

## 〈寄稿〉

## 小型浮魚類の繁殖生態における時空間的変異特性

大関芳沖

## Temporal and spatial variation pattern of reproductive traits of small pelagic fish

Yoshioki OOZEKI

Studies on the temporal and spatial variation pattern of reproductive traits of small pelagic fishes, sardine, anchovy and round herring, were briefly reviewed from the historical view of the egg survey around Japan, comparing with the similar activities along the California coast. Establishment of “Daily Egg Production Method” and the usage of the “Continuous Underway Fish Egg Sampler” drastically changed the egg survey of the small pelagic fishes around the world and also stimulated the study on the temporal and spatial variation pattern of reproductive traits supported by international scientific communities, i.e., GLOBEC/SPACC. GIS (Geographic Information System) and GAM (Generalized Additive Model) and other simulation model analyses on the accumulated egg sampling data added new ideas to the studies of the temporal and spatial variation pattern of reproductive traits.

**Key words:** small pelagic fish, reproductive trait, DEPM, CUFES

## 1. はじめに

マイワシ *Sardinops melanostictus* やカタクチイワシ *Engraulis japonicus* など小型浮魚類の世界的な資源変動とその同期性は, Kawasaki (1983) 以来多くの研究者の注目を集めてきた。特に, 1995年にIGBP (International Geosphere-Biosphere Programme) のコアプロジェクトとなったGLOBEC (Global Ocean Ecosystem Dynamics) プログラムでは, SPACC (Small Pelagic Fish and Climate Change) グループを中心にして世界的な研究が進められ, 小型浮魚類の資源変動過程と環境変動との関係が整理されるとともに (たとえば Chavez et al., 2003), ほぼ同海域に分布するマイワシやカタクチイワシなど異なる小型浮魚類の資源変動に及ぼす環境変動の影響について, 多くの仮説が提唱された (たとえば Bakun and Broad, 2003; Van der Lingen et al., 2006; Takasuka et al., 2007)。さらに, これらの仮説の前提となる産卵域・産卵時期の種間での差異についても, 多くの海域で解

析が進められた。

本稿では, 世界的な気候変動と資源変動をつなぐ過程として, 特に産卵域・産卵時期の変動に関する研究成果について, わが国のこれまでの調査研究と世界的な最近の研究例を紹介する。本稿は, 東京大学海洋研究所共同利用研究集会「繁殖特性の時空間的変異が個体群動態へおよびる影響」において「小型浮魚類の繁殖生態における時空間的変異特性」と題して行った報告のうち, 産卵調査とそれにより得られたデータの解析に関する研究例の紹介に焦点を当てて詳述したものである\*1。

## 2. わが国における産卵調査

1945年以降, わが国では, マイワシ, カタクチイワシ, サバ属魚類 (マサバ *Scomber japonicus* ・ゴマサバ *Scomber australasicus*) を主な対象とした卵稚仔調査が継続して行われ, 得られた結果をもとに小型浮魚類の産卵期や産卵場に関する多くの報告がなされてきた。特に水産庁では, 1978年以来わが国200海里水域内における卵稚仔精密調査を精力的に行ってきた。この調査には4水産研究所と38都府県水産試験場が参画しており, 主にマイワシ, カタクチイワシ, サバ属魚類など小型浮魚類の産卵期・産卵場を明らかにし, 月毎の産卵量を推定するとともに, 仔稚魚やスルメイカ *Todarodes pacificus* のリンコトウチオン幼生の分布などについても調べている。現在行われている卵稚仔調

2009年3月23日受付, 2009年9月29日受理

(独) 水産総合研究センター中央水産研究所

National Research Institute of Fisheries Science, Fisheries Research Agency, 2-12-4 Fukuura, Kanazawa, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan

oozeki@affrc.go.jp

\*1 本報告の一部は, 研究集会における報告を執筆する必要上, 出版社の許可を得て, 水産海洋研究66巻4号262-264頁ならびに月刊海洋34巻11号782-787頁の内容を転載している。

