魚類学雑誌 66(1):101–108
DOI: 10.11369/jji.18–028
2019 年 4 月 25 日発行

記録・調査報告　*Note*

# 北海道オホーツク海沿岸における イカナゴ属魚類 3 種の耳石形状の変異

武藤望生・山田光紗

〒 005–8601　北海道札幌市南区南沢 5–1–1–1　東海大学生物学部海洋生物科学科

（2018 年 7 月 21 日受付；2018 年 12 月 16 日改訂；2018 年 12 月 17 日受理；2019 年 2 月 4 日 J–STAGE 早期公開）

キーワード：イカナゴ科 , 耳石 , 楕円フーリエ解析

魚 類 学 雑 誌
*Japanese Journal of Ichthyology*
© The Ichthyological Society of Japan 2019

Nozomu Muto* and Misa Yamada. 2019. Variations in otolith morphology of three species of *Ammodytes* (Perciformes: Ammodytidae) from the Sea of Okhotsk coast of Hokkaido, Japan. Japan. J. Ichthyol., 66(1): 101–108. DOI: 10.11369/jji.18-028.

**Abstract**　Inter- and intraspecific variations in 2-dimensional otolith morphology were investigated in three sympatric species of *Ammodytes* (Perciformes: Ammodytidae) from Japan, viz., *A. japonicus* Duncker and Mohr, 1939, *A. hexapterus* Pallas, 1814 and *A. heian* Orr, Wildes and Kai, 2015. Size-dependent measurements and elliptic Fourier analyses of otolith outlines failed to show significant differences among the three species. However, both investigating methods revealed intraspecific variations relative to body length in each species, indicating ontogenetic changes in otolith morphology. The occurrence of several outlier specimens suggested a variable pattern of ontogenetic changes among individuals and/or between developmental stages.

**Corresponding author: Department of Marine Biology and Sciences, School of Biological Sciences, Tokai University, 5–1–1–1 Minamisawa, Minami-ku, Sapporo, Hokkaido 005–8601, Japan (e-mail: nzmutou@tsc.u-tokai.ac.jp)*

イカナゴ科イカナゴ属は北太平洋と北大西洋に分布する小型魚類であり，海棲哺乳類，鳥類，魚類等の餌資源として海洋生態系の重要な地位をしめる（Orr et al., 2015）．日本ではさかんに漁獲される水産重要魚であるが，資源量は全国的に減少傾向にある（三宅，2003；岡本ほか，2018；高橋・河野，2018；山本・黒木，2018）．現在，日本周辺をふくむ北西太平洋には，イカナゴ *Ammodytes japonicus* Duncker and Mohr, 1939（瀬戸内海および日本海からオホーツク海南部にかけて分布），キタイカナゴ *Ammodytes hexapterus* Pallas, 1814（オホーツク海南部からチュクチ海にかけて），およびオオイカナゴ *Ammodytes heian* Orr, Wildes and Kai, 2015（日本海南部と東北地方太平洋沿岸からオホーツク海南部にかけて）の 3 種が分布するとされている（Orr et al., 2015；後藤ほか，2018；甲斐，2018）．従来，この海域からはイカナゴ *Ammodytes personatus* Girard, 1856 とキタイカナゴの 2 種が認められてきたが，Orr et al.（2015）の遺伝・形態解析にもとづく分類学的再検討により，イカナゴと混同されてきたオオイカナゴ *A. heian* が新種記載されるとともに，イカナゴの学名には *A. japonicus* を適用すべきことがしめされた．

分布が重複するこれら 3 種を水産資源として持続的に利用していくには，正確な同定にもとづき，種ごとに資源動向を把握する必要がある．しかし，Orr et al.（2015）が 3 種の標徴としてしめした計数・計測形質の変異は種間でかさなっており，外部形態にもとづく識別は困難な場合がある．甲斐・美坂（2016）は，Orr et al.（2015）が示した 3 種の遺伝的差異をふまえて，種特異的プライマーをもちいた PCR（Multiplex haplotype-specific PCR: MHS-PCR）による簡便な遺伝的識別方法を開発した．その後，

後藤ほか（2018）はより簡易なMHS-PCRのプロトコルを確立し，北海道周辺海域に分布するイカナゴ属の種判別に活用した．これらの遺伝的識別方法をもちいれば，3種を確実に識別できるものの，これには比較的高価な機器と消耗品を必要であるため，大量の標本を分析する資源生態学的研究に導入することは必ずしも容易でない．

