

マサバ太平洋系群の初期生活史と
資源変動に伴う生態の変化に関する研究

多賀 真

2020

マサバ太平洋系群の初期生活史と
資源変動に伴う生態の変化に関する研究
Studies on ecology in early stage of life and ecological changes
with fluctuation of stock volume of the Pacific stock of chub
mackerel *Scomber japonicus*

多賀 真
Makoto Taga

2020

目次

第1章	緒言	4
第2章	房総・鹿島灘海域におけるサバ属仔稚魚の出現状況	
1節	サバ属仔稚魚の出現特性	11
2節	サバ属仔稚魚の出現と環境との関係	24
第3章	マサバ仔稚魚の成長速度に及ぼす水温及び餌料密度の影響とマサバの仔稚魚期の成長速度選択的生残	
1節	マサバ仔稚魚の胃内容物分析	35
2節	仔稚魚期の成長速度に及ぼす水温及び餌料密度の影響	38
3節	マサバの仔稚魚期に生じる成長速度選択的生残	45
第4章	マサバ太平洋系群の資源増加に伴う生態の変化	
1節	資源増加に伴う成長速度の変化	51
2節	資源増加に伴う体長－体重関係，肥満度の変化	57
3節	資源増加に伴う漁場形成水温の変化	62
4節	まき網で漁獲されたマサバの胃内容物中の誤飲物の評価	69
5節	近年のマサバの胃内容物の変化	78
第5章	総合考察	85
	要約	91

謝辭 · · · · · 9 8

引用文献 · · · · · 1 0 0

第1章 緒言

我が国における2017年の海面漁業漁獲量269万トンのうち、さば類の漁獲量は52万トンで全魚種合計の19.2%を占め、魚種別漁獲量第一位の水産重要魚類である（2017年海面漁業生産統計調査，農林水産省，http://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/kaimen_gyosei/index.html, 2019年7月17日）。

さば類は特に重要な水産資源として、クロマグロ *Thunnus orientalis*, マイワシ *Sardinops melanostictus*, マアジ *Trachurus japonicus*, サンマ *Cololabis saira*, スケトウダラ *Gadus chalcogrammus*, スルメイカ *Todarodes pacificus*, ズワイガニ *Chionoecetes opilio* と同様に、日本における Total Allowable Catch (TAC) の対象種となっており、毎年漁獲可能量に基づいた漁獲が行われている。さば類の漁獲量とは、マサバ *Scomber japonicus* とゴマサバ *S. australasicus* の合計漁獲量を表し、両種は外見では見分けにくいことから、日本では漁獲統計上さば類として扱われている。一方、TACによる資源管理上は、各地方水産試験場を始めとする試験研究機関による測定結果を基に、主要水揚げ港においてマサバ・ゴマサバ比を求めて、マサバとゴマサバが別々に資源管理されている。マサバは太平洋系群と対馬暖流系群、ゴマサバは太平洋系群と東シナ海系群に分けられ、それぞれの系群について漁獲量や体長組成、年齢組成、調査船データ等を使ったチューニング Virtual Population Analysis (VPA) により資源量や加入量が推定されている。マサバ太平洋系群の資源量は、VPAによる資源量推定が始まった1970年以降増加傾向を示し、1978年にピークの483万トンとなった後、1980年代から1990年代にかけて急激に減少し、2001年には過去最低となる15万トンとなった（由上ほか2019b, Fig. 1-1）。その後、漁獲圧の低下や卓越年級群の出現により資源量は増加し、2017年の資源量は過去最高となる509万トンと推定されている。マサバ対馬暖流系群の資源量は、マサバ太平洋系群に比べて安定

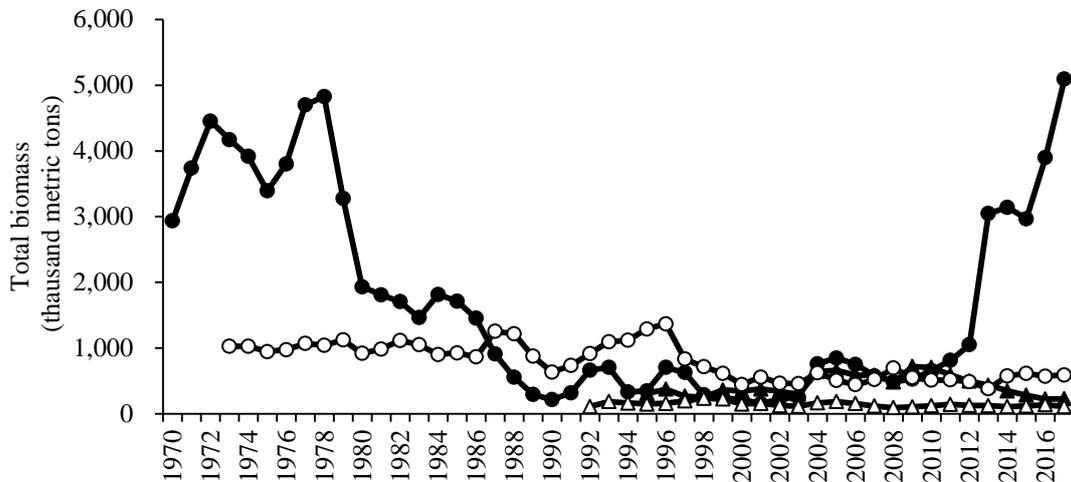


Fig. 1-1 Estimated total biomass of mackerel stocks using VPA, the Pacific stock of chub mackerel *Scomber japonicus* (Closed circles), the Pacific stock of spotted mackerel *S. australasicus* (closed triangles), the Tsushima Current stock of *S. japonicus* (open circles) and the East China Sea stock of *S. australasicus* (open triangles).

しており、1973-1996年には100万トン前後、2000年以降は50万トン前後で推移している（黒田ほか2019b）。ゴマサバ太平洋系群の資源量は、1995-2003年にかけて25-38万トンで推移し、2004年級群の良好な加入により60-70万トン程度に増加した後、2010年以降は減少に転じて2017年には23万トンと推定されている（由上ほか2019a）。ゴマサバ東シナ海系群の資源量は比較的安定しており、1992-2017年の資源量は10-20万トンで推移している（黒田ほか2019a）。以上の通り、マサバ太平洋系群は他の3系群に比べて極めて大きな資源変動を示し（Fig. 1-1）、近年は資源量がさば類4系群の中で最も多い重要資源であるが、その資源変動メカニズムには不明な点が多く残されている。

いわし・さば類などの多獲性浮魚資源の資源量は大規模な変動を示し、その資源変動には数十年規模で変動する地球規模の海況や気象等の環境変動による生態系の変化（レジームシフト）が関係していると考えられている（Kawasaki 1983）。日本の過去50年間における太平洋側の浮魚類の資源変動をみると、1970

年代にはマサバが増加したが、1980年代に入るとマサバが減少しマイワシが急激に増加した (Fig. 1-2)。その後、1990年代にマイワシは大きく減少し、2000年代にかけてカタクチイワシ *Engraulis japonicus* が優占した。2010年代になるとカタクチイワシが減少し、再びマサバが増加している。このように各年代に優占する魚種が入れ替わる現象は魚種交替と呼ばれる。太平洋系群のマイワシ、カタクチイワシ、マサバはそれぞれ太平洋沿岸域や黒潮内側域を産卵場とし、黒潮続流域や黒潮親潮移行域を成育場として利用することから (古市ほか 2019; 上村ほか 2019b; 由上ほか 2019b)、成育場の環境が各魚種に適した年代にその魚種が優占すると考えられている。

太平洋側における魚種交替の研究は、マイワシとカタクチイワシを中心に進められ、そのメカニズムについても明らかになりつつある。我が国周辺で長期に渡って行われてきた産卵量調査の結果、マイワシとカタクチイワシの卵分布密度と水温・塩分の関係は両種で異なり、マイワシは低温性・狭温性かつ高塩性・狭塩性であるのに対し、カタクチイワシは高温性・広温性かつ低塩性・広塩性であること (Oozeki et al. 2007)、マイワシの産卵適水温は16°C、カタクチイワ

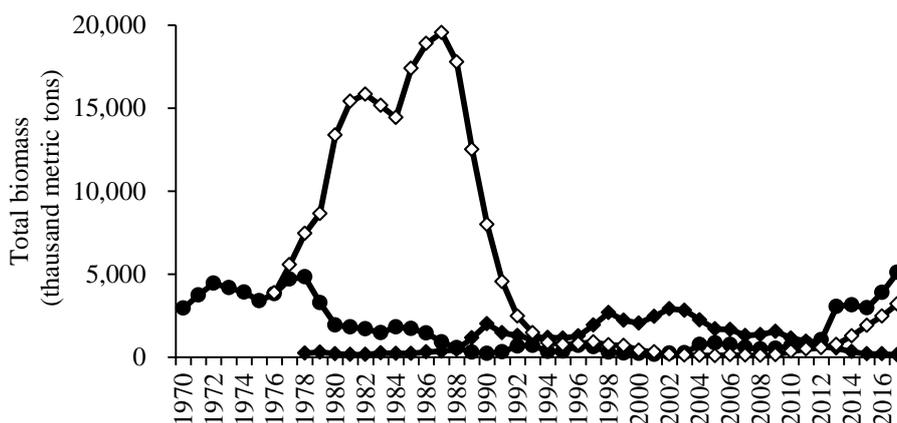


Fig. 1-2 Estimated total biomass using VPA, the Pacific stock of *S. japonicus* (Closed circles), the Pacific stock of Japanese sardine *Sardinops melanostictus* (open diamonds) and the Pacific stock of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* (closed diamonds).

シの産卵適水温は 22°C にピークが認められることが報告されている (Takasuka et al. 2008). さらに, 両種仔稚魚の成長速度と水温・餌料密度の関係を調べた結果, マイワシでは水温 16-18°C で最も成長が速く, カタクチイワシでは 13-21°C の範囲で水温の上昇に伴って成長速度が増加した (Takahashi et al. 2009). また, 餌料密度と成長速度の関係では両種ともに正の関係を示すものの, マイワシの方が餌料要求量が高いことが示されている (Takahashi et al. 2009). 以上のように, マイワシとカタクチイワシでは, 産卵や仔稚魚の成長に好適な環境条件が明瞭に異なる. また, 太平洋全体の海面水温指標となる太平洋十年規模変動指数 (PDOI) は, マイワシとカタクチイワシの魚種交替現象とよく対応しており, PDOI が正の値をとる時期には北西太平洋の表面水温が低下してマイワシ資源が高水準となり, PDOI が負の時期には水温が上昇してカタクチイワシが高水準となる (Takasuka et al. 2008). また, PDOI はアリューシャン低気圧の勢力とも関係すると考えられており, 冬季のアリューシャン低気圧の位置や勢力が黒潮親潮移行域の海面水温に影響を及ぼし, アリューシャン低気圧が強い年代には黒潮続流域における混合水深が深くなり, 下層の栄養塩が表層に供給されることで餌料環境が改善され, マイワシ仔稚魚の生残率が高くなると考えられている (Nishikawa and Yasuda 2008; Nishikawa et al. 2011). このように, マイワシとカタクチイワシの魚種交替に関しては多くの知見が得られている一方で, マイワシやカタクチイワシと同様に大規模な資源変動を示すにも係わらず, マサバ仔稚魚の成長や生残に関する研究は少ない. その理由として, マサバ仔稚魚はゴマサバ仔稚魚と外部形態が酷似しており, 正確な種判別には分子生物学的な手法が必要であることが挙げられる (佐々ほか 2014).

マサバに比べて, ゴマサバは暖水性, 沖合性が強いとされる (落合・田中 1998). マサバ太平洋系群とゴマサバ太平洋系群は, 産卵場や産卵期が重複しているものの (加藤・渡邊 2002), 資源変動は同期しておらず (Fig. 1-1), それぞれ好適

な環境が異なることが示唆される。しかし、前述の通り仔稚魚期におけるマサバとゴマサバの正確な種判別には分子生物学的な手法が必要で、この手法によりマサバとゴマサバ仔稚魚の生態的な違いを示した研究は、東シナ海における Sassa and Tsukamoto (2010) に限られる。太平洋側においては、資源量や生殖腺の発達状況の違いからサバ属仔稚魚をマサバ仔稚魚と仮定して出現状況を調べた研究はあるものの (渡部 1970 ; 小泉 1992)、太平洋で採集されるマサバ、ゴマサバ仔稚魚の生態に関する基礎的な知見は極めて少ない。

一般に、魚類は小卵多産型の繁殖戦略をとり、初期生活史における死亡率が最も高く、これを初期減耗という。資源加入量の変動が仔稚魚期における初期減耗によって規定されるとした **Critical period** 仮説が Hjort (1914) によって提唱されて以来、仔稚魚の生残と加入に関する多くの仮説が提唱・検討されてきた。初期の代表的な仮説として、飢餓を主要な減耗要因と考え、仔魚の出現と餌となる生物の生産が時空間的に一致した場合に高い加入量となる **Match-mismatch** 仮説 (Cushing 1975)、海洋環境の鉛直的安定性が高い餌生物環境を形成し、年級群の強度を決定するとした **Ocean stability** 仮説 (Lasker 1975) などが挙げられる。一方、1980 年代後半以降は減耗要因として被食が注目され、サイズが大型になるほど捕食されにくいとする **Bigger is better** 仮説 (Miller et al.1988)、高成長により捕食されやすい仔魚の期間が短いほど生き残る確率が高いとした **Stage duration** 仮説 (Chambers and Leggett 1987)、体サイズが同じであっても成長速度が速い個体は捕食者を回避する能力が高いとする **Growth selective predation** 仮説 (Takasuka et al. 2003) などが提唱された。Houde (1987) は、仔稚魚期における累積的な減耗の結果として加入量が決定されることを示し、マイワシ太平洋系群では 1988 年級群以降の資源加入量水準が激減した原因として、仔魚期にとどまらず稚魚期を含めた長期的な減耗の影響の重要性が報告されている (Watanabe et al. 1995)。以上のように、魚類卵・仔稚魚の初期生活史において、好適な環境

を通して高成長を獲得できた個体が選択的に生残するという成長速度選択的減耗過程が存在し、この期間の初期減耗が加入量変動の主要因であるという考え方は広く受け入れられている (e.g. Cushing 1990; Bradford 1992).

サワラ *Scomberomorus niphonius*, タイセイヨウサバ *S. scombrus*, マサバなどのサバ科魚類の初期死亡率は他の分類群と比較して相対的に高く (Houde 1989; Shoji et al. 2005), 特に仔魚期の成長速度が初期生残率や加入量水準に大きく影響することが知られている (Shoji et al. 2005; Robert et al. 2007; Kamimura et al. 2015). 仔稚魚の成長に対しては、餌料環境や水温が最も重要な要素であることから (Yamashita et al. 2001; Dower et al. 2002; Takahashi and Watanabe 2005; Takasuka and Aoki 2006), マサバ仔稚魚の成長速度と水温・餌料密度の関係を明らかにすることは、マサバ資源の加入量変動メカニズムの解明や資源加入量の予測精度向上、資源の適切な管理や利用に寄与することが期待される。

上述の通り、マサバ太平洋系群の資源量は長期的に大きく変化してきた。マサバの未成魚・成魚では、このような資源量の変化に伴って成長速度や成熟率が変化することが報告されている (Watanabe and Yatsu 2004, 2006). 近年では、2013 年級が卓越年級となり、本年級群の資源加入以降、各年級群において成長速度の低下、成熟の遅れがみられている (由上ほか 2019b). これは、資源量の増加によって生じた成育場や餌料の競合等による密度効果が原因と考えられているが、年級群ごとの具体的な密度効果の影響とその要因は整理されていない。マサバはサイズによって用途が異なり、大型個体は鮮魚のほか缶詰やしめさばなどの加工原料等に利用され、小型個体はまぐろ類やぶり類養殖の餌等に使われることから、漁況や魚体の予測を行う上で密度効果のメカニズムを明らかにすることが求められる。さらに、成長速度の低下は成熟率や卵質の低下にもつながる可能性があり、今後の初期生残に対する影響や資源管理を考えるうえで重要である。

本研究では、2章において太平洋側におけるサバ属仔稚魚の生態に関する基礎的な知見を得るため、サバ属仔稚魚の産卵場から成育場への輸送経路にあたる房総・鹿島灘海域を調査海域として、マサバ、ゴマサバ仔稚魚の出現量と環境（水温、塩分、クロロフィル a 蛍光度、餌料プランクトン密度）との関係を調べた。3章では、マサバ仔稚魚の成長速度に及ぼす水温や餌料密度の影響を体長毎に検討し、成長段階によって成長速度と水温、餌料密度の関係がどのように変化するかを解析した。さらに、資源加入後にまき網によって漁獲されたマサバ未成魚越冬群の初期成長速度を調べ、仔稚魚期に採集された個体の初期成長速度と比較することで、マサバの初期生活史において生じている成長速度選択的な減耗について検討した。4章では、マサバ太平洋系群の仔稚魚期から成魚期までの環境と成長速度の関係について、初期成長速度が速いほど加入量が多い一方で、未成魚期以降については加入量（資源量）が多いほど成長速度が低下するという逆転現象が生じていることから、未成魚期以降のマサバ資源量増加に伴う成長速度の変化を整理し、成長速度の変化が生じた要因を肥満度や漁場水温、胃内容物組成の変化から解析した。5章では、本研究で得られた成果をもとにレジームシフトとの関係を考察し、カタクチイワシに好適な高水温レジームとマイワシに好適な低水温レジームの移行期にマサバが増加するメカニズムについて検討した。また、マサバの資源増加に伴う密度効果の要因と今後のマサバ資源の動態について考察した。

第2章 房総・鹿島灘海域におけるサバ属仔稚魚の出現状況

2-1 サバ属仔稚魚の出現特性

背景と目的

黒潮周辺海域は、マイワシ、カタクチイワシ、マアジ、さば類などの浮魚類仔稚魚の成育場として知られる (Kasai et al. 1992 ; Sassa et al. 2006 ; Takasuka et al. 2008). マサバ太平洋系群の産卵場は伊豆諸島海域を中心に、紀南、室戸岬、足摺岬周辺に形成され、ゴマサバ太平洋系群の産卵場は伊豆諸島海域から足摺岬、薩南周辺に形成される (由上ほか 2019a,b). 両種の産卵は時期・場所ともに重複しており (加藤・渡邊 2002), 主産卵期は3-6月である (村山ほか 1995 ; 渡邊ほか 2000 ; 渡邊 2010). サバ属仔稚魚は外観が酷似しているため、外部形態から確実に種を判別することが困難であるだけでなく (佐々ほか 2014), 両種の雑種の存在も確認されている (谷口ほか 1989 ; 斉藤 2001). そのため、正確にサバ属仔稚魚の種を判別するためには分子生物学的な手法が必要である (佐々ほか 2014). マサバでは稚魚期の成長速度と資源加入量の間には正の関係が認められ (Kamimura et al. 2015), ゴマサバでも黒潮親潮移行域で採集される幼魚の体長が大きい年には加入量が多い傾向にあり (川端ほか 2009), マサバ, ゴマサバともに成長速度選択的減耗による資源加入のメカニズムが示唆されている. しかし, 太平洋系群のマサバとゴマサバの資源変動は同期しておらず (由上ほか 2019a,b, Fig. 1-1), 両種には仔稚魚期においても生態的な違いのある可能性が考えられる. 東シナ海においては, マサバに比べてゴマサバ仔魚がより高水温帯に出現したことが報告されているが (Sassa and Tsukamoto 2010), 太平洋側ではマサバとゴマサバ仔稚魚の生態を比較した研究はない. 東シナ海と太平洋では異なる系群として資源評価が行われていることから, 系群ごとの資源変動メカニズムを明らかにするうえで, 太平洋側のマサバ, ゴマサバ仔稚魚の生態の違い

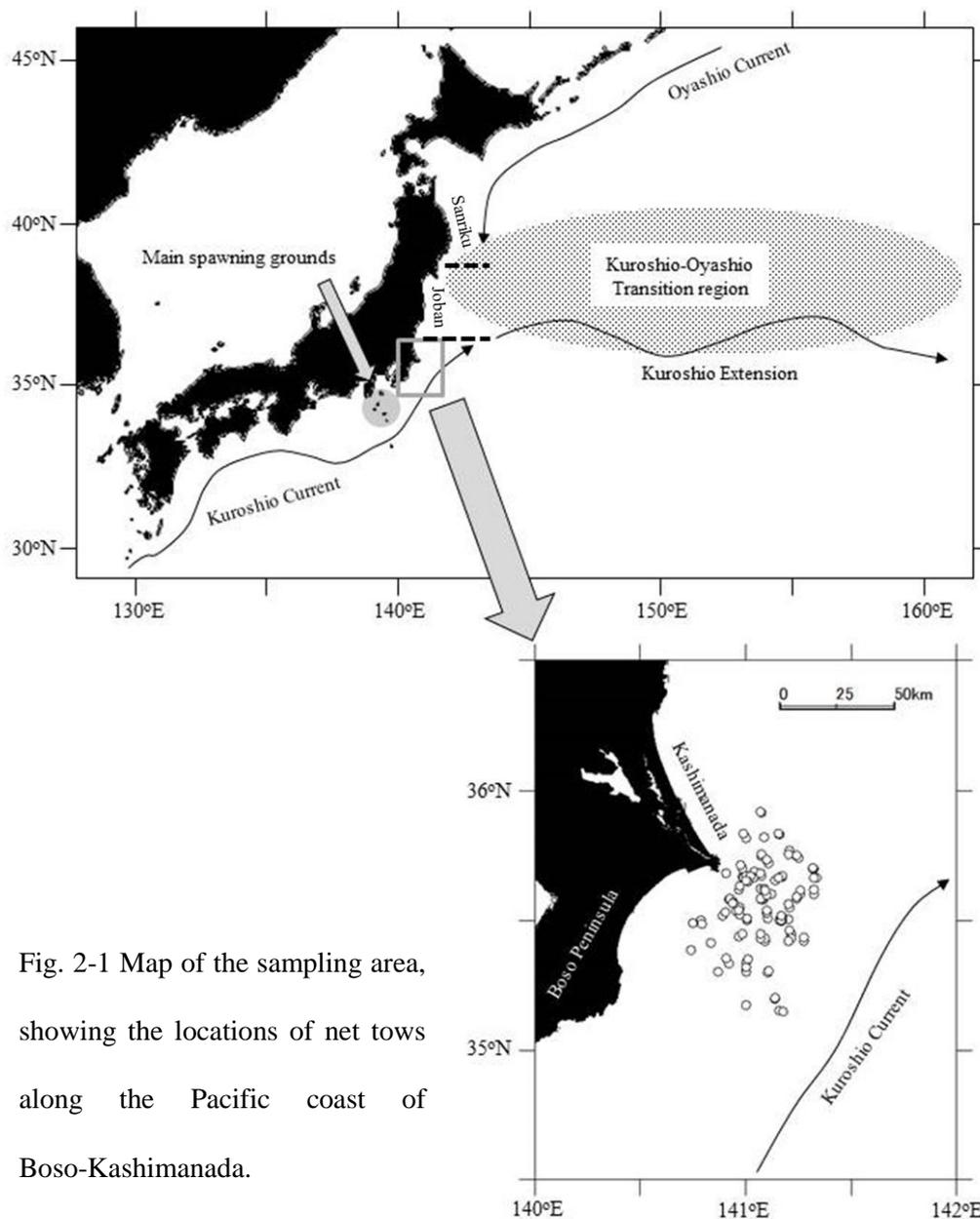


Fig. 2-1 Map of the sampling area, showing the locations of net tows along the Pacific coast of Boso-Kashimanada.

いを明らかにする必要がある。

主産卵場である伊豆諸島周辺海域で産出されたサバ属の卵は、黒潮の流れによって黒潮内側域から黒潮親潮移行域へと輸送される。黒潮の流路は変動するものの、房総半島沖では比較的接岸して北東方向に流去するため (Fig. 2-1), 黒潮親潮移行域へと輸送される途中のサバ属仔稚魚を狭い海域で採集することができる。本節では、太平洋側におけるマサバ・ゴマサバ仔稚魚の生態の違いに関する基礎的な知見を得るため、房総・鹿島灘海域の黒潮内側域において、調

査船によりサバ属仔稚魚を採集し、DNA によってマサバとゴマサバを判別して、それぞれの種について出現時期や出現量の違いを比較した。

方法

サバ属仔稚魚の採集は、茨城県漁業調査船いばらき丸（179 t）により行った。房総・鹿島灘沖の黒潮内側域を主な調査海域として、35°10′–35°55′N，140°45′–141°20′E の海域に調査点を設定した（Fig. 2-1）。伊豆諸島周辺におけるマサバとゴマサバの主産卵期である 3–6 月（村山ほか 1995；渡邊ほか 2000；渡邊 2010）をカバーするため、2015–2016 年の各年 3–7 月に、毎月 2–8 地点で日中に調査を行った（Table 2-1）。各調査地点における物理環境データを取得するため、船上から採水バケツで採水して海面水温を棒状温度計で測定し、同時に CTD（SBE911plus，シーバード社，または RINKO Profiler，JFE アドバンテック社）により水深 0 m から 200 m まで（水深 200 m 以浅の地点では海底直上 5 m まで）の水温，塩分，クロロフィル a 蛍光度を鉛直方向に測定した。ただし，CTD の不具合により，2015 年 5 月の 1 地点，6 月の 2 地点では水温，塩分，クロロフ

Table 2-1. Number of stations surveyed, number of larvae and juveniles collected, and DNA samples analyzed in each month. Sea surface: tow at sea surface of Shinchigyo net (in 2015) or neuston net (in 2016). Middle layer: tow of MOHT net horizontally in three layers (depths of 30, 20, and 10 m).

Year Month	2015						2016					
	Mar	Apr	May	Jun	Jul	sum	Mar	Apr	May	Jun	Jul	sum
No. of stations surveyed												
Sea surface	5	6	5	6	8	30	5	7	5	4	6	27
Middle layer	6	6	3	3	6	24	6	6	2	5	6	25
No. of scomber larvae sampled												
Sea surface	755	365	286	306	359	2071	379	122	58	760	262	1581
Middle layer	14	68	1	6	4	93	10	84	0	0	3	97
No. of larvae DNA analyzed												
Sea surface	39	40	29	36	46	190	50	53	35	30	30	198
Middle layer	14	68	1	6	4	93	10	32	0	0	3	45

イル a 蛍光度が、2016 年 3 月の 6 地点ではクロロフィル a 蛍光度の測定ができなかった。なお、本研究ではクロロフィル a の抽出による濃度換算は行っていないため、CTD で測定した蛍光度による相対値を比較に用いた。

次に仔稚魚採集を行ったが、ふ化直後から変態期までの幅広いサイズの仔稚魚を 1 種類のネットで採集することは、網目からの流出や網口回避が発生するため困難である。そこで本研究では広いサイズ範囲の仔稚魚を採集するため、表層と中層において目合いや網口面積が異なるネットを使用した。表層で小型仔魚を採集する目的で、2015 年には網口の直径 1.3 m、長さ 5.5 m、目合い 0.45 mm の円柱-円錐形ネット（新稚魚ネット、渡邊 1992）を対水 2 ノットの速度で 10 分間曳網した。2016 年には口径 1.3 m × 0.79 m、目合い 0.45 mm の長方形ネット（ニューストーンネット、大関ほか 2001）を対水 3 ノットの速度で 10 分間曳網した。採集した仔稚魚は速やかに 5% 中性ホルマリンで 5-12 時間固定した後、水洗して 99% エタノールに分析まで保存した。中層で大型仔稚魚を採集する目的で、2015 年、2016 年ともに口径 2.3 m × 2.3 m、目合い 1.59 mm の正方形ネット（MOHT ネット、Oozeki et al. 2004）を対水 4 ノットの速度で深度 30 m、20 m、10 m の各層を連続して 5 分間階段曳きした。網口上部には漁網監視装置（ScanBas, SCANMAR 社）を装着し、曳網水深が各層の目標水深 ± 5 m の範囲となるようワープ長を調整した。採集物は表層で採集した仔稚魚と同様に固定・保存した。ニューストーンネット、MOHT ネットには網口に事前に較正したろ水計（離合社）を取り付け、回転数からろ水量を計算し、仔稚魚の採集量を立方メートルあたり採集尾数 (n/m^3) に換算した。新稚魚ネットにはろ水計が取り付けられなかったため、渡邊（1992）を参照し、2 ノットで 10 分間曳網したときのろ水量（803 m^3 ）を用いて採集密度 (n/m^3) に換算した。

各調査点の標本からサバ属仔稚魚をソーティングし、実体顕微鏡（SZX16, オリンパス社）に接続した画像解析ソフト（WinROOF ver.5.7.2, 三谷商事社）で

体長 (BL, 0.1 mm 単位) を計測した。体長は屈曲期以前は脊索長, 屈曲後は標準体長とした。BL 測定後は個体ごとにバイアル瓶に移し, 次の分析まで 99% エタノールで保存した。

ミトコンドリア DNA (mtDNA) を用いた種判別では, マサバとゴマサバの交雑種を検出することはできない (Sassa and Tsukamoto 2010)。そこで 2015 年に採集したサバ属仔稚魚については, リボソーム DNA (rDNA) と mtDNA を利用することで雑種も同定可能なサバ属種判別キット (サバ Checker-I, 天生水産社) を用いた。本キットは, サバ属に共通の mtDNA シトクローム *b* 領域 (397 bp) と, サバ属の種特異的な rDNA の ITS (Internal transcribed spacer) 領域 (210 and/or 125 bp) を同時に PCR 反応で増幅するキットで, PCR 産物を電気泳動して検出されたバンドから種を判別するものである。rDNA 領域でマサバとゴマサバ両方のバンドが検出された場合には雑種と判断し, 両バンドを直接配列決定して, それぞれ nucleotide blast 検索で種特異性を確認した。さらに, 雑種については mtDNA 由来のバンドについても配列を決定し, マサバとゴマサバのどちらが雌親であるか調べた。

各調査点におけるマサバ・ゴマサバ比を求めるため, 各調査点で採集したサバ属仔稚魚の全個体, または仔稚魚の採集数が多かった地点では最低 15 個体をランダムに抽出して, DNA 分析を行った (Table 2-2)。2015 年に採集したサバ属仔稚魚 283 個体の筋肉からキットの説明に従い DNA を抽出した。抽出した DNA について, サバ Checker-I により PCR で特定領域を増幅した。PCR 反応は, 熱変性 (98°C5 秒間), アニーリング (64°C20 秒間), 伸長 (72°C15 秒間) のサイクルを 28 回繰り返した。PCR 産物について, 2.7% アガロースゲルによる電気泳動を約 45 分間行い, エチジウムブロマイド染色を行った。397 bp にサバ属共通バンドが検出されたうえで, 210 bp のバンドが検出された個体をマサバ, 125 bp のバンドが検出された個体をゴマサバ, 両方のバンドが検出された個体を雑

Table 2-2. Analyzed number of larvae and juveniles collected in sea surface (tow at sea surface of Shinchigyo net in 2015 or neuston net in 2016) or middle layer (tow of MOHT net horizontally in three layers at depths of 30, 20, and 10 m) in each month. *Scomber* spp. larvae and juveniles were identified species by DNA analysis.

