

太平洋岸域におけるマイワシの資源変動に関連した 初期生態に関する研究

銭谷 弘

Studies on Stock Fluctuation and the Ecological Changes in Eggs and Larvae of the Japanese Sardine along the Pacific Coast of Japan

Hiromu Zenitani

Abstract Pelagic fish species such as sardine have fluctuated dramatically in biomass size and geographical distribution. Especially, the spawning grounds of Japanese sardine are known to expand with stock abundance increases. In this study, clarification and consideration of the effects of the recruitment process by the expansion of spawning area in relation to the stock fluctuation of the Japanese sardine along the Pacific coast of Japan was made. Moreover, I have tried to clarify the relationship between the sardine spawning area and the spawning biomass off the Pacific coast of Japan, to estimate biomass with the spawning area data.

The contents of this paper are outlined as follows.

1. Change of spawning grounds

The sardine spawning is concentrated into 2 months; February and March, and is independent of the stock abundance. Therefore, the spawning area was calculated by summing up the areas of 1° longitude \times 1° latitude squares where eggs were collected during February to March. The spawning area expanded steadily from 144,000 km² in 1978 to 327,000 km² in 1988. The area decreased to 208,000 km² in 1989, peaked at 349,000 km² in 1990, and then shrank to 82,000 km² in 1995. The analysis of the accumulated data from the spawning surveys revealed that the distribution densities of eggs and larvae of sardine had been higher in the waters on the offshore side of the Kuroshio axis than the inshore side in the waters east of Cape Shionomisaki since 1984.

2. Changes in the amount of lipid of early larval sardine in the main Kuroshio current and its offshore waters off eastern Japan

(1) In this study, I described that the levels of triglyceride (*TG*) reserves were dependent on the nutritional condition of the laboratory-reared sardine larvae. *TG* of the fed larvae increased proportionally with body length. While *TG* for larvae starved for a longer period was less than those for the fed and larvae starved for a shorter period at a same body length. A *TG* value of 0 indicated a severely starved larva which is unlikely to recover. This result suggests that *TG* is an index of the nutritional condition or starvation tolerance of sardine larvae.

(2) The *TG* measured in this study showed that all of the larvae from the main Kuroshio current and its offshore waters off eastern Japan were not in a starving condition. However, the *TG* of the 8-9 mm body size-class in the offshore region was higher than that in the main Kuroshio current. To test whether the *TG* for each larval sardine in the 8-9 mm body size-class could be correlated with variables (temperature, chlorophyll *a* and distribution density of the sardine larvae) measured at the sampling stations, correlation analyses were performed. A highly significant negative correlation between *TG* and the distribution density of the sardine larvae was found. A density-dependent effect seemed to influence the fluctuation of the larval storage energy component for short term needs.

3. Survival and growth of sardine larvae on the offshore side of the Kuroshio

In order to estimate the mortality and growth rate of a cohort on the offshore side of the

2000年10月13日受理 (Accepted on October 13, 2000)

瀬戸内海区水産研究所業績 A 第14号 (Contribution No. A 14 from National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea)
銭谷 弘: 瀬戸内海区水産研究所 〒739-0452 広島県佐伯郡大野町丸石2-17-5 (H. Zenitani: National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, 2-17-5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739-0452, Japan)

Kuroshio, a radar reflecting buoy with a surface drogue to tag and pursue a patch of sardine larvae was used. The mortality rates were estimated from the difference in mean distribution density of each larval cohort during successive days. The growth rates were estimated by using the Biological Intercept Method.

(1) In this study, the survival rate of early stage larvae in the offshore region was very low (32–44% / day).

(2) The faster growth larvae at the first feeding periods were able to survive in the offshore region.

(3) A simple selection model was presented to show the potential influence of survival on the growth or nutritional index within a cohort of larvae. The results show that mean in growth index will increase as the survival rate decrease.

4. Development of a model to estimate biomass with spawning area data.

Firstly, development of a mathematical model for the spawning biomass and spawning area was made. The model was based on a stochastic description of the aggregation of eggs using negative binomial distribution.

Secondly, to clarify recruitment process in relation to the spawning area expansion, analysis of a relationship between sardine spawning area and the recruitment was made.

(1) An estimate of sardine spawning biomass can be obtained by using the relationship between the spawning biomass (B) and spawning area (A) ($B = 0.8029A^{1.8077}$).

(2) Since 1988, there was a negative relationship between the recruitment (R_B) per spawning biomass and spawning area ($R_B/B = 0.1397 \exp(-0.0172 A)$). The fluctuation of spawning area seems to be related a stock regulation mechanism of sardine along the Pacific coast of Japan.

Key words: sardine, spawning area, larvae, eggs, nutritional condition, mathematical analysis

目 次

第1章	緒 言
第2章	資源変動に関連した産卵期・産卵場の変遷
第3章	黒潮から沖合域に分布する卵・仔魚の成長・栄養状態の特性
第4章	沖合域におけるマイワシ仔魚の成長と生残
第5章	初期生態調査に基づく迅速な資源量推定法の開発と検討
第6章	総 合 論 議
要 約	
謝 辞	
文 献	

第1章 緒 言

北西太平洋のマイワシ *Sardinops melanostictus* の資源量は1960年代から1980年代の20年間に十数万トンから数千万トンに増加した後、1988～1991年の4年間に連続しておこった新規加入量の激減を直接の原因とし(Watanabe *et al.* 1995), 1990年代に入ってピーク時の1/10以下に減少した。これは、北西太平洋のマイワシ資源としては20世紀2度目の大変動であり、世界的にも1970年代以降の南米太平洋岸のマイワシ、カタクチイワシ資源の増減と並ぶ最も大きな変動であった(渡邊・和田 1997)。

水産生物資源がもつ大きな変動性のメカニズムを明らかにすることは、水産生物資源の有効利用上、必要不可欠である。特に、イワシ類のような多産性浮魚類の資源変動の鍵となる発育初期における減耗過程の科学的な資源管理を実現する基盤となる。マイワシの初期生活期を中心とする減耗過程に関する研究は黒田(1991)が1970年代の資源低水準期から1988年までの資源高水準期についてまとめている。また、1988年以降の資源減少期から低水準期において農林水産技術会議の「農林水産系生態秩序の解明と最適制御に関する総合研究(バイオコスモス計画)」が実施され、その中でマイワシの初期生態に関する多くの研究成果が報告されている。

資源の再生産にかかわる産卵期、産卵場の経年的な変化や卵・仔魚の成長・生残実態等の知見の蓄積は、資源量変動機構の解明に重要な情報を提供すると考える。特に産卵場に関する既往の知見から(伊東 1961, Nakai 1962a, 渡部 1981, 渡部 1987, 近藤 1988, 黒田 1988, 菊地他 1992a, Watanabe *et al.* 1996), 資源量水準に関連して産卵場が変化したことをよみとることが可能である。

本研究では「マイワシの産卵場面積の拡大は再生産機構に影響を及ぼし、マイワシの資源変動様式的一端を担っている」ことを作業仮説とし、この作業仮説を実証していくことを目的とした。また、産卵場面積をもとに簡便に資源量推定・加入量予測ができるか否かを検討した。

本研究では、マイワシ資源の大変動の主体となっていると考えられる冬春季に黒潮域周辺を産卵場とする群を研究対象とし、それらの群の産卵場である九州西岸～関東沖の黒潮およびその周辺海域における現場観測と資料解析、飼育・野外実験に基づき各章を構成した。本研究の第2章では1978年以来実施されているイワシ類の産卵調査データの解析結果にもとづき、近年の資源量高水準期（1970年代後半～1980年代前半）と資源量減少期（1988年以降）に観察された産卵場の変化を総括した。また第3章では黒潮～沖合域での卵仔魚の成長・栄養状態の特性を飼育実験と野外調査をもとに検討した。第4章では資源量が高水準になったときに観測した沖合域におけるマイワシ仔魚の生残特性を野外調査と数理モデルにより検討した。第5章では産卵場面積と産卵親魚量の関係を卵の分布特性をもとに数理モデル化し、簡便な資源量推定法を考案した。また産卵場の拡大・縮小を通じて、新規加入量の多寡が調整されている可能性を示した。

第2章 資源変動に関連した産卵期・産卵場の変遷

本邦のマイワシの資源量は1988年以降減少し、近年低水準にある（Wada and Jacobson 1998）。この資源減少は1988年以降の連続的な新規資源加入の失敗に起因している（Watanabe *et al.* 1995）。1988年以降の新規加入量の激減に伴い、年間総産卵量も1990年以降減少し低水準にある（Fig. 2-1, 銭谷 1998a）。

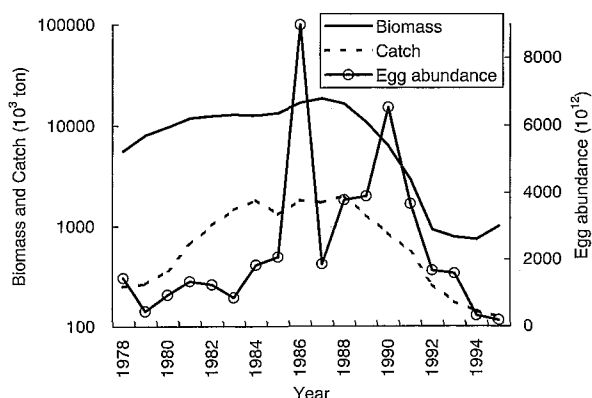


Fig. 2-1. Biomass, catch, and egg abundance of the Japanese sardine along the Pacific coast of Japan from 1978 to 1995 (after Wada and Jacobson 1998).

1940年代の資源量減少期には、環境の温暖化傾向と対応した親魚の分布域の北偏とそれに伴う「生活周期の遅れ」、「産卵場の北偏と縮小」、「産卵水温の低下」がみられた。渡部（1981）はこれらの現象を環境の温暖化に從属したマイワシの「適応形態」であるとしてとらえている。黒田（1991）は1970年代後半～1980年代前半の資源高水準期には産卵量が増加し、産卵場は南偏して拡大する

傾向があり、九州南方海域（薩南海域）や黒潮主流域に主産卵場が形成されたと報告している。さらにこの時期には3月から2月に産卵期が早まる傾向があり、産卵水温も高くなるとしている。黒田（1991）のデータは近年の資源の減少期を実際に観測したものではないが過去の知見の集約により高水準期とは逆の現象、すなわち低水準期に産卵量減少、産卵場北偏・縮小、産卵期の遅れ、産卵水温の低下があるとしている。

本章では、産卵調査データの解析結果にもとづき、近年の資源量高水準期（1970年代後半～1980年代前半）と資源量減少期（1988年以降）に観察された産卵期や産卵場の変化を総括した。

1. 産卵期

a. 材料と方法

資料：産卵量は、1978～1995年において水産庁が実施した200海里水域内卵・稚仔精密調査等により収集した資料のうち、九州沿岸から常磐沿岸までの太平洋海域の調査結果を用いた（森他 1988, 菊地・小西 1990, 石田・菊地 1992, 銭谷他 1995）。この調査では鹿児島から福島までの15都県の水産試験場および中央、南西海区水産研究所が調査船による卵採集を担当した。

資源量（重量換算）は Wada and Jacobson（1998）から引用した。資源量推定は巻き網の年齢別漁獲データをもとにコホート計算で行われている。

採集方法および採集標本の処理：卵の採集には改良型ノルパックネット（口径 45 cm, 網目幅 0.33 mm）、マルチクネット（口径 45 cm, 網目幅 0.33 mm）、マルナカネット（口径 60 cm, 網目幅 0.33 mm）を使用した。採集点において、各ネットはいずれも水深 150 m から海面まで毎秒 1 m の速さで鉛直曳網した。水深が 150 m 以浅の採集点においては、海底近くから表面までの鉛直曳網を行った。どのネットにも網口に 1 m 当たりの回転数が既知の濾水計を装着した。採集された標本は、船上で 5～10% 海水ホルマリンで固定し、実験室において標本から魚卵、仔魚を選別・同定し魚種毎に計数を行った。

産卵量時系列の計算：産卵量は渡部（1983）の計算方法にしたがって以下のように計算した。最初に、(2-1) 式により各曳網毎のマイワシ採集卵数をネットの網口面積、装着した濾水計の読みとり値およびワイヤー繰り出し長で標準化した 1 m^2 当たり密度 C_{ij} を計算した（森 1992a）。

$$C_{ij} = \frac{X_{ij}}{(R_{ij}/r)a} L_{ij} \quad (2-1)$$

ここで、

C_{ij} : t 月, j 単位海区の i 採集点における 1 m^2 当たりマイワシ卵採集密度 (粒/ m^2),

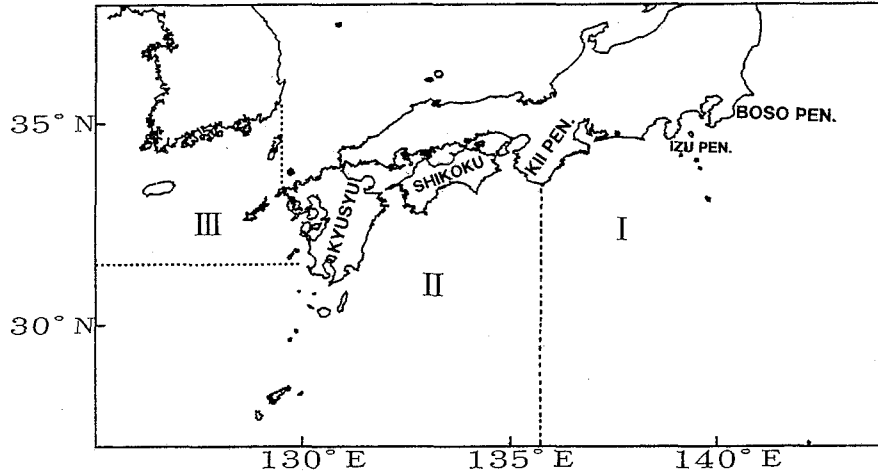


Fig. 2-2. Division of the waters around Japan into 3 areas.

X_{ijt} : t 月, j 単位海区の i 採集点におけるネット 1 曳網
当たりマイワシ卵採集数 (粒),

r : 無網試験時の濾水計の 1 m 当たり回転数 (回転数
/m),

R_{ijt} : t 月, j 単位海区の i 採集点における濾水計の観
測回転数 (回転数),

L_{ijt} : t 月, j 単位海区の i 採集点におけるネット曳網
時のワイヤー繰り出し長 (m),

a : ネットの網口面積 (m^2).

次に C_{ijt} を緯度・経度 30 分柵目を単位海区として集計
し, t 月 j 単位海区から得られた n 本の標本から t 月 j
単位海区における平均卵密度 U_{jt} およびその分散 $V(U_{jt})$
を求めた。

$$U_{jt} = \frac{\sum_{i=1}^n C_{ijt}}{n} \quad (2-2)$$

$$V(U_{jt}) = \left\{ \sum_{i=1}^n C_{ijt}^2 - \left(\sum_{i=1}^n C_{ijt} \right)^2 \frac{1}{n} \right\} \frac{1}{n(n-1)} \quad (2-3)$$

産卵量およびその分散は, 月別, 単位海区別に以下の
式により計算した。

$$E_{jt} = \frac{D_t A_j U_{jt}}{s d_{jt}} \quad (2-4)$$

$$V(E_{jt}) = \left\{ \frac{D_t A_j}{s d_{jt}} \right\}^2 V_{jt} \quad (2-5)$$

ここで,

E_{jt} : t 月 j 単位海区の産卵量 (粒),

D_t : t 月の日数 (day),

s : 卵期の平均生残率 (=0.57/day, 渡部 1983より),

d_{jt} : t 月 j 単位海区の平均表面水温 W_{jt} ($^{\circ}C$) からも
とめたマイワシ卵の受精からふ化までに要する日数
(day),

A_j : j 単位海区の面積 (m^2).

なお, d_{jt} は水温の関数として以下の式により計算した
(渡部 1983)。

$$d_{jt} = \frac{483.26}{24} \exp\{-0.12057 W_{jt}\} \quad (2-6)$$

なお, (2-4), (2-5) 式は近似式であり, その近似条件
は $|d_{jt} \log(s)| \ll 1$ である (山田・田中 1999)。本研究で
は, 太平洋海域を (Fig. 2-2) に示したように I, II,
III 海区に区分し, I, II 海区における産卵量を本邦太平
洋岸における産卵量として集計, 解析を試みた。年間総
産卵量 (E) およびその分散 ($V(E)$) は前年 10 月~当年
9 月の I, II 海区の単位海区の総計として以下の式によ
り計算した。

$$E = \sum_j \sum_t E_{jt} \quad (2-7)$$

$$V(E) = \sum_j \sum_t \left(\frac{D_t A_j}{s d_{jt}} \right)^2 V_{jt} \quad (2-8)$$

また, マイワシの産卵期の経年変動を検討するため,
各年の産卵量を 1~3 月, 4~6 月, 7~9 月, 10~12
月の 4 期間に分けて集計した。

b. 結果

マイワシの年間産卵量は 1980 年代には 937 兆粒 (1980
年) から 8,985 兆粒 (1986 年) の間で推移したが, 1991
年以降漸減し, 1995 年には 193 兆粒まで減少した (Fig.
2-1, Table 2-1)。年間産卵量の変動係数 ($CV = V(E)^{0.5}/E$
100) は 4.5~33.8% の水準であった (Table 2-1)。

資源量 (重量換算) は 1978 年の 567 万トンから 1987 年
の 1,837 万トンまで増加した後, 減少に転じ 1995 年には
100 万トンとなった (Fig. 2-1)。以下, 本研究では資源
量高水準期を 1978~1987 年, 資源量減少期を 1988~
1995 年と定義する。

Table 2-1. Annual egg abundance of sardine along the Pacific coast of Japan

Year	Annual egg Abundance: E (eggs $\times 10^{12}$)			Var (E) (eggs $\times 10^{24}$)	CV (%)	No. of net tow
	Total	I area	II area			
1978	1,444	688	756	92,394.5	21.1	3,087
1979	444	228	217	2,225.1	10.6	4,184
1980	937	182	755	73,090.7	28.8	4,458
1981	1,338	129	1,209	148,812.5	28.8	4,432
1982	1,242	53	1,189	35,613.8	15.2	4,682
1983	853	120	733	8,471.9	10.8	4,703
1984	1,839	158	1,681	41,562.2	11.1	4,754
1985	2,081	187	1,893	35,619.8	9.1	4,802
1986	8,985	838	8,148	4,056,928.2	22.4	4,762
1987	1,860	350	1,510	46,336.7	11.6	4,831
1988	3,784	254	3,530	160,471.0	10.6	4,715
1989	3,897	473	3,424	1,737,000.6	33.8	4,756
1990	6,529	5,213	1,316	86,097.9	4.5	4,538
1991	3,675	2,860	815	116,098.2	9.3	4,515
1992	1,644	862	782	149,054.0	23.5	4,373
1993	1,587	66	1,520	5,583.8	4.7	3,934
1994	327	39	288	665.6	7.9	3,799
1995	193	33	160	754.2	14.2	3,468

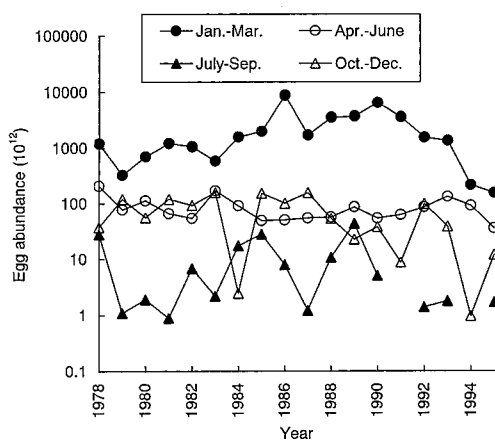


Fig. 2-3. Egg abundance of the Japanese sardine along the Pacific coast of Japan from 1978 to 1995.

1978～1995年の四半期別産卵量を Fig. 2-3 に示した。1～3月産卵量の年間産卵量に占める割合は、68.9～98.7%を占めていた。1993年に4～6月の産卵量が133兆粒、1989年に7～9月の産卵量が44兆粒、1992年に10～12月の産卵量が99兆粒に一時的に増加したが、1～3月の産卵量水準は依然として高く、資源量低水準期でも主産卵期は1～3月であった (Fig. 2-3)。

c. 考察

資源量高水準期においては、太平洋側全域の主産卵期は産卵量の多さから2～3月の晩冬とされている (Watanabe *et al.* 1996)。本研究の結果からも、少なく

も1988～1995年の資源量減少期でも主産卵期は1～3月であり、資源量変動に依存して主産卵期が大幅に変化することはなかった。したがって、本研究では、これ以降2～3月における卵・仔魚の成長・生残について解析を進めていく。

2. 産卵場

a. 材料と方法

産卵水温：2～3月の卵が効率よく発見される水温を表す指標 $SP(T)$ により産卵水温の経年変化を検討した。各年の $SP(T)$ は (2-9) 式より計算した (Lluch-Belda *et al.* 1992)。

$$\frac{E(T)}{\sum E(T)} = SP(T) \frac{SST(T)}{\sum SST(T)} \tag{2-9}$$

ここで、

$E(T)$ ：表面水温 T °C (1°C 間隔) で卵が発見される頻度、

$SST(T)$ は表面水温 T °C を観測した頻度。

$SP(T) > 1$ ならば表面水温 T °C で卵が効率よく発見されることを示す (Lluch-Belda *et al.* 1992)。

産卵場面積：マイワシの主産卵期である2～3月 (Watanabe *et al.* 1996) におけるマイワシの産卵場面積を中央水産研究所・南西海区水産研究所が収集した1曳網毎の卵採集数データにより推定した。調査期間は1978～1995年であった。対象海域は130°00'E～141°00'E 海域に限定した。

卵採集に用いたネットは1978～1990年ではマルナカ

ネット (口径 60 cm, 網目幅 0.33 mm), 1991~1995年では改良型ノルパックネット (口径 45 cm, 網目幅 0.33 mm) で, 曳網方法はいずれも水深 150 m から表層, もしくは水深 150 m 以浅では海底直上から表層までの鉛直曳網であった。緯度・経度 1 度柵目を単位海区として卵が存在する各单位海区の陸上部分を除いた面積 \hat{A} を産卵場面積とした。

黒潮の流軸位置: 2~3月における黒潮の流軸位置は, 海上保安庁水路部発行の「海洋速報」(1978~1995年) から読みとった。

b. 結果

卵が効率よく発見される水温を表す指標 ($SP(T)$) の経年変化を検討したところ, 1991年以降高水温帯 (表面水温 20°C 以上) で卵を発見する頻度が減少し, 1995年には 13~15°C 台の表面水温帯で卵を発見する頻度が高まり, 「産卵水温の低下」が観測された。ただし, 年代を問わず 16~19°C 台の表面水温帯すなわち沿岸~黒潮流路付近で卵を発見する頻度が高かった (Fig. 2-4)。

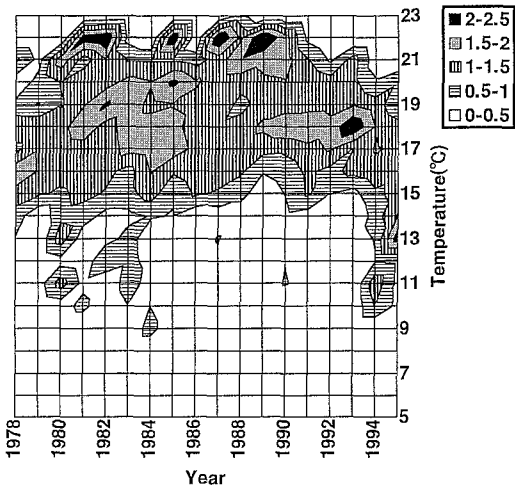


Fig. 2-4. Change in $SP(t)$ of Japanese sardine along the Pacific coast of Japan overtime. $SP(t)$, quotients of the percent frequency distribution of positive stations for sardine eggs and the general sea surface temperature percent frequency distribution, is defined by Lluch-Belda *et al.* (1991).

資源の減少過程において1990, 1991年に潮岬以東海域での年間産卵量が潮岬以西海域での年間産卵量を上回り, 一時的に産卵場の東偏傾向がみられた。しかし1992年以降は西高東低傾向となっていた (Table 2-1, Fig. 2-5)。太平洋側のマイワシの主産卵期である 2~3月における卵の分布状況を緯経度 1 度柵目の平均密度で Fig. 2-6 に示した。1982~1991年には130°E~142°E まで東西方向にほぼ連続的に卵の分布がみられた。しかし1992年以降東西方向で不連続な分布パターンとなり, 薩南海

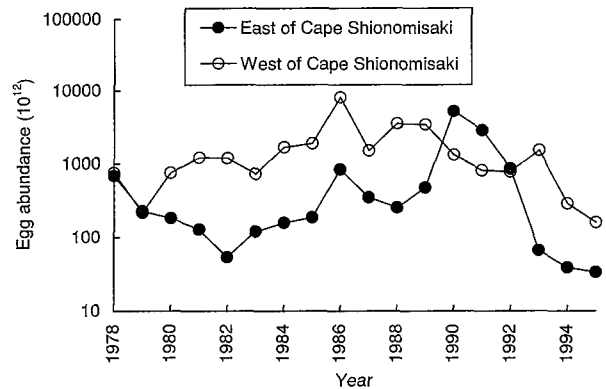


Fig. 2-5. Egg abundance of Japanese sardine along the Pacific coast of Japan: December, 1978 to July, 1995.

域での産卵量が減少し, 1993年以降卵が分布する海域は日向灘~四国沖および熊野灘~常磐南部海域の2つの海域に収斂した (Fig. 2-6)。また, 1985~1992年には潮岬以東の沖合域 (黒潮の進行方向の右側に位置する海域) でも卵の分布がみられた。

産卵場面積の経年変化を Fig. 2-7 に示した。産卵場面積 (\hat{A}) は1978年の144,000 km² から1988年の327,000 km² まで漸増後, 1990年に349,000 km² まで拡大した。その後, 減少に転じ1995年の82,000 km² まで産卵場面積は減少した。

c. 考察

黒田 (1991) はマイワシの産卵水温は 11~21°C の範囲にあり, 主産卵水温は 15~19°C としている。1995年に 13~15°C 台の表面水温帯で卵を発見する頻度が高まり「産卵水温の低下」が観測されたとはいえ, 年代を問わず 16~19°C 台の表面水温帯すなわち沿岸~黒潮流路付近で卵を発見する頻度が高くこの水温帯を主産卵水温帯とみなすことができる。主産卵水温は主産卵期同様, 資源量変動に依存しない可能性がある。

マイワシの産卵場の拡大は親魚資源量高水準期にみられた現象の1つである。さらに, 近年の資源量減少期において産卵場の縮小が観測された。産卵場の変動はマイワシ親魚資源量の変動と関連すると判断する。なお, 潮岬以東海域では1978年から1982年までは黒潮の沿岸側における卵の密度指数は黒潮の沖合側よりも大きかった。しかし1983年から1990年においては逆に黒潮の沖合域での密度指数が沿岸域と比較して大きかった。前期仔魚の密度指数も卵と同様に1978年から1982年までは沿岸側で大きく, 1983年から1990年においては沖合側で大きかった (菊地他 1992b)。産卵場の拡大に関連して産卵場の沖合化もマイワシ親魚資源量の変動と関連しているようである。

資源量高水準期における「産卵場の拡大」は本邦の太

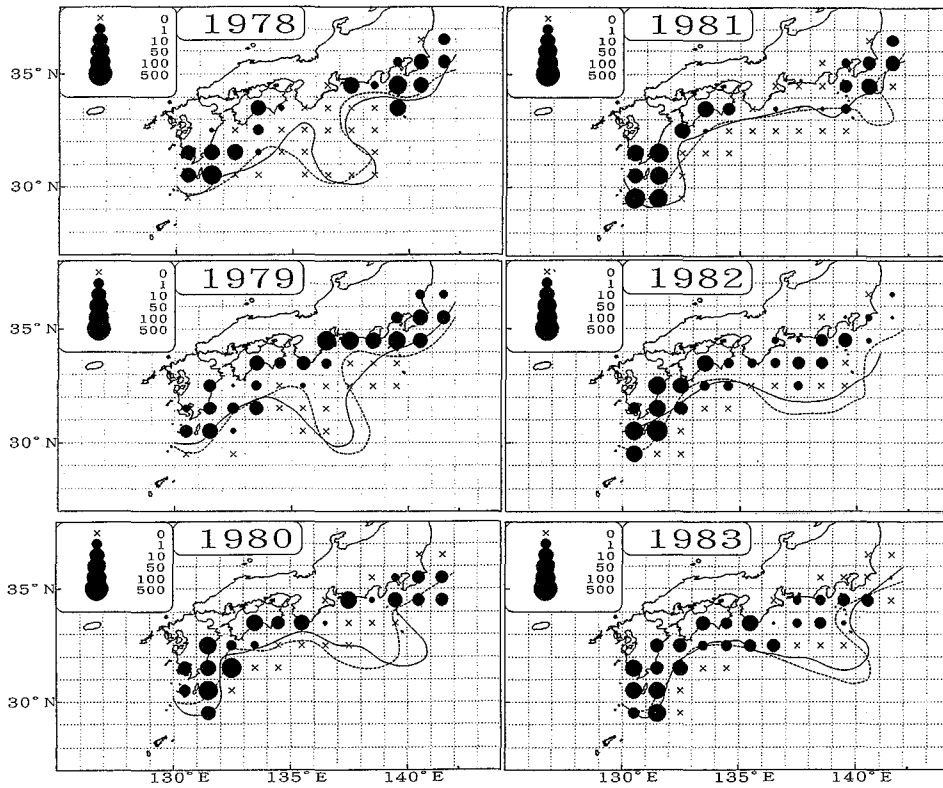


Fig. 2-6-a. Distribution of sardine eggs along the Pacific coast of Japan in February–March, 1978–1983. Solid circles and crosses show the mean egg density (number of eggs per 0.159 m^2) in $1^\circ \times 1^\circ$ squares. The dotted line indicates the location of the Kuroshio current axis in February. The solid line indicates the location of the Kuroshio current axis in March.

