

## 日本産マイワシの初期発育と産卵生態に関する研究<sup>\*1</sup>

松岡 正信<sup>\*2</sup>

### Studies on Early Development and Spawning Ecology in Japanese Sardine *Sardinops melanostictus*

Masanobu MATSUOKA

**Abstract:** In the most resource period and decrease one of Japanese sardine *Sardinops melanostictus*, the early development and spawning ecology of Western Kyushu population were investigated, from biological aspect.

Artificial fertilization was undertaken, using adults caught by fishing on the research vessel. Successfully fertilized eggs started cleavage after one hour and five minutes of insemination. In three hours, eggs reached the morula stage and attained to the blastula stage in four hours. Hatching occurred within 30 to 36 hours. Unfortunately, all larvae died within 1.5 days after hatching, probably because of the deterioration of the rearing sea water and high temperature.

Wild eggs collected from adjoining areas of Nagasaki Harbor were incubated from Ab-Ba stage at 7.3-26.7°C. At 7.3 and 10.8°C, total and viable hatching rates, survival rate at first-feeding stage and rate of first-feeding success were lower than at 13.8-21.0°C. At 23.5°C, these rates were lower than at 13.8-21.0°C, and no normal larvae and no feeding ones were observed at 26.7°C. Eggs were also incubated at salinities of 17.4-53.8. At salinities of 26.1-39.6, total and viable hatching rates were high, mostly over 90%. Viable hatching rate at salinity of 17.4 was considerably low. At salinities of 44.3 and 53.8, total and viable hatching rates were relatively low. Survival rate at first-feeding stage and rate of first-feeding success at salinities of 17.4, 44.3 and 53.8 were lower than at salinities of 26.1-39.6.

Incubation and rearing experiments at temperature of 18°C were undertaken, using wild eggs. Total length of just hatched larvae was 3.44 mm. Fourth day-old larvae after hatching (about 5.7 mm TL) began to eat S type rotifers. 17th day-old larvae reached 9.9 mm TL on the average (range 8.50-11.95 mm), and the rudiments of the dorsal and caudal fin rays and fin-supports were partly formed. 29th day-old larvae reached 15.37 mm TL (maximum, 20.0 mm). In groups deprived of food from first-feeding stage, eighth day-old, 12th day-old and 17th day-old after hatching, most larvae could not take rotifers which were given on after three or four days.

Developmental process of all cartilages and bones was described, using artificially raised and wild specimens. Changes in feeding and swimming functions were clarified from osteological side, and a developmental step forming four periods and eight phases was prescribed.

Differential sequence of red muscle, pink muscle, white muscle and tonic-like fibers in the lateral muscle as an important locomotor organ was investigated. A layer of red muscle fibers was functionally developed at first-feeding stage. Beyond about 20 mm SL, stratifica-

2007年11月8日受理 (Received on November 8, 2007)

<sup>\*1</sup> 鹿児島大学大学院連合農学研究科審査学位論文 (掲載に際し投稿規定に沿って一部修正した)

<sup>\*2</sup> 瀬戸内海区水産研究所 〒739-0452 広島県廿日市市丸石2-17-5 (National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, 2-17-5, Maruishi, Hatsukaichi, Hiroshima 739-0452, Japan)

tion of red fibers, differentiation of tonic-like fibers and mosaic appearance of white fibers occurred. By 30 mm SL, pink fibers and two types of tonic-like fibers were differentiated. The structure of lateral muscle in a 37 mm SL juvenile was complete.

Formative process of eye, olfactory organ, taste buds, lateral line system and inner ear was examined. The visual cell layer consisted of only single cones at first-feeding stage. In a 20.9 mm SL larva, rod-like cells and twin cones appeared. Both ciliated and microvillous receptor cells in olfactory organ were found shortly after hatching. Formation of olfactory nostrils and lamellae began at about 20 mm SL. Taste buds first appeared at 11.2 mm SL. Newly hatched larvae were equipped with 12 pairs of neuromasts on the head and trunk. The formation of head lateral line canal commenced at about 20 mm SL and four canals had ossified by 32.5 mm SL. Three semicircular canals formed by first-feeding stage. The structure of inner ear was entirely formed by 32 mm SL.

The most spawning period was in March and the most GSI rate of females was over 20. From the ratio of specimens with hydrated eggs or postovulatory follicles at the regressing stage 0 (spawning day), presumptive example of the average spawning interval was calculated to be from 4 to 6 days.

Spawning time and duration of egg development of this species and Japanese anchovy *Engraulis japonicus* were investigated by 46 time vertical net samplings in the waters off southern Kyushu. Spawning of sardine occurred mainly at about 20:00 on 12 March and during 19:00-20:00 on 13 March, 1991. On the other hand, spawning of anchovy seemed to occur mainly during 00:00-01:00. Spawning times of both species were not overlapped at all.

The vertical distribution of sardine eggs was investigated to clarify their spawning depth. Horizontal net tows were simultaneously conducted at five layers of approximately 1 m, 20 m, 40 m, 60 m and 80 m. AA stage eggs (from fertilization to beginning of enlargement of perivitelline space) were mostly collected at 40 m and 60 m depths. This means that the spawning depth was approximately 40-60 m. The spawning depth of Japanese anchovy was considered to be 0-20 m. The spawning depths of both species were not overlapped, also the spawning time.

Morphological changes of unfertilized and fertilized sardine eggs were observed continuously. Unfertilized eggs could be divided into three types on the bases of their morphology: a distorted type, a narrow perivitelline-space type and a normal perivitelline-space type. The first type of eggs disintegrated and sank to the bottom of the containers in a short time. The latter two types of eggs formed not only a perivitelline space but also a blastodisc. They disintegrated gradually within 12 hours after stripping. Common to eggs of these three types, the egg membrane finally broke and the eggs contents were mainly lost. The examination of the field-collected eggs shows that some wild eggs were very similar in their morphological characteristics to unfertilized and disintegrated sardine eggs mentioned above. These facts suggest that unfertilized sardine eggs may be commonly present in natural spawning, especially in the area of the south from Kyushu.

Short term (from 1 hour to 1 week) variations at the 9 stations in the number of collected sardine eggs were investigated in the adjoining area of Nagasaki Harbor. The maximum variations within 0.5 day were 2.3 or 6.6 times. The maximum variations between days were 2.0 or 5.1 times. The maximum variation at 9 stations was 33.8 times. This result indicates that the number of sardine eggs collected by plankton net changes considerably during short time periods and between adjacent stations, and that the total egg production calculated from spawning survey data may include wide variations.

Egg abundance and distributional changes of sardine were studied in the waters around

Kyushu from 1979 to 1995. A total 13,138 tows was undertaken for collecting eggs by six prefectural experimental stations and the Seikai National Fisheries Research Institute. The egg abundance was calculated for each  $30' \times 30'$  square and grouped into three large areas from north to south (Areas I (north of  $34^\circ$  N), II ( $34^\circ - 31^\circ 30'$  N), III (south of  $31^\circ 30'$  N)). The total egg number considerably fluctuated from  $47 \times 10^{12}$  in 1995 to  $2,873 \times 10^{12}$  in 1987. The fluctuation mainly occurred in Area III. The egg abundance of this area drastically decreased from 1991, and was only  $0.3 \times 10^{12}$  in 1995. The spawning month showed secular change. In Area I, spawning occurred mainly in March in 1979 and 1989, April in 1981-1983, and May in 1984-1987. Spawning after 1988 has occurred in March and April. The main spawning grounds were located in Area I and Area II in 1979 and 1980. After 1981, the main spawning grounds gradually shifted to the south, and in 1987 most of the spawning occurred in Area III. The spawning temperature changed with the shift of the spawning area. In 1979, eggs were spawned in  $13-19^\circ\text{C}$ , although spawning occurred at the  $21^\circ\text{C}$  level in 1987. After 1991, the spawning temperature returned to  $14-19^\circ\text{C}$ .

Although the sardine resource is very low in present, from past events on records, I may presume that it will increase to the maximum size after present to scores of years.

**Key words:** Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, early development, spawning ecology, egg abundance

## 目 次

## 第1章 緒 言

## 第1章 緒 言

## 第2章 初期発育

第1節 人工受精および培養下での卵発生とふ化

第2節 ふ化率等に及ぼす水温と塩分の影響

第3節 ふ化率等に及ぼす低水温の影響

第4節 仔魚の発育と成長

第5節 骨格の形成過程

第6節 体側筋の形成過程

第7節 感覚器の形成過程—I. 眼

第8節 感覚器の形成過程—II. 嗅覚器, 味覚器, 側線感覚器, 聴覚・平行感覚器

## 第3章 産卵生態

第1節 成熟と産卵間隔

第2節 産卵時刻と天然海域での卵発生—カタクチイワシとの関連

第3節 産卵水深—カタクチイワシとの関連

第4節 薩南海域における未受精卵の出現

第5節 採集卵数の短期的および定点間の変動

第6節 九州周辺海域における産卵量の径年変化と卵分布

## 第4章 総合論議

## 謝 辞

## 文 献

日本産マイワシ *Sardinops melanostictus* は鮮魚として消費される他, 養殖魚の餌料, フィッシュミール等に用いられ, 産業上非常に重要な魚種の1つである。

本種は代表的な多獲性浮魚類で, 従来から大幅な資源変動をすることが知られている。1965年に漁獲量9千トンの最低水準期を経過後(川崎, 1983), 1973年以降急増して1976年には100万トンに達し, 1980年には200万トンを超えて, 1984年には400万トンの大台に乗り, 1988年には史上最高の463万トンになった(黒田, 1991a, b)。しかし, 1989年以降漁獲量は急激に減少し, 1995年には約66万トンとなり(農林水産省統計情報部, 1997), 更にその後も減少傾向が続き, 2004年には約5万トンとなった(農林水産省統計情報部, 2006)。

本種に関する主な研究としては伊東(1961), 中井(1962a, b, c), 黒田(1991b)等があり, 漁業生物学的知見や産卵調査結果(広範囲にわたって卵の採集を行い, 総産卵量を計算して親魚資源量を推定する調査)が主要な内容となっている。本種の資源研究には長年の蓄積があるが, 生物学的基礎知見の多く, 特に初期生態や産卵生態に関しては余り明らかにされていない。これは, 本種が低価格魚であり研究の対象になりにくい点や, 親魚の分布域や産卵海域が沖合にあり大型船の調査を必要とする点および資源の低水準期には研究が途切れがちになる点等によるものと思われる。

また、本種は水槽内で自然産卵しないため、発育初期の生物学的実験が行い難いこともその要因の1つであろう。

一般に、魚類の減耗は発育初期に著しい (Marr, 1956)。初期減耗機構を明らかにするためには、卵や仔稚魚の形態、生理、生態等の知見を充実させる必要がある。これまで、人工受精による卵発生の観察については小林 (1944) および中井 (1962a, b) の報告があるが、何れも太平洋戦争中の簡単な観察記録である。卵・仔魚の生残にとって水温・塩分耐性は重要な要因であるが (柏木, 1989)、本種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に関しては全く調べられていない。また、仔魚の飼育実験は本研究以前には Hayashi *et al.* (1989) 以外行われていない。仔稚魚の生残にとって最も重要なことは摂餌と捕食者からの逃避である。従って、摂餌・遊泳機能の発達過程の機能形態学的側面について明らかにする必要があるが、特に骨格系、体側筋系、感覚器官系 (眼、嗅覚器、内耳、味蕾、側線感覚器等) 等の摂餌・遊泳機能の発現に際して重要な諸器官についての知見は全くない。

本種の産卵回数や産卵間隔については石田ら (1959)、Nakai (1962b)、宇佐美 (1964) 等の報告があるが、まだ結論は出ていない。産卵時刻に関しては伊藤ら (1954)、中井ら (1955)、森本 (1993) 等比較的多くの報告があるが、同じ海域で同時期に産卵するカタクチイワシ *Engraulis japonicus* との種間関係については検討されていない。産卵水深に関しては西村 (1960) と伊東 (1961) の報告があるが、まだ検討の余地を多く残している。また、産卵時刻と同様にカタクチイワシとの種間関係も明らかでない。産卵直後の卵の中に未受精卵がどの程度含まれているかについては殆ど知見がない。本種の産卵が産卵期間中毎日同じ位行われるのか、それとも短期的に変動するかは産卵調査の精度に関わる重要な問題であるがまだ検討されていない。イワシ類を主対象とした全国的な卵・仔稚調査は1978年から現在に至るまで本州以南の海域で水産研究所や各県水産試験場で実施されている。マイワシ卵の出現状況については、太平洋側では森ら (1988) によって取り纏められている。日本海側における詳しい解析結果は後藤 (1998) によって発表されている。しかし、九州周辺海域については公表されていない。

本研究は、本種の資源変動機構を明らかにするための生物学的基礎知見を充実させることを目的に、主に九州周辺の個体群について飼育実験、機能形態学的研究および調査船調査等を行った結果を取り纏めたものである。

## 第2章 初期発育

### 第1節 人工受精および培養下での卵発生とふ化

本節はマイワシの人工受精とその後の卵発生の観察に関するものである。マイワシ属魚類においては、最終成熟に達した雌親魚の入手が困難なため (Clark, 1934; Miller, 1952)、人工受精に関する報告も少ない。マイワシでは、1928~1930年に京都府でイワシ人工ふ化試験が行われ、マイワシとウルメイワシ *Etrumeus micropus* の人工受精卵が放流されたという記録がある (京都府水産講習所, 1930, 1931a, b)。その後、Nakai (1962a, b) は1941年に流網漁獲物から親魚を入手し、人工受精によって発生実験を行った。また、小林 (1944) は1944年に水産試験場 (当時) が採集した親魚の人工受精によって、発生過程を観察記録した。最近では、田中 (1993) が人工受精卵を用いて比重の変化を調べているが、人工受精や卵発生に関しては言及していない。日本産マイワシ以外ではカリフォルニアマイワシ *S. caerulea* (Miller, 1952) とニュージーランドピルチャード *S. neopilchardus* (Baker, 1972) で人工受精の報告がなされている。最近、ホルモン投与による日本産マイワシの産卵は可能となったが (松山ら, 1991)、水槽内自然産卵にはまだ成功していない。ミルクフィッシュ *Chanos chanos* では天然卵とホルモン処理による卵には卵径や化学的成分にかなり差があると報告されている (Ako *et al.*, 1994)。従って、天然マイワシ卵の人工受精が比較的容易にできれば、ホルモン処理によらないマイワシの様々な発生実験が可能となる。1992年3月の産卵調査中に、マイワシの人工受精を行い、調査船上でふ化させることができたため、その観察結果をここに報告する。また、産卵調査による産卵量推定と深く関係すると思われる未受精卵の出現やホルマリン固定した卵の崩壊現象についても併せて言及する。なお、本研究の一部は、松岡ら (1995) によって報告されている。

### 試料と方法

人工受精に用いたマイワシ親魚は、種子島西方沖 (北緯30° 35.6', 東経130° 53.9') で、水産庁 (現: 独立行政法人 水産総合研究センター) 西海区水産研究所漁業調査船「陽光丸」の灯火の下で釣り (通称サビキ釣り) によって採集した。採集は1992年3月3日20時頃から開始した。この時、表層には多くのマイワシが群れていたが、そこから採集されたものは全て瘦せた個体であった。そこで、釣り仕掛けを表面から10~15 m 程度沈めたところ、20時20分に腹部の膨満し

た雌が1個体採集された。腹部を軽く圧すと透明な完熟卵が認められたため、既に表層で採集されていたものの中から精液を出す雄個体を選び出し、乾導法により20時30分と50分に人工受精を行った。媒精された各2,000~3,000粒の卵を1ℓおよび2ℓの2個のピーカーに収容した。水温は21~22℃前後であった。実体顕微鏡下で時々卵の発生過程を観察した後、一部の卵を10%海水ホルマリンで固定した。産卵調査終了後、これらの固定卵を実体顕微鏡下で再び詳しく観察すると共に、顕微鏡写真を撮影した。卵発生ステージ区分は原則としてNakai (1962a, b) に従った。

人工受精に用いた雌雄親魚はホルマリン固定して持ち帰り、体各部の測定と鱗による年齢査定を行った。また、雌については卵巣を摘出し、卵巣卵の顕微鏡観察を行った。

### 結果および考察

人工受精に用いた雌とその卵巣を Fig. 1A に、雌雄の体各部の測定値を Table 1 に示した。雌では、特に体高が著しく高い値を示した。卵巣重量は22.0 g で体重の22%を占めたが、人工受精前には更に高い値であったと考えられる。鱗による年齢査定結果では、雌は満5歳、雄は満4歳と推定された。卵巣は透明な吸水完熟卵が全体積の大部分を占め、縁辺部に小さな未熟卵が認められた (Fig. 1B)。また、生殖孔付近では大部分が吸水完熟卵であったが、卵巣の前端付近では未熟卵もかなり存在していた。

Fig. 1C は媒精後1時間5分後の浮上卵で、囲卵腔が拡がり、卵割が始まって、2細胞期になったものである。この写真にはこの他に、僅かに囲卵腔を形成している卵も観察される。後の実験結果(第3章第4節)から、これは未受精卵であると考えられる。なお、Nakai (1962a) がマイワシの人工受精を行った際には、受精は媒精直後とその3時間後の2回起こったと報告されている。第3章第4節では、マイワシの未受精卵が海水に接しただけで囲卵腔を形成することや、時間をかけて狭い囲卵腔を形成するタイプの未受精卵が存

在することを観察している。従って、Nakai (1962a) は囲卵腔が拡張したものを受精卵と判断したが、彼が観察した2回目の受精は、あるいは後者のタイプの未受精卵である可能性が考えられる。

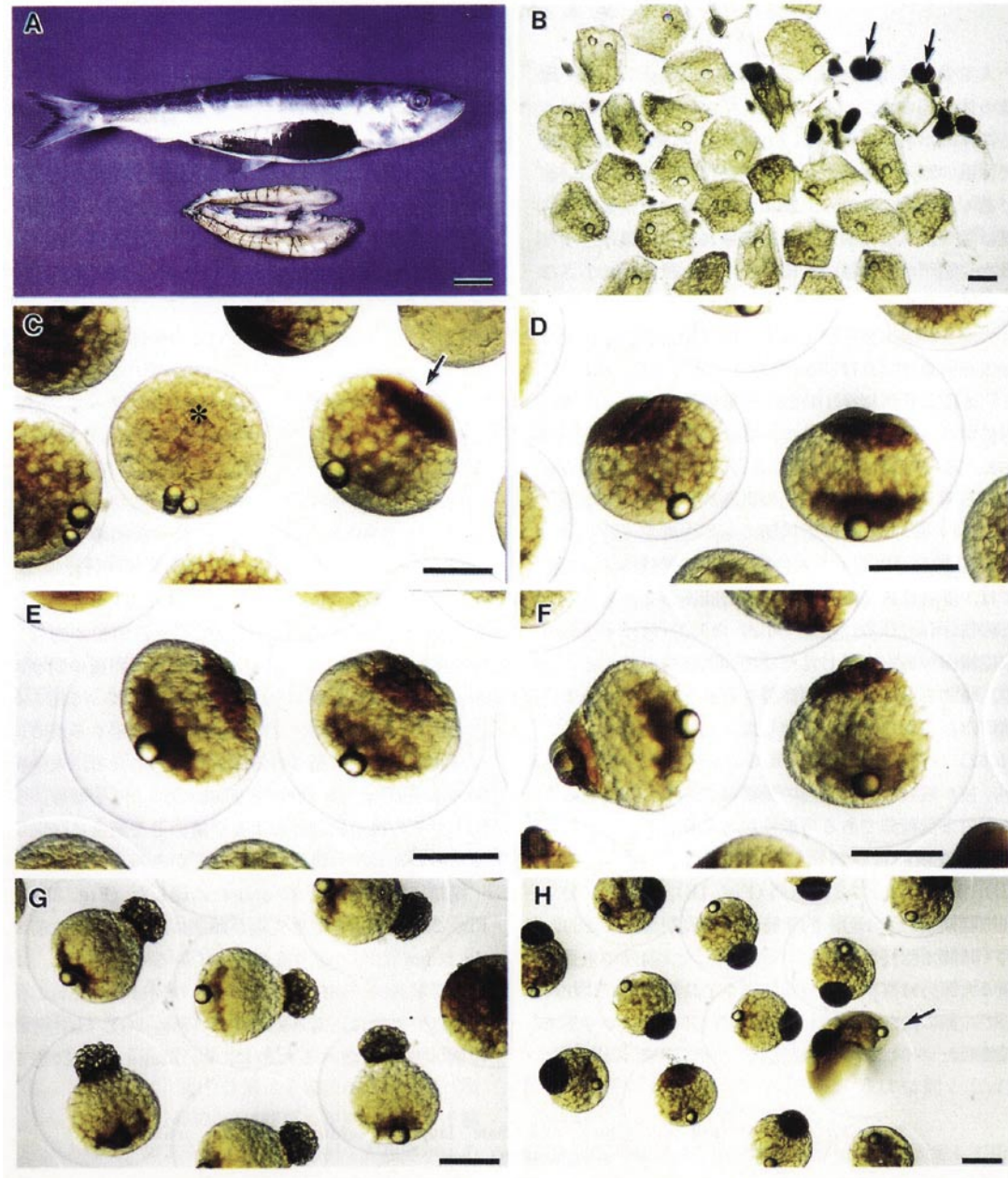
人工受精卵は媒精後1時間19分で4細胞期 (Fig. 1D)、1時間42分で8細胞期 (Fig. 1E)、2時間10分で16細胞期 (Fig. 1F)、約3時間で桑実期 (Fig. 1G)、約4時間で胞胚期 (Fig. 1H) に達した。前述の未受精卵の大部分は媒精後5時間前後までに容器の底に沈降して、卵の内部が崩壊した。西村 (1958) はネットで採集したマイワシの発生初期卵に卵黄崩壊したものが多く原因について、ネット曳網中の物理的衝撃かまたは固定によって起こるものと推定した。今回は正常に発生中の卵を固定した後に再度観察したので、この間の卵黄崩壊の原因はホルマリン固定ということになる。このような点から卵を観察したところ、2細胞期から桑実期までは卵黄崩壊は全く起こらなかった。しかし、胞胚期には崩壊卵が僅かに出現した (Fig. 1H)。Fig. 2A は Aa ステージの末期の卵 (媒精後8時間15分) であるが高い割合で卵黄の全体に崩壊現象が起こっていた。Ab-c ステージ (10時間10分後) となり卵黄が胚盤葉に覆われる面積が増えるに従って、卵黄の崩壊程度は低くなった (Fig. 2B)。Fig. 2C (12時間7分) は Ac ステージから Ba ステージへの移行期で、Ac ステージの卵は僅かに卵黄が崩壊しているが、原口閉鎖が起こり B ステージに達したものは卵黄崩壊現象は全く認められなかった (Fig. 2D は16時間36分後の Bb ステージ)。このように、ホルマリン固定による卵黄全体の崩壊は胞胚期から Aa ステージの比較的短期間に集中していた。従って、このステージ以外の卵黄の崩壊はネット曳網中の衝撃や曳網後の処理等によって起こると考えられる。卵期の生態や生残率を推定するためには、産卵調査で採集される卵黄崩壊卵のうち、未受精卵、本来の死亡卵、ホルマリン固定による崩壊卵、曳網中やその後の処理等による崩壊卵等を厳密に区別するための知見を今後蓄積する必要がある。

媒精後約24時間で C ステージに達した (Fig. 2E)。

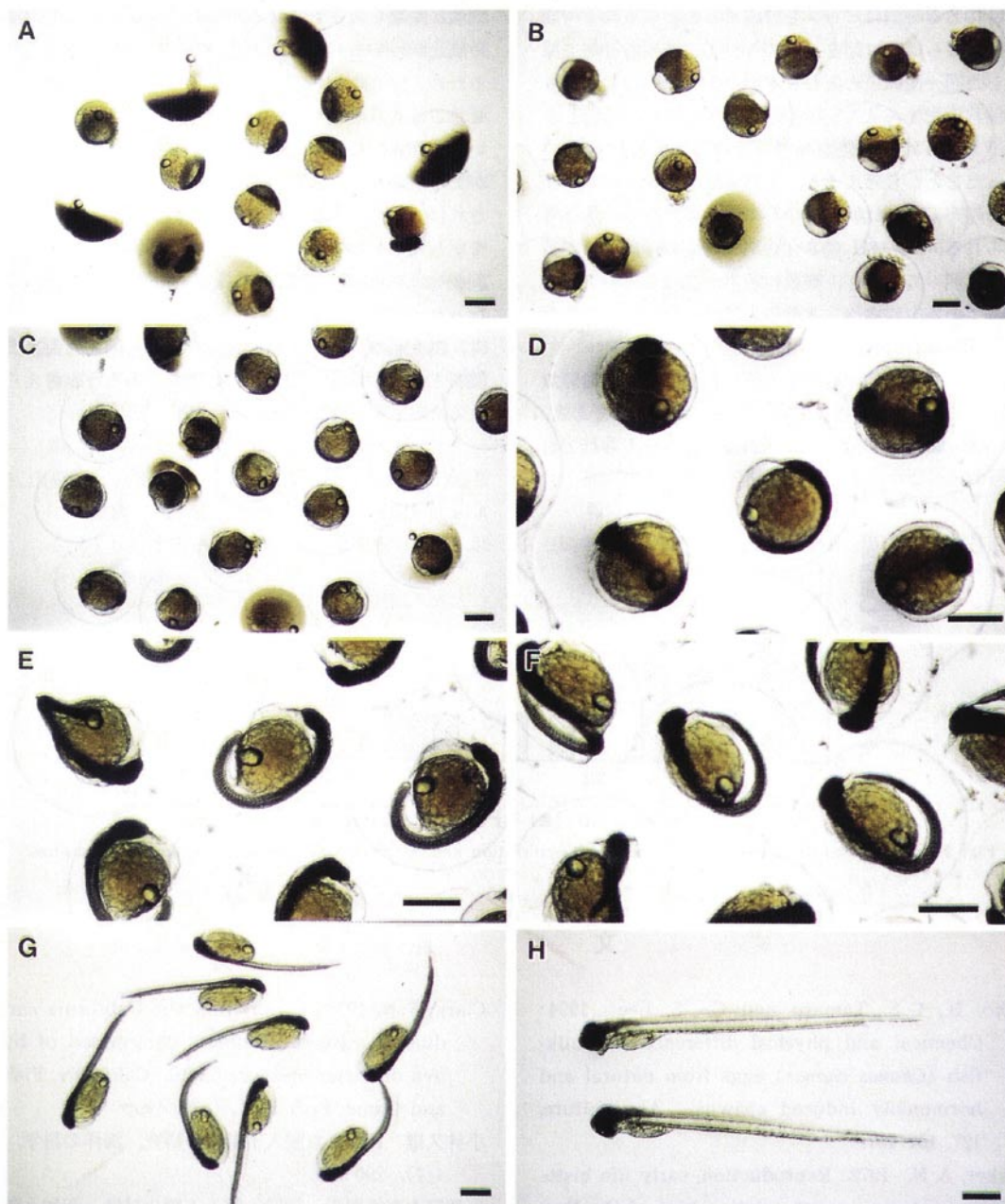
Table 1. Body size of the female and male Japanese sardine used for artificial fertilization (measured after fixation)

	Total length (mm)	Body length (mm)	Body depth (mm)	Body width (mm)	Body weight (g)	Gonad weight (g)
Female	240	201	44.7	24.2	99.6	22.0
Male	230	192	35.7	21.4	74.2	—

—, not measured.



**Fig. 1.** Female Japanese sardine used for artificial fertilization and developing eggs. A: female and its ovary. B: fully matured and hydrated eggs and small immature ones (arrows). C: 2-cell stage (arrow). \*shows an unfertilized egg. D: 4-cell stage. E: 8-cell stage. F: 16-cell stage. G: morula stage. H: blastula stage. Note the yolk of an egg (arrow) is burst. Scale bars indicate 20 mm (A) and 0.5 mm (B-H).



**Fig. 2.** Developing eggs and hatched larvae of Japanese sardine. A: the last stage of Aa. Note the yolk of many eggs are entirely ejected into the perivitelline space. B: Ab-Ac stage. Note that the degree of ejection of yolk is slighter than the previous stage. C: Ac-Ba stage. D: Bb stage. E: Ca stage. F: Cc stage. G: larvae immediately after hatched. H: larvae 34.5 hours old. Scale bars indicate 0.5 mm.

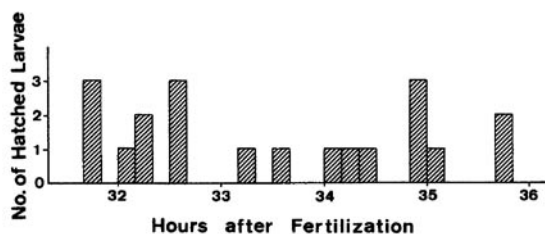


Fig. 3. Variation in number of hours between fertilization and hatching in 20 eggs of Japanese sardine.

Fig. 2F は胚体の尾部先端が頭部に達し、ふ化直前のCcステージとして扱っているものである。ふ化は媒精後30~36時間の間に起こり、殆どのふ化仔魚は形態的に正常と思われた (Fig. 2G)。ふ化時間の個体変異を調べるために、Ccステージの卵20個をシャーレに入れ、10分毎にふ化個体数を調べた。ふ化は特にある時刻にピークを形成することなく約4時間の間にばらばらに起こった (Fig. 3)。長崎港近海で採集した同一産卵日と思われる卵のふ化時間のレンジは6時間程度であった (松岡, 未発表)。先の実験で同一時刻に媒精した卵でも約4時間の差があり、全体でも6時間程度であったことから考えると、天然海域でのマイワシ産卵群の産卵時刻は比較的集中しているのではないかと考えられる。Fig. 2H はふ化後34.5時間の仔魚で、卵黄はまだ残っているが、網膜に色素が沈着し、口も形成されている。この後、水温の上昇や水質の悪化が起き、ふ化後1.5日で全て死亡した。

今回の人工受精の成功の大部分は産卵直前の雌親魚 (と同時に雄も) を採集できたことによるものである。マイワシの産卵時刻は20~24時の間と考えられており (例えば、森本, 1993; 第3章第2節), ちょうど産卵開始時刻頃に採集したことになる。また、マイワシはやや深い層 (40~60 m) で産卵すると考えられるため (第3章第3節), 釣り仕掛けをやや深く沈下させたことも成熟雌を得られた1つの要因かもしれない。今回は飼育設備等がなく、十分なふ化・飼育実験ができなかった。しかし、調査船で直接親魚を採集できれば、船上でも様々なふ化・飼育実験が可能なることを示した。このような実験のためには、調査船がより充実した飼育実験設備等を備えた海上実験室としての機能を持つことも今後重要であろう。

## 第2節 ふ化率等に及ぼす水温と塩分の影響

日本産マイワシは資源の高水準期には薩南海域が主産卵場となり、資源の低水準期よりかなり高温・高塩分下で産卵することが知られている (黒田, 1991a, b)。

そこで、本種の卵・仔魚がどの程度の高温度耐性や塩分耐性を持つかを明らかにすることは、産卵場の形成や卵・仔魚の生残・成長等に関わる重要な知見を与えるものと考えられる。本節では、長崎港近海で採集した卵を用いて、通常水温から高温範囲および広塩分範囲においてふ化実験を行い、それらが全ふ化率、正常ふ化率、摂餌開始期生残率および摂餌率等に与える影響について検討した。また、薩南海域で採集した卵のふ化実験の結果も併せて報告する。なお、本研究の一部は、松岡 (1995) によって報告されている。

## 試料と方法

実験にはマイワシ天然卵を用いた。卵の採集は、1989年3月13, 15, 17, 25, 27日の昼間に、長崎港沖に2マイル間隔で配置した9定点 (Fig. 4) で行った。小型船 (7.4トン) を用いて、口径57 cmのプランクトンネットの5分間表層曳網 (速度約2.3ノット) を行った。卵採集時の表面水温は14.4~16.4℃であった。何れの調査日にも、A, B, Cの3発育段階 (Nakai, 1962a, b) の卵が採集されたが、この内、前日の夜に産卵されたと思われるAb-cステージの卵を実体顕微鏡下で選別して、以下の実験に用いた。実験には、採集現場の海水をガラス繊維濾紙 (Whatman GF/C) で濾過して用いた。

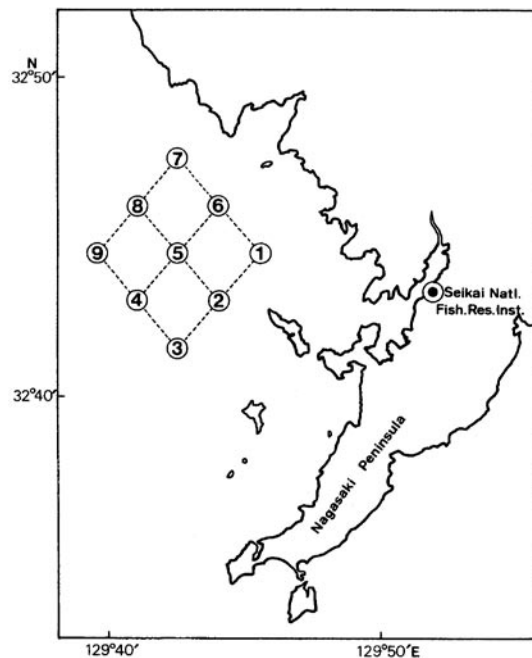


Fig. 4. Sampling stations (surrounded by circles) of Japanese sardine eggs and larvae.



**Table 2.** Temperature and salinity conditions maintained during the incubation experiments of Japanese sardine eggs collected from adjoining area of Nagasaki Harbor

Trial No.	Sampling date	Egg stage	n	Temperature (°C)	Salinity
1	Mar. 13	A	50 <sup>*</sup>	17.6±0.3	17.43
2	13	A	50 <sup>*</sup>	17.6±0.3	17.43
3	13	A	50 <sup>*</sup>	17.6±0.3	26.14
4	13	A	52 <sup>*</sup>	17.6±0.3	26.14
5	13	A	50 <sup>*</sup>	17.6±0.3	30.49
6	13	A	50 <sup>*</sup>	17.6±0.3	30.49
7	13	A	50 <sup>*</sup>	17.6±0.3	34.85
8	13	A	50 <sup>*</sup>	17.6±0.3	34.85
9	13	A	50 <sup>*</sup>	17.6±0.3	39.58
10	13	A	50 <sup>*</sup>	17.6±0.3	39.58
11	13	A	50 <sup>*</sup>	17.6±0.3	44.30
12	13	A	51 <sup>*</sup>	17.6±0.3	44.30
13	13	A	45 <sup>*</sup>	17.6±0.3	53.76
14	Mar. 15	A	50 <sup>*</sup>	17.3±0.3	53.76
15	15	A	50 <sup>**</sup>	17.3±0.3	17.43
16	15	A	50 <sup>**</sup>	17.3±0.3	26.14
17	15	A	50 <sup>**</sup>	17.3±0.3	30.49
18	15	A	50 <sup>**</sup>	17.3±0.3	34.85
19	15	A	50 <sup>**</sup>	17.3±0.3	39.58
20	15	A	50 <sup>**</sup>	17.3±0.3	44.30
21	15	A	50 <sup>**</sup>	17.3±0.3	53.76
22	Mar. 17	A	50 <sup>*</sup>	17.3±0.2	34.18
23	17	A	50 <sup>*</sup>	17.3±0.2	34.18
24	17	A	50 <sup>*</sup>	21.0±0.1	34.18
25	17	A	50 <sup>*</sup>	21.0±0.1	34.18
26	17	A	50 <sup>*</sup>	23.5±0.5	34.18
27	17	A	51 <sup>*</sup>	23.5±0.5	34.18
28	17	A	50 <sup>*</sup>	26.7±0.3	34.18
29	17	A	50 <sup>*</sup>	26.7±0.3	34.18
30	17	A	50 <sup>**</sup>	17.3±0.2	34.18
31	17	A	50 <sup>**</sup>	21.0±0.1	34.18
32	17	A	50 <sup>**</sup>	23.5±0.5	34.18
33	17	A	50 <sup>**</sup>	26.7±0.3	34.18
34	Mar. 25	A	50 <sup>**</sup>	17.3±0.2	34.73
35	25	A	50 <sup>**</sup>	21.0±0.1	34.73
36	25	A	50 <sup>**</sup>	23.7±0.2	34.73
37	25	A	50 <sup>**</sup>	26.7±0.2	34.73
38	25	A	50 <sup>**</sup>	17.3±0.2	30.49
39	Mar. 27	A	50 <sup>**</sup>	17.2±0.3	17.43
40	27	A	50 <sup>**</sup>	17.2±0.3	26.14
41	27	A	50 <sup>**</sup>	17.2±0.3	34.85
42	27	A	50 <sup>**</sup>	17.2±0.3	39.58
43	27	A	50 <sup>**</sup>	17.2±0.3	44.30
44	27	A	50 <sup>**</sup>	17.2±0.3	53.76

\*Fixed at hatching. \*\*Fixed at first-feeding stage.

**Table 3.** Temperature and salinity conditions maintained during the incubation experiments of Japanese sardine eggs collected from near Tanegashima Island

Trial No.	Sampling date	Egg stage	n	Temperature (°C)	Salinity
1	Mar. 2	B	50	16.2±0.2	34.82
2	2	B	50	16.4±0.1	34.82
3	2	B	51	16.6±0.2	34.82
4	2	B	51	17.2±0.2	34.82
5	2	B	48	17.6±0.2	34.82
6	2	B	50	21.1±0.2	34.82
7	2	B	49	21.3±0.2	34.82
8	2	B	51	21.4±0.2	34.82
9	2	B	50	21.9±0.3	34.82
10	2	B	50	22.1±0.4	34.82
11	2	A	50	17.2±0.2	34.82
12	2	A	50	22.0±0.3	34.82
13	3	A	50	22.1±0.4	34.82

水温（特に高水温）の影響を調べるために、各約50個の卵を塩分濃度34.2または34.7の濾過海水を入れた500 ml容器に収容し、水温を17.3, 21.0, 23.5, 26.7°C前後に設定した恒温水槽内に設置した。また、塩分の影響を調べるために、各約50個の卵を塩分濃度17.4, 26.1, 30.5, 34.9, 39.6, 44.3, 53.8の濾過海水を入れた同容器に収容し、水温16.9~17.9°Cの範囲において恒温水槽内でふ化させた（Table 2）。各々の条件下で各4群の実験を行い、この内2群はふ化後にホルマリン固定し、全ふ化率および正常ふ化率（異常仔魚やふ化直後に死亡した個体を除いたもの）を算出した。他の2群は摂餌開始期にS型シオミズツボムシ（以下ワムシ）を与え、その1時間後に固定し、生残率と摂餌率を算出した。摂餌率については、消化管内にワムシあるいはその消化物が明瞭に認められるものを摂餌個体と判断した。

薩南海域産の卵は、西海区水産研究所漁業調査船「陽光丸」によって、1989年3月2~3日に種子島西沖（北緯30°35.3′, 東経130°51.3′）で採集した。用いたプランクトンネットは口径45 cmの改良型ノルパックネット（森, 1989）である。卵採集時の表面水温は20.3°Cであった。Baステージの卵各約50個を水温16.2~17.6°Cの範囲で5群, 21.1~22.1°Cの範囲で5群ふ化させた。また、Aaステージ（桑実胚期）の卵各50個を水温17.2°Cで1群, 22.0~22.1°Cで2群ふ化させた。使用した濾過海水の塩分濃度は何れも34.8であった（Table 3）。

## 結 果

### 水温の影響

17.3°C区では1群で全ふ化率86%, 正常ふ化率74%とやや低い値を示したものの、別の群では各々100%, 94%と高く、21.0°C区では全ふ化率は96%と100%, 正常ふ化率は94%と98%と2群とも高い値であった。これに対して、23.5°C区では全ふ化率は88.2%と94%, 正常ふ化率は76.5%と82%と、特に後者でやや低い傾向がみられた。26.7°C区では全ふ化率は20%と28%と非常に低く、正常ふ化率は0%であった（Fig. 5）。Fig. 6Aは26.7°C区の死亡卵とふ化仔魚を示しているが、ふ化仔魚は全て尾部が極端に湾曲したり、収縮した異常個体であった。

摂餌開始期生残率は17.3°C区では2群とも90%, 21.0°C区では92%と98%と高い値を示したのに対し、23.5~23.7°C区では72%と76%とやや低く、26.7°C区では殆どの個体が死亡した結果、0%と4%であった。摂餌率は17.3°C区では54%と68%, 21.0°C区では54%と70%と両区ともほぼ同様の値を示した。23.5~23.7°C区では20%と56%で、1群でかなり低い値を示した。また、26.7°C区では摂餌個体は認められなかった（Fig. 7）。

### 塩分の影響

塩分濃度26.1, 30.5, 34.9, 39.6の4区では全ふ化率は94~100%, 正常ふ化率は88~98%と高く、各区の間に大きな差はなかった。また、44.3および53.8区

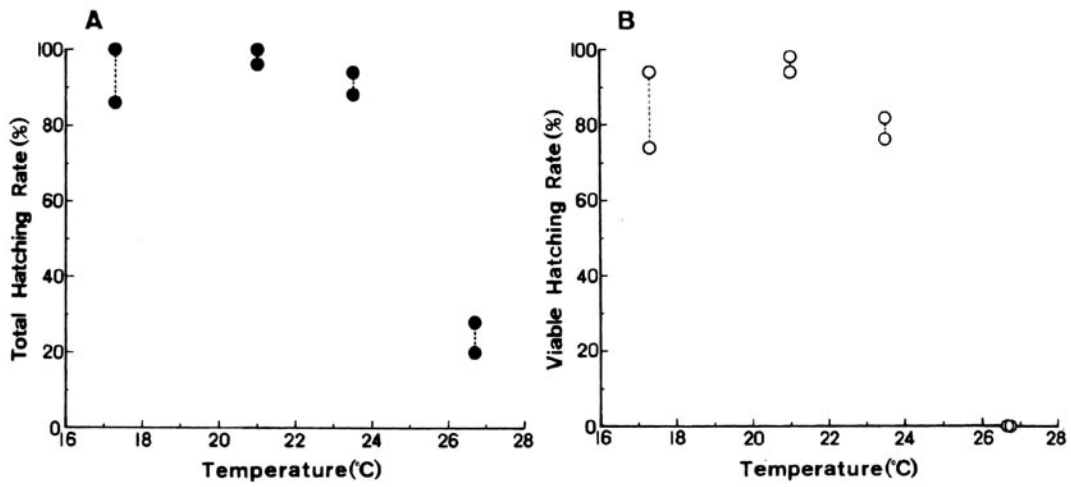


Fig. 5. Effect of temperature on the hatching rate of Japanese sardine eggs. A: total hatching rate. B: viable hatching rate. For details of the experimental conditions, see Table 2.

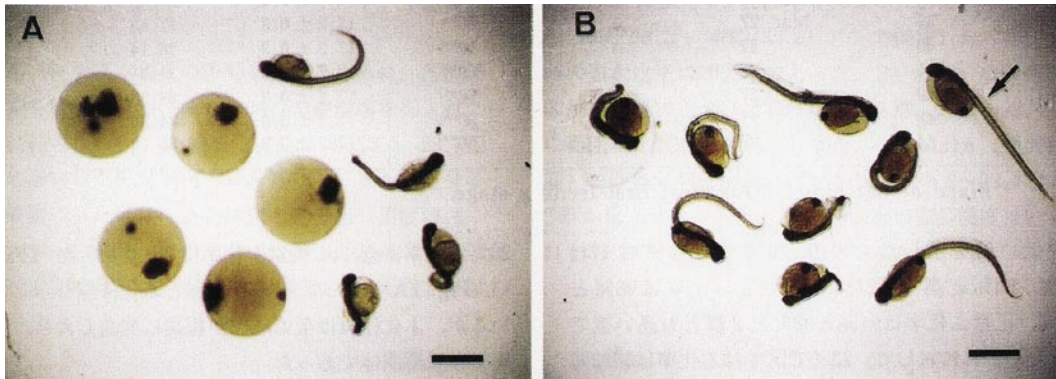


Fig. 6. Dead eggs and abnormal larvae of Japanese sardine observed in the hatching experiments. A: at 26.7°C. B: salinity 17.4. Arrow indicates a normal larva. Scale bars indicate 1 mm.

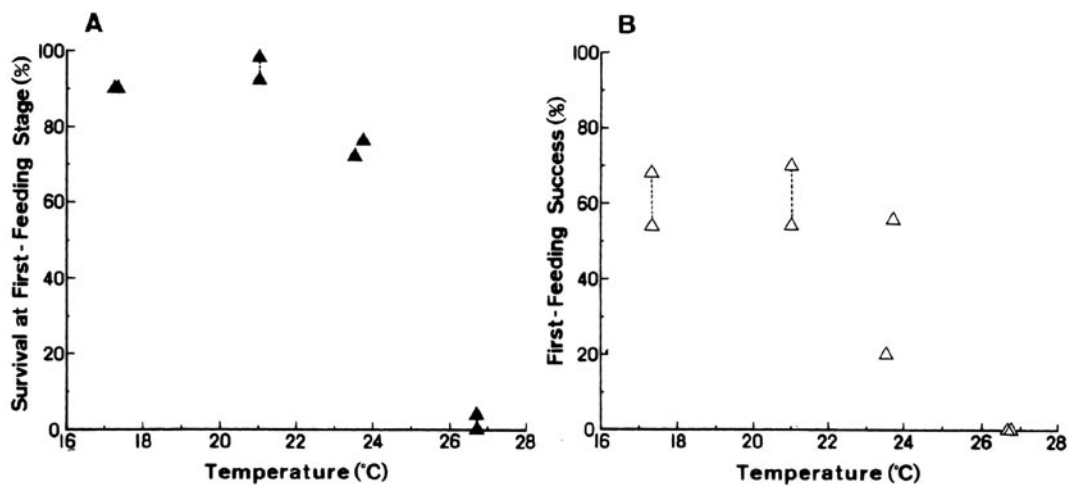


Fig. 7. Effect of temperature on the survival and feeding rates at the first-feeding stage of Japanese sardine larvae. A: survival rate at first-feeding stage. B: rate of first-feeding success. For details of the experimental conditions, see Table 2.

では全ふ化率, 正常ふ化率共にやや低い傾向がみられた。一方, 17.4区では全ふ化率は80%と84%であったものの, 正常ふ化率は10%と32%と非常に低かった (Fig. 8)。Fig. 6Bは17.4区のみ化仔魚を示し, 尾部が極端に湾曲した個体が多く認められた。

摂餌開始期生残率は塩分濃度26.1~39.6の4区では84~98%と高い値を示したが, 44.3区では58%と86%, 53.8区では50%と58%と生残率が低下する傾向

が認められた。摂餌率は塩分濃度26.1, 30.5, 34.9の3区では約60%前後であったが, これより低塩分域の17.4区や39.6以上の高塩分区では低下する傾向にあった (Fig. 9)。

#### 薩南海域における船上ふ化実験

Ba ステージから実験を開始した卵の全ふ化率は16.2~17.6℃の低温域で96.0~100% (平均97.6%),

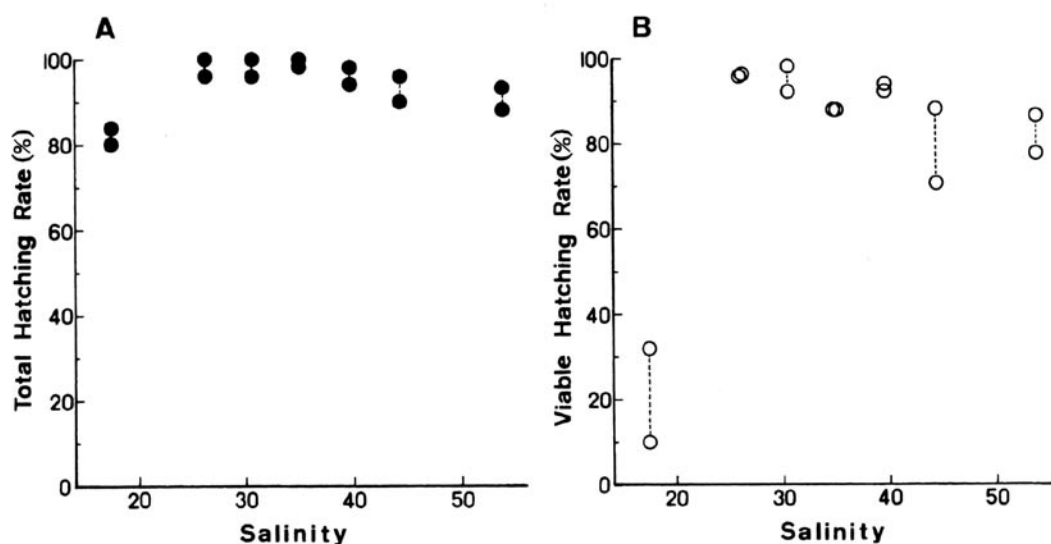


Fig. 8. Effect of salinity on the hatching rate of Japanese sardine eggs. A: total hatching rate. B: viable hatching rate. For details of the experimental conditions, see Table 2.

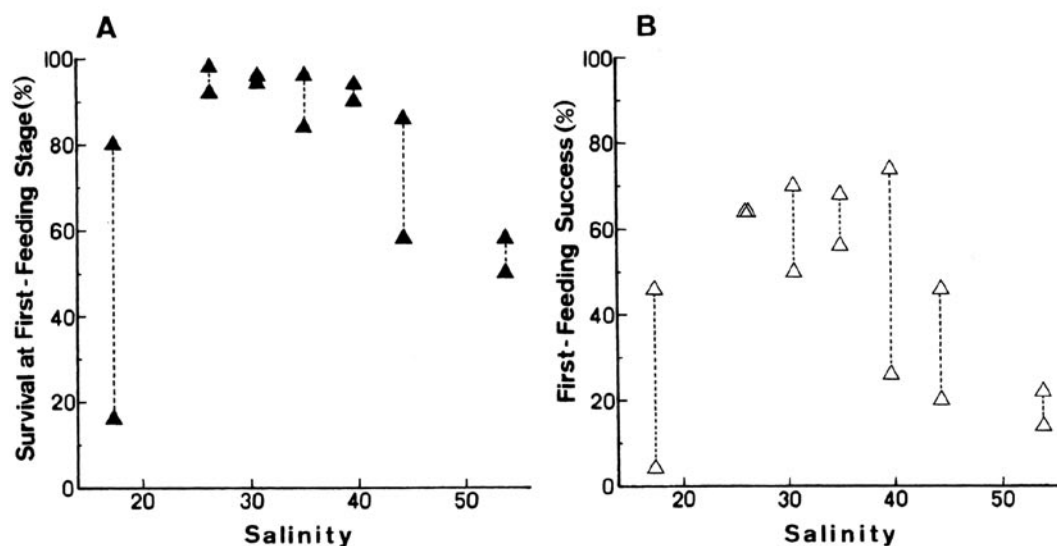


Fig. 9. Effect of salinity on the survival and feeding rates at the first-feeding stage of Japanese sardine larvae. A: survival rate at first-feeding stage. B: rate of first-feeding success. For details of the experimental conditions, see Table 2.

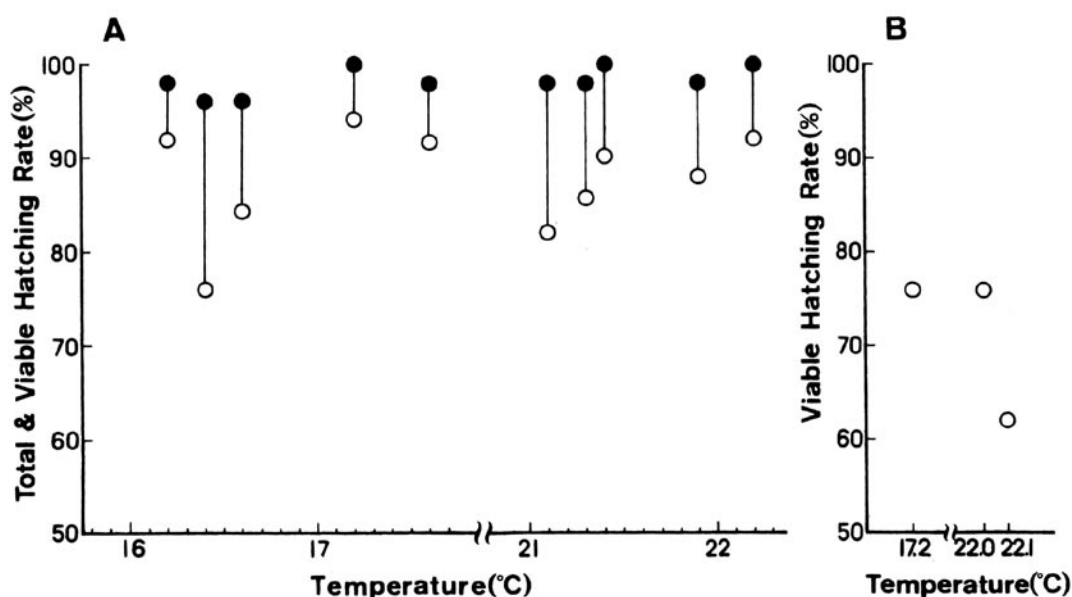


Fig. 10. Effect of temperature on the hatching rate of Japanese sardine eggs collected from near Tanegashima Island. A: total (solid circle) and viable (open circle) hatching rates of eggs incubated from the Ba stage. B: viable hatching rate of eggs incubated from the morula stage. For details of the experimental conditions, see Table 3.