一方，3種は耳石の形状によって識別できる可能性がある．耳石は魚類の資源生態学的研究に必須の材料であり，日本産イカナゴ属魚類でも齢推定や成長履歴推定に利用されている（たとえば，児玉，1980；日下部ほか，2007；星野ほか，2009）．そればかりでなく，種や地域個体群ごとに固有の形状を呈し，識別形質として利用できる例が報告されてきた［たとえば，Stransky and MacLellan, 2005（メバル科）；He et al., 2018（サバ科）］．この性質にもとづき，胃内容物や化石として採集された耳石の持ち主（個体）を一定の分類階級まで同定できることがあり，捕食者の食性解析や古生物学的研究に利用されている（たとえば，Hui et al., 2017；Lin et al., 2017）．日本産イカナゴ属魚類では，イカナゴの耳石形状の定性的な記載や，イカナゴとキタイカナゴの輪紋パターンの相違に関する報告がある（児玉，1980；田中，2004；飯塚・片山，2008）．しかし，いずれもオオイカナゴが記載される前の報告であり，現在有効とされている3種を識別したうえで耳石形状を比較した報告はない．そこで本研究では，耳石形状にもとづく識別方法の確立を主目的として，遺伝解析によって同定された3種それぞれの耳石形状を定性的・定量的に明らかにし，たがいに比較した．

## 材料と方法

**材料**　宗谷岬東方沖のオホーツク海（45°32'N, 142°20'E付近）において，2015年8月から9月にかけて稚内港根拠の沖合底曳網漁船により漁獲されたイカナゴ属魚類77標本を使用した．これらの生鮮時写真を撮影し，標準体長をデジタルノギスで計測した後，遺伝的識別に使用する右体側の胸鰭を切りとり99.5%エタノールで保存した．つづいて，鰓腔から前耳骨の一部を切除し内部の扁平石（以下，「耳石」）を採取した．魚体は10%ホルマリンで固定し，50%イソプロピルアルコールに置換したうえで，東海大学生物学部に保管されている．

**標本の同定**　甲斐・美坂（2016）の開発したMHS-PCRによって標本を同定した．PCR反応液は，AmjpnF，AmhexF（甲斐・美坂，2016），L-M-12S，H-A-16S（Matsui et al., 2012）の各プライマーを0.25 μ Mずつ，Orr et al.（2015）のリバースプライマー0.5 μM，DNA溶液1.0 μl（約50 ng），KAPATaq HS ReadyMix with dye 3.0 μl，以上を純水でメスアップし総量を6.0 μlとした．PCR反応の温度サイクルは甲斐・美坂（2016）にしたがった．

**耳石の撮影**　各標本の耳石は，体内で近位となる面を下にして，コピースタンドCS-A4（LPL）に固定したデジタルカメラSTYLUS TG-4 TOUGH（Olympus）のスーパーマクロモードにより上方から撮影した．この際，被写体からレンズまでの距離を一定に保つとともに，気泡管水準器によってカメラの水平を維持した．左右両方の耳石を摘出できなかった標本については片方のみ撮影した．これらの写真をもちいて，下記の2とおりの方法で耳石形状を分析した．

**形状指標値の取得**　耳石の写真を生物画像解析ソフトImageJ 1.51（Rasband, 1997–2016）に取りこみ，グレースケール化と2値化を経て，輪郭の平面投影画像を作成した．この画像から，耳石長（耳石の最大径），耳石高（耳石長と直交する方向の最大径），輪郭長，アスペクト比（耳石長/耳石高），面積，真円度，凸度の数値を取得した．真円度は完全な円との類似性の指標であり，（$4\pi S/P^2$）より算出される（S，面積；P，輪郭長）．0から1までの値をとり，1は完全な円を，0に近づくほど複雑な形状をしめす．凸度は輪郭の凹みの指標であり，凸包面積（凹みのない輪郭によって対象領域を覆ったときの面積）によって実際の面積を除することにより算出される．0から1までの値をとり，1に近いほど輪郭の凹みが少ないことをしめす．以上にくわえ，耳石長を標準体長に対するパーセンテージで表現した相対耳石長を算出した．各形状指標値の種間変異は，標準体長を共変量とする共分散分析（有意水準：$P < 0.05$）により検証した．この分析では形状指標値と標準体長をいずれも対数変換し，標本数が多かったイカナゴとオオイカナゴ（後述）のみを対象とした．共分散分析をふくむすべての統計処理にはR 3.0.3（R Core Team 2014）を使用した．

**楕円フーリエ解析**　輪郭形状の変異を定量的に評価するために，輪郭を楕円フーリエ記述子によって記述し，それを主成分分析に供した．この方法により，魚類の近縁種や地域個体群を識別できる

場合があることが，先行研究によりしめされている（たとえば，Tracey et al., 2006；He et al., 2018）．本研究では分析パッケージ SHAPE 1.3（Iwata and Ukai, 2002）をもちいて一連の分析をおこなった．SHAPE 1.3 は 4 つのアプリケーション，すなわち ChainCorder，CHC2NEF，PrinComp，PrinPrint からなる．まず ChainCorder によって耳石画像を 2 値化し，耳石の輪郭形状をチェーンコード化した．次に，CHC2NEF のデフォルト設定によりチェーンコードを楕円フーリエ記述子に変換し，結果として各標本の輪郭形状を 77 のフーリエ係数により記述した．その後，PrinComp をもちいて全標本のフーリエ係数にもとづく主成分分析をおこなった．