Year Month	2015						2016					
	Mar	Apr	May	Jun	Jul	sum	Mar	Apr	May	Jun	Jul	sum
No. of fish collected in sea surface												
<i>S. japonicus</i>	24	16	22	35	40	137	44	51	33	30	29	187
<i>S. australasicus</i>	15	20	6	0	6	47	6	2	2	0	1	11
Hybrids	0	4	1	1	0	6						
No. of fish collected in middle layer												
<i>S. japonicus</i>	14	40	1	6	3	64	5	31	0	0	3	39
<i>S. australasicus</i>	0	26	0	0	1	27	5	1	0	0	0	6
Hybrids	0	2	0	0	0	2						

種と判断した。

2015年に採集したサバ属仔稚魚 283 個体の種同定の結果、雑種は 8 個体 (2.8%) とわずかであったため (Table 2-2), 2016 年に採集した仔稚魚 243 個体は mtDNA を用いた RFLP 法 (農林水産消費技術センター・水産総合研究センター2007) で種を同定した。仔稚魚の筋肉から DNA 抽出キット (DNeasy Blood & Tissue Kit, QIAGEN 社) により DNA を抽出した。抽出した DNA について、サバ属 mtDNA に特異的な 2 種類のプライマーをセットした (LSs1-Leu; 5'-ATCCGCTGGTCTTAGGAACC-3', HSs1-ND5; 5'-CCTTCTCAGCCGATAAATAGTT-3')。PCR 反応は、熱変性 (98°C10 秒間), アニーリング (55°C15 秒間), 伸長 (68°C30 秒間) のサイクルを 35 回繰り返して、特定領域の DNA を増幅した。PCR 産物を、マサバのみがもつ 5'-GGCC-3' という領域を切断する制限酵素 *HaeIII* により処理した。制限酵素反応液について、3% アガロースゲルによる電気泳動を約 70 分間行い、SYBR Safe DNA Gel Stain (ThermoFisher Scientific 社) でゲルを 30 分間染色した後、262/243 bp に切断されたバンドが検出された個体をマサバ、切断されず 505 bp にバンドが検出された個体をゴマサバと判断した。2 回の RFLP でもバンドが不鮮明であった 55 個体は、3130 ジェネティックアナライザ (Applied Biosystems

社) により PCR 増幅産物の塩基配列を直接決定し、ポジティブコントロールのマサバ・ゴマサバの塩基配列と比較して種を同定した。

マサバとゴマサバそれぞれの仔稚魚について採集年、採集層による体長の差を比較するため、統計パッケージ R により Welch's ANOVA と事後検定として Games-Howell の検定を行った。調査地点ごとに DNA 分析により求めたマサバ・ゴマサバ比から、各調査地点における仔稚魚の採集量で引き伸ばして、地点ごとのマサバ・ゴマサバ採集量を求め、月別に仔稚魚が採集された地点における平均仔稚魚採集密度 (n/m^3) を算出した。さらに、我が国の太平洋海域におけるマサバ・ゴマサバ産卵量調査結果 (高須賀ほか 2017) のうち、本研究で設定した調査海域の上流部にあたる潮岬から犬吠埼海域における産卵量を参照し、本研究でまとまった採集がみられた表層におけるマサバ・ゴマサバそれぞれの平

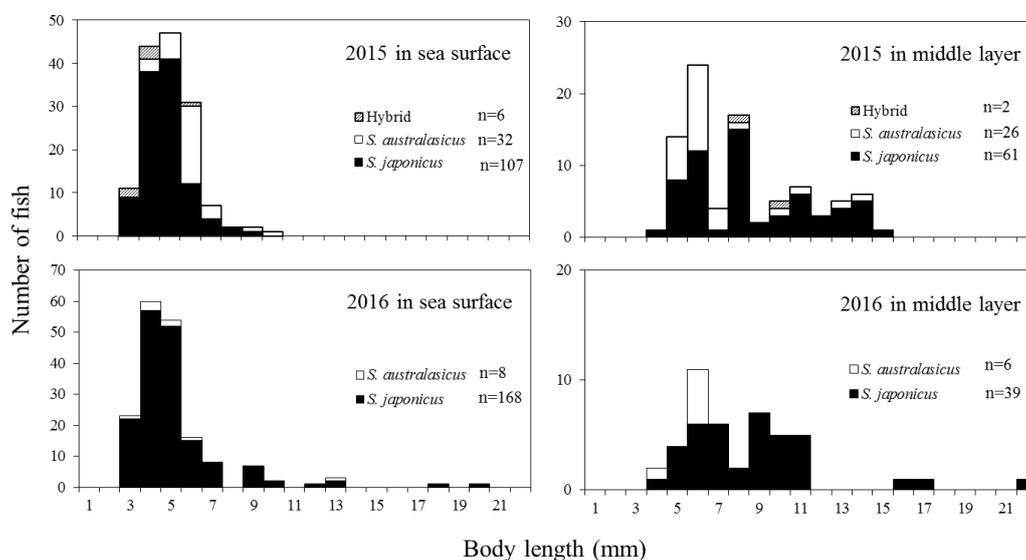


Fig. 2-2 Length distributions of larval *S. japonicus*, *S. australasicus* and hybrids collected using a Shinchigyo net (2015, sea surface), neuston net (2016, sea surface) and MOHT net (middle layer) along the Pacific coast of Boso–Kashimanada for DNA analysis. n: total number of fish used for DNA analysis. Hybrids were not analyzed in the 2016 samples.

均仔稚魚採集密度 (n/m^3) と比較した.

結果

2015年に採集し、サバ Checker-I による DNA 分析を行った 283 個体のうち、201 個体がマサバ、74 個体がゴマサバ、8 個体が両種の交雑種と同定された (Table 2-2). 雑種と同定された 8 個体の mtDNA を調べた結果、雌親がマサバの個体が 6 個体、雌親がゴマサバの個体が 2 個体であった. 2016年に採集し、mtDNA の RFLP 分析を行った 243 個体のうち、226 個体がマサバ、17 個体がゴマサバと同定された.

マサバ仔稚魚の平均体長 (体長範囲) は、2015 年の表層曳網では 5.2 ± 1.1 mm (平均 \pm SD, 体長範囲 3.6–9.0 mm), 2016 年の表層曳網では 5.6 ± 2.3 mm (3.6–20.5 mm), 2015 年の中層曳網では 9.2 ± 3.1 mm (4.7–15.0 mm), 2016 年の中層曳網では 9.2 ± 3.5 mm (4.8–22.3 mm) であった (Fig. 2-2). 表層曳網においては、2015 年と 2016 年で異なるネットを使用し、2016 年の方が大型の個体が採集されたものの、体長に有意な差は認められなかった (Welch's ANOVA with Games-Howell *post hoc* test, $p = 0.21$). 中層曳網においても採集年の差は認められなかった ($p = 0.99$). 一方、採集層間では 2015 年、2016 年ともに表層よりも中層で採集したマサバ仔稚魚の体長が有意に大きかった ($p < 0.01$).

ゴマサバ仔稚魚の平均体長 (体長範囲) は、2015 年の表層曳網では 6.3 ± 1.2 mm (4.4–10.0 mm), 2016 年の表層曳網では 5.8 ± 3.1 mm (3.7–13.7 mm), 2015 年の中層曳網では 7.3 ± 2.4 mm (5.4–14.4 mm), 2016 年の中層曳網では 6.2 ± 1.1 mm (4.0–6.9 mm) であった (Fig. 2-2). ゴマサバについては、採集年及び採集層間の体長差は認められなかった (Welch's ANOVA, $p = 0.27$). マサバとゴマサバの雑種の仔稚魚の平均体長 (体長範囲) は、2015 年の表層曳網で 4.7 ± 1.0 mm (体長範囲 4.4–10.0 mm), 2015 年の中層曳網で 9.3 ± 1.8 mm (8.0–10.5 mm) であつ

た (Fig. 2-2).

2015 年については、マサバは表層、中層ともに調査を行った 3-7 月の全ての月で採集され、採集量のピークは表層では 5 月、中層では 4 月であった (Fig. 2-3). ゴマサバは、表層では 6 月を除いて採集され、ピークは 3 月であったが、中層では 4 月と 7 月にのみ採集された。雑種は、表層では 4-6 月に採集され、採集量のピークは 6 月であり、中層では 4 月にのみ採集された。2016 年については、マサバは表層では全ての月で採集されたが、中層では 3 月、4 月、7 月に採集された (Fig. 2-3). 採集量のピークは表層では 6 月、中層では 4 月であった。ゴマサバは、表層では 6 月を除いて採集されたが、中層では 3 月、4 月に採集され、採集量のピークはともに 3 月であった。

産卵量調査の結果 (高須賀ほか 2017) と比較すると、潮岬から犬吠埼までの

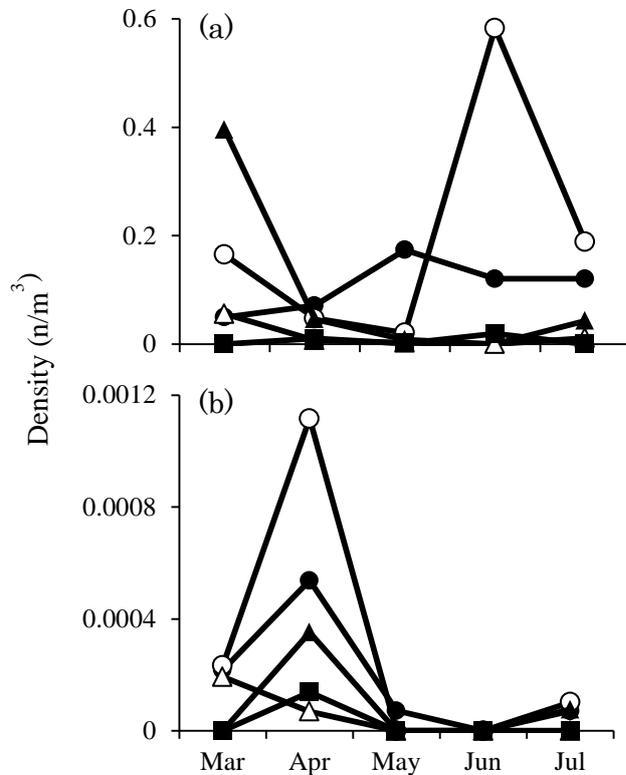


Fig. 2-3 Average densities of larvae and juveniles in the stations where *Scomber* spp. were collected from March to July. Larvae and juveniles collected from (a) sea surface using Shinchigyo net and neuston net or (b) middle layer using MOHT net. Closed circles, triangles and squares indicate *S. japonicus*, *S. australasicus* and their hybrid collected in 2015, respectively. Open circles and triangles indicate *S. japonicus* and *S. australasicus* collected in 2016, respectively.

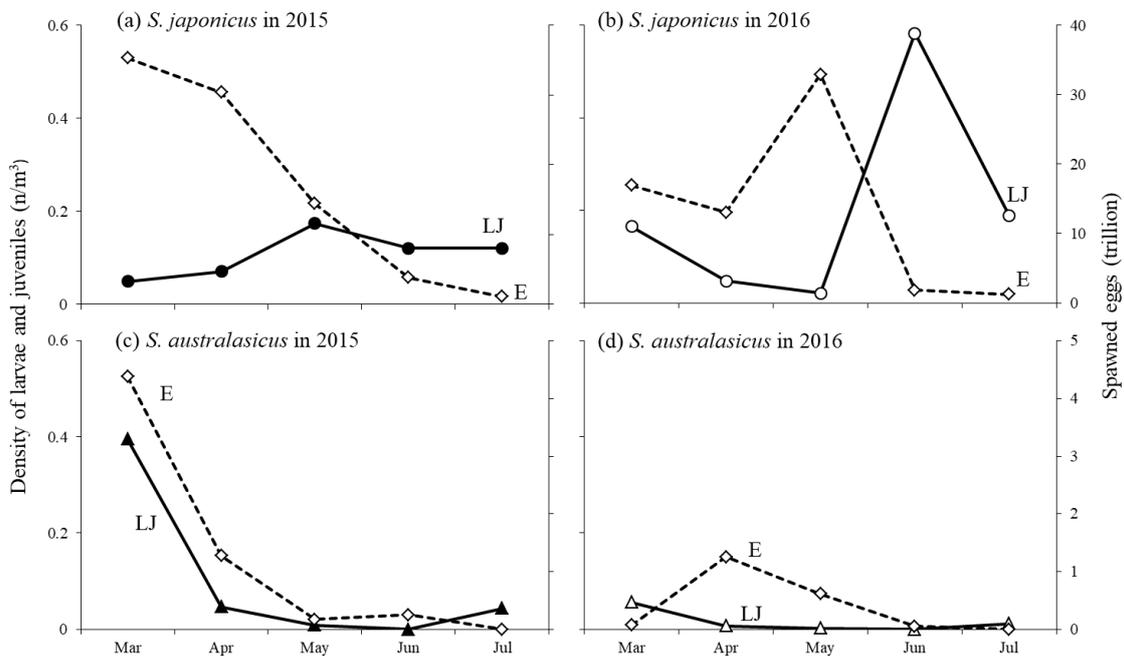


Fig. 2-4 Relationships between the densities of larvae and juveniles (LJ) collected from sea surface (left axis) and the estimated number of spawned eggs (E) of mackerels in the area from Shiono Cape to Inubo Cape (right axis). Symbols of solid lines are same as those in Figure 2-3. Dashed lines indicate the number of spawned eggs for (a) *S. japonicus* in 2015; (b) *S. japonicus* in 2016; (c) *S. australasicus* in 2015; (d) *S. australasicus* in 2016.

2015年におけるマサバ産卵量は3月にピークとなり7月にかけて減少したが、本研究での表層におけるマサバ仔稚魚の採集量は5月にピークを示した (Fig. 2-4a)。2016年におけるマサバ産卵量は5月にピークを示し、仔稚魚の採集量は6月がピークとなった (Fig. 2-4b)。一方ゴマサバについては、2015年の産卵量、仔稚魚採集量ともに3月にピークを示した (Fig. 2-4c)。2016年においては、産卵量が4月にピークを示した一方、仔稚魚の採集量はわずかではあったが3月にピークを示した (Fig. 2-4d)。

考察

mtDNA による分析では雑種を判別することができないことから (Sassa and

Tsukamoto 2010), 本研究では 2015 年に採集された仔稚魚について rDNA と mtDNA を併用した種判別キットによる分析を行った. その結果, 283 個体のうち 8 個体 (2.8%) が雑種と同定された (Table 2-2). この 8 個体の内訳は, 4 月に 6 個体, 5 月に 1 個体, 6 月に 1 個体であった. 伊豆諸島周辺海域におけるマサバ, ゴマサバの生殖腺熟度指数 (KG) の推移をみると, 2015 年のマサバでは, 2 月から急激に上昇し, 3 月にピークとなった後, 6 月にかけて減少した (千葉県水産総合研究センターほか 2015). 一方, ゴマサバについては 2 月上旬ごろから徐々に上昇して 2 月下旬にピークとなり, その後 6 月にかけて減少した. 以上から, マサバとゴマサバの KG の変化はほぼ同期しており, 交雑は両種の産卵がピークとなった時期に起こり, 産卵のピークから少し遅れた 4 月以降に仔魚が採集されたと考えられた. しかし, 雑種の採集数はごく限られており, 3 月に雑種が採集されなかった理由を考察することは困難である. また, 斉藤 (2001) は, 本研究と同じく rDNA を利用したサバ属の種判別を行い, 894 個体のうち 3 個体 (0.3%) が雑種であったことを報告した. 斉藤 (2001) では種判別を行った魚体のサイズが記載されていないが, 花井 (1999) の方法により形態から種判別を行っていることから, 花井 (1999) の方法が適用可能な尾叉長 5 cm 以上を用いたと考えられる. 本研究で 2015 年に採集され, DNA 分析を行った個体は最大でも体長 15 mm であることから (Fig. 2-2), 雑種は仔稚魚期以降の死亡率が高い可能性が示唆される. しかし, 天然海域においてマサバとゴマサバの雑種が生まれるメカニズムは明らかになっておらず, 本研究と斉藤 (2001) では標本としたマサバ・ゴマサバそれぞれの資源水準が異なることから, 本研究と斉藤 (2001) の雑種の出現頻度に差が生じた理由については今後も検証が必要である.

マサバ仔魚は主に水深 25 m 以浅に分布することが知られている (渡部 1970). 本研究では様々な大きさのサバ属仔稚魚を採集するため, 曳網水深, 網口サイ

ズ及び曳網速度の異なるネットを使用した。表層における仔稚魚採集では、2015年と2016年で異なるネットを使用した。本研究で使用したニューストーンネットは、新稚魚ネットの網口前面にブライドルがかかる (Oozeki 2000) といった欠点を改善した後継採集具であり、網口面積は同じとなるよう設計されている (大関ほか 2001)。サバ属仔稚魚で両ネットの採集効率を比較した知見はないが、日中のサンマ仔稚魚の採集効率は新稚魚ネットよりもニューストーンネットの方が高かったことが報告されている (大関ほか 2001)。しかし本研究においては、両ネットで採集されたマサバ、ゴマサバ仔稚魚の BL に有意差は認められなかった (Welch's ANOVA with Games-Howell *post hoc* test, $p = 0.21, 0.27$)。

表層と中層でサイズを比較すると、マサバについては表層で採集した仔稚魚よりも中層で採集した仔稚魚の方が体長が有意に大きかった ($p < 0.05$, Fig. 2-2)。これには二つの理由が考えられる。まず、中層で使用した MOHT ネットの方が表層で使用したネットよりも大型かつ高速で曳網したことで、大型仔稚魚が採集された可能性がある。次に、マサバ仔稚魚の生態として、成長に伴って表層から中層へと移動した可能性が考えられる。しかし、これを検証するための知見はないため、表層と中層における採集密度や魚体の違いについては今後もデータを集める必要がある。一方、ゴマサバでは表層と中層で体長差が認められなかった ($p = 0.27$)。ゴマサバ仔稚魚はマサバ仔稚魚に比べて採集数が少なく、特に2016年には表層で11個体、中層で6個体しか採集されなかった (Table 2-2)。この限られた標本から体長差が認められなかった理由を考察することは困難であり、今後十分な標本数を確保したうえで検証する必要がある。

日本の太平洋沿岸域での産卵調査をもとに、潮岬沖から三陸沖における1951-1964年のサバ属仔稚魚の出現海域を調べた渡部 (1970) では、仔稚魚は2-7月に本州沿岸域に出現した。2月には潮岬沖でごくわずかに出現したのみであったが、3月には紀伊半島南岸から鹿島灘にかけて広く出現し、4月には伊豆諸島

周辺で特に濃密に採集され、5月以降は次第に北方に拡大し、常磐・三陸海域にも出現したことが報告されている。また、房総・鹿島灘沖では、いずれの年も仔稚魚が採集されたが、その出現密度は年や月によってかなりの変動があり、ピークとなる月は4-6月のいずれかであると報告されている。本研究では、マサバ仔稚魚は2015年、2016年ともに3-7月の全ての月で採集され、出現量のピークは2015年には5月、2016年には6月であったことから(Fig. 2-3)、渡部(1970)の知見と一致した。

本研究の調査海域の上流部にあたる潮岬一犬吠埼におけるマサバ・ゴマサバの産卵量(高須賀ほか 2017)と本研究における仔稚魚採集量の月変化を比較した結果、2015年のマサバについては、産卵量のピークに比べて仔稚魚の採集量のピークは2か月遅かった(Fig. 2-4a)。2016年のマサバについては産卵量のピークから1か月遅く仔稚魚の採集量のピークが認められた(Fig. 2-4b)。一方、2015年のゴマサバについては、産卵量と仔稚魚採集量のピークが3月で一致した(Fig. 2-4c)。2016年のゴマサバについては産卵量のピークが4月、仔稚魚の採集量のピークが3月と逆転していた。仔稚魚の耳石解析については3章で詳細に述べるが、今回DNA分析を行った仔稚魚(Fig. 2-2)の日齢を調べた結果、2015年のマサバで6-27日齢、2016年のマサバで7-22日齢、2015年のゴマサバで7-27日齢、2016年のゴマサバで8-20日齢であった。つまり、産卵から本研究で採集した仔稚魚が採集されるまで、数日から1か月程度のずれが認められた。しかし、上記の通り産卵量のピークと仔稚魚採集量のピークは必ずしもこの関係になかった。太平洋側の産卵量調査は、基本的に太平洋沿岸の各都県が毎月上旬に行うこととしているが(中央ブロック水産試験研究機関 2018; 東北ブロック水産試験研究機関 2018)、各都県によって調査日が異なり、本研究で採集された仔稚魚と同じコホートとは言い切れない。今後、本研究で採集された仔稚魚がどの産卵場に由来するのか、粒子追跡実験などにより明らかにする必要がある。

ある。

2-2 サバ属仔稚魚の出現と環境との関係

背景と目的

マサバに比べてゴマサバは暖水性が強いとされる（落合・田中 1998）。魚類にはそれぞれの種に好適な環境があり、好適な餌料や捕食者、基礎生産力を示すクロロフィル濃度といった生物的環境、水温や塩分などの非生物環境が挙げられる。例えば、仔魚のエネルギー収支を調べた Houde (1989) は、水温は仔魚の代謝速度、摂餌量、成長速度に関係しており、魚種によって好適な水温が異なることを報告した。塩分は浸透圧調節に関係し、海産魚では体液に比べて環境水の浸透圧が高く体内の水分を奪われるので、大量の海水を飲みながら鰓や尿から余分な塩分を体外に排出しているのに対し、淡水魚ではほとんど水を飲まず、逆に環境水から塩分を取り込んでいる。これらの適応には、主にプロラクチンやコルチゾルを始めとするホルモン類や鰓に存在する塩類細胞が関係しており、それぞれの働きは魚種によって異なる（岩田・平野 1991 など）。マサバとゴマサバはともに海産魚であるが、マイワシとカタクチイワシでは好適な塩分が異なることが報告されているなど（Oozeki et al. 2007）、マサバとゴマサバでも好適な塩分が異なる可能性がある。また、クロロフィル濃度は植物プランクトン量の指標であり、マサバやゴマサバ仔稚魚の餌料生物である動物プランクトンの生産と直接関係する。本節では、マサバとゴマサバ仔稚魚のそれぞれ好適な環境を検討するため、仔稚魚採集量と採集地点における環境（距岸距離、黒潮流軸からの距離、水温、塩分、クロロフィル a 蛍光度、餌料プランクトン密度）との関係を調べた。

方法

マサバ、ゴマサバ仔稚魚について、各調査地点における採集量と調査地点の位置（距岸距離及び黒潮流軸からの距離）、水温、塩分、クロロフィル a 蛍光度、餌料プランクトン密度の関係を検討した。距岸距離は各調査地点から最も近い陸地までの距離とし、黒潮流軸からの距離は各調査日における黒潮流軸の位置を関東・東海海況速報 (<http://sui-kanagawa.jp/Kaikyozu/1to3ken/>, 神奈川県水産技術センター) で確認し、調査地点から最も近い黒潮流軸位置までの距離とした。水温、塩分、クロロフィル a 蛍光度の測定方法は 2 章 1 節の通りである。調査地点によって仔稚魚の採集量が大きく異なったことから、各採集地点の表層・中層における仔稚魚密度を平方根変換し、各調査点における深度 30 m から海面までの水温、塩分の平均値を用いて、以下の式により毎月の重みづけ平均水温 (Weighted mean temperature: WMT)、塩分 (Weighted mean salinity: WMS) を算出した (Sassa and Tsukamoto 2010)。

$$\text{WMT} = \frac{\sum_{i=1}^n (m_i \times t_i)}{\sum_{i=1}^n m_i}$$

$$\text{WMS} = \frac{\sum_{i=1}^n (m_i \times s_i)}{\sum_{i=1}^n m_i}$$

ここで、 m_i 、 t_i 、 s_i はそれぞれ i 地点におけるマサバまたはゴマサバの採集量、水温、塩分を表す。

CTD による物理環境データ観測の際に、同時に仔稚魚の餌料となる動物プランクトン採集を行った。各調査点において、網口の直径 0.45 m、目合い 0.1 mm の円錐形ネット (NORPAC ネット, 元田 1957) をワープ長 30 m (水深が 30 m に満たない地点では海底直上 5 m) まで下した後、傾角を測定してネットが深度 30 m に達するまでワープを伸ばしてから、1.0 m/s の速度で鉛直曳網した。ネットの網口には、事前に較正したろ水計 (離合社) を装着し、ろ水量を記録した。採集したプランクトンは、直ちに船上で 5% 海水ホルマリンにより固定した。た

だし、荒天のため2015年5月の1地点ではプランクトンの採集ができなかった。NORPAC ネットで採集した動物プランクトンサンプルを濃縮し、検体中に含まれる動物プランクトンの数が200個体を下回らないよう適当な割合で分割した後、結果の詳細は3章1節に示すが、マサバ仔稚魚の胃内容物から確認されたカイアシ類ノープリウス幼生、*Oithona* 属、*Oncaea* 属、*Acartia* 属、*Paracalanus* 属、*Evadne* 属を実体顕微鏡下で計数した。属の同定が不可能なカイアシ類はほとんど出現しなかった。同時に、炭素量換算に必要な部位を各属最大20個体まで接眼マイクロメーターで測定し、既報の体長-炭素量換算式（Uye 1982；水産庁 1987；Uye 1991；Uye and Sano 1995；Uye et al. 1996；Satapoomin 1999）により炭素量に変換した。ろ水計の回転数から算出したろ水量をもとに、餌料密度を立方メートルあたり炭素量（mgC/m³）に換算した。採集年ごとに、各調査点におけるクロロフィル a 蛍光度と餌料プランクトン密度の関係、及びマサバ、

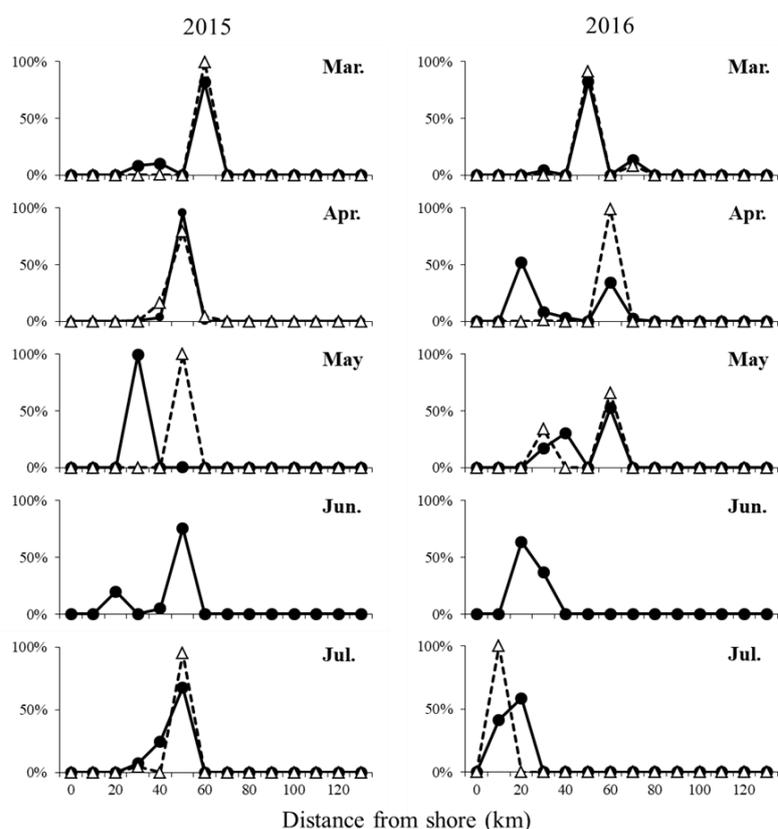


Fig. 2-5 Percentage occurrence of *Scomber* spp. larvae and juveniles per distance from shore to sampling stations from March to July. Closed circles and open triangles indicate the densities of *S. japonicus* and *S. australasicus*, respectively.

ゴマサバ仔稚魚の採集量との関係について、ピアソンの積率相関分析を行った。なお、前述の通り本研究ではクロロフィルの抽出によるクロロフィル a 濃度への換算は行わず、CTD センサーの吸光度による相対値として扱った。

結果

2015 年、2016 年ともに、またマサバ・ゴマサバともに、3月から7月にかけて主要出現地点の距岸距離が短くなる傾向にあった (Fig. 2-5)。各月 2-8 調査点を設定したが (Table 2-1)、2016 年 4 月、5 月のマサバと 2016 年 5 月のゴマサバを除いて、特定の距岸距離における調査点で集中して仔稚魚が採集された (Fig. 2-5)。2015 年 5 月、2016 年 4 月にはマサバよりゴマサバの方が沖合の調査点で多く採集される傾向にあった。一方、黒潮流軸からの距離は、マサバでは 2015 年には 3-6 月にかけて黒潮流軸からの距離が遠くなり、7 月にはやや近づいた

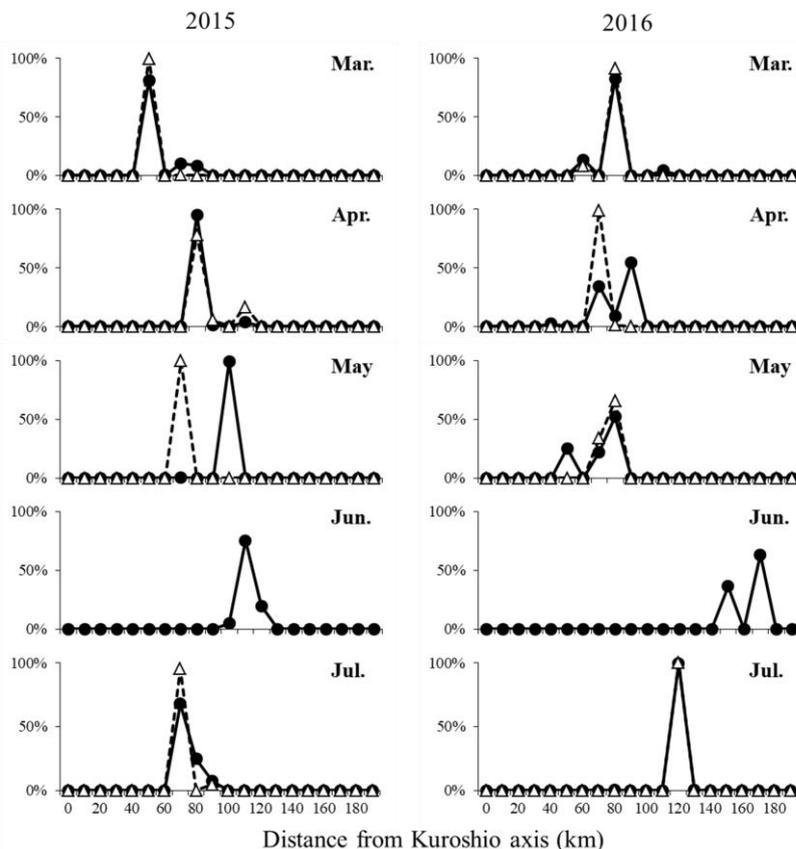


Fig. 2-6 Percentage occurrence of *Scomber* spp. larvae and juveniles per distance from Kuroshio axis to sampling stations from March to July. Closed circles and open triangles indicate the densities of *S. japonicus* and *S. australasicus*, respectively.

(Fig. 2-6). 2016 年も同様の傾向が認められ, 3-5 月は 80-90 km にピークがみられたが, 6 月には著しく黒潮流軸からの距離が遠くなり, 7 月にはやや近づいた (Fig. 2-6). 2016 年も同様の傾向が認められ, 3-5 月は 80-90 km にピークがみられたが, 6 月には著しく黒潮流軸からの距離が遠くなり, 7 月にはやや近づいた. 両年ともに, 3-6 月は黒潮流軸から徐々に遠ざかり, 7 月にやや近づくといい類似した傾向が認められた. ゴマサバではそれほど大きな変化はみられず, 2015 年は黒潮流軸から 50-80 km の調査点で集中して採集され, 2016 年にはマサバ同様に 3-5 月は 70-80 km にピークがみられ, 7 月には 120 km まで離れたが, 2015 年 5 月, 2016 年 4 月にはマサバに比べて黒潮流軸により近い海域に出現する傾向がみられた.

