

東シナ海産クロエソ *Saurida umeyoshii* および対馬海峡産トカゲエソ *Saurida elongata* の資源生物学的研究^{*1}

酒井 猛^{*2}

Study on the fisheries biology of lizardfishes, *Saurida umeyoshii* in the East China Sea and *Saurida elongata* in Tsushima/Korea Strait

Takeshi SAKAI

Abstract : The lizardfishes *Saurida* spp. are commercially important to the Japanese trawl-fisheries, and are utilized as surimi or fish cakes “kamaboko” in Japan due to its high meat yield, and high gel forming ability.

In recent years, stock levels of lizardfish have been low in the East China Sea similar to other demersal fishes. The Japanese large pair trawl fishery catch per unit effort of lizardfish in the East China Sea in 2006 was 9 % of that in 1982, and the landing of lizardfish from Japanese large trawl in the East China Sea decreased from 8585 metric tons in 1982 to 23 metric tons in 2006. Similarly, in the Tsushima/Korea Strait the landing of lizardfish from the Japanese offshore trawl also decreased by about 30 % between 1973 and 2006. Lizardfishes are commercially important to the Japanese trawl fisheries, assessment of lizardfish stocks and establishment of fishery management guidelines are urgently needed. The purpose of the present study is to update information on the biological characteristics, for formulating management proposals on the fishery in the East China Sea and Tsushima/Korea Strait.

1. To reveal the age and growth of the lizardfish, *Saurida umeyoshii* specimens collected from the East China Sea during the period from April 1998 to April 2000 were studied using polished thin sections of otolith. A total of 1052 individuals, ranging in size between 118 and 454mm fork length, were examined. The frequency of the appearance of the translucent band on the outer margin of the otolith and monthly changes in marginal growth increments indicated that ring marks (outer edge of translucent zone) were formed once a year between December and March. The von Bertalanffy growth curves were expressed as

$$\text{Males : } FL_t = 421.7 [1 - \exp \{-0.162 (t + 1.24)\}], (1 \leq t \leq 8)$$

$$\text{Females : } FL_t = 489.4 [1 - \exp \{-0.160 (t + 0.95)\}], (1 \leq t \leq 10).$$

2. Sexual maturity, annual reproductive cycle, and batch fecundity of the lizardfish, *Saurida umeyoshii*, were examined in specimens collected from the East China Sea between April 1998 and April 2000. The minimum FL at sexual maturity was 180 mm in males and 228 mm in females. Females with mature and spawning stage ovaries were collected between April and December, majorly between June and September when the mean gonadosomatic index was also high. This indicates that the spawning season extends from April and December, mainly from June and September. In the spawning stage ovary,

postovulatory follicles continued to degenerate and disappear until the most advanced oocytes attained the migratory nucleus and mature stage, suggesting that this species is a multiple spawner. Time course sampling showed that final oocyte maturation occurred during the daytime and subsequent ovulation occurred in the evening. Batch fecundity (BF) in females with mature oocytes was related to FL (mm):

$$BF = 1.70 \times 10^{-8} FL^{4.88} \quad (278 \leq FL \leq 421).$$

3. To reveal the age and growth of the lizardfish, *Saurida elongata*, specimens collected from Tsushima/Korea Strait during the period from May 1999 to June 2001 were studied using polished thin sections of otolith. A total of 695 individuals, ranging in size between 189 and 478mmFL, were examined. The frequency of the appearance of the translucent band on the outer margin of the otolith and monthly changes in marginal growth increments indicated that ring marks (outer edge of translucent zone) were formed once a year between November and February. The von Bertalanffy growth curves were expressed as

$$\text{Males: } FL_t = 422.3 [1 - \exp \{-0.202 (t + 1.30)\}], \quad (1 \leq t \leq 10)$$

$$\text{Females: } FL_t = 512.6 [1 - \exp \{-0.157 (t + 1.45)\}], \quad (1 \leq t \leq 11).$$

Our findings indicate that scale method is inadequate for age determination of lizardfish and it is necessary to reexamine the age and growth of Japanese lizardfish studied using scales.

4. Sexual maturity, annual reproductive cycle, and batch fecundity of the lizardfish, *Saurida elongata*, were examined in specimens collected from the Tsushima/Korea Strait between May 1999 and May 2002. The minimum FL at sexual maturity was 235 mm in males and 249 mm in females, and these were larger than *Saurida umeyoshii*. Females with spawning stage ovaries were collected between May and August, when the mean gonadosomatic index was also high. This indicates that the spawning season extends from May and August. In the spawning stage ovary, postovulatory follicles continued to degenerate and disappear until the most advanced oocytes attained the migratory nucleus and mature stage, suggesting that this species is a multiple spawner. Batch fecundity (BF) in females with mature oocytes was related to FL (mm):

$$BF = 0.00161FL^{2.98} \quad (261 \leq FL \leq 445).$$

Key Words : lizardfish, *Saurida*, age, growth, reproduction

目 次	考 察
緒 言	第2章 東シナ海産クロエソの成熟と産卵
マエソ属 <i>Saurida</i> の分類について	目 的
第1章 東シナ海産クロエソの年齢と成長	材料と方法
目 的	結 果
材料と方法	1. 生殖年周期
結 果	1-1. 卵巣の各成熟段階の月別出現状況
1. 尾叉長組成	1-2. GSI の月別変化
2. 標示形成時期	2. 尾叉長別成熟度
3. 尾叉長と耳石長の関係	3. 卵の発達様式と最終成熟過程
4. 計算尾叉長と成長式	3-1. 卵径組成
5. 内臓除去体重と尾叉長の関係	3-2. 卵の最終成熟過程
	4. バッチ産卵数

考 察	
第3章 対馬海峡周辺におけるトカゲエソの年齢と成長	
目 的	
材料と方法	
結 果	
1. 年齢形質の妥当性の検証	
2. 尾叉長組成	
3. 標示形成時期	
4. 尾叉長と耳石長の関係	
5. 計算尾叉長と成長式	
6. 内臓除去体重と尾叉長の関係	
考 察	
第4章 対馬海峡周辺におけるトカゲエソの成熟と産卵	
目 的	
材料と方法	
結 果	
1. 生殖年周期	
1-1. 卵巣の各成熟段階の月別出現状況	
1-2. GSIの月別変化	
2. 尾叉長別成熟度	
3. バッチ産卵数	
考 察	
要 約	
謝 辞	
参考文献	

緒 言

東シナ海は広大な大陸棚を有し、大陸の大河川から豊富な栄養塩が流入する世界有数の漁場で、1,000種を超える魚類が生息している(依田ら, 2002)。しかし、周辺国の漁獲圧が高まり、近年、特に底魚類において資源状態が悪化してきた(時村, 1998)。東シナ海を主漁場とする以西底曳網漁業は1960年代には30万トン以上の漁獲を維持していたが以後急減し、1970年代前半に20万トン程度の漁獲となった。1980年頃までしばらくは20万トン程度の漁獲があったがさらに減少し、近年の漁獲量は数千トンである。漁場も、かつては東シナ海、黄海、渤海の一部と広大な海域に及んでいたが、近年では我が国周辺の陸棚縁辺域が主漁場である。東シナ海の底魚資源は、日本、韓国、中国などの漁船により長期間に渡って高い漁獲圧にさらされており、現在の資源水準は相当低位であると考えられている。東シナ海および周辺海域においては、資源全般の適切な管理と持続的な利用が必要であり、周辺国と連携し

た資源回復への取り組みが強く必要とされている(田中, 1998)。

東シナ海、黄海および対馬海峡周辺海域にはワニエソ、マエソ、クロエソ、トカゲエソ、コウカイトカゲエソ等多種のエソ類が生息し、主に底曳網漁業で漁獲され、練り製品原料として利用されている(山田ら, 2007)。エソ類は他の底魚類に比べ身色が白く、またゲル形成能にも優れ高級蒲鉾の原料となるため(志水, 1976)、重要な漁業資源として扱われている。しかしながら、東シナ海における以西底曳網漁業によるエソ類漁獲量は、1982年には8,585トンであったものが、2006年にはわずか23トンに激減し、同漁業(2そう曳き)のエソ類銘柄合計のCPUEは1982年にはおよそ23 kg/網であったものが、2006年には2 kg/網程度に激減した。また、東シナ海と接続する対馬海峡周辺は、黒潮起源の高塩分水や長江起源の低塩分水が混在して流入し、水深100 m前後の砂質底が広がる好漁場となっているが、この海域で行われている2そう曳き沖合底曳網漁業でもエソ類の水揚げが減少し、2006年のエソ類銘柄合計の水揚げ量は、1976年の水揚げ量のおよそ9%となっている。このため、これら魚種についても資源の現状把握と回復が強く求められている。

これらの資源の現状把握と管理には、年齢、成長、成熟、産卵、分布、回遊、被捕食関係等、基本的な生物情報が不可欠である。また生態学的に見ると、エソ類は魚食性が強く(岡田・久新, 1955; Hayashi *et al.*, 1960; 工藤・通山, 1963)、ハモ類と並んで東シナ海底魚類の中では最高位の捕食者であり、食物関係を通じて多種に与える影響は大きい(三尾ら, 1984)、群集生態学的にも、エソ類に関する生物学的な情報の整備が重要であると考えられる。

かつて東シナ海で漁獲されるエソ類の多くは陸棚上に多く分布するワニエソであった(岡田・久新, 1955)が、新日中漁業協定以降、漁場が陸棚縁辺域へ収束してきていることに伴い、以西底曳網漁業においては、陸棚縁辺域を主分布域とするクロエソの重要性が高くなっている(山田ら, 2007)。しかしながら、クロエソについてはかつてマエソと混同されていたこともあり、資源生物学的基礎情報がほとんどなかった。またトカゲエソについては対馬海峡周辺で沖合底曳網漁業によって多量に漁獲されており、同海域のエソ類の中でも重要種でありながら、近年までコウカイトカゲエソと同種として扱われており資源生物学的な情報は不足していた。さらに、エソ類に関する知見は、分類の混乱に加え、信頼性に欠ける年齢形質の使用等の問題もあるため、再考の余地のあるものも多い。

また、基礎的な生物情報が把握されている東シナ

海周辺海域の多くの魚種について、資源量の減少に伴うと考えられる生物学的、生態学的変化が明らかとなっている（堀川・山田，1999）。以西底曳網漁業によって漁獲されるワニエソ、タチウオ、シログチ、キグチ、マダイおよびキダイでは、資源の減少に伴い漁獲物の体長組成が変化し、大型個体が減少している（大滝，1980）。クログチ、キグチでは同年齢群の大型化が見られ（佐藤，1974；三尾ら，1975），一方キダイでは同年齢群の小型化が報告されている（Oki and Tabeta, 1998）。生殖、産卵に関しても生物学的変化は起こっており、ワニエソ（山田ら，1965；山田，1968），キグチ（三尾ら，1975；大滝・庄島，1978），アカアマダイ（築山・多部田，1997），ウマヅラハギ（杉浦・多部田，1998），キダイ（Oki and Tabeta, 1998），コウライマナガツオ（Buoyら，1998），タチウオ（山田，1971；呉・多部田，1995）等で、産卵期の長期化、最小成熟体長の小型化、成熟年齢の低下、群成熟率の上昇、卵巣重量や抱卵数の増加等多くの現象が報告されている。クロエソ、トカゲエソ等についてもこれらの変化が想定されるため、年齢、成長、成熟、産卵等の生物情報をモニタリングすることが必要であるが、そのためにも、生物情報の基礎的知見の確立が急務である。

このように、漁業活動によって個体数が大きく減少すると個体群の生態が変化することは以前から知られており、この生態の長期的変化は、環境の変化による補償作用と、遺伝的な変異によるもの、二つの要因が関与していると考えられている（Rijnsdorp, 1993）。

補償作用に関しては、一般に、個体数が減少すると餌環境が改善され、その結果成長は早くなることが知られている（Rijnsdorp, 1993）。したがって早期に成熟サイズに達することになり、成熟年齢は低下する。また成魚では再生産へのエネルギー投資が大きくなり、卵数の増加、卵径の増大などの現象が見られる（Heino and Kaitala, 1999）。環境が元に戻ればこのような補償作用による生態変化も元の状態に戻ると考えられている。

一方、遺伝的な変異はより深刻な現象である。近年、漁業による淘汰は急激な種の進化的変化を引き起こしていることが指摘されている。一般的に、死亡率が上昇すると性成熟の早い遺伝子が選択的に残り、繁殖努力は増大する（Jørgensen *et al.*, 2007）。高い淘汰圧によってほんの数世代で多数の形質の遺伝的変異が起こることが人工飼育実験から分かっており（Reznick *et al.*, 1990），また天然でも環境変化だけでは説明のつかない急激な成熟特性の変化が起こっていることが明らかとなった（Olsen *et al.*, 2004; Yoneda and

Wright, 2004; Jørgensen *et al.*, 2007）。乱獲によっていったん大きな遺伝的変化を起こした個体群は繁殖に関わる遺伝的多様性を失っており、漁獲圧が軽減されても資源の復活は困難になると考えられている（Olsen *et al.*, 2004）。漁業が遺伝的特性に与える影響を明らかにするには、漁獲、生物情報等、高精度の情報を収集、蓄積することが必要である。乱獲によりいったんマダラ資源が枯渇したカナダ沖や、複数国の漁業により長年にわたって高い漁獲圧がかけられてきた北海については長年にわたって資源評価、管理がなされてきており、またそれらに必要な漁獲情報、生物情報も高度に整備されている。

東シナ海周辺海域では、このような生物特性の変化は、これまでは主に補償作用によるものと考えられており、遺伝学的な検討はなされていないが、東シナ海の底魚資源に起こっている生態の長期的な変化は、遺伝子組成の変化に起因するものである可能性が考えられる。こういった生物特性の長期的変化を捉え、また変化の要因を検討するには、北海のように年齢、成熟等の基礎情報を正確に収集、蓄積することが必要である。

今後、東シナ海において、国際的な資源管理の枠組みを策定し、さらに先進的な北海に匹敵するようなレベルに高めるには、遺伝学的な変化の検討も可能とするような生物情報のモニタリング体制の構築が不可欠である。このような、今後の一連の国際的な研究展開の基礎として、本研究では、東シナ海産クロエソおよび対馬海峡産トカゲエソについて、年齢、成長、成熟、産卵に関する特性を、その解析方法の検討も含めて詳細に明らかにしたものである。

マエソ属の分類について

我が国周辺海域に分布するマエソ属 *Saurida* にはいくつかの分類学的混乱が存在する。かつて我が国周辺にはマエソ *Saurida undosquamis* (Richardson, 1848), ワニエソ *Saurida tumbil* (Bloch, 1795), トカゲエソ *Saurida elongata* (Temminck and Schlegel, 1846) の3種が分布するとされてきた（松原，1955）。これらは分布域が重複しており、また種の標徴となる形態的特徴に乏しいこともあり（町田，1988），重要な漁業対象種であるにも関わらず分類学的な再検討がなされないまま扱われてきた。しかしながら、近年の形態学的、遺伝学的な研究により、従来マエソとトカゲエソとして取り扱われたもののなかに、それぞれについて別種で取り扱うべきタイプの存在が指摘される等いくつかの分類学的な再検討が行わ

れている。

従来、我が国の標準和名でマエソとされてきたものには、分布域や形態が異なる2型が存在することが明らかとなった(山田・池本, 1979; 山田, 1986)。この2つの形態型にはアイソザイム分析(Yamaoka *et al.*, 1989)や、筋漿蛋白等電点電気泳動像による分析(夏莉, 1997)により、種レベルの遺伝的差異があることが報告された。一方それまでマエソにつけられていた *Saurida undosquamis* はオーストラリア産の標本をもとに記載されており、我が国周辺海域のいわゆるマエソとは側線鱗数や体色等が異なっていたため、マエソとクロエソに当てはめるべき学名についても不確定な状態となっていた(山田ら, 1992; 山田, 1993; 2000)。

Inoue and Nakabo (2006) はこれらについて分類学的な整理を行い、マエソには従来 *Saurida undosquamis* のシノニムとして扱われていた *Saurida macrolepis* (Tanaka, 1917) を、クロエソには新たに新種として記載し *Saurida umeyoshii* (Inoue and Nakabo, 2006) をあてることとした。本研究ではこれに従い、100m以浅に分布し尾鰭上縁に黒色点列がないか、あっても輪郭がぼやける、また腹部が白いものをマエソ、100m以深に分布し、尾鰭上縁に顕著な黒色点列をもち腹部が黒味を帯びるものをクロエソとして取り扱った。

従来、*Saurida microlepis* (Wu and Wang, 1931) はトカゲエソ *Saurida elongata* のシノニムとされてきたが、花淵(1971)はトカゲエソの中に脊椎骨数や側線鱗数の異なる2つのグループを認め、これらの形質の数値の小さいグループは南方寄りに、大きいグループは北方寄りに分布することを明らかにした。その後の形態学的観察の結果、山田ら(1992)は前者を *Saurida elongata* (トカゲエソ) としての学名をあて、後者を *Saurida microlepis* (コウカイトカゲエソ) とするのが妥当であるとした。一方、遺伝学的研究からは明瞭にこれらを別種として区別できる結果は得られておらず(西田ら, 1996)、トカゲエソとコウカイトカゲエソを別の独立種として扱うのが適切かどうかという点にはまだ問題が残されている。しかしながら、トカゲエソとコウカイトカゲエソは、隣接した海域で採集された個体に複数の体質的形質に明確な差異があることや生殖が隔離されていることにより、生態的には別種として取り扱った方が妥当と判断した。そこで本研究では、山田(2000)に従い、側線鱗数59~65、脊椎骨数56~61(通常59)のものをトカゲエソ *Saurida elongata*、側線鱗数64~70、脊椎骨数61~67(通常63~64)のものをコウカイトカゲエソ *Saurida*

microlepis として取り扱った。

ワニエソはかつて *Saurida tumbil* が学名としてあてられていたが、これとは別種であることが指摘され、新種 *Saurida wanieso* (Shindo and Yamada, 1972) と訂正された。

また我が国周辺のマエソ属には、マダラエソ *Saurida gracilis* (Quoy and Gaimard, 1824)、ウチウミマダラエソ *Saurida nebulosa* (Valenciennes, 1849)(鈴木ら, 1995)、コソデエソ *Saurida micropectoralis* (Shindo and Yamada, 1972)(宮原ら, 2002)の3種も含まれるが、これらは奄美、沖縄、小笠原の沿岸を主な分布域としており、積極的な利用はされていない。

第1章 東シナ海産クロエソの年齢と成長

目 的

クロエソは高知沖および九州沿岸から台湾に至る海域の水深100~200 mの陸棚縁辺域砂泥底に生息するエソ科魚で、他のエソ類と同様に高級練り製品の原料として利用されている(山田ら, 2007)ため、日本では重要な漁業資源として取り扱われている。本種は東シナ海のマエソ属魚類の中では最も深みに分布している。近年、以西底曳網漁業の漁場が陸棚縁辺部に収束してきたことにより、以西底曳で漁獲されるエソ類の中での本種の割合は増加している(山田ら, 2007)。

東シナ海でのクロエソは主に以西底曳網漁業によって漁獲されている。以西底曳のエソ類漁獲量は、1982年には8,585トンであったが、2006年にはわずか23トンに激減している。また以西底曳網漁業(二そう曳き)のエソ類銘柄合計のCPUEは1982年にはおよそ23 kg/網であったが、2006年には2 kg/網程度へと激減している。これは近年以西底曳の漁場が陸棚縁辺域に収束し、主として陸棚域に分布するマエソやワニエソの漁獲が減少したことも一因であると考えられるが、周辺各国による高い漁獲圧が大きく影響していると考えられる(塚本・山本, 2007)。

キグチ、シログチ、ハモ、マナガツオ類、カレイ類等、以西底曳で漁獲される底魚類のうち主な分布域が我が国EEZ外にある資源は、全てが低水準である。エソ類も同様で、我が国の漁獲努力量の著しい減少にも関わらず、依然として資源状態は悪い。本海域の資源を持続的に利用していくためには周辺国による適切な資源管理が必要である。資源管理には、年齢、成長、成熟、産卵、分布、回遊、被捕食関係等、基本的な生物情報が不可欠であるが、エソ類に関しての分類学的な問題も影響し、本種は水産重要種であるにも関わら

ず、資源生物学的情報の整備は立ち後れていた。

本章では、東シナ海産クロエソの資源の評価や管理を行うために必要な情報となる年齢、成長に関する資源生物学の諸特性をその解析方法も含めて詳細に検討し、明らかにすることを目的とした。

材料と方法

1998年4月から2000年4月にかけて以西底曳網漁船によって東シナ海で漁獲され、長崎もしくは福岡に水揚げされたクロエソおよび、第1・第2・第21・第22山田丸、第1・第2長運丸、海邦丸、熊本丸、陽光丸、但州丸の各船で得られたクロエソ計1,052個体を用いた (Table 1; Fig. 1)。

供試魚は、生鮮状態で、尾叉長 (FL)、体重、内臓除去重量 (BW)、生殖腺重量の測定を行った後、耳石 (扁平石) を摘出し、70% エタノールで保存した。尾叉長は、体長測定板を用いて1 mm 単位で計測した。各重量の測定については、陸上ではデジタル重量計を用い、体重および内臓除去重量を1 g 単位、生殖腺重量を0.1 g 単位で測定した。船上では竿秤を用い、体重、内臓除去重量および生殖腺重量を1 g 単位で測定した。

年齢形質として、耳石、鱗、椎体を予備的に観察したところ、鱗は、同部位から採取した鱗によって輪紋の形成状況が異なっており、輪紋も不明瞭で年齢形質としては不適であると判断した。また椎体においては、

輪紋構造は観察されたものの、特に大型個体で外縁部の輪紋が不明瞭で、また椎体径も同サイズの他魚種と比べ小さく、読み取りが困難であった。耳石は、そのままでは縁辺部の輪紋構造が明瞭でなかったが、矢状切片標本を作製し観察したところ明瞭な輪紋が観察された。このため本研究では耳石を年齢形質として用い、観察、測定を行った。

耳石はスライドガラス上でエポキシ樹脂に包埋し、400~1,000番の研磨紙で耳石の成長起点が明瞭になるまで矢状面を研磨した。観察は実体顕微鏡および万能投影機で10倍に拡大し、反射光下で行った。耳石の矢状断面には幅の広い不透明帯と幅の狭い透明帯が交互に観察された (Fig. 2)。このため、標示を透明帯外縁と規定し、耳石の成長起点 (F) から耳石後端部までの直線の長さを耳石長 (R, mm)、F から各標示までの長さを標示長 (r_n , mm) として標示の読みとりと測定を行った。なお、処理中に耳石が破損してしまった個体および標示の一部が不鮮明であった個体については、年齢査定解析から除外した。

耳石の標示形成時期は、耳石最外縁部が透明帯である個体の月別出現状況と、縁辺成長率 (MIR) の月別変化より判断した。縁辺成長率は次式により求めた。

$$MIR = (R - r_{max}) / (r_{max} - r_{max-1})$$

r_{max} : 最大標示の標示長 (mm),

r_{max-1} : 外から2番目の標示長 (mm)

各標示形成時の計算尾叉長は body proportional hypothesis (BPH) 法 (Francis, 1990) を用いて推定

Table 1. Monthly number of *Saurida umeyoshii* examined for each fishery statistical areas by the Fisheries Agency

Year	Month	Fishery statistical area by the Fisheries Agency																				Total												
		234	235	238	246	249	250	453	462	463	472	474	475	481	484	485	494	496	497	498	505		507	508	511	517	518	527	537	538	Unknown			
1998	Apr				16																													64
1998	May												41																		16	57		
1998	Jun											78	4	1																9	6	116		
1998	Jul																27															27		
1998	Aug																												16		16			
1998	Sep																								1		24				25			
1998	Oct																										4				4			
1998	Nov																										55				55			
1999	Jan					2						11	15																			28		
1999	Feb														10		3	3		3												19		
1999	Mar	27																														27		
1999	Apr		100																													100		
1999	May																														65	65		
1999	Jun											1	2						19	3						121	19	16			181			
1999	Jul											6									1						2	4	1		24			
1999	Aug												2	12	3																17			
1999	Sep					6	3																								9			
1999	Oct	43																													16	59		
1999	Nov																															66		
1999	Dec																														48	48		
2000	Feb	23																														23		
2000	Mar																															17		
2000	Apr						17																									5		
Total		93	100	17	16	8	4	6	15	105	3	14	1	41	3	4	46	6	66	18	48	121	19	1	18	4	84	16	9	166	1052			

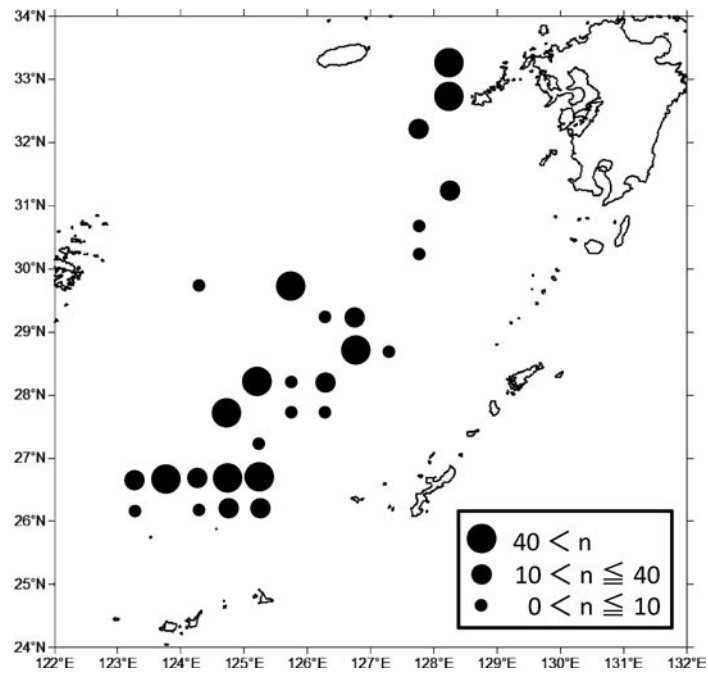


Fig. 1. Geographical distribution of specimens of *Saurida umeyoshii* collected in the East China Sea. n: number of fish examined.

