

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

星野 昇^{*1}, 三原行雄^{*1}, 稲村明宏^{*2*3}

Early growth of sand eel (*Ammodytes personatus*) in the south coastal area of Shiribeshi, Hokkaido based on daily growth increments in otoliths.

Noboru HOSHINO^{*1}, Yukio MIHARA^{*1} and Akihiro INAMURA^{*2*3}

We investigated hatch date, individual early growth, and the effect of water temperature on the juvenile sand eel (*Ammodytes personatus*) that was caught in the south of Shiribeshi, Hokkaido, using otolith microstructure. The hatching period of *A. personatus*, caught by commercial fishing in the 2008 fishing season, extended for over two months i.e., from March to April. The frequency distribution of hatch dates showed a polymodal form, suggesting that spawning was intense at several points during the 2008 spawning season. A positive correlation was found between the hatch date and individual growth rate. The daily growth curves for each hatch group (i.e., middle March, late March, and early April) were estimated to be $BL=46.7/[1+\exp(-0.05(t-38.3))]$, $40.4/[1+\exp(-0.06(t-29.9))]$, and $41.8/[1+\exp(-0.07(t-28.7))]$, respectively. The daily growth rate was estimated to be 0.5-0.7 mm day⁻¹ based on the growth curves of the 2008 fishing season. Daily growth characteristics depended on the hatch time; this was attributed to the water temperature after hatching. This result suggests that the water temperature in April may have a strong effect on the timing of the fishing season.

キーワード：イカナゴ, 耳石, 日周輪, 成長, 水温

まえがき

北海道の日本海沿岸では、春季にイカナゴの仔・稚魚が漁獲対象となる。後志支庁管内の沿岸域では、4月下旬から6月上旬にかけての短期間に、100~300トンを漁獲する。とくに、島牧村、寿都町が主要な産地であり、地元ではコウナゴ（小女子）と称され、その加工品は地域の特産品となっている。

島牧村、寿都町において漁獲対象となるのは、体長20~40mmの稚魚である。イカナゴの稚魚が光に集まる習性を利用して、夜間に海面を灯火で照らし、蝟集した魚群を敷網で漁獲する。例年、3、4月の異なる時期に集中してふ化した群が漁獲対象となっているとみられ、早い時期にふ化した群が、4月下旬頃から漁獲対象サイズである20mm台に達することで漁期が始まり、その後、後続のふ化群が段階的に漁獲対象サイズに成長すること

で盛漁期となる¹⁾。体長40mm前後になると次第に漁獲されなくなり、主群が40mm前後に達する頃、その年の終漁期となる。

1か月ほどの短い漁期のため、着業者や加工・流通業者にとっては、初漁時期や盛漁期の目安が漁期前の関心事となっているが、漁期は年により大きく異なる。毎年の漁期の早さと4月期の漁場水温との間には、強い負の相関傾向があることが指摘されている¹⁾。したがって、毎年の漁期の予測には、ふ化時期や個体成長の特徴、水温との関係などを把握しておくことが重要である。また、多くの魚種と同様に、本種においても卵から仔・稚魚期における減耗過程は、資源の数量変動に大きく影響する^{2,3)}ため、初期生態に関する知見を得ることは、漁況予測や資源動向要因の解明につながる意義をもつ。

日本におけるイカナゴの研究事例は多く、国内の主要産地である伊勢湾や瀬戸内海、仙台湾などでは資源生態

報文番号A436 (2009年7月2日受理)

*1 北海道立中央水産試験場 (Hokkaido Central Fisheries Experiment Station, Yoichi, Hokkaido 046-8555, Japan)

*2 後志南部地区水産技術普及指導所

*3 現所属：渡島南部地区水産技術普及指導所

学的研究が進んでいる。なかでも、耳石微細輪を用いた初期成長に関する研究では、ふ化時期の輪紋の特徴や輪紋の日周性が確認され、仔魚の成長特性などに関する知見が得られている⁴⁻⁷⁾。島牧, 寿都海域においても、高柳ら⁸⁻¹⁰⁾が耳石日周輪の観察によって、ふ化時期を2月下旬から4月上旬ごろと推定している。しかし、ふ化日組成の頻度分布や個体成長、水温との関係などについては明らかにされていない。

そこで、本稿では、2008年漁期に島牧, 寿都沿岸域で漁獲対象となった2008年発生年級群について、耳石日周輪の解析により得られたふ化時期と個体の成長特性に関して報告する。

材料と方法

研究対象となった2008年は、4月末から5月末までの1か月間が実質的な漁期であった。Table 1に本研究に用いた標本の概要と、Fig. 1に調査海域の位置を示す。漁場となるのはFig. 1に示す海域の水深5~20mの沿岸域である。漁期中、原則として毎日、着業船により漁獲された漁獲物より抽出した漁獲物標本と、漁期前に行った試験調査で得られた標本を用いた。標本は、採集後冷凍したのち解凍して70%アルコールで保存したものから、20尾程度を目安に抽出して供試した。体長は標準体長をデジタルノギスにより0.1mm単位で計測した。