21.1~22.1°Cの高温域で98.0~100% (平均98.8%) と高く、両者間で殆ど差はなかった。正常ふ化率はかなりばらつきがあるものの、低温域で76.0~94.1% (平均87.6%), 高温域で82.0~92.0% (平均87.6%) と差は認められなかった (Fig. 10A)。

Aaステージ (桑実胚期) から実験を開始した卵では、実験中に死亡した卵やふ化仔魚が崩壊し、その計数が困難であった。そこで、正常ふ化率のみを示すと、17.2°C区では76%, 22.0°C区で76%, 22.1°C区で62%とやや低い値であった (Fig. 10B)。

## 考 察

今回の長崎港近海から採集されたマイワシ卵を用いた実験結果では、17.3~21.0°Cの範囲では卵のふ化率や仔魚の生残率等に特に影響を及ぼさないものと考えられた。しかし、23.5°C以上ではふ化率や生残率が低下し、明らかに悪影響が認められた。このことから、卵とふ化仔魚の適水温範囲の上限は21.0~23.5°Cの間にあるものと考えられる。また、薩南海域における船上ふ化実験では、Baステージから実験を開始した場合には、22°C台でも高いふ化率を示した。黒田(1991b)は産卵調査資料に基づき、マイワシの産卵およびその後の卵の発生の臨上限水温を21°C台と推定した。し

かし、本実験からみる限り、少なくともBaステージ以降では21°Cの水温がふ化の障害になると思われなかった。柏木 (1989) はシロギス *Sillago japonica* の卵において、ふ化限界温度や同最適温度は産卵水温 (環境水温) と相関して変化すると報告している。従って、薩南海域の高水温下で産卵された卵は、他の低水温域で産卵された卵 (例えば長崎港近海等) より高い高温耐性を持つ可能性も考えられる。

一方、発育初期の桑実胚期から実験を開始した卵の正常ふ化率は何れの区でもやや低い値を示した。シロギス他数種の魚種では、受精時から胞胚期までと囊胚中期から眼胞形成 (原口閉鎖) 期までの2期間が水温変化に弱いことが知られている (柏木, 1989)。また、スケトウダラ *Theragra chalcogramma* では桑実胚期までの卵は低水温への変化に対して極めて弱いと報告されている (中谷, 前田, 1984)。従って、マイワシにおいても、卵の発生初期には高水温または低水温や水温変化に対して高い感受性を持つ可能性がある。今回のふ化実験はある程度発育の進んだ天然卵を用いたので、卵の発生初期の温度耐性については不明である。このことを明らかにするためには、水槽内自然産卵または人工受精卵を用いて、卵の発生初期からふ化実験を行う必要がある。また、本研究では特に高水温の影響を調べるために実験条件を設定した。しかし、

Lasker (1964) によると、カリフォルニアマイワシでは13℃未満の水温では仔魚の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。従って、更に低水温の影響を詳細に調べる必要がある。

Nakai (1966) は塩分濃度8.6, 17.3, 34.6, 69.2の各海水でマイワシ卵をふ化させた結果、17.3区でふ化率、正常個体生残率等が最も高かったと報告している。一方、本研究では塩分濃度26.1~39.6の範囲では全ふ化率、正常ふ化率、摂餌開始期生残率等は高い値を示したが、それより低塩分域および高塩分域では各値は低下した。特に、塩分濃度17.4区の正常ふ化率は非常に低く、前述の報告とは全く異なった結果であった。Nakai (1966) の実験は各区に僅か6個の卵を用いたものであり、著者自ら再検討を要するとしているように、疑問の残る結果である。一般に、海産魚の卵ではふ化可能範囲が広く、特に高塩分濃度側の限界レベルが高く、自然界には殆ど存在しない濃度においても正常ふ化率が高いという(柏木, 1989)。また、南アフリカピルチャード *S. ocellata* では、塩分濃度33~36の範囲内では卵の生残に殆ど変化がなかったと報告されている(King, 1977)。本研究結果から、極端な低・高塩分濃度は別にして、マイワシ卵も他の海産魚の卵と同様に高い塩分耐性を持つことが明らかとなった。従って、一般にマイワシ卵が分布する海域において塩分条件がマイワシ卵のふ化や摂餌開始期の生残にとって大きな障害になることは少ないものと考えられる。

### 第3節 ふ化率等に及ぼす低水温の影響

第2章第2節では17.3℃以上の水温で実験しており、それ以下の低水温の影響については調べられていない。前述のように、カリフォルニアマイワシについては、Lasker (1964) によって低水温による仔魚の発育の阻害が確認されている。伊東 (1961) によると日本産マイワシは水温10~20℃で産卵を行っており、また、Nakai and Hattori (1962) は1949~1951年の日本近海の産卵場における発生初期卵の出現から、11.1~19.1℃をマイワシの産卵水温と報告した。従って、10℃前後の産卵が卵仔魚の発育に与える影響について検討する必要がある。なお、本研究の一部は、松岡(2001)によって報告されている。

#### 試料と方法

実験に用いたマイワシ卵は、1992年3月13日と17日に長崎港沖において、第2章第2節に記した方法で採集した。採集時の表面水温は16.1~17.4℃であった。ネット採集物を実験室に持ち帰り、実体顕微鏡下で前

夜に産卵されたとと思われる胚体形成初期の卵(Baステージ)を選別した。1ℓビーカーの海水中に99~101個の卵を入れ、そのビーカーを恒温水槽内に置いてふ化実験を行った。ビーカー内の水温は1時間以内に設定水温に達した。塩分34.64の採集現場の海水をガラス繊維濾紙(Whatman GF/C)で濾過して培養・飼育実験に用いた。設定水温は当初、8℃、11℃、14℃、17℃にする予定であったが、温度計による実測値は $7.3 \pm 0.8^\circ\text{C}$ 、 $10.8 \pm 0.4^\circ\text{C}$ 、 $13.8 \pm 0.1^\circ\text{C}$ 、 $17.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$ となった。ふ化終了時および摂餌開始期に10%海水ホルマリンで固定し、実体顕微鏡下で仔魚の計数や形態観察を行った。摂餌開始期にワムシを与える摂餌実験も合わせて行った。

#### 結果および考察

7.3℃区におけるふ化実験は13日の採集で2回、17日の採集で1回行った。この内2回の実験では約半数の卵が途中で死亡し、残りの卵も胚体の尾部が収縮する等の異常を呈し、ふ化が不可能な状態にあった。全ふ化率は両者とも0%であった。3回目の実験では62%がふ化したが、尾部の収縮や湾曲が認められ、正常ふ化率は0%であった(Fig. 11)。

10.8℃でのふ化実験は2回行った。1回目の実験では全ふ化率は98%と高かったが、正常ふ化率は90%で、尾部の収縮・湾曲個体が8%認められた。2回目の実験では全ふ化率99%、正常ふ化率97%と高かったが、少数の尾部収縮・湾曲個体や未ふ化卵があった(Fig. 11)。

13.8℃区では2回の実験の全ふ化率が99%と99%、正常ふ化率が98%と99%と高い値を示した。17.1℃区でも同様に、2回の実験の全ふ化率が98%と100%、正常ふ化率が97%と98%と高かった(Fig. 11)。

摂餌開始期までの生残実験では、7.3℃区ではこの期間内に全て死亡した。10.8℃区では生残率は65%と89%であった。これらの仔魚の中には正常仔魚より発育が遅れ、まだ卵黄を持っている個体も含まれていた。13.8℃区では95%と98%、17.1℃区では96%と97%の仔魚が正常に生き残った(Fig. 12)。

図には示していないが、摂餌開始期にワムシを投餌した実験では、10.8℃区では34%の仔魚が摂餌した。10.8℃から13.8℃に水温を上昇させた後に投餌した実験区では、38%の仔魚が摂餌した。逆に13.8℃から10.8℃に水温を低下させた後に投餌した実験区では22%の仔魚が摂餌した。13.8℃区では35%の仔魚が摂餌した。これらの実験では各区の摂餌率の間に明瞭な違いは見出せなかった。今回は17.1℃区での摂餌実験

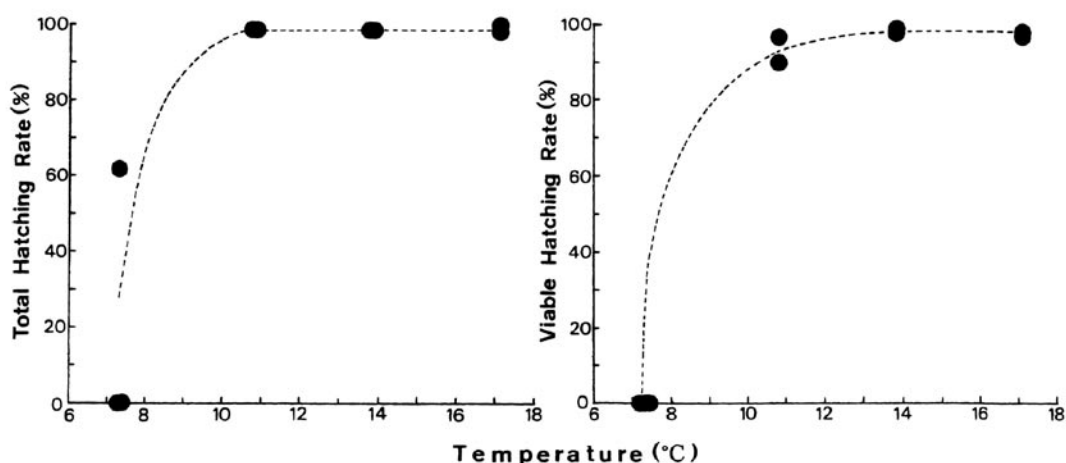


Fig. 11. Total hatching rate (left) and viable hatching rate (right) against temperature (°C) of Japanese sardine eggs.

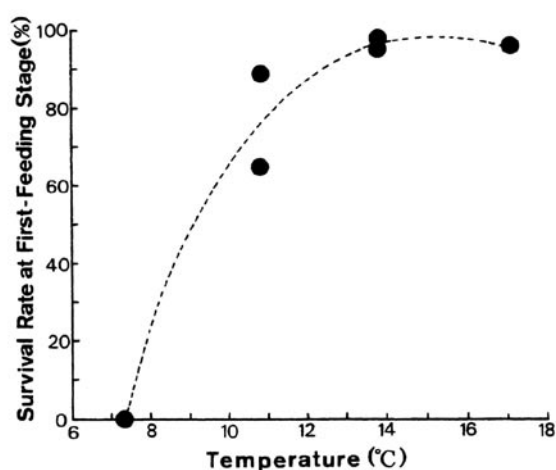


Fig. 12. Survival rate at first-feeding stage under different temperature in Japanese sardine.

は行わなかったが、第2章第2節の実験では17.3°Cで平均61%の仔魚が摂餌した。この値に比べると今回の水温域での摂餌率はやや低かった。

前述のように、カルフォルニアマイワシは14°C未満ではふ化仔魚の死亡率が非常に高く、13°C未満では網膜の色素沈着や顎の形成に支障があると報告されている (Lasker, 1964)。今回の実験では、13.8°Cではほぼ正常にふ化し、摂餌開始期生残率も高く、摂餌も行った。10.8°C区では全ふ化率は高かったが、尾部の収縮・湾曲した異常仔魚がみられた。また、摂餌開始期生残率は13.8°C区に比べて明らかに低かった。しかし、このような低温下でも34%の仔魚の摂餌が可能であっ

た。7.3°C区はマイワシ卵・仔魚にとって生存不可能な水温であった。以上のことから、カルフォルニアマイワシと比較すると、日本産マイワシはより低い温度で発育が可能であることが分かった。Lasker (1964) はカルフォルニアマイワシ卵の採集時の海表面水温は12.8~22.2°Cであったと報告している。この水温範囲は前述の日本産マイワシの産卵水温 (10~20°C [伊東, 1961], 11.1~19.1°C [Nakai and Hattori, 1962]) に比べるとやや高い。従って、日本産マイワシはカルフォルニアマイワシに比べてより低い温度で産卵し発育するように適応しているものと考えられる。

一方、日本産マイワシの産卵水温の下限は10°C (伊東, 1961) および11.1°C (Nakai and Hattori, 1962) であったが、このような低水温は、今回の実験結果からみるとマイワシ卵・仔魚の正常な発育にとっては低すぎると思われる。10.8°C区での摂餌開始期までの生残率は13.8°Cに比べて明らかに低かった。また、まだ卵黄を持ち頭部の発育の遅れた個体も見出された。これらのことから、10~11.1°C付近で産卵されたものは、その後の生残率が低下する可能性がある。

#### 第4節 仔魚の発育と成長

マイワシ属魚類のふ化・飼育に関しては、カリフォルニアマイワシではかなり以前から行われ (Miller, 1952; Lasker, 1962; Schumann, 1965), Anon. (1967) は6.4~10.2 cmまで育てることに成功している。その後、南アフリカピルチャード、チリピルチャード *S. sagax* およびニュージーランドピルチャードでも主に天然卵を用いたふ化・飼育実験が行われている

(Baker, 1972; King, 1977; Garreton and Balbontin, 1982; Brownell, 1983; Uriarte and Balbontin, 1987)。日本産マイワシでは、卵とふ化仔魚の記載のための飼育は古くから行われているが(西川, 1903; 神谷, 1916; 内田, 1943; 小林, 1944)、詳細な報告としては Nakai (1962a, b) の研究が知られているにすぎない。しかし、この場合も、受精後8日で摂餌せずに全て死亡している。最近では、土佐湾産の卵でも仔魚飼育がなされた (Hayashi *et al.*, 1989)。本節は、長崎港近海で採集された卵を用いてふ化・飼育実験を行ったものである。なお、本研究の一部は、松岡、三谷 (1989) によって報告されている。

### 試料と方法

卵の採集は1988年3月14日、19日、28日に、Fig. 4に示した海域で、第2章第2節に記した方法で行った。採集時刻はほぼ08時30分から12時30分の間であり、採集時の表面水温は16.9~17.3°C (14日)、16.3~16.8°C (19日)、15.6~16.2°C (28日) であった。採集物は3ℓ標本瓶に入れて研究室に持ち帰り、実体顕微鏡下でマイワシ卵を发育段階毎に選別した。飼育実験は、恒温水槽内に設置した1ℓビーカーおよび5ℓ円形水槽を用いて、水温17.8(±0.3)°Cで行った。前者に100個、後者に350個の卵を収容し、仔魚には摂餌開始期から油脂酵母およびナンノクロロプシスで培養したワムシを投餌した。飼育水には少量のナンノクロロプシスを加えた。通気すると表面で死亡する個体が認められたため、途中で中止した。ほぼ毎日、底層の塵や糞を除去すると共に、1/10から1/5の換水を行った。

また、仔魚の飢餓耐性を調べるために、ふ化後4日目(摂餌開始日)、8日目、12日目、17日目から絶食実験を行った。濾過海水を満たした1ℓビーカーに収容した仔魚の遊泳力が低下し、死亡個体が認められた時点で10%海水ホルマリン固定した。仔魚の全長はMS222で麻酔した後、実体顕微鏡に取り付けた測定装置を用いて0.05 mmまで計測した。ホルマリン固定後の全長も同様の測定装置で計測した。

### 結 果

ふ化直後の仔魚は大きな卵黄と1個の油球を有し、その生時平均全長は3.44 mm (3.25~3.60 mm, n=10) であり、固定後の測定では3.28 mm (3.05~3.45 mm, n=20) であった (Fig. 13A)。ふ化後1日+17.5時間の仔魚では、網膜に僅かに色素が沈着していた。卵黄はまだ比較的大きく、油球の大きさには個体

よりかなり差があった (Fig. 13B)。Fig. 13Cはふ化後2日+12時間の仔魚である。摂餌開始日の前日に当たり、黒色の網膜を持ち、口は開口していたが、まだ動いていなかった。卵黄は少し残り、油球は非常に小さくなっていた。仔魚の姿勢は頭を下にした浮遊状態であった。ふ化後4日目の朝には体を水平に保ち、他のシラス型仔魚と同様に体をS字型に曲げて餌に飛びつく行動を示した。摂餌開始期の固定後全長は約5.7 mmであった。摂餌開始当初はワムシの中でもより小型のものを捕食していたが、次第に比較的大きなワムシも消化管内に認められるようになった (Fig. 13D)。Fig. 13Eはふ化後8日目、生時全長8.25 mmの仔魚である。ふ化後17日目、同12.00 mmの仔魚では尾鰭や背鰭の担鰭骨や鰭条の原基が形成され、後期仔魚期の後半に入っていた (Fig. 13F)。

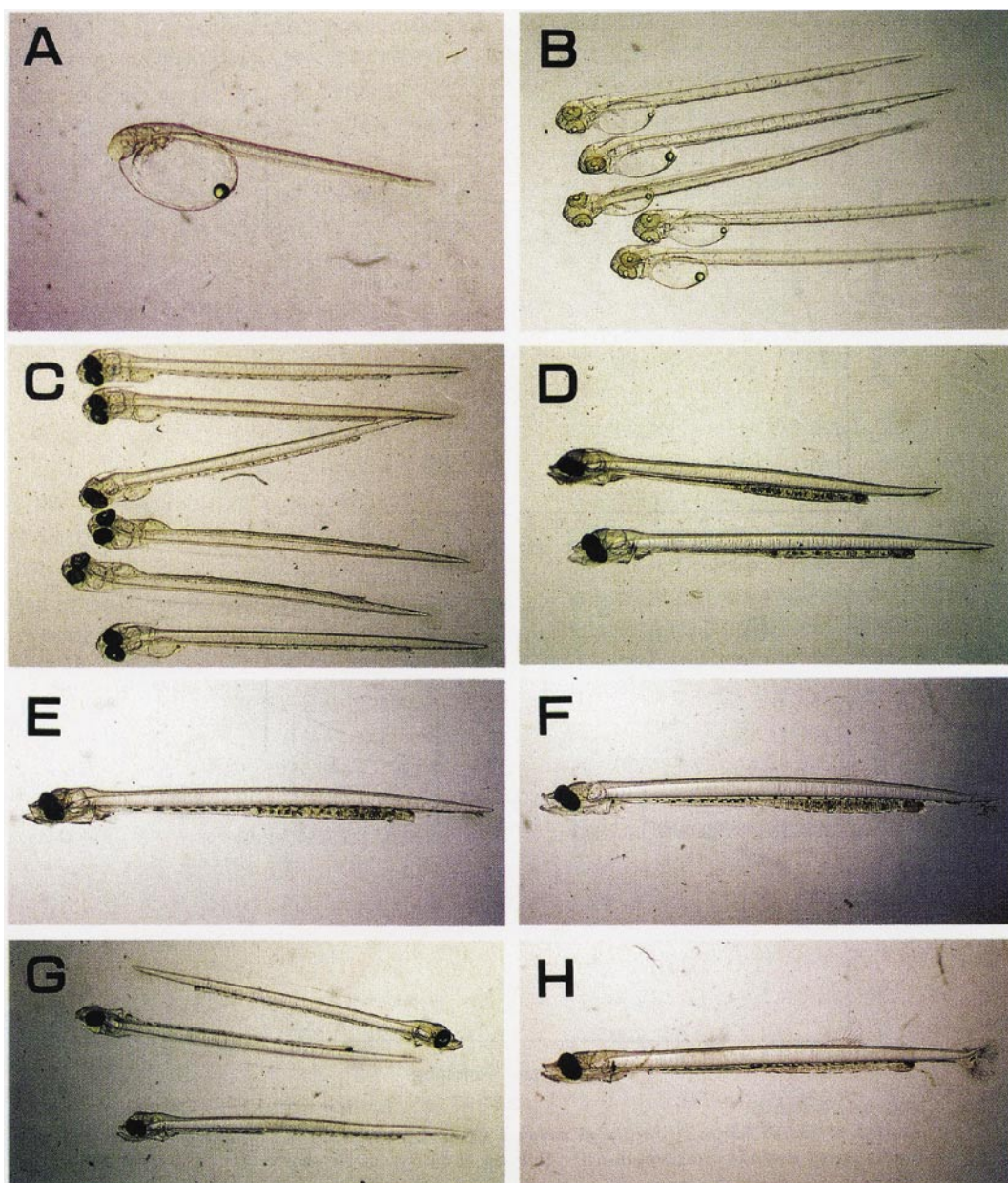
Fig. 14Aは1ℓビーカーで飼育した場合の成長を示したもので、ふ化後12日目に固定後平均全長7.47 mm (6.25~8.60 mm, n=11) となった。Fig. 14Bは5ℓ水槽で飼育した場合の成長で、ふ化後17日目には同9.87 mm (8.50~11.95 mm, n=20) に達した。

摂餌開始期より絶食状態においたものでは、急激な全長の減少が認められた (Fig. 14A)。約2日間絶食させた後に投餌したところ、一部の個体は摂餌したが、大部分は頭を下にしているか、S字型行動を示しても餌に飛びつかないものが多かった。Fig. 13Gはふ化後7日目、絶食約3日の仔魚である。体は非常に細くなり、殆ど遊泳力はなく、ただ海水の中を浮遊しているという瀕死の状態である。ふ化後8日目、12日目、17日目から絶食させたものでは3~4日で上述のような瀕死状態となった (Fig. 14B)。Fig. 13Hはふ化後20日目、固定後全長12.80 mm、絶食約3日の仔魚である。この仔魚では、脊索末端が上方に屈曲しており、下尾骨軟骨や背鰭の原基も形成され始めており、後述の仔魚Ⅱ相 (Fig. 78) に入っていた。

### 考 察

今回の飼育は1ℓビーカーと5ℓ水槽を用いた小規模なものであったが、ふ化後17日目までで最大全長11.95 mmの仔魚が得られた。1990年の飼育では29日目まで飼育を行い、最大で全長20 mmとなった。これらの結果は、小規模な飼育故に天然海域での成長よりかなり劣っているものと考えられる。マイワシ仔魚は摂餌開始期より活発にワムシを捕食し、特に飼育が困難な魚種とは思われなかった。しかし、通気や換水を行った際に気泡が体表面に付着して死亡する個体が比較的多く認められたため、より大規模に長期間飼育





**Fig. 13.** Photographs of reared larvae of Japanese sardine. A: immediately after hatching. About 3.4 mm in total length (TL). B: 1 day and 17.5 hours old after hatching. About 5.4 mm TL. C: 2 days and 12 hours old. About 5.8 mm TL. D: 3 days and 19.5 hours old. 6.1 and 6.0 mm TL. At the day of first-feeding. E: 7 days and 14.5 hours old. 8.25 mm TL. F: 16 days and 17 hours old. 12.0 mm TL. G: starved larvae for 3 days from first-feeding stage. 6 days and 9 hours old. H: starved larva for about 3 days from the 17th day after hatching. 19 days and 18 hours old. 12.8 mm TL.

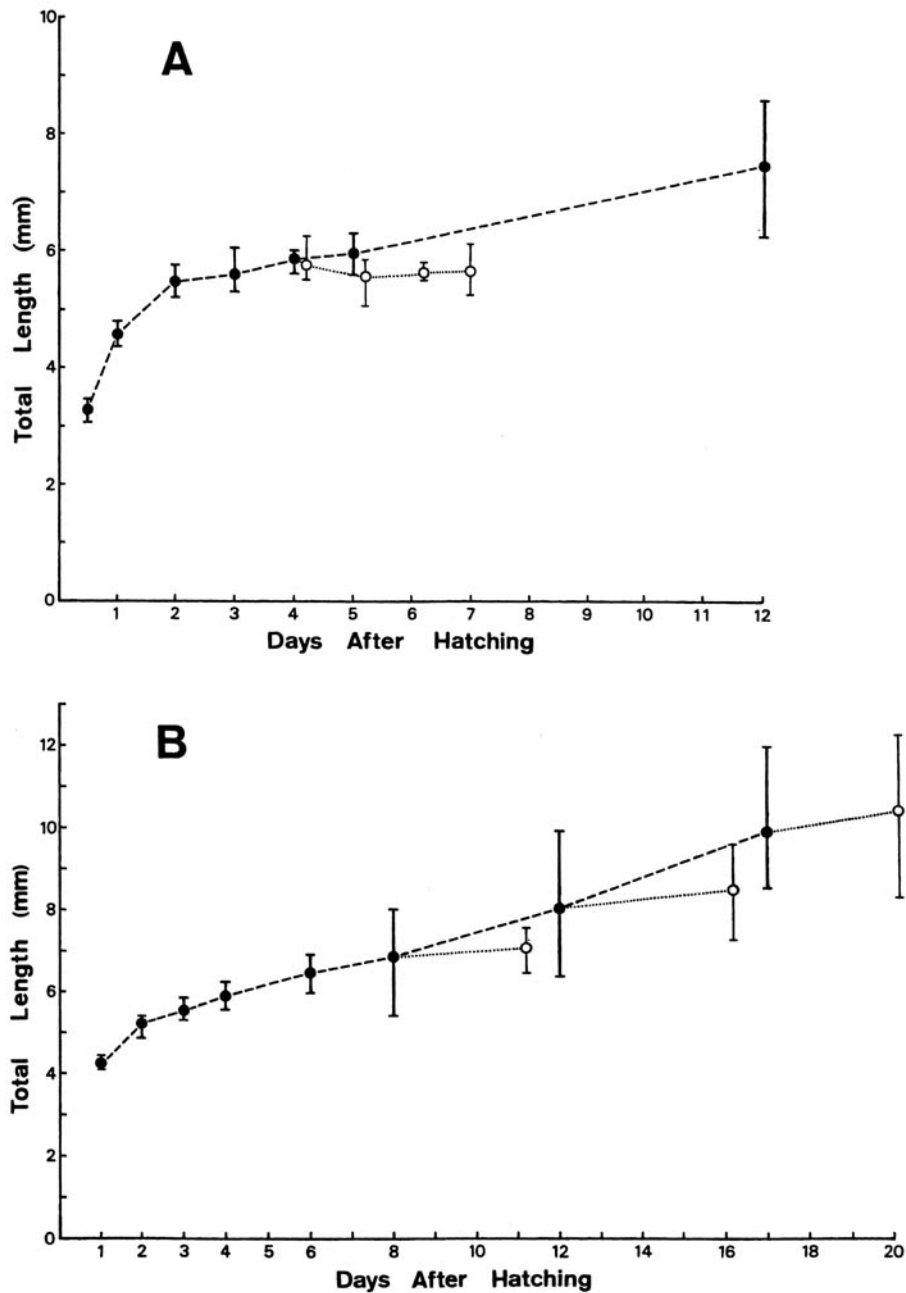


Fig. 14. Growth of reared larvae of Japanese sardine. A: 1 l beaker. B: 5 l glass container. Solid circle shows average total length after fixation and open circle shows that of starved larvae. Vertical line shows the average.

するためには水質の保持のための工夫が必要であろう。

摂餌開始期のマイワシ仔魚は約2日間の絶食後に餌を与えられても、多くの個体は摂餌できなかった。すなわち、この時点で既に“Point of No Return(絶食後、投餌して50%の個体が摂餌する期間)”(Blaxter and Hempel, 1963)を過ぎているものと考えられた。更に成長した仔魚でも3~4日で瀕死の状態に達した。天然海域における仔稚魚の生残状況を詳細に把握するた

めには、発育段階の異なる仔稚魚について、様々な水温下での“Point of No Return”に達する期間を精査する必要がある。同属魚のチリピルチャードの仔魚では絶食に伴う形態および組織学的変化の過程が調べられた(Uriarte and Balbontin, 1987)。天然海域における飢餓による減耗率を推定するためには、日本産マイワシでもこのような検討が重要である。

## 第5節 骨格の形成過程

Dingerkus and Uhler (1977) が簡便な軟骨・硬骨二重染色法を開発して以来、真骨魚類の軟骨・硬骨の発達に関する知見が増加している（例えば、Fritzsche and Johnson, 1980；松岡, 1982；Kohno and Taki, 1983；Matsuoka, 1985, 1987；Potthoff and Tellock, 1993；Kohno *et al.*, 1996a, b）。Matsuoka (1987) はマダイ *Pagrus major* の骨格と骨格筋の発達過程を基に摂餌・遊泳機能や発育段階について検討した。最近、Kohno *et al.* (1996a, b) は *Lates calcarifer* とミルクフィッシュの初期発育仔魚の骨格形成に基づいて摂餌機能を検討した。

ニシン科魚類では、成魚の骨格系の記載はカルフォルニアマイワシ (Phillips, 1942), ニシン科魚類 (Clupeidae) (Chapman, 1944), ウルメイワシ (Chapman, 1948), *Sierrathrissa leonensis* (Whitehead and Teugels, 1985) および *Sundasalanx* (Siebert, 1997) 等で行われている。ニシン科魚類の骨格形成過程、特に脊柱と尾骨についてはニシン *Clupea harengus* (Ramanujam, 1929), *C. pallasii* (Gwyn, 1940), *Harengula jaguana* (Houde *et al.*, 1974), *Opisthonema oglinum* (Richards *et al.*, 1974) で研究されている。しかし、マイワシ属における骨格形成過程は殆ど知られていない (McGowan and Berry, 1984)。

本節では日本産マイワシの鱗以外の全ての骨格の発達過程について初期発現から完成に至るまでを詳細に記載し、発達の特徴について考察した。なお、本研究の一部は、Matsuoka (1997) によって報告されている。

### 試料と方法

本研究では、ふ化直後から体長167 mm までの約200 個体の様々な発育段階の標本を用いた。プランクトンネットで採集した卵を培養し、ふ化した仔魚を13 日間飼育した。天然仔魚はプランクトンネット採集および集魚灯を用いた掬い網採集によって得た。大型標本はまき網による漁獲物から得た。

10% 海水ホルマリンで固定した標本を95% エチルアルコール中で保存し、Dingerkus and Uhler (1977) の方法をやや改変して軟骨・硬骨二重染色透明標本作製した。脊索長 (以下 NL) (17 mm 未満の標本に使用し、吻端から脊索末端までの距離を示す) または体長 (以下 SL) (17 mm 以上の標本に使用し、吻端から下尾骨後端までの距離を示す) は透明標本作製後に計測した。全骨格要素の詳細な観察は5 個体の飼育標本 (3.4~6.9 mm NL) と27 個体の天然標本 (7.6

mm NL ~167 mm SL) を解剖して行った。天然魚の小型標本は採集時の破損が多いため使用できなかった。

骨格系の観察は実体顕微鏡下で行った。各骨の名称は Matsuoka (1985, 1987) および藤田 (1990) に従った。

## 結 果

### 頭蓋骨

ふ化直後の仔魚 (3.4 mm NL) には軟骨も硬骨もなかった。頭部骨格の一部はふ化後53時間の仔魚 (4.2 mm NL) で形成が開始されるとともに、口もでき始めた。摂餌開始期 (ふ化後77時間, 5.5 mm NL, Fig. 15A) では篩軟骨板、梁軟骨および耳胞の腹側部の頭蓋骨底部が軟骨化し、互いに連結した。次に旁索軟骨と耳殻軟骨の腹側部が後方へ伸長し、耳殻の後部が軟骨化した (Fig. 15B)。

耳殻軟骨は18.4 mm SL までに完成した (Fig. 15C)。Ectethmoid bar, supraorbital bar, epiphysial tectum および篩軟骨は軟骨化し、副蝶形骨は頭蓋骨底部で膜骨化した。外後頭骨、基底後頭骨、篩骨および翼耳骨は20.0 mm SL までに骨化した。

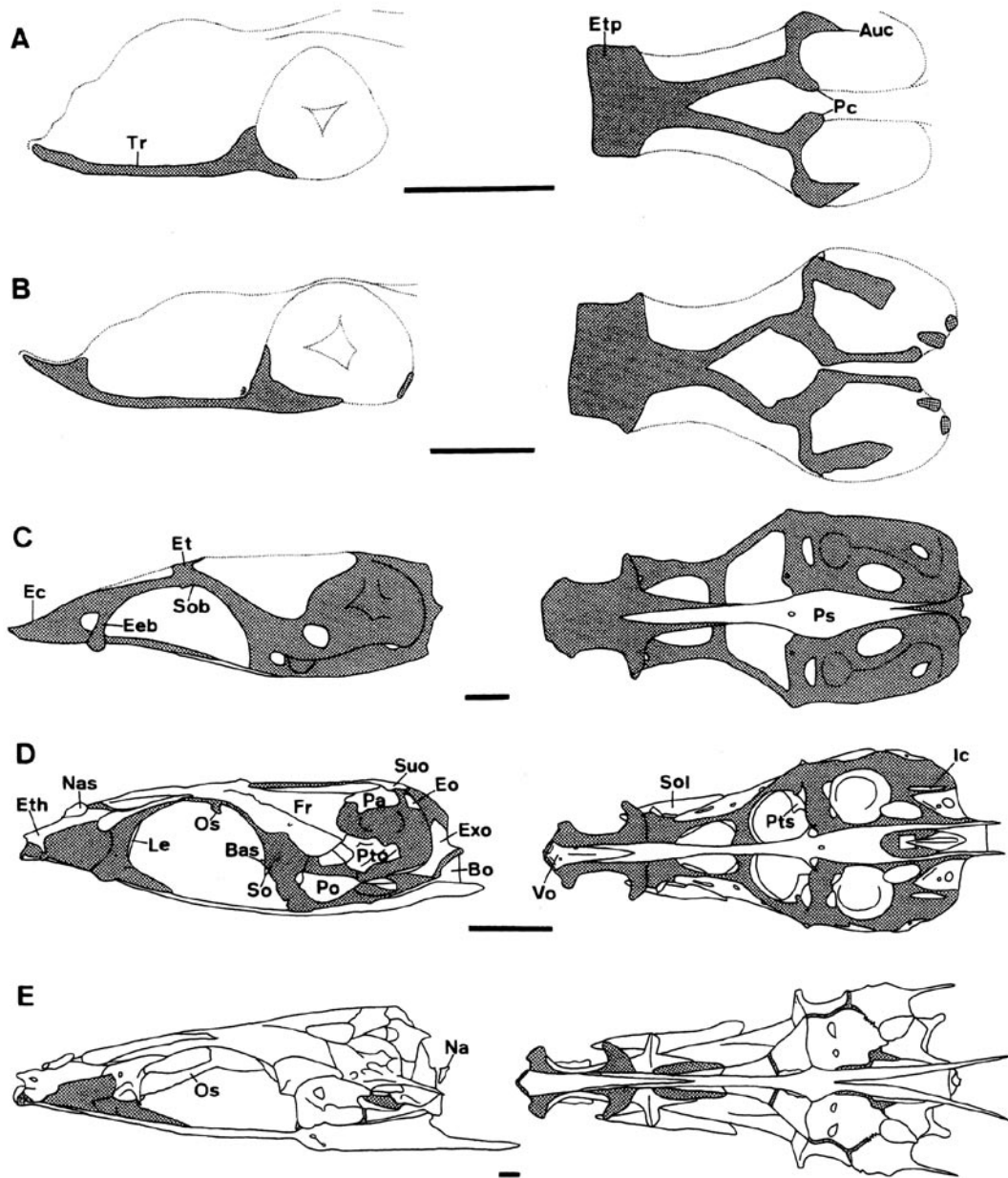
前頭骨、頭頂骨および鋤骨は23.05 mm SL で膜骨化した。同時に翼蝶形骨と眼窩蝶形骨が軟骨化し、前耳骨と上後頭骨が骨化し始めた。25.05 mm SL では蝶形骨、側篩骨、上耳骨、翼蝶形骨および基蝶形骨が骨化し、間在骨が膜骨として形成された (Fig. 15D)。眼窩蝶形骨の軟骨は28.4 mm SL までに骨化した。この段階で頭蓋骨の全ての骨格要素が出現したが、まだ広い軟骨域が存在していた。

Fig. 15E は109 mm SL の完成した頭蓋骨を示している。

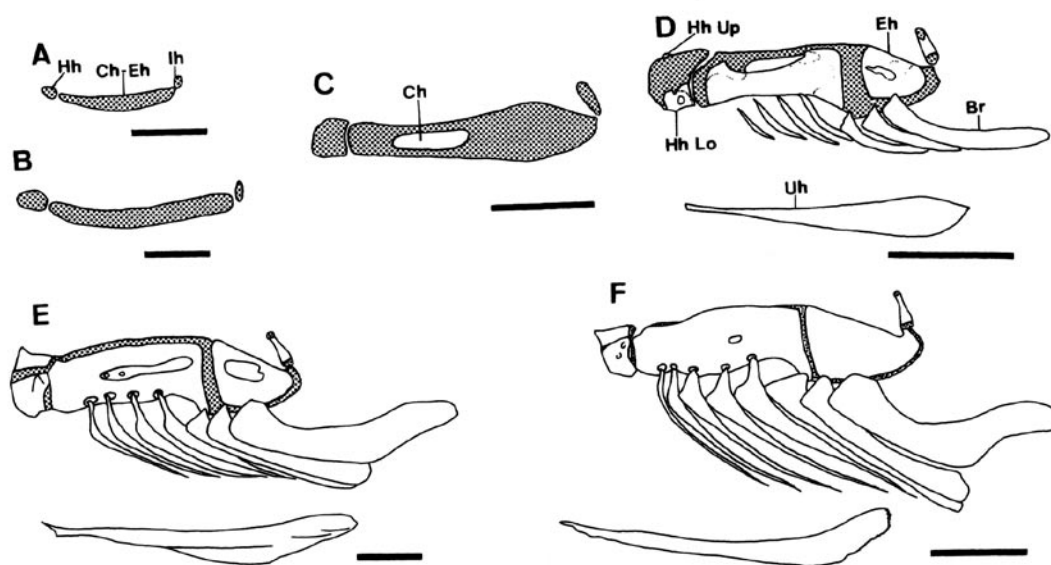
### 舌弓

下舌骨、角舌骨-上舌骨および間舌骨の各軟骨は摂餌開始期 (5.5 mm NL, Fig. 16 A) には存在し、16.55 mm NL (Fig. 16B) でもほぼ同じ状態であった。基舌骨は11.85 mm NL で軟骨化した (Fig. 16C, 18.4 mm SL)。

角舌骨は角舌骨-上舌骨軟骨の前方において17.6 mm SL で骨化した (Fig. 16C, 18.4 mm SL)。下方の下舌骨は下舌骨軟骨の下側で骨化し、上舌骨は角舌骨-上舌骨軟骨の後方において19.6 mm SL で骨化した。間舌骨軟骨もこの時期に骨化した。上方の下舌骨は25.05 mm SL (Fig. 16D) で下舌骨軟骨の上方において骨化した。また、基舌骨は28.4 mm SL までに3 個の小さい歯を備えていた。基舌骨の前方の軟骨は



**Fig. 15.** Development of the neurocranium in Japanese sardine. A: 5.5 mm in notochord length (NL). B: 7.6 mm NL. C: 18.4 mm in standard length (SL). D: 25.05 mm SL. E: 109 mm SL. Left, lateral view; right, ventral view. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. Auc, auditory capsule; Bas, basisphenoid; Bo, basioccipital; Ec, ethmoid cartilage; Eeb, ectethmoid bar; Eo, epiotic; Et, epiphysial tectum; Eth, ethmoid; Etp, ethmoid plate; Exo, exoccipital; Fr, frontal; Ic, intercalar; Le, lateral ethmoid; Na, isolated neural arch; Nas, nasal; Os, orbitosphenoid; Pa, parietal; Pc, parachordal; Po, prootic; Ps, parasphenoid; Pto, pterotic; Pts, pterosphenoid; So, sphenotic; Sob, supraorbital bar; Sol, supraorbital; Suo, supraoccipital; Tr, trabecula; Vo, vomer; Scale bars indicate 0.3 mm (A, B, C) and 1 mm (D, E).



**Fig. 16.** Development of the hyoid arch in Japanese sardine. A: 5.5 mm NL. B: 7.6 mm NL. C: 18.4 mm SL. D: 25.05 mm SL. E: 38.3 mm SL. F: 109 mm SL. Lateral view. Basihyal shown in Fig. 17. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. Br, branchiostegal ray; Ch, ceratohyal; Ch-Eh, ceratohyal-epihyal cartilage; Eh, epihyal; Hh, hypohyal; Hh Lo, hypohyal lower; Hh Up, hypohyal upper; Ih, internyal; Uh, urohyal. Scale bars indicate 0.2 mm (A, B), 0.5 mm (C), 1 mm (D, E) and 5 mm (F).

44.4 mm SL で初めて観察された (Fig. 16E, 109 mm SL)。

鰓条骨は21 mm SL で初めて3本観察され、23.05 mm SL では5本となった。25.05 mm SL までには7または8本の定数に達し (Fig. 16D), 後方の鰓条骨は成長に伴って幅が広がった (Fig. 16E, F)。尾舌骨は23.05 mm SL で膜骨化した (Fig. 16D, 25.05 mm SL)。

#### 上鰓弓および下鰓弓

基鰓骨、3対の下鰓骨 (第1から第3) および4対の角鰓骨 (第1から第4) の各軟骨が5.5 mm NL で存在していた。基鰓骨は3部位に分かれ、また、上鰓弓は全く形成されていなかった (Fig. 17A)。

1対の下咽頭骨軟骨と下咽頭歯は5.95 mm NL で初めて認められた。第4下鰓骨軟骨は7.6 mm NL までに形成された (Fig. 17B)。これは後に第4角鰓骨と癒合した (Fig. 17D)。

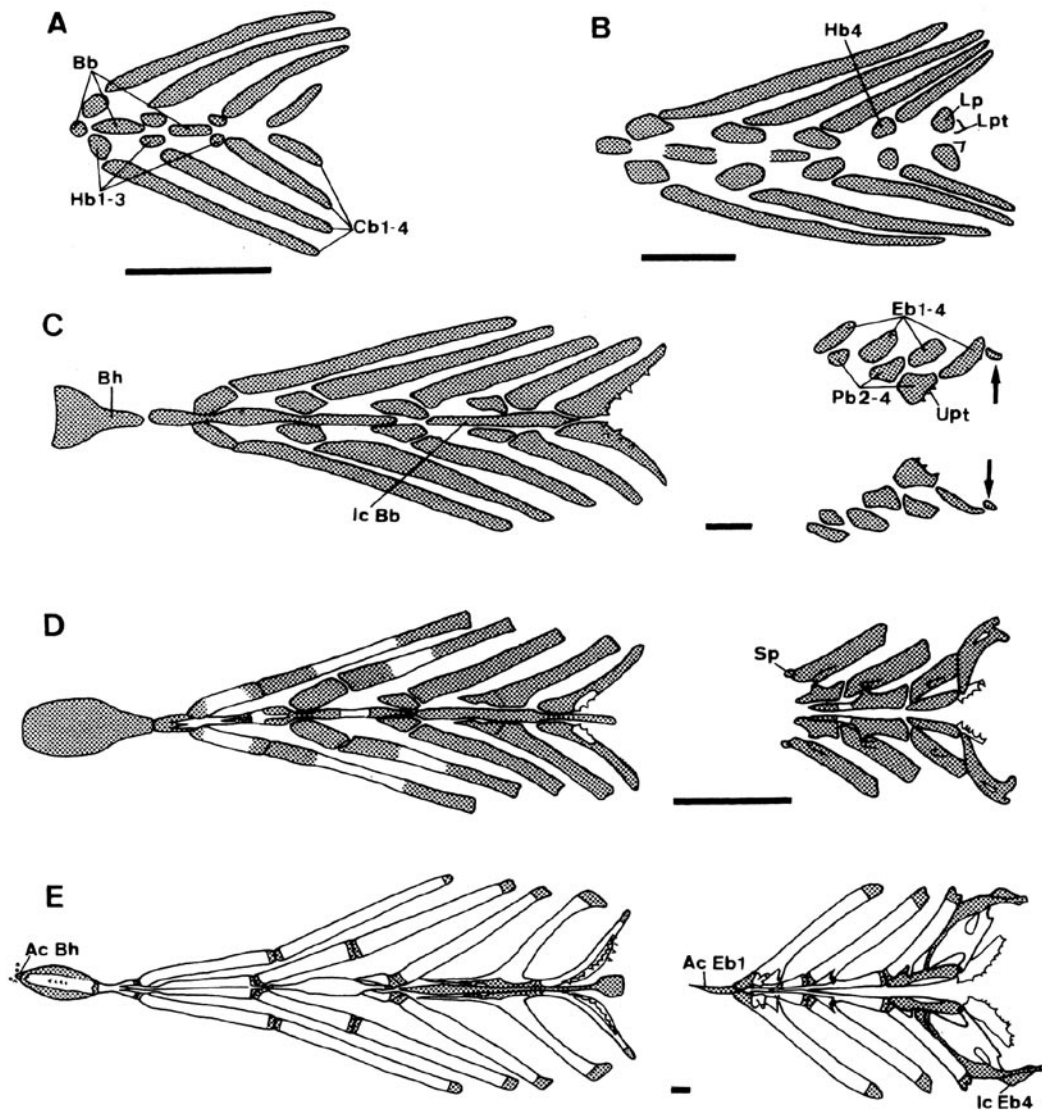
3個の独立した基鰓骨軟骨は18.4 mm SL には連結して棒状となった。基鰓骨の独立軟骨は10.5 mm NL に基鰓骨後方に現れ (Fig. 17C, 18.4 mm SL), 観察した最大個体 (167 mm SL) でも軟骨のままであった (Fig. 17E)。

角鰓骨の骨化は19.6 mm SL で始まり、28.4 mm SL までに4対が骨化した。基鰓骨は19.6 mm SL で中央部が骨化し、25.05 mm SL には3部位の骨化が認められた (Fig. 17D)。第1下鰓骨は25.05 mm SL で骨化し (Fig. 17D), 他の3対は28.4 mm SL までに骨化した。28.4 mm SL では下咽頭骨が骨化し、下鰓弓の全ての骨格要素が完成した。

上鰓弓の構成要素である上咽頭歯は8.0 mm NL に初めて認められた。第4咽鰓骨は10.2 mm NL で、第2, 3咽鰓骨は17.6 mm SL で軟骨化した。第3上鰓骨軟骨は15.15 mm NL で形成され、第1, 2, 4上鰓骨軟骨は17.6 mm SL までに現れた。第4上鰓骨の後方に小さい軟骨が形成され (Fig. 17C, 矢印), 後に第4上鰓骨と癒合した (Fig. 17D)。

懸垂咽頭骨は25.05 mm SL で軟骨化し (Fig. 17D), 33.2 mm SL までに骨化した。咽鰓骨と上鰓骨は28.4 mm SL までに全て骨化した。第4上鰓骨の独立軟骨は33.2 mm SL までに形成され、第1上鰓骨前方の軟骨は44.3 mm SL までに認められた。これらの軟骨は更に成長しても軟骨のまま留まっていた (Fig. 17E)。

鰓耙は13 mm NL では4対の角鰓骨と1対の下咽頭骨に存在しており、後に19.6 mm SL には第1, 2上



**Fig. 17.** Development of upper and lower branchial arches in Japanese sardine. A: 5.5 mm NL. B: 7.6 mm NL. C: 18.4 mm SL. D: 25.05 mm SL. E: 109 mm SL. Dorsal view. A and B are lower branchial arches. In C-E, lower arches shown on the left and upper arches on the right. Gill rakers removed in C-E. Arrows indicate the cartilages later fused with the fourth epibranchials. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. Ac Bh, anterior cartilage of basihyal; Ac Eb 1, anterior cartilage of epibranchial 1; Bb, basibranchial; Bh, basihyal; Cb, ceratobranchial; Eb, epibranchial; Hb, hypobranchial; Ic Bb, isolated cartilage of basibranchial; Ic Eb 4, isolated cartilage of epibranchial 4; Lp, lower pharyngeal; Lpt, lower pharyngeal teeth; Pb, pharyngobranchial; Sp, suspensory pharyngeal; Upt, upper pharyngeal teeth. Scale bars indicate 0.2 mm (A, B, C) and 1 mm (D, E).

鰓骨上に、また、23.05 mm SL までには第3、4上鰓骨上に形成された。微小な棘の塊を持った棘突起が25 mm SL 頃に鰓耙上に発達した。

#### 鞏膜骨および眼周辺骨

鞏膜骨軟骨は10.0 mm NL で初めて観察された (Fig. 18A, 18.4 mm SL)。25.05 mm SL では鞏膜骨軟骨の前方と後方の一部が骨化し (Fig. 18B), これらの骨化部は成長に伴って上下に広がった (Fig. 18C, D)。

23.05 mm SL では眼上骨 (Fig. 15D), 涙骨および5個の眼下骨が膜骨化した。6個目の眼下骨は25.05 mm SL までに形成され (Fig. 18B), 鼻骨も膜骨化した (Fig. 15D)。

#### 上顎および下顎

5.5 mm NL ではメッケル氏軟骨が下顎を縁取り, 上顎には細い主上顎骨が膜骨化していた (Fig. 19A)。

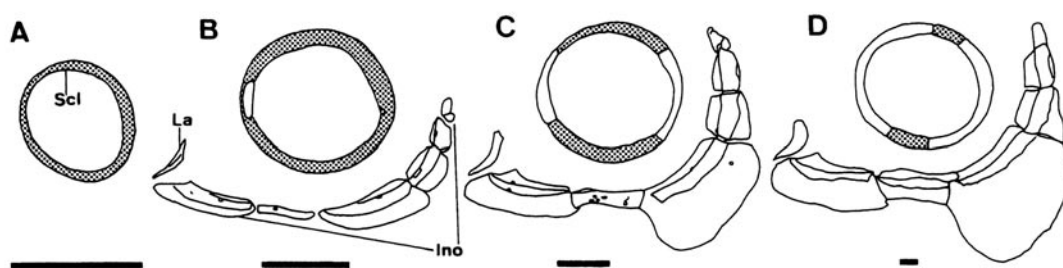


Fig. 18. Development of sclerotic and infraorbital bones in Japanese sardine. A: 18.4 mm SL. B: 25.05 mm SL. C: 38.3 mm SL. D: 109 mm SL. Lateral view. Supraorbital shown in Fig. 15. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. Ino, infraorbital; La, lachrymal; Scl, sclerotic. Scale bars indicate 1 mm.

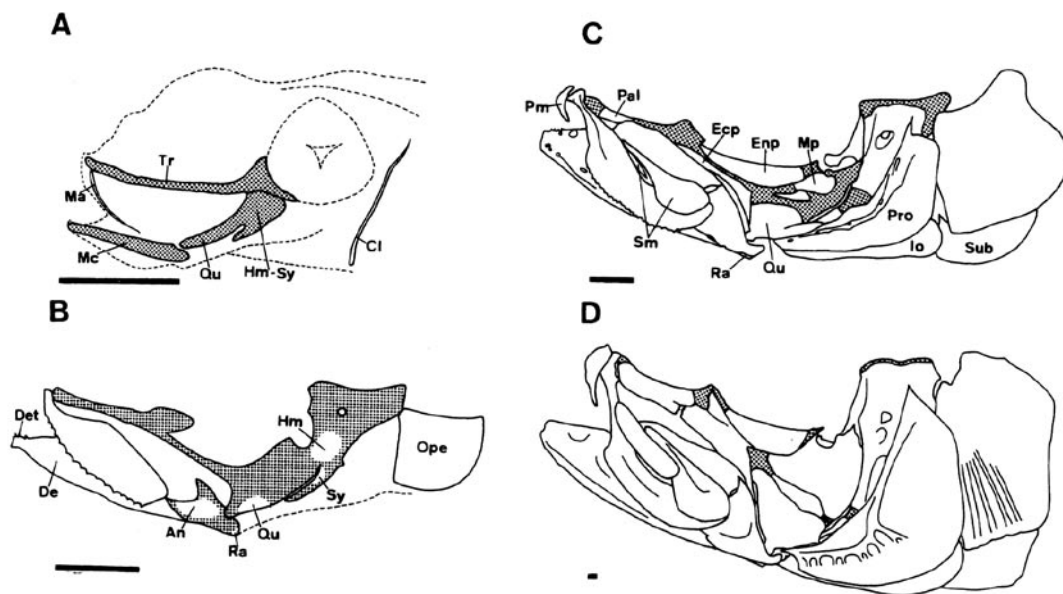


Fig. 19. Development of upper and lower jaws, suspensorium and opercular bones in Japanese sardine. A: 5.5 mm NL. B: 18.4 mm SL. C: 25.05 mm SL. D: 109 mm SL. Lateral view. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. An, angular; Cl, cleithrum; De, dentary; Det, dentary teeth; Ecp, ectopterygoid; Enp, endopterygoid; Hm, hyomandibular; Hm-Sy, hyomandibular-symplectic cartilage; Io, interopercle; Ma, maxillary; Mc, Meckel's cartilage; Mp, metapterygoid; Ope, opercle; Pal, palatine; Pm, premaxillary; Pro, preopercle; Qu, quadrate; Ra, retroarticular; Sm, supramaxillary; Sub, subopercle; Sy, symplectic; Tr, trabecula. Scale bars indicate 0.3 mm (A) and 0.5 mm (B, C, D).

10.5 mm NLでは左に2本、右に3本の歯を備えた歯骨がメッケル氏軟骨の側面において膜骨化した。角骨と後間節骨は18.4 mm SLにメッケル氏軟骨の後方で骨化した (Fig. 19B)。23.05 mm SLでは前上顎骨と上主上顎骨が膜骨化した。板状骨 (内側にあるため図には示していない) はメッケル氏軟骨の後方中間部位で骨化した。最初に形成されたものとは別の小さい上主上顎骨が25.05 mm SLでは認められた。

歯骨の歯は60.3 mm SLでは認められたが、73.7 mm SL以上では明らかでなかった (Fig. 19D, 109 mm SL)。歯骨の歯の消失はマイワシの骨格形成における最後の変化であった。

## 懸垂骨

### 1. 口蓋部

5.5 mm NLでは舌顎骨-接続骨-方骨の軟骨が連結していた (Fig. 19A)。口蓋骨の軟骨は12.4 mm NLまでに形成され、後翼状骨部位が17.6 mm SLで軟骨化した (Fig. 19B, 18.4 mm SL)。

方骨は17.6 mm SLで、口蓋骨は25.05 mm SLで各々骨化した。内翼状骨と外翼状骨は23.05 mm SLで膜骨化した (Fig. 19C, 25.05 mm SL)。

### 2. 鰓蓋部

全ての鰓蓋骨は膜骨であり、その内、主鰓蓋骨が14.3 mm NLで最初に現れ、前鰓蓋骨、間鰓蓋骨および下鰓蓋骨は19.6 mm SL (Fig. 19C, 25.05 mm SL)で形成された。

109 mm SLでは前鰓蓋骨上に頭部側線管が発達し、主鰓蓋骨上には明瞭な隆起線が認められた (Fig. 19D)。

## 脊柱

尾部棒状骨を含む脊椎骨数は50から52個であったが、その内、51個のものが最も多かった。前方の脊椎骨のうち19から20個は血管弓を欠く腹椎であり、それより後方は尾椎であった。

13.0 mm NLでは、最後部の3神経弓と神経棘および血管弓と血管棘が軟骨化した。その後、神経弓・神

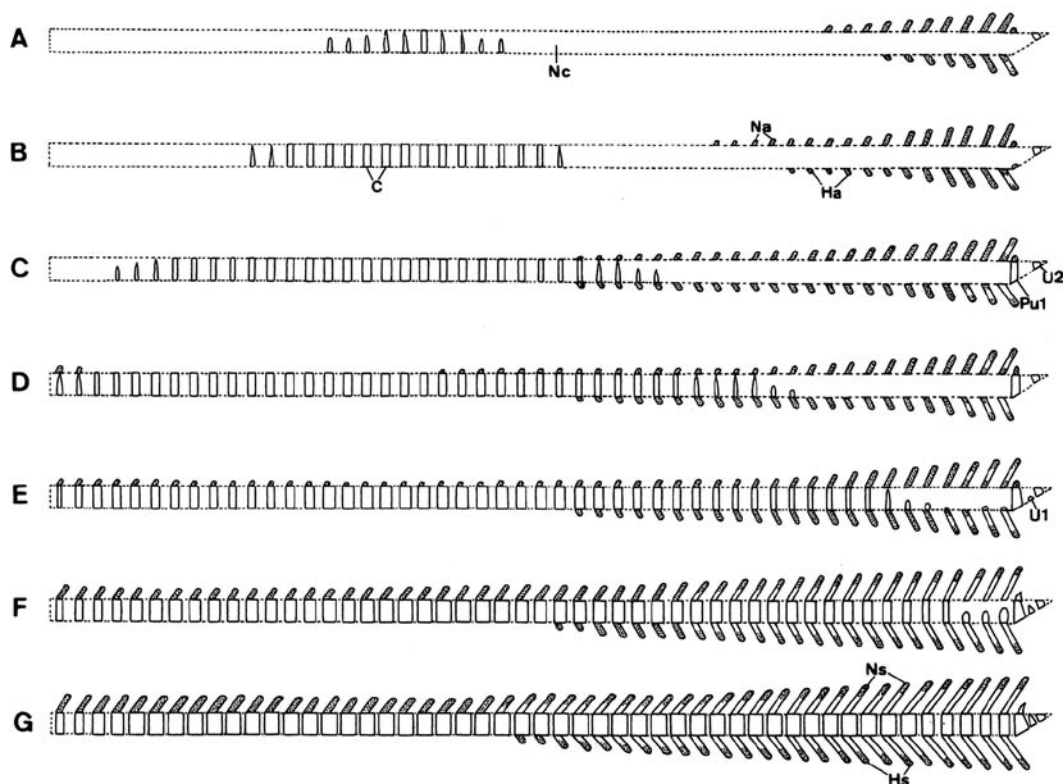


Fig. 20. Schematic representation of development of vertebral column in Japanese sardine. A: 18 mm SL. B: 18.3 mm SL. C: 19.5 mm SL. D: 19.5 mm SL. E: 20.8 mm SL. F: 22.7 mm SL. G: 24.7 mm SL. Lateral view. Pleural ribs shown in Fig. 21. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. C, centrum; Ha, haemal arch; Hs, haemal spine; Na, neural arch; Nc, notochord; Ns, neural spine; Pu, preural centrum; U, ural centrum.



神経棘および血管弓・血管棘の形成は前方へと進んだ。

18.0 mm SL では、11神経弓・神経棘と7血管弓・血管棘が形成されており、最後部の血管弓と血管棘は僅かに骨化していた。更に、後の約20番目の椎体を中心にして10椎体が認められた。椎体形成はその後前方向と後方向へと進んだ。椎体の骨化は脊索の腹側から始まり、背方へと進んで筒を形成した。尾鰭椎2が脊索の後端に認められた (Fig. 20A)。

18.3 mm SL では17神経弓・神経棘、12血管弓・血管棘および17椎体が形成されていた。更に、尾鰭椎前椎体1が骨化を開始した (Fig. 20B)。

19.5 mm SL では24神経弓・神経棘、23血管弓・血管棘および29椎体が認められ、尾鰭椎前椎体1が骨化した筒を形成した。最後部の1神経弓・神経棘および3血管弓・血管棘が骨化していた (Fig. 20C)。

別の19.5 mm SL の標本では、前方の第1、第2神経弓が形成されていた。その後、神経弓の形成は腹部では後方へ進み、尾部では前方へ進んだ。この標本では39椎体が認められた (Fig. 20D)。

20.8 mm SL では全ての神経弓・神経棘が現れていた。前方の43椎体は骨化した筒となっていたが、後方の6椎体は一部のみが形成されていた (Fig. 20E)。

22.7 mm SL では全ての椎体が現れていたが、最後方の3椎体と尾鰭椎1はまだ骨化した筒を形成していなかった (Fig. 20E)。神経弓・神経棘および血管弓・血管棘の骨化は前方へと急速に進んだ。24.7 mm SL

では全ての椎体が骨化した筒となっていた。椎体に付着しない独立神経弓が第1神経弓の前に形成され、28.4 mm SL で骨化した (Fig. 15E, 109 mm SL)。この段階で全ての神経弓・神経棘および血管弓・血管棘が骨化した。

肋骨軟骨は21.0 mm SL で初めて現れ (Fig. 21A, 24.15 mm SL), 28.4 mm SL までに全ての数が出そろった。肋骨軟骨の骨化は25.05 mm SL に始まり (Fig. 21B, 27.15 mm SL), 38.3 mm SL までに完了した。

#### 肉間棘および稜鱗

Chevron 軟骨 (Patterson and Johnson, 1995) 以外の肉間骨は膜骨として形成された。25.05 mm SL では肉間骨も稜鱗もなかった (Fig. 21A)。

28.4 mm SL では前方の20上神経骨、後方の10上神経骨、後方の16上肋骨、前方の25上椎体骨および13 chevron 軟骨が認められた (Fig. 21B, C)。

各々の脊椎骨に対応する上神経骨と上肋骨は33.2 mm SL までに定数に達した (Fig. 21D)。30上椎体骨と33または34 chevron 軟骨は44.3 mm SL までに定数となった。頭蓋骨の後方に付着し体幹部筋肉内に入り込んでいる filamentiferous rod と osseous brush (図には示していない) は、それぞれ33.2 mm SL と38.3 mm SL に現れた。35個の稜鱗は38.3 mm SL で定数化した。

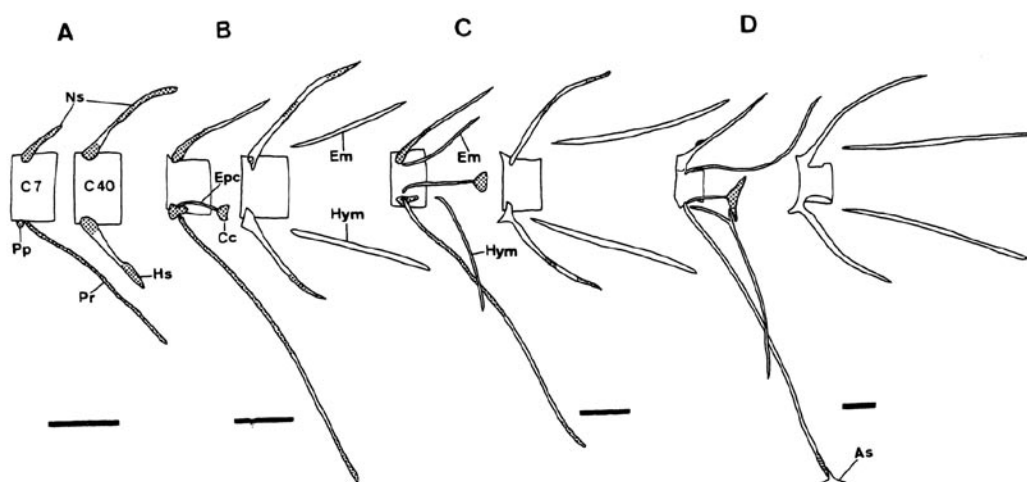


Fig. 21. Development of vertebrae (seventh and 40th) and intermuscular bones in Japanese sardine. A: 24.15 mm SL. B: 27.15 mm SL. C: 29 mm SL. D: 35.45 mm SL. Lateral view. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. As, abdominal scute; C, centrum; Cc, cartilage chevron; Em, epimeral; Epc, epicentral; Hs, haemal spine; Hym, hypomerals; Ns, neural spine; Pp, parapophysis; Pr, pleural rib. Scale bars indicate 0.5 mm.

