

瀬戸内海におけるニシン目魚類ヒラの年齢, 成長および成熟特性

益井敏光^{1*†}, 富山 毅², 橋本博明²Age, growth, and reproductive characteristics of a clupeoid fish *Ilisha elongata* in the Seto Inland SeaToshimitsu MASUI^{1*†}, Takeshi TOMIYAMA² and Hiroaki HASHIMOTO²

瀬戸内海において2003–2005年にヒラ *Ilisha elongata* を採集し, 成長や成熟を調べた. 採集された389個体の標準体長範囲は, 幼魚では52–85 mm, 未成魚・成魚では250–556 mmで, 430 mm以上は97%が雌であった. 成熟体長は雄が約300 mm, 雌が約360 mmであった. GSIの変化と既報の卵の出現状況から, 産卵期は6–8月と推定された. 耳石縁辺部のチェックマークは年に1回, 4–10月に出現し, 耳石が年齢形質として有効であることが確認された. 最高年齢は雌雄ともに10歳であったが, 8歳以上は85%が雌であった. 年齢と体サイズの関係は, von Bertalanffyの成長式により, 雄: $SL_t = 422.6 (1 - e^{-0.542(t+0.166)})$, 雌: $SL_t = 497.1 (1 - e^{-0.414(t+0.225)})$ と表された (SL_t は t 歳時の標準体長 mm). 雌雄の成長式には有意差が認められ ($p < 0.01$), 雌の方が雄よりも大型化することが明らかとなった.

Age, growth, and maturation of elongate ilisha *Ilisha elongata* were examined in the Seto Inland Sea, Japan, from 2003 to 2005. Standard length (SL) ranged from 250 to 556 mm for adult and immature fish ($n=356$) and from 52 to 85 mm for juvenile fish ($n=33$). Almost all of the large-sized fish ≥ 430 mm SL (97%) were identified as female. The initial maturation sizes of male and female were estimated to be approximately 300 mm and 360 mm, respectively. Seasonal variation in gonadosomatic index and the occurrence of eggs of this species in the same area based on past studies suggest that the spawning period extends from June to August. Clear check marks on sectioned otoliths were formed at the marginal edge once a year between April and October, confirming their annual formation in otoliths. The maximum ages were estimated to be 10 years old in both male and female, but 85% of individuals ≥ 8 years old consisted of females. The von Bertalanffy growth equations based on age-length relationships were estimated, as follows: $SL_t = 422.6 (1 - e^{-0.542(t+0.166)})$ for males and $SL_t = 497.1 (1 - e^{-0.414(t+0.225)})$ for females, where SL_t is the SL (mm) at t (year). These two equations were significantly different ($p < 0.01$), indicating that females become larger than males.

Key words: clupeoid fish, otolith, von Bertalanffy, sexual difference, spawning period, maturation size

はじめに

ヒラ *Ilisha elongata* はニシン目ニシン科ヒラ属の魚類であり, 西日本沿岸から東南アジア, インド洋まで広く分布し, 日本で漁獲されるニシン目魚類の中で最も大きく成長する魚種である (中坊, 2013). 本種は底びき網や刺網などにより混獲物として漁獲されているが, 漁獲統計が整理されていないため漁獲量は不明である. 本種は小骨が多いこと

から多くの地域では市場価値が低い魚であるが, 岡山県では古くから珍重され, 西日本で漁獲されたヒラの多くが岡山県に出荷されている (窪田, 2004). また, 近年は九州の釣り愛好家の間で「有明ターボン」という俗称で認知されており, 水産上のみならず遊漁の対象種としても重要性が増している. 今後, ヒラ資源の保全や持続的利用を行うためには, 本種の資源生物学的特性を把握する必要がある.

2015年3月23日受付, 2016年4月19日受理

¹ 香川県水産試験場, 〒761-0111 香川県高松市屋島東町75-5

Kagawa Prefectural Fisheries Experimental Station, 75-5 Yashima-higashi, Takamatsu, Kagawa 761-0111, Japan

* 現所属: 水産庁栽培養殖課, 〒100-8907 東京都千代田区霞が関1-2-1

Fish Ranching and Aquaculture Division, Fisheries Agency, 1-2-1 Kasumigaseki, Chiyoda-ku, Tokyo 100-8907, Japan

² 広島大学大学院生物圏科学研究科, 〒739-8528 広島県東広島市鏡山1-4-4

Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University, 1-4-4 Kagamiyama, Higashi-Hiroshima, Hiroshima 739-8528, Japan