耳石は扁平石を用いた。個体から採取した耳石はスライドガラスに樹脂で接着してラッピングフィルムで研磨し、光学顕微鏡(対物1,000倍)で観察した。Fig. 2に示すとおり、核から最大径に対し直線を引き、最大径、ふ化輪から外側の輪紋数、および輪紋間隔を計測した。なお、ふ化輪の位置は、Tsukamoto et al.⁵⁾などの知見に基づき、核より10 μ m前後の距離にある明瞭で太い輪紋をふ化輪と定めた。

本種の耳石輪紋の日周性は、大美ら⁴⁾により明らかにされているので、ふ化輪から縁辺までにある輪紋数を、その個体の日齢として扱うこととした。ただし、イカナゴの扁平石については、ふ化輪より外側10~20 μ mの範囲にある輪紋が、光学顕微鏡による観察では識別し難い個体が多く、走査型電子顕微鏡による観察が望ましいことが指摘されている^{5,7)}。一方、当海域産のイカナゴについては光学顕微鏡でも観察が可能であることが指摘されている⁹⁾。本研究では、標本総数391個体のうち、光学顕微鏡による観察で、ふ化輪付近にわずかでも識別困難と判断された範囲を持つ個体は224個体であった。そこで、不明瞭範囲を持つ224個体は、次のとおり不明瞭範囲の輪紋数を推定して、明瞭範囲の輪紋数と不明瞭範囲における

Table 1 Sampling information of *Ammodytes personatus* used in this study.

Sampling date	Samples(N)	BL(mm) \pm SD
9-Apr.	51	13.8 \pm 2.8
21-Apr.	18	18.8 \pm 2.4
30-Apr.	18	25.2 \pm 3.9
3-May	22	29.5 \pm 2.6
4-May	20	27.0 \pm 2.5
5-May	14	27.0 \pm 1.9
6-May	16	30.5 \pm 3.0
7-May	22	21.0 \pm 4.2
8-May	18	34.4 \pm 3.8
9-May	20	30.2 \pm 5.2
10-May	23	28.7 \pm 4.7
11-May	18	35.4 \pm 1.5
12-May	16	23.4 \pm 4.3
13-May	19	31.5 \pm 3.4
14-May	21	24.7 \pm 6.1
15-May	17	29.6 \pm 6.2
16-May	17	30.1 \pm 7.8
17-May	20	25.5 \pm 5.5
18-May	12	35.3 \pm 5.0
19-May	9	27.2 \pm 5.3
Total	391	26.1 \pm 7.6

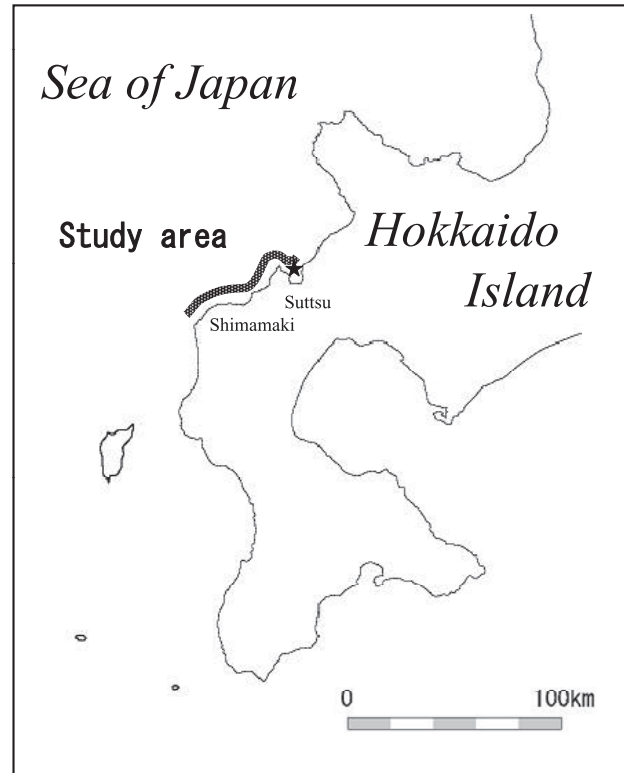


Fig.1 Map of study area in the south of Shiribeshi. The star symbol indicates an observation point for water temperature.