## 背鰭担鰭骨

10.5 mm NL では6 近位担鰭骨が初めて観察されたが、遠位担鰭骨は認められなかった。近位担鰭骨は前

端と後端において伸長し、後に間担鰭骨になる部位が11.85 mm NL までに軟骨化した (Fig. 22A, 12.2 mm NL)。

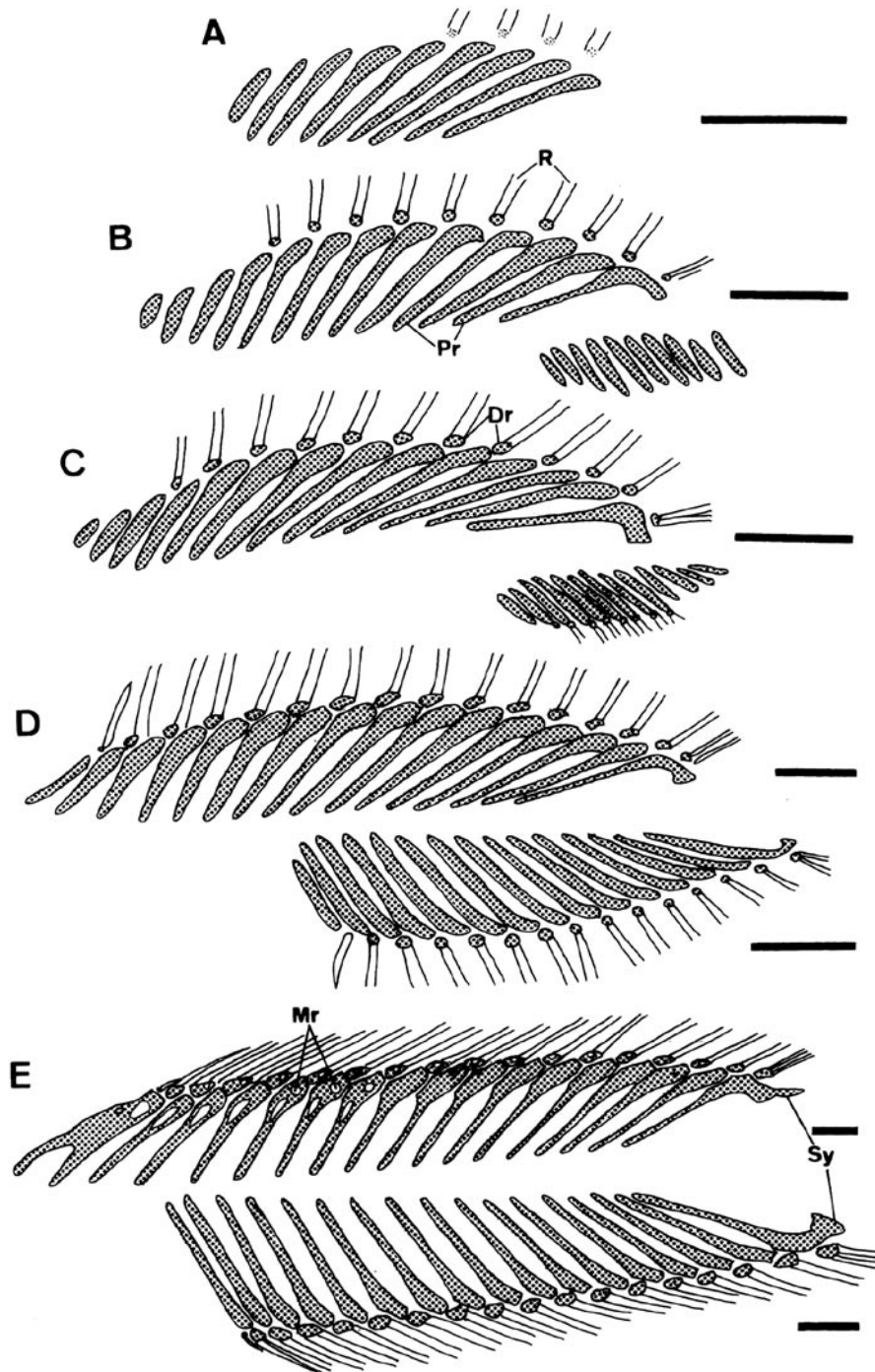


Fig. 22. Development of dorsal and anal fin supports in Japanese sardine. A: 12.2 mm NL. B: 14 mm NL. C: 15.15 mm NL. D: 18.4 mm SL. E: 25.05 mm SL. Lateral view. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. Dr, distal radial; Mr, middle radial; Pr, proximal radial; R, ray; Sy, stay. Scale bars indicate 0.3 mm.

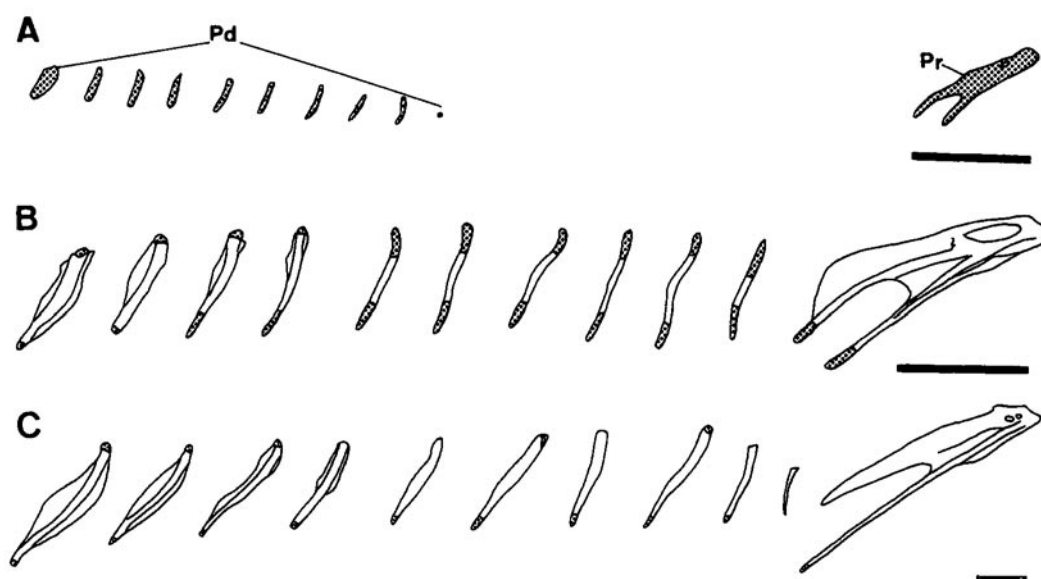


Fig. 23. Development of predorsals in Japanese sardine. A: 25.05 mm SL. B: 38.3 mm SL. C: 109 mm SL. Lateral view. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. Pd, predorsal; Pr, proximal radial. Scale bars indicate 1 mm.

13.0 mm NLでは12遠位担鰭骨が明瞭に形成された。最後部の遠位-間担鰭骨軟骨は後方に伸びて後に stay になる部位が軟骨化した (Fig. 22B, 14 mm NL)。

近位および遠位担鰭骨の形成は最後方から前方へと進んだ (Fig. 22C, 15.1 mm NL; Fig. 22D, 18.4 mm SL)。定数である17近位担鰭骨と18遠位担鰭骨はそれぞれ19.6 mm SLと21.0 mm SLで認められた。

近位、間および遠位担鰭骨の骨化は一般に前方から後方へと進行したが、最前部の2遠位担鰭骨の骨化は後に起こった。間担鰭骨は第5から最後方の近位担鰭骨につながる後方の軟骨域で骨化した (Fig. 22E, 25.05 mm SL)。全ての近位、間および遠位担鰭骨は各々 28.4, 44.3, 50.9 mm SL で骨化した。Stay は 28.4 mm SL で骨化し、後に後方へ伸びる長い棘を形成した。

不完全神経間棘は21.0 mm SLで軟骨として現れ、25.05 mm SLまでに10本の定数に達した。最後方の不完全神経間棘と背鰭の第1近位担鰭骨はこの時期に最も遠く離れていた (Fig. 23A)。不完全神経間棘の骨化は前方から後方へ進み、38.3 mm SLまでに全てが骨化した (Fig. 23B)。不完全神経間棘と背鰭第1近位担鰭骨との距離は前者の骨化の進行につれて狭くなった (Fig. 23C)。DPD/SL (不完全神経間棘末端と背鰭第1近位担鰭骨前端的距離 / 体長) を測定すると、この値は24 mm SL頃から急激に減少し、34 mm SL前後以降ほぼ一定となった (Fig. 24)。

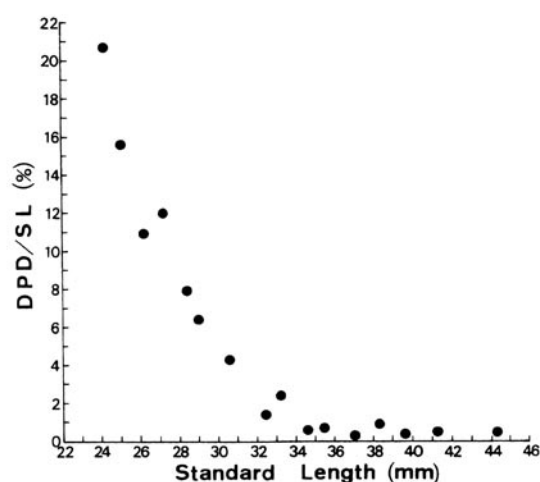


Fig. 24. Relationship of separation of posteriormost predorsal and anterior tip of first dorsal proximal radial over standard length (DPD/SL) (expressed as %) versus standard length in Japanese sardine.

#### 臀鰭担鰭骨

12.4 mm NLで6近位担鰭骨が初めて現れ (Fig. 22B, 14.0 mm NL)、遠位担鰭骨は15.5 mm NLまでに形成された (Fig. 22C)。後に stay になる部位は18.4 mm SLで軟骨化した (Fig. 22D)。定数の17近位担鰭骨と18遠位担鰭骨は25.05 mm SLで形成された (Fig. 22E)。遠位担鰭骨と近位担鰭骨の骨化は各々

25.05 mm SLと28.4 mm SLに始まり, 38.3 mm SLまでに完了した。Stayは33.2 mm SLまでに骨化し, 後に棘を形成したが, 背鰭のものより短かった。

#### 胸鰭担鰭骨 (肩帯)

5.5 mm NLでは擬鎖骨が膜骨化し, 肩甲骨-烏口骨軟骨が存在していた。この軟骨には1つの穴があり, 短い前方および後方突起を備えていた (Fig. 25A)。

胸鰭軟骨板 (後の射出骨)は10.5 mm NLで観察された。上擬鎖骨と後側頭骨は各々16.55, 17.6 mm SLで膜骨化した。

18.4 mm SLまでに胸鰭軟骨板には中央部とその下側に裂け目が生じた。肩甲骨-烏口骨軟骨は明瞭な前方および後方突起と3つの穴を持っていた (Fig. 25B)。

左右の肩甲骨-烏口骨軟骨は12.4 mm NLまでは完全に分離していた。13.0 mm NLで小さい軟骨が左右

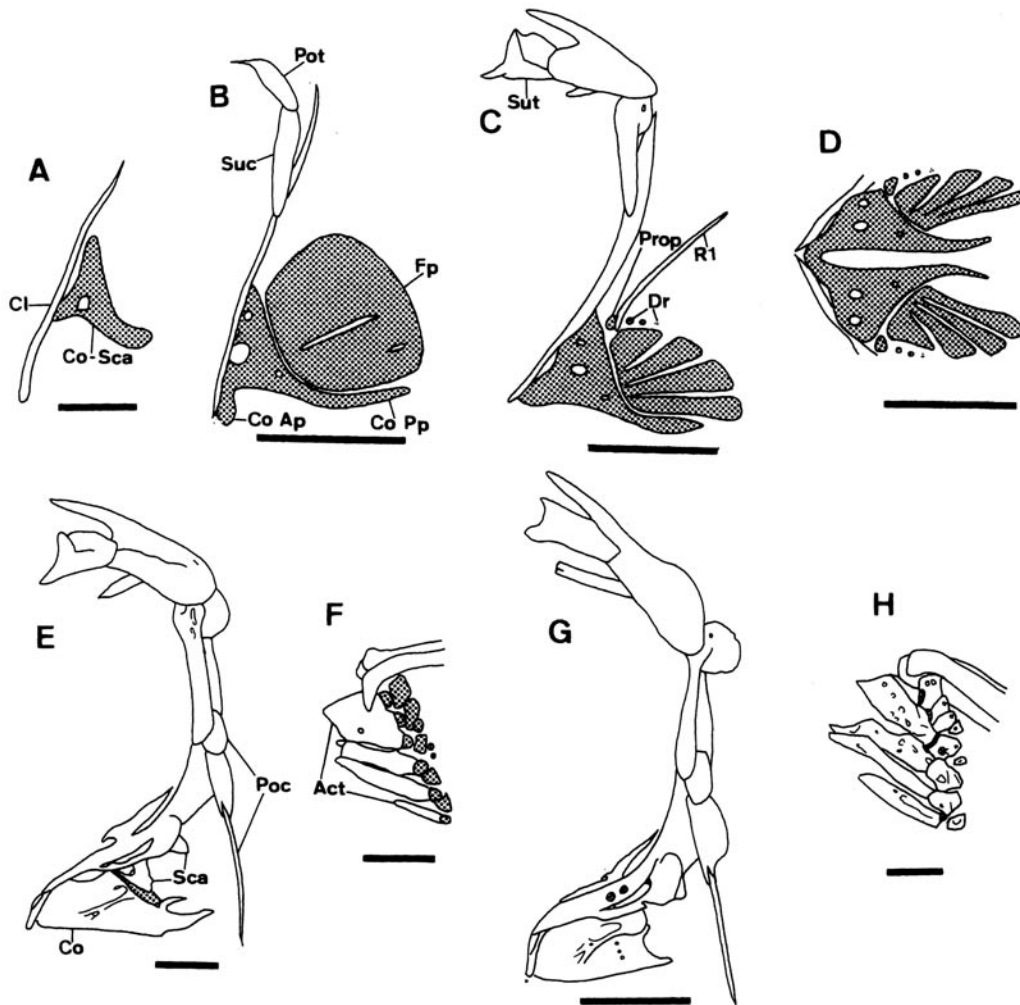


Fig. 25. Development of pectoral fin supports in Japanese sardine. A: 5.5 mm NL. B: 18.4 mm SL. C: 25.05 mm SL. D: 25.05 mm SL. E: 38.3 mm SL. F: 38.3 mm SL. G: 109 mm SL. H: 109 mm SL. Lateral view (A, B, C, E, F, G, H) and ventral view (D). F and H are enlarged figures of actinost regions of E and G, respectively. Marginal ray only shown in C, F and H. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. Act, actinost; Cl, cleithrum; Co, coracoid; Co Ap, coracoid anterior process; Co Pp, coracoid posterior process; Co-Sca, coracoid-scapula cartilage; Dr, distal radial; Fp, fin plate cartilage; Poc, postcleithrum; Pot, posttemporal; Prop, propterygium; R, ray; Sca, scapula; Suc, supracleithrum; Sut, supratemporal. Scale bars indicate 0.1 mm (A), 0.5 mm (B, F), 1 mm (C, D, E, H) and 5 mm (G).

の肩甲骨-烏口骨軟骨の前方突起先端部に形成され、成長と共に大きくなり、17.6 mm SL で両先端部が連結した (Fig. 25D, 25.05 mm SL)。

上側頭骨は23.05 mm SL で膜骨化した。Propterigium は21.0 mm SL で軟骨として現れ、最上方の鰭条基部の片側と癒合し (Fig. 25 D, 25.05 mm SL), 28.4 mm SL までに骨化した。

3部位からなる後擬鎖骨は28.4 mm SL までに膜骨化した。肩甲骨、烏口骨および中烏口骨 (図示されていない) もまた28.4 mm SL までに骨化した (Fig. 25E, 38.3 mm SL)。胸鰭軟骨板は4射出骨に分かれ、33.2 mm SL までに全てが骨化した (Fig. 25F, 38.3 mm SL)。

軟骨性の遠位担鰭骨は25.05 mm SL で初めて現れ (Fig. 25C), 上方から下方へ向けて形成された。これらは44.3 mm SL までに定数に達し、50.9 mm SL までに骨化した。

Fig. 25G と Fig. 25E は109 mm SL の完成した胸鰭担鰭骨を示している。

#### 腹鰭担鰭骨 (腰帯)

基鰭骨は18.4 mm SL で軟骨として現れた (Fig. 26A)。3遠位担鰭骨は23.05 mm SL で軟骨化し、metapterygium 軟骨は25.05 mm SL までに形成された。25.05 mm SL では基鰭骨の中央部が骨化した (Fig. 26B)。

遠位担鰭骨は 28.4 mm SL までに骨化し (Fig.

26C, 38.3 mm SL), metapterygium の骨化は 44.3 mm SL までに起こった (Fig. 26D, 109 mmSL)。

#### 尾鰭担鰭骨 (尾骨)

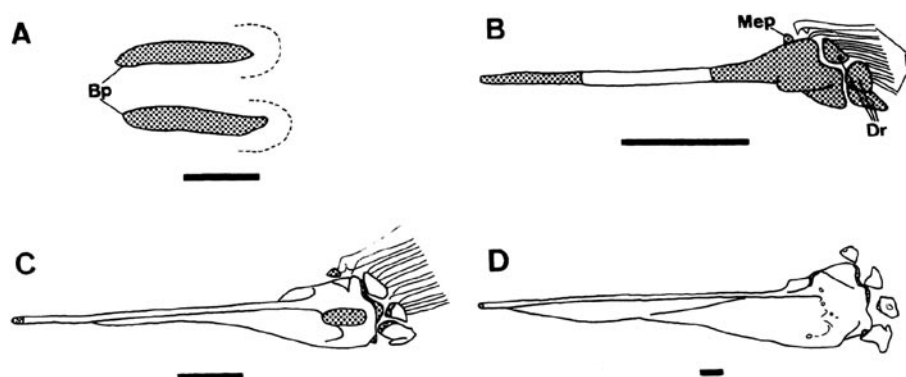
10.5 mm NL では下尾骨1と2が軟骨化していた。準下尾骨軟骨は 11.1 mm NL で現れた (Fig. 27A, 11.85 mm NL)。脊索の上屈は12.4 mm NL で始まり、13.0 mm NL までに完了した。6下尾骨は 13.0 mm NL までに定数に達した。

尾神経骨1は14.3 mm NL で脊索の後方背面で膜骨化した。2上尾骨 (中央部、後方部) が15.15 mm NL までに軟骨として現れた (Fig. 27B, 16.55 mm NL)。

下尾骨1-5と準下尾骨は17.6 mm SL で骨化し、下尾骨6は18.4 mm SL までに骨化した。前方の上尾骨は17.6 mm SL で軟骨化した。脊索周辺軟骨もこのサイズで現れた。尾神経骨2は尾神経骨1の後方腹側面において17.6 mm SL で膜骨化した (Fig. 27C, 18.4 mm SL)。

23.05 mm SL では後方の上尾骨が骨化し、尾神経骨3が尾神経骨2の後方で膜骨化した。前方の2上尾骨は25.05 mm SL で骨化した (Fig. 27D)。

脊索周辺軟骨以外の付属軟骨、すなわち尾鰭椎前椎体血管棘間軟骨4、尾鰭椎前椎体血管棘後軟骨2+3、同1、下尾骨後軟骨5、同6は33.2 mm SL までに形成された (Fig. 27E, 60.3 mm SL)。



**Fig. 26.** Development of pelvic fin supports in Japanese sardine. A: 18.4 mm SL. B: 25.5 mm SL. C: 38.3 mm SL. D: 109 mm SL. Ventral view. Rays not shown in D. Stippled area, cartilage; open area, ossified portion. Bp, basipterygium; Dr, distal radial; Mep, metapterygium; R, ray. Scale bars indicate 0.1 mm (A) and 0.5 mm (B, C, D).

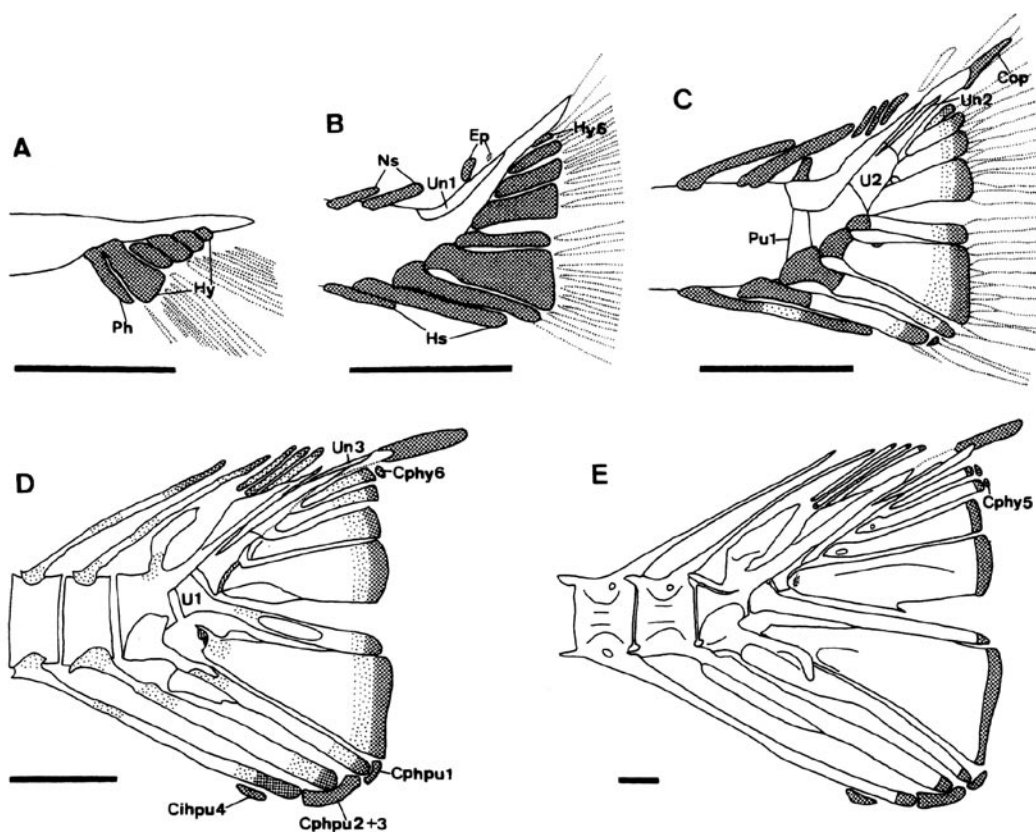


Fig. 27. Development of caudal fin supports in Japanese sardine. A: 11.85 mm NL. B: 16.55 mm NL. C: 18.4 mm SL. D: 25.05 mm SL. E: 60.3 mm SL. Lateral view. Rays not shown in D and E. Stippled area, cartilage; rough stippled area, weak ossification; open area, strong ossification. Cihpu, inter-haemal spine cartilage of preural centrum; Cop, opisthural cartilage; Cphpu, post-haemal spine cartilage; Cphy, post-hypural cartilage; Ep, epural; Hs, haemal spine; Hy, hypural; Ns, neural spine; Ph, parhypural; Pu, preural centrum; U, ural centrum; Un, uroneural. Scale bars indicate 0.5 mm.

### 鰭条

Fig. 28 は背鰭, 臀鰭, 胸鰭, 腹鰭および尾鰭の鰭条の増加過程を示している。

完成した背鰭条数は20から21本であり, 21本の方が多かった (40.0 mm SL まではこの内19本が分節を持っていた)。背鰭条を持った最小個体は11.85 mm NL であった。鰭条形成は最後部のものを除き後方から前方へと進んだ。21本の定数鰭条は27.15 mm SL で初めて観察された (Fig. 28A)。

臀鰭条数は19から21本であり, 20本にモードがあった (40.0 mm SL まではこの内19本が分節を持っていた)。臀鰭条は15.15 mm NL で初めて現れ, 24.15 mm SL で定数となった (Fig. 28B)。鰭条形成は中央部から前後方向に進んだ。

胸鰭条は19.6 mm SL で最初に現れ, 28.4 mm SL

で17か18本 (全て分節を持っていた) の定数に達した (Fig. 28C)。鰭条形成は背側から腹側へ向かって進んだ。

腹鰭条数は8本で変異はなかった。21.0 mm SL で最初に腹鰭条の一部が現れ, 23.2 mm SL で定数 (40.0 mm SL で全て分節を持っていた) に達した (Fig. 28D)。鰭条形成は外側から内側へと進んだ。

尾鰭の主鰭条数は19本で変異はなかった。これらの一部は11.1 mm NL で最初に現れ, 13.0 mm NL で定数 (40.0 mm SL で全て分節を持っていた) に達した (Fig. 28E)。鰭条形成は中央部から背側方向と腹側方向へと進んだ。

日本産マイワシの骨格要素の詳細な形成順序は Fig. 29 と Fig. 30 に示している。

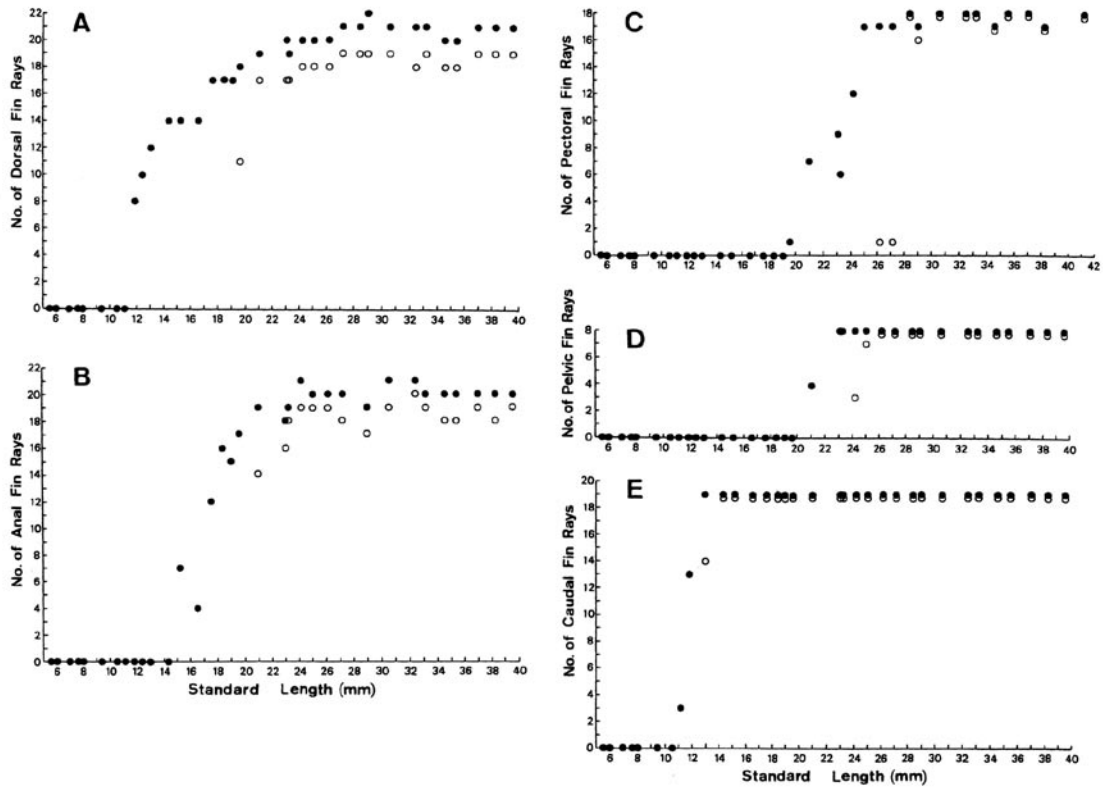


Fig. 28. Relationships between number of fin rays and standard length in Japanese sardine. A: dorsal fin. B: anal fin. C: pectoral fin. D: pelvic fin. E: caudal fin. ●, total number of fin rays; ○, number of segmented soft rays.





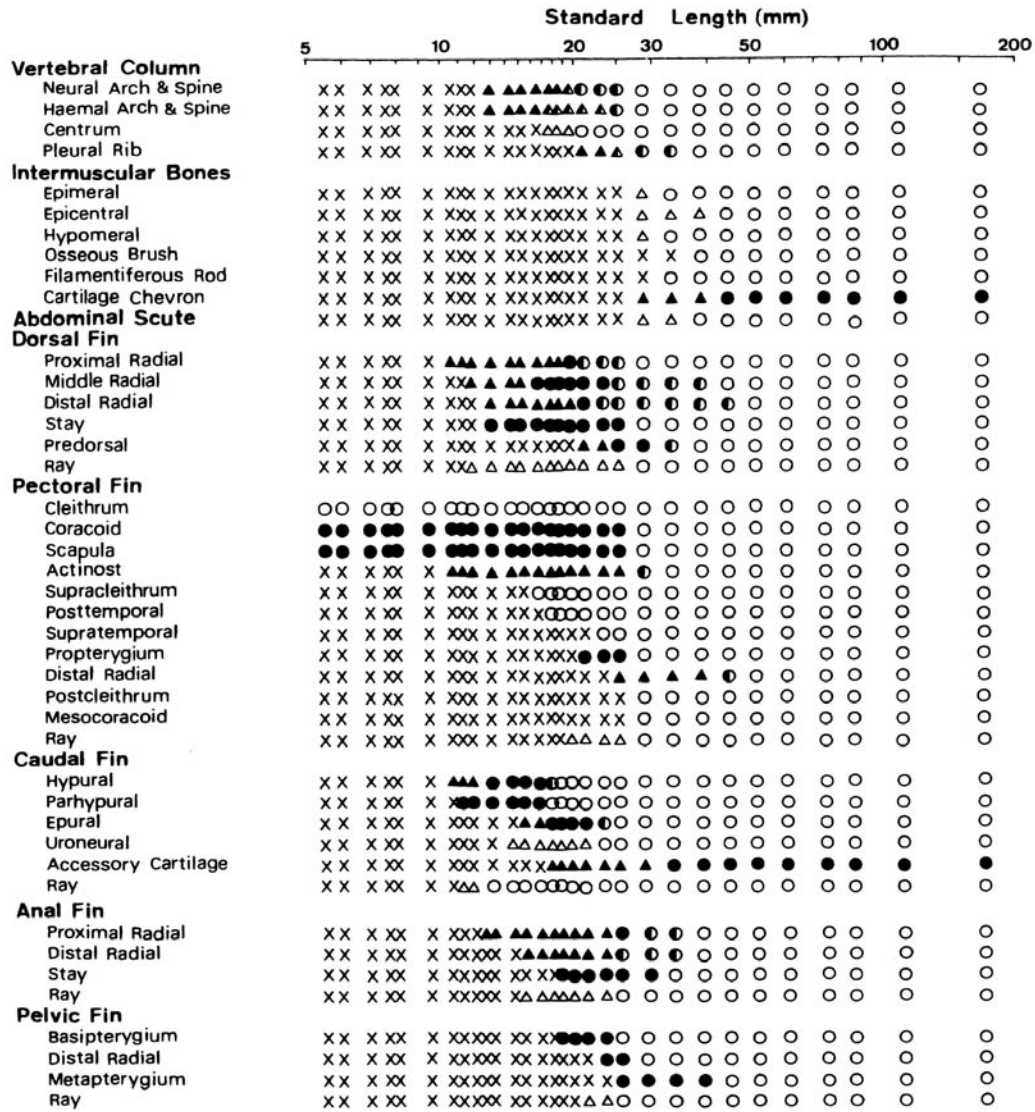


Fig. 30. Developmental sequence of vertebral column, intermuscular bones and fin supports in Japanese sardine. ▲, initial cartilage formation and ossification. Other symbols as in Fig. 29.

## 考 察

Chapman (1948) はカリフォルニアマイワシとウルメイワシが2つの後擬鎖骨を持つと記載した。すなわち、1つは鱗のような平坦な骨であり、他方は後腹側に伸長する長い棘を持った骨である。しかし、日本産マイワシを観察したところ、この長い棘は2番目の骨から独立していた。従って、本種は3個の後擬鎖骨を持つことになる (Figs. 25 E, G)。カリフォルニアマイワシやウルメイワシの胸鰭支持骨の構造を再検討する必要があると思われる (Grande, 1985)。

日本産マイワシの仔魚では左右の肩甲骨-烏口骨軟骨が先端中央部で癒合することが観察された。Goodrich (1922) はニシン属 *Clupea* (ここでは *Clupea*, *Sardina* および *Sprattus* を含む) においてこのような癒合を初めて報告し、これを胸鰭支持骨が完全に発達するまで胸鰭鰭条を強化するための特化現象と考えた。このような癒合は幼形成熟をする Sundasalangidae や *Elops* の仔魚 (Roberts, 1984) および日本産カタクチイワシ (Balart, 1995) でも認められている。癒合過程の特記事項として、日本産マイワシでは肩甲骨-烏口骨軟骨の前方突起の先端に軟骨ができ、その後、左右の先端が癒合することが観察された。

日本産マイワシに認められた独立神経弓 (Fig. 15E) は Phillips (1942) によるカリフォルニアマイワシの骨学的研究には記載されていない。後者においてこの骨が単なる記載漏れなのか、それとも、元々存在しないのかは明らかではない。日本産マイワシにおいてこの神経弓と繋がるべき椎体は消失したか、または基後頭骨と癒合した可能性がある。これに関与するかもしれない事項として、Matsuoka (1987) は人工採苗マダイでは第1椎体が退縮もしくは消失する傾向にあることを報告している。

これまでに観察された多数の魚種において、神経弓と血管弓の軟骨の形成順序は著しく異なっていた (松岡, 1982)。ニシン *C. pallasii* では神経弓と血管弓軟骨は第1尾鰭椎前椎体の部位から前方へ形成され、後に頭部から後方へ発達する (Gwyn, 1940)。日本産マイワシの神経弓・血管弓軟骨の形成順序 (Fig. 30) は、独立神経弓を除くとニシン (Gwyn, 1940) や日本産カタクチイワシ (Balart, 1995) とほぼ同様であった。日本産マイワシの椎体形成順序はニシン (Gwyn, 1940), *O. oglinum* (Richards *et al.*, 1974) および日本産カタクチイワシ (Balart, 1995) とよく似ていた。従って、ニシン科やカタクチイワシ科に属する魚種の脊椎骨形成過程は互いにあまり変わらないものと思われる。

る。

日本産マイワシの上鰓弓、下鰓弓および舌弓にはカリフォルニアマイワシ (Phillips, 1942) に記載されていないいくつかの軟骨が認められた。基鰓骨の独立軟骨 ([Potthoff and Telock, 1993] の基鰓骨4) はマダイ (Matsuoka, 1985, 1987) や *L. calcarifer* (Kohno *et al.*, 1996a) では小さな軟骨として見出されている。しかし、日本産マイワシではこの軟骨は非常に長く第4角鰓骨および下咽頭骨と関節している (Fig. 17E)。最後方の上鰓骨は上鰓骨4と5から構成されている (Nelson, 1967; Balart, 1985)。日本産マイワシでは第4上鰓骨の後方に小さな軟骨が現れる (Fig. 17C)。この軟骨は第5上鰓骨の痕跡の可能性があるが、後に第4上鰓骨と癒合する (Fig. 17D)。Nelson (1967) はマイワシ *S. sagax melanosticta* において第4上鰓骨から突起した軟骨を記載した。本研究の観察では、この軟骨は第4 (または第5) 上鰓骨から独立しているものと考えられた。同様の軟骨は日本産カタクチイワシでも認められるが (Balart, 1985), Whitehead and Teugels (1985) は *S. leonensis* において、これは結合組織であると報告している。第1上鰓骨および基舌骨前方の軟骨はこれまでに記載されていない (Phillips, 1942; Chapman, 1948; Whitehead and Teugels, 1985)。これらの軟骨の存在の有無を他の真骨魚類において明らかにする必要がある。

摂餌開始期直前におけるメッケル氏軟骨と主上顎骨の形成は仔魚 I 相への移行の最も適当な指標であり、背鰭および尾鰭担鰭骨の形成および胸鰭軟骨版の形成は仔魚 II 相への移行の適当な指標であると考えられる。脊椎骨の形成は仔魚 III 相への、また、前述の DPD/SL は稚魚期 (および稚魚相) への最も適当な指標であり、歯骨歯の消失は若魚相への移行の指標であると考えられる (Fig. 78, 総合論議)。

## 第6節 体側筋の形成過程

成魚の体側筋の構造については多くの研究が行われているが、体側筋の発達過程に関する研究は非常に少ない (Waterman, 1969; Raamsdonk *et al.*, 1978; Proctor *et al.*, 1980; O'Connell, 1981; Matsuoka and Iwai, 1984; Matsuoka, 1987)。ニシン科においては、Batty (1984) と福田 (1990) が各々 *C. harengus* と *C. pallasii* について体側筋の発達と遊泳様式や速度の変化との関係について報告している。最近、体側筋繊維の分化過程等に水温が重要な役割を果たすことが *C. harengus* 仔魚で明らかとなった (Johnston, 1993, 1997)。多くの真骨魚類では体側筋は主に赤色筋と白色筋の2層から成る。赤色筋は有酸素代謝を行い、白

色筋は主に無酸素代謝によりグリコーゲンを分解する。前者は持続的遊泳の際に機能し、後者は瞬発的な突進運動の際に機能する。両筋肉の他に、桃色筋(中間筋)や very small diameter fiber (sdf) または tonic-like fiber の存在が数種の真骨魚類で報告されている(例えば, Matsuoka and Iwai, 1984; Matsuoka, 1987)。体側筋の初期発達は摂餌能力や捕食者からの逃避能力の発達と密接に関わっており、仔魚の生残にとって重要な影響を及ぼすものと考えられる。そこで、本節ではマイワシの体側筋繊維型の識別とそれらの分化過程を明らかにする。なお、本研究の一部は、Matsuoka (1998) によって報告されている。

### 試料と方法

#### 供試標本

研究に用いたふ化仔魚(3.65 mm NL)からふ化後29日の仔魚(16.2 mm NL)はプランクトンネットで採集した天然卵から飼育したものである。更に、37 mm SL以下の標本を集魚灯下にて掬い網で採集した。大型標本(85~178 mm SL)はまき網で漁獲された水揚物から得た。

#### 組織学標本

仔稚魚はBouin液で固定し、パラフィンに包埋した。6~10  $\mu\text{m}$ の組織切片を作製し、アルシアン青・ヘマトキシリン・エオシンの三重染色またはアザン染色を施した。

#### 組織化学標本

仔稚魚はサイズに応じて体全体または頭部を除去した後、イソペンタンドライアイス中で凍結した。85~106 mm SLの大型標本については、体幹部前部、中央部および尾柄部の3部位から体側筋の一部を摘出して凍結した。これらの凍結標本を検査に供するまでドライアイスを入れた保温容器中で保存した。8~10  $\mu\text{m}$ の凍結横断切片を作製し、スライドグラスに貼り付けた後、 $-20^{\circ}\text{C}$ のデシケーター中で一晚乾燥させた。組織化学的処理は以下の方法で行われた。

1. 脂肪. 切片をSudan Black Bの70%エチルアルコール飽和液で5~30分(室温下)染色し、グリセリン-ゼラチンに封入した。
2. コハク酸脱水素酵素(SDH, E. C. 1. 3. 99. 1). 切片をBarka and Anderson (1963)の方法に従って室温下で3時間染色し、グリセリン-ゼラチンに封入した。
3. NADH 脱水素酵素(NADHD, E. C. 1. 6. 99. 3).

切片をBarka and Anderson (1963)の方法に従って室温下で15~60分染色し、グリセリン-ゼラチンに封入した。

## 結 果

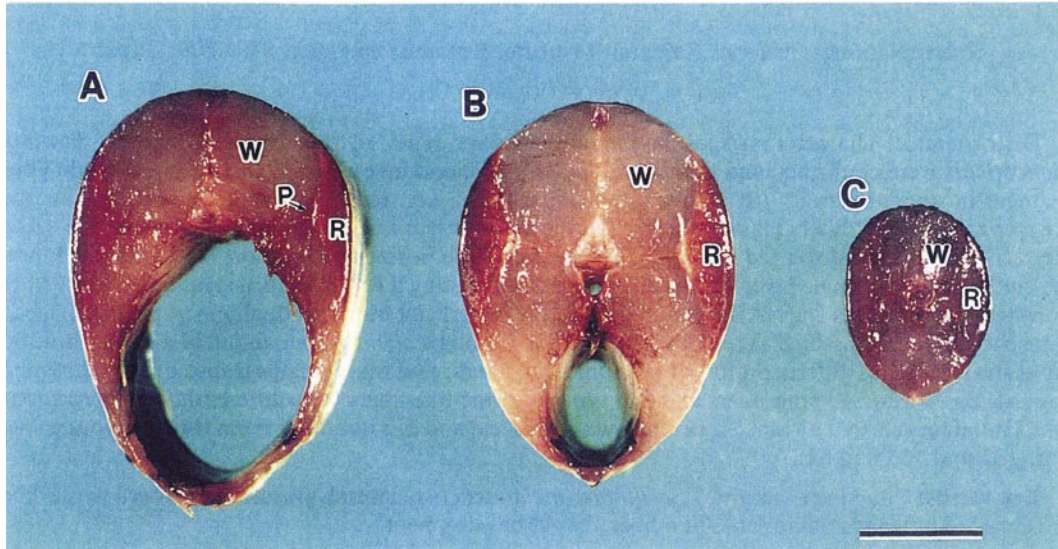
#### 筋繊維型

Fig. 31 A, B, Cは178 mm SLのマイワシ成魚(鮮魚)における3箇所(前部, 中央部, 後部)体側筋断面を示している。赤色筋(血合筋)と白色筋(普通筋)は全ての箇所でも認められるが、明瞭な桃色筋は前部のみ存在した。

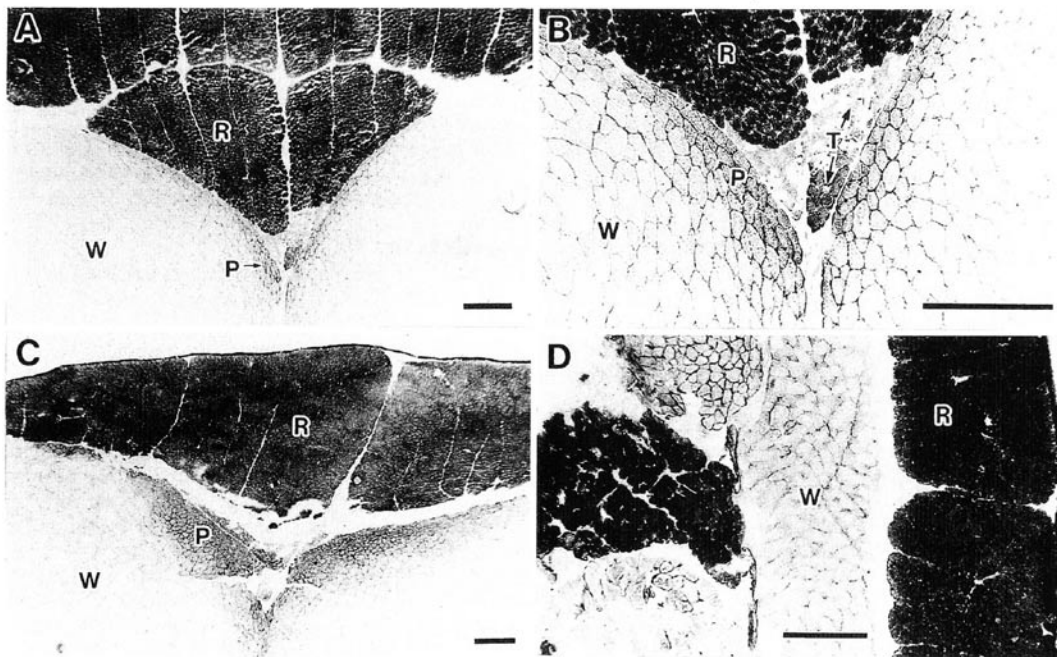
赤色筋は脂肪と多くの大きなミトコンドリアを含むが、白色筋には殆ど脂肪はなく、僅かの小さなミトコンドリアを持っている(Bone, 1978)。そこで、脂肪やミトコンドリアに含まれる酸化酵素活性(NADHD, SDH等)の組織化学的染色は赤色筋と白色筋の識別に用いることができる。桃色筋は脂肪、NADHDおよびSDHにおいて赤色筋と白色筋との中間的な染色反応を示す(Matsuoka and Iwai, 1984)。Fig. 32Aは102 mm SLの若魚における中央部のNADHD活性を示している。赤色筋と白色筋が体側筋の大部分を占め、その間に僅かな桃色筋繊維が存在する。Fig. 32BはFig. 32Aの赤色筋先端部の拡大である。NADHDに対して僅かに反応し、roachに存在するのと同様なtonic-like fiber(Kirarski, 1990)が存在する。しかし、赤色筋の最先端部にある一部の筋繊維はNADHDに対して比較的強く反応する。水平隔壁から離れるに従って、赤色筋と白色筋は薄い結合組織膜を挟んで接する。Fig. 32Cは106 mm SLの標本における体側筋前部を示しており、赤色筋と白色筋の間に明瞭な桃色筋層が認められる。Fig. 32Dは106 mm SLの標本における体側筋後部尾柄部を示しており、桃色筋はなく赤色筋と白色筋のみが認められる。

#### 体側筋繊維の発達

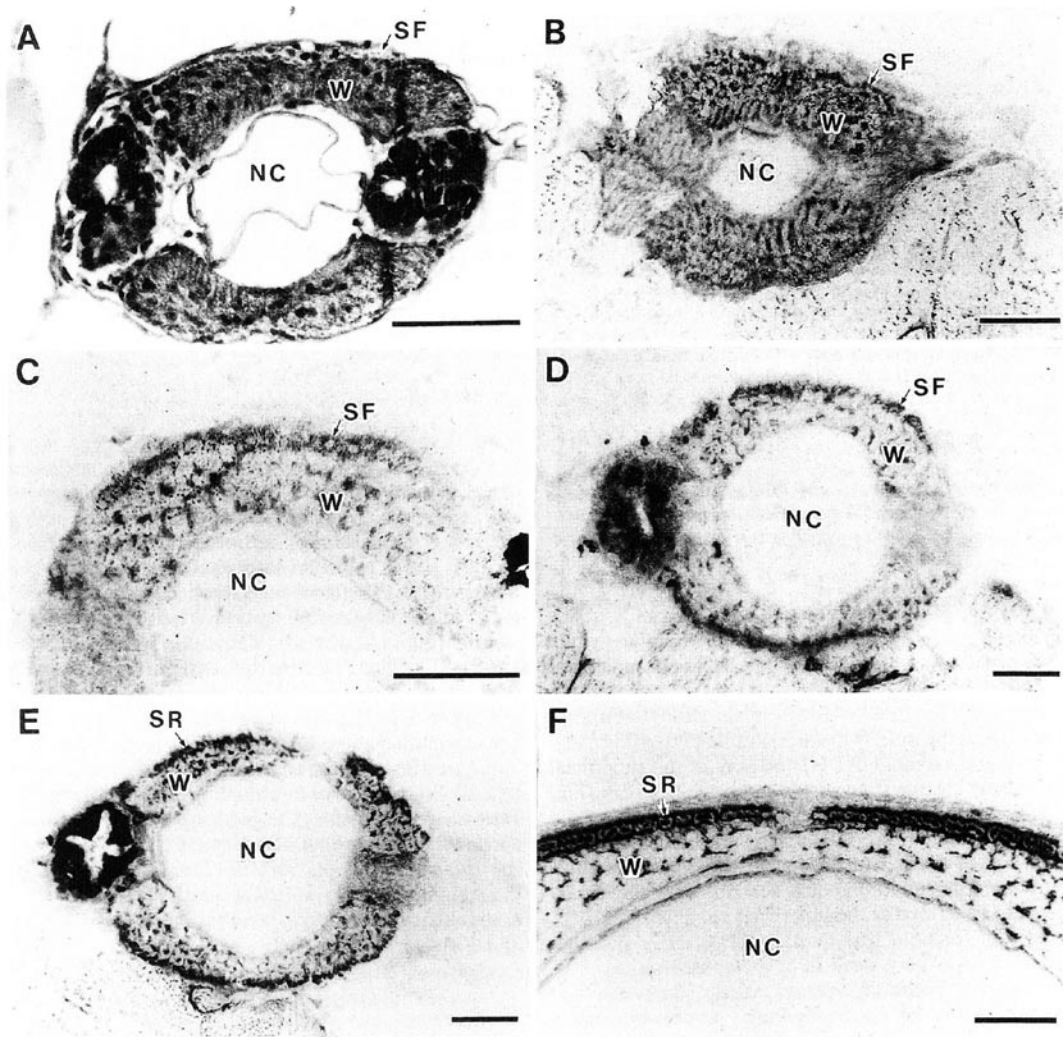
ふ化後3.7時間の仔魚(3.65 mm NL)では、筋原繊維を含んだ数層の発育途上の白色筋繊維が認められた。この他に、僅かな筋原繊維を含んだ1層の表層筋繊維が存在した(Fig. 33A)。このステージでは内部の白色筋繊維と表層筋繊維を組織化学的反応で区別することはできなかった(Fig. 33B)。ふ化後33時間の仔魚では、表層筋繊維のNADHD活性反応は内部の白色筋繊維より明らかに強くなった(Fig. 33C)。ふ化後58時間の仔魚では、表層筋繊維のこの反応は更に明確となり(Fig. 33D)、ふ化後82時間の摂餌開始期仔魚(5.6 mm NL)では、表層筋繊維は表層赤色筋繊維



**Fig. 31.** Cross sections of fresh lateral muscle in adult Japanese sardine, 178 mm SL. A: anterior trunk region. B: central region. C: posterior caudal region. P, pink muscle; R, red muscle; W, white muscle. Vertical direction. Scale bar indicates 10 mm.



**Fig. 32.** NADHD activities of cross sections of lateral muscle in 102 (A, B) and 106 mm SL (C, D) Japanese sardine. A: central region. B: magnified section of the red triangular in A. Note two types of tonic-like fibers (arrows). C: anterior trunk region. D: posterior caudal region. P, pink muscle; R, red muscle; T, tonic-like fibers; W, white muscle. Horizontal (A, B, C) and vertical (D) directions. Scale bars indicates 500  $\mu$ m.



**Fig. 33.** Initial development of superficial red and white fibers in free embryonic (prelarval) and larval Japanese sardines. A: histological section of 3.7 hour-old larva. B: NADHD activity of 3.7 hour-old larva. C: NADHD activity of 33 hour-old larva. D: NADHD activity of 58 hour-old larva. E: NADHD activity of 82 hour-old larva (at the first-feeding stage). F: NADHD activity of 14.4 mm NL larva. NC, notochord; SF, superficial fibers; SR, superficial red fibers; W, white fibers. Horizontal direction. Scale bars indicate 50  $\mu$ m.

維と呼ぶにふさわしい強い NADHD 活性反応を示した (Fig. 33E)。脂肪に対する反応は NADHD とほぼ同じであったが、SDH 活性反応は本種では非常に弱かった。

摂餌開始期後の筋繊維数の増加は背中側方向と腹側方向のみで起こった。13.5 mm NL 以上では、細い白色筋繊維が体側方向外側に形成され、仔魚の体幅は増大し始めた。

内部の白色筋繊維を 1 層の表層赤色筋繊維が取り囲むという体側筋の構造は 16~17 mm NL まで続いた (Fig. 33F)。このサイズ以降では、1 層の表層赤色筋

繊維は水平隔壁に沿った部位で内側に曲がり始めた。20.4 mm SL の仔魚では、2 層目の表層赤色筋繊維が形成されていた。最初に形成された表層赤色筋繊維は、水平隔壁の両側では殆ど筋原繊維のみを含んでいた (Fig. 34A, 矢印)。これらの筋繊維は後に細い筋繊維に分かれ、tonic-like fiber になるものと思われた。20 mm SL 以降では、既存の太い白色筋繊維の間に細いものが形成され、白色筋断面はモザイクな状態を呈した。

Fig. 34B は 27.7 mm SL の仔魚の体側筋前部を示しており、桃色筋繊維が認められた。29.25 mm SL の

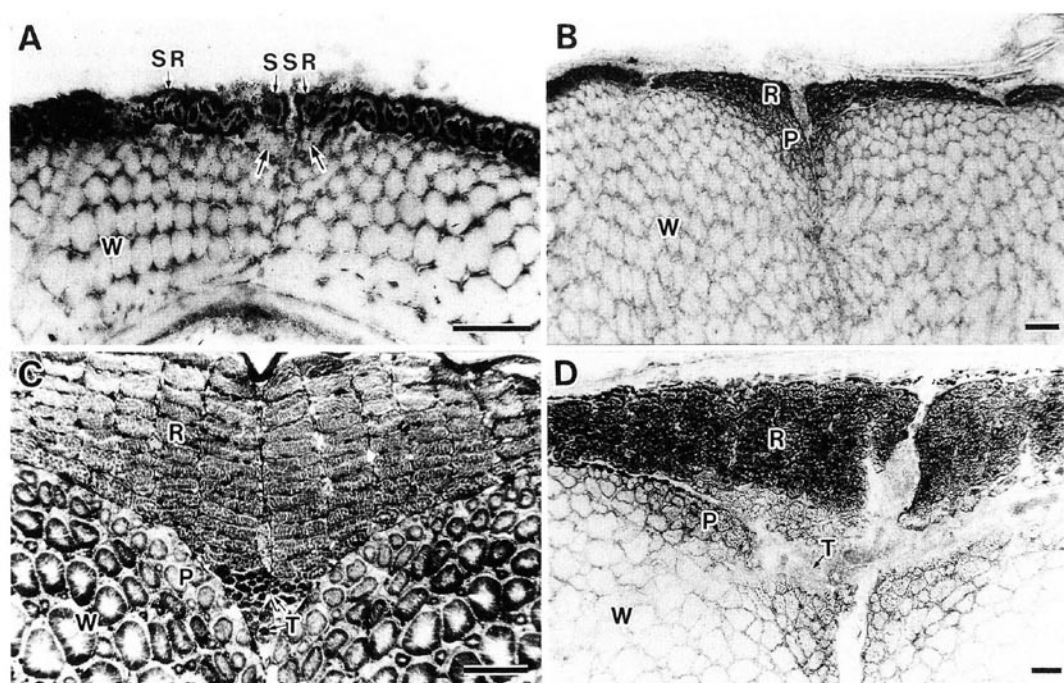


Fig. 34. Development of lateral muscle in larvae and juveniles of Japanese sardine. A: NADHD activity of 20.4 mm SL larva. Arrows show the original superficial red fibers at both sides of the horizontal septum. B: NADHD activity of anterior trunk region of 27.7 mm SL larva. C: azan stain of central region of 29.25 mm SL larva. Note two types of tonic-like fibers (arrows). D: NADHD activity of anterior trunk region of 37 mm SL juvenile. P, pink muscle; R, red muscle; SR, superficial red fibers; SSR, second layer of superficial red fibers; T, tonic-like fibers; W, white muscle. Horizontal direction. Scale bars indicate 50  $\mu$ m.