マサバとゴマサバの WMT を比較すると, 2015 年 3 月はマサバ 17.25°C, ゴマサバ 18.75°C, 4 月はマサバ 19.49°C, ゴマサバ 19.77°C, 5 月はマサバ 18.79°C, ゴマサバ 18.79°C, 6 月はゴマサバが採集されなかったがマサバ 17.42°C, 7 月はマサバ 17.37°C, ゴマサバ 17.61°C で, マサバよりもゴマサバの方が高水温で採集される傾向にあった (Table 2-3). 2016 年 3 月はマサバ 16.28°C, ゴマサバ 16.39°C, 4 月はマサバ 17.39°C, ゴマサバ 17.23°C, 5 月はマサバ 16.53°C, ゴマサバ 16.04°C, 6 月はゴマサバが採集されなかったがマサバ 19.04°C, 7 月はマサバ 20.87°C, ゴ

Table 2-3. Weighted mean temperature (WMT) and weighted mean salinity (WMS) for *S. japonicus* and *S. australasicus* larvae and juveniles collected from sea surface or middle layer during March to July in 2015 and 2016.

Year Month	2015						2016					
	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Total	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Total
WMT												
<i>S. japonicus</i>	17.25	19.49	18.79	17.42	17.37	17.97	16.28	17.39	16.53	19.04	20.87	18.19
<i>S. australasicus</i>	18.75	19.77	18.79	-	17.61	18.87	16.39	17.23	16.04	-	21.02	17.12
WMS												
<i>S. japonicus</i>	34.71	34.67	34.67	34.41	33.64	34.28	34.67	34.66	34.33	34.61	34.27	34.54
<i>S. australasicus</i>	34.84	34.68	34.67	-	33.86	34.61	34.68	34.67	34.22	-	34.28	34.56

マサバ 21.02°Cで、マサバの方が WMT が高い月とゴマサバの方が WMT が高い月がみられた。WMS を比較すると、2015 年のマサバは 33.64-34.71，ゴマサバは 33.86-34.84 で、ゴマサバの方がわずかに高い傾向が認められた (Table 2-3)。しかし、2016 年の WMS では、マサバは 34.27-34.67，ゴマサバは 34.22-34.68 で、種間差はほとんど認められなかった。

採集年間の WMT を比較すると、2015 年はマサバでは 17.97°C，ゴマサバでは 18.87°C，2016 年はマサバでは 18.19°C，ゴマサバでは 17.12°Cであった。同様に WMS の採集年差を比較すると、2015 年はマサバでは 34.28，ゴマサバでは 34.61，2016 年はマサバでは 34.54，ゴマサバでは 34.56 であった。

2015 年、2016 年の各調査地点におけるクロロフィル a 蛍光度と餌料プランクトン密度の間には、両年とも有意な関係は認められなかった ($p = 0.80, 0.97$, Fig. 2-7)。調査地点におけるクロロフィル a 蛍光度は採集年間で有意な差は認められなかったが (Wilcoxon rank sum test, $p = 0.88$, Fig. 2-8a)，餌料密度は 2015 年より 2016 年で有意に高かった ($p < 0.05$, Fig. 2-8b)。マサバ仔稚魚採集量とクロロフィル a 蛍光度，餌料プランクトン密度では、2015 年の仔稚魚採集量と餌料

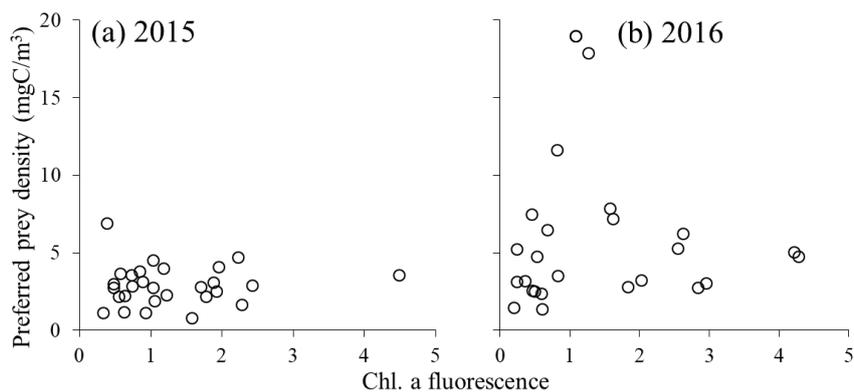


Fig. 2-7 Relationships between chlorophyll a fluorescence and preferred prey density (mgC/m³) of mackerel larvae and juveniles at the sampling stations in 2015 (a) and 2016 (b). There were no significant relationships between two variables (a; $p = 0.80$, b; $p = 0.97$).

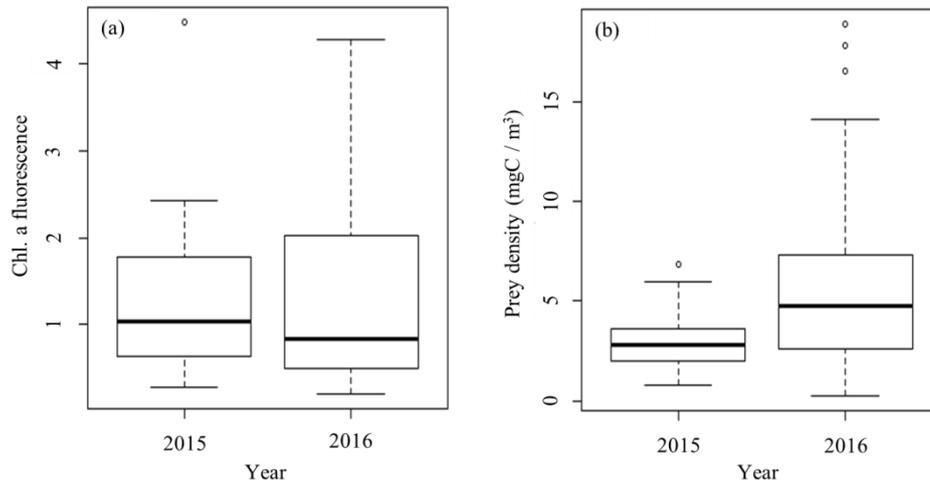


Fig. 2-8 Box plots of the chlorophyll a fluorescence (a) and preferred prey density of mackerel larvae and juveniles (b) at the sampling stations in 2015 and 2016. Chlorophyll a fluorescence was not significantly different between years (Wilcoxon rank sum test, $p = 0.88$). Preferred prey density in 2016 was higher than that of 2015 ($p < 0.05$).

プランクトン密度の間に有意な正の相関関係が認められたが ($y = 249.9x - 349.79$, $r = 0.43$, $p < 0.05$, Fig. 2-9b), 2016年の仔稚魚採集量と餌料プランクトン密度, 2015年, 2016年の仔稚魚採集量とクロロフィル a 蛍光度の間には有意な関係は認められなかった ($p = 0.67, 0.15, 0.71$, Fig. 2-9a, c, d). 一方, ゴマサバ仔稚魚採集量とクロロフィル a 蛍光度, 餌料プランクトン密度では, すべての区で有意な関係は認められなかった ($p = 0.73, 0.93, 0.64, 0.45$, Fig. 2-10a-d).

考察

潮岬沖から三陸沖における 1951-1961 年のサバ属仔稚魚の出現状況を調べた渡部 (1970) では, サバ属仔稚魚の出現地点における表面水温は $11-25^{\circ}\text{C}$ の範囲で 18°C にモードを示した. 太平洋周辺海域において毎月行われている産卵量調査の結果では, サバ属仔魚の出現した水温範囲は, $15.5-22.1^{\circ}\text{C}$ の範囲で 17.7°C にピークを示したとの報告がある (Takasuka et al. 2008). 本研究における 2015 年, 2016 年の仔稚魚の WMT (マサバ: 17.97°C , 18.19°C , ゴマサバ: 18.87°C , 17.12°C ,

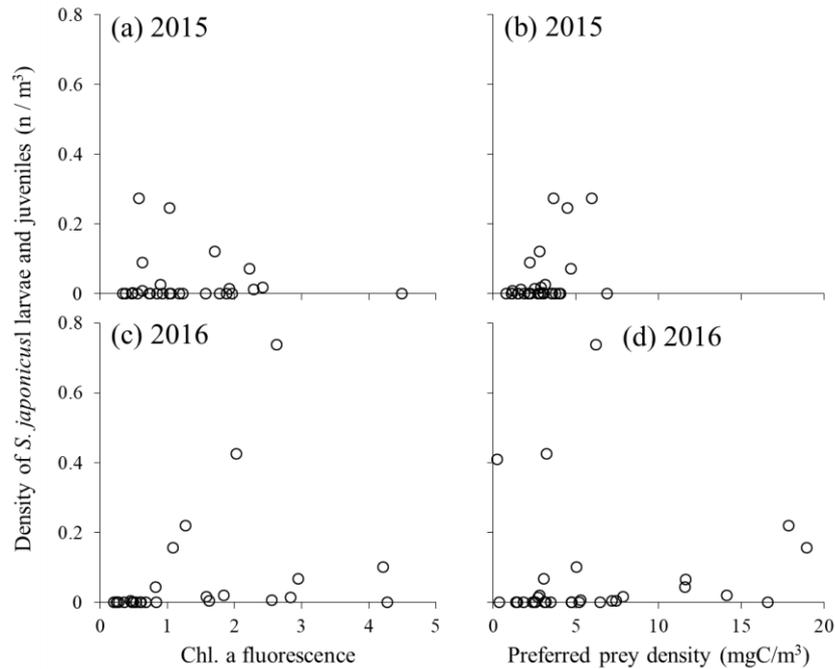


Fig. 2-9 Relationships between density of *S. japonicus* larvae and juveniles (n/m^3) and chlorophyll a fluorescence (a, c) and preferred prey density of mackerel larvae and juveniles (b, d) at the sampling stations in 2015 and 2016. Significant positive relationship was found between preferred prey density and density of *S. japonicus* larvae and juveniles in 2015 (b; $y = 249.9x - 349.79$, $r = 0.43$, $p < 0.05$). Other three relationships indicated no significant relationship (a; $p = 0.67$, c; $p = 0.15$, d; $p = 0.71$).

Table 2-3) はこれらとほぼ一致した。

2015年にはマサバよりもゴマサバでWMT, WMSが高い傾向にあった (Table 2-3)。マサバとゴマサバの出現地点における距岸距離や黒潮流軸からの距離を比較すると、マサバに比べてゴマサバがより沖合で黒潮に近い調査点で採集される傾向があり (Fig. 2-5, 2-6), 2015年についてはこれがWMTやWMSの差につながったと考えられる。東シナ海で同様にWMTをマサバとゴマサバで比較した Sassa and Tsukamoto (2010) によると、マサバのWMTは $17.7-20.4^{\circ}C$, ゴマサバのWMTは $20.0-21.5^{\circ}C$ であり、ゴマサバの方が高い水温帯で採集された。本

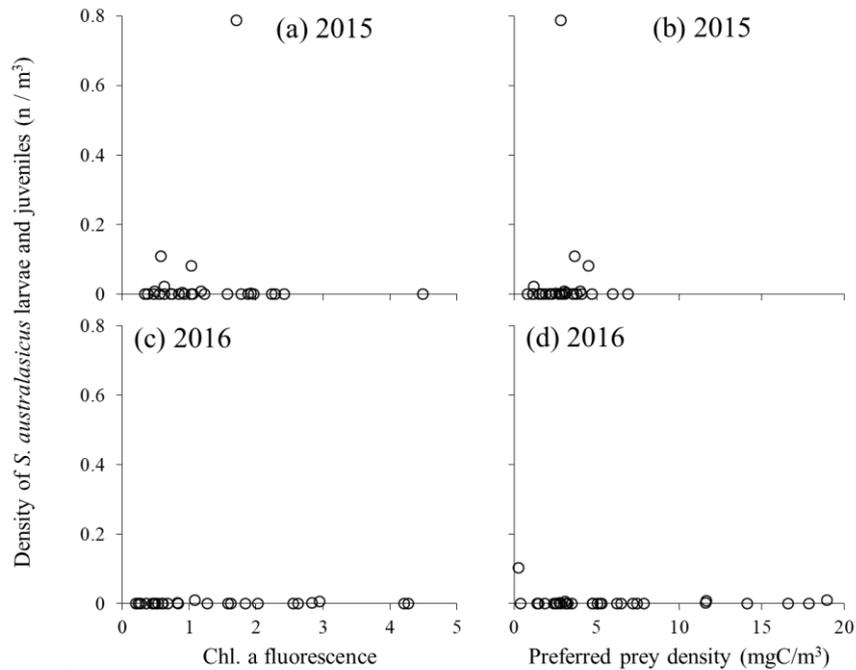


Fig. 2-10 Relationships between density of *S. australasicus* larvae and juveniles (n/m^3) and chlorophyll a fluorescence (a, c) and preferred prey density of mackerel larvae and juveniles (b, d) at the sampling stations in 2015 and 2016. There were no significant relationship (a; $p = 0.73$, b; $p = 0.93$, c; $p = 0.64$, d; $p = 0.45$).

研究では東シナ海ほど明瞭ではないが、同様にマサバ ($17.25-19.49^{\circ}\text{C}$) に比べてゴマサバ仔稚魚 ($17.61-19.77^{\circ}\text{C}$) の方がやや暖水性が強い傾向が太平洋においてもみられた。仔稚魚の分布域と水温に差が生じる要因は二つ考えられる。まず、産卵場がマサバとゴマサバで異なり、本研究で採集したサバ属仔稚魚は遊泳力が乏しい時期であることから、産卵場の違いを反映した可能性である。次に、産卵場は同じであるが、仔稚魚の適水温が両種で異なり、それぞれ適水温帯で生残した個体が採集された可能性が考えられる。マサバ、ゴマサバの産卵場である伊豆諸島周辺海域においては、漁業によってマサバとゴマサバが混じって漁獲されているものの (千葉県水産総合研究センターほか 2015)、両種の漁場水温が異なるかを比較した知見はない。また、マサバ仔稚魚では飼育実験により

成長速度と水温の関係が示されているが (Hunter and Kimbrell 1980; Mendiola et al. 2009), ゴマサバ仔稚魚の成長適水温は報告がない. このような限られた知見の中で, さらに議論を進めることは難しい. 一方, 2016 年にはゴマサバの方が WMT が高い月 (3 月, 7 月) と, マサバの方が WMT が高い月 (4 月, 5 月) がみられ, WMS ではほとんど種間差は認められなかった (Table 2-3). 前節でも示した通り, 2016 年にはゴマサバ仔稚魚がわずか 17 個体しか採集されず (Table 2-2), 考察するにはデータが不十分であることから, 引き続きデータの収集に努める必要がある.

2015 年に採集したマサバ仔稚魚と餌料プランクトン密度の間に有意な正の関係が認められたものの (Fig. 2-9b), 2016 年には有意な関係は認められなかった (Fig. 2-9d). 調査地点における餌料密度は 2015 年に比べて 2016 年の方が高く (Fig. 2-8b), 2015 年には餌料密度がマサバ仔稚魚採集量の制限要因となっていた可能性が示唆される. マサバの主産卵場である伊豆諸島周辺海域から黒潮流域にかけて, マサバの卓越年級群が発生した 2013 年 4 月にサバ属の卵仔稚魚の出現量とカイアシ類の密度の関係を調べた Sogawa et al. (2019) によると, 卵が多く採集された伊豆諸島周辺海域では栄養塩やクロロフィル a 濃度が低い一方で高いカイアシ類密度が観測され, さらにサバ属仔稚魚の採集量はカイアシ類の成体及び幼体それぞれの密度と強い正の関係 ($r = 0.70, 0.78$) が認められた. 2013 年におけるマサバ太平洋系群の加入尾数 (169 億尾) は, ゴマサバ太平洋系群の加入尾数 (6.8 億尾) に比べてはるかに多いことから (由上ほか 2019a, b), Sogawa et al. (2019) が採集したサバ属仔稚魚はマサバが主体と考えられる. マサバ太平洋系群の再生産成功率 (Recruitment Per Spawning: RPS) は, 2013 年級で 51.0 尾/kg, 本研究の調査年である 2015 年級, 2016 年級ではそれぞれ 10.1 尾/kg, 17.6 尾/kg と推定されている (由上ほか 2019b). 調査海域や餌料と定義したプランクトンが本研究と異なるため単純な比較はできないが, Sogawa et al.

(2019) が調査した 2013 年には仔稚魚出現量と餌料プランクトンの発生のタイミングが一致したことで高 RPS となったことは、Match-mismatch 仮説 (Cushing 1975) を支持する現象が起こった可能性が考えられる。しかし、マサバ仔稚魚の初期生残と海域の基礎生産や餌料の影響については、解析に用いるデータを整理したうえで更なる検討が必要である。

第3章 マサバ仔稚魚の成長速度に及ぼす水温及び餌料密度の影響と

マサバの仔稚魚期の成長速度選択的生残

3-1 マサバ仔稚魚の胃内容物分析

背景と目的

マサバ太平洋系群はゴマサバ太平洋系群に比べて大きな資源変動を示し、近年の資源量においてゴマサバを大きく上回る（由上ほか 2019a,b, Fig. 1-1）。マサバの加入量水準は、初期生活史における成長速度選択的減耗の影響を強く受けることが示唆されている（Kamimura et al. 2015）。マサバの初期減耗過程を検討するためには、初期成長速度に及ぼす環境要因の影響を明らかにする必要がある。仔稚魚の成長を決定する要因として、餌料環境と水温が最も重要と考えられており（Yamashita et al. 2001; Dower et al. 2002; Takahashi and Watanabe 2005; Takasuka and Aoki 2006）、本節では餌料密度の影響を検討するために、まずマサバ仔稚魚の食性を調べた。日本周辺海域におけるサバ属仔稚魚の餌料生物に関する報告は、東シナ海（Sassa et al. 2008）、鹿児島県周辺海域（小沢ほか 1991）、瀬戸内海（Shoji et al. 2001）、駿河湾（伊東 2009）などがあるが、房総・鹿島灘海域におけるマサバ仔稚魚の食性に関する研究はない。

方法

調査船によるマサバ仔稚魚の採集方法及び DNA によるマサバの種判別方法は、2章で記載した通りである。2015年、2016年の調査で採集されマサバと同定された仔稚魚 427 個体のうち、367 個体の胃を切開し内容物を摘出した。実体顕微鏡下で胃内容物を属レベルまで同定、計数した。マサバ仔稚魚は口の大きさに合わせて餌料生物を選択するため（小沢ほか 1991 ; Sassa et al. 2008）、BL2 mm ごとに 5 区（5 mm 未満、5-7 mm、7-9 mm、9-11 mm、11 mm 以上）に区分し

て、各区における餌生物の出現個体数割合 (%N= ある餌生物グループの出現数/全餌生物の出現数×100), 出現頻度 (%F = ある餌生物グループが出現した仔稚魚個体数/分析個体数×100) を求めた.

結果

摂餌個体の割合は, BL3–5 mm で 22.0%, BL5–7 mm で 26.4%, BL7–9 mm で 44.7%, BL9–11 mm で 30.8%, BL11 mm 以上で 28.1%であった (Table 3-1). 胃内容物組成はサイズによって異なり, 出現個体数割合 (%N) は, BL5 mm 未満ではカイアシ類ノープリウス幼生が 84.8%, BL5–7 mm ではカイアシ類ノープリウス幼生が 51.6%, *Paracalanus* 属が 11.3%, BL7–9 mm では *Evadne* 属が 39.4%, *Paracalanus* 属が 15.2%, カイアシ類ノープリウス幼生が 12.1%, BL9–11 mm では *Paracalanus* 属が 35.7%, *Oithona* 属が 14.3%, BL11 mm 以上では *Paracalanus* 属が 54.3%であった. 種同定ができなかった不明カイアシ類の割合は, 各体長階級 (BL5 mm 未満, 5–7 mm, 7–9 mm, 9–11 mm, 11 mm 以上) でそれぞれ 3.0%, 22.6%, 30.3%, 42.9%, 34.3%であった. 出現頻度 (%F) は, 複数の餌を摂餌している個体が多くなかったことから, %N に近い結果となった (Table 3-1).

考察

日本周辺海域におけるサバ属仔稚魚の餌料については, カイアシ類の卵やノープリウス幼生, コペポダイト幼生, 尾虫類, 枝角類, 甲殻類の卵などが報告されている (小沢ほか 1991 ; Shoji et al. 2001 ; Sassa et al. 2008). 東シナ海のサバ属仔魚について胃内容物を調べた Sassa et al. (2008) は, BL6 mm 未満ではカイアシ類ノープリウス幼生を, BL6 mm 以上ではカイアシ類コペポダイト幼生 (特に *Paracalanus parvus*) や尾虫類を中心に摂餌していたことを報告した.

本研究の胃内容物分析の結果, BL7 mm 未満ではカイアシ類ノープリウス幼生

が主要な餌料であったが、BL7–9 mm では枝角類 (*Evadne* 属) と不明カイアシ類、BL9 mm 以上では不明カイアシ類と *Paracalanus* 属が主要な餌料であった (Table 3-1). 仔魚の体サイズと餌の種類の関係は過去の知見と概ね一致したが、本研究では胃内容物から尾虫類は出現しなかった。また本研究の摂餌個体の割合は 44.7%以下であり (Table 3-1), 東シナ海の摂餌個体割合 (78.9%以上, Sassa

Table 3-1. Summary of prey items in *S. japonicus* larvae from the Pacific coast of Boso–Kashimanada. %N: percentage of each prey item among the total number of prey, %F: percentage frequency of occurrence of each prey taxon among fish with prey in the stomach.

	Body length class (mm)				
	< 5	5 to 7	7 to 9	9 to 11	11 <
Number of fish examined	123	148	38	26	32
Number of fish with food	27	39	17	8	9
Gut with food (%)	22.0	26.4	44.7	30.8	28.1
Percentage (%N)					
Copepods					
Copepoda (egg)	3.0	6.5	–	–	–
Copepoda (nauplius)	84.8	51.6	12.1	–	2.9
<i>Acartia</i> spp.	–	–	3.0	–	–
<i>Paracalanus</i> spp.	3.0	11.3	15.2	35.7	54.3
<i>Oithona</i> spp.	–	3.2	–	14.3	5.7
<i>Oncaea</i> spp.	–	–	–	–	2.9
Unidentified Copepoda	3.0	22.6	30.3	42.9	34.3
Cladocerans					
<i>Evadne</i> spp.	6.1	4.8	39.4	7.1	–
Percentage (%F)					
Copepods					
Copepoda (egg)	3.7	5.1	–	–	–
Copepoda (nauplius)	81.5	61.5	23.5	–	11.1
<i>Acartia</i> spp.	–	–	5.9	–	–
<i>Paracalanus</i> spp.	3.7	17.9	17.6	37.5	44.4
<i>Oithona</i> spp.	–	5.1	–	12.5	22.2
<i>Oncaea</i> spp.	–	–	–	–	11.1
Unidentified Copepoda	3.7	25.6	41.2	50.0	55.6
Cladocerans					
<i>Evadne</i> spp.	7.4	7.7	41.2	12.5	–

et al. 2008) に比べて低かった。Sassa et al. (2008) は主に大陸棚の縁辺部において仔稚魚を採集しており、東シナ海はその面積の 70% が大陸棚で生産力が高いことから (古谷ほか 1998)、海域における生産力の差が摂餌率に反映された可能性が考えられる。しかし、本研究において両海域の生産力について比較するための具体的なデータはない。また、マサバ仔稚魚は明け方や夕暮れ時に摂餌行動が活発になることが知られている (久保田 2003)。本研究と Sassa et al. (2008) は、ともに日中に調査を行っているが、仔稚魚の摂餌状態について分析を行うためには、採集時刻の影響などについて検討が必要である。

3-2 仔稚魚期の成長速度に及ぼす水温及び餌料密度の影響

背景と目的

マサバ仔稚魚の成長や生残に関する研究として、産卵親魚の産卵経験や栄養状態等が卵質やふ化仔魚の成長と生残に影響を及ぼすこと (米田ほか 2010, 2013) や、人工衛星によって推定された仔稚魚の輸送経路における海面水温と仔稚魚の成長速度には正の関係があることが報告されている (Kamimura et al. 2015)。また、産卵期における親潮系冷水の南下が強いとマサバ稚魚の輸送経路に栄養塩が供給され餌料環境がよくなり、成長が速くなるという説がある (Watanabe and Yatsu 2004)。しかし、フィールドにおいてマサバ仔稚魚の成長速度と環境条件の関係を調べた研究は、Sassa and Tsukamoto (2010) が東シナ海での広域的な平均水温や餌料密度と成長速度の関係を示したのみであり、マサバ仔稚魚の成長速度と水温や餌料密度といった環境要因との関係はほとんどわかっていない。そこで本節では、成長段階ごとにマサバ仔稚魚の成長速度と採集地点における水温及び餌料密度の関係を分析して、マサバ仔稚魚の成長を規定する要因を検討した。

方法

マサバ仔稚魚の採集と CTD による物理環境データ観測，動物プランクトンの採集・分析は 2 章で示した通りである．マサバ仔稚魚 427 個体のうち，魚体に破損がなく耳石が摘出できた 375 個体の耳石（扁平石）を，エポキシ樹脂（新ペテロポキシ 154，Palouse Petro Products 社）でスライドガラス上に包埋した．樹脂を十分に硬化した後，生物顕微鏡（BX-51，オリンパス社）に接続した耳石日輪計測ソフトウェア（ARP-W ver.5.31，ラトックシステムエンジニアリング社）でポストロストラム方向の各日輪幅，および核から外縁部までの距離を計測した（Fig. 3-1a）．マサバの耳石における輪紋は 1 日に 1 本形成され，第 1 輪は 3 日齢時に形成されることから（Takahashi et al. 2014），仔稚魚の日齢は輪紋数に 2 を加算して推定した．

日輪幅は日齢が進むにつれて広がることから（Fig. 3-1a, 3-2），採集時点の日齢が異なると日輪幅をそのまま成長速度の指標として利用することはできないため，各個体の成長速度を以下の式により標準化した（e.g. Baumann et al. 2003）．

$$DG_{ij} = (G_{ij} - G_j) SD_j^{-1}$$

ここで， DG_{ij} は個体 i の日齢 j 時点における標準化した成長速度の指標， G_{ij} は個体 i の日齢 j における輪紋幅， G_j は日齢 j における平均輪紋幅， SD は標準偏差を表す．成長速度と環境条件の関係を検討するため，各個体が採集される直前 3 日間は採集地点と同じ環境にいたと仮定し，採集直前 3 日間の平均成長速度（Recent growth rate: RGR）を求めた（Dower et al. 2002）．最後の輪紋から縁辺までは形成途中と考えられるため除外し，各個体の最終輪紋からその内側 3 本目までの平均成長速度指標（ DG ）をその個体の RGR として扱った．そのため，採集時点での日齢が 7 日齢に満たなかった 3 個体については以降の分析から除外した．

各成長段階における成長速度と水温・餌料密度の関係を検討するため，BL5

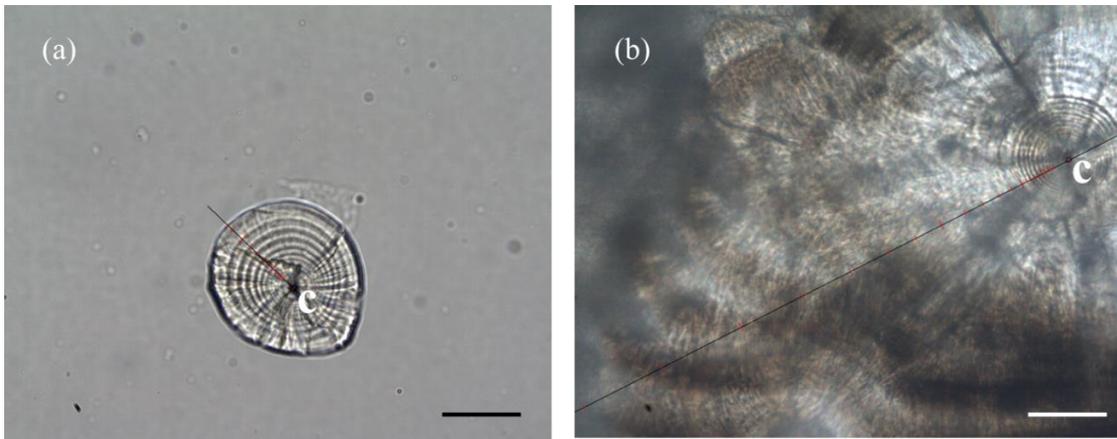


Fig. 3-1 Saggital otoliths of *S. japonicus* at 500x magnification: (a) 7.5 mm larva sampled in July 2016 and (b) 1-year-old young fish (FL 219 mm) sampled in June 2017. C indicates core and black line a measurement line for otolith increment width. Bars indicate 50 µm.

mm 未満, 5–7 mm, 7–9 mm, 9–11 mm, 11 mm 以上の 5 区に分け, それぞれの区で一般化線形混合モデル (Generalized linear mixed model, GLMM) による分析を行った. 目的変数には RGR を指定し, RGR は標準化した成長速度であることから正規分布を仮定し, リンク関数は identity とした. 固定効果には水温と餌料密度を指定した. 水温は表層採集では海面水温を, 中層採集ではネットに取り付けた漁網監視装置で記録した曳網中水温の平均値を用いた. 餌料密度には, 各成長段階における胃内容物分析でそれぞれ 10% 以上の割合で出現した種 (BL5 mm 未満: カイアシ類ノープリウス幼生, BL5–7 mm: カイアシ類ノープリウス幼生 + *Paracalanus* 属, BL7–9 mm: カイアシ類ノープリウス幼生 + *Paracalanus* 属 + *Evadne* 属, BL9–11 mm: *Paracalanus* 属 + *Oithona* 属, BL11 mm 以上: *Paracalanus* 属, Table 3-1) の合計炭素量密度を用いた. 変量効果には仔稚魚の採集に使用した漁具を指定した. 各成長段階において, 固定効果をそれぞれ平均 0, 標準偏差 1 となるよう標準化し, 水温と餌料密度及びその交互作用を含めた full モデルから固定効果なしの null モデルの中で, 赤池情報量基準 (AIC) が

最も低いモデルを最適モデルとした。全ての統計解析は、統計パッケージ R に
より行い、GLMM は R の lme4 パッケージを用いた (Bates et al. 2015)。

結果

日輪幅は日齢とともに広がっていたが、標準化した *DG* と日齢との間に有意な
関係は認められなかった ($p = 0.25$, Fig. 3-2)。

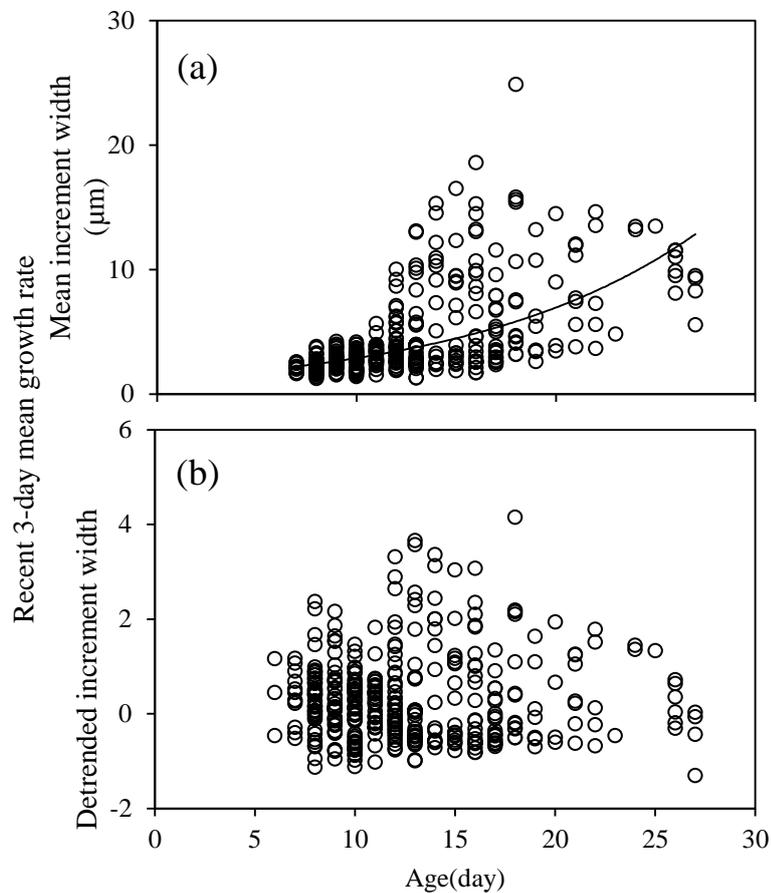


Fig. 3-2 Recent 3-day mean growth rate of *S. japonicus* larvae and juveniles as a function of age (A). Growth is represented as the mean increment width (MI) of otolith (a) and mean detrended increment width (b). Equation of the exponential regression: $MI = 1.705 \times e^{0.073A}$ ($r^2 = 0.40$, $p < 0.01$, $n = 372$). No significant relationship was found between age and detrended increment width ($r^2 = 0.003$, $p = 0.25$, $n = 372$).

