

伊勢湾におけるイカナゴの新規加入量決定機構に関する研究*1

Studies on the Mechanisms of Recruitment Determination
of Japanese Sand Lance *Ammodytes personatus* in Ise Bay

山田 浩且

Hirokatsu YAMADA

目 次

第1章 緒言	1
第1節 イカナゴ属魚類の分布と生態	1
第2節 世界の各海域におけるイカナゴ類の加入量変動研究	3
第3節 日本のイカナゴの系群構造と加入量変動研究	4
第4節 本研究の目的	6
第2章 冬季における伊勢湾の海洋環境と仔稚魚相	8
第3章 伊勢湾におけるイカナゴの生態的特性と生活史	19
第1節 卵内発生時間、ふ化率およびふ化時刻	19
第2節 夏眠前の栄養状態と夏眠中のへい死	22
第3節 夏眠中の水温とへい死	25
第4節 日長および水温と成熟	27
第5節 伊勢湾におけるイカナゴの生活史	33
第4章 伊勢湾におけるイカナゴの再生産関係	35
第5章 親魚の再生産力による新規加入量決定の可能性	40
第1節 親魚の栄養状態が再生産力に及ぼす影響	40
第2節 伊勢湾におけるイカナゴの再生産力評価	46
第6章 初期減耗による新規加入量決定の可能性	53
第1節 仔魚の飢餓耐性と摂餌開始期における大量減耗	53
第2節 親魚による被食減耗評価	56
第7章 総合考察	62
要 約	67
謝 辞	68
文 献	69

*1 東京大学学位審査論文（2010年3月）

第1章 緒言

第1節 イカナゴ属魚類の分布と生態

イカナゴ *Ammodytes personatus* はスズキ目イカナゴ科イカナゴ属に属する小型魚であり、体は細長く吻が尖る、各鱗条はすべて軟条からなり腹鱗がない、鰓がないなどの形態的特徴を有する。イカナゴ属魚類（以下イカナゴ類と略す）の種数については、これまで様々な論議がなされてきたが、遺伝学的、形態学的、生態学的、生物学的パラメータの組み合わせによって、6種の存在が指摘されている (Robards and Piatt, 1999)。これら6種とは北太平洋に生息する *A. hexapterus*, *A. personatus*, 北大西洋西部に生息する *A. americanus*, *A. dubius*, 北大西洋東部に生息する *A. marinus*, *A. tobianus* である。イカナゴ類の大半の種は、北緯40～60度の高緯度海域に分布する亜寒帯性であり、出現水温はカナダ大西洋岸の *A. dubius* で0～6℃ (Scott, 1968; Winters, 1983), 北大西洋西部ロングアイランド湾の *A. americanus* (仔魚期) で-1～10℃ (Monteleone and Peterson, 1986), アラスカ湾の *A. hexapterus* で2～12℃ (Robards *et al.*, 1999 a) と低い。また、夏季には高緯度海域特有の白夜による特異な日照条件下で生活する。一方、*A. personatus* はイカナゴ属の中でも最も低緯度海域に生息し、日本沿岸、黄海、東シナ海などの比較的温暖な海域に分布する温帯性種であり、20℃以上の水温条件下においても出現する (井上ほか, 1967)。

イカナゴ類はいずれの種も内湾や沿岸域に依存した生活史をもつ (Scott, 1973; Meyer *et al.*, 1979; Winters, 1981; 浜田, 1985; Monteleone and Peterson, 1986; Dalley and Winters, 1987; Nakata, 1988; Rankine and Morrison, 1989; Gauld and Hutcheon, 1990; MCGurk and Warburton, 1992; Berntsen *et al.*, 1994; Blackburn and Anderson, 1997; Wright and Begg, 1997; Wanless *et al.*, 1998; Quinn, 1999; Robards *et al.*, 1999 a; Abookire *et al.*, 2000; Litzow *et al.*, 2000)。しかし、これらの海域における生活様式は多様であり、特に他のイカナゴ類と生息環境が顕著に異なる *A. personatus* は特異な生態的特性をもつ。

寿命 イカナゴ類の寿命は *A. hexapterus* で7年 (Robards *et al.*, 1999 a), *A. americanus* で12年 (Brethes *et al.*, 1992), *A. dubius* で10年 (Winters, 1983), *A. marinus* で9年 (Macer, 1966), *A. tobianus* で7年 (Reay, 1970) であり、一般に多年級群からなる資源構造をもつ。

しかし、*A. personatus* の寿命は3年 (井上ほか, 1967; 大島, 1950) とイカナゴ類で最も短い。

最大体長 最大体長は *A. hexapterus* で260 mm (Field, 1988), *A. americanus* で220 mm (Leim and Scott, 1966), *A. dubius* で250 mm (Robins and Ray, 1986), *A. marinus* で250 mm (Macer, 1966), *A. tobianus* で280 mm (Reay, 1970) であるのに対し、*A. personatus* (仙台湾産) は212 mm (Hashimoto, 1984) とイカナゴ類の中で最も小型である。著者らの調査によると、伊勢湾産の *A. personatus* の最大体長は149 mm (1991年採集) で、さらに小型である。

産卵期 産卵期は *A. hexapterus* (Blackburn and Anderson, 1997; Robards *et al.*, 1999 a, b) で秋季 (9～10月), *A. americanus* (Monteleone and Peterson, 1986), *A. marinus* (Gauld and Hutcheon, 1990; Turrell, 1992), *A. personatus* (浜田, 1966 a; 糸川, 1980; Yamashita and Aoyama, 1985) で冬季 (12～1月), *A. dubius* (Scott, 1968; Winters, 1983; Dalley and Winters, 1987) で冬～春季 (11～6月), *A. tobianus* (Reay, 1970, 1973) で春季 (2～5月) および秋季 (9～11月) に認められ、種によって違いがあるものの、*A. personatus* を含め冬季を中心に産卵する種が多い。

孕卵数 雌1個体当たりの孕卵数 (Fecundity) は *A. hexapterus* (Robards *et al.*, 1999 a) で約1,500～16,000粒 (尾叉長93～199 mm), *A. marinus* (Gauld and Hutcheon, 1990) で約2,700粒～15,400粒 (標準体長120～180 mm), *A. dubius* (Nelson and Ross, 1991) で約1,200～22,900粒 (全長137～213 mm) である。これに対し、*A. personatus* (山田ほか, 1999 a) は1,800～27,000粒 (標準体長70～130 mm) と体長が小さい割に孕卵数が多い。

卵・ふ化仔魚のサイズ イカナゴ類はいずれも沈性の弱粘着卵を産出する。イカナゴ類の受精卵の平均卵径は *A. hexapterus* で1.02 mm (Robards *et al.*, 1999 a), *A. dubius* で1.05 mm (Scott, 1972), *A. marinus* で1.02 mm (Winslade, 1971), *A. americanus* で1.00 mm (Smigielski *et al.*, 1984) であるが、*A. personatus* では0.90 mm (山田ほか, 1999 a) と他のイカナゴ類に比べて小さい。こうした卵径の違いを反映し、*A. personatus* のふ化時における平均標準体長は4.5～4.7 mm (山田, 1998; Yamashita and Aoyama, 1985) と、*A. hexapterus* の5.3～5.8 mm (Pinto, 1984; MCGurk and Warburton, 1992), *A. marinus* の5.0～6.6 mm (Winslade, 1971), *A.*

americanus の 5.7 ~ 6.3 mm (Smigielski *et al.*, 1984) に比べて小さい。

初期成長 *A. personatus* のふ化仔魚はイカナゴ類の中でも小型であるが、仔稚魚期の成長速度は高水温域に生息するため他種よりかなり速い。東部瀬戸内海産の本種では1月上旬~2月下旬の2ヶ月弱で全長が約4 mm から約30 mm (玉木ほか, 1999; 玉木ほか, 2000) に、伊勢湾産の本種では1月中旬~3月上旬の2ヶ月弱で標準体長が約4 mm から約35 mm (山田ほか, 1999 b; 山田ほか, 2000 a) に成長する。一方、ベーリング海南東部アラスカ沿岸の *A. hexapterus* では約2ヶ月間で標準体長約6 mm から約15 mm (Mcgurk and Warburton, 1992) まで、北大西洋西部ロングアイランド湾の *A. americanus* では、1~3月の2ヶ月間で標準体長が約10 mm から約15 mm (Monteleone and Peterson, 1986) まで、カナダ大西洋岸の *A. dubius* では、2~5月の3ヶ月間で標準体長が約7 mm から約24 mm (Scott, 1972) まで伸長するにとどまり、明らかに *A. personatus* より成長が遅い。

休眠生態 イカナゴ類は共通して海底の砂に潜る習性をもつ。北海の *A. marinus* は産卵後の12~1月から4月までの冬季に潜砂して休眠する (Winslade, 1974)。同様の冬眠は北米太平洋岸の *A. hexapterus* においても観察されている (Pinto, 1984; Quinn, 1999)。Winslade (1974) は水温が5°C付近まで下がると *A. marinus* の遊泳能力が低下することを明らかにし、冬季に休眠 (冬眠) するのは水温が5°C付近まで低下するためと考えた。生活史の中で冬眠期を有するこれら高緯度水域のイカナゴ類とは対照的に、*A. personatus* は高水温期に長期間潜砂して活動を停止する夏眠 (Estivation) と呼ばれる特異な生態をもつ。イカナゴ類は一般に北緯40~60°の高緯度水域に分布する冷水種 (橋本, 1991) である。*A. personatus* はこれらのイカナゴ類の中でも最も低緯度の温暖な海域に分布することから、夏眠は生活圏を温暖域に拡大する際に獲得したと考えることができる。仙台湾に分布するイカナゴの夏眠期間が約5ヶ月 (児玉, 1980) であるのに比べて、より高水温の伊勢湾では約6ヶ月と長くなるのもこうした推論を支持する。一定期間の休眠はイカナゴ類の生活史に共通して見られるが、その生態的意義は *A. personatus* と他種で異なっている。

成熟および個体維持へのエネルギー配分様式 Robards *et al.* (1999 b) はアラスカ湾の *A. hexapterus* の性成熟、冬眠とエネルギー蓄積の係わりを調べた。それによれば、本種は春季から初夏にかけて活発に摂餌し、7月に

最大のエネルギー蓄積量に達した後、性成熟の進行に伴いエネルギー量を減少させて、10月の産卵期を迎える。産卵後にエネルギー蓄積量が低水準の状態で冬眠期に入る。*A. marinus* でも同様のエネルギー蓄積、消費過程が認められる (Winslade, 1974)。これらのイカナゴ類は、春季に蓄積したエネルギーをまず成熟に利用し、次いで休眠期 (冬眠期) の個体維持に利用している。一方、伊勢湾の *A. personatus* は春季に活発に摂餌し、夏眠直前の6月に最大のエネルギー蓄積量 (体脂肪量) に達した後に夏眠する (関口, 1977 a)。夏眠中は摂餌しないため、蓄積したエネルギーは夏眠中の基礎代謝によって消費されて減少する。夏眠期後半の11月に成熟を開始し、夏眠終了直後の12~1月に産卵する (山田・久野, 1999)。産卵直後のエネルギー蓄積量は最小値を示すが、その後は活発に摂餌して急激に蓄積量を回復させる (関口, 1977 a)。このように、本種は春季に蓄積したエネルギーをまず休眠期 (夏眠期) の個体維持に、次いで成熟に利用している (山田ほか, 1999 a)。春季に活発に摂餌し、初夏にエネルギー蓄積量が最大となる点はイカナゴ類に共通しているが、蓄積したエネルギーの成熟および休眠中の個体維持への配分様式は *A. personatus* と他種で異なっている。

以上のように、同じイカナゴ属魚類でありながら、*A. personatus* は発育初期から成熟、産卵に至る生活史全般にわたって、他種とは大きく異なる生態を有している。渡邊 (2001) は中・高緯度海域に生息するニシンやマイワシは2~3桁の幅の加入量変動を示すのに対して、低緯度海域に生息するキビナゴやウルメイワシの変動幅は1桁以下であり、同じニシン科魚類の中でも加入量変動様式に南北差があることを指摘している。さらに、これらの南北差は、海洋環境の季節的・経年的変動が高緯度海域で大きく、低緯度海域で小さいという各海域の環境特性と、それに対応する各魚種の繁殖生態や初期生態の特性の違いによって生じると考えた。イカナゴ類にみられる多様な生態にも、それぞれの生息環境への適応的意味があるのかもしれない。伊勢湾におけるイカナゴ *A. personatus* の加入量変動機構を解析するに当たり、伊勢湾の環境特性とそこに生息する本種の生態的特性を十分に理解する必要がある。

第2節 世界の各海域におけるイカナゴ類の加入量変動研究

1980年代までの海外におけるイカナゴ類の研究は、分類や生物・生態的特性の把握に主眼を置いた基礎的な研究が中心であった（例えば、Scott, 1968, 1972, 1973; Winslade, 1971, 1974; Reay, 1973; Meyer *et al.*, 1979; Richards, 1982; Buckley *et al.*, 1984; Pinto, 1984; Smigielski *et al.*, 1984; Monteleone and Peterson, 1986; Dalley and Winters, 1987; Rankine and Morrison, 1989）。この時代には加入量の変動機構にまで言及した研究は少なく、北米大西洋岸のニシン類 *Clupea harengus* やサバ類 *Scomber scombrus* の資源量とイカナゴ類 (*A. dubius*, *A. americanus*) の資源量との対応関係を解析し、ニシン類やサバ類の資源量が減少すると、イカナゴ類のようなより小型の日和見の撰餌を行う種の資源量が増加し、生態系全体の生物量が一定に保たれるよう修復されることを指摘した Sherman *et al.* (1981) や、カナダ大西洋岸の *A. dubius* の加入量とタラ類 *Gadus morhua* の資源量との間に強い負の相関関係があり、タラ類の資源量が *A. dubius* の加入量を制限する重要な要因であることを指摘した Winters (1983) らの報告があるにすぎない。

イカナゴ類の加入量変動に関する研究が本格的に進められるようになったのは1990年代に入ってからである。海外のイカナゴ類は全般に漁業資源としての価値が低い。日本周辺海域の *A. personatus* の他に漁業資源として積極的に利用されているイカナゴ類は、北海周辺海域の *A. marinus* である。北海沿岸では主にイギリス、デンマーク、ノルウェー、スウェーデンなどの国が年間30～110万トンのイカナゴ類を漁獲し、そのほとんどが *A. marinus* である (ICES, 2006)。漁獲物は主にマーガリン製造用の魚油や家畜飼料用のフィッシュミールとして利用されている (Goodlad and Napier, 1997)。当該資源についてはICES (International Council for the Exploration of the Sea) が詳細な資源評価を行い、それに基づく許容漁獲量 (TAC) や禁漁期、禁漁区の設定などによる資源管理が行われている (ICES, 2002, 2006)。北海周辺の *A. marinus* には2つの系群が想定され、系群単位で資源管理が実施されている。ひとつは北海北東部のシェトランド諸島周辺海域に生息するシェトランド系群 (Bailey *et al.*, 1991; Wright and Bailey, 1996; ICES, 2002)、もうひとつはシェトランド周辺海域を除く北海全域の *A. marinus* 資源を単一系群とする北

海系群 (ICES, 2002) である。後者については、加入過程の異なる複数の地方群が存在し、仔魚の輸送、定着様式 (Proctor *et al.*, 1998) などに基づき、さらに細分化すべきとの指摘 (Furness, 2002) もある。しかし、現状においてはその根拠となる知見が乏しく、また、各地方群の加入量変動も同調していることから単一系群として取り扱われている (ICES, 2002)。一方、シェトランド系群はこれらとは全く独立した加入量変動を示す (ICES, 2002)。資源の評価や管理の実践と並行して、加入量変動に関する研究も積極的に進められている。

発育初期の餌料環境 Arnott and Ruxton (2002) は北海における *A. marinus* の加入量と、その鍵になる生物・物理的要因との関連性を解析し、ふ化時期のかいあし類現存量と加入量との間に正の相関があり、餌生物としてのかいあし類現存量の変動は発育初期のイカナゴの生残に重要であると推察している。また、Wright and Bailey (1996) はシェトランド周辺の *A. marinus* において、ふ化時期と春季における動物プランクトン増殖期とのタイミングのずれが本種の初期成長、さらには被食等によって減耗の大きい初期発育期の経過時間を左右し、加入量決定の重要な要因となることを指摘している。

被食 Bailey (1989) は北海北部のイカナゴ類について、海鳥による被食が本種の主な減耗要因であることを明らかにし、同海域のイカナゴ類の資源量評価は海鳥による被食量の評価と合わせて行うべきであると指摘した。さらに、Bailey *et al.* (1991) はシェトランド周辺の *A. marinus* を対象に、1981～1983年までの海鳥による被食量を定量的に評価し、被食による本種の死亡率が全死亡率の30～40%を占めること、海鳥による本種の年間被食量は約49,000トンと推定され、シェトランド周辺漁場において最も漁獲量が多かった年代の年間漁獲量に匹敵することを明らかにしている。

一方、Furness (2002) はモデルを用いて北海における *A. marinus* の減耗要因を解析し、サバ類とタラ類による被食減耗が、海鳥やアザラシなどによる被食減耗や漁獲による減耗よりもかなり大きいことを導き、サバ類やタラ類の資源動向が本種の加入量変動を左右する重要な要因となることを指摘している。

輸送 流れの数値モデルによる仔稚魚の輸送過程と観測された生物情報を組み合わせて、北海における *A. marinus* の加入量変動を解析しようとする試みが行われている。Berntsen *et al.* (1994) は *A. marinus* 仔魚に見立てた粒子の輸送を3次元循環モデルを使って再現し、北海沿岸域の粒子滞留率とVPAによる加入資源量推定

値との間で年変動様式が一致することを明らかにしている。また、Proctor *et al.* (1998) は産卵場周辺海域における仔魚の日齢、ふ化日データを粒子輸送モデルに当てはめ、*A. marinus* 仔魚の輸送様式の年変動を解析し、北海沿岸漁場への0歳魚の加入に輸送過程が強く影響することを指摘している。

北海の*A. marinus* 資源における産卵親魚量と加入量との間には明瞭な再生産関係が認められず、産卵親魚量から加入量を予測することは困難とされる (Goodlad and Napier, 1997; ICES, 2002; Arnott and Ruxton, 2002)。このように、加入量の変動要因について種々のアプローチが試みられてきたが、変動機構について統合的な結論を得るまでには至っていない。

第3節 日本のイカナゴの系群構造と加入量変動研究

1. 系群構造

日本沿岸には、キタイカナゴ *A. hexapterus* とイカナゴ *A. personatus* の2種のイカナゴ属魚類が分布している (北口, 1979; Okamoto *et al.*, 1989; Hashimoto, 1984)。キタイカナゴは宗谷海峡周辺に局所的に、イカナゴは日本沿岸に広く分布している。

Hatanaka and Okamoto (1949) は北海道～伊勢湾における太平洋側のイカナゴの脊椎骨数を計数し、脊椎骨数64にモードをもつ金華山以北の系群と、62にモードをもつ以南の系群が存在することを明らかにした。同様に、児玉 (1980) は形態的、生態的に異質の2群が仙台湾に混在していることを指摘した。一方、Hashimoto (1984) は、日本沿岸各地から収集したイカナゴ属魚類の計数形質および孕卵数を詳細に比較し、日本沿岸のイカナゴには2つのグループ、すなわち、北海道沿岸から日本海側では鳥取県沿岸まで、太平洋側では仙台湾まで分布するグループと、これより南に分布するグループで構成されていることを明らかにした。さらに、岡本ほか (1988) はアイソザイムによる遺伝的解析手法を導入し、太平洋岸に分布するイカナゴの2グループは異なる遺伝的集団であるが、遺伝的距離は近く同種のレベルにあることを指摘した。これらの知見に基づけば、伊勢湾のイカナゴはHashimoto (1984) が言う後者のグループ、すなわち、仙台湾以南の東北海区沿岸、瀬戸内海、九州北部沿岸、東シナ海に分布するイカナゴと同一のグループに属することになる。しかし、これらの海域間において、漁獲量の変動パターンに明瞭な同調性は認めら

れない (Fig. 1)。とりわけ伊勢湾のイカナゴについては、他海域のイカナゴとの交流はなく、伊勢湾周辺で生活史を完結する (第3章第5節) ことから、独立した系群と捉えるのが妥当である。

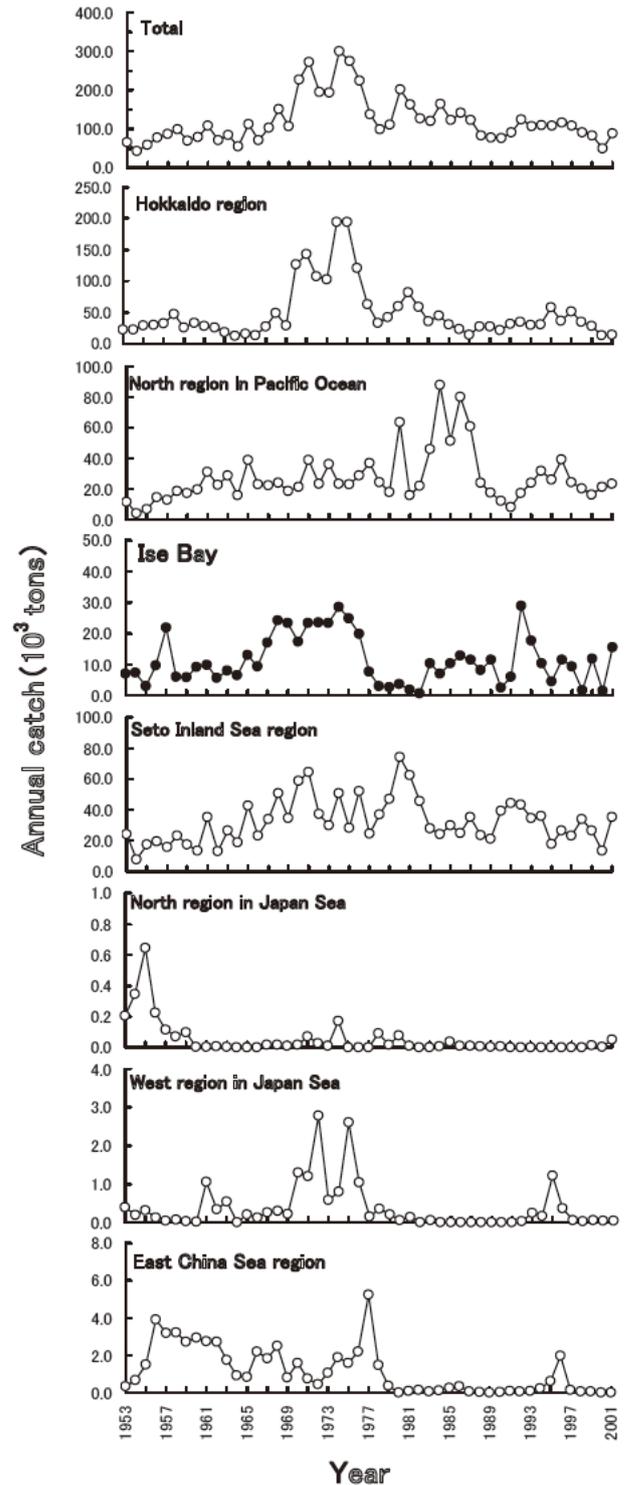


Fig 1. Annual catch of Japanese sand lance in different regions from 1953 to 2001.

2. 日本におけるイカナゴの加入量変動研究

日本沿岸に分布するイカナゴ *A. personatus* は、底曳網、バッチ（パッチ）網、船曳網、定置網、棒受網、抄網など多様な漁法によって漁獲され、漁業資源としての価値は高い。我が国における本種の年間総漁獲量は、北海道北部沿岸におけるキタイカナゴの漁獲も含めて近年 10 万トン前後で推移している。主な漁場は北海道沿岸、青森県～茨城県までの太平洋北区、伊勢湾、瀬戸内海であり、これら 4 海域で日本の総漁獲量の 98% 以上を占めている (Fig. 1)。本種の主要な分布域のひとつである伊勢湾では、主に三重・愛知両県の約 200 ヶ統のバッチ網、船曳網船団が、3～5 月にシラス期～未成魚期（標準体長 30～90 mm）のイカナゴを漁獲している。1 漁期当たりの漁獲量は 500～25,700 トン、漁獲金額は 3.0～28.7 億円に達する (Table 1)。また、湾口部に位置する神島、答志島地区では、少量ではあるが 1～2 月に船曳網および抄網によって産卵後の親魚を漁獲している。シラスは釜揚げ、チリメン、佃煮などの加工用として、未成魚は主に魚類養殖用餌料として、親魚は釜揚げ加工用として利用される。

伊勢湾ではシラス期のイカナゴに対する漁獲圧がきわめて高く、この時期のみで総漁獲尾数の 90% 以上を漁

獲している (船越, 1991, 1998 a)。イカナゴシラスの漁況は年々の加入資源量に依存することから、加入量変動機構に対する漁業者や加工業者の関心が高い。

我が国におけるイカナゴの加入量変動に関する代表的な研究として、瀬戸内海東部を対象とした浜田 (1966 a, 1966 b, 1966 c, 1967, 1968, 1971, 1972 a, 1972 b, 1974, 1979), Nakata (1988), Fujiwara *et al.* (1990), Kimura *et al.* (1992), 日下部ほか (1997), 東北沿岸を対象とした山下 (1983), Yamashita *et al.* (1984, 1985a, 1985b), Yamashita and Aoyama (1985, 1986), 橋本 (1991), 伊勢湾を対象とした糸川 (1976a, 1976b, 1979, 1980, 1981), 船越 (1991, 1998 a, 1998 b), 船越ほか (1997), 富山・小松 (2006) などがあげられる。

瀬戸内海東部 浜田は一連の研究で、親魚の年齢組成や卵・仔稚魚期の物理的・生物的環境要因と当歳魚漁獲量との対応関係を解析し、親魚資源中に占める 1 歳魚の割合と当歳魚漁獲量 (浜田, 1966 a) の間に負の相関関係があること、産卵盛期後 20 日間の西風卓越日数と当歳魚漁獲量 (浜田, 1966 c) の間、2 月の仔稚魚分布面積と当歳魚漁獲量 (浜田, 1971) の間にそれぞれ正の相関関係が認められることを明らかにした。2 月の仔稚魚分布面積と当歳魚漁獲量の間には正相関が認められる理由として、浜田は次のように推論した (浜田, 1966 b, 1971)。暖冬年は偏西風が弱く、仔魚の分散範囲 (分布面積) が狭くなり、産卵場周辺への滞留傾向が強まる。その結果、仔稚魚群内での餌料競争が激化したり、親魚や毛類類による被食減耗が増大し、加入量が減少する。反対に冬型の気圧配置が強まる寒い年には暖冬年とは逆の現象が起こり、加入量が増加する。また、瀬戸内海東部産の本種においては明瞭な再生産関係は認められず、親魚量から仔の漁獲量を予測することは困難であると述べている (浜田, 1972 a)。

Nakata (1988) は瀬戸内海東部において、産卵場からのイカナゴ仔魚の輸送に及ぼす風の影響を調べ、ふ化時期の西風の強さが産卵場からの仔魚の移動に大きな影響を及ぼすこと、西風による備讃瀬戸産卵場からの東方輸送は、その後の播磨灘での当歳魚の漁獲状況と密接に関連することを明らかにした。同様に、Fujiwara *et al.* (1990) は、同海域における仔魚の東方への輸送分散が冬季の季節風が起こす吹送流によってよく説明できると指摘している。さらに、近年では日下部ほか (1997) がニューラルネットワークモデルを用いて同海域のイカナゴ加入量予測を行い、西風平均風速が加入量を増大させる大きな要因となること、逆に前年 9 月の大阪湾底層

Table 1. Annual changes of catch in weight and in value of age 0-group sand lances caught by seine boat in Ise Bay.