仔魚の体側筋中央部には、アザン染色で識別される2型の tonic-like fibers が存在した (Fig. 34C, 矢印)。37.0 mm SL の稚魚では、102 mm SL および106 mm SL の若魚と同様に体側筋前部には赤色筋、白色筋、桃色筋および tonic-like fibers が認められた (Fig. 34D)。

## 考 察

### 体側筋繊維型

マダイでは、桃色筋は体側筋前部から尾柄部まで発達していた (Matsuoka and Iwai, 1984)。しかし、マイワシにおける桃色筋は主に体側筋前部に偏在していた。Johnston *et al.* (1977) はコイにおいて桃色筋は持続的遊泳と突発的遊泳の間の中間的な遊泳速度の際に機能すると示唆している。桃色筋が体側筋の前部にしかないマイワシにおいて中間的遊泳はあまり重要ではないのかもしれない。Higgins (1990) によると大西洋サケ *Salmo salar* では桃色筋繊維は若魚において最

も顕著であり、成長するに従って不明瞭になると示唆している。しかし、マイワシでは成魚においても体側筋前部に明瞭な桃色筋を持っていた (Fig. 31A)。

2種類の tonic-like fibers の内、一方は非常に弱い NADHD 反応を示し、very small diameter fiber (sdf) (Kirarski, 1990) によく似ていた。マダイ (Matsuoka and Iwai, 1984) およびその他の真骨魚類 (Johnston *et al.*, 1974; Patterson *et al.*, 1975; Mosse and Hudson, 1977; Carpenè *et al.*, 1982) ではこの筋繊維は通常赤色筋と桃色筋の間に存在する。しかし、日本産マイワシでは tonic-like fiber は水平隔壁に沿った三角形の赤色筋の先端部分に集中すると共に、NADHD に比較的強く反応する別のタイプの tonic-like fiber が観察された。Gillerman (1980) はサバ属の一種 *Scomber scombrus* において三角形の赤色筋の先端に存在する筋繊維を組織化学的反応より中間筋 (桃色筋) と考えた。しかし、マイワシの2番目の tonic-like fiber は筋繊維が細く NADHD に対して桃色筋より強く反応した。tonic-like fiber の収縮性はゆっくりと収縮す

る赤色筋の持続機能を高めているという (Kirarski, 1990)。マイワシの tonic-like fibers は、前方から33~34番目の体側筋節に存在する体側筋内軟骨 (cartilage chevron) (第2章第5節) を連結しており、体側筋節間の堅牢性を高めていると思われる。

#### 体側筋繊維の発達

ふ化直後のマダイにおける体側筋の表層細胞は筋原繊維を含んでいなかった (Matsuoka and Iwai, 1984)。一方、マイワシでは表層細胞中に僅かの筋原繊維を含んでいたが、表層細胞と内部の白色筋繊維は組織化学的反応性では区別できなかった。摂餌開始期において NADHD や脂肪に強く反応する1層の赤色筋繊維が形成された。この筋繊維はゆっくりとした初歩的な持続遊泳のために機能する。この時期の仔魚はウナギ型の遊泳を行い、S字型の姿勢から突進して餌を補食する。初歩的な持続遊泳は表層赤色筋繊維によって起こされ、突進遊泳は内部の白色筋繊維によって起こされると考えられる。更に、真の持続遊泳は赤色筋繊維の多層化後に起こり、それは日本産マイワシの濾過食性の始まりと一致するものと思われる。第2章第5節で記したように、濾過食に必要な鰓耙上の微少な棘の塊を持った棘突起は25 mm SL 頃に鰓耙上に発達する。

体側筋構造における顕著な変化は摂餌開始期と20~30 mm SL で起こった。摂餌開始期の仔魚は有酸素代謝を行う1層の表層赤色筋繊維を持っていた。20 mm SL 以降では水平隔膜付近での赤色筋繊維の多層化、tonic-like fiber の分化および既存の太い白色筋繊維間での細い筋繊維の発現が起こった。30 mm SL までには2型の tonic-like fibers や桃色筋繊維が分化した。体側筋の発達過程においては、全ての構造は約30 mm SL までに完成し、骨格系の完成より早かった。また、体側筋の質的变化と同様に筋繊維の数、太さ、面積等の量的な変化も初期発育において重要な役割を持っているという (Matsuoka, 1984)。約30 mm SL までに赤色筋による真の持続遊泳、桃色筋による中間速度の遊泳および白色筋による突発的遊泳が可能となり、摂餌や逃避行動等の能力が向上するものと思われる。

#### 第7節 感覚器の形成過程—I. 眼

眼は摂餌行動や捕食者からの逃避行動を行う上で最も重要な感覚器の1つである。ニシン科魚類成魚における眼の詳細な構造は O'Connell (1963) によってカルフォルニアマイワシ、北米産カタクチワシ *E. mordax*、アメリカの shad *Alosa sapidissima* や体高

の高いカタクチワシ *Anchoa compressa* で調べられているが、日本産マイワシでは全く研究されていない。魚類の眼の網膜は通常、単錐体、双錐体および桿体の3種類の感覚細胞を持っている。単錐体は色彩感覚や視精度に関与し、桿体は薄明時の視覚に関与する。双錐体は真骨魚類に特有なものであり (宗宮, 丹羽, 1991), 川村, 田村 (1973) はこれが薄暗い環境で機能することを示唆した。

多くの真骨魚類、例えば *Oncorhynchus* 属、haddock *Melanogrammus aeglefinus*, sand goby *Pomatoschistus minutus*, マダイ, Dover sole *Solea solea*, ヒラメ *Paralichthys olivaceus*, ハゼの1種 *Oxyeleotris marmoratus* の仔魚初期には桿体がなく、網膜には単錐体のみが存在することが観察されている (Ali, 1959; Blaxter and Staines, 1970; Kawamura *et al.*, 1984a, b; Kawamura and Ishida, 1985; Kawamura *et al.*, 1989; Kawamura and Washiyama, 1989; Senoo *et al.*, 1994)。単錐体のみ網膜は、ニシン目魚類の仔魚期においては、北米産カタクチワシ (O'Connell, 1981), ピルチャード *Sardina pilchardus* (Blaxter and Staines, 1970) およびニシン *C. harengus* (Blaxter and Jones, 1967; Sandy and Blaxter, 1980) で観察されているが、マイワシ属では全く知見がない。一方、ヨーロッパウナギ *Anguilla anguilla* のレプトケファルスと Macruridae の深海性仔魚では網膜の感覚細胞は桿体だけであることが知られている (Blaxter and Staines, 1970)。桿体は通常ふ化からかなり後の変態期前後に形成される。光学 (生物) 顕微鏡下で桿体を観察することはかなり困難なため、桿体の出現時期を推定するために、錐体数と外顆粒層の核数の比率を指標とする方法がある (Sandy and Blaxter, 1980)。このような桿体の分化を推定する間接的計数法は多くの魚種で用いられてきた (Blaxter and Jones, 1967; Sandy and Blaxter, 1980; O'Connell, 1981; Kawamura *et al.*, 1984a, b; Kawamura and Ishida, 1985; Kawamura and Munekiyo, 1989; Kawamura *et al.*, 1989; Senoo *et al.*, 1994)。双錐体は単錐体が融合して形成される。これらは通常変態期の直前か変態中に形成される (石田, 川村, 1985)。桿体と双錐体の分化時期を種類ごとの形態や生態の発達過程と関連させて明らかにすることが重要と考えられる。本節は日本産マイワシの成魚における網膜の感覚細胞の組織学的特徴や分布パターンと、仔稚魚期における感覚細胞の形成過程を検討したものである。なお、本研究の一部は、Matsuoka (1999) によって報告されている。

## 試料と方法

## 供試標本

190 mm SL の成魚は薩南海域において夜間に釣りで採集した。検査した仔魚のうち27個体はプランクトンネットで採集した天然卵から飼育したものである（第2章第4節）。1989年に飼育したものは3.6 mm NL（ふ化直後）～9.65 mm NL（ふ化後12日）で、1991年に飼育したものは3.75～11.2 mm NL（ふ化後16日まで）であった。これらの仔魚は水温17.0～17.5℃で摂餌開始期以降ワムシを与えて飼育した。これら以外に、プランクトンネットや集魚灯をつけて掬い網で採集した6.1 mm NL～35.6 mm SL の天然標本も材料とした。

## 組織学

成魚は Bouin 液で固定した。網膜を摘出し、背中前方側、腹前方側、背中後方側および腹後方側の4部

位に切断し、パラフィンに包埋した。4  $\mu$ m の横断および水平切片を作製し、アルシアン青・ヘマトキシリン・エオシンの三重染色を施した。仔稚魚は Bouin 液と一部は Zenker 液で固定した。4～6  $\mu$ m の横断切片を作製し、成魚と同様に、アルシアン青・ヘマトキシリン・エオシンの三重染色した。組織切片の観察は光学（生物）顕微鏡下で行った。

## 結 果

## 成魚の網膜構造

標本は夜間に採集されたため、ほぼ暗順応していたと思われる。網膜の背中前方側、腹側前方側および背中後方側は殆ど同じ組織学的特徴を示す非特化的部位であった。幅の広い楕円体を持った双錐体が規則的に分布し、それらの間に非常に小さな多数の桿体が認められたが、単錐体は観察されなかった（Fig. 35A, B）。外顆粒層は厚く、多数の桿体の核の存在を示していた

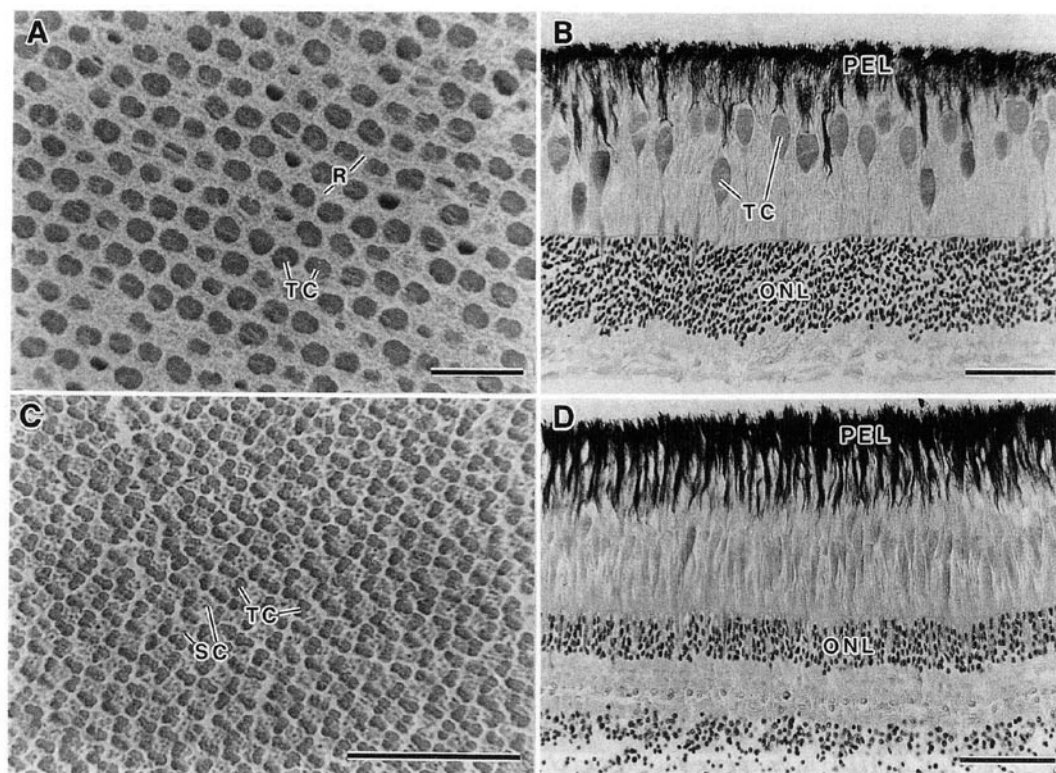


Fig. 35. Histological sections of the retina in adult Japanese sardine. A: tangential section of unspecialized part showing regularly distributed twin cones with stout ellipsoids and very thin rods. B: transverse section of unspecialized part showing thick outer nuclear layer with many rod nuclei. C: tangential section of specialized part (area temporalis) showing slender twin cones regularly distributed in a square mosaic pattern with central single cones. D: transverse section of specialized part showing a relatively thin outer nuclear layer. ONL, outer nuclear layer; PEL, pigment epithelial layer; R, rod; SC, single cone; TC, twin cone. Scale bars indicate 50  $\mu$ m.



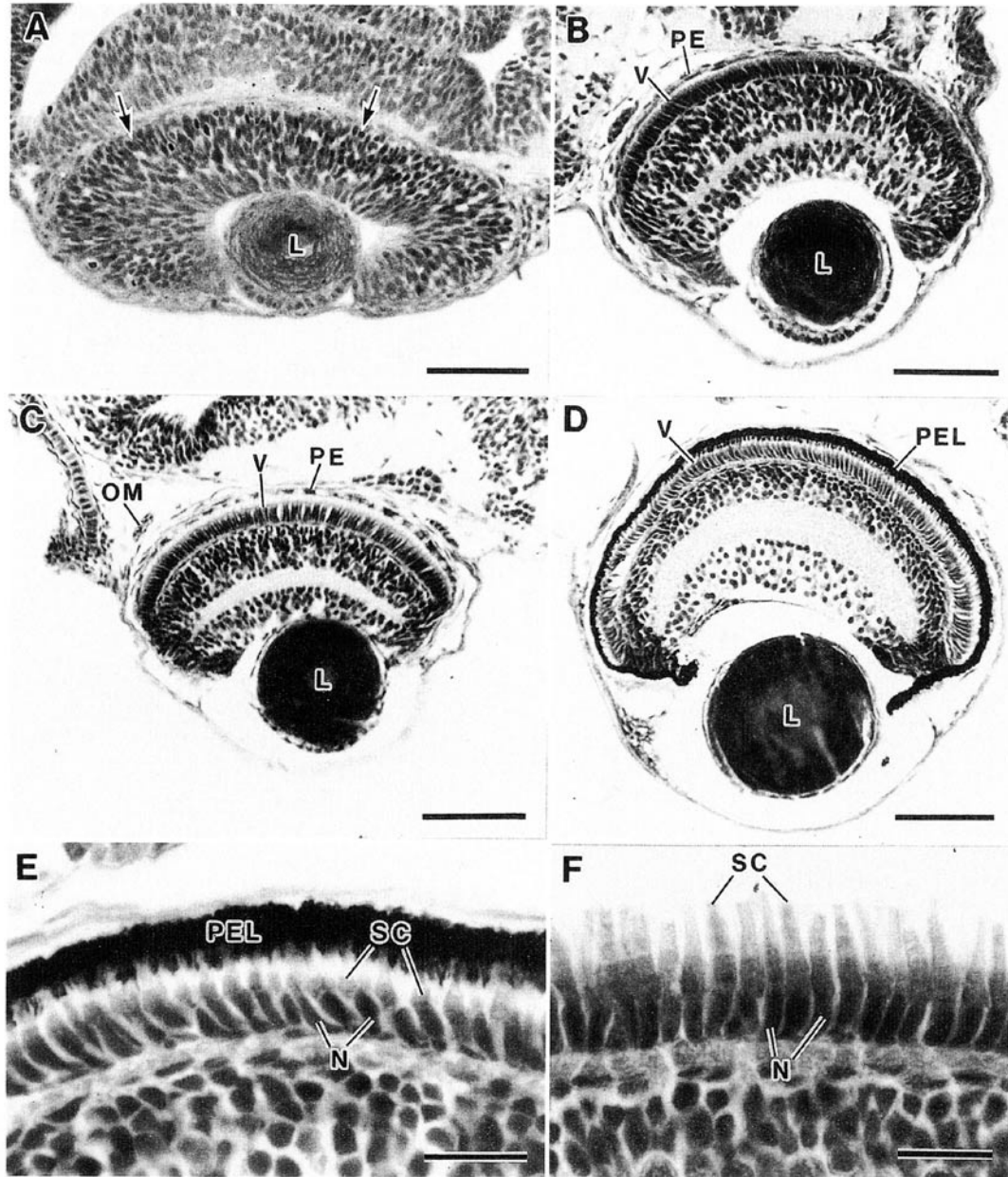
(Fig. 35B)。

網膜の腹側後方部位には、多数の錐体を含み *area temporalis* と呼ばれる特化した部分が認められた。中央の単錐体を細長い双錐体が四方を取り囲み、それらが規則的に分布していた。この部分では、桿体は殆ど認められなかった (Fig. 35C, D)。特化部位 *area*

*temporalis* の外顆粒層は非特化部位より薄かった (Fig. 35D)。

#### 網膜の発達過程

ふ化後3.5時間、3.6 mm NLの仔魚では、レンズは内側の繊維性層と外側の単一細胞層の2層から成って



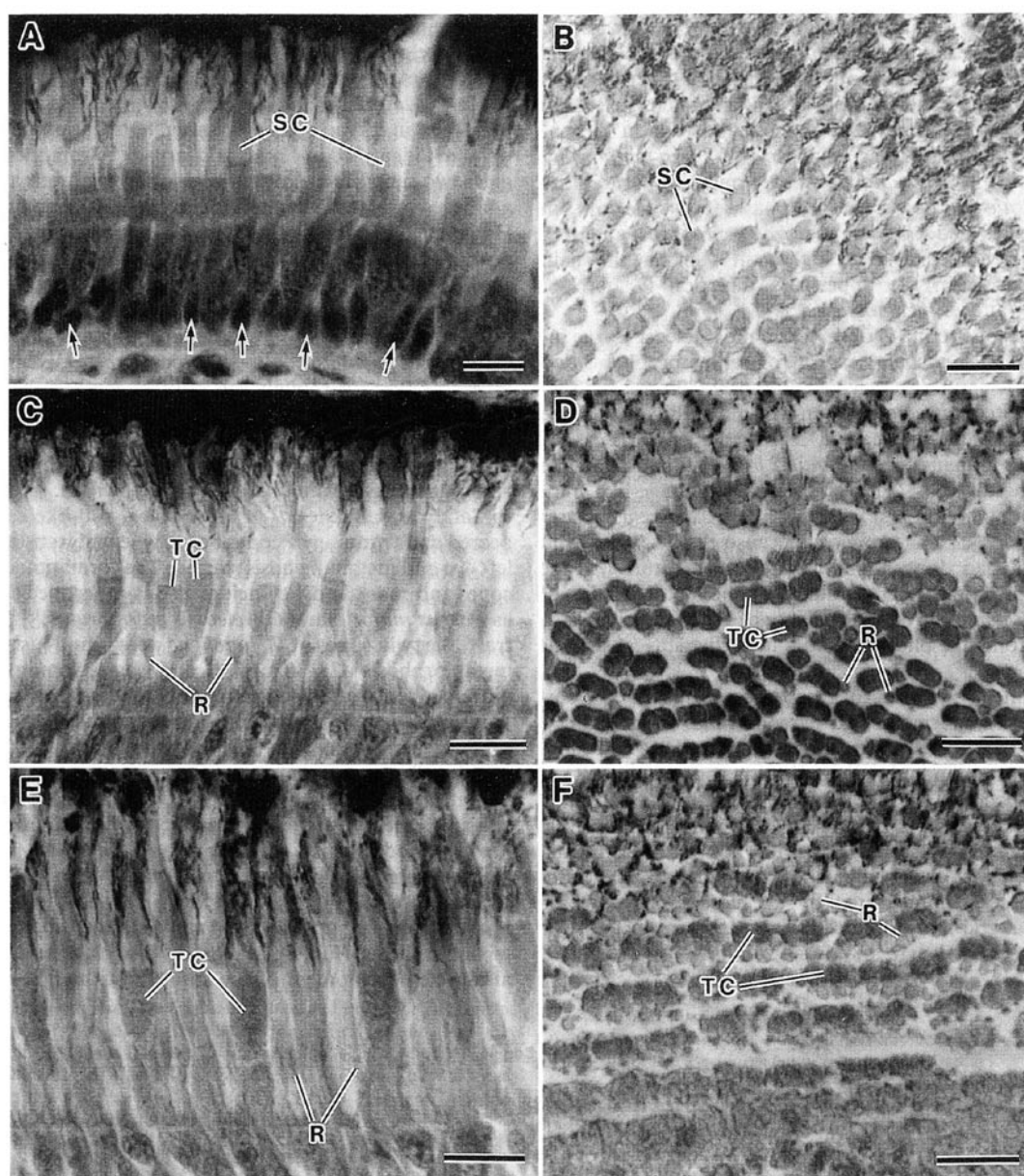
**Fig. 36.** Histological sections of the eye and retina in the early larval Japanese sardine (all transverse sections). A: 3.5 hour-old larva of 3.6 mm NL showing the developing lens and undifferentiated retinal cells (arrows). B: 31.5 hour-old larva of 4.75 mm NL showing differentiated pigment epithelium and visual cell layer. C: 53 hour-old larva of 4.85 mm NL showing pale pigmentation. D: 79.5 hour-old larva of 5.15 mm NL at the first-feeding stage showing a thick pigment epithelial layer. E: enlargement of D showing a pure-cone retina. F: 12 day-old larva of 8.9 mm NL showing a pure-cone retina. L, lens; N, nucleus of visual cell; OM, oculomotor muscle; PEL, pigment epithelial layer; SC, single cone; V; visual cell layer. Scale bars indicate 50  $\mu\text{m}$  (A, B, C, D) and 10  $\mu\text{m}$  (E, F).

いた。網膜細胞はまだ未分化であった (Fig. 36A)。ふ化後31.5時間, 4.75 mm NLの仔魚では, 網膜細胞の分化が急速に進み, 表層色素層および視細胞層が形成された (Fig. 36B)。ふ化後53時間, 4.85 mm NLの仔魚では, 動眼筋が形成され, 僅かに黒色素も現れた (Fig. 36C)。

ふ化後79.5時間, 5.15 mm NLの摂餌開始期仔魚で

は, 表層色素層には明瞭な黒色素が認められた (Fig. 36D)。視細胞層は単錐体のみから成り, 外顆粒層の核と錐体楕円体の比率は1:1であった (Fig. 36E)。Fig. 36Fはふ化後18日, 8.9 mm NLの単錐体のみから成る網膜を示しており, 摂餌開始期の網膜と同じ状態であった。

掬い網で夜間に採集された仔稚魚は, ほぼ暗順応し



**Fig. 37.** Histological sections of the retina of Japanese sardine in the larvae around the time of metamorphosis. A: transverse section of 18.6 mm SL larva showing a pure-cone retina. Arrows indicate darkly stained small nuclei. B: tangential section of 18.6 mm SL larva showing single cones. C: transverse section of a 20.9 mm SL larva showing appearance of rods. D: tangential section of 20.9 mm SL larva. Twin cones and thin rods are distinguishable. E: transverse section of a 26.8 mm SL larva. F: tangential section of the retina of 26.8 mm SL larva. Note numerous rods. R, rod; SC, single cone; TC, twin cone. Scale bars indicate 10  $\mu$ m.

ていたと思われる。Fig. 37A は18.6 mm SLの仔魚における非特化部位の網膜の視細胞を示している。ヘマトキシリンで濃く染まる多くの小さな核が外顆粒層の基部に認められた。外顆粒層の核と錐体楕円体の比率は約2:1であったが、桿体の楕円体や外節は認められなかった。網膜の水平切片の観察では、視細胞は全て単錐体であった (Fig. 37B)。20.9 mm SLの仔魚では、細い楕円体や外節を持った視細胞が認められ、これらは形成初期の桿体の形態を示していた (Fig. 37C)。網膜前方部位の水平切片では、単錐体の合体(双錐体形成)と細い桿体が認められた (Fig. 37D)。網膜の後方部位ではいくらかの桿体は認められたが、双錐体は形成されていなかった。

桿体や双錐体数は、その後急速に増加した。Fig. 37Eと Fig. 37F は26.8 mm SLの個体の網膜で、双錐体と多数の桿体からなる二重構造となっていた。35.6 mm SLの稚魚の網膜は、成魚と同様に非常に多数の桿体を持っていた。

## 考 察

O'Connell (1963) はカリフォルニアマイワシを含む浮魚類6種の網膜構造を検討した。本研究で検討した日本産マイワシはカリフォルニアマイワシと同様に網膜の腹側後方に特化部位 *area temporalis* を持っていた。日本産マイワシの網膜における非特化部位および特化部位の単錐体、双錐体および桿体の組織学的特徴と分布パターンはカリフォルニアマイワシと非常に似ていたが、前者では非特化部位において単錐体は全く認められなかったのに対し、後者では僅かに存在した。カリフォルニアマイワシ (O'Connell, 1963) と日本産マイワシでは、特化部位における錐体密度は非常に高く、視精度が高いため、主な視軸は前上方向にある。

ウナギ類のレプトケファルスと深海性の Macruridae 科仔魚は、初期に桿体だけの網膜を持っている (Blaxter and Staines, 1970) のに対し、日本産マイワシを含む多くの真骨魚類の仔魚は、単錐体だけの網膜を持っている。最近、Omura *et al.* (1997) は日本産ウナギ *A. japonica* において、ふ化後7日の飼育仔魚と長さ11.0 mmの天然(ふ化後約2週間)仔魚が錐体に似た光感覚細胞を持つことを見出した。彼らは日本産ウナギ仔魚の網膜では、長さ11.0 mmの天然仔魚が網膜の周辺部において桿体に似た長い光感覚細胞を持っていたことから、最初に錐体に似た感覚細胞が形成され、後に桿体に似た感覚細胞に変化することを示唆した。日本産ウナギのレプトケファルスと深海性

の Macruridae 科仔魚においても、他の真骨魚類と同様に、初期には錐体に似た光感覚細胞を持っている可能性がある。

O'Connell (1981) は、北米産カタクチイワシの仔魚において10 mm SLから12 mm SLまでは外顆粒層の核は2層であるが、その後すぐに3層以上に達し、疑いもなく桿体が形成されていると報告した。日本産マイワシにおいては、ヘマトキシリンに濃染する小さな核は15 mm SL以上の仔魚で認められた。しかし、この時期の小さな核は楕円体も外節も持たず、それらは20 mm SL以上で初めて観察された。Blaxter and Jones (1967) は、ニシン *C. harengus* の網膜では少なくとも長さ約20 mmまでは桿体様構造は出現しないことを電子顕微鏡的研究によって実証した。*C. harengus* 仔魚ではヘマトキシリン濃染の小さな核は長さ約25 mm以上で形成され、桿体はその後発達した (Blaxter and Jones, 1967)。一方、Sandy and Blaxter (1980) は長さ22 mmのニシン仔魚の網膜に形成初期の桿体を見出した。ゼブラフィッシュ *Brachydanio rerio* では、桿体の核様組織は受精後8日の仔魚に認められ、桿体は同12日の仔魚で最初に識別された (Branchek and Bremiller, 1984)。これらの研究から、仔魚の網膜に認められる2層の核は必ずしも機能的な桿体の出現を示すものではないかもしれない。一方、O'Connell (1981) は北米産カタクチイワシでは桿体は10 mm SLから出現し始めると考えた。その時期は、本種仔魚が薄明時に活発となり、垂直回遊を開始し始める時期 (Hunter and Sanchez, 1976) に一致するという。しかし、北米産カタクチイワシの機能的な桿体はもう少し遅く出現し、初期の垂直回遊は桿体の分化とは無関係に起こると推察される。前述のように、桿体の分化時期を調べるための間接法は多くの魚種で用いられているが、桿体の分化時期を正確に明らかにするためには、桿体を直接に観察することが必要である。

日本産マイワシにおいては、双錐体は桿体とほぼ同時に約20 mm SL頃に形成された。Sandy and Blaxter (1980) によると、Dover sole においては、桿体様細胞と双錐体の形成は左側の眼の移動と変態が始まる頃に起こったという。桿体と双錐体の形成時期はマダイ (Kawamura *et al.*, 1984b) やハゼの1種 *O. marmoratus* (Senoo *et al.*, 1994) を始め多くの魚種で一致している。一方、ニシン *C. harengus* の双錐体は変態期の直前(長さ28~30 mm)に認められ (Blaxter and Jones, 1967)、単錐体の融合は桿体分化の後に起こったという (Sandy and Blaxter, 1980)。更に、いくつかの他魚種、例えば、ヒラメ

(Kawamura and Ishida, 1985) やティラピア *Tilapia nilotica* (Kawamura and Washiyama, 1989) では、双錐体の形成は桿体よりやや遅れると報告されている。

## 第8節 感覚器の形成過程—II. 嗅覚器, 味覚器, 側線感覚器, 聴覚・平衡感覚器

魚類は様々な感覚器を持ち、周囲の環境における多くの情報を感知するためにそれらを用いている。第3章第7節では日本産マイワシの網膜の発達過程を明らかにした。本節は、感覚器の中の嗅覚器, 味覚器, 側線感覚器および内耳の聴覚・平衡感覚器の発達過程について言及する。

嗅覚器および味覚器は化学感覚器として機能し、海水中に容存する臭いや味物質を受容する。側線感覚器および内耳は、機械的受容器として機能し、水流を感知することによって、体の平衡を保ち、聴覚刺激を受容する。

仔稚魚の生残にとって非常に重要である感覚器は、摂餌・捕食者からの逃避・垂直移動・群れの形成等に密接に関連すると思われる、その発達過程を調べることは初期生活史の理解に欠かせない (Kawamura *et al.*, 2003)。

これまでの感覚器官の発達過程に関する多くの研究は、主に、サケ・マス類, 淡水魚, ニシン, 異体類等で調べられてきた (例えば, Blaxter *et al.*, 1983; Blaxter, 1986)。最近では、これらの知見は、マダイ (Kawamura *et al.*, 1984b), イシダイ *Oplegnathus fasciatus* (石田, 川村, 1985), トラフグ *Takifugu rubripes* (石田, 川村, 1985), ヒラメ (Kawamura and Ishida, 1985), オオクチバス *Micropterus salmoides*, ティラピア (Kawamura and Washiyama, 1989), ハゼの1種 *O. marmoratus* (Senoo *et al.*, 1994) およびキジハタ *Epinephelus akaara* (鈴木ら, 1996) について調べられている。

日本産マイワシの仔魚は、海産分離浮性卵から形態発育の低い段階でふ化する。多くの感覚器は、その後、他の器官と同様に形成される。そこで、本節においては、飼育魚と天然標本を用いて、眼以外の感覚器の分化過程を明らかにした。なお、本研究の一部は、Matsuoka (2001) によって報告されている。

### 試料と方法

#### 組織学

プランクトンネットで採集された天然卵 (第2章第4節) をふ化させて飼育した24個体の仔魚 (3.6~11.2 mm NL) について検討した。これらの仔魚は水

温17.0~17.5°Cで飼育し、摂餌開始期にワムシを投与した。4個体の天然仔魚 (8.95~16.45 mm NL) は、プランクトンネットで採集した。19個体の天然標本 (14.5 mm NL~35.6 mm SL) は、漁船から集魚灯を点け、掬い網で採集した。

これらの標本を Bouin 液や Zenker 液で固定し、パラフィンに包埋した。4~6  $\mu$ m の横断切片を作製した後、アルシアン青・ヘマトキシリン・エオシンで三重染色した。この組織切片を光学 (生物) 顕微鏡下で観察すると共に、顕微鏡写真を撮影した。

#### 走査電子顕微鏡観察

12個体の飼育仔魚 (3.65~13.8 mm NL) と3個体の天然魚 (21.7~32.5 mm SL) を Karnovsky のパラホルムアルデヒドとグルタルアルデヒドの混合液で固定した。これらの標本を脱水し、臨界点乾燥法で乾燥し、イオンコーティングした。SEM 観察の後、ポラロイドフィルムで撮影した。

#### 解剖学

65個体の標本について嗅版数を計測した。その内35個体の標本 (24.5~188 mm SL) はまき網で漁獲され、30個体の標本 (12.7 mm NL~33.5 mm SL) は、漁船から集魚灯を点け、掬い網で採集した。

左右両体側の嗅覚器を摘出し、嗅盤を取り出し、左右の嗅版数を計測した。鼻孔の発達は、鼻孔隔皮の発達程度により、以下の3段階に分かれた。ステージI: 鼻孔隔皮未形成, ステージII: 鼻孔隔皮発達途上, ステージIII: 鼻孔隔皮完成。

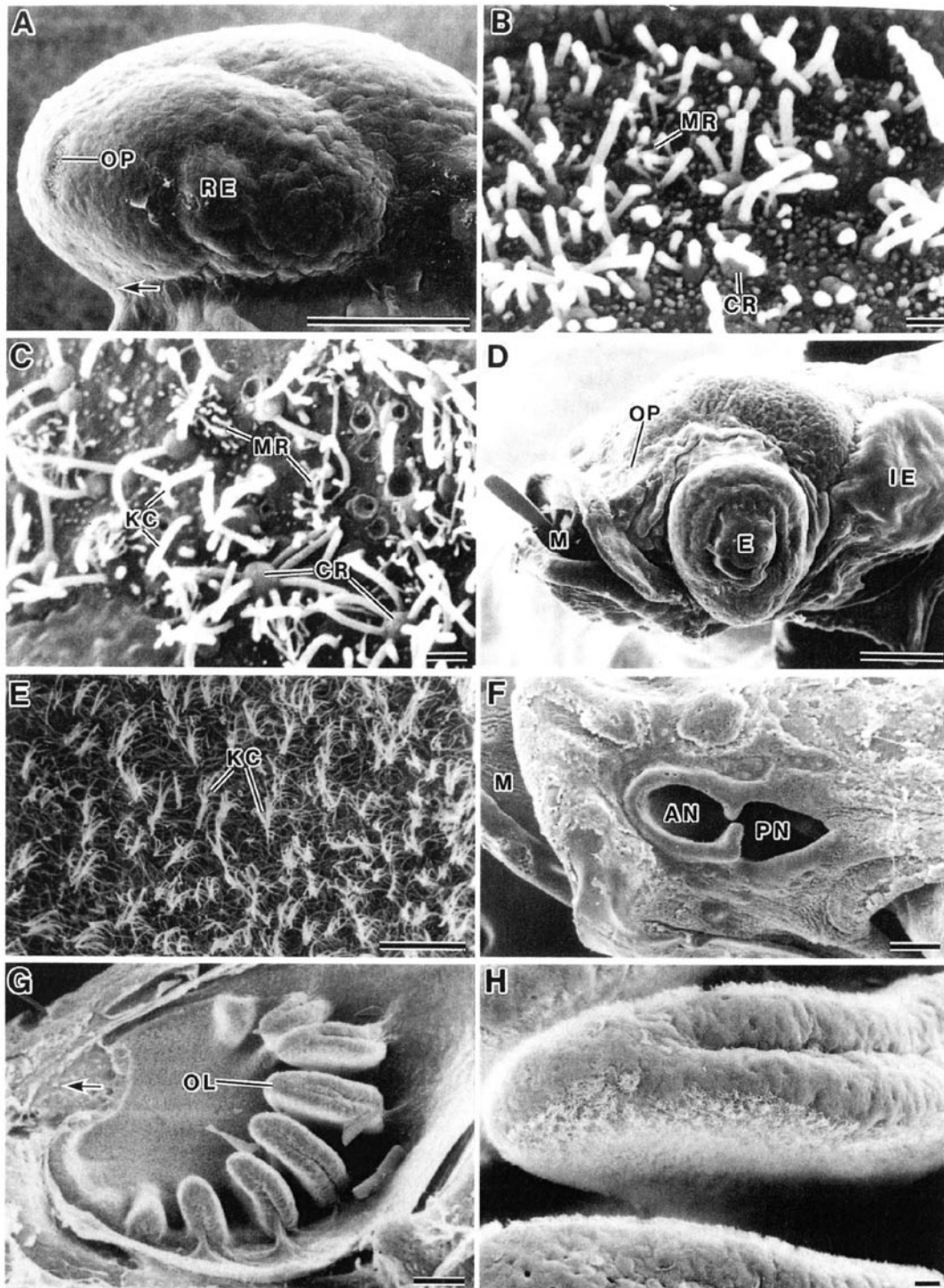
## 結 果

#### 嗅覚器

ふ化後4時間の仔魚では、嗅覚器は吻部前端に位置していた (Fig. 38A)。3.65 mm NL の仔魚の嗅覚器には、発達途上の絨毛感覚細胞および微絨毛感覚細胞が観察された (Fig. 38B)。ふ化後時間の同じ3.9 mm NL の仔魚では、絨毛感覚細胞および微絨毛感覚細胞が明瞭に分化しており、非感覚細胞の機械的絨毛も認められた (Fig. 38C)。

摂餌開始期のふ化後82時間の仔魚 (5.6 mm NL) では、嗅覚器は吻部の背方へ移動していた。それは口の形成と一致していた (Fig. 38D)。

18~19 mm SL 以下の仔魚における嗅覚器の形態学的特徴は基本的に摂餌開始期と同様であった。ただ、非感覚細胞の機械的絨毛が非常に増加していた (Fig. 38E)。



**Fig. 38.** Scanning electron micrographs showing development of the olfactory organ in the larva and early juvenile Japanese sardine. A: head of 4-hour-old larva of 3.9 mm NL showing the olfactory placode. An arrow shows anterior direction. B: developing ciliated olfactory epithelium of 4-hour-old larva of 3.65 mm NL. C: ciliated olfactory epithelium of 4-hour-old larva of 3.9 mm NL. D: head of 82-hour-old larva of 5.6 mm NL showing the olfactory placode. E: ciliated olfactory epithelium of 10.2-day-old larva of 10.45 mm NL showing numerous kinocilia. F: nostril of larva of 21.7 mm SL. G: olfactory lamellae of 32.5 mm SL specimen. An arrow showing anterior direction. H: high-power view of an olfactory lamella in G. AN, anterior nostril; CR, ciliated receptor cell; E, eye; IE, inner ear; KC, kinocilia; M, mouth; MR, microvillous receptor cell; OL, olfactory lamella; OP, olfactory placode; PN, posterior nostril; RE, rudimentary eye. Scale bars indicate 100  $\mu$ m (A, D, F, G), 10  $\mu$ m (E, H) and 1  $\mu$ m (B, C).

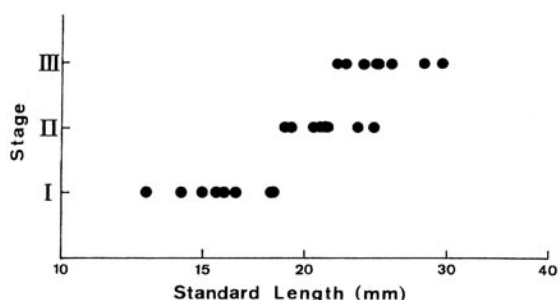


Fig. 39. Relationship between developmental stages of the nostril and standard length in Japanese sardine. Stage I, the inter-nostril epidermis is not formed. Stage II, developing. Stage III, completed.

前鼻孔と後鼻孔を分ける鼻孔隔皮は、18.25 mm SL までは形成されなかった (ステージ I, Fig. 39)。鼻孔隔皮は、鼻孔の中央において、2つの突起として形成され始めた (Fig. 38F)。発達途上の鼻孔隔皮を持った最も小さな個体は18.9 mm SL であり、最も大きな個体は24.2 mm SL であった (ステージ II)。鼻孔隔皮の2つの突起は、最小では、21.8 mm SL の個体 (ステージ III, Fig. 39) で結合していた。嗅版は、嗅盤の感覚上皮が隆起して形成された。18.9 mm SL の仔魚において、最初の嗅版が嗅盤の後端に形成された。嗅版数は嗅盤の後端に沿って増加した (Fig. 38G, 32.5 mm SL)。嗅版の側面には、非常に多くの感覚細胞の繊毛や非感覚細胞の機械的繊毛が観察された (Fig. 38H)。

Fig. 40は、体長と嗅版数の関係を両対数グラフで示している。この図で、黒点は1988年と1989年にまき網で採集された標本である。白点は1990年に掬い網で採集した標本である。直線回帰によるアロメトリー式は、以下の通りである。

$$\log y = \log a + b \log x$$

$y$ : 嗅版数

$x$ : 体長

$a, b$ : 定数

- ①  $\log y = -5.299 + 4.153 \log x$   
(18.9mm  $\leq x \leq$  33.5mm, 白点)
- ②  $\log y = -3.220 + 2.872 \log x$   
(24.5mm  $\leq x \leq$  29.0mm, 黒点)
- ③  $\log y = -0.369 + 0.948 \log x$   
(31.0mm  $\leq x \leq$  60.5mm, 黒点)
- ④  $\log y = 0.952 + 0.213 \log x$   
(67mm  $\leq x \leq$  188mm, 黒点)

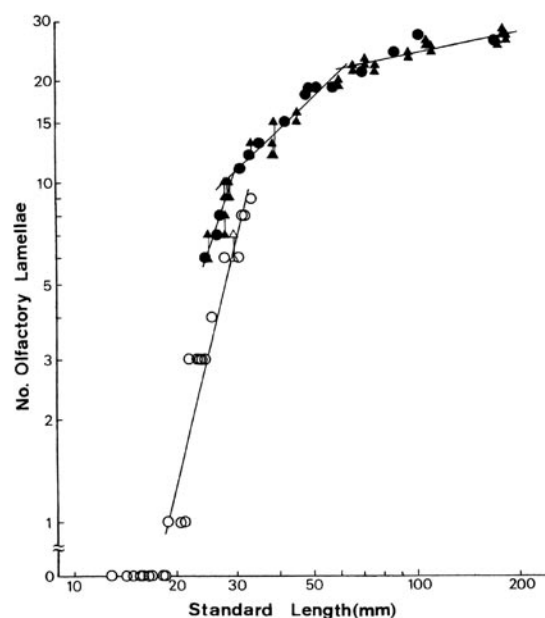


Fig. 40. Logarithmic plots showing relationship between the number of olfactory lamellae and standard length in Japanese sardine. Solid circle and triangle: specimens caught with a seine net in 1988 and 1989. Open circle and triangle: specimens caught with a scoop net in 1990. Triangles joined by a vertical line indicate different lamella numbers from the two sides of the nostrils in the same specimen.

②式と③式の変曲点は30.3 mm であった。③式と④式の変曲点は62.7 mm であった。嗅版数の最大は、182 mm SL の標本で28であった。

### 味蕾

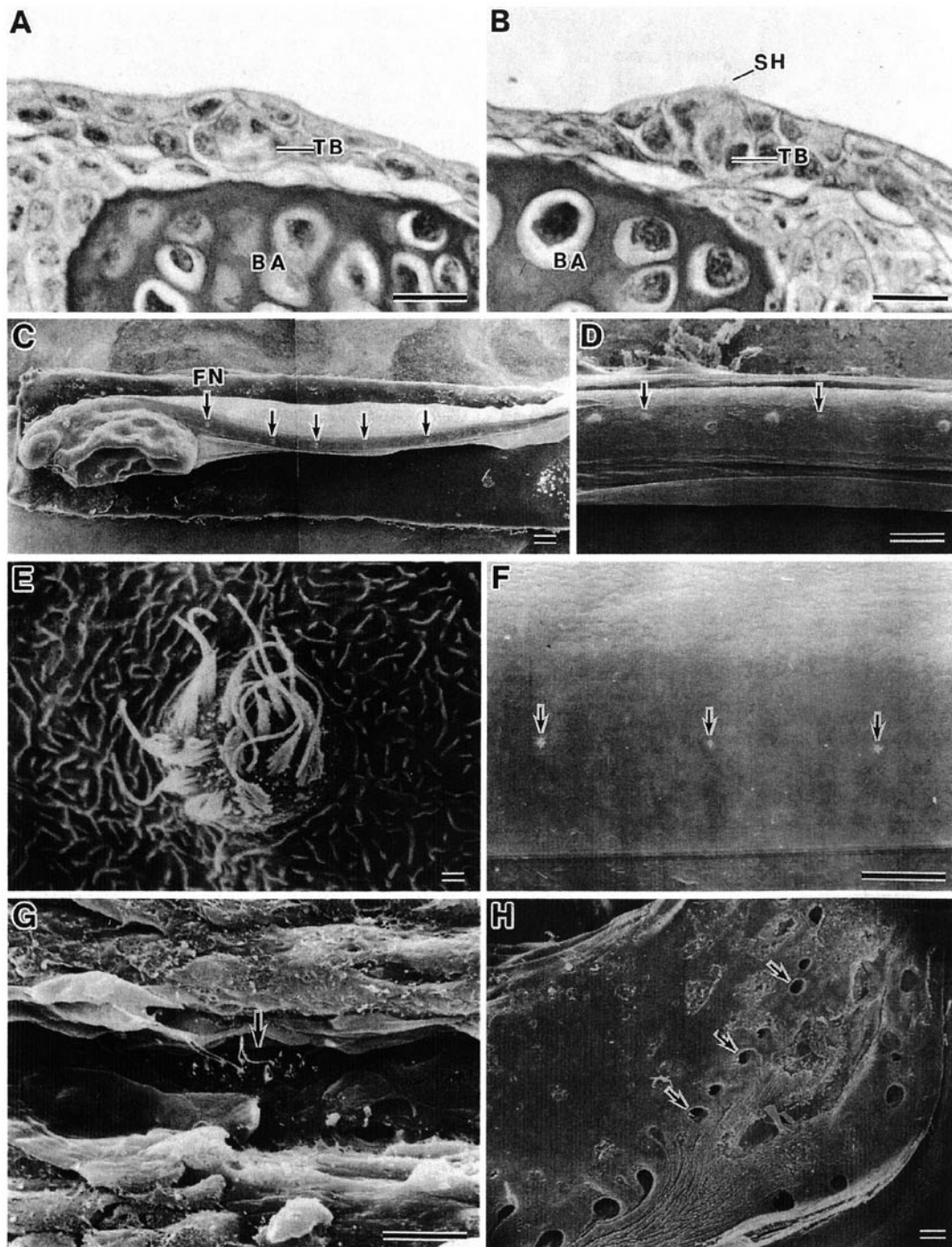
表皮で被われた数個の味蕾原基 (Fig. 41A) が10.6 mm NL の仔魚 (ふ化後16.1日) の下鰓弓基部、上下両鰓弓の後部および咽頭部に初めて認められたが、まだ感覚毛を持っていなかった。先端に感覚毛を持った完成した味蕾は、11.2 mm NL の仔魚 (ふ化後16.1日) で観察された (Fig. 41B)。

これらより大きな個体では、味蕾は口腔の上部および下部へと分布を拡張した。

### 側線感覚器

連続組織切片で調べたところ、3.6 mm および3.65 mm NL (ふ化後3.7時間) の仔魚では、頭部に2対および体側に10対の遊離感丘が認められた。Fig. 41C と41E はふ化後4時間の遊離感丘のSEM 写真を示している。

頭部の感丘の数は、4.75 mm NL (ふ化後31.5時間)



**Fig. 41.** Transverse histological sections of the taste buds and scanning electron micrographs showing development of the lateral line system in Japanese sardine. A: taste bud rudiment of 16.1 day-old larva of 10.6 mm NL. B: taste bud with sensory hairs of 16.1 day-old larva of 11.2 mm NL. C: free neuromasts (arrows) of 4 hour-old larva of 3.85 mm NL. D: newly formed free neuromasts (arrows) of 58.5 hour-old larva of 5.4 mm NL. E: magnified free neuromast on the trunk of 4 hour-old larva of 3.65 mm NL. F: free neuromasts (arrows) of 28.2 day-old larva of 13.8 mm NL. G: neuromast (arrow) sinking into the infraorbital canal of 21.7 mm SL larva. H: pores of the preopercular canal (arrows) of 32.5 mm SL specimen. BA, branchial arch; FN, free neuromast; SH, sensory hairs; TB, taste bud. Scale bars indicate 100  $\mu\text{m}$  (C, D, F, H), 10  $\mu\text{m}$  (A, B, G) and 1  $\mu\text{m}$  (E).

の仔魚では4対, 4.85 mm NL (ふ化後53時間)の仔魚では7対, 4.8 mm NL (ふ化後77.5時間, 摂餌開始期)では, 10対に増加した。体側の感丘数は, ふ化後31.5時間の仔魚では11または12対, ふ化後53時間の仔魚では12対となった。Fig. 41Dはふ化後58.5時間の仔魚の遊離感丘のSEM写真を示している。体側の感丘数は, ふ化後77.5時間の仔魚でも12対であった。

9.65 mm NLの仔魚(ふ化後12.2日)の頭部の感丘数は14対であり, 体側では, 左右で26個と30個であった。体側の感丘の多くは筋節間の筋隔膜上に認められた。これらの感丘は, 成長に従い, 次第に扁平になった(Fig. 41F, 13.8 mm NL, ふ化後28.2日のSEM写真)。21.7 mm SLの仔魚では, 感丘は周囲が表皮の溝に囲まれていたが明瞭に認められた。しかし, 22.0 mm SLの仔魚では痕跡的となった。31.8 mm SLの個体では, 体側の感丘を見いだすことは出来なかった。

頭部側線管は, 20.9 mm SLの仔魚においてlateral recessの部位で発達し始めていた。感丘は, 側線管中に埋没し始めていた(Fig. 41G)。Infraorbital canalおよびmandibular canalは, supraorbital canalおよびpreopercular canalより先に形成された。32.5 mm SLの個体では, これらの頭部側線管は完成していた(Fig. 41H)。

## 内耳

3.75 mm NL (ふ化後5.7時間)の仔魚では, 内耳は卵形のauditory vesicleの状態で, その中に2つの耳石(sagittaとlapillus)を持っていた。感覚表皮は腹側に位置し, utricular maculaおよびsaccular maculaを伴っていた。感覚表皮には, 感覚毛は認められなかった(Fig. 42A)。

三半規管の上部および側部突起は, 5.5 mm NLの仔魚(ふ化後32時間)で観察された(Fig. 42B)。4.65 mm NLの仔魚(ふ化後49.5時間)では, auditory vesicleは明らかに伸張し, crista原基を伴った3本のsemicircular canal (anterior vertical, horizontal verticalおよびposterior vertical)が形成されていた(Fig. 42C)。

摂餌開始期の5.4 mm NLの仔魚(ふ化後79.5時間)においては, auditory vesicle(内耳)は十分に拡張していた(Fig. 42D)。Utriclar maculaおよびsaccular maculaは先端に感覚毛を持ち, semicircular canalのcristaは感丘を伴っていた。18~19 mm SLより小さい仔魚の内耳構造は, saccular部分の腹面がやや凹んでいる点および内耳が軟骨で被われ始めている点を除いて, 摂餌開始期の状態とほぼ同じであった(Fig. 42E)。

18.6 mm SLの仔魚では, saccular pocketが明らかに凹んでいた。また, lagenaのsensory maculaが初めて観察されたが, lagena pocketは形成されていなかった。Prootic bullaが形成され, precoelomic capillaryを通して鰾と繋がっていた。しかし, 鰾にはまだガスは充満していなかった。Lagena pocketは20.9 mm SLの仔魚で形成されていた(Fig. 42F)。Prootic bullaは完全にガスで充満され, utricular aculaおよびlateral recessと結合していた。Saccular pocketは, 発達してsaccular sacとなり, recessus utriculiを通してutricleと連結した(Fig. 42G)。Recessus utriculiの直径は, 29.5 mm, 32.15 mmおよび35.6 mm SLの個体で, 各々, 66, 26, 15  $\mu$ mとなった。後者2個体では内耳構造は完成していた。

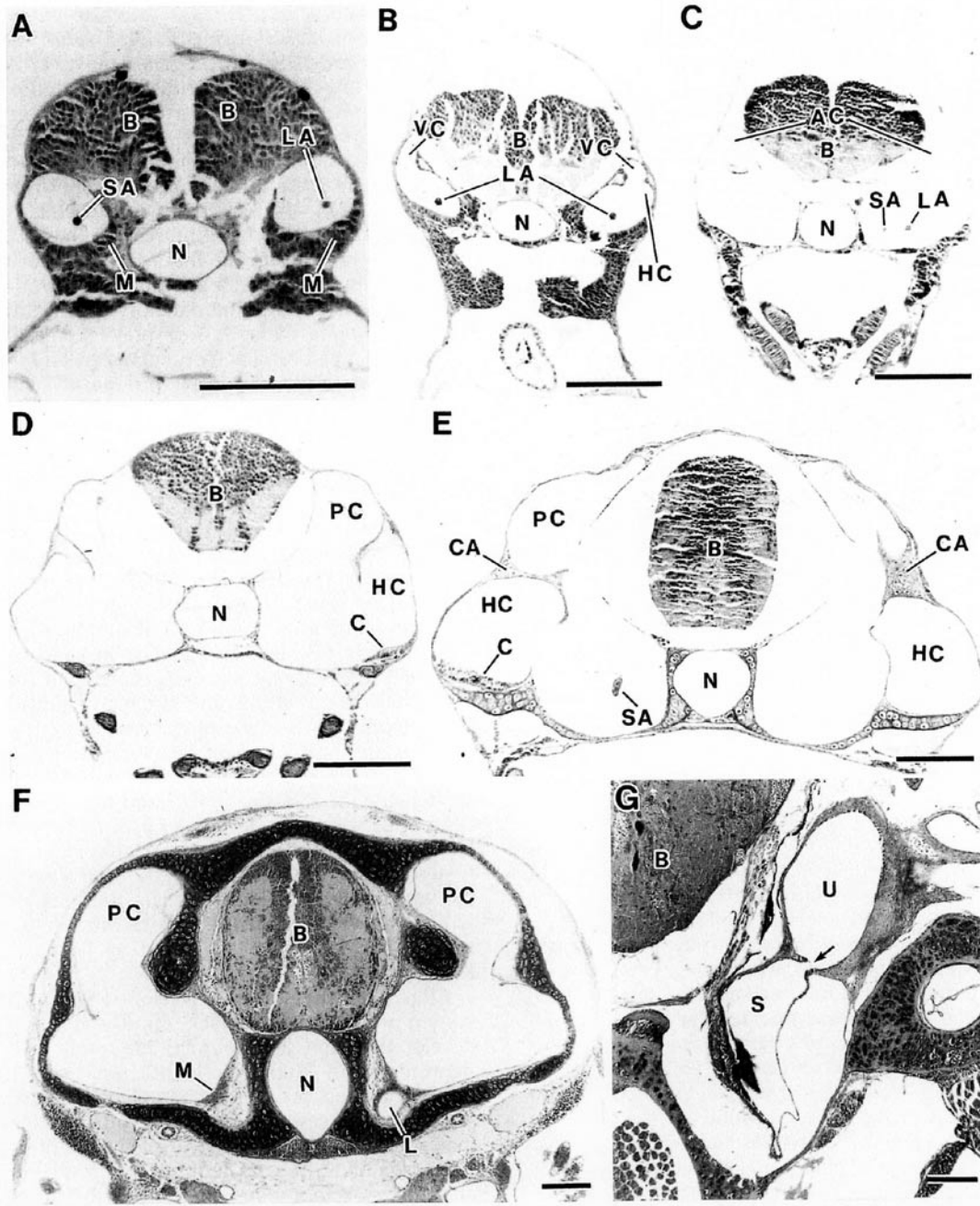
## 考 察

マイワシの仔魚(ふ化後4時間)の嗅覚器においては, 繊毛および微繊毛の感覚細胞が分化していた。このような2種類の感覚細胞は, Dover soleのふ化後1~2日の仔魚(Appelbaum *et al.*, 1983), ふ化直後のイシダイの仔魚(石田, 川村, 1985), ふ化後3日のオオクチバスの仔魚(Kawamura and Washiyama, 1989)およびふ化後1.5日のティラピアの仔魚(Kawamura and Washiyama, 1989)のような早い段階で観察されている。この結果から, マイワシの嗅覚機能は, 北米産カタクチイワシ(O'Connell, 1981)と同様に, ふ化後まもなく機能すると考えられる。川村(1991)は, 「真骨魚類においては, 眼の色素沈着や口器の形成より早い段階でolfactory pitが拡張し, 嗅覚器が機能し始める」と指摘している。

マイワシの仔魚においては, 繊毛および微繊毛を持った感覚細胞および繊毛を持った非感覚細胞が認められた。しかし, rod cellは観察されなかった。Rod cellは, マダイ, イシダイ(石田, 川村, 1985)およびヒラメ(Kawamura and Ishida, 1985)で認められている。一方, オオクチバス, ティラピア(Kawamura and Washiyama, 1989)およびニジマス*Oncorhynchus mykiss* (Zielinski and Hara, 1988)では観察されていない。Eller *et al.* (1985)は, rod cellは固定の際に, 繊毛細胞の表面が人工的に変質したものかもしれないと示唆している。

Yamamoto and Ueda (1978)は, マイワシの約12 cmの標本では, 少数の非感覚細胞(タイプ1の繊毛細胞)が存在すると報告した。しかし, 本研究では, 本種の仔魚期において, 非感覚細胞の繊毛が多数存在することを明かにした。機械的繊毛は, あ





**Fig. 42.** Transverse histological sections showing development of the inner ear in Japanese sardine. A: auditory vesicle with the otolith and sensory macula of 5.7 hour-old larva of 3.75 mm NL. B: auditory vesicle of a 32 hour-old larva of 5.5 mm NL showing the initial formation of the semicircular canals. C: auditory vesicle of 49.5 hour-old larva of 4.65 mm NL. D: inner ear of 79.5 hour-old larva of 5.4 mm NL. E: inner ear of 16.1 day-old larva of 10.6 mm NL. F: inner ear of 20.9 mm SL larva showing the formation of the lagena. G: complete saccule in 35.6 mm SL juvenile and the recessus utriculi (arrow). AC, anterior vertical canal; B, brain; C, crista; CA, cartilage; HC, horizontal canal; L, lagena; LA, lapillus; M, macula; N, notochord; PC, posterior vertical canal; S, saccule; SA, sagitta; U, utricle; VC, vertical canal. Scale bars indicate 100  $\mu$ m.