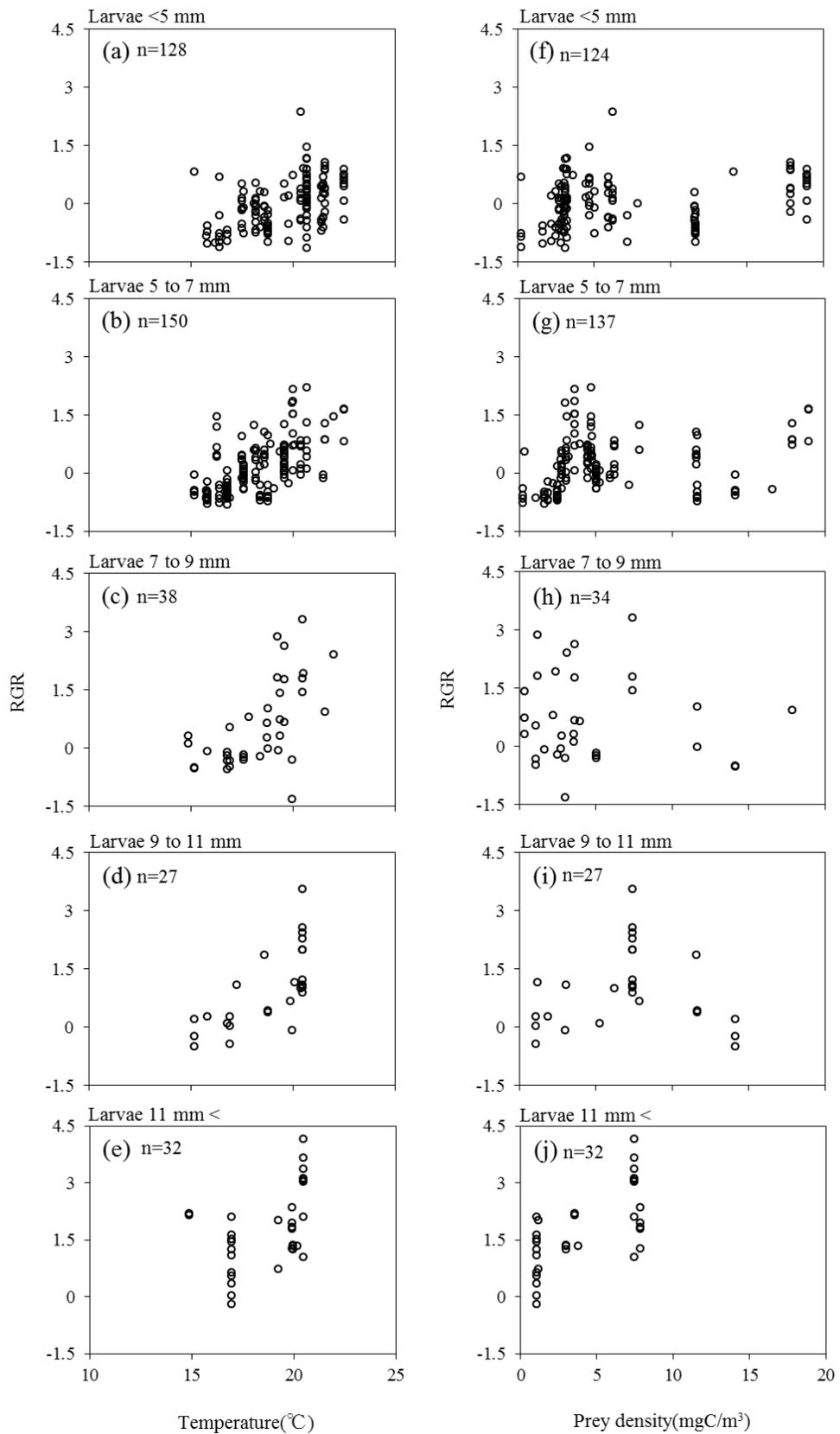


Fig. 3-3 Relationship between temperature and mean 3-day detrended growth (recent growth rate, *RGR*) (a–e), and between preferred prey density and *RGR* (f–j) of *S. japonicus* larvae and juveniles.

Fig. 3-3 (continued) Temperature is defined as sea surface temperature (SST) for larvae and juveniles collected from the sea surface and mean temperature during the MOHT net tow for those collected from the middle layer. Preferred prey density is defined as the sum of the carbon weight of species making up over 10% of the stomach contents for each body length (BL) class (Table 3-1).

マサバ仔稚魚は水温 14.8–22.5°C, 餌料密度 0.25–18.94 mgC/m³ の範囲で採集された (Fig. 3-3). GLMM による分析の結果, BL5 mm 未満, 5–7 mm, 7–9 mm では水温と餌料密度を固定効果としたモデルが選択された (Table 3-2). 一方, 9–11 mm では水温, 11 mm 以上では餌料密度をそれぞれ固定効果とするモデルが選択された. 水温と餌料密度の両方が固定効果として選択された BL5 mm 未満, 5–7 mm, 7–9 mm については, いずれの体長区においても餌料密度よりも水温の方が係数が大きかった (Table 3-3).

考察

黒潮親潮移行域で採集されたマサバ幼魚の耳石解析により, 仔稚魚期の成長速度と生息海域の表面水温の間には有意な正の関係が認められたことが報告され

Table 3-2. Akaike information criterion (AIC) values for each BL class analyzed using the generalized linear mixed model (GLMM). Models were designed from the null model (no fixed effect) to full model (temperature, prey density and their interaction). Bold values indicate the models with the lowest AIC values.

Models	BL(mm)				
	< 5	5 to 7	7 to 9	9 to 11	11 <
No fixed effects	251.7	318.7	116.5	81.9	97.9
Temperature	218.2	234.5	105.0	67.0	92.2
Prey density	236.7	286.3	109.0	82.2	79.3
Temperature + Prey density	215.7	226.4	99.7	68.3	80.9
Temperature + Prey density + Interaction	217.7	226.8	101.6	69.5	82.8

Table 3-3. List of parameters used in the best model for each BL class, as described in Table 3-2. Raw data indicate the parameters calculated from observed values. Standardized data indicate those calculated from standardized values with a mean of 0 and standard deviation of 1.

BL(mm)	Fixed effects	Raw data			Standardized data			Random effects	Estimate	Std Dev
		Estimate	Std Err	<i>t value</i>	Estimate	Std Err	<i>t value</i>			
< 5	Intercept	-2.985	0.564	-5.291	0.002	0.050	0.034	Sampling gear	0.000	0.000
	Temperature	0.151	0.030	5.061	0.287	0.057	5.061	Residual	0.308	0.555
	Prey density	0.003	0.010	0.310	0.017	0.056	0.310			
5 to 7	Intercept	-4.404	0.513	-8.580	0.296	0.173	1.708	Sampling gear	0.054	0.233
	Temperature	0.255	0.028	9.226	0.456	0.049	9.226	Residual	0.274	0.523
	Prey density	0.009	0.011	0.845	0.040	0.047	0.845			
7 to 9	Intercept	-5.456	1.585	-3.443	0.621	0.156	3.981	Sampling gear	0.000	0.000
	Temperature	0.335	0.084	3.971	0.618	0.156	3.971	Residual	0.818	0.905
	Prey density	-0.017	0.036	-0.471	-0.074	0.157	-0.471			
9 to 11	Intercept	-5.670	1.352	-4.194				Sampling gear	0.000	0.000
	Temperature	0.353	0.072	4.940				Residual	0.521	0.722
11 <	Intercept	0.202	0.474	0.425				Sampling gear	0.267	0.517
	Prey density	0.289	0.047	6.100				Residual	0.478	0.691

ている (Kamimura et al. 2015). 東シナ海では、2年間の調査で採集したマサバ仔稚魚の成長速度を比較した結果、高水温かつ高餌料密度であった年の成長速度が速かったことが報告されている (Sassa and Tsukamoto 2010). 本研究のGLMMによる分析の結果、BL9 mmまでのマサバ仔稚魚については、RGRに対して水温と餌料密度の両方を効果とするモデルが選択され (Table 3-2), 特に水温が成長速度に対して強い影響を与えていた (Table 3-3). また、BL9–11 mmでは水温を固定効果とするモデルが選択され、水温と成長速度が正の関係にあるとする過去の知見と一致した. 魚類の成長と水温の関係は、餌料が十分な場合は理論的に至適水温を頂点とするドーム型となるが (Yamashita et al. 2001), 飼育実験の結果から、マサバ仔稚魚は水温 16-25°C の条件下では水温が高いほど成長速度が速く (Hunter and Kimbrell 1980 ; Mendiola et al. 2009), マサバ仔稚魚の至適水温は 25°C 以上にあると推察される. 本研究では水温 22.5°C 以上の調査点では仔稚魚が採集されなかった (Fig. 3-3) ことから、本調査海域では水温が仔稚魚の成長に正の影響を与えていることが示された. 同属のタイセイヨウサバにおい

ても、フィールドで採集された仔魚の成長速度と水温の間には、10°Cから18°Cの範囲で正の直線回帰関係にあることが報告されている (Robert et al. 2009)。

一方、BL9 mm 未満のマサバ仔魚では餌料密度も固定効果として選択された (Table 3-2)、初期餌料の重要性が示唆された。また、BL11 mm 以上では餌料密度のみを固定効果とするモデルが選択された。マサバの仔魚から稚魚への変態は体長に依存し、BL12 mm 前後に行われるとの報告がある (高橋ほか 2012)。つまり、稚魚への変態期に合わせて餌料の要求が高まることが示唆された。ただし、水温か餌料密度のどちらかのみが選択された BL9–11 mm と BL11 mm 以上においても、ベストモデルと水温・餌料密度両方を固定効果とするモデルの AIC は近い値を示し (Table 3-2)、いずれの体長区においても成長速度に対する水温と餌料密度の影響が示唆された。マサバ仔魚の餌料として、マダイ *Pagrus major* 仔魚またはアルテミア幼生を与えた場合、同じ体長であってもマダイ仔魚を与えたマサバ仔魚の方が遊泳速度が速いことが報告されており (Masuda et al. 2002)、餌料の種類的重要性も考えられる。マサバの産卵場である伊豆諸島周辺海域から黒潮続流域にかけては、海洋物理環境や餌料生物組成がそれほど変わらないことが報告されているものの (Sogawa et al. 2019)、本研究では採集直前の成長速度と採集地点における水温・餌料密度の関係を分析しているに過ぎないため、仔稚魚のふ化から採集までの経験水温・餌料密度を今後明らかにしていく必要がある。

3-3 マサバの仔稚魚期に生じる成長速度選択的生残

背景と目的

前述の通りマサバ太平洋系群において、黒潮親潮移行域で採集された幼魚の耳石を解析した結果、稚魚期までの成長速度と資源加入量に正の関係が認められている (Kamimura et al. 2015)。また、粒子追跡実験では、RPS とふ化後 10 日間

に経験した水温には正の関係にあることが報告されている (Kaneko et al. 2019). 前節の結果から考えると, これらはマサバの初期生活史における成長速度選択的減耗を示唆するが, 減耗期の初期群とその生き残りである資源加入群の初期の成長速度を比較した知見はなく, 実際に成長速度選択的減耗が生じているかについては明らかになっていない.

マサバ太平洋系群は伊豆諸島周辺を主産卵場として (渡部 1970), 生まれた卵仔稚魚は黒潮によって黒潮親潮移行域へと輸送される. その後, 成長しながら北上し, 6 か月齢程度になると三陸海域から常磐海域へと南下を始める (川崎 1968). 未成魚は常磐・鹿島灘海域を越冬場として利用し, これらの未成魚は主にまき網によって漁獲される. 本節では, 前節までに用いたマサバ仔稚魚を初期群, 冬春季に北部太平洋海区の大中型まき網船 (以下, 北まき船) によって漁獲されたマサバ 1 歳魚 (未成魚) を加入群として, その初期成長速度を調べ, 未成魚と仔稚魚の初期成長速度を比較することで, 成長速度選択的減耗について検討した.

方法

初期群の採集方法は, 第 3 章 1 節の通りである. 前節までに示した通り, マサバ仔稚魚の採集は 2015 年, 2016 年に行ったため, 加入群の標本は 2016 年, 2017 年に漁獲された未成魚をそれぞれ 2015 年級, 2016 年級の加入群とみなして, 各年 4-6 月に北まき船によって漁獲された未成魚が千葉県銚子港に水揚げされる際に標本を入手した. 標本を入手した北まき船の操業位置は, 2016 年には $35^{\circ} 50' - 36^{\circ} 43' \text{N}$, $141^{\circ} 01' - 141^{\circ} 23' \text{E}$, 2017 年には $36^{\circ} 07' - 38^{\circ} 13' \text{N}$, $140^{\circ} 53' - 141^{\circ} 38' \text{E}$ であった. 実験室に持ち帰った標本について, 尾叉長 (Fork length: FL, 1 mm 単位) を測定し, 花井 (1999) による判別指数により種を同定した. 2016 年に入手した FL 198-232 mm の未成魚 23 個体及び 2017 年に入手した FL 197-289 mm

の未成魚 29 個体から耳石（扁平石）を摘出し、次の分析まで乾燥保存した。

マサバ 1 歳魚の初期成長速度を仔稚魚と比較するため、高橋ほか（2012）の耳石研磨方法を用いた。未成魚の耳石をエポキシ樹脂（新ペテロポキシ 154, Palouse Petro Products 社）で包埋し、平面方向から耐水研磨紙（#1200-2000）で核が露出するまで研磨し、ラッピングフィルム（9 μm 及び 3 μm ）とアルミナ懸濁液（バイカロックス 3.0CR, バイコウスキージャパン社）で鏡面仕上げした。樹脂を反転し、逆面についても核付近の輪紋が確認できるまで研磨した。この方法を用いると、耳石の縁辺部は研磨によって消失してしまうが、核付近の輪紋幅を仔稚魚と同じ基準で測定することができる（Fig. 3-1）。前節で仔稚魚の耳石の輪紋幅を測定した方法と同様に、生物顕微鏡（BX-51, オリンパス社）に接続した耳石日輪計測ソフトウェア（ARP-W ver.5.31, ラトックシステムエンジニアリング社）で 4-23 日齢における輪紋幅を計測した。初期減耗を検討するためには、同じふ化日組成の初期群と加入群を同じコホートとみなして、その成長速度を比較する必要がある。本研究では初期群である仔稚魚を 3-7 月に採集したものの、未成魚のふ化日については研磨の際に耳石の縁辺部が消失するため推定することができなかった。そのため、3-7 月に採集した全ての仔稚魚の耳石輪紋幅データを初期群の成長データとし、仔稚魚（初期群）と未成魚（加入群）が同一コホートであると仮定して初期成長の比較を行った。2015 年級、2016 年級の仔稚魚同士、未成魚同士、及び 2015 年級、2016 年級それぞれの仔稚魚と未成魚の生活史初期（4-23 日齢）における輪紋幅を比較するため、統計パッケージ R により repeated-measures MANOVA と事後検定として F 検定を行った（Chambers and Miller 1995）。

結果

房総・鹿島灘海域で採集した仔稚魚とまき網によって漁獲された未成魚の輪紋

間隔を比較した結果、2015年級の仔稚魚と未成魚の比較では、全日齢において未成魚の方が仔稚魚に比べて有意に輪紋幅が広がった (repeated-measures MANOVA with *post hoc F* test, $p < 0.05$, Fig. 3-4, Table 3-4). 2016年級の仔稚魚と未成魚の比較では4, 5, 16-20日齢において未成魚で有意に輪紋幅が広がった ($p < 0.05$). 2015年級と2016年級の仔稚魚同士の比較では、4-15日齢において2016年級が2015年級よりも輪紋幅が広がった ($p < 0.05$). 2015年級と2016年級の未成魚同士の比較では、12, 14-15日齢において2015年級が2016年級よりも輪

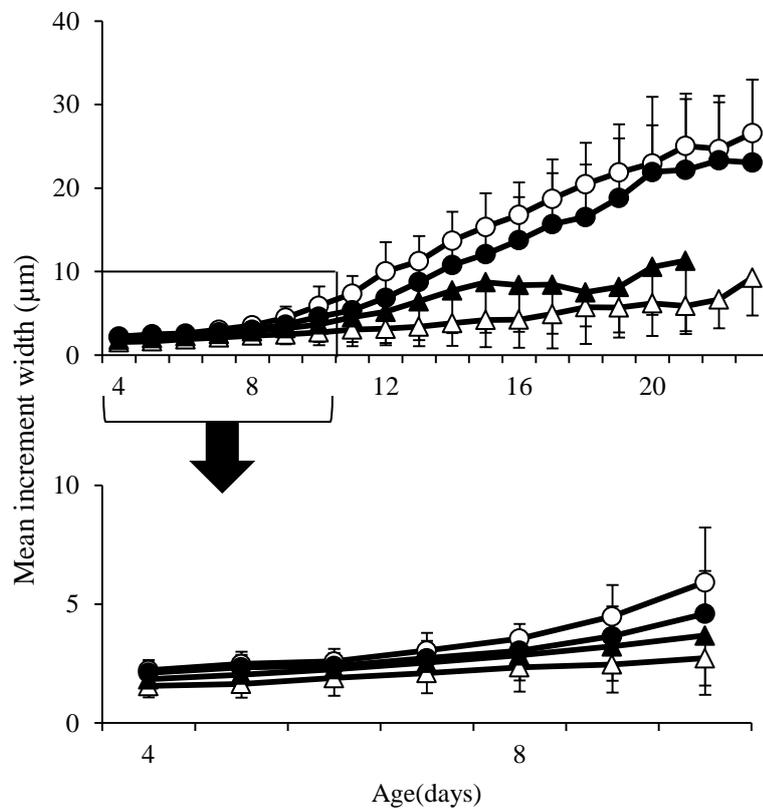


Fig. 3-4 Comparison of otolith width increments through day 23 between *S. japonicus* larvae and juveniles collected along the coast of Boso–Kashimanada and 1-year-old *S. japonicus* collected from a purse seiner for the 2015 and 2016 year classes. Open and closed circles indicate mean otolith width increments of 2015 and 2016 year class young mackerel, open and closed triangles indicate those of larvae and juveniles collected in 2015 and 2016, respectively. Bars indicate standard deviation.

Table 3-4. Comparison of otolith increment widths by repeated-measures MANOVA with the *post hoc F* test ($p < 0.05$). Comparisons were performed for otolith increments from 4 to 23 days after hatching.

Comparison item	Difference	Significant period (daily age)
2015 year class	Larva / juvenile < Young	4-23
2016 year class	Larva / juvenile < Young	4, 5, 16-20
Larva / juvenile	2015 < 2016	4-15
Young	2015 > 2016	12, 14-15

紋幅が広がった ($p < 0.05$).

考察

仔稚魚と未成魚の耳石輪紋間隔を比較した結果、2015年級、2016年級ともに未成魚の方が生活史初期の成長速度が速いことが明らかになった (Fig. 3-4, Table 3-4). ただし、本研究では未成魚の初期成長を調べるために高橋ほか (2012) の方法を用いたが、この方法では耳石の縁辺部が消失するため、ふ化日を推定することができない。そのため、異なる月に採集された仔稚魚のデータをプールして未成魚との比較に用いたが、必ずしも仔稚魚と未成魚が同じコホートであるとは言いきれない。しかし、仔稚魚と未成魚は少なくとも資源的には同じ地域群と考えることができることから (川崎 1966, 1968)、初期群と加入群の間で大きな初期成長速度の差がみられたことは、仔稚魚から未成魚に成長する間に強い減耗が働き、初期成長速度が速い個体が選択的に生き残り、漁獲に加入したことを示している。

2015年級、2016年級のマサバのRPSは、それぞれ10.1尾/kg、17.6尾/kgと推定されている (由上ほか 2019b)。Kaneko et al. (2019) はマサバ仔魚のふ化後10日間の経験水温とRPSの間に正の相関関係があることを報告した。本研究においても、マサバ仔稚魚の成長速度は高水温で速く (Fig. 3-3)、仔魚期初期の成長

が速かった 2016 年級の方が RPS が高かった (Fig. 3-4, Table 3-4). このことから、生活史初期から成長速度選択的な減耗が働いており、初期成長が速かった 2016 年の方が生き残りがよく、高い加入につながったと推察される. 2 章 2 節で 2015 年と 2016 年の WMT を比較した結果, 2015 年 (17.97°C) よりも 2016 年 (18.19°C) の方が高く (Table 2-3), 餌料プランクトン密度も 2015 年に比べて 2016 年の方が高かった (Fig. 2-8b). これらの差が, 2016 年級のマサバ仔稚魚の高成長をもたらし, 高 RPS となったことが示唆される. ただし, これはあくまで採集地点における水温やクロロフィル a 蛍光度であり, 2016 年級の方が 2015 年級よりも初期の経験水温が高かったかについての確証はない. 採集個体の経験水温の推定については, 耳石の酸素安定同位体比分析 (Thorrold et al. 1997; Kitagawa et al. 2013; Sakamoto et al. 2017; 横内ほか 2017) などの手法も導入する必要がある. また, 前節では餌料密度も成長速度に影響していることが明らかになったことから (Fig. 3-3, Table 3-2, 3-3), 仔稚魚期を通した経験水温と餌料密度の両方がマサバの成長速度や加入に対してどのように関係しているかについては, 今後の重要な研究課題である.

第4章 マサバ太平洋系群の資源増加に伴う生態の変化

4-1 資源増加に伴う成長速度の変化

背景と目的

マサバ太平洋系群では、資源量の増加によって年齢別尾叉長が小さくなることが報告されており、これは成育場や餌料の競合の結果生じる密度効果によるものと考えられている (Watanabe and Yatsu 2004)。近年のマサバ太平洋系群の資源量は、Watanabe and Yatsu (2004) が解析した 1970-1997 年の最大資源量 (1978 年 : 483 万トン) よりもさらに多く、2017 年には 509 万トンと推定された (由上ほか 2019b)。この資源増加に伴い、年齢別体重が低下するなど成長速度の低下がみられているものの (由上ほか 2019b)、マサバの体重には季節変化があり、具体的にどの程度成長速度が変化しているかについては報告がない。

本節では、2017 年漁期 (2017 年 7 月 - 2018 年 6 月) における国内マサバ漁獲量の 73% (由上ほか 2019b) を占める北まき船の漁獲物を試料に用いて、北まき船によって漁獲されたマサバの年齢を調べ、2009-2016 年級のそれぞれについて成長式を作成し、近年生じている成長速度の変化を明らかにした。

方法

2010 年 1 月から 2018 年 6 月にかけて、北まき船が千葉県銚子港、茨城県波崎港及び大津港に水揚げする際に標本を入手した (Table 4-1)。入手した標本は海水氷に入れて持ち帰り、実験室で尾叉長 (FL, 1 mm 単位)、体重 (Body weight: BW, 0.1 g 単位) を測定し、第一背鰭基底長による判別指数 (第一背鰭 1-9 棘基底長 / 尾叉長) により、0.12 以上をマサバ、0.12 未満をゴマサバとした (花井 1999)。マサバと判定された 2,938 個体について、下記の方法で鱗または耳石を用いて年齢査定を行った。

Table 4-1. Number of the Pacific stock of *S. japonicus* used for age determination from 2009 to 2016 year class.

Age	Month	Year class								Age	Month	Year class							
		2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016			2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
0	Jun									3	4	Apr	1		5	32	1		
	Jul									16		May	5		6	51	10		
	Aug									15		Jun		6		10	5		
	Oct				1	4						Jul		1					
	Dec				17	20	1					Oct	12	5					
	Jan	17	13	1	1	7						Nov	5	3	3	4			
	Feb				2	3		2				Dec	5	6	4	9	22		
	Mar				2							Jan	5	2	4	3	38		
	1	Apr					33	6	13				Feb				34		
		May	7		2		22	1	2	12			Mar		3	2	27		
		Jun	11		1	21	30		12	21	5		Apr		2	5	1		
		Jul					10						May		2	6	10		
Aug				6					3			Jun		6		1			
Sep		3	9									Oct							
Oct		7			29	15						Dec	2		2	1			
Nov		27		1	28	35	1					Jan				1			
Dec				1	41	34	4	4				Feb		1					
Jan				18	12	89	11	3		10		Mar		1					
Feb				22	10	24	17	7	12	28	6	May		2	1				
Mar				15		30	2	5	13			Dec	1	2					
2	Apr			4	25	72	19	2				Jan	1						
	May			2	23	11	13	3	11			Feb		1					
	Jun	35	4	2	5	8	16	6	8	7		Apr		1					
	Jul				3							May		1					
	Sep	2									8	May	1						
	Oct	3	2	20	12														
	Nov			12	4	25	59	12											
	Dec	3			11	24	56	4	1										
	Jan	9	21	22	18	93	6	7											
	Feb	27	19	12	1	74	14	14											
	Mar	17				49	9	16											
	3	Apr	7		17		45	9	1										
May		16		8		42	30	6											
Jun		7			9	13	5	6											
Jul						2													
Oct				16	7														
Nov		28	7	15	23	50													
Dec				9	7	19	38	5											
Jan		14	19	3	8	47	7												
Feb		14	3		7	41	17												
Mar					5	43	24												

マサバの全身は小さな円鱗に覆われるが、漁獲によってそのほとんどが脱落し、水揚時にはほとんど残らないため（近藤 1966）、鱗による年齢査定には胸鰭付近に残った鱗が用いられる（近藤・黒田 1966）。胸鰭周辺から鱗を 10 枚程度採取し、真水で洗浄した後、2 枚のスライドガラスの間に鱗を挟み込んで標本を

作製した。作製した標本を、万能投影機（PJ-H30, ミットヨ社）を用いて年輪数を計数した。

耳石（扁平石）による年齢査定は、川島ほか（2017）の方法に従った。マサバの頭部から耳石を摘出して乾燥させた後、油粘土に耳石のロストラム側を固定し、不飽和ポリエステル樹脂（冷間埋込樹脂 No.105, 丸本ストルアス社）で包埋した。樹脂を十分に硬化させた後、ゼーゲミクロトーム（1600型, Laica社）を用いて耳石の核を挟むように 300 μm の厚さに切断し、横断薄層切片を作製した。作製した切片はスライドガラス上にステッキワックス（#68, マルトー社）で固定し、耐水研磨紙（#800 及び #1200）を用いて研磨処理を施し、0.2N の塩酸で約 30 秒エッチング処理した。作製した耳石横断切片を生物顕微鏡（BX51, オリンパス社）で 200 倍の倍率で観察し、年輪数を計数した。

鱗または耳石により年輪数を計数した各個体について、マサバの産卵盛期とされる 4 月を起算月とし（村山ほか 1995）、年輪数と採集月から月齢を求め、それを小数点以下の数値を含んだ年齢に換算した。すなわち、10 月に年輪数 1 の個体が採集された場合、この個体は 18 か月齢、1.5 歳とした。個体毎の年齢と FL から、エクセル（マイクロソフト社）のソルバー機能を用いて、年級別に以下に示した von Bertalanffy の成長式の各パラメーターを非線形最小二乗法により求めた。

$$L_t = L_{max} (1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad \dots (式 1)$$

ここで、 L_t は年齢 t における FL、 L_{max} は極限体長、 K は成長係数、 t_0 は $L_t = 0$ としたときの年齢を表す。マサバの資源量は 2013 年級の加入を契機に大きく増加したことから（Fig. 1-1）、資源量の変化に伴う成長速度の変化を検討するため、2009-2016 年級と査定された個体について成長式を作成した。

結果

年級別に von Bertalanffy の成長式を作成した結果, 1 歳での 2009-2016 年級の FL は, それぞれ 26.7 cm (2009 年級), 27.4 cm (2010 年級), 28.1 cm (2011 年級), 25.8 cm (2012 年級), 22.7 cm (2013 年級), 23.1 cm (2014 年級), 21.3 cm (2015 年級), 22.0 cm (2016 年級) であり, 2009-2012 年級と 2013-2016 年級の間には大きな差がみられた (Fig. 4-1, Table 4-2). 2 歳, 3 歳でも同様の傾向が認められ, 2 歳での 2009-2016 年級の FL は, それぞれ 31.3 cm, 31.3 cm, 30.9 cm, 30.6 cm, 26.4 cm, 27.0 cm, 26.4 cm, 26.4 cm, 3 歳での 2009-2015 年級の FL は, それぞれ 34.1 cm, 34.0 cm, 33.3 cm, 32.6 cm, 28.7 cm, 29.2 cm, 28.8 cm であった. 4 歳では, 2009-2011 年級は近い FL を示したものの, 2012 年級の FL がそれらに比べると小さくなり, 4 歳での 2009-2014 年級の FL は, それぞれ 35.7 cm, 35.9 cm, 35.3 cm, 33.4 cm, 30.0 cm, 30.5 cm であった. 5 歳でも 4 歳と同様の傾向が認められ, 5 歳での 2009-2013 年級の FL は, それぞれ 36.6 cm, 37.2 cm, 37.0

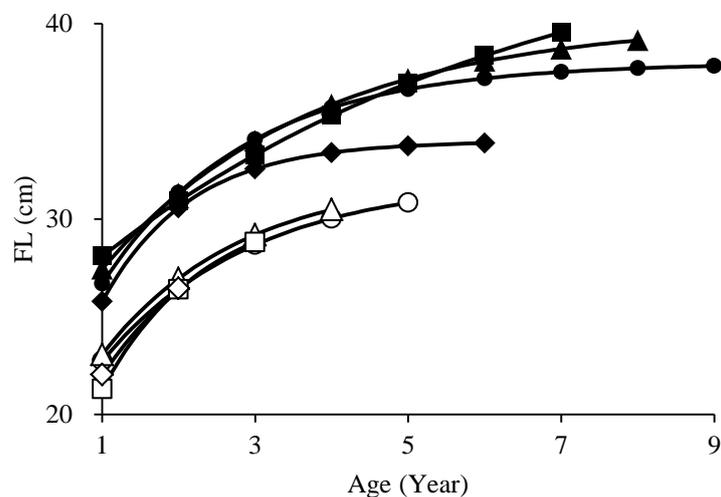


Fig. 4-1 von Bertalanffy growth curve of the Pacific stock of *S. japonicus* for 2009 to 2016 year classes. Closed circles, triangles, squares and diamonds indicated 2009, 2010, 2011 and 2012 year class of *S. japonicus*, respectively. Open circles, triangles, squares and diamonds indicated 2013, 2014, 2015 and 2016 year class of *S. japonicus*, respectively.

