

## 南西諸島海域における仔魚パッチを追跡する手法を用いた クロマグロの初期生態に関する研究<sup>\*1</sup>

佐藤 圭介<sup>\*2</sup>

### Patch study on the early life ecology of Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis*, in the Nansei Islands, northwestern Pacific Ocean

Keisuke SATOH

**Abstract:** Annual catch of Pacific bluefin tuna (PBT), *Thunnus orientalis*, fluctuates largely from 0.9 to 3.5 ten thousand metric ton. Because the most of catch is occupied by premature (non-adult, juvenile) fish, the annual catch of this species is influenced by the recruitment variability, which varied ten-fold yearly for this species. The recruitment variability of marine fish species is generally considered to be adjusted during the early life stage from fertilization to recruitment. The long history of studies on the mechanism of recruitment variability revealed that many mechanisms and factors work simultaneously on conditioning the year class of fish during the early life stage. The factors and mechanisms are different by each species and by year even for the same species and it might be different for each spawning event. The knowledge for growth, mortality, advection and diffusion are piecemeal, and the mechanisms of recruitment variability are little known. The larvae derived from a spawning event react to biological conditions (e.g. food, predation) and physical conditions (e.g. sea temperature, sea flow) during the early life history. The year class is accumulated number of survivor during early life history. In this study, the patch study was applied, which tracked identical larval population (patch), and collected the larvae, food organisms and made oceanographic observation repeatedly. The study is expected to understand clearer relationship between environmental conditions and larval growth and survival.

The objective of this study is to provide clearer understanding of the early life ecology of Pacific bluefin tuna, especially for recruitment process in relation to environmental condition using patch tracking method (patch study) and to establish a basis for stock management in the northwestern Pacific Ocean. In the first chapter previous studies on hypotheis of recruitment mechanism, distribution, growth and mortality of early life stage especially in larval stage were reviewed and made it clear the object of this study. In the second chapter the feasibility of detecting and tracking the larval patch was discussed. In the third chapter larval transport and distribution was studied and appropriate protocol of plankton net observation in the sea was discussed. In the last fourth chapter larval survival and growth were studied for modeling growth and survival during the larval stage.

Seven high density larval populations (patches) of PBT were tracked with reference buoys, and repeated samplings were carried out in the northwestern Pacific Ocean for 28 to 171 hours in May-June from 2004 to 2008. Before detecting patches, a number of samplings

2012年9月24日受理 (Received on September 24, 2012)

<sup>\*1</sup> 東北大学審査学位論文 (掲載に際し投稿規定に沿って一部修正した)

<sup>\*2</sup> 国際水産資源研究所 〒424-8633 静岡県静岡市清水区折戸5-7-1 (National Research Institute of Far Seas Fisheries, 5-7-1 Orido Shimizu-ku, Shizuoka-city, Shizuoka 424-8633, Japan)

using 2-m ring plankton net, average 52 times (6 to 80 times) to catch an initial patch, were carried out. For this study, the successive collection of larvae from the same population is essential. Two pieces of evidence of the success of the trackings over several days to a week were found: the growth rates (0.2 to 0.9 mm day<sup>-1</sup>) that were estimated from changes in the mode of the length frequency during each tracking closely coincided with the growth rate (0.25 to 0.85 mm day<sup>-1</sup>) determined from analysis of otolith daily rings; and buoy trajectories and sea current directions showed good agreement. The PBT larvae of same patch were collected in every patch except for the Patch 8 on 2nd tracking day.

Patches consisted of a number of cohorts. The larval spatial distribution structure was studied using variograms. The range, which is one of the parameters of variograms and horizontal distance indicating no correlation of larval abundance between two stations, is considered as an indicator of horizontal distribution size of cohort. The ranges did not change significantly during trackings and the age specific ranges did not change significantly. The analysis of variogram revealed that the patch typically spread horizontally 15 km ranges and the range of cohort showed stability at least five days. Although the detailed larval horizontal distributions change in accordance with the oceanographic conditions and predation pressure, the larvae were identified one assemblage typically in 15 km range. We should make plankton net tow every 7.5 km in order to detect larval patch, and at least 30 km range in order to observe entire distribution of larval patch. Larvae were only distributed in the surface mixed layer and diel vertical movement was not clearly observed. Patches were entrained in mesoscale eddies (~100 to 500 km diameter) which propagated westward. Some of such mesoscale eddies in this area are known to coalesce with the Kuroshio Current. The spawning area and the recruitment fishing grounds are thereby linked by the Kuroshio. Results suggest that cohorts have a stable spatial structure after fertilization (i.e. during advection, while entrained in mesoscale eddies). Therefore, the spatial relationship between spawning events and mesoscale eddies is concluded to be important for the recruitment process.

The significant difference in the length frequency distributions between day and night sampling clearly indicates that net avoidance occurred. There was also a significant difference in the length frequency with different mesh apertures of the bongo net. It is likely that net extrusion occurred in the 2-m ring net. Therefore raw larval density must be corrected considering the net avoidance and net extrusion in order to obtain an estimation of the true larval density.

It is tested that the hypothesis that large body size and rapid growth rate always affect the larval survival of bluefin tuna positively, and analyzed larval growth in relation to environmental conditions. The otolith radius and its daily growth rate of the survivor (collected on later tracking days of each tracking session) tend to be larger and more rapid, respectively than those of the original (collected on earlier tracking days). A large body size was found to positively affect the survival of larval bluefin tuna, as did a rapid growth rate even at an early larval stage (after DAH 7). The otolith radius is influenced positively by sea temperature, the stratification parameter and food density and the growth rate is influenced positively by sea temperature and food density.

キーワード：クロマグロ仔魚・パッチ追跡・初期生態・成長・分布

---

## 目次

## 第1章 緒言

本文中の用語に関する定義

加入変動研究

加入変動機構の仮説

パッチ研究

生活史初期の分布

マグロ類仔魚の水平分布

マグロ類仔魚の鉛直分布

仔魚パッチの水平的な大きさ

マグロ類の稚魚の分布

初期成長と生残

マグロ類仔魚の成長

マグロ類仔魚の減耗率

まとめ

## 第2章 パッチ発見と追跡ブイのパッチ追跡能力

試料と方法

調査海域

天然海域での採集器具, 採集方法および標本の取り

扱い

実験室における標本の解析

結果と考察

## 第3章 輸送, 分布生態

試料と方法

結果

追跡ブイの軌跡

水平分布の fine-scale 構造

水平分布の mid-scale 構造

Large-scale でのパッチの分布

鉛直分布と日周鉛直移動

考察

水平分布

鉛直分布と日周鉛直移動

黒潮と中規模性渦の役割

適切な観測方法

## 第4章 初期成長と生残

試料と方法

ネット逃避とネット逸出の補正

耳石径, 耳石の成長速度の統計解析

成長係数と減耗率

結果

ネット逃避とネット逸出

追跡中の環境要因の変動

OR および GR と環境要因の関係

大きな体サイズと速い成長速度

考察

仔魚密度の補正の必要性

OR および GR と環境要因の関係

仔魚の生残における大きな体サイズと速い成長速度  
の影響

要約

謝辞

参考文献

Appendix

## 第1章 緒言

太平洋のクロマグロ *Thunnus orientalis* は, 高度回遊性魚類の1種として知られ, 太平洋の温帯域の広大な外洋域を生活圏としている。太平洋クロマグロは, かつては大西洋に分布するクロマグロ *Thunnus thynnus* の地理的亜種とされていた (Gibbs & Collette 1967, Collette & Nauen 1983) が, ミトコンドリア DNA の解析からこの2種の生殖隔離が示され (Chow & Inoue 1993), 現在では両種を別種とする考えが提唱されている (Collette 1999)。マグロ属はサバ科に属し, 太平洋のクロマグロ (*T. orientalis*), 大西洋のクロマグロ (*T. thynnus*), ミナミマグロ (*T. maccoyii*), メバチ (*T. obesus*), キハダ (*T. albacares*), ピンナガ (*T. alalunga*), タイセイヨウマグロ (*T. atlanticus*) およびコシナガ (*T. tonggol*) の8種に分類される。本論文では, 太平洋のクロマグロを大西洋のクロマグロと別種として扱い, 単にクロマグロと呼称する。本種は, 太平洋では主として北太平洋の北緯20度から40度の温帯域に分布するが, 熱帯域やオーストラリアからニュージーランド近海にもわずかながら分布する (新宮ら 1974, Itoh *et al.* 2003)。0 から1歳魚は日本海または太平洋側の日本沿岸を夏季に北上し, 冬季に南下する (Inagake *et al.* 2001, Itoh *et al.* 2003)。2 から3歳魚は北西太平洋に主に分布し, 移動生態には個体による大きな違いが認められるものの, 三陸沖から日付変更線付近まで海洋構造に応じた時計回りの回遊パターンを示す。未成熟魚の一部には, 太平洋を横断して東部太平洋に渡り, 北米西岸沖を南北に季節回遊をしながら数年滞在した後, 産卵のために西部太平洋へ帰帰する個体もある (伊藤 2004)。

天然海域におけるクロマグロの産卵は主として4 ~ 6月にはフィリピンから南西諸島の周辺海域 (矢部ら 1966, Bayliff 1994) で起き, 一部には小笠原諸島の周辺海域でも仔魚が認められ (森 1970), 8月には日本海でも起きていることが知られている (沖山 1974, 西川 1986)。卵は水温26.5℃の場合, 産卵後およそ24時間でふ化し (Miyashita 2002), 平均的なふ化体長は約

3 mm である。ふ化後 4 日目で開口し、摂餌行動を開始する。ふ化後 20 日目で体長 10 mm の稚魚になる。およそ 3 ヶ月後には体長 30 cm に成長し、産卵域から 1000 km 北方の高知や長崎の曳き縄漁業の対象資源に加入する (Fig 1-1)。

本種は日本の沿岸域と北太平洋の沖合で、様々な漁法で漁獲されている。太平洋における本種の年間総漁

獲量は約 9 千トンから 3.5 万トンの間で大きく変動している (Fig 1-2)。日本のほかに韓国、台湾、米国およびメキシコが主要な漁業国であり、近年は東部太平洋において、養殖種苗としてメキシコの漁獲が増加しているものの、およそ 7 割が日本の漁獲である (阿部ら 2010)。平成 18 年海面漁業生産額 10,787 億円のうち、2.5% がクロマグロで占められ、日本漁業の重要種であ

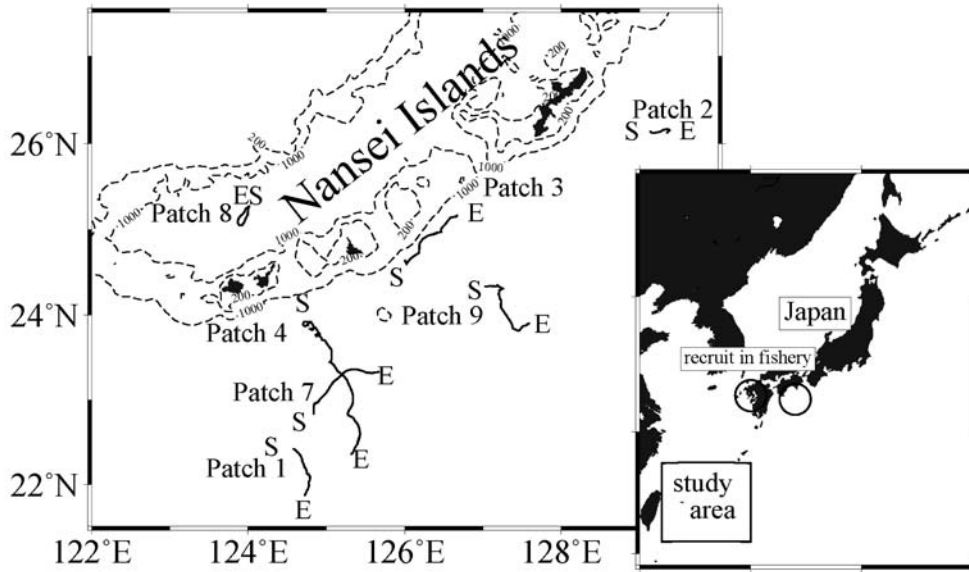


Fig. 1-1. Study region off the coast of the Nansei Islands, Japan, showing the 7 study sites and patch numbers, with buoy trajectories (solid lines) and tracking start (S) and end positions (E). Dashed lines represent 200 and 1000 m depth contours. Inset - rectangle: study site; large open circles: fishing grounds to which bluefin are recruited

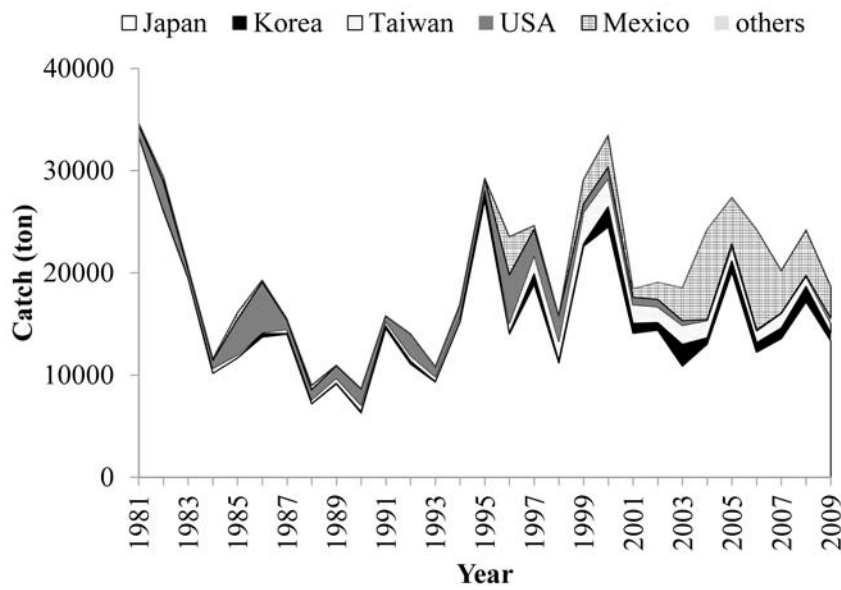


Fig. 1-2. Annual catch changes of Pacific bluefin tuna by country (from [http://kokushi.job.affrc.go.jp/H22/H22\\_04.pdf](http://kokushi.job.affrc.go.jp/H22/H22_04.pdf))



る。日本沿岸では曳縄や定置網漁業により周年にわたって主に未成魚が、まき網漁業により三陸沖および日本海の沖合で夏季から秋季に未成魚や成魚が漁獲されている。台湾東沖から奄美諸島周辺域にかけては、春季にはえ縄漁業により大型の成魚が漁獲されている。漁獲の多くはまき網や曳縄による未成魚であるため、全体の漁獲量が本種の加入変動の影響を受けやすい。クロマグロの加入量は年によっておよそ6倍から10倍異なることが知られている (Yamada *et al.* 2006, MacCall and Teo 2011)。このため、本種の加入変動機構を研究することは、資源生態学的にも資源管理方策を検討する上でも重要である。

本研究はクロマグロの加入モデルを構築しようとするプロジェクト研究の一環である。このプロジェクト研究の最終的な大きな目標はクロマグロの毎年の加入量の予測にある。予測の方法の一つとして、産みだされた個体のうち加入まで生残した個体数を足しあげたものが、その年級の加入量となると考え、産みだされた各個体が食物環境、捕食環境、水温、流れにตอบสนองし、生残（減耗）する過程をモデル化することが考えられる。より具体的には、biological-physical モデルを構築することを指す（たとえば、Allain *et al.* 2007, Gallego *et al.* 2007）。物理学的側面では、海洋循環モデルと粒子追跡モデルを作成し、仔魚を粒子と見立てて、魚1個体の経験する経時的な物理環境を（場合によっては、クロロフィル濃度などの生物環境も）推定する。生物学的側面では、粒子の出発点となる産卵生態を明らかにすることと、次いで、その後の加入までの成長・生残と環境要因との関連を明らかにすることが求められる。本研究は、最後の成長・生残生態の解明に位置づけられる。本章では、マグロ類の初期生態を中心として、これまでの研究史をまとめ、本研究の背景と意義を明らかにした。

### 加入変動研究

漁業には年ごとの好漁不漁がある。事前に年ごとの魚の多寡を予測することは、社会経済的に有益である。100年ほど前の人々もこの問題にとりくみ、ノルウェーの科学者 Johan Hjort を筆頭とする ICES (International Council for the Exploration of the Sea. 海洋探査国際委員会) のメンバーは、魚の資源変動の要因には、それまで考えられていた、魚の移動経路の変動、漁業の変化に加えて、加入量の変動も含まれることを明らかにした。彼らは漁獲物の年齢を調査し、調査対象期間中の大西洋におけるニシンのうち、1904年生まれが大半を占めたこと、タラヤハドックも1904年生まれが多いことを見だし、ふ化してから漁業に加入するまで

の間の魚の生き残りに年ごとの違いがあること、すなわち加入量に年変動が存在し、魚の資源量に影響を与えることを示したのである。これが魚の加入変動研究の先駆である (Chambers & Trippel 1997, Houde 2008, 2009)。

加入変動研究の目的には、上述の社会経済的な要求があるので、暗黙的に、加入量の予測が含まれているだろう。その情報が、資源量の将来予測や漁業管理に役立つと期待される。しかしながら、Hjort の時代からしばらくは、この方向に研究は向かわなかったようである。課題の困難さや、効率的に卵や仔魚を採集する技術に当時は乏しかったことが理由であろう。魚類資源量の大小を予測する課題に対しては、加入がすべて済んだ後に加入量を把握し、この情報をもとに親子関係を理解し、資源変動を予測する方向で研究がすすめられた (Chambers & Trippel 1997, Houde 2008, 2009)。

### 加入変動機構の仮説

Hjort は加入変動が起きるメカニズムについて次の二つの考えを示した (Hjort 1914, 1926)。一つは Critical period 仮説であり、もう一つは輸送仮説である。前者は、卵黄を消費した直後の最初の摂餌期 (critical stage) に、成長するのに十分な食物量が得られたかで生き残りが決まるという考えである。後者は、水平的遊泳力がほぼ無いと考えられる卵や仔魚が生育に好適な場所へ輸送されるかは、産卵域の流れの状況で決まり、そのことが加入量を調整するという考えである。

効率的な採集技術の発展を待って、食物と仔魚の発生時期のタイミングが加入変動をもたらすと考える Match-mismatch 仮説 (Cushing 1975)、海が静穏であり成層していることが仔魚の摂餌効率に影響を与え、ひいては加入変動に影響がありそうだと想定させる (実際にはみられず、長期間にわたる稚魚期での減耗が加入量を調整すると考えられている) Stable Ocean 仮説 (Lasker 1975) が示された。これらは、食物環境と加入変動の關係に注目した点では Critical period 仮説の流れをくむ (Houde 2008)。輸送環境と加入変動に注目した点では輸送仮説の拡張といえる Triangle of Migration conceptual model (Harden-Jones 1968) や Member-Vagrant 仮説 (Iles & Sinclair 1982) もこの時期に示された。これらの仮説を支持する調査結果は多い。たとえば、Match-mismatch 仮説は大西洋タラ (Ellertsen *et al.* 1989, Shoji & Tanaka 2006)。Stable Ocean 仮説ではニシン (Roy *et al.* 1992)。いっぽう、仮説が成り立たない例も知られている。大西洋ニシン

は毎月限定された海域で産卵が起き、しばしば食物の発生時期とは一致していないので、Match-mismatch 仮説は成り立っていないと考えられている。また、食物環境と輸送環境が同時に加入変動に影響を与えている例が、Georges Banks の大西洋タラ、ハドック (Page *et al.* 1999, Lough *et al.* 2006)、スコシア陸棚のハドック (Campana *et al.* 1989) など知られている。1980年代には、好適な食物環境と物理環境 (たとえば水温) が成長速度を高め、減耗率が高い時期が短くなることで捕食による減耗が抑えられ、ひいては加入変動が調整される考えが提唱された (Houde 1987)。これによれば、加入量は初期生活史の全期間を通じて調整される。クロマグロについても、加入魚の仔魚期の成長と、同じ時期にふ化した仔魚パッチ全体の仔魚期の成長を比べると、仔魚期に成長の良い個体が加入魚となっており、実質的に仔魚期の成長の良否が加入変動に影響を与えていることが知られている (Tanaka *et al.* 2006)。

では、体サイズが大きいこと、成長速度が高いことは、常に高い生残率につながるのだろうか。スコシア海のポラックとハドック仔魚の耳石輪紋の解析から、ハドックの成長速度と生残には相関がなく、ポラックの場合、低成長は常に低生残をもたらすが、高成長を示すコホートでは低生残も高生残もみられたことから、高い成長速度は高生残をもたらす可能性はあるが、生残を調整する要因として十分ではなく、ふ化する時期に捕食が増加すると、高成長と高生残の関係が不明瞭になると結論された (Fortier & Quinonez-Velazquez 1998)。また、カタクチイワシの仔魚について、同種の稚魚が捕食者であった場合は、低成長速度の仔魚が食べられていたが、カツオが捕食者であった場合は、仔魚の成長速度に関わらず捕食を受けていたことが示されている (Takasuka *et al.* 2004)。高成長と高生残の関係は種によっては成り立たない場合があり、捕食環境によって状況は変わりうるといえる。仮説の立案、検証の繰り返しから次第に解ってきたことは、加入変動は一つのメカニズムや要因で決まっておらず初期生活史を通じて、多くの要素がともに働くのだろうということである (Houde 2008)。

### パッチ研究

あるコホートを構成する個体が生物環境 (食物環境、捕食環境)、物理環境 (水温、流況) へ応答し、その結果、生残した個体数を足しあげたものが、その年級の加入量となる。それぞれの要因と生残の関係を初期生活史にわたって記述して、加入変動を説明できないだろうか。個体に注目して、加入変動要因を推定する試

みには biological-physical モデル (たとえば, Allain *et al.* 2007, Gallego *et al.* 2007) が用いられる。物理学的側面では、海洋循環モデル (たとえば, FRA-JCOPE モデル) で特定の時空間の海洋の物理環境 (水温や流況など) を再現し、粒子追跡モデルで、その物理環境における受動的な粒子の輸送を推定する。そして、粒子1個体を魚1個体と見立て、個体の経験する径時的な物理環境を (場合によっては、クロロフィル濃度や食物生物密度などの生物環境も) 得る (Kasai *et al.* 2008, Kitagawa *et al.* 2010)。

魚の経験する環境要因が得られれば、その要因に対する魚の応答を別途に調査しておけば、初期生活史中の魚の生残を推定することが可能となる。各要因に対する“魚の応答”はどのような方法で得るのがよいだろうか。天然海域でも、実際に個体を追跡して、追跡中に各要因を観測し、魚の様子を観察することが考えられる。天然海域で、仔魚1個体を追跡することは非現実的なので、ある産卵イベントで生み出された高密度の仔魚パッチを追跡する。パッチを追跡し、連続的に目的生物を採集し、同時に生物的要因、物理的環境も測定することで、より明瞭に環境要因と“魚の応答”の関係を把握することが期待される。これはパッチ研究 (Patch study) と呼ばれている (Davis *et al.* 1990a, Heath 1992, Dower *et al.* 2002)。パッチ研究の例として、Fortier & Leggett (1985) は、河口域においてカラフトシシャモ仔魚 (*Mallotus villosus*) のパッチを追跡ブイで標識して46時間追跡しながら、2時間おきに仔魚採集を繰り返し、拡散による仔魚密度の減少がわずかであると推定し、日生残率43.7%を得た例がある。また、Heath & MacLachlan (1987) は、ニシン仔魚パッチを7日間追跡し、仔魚分布に二次元の正規分布を仮定し、日生残率98%を得た。ミナミマグロ産卵場において、Davis *et al.* (1991) は追跡ブイを用いて仔魚のパッチを追跡し、輸送-拡散-死亡モデルを用いて、1日当たり生残率52%を得た。減耗率推定だけでなく、Dower *et al.* (2002) は、カナダの大西洋沿岸で、ギンポの一種 radiated shanny (*Ulvaria subbifurcata*) の仔魚パッチを複数追跡し、仔魚の成長速度が食物密度よりも主に水温によって規定される事を示した。

### 生活史初期の分布

クロマグロ仔魚のパッチを発見する採集方法を確立するために、まず、クロマグロの初期生活史での分布に関する既存の知見を収集した。

マグロ属の卵は形態的に一般の魚卵と区別できないために、これらの卵の地理的分布については詳しいことは分かっていない。一回の産卵シーズンに体重270か

ら300 kgのクロマグロ親魚は約1000万粒産卵すると言われている (Collette & Nauen 1983)。近年では、ミトコンドリア DNA の解析により同一個体が2から3日連続して産卵することが確認されている (Nakadate *et al.* 2011)。産卵間隔は大西洋のクロマグロで1.2日 (Medina *et al.* 2002)、ミナミマグロで1.62日 (Farley & Davis 1998)、メバチで1.09日 (二階堂ら 1991)、キハダで1.23 ~ 1.53日 (McPherson 1991, Schaefer 2001) と推定されている。産卵時刻に関して、Miyashita (2002) は生け簀内での産卵を複数年にわたって観察し、日没前 (17:00から18:50) に産卵することを報告している。いっぽう、大西洋のクロマグロについては分子生物学的な方法を用いて、卵の種同定を行い、明け方に産卵すると推定されたが (Gordoa *et al.* 2009)、これは、養殖種苗用の親魚をまき網で漁獲し、まき網の漁具ごと養殖生け簀へ移動する最中の特殊な状況での知見であることに留意する必要がある。

産卵は主として4~6月にはフィリピンから南西諸島の周辺海域 (矢部ら 1966, Bayliff 1994) で起きており、小笠原諸島の周辺海域でも仔魚が認められ (森 1970)、8月には日本海でも起きていることが知られている (沖山 1974, 西川 1986)。主要な産卵場は南西諸島沖と日本海と考えられている。この両海域の産卵量の違いについては明らかではないが、0歳魚の耳石日輪解析から推定した誕生月の組成から、年による違いはあるものの、0歳魚漁獲量の平均76%が5、6月生まれ (南西諸島沖由来)、残り24%が7、8月生まれ (日本海由来) と推定されている (伊藤 2009)。Itoh (2006) は、日本周辺で漁獲されるクロマグロの体長組成から、南西諸島沖に出現するクロマグロ成魚が日本近海ではもっとも大型の魚 (尾叉長210 cm以上) であることを示した。南西諸島近海では、表面水温が25から28℃台の海域でよく仔魚が採集されており、季節的な水温上昇にあわせて産卵海域が北上することが予想される (西川ら 1985, Fig 1-3)。

### マグロ類仔魚の水平分布

マグロ属5種 (クロマグロ、キハダ、メバチ、ビンナガ、コシナガ) の仔魚期の種識別は、仔魚の体側に発現する黒色素胞の分布状況によって可能とされている (Matsumoto 1958, Yabe & Ueyanagi 1962, 上柳 1969, Matsumoto *et al.* 1972, 西川 1985, 西川・上柳 1991)。種同定に係わる知見の集積と並行して、数多くのマグロ類仔魚の地理的な分布調査が行われた (たとえば Matsumoto 1958, Strasburg 1960, 矢部ら 1966, 上柳 1969, Richards & Simmons 1971, Murphy &

Shomura 1972, Leis *et al.* 1991)。矢部ら (1966) は1952年から1965年まで断続的にフィリピン東北、南西諸島近海および東経180°以西の北西太平洋海域でのサンプルよりクロマグロ仔魚を得た。その出現域は北西太平洋のおよそ北緯20°以北、西はバシー水域から東は東経150°付近までに及んでいることを示した。なかでも西川ら (1985) の研究は、日本全国の水産試験場船、

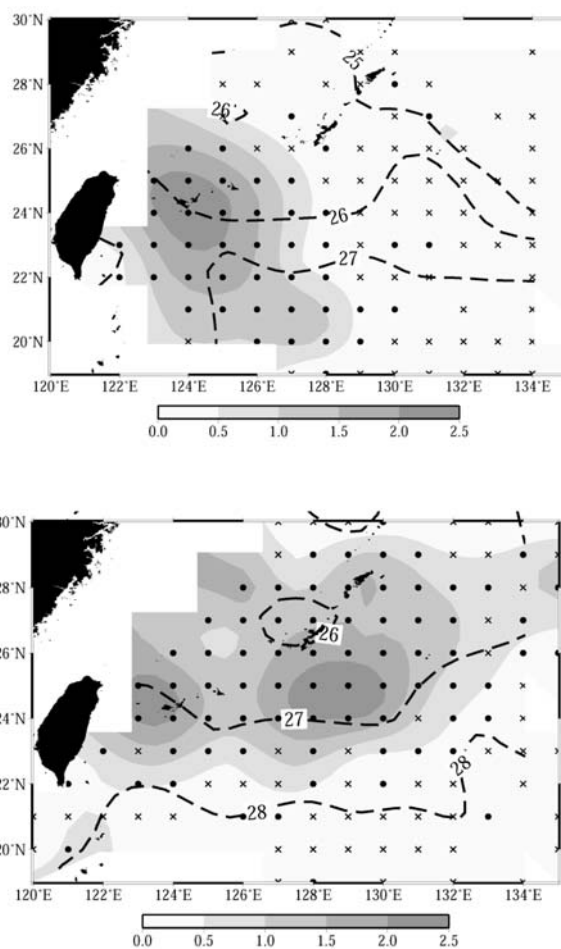


Fig. 1-3. Larval density (shaded area) of Pacific bluefin tuna around Nansei Islands (upper panel: May; lower panel: June). Larval density is calculated monthly (May and June) and 1 by 1 degree of latitude and longitude using larval database of National Research Institute of Far Seas Fisheries, which included the larval sampling results conducted by training vessels, research vessels of each local prefectures and Japanese government research vessels from 1962 to 1988. Larval density is expressed as natural log-transformation ( $\ln(\text{larval number} / \text{towing times} + 1)$ ). Dashed line (sea surface temperature (°C)), solid circle; station with positive collection, multiple mark; station with negative collection)



水産高等学校実習船の幅広い協力のもと、三大洋（太平洋、インド洋、大西洋）での、1956年から1981年までの長期間にわたる調査を魚種別、季節別の出現状況にまとめて貴重な情報を提供している。この西川ら（1985）にとりまとめられたデータを含むマグロ類の仔魚採集データベースが国際水産資源研究所（旧、遠洋水産研究所）に整備されている。これによれば、前述のようにクロマグロ仔魚は出現する季節、海域がマグロ類の中では、比較的、限られている。これはクロマグロの産卵期、産卵域がほかのマグロ類に比べて、限定的であることを反映している。また、1962年から1988年までの5月と6月に南西諸島沖（東経120°から135°、北緯19°から30°）で口径2 mの稚魚ネットを用いて行われた2020回のプランクトンネット曳網の結果を集計すると、そのうち1488回（73.7%）でクロマグロ仔魚は採集されなかった。1回の曳網で100個体以上が得られるのは38回（1.9%）に過ぎなかった（Fig 1-4）。従って、クロマグロ仔魚は地理的に集中分布し、採集される場合でも仔魚密度は低いことから、採集月、採集海域、表面水温がクロマグロ仔魚分布に適当であっても、採集されないことの方が多いと見える。

ミナミマグロ仔魚もクロマグロと同様、出現海域は限定的で、インドネシア南岸と豪州北西部のインド洋の最東部でのみ9月から翌3月に出現するとされる。この2種に比べて、そのほかのマグロ類仔魚の分布は

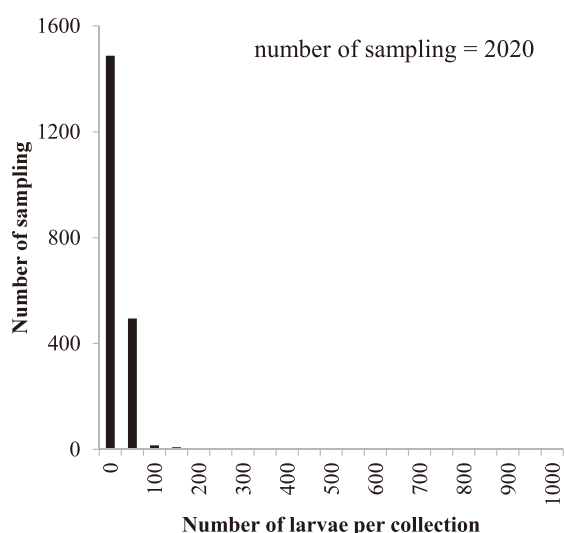


Fig. 1-4. Distribution of number of larvae per one plankton net tow of Pacific bluefin tuna from the large spatio-temporal scale surveys conducted by training vessels, research vessels of each local prefectures and Japanese government research vessels from 1962 to 1988

広大である。ビンナガ仔魚は北半球と南半球に分かれて、北半球では主として北緯10度から25度、台湾、ルソン島近海からハワイ諸島周辺まで幅広く出現する。また、キハダ仔魚は北緯10度から南緯10度に出現するが、東にゆくにつれて南北幅がせまくなる。また、季節的（4から6月）に日本近海に出現する。メバチ仔魚もキハダと類似の分布を示す。カツオ仔魚は最も広大な海域に出現し、日本沿岸の北緯35度からサンゴ海付近の南緯25度まで出現するが、西の方で分布密度が高く、主に西経140度より西の中西部太平洋熱帯域に分布する（田邊 2002）。