まり活動的ではないステージにおいて、嗅覚器上を通る水に流れを生産すると考えられる (Kawamura and Washiyama, 1989)。後に、遊泳力が発達し、accessory nasal sac の発達 (Burne, 1909) によって鼻の換水システムが増大することによって、これらの数は次第に減少すると思われる。

真骨魚類の嗅版数は成長に伴って増加した後、種特有の一定数に達する (上田ら, 1981) と言われている。Yamamoto and Ueda (1978) は 12 cm のマイワシが 24 の嗅版を持っていたと報告している。本研究では、182 mm SL の標本は 28 の嗅版を持っていた。④式の傾きは 0.213 であり、より大きな個体ほど多くの嗅版を持つ可能性がある。一方、①式と②式を比較すると、同じ体長範囲内では、まき網で採集された個体の方が掬い網で採集された個体より嗅版数が多い結果となった。このことは、まき網で採集された個体は、採集時に苦悶死する結果、体が強く収縮するためと思われる。

マイワシでは、摂餌開始期に味蕾は認められなかった。完成した味蕾は、11.2 mm NL (ふ化後 16.1 日) に初めて観察された。マダイでは、ふ化後 15 日 (岩井, 1981)、ヒラメでは、ふ化後 12 日 (Kawamura and Ishida, 1985) に初めて味蕾が認められている。このことは、石田、川村 (1985) が指摘しているように、これらの海産真骨魚類の仔魚では、摂餌開始期に味覚機能は働いていないことを示している。

ニシン目魚類においては、頭部には側線管が発達しているが、体側にはない。本目魚類における遊離感丘の発達過程や分布構造については、あまり解明されていない (Blaxter *et al.*, 1983)。ふ化直後のピルチャード仔魚は、体側に 7~8 対の感丘を持つこと (Blaxter, 1969)、および、北米産カタクチイワシのふ化直後の仔魚は、体側に 1 列の感丘、頭部に 3~4 対の感丘を持ち、成長に伴って数が増加すること (O'Connell, 1981) が知られている。ふ化直後のニシン *C. harengus* 仔魚は、体側に 10 対、頭部に 6~8 対の感丘を持っていることが観察されている (Blaxter *et al.*, 1983)。本研究では、マイワシの仔魚 (ふ化後 4 時間) は、体側に 10 対、頭部に 2 対の感丘を持っていた。その後、頭部の感丘数は顕著に増加し、摂餌開始期には 10 対になった。一方、体側の感丘は 12 対に止まった。以上のことから、ピルチャード、北米産カタクチイワシおよびマイワシのような分離浮性卵から産まれる仔魚は、ニシンのような沈性卵から産まれる仔魚に比べて遊離感丘の発達状態が遅れていると考えられる。

黒田 (1991b) は、マイワシの体側部の遊離感丘は、全長約 7 mm から減少し、10~11 mm までに殆ど消滅

すると報告している。本研究の SEM 観察によると、13.8 mm NL の個体では、感丘は早期のものより扁平になっていたが明瞭に認められた。22.0 mm SL の仔魚が痕跡的な遊離感丘を持っていたことおよび 31.8 mm SL の仔魚には遊離感丘は全く認められなかったことから考えると、これらの遊離感丘が消滅するのがあるいは形態的に変化するののかという疑問に答え得る更なる研究が必要である。

マイワシの頭部側線管は、他のニシン目魚類 (Allen *et al.*, 1976; O'Connell, 1981; Blaxter, 1987) と同様に、lateral recess において発達を開始した。Lateral recess は、マイワシでは 20.9 mm SL から形成された。他魚種では、これよりやや小さく、大西洋ニシンで 18~20 mm (Allen *et al.*, 1976)、北米産カタクチイワシで 18~20 mm (O'Connell, 1981) および大西洋メンハーデン *Brevoortia tyrannus* では 17 mm であった (Blaxter, 1987)。マイワシの頭部側線管の形成は、32.5 mm SL で完了した。一方、大西洋ニシンではこれよりかなり大きく、50~60 mm であるという (Allen *et al.*, 1976)。

真骨魚類の内耳は、機能的に 2 つの分化した器官から成る。1 つは平衡感覚器としての utricle と三半規管で、他方は聴覚器官としての saccule と lagena である (Hoss and Blaxter, 1982)。真骨魚類における内耳の初期発育、特に組織学および生理学的発達過程に関しては余り研究が行われていない (Hoss and Blaxter, 1982; Blaxter, 1986)。これまでに、ヒラメ (Kawamura and Ishida, 1985)、オオクチバス (Kawamura and Washiyama, 1989) およびハゼの 1 種 *O. marmoratus* (Senoo *et al.*, 1994) のふ化直後の仔魚の内耳は、マイワシと同様に 2 つの耳石を持った球形の耳胞であったと報告されている。

マイワシでは、cristae を伴った 3 つの三半規管はふ化後 79.5 時間までに形成された。この点から、cristae を伴った 3 つの三半規管の形成は、仔魚が摂餌開始期の少し前から正位姿勢で泳ぐ際の体の平衡感覚に必要不可欠であると考えられる。

Prootic bulla は 20.9 mm SL でガスが充満し、utricle と管で繋がった。Prootic bulla と鰾が連結したシステムは、微妙な空気圧の変動を感知し、排気量やガスの充満量を決定する機能があると考えられるため (Blaxter, 1987)、マイワシの仔魚は、このサイズ以降には聴覚とともに空気圧を認知することができると思われる。内耳の中で最後に形成される lagena は 20.9 mm SL で認められ、完全な saccular sack は約 32 mm SL までに形成された。これらの 2 つの器官と prootic bulla - 鰾システムは、聴覚機能と密接に関連

しているため、聴覚機能は稚魚期以降更に増大するものと思われる。

### 第3章 産卵生態

#### 第1節 成熟と産卵間隔

浮魚類の資源量推定法の一つに“卵数法”がある。これは産卵調査（卵・仔稚魚の分布様式や分布量を知るための調査）の結果から総産卵量を推定し、これを雌1個体の産卵数および親魚中の雌の占める割合で除して、親魚資源量を推定する方法である（渡部, 1983）。マイワシが1産卵期間中に何回産卵するのかという点は、雌1個体の産卵数を知る上で重要なパラメータであり、以前から議論されてきた。この点に関して、石田ら（1959）は卵巣の組織学的検討によって、少なくとも2回、1部は3回以上産卵し、産卵間隔は1週間から2週間以内と推定した。また、Nakai（1962b）は卵形組成から年に2～3回産卵すると考えた。一方、宇佐美（1964）は卵径組成を調べた結果、1個体が2地域以上で産卵しないとすれば、1年に1回産卵すると考えるべきであろうとしている。最近では、Matsuura *et al.*（1991）は組織学的研究に基づき、少なくとも2回は産卵するであろうと報告している。また、Murayama *et al.*（1994）も多回産卵魚であることを示唆しているが、実際の産卵回数や産卵周期についての明確な結論は得られていない。

一方、天然産卵群の産卵周期を推定する方法として、排卵後濾胞を用いる方法がある（Hunter and Macewicz, 1985）。これは同じ日に排卵した濾胞を持つ個体の割合から、群としての平均的な産卵周期を求めるものである。このためには排卵後濾胞の組織像の時間的変化を調べる必要があり、これまでにホルモン投与により産卵誘発された日本産マイワシ（白石ら\*）とペルー産マイワシ *S. sagax*（Goldberg *et al.*, 1984）の報告がある。本節では、天然海域における日本産マイワシの排卵後濾胞の消失過程と、それから推測される産卵周期（多回産卵魚と仮定した場合）について検討した。なお、本研究の一部は、松岡（1997）によって報告されている。

#### 試料と方法

供試魚は、1993年3月13日と14日に西海区水産研究所漁業調査船「陽光丸」によって、天草西沖の近接し

た2地点（北緯32°26.1′, 東経129°33.9′と北緯32°25.9′, 東経129°27.0′）（Fig. 43）で、刺網によって採集した。産卵開始時刻（伊藤ら, 1954；松浦, 1992）と思われる20時から20時30分の間、産卵水深と推定される水深35～40 m付近に1反の刺網（目合48 mm, 全長50 m, 網幅10 m）を沈降させた結果、3月13日には143個体、14日には250個体が得られた。なお、24時にも採集を試みたが1個体も得られなかった。採集時における4 m水深の水温は、13日には18.8℃, 14日には17.0℃であった。また、採集地点付近の観測地点における50 m水深の水温は17.5℃であった。この他に、1993年4月29日に同様の方法（北緯31°59.6′, 東経129°43.6′）で採集された雌4個体も標本として用いた。

得られた標本のうち、3月13日採集群の雌45個体と14日採集群の雌60個体については、体重と被鱗体長（以下体長, SL）を測定後、直ちに卵巣を摘出して10%中性ホルマリン（燐酸水素二ナトリウムおよび燐酸二水素ナトリウムによる）（Hunter, 1985）で固定し、後に組織切片（厚さ5～7 μm, ヘマトキシリン・エオシン染色）を作製した。また、固定した卵巣の一部を取り出し、ピンセットで卵細胞を個別に分離した後、実体顕微鏡で観察すると共に写真撮影を行った。雄については凍結保存後、体重, SLおよび精巣重量を計測した。4月に採集された雌個体についても同様に組織切片を作製した。

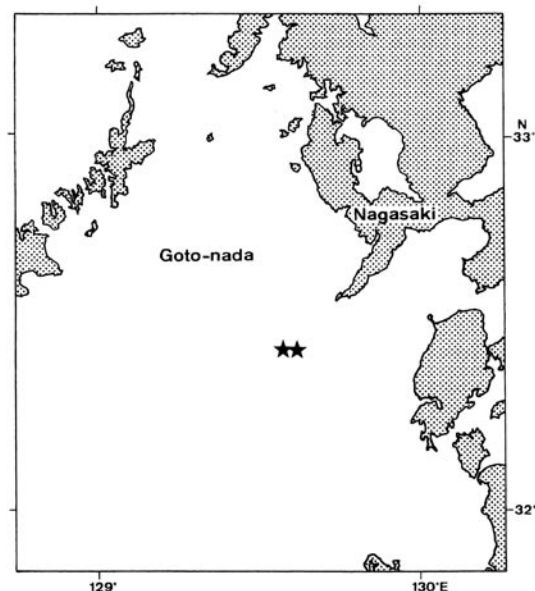


Fig. 43. Sampling sites of Japanese sardine, represented by asterisks.

\*白石 学, 淡路雅彦, 金 庚吉, 池田和夫, 秋山敏雄, 山本剛史, 香川浩彦, 広瀬慶二, 1990: 飼育下におけるマイワシの産卵と排卵後濾胞について, 平成2年度日本水産学会秋季大会講演要旨集, 70.

## 結果および考察

採集されたマイワシの雌は20~22 cm SLの個体が大半で、3月13日採集群のGSI(生殖腺重量×100/体重)は低い値を示す個体が多く、最大でも10.9であった(Fig. 44A)。一方、14日採集群のGSIは全体に高い値を示し、最大は23.4であった(Fig. 44B)。雄は19~21 cm SLと雌よりやや小さく、GSIは13日および14日採集群とも10未満であった。雌のGSIの違いからみて、13日と14日の採集群は別の産卵群の可能性が高い。4月に採集された雌個体のGSIは1.0前後であった。3月に採集された雌の中には排卵直後の吸水卵を持つ個体が含まれており、吸水した卵母細胞は非常に薄い濾胞に包まれていた(Fig. 45A)。排卵後濾胞の組織像は少なくとも以下の3段階が明瞭に識別された。

**退行ステージ0**：排卵直後の濾胞は薄くて褶曲が多く、広い内腔を持っていた(Fig. 45B)。排卵後やや時間が経過した濾胞(産卵開始時刻から推定して1時間以内)は、容積が小さくなり、褶曲は減少していた。濾胞は厚くなり、内腔はヘマトキシリン陽性の液で満たされていた。濾胞は外側の莢膜層と内側の顆粒層からなり、顆粒細胞は1列に規則的に配列し、その核は丸く、ヘマトキシリンで均一に染色された。空胞は殆ど無く、退行の状態は全く認められなかった(Fig.

45C)。以上のような排卵後濾胞を持つものを当日産卵個体(産卵後0日)とした。Fig. 45Dはステージ0の個体の実体顕微鏡像であり、多くの排卵後濾胞が容易に識別された。また、産卵されなかった吸水卵が僅かに残留していた。

**退行ステージ1**：顆粒細胞の配列に乱れが生じ、所々で寸断された状態となった。顆粒細胞の核に核凝縮が起こり、ヘマトキシリンに濃く染まる部分と薄く染まる部分が認められた。また、空胞も多く検出されるといった退行的特徴が顕著となった(Fig. 45E)。以上のような排卵後濾胞を持つものを産卵後1日の個体とした。実体顕微鏡観察によると、ステージ1の排卵後濾胞はステージ0に比べて小さくなり、数も減少していた(Fig. 45F)。

**退行ステージ2**：顆粒細胞の吸収がかなり進み、僅かに残るだけとなったのに対し、莢膜層は比較的厚かった(Fig. 45G)。Dickerson *et al.* (1992)はマサバ *S. japonicus* において、排卵後48時間の濾胞の莢膜層がかなり厚いことを報告している。このような排卵後濾胞を持つものを産卵後2日の個体とした。ステージ2の排卵後濾胞は非常に小さく、実体顕微鏡下では僅かに認められるだけとなった(Fig. 45H)。

この他にも、更に退行した排卵後濾胞ではないかと思われる組織像も観察されたが、 $\beta$ 段階の閉鎖濾胞(卵母細胞の再吸収の完了後で、変形した顆粒細胞と

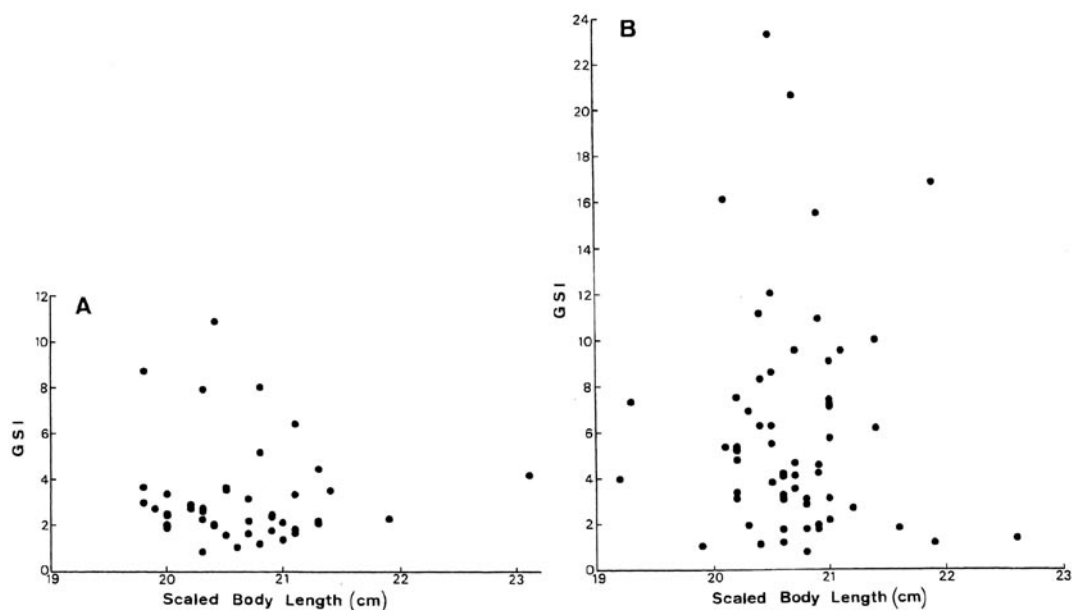
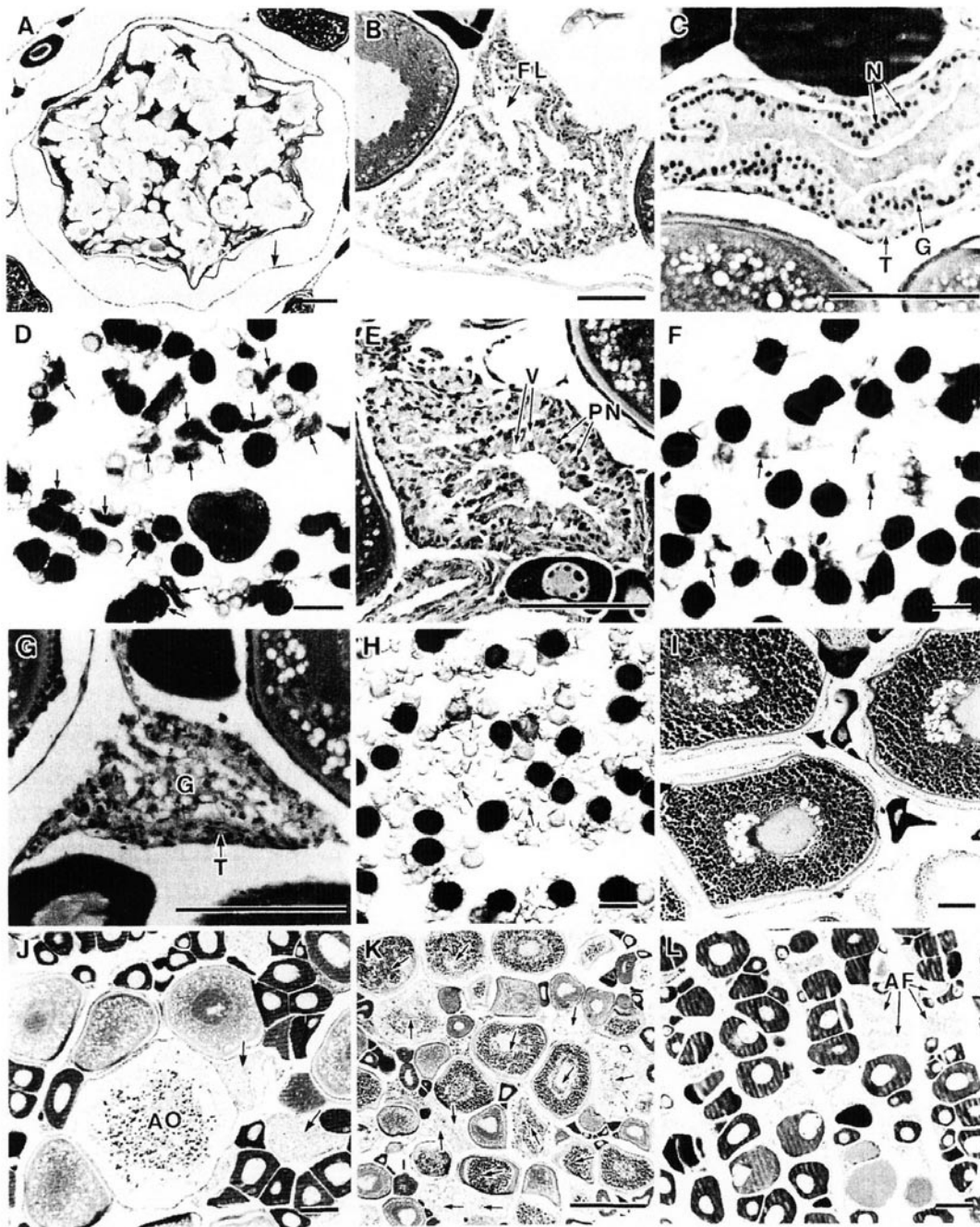


Fig. 44. Relationship between gonadosomatic index (GSI) and scaled body length of the female Japanese sardines. A: sardines collected on March 13, 1993. B: sardines collected on March 14, 1993.



**Fig. 45.** Photomicrographs of oocytes and postovulatory follicles of Japanese sardines. A: hydrated oocyte and thin ovarian follicle (arrow). B: postovulatory follicle (POF) immediately after ovulation. C: POF at regressing stage 0 with no degeneration of granulosa cells. D: POF (arrows) at regressing stage 0 and remaining oocytes observed by stereomicroscope. E: POF at regressing stage 1 with disordered arrangement of granulosa cells and pycnotic nuclei. F: POF (arrows) at regressing stage 1 observed by stereomicroscope. G: POF at regressing stage 2 with marked degeneration of granulosa cells. H: POF (arrows) at regressing stage 2 observed by stereomicroscope. I: oocytes at the migratory nucleus stage. J: atretic oocyte not spawned and POF (arrows) at regressing stage 1. K: many atretic oocytes (arrows) in an ovary indicating unsuccessful spawning. L: postspawning stage consisting of immature oocytes and atretic follicles. AF, atretic follicle; AO, atretic oocyte; FL, follicular lumen; G, granulosa cell; N, nucleus of the granulosa cell; PN, pycnotic nucleus; T, thecal cell; V, vesicle. Scale bars indicate 0.1 mm (A, B, C, E, G, I, J, L) and 0.5 mm (D, F, H, K).

薄い莢膜と血管層からなる) (Hunter and Macewicz, 1985) との区別がやや困難であった。従って、日本産マイワシの排卵後濾胞は排卵(産卵)後2日まで識別可能であった。以上の結果はペルー産マイワシ (Goldberg *et al.*, 1984) の報告とほぼ同様であり、退行ステージ0はペルー産マイワシの産卵後0~6時間後(0日)に、退行ステージ1は7~30時間後(1日)に、退行ステージ2は31~53時間後(2日)の組織像にほぼ相当した。白石\* (前記) は、水温17°Cにおいて産卵後48時間目で排卵後濾胞と結合組織との明瞭な識別が困難になると報告している。今回の採集点付近の水深50 mの水温は17.5°Cとやや高かったが、前述のように、産卵後2日まで濾胞の識別は充分可能であった。

排卵後濾胞以外の卵巢組織像から以下の観察結果が得られた。吸水段階に達する前の卵巢卵のうち、最も発育の進んだ卵は核移動期の初期に達していた (Fig. 45 I)。北米産カタクチイワシ (Hunter and Macewicz, 1985)、日本産カタクチイワシ (船越,

1990) やマサバ (Dickerson *et al.*, 1992) の例から、これらの卵は恐らく翌日の前夜半 (例えば、伊東ら, 1954; 松浦, 1992; 森本, 1993) に産卵されるものと考えられた。また、産卵後に一部の吸水卵やあるいはやや発育の遅れた卵が残留卵として残り、濾胞の肥厚した顆粒細胞に再吸収される像 ( $\alpha$ 段階の閉鎖濾胞) (Hunter and Macewicz, 1985) が認められた。Fig. 45Jは排卵後1日の濾胞と残留卵の再吸収像が観察された例で、少なくとも2回の産卵を経ている可能性が高い。一方、核移動期の卵を持ち、GSIが高く、再吸収像や $\beta$ 段階の閉鎖濾胞が全く認められない個体は初めて産卵するものと考えられた。また、一部には発達した卵巢卵の大部分が退行変性(再吸収)したものも見出された (Fig. 45K)。このような退行変性卵巢は村山ら (1990) や青山, 村山 (1991) でも報告されている。これらの卵巢を持つ個体は何らかの原因で産卵に失敗したものと思われるが、GSIは4.0, 6.9, 7.9, 8.7と比較的高く (Fig. 44A, B)、次の産卵を行う可能性は否定できない。Fig. 45Lは既に産卵を終了した

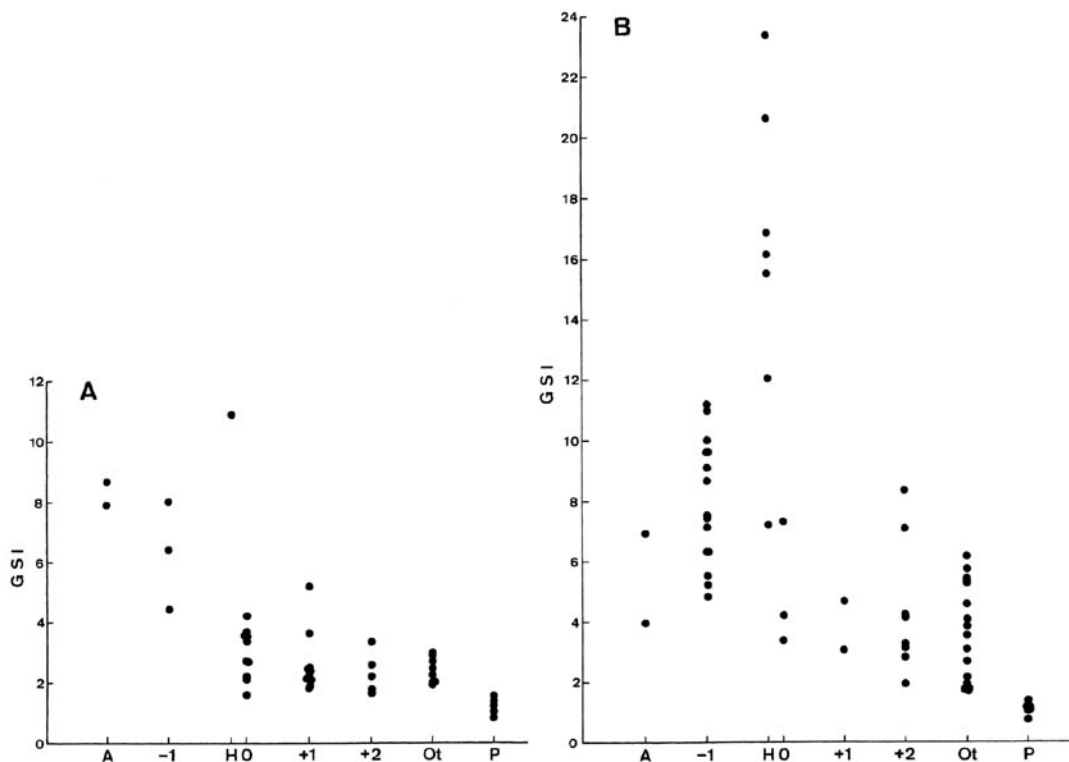


Fig. 46. Relationship between GSI and gonad stages estimated by ovarian histology of the female Japanese sardines. A: sardines collected on March 13, 1993. B: sardines collected on March 14, 1993. A, atretic gonad; H, hydrated oocyte; -1, one day before spawning; 0, immediately after spawning; Ot, others; P, postspawning; +1, one day after spawning; +2; two days after spawning.

卵巣で、多くの  $\alpha \sim \delta$  段階の閉鎖濾胞 (Hunter and Macewicz, 1985) と未成熟卵が認められた。Fig. 46A は 3 月 13 日採集の 45 個体について、卵巣のステージ区分と GSI の関係を示したものである。A は退行変性卵、- 1 は核移動期 (産卵前日)、H は産卵の直前の吸水卵、0 は産卵後 0 日の濾胞を持つもの、+ 1 および + 2 は各々産卵後 1 日および 2 日の濾胞を持つもの、Ot はその他、P は産卵終了個体を示している。この群は吸水卵を持つものが GSI 10.9 の 1 個体のみであるのに対し、産卵後 0 日の濾胞を持つもの (GSI 1.6~4.2) が 10 個体と多く認められ、当日は産卵が早い時間帯に行われたと思われる。また、産卵前日のもの (GSI 4.5~8.0) は 3 個体と少なく、産卵後 1 日の濾胞を持つ個体の GSI は 1.8~5.2、産卵後 2 日の濾胞を持つ個体では 1.6~3.3、その他の個体では 1.9~3.0 と低い値を示した。産卵を終了した 5 個体の GSI は 0.8~1.6 であった。従って、この群は全体として産卵がかなり進行し、終了に向かっていくことが伺えた。Fig. 46B は 3 月 14 日採集の 60 個体について同様の関係を示したものである。産卵前日のものは 15 個体と多く、GSI の範囲は 4.8~11.2 と広がった。吸水卵を持つものは 7 個体で、GSI は 7.2~23.4 と広範囲に及んだ。産卵直後の濾胞を持つもの (GSI 3.4~7.3) は 3 個体と少なく、この採集時点の後に産卵を行う個体が多かったと思われる。産卵後 2 日の濾胞を持つ個体の GSI は 1.9~8.4、その他の個体では 1.7~6.2 と、比較的高い GSI を持つものが含まれていた。このように各ステージで GSI の幅が広いのは、初回産卵のものから 2 回目あるいはそれ以上の個体が混在していたためではないかと考えられる。産卵を終了した 6 個体の GSI は 0.8~1.4 であった。また、4 月に採集されたものは全て産卵終了個

体で、GSI は 0.7~1.6 であった。

Table 4 は、各産卵日の産卵個体の割合から産卵周期を推定した例である。産卵後 0 日の個体は、吸水卵を持つものと産卵当日の排卵後濾胞を持つものを合計した値である。3 月 13 日には 45 個体中 11 個体が産卵後 0 日で、11/45 の逆数である 4.1 がこの群の平均的産卵周期 (日数) の 1 例ということになる。例えば、100 個体のうち 10 個体が産卵後 0 日だったとする、10/100 の逆数は 10 である。毎日 10 個体が産卵したとするなら、10 日間で 100 個体が産卵することになる。従って、群としての産卵周期は 10 日ということになる。産卵後 1 日の濾胞を持つ個体から推定した場合も 4.1 日と同じ値を示した。しかし、産卵前日と産卵後 2 日の個体から推定した場合には、それぞれ 15.0 日および 9.0 日と高い値を示した。3 月 14 日には 60 個体中 10 個体が産卵後 0 日で、産卵周期は 6.0 日となった。産卵前日と産卵後 2 日の個体から推定した場合には、それぞれ 4.0 日および 7.5 日と近い値を示したが、産卵後 1 日の個体の場合には 30.0 日と非常に高い値を示した。以上のように各推定値にはばらつきがあるのは、観察個体数がやや少ないこと他に、刺網採集による産卵親魚組成のばらつきあるいは産卵する個体の割合が日によりかなり異なることと関連があるのかもしれない。最後の点については、天然海域の同一地点におけるプランクトンネットの反復曳網の結果、マイワシ採集卵数が短期的に大きく異なること (第 3 章第 5 節) からその可能性が伺える。このように各推定値の変動に関しては更に検討する必要があるが、最も確実にかつ容易に査定された産卵後 0 日の個体から推定すると、マイワシの平均的産卵周期として 4~6 日という推定値が得られた。白石、藤井 (1990) は一過性ホルモンを投

**Table 4.** Days after (and before) spawning and spawning intervals determined from ovarian histology of Japanese sardine

Samples on March 13, 1993				
	- 1	0	+ 1	+ 2
No. of individuals	3	11	11	5
%	6.7	24.4	24.4	11.1
Spawning interval (days)	15.0	4.1	4.1	9.0
Sampling on March 14, 1993				
	- 1	0	+ 1	+ 2
No. of individuals	15	10	2	8
%	25.0	16.7	3.3	13.3
Spawning interval (days)	4.0	6.0	30.0	7.5

与したマイワシが8～9日目に再び産卵を行ったことを報告している。また、松浦（1992）は午前2時から5時において約1/3の個体が新しい排卵後濾胞を有していたことから、産卵周期が3日であることを示唆している。一方、今回観察した個体の一部に、産卵後3日以上経過したものではないかと思われる濾胞様組織像と核移動期卵の両者を持つものが認められた。このことから、マイワシの産卵周期は少なくとも4日以上ではないかと考えられた。

本研究の観察の主体はマイワシの産卵期間中の一時期のものであり、供試個体数も少なかった。従って、今後産卵期全体を通して調査し、観察個体数を大幅に増やして、より正確な産卵周期を明らかにする必要がある。また、ホルモンを用いずに自然産卵させ、より天然海域に近い状態での産卵生態を明らかにする必要がある。

## 第2節 産卵時刻と天然海域での卵発生—カタクチイワシとの関連

マイワシおよびカタクチイワシは共に多獲性浮魚類に含まれるが、前者が450倍以上の資源変動を示すのに対して、後者では約3倍と変動の幅は比較的小さい（鶴田，1992）。このように異なる両種を比較研究することは、浮魚類間の生態の違いを解明することにつながると考えられる。そこで、本節では産卵時刻と卵発生過程について検討した。

マイワシの産卵時刻については比較的多くの報告があり（伊東ら，1954；中井ら，1955；松浦，1992；白石，1992；森本，1993），何れも前夜半に産卵が行われることが明らかにされている。本種はこれまでのところ飼育下でホルモンを使用せずに自然産卵させた例はなく（白石，1997），上記の報告は何れも天然海域におけるものである。天然海域での卵発生過程については、伊東ら（1954）が能登海域における1時間おき24回の連続採集によって得られた卵をステージ分けして示しているのみである。一方、カタクチイワシについては飼育下における自然産卵が可能であり、飼育下での産卵時刻（高尾ら，1983；Kawaguchi *et al.*, 1990；鶴田，1992）と天然海域での産卵時刻（中井ら，1955；山田，1958；畔田，1981；中田，今井，1981；桑原，鈴木，1984）が報告されている。このうち本種の産卵が後夜半に行われると推定した山田（1958）の報告を除き、他は全てマイワシと同様に前夜半に産卵されるとしている。桑原，鈴木（1984）は若狭湾西部海域における4時間おき7回の連続採集によって、各ステージへの移行時刻やふ化時間について言及している。

以上は何れも単独の種についての報告であり、両種

を同時に比較した例はない。1991年3月にマイワシの産卵時刻を確認するために1時間おき46回のネット曳網を行ったところ、同一曳網でマイワシとカタクチイワシの卵と仔魚が同程度採集された。そこで、両種がごく近接して存在した場合の各々の産卵時刻と卵発生過程を比較検討した。なお、銭谷，木村（1997）によると、太平洋岸域におけるカタクチイワシの2～3月の産卵量は1990年以降急増しており、本調査が行われた薩南海域では1991年以降に増加したことが示されている。なお、本研究の一部は、松岡ら（1998）によって報告されている。

## 試料と方法

採集調査は西海区水産研究所漁業調査船「陽光丸」により、屋久島の北側の1定点（北緯30°40′，東経130°25′）（Fig. 47）において実施した。この定点の選択に当たっては、予め大まかなグリッド調査とライン上の定点調査を行い、マイワシ卵の存在を確認した上で決定した。卵・仔魚採集には濾水計を装着した改良型ノルバックネットを用い、1991年3月12日08時から14日05時まで、ワイヤー長150 mの鉛直曳網を1時間おきに連続46回行った。更に、海表面测温および水深300 mまでのCTD（Neil Brown MARK III B）観測を行った。採集標本は10%海水ホルマリンで固定後、マイワシおよびカタクチイワシの卵・仔魚を選別し、

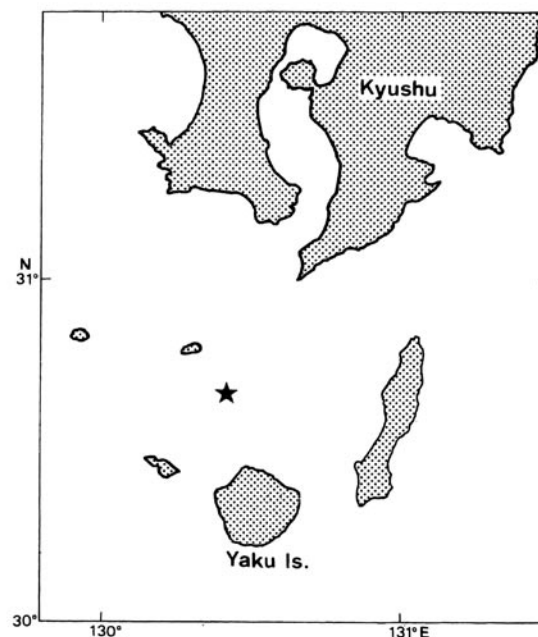


Fig. 47. Serial net sampling site of Japanese sardine and Japanese anchovy eggs, represented by an asterisk.



各々の発育段階別個体数を計数した。

マイワシ卵の発育段階は Nakai (1962a, b) に従い、通常の A, B, C 期の他に、放卵後、卵膜が扛拳（囲卵腔形成）するまでの期間を AA 期とした。その他、尾部が伸長し、頭部に達した後のものをふ化直前の Cc 期とした。カタクチイワシ卵については、放卵後、卵割が始まるまでを AA 期（北米産カタクチイワシの発育段階 I [Moser and Ahlstrom, 1985] に相当する）、胚膜が卵黄長径の1/2を占めるまでを A 期、胚体の尾芽の先端が卵黄から離れるまでを B 期、尾部が卵黄長径の1/2に達するまでを C 期、それ以降をふ化直前の Cc 期とした。仔魚については、特にふ化直後の仔魚の出現に注目して計数した。

## 結 果

### 海洋環境

Fig. 48 にネット採集期間中の海水温と塩分の時系列変化を示した。水深300 m 以浅の水温は11℃から20℃台であり、ネットの曳網水深である150m 以浅では16℃台以上であった。水深50 m 以浅では3月12日08時から22時までは主に18℃台であったが、それ以降は19℃台からごく表層では20℃台へと上昇した。150 m

以浅の塩分は34.65から34.7台であった。3月12日08時から23時までは水深100 m 以浅で34.7台の高塩分水が認められたが、それ以降塩分はやや低下した。また、12日23時以降には表層に34.65以下の低塩分水が認められた。

### マイワシ

46回の曳網によりマイワシ卵757個（濾水量100m<sup>3</sup> 当たり0～231個）(Fig. 49)、同仔魚315個体（同0～93個体）が採集された。Fig. 50 は各曳網におけるマイワシ卵の発育段階別割合の推移を示している。産卵後間もない AA 期の卵は3月12日20時、21時および23時に採集された。また、顕著な囲卵腔と胚盤を形成した A 期のごく初期の卵は12日19時および21時に認められた。一方、12日24時に得られた A 期卵は桑実期に達しているものが多かった。このことから、12日の産卵は主に20時前後に行われたものと考えられた。A 期から B 期への移行は13日10～11時前後に起こり、A 期の存在時間は12日20時過ぎから13日11時頃までの約15時間であった。B 期から C 期への移行は13日20～21時前後に起こり、B 期は約10時間であった。14日03時と04時にはマイワシ卵は採集されなかったが、14日05時から12日08時に繋がると考えると、C 期か

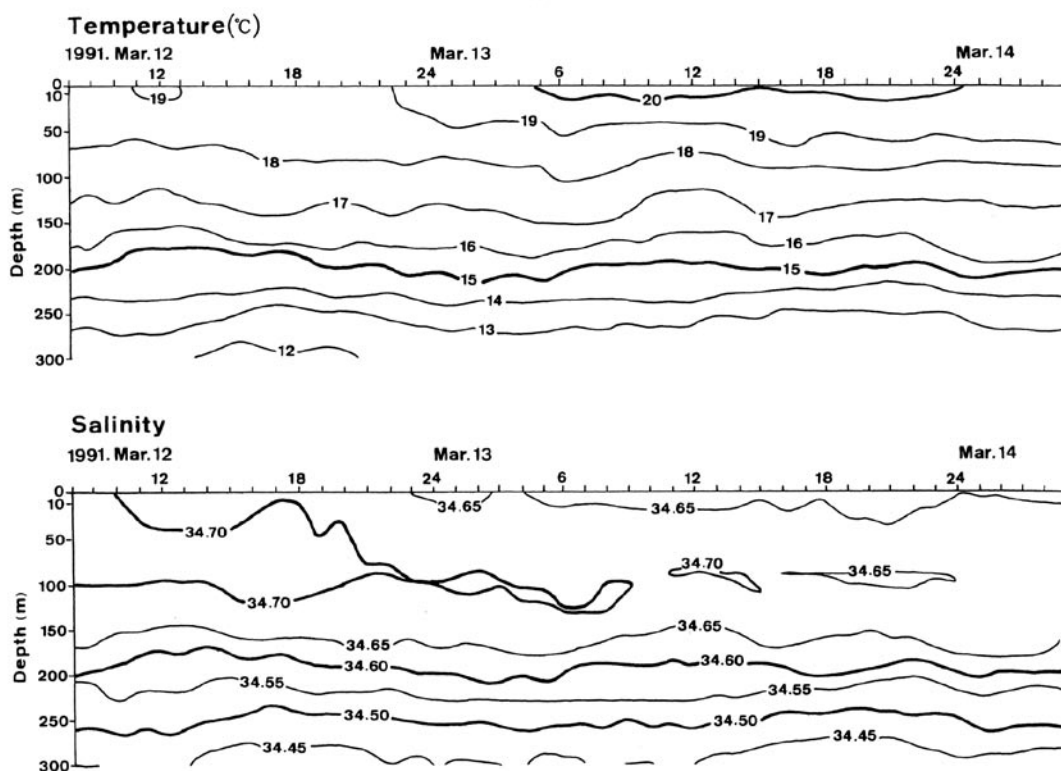


Fig. 48. Temperature (top) and salinity (bottom) from the surface to 300 m depth during the serial net samplings.

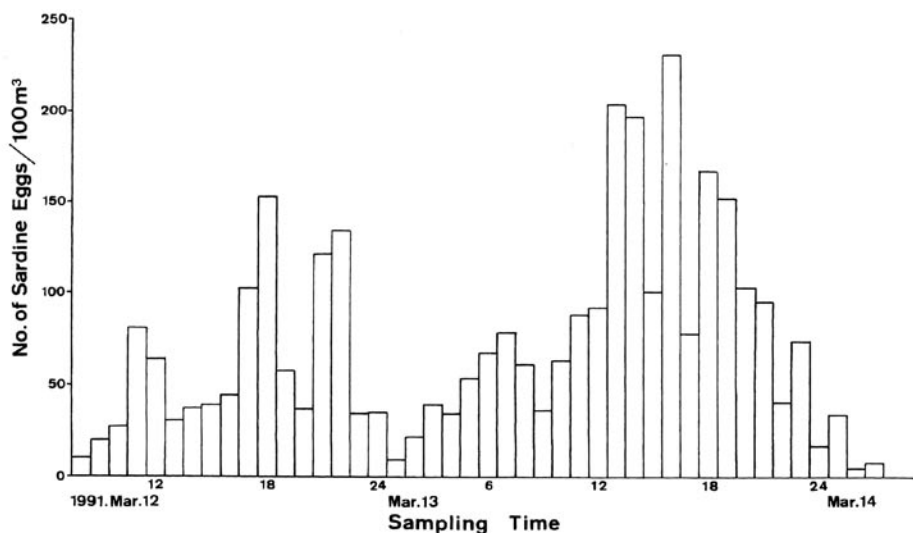


Fig. 49. Numbers of Japanese sardine eggs collected by the serial net samplings.

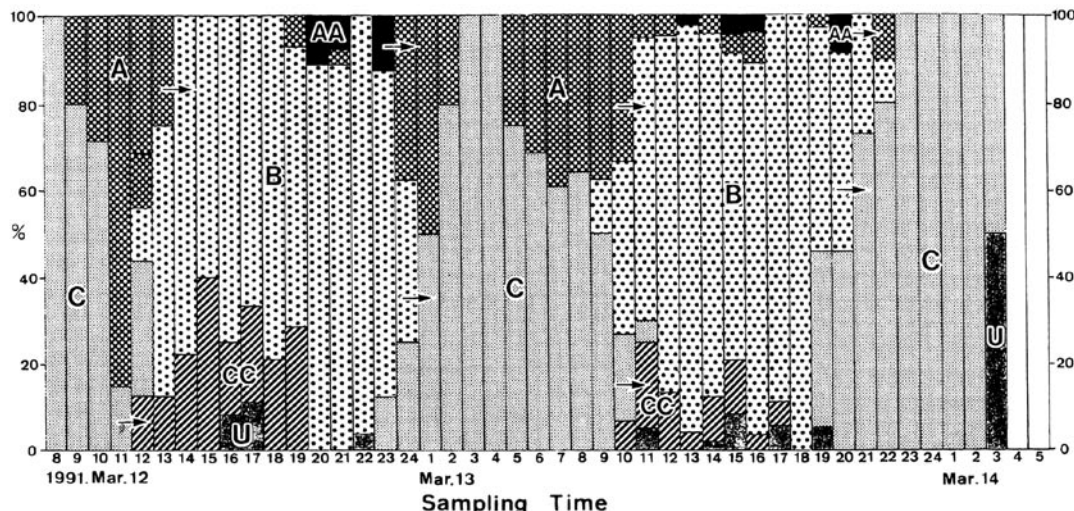


Fig. 50. Frequency (%) of respective stages of Japanese sardine eggs collected during each hourly net sample. AA (from fertilization to enlargement of egg capsule), A (to closing of blastopore), B (to detaching of caudal end from yolk), C (to attaching of caudal end o head region) and CC (to hatching) indicate the developmental stages, and U undefined eggs. Arrows show the transformation of egg stage.

ら Cc 期への移行は12日12~13時前後に起こり、C 期は約16時間であった。Cc 期卵は12日12~19時に認められた。第2章第1節の実験では、Cc 期卵をシャーレに入れ、10分毎にふ化個体数を調べたところ、ふ化は特にある時刻にピークを形成することなく約4時間の間にばらばらに起こった。そこで、ふ化仔魚の出現状態も考慮し、平均ふ化時間を Cc 期卵の出現時刻の中央付近と仮定すると、Cc 期は約4時間となった。マイワシ卵は受精後（海中への放卵後）約30分で顕著

な囲卵腔と胚盤を形成し（第3章第4節）A 期へ移行することから、受精からふ化までに要する時間は合計45.5時間となった。

3月13日13時、15時、16時には AA 期卵が、また、同14時、15時、16時には A 期のごく初期の卵が採集された。しかし、その後これらに続く卵割した卵は得られなかった。

3月13日20時には AA 期卵が、また、19時には A 期のごく初期の卵が採集された。22時に得られた A

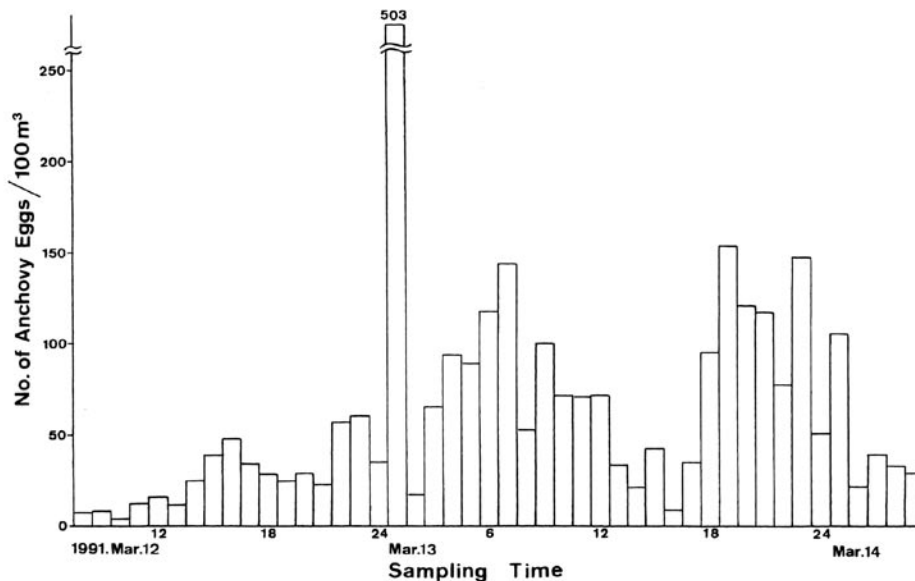


Fig. 51. Numbers of Japanese anchovy eggs collected by the serial net samplings.

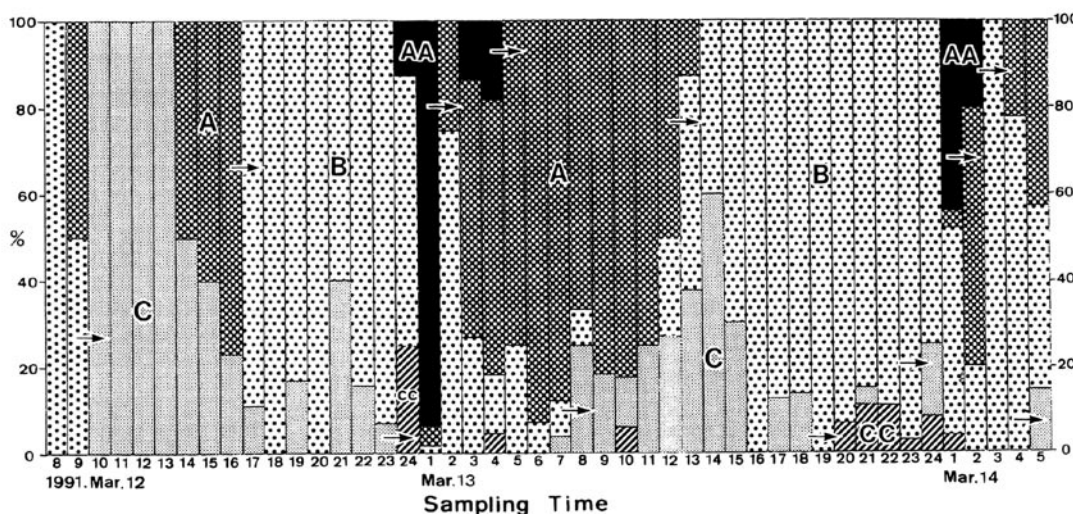


Fig. 52. Frequency (%) of respective stages of Japanese anchovy eggs collected during each hourly net sample. AA (from fertilization to cleavage), A (to attainment of blastoderm to 1/2 of yolk length), B (to detaching of caudal end from yolk), C (to attainment of caudal length to 1/2 of yolk length) and CC (to hatching) indicate the developmental stages. Arrows show the transformation of egg stage.

期卵は明らかに卵割初期の卵であった。このことから、13日の産卵は主に19~20時前後に行われたものと考えられた。13日の夜半から14日の早朝にかけて採集卵が少なかったが、前記と同様に14日03時から12日08時に繋がる则认为、AA期の存在時間は0.5時間、A期は17時間、B期は11時間、C期は10時間、Cc期は4時間となり、受精からふ化までに要する時間は合計42.5時間となった。

#### カタクチイワシ

カタクチイワシ卵は計694個（濾水量100m<sup>3</sup>当たり4~503個）(Fig. 51), 同仔魚317個体（同0~116個体）が採集された。Fig. 52は各曳網におけるカタクチイワシ卵の発育段階別割合の推移を示している。卵割前のAA期卵は3月12日24時、13日01時、03時、04時に採集されたが、このうち13日01時が最も多く、12日24時から13日01時の間に主に産卵が行われたと考えら

れた。AA期の存在時間を北米産カタクチイワシと同様と考えると、約1.5時間となる(Lo, 1985)。Fig. 52からマイワシと同様に14日05時から12日08時に繋がると考えると、A期の存在時間は13日02時から13時頃までの約11時間、B期は21時間、C期は14時間、Cc期は2.5時間となり、受精からふ化までに要する時間は合計50時間となった。3月14日01時と02時にもAA期卵が採集されたが、このうち01時の方が多く、13日24時から14日01時の間に主に産卵が行われたと考えられた。前記と同様に14日05時から12日08時につながるとすると、AA期の存在時間は1.5時間、A期は15時間、B期は15時間、C期は12時間、Cc期は3時間となり、受精からふ化までに要する時間は合計46.5時間となった。

### 考 察

今回の調査は定点を固定して行った。その理由として、当初、漂流板等を海中に投入して同一水塊を追跡する方法も考慮されたが、3月はまだ季節風が強く、ごく表層の流れの影響を受けやすいため、必ずしも同一水塊を追跡することができない可能性があったためである。本調査海域は黒潮の流れを無視できず、特に調査後半には黒潮がかなり調査定点に接近してきた。各調査時刻における採集卵数に大きな変動が見られたのは、1つには黒潮や沿岸流によって流されてきた卵を採集した結果によるのかもしれない。

マイワシの産卵と海洋環境について、黒田(1991b)は太平洋岸域のマイワシの産卵水温は11~21℃の範囲にあり、主産卵水温は15~19℃とみなすことができると報告している。今回の採集期間中、水深300 m以浅の水温はこのマイワシ産卵水温の範囲内にあった。また、3月12日の夜半以降の表層を除いて、水深約200 m以浅の大部分は15~19℃の主産卵水温範囲内であった。カタクチイワシの産卵水温は15℃以上であると報告されている(齋田, 1992)。従って、本種はこの採集期間中15℃以上の水深約200 m以浅に生息し、産卵したものと思われる。太平洋岸全域におけるマイワシの産卵塩分は34.1~34.9の範囲にあり、34.7と34.8台で産卵強度が高いという(黒田, 1991b)。今回の水深300 m以浅の塩分は34.4~34.7台、水深約150 m以浅では34.65~34.7であり、産卵強度の高い塩分に近かった。カタクチイワシの産卵塩素量は主として18.4~19.3% (塩分33.2~34.9)と報告されており(中井ら, 1955)、今回の塩分はこの範囲の上限に近かった。

マイワシの産卵時刻について、伊東ら(1954)は能登海域におけるAA期卵の採集時刻から、主として

20~22時に産卵が行われるとした。中井ら(1955)は発育初期卵の出現状態から、22~24時に最も盛んに産卵されるとした。また、松浦(1992)は薩南海域において成熟卵を持つ個体の出現状態から産卵時刻を20~23時と推定し、白石(1992)は卵成熟誘起ステロイドホルモン量が20~23時の間に高い値を示すと述べている。土佐湾において吸水卵を有する雌や放卵後の雌を観察した森本(1993)は、産卵時刻開始は21時頃であると報告している。今回の薩南海域における連続ネット採集の結果では、3月12日は20時前後、同13日には19~20時前後に主に産卵が行われたと考えられた。これらの時間帯はこれまでの報告の中で最も早い時間帯に属している。また、Fig. 50から、各発育段階の卵の採集時刻が日によって若干ずれていることは、産卵時刻が日によってやや異なる可能性を示しているのかもしれない。

3月13日13時、15時、16時にはマイワシのAA期卵が、また同14時、15時、16時にはA期のごく初期の卵が僅かに採集された。このことから、ごく一部には昼間でも産卵が行われている可能性が想定された。伊東ら(1954)も僅かながらAA期卵を昼間に採集している。しかし、これらの卵に引き続く卵割した卵が全く採集されなかったこと、および、マイワシの未受精卵は受精卵と同様に広い囲卵腔と胚盤を形成することから(第3章第4節)、これらの卵は正常な産卵行動によって生み出されたものではない未受精卵(例えば雌の腹からこぼれ出す等)の可能性もある。

天然海域におけるカタクチイワシの産卵時刻について、中井ら(1955)は発育初期卵の出現状態から逆算して20~23時頃に産卵が行われると推定した。山田(1958)は大村湾において23~04時の後夜半に産卵が行われるとしたが、畔田(1981)は同湾において前夜半の22時前後に集中的に産卵されると報告している。以上の天然海域における産卵時刻の中で山田(1958)のみが後夜半であるとし、同じ海域を調査した畔田(1981)とは全く異なる結果を示している。この違いの原因は前者が表層曳網によって卵を採集したためではないかと考えられる。カタクチイワシの産卵水深は20 m(中田, 今井, 1981)、または50 m(桑原, 鈴木, 1984)と報告されており、表層まで浮上するのに時間がかかるため表層曳網では産卵後間もない卵は採集されなかったものと思われる。

飼育下におけるカタクチイワシの産卵時刻は22~24時という報告例がある(高尾ら, 1983)。また、Kawaguchi *et al.* (1990)は人工照明下で飼育を行い、消灯後1~1.5時間で産卵が始まり、3.5~4時間続くと報告している。齋田(1992)によれば本種は日没後

2～3時間後に産卵を始め、ほぼ2時間の間に産卵を終了するという。今回の結果では3月12日および13日も24～01時の間に主に産卵が行われた。このことはこれまでの報告よりかなり遅い時間帯に産卵されたことを示している。

以上のように、今回の採集結果ではマイワシは前夜半の早い時間帯に産卵し、カタクチイワシは真夜中から後夜半の早期に産卵し、両種の産卵時刻は全く重複しなかった。この原因については明らかではないが、両種がごく近接して存在する場合には産卵時間帯を分けている可能性が示唆される。

Table 5 は46回のCTD観測によって計測された水深10 m ごとの平均水温と、その水温条件下におけるマイワシおよびカタクチイワシ卵のふ化時間を示している。マイワシ卵のふ化時間と水温の関係は渡部(1983)の式に、また、カタクチイワシ卵については畔田(1981)の式に従った。この表から、マイワシおよびカタクチイワシの卵期における主分布水深を推定してみる。なお、海産魚類の分離浮性卵では、卵の発生段階によって分布水深を変えることが知られているが(西村, 1960; 渡部, 1970; 小西, 1980; 中田, 今井, 1981; 桑原, 鈴木, 1984), ここでは平均的な分布水深または卵期の大部分を過ぎた水深を想定する。前記のように、今回の連続採集によって推定されたマイワシ卵のふ化に要する時間は42.5時間と45.5時間となった。これをTable 5に当てはめると、42.5時間のふ化時間は平均水温19.5～19.7℃の場合に相当し、その水温に対応する水深は0～10 mとなる。また、45.5時間のふ化時間は約19.0℃に相当し、その水温に対応する水深は約30 mとなる。一方、カタクチイワシ卵がふ化に要する時間はマイワシ卵よりやや長く、46.5

時間と50時間と推定された。マイワシ卵と同様にこれをTable 5に当てはめると、46.5時間のふ化時間は水温約18.6℃の場合に相当し、その水温に対応する水深は約60 mとなる。また、50時間のふ化時間は約17.9℃に相当し、その水温に対応する水深は約90 mとなる。以上のことから、マイワシ卵の主分布域は0～30 mの比較的浅い層に、また、カタクチイワシ卵の主分布域は60～90 mの深い層にあったのではないかと推定される(この点に関しては、第3章第3節で多層同時水平曳網の連続採集によって全く逆の結果が得られた)。小西(1980)によれば、マイワシ卵は表層に極めて多く分布するという。このような分布域の差を引き起こす要因としては、卵の比重や浮上速度の違い、あるいは、産卵水深の違いなどが考えられる。もし後者が関係しているとすれば、マイワシとカタクチイワシがごく近接して存在している場合には、産卵時刻だけでなく産卵水深も異にする可能性が示唆される。これによって、同種の卵ができるだけ纏まって分布するような機構があるのかもしれない。

### 第3節 産卵水深—カタクチイワシとの関連

マイワシの産卵水深に関しては西村(1960)と伊東(1961)の報告がある。前者は本種の産卵水深は20～23 mと推定したが、これはあくまで卵の浮上速度からの推定にすぎない。後者は、「放出直後あるいは発生初期の卵の採集結果からみて、放卵水深は表面から70 mもの範囲に及び、その最多層は放卵時刻・時期更に魚群の大きさ等によって異なり変異に富むが、一般的にいて表層から中層(30～50 m)にある」と推定している。

カタクチイワシの産卵水深に関する報告も少なく、中田, 今井(1981)は水深20 m付近と推定しており、桑原, 鈴木(1984)は50 m前後と推定している。また、Iseki and Kiyomoto(1997)は産卵後間もないカタクチイワシ卵は表層に最も多いと報告している。

以上の研究はマイワシとカタクチイワシの種別の結果であって、両種が同じ海域で産卵している場合を比較した例はこれまでない。第3章第2節では薩南海域において1時間おき46回のプランクトンネットの連続鉛直曳網を行った結果、マイワシとカタクチイワシの産卵時刻にずれがあることを報告した。従って、産卵水深についても両種が同じ海域で産卵を行っている場合の実態を明らかにする必要がある。

マイワシの産卵時刻については多くの知見がある(例えば、伊東ら, 1954; 松浦, 1992; 森本, 1993; 第3章第2節)。しかし、産卵水深や垂直分布に関しては知見が少ないため、更に研究する必要がある。ま

**Table 5.** Estimated duration (hours) of the egg stage of Japanese sardine and Japanese anchovy at the average temperature at each depth

Depth(m)	Average Temperature ℃	Egg stage duration of sardine *	Egg stage duration of anchovy **
0	19.7	41.9	41.2
10	19.5	43.3	42.2
20	19.2	44.7	43.3
30	19.0	45.7	44.1
40	18.9	46.5	44.7
50	18.8	47.2	45.3
60	18.6	48.4	46.2
70	18.4	49.8	47.4
80	18.1	51.7	48.9
90	17.9	53.3	50.1
100	17.6	55.0	51.4

\* Adapted from Watanabe (1983).