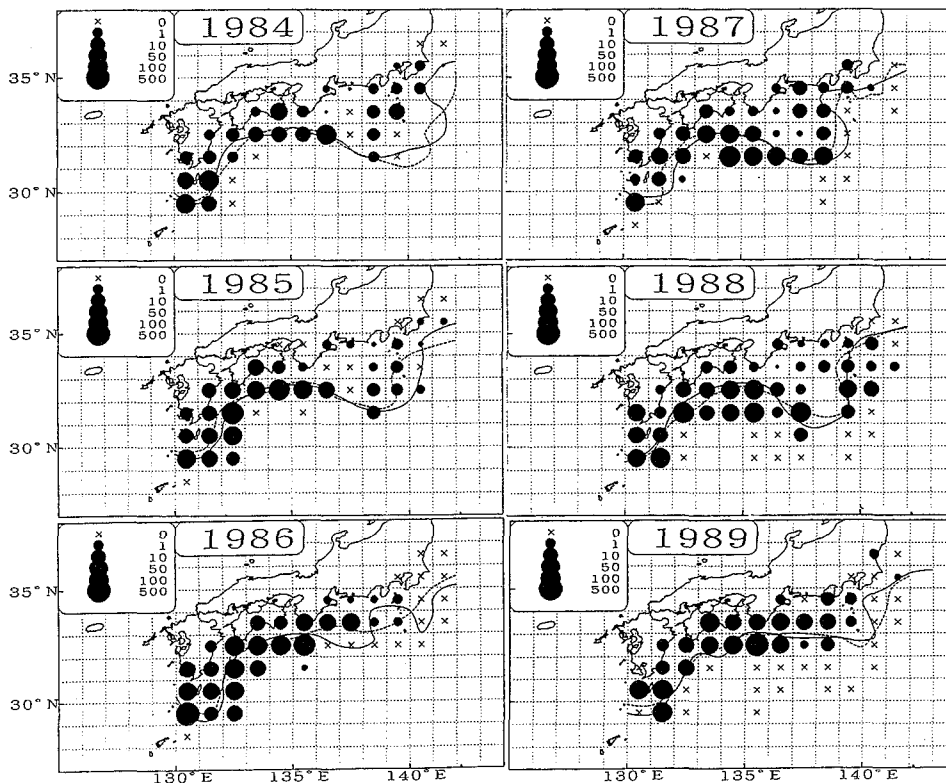


Fig. 2-6-b. Distribution of sardine eggs along the Pacific coast of Japan in February–March during 1984–1989.

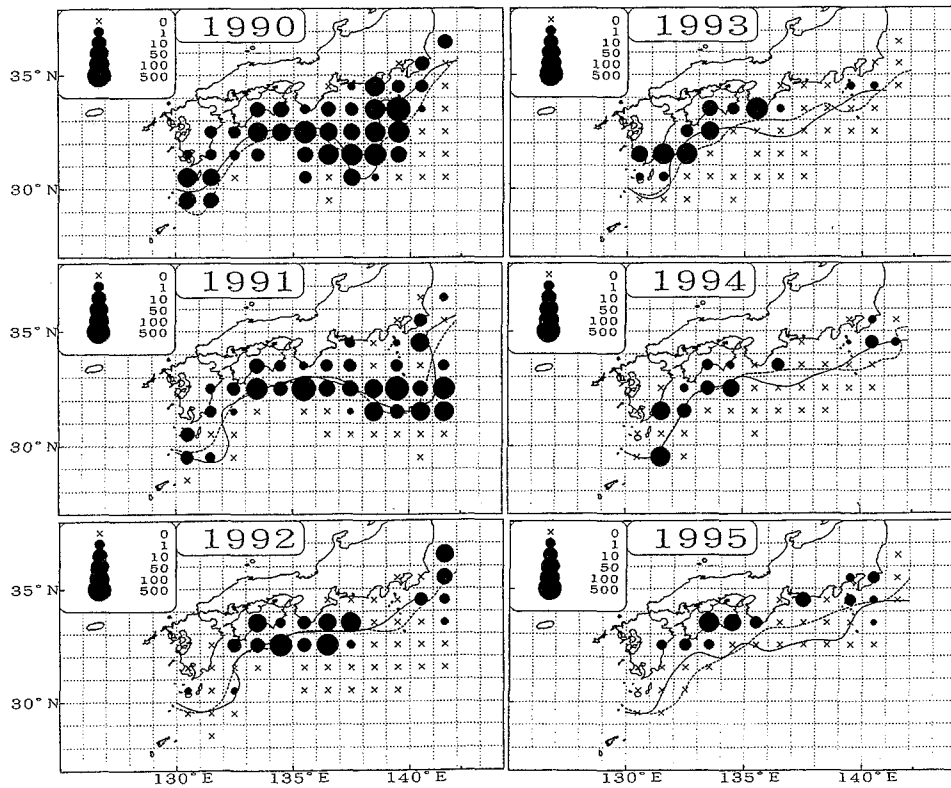


Fig. 2-6-c. Distribution of sardine eggs along the Pacific coast of Japan in February–March, 1990–1995.

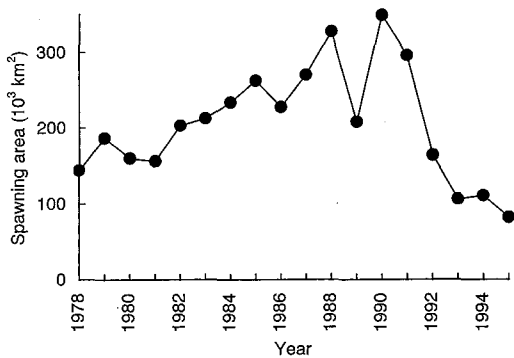


Fig. 2-7. Change in the spawning area of Japanese sardine along the Pacific coast of Japan overtime. Spawning area was calculated by summing the areas $1^\circ \times 1^\circ$ squares where eggs of any stage occurred.

平洋岸に分布するカタクチイワシでもみられた現象である (銭谷・木村 1997)。さらに、北米太平洋岸やチリ、ペルー沖に分布するマイワシ (Lluch-Belda *et al.* 1991)、北米太平洋岸に分布するカタクチイワシのデータからも推察できる (Lo *et al.* 1989; Moser *et al.* 1993)。資源量の増加に伴う「産卵場の拡大」は世界中に分布するカタクチイワシ、マイワシ属に共通した産卵生態である可能性が高い。

第3章 黒潮から沖合域に分布する卵・仔魚の成長・栄養状態の特性

卵～仔魚期の自然死亡率と水温の間に正の相関があることが示されており (Houde 1989)、高水温側の産卵場である沖合域は沿岸域や黒潮域と比較して卵、仔魚の生残には不適である可能性がある。松岡・三谷 (1989) は水温の違いによるマイワシ卵のふ化率の相違を実験的に検討し、14および18°Cではふ化率90%以上、21°Cでは約80%と若干低いことを報告している。ふ化から卵黄を完全に吸収した時点 (卵黄吸収時) までの飼育水温の相違が仔魚の器官形成や体長増加に与える影響は北米太平洋岸に分布するマイワシについて検討されており、14°C未満ではふ化仔魚の死亡率が高く、12°C以下で網膜の色素沈着や顎の形成に支障をきたすと報告されている (Lasker 1964)。さらに、ふ化から網膜の色素沈着および上下顎形成時までの体長増加は飼育水温の相違により変動し、卵黄吸収時の体長が最大になる水温は16～17°Cと報告されている (Lasker 1962)。しかし、北西太平洋のマイワシでは、ふ化から卵黄吸収時までの飼育水温の相違が仔魚の器官形成や体長増加に与える影響について実験的な検討がなされていない。

初期生活期の自然死亡は、卵～卵黄吸収期およびそれに続く内部栄養から外部栄養の転換期が高く、それ以降

は減少するという特徴をもっている (Hunter 1984, Smith 1985)。さらに仔魚期における死亡の主な原因は捕食と考えられている (Hewitt *et al.* 1985, Leak and Houde 1987)。しかし捕食による仔魚の間引きの強さは、仔魚の成長と栄養状態に関係するので (Bailey 1984, Gamble and Hay 1989, Fuiman 1993)、仔魚の成長や栄養状態の成長に伴う変化を理解することは、依然として年級群の形成や新規加入量の多寡を決定する要因を把握するための中心的課題の1つである。

1. マイワシのふ化時および卵黄吸収時の体長に及ぼす水温の影響

卵～摂餌開始仔魚の生残に関する適・不適の調査の一環として、飼育実験により、マイワシのふ化体長および卵黄吸収時の体長に与える水温の影響を検討した (錢谷 1995)。

a. 材料と方法

飼育用の卵は1989年2月20日に潮岬沖の黒潮流域 (33°12'N, 135°45'E 周辺) において東海区水産研究所 (現中央水産研究所) 調査船蒼鷹丸 (494トン) で、口径130 cm, 側長490 cm, 目合0.5 mmの円錐形リングネットの7分間表層曳き (船速約1.5ノット) により採集した。採集時間帯は19:00～21:00であり、採集時の表面水温は約20.5°Cであった。採集後、卵は濾過海水入りのパンライト水槽に収容し、浮遊した卵のほとんどの発生段階がBcステージ (Nakai 1962b) であった採集点の卵群を実験に供した。蒼鷹丸内の恒温水槽 (アクア TGW-6) 内に3 lの亚克力水槽を設置し、水温別に分化実験を行った。水温は15, 19, 23°Cの3段階に設定した。採集現場の海水をミリポアフィルターで濾過して飼育水とし、1日に1回約1.5 l交換した。各水温区にはエアレーションを施し各々約2000粒のマイワシ卵を収容した。各水温区から2～4時間間隔で標本を採取し、1標本当たり4～10個体の卵およびふ化仔魚を5%海水ホルマリンで固定した。ふ化時点は標本中の50%以上がふ化した時とした。これらの卵およびふ化仔魚を実体顕微鏡下で写真撮影した後、卵については胚長および卵黄長短径を、ふ化仔魚については体長および卵黄長短径をキルビメータを用いて写真上で測定した。油球径は接眼マイクロメータを用いて測定した。Blaxter and Hempel (1963) により卵黄体積を $V = \pi L H^2 / 6$ として求めた。ここで V は卵黄体積 (mm^3)、 L および H は各々卵黄長径および短径 (mm) である。油球体積は油球が球形であるとみなして求めた。

胚体形成時から卵黄吸収時までの胚およびふ化仔魚の体長増加量は、卵黄蓄積栄養量および各水温区における同化効率により決定されると考えた。胚体形成時から卵黄吸

収時までの胚長および体長の成長式として、漸増型の成長式である von Bertalanffy 式 ($L = L_i (1 - \exp(-k(t - t_0)))$) を適用し、各水温区におけるパラメータを Marquard 法により計算した。ここで L は胚長もしくは体長 (mm)、 L_i は極限体長 (mm)、 k は成長係数 (hr^{-1})、 t は経過時間 (hr)、 t_0 は胚体形成時 (Ba ステージ, Nakai 1962b) (hr) である。極限体長は、内部栄養のみで成長できる大きさ、すなわち卵黄吸収時の体長に相当する。各水温区の極限体長を比較し、卵黄吸収時の体長に与える水温の影響を検討した。

b. 結果

各水温区における、胚長もしくはふ化仔魚体長の変化を Fig. 3-1 に示した。卵黄体積および、油球体積はそれぞれ Fig. 3-2, Fig. 3-3 に示した。各図では卵採集時刻を原点としている。各水温区で時間経過につれて胚長および仔魚の体長が増加し、各水温区で卵黄体積は時間経過につれて減少した。油球体積は、15, 19°C 区で時間経過に伴う減少傾向が見られたが、23°C 区では減少傾向が見られなかった。

卵採集時からふ化までの時間は、15°C で30時間、19°C で26時間、23°C で14時間であった。各水温区における

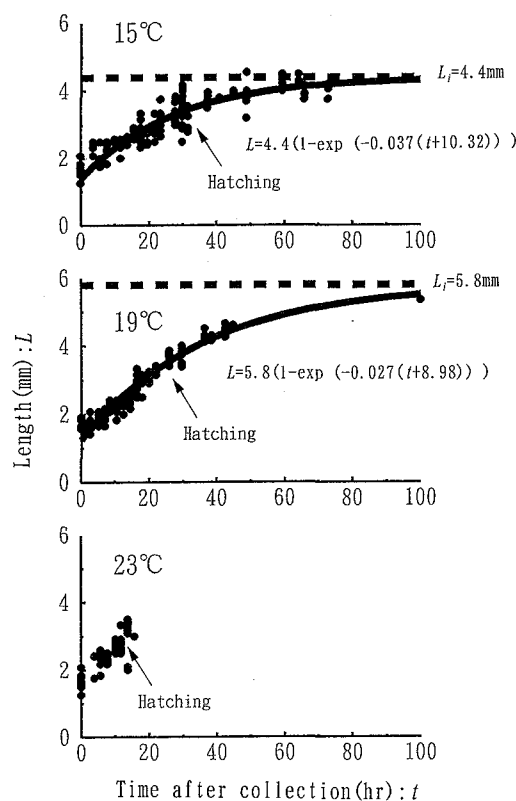


Fig. 3-1. Changes in the length of embryos and yolk-sac larvae of Japanese sardine at the three different temperatures. The fitted lines show Bertalanffy's growth curve at 15 and 19°C, respectively.

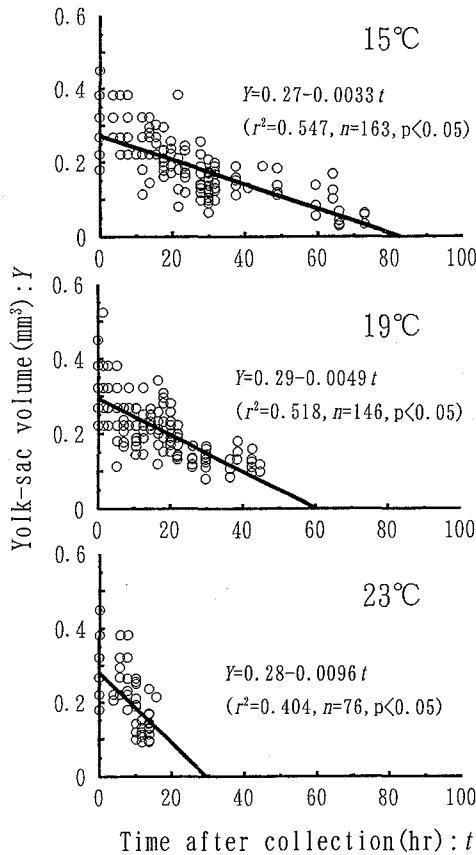


Fig. 3-2. Changes in yolk-sac volume of embryos and yolk-sac larvae of Japanese sardine at the three different temperatures.

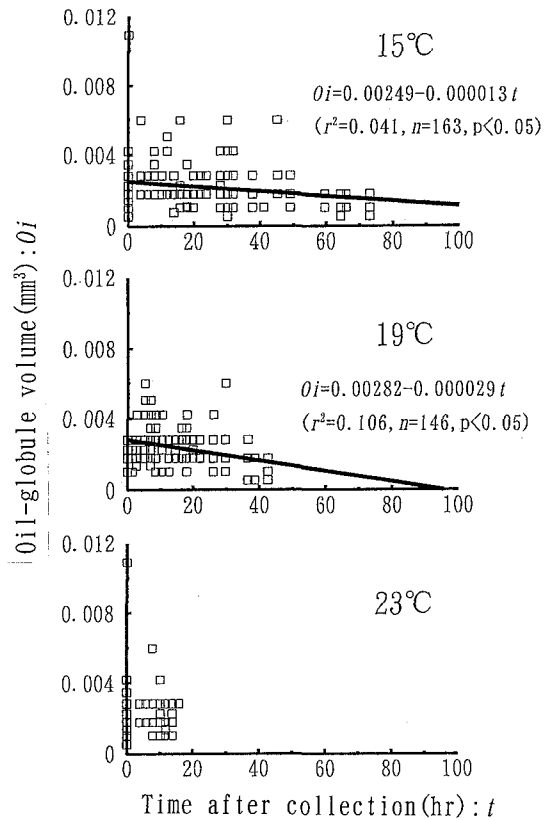


Fig. 3-3. Changes in oil-globule volume of embryos and yolk-sac larvae of Japanese sardine at the three different temperatures.

Table 3-1. Mean \pm SE of embryo length, yolk-sac volume, and oil-globule volume of Japanese sardine at hatching reared under the three different temperature

Temp. (°C)	Sample size	Embryo length (mm)	Yolk-sac volume (mm ³)	Oil-globule volume ($\times 10^{-3}$ mm ³)
15	7	3.2 \pm 0.2	0.14 \pm 0.02	3.16 \pm 0.56
19	6	3.7 \pm 0.1*	0.15 \pm 0.01	1.52 \pm 0.16*
23	6	2.9 \pm 0.3	0.13 \pm 0.02	2.24 \pm 0.30

Values with asterisks are significantly different from other temperature group (Mann-Whitney's U-test, $P<0.05$)

ふ化時の体長、卵黄体積、油球体積を Table 3-1 に示した。ふ化時体長は 15°C で 3.2 ± 0.2 mm, 19°C で 3.7 ± 0.1 mm, 23°C で 2.9 ± 0.3 mm であり, 19°C 水温区のみふ化時体長が他の水温区のそれよりも有意に大きかった (Mann-Whitney の U 検定, $p<0.05$)。ふ化時の卵黄体積については各水温区間で有意な差はなかった。油球体積は 19°C が他の水温区よりも有意に小さかった (Mann-Whitney の U 検定, $p<0.05$)。なお, 実験開始時において水温区間で平均卵径の差はなく $1.50 \sim 1.54$ mm であった。実験開始時の平均卵黄体積にも差はなかった (0.27

~ 0.32 mm³)。Bertalanffy 式における極限体長は, 19°C 水温区で 5.8 mm, 15°C 水温区で 4.5 mm であった (Table 3-2)。23°C 水温区ではふ化後約 2 時間ですべて斃死したため極限体長を求めることができなかった。

c. 考 察

卵期の飼育水温がふ化時の体長の大きさに影響することは, いくつかの魚種で知られている。アカガレイでは 6°C 水温区のみふ化体長が 2°C および 10°C 水温区よりも大きい (Howell and Caldwell 1984)。スケトウダラで

Table 3-2. Parameters for Bertalanffy's growth equation for a rearing temperature in the embryonic development of Japanese sardine.

Temp. (°C)	L_i (mm)	k (hr ⁻¹)	t_0 (hr)
15	4.4	0.037	-10.32
19	5.9	0.027	-8.98
23	—	—	—

$$L = L_i (1 - \exp(-k(t - t_0)))$$

L : body length of embryo or yolk-sac larvae

L_i : the ideal maximum body length during yolk-sac stage

k : growth coefficient

t : elapsed time

t_0 : time from Ba stage (Nakai 1962) to the egg collection.

は 3, 6, 9, 12°C の 4 水温区でふ化実験が行われ, 高水温区ほどふ化時体長が小さい (Canino 1994)。また, ニベ科魚類はふ化時体長の大小は水温よりも塩分に規定される (May 1974)。北米太平洋岸のマイワシの場合, 11~20°C の幾つかの水温区でふ化実験が行われたが, 水温の相違によるふ化時体長の明確な差はなかった (Lasker 1964)。今回の実験では, ふ化時体長が 19°C 区で 15, 23°C 区と比較して有意に大きく, また, ふ化時における卵黄体積に水温区間で有意な差がなく, 卵内発生中に消費された卵黄量に水温区間で差がない。一方, ふ化時における油球体積は 19°C 水温区が他の水温区のそれよりも小さかった。トウゴロウイワシ科のグルニオンの卵期において, 15°C 以下では脂質の同化効率が減少することが示されている (Ehrlich and Muszynski 1982)。マイワシ卵の飼育水温の相違によるふ化時体長の相違は, グルニオンの卵期と同様, 脂質の同化効率の相違に起因している可能性がある。

Fukuhara (1990) はクロダイ, マダイ, カタクチイワシ, ヒラメを用いて飼育実験を行い, 飼育水温は卵黄吸収時体長にそれほど大きく影響しないが胸鰭や網膜の色素沈着および開口などの形態発達や行動に影響することを示した。Lasker (1964), Blaxter (1969), Johns *et al.* (1981), および Ehrlich and Muszynski (1982) は, それぞれの実験魚種について低水温区での摂餌開始期体長が他の水温区と比較して小さいことを示している。本研究においては, 19°C 水温区においてふ化時体長は 15°C 水温区と比較して有意に大きく, 卵黄吸収時体長と考えられる Bertalanffy 式の極限体長も 15°C 水温区のそれよりも大きかった。また, 23°C 水温区のふ化仔魚は 4 mm 程度に成長したところでほとんど斃死している。松岡 (1995c) が行った長崎港近海で採集したマイワシ卵を用いた実験でも 17.3~21.0°C の範囲内では卵のふ化率や仔魚の生残率等に特に大きな影響を及ぼさないが, 23.5°C 以上ではふ化率や生残率が低下した。した

がって, マイワシがふ化後, 正常に発育する上限水温は 21~23°C の間にあると考える。

マイワシ卵が効率よく発見される表面水温帯はマイワシの主産卵期である 2~3 月において 16~19°C 台 (沿岸から黒潮流路付近) であった (第 2 章)。仔魚が沿岸から黒潮流路付近に分布すると, 他の海域に分布するよりもふ化時および卵黄吸収時の体長が大きくなり, 卵黄吸収時後の生残に有利であると考えられる。ただし, 沖合域において卵が分布するのは 23°C 以下の海域であるので, ふ化から卵黄吸収時まで限定すれば沖合域も生残および発育には特に問題がない海域である。

2. マイワシ仔魚の栄養状態把握指標としての脂質含有量の有効性の検討

天然仔魚の栄養状態識別には飼育仔魚を用いて栄養状態の基準を確立し, これを用いてその栄養状態を判定することが必要である (木村 1994)。

マイワシ仔魚の栄養状態の特性を調査するに先立ちマイワシ仔魚のトリグリセライド, リン脂質含有量が栄養状態の指標となるかを飼育実験をもとに検討した (Zenitani 1995)。

a. 材料と方法

飼育用の卵は 1991 年 2 月 13 日に潮岬沖の黒潮流域付近 (32°40'N, 130°00'E 周辺) において採集した。採集方法は中央水産研究所調査船蒼鷹丸 (494 トン) で, 口径 130 cm, 側長 490 cm, 目合 0.5 mm の円錐形リングネットの 7 分間表層曳き (船速約 1.5 ノット) を行った。近畿大学浦神実験場の 2 トン水槽で 18.0~21.6°C でふ化後 11 日齢まで飼育した。水槽内には 4 万粒の卵を取容し *Nannochloropsis sp.* (105 cells/ml) を含む止水に僅かなエアレーションを施した。L 型シオミズツボワムシ *Brachionus plicatilis* および S 型シオミズツボワムシ *B. rotundiformis* を, ふ化後 2 日目より給餌した。シオミズツボワムシの密度は 5~7 個体/ml とした。1 標本中に 30 個体の仔魚を含む標本をトリグリセライド, リン脂質分析用に給餌仔魚から各 3~4 標本, ふ化後 4~11 日齢まで毎日サンプリングした (給餌グループ)。2 日齢目に無給餌にした群を第 1 飢餓グループ, 7 日齢目に無給餌にした群を第 2 飢餓グループとして各々 30 l 水槽に給餌グループから取り出し取容した。1 標本中に 30 個体の仔魚を含む標本をトリグリセライド, リン脂質分析用に飢餓グループから各 1~4 標本を 1~2 日毎にサンプリングした。トリグリセライドとリン脂質量測定は医療用測定試薬キットを用いた。トリグリセライドは GPO・p-クロロフェノール法 (トリグリセライド G-テストワコー, 和光純薬), リン脂質はコリンオキシターゼ・DAOS 法 (リン脂質 C-テストワコー, 和

光純薬) によった。400 μ l のエタノール: エーテル混合液 (3:1) で30個体の仔魚をガラスホモジナイザーでホモジネート後、ホモジネート液全量を冷却遠心分離機で2000 r.p.m, 5分で遠心分離した上澄液に、トリグリセライド分析用サンプルにはトリグリセライド G-テストワコー試薬を2 ml 加え、37°C で10分インキュベートし発色させ、分光光度計 (日立 U-3210) を用い測定波長 505 nm で吸光度を測定した。リン脂質分析用サンプルにはリン脂質 C-テストワコー試薬を2 ml 加え、37°C で5分インキュベートし発色させ、分光光度計を用い測定波長 600 nm で吸光度を測定した。トリグリセライドとリン脂質それぞれの測定吸光度にはそれぞれの量に対応する検量線を測定時毎にキットに付属の標準液を用いて作成しそれぞれの含有量に換算した。上記の脂質分析作業の直前に4~5個体の仔魚をランダムに抽出し体長 (BL) を0.1 mm の精度まで実体顕微鏡下で測定した。

b. 結果

脂質含有量の時間経過毎の変化を給餌, 飢餓グループ込みにして Fig. 3-4 に示した。飢餓による影響は特にトリグリセライド含有量の変化として表れた。第1飢餓グループのトリグリセライド含有量は実験開始直後 (3日齢) の0.17 μ g/個体から無給餌2日目 (5日齢) にトリグリセライド検出限界以下まで減少した。第2飢餓グループのトリグリセライド含有量は無給餌4日目 (11日

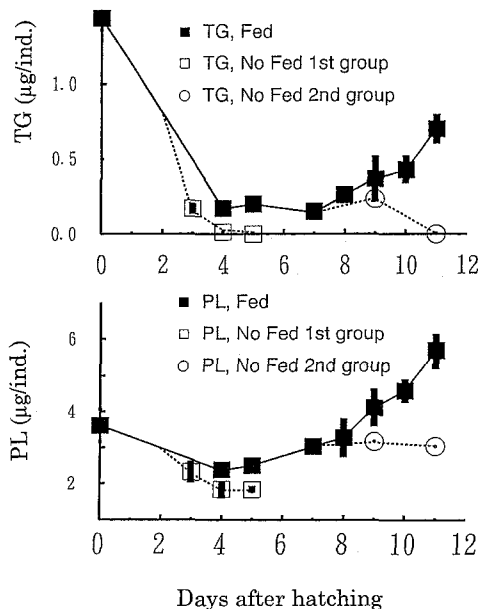


Fig. 3-4. Developmental changes of lipid contents and effect of starvation on mean triglycerides (TG) and phospholipids (PL) contents of three groups of larvae. Starvation was induced on days 2 and 7. The vertical bars indicate the standard error.

齢) に実験開始直後の 0.15 μ g/個体からトリグリセライド検出限界以下まで減少した。

第1飢餓グループのリン脂質含有量は実験開始直後 (3日齢) の2.32 μ g/個体から無給餌2日目 (5日齢) に1.83 μ g/個体まで減少した。第2飢餓グループのリン脂質含有量は無給餌4日目 (11日齢) までほぼ一定値を保っていた (3.02~3.16 μ g/個体)。リン脂質はトリグリセライドと比較して飢餓の影響を受けにくいものと思われる。

体長 (BL) とトリグリセライド量およびリン脂質量の関係を Fig. 3-5 に示した。同一体長でも無給餌期間が長い (第1飢餓グループの無給時3日目, 3d, および第2飢餓グループの無給時4日目, 4d) と給餌群と比較してトリグリセライド量は低くなった。リン脂質量は無給餌期間が長くても (第1飢餓グループの3d および第2飢餓グループの4d), 同一体長であれば給餌群と大差がなかった。

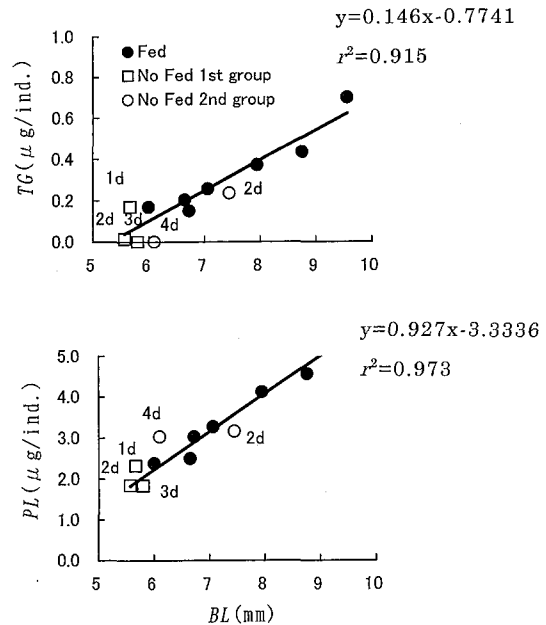


Fig. 3-5. The triglycerides (TG; top) and phospholipids (PL; bottom) vs. body length (BL) of the larvae. The numbers with d indicate the starved duration (day).