#### マグロ類仔魚の鉛直分布

Strasburg (1960) は、中部太平洋低緯度海域において、海面から水深200 mまでを5層に分けて昼夜別にカツオ、キハダ仔魚採集を行なった。その結果、キハダは海面から水深60 mまでの採集量に比べて、水深70 m以深からの採集はわずかであった。このとき水温躍層は水深140～200 mに分布した。また、夜に多く、昼に少なく採集されることからプランクトンネットから逃避する可能性が指摘されている。矢部ら（1966）は、南西諸島近海で表層（海面から2 m）と亜表層（水深20～30 m）での水平曳網を昼夜行い、クロマグロの仔魚が明瞭に表層に多いことを示し、表層曳網によって、本種の仔魚の水域での分布密度をおよそ推定することが出来ることを指摘した。水平方向、鉛直方向の水温傾度の大きい海域、水温躍層が水深約50 mになる海域に出現しがちなことも示した。また、表層では、昼間より夜間により多く出現し、亜表層ではその逆であることから、日周鉛直移動性の存在を指摘しているものの、同時にプランクトンネットからの逃避が存在するために昼間に採集されにくい可能性も指摘している。上柳（1969）はビンナガのはえ縄漁場（北緯15°から25°、東経140°から150°）における3層（海面から2 m層、20～30 m層、40～50 m層）の昼夜の水平曳網の仔魚採集結果から、マグロ属仔魚はカツオ仔魚よりも表層に分布する傾向があること、昼間より夜間の出現率が高いこと、キハダやビンナガは昼間でも浅い層に分布していることを示した。ミナミマグロ仔魚には、昼間に表層に移動する日周鉛直移動性があることが示されている（Davis *et al.* 1990b）。Boehlert & Mundy (1994) は、ハワイ周辺海域でMOCNESS (Multiple Opening/Closing Net and Environmental Sensing System, Wiebe *et al.* 1976) を用いて海面から水深200 mまで8から9層の層別採集を行い、マグロ属仔魚は水深60 mより浅い層にのみ出現すること、もっとも仔魚密度が高いのは水深20 mよりも浅い層



であること、日周鉛直移動性は観察されなかったこと、昼間の海面近くでは滅多に採集されないことを示した。このときの水温躍層は水深60から80 mであった。これらから、仔魚期におけるマグロ属の鉛直分布の特徴として、水温躍層よりも浅い層に分布し、東部太平洋のように水温躍層が浅い場合は水深40 mより浅い層、中西部太平洋低緯度海域のように深い（水深140 m以深）場合でも水深60 mより浅い層に分布し、より分布密度が高いのは海面から水深20 m程度の表層であり、混合層のより浅い層に分布する傾向があると考えることができる。海面近くでは、昼間より夜間により多く出現する傾向があり、ネット逃避が起きている可能性がある。マグロ属仔魚の日周鉛直移動性の有無については統一した見解はない。

#### 仔魚パッチの水平的な大きさ

仔魚パッチの水平的な大きさは、短い間隔で多くの観測点を配置する方法で調査する手法がある。Miller (1973) は、オアフ島の内湾で、直線7.2 kmの観測線に30の観測点をもうけて、魚類仔魚の数百 m 単位の分布を明らかにした。Matsushita *et al.* (1982) は相模湾で60 m おきに20の観測点を配置し、カタクチイワシ (*Engraulis japonicus*) のパッチの微細な構造を把握した。Davis *et al.* (1990a) は、30 kmの観測線に50の観測点を設けて、ミナミマグロ仔魚（7から10日齢）の分布が水温のフロントに影響を及ぼされていることを指摘している。また、平面的な分布も調査しており、20 km × 40 kmの観測範囲に、それぞれ5 km × 15 kmに広がる2つの仔魚パッチを確認している。

以上のクロマグロ仔魚の分布に関する知見から、クロマグロ仔魚のパッチを発見するには、南西諸島沖で、5月から6月に、表面水温が25から28℃の海域で、表層の水平曳網を繰り返し行うことが適当と考えられた。また、パッチを追跡するには混合層のより上の層の流れを受けて移動するブイを用いることとした。追跡中の採集範囲はブイの周辺を約10 kmから20 km四方で採集を行うこととした。

#### マグロ類の稚魚の分布

マグロ類の稚魚の分布については、田邊 (2002) に詳しい。遊泳力の高まった稚魚が通常のプランクトンネットで採集されることはまれで、主として、より高速に曳網出来るトロールを用いて採集される (Matsumoto 1961, King & Iversen 1962, Higgins 1970, Tanabe & Niu 1998)。敷き網 (Shimada 1951) や光を利用して稚魚を採集した例もある (Thorrold

1993)。このようにマグロ類の稚魚を採集することは技術的に可能であるが、Tanabe & Niu (1998) や田邊 (2002) で得られたように、生態学的な特性を検討するほど十分な個体数を採集するのは一般に難しい。本研究においても、網口30 m四方の表層トロールを用いて、稚魚採集を複数年試みたが、採集はほとんどされなかった。

#### 初期成長と生残

##### マグロ類仔魚の成長

矢部ら (1966) は、夏から秋にかけて日本沿岸に來遊するクロマグロ加入魚の採集月と体長をプロットし、8から9月に尾叉長20から30 cmの加入魚は5月上旬から6月上旬に産卵された個体と仮定して、尾叉長45 cm以下のクロマグロの成長曲線を推定している。この曲線から読みとると、尾叉長10 cm, 20 cm および30 cmに達するは、それぞれ、およそ40日, 50日 および90日かかる。Brothers *et al.* (1983) は体長4 mmから9 mmまでの天然海域で採集された大西洋クロマグロ仔魚369個体および尾叉長306 mmから413 mmの未成魚44個体の耳石日輪の測定を行ない、尾叉長10 cm, 20 cm および30 cmに達するのにそれぞれおよそ40日, 60日 および100日かかると推定した。Scott *et al.* (1993) は、大西洋クロマグロ仔魚の耳石日輪を解析し、体長6 mmで耳石日輪数が10と推定した。Kaji *et al.* (1996) はクロマグロを前期仔魚期（ふ化後2日）から稚魚期（ふ化後30日）まで飼育し、前期仔魚はふ化後2日目だけに存在し、後期仔魚はふ化後3日から25日まで出現し、稚魚は25日目以降に出現した。2日目の前期仔魚で全長3.7 mm, 4日目の前屈曲期で全長6.5 mm, 14日目の屈曲期で全長6.5 mm, 18日目の後屈曲期で全長8.8 mm, 30日目の稚魚期で全長15.6 mmに成長することを明らかにした。また、消化系は3日目に形成されはじめ、11日目（およそ全長6 mm）には胃腺 (gastric gland) が形成され、同時に咽頭歯 (pharyngeal teeth) や顎歯 (jaw teeth) が機能的になり、魚食性に備えるに十分なることを指摘している。海産仔魚の消化系の発達過程をまとめた Tanaka *et al.* (1996) によれば、摂餌開始直後から魚食性を示すサワラやハガツオを除いたサバ型の仔魚は、仔魚期の途中から魚食性を示すに十分なほど消化系が発達し、ほかの海産魚類仔魚とは大きく異なることを示している。Miyashita (2002) もクロマグロ飼育魚を用いて、ふ化後126日（体長371 mm）までの成長を明らかにしている。これによれば、受精卵は1.0 mm, 油球の大きさは0.26 mm。ふ化仔魚の体長は2.8 mm。ふ化後3日

目で体長3.8 mmで開口し、前期仔魚は5日目まで観察された。10日目には5.6 mm、20日目には9.3 mm、30日目には30.4mmに成長した。20日目までの成長速度は $0.33 \text{ mm day}^{-1}$ と推定され、20日目から30日目では $2.1 \text{ mm day}^{-1}$ と急激に増加した。屈曲期は体長6から8 mmにみられた。完全な成魚の鱗条数 (Collette & Nauen 1983) を持つ最小の個体と、不完全な鱗条数の最大の個体の体長はそれぞれ9.7 mm、10.0 mmであり、体長10 mm およそ20日齢で稚魚期に入ると考えられる。平均的な成長でみると尾叉長10 cm、20 cm および30 cm に達するのにそれぞれおよそ40から50日、60日および100日かかると推定される。また、顎歯は体長7 mm から出現し、9 mm で十分に発達していたことを示した。さらに、受精してからふ化に要する時間は水温依存的であり、水温が $18.9^{\circ}\text{C}$ 以下ではふ化せず、 $19.9^{\circ}\text{C}$ 以上 $28.8^{\circ}\text{C}$ までは水温が高いほど短くなり、水温 $22^{\circ}\text{C}$ で39時間30分、 $26.5^{\circ}\text{C}$ で24時間25分、 $28^{\circ}\text{C}$ では、24時間10分でふ化する。Tanaka *et al.* (2007) はクロマグロ稚魚の耳石日輪解析を行い、尾叉長180 mm と250 mm の天然稚魚の日齢はおよそ60日、90日であることを示した。Itoh *et al.* (2000) はクロマグロ飼育仔魚の耳石日輪を観察し、最初の耳石日輪形成がふ化後4日目、開口するときに起きることを示した。従って、ふ化後日数 (DAH; day after hatch) は日輪数に4を足したものとなる。従って、これまでの大西洋のクロマグロも含めて、クロマグロの初期成長をまとめると、受精からふ化にかかる時間は水温依存的だが、南西諸島沖での5から6月の仔魚の一般的な分布水温である $26$ から $27^{\circ}\text{C}$ 台 (Fig 1-3) では、およそ24時間を要し、ふ化時の体長はおよそ3.0 mm である。前期仔魚である時期は短く、ふ化後2日から5日目までである。本論文ではItoh *et al.* (2000) に従い、4日目に開口し、後期仔魚期に移行するとした。後期仔魚期に急速に消化系と顎歯が発達し、潜在的に魚食も可能になる。20日目に体長10 mm で稚魚期に移行したのちは、成長速度が急激に上昇する。尾叉長10 cm、20 cm および30 cm に達するには、それぞれおよそ40～50日、60日および90～100日を要し、およそ100日で漁業に加入する大きさとなるといえる。

クロマグロとほかのマグロ類の初期成長を比較すると、共通点として、受精後ふ化に要する時間は水温が高い方が短く、水温 $23$ から $29^{\circ}\text{C}$ ではおよそ21から30時間前後であること、ふ化直後の体長が3.0 mm 弱であることがあげられる。また、仔魚期の成長速度は $0.4 \text{ mm day}^{-1}$ 前後であり、稚魚期に入ると急激に1から $3 \text{ mm day}^{-1}$ へと増加する傾向も類似した。開口までの時間は短い魚種 (ふ化後35時間前後; キハダ, カツオ)

と長い魚種 (ふ化後4日前後; クロマグロ) がある。仔魚期はカツオが最も短く10日齢、クロマグロは20日齢、キハダは20日齢前後と考えられた。稚魚期はクロマグロとカツオについてのみ成長式が得られているが、ふ化後30日齢でカツオは体長60 mm に達するのに対し、クロマグロは30 mm であった。なお、詳細は以下の論文を参考にされたい。ミナミマグロに関しては、仔魚期の成長はJenkins & Davis (1990) とJenkins *et al.* (1991)、稚魚期の成長はItoh & Tsuji (1996) に報告がある。キハダの仔魚期の成長はMori *et al.* (1971)、原田ら (1980)、Lang *et al.* (1994)、Kaji *et al.* (1999)、Wexler *et al.* (2001) およびWexler *et al.* (2007) の研究があるものの、稚魚期の報告はない。メバチの初期成長に関する知見はごく少なく、安武ら (1973) がハワイ周辺海域から得られた漁獲物を用いて船上で人工授精と最長86時間の仔魚飼育を行った結果のみである。カツオについては仔魚期の研究報告として上柳ら (1974)、Radtke (1983) などがあり、稚魚期ではTanabe *et al.* (2003) の報告が詳しい。

#### マグロ類の減耗率

初期生活史のマグロ類の減耗率に関する知見は比較的少ない。メキシコ湾のクロマグロ仔魚について、Scott *et al.* (1993) は複数年の採集物の日齢ごとの分布密度を指数関数にあてはめて $0.2 \text{ day}^{-1}$ を得ている。メキシコ湾のキハダ仔魚について、同様のモデルで $0.16$ から $0.41 \text{ day}^{-1}$ が得られている (Lang *et al.* 1994)。また、ミナミマグロ産卵場において、Davis *et al.* (1991) は追跡ブイを用いて仔魚のパッチを追跡した結果を用いて、輸送-拡散-死亡モデル (Advection-dispersion-mortality model) を用いた結果、 $0.43 \sim 0.97 \text{ day}^{-1}$ という比較的高い値を得ている。また、成長と生残の関係について、Brothers *et al.* (1983) は、大西洋のクロマグロ仔魚と稚魚の最初の8輪目までの耳石径を比較して、稚魚の方が大きいことを示し、初期成長の良い個体が生残する可能性を指摘している。Tanaka *et al.* (2006) も同様に、太平洋のクロマグロの加入魚と、同じ時期にふ化した仔魚パッチ全体の成長を比べ、仔魚期に成長の良い個体が加入魚となり、実質的に仔魚期の成長の良否が加入変動に影響を与えていることを示した。しかしながら、クロマグロ仔魚期において、常に体サイズが大きいこと、成長速度が高いことが、常に高い生残率につながるかは明らかではない。また、天然海域の太平洋のクロマグロ仔魚期の成長に関する情報は断片的であり、食物環境や水温など環境要因との関連についても明らかではない。

減耗率を推定する際に基礎になるデータは、プランクトンネット曳網などによって得られる仔魚採集結果であるが、ここには一般に2つの問題点がある。第一に仔魚が網目を通してネット外へ失われるネット逸出 (net extrusion) と第二に仔魚がネットの網口から逃避するネット逃避 (net avoidance) である。大きな仔魚はよりネット逃避を行いやすく、小さな仔魚ではネット逸出が起きやすく、得られた仔魚密度は偏りのあるものになっているので、これを補正する必要があると考えられる。クロマグロ仔魚に関しては、矢部ら(1966)が表層(表面から2 m)での水平曳網の採集数が昼間のほうが夜間より少ないことから、昼夜の鉛直分布の違いに起因する可能性もあるが、ネット逃避が起きている可能性を指摘している。ミナミマグロについては、昼夜で採集密度が異なるため、Davis *et al.* (1991)は、昼夜の平均的な採集密度の違いを0.27と推定し、昼間の採集密度を補正している。このため、減耗率算出の際は、ネット逃避、逸出の有無と程度を推定し、採集されたクロマグロ仔魚の採集密度の補正を検討する必要がある。

#### まとめ

本章では、マグロ類の初期生態を中心として、これまでの研究史をまとめ、本研究の背景と意義を明らかにした。クロマグロの漁獲量の約7割を日本が占め、漁獲量の年変動が大きい。漁獲の多くは未成年であるため、全体の漁獲量が本種の加入変動の影響を受けやすく、クロマグロの加入量は年によっておよそ6から10倍異なることが知られている。このため、本種の加入変動機構を研究することは、資源生態学的にも資源管理方策を検討する上でも重要である。多くの海産魚類において加入の年変動を決定づける時期は産卵してから加入までの時期と考えられる。加入の年変動機構解明に関する研究は長い歴史を持ち、多くの仮説が提唱され、検証が繰り返されてきた。その過程で次第に解ってきたことは、加入変動は一つのメカニズムや要因で決まっておらず初期生活史を通じて、多くの要素がともに働くということである。その要因は、種によって異なり、同じ種でも年によって異なり、同じ年でも産卵イベントごとに異なるのかもしれない。クロマグロ仔魚の産卵から加入までの初期生活史における減耗、輸送および拡散についての知見は断片的であり、環境要因と関連させた加入量の変動メカニズムは、ほとんどわかっていない。

個体が生物環境(食物環境、捕食環境)、物理環境(水温、流況)へ応答し、その結果、生残した個体数を足しあげたものが、その年級の加入量となる。本研究

では、仔魚パッチを追跡する、パッチ研究と呼ばれる手法を採用した。連続的に目的生物を採集し、同時に生物的要因、物理的環境も測定することで、より明瞭な環境要因と仔魚の成長・生残との関係の把握が期待できるからである。

本種、および近縁種の仔魚期の分布に関する知見から、クロマグロ仔魚のパッチを採集するには、南西諸島沖では5月から6月に、表面水温25から28℃周辺の海域で、多数回の表層(海面から2 m)での水平曳網を行う。パッチを追跡するには海面から水深20 mまでの流れを受けて移動するブイを用いる必要があることが示唆された。クロマグロ仔魚パッチの詳細な分布構造は明らかではないが、パッチを発見した後は、ミナミマグロ仔魚の例を参考にして、ブイの周辺をおおよそ15 kmから30 km四方で採集を行うことが適当と思われた。

クロマグロは全生活史を通じて飼育が可能であるため、飼育実験によりクロマグロ仔魚期における成長は比較的知見が多く、受精からふ化にまでは24時間、ふ化時の体長はおおよそ3.0 mmである。ふ化後4日目に開口し、後期仔魚期に移行する。後期仔魚期に急速に消化系と顎歯が発達し、潜在的に魚食も可能になる。20日目に体長10 mmで稚魚期に移行したのちは、成長速度が急激に上昇し、ふ化後100日後には尾叉長30 cmに達し、漁業に加入する。しかしながら、この成長と食物環境や水温など環境要因との関連については明らかではなく、クロマグロ仔魚期において、常に体サイズが大きいこと、成長速度が高いことが、常に高い生残率につながるかも明らかではない。また、減耗に関する知見は断片的である。減耗率算出の際は、ネット逃避、逸出の有無と程度を推定し、採集されたクロマグロ仔魚の採集密度の補正を検討する必要がある。

本論文では、クロマグロの加入変動機構の理解を深めるために、南西諸島海域において、クロマグロ仔魚パッチを追跡する手法を用いて、パッチ内のクロマグロの成長と生残と環境要因の関連を明らかにするものである。第2章ではパッチ研究の手法の妥当性、すなわち、クロマグロ仔魚パッチの発見と追跡が可能かについて論じる。第3章では、仔魚期の輸送と分布生態を把握し、適切な観測範囲および黒潮と中規模渦の加入過程における役割を議論する。第4章では、初期生活史において、成長の良否が加入変動に深く関わっていると考えられるので、成長と生残について詳しく述べる。



## 第2章 パッチ発見と追跡ブイのパッチ追跡能力

本研究の遂行にあたっては、パッチ発見と、そのパッチを追跡し、クロマグロ仔魚を繰り返し採集することが必須要件である。本章では、調査海域、採集器具、採集方法、標本の取り扱いなど、本論文の各章共通の材料と方法について記述するとともに、パッチ発見と追跡ブイのパッチ追跡能力について述べる。

### 試料と方法

#### 調査海域

第1章で述べたように、パッチ発見にあたっては、南西諸島沖で5月から6月に、表面水温25~28℃周辺の海域で、多数回の表層（海面から2m）での水平曳網を行い、パッチを追跡するには海面から水深20mまでの流れを受けて移動するブイを用いる必要がある。このため、それぞれの年の調査開始直前に、アメリカ海軍が提供する南西諸島周辺海域の海表面水温の人工衛星画像 ([http://www7320.nrlssc.navy.mil/global\\_ncom/ecs.html](http://www7320.nrlssc.navy.mil/global_ncom/ecs.html)) を入手し、日本の排他的経済水域内で、表面水温26℃台の海域を調査海域に決定した。2004年から2008年の5月、6月において、南西諸島周辺海域でプランクトンネット採集によるパッチを発見する

ための調査を行い、パッチ発見後は追跡ブイで標識し、これを追跡しながらプランクトンネット採集と海洋観測を繰り返し行った (Fig 1-1)。

#### 天然海域での採集器具、採集方法および標本の取り扱い

パッチ発見までは、夜間（毎晩20:00開始、翌朝5:00終了）に口径2mのリングネット（目合い0.335mm）を用いて表層曳網（1.5knot、5分間か10分間）を行った。観測点間隔は、ミナミマグロ仔魚のパッチの水平規模（5km×15km程度；Davis *et al.* 1990a）を参考に、5海里（およそ8から9km）とした。1日に原則として12点を観測した。サンプルが得られたら、即座に調査船の研究室内でコッドエンドから浅底の黒色のプラスチックバットに採集生物を移し、肉眼でマグロ型の魚類仔魚（大きな頭、大きな口が特徴）を単離した。実体顕微鏡を用いて仔魚の体側に発現する黒色素胞の分布状況の基準によってクロマグロ仔魚であることを確認した（Matsumoto 1958, Yabe & Ueyanagi 1962, 上柳1969, Matsumoto *et al.* 1972, 西川 1985, 西川・上柳 1991）。パッチは追跡ブイ（Fig 2-1）で標識した。このブイは、GPSラジオブイ（太陽無線製）と水深12mの深さにドロッグ（流れを受ける抵抗体）の中心がくるように設置した長さ8m、直径1mの穴あ

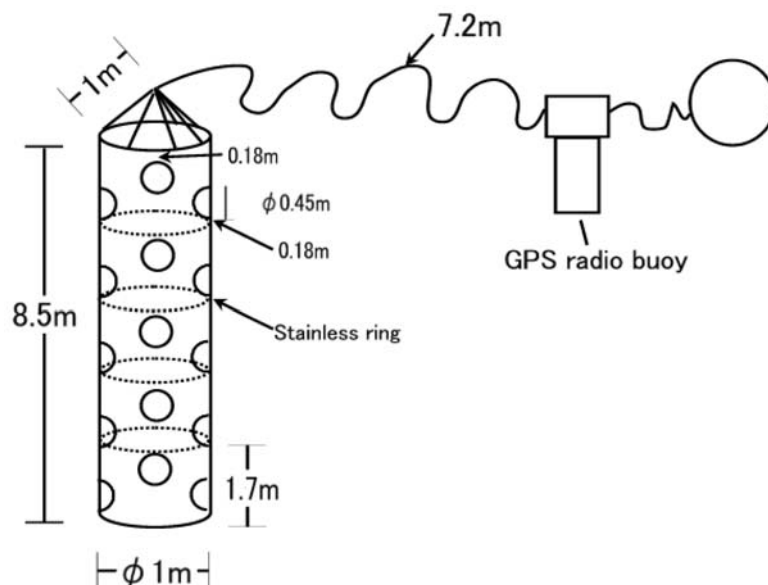


Fig. 2-1. Diagram of tracking drifter applied in this study, which is composed of a GPS radio buoy and an 8-m 'holey sock' drogue centered at a depth of 12 m, which was intended to track the current from surface to approximately 20 m depth, where PBT larvae mainly distribute

きドローク (holey sock drogue) および浮子で構成されている。

パッチ追跡中は、口径2 mのリングネットで表層曳網と斜め曳き(水深50 mから海表面。巻き上げ時のワイヤー速度は $0.6 \text{ ms}^{-1}$ )を行った。ただし、2004年と2005年の斜め曳きは口径70 cmのボンゴネット(目合い0.335 mmと0.100 mm)を用いた。2005年を除いて、夜間(毎晩20時開始、翌朝5時終了)に採集を行った。毎晩最初の観測(20時)は追跡ブイの近傍で行ない、続く観測点は、追跡ブイの周辺、おおよそ半径5 km内に配置し、原則として2004年と2006年は1日7点、2007年以降は1日5点の観測を行った。

上記の採集に加えて、特別な目的の採集を行った場合がある。2004年(Patch 1とPatch 2)には、数百m単位の小規模なスケール(fine scale)の仔魚分布を把握する目的で、0時から4時まで、ある一定方向に、1.5ノットで航走しながら、1回あたり5分間の表層曳網を20回連続で行った。観測線の長さは、それぞれ12.1 kmと12.7 kmとなった。2005年の航海(Patch 3)では仔魚の鉛直分布、日周鉛直移動性を把握する目的でMOCNESSを用いて層別採集(水深10, 20, 50および100 m。水平曳網5分間)を行った。このときは追跡ブイの周辺、20 km四方内に観測点(11点から15点)を配置し、昼夜の採集を行った。ただし、薄明での採集は行わなかった。2006年6月(Patch 5と6)には、より大きな範囲(large scale)でのパッチの分布を知

る目的で150 km四方におよそ40 kmおきに30の観測点を設けた。なお、これらのネットの網口には単位濾水量あたりの回転数が判明している濾水計(離合社製)を取り付けた。仔魚密度は採集個体数を濾水量で除して求めた。濾水計の較正は、大森・池田(1976)の方法で、それぞれの年の最初の観測点か、波の穏やかな池間島(沖縄県宮古島市)の内湾で行った。

クロマグロ仔魚の食物生物の密度(ind.  $\text{L}^{-1}$ )を推定するために、各観測点において表層はバケツで、2004年と2005年はニスキンボトルを用いて10 m, 20 m, 50 mおよび100 m深で1Lもしくは10Lを採集した。2006年以降は、口径2 mリングネットの網口に30 cmリングネット(目合い0.05 mm)を設けて採集を行った。なお、2006年は7観測点でバケツ採水による食物生物の採集も行い、採水法とネット採集で得られた採集結果に有意な違いが無いことを確認した(Fig 2-2, paired-sample t test,  $P = 0.147$ )。クロマグロ仔魚の主要な食物生物は、カイアシ類のノープリウス幼生か、小型のカイアシ類であることが知られている(魚谷ら1990)。クロマグロ仔魚サンプルは99.5%エタノールで固定し、24時間以内にエタノールを入れ替えた。クロマグロ仔魚の食物生物のサンプルは5%中性ホルマリンで固定した。各観測点で、最大水深500 mまでのCTD観測(SBE911, Sea-Bird Electronics)を行った。また、航海中は船底に設置したADCP(Acoustic Doppler Current Profiler, 38.4 kHz, RD Instruments)

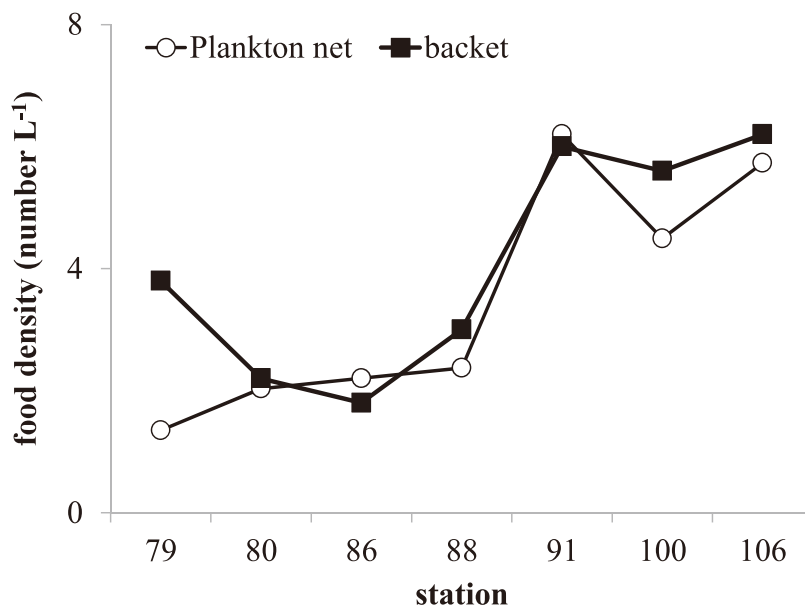


Fig. 2-2. Comparison of microzooplankton density assessed by different methods (open circle: plankton net (mesh aperture 0.05mm), solid square: water sample by bucket) collected in 2006 cruise

を用いて、水深13から21 m層の流向と流速を観測した。なお、追跡ブイのドロークは水深8~16 mに位置し、ADCP観測層と重なっている。また、船のジャイロと実際の船の船首方向のずれに起因するADCPデータの偏りを鴨下田ら(2004)の方法で修正した。パッチ追跡中は1から3時間ごとに追跡ブイのGPSの位置情報を記録し、隣り合う記録点の位置情報と時刻から追跡ブイの移動方向と速度を計算した。全ての調査航海は、独立行政法人水産総合研究センター国際水産資源研究所(旧:遠洋水産研究所)の調査船俊鷹丸(888トン)により実施された。

### 実験室における標本の解析

クロマグロ仔魚の体長は、実体顕微鏡を用いて、マイクロメーターで0.1 mm単位で測定した。本研究で得られたクロマグロ仔魚は、エタノール固定によって生ずる体長収縮を次の式(Satoh *et al.* 2008)で補正し、生時の標準体長(SL)として表した。SL生時(mm) = 0.96\*SL固定時(mm) + 0.67 ( $R^2 = 0.91$ ,  $n = 130$ ,  $P < 10^{-4}$ , SL固定時 = 3.3~7.1 mm)。後期仔魚期では、脊索末端の屈曲状態(phase; 前屈曲期, 屈曲期および後屈曲期)を個体ごとに記録した。ふ化後の日数(DAH)は耳石日輪計測システム(RATOC System Engineering)を用いて1000倍の生物顕微鏡を用いて1042個体(Table 2-1)の平衡石の輪紋数をカウントし、Itoh *et al.* (2000)に従って輪紋数に4を足すことで得た。また、Primordium(core)からの耳石径( $\mu\text{m}$ )を測定した。

### 結果と考察

2004年から2008年の5月、6月において、南西諸島沖で7つのパッチを追跡ブイで標識し、最短28時間から最長171時間、追跡した。これらのパッチには発見順に続き番号で呼称した(Table 2-2, Fig 1-1)。なお、2006年6月には150 km四方に配置した30の観測点のうち7点で仔魚が採集されたが、採集密度が高かった2点についてのみPatch 5および6と称した。また、追跡0日目とはパッチを発見し、追跡ブイを投入した日を指し、翌日20:00開始翌朝5:00終了(昼夜採集を行ったPatch 3は翌日20:00まで)の一連の調査を追跡1日目とし、以降、同様に1日ずつ増やして呼称した。それぞれのパッチの採集日ごとの観測点数をAppendix 2-1に示した。ただし、この観測点数は表層曳網の観測点数であり、斜め曳きは表層曳網と同数か1回少ない観測点数であった。追跡した7つのパッチは発見までに平均52回(5から79回)の曳網を要した。発見の直前の採集点でも、クロマグロ仔魚が採集され

ることは少ない。これらと、過去の採集結果(例えば、西川ら1985)とあわせて考えると、クロマグロ仔魚パッチは、単独でほかのパッチから孤立して分布している可能性が高いことが示唆される。

すべての追跡ルートの水深は1000 mを超えているため(Fig 1-1)、表面の流れへの海底の影響や潮汐の影響は限定的であろう。追跡ブイは海表面より上にGPSラジオブイと浮子が出ているので、追跡ブイ全体は海域の流れだけでなく、海面上の風の影響を受けると考えられる。このため、標識した水塊とドロークの乖離が起こりうることは否定できない(Fortier & Leggett 1985, Chereskin *et al.* 1989)。しかし、追跡中のパッチごとのブイの流向、流速と、ADCPで観測した流向、流速(Fig 2-3)は、Patch 4でブイの流速分布がやや左に裾を引いていることを除けば、流向、流速ともにほぼ同じ分布を示した。このことから、使用したブイは海の表層の流れをとらえていると考えることが出来る。もし仔魚が海の流れに受動的に従っているならば、ブイ周辺で採集することで、同じパッチから仔魚が採集できる。受動的に流れていることを実証した例は少ないものの、パッチ研究の中で得られ、Heath and MacLachlan 1987(内湾)、Davis *et al.* 1991(ミナミマグロ、非常な高密度)などがあげられる。本研究でも、実際に、追跡中にクロマグロ仔魚の体長組成は、体長モードが経日的に増加した( $0.2\sim 0.9\text{ mm day}^{-1}$ , Fig 2-4)。別途、今回、解析した全ての耳石サンプルを用いた耳石輪紋解析によるクロマグロ仔魚期の成長速度は0.25から0.85  $\text{mm day}^{-1}$ とよく一致した(Table 2-3)。以上から、追跡中の毎日の体長組成の変化は、仔魚の毎日の成長であると考えることが出来るので、仔魚は海の流れを受動的に受けていて、仔魚の採集がごく少なかったPatch 8の追跡2日目についてを除くと、全てパッチから仔魚を採集でき、追跡採集は成功したと考えられた。

## 第3章 輸送, 分布生態

多くの研究が仔魚期の生残過程における輸送の影響を論じてきた(たとえば、Davis *et al.* 1991, Dower *et al.* 2002, Pepin *et al.* 2002)。産卵域から摂餌海域への輸送の良否が、加入量変動を調整する要因の一つと考えられているためである。本章では、輸送や分布と加入量変動の関係を直接論じるものではなく、追跡中の分布や輸送の実態、最適なサンプリング方法を明らかにすることを目的とした。

南西諸島周辺海域は、南西側に複数の中規模性の渦、北東側に黒潮が存在する。黒潮は産卵域から、1000 km





**Table 2-2.** Temperature and salinity averaged from 0 to 10 m depth, and tracking duration, date, start and end time and position. Patches 5 and 6 were not tracked

Patch name	Tracking duration (hour)	Tracking start (detection)				Tracking end			
Patch 1	54	2004/05/15 23:37	22°N25.568'	124°E34.694'	2004/05/18 05:48	21°N57.908'	124°E46.185'		
Patch 2	28	2004/06/01 23:52	26°N07.599'	129°E07.920'	2004/06/03 03:55	26°N07.139'	129°E20.813'		
Patch 3	77	2005/06/02 04:47	24°N35.095'	126°E00.030'	2005/06/05 09:40	25°N09.925'	126°E40.373'		
Patch 4	171	2006/05/22 02:01	23°N55.495'	124°E46.611'	2006/05/29 05:08	22°N33.514'	125°E20.008'		
Patch 5	-	2006/06/13 19:56	24°N30.298'	127°E39.843'					
Patch 6	-	2006/06/14 03:04	24°N29.627'	128°E19.420'					
Patch 7	48	2007/05/17 03:45	22°N57.260'	124°E52.101'	2007/05/19 03:49	23°N17.639'	125°E32.774'		
Patch 8	50	2007/05/28 00:54	25°N15.011'	124°E00.002'	2007/05/30 03:16	25°N11.378'	125°E58.647'		
Patch 9	69	2008/05/24 03:06	24°N21.564'	127°E00.434'	2008/05/27 00:02	23°N55.079'	127°E36.004'		

**Appendix 2-1.** Summary of basic statistics arranged by day after hatch (DAH) on each Tracking day for surface tows: mean, maximum and coefficient of variation of larval density (ln + 1). NS: number of stations; zero: percentage of stations where no larvae were collected.