推定輪紋数を合算した値を解析に用いた。まず、明瞭に確認できた最初（最も内側）の輪紋から縁辺までの範囲にある輪紋数を計数し、標本採集日より逆算して当該の輪紋が形成された日を得るとともに、その輪紋からふ化輪までの距離を測定した。次に、すべての輪紋を計数できた167個体分について、例えば、当該の輪紋形成日が4月10日の場合には、Fig. 3に例示するとおり、各個体の4月10日時点で形成された輪紋からふ化輪までの距離と、その間隔範囲において観察される輪紋数の関係をプロットして線形式を得た。その線形式に基づいて不明瞭範囲における輪紋数を推定した。

日周輪とその間隔に基づく成長解析については、全範囲を観察できた167個体のみを対象に行った。

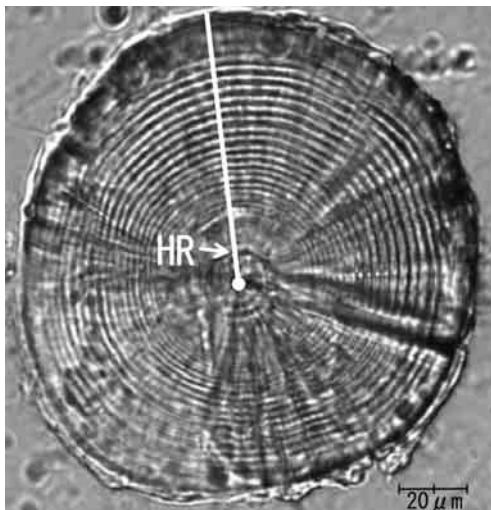


Fig.2 Photograph of sagittal otolith of juvenile sand eel. HR (Hatched Ring) indicates an increment formed at hatch date.

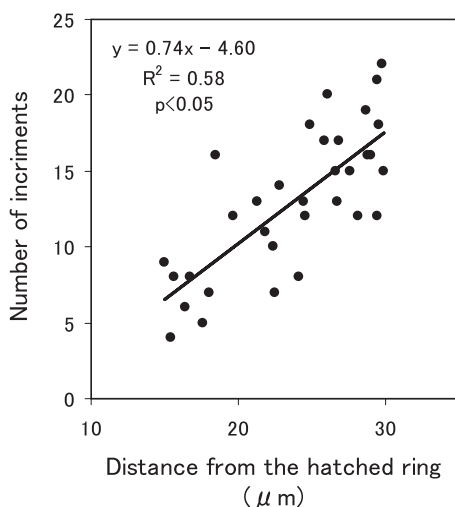


Fig.3 Relationship between the number of increments and the distance from the hatched ring to the increment formed at 10 April.

日間成長と水温との関係を把握するため、Fig. 1に示す位置に水温記録計を設置し、水深2mおよび20mの水温を毎時計測し、日毎の平均値を解析に供した。

結果

1. ふ化日組成

ふ化輪から縁辺に至る全範囲で輪紋が観察できた標本167個体と、輪紋の不明瞭範囲を持ち、上記の方法でふ化日を推定した個体224個体分を合わせたふ化日の頻度分布を、Fig. 4に示す。供試した標本のうち、最も早くふ化した個体のふ化日は2月26日、最も遅いものは4月25日と、ふ化期間はおよそ2か月に及んだ。3月上旬、3月中旬、3月下旬、4月上旬、4月中旬と、およそ旬ごとに、それぞれモードをもつ多峰の頻度分布を呈した。

標本ごとのふ化日組成に基づき、各標本群の合計重量を、その標本採集日における鳥牧・寿都町両漁協の漁獲重量で引き伸ばすことで、2008年漁期の漁獲物ふ化日組成を推定した (Fig. 5)。標本組成 (Fig. 4) と同様に、10日程度の間隔でふ化が集中する傾向が認められた。

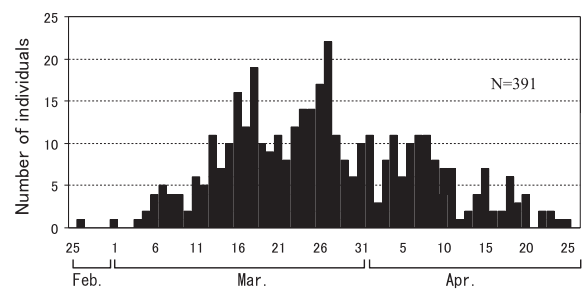


Fig.4 Estimated hatch date distribution of juvenile sand eel samples in this study.

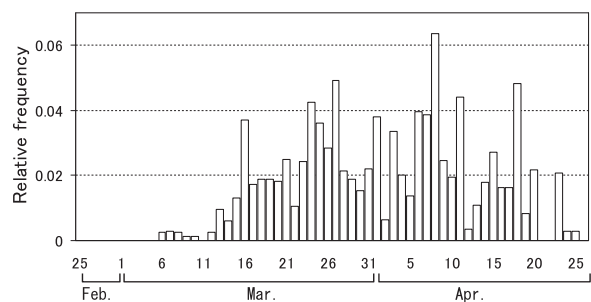


Fig.5 Estimated hatch date distribution of juvenile sand eel caught in 2008 fishing season.