† trenttoc@gmail.com

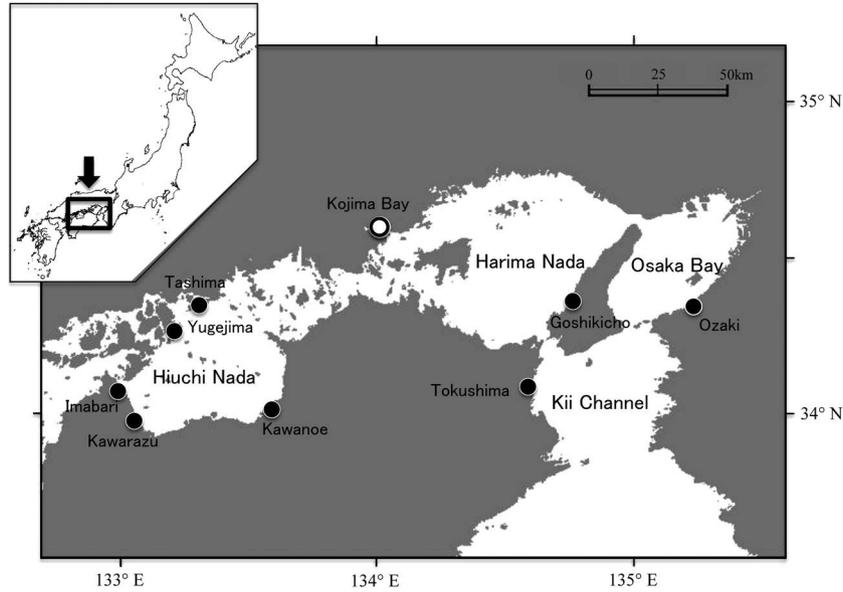


Figure 1. Sampling locations of *Ilisha elongata* in the Seto Inland Sea, Japan. Closed circles indicate landing places around where adult and immature fish were caught. An open circle indicates sampling location of juvenile fish.

ヒラの資源生態については、中国沿岸 (e.g., Chen et al., 1988) や東シナ海 (山田ほか, 2007), マレーシア (Blaber et al., 1998) において成長や成熟, 食性等に関するいくつかの知見があるが, 国内では有明海における年齢と成長 (Zhang and Takita, 2007) および成熟 (Zhang et al., 2009) に関する知見があるのみである。一方, 瀬戸内海において本種は流しさし網や小型定置網などで多獲されているにもかかわらず, 資源生物学的知見は皆無である。本研究では, 瀬戸内海におけるヒラの生物学的特性の基礎的知見として, 年齢, 成長および成熟を明らかにした。

材料および方法

2003年5月から2005年9月に瀬戸内海の燧灘～紀伊水道にかけての海域において, 流しさし網, 底びき網, 定置網等で漁獲されたヒラ356個体を標本とした。これらの漁法で漁獲されない小型個体を得るため, 2004年9月に岡山県児島湾沿岸において四つ手網で漁獲された体長100 mm以下の幼魚33個体を採集した (Fig. 1, Table 1)。なお, 調査を行った3年すべてにおいて, 本種を多獲する漁業が操業されていないなどの理由により, 7-8月に標本を得ることができなかった。瀬戸内海におけるヒラの分布や回遊に関する知見は乏しいが, 瀬戸内海各府県の水産研究機関および漁業関係者からの聞き取りによると, 初夏は主に瀬戸内海の中央部で漁獲され, 秋から冬にかけて大阪湾や紀伊水道等で漁獲される。このことから, 本種は暖海性のサワラ (岸田, 1989) やマナガツオ (山本ほか, 2006) と同様に, 春から夏にかけて産卵のため瀬戸内海の中央部に来遊し, 水温の低下とともに外海へ移出という季節的な回遊を行う