Patch	Track	NS	DAH 4				DAH 5				DAH 6				DAH 7			
			Mean	Max	CV	Zero	Mean	Max	CV	Zero	Mean	Max	CV	Zero	Mean	Max	CV	Zero
1	0	21					6.9	9.3	2.51	52%	6.5	8.1	1.37	19%	6.4	8.0	1.15	0%
	1	7					4.8	6.0	1.18	43%	5.7	6.5	0.92	29%	5.6	6.5	0.94	0%
	2	7																
2	0	21					4.2	6.5	2.38	43%	5.8	7.6	1.41	10%	6.0	7.3	0.94	0%
	1	7									0.6	1.4	1.71	71%	3.2	4.6	1.50	43%
3	0	4					7.6	8.2	0.92	25%	8.3	9.2	1.11	25%	7.9	9.0	1.35	25%
	1	11					6.0	8.1	2.46	64%	5.8	7.5	1.77	45%	5.2	7.0	1.79	45%
	2	15									1.9	3.8	2.64	87%	3.1	4.8	1.81	53%
	3	4													2.3	3.5	1.70	25%
4	0	6	16.0	17.3	1.50	0%	14.2	15.4	1.46	0%	9.9	11.0	1.22	0%	5.7	7.2	1.82	33%
	1	6	11.2	12.4	1.21	33%	11.5	13.0	1.64	33%	10.1	11.7	1.96	50%	6.8	8.4	2.07	50%
	2	7	9.5	11.2	2.00	43%	10.6	11.4	0.93	14%	9.7	10.5	0.99	14%	7.8	8.8	1.01	14%
	3	7					6.1	7.7	1.73	29%	7.2	8.5	1.28	29%	6.9	7.4	0.71	29%
	4	7					1.6	2.9	1.78	71%	4.6	5.9	1.29	43%	5.4	6.4	1.04	43%
	5	7					3.3	5.1	2.51	71%	4.3	6.0	2.06	71%	3.6	5.0	1.49	0%
	6	7									1.9	3.6	2.36	71%	2.8	4.2	1.76	71%
	7	7					3.8	5.1	1.71	71%	4.7	6.0	1.71	71%	3.2	4.7	1.85	43%
7	0	4	6.5	7.2	1.16	50%	9.7	10.3	0.90	25%	9.6	10.7	1.27	25%	8.2	9.4	1.43	25%
	1	5	5.8	7.4	2.24	80%	7.7	9.0	1.53	0%	8.0	8.9	1.22	20%	8.2	9.2	1.21	20%
	2	5	4.5	5.5	1.28	20%	6.1	7.0	0.90	0%	6.8	7.6	0.90	0%				
8	0	3					1.8	2.3	0.90	33%	4.5	5.1	0.98	33%	5.1	5.7	0.94	0%
	1	5									0.4	1.3	2.24	80%	2.2	3.1	1.38	60%
	2	5																
9	0	1																
	1	6																
	2	6																
1	0	21	5.5	7.1	1.07	0%	3.5	4.5	0.84	0%	1.5	3.1	1.41	29%	1.9	3.2	1.32	24%
	1	7	5.3	6.3	1.07	0%	4.0	4.8	0.93	0%	3.7	5.5	2.16	0%	4.7	6.6	2.54	0%
	2	7	0.5	1.1	1.43	29%	0.7	1.2	0.86	14%	1.8	3.0	1.16	0%	5.3	7.2	2.55	0%
2	0	21	5.2	6.6	1.10	0%	4.5	6.2	1.26	0%	4.1	6.0	1.58	0%	3.3	5.0	1.53	5%
	1	7	3.7	5.2	1.68	0%	3.5	5.0	1.61	0%	4.1	5.5	1.38	0%	4.4	5.6	1.15	0%
	0	4	6.0	7.1	1.44	25%	3.0	4.2	1.58	25%	0.4	1.1	2.00	75%	0.0	0.0	2.00	75%
	1	11	4.3	6.0	1.81	45%	3.5	5.3	2.02	45%	2.2	3.6	1.76	64%	0.7	2.5	3.11	82%
3	2	15	3.1	4.5	1.40	33%	2.6	3.9	1.21	27%	1.9	3.1	1.12	33%	0.3	1.3	1.93	47%
	3	4	2.4	3.5	1.32	0%	1.2	1.7	0.67	0%	0.8	1.2	0.78	25%	0.3	0.7	1.76	25%
	0	6	2.7	4.0	1.59	67%	0.1	0.6	2.45	83%	0.0	0.1	2.45	83%	0.1	0.5	2.45	83%
	1	6	2.9	4.5	1.98	67%	0.3	1.2	2.15	67%	0.6	1.7	2.45	83%	0.0	0.2	2.45	83%
	2	7	4.3	5.2	0.94	14%	1.3	2.5	1.50	43%	0.6	1.2	1.36	57%	0.4	1.0	1.75	71%
	3	7	5.6	6.8	1.15	29%	2.8	4.2	1.47	29%	0.7	1.6	1.36	43%	0.4	0.8	1.29	57%
	4	7	4.5	5.3	0.98	43%	3.2	4.0	1.07	29%	1.9	3.0	1.24	29%	0.9	1.5	0.99	29%
	5	7	3.3	4.2	0.93	14%	3.2	4.2	1.19	14%	3.2	4.4	1.41	14%	2.9	4.2	1.51	14%
7	6	7	1.8	3.4	2.08	57%	0.6	1.8	2.03	43%	0.9	2.3	2.21	57%	1.3	2.9	2.50	71%
	7	7	1.9	2.9	1.11	14%	1.2	1.6	0.60	14%	0.8	1.2	0.75	29%	1.4	2.2	1.10	29%
	0	4	4.4	5.4	1.31	25%	0.3	0.8	1.52	50%								
1	1	5	6.4	7.4	1.28	20%	2.9	4.0	1.44	40%	2.6	3.6	1.18	20%	0.3	0.8	1.69	40%
	2	5	6.4	7.1	0.91	0%	5.0	5.8	0.83	0%								
	0	3	3.9	4.5	0.85	0%	2.4	3.3	1.42	0%	2.3	3.1	1.13	0%	2.4	3.3	1.30	0%
8	1	5	2.2	3.2	1.38	20%	1.0	1.7	1.08	20%	1.1	2.2	1.60	20%	2.2	3.5	1.79	0%
	2	5																
	0	1	0.7	0.7		0%	1.0	1.0		0%	1.2	1.2		0%	1.0	1.0		0%
9	1	6	0.6	1.8		83%	1.1	2.5		83%	1.6	3.2		67%	1.3	2.7		67%
	2	6					0.1	0.2		50%	0.5	0.9		33%	1.3	2.1		17%
	3	4	0.4	1.0		75%	1.8	3.0		50%	2.4	3.6		50%				





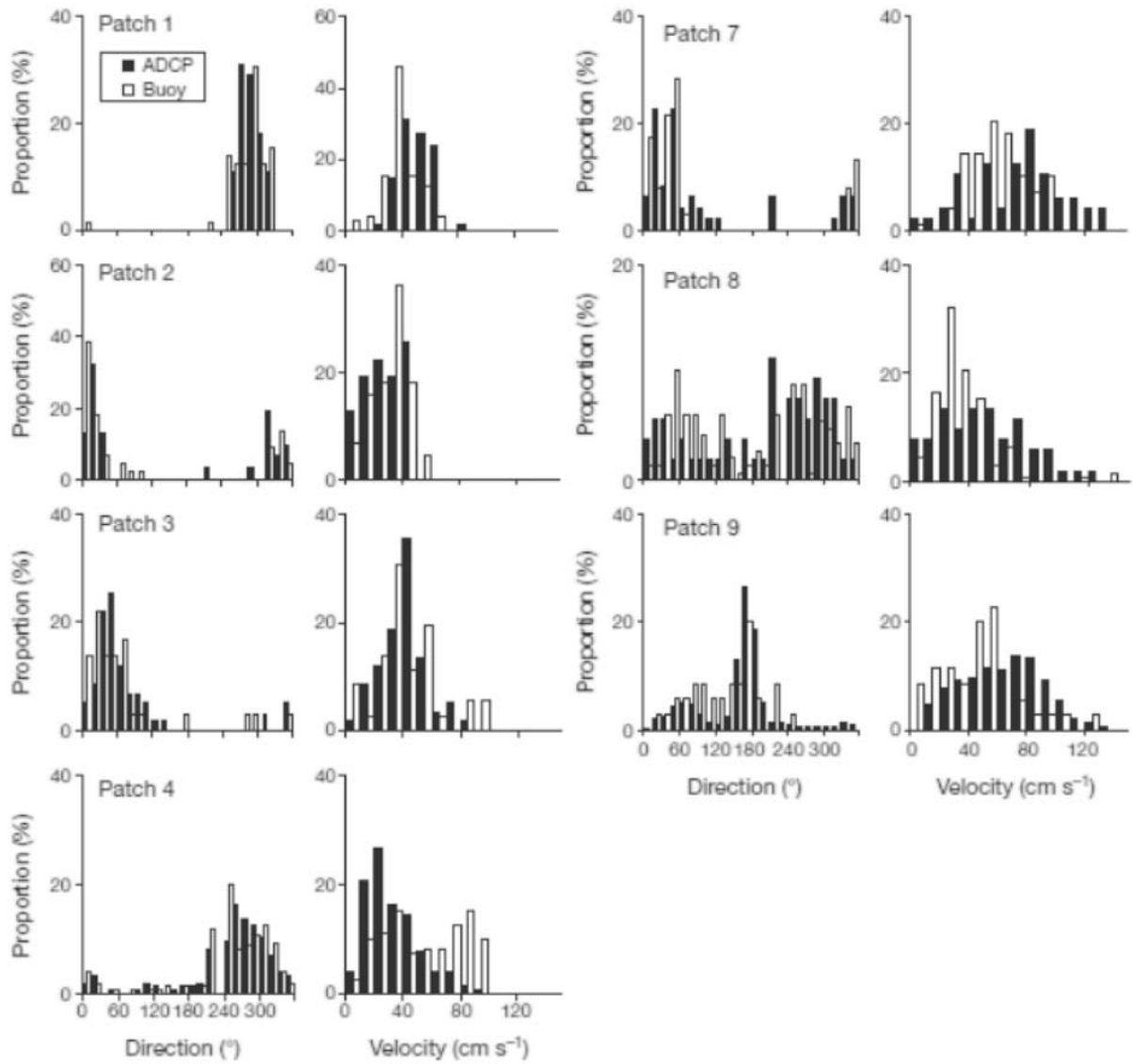


Fig. 2-3. Frequency distributions (by patch) of direction and velocity of sea surface current during each tracking period observed by Acoustic Doppler current profiler (ADCP) and a reference buoy

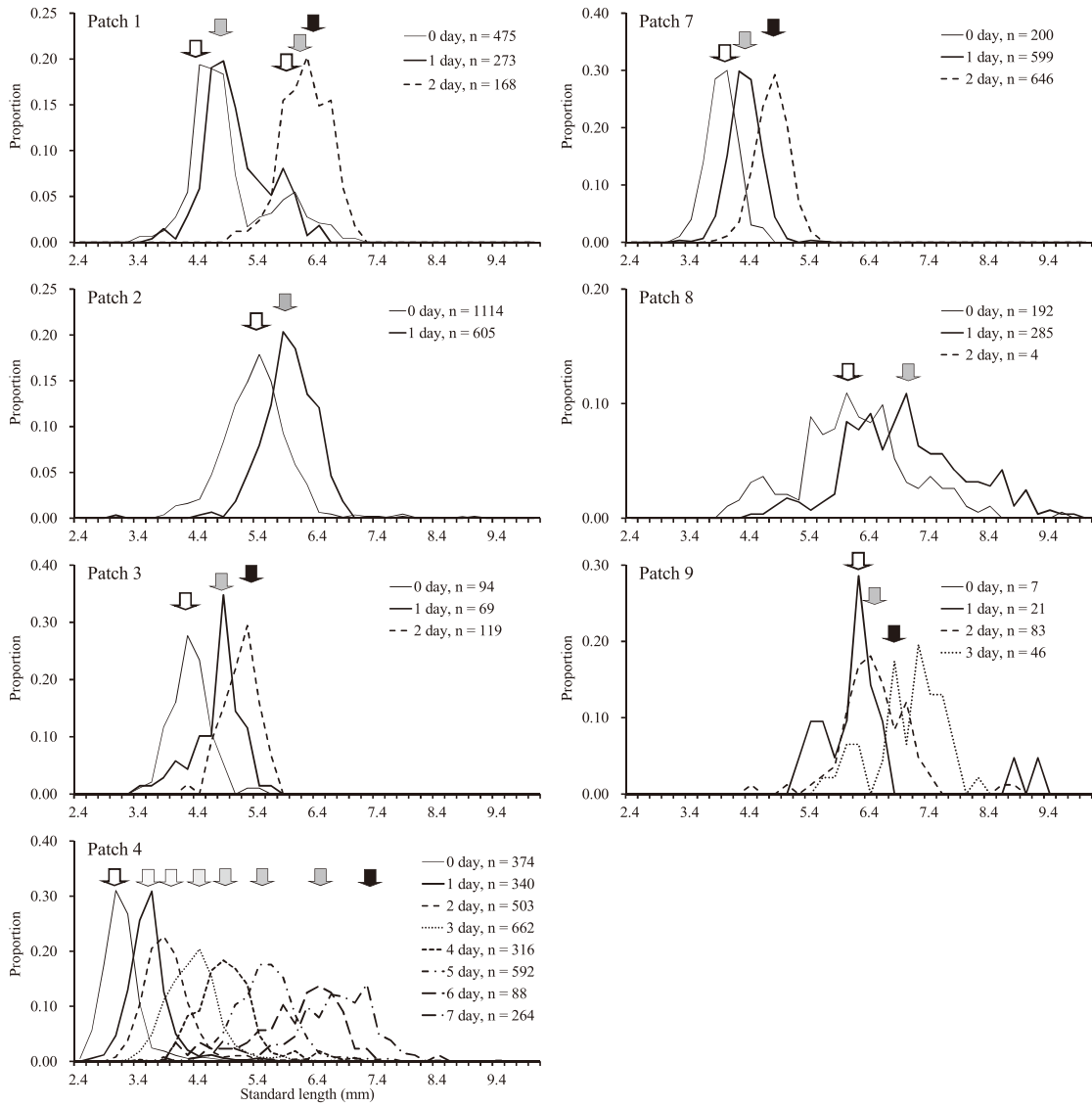


Fig. 2-4. Length frequency distributions of each tracking day of each patch. Modes are indicated by white arrows (0 day), shaded arrows (intermediate tracking day) and black arrow (last day of each tracking).

Table 2-3. Otolith daily ring analysis. Growth rates ( $\text{mm d}^{-1}$ ) of each day after hatch (DAH) and medians, 10th and 90th percentiles and each quartile of standard length

patch	indicator	Source	DF	Adj SS	Adj MS	F	P
1 and 2	range	DAH	8	32.1	4.0	0.28	0.945
		patch	1	5.6	5.6	0.40	0.557
		Error	5	71.2	14.2		
3	range	DAH	5	36.8	7.4	2.01	0.300
		tracking day	1	6.9	6.9	1.88	0.264
		Error	3	11.0	3.7		
4	range	DAH	8	315.8	39.5	2.26	0.169
		tracking day	4	303.6	75.9	4.34	0.055
		Error	6	105.0	17.5		
5 and 6	range	DAH	6	10.7	1.8	0.36	0.852
		tow	1	4.4	4.4	0.89	0.518
		Error	1	4.9	4.9		

北方に位置するクロマグロの加入域に向かって流れている (Fig 1-1)。中規模性渦は高気圧性と低気圧性の両方の渦があり、半径100から500 km、産卵域近海では80日間の寿命があることが知られている。表層の流速は15 から 20  $\text{cm s}^{-1}$ であり (Ebuchi & Hanawa 2000)、渦全体が7 から 10  $\text{cm s}^{-1}$ で西へ進み、渦のいくつかは黒潮と融合することが知られている (Ebuchi & Hanawa 2001)。

本章では第一に様々な水平スケール (数百 m から 100 km 単位)での仔魚分布を記述する。第二に追跡中の仔魚分布の空間構造の変化を把握する。第三に水平分布と環境要因の関係を解析し、第四に日周鉛直移動性を把握する。第五に黒潮と中規模性渦の加入過程における役割を議論する (Satoh 2010)。

### 試料と方法

地球統計学 (geostatistics) とは本来、鉱山学の手法であり、ある調査区域全体の鉱物資源の含有量を予測する方法として発展してきた。調査区域全体でボーリング調査を行うのは莫大な費用と労力の点から現実的ではない。そこで、鉱区の一部からしか得られないボーリングデータを用いて、鉱区全体を予測する手法が求められた (坂口・杉本 2004)。現在では、地質分野にとどまらず、河川に含まれる汚染物質の量を予測する環境科学、森林における植物の分布量の推定、水産学をはじめとして動物の分布解析に応用例が多い (たとえば、Rivoirard *et al.* 2000, Li *et al.* 2007, Kleisner *et al.* 2010)。この地球統計学的手法による空間予測は総称してクリギング (kriging) と呼ばれている (間瀬・武田 2001)。

本章では、水産分野での適用例 (Rivoirard *et al.* 2000, Li *et al.* 2007) があり、もっとも一般的な通常クリギング (ordinary kriging) を用いた。観測点で実際に得られた仔魚密度を確率変数の集合の実現値と考え、観測点以外の場所での仔魚密度を予測する。まず、観測点ごとの仔魚密度と観測点間距離から空間の相関 (バリオグラム) を調べる。このバリオグラムを経験バリオグラム ( $\gamma^*(h)$ ; experimental variogram) と呼ぶ。横軸に観測点間距離 ( $h$ )、縦軸に経験バリオグラムをプロットし、適当なモデルでフィットさせる。このモデルを理論バリオグラム (theoretical variogram model) と呼ぶ。経験バリオグラムは式(1)で計算される (Rivoirard *et al.* 2000)。

$$\gamma^*(h) = 0.5 * \frac{1}{N(h)} \sum_{x_i, x_j: |x_i - x_j| = h} [z(x_i) - z(x_j)]^2 \quad (1)$$

ここで、 $h$  は観測点間の距離で、ある幅 (lag) でカテゴリ化する。 $N(h)$  は距離  $h$  で隔てられている 2

つの観測点 ( $x_i, x_j$ ) のペア数である。 $z(x_i) - z(x_j)$  は観測点 ( $x_i, x_j$ ) のあるコホートの仔魚密度の差である。なお、 $h$  をカテゴリ化する lag は原則として 2.0 km を用いたが、特別の目的でプランクトン採集を行った場合は変更し、Patch 1 と 2 の追跡 0 日目では 0.5 km とし、Patch 5 と 6 では、表層曳網で 8 km、斜め曳きで 15 km とした。また、それぞれのコホートで仔魚密度が大きく異なるので、バリオグラムの比較を容易にするために、バリオグラムをそれぞれの分散で除して、標準化した (Rivoirard *et al.* 2000)。

観測点間距離 ( $h$ ) が小さいときは、仔魚密度の差も小さいことが予想されるので、バリオグラムも小さいものと考えられる。そして、 $h$  がある距離まで大きくなると、バリオグラムは頭打ちになる。このときの観測点間距離で仔魚密度の相関が失われている。この相関が失われる距離をレンジ (range) と呼ぶ。つまり、ある観測点で得られた仔魚密度が周囲に影響を及ぼす水平距離がレンジといえる。本研究ではレンジをコホートの水平的な大きさの指標とみなした。また、頭打ちになったときのバリオグラムの値をシル (sill) と呼ぶ。バリオグラムが原点ですでに大きな値を持つことがある。このバリオグラムの値をナゲット (nugget) と呼ぶ。ナゲットが存在する場合、本研究でいえば、1 回のプランクトンネット採集の採集距離 (net path) はおよそ 250 から 500 m であるが、そのスケールよりも小さな範囲で仔魚が高密度分布をしていると考えられる。この 3 種類 (レンジ、シルおよびナゲット) の指標は、理論バリオグラムのパラメータである。

理論バリオグラムは通常、下記の 3 種類が使用される。なお、指数型はナゲットをパラメータとして含まない。(1)球型 (spherical model)  $\gamma(h) = \text{nugget} + \text{sill} [(3h/2\text{range}) - (h/2\text{range})^3]$ , ただし  $h \leq \text{range}$ ;  $\gamma(h) = \text{nugget} + \text{sill}$ , ただし  $h > \text{range}$ 。(2)指数型 (exponential model)  $\gamma(h) = \text{nugget} + \text{sill} [1 - \exp(-h/\text{range})]$ , ただし  $h > 0$ ;  $\gamma(h) = 0$ , ただし  $h = 0$ 。(3)ガウス型 (Gaussian model)  $\gamma(h) = \text{nugget} + \text{sill} [1 - \exp(-h^2/\text{range}^2)]$ 。ここで、 $\gamma(h)$  は理論バリオグラム値。経験バリオグラムを理論バリオグラムにフィットさせる際には、すべての経験バリオグラム値を用いたが、 $h$  が大きく、経験バリオグラム値が不安定な場合、最大観測点間距離の半分までの距離で得られた経験バリオグラム値を用いることが推奨されている (間瀬 & 武田 2001) ので、Patch 1 と 2 の追跡日 0 日目と Patch 3 においては最大観測点間距離の半分までの距離で得られた経験バリオグラム値を用いた。また、Journel & Huijbregts (1978) は、各ラグには 30



以上の観測点のペアが含むことも経験バリオグラム推定の安定性のために推奨しているが、Patch 4, 7, 8 および 9 では 30 に達していない。経験バリオグラムとモデルバリオグラムのフィットの良さを表す goodness-of-fit (GOF) を指標とし、3 種類のモデルのうち、GOF が最小のモデルを選択した。GOF は式(2)で計算される (Rivoirard *et al.* 2000)。

$$gof = \frac{\sum_h w(h)[\gamma(h) - \gamma^*(h)]^2}{\sum_h w(h)[\gamma^*(h)]^2} \quad (2)$$

ここで、 $w(h)$  は  $\gamma^*(h)$  経験バリオグラムを計算するとき用いた観測点のペア数、 $\gamma(h)$  は理論バリオグラム値。

もっともフィットの良かった理論バリオグラムモデルを用いて、通常クリギング (ordinary kriging) 予測を式(3)で行う。

$$\hat{Z}(s_0) = \sum_{i=1}^N w_i Z(s_i) \quad (3)$$

ここで、 $S_0$  は観測を行っていない場所の仔魚密度、 $w_i$  はその場所に対する周辺の実測仔魚密度値  $Z(s_i)$  の重み。理論バリオグラムへのフィットと通常クリギングは R gstat module (R Development Core Team 2009) を用いた。

パッチ輸送の実態を明らかにする目的で、海面高度より地衡流を計算した。海面高度 (Sea surface height, SSH) はジオイド高 (geoid height) からの偏差で示し、気象庁 (<http://goos.kishou.go.jp/>) から 5 日ごとに提供されている値を用いた。この海面高度は 2003 年 1 月より、人工衛星搭載の海面高度計 (TOPEX/POSEIDON and Jason 1 altimeters) により緯度経度  $0.25^\circ$  メッシュごとに、南緯  $28^\circ$  から北緯  $56^\circ$ 、東経  $118.75^\circ$  から西経  $79.5^\circ$  の範囲で得られた (Kuragano & Shibata 1997, Kuragano & Kamachi 2000, 2003)。地衡流は海面高度に基づいて計算した。

## 結果

### 追跡ブイの軌跡

追跡ブイの流向、流速が ADCP で観測したブイ周辺の流向、流速と一致することは第 2 章で示した。追跡中の中規模性渦 (海面高度から得られた地衡流) の流向、流速とブイの軌跡を Fig 3-1 に示した。Patch 2 では、地衡流と逆に流れ、Patch 8 では地衡流が弱いためか、追跡ブイの軌跡とは地衡流の流向と無関係にみえた。これらを除くと、追跡ブイは、おおむね中規模性渦に従って流れているといえる。

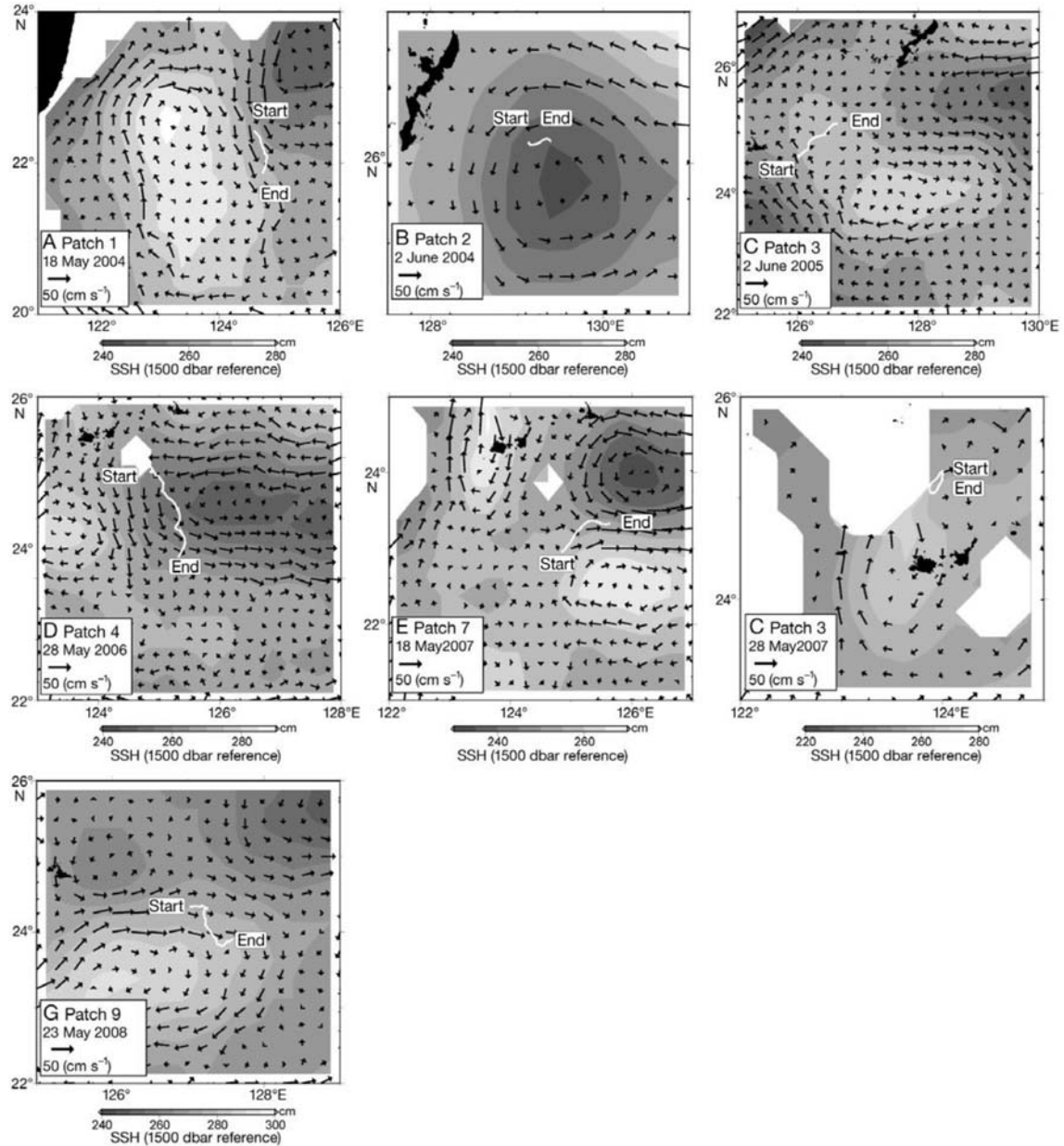
### 水平分布の fine-scale 構造

ここでの fine-scale とは、水平規模で数百 m 単位の仔魚分布を指す。Patch 1 と 2 の追跡日 0 日目では 1 回 5 分表層曳網を 20 回連続で行い、結果として観測線の距離は 12.1 km, 12.7 km に達した (Fig 3-2)。両方のパッチとも複数のコホート (DAH 5 から 12) で構成された。Fig 3-2 には各観測点の DAH 6, DAH 9, DAH 12 の仔魚密度を例示した。サンプリングは夜間 (0 時から朝 4 時) にのみ行われた。両方のパッチで、いくつかのコホートはすべての観測点で採集され、2 つのパッチは少なくとも 12 km よりは広く分布しているといえる。観測線上の大きな水温変動 (表面から水深 50 m の平均値) は、Patch 1 では観測線の 2.1 km から 5.1 km の間にみられ、 $27.4^\circ\text{C}$  から  $27.1^\circ\text{C}$  に低下した。Patch 2 では、3.7 km から 6.4 km の間に  $24.1^\circ\text{C}$  から  $24.7^\circ\text{C}$  へ上昇した。しかし、このような水温変動にあわせた仔魚分布の変動は明瞭にはみられなかった (Fig 3-2)。

理論バリオグラムがよくフィットしたコホート、すなわち比較的 GOF が低く、現実的なレンジが推定されたコホート (Appendix 3-1 にアスタリスクを付けて示した) は、Patch 1 では 6 つ、Patch 2 では 8 つであった。3 コホートが球型、2 コホートが指数型、残る 9 コホートがガウス型でモデル化された。DAH ごとのレンジは Patch 1 の DAH 5 から 7 が低い値を示したことを除くと、おおよそ 2 ~ 6 km (Fig 3-3) を示した。ばらつきはみられたものの、2 つのパッチのレンジと DAH の間には有意な関係は得られなかった (ANOVA,  $F = 0.28$ ,  $P = 0.945$ , Table 3-1)。なお、パッチごと、DAH ごとのフィットの様子、各パラメータ、GOF は Appendix 3-1 と Appendix 3-2 に示した。本研究ではパッチの水平規模として、レンジにのみ注目したので、ほかのパラメータについては解析しない。

### 水平分布の mid-scale 構造

ここでの mid-scale は、中規模性渦とは異なり、水平規模で数 km 四方から 20 km 四方の仔魚分布を指す。追跡したコホートは 82 におよんだが、典型的には一つのパッチは 2 から 3 コホートを主要なコホートとして含む。主要なコホート以外では水平分布に広がり少なく、採集されない観測点が多くなり、バリオグラムを計算することが難しくなった。とくに、1 日の観測点数が少ない Patch 7, 8 および 9 ではフィットが悪かったので (Appendix 3-1), Patch 3 と 4 についてのみ、追跡中の表層曳網の採集結果を用いて、水平分布変化を述べる。Patch 3 では 10 コホートについて理論バリオグラムが良くあてはまった。6 コホートが球



**Fig. 3-1.** Sea surface height (SSH), sea surface currents and buoy trajectories (white lines) for each patch. SSHs were derived from satellite altimeter data and obtained from the Japan Meteorological Agency. Geostrophic currents were calculated based on SSH data