査は戦前に端を発しており、その発足当初から整理すると歴史的に5つの時期に区分される。

### 2.1. I期 (昭和20年以前) 朝鮮総督府水産試験場 浮遊生物調査 (昭和6年-)

朝鮮総督府水産試験場において、内田恵太郎・中井甚二郎らが鵜丸等を使って日本海周辺海域の調査を行った。現場水温・比重・プランクトン採集の有無などが記録された海洋観測野帳は、画像として公開されているが(水産海洋データベース, 2004)。採集された標本を解析した卵稚仔データについては所在が明らかになっていない。

### 2.2. II期 (昭和23-29年) 農林省水産試験場 鯷資源共同研究 (昭和24-29年)

1941(昭和16)年以降のマイワシ漁獲量の急激な減少を解明するために、29都道府県を組織して鯷資源共同研究が実施され、太平洋側の岩手県から鹿児島県に至る10県、日本海側の秋田から熊本に至る11県で産卵調査が実施された。さらに昭和25年には8海区水産研究所が作られ、各海区水研がそれぞれのブロック毎に調査結果を集計するようになった。卵稚仔調査結果は生データの形で26-31年に順次印刷刊行され、磁気データとしても公開されている(水産海洋データベース, 2004)。

### 2.3. III期 (昭和30-38年) 水産庁 沿岸重要資源共同研究 (昭和30-36年)

鯷資源共同研究に引き続いて、魚体測定と卵稚仔調査が沿岸重要資源共同研究として昭和36年まで全国的に行われ、卵稚仔調査担当は海に面したすべての地方自治体を統合して38都道府県まで拡大した。太平洋側については、昭和38年(1963年)までは試料を東海水研で査定したため卵稚仔調査結果の原簿が存在しているが、都道府県担当分の調査原簿については整理されていない。

### 2.4. IV期 (昭和39-52年) 水産庁 漁海況予報事業

産卵調査の主対象であったマイワシ資源が極端な低水準期に入り、漁獲量が低迷している魚種に対する産卵調査の有効性が議論されるようになった結果、産卵調査のみのために多額の調査費用を確保できなかったこと、各都道府県地先の漁海況予報の充実が求められていたことにより、事業内容が漁海況予報主体へと大きく変化した。調査結果については、都道府県が独自に海区水研に結果報告をするようになり、必ずしも統一的には整理されていない。水研の調査データは各水研に保管されていると思われるが、すべて確認されているわけではない。

### 2.5. V期 (昭和53年-) 水産庁 200海里水域内漁業資源総合調査事業

昭和52(1977)年の200海里漁業水域法公布とともに、200海里内の漁業資源に対する調査が大規模に進められるようになった。昭和47(1972)年以降のマイワシ資源の増加と対応する卵稚仔調査データの不足に対する反省から、この事業の中で水研が各都道府県を組織して卵稚仔調

査を再開した。1981年以降太平洋側では、毎年「東海ブロック卵稚仔プランクトン調査研究担当者協議会報告」をとりまとめ、その年の産卵動向を整理し記録に残すとともに、卵稚仔査定技術と標本採集技術の向上を図ってきた。その後、産卵調査は事業名を「我が国周辺漁業資源調査(平成7-11年)」,「資源評価調査(平成12年-)」と変えながらも、ほぼ同じ形態で調査が継続されている。以上の経緯からもわかるように、わが国における産卵調査の特徴は、多数の機関が参画して海域や季節を分担した調査であることから、毎年決まった定点を実施していくような調査形態をとってきたことにある。このため、マイワシ、カタクチイワシの資源量が大きいときには、過小評価になりがちな欠点があるものの、資源量が少ない時代にも継続して観測データを確保することができるという利点があった。