\*\* Adapted from Azeta (1981).

た、第3章第4節の調査では、薩南海域において未受精のまま崩壊したのではないかとと思われるマイワシ卵を多数見出した。この卵の出現水深等の知見も得るために、産卵時刻を中心にしてプランクトンネットの連続鉛直曳網および多層同時水平曳網を行った結果を報告する。なお、本研究の一部は、松岡ら(2002)によって報告されている。

### 試料と方法

調査は西海区水産研究所漁業調査船「陽光丸」によって、1992年2月21日から薩南海域の広い範囲にわたって行われた。まず、大まかなグリッド調査を2回と、黒潮を横断する精密調査を1回行った。その結果、数年前まで屋久島・種子島南方まで広い海域にわたっていたマイワシ産卵場はほぼ消滅しており、卵の分布は薩摩・大隅半島の沿岸よりに限られていた。そこで、比較的多く卵が採集された星印の定点(北緯35°55′, 東経130°29′)において連続採集調査を行った(Fig. 53)。

鉛直曳網に用いたネットは口径45 cm, 目合0.335 mmの改良型ノルパックネットで、多層同時水平曳網

に用いたのは口径60 cm, 開口比3.77, 目合0.335 mmのネットである。まず、改良型ノルパックネットの鉛直曳網(ワイヤー長150 m)を行い、その後5層の同時水平曳網を行った。口径60 cm ネットは各曳網水深が、ほぼ水面下、20 m, 40 m, 60 m, 80 m になるように曳網ワイヤーに取り付けた。調査船が停止した状態で、ネットを沈下させた後、2ノット前後で15分間曳網した。ネット閉鎖装置としてGeneral Oceanics社のDouble Trip Mechanismを用いた。ワイヤーの最深部末端にはネットゾンデを取り付け、曳網中にその水深がほぼ水平になるように船の速力を微調整した。なお、魚探記録紙上のネットゾンデの軌跡から、ワイヤーが直線であると仮定して各ネットの平均的な曳網水深を算出した。ネットを沈下後、所定水深に達するまでに、より深い層の卵等が多少混入している可能性がある。曳網は3月1日18時から3月2日06時まで2時間ごとに7回、12時に1回、更に18時から3月3日06時まで2時間ごとに7回の計15回行った。この他に、曳網前にCTDによる1 m ごと水温・塩分観測を行った。ネット採集物は直ちに10%海水ホルマリンで固定して持ち帰り、マイワシとカタクチワシの卵を選別し、発育段階別に計数した。

マイワシ卵の発育段階は基本的にNakai(1962a, b)に従った。ただし、尾部先端が頭部に達してから以降の卵はふ化直前のCcステージとした。カタクチワシ卵の発育段階は概ね桑原、鈴木(1984)に従ったが、卵割前の卵をAAステージとし、尾部が卵長径の1/2以上のものをCcステージとした。

### 結果

#### 海洋環境

Fig. 54は連続採集を行った期間における水温(上)と塩分(下)のCTD観測結果を示している。鉛直曳網が行われた水深150 mは14℃台であり、表層は17℃台であった。水平曳網が行われた80 m以浅はほぼ16℃台から17℃台の範囲にあり、水温躍層より浅い水域であった。塩分は調査の前半には34.7台の水層が多かったが、後半には殆どの曳網水層が34.6台となった。

#### マイワシ

鉛直曳網の結果では、3月1日の夜は相対的に産卵直後のAA卵があまり採集されなかった。しかし、2日の22時にはAA卵とともに未受精卵が崩壊したと思われる卵(第3章第4節, Fig. 64)が多く採集された。この卵は3日00時にも採集されたが、その後はみられなかった(Fig. 55)。

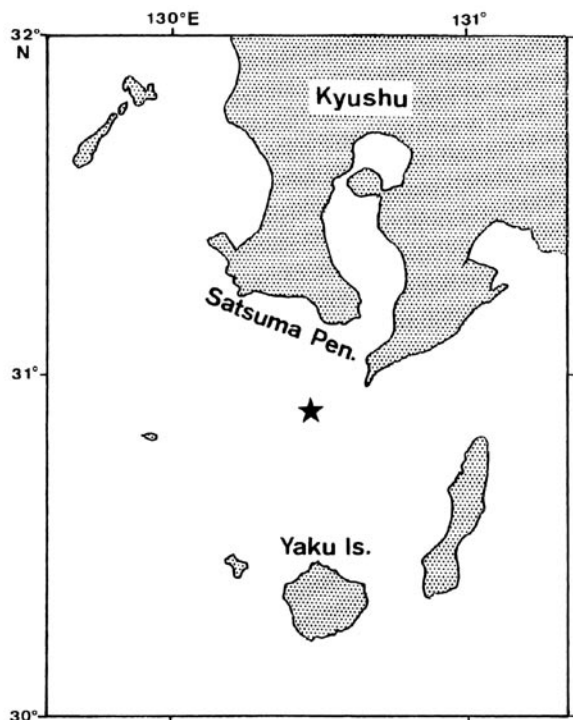


Fig. 53. Map showing sampling station. An asterisk indicates the station where the net samplings were conducted.

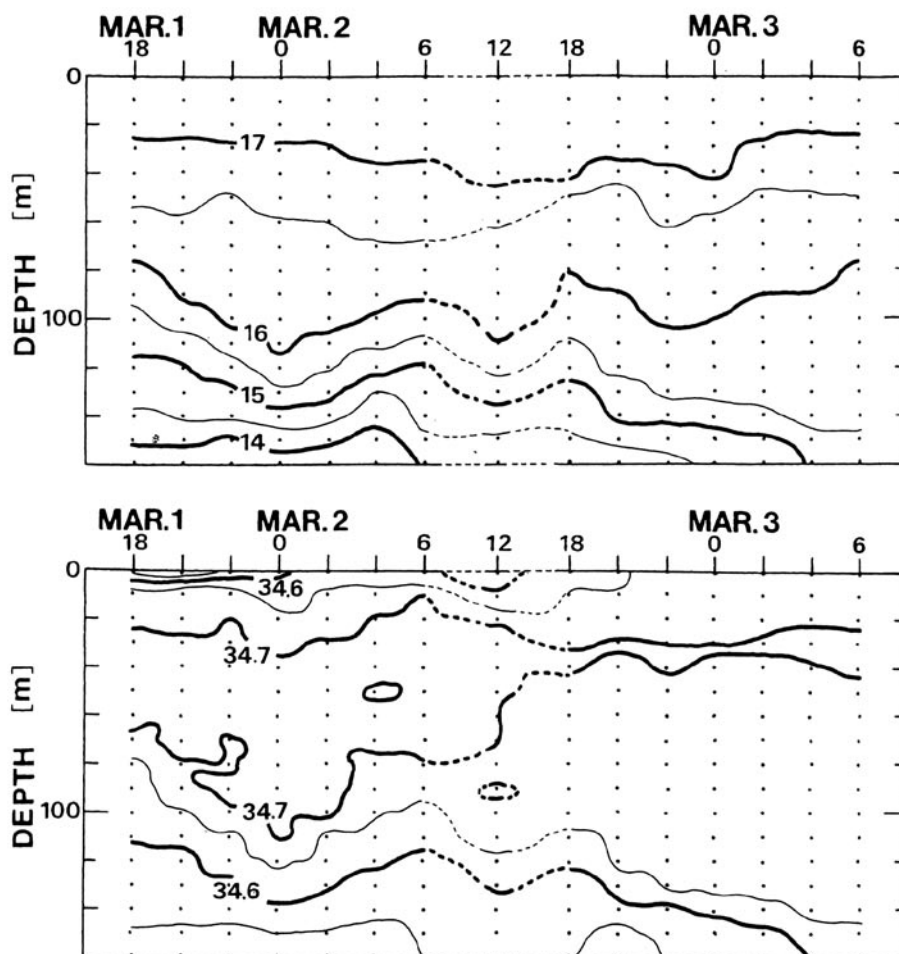


Fig. 54. Vertical distribution of water temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) (top) and salinity (bottom) during the net samplings.

水平曳網の結果では、AA卵は3月1日22時の水深40 m付近、2日20時の40 m付近、2日22時の40 m付近および3日00時の60 m付近で最も多く採集された。従って、この時の産卵水深は40~60 m、特に40 m付近であったと思われる。この他に、殆どの曳網で僅かのAA卵が採集された (Fig. 56)。

未受精卵が崩壊したと思われる卵は、3月1日22時~2日02時までの3曳網と、2日20時~3日00時までの3曳網だけで採集された。最も多かったのは2日00時の水深80 m付近で、次は2日22時の40 m付近であった (Fig. 57)。

Fig. 58はA卵の垂直分布を示している。A卵は表層から水深80 m付近まで幅広く分布していたが、特に3月2日は04時から06時に、水深20~60 m付近に多かった。3日は02時から06時に表層から20 m付近に多く分布していた。

#### カタクチイワシ

鉛直曳網の結果では、3月1日から2日にかけての夜にはAA卵はあまり採集されず、2日の02時に少しみられたのみであった。その後のステージであるA卵も僅かしか採集されなかった。しかし、2日から3日の夜には調査地点付近で多くの産卵があった。AA卵は2日22時から3日04時まで採集され、それに続くA卵も多くみられた (Fig. 59)。

水平曳網の結果では、AA卵は3月1日22時に水深40 mと60 mでやや多くみられた。2日は22時に40 mで比較的多く、2日00時には表層から40 m付近に非常に多く、02時は20 m付近にやや多く分布していた (Fig. 60)。Fig. 60からカタクチイワシの産卵中心は0~20 m付近と思われた。また、カタクチイワシにおいてはマイワシにみられたような未受精卵が崩壊したと思われるような卵は殆ど採集されなかった。

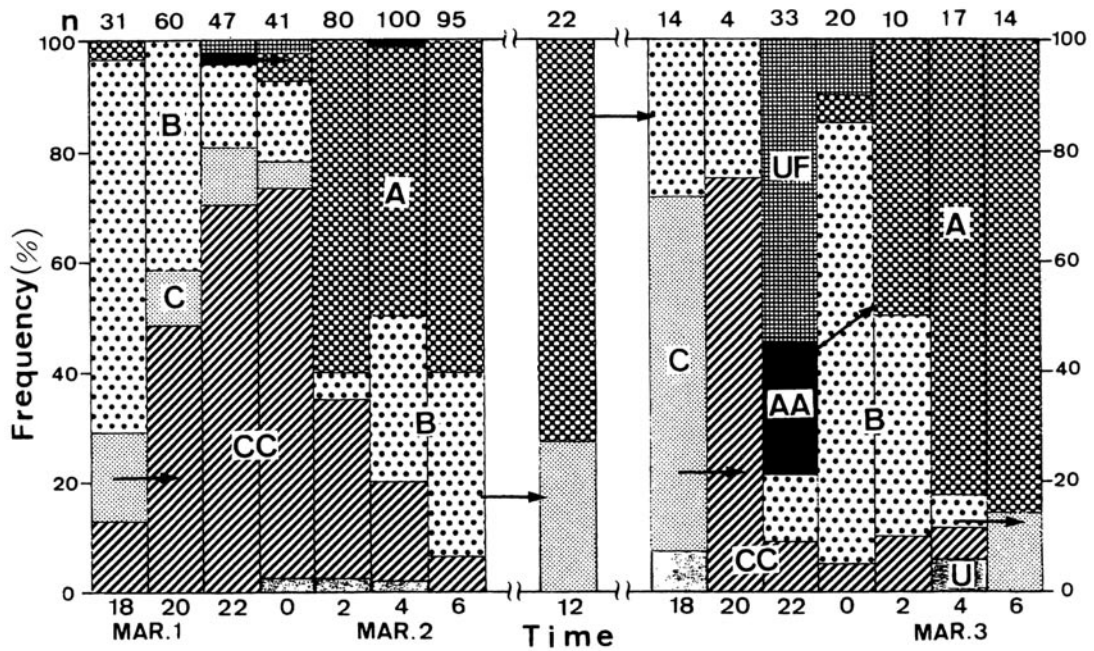


Fig. 55. Frequency (%) of respective stages of Japanese sardine eggs sampled by intermittent vertical tows. AA (from fertilization to beginning of enlargement of perivitelline space), A (to closing of blastopore), B (to detaching of caudal end from yolk), C (to attaching of caudal end to head region) and CC (to hatching) indicate the developmental stages. UF indicates the unfertilized and disintegrating eggs and U shows undefined ones. Arrows show the transformation of egg stage. The number above bar shows egg number collected per haul.

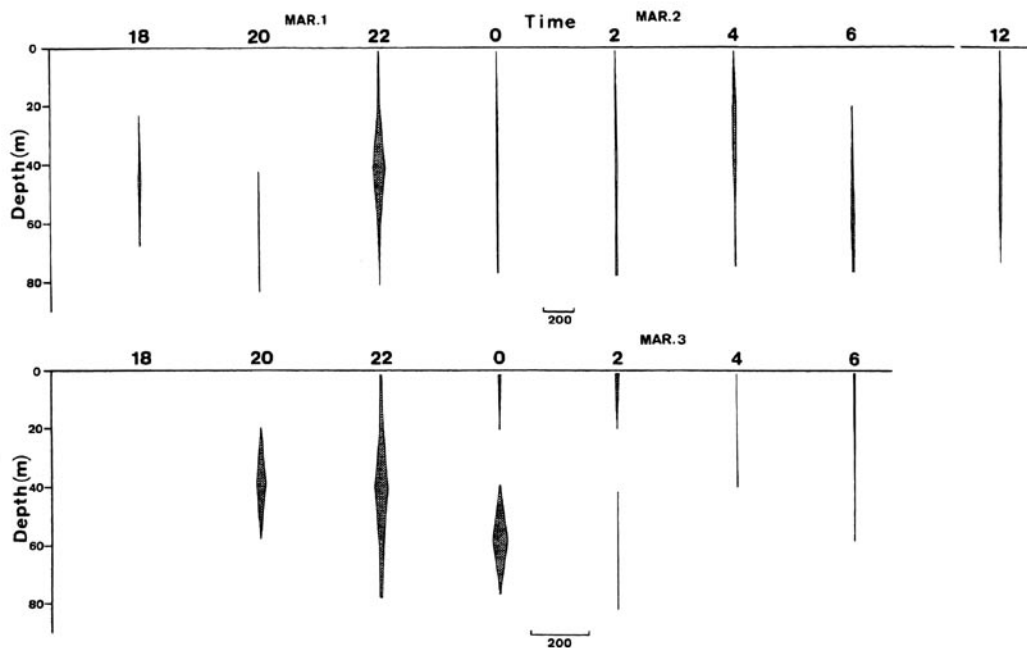


Fig. 56. Vertical distribution of AA stage eggs of Japanese sardine sampled by horizontal tows every two hours from 18:00, March 1 to 06:00, March 3. Egg numbers were calculated per 100 m<sup>3</sup> filtered water volume. Scale bars indicate 200 individuals.



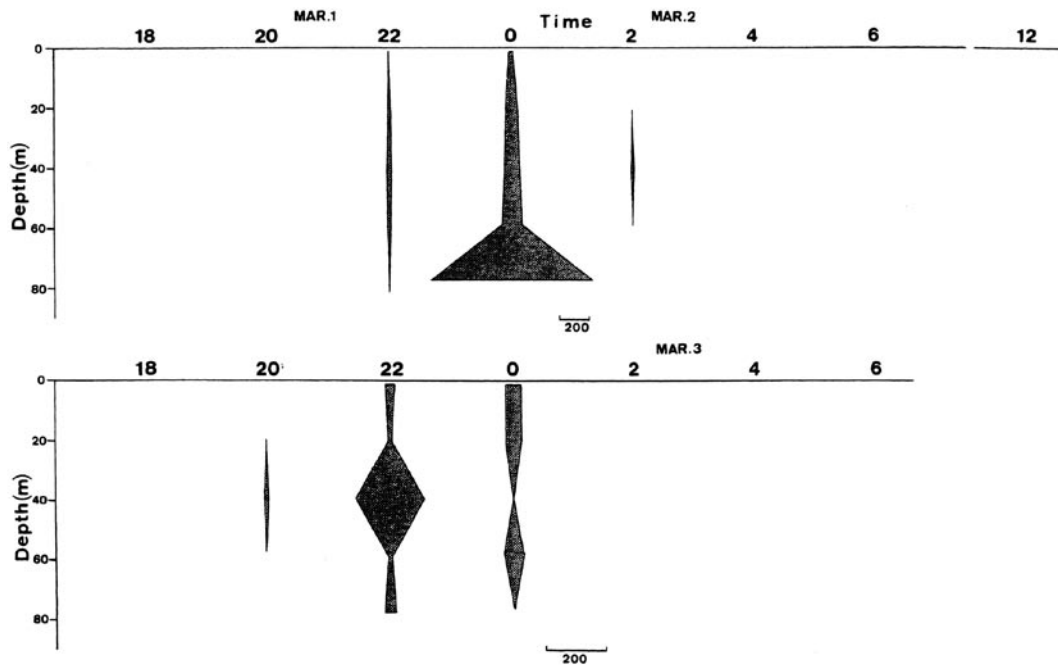


Fig. 57. Vertical distribution of the unfertilized and disintegrating eggs of Japanese sardine sampled by horizontal tows every two hours from 18:00, March 1 to 06:00, March 3. Egg numbers were calculated per 100 m<sup>3</sup> filtered water volume. Scale bars indicate 200 individuals.

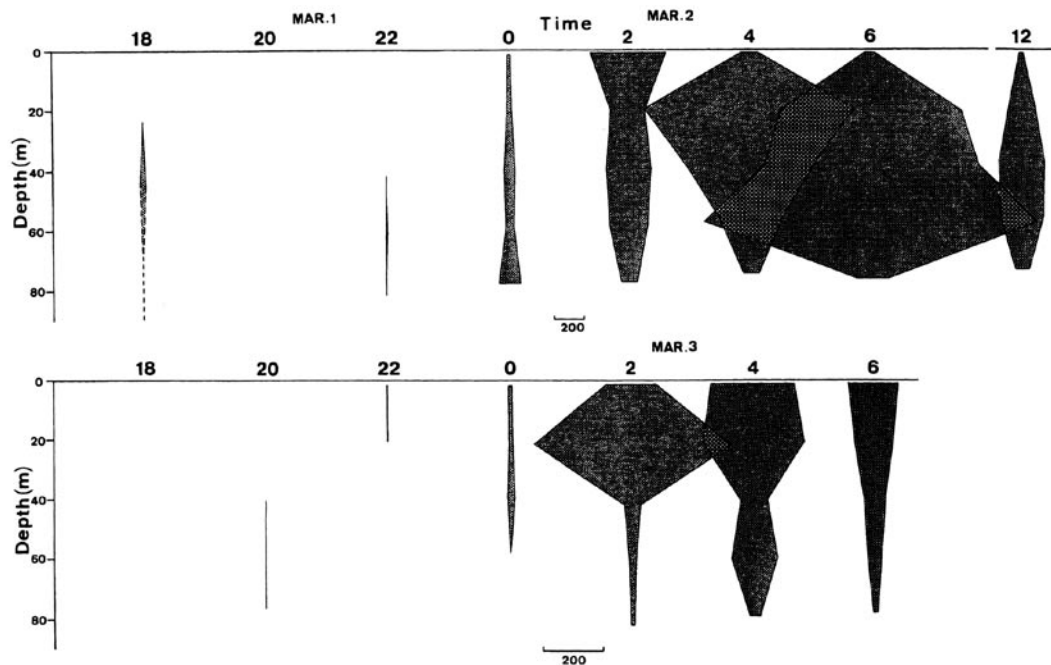


Fig. 58. Vertical distribution of A stage eggs of Japanese sardine sampled by horizontal tows every two hours from 18:00, March 1 to 06:00, March 3. Egg numbers were calculated per 100 m<sup>3</sup> filtered water volume. Scale bars indicate 200 individuals.

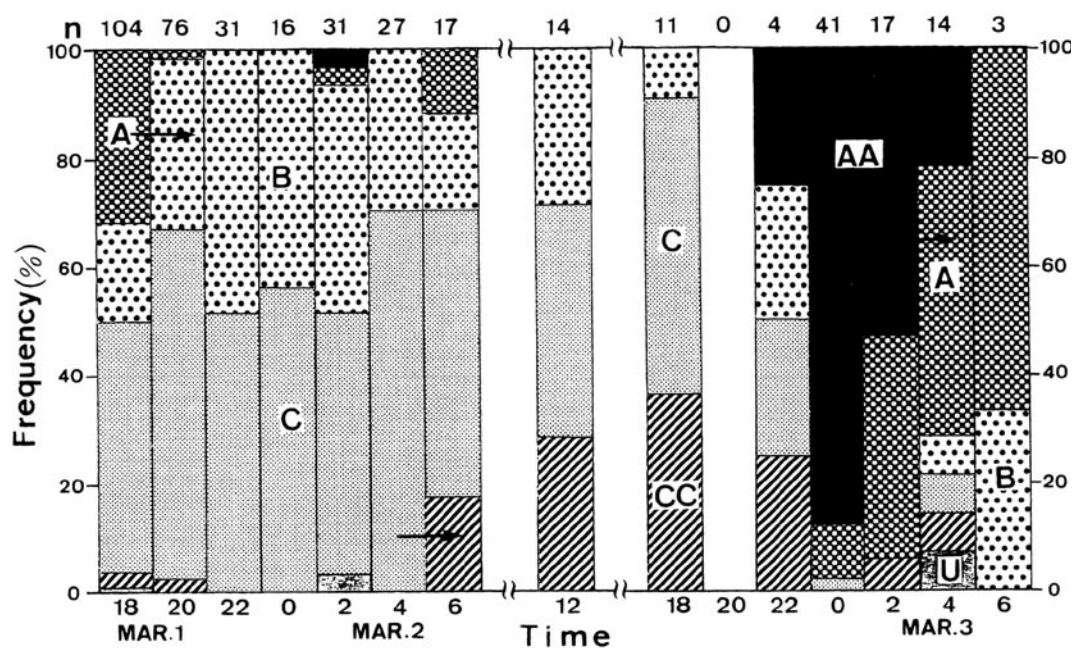


Fig. 59. Frequency (%) of respective stages of Japanese anchovy eggs sampled by intermittent vertical tows. AA (from fertilization to cleavage), A (to attainment of blastoderm to 1/2 of yolk length), B (to detaching of caudal end from yolk), C (to attainment of caudal length to 1/2 of yolk length) and Cc (to hatching) indicate the developmental stages. U indicates undefined ones. Arrows show the transformation of egg stage. The number above each bar shows egg number collected per haul.

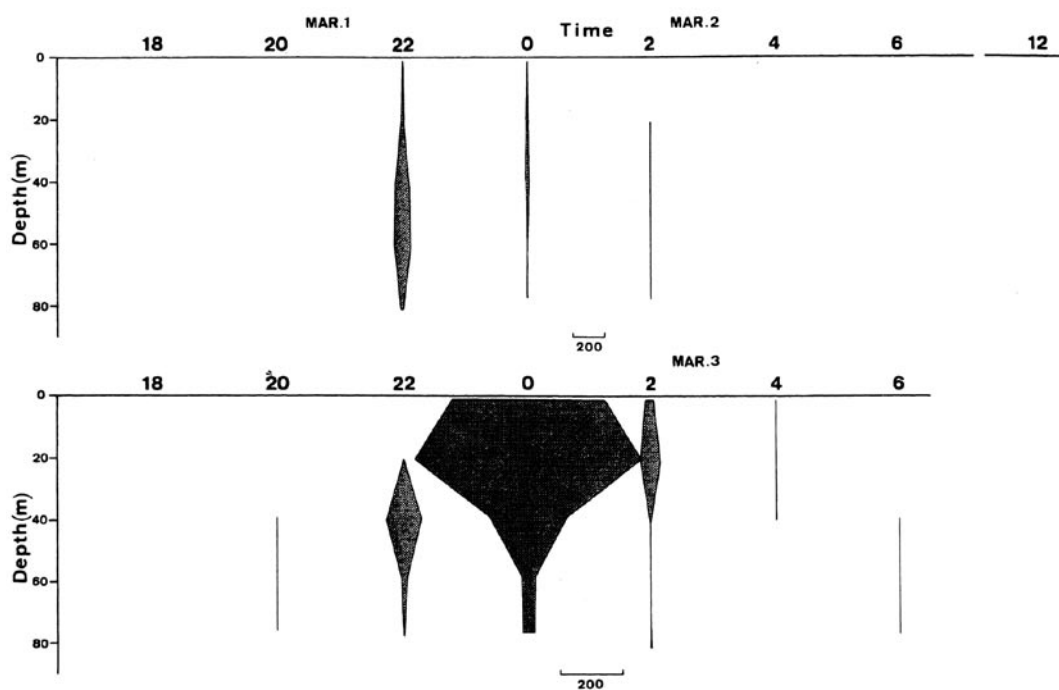


Fig. 60. Vertical distribution of AA stage eggs of Japanese anchovy by horizontal tows sampled every two hours from 18:00, March 1 to 06:00, March 3. Egg numbers were calculated per 100 m<sup>3</sup> filtered water volume. Scale bars indicate 200 individuals.

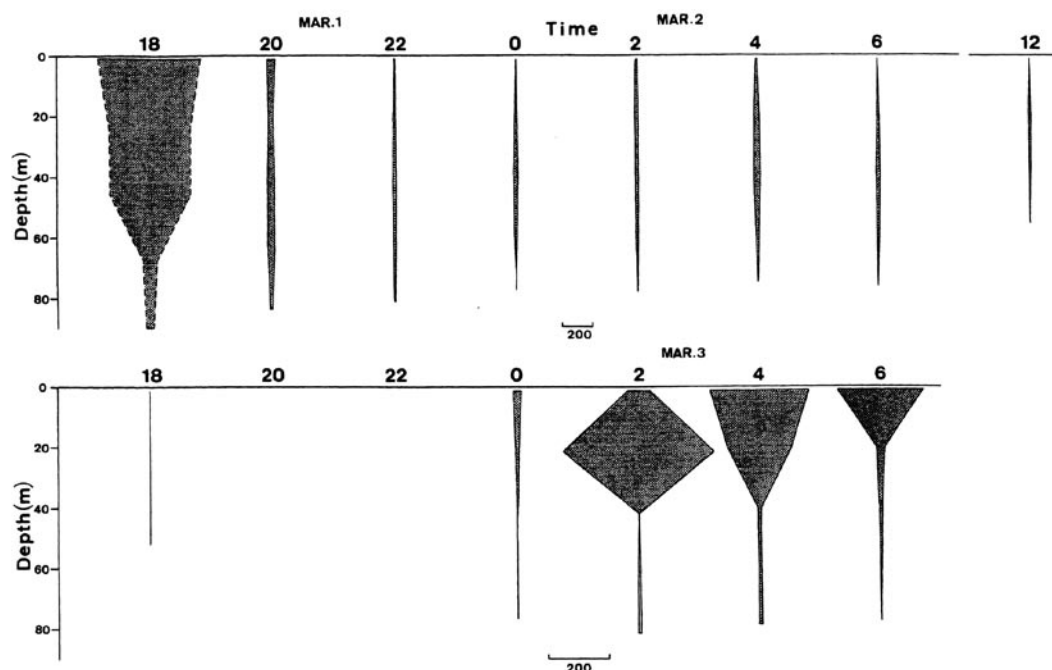


Fig. 61. Vertical distribution of A stage eggs of Japanese anchovy by horizontal tows sampled every two hours from 18:00, March 1 to 06:00, March 3. Dotted lines at 18:00, March 1, speculated values because of revolution miss of flow meters. Egg numbers were calculated per  $100\text{ m}^3$  filtered water volume. Scale bars indicate 200 individuals.

Fig. 61 は A 卵の垂直分布を示している。3月2日には18時に発育の進んだ A 卵が採集されたが、その後は非常に少なかった。3日には00時に表層で少しみられた後、02時には20 m 付近で多く採集された。その後04時には表層から20 m で多く、06時には表層のみで多く採集された。

### 考 察

マイワシの AA 卵とは、海中に放出されてから囲卵腔が形成されるまでの僅か数十分（第3章第4節）の間の卵であるため、纏まって採集されることは極めて少ない。Nakai (1962a) は囲卵腔のない未受精卵と考えた卵を395,910粒の採集卵中に7粒のみ見出している。今回の調査において、このような AA 卵が水深40 m と60 m で比較的多く採集されたことから、その付近の水深帯が産卵水深であると判断される。1993年3月13日と14日に天草西沖で刺網採集を行ったところ、この水深付近で産卵直後や産卵直前の親魚が多く採集された（第3章第1節）。その調査では、産卵時刻（伊東ら、1954；松浦、1992；森本、1993；第3章第2節）と考えられる20～20時30分まで1反の刺網（目合48 mm, 全長50 m, 網幅10 m）を水深35～40 m に

沈下させた。網幅が10 m であるから刺網の網地は35～50 m の範囲にあったことになる。その結果13日には143個体、14日には250個体の親魚が採集された。13日に採集された雌個体のうち、24.4%が卵巣中に産卵直前の抱水卵や産卵直後の排卵後濾胞を持っていた。14日についても16.7%の個体がこれらの卵や排卵後濾胞を持っていた。すなわち、35～50 m の水深は産卵水深に合致していたものと考えられる。

前述のように、マイワシの産卵水深について西村 (1960) は20～23 m, 伊東 (1961) は最上層は表層から中層 (30～50 m) にあると推定した。今回の結果によってマイワシの産卵水深が中層 (40～60 m) にあることが明らかとなった。また、青木、村山 (1991) は1990年3月の薩南海域におけるマイワシの魚探記録像は10～30 m 層を中心に現れ、昼夜による明瞭な分布層の変化は認められなかったと報告している。今回のネット曳網中の魚探記録像では、魚影は表層から50～60 m 付近までみられた。従って、深い層に分布する魚群がマイワシの産卵群である可能性が高いと思われる。

AA 卵は、3月1日22時、2日20時、22時、3日00時の他にもごく僅かながら殆どの時間帯で採集された (Fig. 56)。マイワシの産卵は極めて短時間に纏まって

行われるといわれている(森本, 1993)。従って、これらの卵は実際の産卵時間帯(20~22時頃)に産卵されたものではなく、それらに続く発育段階の卵も採集されなかったことから、正常に産卵された受精卵ではないものと思われる(AA卵のうち36.7%が20~22時以外で採集された)。前述のように、あるいは雌の体内に産卵されずに残留していた卵が時として零れ出すといったことがあるのかもしれない(第3章第2節)。

マイワシの未受精卵が崩壊したと思われる卵は3月2日00時の水深80 m付近で極めて多く採集された。1日22時に水深40 m付近を中心に産卵が行われていることから、産卵後速やかに沈下したのではないかと考えられる。Iseki and Kiyomoto (1997)はカタクチイワシの死卵が底層に極めて多いと報告している。第3章第4節ではマイワシの人工受精を行い、未受精崩壊卵が容器の底に沈下することを観察している。2日22時には40 m付近でこのような卵がかなり多く採集された。AA卵もこの時刻にこの層で比較的多く採集されていることから、ちょうど産卵直後の様子を捉えたものと思われる。このような発育能力のない崩壊卵が多量に採集されたことはこの観察例以外には報告されていない。また、薩南海域以外(九州西海域, 日本海西部海域)ではこのような卵は観察されていない(松岡, 未発表)。黒田(1991b)によると、マイワシ資源の高水準は1980年と1981年の卓越年級群によって維持されていたという。マイワシの寿命について、Tokai Reg. Fish. Res. Lab. (1960)によると、鱗による年令査定では、高齢魚としては8歳のものが僅かにみられるという。萱野ら(1998)は、キジハタの高齢魚の卵は若齢魚のものに比べて小さく、ふ化仔魚の奇形率も高かったと報告している。一般に高齢魚の卵質は良くないものと考えられるが、上記の未受精崩壊卵と思われるものはかなり高齢な魚によってもたらされたものではないかと推定される。マイワシが減少した後の産卵調査の結果、卵自体が少なくなると共に、このような未受精崩壊卵と思われる卵もみられなくなった(松岡, 未発表)。

A卵は3月2日の早朝には水深20~60 mに多く、3日早朝には表層から20 m付近で多く採集された。A卵だけでなくB卵, C卵についても同様の傾向があった。小西(1980)は潮岬から薩南海域を調査した結果、マイワシ卵は表層に極めて多く分布し、50 m以深では少ないと報告している。今回の結果ではA卵が水深60 m付近で大量に採集され、小西(1980)の結果とはやや異なっている。また、3月2日早朝と3日早朝のA卵の分布水深はかなり違いがある。このような卵の分布水深の相違は調査日における海洋環

境によるものと思われる。田中(1993)はマイワシの発生初期と中期卵の比重は海水より小さく、浮上速度は1~2 mm/secと報告している。すなわち、海洋環境が安定した状態では卵は表層に浮上するが、不安定な場合には60 m以深にも分布するものと考えられる。

カタクチイワシのAA卵は表層から水深80 mまでみられたが、最も多く採集されたのは表層と20 mであった。従って、この調査時の本種の産卵中心は0~20 mと考えられる。前述のように、カタクチイワシの産卵水深について中田, 今井(1981)は水深20 m付近, 桑原, 鈴木(1984)は50 m前後と報告している。今回の結果はこれらの報告より更に浅い層で産卵が行われたことを示している。本調査においては、マイワシの産卵水深は40~60 mであり、カタクチイワシよりかなり深い層で産卵が行われていた。第3章第2節の観察では、マイワシとカタクチイワシがごく近接して存在する場合には産卵時刻が異なっていた。本調査の鉛直曳網の結果でも、マイワシAA卵は22時に、カタクチイワシAA卵は22~04時に採集されており、産卵時刻にずれが認められた。本節の多層同時水平曳網の結果から両種は産卵水深も異にしている例が示された。産卵時刻と産卵水深を異にすることによって、同種の卵が纏まって分布し、後の群れの形成に役立つのではないかと考えられる。本観察例は2晩の産卵調査結果によるものであり、例数が少ないために確定的な結論に至っていない。今後更に知見の充実が望まれる。

#### 第4節 薩南海域における未受精卵の出現

マイワシの人工受精(第2章第1節)の際に、いくつかの卵は囲卵腔や胚盤を形成するが、その後発生が止まってしまうものがみられた。ある種の真骨魚類、例えばサケ科やコイ科などの卵は真水に触れることで簡単に付活されるために、上記のマイワシ卵が実際に受精したかどうかは疑わしかった。これと関連して、Nakai (1962a)は単純に卵径と囲卵腔の広さに基づいて受精卵と未受精卵を識別した。この基準によってネット採集した卵を検討した結果、自然産卵においては殆ど100%の卵が受精可能であると示唆した。このようにマイワシの未受精卵の形態については更に正確な情報が要求されている。この知見は産卵調査によって総受精卵数を概算するために利用することが可能である。

本節は未受精卵と受精卵の形態学的変化を時系列的に明らかにしたものである。この結果に基づいて、薩南海域の自然産卵における未受精卵の存在の可能性について論議した。なお、本研究の一部は、Matsuoka

and Konishi (1996) によって報告されている。

### 試料と方法

親魚は第3章第1節に記した方法で採集し、人工受精実験に供された。

4個体の吸水卵を持つ雌と4個体の成熟した雄を用い、5回の実験を行った。それぞれの実験において約1,000個の搾出卵を用い、2つのグループに分けた。1つのグループは直接海水に入れ（非媒精群）、他のグループは乾導法により媒精させた（媒精群）。卵は直径15 cmのシャーレまたは1ℓビーカーに入れ、17.2~17.8℃で培養した。いくつかの卵を定期的に採取し、実体顕微鏡で観察し、写真撮影を行った後、10%海水ホルマリンで固定した。産卵調査の後、これらの固定卵を実験室で再度観察した。

### 結 果

雌親魚から搾出された直後の卵はほぼ球形で海水表面に浮遊していた。明瞭な囀卵腔は認められなかった（Fig. 62A）。いくらかの卵は若干歪み、球形ではなかった。搾出後20分以内にこれらの異常卵は容器の底に沈み、内部構造は顕著に崩壊した（Fig. 62B）。搾出後15分で非媒精群と媒精群の正常な形をした卵は狭いが明瞭な囀卵腔を形成し始めた（Fig. 62C）。搾出後約30分で囀卵腔は外側に広がり、非媒精群（Fig. 62D）および媒精群とも動物極に胚盤が形成された。

Fig. 62Eは搾出後1.15時間の充分に発達した囀卵腔と明瞭な胚盤を持った非媒精群の卵を示している。また、これらより狭い囀卵腔と不明瞭な胚盤を持った卵も認められた。

搾出後1.5時間以降における非媒精群の卵の胚盤は奇妙な凹凸状態となり、不規則に分裂した細胞または泡状態のものを含んでいるように観察された（Fig. 62F）。この凹凸状態はホルマリン固定するとかなり失われた（Fig. 62G）。更に観察すると、非媒精群の凹凸した胚盤と卵黄はしばらくして崩壊し、卵は搾出後12時間以内に容器の底に沈んだ。胚盤と卵黄は卵の中でばらばらになり、卵は白濁した状態となった（Fig. 62H）。

受精卵は第2章第1節で示したように正常に卵割し、胚体形成を経て（Fig. 62I, J）ふ化した。Fig. 62Kは媒精しても受精せず、後に崩壊した卵を示しており、これらは全て容器の底に沈んだ。外観上の崩壊の程度は様々であるが、非媒精群の未受精卵でも同様の経過をたどった。崩壊の最後のステージでは卵膜が

破れ、内容物が漏れ出した。

未受精卵（Fig. 63, 1~13）と受精卵（Fig. 63, 14~18）の構造の変化をFig. 63に模式図で示している。未受精卵には、崩壊型（Fig. 63, 1~3）、狭囀卵腔型（Fig. 63, 4~8）および正常囀卵腔型（Fig. 63, 9~13）の3タイプがあり、全ての実験において最後は崩壊した。未受精卵の正常囀卵腔型（Fig. 63, 10）は卵割が起きるまでは受精卵（Fig. 63, 15）と外観上同じであった。

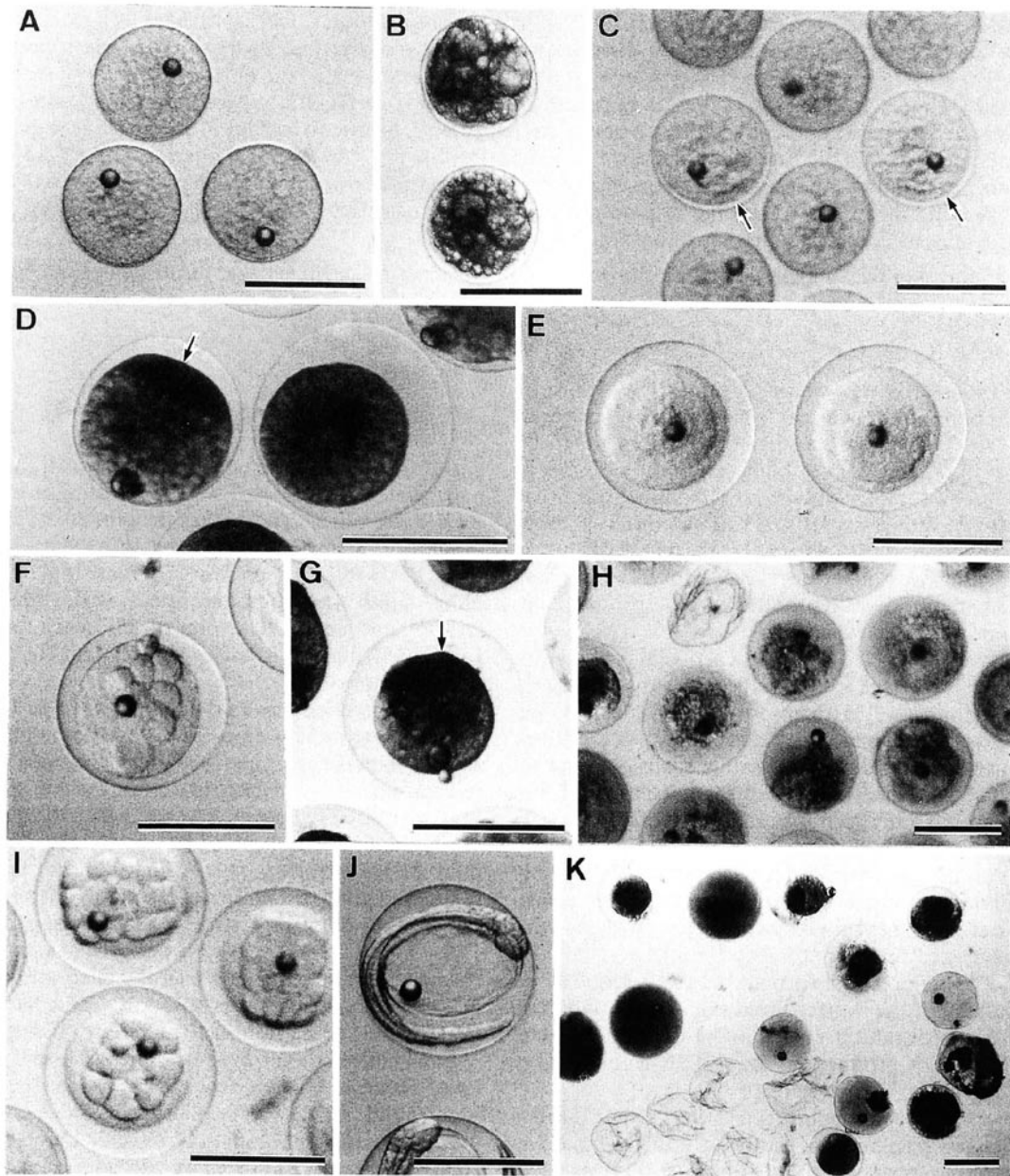
プランクトンネットで採集した天然卵を検討したところ、一部の卵は前述の未受精崩壊卵と同様の形態学的特徴を有していた。例えば、Fig. 64Aは油球を除く大半の内容物がない崩壊卵を示し、Fig. 64Bはかなり多くの内容物を持った崩壊卵を示している。これらの卵は水深40 mでの水平ネット曳網で採集されたもので、正常卵を含めた総マイワシ卵の55%を占めた。崩壊卵と正常卵の垂直分布をFig. 65に示した。崩壊卵は水面下、水深20 m, 60 m, 80 mでは明らかに水深40 mより少なかった。

### 考 察

Miller (1952)によると、カルフォルニアマイワシの未受精卵は海水中で3時間培養しても囀卵腔を形成しなかったという。その後媒精したところ、1個の卵のみが受精し、囀卵腔を形成した。一方、本研究における日本産マイワシの観察では、未受精卵はサケ科やコイ科魚類（長浜, 1991; 鈴木, 1991）と同じく媒精しなくても海水に触れることで付活され、明瞭な囀卵腔と胚盤を形成することが明らかとなった。カルフォルニアマイワシ（Miller, 1952）の実験では、囀卵腔の形成が真に受精によるものかどうかは明らかではない。長浜（1991）は魚卵が正常に受精したかどうかを確かめるには卵割を指標にすべきであると指摘している。

今回の実験では3タイプの未受精卵の径時的形態変化が観察された。これら3タイプの未受精卵は卵の成熟状態の僅かな違いによって出現するのかもしれない。今回は媒精群の受精率がかなり低かったため、媒精群および非媒精群とも3タイプの未受精卵が認められた。このような受精率の低さは、親魚採集後3~4時間後に人工受精を行ったためかもしれない。一方、Nakai (1962a)は採集後5~6時間の間は卵と精子の受精能力があると報告している。

マイワシの天然卵に関して、Nakai (1962a)は1936~1943年間に計676定点でネット採集した395,910個のうち未受精卵は僅かに7個であったと報告している。彼は囀卵腔がないかあるいは非常に狭い球形の卵を未



**Fig. 62.** Unfertilized (A-H, K) and artificially fertilized (I, J) eggs of Japanese sardine. A: immediately after stripping out. B: distorted and disintegrated eggs (20 min after stripping out). C: initial formation of perivitelline space (arrows) (15 min). D: initial formation of blastodisc (arrow) (32 min, formalin-fixed eggs). E: formation of fully developed perivitelline space (1.15 hour). F: irregularly cleft surface of blastodisc (1.65 hour). G: slightly roughened surface (arrow) of blastodisc (3.25 hour, formalin-fixed egg). H: disintegrated and sunk eggs with cloudy appearance (11.73 hour). I: 8 and 16-cell stage eggs (1.58 hour). J: C stage egg (40.67 hour). K: various types and stages of disintegrated eggs (11.58 hour). Scale bars indicate 1 mm.

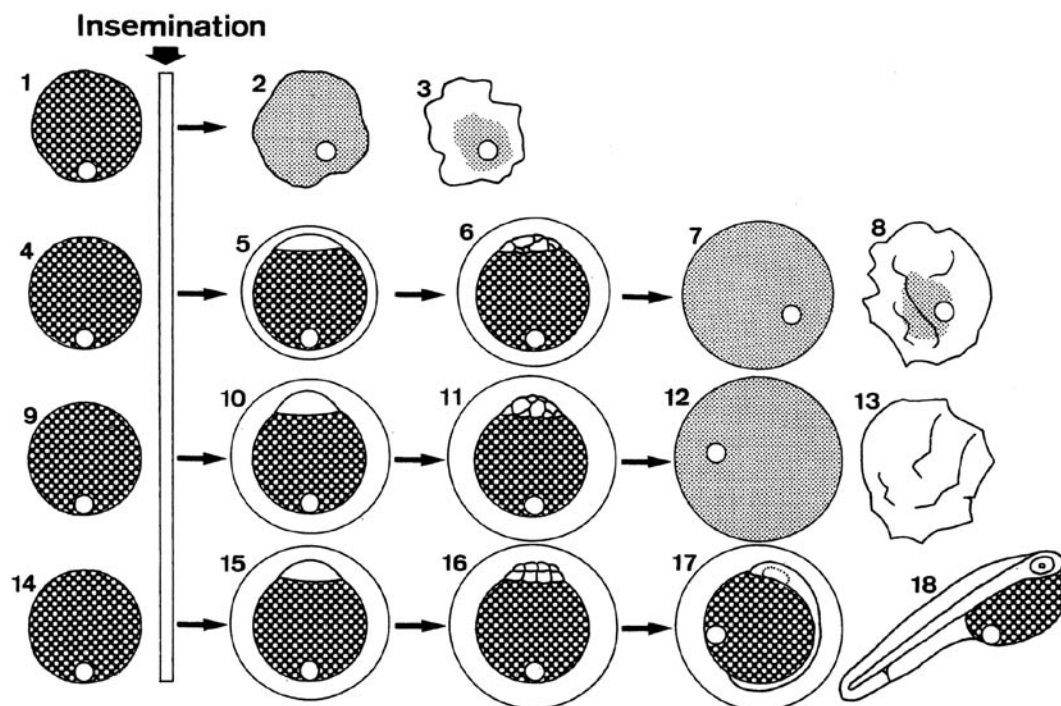


Fig. 63. Schematic illustrations of morphological changes with time in three types of unfertilized eggs (1-13) and artificially fertilized eggs (14-18) of Japanese sardine. 1-3: unfertilized (distorted type). 4-8: unfertilized (narrow perivitelline-space type). 9-13: unfertilized (normal perivitelline-space type). 14-18: fertilized and developing.

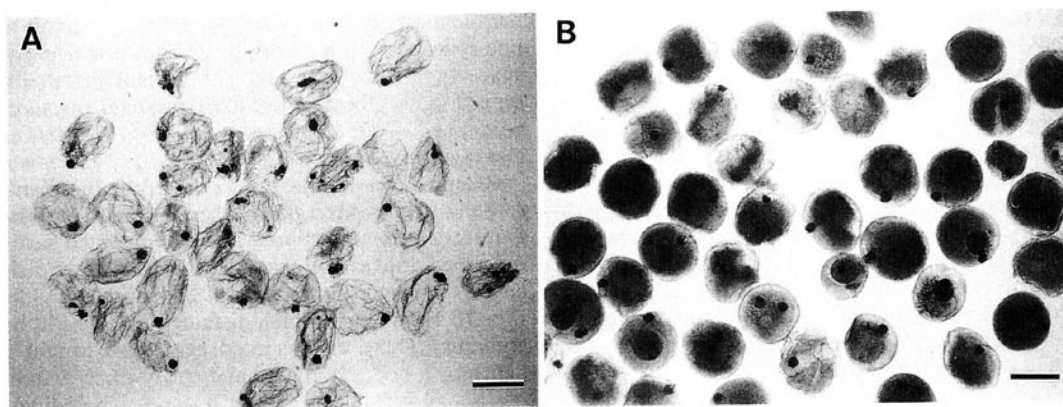


Fig. 64. Anomalous wild eggs of Japanese sardine collected in natural spawning area. A: disintegrated eggs having little contents except for the oil globule. B: eggs which disintegrate yet still have their contents. Scale bars indicate 1 mm.

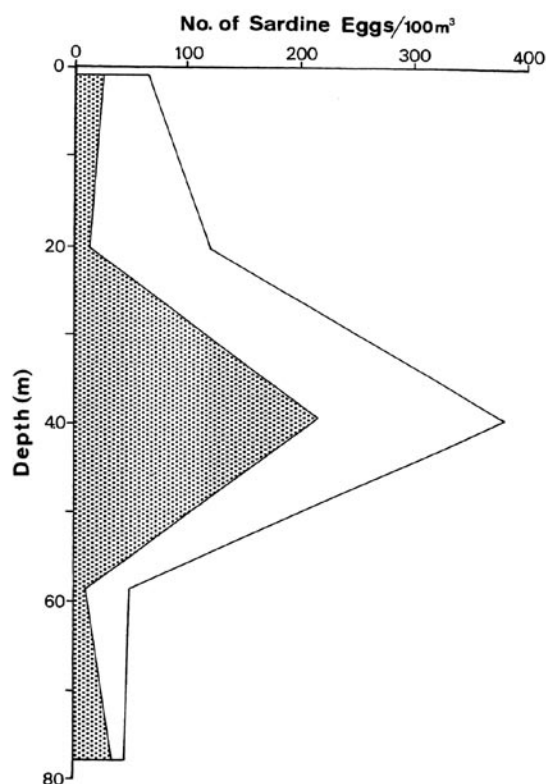


Fig. 65. Vertical distribution of disintegrated anomalous wild eggs and normal ones of Japanese sardine. Stippled area, anomalous eggs. Open area, normal eggs.