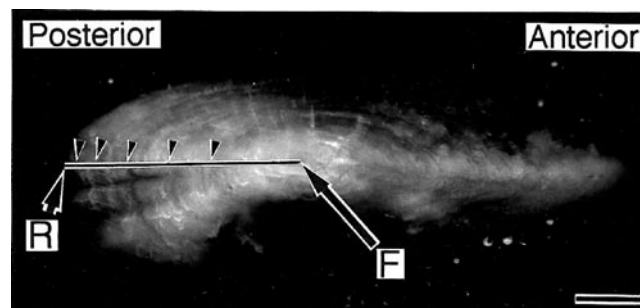


Fig. 2. Ring mark reading of otolith from female *Saurida umeyoshii* (254 mmFL) with five ring marks. Arrowhead indicates the ring mark on the outer margin of the translucent band used for ring radius measurements. Bar = 1 mm (F, focus; R, otolith radius).

した。BPH 法による計算尾又長は以下の式により求められる。

漁獲時の尾又長と耳石長の関係式：

$$\ln FL_c = a + b \ln R \quad (1)$$

標示形成時の計算尾又長と各標示長の関係式：

$$FL_n = (r_n / R)^b FL_c \quad (2)$$

FL_c ：漁獲時の尾又長 (mm), FL_n ： n 標示時の計算尾又長 (mm), b ：(1)式の傾き

BPH 法で求められた各標示形成時の計算尾又長をもとに von Bertalanffy の非線形成長モデルを用い、本種の成長を推定した。von Bertalanffy 成長式の推定には全計算尾又長を用い、最小二乗法で当てはめを行った。計算には Kaleida Graph 4.0 (Synergy Software, USA) を用いた。

結 果

1. 尾又長組成

雄305個体、雌747個体の尾又長を測定した結果、最小尾又長は雄118 mm、雌143 mm、最大尾又長は雄382 mm、雌454 mm、平均尾又長は雄262.6 mm、雌312.7 mmであった。雌雄により尾又長組成が異なり、雄では82%の個体が尾又長220~320 mm、雌では75%の個体が尾又長260~380 mmであった (Fig. 3)。

2. 標示形成時期

耳石最外縁部に透明帯を持つ個体は4~7月には出現せず、8~9月には20%以下の出現率であった。その後急増し、11~2月は60%以上の個体で耳石外縁部が透明帯であったが、3月には急減しその割合は約30%となった (Fig. 4)。

縁辺成長率の平均は12月に最低で、月を追うごとに上昇して11月が最高となった。また、12~3月の標本で最外部の標示を除外して算出した縁辺成長率は、11月から連続して上昇していた (Fig. 5)。これらの結果より、標示形成時期は12~3月と推定された。

3. 尾又長と耳石長の関係

尾又長と耳石長は雌雄ともに高い相関が認められ (Fig. 6)、それらの関係式は次式により示された。

$$\begin{aligned} \text{雄: } \ln FL &= 4.39 + 0.89 \ln R \\ (r^2 &= 0.83, n = 222) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{雌: } \ln FL &= 4.32 + 0.99 \ln R \\ (r^2 &= 0.89, n = 536) \end{aligned}$$

雌雄の関係式には傾き、切片ともに有意差が認められた (ANCOVA, $p < 0.01$)。このため、計算尾又長の算出には雌雄別々の関係式を用いた。

4. 計算尾又長と成長式

標示の観察の結果、雄では最大9標示、雌では最大

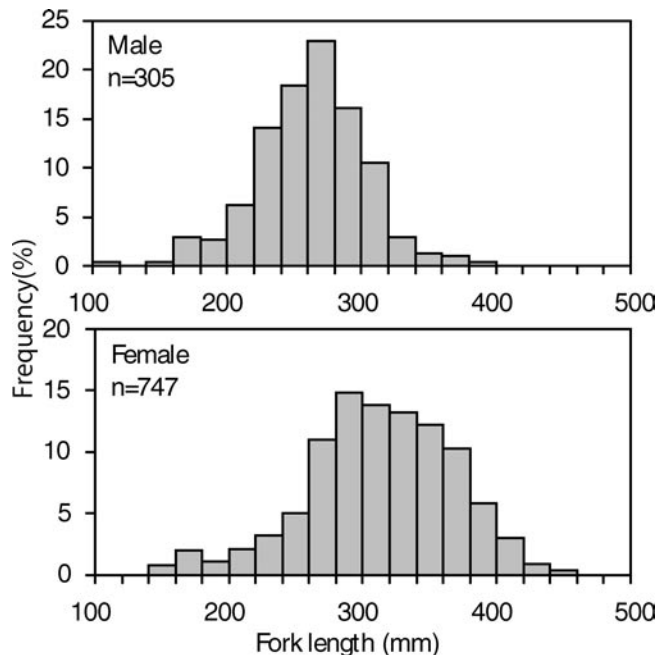


Fig. 3. Length-frequency distribution for male and female *Saurida umeyoshii* sampled from the East China Sea. n, number of fish examined.

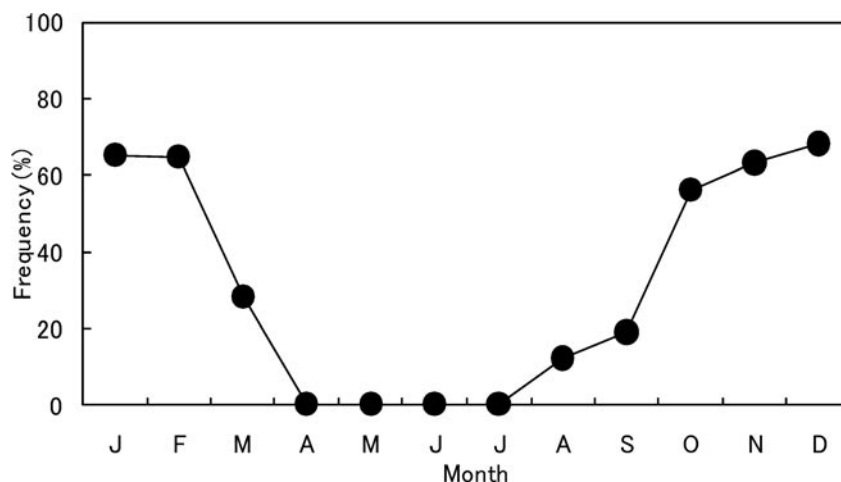


Fig. 4. Monthly changes in the frequency of appearance of a translucent band on the outer margin of the otolith of *Saurida umeyoshii*. n: number of fish examined.

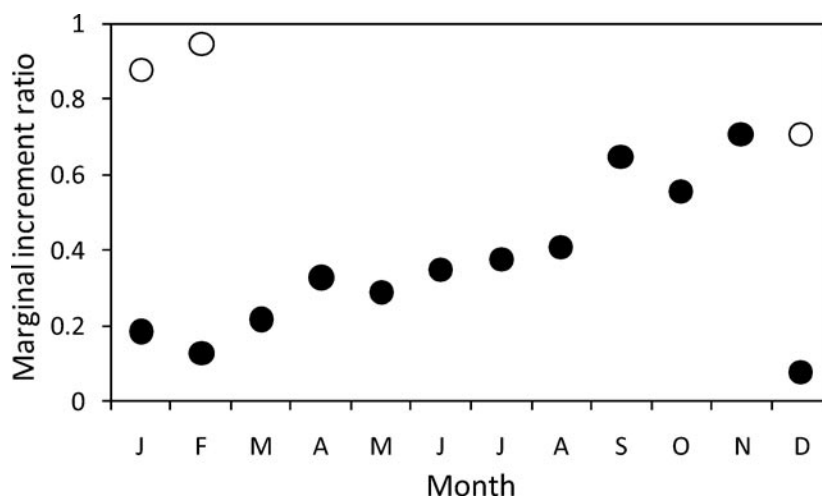


Fig. 5. Monthly changes in the mean marginal increment ratio of the otolith of *Saurida umeyoshii* (closed circles). Open circles indicate the mean marginal increment ratio of otoliths without new opaque bands observed during the period between December and February. n: number of fish examined.

11標示まで認められた (Table 2)。クロエソの産卵盛期は6~9月である (2章, 生殖年周期参照)。このため, 本種の産卵盛期は標示形成時期 (12~3月) よりも半年ほど前であると考えられる。したがって, 平均計算尾叉長を, 各標示数から0.5を減した年齢のもののみなし, 雌雄別に成長式を推定した (Fig. 7)。雌雄の成長式は次式により示された。

$$\text{雄: } FL_t = 421.7(1 - e^{-0.1616(t + 1.238)}) \quad (1 \leq t \leq 8)$$

$$\text{雌: } FL_t = 489.4(1 - e^{-0.1596(t + 0.948)}) \quad (1 \leq t \leq 10)$$

5. 内臓除去体重と尾叉長の関係

内臓除去体重と尾叉長の関係は以下の式で表され, 雌雄の関係式には有意差が認められた (F -test, $p < 0.01$) (Fig. 8)。

$$\text{雄: } BW = 0.516 \times 10^{-5} FL^{3.08} \quad (r^2 = 0.92, n = 305)$$

$$\text{雌: } BW = 0.358 \times 10^{-5} FL^{3.15} \quad (r^2 = 0.97, n = 747)$$

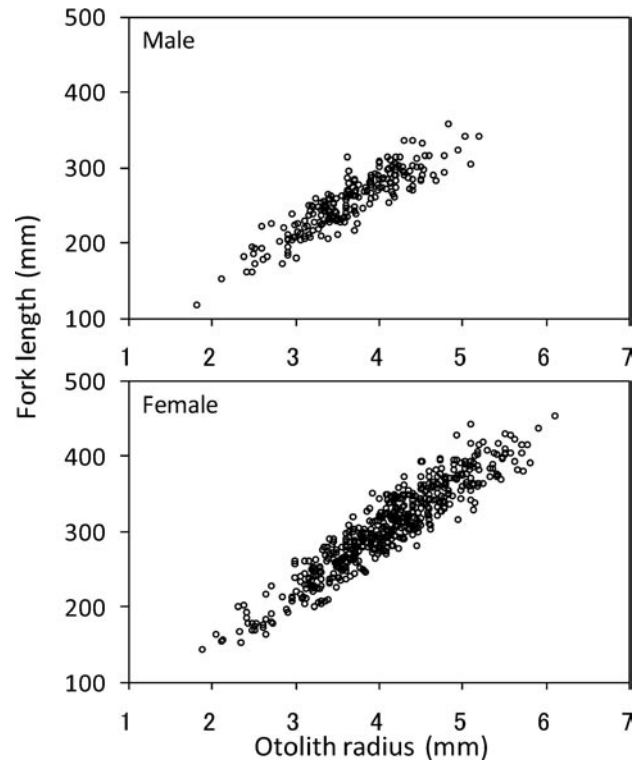


Fig. 6. Relationship between fork length and otolith radius for male and female *Saurida umeyoshii*.

Table 2. Mean back-calculated fork lengths (FL_i, mm) at each ring group for *Saurida umeyoshii* from the East China Sea (i, number of ring mark; n, number of fish examined)

Ring group	n	Back calculated length										
		FL ₁	FL ₂	FL ₃	FL ₄	FL ₅	FL ₆	FL ₇	FL ₈	FL ₉	FL ₁₀	FL ₁₁
Male												
1	1	93.2										
2	6	103.1	155.2									
3	32	106.5	154.4	195.5								
4	55	101.5	152.0	191.9	225.1							
5	76	103.1	151.4	192.1	225.7	255.0						
6	30	102.3	149.4	192.6	227.5	256.4	279.8					
7	18	100.6	143.0	186.8	216.9	245.8	275.5	294.6				
8	2	103.5	158.6	199.0	230.4	266.9	300.9	321.0	341.3			
9	1	105.9	149.6	185.9	218.5	258.1	292.9	323.8	341.8	357.7		
Mean (weighted)	221	102.8	151.2	192.2	224.9	254.2	279.4	298.5	341.5	357.7		
Female												
1	1	113.5										
2	15	102.5	158.2									
3	64	98.7	154.5	200.6								
4	122	104.0	163.1	213.0	254.4							
5	123	99.9	159.7	212.0	254.9	291.8						
6	90	99.0	156.4	205.6	248.1	285.5	317.9					
7	54	104.7	156.9	202.8	245.0	282.1	319.8	349.5				
8	41	103.2	153.5	197.3	236.7	274.1	308.8	339.4	368.3			
9	12	95.6	148.9	195.0	237.0	270.6	303.3	335.8	365.8	392.1		
10	11	97.0	150.9	192.9	230.4	265.7	294.1	320.9	349.0	375.8	396.3	
11	3	97.0	149.4	187.6	217.4	248.7	279.9	305.1	327.1	355.9	385.4	406.1
Mean (weighted)	536	101.2	158.0	206.7	249.3	284.4	314.0	341.0	362.8	381.0	393.9	406.1

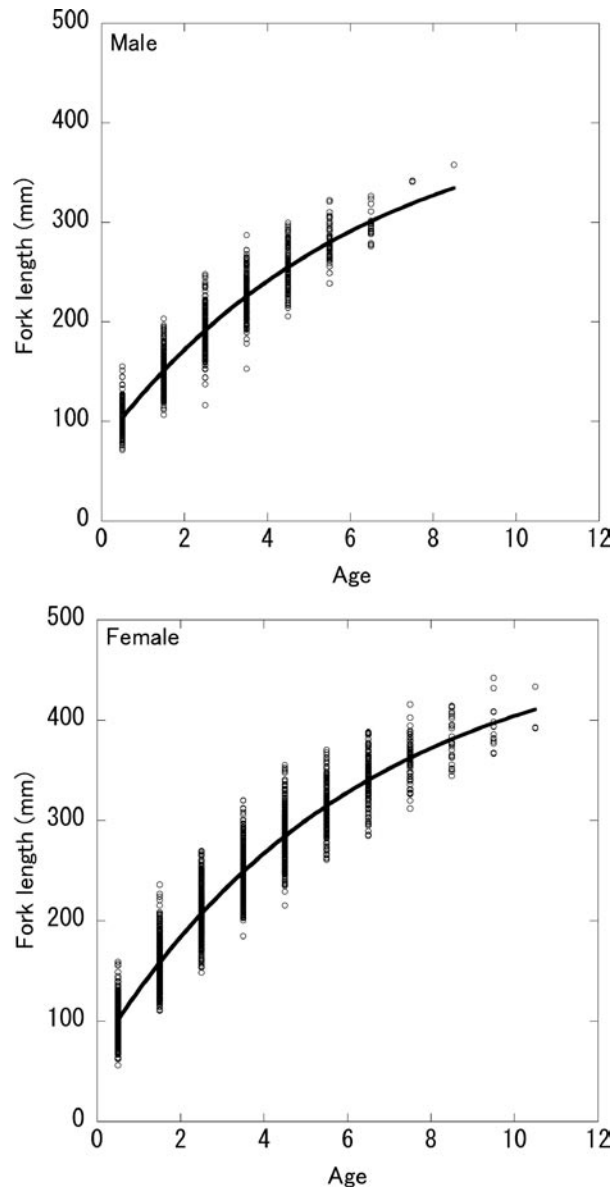


Fig. 7. von Bertalanffy growth curve for male and female *Saurida umeyoshii*. Circles are the back-calculated fork length at ring formation.

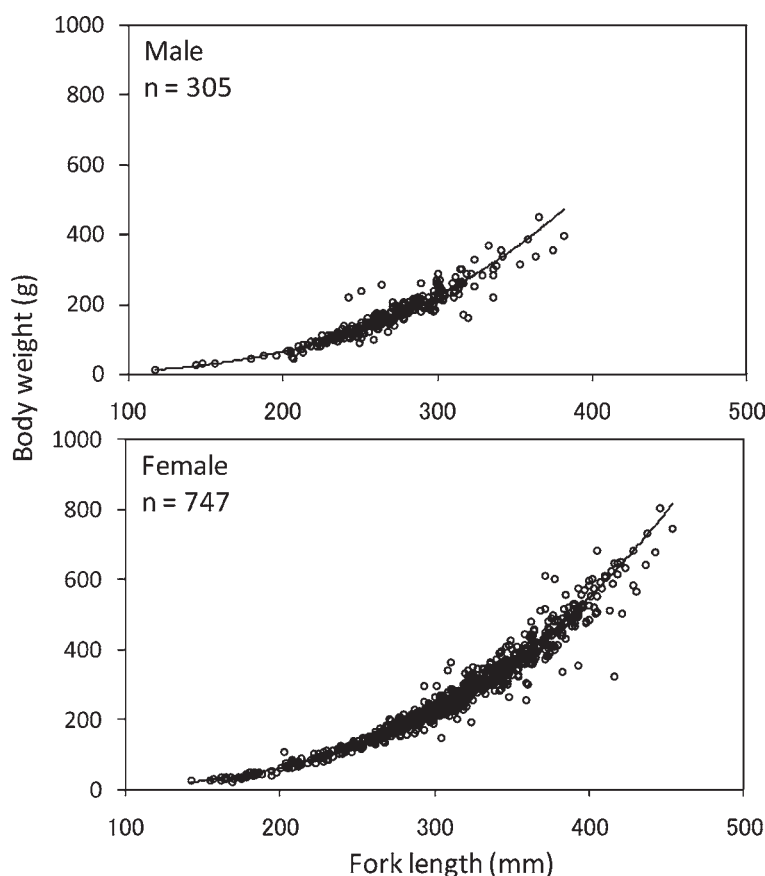


Fig. 8. Relationship between body weight and fork length for male and female *Saurida umeyoshii*. n: number of fish examined.