Year	Weight (tons)			Value (million yen)		
	Mie Pref	Aichi Pref	Total	Mie Pref	Aichi Pref	Total
1979	352	1,619	1,971	40	800	840
1980	2,031	1,352	3,383	18	439	457
1981	606	848	1,454	209	307	516
1982	172	343	515	105	190	295
1983	5,323	3,889	9,212	854	743	1,596
1984	1,501	3,774	5,275	286	721	1,007
1985	6,988	4,619	11,607	767	1,062	1,830
1986	6,346	5,950	12,296	868	1,369	2,236
1987	5,179	4,559	9,738	484	889	1,373
1988	2,719	4,195	6,914	571	1,015	1,586
1989	3,181	4,553	7,734	480	1,238	1,719
1990	832	1,588	2,420	291	727	1,018
1991	2,647	2,582	5,229	638	1,383	2,022
1992	14,358	11,301	25,659	757	1,248	2,006
1993	8,077	7,559	15,636	712	1,138	1,850
1994	4,471	2,968	7,439	981	1,649	2,630
1995	1,160	1,870	3,030	245	590	835
1996	5,022	5,841	10,863	975	1,894	2,869
1997	4,052	4,080	8,132	578	884	1,462
1998	397	797	1,194	202	521	722
1999	5,995	4,450	10,445	679	854	1,534
2000	356	559	915	200	401	601
2001	8,965	5,688	14,653	753	943	1,696
2002	9,349	7,127	16,476	740	1,025	1,766
2003	1,715	3,121	4,835	368	926	1,295
Mean	4,072	3,809	7,881	512	918	1,430
S D	3,554	2,570	6,026	297	408	672
Max	14,358	11,301	25,659	981	1,894	2,869
Min	172	343	515	18	190	295

水温が負の要因になることを明らかにしている。後者については、夏眠中の親魚に高水温が悪影響を与えるのではないかと推論している。一方、Kimura *et al.* (1992) は同海域のイカナゴ漁獲量が2年周期で変動する現象に着目し、親魚による共食いと風による輸送を考慮した数値モデルによってこの変動をうまく再現した。同時に共食いが2年周期の資源変動の主要因であり、さらに風による輸送が共食いの影響を左右し、資源変動をより複雑にしていると考えた。以上のように、瀬戸内海東部海域においては、加入量変動要因として仔魚の輸送分散を規定する季節風の影響を指摘する報告が多い。

東北沿岸 山下 (1983) は三陸沿岸の本種を対象に、生活史の中でもっとも減耗が大きい発育初期に着目し、仔魚の鉛直分布様式 (Yamashita *et al.*, 1985 a), 摂餌生態 (Yamashita and Aoyama, 1985; Yamashita *et al.*, 1985 a), 成長 (Yamashita and Aoyama, 1985), 飢餓耐性 (Yamashita and Aoyama, 1986), 端脚類による被食 (Yamashita *et al.*, 1984, 1985 b) などを調べ、イカナゴ仔魚は高い飢餓耐性を有するものの、大量に出現する1~2月は海域の餌料密度がきわめて低く、飢餓が1~2月の重要な初期減耗要因となり得ること、端脚類の捕食による仔魚の日間減耗率は3~4月に3~45%という高い値を示し、端脚類による捕食が3~4月の重要な初期減耗要因となること明らかにした。橋本 (1991) は仙台湾における本種において、漁獲統計などの解析から3年周期で卓越年級群が形成されることを見出し、その原因として、卓越年級群が3年後の再生産時に大型の良質卵を産むことによって、卵・仔魚の生残が高くなるためと考えた。

伊勢湾 糸川 (1976 b) は伊勢湾の本種について、DeLury法を用いて資源加入量を推定し、さらにこれらのデータから再生産関係を導き、Ricker型の再生産曲線によく適合することを明らかにした (糸川, 1981)。船越 (1991, 1998 a, 1998 b), 船越ほか (1997) は糸川の研究をさらに発展させ、再生産関係を根拠に、必要な親魚量を確保するという再生産管理を基本とした資源管理手法を構築した。一方、最近の富山・小松 (2006) の報告では、仔魚期における伊勢湾内の水温と加入資源量との間に負の相関関係のあることが指摘されている。

以上のように、我が国では本種の漁業資源としての重要性を反映し、比較的古くから本種の加入量変動研究が進められ、海外よりも多くの知見が蓄積されつつある。しかし、想定されている加入量変動要因は海域によって

多様である。

第4節 本研究の目的

魚類資源の再生産に関する生態学的研究の最重要課題は、①親の産卵量や卵質は次世代の新規加入量にどのように影響するのか、②新規加入量は初期生活史のどの段階でどのようにして決定されるのか、③新規加入量を①および②の知見から予測して適切な資源管理が可能になるか、という疑問に答えることに集約される。これまで世界各地の数種について個別の知見の蓄積はあるが、新規加入量の決定機構を解明して変動を予測するまでには至っていない。

日本および海外におけるイカナゴ類のこれまでの研究では、加入量変動要因として主に餌不足や被食などの外的要因に関心が集中し、①の視点からのアプローチ、すなわち、個体群の産出卵量や卵質を規定する親魚の再生産力に着目した研究例がほとんどない。また、②の課題に関する過去の研究においても、発育初期の個別の環境諸要因と加入量との対応を論じるとどまり、対応関係の基礎にある生態学的な機構には言及されていない。さらに、初期減耗要因と加入量変動との係わりに関する定量的な解析が十分に行われていないなど課題が多く、新規加入量を規定する要因を特定できていない。こうしたことが③の課題解決を困難にしている。イカナゴ類において、新規加入量の予測に基づく適切な資源管理が展開されている事例は、日本、海外ともほとんどみられない。その中で、伊勢湾のイカナゴ資源は親魚量と加入量の数量的関係 (再生産関係) を基礎とした資源管理 (船越, 1991, 1998 a, 1998 b; 船越ほか, 1997) が実施されている数少ない事例である。しかし、その関係の基礎となる生態学的要因、すなわち①および②の課題に関する知見が乏しい状況にある。このように、科学的な裏付けが不足しているために、現状の資源管理手法が漁業者の十分な理解を得るには至っていない。

本研究は、伊勢湾のイカナゴを対象に現場調査、飼育実験および数値解析によって、本種の生態的特性を明らかにするとともに、親魚の再生産力と初期減耗の双方から新規加入量決定の可能性を検証し、その機構を実証的に解明することを目的とした。本章に続く第2章では、伊勢湾のイカナゴを取り巻く物理・生物的環境特性をとりまとめる。第3章では、伊勢湾におけるイカナゴの生態的諸特性と生活史を明らかにする。第4章では、伊勢湾におけるイカナゴの再生産関係を明らかにするととも

に、こうした関係の基礎となりうる生態学的要因を親魚の再生産力、初期減耗の双方から抽出する。第5章および第6章では、第4章で抽出した各要因が新規加入量に与える影響を具体的に評価する。第7章では、第2～第6章の知見をもとに、伊勢湾におけるイカナゴの新規加入量決定機構を示すとともに、それらに基づく適切な資源管理手法を提示する。

第2章 冬季における伊勢湾の海洋環境と仔稚魚相

伊勢湾は面積約 1,740 km²、容積 34 km³、平均深度 19.5 m の半閉鎖性の海域である (Fig. 2)。最深部は湾中央部の窪みで 30 数 m あり、この水域を囲み 30 m 等深線が中央部から湾口部にかけて南北に広範囲に広がっている。湾口部には水深 50 ~ 100 m の細長く深い水路があるが、湾外では再び浅くなる (山路, 1985)。湾奥部および湾中央部の底質は主に粘土~シルト、湾口部は砂~礫で構成されている。比較的安定した恒流系として、湾南部の反時計回りの環流と湾北部の時計回りの環流が存在する (宇野木ほか, 1975)。前者は潮汐残差流の性格が強く、愛知県側に沿って湾口部から湾中央部へ向か

う流れが卓越する。

伊勢湾における水温、塩分の季節変化 (Fig. 3 (久野, 1996)) を見ると、水温は 2 月に表層で 8.7°C、10 m 層で 8.9°C、底層で 9.5°C に達し、いずれも年間の最低値を示す。冬季は海面が冷やされ、北寄りの風も強く、河川水の流入量も少ないので、上下層の混合が活発である。水温、塩分の鉛直・水平方向における勾配は小さく、湾内水は均質性が高い。水温は外洋の影響を受けやすい下層の方が上層より多少高く、温度逆転が生じる (宇野木, 1985)。この比較的均質な低温低塩分の内湾水と、高温高塩分の外洋水とが湾口部の神島付近で接触し、顕著な熱塩フロントを形成する (関根ほか, 1992)。12 ~ 1 月に産卵され、1 月にふ化するイカナゴは、このような海洋構造の中で初期発育期を過ごす。春季になると海面が暖められ、流入する河川水量も増加するため、しだいに成層が発達する。表層水温は 8 月に 27.3°C に達し、年間の最高値を示す。一方、10 m 層、底層ではやや遅れて 9 月に最高値を示し、それぞれ 24.4°C、22.7°C に達する。成層期の底層には、規模は異なるものの、毎年貧酸素水塊が形成される (笠井ほか, 2000)。9 月には海面の冷却が始まり、10 月には上下層の水温が約 22°C となりほぼ均一化する。ただし、塩分は依然下層ほど高く、この時点では上下層が完全に混合していない。その後、表層と下層の温度逆転を保って水柱全体が冷え続け、翌年 2 月の水温最低期に至る (宇野木, 1985)。

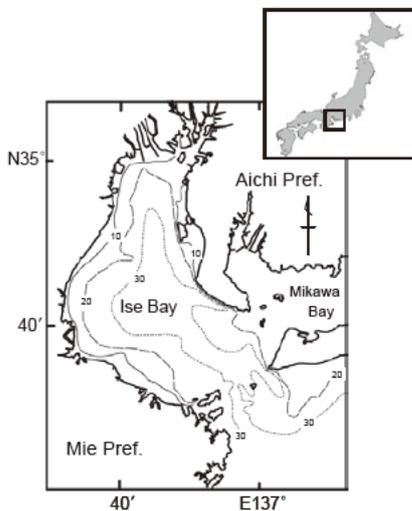


Fig. 2. Topography in Ise Bay.

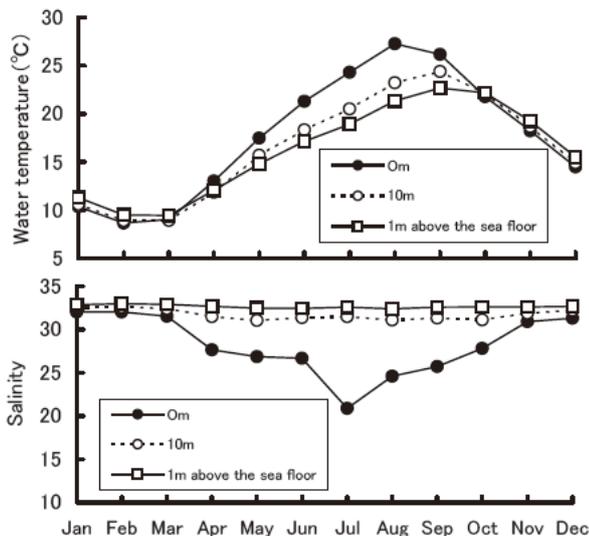


Fig. 3. Seasonal changes in water temperature (top) and salinity (bottom) in Ise Bay. Values indicate the mean of all the observational stations of Mie Prefecture Fisheries Research Institute from 1972 to 1992 (redrawn after Kuno, 1996).

伊勢湾中央部 (三重県水産研究所が実施する定線観測の St. 11) の 10 m 層 (中層) における水温年間偏差の変動 (Fig. 4 (久野ほか, 2002)) は, Yasunaka and Hanawa (2002), 見延 (2003) に基づく気候のレジームシフトおよび Sakurai *et al.* (2000) に基づく寒冷、温暖レジームの推移とよく対応し、1970 ~ 1980 年代の寒冷レジームには低温傾向、1990 年代の温暖レジームには高温傾向を示した (Fig. 4)。イカナゴの再生産時期に当たる 1 ~ 2 月の水温もほぼ同様の傾向にある (山田ほか, 2004)。近年では 1998 年に正偏差が顕著となり、その後は平年並~負偏差へと移行している (Fig. 4)。

イカナゴ類は一般に動物プランクトン食性である (Scott, 1973; 関口ほか, 1974; 関口, 1977 b; Meyer *et al.*, 1979; Monteleone and Peterson, 1986; Blackburn and Anderson, 1997)。伊勢湾における動物プランクトンの出現については、優占種である枝角類とかいあし類

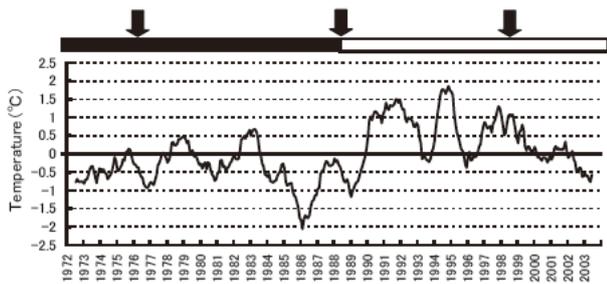


Fig. 4. Anomaly of water temperature at the depth of 10m at the center of Ise Bay during 1972-1999. The time series data are filtered out below annual variation by 13 months running mean (redrawn after Kuno *et al.*, 2002). Arrows indicate the year at which the climatic regime shift arose (Yasunaka and Hanawa, 2002, Minobe, 2003). Solid and blank bars represent cold and warm period, respectively (Sakurai *et al.*, 2000).

を対象とした Sekiguchi (1978, 1985) の詳細な報告がある。枝角類は春季～夏季を中心に出現し、特に夏季には *Penilia avirostris*, *Evadne tergestina* を優占種として高い現存量を示す。一方、かいあし類は冬季～春季を中心に出現し、特に春季には *Acartia omorii* を優占種として高密度に分布する (Fig. 5 (Sekiguchi, 1978))。このように、伊勢湾における動物プランクトンの現存量は春～夏季に高水準となる。伊勢湾の仔稚魚相が、この時期に最も多様となる (日本水産資源保護協会, 1994, 1995 a) のは、こうした良好な餌料環境に関連があると考えられる。伊勢湾においてイカナゴ仔稚魚が出現する冬～春季はかいあし類が優占する時期であり、本種はかいあし類を活発に摂餌して成長する (関口ほか, 1974; 関口, 1977 b)。仔魚の出現ピークとなる1月上旬～中旬のかいあし類ノープリウスの現存量は、*Paracalanus parvus* の優占的出現によって冬季としては比較的高い水準を示す。しかし、その後は水温の低下とともに急激に減少する (Fig. 6 (山田, 1994))。伊勢湾における冬季の基礎生産量も基本的には水温に支配され、水温が最も低下する2～3月に最低値を示す (下田ほか, 1996)。イカナゴ仔魚にとって、好適な餌料環境が形成されるのは発育初期の比較的短期間に限られる。伊勢湾は、イカナゴ仔魚の出現時期におけるノープリウス現存量が低水準で安定している三陸沿岸域 (北川・山下, 1986) とは対照的な餌料生物環境にある (Fig. 6)。

富山 (2002) は冬型の気圧配置が強い寒冷年には、珪藻類からかいあし類への食物連鎖系 (Grazing food chain) が、暖冬年には渦鞭毛藻から繊毛虫などへの食物連鎖系 (Microbial loop) が発達することを指摘している。イカナゴにとっては、温暖期より寒冷期の方が好適な餌料環境下にあると考えられる。

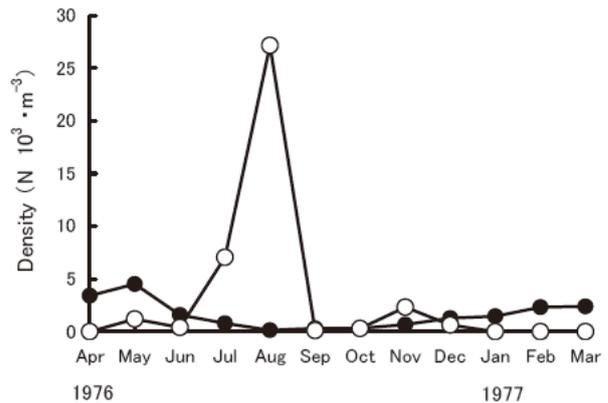


Fig. 5. Seasonal changes in density of 4 dominant copepods (●, *Calanus sinicus*, *Paracalanus parvus*, *Centropages adominalis*, *Acartia clausi*) and 5 dominant cladocerans (○, *Evadne tergestina*, *E. spinifera*, *E. nordmanni*, *Penilia avirostris*, *Podon leuckartii*) in Ise Bay. Values indicate the mean of 19 sampling stations (redrawn after Sekiguchi, 1978) .

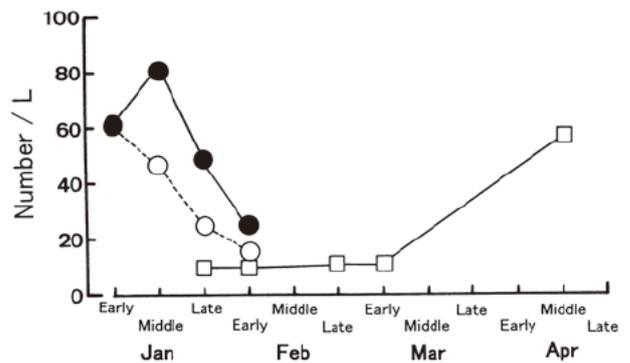


Fig. 6. Changes in number of copepod nauplii during the period of recruitment of Japanese sand lance in Ise Bay in 1992 (●) and in 1993 (○) and Otsuchi Bay in 1982 (□) (Kitagawa and Yamashita, 1986). Values indicate the mean of all sampling stations.

以上述べたような物理的、生物的環境下で、各種の魚類が伊勢湾に生息している。冬季の低い餌料生物密度のもとで仔魚期を過ごす伊勢湾のイカナゴにとって、餌料を競合する他の仔稚魚の出現は生活史初期の成長、生残過程を左右する重要な要因である。しかし、冬季の伊勢湾における仔稚魚の出現状況については、沿岸域の大規模開発に伴う環境アセスメント調査で得られた断片的な報告 (日本水産資源保護協会, 1994, 1995 a, 1996) があるのみで、その詳細は明らかにされていない。ここでは、イカナゴの初期発育期に当たる1～2月の伊勢湾内における仔稚魚の組成および分布様式を明らかにし、イカナゴ仔稚魚と他の仔稚魚との餌料をめぐる競合関係を考察した。

材料と方法

1995～1999年の1～2月に、三重県水産研究所調査船「あさま丸」および愛知県水産試験場調査船「海幸丸」を用い、仔稚魚の採集を行った。伊勢湾を湾奥部（Ⅰ海域）、湾中央西部（Ⅱ海域）、湾中央東部（Ⅲ海域）、湾口部（Ⅳ海域）の4海域に区分し、各海域に4～5定点、計18定点を設定した（Fig. 7）。各定点において、毎旬1回の頻度で昼間に海底直上から海面までボンゴネット（口径60 cm、目合335 μm）の傾斜曳を行った。1995～1999年の延べ曳網回数はそれぞれ97、98、100、102、96であり、5年間合計で493回であった。

採集物を採集後直ちに80～90%アルコールで保存し、実験室に持ち帰った。実験室では仔稚魚を選別した後、分類群（taxa）毎に個体数を計数し、100個体を上限として標準体長（以下体長と略す）を0.1 mm単位で測定した。

結果

1. 調査時における湾内の水温

調査期間中の湾内の水温変動を10 m層（中層）の全測点平均値を代表値としてFig. 8に示した。1995年、1997年、1999年の3ヶ年はほぼ類似した推移を示した。1月上旬以降時間の経過とともに1995年では11.4～8.8℃、1997年では11.4～8.6℃、1999年では12.0～8.9℃へと低下した。一方、1996年は調査期間を通してこれ

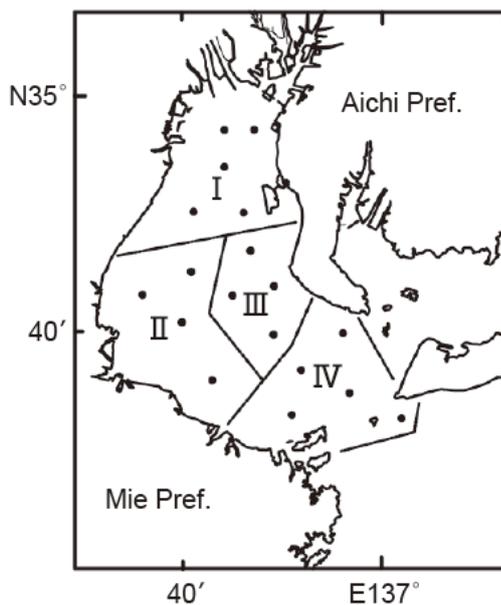


Fig. 7. Areal divisions and sampling locations of fish larvae and juveniles in Ise Bay.

らの3年より約1℃低く、1月上旬から2月下旬に10.0～7.8℃へと低下した。1998年は逆に約1℃高く、1月上旬から2月上旬に12.0～10.1℃へと低下し、その後上昇に転じた。

2. 魚種組成

1995～1999年の各年には13～18分類群、3,169～17,124個体の仔稚魚が採集され、5年間の合計は26分類群、44,018個体であった（Table 2）。年による魚種組成の変化は小さく、特に出現頻度上位の分類群は5ヶ年ではほぼ同様であった。いずれの年においてもイカナゴが最も優占し、総採集個体数に占めるイカナゴの割合は $75.1 \pm 21.1\%$ （ $n=5$ ）に達した。次いでハゼ科 Gobiidae spp.（ $7.2 \pm 6.2\%$ ）、カサゴ属 *Sebastes* sp.(p).（ $7.2 \pm 6.1\%$ ）、イシガレイ *Kareius bicoloratus*（ $4.1 \pm 4.3\%$ ）、スズキ *Lateolabrax japonicus*（ $1.7 \pm 1.8\%$ ）、マコガレイ *Pleuronectes yokohamae*（ $1.6 \pm 1.5\%$ ）が多く採集された。これら上位6分類群で総採集個体数の $97.0 \pm 2.5\%$ を占めた。イカナゴは1995、1996年にきわめて多く採集された。しかし、1997～1999年はそれ以前の2年間に比べ著しく減少した。これら3年間のうち、特に1998、1999年にはハゼ科、カサゴ属、イシガレイ、スズキ、マコガレイの採集個体数が顕著に増加した（Table 2）。こうした各分類群の採集状況と湾内水温（Fig. 8）との間に明瞭な関係は見出せなかった。

3. イカナゴ仔稚魚の出現・分布様式

各年におけるイカナゴ前期仔魚（体長4.9 mm以下（津本・山田, 1997））の採集個体数の推移をFig. 9に示した。調査期間中における前期仔魚の出現ピークは1995年で1月下旬に、1996～1999年で1月上～中旬にみられ、若干の年変動が認められた。しかし、いずれの年も前期仔魚は2月上旬には減少し、2月中旬以降はほとんど採

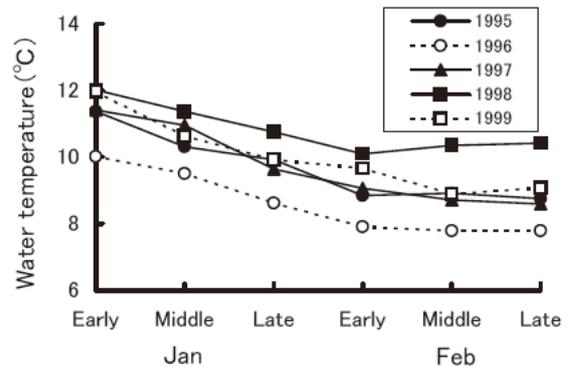


Fig. 8. Changes in water temperature in 10 m layer in Ise Bay in January and February from 1995 to 1999. Values indicate the mean of all the stations in Fig 7

Table 2. Species composition of larvae and juveniles collected with a 60 cm bongo-net in January and February from 1995 to 1999 in Ise Bay in the areas I - IV in Fig. 7. Open circles represent positive area of larva or juvenile collection

Species	Number of individuals					Total	Area of occurrence				Range of standard length (mm)
	1995	1996	1997	1998	1999		I	II	III	IV	
Congridae sp		1				1				○	115.2
Nemichthyidae sp					1	1				○	91.6
<i>Sardinops melanostictus</i>		1	1	26	9	37	○	○	○	○	3.0-28.3
<i>Engraulis japonicus</i>					42	42			○	○	2.8-10.5
<i>Plecoglossus altivelis</i>					1	1	○				18.1
<i>Salangichthys</i> sp.	1					1		○			8.9
Gadiformes sp				1		1				○	2.0
<i>Syngnathus schlegelii</i>	2	4	2	1	2	11	○	○	○	○	14.7-96.3
<i>Sebastes</i> sp(p).	131	294	202	712	689	2,028	○	○	○	○	2.8-16.8
<i>Sebastes inermis</i>	22	25	53	93	190	383	○	○	○	○	3.2-19.2
<i>Sebastes schlegelii</i>				1		1	○				7.0
<i>Sebastes pachycephalus</i>	4	9	5	7	12	37	○	○	○	○	5.1-20.1
<i>Hexagrammos otakii</i>	12	27	20	15	22	96	○	○	○	○	6.3-33.2
<i>Pseudoblennius percoides</i>		1				1				○	6.0
<i>Liparis tanakai</i>	12	8	8	9		37		○	○	○	3.0-8.4
<i>Lateolabrax japonicus</i>	25	21	34	165	223	468	○	○	○	○	2.5-13.7
Stichaeidae sp				1		1	○				9.6
<i>Pholis crassispina</i>				1		1				○	5.0
<i>Parablennius yatabei</i>		1			1	2	○	○			12.6-19.3
<i>Ammodytes personatus</i>	12,188	16,409	2,490	2,879	2,765	36,731	○	○	○	○	2.7-29.3
Callionymidae spp	1	75	11	1	46	134	○	○	○	○	2.1-10.5
Gobiidae spp	322	164	221	434	987	2,128	○	○	○	○	2.9-11.0
Paralichthyidae spp			9	18	65	92	○	○	○	○	2.2-12.7
<i>Pleuronichthys</i> sp(p)		1	1		3	5	○	○	○		3.0-20.1
<i>Kareius bicoloratus</i>	283	23	65	251	653	1,275	○	○	○	○	2.6-18.8
<i>Pleuronectes yokohamae</i>	62	59	47	88	240	496	○	○	○	○	2.1-11.4
Unknown	4	1		2		7	○	○	○	○	
Total no. of indiv	13,069	17,124	3,169	4,705	5,951	44,018					

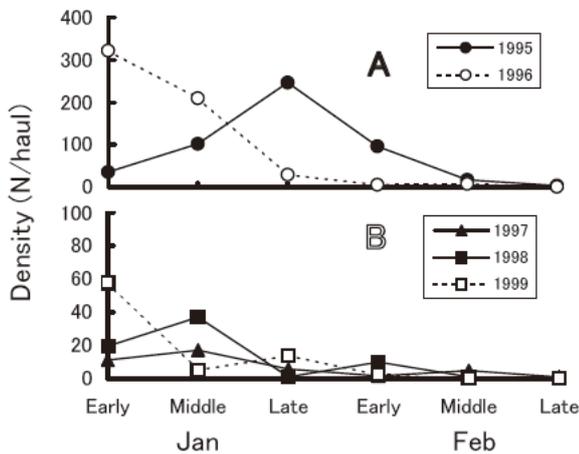


Fig. 9. Density of prelarval sand lance *Ammodytes personatus* collected with a 60 cm bongo-net in Ise Bay in January and February from 1995 to 1999. Years of high (A) and low (B) density are separated.

集されなくなった。愛知水試ではイカナゴのふ化開始期を把握するため、例年12月下旬に湾口部の数地点において、ボンゴネットによる仔魚採集調査を実施している。それらの結果（愛知水試、未発表）によれば、前期仔魚の採集個体数は5ヶ年（1994～1998年）とも翌1月上旬の水準を大きく下回っていた。5年間における前期仔

魚の出現は、いずれも1月中のごく短期間に集中していた。

5年間の海域別1曳網当たり採集個体数および体長組成の推移をFig. 10に示した。1月において前期仔魚が最も多く採集された海域は湾口部であった。2月上旬に前期仔魚が減少すると、湾口部での採集個体数も減少した。2月中旬以降は湾奥～湾中央部でも採集個体数が顕著に減少した。

調査期間を通して、湾中央～湾奥部では湾口部に比べて体長5 mm以上の後期仔魚（津本・山田, 1997）の出現割合が高かった。また、湾奥へ向かうほどその割合は高く、魚体は顕著に大型化した。このような分布様式は5年間ではほぼ同様に認められた。

4. イカナゴ仔稚魚以外の上位出現分類群の出現・分布様式

1) カサゴ属 *Sebastes* sp(p).