給餌グループのトリグリセライド (TG) およびリン脂質量 (PL) と BL の間には以下のような線形関係があった。

$$TG = 0.146 BL - 0.7741 \quad (r^2 = 0.915, p < 0.01)$$

$$PL = 0.927 BL - 3.3336 \quad (r^2 = 0.973, p < 0.01)$$

c. 考察

トリグリセライドは体内貯蔵脂質の主要な成分であり, 短期間にエネルギーが必要となきに使われる

(Håkanson 1989a, b, Håkanson 1993)。無給餌期間がより長い場合、トリグリセライド量は同一体長でも無給餌期間が短い場合と比較して低い値になるので。同一体長仔魚間のトリグリセライド量を比較することにより栄養状態の比較が可能である。また、厳しい飢餓状態にあるか否かの判定もできる。一方、リン脂質は厳しい飢餓状態において若干使用されるとはいえ、細胞膜の構成成分であり本質的には細胞量の指標であるので、飢餓の影響を受けにくい (Håkanson 1989a, b, Håkanson 1993)。従って、リン脂質をもってマイワシ仔魚の栄養状態の指標とするのは不適切であると判断される。

なお、細胞当たりのリン脂質量が一定であると仮定すると、トリグリセライド量 (TG) のリン脂質量 (PL) に対する比 (TG/PL) は、細胞量あたりの貯蔵エネルギー量の指標、すなわち、飢餓耐性の強さを示す指標と考えられる。給餌グループの TG/PL 比と BL の間には正の相関があり ($TG/PL = -0.029 + 0.015 BL, r^2 = 0.84, p < 0.01$)、体長の増加につれ TG/PL 比が増加し飢餓耐性が増す。無給餌でも大型仔魚が長期間生残可能であるのは細胞当たりの貯蔵エネルギー量が小型仔魚と比較して多いことが一因であると考ええる。

3. 黒潮とその沖合域に分布するマイワシ仔魚の栄養状態および成長の特性

黒潮と沖合域に分布するマイワシ仔魚の栄養状態と成長の特性を検討した (Zenitani 1999)。

a. 材料と方法

仔魚標本および海洋環境観測を1992年3月に実施した。調査海域の位置は事前調査の結果 (Fig. 3-6, 菊地他 1992b) を参考に、ある程度成長した仔魚が分布する海域を選定した。採集海域を便宜的に表層流の速さと200 m 水深水温により、2つの海域に区分した。1つは黒潮域 (表層流速さ2ノット以上)、その他は沖合域 (表層流速さ2ノット未満, 200 m 水深水温 17°C 以上) である (Table 3-3, Fig. 3-7)。

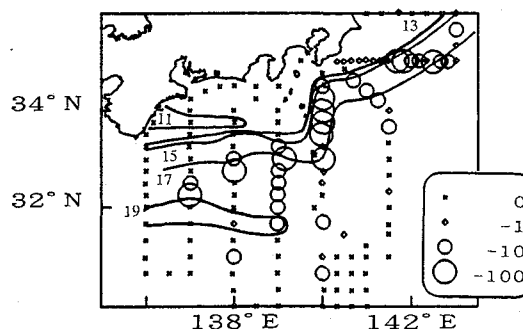


Fig. 3-6. Distribution density of early sardine larvae off eastern Japan observed in a trial cruise during February-March 1992 (after Kikuchi *et al.* 1992). Open circles indicate distribution density of early sardine larvae (ind./m²). Continuous lines indicate the temperature isotherms at 200 m depth.

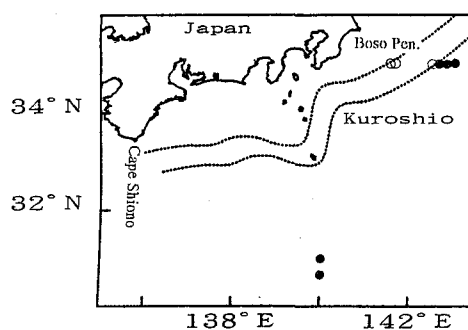


Fig. 3-7. Sampling localities. Open circles, main Kuroshio current area; closed circles, offshore area on the opposite side of the Kuroshio. The location of the Kuroshio current is indicated as between the dotted lines (after Kikuchi *et al.* 1992).

海洋観測：表層流および水温の測定は各々ドブラー流速計 (古野 CI-70), CTD (Niel Brown) で実施した。表層のクロロフィル a 濃度を観測した。クロロフィル a 濃度測定用の海水試料をバケツ採水し, 200 ml の海水を Whatman GF/C フィルターで濾過後, 冷凍保存, その後実験室に持ち帰り, N, N-dimethylformamide でフィルター上のクロロフィル a を抽出し (Suzuki and

Table 3-3. Sampling date of sardine larvae from the Kuroshio current and its offshore area in 1992

Station	Data	Location		Temperature (°C)		Surface Current		Site	No. of larvae	BL (mm)		Age (d)		Density (number/m²)	Chlorophyll a (µg/l)
		lat.	long.	surface	200 m	Direction (°)	Speed (Knot)			min.	max.	min.	max.		
1	12 Mar.	35° 00'	141° 40'	17.1	14.2	9	2	Main	16	6.7	9.1	6	17	109.9	0.27
2	12 Mar.	35° 00'	141° 50'	18.8	15.1	49	4	Main	21	6.7	12.6	9	18	140.2	1.33
3	13 Mar.	34° 59'	142° 29'	18.8	17.3	59	3	Main	15	8.0	10.2	7	15	148.7	0.49
4	13 Mar.	34° 59'	142° 39'	18.9	17.6	32	2	Offshore	17	8.0	11.3	11	19	61.3	0.33
5	13 Mar.	34° 59'	142° 49'	18.7	17.5	155	1	Offshore	13	8.1	12.2	11	19	86.3	0.25
6	13 Mar.	35° 00'	143° 00'	17.8	17	280	1	Offshore	1	11.0	—	16	—	0.5	0.19
7	2 Mar.	30° 40'	140° 00'	19.0	17.9	325	0	Offshore	56	9.6	15.2	12	22	61.2	0.40
8	2 Mar.	31° 00'	140° 00'	18.9	17.9	170	0	Offshore	3	9.2	11.5	10	18	7.3	0.30

Ishimaru 1990), 蛍光法によりクロロフィル *a* 濃度を測定した (Yentsch and Mentzel 1963)。

仔魚採集: 仔魚は網口に 1 m 当たりの回転数が既知の濾水計を網口部, 網口外に装着したボンゴネット (口径 70 cm, 網目幅 0.335 mm) により夜間に採集した。曳網方法は森 (1992b) にしたがって水深 100 m をネットの目標到達水深とし, 海表面まで毎秒 1~2 m の速さの斜め曳網を行った。小西 (1980a) によればこの曳網水深でマイワシ仔魚の分布水深を十分に網羅しているという。

ボンゴネットには 2 つのネットを装着する。そのうちの片方のネット標本は脂質分析用に採集直後 -80°C の超低温冷凍庫に保管した。もう 1 つのネットの標本は, 5~10% の海水ホルマリンで保存した。海水ホルマリンで保存した標本はマイワシ仔魚の分布密度を計数するために用いた。Smith and Richardson (1977) に従いボンゴネットの濾過海水量とネットの最大到達水深を用いてマイワシ仔魚の分布密度を 1 m² 当たり存在数で表した。

$$C_i = \frac{X_i}{(R_i/r)a} L_i \quad (3-1)$$

ここで,

C_i : i 採集点における 1 m² 当たりマイワシ仔魚採集密度 (個体/m²),

X_i : i 採集点におけるネット 1 曳網当たりマイワシ仔魚採集数 (個体),

r : 無網試験時の網口部装着の濾水計の 1 m 当たり回転数 (回転数/m),

R_i : i 採集点における網口部装着の濾水計の観測回転数 (回転数),

L_i : i 採集点におけるネットの最大到達水深 (m),

a : ネットの網口面積 (m²)。

マイワシ仔魚の脂質分析: 本項で使用した脂質分析法は前項で用いた方法を改良したものであり, 仔魚 1 個体での測定が可能である。また, 脂質分析の処理を施した仔魚から耳石を摘出できるので, 耳石を用いた成長解析も可能である (鈴木他 1994)。

脂質分析用に冷凍保存した標本を研究室に持ち帰り解凍後, 仔魚を 1 個体ずつ選別し体長を精度 0.1 mm まで実体顕微鏡下で測定した。仔魚の選別作業は 4°C に冷却した海水中で行い 1 標本の処理時間は 20~30 分以内とした。

スクリーキャップ付のガラス瓶に 5 ml のクロロフォルム:メタノール混合液 (2:1) を入れこの抽出液中に体長を測定した仔魚を 1 個体ずつ浸漬した。1 日に 2 度軽く振盪しながら 4~10°C の冷蔵庫に 5 日間放置した。抽出液中から仔魚を取り出した後, 抽出液をトリグリセライド, リン脂質分析用にそれぞれ 4:1 に分割した。さらに, 各抽出液は減圧エバポレータで蒸発させ

た後, 50 μ l のエタノール:エーテル混合液 (3:1) を加えた。トリグリセライド分析用試料にはトリグリセライド G-テストワコー試薬を 2 ml を加え, 37°C で 10 分インキュベートし発色させ, 分光光度計 (日立 U-3210) を用い測定波長 505 nm で吸光度を測定した。リン脂質分析用試料にはリン脂質 C-テストワコー試薬を 2 ml 加え, 37°C で 5 分インキュベートし発色させ, 分光光度計を用い測定波長 600 nm で吸光度を測定した。トリグリセライドとリン脂質それぞれの測定吸光度にはそれぞれの量に対応する検量線を測定時毎に作成し, それぞれの含有量に換算した。ここでの標準液はトリグリセライドはトリオレイン, リン脂質はホスファチジルコリンを用いた。

耳石処理と成長解析: 脂質抽出後の仔魚体から耳石 (扁平石) を摘出後, 生物顕微鏡にビデオカメラとパーソナルコンピュータを組み合わせて構成した耳石日輪計測システム (ラトック) を用いて日周輪数を計数した。生物顕微鏡の倍率は 600 もしくは 1000 倍であった。さらに耳石日輪計測システムを用いて耳石中心 (核) から各日周輪までの距離を計測した。

マイワシ耳石の 1 つ扁平石にはふ化後 3 日目以降日周輪が形成されるので (Hayashi *et al.* 1989), 日周輪数に 2 を加えたものを仔魚の日齢とした。採集前 3 日間の仔魚の成長率をそのサイズでの直近の成長率 (Gr) とした。 Gr を推定するため Biological Intercept 法 (Suthers and Frank 1989, Campana 1990) の原理を用いた。Biological Intercept 法は耳石半径-体長関係と耳石半径-体長関係が始まる点として経験的に得られる生物学的に妥当な体長を用いて, 各日齢時の体長を逆算する方法である。 Gr の計算は以下の式によった。なお, 以下の式は耳石半径-体長関係が線形であることを前提とする。

$$(BL_c - BL_{c-3d}) : (BL_c - BL_f) = OR_3 : OR \quad (3-2)$$

より

$$Gr = \frac{BL_c - BL_{c-3d}}{3} = OR_3 \frac{BL_c - BL_f}{3 OR} \quad (3-3)$$

ここで,

BL_c : 採集時の体長,

BL_{c-3d} : 採集時 3 日前の体長,

BL_f : 耳石形成時の体長, 5.7 mm (松岡・三谷 1989),

OR_3 : 耳石外縁 3 本分の広さ,

OR : 耳石半径 (耳石中心 (核) から縁辺までの距離)。

b. 結果

海況: マイワシ仔魚が採集された観測点の海況を Table 3-3 に示した。黒潮域の各観測点における表層水温, 200 m 深水温の範囲はそれぞれ 17.1~18.8°C, 14.2~17.3°C であった。表層流の速さの範囲は 2.3~3.8 ノット

であった。表層でのクロロフィル *a* 濃度の範囲は 0.27 ~ 1.33 $\mu\text{g/l}$ であった。黒潮流軸は観測点 2 付近にあり、この観測点はクロロフィル *a* 濃度が最も高い観測点であった。沖合域の各観測点における表層水温、200 m 深水温の範囲はそれぞれ 17.8~19.0°C, 17.0~17.9°C であった。表層流速の範囲は 0.1~1.6 ノットであった。表層でのクロロフィル *a* 濃度の範囲は 0.19 ~ 0.40 $\mu\text{g/l}$ であった。

マイワシ仔魚：黒潮域の 3 観測点でマイワシ仔魚を採集した。沖合域では 5 観測点でマイワシ仔魚を採集した。黒潮域で採集されたマイワシ仔魚の体長および日齢の範囲はそれぞれ 6.7~12.6 mm, 6~18 日齢であった。沖合域で採集されたマイワシ仔魚の体長および日齢の範囲はそれぞれ 8.0~15.2 mm, 10~22 日齢であった (Table 3-3)。黒潮域におけるマイワシ仔魚の体長および日齢のモードはそれぞれ 9.0 mm, 13 日齢。沖合域での仔魚の日齢組成は 13~21 日齢までほぼ均一な分布であったが、体長組成は 10 mm と 13 mm の 2 つのピークが存在した。沖合域で採集した仔魚は黒潮域で採集した仔魚よりも体長が大きく、ふ化からの日数がより経過していた (Fig. 3-8, *t* 検定, $p < 0.05$)。仔魚の分布密度は黒潮域で 109.9~148.7 個体/ m^2 , 沖合域で 0.5~86.3 個体/ m^2 であり、黒潮域での分布密度が沖合域と比較して高かった (Table 3-3)。

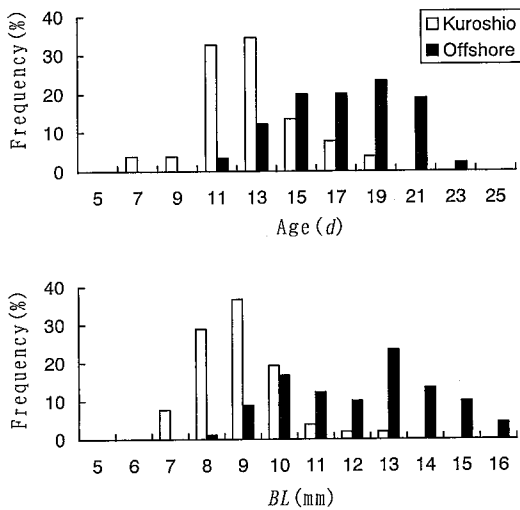


Fig. 3-8. Frequency distributions of age (*top*) and body length (*bottom*) of sardine larvae collected at the three main Kuroshio current stations (open histogram) and the five offshore stations (closed histogram) in the March 1992 cruise.

脂質と成長率：体長 15 mm までは体長 (*BL*) が増加するにつれリン脂質量 (*PL*) およびトリグリセライド量 (*TG*) とともに増加する傾向があった (Fig. 3-9)。 *PL* と

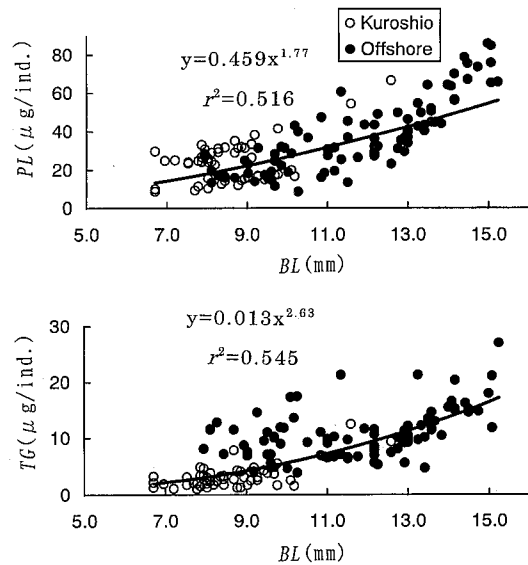


Fig. 3-9. Phospholipid (*PL*) and triglyceride (*TG*) in micrograms per larva, against body length (*BL*) for sardine larvae collected at the three main Kuroshio Current stations (open circles) and the five offshore stations (closed circles) in the March 1992 cruise. *PL* and *TG* values are equivalent to 1 μg of phosphatidylcholine and 1 μg of triolein, respectively.

BL の関係は累乗式で近似できた ($PL = 0.459 BL^{1.77}$, $r^2 = 0.512$, $p < 0.01$)。 *TG* と *BL* の関係も累乗式で近似できた ($TG = 0.013 BL^{2.63}$, $r^2 = 0.545$, $p < 0.01$)。

Fig. 3-9 から判断して、沖合域で採集された体長 8~9 mm 階級の仔魚の *PL* は黒潮域で採集されたそれとは差がなかった。しかし沖合域で採集された体長 8~9 mm 階級の *TG* は黒潮域で採集されたものよりも高い値を示した (Mann-Whitney の *U* 検定, $p < 0.01$)。

全標本個体についての耳石半径-体長関係を Fig. 3-10 に示した。耳石半径と体長の間には線形関係があった ($BL = 0.182OR + 5.72$, $r^2 = 0.868$, $p < 0.01$)。また、

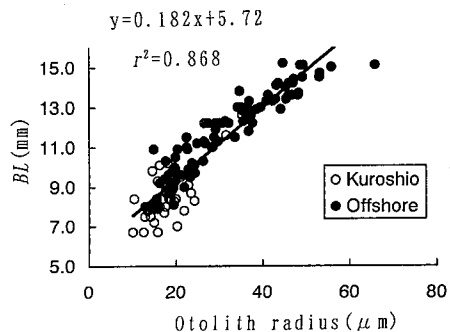


Fig. 3-10. Linear relationship of larval body length (*BL*) against maximum otolith radius for early larvae from the main Kuroshio current stations (open circles) and offshore stations (closed circles).

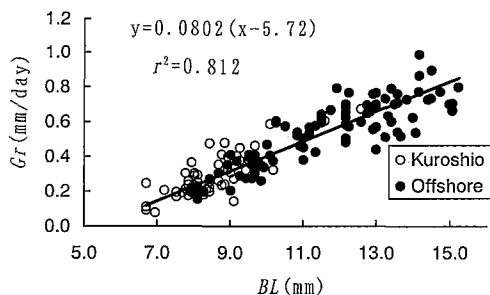


Fig. 3-11. 3-day recent growth rate (Gr) against standard length (BL) for sardine larvae collected at the three main Kuroshio current stations (open circles) and the five offshore stations (closed circles) during the March 1992 cruise.

回帰直線の y 切片は松岡・三谷 (1989) が示した耳石形成時の体長とほぼ一致していた。 Gr は体長 15 mm までは体長が増加するにつれて増加する傾向があり (Fig. 3-11), Gr と BL の関係を直線式で近似できた ($Gr = 0.0802 (BL - 5.72)$, $r^2 = 0.812$, $p < 0.01$)。

c. 考察

Watanabe and Kuroki (1997) は九州沿岸のシラス漁場で採集したマイワシ仔稚魚について、その成長率は全長 10.8~11.8 mm 以降減少すると報告している。しかし、本項で示したように全長 6~15 mm までには成長率の減少はみられず、むしろ大型仔魚になるほど日間成長率が大きくなった (Fig. 3-11)。九州西岸において漁獲された当歳魚を用いた Ohshimo *et al.* (1997) の結果でも体長 18 mm に相当するふ化後 40 日前後に成長率の低下を示す耳石輪紋間隔の減少が観察されている。Matsuoka (1997) でも体長 18 mm がマイワシの変態開始期にあたること示されており、成長様式の違いはこの時期以降に起こると考える。

Håkanson (1989a) は北米太平洋岸に分布するカタチワシの PL と BL の関係を指数式で近似している。しかし、リン脂質は細胞膜の構成成分であり細胞量の指標 (Håkanson 1989a) であるので魚類の体長-体重関係で使用されアロメトリー式と同様に PL と BL の関係は累乗式で近似することが適当と考えられる。また、 OR が BL と線形関係にあるので PL と OR の関係も累乗式で近似することが可能である (Fig. 3-12)。

飼育実験で TG が 0 値を示すときは飢餓状態が長く続き回復不能な状態の仔魚であることを示した (Zenitani 1995)。しかし、本研究における天然仔魚サンプルの TG を見る限りにおいては死にいたるほどの飢餓状態にある仔魚は見つからなかった。RNA/DNA を用いた Kimura *et al.* (1996) の結果でもマイワシ仔魚の飢餓による死亡の確率は黒潮と沿岸域においてはほとんど無視できる

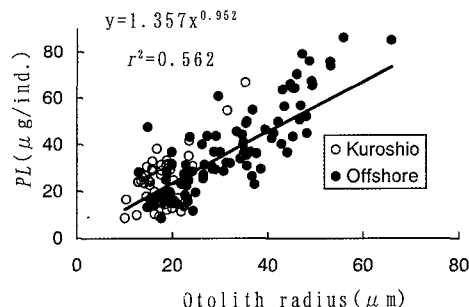


Fig. 3-12. Relationship between the amount of phospholipid (PL) and otolith radius for sardine larvae collected at the three main Kuroshio current stations (open circles) and the five offshore stations (closed circles) during the March 1992 cruise. PL values are equivalent to $1 \mu\text{g}$ of phosphatidylcholine.

ほど小さい確率と判断されている。しかしながら、体長 8~9 mm 階級の TG には明らかに水域間での相違がある (Fig. 3-9)。この相違が何に起因するかを検討するために、観測点毎の TG と海況等について相関分析を行った。選択した変数は以下のとおりである。

- x1: TG ,
- x2: 表面水温,
- x3: 表層でのクロロフィル a 濃度,
- x4: マイワシ仔魚の分布密度。

最も高い相関は x1 と x4 の間に見出され (Table 3-4, Fig. 3-13), マイワシ仔魚の分布密度と栄養状態 (TG) 間には負の相関関係があった。なお、9 mm 階級では仔魚の分布密度が低いときに回帰直線から外れた点が存在した (Fig. 3-13)。前項で示したように体サイズが大き

Table 3-4. Correlation coefficient between TG and station variables (TG amount of triglyceride for each larval sardine; $Temp$ sea surface temperature; Chl surface chlorophyll a concentration; $Density$ distribution density of the sardine larvae; ** $p < 0.01$).

8.0–8.9 mm BL size-class				
Variables	TG	$Temp$	Chl	$Density$
TG	1			
$Temp$	0.371	1		
Chl	-0.272	0.454	1	
$Density$	-0.734**	0.120	0.607	1
9.0–9.9 mm BL size-class				
Variables	TG	$Temp$	Chl	$Density$
TG	1			
$Temp$	0.280	1		
Chl	-0.322	0.129	1	
$Density$	-0.545**	0.002	0.526	1

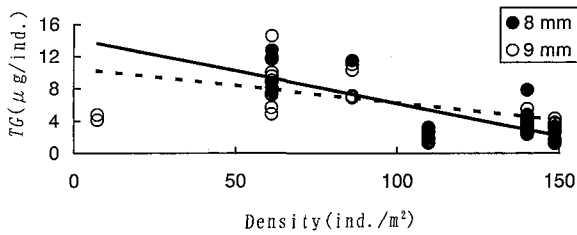


Fig. 3-13. Relationship between the amount of triglyceride (TG) and distribution density of sardine larvae: 8 mm BL size-class (closed circles); 9 mm BL size-class (open circles). The solid line indicates the regression between the distribution density of the sardine larvae (Dn) and the amount of triglyceride (TG_1) of 8 mm BL size-class larvae ($TG_1 = -0.0802 Dn + 14.21$, $r^2 = 0.539$, $p < 0.01$). The dotted line indicates the regression between the distribution density of the sardine larvae (Dn) and the amount of triglyceride (TG_2) of 9 mm BL size-class larvae ($TG_2 = -0.0424 Dn + 10.479$, $r^2 = 0.297$, $p < 0.01$). TG values are equivalent to 1 μg of triolein.

い仔魚は無給餌でも、体サイズが小さい仔魚と比較して長期間生残可能である。回帰直線から外れた点は生き残った数少ない仔魚の栄養状態を測定した可能性がある。Matsushita *et al.* (1988) によるとマイワシ仔魚の採集仔魚数に対する摂餌個体数の比（摂餌個体率）は採集仔魚の密度と反比例する。Jenkins *et al.* (1991) もクロマグロ仔魚の成長には初期餌料の競合による密度効果があることを示している。本研究で示された TG とマイワシ仔魚の分布密度の関係も、種内の餌をめぐる競合により 1 個体あたりの餌の配分量の相違から導き出された可能性がある。

一方、野外で採集した仔魚は様々な要因の減耗に合わずに生き残った「強い」個体であり、生残条件が悪い海域では栄養状態の良い個体のみが僅かに生き残ると考えると、生残条件が悪い海域で採集した仔魚の栄養状態は生残条件が良い海域で採集した仔魚と比較して良好となる可能性がある（第 4 章 2 項参照）。したがって、沖合域における仔魚の栄養状態が黒潮域と比較して良好だからといって、沖合域が黒潮と比較して仔魚の生残環境として良好であると判断はできない。生残環境の良し悪しは第 4 章 1 項で示したような同一群の仔魚分布量の変化を追跡することにより判断するべきと考える。

第 4 章 沖合域におけるマイワシ仔魚の成長、生残

第 2 章で記述したように資源変動にともなってマイワシの産卵場の拡大・縮小が観測された。本研究では産卵場のうち 16~19°C 台の表面水温帯すなわち沿岸~黒潮流路付近を資源変動に関連しない産卵場、資源量の高水準期~減少期（1985~1992年）に見られた沖合域（黒

潮の進行方向の右側に位置する海域）での産卵場を資源量変動に関連する産卵場とみなす。Watanabe *et al.* (1997) も大陸棚上 200 m 以浅の沿岸域はマイワシ本来の産卵場であり、200 m 以深の外洋域は産卵親魚資源量が極端に大きくなったときの予備的な産卵場であると示唆している。

Kasai *et al.* (1992) および Heath *et al.* (1998) は数値計算モデルを用いて産卵場の拡大に伴う仔魚の輸送および生残過程を考察した。数値計算モデルにより黒潮近辺で産出された卵の一部は沖合域に輸送されることが示されている。Shimizu *et al.* (1989) はマイワシ仔魚のタンパク質含量および RNA/DNA を黒潮よりも沿岸の海域と外側域で比較し、全長 17 mm 以下では黒潮外側域で採集された仔魚のタンパク質含量および RNA/DNA が沿岸域で採集された仔魚と比較して小さいことを、Nakata *et al.* (1995) は沖合域の溶存態栄養塩量、クロロフィル a 量、植食性および雑食性小型カイアシ類の生産力が沿岸域、黒潮縁辺域のそれらと比べて低いこと、沖合域においては 2 次生産力に対する肉食性動物プランクトンの摂食圧が黒潮流域や黒潮縁辺域に比べて高いことを指摘している。これら既往の知見は沖合域がマイワシ仔魚にとって初期生残条件の悪い海域であることを示している。したがって、沖合域に輸送された仔魚の生残の可能性が低いことが予想されてきた。しかし、沖合域におけるマイワシ仔魚の生残過程について実証的な例を示したのは、Nakata *et al.* (1995) がマイワシの初期餌料に関する研究例を示すなかで部分的に示したのみである。

1. 黒潮の沖合域で採集した仔魚の生残および成長

輸送される過程での仔魚コホートの成長、生残過程の実態を把握する方法の 1 つとして、魚卵や仔稚魚の濃密パッチを漂流ブイなどで標識し、同一水塊内の卵、仔魚を経時的に採集し、その仔魚群の体長組成および分布密度の経時変化を追跡し、成長量、生残率を推定する方法がある (Fortier and Leggett 1985, Heath and MacLachlan 1987, Heath and Rankine 1988, Davis *et al.* 1991)。しかし、水塊内の仔魚総数の経時変化量を生残率推定の基礎とする場合、漂流途中で添加されるふ化仔魚数によって大きな誤差を生じかねない。そのため日齢-体長関係を用いて各日齢毎に標識水塊内の仔魚の死亡率を推定することにより添加による誤差を取り除く方法が考案されている (Owen *et al.* 1989)。

黒潮沖合域のマイワシ仔魚パッチを漂流系で標識し、標識水塊内からの逸出についてはほぼ無視できるという前提のもと、同一パッチの同一コホートを追跡することにより仔魚の成長率、生残率を解析し黒潮沖合域に輸送された仔魚の生残の可能性について検討した (Zenitani

et al. 1996)。

a. 材料と方法

仔魚の採集は Fig. 4-1 に示した黒潮沖合域でおこなった。マルナカネットの水深 150 m から海表面までの鉛直曳網を繰り返して大量の仔魚 (>1000個体/m²) が採集された 30°30'N, 140°00'E の観測点でレーダブイと表層の流れを受ける幅 3 m, 長さ 5 m のドロッグを繋いだ漂流系 (下田他 1993) を 1991年 3月 15日に投入し, 1991年 3月 18日に 30°03'N, 140°01'E で回収した。漂流系追跡中に 3つの夜間採集点シリーズ (Oa, Ob, Oc) を設定した。

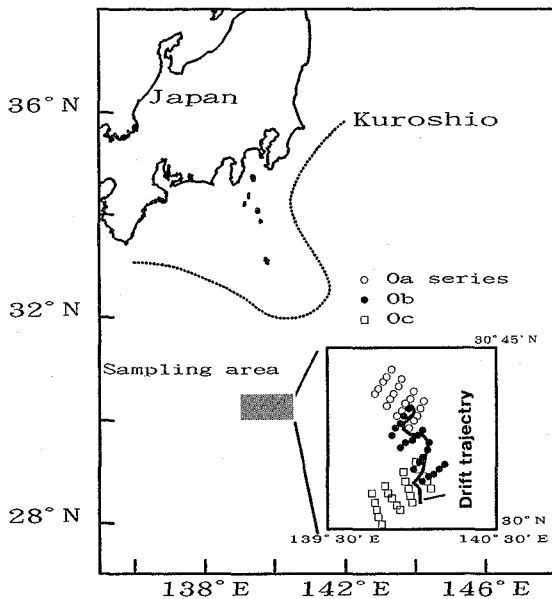


Fig. 4-1. Sampling area of early-stage larvae of Japanese sardine. The heavy line in the sampling area submap indicates the drift trajectory of the radar buoy in the period of sampling, and the broken line indicates the axis of the Kuroshio Current. Oa (0 days elapsed), Ob (1 days elapsed) and Oc (2 days elapsed).