## 結　　果

Multiplex haplotype-specific PCR の結果，全 77 標本のうち 34 がイカナゴに，38 がオオイカナゴに，5 がキタイカナゴに同定された．左右の耳石を摘出できた標本，左側のみの標本，右側のみの標本の数は，イカナゴでそれぞれ 9，15，10，オオイカナゴで 17，11，10，キタイカナゴで 2，2，1 であった．左右の耳石を採取できた標本について，左右の耳石を関連する 2 群とみなし，各形状指標値の差を 1 標本 $t$ 検定（有意水準：$P < 0.05$）によって検証した．その結果，いずれの指標値でも統計的に有意な左右差がみとめられなかった．したがって本稿のこれ以降では，左側耳石の結果のみをとりあげる．

3 種の左側耳石の写真を Fig. 1 にしめす．イカナゴとオオイカナゴの多くの標本では，前角（Rostrum）が発達するものの上前角（Antirostrum）は不明瞭で，それらの間に欠刻（Notch）はみられなかった．ただし，わずかに欠刻がある標本も散見された（Fig. 1A–D）．キタイカナゴも同様に，前角が発達するが上前角は不明瞭で，欠刻はないかあっても不明瞭であった（Fig. 1E, F）．

耳石の画像から取得した各形状指標値を標準体長に対してプロットし，種内および種間の変異を可視化した（Fig. 2）．イカナゴとオオイカナゴに共通する傾向として，耳石長，耳石高，輪郭長，アスペクト比，面積，および凸度は標準体長の増大とともに大きくなる傾向が，相対耳石長は小さくなる傾向が認められた．真円度には，標準体長とともに変動する傾向はみられなかった．また，一部の標本は上記の傾向から逸脱する形状指標値をしめした（Fig. 2 矢印）．すなわち，イカナゴのうち標準体長が最大の標本（211.6 mm SL）と最小の標本（143.5 mm）は，それぞれ耳石のアスペクト比が著しく小さい値と大きい値をしめした．一方オオイカナゴでは，標準体長の上位 2 標本（196.7 mm と 197.4 mm）の耳石長，耳石高，輪郭長，および面積が際立って大きかった．これらは

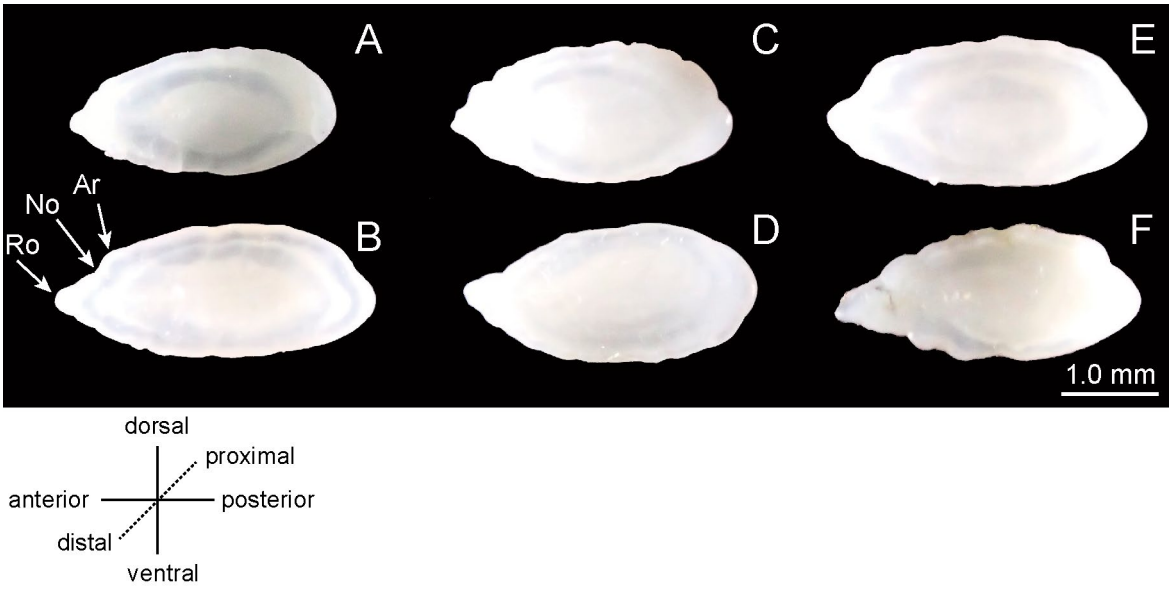


**Fig. 1.** Otoliths (sagittae) of three species of *Ammodytes* from Japan: (A, B) *A. japonicus*, 155.8 mm and 194.8 mm SL; (C, D) *A. heian*, 158.5 mm and 168.9 mm SL; (E, F) *A. hexapterus*, 177.0 mm and 155.5 mm SL. Ar, antirostrum; No, notch; Ro, rostrum.