伊勢湾およびその周辺海域に分布するカサゴ属魚類として、カサゴ *Sebastes marmoratus*, ウツカリカサゴ *S. tertius*, アヤマカサゴ *S. albofasciatus* の3種があげられる。これらの成魚は主に湾口部の岩礁域に分布している。このうちカサゴの資源量は他の2種に比べて圧倒

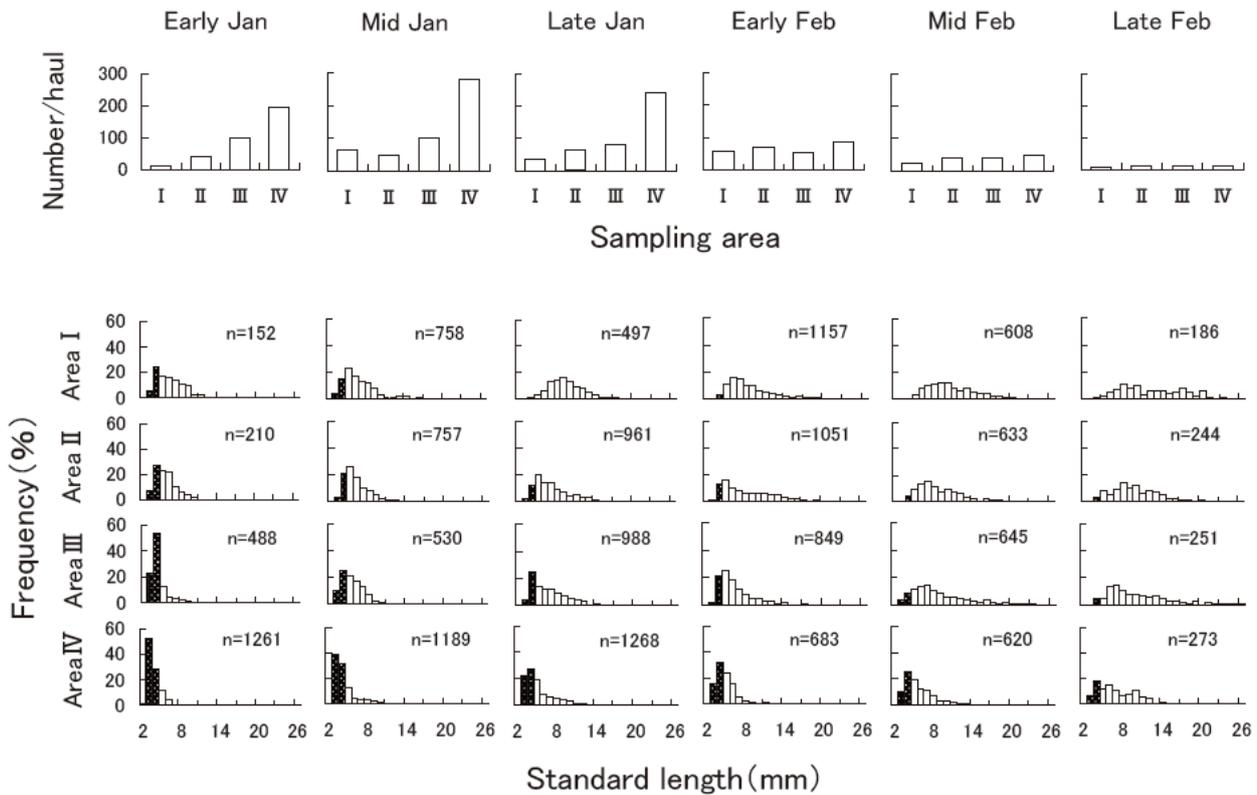


Fig. 10. Five-year (1995-1999) mean density (top) and standard length composition (bottom) of larval and juvenile sand lance *Ammodytes personatus* by the area collected with a 60 cm bongo-net in Ise Bay in January and February. Shaded bars in the bottom panels represent prelarvae.

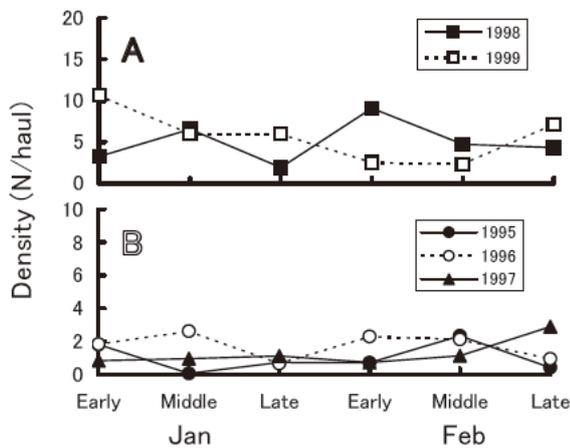


Fig. 11. Density of prelarval scorpionfish *Sebastiscus* sp(p). collected with a 60 cm bongo-net in Ise Bay in January and February from 1995 to 1999. Years of high (A) and low (B) density are separated.

的に多く、当該海域の重要な漁業資源となっている。成魚の資源量の多さから判断して、今回採集されたカサゴ属仔魚はその大半がカサゴであると考えられる。実際に本研究で採集されたカサゴ属仔魚のうち、同定可能な体長 12 mm 以上の後期仔魚（小島，1988）については全ての個体 ($n=11$) がカサゴであった。そこで本研究では、採集されたカサゴ属仔魚が全てカサゴであると仮定

し、小島（1988）に従って体長 4.0 mm 以下を産仔後間もない前期仔魚と判断し、その採集個体数の推移を Fig. 11 に示した。採集個体数の少なかった 1995～1997 年と多かった 1998, 1999 年で前期仔魚出現の時間的変化に大きな相違は認められなかった。いずれの年においても明瞭な出現ピークはみられず、1 月上旬から 2 月下旬までの間、連続して採集された。

5 年間の海域別 1 曳網当たり採集個体数および体長組成の推移を Fig. 12 に示した。調査期間中における前期仔魚の主な採集海域は湾口部であった。この間、湾奥へ向かうほど採集個体数は少なく、また、大型の前期仔魚および後期仔魚の出現割合が高かった。このような分布様式は 5 年間でほぼ同様に認められ、イカナゴのそれに類似していた。

2) イシガレイ *Kareius bicoloratus*

各年におけるイシガレイ前期仔魚（体長 3.9 mm 以下（南，1984））の採集個体数の推移を Fig. 13 に示した。調査期間中における前期仔魚の出現ピークは 1995 年および 1999 年で 1 月下旬に、1996～1998 年で 1 月中旬と、各年とも 1 月中～下旬に認められた。2 月に入ると前期仔魚は減少し、2 月下旬にはほとんど採集されなくなった。

5 年間の海域別 1 曳網当たり採集個体数および体長組

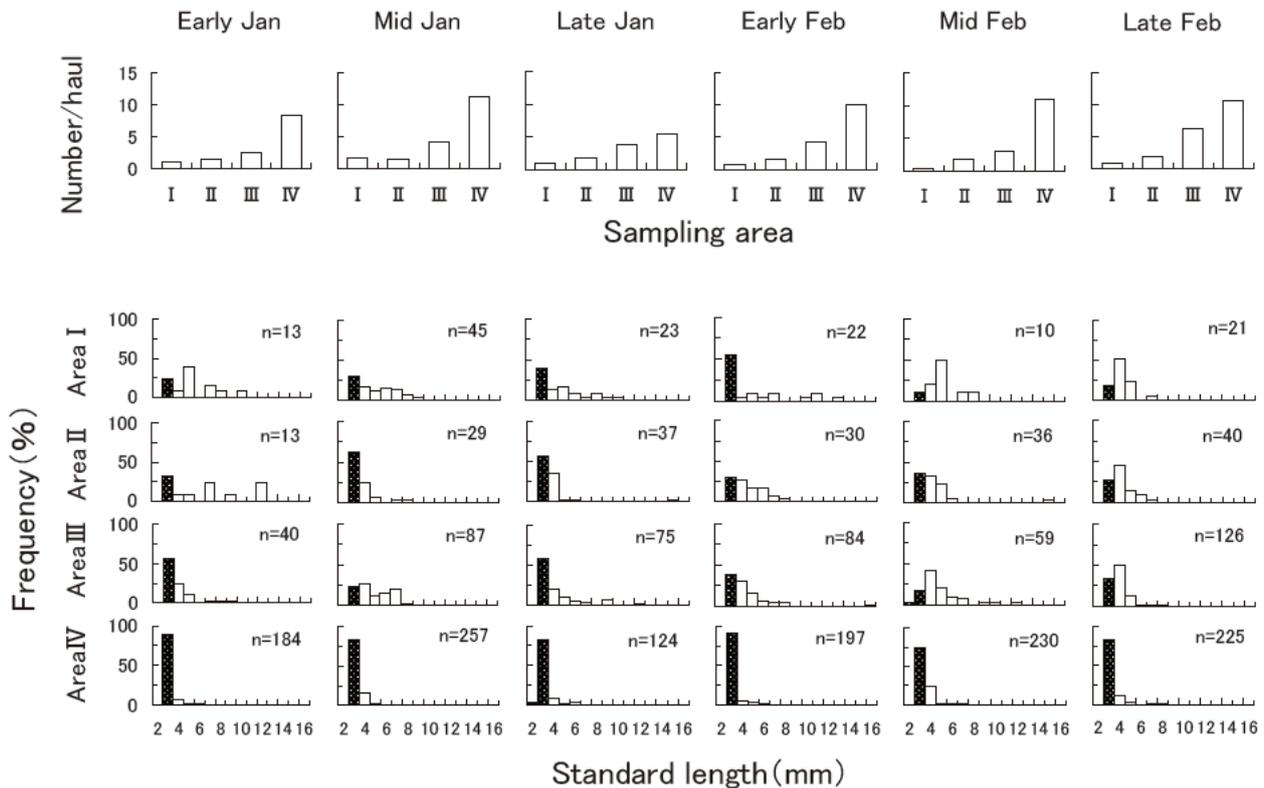


Fig. 12. Five-year (1995-1999) mean density (top) and standard length composition (bottom) of larval and juvenile scorpionfish *Sebastiscus* sp(p). by the area collected with a 60 cm bongo-net in Ise Bay in January and February. Shaded bars in the bottom panels represent prelarvae.

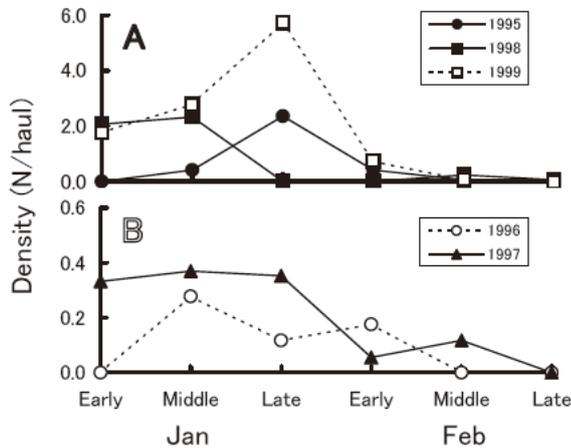


Fig. 13. Density of prelarval *Kareius bicoloratus* collected with a 60 cm bongo-net in Ise Bay in January and February from 1995 to 1999. Years of high (A) and low (B) density are separated.

成の推移を Fig. 14 に示した。1 月中～下旬における前期仔魚の主な採集海域は湾奥～湾中央部であった。1 月下旬以降、同海域では後期仔魚の出現割合が増加し、体長 10 mm 前後の着底期前の後期仔魚 (南, 1984) も採集され始めた。2 月上旬以降は前期仔魚が減少し、同時に同海域全体の採集個体数も減少した。一方、湾口部に

における本種仔魚の出現は、調査期間を通じて少なかった。このような分布様式は 5 年間でほぼ同様に認められた。

3) スズキ *Lateolabrax japonicus*

各年におけるスズキ前期仔魚 (体長 4.5 mm 以下 (水戸, 1957)) の採集個体数の推移を Fig. 15 に示した。各年とも調査期間内における前期仔魚の出現ピークは 1 月中旬に認められた。また、1999 年以外の各年では、1 月上旬の調査時から比較的高密度で前期仔魚が採集された。前期仔魚は遅い年でも 2 月上旬には減少し、2 月下旬にはほとんど採集されなくなった。

5 年間の海域別 1 曳網当たり採集個体数および体長組成の推移を Fig. 16 に示した。1 月中の前期仔魚の主な採集海域は湾奥部および湾中央東部であり、湾口部での採集は少なかった。一方、後期仔魚は調査期間を通じて湾奥部を中心に採集された。2 月上旬以降、前期仔魚が減少すると同時に湾全体の採集個体数も急減した。このような分布様式は 5 年間でほぼ同様に認められた。

4) マコガレイ *Pleuronectes yokohamae*

各年におけるマコガレイ前期仔魚 (体長 4.5 mm 以下 (南, 1981)) の採集個体数の推移を Fig. 17 に示した。各年とも調査期間内における前期仔魚の出現ピークは 1 月中旬に認められた。また、1995 年以外の各年では、1 月

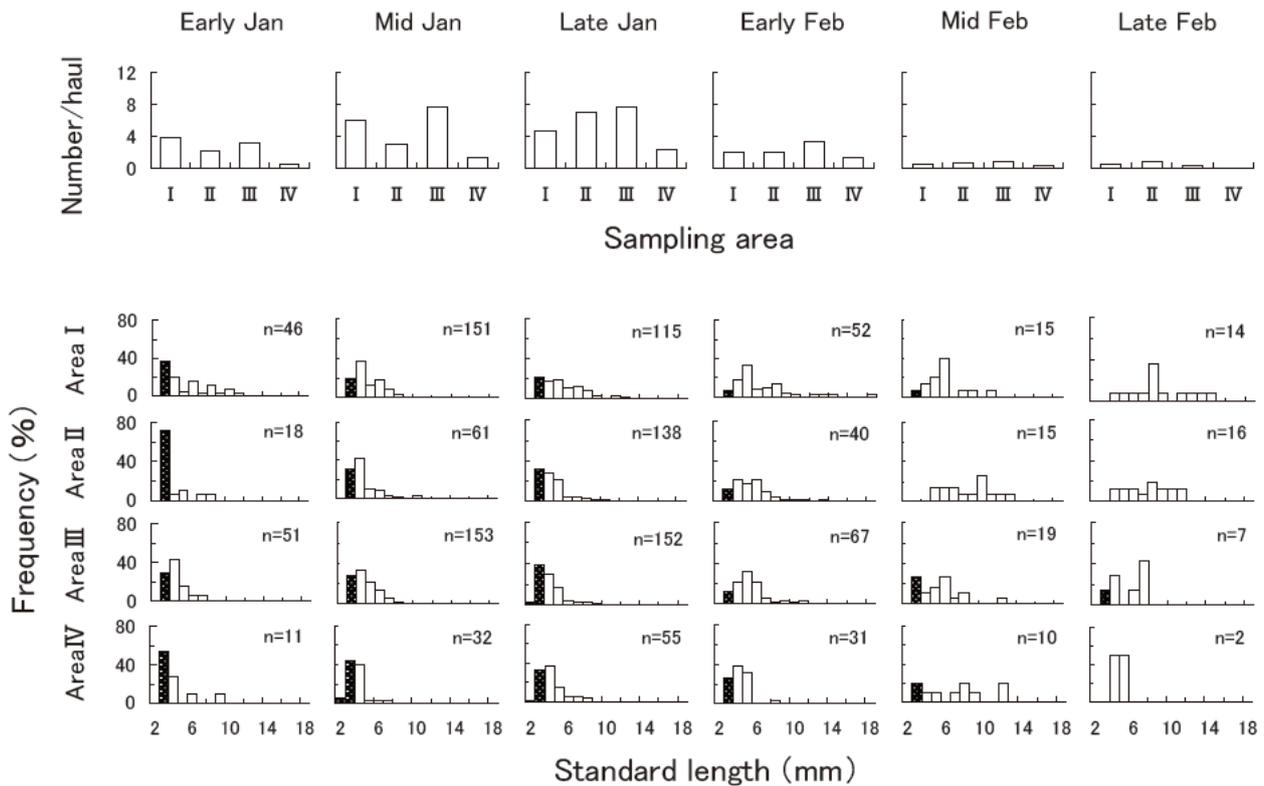


Fig. 14. Five-year (1995-1999) mean density (top) and standard length composition (bottom) of larval and juvenile *Kareius bicoloratus* by the area collected with a 60 cm bongo-net in Ise Bay in January and February. Shaded bars in the bottom panels represent prelarvae.

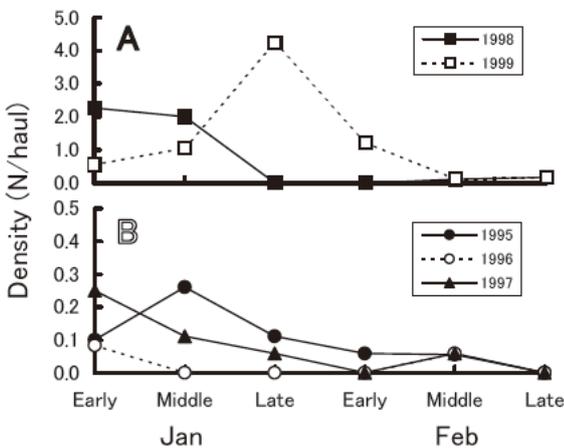


Fig. 15. Density of prelarval sea bass *Lateolabrax japonicus* collected with a 60 cm bongo-net in Ise Bay in January and February from 1995 to 1999. Years of high (A) and low (B) density are separated.

上旬の調査時から比較的高い水準で前期仔魚が採集された。前期仔魚は遅い年でも2月上旬には減少し、2月下旬にはほとんど採集されなくなった。

5年間の海域別1曳網当たり採集個体数および体長組成の推移を Fig. 18 に示した。1月中旬の前期仔魚の主な採集海域は湾奥～湾中央部であった。1月下旬以降、同海域で体長6～7 mmの着底期前後期仔魚(南, 1981)

の出現割合が増加した。同時に同海域全体の採集個体数が減少した。一方、湾口部における本種仔魚の出現は、調査期間を通じて少なかった。このような分布様式は5年間ではほぼ同様に認められた。

5) ハゼ科 Gobiidae spp.

色素の発現様式などから、採集されたハゼ科魚類には複数種が混在していると考えられた。5年間の海域別1曳網当たり採集個体数および体長組成の推移を Fig. 19 に示した。各年とも1月上旬の採集個体数は少なく、1月中旬から増加し、その後は比較的安定して採集された。1月中旬以降の主な採集海域は湾奥部および湾中央東部であり、湾口部では全般に少なかった。採集個体の体長範囲は3～10 mm、主体は体長4～6 mmであり、これまでの分類群でみられたような体長組成の時間的、地理的变化は明瞭に認められなかった。

考 察

伊勢湾において年間で最も多様な仔稚魚相を示すのは夏季である。日本水産資源保護協会(1994, 1995 a)は1993年および1994年に同海域で仔稚魚の採集調査を行い、7～9月に計45分類群の仔稚魚の出現を確認して

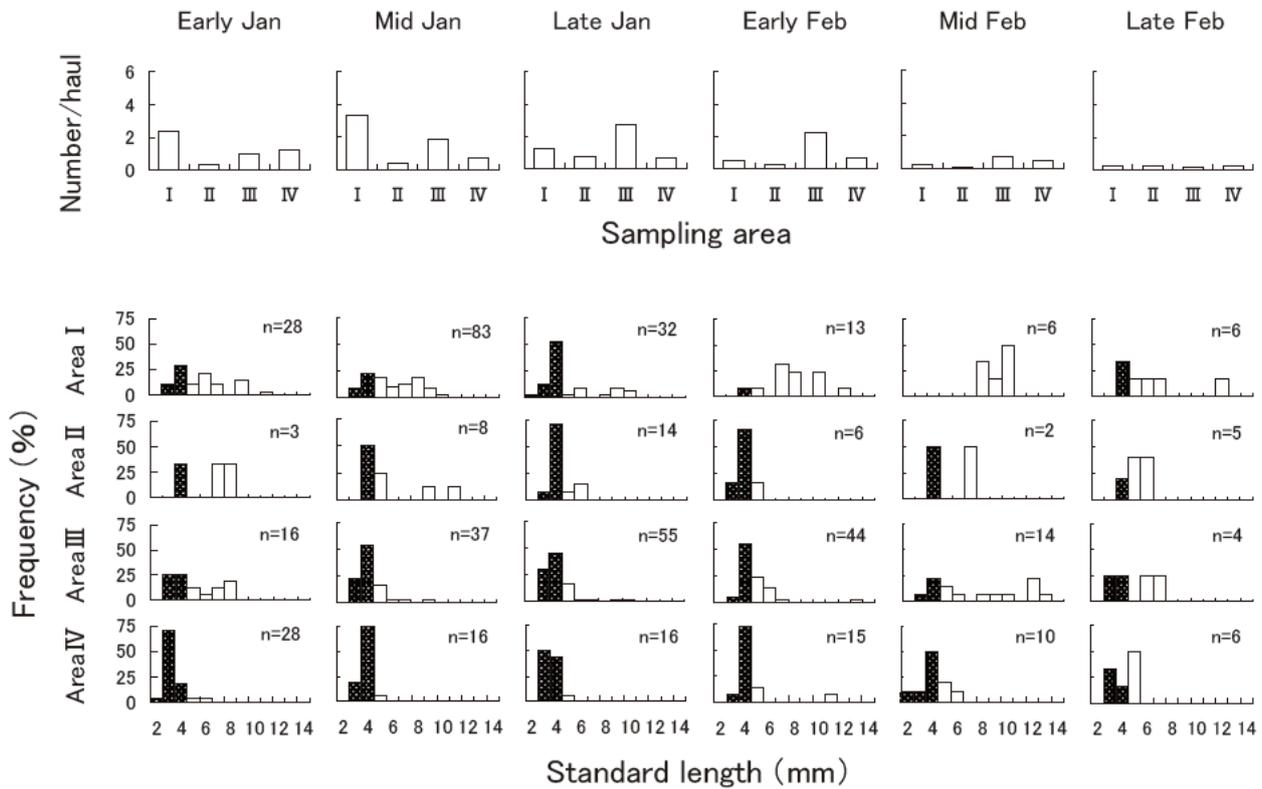


Fig. 16. Five-year (1995-1999) mean density (top) and standard length composition (bottom) of larval and juvenile sea bass *Lateolabrax japonicus* by the area collected with a 60 cm bongo-net in Ise Bay in January and February. Shaded bers in the bottom panels represent prelarvae.

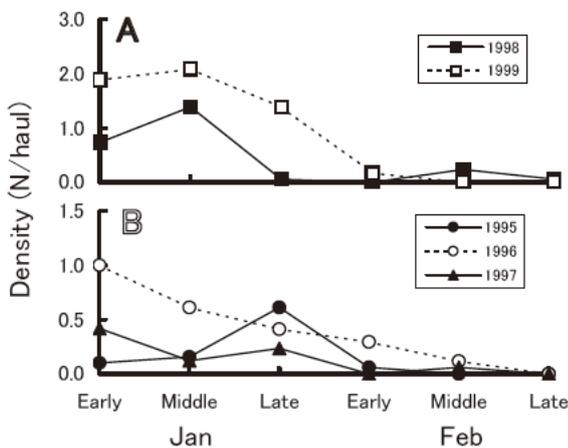


Fig. 17. Density of prelarval *Pleuronectes yokohamae* collected with a 60 cm bongo-net in Ise Bay in January and February from 1995 to 1999. Years of high (A) and low (B) density are separated.

いる。夏季の仔稚魚出現状況とは対照的に、冬季の伊勢湾は少数の分類群が優占する単純な仔稚魚組成を示した。5年間の調査で採集された仔稚魚は26分類群であり、このうち2個体以上採集されたのは17分類群にとどまった。また、イカナゴ、ハゼ科、カサゴ属、イシガレイ、スズキ、マコガレイの上位6分類群で全採集個体数の $97.0 \pm 2.5\%$ を占めた。上位6分類群の中でもイ

カナゴは圧倒的に多く出現し、採集個体数は全体の $75.1 \pm 21.1\%$ に達した。

イカナゴの前期仔魚の出現は1月上旬～2月上旬にみられ、そのピークは1995年を除き1月上～中旬に認められた。伊勢湾におけるイカナゴの産卵からふ化までに要する日数は約11日間であることから(第3章第1節(山田, 1998)), 産卵期は12月下旬～1月下旬, 産卵盛期は12月下旬～1月上旬と推定される。1995年における前期仔魚の出現ピークは1月下旬にみられたことから(Fig. 9), この年の産卵盛期は他の年よりやや遅れたと推定される。伊勢湾のイカナゴは、夏眠後半の11月頃から夏眠床である砂中において急激に成熟し始める(柳橋ほか, 1997)。本種の性成熟の進行は、第3章第4節で述べるようにこの時期の水温低下に強く依存している(山田・久野, 1999)。1994年11月には熊野灘から遠州灘沖にかけて黒潮が著しく接岸する現象がみられ、この傾向は翌年1月初旬まで継続した。イカナゴの夏眠場である伊勢湾口(西村ほか, 1993 a; 中村ほか, 1997)も黒潮系の暖水に覆われ、水温が例年より約2℃高く推移した(山田ほか, 1995)。1995年の産卵期の遅れは、産卵場の高水温に起因したと考えられる。このように産卵盛期は年により若干前後したものの、前期仔魚は各年

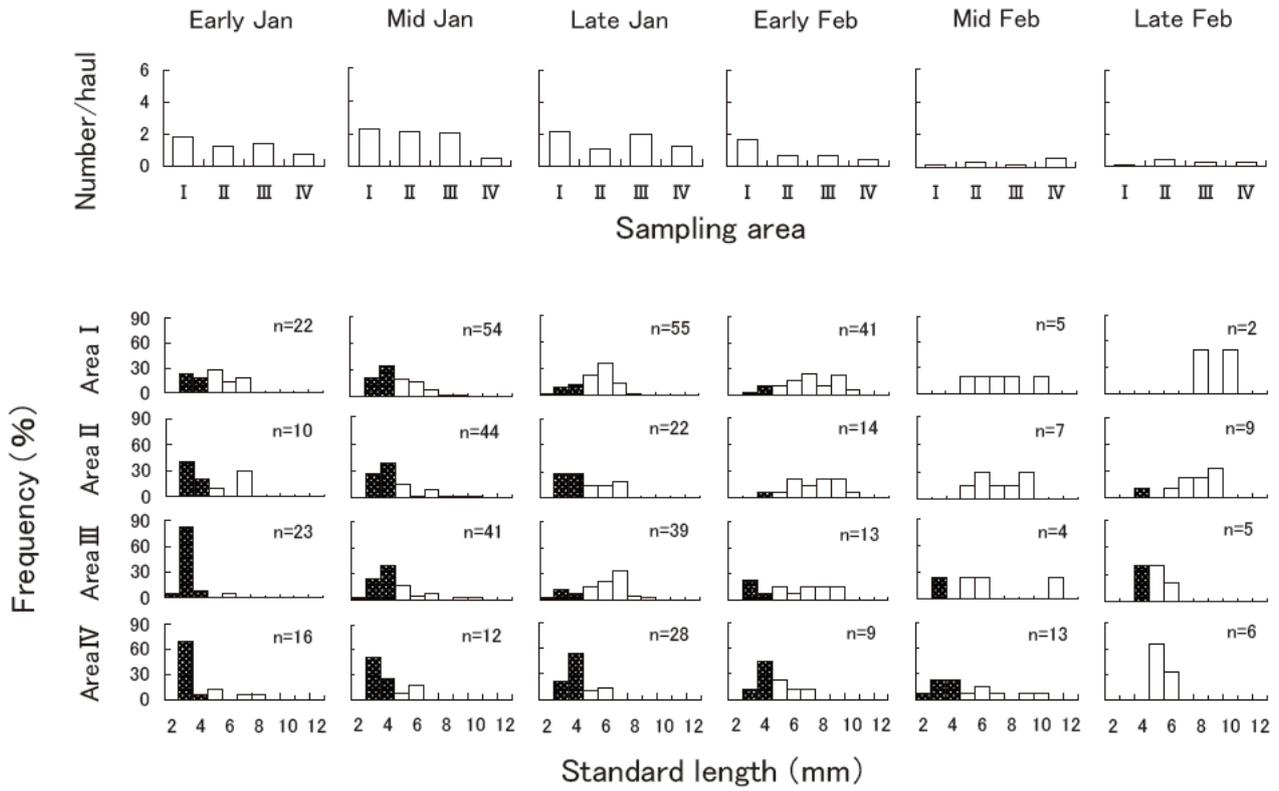


Fig. 18. Five-year (1995-1999) mean density (top) and standard length composition (bottom) of larval and juvenile *Pleuronectes yokohamae* by the area collected with a 60 cm bongo-net in Ise Bay in January and February. Shaded bars in the bottom panels represent prelarvae.