Oa: 漂流系投入直後 ($d=0$)

Ob: 漂流系投入後 1 日目 ($d=1$)

Oc: 漂流系投入後 2 日目 ($d=2$)

ここで, d は漂流系追跡経過日数。それぞれの観測点シリーズは漂流系近くに, 標識水塊内全体の仔魚数を把握できるよう十分な広がり (0 採集点を含む) をもつ, 20採集点を配置した。各シリーズ内の観測点は 2 マイル間隔で配置した。

流向・流速データ (0, 10, 50, 100 m 水深) は漂流系追跡中ドブラー流速計 (古野 CI-70) により連続的に測定した。0~150 m 水深の水温, 塩分は CTD (Niel Brown) によりブイ直近で昼間に観測した。

仔魚は網口に 1 m 当たりの回転数が既知の濾水計を装着した改良型ノルパックネット (口径 45 cm, 網目幅 0.33 mm) をメガネ型フレームで連結したもので採集した。このネットを水深 150 m から海表面まで毎秒 1 m の速さで鉛直曳網した。全長 10 mm 以上の仔魚は尾鰭や脊索末端の屈曲が発達し (内田他 1958), 遊泳能力が急速に増加するので, 改良型ノルパックネットの全長 10 mm より大きい仔魚に対する採集効率は極端に低い (森 1992a)。全長 10 mm より大きい仔魚は生残率推定計算から除外した。

改良型ノルパックネットの標本は -80°C の冷凍保存もしくは 5~10%の海水ホルマリン保存とした。シリーズ毎の仔魚最大採集観測点の冷凍保存標本から取り出した仔魚の全長を 0.1 mm の精度まで実体顕微鏡下で測定後, 耳石を摘出した。第 3 章 3 項と同じ方法で, 耳石中の日輪数の計数を行い各仔魚の日齢を査定した。平均成長率はコホートの平均体長のシリーズ間の差から推定した。

ホルマリン保存サンプルはマイワシ仔魚の分布密度を計数するために用いた。森 (1992a) にしたがって, 各曳網毎のマイワシ採集仔魚数をネットの網口面積, 装着した濾水計の読みとり値, およびワイヤー繰り出し距離で標準化した 1 m² 当たり密度 C_{ij} を計算した。

$$C_{ij} = \frac{X_{ij}}{(R_{ij}/r)a} L_{ij} \quad (4-1)$$

ここで,

C_{ij} : j シリーズの i 採集点における 1 m² 当たりマイワシ仔魚採集密度 (個体/m²),

X_{ij} : j シリーズの i 採集点におけるネット 1 曳網当たりマイワシ仔魚採集数 (個体),

r : 無網試験時の濾水計の 1 m 当たり回転数 (回転数/m),

R_{ij} : j シリーズの i 採集点における濾水計の観測回転数 (回転数),

L_{ij} : j シリーズの i 採集点におけるネット曳網時のワイヤー繰り出し距離 (m),

a : ネットの網口面積 (m²), $a=0.159$ 。

C_{ij} を全長別採集密度に変換するため最高 50 個体を各標本中から無作為に抽出し全長を 0.1 mm まで実体顕微鏡下で計測, 全長組成をもとめ, C_{ij} で引き延ばすことにより各採集点毎の全長別採集密度を計算した。さらにシリーズ毎の全長別平均採集密度を計算, 日齢別採集密度 ($Q(d, i)$) に Tanaka (1953) の age-length key 法を用いて変換した。

分布密度の変化を利用した瞬間自然死亡率の推定: 漂流系追跡中の仔魚の瞬間自然死亡率推定のため以下の関係式を用いた。

$$Q(d, i) = Q(0, i) \exp \{-Z(i) d\} \quad (4-2)$$

$$g = (BL - BL_f) / G(BL) \quad (4-4)$$

$Z(i)$ は、(4-2) 式を対数変換後線形回帰して推定した。ここで、

$Q(d, i)$: 漂流系追跡経過日数 d 日における i コホートの分布密度 (個体/m²),

$Q(0, i)$: 漂流系追跡経過日数 0 日における i コホートの分布密度 (個体/m²),

$Z(i)$: i コホートの瞬間自然死亡係数 (day⁻¹),

d : 漂流系追跡経過日数 (day)。

成長係数分布 体長 BL のマイワシの成長率 ($G(BL)$) は耳石形成後の成長量に比例する (Fig. 3-11)。ここでも

$$G(BL) = g(BL - BL_f) \quad (4-3)$$

と仮定した。ここで、 BL_f : 耳石形成時の体長、 g は成長係数と定義する。

採集個体毎の耳石処理と成長解析を第 3 章 3 項と同じ処理、同じ計算方法で行い成長率 ($G(BL)$) をもとめた。第 3 章 3 項では魚体長を BL で示しているの、黒田 (1991) の式 ($BL = (TL + 1.598) / 1.207$) を用いて全長 (TL) を BL に変換した。漂流系追跡経過日数毎の採集個体毎の成長係数 g は

で計算した。

b. 結果

漂流系の 12 時間毎の移動距離を Table 4-1 に示した。漂流系の移動は緩慢で移動の速さは 9~37 cm/sec. であった。漂流の方向はほぼ南であった。観測海域の流速は鉛直的にほぼ均一であり、表層の流向・流速は各々南、速さ 26~46 cm/sec. であった (Table 4-2)。漂流系はほぼ表層海流に追随していた。水温および塩分の範囲は

Table 4-1. The time and location of the radar-reflecting buoy with surface drogue during the survey

Time (1991)	Location		Distance travelled (km)	Average speed (cm/s)
	N	E		
19.00 h 15 March.	30° 31.0'	139° 58.7'	0	—
7.00 h 16 March.	30° 26.8'	139° 57.8'	8	18.5
19.00 h 16 March.	30° 23.6'	139° 58.6'	4	9.3
7.00 h 17 March.	30° 17.7'	140° 04.6'	16	37.0
19.00 h 17 March.	30° 12.0'	140° 00.7'	13	30.1
7.00 h 18 March.	30° 03.8'	140° 01.7'	13	30.1

Table 4-2. Vertical distribution of the current speed and direction in the larvae-sampling areas

Layer (m)	30° 30' N, 140° 00' E		30° 20' N, 140° 00' E		30° 10' N, 140° 00' E	
	Direction (°)	Speed (cm/s)	Direction (°)	Speed (cm/s)	Direction (°)	Speed (cm/s)
0	191	41	222	26	249	41
10	193	41	223	26	247	41
50	192	41	220	26	244	41
100	191	46	222	26	247	46

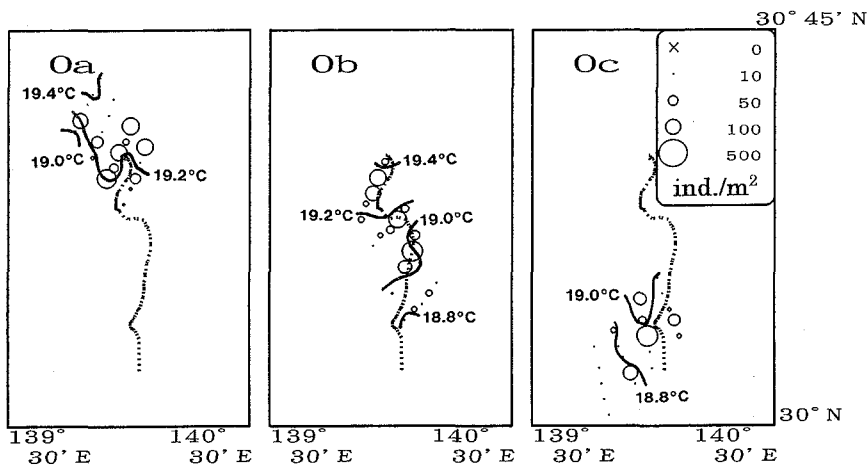


Fig. 4-2. Distribution of sardine larvae in the surface water during 15-18 March, 1991. The diameter of each circle represents the abundance of the larvae, as shown in the figure. The broken line indicates the drift trajectory of the radar buoy. Isopleths: surface temperature.

Table 4-3. Details of sampling time and estimated larval density at each station series (Oa, Ob, and Oc)

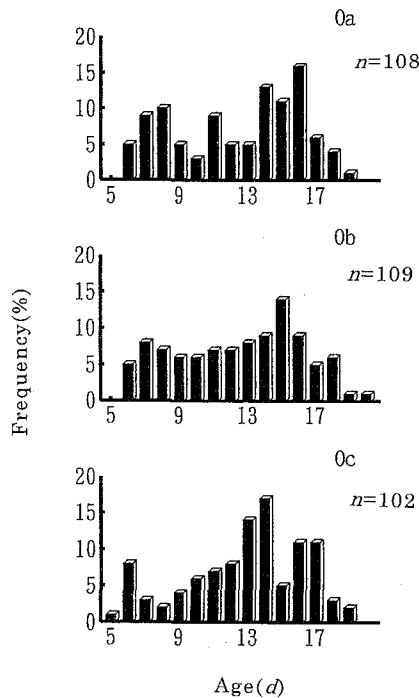
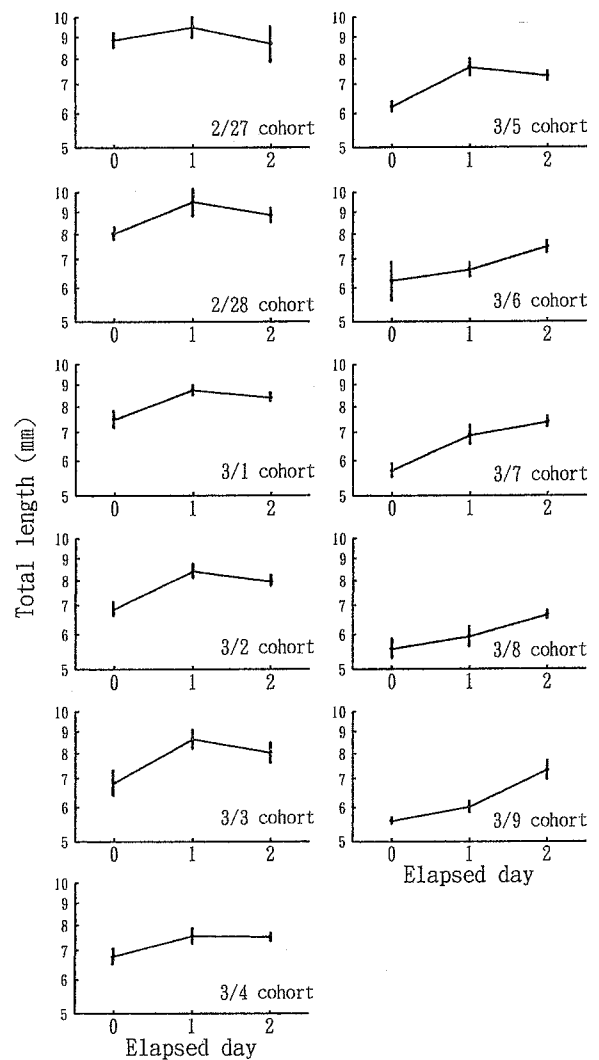
Station series	Elapsed days	Start	Finish	No. of stations	Density (number/m ²)	
					Maximum	Mean ± SE
Oa	0	19.35 h. 15 March	05.59 h. 16 March	20	6104	1452 ± 399
Ob	1	19.00 h. 16 March	06.23 h. 17 March	20	2487	788 ± 163
Oc	2	19.05 h. 17 March	03.48 h. 18 March	20	2478	400 ± 134

各々 18.8~19.4 °C, 34.85~34.87 であり, 水平, 鉛直方向いずれも 3 日間で変化は小さかった。さらに, 流動の鉛直的な変化は少なかった。これらの理由から漂流系は, 仔魚のバッチが存在する水塊を追跡できたものと判断した。

Fig. 4-2 に各シリーズ毎のマイワシ仔魚の分布密度を示した。採集時刻と全長 5~10 mm の仔魚の分布密度を Table 4-3 に示した。シリーズ Oa, Ob, Oc の全長 5~10 mm の仔魚の平均分布密度 (±標準誤差) は各々 1452 ± 399 個体/m², 788 ± 163 個体/m², 400 ± 134 個体/m² で時間経過とともに減少した。シリーズ Oa, Ob, Oc の日齢組成を Fig. 4-3 に示した。シリーズ Oa, Ob, Oc の平均日齢 (±標準誤差) は各々 11.4 ± 0.38 day, 11.5 ± 0.37 day, 11.8 ± 0.35 day であった。

各コホート毎の全長の時間経過に対する変化を Fig. 4-4 に示した。成長率は各コホート毎に平均全長の変化

をもとに計算した。 $d=0$ day において全長 5.5~6.5 mm であった仔魚 (摂餌開始直後に相当する) の日間成長率は $d=0\sim 1$ day で 0.37~1.43 mm/day。 $d=1\sim 2$ day で -0.35~1.31 mm/day であった (Fig. 4-4 の右側)。 $d=0\sim 1$ day と $d=1\sim 2$ day の成長率には大きな相違はなかった。 $d=0$ day において全長 6.5~10.0 mm

**Fig. 4-3.** Age (days after hatching) frequencies of larval sardine at station series Oa, Ob, and Oc. *N* values indicate the sample size for the station series Oa, Ob, and Oc.**Fig. 4-4.** Mean length of each cohort at station series Oa (0 days elapsed), Ob (1 days elapsed) and Oc (2 days elapsed). The vertical bars indicate the standard error.

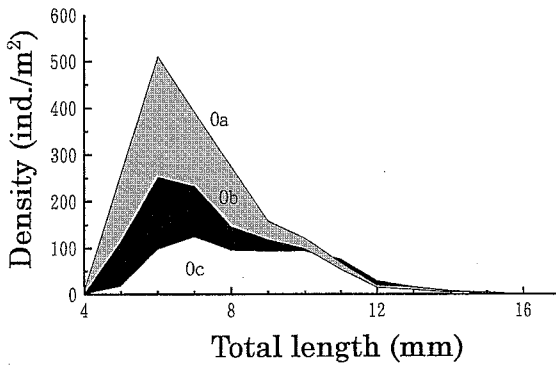


Fig. 4-5. Length frequency of larval sardine at station series Oa, Ob, and Oc.

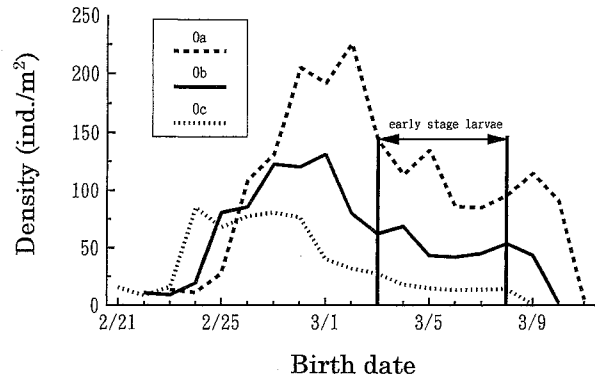


Fig. 4-6. Birth date frequencies of larval sardine at station series Oa, Ob, and Oc.

であった仔魚の日間成長率は $d=0\sim 1$ day で $0.63\sim 1.55$ mm/day。 $d=1\sim 2$ day で $-0.03\sim 0.81$ mm/day であった (Fig. 4-4 の左側)。 $d=0\sim 1$ day における成長率は $d=1\sim 2$ day における成長率よりも大きかった (Mann-Whitney の U 検定, $p<0.05$)。

体長階級毎の平均分布密度の時間経過に対する変化を Fig. 4-5 に示した。仔魚の全長範囲は $5\sim 21$ mm であり, 大部分は 12 mm 以下であった。シリーズ Oa, Ob, Oc の平均全長 (±標準誤差) は各々 7.8 ± 0.07 mm, 8.0 ± 0.08 mm, 9.0 ± 0.09 mm であった。

調査期間中に得られた age-length key を Table 4-4 に示した。age-length key により体長階級毎の平均分布密度の時間経過に対する変化を誕生日別毎の平均分布密度の時間経過に対する変化に置き換えた図を Fig. 4-6 に示した。1991年3月3日~1991年3月8日群 (全長 10 mm 未満) の瞬間自然死亡係数 (z) は (4-2) 式により各々 $0.83\sim 1.11$ day⁻¹ (Fig. 4-7), 生残率で $32\sim 42\%$ /day となった。

成長係数の分布をもとめるに先立ち, 第3章3項で示したように BL が 5.7 mm 以上の全標本個体についての耳石半径 (OR) - 体長関係を Fig. 4-8 に示した。耳石半径 - 体長関係には線形関係があった ($BL=0.133OR+$

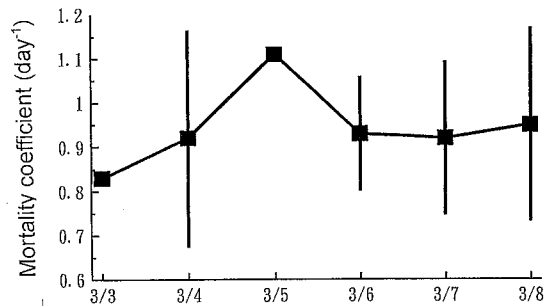


Fig. 4-7. Instantaneous mortality rate of each cohort. The vertical bars indicate the standard error.

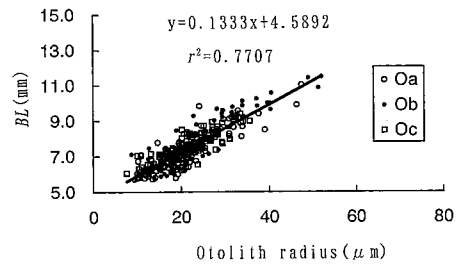


Fig. 4-8. Linear relationship of larval body length (BL) against maximum otolith radius for sardine larvae collected at station series Oa, Ob, and Oc.

Table 4-4. Age-length key for Japanese sardine larvae in the offshore region of the Kuroshio. Data are proportion of each age group (columns) within each length class (rows), for Nl fish.

Total length (mm)	Age group (days)																Sample size (NI)		
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19		20	
4-5		0.33		0.67															6
5-6	0.02	0.12	0.31	0.18	1.14	0.02	0.12		0.04	0.04	0.02								51
6-7		0.11	0.05	0.08	0.06	0.13	0.13	0.11	0.08	0.12	0.08	0.06							85
7-8		0.01	0.02	0.01	0.04	0.02	0.07	0.08	0.18	0.20	0.14	0.13	0.07		0.01				84
8-9					0.02	0.02	0.04	0.08	0.06	0.15	0.10	0.27	0.17	0.08	0.02				52
9-10								0.04	0.04	0.08	0.12	0.32	0.20	0.16	0.04				25
10-11									0.18	0.36			0.09	0.18	0.09	0.09			11
11-12													0.20	0.60			0.20		5

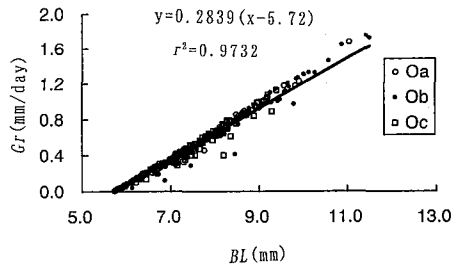


Fig. 4-9. 3-day recent growth rate (Gr) against body length (BL) in sardine larvae collected at station series Oa, Ob, and Oc.

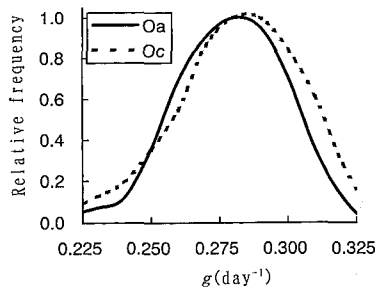


Fig. 4-10. Growth coefficient (g) frequencies of larval sardine at station series Oa and Oc.

Table 4-5. Growth rate coefficient (g ; day^{-1}) statistics by sardine larvae belonging to 3 March–8 March group at station series Oa, Ob, and Oc

Station series	Oa	Ob	Oc
Elapsed date	0	1	2
Mean	0.2736	0.2749	0.2767
Variance	0.0002146	0.0003275	0.0003316
Minimum	0.2244	0.2110	0.2233
Maximum	0.2991	0.3100	0.3066
n	45	63	68

4.59, $r^2=0.771$, $p<0.01$). Gr は BL が増加するにつれて増加する傾向があり (Fig. 4-9), Gr と BL の関係は直線式で近似できた ($Gr=0.2839 (BL-5.7)$, $r^2=0.973$, $p<0.01$). 1991年3月3日~1991年3月8日群の成長係数 (g) の頻度分布を Oa シリーズ ($d=0$), Oc シリーズ ($d=2$) について Fig. 4-10 に示した。図表現の簡便のため、成長係数の頻度分布は最大頻度で規格化して示した。成長係数分布の平均値は時間の経過につれて 0.2736 day^{-1} , 0.2749 day^{-1} , 0.2767 day^{-1} , 分散は 0.0002146 , 0.0003275 , 0.0003316 とそれぞれ大きくなった (Table 4-5)。

c. 考察

黒潮沖合域は沿岸域と比べて餌生物が少なく、捕食者が多い海域である (黒田 1991, Nakata *et al.* 1994)。また本研究と並行して実施した餌生物の分布調査によると

マイワシ仔魚の主な餌生物であるコペポダのノープリウス幼生の分布密度が時間経過とともに減少した ($46 \rightarrow 13 \text{ mg dry weight/m}^2$, Nakata *et al.* 1995)。また沖合域にまで産卵場が広がったマイワシ資源高水準期における調査ではマイワシ仔魚の栄養状態は沿岸域と比較して悪かった (Shimizu *et al.* 1989, 林他 1994)。沖合域のように餌料供給量の少ない海域に大量の仔魚が濃密に分布すると仔魚の成長や生残には不利であると考えられる。本研究において計算した黒潮沖合域の1日当たり生残率も $32 \sim 44\%/day$ であり、これは仮にある仔魚コホートの分布密度が 1000 個体/m^2 あったとしても6日間で0個体/ m^2 近くまで減少してしまうほどの値である。

なお、本研究において全長 $5.5 \sim 6.5 \text{ mm}$ の仔魚は全長 $6.5 \sim 10.0 \text{ mm}$ の仔魚にみられたような成長の停滞が見られなかった。サイズの大きい仔魚はサイズの小さい仔魚と比較して栄養をより多く蓄積できるので飢餓に対する耐性が高く (Zenitani 1995), 2日間程度では成長に遅滞があっても、飢餓や成長不良に起因する大きな減耗が起こらなかったと考える。

Meekan and Fortier (1996) は90日齢以上で体長 20 mm 以上まで生き残ったマダラ稚魚群の耳石から逆算した仔魚期の成長と、この稚魚群が浮遊仔魚であった時期に採集した仔魚群の成長を比較した。その結果、不適な環境下では、成長の速い仔魚が選択的に生き残ったとしている。本研究でも沖合域において成長係数の大きい仔魚が選択的に生き残ることを示した (Fig. 4-10)。沖合域でのマイワシ仔魚の成長-生残関係 (成長の良いものが生き残る) は、Miller (1997) が総説中に記述した directional selection の1例であると考えられる。

2. 仔魚の成長と生残条件の定式化

海洋生物の浮遊期間における生残機構を表す仮説の1つに“成長-生残”仮説がある (Ware 1975)。

“成長-生残”仮説では

- ・より大きく (bigger is better mechanism, Litvak and Leggett 1992),
- ・より速く成長 (growth rate mechanism, Ware 1975),
- ・より速く発育 (stage duration mechanism, Chambers and Leggett 1987)

する個体は生き残る確率が高いと仮定する。

Miller (1997) は体長や成長率のような特性値 (trait value) に依存した3つの生残率曲線のパターン (directional selection, stabilizing selection, disruptive selection) を想定し、選択後の特性値の事後分布のパターンを明示した (Fig. 4-11)。黒潮沖合域のマイワシ仔魚の成長係数の分布は成長の速い個体が選択的に生き残るパターンであるので、directional selection に相当する。なお、本研究では、成長の速い仔魚が選択的に生

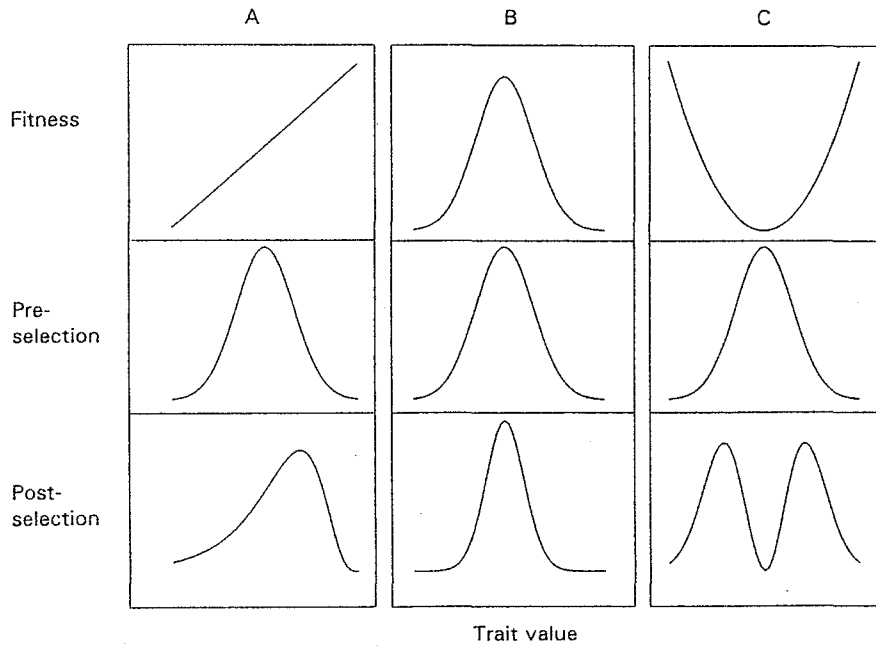


Fig. 4-11. Mode and effects of selection. Column (A) illustrates the action of directional selection, (B) stabilizing selection and (C) disruptive selection. The upper row of panels illustrates the selection function that generates the mode of selection acting. The lower two rows demonstrate the effect of the action of the selection function on the trait distribution (after Miller 1997).

き残る機構を positive directional selection と呼称する。したがって黒潮沖合域のマイワシ仔魚の生残機構は positive directional selection に相当する。

本項では、Pepin (1989) モデルおよび選択曲線理論 (山田・稲垣 1973) をもとに、黒潮沖合域で観測されたような positive directional selection による成長指標の事前分布と事後分布の関係を定式化し、仔魚の成長指標をもとに生残環境の良否を判断するときの留意点を明確にした。

a. 材料と方法

飢餓、捕食等による選択の影響を受ける前の任意のコホートの成長率、成長係数等の成長指標 (g) の分布 ($f_0(g)$) が正規密度の形をしていると仮定する (Fig. 4-12)。

$$f_0(g) = \frac{1}{\sigma_0} \phi\left(\frac{g-g_0}{\sigma_0}\right) \quad (4-5)$$

ここで、

$$\phi(x) = \frac{1}{(2\pi)^{0.5}} \exp\left(-\frac{x^2}{2}\right) \quad (4-6)$$

g_0 : 飢餓、捕食等による選択の影響を受ける前の任意のコホートの成長指標の平均、

σ_0^2 : 飢餓、捕食等による選択の影響を受ける前の任意のコホートの成長指標の分散。

g_0 は水温や餌料密度により決定され、高水温、高餌料密度ほど g_0 は大きくなると考える。

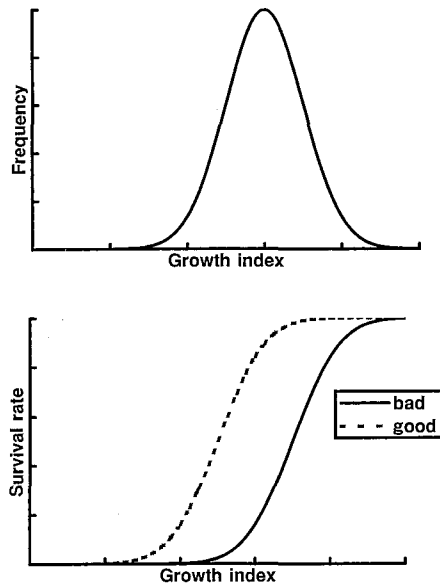


Fig. 4-12. An example of pre-selection distribution of growth rate (top) and survival rate (bottom) for a cohort of larvae in growth-survival model.