2. 個体の成長

個体ごとに、耳石径と耳石輪紋（日輪）の間隔を計測し、耳石径と体長の関係式に基づき、各日齢時における体長をback-calculation法によって推定した。なお、成長の解析には、すべての輪紋が明瞭に観察できた167個体についてのデータのみを用いた。事前に、同条件での保存状態による体長の縮小率が約92.7%であることを推定したうえで、固定後の測定値を縮小率で割り戻した値を成長の解析に用いた。

一般に、魚類の耳石径と体長は単純な比例関係ではなく、ふ化からの経過時間との相互関係において定まる¹¹⁾。Fig. 6に、各標本の輪紋数（日齢）に対する体長と耳石径の比をプロットしたところ、日齢が経過した個体ほど、耳石径に対して体長は相対的に小さく、その関係は非線形であることが認められた。また、両者の関係は、ふ化時期の前後半で重複範囲の配置傾向にはほとんど違いがなく、ふ化時期による体長-耳石径関係に大きな違いはないと考えられた。そこで、本研究で対象とした稚魚の成長範囲における時間変化に対する耳石径および体長の伸長を、次式で表現した。

$$L_t = at + \frac{l_0}{r_0} R_t \cdot \exp(bt)$$

ただし、 t は日齢、 L_t 、 R_t はそれぞれ t 齢における体長および耳石径、 l_0 、 r_0 はそれぞれふ化時における体長と耳石径（ふ化輪径）の期待値、 a および b は推定パラメータを示す。 l_0 には既往知見⁴⁻⁶⁾に基づき4.5 (mm) を、 r_0 には標本の平均ふ化輪径10.19 (μm) を与えた。観測データに対し適合させ a 、 b を推定し、

$$L_t = 0.16t + \frac{4.5}{10.19} R_t \cdot \exp(-0.02t)$$

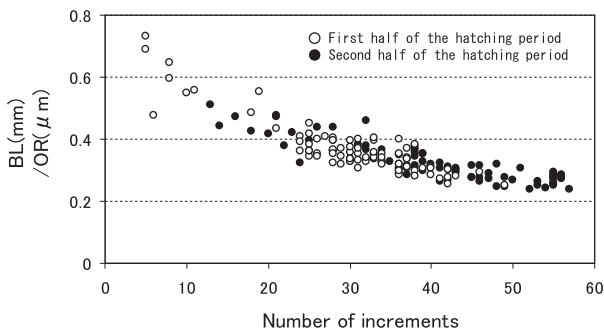


Fig.6 Relationship between the ratio of body length to otolith radius and the number of increments.

を得た。寄与率は0.95であった。上式に基づき、各個体について各輪紋までの距離より、ふ化日からの経過日数に対する体長推移を推定した。

Fig. 7に、各個体のふ化日と10, 20, 30, 40日齢時の推定体長との関係を示す。遅い時期にふ化した個体ほど、20, 30, 40日齢時の推定体長は大きい傾向があり ($p < 0.01$)、10日齢時ではふ化日に応じた差は認められない ($p > 0.05$)。また、ふ化からの経過日数が増えるほど、ふ化日の違いによる推定体長の差は大きくなっている。これらのことから、遅い時期にふ化した個体ほど日間成長量が大きく、その成長差は20日齢以降から明瞭になることが認められた。そこで、成長曲線の推定については、Fig. 4のふ化日組成で、とくに高頻度であった3月11~20日ふ化の群（3月中旬ふ化群）、3月21~31日ふ化の群（3月下旬ふ化群）、4月1~10日ふ化の群（4月上旬ふ化群）の3群に分け、それぞれのふ化群について、各個体で推定された日齢時体長データに対し成長曲線を推定した。イカナゴ稚魚の成長関数は、日下部⁶⁾によってロジスティック曲線の妥当性が示されているので、本研究においてもロジスティック曲線を、各ふ化群の日齢時体長データに対し、重み付け最小自乗法により適合させた (Fig. 8-(a))。推定された成長曲線によると、例えば30mmに達するのに要する日数は、3月中旬ふ化群で50日、3月下旬ふ化群で47日、4月上旬ふ化群で42日であり、各ふ化群

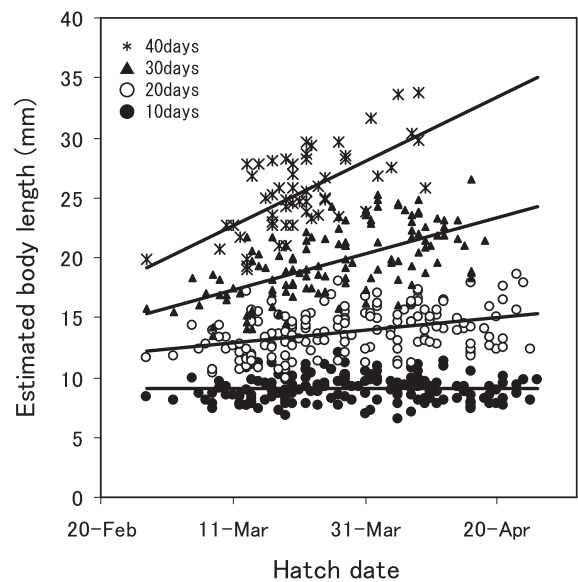


Fig.7 Back-calculated body length at the 10, 20, 30 and 40 days after hatching for each individual.