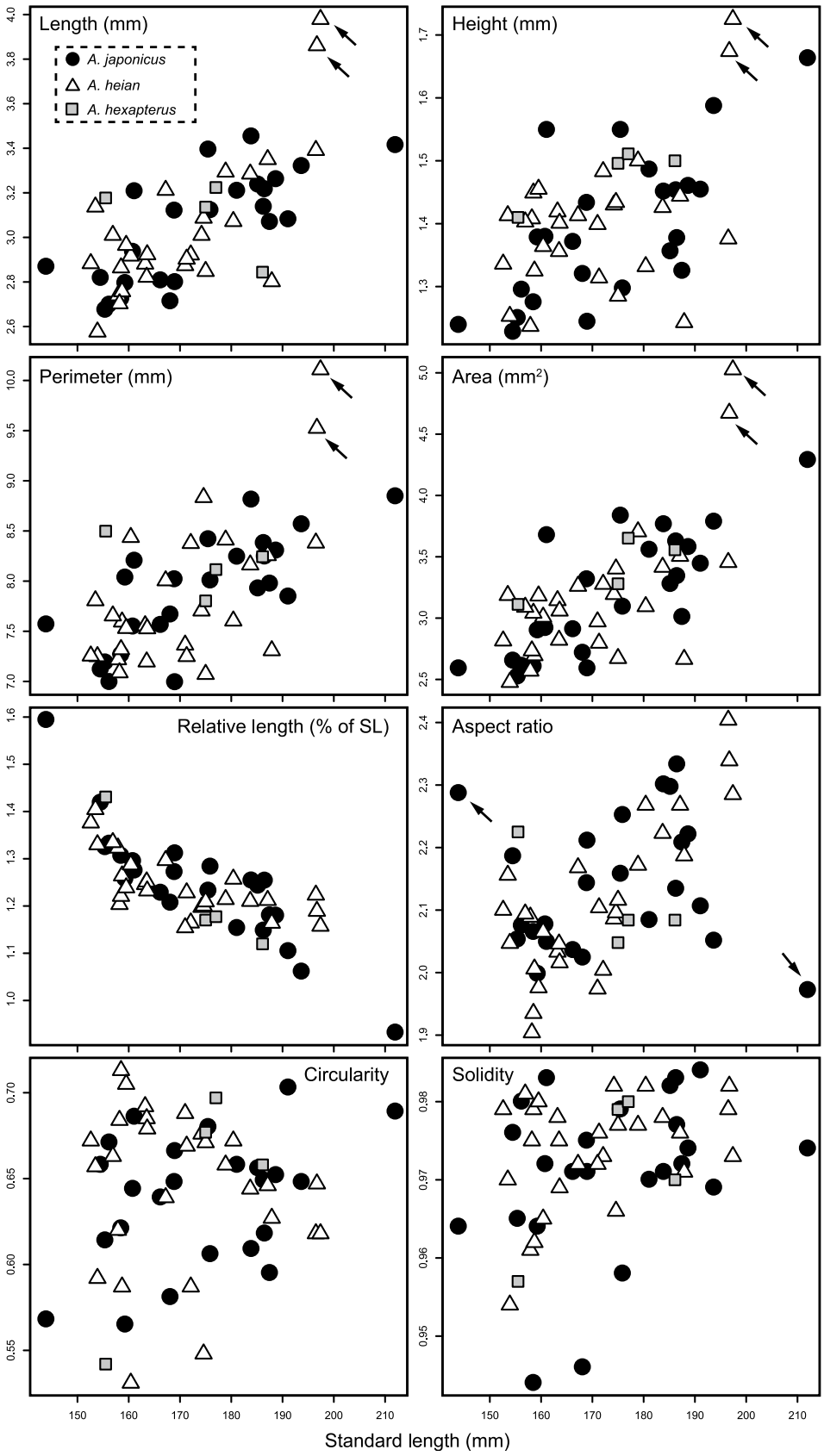


**Fig. 2.** Relationships between otolith shape indices and standard length for three species of *Ammodytes* from Japan. Arrows indicate outliers in each species (see text).