ものと考え, 本研究では, 瀬戸内海の各地で漁獲されたヒラを同一の個体群として扱った。

研究室にて凍結標本を解凍して, 標準体長 (SL, 1 mm 単位) および体重 (BW, 0.1 g 単位) を測定した。次に生殖腺を摘出し, その外観から雌雄を判別した後, 産卵期を把握するため生殖腺重量 (GW, 0.01 g 単位) を測定し, 生殖腺重量指数 (gonadosomatic index: $GSI = GW/BW \times 100$) を求めた。さらに, 年齢形質として左右の耳石 (扁平石) を摘出し, 乾燥保存した。後日, 耳石の表面を観察したが, 輪紋が不明瞭であったため, 標本の中から魚体サイズや採集月がまんべんなく揃うよう148尾 (雄42尾, 雌91尾, 性別不明の幼魚15尾) を抽出し, 次のように薄層切片を作成した。乾燥させた耳石をエポキシ樹脂 (コニシ株式会社製, ボンドEセット) に包埋した後, 研磨機 (#220～2400) を用いて耳石の長軸方向 (前部-後部方向) に平行に核が露出するまで研磨し, エポキシボンドを用いてスライドガラスに貼付した。さらに, もう片面を同様に厚さ約0.2 mmになるまで研磨した。耳石の薄層切片の観察は光学顕微鏡 (透過光, 対物レンズ4-10倍, 接眼レンズ10倍) 下で行った。透明帯からなる輪紋構造 (チェックマーク) が観察されたため (Fig. 2), 輪紋形成時期を調べるために耳石縁辺部におけるチェックマークの出現状況を記録し, 輪紋数 (透明帯の内縁数) を計数した。

年齢と成長の関係について, von Bertalanffyの成長式を用いて雌雄別に解析を行った。成長式は五利江 (2001) に従いMS-Excelのソルバーを用いて非線形最小二乗法により求めた。なお, 性別が不明であった幼魚個体のデータは雌雄両方の式の当てはめに用いた。赤嶺 (2004) に従い, 雌雄

Table 1. List of *Ilisha elongata* samples examined in the present study.

Year	Month	Sampling area	Sex	Number of fish collected	Range of standard length (mm)	Number of otolith examined	
2003	May	Hiuchi Nada	Male	0		0	
			Female	6	380–411	5	
	June	Hiuchi Nada	Male	12	295–429	10	
			Female	35	297–456	35	
	Oct.	Hiuchi Nada	Male	0		0	
			Female	3	374–486	3	
	Nov.	Hiuchi Nada	Male	2	396–416	2	
			Female	0		0	
	Dec.	Hiuchi Nada	Male	3	396–404	2	
			Female	4	404–452	1	
2004	Jan.	Hiuchi Nada	Male	0		0	
			Female	12	253–304	2	
	Apr.	Hiuchi Nada	Male	18	261–414	2	
			Female	27	250–503	8	
	May	Hiuchi Nada	Male	18	307–419	3	
			Female	38	279–487	3	
	June	Hiuchi Nada	Male	12	345–422	0	
			Female	19	275–489	1	
	Sep.	Kojima Bay	Unidentified	33	52–85	15	
	Oct.	Osaka Bay	Male	9	380–432	1	
			Female	21	392–501	4	
			Hiuchi Nada	Male	1	388	1
			Female	2	403–406	2	
	Nov.	Osaka Bay	Male	9	393–445	3	
Female			20	369–519	5		
2005	Jan.	Kii Channel	Male	1	431	1	
			Female	1	448	3	
	Feb.	Kii Channel	Male	4	285–372	4	
			Female	21	304–538	7	
	Mar.	Kii Channel	Male	5	347–494	5	
			Female	24	422–556	5	
	Sep.	Harima Nada	Male	2	394–419	2	
			Female	7	410–445	3	
		Hiuchi Nada	Male	6	350–403	6	
			Female	5	352–455	4	
Oct.	Harima Nada	Male	6	346–400	0		
		Female	3	414–438	0		
Total			Male	108	261–494	42	
			Female	248	250–556	91	
			Unidentified	33	52–85	15	

込みで推定した成長式と雌雄別に推定した成長式の残差平方和を比較し, 雌雄間の成長差の有無をF検定により判定した. 成長式に用いる年齢は, 後述する産卵盛期と推定された7月を起算月とし, 各個体の輪紋数と採集月から月齢を求め, それを小数点以下の数値を含んだ年齢に換算した(例えば, 1月に採集された5歳魚の年齢は5.5歳とした).

結果

体長組成

採集された全個体について, 雌雄および雌雄不明の幼魚個体の体長組成を描いた結果, 幼魚は60–70 mmにモードを持つ体長群で構成されていた(Fig. 3). 200 mm以上の個体では, 雌雄ともに多峰型を示し, 雄は390–400 mm, 雌は

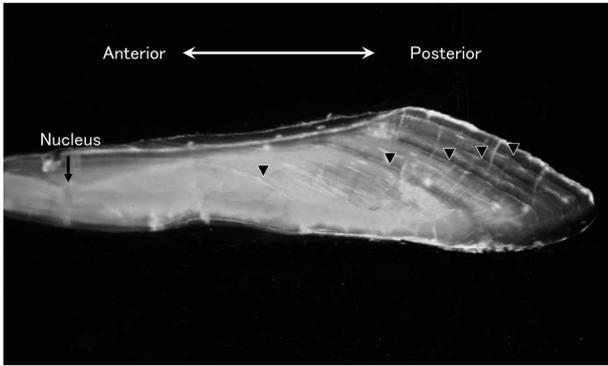


Figure 2. Sectioned otolith of *Ilisha elongata* (450 mm SL, female, collected on November 23, 2004). Triangles indicate check marks.