以上のように、調査開始当初はブロック海域ごとに担当する水産研究所が集計を行っていたが、1980年代に入るとマイワシ産卵場の変遷を把握する必要性などを反映して、わが国周辺全体に関する統一的な集計の重要性が指摘された。このため1988年から数次にわたり1978年以降の太平洋岸(常磐-薩南海域)の月別・海域別集計結果が刊行された(たとえば、森ほか, 1988)。その後1995年には集計範囲を日本周辺海域全体に広げ、1991-1996年の月別・海域別集計が公表されている(銭谷ほか, 1995; 久保田ほか, 1999)。集計に用いられているデータ数は、1992年まで年間6000点以上の水準を維持していたが、それ以降1994年を除いて減少傾向を示している。

これらの調査では小型プランクトンネットの鉛直曳きによって卵稚仔の採集を行っており、本調査に参画している調査機関によって異なるが、4種類の小口径プランクトンネットが使用されてきた(Table 1; Nakai, 1962; 森, 1992)。1991年以降は、瀬戸内海など一部の浅海域を除いて改良型NORPACネットが一般に用いられている。曳網方法は、深度150mもしくは海底直上からの毎秒1mの速さによる鉛直曳きであり、傾角によるワイヤー長補正は行われていない。曳網時にはワイヤー傾角、ワイヤー長、濾水計回転数、1m当たりの濾水計標準回転数が記録されている。1978年以降はすべての採集で濾水計が装着され、その回転数が濾水率および曳網距離の標準化に用いられてきたが、それ以前の濾水計使用の有無については不明である。また東北海区の丸特Bネット採集では、濾水計はほとんど使用されていなかった。

採集されたプランクトン標本は船上でホルマリン固定された後、実験室内でプランクトン沈澱量が測定され、査定対象である卵仔魚の同定、計数、計測が行われた後、プランクトン湿重量が測定されてきた。同定、計数の結果は中央水産研究所、南西海区水産研究所、西海区水産研究所、日本海区水産研究所で海域別にデータベース化され、海域別データベースを中央水産研究所がとりまとめて、魚種ご

Table 1. Plankton nets used in the egg survey in waters around Japan from 1945 to present.

Net type	Mouth diameter (cm)	Net length (cylinder+cone; cm)	Mesh size (mm)	Opening ratio
Long NORPAC	45	65 cm+130 cm	0.335	5.1
NORPAC	45	0 cm+180 cm	0.33	3.7
Maru-toku B	45	0 cm+ 80 cm	0.33	1.7
Maru-naka	60	0 cm+150 cm	0.33	2.4

とに緯経度30分柁目ごとの各月産卵量ならびに年間総産卵量の推定を行ってきた（たとえば、森ほか，1988；久保田ほか，1999）。産卵量計算方法の詳細はNakai and Hattori (1962) ならびに渡部 (1983) を参照されたい。さらに産卵量解析結果により産卵場の年変動と資源量変動との関係が解析され、マイワシ産卵量調査結果を解析した一連の研究により、マイワシでは資源量の増大に伴って産卵場が沖合域に拡大したことなどが明らかにされている (Watanabe et al., 1996)。しかしながらこの時期には、計算処理能力などの限界から産卵生態の時空間的な解析を詳細に行うことは困難であったため、解析は月単位や一定面積の海域単位で行われ、環境要因との十分な検討はなされていなかった。

その後2005年に入って、卵径によりマサバ卵とゴマサバ卵を判別できることを利用し、サバ属2種を区分して集計するようになるとともに、精密な電子海図の普及を利用して集計海域の面積を再設定することにより、緯経度30分、20分、15分柁目ごとの集計値を求めることが可能となった (Oozeki et al., 2007)。さらに2007年から、水産庁事業の中で整備されたデータベースを利用して、各県がデータ登録するとほぼ同時に計算結果が更新され、関係者間で解析結果が共有できるシステムの整備を進め、過去の集計結果や分布図も併せて出力することが可能となった。