考 察

本研究ではクロエソの耳石外縁部における透明帯の出現状況と縁辺成長率の変化から、耳石の標示は年一回、12～3月に形成されると考えられた。このため標示を年輪と規定し、雌雄の成長式を求めた結果、クロエソの最高年齢は、雄で8歳、雌で10歳となり、雌は雄に比べ寿命が長く、成長も良いと考えられた。von Bertalanffy の成長曲線から推定される最大到達体長は雄421.7 mm、雌で489.4 mmであった。雌の成長が雄に比較して良いという結果は他のエソ類にも見られる。また、尾叉長組成からも、雌の方が大型になることが示唆された。

過去日本近海のマエソ属の研究 (Table 3) において観察された最高年齢は、東シナ海産マエソ、ワニエソ、トカゲエソで雌雄ともに4歳 (相川ら, 1949)、紀伊水道域のマエソで雄2歳、雌3歳 (多々良, 1953; 阪本, 1977)、瀬戸内海のマエソで雄3歳、雌

4歳 (多々良, 1965)、紀伊水道のトカゲエソで雌雄ともに4歳 (高尾, 1953) であった。また東シナ海、黄海産ワニエソの寿命は雌雄ともに5～6歳であろうと推定されている (岡田・久新, 1955)。これらの知見は今回明らかにしたクロエソの成長に比べて、成長が速く、寿命が短い傾向が顕著である。これは海域や種の相違による成長速度の違いであるとも考えられるが、むしろ年齢形質に鱗を使用したためであると推定される。

近年、年齢形質としての鱗の信頼性については疑問が呈されるようになってきている (Beamish and McFarlane, 1983; Carlander, 1987; 渡邊, 1997)。年齢組成や体成長速度の推定は、水産資源の解析において最も重要な項目の1つであり、推定の手法として体長組成法、飼育法、標識放流法、年齢形質法が用いられている (能勢ら, 1988)。このうち魚類の年齢形質法では、年齢形質として鱗、椎体、耳石、射出骨、鰓蓋骨等の硬組織が用いられる (渡邊, 1997)。鱗は魚

Table 3. Growth estimated for *Saurida* spp. and the methods of age determination from various localities by different authors

Species	Sampling Area	Method	Sex of fish	Estimated fork length attained in mm at each age											References		
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11			
<i>S. uneyoshii</i>	East China Sea	Otolith	Male	128	172	209	241	268	291	310	327						Present study
			Female	131	184	229	267	300	328	352	372	389	404				
<i>S. elongata</i>	Tsushima / Korea Strait	Otolith	Male	157	205	245	278	304	326	343	358	370	379			Present study	
			Female	164	214	258	295	326	353	377	396	413	428	440			
<i>S. spp</i>	East China Sea	Scale	Unsexed	162	230	293	380								Aikawa et al., 1949		
<i>S. elongata</i>	Kii Channel, Japan	Scale	Male	131	199	256	311								Takao, 1953		
	Southwest Japan	Scale	Female	162	225	282	330								Yokota, 1956		
			Unsexed	110	146	190	244	296	348	384							
<i>S. wamieso</i>	East China Sea / Yellow Sea	Scale	Male	152	266	362	430	474							Okada and Kyushin, 1955		
			Female	152	273	378	462	524									
	East China Sea / Yellow Sea	Scale	Male	162	267	339	399	487						Okada and Kyushin, 1955			
			Female	177	284	364	457	534	522								
	East China Sea	Scale	Male	120	223	292								Hamada, 1986			
			Female	128	259	358	433										
<i>S. macrolepis</i>	Kii Channel, Japan	Scale	Male	106	171									Tatara, 1953			
			Female	106	195	255											
	Southwest Japan	Scale	Unsexed	100	160	210	270	340	400	450	500			Yokota, 1956			
			Male	180	230	290											
	Seto Inland Sea, Japan	Scale	Female	200	250	310							Tatara, 1965				
<i>S. undosquamis</i>	Arabian Sea	Scale	Unsexed	161	238	302	350							Budnichenko and Nor, 1978			
	Taiwan Strait	Vertebra	Male	140	192	235	271	301	325	345					Lee et al., 1986		
	Northwest shelf of Australia	Vertebra	Male	127	180	229	272	312	347	380	409	435	459	Wen et al., 1987			
			Female	122	176	223	264	301	334	363	389						
	Southern Taiwan Strait	Scale	Male	111	168	218	262	301	336	366	393	417		Lee and Yeh, 1989			
			Female	136	195	241	276	303	324								
			Female	147	204	256	302	344	382	415	446						
<i>S. tumbil</i>	Taiwan Strait	Scale	Male	147	215	293	348							Tung and Lien, 1965			
			Female	149	239	325	412	475									
	Arabian Sea	Scale	Unsexed	176	270	340	391	434						Budnichenko and Nor, 1978			
			Male	157	210	257	300	338	370								
	East China Sea	Scale	Female	166	220	276	324	366	403	435				Yeh et al., 1977			
			Male	169	216	256	299	334	376	402							
	Gulf of Tonkin	Scale	Female	173	225	284	327	373	419	447				Yeh et al., 1977			
			Unsexed	254	393	472	517	542									
	Bay of Bengal, India	Length frequency	Unsexed	147	180	211	239	264	287					Rao, 1984			
	Southern East China Sea	Length frequency	Male	154	191	226	257	286	313	338				Tzeng et al., 2002			
			Unsexed	123	184	238	285	326	362	394	422						
Mumbai, India	Length frequency	Unsexed	313	464	537	572	589	600					Jaiswar et al., 2003				

類において最も古くから一般的に用いられてきた年齢形質である(Suzuki and Kimura, 1990; 菅野, 1997)が、脱落、再生鱗の形成、体液中のカルシウム不足による石灰部分の再吸収、成長停滞に伴う鱗成長の停滞等の問題点があり、特に高齢魚においては鱗による年齢の過小査定が著しいという知見もある(Beamish and McFarlane, 1987)。一方耳石は鱗と異なり、いったん結晶構造が形成されると再吸収されることはないと考えられている(Jones, 1992; 渡邊, 1997)。エソ類についても、Lee et al. (1986) は *Saurida undosquamis* の鱗と椎体とで出現輪紋数を比較し、年齢が高くなるほど鱗の輪紋数を過小評価する危険性が増加することを示した。これらの理由により、過去、我が国周辺のエソ類において行われた鱗による年齢査定は年齢を過小評価していた可能性があると言える。

我が国以外のマエソ属の成長 (Table 3) を見ると、*Saurida tumbil* の寿命は体長組成からの年齢推定によ

り、東シナ海南部で8歳 (Tzeng et al., 2002)、ベンガル湾北西部で5歳 (Rao, 1984)、ムンバイ沖で6歳 (Jaiswar et al., 2003) と推定されている。鱗を用いた年齢査定では、アラビア海では8歳 (Budnichenko and Nor, 1978)、台湾海峡では5歳 (Tung and Lien, 1965)、東シナ海およびトンキン湾では7歳 (Yeh et al., 1977) まで出現している。一方、*Saurida undosquamis* については鱗を用いて年齢査定がなされた結果、アラビア海で最高6歳 (Budnichenko and Nor, 1978)、台湾海峡では最高8歳を示す個体が出現し、椎体での査定では台湾海峡南部の雄で7歳、雌で10歳 (Lee et al., 1986)、オーストラリア北西岸においては雄で8歳、雌では9歳 (Wen et al., 1987) を示す個体が観察されている。このように我が国以外においても過去のマエソ属の成長の推定には耳石以外の形質が使用されており、結果に誤差を含んでいる危険性がある。今後、マエソ属の種内および種間において

成長に関する比較生態学的研究を展開するためには耳石による正確な年齢査定が必要である。

年齢は、成熟、移動、加入等に関わる重要な情報で (Summerfelt, 1987), 年齢査定 of 誤差は、資源評価や資源管理方策に大きな影響を与える (福島・渡邊, 1990)。形質法を用いて正確な年齢査定を行うには、信頼性の高い年齢形質の使用が前提であり、過去年齢形質の妥当性が充分検討されないまま行われた年齢査定や成長解析については、今後その妥当性を再検討し、最適な方法で再解析していくことが必要であると考えられた。

資源の減少に伴う生物学的特性の変化は成長にも見られることが知られており (Jørgensen *et al.*, 2007), 以西底曳網漁業で漁獲される魚種についてもいくつかの報告がある。シログチ、キグチ、マダイ、キダイ、タチウオ、ワニエソでは、1960年代以降大型個体が減少している (大滝, 1980)。またクログチ (佐藤, 1974), キグチ (三尾ら, 1975) では同年齢群の大型化が報告されている。一般に、同年齢群の大型化は競合する個体の減少による餌環境の改善に伴うものと推測される (Rijnsdorp, 1993)。しかし、逆に同年齢群の小型化も、キダイ (Oki and Tabeta, 1998) とコウライマナガツオ (Buoy ら, 1998) で明らかとなっており、これは密度効果では説明の困難な現象である。これら2種の同年齢群の小型化は、個体群の遺伝子組成の変化によって引き起こされている可能性がある。つまり、漁業活動が大型魚や高齢魚に対して高い漁獲圧をかけた結果、体成長より再生産により多くエネルギー投資を行う、若齢で成熟する遺伝形質を持つ個体の生残や繁殖成功度が高くなった結果であると考えられる。エソ類に関しても、ワニエソで成熟個体の小型化が報告されており、これは餌環境の改善によって、より小型の個体で繁殖投資が可能となったものと考えられている (山田ら, 1965)。しかしこの現象は、栄養状態や成長の改善を伴わない、繁殖に偏ったエネルギー投資が行われた結果であるとも考えられる。栄養状態の改善を伴わない場合、成長に投資されていたエネルギーが再生産に投下されることになるため、成長が遅くなることが考えられる。このように漁業が特定の遺伝的形質を持つ個体を選択的に漁獲した場合、成長、繁殖特性の多様化が減少し、環境変動に対して脆弱になってしまう可能性がある。また、いったん遺伝的变化を起こしてしまった個体群は資源の回復力を失っており、環境が改善しても資源量の回復が困難になることがあると考えられている (Olsen *et al.*, 2004)。

クロエソについても資源量の増減によって成長特性に変化が現れることは充分考えられ、現象を追跡しその要因を明らかにするためには今後も年齢、成長特性に関する情報の蓄積が必要である。

第2章 東シナ海産クロエソの成熟と産卵

目 的

前述のように、クロエソは、従来マエソと同種であるとみなされてきた (Inoue and Nakabo, 2006)。これまで両種を混同して取り扱ってきたため、成熟と産卵に関する情報を含め、本種の生物学的諸特性は全く知られていなかった。

東シナ海においてはクロエソも他の底魚類と同様高い漁獲圧にさらされ、その資源状態は低位にあるものと考えられるが、本種は主に我が国 EEZ 内である陸棚縁辺部を生息域としているため、ワニエソ、マエソ等の主として陸棚上に生息する種と比較すると、韓国、中国漁船の漁獲圧を受けにくいものと考えられる。魚類は、その種の資源量の変動によって補償作用及び遺伝的作用による生物学的、生態学的変化が見られるが、クロエソについても同様の変化が起きている可能性がある。本種については過去の成長、産卵等に関する知見がないため、過去の情報との比較はできないが、今後生殖、成長などの特性が変化していくことは充分考えられる。こういった現象を捉えるためにも、生物学的諸特性を明らかにしておくことは重要である。

我が国周辺のエソ類の成熟に関しては過去、瀬戸内海産 (多々良, 1965) マエソの成熟期、山口県内海産マエソおよびトカゲエソの成熟期 (八柳ら, 1953; 前川, 1961), 瀬戸内海産マエソおよびトカゲエソの成熟期 (南西海区水産研究所, 1972), 東シナ海産ワニエソの成熟期と産卵数 (山田, 1968), 東シナ海、黄海産ワニエソの産卵期と産卵数 (岡田・久新, 1955) などの知見がある。しかし、これらの情報は肉眼での卵巣の観察や生殖腺重量の変化に基づくもので、組織切片の観察に基づく産卵期の推定や、時間帯別の詳細な卵径組成変化についての報告はなく、エソ類の生殖生態についての情報は断片的である。

本章では、組織学的観察により卵巣の成熟段階を規定し、これに基づいてクロエソの卵巣の月別出現状況、成熟尾叉長およびバッチ産卵数の推定を行い、クロエソの資源の評価や管理を行うために必要な成熟、産卵特性に関する情報を詳細に明らかにすることを目的とした。

材料と方法

1章と同様、1998年4月から2000年4月にかけて東シナ海で漁獲されたクロエソ計1,052個体を用いた (Table 1; Fig. 1)。

供試魚は、生鮮状態で、尾叉長 (FL)、体重、内臓除去重量 (BW)、生殖腺重量の測定を行った。尾叉長は、体長測定板を用いて1 mm 単位で計測した。各重量の測定については、陸上ではデジタル重量計を用い、体重および内臓除去重量を1 g 単位、生殖腺重量を0.1g 単位で測定した。船上では竿秤を用い、体重、内臓除去重量および生殖腺重量を1 g 単位で測定した。

摘出した生殖腺は組織標本作製用にブアン氏液で固定した。また産卵期の一部の個体の卵巣を10%ホルマリン液で固定し、卵径測定用に5個体および卵数算定用に14個体の卵巣を用いた。ブアン氏液で固定した生殖腺の中央部を切り出し、エタノールで脱水後メタクリル樹脂 (Technovit 7,100, Kulzer) で包埋した。滑走式マイクロトームで2.5 μ m の樹脂切片を作製し、1%トルイジンブルーで染色後、光学顕微鏡で組織観

察を行った。Yamamoto (1956) を参考に、本種の卵の発達段階を区分し (Fig. 9)、組織学的観察に基づいて卵巣の成熟段階を次の6期に区分した。

未成熟期 (Immature stage: Im): 周辺仁期 (Perinucleolus stage)、卵黄胞期 (Yolk vesicle stage) の卵のみで構成される。

発達期 (Developing stage): 最も発達した卵が卵黄形成前期 (Primary yolk stage) (小型の卵黄球が細胞質の周辺部に認められる) もしくは卵黄形成後期 (Late yolk stage) (大型の卵黄球が細胞質全域に認められる) に達している。この期については、卵黄の蓄積状況により前期 (Early developing stage: Ed) と後期 (Late developing stage: Ld) に区別した。

成熟期 (Mature stage: M): 最も発達した卵が胚胞移動期 (Migratory nucleus stage)、もしくは成熟期 (Mature stage) に達している。

産卵期 (Spawning stage: Spa): 卵黄形成期の卵と排卵後濾胞が認められる。

閉鎖期 (Spent stage: Spe): 多くの卵黄卵で退行が始まっている。

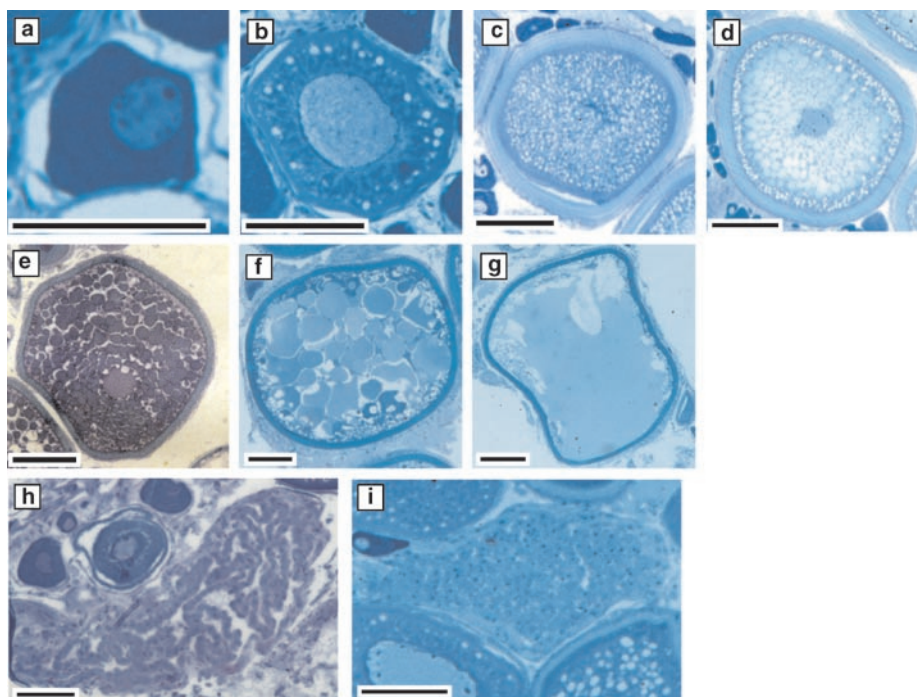


Fig. 9. Microphotographs of oocytes and postovulatory follicle at different stages in *Saurida umeyoshii*. a: perinucleolus stage, b: yolk vesicle stage, c: primary yolk stage, d: late yolk stage, e: early migratory nucleus stage, f: premature stage, g: mature stage, h: newly formed postovulatory follicle, i: degenerate postovulatory follicle. Toluidine blue stain. Bar = 200 μ m.

休止期 (Resting stage : R) : 退行後期の卵と無卵黄卵で構成される。

生殖腺指数 (GSI) は次式により求めた。

$$GSI = (\text{生殖腺重量} / \text{内臓除去重量}) \times 100$$

予備的な測定の結果、卵巢の部位による卵径組成や吸水卵の出現に差はなかった。各成熟段階の卵巢の卵径組成を調べるため、10%ホルマリンで固定した卵巢の左右中央部より切り出した組織から卵径150 μ m以上の卵、計500粒について卵径を計測した。

尾叉長別成熟度の推定には6~9月に採集された個体の生殖腺組織像を用い、雄では精小嚢内腔および輸精管内に多量の精子が認められる個体の出現率と尾叉長の関係、雌では発達期後期、成熟期および産卵期の卵巢を持つ個体の出現率と尾叉長の関係を求めた。

時間帯別の卵巢の成熟状況の観察には、成熟期もしくは産卵期の卵巢を持つ標本のうち、船上で採集したため正確な採集時間が特定できた以下に示す71個体を用いた。

1998年6月、第1、第2山田丸で採集：7個体

1999年6~9月、第1、第2長運丸で採集：9個体

1999年6~7月、第21、第22山田丸で採集：55個体

バッチ産卵数の推定には成熟期の卵(吸水卵)を有する14個体(尾叉長278~421 mm)を用いた。これ

らの個体について、10%ホルマリンで固定した卵巢の左右中央部よりおよそ0.5 gの組織を切り出し、万能投影機で吸水卵を計数した。計数した卵数から卵巢全体の吸水卵数を重量法で推定し、尾叉長との関係を求めた。

結 果

1. 生殖年周期

1-1. 卵巢の各成熟段階の月別出現状況

最小成熟尾叉長以上(尾叉長別成熟度参照)の個体を成魚とみなし、雌成魚の生殖年周期を調べた(Fig. 10)。発達期の卵巢は4~11月で出現した。成熟期あるいは産卵期の卵巢を持った個体は4~12月で認められ、特に6~9月にかけて高い頻度で出現した。一方、閉鎖期の卵巢は9月から、休止期の卵巢は10月からそれぞれ出現し、2~3月は全て未成熟期であった。

1-2. GSIの月別変化

雌雄のGSIの月別変化をFig. 11に示す。雌のGSIは6~9月にかけて平均8を越え、8月には最大値を示した。雄では6月に最大値を示した。

2. 尾叉長別成熟度

雌雄のサイズ別成熟度をFig. 12に示す。雄の最小成熟尾叉長は180 mmであった。大型になるほど成熟

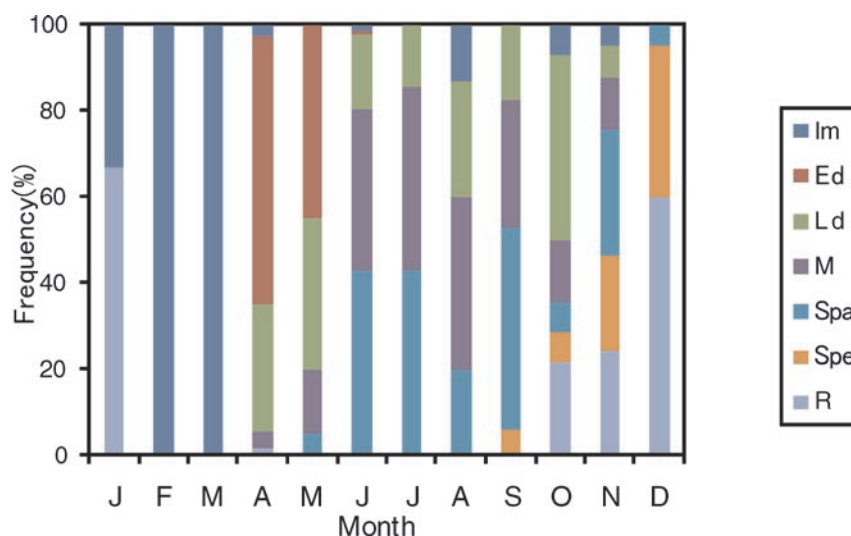


Fig. 10. Monthly changes in occurrence of various maturity stages of ovaries of *Saurida umeyoshii* in the East China Sea. Only specimens larger than the minimum size at sexual maturity (FL = 228 mm) were used for this analysis. Im: immature stage; Ed: early developing stage; Ld: Late developing stage; M: mature stage; Spa: spawning stage; Spe: spent stage; R: resting stage

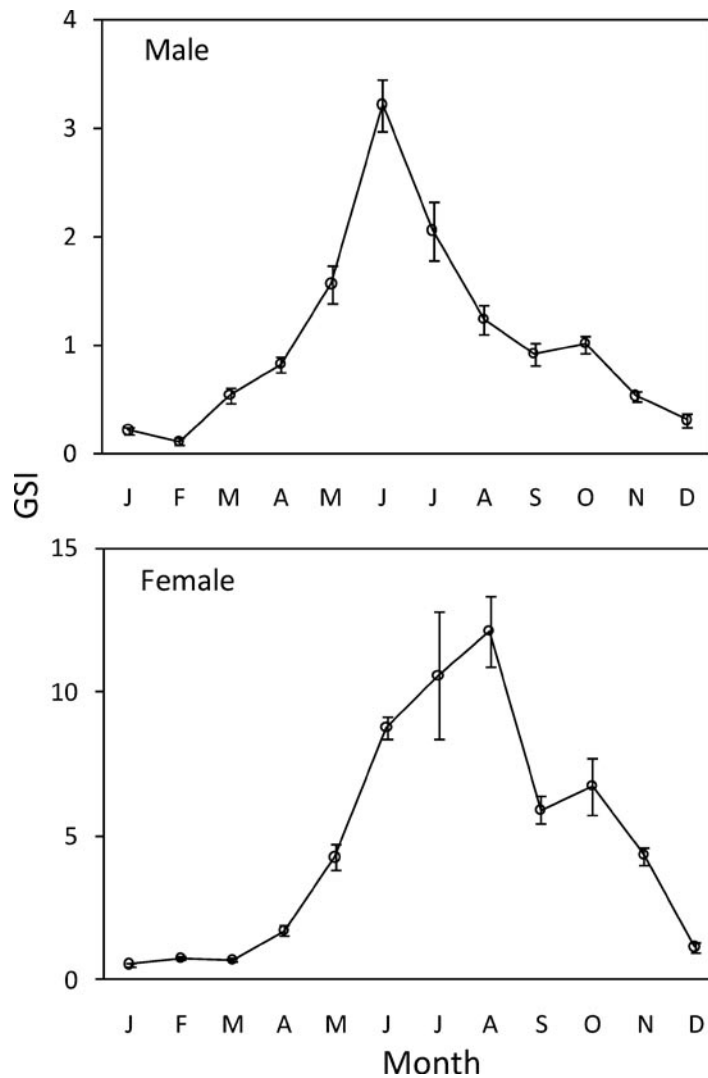


Fig. 11. Monthly changes in the mean gonadosomatic index (GSI) for male and female *Saurida umeyoshii*. Bar = SE.

個体の出現割合は上昇し、尾叉長272 mm以上の個体は全て成熟していた。雌では、尾叉長228 mm未満の個体は全て未成熟、それ以上の個体は全て成熟していた。また雌雄ともに2才以上でほとんどの個体が成熟していた。

3. 卵の発達様式と最終成熟過程

3-1. 卵径組成

卵巣卵は卵径を増大させながら発達していき、最も

発達した卵が胚胞移動前期に達した時、卵径600~700 μm の卵黄形成後期と胚胞移動前期の卵で構成されるピークが形成された (Fig. 13.a)。成熟期では、卵径600~700 μm にみられたピークが小さくなり、吸水卵で構成される分離卵群が認められた (Fig. 13.b)。卵径600~700 μm の卵で構成されるピークは、吸水卵と排卵後濾胞を有する卵巣内ではさらに小さくなり (Fig. 13.c)、卵黄形成後期の卵と排卵後濾胞をもつ卵巣内では認められなくなった (Fig. 13.d)。

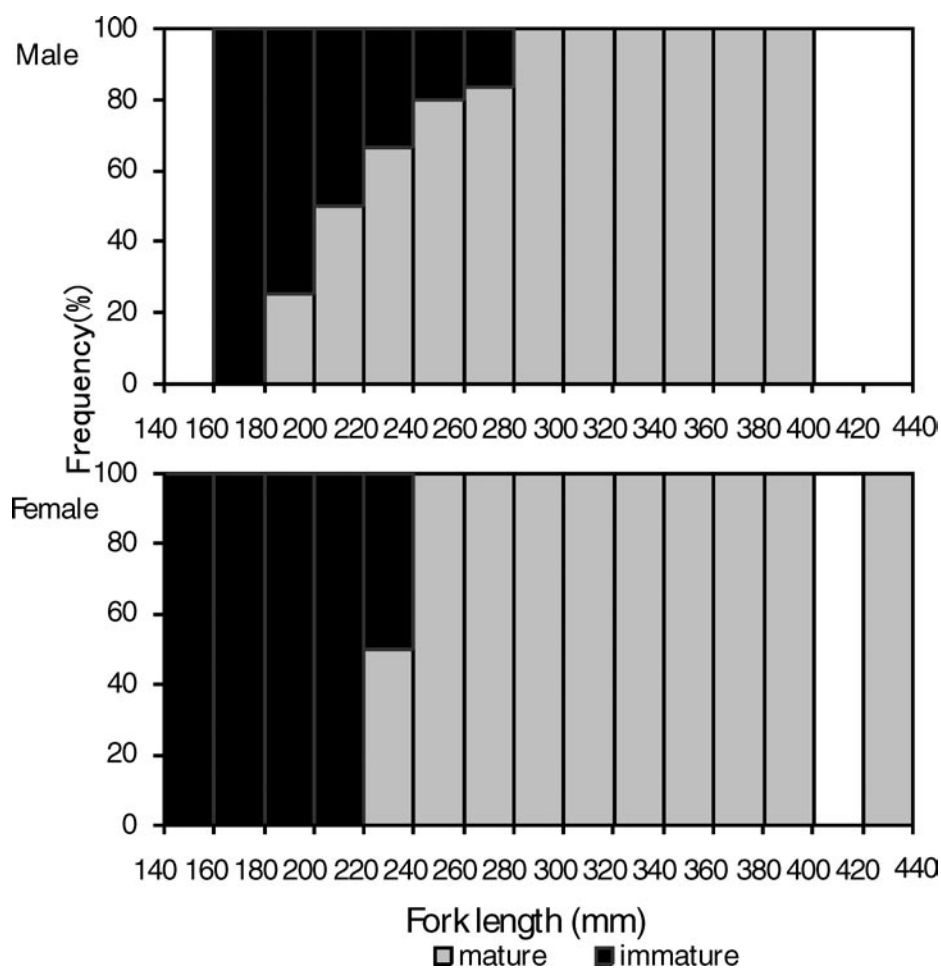


Fig. 12. Maturity by FL-class for male and female *Saurida umeyoshii* collected from June to September.