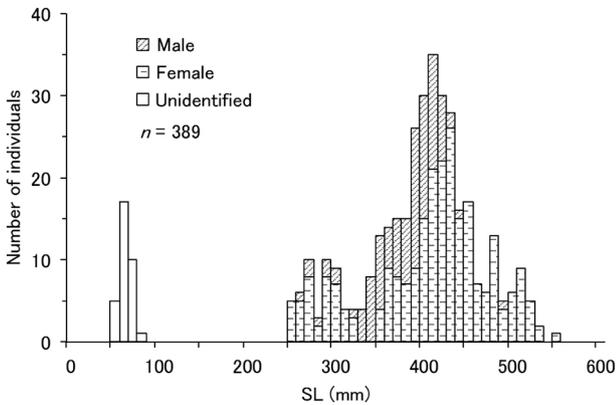


Figure 3. Standard length (SL) frequency of *Ilisha elongata* collected in the Seto Inland Sea from 2003 to 2005.

430–440 mmにモードが見られ、450 mm以上は1個体を除きすべて雌であった。

成熟体長と生殖腺重量指数の季節変化

雌雄判別された個体について、雄は300 mm付近、雌は360 mm付近からGSIの増加が認められた (Fig. 4)。

雌雄別のGSIの季節変化においては、GSIは雌雄ともに5–6月にかけて上昇した (Fig. 5)。5月の平均GSIは雄が2.3、雌が2.1、6月は雄が6.0、雌が3.1であった。7–8月はデータがないが、9月から4月までGSIは低い値であった。

輪紋形成時期

耳石を観察した148個体のうち、幼魚15個体にはチェックマークが観察されなかった。幼魚を除いた133個体について、耳石縁辺部にチェックマークを有する個体は11–3月には出現せず、4月以降に出現した (Fig. 6)。その割合は、9月に最高値を示した後、10月に急激に減少した。

成長曲線

年齢査定の結果、雌雄ともに1歳から7歳までを中心に幅広い年齢で構成されていた。最高年齢は雌雄ともに10歳

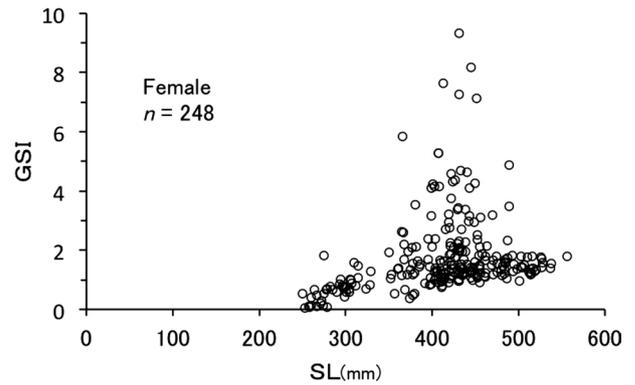
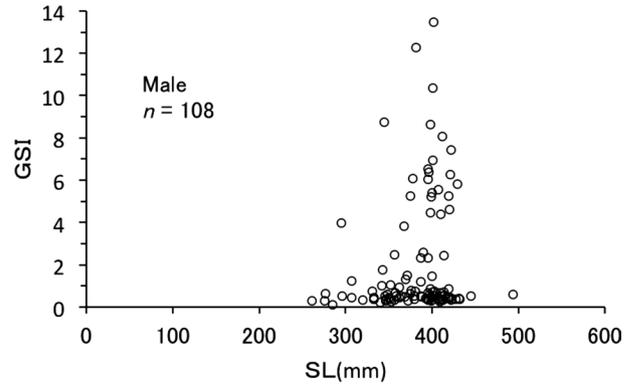


Figure 4. Relationship between gonadosomatic index (GSI) and standard length (SL) of male and female *Ilisha elongata* collected in the Seto Inland Sea from 2003 to 2005.