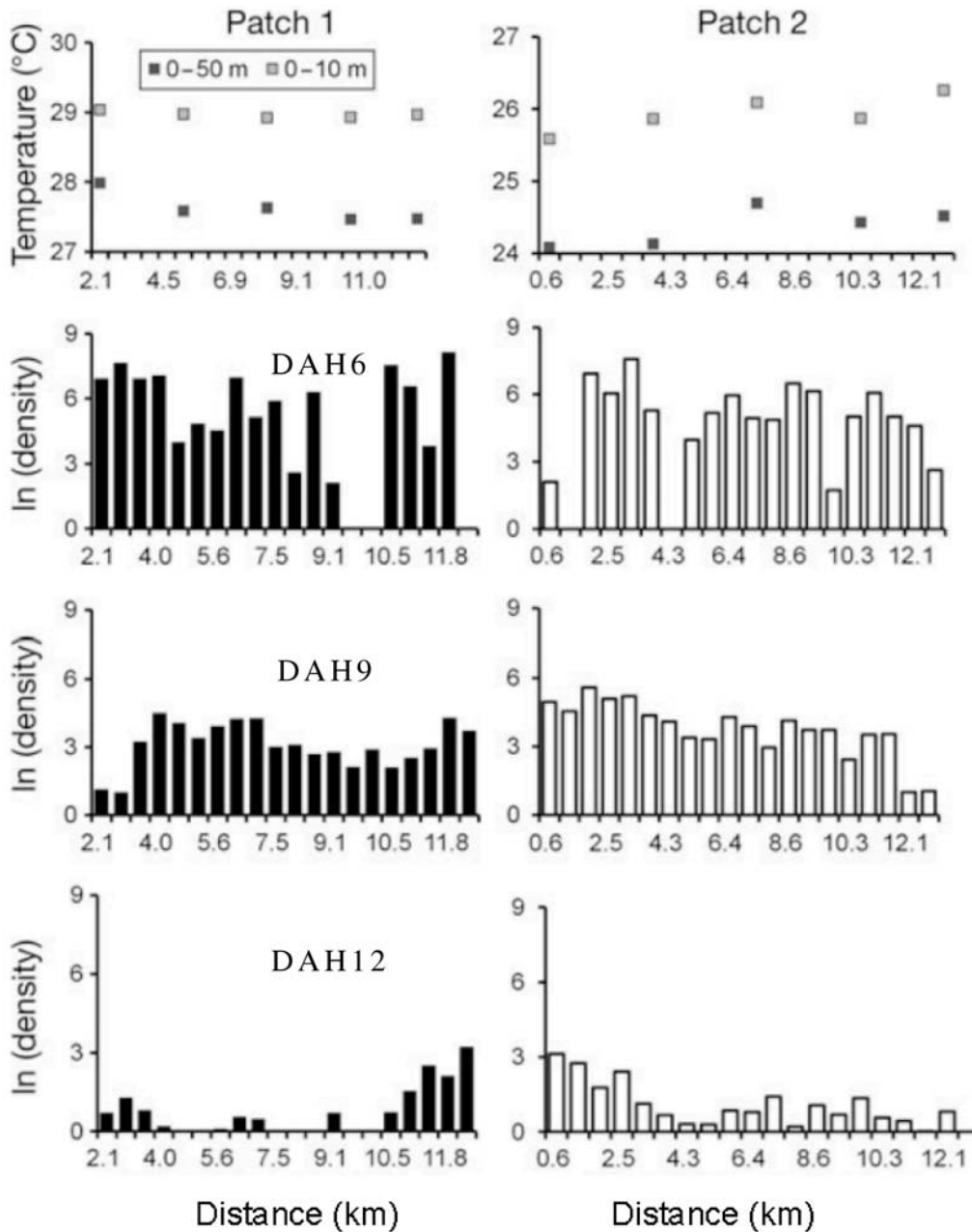


Fig. 3-2. Changes in sea temperature of Patches 1 and 2 (solid square: average from 0 to 50 m depth; shaded square: average from 0 to 10 m depth) at every 5th station. Also shown is the distribution of larval densities ( $\text{Ln} [\text{density} + 1] \times 1000 \text{ m}^{-3}$ ) at 6, 9 and 12 d after hatch (DAH) for Patches 1 (solid bars) and 2 (white bars) of each station relative to cumulative distance of the adjacent stations



**Appendix 3-1.** Theoretical model arranged by day after hatch (DAH) of each patch on each Tracking day for surface tows. Sph: spherical model; Exp: exponential model; Gau: Gaussian model, GOF: goodness of fit. Asterisks show the models which are used for statistical analysis

Patch	Track	DAH 4				DAH 5				DAH 6				DAH 7										
		Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF			
1	0																							
	1					Sph	0.73	306.82	0.97	0.94	Sph	1.18	306.82	0.97	0.90	Gau	1.67	6.45	0.82	0.07*				
2	0					Gau	0.70	7.97	1.00	0.08	Gau	0.19	5.61	1.00	0.21	Sph	5.09	306.84	0.97	0.18				
	1					Gau	0.99	0.53	1.00	0.07*	Exp	0.79	0.26	1.00	0.10	Exp	0.89	0.23	1.00	0.12*				
3	0																							
	1					Sph	0.22	367.72	0.82	0.92	Gau	1.15	2.02	0.75	0.13*	Sph	1.25	6.61	1.00	0.19*				
	2					Sph	0.73	10.42	1.00	0.19	Sph	1.08	6.75	0.79	0.07*									
4	0	Sph	0.23	4.10	0.94	0.69	Gau	92.83	86.80	1.00	0.12	Sph	0.55	4.20	0.92	0.42	Gau	971.96	291.30	1.00	0.62			
	1	Gau	1.44	5.53	1.00	0.33	Gau	1.40	5.24	1.00	0.31	Sph	1.43	13.10	1.00	0.19*	Gau	1.17	3.82	1.00	0.22*			
	2	Exp	1.74	7.42	1.00	0.27	Sph	0.85	11.88	1.00	0.23	Sph	0.76	10.41	1.00	0.21	Sph	0.74	10.56	1.00	0.26			
	3					Sph	1.14	10.39	1.00	0.12*	Sph	1.08	13.96	1.00	0.14*	Exp	2.23	20.72	1.00	0.16*				
	4					Sph	0.33	255.26	0.12	0.62	Sph	1.34	14.07	0.70	0.23*	Sph	1.31	10.53	0.95	0.21*				
	5					Gau	3.04	24.76	1.00	0.35	Gau	1.59	12.73	1.00	0.16*	Exp	1.10	5.25	1.00	0.25*				
	6										Sph	0.36	6.12	0.00	0.64	Sph	0.12	6.40	0.67	0.85				
7	0	Sph	0.04	8.00	0.60	0.97	Sph	0.02	8.00	0.60	0.98	Gau	0.02	8.00	0.60	0.98	Gau	0.03	8.00	0.60	0.97			
	1	Sph	0.19	529.91	0.80	0.93	Sph	0.09	6.40	0.65	0.91	Gau	1.44	15.59	0.66	0.36	Gau	289.06	281.11	1.00	0.39			
	2					Sph	0.26	12.97	1.00	0.28	Sph	0.52	8.60	1.00	0.42	Exp	1.91	1.98	1.00	0.41				
8	0					Sph	2.85	6.40	0.59	0.74	Sph	0.11	6.40	0.59	0.94	Sph	0.25	6.40	0.57	0.85				
	1										Gau	35.47	33.77	1.00	0.10	Gau	945.07	122.57	1.00	0.21				
	2																							
9	0																							
	1																							
	2																							
1	0	Gau	1.19	3.83	0.80	0.04*	Gau	0.88	2.36	0.93	0.03*	Sph	1.04	3.05	1.00	0.03*	Gau	1.07	1.57	0.87	0.01*			
	1	Sph	6.79	306.84	0.97	0.11	Gau	6.18	11.83	1.00	0.05*	Sph	0.92	306.85	0.96	0.43	Sph	0.10	255.64	0.91	0.47			
2	0	Sph	10.68	306.82	0.98	0.21	Gau	1.12	3.39	0.67	0.04*	Gau	1.08	2.92	0.85	0.05*	Gau	1.30	2.78	0.84	0.07*			
	1	Sph	0.44	70.13	0.00	0.65	Sph	0.23	2.41	0.00	0.75	Sph	3.34	306.85	0.96	0.75	Sph	5.01	306.85	0.96	0.65			
3	0																							
	1	Sph	1.05	5.83	1.00	0.18*	Exp	1.10	0.72	1.00	0.12*	Exp	1.18	0.29	1.00	0.14*	Sph	2.72	367.98	0.88	0.49			
	2	Sph	1.02	5.24	1.00	0.07*	Sph	1.03	6.13	1.00	0.08*	Gau	0.94	2.73	1.00	0.03*	Sph	0.60	7.40	1.00	0.09*			

## Appendix 3-1. (continued)

Patch	Track	DAH 8					DAH 9					DAH 10					DAH 11					
		Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	
4	0	Gau	0.74	286.80	0.00	0.38	Sph	7.88	255.30	0.65	6.66	Gau	3.41	15.30	1.00	0.24	Gau	3.40	15.30	1.00	0.24	
	1	Sph	0.14	212.05	0.07	0.82	Exp	64.45	2736.04	0.98	0.97	Sph	1.16	367.95	0.40	0.57	Exp	78.13	913.64	0.93	29.48	
	2	Exp	0.87	3.22	0.66	0.18*	Exp	1.60	14.78	0.90	0.38	Sph	1.24	11.59	1.00	0.35	Exp	1.48	0.19	0.59	0.56	
	3	Exp	2.48	24.13	1.00	0.19*	Exp	1.12	5.81	1.00	0.25	Exp	0.94	2.19	1.00	0.36	Exp	94.52	2279.79	0.98	1.68	
	4	Sph	1.34	13.91	0.72	0.19*	Sph	1.31	13.63	0.76	0.18*	Sph	1.32	13.98	1.00	0.18*	Sph	29.26	916.11	0.98	0.19	
	5	Sph	1143.91	28726.54	1.00	0.33	Sph	1.10	16.79	1.00	0.24*	Sph	1.19	17.88	1.00	0.21*	Sph	1.18	14.78	1.00	0.24*	
	6	Exp	1.03	1.73	1.00	0.63	Gau	0.89	8.66	0.84	0.39	Gau	0.99	10.68	1.00	0.41	Gau	1.12	13.38	1.00	0.46	
7	7	Sph	1.14	12.89	1.00	0.41	Sph	0.98	12.93	1.00	0.33	Gau	1.42	17.15	0.00	0.58	Exp	1.80	17.61	1.00	0.35	
	0	Exp	0.09	8.00	0.60	0.92	Exp	3.34	8.00	0.60	0.47											
	1	Exp	10.96	101.82	1.00	0.29	Exp	1.72	8.75	1.00	0.32											
8	2	Exp	1.37	1.64	1.00	0.41	Exp	1.43	6.51	1.00	0.41	Exp	1.71	2.44	1.00	0.50	Exp	10.52	2.72	1.00	0.42	
	0	Exp	0.71	0.00	1.00	0.44	Sph	1.46	255.71	0.95	0.74	Sph	11.79	255.71	0.96	0.55	Sph	3.97	255.71	0.95	0.67	
	1	Gau	974.02	130.48	1.00	0.18	Gau	1.50	4.98	1.00	0.04	Sph	8.65	368.22	0.96	0.44	Sph	3.93	368.21	0.96	0.72	
9	2																					
	3																					
	0	Sph	7.31	368.10	0.94	0.41	Sph	3.65	368.10	0.94	0.58	Sph	2.34	368.10	0.94	0.68	Sph	1.74	306.50	0.85	0.51	
1	1	Gau	1.39	4.80	0.00	0.29	Gau	1.39	4.80	0.00	0.29	Exp	61.22	1099.45	0.97	0.82	Exp	6.31	763.17	0.91	0.32	
	2	Exp	0.05	10.06	0.00	0.91	Exp	0.05	10.06	0.00	0.91	Gau	805.42	811.72	1.00	0.74	Gau	2155.07	874.77	1.00	0.36	
	3																					
Patch	Track	DAH 12					DAH 13					DAH 14					DAH 15					
		Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	
1	0	Sph	0.75	3.71	0.90	0.03*	Exp	53.05	1099.54	0.99	0.23	Gau	3301.73	261.76	1.00	5.40						
	1	Gau	831.94	222.88	1.00	0.62	Gau	1846.95	223.96	1.00	0.63											
	2																					
2	0	Sph	1.04	6.03	0.91	0.09*	Gau	0.86	3.91	0.86	0.18*	Exp	48.81	1099.51	0.99	0.59	Exp	39.38	1099.52	0.99	0.43	
	1	Sph	8.14	306.85	0.96	0.54	Exp	90.73	1099.61	0.99	0.49	Gau	317.79	80.20	1.00	0.22	Gau	27508.77	348.27	1.00	50.77	
3	0																					
	1																					
	2																					
	3																					
4	0	Gau	3.40	15.30	1.00	0.24	Gau	3.40	15.30	1.00	0.24											
	1																					
	2	Gau	1.87	1.08	0.28	1.30	Sph	0.65	4.98	1.00	0.64						Sph	2.28	3.74	0.00	4.84	
	3	Sph	0.79	7.19	1.00	0.33	Sph	0.75	8.71	1.00	0.30											
	4	Sph	20.46	763.31	0.98	0.28	Sph	1.75	26.68	0.91	0.12*	Gau	1.11	5.32	0.00	0.28						
	5	Sph	1.21	13.62	1.00	0.24*	Exp	28.19	2279.59	0.97	0.42	Sph	2.46	7.90	0.00	4.34	Exp	1.83	29.57	1.00	0.33	
	6	Gau	1.00	11.62	1.00	0.46	Gau	0.99	11.35	1.00	0.46	Gau	0.99	11.35	1.00	0.46						
7	Exp	5.74	76.64	1.00	0.32	Exp	66.39	1024.30	1.00	0.30	Exp	764.54	12755.03	1.00	0.28	Exp	0.99	8.69	1.00	0.32		

Appendix 3-1. (continued)

Patch	Track	DAH 12				DAH 13				DAH 14				DAH 15								
		Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	
7	0																					
	1																					
	2																					
8	0	Sph	1.64	255.70	0.94	0.70	Sph	7.78	213.03	0.89	0.46	Exp	2.78	49.38	0.01	0.33	Sph	7.67	213.04	0.89	0.47	
	1	Sph	3.69	368.20	0.96	0.76	Sph	2.72	306.82	0.94	0.80	Sph	3.61	306.82	0.94	0.73	Sph	5.00	368.19	0.95	0.72	
	2																					
9	0																					
	1	Sph	2.39	7.10	0.00	4.63	Gau	2.07	3.20	0.00	3.19						Sph	1.53	10.25	0.78	0.24	
	2	Sph	1.55	12.14	0.00	0.95	Exp	21.75	916.28	0.96	0.29	Sph	1.05	3.09	0.00	0.21	Sph	1.53	10.25	0.78	0.24	
	3	Sph	0.67	27.51	0.00	0.02	Gau	126.94	456.11	1.00	0.41	Exp	0.02	24.14	0.92	0.43	Sph	0.48	228.82	0.00	0.98	
Patch	Track	DAH 16				DAH 17				DAH 18												
		Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF	Model	Sill	Range (km)	Spatial dependence (1 - nugget/sill)	GOF						
1	0																					
	1																					
	2																					
2	0	Exp	114.24	1099.55	0.99	6.20	Gau	4288.62	307.02	1.00	5.06	Sph	14.28	146.07	0.95	1.48						
	1	Sph	34.44	88.90	0.97	10.01	Exp	665.85	916.35	0.99	101.15	Exp	665.85	916.35	0.99	101.15						
	2																					
3	0																					
	1																					
	2																					
	3																					
4	0																					
	1																					
	2	Sph	2.28	3.74	0.00	4.84	Sph	3.63	177.35	0.31	6.79	Sph	2.28	3.74	0.00	4.84						
	3																					
	4																					
	5																					
	6																					
	7	Sph	0.86	6.48	1.00	0.30																
7	0																					
	1																					
	2																					
8	0	Exp	330.38	0.02	1.00	11.55																
	1	Sph	6.32	368.20	0.96	0.65	Sph	5.59	368.21	0.96	0.67	Sph	11.32	368.21	0.96	0.54						
	2																					
9	0																					
	1	2 Gau	1.03	10.11	0.00	9.68	0.46 Gau	1.03	10.11	0.00	0.46											
	3	Gau	3.89	10.11	0.00	9.68																

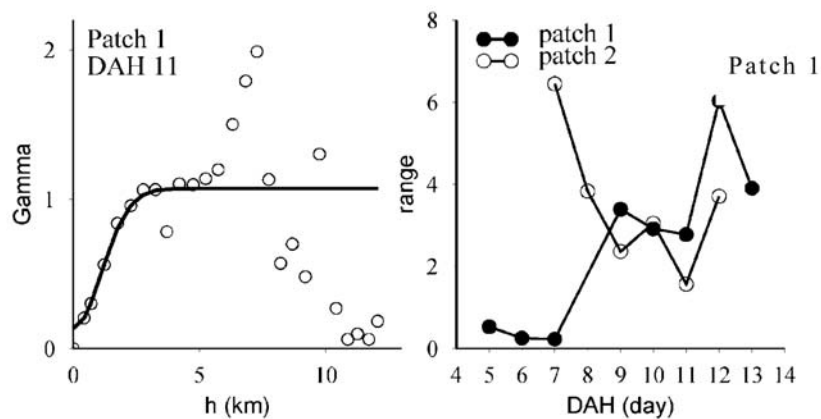


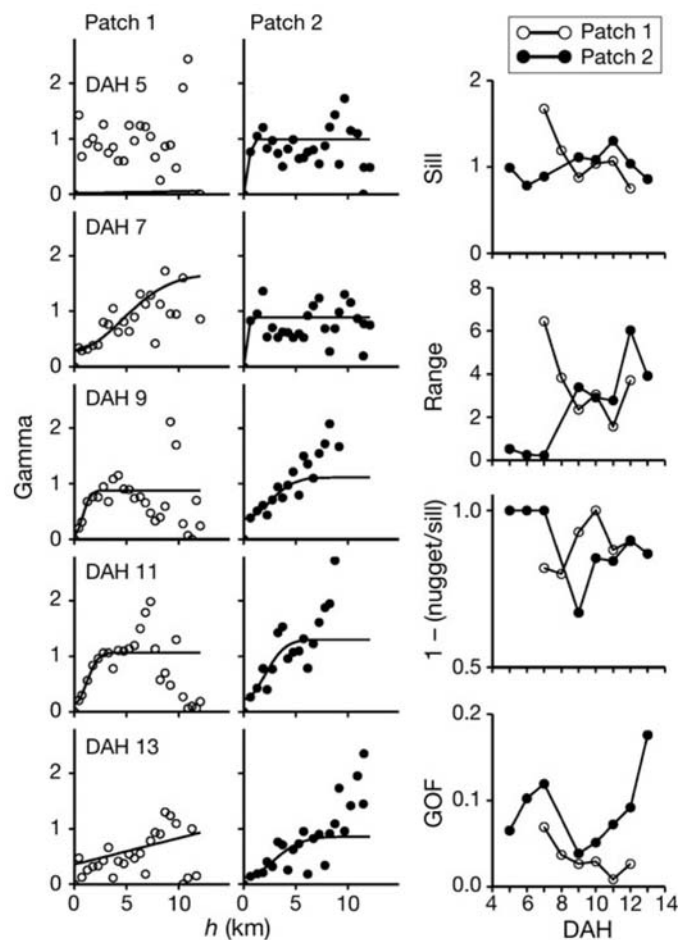
Fig. 3-3. Relative (to sample variance) experimental variogram (open circle) and theoretical variograms (solid line) of DAH (day after hatch) 11 of Patch 1 on tracking day 0 (left panel). h: distance between stations (km). Righthand panel shows age-specific values of range of Patches 1 (solid circle) and 2 (open circle). Lag =  $0.5 \pm 0.25$  km. Each fit used experiment variograms < 6 km (approximately half of maximum h).



**Table 3-1.** Effects of explanatory variables (day after hatch [DAH], Patch, Tracking day and towing method [tow]) on the range of spatial structure of the larval patches. Explanatory variables are treated as categorical variables

patch	indicator	Source	DF	Adj SS	Adj MS	F	P
1 and 2	range	DAH	8	32.1	4.0	0.28	0.945
		patch	1	5.6	5.6	0.40	0.557
		Error	5	71.2	14.2		
3	range	DAH	5	36.8	7.4	2.01	0.300
		tracking day	1	6.9	6.9	1.88	0.264
		Error	3	11.0	3.7		
4	range	DAH	8	315.8	39.5	2.26	0.169
		tracking day	4	303.6	75.9	4.34	0.055
		Error	6	105.0	17.5		
5 and 6	range	DAH	6	10.7	1.8	0.36	0.852
		tow	1	4.4	4.4	0.89	0.518
		Error	1	4.9	4.9		

**Appendix 3-2.** Relative (to sample variance) experimental (s: Patch 1; d: Patch 2) and modeled variograms (-) for each day after hatch (DAH) of Patches 1 (left panels) and 2 (middle panels) on Tracking day 0.  $h$ : distance between stations (km). Righthand panels show age-specific values of sill, range, spatial dependence ( $1 - [\text{nugget}/\text{sill}]$ ) and goodness-of-fit (GOF) of Patches 1 (s) and 2 (d). Lag =  $0.5 \pm 0.25$  km. Each fit used experiment variograms <6 km (approximately half maximum  $h$ ). Several points of experimental variograms of ages 9 and 11 in Patch 2 were larger than the  $x$ -axis range



型, 2コホートが指数型, 残る2コホートがガウス型でモデル化された。Patch 4では19コホートについてモデルバリオグラムが推定された。13コホートが球型, 4コホートが指数型, 残る2コホートがガウス型でモデル化された。全てのパッチを通じて, 選択された理論バリオグラムのモデルは, 指数型がやや少ないが, どれかのモデルに偏って選択されることはなかった。レンジとDAHの間には有意な関係は得られなかった (Patch 3; ANOVA,  $F = 2.01$ ,  $P = 0.300$ 。Patch 4; ANOVA,  $F = 2.26$ ,  $P = 0.169$ , Table 3-1)。また, レンジと追跡日の間にも有意な関係は得られなかった (Patch 3; ANOVA,  $F = 1.88$ ,  $P = 0.264$ 。Patch 4; ANOVA,  $F = 4.34$ ,  $P = 0.055$ , Table 3-1)。レンジは追跡中に有意に変化しないといえる。

Patch 3について, ある1日の観測点を, 追跡ブイを原点において, それぞれの観測時点でのブイとの方位と距離を用いて一平面に配置し (つまり, 同時に観測したと仮定), 追跡日ごと, コホートごとに通常クリギングで等密度線を描いた (Fig 3-4)。およそ20 km四方において, モザイク状に仔魚が分布しており, 楕円形などの特定の分布形を示さない。Patch 3の追跡1日目のDAH 6は, 追跡2日目にはDAH 7となる。このコホートの追跡日間の水平分布よりも, 同追跡日の異なるコホート, すなわち, 追跡1日目のDAH 6とDAH 8, 追跡日2日目のDAH 7とDAH 9の水平分布のほうに類似している。観測日当日の物理要因や捕食の影響を強く受けて, 詳細な仔魚の水平分布が決定されていると思われる。このようなモザイク状の分布に, バリ

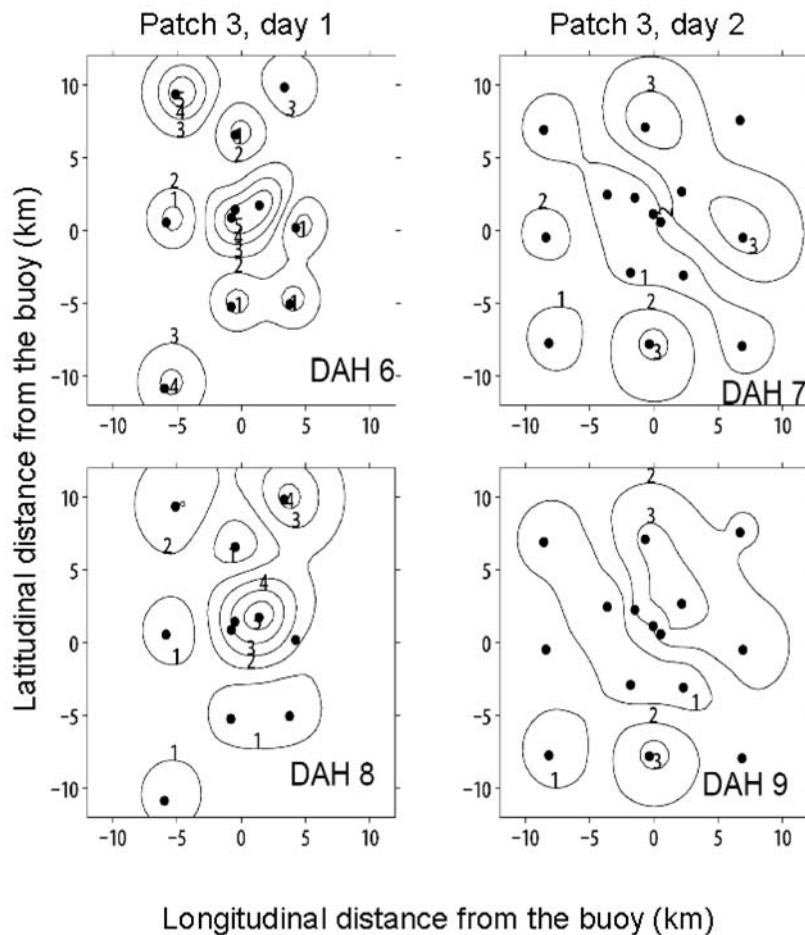


Fig. 3-4. Larval density ( $\ln [\text{density} + 1] \times 1000 \text{ m}^{-3}$ ) distributions of each day after hatch (DAH) of Patch 3 on tracking days 1 (left panels) and 2 (right panels) as derived by ordinary kriging. The origin is the position of the reference buoy, and the  $x$ - and  $y$ -axes are longitudinal and latitudinal distance (km) from the buoy, respectively

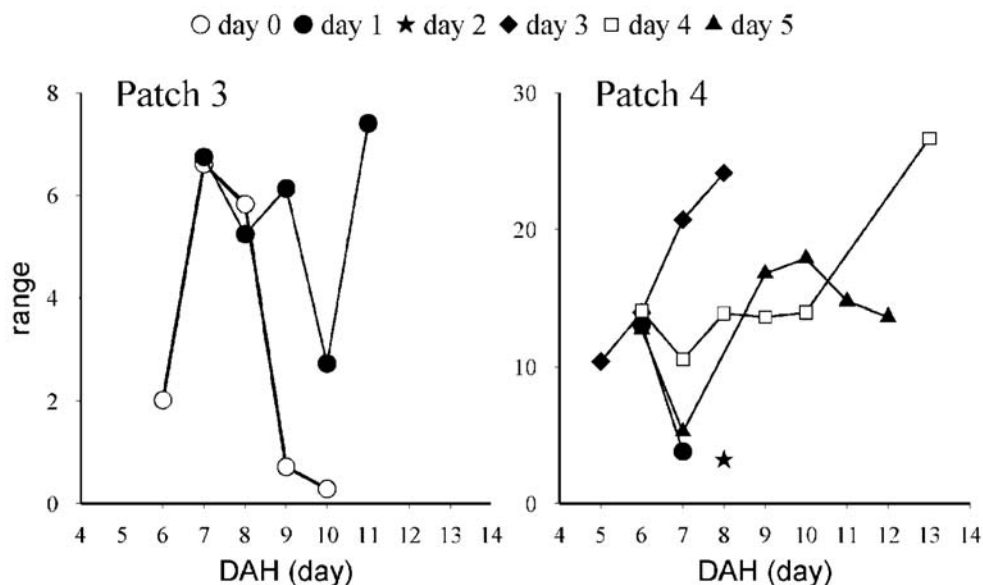


Fig. 3-5. Age-specific values of range of Patches 3 (left panel) and 4 (right panel) for each tracking day. Lag =  $2.0 \pm 1.0$  km. Open circle (tracking day 0), solid circle (day 1), star (day 2), rhombus (day 3), open square (day 4), triangle (day 5). The values of all ages on tracking days 0, 6 and 7 for Patch 4 were omitted because these model variograms did not fit well

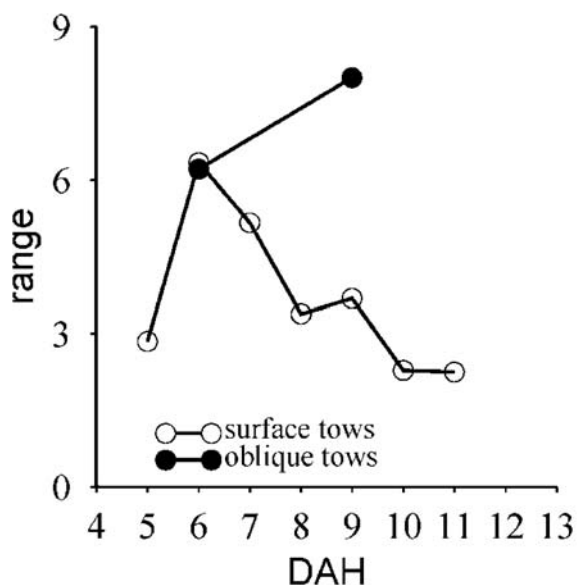
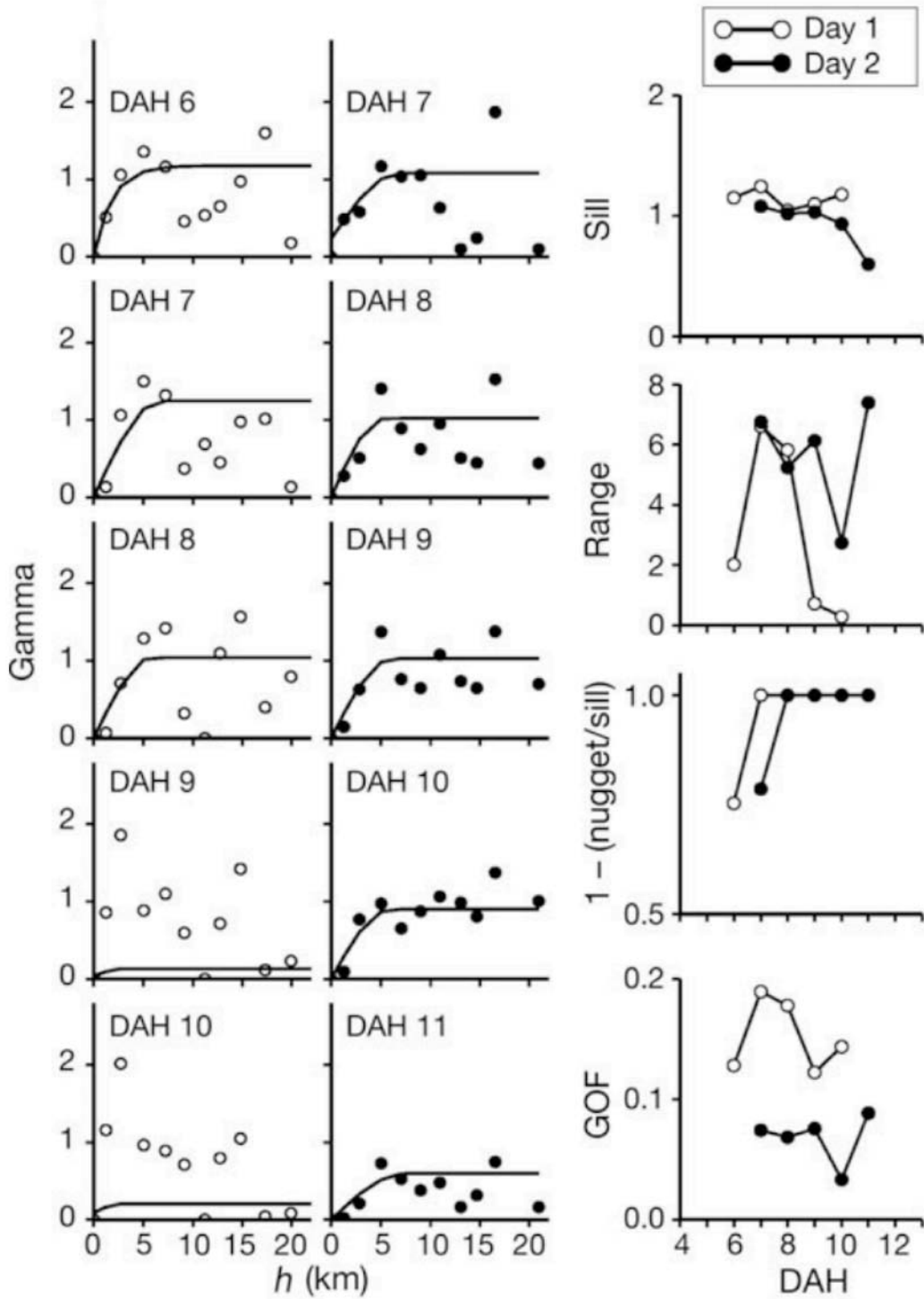