Pepin 修正モデル: Pepin (1989) は以下のような仔魚の成長-生残関係を示した。

$$S(L_0, L_1) = \exp\left\{-\int_{L_0}^{L_1} \frac{Z(L)}{G(L)} dL\right\} \quad (4-7)$$

ここで、

$S(L_0, L_1)$: 体サイズ L_0 から L_1 に成長するまでの生残

率,

$Z(L)$: 体サイズ L での減耗率,

$G(L)$: 体サイズ L での成長率。

成長率は

$$\frac{dL}{dt} = G(L) \quad (4-8)$$

であり, L_0 から L_1 に成長するまでに要する時間 ($\Delta t(L_0, L_1)$) は

$$\Delta t(L_0, L_1) = \int_{L_0}^{L_1} \frac{dL}{G(L)} \quad (4-9)$$

ここで, t は時間を示す。減耗過程を

$$\frac{dN}{dt} = -Z(L)N \quad (4-10)$$

とすると,

$$\text{Log} \left\{ \frac{N(L_1)}{N(L_0)} \right\} = - \int_{L_0}^{L_1} \frac{Z(L)}{G(L)} dL \quad (4-11)$$

∴

$$N(L_1) = N(L_0) \exp \left\{ - \int_{L_0}^{L_1} \frac{Z(L)}{G(L)} dL \right\} \quad (4-12)$$

ここで,

$N(L_0)$: 体サイズ L_0 になった時点でのコホート中の
個体数,

$N(L_1)$: 体サイズ L_1 になった時点でのコホート中の
個体数。

したがって,

$$\begin{aligned} S(L_0, L_1) &= \frac{N(L_1)}{N(L_0)} \\ &= \exp \left\{ - \int_{L_0}^{L_1} \frac{Z(L)}{G(L)} dL \right\} \end{aligned} \quad (4-13)$$

マイワシの成長率 ($G(L)$) は耳石形成後の体長の増加に比例し ($G(L) = g(L - BL_f)$, g を成長係数と定義する), L_0 から L_1 に成長するまでの減耗率 ($Z(L)$) は一定 ($Z(L) = z$, z は瞬間自然死亡係数) とすると,

$$\begin{aligned} S(L_0, L_1) &= \exp \left\{ - \int_{L_0}^{L_1} \frac{z}{g(L - BL_f)} dL \right\} \\ &= \left(\frac{L_1 - BL_f}{L_0 - BL_f} \right)^{-z/g} \end{aligned} \quad (4-14)$$

選択を受ける前の成長係数の確率分布は生残率 ($S(L_0, L_1)$) により選択を受け, 選択後の成長係数の確率分布は, ベイズの定理により以下ようになる。

$$f_i(g) \propto S(L_0, L_1) f_0(g) \quad (4-15)$$

ここで,

$f_0(g)$: 飢餓, 捕食等による選択の影響を受ける前の成長係数の確率分布,

$f_i(g)$: 飢餓, 捕食等による選択の影響を受けた後の成長係数の確率分布。

選択曲線モデル1: 成長の良好な仔魚は活動性が高く, 捕食者からの攻撃を回避することが可能であり, 成長指標が高くなるにつれて生残率も高まると考え, 飢餓, 捕食等による選択性を示す関数 $Q(g)$ として正規分布関数 Φ を仮定した。

$$Q(g) = \Phi \left(\frac{g - g_c}{\sigma_c} \right) \quad (4-16)$$

ここで,

$$\Phi(x) = \frac{1}{(2\pi)^{0.5} \sigma_c} \int_{-\infty}^x \exp \left(-\frac{y^2}{2} \right) dy \quad (4-17)$$

g_c , σ_c^2 は選択曲線のパラメータを示す。 g_c が大きい時には成長指標が低い個体が生き残る確率が減少するので, g_c は生残条件を示し, g_c が大ならば生残条件が厳しい環境であることを示す (Fig. 4-12)。なお σ_c^2 は選択率のばらつきを示す。選択の影響を受けた後のコホートの成長指標 (g) の分布 ($f_i(g)$) は

$$f_i(g) = f_0(g) Q(g) / \int_{-\infty}^{\infty} f_0(g) Q(g) dg \quad (4-18)$$

ここで,

$$F_0(g) = \int_{-\infty}^g f_0(x) dx \quad (4-19)$$

とおくと

$f_0(g) dg = dF_0(g)$ であるので, (4-18) 式の分母は

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^{\infty} f_0(g) Q(g) dg &= \int_{-\infty}^{\infty} Q(g) dF_0(g) \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{(2\pi)^{0.5} \sigma_c} \exp \left\{ -\frac{(y - g_c)^2}{2\sigma_c^2} \right\} dy dF_0(g) \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{g - g_c} \frac{1}{(2\pi)^{0.5} \sigma_c} \exp \left(-\frac{w^2}{2\sigma_c^2} \right) dw dF_0(g) \end{aligned} \quad (4-20)$$

ここで,

$$H(g - g_c) = \int_{-\infty}^{g - g_c} \frac{1}{(2\pi)^{0.5} \sigma_c} \exp \left(-\frac{w^2}{2\sigma_c^2} \right) dw \quad (4-21)$$

とおくと

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^{\infty} f_0(g) Q(g) dg &= \int_{-\infty}^{\infty} H(g - g_c) dF_0(g) \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} \{1 - H(g_c - g)\} dF_0(g) \\ &= 1 - \int_{-\infty}^{\infty} H(g_c - g) dF_0(g) \\ &= 1 - \int_{-\infty}^{\infty} H(g_c - g) f_0(g) dg \end{aligned} \quad (4-22)$$

ここで,

$$\int_{-\infty}^{\infty} H(g_c - g) f_0(g) dg \quad (4-23)$$

は $H(g_c - g)$ と $f_0(g)$ のたたみこみ (convolution) であり

$$\begin{aligned} & \int_{-\infty}^{\infty} f_0(g) Q(g) dg \\ &= 1 - (H * f_0)(g_c) \\ &= 1 - \int_{-\infty}^{g_c} \frac{1}{(2\pi)^{0.5} (\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}} \exp\left\{ \frac{-(y-g_0)^2}{2(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)} \right\} dy \\ &= 1 - \Phi\left\{ \frac{g_c - g_0}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}} \right\} \\ &= \Phi\left\{ \frac{g_0 - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}} \right\} = (a) \end{aligned} \quad (4-24)$$

したがって

$$f_1(g) = \frac{1}{\sigma_0} \phi\left\{ \frac{g-g_0}{\sigma_0} \right\} \Phi\left\{ \frac{g-g_c}{\sigma_c} \right\} / (a) \quad (4-25)$$

となる。

$f_1(g)$ の積率母関数 $M_1(t)$ は

$$\begin{aligned} M_1(t) &= \int_{-\infty}^{\infty} \exp(tg) f_1(g) dg \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} \exp(tg) \frac{1}{\sigma_0} \phi\left\{ \frac{g-g_0}{\sigma_0} \right\} \Phi\left\{ \frac{g-g_c}{\sigma_c} \right\} dg / (a) \end{aligned} \quad (4-26)$$

ここで, (4-26) 式の分子は

$$\begin{aligned} & \int_{-\infty}^{\infty} \exp(tg) \frac{1}{\sigma_0} \phi\left\{ \frac{g-g_0}{\sigma_0} \right\} \Phi\left\{ \frac{g-g_c}{\sigma_c} \right\} dg \\ &= \frac{1}{(2\pi)^{0.5} \sigma_0} \int_{-\infty}^{\infty} \exp\left[\frac{-\{(g-g_0)^2 - 2\sigma_0^2 t g\}}{2\sigma_0^2} \right] \\ & \quad \cdot \Phi\left\{ \frac{g-g_c}{\sigma_c} \right\} dg \\ &= \exp\left(\frac{\sigma_0^4 t^2 + 2g_0 \sigma_0^2 t}{2\sigma_0^2} \right) \\ & \quad \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{(2\pi)^{0.5} \sigma_0} \phi\left\{ \frac{g-(g_0 + \sigma_0^2 t)}{\sigma_0} \right\} \Phi\left\{ \frac{g-g_c}{\sigma_c} \right\} dg \end{aligned} \quad (4-27)$$

ここで,

$$F_{01}(g) = \int_{-\infty}^{g-(g_0 + \sigma_0^2 t)} f_0(x) dx \quad (4-28)$$

とおくと

$$\begin{aligned} & \exp\left(\frac{\sigma_0^4 t^2 + 2g_0 \sigma_0^2 t}{2\sigma_0^2} \right) \\ & \quad \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{(2\pi)^{0.5} \sigma_0} \phi\left\{ \frac{g-(g_0 + \sigma_0^2 t)}{\sigma_0} \right\} \Phi\left\{ \frac{g-g_c}{\sigma_c} \right\} dg \\ &= \exp\left(g_0 t + \frac{\sigma_0^2 t^2}{2} \right) \int_{-\infty}^{\infty} \Phi\left\{ \frac{g-g_c}{\sigma_c} \right\} dF_{01}(g) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} &= \exp\left(g_0 t + \frac{\sigma_0^2 t^2}{2} \right) \int_{-\infty}^{\infty} \left[1 - \Phi\left\{ \frac{g_c - g}{\sigma_c} \right\} \right] dF_{01}(g) \\ &= \exp\left(g_0 t + \frac{\sigma_0^2 t^2}{2} \right) \left[1 - \int_{-\infty}^{\infty} \Phi\left\{ \frac{g_c - g}{\sigma_c} \right\} dF_{01}(g) \right] \end{aligned} \quad (4-29)$$

ここで,

$$u = \frac{g}{\sigma_c} \quad (4-30)$$

とおくと

$$\begin{aligned} & \int_{-\infty}^{\infty} \Phi\left\{ \frac{g_c - g}{\sigma_c} \right\} dF_{01}(g) \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} \Phi\left\{ \frac{g_c}{\sigma_c} - u \right\} \frac{1}{(2\pi)^{0.5} \sigma_0} \phi\left\{ \frac{u\sigma_c - (g_0 + \sigma_0^2 t)}{\sigma_0} \right\} \sigma_c du \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} \Phi\left\{ \frac{g_c}{\sigma_c} - u \right\} \frac{1}{(2\pi)^{0.5} \sigma_0 / \sigma_c} \\ & \quad \cdot \phi\left\{ \frac{u - (g_0 + \sigma_0^2 t) / \sigma_c}{\sigma_0 / \sigma_c} \right\} du \end{aligned} \quad (4-31)$$

ここで,

$$F_{02}(u) = \int_{-\infty}^{u - (g_0 + \sigma_0^2 t) / \sigma_c} f_0(x) dx \quad (4-32)$$

とおくと

$$\begin{aligned} & \int_{-\infty}^{\infty} \Phi\left\{ \frac{g_c}{\sigma_c} - u \right\} \frac{1}{(2\pi)^{0.5} \sigma_0 / \sigma_c} \phi\left\{ \frac{u - (g_0 + \sigma_0^2 t) / \sigma_c}{\sigma_0 / \sigma_c} \right\} du \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} \Phi\left\{ \frac{g_c}{\sigma_c} - u \right\} dF_{02}(u) \\ &= \int_{-\infty}^{g_c / \sigma_c} \frac{1}{(2\pi)^{0.5} \{(\sigma_0 / \sigma_c)^2 + 1\}^{0.5}} \\ & \quad \cdot \exp\left[\frac{-\{u - (g_0 + \sigma_0^2 t) / \sigma_c\}^2}{(\sigma_0 / \sigma_c)^2 + 1} \right] du \\ &= \Phi\left[\frac{g_c / \sigma_c - (g_0 + \sigma_0^2 t) / \sigma_c}{\{(\sigma_0 / \sigma_c)^2 + 1\}^{0.5}} \right] \\ &= \Phi\left[\frac{g_c - (g_0 + \sigma_0^2 t)}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}} \right] \end{aligned} \quad (4-33)$$

∴

$$\begin{aligned} & \int_{-\infty}^{\infty} \exp(tg) \frac{1}{\sigma_0} \phi\left\{ \frac{g-g_0}{\sigma_0} \right\} \Phi\left\{ \frac{g-g_c}{\sigma_c} \right\} dg \\ &= \exp\left(g_0 t + \frac{\sigma_0^2 t^2}{2} \right) \Phi\left\{ \frac{g_0 + \sigma_0^2 t - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}} \right\} \end{aligned} \quad (4-34)$$

よって

$$M_1(t) = \exp\left(g_0 t + \frac{\sigma_0^2 t^2}{2} \right) \Phi\left\{ \frac{g_0 + \sigma_0^2 t - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}} \right\} / (a) \quad (4-35)$$

さらに, $f_1(g)$ の積率母関数の 1 次微分関数 ($dM_1(t)/dt$) は

$$\begin{aligned} \frac{d M_1(t)}{d t} &= (g_0 + \sigma_0^2 t) \exp\left(g_0 t + \frac{\sigma_0^2 t^2}{2}\right) \\ &\cdot \Phi\left\{\frac{g_0 + \sigma_0^2 t - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}\right\} / (a) \\ + \exp\left(g_0 t + \frac{\sigma_0^2 t^2}{2}\right) &\left\{\frac{\sigma_0^2}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}\right\} \\ &\cdot \phi\left\{\frac{g_0 + \sigma_0^2 t - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}\right\} / (a) \end{aligned} \quad (4-36)$$

∴

$$\begin{aligned} \frac{d M_1(t)}{d t} \Big|_{t=0} &= \left[g_0(a) + \frac{\sigma_0^2}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}} \phi\left\{\frac{g_0 - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}\right\} \right] / (a) \end{aligned} \quad (4-37)$$

ここで、

$$\begin{aligned} V &= \frac{\sigma_0^2}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}} \phi\left\{\frac{g_0 - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}\right\} / \\ &\cdot \Phi\left\{\frac{g_0 - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}\right\} \end{aligned} \quad (4-38)$$

とおくと

$$\frac{d M_1(t)}{d t} \Big|_{t=0} = g_0 + V \quad (4-39)$$

また、2次微分関数は

$$\begin{aligned} \frac{d^2 M_1(t)}{d t^2} &= \sigma_0^2 + \exp\left(g_0 t + \frac{\sigma_0^2 t^2}{2}\right) \\ &\cdot \Phi\left\{\frac{g_0 + \sigma_0^2 t - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}\right\} / (a) \\ + (g_0 + \sigma_0^2 t)^2 \exp\left(g_0 t + \frac{\sigma_0^2 t^2}{2}\right) &\cdot \Phi\left\{\frac{g_0 + \sigma_0^2 t - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}\right\} / (a) \\ + (g_0 + \sigma_0^2 t) \exp\left(g_0 t + \frac{\sigma_0^2 t^2}{2}\right) &\frac{\sigma_0^2}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}} \\ &\cdot \phi\left\{\frac{g_0 + \sigma_0^2 t - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}\right\} / (a) \\ + (g_0 + \sigma_0^2 t) \exp\left(g_0 t + \frac{\sigma_0^2 t^2}{2}\right) &\frac{\sigma_0^2}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}} \\ &\cdot \phi\left\{\frac{g_0 + \sigma_0^2 t - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}\right\} / (a) \\ + \exp\left(g_0 t + \frac{\sigma_0^2 t^2}{2}\right) &\left\{\frac{\sigma_0^2}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}\right\}^2 \\ &\cdot \phi'\left\{\frac{g_0 + \sigma_0^2 t - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}\right\} / (a) \end{aligned} \quad (4-40)$$

∴

$$\begin{aligned} \frac{d^2 M_1(t)}{d t^2} \Big|_{t=0} &= \sigma_0^2 + g_0^2 + 2g_0 V \\ &+ \left\{\frac{\sigma_0^2}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}\right\}^2 \phi'\left\{\frac{g_0 - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}\right\} / (a) \end{aligned} \quad (4-41)$$

$\phi'(x) = x\phi(x)$ より

$$\begin{aligned} \frac{d^2 M_g(t)}{d t^2} \Big|_{t=0} &= \sigma_0^2 + g_0^2 + 2g_0 V \\ &+ \left\{\frac{\sigma_0^2}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}\right\}^2 \frac{g_0 - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}} \\ &\phi\left\{\frac{g_0 - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}\right\} / (a) \\ &= \sigma_0^2 + g_0^2 + 2g_0 V + V \frac{\sigma_0^2 (g_0 - g_c)}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)} \end{aligned} \quad (4-42)$$

よって、選択の影響を受けた後の任意のコホートの成長指標の平均 (g_1) と分散 (σ_1^2) は、それぞれ、

$$\begin{aligned} g_1 &= \frac{d M_g(t)}{d t} \Big|_{t=0} \\ &= g_0 + V \end{aligned} \quad (4-43)$$

$$\begin{aligned} \sigma_1^2 &= \frac{d^2 M_g(t)}{d t^2} \Big|_{t=0} - \left\{\frac{d M_g(t)}{d t} \Big|_{t=0}\right\}^2 \\ &= \sigma_0^2 + g_0^2 + 2g_0 V + V \frac{\sigma_0^2 (g_0 - g_c)}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)} - g_0^2 - 2g_0 V - V^2 \\ &= \sigma_0^2 - V \left\{V - \frac{\sigma_0^2 (g_0 - g_c)}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)}\right\} \end{aligned} \quad (4-44)$$

選択性モデル 2：選択性モデル 2 では以下のことを考慮した。成長の良好な仔魚は活動性が高く、捕食者からの攻撃を回避することが可能であり、ある程度までは成長指標が高くなるにつれて生残率も高まる。しかし活動性が高くなると捕食者との遭遇の度合いも高まる (Gerritsen and Strickler 1977)。そのため生残率が低下する。ここでは飢餓、捕食等による選択性を示す関数 ($Q(g)$) として正規密度関数を仮定した。

$$Q(g) = \frac{1}{\sigma_c} \phi\left(\frac{g - g_c}{\sigma_c}\right) \quad (4-45)$$

選択の影響を受けた後のコホートの成長指標 (g) の分布 ($f_1(g)$) は

$$\begin{aligned} f_1(g) &= f_0(g) Q(g) / \int_{-\infty}^{\infty} f_0(g) Q(g) dg \\ &= \frac{f_0(g) Q(g)}{\int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{(2\pi)^{0.5} \sigma_0} \exp\left\{\frac{-(g-g_0)^2}{2\sigma_0^2}\right\} \frac{1}{(2\pi)^{0.5} \sigma_c} \exp\left\{\frac{-(g-g_c)^2}{2\sigma_c^2}\right\} dg} \end{aligned} \quad (4-46)$$

ここで,

$$\begin{aligned} & \left\{ \frac{(g-g_0)^2}{2\sigma_0^2} \right\} + \left\{ \frac{(g-g_c)^2}{2\sigma_c^2} \right\} \\ &= \frac{\sigma_c^2(g-g_0)^2 + \sigma_0^2(g-g_c)^2}{2\sigma_0^2\sigma_c^2} \\ &= \frac{g^2\sigma_c^2 + \sigma_0^2g_c^2}{2\sigma_0^2\sigma_c^2} - \frac{(\sigma_c^2g_0 + \sigma_0^2g_c)^2}{2\sigma_0^2\sigma_c^2(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)} \\ & \quad + \frac{\{g - (\sigma_c^2g_0 + \sigma_0^2g_c)/(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)\}^2}{2\sigma_0^2\sigma_c^2/(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)} \\ &= \frac{(g^2\sigma_c^2 + \sigma_0^2g_c^2)(\sigma_0^2 + \sigma_c^2) - (\sigma_c^2g_0 + \sigma_0^2g_c)^2}{2\sigma_0^2\sigma_c^2(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)} \\ & \quad + \frac{\{g - (\sigma_c^2g_0 + \sigma_0^2g_c)/(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)\}^2}{2\sigma_0^2\sigma_c^2/(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)} \quad (4-47) \end{aligned}$$

$$(b) = \frac{(g^2\sigma_c^2 + \sigma_0^2g_c^2)(\sigma_0^2 + \sigma_c^2) - (\sigma_c^2g_0 + \sigma_0^2g_c)^2}{2\sigma_0^2\sigma_c^2(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)} \quad (4-48)$$

$$(c) = \frac{\{g - (\sigma_c^2g_0 + \sigma_0^2g_c)/(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)\}^2}{2\sigma_0^2\sigma_c^2/(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)} \quad (4-49)$$

とすると

$$\begin{aligned} f_1(g) &= \frac{f_0(g)Q(g)}{\int_{-\infty}^{\infty} \exp\{-c\} dg \frac{1}{2\pi\sigma_0\sigma_c} \exp\{-b\}} \\ &= \frac{\exp\{-c\} \frac{1}{2\pi\sigma_0\sigma_c} \exp\{-b\}}{\int_{-\infty}^{\infty} \exp\{-c\} dg \frac{1}{2\pi\sigma_0\sigma_c} \exp\{-b\}} \\ &= \frac{\exp\{-c\} \frac{1}{2\pi\sigma_0\sigma_c} \exp\{-b\}}{\frac{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}}{(2\pi)^{0.5}\sigma_0^2\sigma_c^2} \exp\{-b\}} \\ &= \frac{\sigma_0\sigma_c}{(2\pi)^{0.5}(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}} \exp\{-c\} \\ &= \frac{\sigma_0\sigma_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}} \\ & \quad \phi \left[\frac{\{g - (\sigma_c^2g_0 + \sigma_0^2g_c)/(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)\}}{\{\sigma_0^2\sigma_c^2/(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)\}^{0.5}} \right] \quad (4-50) \end{aligned}$$

となる。選択の影響を受けた後の任意のコホートの成長指標の平均 (g_1) と分散 (σ_1^2) は、それぞれ

$$g_1 = g_0 - \frac{(g_0 - g_c)\sigma_0^2}{\sigma_0^2 + \sigma_c^2} \quad (4-51)$$

$$\sigma_1^2 = \sigma_0^2 - \frac{\sigma_0^4}{\sigma_0^2 + \sigma_c^2} \quad (4-52)$$

成長の速い仔魚の生残が有利である (positive directional selection, $g_1 > g_0$) のは $g_0 < g_c$ の場合である。なお (4-52) 式よりつねに $\sigma_1^2 < \sigma_0^2$ となる。詳細は Fig. 4-13 に示した。

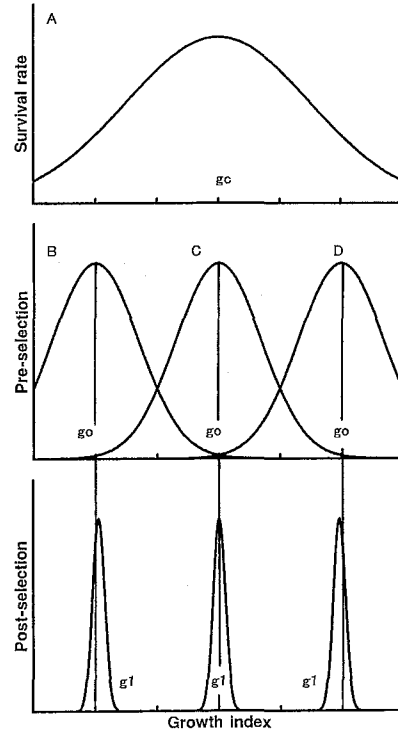


Fig. 4-13. Interaction of growth and selection. The figure illustrates the outcome of a single selective gradient (A) acting on a growing population. The lower panels show trait distributions at three points in time (B, C, D). When $g_0 > g_c$ (B), the selective gradient acts as a positive directional selective agent. When $g_0 = g_c$ (C), the gradient acts as a stabilizing selective agent. When $g_0 < g_c$ (D), the selective gradient acts as a negative directional selective agent.

シミュレーション：選択性モデル 2 については、事前分布が正規密度型であれば事後分布も正規密度型になることが示された。さらに (4-51), (4-52) 式により g_1, σ_1^2 の挙動も自明であるので、Pepin 修正モデルおよび選択性モデル 1 についてシミュレーションを行った。Pepin 修正モデルについては (g_0, z, σ_0) の 8 ケース (Table 4-6, $(L_1 - BL_p)/(L_0 - BL_p)$ はすべて 2 とした) について、選択性モデル 1 については (g_0, g_c, σ_0) の 8 ケース (Table 4-7, σ_c はすべて 0.1 とした) について、選択の影響を受けた後の成長指標 (g) の分布 ($f_1(g)$) の変化を検討した。Table 4-6 および Table 4-7 の Case 1, 5 は成長条件は良いが、生残条件が悪い、Case 4, 8 は成長条件は悪

Table 4-6. Description of the cases for the growth-survival model.

g_0 : initial mean of growth rate σ_0 ; initial variations of growth rate, z ; mortality coefficient.

$\sigma_0=0.1$				$\sigma_0=0.5$			
		g_0				g_0	
		0.5	0.0			0.5	0.0
z	1.0	Case 1	Case 2	z	1.0	Case 5	Case 6
	0.0	Case 3	Case 4		0.0	Case 7	Case 8

Table 4-7. Description of the cases for the growth-survival model.

g_0 : initial mean of growth rate σ_0 ; initial variations of growth rate, g_c ; parameter of survival condition.

$\sigma_0=0.1$				$\sigma_0=0.5$			
		g_0				g_0	
		0.5	0.0			0.5	0.0
g_c	0.5	Case 1	Case 2	g_c	0.5	Case 5	Case 6
	0.0	Case 3	Case 4		0.0	Case 7	Case 8

いが、生残条件が良好、Case 3, 7 は成長条件、生残条件ともに良好、Case 2, 6 は成長条件、生残条件ともに悪い場合に相当する。また、Case 1~4 は選択前の成長のばらつきが小さい場合、Case 5~8 は成長のばらつきが大きい場合に相当する。

b. 結果

シミュレーション: Pepin 修正モデルの Case 1~8 に対する $f_0(g)$, $f_1(g)$ の関係を Fig. 4-14 に選択性モデル 1 の Case 1~8 に対する $f_0(g)$, $f_1(g)$ の関係を Fig. 4-15 に示した。 $f_0(g)$, $f_1(g)$ について図表現の簡便のため、 $f_0(g)/\text{Max}\{f_0(g)\}$, $f_1(g)/\text{Max}\{f_1(g)\}$ として示した。

Pepin 修正モデルおよび選択性モデル 1 とも Case 3, 4, 7, 8 のように生残条件が良好な場合は、選択前と選択後の成長指標分布の平均値の変化は少なかった。しかし、Case 1, 2, 5, 6 のように生残条件が悪い場合、選択後の成長指数分布は選択前より平均値が大きい側にずれた。特に Case 2, 6 のように成長条件、生残条件ともに悪い場合には、選択後の成長指数分布は選択前の成長指標分

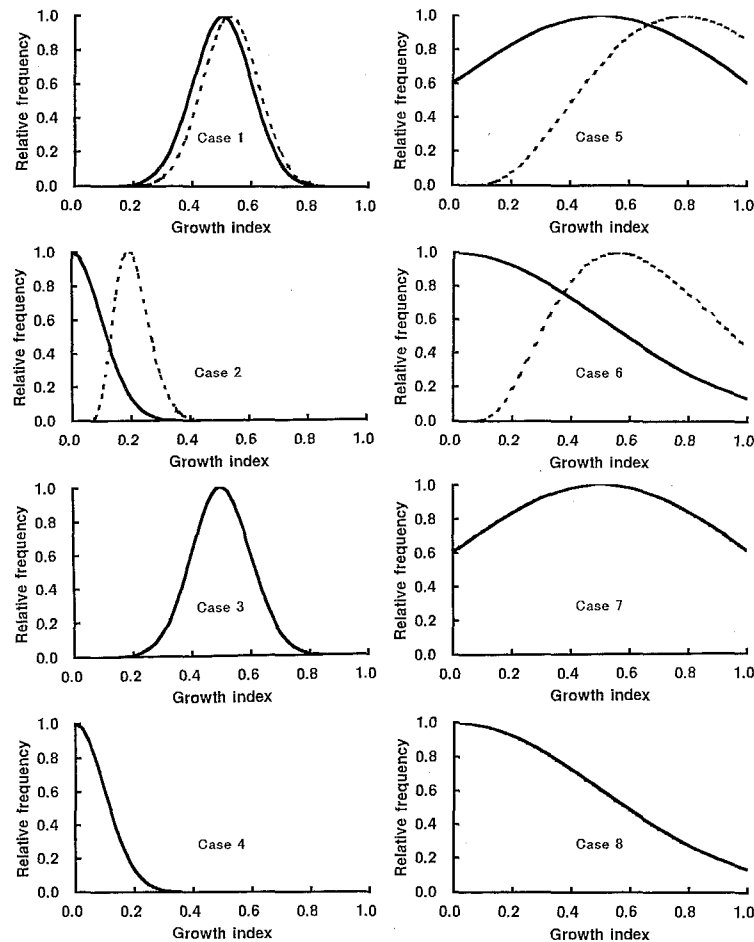


Fig. 4-14. The results obtained from growth-survival model (Case 1~8 in Table 4-6). Solid line indicated an initial distribution of growth rate for a cohort of larvae. Dotted line indicated survivor's distribution of growth rate.

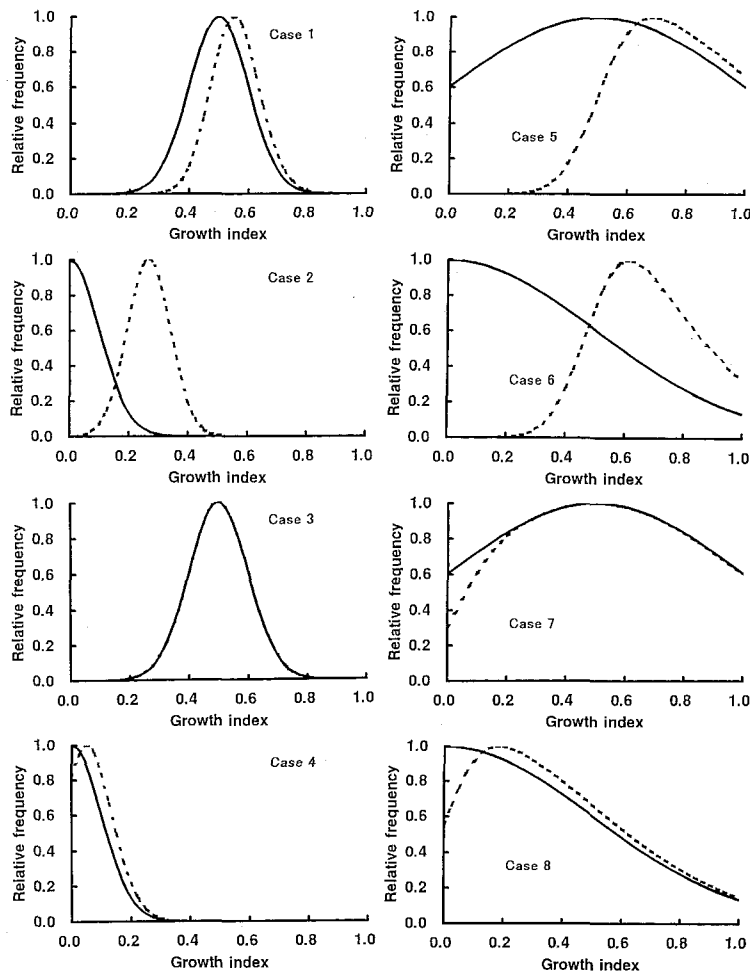


Fig. 4-15. The results obtained from growth-survival model (Case 1~8 in Table 4-7). Solid line indicated an initial distribution of growth rate for a cohort of larvae. Dotted line indicated survivor's distribution of growth rate.