3-2. 卵の最終成熟過程

卵の最終成熟段階における時間帯別の卵の出現状況を Table 4に示す。20～4時では、卵巣内で最も発達段階の進んだ卵群（第1卵群）は胚胞移動後期の卵および成熟卵で構成され、第1卵群の次の発達段階にある卵群（第2卵群）は卵黄形成後期から胚胞移動前期の卵で構成されていた。4～12時では、第1卵群に吸水中の成熟卵、第2卵群に胚胞移動前期の卵がみられた。12～16時では、第1卵群は吸水を完了した卵径1,200 μ m前後の卵であったのに対し、第2卵群は胚胞移動前から後期であった。16～20時では、第1卵群は吸水が完了した成熟卵で構成され、第2卵群は卵黄球融合中の胚胞移動後期に達していた。またこの時間

帯には、卵巣後縁付近に排卵卵が肉眼で観察される個体が出現した。排卵後濾胞は時間帯を問わず出現したが、特に16～20時では、顆粒膜細胞の壁および核が明瞭に観察され、複雑に褶曲した形状を呈した排卵後濾胞 (Fig. 9.h) を有する個体が認められた。

4. バッチ産卵数

バッチ産卵数は最大105,330粒（尾叉長374 mm）、最少8,490粒（尾叉長320 mm）であった。バッチ産卵数（BF粒）と尾叉長の関係は、

$$BF = (1.70 \times 10^{-8}) FL^{4.88} \quad (r^2 = 0.49)$$

で示された (Fig. 14)。

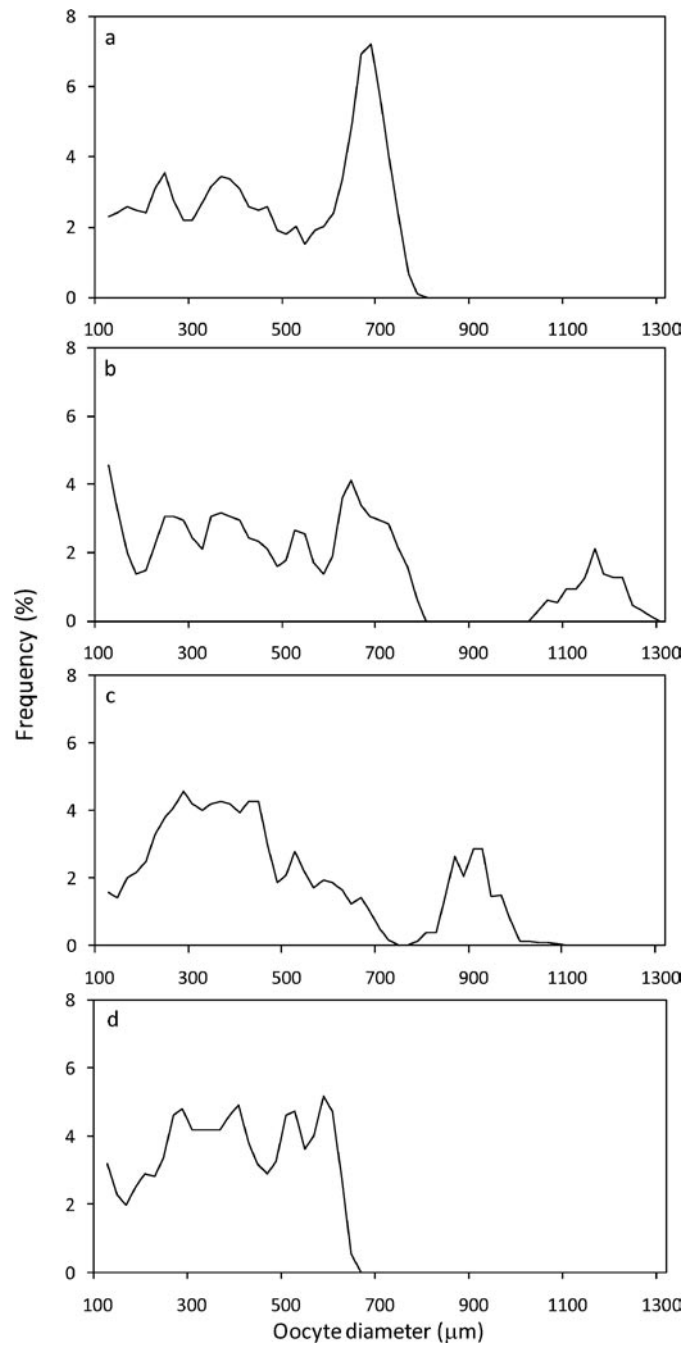


Fig. 13. Size-frequency distribution of oocytes ($\geq 150\mu\text{m}$ diameter) in female *Saurida umeyoshii* ovaries around final maturation. a: mature stage ovary with early migratory nucleus stage oocytes as most developed oocytes, b: mature stage ovary with mature stage (hydration completed) oocytes as most developed oocytes, c: mature stage ovary with post-ovulatory follicles and mature stage (hydrating) oocytes as most developed oocytes, d: spawning stage ovary with post-ovulatory follicles and late yolk stage oocytes as most developed oocytes.

Table 4. Final oocyte maturation stages observed in female *Saurida umeyoshii* from the East China Sea having mature stage oocyte collected at different times of the day (LY = late yolk stage; EMN = early migratory nucleus stage; LMN = late migratory nucleus stage; M = mature stage; n: number of fish examined)

Sampling time (h)	n	Stage of oocyte development	
		Largest oocytes in ovary	Second largest oocytes in ovary
2000-0400	11	LMN - M	LY - EMN
0400-1200	11	M (hydrating)	EMN
1200-1600	28	M (hydration completed)	EMN - LMN
1600-2000	21	M (ovulation)	LMN

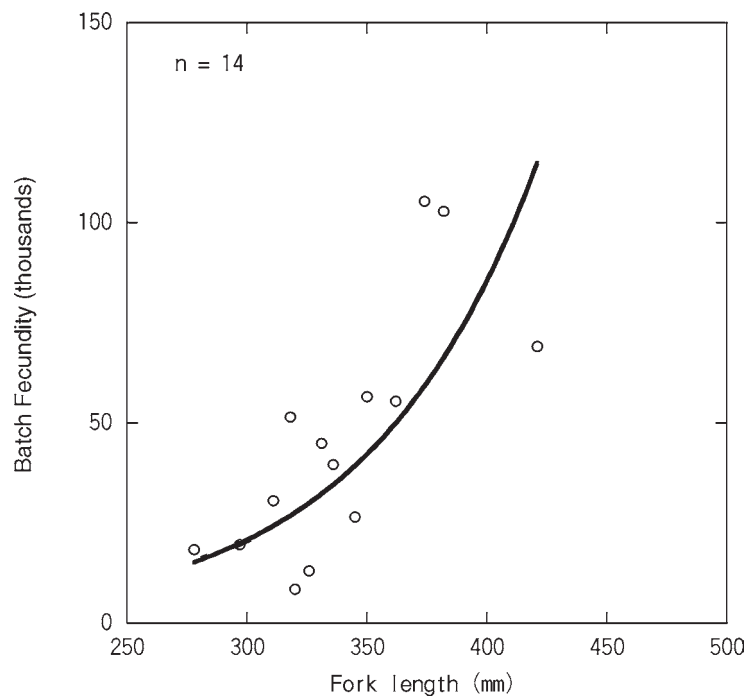


Fig. 14. Relationship between batch fecundity and fork length of female *Saurida umeyoshii*. n: number of fish examined.

考 察

本研究では組織学的観察に基づきクロエソの卵巣の成熟段階別月別出現状況を調べ、産卵期を明らかにした。またクロエソの成熟尾叉長およびバッチ産卵数の推定が行われた。卵巣の組織学的観察を行ったところ、2, 3月は全ての個体が未成熟期の卵巣を持っていたが、4月にかけて急速に発達し、9割程度が発達期の卵巣を持つようになった。また4月にはわずかながら成熟期の卵巣を持つ個体も現れたため、産卵が開始されたと考えられる。5月にはより発達段階が進み、卵巣形成後期の卵を持つ個体が多く現れた。6, 7月ではともに成熟期もしくは産卵期の卵巣を持つ個体が

8割程度を占めた。また8月には6割、9月には7割程度の個体が成熟期もしくは産卵期の卵巣を持っていた。このため、6~9月が産卵盛期にあたっているものと推察された。10月には産卵期もしくは成熟期の卵巣を持つ個体が2割程度出現したものの、閉鎖期および休止期の卵巣を持つ個体が3割程度現れ、産卵盛期は過ぎているものと考えられた。10月から休止期の卵巣を持つ個体が現れ、1月にかけて次第に増加した。このような、各発達段階の卵巣の月別出現状況から、クロエソの産卵期間は4月から12月の長期にわたり、その盛期は6月から9月であると考えられる。これはGSIの変化の状況ともほぼ一致した。また本研究では、GSIが5を上回る雌は概ね発達期後期、成熟期、もし

くは産卵期の卵巣を持っており、産卵に加入しているものと思われた。

卵径組成の変化および時間帯別卵巣の成熟状況から、本種では産卵直前に卵径600~700 μ mの卵黄形成後期から胚胞移動前期の卵で構成されるピークが形成され、そのピークからいくつかの分離卵群が形成されるという産卵様式を持つと考えられた。また、この一連の産卵が終わると、卵黄形成後期の卵が発達することによって再び卵径600~700 μ mのピークが形成され、同様に一連の産卵を繰り返すと考えられた。

排卵後濾胞の退行に伴う形態の変化は、北米カタクチイワシの産卵頻度の推定 (Hunter and Goldberg, 1980) に用いられて以降、マサバ (Dickerson *et al.*, 1992), 大西洋マサバ (Priede and Watson, 1993) など産卵頻度の指標として一般に用いられるようになった。排卵後濾胞の形態変化を検出することによって、Daily Egg Production Method (DEPM) で資源量の推定が可能となることが示されている (Lasker, 1989; 清水, 2006)。本種のように卵巣内に新旧の排卵後濾胞が同時に存在することは、その個体が産卵を短期間に繰り返すことを示している (Wright, 1992)。マダイ (Matsuyama *et al.*, 1988) やカツオ (Hunter *et al.*, 1986) では、排卵後濾胞は24時間以内に消失することが分かっている。また北米カタクチイワシでは3~4日で全て再吸収されるという (Hunter and Macewicz, 1989)。クロエソでは、新旧2つの消失段階にある排卵後濾胞が同時に観察されたことから、少なくとも24時間以上は排卵後濾胞が卵巣内に残ることが示唆された。

時間帯別卵巣の成熟状況を調べた結果、成熟期にある卵は、産卵日前日の早朝から夜にかけて卵黄形成後期、胚胞移動前期、胚胞移動後期と卵径を増大させながら順に発達していき、産卵日当日の早朝から午後にかけて吸水を行うものと考えられた (Fig. 15)。成熟卵の吸水は12~16時に得られた個体ではほぼ完了していた。16~20時には顆粒膜細胞の壁および核が明瞭で複雑に褶曲した形状を呈した、排卵後間もないと思われる排卵後濾胞 (Fig. 9.h) を有する個体が認められ、卵巣後縁付近に排卵卵が肉眼で観察される個体も出現した。また、20~4時に得られた個体の卵巣では吸水を完了した卵は観察されなかった。これらのことから、本種の排卵は16~20時に行われることが推察された。また排卵中の個体は第二卵群に胚胞移動後期の卵を持つことが多く、新しい排卵後濾胞と同時に吸収の進んだ排卵後濾胞 (Fig. 9.i) を持つ個体も観察されたことから、卵径組成の変化の結果と合わせて、少なくとも3日間連続で産卵する個体がいることが示唆された。この複数日にわたって連続する産卵が終わると、卵黄形成後期の卵が発達することによって再び卵径600~700 μ mのピークが形成され、同様の産卵を繰り返すと考えられた。以上のことから、本種の成熟、産卵様式は、非同期発達型 (高野, 1989) に属するものと推定された。

東シナ海産ワニエソでも、成熟卵、胚胞移動後期の卵と同時に排卵後濾胞が観察される卵巣や、新旧の排卵後濾胞が同時に観察される卵巣が出現している (山田, 1968)。このことは、クロエソと同様ワニエソにおいても複数日に渡って連続で産卵する個体がいるこ

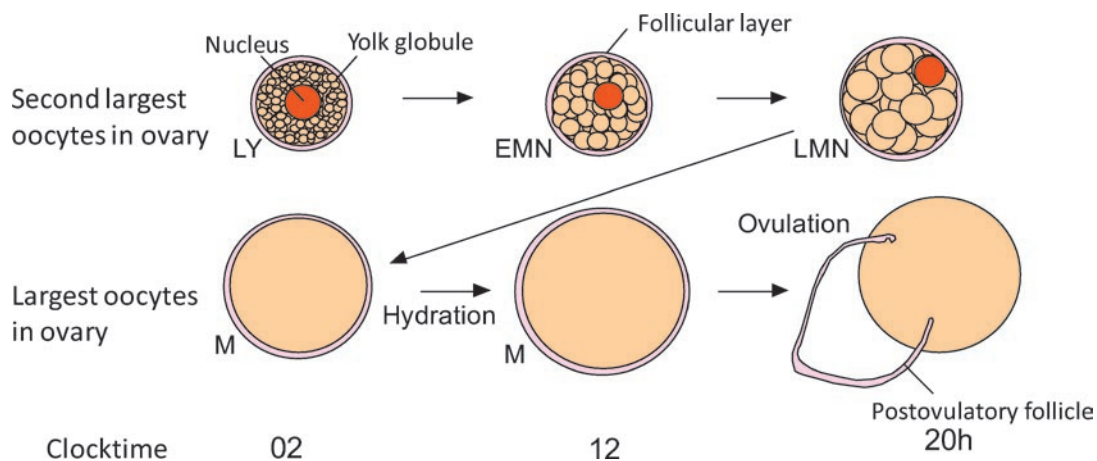


Fig. 15. Time course of final oocyte maturation of female *Saurida umeyoshii*. LY: late yolk stage; EMN: early migratory nucleus stage; LMN: late migratory nucleus stage; M: mature stage

とを示唆している。また本研究では、小型魚の割合が少ないため解析できなかったが、ワニエソでは初回産卵魚と思われる小型の個体には新旧の排卵後濾胞を同時に持つ卵巣が出現せず、小型魚は大型魚に比べ産卵回数が少ないことが考察されている（山田，1968）。

本種は多回産卵を行うことが明らかとなったが、多回産卵魚では年間産卵量が産卵期前に確定しておらず、産卵数を推定するにはバッチ産卵数と産卵回数が有用な情報となる（Hunter and Macewicz, 1989）。本研究では一回のバッチに尾叉長300 mmで約22,000粒、尾叉長400 mmで約83,000粒の卵が含まれると推定された。オーストラリア北西岸のフエダイ科 *Lutjanus vittus* は多回産卵魚で、産卵期の前半と後半でバッチ産卵数に差がないことが知られている（Davis and West, 1992）。一方、ドーバーソール *Microstomus pacificus* (see Hunter *et al.*, 1992) やマサバ（渡邊，2006）のバッチ産卵数は産卵期のはじめに多く、以降徐々に減少していく。カタクチイワシでは産卵期の盛期と終期でバッチ産卵数が異なり、またバッチ産卵数と水温、餌量、個体群密度の関係式が求められている（鶴田，2006）。本研究では成熟期の卵巣を無作為に選んで卵数を測定したが、本種の産卵様式を考え、排卵後濾胞の有無等を一つの指標として産卵回数に伴うバッチ産卵数の変化についても検討を行い、また水温等環境要因との関連を調べることにより、更に詳細な産卵生態の解明や年間産卵量の推定につながるものと考えられる。

またクロエソでは、産卵期が4月から12月の長期に渡ることが明らかとなった。我が国周辺海域のエソ類の産卵期に関しては、瀬戸内海東部のマエソで5～8月（多々良，1965）、瀬戸内海西部のマエソで6～9月（多々良，1965）、東シナ海産ワニエソで4月下旬から5、6月（山田，1968）、瀬戸内海産トカゲエソで5～9月（南海海区水産研究所，1972）、紀伊水道産トカゲエソで5～7月（高尾，1953）という知見がある。また東シナ海、黄海産のワニエソでは、3～5月を産卵期とするものと8、9月を産卵期とするもの、おそらく分布域の異なる2つの群があるという報告もある（岡田・久新，1955）。これらの研究に比べ、本研究ではクロエソの産卵はかなり長期に渡って行われることが明らかとなった（Table 5）。

種の違いにより産卵期に大きな差があることは充分考えられるが、産卵期が長期にわたる原因の一つにクロエソの分布する陸棚縁辺部の海洋環境が影響

していることが考えられる。東シナ海陸棚縁辺域では、本種に限らず、アカアマダイ、アンコウ、カイワリ、キダイも他の海域に比べ長い産卵期を持つが、東シナ海東部は周年にわたり黒潮系暖流の影響を強く受け海洋環境の変動が小さい（工藤，1985）ことが、長い産卵期の原因になっていることが考えられるという（米田・依田，2006）。*Saurida undosquamis* については地理的な違いによって産卵期が異なっており、アラビア海（Budnichenko and Dimitrova, 1981）、エジプト地中海沿岸（アレクサンドリア）（El-Greisy, 2005）、スエズ湾（Latif and Shenouda, 1973）、イルケンデルン湾（Ismen, 2003）での産卵は周年見られるが、紅海からスエズ運河経由でイスラエル地中海側沿岸に帰化している個体群の産卵は水温の低下する冬期には行われず、産卵期は3～12月であると報告されている（Golani, 1993）。アラビア海（Budnichenko and Dimitrova, 1981）やマニラ湾（Tiews *et al.*, 1972）では *Saurida tumbil* も周年産卵することが報告されている（ただしアラビア海からの *Saurida undosquamis* および *Saurida tumbil* の採集水深は他のマエソ属の分布水深と比較して著しく深く、種査定の見直しを要する）。また海洋環境だけではなく、餌環境が産卵期の長さに影響を与えることも分かっている（米田，2006）。さらに瀬戸内海の東西ではマエソの産卵期に違いがあることが報告されているが、両海域間では個体群密度が異なっており、摂餌生態にも相違が見られるという（多々良，1965）。海洋環境、個体群密度、餌料供給などが複合的に影響して産卵期の違いに表れているのかもしれない。

今回の研究で、初めて東シナ海産クロエソの成熟、産卵に関する詳細な情報が得られた。本種はかつてマエソと混同されていたため過去の成熟、産卵に関する知見がなく過去の本種の特性との比較はできないが、過去エソ類において詳細に検討されたことのない卵の発達過程や産卵時間等が明らかとなった。現在断片的にしか整備されていない他のエソ類についての生物学的諸特性についても、本研究のような手法を用いて詳細に調査し、明らかにしていくことが必要である。

また本種についても、今後資源量の増減に伴い生殖、成長などの特性が変化していくことは充分考えられる。こういった現象を捉えるためにも、本研究で明らかとなった成熟、産卵特性や、組織観察に基づく生殖腺の発達段階の規定等の情報が有用になろうと考えられる。

Table 5. Spawning season estimated for *Saurida* spp. from various localities by different authors

Species	Sampling Area	Spawning season	References
<i>S. umeyoshii</i>	East China Sea	Apr - Dec	Present study
<i>S. elongata</i>	Tsushima / Korea Strait	May - Aug	Present study
<i>S. elongata</i>	Kii Channel, Japan	May - Jul	Takao, 1953
	Yamaguchi Pref., Japan	May - Jul	Yatsuyanagi et al., 1953
	Yamaguchi Pref., Japan	May - Aug	Maekawa, 1961
	Seto Inland Sea, Japan	May - Sep	Nansei National Fisheries Research Institute, 1972
<i>S. wanieso</i>	East China Sea / Yellow Sea	Mar - May	Okada and Kyushin, 1955
	East China Sea / Yellow Sea	Aug - Sep	Okada and Kyushin, 1955
	East China Sea	Apr - Jun	Yamada, 1968
<i>S. macrolepis</i>	Yamaguchi Pref., Japan	Jul - Sep	Yatsuyanagi et al., 1953
	Eastern Seto Inland Sea, Japan	May - Aug	Tatara, 1965
	Western Seto Inland Sea, Japan	Jun - Sep	Tatara, 1965
<i>S. undosquamis</i>	Arabian Sea	year-round	Budnichenko and Dimitrova, 1981
	Gulf of Suez, Egypt	year-round	Latif and Shenouda, 1973
	Mediterranean coast, Israel	Mar - Dec	Golani, 1993
	Mediterranean coast, Egypt	year-round	El-Greisy, 2005
	Iskenderun Bay, Turkey	year-round	Ismen, 2003
<i>S. tumbil</i>	Taiwan Strait	Mar - Jul	Liu, 1959
	Manira Bay	year-round	Tiews et al., 1972
	Southern part of East China Sea	Mar - Jun	Liu and Yeh, 1974
	Taiwan Strait	Mar - Jun	Liu and Yeh, 1974
	Northern part of South China Sea	Feb - May	Liu and Yeh, 1974
	Gulf of Tonkin	Feb - May	Liu and Yeh, 1974
	Arabian Sea	year-round	Budnichenko and Dimitrova, 1981