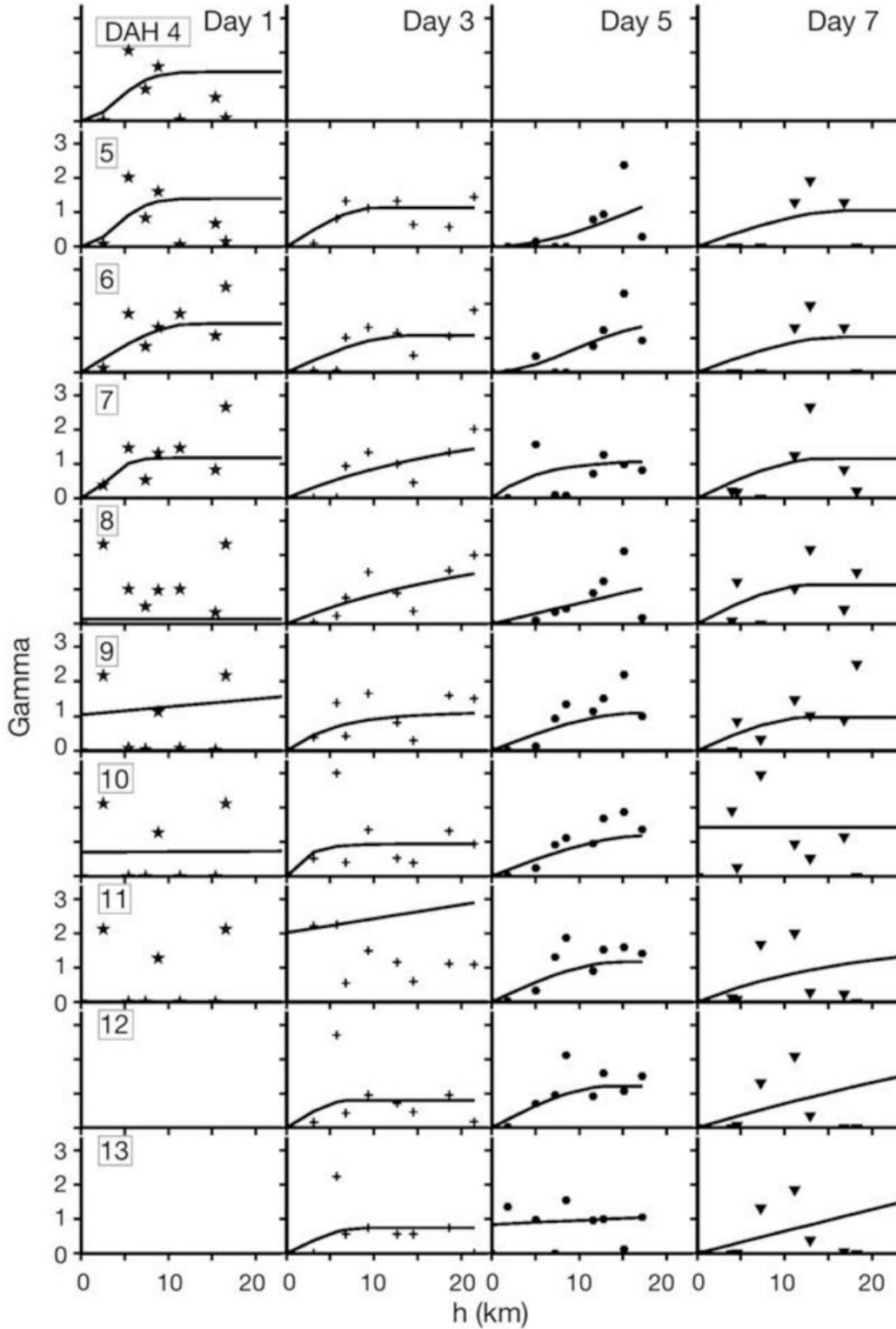
Fig. 3-7. Age-specific values of range of large scale larval observation including Patches 5 and 6. Lag =  $8.0 \pm 4.0$  km for surface tows (open circle),  $15.0 \pm 7.5$  km for oblique tows (solid circle). Each fit used variograms  $< 50$  km (approximately half of maximum  $h$  (distance between a pair of two stations)) for surface tows and all experiment variograms for oblique tows



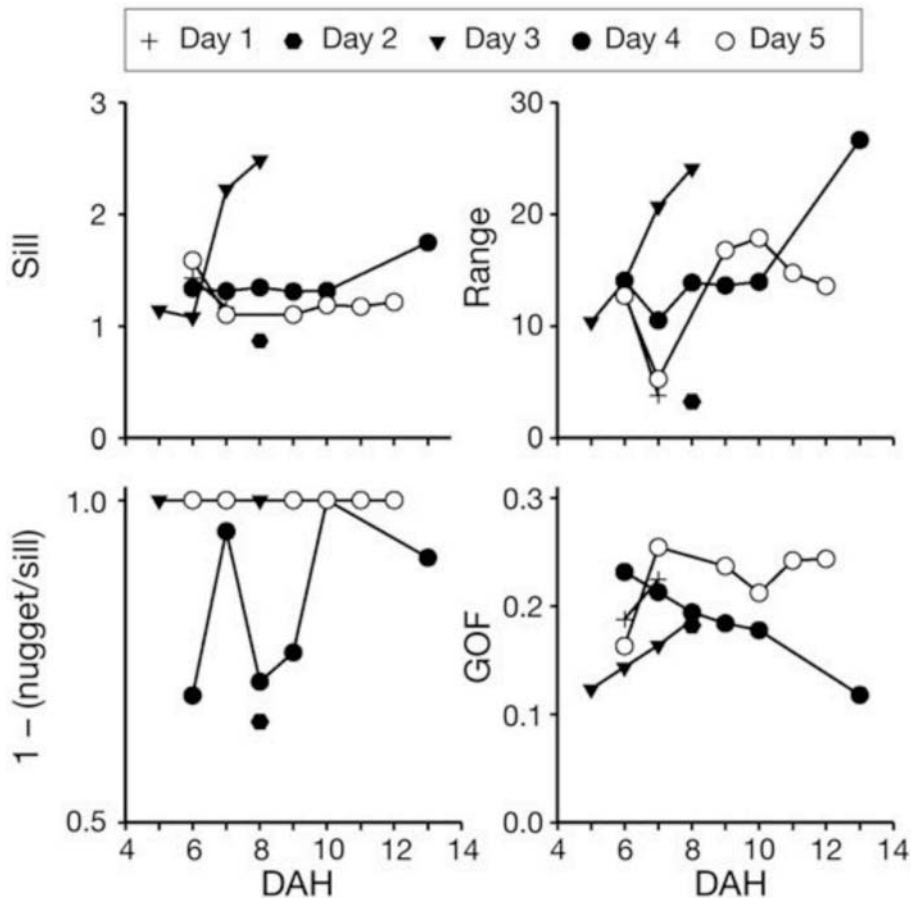
**Appendix 3-3.** Relative (to sample variance) experimental (s: Tracking day 1; d: Tracking day 2) and modeled variograms (-) for each day after hatch (DAH) of Patch 3 on Tracking days 1 (left panels) and 2 (middle panels). Right-hand panels show age-specific values of sill, range, spatial dependence ( $1 - [\text{nugget/sill}]$ ) and goodness-of-fit (GOF) of Patch 3.  $h$ : distance between stations (km). Lag =  $2.0 \pm 1.0$  km. Each fit used all experimental variograms (maximum distance is approximately 22 km)



**Appendix 3-4.** Surface tows. Relative (to sample variance) experimental variograms from Tracking day 0 to 7 (Q: Tracking day 1; +: Tracking day 3; d: Tracking day 5; z: Tracking day 7) and modeled variograms (-) for each day after hatch (DAH) of Patch 4. h: distance between stations (km). Lag =  $2.0 \pm 1.0$  km. Each fit used all experimental variograms (maximum distance distributed from 12 to 25 km)



**Appendix 3-5.** Surface tows. Age-specific values (day after hatch, DAH) of sill, range, spatial dependence ( $1 - [\text{nugget}/\text{sill}]$ ) and goodness-of-fit (GOF) of Patch 4 from Tracking day 1 to 5. The values of all ages on Tracking days 0, 6 and 7 were omitted because these model variograms did not fit well



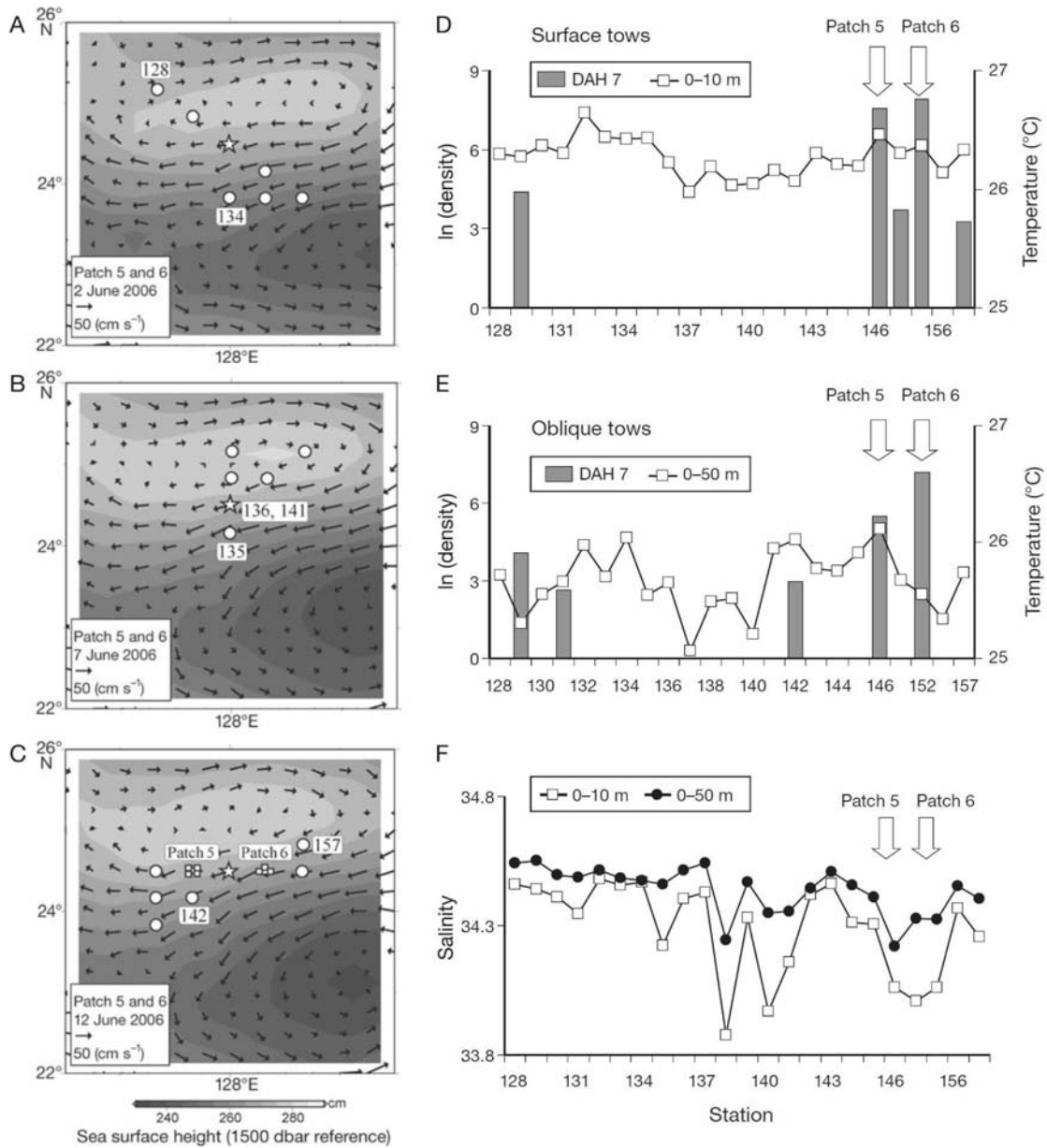
オグラムを用いると、コホートの水平的な大きさ（レンジ）は5.83 kmと推定された（Fig 3-5, Appendix 3-1）。なお、Patch 3と4のDAHごとのフィットの様子、各パラメータ、GOFはAppendix 3-3, 3-4および3-5に示した。また、斜め曳きでは、観測点数が少ないこともあり、良いフィットが得られなかったため、詳しい解析は行わなかった。

#### Large-scaleでのパッチの分布

2006年6月により大きな範囲でのパッチの分布を知る目的で150 km四方におよそ40 kmおきに30の観測点を設けた。観測域の北西部分に高気圧性の中規模性渦（時計回り）が、南東部分に低気圧性の渦（反時計回り）が分布した。これらの渦は、全体的に西へ移動していた。合計7つの観測点からクロマグロ仔魚が出現し、特に仔魚密度の高い観測点が2つの渦の縁辺に分布した。これをPatch 5と6とした（Fig 3-6 A-C）。Patch 5は観測点146で発見され、6から8 DAHの仔

魚で構成され、Patch 6は観測点152でみづかり、5から7 DAHの仔魚が分布した。2つのパッチが発見された観測点では周囲と比較して、流速は速く、塩分は低く、水温は同等であった（Fig 3-6 D-F）。同じような流速、塩分および水温である観測点であっても仔魚は出現せず、これらの3つの環境要因とパッチの分布の関係は明らかではない。

斜め曳きの経験バリオグラムの理論バリオグラムへのモデル化はうまくいかないことが多かった。これは、斜め曳きの観測点数が、表層曳網と比べて、時間的な制約から1日あたり1点程度少ないことが多いためである。いっぽう、表層曳網のサンプルからは、理論バリオグラムのパラメータが8つのコホートで得られた。6コホートが指数型、残る2コホートがガウス型でモデル化された（Appendix 3-6）。レンジは2.2から6.3 kmに分布し（Fig 3-7）、レンジとDAHの間には有意な関係は得られなかった（ANOVA,  $F = 0.36$ ,  $P = 0.852$ , Table 3-1）。観測期間を通して得られた採集

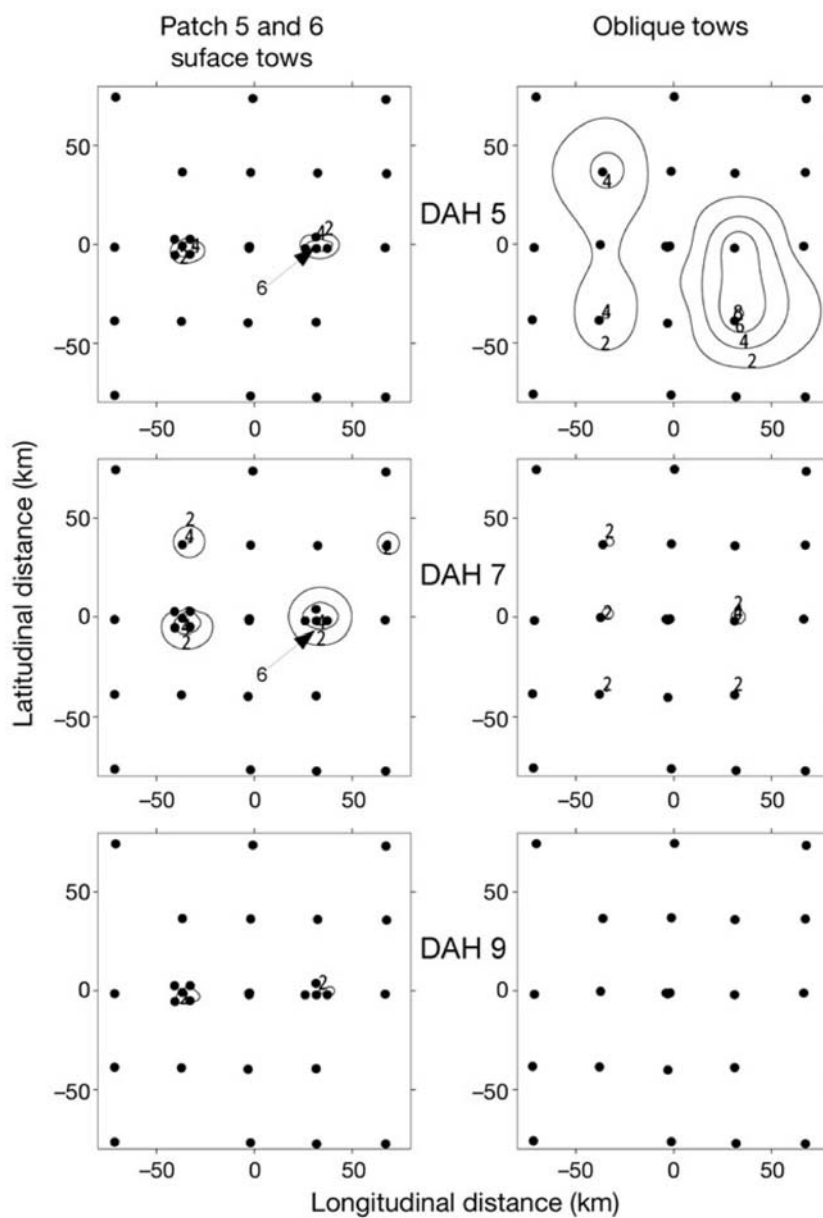


**Fig. 3-6.** Large-scale larval distribution. (A-C) Sea surface height, sea surface currents and stations (open circle, star; station at the center of the schematic observation) in June 2006. Patches 5 and 6 were detected at Stns 146 and 151, respectively. (D, E) Larval density ( $\text{Ln} [\text{density} + 1] \times 1000 \text{ m}^{-3}$ ) and temperature for (D) surface tows, (E) oblique tows, (F) mean salinity



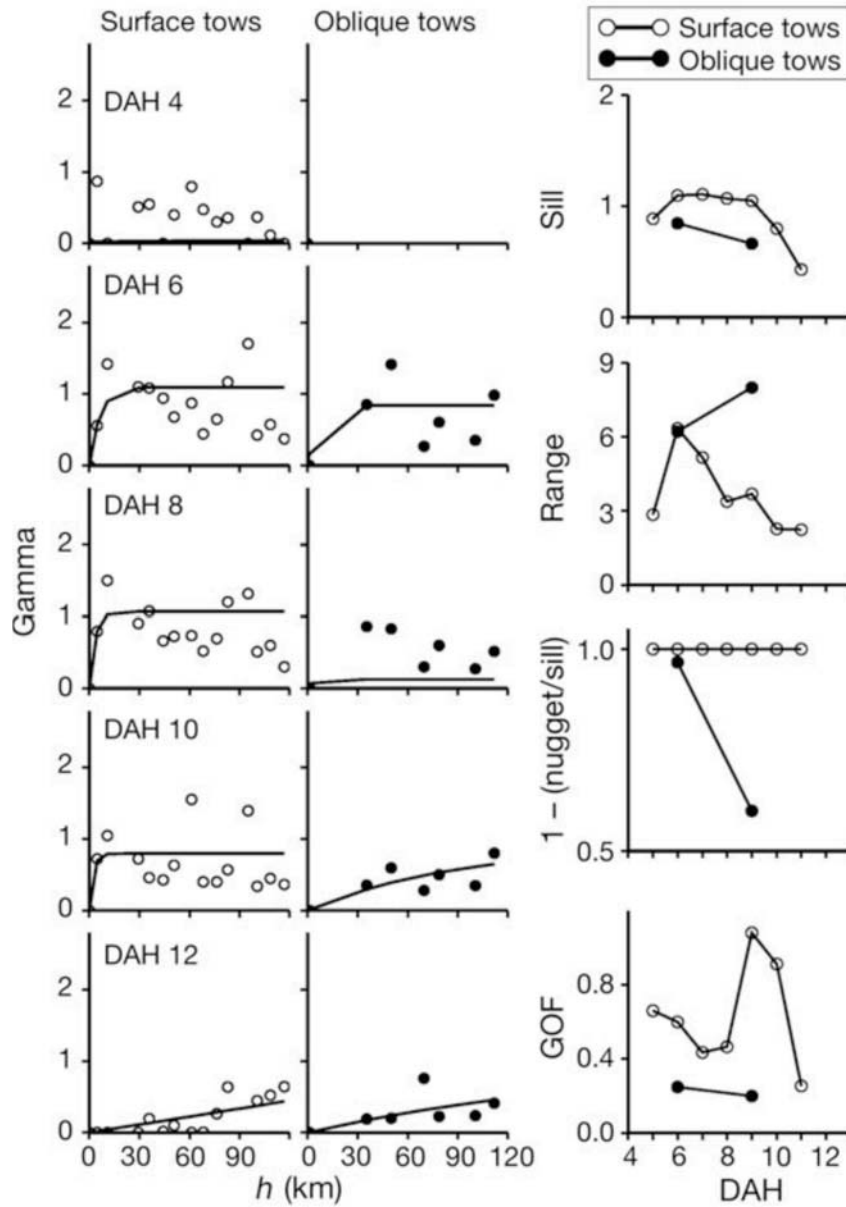
**Appendix 3-6.** Summary of basic statistics and theoretical model arranged by day after hatch (DAH) and towing methods at 30 (surface tows) and 23 (oblique tows) stations in June 2006 including Patches 5 and 6. Zero: percentage of stations where no larvae were collected; Exp: exponential model; Gau: Gaussian model; spatial dependence:  $1 - \text{nugget/sill}$ ; GOF: goodness of fit; \*models used for statistical analysis

DAH	Larval density ( $\ln+1$ )			Zero (%)	Model	Sill	Range (km)	Spatial GOF dependence	
	Mean	Max	CV						
<b>Surface tow</b>									
4	7.1	9.9	3.82	93	Exp	0.50	2735.6	0.95	2.00
5	6.3	9.4	4.08	80	Exp	0.89	2.8	1.00	0.66*
6	5.9	8.5	2.77	67	Exp	1.10	6.3	1.00	0.60*
7	5.6	7.9	2.40	67	Exp	1.11	5.2	1.00	0.43*
8	4.1	6.1	2.27	67	Exp	1.07	3.4	1.00	0.47*
9	1.6	3.9	2.60	73	Exp	1.05	3.7	1.00	1.08
10	0.2	1.3	2.84	87	Exp	0.80	2.3	1.00	0.91*
11	0.1	0.7	2.74	83	Gau	0.43	2.2	1.00	0.25*
12	0.0	0.4	4.88	93					
13	0.0	0.1	5.48	97					
14	0.0	0.0	5.48	97					
15				100					
16	0.0	0.6	5.48	97					
17	0.0	0.6	5.48	97					
18	0.0	0.3	5.48	97					
<b>Oblique tow</b>									
4				100					
5	5.9	8.5	3.27	78	Exp	0.95	44.6	1.00	0.34
6	5.3	7.6	2.81	78	Exp	0.85	6.2	0.97	0.25*
7	4.3	7.2	3.86	78	Exp	0.07	2.1	0.83	0.95
8	2.4	5.2	3.60	78	Exp	0.13	2.1	0.83	0.75
9	0.5	2.3	2.78	78	Gau	0.66	8.0	0.60	0.20*
10	0.1	0.8	3.34	91	Exp	0.92	90.8	1.00	0.13
11	0.0	0.3	3.23	87					
12	0.0	0.5	4.80	96	Exp	1.06	197.9	1.00	0.31
13	0.1	0.4	2.39	83					
14	0.0	0.3	2.40	83					
15	0.0	0.3	2.99	83					
16	0.0	0.1	2.80	87					
17	0.0	0.1	4.80	96					
18	0.0	0.1	4.80	96					



**Fig. 3-8.** Larval density ( $\ln [\text{density} + 1] \times 1000 \text{ m}^{-3}$ ) distributions of each day after hatch (DAH) on observation of 30 (surface tows, left panels) and 23 (oblique tows, right panels) stations in June 2006, including Patches 5 and 6, as derived by ordinary kriging. The origin is the position of Stn 130, which is located in the center of the survey area in June 2006, and the  $x$ - and  $y$ -axes show longitudinal and latitudinal distance from the center position, respectively

**Appendix 3-7.** Relative (to sample variance) experimental variograms of observation of 30 (open circle: surface tows) and 23 (solid circle: oblique tows) stations in June 2006, including Patches 5 and 6.  $h$ : distance between stations (km). Lag =  $8.0 \pm 4.0$  km for surface tows,  $15.0 \pm 7.5$  km for oblique tows. Each fit used variograms <50 km (approximately half of maximum  $h$ ) for surface tows and all experiment variograms for oblique tows



結果から、通常クリギングで等密度線を描いた (Fig 3-8)。表層曳網での結果からは、Patch 5と6は地理的に明瞭に分けられ、Patch 5と6の観測点間距離は65 kmであった。なお、大規模スケールでの空間分布について、表層曳網と斜め曳き別に DAH ごとのフィットの様子、各パラメータ、GOF は Appendix 3-7に示した。

以上から全てのスケールをあわせると、83のコホートが採集され、のべ233日の追跡が行われたので、233のコホートについてレンジが得られるはずである。しかしながら、仔魚密度の低いコホート、観測点の少ない場合などはレンジが得られなかったのは上述したとおりで、最終的に仔魚密度の高いコホートを中心に50のコホートのレンジが得られた (Fig 3-9)。Patch 4のモードが15 km (10 km 以上15 km 未満) のカテゴリにモードがあったが、それ以外のパッチのモードは5 km であった。これらの各スケールで推定されたレンジの平均は7.5 km であった。従って、10 km 四方から30 km 四方 (平均15 km 四方) がコホートの典型的な大きさといえる。

#### 鉛直分布と日周鉛直移動

MOCNESSS による層別採集は2005年6月2日の正午12時から2005年6月4日の午前8時まで、追跡ブイの近傍の10観測点で4時間おきに採集が行われた (Fig 3-10)。なお、表層は2-m リングネットの結果を

用いた。採集時刻 (4時間おき) で採集結果をまとめると、クロマグロ仔魚は20 m より浅い層でのみ採集された。このときの観測の最初 (M13) と最後 (M22) の観測点の sigma-t の鉛直プロファイルからは、混合層の底の水深はおよそ40 m であった。クロマグロ仔魚の食物生物 (*Corycaeus* 属, *Clausocaranus* 属などの小型のコペポータ, コペポータのノープリウス幼生) は表層から100 m 層まで、全ての層で採集されたが、それらとの分布の多寡と仔魚の鉛直分布に明瞭な関係はなかった。

#### 考察

##### 水平分布

Fine-scale (数百 m ~ 1 km) から mid-scale (およそ20 km 四方) で観測したところ、パッチは複数のコホートで構成されていた。中規模スケールでの水平分布は、そのスケールでの海況の影響を受けて、仔魚分布が変動していると考えられ、異なるコホート間の仔魚の水平分布の様相は類似した。これらのことから、およそ20 km 四方のスケールの各所で数日にわたって起きた産卵イベントを起源とする複数のコホートが海況の影響で混合した結果がパッチとして観察されているものと考えられる。同じようにパッチが複数のコホートで構成されている例が、ミナミマグロ仔魚についても報告されている (Davis *et al.* 1990a)。

コホートの水平規模が20 km 四方のスケールになる

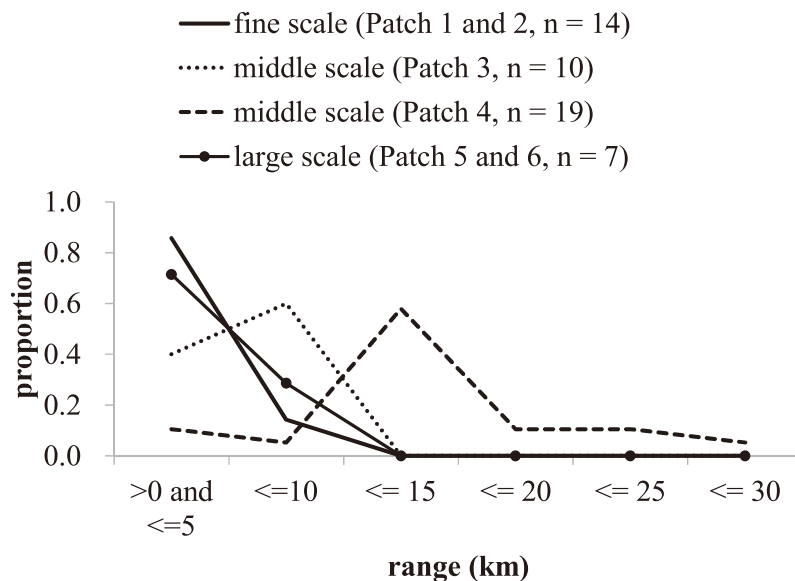
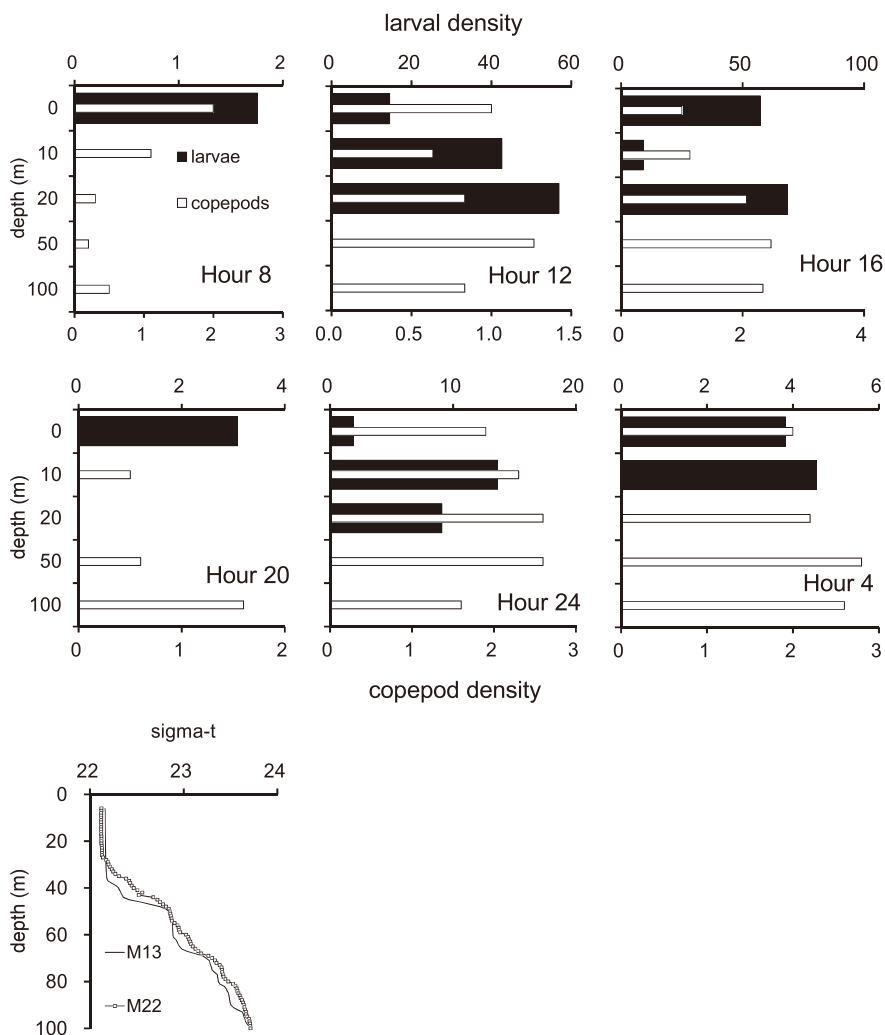


Fig. 3-9. Distribution of estimated range for each cohort. N: number of cohort





**Fig. 3-10.** Vertical larval distribution (black bars;  $\text{ind.} \times 1000 \text{ m}^{-3}$ ) and copepod density (white bars;  $\text{ind. L}^{-1}$ ) of each layer (0, 10, 20, 50 and 100 m depth) for every 4 h of Patch 3 in June 2005. Larval densities are not corrected for net avoidance, net intrusion or sampling time. Vertical profiles of sigma-t of the first (Stn M13) and last (Stn M22) station of the MOCNESS observations

ための何らかの物理的な要因があると思われ、あるいはまた、クロマグロの産卵が20 km 四方の規模で行われることを示しているのかもしれない。いっぽう、Patch 3で観察されたようにある1日の仔魚の水平分布は当日の物理的要因、生物学的要因(捕食)の影響を受けて決定されており、1日ごとに大きく変容するようである。このような状況で、レンジの値が安定的であったとは、同じ物理作用を受けて、同じように水平分布が変化するものの、パッチ全体としてはまとまりを失わないことを示すものであろう。

Patch 4の追跡6日目には、それまで、追跡していた体長6~8 mmとは異なる、体長4~5 mmの仔魚が若干だが新たに出現していることから、長期に追跡し

た場合、mid scaleより離れた位置で産卵されたコホート同士が混合する可能性は否定できない。このような場合は、経験した環境要因が違う可能性が大きくなるので、仔魚の成長と環境要因の関連を論ずるには適当でなくなる。離れた位置での産卵されたコホートの例は、大規模スケールでの調査でみられた2つのパッチ(Patch 5と6)にみられる。この2つのパッチのレンジは2.2から6.3 kmであり、観測点間隔(65 km)より十分小さく、これらのパッチを構成する仔魚のDAHは類似していた(DAH 4から9)ので、この二つのパッチはほぼ同時期に起きた別々の産卵イベントを起源とする仔魚パッチであると考えられる。しかしながら、追跡した7つのパッチにおいては、明瞭に体長組成の

モードを追跡することが出来るので、混合の可能性に留意する必要があるものの、1週間程度では混合の影響は小さいと考えられ、少なくともPatch 4の追跡6日目にしか、そのような混合の証拠はみつからなかった。以上のようなことから、パッチ追跡で得られた仔魚の成長、環境要因の変化は、両者の関係を論ずるには適当であるといえる。

また、Patch 5と6が発見された観測点の水温と塩分は互いに類似していたのであるが、似たような環境要因であってもほかの観測点で仔魚がみられたわけではなかった。また、この二つのパッチは比較的流れの速い場所に分布しており、Patches 1, 3, 4, 7および9も同様に流れの速い場所に分布したが、Patch 2と8はむしろ流れの弱い場所に分布した。それ故に、水温、塩分および流速だけでは仔魚分布を説明するのは難しいであろう。