Table 4-2. Estimated fork length at each age of *S. japonicus* calculated by von Bertalanffy growth curve.

Year class	Estimated FL (cm) at age (years)					Growth equation fitted to von Bertalanffy growth curve
	1	2	3	4	5	
2009	26.7	31.3	34.1	35.7	36.6	$Lt = 37.99 (1 - e^{(-0.53(t+1.29))})$
2010	27.4	31.3	34.0	35.9	37.2	$Lt = 40.15 (1 - e^{(-0.36(t+2.18))})$
2011	28.1	30.9	33.3	35.3	37.0	$Lt = 45.78 (1 - e^{(-0.17(t+4.47))})$
2012	25.8	30.6	32.6	33.4	33.7	$Lt = 33.99 (1 - e^{(-0.88(t+0.62))})$
2013	22.7	26.4	28.7	30.0	30.8	$Lt = 32.07 (1 - e^{(-0.51(t+1.44))})$
2014	23.1	27.0	29.2	30.5	-	$Lt = 32.20 (1 - e^{(-0.55(t+1.27))})$
2015	21.3	26.4	28.8	-	-	$Lt = 30.98 (1 - e^{(-0.75(t+0.56))})$
2016	22.0	26.4	-	-	-	$Lt = 33.39 (1 - e^{(-0.49(t+1.19))})$

cm, 33.7 cm, 30.8 cm であった。

考察

年級別に成長式を作成した結果、3歳までは2009-2012年級と2013-2016年級でそれぞれ近いFLを示し (Fig. 4-1), 2013-2016年級は1歳魚の時点で2009-2012年級と比較して2.7-6.8 cm小さく、2歳以上でも2.9 cm以上の差がみられた (Table 4-2)。つまり、マサバの資源量が大きく増加した2013年級の加入を発端として、それ以降に加入した年級の成長速度が低下していることが明らかになった。一方、2012年級は3歳までは2009-2011年級と近い成長を示したが、4歳以降は急激に成長速度が低下した (Fig. 4-1)。マサバは成魚と未成魚で回遊経路や回遊時期が異なることが報告されている (川崎 1966)。マサバの成熟体長はFL29 cm以上とされており (渡部 1970), 2009-2012年級は2歳の時点でFL30 cmを超えていることから (Table 4-2), 成熟体長に達していると考えられる。一方、マサバ2013年級は2歳でFL26.4 cm, 3歳でFL28.7 cmであったことから、3歳時点で成熟し始めていると考えられる。以上から考察すると、2013年級が3歳になっ

Table 4-3. Estimated fork length at each age of *S. japonicus* calculated by von Bertalanffy growth curve.

Year class	Estimated FL (cm) at age (years)				
	0	1	2	3	4
(Watanabe and Yatsu 2004)					
1970	19.2	26.3	30.5	34.3	37.7
1971	20.2	26.8	31.4	34.3	37.7
1972	19.3	27.2	31.1	34.3	37.3
1973	22.2	27.9	29.4	31.2	33.1
1974	19.7	27.7	30.4	31.9	33.9
1975	16.9	25.4	30.3	32.7	33.8
1976	19.7	24.3	29.4	33.7	35.3
1977	21.4	26.2	30.1	33.5	35.7
1978	21.5	28.5	29.8	32.1	34.5
1979	19.5	27.1	30.2	33.0	35.2
1980	20.7	25.8	30.3	32.4	33.9
1981	22.7	27.2	30.5	33.1	36.5
1982	22.5	27.9	29.3	33.6	36.6
1983	19.6	26.7	30.8	33.6	35.5
1984	22.7	27.0	31.0	34.8	36.6
1985	20.1	27.3	30.9	33.3	37.4
1986	21.5	26.4	29.1	32.5	35.9
1987	20.5	27.6	30.2	32.8	36.4
1988	24.9	28.1	30.5	32.8	36.8
1989	25.9	29.7	32.2	34.6	35.7
1990	24.4	30.3	34.5	35.8	38.2
1991	24.1	28.9	33.5	35.5	36.7
1992	24.0	29.0	32.1	34.1	37.5
1993	23.9	29.3	31.7	33.2	-
1994	23.7	28.8	32.8	34.6	35.9
1995	22.0	31.6	32.9	35.5	38.0
1996	22.5	28.7	34.1	36.1	37.8
1997	23.6	29.0	33.0	35.4	37.6
(Present study)					
2009		29.3	32.9	35.0	36.2
2010		29.5	32.8	35.0	36.6
2011		29.6	32.2	34.3	36.2
2012		28.7	31.8	33.1	33.6
2013		24.8	27.7	29.4	30.5
2014		25.3	28.2	29.9	-
2015		24.3	27.8	-	-
2016		24.5	-	-	-

て成魚の回遊経路に移行した段階から、加入量の多い2013年級の影響を受け、2012年級の成長速度が低下した可能性が考えられる (Fig. 4-1)。一方、2009-2011年級には成長速度の低下は確認されなかった。2013年級が3歳になった時点で、2011年以前の年級は5歳以上となっているが、マサバ漁獲物のうち5歳以上の高齢魚が占める割合は少なく (由上ほか 2019b)、本研究でも5歳以上の標本数は少なかったことが影響した可能性がある (Table 4-1)。今後、5歳以上の標本数を増やして再解析を行うことで、2011年以前に加入した年級についても成長速度の低下が生じていたか検討する必要がある。

Watanabe and Yatsu (2004) は、9-12月にまき網によって漁獲されたマサバ 1970-1997年級の年齢別平均 FL を報告している。本研究では4月を起算月としていることから、Watanabe and Yatsu (2004) の報告と FL を比較するために、標本数が少ない0歳魚 (Table 4-1) を除いて、各年級の成長式 (Table

4-2) に当てはめて 10 月時点での 2009-2016 年級の 1-4 歳における FL を求めた結果、2009-2012 年級の 1 歳時点における FL は 1988-1997 年級に近い値を示した (Table 4-3)。2009-2012 年におけるマサバの資源量は 53-105 万トンと推定されており (由上ほか 2019b)、1988-1997 年における資源量 (22-71 万トン) に近く、資源水準が同程度であったために近い FL を示したと考えられる。一方、2013-2016 年級の 1 歳時点における FL は、資源水準が高水準であった 1975-1976 年級と近い FL を示した (Table 4-3)。資源量としては、2013-2016 年は 305-390 万トンと推定されており、1975-1976 年における資源量が 339-380 万トンであることから、成長速度と資源量の間には密接な関係が認められた。一方で、2013 年級以降の 2 歳以上における FL は、前回の資源高水準期でピークを示した 1978 年よりもさらに 2-4 cm 程度小さかった (Table 4-3)。2017 年におけるマサバ資源量は、1978 年の 483 万トンよりも多い 509 万トンと推定されており、さらに増加傾向を示している (由上ほか 2019b)。以上から、1970 年代に生じた密度効果よりもさらに強い密度効果が、近年のマサバにおいて生じている可能性が示された。

4-2 資源増加に伴う体長-体重関係、肥満度の変化

背景と目的

前節で明らかになった密度効果に伴う成長速度の低下は、資源量の増加による成育場や餌料の競合の結果、栄養状態が悪化したことで生じたと推察される。栄養状態を表す指標として、肥満度 (=体重/体長の 3 乗 $\times 10^3$) がよく使われるが、マサバの肥満度は体長に依存し高くなる傾向があることから (根本 1985)、成長速度が異なる年級で同じ年齢時点での肥満度を比較すると、成長が速い年級で肥満度が高くなってしまうため、単純な比較には問題がある。そこで本節では、マサバの資源増加に伴う成長速度の変化と栄養状態の関係を明らかにす

るため、体長－体重関係における傾きの違いから栄養状態を評価した。さらに、肥満度の季節変化を補正するために、全標本の FL と BW の関係より推定される標準体重からの差を用いて、個体ごとの太り具合を評価する指標値（相対肥満度）を求め、成長速度が変化した前後の年級で比較した。

方法

前節での分析により年齢が明らかになっているマサバ 2009-2016 年級の 2,938 個体について、年級別に体長－体重関係を以下のアロメトリー式で近似した。

$$BW = a \times FL^b \quad \dots (式 2)$$

ここで、BW は体重 (g)、FL は尾叉長 (cm)、 a は比例係数、 b は成長係数を表す。このうち、成長係数 b を年級間で比較した。

一方で、マサバの肥満度は季節によって変化することから（佐藤ほか 1968；宇佐美 1973）、体長－体重関係では季節による標本数の差が結果に影響する可能性がある。そこで、下記の式により相対肥満度 (Kn) を求めた（Le Cren 1951）。

$$Kn = BW_i / BW_j \quad \dots (式 3)$$

ここで、 BW_i は個体 i の体重を表し、 BW_j は 2009-2016 年級の 2,938 個体を用いて式 (2) により体長－体重関係を求め、個体 i の FL により推定した標準体重を表す。つまり、 Kn が 1 より大きい（標準体重よりも重い）ときは太っており、 Kn が 1 より小さい（標準体重よりも軽い）ときは痩せていることを示すことから、 $Kn = 1$ 以上となる個体の割合を年級間で比較した。なお、マサバの体長－体重関係については雌雄差が認められないことから（佐藤ほか 1968）、本研究では雌雄差を考慮せずに解析した。

結果

2009-2016 年級の体長－体重関係をアロメトリー式に当てはめたところ、各年級

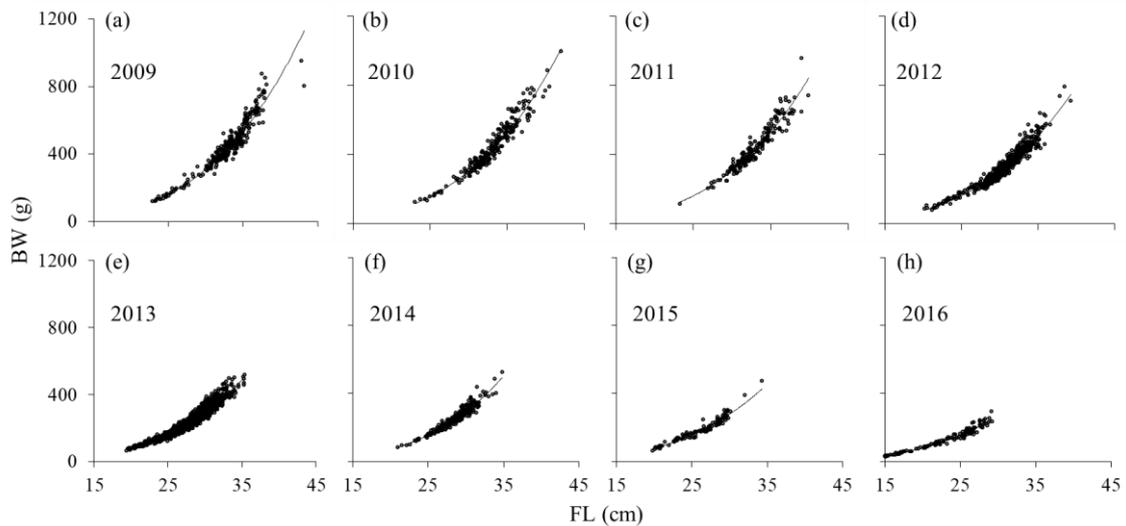


Fig. 4-2 Relationships between fork length (FL) and body weight (BW) for 2009-2016 year classes of the Pacific stock of *S. japonicus*. The equations of 2009-2016 year classes were (a) $y = 0.0017x^{3.559}$ ($r^2 = 0.96$); (b) $y = 0.0016x^{3.578}$ ($r^2 = 0.95$); (c) $y = 0.0018x^{3.536}$ ($r^2 = 0.93$); (d) $y = 0.0033x^{3.360}$ ($r^2 = 0.95$); (e) $y = 0.0029x^{3.389}$ ($r^2 = 0.95$); (f) $y = 0.0019x^{3.515}$ ($r^2 = 0.95$); (g) $y = 0.0054x^{3.190}$ ($r^2 = 0.96$); (h) $y = 0.0086x^{3.043}$ ($r^2 = 0.98$), respectively.

で高い相関が認められた ($r^2 = 0.93-0.98$, Fig. 4-2). 成長係数 b は, 3.559 (2009年級), 3.578 (2010年級), 3.536 (2011年級), 3.360 (2012年級), 3.389 (2013年級), 3.515 (2014年級), 3.190 (2015年級), 3.043 (2016年級) であった.

Kn を求めるため, 2009-2016年級の全個体を用いて体長-体重関係をアロメトリー式に当てはめたところ, 高い相関が認められた ($r^2 = 0.97$, Fig. 4-3). Kn が1以上の個体の割合を年級別に求めた結果, 62.3% (2009年級), 53.8% (2010年級), 59.2% (2011年級), 45.3% (2012年級), 31.4% (2013年級), 30.0% (2014年級), 31.5% (2015年級), 52.5% (2016年級) であった (Fig. 4-4).

考察

魚類の体長-体重関係において, 体重は体長の3乗に比例することから, 多くの魚種で近似的に3に近い値を示すことが知られている (Froese et al. 2014). 本

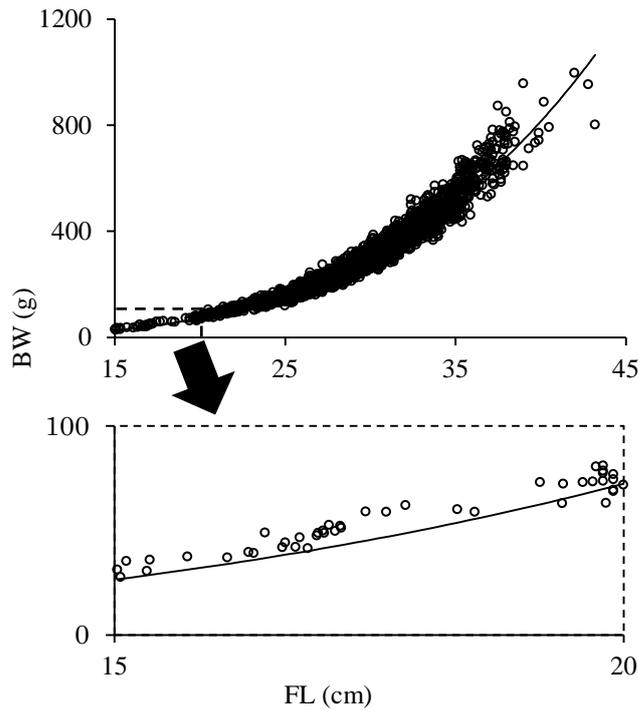


Fig. 4-3 Relationship between fork length (FL) and body weight (BW) estimated by all individuals of 2009-2016 year classes of the Pacific stock of *S. japonicus*. The equation is $y = 0.0021x^{3.493}$ ($r^2 = 0.97$).

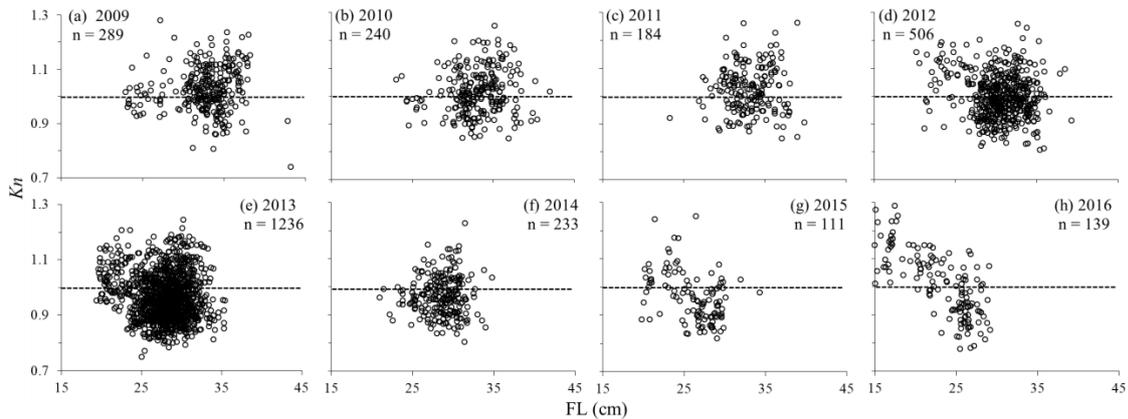


Fig. 4-4 Relative condition factor (Kn) for the Pacific stock of *S. japonicus* in 2009-2016 year classes (a-h). Dashed lines indicate standard body condition ($Kn = 1$).

研究においても、マサバ 2009-2016 年級の成長係数 b は 3.043-3.578 となり、3 に近い値を示した。成長係数 b を年級毎に比較すると、2009-2011 年級と 2014 年級がおおよそ 3.5 を示し、2012-2013 年級が 3.3、2015 年級が 3.1、2016 年級が 3.0 であり、後に加入した年級ほど b が小さい傾向にあった (Fig. 4-2)。成長係数 b が小さい年級ほど体長-体重関係の傾きが小さく、同じ体長における体重

が軽い傾向にあったことから (Fig. 4-2), 資源量の増加に伴って魚体が痩せてきていることが明らかになった. 同様に, Kn が 1 以上の割合は, 2009-2011 年級では 53.8-62.3% と高かったのに対し, 2012 年級では 45.3% まで低下し, 2013-2015 年級ではさらに 30.0-31.5% まで低下した (Fig. 4-4). 2016 年級では 52.5% と上昇したが, これは体長-体重関係式の中で小型個体がうまくフィッティングされておらず, FL15-20 cm の小型標本を多く含む 2016 年級において, 多くの個体の体重が標準体重よりも上にあつたことが原因と考えられる (Fig. 4-3). FL20 cm 以上の範囲でみると, 2016 年級も Kn が 1 未満の割合が高かつたことから (Fig. 4-4h), 2016 年級においても魚体が痩せていると考えられた. 以上から, マサバ資源量の増加に伴って栄養状態が悪化してきていることが明らかになった. 近年のマサバの資源量は, 2013 年級の加入をきっかけに増加したが, 2012 年級の b 及び Kn は 2009-2011 年級に比べて小さい値を示した. 年級別に成長速度を評価した前節においても, 2013 年級の加入に伴って 2012 年級の成長速度が低下していたことから (Fig. 4-1), 2012 年級は 2013 年級の加入による密度効果を受け栄養状態が悪化し, 2012 年級の b や Kn の低下を引き起こしたと考えられた.

過去のマサバの体長-体重関係については, 佐藤ほか (1968) が東北太平洋において 1963-1965 年の調査結果を報告しており, b は 3.261-3.511 の範囲にあつた. 本研究における 2009-2016 年級の b は 3.043-3.578 であり (Fig. 4-2), 2015 年級, 2016 年級の b は佐藤ほか (1968) の報告を下回つた. VPA によるマサバの資源量推定は 1970 年から行われているため (由上ほか 2019b), 佐藤ほか (1968) が分析した 1963-1965 年の資源量は不明であるが, 1963-1970 年の北まき船による漁獲量は増加傾向にあることから (山口 1988), 1963-1965 年の資源量は 1970 年の資源量 (294 万トン) に比べて少なかった可能性が高い. 2017 年におけるマサバの資源量は 1970 年以降で最高の 509 万トンと推定されていることから, 近年では佐藤ほか (1968) が報告した時代よりも強い密度効果が働き, b の低下

を引き起こしたと考えられた。

4-3 資源増加に伴う漁場形成水温の変化

背景と目的

魚類のエネルギー収支は下記の式により表される (Jobling 1993)。

$$R = F + U + M + P \quad \dots \text{(式 4)}$$

ここで、R は摂餌、F は糞による排泄、U は糞以外の排泄、M は代謝エネルギー、P は生産に使われるエネルギーであり、P には体成長と再生産が含まれる。成長へのエネルギー配分に最も大きく影響するのは餌密度、水温、発育段階であり (山下 1991)、摂餌量は餌密度が高くなると増加し、摂餌量の増加によって成長へ配分されるエネルギーの量も大きくなるが、消化能力には適水温があり、それを超えると摂餌可能量が頭打ちとなる。よって、適水温の範囲内では水温の上昇とともに摂餌量が多くなり (能勢 1983)、餌料が十分に得られる条件下では成長速度は魚種ごとの最適水温で最大成長を示すこと (Fry 1971; van der Veer et al. 2000; Yamashita et al. 2001) が知られている。本節では、マサバ太平洋系群の資源増加に伴う成長速度の低下と生息水温の関係を検討するため、マサバが漁獲された漁場の水温を年齢別・年級別に解析し、資源増加に伴ってどのように変化したかを調べた。

方法

マサバの生息水温の変化を検討するための資料として、北まき船がマサバを漁獲した位置における水温データを用いた。北まき船は、操業日ごとに船間無線通信 (QRY) を行い、各船の操業位置、漁獲した魚種と大まかなトン数に加えて、操業地点の表面水温、潮流、魚群の分布水深 (群れ水深) 等を相互に連絡しており、茨城県水産試験場漁業無線局でこれらの情報を記録している。この

QRY 資料を基に、漁場水温を以下の通り整理した。

前々節で年齢を明らかにした 2009-2016 年級 2,938 個体のうち、0-4 歳魚と査定された 2,852 個体の漁獲地点における表面水温を比較した。比較期間は佐藤ほか (1968) が報告したマサバの回遊時期に従い、北上期及び索餌滞泳期 (5-10 月、以下北上期とする) と南下期及び越冬期 (11-4 月、以下南下期とする) に分け、年級別年齢別に漁場の平均表面水温を求めた。ただし、0 歳魚の北上期については、十分な標本を確保できなかったことから (Table 4-1)、年級間の比較を行わなかった。統計解析には R を用いて、Kruskal-Wallis の検定と事後検定として Games-Howell の検定を行った。

QRY 資料には、水温データとしては漁場の表面水温しか記録がない。しかし、マサバの群れは必ずしも表層にいるわけではないため (佐藤 1974)、実際の魚群の分布水温は表面水温とは異なると考えられる。そこで、QRY 資料に含まれる群れ水深データを活用し、マサバの魚群が分布した水深における水温を以下の方法で推定した。北まき船は操業の際、船に搭載した全方位ソナーによって魚群を探索し、発見した魚群の上に移動して、魚群探知機によって魚群の規模や群れの水深を確認して操業する。群れが小さいなどの理由で船が魚群の上に乗せられない場合は、QRY 資料に群れ水深が含まれない場合もあるが、QRY 資料の群れ水深データは実際の魚群の分布水深を反映していると考えられる。群れの分布水深における水温を推定するため、各個体が漁獲された操業日、漁場緯度・経度、群れの水深データを用いて、海況動態モデル FRA-ROMS (Kuroda et al. 2017) により各個体の生息水温を推定した。FRA-ROMS の緯度・経度の解像度は $1/10^\circ$ であり、水深の解像度は深度 0 m, 10 m, 20 m, 30 m, 50 m, 75 m, 100 m, 125 m であることから、北まき船の操業位置とそのときの群れの分布水深に最も近いデータを参照した。表面水温の比較に用いた 2,852 個体のうち、874 個体には操業時の群れ水深データが含まれなかったため、群れ水深データが得

られた 1,978 個体について、年級別年齢別に生息水温を比較した。比較は表面水温の比較と同様に北上期（5-10 月）と南下期（11-4 月）に分けて行い、統計解析も同様の方法により行った。

結果

年級別年齢別にマサバの漁獲地点における表面水温を比較した結果、北上期については、1 歳では経年的な変化の傾向は認められなかった (Fig. 4-5a)。2 歳では、後に加入した年級ほど漁場の表面水温が低い傾向が認められ、2015 年級で最も低水温となった (Fig. 4-5b)。3 歳、4 歳では年変動が大きく、変化の傾向は認められなかった (Fig. 4-5c, d)。南下期については、0 歳では後に加入した年級ほど漁場の表面水温が低く、特に 2014 年級及び 2015 年級は 2009-2013 年級に比べて大幅に低い水温帯で漁獲されていた (Fig. 4-5e)。1 歳においても同様の傾向が認められ、2009-2012 年級に比べて 2013-2016 年級では漁場の表面水温が低かった (Fig. 4-5f)。2 歳になると、0-1 歳に比べて水温差は小さくなったものの、同様に加入年が後の年級ほど表面水温が低い傾向が認められた (Fig. 4-5g)。3 歳、4 歳では経年的な変化の傾向は認められなかった (Fig. 4-5h, i)。

QRY の群れ水深データを基に、マサバ魚群の分布水深における水温を推定した結果、北上期については、1 歳では 2009 年級から 2012 年級にかけて生息水温が低下し、その後 2016 年級にかけて上昇していた (Fig. 4-6a)。2 歳でも同様の傾向が認められ、2009 年級から 2012-2013 年級にかけて生息水温が低下した後、2016 年級にかけて上昇した (Fig. 4-6b)。3 歳では 2011 年級が最も低水温で漁獲されており、その後 2015 年級にかけて生息水温が上昇する傾向にあった (Fig. 4-6c)。4 歳では経年的な傾向は認められなかった (Fig. 4-6d)。南下期については、0 歳では 2011 年級から 2015 年級にかけて顕著に生息水温が低下していた (Fig. 4-6e)。1 歳では 2009-2014 年級にかけて生息水温が低下し、2015-2016 年級では

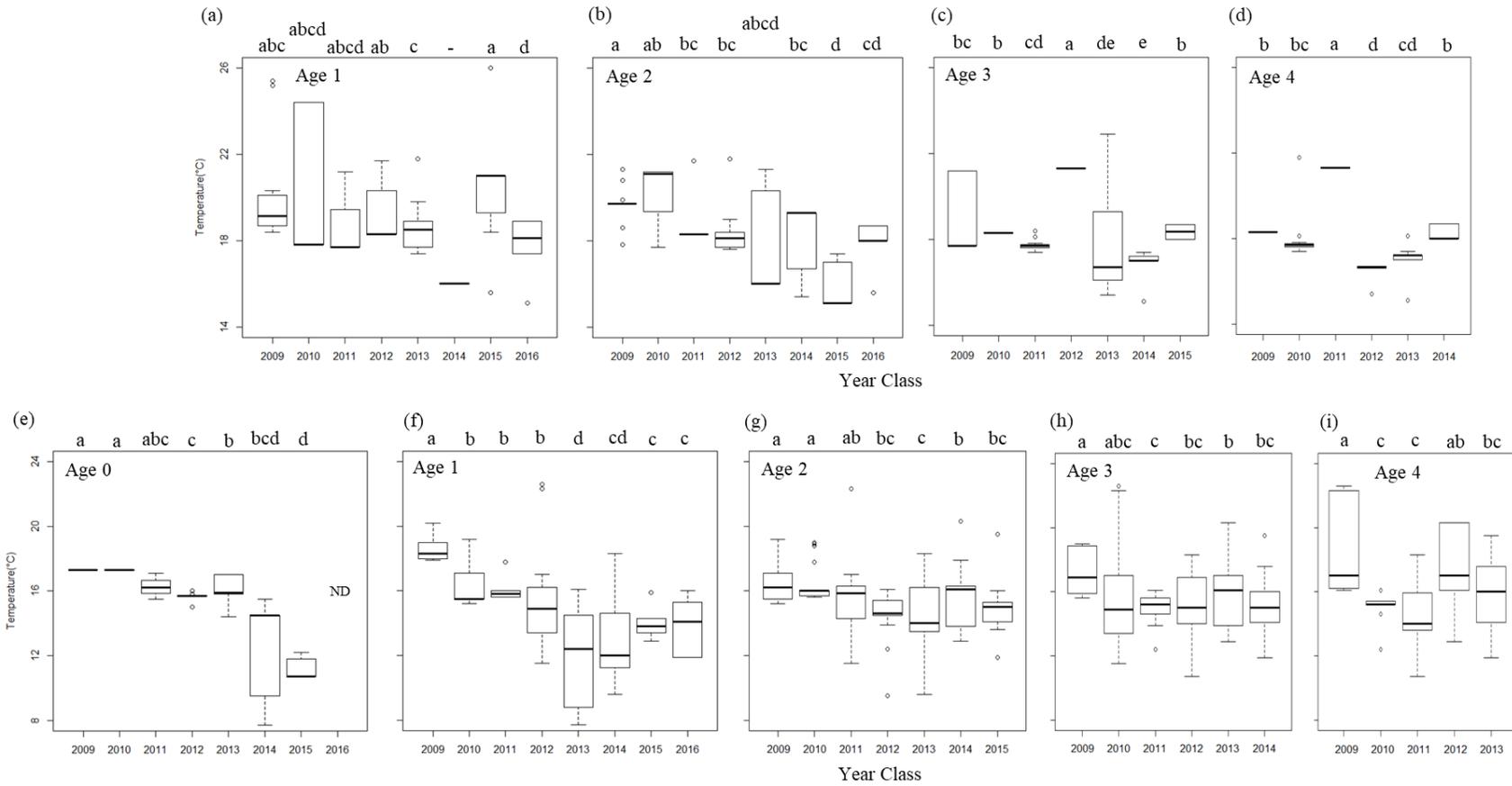


Fig. 4-5 Box plots of the sea surface temperature (SST) at fishery grounds of *S. japonicus* caught by purse seine. SST at fishery grounds for age 1 to 4 of 2009-2016 year classes during the northern migration period (May to October; a-d) and SST at fishery grounds for age 0 to 4 of the same year classes during the southern migration period (November to April; e-i). Different alphabets indicate significant difference between year classes (Kruskal-Wallis test with Games-Howell *post hoc* test).

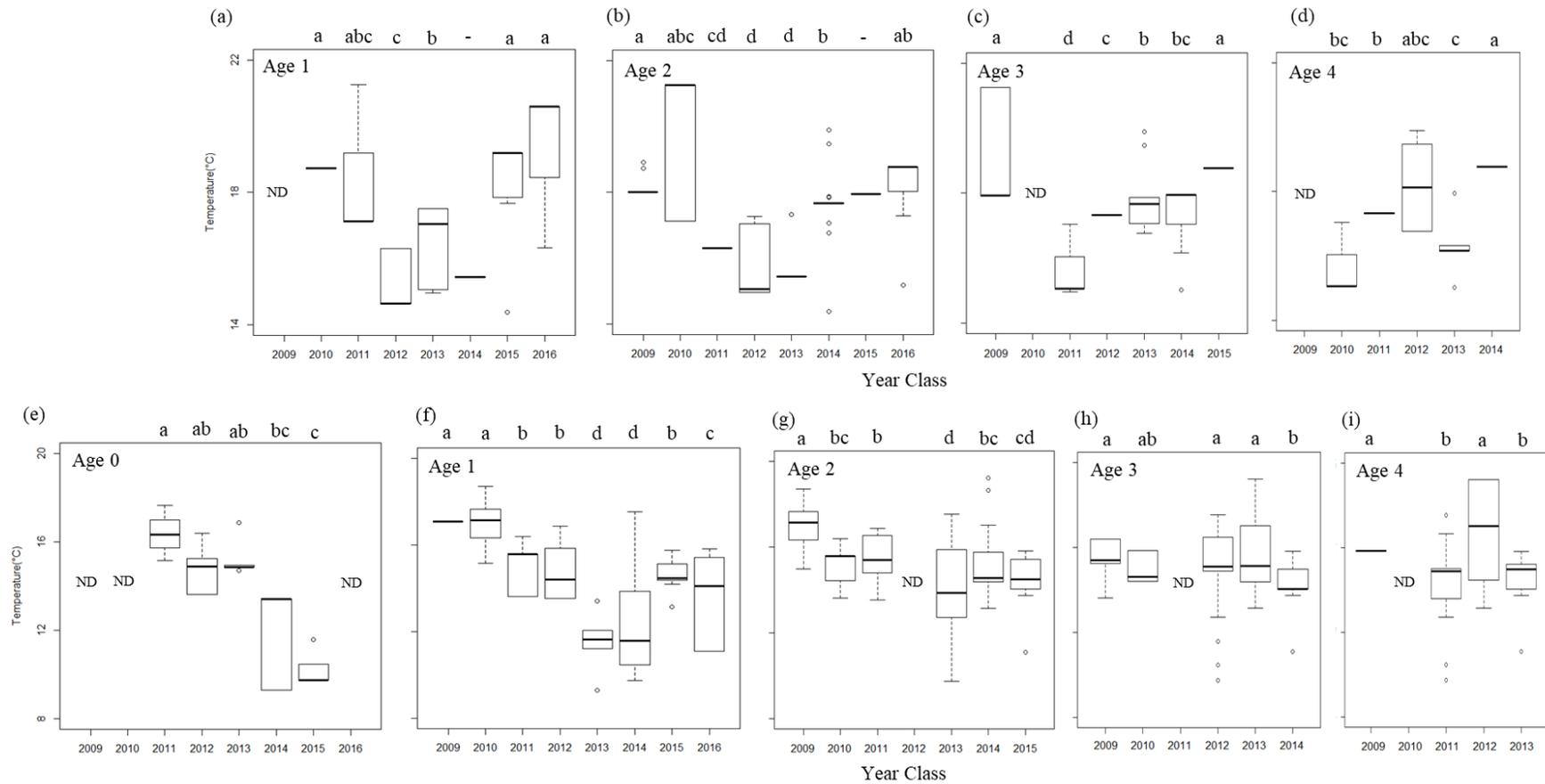


Fig. 4-6 Box plots of the schooling-depth temperature (SDT) of *S. japonicus* caught by purse seine. SDT of fishery ground of age 1 to 4 for 2009-2016 year class during northern migration period (May to October; a-d) and SDT of fishery ground of age 0 to 4 for the same year class during southern migration period (November to April; e-i). SDT was estimated by ocean forecast system (FRA-ROMS). Different alphabets indicate significant difference between year classes (Kruskal-Wallis test with Games-Howell *post hoc* test).