であったが、8歳以上の個体の大部分 (13個体中11個体) が雌であった。各個体の年齢と体長のデータから、雌雄別に von Bertalanffy の成長曲線の当てはめを行った (Fig. 7)。成長式は次式で表された。

$$\text{雄: } SL_t = 422.6 (1 - e^{-0.542(t+0.166)}), n=57, r^2=0.99 \quad (1)$$

$$\text{雌: } SL_t = 497.1 (1 - e^{-0.414(t+0.225)}), n=106, r^2=0.97 \quad (2)$$

ここで、 SL_t は t 歳時の体長 (mm) である。雌雄の成長式を F 検定によって比較したところ、有意な差が認められた ($F=40.14, p<0.01$)。雌雄ごとに各年齢時の体長を推定すると、1歳では雄が198 mm、雌が199 mm、4歳では雄が378 mm、雌が411 mm、7歳では雄が414 mm、雌が472 mm、極限体長は雄が423 mm、雌が497 mmとなり、1歳では雌雄の体長に差がみられなかったものの、4歳以上の体長は雌の方が大きかった。雄は3–4歳、雌は4–5歳以降に体長の増加量が小さくなり、成長が停滞した。

考察

本研究では、GSIの高い値は6月に集中して観察された。

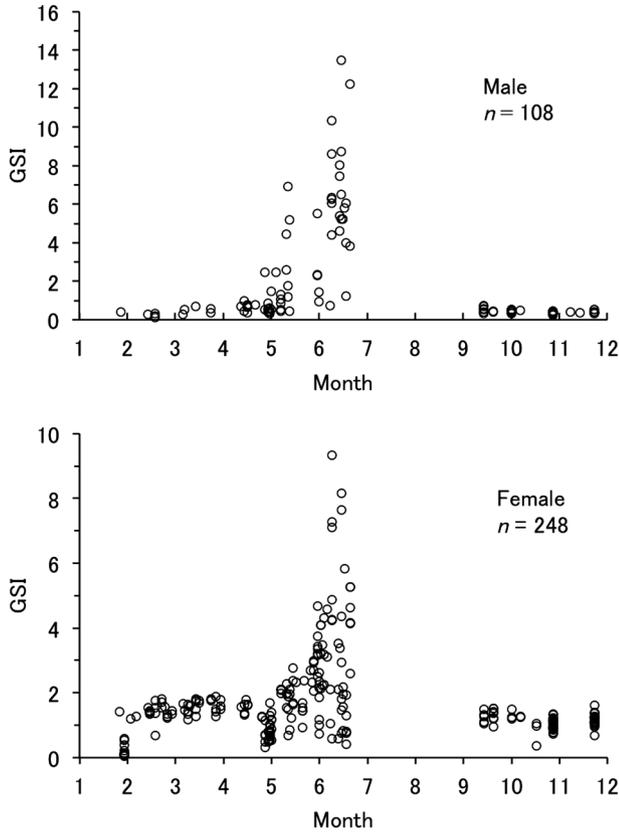


Figure 5. Seasonal changes in gonadosomatic index (GSI) of male and female *Ilisha elongata* collected in the Seto Inland Sea from 2003 to 2005.

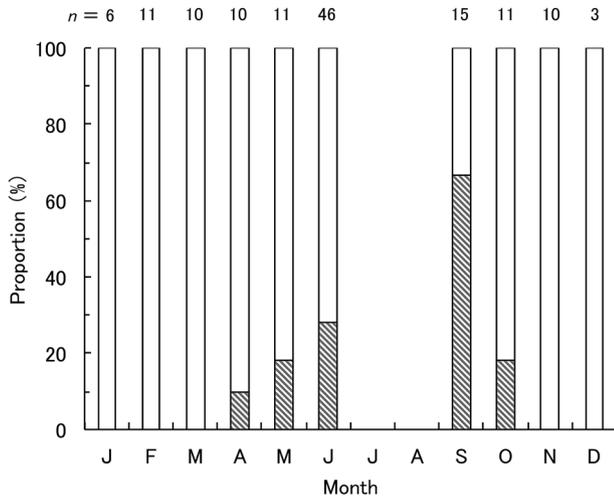


Figure 6. Seasonal change in the proportion (%) of check marks (shaded bars) at the marginal edges of sectioned otoliths of *Ilisha elongata*. Sample size is shown above each bar.