いくつかのパッチ (Patch 1, 2, 3, 5および6) で、理論バリオグラムが経験バリオグラムによくフィットしたので、クリギングを用いた手法は、仔魚の空間構造を把握するのに適当な手法であるといえる。場合によっては、観測点数が少ないため、この手法で適当な空間構造に関する情報が得られないパッチもあった (Patch 4, 7, 8および9)。少なくとも1日あたり7点以上の観測点を設けないと良いフィットが得られない可能性が高くなる。

受精後、コホートの水平的な空間構造は生物的、物理的要因、例えば捕食者の密度、同じ食物を競合する競争者の密度、食物生物の密度、水温、拡散速度などによって、影響を受ける。観測点間におけるこれらの要因のばらつきが観測点間の仔魚密度のばらつきをもたらす、レンジの縮小につながるだろう。本研究では環境要因のばらつきが小さく (第4章で述べる)、環境要因と仔魚の空間構造との間に明瞭な関係は得られなかったが、その環境要因の変動の小ささが、追跡中の空間構造の安定性をもたらしたといえる。さらにいえば、Patch 4の追跡6日目に、環境要因が大きく変化した。このとき観測点数は多かったが、理論バリオグラムはうまくフィットしなかった。大きな環境要因の変化は空間構造に影響を及ぼすと考えられる。

レンジ以外の理論バリオグラムのパラメータの一つである空間従属性 (spatial dependence; 1 - nugget/sill) は多くの場合、1.0に近い値を示した。これは、ナゲットが0に近い値を示したためである。ナゲットは今回用いた2-m リングネットの曳網距離 (5分曳網で250 m) よりも細かいスケールでの分布のばらつきを示す。ナゲットが多数の場合で0に近い値であることは、仔魚が数 m から10 m のスケールでは集群して

いないことを示すと思われる。

シルやレンジは経験バリオグラムを計算する際の観測点間の単位距離 (lag) の変化に敏感である。この研究では、それぞれのスケールの観測で観測点間距離が異なっていることを反映して、lag が異なっている (小規模でのラグ 0.5 km, 中規模2.0 km, 大規模8と15 km)。追跡ブイに対する観測点の位置は強く結果に影響するが、この位置関係はサンプリング日ごとに首尾一貫していない。それ故に、一般的には、異なる観測スケールで得られたバリオグラムの結果を簡単に比較はできない。たとえそうであっても、推定されたレンジは、中規模スケールのPatch 4でレンジのモードが15 km にあった以外は、ラグの大きさと関わりなく、5 km であった。厳密に言えば、レンジは仔魚密度の相関が高い範囲を示しているもので、必ずしも仔魚の実際の分布範囲を示すものではないが、このレンジの範囲はミナミマグロ仔魚の分布範囲 (5 km から15 km, Davis *et al.* 1990b) と類似した値である。従って、もし環境要因が安定的であるならば、コホートの空間構造は安定的であり、典型的には水平規模で10 km から30 km 四方の範囲に分布し、コホートを構成する仔魚はともに輸送されていると考えられる。コホートの水平規模 (平均15 km 四方) からみると、パッチ発見のためのサンプリング間隔を8から9 km としたのは適当であったと考えられる。

#### 鉛直分布

クロマグロ仔魚は混合層にのみ分布した。強い密度躍層が混合層より下層への分布を妨げた可能性はある。しかしながら、この分布特性は種特異的なものであろう。多くの研究がクロマグロを含むマグロ類仔魚が混合層、それもより表層に近い水深に分布する傾向があることを報告している (Matsumoto 1958, Strasburg 1960, 上柳1969, Davis *et al.* 1990b, Boehlert & Mundy 1994)。日周鉛直移動性については明瞭には認められなかった。ほかのマグロ類仔魚について、日周鉛直移動性の有無についての統一した見解は得られていない。ミナミマグロの産卵海域において、ミナミマグロ仔魚には昼間に表層に移動する日周鉛直移動性があることが示されている (Davis *et al.* 1990b) が、ピンナガについては移動性があるとする報告 (Davis *et al.* 1990b) とないとする報告がある (上柳 1969)。混合層の、それも表層に近い浅い層にのみ分布し、顕著な日周鉛直移動も示さないクロマグロの性質が、数日から1週間のパッチの追跡を可能にした理由の一つである。鉛直的に狭い範囲に分布するので、仔魚は同じようなシアール (水平の流れが異なる層の間で発生

する上下方向の流れ)を受け、拡散が抑えられるだろう。また、流れの環境の一様性が水平的にも安定的な分布を保つことにもなる。

### 黒潮と中規模性渦の役割

複数のコホートで構成されたパッチは中規模性渦に従って輸送されていた。中規模性渦自体は7~10 cm s<sup>-1</sup> (1日およそ6 km から8.6 km)の速度で西へ進み、渦のいくつかは黒潮に合流することが知られている (Ebuchi & Hanawa 2001)。渦にとらえられたパッチはより黒潮にとらえられやすくなるだろう。クロマグロは受精後およそ3ヶ月後には尾叉長30 cmに育って日本近海の曳き縄漁業に加入するが、産卵域である南西諸島と、その1000 km 北方にある加入域とは黒潮によって接続されている (Fig 1-1)。仔魚は南西諸島周辺に広く分布するとともに、黒潮流域にも分布している (Fig 1-3)。いっぽう、これまで稚魚は主として黒潮流域で採集されている (例えば、1997年6月に174個体の稚魚 (mean ± SD = 32.2 ± 3.4 mm SL) が黒潮流域で採集された (辻ら 1999)。これは、間接的であるが、稚魚が、黒潮を日本沿岸への移動の経路としている証拠である。仔魚はもちろん、小さな稚魚も遊泳力は弱いので、西進する中規模性渦と黒潮を利用して、日本沿岸を含む温帯域へ移動しているものと思われる。

### 適切な観測方法

以上の結果、考察から、仔魚パッチをとらえらるるとしたら、7.5 km おきにサンプリングするのが適当である。パッチ全体を観測する必要があれば、30 km 四方程度を観測範囲とするべきである。また、パッチ全体が輸送される可能性が高いので、流況に応じた分布のゆがみを考慮してサンプリングするべきである。また、本研究で用いた空間統計学的手法で仔魚密度の等密度線を描画し、観測海域の仔魚密度を推定するには、一日の観測点は少なくとも7点、もしくはそれ以上が望ましく、ラグを同一とするために観測点間距離は一定とするのが望ましい。

## 第4章 初期成長と生残

海産魚類の初期生活史において、成長の良否が加入変動に深く関わっていると考えられている (Houde 1987)。クロマグロは全生活史を通じて飼育が可能であるため、クロマグロ仔魚期における成長は比較的知見が多いものの、食物環境や水温など環境要因と成長との関連については明らかではない。また、クロマグロ

仔魚期において、常に体サイズが大きいこと、成長速度が高いことが、常に高い生残率につながるかも明らかではない。

本章では第一に仔魚採集の際のネット逃避、逸出の有無と程度を推定し、採集されたクロマグロ仔魚の採集密度の補正を検討する。第二にクロマグロ仔魚期において、体サイズが大きいこと、成長速度が高いことが、高い生残率につながるかを明らかにする。第三に水温、成層強度指数および食物密度と仔魚の成長の回帰分析を行った。

### 試料と方法

#### ネット逃避とネット逸出の補正

真の仔魚数は次の式で推定される (Somerton & Kobayashi 1989)

$$N = \text{Nobs}/Pc \quad (4-1)$$

ここで、N は1回の曳網で得られる真の仔魚密度、Nobs はプランクトンネットで採集された仔魚密度、Pc は採集確率。Pc は次の式で表される。

$$Pc = Pe * Pr \quad (4-2)$$

ここで、Pe はネット入網確率 (net entry probability)、Pr はネット保持確率 (net retention probability)。前者は1-ネット逃避確率 (net avoidance probability)、後者は1-ネット逸出確率 (net extrusion probability) と同値である。

これらの値を求めるには、入網実験 (entry experiment) を行う。この実験では、全ての体長について夜間採集時のネット逃避がないものと仮定 (つまり Pen = 1.0) する。これを式4-1と4-2に代入して昼夜の仔魚の採集比 (Nd/Nn) を求める。

$$N = Nn / (Pen * Prn) = Nn / (1.0 * Prn) \quad (4-3)$$

$$N = Nd / (Ped * Prd) \quad (4-4)$$

$$Nd/Nn = Ped * Prd / Prn \quad (4-5)$$

ここで、Nn は夜間の採集仔魚密度、Pen は夜間のネット入網確率、Prn は夜間のネット保持確率、Nd は昼間の採集仔魚密度、Ped は昼間のネット入網確率、Prd は昼間のネット保持確率である。なお、2番目の添え字は n が夜間 (night)、d が昼間 (daytime) を表している。

これらの確率は体長の関数と考えられるので、次のロジスティック曲線に当てはめた。

$$Ped = 1 - 1 / (1 + a \exp(-bSL)) \quad (4-6)$$

$$Prd = 1 / (1 + c \exp(-dSL)) \quad (4-7)$$

$$Prn = 1 / (1 + e \exp(-fSL)) \quad (4-8)$$

ここで、a から f は推定するパラメータである。

式 (4-5) に式 (4-6) から (4-8) を代入した式で、



実測した体長別の昼夜の採集比にフィットさせる。6つのパラメータ推定をAD model builder (Maunder 2004)を用いて行ったが、適当な推定値を得るために、推定の順番について試行錯誤を行ない、PrdとPrnが類似した値となる制約をおいた。なお、この解析にあたっては、同時同所でサンプルを得る必要があったため、2004年と2005年の調査航海において、ボンゴネット(目合い0.335 mmと0.100 mm)の斜め曳きで得られた個体を用いた。

耳石径、耳石の成長速度の統計解析

ある仔魚1個体からDAHごとに耳石径(μm, OR; otolith radius)と耳石の成長速度(μm day<sup>-1</sup>, GR; growth rate, 1日の耳石輪紋幅)が得られる。このようなデータの取得方法は反復測定と呼ばれる。本研究で用いたORには自己相関性(例えば、若齢時に大きな個体は高齢になっても大きい)が認められた(Appendix 4-1)。成長解析には反復測定において、応答変数に自己相関性が認められる事態を考慮した一般線型モデル(General linear model, Chambers & Miller 1995, Tanaka *et al.* 2006)を用いた。なお、下記的一般線型モデルは全て誤差構造は正規分布N(0, σ<sup>2</sup>)を仮定した。解析にあたっては、SAS software (vers. 9.2, SAS Inst., Inc.)のPROC MIXEDを用いた。

体サイズ選択減耗(小さい個体がより減耗する傾向がある)と成長速度選択減耗(成長の遅い個体がより減耗する傾向がある)の有無を確認するために、同じコホートのより若齢とより高齢の個体の、ある同じ日齢での体長、成長速度を比較し、後者が大きいことを示す。若齢をoriginal, 高齢をsurvivorと称する。本論文では、各追跡について、より前の追跡日で採集された個体をoriginal, より後の追跡日で採集された個

体をsurvivorとして比較した。この比較のために、次の一般線形モデルを用いた。

$$\text{Ln}[\text{OR}[\text{or GR}]] = \mu + \text{DAH} + \text{group} + \text{DAH} * \text{group} + \text{誤差} \quad (4-9)$$

ここでLnは自然対数。groupはoriginalかsurvivorである。誤差構造は正規分布N(0, σ<sup>2</sup>)を仮定した。

パッチ間のORとGRの違いを把握するために、次のモデルを用いた。

$$\text{Ln}[\text{OR}[\text{or GR}]] = \mu + \text{DAH} + \text{patch} + \text{DAH} * \text{patch} + \text{誤差} \quad (4-10)$$

ORおよびGRと環境要因の関係を明らかにするための一般線型モデルは次のとおりである。

$$\text{Ln}[\text{OR}[\text{or GR}]] = \mu + \text{DAH} + \text{水温} + \text{成層強度指数} + \text{食物密度} + \text{誤差} \quad (4-11)$$

ここで、水温(°C)は表層から水深50mまでの平均値、成層強度指数(Jm<sup>-3</sup>), 食物密度(ind. L<sup>-1</sup>), DAH(ふ化後日数, days after hatch)。等分散性を確保するためにORとGRの自然対数で変数変換し、これを応答変数とした。(4-11)式の最終モデル選択は、F値を比較する変数減少法を用いて、P = 0.05の基準で、説明変数を最終モデルに取り入れるかを判断した。これらの解析ではDAHをカテゴリカル変数として扱った。これはAIC(Akaike's Information Criterion, (Akaike 1973)を用いた予備調査で、そのように扱ったほうが、AICが小さくなったためである。(4-11)式の説明変数は、DAHを除いてそれぞれのパッチの追跡日ごとの平均値を与えた。パッチ間、追跡日間の環境要因の比較、ORとGRのパッチ間の比較はTukey's HSD testで行った。同じパッチにおけるoriginalとsurvivorのORとGRの比較はt検定で行った。環境要因は1日の時間差においてORとGRに影響を与えると仮定した。追跡0日目の個体は解析から除外され

Appendix 4-1. Variances (diagonal, shaded), covariances (lower triangle), and Spearman's rank correlations (upp DAH (days after hatch)). Rank correlations are significant at the p < 0.05 level, which were listed in bold face. Otolith radii were transformed to their natural logarithms prior to this analysis

otolith radii	DAH4	DAH5	DAH6	DAH7	DAH8	DAH9	DAH10	DAH11	DAH12	DAH13	DAH14	DAH15	DAH16	DAH17	DAH18	DAH19	DAH20
DAH4	0.0023	<b>0.83</b>	<b>0.72</b>	<b>0.64</b>	<b>0.57</b>	<b>0.47</b>	<b>0.36</b>	<b>0.36</b>	0.19	0.12	0.02	-0.09	0.09	0.00	0.17	0.31	<b>0.94</b>
DAH5	0.0016	0.0016	<b>0.89</b>	<b>0.78</b>	<b>0.70</b>	<b>0.57</b>	<b>0.46</b>	<b>0.42</b>	<b>0.29</b>	<b>0.31</b>	0.27	0.22	0.28	-0.01	0.45	0.50	<b>0.89</b>
DAH6	0.0014	0.0015	0.0016	<b>0.91</b>	<b>0.83</b>	<b>0.70</b>	<b>0.59</b>	<b>0.51</b>	<b>0.33</b>	<b>0.26</b>	<b>0.35</b>	0.28	0.25	0.11	0.38	0.43	0.77
DAH7	0.0013	0.0014	0.0015	0.0016	<b>0.93</b>	<b>0.82</b>	<b>0.70</b>	<b>0.62</b>	<b>0.48</b>	<b>0.45</b>	<b>0.40</b>	0.29	0.44	0.32	0.52	0.52	0.77
DAH8	0.0014	0.0014	0.0016	0.0017	0.0019	<b>0.93</b>	<b>0.81</b>	<b>0.70</b>	<b>0.61</b>	<b>0.60</b>	<b>0.51</b>	0.43	0.48	0.27	0.45	0.38	0.54
DAH9	0.0012	0.0012	0.0014	0.0016	0.0019	0.0020	<b>0.93</b>	<b>0.83</b>	<b>0.76</b>	<b>0.69</b>	0.63	0.53	0.42	0.24	0.24	0.14	0.20
DAH10	0.0009	0.0010	0.0012	0.0014	0.0016	0.0019	0.0020	<b>0.94</b>	<b>0.85</b>	<b>0.75</b>	<b>0.56</b>	0.39	0.21	0.14	-0.05	-0.05	0.14
DAH11	0.0008	0.0008	0.0009	0.0011	0.0012	0.0014	0.0015	0.0016	<b>0.95</b>	<b>0.87</b>	<b>0.71</b>	<b>0.58</b>	0.31	0.11	-0.05	-0.05	0.09
DAH12	0.0004	0.0005	0.0005	0.0007	0.0009	0.0011	0.0013	0.0014	0.0016	<b>0.98</b>	<b>0.90</b>	<b>0.86</b>	0.60	0.39	0.31	0.29	0.43
DAH13	0.0003	0.0004	0.0003	0.0007	0.0008	0.0009	0.0011	0.0014	0.0017	0.0018	<b>0.96</b>	<b>0.91</b>	0.69	0.52	0.50	0.48	0.60
DAH14	0.0000	0.0003	0.0003	0.0004	0.0005	0.0006	0.0006	0.0007	0.0009	0.0010	0.0012	<b>0.97</b>	<b>0.79</b>	<b>0.76</b>	<b>0.79</b>	<b>0.74</b>	0.71
DAH15	-0.0001	0.0003	0.0003	0.0003	0.0004	0.0004	0.0004	0.0006	0.0009	0.0011	0.0013	0.0013	<b>0.93</b>	<b>0.90</b>	<b>0.79</b>	<b>0.74</b>	0.71
DAH16	0.0000	0.0003	0.0003	0.0004	0.0004	0.0003	0.0002	0.0003	0.0004	0.0005	0.0006	0.0007	0.0007	<b>0.96</b>	<b>0.76</b>	<b>0.76</b>	0.77
DAH17	0.0000	0.0002	0.0001	0.0002	0.0002	0.0001	0.0000	0.0001	0.0003	0.0005	0.0006	0.0006	0.0006	0.0006	<b>0.88</b>	<b>0.93</b>	<b>0.89</b>
DAH18	0.0001	0.0005	0.0003	0.0002	0.0002	0.0001	-0.0002	0.0000	0.0003	0.0005	0.0007	0.0008	0.0008	0.0008	0.0009	<b>0.95</b>	<b>0.89</b>
DAH19	0.0001	0.0004	0.0002	0.0000	0.0001	0.0000	-0.0002	-0.0001	0.0002	0.0005	0.0007	0.0008	0.0008	0.0008	0.0009	0.0010	<b>0.00</b>
DAH20	0.0005	0.0005	0.0003	0.0002	0.0002	0.0000	-0.0001	0.0001	0.0002	0.0003	0.0003	0.0004	0.0004	0.0004	0.0005	0.0005	0.0004



るため耳石輪紋を測定した1042個体中779個体について解析を行った。追跡日数が2日以下の場合が多く、比較できるパッチが少なくなってしまうため、これ以外の時間差については考慮しなかった。なお、Patch 7の追跡1日目の食物密度が得られなかったために、Patch 7の追跡2日目の個体も解析から除外した。

成層強度指数 (STP; stratification parameter) は水柱の鉛直的な海水密度を一様にするのに必要なエネルギーと定義され (Simpson *et al.* 1979, Lee *et al.* 2005, Allain *et al.* 2007), 大きいほど水柱がより成層していることになる。鉛直的な海水密度は、CTD 観測により得られた表層から水深100 mまでの1 mおきのデータを用いて、既存のフォートランプログラムを用いて計算した。

$$STP = \frac{1}{H} \int_{-H}^0 (\bar{\rho} - \rho_z) * g * z \, dz$$

$$\bar{\rho} = \frac{1}{H} \int_{-H}^0 (\rho_z) dz$$

ここで、H は水深 (m),  $\rho_z$  は水深 z (m) での海水密度, g は重力加速度 ( $\text{ms}^{-2}$ )。

## 結果

### ネット逃避とネット逸出

昼夜での体長組成を比較すると、一部 (SL 3.6から4.2 mm) の体長を除いて、昼間のほうが有意により大きな個体を採集していた (Fig 4-1, Kolmogorov-Smirnov test,  $P < 0.0001$ )。ボンゴネットの目合い別

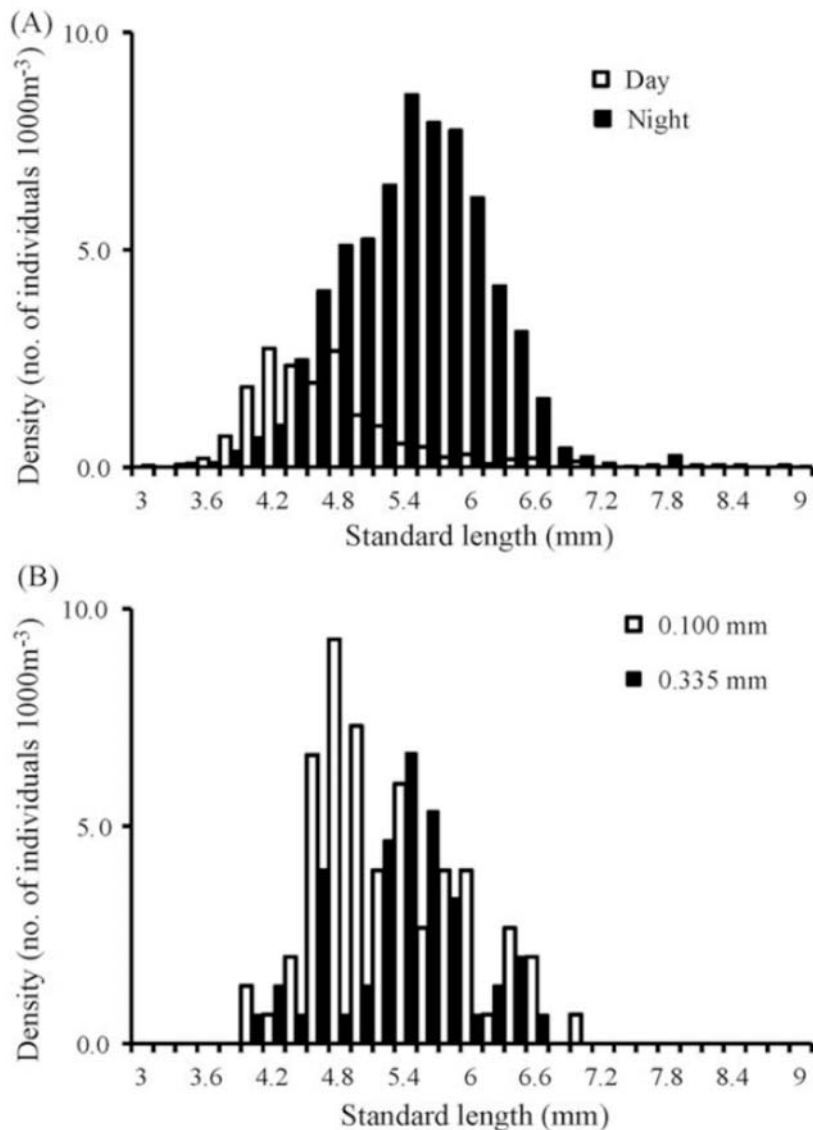


Fig. 4-1. Differences of standard length frequencies of (A) sampling time (day and night) collected by the 2-m ring net and (B) mesh aperture (0.335mm and 0.100 mm) using the 70 cm bongo net

(0.100 mmと0.335 mm)の体長組成を比較すると、ほぼ同一の体長組成を示したが、小さな目合いのネットで採集された個体のほうが有意に小型であった(KS-test,  $P = 0.03$ )。

実際の昼夜の採集比 ( $N_d/N_n$ , Fig 4-2 A) をもとに、SL 3.4から7.0 mmの採集確率の推定を行った。ただし、SL 3.6~4.2 mmでは昼夜の採集比が1.0を超えるので、これは除外し、7.0 mmのカテゴリにあっては昼夜の採集比が0.57と高く、予測値と大きく異なるので、これも解析から除外した。ネット入網確率 ( $P_{ed}$ ) はSL 3.0 mmで1.0であったが、4.8 mmでは0.53と急

激に低下し、SL 6.0 mmでわずか0.01となった (Fig 4-2 B)。いっぽう、昼夜のネット保持確率 ( $Pr_d$ ,  $Pr_n$ ) は、ともにSL 3.0 mmでは0、SL 6.8 mmでは1.0と推定された (Fig 4-2 B)。実測した昼夜の採集比に対して、モデルはよくフィットした (Fig 4-2A)。パラメータ  $c$  (昼間のネット保持確率  $Pr_d$  を構成する) 以外のパラメータは分散が小さいので、妥当な推定値であると考えられる (Table 4-1)。これにより昼間の採集確率は、すべての体長カテゴリにおいて低い値であると分かった。また、夜間の採集確率はSL 4.2 mmで0.01、5.4 mmで0.57、6.6 mmではほぼ1.0であった

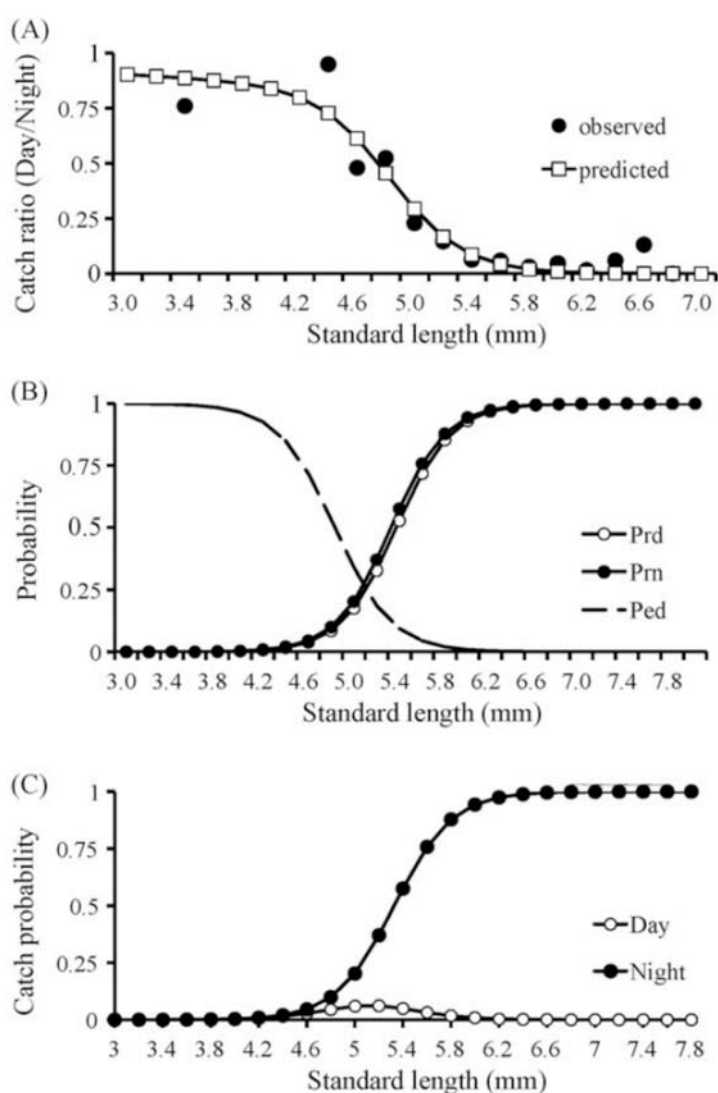


Fig. 4-2. (A) Observed and estimated value of catch ratio (day/night), (B) estimated value of  $Pr_d$  (the probability of net retention during the day),  $Pr_n$  (the probability of net retention at night) and  $P_{ed}$  (the probability of net entry during the day), and (C) catch probabilities of day and night by 0.2mm length intervals

**Table 4-1.** Estimation of parameters for  $Ped = 1 - [1 / (1 + a \exp(-bSL))]$ ,  $Prd = 1 / (1 + c \exp(-dSL))$ , and  $Prn = 1 / (1 + e \exp(-fSL))$ .  $Ped$  is probability of net entry during the day,  $Prd$  is probability of net retention during the day, and  $Prn$  is probability of net retention at night. SL is larval standard length (mm)

parameter	estimate	s.e.	CV
a	$4.48 \times 10^9$	$5.02 \times 10^7$	0.01
b	4.14	0.68	0.16
c	$2.49 \times 10^9$	$6.07 \times 10^8$	2.44
d	4.00	0.06	0.02
e	$4.55 \times 10^9$	$1.06 \times 10^8$	0.02
f	4.17	0.65	0.16

**Table 4-2.** Catch probabilities of day and night by 0.2 mm length intervals

SL (mm)	Night	Day	Day/Night
3.0	0.00	0.00	0.83
3.2	0.00	0.00	0.86
3.4	0.00	0.00	0.88
3.6	0.00	0.00	0.88
3.8	0.00	0.00	0.86
4.0	0.00	0.00	0.84
4.2	0.01	0.01	0.80
4.4	0.02	0.01	0.73
4.6	0.05	0.03	0.61
4.8	0.10	0.05	0.46
5.0	0.20	0.06	0.29
5.2	0.37	0.06	0.17
5.4	0.58	0.05	0.09
5.6	0.76	0.03	0.04
5.8	0.88	0.02	0.02
6.0	0.94	0.01	0.01
6.2	0.97	0.00	0.00
6.4	0.99	0.00	0.00
6.6	1.00	0.00	0.00
6.8	1.00	0.00	0.00
7.0	1.00	0.00	0.00
7.2	1.00	0.00	0.00
7.4	1.00	0.00	0.00
7.6	1.00	0.00	0.00
7.8	1.00	0.00	0.00
8.0	1.00	0.00	0.00

(Table 4-2, Fig 4-2 C)。この採集確率は、夜間に SL 4.2 mm の仔魚が 1 個体採集されれば、実際は 100 個体が存在することを示している。昼夜の採集比は SL 3.8 mm で 0.89 を示した後、急減し、SL 5.0 mm で 0.29、SL 6.0 mm 以降はほぼ 0 であった。

#### 追跡中の環境要因の変動

水温、成層強度指数および食物量はそれぞれの追跡中に一部を除いて有意に変化しなかった (Tukey's HSD test,  $P > 0.05$ )。一部とは、Patch 4 の最後の 2 日間で、水温と成層強度指数が前日までと比べて有意に変化したこと、Patch 8 の最後の 1 日がそれまでより餌密度が高い点などである (Fig 4-3)。パッチ間で比較すると、水温についてはパッチ間には有意差があり、特に Patch 2 の水温は有意に低く、Patch 8 の水温は有意に高かった (Table 4-3, Appendix 4-2, Tukey's HSD test,  $P < 0.05$ )。成層強度指数は Patch 1 から 3 が高い値を示し、残りのパッチは低い値を示した。Patch 8 の食物密度は Patch 2 を除く全てのパッチよりも有意に高い値を示した。いっぽう、Patch 3 では Patch 1 を除いてほかのパッチよりも有意に低い食物密度であった。要約すると、Patch 2 はもっとも高水温、もっとも高い食物密度を示し、仔魚の成長に有利な環境であったと考えられる。いっぽう Patch 2 はもっとも低水温、Patch 3 はもっとも食物密度が低く、仔魚の成長には不利な環境であったと考えられる。

環境要因間の相関分析を 144 の観測点について行ったところ、食物密度と STP の間には有意な弱い負の相関が得られた (Spearman's correlation coefficient,  $r = -0.2428$ )。また、水温と STP の間には有意な弱い正の相関が得られた ( $r = 0.2439$ )。水温と食物密度の間には有意な相関は得られなかった。

#### 大きな体サイズと速い成長速度

DAH7 以降ではより大きな仔魚、よりはやく成長する仔魚が高い生残率を示すと思われた。7 つの全てのパッチの耳石微細輪紋のデータをプールして解析すると、original と survivor の OR と GR には有意な違いがあった (Table 4-4; group  $\times$  DAH, OR;  $F_{(7, 710)} = 7.920$ ,  $P < 0.0001$ , GR;  $F_{(7, 863)} = 6.950$ ,  $P < 0.0001$ )。従って同じ DAH でより大きな仔魚、より成長速度の速い仔魚は生残しやすいといえる。

それぞれのパッチでの主要なコホートについて、original と survivor の OR と GR の比較をそれぞれ Fig 4-4 と Fig 4-5 に示した。Patch 9 の OR では、DAH 9 では original と survivor のあいだに大きな違いはみられないが、DAH10 と DAH11 では survivor の方が大き