のふ化日を、それぞれ3月15日、3月25日、4月5日に揃えて図示 (Fig 8 - (b)) すると、30mmに達する日付は5月4日頃、5月11日頃、5月17日頃である。さらに、各成長曲線を時間 t で微分し、一日あたりの平均成長量 (日間成長量) として示す (Fig 8 - (c)) と、3月中旬ふ化群と3月下旬ふ化群の日間成長量は、4月末頃すなわち漁期の始め頃に約0.6mmの最大値に達し、その後漁期中は0.5mm台で推移している。4月上旬ふ化群は、4月末頃に3月中旬ふ化群と3月下旬ふ化群の日間成長量を上回り、5月4日頃に0.7mmの最大値に達し、以降は次第に低下している。今漁期の盛漁期を5月上旬とすると、その期間の平均日間成長量は、3月中旬ふ化群と3月下旬ふ化群で約0.55mm、4月上旬ふ化群で約0.72mmであった。

3. 水温と成長の関係

2008年の冬季から春季にかけての水温の日変化をFig. 9に示す。2008年の水温は、2月中著しく低く推移したのに対し3月初めには急上昇し、3月末にかけてやや低下して、4月以降は変動しながらも直線的な上昇傾向を示した。遅くふ化した個体ほど成長の速い傾向がある (Fig. 7およびFig. 8) のは、ふ化後の経験水温が、遅くふ化した個体ほど高くなったことが原因と考えられた。そこで、各個体のふ化日からの積算水温が、50°C、150°C、250°C時点での推定体長をプロットしたところ、いずれの時点においても、ふ化日と推定体長の間に関連はみられなかった ($p > 0.05$) (Fig. 10)。

考察

1. ふ化時期

2008年漁期の漁獲物について、耳石日周輪から推定されたふ化日は2月末から4月下旬にかけての範囲であった。高柳・石田⁸⁾は1999年漁期の漁獲物53個体について日周輪を観察し、やはり2月下旬から4月下旬の範囲でふ化日組成を得ており、とくに3月上旬から4月上旬にかけての頻度が高いことを報告している。本研究で得られたふ化日組成は多峰型を呈しており、とくに3月中旬、3月下旬、4月上旬にふ化した群の割合が相対的に大きかった。ただし、漁獲物組成 (Fig. 5) については、着業船により組成が大きく異なるため、各標本組成は必ずしもその日の漁獲物全体の体長組成を反映したものではない。そのため、およそ旬毎にモードをもつ複数のふ化群の構成比などについては、実態とは異なる可能性があることを考慮する必要がある。