第3章 対馬海峡周辺におけるトカゲエソの年齢と成長

目 的

トカゲエソは新潟県以南の日本周辺海域および朝鮮半島南部から東シナ海、南シナ海に広く分布するエソ科魚で、瀬戸内海ではエソ類の主部を占める（落合・田中, 1986）。我が国では主に練り製品の原料として利用され、重要な漁業資源として取り扱われている。本種は大部分が底曳網で漁獲され刺し網や釣りでも獲られている。他のエソ類と同様、本種についても近年資源の減少が著しく、近縁種のコウカイトカゲエソとともに漁獲量は減少していると考えられる（山田・時村, 1998；山田ら, 2007）。

トカゲエソの生物学的知見として、成長、産卵、分布などいくつかの報告がなされているが、過去のトカゲエソに関する知見についてはコウカイトカゲ

エソと混同して扱っていた可能性のあるものも存在する。このため、明らかにトカゲエソのみを扱ったものであると考えられる報告は乏しい。また、これまでの日本周辺海域産エソ類の年齢査定には鱗が年齢形質として用いられ、解析が行われてきた（高尾, 1953；多々良, 1953；岡田・久新, 1955；濱田, 1986）。しかしながら、鱗による年齢推定結果は北東太平洋産ギンダラ *Anoplopoma fimbria* (see Beamish and Chilton, 1982), 北米大陸東岸の *Cynoscion regalis* (see Lowerre-Barbieri et al., 1994) 等多くの魚種で、小型魚には第一標示が形成されないものがある、高齢魚は年輪の間隔が狭く読みとりが困難、偽輪が多い等の理由により信頼性に乏しいと報告されている。エソ類についても、*Saurida undosquamis* では年齢が高くなるほど鱗の輪紋数を過小評価する危険性が増加することが報告されている（Lee et al., 1986）。

年齢は、水産資源の解析において最も重要な項目の1つであり、(Summerfelt, 1987), 資源評価や資源管

理方策に大きな影響を持つ指標である（福島・渡邊，1990）。年齢形質の信頼性が高いことは年齢査定を行う上での前提条件であるが，エソ類の鱗に関して年齢形質としての信頼性が十分に検討されてきたとは言いがたい。正確な年齢査定と成長解析には，信頼性の高い年齢形質の選定が不可欠である。

本研究では，対馬近海におけるトカゲエソを用い，過去の鱗を用いた知見について検討するため，鱗と耳石について年齢形質としての妥当性を評価し，また耳石の観察に基づいて年齢と成長を調べた。

材料と方法

1999年5月から2001年6月に対馬周辺の海域から沖合底曳，小型底曳によって漁獲され，下関漁港，鐘崎漁港，津屋崎漁港に水揚げされたトカゲエソおよび，但州丸，熊本丸，第1・第2やまぐち丸の調査船調査で得られたトカゲエソ，計695個体を用いた（Table 6；Fig. 16）。

供試魚は，生鮮状態で，尾叉長（FL），体重，内臓除去重量（BW），生殖腺重量の測定を行った後，鱗と耳石（扁平石）をともに70%エタノールで保存した。尾叉長は，体長測定板を用いて1 mm単位で計測した。各重量の測定については，陸上ではデジタル重量計を用い，体重および内臓除去重量を1 g単位，生殖腺重量を0.1 g単位で測定した。船上では竿秤を用い，体

重，内臓除去重量および生殖腺重量を1 g単位で測定した。鱗は，漁獲時に脱落しにくく，また再生鱗が少ないと思われる胸鰭基部付近から採取した。なお，椎体についても予備的に観察したところ，輪紋構造は観察されたものの，外縁部の輪紋が不明瞭で，また椎体径も同サイズの他魚種と比べ小さく，年齢形質としては不適であると判断した。

本種の鱗は櫛鱗で中央付近に起点があり，これを中心に隆起線が同心円状に観察され，放射状の溝（radii）で区切られていた（Fig. 17）。鱗の標示の読みとりには岡田・久新（1955）を参考にし，輪紋のはっきりと表れている鱗を用いた。鱗は水洗後スライドガラスに挟み，万能投影機で10倍に拡大して反射光で観察した（Fig. 17）。耳石はスライドガラス上でエポキシ樹脂に包埋し，1,000～2,000番の回転砥石で耳石の成長起点が明瞭になるまで矢状面を研磨し，断面を万能投影機で10倍に拡大して反射光下で観察した。

それぞれの年齢形質の妥当性を比較するため，2000年12月に得られた20個体について2人の読み手がそれぞれ数日おきに3回ずつの読みとりを行い，結果を比較した。読み取り精度の指標として，Average percent error（APE）（Beamish and Fournier, 1981）および The index of precision（D）（Chang, 1982）を求めた。

耳石の矢状断面には不透明帯と透明帯が交互に観察された（Fig. 18）。このため，標示を透明帯外縁と規

Table 6. Monthly number and fork length (FL) range of fishes examined for *Saurida elongata* from Tsushima/Korea Strait (n: number of fish examined)

Year	Month	Male		Female	
		n	FL (mm)	n	FL (mm)
1999	May	50	274 - 400	18	288 - 445
1999	Jun	3	189 - 244	13	251 - 374
1999	Jul	1	255	9	245 - 452
1999	Aug	1	307	7	285 - 446
1999	Sep	23	273 - 398	37	288 - 465
1999	Oct	9	281 - 388	36	288 - 478
1999	Nov	4	347 - 372	27	353 - 427
2000	Feb	10	313 - 364	36	316 - 437
2000	Mar	5	326 - 374	26	340 - 452
2000	Apr	8	328 - 366	29	310 - 440
2000	Jun	39	235 - 426	33	304 - 454
2000	Jul	55	288 - 378	13	338 - 466
2000	Aug	61	221 - 426	44	253 - 409
2000	Dec	5	347 - 387	24	323 - 430
2001	Jan	6	296 - 378	54	320 - 464
2001	Jun	2	268 - 295	7	261 - 462

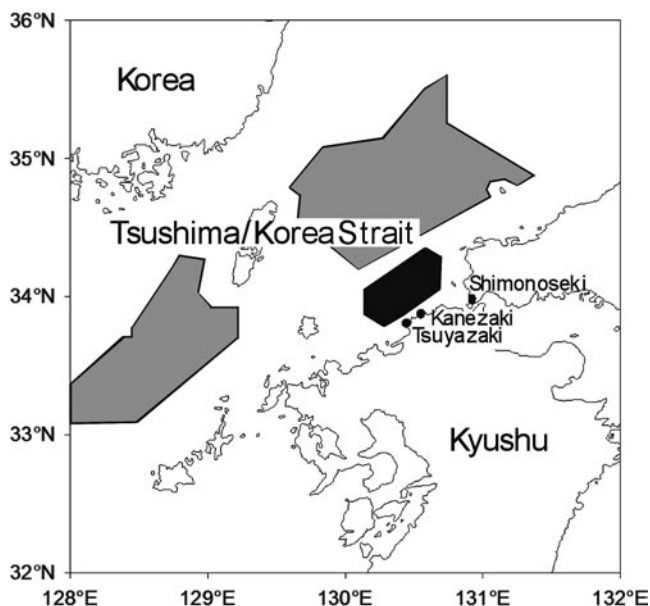


Fig. 16. Areas fished by offshore pair trawlers (light shading) and small trawlers (dark shading) for *Saurida elongata* in the Tsushima/Korea Strait, and locations of the fishing ports where specimens were obtained.

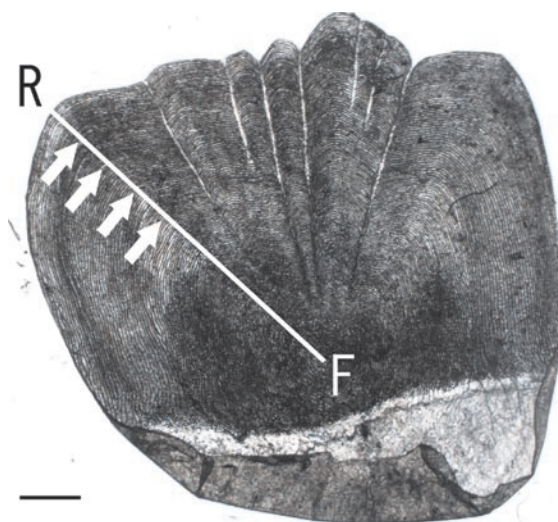


Fig. 17. Ring mark reading of scale from female *Saurida elongata* (323 mmFL) with four ring marks. Arrow indicates the ring mark. Bar = 1 mm (F, focus; R, scale radius).

定し、耳石の成長起点 (F) から耳石後端部までの直線の長さを耳石長 (R, mm), F から各標示までの長さを標示長 (r_n , mm) として標示の読みとりと測定を行った。なお、処理中に耳石が破損してしまった個体および標示の一部が不鮮明であった個体については年齢査定の解析から除外し、雄277個体、雌377個体を年

齢査定と成長解析に用いた。

耳石の標示形成時期は、耳石最外縁部における透明帯の月別出現状況と縁辺成長率 (MIR) の月別変化より判断した。縁辺成長率は次式により求めた。

$$MIR = (R - r_{max}) / (r_{max} - r_{max-1})$$

r_{max} ; 最大標示の標示長 (mm),

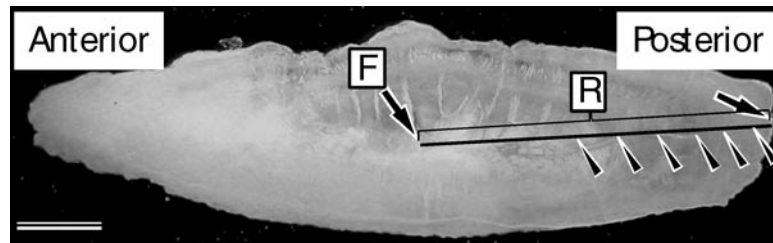


Fig. 18. Ring mark reading of otolith from female *Saurida elongata* (364 mmFL) with six ring marks. Arrow indicates the ring mark on the outer margin of the translucent band used for ring radius measurements. Bar = 1 mm (F, focus; R, otolith radius).

$r_{\max-1}$: 外から2番目の標示長 (mm)

各標示形成時の計算尾叉長は body proportional hypothesis (BPH) 法 (Francis, 1990) を用いて推定した。BPH 法による計算尾叉長は以下の式により求められる。

漁獲時の尾叉長と耳石長の関係式:

$$\ln FL_c = a + b \ln R \quad (1)$$

標示形成時の計算尾叉長と各標示長の関係式:

$$FL_n = (r_n / R)^b FL_c \quad (2)$$

FL_c : 漁獲時の尾叉長 (mm), FL_n : n 標示時の計算尾叉長 (mm), b : (1)式の傾き

BPH 法で求められた各標示形成時の計算尾叉長をもとに von Bertalanffy の非線形成長モデルを用い、本種の成長を推定した。von Bertalanffy 成長式の推定には全計算尾叉長を用い、最小二乗法で当てはめを行った。計算には Kaleida Graph 4.0 (Synergy Software, USA) を用いた。

結 果

1. 年齢形質の妥当性の検証

20個体の鱗と耳石、二つの年齢形質の輪紋について2人の読み手が3回ずつ計6回読み取りを行った結果、鱗を用いた場合は、耳石に比べ著しく輪紋数が少なかった。読み取り精度の指標値 APE, D の平均値はともに耳石に比べ鱗で高く、耳石は鱗に比べ読みとり精度が高いことを示した (Table 7)。

2. 尾叉長組成

雄282個体、雌413個体の尾叉長を測定した結果、最小尾叉長は雄189 mm、雌235 mm、最大尾叉長は雄426 mm、雌478 mm、平均尾叉長は雄323.8 mm、雌371.9 mmであった。雌雄により尾叉長組成が異なり、雄では71%の個体が尾叉長280~360 mm、雌では70%の個体が尾叉長340~440 mmであった (Fig.

19)。

3. 標示形成時期

41個体 (6%) の耳石は輪紋が明瞭でなく読み取りが困難であったため、成長解析の対象からは除外した。

耳石最外縁部に透明帯を持つ個体は6~9月には出現しなかったがその後急増し、11~2月に出現が集中した。12月には80%以上の個体で耳石外縁部が透明帯であった。3月には急減してその割合は10%を下回り、4、5月にはほとんど見られなくなった (Fig. 20)。

縁辺成長率の平均は12月に最低で、月を追うごとに上昇して10月が最高となった (Fig. 21)。また、10~3月の標本で最外部の標示を除外して算出した縁辺成長率は、10月から連続して0.8を越える高い値を示した。これらの結果より、標示形成時期は12~3月と推定された。

4. 尾叉長と耳石長の関係

尾叉長と耳石長は雌雄ともに高い相関が認められた (Fig. 22)、それらの関係式は次式により示された。

$$\text{雄: } \ln FL = 4.428 + 0.959 \ln R \quad (r^2 = 0.85, n = 279)$$

$$\text{雌: } \ln FL = 4.319 + 1.032 \ln R \quad (r^2 = 0.86, n = 379)$$

雌雄の関係式には傾き、切片ともに有意差が認められた (ANCOVA, $p < 0.01$)。

5. 計算尾叉長と成長式

標示の観察の結果、雄では最大11標示、雌では最大12標示まで認められた (Table 8)。トカゲエソの産卵盛期は6~7月である (4章、生殖年周期参照)。このため、本種の産卵盛期は標示形成時期 (11~2月) よりもおよそ半年ほど前であると考えられる。したがって、平均計算尾叉長を、各標示数から0.5を減した

Table 7. Number of ring marks of scale and otolith read 3 times each by 2 readers and precision of age determination between readers using scales and otoliths of *Saurida elongata* (APE: the average percent error using the index; D: index of precision)

Fish. No.	1st reading		2nd reading		3rd reading		APE	D
	Reader 1	Reader 2	Reader 1	Reader 2	Reader 1	Reader 2		
Scale method								
1	5	6	6	6	5	6	0.078	0.0372
2	5	5	5	5	6	4	0.067	0.0516
3	6	4	5	5	6	5	0.108	0.0595
4	5	4	5	5	6	4	0.115	0.0636
5	5	4	6	5	5	5	0.067	0.0516
6	5	4	4	5	4	4	0.103	0.0487
7	5	4	4	5	5	4	0.111	0.0497
8	4	6	5	6	5	5	0.108	0.0595
9	5	6	5	5	5	5	0.054	0.0323
10	4	4	5	4	5	4	0.103	0.0487
11	4	4	6	4	6	5	0.172	0.0830
12	6	6	7	7	6	6	0.070	0.0333
13	6	6	6	6	6	6	0.000	0.0000
14	5	4	6	4	6	5	0.133	0.0730
15	5	4	4	4	6	5	0.143	0.0714
16	4	4	5	6	5	5	0.115	0.0636
17	5	4	6	4	6	5	0.133	0.0730
18	5	5	4	6	5	6	0.108	0.0595
19	6	5	6	5	6	6	0.078	0.0372
20	5	6	7	5	5	6	0.118	0.0588
Mean							0.099	0.0528
Otolith method								
1	10	10	9	10	10	10	0.028	0.0169
2	8	8	8	9	9	8	0.053	0.0253
3	7	7	7	6	6	7	0.067	0.0316
4	7	6	7	6	7	6	0.077	0.0344
5	7	7	7	7	8	7	0.039	0.0233
6	8	7	7	8	7	7	0.061	0.0287
7	6	7	7	7	7	7	0.041	0.0244
8	8	8	7	9	8	8	0.042	0.0323
9	8	8	8	8	8	8	0.000	0.0000
10	8	7	7	8	7	7	0.061	0.0287
11	6	7	7	6	7	6	0.077	0.0344
12	10	8	8	9	8	8	0.078	0.0402
13	7	7	8	8	8	7	0.067	0.0298
14	8	7	8	7	7	6	0.078	0.0429
15	7	6	7	7	6	7	0.067	0.0316
16	8	8	7	8	8	8	0.035	0.0213
17	7	6	7	8	6	8	0.095	0.0522
18	8	7	7	8	7	8	0.067	0.0298
19	9	9	9	9	10	9	0.030	0.0182
20	8	7	8	7	7	7	0.061	0.0287
Mean							0.056	0.0287

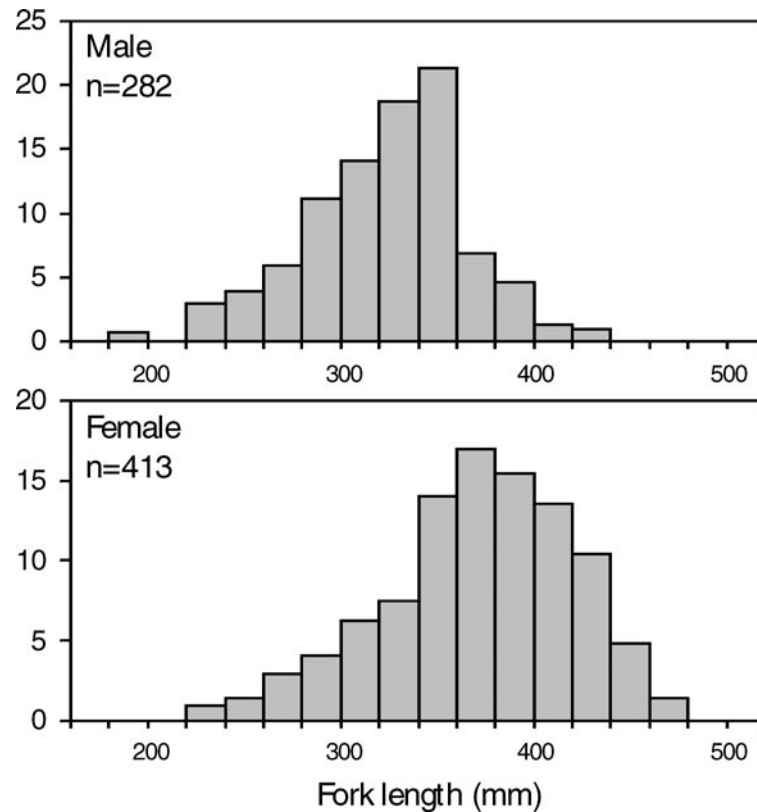


Fig. 19. Length-frequency distribution for male and female *Saurida elongata* sampled from Tsushima/Korea Strait. n: number of fish examined.

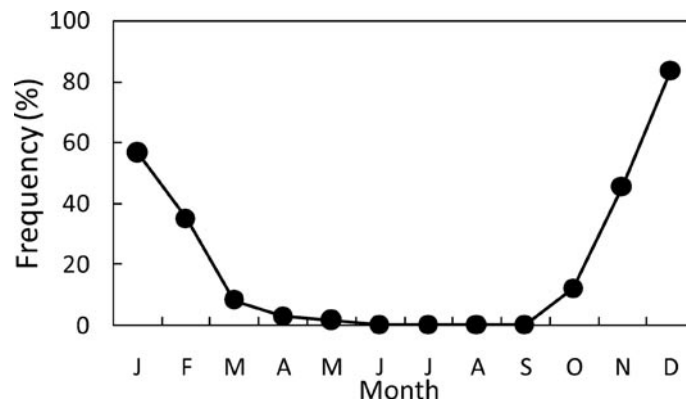


Fig. 20. Monthly changes in the frequency of appearance of a translucent band on the outer margin of the otolith of *Saurida elongata*.

年齢のものとみなし、雌雄別に成長式を推定した (Fig. 23)。

雌雄の成長式は次式により示された。

$$\text{雄: } FL_t = 422.3 (1 - e^{-0.202(t+1.30)}) \\ (1 \leq t \leq 10)$$

$$\text{雌: } FL_t = 512.6 (1 - e^{-0.157(t+1.45)}) \\ (1 \leq t \leq 11)$$

これらの成長推定結果より、雌は雄に比べ成長が良

いと考えられた。

6. 内臓除去体重と尾叉長の関係

内臓除去体重と尾叉長の関係は以下の式で表された。雌雄の関係式には有意差は認められなかった (F -test, $p < 0.01$) (Fig. 24)。

$$BW = 0.170 \times 10^{-4} FL^{2.89} (r^2 = 0.914, n = 695)$$

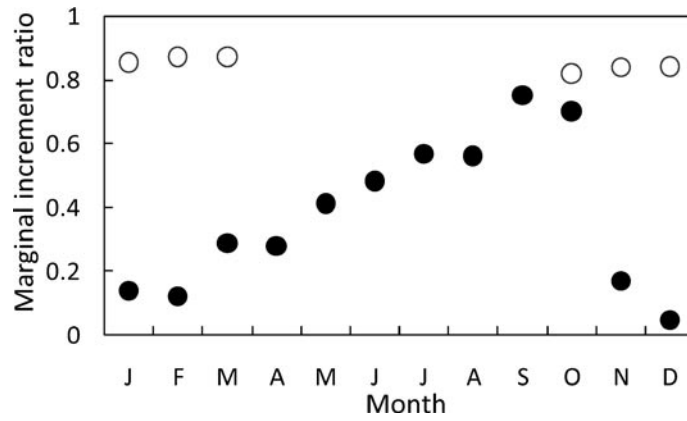


Fig. 21. Monthly changes in the mean marginal increment ratio of the otolith of *Saurida elongata* (closed circles). Open circles indicate the mean marginal increment ratio of otoliths without new opaque bands observed during the period between October and March.

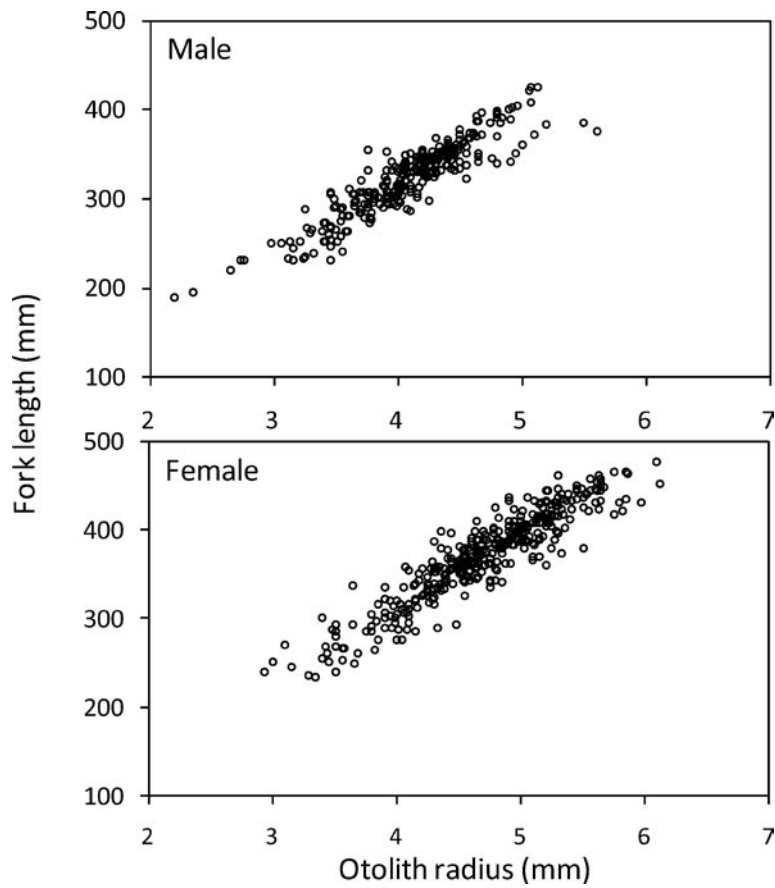


Fig. 22. Relationship between fork length and otolith radius for male and female *Saurida elongata*.