### 3. DEPMとCUFESの導入

カリフォルニアでも日本とほぼ時を同じくしてネット採集による産卵調査が開始され、その結果が産卵量マップとして公開されてきた（たとえば、Kramer, 1970）。湧昇域で継続してきたこの調査では、調査時期ごとの産卵場の拡大・縮小に応じて調査点を増減する手法をとったため、資源量の増減に伴う産卵場の拡大・縮小をほぼ正確に把握することができた。一連の調査により得られたデータをもとに、マイワシとカタクチイワシの好適産卵環境選択性を解析により推定する試みが行われ、両種の産卵場選択性に違いがあることなどがわかってきた (Luch-Belda et al., 1991)。その後、1985年には調査によって推定された産卵量に産卵期間中の性比・バッチ産卵数・産卵頻度の情報から推定された単位親魚重量1日当たりの総産卵量を適用することによって親魚資源量を推定しようとする、DEPM (Daily

Egg Production Method, 1日当たり総産卵量による資源量推定法) が導入された (Lasker, 1985)。さらに1997年にはCUFES (Continuous Underway Fish Egg Sampler) の開発が行われ (Checkley et al., 1997)、これらの手法の採用によって、長期にわたり続いてきた産卵調査は質的に大きく変化した。CUFESは航走中の調査船に常時毎分600リットルの海水をくみ上げ、これを船上で連続的に濃縮することにより一定水深の標本を連続して得る仕組みである。この採集具は、DEPMで求められている産卵場全体の卵採集を限られた時間内で効率よく行うために開発され、急速に世界中に広まった。CUFESによって得られるデータは表層3m程度の水深に限定されるが、その空間分解能が数km以下であることから、卵の分布情報をリモートセンシングや計量魚探のデータと併せて解析することが可能となり、産卵生態の空間的な解析が急速に進展する結果となった。2000年にはGLOBES/SPACCのワークショップで基本採集具として認められ、世界各地で広く使用されるようになった (Checkley et al., 2000; 大関, 2000)。その後、環境要因を産卵場形成と関連づけて解析しようとする研究が世界的に進展し、2004年にはCUFESにより得られた結果をもとに小型浮魚類産卵場の特性を解析するワークショップが開催され、その成果がGLOBES/SPACCの報告 (Van der Lingen et al., 2005) にまとめられた。このワークショップでは、特に魚種間で異なる産卵場形成にかかわる環境要因について議論が行われ、魚種ごとにTSダイヤグラムを比較した解析が行われた。さらに引き続いて行われたワークショップでは、CUFESによる調査結果をDEPMの精度向上に生かしていく手法について議論された (Castro et al., 2005)。この中では、表面水温衛星画像・水色・風況・水深情報に基づくカタクチイワシ産卵場選択性モデルの結果とCaIVETネットによる採集結果を比較した報告 (Drapeau and Lingen, 2005) や、マイワシとカタクチイワシの産卵場の集中状況と環境要因との関係を、平均相対産卵量 (各点の卵数/その年の全卵数) に及ぼす低次生産・水温・塩分の影響と関連づけて解析した報告 (Sagarminaga et al., 2005) など、衛星画像情報や三次元モデルにより産卵場形成を予測する手法についても検討が進められた。また、CUFESと従来のネット採集結果の比較やGeneralized Additive Model (GAM) によるDEPM精度の向上についても議論

が進められた。GAMによるDEPM推定精度の向上については、すでにBorchers et al. (1997) が Atlantic mackerel *Scomber scombrus* と Atlantic horse mackerel *Trachurus trachurus* について検討を行っており、卵出現の有無と卵出現があった場合の卵数を2段階のGAM解析によりモデル化した結果、DEPM推定精度の向上が認められることを報告していた。

ワークショップの後、CUFESで得られたデータをDEPMに用いる研究に関連して、時空間的な分布に関連したいくつかの論文が連続して発表された。Curtis et al. (2007) は、鉛直混合を海上風と鉛直物理観測データからモデル化し、卵の発生過程における浮力変化と合わせることで、卵の鉛直分布をシミュレーションした。CUFESで採集された卵の発生段階と水温データをもとに、得られた卵の鉛直分布モデルを使って下層までの卵の鉛直分布を推定し、ネットによる層別採集結果と比較した結果、選択したモデルによっては主な卵分布層である50m深程度まで妥当な値が得られることを報告した。