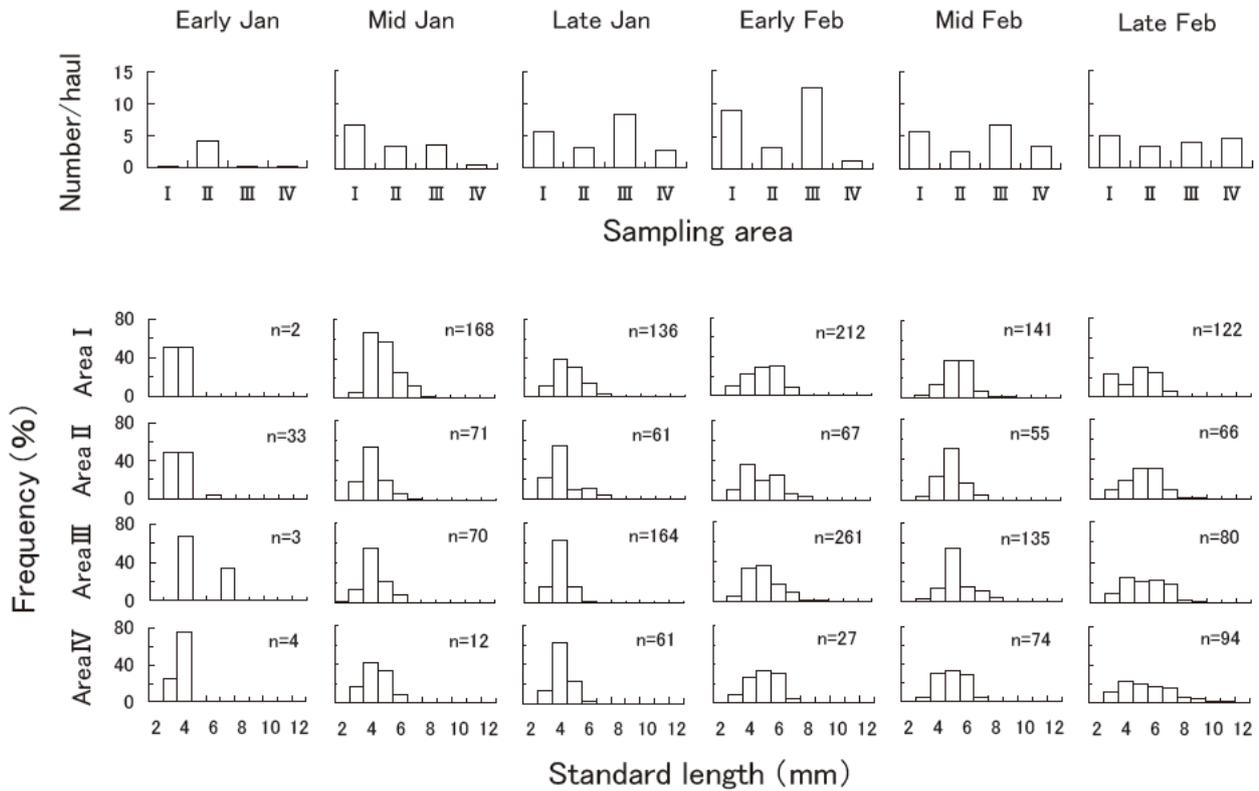


Fig. 19. Five-year (1995-1999) mean density (top) and standard length composition (bottom) of larval and juvenile gobiids *Gobiidae* spp. by the area collected with a 60 cm bongo-net in Ise Bay in January and February.

とも1月中のごく短期間に集中して出現した。前期仔魚の主な出現海域は湾口部にあり、伊勢湾のイカナゴ産卵場が湾口部周辺の海底にあるとする西村ほか(1993 b)の知見が支持された。

伊勢湾には通常、湾口部から湾奥部へ(Fig. 7のIV海域→III海域→IIおよびI海域へ)向かう恒流が卓越している(宇野木ほか, 1975)。本研究では湾奥へ向かうほど後期仔魚の出現割合が高く、また顕著に大型化する傾向を示した。本種は1月上～中旬を中心に湾口部の産卵場周辺でふ化した後、湾内に形成される恒流によって徐々に湾奥部へと輸送、拡散されると推定される。三陸沿岸のイカナゴでは、開放性の強い湾の湾口部に産卵場が形成され、ふ化仔魚の一部は冬季に卓越する西風によって生残条件の悪い沖合域へ輸送され、他の一部は沿岸で卓越する南下流によって沿岸を南下しつつ、閉鎖性の強い湾内の成育場へ到達することが確認されている(北川・山下, 1986)。これに比べ、恒流によって湾口産卵場から湾内へ高い割合で輸送、分散される伊勢湾の物理環境は、イカナゴの初期生残に有利であると言える。例年、伊勢湾では3月上旬頃から船曳網漁船によって体長約35 mmのイカナゴシラス(稚魚)が漁獲される。その漁場は本研究のイカナゴ仔稚魚が採集された海域とほぼ一致する。2月中旬以降、本種の採集個体数が湾全域で減少したのは、分布密度の変化というより、仔魚の成長に伴う網口回避能力の発達に起因したと考えられる。

出現時期や分布様式がイカナゴに最も類似していたのはカサゴ属魚類であった。湾口部において前期仔魚が大量に出現したことから、カサゴ属魚類の初期発生海域は湾口部にあると推定される。調査期間を通じて湾奥へ向かうほど採集個体数は減少し、また、大型の前期仔魚や後期仔魚の出現割合が高かったことから、カサゴ属もイカナゴと同様に湾口部で発生し、湾奥へ向かう恒流によって輸送、分散されることが示唆される。湾口部における前期仔魚の出現期間はイカナゴより長期にわたった。カサゴ属魚類の出産期は少なくとも1月上旬から2月下旬までは継続し、イカナゴの産卵期よりかなり長いと推察される。

イシガレイ前期仔魚の出現ピークは、各年とも1月中～下旬に認められた。森ほか(1986)は、伊勢湾における親魚の成熟状況の観察からイシガレイの産卵盛期を12月と推定したが、本種の受精からふ化までの日数が水温10～15℃で3～4日(水戸ほか, 1969; 南, 1984)であることを考慮すると、伊勢湾におけるイシガレイの

産卵盛期は1月であると考えの方が妥当である。前期仔魚の出現は湾奥～湾中央部に集中し、湾口部では少なかった。糸川(1976 c)によれば、本種の産卵場は湾奥～湾中央部の水深20 m以深の海域にあるとされ、本研究における前期仔魚の採集海域もこれに一致した。イシガレイは体長12 mm前後で浮遊期から着底期へ移行する(南, 1984)。1月下旬以降、着底期前の後期仔魚が出現し、その後採集個体数が減少したのは、こうした生活様式の変化に起因したと考えられる。本種は、1月には湾奥～湾中央部の産卵場周辺で浮遊生活を送り、2月上旬以降同海域で底生生活に移ると推定される。

日本水産資源保護協会(1996)によると、伊勢湾のスズキ卵は11月から出現し、12月に採集卵数のピークを示し、1月以降減少する。本研究は本種の産卵期末に行われたことになる。この報告によれば、スズキ卵の分布の中心は湾口部にある。スズキの産卵場が外洋系水と内湾系水の混合域に形成されることは東京湾(渡部, 1965)や紀伊水道域(堀木, 1976)でも確認されている。こうした卵の分布様式とは対照的に、本研究における前期仔魚は湾中央東部および湾奥部に偏って分布していた。スズキ卵はふ化までに水温10～15℃で4～8日を要する(山下ほか, 1973; 平田, 1967)。卵と前期仔魚における分布域の相違は、湾口部周辺で産出された卵が、その後湾内の恒流によって湾奥へと輸送され、その途上でふ化することを示唆している。一方、後期仔魚(体長6～10 mm)は1月上旬以降、主に湾奥部で出現した。田中・松宮(1982)は有明海のスズキ仔稚魚において、体長が12～20 mmに達すると低塩分環境を指向して河口域に接岸回遊することを指摘している。後期仔魚が木曾三川の流入する湾奥部で目立って出現したことに、こうした生態的变化が寄与している可能性が高い。伊勢湾のスズキは1月上旬以降、成長とともに湾奥部に集群していることが推察される。

マコガレイ前期仔魚は湾奥～湾中央部に集中して出現し、産卵場が湾奥～湾中央部の水深5～10 mの砂泥域にあるというこれまでの知見(三重県・愛知県, 1975)を支持した。前期仔魚はおおむね1月上旬から高い密度で出現し、2月上旬以降は減少した。三重県・愛知県(1975)によれば、伊勢湾におけるマコガレイの産卵盛期は12月にあるとされ、前期仔魚の出現ピークも12月にあった可能性は否定できない。本種は体長8 mm前後で浮遊期から着底期へ移行する(南, 1981)。1月下旬に着底期前の後期仔魚の出現割合が増加し、2月上旬以降、採集個体数が減少したことから、伊勢湾のマコガ

レイは1月下旬まで湾奥～湾中央部の産卵場周辺で浮遊期を送り、2月上旬以降同海域で底生生活へ移行すると考えられた。

ハゼ科には複数種が混在し、ふ化時期や分布様式を種毎に検討するには至らなかった。出現海域は調査期間を通して湾奥～湾中央部に集中し、また、採集された個体のほとんどが体長4～6 mmの前期仔魚であったことから、イシガレイやマコガレイと同様に産卵場および発育初期の生活の場として湾奥～湾中央部を利用していると判断される。

イカナゴ仔稚魚は昼間は中～底層域に分布し（石田, 1984）、主にかいあし類のノープリウス幼生を摂餌している（山下, 1983; 山田, 1986）。浮遊期のカサゴ仔魚（日本水産資源保護協会, 1995b）、イシガレイ仔魚（南, 1984）、スズキ仔魚（鈴木ほか, 1982）、マコガレイ仔魚（南, 1981）の摂餌生態もこれにほぼ類似している。また、ハゼ科魚類については、採集個体の一部で消化管内容物の観察を行ったところ、主にかいあし類のノープリウス幼生を摂餌していた。本研究で観察された水平分布の特性に基づけば、イシガレイ、マコガレイ、スズキの3種は着底生活への移行、低塩分環境の指向に伴う接岸等によって、イカナゴとの分布域の重複も1ヶ月以内の短期間に限られていた。したがってイカナゴ仔稚魚との餌料生物をめぐる競合が考えられるのは、ハゼ科魚類とカサゴ属魚類に特定できる。しかし、出現個体数ではイカナゴが圧倒的に多く、これら2分類群の採集個体数はわずか $14.4 \pm 11.7\%$ にすぎなかった。これらを考慮すれば、イカナゴ仔稚魚に餌料をめぐる競争があるとすると、それは種間より種内で著しく大きいと判断される。イカナゴの仔稚魚期において、成長過程に顕著な密度効果が認められるのは（石井, 1986; 名越・弓場, 1988）、餌料をめぐる種内競争のためであると考えられる。逆にハゼ科、カサゴ属、イシガレイ、スズキ、マコガレイの仔稚魚にとっては、餌料競合種としてのイカナゴの存在はきわめて大きく、イカナゴの発生量がこれらの仔稚魚の生残、成長に大きく影響することが示唆される。イカナゴ仔稚魚の発生が少なかった1998、1999年に他の5分類群の個体数密度が増加した（Table 2）のは、こうした推論を裏付ける現象として興味深い。

第3章 伊勢湾におけるイカナゴの生態的特性と生活史

第1節 卵内発生時間、ふ化率およびふ化時刻

イカナゴ類の卵内発生時間は一般に長い。受精からふ化までに要する日数は、北米東岸の *A. americanus* で約1.5～2ヶ月 (Smigielski *et al.*, 1984), 三陸沿岸の *A. personatus* で約1ヶ月 (Yamashita and Aoyama, 1985), 同一受精日の卵群におけるふ化継続期間は北米東岸の *A. americanus* で約1.5～2ヶ月 (Smigielski *et al.*, 1984), 三陸沿岸の *A. personatus* で約1ヶ月 (Yamashita and Aoyama, 1985) にも及ぶ。しかし、水温が高く、これらとは著しく生息環境の異なる伊勢湾のイカナゴにおいては、卵内発生とふ化に関する研究例はなく、その実態は明らかにされていない。第1章で述べたように、Wright and Bailey (1996) はシェトランド周辺の *A. marinus* の研究で、ふ化時期と春季における動物プランクトン増殖時期の一致の程度が、年級群豊度を左右する重要な要因となることを報告している。また、仔魚の輸送を左右する海水の流動や捕食者の出現などと関連して、ふ化の時期は加入量を制限する可能性もある。

本節では、人工授精卵の飼育によって、伊勢湾におけるイカナゴの卵内発生時間、ふ化率に及ぼす水温の影響、ふ化時刻を明らかにした。

材料と方法

1. 採卵

1992年4月14日に伊勢湾内で操業するバッチ網漁船によって漁獲された平均標準体長 4.1 ± 0.4 cm (標準偏差) のイカナゴ0歳魚を三重県水産研究所に運搬し、陸上水槽において冬季まで養成した。夏眠を開始する7月までは、毎日2回飽食量の配合飼料(オリエンタル酵母社製マダイ種苗生産前期用)を給餌した。養成期間中の水温範囲は $12.6 \sim 26.8^\circ\text{C}$ であった。1993年1月5日および6日の午前10時に、成熟個体の腹部を圧して採卵および採精を行い、湿導法によって人工授精した。人工授精に用いた雄個体の平均標準体長は 10.4 ± 0.6 cm, 雌個体の平均標準体長は 10.2 ± 0.7 cm であった。イカナゴ卵は沈性粘着卵であるため、ガラス製シャーレおよびスライドガラスに受精卵を付着させた。人工授精2時間後に検卵して受精率を求めた。

2. ふ化実験

1) 水温と卵内発生時間

1月5日に人工授精し、シャーレに付着させた受精卵を $10.3 \pm 0.4^\circ\text{C}$, $12.0 \pm 0.2^\circ\text{C}$, $13.9 \pm 0.1^\circ\text{C}$ (平均値 \pm 標準偏差) に設定したふ化槽(以下 10.3°C 区, 12.0°C 区, 13.9°C 区とする)に収容した。1個のシャーレに1対の親魚から採取した約5,000～6,000粒の受精卵を付着させ、これらのシャーレを各ふ化槽に3～4個収容した。ふ化開始以降、毎日午前10時にふ化仔魚数を計数した。受精後の日数については、受精時刻午前10時を起点に、0～24時間後を0日目、24～48時間後を1日目と定義した。

2) 水温とふ化率

1月6日に1対の親魚から得た受精卵を4枚のスライドガラス上に1枚当たり500～700粒付着させ、 $10.0 \pm 0.4^\circ\text{C}$, $12.2 \pm 0.2^\circ\text{C}$, $13.7 \pm 0.5^\circ\text{C}$, $16.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ に設定したふ化槽(以下 10.0°C 区, 12.2°C 区, 13.7°C 区, 16.0°C 区とする)に1枚ずつ収容してふ化させ、水温とふ化率の関係を調べた。実験には6対の親魚から採取した6卵群を用いた。

3) ふ化時刻

1月5日(A区)および1月6日(B区)に1対の親魚から得た受精卵をシャーレに約4,000～6,000粒付着させ、水温 $12.0 \pm 0.2^\circ\text{C}$ に設定したふ化槽に収容した。ふ化盛期となる受精後12日目の前後30時間にわたり2時間間隔でふ化槽の排水口にセットした目合0.33 mmのネットを回収し、ふ化仔魚を計数した。

1)～3)のいずれの実験においても、ふ化槽には30 l 黒色ポリエチレン水槽を用い、温度調節した $1 \mu\text{m}$ メッシュフィルター濾過海水を1時間当たり3～4回転注排水し、微通気を行いながら受精卵を発生、ふ化させた。日長条件は天然海域の産卵期にあわせ7時点灯、17時消灯の10L:14Dとした。

結果

1. 水温と卵内発生時間

各水温区における累積ふ化率の経時変化を Fig. 20 に示した。ふ化は、 10.3°C 区で受精後12日目、 12.0°C 区で10日目、 13.9°C では8日目に始まった。ふ化のピークは、各水温区とも最初のふ化が観察された日の翌々日、

すなわち 10.3℃区で受精後 14 日目、12.0℃区で 12 日目、13.9℃で 10 日目にみられた。各水温区におけるピーク日のふ化仔魚数は、総ふ化仔魚数のそれぞれ 46.1%、62.3%、73.2%であり、高水温区ほどこの日にふ化が集中する傾向がみられた。ふ化の開始から終了までの期間は、10.3℃区で 13 日間、12.0℃区で 6 日間、13.9℃区で 5 日間であった。ふ化時の水温 (T °C) と受精からふ化ピークまでに要する日数 (D) との関係は、

$$D = 25.4 - 1.1T \quad (R^2 = 0.999)$$

で表された (Fig. 21)。

2. 水温とふ化率

観察した 6 卵群はいずれも 90% 前後の高い受精率を示した。6 卵群の平均ふ化率は、10.0℃区で $91.7 \pm 4.3\%$ 、12.2℃区で $89.8 \pm 4.0\%$ 、13.7℃区で $91.6 \pm 2.4\%$ 、16.0℃区では $91.4 \pm 5.0\%$ に達した。 χ^2 検定の結果、各水温区のふ化率に有意な差は認められなかった。

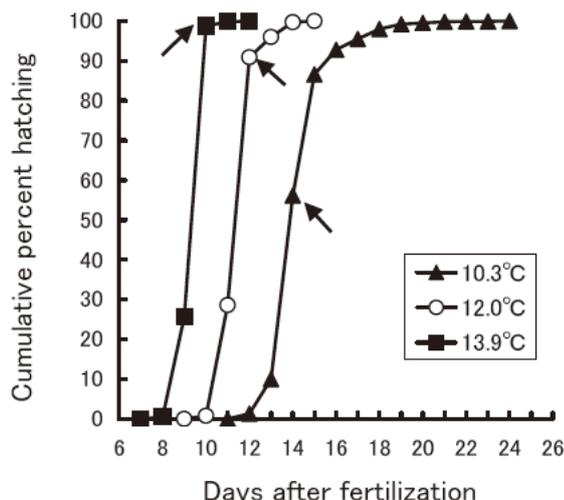


Fig. 20. Hatching of the Japanese sand lance at different water temperatures. Arrow indicates the peak day of hatching at each temperature.

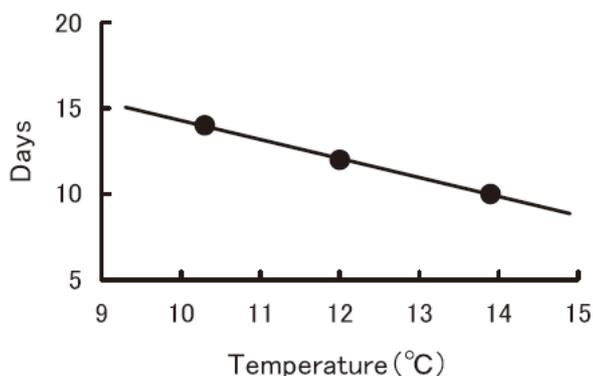


Fig. 21. Regression of incubation days (D) on temperature (T) in Japanese sand lance ($D=25.4 - 1.1T$, $R^2 = 0.999$)

3. ふ化時刻

30 時間の観察時間中にふ化した総仔魚数に占める 2 時間ごとのふ化仔魚数の割合を Fig. 22 に示した。受精日が 1 日早い A 区では、ふ化のピークにあたる日の消灯前からその翌日、すなわち受精後 12 ~ 13 日目にかけて、B 区ではピークの前日からピーク日の夜、すなわち受精後 11 ~ 12 日目にかけての観察を行った。両実験区とも消灯とともにふ化が始まり、消灯 4 時間後までにふ化仔魚の出現が集中した。30 時間の観察中の総ふ化仔魚数 (A 区: 2,444 個体、B 区: 4,367 個体) に占める消灯後 4 時間以内におけるふ化仔魚数の割合は、A 区で 81.1%、B 区で 90.4% であった。A 区では消灯後 4 時間以降は時間の経過とともにふ化仔魚数が減少し、点灯後にはほとんどふ化が観察されなかった。30 時間後 (観察 2 日目 21 時) 以降のふ化仔魚数を 42 時間後に計数したところ、A 区で 10 個体、B 区で 412 個体であり、両区とも消灯直後のふ化仔魚数に比べ顕著に少なかった。

考 察

伊勢湾口部の産卵場周辺における前期仔魚の出現ピークは、通常 1 月上旬 ~ 中旬にみられる (第 2 章第 1 節 (山田ほか, 2000 b))。三重県水産研究所が実施した過去の定線海洋観測によれば、湾口産卵場付近における 1 月

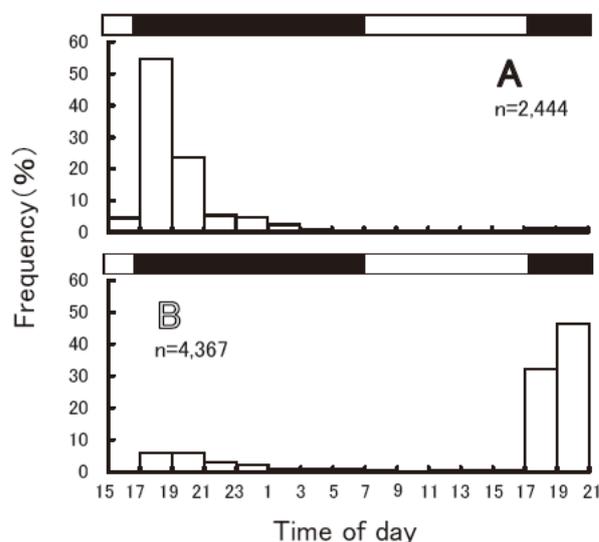


Fig. 22. Diel changes in hatching in fertilized egg groups A and B at 12.0°C. Each column shows % in the total number of larvae hatched during the 30 hr observation period.

A, observed for 12-13 th day after fertilization.

B, observed for 11-12 th day after fertilization.

Solid and blank bars represent dark and bright periods, respectively.

の底層水温は10.1～15.7℃（平年値12.7℃）の範囲にある（三重県水産技術センター，1978～1995）。10～16℃に設定した今回のふ化実験では，水温によるふ化率の有意な差は認められなかったことから，伊勢湾では天然海域のふ化時の水温によってふ化率が大きく左右されることはないと推察される。一般に魚類の卵内発生時間は，水温上昇とともに指数関数的に減少することが知られている（安永，1975；Yamashita and Aoyama，1985；川辺ほか，1991；木村・桐山，1992）。しかし，今回行った実験の範囲内では，水温とふ化ピークまでの時間がFig. 21に示す直線関係で表された。過去に観測された産卵期の水温10.1～15.7℃，平均12.7℃をこれに当てはめると，伊勢湾におけるイカナゴの受精からふ化ピークまでに要する日数は8～14日間，平均で11日間程度と推定される。

Smigielski *et al.* (1984) は，北米東岸の *A. americanus* が天然海域の産卵期の水温に近い4～7℃下で受精後39～51日目に最初のふ化が起り，総ふ化仔魚数の50%がふ化するのが48～67日目，ふ化の継続期間が43～65日間であることを示した。また，Yamashita and Aoyama (1985) は，三陸沿岸の *A. personatus* が10.5℃の水温下で受精後18日目にふ化が始まり，25日目で半数がふ化し，ふ化の継続期間が29日間であることを示した。このようにふ化期間が長期に及ぶことは，これまでイカナゴ類にみられる共通した特徴であると考えられていた。しかし，伊勢湾のイカナゴは，卵内発生時間が約11日間と短かった。また，同一受精日の卵群は特定の1日に集中的にふ化し，かつふ化の継続期間も10.3℃で13日間，12.0℃で6日間と短く，これまでの報告とは異なったふ化過程を示した。一方，伊勢湾のイカナゴでは10.3℃で受精後14日目にふ化のピークがみられ，類似した水温条件下（10.5℃）で50%ふ化までに25日かかった三陸沿岸のイカナゴ（Yamashita and Aoyama，1985）と比べて卵内発生時間が顕著に短かった。このことは生息海域によってイカナゴの積算水温が異なり，それぞれ独自の卵内発生速度を有することを示唆している。イカナゴの産卵期は三陸沿岸域では12月中旬～1月下旬（Yamashita and Aoyama，1985）に，伊勢湾では12月下旬～1月下旬（第2章（山田，1998；山田ほか，2000 b））にあり，海域による違いはほとんどないが，前期仔魚の出現期間は三陸沿岸では1月中旬～4月上旬（北川・山下，1986），伊勢湾では1月上旬～2月上旬（第2章（山田ほか，2000 b））とその差が大きい。両海域の産卵期間がほぼ一致しているにも係わ

らず，仔魚の出現期間に大きな差が認められる現象には，両海域のふ化時の水温差とともに，こうした卵内発生速度の違いが寄与していると推察される。

イカナゴ仔魚の主要な餌生物は，かいあし類ノープリウス幼生である（山下，1983；山田，1986）。イカナゴ仔魚の出現期におけるノープリウス幼生の現存量は，三陸沿岸では全般に低水準で安定している（北川・山下，1986）のに対し，伊勢湾では仔魚出現ピーク時の1月上～中旬は比較的高水準で，その後は水温の低下とともに急激に減少する大きな変動を示す（第2章，Fig. 6）。伊勢湾におけるイカナゴのふ化が比較的短期に集中することは，仔魚が1月上旬～中旬の好適な餌料環境を利用することを可能にしている。一方，三陸沿岸域のような低密度で安定した餌料環境の下では，ふ化が長期にわたり分散する方が発育初期の餌料をめぐる種内競争を緩和でき，初期生残上有利であると考えられる。このように，両個体群のふ化過程は，それぞれの海域環境にうまく適応していると言える。日本の太平洋岸に生息するイカナゴには，脊椎骨数64にモードをもつ金華山以北の系群と，62にモードをもつ以南の系群が存在し，これら2系群は遺伝的に異なることが明らかにされている（第1章第3節，岡本ほか，1988）。同種でありながら独自の生理・生態をもつ琵琶湖産アユと海産アユ（関ほか，1984）のように，異なる生活圏に長期にわたって隔離されたイカナゴは，それぞれの生息環境に適応的なふ化過程を獲得したと考えられる。

本研究では，イカナゴのふ化が消灯を契機に一斉に始まり，消灯後4時間以内に集中して起こった。このような現象は，イカナゴと同様に沈性粘着卵を産出するアユ（木村，1954）やトラフグ（神谷・辻ヶ堂，1995）でも観察されている。ふ化は，卵膜が酵素で化学的に溶かされ，さらに胚自身の力で機械的に破られて起こる。メダカでは，眼に入った光の刺激が中枢神経系を通してふ化酵素の分泌を制御していると考えられている（岩松，1993）。一般に，仔魚の眼が光受容器として機能するのは，肉眼で眼の黒化が認められた時とされている（石田・川村，1985）。イカナゴの眼はアユやトラフグ同様，胚期に分化が進み，ふ化時点ですでに網膜への色素沈着がみられる（津本・山田，1997；山田，1998）。Kawamura *et al.* (1984) は視運動反応が消失する明るさを指標としてアユ仔魚の網膜感度を測定し，14日齢の仔魚で0.7 lxの極めて弱い光に反応することを示した。伊勢湾口域におけるイカナゴの産卵場の水深は20 m前後であり，仔魚が感知しうる程度の光は海底にまで到達していると推

測されることから、天然海域においても日没後に集中的なふ化が起これると考えられる。日没後の集中的なふ化は、ふ化直後の仔魚の被食による減耗確率を下げる本種の適応戦略の一つと考えることができる。

第2節 夏眠前の栄養状態と夏眠中のへい死

イカナゴは伊勢湾内が高水温となる夏秋季に夏眠する。伊勢湾におけるイカナゴの夏眠期間は6～7月から12月までの約半年間に及び、この間のへい死は少ないと考えられている（柳橋ほか, 1997）。しかし、夏眠期間中のへい死を定量的に評価した研究例はない。

イカナゴは夏眠期間中、全く摂餌しないことから（山田ほか, 1999 a), 夏眠開始期の栄養状態は夏眠期間中の個体維持を左右する重要な要因となりうる。そこで本節では、夏眠期間中の個体を維持するために、夏眠開始時点でどの程度の栄養蓄積が必要であるかを飼育実験により求めた。さらに、天然海域の夏眠場において夏眠開始期の栄養状態を調べ、夏眠開始期の栄養状態が夏眠期間中の個体維持に及ぼす影響を評価した。

材料と方法

1. 飼育実験

1993年4月13日に伊勢湾内で操業するバッチ網漁船によって漁獲された平均標準体長 7.0 ± 0.6 cm（標準偏差）のイカナゴ0歳魚を三重県水産研究所に搬入し、配合飼料に馴致した後、4月27日から夏眠が終了した12月24日まで飼育した。飼育開始時の平均標準体長は 7.1 ± 0.5 cm、平均体重は 1.34 ± 0.37 gであった。

市販のマダイ種苗生産前期用配合飼料（オリエンタル酵母社製）を午前（9～10時）および午後（15～16時）の2回給餌した。各回に残餌がみられるまで給餌した飽食区（A：1日1個体当たりの給餌量に換算して魚体重の3～4%）、1日1個体当たり飽食区の10%の飼料を2回に分けて給餌した10%区（B）、1日1個体当たり飽食区の2%の飼料を2回に分けて給餌した2%区（C）の3つの実験区を設定した。飼育水槽には2トンFRP水槽を用い、各々にイカナゴを1,600個体収容した。いずれの実験区も、三重県水産研究所の地先から採取した濾過海水を1日当たり8～12回転の割合で注排水し、自然光下で飼育した。実験期間中の3区の水温は9月11日の24.4℃から12月24日の12.5℃の範囲で変動した。

5月24日には各水槽に夏眠床として粒径1～2 mm

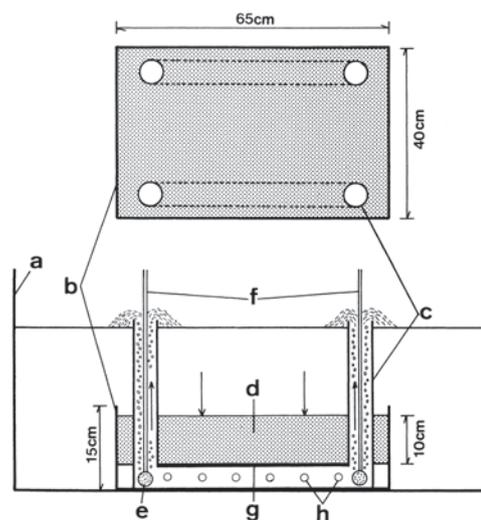


Fig. 23. Schematic drawing of the estivation bed used in the rearing experiment. a: 2 ton-tank, b: plastic container, c: vinyl chloride pipe ($\phi = 25$ mm), d: sand (particle size = 1-2 mm), e: air stone, f: air tube, g: net (mesh size = 0.5 mm), h: water absorptive ports.