Table 8. Mean back-calculated fork lengths (FL_i, mm) at each ring group for *Saurida elongata* (i, number of ring mark; n, number of fish examined)

Ring group	n	Back calculated length											
		FL ₁	FL ₂	FL ₃	FL ₄	FL ₅	FL ₆	FL ₇	FL ₈	FL ₉	FL ₁₀	FL ₁₁	FL ₁₂
Male													
1	0												
2	4	138.6	183.4										
3	22	130.8	183.3	228.1									
4	42	133.5	190.0	233.8	271.2								
5	64	130.0	185.5	228.1	265.9	297.0							
6	73	128.1	181.7	223.7	260.8	293.0	319.8						
7	44	127.3	176.1	217.9	254.8	288.5	316.4	338.9					
8	18	130.6	179.4	219.1	255.1	286.7	315.7	339.5	357.6				
9	6	116.5	160.8	203.5	237.5	267.9	295.3	316.3	334.2	349.3			
10	2	123.9	173.6	223.6	267.5	296.2	324.0	343.8	362.4	376.5	389.5		
11	2	116.6	170.8	206.3	243.9	275.5	302.3	325.5	343.2	356.2	368.1	381.3	
Mean (weighted)	277	129.4	182.3	224.8	261.8	291.9	317.1	337.0	351.9	356.1	378.8	381.3	
Female													
1	0												
2	3	147.1	210.1										
3	8	141.0	198.0	250.3									
4	41	137.8	196.2	246.7	285.0								
5	52	136.7	192.2	241.5	282.8	315.5							
6	86	135.1	190.6	236.9	277.2	312.5	344.2						
7	71	133.0	190.3	238.3	279.7	314.1	345.3	373.5					
8	49	133.4	183.9	230.2	269.2	304.9	336.3	364.2	388.4				
9	35	132.6	184.1	228.8	267.2	302.5	332.0	362.8	387.5	410.2			
10	22	136.3	184.0	226.7	267.0	297.9	327.5	358.8	383.7	404.1	421.3		
11	8	134.0	187.4	229.4	266.3	298.5	327.2	355.8	378.0	397.3	412.8	429.8	
12	2	145.3	180.4	215.5	247.2	283.2	312.6	335.9	365.6	383.9	401.6	412.4	420.2
Mean (weighted)	377	135.1	189.7	236.7	276.3	309.6	339.4	366.2	386.1	405.9	418.0	426.3	420.2

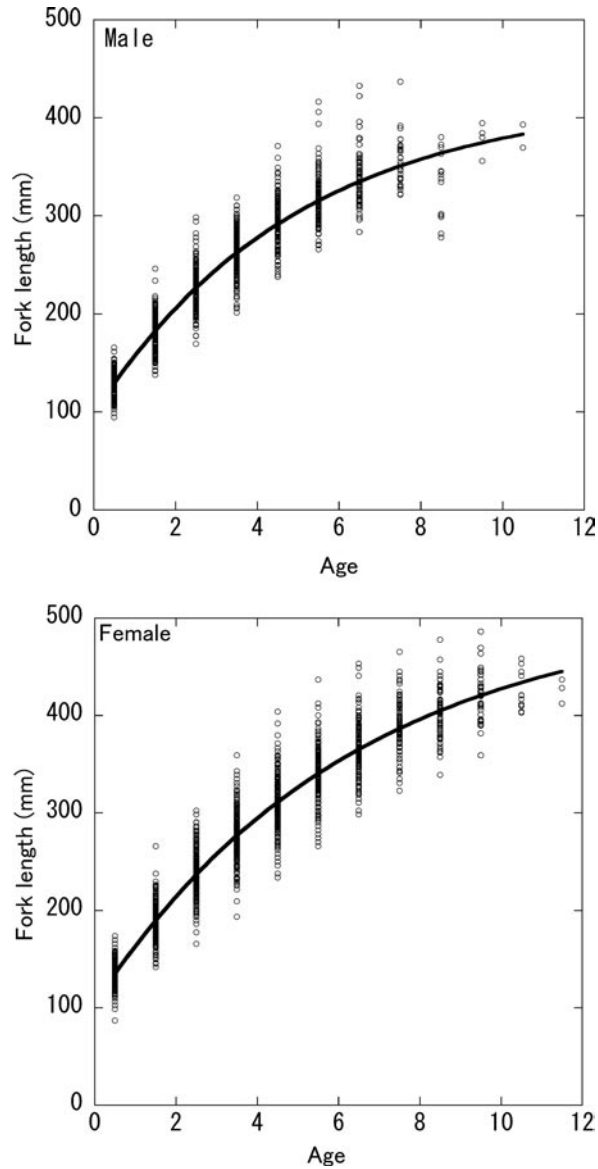


Fig. 23. von Bertalanffy growth curve for male and female *Saurida elongata*. Circles are the back-calculated fork length at ring formation.

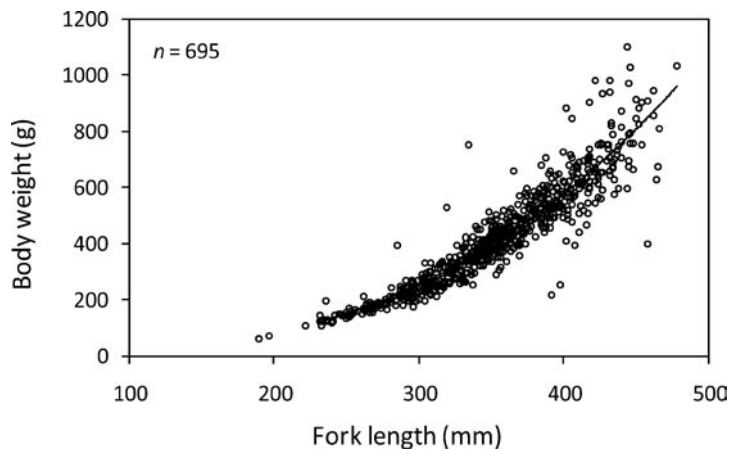


Fig. 24. Relationship between body weight and fork length for *Saurida elongata*. n: number of fish examined.

考 察

本研究ではまず、年齢形質として鱗を耳石とを比較した。トカゲエソの鱗は同一個体、同一部位から採集されたものでも個々の鱗によって標示の出現パターンが異なり、耳石に比べ年輪の決定が困難であった。このように採取した鱗によって標示の形成パターンが異なる現象は、ワニエソについても報告されている（岡田・久新, 1955）。また鱗の輪紋の読みとり精度は、耳石に比較して低かった。さらに本研究では鱗から推定された年齢は耳石から推定された年齢より著しく低く、鱗を用いた場合は年齢を過小評価することが示唆された。後述するが、鱗での年齢査定は高齢魚の年齢を過小評価する可能性が高い等、年齢形質としての信頼性に欠けることが分かってきている。これらのことに基づき、本研究では年齢形質として耳石を選定し、成長解析に用いた。

透明帯の出現状況と縁辺成長率から、耳石の標示は年1回、11~2月に形成されると考えられた。耳石の輪紋は、水温、再生産、摂餌の季節的な違いが生理的活性に影響を与え、成長速度が周期的に変化することによって形成されると考えられている（Morales-Nin, 2000）。本研究で、トカゲエソの耳石の透明帯は、水温の低下する秋から冬にかけて形成されることが明らかとなった。一方不透明帯は、水温が高く産卵期（第4章参照）にあたる春から夏にかけて形成されていた。

雌雄の成長式を求めた結果から、他のエソ類と同様に、雌は雄に比べ成長が良いと考えられた。von Bertalanffy の成長曲線から推定される最大到達体長は雄で422.3 mm、雌で512.6 mmであった。また、

本研究では尾叉長400 mm以上の個体は全て雌であり、尾叉長組成からも、雌の方が大型になることが示唆された。トカゲエソの雌雄間には成長量や最大年齢に相違が認められたが、他のエソ類においても雌雄間に成長差や寿命の違いが報告されていることから、これらの相違はエソ類に共通の性的二型であると考えられた。

本研究でのトカゲエソの最高年齢は、雄で10歳、雌で11歳と推定されたが、過去の知見では、年齢形質として鱗を用いた紀伊水道のトカゲエソで雌雄ともに4歳（高尾, 1953）であり、今回の年齢査定結果と比較すると著しく低い（Fig. 25）。また我が国南西水域のトカゲエソでは7歳までの尾叉長が推定されているが、成長は直線的で加齢に伴う成長の鈍化が見られず、本研究の成長解析の結果とは大きく異なる（横田, 1956）（Table 9）。また山口県内海のトカゲエソは、10月に出現する0歳魚で全長6~12 cm、満1歳で14~17 cm、2歳魚では19~25 cm、3歳魚では24~31 cm、4歳魚では28~38 cmになるといい、本研究で推定された年齢別尾叉長は概ねこの体長範囲に収まるが、年齢査定方法は明確でない（前川, 1961）。

魚類の年齢査定や成長解析には、一般的に椎体、鱗、耳石、棘条、鰓蓋骨等が年齢形質として用いられる（渡邊, 1997）。このうち鱗は多くの魚種で古くから一般的に用いられていた年齢形質である（Suzuki and Kimura, 1990; 菅野, 1997）。鱗はリン酸カルシウム（ハイドロキシアパタイト）の結晶が沈着した組織で、体表の保護組織としてだけでなく、カルシウムやリンのリザーブとして機能している（麦谷, 1997）。鱗に沈着したカルシウム塩は代謝回転が活発

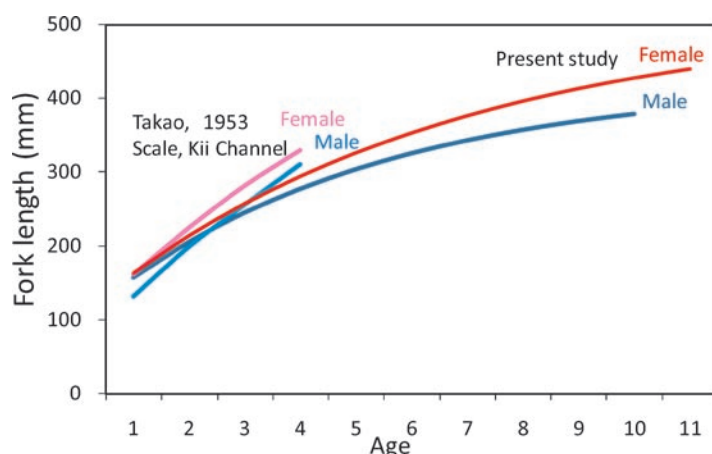


Fig. 25. Comparison on estimated growth in male and female *Saurida elongata* between Takao (1953) and present study

であるため、体液中のカルシウムやリンが不足すると容易に血液中に溶出することが知られており (Mugiya and Watabe, 1977; 山田・麦谷, 1988), 鱗は個体の成長を正確に記録していないことが考えられる。

また体成長が止まった高年齢魚では鱗の年輪が形成されなくなるため、年齢の過小評価につながる可能性がある。北米産 *Catostomus commersoni* や *Ophiodon elongates* において複数の年齢形質が比較された結果、成熟年齢以上の個体に対しては鱗を用いた年齢査定は信頼できないことが分かっている (Beamish, 1973; Beamish and Chilton, 1977)。さらに、鱗の脱落による再生鱗の出現も年齢査定の障害となっており、近年年齢形質としての鱗の有効性は疑問視されている (渡邊, 1997; Beamish and McFarlane, 1987)。また過小評価とは反対に、ニジマスにおいては偽輪形成による年齢の過大推定の危険性も指摘されている (Faragher, 1992)。このように、鱗は年齢形質としての信頼性に欠けることが分かっている。

エソ類についても鱗での年齢査定の信頼性については研究されており、Lee *et al.* (1986) は *Saurida undosquamis* の鱗と椎体とで出現輪紋数を比較し、年齢が高くなるほど鱗の輪紋数を過小評価する危険性が増加することを示している。Zhang and Xu (1987) は電子顕微鏡でワニエソの鱗を観察し、産卵期には鱗へのカルシウム沈着が減少し、これが年輪形成に関連することを示した。つまり、産卵期以外にも餌料供給の変化等により体内のカルシウムが減少すれば、鱗のカルシウム塩が再吸収されて輪紋が形成されることが考えられる。

耳石は炭酸カルシウムにより高度に石灰化した非細胞性の硬組織であり、鱗や骨に比べて代謝回転が極めて小さく、いったん形成された結晶構造が再吸収されることはない (麦谷, 1996)。また、体成長がほぼ停止しても、耳石の成長は継続することが知られている (Beamish and Chilton, 1982; 渡邊, 1997)。このため、耳石を用いた場合は体成長が停滞した高年齢魚においても鱗からは得られない正確な年齢査定が可能であり、耳石の年齢形質としての信頼性は高いと考えられている (麦谷, 1997)。

しかしながら、Budnichenko and Nor (1978) はアラビア海の *Saurida undosquamis* と *Saurida tumbil* において耳石と鱗の輪紋数を比較し、違いがないことを示している。しかしこの研究は耳石切片を作製せずそのまま観察しており、輪紋が充分観察できなかった可能性がある。また報告の中で、調査海域は熱帯に属しているため、環境変化による輪紋形成が起らず、再生産に関連する生理活性の変化によって輪紋形成

が起こると考察している (ただし Budnichenko and Dimitrova (1981) は、同海域の *Saurida undosquamis* と *Saurida tumbil* について産卵は周年行われることを報告している)。

本研究においても産卵期における生理的变化が耳石の輪紋形成の一つの要因となっていることは充分考えられる。トカゲエソの再生産について生理学的側面から研究した例はないが、瀬戸内海産トカゲエソについては産卵期にすり身の足 (ゲル形成能) が低下するとともに、50~60℃での戻り (蒲鉾の弾力劣化) が大きくなる現象が報告されている (Shimizu and Wendacoon, 1990)。このような現象の要因として筋肉 pH の変動が挙げられており (志水, 1984), 産卵期の生理的变化と関連していることが推察されるが、このような体質変化は耳石の年輪形成と関連している可能性がある。本研究ではクロエソ (第1章参照) に比べ、耳石外縁部に透明帯を持つ個体が狭い期間に集中して出現した。産卵期が輪紋形成に関連すると仮定すると、トカゲエソの産卵期がクロエソに比べ短い (第3, 4章参照) ことは、透明帯の出現が短期間に集中することを説明できる。また今回の研究のサンプルが得られた海域は、より低緯度にあたるアラビア海と比較すると水温の季節変動が大きいと考えられ、産卵のみでなく環境の季節変化も耳石の輪紋形成に関与していることが推察される。このことが低緯度水域のエソ類に比べより明瞭な耳石の年輪形成に関与しているかもしれない。

これまでの日本周辺海域産エソ科魚の年齢査定には、鱗が年齢形質として用いられてきたが (Table 9), 鱗を用いた研究における最大年齢は東シナ海産マエソ、ワニエソ、トカゲエソで4歳 (相川ら, 1949), 紀伊水道域のマエソで3歳 (多々良, 1953; 阪本, 1977), 瀬戸内海のマエソで4歳 (多々良, 1965), 紀伊水道のトカゲエソで4歳 (高尾, 1953), 東シナ海、黄海産ワニエソで6歳 (岡田・久新, 1955) で、これらは耳石を用いたトカゲエソ (本研究), クロエソ (最大11歳, 第1章参照) および椎体を用いた台湾海峡産 *Saurida undosquamis* (最大10歳) (Lee *et al.*, 1986), オーストラリア北西岸の *Saurida undosquamis* (最大9歳) (Wen *et al.*, 1987) の推定結果と比較して、いずれの種も成長が良く、短命であるとされている。この相違は、種や生息域の違いよりはむしろ、年齢形質の違いによる推定結果の相違であると考えられる。

過去、鱗から推定された年齢が高齢魚では過小評価されている可能性は高い。推定年齢が変更されれば、資源評価や資源管理方策に大きな影響が出る (福島・

Table 9. Growth estimated for *Saurida* spp. and the methods of age determination from various localities by different authors

Species	Sampling Area	Method	Sex of fish	Estimated fork length attained in mm at each age											References	
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
<i>S. umeyoshii</i>	East China Sea	Otolith	Male	128	172	209	241	268	291	310	327					Present study
			Female	131	184	229	267	300	328	352	372	389	404			
<i>S. elongata</i>	Tsushima / Korea Strait	Otolith	Male	157	205	245	278	304	326	343	358	370	379		Present study	
			Female	164	214	258	295	326	353	377	396	413	428	440		
<i>S. spp.</i>	East China Sea	Scale	Unsexed	162	230	293	380								Aikawa et al., 1949	
<i>S. elongata</i>	Kii Channel, Japan	Scale	Male	131	199	256	311							Takao, 1953		
			Female	162	225	282	330									
	Southwest Japan	Scale	Unsexed	110	146	190	244	296	348	384				Yokota, 1956		
<i>S. wanieso</i>	East China Sea / Yellow Sea	Scale	Male	152	266	362	430	474						Okada and Kyushin, 1955		
			Female	152	273	378	462	524								
	East China Sea / Yellow Sea	Scale	Male	162	267	339	399	487						Okada and Kyushin, 1955		
			Female	177	284	364	457	534	522							
	East China Sea	Scale	Male	120	223	292								Hamada, 1986		
			Female	128	259	358	433									
<i>S. macrolepis</i>	Kii Channel, Japan	Scale	Male	106	171									Tatara, 1953		
			Female	106	195	255										
	Southwest Japan Seto Inland Sea, Japan	Scale	Unsexed	100	160	210	270	340	400	450	500			Yokota, 1956 Tatara, 1965		
			Male	180	230	290										
			Female	200	250	310										
<i>S. undosquamis</i>	Arabian Sea	Scale	Unsexed	161	238	302	350						Budnichenko and Nor, 1978 Lee et al., 1986			
	Taiwan Strait	Vertebra	Male	140	192	235	271	301	325	345						
	Northwest shelf of Australia	Vertebra	Male	122	176	223	264	301	334	363	389			Wen et al., 1987		
			Female	111	168	218	262	301	336	366	393	417				
	Southern Taiwan Strait	Scale	Male	136	195	241	276	303	324					Lee and Yeh, 1989		
			Female	147	204	256	302	344	382	415	446					
<i>S. tumbil</i>	Taiwan Strait	Scale	Male	147	215	293	348							Tung and Lien, 1965		
			Female	149	239	325	412	475								
	Arabian Sea	Scale	Unsexed	176	270	340	391	434						Budnichenko and Nor, 1978 Yeh et al., 1977		
			Male	157	210	257	300	338	370							
	East China Sea	Scale	Female	166	220	276	324	366	403	435				Yeh et al., 1977		
			Male	169	216	256	299	334	376	402						
	Gulf of Tonkin	Scale	Female	173	225	284	327	373	419	447				Yeh et al., 1977		
			Male	169	216	256	299	334	376	402						
	Bay of Bengal, India	Length frequency	Unsexed	254	393	472	517	542						Rao, 1984		
	Southern East China Sea	Length frequency	Male	147	180	211	239	264	287					Tzeng et al., 2002		
			Female	154	191	226	257	286	313	338						
			Unsexed	123	184	238	285	326	362	394	422					
	Mumbai, India	Length frequency	Unsexed	313	464	537	572	589	600					Jaiswar et al., 2003		

渡邊, 1990)。従って本研究のように、今後他のエソ類についても鱗以外の年齢形質を用いて年齢や成長を再検討していくことが必要であると考えられる。

第4章 対馬海峡周辺におけるトカゲエソの成熟と産卵

目 的

トカゲエソの東シナ海域における漁獲量は、他の底魚類と同様大幅に減少しており、その資源状態は相当低位にあるものと考えられる。対馬海峡の我が国EEZ内についてもその資源量は低位にあると考えられ、2そう曳き沖合底曳網漁業によるエソ類の水揚げも減少しており、2006年のエソ類銘柄合計の水揚げ量は、1976年の水揚げ量のおよそ9%であった。このため、トカゲエソについても資源の評価と回復が強く求

められている。

魚類は、その種の資源量の変動によって生物学的、生態学的変化が見られることが知られている。トカゲエソと同属であるワニエソについても資源量の変化に伴う生殖生態の変化が報告されており、資源の減少に伴って成熟体長の小型化や、同一体長における卵巣重量の増大などが明らかとなっている(山田ら, 1965; 山田, 1968)。このワニエソの生殖生態の変化は、サイズ組成、資源量、餌環境の変化に対応した補償作用によるものと考えられている(山田ら, 1965)が、近年、漁獲圧が個体群の遺伝子組成を変化させていることが他の種で指摘されており(Jørgensen *et al.*, 2007)、ワニエソについても東シナ海周辺国からの高い漁獲圧により、遺伝的作用による生物学的、生態学的変化が起こった可能性が考えられる。トカゲエソについても資源量変動に伴う成熟、産卵特性が変化することが予想されるが、これらの変化を捉えるにはまず詳細な生

物学的情報の整備が不可欠である。前述のように、従来トカゲエソ類には分類学的な混乱があり、今回扱ったトカゲエソはコウカイトカゲエソと同種であるとみなされてきた。このことも災いし、水産重要種にも関わらず、資源生物学的諸特性に関する情報は不足していた。

過去の我が国周辺のトカゲエソの生殖に関する知見はわずかで、瀬戸内海産（南西海区水産研究所，1972）と紀伊水道産（高尾，1953）の産卵期の推定、および瀬戸内海産の産卵数推定（瀬戸内海水産開発協議会，1989）以外、整理された情報は乏しい。また産卵期の推定は生殖腺重量や生殖腺指数の変化から推定したものであり、組織学的観察に基づいて生殖年周期を推定した研究は過去行われていない。

本研究では、組織学的観察により卵巣の成熟段階を規定し、これに基づいてトカゲエソの卵巣の月別出現状況、成熟尾叉長およびバッチ産卵数の推定を行い、トカゲエソの資源の評価や管理を行うために必要な成熟、産卵特性に関する情報を詳細に明らかにすることを目的とした。

材料と方法

3章と同様、1999年5月から2001年6月に対馬周辺海域で漁獲されたトカゲエソ、計695個体を用いた。供試魚は、生鮮状態で、尾叉長（FL）、体重、内臓除去重量（BW）、生殖腺重量の測定を行った。尾叉長は、体長測定板を用いて1 mm 単位で計測した。各重量の測定については、陸上ではデジタル重量計を用い、体重および内臓除去重量を1 g 単位、生殖腺重量を0.1 g

単位で測定した。船上では竿秤を用い、体重、内臓除去重量および生殖腺重量を1 g 単位で測定した。

組織標本作製用に、摘出した生殖腺をブアン氏液で固定した。また産卵期の一部の個体の卵巣を10%ホルマリン液で固定し、卵数算定用に20個体の卵巣を用いた。ブアン氏液で固定した生殖腺の中央部を切り出し、エタノールで脱水後メタクリル樹脂（Technovit7100, Kulzer）で包埋した。滑走式マイクロトームで2.5 μ m の樹脂切片を作製し、1%トルイジンブルーで染色後、光学顕微鏡で観察し組織観察を行った。Yamamoto (1956) を参考に、本種の卵の発達段階を区分し（Fig. 26）、組織学的観察に基づいて卵巣の成熟段階を次の6期に区分した。

未成熟期 (Immature stage: Im)：周辺仁期 (Perinucleolus stage)、卵黄胞期 (Yolk vesicle stage) の卵のみで構成される。

発達期 (Developing stage)：最も発達した卵が卵黄形成前期 (Primary yolk stage) (小型の卵黄球が細胞質の周辺部に認められる) もしくは卵黄形成後期 (Late yolk stage) (大型の卵黄球が細胞質全域に認められる) に達している。この期については、卵黄の蓄積状況により前期 (Early developing stage: Ed) と後期 (Late developing stage: Ld) に区別した。

成熟期 (Mature stage: M)：最も発達した卵が胚胎移動期 (Migratory nucleus stage)、もしくは成熟期 (Mature stage) に達している。

産卵期 (Spawning stage: Spa)：卵黄形成期の卵と排卵後濾胞が認められる。

閉鎖期 (Spent stage: Spe)：多くの卵黄卵で退

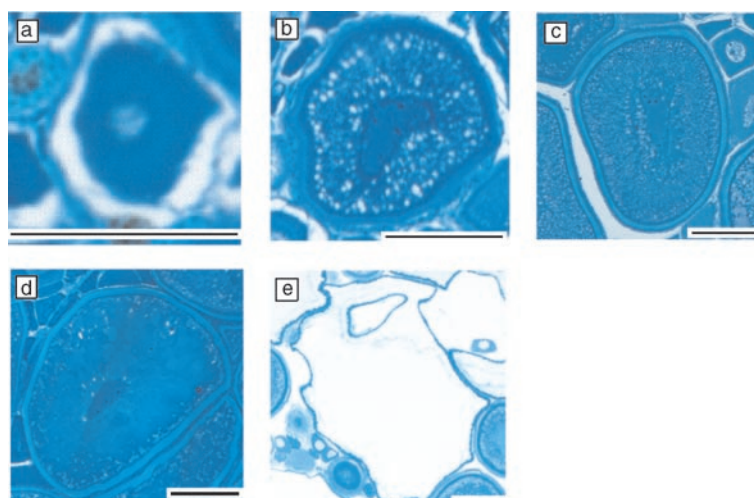


Fig. 26. Microphotographs of oocytes at different stages in *Saurida elongata*. a: perinucleolus stage, b: yolk vesicle stage, c: primary yolk stage, d: late yolk stage, e: mature stage. Toluidine blue stain. Bar = 200 μ m.