卵の出現の有無すなわち産卵場の形成について、Bellier et al. (2007) は、CUFESとネット調査の結果から得られる卵出現の有無に関する情報をもとに、GIS (Geographic Information System) による解析を行い、得られた産卵場形成確率から、産卵場を、(1) Recurrent (ほぼ毎年産卵がある海域: 高い平均かつ小さい標準偏差)、(2) Occasional (特定の年に産卵がある海域: 大きい標準偏差)、(3) Unfavorable (まれにしか産卵がない海域: 低い平均と小さい標準偏差) の3種類に類型化してそれぞれの海域の特性を比較した。

さらに彼らは、GAMを用いて表面水温・表面塩分・底層水温・底層塩分・混合層水深などの環境要因から産卵場形成確率を推定し、その結果をもとに特定の月日の産卵場分布を推定するとともに、仔稚魚調査結果の逆輸送モデルを解くことで産卵の有無に加えて加入過程を含めた産卵場の評価を行った (Planque et al., 2007)。この研究では、1) 産卵に適した環境条件にあるが、産卵が起こるとは限らない場所、2) 産卵が行われているが加入には結びつかない場所、3) 産卵された卵が加入成功に至る場所の3つを区分し、それぞれの海域の環境特性を浮き彫りにする試みが展開されている。

また、CUFESにより得られる産卵に関する情報の空間スケールが計量魚探により得られる情報の空間スケールと近く、GIS解析に好都合であることを利用し、マイワシとカタクチワシの生態の違いを産卵親魚の成群行動と卵の分布状況から論じる研究も進展している (Barange et al., 1999, 2005) ほか、産卵資源量と産卵場面積との関係が魚種間および異なる海洋生態系間でどのように異なっているのかを比較検討することにより、資源量変動の違いに迫っていかうという試みも進められている (Barange et al.,

2009)。

#### 4. わが国での研究展開

こうした世界的な研究の進行に対して、わが国では調査船への配備に問題があったためCUFESの導入が行われず、旧来のままのネット採集が現在でも続けられている。このため、特に小型浮魚類の産卵生態に関する時空間的な解析については世界的な研究の趨勢から大きく引き離されている感がある。しかしながらその一方で、世界的な魚種交替現象解明には国際的な比較研究、特に湧昇を伴う東岸境界流域と黒潮などの西岸境界流域との生態系比較が必須であり、わが国固有の極めて長期間にわたる定点観測に近い産卵調査データは国際的にも注目を浴びつつある (Oozeki et al., 2007; Checkley et al., 2009)。最近では高精度海洋大循環モデルの普及により、産卵調査結果をもとにした卵仔魚の移流実験によって、生残・加入過程を再現する研究が多く行われるようになってきた (たとえば、Itoh et al., 2009)。しかしながら、先に述べたようにわが国の産卵調査データには定常的なデータが維持されているという利点とともに、産卵域の空間的・時間的な拡大に十分対応できていないという欠点がある。このため、先進的に行われているようなGAMによる環境要因と産卵場形成機構の解析などにより、これまでのデータを時空間的に補完した「産卵量再解析値」を魚種ごとに推定し、得られた結果をもとにしてさらに現実に近いシミュレーションを行っていく必要があると考えられる。

産卵期や産卵場の推移は、魚種交替を大きく左右している可能性が考えられることから、平成19年度からスタートした農林水産技術会議による「魚種交替の予測・利用技術の開発 (SUPRFISH)」プロジェクトにおいても、特に産卵の季節性に注目して微細スケールでの産卵場や産卵量の変化を環境要因との関係から解明していく研究がスタートしており、今後の研究発展が期待される。