の粗砂を敷いたプラスチック製コンテナ（Fig. 23）をそれぞれ4個設置した。夏眠開始期に標準体長（以下体長と略す）と体重を測定し、肥満度（ $CF = BW/SL^3 \times 10^3$, SL : 体長 cm, BW : 体重 g）を算出した。予備観察によれば、夏眠中のイカナゴは砂中から出てへい死したことから、夏眠床の外で死亡している個体数をへい死個体数とし、夏眠開始以降毎日10時に計数した。ここでは夏眠開始期および夏眠終了期を、ほぼ100%の個体が潜砂および遊泳を開始した日と定義した。

2. 天然海域における夏眠開始期の栄養状態

伊勢湾におけるイカナゴの最大の夏眠場である出山夏眠場（Fig. 24のSt. D, $N34^\circ 29'$, $E137^\circ 05'$ （中村ほか, 1997））およびそれに次ぐ規模の鯛ノ島夏眠場（Fig. 24のSt. T, $N34^\circ 29'$, $E137^\circ 01'$ （西村ほか, 1993 a））において、1991～2002年の6～7月に夏眠魚を採集した。飼育実験における夏眠開始期は、全個体が潜砂した時期と定義したが、天然海域において全個体が夏眠した時期を特定することはできないため、イカナゴの主な遊泳層となる10m深の水温が夏眠開始期の指標となる約21℃（柳橋ほか, 1997）に達する6～7月を夏眠開始期とした。採集日は1991年で6月13日、7月3日、1992年で6月3日、7月15日、1993年で7月9日、1994年で6月2日、6月21日、7月7日、1995年で7月7日、1996年で6月12日、1997年で6月3日、7月8日、1998年で6月8日、1999年で6月2日、7月1日、2000年で6月2日、7月11日、2001年で7月10日、2002年で6

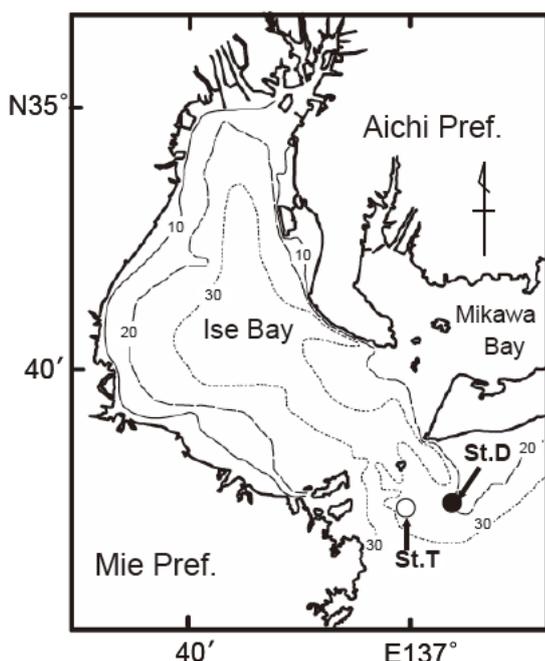


Fig. 24. Sampling locations of estivating sand lance in the mouse of Ise Bay.

- : St.D in Deyama estivation ground.
- : St.T in Tainoshima estivation ground.

月 17 日であった。夏眠魚の採集は三重県水産研究所調査船「あさま丸」および「あさま」によって Fig. 25 に示すから釣り漕ぎ漁具を用いて行った。1 回あたりの漁具曳航距離は約 0.4 km で、1 調査あたり計 3 ~ 5 回曳航した。採集したイカナゴは船上で冷蔵して実験室に持ち帰り、体長と体重を測定し、肥満度 (CF = BW / SL³ · 10³, SL : 体長 cm, BW : 体重 g) を算出した。

結果

1. 飼育実験

1) 夏眠開始期の栄養状態

夏眠開始は飽食区 (A) で 7 月 10 日に、10% 区 (B) で 7 月 25 日に、2% 区 (C) では 8 月 10 日にみられ、給餌量の減少に伴い顕著に遅れた。夏眠開始前 5 日間の平均水温は飽食区 (A) で 21.0 ± 0.2℃ (標準偏差)、10% 区 (B) で 22.1 ± 0.2℃, 2% 区 (C) では 22.1 ± 0.2℃であった。夏眠開始時における各区の体長、体重および肥満度を Table 3 に示した。飽食区 (A) では実験開始時から急激に成長し、平均肥満度は 5.3 ± 0.4 (標準偏差) と高い値を示した。10% 区 (B) では実験開始時から体

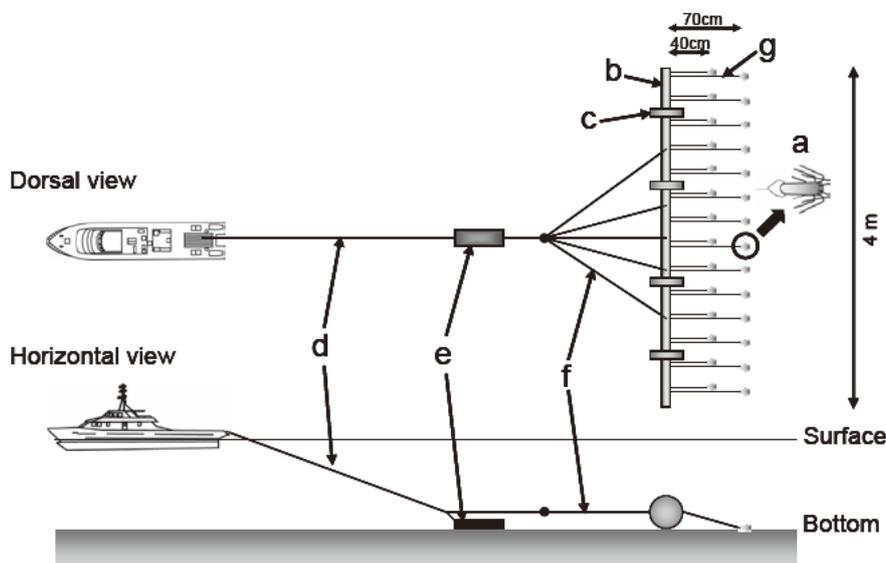


Fig. 25. Schematic drawing of the karatsurikogi fishing gear used for collecting Japanese sand lance under estivation in the mouse of Ise Bay. a: hook, b: stainless steel bar (φ 22 mm), c: float, d: rope (φ 20 mm), e: iron weight (10 kg), f: rope (φ 12 mm), g: rope (φ 4 mm).

Table 3 Standard length (SL), body weight (BW) and condition factor (CF) at the beginning of estivation of Japanese sand lance. Values indicate the mean ± standard deviation

Experiment	Feeding level	n	Initial			Beginning of estivation			
			SL (cm)	BW (g)	CF	n	SL (cm)	BW (g)	CF
A	Satiated ^{*1}	100	7.1 ± 0.5	1.34 ± 0.37	3.7 ± 0.3	50	10.2 ± 0.8	5.67 ± 1.38	5.3 ± 0.4
B	10% satiated	100	7.1 ± 0.5	1.34 ± 0.37	3.7 ± 0.3	43	7.3 ± 0.5	1.41 ± 0.26	3.6 ± 0.2
C	2% satiated	100	7.1 ± 0.5	1.34 ± 0.37	3.7 ± 0.3	26	7.3 ± 0.6	1.05 ± 0.32	2.6 ± 0.5

^{*1} 3-4% of body weight per day.

長, 体重の変化はほとんど認められず, 肥満度も 3.6 ± 0.2 と開始時の状態 (3.7 ± 0.3) が維持された。2%区 (C) では実験開始時から体重が減少し, 夏眠開始時における平均肥満度は 2.6 ± 0.5 と低い値を示した。

2) 夏眠期間中のへい死

夏眠終了は, 全区において水温が 14°C を下回ってから約1週間後の12月24日にみられ, 夏眠開始のような栄養状態による差は認められなかった。夏眠期間中における各区のへい死状況を Fig. 26 に示した。飽食区 (A) では夏眠期を通じてへい死は少なく, 夏眠期間中の累積へい死率も 5.6% と低かった。10%区 (B) では, 高水温となる8~9月のへい死個体数が飽食区よりやや多かったものの, その後のへい死は少なく, 夏眠期間中の累積へい死率も 11.1% にとどまった。一方, 2%区 (C) では8~9月の間に約80%の個体がへい死した。その後も継続してへい死が認められ, 夏眠期間中の累積へい死率は 92.0% に達した。

2. 天然海域における夏眠開始期の栄養状態

出山および鯛ノ島夏眠場において夏眠開始時期に採集されたイカナゴの肥満度組成を Table 4 に示した。平均肥満度は2001年の 4.0 ± 0.4 から1997年の 4.4 ± 0.4 の範囲で推移し, 年変動の幅は小さかった。各年とも肥満

度のモードは4.2前後に集中し, 3.2を下回る個体の出現はきわめて少なかった。

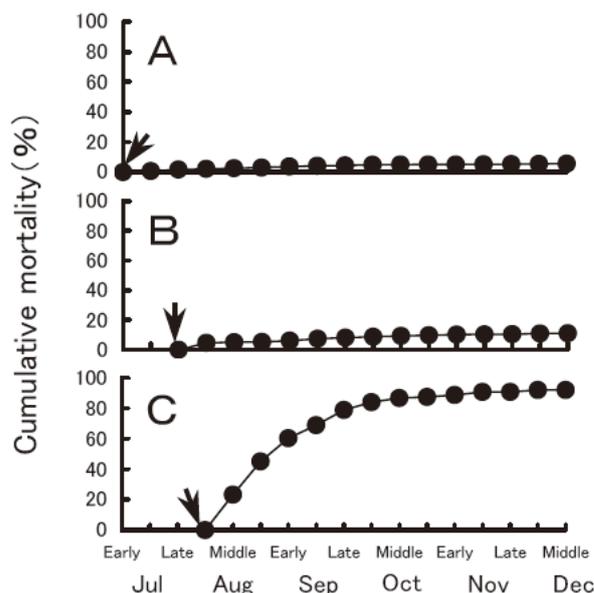


Fig. 26. Changes in cumulative mortality during estivation in Japanese sand lance reared at satiated feeding (A), 10 % of satiated feeding (B) and 2 % of satiated feeding (C) before the beginning of estivation. Arrows indicate the beginning of estivation.

Table 4. Frequency distributions of condition factor at the beginning of estivation of Japanese sand lance collected in the mouth of Ise Bay at sampling stations D and T in Fig. 24

Condition factor class	Frequency (%)											
	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002
2.0-2.2	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
2.2-2.4	0.0	0.0	0.3	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
2.4-2.6	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3
2.6-2.8	0.0	0.3	0.3	0.1	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
2.8-3.0	0.0	0.6	0.3	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0
3.0-3.2	0.0	2.7	1.0	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	1.0	0.0
3.2-3.4	0.5	5.5	0.3	3.2	0.0	0.0	0.4	0.5	2.1	0.6	6.0	1.0
3.4-3.6	0.5	9.4	3.3	6.2	2.0	1.2	1.2	3.5	3.9	1.8	7.0	2.0
3.6-3.8	6.4	13.7	7.7	10.8	9.0	3.7	1.7	7.9	8.1	4.1	13.5	9.0
3.8-4.0	13.8	15.0	12.0	16.5	19.0	11.0	5.4	12.9	18.7	10.6	24.0	16.3
4.0-4.2	22.0	11.2	15.1	19.9	25.0	15.5	15.7	32.2	23.0	17.9	17.5	27.7
4.2-4.4	26.1	10.6	20.2	16.9	26.0	27.3	20.2	27.7	25.4	18.5	17.5	28.0
4.4-4.6	17.0	11.5	16.4	12.1	15.0	21.2	24.0	11.4	13.4	26.4	11.0	11.0
4.6-4.8	9.2	11.5	13.3	7.3	3.0	11.8	18.6	3.0	3.5	10.6	2.0	3.7
4.8-5.0	3.2	4.0	6.1	3.5	0.0	4.9	7.9	0.5	0.4	7.0	0.5	1.0
5.0-5.2	1.4	2.1	2.3	1.6	1.0	0.8	3.3	0.0	0.4	0.9	0.0	0.0
5.2-5.4	0.0	0.6	0.8	0.5	0.0	0.4	1.2	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0
5.4-5.6	0.0	0.7	0.5	0.0	0.0	0.8	0.4	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0
5.6-5.8	0.0	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0
5.8-6.0	0.0	0.3	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
6.0-6.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0
6.2-6.4	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
6.4-6.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0
6.6-6.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0
CF < 3.2	0.0	3.5	1.8	1.3	0.0	1.2	0.0	0.0	0.4	0.3	1.0	0.3
CF ≥ 4.2	56.9	41.6	59.8	42.0	45.0	67.3	75.6	43.1	43.8	64.8	31.0	43.7
Mean	4.3	4.1	4.3	4.1	4.2	4.3	4.4	4.2	4.1	4.3	4.0	4.1
SD	0.3	0.5	0.4	0.4	0.3	0.4	0.4	0.3	0.4	0.4	0.4	0.3
n	218	678	391	1,641	100	245	242	202	283	341	200	300

考 察

イカナゴは夏眠までに蓄えたエネルギーのみで夏眠中の個体を維持する。しかし、夏眠開始期までにある水準の栄養蓄積ができないと、夏眠期間中にへい死することが明らかとなった。今回の飼育実験では、飽食区 (A) および 10% 区 (B) でともに夏眠期間中のへい死は少なかったが、2% 区 (C) では高水温となる 8~9 月を中心に大半の個体がへい死した (Fig. 26)。夏眠期間中の個体維持に必要な栄養蓄積量を夏眠開始期の肥満度で示すと、90% 以上の個体がへい死した 2% 区 (C) と、90% 近くが生存した 10% 区 (B) の間に生存と死亡を分ける閾値が存在すると考えられる。Fig. 27 に 10% 区 (B) および 2% 区 (C) の夏眠開始期における肥満度組成を示した。10% 区 (B) で 11.1% の個体がへい死したこと、2% 区 (C) で 8.0% の個体が生残したことを考慮すると、夏眠期間中の個体維持に必要な夏眠開始期の肥満度閾値は 3.2 前後にあると推定される。

一方、天然海域の主夏眠場における夏眠開始時の魚体測定結果によれば、肥満度が 3.2 を下回る個体の出現率は、0% (1991, 1995, 1997, 1998 年) ~ 3.5% (1992 年) の範囲にあり、各年ともきわめて低い水準にあった (Table 4)。後述するように、1992 年には過去にない大卓越年級群を形成し、個体数密度依存的に栄養不良の個体が高い割合で出現した (第 5 章第 2 節)。この年の夏眠開始期においても、肥満度 3.2 を下回る個体の出現率は 3.5% にとどまったことから、伊勢湾のイカナゴでは、夏眠までの栄養蓄積不足が原因で夏眠期間中にへい死する個体はほとんど出現しないと判断される。

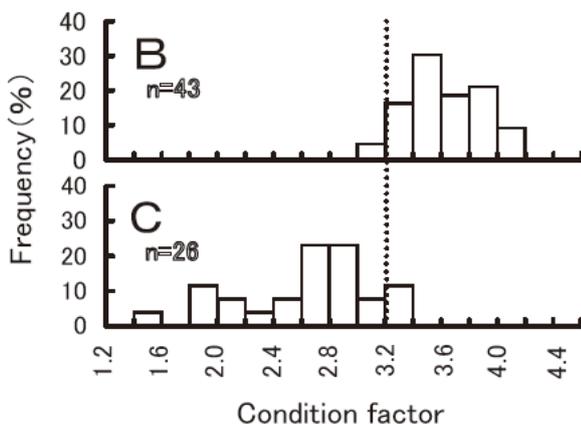


Fig. 27. Frequency distributions of condition factor at the beginning of estivation of Japanese sand lance in the groups of 10% of satiated feeding (B) and 2% of satiated feeding (C).

第 3 節 夏眠中の水温とへい死

イカナゴ類の多くは北緯 40° ~ 60° の冷水域に分布している。*A. personatus* はイカナゴ類の中でも最も低緯度の比較的温暖な海域に分布する種であり、夏眠は高水温に適応するために獲得した生態と考えられることから (第 1 章第 1 節)、夏眠期の温度環境、特に高水温が個体維持に及ぼす影響は大きいと推測される。そこで、本節では飼育実験により、夏眠中の水温が夏眠期間中の個体維持に及ぼす影響を調べた。

材料と方法

1. 実験前の飼育

1996 年 4 月 27 日に伊勢湾内で操業するバッチ網漁船によって漁獲された平均標準体長 8.9 ± 0.4 cm (標準偏差)、平均体重 3.64 ± 0.50 g、平均肥満度 5.1 ± 0.3 のイカナゴ 0 歳魚を三重県水産研究所に搬入し、1 トン FRP 水槽に 1,200 個体収容した。夏眠期におけるイカナゴの水温耐性は栄養不良の個体ほど低いと予想される。そこで、本実験では低肥満度の個体を対象とした。収容時のイカナゴは栄養状態が良好であり、高い肥満度を示したため、5 月 26 日までの約 1 ヶ月間は無給餌で飼育した。無給餌飼育終了時点の平均体長は 8.8 ± 0.4 cm、平均体重は 2.63 ± 0.40 g、平均肥満度は 3.8 ± 0.2 であった。5 月 27 日にこれらのイカナゴを 2 トンおよび 1 トン FRP 水槽 3 基にそれぞれ 250 個体ずつ収容した。各水槽には夏眠床 (本章第 2 節, Fig. 23) を 1 個設置した。ほぼ全個体が夏眠したのは 3 水槽とも 7 月 8 日であった。それまでは 1 日 1 個体当たり体重の約 0.3% の配合飼料 (オリエンタル酵母社製マダイ種苗生産前期用) を給餌した。その他の飼育条件は前節の実験に準じた。飼育期間中の水温は 5 月 7 日の 15.8°C から 7 月 4 日の 21.9°C の範囲で変動した。

2. 飼育実験

夏眠を開始した 7 月 8 日から、3 水槽の水温制御を開始した。実験区として、23°C 区、25°C 区、27°C 区の 3 区を設定した。実験前の飼育期間終了時における 3 水槽の水温は約 22°C であった。実験開始後は濾過海水の注水量を 1 日当たり 4~5 回転に減少させるとともに、ヒーターを使用して 0.5°C/日の勾配で水温を徐々に上昇させた。設定水温への到達は 23°C 区で 7 月 10 日、25°C 区で 7 月 14 日、27°C 区では 7 月 18 日で、それ以後は水

温を一定に保った。飼育実験は天然海域で水温低下が顕著となる10月上旬まで行った。水温設定完了から実験終了時までの平均水温は、23℃区で $23.0 \pm 0.3^\circ\text{C}$ 、25℃区で $25.0 \pm 0.3^\circ\text{C}$ 、27℃区で $26.8 \pm 0.4^\circ\text{C}$ であった。エアリフト方式で実験夏眠床中の間隙水が循環するよう設計したので(本章第2節, Fig. 23), 飼育水温と砂中温度はほぼ一致していた。ここでは砂中の温度と水温を区別せず、一括して水温として取り扱った。実験期間中は毎日午前10時にへい死個体数を計数した。

結果

夏眠を開始した7月8日までの5日間の平均水温は、全区で $21.5 \pm 0.3^\circ\text{C}$ (標準偏差)であった。夏眠開始期における各区の体長、体重および肥満度をTable 5に示した。一元配置分散分析法により実験区間の体長、体重、肥満度の平均値の差を検定したところ、いずれも有意な差は認められなかった。平均肥満度は全区で低い値を示し、前節における10%区の夏眠開始期の肥満度に近似

Table 5 Standard length (SL), body weight (BW) and condition factor (CF) at the beginning of estivation of Japanese sand lance. Values indicate the mean \pm standard deviation.

Water temperature (°C)	n	SL (cm)	BW (g)	CF
23	26	8.9 ± 0.4	2.35 ± 0.25	3.3 ± 0.3
25	28	8.8 ± 0.4	2.27 ± 0.39	3.3 ± 0.4
27	30	9.0 ± 0.4	2.36 ± 0.38	3.3 ± 0.2

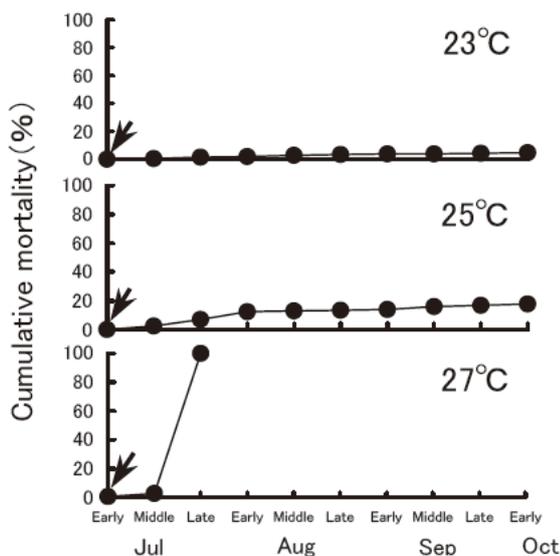


Fig. 28. Changes in cumulative mortality during estivation in Japanese sand lance reared at 23 °C, 25 °C and 27 °C. Arrows indicate the beginning of estivation.