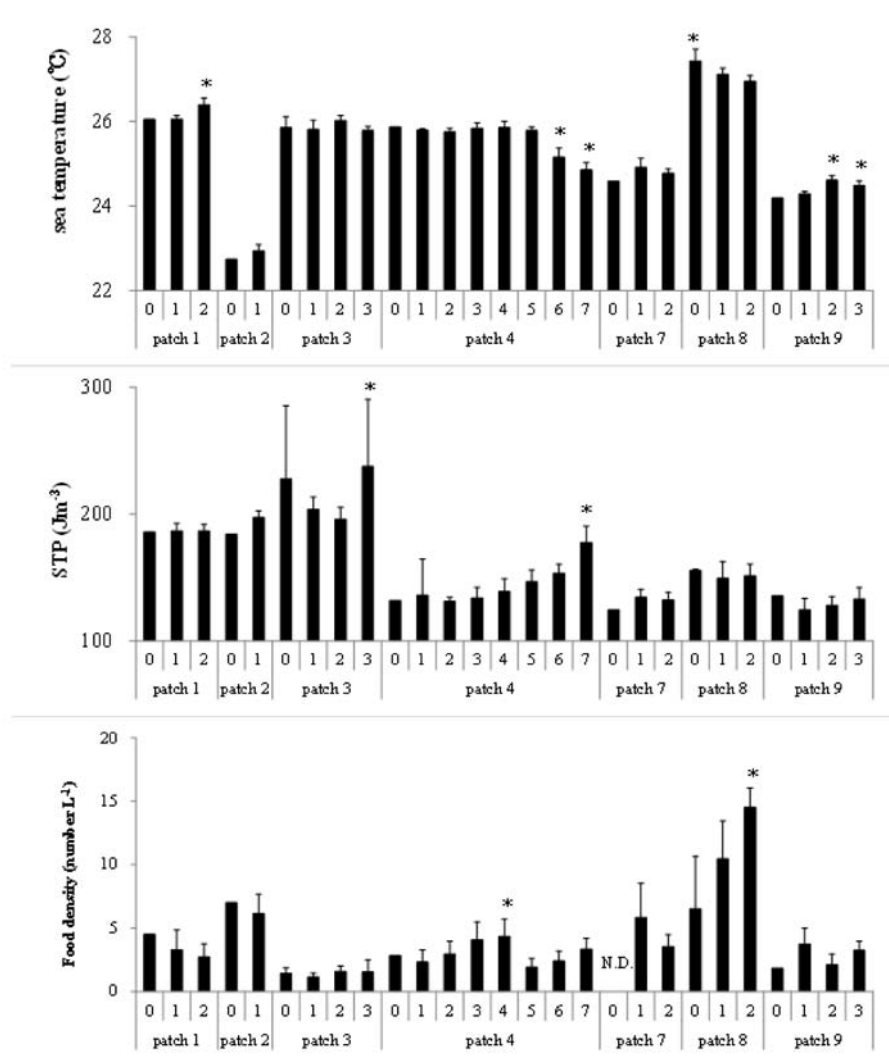


Fig. 4-3. Daily changes of mean [ $+2SE$ ] of sea temperature ( $^{\circ}C$ ; upper panel), STP stratification parameter ( $J m^{-3}$ ; middle panel) and food density (density of copepods and copepod nauplii ( $number L^{-1}$ ); lower panel) during each tracking. The indicated asterisk shows significant (Tukey HSD test,  $P < 0.05$ ) higher value compared with other tracking days of each tracking

Table 4-3. Average value ( $2 \times SE$ ) of sea temperature ( $^{\circ}C$ ), STP (stratification parameter,  $J m^{-3}$ ), food density ( $number L^{-1}$  of small copepods and copepod nauplii) and larval density for each tracking day

Patch	sea temperature	STP ( $J m^{-3}$ )	food density ( $number L^{-1}$ )
1	26.2 (0.12)	187 (3.58)	3.10 (0.87)
2	22.9 (0.13)	196 (5.62)	6.25 (1.34)
3	25.9 (0.10)	206 (9.83)	1.42 (0.26)
4	25.6 (0.12)	145 (6.14)	3.08 (0.45)
7	24.8 (0.12)	133 (4.06)	4.68 (1.56)
8	27.1 (0.13)	151 (6.37)	11.5 (2.24)
9	24.4 (0.09)	129 (4.60)	2.93 (0.65)



**Appendix 4-2.** Results of multiple comparison for environmental conditions among patch. temp: sea temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ), STP:stratification parameter ( $\text{J m}^{-3}$ ), food: density of copepods and copepodnauplii ( $\text{number L}^{-1}$ ).

nauplii ( $\text{number L}^{-1}$ ).						
temp	patch 1	patch 2	patch 3	patch 4	patch 7	patch 8
patch 2	0.0001					
patch 3	0.0428	0.0001				
patch 4	0.0001	0.0001	0.0002			
patch 7	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001		
patch 8	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	
patch 9	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0236	0.0001

STP	patch 1	patch 2	patch 3	patch 4	patch 7	patch 8
patch 2	0.9544					
patch 3	0.1178	0.9530				
patch 4	0.0001	0.0001	0.0001			
patch 7	0.0001	0.0001	0.0001	0.2669		
patch 8	0.0001	0.0001	0.0001	0.8238	0.0712	
patch 9	0.0001	0.0001	0.0001	0.0044	0.9857	0.0021

food	patch 1	patch 2	patch 3	patch 4	patch 7	patch 8
patch 2	0.0064					
patch 3	0.0001	0.0001				
patch 4	1.0000	0.0008	0.0001			
patch 7	0.3191	0.7342	0.0001	0.1327		
patch 8	0.0001	0.1182	0.0001	0.0001	0.0003	
patch 9	0.9999	0.0021	0.0001	1.0000	0.1740	0.0001

**Table 4-4.** Effects of group (original and survivor) of each tacking experiment on OR (otolith radius) and GR (otolith daily increment rate). Numdf is the numerator degrees of freedom for F. Dendf is the denominator degrees of freedom for F. Group and DAH (days after hatch) are treated as a categorical variable.

dependent variable	explanatory variable	numdf	dendf	F	p
OR	DAH	7	718	1152	<.0001
	group	1	704	11.60	0.0007
	group*DAH	7	710	7.920	<.0001
GR	DAH	7	857	128.77	<.0001
	group	1	887	15.50	<.0001
	group*DAH	7	863	6.950	<.0001

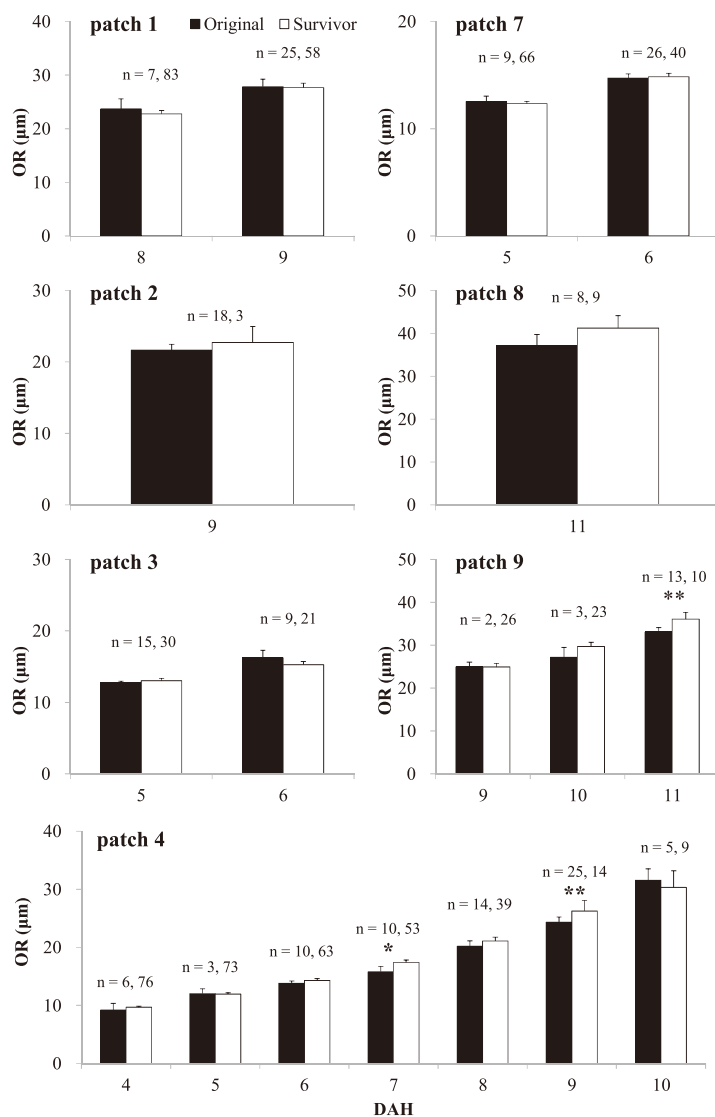


Fig. 4-4. Mean [ $+2SE$ ] of OR (otolith radius;  $\mu\text{m}$ ) of larvae in each patch by DAH and by tracking day for dominant cohort of each patch. Significant differences of OR at the same DAH between original and survivor are identified with asterisks (\*;  $P < 0.05$ , \*\*;  $P < 0.01$ , \*\*\*;  $P < 0.001$ ). Numbers of specimen are shown in each panel. The tracking day is the day on which the larva was collected of each tracking session. The original larvae are specimen collected on earlier tracking days in the same cohort, and the survivor larvae are specimen collected on later tracking days in the same cohort.

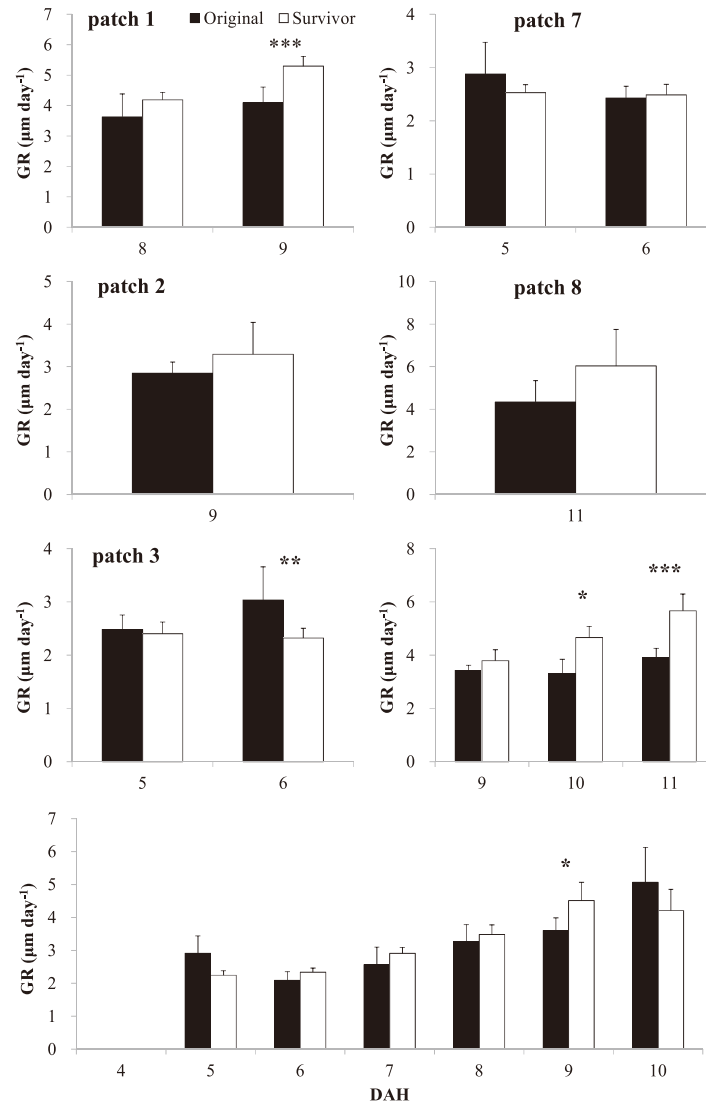


Fig. 4-5. Mean [+2SE] of GR (otolith increment width;  $\mu\text{m day}^{-1}$ ) of larvae in each patch by DAH and by tracking day for dominant cohort of each patch. Significant differences of GR at the same DAH between original and survivor are identified with asterisks (\*;  $P < 0.05$ , \*\*;  $P < 0.01$ , \*\*\*;  $P < 0.001$ ). Numbers of specimen are same in Figure 3. The tracking day is the day on which the larva was collected of each tracking session. The original larvae are specimen collected on earlier tracking days in the same cohort, and the survivor larvae are specimen collected on later tracking days in the same cohort.

く、DAH11での違いは有意であった ( $t = -3.29$ ,  $P < 0.01$ )。GRの比較はもっと明瞭な結果を示し、DAH10以降、有意な違いを示した。これらのoriginalとsurvivorのORとGRの比較数はそれぞれ18と17である。この比較のうち、survivorがより大きな値を示した比較数の割合は、それぞれ72% (13/18), 71% (12/17)であった。ORとGRの比較をあわせて、より若齢

(DAH 4-6) とより高齢 (DAH 7-11) で区別すると、survivorがより大きな値 (ORとGR) を示した比較数の割合は、より若齢で54% (7/13), より高齢で82% (18/22)であった。とくにGRについては、DAH 7以降にsurvivorが小さい値を示したのはPatch 4のDAH 10のみであった。これらのことから、必ずしも有意な違いが得られたわけではなかったが、survivor

は original に比べて、その OR はより大きく、GR はより速い傾向がみられた。

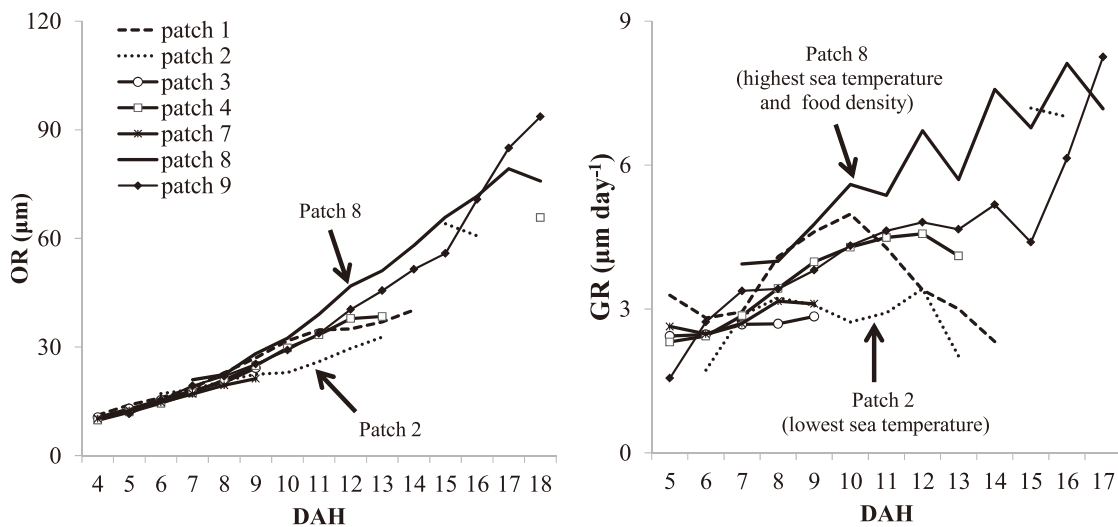
Original と survivor をパッチ間で比較すると、複雑な結果が得られた。同じ DAH で比較して、あるパッチの survivor の OR は必ずしも、別のパッチの original よりも大きいわけではなかった。たとえば、Patch 9 の DAH11 の survivor の OR は  $36.1 \mu\text{m}$  であったが、Patch 8 の同じ DAH の original の OR は  $37.1 \mu\text{m}$  であった。このような original と survivor がパッチ間で逆転する現象は GR についてもみられた。たとえば、patch1 と 2 の DAH9 である。

#### OR および GR と環境要因の関係

それぞれの DAH におけるパッチ間の OR と GR には有意な違いがみられた (Table 4-5, Fig 4-6; patch\*DAH, OR;  $F_{(49, 1939)} = 3.350$ ,  $P < 0.0001$ , GR;  $F_{(44, 2069)} = 2.610$ ,  $P < 0.0001$ )。もっとも水温が低い Patch 2 の DAH 9 の OR と GR は Patch 1, 4, 8 および 9 よりも有意に小さく、また遅かった。もっとも水温が高く、食物密度も高い Patch 8 の主要なコホートである DAH 11 における OR は比較可能なほかの全てのパッチ (Patch 1, 2, 4 および 9) よりも有意に大きかった。このときの GR は Patch 2 の GR より有意に大きかった (Tukey's HSD test,  $P < 0.05$ )。これらのことから、OR と GR の違いは、パッチ間の環境要因

**Table 4-5.** Difference of OR (otolith radius) and GR (otolith daily increment rate) among patch. Numdf is the numerator degrees of freedom for F. Dendf is the denominator degrees of freedom for F. DAH (days after hatch) is treated as categorical variable.

dependent variable	explanatory variable	numdf	dendf	F	p
OR	DAH	14	1949	733	<.0001
	patch	6	1654	13.23	<.0001
	patch*DAH	49	1939	3.350	<.0001
GR	DAH	12	2201	10.49	<.0001
	patch	6	1895	6.27	<.0001
	patch*DAH	44	2069	2.610	<.0001



**Fig. 4-6.** Comparison of OR (upper; otolith radius;  $\mu\text{m}$ ) and GR (lower; daily otolith increment width;  $\mu\text{m day}^{-1}$ ) among the patches



の有意な違い (Table 4-3) を反映していると考えられる。

水温と食物密度は、OR と GR に対して有意な正の影響を示した。STP は OR でのみ有意な正の影響を示した (Table 4-6)。各説明変数の係数は Appendix 4-3 に示した。これによりある水温、STP、餌密度を与えれば、具体的な OR、GR を日齢ごとに計算出来る。たとえば、Patch 2 の環境要因 (水温 22.9 °C、STP 196 Jm<sup>-3</sup>、食物密度 6.25 number L<sup>-1</sup>) では DAH 7 での Ln (OR) は 2.833 (= 3.443 + 0.0387\*22.9 + 0.0006640\*196 + 0.009237\*6.25 - 1.618) と求められる。なお、Ln (OR) は自然対数で変換した OR である。この値は標準体長 (SL) では 4.5 mm である。これは、標準体長 - 耳石径関係式 (SL = 2.658 \* Ln (OR) - 3.058, R<sup>2</sup> = 0.881, n = 1042) を用いて変換した。

## 考察

### 仔魚密度の補正の必要性

昼夜の体長組成の明瞭な違いは、ネット逃避が起きていることを示している。また、プランクトンネットの目合いによる体長組成の違いも有意な違いであったので、ネット逸出も起きていると考えられる。ネット逸出は網目を抜けるという意味だが、0.335 mm の目合いを体長 4 mm の仔魚が抜けるとは考えにくいので、実際には、網目と魚体の接触で魚体の破壊によっ

て小型の仔魚が得にくいのかもかもしれない。これらのことから、仔魚採集密度はネット逃避とネット逸出を考慮して補正する必要があると結論づけられる。本論文で用いた仔魚密度は特に断らない限り、ネット逃避とネット逸出を補正した仔魚密度である。

ミナミマグロ仔魚の昼夜採集比は 0.27 と報告されており (Davis *et al.* 1991)、本研究で得られた昼夜採集比の平均値 0.32 と類似している。Somerton & Kobayashi (1989) は入網試験において、異なるパッチからサンプルを得た場合は、昼夜採集比、体長別の採集確率の推定の信頼性が下がることを指摘しているが、本研究ではパッチの追跡は成功したと考えられるので、この解析を行うのに適当なサンプルであったといえる。

また、昼夜の採集比の実測値と、モデルの推定値は良く一致した。これらの点から、得られた採集確率は信用できると考えられる。しかしながら、昼間の入網確率 (Ped) が体長の増加とともに急激に下がる結果をみると、夜間の入網確率 (Pen) を、どの体長カテゴリでも 1.0 とした仮定は成立していないかもしれない。もし、夜間にネット逃避が起きていれば、体長の小さな個体よりも体長の大きな個体の密度をより過小評価する点には留意する必要がある。

### OR および GR と環境要因の関係

環境要因はパッチ間で大きくばらついた。2つの

**Table 4-6.** Growth models. Effects of explanatory variables on OR (otolith radius) and GR (otolith daily increment rate). Numdf is the numerator degrees of freedom for F. Dendf is the denominator degrees of freedom for F. DAH (days after hatch) is treated as categorical variable. In order to assess the effect of track\_day is the collected day of each tracking.

dependent variable	explanatory variable	numdf	dendf	F	p	partial regression coefficient
OR	DAH	16	1659	2428	<.0001	
	temp	1	776	47.60	<.0001	0.03587
	STP	1	776	19.98	<.0001	0.0006640
	food	1	776	11.66	0.0007	0.009237
GR (initial model)	DAH	15	1382	77.52	<.0001	
	temp	1	744	27.40	<.0001	
	STP	1	744	2.220	0.1366	
	food	1	744	6.150	0.0134	
GR (final model)	DAH	15	1382	82.01	<.0001	
	temp	1	745	37.11	<.0001	0.06886
	food	1	745	4.800	0.02880	0.01295

**Appendix 4-3.** Estimate coefficient of each variable for natural log transformed OR (otolithradius) growth model (upper), and natural log transformed GR (growth rate of otolithincrement) growth model (lower) for Pacific bluefin tuna larvae. DAH (days after hatch) is treated as categorical variable; temp: sea temperature (°C); food: density of copepods and copepod nauplii (number L<sup>-1</sup>); STP: stratification parameter (J m<sup>-3</sup>). Using these estimates of coefficient we can estimate natural log transformed (Ln) GR and OR for each DAH. Under a circumstance environmental condition (e.g. for patch 2, temperature: 22.9 °C, STP: 196(Jm<sup>-3</sup>) and food density: 6.25 (number L<sup>-1</sup>)) which resulted in the mean Ln (OR) for DAH 7 is 2.833 (=3.443 + 0.03587\*22.9 + 0.0006640\*196 + 0.009237\*6.25 - 1.618), which is converted in SL 4.5 mm according to the SL-OR relationship (SL = 2.658 \* Ln (OR) - 3.058 (r<sup>2</sup> = 0.881, n = 1042)).

OR

Effect	DAH	Estimate	StdErr	DF	tValue	Probt
Intercept		3.443	0.1399	776	24.61	<0.0001
temp		0.03587	0.00520	776	6.900	<0.0001
STP		0.0006640	0.0001490	776	4.470	<0.0001
DAH	4	-2.197	0.03664	1659	-59.96	<0.0001
DAH	5	-1.980	0.03661	1659	-54.08	<0.0001
DAH	6	-1.794	0.03659	1659	-49.03	<0.0001
DAH	7	-1.618	0.03658	1659	-44.23	<0.0001
DAH	8	-1.440	0.03659	1659	-39.36	<0.0001
DAH	9	-1.257	0.03661	1659	-34.34	<0.0001
DAH	10	-1.088	0.03664	1659	-29.70	<0.0001
DAH	11	-0.9457	0.03672	1659	-25.75	<0.0001
DAH	12	-0.8135	0.03692	1659	-22.03	<0.0001
DAH	13	-0.7116	0.03739	1659	-19.03	<0.0001
DAH	14	-0.5787	0.03813	1659	-15.18	<0.0001
DAH	15	-0.4676	0.03872	1659	-12.08	<0.0001
DAH	16	-0.3506	0.03821	1659	-9.180	<0.0001
DAH	17	-0.2493	0.03661	1659	-6.810	<0.0001
DAH	18	-0.1742	0.02884	1659	-6.040	<0.0001
DAH	19	-0.0879	0.02014	1659	-4.360	<0.0001
DAH	20	0.000				
food		0.009237	0.002705	776	3.410	0.0007

GR

Effect	DAH	Estimate	StdErr	DF	tValue	Probt
Intercept		0.1030	0.3265	745	0.3200	0.7526
temp		0.06886	0.01130	745	6.090	<0.0001
DAH		-1.065	0.1200	1382	-8.870	<0.0001
DAH	6	-1.015	0.1200	1382	-8.460	<0.0001
DAH	7	-0.8807	0.1201	1382	-7.330	<0.0001
DAH	8	-0.6712	0.1203	1382	-5.580	<0.0001
DAH	9	-0.5058	0.1204	1382	-4.200	<0.0001
DAH	10	-0.4226	0.1208	1382	-3.500	0.0005
DAH	11	-0.4214	0.1218	1382	-3.460	0.0006
DAH	12	-0.3749	0.1245	1382	-3.010	0.0026
DAH	13	-0.4703	0.1305	1382	-3.600	0.0003
DAH	14	-0.1600	0.1388	1382	-1.150	0.2490
DAH	15	-0.2588	0.1501	1382	-1.720	0.0850
DAH	16	-0.1091	0.1589	1382	-0.690	0.4925
DAH	17	-0.0287	0.1698	1382	-0.170	0.8656
DAH	18	-0.2502	0.1701	1382	-1.470	0.1416
DAH	19	-0.1343	0.1297	1382	-1.040	0.3006
DAH	20	0.0000				
food		0.01295	0.005911	745	2.190	0.02880

STPグループ（高い値と低い値）があった。水温は23℃から28℃まで観測され、この値は南西諸島沖のクロマグロの産卵期の表面水温の範囲をカバーしている。食物密度は10 (individual L<sup>-1</sup>) より低いことがほとんどで、これは既報 (Taniguchi 1977) と類似した値である。従って、得られた環境要因のデータは、環境要因と仔魚の成長の関係を把握する目的に適切であるといえる。

得られた環境要因のデータを用いたGLMによれば、食物密度がクロマグロの仔魚期の成長に早期から影響があることが示された。このことはクロマグロ仔魚が天然海域で飢餓耐性が低いことを示唆し、この特性は飼育実験で観察されている (Tanaka *et al.* 2008)。このような成長や生残に対する食物密度の影響は、飼育実験や天然海域であれば仔魚期の後期や稚魚期で見られるが、仔魚期の早期から天然海域で確かめられることは少ない (Houde 2009)。本研究で得られた、食物密度の成長への影響は、仔魚が実際に晒されている環境要因を的確に捉えることが出来たことを示唆するものであり、パッチ研究が環境要因と生物の応答との関係をとらえるのに適した手法であることを意味する。

ミナマグロ仔魚にも成長の食物密度依存性が存在することが報告されているので (Jenkins *et al.* 1991)、仔魚期の早期における食物密度への依存性はこの温帯性マグロ属仔魚2種の特徴であると考えられる。両種ともほかのまぐろ類に比べれば比較的狭いエリアで、集中的に分布して産卵を行うことが多いと考えられるので、仔魚もパッチ状に分布しやすくなる。この産卵生態が仔魚期の成長における食物密度の重要性をもたらしているのかもしれない。

飼育しているクロマグロ親魚の産卵は水温23℃からの上昇によって引き起こされ (升間ら 2006)、クロマグロの仔魚は表面水温26℃台に多く分布することから、クロマグロの産卵は周辺水温をトリガーに起きていると考えられる。本研究では、追跡中に水温は大きく変動しなかったため、季節的な昇温があるとしても、仔魚が経験する水温は産卵された海域の水温がベースになると考えられる。水温が仔魚の成長に有意な正の影響があったことと、この産卵の水温依存性は関連しているだろう。言葉を換えれば、仔魚の高成長が見込まれる海域で産卵が行われていると考えられる。

STPはORにのみ有意な影響をもたらす結果となった。ほかの2つの環境要因とSTPの間に相関があることが原因かもしれないが、GRでSTPが有意な影響を持たない理由はよく分からない。より高いSTP、すなわち鉛直的により強く水柱が成層している状況がORに正の影響をもたらすことになった。南西諸島海域に

おけるクロマグロの主要な産卵期である5から6月は季節的な水温上昇に伴い、密度躍層が発達する。混合層の水深は50 mに達し、クロマグロ仔魚は混合層にのみ分布する (Satoh 2010)。混合層内は基本的にクロマグロ仔魚の成長に適当な環境であるのだろう。水柱の鉛直的な安定性は、クロマグロ仔魚が混合層内に分布することを許容するので、STPが成長に正の影響をもたらすと考えられる。

環境要因と仔魚の成長に関するGLMの結果を用いれば、Patch 2と8の環境要因を与えた場合 (Table 4-3)、クロマグロ仔魚はSL 6.0 mmまで成長するのにDAH 11、DAH10かかると推定される (Appendix 4-3の係数表)。クロマグロ仔魚にとってSL 6.0 mmは胃腺 (gastric gland) や幽門垂 (pyloric caeca) が発達し、魚食性が発現する準備が整う (Kaji *et al.* 1996)。食物の種類が変わることと生残には関連があると思われる (例えば Tanaka *et al.* 2006)。クロマグロ仔魚コホートの減耗率は大きくばらつく (0.06 - 2.75 day<sup>-1</sup>; Satoh *et al.* 2008) ので、成長が1日遅れた場合の生残への実質的な影響は減耗率を考慮しなくてはならない。そうであったとしても環境要因の違いによってもたらされた成長の1日の遅れは、捕食に弱い仔魚期が長くなることにつながるため、生残に負の影響があることは明白である。

#### 仔魚の生残における大きな体サイズと速い成長速度の影響

数多くの選択減耗に関する研究が、仔魚期の生残個体がより高い成長速度と大きなsize-at-ageを示すことを報告している (たとえば、Meekan & Fortier 1996, Hare & Cowen 1997, Nielson & Munk 2004, Sponaugle *et al.* 2010)。しかしながら、飼育実験や一部の天然海域における調査結果によれば、ある特定の捕食者に対しては、より大きな仔魚のほうが小さな仔魚より捕食されやすいことが知られている (Litvak & Leggett 1992, Pepin *et al.* 1992, Takasuka *et al.* 2003, 2004)。本研究ではクロマグロ仔魚に関して、全てのパッチで大きな耳石径 (OR) と速い成長速度 (GR) を示す仔魚ほど生残率が高かったと考えられた。DHA7以降の早い時期から体サイズ選択減耗 (小さい個体がより減耗する傾向がある) と成長速度選択減耗 (成長の遅い個体がより減耗する傾向がある) がみられ、日齢が進むに従って、その傾向がより明瞭になった。クロマグロは仔魚期において、その早期から、高成長が高生残をもたらすと考えられる。

OriginalとsurvivorのORについてパッチ間で比較すると、あるパッチのoriginalのORよりも、あるパ

ッチの survivor が小さいことがあった。これは、上述の高成長と高生残の関係に反しているようにみえる。この逆転現象の理由のひとつに、パッチ間の捕食者の分類群の違いや量の違いが挙げられよう。Patch 8の捕食圧が Patch 9よりも高ければ、より小さくとも生き残ることが可能な Patch 9の survivor の OR が Patch 8の original よりも小さくなることは起こりうる。残念なことに本研究においては捕食者の情報は得られていない。さらには、減耗率をコホート別に求め、成長と比較すれば、より定量的な成長と生残の関係が明らかになる。そうではあっても、高成長が高生残をもたらす関係は全てのパッチで起きていたことは明らかである。クロマグロでは仔魚期の成長速度が大きい個体が加入魚となるのであるが、同時に仔魚期における成長速度の分布には、仔魚と加入魚の間で重なりがみられ (Tanaka *et al.*, 2006), 本研究でみられた survivor と original のパッチ間の逆転は、高成長が高生残をもたらす関係を破綻させずとも、あり得る範囲の違いといえる。

## 要 約

クロマグロの漁獲量の約7割を日本が占め、漁獲量の年変動が大きい。漁獲の多くは未成魚であるため、全体の漁獲量が本種の加入変動の影響を受けやすく、クロマグロの加入量は年によっておよそ6から10倍異なることが知られている。このため、本種の加入変動機構を研究することは、資源生態学的にも資源管理方策を検討する上でも重要である。多くの海産魚類において加入の年変動を決定づける時期は産卵されてから加入までの時期と考えられる。加入の年変動機構解明に関する研究は長い歴史を持ち、多くの仮説が提唱され、検証が繰り返されてきた。その過程で次第に解ってきたことは、加入変動は一つのメカニズムや要因で決まっておらず初期生活史を通じて、多くの要素がともに働くということである。その要因は、種によって異なり、同じ種でも年によって異なり、同じ年でも産卵イベントごとに異なるのかもしれない。クロマグロ仔魚の産卵から加入までの初期生活史における減耗、輸送および拡散についての知見は断片的であり、環境要因と関連させた加入量の変動メカニズムは、ほとんどわかっていない。個体が生物環境 (食物環境, 捕食環境), 物理環境 (水温, 流況) へ応答し、その結果、生残した個体数を足しあげたものが、その年級の加入量となる。本研究では、仔魚パッチを追跡する、パッチ研究と呼ばれる手法を採用した。連続的に目的生物を採集し、同時に生物的要因、物理的環境も測定

することで、より明瞭な環境要因と仔魚の成長・生残との関係の把握が期待できるからである。

本論文は、クロマグロの加入変動機構の理解を深めるために、南西諸島海域において、クロマグロ仔魚パッチを追跡する手法を用いて、パッチの成長と生残と環境要因の関連を明らかにするものである。第2章ではパッチ研究の手法の妥当性、すなわち、クロマグロ仔魚パッチの発見と追跡が可能かについて論じた。第3章では、仔魚期の輸送と分布生態を把握し、適切な観測範囲および黒潮と中規模渦の加入過程における役割を議論した。第4章では、初期生活史において、成長の良否が加入変動に深く関わっていると考えられるので、成長と生残について詳しく述べた。

## パッチ発見と追跡ブイのパッチ追跡能力

2004年から2008年の5月、6月において、南西諸島沖で7つのパッチを追跡ブイで標識し、最短28時間から最長171時間、追跡した。これらのパッチには発見順に続き番号で呼称した。追跡した7つのパッチは発見までに平均52回 (6から80回) のプランクトンネット曳網を要した。

追跡中のブイの流向、流速と、ADCP (Acoustic Doppler Current Profiler) で観測した流向、流速は、一部 (Patch 4でブイの流速分布がやや左に裾を引いている) を除いて、ほぼ同じ分布を示した。追跡ブイは表層の流れをとらえていたといえる。もし、仔魚が海の流れに受動的に従って輸送されていけば、ブイを追いかけてながらブイ周辺で連続的に採集することで、同じパッチから仔魚が採集できる。実際に、追跡中にクロマグロ仔魚の体長組成の体長モードは経日的に増加した ( $0.2\sim 0.9\text{ mm day}^{-1}$ )。別途、耳石輪紋解析から得られたクロマグロ仔魚期の成長速度は0.25から0.85  $\text{mm day}^{-1}$ であり、体長モードから推定した成長速度とほぼ一致した。したがって、仔魚は受動的に輸送されており、一部 (仔魚の採集がとでも少なかった Patch 8の追跡2日目) を除くと、全てのパッチの追跡に成功し、同じパッチから連続してクロマグロ仔魚を採集できたといえる。