布よりも右側にずれる傾向が顕著になった。

選択性モデル1では Case 5~8 のように選択前の成長指標のばらつきが大きい場合は、Case 1~4 のようにばらつきが小さい場合と比較して、選択後の成長指標分布は左側が大きく歪んだ形となった。

選択性モデル1について生残条件により g_1 および σ_1^2 がどのように変化するかを Fig. 4-16 に示した。 g_0 , σ_0 の条件は (a)~(d) の4通りとした ((a): $(g_0, \sigma_0) = (0.5, 0.1)$, (b): $(g_0, \sigma_0) = (0.0, 0.1)$, (c): $(g_0, \sigma_0) = (0.5, 0.5)$, (d): $(g_0, \sigma_0) = (0.0, 0.5)$)。 g_0 が小さくとも生残条件 (g_c が大きい) が厳しくなれば、選択後の成長指標の平均値 g_1 は大きくなり、 g_0 が大きく生残条件が良好な場合の g_1 と同等の値となりうる。この傾向は選択前の成長指標のばらつきが大きい場合 (σ_0^2) ほど顕著になった (Fig. 4-16 (c), (d))。また生残条件が厳しいほど σ_1^2 は大きくなる傾向があった (Fig. 4-16 (a))。

c. 考察

本研究で示したいずれのモデルでも生残条件が厳しい場合に成長指標の事後分布は事前分布よりも右にずれた。すなわち、成長の速い仔魚が選択的に生き残るのは不適な環境下で顕著に見られる現象と考える。成長指標分布の事前、事後分布の関係 (Fig.4-10) からも、沖合域は仔魚の生残に不適な環境であると結論する。

なお、Pepin 修正モデルについては解析的に示すことができないが、選択性モデル1, 2のモデルについては、選択前と後の成長指標の平均、分散の大小関係に相違がある。選択性モデル1では、つねに $g_1 > g_0$ となるが、選択性モデル2では $g_0 > g_c$ で $g_1 < g_0$ となる。また、選択性モデル2では、つねに $\sigma_1^2 < \sigma_0^2$ となるが、選択性モデル1では(4-44)式より、

$$\frac{g_0 - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}} < \phi \left\{ \frac{g_0 - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}} \right\} / \Phi \left\{ \frac{g_0 - g_c}{(\sigma_0^2 + \sigma_c^2)^{0.5}} \right\} \quad (4-53)$$

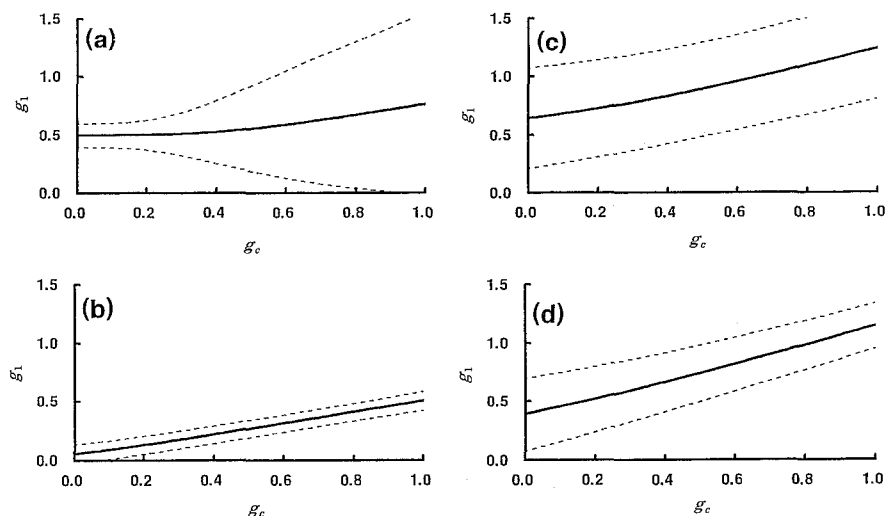


Fig. 4-16. The survivor's mean growth rate (g_1), from the numerical simulation according to Equation (4-43) and (4-44), as a function of g_c . (a) $(g_0, \sigma_0) = (0.5, 0.1)$, (b) $(g_0, \sigma_0) = (0.0, 0.1)$, (c) $(g_0, \sigma_0) = (0.5, 0.5)$, and (d) $(g_0, \sigma_0) = (0.0, 0.5)$.

で $\sigma_1^2 < \sigma_0^2$, それ以外では $\sigma_1^2 \geq \sigma_0^2$ となる。前項で示した沖合域における1991年3月3日～1991年3月8日群の成長係数の平均値は経過時間によらず $g_1 > g_0$ であり、分散も $\sigma_1^2 > \sigma_0^2$ であったので選択性モデル1を適用するのが妥当とあると判断する。成長-生残解析を行う上でもっとも注目すべきことは、(4-43)式や Fig. 4-14, Fig. 4-15 に示したように g_0 が小さくとも生残条件が厳しくなれば (g_c が大きい), 選択後の成長指標の平均値 g_1 が大きくなることである。また, Fig. 4-16 で示されたように選択前の成長係数のばらつき (σ_0^2) が大きい場合, 選択後の成長係数の平均 g_1 はより大きくなる。Rice *et al.* (1993) も individual-based model を用い, 成長率の高い仔魚が選択的に生き残る度合は, 成長率の変動が大きい場合もしくは捕食率が増加する場合に増加すること示した。このような結果は成長指標の平均値の大小のみで仔魚に対する生育環境の良否を判断することの危険性を示している。仔魚に対する生育環境の良否判断は, 飼料密度等により決定される g_0 を飼育実験の結果をもとに予備的に推定した後, 同一群の仔魚分布の変化を追跡することにより行うべきと考える。

第5章 初期生態調査に基づく簡便な資源量推定法の開発と検討

浮魚類は親魚資源量の増加につれ, その資源の空間的な広がりが増加する (Rosenzweig 1981, MacCall 1988)。それゆえ, 産卵場面積は北米太平洋岸に分布するマイワシ資源の回復の指標の1つとされている (Smith 1973, Smith and Hewitt 1985)。一方, 本邦の太平洋岸に分布するマイワシの場合, 産卵場の拡大は仔魚の黒潮の沖合域への無効分散の危険性 (Kobayashi and Kuroda

1989) を内包しており, 必ずしも新規加入の成功につながるわけではない。初期生態調査に基づき親魚資源量や新規加入量を早期に予測することは実用上重要な意味をもつが, 生活史の特性を十分に把握した上で適用すべきである。

本章では初期生態調査データを用いた迅速・簡便な資源量推定法を開発することを目的に, マイワシの産卵場面積と産卵親魚量の関係を明らかにした。さらにマイワシの産卵場面積の拡大が再生産機構に与える影響について産卵場面積と新規加入量との関係を検討することにより考察した。

1. 産卵場面積と産卵親魚量の関係

本邦の太平洋岸に分布するマイワシは資源増加期において分布範囲が広がる (Wada and Kashiwai 1991)。逆に資源減少期には分布範囲が限定される (平本 1986)。北米太平洋岸やチリ, ペルー沖に分布するマイワシやカタクチイワシなどの浮魚類は資源量が大きく変動し, その分布範囲も資源量の変動に伴い拡大・縮小する (MacCall 1988, Lluch-Belda *et al.* 1989)。また産卵場面積も資源量の変動にともない拡大・縮小することが知られている (Smith 1990, Lluch-Belda *et al.* 1991)。本邦の太平洋岸に分布するマイワシについては Watanabe *et al.* (1996) や銭谷他 (1998) が, 卵豊度と産卵場面積の間に非線形関係が存在し, 産卵親魚量と産卵場面積の間に非線形関係が存在することを示唆している。

本項では卵の集中分布を仮定した数理モデルから産卵親魚量と産卵場面積の間に存在する非線形関係が導けることを示した (Zenitani and Yamada 2000)。

a. 材料と方法

数理モデル：野外においてはランダム分布に適合する分布様式を示す動物の例は珍しい。大部分の動物の分布様式は分散が平均値よりも大きい「過大分散」(overdispersion)を示す(伊藤・村井 1977)。魚類の卵および親魚の空間分布様式も産卵場や棲息範囲の偏りに起因した「過大分散」な分布様式である集中分布を示すものとして表現されることが多い(小西 1980b, Smith and Hewitt 1985, Mangel and Smith 1990, Welch and Ishida 1993)。負の2項分布は「過大分散」な分布の大部分に対してもっとも適合する(Bliss 1958)。Mangel and Smith (1990)でも負の2項分布を用いて卵の空間分布を表現している。本研究でも、親魚の棲息範囲内の調査海域を N_x 個の単位海区に分割したときに得られる単位海区での卵数 X_i ($i=1 \sim N_x$) が以下のような負の2項分布にしたがうと仮定した。

$$\begin{aligned} & Pr\{X_i=x \mid \text{単位海区 } i \text{ が親魚の棲息域である}\} \\ &= \frac{\Gamma(k+x)}{\{\Gamma(k)x!\}} \left(\frac{k}{k+m}\right)^k \left(\frac{m}{k+m}\right)^x \end{aligned} \quad (5-1)$$

ここで、 Γ はガンマ関数、 m は平均分布密度を示す。 k はパラメータであり、過大分散の指標、その逆数は集中度の指標である(伊藤他 1992)。 $k \rightarrow \infty$ のとき $Pr\{X_i=x \mid \text{単位海区 } i \text{ が親魚の棲息域である}\}$ はポアソン分布となる。Mangel and Smith (1990) は(5-1)式を卵発見の確率を考慮した形に拡張した。いま、調査海域を N ($\geq N_x$) 個の単位海区に分割したときに得られる卵数を Y_i ($i=1 \sim N$) とする。ここで $Y_i=0$ となるのは以下の(a)~(c)の場合である。

- (a) 単位海区が親魚の棲息域ではない、
- (b) 単位海区が親魚の棲息域であるが産卵場でない、
- (c) 単位海区が親魚の棲息域であり産卵場であるが、卵を発見することができない。

以下のように卵発見の関数を

$$\begin{aligned} & Pr\{\text{卵を発見する} \mid \text{卵が } x \text{ 個存在する}\} \\ &= \alpha\{1 - \exp(-\beta x)\} \end{aligned} \quad (5-2)$$

とする。ここで、 $0 < \alpha \leq 1$ であり $x \rightarrow \infty$ で最大となる。 β は採集効率の指標である。(5-2)式はランダム探索方程式とよばれるものである(Mangel 1985)。

$Y_i=0$ である確率は Mangel and Smith (1990) により定式化され、

$$\begin{aligned} & Pr\{Y_i=0\} \\ &= Pr(\text{単位海区が棲息域でない}) + Pr(\text{単位海区が棲息域である}) \sum_x Pr(\text{卵が } x \text{ 個存在する} \mid \text{単位海区が棲息域である}) Pr(x \text{ 個の卵の存在では卵を発見できない}) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} &= (1-p) + p \sum_x \left[\frac{\Gamma(k+x)}{\{\Gamma(k)x!\}} \left(\frac{k}{k+m}\right)^k \right. \\ &\quad \left. \cdot \left(\frac{m}{k+m}\right)^x [1 - \alpha\{1 - \exp(-\beta)\}] \right] \\ &= (1-\alpha p) + \alpha p \left(\frac{k}{k+m\omega}\right)^k \end{aligned} \quad (5-3)$$

ここで、 $\omega = 1 - \exp(-\beta)$ 、 p は単位海区 i が親魚の棲息域である確率である。

また、調査海域の面積を A_s 、卵が発見された単位海区数を N_p とする。産卵場面積 (A) は N_p の関数であり

$$A = A(N_p) = \gamma N_p \quad (5-4)$$

ここで、 γ は単位海区の面積であり $\gamma = A_s/N$ とする。任意の単位海区 i で卵が発見されるか否かを、 $z_i=1$ (卵発見)、 $z_i=0$ (卵発見せず) で表すとすると、 z_i はベルヌーイ分布にしたがう

$$N_p = \sum z_i \quad (5-5)$$

は2項分布 $B(N, \theta)$ にしたがう(Guttman and Wilks 1965)。ここで、 $\theta = 1 - Pr\{Y_i=0\}$ である。

N_p の平均および分散はそれぞれ

$$E\{N_p\} = N\alpha p \left[1 - \left(\frac{k}{k+m\omega}\right)^k \right] \quad (5-6)$$

$$\begin{aligned} & Var\{N_p\} = N\alpha p \left[1 - \left(\frac{k}{k+m\omega}\right)^k \right] \\ & \quad \cdot \left[1 - \alpha p + \alpha p \left(\frac{k}{k+m\omega}\right)^k \right] \end{aligned} \quad (5-7)$$

となる。したがって、 $E\{A\}$ 、 $Var\{A\}$ は

$$E\{A\} = A_s \alpha p \left[1 - \left(\frac{k}{k+m\omega}\right)^k \right] \quad (5-8)$$

$$\begin{aligned} & Var\{A\} = \frac{A_s^2}{N} \alpha p \left[1 - \left(\frac{k}{k+m\omega}\right)^k \right] \\ & \quad \cdot \left[1 - \alpha p + \alpha p \left(\frac{k}{k+m\omega}\right)^k \right] \end{aligned} \quad (5-9)$$

変動係数は

$$\begin{aligned} & CV\{A\} = \frac{100 Var\{A\}^{1/2}}{E\{A\}} \\ &= 100 \left\{ \frac{(1-s)}{Ns} \right\}^{1/2} \end{aligned} \quad (5-10)$$

ここで,

$$S = \alpha p - \alpha p \left(\frac{k}{k+m\omega} \right)^k$$

$$= \alpha p \left\{ 1 - \left(\frac{k}{k+m\omega} \right)^k \right\} \quad (5-11)$$

$0 < s < 1$ であり, 発見確率と定義する。 $k \rightarrow \infty$ のときすなわちポアソン分布のとき発見確率 $s = \alpha p \{1 - \exp(-m\omega)\}$ となる。また m, ω, α, p の増加につれて s は増加する。

さらに, 産卵親魚現存量 (B) と産卵豊度 (mN_x) に線形関係があると仮定する。

$$B = \delta m N_x \quad (5-12)$$

ここで, δ は定数。(5-8), (5-9) 式に (5-12) 式の関係代入すると

$$E\{A\} = A_s \alpha p \left[1 - \left(\frac{k}{k+\varepsilon B} \right)^k \right] \quad (5-13)$$

$$\text{Var}\{A\} = \frac{A_s^2}{N} \alpha p \left[1 - \left(\frac{k}{k+\varepsilon B} \right)^k \right]$$

$$\cdot \left[1 - \alpha p + \alpha p \left(\frac{k}{k+\varepsilon B} \right)^k \right] \quad (5-14)$$

ここで, $\varepsilon = \omega / (N_x \delta)$ 。(5-13) 式は産卵親魚量-産卵場面積関係を示す。簡単のため, $A_s = 100, \alpha = p = \varepsilon = 1$ とおき, 任意の k ごとに図示すると Fig. 5-1 のようになった。空間的な集中性が低い ($k \rightarrow$ 大) ほど産卵場面積は卵豊度の増減にともない急増減する傾向があった。

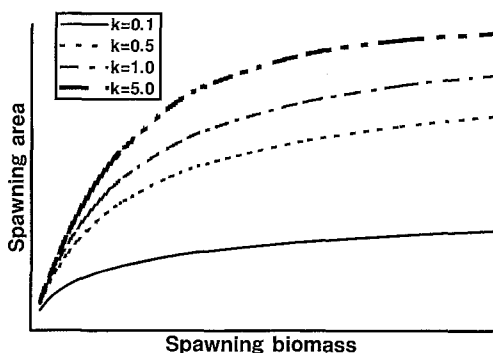


Fig. 5-1. A theoretical relationship between spawning biomass and spawning area.

データ: マイワシの主産卵期である 2~3 月 (Watanabe et al. 1996) におけるマイワシ産卵場面積を中央水産研究所・南西海区水産研究所が収集した 1 曳網毎の卵・仔魚採集数データにより推定した。調査期間は 1978~1995

年, 対象海域は $28^{\circ}00'N \sim 36^{\circ}00'N, 130^{\circ}00'E \sim 142^{\circ}00'E$ とした。対象海域において 149~344 曳網を実施した。緯度・経度 1 度柵目を単位海区とした。卵採集に用いたネットは 1978~1990 年では網口面積が 0.282m^2 , 1991~1995 年では 0.159m^2 で, 曳網方法はいずれも水深 150 m から表層もしくは, 水深 150 m 以浅では海底直上から表層までの鉛直曳網であった (石田・菊地 1992, 銭谷他 1995)。初期発生卵 (Nakai 1962b の A ステージ卵), 全発生段階卵, 前期仔魚および, 後期仔魚が存在した各单位海区の陸上部分を除いた総面積を各々 A_1, A_2, A_3, A_4 とし産卵場面積の指数と仮定した。

親魚資源量 (重量換算) は Wada and Jacobson (1998) から引用した。資源量推定は巻き網の年齢別漁獲データをもとにコホート計算で行われ, 各年各年齢の 6 月における資源量を推定している。主産卵期 (2~3 月) には 2 歳以上の魚が産卵し, 1 歳魚も若干産卵に加わる (平本 1981)。本研究では $y-1$ 年における 1 歳以上の魚の資源量を y 年の親魚資源量 (B) とした。

(5-13) 式で $A_1 (= E\{A\})$ と B の関係を近似した。パラメータは $A_s, \alpha, p, k, \varepsilon$ であるが $A_s, \alpha p$ を 1 つのパラメータと見なし $A_s, \alpha p, k, \varepsilon$ を推定した。簡単のため 1978~1995 年の調査範囲を全て網羅する面積を $A_s = 640,000\text{km}^2$ とした。 A_1 の実測値と $A_s, \alpha p, k, \varepsilon$ が既知とした場合の推定値 ($E\{A\}$) との残差平方和 (SSD)

$$\text{SSD} = \sum_{i=1}^n \left\{ A_i - A_s \alpha p \left[1 - \left(\frac{k}{k+\varepsilon B} \right)^k \right] \right\}^2 \quad (5-15)$$

を最小化する $A_s, \alpha p, k, \varepsilon$ を探索することにより $A_s, \alpha p, k, \varepsilon$ を推定した。ここでの最小化探索はシンプレックス法を用いた。 $A_s, \alpha p, k, \varepsilon$ の推定値に対する分散はブートストラップ法により推定した。ブートストラップ法での再抽出回数は 2000 回とした。

b. 結果

産卵場面積の指数 A_1, A_2, A_3, A_4 の経年変化を Fig 5-2 に示した。 A_1 は 1980 年に $114,000\text{km}^2$ であったものが 1990 年までに $299,000\text{km}^2$ に増加し, その後 1994 年には $38,000\text{km}^2$ まで減少した。 A_2 についてはすでに第 2 章で記述しているので省略する。 A_3 は 1979 年に $122,000\text{km}^2$ であったものが 1991 年に $374,000\text{km}^2$ に増加し, その後 1994 年には $64,000\text{km}^2$ まで減少した。 A_4 は 1980 年に $207,000\text{km}^2$ であったものが 1990 年までに $431,000\text{km}^2$ に増加し, その後 1995 年には $146,000\text{km}^2$ まで減少した。

(5-13) 式による $A_1 (= E\{A\})$ と B の関係は Fig. 5-3 のようになった。パラメータは $A_s, \alpha p = 637,980\text{km}^2, k = 0.1324, \varepsilon = 0.0001556 (10^3 \text{トン}^{-1})$ と推定された (Table 5-1)。

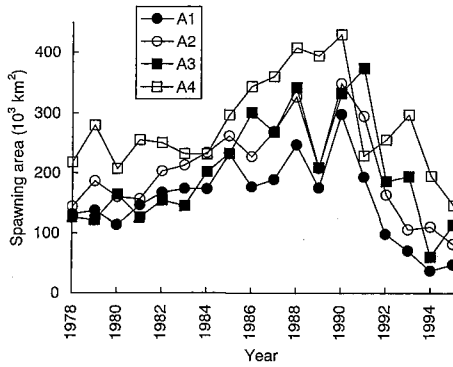


Fig. 5-2. Change in the spawning area of Japanese sardine along the Pacific coast of Japan overtime. A_1 , A_2 , A_3 , and A_4 were calculated by summing the areas of 1° longitude \times 1° latitude squares where early developmental stage eggs, eggs of any stage, pre-larvae, and post-larvae occurred, respectively.

Watanabe *et al.* (1996) が示した卵豊度 (産卵量) と産卵場面積の関係式 $A_w = 60.9E_w^{0.181}$ にならない $A_1 (= E\{A\})$ と B の関係を累乗式で示すと

$$A_1 = 2.5182 B^{0.460982} \quad (5-16)$$

(5-13) 式の AIC (Akaike Information Criterion) は 190.94, (5-16) 式の AIC は 189.60 で両者の差は小さかった。(5-13) 式に関する残差分析の結果を Fig. 5-4 に示した。標準化残差を縦軸にとり、横軸は年もしくは親魚資源量とした。標準化残差の値が絶対値で 2 をこえた観測値は異常値といわれる。1990 年は異常値であるといえるが、一般に異常値については安易にデータから除外すべきではないので (Chatterjee and Price 1977), この観測値も含めて推定値を計算した。なお年を横軸にとった図からは周期性は認められず、残差に系列相関がなかった。親魚資源量を横軸にとった図からは増大・減少傾向が認められず分散均一性も保証された。標準化残差の累積値の相対度数と正規分布の理論値の間には差がなく残差の正規性が保証された (Fig. 5-5)。

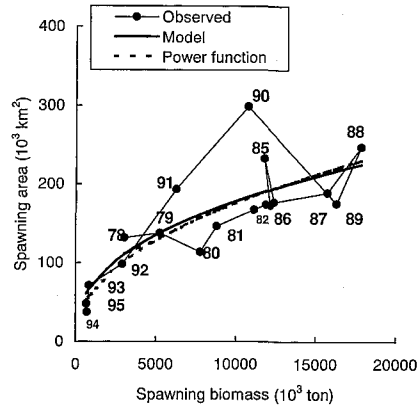


Fig. 5-3. Relationship between the spawning area and spawning biomass of Japanese sardine. Closed circles indicate the observed data. The solid line indicates relationship, $A_1 = 637.98 [1 - (0.1283 / 0.1283 + 0.0001556 B)]^{0.1324}$, $AIC=190.94$. The dotted line indicates relationship, $A_1 = 2.5182 B^{0.460982}$, $AIC = 189.60$.

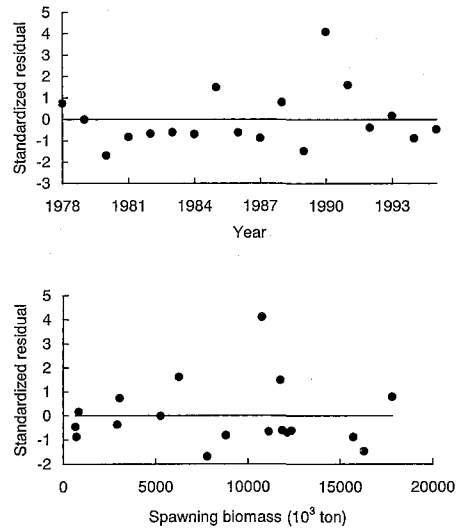


Fig. 5-4. Standardized residuals versus year (top) and spawning biomass (bottom).

Table 5-1. Estimated parameter values for each relationship between the spawning area (A_1 ; 10^3 km^2) and the spawning biomass (B ; 10^3 metric ton) of Japanese Sardine along the Pacific Coast of Japan from 1978 to 1995

Relationship	$A_1 = A_s \alpha_p \left[1 - \left(\frac{k}{k + \epsilon B} \right)^k \right]$			$A_1 = aB^b$	
Parameter	$A_s \alpha_p$ (10^3 km^2)	k	ϵ (10^{-3} ton^{-1})	a	b
SSD	24463			25376	
AIC	190.94			189.60	
Estimated	637.98	0.132	0.0001556	4.431	0.401
Variance	393755.110	0.0209	$2.55226 \cdot 10^{-8}$	60.9176	0.1785

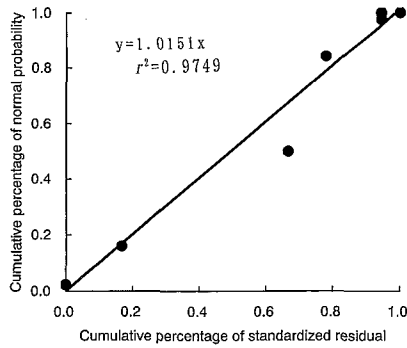


Fig. 5-5. Test of normality of residuals.

c. 考察

本項で示した産卵親魚量と産卵場面積の関係 ((5-13)式) が存在するならば、逆に産卵場面積から産卵親魚量水準を推定する手法を考えることができる。(5-13)式を B について解くと

$$B = \frac{k}{\varepsilon} \left\{ \left(\frac{A_s \alpha p}{A_s \alpha p - A} \right)^{1/k} - 1 \right\} \quad (5-17)$$

また、産卵場面積の指数 A_1, A_2, A_3, A_4 と産卵親魚量の関係を簡単な経験式で示すと Fig. 5-6 のようになった。実用的にはこれらの経験式のほうが有用である。最も精度が良いのは A_1 を用いた場合であった。

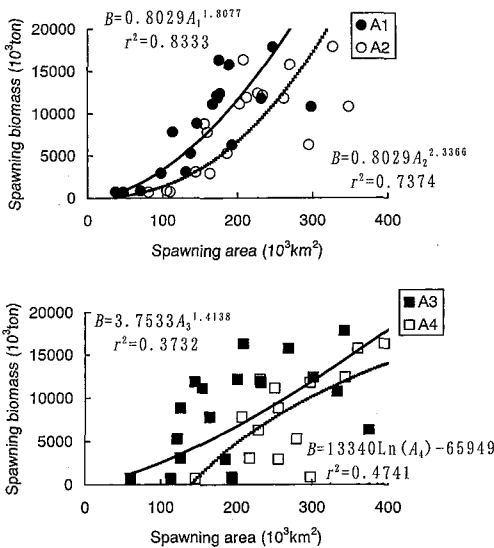


Fig. 5-6. Relationship between the spawning biomass and spawning area of Japanese sardine.

$$B = 0.8029 A_1^{1.8077}, \quad (r^2 = 0.833, p < 0.01) \quad (5-18)$$

資源が減少するとき、漁獲量データをもとに資源量を推定することは難しく、その精度も低い (Hewitt *et al.* 1984)。また、低水準な資源に対して多大な調査経費を

注ぎ込むことは社会的に認知されない場合が考えられる。産卵場面積から産卵資源量水準を推定する手法は、卵数法 (渡部 1983) や Egg Production Method (Lasker 1985) と比較して簡便なデータセットを用いるので、資源解析および資源管理の現場での簡便かつ迅速な資源量推定法として有効であると考えられる。

卵および仔魚の存在範囲は発生・発育段階が進むにつれ広がった (Fig. 5-2, Fig. 5-7, Fig. 5-8)。この原因は黒潮の流れや、吹送流によると考える (Kasai *et al.* 1992)。したがって産卵場面積を最も正確に示す指数は産卵直後の初期発生卵の存在をもとに計算した A_1 であり、 A_2, A_3, A_4 は過大推定である。しかしながら、 A_1 を計算するには卵の発生段階の確認作業を伴うので A_2, A_3, A_4 のデータ収集作業と比較して労力がかかる。どの指数を用いるかは求められる推定精度や作業労力に依存する問題である。

産卵場面積から産卵親魚量水準を推定する手法を用いるとき、産卵場面積推定の精度がある程度保証されている必要がある。CV{A} は N あるいは s の増加につれて減少した (Fig. 5-9)。 s が小さいときには N を増加させたとしても CV{A} の減少の程度が小さい。産卵場面積推定の精度を向上させるには s を大きくすることが適当である。 s のパラメータのうち k, m, p は人為的制御ができない。一方、 α および ω は採集方法に係わるパラメータであるので制御可能である。卵を効率よく採集するネット (すなわち α, β が大きい) を用いるのが s を大きくするための1つの選択である。

卵を効率よく採集するためには、1 曳網当たりの濾水量が大きいほどよい。1 曳網当たりの濾水量の大きさは開口面積と開口比に依存する。水産庁水産研究所および各都府県水産試験場によって行われている浮魚類の産卵量調査では、円錐型のマルトクネット (Nakai 1962b, 略称 MTB) が多く用いられてきた。MTB は濾水部の側長が短く船上での取扱いが容易である反面、開口面積に対する濾水部面積比 (開口比) が小さいため目詰まりを起こしやすいとの指摘がなされてきた (Smith *et al.* 1968, 元田 1974, 森 1981, 松岡 1995a, b)。Tranter and Smith (1968) も MTB は濾水率が小さく、短い鉛直曳きにしかならないネットであると紹介している。森 (1989) は元田 (1974) が考案した円筒円錐型ネットに改良を加えたネット (改良型ノルパックネット, 略称 LNP) を産卵量調査に使用する標準ネットとして提唱した。LNP は開口比が MTB と比較し約 3 倍大きく比較的目標目詰まりが起こりにくい (森 1992a)。

銭谷 (1998b) では、曳網時間 (曳網距離) が採集効率 (濾水量) におよぼす影響を検討するため、瀬戸内海燧灘においてドロッグ付き漂流ブイ (下田他 1993) を投入し、同一水塊を追跡するという前提のもと、漂流ブ

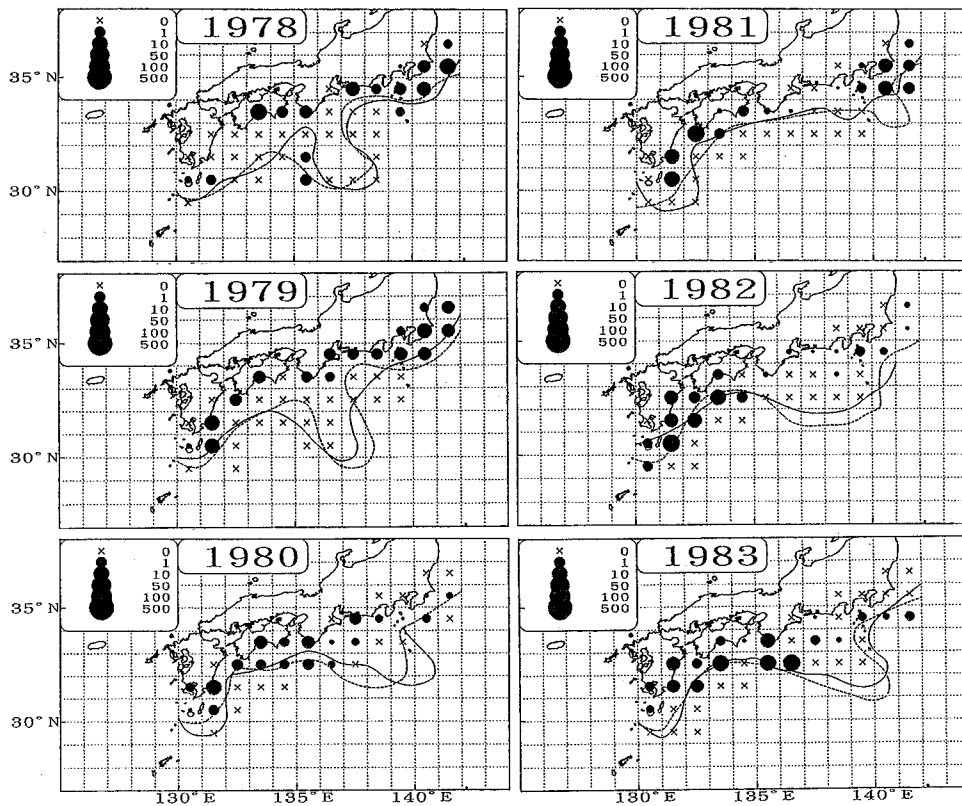


Fig. 5-7-a. Distribution of sardine prelarvae along the Pacific coast of Japan in February–March, 1978–1983. Solid circles and crosses show the mean egg density (number of prelarvae per 0.159 m²) in 1° × 1° squares. The dotted line indicates the location of the Kuroshio current axis in February. The solid line indicates the location of the Kuroshio current axis in March.