受精卵と判断した。その結果、天然海域における産卵では殆ど100%近い卵が受精すると考えた。彼は表層曳網によって卵を採集したために、中層（40～60 m）で産卵された受精卵や沈下傾向にある未受精崩壊卵が採集されなかった可能性がある。Fig. 65に示したように、薩南海域における崩壊卵の垂直分布結果では、これらは表層ではごく少なく、水深40 mで多く採集された。このような卵（Fig. 64A, B）は、形態的に Fig. 62K および Fig. 63に示した非媒精群の未受精崩壊卵と非常によく似ていた。西村（1958）は卵割期から胚口閉鎖期までの卵はネット採集のような機械的刺激によりダメージを受けやすいことを示唆した。しかし、Fig. 64A, Bに示した卵は単に機械的にダメージを受けた受精卵とは思われなかった。何故なら、これらの卵は卵割細胞を含んでおらず、卵内容物量や卵膜の崩壊状態は卵によりかなり変異していたからである。Fig. 62K および Fig. 64に似た破裂した卵膜や白濁した卵は薩南海域の産卵調査ではしばしば採集される。以上のことから、Fig. 64 A, Bに示した崩壊卵の大部分は未受精卵であり、薩南海域の産卵場では未受精卵

が比較的多く存在するものと思われる。

産卵調査によって総産卵量を推定する際の1つの重要な問題は、未受精卵の正常囲卵腔型と受精卵とは卵割が始まるまでは識別できないという点である。このことは推定された総産卵量の中にいくらかの未受精卵が混入する可能性を示している。この点に関して、未受精卵の量的評価のために今回行ったより深い層や広い範囲における採集調査が必要であろう。

人工産卵誘発や仔魚飼育における最近の進歩の結果、仔魚の生残にとって卵質が重要な役割を持つことが明らかとなってきた。Kjorsvik *et al.*, (1990) は卵の染色体異常が太平洋マダラ *Gadus morhua* の卵質評価の基準となることを示した。また、マイワシにおいては吸水卵の初期発達にとって必須な化学成分は採集親魚群によって変化するという（Morimoto, 1996）。これらの知見から、天然海域で産卵された卵の中にも生存不可能な卵が多く存在することが示唆され、その要因は恐らく雌親魚の栄養状態に起因するものと推定される。今回見出されたマイワシの未受精卵と思われるものは、精子の侵入に失敗したか発育の可能性のない低卵質のものである可能性がある。マイワシの資源変動機構を解明するためには、海中で産卵される卵の質について更に研究する必要がある。

#### 第5節 採集卵数の短期的および定点間の変動

卵数法は、産卵調査（卵・仔稚魚の分布様式や分布量を知るための調査）の結果から総産卵量を推定し、さらに親魚資源量を推定する方法である（渡部, 1983）。しかし、プランクトンネットによる卵・仔魚の採集量は短時間内の反復採集においてもかなり変動が大きく、その信頼性についてこれまでも問題にされてきた（千田ら, 1956；伊東, 1958；上野, 1983）。また、定型的な産卵調査は月に1回行われることが多く、産卵期間中に1日、数日、または1週間程度の単位で採集卵数がどのように変化するかについては殆ど知見がない。採集卵数がこれらの単位で変動する場合には、産卵調査日の違いによって総産卵量の計算結果が大きく影響されることになる。また、対象生物の不均一分布が採集量変動に強く影響すると推定されているが（伊東, 1958）、近接した地点における採集卵数の違いについて調べられた例はマイワシについては殆どない。近接した地点間で採集卵数が大きく異なるとすれば、定点の位置選択も総産卵量の推定値に強く影響すると考えられる。

第2章第4節では西海区水産研究所に近い海域でマイワシ卵が比較的容易にかなり多数採集されることを述べた。そこで、本節では、2マイル間隔に配置した



9 定点において1時間～1週間程度の単位でネット曳網を繰り返し、マイワシ採集卵数がどの程度変動するのかを明らかにしようとした。なお、本研究の一部は、松岡 (1996) によって報告されている。

### 試料と方法

小型漁船 (7.4トン) を用船し、プランクトンネット曳網によってマイワシ卵・仔魚を採集した。1988年には3月14, 19および28日に Fig. 4に示した9 定点において、口径57 cm のネットの5分間表層水平曳網 (速度約2.3ノット) を行った。採集時刻はほぼ08時30分から12時30分の間であった。

1989年には3月13, 15, 17, 20, 22, 25, 27日に、同じ9 定点において改良型ノルパックネット (口径45 cm) の海底上3 m から表面までの鉛直曳網を行った。各定点における水深は60～79 m であり、採集時刻はほぼ11時30分から15時30分の間であった。

1990年には、同一定点において夜間の連続採集を行った。3月17～18日に定点⑤において19～05時まで1時間おきに改良型ノルパックネットの鉛直曳網を行った。また、3月25～26日に定点①において18～05時まで1時間おきに同ネットの鉛直曳網を各2回行った。

なお、濾水計は1989年および1990年の改良型ノルパックネットにのみ装着した。従って、卵・仔魚の採集数は1988年には1曳網当たり、1989年および1990年には濾水量100 m<sup>3</sup>当たりで表した。

採集物は、曳網後直ちに10 % 海水ホルマリンで固

定して研究室に持ち帰った後、マイワシ卵・仔魚を選別し、計数した。卵の発育段階は中井 (1962a, b) に従い、A, B, C の各ステージに分けた。

### 結 果

1988年には3日間の採集を行い、最多の3月14日で9 定点の合計卵数 (各1曳網当たり) 4,655粒、最少の19日で2,259粒と約2倍の差があった。Cステージの卵は14日には僅か7粒しか採集されず、28日に比較的多く採集された。14日の表面水温は3日間中最も高く (16.9～17.3℃), Cステージの卵は採集前に殆どふ化していた可能性がある。一方、採集仔魚数は14日に305個体、19日に642個体、28日に1,928個体と後の採集日ほど多く採集された。14日と28日では約6.2倍の差があった (Fig. 66)。

採集卵数を各定点別にみると、14日は定点①で最も多く (1,472粒)、定点⑨で最も少なく (126粒)、約11.7倍の差があった。定点②から⑧は233～538粒であった。19日には定点⑥で最も多く (585粒)、定点③で最も少なく (36粒)、約16.3倍の差があった。定点③の他に、定点②および④でも採集卵数は少なかった。28日には定点②で最も多く (1,368粒)、定点⑦で最も少なく (67粒)、その差は約20.4倍であった。定点②の他に定点①でも採集数は多かった (Fig. 67)。

1989年には2～3日おきに7日間採集を行った結果、前の3日間で採集卵数が多く (3月13, 15, 17日は濾水量100 m<sup>3</sup>当たり6,195～9,781粒)、後の4日間

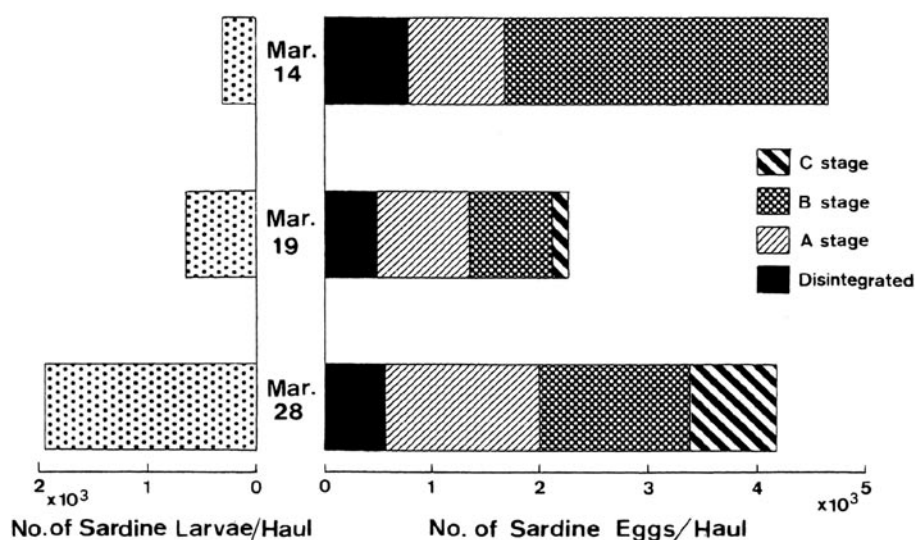


Fig. 66. Total number of Japanese sardine eggs and larvae collected at nine stations in three days in March, 1988.

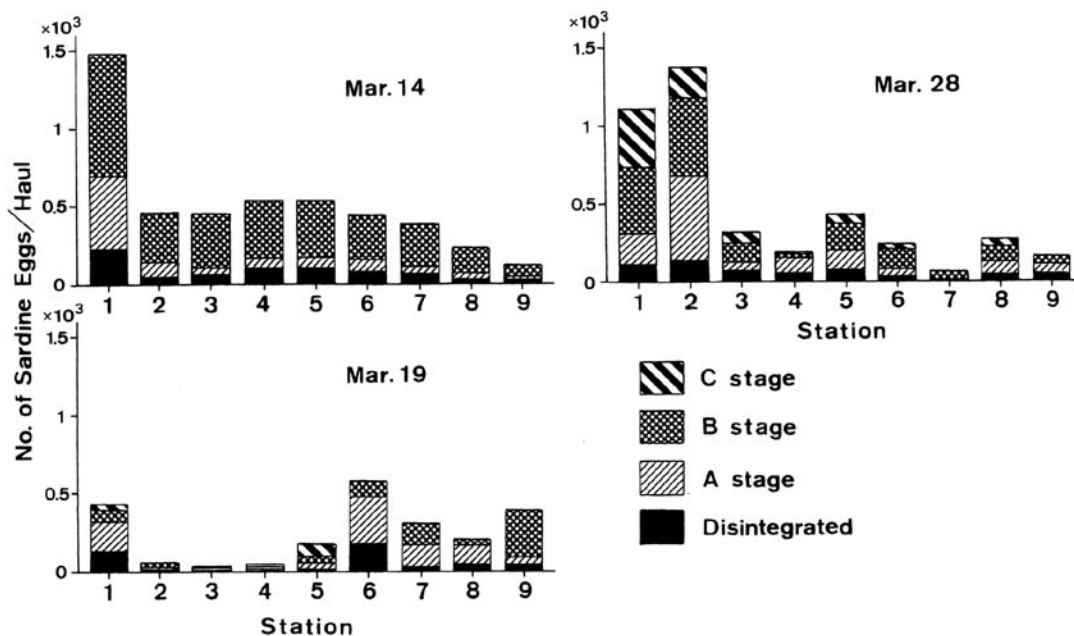


Fig. 67. Individual number of Japanese sardine eggs collected at nine stations in three days in March, 1988.

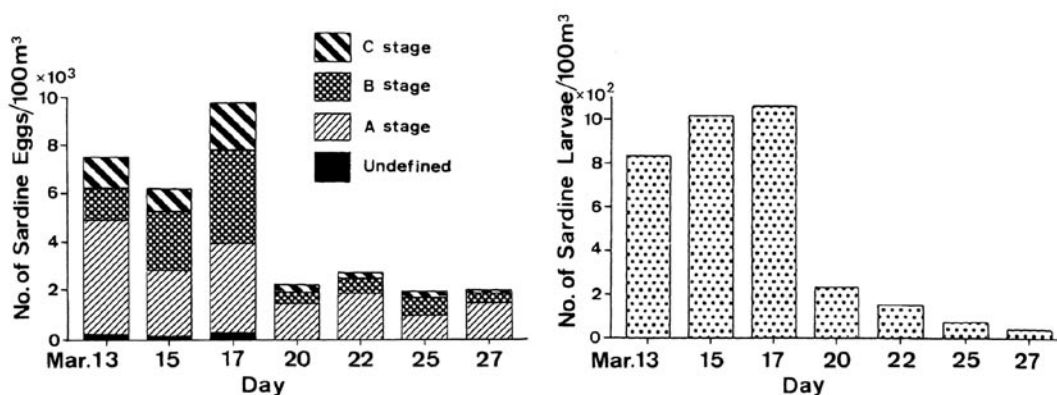


Fig. 68. Total number of Japanese sardine eggs and larvae collected at nine stations in seven days in March, 1989.

では少ない傾向が認められた (20, 22, 25, 27日は1,919~2,704粒)。最多の17日と最少の25日では約5.1倍の差があった。仔魚についてもほぼ同様の傾向が認められ, 13, 15, 17日は833~1,060個体, 20, 22, 25, 27日は40~232個体であった。最多の17日と最少の27日では約26.3倍の差があった (Fig. 68)。

採集卵数を定点別にみると, 13日は定点⑧で最も多く (2,536粒), 定点①で最も少なく (306粒), 約8.3倍の差があった。定点④および⑥では比較的多く, 1,000粒以上採集された。15日は特に顕著に採集卵数

の多い定点はなかったが, その中で定点⑤で最も多く (995粒), 定点①で最も少なく (126粒), 約7.9倍の差があった。17日は定点① (2,222粒) と② (1,921粒) で多く採集され, 定点⑨で最も少なかった (318粒)。定点①と⑨では約7倍の差があった。20日は最多の定点② (363粒) と最少の定点⑥ (44粒) の間に約8.3倍の差があった。その他の定点では111~356粒であった。22日は定点① (727粒) と② (519粒) で多く, 最多の定点①と最少の定点④ (134粒) の間に約5.4倍の差があった。25日は最多の定点① (587粒) と最少の定点

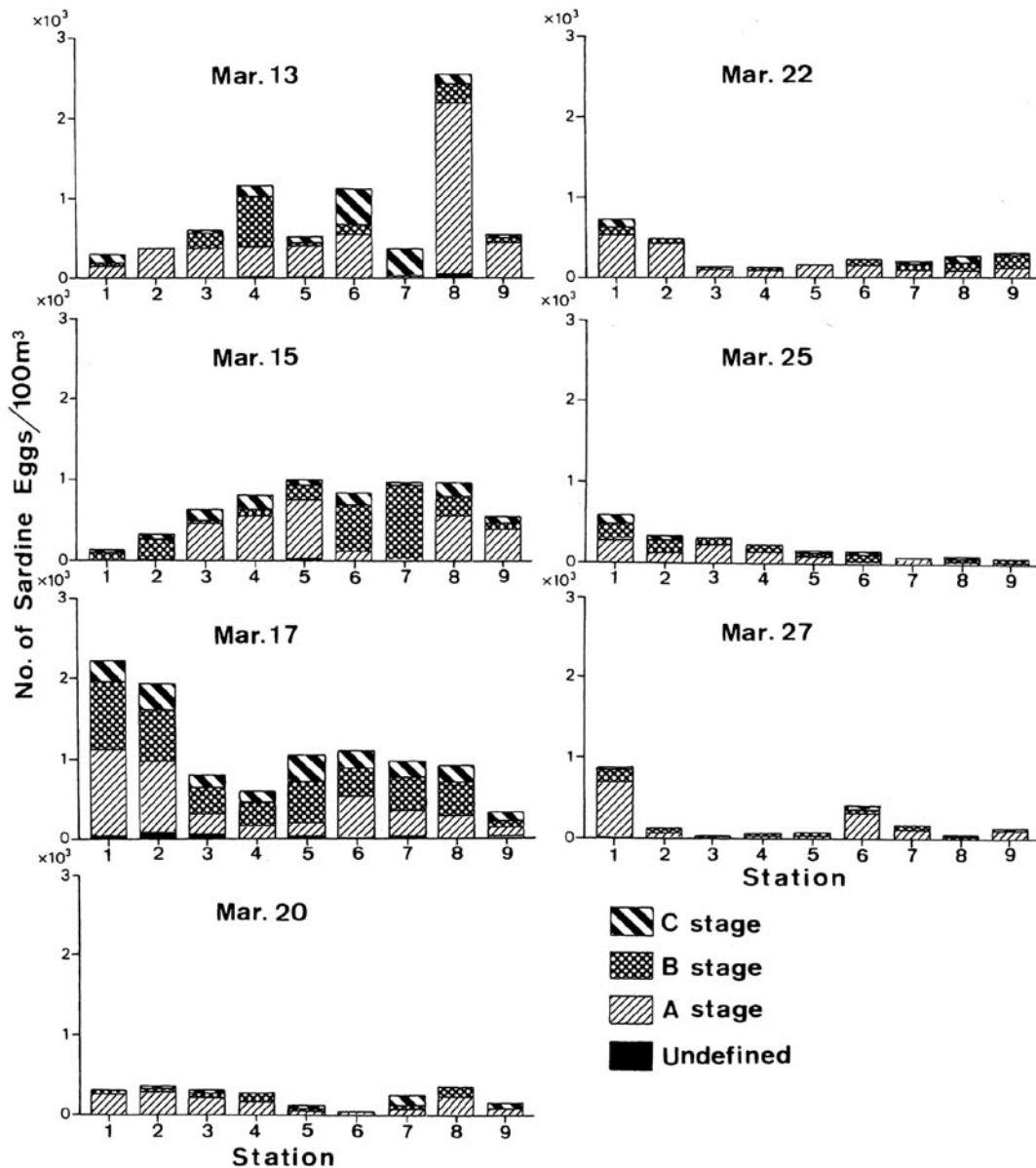


Fig. 69. Individual number of Japanese sardine eggs collected at nine stations in seven days in March, 1989.

⑦ (61粒) の間に約9.6倍の差があった。その他の定点では76~331粒であった。27日は定点① (879粒) と⑥ (419粒) で多く、他の定点では171粒以下と極めて少なかった。最多の定点①と最少の定点③ (26粒) の間に約33.8倍の差があった (Fig. 69)。

1990年には同一定点において夜間の1時間おき連続採集を行った結果、3月17~18日には00時に最も多く (濾水量100 m<sup>3</sup>当たり344粒)、04時に最も少なく (148粒)、約2.3倍の差があった (Fig. 70)。25~26日には採集卵数が少なかったため各2回の曳網を行った。その

結果、18時に最も多く (72粒)、05時に最も少なく (11粒)、約6.6倍の差があった (Fig. 71)。何れの場合も、夜半以降Cステージの卵が減少する傾向にあったが、これはふ化によるものと考えられる。また、マイワシの産卵は前夜半に行われることが知られているが (例えば、森本、1993: 第3章第2節)、産卵直後である卵膜扛挙前の卵や卵割初期の卵は全く採集されなかった。

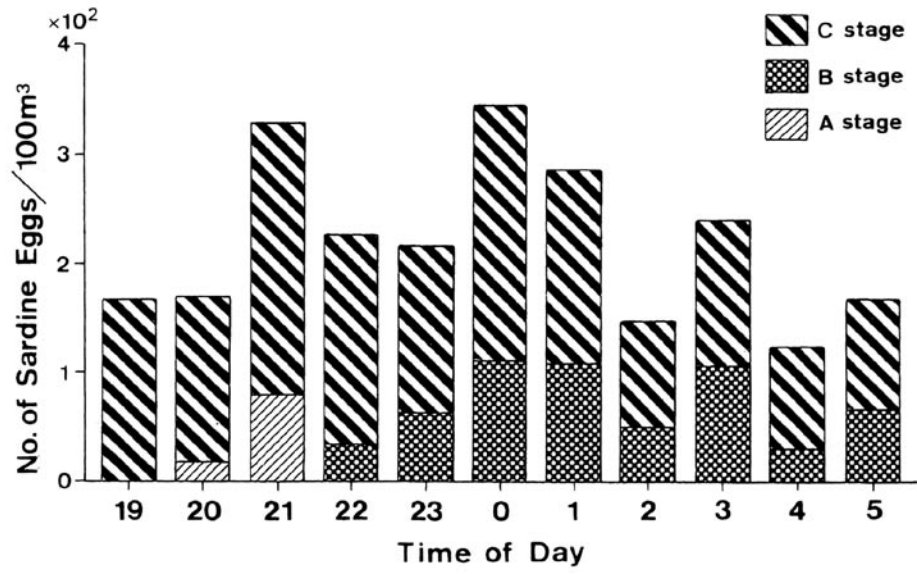


Fig. 70. Number of Japanese sardine eggs collected at station ⑤ from 19:00 to 05:00 in 17-18 March, 1990.

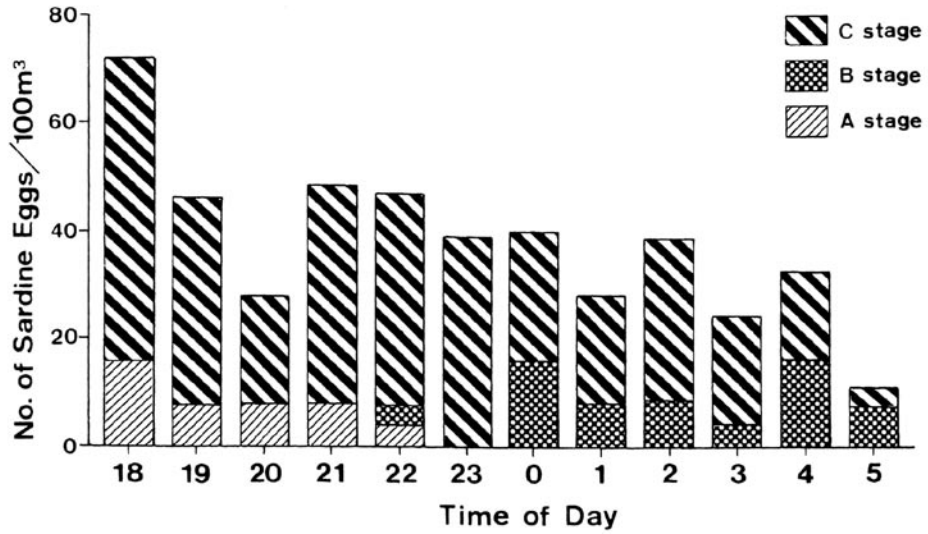


Fig. 71. Number of Japanese sardine eggs collected at station ① from 18:00 to 05:00 in 25-26 March, 1990.

## 考 察

1988年および1989年の昼間の調査では、殆どの場合 A, B, C の 3 ステージの卵が採集された。この内、A ステージ (Ab-c) の卵は前日の夜に産卵されたものと考えられる。ところが、1990年の定点⑤および①における夜間の 1 時間おき連続採集では、産卵直後である卵膜扛拳前の卵や卵割初期の卵は全く認められなかった。この理由については 2 つの可能性が考えられる。1 つはそれらの調査日に限って定点付近で産卵が行われなかったか、2 つは調査区域が産卵場ではなく、卵は他の海域から拡散または輸送されてくるという可能性である。1 つ目の可能性については、1989年の調査で 7 日間の何れも 3 ステージの卵が採集されていることから、1990年の 2 日間とも全く産卵が行われなかったとは考えにくい。従って、2 つ目の可能性の方がより妥当ではないかと考えられる。なお、08時30分 (1988年) および11時30分 (1989年) には調査区域内で A ステージ (Ab-c) の卵が採集されることから、産卵海域はごく近くであろうと推定される。中村 (1990) によると、五島灘では半時計回りの環流が示唆されている。このことから、産出された卵は南西方向から調査区域に輸送されて来るものと考えられる。

各調査日の 9 定点合計の採集卵数は、1988年には最大と最小間で約 2 倍、1989年は 5.1 倍の差があった。後者の場合、前の 3 日間で多く、後の 4 日間で少ない傾向が明瞭に認められた。この結果からみる限り、1989年は調査日以降マイワシの産卵が急速に終了に向かったのではないかとこの可能性も考えられる。しかし、西海区水産研究所および西海ブロックの各県水産試験場が行った同時期の産卵調査結果から、本調査海域を含む緯度 30 分柵目の小海区 (北緯 32° 30' ~ 33°, 東経 129° 30' ~ 130°) における産卵量は 3 月に 14.5 兆粒、4 月に 4.57 兆粒と算出され (松岡, 未発表), 4 月にも引き続き当海域で産卵が行われていた。また、前年の 1988年 3 月 28 日にも多くの卵が採集されていた (Fig. 66)。従って、1989年 3 月 13 ~ 17 日の 3 日間と同 20 ~ 27 日の 4 日間の差は産卵盛期内の産卵量の違いを反映していると考えられ、少なくとも 1 週間程度は産卵量の多い日や少ない日が続く可能性が示唆される。高尾 (1990) は産卵回数の多いカタクチイワシにおいて、産卵量は日により大きく増減することを飼育実験によって明らかにした。マイワシの産卵回数について定説はないが、2 回以上産卵し得ることが示唆されている (例えば、松原, 1991)。また、第 3 章第 1 節では天然親魚の吸水卵および排卵後濾胞の観察から、4 ~ 6 日の平均的産卵周期を算出している。このように

産卵回数が少なく、産卵周期も比較的長いと推定されるマイワシにおいては、産卵量の日による増減は容易に考えられる。

採集仔魚数は 1988 年には最大と最小で 6.2 倍、1989 年には 26.3 倍と卵よりはるかに大きな差があった。伊東 (1958) はイワシ類の稚仔は卵よりはるかに不均一な分布を示すとしており、日々の産卵量の増減に不均一な分布が加わってより大きな差がでると考えられる。

採集卵数の定点間における差の最大値は、1988 年は 11.7 ~ 20.4 倍、1989 年は 5.4 ~ 33.8 倍 (多くは 5.4 ~ 9.6 倍) であった。1988 年は定点①または②の長崎港寄りの沿岸域で多く採集される傾向があった (Fig. 67)。一方、1989 年は調査日により卵の分布様式は大きく異なっていた (Fig. 69)。Matsushita *et al.* (1982) は、カタクチイワシの卵はパッチ状に集中して分布することを報告した。また、Smith *et al.* (1985) によると、産出されたカタクチイワシ卵の水平方向のパッチには、親魚の 1) 産卵行動 (数 m から数十 m)、2) 集群性 (数百 m から数千 m)、3) 群どうしが互いに集中しようとする性質 (数 km から数十 km) が関与しているという。これを今回の 2 マイル間隔に配置した定点間における卵の採集数差に当てはめると、2) 集群性と 3) 群どうしの集中が最も影響を与えているのではないかと考えられる。また、この調査海域に卵が輸送されてくることを考慮すると、流れの特徴や変化も大きく関与していると考えられる。

今回の調査結果では、採集卵数の半日以内の差は最大で 2.3 または 6.6 倍、日間の差は最大で 2.0 または 5.1 倍であった。一方、定点間の差は最大で 33.8 倍と上述の経時差を大きく上回った。ごく沿岸で行われたこの結果を直接に通常の産卵調査に当てはめることはできないであろうが、産卵調査結果から算出される産卵量はかなりの変動幅をもった値であることを示唆していると思われる。従って、より精度の高い産卵量を求めるためには、産卵期を十分にカバーし、できるだけ頻度の高い (反復調査等) 採集調査日を設定することと、産卵量の計算上の単位となる小海区内 (通常、緯度 30 分柵目) で複数回 (数回以上) の曳網を行う必要がある。

## 第 6 節 九州周辺海域における産卵量の経年変化と卵分布

イワシ類を主対象とした全国的な卵・稚仔調査が 1978 年から現在に至るまで本州以南の海域で行われ、西海区水産研究所並びに西海ブロックの各県水産試験場でも実施されている。マイワシ卵の出現状況について

ては、太平洋側では森ら (1988), 菊池, 小西 (1990), 黒田 (1991b), 石田, 菊池 (1992), 更に対馬暖流域も含む日本周辺については銭谷ら (1995) および久保田ら (1999) によって取り纏められている。これらは一部を除いて年・月別に産卵量を集計して図示化したものであり, 対馬暖流系のデータは1990年以前のものには含まれていない。日本海側における詳しい解析結果は後藤 (1998) によって発表されている。しかし, 九州周辺海域についてはこれまで公表されていなかった。そこで, 本節では1979年から1995年までの薩南海域を含めた九州周辺海域のマイワシ産卵量と分布の動向について検討した結果について報告する。なお, 本研究の一部は, 松岡, 小西 (2001) によって報告されている。

### 試料と方法

1979~1995年に西海ブロック各県水産試験場 (山口, 福岡, 佐賀, 長崎, 熊本および鹿児島県) が1~11月に実施した「200カイリ水域内漁業資源総合調査卵・稚仔調査」(1995年から「我が国周辺漁業資源調査」と名称変更) のデータと, 西海区水産研究所が2~4月に行ったデータを合わせて用いた。曳網総数は13,138回であった (Table 6)。マイワシ卵の採集には口径45 cm のプランクトンネット (丸特B型ネットまたは改良型ノルパックネット) を用いた。水深150 m 以深の場合はワイヤー長150 m の鉛直曳網, 水深150 m 以浅の場合は海深相当のワイヤー長による曳網とした。プランクトンネットの網口には予め無網試験を行った濾水計を取り付け, 濾水量を計測した。また, 各観測地点において表面水温, 塩分等の測定を行った。得られた標本は現場において10 % 海水ホルマリン固定し, その後, マイワシ卵の査定・計数を行った。

産卵量の算出方法は Nakai and Hattori (1962) および渡部 (1983) に従った。すなわち, プランクトンネットにより採集された卵の数をもとに, 産卵量は次

式により求める。

$$E = S^{-1} (D_t / d_j) \times A_j (n^{-1} \Sigma X_j)$$

ここで,  $E$ : ある月, ある単位海区 (ここでは緯度・経度30' × 30' の升目とする) における産卵量

$D_t$ : 期間日数

$d_j$ : 平均ふ化日数

$S$ : 生残率 (0.571)

$A_j$ : 単位海区の面積 (m<sup>2</sup>)

$n$ : 採集点数

$X_j$ : 濾水率と網口面積により補正された後の海面1 m<sup>2</sup>当たり採集卵数

マイワシの受精後, C-stage 末 (ふ化まで) の所要日数は次式で求められる。

$$d_{c末} \sim = 9.8619 \times 10^{-17} \exp \left\{ \frac{21915}{2} \cdot \frac{1}{(T+273.16)} \right\}$$

$T_{jt}$ :  $t$ 月  $i$ 中海内  $j$ 小海区の卵数加重平均水温(°C)は次式で求められる。

$$\bar{T}_{jt} = \frac{\sum_{k=1}^n (T_k X_k)}{\sum_{k=1}^n X_k}$$

ここで,  $X_k$ :  $k$  採集地点の1 m<sup>2</sup>当たり卵数

$T_k$ :  $k$  採集地点の水温 (ここでは表面水温を用いることとした)

$n$ : 採集地点数

以上の計算により各単位海区の産卵量が求められる。産卵量は, I区 (日本海西部を含む海域, 北緯34°以北), II区 (九州西海域, 北緯31°30'~34°) およびIII区 (薩南海域, 北緯31°30'以南) (Fig. 72) の大海区ごとに集計した。なお, 1986年以前には薩南海

**Table 6.** Number of net tows for collecting Japanese sardine eggs by six prefectures and the Seikai National Fisheries Research Institute

Year	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	Total
Yamaguchi Pref.	160	160	142	150	184	182	160	214	150	120	120	120	120	120	120	120	118	2,460
Fukuoka Pref.	60	80	100	100	100	99	100	110	110	110	110	110	110	110	110	110	120	1,749
Saga Pref.	72	72	72	72	73	76	90	91	90	91	90	89	76	76	76	72	74	1,352
Nagasaki Pref.	120	120	120	120	120	123	120	120	120	117	120	120	120	120	120	120	120	2,040
Kumamoto Pref.	84	83	100	74	84	82	84	84	84	84	84	61	63	84	84	84	84	1,408
Kagoshima Pref.	303	305	162	132	132	132	132	132	110	110	104	68	105	105	60	60	80	2,232
Seikai N.F.R.I.	45	47	54	49	52	57	52	52	165	167	156	166	133	155	182	176	189	1,897
Total	844	867	750	697	745	751	738	803	829	799	784	734	727	770	752	742	785	13,138

域での調査例が少なかったために、Ⅲ区の産卵量が実際よりやや低く見積もられているかもしれない。

結 果

産卵量の変化

1979～1995年までの九州周辺海域におけるマイワシ産卵量の変化を Fig. 73 に示した。この内、1994年には種子島北端東の1定点で極端に高い採集例（1曳網当たり約7,000粒）があったために、計算上の産卵量は1,065兆粒と非常に高い値となった（Fig. 73の点線部分）。採集卵の大部分が発生初期卵であったことから、この特異的に多い例は産卵直後の密集した卵群を採集したためと思われる。この単位海区を除外すれば221兆粒と、ほぼ1993年並となる。

1979～1995年の期間内でのマイワシ産卵量の最低値は1995年の47兆粒、最高値は1987年の2,873兆粒と60倍以上の変動が認められた。このような変動の主要因はⅢ区の薩南海域での産卵量に由来している。ことに1987年は屋久島および種子島の南方海域で非常に多くの産卵があった。この傾向は1990年まで続き、その後極端な減少傾向に転じた。

Ⅱ区でも明らかに産卵量の経年変化が認められる。この区では1989年に362兆粒と高い産卵量が観測されたが、その他は1979年の165兆粒以下であった。Ⅰ区では1980年に344兆粒というかなり高い産卵量推定値が得られ、1984年には139兆粒と比較的高かったが、他の年は70兆粒以下であった。

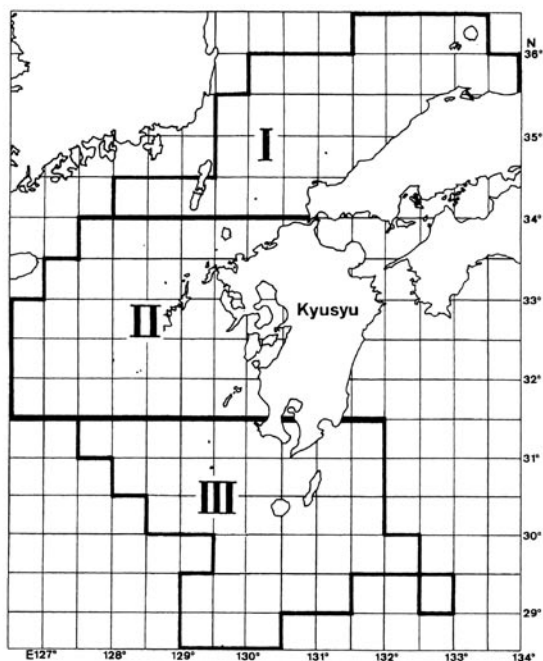


Fig. 72. Map showing three large area (I, II and III) for estimating egg production of Japanese sardine.

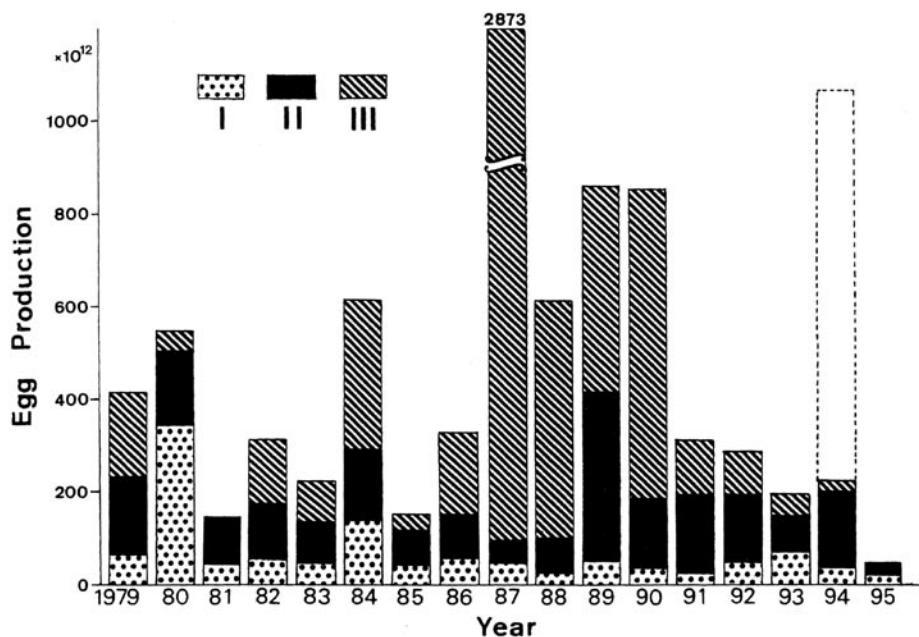


Fig. 73. Egg production of Japanese sardine in waters around Kyushu from 1979 to 1995, divided into the Areas I, II and III (see Fig. 72). A bar in broken line in 1994 indicates an egg production estimated from all the net tow data including anomalously high density of sardine eggs.

1980年はI区とII区の合計値が502兆粒で、これらの区の合計値としては調査期間中で最も多く、その後両区の産卵量は1981年から1988年までは全体として低い状態に留まった。このように九州西岸以北の産卵量が少ない期間は、薩南海域が主産卵場であった期間とほぼ一致している。

1991年以降、薩南海域における産卵量が激減し、1995年には0.3兆粒と殆ど壊滅状態となった。一方、I区とII区の産卵量の合計値は1990年から1994年まで200兆粒前後を維持しながら推移し、薩南海域に比べて相対的にこの海域の産卵場としての重要性が高まった。しかし、1995年にはI区、II区ともかなり減少した。

### 産卵時期の変化

Fig. 74 はマイワシ産卵量を月別に示したものである。九州周辺海域では3月が最も産卵量が多く、4月と5月がこれに次いでいた。特に産卵量の多かった1979、1980、1984、1987～1990年では、3月の産卵が主体となっていた。

次にI、II、IIIの大海区ごとに月別の産卵量の割合をFig. 75に示した。III区の薩南海域では調査が不十分な月があるので、I区とII区について検討する。

I区では1979年と1980年は専ら3月に産卵が行われ、その後1981～1983年までは産卵ピークは4月となり、1984～1987年までは5月がピークとなった。このように僅か数年の間に2カ月の産卵の遅れが認められた。一方、1988年からは一転して産卵期は早まる傾向にあり、4月から3月へ移行しつつあった。

II区については1982年までは産卵ピークは3月にあったが、1983年からは4月となり、1989年以降は再び3月がピークとなった。以上のように、資源の高水準期にはI区およびII区とも産卵期のピークが遅れる傾向が認められた。

### 産卵場の変化

産卵場の推移について、以下検討した。Fig. 76Aは1980年3月の分布図である。この年は山口県沿岸および壱岐から五島列島周辺の海域でかなり多くの産卵が行われていた。

薩南海域でのマイワシ産卵場は1976年以降に形成・拡大してきた(小西, 1983)。Fig. 76Bは1987年3月の分布図で、産卵の中心は専ら屋久島、種子島の南方にあり、その他の海域ではごく僅かしか認められなかった。

Fig. 76Cは1989年3月の分布図である。薩南海域だけでなく甕島から五島灘に至る広い海域が産卵場となった。また、量的には少ないが山口県沿岸にまで産卵

域が広がっており、産卵場の北偏化が明瞭に認められる。

Fig. 76Dは1993年3月の分布図である。産卵場が分離してくる傾向や山口県沖の産卵場が顕著になるなど、産卵場の北偏化が一層明確となった。

### 産卵水温の変化

Fig. 77は横軸にマイワシ卵が採集された観測定点の表面水温を、縦軸にその単位海区の産卵量を示している。

1979年は水温13～19℃台で主な産卵が行われていた(Fig. 77A)。一方、薩南海域が主産卵場となっていた1987年は21℃台の高水温域で産卵が行われていた(Fig. 77B)。

その後産卵場の北偏化が顕著になった1989年には21℃台でも一部の産卵は行われていたが、むしろ13.5℃以上、特に17～19℃台付近の産卵が多く認められた(Fig. 77C)。

また、薩南海域の産卵量が激減した1991年以降では21℃台のような高水温下での産卵は殆どみられなくなり、14～19℃台の水温で行われていた(Fig. 77D)。1994年に特異的に大量の卵が採集された観測定点でも16℃台と低い水温であった。

## 考 察

主要浮魚類の組織的な産卵調査の取り纏めは森ら(1988)によって初めて行われた(1978年1月～1986年12月分)が、常磐から薩南海域だけであった。日本海および九州西海域を含めた全国レベルのデータ集計は1991年分から成されている(錢谷ら, 1995)。本報告で示したように1987年の九州周辺の産卵量は2,873兆粒と非常に高かった。これは同年の太平洋岸域での集計による1,860兆粒(菊地, 小西, 1990)をはるかに上回った。この原因は同年3月の薩南海域における数少ない曳網結果による変動の影響を表していると考えられる。すなわち、本研究の値には西海区水産研究所の調査データが大きく影響しているが、太平洋岸域の集計にはこれが含まれていないためである。今後も産卵調査結果の精度を向上させるために、全国レベルの集計が継続されることが望まれる。また、薩南海域は海水の流動構造の変化に伴いマイワシ卵・仔魚分布の変動が激しいため、産卵調査の精度を向上させるには海洋現象の時空間スケールに合わせて卵・稚仔調査計画をたてる必要がある(宮地, 1991)。

薩南海域の産卵群の由来については明瞭な結論はまだ得られていない。マイワシについて小規模の標識放



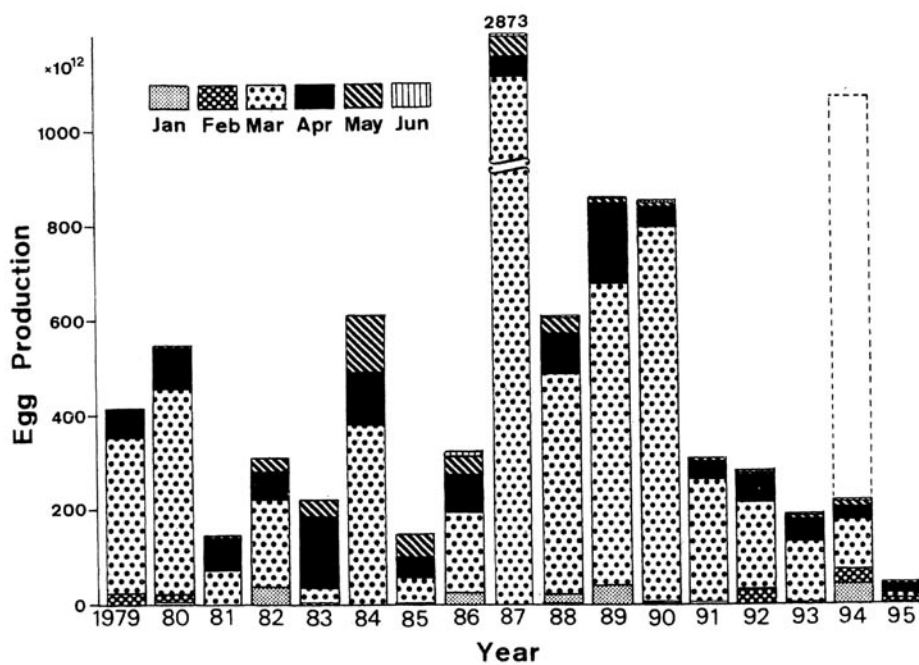


Fig. 74. Total egg production of Japanese sardine in each month (January to June) in the waters around Kyushu from 1979 to 1995. A bar in broken line in 1994 indicates an egg production estimated from all the net tow data including anomalously high density of sardine eggs.

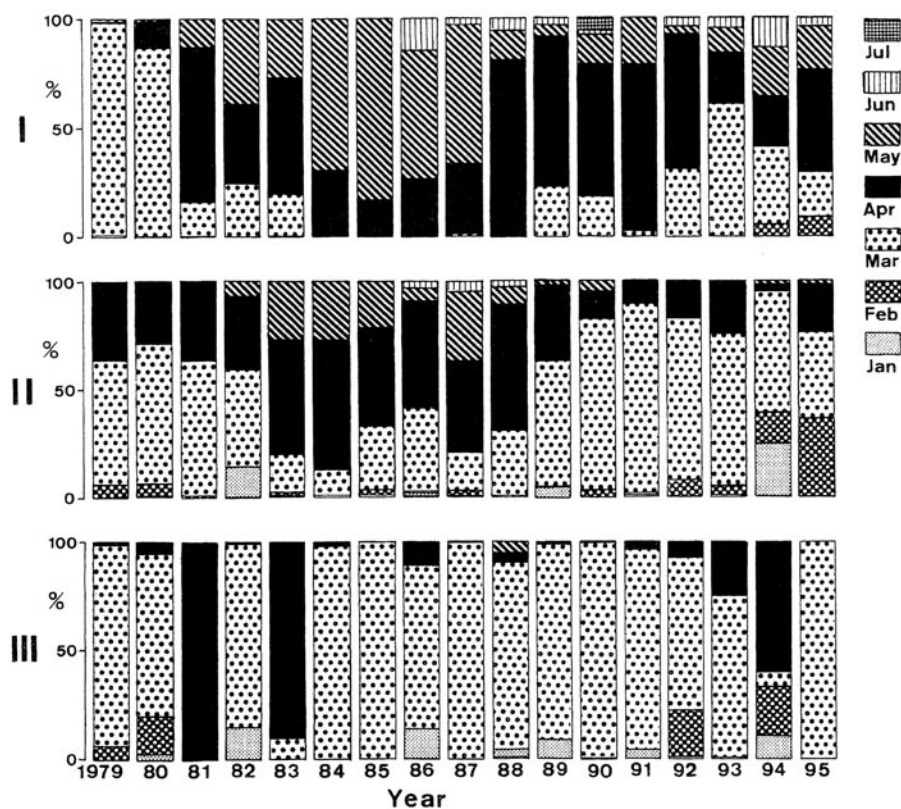


Fig. 75. Proportion of egg production of Japanese sardine in each month from January to July. In Area I, number of net samples was relatively small before 1986.

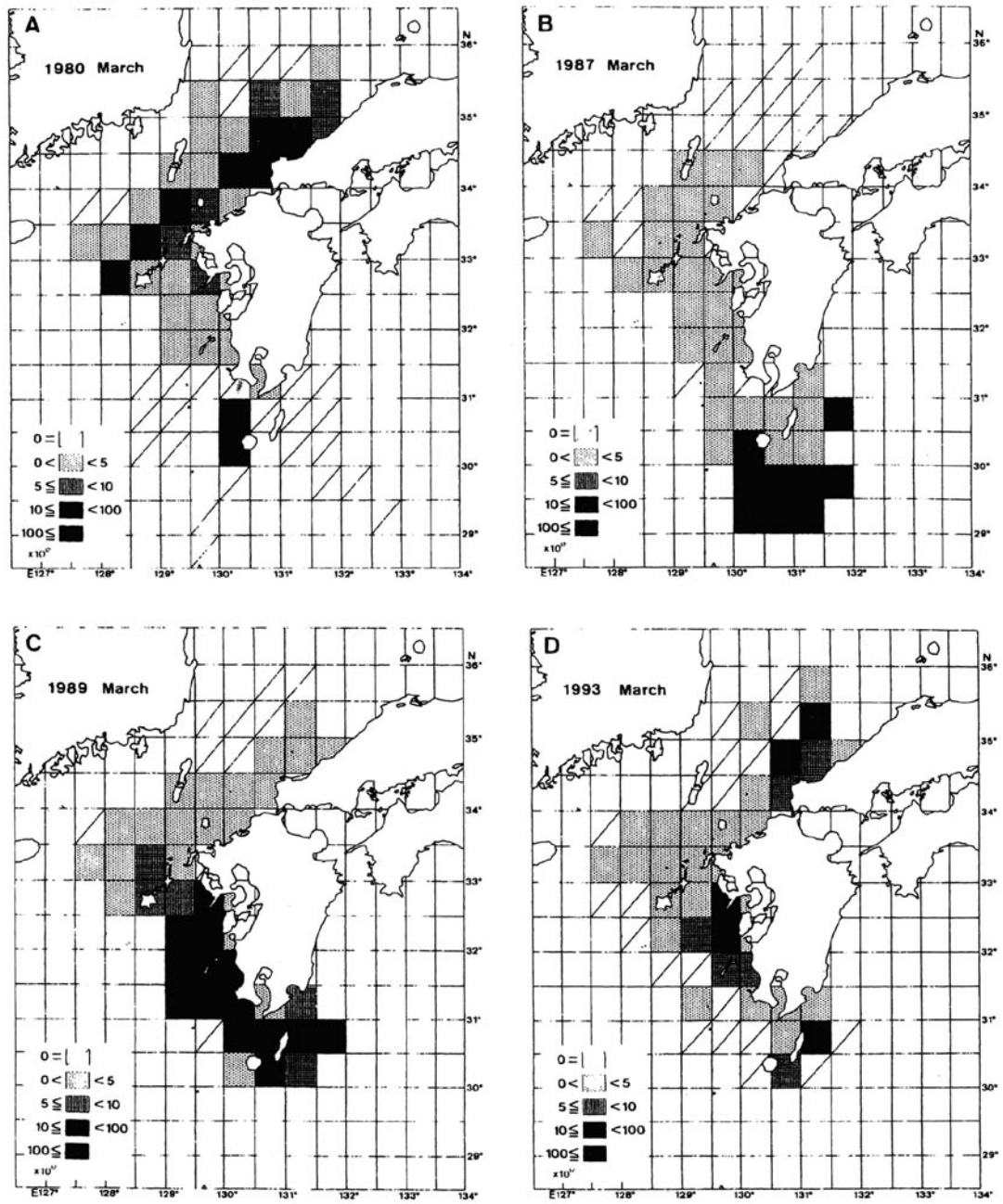


Fig. 76. Distribution of Japanese sardine eggs in March in 1980 (A), 1987 (B), 1989 (C) and 1993 (D).

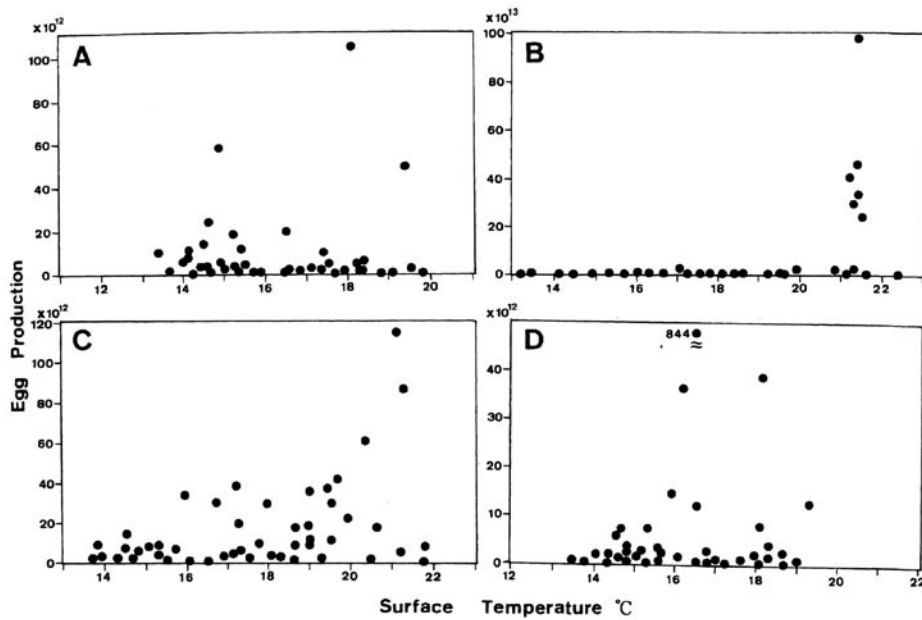


Fig. 77. Relationships between the sea surface temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) and the egg production of Japanese sardine in 1979 (A), 1987 (B), 1989 (C) and 1994 (D).

流調査は行われたことはあるが(末広, 1951), 大規模な調査は行い難いこともその1つの要因かもしれない。庄島(1988)は薩摩半島沿岸域では九州西岸域を南下した九州系群が産卵することも考えられる一方, 屋久島・種子島近海の黒潮域では主として九州東岸を南下した親魚群によって産卵が行われている可能性が強いと推定している。また, 黒田(1991b)は12~3月の産卵期に日向灘を南下した産卵群と九州西岸を南下した産卵群の混合が想定されると述べている。本研究からは, Fig. 76A~Dに示された産卵場の変化を考慮すると, 日本海西部, 九州西海域および薩南海域に至る産卵群の南下位置が経年的に変化してきたのではないかと推定される。すなわち, 資源の低水準期には対馬暖流域を生息場とするマイワシは日本海西部や九州西海域において産卵し, 資源の高水準期には早期(2~3月)に産卵する主群は薩南海域まで至って産卵するものと思われる。資源が減少すると早期に産卵する主群が消滅し, 後期(4~5月)にI区やII区で産卵する群が目立つようになるため, 産卵場が北偏するようみえるのではないかと推察される。

産卵期に関しては, 資源の高水準期には日本海西部のI区と九州西海域のII区の産卵期に遅れが生じた。この理由の1つとして, 資源の増大による密度効果のため成長の遅れや成熟の遅れが産卵期に影響したことも考えられるだろう。他の理由としては, 資源の高水準期には早期に産卵可能な群が早く南下して, 薩南

海域において2~3月頃に産卵し, 若齢魚および成長や成熟の遅れた群が, I区やII区において4~5月に産卵したとも推測される。黒田(1991b)によると, マイワシ資源の高水準は1980年と1981年の卓越年級群によって維持されていたという。これらが薩南海域の早期産卵群であったと考えられる。また, 本研究で近年はI区やII区で産卵期が早まっていることが示された。これに関しては, 薩南海域まで南下し早期に産卵していた群がほぼ消滅し, その後に生まれた群が成長し南下することなく比較的早期(3月)に産卵するようになったのではないかと推定される。

伊東(1961)は, 日本近海におけるマイワシの産卵水温は10~20 $^{\circ}\text{C}$ の範囲にあり, 黒潮あるいは対馬暖流の上流域で高く, 下流域では低いと述べている。Nakai and Hattori(1962)は1949~1951年の日本近海の産卵場における発生初期卵の出現と表面水温から水温11.1~19.1 $^{\circ}\text{C}$ (適水温13~16 $^{\circ}\text{C}$ )をマイワシの産卵水温とした。マイワシの産卵水温は, 資源の高水準期と低水準期では大きく異なる。資源の高水準期には薩南海域に産卵場が形成される特徴があり, その産卵水温は産卵場の中で最も高く, 主産卵水温は17~21 $^{\circ}\text{C}$ である(黒田, 1991b)。戦前の大漁期にも薩南海域で産卵場が形成され, その産卵水温は18~20 $^{\circ}\text{C}$ であった(Nakai, 1962a, b)。第2章第2節では23.5 $^{\circ}\text{C}$ で卵をふ化させた結果, 全ふ化率, 正常ふ化率, 摂餌開始期生残率および摂餌率とも21 $^{\circ}\text{C}$ に比べて低い値を示した。

銭谷 (2000) は23°Cではふ化時の体長が19°Cより小さく、ふ化後約2時間で全て死亡したと報告すると共に、マイワシがふ化後正常に発育する上限水温は21~23°Cの間にあると推定している。Fig. 76B と Fig. 77B に示したように1987年には屋久島と種子島の南方の21°C台の海域で非常に多くの卵が採集された。このような高水温はマイワシ卵のふ化およびその後の発育にとって上限に近い環境であろうと思われる。高水温下での産卵のメリットは卵期が短く、この間の減耗が少なくなることである。すなわち、うまくいけば初期減耗が減って資源が増大するが、もし、21°C台以上の高水温域に卵・仔魚が輸送された場合には資源が壊滅状態になるといった、非常に危険性を孕んだ産卵様式であると考えられる。マイワシがなぜ資源の高水準期に高水温域で産卵するのかは明らかではないが、このような現象はその後の産卵場の崩壊および資源の激減を暗示しているように思われる。

低水温の影響について、カルフォルニアマイワシでは14°C未満ではふ化仔魚の死亡率が非常に高く、13°C未満では網膜の色素沈着や顎の形成に支障を来すことが知られている (Lasker, 1964)。第2章第3節では低水温下におけるマイワシのふ化実験を行った結果、13.8°Cではふ化率や摂餌開始期生残率等に問題はなかったが、10.8°Cでは摂餌開始期生残率がかなり減少し

た。以上のことを考慮すると、マイワシ卵仔魚の最適水温は14~19°C程度であろうと思われる。

#### 第4章 総合論議

##### 発育段階

日本産マイワシの発育段階に関して、内田 (1958) は後期仔魚期を浮遊仔魚後期と沿岸シラス型仔魚後期に分けた。前者は摂餌開始期から全長約17 mm、後者は17 mm から約40 mm とし、それ以降を稚魚期とした。一方、黒田 (1991b) は外部形態の変化に基づき稚魚期は全長55 mm から始まるとした。一般に、各鰭鰭条の定数化が仔魚から稚魚への移行の外部形態指標とされている (内田, 道津, 1958)。マイワシでは、各鰭の中で胸鰭鰭条が28.4 mm SL に最も早く定数化する。しかし、このサイズでは内・外部形態的にまだ変態相の途上にある。本研究の骨学的観察からは34 mm SL (約41 mm TL, [内田, 1958] と殆ど異なる) から稚魚期が始まると考えられる。何故なら、頭部骨格、脊椎骨、各鰭支持骨および鰭条の殆どがこのサイズまでに軟骨化または硬骨化するためである (Figs. 29, 30)。Fig. 24に示した DPD/SL 比の成長に伴う変化は稚魚期への変態の程度を示す最も適当な指標の1つと考えられる。

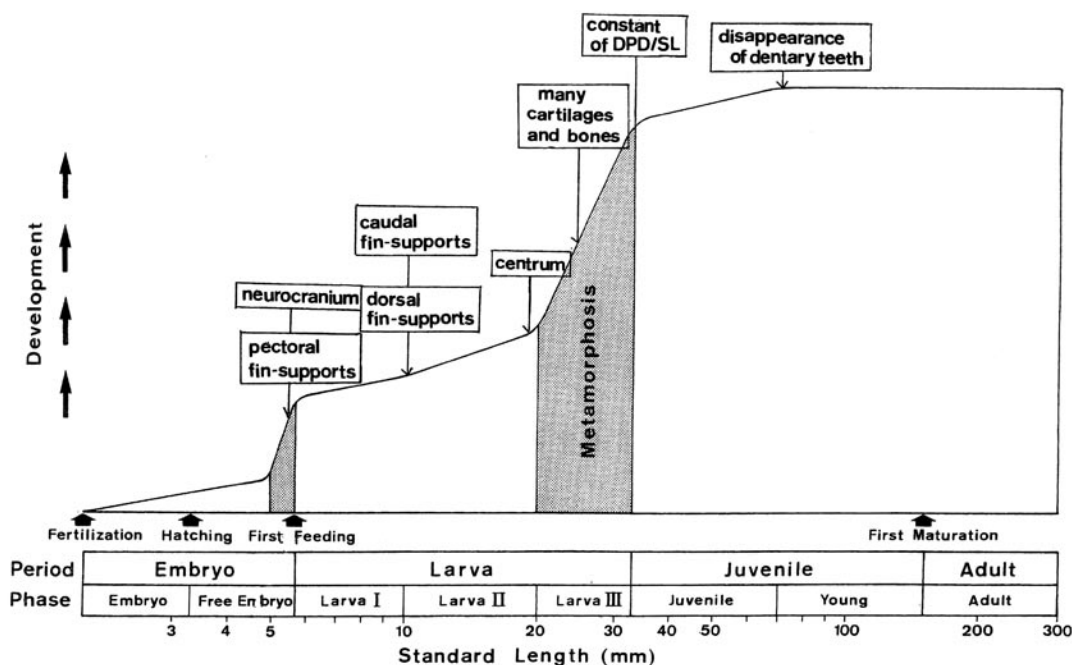


Fig. 78. Diagrammatic developmental pattern and ontogenetic intervals in Japanese sardine by bones and cartilages.