また、瀬戸内海中央部の備讃瀬戸において、6-8月にヒラの卵の出現が確認されている(岡山県, 1964; 草加ほか, 2013)。これらの結果から、瀬戸内海における本種の主産

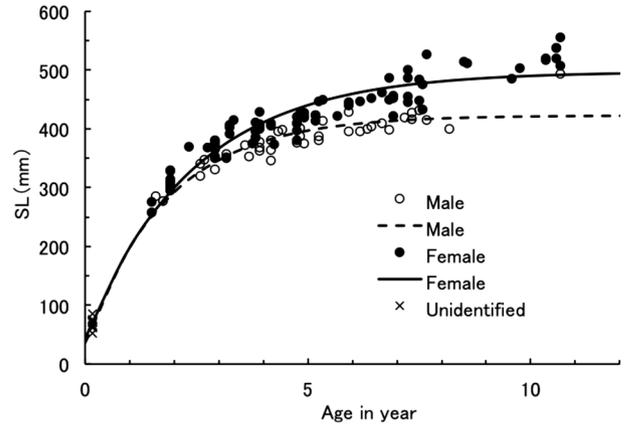


Figure 7. The von Bertalanffy growth curves fitted to relationships of age in year and standard length (SL) for male and female *Ilisha elongata*. Age was determined using sectioned otoliths, assuming that the birth date was July 1.

卵期は6-8月と推定される。Zhang et al. (2009) は、GSIや生殖腺の組織観察により、有明海の本種の産卵期は5-7月であると報告している。さらに、中国沿岸の既往の調査結果を比較し、温帯~亜熱帯域において本種の産卵期は緯度による明らかな違いはみられないと述べている。有明海の産卵盛期である6月の雌の平均GSIが約10であるのに対し(Zhang et al., 2009)、本研究の6月の雌の平均GSIは3.1と低い。これは、瀬戸内海の産卵期が少し遅い可能性もあるが、産卵盛期の標本が不足していることが原因であると考えられる。体長とGSIの関係を調べたところ、雄は300 mm付近、雌は360 mm付近からGSIの上昇が見られた。本研究で推定された成長式を用いて体長から年齢を推定すると、雄は2歳、雌は3歳に相当した。有明海や中国沿岸域の成熟開始年齢は、おおむね2歳、早いもので1歳であり(Zhang et al., 2009)、本研究の結果よりも早い。以上より、ヒラの成熟年齢には地域差があることが示唆された。今後、ヒラの成熟や産卵の地理的変異を検討するためには、不足している産卵期のデータ蓄積や組織切片による詳しい調査が必要である。

本研究では薄層切片によって年齢査定を行った。一般にニシン目魚類の年齢解析には鱗を用いることが多い。Zhang and Takita (2007) は鱗を用いて有明海のヒラの年齢解析を行っている。しかしながら、本研究で用いた標本では全般に鱗の輪紋が不鮮明であったため、耳石を年齢形質として用いた。飯塚・片山(2008)は、本種の耳石について、輪紋は、表面観察では不明瞭であるが、薄片観察では弱い輪紋構造がみられると報告している。本研究においても、表面観察では輪紋は不明瞭であったが、薄層切片を作成することで輪紋を観察することができた。薄層切片法は本種の年齢査定にとって有効な手法であると考えられる。本種の輪紋形成時期について、7-8月はデータがないが、

前後の結果から4-10月にかけてチェックマークが形成されることが推測される。このことから、チェックマークは夏場を中心に年1回形成される年輪であることが示された。

本研究では、雄は3-4歳、雌は4-5歳以降に成長が停滞することが確認された。前述のとおり、本研究で得られた瀬戸内海のヒラの成熟開始年齢は雄が2歳、雌が3歳であったことから、成熟にエネルギーを消費することにより、成長が停滞するものと考えられる。なお、8歳以降の雌で計算上の極限体長を上回る個体が多く採集されているが、これは7歳までの標本数が多いため、8歳以降の標本データが成長式の計算結果にあまり反映されていないこともあるが、年齢群による成長差が大きいことによる可能性もある。

ヒラの成長に関する既往の研究結果と本研究の結果を比較した (Fig. 8, Table 2)。ただし、既往研究で成長が尾叉長で示されたものは、尾叉長と標準体長の回帰式 ($FL=1.09 \times SL+1.66$) (Zhang and Takita, 2007) を利用して、尾叉長を標準体長に換算して示した。既往の研究結果では、いずれも雌雄を区別せずに成長式が算出されており、ヒラについて雌雄間に成長差を示したのは本研究が初めてである。有明海では鱗の輪紋径と尾叉長との関係において雌雄間の有意差が認められなかったことから、雌雄を区別せずに成長式が算出されている。しかしながら、有明海においても、本研究の結果と同様に大型サイズの大半は雌であることが示されており (Zhang and Takita, 2007)、雄より雌が大型化

する可能性がある。ニシン目魚類のサツバ *Sardinella zunasi* について、備讃瀬戸における鱗を用いた年齢査定の結果、雌の方が雄よりも成長が速く、大型化することが報告されている (小田, 2007)。また、東京湾産のコノシロ *Konosirus punctatus* について、雌の方が雄よりも体長が大きいという性的二形が認められている (Kong et al., 1998)。ヒラ、サツバ、コノシロはいずれも汽水・内湾から沿岸にかけて生息する魚種である (中坊, 2013)。一般にニシン目魚類の成長解析では雌雄を区別せずに扱われることが多い