行が始まっている。

休止期 (Resting stage : R) : 退行後期の卵と無卵黄卵で構成される。

生殖腺指数 (GSI) は次式により求めた。

$$GSI = (\text{生殖腺重量} / \text{内臓除去重量}) \times 100$$

尾叉長別成熟度の推定には5～8月に採集された雄212個体、雌144個体の生殖腺組織像を用い、雄では精小嚢内腔および輸精管内に多量の精子が認められる個体の出現率と尾叉長の関係、雌では発達期後期、成熟期および産卵期の卵巢を持つ個体の出現率と尾叉長の関係を求めた。

バッチ産卵数の推定には成熟期の卵(吸水卵)を有する20個体(尾叉長261～445 mm)を用いた。予備的な測定の結果卵巢の部位による吸水卵の出現に差はなかったため、これらの個体について10%ホルマリンで固定した卵巢の左右中央部よりおよそ0.5 gの組織を切り出し、万能投影機で吸水卵を計数した。計数した卵数から卵巢全体の吸水卵数を重量法で推定し、尾叉長との関係を求めた。

結 果

1. 生殖年周期

1-1. 卵巢の各成熟段階の月別出現状況

最小成熟尾叉長以上(尾叉長別成熟率参照)の個体

について、卵巢の組織学的観察に基づき、生殖年周期を調べた (Fig. 27)。

発達期前期の卵巢は2～4月に多く出現した。発達期後期、成熟期の卵巢は4～8月で出現した。産卵期の卵巢は5～8月で認められた。一方、閉鎖期の卵巢は7～9月に主に出現した。休止期の卵巢は10月をピークとして8～12月に出現した。未成熟期の卵巢は8月に出現し、徐々に増加して12、1月はほぼ全てが未成熟期であった。

1-2. GSIの月別変化

雌雄のGSIの月別変化をFig. 28に示す。雌のGSIは5～7月にかけて平均6を越え、5月には最大値を示した。雄でも5月に最大値を示した。

2. 尾叉長別成熟率

雌雄の尾叉長別成熟度をFig. 29に示す。雄では尾叉長221～240 mmで22%、241～260 mmで92%が成熟個体であった。雄の最小成熟尾叉長は235 mmで、250 mm以上の個体は全て成熟していた。雌では尾叉長241～260 mmで50%、261～280 mmで67%の個体が成熟していた。雌の最小成熟尾叉長は249 mmで、280 mm以上の個体は全て成熟していた。また雌雄ともに3才以上でほとんどの個体が成熟していた。

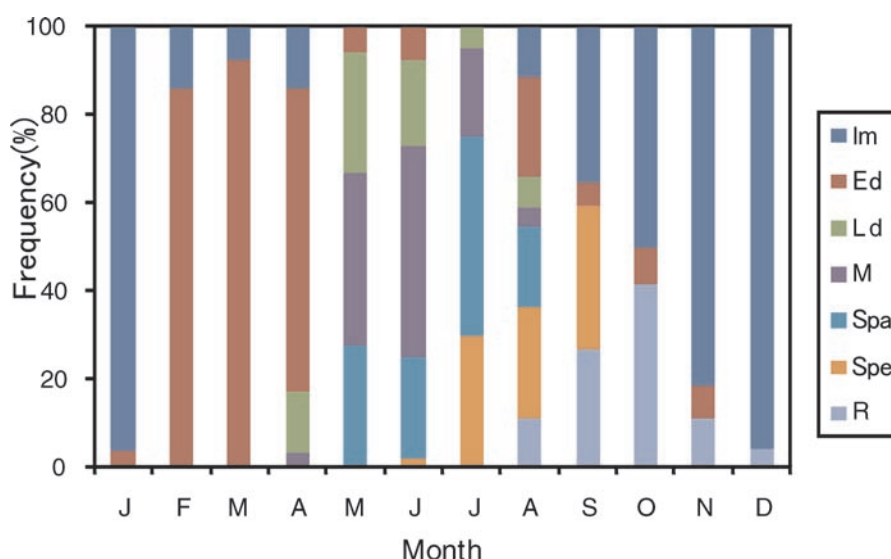


Fig. 27. Monthly changes in occurrence of various maturity stages of ovaries of *Saurida elongata* in the Tsushima/Korea Strait. Only specimens larger than the minimum size at sexual maturity (FL = 249 mm) were used for this analysis. Im: immature stage; Ed: early developing stage; Ld: Late developing stage; M: mature stage; Spa: spawning stage; Spe: spent stage; R: resting stage

3. バッチ産卵数

バッチ産卵数は最大177,130粒（尾叉長444 mm）、
最少25,771粒（尾叉長261 mm）であった（Fig. 30）。

バッチ産卵数（BF 粒）と尾叉長の関係は、

$$BF = 0.00161FL^{2.98} \quad (r^2 = 0.73)$$

で示された。

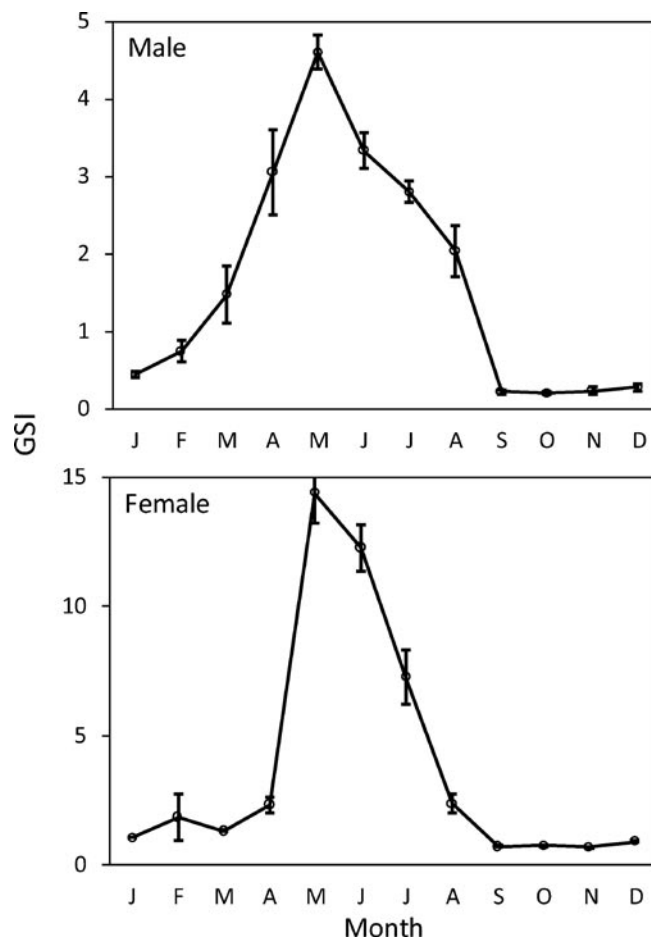


Fig. 28. Monthly changes in the mean gonadosomatic index (GSI) for male and female *Saurida elongata*. Bar = SE.

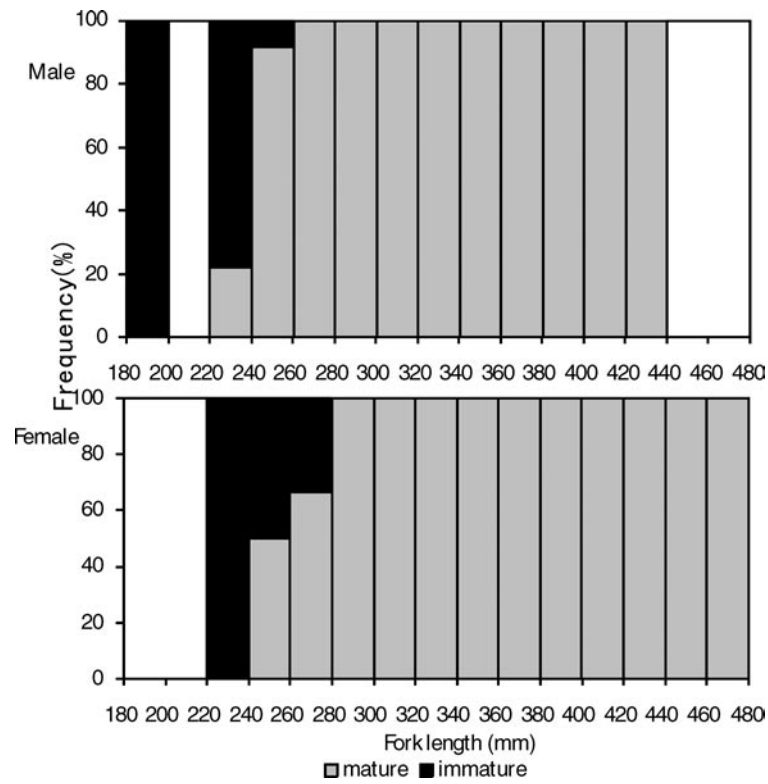


Fig. 29. Maturity by FL-class for male and female *Saurida elongata* collected from May to August.

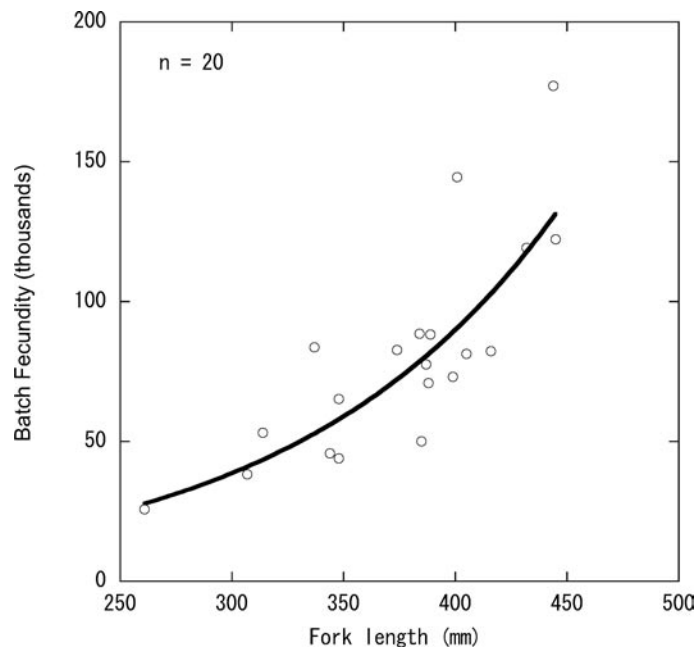


Fig. 30. Relationship between batch fecundity and fork length of female *Saurida elongata*. n: number of fish examined.

考 察

瀬戸内海産トカゲエソの産卵期は、GSIが上昇する5～9月で、その盛期は6～7月と推定されている(南西海区水産研究所, 1972)。また山口県内海での産卵期は5月中旬から8月中旬(前川, 1961)、紀伊水道のトカゲエソについては生殖腺重量の増加から、5～7月と推定されている(高尾, 1953)(Table 5)。しかしこれまで、組織学的観察から本種の生殖年周期を詳細に検討した報告はなかった。

本研究では組織学的観察により卵巣の成熟段階が規定され、それに基づいてトカゲエソの産卵期、成熟尾叉長およびバッチ産卵数の推定が行われた。卵巣の組織学的観察を行ったところ、12月にはほぼ全ての個体が未成熟期の卵巣を持っていたが、2、3月にかけて卵巣は次第に発達し、発達期前期に達することが分かった。4月からは成熟期の卵巣を持つ個体が出現したため、産卵が開始されたと考えられる。5、6月には、産卵期もしくは成熟期の卵巣を持つ個体が7割程度を占め、この期間が産卵盛期にあたっていると推察された。7月には産卵期もしくは成熟期の卵巣を持つ個体が多く出現したものの閉鎖期の卵巣を持つ個体が3割程度現れ、産卵盛期は過ぎているものと考えられた。8月からは休止期の卵巣を持つ個体が現れ、その割合は10月にかけて次第に増加した。また8月には未成熟期の卵巣を持つ個体が再び現れ、その割合は12月にかけて増加した。このような、各発達段階の卵巣の月別出現状況から、トカゲエソの産卵期間は5月から8月にわたり、その盛期は5月から6月であると考えられた。これはGSIの変化の状況ともほぼ一致した。またこの結果は、瀬戸内海産、山口県内海産、および紀伊水道産のトカゲエソについて従来推定されていた産卵期とも概ね一致する。また本研究では、GSIが5を上回る雌は概ね発達期後期、成熟期、もしくは産卵期の卵巣を持っており、産卵に加入しているものと思われた。

さらに、産卵期の卵巣の組織学的観察によると、排卵後濾胞と同時に成熟卵、胚胞移動期の卵を持つ個体も頻繁に出現したため、本種は1産卵期に複数回産卵するものと考えられた。排卵後濾胞の形態の詳細な観察や時間帯別の卵巣の状態の観察には、船上で得られる新鮮な個体から卵巣を除去し、直ちに固定することが望ましい。しかし本種が多く漁獲される対馬海峡周辺の沖合底曳網漁業は5月中旬から8月中旬までが休漁で、これは本種の産卵期にあたる。このため沖合底曳網漁船に乗船して得られた供試魚のうち産卵中と思われる個体はわずかで、卵巣の時間帯別発達状況の観

察や産卵時間の特定はできなかった。

バッチ産卵数は尾叉長300 mmで約19,000粒、尾叉長400 mmで約69,000粒と推定された。過去、本種の産卵数は29,000～138,000粒と推定されている(瀬戸内海水産開発協議会, 1989)が、体長等との関係は不明であった。バッチ産卵数はDaily Egg Production Method (DEPM)で資源量の直接推定を可能とするために必要となる、資源生物学的に重要な指標である(Hunter and Macewicz, 1989)。年間産卵量を推定するにはバッチ産卵数に加えて産卵回数の値が必要とされるため、今後排卵後濾胞の消長過程や卵の発達様式について明らかにし、産卵頻度を求めることが、本種の資源管理を行うにあたり有用となろう。

再生産能力が資源量の変動によって変化することがマイワシ(森本, 1998)やカタクチイワシ(鶴田・高橋, 1997; 銭谷・木村, 1997; Funamoto and Aoki, 2002)等で報告されている。一般に、競合個体の減少によって餌環境が改善すると、成長が良くなるとともに再生産への投資も増加する(Heino and Kaitala, 1999)。この結果、卵数の増加、卵黄蓄積の増加に伴う卵径の増大、産卵期の長期化などが起こると考えられている(Rijnsdorp, 1993)。東シナ海、黄海の底魚資源に関してもこのような現象が多数報告されており、ハモの成熟年齢の低下(三尾ら, 1975)、キグチの成熟年齢の低下(三尾ら, 1975)、アカアマダイの産卵期の長期化(築山・多部田, 1997)、ウマヅラハギの成熟体長の小型化(杉浦・多部田, 1998)、キダイ同年齢群の小型化および成熟年齢の低下(Oki and Tabeta, 1998)、コウライマナガツオ同年齢群の小型化(Buoyら, 1998)、タチウオの群成熟率の上昇(山田, 1971; 呉・多部田, 1995)および産卵数の増加(山田, 1971)等が明らかとなっている。トカゲエソと同属のワニエソでは、資源量減少に伴って最小成熟体長が小さくなり、卵巣重量や抱卵数が増加したことが報告されている(山田ら, 1965; 山田, 1968)。

これまで、こういった現象はサイズ組成、資源量、餌料供給量の変化に対応した補償作用によるものであると考えられてきた。しかし近年、資源量の減少に伴う生殖生態の変化は、補償作用のみならず個体群の遺伝組成の変化にも起因することが指摘されるようになってきた(Olsen *et al.*, 2004; Yoneda and Wright, 2004; Jørgensen *et al.*, 2007)。これに基づくと、ワニエソの最小成熟体長の小型化、卵巣重量や抱卵数の増加は、成長により多くのエネルギー投資を行う個体に比べ、再生産に多く偏ったエネルギーを投下する個体の遺伝形質が選択的に残ったために起こったと考えられることもできる。ワニエソに関して成長の変化や栄養

状態に関する知見は不足しており、ワニエソの生殖特性の変化の要因を特定することは困難であるが、トカゲエソについても同様に生物特性の変化が起こっていることは充分考えられ、個体群の遺伝的な変化が起こっている可能性もある。

個体群の生殖特性の変化が一時的な環境変化に起因する場合は、環境が元に戻れば生殖特性も元に戻ると考えられる。しかし、ある遺伝形質を持つ個体の選択的な漁獲により個体群の遺伝子組成が変化してしまった場合、個体群の持っていた繁殖特性の多様性は失われる可能性がある。このような多様性を失った個体群は環境変動に対して脆弱になっていると考えられており、また資源としてみると回復力を失っていることも考えられる (Olsen *et al.*, 2004)。メイン湾とジョージバンクの大西洋マダラ (Barot *et al.*, 2002), North Sea plaice (Grift *et al.*, 2003), Northeast Arctic cod (Heino *et al.*, 2002) および Newfoundland American plaice (Barot *et al.*, 2005) などでは、乱獲によって一時は資源が壊滅状態に陥った。その後厳しい資源管理により漁獲圧は軽減したが、これらの資源は遺伝的要因による生殖生態の変化を起こしてしまっており、生殖特性は元の状態に戻ってはいないという。このことが、漁業管理が行われているにも関わらず資源が回復しない一つの要因となっているのではないかと考えられている (Olsen *et al.*, 2004)。

本研究で扱ったトカゲエソに関しては、過去の知見の不足のため、現段階で資源量の増減による生物特性の変化について検討することはできないが、今後の資源量変化によって本種の成長や生殖に関する特性が変化することは充分考えられる。資源を高度に評価、管理していくには、こういった生態変化を捉え、その原因の検討も可能とするような生物情報のモニタリング体制の構築が必要であり、継続して成長や成熟特性に関する情報を蓄積することが必要である。

謝 辞

本研究を行うにあたり、終始懇切に御指導下さった九州大学大学院農学研究院動物資源科学部門海洋生物学分野の松山倫也教授、本論文をご校閲頂いた同分野の竹田達右准教授、同水産増殖学分野の望岡典隆准教授に心より謝意を表す。また御指導および標本の採集、測定に御協力を賜った独立行政法人水産総合研究センター中央水産研究所の米田道夫博士に心より感謝申し上げます。

本研究を進めるにあたり、貴重な御助言ならびに標本採集の御協力をいただいた独立行政法人水産総合

研究センター中央水産研究所資源評価部の堀川博史博士、同センター西海区水産研究所東シナ海漁業資源部の時村宗春博士、塚本洋一博士、依田真里氏、同センター開発調査センターの越智洋介博士に厚く御礼申し上げます。エソ類の形態、分類等について貴重な御助言を賜り、文献の収集にご協力頂いた、元水産庁西海区水産研究所の山田梅芳氏に心から感謝の意を表す。標本の採集、測定にあたっては財団法人下関海洋科学アカデミーの杵山由貴子氏に御助力頂いた。津屋崎漁港および鐘崎漁港での標本採集には、九州大学大学院生物資源環境科学府附属水産実験所の故七田康治技官とそのご家族にご支援を頂いた。ここに記して謝意を表す。

また船上での標本採集に快く御協力下さった海邦丸、熊本丸、但州丸、陽光丸、さらに山田水産株式会社、長運水産株式会社の尾崎武広氏、同社所有の第1、第2、第21、第22山田丸、第1、第2長運丸の乗組員の皆様、山口県以東機船底曳網漁業協同組合と第1、第2やまぐち丸の清島漁労長、玉城船長をはじめ乗組員の皆様に深甚なる謝意を表す。

標本の採集・測定にあたっては九州大学大学院農学研究院動物資源科学部門海洋生物学研究室の学生諸氏に御協力頂いた。ここに改めて御礼申し上げます。

なお、本研究に用いた標本には、平成10、11年度日本周辺陸棚資源緊急調査（水産庁）および旧海洋水産資源開発センター（現独立行政法人水産総合研究センター開発調査センター）の実施した新漁業生産システム構築実証化事業において漁獲され、提供されたものを含む。

参考文献

- 相川広秋, 入江春彦, 大津留健, 多々良薫, 1949: 底曳網魚種二・三の年令に就いて, 「東海黄海底魚資源調査研究誌」(水産庁福岡駐在所, 水産研究会福岡分室編), 1, 109-115.
- Barot S., Heino M., O'Brien L., and Dieckmann U., 2002: Reaction norms for age and size at maturation: study of the long term trend (1970 - 1998) for Georges Bank and Gulf of Maine cod stocks. *ICES CM.*, Y, 03.
- Barot S., Heino M., Morgan M. J., and Dieckmann U., 2005: Maturation of Newfoundland American plaice (*Hippoglossoides platessoides*): long-term trends in maturation reaction norms despite low fishing mortality? *ICES J. Mar. Sci.*, **62**, 56-64.
- Beamish R. J., 1973: Determination of age and