Fig. 78はマイワシの骨格形成過程から考えられる発育様式と卵期を除いた4期8相からなる発育段階を模式的に示している。4期は胚体期、仔魚期、稚魚期および成魚期から構成されている (Balon, 1985)。胚体期は胚体相と自由遊泳胚体相 (前期仔魚期)に分けられ、後者はふ化直後に始まる。Fig. 29と Fig. 30か

ら10 mm NL, 20 mm SL および30~40 mm SL 付近に骨格形成過程における発育段階の境界の存在が認められる。仔魚期には仔魚Ⅰ相、仔魚Ⅱ相および仔魚Ⅲ相が含まれる。仔魚Ⅰ相は摂餌開始期から10 mm NL までである。10 mm NL 以上になると尾鳍と背鳍の支持軟骨および胸鳍軟骨板が発達し始める (Fig. 30)。

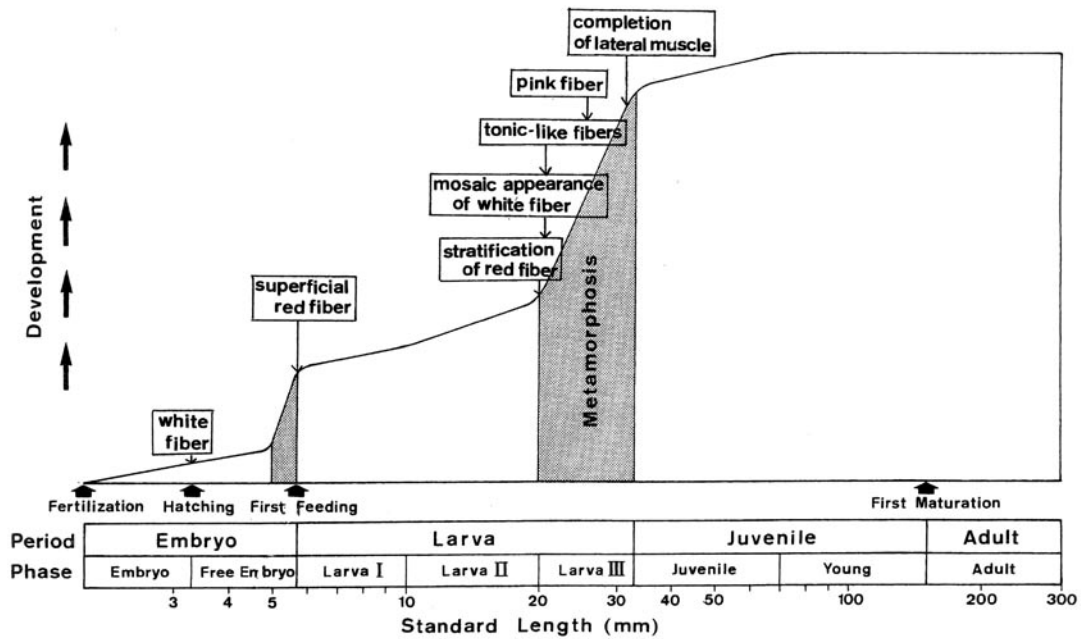


Fig. 79. Diagrammatic developmental pattern and ontogenetic intervals in Japanese sardine by lateral muscles.

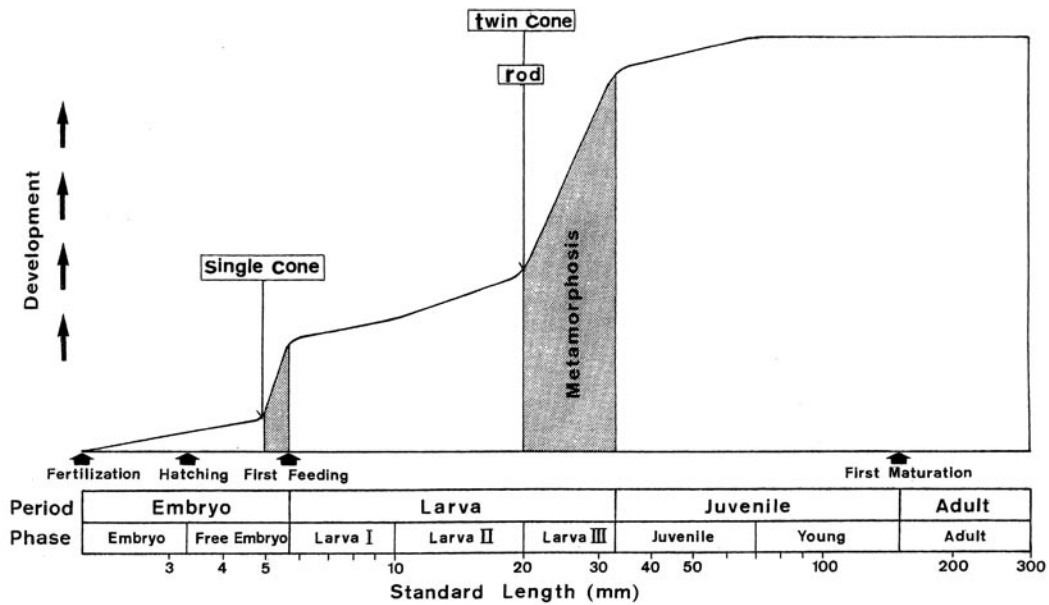


Fig. 80. Diagrammatic developmental pattern and ontogenetic intervals in Japanese sardine by eyes.

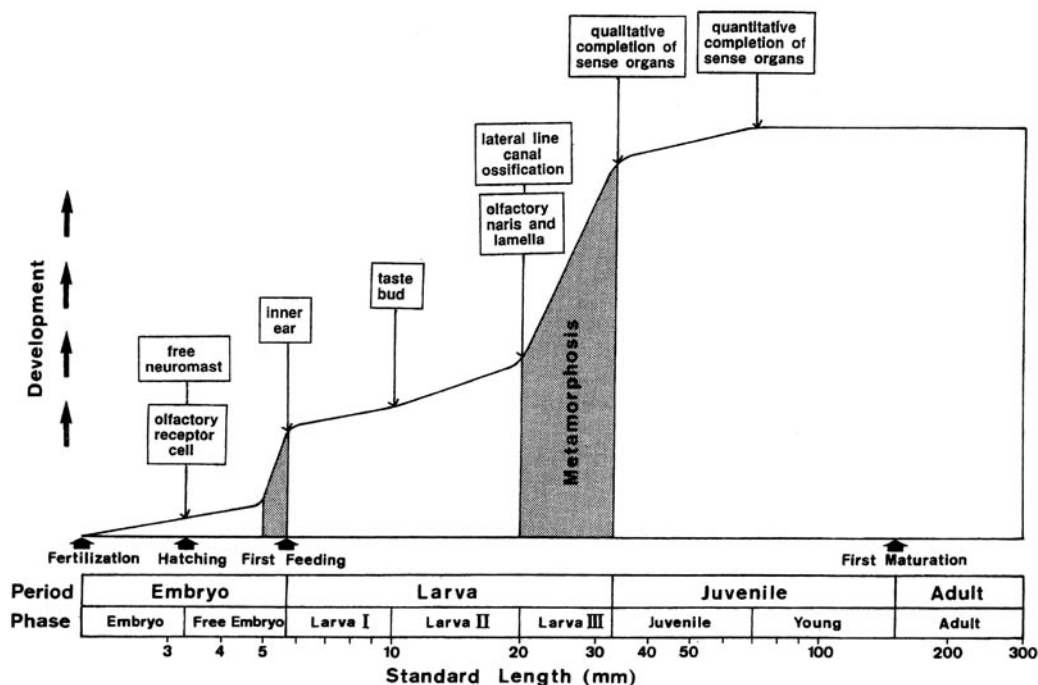


Fig. 81. Diagrammatic developmental pattern and ontogenetic intervals in Japanese sardine by sensory organs without eyes.

仔魚Ⅱ相は10 mm NL から20 mm SL の間である。約20 mm SL では、例えば頭蓋骨や脊柱等の多くの骨格要素が骨化する (Figs. 29, 30)。仔魚Ⅲ相は変態の起こる時期で20 mm SL から34 mm SL の間である。骨格要素の殆どの変化は34 mm SL までに起こる (Figs. 29, 30)。稚魚期には稚魚相と若魚相が含まれ、稚魚相は34 mm SL から60~70 mm SL の間である。60~70 mm SL では骨格形成過程の最後の変化である歯骨歯の消失が起こる (Fig. 29)。この点において、若魚相は骨格系では成魚と同等となる。成魚期は初回成熟以降である。また、Fig. 79は体側筋の形成過程と発育段階を、Fig. 80は眼の形成過程と発育段階を、Fig. 81は眼以外の感覚器の形成過程と発育段階を示している。これらの器官の形成過程と発育段階は、骨格系の形成過程により規定された発育段階とほぼ一致する。

この発育段階は、以下に述べる摂餌・遊泳機能の発達過程の変化と一致する。

また、Matsuoka (1987) はマダイの仔魚期において仔魚Ⅰ相と仔魚Ⅱ相 (マイワシにおける仔魚Ⅲ相、変態相) のみを認めた。マダイのように体が短い仔魚はマイワシのようにシラス型変態を行う魚種に比べてマイワシにおける仔魚Ⅱ相が欠如するものと思われる。

#### 摂餌・遊泳機能

日本産マイワシはふ化直後には硬骨も軟骨もなく未熟な状態を示した。摂餌開始の少し前に主に摂餌に関与する基本構造が形成された。摂餌開始期には顎、懸垂骨、舌弓、下鰓弓、頭蓋骨および胸鰭支持骨で軟骨や硬骨要素が発達した。前4者は口の開閉や口腔や鰓腔の拡張・収縮の際に機能する (Gosline, 1971)。頭蓋骨の篩軟骨、梁軟骨および傍索軟骨は口腔の上壁を形作り、擬鎖骨は下顎を引き下げの際に支柱として機能する (Kohno *et al.*, 1996a)。

マダイでは摂餌開始期に胸鰭の軟骨板 (将来の射出骨) が形成される。これはかなり大きく、前後に素早く動かすことによって尾部の振動による推進力を補助している (Matsuoka, 1987)。一方、マイワシでは胸鰭軟骨板は摂餌開始期には認められず、後に10.5 mm NL 頃に形成された。本種の初期仔魚は非常に細長い体をしており、ウナギ類のように体をくねらせて泳ぎ、摂餌の際にはニシン仔魚 (Rosenthal and Hempel, 1970) と同様にS字型の姿勢から餌に突進する (第2章第4節)。ウナギ型遊泳やS字型摂餌行動を行う細長い体型のマイワシにとっては、短い体型のマダイやマサバ仔魚 *S. japonicus* (O'Connell, 1981) とは異なり、早期の胸鰭軟骨板による推進力の補助は必要ないのかもしれない。

早期にウナギ型遊泳を行う魚種の多くは、成長に伴って尾部を振動させる様式の遊泳に変化する (Gosline, 1971)。背鰭の前方への移動は変態相に起こり (DPD/SL 比の変化で示される)、稚魚期以降の尾部型遊泳を可能にする形態変化である。

マイワシの初期の仔魚はS字型行動によって個別摂餌を行う。いくつかの浮魚類では、初期の個別摂餌から濾過摂餌へと成長に伴って変化することがよく知られている (東, 1993)。小さな餌生物を漉すのに必要な微小棘の塊を持った棘突起は25 mm SL 頃に鰓耙上に発達し始める。60~70 mm SL での歯骨歯の消失は濾過摂餌への完全な移行サイズを示唆している。

単錐体のみの網膜が十分に発達する摂餌開始期においては、頭部骨格と胸鰭支持骨の一部が形成され、赤色筋と同様に有酸素代謝を行う体側筋の表層筋繊維が分化した。このような形態学的変化は摂餌開始の成功と密接に関わっている。仔魚期の網膜における最も劇的な変化である桿体と双錐体の分化は、変態相 (仔魚Ⅲ相) の始まりである約20 mm SL で始まる。変態相の間に桿体と双錐体の数は急速に増加する。頭蓋骨や脊柱のような様々な骨格要素の骨格形成もまた変態相の始めに起こる。体側筋の赤色筋繊維の多層化、桃色筋の形成、tonic-like fibers の分化および既存の太い白色筋繊維間での細い筋繊維の出現もまた20 mm SL 以上の仔魚で起こる。35.6 mm SL の稚魚における網膜の組織学的特徴は、成魚の網膜にはより多くの桿体が存在すること以外は、成魚の網膜と異ならなかった。骨格形成過程の大部分は34 mm SL の稚魚までに完成し、また、37 mm SL の稚魚における体側筋の構造はより大きな若魚のものと同様であった。このように、骨格、体側筋および網膜の発達過程はお互いに平行して起こるものと思われる。

少なくとも初期の仔魚の段階では、多くの魚種で摂餌のために光が必要であり (Blaxter, 1986)、単錐体だけの網膜で摂餌開始には十分なかもしれない。単錐体だけの網膜を持つ仔魚は、薄暗い状態や暗闇では摂餌できず、捕食者にも攻撃され易くなる。双錐体と桿体の分化の後に、仔魚は薄暗い状態でも摂餌できるようになる。桿体は捕食者の動きを感知し、捕食者からの逃避行動のために重要な役割を果たすと思われる (Blaxter, 1986)。マイワシ仔魚における桿体と双錐体の分化は、骨格系や体側筋等の発達の助けを借りて、摂餌や捕食者からの逃避行動を通して生残能力を急速に増加させていると思われる。

ふ化直後の仔魚は嗅覚受容細胞を持っており、匂いを感知することができると考えられる。同時に、頭部や体側に遊離感丘を備えており、海水の振動のような

外的刺激への受容器として機能する。ふ化直後の仔魚は、通常は頭を下にして浮遊しており、時折、突進行動を示した。摂餌開始期までに内耳は十分に拡張し、cristae を伴った3つの三半規管が形成された。内耳のこのような発達、仔魚が正位姿勢で泳ぎ策餌を開始するのを可能にしているものと考えられる。初期の摂餌行動における餌の捕食は、視覚、嗅覚および遊離感丘による水流の感知と密接に関連しているものと考えられる。10~11 mm NL における味蕾の出現は、化学感覚による餌の探索や選択を可能にしているものと思われる。この時期は、背鰭担鰭骨や尾鰭担鰭骨原基の発現によって定義される仔魚Ⅱ相の始まりと一致する。仔魚Ⅲ相の始まりである20 mm SL 頃には、骨格、骨格筋および感覚器に多くの変化が現れる。嗅覚器では、鼻孔や嗅板が形成され始める。体側の遊離感丘は不明瞭となる。頭部側線管は骨化し始める。内耳ではsaccular pocket およびlagena pocket が形成され、prootic bulla にはガスが充満する。以上のような感覚器の発達における変態期の変化は、約32 mm SL までには殆ど完成する。嗅版数の増加のような量的変化は更に継続し、成魚の感覚器の構造は60~70 mm SL で完成する。これは嗅版数の増加の第2変曲点と一致する。骨格系の構造が同様に60~70 mm SL で完成したことを考慮すると、骨格系、体側筋、感覚器の発達過程は共に密接に関連しながら起こっていると考えられる。

魚の行動は、多くの器官を用いて初めて完遂することができる。ここで示した骨格系、体側筋および感覚器の発達過程は、摂餌、捕食者からの逃避、垂直移動および群れの形成等を通じて仔稚魚の生残にとって不可欠のものである。体構造がかなり未発達の状態でもふ化した日本産マイワシは、多くの器官を急速に発達させることによって、生残の可能性を高めていると考えられる。

### 産卵生態

マイワシの産卵生態については未解明な点が多い。特に、産卵回数、産卵周期、産卵水深等の重要な点が未解明であった。本研究では、これらを含めた産卵生態全般について検討した。

排卵後濾胞を調べることによって、天然個体群の産卵周期を推定する方法 (Hunter and Macewicz, 1985) を用いて検討した結果、産卵周期は4~6日と推定された。一方、白石、藤井 (1990) は一過性ホルモンを投与したマイワシが8~9日目に再び産卵したことを報告している。また、松浦 (1992) は産卵周期が3日であることを示唆している。産卵周期に関する

本研究は、前述のように（第3章第1節）、供試個体数が少なかった。従って、今後、産卵期全体を通じて調査し、観察個体数を大幅に増やして、より正確な産卵周期を明らかにする必要がある。

第3章第2節において、マイワシの産卵時刻が20時前後であることを明らかにした。これは、これまでに報告された中で最も早い時間帯に属していた。また、調査日により産卵時刻が若干ずれる傾向が認められた。従って、今後さらに調査を重ね、産卵時刻の日間変動を明らかにする必要がある。

第3章第3節において、マイワシの天然海域での産卵水深は約40~60 mであることを明らかにした。筆者の推論では、本種を自然産卵させるためには、かなり水深のある水槽（恐らく10 m以上）が必要と思われる。しかし、現在ではそのような設備を備えている研究機関はないと思われる。今後、そのような深い水槽が設置され、自然産卵させて、本種の産卵回数や産卵周期が実証されることが期待される。自然産卵による受精卵は、ホルモン投与による放出卵よりも天然海域での産卵に近い卵と考えられる。本研究では、天然海域から得られた発育途上の卵を用いてふ化・飼育実験を行ったが、自然産卵の卵を用いれば、受精直後からの様々なふ化実験や仔魚の発育実験を行うことが可能である。後述のように、現在、マイワシ資源は極めて低水準にあり、このような実験は不可能に近い。数十年後の将来のマイワシ研究者によって、このような実験が行われることを期待したい。

### 資源変動

日本産マイワシが大きく資源変動することは、古くは江戸時代の記録からも明らかにされている（川崎, 1983; 黒田, 1991a, b）。Nakai (1962a, b) は、戦前に薩南海域にマイワシの大産卵場があることを発見し、1941年に調査船上で人工受精を行い、様々な飼育実験を行った。その後、資源は減少し、九州系群（個体群）、日本海系群（個体群）、太平洋系群（個体群）および足摺系群（個体群）に分かれた。その頃、伊東（1961）は、日本海系群（個体群）について漁業生物学的研究を行った。その後、資源は更に減少し、1965年の年間漁獲量は9千トンの最低水準となり（川崎, 1983）、以後資源生物学的研究は途絶えた。

資源がやや回復傾向を示し、薩南海域でも産卵し始めた頃、小西（1983）が、卵・仔魚の分布について調査・研究を行った。資源は順次増加し、やがて日本全国で漁獲されるようになった。この頃、産卵は主に薩南海域で行われていた。資源量がピークに達した1988年から農林水産技術会議のプロジェクト研究である「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」（略称-バイオコスモス計画-浮魚系）が始まった。太平洋海域における1989年初頭の産卵量は豊富であった。しかし、その後の当歳魚の加入が数年間続けて激減し、資源は急速に減少していった。この原因については、海流の変化（冷水塊の形成）ではないか？、クラゲやヤムシ等の魚食性プランクトンによる捕食ではないか？（河井, 1988）、カツオ等の魚類による捕食ではないか？、あるいは魚種交替が起きているのではないかとされていたが、結局結論は出なかった。

日本産マイワシに限らず、世界中のマイワシ属は大きく資源変動をくり返す（川崎, 1983; 河井, 1988）。マイワシ資源の変動要因については、エルニーニョと同調するのではないか？、太陽の黒点の拡大・縮小と関係があるのではないか？（河井, 1988）、または、カタクチイワシとの魚種交替ではないか？（川崎, 1983）ともいわれているが、科学的には証明されていない。

1988年より松岡ら（松岡・三谷, 1989）が、主に九州系群（個体群）について研究を開始した。薩南海域のマイワシは急速に減少していったが、九州系群（個体群）はまだ豊富であった。しかし、1995年頃には、九州系群（個体群）も減少し、研究を中止せざるを得なかった。

なお、その後のマイワシ資源の減少に伴う地域個体群の変化等により系群区分が見直され、近年は九州系群と日本海系群を合わせて対馬暖流系群（個体群）、また、太平洋系群と足摺系群を合わせて太平洋系群（個体群）と呼ばれている。2004年12月の情報によると、九州西岸海域ではマイワシの卵・仔魚は殆ど採集されない状況であり、親魚の群れが長崎・天草沖に散発的に見られる程度である（佐々千由紀, 私信）。日本海沿岸においても同様である（後藤常夫, 私信）。太平洋東部でも、卵・仔魚は殆ど採集されず、銚子沖において親魚が漁獲されている。これらの親魚は完熟卵を持っていないという（大関芳沖, 私信）。高知県の土佐湾では、親魚や卵・仔魚も採集されている（石田 実, 私信）。

2005年2月7日付けの日本水産経済新聞によると、大羽マイワシが築地の卸値で1尾800円したという。日本産マイワシは殆ど「幻の魚」となりつつある。カルフォルニアマイワシの輸入も盛んに行われている。2007年の対馬暖流系群（個体群）においては、「専獲を避け混獲程度の漁獲にすることが望ましい」（大下, 2007）と提言されている。太平洋系群（個体群）については、「最低資源量への減少を回避して親魚量の維持以上を目指す」（西田ら, 2007）として、何れも親



魚量の保護を訴えている。

以上のことから、日本産マイワシ資源は、現在、極めて低水準であるが、過去の例（黒田，1991a, b）から判断すると、恐らく、近年中に最低水準となり、その後、次第に増加に転じ、更に数十年後に再び豊漁期が訪れるものと推定される。幸いにも高知県の土佐湾にはマイワシ親魚を漁獲する漁業がなく、その結果、自然に親魚の保護海域となっている。この海域から動物プランクトン（主にコペポダのノープリウス幼生等）の増加等によって卓越年級群が出れば、その後のマイワシ資源の増大に繋がるものと考えられる。

マイワシ資源が回復した際には、これまでの研究成果を基礎として、本種の資源変動機構の解明に向けて更なる研究が行われることが期待される。また、資源が減少した際にも基礎的研究が途絶えることなく継承されることが望まれる。

#### 謝 辞

本研究の大部分は水産庁西海区水産研究所に在職中に行ったものである。元水産庁西海区水産研究所資源管理部浮魚生態研究室庄島洋一室長、独立行政法人水産総合研究センター（以下〔独〕）本部業務企画部国際派遣職員（マレーシア在勤）小西芳信博士、〔独〕中央水産研究所海洋生産部長宮地邦明博士、〔独〕日本海区水産研究所海洋環境部海洋動態研究室長加藤 修博士、〔独〕中央水産研究所水産経済部漁業管理研究室三谷卓美室長、元中央水産研究所長中村保昭博士、中国国家海洋局劉 紅斌氏並びに呉 蓉氏には共同乗船調査において多大なご協力を賜った。〔独〕西海区水産研究所海区水産業研究部有明海・八代海漁場環境研究センター木元克則科長には、マイワシ卵・仔魚の培養・飼育に際してご援助を戴いた。元西海区水産研究所海区水産業研究部沿岸資源研究室小笹悦二室長には、プランクトンネットの作製等に際してご教示を賜った。西海区水産研究所漁業調査船「陽光丸」の船長はじめ乗組員各位には、九州周辺海域における産卵調査の際に非常にお世話になった。浮魚生態研究室の橋口八千代さんには長年にわたり卵・仔魚の選別にご協力戴いた。長崎市深堀漁業協同組合所属「信丸」元船長江上信夫氏には、長崎港沖の卵・仔魚調査の際に卓越した操船技術を発揮して戴き、調査を完遂することができた。本研究の一部は、農林水産技術会議別枠研究「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）」で行ったものである。初代の浮魚系チームリーダーを務められた元水産庁中央水産研究所生物生態部長森 慶一郎博士には様々なご教示

を賜った。ここに記して感謝の意を捧げる。本稿は鹿児島大学教授川村軍蔵博士、元西海区水産研究所長水戸 敏博士並びに東京大学名誉教授沖山宗雄博士に御校閲戴いた。最後に、本研究を取りまとめる際に様々な便宜を計って戴いた〔独〕瀬戸内海区水産研究所長秋山敏男博士並びに同僚各位に深く感謝申し上げる。

#### 文 献

- Ako H., Tamaru C. S., and Lee C.- S., 1994: Chemical and physical differences in milkfish (*Chanos chanos*) eggs from natural and hormonally induced spawns. *Aquaculture*, **127**, 157-167.
- Ali M. A., 1959: The ocular structure, retinomotor and photobehavioural responses of juvenile Pacific salmon. *Can. J. Zool.*, **37**, 965-996.
- Allen J. M., Blaxter J. H. S., and Denton E. J., 1976: The functional anatomy and development of the swimbladder-inner ear-lateral line system in herring and sprat. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **56**, 471-486.
- Anon., 1967: La Jolla first to raise mackerel and sardines to advanced juvenile stage. *Comml., Fish. Rev.*, **29**, 24-25.
- 青木一郎, 村山 司, 1991: 薩南周辺海域におけるマイワシ産卵群の分布と成熟について. 水産海洋研究, **55**, 93-104.
- Apelbaum S., Adron J. W., George S. G., Mackie A. M., and Pirie B. J. S., 1983: On the development of the olfactory and gustatory organs of the Dover sole, *Solea solea*, during metamorphosis. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **63**, 97-108.
- 畔田正格, 1981: 初期減耗研究の方法論について—カタチイワシの初期生態の研究から—, 漁業資源研究会議報, **22**, 7-28.
- 東 信行, 1993: 魚類における摂餌様式の切り替え—プランクトン食魚を中心に—. 生物科学, **45**, 67-73.
- Baker A. N., 1972: Reproduction, early life history, and age-growth relationships of the New Zealand pilchard, *Sardinops neopilchardus* (Steindachner). *Fish. Res. Bull.*, **5**, 64pp.
- Balart E. F., 1985: Osteological development of hypobranchial apparatus in *Engraulis japonicus*. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **51**, 515-519.
- Balart E. F., 1995: Development of the vertebral column, fins and fin supports in the Japanese

- anchovy, *Engraulis japonicus* (Clupeiformes: Engraulidae). *Bull. Mar. Sci.*, **56**, 495-522.
- Balon E. K., 1985: The theory of saltatory ontogeny and life history models revisited, in "Early Life Histories of Fishes: New Developmental, Ecological and Evolutionary Perspectives" (ed. by Balon E. K.), Dr. W. Junk Publishers, Boston, pp. 13-28.
- Barka T. and Anderson P. J., 1963: Histochemistry, Theory, Practice, and Bibliography. Harper and Row, New York, 313pp.
- Batty R. S., 1984: Development of swimming movements and musculature of larval herring (*Clupea harengus*). *J. Exp. Biol.*, **110**, 217-229.
- Blaxter J. H. S., 1969: Experimental rearing of pilchard larvae, *Sardina pilchardus*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **49**, 557-575.
- Blaxter J. H. S., 1986: Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **115**, 98-114.
- Blaxter J. H. S., 1987: Structure and development of the lateral line. *Biol. Rev.*, **62**, 471-514.
- Blaxter J. H. S. and Hempel G., 1963: The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, **28**, 211-240.
- Blaxter J. H. S. and Jones M. P., 1967: The development of the retina and retinomotor responses in the herring. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **47**, 677-697.
- Blaxter J. H. S. and Staines M., 1970: Pure-cone retinae and retinomotor responses in larval teleosts. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **50**, 449-460.
- Blaxter J. H. S., Gray J. A. B., and Best A. C. G., 1983: Structure and development of the free neuromasts and lateral line system of the herring. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **63**, 247-260.
- Bone Q., 1978: Locomotor muscle, in "Fish Physiology 7" (eds. by Hoar W. S. and Randall D. J.), Academic Press, London, pp. 361-424.
- Branchek T and Bremiller R., 1984: The development of photoreceptors in the zebrafish, *Brachydanio rerio*. I. Structure. *J. Comp. Neurol.*, **224**, 107-115.
- Brownell C. L., 1983: Laboratory rearing of Cape anchovy *Engraulis capensis* and South African pilchard *Sardinops ocellata* through metamorphosis. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, **1**, 181-188.
- Burne R. H., 1909: The anatomy of the olfactory organ of teleostean fishes. *Proc. Zool. Soc. London*, **2**, 610-663.
- Carpenè E., Veggetti A., and Mascarello F., 1982: Histochemical fibre types in lateral muscle of fishes in fresh, brackish and salt water. *J. Fish Biol.*, **20**, 379-396.
- Chapman W. M., 1944: The comparative osteology of the herring-like fishes (Clupeidae) of California. *Calif. Fish and Game*, **30**, 6-21.
- Chapman W. M., 1948: The osteology and relationships of the round herring *Etrumeus micropus* Temmink and Schlegel. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, ser. 4, **26**, 25-41.
- Clark F. N., 1934: Maturity of the California sardine (*Sardinops caerulea*) determined by ova diameter measurements. *Calif. Div. Fish and Game, Fish Bull.*, **42**, 49pp.
- Dickerson T., Macewicz B. J., and Hunter, J. R., 1992: Spawning frequency and batch fecundity of chub mackerel *Scomber japonicus* during 1985. *CalCoFI Rep.*, **33**, 130-140.
- Dingerkus G. and Uhler L. D., 1977: Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technol.*, **52**, 229-232.
- Eller P. A., Rowley J. C. III, and Moran D. T., 1985: The 'rod cell' in trout olfactory epithelium: fact or artefact? *Chemical Senses*, **10**, 392.
- Fritzsche R. A. and Johnson G. D., 1980: Early osteological development of white perch and striped bass with emphasis on identification of their larvae. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **109**, 387-406.
- 藤田 清, 1990: 魚類尾部骨格の比較形態図説, 東海大学出版会, 東京, xiii + 897pp.
- 福田雅明, 1990: ニシン仔稚魚の体側筋の発達と遊泳委速度の変化. 日本水産学会誌, **56**, 11-17.
- 船越茂雄, 1990: 遠州灘, 伊勢・三河湾およびその周辺海域におけるカタクチイワシの再生産機構に関する研究. 愛知水試研究業績Bしゅう, **10**, 1-208.
- Garretton M. and Balbontin F., 1982: Efecto de la temperatura en el desarrollo embrionario y crecimiento inicial de las larvas de la sardina española, *Sardinops sagax musis*, en condiciones de laboratorio. *Rev. Biol. Mar., Valparaiso*, **18**, 57-71.
- Gillerman R. G., 1980: Characterization of swimming

- muscle in the Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* L. *J. Fish Biol.*, **17**, 31-41.
- Goldberg S. R., Alarcon V. H., and Alheit J., 1984: Postovulatory follicle histology of the Pacific sardine, *Sardinops sagax*, from Peru. *Fish. Bull.*, **82**, 443-445.
- Goodrich E. S., 1922: On a new type of teleostean cartilaginous pectoral girdle found in young clupeids. *J. Linn. Soc. London, Zool.*, **34**, 505-509.
- Gosline W. A., 1971: Functional Morphology and Classification of Teleostean Fishes, The University Press of Hawaii, Honolulu, ix + 208pp.
- 後藤常夫, 1998: 1979~1994年春季の日本海におけるマイワシの卵豊度と分布. 日水研研報, **48**, 51-60.
- Grande L., 1985: Recent and fossil Clupeomorph fishes with material for revision of the subgroups of Clupeoids. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **181**, 231-372.
- Gwyn A. M., 1940: The development of the vertebral column of the Pacific herring (*Clupea pallasii*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **5**, 11-22.
- Hayashi A., Yamashita Y., Kawaguchi K., and Ishii T., 1989: Rearing method and daily otolith ring of Japanese sardine larvae. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **55**, 997-1000.
- Higgins P. J., 1990: The histochemistry of muscle in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *J. Fish Biol.*, **37**, 521-529.
- Hoss D. E. and Blaxter J. H. S., 1982: Development and function of the swimbladder-inner ear-lateral line system in the Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus* (Latrobe). *J. Fish Biol.*, **20**, 131-142.
- Houde E. D., Richards W. J., and Saksena V. P., 1974: Description of eggs and larvae of scaled sardine, *Harengula jaguana*. *Fish. Bull. U. S.*, **72**, 1106-1122.
- Hunter J. R., 1985: Preservation of northern anchovy in formaldehyde solution, in "An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*" (ed. by Lasker R.), U. S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS **36**, pp. 63-65.
- Hunter J. R. and Sanchez C., 1976: Diel changes in swim bladder inflation of the larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. U. S.*, **74**, 847-855.
- Hunter J. R. and Macewicz B. J., 1985: Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes, in "An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*" (ed. by Lasker R.), U. S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS **36**, pp. 79-94.
- Iseki K. and Kiyomoto Y., 1997: Distribution and settling of Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) eggs at the spawning ground off Changjiang River in the East China Sea. *Fish. Oceanogr.*, **6**, 205-210.
- 石田健一, 川村軍蔵, 1985: 感覚器の分化過程. 海洋と生物, **36**, 8-14.
- 石田 実, 菊地 弘 (編), 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, 水産庁南西海区水産研究所・中央水産研究所, 東京, 86pp.
- 石田力一, 鶴川政雄, 有田節子, 1959: マイワシ *Sardinops melanosticta* (Temminck & Schlegel) の産卵回数について (予報). 北水研研報, **20**, 139-146.
- 伊東祐方, 1958: プランクトンネットによる卵・稚仔採集量の信頼性. 日水研年報, **4**, 33-41.
- 伊東祐方, 1961: 日本近海におけるマイワシの漁業生物学的研究. 日水研研報, **9**, 1-201.
- 伊東祐方, 渡辺和春, 西村三郎, 笠原昭吾, 1954: 能登海域におけるマイワシの産卵時刻と夜間の行動. 日水研年報, **1**, 1-16.
- 岩井 保, 1981: 魚類の味覚器, 「魚類の化学感覚と摂餌促進物質」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 26-35.
- Johnston I. A., 1993: Temperature influences muscle differentiation and the relative timing of organogenesis in herring (*Clupea harengus*) larvae. *Mar. Biol.*, **116**, 363-379.
- Johnston I. A., 1997: Temperature and developmental plasticity of muscle phenotype in herring larvae. *J. Exp. Biol.*, **200**, 849-868.
- Johnston I. A., Patterson S., Ward P., and Goldspink G., 1974: The histochemical demonstration of myofibrillar adenosine triphosphatase activity in fish muscle. *Can. J. Zool.*, **52**, 871-877.
- Johnston I. A., Davison W., and Goldspink G., 1977:

- Energy metabolism of carp swimming muscles. *J. Comp. Physiol.*, **114**, 203-216.
- 神谷尚志, 1916: 館山湾ニ於ケル浮遊性卵並ニ其稚兒. 水産講習所試験報告, **11**, 1-92.
- 柏木正章, 1989: 発生と孵化管理, 「水族繁殖学」(隆島史夫・羽生 功編), 緑書房, 東京, pp. 195-237.
- Kawaguchi K., Yamashita Y., and Hayashi A., 1990: Some aspects of spawning of the reared Japanese anchovy (*Engraulis japonicus* H.) in relation to the photoperiod, water temperature and starvation. *Bull. Japan. Soc. Fish. Oceanogr.*, **54**, 364-372.
- 河井智泰, 1988: イワシと逢えなくなる日, 情報センター出版局, 東京, 237pp.
- 川村軍蔵, 1991: 感覚器官, 「魚類の初期発育」(田中克編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 9-20.
- 川村軍蔵, 田村 保, 1973: ゴマサバおよびキュウセンの網膜の組織学的研究, 日本水産学会誌, **9**, 715-726.
- Kawamura G., Mukai Y., and Ohta H., 1984a: Change in visual threshold with development of rods in ayu *Plecoglossus altivelis*. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **50**, 2113.
- Kawamura G., Tsuda R., Kumai H., and Ohashi S., 1984b: The visual cell morphology of *Pagrus major* and its adaptive changes with shift from pelagic to benthic habitats. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **50**, 1975-1980.
- Kawamura G. and Ishida K., 1985: Changes in sense organ morphology and behaviour with growth in the flounder *Paralichthys olivaceus*. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **51**, 155-165.
- Kawamura G., Mori H., and Kuwahara A., 1989: Comparison of sense organ development in wild and reared flounder *Paralichthys olivaceus* larvae. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **55**, 2079-2083.
- Kawamura G. and Munekiyo M., 1989: Development of the sense organs of ribbonfish *Trichiurus lepturus* larvae and juveniles. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **55**, 2075-2078.
- Kawamura G. and Washiyama N., 1989: Ontogenetic changes in behavior and sense organ morphogenesis in largemouth bass and *Tilapia nilotica*. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **118**, 203-213.
- Kawamura G., Masuma S., Tezuka N., Koiso M., Jindo T., and Namba K., 2003: Morphogenesis of sense organs in the bluefin tuna *Thunnus orientalis*, in "The Big Fish Bang" (eds. by Browman H. I. and Skiftesvik A. B.), Institute of Marine Research, Bergen, Norway, pp. 123-135.
- 川崎 建, 1983: 魚の資源学, 大月書店, 東京, pp. 123-135.
- 萱野泰久, 何 玉環, 原 隆, 福永丈人, 1998: 年齢組成の異なるキジハタ親魚群の自然産出卵の卵質. 水産増殖, **46**, 213-218.
- 菊地 弘, 小西芳信 (編), 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, 水産庁中央水産研究所・南西海区水産研究所, 東京, 72pp.
- King D. P. F., 1977: Influence of temperature, dissolved oxygen and salinity on incubation and early larval development of the South West African pilchard *Sardinops ocellata*. *Investl. Rep. Sea Fish Brch S. Afr.*, **114**, 1-35.
- Kirarski W., 1990: Histochemical characterization of myotomal muscle in the roach, *Rutilus rutilus* (L.). *J. Fish Biol.*, **36**, 353-362.
- Kjorsvik E., Mangor-Jensen A., and Holmefjord I., 1990: Egg quality in fishes. *Adv. Mar. Biol.*, **26**, 71-113.
- 小林久雄, 1944: 真鯛人工孵化の研究. 海洋の科学, **4**, 290-295.
- Kohno H. and Taki Y., 1983: Comments on the development of fin-supports in fishes. *Japan. J. Ichthyol.*, **30**, 284-290.
- Kohno H., Ordonio-Aguilar R., Ohno A., and Taki Y., 1996a: Osteological development of the feeding apparatus in early larvae of the seabass, *Lates calcarifer*. *Ichthyol. Res.*, **43**, 1-9.
- Kohno H., Ordonio-Aguilar R., Ohno A., and Taki Y., 1996b: Morphological aspects of feeding and improvement in feeding ability in early stage larvae of the milkfish, *Chanos chanos*. *Ichthyol. Res.*, **43**, 133-140.
- 小西芳信, 1980: マイワシとウルメイワシの卵・仔魚の垂直分布について. 南西水研研報, **12**, 93-103.
- 小西芳信, 1983: 薩南海域におけるマイワシの卵・仔魚の分布, 1976-1981. 南西水研研報, **15**, 103-121.
- 久保田洋, 大関芳沖, 石田 実, 小西芳信, 後藤常夫, 銭谷 弘, 木村 量 (編), 1999: 日本周辺水域における主要浮魚類の卵仔魚分布 (1994-1996),

- 水産庁中央水産研究所, 東京, 352pp.
- 黒田一紀, 1991a: マイワシの長期変動. 海と空, **66**, 19-36.
- 黒田一紀, 1991b: 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. 中央水研研報, **3**, 25-278.
- 桑原昭彦, 鈴木重喜, 1984: 若狭湾西部海域におけるカタクチイワシ卵・仔魚の鉛直分布の昼夜変化. 日本水産学会誌, **50**, 1285-1292.
- 京都府水産講習所, 1930: 鱈人工孵化試験. 昭和3年度京都府水産講習所事業報告, 60-64.
- 京都府水産講習所, 1931a: 鱈人工孵化試験. 昭和4年度京都府水産講習所事業報告書, 45-46.
- 京都府水産講習所, 1931b: 鱈人工孵化試験. 昭和5年度京都府水産講習所事業報告書, 95-96.
- Lasker R., 1962: Efficiency and rate of yolk utilization by developing embryos and larvae of Pacific sardine *Sardinops caerulea* (Girard). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **19**, 867-875.
- Lasker R., 1964: An experimental study of the effect of temperature on the incubation time, development, and growth of Pacific sardine embryos and larvae. *Copeia*, **1964**, 399-405.
- Lo N. C. H., 1985: A model for temperature-dependent northern anchovy egg development and automated procedure for the assignment of age to staged eggs, in "An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*" (ed. by Lasker R.), U. S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS **36**, pp. 17-26.
- Marr J. C., 1956: The "critical period" in the early life history of marine fishes. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, **21**, 160-170.
- 松原孝博, 1991: 成熟・産卵リズム-9. マイワシ, 「海産魚の産卵・成熟リズム」(廣瀬慶二編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 113-124.
- 松岡正信, 1982: マダイの脊柱と尾骨の発達. 魚類学雑誌, **29**, 285-294.
- Matsuoka M., 1984: Morphometry of the myotomal muscle fibers in larvae and juvenile of the red sea bream. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **50**, 1811-1816.
- Matsuoka M., 1985: Osteological development in the red sea bream, *Pagrus major*. *Japan. J. Ichthyol.*, **32**, 35-51.
- Matsuoka M., 1987: Development of the skeletal tissues and skeletal muscles in the red sea bream. *Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab.*, **65**, 1-114.
- 松岡正信, 1995: 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.
- 松岡正信, 1996: 長崎港近海におけるマイワシ採集卵の短期的変動. 西水研研報, **74**, 63-71.
- 松岡正信, 1997: 九州西海域における産卵期のマイワシ卵巢の組織学的観察, 特に排卵後濾胞と産卵周期について(予報). 西水研研報, **75**, 45-53.
- Matsuoka M., 1997: Osteological development in the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*. *Ichthyol. Res.*, **44**, 275-295.
- Matsuoka M., 1998: Development of the lateral muscle in the Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. *Fish. Sci.*, **64**, 83-88.
- Matsuoka M., 1999: Histological characteristics and development of the retina in the Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. *Fish. Sci.*, **65**, 224-229.
- 松岡正信, 2001: マイワシ卵のふ化率および摂餌開始期生残率に及ぼす低水温の影響. 日本水産学会誌, **67**, 894-895.
- Matsuoka M., 2001: Development of sense organs in the Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. *Fish. Sci.*, **67**, 1036-1045.
- Matsuoka M. and Iwai T., 1984: Development of the myotomal musculature in the red sea bream. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **50**, 29-35.
- 松岡正信, 三谷卓実, 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.
- 松岡正信, 宮地邦明, 加藤 修, 1995: マイワシの人工受精と卵の発生. 西水研研報, **73**, 45-51.
- Matsuoka M. and Konishi Y., 1996: Morphological characteristics of unfertilized eggs of the Japanese sardine, compared with fertilized ones. *Fish. Sci.*, **62**, 855-859.
- 松岡正信, 宮地邦明, 中村保昭, 呉 蓉, 劉 紅斌, 1998: 薩南海域における連続ネット採集結果からみたマイワシおよびカタクチイワシの産卵時刻と卵発生. 西水研研報, **76**, 1-10.
- 松岡正信, 小西芳信, 2001: 1979~1995年の九州周辺海域におけるマイワシの産卵量と分布. 水産海洋研究, **65**, 67-73.

- 松岡正信, 宮地邦明, 加藤 修, 2002: 薩南海域におけるマイワシとカタクチイワシの産卵水深に関する観察例. 水研センター研報, **2**, 15-23.
- Matsushita K., Shimizu M., and Nose Y., 1982: Micro-distribution of anchovy eggs and larvae in Sagami Bay. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **48**, 355-362.
- 松浦修平, 1992: マイワシの生殖周期. 浮魚資源-その再生産と加入機構-. 月刊海洋, **24**, 289-294.
- Matsuura S., Matsuyama M., Otsuka T., Takeshita K., Mitani T., and Ogawa N., 1991: Histological maturity scales, maturation and spawning in Kyushu-subpopulation sardine, *Sardinops melanostictus*, in "Long-term Variability of Pelagic Fish Populations and their Environment" (eds. by Kawasaki T., Tanaka S., Toba Y., and Taniguchi A.), Pergamon Press, Oxford, pp. 221-228.
- Matsuyama M., Fukuda T., Ikeura S., Nagahama Y., and Matsuura S., 1994: Spawning characteristics and steroid hormone profiles in the wild female Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. *Fish. Sci.*, **60**, 703-706.
- 松山倫也, 石田泰蔵, 池浦 繁, 松井誠一, 田辺智唯, 北島 力, 松浦修平, 1991: LHRH-a によるマイワシの成熟, 排卵促進. 水産海洋研究, **55**, 301-306.
- McGowan M. F. and Berry F. H., 1984: Clupeiformes: Development and relationships, in "Ontogeny and Systematics of Fishes" (eds. by Moser H. G., Richards W. J., Cohen D. M., Fahay M. P., Kendall A. W. Jr., and Richardson S. L.), Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol., Spec. Publ. **1**, pp. 108-126.
- Miller D. J., 1952: Development through the prolarval stage of artificially fertilized eggs of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*). *Calif. Fish and Game*, **38**, 587-595.
- 宮地邦明, 1991: 九州南西海域における黒潮小蛇行に伴う渦流の変動およびその魚卵稚仔輸送への影響. 西水研研報, **69**, 1-77.
- 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, 浮魚・環境合同部会報告, 80-89.
- 森慶一郎, 黒田一紀, 小西芳信 (編), 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, 水産庁東海区水産研究所, 東京, 321pp.
- 森本晴之, 1993: 土佐湾のマイワシにおける卵母細胞の吸水完了および産卵開始時刻. 日本水産学会誌, **59**, 7-14.
- Morimoto H., 1996: Effects of maternal nutritional conditions on number, size, and lipid content of hydrated eggs in the Japanese sardine from Tosa Bay, southwestern Japan, in "Survival Strategies in Early Life Stages of Marine Resources" (eds. by Watanabe Y., Yamashita Y., and Oozeki Y.), Balkema, Rotterdam, pp. 3-12.
- Moser H. G. and Ahlstrom E. H., 1985: Staging anchovy eggs, in "An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*" (ed. by Lasker R.), U. S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS **36**, pp. 37-41.
- Mosse P. R. L. and Hudson R. C. L., 1977: The functional roles of different muscle fibre types identified in the myotomes of marine telosts: a behavioural, anatomical and histochemical study. *J. Fish Biol.*, **11**, 417-430.
- 村山 司, 青木一郎, 石井丈夫, 1990: 土佐湾における産卵期のマイワシ親魚の成熟状態と分布について. 水産海洋研究, **54**, 357-363.
- Murayama T., Shiraishi M., and Aoki I., 1994: Changes in ovarian development and plasma levels of sex steroid hormones in the wild female Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) during the spawning period. *J. Fish. Biol.*, **45**, 235-245.
- 長浜嘉孝, 1991: 生殖: 配偶子形成の制御機構, 「魚類生理学」(板沢靖夫・羽生 功編), 恒星社厚生閣, 東京, pp.243-286.
- Nakai Z., 1962a: Studies of influences of environmental factors upon fertilization and development of the Japanese sardine eggs-with some reference to the number of their ova. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, **9**, 109-150.
- Nakai Z., 1962b: Studies relevant to mechanisms underlying the fluctuation in the catch of the Japanese sardine, *Sardinops melanosticta* (Temminck & Schlegel). *Japan. J. Ichthyol.*, **9**, 1-115.

- Nakai Z., 1962c: Preliminary studies on fluctuation in the Japanese sardine stock, mainly for the prewar period. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, **9**, 1-22.
- Nakai Z., 1966: Effect of salinity on the early development of the Japanese sardine. *J. Tokai Univ.*, **1**, 71-89.
- 中井甚二郎, 宇佐美修造, 服部茂昌, 本城康至, 林繁一, 1955: 昭和24年~26年鯷資源共同研究経過報告, 東海区水産研究所, 東京, 84pp.
- Nakai Z. and Hattori S., 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.
- 中村保昭, 1990: 五島列島周辺海域 - II. 物理, 「続・日本全国沿岸海洋誌」(日本海洋学会沿岸海洋研究会編), 東海大学出版会, 東京, pp. 685-709.
- 中田尚宏, 今井千文, 1981: 神奈川県城ヶ島沖における魚卵・仔魚の垂直分布について. 神奈川水試研報, **3**, 19-28.
- 中谷敏邦, 前田辰昭, 1984: スケトウダラ卵の発生に対する水温の影響およびその浮上速度について. 日本水産学会誌, **50**, 937-942.
- Nelson G. J., 1967: Epibranchial organs in lower teleostean fishes. *J. Zool., Lond.*, **153**, 71-89.
- 西田 宏, 石田 実, 能登正幸, 勝川木綿, 2007: 平成18年マイワシ太平洋系群の資源評価, 「我が国周辺水域の漁業資源評価(平成18年度)」, 水産庁増殖推進部・独立行政法人水産総合研究センター, 東京・横浜, pp.11-84.
- 西川籐吉, 1903: イワシの発生. 水産調査報告, **12**, 1-5.
- 西村三郎, 1958: ネット採集によるプランクトン標本中にみられるマイワシ卵の卵黄崩壊現象とそれに関連した2, 3の問題. 日水研年報, **4**, 87-103.
- 西村三郎, 1960: マイワシ発生初期卵群の海中における行動. 日本海洋学会誌, **16**, 25-35.
- 農林水産省統計情報部, 1997: 平成7年漁業・養殖業生産統計年報, 財団法人農林統計協会, 東京, 309pp.
- 農林水産省統計情報部, 2006: 平成18年漁業・養殖業生産統計年報(併載: 漁業生産額), 335pp.
- O'Connell C. P., 1963: The structure of the eye of *Sardinops caerulea*, *Engraulis mordax*, and four other pelagic marine teleosts. *J. Morph.*, **113**, 287-329.
- O'Connell C. P., 1981: Development of organ systems in the northern anchovy, *Engraulis mordax*, and other teleosts. *Amer. Zool.*, **21**, 429-446.
- 大下誠二, 2007: 平成18年マイワシ対馬暖流系群の資源評価, 「我が国周辺水域の漁業資源評価(平成18年度)」, 水産庁増殖推進部・独立行政法人水産総合研究センター, 東京・横浜, pp. 50-70.
- Omura Y., Uematsu K., Tachiki H., Furukawa K., and Satoh H., 1997: Cone cells appear also in the retina of eel larvae. *Fish. Sci.*, **63**, 1052-1053.
- Patterson S., Johnston I. A., and Goldspink G., 1975: A histochemical study of the lateral muscles of five teleosts species. *J. Fish Biol.*, **7**, 159-166.
- Patterson C. and Johnson G. D., 1995: The intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes. *Smithsonian Contr. Zool.*, **559**, 1-78.
- Phillips J. B., 1942: Osteology of the sardine (*Sardinops caerulea*). *J. Morph.*, **70**, 463-500.
- Potthoff T. and Tellock J. A., 1993: Osteological development of the snook, *Cetropomus undecimalis* (Teleostei, Centropomidae). *Bull. Mar. Sci.*, **52**, 669-716.
- Proctor C., Mosse P. R. L., and Hudson R. C. L., 1980: A histochemical and ultrastructural study of the development of the propulsive musculature of the brown trout, *Salmo trutta* L., in relation to its swimming behaviour. *J. Fish Biol.*, **16**, 309-329.
- Raamsdonk van W., Pool C. W., and Kronnie te G., 1978: Differentiation of muscle fiber types in teleost *Brachydanio rerio*. *Anat. Embryol.*, **153**, 137-155.
- Ramanujam S. G. M., 1929: The study of the development of the vertebral column in teleosts as shown in the life-history of the herring. *Proc. Zool. Soc. London*, **1929**, 365-414.
- Richards W. J., Miller. R. V., and Houde E. D., 1974: Egg and larval development of the Atlantic thread herring, *Opishonema oglinum*. *Fish. Bull. U. S.*, **72**, 1123-1136.
- Roberts T. R., 1984: Skeletal anatomy and classification of the neotenic Asian salmoniform superfamily Salangoidea (icefishes or noodlefishes). *Proc. Calif. Acad. Sci.*, **43**, 179-220.
- Rosenthal H. and Hempel G., 1970: Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (*Clupea harengus* L.), in "Marine food chains" (ed. by Steele J. H.), Univ. Calif.

- Press, Berkley, pp. 344-364.
- Sandy J. M. and Blaxter J. H. S., 1980: A study of retinal development in larval herring and sole. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **60**, 59-71.
- Schumann G. O., 1965: Some aspects of behavior in clupeoid larvae. *Rep. Cali. Coop. Oceanic Fish. Invest.*, **10**, 71-78.
- Senoo S., Ang K. J., and Kawamura G., 1994: Development of sense organs and mouth and feeding of reared marble goby *Oxyeleotris marmoratus* larvae. *Fish. Sci.*, **60**, 361-368.
- 千田哲資, 星野 暹, 森 勇, 1956: 長崎・福江間の魚卵・稚仔連日採集結果について. 日本生態学会誌, **6**, 116-120.
- 庄島洋一, 1988: 西日本海域に來遊するマイワシの系統群. 1986年度漁業資源研究会議. 第19回浮魚部会報告, 27-36.
- Siebert D. J., 1997: Notes on the ontogeny and relationships of *Sundasalanx* Roberts (Teleostei, Clupeidae), with descriptions of four new species from Borneo. *Bull. Nat. Hist. Mus. Lond. (Zool.)*, **63**, 13-26.
- Smith P. E., Flerx W., and Hewitt R. P., 1985: The CalCOFI vertical egg tow (CalVET) net, in "An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*" (ed. by Lasker R.), U. S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS **36**, pp. 27-32.
- 白石 学, 1992: マイワシ親魚の成熟と産卵-ホルモンを指標として-. 浮魚資源-その再生産と加入機構-. 月刊海洋, **24**, 284-288.
- 白石 学, 1997: マイワシの産卵を追う-飼育槽と野外. 養殖研ニュース, **35**, 2-6.
- 白石 学, 藤井一則, 1990: 成熟制御システムによるマイワシ産卵条件の解明. 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) 平成元年度研報, 174-175.
- 宗宮弘明, 丹羽 宏, 1991: 視覚, 「魚類生理学」(板沢靖男・羽生 功編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 403-441.
- 末広恭雄, 1951: 魚類学, 岩波書店, 東京, 349pp.
- 鈴木 亮, 1991: 発生生理とバイオテクノロジー, 「魚類生理学」(板沢靖男・羽生 巧編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 584-607.
- 鈴木伸洋, 萱野泰久, 水戸 鼓, 1996: キジハタ仔稚魚の側線系感覚器の形成過程. 水産増殖, **44**, 159-168.
- 高尾亀次, 1990: 飼育下におけるカタクチイワシの産卵数について. 南西水研研報, **23**, 53-62.
- 高尾亀次, 岸田 達, 上田和夫, 1983: 飼育実験によるカタクチイワシの雌1尾当り年間産卵数の推定. 南西水研研報, **15**, 1-11.
- 田中祐志, 1993: マイワシ卵の比重変化と鉛直移動. 沿岸海洋研究ノート, **31**, 17-25.
- Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 1960: Synopsis on the biology of *Sardinops melanosticta* (Temminck and Schlegel). *FAO Fisheries Biology Synopsis*, **11**, 213-244.
- 鶴田義成, 1992: カタクチイワシの成熟・産卵と再生産能力の調節に関する研究. 水工研研報, **13**, 129-168.
- 内田恵太郎, 1943: 魚類の生活史概略. 海洋の科学, **3**, 427-436.
- 内田恵太郎, 1958: マイワシ *Sardinops melanosticta* (Temminck et Schlegel), 「日本産魚類の稚魚期の研究. 第1集」, 九州大学農学部水産学第二教室, 福岡, pp. 10-13.
- 内田恵太郎, 道津喜衛, 1958: 対馬暖流域の表層に現れる魚卵・稚魚概説, 「水産庁対馬暖流開発調査報告書第2輯 (卵・稚魚・プランクトン篇)」, pp. 3-65, 106-110.
- 上田一夫, 佐藤真彦, 岡 良隆, 1981: 魚類嗅覚神経系の構造, 「魚類の化学感覚と摂餌促進物質」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 9-25.
- 上野正博, 1983: 卵稚仔定量採集方法の相互検定, 「水産資源の解析と評価. その手法と適用例」(石井丈夫編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 130-140.
- Uriarte I. and Balbontin F., 1987: Caracterización del estado de hambruna en las larvas de sardina *Sardinops sagax musica* (Pisces, Clupeiformes), mediante criterios morfométricos e histológicos. *Rev. Biol. Mar., Valparaiso*, **23**, 77-106.
- 宇佐美修造, 1964: 日本産マイワシ *Sardinops melanosticta* (T. & S.) の再生産力について - I. 日本海大羽マイワシの卵径組成からみた成熟と卵数. 東海水研研報, **38**, 1-30.
- 渡部泰輔, 1970: マサバの発育初期における形態・生態ならびに資源変動に関する研究. 東海水研研報, **62**, 1-283.
- 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), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 9-29.
- Waterman R. E., 1969: Development of the lateral



- musculature in the teleost, *Brachydanio rerio*: a fine structural study. *Amer. J. Anat.*, **125**, 456-494.
- Whitehead P. J. P. and Teugels, G. G., 1985: The West African pigmy herring *Sierrathrissa leonensis*: general features, visual anatomy, and osteology. *Amer. Mus. Novit.*, **2835**, 1-44.
- 山田鉄雄, 1958: 大村湾内カタクチイワシの産卵生態. 長崎大学水産学部研報, **6**, 73-82.
- Yamamoto M. and Ueda K., 1978: Comparative morphology of fish olfactory epithelium-II. Clupeiformes. *Nippon Suisan Gakk-aishi*, **44**, 855-859.
- 銭谷 弘, 2000: 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. 瀬戸内水研研報, **3**, 1-45.
- 銭谷 弘, 石田 実, 小西芳信, 後藤常夫, 渡邊良朗, 木村 量 (編), 1995: 日本周辺水域における主要浮魚類の卵仔魚分布, 水産庁中央水産研究所, 東京, 368pp.
- 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. 日本水産学会誌, **63**, 665-671.
- Zielinski B. and Hara T. J., 1988: Morphological and physiological development of olfactory receptor cells in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) embryos. *J. Comp. Neurol.*, **271**, 300-311.