していた。

夏眠期間中における各区のへい死状況を Fig. 28 に示した。23℃区ではへい死が少なく、実験期間中の累積へい死亡率も4.8%と低かった。25℃区では、水温設定完了直後における7月下旬~8月上旬のへい死個体数が23℃区よりやや多かったものの、その後のへい死は少なく、実験期間中の累積へい死亡率も17.8%にとどまった。一方、27℃区では水温設定完了直後の7月下旬に全ての個体がへい死した。

考察

夏眠開始時の栄養状態 (Table 5) は、前節の10%区の夏眠開始時、すなわち、夏眠期間中の個体維持が可能な栄養状態の下限に近かった。低い栄養状態にも係わらず、23℃区および25℃区では夏眠期間中のへい死は少なかった。対照的に27℃区では夏眠開始後の短期間のうちに全個体がへい死した (Fig. 28)。これらの結果に基づけば、伊勢湾における夏眠中のイカナゴは、25℃水温までは生存が可能であると考えられる。

Table 6 は伊勢湾のイカナゴの主夏眠場に最も近い測点 (St. 1) における底層 (30 m 層) の水温変動を示したものである (愛知県水産試験場, 1981~2001)。8~10月の水温平年値は21~22℃台、過去最高値が24.7℃

Table 6 Monthly changes in water temperature in 30 m layer at station 1 in observational stations of Aichi Fisheries Research Institute (Aichi Fisheries Research Institute, 1981-2001). Station 1 is located at the main estivation grounds (Deyama) of sand lance population in Ise Bay (Fig. 37)

Year	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov
1980	21.1	21.5	23.6	21.7	18.7
1981	19.3	22.3	23.8	21.9	18.6
1982	20.6	22.2	24.4	22.9	20.7
1983	21.6	21.6	22.1	22.6	19.9
1984	21.3	23.7	21.3	23.2	19.0
1985	20.0	20.9	23.1	22.5	20.5
1986	18.8	22.0	23.1	21.3	17.5
1987	21.2	22.6	22.8	23.5	21.1
1988	19.9	22.9	21.6	24.1	18.9
1989	22.5	23.5	19.4	19.9	19.1
1990	19.2	21.8	23.1	23.9	20.7
1991	17.6	17.3	24.2	23.8	20.2
1992	20.6	22.2	18.5	24.2	20.0
1993	19.1	20.4	20.2	21.7	18.5
1994	19.7	23.7	23.7	22.7	19.8
1995	19.3	19.1	18.9	22.4	19.7
1996	18.1	22.3	24.0	21.9	17.8
1997	18.1	20.7	24.2	21.4	17.8
1998	21.0	23.2	24.7	21.9	21.2
1999	19.7	23.8	23.2	24.1	19.3
2000	20.6	20.3	23.5	23.0	21.0
Mean	20.0	21.8	22.5	22.6	19.5
SD	1.3	1.6	1.9	1.1	1.1
Max.	22.5	23.8	24.7	24.2	21.2
Min.	17.6	17.3	18.5	19.9	17.5

(1998年9月)であり、25℃を超えることがないことから、夏眠期間中に高水温によってへい死する個体は少ないと推定される。

前節および本節の結果から、伊勢湾では夏眠期間中のイカナゴの個体維持に外部環境が及ぼす影響は少ないと考えられる。また、飼育実験における夏眠期のイカナゴは全く遊泳しなかったこと、イカナゴの夏眠期に当たる夏秋季において伊勢湾、三河湾周辺海域の表中層～底棲魚58種の食性を調べた船越(1993)によればイカナゴの被食事例は皆無であったことから、夏眠期における他の生物による被食も少ないと推測される。以上を総合すると、伊勢湾のイカナゴにおける夏眠期間中の減耗はきわめて少ないと判断される。

第4節 日長および水温と成熟

産卵期が外部環境要因、特に水温と光周期に強く影響されることが淡水魚を中心とする近年の研究で明らかにされつつある(朝比奈, 1989)。本種は夏眠中に性成熟する(柳橋ほか, 1997)ことから、夏眠場の底層水温は成熟に大きな影響を与えると推測される。また、著者らは本種の飼育観察で、夏眠終了後の親魚が夜間には潜砂し、夜明けとともに遊泳を開始する日周行動を行うことを確認している。こうした行動からイカナゴは潜砂中においても光を感知していることが示唆される。そこで本節では、異なる水温、光周期条件下で本種を飼育し、性成熟過程と環境要因との関係を検討した。

材料と方法

1. 実験前の飼育

1995年5月4日に伊勢湾口域でバッチ網漁船によって漁獲された平均標準体長 7.0 ± 0.6 cm(標準偏差)、平均体重 1.33 ± 0.37 gのイカナゴ0歳魚を三重県水産研究所に搬入し、2トンFRP水槽3基にそれぞれ1,200尾を収容した。各水槽には夏眠床(本章第2節, Fig. 23)をそれぞれ5個設置した。夏眠開始は3水槽とも7月中旬にみられた。それまでは1日1個体当たり体重の5%程度の配合飼料(オリエンタル酵母社製マダイ種苗生産前期用)を給餌し、夏眠中は無給餌とした。夏眠開始時における平均体長は 8.7 ± 0.8 cm, 平均体重は 3.43 ± 1.02 g, 平均肥満度は 5.1 ± 0.4 であった。実験前の飼育は水温低下が顕著となる11月上旬まで行い、それまでの間、3水槽とも三重県水産研究所の地先から採取した濾

過海水を1日当たり8～12回転注排水しながら自然光下で管理した。飼育期間中の3水槽の水温は5月24日の18.3℃から8月11日の25.7℃の範囲で変動した。

2. 飼育実験

1995年11月7日に飼育水槽内で夏眠中のイカナゴを夏眠床とともに5基の実験用水槽に移し、水温および光周期の制御を開始した。実験用水槽には1トンおよび2トンのFRP水槽を用い、各水槽に2～4個の夏眠床を収容した。実験区として水温および日長条件の異なる5区、すなわち①水温22℃で自然光下の22℃短日区、②水温18℃で自然光下の18℃短日区、③水温14℃で自然光下の14℃短日区、④水温11℃で自然光下の11℃短日区、⑤水温11℃で日長条件を15L:9Dとした11℃長日区を設定した。実験前の飼育槽における実験開始直前の水温は約21℃であった。実験開始後は温度調節した濾過海水の注水(1日当たり4～5回転)とヒーターの使用によって1℃/日の割合で水温を徐々に変化させ、設定水温に達して以後は一定に保った。水温設定完了から実験終了時までの平均水温は、22℃短日区で 22.1 ± 0.2 ℃(標準偏差)、18℃短日区で 17.9 ± 0.3 ℃, 14℃短日区で 14.1 ± 0.5 ℃, 11℃短日区で 10.7 ± 0.4 ℃, 11℃長日区で 11.0 ± 0.4 ℃であった。本章第3節の飼育実験同様、飼育水温と夏眠床内の砂中温度はほぼ一致したことから、ここでは砂中の温度と水温を区別せず、一括して水温として取り扱った。

各実験区から適宜20～30個体を採集し、雄では生殖腺指数($GSI = (GW/BW) \times 100$)、雌ではGSI、卵母細胞径、卵巣組織の観察によって成熟状態を判定した。卵巣組織の観察は、10%中性ホルマリン溶液で固定した卵巣の一部を8～10 μ mのパラフィン切片とし、ヘマトキシリン・エオシン染色を施して行った。卵巣の残りの部分を用い、万能投影機上で各個体50粒ずつ卵母細胞径を測定した。後述するように、イカナゴの卵母細胞は成熟の進行とともに未熟な卵母細胞群と発達した卵母細胞群に分離する部分同時発生型の発達様式を示したので、発達した卵母細胞群についてのみ径を測定した。卵巣の成熟段階をクロガレイ *Pleuronectes obscurus* における山本(1954)、マイワシ *Sardinops melanostictus* における Matsuyama *et al.* (1991) および松浦(1993)の基準に準じて以下の5期に分けた。

- I：未熟期 (Fig. 29 a) 卵黄蓄積開始前。全ての卵母細胞が染色仁期、周辺仁期、卵黄胞期にある。
- II：第1次卵黄球期 (Fig. 29 b) 卵黄形成の開始期。

発達中の卵母細胞中に卵黄球が発現し、細胞質を占めるようになる。多くの小さな油球が胚胞周辺に分布する。

- Ⅲ：第2次卵黄球期 (Fig. 29 c) 卵黄形成期。卵黄球が卵母細胞のほとんどを占めるようになる。卵黄蓄積によって卵母細胞径が増大する。
- Ⅳ：第3次卵黄球期 (Fig. 29 d) 卵黄形成の終了期。発達中の卵母細胞で互いに融合した複数の大型油球が核周辺に分布するようになる。
- Ⅴ：成熟期 (Fig. 29 e, f) 発達した卵母細胞が胚胞移動期、前成熟期、成熟期のいずれかにある。胚胞移動期では核が動物極側に移動する。前成熟期では移動した核の核膜が消失し卵母細胞が半透明になる。成熟期では卵黄球が融合し卵母細胞は透明になる。本研究では、観察個体の50%以上が示す成熟段階をその時点における実験区の成熟段階とした。

結果

1. 雌の性成熟過程

1) 各実験区の性成熟過程

卵黄形成が認められた実験区では、卵黄形成の進行にともない卵母細胞が発達した卵母細胞群と卵黄胞期までの未発達な卵母細胞の2群に分離した。前者の発達過程はほぼ同期していた (Figs. 29 b-f)。

22°C短日区 実験開始以降のGSI、卵母細胞径の変化および卵巢組織像に基づく成熟段階の推移を Fig. 30 に示した。実験を開始した11月7日には、全ての個体において卵母細胞が主に周辺仁期で構成され、これに卵黄胞期が混在する未熟期の段階にあり、GSIの平均値は 0.3 ± 0.3 (標準偏差) と低く、平均卵母細胞径は $108 \pm 22 \mu\text{m}$ (標準偏差) であった。実験開始38日後の12月15日におけるGSI平均値は 0.6 ± 0.4 、平均卵母細胞径は $113 \pm 26 \mu\text{m}$ であり、開始時から大きな変化はなく、卵巢の成熟段階も未熟期にあった。12月15日から17日にかけて水温を $1^\circ\text{C}/\text{日}$ の割合で 20°C にまで低下させ

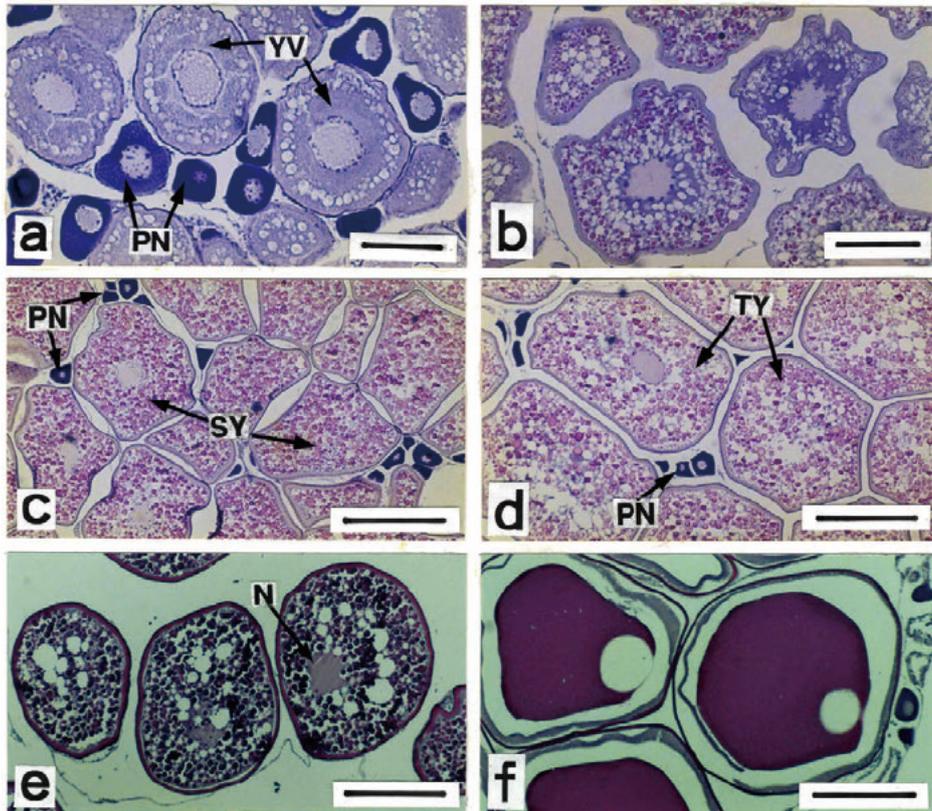


Fig. 29. Ovaries of Japanese sand lance (hematoxylin and eosin stain). Bars represent $100 \mu\text{m}$ for a and b, and $300 \mu\text{m}$ for c, d, e, and f. a: immature stage (stage I). PN, oocyte at the peri-nucleolus stage. YV, oocyte at the yolk vesicle stage, b: primary yolk stage (stage II), c: secondary yolk stage (stage III). PN, oocyte at the peri-nucleolus stage. SY, oocyte at the secondary yolk stage, d: tertiary yolk stage (stage IV). PN, oocyte at the peri-nucleolus stage. TY, oocyte at the tertiary yolk stage, e: migratory nucleus stage (stage V). N, nucleus, f: mature stage (stage V).

たところ、12月25日には全ての個体の卵巣が第1次卵黄球期（卵黄形成開始期）に達し、GSIの平均値は 3.0 ± 1.0 に、平均卵母細胞径は $248 \pm 67 \mu\text{m}$ に増加した。**18℃短日区** 実験開始以降のGSI、卵母細胞径の変化および卵巣組織像に基づく成熟段階の推移をFig. 31に示した。実験を開始した11月7日には、全個体の卵巣は未熟期にあり、GSIの平均値は 0.3 ± 0.3 、平均卵母細胞径は $108 \pm 22 \mu\text{m}$ であった。11月17日には90%の個体が第1次卵黄球期に移行し、平均GSIは 2.3 ± 1.0 、平均卵母細胞径は $254 \pm 39 \mu\text{m}$ に増加した。その後、卵黄形成は緩やかに進行し、12月7日には平均GSIが 9.2 ± 3.6 、平均卵母細胞径が $412 \pm 76 \mu\text{m}$ となり、全個体が第2次卵黄球期に、12月25日には平均GSIが 19.2 ± 3.2 、平均卵母細胞径が $552 \pm 40 \mu\text{m}$ となり、約60%の個体が第3次卵黄球期（卵黄形成終了期）に達した。第1次卵黄球期（11月17日）から第3次卵黄球期（12月25日）までに要した時間は38日間であった。

第3次卵黄球期に達した日から49日後の2月12日の観察では、29%の個体が成熟期に達したが、約70%の個体については第3次卵黄球期にあり、成熟の顕著な進行はみられなかった。成熟期の個体を除くGSIの平均

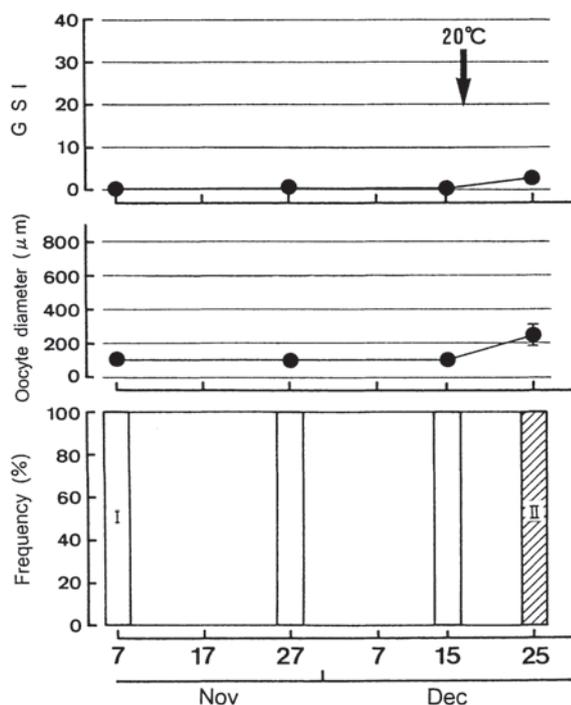


Fig. 30. Changes in GSI (top), oocyte diameter (middle), and frequency distributions of ovary maturity stage of female Japanese sand lance reared at 22°C with short (natural) photoperiod. The water temperature was dropped at a rate of 1°C per day from December 15 to 17, and was kept constant at 20°C thereafter (arrow). Solid circles and bars in the top and middle panels represent mean and standard deviation, respectively. Ovarian maturity stages (I - II) in the bottom panel are shown in Fig.29.

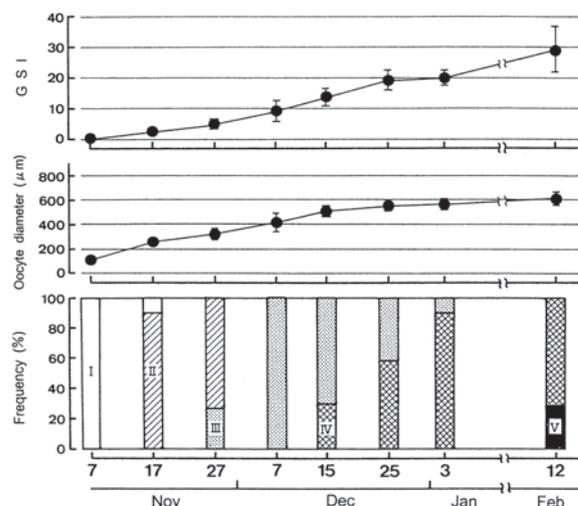


Fig. 31. Changes in GSI (top), oocyte diameter (middle), and frequency distributions of ovary maturity stage of female Japanese sand lance reared at 18°C with short (natural) photoperiod. Solid circles and bars in the top and middle panels represent mean and standard deviation, respectively. Ovarian maturity stages (I - V) in the bottom panel are shown in Fig.29.

値は 27.4 ± 4.1 、平均卵母細胞径は $601 \pm 33 \mu\text{m}$ といずれも1月3日の時点からわずかに増加するにとどまった。この間、退行卵は1個体で観察されたのみであった。本実験区では2月12日の実験終了時においても夏眠を終了して遊泳し始める個体はなかった。

14℃短日区 実験開始以降のGSI、卵母細胞径の変化および卵巣組織像に基づく成熟段階の推移をFig. 32に示した。実験を開始した11月7日には、全個体の卵巣は未熟期にあり、GSIの平均値は 0.3 ± 0.3 、平均卵母細胞径は $108 \pm 22 \mu\text{m}$ であった。11月17日には約70%の個体が第1次卵黄球期に移行し、平均GSIは 1.7 ± 1.0 、平均卵母細胞径は $215 \pm 64 \mu\text{m}$ に増加した。その後の卵黄形成は18℃短日区に比べて急速に進行し、11月27日には平均GSIが 9.9 ± 3.2 、平均卵母細胞径が $407 \pm 70 \mu\text{m}$ となり、90%の個体が第2次卵黄球期に、12月7日には平均GSIが 16.9 ± 4.8 、平均卵母細胞径が $529 \pm 67 \mu\text{m}$ となり、60%の個体が第3次卵黄球期に達した。第1次卵黄球期(11月17日)から第3次卵黄球期(12月7日)までに要した時間は20日間であり、18℃短日区 (Fig. 31) に比べて18日間短かった。しかし、その後のGSIや卵母細胞径の増加は停滞し、成熟期の個体の出現率も12月25日から1月8日までの14日間に約20%増加するにとどまった。50%以上の個体が成熟期に達したのは1月17日であり、第3次卵黄球期に達した日から41日間を要した。この間、退行卵は1個体で観察されたのみであった。本実験区における夏眠終了個体

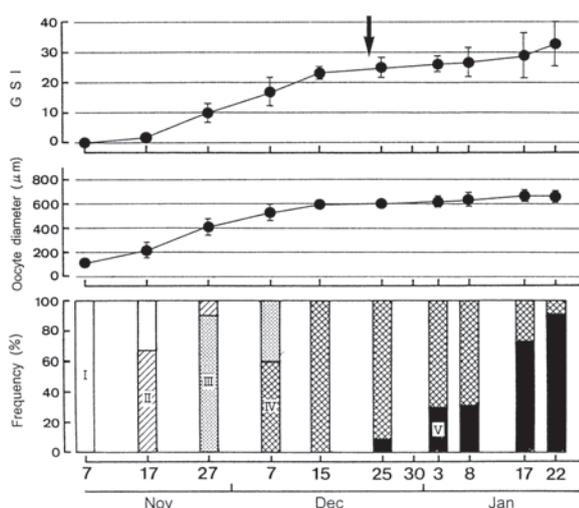


Fig. 32. Changes in GSI (top), oocyte diameter (middle), and frequency distributions of ovary maturity stage of female Japanese sand lance reared at 14°C with short (natural) photoperiod. Solid circles and bars in the top and middle panels represent mean and standard deviation, respectively. Ovarian maturity stages (I - V) in the bottom panel are shown in Fig.29. Arrow indicate the finish of estivation.

の出現は12月23日頃から本格化した。夏眠終了時における各個体の成熟段階は第3次卵黄球期～成熟期にあった。

11°C短日区 実験開始以降のGSI、卵母細胞径の変化および卵巣組織像に基づく成熟段階の推移をFig. 33に示した。実験を開始した11月7日には、全個体の卵巣は未熟期にあり、GSIの平均値は 0.3 ± 0.3 、平均卵母細胞径は $108 \pm 22 \mu m$ であった。11月17日には70%の個体が第1次卵黄球期に移行した。12月7日には平均GSIが 10.8 ± 3.8 、平均卵母細胞径が $446 \pm 82 \mu m$ となり、82%の個体が第2次卵黄球期に、12月15日には平均GSIが 17.5 ± 3.0 、平均卵母細胞径が $567 \pm 54 \mu m$ となり、50%が第3次卵黄球期に達し、14°C短日区 (Fig. 32) に比べて卵黄形成はやや緩やかに進行した。第1次卵黄球期 (11月17日) から第3次卵黄球期 (12月15日) までに要した時間は28日間であった。しかし、第3次卵黄球期から成熟期へは速やかに進行し、12月30日には75%の個体が成熟期に達した。この間、GSIや卵母細胞径は顕著に増加し、12月30日には平均GSIが 26.0 ± 6.6 、平均卵母細胞径が $633 \pm 52 \mu m$ にまで達し、14°C短日区 (Fig. 32) で観察されたGSIや卵母細胞径の増加の停滞は認められなかった。本実験区では退行卵を有する個体は皆無であった。夏眠終了個体の出現は実験開始19日後の11月26日から本格化した。夏眠終了時における各個体の成熟段階は第1次卵黄球期～第2次卵黄球期にあった。

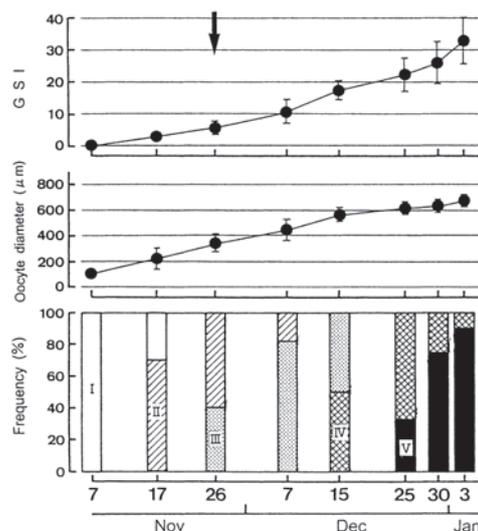


Fig. 33. Changes in GSI (top), oocyte diameter (middle), and frequency distributions of ovary maturity stage of female Japanese sand lance reared at 11 °C with short (natural) photoperiod. Solid circles and bars in the top and middle panels represent mean and standard deviation, respectively. Ovarian maturity stages (I - V) in the bottom panel are shown in Fig.29. Arrow indicate the finish of estivation.

11°C長日区 実験開始以降のGSI、卵母細胞径の変化および卵巣組織像に基づく成熟段階の推移をFig. 34に示した。実験を開始した11月7日には、全個体の卵巣は未熟期にあり、GSIの平均値は 0.3 ± 0.3 、平均卵母細胞径は $108 \pm 22 \mu m$ であった。その後の卵黄形成過程は11°C短日区 (Fig. 33) にほぼ類似していた。11月27日には平均GSIが 5.3 ± 1.7 、平均卵母細胞径が $309 \pm 58 \mu m$ となり、70%の個体が第1次卵黄球期に、12月15日には平均GSIが 14.4 ± 3.5 、平均卵母細胞径が $507 \pm 55 \mu m$ となり、70%の個体が第2次卵黄球期に達した。夏眠終了個体の出現は11°C短日区とほぼ同期の11月28日から本格化した。夏眠終了時における各個体の成熟段階は第1次卵黄球期～第2次卵黄球期にあった。

2) 各成熟段階とGSIの対比

Fig. 35に全実験区の観察個体から求めた卵巣組織像による成熟段階とGSIの関係を示した。GSIが1.3以上の個体で卵黄形成が観察された。卵黄形成開始以降はGSIも顕著に増大し、第2次卵黄球期には5.5～18.9、第3次卵黄球期には15.0～33.7の値を示した。胚胞移動期～前成熟期の個体では19.3～31.1の範囲にあり、第3次卵黄球期から顕著なGSIの変化は認められなかったが、吸水を完了した卵母細胞 (透明卵) を有する成熟期の個体では急増し、23.7～49.7の値を示した。

2. 雄の性成熟過程

各実験区における雄のGSIの変化をFig. 36に示した。

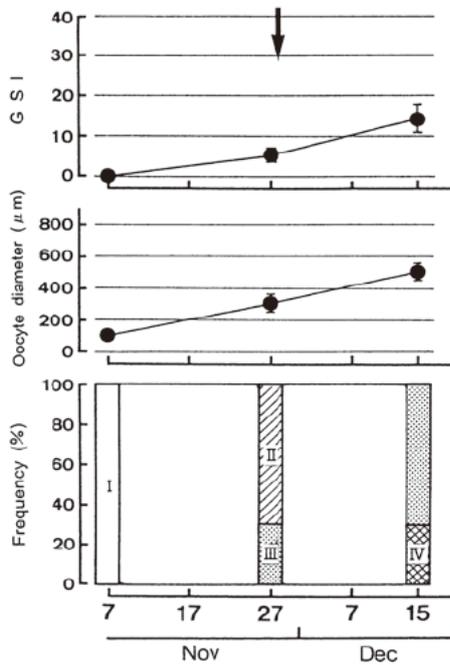


Fig. 34. Changes in GSI (top), oocyte diameter (middle), and frequency distributions of ovary maturity stage of female Japanese sand lance reared at 11°C with long (15L) photoperiod. Solid circles and bars in the top and middle panels represent mean and standard deviation, respectively. Ovarian maturity stages (I - IV) in the bottom panel are shown in Fig.29. Arrow indicate the finish of estivation.

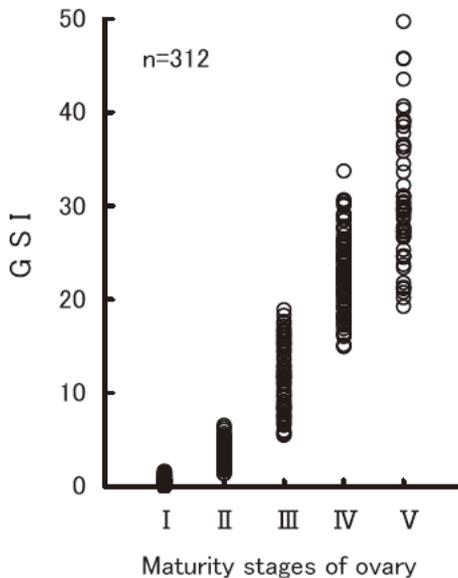


Fig. 35. Range of GSI at each maturity stage of female Japanese sand lance.

22°C 短日区では実験開始時から 12 月 15 日まで GSI の増加は認められなかった。12 月 15 日から 17 日にかけて水温を 20°C にまで低下させたところ、12 月 25 日には GSI 平均値が 7.8 ± 4.4 に急増した。一方、18°C 短日区、14°C 短日区、11°C 短日区の GSI は実験開始直後から急増し、その後も 3 区で類似した推移を示した。い

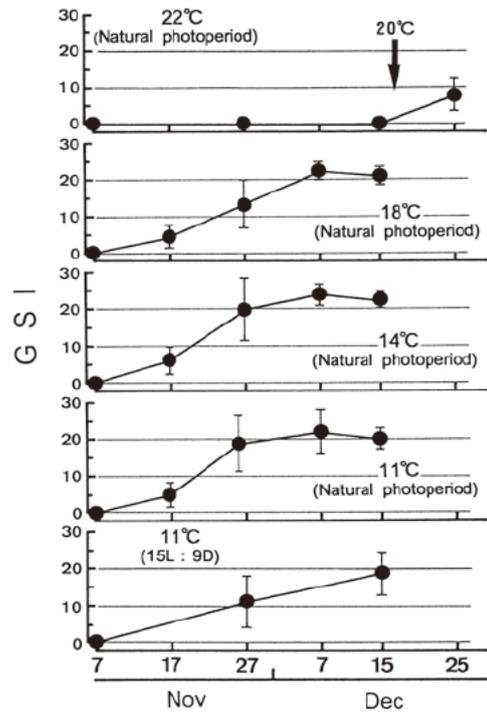


Fig. 36. Changes in GSI of male Japanese sand lance under various temperature and photoperiod regimes. At 22 °C with natural photoperiod, the water temperature was dropped at a rate of 1 °C per day from December 15 to 17, and was kept constant at 20°C thereafter.