- growth of population of the white sucker (*Catostomus commersoni*) exhibiting a wide range in size at maturity. *J. Fish. Res. Board Can.*, **30**, 607-616.
- Beamish R. J. and Chilton D. E., 1977: Age determination of lingcod (*Ophiodon elongatus*) using dorsal fin rays and scales. *J. Fish. Res. Board Can.*, **34**, 1305-1313.
- Beamish R. J. and Fournier D. A., 1981: A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**, 982-983.
- Beamish R. J. and Chilton D. E. 1982: Preliminary evaluation of a method to determine the age of sablefish (*Anoplopoma fimbria*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **39**, 277-287.
- Beamish R. J. and McFarlane G. A., 1983: The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *T. Am. Fish. Soc.*, **112**, 735-743.
- Beamish R. J. and McFarlane G. A., 1987: Current trends in age determination methodology, in "Age and growth of fish" (eds. by Summerfelt R. C. and Hall G. E.), Iowa State University Press, Iowa, pp. 15-42.
- Budnichenko V. A. and Nor L. A., 1978: Some features of the growth of *Saurida undosquamis* and *S. tumbil* (Pisces, Synodontidae) in the Arabian Sea. *J. Ichtyol.*, **18**, 750-755.
- Budnichenko V. A. and Dimitrova O. S., 1981: The reproductive biology of *Saurida undosquamis* and *Saurida tumbil* (Family Synodontidae) in the Arabian Sea. *J. Ichtyol.*, **19**, 80-86.
- Buoy R, 原高志, 多部田修, 1998: 東シナ海産コウライマナガツオの年齢と成長. 平成9年度シェアドストック管理調査委託事業報告書. 水産庁, 東京, 115-126.
- Carlander K. D., 1987: A history of scale age and growth studies of North American freshwater fish, in "Age and growth of Fish" (eds. by Summerfelt R. C. and Hall G. E.), Iowa State University Press, Iowa, pp. 3-14.
- Chang W.Y.B., 1982: A statistical method for evaluating the reproducibility of age determinations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **39**, 1208-1210.
- Davis T. L. O. and West G. J., 1992: Growth and mortality of *Lutjanus vittus* (Quoy and Gaimard) from the North West Shelf of Australia. *Fish. Bull.*, **90**, 395-404.
- Dickerson T. L., Macewicz B. J., and Hunter J. R., 1992: Spawning frequency and batch fecundity of chub mackerel, *Scomber japonicas*, during 1985. *Cal. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, **33**, 130-140.
- El-Greisy Z. A., 2005: Reproductive biology and histology of female brushtooth lizardfish *Saurida undosquamis* (Richardson), family: Sunodontidae, from the Mediterranean coast of Egypt. *Egypt. J. Aquat. Res.*, **31**, 367-386.
- Faragher R. A., 1992: Growth and age validation of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), in Lake Eucumbene, NSW. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **43**, 1033-1042.
- Francis R. I. C. C., 1990: Back-calculation of fish length: a critical review. *J. Fish Biol.*, **36**, 883-902.
- 福島信一, 渡邊良朗, 1990: 北西大西洋におけるサマの季節別発生群と大型魚・中型魚・小型魚との対応. 東北水研研報, **52**, 17-27.
- Funamoto T. and Aoki I., 2002: Reproductive biology of Japanese anchovy off the Pacific coast of eastern Honshu, Japan. *J. Fish Biol.*, **60**, 154-169.
- Golani D., 1993: The biology of the Red Sea migrant, *Saurida undosquamis* in the Mediterranean and comparison with the indigenous confamilial *Synodus sarus* (Teleostei: Synodontidae). *Hydrobiologia*, **271**, 109-117.
- Grift R. E., Rijnsdorp A. D., Barot S., Heino M., and Dieckmann U., 2003: Fisheries-induced trends in reaction norms for maturation in North Sea plaice. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **257**, 247-257.
- 濱田律子, 1986: 東シナ海産ワニエソの年齢と成長. 西水研研報, **63**, 49-59.
- 花渕信夫, 1971: 対馬近海におけるトカゲエソの漁業生物学的研究 - I. 分布および形態変異について. 西水研研報, **39**, 65-87.
- Hayashi T., Yamaguchi Y., and Hanaoka T., 1960: Preliminary report on diurnal feeding activities of genus *Saurida*. *Records of Oceanographic Works in Japan*, special number **4**, 151-158.
- Heino M. and Kaitala V., 1999: Evolution of resource allocation between growth and reproduction

- in animals with indeterminate growth. *J. Evol. Biol.*, **12**, 423-429.
- Heino M., Dieckmann U., and Godø O. R., 2002: Reaction norm analysis of fisheries-induced adaptive change and the case of the Northeast Arctic cod. *ICES CM*, Y, 14.
- 堀川博史, 山田梅芳, 1999: 東シナ海および黄海における底魚類の生物特性の変化. 月刊海洋, **31**, 631-636.
- Hunter J. R. and Goldberg S. R., 1980: Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. U.S.*, **77**, 641-652.
- Hunter J. R. and Macewicz B. J., 1989: 多回産卵魚における産卵頻度の算定, 「総産卵量による浮魚類の資源量推定法」(Lasker R. 編, 渡邊良朗, 辻祥子訳), 東北区水産研究所, 仙台, pp. 147-178.
- Hunter J. R., Macewicz B. J., and Sibert J. R., 1986: The spawning frequency of skipjack tuna *Katsuwonus pelamis*, from the South Pacific. *Fish. Bull.*, **84**, 895-903.
- Hunter J. R., Macewicz B. J., Lo N. C. H., and Kimbrell C. A., 1992: Fecundity, spawning, and maturity of female Dover sole *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. *Fish. Bull.*, **90**, 101-128.
- Inoue T. and Nakabo T., 2006: The *Saurida undosquamis* group (Aulopiformes: Synodontidae), with description of a new species from southern Japan. *Ichthyol. Res.*, **53**, 379-397.
- Ismen A., 2003: Maturity and fecundity of lizardfish (*Saurida undosquamis* Richardson, 1848) in Iskenderun Bay, (Eastern Mediterranean). *Turk. J. Zool.*, **27**, 231-238.
- Jaiswar A. K., Chakraborty S. K., Prasad R. R., Palaniswamy R., and Bommireddy S., 2003: Population dynamics of lizard fish *Saurida tumbil* (Teleostomi/Synodontidae) from Mumbai, west coast of India. *Indian J. Mar. Sci.*, **32**, 147-150.
- Jones C. M., 1992: Development and application of the otolith increment technique, in "Otolith microstructure examination and analysis" (eds. by D. K. Stevenson and S. E. Campana), Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, **117**, 1-11.
- Jørgensen C., Enberg K., Dunlop E. S., Arlinghaus R., Boukal D. S., Brander K., Ernande B., Gårdmark A., Johnston F., Matsumura S., Pardoe H., Raab K., Silva A., Vainikka A., Dieckmann U., Heino M., and Rijnsdorp A. D., 2007: Ecology: managing evolving fish stocks. *Science*, **318**, 1247-1248.
- 近藤正人, 1985: 東シナ海・黄海漁場の漁況に関する研究 - I. 50m 深および底層における平均水温・塩分の分布, 西水研研報, **62**, 19-66.
- 工藤晋二, 通山正弘, 1963: マエソ *Saurida undosquamis* の食性について. 南海区水研研報, **19**, 1-17.
- Lasker R. (編), 1989: 総産卵量による浮魚類の資源量推定法. (渡邊良朗, 辻祥子訳), 東北区水産研究所, 仙台
- Latif A. F. A. and Shenouda T. S., 1973: Studies on *Saurida undosquamis* (Richardson) from the Gulf of Suez. *Bull. Inst. Oceanogr. Fish., Egypt.*, **3**, 295-335.
- Lee Y.C. and Yen S.Y., 1989: Age determination by using scale ring-reading for the lizard fish, *Saurida undosquamis*, from the southern part of the Taiwan Strait. *Acta Oceanogr. Taiwan.*, **23**, 63-73.
- Lee Y.C., Yeh S.Y., and Liu H.C., 1986: Age and growth of lizard fish, *Saurida undosquamis*, in the southern part of the Taiwan Strait. *Acta Ocean. Taiwan.*, **17**, 105-118.
- Liu F.H. and Tung I.H., 1959: The reproduction and the spawning ground of the lizard fish, *Saurida tumbil* (Bloch), of Taiwan Strait. *Report of the Institute of Fishery, Biology of Ministry of Economic Affairs and National Taiwan University*, **1** (3), 1-11.
- Liu H.C. and Yeh S.Y., 1974: Maturity and fecundity of lizardfish, *Saurida tumbil*, in the East and the South China Seas. *Acta Ocean. Taiwan.*, **4**, 225-240.
- Lowerre-Barbieri S. K., Chittenden Jr., M. E., and Jones C. M., 1994: A comparison of a validated otolith method to age weakfish, *Cynoscion regalis*, with the traditional scale method. *Fish. Bull. U.S.*, **92**, 555-568.
- 町田吉彦, 1988: マエソ属. 「日本産魚類大図鑑」(益田一, 尼岡邦夫, 荒賀忠一, 上野輝彌, 吉野哲夫編), 東海大出版会, 東京, pp. 61-62.
- 前川兼祐, 1961: 瀬戸内海, 特に山口県沿岸における漁業の調整管理と資源培養に関する研究. 山口県

- 内海水産試験場研究業績, 11(1), 1-483.
- 松原喜代松, 1955: エソ科. 魚類の形態と検索, 石崎書店, 東京, pp. 241-244.
- Matsuyama M., Adachi S., Nagahama Y., and Matsuura S., 1988: Diurnal rhythm of oocyte development and plasma steroid hormone levels in the female red sea bream, *Pagrus major*, during the spawning season. *Aquaculture*, **73**, 357-372.
- 三尾真一, 濱田律子, 篠原富美子, 1975: 東シナ海・黄海における主要底魚類の成長および成熟の経年変化に関する研究. 西水研研報, **47**, 51-95.
- 三尾真一, 田川 勝, 篠原富美子, 山田梅芳, 1984: 東シナ海・黄海における底魚類の食物関係に基づく群集生態学的研究, 西水研研報, **61**, 1-221.
- 宮原 一, 崔 允, 矢部 衛, 中谷一宏, 2002: 沖縄島で採集された日本初記録のエソ科魚類コソデエソ (新称) *Saurida micropectoralis*. 魚類学雑誌, **49**, 127-131.
- Morales-Nin B., 2000: Review of the growth regulation processes of otolith daily increment formation. *Fish. Res.*, **46**, 53-67.
- 森本晴之, 1998: 成熟. 「マイワシの資源変動と生態変化」(渡邊良朗, 和田時夫編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 45-33.
- 麦谷泰雄, 1996: 硬骨魚類の耳石形成と履歴情報解析, 「海洋生物の石灰化と硬組織」(和田浩爾, 小林巖雄編著), 東海大出版会, 東京, pp. 285-298.
- 麦谷泰雄, 1997: 魚類年齢形質の形成と輪紋性状. 「水産動物の成長解析」(赤嶺達郎, 麦谷泰雄編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 9-27.
- Mugiya Y. and Watabe N., 1977: Studies on fish scale formation and resorption - II. Effect of estradiol on calcium homeostasis and skeletal tissue resorption in the goldfish, *Carassius auratus*, and the killifish, *Fundulus heteroclitus*. *Comp. Biochem. Physiol. A*, **57**, 197-202.
- 南西海区水産研究所, 1972: マエソ類について. 本州四国連絡架橋漁業影響調査報告第3号 (昭和46年度), 南西海区水産研究所・日本水産資源保護協会, pp. 220-226.
- 夏苺 豊, 1997: 生化学的分析による近似種の識別. 平成8年度 東海・黄海底魚資源管理調査委託事業報告書, 水産庁, 東京, pp. 5-12.
- 西田 睦, 川口 亮, 森田ひとみ, 1996: ミトコンドリア DNA 分析によるトカゲエソ類における変異の検討. 平成7年度 東海・黄海底魚資源管理調査委託事業報告書, 水産庁, 東京, pp. 12-17.
- 能勢幸雄, 石井丈夫, 清水 誠, 1988: 水産資源学. 東京大学出版会, 東京
- 落合 明, 田中 克, 1986: トカゲエソ. 新版魚類学(下), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 493-494.
- 岡田立三郎, 久新健一郎, 1955: 東海・黄海産マエソ資源の研究. 西水研研報, **7**, 93-112.
- Olsen E. M., Heino M., Lilly G. R., Morgan M. J., Brattey J., Ernandel B., and Dieckmann U., 2004: Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature*, **428**, 932-935.
- 大滝秀雄, 1980: 以西底魚資源, 「底魚資源」(青山恒雄編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 123-126.
- 大滝秀雄, 庄島悦子, 1978: 資源の減少に伴うキグチ分布域の縮小について. 西水研研報, **51**, 111-122.
- Oki D. and Tabeta O., 1998: Age, growth and reproductive characteristics of the yellow sea bream *Dentex tumifrons* in the East China Sea. *Fish. Sci.*, **64**, 191-197.
- Priede I. G. and Watson J. J., 1993: An evaluation of the daily egg production method for estimating biomass of Atlantic mackerel (*Scomber scombus*). *Bull. Mar. Sci.*, **53**, 891-911.
- Rao K. V. S., 1984: Age and growth of lizardfishes (*Saurida* spp.) from the northwestern Bay of Bengal. *Indian J. Fish.*, **31**, 19-30.
- Reznick D. N., Bryga H., and Endler J. A., 1990: Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature*, **346**, 357-359.
- Rijnsdorp A. D., 1993: Fisheries as a large-scale experiment on life-history evolution: disentangling phenotypic and genetic effects in changes in maturation and reproduction of North Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Oecologia*, **96**, 391-401.
- 阪本俊雄, 1977: マエソ. 関西国際空港漁業環境影響調査 漁業生物班資料1 (昭和51年度), 社団法人日本水産資源保護協会・関西国際空港建設計画検討のための漁業環境影響調査委員会, pp. 105-115.
- 佐藤哲也, 1974: 東シナ海・黄海産クログチの漁業生物学的研究. 西水研研報, **45**, 23-185.
- 瀬戸内海水産開発協議会, 1989: 瀬戸内水産資源要覧 瀬戸内海およびその外海的主要水産資源動物, 北隆館, 東京, pp. 21.

- 清水昭男, 2006: 生殖生理に関する研究手法と再生産研究への応用. 水研センター研報, 別冊4, 63-70.
- 志水 寛, 1976: ゲル形成能, 「白身の魚と赤身の魚 - 肉の特性」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 106-118.
- 志水 寛, 1984: かまぼこ形成能, 「魚肉ねり製品 - 研究と技術」(志水 寛編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 9-24.
- Shimizu Y. and Wendakoon C. N., 1990: Effects of maturation and spawning on the gel-forming ability of lizardfish (*Saurida elongata*) muscle tissues. *J. Sci. Food Agric.*, **52**, 331-338.
- Shindo S. and Yamada U., 1972: Descriptions of three new species of the lizardfish genus *Saurida*, with a key to its Indo-Pacific species. *UO*, **11**, 1-13, **12**, 1-14.
- 菅野康次, 1997: 年齢形質法, 「水産動物の成長解析」(赤嶺達郎, 麦谷泰雄編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 28-38.
- 杉浦 理, 多部田修, 1998: 東シナ海産ウマヅラハギの生物学的特性. 平成9年度シェアドストック管理調査委託事業報告書, 水産庁, 東京, pp. 82-103.
- Summerfelt R. C., 1987: Preface, in "Age and growth of fish" (eds. by Summerfelt R. C. and Hall G. E.), Iowa State University Press, Iowa, pp. xii-xiv.
- Suzuki K. and Kimura S. 1990: A bibliography on methods of aging of fishes (1926-1988). *Annual Report of Toba Aqualium*, **2**, 45-49.
- 鈴木寿之, 瀬能 宏, 花崎勝司, 1995: 日本における分布が確認されたウチウミマダラエソ(新称)について. 伊豆海洋公園通信, **6**, (9), 2-3.
- 高野和則, 1989: 卵巣の構造と配偶子形成, 「水族繁殖学」(隆島史夫, 羽生功編), 緑書房, 東京, pp. 1-34.
- 高尾亀次, 1953: 紀伊水道域のミツエソ *Saurida elongata* について. 内海区水研研報, **4**, 61-74.
- 田中昌一, 1998: 資源の乱獲と回復. 水産資源学総論, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 3-5.
- 多々良薫, 1953: 紀伊水道域のマエソ属について(Ⅲ) ホシエソ *Saurida undosquamis* (Richardson) の年令について. 内海区水研研報, **4**, 48-60.
- 多々良薫, 1965: 瀬戸内海におけるマエソの資源生物学的研究. 内海区水研研報, **22**, 1-6.
- Tiewes K., Mines A., and Ronquillo I. A., 1972: On the biology of *Saurida tumbil* (Bloch, 1801) family Synodontidae in Philippine waters. *Philipp. J. Fish.*, **10**, 1-29.
- 時村宗春, 1998: 東シナ海・黄海における底魚資源の管理問題, 「水産資源・漁業の管理技術」(北原武編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 36-44.
- 塚本洋一, 山本圭介, 2007: 平成18年度東シナ海底魚の資源評価. 平成18年度我が国周辺水域の漁業資源評価, 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, pp. 1457-1466.
- 築山陽介, 多部田修, 1997: 東シナ海産アカアマダイの成熟と産卵. 平成8年度東海・黄海底魚資源管理調査委託事業報告書, 水産庁, 東京, pp. 20-31.
- 鶴田義成, 2006: カタクチイワシの成熟・産卵特性から産卵調査を設計する. 水研センター研報, 別冊4, 41-48.
- 鶴田義成, 高橋章策, 1997: 黒潮統流域および混合水域におけるカタクチイワシ *Engraulis japonicus* の産卵生態. 北水研研報, **61**, 9-15.
- Tung I.H. and Liu F.H., 1965: The age and growth of lizard fish (*Saurida tumbil* Bloch) of Taiwan Straits. *Report of the Institute of Fishery, Biology of Ministry of Economic Affairs and National Taiwan University*, **2** (1), 17-26.
- Tzeng T.D., Lin D.R., and Yeh S. Y., 2002: Comparison on growth characteristics of southern East China Sea's lizard fish (*Saurida tumbil*) between 1970s and 1990s. *Acta Ocean. Taiwan.*, **40**, 93-105.
- 渡邊千夏子, 2006: 資源学的立場からみたマサバ太平洋系群の生殖生態研究の現状と問題点. 水研センター研報, 別冊4, 101-111.
- 渡邊良朗, 1997: 年齢形質の有効性検討, 「水産動物の成長解析」(赤嶺達郎, 麦谷泰雄編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 97-109.
- Wen T.S., Liu H.C., and Yeh S.Y., 1987: Age and growth of lizard fish, *Saurida undosquamis* (Richardson), in the northwest shelf off Australia. *Acta Ocean. Taiwan.*, **18**, 1-15.
- 呉 永平, 多部田修, 1995: 東シナ海産タチウオ *Trichiurus japonicus* の生物学的特性に関する研究. 平成6年度東海・黄海底魚資源管理調査委託事業報告書, 水産庁, 東京, pp. 28-77.
- Wright P. J., 1992: Ovarian development, spawning frequency and batch fecundity in *Encrasicholina heteroloba* (Rupell, 1858). *J. Fish. Biol.*, **40**, 833-844.
- 山田梅芳, 1968: 東シナ海に生息するワニエソの生殖

- 生態について. 西水研研報, **36**, 21-37.
- 山田梅芳, 1971: 東シナ海に生息するタチウオの生殖生態の変化. 西水研研報, **41**, 63-81.
- 山田梅芳, 1986: マエソ, 「東シナ海・黄海のさかな」(山田梅芳, 田川 勝, 岸田周三, 本城康至編), 西海区水産研究所, 長崎, pp. 86-87.
- 山田梅芳, 1993: エソ科, 「日本産魚類検索 全種の同定」(中坊徹次編), 東海大出版会, 東京, pp. 309-313, 1272-1273.
- 山田梅芳, 2000: エソ科, 「日本産魚類検索 全種の同定 第2版」(中坊徹次編), 東海大出版会, 東京, pp. 351-358, 1485-1486.
- 山田梅芳, 田川 勝, 真子 渺, 1965: 東シナ海に生息するワニエソ *Saurida tumbil* (Bloch) の資源量の減少に伴う生殖生態の変化について. 西水研研報, **33**, 1-12.
- 山田梅芳, 池本麗子, 1979: 日本近海産マエソ属3種の識別について. 西水研研報, **52**, 61-69.
- 山田梅芳, 入江隆彦, 中坊徹次, 1992: トカゲエソの2型は別種で, *Saurida elongata* と *S. microrepis* に相当か. 日本魚類学会1992年年会講演要旨集, p. 3.
- 山田梅芳, 時村宗春, 1998: コウカイトカゲエソ, 「日本の希少な野生水生生物に関するデータブック」(水産庁編), 日本水産資源保護協会, 東京, pp. 82-83.
- 山田梅芳, 時村宗春, 堀川博史, 中坊徹次, 2007: 東シナ海・黄海の魚類誌. 東海大出版会, 東京
- 山田寿郎, 麦谷泰雄, 1988: 硬骨魚類の耳石および鱗の成長と石灰化. 「海洋生物の石灰化と系統進化」(大森晶衛, 須賀昭一, 後藤仁敏編), 東海大出版会, 東京, pp. 203-217.
- Yamamoto K., 1956: Studies on the formation of fish eggs: I. Annual cycle in the development of ovarian eggs in the flounder, *Liopsetta obscura*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI. Zoology*, **12**, 362-373.
- Yamaoka K., Nishiyama M., and Taniguchi N., 1989: Genetic divergence in lizardfish of the Genus *Saurida* from Southern Japan. *Japan. J. Ichthyol.*, **36**, 208-219.
- 八柳 健郎, 松清恵一, 宇都宮正, 1953: まえそ属 (*Saurida*) 魚類二種の生態学的研究. 山口県内海水産試験場調査研究業績, **5** (1), 15-20.
- Yeh S.Y., Lai H.L., and Liu H.C., 1977: Age and growth of lizard fish (*Saurida tumbil*) in the East China Sea and the Gulf of Tonkin. *Acta Oceanogr. Taiwan.*, **7**, 134-145.
- 依田真里, 時村宗春, 堀川博史, 山田梅芳, 2002: 東シナ海・黄海産魚類目録およびその地方名, 西海区水産研究所, 長崎
- 横田龍雄, 1956: 底魚類の生長について. 南海区水産研報, **3**, 58-61.
- 米田道夫, 2006: 大西洋マダラの成長と生殖に及ぼす環境の影響. 水研センター研報, 別冊 **4**, 31-39.
- Yoneda M. and Wright P. J., 2004: Temporal and spatial variation in reproductive investment of Atlantic cod *Gadus morhua* in the northern North Sea and Scottish west coast. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **276**, 237-248.
- 米田道夫, 依田真里, 2006: キダイの生殖生態. 水研センター研報, 別冊 **4**, 125-129.
- 銭谷 弘, 木村 量, 1997: 太平洋岸域のカタクチイワシの資源回復に伴う2~3月産卵量の増加. 日水誌, **63**, 665-761.
- Zhang Q. and Xu X., 1987: Scanning electron microscopic observations on surface structures of *Saurida tumbil* scales. *Acta Zoologica Sinica*, **33**, 162-165 (in Chinese with English abstract).