#### 引用文献

- Bakun, A. and K. Broad (2003) Environmental 'loopholes' and fish population dynamics: comparative pattern recognition with focus on El Niño effects in the Pacific. *Fish. Oceanogr.*, **12**, 458-473.
- Barange, M., J. Coetzee, A. Takasuka, K. Hill, M. Gutierrez, Y. Oozeki, C. D. van der Lingen and V. Agostini (2009) Habitat expansion and contraction in anchovy and sardine populations. *Prog. Oceanogr.*, **83**, 251-260.
- Barange, M., J. C. Coetzee and N. M. Twatwa (2005) Strategies of space occupation by anchovy and sardine in the southern Benguela: the role of stock size and intra-species competition. *ICES J. Mar. Sci.*, **62**, 645-654.
- Barange, M., I. Hampton and B. A. Roel (1999) Trends in the abundance and distribution of anchovy and sardine on the South African continental shelf in the 1990s, deduced from acoustic surveys. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, **21**, 367-391.
- Bellier, E., B. Planque and P. Petitgas (2007) Historical fluctuations in spawning location of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine

- (*Sardina pilchardus*) in the Bay of Biscay during 1967–73 and 2000–2004. *Fish. Oceanogr.*, **16**, 1–15.
- Borchers, D. L., S. T. Buckland, I. G. Priede and S. Ahmadi (1997) Improving the precision of the daily egg production method using generalized additive models. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **54**, 2727–2742.
- Castro, L. R., P. Fréon, C. D. van der Lingen and A. Uriarte (2005) Report of the SPACC Meeting on Small Pelagic Fish Spawning Habitat Dynamics and the Daily Egg Production Method (DEPM). *GLOBEC Report*, **22**, xiv, 107 pp.
- Chavez, F. P., J. Ryan, S. E. Lluch-Cota and M. C. Niquen C. (2003) From anchovies to sardines and back: Multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science*, **299**, 217–221.
- Checkley Jr., D. M., J. Alheit, Y. Oozeki and C. Roy (2009) Climate Change and Small Pelagic Fish. Cambridge Univ. Press, U.K., 408 pp.
- Checkley Jr., D. M., J. R. Hunter, L. Motos and C. D. van der Lingen (2000) Report of a workshop on the use of the Continuous Underway Fish Egg Sampler (CUFES) for mapping spawning habitats of pelagic fish. *GLOBEC Report*, **14**, 65 pp.
- Checkley Jr. D. M., P. B. Jr., Ortner, L. R. Settle and S. R. Cummings (1997) A continuous, underway fish egg sampler. *Fish. Oceanogr.*, **6**, 58–73.
- Curtis, K. A., D. M. Checkley Jr. and P. Pepin (2007) Predicting the vertical profiles of anchovy (*Engraulis mordax*) and sardine (*Sardinops sagax*) eggs in the California Current System. *Fish. Oceanogr.*, **16**, 68–84.
- Drapeau, L. and C. D. Van der Lingen (2005) Predicting spawning habitat location of anchovy and sardine in the Southern Benguela using remotely-sensed data. *GLOBEC Rep.* **21**, 6–8.
- Itoh, S., I. Yasuda, H. Nishikawa, H. Sasaki and Y. Sasai (2009) Transport and environmental temperature variability of eggs and larvae of the Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) and Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) in the western North Pacific estimated via numerical particle-tracking experiments. *Fish. Oceanogr.*, **18**, 118–133.
- Kawasaki, T. (1983) Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers?—Biological basis of fluctuation from the viewpoint of evolutionary ecology—In: Sharp, G. D. and J. Csirke (eds.), Proceedings of the Expert Consultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources. *FAO Fish., Rep.*, **291**, 1065–1080.