れの実験区でも 12 月 7 日から腹部を軽く圧すると精液を放出する個体が出現し始め、12 月 15 日にはその割合が 80% 以上に達した。11°C 長日区でも GSI は顕著に増加し、12 月 15 日には放精可能個体の割合が 75% を占めた。12 月 15 日の 22°C 区を除く 4 区について、Kruskal-Wallis の方法により GSI 平均値の差を検定したところ、有意差は認められなかった。雌において成熟期への移行が 12 月 30 日ともっとも早かった 11°C 短日区 (Fig. 33) に比べ、雄ではそれより 2 週間程度早く放精可能に達した。夏眠終了個体の出現は、各実験区とも雌とはほぼ同時に観察された。

考 察

アラスカ湾の *A. hexapterus* は、6 ~ 7 月の水温上昇期に成熟を開始し、水温が年間で最高となる 8 月に急激に成熟する (Robards *et al.*, 1999 a)。これとは対照的に、本種は水温下降期の 11 月頃から成熟を開始し、水温低下に強く依存する性成熟過程を示した。

卵巣組織像に基づけば、イカナゴ卵巣内の卵母細胞径組成は明瞭な 2 峰型を示した (Figs. 29 b-f)。クロガレイ *Pleuronectes obscurus* (山本, 1954)、ニジマス *Oncorhynchus mykiss* (山本ほか, 1965)、スケト

ウダラ *Theragra chalcogramma* (尹, 1981), マコガレイ *P. yokohamae* (尾城・日比谷, 1981), ウナギガジ *Lumpenus sagitta* (筒井ほか, 1995) などの卵母細胞径組成も2峰型であり, これらの魚種と同様, 本種は部分同時発生型に属すると考えられる。吸水した透明卵を有する成熟期の個体では, 透明卵群以外には卵黄を蓄積した卵母細胞群が観察されなかった (Fig. 29 g)。したがって, 本種は部分同時発生型の中でも, クロガレイ (山本, 1954), ニジマス (山本ほか, 1965), ウナギガジ (筒井ほか, 1995) などのように1産卵期に1回のみ産卵する産卵様式をもつと判断された。

性成熟と光周期の関係について調べた11℃区では, 短日区, 長日区のいずれにおいても実験開始後短期間のうちに卵黄形成が認められた (Figs. 33, 34)。このことから卵黄形成の開始は光周期の影響を受けないと考えられた。

一方, 水温についてみると, 18℃以下の実験区ではいずれも実験開始10日後には大半の個体が卵黄形成を開始していたが, 22℃区では実験開始38日後においても卵黄形成を開始した個体は観察されなかった。その後, 22℃区において水温を20℃にまで低下させたところ, その10日後に全ての個体で卵黄形成の開始が確認された (Fig. 30)。実験開始直前の10日間の平均水温は $20.9 \pm 0.6^\circ\text{C}$ にまで低下していたが, 実験開始時の個体では卵黄の形成は確認されなかった。したがって, 本種の卵黄形成は20℃前後への水温低下とともに開始されると考えられる。夏眠期のイカナゴは海底表面を曳く空釣り漕ぎ漁具 (Fig. 25) によって容易に採集される (反田・岡本, 1992) ことから, 海底下数 cm の比較的浅い所に潜砂していると考えられる。また, 夏眠場所の底質は粒径0.5~2mmの粗砂主体の組成であり (中村ほか, 1997), 比較的間隙も大きいことから, 海底直上の水温と砂中におけるイカナゴ分布層の温度に大きな差はないと思われる。伊勢湾のイカナゴの主夏眠場である出山海域での底層水温の観測結果によれば, 20℃を下回る時期は早い年で11月前半, 遅い年では11月後半にみられており, 天然海域での卵黄形成の開始時期は, おおむねこの間にあると推定される。

その後の卵黄形成の進行は, 飼育水温によってそれぞれ異なる過程をたどった。卵黄形成の開始から終了までに要した時間は, 14℃区でもっとも短く約20日間であった (Fig. 32)。これに比べて11℃区では約30日間 (Fig. 33), 18℃区では約40日間 (Fig. 31) と明らかに長い時間を要した。卵黄形成に適した水温帯は14℃付近に

存在し, それ以上およびそれ以下の水温では卵黄形成が抑制されると考えられる。天然海域の夏眠場における底層水温が, 卵黄形成期となる11~12月に14℃を下回った例は過去にない (愛知水試, 1981~2001) ので, 伊勢湾におけるイカナゴの卵黄形成は, 11~12月の水温が低い年ほど急速に進行することになる。

卵黄形成期同様, 成熟期への移行過程も飼育水温によってそれぞれ異なっていた。11℃区では卵黄形成の完了後2週間以内に大半の個体が成熟期に達したが (Fig. 33), 14℃以上の実験区ではより長い時間を要し, 特に18℃区では卵黄形成終了から50日後の実験終了時においても成熟期に達した個体が少数観察されたにとどまった (Fig. 31)。これらの結果から, 最終成熟段階への移行には11℃付近への水温低下が不可欠であると判断される。伊勢湾におけるイカナゴの夏眠場は伊勢湾口部外域に位置し (Fig. 24), 外洋水の影響を受けるため産卵盛期と推定される12月下旬~1月上旬 (第2章第1節 (山田, 1998; 山田ほか, 2000 b)) に底層水温が11℃付近にまで低下することは少ない (愛知水試, 1981~2001)。西村ほか (1993 b) は夏眠を終了したイカナゴが湾口部に移動して産卵することを指摘している。冬季の湾口部には顕著な熱塩フロントが形成される (関根ほか, 1992)。1998年1月17日に, 湾口部のフロント域で5 m層の水温連続観測を行った Nagano *et al.* (2001) は, フロントを跨いでその沖合側の15.0℃から湾内側の12.5℃へと水温が急激に低下することを確認している。産卵期にみられる夏眠場から湾口部への移動は, 第3次卵黄球期から成熟期への移行に必要な水温低下を求めた行動と理解することができる。

一方, 精子形成の開始も卵黄形成の開始と同様, 水温に強く支配されていた。11℃の短日区, 長日区の両区において, 実験開始直後からGSIは顕著に増加し (Fig. 36), 精子形成の開始は光周期の影響を受けないことが明らかとなった。18℃以下の実験区で実験開始直後からGSIの増加が認められたが, 22℃区では開始38日後までほとんど変化がみられなかった。その後22℃区において水温を20℃にまで低下させたところ, 雌の場合と同様, 短期間にGSIが増加したことから (Fig. 36), 精子形成も20℃付近への水温低下が引き金となって開始されると考えられる。しかし, 精子形成開始後のGSIの変化は雌の場合とは異なり, 水温区間での顕著な差が認められなかった (Fig. 36)。同様の現象はマハゼ (鈴木ほか, 1989) においても観察されている。イカナゴの精子形成の開始は水温に影響されるが, 精子形成過程の

進行は水温に依存しないと考えられた。今回の実験結果から判断すると、同じ水温条件下において最終成熟期に達するのは雄の方が2週間以上早いと推定される。

本研究における夏眠終了期は11℃の短日区、長日区の両区で11月末のほぼ同時期にみられたことから、光周期は夏眠の終了に影響しないと推定された。柳橋ほか(1997)は、イカナゴの夏眠終了は生殖腺が完熟状態に達することを契機に生じると指摘している。本研究では14℃以下の実験区で夏眠の終了は観察されたが、18℃区のイカナゴは実験終了時においても夏眠中であった。夏眠終了時における雌の成熟段階は14℃区で卵黄形成完了期に、11℃区では第1次卵黄球期～第2次卵黄球期にあり、水温区ごとに著しく異なった。また、18℃区では実験終了時に卵黄形成完了期に達していたが、夏眠を終了して遊泳する個体は認められなかった。これらの結果から、成熟状態によって夏眠終了が誘発されるものでないことは明らかである。14℃区の水温は気温低下の影響を受けて12月14日からしばらくの間13℃台に低下した。夏眠の終了は、13℃台への水温低下の10日後となる12月23日から本格化した。一方、11℃区では11月26日から夏眠終了が本格化した。これは実験開始19日後、13℃台への水温低下の12日後に当たる。これらの結果から、伊勢湾におけるイカナゴの夏眠終了は水温に強く依存し、14℃以下への水温低下を引き金に、その状態が10日程度持続することで誘発されると推察される。本研究によれば、本種の卵黄形成速度は14℃区で最も速く、夏眠終了時に卵黄形成終了期に達していた。夏眠場においても、夏眠が終了する12月までに水温が約14℃へと低下することから、夏眠終了期の成熟段階が卵黄形成終了期に一致していると考えられる。伊勢湾のイカナゴは夏眠終了後、低水温を求めて湾口部へと移動し、ごく短期間に最終成熟期へ移行し、産卵している可能性が高い。

本研究では11℃長日区の雌について最終成熟期まで観察することができなかつたので、雌の最終成熟期への移行に光周期が影響する可能性を否定できない。しかし、天然海域における成熟期(秋冬季)の光周期は毎年一定であり、本種の性成熟過程に年変動を生じさせる要因とはなり得ない。伊勢湾におけるイカナゴの性成熟に最も強い影響を与えるのは水温であることは間違いない。今回の飼育実験では、夏眠を開始した個体が再び遊泳して夏眠場を移動することはなかった。したがって、本種の性成熟過程は、各個体が選択した夏眠場における底層の水温環境に依存すると考えられる。

第5節 伊勢湾におけるイカナゴの生活史

本章前節までで明らかとなった生態的特性および既往の知見から、伊勢湾におけるイカナゴの生活史は以下のようにまとめられる (Fig. 37)。

1. 産卵

イカナゴは海底の砂～細石に沈性粘着卵を産み付ける。伊勢湾におけるイカナゴ受精卵の卵径は約0.90 mmである。産卵場は湾口部周辺に位置し(西村ほか, 1993 b)、産卵期は12月下旬～1月下旬、産卵盛期は12月下旬～1月上旬にある(第2章)。日本周辺における本種の産卵期は三陸沿岸域で12月中旬～1月下旬(Yamashita and Aoyama, 1985)、瀬戸内海東部海域で12月中旬～1月上旬(産卵盛期, 浜田, 1966 a)にあり、海域間で類似している。

2. ふ化

伊勢湾のイカナゴにおける受精からふ化ピークまでの日数は8～14日間、平均で11日間である。ふ化は特定の1日に集中し、また、ふ化継続期間も10～12℃で13～6日間と短く、イカナゴ類の中では短期集中型のふ化過程を示す。ふ化は日没を契機に一斉に始まり、その後4時間以内でその日のふ化はほぼ終了する。伊勢湾では天然海域のふ化時の水温によってふ化率が大きく左右されることは少ない(第3章第1節)。

3. 仔稚魚～未成魚

伊勢湾におけるイカナゴのふ化時の標準体長(生時)は約4.5 mmであり、この時点ですでに摂餌する能力をもつ(山田, 1998)。湾口部でふ化した仔魚は、湾内に形成される恒流(宇野木ほか, 1975)によって徐々に湾奥部へと輸送される(向井, 1986)。仔魚は昼間は中～底層域に分布し(石田, 1984)、主にかいあし類のノープリウス幼生を摂餌して成長する(山田, 1986)。初期発育期における伊勢湾の中～底層の平均水温は約10℃である。10.1℃下でシオミズツボムシおよびアルテミアノープリウスを給餌した飼育実験によれば、本種のふ化後約1ヶ月間における成長速度は0.23 mm/日であった(山田, 1998)。体長約21 mmで各鱗の鱗条が定数に達し、稚魚に移行する(津本・山田, 1997)。変態期における形態変化は比較的小さく(沖山, 1979)、また、大きな生態的变化も認められず、直達発生的である。

初期発育期に当たる冬季の伊勢湾では、イカナゴが著

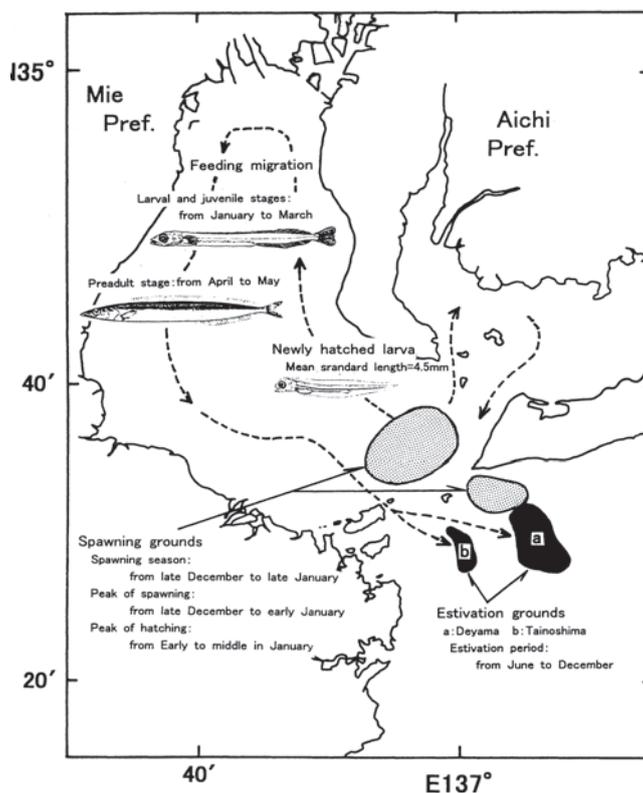


Fig. 37. Schematic drawing of the life history of Japanese sand lance in Ise Bay.

しく卓越する単純な仔稚魚組成を示し、餌をめぐる種間での競合より種内での競合の方が著しく大きい（第2章）。3月上旬頃には体長30～40mmに成長し、漁獲加入する。その後、湾中央部～湾奥部を中心に回遊し、*Acartia*属や *Paracalanus*属などのかいあし類を活発に摂餌して成長を続ける（関口, 1977b）。水温上昇が顕著となる5月後半頃から徐々に湾口部へと移動し、6～7月には湾外に形成される夏眠場で夏眠生活に入る（第3章第2節）。この時点の体長は7～10cmに達する。

4. 夏眠

伊勢湾におけるイカナゴの夏眠期間は水温が21℃前後に達する6～7月から14℃を下回る12月頃までの約半年間に及ぶ。この間、全く摂餌しないにも拘わらず、へい死する個体はほとんどない（第3章第2,3節）。また、夏眠期の後半の11月頃には砂中において急激に成熟し、夏眠終了後に産卵する（第3章第4節）。夏眠場に対するイカナゴの底質選択性は強い。伊勢湾におけるイカナゴの夏眠場は粒径0.5～2mmの粗砂主体の海底に限られ、湾口部外域の通称出山海域（伊良湖岬南南東約12km, 出山夏眠場）および鯛ノ島海域（神島南7km, 鯛ノ島夏眠場）に集中して形成される（西村ほか, 1993a; 中村ほか, 1997）。

5. 成熟

イカナゴは部分同時発生型の卵巣の成熟様式を示し、同期して発達した卵母細胞を1産卵期に1回で産卵する。本種の成熟過程は水温に強く依存する。海底直上の水温が20℃付近へ低下することが引き金となって卵黄形成が開始される。伊勢湾のイカナゴの場合、その時期は11月にある。その後の卵黄形成は伊勢湾口における11～12月の水温の範囲（14℃以上）では水温が低い年ほど急速に進行し、最終成熟段階への移行には11℃付近への水温低下が必要である（第3章第4節）。夏眠終了後のイカナゴは、熱塩フロントが形成される湾口部（関根ほか, 1992）へと移動し、11℃前後の低水温を経験して最終成熟段階へ移行した後、短期間で産卵する。精子形成の開始も卵黄形成開始時と同様、20℃付近への水温低下が引き金となる。ただし、精子形成過程の進行は水温の影響を受けない。同じ水温条件下であれば、最終成熟段階に達するのは雄の方が2週間以上早い（第3章第4節）。産卵後の親魚は湾奥部へ回遊することは少なく（富山, 1995）、湾口部周辺で摂餌した後、0歳魚よりやや早期（5～6月）に夏眠生活へ移行する。産卵期における3歳以上の個体の出現は少なく、伊勢湾におけるイカナゴの平均的な寿命は2+歳までと考えられる。

第4章 伊勢湾におけるイカナゴの再生産関係

伊勢湾におけるイカナゴの再生産関係に関する解析は糸川 (1981) によって初めて試みられ、Ricker 型再生産式の適合度の高いことが指摘された。船越ほか(1997) はデータの収集年の範囲を拡大して再生産関係の再検討を行い、糸川 (1981) と同様に Ricker 型再生産式の当てはまりが良いことを明らかにした。しかし、船越ほか (1997) では、1981 年から 1996 年までの再生産関連データを用いながら、Ricker 型再生産曲線を求める際には数年のデータが除外されており、その処理の妥当性に疑問が残る。そこで、こうしたデータ処理の作為性を排除するとともに、近年のデータも加味して伊勢湾のイカナゴにおける再生産関係の再評価を試みた。

材料と方法

1. 新規加入資源尾数

伊勢湾のイカナゴは伊勢湾およびその周辺海域で生活史を完結し、他海域との交流の少ない独立した資源である (第3章第5節)。また、産卵盛期は12月下旬～1月上旬の約半月と短く、前期仔魚の出現期間も1月上旬～2月上旬 (第2章 (山田ほか, 2000 b)) と三陸沿岸産の本種 (1月中旬～4月上旬 (北川・山下, 1986)) などと比べてかなり短い特徴をもつ。このため、シラスとしての漁獲への新規加入 (標準体長 30～40 mm) は一時期に集中する。一方、伊勢湾ではシラス期のイカナゴに対する漁獲圧がきわめて高く、加入資源の大半がバッチ・船曳網漁解禁後の短期間に漁獲される (船越, 1991, 1998 a)。こうした本種の資源特性に基づき、加入資源尾数 (以下加入尾数と略す) の推定には従来から DeLury の第1モデルが用いられてきた (糸川, 1976 b; 船越ほか, 1997)。

例年、漁期当初においては CPUE (単位出漁統計数当たり漁獲尾数) が比較的大きな幅で変動する。これまでの解析では、例外的なデータを除外して加入尾数の推定を行うことが多かったが、このような推定手法では除外するデータによって加入尾数の評価が大きく異なることになる。また、従来の DeLury の第1モデルによるパラメータの推定には多くの場合、最小二乗法が用いられており、このことは、CPUE の誤差分布を表す統計モデルとして、漁獲水準の大きさに係わらず一定の分散をもつ正規分布モデルを仮定してきたことになる。しかしながら、用い

る統計モデルによって、パラメータ推定値やその信頼区間は大きく変化することが考えられる。

そこで本研究では、データ除外の作為性を排除し、データのばらつきに即した妥当性の高い統計モデルの選択を可能とするため、一様分布から集中分布まで生物の分布様式を広く表現できる Taylor's power law による DeLury 法の一般化モデル (Phiri *et al.*, 1999) を用いて加入尾数の推定を行った。

Taylor's power law (Taylor 1961) によると、漁獲尾数 C の分散 σ^2 は αC^β (α, β は定数) と表され、適当な変数 γ ($=1-\beta/2$) を選んで漁獲尾数データに関する変数変換 $f(C_t) = C_t^\gamma$ を行えば、正規分布型の尤度が記述できる。 β は分布の集中度を表す係数で、 $\beta \rightarrow 0$ のとき一様分布に近く、 $\beta = 1$ のときランダム分布で、 $\beta \rightarrow \infty$ となるに従って集中度が高くなる。

変数変換後の C^γ の期待値 $E(C^\gamma)$ と分散 $V(C^\gamma)$ はデルタ法で近似計算でき、

$$V(C^\gamma) = V(C) \left(\frac{df}{dC} \right)^2 = \alpha \left(1 - \frac{\beta}{2} \right)^2 \quad (1)$$

$$E(C^\gamma) = f(E(C)) + \frac{V(C) d^2 f}{2 dC^2} \\ = (N_t p_t)^{1-\beta/2} - \frac{\alpha \beta}{4} \left(1 - \frac{\beta}{2} \right) (N_t p_t)^{-1+\beta/2} \quad (2)$$

となる。ここで、 N_t は t における資源尾数であり、 N_0 を初期資源尾数 (加入尾数) として

$$N_t = N_0 - \sum_{i=0}^{t-1} C_i \quad (3)$$

によって計算される。また、 p_t は N_t が t において漁獲される確率で、漁獲努力量を X_t 、漁具能率を q として $p_t = 1 - \exp(-qX_t)$ (4) で表される。

ここで、 g を正規変数 C^γ に関する確率密度関数 (正規分布) とすると、 C に関する確率密度は

$$\frac{df}{dC} g(f(C)) = p C^{\gamma-1} g(C^\gamma) = (1-\beta/2) C^{-\beta/2} g(C^{1-\beta/2}) \quad (5)$$

となり、全体の尤度関数 L は

$$L = \prod_{i=0}^n (1-\beta/2) C^{-\beta/2} g(C^{1-\beta/2}) \\ = \prod_{i=0}^n \frac{C_i^{-\beta/2}}{\sqrt{2\pi\alpha}} \exp \left[- \frac{\left\{ C_i^{1-\beta/2} - (N_i p_i)^{-\beta/2} + \frac{\alpha\beta}{4} (1-\beta/2) (N_i p_i)^{-1+\beta/2} \right\}^2}{2\alpha(1-\beta/2)^2} \right] \quad (6)$$

となる。

1979～2003年までの各漁期（おおむね3～5月）において、三重県水産研究所および愛知県水産試験場が伊勢湾のすべてのイカナゴ水揚げ市場を対象に収集した日別漁獲尾数、出漁統数データをモデルに当てはめ、各年の新規加入尾数を推定した。ここでは、最尤推定値をその年の加入尾数として取り扱った（以下、加入尾数の最尤推定値を加入尾数と略す）。なお、漁獲尾数は日々の漁獲重量データと漁獲物の平均体重から算出した。

2. 1歳親魚の資源尾数

3～5月の漁期中に生き残ったイカナゴ0歳魚は、その後短期間で夏眠生活に移行する。夏眠期における本種の減耗は少ない（第3章第2, 3節）。さらに、夏眠期後半の11月頃から砂中において成熟し、夏眠終了後は比較的短期間に産卵することから（第3章第4節）、漁期末における0歳魚の資源尾数を翌年産卵期における1歳の産卵親魚尾数と見なすことができる。ここで、漁期中（ $t-1$ 年）の自然死亡が漁獲死亡よりかなり小さいと仮定すると、 t 年における1歳親魚の資源尾数（ N^1_t ）は次式によって求められる。

$$N^1_t = R_{t-1} - C_{t-1} \quad (7)$$

ここで、

R_{t-1} : $t-1$ 年の加入尾数

C_{t-1} : $t-1$ 年の漁期中の総漁獲尾数

第5章第2節で述べるように、伊勢湾におけるイカナゴの産卵親魚は、例年その大半が1歳魚で占められていることから、本章では1歳親魚の資源尾数を親魚資源尾数として取り扱った（以下、1歳の親魚資源尾数を親魚尾数と略す）。

3. 再生産曲線の当てはめ

前項で求めた親魚尾数-加入尾数データを Ricker 型および Beverton-Holt 型再生産曲線に当てはめ、AIC によってモデルの妥当性を比較した。なお、ここでは加入尾数の誤差に対数正規分布（ $R=f(N) \times \varepsilon$ 、ここで ε は平均が1の対数正規分布に従う）を仮定した。

結果

1. 新規加入資源尾数

各年における加入尾数の推定値とその年変動を Table 7 および Fig. 38 に示した。また、日別漁獲尾数データを累積して求めた漁期中の総漁獲尾数を Table 7 に併記

Table 7. Annual changes in number of age 1 adults, recruits, catch, and exploitation rate of Japanese sand lance in Ise Bay from 1979 to 2003 .

Year	No of age 1 adults (10 ⁸)	Recruits (10 ⁸)*			Catch (C) (10 ⁸)	Exploitation rate (C/R×100) (%)
		Estimated (R)	95% confidence intervals			
			Lower limit	Upper limit		
1979		35.3	32.8	56.0	32.7	92.6
1980	2.6	56.7	55.1	62.0	54.3	95.8
1981	2.4	86.6	84.3	92.1	83.1	96.0
1982	3.5	13.6	13.4	16.9	13.1	96.3
1983	0.5	185.4	174.0	210.7	163.1	88.0
1984	22.3	400.5	391.5	423.7	384.7	96.1
1985	15.8	249.6	243.5	259.3	234.1	93.8
1986	15.5	455.8	442.3	481.3	428.5	94.0
1987	27.3	355.8	345.9	371.8	336.8	94.7
1988	19.0	171.4	169.0	177.5	168.3	98.2
1989	3.1	170.9	169.5	174.4	169.0	98.9
1990	1.9	62.7	60.5	68.4	59.4	94.7
1991	3.3	226.8	210.1	268.5	198.8	87.7
1992	28.0	1,028.3	894.9	1,296.7	669.6	65.1
1993	358.7	355.1	315.0	442.3	282.6	79.6
1994	72.5	396.5	331.8	720.0	301.3	76.0
1995	95.2	98.0	93.3	107.0	89.0	90.8
1996	9.0	335.6	329.7	345.0	320.3	95.4
1997	15.3	151.5	139.1	185.7	133.3	88.0
1998	18.2	50.5	46.2	80.3	45.8	90.7
1999	4.7	140.9	136.6	154.6	136.2	96.7
2000	4.7	33.6	30.0	41.0	29.9	89.0
2001	3.7	237.1	200.5	298.0	184.0	77.6
2002	53.1	434.0	358.0	605.0	298.9	68.9
2003	135.1	195.2	189.1	209.6	184.0	94.3

*Number of recruits was estimated by a generalized DeLury's model based on Taylor's power law (Phiri *et al.*, 1999)

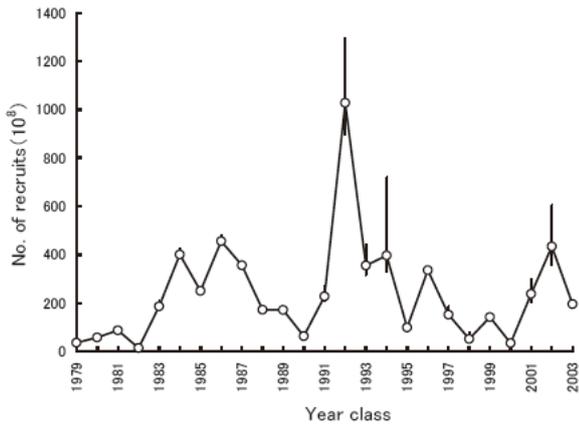


Fig. 38. Changes in number of recruits of Japanese sand lance in Ise Bay in 1979-2003 year-classes. Vertical bars indicate the 95% confidence intervals.

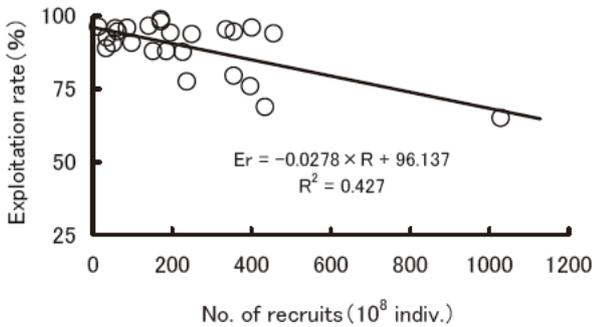


Fig. 39. Relationship between number of recruits (R) and exploitation rate (Er) of Japanese sand lance in Ise Bay.

した。加入尾数は最も少ない年で13.6億尾（1982年）、最も多い年で1,028.3億尾（1992年）と推定され、その変動幅は76倍（1.9桁）であった。加入尾数の推定誤差は、加入水準の高い1992年、1994年、2002年に大きかった。

各年の漁獲率（Exploitation rate = 総漁獲尾数 / 加入尾数 × 100, Table 7）は65.1%（1992年）～98.9%（1989）の範囲で推移し、25年中23年で75%を上回った。1979～2003年までの平均漁獲率は89.5%に達した。加入尾数と漁獲率の間には有意な負の相関関係（ $p < 0.01$ ）が認められた（Fig. 39）。

2. 親魚資源尾数

推定された各年の1歳親魚の資源尾数をTable 7に示した。1歳親魚の資源尾数は最も少ない年で0.5億尾（1983年）、最も多い年で358.7億尾（1993年）と推定され、その変動幅は717倍（2.9桁）となり、加入尾数のそれを大きく上回った。

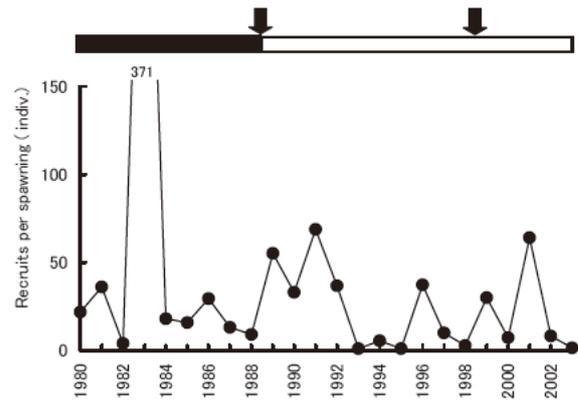


Fig. 40. Changes in recruits per spawning of Japanese sand lance in Ise Bay. Arrows indicate the year of climatic regime shifts (Yasunaka and Hanawa, 2002; Minobe, 2003). Solid and blank bars represent cold and warm period, respectively (Sakurai *et al.*, 2000).