本州の産地においても耳石日周輪に基づく検討や、ふ化仔魚の採集調査などから、ふ化日組成が得られており、

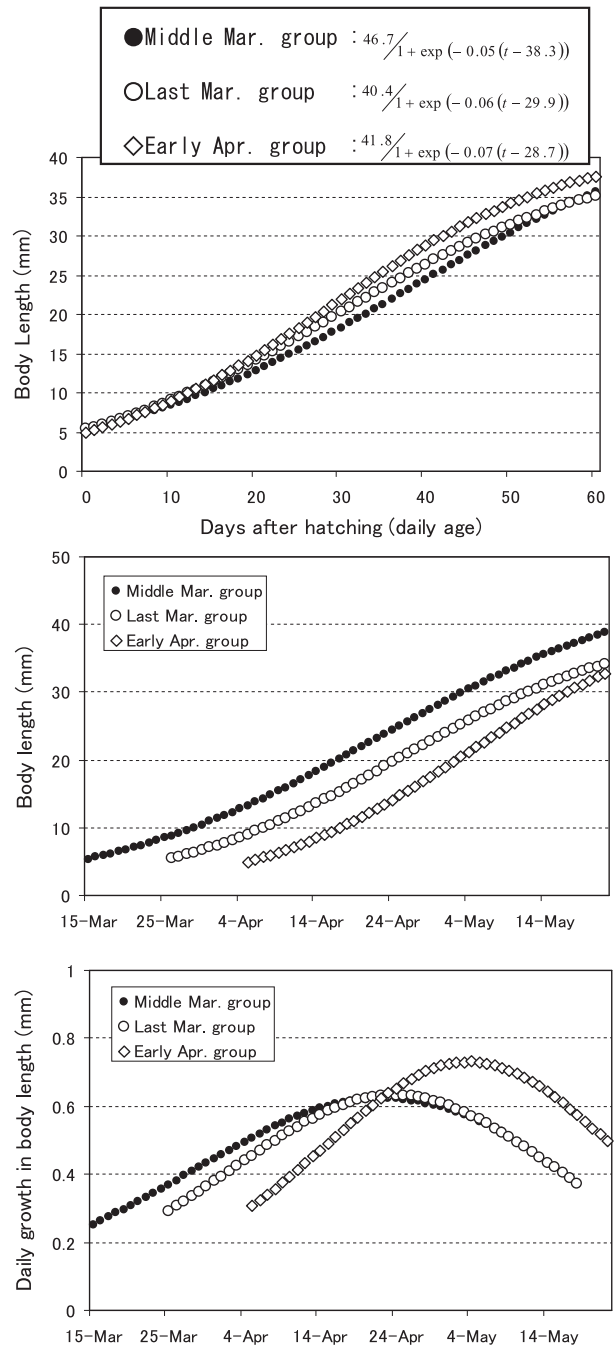


Fig.8 Estimated logistic growth functions for each hatch groups.

Graph (a) The curves to the days after hatching .

Graph (b) The curves to date. The all hatch dates of each group are fixed at 15 March, 25 March, and 5 April, respectively.

Graph (c) Daily growth in body length (Differential equations of each curve) .

伊勢湾や瀬戸内海では1月上旬から2月上旬がふ化期間と推定されている^{16,18)}。本研究で対象とした後志南部海域のふ化期間は、これら本州産地と比べると遅いといえる。また、これら本州産地のふ化日組成は基本的にひとつのモード群を呈しており、本研究でみられたような多峰型の組成については報告例をみない。後志南部海域のふ化日組成が多峰型、すなわち、ふ化がいくつかの時期に集中して起こる傾向は、2008年漁期に限られたことではなく、例年、2～3のふ化群の存在が、漁期中の体長組成分布の推移から検出されている¹⁾。1955年に行われた研究でも、後志管内余市沖のイカナゴ稚魚の体長組成に、明らかにモードの異なる複数の群が観察されており¹²⁾、これらのことから、当海域においては、例年の傾向として、ふ化がいくつかの時期に集中して行われ、これらが随時、漁獲対象サイズに成長することで漁場が形成されていると考えられる。

ふ化がいくつかの時期に集中するのは、産卵が段階的に集中して行われているためと考えられる。当海域では、1999年の産卵群について、2年魚が71.7%、3年魚が23.9%、4年魚もしくはそれ以上が4.9%という結果が得られている¹⁰⁾。これらの年齢組成は年によって大きく変化すると考えられるが、産卵親魚が複数の年齢群で構成されているとすれば、他魚種で一般的にみられるように、年齢群ごと時期をずらして産卵場へ来遊し、産卵が行われることで、いくつかのふ化群が生じる要因となっていることが考えられる。一方、山田ら¹³⁾は、伊勢湾産のイカナゴ稚魚のふ化飼育研究で得られた結果と、過去に他の本州産地で得られた知見を整理し、産卵期間の幅は海域間で同様であるにもかかわらず、ふ化が長期間にわたって行われる海域や短期間に集中的に行われる海域があ

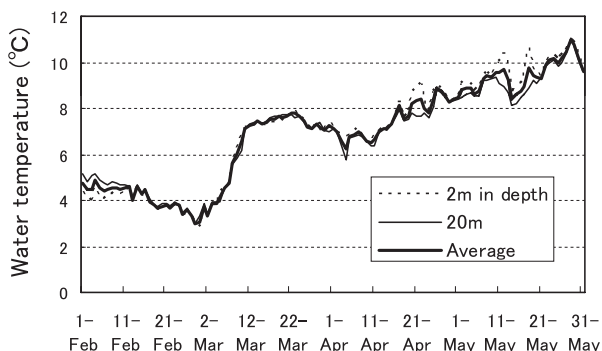


Fig.9 Change in the water temperature in study area.

るなど、本種のふ化期間はきわめて変異に富んでおり、海域環境に応じた適応形質である可能性を指摘している。すなわち、本種については、受精からふ化までに要する期間が、同一の産卵群内でも変異幅が大きく、さらに地域間でも大きく異なっているという可能性がある。したがって、当海域についても、産卵が段階的に行われているだけではなく、ふ化のタイミングが環境条件によって変化していることも考えられるので、ふ化時期の集中傾向の生態的特性については、今後さらなる研究が必要である。

当資源については、親魚の漁獲がほとんどなく、卵の採集調査も行われていないことから、毎年の産卵親魚の来遊状況などについては把握されていない。1999～2000年には島牧沖で刺し網によって親魚の採集試験が行われ、1月下旬～3月上旬にかけて産卵親魚が採集されたことが報告されている¹⁰⁾。1976～1977年には、積丹沖で漁獲されるホッケの胃内容物に含まれるイカナゴ卵の出現状況から、イカナゴの産卵盛期は1月中旬から2月中旬と推定されている¹⁴⁾。漁業者からの情報として、1月下旬から2月中に島牧沖などで親魚の群泳が例年確認されており、イカナゴのものと思われる群来現象も目撃されている。また、3月中旬、3月下旬、および4月下旬ふ化群 (Fig. 4) について、産卵からふ化までの積算水温を、当海域で得られた結果に基づき180日⁹⁾と仮定すると、水