## 輸送、分布生態

パッチ追跡中の適切な観測範囲、観測方法を把握する目的で、パッチの水平的な大きさを、小規模 (数百m $\sim$ 1 km) から中規模 ( $\sim$ 20 km 四方) のスケールでとりまとめた。パッチは複数のコホート (同じ日に孵化した発生群) で構成されていた。バリオグラム (variogram) を用いて、仔魚分布の空間構造を把握した。バリオグラムのパラメータの一つであるレンジ (観



測点間の仔魚密度の相関が無くなる距離で、本研究ではパッチの水平的な大きさの指標とした)は追跡中に有意に変化せず、DAHが進んでも有意に変化しなかった。典型的には15 km 四方程度の範囲にパッチは広がり、少なくとも数日から1週間程度は、輸送されている途中のパッチの空間構造は安定的であったと考えられた。安定的であったとは、詳細な水平分布はそのときの外的要因(海況や捕食)により変容するものの、平均15 km 四方程度の範囲で全体としてまとまりを失わないことと考えられる。

クロマグロ仔魚の鉛直分布については、混合層(水深50 m まで)のより上層にのみクロマグロ仔魚は分布し、明瞭な日周鉛直移動性は示さなかった。パッチを構成する仔魚個体は、産卵海域に分布する中規模渦(半径100から500 km)の流れに従って、ともに輸送されると考えられた。この渦は産卵海域をゆっくりと西進(1日あたり8 km 程度)し、そのうちのいくつかは黒潮に融合する特徴がある。産卵海域と1000 km 北方に存在する加入域は黒潮によってリンクされている。以上から、パッチをとらえるとしたら、7.5 km おきにサンプリングするのが適当であろう。パッチ全体を観測する必要があるれば、30 km 四方程度を観測範囲とするべきである。また、本研究で用いた空間統計学的手法で仔魚密度の等密度線を描画し、観測海域の仔魚密度を推定するには、一日の観測点は少なくとも7点、もしくはそれ以上が望ましく、ラグを同一とするために観測点間距離は一定とするのが望ましい。

### 初期成長と生残

クロマグロ仔魚は昼夜で体長組成が明瞭に異なっていたので、ネット逃避が起きていたといえる。また、プランクトンネットの目合いによる体長組成も有意な違いを示したので、ネット逸出もおそらく起きていると考えられる。これらのことから、仔魚採集密度はネット逃避とネット逸出を考慮して補正する必要がある。環境要因はパッチ間で大きくばらついた。水温は南西諸島沖のクロマグロの産卵期の表面水温の範囲をカバーしている。食物密度は既報と類似した値であった。従って、環境要因と仔魚の成長の関係を把握する目的に、得られた環境要因のデータは適切といえる。これらのデータを用いて行ったGLM(一般線型モデル)解析により、仔魚の成長(耳石径(OR)、耳石の成長速度(GR))と水温、成層強度指数(水温と塩分の鉛直プロファイルから得られる。水柱を一様にするエネルギーで、大きいほど水柱の成層が強い)、食物密度との関係を把握した。水温と食物密度はOR、GRに対して正の有意な効果を持ち、STPはORに対してのみ正の

効果があった。この解析で得られた回帰式を用いたところ、SL 6.0 mm まで成長する日数に場合によって1日の違いが生じる可能性が示唆された。環境要因の違いによってもたらされた成長の1日の遅れは、捕食に弱い仔魚期が長くなることにつながるため、生残に負の影響があるといえる。

全てのパッチで大きな耳石径と速い成長速度を示す仔魚ほど生残率が高かったと考えられた。DHA7以降の早い時期から体サイズ選択減耗(小さい個体がより減耗する傾向がある)と成長速度選択減耗(成長の遅い個体がより減耗する傾向がある)がみられ、日齢が進むに従って、その傾向がより明瞭になってきた。クロマグロは仔魚期において、その早期から、高成長が高生残をもたらすと考えられる。

### 謝辞

本研究のとりまとめにあたり、終始懇切丁寧なご指導とご教鞭を賜り、さらに本論文をご校閲いただいた東北大学大学院農学研究科 片山知史教授に心より深く感謝申し上げます。

東北大学大学院農学研究科 遠藤宜成教授、中嶋正道准教授には、本論文をご校閲いただくとともに、種々のご指導、有益なご助言をいただいた。深く感謝申し上げます。同 佐々木浩一准教授、伊藤絹子助教には、本研究のとりまとめにあたって、様々なご助言、ご協力をいただいた。心よりお礼申し上げます。

本研究の計画と実施にあたり、国際水産資源研究所(当時。遠洋水産研究所)調査船 俊鷹丸の小野田勝船長(2004~2007年)、寺田靖船長(2008年)および船員の方々の常なるご支援とご助言をいただいた。感謝申し上げます。西海区水産研究所の田中庸介博士には、乗船調査と論文執筆にあたり、多くのご助言とご教示を賜った。ここに記して、深く感謝申し上げます。中央水産研究所の稲掛伝三博士には調査航海への配慮をいただき、増島雅親博士、岡崎誠博士には調査航海に乗船いただくとともに、論文執筆にあたっては海洋学に関する多くのご助言をいただいた。深く感謝する。国際水産資源研究所の魚住雄二所長、鈴木治郎博士、宮部尚純博士、本多仁博士、小倉末基博士、岡本浩明博士、田邊智唯博士、加藤慶樹博士には、研究の遂行と論文の執筆にあたり多くのご配慮とご教示をいただいた。ここに記して深くお礼申し上げます。船上での調査遂行にあたっては、平本紀久雄博士、張成年博士、岩橋雅行博士、浅川英治氏、是永行氏、山田昌宏氏、村井健太氏、漆坂司氏、谷川雅浩氏、西村啓太氏、須田雅之氏には、多くのご尽力とご支援をいただいた。感謝申

し上げる。西海区水産研究所の星野浩一博士には魚類分類作業について、ご教示をいただいた。採集物の分類群別の単離作業にあたっては、須田雅之氏、奈良修次氏、浅井洋氏、高橋由行氏、谷川雅浩氏のご協力をいただいた。心よりお礼申し上げます。

## 文 献

- 阿部寧, 竹内幸夫, 市野川桃子, 2010: クロマグロ 太平洋  
([http://kokushi.job.affrc.go.jp/H22/H22\\_04.html](http://kokushi.job.affrc.go.jp/H22/H22_04.html)) Accessed available at 2011/6/7.
- Akaike H., 1973: Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. Proc. 2nd Inter. Symposium on Information Theory. In Akademiai Kiado, eds. by Petrov B. N. and Csaki F., Budapest, pp. 267-281.
- Allain G., Petitgas P., Lazure P. and Grellier P., 2007: Biophysical modelling of larval drift, growth and survival for the prediction of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay (NE Atlantic). *Fish. Oceanogr.*, **16**, 489-505.
- Bayliff W. H., 1994: A review of the biology and fisheries for northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in the Pacific Ocean. FAO Fish Tech Pap **336**, 244-295.
- Boehlert G. W. and Mundy B. C., 1994: Vertical and onshore-offshore distributional patterns of tuna larvae in relation to physical habitat features. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **107**, 1-13.
- Brothers E. B., Prince E. D. and Lee D. W., 1983: Age and growth of young-of-the-year bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, from otolith microstructure. NOAA technical Report NMFS **8**, 49-59.
- Campana S. E., Smith S. J. and Hurley P. C. F., 1989: A drift retention dichotomy for larval haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) spawned on Browns Bank. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46**, 93-102.
- Chambers R. C. and Miller T. J., 1995: Evaluating fish growth by means of otolith increment analysis. In Recent Developments in Otolith Research special properties of individual-level longitudinal data, eds. by Secor D. H., Dean J. M., Campana S. E., University of South Carolina Press, Columbia, pp. 155-175.
- Chambers R. C. and Trippel E. A., 1997: Early life history and recruitment: legacy and challenges. In Early Life History and Recruitment in Fish Populations, eds. by Chambers R.C. and Trippel E.A., Chapman & Hall, London, pp. 515-549.
- Chereskin T. K., Niiler P. P. and Poulain P. M., 1989: Effect of upper-ocean shear on flexible drogued drifters. *J. Atmos. Ocean. Technol.*, **6**, 243-253.
- Chow C. and Inoue S., 1993: Intra-and interspecific restriction fragment length polymorphism in mitochondrial genes of *Thunnus* tuna species. *Bull. Natl. Res. Inst. Far Seas Fish.*, **30**, 207-225
- Collette B. B., 1999: Mackerels, molecules, and morphology. *Soc. Fr. ichtyol.*, **25**, 149-164.
- Collette B. B., Nauen CE., 1983: Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos, and related species known to date. FAO Fish Synop No. **125**, 1-137.
- Cushing D. H., 1975: Marine ecology and fisheries, Cambridge University Press, Cambridge.
- Davis T. L. O., Jenkins G. P. and Young J. W., 1990a: Patterns of horizontal distribution of the larvae of southern bluefin (*Thunnus maccoyii*) and other tuna in the Indian Ocean. *J. Plankton. Res.*, **12**, 1295-1314.
- Davis T. L. O. Jenkins G. P. and Young J. W., 1990b: Diel patterns of vertical distribution in larvae of southern bluefin *Thunnus maccoyii*, and other tuna in the East Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **59**, 63-74.
- Davis T. L. O., Lyne V. and Jenkins G. P., 1991: Advection, dispersion and mortality of a patch of southern bluefin tuna larvae *Thunnus maccoyii* in the East Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **73**, 33-45.
- Dower J. F., Pepin P. and Leggett W. C., 2002: Using patch studies to link mesoscale patterns of feeding and growth in larval fish to environmental variability. *Fish. Oceanogr.*, **11**, 219-232.
- Ebuchi N. and Hanawa K., 2000: Mesoscale eddies observed by TOLEX-ADCP and TOPEX / POSEIDON altimeter in the Kuroshio recirculation region south of Japan. *J. Oceanogr.*, **56**, 43-57.

- Ebuchi N. and Hanawa K., 2001: Trajectory of mesoscale eddies in the Kuroshio recirculation region. *J. Oceanogr.*, **57**, 471-480.
- Ellertsen B., Fossum P., Solemdal P. and Sundby S., 1989: Relation between temperature and survival of eggs and first-feeding larvae of northeast Arctic cod *Gadus morhua* L.). *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, **191**, 209-219.
- Farley J. H. and Davis T. L. O., 1998: Reproductive dynamics of southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyii*. *Fish. Bull.*, **96**, 223-236.
- Fortier L. and Leggett W. C., 1985: A drift study of larval fish survival. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **25**, 245-257
- Fortier L. and Quinonez-Velazquez C., 1998: Dependence of survival on growth in larval pollock *Pollachius virens* and haddock *Melanogrammus aeglefinus*: a field study based on individual hatchdates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **174**, 1-12.
- Fuiman L. A., Rose K. A., Cowan J. H. and Smith E. P., 2006: Survival skills required for predator evasion by fish larvae and their relation to laboratory measures of performance. *Animal Behavior.*, **71**, 1389-1399.
- Gallego A., North E. W. and Petitgas P., 2007: Introduction: status and future of modelling physical-biological interactions during the early life of fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **347**, 121-126.
- Gibbs R. H. and Collette B. B., 1967: Comparative anatomy and systematics of the tunas, genus *Thunnus*. *Fish. Bull.*, **66**, 65-130
- Gordoa A., Olivar M. P., Arevalo R., Vinas J., Moli B. and Illas X., 2009: Determination of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) spawning time within a transport cage in the western Mediterranean. *ICES J. Mar. Sci.*, **66**, 2205-2210.
- 原田輝雄, 村田 修, 小田誠二 (1980) キハダ仔稚魚の飼育と形態の変化, 近畿大学農学部紀要, **13**, 33-36.
- Harden-Jones F., 1968: *Fish Migration*, Edward Arnold, London.
- Hare JA. and Cowen R. K., 1997: Size, Growth, Development, and Survival of the Planktonic Larvae of *Pomatomus Saltatrix* (Pisces: Pomatomidae). *Ecology*, **541**, 2415-2431.
- Heath M. R., 1992: Field investigations of the early life stages of marine fish. *Adv. Mar. Biol.*, **28**, 1-174.
- Heath M. R. and MacLachlan P., 1987: Dispersion and mortality of yolk-sac herring (*Clupea harengus* L.) larvae from a spawning ground to the west of the Outer Hebrides. *J. Plankton. Res.*, **9**, 613-630.
- Higgins B. E., 1970: Juvenile tunas collected by midwater trawling in Hawaiian waters, July-September 1967. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **99**, 60-69.
- Hjort J., 1914: Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, **20**, 1-228.
- Hjort J., 1926: Fluctuations in the year classes of important food fishes. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, **1**, 1-38.
- Houde E. D., 1987: Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am Fish Soc Symp*, **2**: 17-29.
- Houde E. D., 1997: Patterns and trends in larval-stage growth and mortality of teleost fish. *J. Fish. Biol.*, **51**, 52-83.
- Houde E. D., 2008: Emerging from Hjort's shadow. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, **41**, 53-70.
- Houde E. D., 2009: Recruitment variability. In *Fish Reproductive Biology*, eds. by Jakobsen T., Fogarty M. J., Megrey B. A. and Mokness E., Wiley-Blackwell, Oxford, pp. 91-71.
- Iles T. D. and Sinclair M., 1982: Atlantic herring: stock discreteness and abundance. *Science* **215**, 627-633.
- Inagake D., Yamada H., Segawa K., Okazaki M., Nitta A. and Itoh T., 2001: Migration of young bluefin tuna, *Thunnus orientalis* Temminck et Schlegel, through archival tagging experiments and its relation with oceanographic condition in the western North Pacific. *Bull. Natl. Res. Inst. Far Seas Fish.*, **38**, 53-81.
- 伊藤智幸, 2004: 新たなクロマグロ回遊図の構築, 海

- 流と生物資源 (杉本隆成編), 成山堂書店, 東京, pp. 254-261.
- Itoh T., 2006: Sizes of adult bluefin tuna *Thunnus orientalis* in different areas of the western Pacific Ocean. *Fish. Sci.*, **72**, 53-62.
- 伊藤智幸, 2009: Contributions of different spawning seasons to the stock of Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* estimated from otolith daily increments and catch-at-length data of age-0 fish. 日本水産学会誌, **75**, 412-418.
- Itoh T., Shiina Y., Tsuji S., Endo F. and Tezuka N., 2000: Otolith daily increment formation in laboratory reared larval and juvenile bluefin tuna *Thunnus thynnus*. *Fish. Sci.*, **66**, 834-839.
- Itoh T. and Tsuji S., 1996: Age and growth of juvenile southern bluefin tuna *Thunnus maccoyii* based on otolith microstructure. *Fish. Sci.*, **62**, 892-896.
- Itoh T., Tsuji S. and Nitta A., 2003: Migration patterns of young Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) determined with archival tags. *Fish. Bull.*, **101**, 514-534.
- Jenkins G. P. and Davis T. L. O., 1990: Age, growth rate, and growth trajectory determined from otolith microstructure of southern bluefin tuna *Thunnus maccoyii* larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **63**, 93-104.
- Jenkins G. P., Young J. W. and Davis T. L. O., 1991: Density dependence of larval growth of a marine fish, the southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyii*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48**, 1358-1363.
- Journel A. G. and Huijbregts C.J., 1978: Mining geostatistics, Academic Press, London.
- Kaji T., Tanaka M., Takahashi Y., Oka M. and Ishibashi N., 1996: Preliminary observations on development of Pacific bluefin tuna *Thunnus thynnus* (Scombridae: larvae reared in the laboratory, with special reference to the digestive system. *Mar. Freshw. Res.*, **47**, 261-269.
- Kaji T., Oka M., Takeuchi H., Hirokawa J. and Tanaka M., 1999: Development of growth hormone cells of laboratory reared yellowfin tuna *Thunnus albacares* larvae and early juveniles. *Fish. Sci.*, **65**, 583-587.
- 鴨志田隆, 島田浩二, 新家富雄, 2004: 「みらい」搭載 流向流速プロファイラデータの高精度化. 海洋科学技術センター試験研究報告, **49**, 33-41.
- Kasai A., Komatsu K., Sassa C. and Konishi Y., 2008: Transport and survival processes of eggs and larvae of jack mackerel *Trachurus japonicus* in the East China Sea. *Fish. Sci.*, **74**, 8-18.
- Kendall A. W., Ahlstorm E. H. and Moser H. G., 1984: Early life stages of fishes and their characters. In Ontogeny and systematics of fishes eds. by Moser G., Richards W. J., Cohen D. M., Fahay M. P., Kendall Jr A. W., Richardson S. L., *Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ.*, **1**, 11-22.
- King J. and Iversen R., 1962: Midwater trawling for forage organisms in the central Pacific. *Fish. Bull.*, **62**, 271-321.
- Kitagawa T., Kato Y., Miller M. J., Sasai Y., Sasaki H. and Kimura S., 2010: The restricted spawning area and season of Pacific bluefin tuna facilitate use of nursery areas: A modeling approach to larval and juvenile dispersal processes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **393**, 23-31.
- Kleisner K. M., Walter J. F., Diamond S. L. and Die D. J., 2010: Modeling the spatial autocorrelation of pelagic fish abundance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **411**, 203-213.
- Kuragano T. and Kamachi M., 2000: Global statistical spacetime scales of oceanic variability estimated from the TOPEX/POSEIDON altimeter data. *J. Geophys. Res.*, **105**, 955-974.
- Kuragano T. and Kamachi M., 2003: Altimeter's capability of reconstructing realistic eddy fields using space-time optimum interpolation. *J. Oceanogr.*, **59**, 765-781.
- Kuragano T. and Shibata A., 1997: Sea surface dynamic height of the Pacific Ocean derived from TOPEX/POSEIDON altimeter data: calculation method and accuracy. *J. Oceanogr.*, **53**, 585-599.
- Lang L., Grimes C.B. and Shaw R.F., 1994: Variations in the age and growth of yellowfin tuna larvae, *Thunnus albacares*, collected about Mississippi River plume. *Environ. Biol. Fish.*, **39**, 259-270.
- Lasker R., 1975: Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fish. Bull.*, **73**, 453-462.



- Lasker R., 1978: The relation between oceanographic conditions, and larval anchovy food in the California Current: identification of factors contributing to recruitment failure. *Rapp P-v Reun Cons Int Explor Mer*, **173**, 212-230.
- Lee O., Nash D. M. and Danilowicz B. S., 2005: Small-scale spatio-temporal variability in ichthyoplankton and zooplankton distribution in relation to a tidal-mixing front in the Irish Sea. *ICES J. Mar. Sci.*, **62**, 1021-1036.
- Leis J. M., Trnski T., Harmelin-Vivien M., Renon J. P., Dufour V., El Moudni M. and Galzin R., 1991: High concentrations of tuna larvae (pisces: Scombridae) in near-reef waters of French Polynesia (Society and Tuamotu islands). *Bull. Mar. Sci.*, **48**, 150-158.
- Li X., Litvak M. K. and Clarke J. E. H., 2007: Overwintering habitat use of shortnose sturgeon (*Acipenser brevirostrum*): defining critical habitat using a novel underwater video survey and modeling approach. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **64**, 1248-1257.
- Litvak M. K. and Leggett W. C., 1992: Age and size-selective predation on larval fishes: the bigger-is-better hypothesis revisited. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **81**, 13-24.
- Lough R. G., Hannah C. G., Berrien P., Brickman D., Loder J. W. and Quinlan J. A., 2006: Spawning pattern variability and its effect on retention, larval growth and recruitment in Georges Bank cod and haddock. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **310**, 193-212.
- MacCall A. D. and Teo S. L. H., 2011: Exploration of a Hybrid Stock Synthesis-VPA Model of Pacific Bluefin Tuna to Distinguish Between Trends in Recruitment and Changes in Fishing Intensity on Young Fish. ISC/11-1/PBFWG/01, 1-12.
- 間瀬 茂, 武田 純, 2001: 空間データモデリング, 共立出版, 東京. pp. 136-166.
- 升間主計, 手塚信弘, 小磯雅彦, 神保忠雄, 武部孝行, 山崎英雄, 尾花博幸, 井手健太郎, 二階堂英城, 今泉均, 2006: 養成クロマグロの産卵に及ぼす水温の影響. 水産総合研究センター研究報告 別冊, **4**, 157-171.
- Matsumoto W. M., 1958: Description and distribution of larvae of four species of tuna in central Pacific waters. *Fish. Bull.*, **58**, 31-71.
- Matsumoto W. M., 1961: Collection and description of juvenile tunas from the central Pacific. *Deep-Sea. Res.*, **8**, 279-285.
- Matsumoto W. M., Ahlstrom E.H., Jones S., Klawe W.L., Richards W.J. and Ueyanagi S., 1972: On the clarification of larval tuna identification particularly in the genus *Thunnus*. *Fish. Bull.*, **70**, 1-12.
- Matsushita K., Shimizu M. and Nose Y., 1982: Micro-distribution of anchovy eggs and larvae in Sagami Bay. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **48**, 355-362.
- Maunder M. N., 2004: Population viability analysis based on combining Bayesian, integrated, and hierarchical analyses. *Acta. Oecol. Int. J. Ecol.*, **26**, 85-94.
- McPherson G. R., 1991: Reproductive-biology of yellowfin tuna in the eastern Australian fishing zone, with special reference to the north-western Coral Sea. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, **42**, 465-477.
- Medina A., Abascal F. J., Megina C. and Garcia A., 2002: Stereological assessment of the reproductive status of female Atlantic northern bluefin tuna during migration to Mediterranean spawning grounds through the Strait of Gibraltar. *J. Fish. Biol.*, **60**, 203-217.
- Meekan M. G. and Fortier L., 1996: Selection for fast growth during the larval life of Atlantic cod *Gadus morhua* on the Scotian Shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **137**, 25-37.
- Miller J. H., 1973: A quantitative push-net system for transect studies of larval fish and macrozooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **18**, 175-178.
- Miyashita S., 2002: Studies on the seedling production of the Pacific bluefin tuna, *Thunnus thynnus orientalis*. *Bull. Fish. Lab. Kinki Univ.*, **8**, 1-171.
- 森慶一郎, 1970: 日本近海太平洋側におけるマグロ類, とくにキハダ (*Thunnus albacares*) の産卵についての一考察. 遠洋水研報, **3**, 215-228.
- 森慶一郎, 上柳昭治, 西川康夫, 1971: キハダの人工ふ化・飼育における仔魚の形態変化. 遠洋水研報, **5**, 219-231.
- Murphy G. I. and Shomura R. S., 1972: Pre-



- exploitation abundance of tunas in the equatorial central Pacific. *Fish. Bull.*, **70**, 875-911.
- Nakadate M., Kusano T., Fushimi H., Kondo H., Hirono I. and Aoki T., 2011: Multiple spawning of captive Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) as revealed by mitochondrial DNA analysis. *Aquaculture*, **310**, 325-328.
- Nielson R. and Munk P., 2004: Growth pattern and growth dependent mortality of larval and pelagic juvenile North Sea cod *Gadus morhua*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **278**, 261-270.
- 二階堂英城, 宮部尚純, 上柳昭治, 1991: メバチ *Thunnus obesus* の産卵時刻と産卵多回性. 遠洋水研報, **28**, 47-73.
- 西川康夫, 1985: 黒色素胞の分布型によるマグロ属3種の仔魚の識別. 遠洋水研報, **22**, 119-129.
- 西川康夫, 1986: 1984, 1985年8月, 日本海におけるクロマグロ仔魚の出現について. 水産海洋研究会報, **50**, 186-187.
- 西川康夫, 本間操, 上柳昭治, 木川昭二, 1985: 遠洋性サバ型魚類稚仔の平均分布, 1956-1981. 遠洋水研報Sシリーズ, **12**: 1-99.
- 西川康夫, 上柳昭治, 1991: コシナガ仔魚の形態. 遠洋水研報, **28**, 9-11.
- 沖山宗雄, 1974: 日本海におけるクロマグロ後期仔魚の出現. 日水研報告, **25**, 342.
- 沖山宗雄 編, 1988: 日本産稚魚図鑑, 東海大学出版会, 東京, pp. 1-1154.
- 大森信, 池田勉., 1976: 動物プランクトン生態研究法, 共立出版, 東京. pp. 1-229.
- Page F. H., Sinclair M., Naimie CE., Loder J. W., Losier R. J., Berrien P. L. and Lough R. G., 1999: Cod and haddock spawning on Georges Bank in relation to water residence times. *Fish. Oceanogr.*, **8**, 212-226.
- Pepin P., Dower J. F., Helbig J. A. and Leggett W. C., 2002: Estimating the relative roles of dispersion and predation in generating regional differences in mortality rates of larval radiated shanny (*Ulvaria subbifurcata*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **59**, 105-114.
- Pepin P., Shears T. H. and Lafontaine Y., 1992: Significance of body size to the interaction between a larval fish (*Mallotus villosus*) and a vertebrate predator (*Gasterosteus aculeatus*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **81**, 1-12.
- R Development Core Team., 2009: R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna <http://www.R-project.org>.
- Radtke R. L., 1983: Otolith formation and increment deposition in laboratory-reared skipjack tuna, *Euthynnus pelamis*, larvae. NOAA Technical Report NMFS **8**, 99-103.
- Richards W. J. and Simmons D. C., 1971: Distribution of tuna larvae (Pices, Scombridae) in the northwestern gulf of Guinea and off Sierra Leone. *Fish. Bull.*, **69**, 555-568.
- Rivoirard J., Simmonds J., Foote K. G., Fernandes P. and Bez N., 2000: Geostatistics for estimating fish abundance, Blackwell Science, London, pp. 1-206.
- Roy C., Cury P. and Kifani S., 1992: Pelagic fish recruitment success and reproductive strategy in upwelling areas: environmental compromises. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, **12**, 135-146.
- 坂口隆, 杉本将, 2004: R で空間統計学, R Book データ解析環境 R の活用事例集 (岡田昌史編), 九天社, 東京. pp. 210-242.
- Satoh K., 2010: Horizontal and vertical distribution of larvae of Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* in patches entrained in mesoscale eddies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **404**, 227-240.
- Satoh K., Tanaka Y. and Iwahashi M., 2008: Variations in the instantaneous mortality rate between larval patches of Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* in the northwestern Pacific Ocean. *Fish. Res.*, **89**, 248-256.
- Schaefer K. M., 2001: Reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the eastern Pacific Ocean. *IATTC Bull.*, **21**, 201-272.
- Scott GP., Turner SC., Grimes CB., Richards WJ. and Brothers EB., 1993: Indices of larval bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, abundance in the Gulf of Mexico; modelling variability in growth, mortality, and gear selectivity. *Bull. Mar. Sci.*, **53**, 912-929.
- Shimada B., 1951: Juvenile oceanic skipjack from the Phoenix Islands. *Fish. Bull.*, **52**, 129-131.
- 新宮千臣, 藁科侑生, 松崎憲雄, 1974: 西部太平洋ではえ縄によって漁獲されるクロマグロの分布. 遠洋水研報, **10**, 109-140.
- Shoji J. and Tanaka M., 2007: Growth and mortality

- of larval and juvenile Japanese seaperch *Lateolabrax japonicus* in relation to seasonal changes in temperature and prey abundance in the Chikugo estuary. *Est. Coast. Shelf. Sci.*, **73**, 423-430.
- Simpson J. H., Edelman D., Edwards A., Morris N. C. G. and Tett P. B., 1979: The Islay front: physical structure and phytoplankton distribution. *Est. Coast. Shelf. Sci.*, **9**, 713-726.
- Somerton D. A. and Kobayashi D. R., 1989: A method for correcting catches of fish larvae for the size selection of plankton nets. *Fish. Bull.*, **87**, 447-455.
- Sponaugle S., Walter K. D., Denit K. L., Llopiz J. K. and Cowen R. K., 2010: Variation in pelagic larval growth of Atlantic billfishes: the role of prey composition and selective mortality. *Mar. Biol.*, **157**, 839-849.
- Strasburg D. W., 1960: Estimates of larval tuna abundance in the central Pacific. *Fish. Bull.*, **60**, 231-255.
- Suthers I. M. and Sundby S., 1993: Dispersal and growth of pelagic juvenile Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua*), inferred from otolith microstructure and water temperature. *ICES J. Mar. Sci.*, **50**, 261-270.
- Takahashi M. and Watanabe Y., 2005: Effects of temperature and food availability on growth rate during late larval stage of Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) in the Kuroshio-Oyashio transition region. *Fish. Oceanogr.*, **14**, 223-235.
- Takasuka A., Aoki I. and Mitani I., 2003: Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **252**, 223-238.
- Takasuka A., Oozeki Y., Kimura R., Kubota H. and Aoki I., 2004: Growth-selective predation hypothesis revisited for larval anchovy in offshore waters: cannibalism by juveniles versus predation by skipjack tunas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **278**, 297-302.
- 田邊智唯, 2002: 西部北太平洋熱帯域におけるカツオの初期生態に関する研究. 水研センター研報, **3**, 63-132.
- Tanabe T., Kayama S., Ogura M. and Tanaka S., 2003: Daily increment formation in otoliths of juvenile skipjack tuna *Katsuwonus pelamis*. *Fish. Sci.*, **69**, 731-737.
- Tanabe T. and Niu K., 1998: Sampling juvenile skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, and other tunas, *Thunnus* spp., using midwater trawls in the tropical western Pacific. *Fish. Bull.*, **96**, 641-646.
- Tanaka M., Kaji T. and Nakamura Y., 1996: Developmental strategy of scombrid larvae: High growth potential related to food habits and precocious digestive system development. In Survival strategies in early life stages of marine resources, eds. by Watanabe Y., Yamashita Y. and Oozeki Y., Aa Balkma, Rotterdam, pp. 125-139.
- Tanaka Y., Mohri M. and Yamada H., 2007: Distribution, growth and hatch date of juvenile Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* in the coastal area of the Sea of Japan. *Fish. Sci.*, **73**, 534-542.
- Tanaka Y., Satoh K., Iwahashi M. and Yamada H., 2006: Growth-dependent recruitment of Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* in the northwestern Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **319**, 225-235.
- Tanaka Y., Satoh K., Yamada H., Takebe T., Nikaido H. and Shiozawa S., 2008: Assessment of the nutritional status of field-caught larval Pacific bluefin tuna by RNA/DNA ratio based on a starvation experiment of hatchery-reared fish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **354**, 56-64.
- Thorrold S. R., 1993: Post-larval and juvenile scombrids captured in light traps: preliminary results from the central Great Barrier Reef lagoon. *Bull. Mar. Sci.*, **52**, 631-641.
- 辻祥子, 伊藤智幸, 稲掛伝三, 1999: 1997年俊鷹丸第一次航海報告書. 遠洋水産研究所, 清水
- 上柳昭治, 1969: インド・太平洋におけるマグロ類仔稚魚の分布. 遠洋水研報, **2**, 177-203.
- 上柳昭治, 西川康夫, 松岡玳良, 1974: カツオの人工ふ化と仔魚の形態. 遠洋水研報, **10**, 179-191.
- 魚谷逸朗, 斎藤勉, 平沼勝男, 西川康夫, 1990: 北西太平洋産クロマグロ *Thunnus thynnus* 仔魚の食性. 日本水産学会誌, **56**, 713-717.
- Wexler J. B., Chow S., Wakabayashi T., Nohara K. and Margulies D., 2007: Temporal variation in growth of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) larvae in the Panama Bight, 1990-97. *Fish. Bull.*,

- 105, 1-18.
- Wexler J. B., Margulies D., Masuma S., Tezuka N., Teruya K., Oka M., Kanematsu M. and Nikaido H., 2001: Early life history studies of yellowfin tuna, *Thunnus albacares* II. Age validation and growth of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, larvae reared in the laboratory. *IATTC Bull.*, **22**, 52-91.
- Wiebe P. J., Burt K. H., Boyd S. H. and Morton A. W., 1976: A multiple opening/closing net and environmental sensing system for sampling zooplankton. *J. Mar. Res.*, **34**: 313-326.
- Yabe H. and Ueyanagi S., 1962: Contribution to the study of the early life history of the tunas. Occasional Report of Nankai Regional Fishery Research Laboratory, **1**, 57-72.
- 矢部博, 上柳昭治, 渡辺久也, 1966: クロマグロの初期生態及びミナミマグロの仔魚について. Rep. Nankai Reg. *Fish. Res. Lab.*, **23**, 95-129.
- Yamada H., Takagi N. and Nishimura D., 2006: Recruitment abundance index of Pacific bluefin tuna using fisheries data on juveniles. *Fish. Sci.*, **72**, 333-241.
- 安武洋, 西源二郎, 森慶一郎, 1973: 船上におけるメバチ, *Thunnus obesus*, の人工授精, 初期飼育及び前期仔魚の形態. 遠洋水研報, **8**, 71-78