やや上昇した (Fig. 4-6f). 2 歳では, 0-1 歳に比べて水温差は小さくなったものの, 経年的に生息水温の低下傾向がみられた (Fig. 4-6g). 3 歳, 4 歳ではさらに年級差は小さくなり, 経年的な傾向は認められなかった (Fig. 4-6h, i).

考察

マサバの漁場と水温の関係についてはいくつかの報告があるが (川崎 1966 ; 宇佐美 1970 ; 佐藤 1974 ; 深代・平本 1990), いずれも漁場の表面水温や 50 m 深, 100 m 深における水塊配置と漁場の関係を検討している. しかし, マサバの群れは季節によって異なる水深帯に分布することから (宇佐美 1973), 実際の魚群水深における水温を分析した報告はほとんどなく, また年齢別に解析した知見はない. 本研究では, 北上期 (5-10 月) と南下期 (11-4 月) に分けて漁場水温を年齢別年級別に分析した結果, 年級によって漁場水温が異なることが明らかになった.

北上期には, 表面水温を使った分析では 2 歳魚において 2009 年級から 2015 年級まで水温が低下する傾向が認められたが, 他の年齢では明瞭な傾向は認められなかった (Fig. 4-5a-d). QRY 資料のマサバ魚群が分布した水深データを使って, 魚群が分布した水深における水温データを海況動態モデル (FRA-ROMS) によって推定して比較した結果, 北上期には 2011-2012 年級以降むしろ水温が上昇する傾向が認められ (Fig. 4-6a-d), 表面水温の結果とは必ずしも一致しなかった. その理由として, 以下の三つが考えられる. まず, 北上期は主に夏季にあたるため, 表面水温が暖められ水温躍層ができることから, 表面水温と生息水温に大きな差が生じた可能性が考えられる. 次に, 北上期は南下期に比べて標本が少なく, さらに群れ水深のデータは全ての QRY 資料でそろっていたわけではないことが影響した可能性がある. 最後に, 表面水温はまき網船による実況値であるため正確だが, 生息水温は FRA-ROMS による推定値であることから,

モデルによる推定精度が十分でなかった可能性が考えられる。実際、2016年5月に表面水温15.4°Cの海域で漁獲されたマサバの魚群水深は10-15 mとされているが、その分布水深における水温は19.9°Cと推定されており、表面水温より4°C以上高かった。5月に気温の影響で海面が冷やされてこのような水温差になることは考えにくく、北上期におけるモデルによる水温推定は実際の海況を再現しきれていなかったと考えられる。

南下期には、表面水温と生息水温の結果は比較的一致しており、0歳魚、2歳魚では年とともに水温が低くなる傾向が認められ、1歳魚においても2009-2012年級に比べて、2013-2016年級では低水温に分布していた (Fig. 4-5e-g, 4-6e-g)。これは、マサバの資源量が増加した2013年以降の年級の未成魚が分布域を低水温帯へと移していることを示し、生息水温が低水温化したことによって成長速度の低下が引き起こされた可能性が示唆された。資源の増加によって未成魚が低水温帯を利用する理由として、密度効果による生息場と餌料の競合を原因とする、以下の一連の仮説が考えられる。マサバの資源が増加するに伴って、資源低水準期に利用していた日本近海の高水温で餌料が豊富な生息場の競合が起こる。生息場の競争に負けた個体群は、餌を求めてより沖合へと回遊する。沖合の親潮系冷水の影響を受ける低水温域では、海面が冷やされることで鉛直混合が起こり、下層の栄養塩が表層に供給されるため、生産力が高いとされる (西山 1984 など)。低水温域ではマサバの餌料が豊富にあると考えられるものの、低水温環境では代謝が下がるため、結果として成長速度が低下する。マイワシでは1980年代の爆発的な資源増加に伴って、産卵場を関東近海から黒潮上流部の土佐湾や薩南海域へと拡大し、生活型を沿岸回遊型から沖合大回遊型へと移行すると同時に (渡部 1987)、資源低水準期には150° E程度までであった分布域を165° W程度の海域まで大きく拡大した (黒田 1991)。また、資源増加に伴う成長速度の低下も報告されていることから (八角 2008)、マイワシと同様の現

象がマサバでも生じていることが示唆された。

一方、3歳以上になると0-2歳ほどの大きな生息水温の年級差は認められなくなった(Fig. 4-5h, i, Fig. 4-6h, i)。3歳での成熟率は、2012年以前の年級では100%、2013年級以降の年級では80%と推定されていることから(由上ほか2019b)、3歳以上はほとんどが成魚と言える。マサバ太平洋系群は伊豆諸島周辺海域を主産卵場として利用し、産卵場への産卵親魚の来遊は1月ごろから認められ(千葉県水産総合研究センターほか2015)、産卵は主に3-6月に行われる(村山ほか1995; 渡邊2010)。産卵場周辺での1-6月におけるマサバの漁場水温は、1966-1971年では主に15-20°C(宇佐美1973)、1984-1988年では主に16-20°C(深代・平本1990)、1990年には16-20°C(岡部ほか2009)と報告されており、資源の増減による変化は小さい。以上から、マサバは成熟年齢に達すると産卵に適応するため一定の水温帯に分布するようになり、漁場水温の年級差が小さくなったことが考えられた。

4-4 まき網で漁獲されたマサバの胃内容物中の誤飲物の評価

背景と目的

前節では成長速度と生息水温の関係を検討したが、成長に必要なエネルギーは餌から得る必要があるため、成長には餌料環境も重要である。そこで、マサバの胃内容物測定データから餌料環境の検討を試みたが、まき網船で漁獲されるマサバは漁獲時の誤飲の影響によって胃内容物が正確でない可能性が指摘されている(松井・前田1958; 小澤2011)。マサバは捕食可能なものは種を選ばずに雑多に食するという報告もあるが(高橋1966)、東北太平洋海域においては、カイアシ類やオキアミ類などの小型甲殻類が主要な餌料であり、次いでカタクチイワシが重要な餌料とされている(佐藤ほか1968)。一方、北まき船によって漁獲されたさば類の胃内容物からは、小型甲殻類やカタクチイワシよりも鱗を

多く含む粘液が圧倒的に多く出現したことが報告されている（小澤 2011）。マサバは生時には全身が小さい円鱗で覆われるが、漁獲によってそのほとんどが脱落し、水揚げ時にはほとんど残らない（近藤 1966）。また、マサバの鱗の標本を作製する際には粘液を除去する処理が必要であるように（近藤・黒田 1966）、体表は粘液に覆われる。以上から、鱗や粘液は揚網時の誤飲物と推定されるものの、まき網で漁獲されるマサバの胃内容物について誤飲物と真の内容物を比較・検証した研究はない。

マサバの資源増加に伴う成長速度の変化と餌料獲得状況の関係を検討するにあたり、摂餌状態を正しく評価することが求められ、それには漁獲時の誤飲の影響を除いた分析が不可欠である。そこで本節では、まき網漁場の周辺で、誤飲の影響がほとんどないと考えられる釣獲によりマサバの標本を収集し、その胃内容物を釣獲地点付近で操業した北まき船によって漁獲されたマサバの胃内容物と比較することで、まき網によって漁獲されたマサバの胃内容物分析において問題となる誤飲物量を推定することを目的とした。

方法

まき網によって漁獲されたマサバ標本（以下、まき網標本とする）と、釣獲によるマサバ標本（以下、釣獲標本とする）を同時に収集するため、2017年3月に鹿島灘海域でまき網船が操業する日に合わせて茨城県漁業調査船いばらき丸（179 t）による釣獲調査を行った（Table 4-4）。漁獲時刻が異なると胃内容物の消化が進行する可能性を考慮し、釣獲調査はまき網の操業前と操業後にそれぞれ行った。北まき船は資源管理を目的に投網可能時間が決められており、その数時間前から出港して魚群を探索し、発見した魚群の付近で投網開始時刻まで待機してから操業するという体制をとる。まき網の操業位置と釣獲位置をなるべく近づけるため、釣獲調査は投網開始時刻（18時）より前に魚群付近で待機

Table 4-4. Sample list used for stomach contents analysis of *S. japonicus* caught by pole and line fishing and purse seine.

Fishing date	Time	Fishing gear (Site number)	No. of specimen (stomach contents analysed)	Range of fork length(cm)	Range of body weight(g)
March 8, 2017	15:43	Pole and line fishing (FI-A)	36	27.2 - 34.9	201.5 - 454.1
	16:05	Pole and line fishing (FI-B)	31	27.2 - 34.0	219.5 - 427.2
	18:43	Purse seine (PS-X)	50	27.1 - 30.9	198.2 - 292.5
	22:33	Purse seine (PS-Y)	49	26.5 - 36.6	181.8 - 573.1
March 9, 2017	1:15	Pole and line fishing (FI-C)	29	27.3 - 37.7	211.5 - 726.5

している北まき船の付近で行った (Fig. 4-7, Table 4-4:FI-A,B). 釣獲には, 新潟圏サビキ 11 号 (株式会社ささめ針製) または実戦サビキ白毛オーロラ 12 号 (株式会社ハヤブサ製) を用いた. 胃内容物の分析を行うためオキアミ等のまき餌は使用しなかったが, サビキのみでは釣獲できなかったため, 匂い付きワーム POWER SHAD (マルキュー株式会社製) を針につけ, 4-5 本の竿を用いて 1 地点につき 15-30 分程度釣獲を行った. 得られたサンプルは速やかに海水氷を張ったクーラーボックスへと収容した. 北まき船の投網開始以降は操業の妨げとなるため漁場周辺で待機し, 操業後にまき網の漁場となった場所に移動して再び釣獲を行った (Fig. 4-7, Table 4-4:FI-C). 釣獲方法及び標本の保存方法は, まき網の操業前に行った釣獲と同様である. これらとは別に, まき網標本として, QRY 資料から操業位置を確認し, 釣獲標本を得た位置に近い場所で操業した北まき船 2 隻が茨城県波崎港に水揚する際に標本を入手した (Fig. 4-7, Table 4-4:PS-X,Y).

得られた標本を海水氷に浸けた状態で研究室へと移送し, 分析まで海水氷中で保存した. それぞれ FL (0.1 cm 単位), BW (0.1 g 単位), 第一背鰭 1-9 棘基底長 (0.1 cm 単位) を測定し, 花井 (1999) による判別指数に基づきマサバと

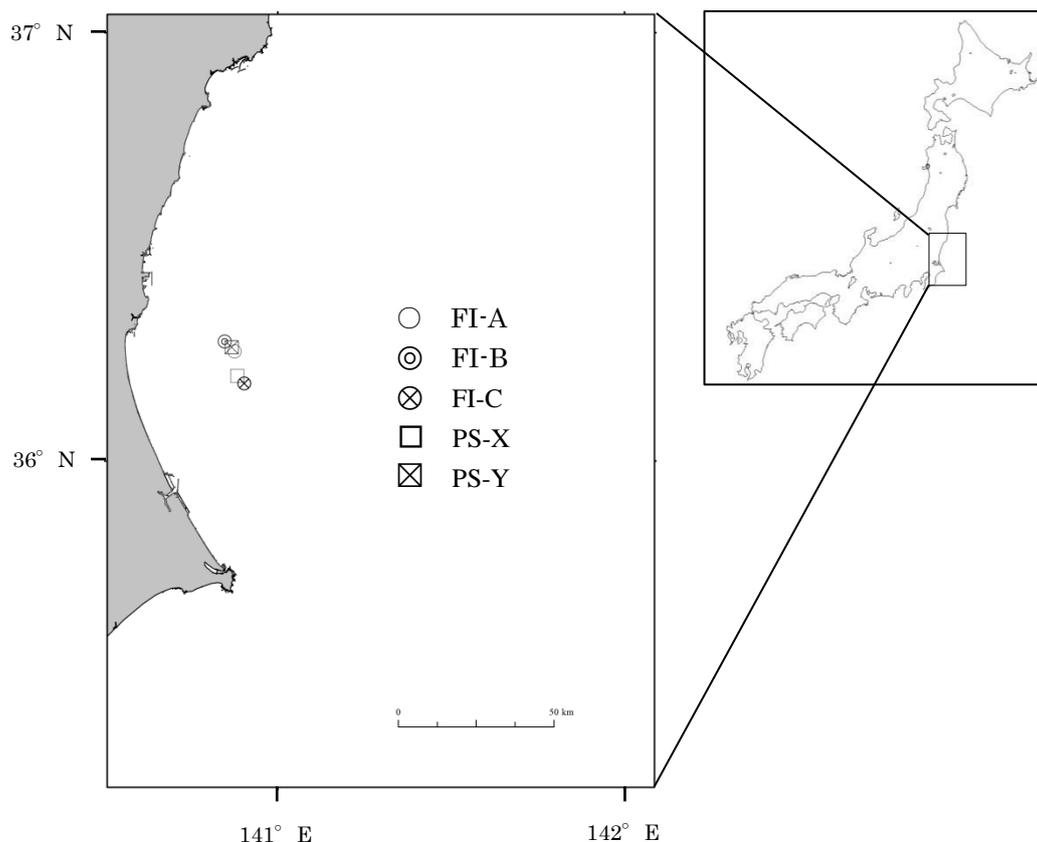


Fig. 4-7 Map of sampling location at Kashimanada. Three circles (FI) indicate sampling sites by pole and line fishing and two squares (PS) operation points of purse seine.

ゴマサバを判別した。ゴマサバと判別された個体は3個体のみであったため、以降の分析から除外した。マサバについて、胃内容物重量（0.01 g 単位）の測定結果から、胃内容物重量指数（Stomach Contents Index : $SCI = \text{胃内容物重量} \times 100 / \text{胃内容物を除く体重}$ ）を求めた。釣獲、まき網標本ごとの SCI について、統計パッケージ R を用いて Kruskal-Wallis の検定と事後検定として Games-Howell 法で有意差を求めた。

胃内容物を目視観察により可能な限り分類したが、消化が進み目視では判別が困難な内容物については消化物とした。分類した餌項目ごとに出現頻度（%F = ある餌項目がみられた個体数 $\times 100 /$ 分析個体数）を求めた。さらに、鱗や粘液

状内容物が出現した個体については、これらを除いた胃内容物重量(0.01 g 単位)を別に測定した。以上の分析は、漁獲された順を考慮しながら、漁獲から 46 時間以内に行った。

胃内容物に含まれた鱗の由来を検討するため、まき網標本 PS-Y で得られた標本のうち、胃内容物に鱗が多く含まれた 5 個体 (FL 28.8–30.5 cm) から胃内容物中の鱗を 10–12 枚取り出し、真水で洗浄した後、2 枚のスライドガラスで挟んで鱗長測定用の標本を作製した。鱗長は近藤・黒田 (1966) に従い、鱗の中心から被覆部側の前端までの距離とし、万能投影機 (PJ-H30, 株式会社ミットヨ製) で 20 倍に拡大した状態で、電子ノギスを用いて測定した (0.01 mm 単位)。

結果

釣獲により 3 地点で FL 27.2–37.7 cm のマサバ 96 個体, 北まき船 2 隻から FL 26.5–36.6 cm のマサバ 99 個体の標本が得られた (Table 4-4)。釣獲標本, まき網標本ともにゴマサバを除いて他魚種の混獲はなかった。まき網標本は FL 28 cm, 釣獲標本は FL 29 cm をモードとする単峰型の体長組成となり, まき網に比べて釣獲で FL 31 cm 以上の個体が多く採集された (Fig. 4-8)。また, 釣獲標本では測定時に体表面が十分に粘液に覆われていたのに対し, まき網標本では体表面の粘液がほとんど残っていなかった。

釣獲標本とまき網標本それぞれの *SCI* を比較すると, 漁獲時間に係わらずまき網標本の *SCI* は釣獲標本の *SCI* よりも有意に高かった (Fig. 4-9a)。胃内容物を比較すると, 釣獲標本ではカイアシ類 (出現頻度 19.4%) が FI-B で, オキアミ類 (同 10.3%) が FI-C で出現した (Table 4-5)。また, いずれの釣獲点においても同定不能な消化物が 80%以上の割合で出現した。鱗と粘液状内容物はその両者が FI-A で, 粘液状内容物のみが FI-C で認められたが, 出現率は 14%未満であった。空胃率は 2.1%であった。一方, まき網標本では鱗と粘液状内容物の出

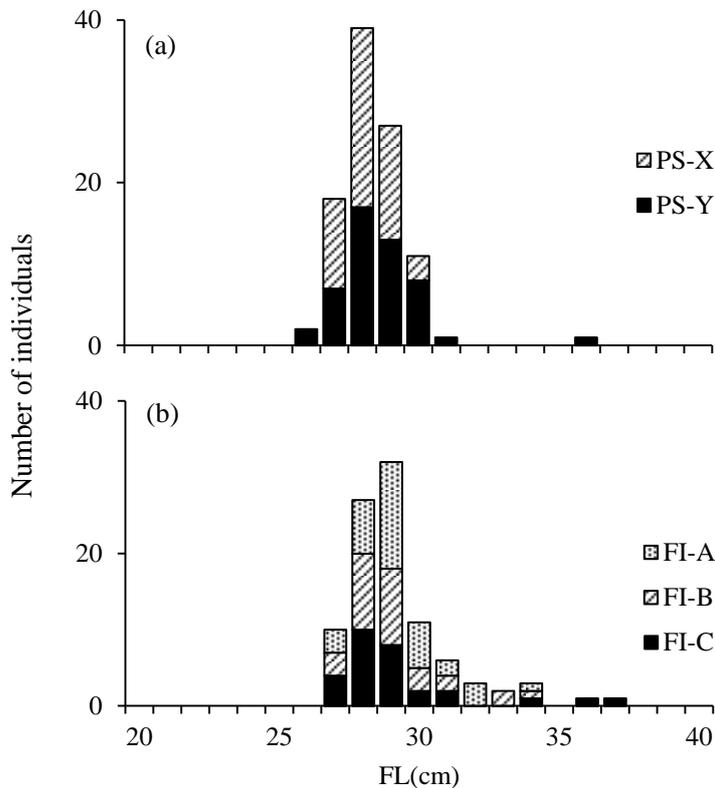


Fig. 4-8 Fork length (FL) frequency distribution of *S. japonicus* collected by (a) purse seine and (b) pole and line fishing. PS and FI were shown in

現率が高く，PS-X ではそれぞれ 96.0%，PS-Y では鱗が 87.8%，粘液状内容物が 85.7%の割合で出現した．鱗または粘液状内容物が出現した個体のうち，これらが同時に出現した個体の割合は，PS-X で 100%，PS-Y で 97.7%であった (Fig. 4-10, Table 4-5)．また，オキアミ類が PS-X で 10.0%，PS-Y で 2.0%の割合で，消化物が PS-X で 46.0%，PS-Y で 32.7%の割合で出現した．空胃率は 3.0%であった．

鱗または粘液状内容物を除いた胃内容物重量を用いて *SCI* を再計算した結果，PS-X の *SCI* (0.11 ± 0.21) は鱗または粘液状内容物を含んだ *SCI* (1.01 ± 0.47) の 9 分の 1 であった．また，各釣獲標本の *SCI* (FI-A : 0.16 ± 0.20 , FI-B : 0.17 ± 0.09 , FI-C : 0.16 ± 0.36) との間に有意差は認められなかった (Fig. 4-9b)．一方，PS-Y の *SCI* (0.05 ± 0.11) は鱗または粘液状内容物を含んだ *SCI* (0.75 ± 0.59) の 15 分の 1 であった．また，まき網操業以前に釣獲した FI-A および FI-B の *SCI* よりも有意に低かった (Fig. 4-9b)．鱗または粘液状内容物を除いて空胃率を求めると，まき網標本では 56.6%，釣獲標本では 4.2%であった (Table 4-5)．

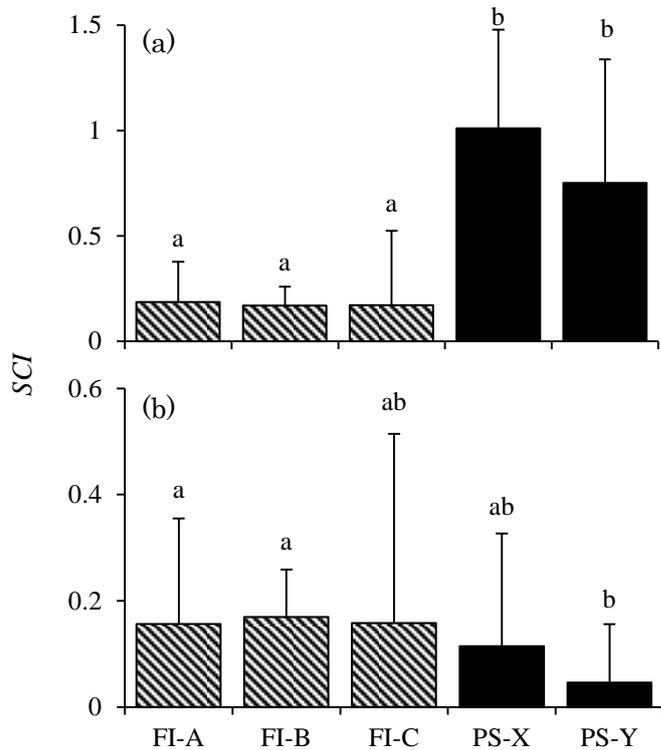


Fig. 4-9 Comparison for stomach contents index (SCI : weight of stomach contents \times 100 / (body weight - stomach contents weight)) caught by pole and line fishing and purse seine, (a) using all data, (b) excluded the weight of scales and mucous substances. Different alphabets indicate significant difference (Kruskal-Wallis tests with Games-Howell *post hoc* tests, $p < 0.05$). Bars indicate standard deviation (SD).

まき網標本 5 個体の胃内容物から取り出した鱗は、小さい円鱗で露出部縁辺が鋸歯状であり、被覆部側は円弧状であるなど、さば属の鱗の特徴（近藤・黒田 1966）を示した。胃内容物から取り出した鱗 57 枚の鱗長を測定した結果、0.53-1.82 mm の鱗が出現し、平均では 0.98 ± 0.28 mm（平均 \pm SD）であった。

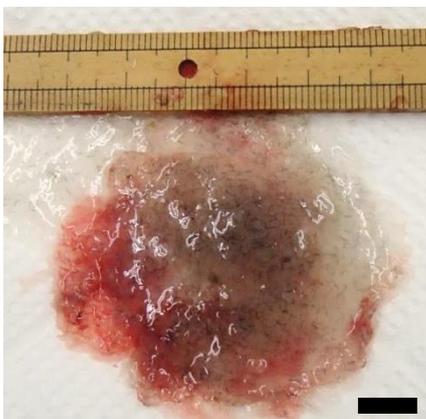


Fig. 4-10 Picture of stomach contents of *S. japonicus* caught by purse seine. Scales and mucous substances were detected. Scale bar, 1 cm.

Table 4-5. Summary of stomach contents analysis for *S. japonicus* caught by pole and line fishing and purse seine. N indicates the number of fish having prey item and %F the percentage of occurrence (N/total number of fish).

Site number	FI-A		FI-B		FI-C		PS-X		PS-Y		
No. of fish examined	36		31		29		50		49		
No. of fish with no food	0		0		2		1		2		
<i>SCI</i> (mean±SD)	0.19±0.19		0.17±0.09		0.17±0.35		1.01±0.47		0.75±0.59		
Prey items	N %F		N %F		N %F		N %F		N %F		
Euphausiidae	0	0.0%	0	0.0%	3	10.3%	5	10.0%	1	2.0%	
Copepoda	0	0.0%	6	19.4%	0	0.0%	0	0.0%	0	0.0%	
Digested materials	34	94.4%	31	100.0%	24	82.8%	23	46.0%	16	32.7%	
Scale	5	13.9%	0	0.0%	0	0.0%	48	96.0%	43	87.8%	
Mucous substances	3	8.3%	0	0.0%	3	10.3%	48	96.0%	42	85.7%	
(calculated except for scale and mucous substances)											
No. of fish with no food	2		0		2		23		33		
<i>SCI</i> (mean±SD)	0.16±0.20		0.17±0.09		0.16±0.36		0.11±0.21		0.05±0.11		

考察

生餌を使用せずに釣獲したマサバ標本の胃内容物と、まき網で漁獲されたマサバ標本の胃内容物を比較した結果、まき網標本からは鱗が 87.8%、粘液状内容物が 85.7%以上という高い割合で出現した一方で、釣獲標本のこれらの出現頻度は 13.9%以下であった (Table 4-5)。まき網 (PS-Y) で漁獲されたマサバ胃内容物から出現した鱗はその特徴からさば属の鱗であると推定され、鱗長は 0.53-1.82 mm の範囲で平均 0.98±0.28 mm であった。マサバの FL と鱗長の回帰式 (近藤・黒田 1966) から、PS-Y 標本の FL 範囲 (26.5-36.6 mm) に対応する鱗長の 95% 信頼限界は 0.72-1.66 mm と推定された。胃内容物から取り出した鱗 57 枚のうち、50 枚 (87.7%) がまき網漁獲物の鱗長範囲に含まれていたことから、内容物の鱗はまき網の漁獲物に由来する可能性が高いと考えられた。これらのことから総合的に判断して、まき網標本の胃から出現した鱗と粘液状内容物は、漁獲時にさば自身の鱗や粘液が脱落して誤飲されたと考えられる。まき網標本において、

誤飲物を含んだ *SCI* と誤飲物を除いた *SCI* では 9 倍以上の差があり，さらに誤飲物を除かない状態ではまき網標本の空胃率は 3.0%であったが，誤飲物を除いた空胃率は 56.6%であった (Table 4-5)．以上から，誤飲物の影響を考慮しない胃内容物測定結果は相当なバイアスを含んでいると考えられ，過去のまき網漁獲物の胃内容物測定データの取り扱いには十分に注意を払う必要がある．なお，釣獲標本にも誤飲物が胃内に確認された個体が出現したが (Table 4-5)，これは釣獲した個体が調査以前にまき網漁場周辺に分布したために胃内容物中に誤飲物が残っていた，または釣獲調査時に前に釣獲した標本から脱落した鱗を誤飲した可能性が考えられる．森脇・宮邊 (2012) はまき網で漁獲されたマサバの胃内容物中に消化の進んだ鱗を見出し，これらは漁獲される以前に集群あるいは索餌中に摂取したものと考察している．本研究では鱗の消化具合を調べていないが，今後同様の調査を行う際は鱗の消化具合を含めた分析を行う必要がある．

誤飲物を除いた胃内容物重量で *SCI* を比較すると，日中に釣獲した FI-A, FI-B の *SCI* は近隣で約 6 時間後に操業した PS-Y の *SCI* に比べて有意に高かった (Fig. 4-9b)．マサバとゴマサバの日周摂餌リズムを調べた中東ほか (2010) によると，胃内容物重量は日中に最も高く明け方に最も低くなったことから，マサバは夜間には摂餌しないことを報告しており，同様にサバ属稚魚や同属のタイセイヨウサバでも夕方から翌日の日の出までに胃内容物重量が減少することが報告されている (Darbyson et al. 2003 ; 久保田 2003)．有意差は認められなかったものの，PS-X の約 4 時間後に操業した PS-Y で *SCI* (誤飲物を除く) が低い傾向にあったことから (Fig. 4-9b)，これらは過去の知見を支持する結果である．しかし，まき網操業後に釣獲した FI-C の *SCI* と，近隣で約 6 時間前に操業した PS-X との間に有意差は認められず，値も FI-C の方がわずかに高かったことから消化の進行だけでは説明できない (Fig. 4-9b)．まき網では誤飲と同時に胃内容物の吐

き戻しが起こるとされていることから（松井・前田 1958）、今後はまき網での漁獲時に生じる吐き戻しの影響について研究を進める必要がある。

マサバの *SCI* については、東北太平洋海区で 0.53–7.02（佐藤ほか 1968）、日本海で 0.11–9.23（森脇・宮邊 2012）などの値が報告されている。また、マサバへの給餌実験を行った狩谷・高橋（1969）は、マサバの *SCI* が最大で 22.8 に達したことを報告した。さらに、佐藤ほか（1968）は生活年周期別の平均 *SCI* を検討しており、*SCI* は北上期に最も高く（2.12–2.63）、越冬期が最低（0.76）であったことを示した。本研究では越冬期を主体に分析を行ったため、*SCI* が最も低くなる時期に該当するが、誤飲物を除いた平均 *SCI* は 0.05–0.17 と過去の報告よりもさらに低かった（Table 4-5）。漁獲時の状況が異なるため単純な比較はできないが、本研究で用いたマサバは十分な餌料を獲得できていないか、釣獲調査で空腹個体が選択的に採集され *SCI* が過小評価された、またはまき網標本で吐き戻しが起こったなどの可能性が考えられる。今後は越冬期以外のマサバの胃内容物についても同様の分析を進め、餌料の獲得状態をより詳細に検討する必要がある。

過去にまき網によって漁獲されたマサバの胃内容物を調べた知見では、鱗などの誤飲物と推定される内容物が確認されているものの、重量を別に測定するなどの措置はとられておらず、それほど重要視されてこなかった。しかし本研究により、まき網による漁獲時に生じる誤飲の影響はかなり大きいことが明らかになったことから、今後マサバの胃内容物分析を行う際には、鱗や粘液といった誤飲物は除いて分析を行うことが求められる。

4-5 近年のマサバの胃内容物の変化

背景と目的

前節により、まき網で漁獲されたマサバの胃内容物は漁獲時の誤飲の影響を大

きく受けていることが明らかになった。茨城県水産試験場では、歴代のさば担当者が定期的にマサバのサンプリングと測定を行い、胃内容物の重量と目視による種組成を記録している。しかし、過去の担当者に聞き取りをすると誤飲物の影響は考慮せず全重量を測定していたとの回答があり、マサバの成長速度の変化と餌料獲得状況の関係を検討するうえで、定量データとして扱うには問題があると考えられた。また、種組成についても、担当者の知識や力量によって同定の精度に差が生じる恐れがある。そこで本節では、限られたデータにはなるが、筆者がマサバを担当した2014年4月以降について、マサバの胃内容物の変化を解析することとした。ただし、誤飲物の影響を除いた測定は前節の検証を行った2017年以降から開始していることから、定量データとしては比較せず、種組成の定性的なデータとして比較することとした。

方法

前々節までの解析では、成長速度の変化を検討するため、基本的に年齢査定を行った個体を用いてきた。しかし、年齢査定を行い、かつ胃内容物分析を行った個体は少なく、比較に十分な標本数を確保できなかった。一方、マサバの食性は稚魚から成魚まで大きな変化はないとされていることから（松井・前田1958）、本節では年ごとの餌料獲得状況の変化を明らかにする目的で、年級や年齢を考慮せず胃内容物の種組成の経年的な変化を検討することとした。2014年11月から2018年4月にかけて、北まき船によって漁獲されたマサバ1,903個体を標本として（FL範囲20.3–42.0 cm）、胃内容物分析を行った（Table 4-6）。胃内容物の比較にあたっては、各年ともに標本数が十分に確保できた南下期（11-12月）及び越冬期（1-4月）を対象として、各年の11、12月が含まれる年を漁期年として（例えば、2014年11月–2015年4月は2014年漁期とした）比較を行った。各標本の胃を摘出して切開し、目視により内容物を同定可能なレベルま

Table 4-6. Sample list used for stomach contents analysis of *S. japonicus* caught by purse seine. Fishing year is defined from July to next June, as a year from July 2015 to June 2016 to be 2015 fishing year.