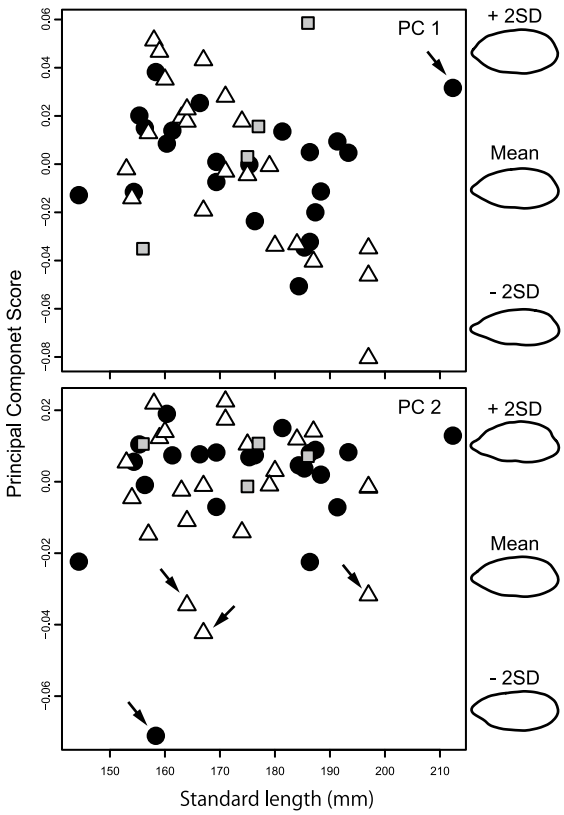


**Fig. 3.** Scatter plots of principal components 1 and 2 based on Fourier descriptors of otoliths from *A. japonicus* and *A. heian*, with contour reconstruction (right panel) indicating the shape variation (mean ± twice the standard deviation) captured by each principal component. Arrows indicate outliers in each species (see text). SD, standard deviation.

ずれ値の個体を除去して，各形状指標値と標準体長との相関を種ごとに検証したところ，いずれの種も耳石長，耳石高，輪郭長，アスペクト比，および面積において有意な相関がみられた（ピアソンの積率相関係数の検定，$P < 0.05$）．凸度と真円度は，いずれの種でも有意ではなかった．はずれ値の個体も含めて相関を検証した場合には，イカナゴのアスペクト比で有意な相関がみられなかったことをのぞいて，同じ結果がえられた．

キタイカナゴでは，標本数が少ないものの，耳石高，面積，真円度，および凸度には標準体長の増大とともに大きくなる傾向が，相対耳石長とアスペクト比には小さくなる傾向がみとめられた．

いずれの形状指標値においても 3 種のプロットは大きく重複した．共分散分析によりイカナゴとオオイカナゴの差異を検証したところ，アスペクト比および凸度の回帰直線の傾きが有意に異なっていた（Table 1）．しかし，特異な形状指標値をしめした先述の 4 標本を除いた場合には，いずれの形状指標値でも有意差がみられなかった．

輪郭形状の楕円フーリエ記述子をもちいて主成分分析をおこなった結果，第 1 主成分と第 2 主成分の寄与率はそれぞれ 47.6% と 17.3% であり，以降第 10 主成分までの累積寄与率が 92.1% であった．第 1 主成分にそった変異はアスペクト比と上前角の発達程度に，第 2 主成分は耳石前端と後端の輪郭に，それぞれおおむね対応する（Fig. 3 右側の輪郭復元図）．これらの散布図を作成したところ，イカナゴとオオイカナゴの第 1 主成分得点

**Table 1.** Otolith shape indices of three species of *Ammodytes* from Japan, with ranges and means (in parentheses), and results of analysis of covariance (ANCOVA) between *A. japonicus* and *A. heian* with log-transformed standard length (SL) as a covariate. Results excluding four outlier specimens (see text) are given in parentheses. Significant differences are indicated by bold type

| | *A. japonicus* | *A. heian* | *A. hexapterus* | ANCOVA *P*-value | |
|---|---|---|---|---|---|
| | *n* = 24 | *n* = 28 | *n* = 4 | Slope | Intercept |
| SL (mm) | 143.5–211.6 | 152.6–197.4 | 155.5–186.1 | *na* | *na* |
| Otolith shape indices | | | | | |
| Length (mm) | 2.68–3.45 | 2.58–3.98 | 2.84–3.22 | 0.263 (0.351) | 0.629 (0.873) |
| Relative length (% SL) | 0.93–1.59 (1.24) | 1.15–1.41 (1.24) | 1.12–1.43 (1.24) | *na* | *na* |
| Height (mm) | 1.23–1.66 | 1.24–1.73 | 1.41–1.51 | 0.392 (0.072) | 0.339 (0.773) |
| Perimeter (mm) | 6.99–8.85 | 7.07–10.11 | 7.8–8.5 | 0.447 (0.282) | 0.915 (0.612) |
| Aspect ratio | 1.97–2.33 (2.14) | 1.90–2.40 (2.11) | 2.05–2.23 (2.12) | **0.0008** (0.150) | *na* (0.513) |
| Area ($mm^2$) | 2.52–4.29 | 2.48–5.03 | 3.11–3.65 | 0.936 (0.099) | 0.658 (0.77) |
| Circularity | 0.57–0.7 (0.64) | 0.53–0.71 (0.65) | 0.54–0.7 (0.64) | 0.094 (0.448) | 0.506 (0.577) |
| Solidity | 0.94–0.98 (0.97) | 0.95–0.98 (0.97) | 0.96–0.98 (0.97) | **0.001** (0.201) | *na* (0.427) |