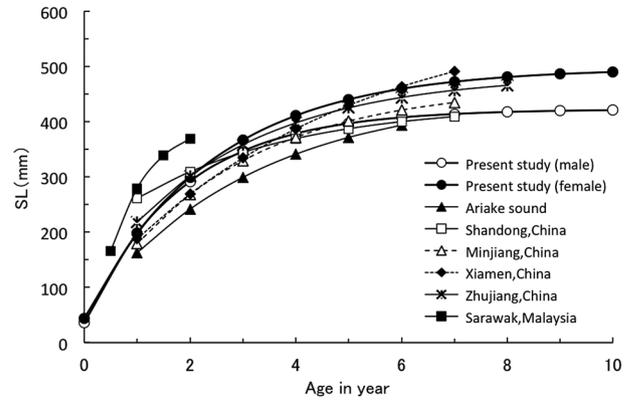


Figure 8. Comparison of the von Bertalanffy growth curves of *Ilisha elongata* among different locations. Ariake sound, Shandong, Minjiang, Xiamen, and Zhujiang were referred from Zhang and Takita (2007), and Sarawak was from Blaber et al. (1997).

Table 2. Comparison of age and standard length (mm) of *Ilisha elongata* distributed in different areas.

Population	Japan			China				Malaysia
	Seto Inland Sea*1		Ariake Sound*2	Shan-dong*2	Minjiang*2	Xiamen*2	Zhujiang*2	Sarawak*3
Tissue	Otolith		Scale	Scale				Otolith
Age	Male	Female	Both Sexes	Both Sexes				Both Sexes
1	197.8	197.9	162.6	260.8	179.2	187.8	218.2	279.5
2	291.8	299.4	241.6	309.5	268.0	268.8	301.0	422.6
3	346.5	366.5	299.1	344.4	329.2	334.1	358.2	
4	378.3	410.8	341.0	369.4	371.5	386.8	397.7	
5	396.8	440.1	371.5	387.2	400.8	429.3	425.0	
6	407.6	459.4	393.6	400.0	420.9	463.5	443.8	
7	413.8	472.2		409.2	434.8	491.1	456.8	
8	417.5	480.6					465.8	
9	419.6	486.2						
10	420.8	489.9						

*1 Present study

*2 Reference from Zhang and Takita (2007)

*3 Blaber et al. (1997)

が(例えば、大下, 2009; 大下ほか, 2011), 雌雄間の成長差は内湾性のニシン目魚類に共通した特性かもしれない。本種を含む内湾性ニシン目魚類の成長を調べる際は、雌雄別に検討することが望ましいと考えられる。

前述のとおり、本研究以外は雌雄を区別せずに成長式を算出していることに留意する必要があるが、中国沿岸のヒラは本研究とおおむね似た成長を示しており、有明海のヒラの体長は本研究よりもやや小さい。最高齢は本研究が雌雄とも10歳であったのに対し、中国沿岸と有明海では6-8歳とやや短い。一方、マレーシアのヒラは、他の海域に比べて成長がかなり速いが、最高齢が2-3歳と短命で、極限体長は小さい。Zhang and Takita (2007) は、有明海と中国沿岸のヒラの間には、緯度による成長の違いは認められなかったとし、生息水温以外の環境条件や漁獲圧の影響を挙げている。また、マレーシアのヒラの成長様式が他の海域と大きく異なる理由として、温帯・亜熱帯と熱帯域の間での種内変異の可能性を指摘している。漁獲最高齢から考えると、瀬戸内海の漁獲圧は中国沿岸や有明海と同水準かやや低いものと考えられる。そうであれば、瀬戸内海と有明海との成長差は餌料の多寡による可能性が高い。東シナ海における本種の産卵-越冬回遊のルートは複数存在すると考えられているものの、詳細は明らかではない(山田ほか, 2007)。本種の海域間の成長を比較するには、回遊情報も考慮したより広域な検討が望まれる。また、本種の成長と漁獲圧との関係を明らかにするには、漁獲情報を収集し、資源水準の変化と成長の応答をモニタリングする必要がある。