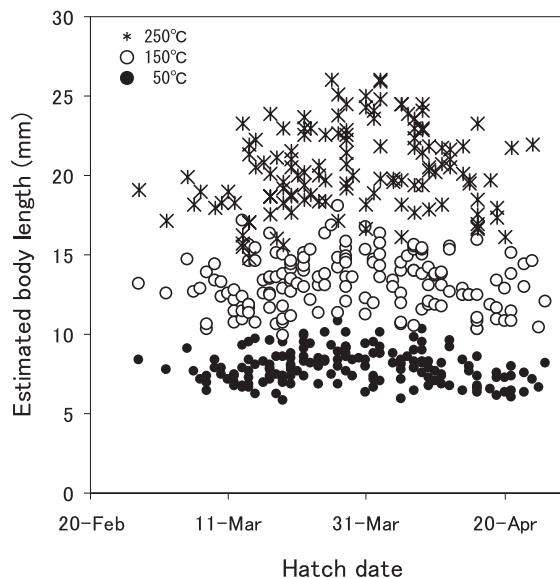


Fig.10 Back-calculated body length at the 50, 150 and 250 cumulative water temperature (°C) after hatching for each hatch date.

温の日変化 (Fig. 9) に基づき、それぞれの産卵期は、2月4日～5日、2月21～22日、3月11～12日頃と推定される。本州産地におけるふ化期間の研究例は多く、水温が高いほどふ化が早まる傾向が報告されている^{13, 15-17)}。これら本州産地におけるふ化期間の産卵場水温は概して10℃以上であるのに対し、当海域では平均5～7℃程度である (Fig. 9)。ふ化までに要する積算水温に海域差がないと仮定すると、当海域のふ化期間は他海域に比べ著しく長いことは明らかである。

2. 日間成長

ふ化群ごとに成長曲線を推定したところ、2008年漁期の盛漁期における平均成長量は、3月中旬ふ化群と3月下旬ふ化群で約0.55mm、4月上旬ふ化群で約0.72mmで、遅い時期にふ化したものほど成長の速い傾向がみられた。他海域での成長は、東瀬戸内海産で0.64～0.88mm¹⁸⁾、伊勢湾産では0.68～0.85mm⁷⁾と推定されており、当海域産の成長量は比較的小さいといえる。

他の魚類の稚魚に一般的にみられるように、本種においても生存可能範囲においては水温が高い方が、代謝や餌の要求度が高まることで成長量が大きくなることが確認されている⁶⁾。本研究では、遅い時期にふ化した個体ほど成長が速くなる傾向があったことが示された (Fig. 7)。また、個体が経験した積算水温との関係では、ふ化時期の違いによる成長の差がみられなかった (Fig. 10) ことから、海水温が成長に大きく関与する要因の一つであると考えられた。ただし、海域に存在する餌料密度の違いの影響も想定され、これについては今後の課題としたい。

また、3つのふ化群ごとに推定した成長曲線の平均変化率、すなわち一日あたりの成長量は、漁期直前から漁期中にかけて3群の順位が変化する状況がみられた。漁期直前には、成長が指数関数的な増加時期に入っている3月中旬、3月下旬ふ化群の方が、4月上旬ふ化群よりも成長量が大きい、4月末からは4月上旬ふ化群が指数増加期に入ることによって水温上昇の影響も大きくなり、日間成長量は大きく上回るようになった。例年、漁獲物の体長組成のモード変化に直線を回帰させて日間成長量を推定すると、早くふ化した群の方が大きな値を示す傾向がある¹⁾が、これは、とくに、漁期前半においては、早くふ化した群の成長が指数増加期に入っているのに対して、遅い時期にふ化した群の成長が、直線的な増加期であることによると考えられる。これらのことから、体長組成のモード変化から成長量やふ化時期を推定する際には、注意が必要である。

3. 水温との関係

以上のように、後志南部海域におけるイカナゴの成長速度には海水温が大きく影響すると考えられた。当海域

における春季の水温上昇には大きな年変動がみられる¹⁾ことから、漁期の年変動は漁獲対象サイズに達するのに要する期間の長短によってもたらされる可能性が大きい。3つのふ化群の成長量に明瞭な差が生じるのは、ふ化後20日前後からとみられる (Fig. 7) ことから、3月中旬、下旬のふ化群では、とくに4月期の水温の上昇傾向が、その成長に大きく影響すると考えられる。ただし、ふ化期間における海水温もまた、ふ化時期に大きく影響し、その後の成長傾向とともに操業開始期や漁期の持続期間などを左右すると考えられるので、この点の解析を今後の課題としたい。