*na* not available

は標準体長とともに減少する傾向が，キタイカナゴでは増加する傾向があった．イカナゴの最大体長の標本は，この傾向から逸脱する値をしめした（Fig. 3 上段矢印）．オオイカナゴの第 1 主成分得点と標準体長には有意な相関があった（$P < 0.05$）．イカナゴの第 1 主成分得点と標準体長の相関は，はずれ値をしめす最大体長の標本を除いた場合にのみ有意であった．第 2 主成分得点には，いずれの種でも標準体長とともに変動する傾向はみとめられず，相関も有意ではなかった．イカナゴの 1 標本とオオイカナゴの 3 標本の第 2 主成分得点はとりわけ小さく，これらの標本のプロットと同種の他標本のプロットの間にはギャップがみられた（Fig. 3 下段矢印）．これらのうちオオイカナゴの 1 標本は標準体長が最大の標本であった．いずれの主成分得点でも 3 種は明瞭に分離しなかった．

## 考　　察

本研究では，定性的および定量的にイカナゴ属 3 種の耳石形状を評価した．しかし，使用標本数が少ないうえに，各種の最大体長に対する標本の体長範囲もかぎられている．宗谷岬周辺海域における「イカナゴ」［Orr et al.（2015）以前の *A. personatus*］とキタイカナゴの寿命および成長様式はほぼ同じで，寿命は 6 年以上，満 6 歳までの各年齢における標準体長は，満一歳から順に 14，17，19，21，22，23cm と報告されている（前田，2003）．この報告における「イカナゴ」には，Orr et al.（2015）により別種とされたイカナゴとオオイカナゴが含まれている可能性が高く，それぞれの成長様式は不明だが，たがいに大きな相違はないと推測されている（岡本ほか，2018）．以上に照らすと，本研究で使用した標本は 3 種いずれも満 1–4 歳の範囲にあったと考えられ，生活史全体を網羅できていない．したがって本研究は，個体の発育や成長にともなう耳石形状の変化や，それに個体間の違いも加味した種内変異，ひいてはそれらの総体である種としての特徴を，完全にはとらえきれていない．

こうした限界があるものの，3 種の耳石形状について初めて一定の見解を得るとともに，今後の研究の方向性を見出すことができた．それを以下にのべる．

定性的にも定量的にも，3 種の耳石形状に明瞭な差異は認められなかった．定性的には，前角，上前角およびそれらの間の欠刻の発達程度に着目した．これらは種の標徴となる場合があるが，本研究で調査した標本では特徴が共有されていたことから，イカナゴ属 3 種の識別的特徴とはならないことがしめされた（Fig. 1）．定量的には，各形状指標値の変異幅は 3 種でおおきく重複し，イカナゴとオオイカナゴでは統計的にも有意差がみられなかった（Fig. 2；Table 1）．さらに，輪郭形状の楕円フーリエ記述子にもとづく主成分分析においても分離はみられなかった（Fig. 3）．したがって，すくなくとも本研究で調査した体長の範囲では，耳石形状にもとづく 3 種の識別は困難というべきである．

児玉（1980）は宮城県沿岸の「イカナゴ」に 2 系群を認め，一方の系群では高年齢個体の耳石に顕著な欠刻および上前角があるが，他方ではいずれもないことを報告した．しかし本研究では，前者に相当する耳石を持つ標本は観察されず，欠刻および上前角がない状態からわずかにある状態までの種内変異が 3 種それぞれにみとめられた．宮城県沖にはイカナゴとオオイカナゴが分布することから，児玉（1980）の観察した「イカナゴ」標本には両種が含まれていた可能性が高い．したがって，児玉（1980）と本研究の比較から現時点で推測できるのは，イカナゴかオオイカナゴ（もしくは両種）の耳石形状に，本研究でカバーしきれなかった成長にともなう変異か地理的変異（もしくは両方）が存在する可能性がある，ということであろう．ただし，児玉（1980）の指摘した 2 系群は脊椎骨数（前者は 56–66，最頻値 62 vs. 後者は 60–68，64）および主な分布（仙台湾から常磐沿岸 vs. 金華山以北の三陸沿岸）が異なり，おおまかにはそれぞれイカナゴとオオイカナゴに相当する可能性があることを指摘しておく（イカナゴの脊椎骨数は 59–64 vs. オオイカナゴは 59–67；本州太平洋沿岸では瀬戸内海以北に分布 vs. 東北地方以北）（Orr et al., 2015：甲斐，2018）．

飯塚・片山（2008）は，「イカナゴ」の耳石の外形は長楕円形で，前角は発達するが上前角は発達せず，欠刻は不明瞭であると報告した．かれらの観察した「イカナゴ」標本にも，やはりイカナゴとオオイカナゴが含まれていた可能性がある．いずれにせよ本研究ではイカナゴとオオイカナゴの耳石形状に明瞭な差異は確認できず，ともに飯塚・片山（2008）の記載とよく一致した．

