathopogon caerulescens*, in inlets of the Nishinoko lagoon, Lake Biwa. *Japan. J. Ichthyol.* **61**, 1-8 (in Japanese with English abstract).]
- Kikko, T., T. Usuki, D. Ishizaki, Y. Kai and Y. Fujioka (2014) Relationship of egg and hatchling size to incubation temperature in the multiple-spawning fish *Gnathopogon caerulescens* (Honmoroko). *Env. Biol. Fish.*, DOI 10.1007/s10641-014-0348-2.
- 木村忠亮 (1976) ホンモロコ *Gnathopogon caerulescens* (SAUVAGE) の種苗生産に関する研究-I, 採卵およびふ化について. 滋賀県水産試験場研究報告, **26**, 1-8.
- Kjesbu, O.S., P. Solemdal, P. Bratland and M. Fonn (1996) Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **53**, 610-620.
- 牧岩男 (1964) びわ湖の内湾における魚類と餌生物の関係. 生理生態, **12**, 259-271. [Maki, I. (1964) The relationship between fishes and their food in a bay of the Lake Biwa. *Physiol. Ecol. Japan.*, **12**, 259-271 (in Japanese with English abstract).]
- 牧岩男 (1966) びわ湖のホンモロコ個体群変動の解析. I. 生活環のどの位置が個体群の年変動に関係しているか. 日本生態学会誌, **16**, 183-190. [Maki, I. (1966) Population studies of Honmoroko *Gnathopogon caerulescens* SAUVAGE in Lake Biwa. I. On the critical life-cycle stages related to the annual fluctuation of the population. *Japan. J. Ecol.*, **16**, 183-190 (in Japanese with English abstract).]
- 松浦修平・古市政幸・丸山克彦・松山倫也 (1988) マダイ1尾による毎日産卵の確認とその卵質. 水産増殖, **36**, 33-39. [Matsuura, S., M. Furuichi, K. Maruyama and M. Matsuyama (1988) Daily spawning and quality of eggs in one female red sea bream. *Suisanzoushoku*, **36**, 33-39 (in Japanese with English abstract).]
- 中村幹雄 (1979) ホンモロコ種苗生産試験-I, 採卵およびふ化について. 島根水試事報, 昭和54年度, 124-130.
- 中村守純 (1949) 琵琶湖産ホンモロコの生活史. 日水試, **15**, 88-96. [Nakamura, M. (1949) The life history of a cyprinid fish, *Gnathopogon elongatus caerulescens* (Sauvage) in Lake Biwa. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **15**, 88-96 (in Japanese with English abstract).]
- 中村守純 (1969) ホンモロコ. 日本のコイ科魚類 (中村守純編), 資源科学研究所, 東京, pp. 117-125.
- 奥澤公一・古川清・会田勝美・羽生 功 (1986) ホンモロコ *Gnathopogon elongatus caerulescens* の生殖年周期. 日水誌, **52**, 1957-1960. [Okuzawa, K., K. Furukawa, K. Aida and I. Hanyu (1986) Annual reproductive cycle of the honmoroko *Gnathopogon elongates caerulescens*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **52**, 1957-1960 (in Japanese with English abstract).]
- 奥澤公一・古川 清・会田勝美・羽生 功 (1991) 非繁殖期におけるコイ科魚ホンモロコ *Gnathopogon caerulescens* の光周反応. *Bull. Natl. Res. Inst. Aquaculture*, **19**, 11-16. [Okuzawa, K., K. Furukawa, K. Aida and I. Hanyu (1991) Photoperiodic responses of the cyprinid Honmoroko *Gnathopogon caerulescens*. *Bull. Natl. Res. Inst. Aquaculture*, **19**, 11-16 (in Japanese with English abstract).]
- Rideout, R. M., E. A. Trippel and M. K. Litvak (2005) Effects of egg size, food supply and spawning time on early life history success of haddock *Melanogrammus aeglefinus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **285**, 169-180.
- 須永哲雄 (1964) びわ湖産魚類数種における食性の季節変化について. 生理生態, **12**, 252-258. [Sunaga, T. (1964) On the seasonal change of food habits of several fishes in the Lake Biwa. *Physiol. Ecol. Japan*, **12**, 252-258 (in Japanese with English abstract).]
- 渡辺研一・鈴木重則・錦 昭夫・南 卓志 (2008) 水槽で飼育したマツカワ天然魚の産卵間隔と産卵数. 水産技術, **1**, 55-59. [Watanabe, K., S. Suzuki, A. Nishiki and T. Minami (2008) Spontaneous spawning rhythm and egg number of wild Barfin flounder *Verasper moseri* reared in a tank. *J. Fish. Technol.*, **1**, 55-59 (in Japanese with English abstract).]