Fishing year	Month	N	FL (cm)
2014	Nov	80	24.6 - 37.4
	Dec	110	22.6 - 38.2
	Jan	81	23.8 - 39.9
	Feb	50	21.0 - 39.4
	Mar	30	23.2 - 27.8
2015	Apr	50	22.6 - 28.1
	Nov	129	25.6 - 38.3
	Dec	60	25.8 - 39.3
	Jan	120	23.8 - 41.1
	Feb	90	24.8 - 37.8
2016	Mar	73	24.6 - 38.9
	Apr	100	20.3 - 41.5
	Nov	89	27.0 - 35.8
	Dec	60	24.2 - 40.9
	Jan	90	27.2 - 39.5
2017	Feb	105	23.0 - 40.5
	Mar	129	26.2 - 36.6
	Apr	48	26.7 - 42.0
	Nov	121	25.7 - 35.5
	Dec	30	28.3 - 35.1
	Jan	91	24.5 - 38.5
	Feb	90	24.8 - 33.8
	Mar	72	24.6 - 33.5
	Apr	5	26.1 - 30.6

で同定した。ただし、鱗や消化物については、前節により誤飲物である可能性が否定できないため、解析から除外した。確認された胃内容物について、摂餌個体率（= 誤飲物以外の内容物が確認された個体×100／分析個体数）と餌生物ごとの出現率（%F = ある餌項目がみられた個体数×100／分析個体数）を算出した。

結果

南下期には、摂餌個体率が年とともに減少傾向にあり、2014年漁期では20.5%、2015年漁期では14.8%、2016年漁期では0.7%、2017年漁期では2.0%であった（Table 4-7）。2014年漁期のマサバの胃内容物からはオキアミ類が最も多く出現

し (7.9%), 次いでカタクチイワシ (5.8%), 魚類消化物 (5.3%), ハダカイワシ類 (1.6%), 甲殻類消化物 (0.5%) であった (Table 4-7). 2015 年漁期もオキアミ類の出現が最も多く (12.7%), 次いで魚類消化物 (1.6%), 甲殻類消化物 (1.1%)

Table 4-7. Summary of stomach contents analysis for *S. japonicus* caught by purse seine during southern migration period (November to December) or overwintering period (January to April). N indicates the number of fish having prey items and %F the percentage of occurrence of each prey item(N / total number of fish).

Fishing year	2014		2015		2016		2017	
(Southern migration period)								
Number of fish examined	190		189		149		151	
Number of fish with food	39		28		1		3	
Gut with food (%)	20.5		14.8		0.7		2.0	
Prey items	N	%F	N	%F	N	%F	N	%F
<i>Engraulis japonicus</i>	11	5.8%	0	0.0%	0	0.0%	0	0.0%
<i>Sardinops melanostictus</i>	0	0.0%	1	0.5%	0	0.0%	0	0.0%
Myctophidae	3	1.6%	0	0.0%	0	0.0%	0	0.0%
Unidentified fish	10	5.3%	3	1.6%	0	0.0%	0	0.0%
Euphausiidae	15	7.9%	24	12.7%	1	0.7%	3	2.0%
Unidentified Crustacea	1	0.5%	2	1.1%	0	0.0%	0	0.0%
(Overwintering period)								
Number of fish examined	211		383		372		258	
Number of fish with food	55		67		50		12	
Gut with food (%)	26.1		17.5		13.4		4.7	
Prey items	N	%F	N	%F	N	%F	N	%F
<i>Engraulis japonicus</i>	1	0.5%	3	0.8%	0	0.0%	0	0.0%
<i>Sardinops melanostictus</i>	0	0.0%	3	0.8%	0	0.0%	0	0.0%
<i>Etrumeus teres</i>	0	0.0%	0	0.0%	1	0.3%	0	0.0%
Myctophidae	2	0.9%	21	5.5%	3	0.8%	0	0.0%
Unidentified fish	0	0.0%	6	1.6%	4	1.1%	0	0.0%
Euphausiidae	52	24.6%	35	9.1%	26	7.0%	12	4.7%
Unidentified Crustacea	0	0.0%	0	0.0%	3	0.8%	0	0.0%
Squid	0	0.0%	1	0.3%	1	0.3%	0	0.0%
Unidentified egg	0	0.0%	0	0.0%	17	4.6%	0	0.0%

マイワシ (0.5%) が出現した。2016 年漁期にはわずかに 1 個体しか内容物は確認されず、オキアミ類が 0.7% の割合で出現したのみであった。2017 年漁期でも、オキアミ類が 2.0% の割合で確認された以外に胃内容物は確認されなかった。

越冬期においても、摂餌個体率は年とともに減少し、2014 年漁期では 26.1%、2015 年漁期では 17.5%、2016 年漁期では 13.4%、2017 年漁期では 4.7% であった (Table 4-7)。2014 年漁期にはオキアミ類の出現率が最も高く (24.6%)、次いでハダカイワシ類 (0.9%)、カタクチイワシ (0.5%) が確認された (Table 4-7)。2015 年漁期には、オキアミ類が 9.1%、ハダカイワシ類が 5.5%、魚類消化物が 1.6%、カタクチイワシとマイワシがそれぞれ 0.8%、イカ類が 0.3% の割合で出現した。2016 年漁期にもオキアミ類の出現が最も多く (7.0%)、次いで不明卵 (4.6%)、魚類消化物 (1.1%)、ハダカイワシ類及び甲殻類消化物 (各 0.8%)、ウルメイワシ *Etrumeus teres* とイカ類 (各 0.3%) となった。2017 年漁期には、南下期と同様にほとんど胃内容物が確認されず、オキアミ類が 4.7% 出現したのみであった。

考察

東北太平洋海域において 1963-1966 年に漁獲されたマサバの胃内容物を調べた佐藤ほか (1968) によると、本海域ではカイアシ類やオキアミ類などの小型甲殻類がマサバの主要な餌料であり、そのほかカタクチイワシやヤムシ類、イカ類等を摂餌していたことが報告されている。また、2005-2010 年に北まき船によって漁獲されたさば類の胃内容物を調べた小澤 (2011) は、オキアミ類の出現が最も多く、ハダカイワシ類、カタクチイワシ、イカ類、エビ類が出現したと報告した。本研究で 2014-2017 年漁期における南下期と越冬期それぞれのマサバの胃内容物を調べた結果、全ての区でオキアミ類の出現割合が最も多く、そのほかカタクチイワシやマイワシ、ウルメイワシ、イカ類も確認され (Table 4-7)、主な種組成は過去の報告と一致した。

一方、マサバの各餌生物の出現率については、佐藤ほか（1968）が1963-1966年に漁獲されたマサバのまき餌や鱗を除いた自然の餌料のみの出現率を報告しており、オキアミの出現率は南下期に11.8-96.8%、越冬期に1.3-70.3%であった。本研究では、オキアミ類の出現率は南下期に0.7-12.7%、越冬期に4.7-24.6%であり（Table 4-7）、特に南下期に低い結果となった。また、カタクチイワシの出現率は、佐藤ほか（1968）では南下期に2.3-94.6%、越冬期0.4-72.6%であったのに対し、本研究では南下期0.0-5.8%、越冬期には0.0-0.8%と大幅に低かった。カタクチイワシについても、マサバ同様にVPAによる資源量推定が行われているが、VPAによるカタクチイワシの資源量推定は1978年から開始されたため（上村ほか2019b）、佐藤ほか（1968）の報告時における資源量推定は困難である。ただし、1963-1966年にかけて全国のカタクチイワシ漁獲量は32.1万トンから40.8万トンへと増加傾向にあった（海面漁業生産統計調査，農林水産省，http://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/kaimen_gyosei/index.html, 2019年7月17日）。一方、2014-2017年にかけては全国漁獲量が24.8万トンから14.6万トンへと減少しており、VPAによるカタクチイワシ太平洋系群の資源量も2014年の32.4万トンから2017年には過去最低の13.5万トンへと減少した（上村ほか2019b）。本研究のマサバの胃内容物分析においてカタクチイワシの出現頻度が低かったことは、カタクチイワシ資源量の減少を反映していると考えられる。さらに、4章3節では資源増加に伴って生息水温の低下が確認されたことから、カタクチイワシが分布する水域とマサバの成育場にミスマッチが起こっている可能性も考えられる。

本研究で2014年－2017年漁期に漁獲されたマサバの胃内容物分析を行った結果、摂餌個体率は南下期、越冬期ともに減少しており、さらに重要な餌生物とされるオキアミ類やカタクチイワシの出現率も経年的に減少傾向にあり、出現した餌の種類数も減少した（Table 4-7）。つまり、近年マサバの餌料環境が悪化

していることが考えられ、マサバの資源量増加に伴う成長速度の低下との関係が示唆された。4章3節では、資源量の増加に伴って低水温帯を利用するようになった理由として、餌を求めて沖合域へと回遊しているという仮説を提示した。マサバは北上期には黒潮親潮移行域の広い範囲を回遊するのに対し、南下期から越冬期には道東から房総沿岸域を南下すると考えられている（川崎 1966）。本節で胃内容物分析を行った標本は、南下回遊群及び越冬群であり、日本近海の狭い生息場に集群したために餌料環境が悪化した可能性が考えられる。しかし、北まき船が操業しない沖合域にもマサバが分布する可能性は否定できず、また北上群の餌料獲得状況は検討していない。今後これらの群についても胃内容物分析等を通して餌料環境を明らかにし、成長速度の変化との関係を分析する必要がある。また、本節の分析は2014年以降の標本のみを使用しているため、前々節までのように2013年級の加入前後での変化を検討できていないことに加えて、漁獲物の胃内容物の分析はあくまで漁獲時点の摂餌状態を表すに過ぎないことなど、解決すべき課題は多く残されている。今後も正確な胃内容物分析を進めるとともに、常磐・東北海域全体の生産力の変化についても検討し、マサバの餌料獲得と成長との関係を明らかにしていく必要がある。

5 総合考察

我が国の太平洋沖合における浮魚資源では、マサバ、マイワシ、カタクチイワシの間で優占魚種が年代とともに変化する魚種交替が知られている（谷津 2005 ; Yatsu et al. 2005 ; 川崎ほか 2007 ; Takasuka et al. 2008; Yatsu 2019 など, Fig. 1-2). これらの資源では初期生残が資源加入量水準に大きな影響を及ぼすと考えられており（Takahashi and Watanabe 2004; Takahashi et al. 2008; Kamimura et al. 2015), マイワシ太平洋系群, カタクチイワシ太平洋系群の魚種交替については, 両種の産卵や仔稚魚の成長に好適な環境が異なるため, それぞれの種に適した環境の年代にいずれかの種が優占するとされている（Takasuka et al. 2008; Nishikawa and Yasuda 2008; Takahashi et al. 2009; Nishikawa et al. 2011). 北西太平洋における浮魚類の魚種交替には二重のサイクルがあるとされ, 一つはマイワシとカタクチイワシの魚種交替, もう一つはマイワシ, サンマ, マアジ, マサバの魚種交替である（川崎 2017). 後者のサイクルではカタクチイワシとマアジの高水準期が一致することから, マサバはカタクチイワシからマイワシへと魚種交替する年代に増加する種と位置付けられている. マサバではいわし類と同様に海洋環境と初期生残の関係が示唆されているものの（Kamimura et al. 2015; Kaneko et al. 2019), 仔稚魚期においては同属のゴマサバとの判別が難しいこともあり, 正確にマサバを種判別したうえでの仔稚魚の生態と初期生残に係る研究は Sassa and Tsukamoto (2010) のみである. 本研究では, マサバ仔稚魚の主産卵場である伊豆諸島周辺海域から成育場である黒潮親潮移行域の間の房総・鹿島灘沖を調査海域として, 採集されたサバ属仔稚魚を DNA により種判別し, 本海域におけるマサバ仔稚魚の出現, 分布, 初期生態, 初期減耗について研究を行った.

本研究では, 資源変動が特に大きいマサバ太平洋系群について, 仔稚魚の成

長速度と水温・餌料密度の関係を解析した結果、仔魚期には水温の影響を強く受けており (Table 3-2, 3-3), マサバ仔稚魚が採集された水温範囲 (14.8-22.5°C) では水温が高いほど高成長を示した (Fig. 3-3). マサバ仔魚の成長に対する水温の重要性は, マサバ仔魚の成長速度と水温との間に正の関係が認められるという飼育実験結果 (Hunter and Kimbrell 1980; Mendiola et al. 2009) や, 他のフィールド調査においても報告されており (Sassa and Tsukamoto 2010; Kamimura et al. 2015), マサバの初期生残には仔魚期を通して水温の影響が大きく関係していると推察された. 一方, 仔魚から稚魚への移行期である体長 11 mm 以上では, 餌料のみを効果とするモデルがベストモデルとして選択され, 稚魚への変態期前後に餌料への依存度が高まることが示された (Fig. 3-3, Table 3-2, 3-3).

仔稚魚 (初期群) と未成魚 (生残群) の生活史初期 (ふ化後 4-23 日齢) の成長速度を比較した結果, 2015 年級では 4-23 日齢で, 2016 年級では 4, 5, 16-20 日齢で未成魚の方が有意に高成長であり (Fig. 3-4, Table 3-4), 成長速度選択的減耗がふ化直後から生じていることが示された. また, 仔稚魚の成長速度は, RPS が低い 2015 年級に比べて RPS が高い 2016 年級で速かった (Fig. 3-4). さらに, 2016 年の調査海域における水温と餌料プランクトン密度は 2015 年に比べて高かった (Table 2-3, Fig. 2-8b). 以上から, 高水温・高餌料密度となる年にマサバ仔稚魚の初期成長が速くなり, 初期生残率が高まると考えられ, 東シナ海で高水温・高餌料密度となる年にマサバの RPS が高いことを報告した Sassa and Tsukamoto (2010) の結果と一致した. 一方, マサバの産卵場水温と RPS の間には負の関係がみられ (Kaneko et al. 2019), 飼育実験では低水温時に産み出される受精卵の方が卵質が良く, 仔魚の生残率も高いことが報告されており (米田ほか 2013), これらは仔魚の成長適水温とは異なる結果である. また, マサバの RPS は黒潮の流形や流軸位置に影響を受けることが報告されている (Kaneko et al. 2019). マサバの産卵適水温, 仔魚期の適水温, 稚魚期の適水温や餌料生物

生産力などの関係は複雑であり、マサバの初期減耗・資源加入との関係については今後さらに詳細で広域的な調査研究を行い、メカニズムの解明に努めていく必要がある。

マイワシとカタクチイワシの産卵適水温がそれぞれ 16°C, 22°C であること (Takasuka et al. 2008), 両種仔稚魚の成長好適水温は 16-18°C, 22-30°C (Takahashi et al. 2009; Yamamoto et al. 2018) であることが報告されており, 両種はそれぞれ低水温レジームと高水温レジームに対応して増加すると考えられている (Yatsu et al. 2005; Takasuka et al. 2007; Takasuka et al. 2008; Yatsu 2019). サバ属の産卵適水温は 18°C であり (Takasuka et al. 2008), 本研究の結果, マサバ仔稚魚の成長速度は 22.5°C までの範囲で水温が高いほど速く (Fig. 3-3), また飼育実験では 25°C までの範囲で水温が高いほど成長が速いことが報告されている (Hunter and Kimbrell 1980; Mendiola et al. 2009). 太平洋におけるサバ属の産卵は, 表面水温が 25°C 以上の海域ではほぼ行われなことから (Takasuka et al. 2008), マサバ仔稚魚の成長適水温は 22-25°C 程度と推察される. 以上から, マサバはマイワシとカタクチイワシの中間的な環境に適応している可能性が示唆された. さらに, 本研究の結果, マサバは稚魚期以降に餌料要求が高まることが示され, マサバの基礎代謝はいわし類に比べて高いこと (Houde 1989) から, マサバの成長には餌料密度も重要であると考えられる. 太平洋におけるマイワシ, マサバ, カタクチイワシの主要な成育場である黒潮続流域においては, カタクチイワシに好適な高水温レジーム下では仔稚魚が出現する春季の混合層深度が浅くなり下層からの栄養塩の供給が減少するために, 仔稚魚の餌料プランクトンが減少することが知られている (Nishikawa and Yasuda 2008). 高水温レジームから低水温レジームへの移行が始まると, 成育場の低水温化による生物生産力の増加によって餌料環境が改善され, 同時にマサバに適した水温帯に移行することで, マサバが増加する可能性が考えられた. その後, さらに低水温レジームへの移行

が進むと、マサバ仔魚の成長に不適な環境となり、さらにマイワシとの餌料の競合が起こることで、マイワシが優占すると推察された。川崎（2017）では太平洋における魚種交替の2重のサイクルを指摘しており、カタクチイワシからマイワシへの移行期にマサバが増加するとしているが、マサバがマイワシとカタクチイワシの中間的な環境に適応しているとすると、カタクチイワシからマイワシへの魚種交替の移行期だけでなく、マイワシからカタクチイワシへの移行期にもマサバが増加する可能性が考えられる。しかし、1980年代のマイワシ資源減少後にマサバ資源は増加しなかった（Fig. 1-2）。マサバは1992年及び1996年に高いRPSによる卓越年級の加入がみられたが（由上2019b）、これらの年級群は未成魚のうちから過剰に漁獲され、このとき未成魚を保護していれば資源は増加したというシミュレーション結果もあることから（Nakai et al. 2002）、マイワシからカタクチイワシへの魚種交替期にもマサバが増加する可能性が考えられた。近年はカタクチイワシからマイワシに有利なレジームにシフトしつつあることが知られており（Yatsu 2019）、さらにマサバ資源の適切な利用によって未成魚への漁獲圧も抑えられていることから（由上ほか2019b）、現在の高い年級群水準が維持される要因となっていることが示唆される（Fig. 1-1）。しかし、今後さらに低水温レジームへの移行が進むと、マサバ仔稚魚の生残と資源加入が悪化し、マイワシへと魚種交替する可能性が考えられる。

初期減耗を経て資源加入した未成魚以降については、近年の資源増加によって生息場や餌料の競合が起こり、成長速度の低下や栄養状態の悪化が生じていることが明らかになった（Fig. 4-1, 4-2, 4-4, Table 4-2）。これらをもたらす要因を検討するため、マサバの漁場水温と胃内容物の変化を調べた結果、2013年級群の加入によるマサバの資源増加以降は、生息場が低水温域へと拡大したこと（Fig. 4-5, 4-6）、カタクチイワシやアミ類といったマサバの重要な餌生物の出現率が減少していたこと（Table 4-7）が明らかになった。さらに、マサバの資源増加以降、

太平洋沖の公海域におけるマサバの漁獲量が急増しており (Oozeki et al. 2018 ; 由上ほか 2019b), これはマサバの分布域が沖合化していることを示している. 同様の現象は資源が高水準であった 1980 年代にもみられており (山口 1988), 分布の沖合化は資源増加による沿岸の生息場の競合の結果と推察される. 公海域での操業は主に夏季であるが, 秋季以降の南下期には三陸沿岸に漁場が形成されていることから, 回遊経路が沖へ拡大しているとする, 回遊に必要な運動エネルギーも増加していると考えられる. これまで, マサバの資源変動に伴う成長速度の変化は密度効果の結果と解釈されてきたが (Watanabe and Yatsu 2004), 具体的な成長速度の変化をもたらす要因についてはほとんど検討されてこなかった. 本研究の結果, 未成魚期における生息水温の低水温化と胃内容物量の減少が明らかとなり, さらに回遊に必要なエネルギーも増加しているとする, これらはすべて成長速度を低下させる要因になると考えられる. マサバ仔稚魚の成長速度と餌料密度の関係では, 体長 11 mm 以上で餌料のみを効果とするモデルがベストモデルとして選択され, 稚魚への変態期前後に餌料への依存度が高いことが示された (Fig. 3-3, Table 3-2, 3-3). マサバの密度効果による成長速度の低下が資源量増加に伴う餌料の競合によるものとする, それは稚魚期前後から生じることが示唆される. 本研究では黒潮親潮移行域に広く分布する稚魚期から未成魚南下群までの標本の分析ができていないことから, この時期の餌料環境, 餌料獲得状況, 栄養状態を解析することで, 密度効果のメカニズムの一端が明らかになると考えられる.

1970 年代にはマサバ太平洋系群の資源量が高水準に達した後, 1980 年代にマイワシ太平洋系群の資源量が増加した (Fig. 1-2). 近年も, マサバ太平洋系群の資源量の増加とともに, マイワシ太平洋系群の資源量も増加傾向にある (古市ほか 2019). マサバとマイワシはカイアシ類などの動物プランクトンを餌料として利用する競合種であり (Nakata et al. 1994), マサバの RPS やマサバ当歳魚の

肥満度はマイワシの資源量に負の影響を受ける (Yatsu et al. 2005 ; 上村ほか 2019a). 前述したマサバとマイワシ仔稚魚の出現期と成育場が重複しているために生じる餌料をめぐる競合とともに, マイワシ太平洋系群の資源が増加すれば幼魚期以降の餌料の競合も予想され, マサバ太平洋系群の成長速度の低下の進行が懸念される. また, 親魚の栄養状態の低下は卵質に影響を与え, 初期生残率の低下につながる可能性も考えられ, 密度効果が次世代の加入や生残に及ぼす影響は今後の重要な研究課題である. 現在, マイワシ太平洋系群の資源量が増加傾向にあること (古市ほか 2019), PDOI が 2014 年以降正の値を示し低水温化傾向にあること (<http://research.jisao.washington.edu/pdo>, 2019 年 9 月 18 日) は, 過去の資源変動からみると, マサバ資源の減少がそう遠くない未来に起こる可能性を示している. もしそうであれば, マサバ資源減少期における生態系とマサバの生態の変化について研究を行うことは, マサバの資源変動メカニズムを解明するうえで重要である.

要約

さば類は我が国における海面漁業漁獲量において、魚種別漁獲量第1位の重要魚種である。さば類とは、マサバ *Scomber japonicus* とゴマサバ *S. australasicus* を示し、漁獲可能量 (TAC) による資源管理上は、マサバについては太平洋系群と対馬暖流系群、ゴマサバについては太平洋系群と東シナ海系群に分けられ、それぞれの系群について VPA による資源量の推定が行われている。この4系群のうち、マサバ太平洋系群は資源変動幅が最も大きく、直近の資源評価で資源量が最も多い。太平洋においては、年代によってマサバ、マイワシ *Sardinops melanostictus*、カタクチイワシ *Engraulis japonicus* のいずれかが優占する魚種交替がみられる。マイワシとカタクチイワシの魚種交替については、両種で産卵場や仔稚魚の好適な環境条件が異なることが報告され、太平洋十年規模変動指数 (PDOI) やアリューシャン低気圧等の大規模な海況・気象の変動と関係していると考えられている。しかし、マサバについては、仔稚魚期にはゴマサバとの判別が難しいこともあり、資源変動メカニズムに係る研究は少ない。

マサバに比べて、ゴマサバは暖水性・沖合性が強いとされる。東シナ海では DNA によってマサバとゴマサバ仔魚を判別し、出現水温はゴマサバの方が高かったことが報告されている。しかし、太平洋系群ではこのような報告はなく、マサバ太平洋系群とゴマサバ太平洋系群の資源変動は同期していないことから、太平洋で採集されるマサバ、ゴマサバ仔稚魚の基礎生態に係わる情報が求められる。

一般に、魚類は小卵多産型の繁殖戦略をとり、生活史初期における死亡率が最も高い。サバ科魚類については初期の死亡率が比較的高く、仔稚魚期における成長速度が初期生残率や加入量水準に大きく影響すると考えられている。マサバでは、稚魚期までの成長速度と加入量に正の関係が認められること、成長

速度と水温には正の関係がみられること、10日齢までの経験水温と親魚量あたり加入量（RPS）に正の関係が認められることから、初期の成長速度が初期生残に重要であることが示唆されている。仔稚魚の成長に対しては、水温と餌料環境が最も重要な要素であるが、マサバ仔稚魚の成長速度に及ぼす水温や餌料密度の影響は明らかになっておらず、また資源加入したマサバの成長速度を調べた知見はないことから、初期成長速度と生残の関係は未だ不明な点が多く残されている。魚類一般に、仔稚魚期の成長速度が速い年に高い資源加入となる一方で、未成魚以降では資源量の増減に応じて成長速度が変化する密度効果が生じることが知られている。近年においても、マサバ太平洋系群の2013年級は加入量が多く卓越年級群を形成し、2013年以降に加入した年級では成長速度や成熟の遅れがみられている。密度効果による成長速度の低下は、生息場や餌料の競合の結果生じると考えられているものの、成長速度の変化を引き起こす要因を検討した研究はほとんどない。

本研究では、マサバ太平洋系群及びゴマサバ太平洋系群の主産卵場である伊豆諸島周辺海域から、主成育場である黒潮親潮移行域へと輸送される途中の海域である房総・鹿島灘海域においてサバ属仔稚魚を採集し、マサバ仔稚魚とゴマサバ仔稚魚の生態の違いを明らかにするため、時空間的な出現量と出現環境（水温、塩分、クロロフィルa蛍光度、餌料プランクトン密度）の違いを調べた。次に、変動の大きい資源であるマサバを対象として、マサバ仔稚魚の成長速度に及ぼす水温と餌料密度の影響を調べた。また、資源加入個体としてまき網で漁獲されたマサバ1歳魚の初期成長速度を調べ、仔稚魚の成長速度と比較することで初期生活史において生じている成長速度選択的生残を検討した。次に、未成魚以降に生じるマサバの資源増加に伴う成長速度の変化とその要因を検討するため、卓越年級であるマサバ2013年級の加入前後の成長速度の変化を整理するとともに、栄養状態、生息水温、胃内容物の変化と成長速度の変化の

関係を解析した。最後に、本研究で得られた成果をもとにレジームシフトとの関係を考察した。

房総・鹿島灘海域におけるサバ属仔稚魚の出現状況

2015年、2016年の各年3-7月にかけて、房総・鹿島灘海域において表層と中層でサバ属仔稚魚を採集し、DNAによって種を判別してマサバとゴマサバの出現状況を比較した。その結果、両調査年ともにマサバが主体に採集された。採集量のピークとなった月は、2015年のマサバでは5月、2016年のマサバでは6月、ゴマサバでは2015年、2016年ともに3月であり、我が国周辺で行われている産卵量調査の結果とは必ずしも一致しなかった。各調査月とも、特定の距岸距離や黒潮流軸からの距離における調査点でマサバ仔稚魚、ゴマサバ仔稚魚ともに集中して採集される傾向にあった。マサバに比べてゴマサバ仔稚魚は、より沖合で採集され、採集量で重みづけした水温を比較すると、マサバに比べてゴマサバ仔稚魚の方がやや高水温帯で採集される傾向にあった。以上から、太平洋においてもゴマサバ仔稚魚の出現域にはマサバ仔稚魚よりも沖合性・暖水性の傾向が認められた。調査海域における餌料密度は2015年よりも2016年の方が高く、マサバ仔稚魚の出現量と餌料密度の関係については、2015年には弱い正の関係が認められ、2016年には有意な関係が認められなかったことから、2015年には餌料密度が採集量の制限要因となった可能性が示唆された。また、RPSは餌料密度が高かった2016年に高かったことから、マサバの加入には餌料密度が重要である可能性が示唆された。

マサバ仔稚魚の成長速度に及ぼす水温及び餌料密度の影響とマサバの仔稚魚期の成長速度選択的生残

マサバ仔稚魚の耳石の輪紋幅を成長速度の指標として、採集直前の成長速度と採集地点における水温・餌料密度の関係を、成長段階ごとに一般化線形混合モデルにより調べた。その結果、体長 5 mm 未満、5-7 mm、7-9 mm では水温と餌料密度の両方がベストモデルの効果として選ばれた。また、成長速度に対する効果の大きさは、餌料密度に比べて水温の方が大きかった。体長 9-11 mm では水温、体長 11 mm 以上では餌料密度がそれぞれベストモデルの効果として選択された。以上から、マサバ仔稚魚の成長速度に対しては、体長 11 mm 未満では水温の影響が大きい、体長 11 mm 以上では餌料の影響が大きく、稚魚への変態期（体長 12 mm）前後から餌料の要求が高まっていることが示唆された。

調査船で採集したマサバ仔稚魚を初期群、まき網によって漁獲された 1 歳魚（未成魚）を生残群として、両者の初期成長速度を比較した。その結果、2015 年級、2016 年級ともに初期群よりも生残群の方が初期成長が速く、マサバでは生活史初期において成長速度選択的減耗が生じていると考えられた。また、仔稚魚同士の成長速度を比較した結果、2015 年級に比べて 2016 年級の方が初期成長が速く、2016 年級の RPS は 2015 年級より高いと推定されていることから、仔稚魚期の高成長が高加入と関係していることが示唆された。

マサバ太平洋系群の資源増加に伴う生態の変化

マサバ 2009-2016 年級の成長速度を von Bertalanffy の成長式に当てはめて比較した結果、2009-2011 年級と 2013-2016 年級はそれぞれ近い成長速度を示し、後方で成長速度が遅かった。2012 年級では、3 歳までは 2009-2011 年級に近い成長を示したが、4 歳以降は成長速度の低下がみられ、卓越年級である 2013 年級の影響を受けたことが示唆された。成長速度の変化と栄養状態の関係を調べるため、体長-体重関係と相対肥満度を比較した結果、2009-2012 年級に比べて 2013-2016 年級では栄養状態が悪化しており、成長速度の結果と一致した。次に、

成長速度の変化を生息水温の変化から検討するため、各年級のマサバがまき網によって漁獲された位置における水温を比較した。その結果、特に南下期（11月から翌年4月）の未成魚で差が認められ、2013-2016年級はそれ以前の年級よりも低水温帯で漁獲されていた。最後に、成長速度の変化と餌料獲得状況の関係を検討した。まき網で漁獲されたマサバの胃内容物は漁獲時の誤飲の影響を受ける可能性が考えられたため、まき網で漁獲されたマサバとその操業位置付近で釣獲したマサバの胃内容物を比較した。その結果、まき網で漁獲されたマサバの胃からは誤飲物とみられる鱗や粘液が大量に出現し、胃内容物組成の定量評価は困難と判断された。そのため、2014年以降のマサバの胃内容物を定性的に評価した結果、摂餌個体率や餌料生物の出現個体数・種類は年々減少傾向にあった。以上から、マサバ2013年級の加入をきっかけとするマサバの資源増加に伴う成長速度の低下は、未成魚期における生息水温の低水温化と、全体的な餌料の不足が要因の一つと考えられた。