田中（2004）は，「イカナゴ」とキタイカナゴの耳石第一透明帯幅が異なることを報告し，その要因を発生初期から 1 年程度の成長様式の違いに

帰した．本研究ではこの形質を調査していない．しかし以下で考察するように，成長と関連して耳石形状の種内および種間変異が生じる可能性が，本研究の結果からも示唆された．

3 種それぞれの耳石形状には種内変異がみられ，特に成長にともなう形状変化が顕著であった．すなわち，アスペクト比などサイズに依存しない指標もふくめて，各形状指標値が標準体長とともに変化する傾向がみとめられた（Figs. 2, 3）．このうち相対耳石長の変化傾向は 3 種で共通しており，いずれの種も本研究で調査した範囲内では成長にともない耳石が相対的に短く（相対耳石長が小さく）なる傾向をしめした．一方，アスペクト比と楕円フーリエ記述子によって記述した輪郭は，キタイカナゴのみ変化傾向が異なっていた．すなわち，イカナゴとオオイカナゴでは成長にともない耳石が相対的に細く（アスペクト比が大きく）なり，前角が発達する（第 1 主成分得点が小さくなる）が，キタイカナゴでは相対的に太く，前角が不明瞭になる傾向がみとめられた（Figs. 2, 3）．キタイカナゴの標本数が特に少ないため，本研究の結果のみから断じることはできないものの，3 種は成長にともなう耳石形状の変化パターンを異にする可能性がある．

くわえて，成長にともなう耳石形状の変化パターンが，それぞれの種内で一定でない可能性も示唆された．オオイカナゴのうち標準体長の上位 2 標本は，体サイズに比して大きな耳石を持っており，耳石のサイズに依存する指標値で特異性をしめした（Fig. 2）．このことは，オオイカナゴの成長過程で，体サイズに対する耳石の相対的なサイズが変化する可能性を示唆する．魚類ではこうした変化は稀ではなく，耳石の輪紋パターンから成長履歴の復元をこころみる際にしばしば問題となる（Campana, 1990）．アラスカ太平洋沿岸産のキタイカナゴでも，体サイズと耳石サイズの関係をあらわす回帰直線の傾きが変化する屈折点が見いだされており，その点を境に体成長に対する耳石の相対的な成長速度が変化すると推測されている（Robards et al., 2002）．

一方，2 標本の特異性は，他の個体より体成長がおそかったことに由来する可能性もある．一般に魚類の体サイズに対する耳石の相対サイズは個体の成長履歴に影響され，体成長がおそかった個体ほど相対的に大きい耳石をもつからである（Campana, 1990）．

さらに，これらオオイカナゴ 2 標本のほかに，サイズに依存しない指標（アスペクト比や第 2 主成分得点）で特異性をしめす標本も散見された（Figs. 2, 3）．本研究の結果からその要因を考察することはできず，やはり標本数の不足によるという可能性は否定できない．しかし，こうした標本の多くが，それぞれの種で体長範囲の両端付近に位置していたことは注目に値する．個体の成長と関連して特異性が生じたとする考えと整合するからである．今後よりひろい体長範囲の標本を調査し，齢推定や成長履歴推定もとりいれて，耳石形状の変異を個体発生と関連づけて分析していく必要があると考えられる．

## 謝　　辞

稚内機船漁業協同組合の職員および組合員各位には標本をご提供いただいた．京都大学フィールド科学教育研究センターの甲斐嘉晃博士には本研究を実施する機会をいただいた．北海道立総合研究機構稚内水産試験場の美坂　正博士からは研究全般にわたる有益な助言と初期の原稿に対する貴重なご指摘をいただいた．また，担当編集委員および 2 名の査読者には，原稿に対し多数の有益なご指摘をいただいた．ここに心より謝意を表する．

## 引 用 文 献

Campana, S. E. 1990. How reliable are growth back-calculations based on otolith? Can. J. Fish. Aquat. Sci., 47: 2219–2227.

Duncker, G. and E. Mohr. 1939. Revision der Ammodytidae. Mitt. Zool. Mus. Berl., 24: 8–31.

Girard, C. F. 1856. Contributions to the ichthyology of the western coast of the United States, from specimens in the Museum of the Smithsonian Institution. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., 8: 131–137.

後藤陽子・甲斐嘉晃・堀本高矩・坂口健司・美坂　正．2018．マルチプレックス PCR 法による北海道北部に生息するイカナゴ属魚類の種判別簡易化の検討．北海道水産試験場研究報告，93: 81–88.

He, T., J. Chen, J.-G. Qin, T. Li and T.-X Gao. 2018. Comparative analysis of otolith morphology in three species of *Scomber*. Ichthyol. Res., 65: 192–201.