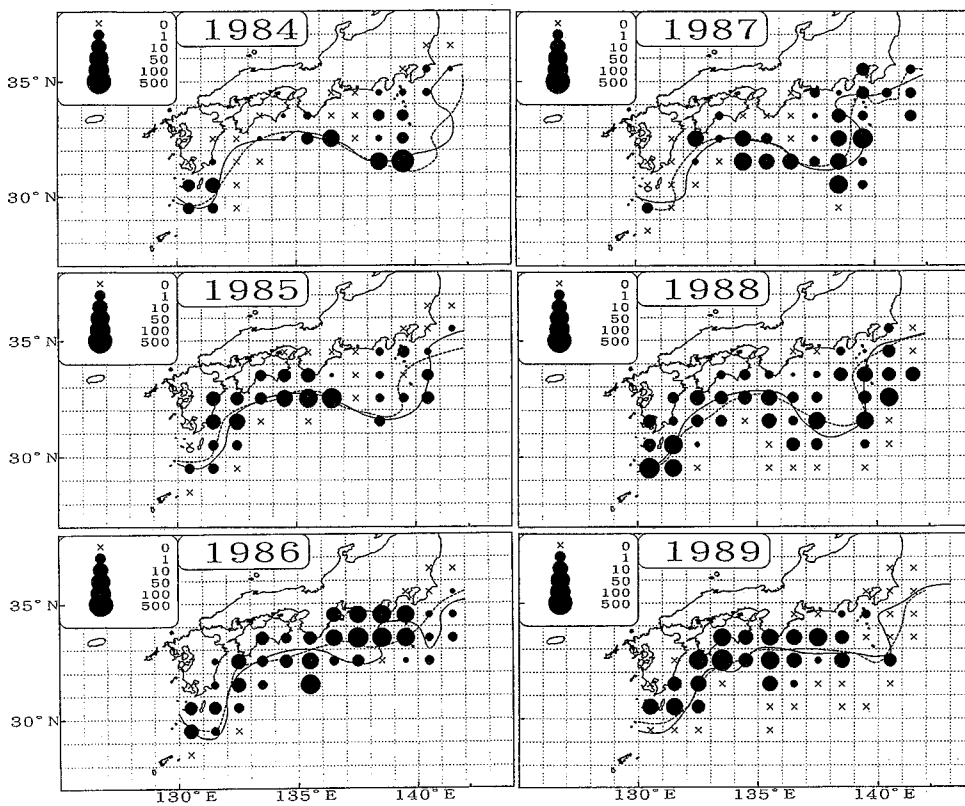


Fig. 5-7-b. Distribution of sardine prelarvae along the Pacific coast of Japan in February–March during 1984–1989.

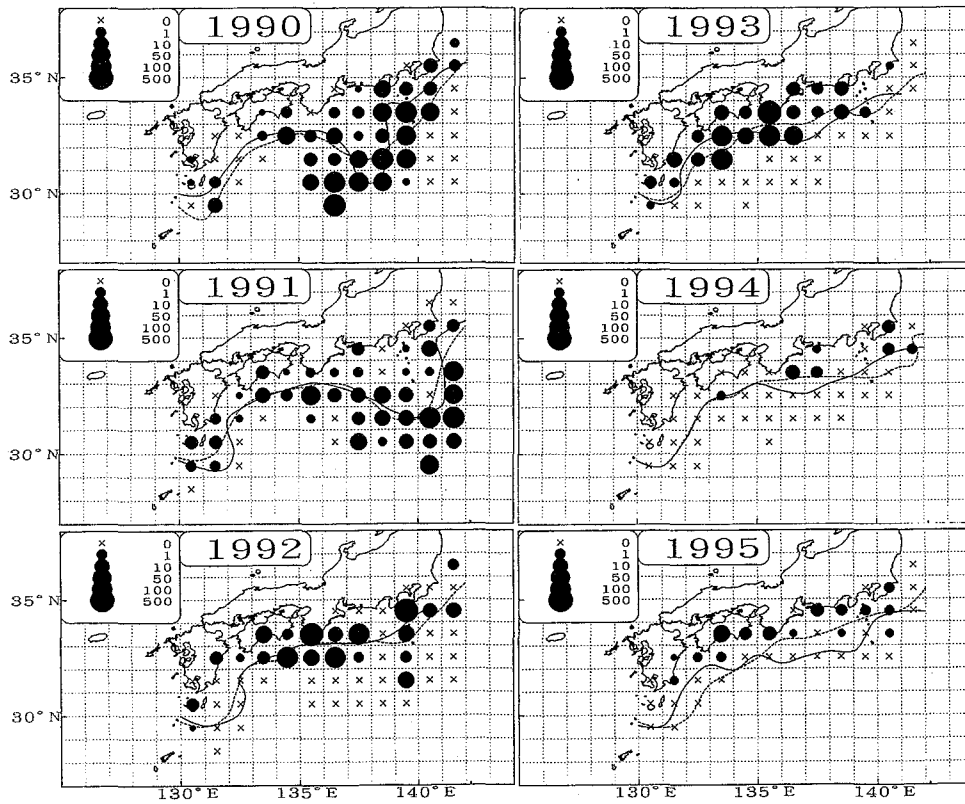


Fig. 5-7-c. Distribution of sardine prelarvae along the Pacific coast of Japan in February–March, 1990–1995.

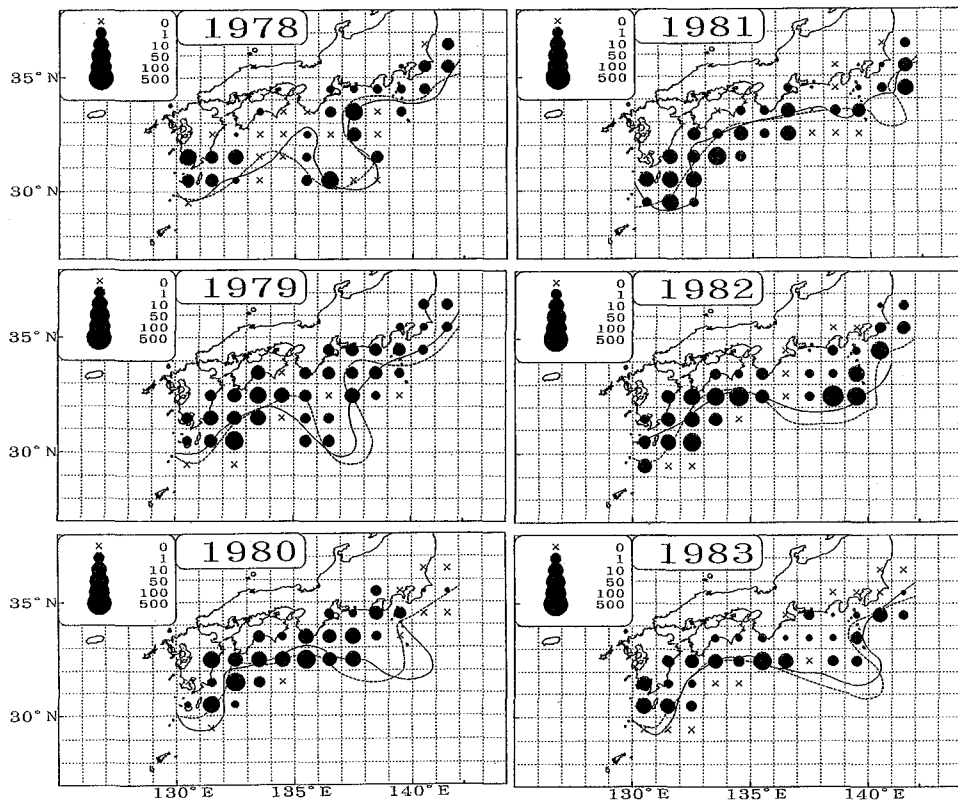


Fig. 5-8-a. Distribution of sardine postlarvae along the Pacific coast of Japan in February–March, 1978–1983. Solid circles and crosses show the mean egg density (number of postlarvae per 0.159m^2) in $1^\circ \times 1^\circ$ squares. The dotted line indicates the location of the Kuroshio current axis in February. The solid line indicates the location of the Kuroshio current axis in March.

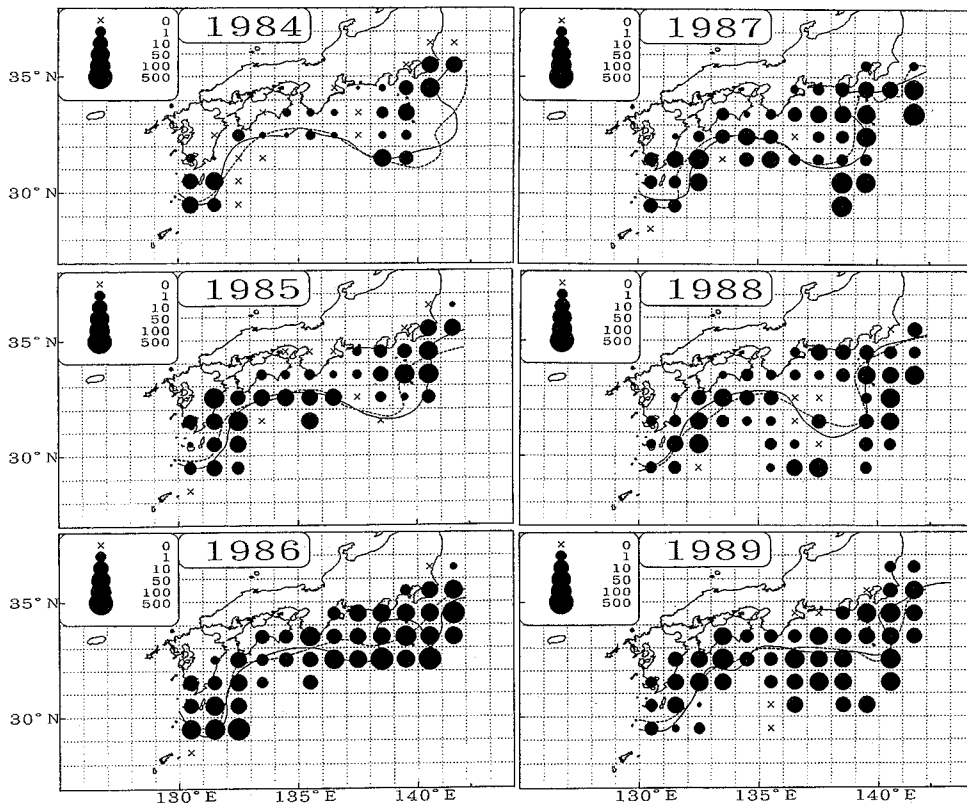


Fig. 5-8-b. Distribution of sardine postlarvae along the Pacific coast of Japan in February-March during 1984-1989.

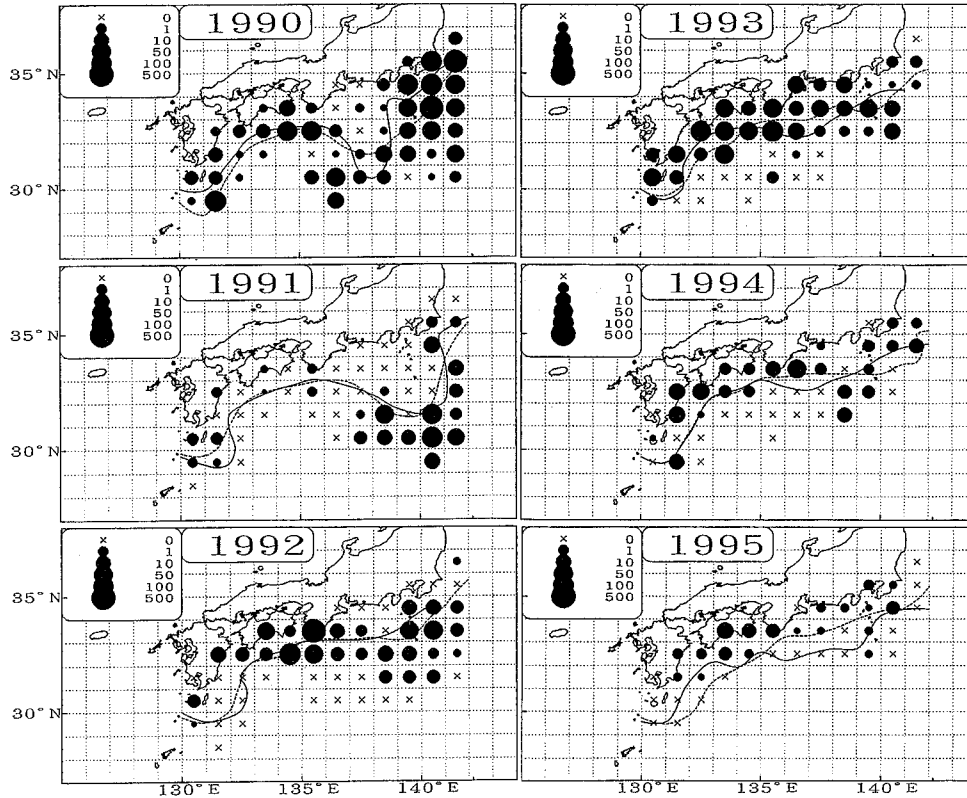


Fig. 5-8-c. Distribution of sardine postlarvae along the Pacific coast of Japan in February-March, 1990-1995.

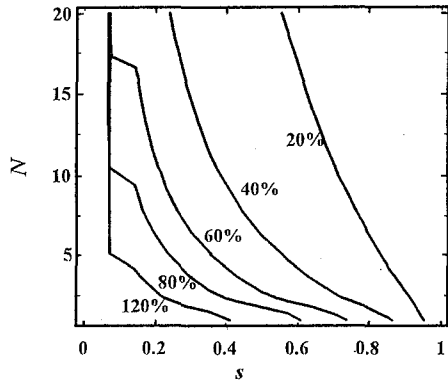


Fig. 5-9. $CV(A)$, from the numerical simulation according to Equation (5-10), as a function of s and N .

イ直近で眼鏡型のリングに取り付けた *LNP* と *MTB* の同時水平曳網（表層，船速約 1 ノット）を実施した。曳網は，1, 2, 4, 8, および 12 分間とし各 3 回実施した。その結果，水平曳網時間と濾水量の間には *LNP*, *MTB* とともに正の相関があったが，曳網時間 (x) と濾水量 (y) の関係は *LNP* では直線式 ($y = 8.514x + 2.547$, $r^2 = 0.947$, $p < 0.01$), *MTB* では累乗式 ($y = 10.501x^{0.673}$, $r^2 = 0.878$, $p < 0.01$) で近似できた (Fig. 5-10)。*MTB* は曳網時間 (曳網距離) が増加するにつれ曳網時間に対する 1 曳網あたり濾水量の増加率が減少し，2~4 分間 (60~120 m の曳網距離に相当) に目詰まりが起こる。*LNP* は本邦太平洋岸の水産試験場および水産研究所で実施しているほとんどの産卵量調査に使用されているので，産卵場面積の推定精度向上に貢献している。

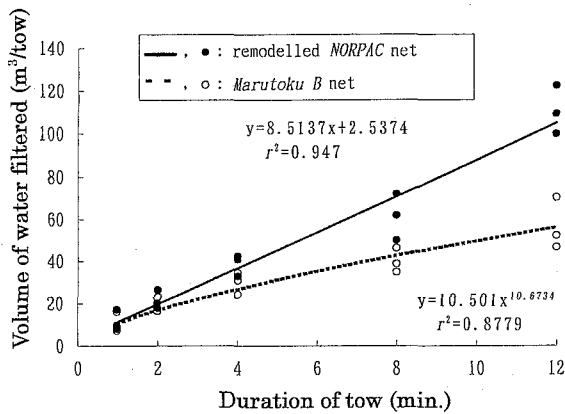


Fig. 5-10. Relationship between duration of tow and volume of water filtered.

2. 産卵場面積と新規加入量との関係

和田 (1998) は資源の高水準期には産卵場の拡大に伴い，仔稚魚の輸送条件が好転し，仔稚魚の育成場が太平洋沿岸域を中心とする比較的狭い水域から常磐・三陸海域における黒潮と親潮の間の広範な遷移海域 (混合海

域) に拡大したことにより，新規加入量の飛躍的な増加につながったと考えた。

一方，Wada and Jacobson (1998) では，混合海域における仔稚魚の環境収容力の変化等により，1988年を境とし再生産関係が大きく変化したことを示しており，産卵場の拡大・縮小のみでは新規加入量の増減を説明できないことを示唆している。

本項では，産卵場面積と新規加入量の関係について検討した。

a. 材料と方法

マイワシ産卵場面積は，第 5 章 1 項の A_t を用いた。Wada and Jacobson (1998) から引用した y 年の 0 歳魚の資源量 (重量ベース) を y 年の新規加入量 (R_B) とした。再生産率は R_B/B とした。ここで， B は第 5 章 1 項と同じく， $y-1$ 年における 1 歳以上の魚の資源量 (B) である。

b. 結果

1978~1995年において新規加入量と産卵場面積の間に有意な相関関係は見いだせなかった (Fig. 5-11)。一方，再生産率と産卵場面積の間には1988年を境とし 2 つの指数式で近似できた (Fig. 5-12)。

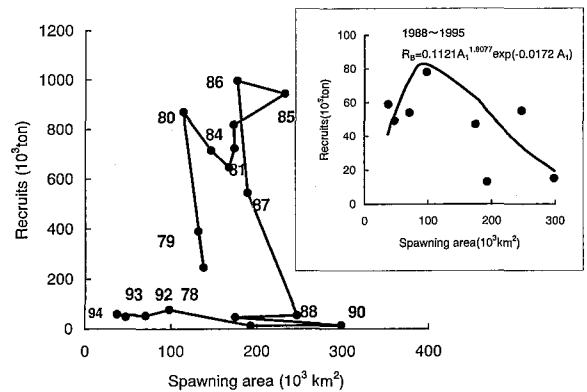


Fig. 5-11. Correlation of biomass of 0 age recruits (after Wada and Jacobson 1998) with the spawning area.

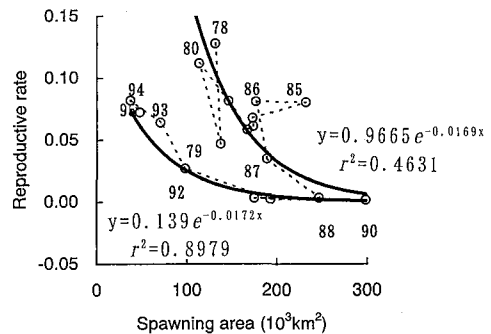


Fig. 5-12. Relationship between the spawning area and reproductive rate of Japanese sardine.

$$R_B/B = 0.9665 \exp(-0.0169A_1) \\ (1978 \sim 1988 \text{年}, r^2 = 0.4631, p < 0.01) \quad (5-19)$$

$$R_B/B = 0.1397 \exp(-0.0172A_1) \\ (1988 \sim 1995 \text{年}, r^2 = 0.8979, p < 0.01) \quad (5-20)$$

c. 考察

冬春季に黒潮域周辺を産卵場とする群は九州西岸～関東沖の黒潮を産卵場として利用し、そこで生まれた卵・仔魚の多くは常磐・三陸海域における黒潮と親潮の間の広範な遷移海域（混合海域）に輸送され、漁業資源に加入すると考えられている（和田 1998）。しかし、混合域がマイワシ仔稚魚の生残に不適となった場合、混合域に輸送された仔稚魚が漁業資源に加入する量は極端に減少するであろう。一方、マイワシの最高年齢は8歳であり（近藤 1988）、卓越年級群は数年間にわたり存在し産卵に寄与する。したがって、新規加入量が極端に減少したとしても親魚資源量、産卵量とも高水準である期間が継続する。産卵場面積は親魚資源量と正の相関関係があるので、産卵場も依然拡大したままとなる。しかし、沖合域に輸送された仔魚の生残率は低く（第4章）。混合域に輸送されても仔稚魚の生残率が低いならば、結局、九州～本州沿岸域のシラス漁場に輸送され留まった仔稚魚のみが漁業資源に加入する。すなわち、この時期の産卵場の拡大は再生産率の低下を誘因するのみである。

以上により産卵場の拡大は新規加入成功の機会を増やす効果があるだけでなく、再生産率の低下を誘因する資源量調整機構の一翼を担っていると判断する。

1988年以降についての産卵場面積と新規加入量の関係は(5-18)式と(5-20)式から

$$R_B = 0.1121 A_1^{1.8077} \exp(-0.0172 A_1) \quad (5-21)$$

で近似でき、1988年以降の資源減少過程が再現できた（Fig. 5-11）。新規加入量は(5-21)式によると $A_1 = 105,000 \text{ km}^2$ で最大となる。マイワシの資源変動には数十年単位の周期があるので（Matsuda *et al.* 1992）、1988年以降の再生産関係が大きく変化しないと仮定すれば、(5-21)式によりマイワシの新規加入量を予測することが可能であると考ええる。

第6章 総合論議

1988年以降に観測されたマイワシの資源量減少は、1988～1991年の4年間に連続しておこった加入量の激減が太平洋側マイワシ資源量激減の直接の原因とされている（Watanabe *et al.* 1995）。加入量激減の原因としてまず最初に考えられる産卵量の減少は、1988～1991年においても産卵量が高水準であったので産卵量の激減が加入量激減の原因でない。また、産出された卵の量に比

例して卵黄期仔魚も摂餌開始期仔魚も多かったが、摂餌開始期の仔魚豊度と1歳時点での加入量の間に相関関係はなかった。これらのことは、マイワシの加入量（年級群豊度）水準の多寡が摂餌開始期のみで決まるのではなく、それ以降の減耗過程の結果として決まることを示している（Watanabe *et al.* 1995）。摂餌開始期における死亡率の変動によって加入量が決定されるとする Hjort (1914) の Critical period 仮説は1970年代以降魚類初期生活史研究の中心的な仮説という位置づけを与えられてきた。しかし、北米太平洋岸のカタクチイワシでは仔魚期における死亡率が加入量決定要因になっていない（Peterman *et al.* 1987）、北米太平洋岸のマイワシについても仔魚期の死亡率が年級群豊度と関係しない（Butler 1991）。Houde (1987) は年級群豊度が初期生活史のある瞬間に決まるのではなく、仔稚魚期を通じた加入までの諸過程の累積として決まるという考え方を提案した。Houde (1987) は累積的な死亡率は成長速度の関数であり成長速度を左右する要因が加入変動に大きく影響すると考えている。しかし、発達段階により飢餓や被食に対する応答は感覚器官の発達、遊泳能力の向上により異なるのであるから、加入までの全期間を一様に扱うのは簡略化しすぎるきらいがある。とはいえ被食、飢餓、流れによる生育場外への輸送、病気などの要因による死亡を定量評価することは困難な場合が多い（渡邊 1994）。本研究でもマイワシの生活史の中で卵～仔魚期の一部までの生残、成長特性を示したにすぎず全生活史を網羅されていない。しかし耳石を用いた成長解析、生化学的手法を用いた分析は仔魚研究において近年導入された手法であり、今後の研究推進の一助になると考える。

成長解析や生化学分析は、結果が出た段階で研究が終わるわけではない。たとえば沖合域で採集された摂餌開始以降のマイワシ仔魚の栄養状態は、黒潮域で採集されたものよりも良好であるという結果が示された（第3章）。この結果は仔魚の成長、生残条件は沖合域よりも黒潮域のほうが良好であるのだから、栄養状態も黒潮域のほうが沖合域よりも良好であるという予測に反した。本研究では、仔魚の栄養状態は「分布密度により決まる密度効果」もしくは「生残条件が悪い海域では栄養状態の良い個体のみが僅かに生き残る」ために上記の予測に反する例が生じたと解釈した（第3章）。また、沖合域における成長と生残関係の解析により生残に不適な環境下で仔魚が生き残るためには成長の速いことが必須であること。すなわち、生残に不適な環境下では成長の速い仔魚が選択的に生き残るという結論を導いた。このため生き残った仔魚の成長指標の良否のみで仔魚に対する生育環境の良否を判断することは危険であり（第4章）、仔魚生育環境の良否判断は、定量採集の条件が満たされ、調査水域の適切な設定がされているという条件のもと、

同一群の仔魚分布量の変化（生残解析）をもとに判断するべきと考える。しかしマイワシの卵～仔魚期における生残解析の多くはある時間断面における分布密度の発生段階ごとの出現率をもとに算出する方法で行われている（Nakai and Hattori 1962, 黒田 1991, Watanabe *et al.* 1995, Suda and Kishida 1997）。同一群の仔魚分布量の変化を追跡したマイワシ仔魚の生残解析は Zenitani *et al.* (1996) の 1 例があるのみである。研究事例のさらなる積み重ねを期待したい。

マイワシは日本周辺域における重要魚種の 1 つであり、TAC 対象魚種となっている。そのため、資源量および新規加入量の推定・予測は重要課題の 1 つである。特に加入量予測には仔魚期以降の成長・生残研究の発展が不可欠である。これらの研究成果を待つ一方で、既存のデータで可能なかぎりの結果を出すことに努めなければならない。産卵調査は最も充実したモニタリング体制であり、当面はこのモニタリングにより得られる結果を利用することが簡便である。

本研究では、資源量・加入量予測のための基礎的知見を得るため「マイワシの産卵場面積の拡大は再生産機構に影響を及ぼし、マイワシの資源変動様式の一端を担っている」ことを作業仮説とし、以下のように結論した。

マイワシ資源量の変動は産卵場面積の拡大・縮小をとまう。親魚資源量が増大すると産卵場が拡大し黒潮の沖合域まで産卵場が拡大する（第 2 章）。沖合域は摂餌開始期までに限定すれば生残および成長には特に問題がない海域である（第 3 章）。しかし沖合域は仔魚が摂餌開始期以降も生き残るためには不適な海域である（第 4 章）。産卵場の拡大は新規加入成功の機会を増やす効果があるだけでなく、再生産率の低下を誘因する資源量調整機構の一翼を担っている（第 5 章）。

近年では、産卵場面積の縮小にともない再生産率が増加しているが、新規加入量は依然低水準である。新規加入量の増大は混合水域を利用できるか否かに依存し（和田 1998）、混合水域が利用可能となるには、黒潮にまで産卵場が拡大することが必要である。したがって、本邦太平洋岸のマイワシ資源の復活は、まず産卵場面積が 105,000 km² 程度まで増加しないかぎり望めないであろう。さらに、新規加入量の絶対水準を引き上げる、すなわち卓越年級群が発生する要因として常磐・三陸海域の黒潮と親潮が混合する海域（混合海域）の環境条件等が考えられている（児玉他 1995）。Noto and Yasuda (1999) も黒潮統流域の南側海域（30°N～35°N, 145°E～180°E）における表面水温の低温期に新規加入量水準が高いことを見いだしている。主産卵期（2～3 月）の産卵場面積のモニタリングに加え、混合域周辺海域における水温の人工衛星画像データによるモニタリング結果を併用することにより、マイワシの新規加入量の予測精

度が向上するものとする。

資源変動期には多くの研究者が対象生物に注目するので研究が飛躍的に推進される。1980年代後半から1990年代前半における資源変動期はマイワシの生態研究が飛躍的に進捗した時期であった。マイワシの大規模な資源変動に伴って各海域で見られた適応現象に関する知見は渡邊・和田（1998）にまとめられている。しかし、今回のマイワシの資源変動期において資源変動機構の全てが解明されたわけではない。仔魚期以降の成長、生残特性の研究はその緒についたばかりであり（Sugisaki 1996, 木下 1998, 青木他 2000）、採集方法および観測点網の充実などを含めた研究の発展をまたねばならない。今後も戦略的なモニタリングと生物特性の解明を両輪とした研究・調査が継続されることを期待したい。

要 約

論文題名

本研究では「マイワシの資源量の増加に伴い観測された産卵場面積の拡大が再生産機構に影響を及ぼし、マイワシの資源変動様式の一端を担っている」ことを作業仮説とし、この作業仮説を実証していくことを目的とした。また、水産生物資源の管理において実用上重要な意味をもつ親魚資源量や新規加入量を産卵場面積をもとに簡便に予測可能か否かを検討した。

本研究では、マイワシ資源の大変動の主体となると考えられる冬春季に黒潮域周辺を産卵場とする群を研究対象とし、それらの産卵場である九州西岸～関東沖の黒潮およびその周辺海域における現場観測と資料解析、飼育実験を実施した。

研究成果の概要は以下のとおりである。

1. 資源変動に関連した産卵場の変遷

1978年以來実施されているイワシ類の産卵調査データの解析結果にもとづき、近年の資源量高水準期（1970年代後半～1980年代前半）と資源量減少期（1988年以降）に観察された産卵場の変遷を総括した。

1) マイワシの主産卵期は産卵量の多さから判断して資源水準によらず2～3月であった。主産卵期である2～3月においてマイワシ卵の存在の有無を指標としてもとめたマイワシの「産卵場面積」は、1978年以降1988年まで漸増後、1990年に最大値を示した後、減少に転じた。産卵場面積は資源量水準に連動して変化し、潮岬以東海域では産卵場面積の拡大に伴い、黒潮沖合域にも卵・仔魚が分布した。

2. 黒潮から沖合域に分布する仔魚の栄養状態の特性

黒潮から沖合域に分布する仔魚の生残可能性および栄養状態特性を把握することを目的として飼育実験および野外調査を実施した。

1) マイワシ仔魚のトリグリセライド、リン脂質含有量が栄養状態の指標となるかを飼育実験をもとに検討し、同一体長仔魚間のトリグリセライド値を比較することにより厳しい飢餓状態にあるか否かの判定ができることを示した。