- Kramer, D. (1970) Distributional atlas of fish eggs and larvae in the California Current region: Pacific sardine, *Sardinops caerulea* (Girard), 1951–1966. *CalCOFI Atlas*, **12**, 277 pp.
- 久保田洋・大関芳沖・石田 実・小西芳信・後藤常夫・銭谷弘・木村 量 (1999) 日本の周辺水域におけるマイワシ, カタクチイワシ, サバ属魚類, ウルメイワシの卵仔魚およびマアジ仔魚, スルメイカ幼生の月別分布状況: 1994年1月~1996年12月, 水産庁研究所資源管理研究報告シリーズA-2, 水産庁中央水産研究所, 横浜, 352 pp.
- Lasker, R. (1985) An egg production method for estimating spawning biomass of northern anchovy, *Engraulis mordax*. *U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS*, **36**, 99 pp.
- Lluch-Belda, D., D. B. Lluch-Cota, S. Hernández-Vázquez, C. A. Salinas-Zavala and R. A. Schwartzlose (1991) Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California Current system. *CalCOFI Rep.*, **32**, 105–111.
- 森慶一郎・黒田一紀・小西芳信 (1988) 日本の太平洋岸 (常磐~薩南海域) におけるマイワシ, カタクチイワシ, サバ類の月別, 海域別産卵状況: 1978年1月~1986年12月, 東海区水産研究所資料集, **D-12**, 321 pp.
- 森慶一郎 (1992) 小口径ネットによる鉛直曳網. 浮魚類卵・稚仔採集調査マニュアル, 8–14, 中央水産研究所, 東京.
- Nakai, Z. (1962) Apparatus for collecting macroplankton in the spawning surveys of Iwashi (sardine, anchovy, and round herring) and others. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, **9**, 221–237.
- Nakai, Z. and S. Hattori (1962) Quantitative distribution of eggs and larvae of the Japanese sardine by year, 1949 through 1951. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, **9**, 23–60.
- 大関芳沖 (2000) 連続魚卵採集装置 (CUFES: Continuous Underway Fish Egg Sampler) に関するワークショップ報告. 水産海洋研究, **64**, 197–201.
- Oozeki, Y., A. Takasuka, H. Kubota and M. Barange (2007) Characterizing spawning habitats of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*), Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*), and Pacific round herring (*Etrumeus teres*) in the Northwestern Pacific. *CalCOFI Rep.*, **48**, 191–203.
- Planque, B., E. Bellier and P. Lazure (2007) Modelling potential spawning habitat of sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay. *Fish. Oceanogr.*, **16**, 16–30.
- Sagarminaga, Y., X. Irigoien, A. Uriarte, M. Santos, L. Ibaibarriaga, P. Alvarez and V. Valencia (2005) Characterization of the anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardinia pilchardus*) spawning habitats in the bay of Biscay from the routine application of the annual DEPM surveys in the southeast Bay of Biscay. *GLOBEC Rep.*, **21**, 9–12.
- 水産海洋データベース (2004) [http://jfdb.dc.affrc.go.jp/kaiyodb\\_pub/index.shtml](http://jfdb.dc.affrc.go.jp/kaiyodb_pub/index.shtml).
- Takasuka, A., Y. Oozeki and I. Aoki (2007) Optimal growth temperature hypothesis: Why do anchovy flourish and sardine collapse or vice versa under the same ocean regime? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **64**, 768–776.
- Van der Lingen, C. D., L. Castro, L. Drapeau and D. M. Checkley, Jr. (eds.). (2005) Report of a GLOBEC-SPACC Workshop on Characterizing and Comparing the Spawning Habitats of Small Pelagic Fish. *GLOBEC Report*, **21**, 33 pp.
- 渡部泰輔 (1983) 卵数法, 「水産資源の解析と評価」(水産学シリーズ46), 恒星社厚生閣, 東京, 9–29.
- Watanabe, Y., H. Zenitani and R. Kimura (1996) Offshore expansion of spawning of the Japanese sardine and its implication to egg and larval survival. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **53**, 55–61.
- 銭谷 弘・石田 実・小西芳信・後藤常夫・渡邊良朗・木村 量 (1995) 日本周辺水域における主要浮魚類の卵仔魚分布, 水産庁研究所資源管理研究報告シリーズA-1, 水産庁中央水産研究所, 横浜, 368 pp.