マサバ太平洋系群の資源動態とレジームシフト

マサバ仔稚魚を初期群、未成魚を生残群として、両者の初期成長速度を比較した結果、生残群は初期群に比べて初期成長速度が速く、成長速度選択的生残が働いていることが示された。また、初期群同士の成長速度を比較した結果、2015年級に比べてRPSが高い2016年級で成長が速かった。さらに、マサバ仔稚魚の成長速度は水温・餌料密度の両方の影響を受けること、仔魚期には水温の影響が強いが、稚魚期には餌料密度の影響を強く受けることが明らかになり、仔稚魚採集調査海域における水温・餌料密度が高い2016年にRPSが高かったことから、高水温・高餌料密度となる年に初期成長が速くなり、初期生残率が高くなると考えられた。

北西太平洋では年代によって優占する魚種が替わる魚種交替が生じる。マサバはカタクチイワシが優占する高水温レジームとマイワシが優占する低水温レジームの間に増加するとされてきた。カタクチイワシの産卵適水温、仔稚魚の成長適水温がそれぞれ 22°C, 22-30°C とされ、餌料要求が高くないのに対し、マイワシの産卵適水温、仔稚魚の成長適水温は 16°C, 16-18°C であり、餌料要求が高いことが知られている。サバ属の産卵適水温は 18°C と報告されていること、また本研究の結果、マサバ仔稚魚の成長速度は 22°C までの範囲で高水温ほど高成長であったこと、稚魚期以降に餌料要求が高まることが示された。以上から、マサバはカタクチイワシとマイワシの中間的な環境に適応している可能性が考えられた。カタクチイワシが適応する高水温レジーム下では、黒潮続流域での春季の混合層深度が浅くなり、下層からの栄養塩の供給が減少することで仔稚魚の餌料プランクトンが減少することが知られている。高水温レジームから低水温レジームへの移行が始まると、仔稚魚の成育場における餌料環境が改善され、また水温帯もマサバに適した水温に移行するため、マサバが優占すると推察された。その後、さらに低水温レジームへの移行が進むと、マサバ仔魚の成長にとって不適な環境となるだけでなく、マイワシとの競合が起こることで、マイワシが優占すると考えられた。しかし、マサバの産卵適水温、仔稚魚期の成長適水温、餌料生物生産力などの関係は複雑であり、今後さらに詳細で広域的な調査研究が必要である。

マサバは仔稚魚期には成長が速い年に加入量が多い一方、未成魚以降は加入量（資源量）が多いと成長速度が低下する密度効果が生じる。しかし、それらをもたらす要因は明らかにならなかった。本研究でマサバの資源増加前後で漁場水温と胃内容物分析結果を比較した結果、生息場が低水温域へと拡大したこと、摂餌個体率と胃内容物の出現率が減少傾向にあることが明らかになった。これらのほか、マサバの資源増加以降は回遊経路が沖合化していることか

ら、これらは全て成長速度を低下させる要因であると考えられた。密度効果によって産卵親魚の卵質の低下や仔稚魚の競合の激化が起こることが懸念され、密度効果による次世代の加入や生残に及ぼす影響は今後の重要な研究課題である。2017年のマサバ太平洋系群の資源量は資源評価が開始された1970年以降で最高と評価されているが、マイワシ太平洋系群の資源量も増加傾向にあること、PDOIがマイワシにとって好適な正の値を示していることから、今後マサバ資源は減少していくと考えられ、今後は資源減少期における生態系と生態の変化について研究を行うことが重要である。

謝辞

本研究をまとめることができたのは、ひとえに指導教員である京都大学フィールド科学教育研究センター教授 山下 洋博士から終始懇切なるご指導をいただいた賜物である。ここに深謝の意を表する。

国立研究開発法人水産研究・教育機構中央水産研究所の上村泰洋博士にはマサバの耳石解析やデータ処理，統計解析に至るまで多大なるご助言，ご協力をいただきました。また，瀬戸内海区水産研究所の高橋正知博士にはマサバ未成魚の耳石標本作製について，東北区水産研究所の奥西 武博士には FRA-ROMS を使った解析についてご助言を賜りました。中央水産研究所の古市 生博士，由上龍嗣博士，渡邊千夏子博士，瀬戸内海区水産研究所の米田道夫博士，国際水産研究所の富士泰期博士には本研究を進めるにあたり有益なご議論，ご助言を賜りました。心より感謝申し上げます。

未成魚以降のマサバの標本採集にご協力いただいた北部まき網漁業者の皆様，関係漁協の皆様には感謝申し上げます。また，同標本の耳石による年齢査定についてご指導いただいた東北大学大学院農学研究科教授 片山知史博士，千葉県水産総合研究センター加藤正人氏に謝意を表します。

株式会社水土舎の斎藤真美氏には耳石解析に，三洋テクノマリン株式会社の塩谷 剛氏，株式会社水土舎の齋藤暢宏氏には動物プランクトン分析に，天生水産株式会社の鄭祥基氏にはDNAによるサバの種判別にご協力いただきました。ここに御礼申し上げます。

茨城県漁業調査指導船いばらき丸の鈴木由美船長（現茨城県霞ヶ浦北浦水産事務所）をはじめとする船員の皆様，調査船あさなぎの大川克弘元船長をはじめとする船員の皆様には，荒天での作業や多くのトラブルにも柔軟に対応いただきながら仔稚魚の採集にご尽力いただきました。また，本研究をはじめのきっかけをいただいた茨城県農林水産部漁政課の金光 究氏，事業の進行をご指

導いただいた茨城県水産試験場の海老沢良忠氏，須能紀之氏（現茨城県農林水産部漁政課），本研究に対する多くの助言やサポートをいただいた茨城県水産試験場の皆様に心より感謝申し上げます．

本研究の調査船による仔稚魚採集や分析に係わる項は，文部科学省交付金特別電源所在県科学技術振興事業により，未成魚以降の標本入手や分析に係わる項は，水産庁委託事業我が国周辺漁業資源調査事業により行った．

引用文献

- Bates D, Mäechler M, Bolker BM, Walker SC (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. J Stat softw doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Baumann H, Pepin P, Davidson FJ, Mowbray F, Schnack D, Dower JF (2003) Reconstruction of environmental histories to investigate patterns of larval radiated shanny (*Ulvaria subbifurcate*) growth and selective survival in a large bay of Newfoundland. ICES J Mar Sci 60:243-258.
- Bradford MJ (1992) Precision of recruitment predictions from early life stages of marine fishes. Fish Bull US 90:439-453.
- Chambers RC, Leggett WC (1987) Size and age at metamorphosis in marine fishes - an analysis of laboratory-reared winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) with a review of variation in other species. Can J Fish Aquat Sci 44:1936-1947.
- Chambers RC, Miller TJ (1995) Evaluating fish growth by means of otolith increment analysis: spectral properties of individual-level longitudinal data. In: Secor DH, Dean JM, Campana SE (eds) Recent developments in fish otolith research. University of South Carolina Press, Columbia, pp 155-175.
- 千葉県水産総合研究センター，静岡県水産技術研究所，神奈川県水産技術センター，東京都島しょ農林水産総合センター（2015）関東近海のさば漁業について．平成 27 年の調査および研究成果，一都三県さば漁海況検討会．
- 中央ブロック水産試験研究機関(2018)平成 30 年度中央ブロック海洋調査指針，3p.
- Cushing DH (1975) Marine ecology and fisheries. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cushing DH (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an

- update of the match/mismatch hypothesis. *Adv Mar Biol* 26:249-294.
- Darbyson E, Swain DP, Chabot D, Castonguay M (2003) Diel variation in feeding rate and prey composition of herring and mackerel in the southern Gulf of St. Lawrence. *J Fish Biol* 63:1235-1257.
- Dower JF, Pepin P, Leggett WC (2002) Using patch studies to link mesoscale patterns of feeding and growth in larval fish to environmental variability. *Fish Oceanogr* 11:219-232.
- 深代邦明, 平本紀久雄 (1990) 三陸～伊豆諸島海域におけるマサバ太平洋系群の漁場形成と漁場環境. *千葉水試研報*, 48, 19-36.
- Froese R, Thorson JT, Reyes Jr RB (2014) A Bayesian approach for estimating length-weight relationships in fishes. *J Appl Ichthyol* 30:78-85.
- Fry FEJ (1971) The effect of environmental factors on the physiology of fish. *In Fish Physiology*. Vol. VI. pp. 1-98. Edited by W.S. Hoar and D. J. Randall. Academic Press, New York.
- 古市 生, 渡邊千夏子, 由上龍嗣, 上村泰洋, 井須小羊子 (2019) 平成 30 (2018) 年度マイワシ太平洋系群の資源評価. 平成 30 年度我が国周辺水域の漁業資源評価 第 1 分冊, 14-56.
- 古谷 研, 濱 健夫, 神田穰太, 小達恒夫 (1998) 東シナ海における基礎生産. *沿岸海洋研究*, 36, 19-28.
- 花井孝之 (1999) 尾叉長と第 1 背鰭基底長による判別指数. マサバ・ゴマサバ判別マニュアル, 水産庁 水産業関係試験研究推進会議 マサバ・ゴマサバ判別マニュアル作成ワーキンググループ, 10-15.
- Hjort J (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *ICES Rapp Proc -Verb* 20:1-228.
- Houde ED (1987) Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am Fish Soc*

Symp 2:17-29.

Houde ED (1989) Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. *Fish Bull* 87: 471-495.

Hunter JR, Kimbrell CA (1980) Early life history of Pacific mackerel, *Scomber japonicus*. *Fish Bull* 78:89-101.

伊東 宏 (2009) 駿河湾湾奥におけるシラス地曳網で採集された稚仔魚の食性. *水産海洋研究*, 73, 181-189.

岩田宗彦・平野哲也 (1991) 5. 浸透圧調節. *魚類生理学*, 板沢靖男・羽生 功編, 恒星社厚生閣, 東京, 125-150.

Jobling M (1993) Bioenergetics: feed intake and energy partitioning. In *Fish Ecophysiology*. Eds by. Rankin, J.C. and F.B. Jensen, Chapman & Hall, London, 1-44.

Kamimura Y, Takahashi M, Yamashita N, Watanabe C, Kawabata A (2015) Larval and juvenile growth of chub mackerel *Scomber japonicus* in relation to recruitment in the western North Pacific. *Fish Sci* 81:505-513.

上村泰洋・古市 生・由上龍嗣・渡邊千夏子・井須小羊子 (2019a) 加入過程におけるマサバ・マイワシの種内・種間相互作用～栄養状態の年変動について～. 平成 31 年度日本水産学会春季大会講演要旨集, 162.

上村泰洋・由上龍嗣・古市 生・井須小羊子・渡邊千夏子 (2019b) 平成 30 (2018) 年度カタクチイワシ太平洋系群の資源評価. 平成 30 年度我が国周辺水域の漁業資源評価 第 2 分冊, 846-882.

Kaneko H, Okunishi T, Seto T, Kuroda H, Itoh S, Kouketsu S, Hasegawa D (2019) Dual effects of reversed winter-spring temperatures on year-to-year variation in the recruitment of chub mackerel (*Scomber japonicus*) *Fish Oceanogr* 28:212-227.

狩谷貞二・高橋正雄 (1969) マサバにおける胃内容物量と摂餌量との関係. *日水*

誌, 35, 386-390.

Kasai A, Kishi MJ, Sugimoto T (1992) Modeling the transport and survival of Japanese sardine larvae in and around the Kuroshio Current. *Fish Oceanogr* 1:1-10.

加藤充宏, 渡邊千夏子 (2002) マサバとゴマサバの成熟・産卵および食性. 月刊海洋, 43, 266-272.

川端 淳・中神正康・巢山 哲・上野康弘・谷津明彦 (2009) 2001～2008 年 5～7月の北西太平洋におけるサバ類0歳魚の分布, 体長組成と加入豊度との関係. 2009年度水産海洋学会大会講演要旨集, 19.

Kawai H, Yatsu A, Watanabe C, Mitani T, Katsukawa T, Matsuda H (2002) Recovery policy for chub mackerel stock using recruitment-per-spawning. *Fish Sci* 68:963-971.

川崎 健 (1966) マサバ太平洋系群の構造について. 東海水研報, 47, 1-30.

川崎 健 (1968) マサバ太平洋系群未成魚の生態について. 東海水研報, 55, 59-114.

Kawasaki T (1983) Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers - Biological basis of fluctuation from the viewpoint of evolutionary ecology. *FAO Fish Rept* 291:1066-1078.

川崎 健・花輪公雄・谷口 旭・二平 章 (2007) レジームシフトー気候変動と生物資源管理, 成山堂書店, 東京.

川崎 健 (2017) 2. 研究の軌跡 第1章レジームシフト理論の形成過程 10. 海洋生物資源の基本的性格とその管理. 漁業科学とレジームシフト～川崎健の研究史～, 川崎 健・片山知史・大海原宏・二平 章・渡邊良朗編, 東北大学出版会, 宮城, 182-210.

川島時英・石井光廣・片山知史 (2017) 耳石横断切片法を用いたマサバの年齢査定の有効性. 水産技術, 9, 45-51.

- Kitagawa T, Ishimura T, Uozato R, Shirai K, Yosuke A, Shinoda A, Otake T, Tsunogai U, Kimura S (2013) Otolith $\delta^{18}\text{O}$ of Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* as an indicator of ambient water temperature. *Mar Ecol Prog Ser* 481:199-209.
- 小泉正行 (1992) 伊豆諸島海域で採集したさば卵・仔稚魚・幼魚の一考察. *水産海洋研究*, 56, 57-64.
- 近藤恵一・黒田一紀 (1966) サバ属魚類の成長－I. マサバの年齢形質の比較. *東海水研報*, 45, 31-60.
- 近藤恵一 (1966) サバ属魚類の成長－II. マサバの鱗による年齢査定法. *東海水研報*, 47, 31-49.
- 久保田 洋 (2003) 黒潮親潮移行域における小型浮魚類仔稚魚を取り巻く群集生態に関する研究. 東京水産大学 博士論文 pp.189.
- Kuroda H, Setou T, Kakehi S, Ito S, Taneda T, Azumaya T, Inagake D, Hiroe Y, Morinaga K, Okazaki M, Yokota T, Okunishi T, Aoki K, Shimizu Y, Hasegawa D, Watanabe T (2017) Recent advances in Japanese fisheries science in the Kuroshio-Oyashio region through development of the FRA-ROMS ocean forecast system: Overview of the reproducibility of reanalysis products. *Open J Mar Sci*, 7:62-90.
- 黒田啓行・依田真里・林 晃・竹垣草世香・佐々千由紀・高橋素光 (2019a) 平成 30 (2018) 年度ゴマサバ東シナ海系群の資源評価. 平成 30 年度我が国周辺水域の漁業資源評価 第 1 分冊, 279-309.
- 黒田啓行・依田真里・安田十也・鈴木 圭・竹垣草世香・佐々千由紀・高橋素光 (2019b) 平成 30 (2018) 年度マサバ対馬暖流系群の資源評価. 平成 30 年度我が国周辺水域の漁業資源評価 第 1 分冊, 209-247.
- 黒田一紀 (1991) マイワシの初期生活期を中心とする再生産過程に関する研究. *中央水研報*, 3, 25-278.

- 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.
- Le Cren ED (1951) The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition perch *Perca fluviatilis*. *J Anim Ecol* 20:201-219.
- Masuda R, Shoji J, Aoyama M, Tanaka M (2002) Chub mackerel larvae fed fish larvae can swim faster than those fed rotifers and *Artemia* nauplii. *Fish Sci* 68:320-324.
- 松井 魁・前田 弘 (1958) 食性調査 対馬暖流開発調査報告書. 第4集, 92-101.
- Mendiola D, Yamashita Y, Matsuyama M, Masuda R, Okamoto K, Alvarez P, Tanaka M (2009) Estimation of the dairy food intake and gross growth efficiency of chub mackerel (*Scomber japonicus*) larvae under various temperatures. *Aquac Sci* 57:291-299.
- Miller TJ, Crowder LB, Rice JA, Marschall EA (1988) Larval size and recruitment mechanisms in fishes: Toward a conceptual framework. *Can J Fish Aquat Sci* 45:1657-1670.
- 森脇晋平・宮邊 伸 (2012) 日本海南西沿岸海域におけるマサバの摂餌生態. 島根水技セ研報, 4, 39-44.
- 元田 茂 (1957) 北太平洋標準プランクトンネットについて. 日本プランクトン連絡会報, 4, 13-15.
- 村山 司・三谷 勇・青木一郎 (1995) 卵巣成熟度及び卵巣組織像に基づくマサバ太平洋系群の産卵期の推定. *水産海洋研究*, 59, 11-17.
- Nakata K, Harada A, Matsunaka Y (1994) Variations in food abundance for Japanese sardine larvae related to the Kuroshio meander. *Fish Oceanogr* 3:39-49.
- 中東明佳・川端 淳・高須賀明典・久保田 洋・岡村 寛・大関芳沖 (2010) 黒潮親潮移行域および親潮域におけるマサバおよびゴマサバの胃排出速度と

- 日間摂餌量の推定. 水産海洋研究, 74, 105-117.
- 根本 均 (1985) 関東近海におけるマサバの生態－I 越冬期・産卵期の肥満度, 成熟係数について. 千葉水試研報, 43, 11-18.
- Nishikawa H, Yasuda I (2008) Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) mortality in relation to the winter mixed layer depth in the Kuroshio Extension region. Fish Oceanogr 17:411-420.
- Nishikawa H, Yasuda I, Itoh S (2011) Impact of winter - to - spring environmental variability along the Kuroshio jet on the recruitment of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*). Fish Oceanogr 20:570-582.
- 西山勝暢 (1984) 概論：親潮. 月刊海洋科学, 12, 672-675.
- 能勢健嗣 (1983) 8. エネルギー代謝. 水産学シリーズ 47 魚類の物質代謝, 永山文男編, 恒星社厚生閣, 東京, 106-116.
- 農林水産消費技術センター・水産総合研究センター (2007) サバ属魚類の魚種判別マニュアル, 埼玉, 14p.
- 岡部 久・岩田静夫, 渡邊精一 (2009) 伊豆諸島海域におけるマサバの漁場間移動と海況変動および成熟の関わり. 水産海洋研究, 73, 1-7.
- Oozeki Y (2000) Comparison of catch efficiencies between the Manta net and surface ring net for sampling larvae and juveniles of pacific saury, *Cololabis saira*. Bull Japan Soc Fish Oceanogr 64:18-24.
- 大関芳沖, 木村 量, 久保田 洋, 石田 実 (2001) サンマ仔稚魚採集用の改良型ニューストンネット. 水産海洋研究, 65, 1-5.
- Oozeki Y, Hu F, Kubota H, Sugisaki H, Kimura R (2004) Newly designed quantitative frame trawl for sampling larval and juvenile pelagic fish. Fish Sci 70:223-232.
- Oozeki Y, Takasuka A, Kubota H (2007) Characterizing spawning habitats of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*), Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*), and

- Pacific round herring (*Etrumeus teres*) in the northwestern Pacific. Calif Coop Ocean Fish Invest Rep 48:191-203.
- Oozeki Y, Inagake D, Saito T, Okazaki M, Fusejima I, Hotai M, Watanabe T, Sugisaki H, Miyahara M (2018) Reliable estimation of IUU fishing catch amounts in the northwestern Pacific adjacent to the Japanese EEZ: Potential for usage of satellite remote sensing images. Mar Policy 88:64-74.
- 小澤竜太 (2011) まき網漁業が漁獲したサバ類の胃内容物組成. 茨城水試研報, 42, 49-54.
- 小沢貴和, 河合一彦, 魚谷逸朗 (1991) 数量化 I 類によるマサバ仔魚の消化管内容物分析. 日本水産学会誌, 57, 1241-1245.
- 落合 明, 田中 克 (1998) ゴマサバ. 新版魚類学 (下) 改訂版, 恒星社厚生閣, 東京, 844-855.
- Robert D, Castonguay M, Fortier L (2007) Early growth and recruitment in Atlantic mackerel *Scomber scombrus*: discriminating the effects of fast growth and selection for fast growth. Mar Ecol Prog Ser 337:209-219.
- Robert D, Castonguay M, Fortier L (2009) Effects of preferred prey density and temperature on feeding success and recent growth in larval mackerel of the southern Gulf of St. Lawrence. Mar Ecol Prog Ser 377:227-237.
- 斉藤憲治 (2001) リボゾーム DNA の変異を利用した種判別法. 東北水研ニュース, 62, 2-5.
- Sakamoto T, Komatsu K, Yoneda M, Ishimura T, Higuchi T, Shirai K, Kamimura Y, Watanabe C, Kawabata A (2017) Temperature dependence of $\delta^{18}\text{O}$ in otolith of juvenile Japanese sardine: Laboratory rearing experiment with micro-scale analysis. Fish Res 194:55-59.
- Sassa C, Konishi Y, Mori K (2006) Distribution of jack mackerel (*Trachurus japonicus*)

- larvae and juveniles in the East China Sea, with special reference to the larval transport by the Kuroshio Current. *Fish Oceanogr* 15:508-518.
- Sassa C, Tsukamoto Y, Konisi Y (2008) Diel composition and feeding habits of *Trachurus japonicus* and *Scomber* spp. larvae in the shelf break region of the East China Sea. *Bull Mar Sci* 82:137-153.
- Sassa C, Tsukamoto Y (2010) Distribution and growth of *Scomber japonicus* and *S. australasicus* larvae in the southern East China Sea in response to oceanographic conditions. *Mar Ecol Prog Ser* 419:185-199.
- 佐々千由紀, 齊藤真美, 北村 徹, 小西芳信, 塚本洋一 (2014) マサバとゴマサバ仔魚の黒色素胞形成および体形の比較：形態による種同定の再検討. *水産海洋研究*, 78, 36-44.
- Satapoomin S (1999) Carbon content of some common tropical Andaman Sea copepods. *J Plankton Res* 21:2117-2123.
- 佐藤祐二・飯塚景記・小滝一三 (1968) 東北海区におけるマサバ *PNEUMATOPHORUS JAPONICUS*(HOUTTUYN)の漁業生物学的特性について. *東北水研報*, 28, 1-49.
- 佐藤祐二 (1974) 道東・三陸漁場におけるマサバの生息環境. *東北水研報*, 34, 31-57.
- Shoji J, Tanaka M, Meahara T (2001) Growth of two scombrid larvae, chub mackerel *Scomber japonicus* and Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus nipponius*, in the central Seto Inland Sea, Japan. *UJNR Tech Rep* 30:93-103.
- Shoji J, Maehara T, Tanaka M (2005) Larval growth and mortality of Japanese Spanish mackerel (*Scomberomorus nipponius*) in the central Seto Inland Sea, Japan. *J Mar Biol Assoc UK* 85:1255-1261.
- Sogawa S, Hidaka K, Kamimura Y, Takahashi M, Saito H, Okazaki Y, Shimizu Y, Setou

- T (2019) Environmental characteristics of spawning and nursery grounds of Japanese sardine and mackerels in the Kuroshio and Kuroshio Extension area. *Fish Oceanogr* 28:454-467.
- 水産庁 (1987) 周辺海域漁場基本図作成事業動物プランクトン調査マニュアル. 水産庁研究部研究課, 東京, 19p.
- 高橋正雄 (1966) マサバの摂餌生態に関する研究 I 食性と摂餌の選択性. 広大水畜産学部紀要, 6, 431-446.
- 高橋正知, 川端 淳, 上野康弘, 渡邊千夏子, 西田 宏, 斉藤真美 (2012) マサバ太平洋系群の初期成長解析のための新たな耳石解析手法の提言. 黒潮の資源海洋研究, 13, 93-99.
- Takahashi M, Yoneda M, Kitano H, Kawabata A, Saito M (2014) Growth of juvenile chub mackerel *Scomber japonicus* in the western North Pacific Ocean: with application and validation of otolith daily increment formation. *Fish Sci* 80:293-300.
- Takahashi M, Watanabe Y (2004) Growth rate-dependent recruitment of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in the Kuroshio-Oyashio transitional waters. *Mar Ecol Prog Ser* 266:227-238.
- Takahashi M, 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.
- Takahashi M, Nishida H, Yatsu A, Watanabe Y (2008) Year-class strength and growth rates after metamorphosis of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) in the western North Pacific Ocean during 1996–2003. *Can J Fish Aquat Sci* 65:1425-1434.
- Takahashi M, Watanabe Y, Yatsu A, Nishida H (2009) Contrasting responses in larval

- and juvenile growth to a climate–ocean regime shift between anchovy and sardine.
Can J Fish Aqua Sci 66:972-982.
- Takasuka A, Aoki I, 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, Aoki I (2006) Environmental determinants of growth rates for larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in different waters. Fish Oceanogr 15:139-149.
- Takasuka A, Oozeki Y, Aoki I (2007) Optimal growth temperature hypothesis: Why do anchovy flourish and sardine collapse or vice versa under the same ocean regime? Can J Fish Aqua Sci 64:768-776.
- Takasuka A, Oozeki Y, Kubota H (2008) Multi-species regime shifts reflected in spawning temperature optima of small pelagic fish in the western North Pacific. Mar Ecol Prog Ser 360:211-217.
- 高須賀明典, 梨田一也, 宇田川美穂, 亘 真吾, 入路光雄 (2017) 2016年～2017年春季の我が国太平洋岸におけるマサバ及びゴマサバ卵・仔魚の分布状況. 中央ブロック卵・稚仔, プランクトン調査研究担当者協議会研究報告, 159-176.
- 谷口順彦, 向井龍男, 関 伸吾, 津田恭敬 (1989) マサバ・ゴマサバ. アイソザイムによる魚介類の集団解析. 海洋生物集団の識別等に関する先導的評価手法の開発事業報告書. 日本水産試験保護協会, 371-384.
- Thorrold SR, Campana SE, Jones CM, Swart PK (1997) Factors determining $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ fractionation in aragonitic otoliths of marine fish. Geochim Cosmochim Acta 61:2909-2919.
- 東北ブロック水産試験研究機関 (2018) 海洋調査指針 (東北ブロック), 3p

- 宇佐美修造 (1970) 関東近海におけるマサバ成魚の生活様式－IV, 集合特性と環境条件 (2). 東海水研報, 63, 29-60.
- 宇佐美修造 (1973) マサバの資源学的研究 特にマサバ太平洋系群の成魚について. 東海水研報, 76, 71-178.
- Uye S (1982) Length-weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. J Oceanogr Soc Japan 38:149-158.
- Uye S (1991) Temperature-dependent development and growth of the planktonic copepod *Paracalanus* sp. in the laboratory. Bull Plankton Soc Jpn Spec Vol:627-636.
- Uye S, Sano K (1995) Seasonal reproductive biology of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperature eutrophic inlet. Mar Ecol Prog Ser 118:121-128.
- Uye S, Nagano N, Tamaki H (1996) Geographic and seasonal variations in abundance, biomass and estimated production rates of microzooplankton in the Inland Sea of Japan. J Oceanogr 52:689-703.
- Van der Veer HW, Berghahn R, Miller JM, Rijnsdorp AD (2000) Recruitment in flatfish, with special emphasis on North Atlantic species: Progress made by the Flatfish Symposia. ICES J Mar Sci 57:202-215.
- 渡邊千夏子, 花井孝之, 目黒清美 (2000) マサバとゴマサバの産卵生態の比較. 一日当たり総産卵量に基づくマサバ太平洋系群の資源量推定法に関する調査報告書, 中央水産研究所, 14-23.
- Watanabe C, Yatsu A (2004) Effects of density-dependence and sea surface temperature on interannual variation in length-at-age of chub mackerel (*Scomber japonicus*) in the Kuroshio-Oyashio area during 1970-1997. Fish Bull 102:196-206.
- Watanabe C, Yatsu A (2006) Long-term changes in maturity at age of chub mackerel (*Scomber japonicus*) in relation to population declines in the waters off

northeastern Japan. Fish Res 78:323-332.

渡邊千夏子 (2010) マサバ太平洋系群の繁殖特性の変化とその個体群動態への影響. 水産海洋研究, 74, 46-50.

渡部泰輔 (1970) マサバの発育初期における形態・生態ならびに資源変動に関する研究. 東海区水研報, 62, 1-283.

渡部泰輔 (1987) マイワシ 1980 年卓越年級群をめぐって. 水産海洋研究会報, 51, 34-39.

渡邊良朗 (1992) 表層曳きネットの仕様と採集データ処理法. 浮魚類卵・稚仔採集調査マニュアル. 中央水産研究所水産研究官, 15-22.

Watanabe Y, Zenitani H, Kimura R (1995) Population decline off the Japanese sardine *Sardinops melanostictus* owing to recruitment failures. Can J Fish Aqua Sci 52:1609-1616.

山下 洋 (1991) 6. エネルギー収支. 水産学シリーズ 83 魚類の初期発育, 田中 克編, 恒星社厚生閣, 東京, 71-85.

Yamashita Y, Tanaka M, Miller JM (2001) Ecophysiology of juvenile flatfish in nursery grounds. J Sea Res 45:205-218.

山口 閔常 (1988) 東北海区における最近のマサバまき網漁場形成期の特徴について. 東北水研報, 50, 97-115.

Yamamoto K, Saito M, Yamashita Y (2018) Relationships between the daily growth rate of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* larvae and environmental factors in Osaka Bay, Seto Inland Sea, Japan. Fish Sci 84:373-383.

八角直道 (2008) 資源低迷期におけるマイワシの生物特性. 月刊海洋, 40, 189-194.

谷津明彦 (2005) I. レジームシフト 1. レジームシフトと TAC 対象資源の管理. 水産学シリーズ 147 レジームシフトと水産資源管理, 青木一郎・二平章・谷津明彦・山川 卓編, 恒星社厚生閣, 東京, 11-23.

Yatsu A, Watanabe T, Ishida M, Sugisaki H, Jacobson LD (2005) Environmental effects on recruitment and productivity of Japanese sardine *Sardinops melanostictus* and chub mackerel *Scomber japonicus* with recommendations for management. Fish Oceanogr 14:263-278.

Yatsu A (2019) Review of population dynamics and management of small pelagic fishes around the Japanese Archipelago. Fish Sci 85:611-639.

横内一樹・天野洋典・石村豊穂・白井厚太郎 (2017) 耳石の元素・同位体分析による回遊生態研究. 水産海洋研究, 81, 189-202.

米田道夫・北野 戴・S. Selvaraj・入路光雄・川村耕平・松山倫也・清水昭男 (2010) マサバ 2 歳魚の卵サイズの変化が仔魚の成長と生残に及ぼす影響. 2010 年度水産海洋学会大会講演要旨集, 47.

米田道夫・北野 戴・松山倫也・高橋正知・川端 淳・清水昭男 (2013) マサバの加入機構に関する実験アプローチ: 初期生態に及ぼす母性効果と水温影響. 2012 年度春季水産海洋シンポジウム (魚種交替のシテシスー気候変動による海洋生態系・浮魚資源変動機構およびその科学的理解に基づく社会への貢献) 要旨集, 10.

由上龍嗣・井須小羊子・渡邊千夏子・上村泰洋・古市 生 (2019a) 平成 30 (2018) 年度ゴマサバ太平洋系群の資源評価. 平成 30 年度我が国周辺水域の漁業資源評価 第 1 分冊, 248-278.

由上龍嗣・西嶋翔太・井須小羊子・渡邊千夏子・上村泰洋・古市 生 (2019b) 平成 30 (2018) 年度マサバ太平洋系群の資源評価. 平成 30 年度我が国周辺水域の漁業資源評価 第 1 分冊, 163-208.