星野　昇・三原行雄・稲村明宏．2009．耳石日周輪解析による北海道後志南部沿岸産イカナゴ稚魚の初期成長．北海道立水産試験場研究報告，76: 13–20.

Hui, T. C. Y., Y. Morita, Y. Kobayashi, Y. Mitani and K. Miyashita. 2017. Dietary analysis of harbour seals

(*Phoca vitulina*) from faecal samples and overlap with fisheries in Erimo, Japan. Mar. Ecol., 38: e12431.

飯塚景記・片山知史．2008．日本産硬骨魚類の耳石の外部形態に関する研究．水産総合研究センター研究報告，25: 1–222.

Iwata, H. and Y. Ukai. 2002. SHAPE: A computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. J. Hered., 93: 384–385.

甲斐嘉晃．2018．イカナゴ科．中坊徹次（編），pp. 370–371．小学館の魚Z　日本魚類館．小学館，東京.

甲斐嘉晃・美坂　正．2016．日本産イカナゴ属魚類の簡便な遺伝的識別方法の開発．タクサ，41: 23–29.

児玉純一．1980．宮城県沿岸に生息するイカナゴの系群構造と資源生態．宮城県水産試験場研究報告，10: 1–41.

日下部敬之・大美博昭・斉藤真美．2007．耳石日周輪解析による東部瀬戸内海産イカナゴ仔稚魚の成長．水産海洋研究，71: 263–269.

Lin, C.-H., R. Brzobohaty, D. Nolf and A. Giorne. 2017. Tortonian teleost otoliths from northern Italy: taxonomic synthesis and stratigraphic significance. Europ. J. Taxonomy, 322: 1–44.

Matsui, S., K. Nakayama, Y. Kai and Y. Yamashita. 2012. Genetic divergence among three morphs of *Acentrogobius pflaumii* (Gobiidae) around Japan and their identification using multiplex haplotype-specific PCR of mitochondrial DNA. Ichthyol. Res., 59: 216–222.

三宅博哉．2003．イカナゴ．上田吉幸・前田圭司・嶋田　宏・鷹見達也（編），pp. 220–223．新　北のさかなたち．北海道新聞社，札幌.

岡本　俊・加賀敏樹・山下紀生．2018．平成29（2017）年度イカナゴ類宗谷海峡の資源評価．水産庁増殖推進部・国立研究開発法人水産研究・教育機構（編），pp. 1541–1553．平成29年度我が国周辺水域の漁業資源評価（魚種別系群別資源評価・TAC種）第3分冊．水産庁増殖推進部，東京.

Orr, J. W., S. Wildes, Y. Kai, N. Raring, T. Nakabo, O. Katugin and J. Guyon. 2015. Systematics of North Pacific sand lances of the genus *Ammodytes* based on molecular and morphological evidence, with the description of a new species from Japan. Fish. Bull., 113: 129–156.

Pallas, P. S. 1814. Zoographia Rosso-Asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia, mores et descriptiones anatomen atque icones plurimorum, vol. 3. Academie Scientiarum Impress, St. Petersburg, Russia. vii + CXXV + 428 pp., 6 pls.

R Core Team. 2014. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria: http://www.r-project.org/（参照 2018-7-15）.

Rasband, W. S. 1997–2016. ImageJ. U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA: https://imagej.nih.gov/ij/（参照 2018-7-15）.

Robards, M. D., G. A. Rose and J. F. Piatt. 2002. Growth and abundance of Pacific sand lance, *Ammodytes hexapterus*, under differing oceanographic regimes. Environ. Biol. Fishes, 64: 429–441.

Stransky, C. and S. E. MacLellan. 2005. Species separation and zoogeography of redfish and rockfish (genus *Sebastes*) by otolith shape analysis. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 62: 2265–2276.

髙橋正知・河野悌昌．2018．平成29（2017）年度イカナゴ瀬戸内海東部系群の資源評価．水産庁増殖推進部・国立研究開発法人水産研究・教育機構（編），pp. 1570–1607．平成29年度我が国周辺水域の漁業資源評価（魚種別系群別資源評価・TAC種）第3分冊．水産庁増殖推進部，東京.

田中伸幸．2004．耳石を用いたイカナゴ属2種の種判別（短報）．北海道立水産試験場研究報告，67: 109–111.

Tracey, S. R., J. M. Lyle and G. Duhamel. 2006. Application of elliptical Fourier analysis of otolith form as a tool for stock identification. Fish. Res., 77: 138–147.

山本敏博・黒木洋明．2018．平成29（2017）年度イカナゴ伊勢・三河湾系群の資源評価．水産庁増殖推進部・国立研究開発法人水産研究・教育機構（編），pp. 1554–1569．平成29年度我が国周辺水域の漁業資源評価（魚種別系群別資源評価・TAC種）第3分冊．水産庁増殖推進部，東京.