要約

後志南部海域におけるイカナゴ稚魚の初期成長の特性を把握するために、耳石日周輪解析によって、ふ化日組成と成長傾向、水温との関係について把握した。

2008年に漁獲されたイカナゴ稚魚のふ化日は、3月、4月の2か月間にわたっていた。ふ化日の頻度分布は多峰型を呈しており、産卵が断続的に行われていることが示唆された。個体の体成長は、ふ化した時期が遅いほど早い傾向があり、3月中旬ふ化群、3月下旬ふ化群、4月上旬ふ化群のそれぞれに推定された成長曲線は、 $46.7 / [1 + \exp(-0.05(t-38.3))]$ 、 $40.4 / [1 + \exp(-0.06(t-29.9))]$ 、 $41.8 / [1 + \exp(-0.07(t-28.7))]$ であった。漁期中の日間成長量は、0.5～0.7mm程度と推定された。

ふ化時期が遅いほど成長が良いのは、10日齢以降に経験する水温が高いことが要因として挙げられ、このことから、毎年4月の水温は、その年の漁期に大きく影響することが示唆された。

謝辞

本研究での標本の採集、測定などに際しては、島牧漁業協同組合、寿都町漁業協同組合、島牧村、寿都町の全面的な協力をいただきました。また、本研究に関わる調査のすべては後志南部地区水産技術普及指導所との共同で進められています。関係各機関の多数の方々に深謝いたします。また、本研究の進行、とりまとめにあたり、北海道立水産試験場の石田良太郎、高柳志朗両氏にご助言をいただきましたことを感謝いたします。

文献

- 1) 星野 昇：イカナゴ。平成18年度北海道立中央水産試験場事業報告書。54-58 (2008)

- 2) Arnott S., A. and Ruxton G.D.: Sandeel recruitment in the North Sea: demographic, climatic and trophic effects. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 238, 199-210 (2002)
- 3) Wright P.J. and Bailey M.C.: Timing of hatching in *Ammodytes marinus* from Shetland waters and its significance to early growth and survivorship. *Mar. Biol.* 126, 143-152 (1996)
- 4) 大美博昭, 日下部敬之, 斉藤真美: イカナゴ仔稚魚における耳石輪紋形成の日周性の確認. 大阪府立水産試験場研究報告. 16, 1-5 (2006)
- 5) Tsukamoto Y., Yamada H., and Zenitani H.: Microincrements of otolith of the Japanese sand lance *Ammodytes personatus* during early life stages. *Fish. Sci.* 68, 1158-1160 (2002)
- 6) 日下部敬之, 大美博昭, 斉藤真美: 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(4), 263-269 (2007)
- 7) 富山 実, 小松輝久: 水温が伊勢湾産イカナゴ初期生活史の成長と加入資源量に与える影響. 水産海洋研究. 70(2), 114-121 (2006)
- 8) 高柳志朗, 石田良太郎: 後志西部海域におけるコウナゴ(イカナゴ稚仔魚)の成長. 北水試だより. 50, 7-9 (2000)
- 9) 高柳志朗, 石田良太郎, 佐野満廣: 後志西部海域におけるイカナゴ漁業実態調査. 平成11年度北海道立中央水産試験場事業報告書. 185-202 (2000)
- 10) 高柳志朗, 石田良太郎: 後志西部海域におけるイカナゴ産卵状況調査. 平成12年度北海道立中央水産試験場事業報告書. 186-194 (2001)
- 11) Lai H.L., Gallucci V.F., Gunderson D.R. and Donnelly R.F.: "3 Age determination in fisheries: Methods and applications to stock assessment", Stock Assessment New York, CRC Press, 1996, 82-178
- 12) 北片正章: 北海道周辺におけるイカナゴ (*Ammodytes personatus* GIRARD) の漁業生物学的研究 - II 年齢及び成長について. 北水研報. 16, 39-48 (1957)
- 13) 山田浩且: 伊勢湾産イカナゴのふ化特性と外部栄養への転換. 日水誌. 64(3), 440-446 (1998)
- 14) 宮口喜一: 積丹水域におけるイカナゴの産卵について. 北水試月報. 34(9), 1-8 (1977)
- 15) 山田浩且: "伊勢湾におけるイカナゴ". 魚類の初期減耗研究. 東京, 恒星社厚生閣, 1994, 109-121.
- 16) Yamashita Y. and Aoyama T.: Hatching time, yolk sac absorption, onset of feeding, and early growth of the Japanese sand eel *Ammodytes personatus*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 51(11), 1777-1780 (1985)
- 17) 井上 明, 高森茂樹, 国行一正, 小林真一, 仁科重己: イカナゴの漁業生物学的研究. 内海区水産研究所報告. 25, 1-335 (1967)