本研究により、瀬戸内海のヒラは成長や産卵期において他の温帯域のヒラとおおむね同様の特性を示すことが明らかとなった。ただし、寿命や成熟年齢については、資源状態などに起因すると考えられる差異がみられた。1970年前後の東シナ海では、本種は以西底びき網により年間約2,500-3,000トン漁獲されていたが、1980年には373トンに減少した(山田ほか, 2007)。このように、本種の資源状態は地域によって急激に変化し、成長の特性が変化している可能性が考えられる。本種の適切な資源管理を行うには、漁獲動向や年齢組成などの情報を収集・蓄積し、資源の水準や利用状況を把握していく必要がある。

謝 辞

本研究を行うにあたり、貴重な情報や標本をご提供いただいた瀬戸内海各府県の水産研究機関および漁業協同組合の皆様には厚く御礼申し上げます。とりわけ、愛媛県水産研究センターの渡邊昭生氏には格別のご協力を賜ったことに深謝申し上げます。また、耳石の構造に関して有益な助言をいた

だいた東北大学大学院農学研究所の片山知史教授、英文要旨の校正をいただいた広島大学大学院生物圏科学研究科のLawrence M. Liao博士に感謝申し上げます。最後に、本稿をまとめるにあたり、ご校閲下さった香川県水産試験場の山本昌幸博士に心より御礼申し上げます。

引用文献

- 赤嶺達郎(2004) 魚類の成長式における検定とモデル選択. 水産海洋研究, **68**, 44-51.
- Blaber, S. J. M., J. Staunton-Smith, D. A. Milton, G. Fry, T. Van der Velde, J. Pang, P. Wong and O. Boon-Teck (1998) The biology and life-history strategies of *Ilisha* (Teleostei: Pristigasteridae) in the coastal waters and estuaries of Sarawak. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **47**, 499-511.
- Chen, D. G., Q. H. Wang and C. A. Liu (1988) The biological characters of spawning population of *I. elongata* distributed in the coastal area off Shandong province. *Mar. Sci. Bull.*, **7**, 49-55.
- 五利江重昭(2001) MS-Excelを用いた成長式のパラメータ推定. 水産増殖, **49**, 519-527.
- 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. 水研セ研報, **25**, 1-222.
- Kong, L., H. Kohno and K. Fujita (1998) Reproductive biology of Konoshiro Gizzard shad *Konosirus punctatus*, in Tokyo Bay. *Journal of Tokyo Univ. of Fish.*, **85**, 97-107.
- 岸田 達(1989) 漁場の移動からみた瀬戸内海中西部域におけるサワラの分布と回遊. 南西水研報, **22**, 13-27.
- 窪田清一(2004) 備讃瀬戸の申し子「ひら」. 「岡山学こと始め」. 岡山市文化政策課デジタルミュージアム開設準備室, **3**, 69-73.
- 草加耕司・亀井良則・小見山秀樹(2013) 播磨灘北西部における魚卵・仔稚魚の出現状況. 岡山水研報告, **28**, 5-17.
- 中坊鉄次(2013) 「日本産魚類検索 全種の同定(第3版)」. 東海大学出版会, 東京, 2428 pp.
- 大下誠二(2009) 九州北西岸におけるカタクチイワシの生物特性に関する研究. 日本海ブロック試験研究集録, **44**, 51-60.
- 大下誠二・後藤常夫・大塚 徹・槐島光次郎(2011) 東シナ海におけるウルメイワシの年齢・成長と成熟特性. 日本水産学会誌, **77**, 15-22.
- 小田直樹(2007) 瀬戸内海備讃瀬戸のサツバの年齢と成長・成熟. 日本水産学会誌, **73**, 233-243.
- 岡山県水産試験場(1964) 瀬戸内海中央部における魚卵・稚魚の出現とその生態. 幼稚魚生態調査報告書, 1-85.
- 山田梅芳・時村宗春・堀川博史・中坊鉄次(2007) 「東シナ海・黄海の魚類誌」. 東海大学出版会, 東京, 1262 pp.
- 山本義久・小金隆之・山崎英樹・岩本明雄(2006) マナガツオの生態と採卵および種苗生産に関する情報. 栽培漁業センター技報, **5**, 4-10.
- Whitehead, P. (1985) FAO species catalogue, Vol. 7, Part 1, Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. *FAO fish. Synop.*, **125**, 261-267.
- Zhang, J. and T. Takita (2007) Age and growth of *Ilisha elongata* (Teleostei: Pristigasteridae) in Ariake Sound, Japan: Comparison among populations in western North Pacific Ocean. *Fish Sci.*, **73**, 971-978.
- Zhang, J., T. Takita and C. Zhang (2009) Reproductive biology of *Ilisha elongata* (Teleostei: Pristigasteridae) in Ariake Sound, Japan: Implications for estuarine fish conservation in Asia. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **81**, 105-113.