2) 黒潮と沖合域に分布する仔魚の栄養状態の特性と海洋条件との関係を検討した。マイワシ仔魚の分布密度と栄養状態（トリグリセライド値）間に負の相関関係が認められたが、トリグリセライド値を指標とした場合、厳しい飢餓状態にある仔魚を見いだすことが出来なかった。

3. 黒潮沖合域における仔魚の成長と生残

黒潮沖合域のマイワシ仔魚パッチを漂流系で標識し、同一パッチの同一コホートを追跡することにより仔魚の成長率、生残率を解析した。さらに数理モデルにより仔魚の成長指標や栄養状態指標をもとに生息環境の良否を判断するときの留意点を明確にした。

1) パッチ内の逸出はほぼ無視できるという前提で、平均分布密度の時間経過をもとに計算した黒潮沖合域の1日当たり生残率は32~44%/dayと低いものであった。

2) 摂餌開始からまもない仔魚に関して、黒潮沖合域においては成長の速い個体が選択的に生き残ることを示した。

3) 生残条件が悪い環境では成長の良いものが選択的に生き残るので、採集個体群の成長指標、栄養状態指標の良否のみで仔魚の生育環境の良否を評価することの危険性を示唆した。

4. 初期生態調査に基づく迅速な資源量推定法の開発と検討

産卵場面積と産卵親魚量の関係を卵の分布特性をもとに数理モデル化し、簡便な資源量推定法を考案した。さらにマイワシの産卵場面積の拡大が再生産機構に与える影響について産卵場面積と新規加入量との関係を検討することにより考察した。

1) 産卵場面積と親魚重量の関係モデルを構築し、産卵場面積を用いて親魚重量の推定が可能であることを示した。

2) 近年の産卵場面積の変動に伴う新規加入量の関係を明示し、産卵場の拡大が再生産率を低下させ、資源量調整機構の一端を担っている可能性を示した。

謝 辞

本研究をまとめるにあたり、懇切なご指導をいただいた東京水産大学資源管理学科資源管理システム学講座の山田作太郎教授に心より感謝の意を表します。同講座助教田中榮次助教授には多くの有益な御教示をいただきました。深く感謝申し上げます。また本論文の御校閲を賜った同大学の木原興平教授、北原武教授、大野淳助教

授に厚く御礼申し上げます。

研究の過程において数々の有益なご助言とご指導を頂いた東京大学海洋研究所渡邊良朗教授、長崎大学中田英昭教授、水産庁和田時夫博士、中央水産研究所中野広博士、大関芳沖博士、木村量博士、瀬戸内海区水産研究所鈴木満平博士に深謝いたします。

本研究の端緒を開いていただき、また共同研究者として調査の設計と実施における協力と研究の過程における数々の有益な論議を頂いた元中央水産研究所森慶一郎博士、中央水産研究所中田薫博士、遠洋水産研究所稲掛伝三博士に深謝いたします。

日本海区水産研究所黒田一紀博士には調査手法および資料処理等についてご助言とご指導をいただきました。ここに感謝の意を表します。

本論文で使用した資料は東海区水産研究所（現中央水産研究所）および南西海区水産研究所（現中央水産研究所黒潮調査研究部）が実施してきた産卵調査と水産庁の200海里卵稚仔調査に基づくものであります。多くの資料の提供をいただいた西海区水産研究所小西芳信博士、中央水産研究所黒潮調査研究部石田実博士のご協力に感謝いたします。

近畿大学水産研究所浦神実験場滝井健二博士には飼育実験のための諸施設を利用させていただきました。ここに記して御礼申し上げます。産卵調査に共に乗船し調査の円滑な遂行にご協力いただいた横浜商科大学教授小林雅人博士、瀬戸内海区水産研究所塚本洋一博士、国際農林業水産研究センター下田徹氏、東北区水産研究所杉崎宏哉博士、西海区水産研究所浅野謙二博士、横内克巳博士、清水弘文氏、中央水産研究所清水昭男博士、岸田達博士、赤嶺達郎博士、渡邊千夏子氏、瀬戸内海区水産研究所河野悌昌氏に感謝いたします。また、試料処理、資料整理、図表作成にあたり多大なご助力をいただいた浜口綾子嬢、進藤節子嬢に謝辞を表します。

最後に、調査に従事し多大なご助力をいただいた中央水産研究所調査船蒼鷹丸と、瀬戸内海区水産研究所しらふじ丸の乗組員の方々に御礼申し上げます。

文 献

- 青木一郎・三浦汀介・今井信幸・小松輝久, 2000. フレーム型中層トロールによる浮魚類仔稚魚の採集. 日水誌, **66**, 10-17.
- Bailey, K. M., 1984. Comparison of laboratory rates of predation on five species of marine fish larvae by three planktonic invertebrates: effects of larval size on vulnerability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **79**, 303-309.
- Blaxter, J. H. and G. Hempel, 1963. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). *J. Cons. int. Explor. Mer.*, **28**, 211-240.
- Blaxter, J. H., 1969. Experimental rearing of pilchard larvae, *Sardina pilchardus*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **49**, 557-

- 575.
- Bliss, C. I., 1958. The analysis of insect counts as negative binomial distribution. *Proc. Xth Int. Congr. Entomol.*, **2**, 1015-1031.
- Butler, J. L., 1991. Mortality and recruitment of Pacific sardine, *Sardinops sagax caerulea*, larvae in the California current. *Can. J. Fish. Sci. Aquat. Sci.*, **48**, 1713-1723.
- Campana, S. E., 1990. How reliable are backcalculations based on otoliths? *Can. J. Fish. Sci. Aquat. Sci.*, **47**, 2219-2227.
- Canino, M. F., 1994. Effects of temperature and food availability on growth and RNA/DNA ratios of walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas) eggs and larvae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **175**, 1-16.
- Chambers, R. C. and W. C. Leggett, 1987. Size and age at metamorphosis in marine fishes: an analysis of laboratory-reared winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) with a review of variation in other species. *Can. J. Fish. Sci. Aquat. Sci.*, **44**, 1936-1947.
- Chatterjee, S. and B. Price, 1977. Regression Analysis by Example., John Wiley and Sons, Inc., New York [佐和隆光・加納 悟共訳, 1981. 回帰分析の実際, 新曜社, 東京, 249 pp.]
- Davis, T. L., Lyne, V., and G. P. Jenkins, 1991. Advection, dispersion and mortality of a patch of southern bluefin tuna larvae *Thunnus maccoyii* in the East Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **73**, 33-45.
- Ehrlich, K. F. and G. Muszynski, 1982. Effects of temperature on interactions of physiological and behavioral capacities of larval California grunion: adaptations to the planktonic environment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **60**, 223-244.
- Fortier, L. and W. C. Leggett, 1985. A drift study of larval fish survival. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **25**, 245-257.
- Fuiman, L. A., 1993. Development of predator evasion in Atlantic herring, *Clupea harengus* L. *Anim. Behav.*, **45**, 1101-1116.
- Fukuhara, O., 1990. Effects of temperature on yolk utilization, initial growth, and behavior of unfed marine fish larvae. *Mar. Biol.*, **106**, 169-174.
- Gamble, J. C. and S. J. Hay, 1989. Predation by the scyphomedusan *Aurelia aurita* on herring larvae in large enclosures: effects of predator size and prey starvation. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.*, **191**, 366-375
- Guttman, I. and S. S. Wilks, 1968. Introductory Engineering Statistics, John Wiley and Sons, Inc., New York [石井恵一・堀 素夫共訳, 1968. 工科系のための統計概論, 培風館, 東京, 321 pp.]
- Gerritsen, J. and J. R. Strickler, 1977. Encounter probabilities and community structure in zooplankton: a mathematical model. *J. Fish. Res. Board. Can.*, **34**, 73-82.
- Håkanson, J. L., 1989a. Analysis of lipid components for determining the condition of anchovy larvae, *Engraulis mordax*. *Mar. Biol.*, **102**, 143-151.
- Håkanson, J. L., 1989b. Condition of larval anchovy (*Engraulis mordax*) in the Southern California Bight, as measured through lipid analysis. *Mar. Biol.*, **102**, 153-159.
- Håkanson, J. L., 1993. Nutritional condition and growth rate of anchovy larvae (*Engraulis mordax*) in the California Current: two contrasting years. *Mar. Biol.*, **115**, 309-316.
- 林 周・鶴田義成・川口弘一, 1994. 黒潮外側・流軸・沿岸域におけるマイワシ仔魚の栄養状態. 水産海洋研究, **58**, 145-152.
- Hayashi, A., Yamashita, Y., Kawaguchi, K., and T. Ishii, 1989. Rearing method and daily otolith ring of Japanese sardine larvae. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 997-1000.
- Heath, M. R. and M. MacLachlan, 1987. Dispersion and mortality of yolk-sac herring (*Clupea harengus* L.) larvae from a spawning ground to the west of the Outer Hebrides. *J. Plankton Res.*, **9**, 613-630.
- Heath, M. R. and P. Rankine, 1988. Growth and advection of larval herring (*Clupea harengus* L.) in the vicinity of the Orkney Isles. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **27**, 547-565.
- Heath, M. R., Zenitani, H., Watanabe, Y., Kimura, R., and M. Ishida, 1998. Modelling the dispersal of larval Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, by the Kuroshio current in 1993 and 1994. *Fish. Oceanogr.*, **7**, 335-346.
- Hewitt, R., Bindman, A., and N. C. H. Lo, 1984. Procedures for calculating the egg production estimate of spawning biomass, *Administrative Report LJ-84-19*, La Jolla, South-west Fisheries Center.
- Hewitt, R. P., Theilacker, G.H., and N. C. H. Lo, 1985. Causes of mortality in young jack mackerel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **26**, 1-10.
- 平本紀久雄, 1981. マイワシ太平洋系群の房総およびその周辺海域における発育と生活に関する研究. 千葉県水産試験場報告, **39**, 1-127.
- 平本紀久雄, 1996. イワシの自然誌「海の米」の生存戦略, 中央新書, 東京, 183 pp.
- Hjort, J., 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.*, **20**, 1-228.
- Houde, E. D., 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *Amer. Fish. Soc. Symp.*, **2**, 17-29.
- Houde, E. D., 1989. Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. *Fish. Bull. U. S.*, **87**, 471-495.
- Howell, W. H. and M. A. Caldwell, 1984. Influence of temperature on energy utilization and growth of embryonic and prolarval American plaice, *Hippoglossoides platessoides* (Fabricius). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **79**, 173-189.
- Hunter, J. R., 1984. Culture and growth of northern anchovy, *Engraulis mordax*, larvae. *Fish. Bull. U. S.*, **74**, 81-88.
- 石田 実・菊地 弘, 1992. 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: 1989年1月~1990年12月, 南西水研・中央水研, 高知, 86 pp.
- 伊藤嘉昭・村井 実, 1977. 動物生態学研究法(上), 古今書院, 東京, 268 pp.
- 伊藤嘉昭・山村則男・嶋田正和, 1992. 動物生態学, 蒼樹書房, 東京, 507 pp.
- 伊東祐方, 1961. 日本近海におけるマイワシの漁業生物学研究. 日水研報, **9**, 1-227.
- Johns, D. M., Howell, W. H., and G. Klein-MacPhee, 1981. Yolk utilization and growth to yolk-sac absorption in summer flounder (*Paralichthys dentatus*) larvae at constant and cyclic temperatures. *Mar. Biol.*, **63**, 301-308.
- Jenkins, G. P., Young, J. W., and T. L. O. Davis, 1991. Den-

- sity dependence of larval growth of a marine fish, the southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyii*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48**, 1358-1363.
- Kasai, A., Kishi, J. K., and T. Sugimoto, 1992. Modeling the transport and survival of Japanese sardine larvae in and around the Kuroshio Current. *Fish. Oceanogr.*, **1**, 1-10.
- 菊地 弘・小西芳信, 1990. 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: 1987年1月~1988年12月, 中央水研・南西水研, 東京, 72 pp.
- 菊地 弘・森慶一郎・中田 薫, 1992a. 潮岬以東海域におけるマイワシ卵・仔魚の出現域の沖合化. 日水誌, **58**, 427-432.
- 菊地 弘・木村 量・岸田 達・渡邊 良朗, 1992b. 1992年冬春季の潮岬沖~常磐海域における海況および主要魚種卵・仔魚の出現状況. 中央ブロック卵・稚仔, プランクトン調査研究担当者協議会研究報告, **12**, 74-83.
- 木村 量, 1994. 飢餓, 「魚類の初期減耗研究」(田中 克・渡邊良朗編), 水産学シリーズ98, 恒星社厚生閣, 東京, pp 47-59.
- Kimura, R., Sato, C., and K. Nakata, 1996. Nutritional condition of first-feeding larvae of sardine *Sardinops melanostictus*. In "Survival strategies in early life stages of marine resources" (eds. by Watanabe, Y., Yamashita, Y., and Y. Oozeki), A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 105-113.
- 木下貴裕, 1998. 黒潮続流域の北上稚魚, 「マイワシの資源変動と生態変化」(渡邊良朗・和田時夫編), 水産学シリーズ119, 恒星社厚生閣, 東京, pp 84-92.
- Kobayashi, M. and K. Kuroda, 1989. Estimation of main spawning grounds of the Japanese Sardine from a viewpoint of transport condition of its eggs and larvae. In "Long-term Variability of Pelagic Fish Populations and the Environment" (eds. by Kawasaki, T., Tanaka, S., Toba, Y., and A. Taniguchi), Pergamon Press, Oxford, pp.109-116.
- 児玉純一・永島 宏・和泉祐司, 1995. 万石浦ニシンの長期変動に関する一考察: 特に金華山近海域の気象・海況および生物群集との関係. 宮城水セ研報, **14**, 17-36.
- 近藤恵一, 1988. 資源量高水準期における日本産マイワシの分布・移動について. 東海水研報, **124**, 1-33.
- 小西芳信, 1980a. マイワシとウルメイワシの卵・仔魚の垂直分布について. 南西水研報告, **12**, 93-103.
- 小西 芳, 1980b. 卵・稚仔分布の実態把握のための調査上の問題点. 水産海洋研究会報, **44**, 92-99.
- 黒田一紀, 1988. 本邦の太平洋沿岸域におけるマイワシ主産卵場の変遷. 水産海洋研究会報, **52**, 373-376.
- 黒田一紀, 1991. マイワシの初期生活期を中心とする再生産過程に関する研究. 中央水研研究報, **3**, 25-278.
- Lasker, R., 1962. Efficiency and rate of yolk utilization by developing embryos and larvae of the Pacific sardine *Sardinops caerulea* (Girard). *J. Fish. Res. Board. Can.*, **19**, 867-875.
- Lasker, R., 1964. Experimental study of the effect of temperature on the incubation time, development, and growth of Pacific sardine embryos and larvae. *Copeia*, **2**, 399-405.
- Lasker, R., 1985. Introduction: an egg production method for anchovy biomass assessment. *NOAA Tech. Rep. NMFS*, **36**, 1-3.
- Leak, J. C. and E.D. Houde, 1987. Cohort growth and survival of bay anchovy *Anchoa mitchilli* larvae in Biscayne Bay, Florida. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **37**, 109-122.
- Litvak, M. K. and W. C. Leggett, 1992. Age and size-selective predation on larval fishes: the bigger-is-better hypothesis revised. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **81**, 13-24.
- Lluch-Belda, D., Crawford, R. J. M., Kawasaki, T., MacCall, A. D., Parrish, R. H., Schwartzlose, R. A., and P. E. Smith, 1989. World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, **8**, 195-205.
- Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D. B., Hernandez-Vazquez, S. C., Salinas-Zavala, A., and R. A. Schwartzlose, 1991. Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California current system. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, **32**, 105-111.
- Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D. B., Hernández-Vázquez, S., and C. A. Salinas-Zavala, 1992. Sardine population expansion eastern boundary systems of the Pacific ocean as related to sea surface temperature. *S. Afr. J. mar. Sci.*, **12**, 147-155.
- Lo, N. H. and R. Methot, 1989. Spawning biomass of the northern anchovy in 1988. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, **30**, 18-31.
- MacCall, D., 1988. Dynamic geography of marine fish populations, University of Washington Press, Seattle, 153 pp.
- Mangel, M., 1985. Decision and control in uncertain resource system, Academic Press, New York, 255 pp.
- Mangel, M. and P. E. Smith, 1990. Presence-absence sampling for fisheries management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**, 1875-1887.
- Matsuda, H., Wada, T., Takeuchi, Y., and Y. Matsumiya, 1992. Model analysis of the effect of environmental fluctuation on the species replacement pattern of pelagic fishes under interspecific competition. *Res. Popul. Ecol.*, **34**, 309-319.
- 松岡正信, 1995a. 丸特Bネットと改良型ノルバックネットによる卵稚仔採集比較試験-I. 薩南海域の47地点における採集結果. 西水研研報, **73**, 21-26.
- 松岡正信, 1995b. 丸特Bネットと改良型ノルバックネットによる卵稚仔採集比較試験-II. 九州西方海域の3地点における反復採集結果. 西水研研報, **73**, 27-35.
- 松岡正信, 1995c. マイワシ卵のふ化率および摂餌開始期生残率等に及ぼす水温と塩分の影響. 西水研研報, **73**, 37-44.
- Matsuoka, M., 1997. Osteological development in the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*. *Ichthyol. Res.*, **44**, 275-295.
- 松岡正信・三谷卓美, 1989. 長崎港近海で採集されたマイワシ卵のふ化・飼育(予報). 西水研研報, **67**, 15-22.
- Matsushita, K., Shimizu, M., and Y. Nose 1988. Food density and rate of feeding larvae of anchovy and sardine in patchy distribution. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **54**, 401-411.
- May, R. C., 1974. Effects of temperature and salinity on yolk utilization in *Bairdiella icistia* (Jordan and Gilbert) (pisces:sciaenidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **16**, 213-225.
- Meekan, M. G. and L. Fortier, 1996. Selection for fast growth during the larval life of Atlantic cod *Gadus morhua* on the Scotian Shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **137**, 25-37.
- Miller, T. J., 1997. The use of field studies to investigate selective processes in fish early life history. In "Early

- life history and recruitment in fish population" (eds. by Chamber R. C. and E. A. Trippel), Chapman and Hall, London, pp. 197-223.
- 森慶一郎, 1981. 魚類プランクトンの定量採集方法 (レビュー). 漁業資源研究会議報, **22**, 29-52.
- 森慶一郎, 1989. イワシ類等を主対象とする卵稚仔調査結果の一括とりまとめ・公表および採集方法の統一に関する提案. 1988年度漁業資源研究会議, 浮魚・環境合同部会報告, 80-89.
- 森慶一郎, 1992a. 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」(久米 漸編), 中央水産研究所, 横浜, pp. 8-14.
- 森慶一郎, 1992b. ボンゴネット傾斜曳, 「浮魚類卵・稚仔採集調査マニュアル」(久米 漸, 編), 中央水産研究所, 横浜, pp. 23-30.
- 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. 東海水研 **D12**, 321 pp.
- Moser, H. G., Charter, R. L., Smith, P. E., Ambrose, D. A., Charter, S. R., Meyer, C. A., Sandknop, E. M., and W. Watson, 1993. Distribution atlas of fish larvae and eggs in the California current region: Taxa with 1000 or more total larvae, 1951 through 1984 *Engraulis mordax* eggs. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Atlas.*, **31**, 6-7.
- 元田 茂, 1974. プランクトンの採集, 「海洋プランクトン」(丸茂隆三編), 東京大学出版会, 東京, pp. 191-225.
- Nakai, Z., 1962a. 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., 1962b. Studies of influences of environmental factors upon fertilization in the catch of the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus* (T. & S.). *Japanese Journal of Ichthyology*, **9**, 1-115.
- 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.
- Nakata, K., Zenitani, H., and D. Inagake, 1995. Differences in food availability for Japanese sardine larvae between the frontal region and the waters on the offshore side of the Kuroshio. *Fish. Oceanogr.*, **4**, 68-79.
- Noto, M. and I. Yasuda, 1999. Population decline of the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, in relation to sea surface temperature in the Kuroshio Extension. *Can. J. Fish. Sci. Aquat. Sci.*, **56**, 973-983.
- Ohshimo, S., Nagatani, H., and T. Ichimaru, 1997. Growth of 0 age Japanese sardine *Sardinops melanostictus* in the waters off the western coast of Kyushu. *Fish. Sci.*, **63**, 659-663.
- Owen, R. W., Lo, N. C. H., Butler, J. L., Theilacker, G. H., Alvarino, A., Hunter, J. R., and Y. Watanabe, 1989. Spawning and survival patterns of larval northern anchovy, *Engraulis mordax*, in contrasting environments-A site-intensive study. *Fish. Bull. U. S.*, **87**, 673-688.
- Pepin, P., 1989. Using growth histories to estimate larval fish mortality rates. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.*, **191**, 324-329.
- Peterman, R., Bradford, M. J., Lo, N. C., and R. D. Methot, 1988. Contribution of early life stages to interannual variability in increment of northern anchovy (*Engraulis mordax*). *Can. J. Fish. Sci. Aquat. Sci.*, **45**, 8-16.
- Rice, J. A., Miller, T. J., and K. A. Rose, 1993. Growth rate variation and larval survival: inferences from an individual-based size-dependent predation model. *Can. J. Fish. Sci. Aquat. Sci.*, **50**, 133-142.
- Rosenzweig, M., 1981. A theory of habitat selection. *Ecology*, **62**, 327-335.
- Seber, G. A. F., 1973. The estimation of animal abundance and related parameters. Griffin, London, 506 pp.
- Shimizu, H., Nakata, K., and H. Nakanao, 1989. Comparison of nutritional condition of sardine larvae, *Sardinops melanostictus* (T. et S.) taken from the coastal and offshore region of the Kuroshio current. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 179.
- 下田 徹・中田 薫・菊地 弘・稲掛伝三, 1993. 春季黒潮外側域における基礎生産力の短期変動. 中央水研研報, **5**, 117-127.
- Smith, P. E., 1973. The mortality and dispersal of sardine eggs and larvae. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.*, **164**, 282-292.
- Smith, P. E., 1985. Year-class strength and survival of 0-group clupeoids. *Can. J. Fish. Sci. Aquat. Sci.*, **42** (Suppl. 1), 69-82.
- Smith, P. E., 1990. Monitoring interannual changes in spawning area of Pacific sardine (*Sardinops sagax*). *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, **31**, 145-151.
- Smith, P. E., Counts, R. C., and R. I. Clutter, 1968. Changes in filtering efficiency of plankton nets due to clogging under tow. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, **32**, 232-248.
- Smith, P. E. and S. Richardson, 1977. Standard techniques for pelagic fish egg and larval surveys. *FAO Fish. Tech. Pap.*, **175**, 100 pp.
- Smith, P. E. and R. P. Hewitt, 1985. Sea survey design and analysis for an egg production method of anchovy biomass assessment. *NOAA Tech. Rep. NMFS.*, **36**, 17-26.
- Suda, M. and T. Kishida, 1997. The yearly fluctuation of survival indices before and after Shirasu, the larval stage, of Japanese sardine from 1979 to 1992 off the Pacific coast of Japan. *Fish. Sci.*, **63**, 60-63.
- Sugisaki, H., 1996. Distribution of larval and juvenile Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) in the western North Pacific and its relevance to predation on these stages. In "Survival strategies in early life stages of marine resources" (eds. by Watanabe, Y., Yamashita, Y., and Y. Oozeki), A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 261-270.
- Suthers, I. M. and K. T. Frank, 1989. Inter-annual distributions of larval and pelagic juvenile cod (*Gadus morhua*) in southwestern Nova Scotia determined with two different gear types. *Can. J. Fish. Sci. Aquat. Sci.*, **46**, 591-602.
- 鈴木満平・山下倫明・藤田盛人・菊地 弘・中野 広・オールドニオ リサ, 1994. 仔稚魚脂質の微量分析法. 中央水研研報, **6**, 1-7.
- Suzuki, R. and T. Ichimaru, 1990. An improved method for the determination of phytoplankton chlorophyll using *N,N*-dimethylformamide. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **46**, 190-194.
- Tanaka, S., 1953. Precision of age composition of fish estimated by double sampling method using the length for stratification. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **19**, 657-670.

- 田中昌一, 1985. 水産資源学総論, 恒星社厚生閣, 東京, 381 pp.
- Theilacker, G. H. and Y. Watanabe, 1989. Midgut cell height defines nutritional status of laboratory raised larval northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. U. S.*, **87**, 457-469.
- Tranter, D. J. and P. E. Smith, 1968. Filtration performance. In "Zooplankton sampling" (eds. by Fraser, J. H. and D. J. Tranter), UNESCO Paris, pp. 27-56.
- 内田恵太郎・今井貞彦・水戸 敏・藤田矢郎・上野雅正・庄島洋一・千田哲資・白福正治・道津喜衛, 1958. 日本産魚類の稚魚期の研究, 第1集, 九大農学部第2教室, 89 pp.
- 和田時夫, 1998. 親潮域での回遊範囲と成長速度. 「マイワシの資源変動と生態変化」(渡邊良朗・和田時夫編), 水産学シリーズ119, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 27-34.
- Wada, T. and K. Kashiwai, 1991. Changes in growth and feeding ground with fluctuation in stock abundance. In "Long-term Variability of Pelagic Fish Populations and the Environment" (eds. by Kawasaki, T., Tanaka, S., Toba, Y., and A. Taniguchi), Pergamon Press, Oxford, pp. 181-190.
- Wada, T. and L. D. Jacobson, 1998. Regimes and stock-recruitment relationships in Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*), 1951-1995. *Can. J. Fish. Sci. Aquat. Sci.*, **55**, 2455-2463.
- Ware, D. M., 1975. Relation between egg size, growth, and natural mortality of larval fish. *J. Fish. Res. Board. Can.*, **32**, 2503-2512.
- 渡部泰輔, 1981. マイワシの初期減耗について. 漁業資源研究会議報, **22**, 67-88.
- 渡部泰輔, 1983. 卵数法, 「水産資源の解析と評価—その手法と適用例—」(石井丈夫編), 水産学シリーズ46, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 9-29.
- 渡部泰輔, 1987. マイワシ1980年卓越年級をめぐって. 水産海洋研究会報, **51**, 34-39.
- 渡邊良朗, 1994. 減耗率推定法, 「魚類の初期減耗研究」(田中克・渡邊良朗編), 水産学シリーズ98, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 34-46.
- Watanabe, Y., Zenitani, H., and R. Kimura, 1995. Population decline of the Japanese sardine *Sardinops melanostictus* owing to recruitment failures. *Can. J. Fish. Sci. Aquat. Sci.*, **52**, 1609-1616.
- Watanabe, Y., Zenitani, H., and R. Kimura, 1996. Offshore expansion of spawning of the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, and its implication for egg and larval survival. *Can. J. Fish. Sci. Aquat. Sci.*, **53**, 55-61.
- Watanabe, Y. and T. Kuroki, 1997. Asymptotic growth trajectories of larval sardine (*Sardinops melanostictus*) in the coastal waters off western Japan. *Mar. Biol.*, **127**, 369-378.
- Watanabe, Y., Zenitani, H. and R. Kimura, 1997. Variation in spawning ground area and egg density of the Japanese sardine in Pacific coastal and oceanic waters. *Fish. Oceanogr.*, **6**, 35-40.
- 渡邊良朗・和田時夫, 1998. まえがき, 「マイワシの資源変動と生態変化」(渡邊良朗・和田時夫編), 水産学シリーズ119, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 3.
- Welch, D. W. and Y. Ishida, 1993. On the statistical distribution of salmon in the sea: application of the negative binomial distribution, and the influence of sampling effort. *Can. J. Fish. Sci. Aquat. Sci.*, **50**, 1029-1038.
- 山田作太郎・稲垣宣生, 1973. 漁網の選択性について—選択を受けた資料からの推定法—. 統計数理研究所シンポジウム記事, **5**, 23-29.
- 山田作太郎・田中栄次, 1999. 水産資源解析学, 成山堂書店, 東京, 160 pp.
- Yentsch, C. S. and D. W. Mentzel, 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep Sea Res.*, **10**, 221-231.
- 吉澤康和, 1989. 新しい誤差論—実験データ解析法, 共立出版, 東京, 261 pp.
- 銭谷 弘, 1995. マイワシのふ化時および卵黄吸収時の体長に及ぼす飼育水温の影響. 中央水研研報, **7**, 411-418.
- Zenitani, H., 1995. Analysis of lipid components for determining the nutritional condition of sardine larvae *Sardinops melanostictus*. *Fish. Sci.*, **61**, 725-726.
- 銭谷 弘, 1998a. 産卵期と産卵場, 「マイワシの資源変動と生態変化」(渡邊良朗・和田時夫編), 水産学シリーズ119, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 65-74.
- 銭谷 弘, 1998b. 丸特Bネットと改良ノルバックネットによるカタクチイワシ, マイワシ, コノシロ卵の採集量比較試験. 水産海洋研究会報, **62**, 109-205.
- Zenitani, H., 1999. Size-specific changes in amount of lipid and daily growth rate of early larval sardine, *Sardinops melanostictus*, in the main Kuroshio current and its offshore waters off eastern Japan. *Mar. Biol.*, **134**, 645-652.
- 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マイワシ, カタクチイワシ, サバ類, ウルメイワシ, およびマアジの卵仔魚とスルメイカ幼生の月別分布状況: 1991年1月~1993年12月. 水産庁研究所資源管理研究報告シリーズA-1, 368 pp.
- Zenitani, H., Nakata, K., and D. Inagake, 1996. Survival and growth of sardine larvae in the offshore side of the Kuroshio. *Fish. Oceanogr.*, **5**, 56-62.
- 銭谷 弘・木村 量, 1997. 太平洋岸域のカタクチイワシの資源回復に伴う2~3月産卵量の増加. 日水誌, **63**, 665-671.
- 銭谷 弘・石田 実・山田作太郎, 1998. 卵分布の集中度が高い魚種の卵豊度—産卵場面積関係. 水産海洋研究会報, **62**, 97-103.
- Zenitani, H. and S. Yamada, 2000. The relationship between spawning area and Biomass of Japanese sardine along the Pacific coast of Japan. *Fish. Bull. U. S.*, **98**, 842-848.