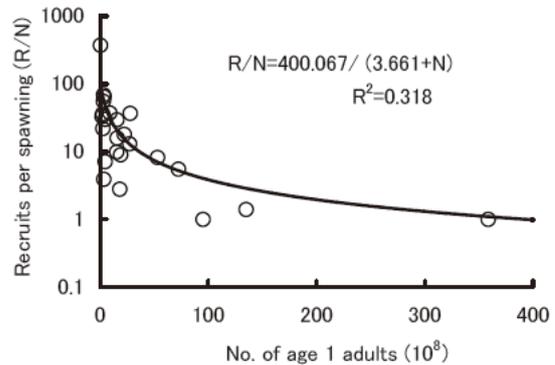


Fig. 41. Relationship between number of age 1 adults (N) and recruits per spawning (R/N) for Japanese sand lance in Ise Bay.

3. 単位親魚量当たり加入尾数（再生産成功率）

前項で求めた各年の加入尾数および親魚尾数（Table 7）から、単位親魚量当たり加入尾数（以下、再生産成功率と呼ぶ）を求め、その年変動をFig. 40に示した。図にはYasunaka and Hanawa (2002), 見延 (2003) に基づくレジームシフト発生年, Sakurai *et al.* (2000) に基づく寒冷、温暖レジーム期の推移を併せて記した。伊勢湾のイカナゴにおいては、気候のレジームシフトに連動した加入尾数の変動は認められなかった。一方で、1歳親魚尾数と再生産成功率の間には有意な負の相関関係（ $p < 0.01$ ）が認められた（Fig. 41）。

4. 再生産曲線の当てはめ

Table 7の親魚尾数-加入尾数データから、以下の再生産曲線が得られた。

（Ricker型再生産曲線）

$$R = 40.708 \times N \times \exp(-0.012 \cdot N) \quad (8) \text{ (Fig. 42)}$$

（Beverton-Holt型再生産曲線）

$$R = 400.067 \times N / (3.661 + N) \quad (9) \quad (\text{Fig. 43})$$

ここで、

R : 新規加入尾数 (億尾)

N : 1歳の親魚尾数 (億尾)

Beverton-Holt 型の方が AIC の値は小さく、伊勢湾におけるイカナゴの再生産関係としてより妥当性が高いと考えられた (Table 8)。

考 察

本研究において、親魚尾数は前年漁期当初の加入資源尾数から漁期中の漁獲尾数を差し引いて求めた。ここで

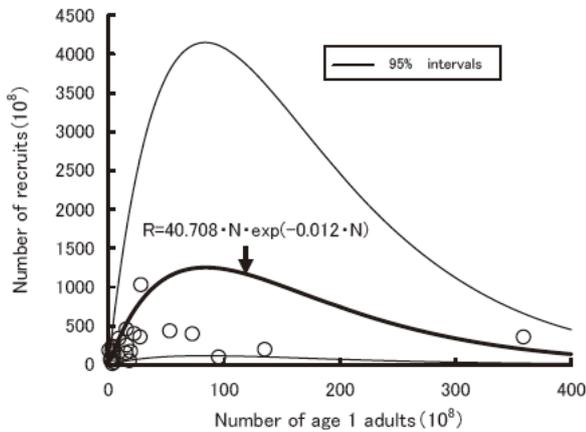


Fig. 42. Stock - recruitment relationship of the Japanese sand lance in Ise Bay by Ricker model.

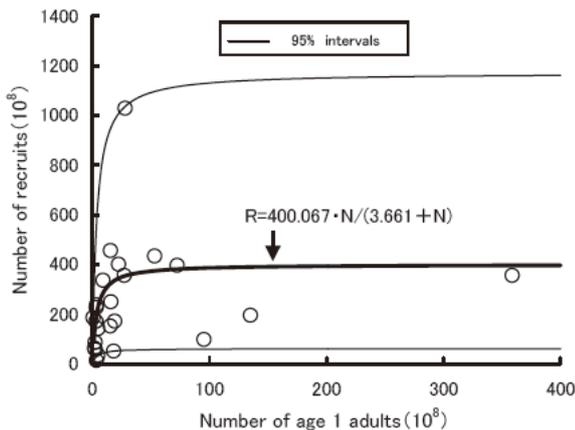


Fig. 43. Stock - recruitment relationship of the Japanese sand lance in Ise Bay by Beverton-Holt model.

Table 8. Values of AIC estimated by the two reproduction models for Japanese sand lance in Ise Bay

Reproduction model	Value of AIC
Ricker model	78.270
Beverton-Holt model	68.981

得られた漁獲率は船越ほか (1997) の指摘どおり毎年きわめて高い値を示し、1979～2003年の平均値は89.5%に達した (Table 7)。伊勢湾のイカナゴにおける産卵親魚尾数の決定には、加入尾数の水準に加え、漁獲率が大きく影響していることがわかった。加入尾数と漁獲率との間には有意な負の相関関係 ($p < 0.01$) が認められ、加入尾数の多い年に漁獲率は低く、加入尾数の少ない年に高くなる傾向を示した (Fig. 39)。加入尾数の変動幅 (76倍) に比べて親魚尾数の変動幅 (717倍) が大きくなる要因のひとつとして、このような漁獲が関与していると考えられた。一方、1984年と1994年、1993年と1996年のように、加入の水準が近似しながらも漁獲率が大きく異なる年が認められた (Table 7)。この原因として、市況に伴う漁獲努力量の変化、海況変動による魚群の分布様式の変化等が考えられる。

橋本 (1991) は仙台湾のイカナゴにおいて、卓越年級群が3年周期で発生することを指摘している。同様に、Kimura *et al.* (1992) は瀬戸内海東部海域のイカナゴが2年周期で資源変動することを指摘している。しかし、伊勢湾におけるイカナゴの加入尾数変動に明瞭な周期性は認められない (Fig. 38)。前述したように、伊勢湾の冬季の水温変動は気候変動とよく対応し、寒冷レジームには低く、温暖レジームには高い傾向となる (第2章)。富山 (2002) に従えば、冬型の気圧配置が強い寒冷年は、珪藻類からかいあし類への食物連鎖系が発達し、イカナゴ仔稚魚にとっては餌料環境が良好で生残に有利になると考えられる。しかし、Fig.40によれば寒冷レジームにイカナゴの再生産成功率が上昇する傾向は見出せなかった。伊勢湾のイカナゴの場合、加入の成否と気候のレジームシフトは直接連動していないと考えられる。その一方で、再生産成功率と1歳親魚尾数は負の相関関係を示した (Fig. 41)。再生産成功率は親魚尾数が多いと低下、逆に親魚尾数が少ないと上昇する傾向が顕著であり、加入の成否に親魚の密度が強く影響していることが示唆される。これを反映して、伊勢湾のイカナゴでは再生産関係が見出せる。イカナゴ類の加入量水準は仔稚魚期の輸送環境 (Berntsen *et al.*, 1994; Goodlad and Napier, 1997; Proctor *et al.*, 1998) や、魚類 (ニシン、サバ類、タラ類)、鳥類による被食 (Sherman *et al.*, 1981; Winters, 1983; Bailey, 1989) などの要因に支配されるとの見解が一般的であり、通常、産卵親魚尾数とその子の加入尾数との間に一定の数量的関係が見出せないことが多い (Goodlad and Napier, 1997; ICES, 2002; Arnott and Ruxton, 2002)。こうした中で、伊勢湾のイ

カナゴは親魚の密度に依存する特異な再生産過程を有していると言える。

伊勢湾におけるイカナゴの再生産関係には、従来から Ricker 型再生産曲線が適合すると考えられてきた（糸川, 1981; 船越ほか, 1997）。しかし、AIC に基づく今回の評価では、むしろ Beverton-Holt 型の方が妥当性の高いモデルであると判断された。得られた再生産曲線によれば、親魚尾数が 20 億尾で加入尾数は約 340 億尾に達し、その後は親魚尾数の増大とともに飽和水準（約 400 億尾）に漸近する傾向を示した（Fig. 43）。今回の試算に用いた 1980～2003 年の親魚尾数-加入尾数データ（Table 7）はあくまでも推定値であって誤差を含む。例えば、1992 年の加入尾数や 1993 年の親魚尾数の信頼区間幅は相当大きく（Table 7）、それらの値如何によっては、今回求められた再生産関係も多少変化する可能性がある。この点については、データに含まれる誤差の大きさも明示的に扱った解析を行うなど、今後の検討課題である。ただし、親魚尾数の増大とともに、再生産成功率が低下する再生産過程を有することはほぼ間違いないと判断される。

親魚尾数と再生産成功率が負相関する生態学的要因として、再生産と初期減耗に係わる以下の諸過程が考えられる。

1. 再生産に係わる要因

1) 卵質の低下

魚類では産卵期前の栄養状態によって、卵質の指標となる卵径や卵重量が変化することが知られている（Bagenal, 1969; Hislop *et al.*, 1978; 鶴田, 1992; 森本, 1994）。伊勢湾のイカナゴでは、親魚尾数が増加する（＝夏眠開始時の残存資源尾数が多い）と密度効果により栄養不良の親魚が増加する（石井, 1986）。それに伴って卵質も低下し、生まれた仔魚の生残能力が低下する結果、初期死亡率が上昇して再生産成功率が低下する可能性がある。

2) 産卵数の減少

親魚自身の栄養状態は、群成熟率や孕卵数などを通して総産卵数を規定することが知られている（Scott, 1962; Bagenal, 1969; Hislop *et al.*, 1978; 鶴田, 1987; 鶴田, 1992）。親魚尾数が増加する（＝夏眠開始時の残存資源尾数が多い）と密度効果により親魚の栄養状態が悪化し、1 個体当たりの産卵数、さらには総産卵数が減少する。その結果、再生産成功率が低下する可能性がある。

2. 初期減耗に係わる要因

1) 仔魚期の餌不足

第 2 章で述べたように、冬季の伊勢湾ではイカナゴが卓越する単純な仔稚魚組成を示し、摂餌をめぐる種間での競争より種内での競争の方が著しく大きい。親魚尾数の増加に伴ってふ化仔魚量が増加すると、種内での餌料をめぐる競争が激化し、その結果、仔魚の栄養状態が悪化して初期減耗率の上昇、再生産成功率の低下が起こる可能性がある。

2) 親魚による被食

イカナゴ仔魚が親魚に捕食される事実は、過去に伊勢湾（杉野, 1960）や瀬戸内海（岡本ほか, 1989）で確認されている。親魚尾数の増加によって、仔魚に対する親魚の捕食圧が増大し、被食減耗率が上昇する結果、再生産成功率が低下する可能性がある。

第 5 章では、これらの生態学的要因のうち再生産に係わる要因について、第 6 章では初期減耗に係わる要因について詳しく検討する。

第5章 親魚の再生産力による新規加入量決定の可能性

前章で考えられた新規加入量決定過程の基礎となる生態学的要因のうち、親魚の再生産力に係わる要因の妥当性を検証する。

なお、本章では、親魚が産み出す卵の質と量によって規定される子を産み出す能力を再生産力と定義する。

第1節 親魚の栄養状態が再生産力に及ぼす影響

再生産力を決定する要因として、親魚の栄養状態が重視され、これまでニジマス *Oncorhynchus mykiss* (Scott, 1962), ブラウンマス *Salmo trutta* (Bagenal, 1969), マダラ *Melanogrammus aeglefinus* (Hislop *et al.*, 1978), マイワシ *Sardinops melanostictus* (靄田, 1987), カタクチイワシ *Engraulis japonicus* (靄田, 1992) など多くの魚種で両者の関係が検討されてきた。これらの報告では、産卵期前の栄養状態が卵径、卵重量、群成熟度、産卵数などを左右することが明らかにされている。イカナゴは夏眠までに蓄積したエネルギーのみで夏眠期間を生き残り、成熟、産卵する(第3章)ことから、夏眠開始期の栄養状態は再生産力を制限する重要な要因になると推測される。そこで、本節では飼育実験によって、夏眠開始期の栄養状態が再生産力に及ぼす影響を検討した。

材料と方法

1. 夏眠開始期の栄養状態と成熟過程(飼育実験Ⅰ)

1) 1992年の飼育実験

1992年4月14日に伊勢湾内で操業するバッチ網漁船によって漁獲された平均標準体長 4.0 ± 0.4 cm (標準偏差) のイカナゴ0歳魚を三重県水産研究所に運搬し、配合飼料に馴致した後、4月28日から翌年1月まで飼育実験を行った。実験開始時の平均体長は 4.7 ± 0.4 cm, 平均体重は 0.33 ± 0.15 gであった。

市販のマダイ種苗生産前期用配合飼料(オリエンタル酵母社製)を午前(9~10時)および午後(15~16時)の2回給餌した。各回に残餌がみられるまで給餌した飽食区(A:1日1個体当たりの給餌量に換算して魚体重の4~6%), 1日1個体当たり飽食区の50%の飼料を2回に分けて給餌した50%区(B), 1日1個体当たり飽食区の25%の飼料を2回に分けて給餌した25%区(C)の3つの実験区を設定した。飽食区には2トンFRP水

槽を、50%および25%区には1トンポリカーボネート水槽を用い、実験開始時に飽食区には1,700個体、50%区と25%区には各500個体のイカナゴを収容した。いずれの実験区も、三重県水産研究所の地先から採取した濾過海水を1日当たり8~12回転の割合で注排水し、自然光下で飼育した。実験期間中の3区の水温は9月3日の26.8℃から1月6日の12.7℃の範囲で変動した。

5月19日に夏眠床(Fig. 23)を各水槽に2~4個設置した。実験期間中、各区から10~25個体のイカナゴを適宜採取し、体長と体重を測定して肥満度(CF = $BW/SL^3 \cdot 10^3$, SL:体長cm, BW:体重g)を算出した。また、11月以降は生殖腺重量(GW)を測定して生殖腺指数(GSI = $GW/BW \cdot 100$)を算出した。ここでは第3章第2節の飼育実験に準じて、夏眠開始期および夏眠終了期をほぼ100%の個体が潜砂および遊泳を開始した日と定義した。

2) 1993年の飼育実験

1993年4月13日に伊勢湾内で漁獲された平均体長 7.0 ± 0.6 cm のイカナゴ0歳魚を用いて、1992年と同様の飼育実験を行った。配合飼料に馴致した後、4月27日から翌年1月まで飼育実験に供した。実験開始時の平均体長は 7.1 ± 0.5 cm, 平均体重は 1.34 ± 0.37 gであった。

市販のマダイ種苗生産前期用配合飼料(オリエンタル酵母社製)を午前(9~10時)および午後(15~16時)の2回給餌した。各回に残餌がみられるまで給餌した飽食区(D:1日1個体当たりの給餌量に換算して魚体重の3~4%), 1日1個体当たり飽食区の10%の飼料を2回に分けて給餌した10%区(E)の2区を設定した。飼育水槽には2トンFRP水槽を用い、各水槽にイカナゴを1,600個体収容した。その他の飼育条件は1992年に準じた。実験期間中の2区の水温は9月11日の24.4℃から1月8日の12.8℃の範囲で変動した。

5月24日に各水槽へ4個ずつ夏眠床(Fig. 23)を設置した。飼育期間中、各区から30~50個体のイカナゴを適宜採取し、体長、体重、生殖腺重量を測定して肥満度およびGSIを算出した。本実験における夏眠開始期および夏眠終了期の定義は、1992年の飼育実験に準じた。

2. 夏眠開始期の栄養状態と卵質(飼育実験Ⅱ)

1994年4月29日に伊勢湾内で漁獲された平均体長6.6

± 0.3 cm のイカナゴ 0 歳魚を三重県水産研究所に運搬して、配合飼料に馴致した後、5 月 6 日から翌年 1 月まで飼育実験を行った。実験開始時の平均体長は 6.7 ± 0.5 cm、平均体重は 1.17 ± 0.27 g であった。

市販のマダイ種苗生産前期用配合飼料（オリエンタル酵母社製）を午前（9～10 時）および午後（15～16 時）の 2 回給餌した。各回に残餌がみられるまで給餌した飽食区（F：1 日 1 個体当たりの給餌量に換算して魚体重の約 4%）、1 日 1 個体当たり飽食区の 20% の飼料を 2 回に分けて給餌した 20% 区（G）の 2 区を設定した。飼育水槽には 2 トン FRP 水槽を用い、各水槽にイカナゴを 1,200 個体収容した。1992 年および 1993 年に比べ、夏季の取水口付近の水温が高かったため、7 月中旬～9 月中旬の間、濾過海水をおおむね 26°C 以下となるように冷却して飼育水槽に注水した。その他の飼育条件は飼育実験 I に準じた。実験期間中の 2 区の水温は 7 月 14 日の 26.5°C から 1 月 11 日の 11.1°C の範囲で変動した。

6 月 13 日に各水槽へ 4 個ずつ夏眠床（Fig. 23）を設置した。実験期間中、両区から約 50 個体のイカナゴを適宜採取して、体長、体重を測定し、肥満度を算出した。11 月以降は生殖腺重量を測定して、GSI を算出した。本実験における夏眠開始期および夏眠終了期の定義は、飼育実験 I に準じた。

1995 年 1 月前半に最終成熟期に達した飽食区（F）と 20% 区（G）の雌個体について、10%ホルマリン溶液で固定した卵巣の重量を測定し、その約 1/10 を卵巣中央部から切り出して、直径 $200 \mu\text{m}$ 以上の第 1 次卵黄球期以降の卵母細胞数（Fig. 29、第 3 章第 4 節）を実体顕微鏡下で計数した。卵巣中央部と両端部で単位重量当たりの卵母細胞数に差がないと仮定し、計数値を卵巣全体に引き延ばして孕卵数（Fecundity）とした。イカナゴの卵母細胞は成熟の進行とともに卵黄形成のない未熟な卵母細胞群と卵黄形成の進む発達卵母細胞群に分離する部分同時発生型の発達様式を示し、1 年に 1 回産卵する（第 3 章第 4 節、山田・久野、1999）ことから、直径 $200 \mu\text{m}$ 以上の卵母細胞数（孕卵数）は 1 産卵期中の産卵数と一致すると考えた。

両区の卵質の違いを受精卵の径およびふ化仔魚の体長と摂餌能力によって検討した。

1) 卵径

飽食区（F）では 1995 年 1 月 11 日に、20% 区（G）では同年 1 月 7 日に成熟個体の腹部を圧して採卵および採精を行い、湿導法によって人工授精した。1 対の親魚から採取した受精卵をスライドガラスに付着させ、この

うち受精率 85% 以上の卵群について 50 粒ずつ卵径を測定した。両区とも 18 対から得た卵群を対象に測定した。予備実験において受精後約 15 分で卵径はほぼ一定に達し、その後は変化しないことが明らかとなったので、卵径の測定は受精後 2～9 時間の間に行った。

2) ふ化仔魚の体長

前項で卵径測定を行った飽食区（F）および 20% 区（G）由来の受精卵群（各々 18 卵群）をそれぞれ別のふ化槽（30 l 黒色ポリエチレン水槽）に収容し、伊勢湾におけるふ化時の平均的水温である 12°C （山田、1998）で発生、ふ化させた。温度調節した $1 \mu\text{m}$ メッシュフィルター濾過海水を 1 時間当たり 3～4 回転の流量で注排水し、微通気を行いながら受精卵を管理した。日長条件は 6 時 30 分点灯、17 時消灯の 10.5 L : 13.5 D とした。ふ化仔魚の体長測定は、受精後 12 日目のふ化ピーク日（第 3 章第 1 節）におけるふ化後 4 時間以内（17～21 時採集）の仔魚を対象に行った。両区から各々 100 個体のふ化仔魚を採取して、2-フェノキシエタノールで麻酔後、生時の標準体長を測定した。

3) ふ化仔魚の摂餌能力

ふ化時の体長を比較する実験で得られた飽食区（F）および 20% 区（G）由来のふ化後 5 時間以内（17～22 時採集）の仔魚をそれぞれ別の飼育水槽に収容し、同一の水温（ 11°C ）、日長（10.5 L : 13.5 D）、餌料条件下（シオミズツボワムシ：5 個体 / ml）でふ化後 2 日目（63～68 時間後）まで飼育した。飼育水槽にはウォーターバス内に設置した 30 l 黒色ポリエチレン水槽を用い、各々に 500 個体の仔魚を収容し、無換水、微通気とした。実験期間中は毎日 9 時に残餌密度を確認して、密度低下分を補給した。13 時には各区から 30 個体の仔魚を採取して、2-フェノキシエタノールで麻酔後、実体顕微鏡下で消化管内容物の有無を観察した。実験終了時には生時の標準体長を測定した。

結 果

1. 夏眠開始期の栄養状態と成熟過程（飼育実験 I）

1) 夏眠開始期の栄養状態

1992 年における夏眠開始は、飽食区（A）で 7 月 6 日に、50% 区（B）で 7 月 11 日に、25% 区（C）で 7 月 12 日にみられ、給餌量の減少に伴い遅れる傾向を示した。夏眠開始前 5 日間の平均水温は飽食区（A）で $21.2 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ 、50% 区（B）で $21.7 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ 、25% 区（C）で $21.8 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ であった。1993 年の夏眠開始は飽食区（D）で 7 月 10

日に、10%区 (E) では7月25日にみられ、給餌量の減少に伴う遅れがさらに顕著となった。夏眠開始前5日間の平均水温は飽食区 (D) で $21.0 \pm 0.2^\circ\text{C}$ 、10%区 (E) では $22.1 \pm 0.2^\circ\text{C}$ であった。

各区における夏眠開始時の体長、体重および肥満度を Table 9 に示した。1992年では給餌量の減少とともに体長は小型化した (A, B, C)。しかし、肥満度には体長ほどの顕著な差は認められず、平均肥満度はいずれも4.5以上の高い値を示した。1993年の10%区 (E) では、実験開始時から体長、体重の増加はほとんど認められず、平均肥満度も 3.6 ± 0.2 と他の実験区に比べ低い値を示した。

2) 成熟過程

夏眠期間中、特に8~10月の水温は、1992年で平均 $23.4 \pm 1.7^\circ\text{C}$ 、1993年で平均 $22.4 \pm 1.4^\circ\text{C}$ と1992年の方が高かった。しかし、この間における肥満度の減少率は、1992年の飽食区 (A) で $0.12\% / \text{日}$ 、1993年の飽食区 (D) で $0.13\% / \text{日}$ と両年で顕著な差は認められなかった (Table 10)。

夏眠終了は1992年では飽食区 (A)、50%区 (B)、25%区 (C) 全区で12月20日に、1993年では飽食区 (D)、10%区 (E) 両区で12月24日にみられ、夏眠開始期のような栄養状態による差は認められなかった。夏眠終了は両年とも水温が 14°C を下回ってから約1週間後にみられた。夏眠開始から終了までの生残率は1992年の飽

食区 (A) で 98.0% 、50%区 (B) で 80.4% 、25%区 (C) で 91.6% 、1993年の飽食区 (D) で 94.4% 、10%区 (E) で 88.9% といずれも高い値を示した。

Fig. 44 に各区における GSI の推移を示した。雌の飽食区 (A, D)、50%区 (B)、25%区 (C) の GSI は12月前半には増加途中にあり、1月前半には平均値が20~30に達した。しかし、10%区 (E) では GSI の増加はほとんど認められなかった。1月前半に採取した雌の GSI 組成を Fig. 45 に示した。飽食区 (A, D) では全個体で GSI が10以上に達した。50%区 (B) および25%区 (C) では GSI が10未満の個体が見られたが、それぞれ 82.4% 、 76.9% の個体が10以上の高い値を示した。これらの実験区とは対照的に、10%区 (E) ではすべての個体の GSI が1以下にあった。雄の GSI も雌とほぼ同様の推移を示した (Fig. 44)。飽食区 (A, D)、50%区 (B)、25%区 (C) で12月前半に高い GSI を示し、1月前半には平均値が20前後に達した。この時点で腹部を軽く圧すると放精する最終成熟期の個体が大半を占めるようになった。しかし、10%区 (E) では1月前半まで GSI はほとんど増加しなかった。

2. 夏眠開始期の栄養状態と卵質 (飼育実験 II)

1) 夏眠開始時の栄養状態

1994年の夏眠開始は飽食区 (F) で7月6日に、20%区 (G) ではやや遅れ7月9日にみられた。両区におけ

Table 9. Standard length (SL), body weight (BW) and condition factor (CF) at the beginning of estivation of Japanese sand lance in experiment I. Values indicate the mean \pm standard deviation.

Experiment	Feeding level	n	Initial			Beginning of estivation			
			SL (cm)	BW (g)	CF	n	SL (cm)	BW (g)	CF
A	Satiated ^{*1}	100	4.7 ± 0.4	0.33 ± 0.15	3.0 ± 0.7	25	7.8 ± 0.9	2.43 ± 0.88	4.8 ± 0.4
B	50% satiated	100	4.7 ± 0.4	0.33 ± 0.15	3.0 ± 0.7	20	6.8 ± 0.6	1.48 ± 0.37	4.5 ± 0.3
C	25% satiated	100	4.7 ± 0.4	0.33 ± 0.15	3.0 ± 0.7	20	6.0 ± 0.5	0.98 ± 0.27	4.5 ± 0.3
D	Satiated ^{*2}	100	7.1 ± 0.5	1.34 ± 0.37	3.7 ± 0.3	50	10.2 ± 0.8	5.67 ± 1.38	5.3 ± 0.4
E	10% satiated	100	7.1 ± 0.5	1.34 ± 0.37	3.7 ± 0.3	43	7.3 ± 0.5	1.41 ± 0.26	3.6 ± 0.2

^{*1} 4-6% of body weight per day

^{*2} 3-4% of body weight per day

Table 10. Comparison of daily reduction of condition factor (CF) during estivation in experiment I.

Experiment	Feeding level	C F				Elapsed days	Daily reduction in CF (%)	Water temperature ($^\circ\text{C}$) (Mean \pm SD)
		August		October				
		n	Mean \pm SD	n	Mean \pm SD			
A	Satiated ^{*1}	20	4.1 ± 0.2 ^{*3}	20	3.8 ± 0.4 ^{*4}	62	0.12	23.4 ± 1.7
D	Satiated ^{*2}	50	4.3 ± 0.3 ^{*5}	50	4.0 ± 0.2 ^{*6}	54	0.13	22.4 ± 1.4

^{*1} 4-6% of body weight per day

^{*2} 3-4% of body weight per day

^{*3} 20th August

^{*4} 21th October

^{*5} 11th August

^{*6} 4th October

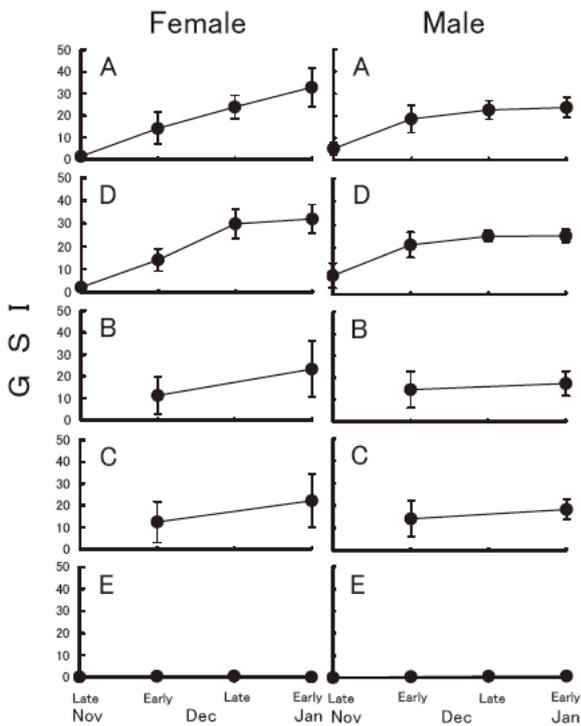


Fig. 44. Changes in GSI (=gonad weight / body weight × 100) in Japanese sand lance reared at different feeding levels until the beginning of estivation in experiment I . A: satiated feeding in 1992, D: satiated feeding in 1993, B: 50 % of satiated feeding in 1992, C: 25 % of satiated feeding in 1992, E: 10 % of satiated feeding in 1993. Values indicate the mean ± standard deviation.

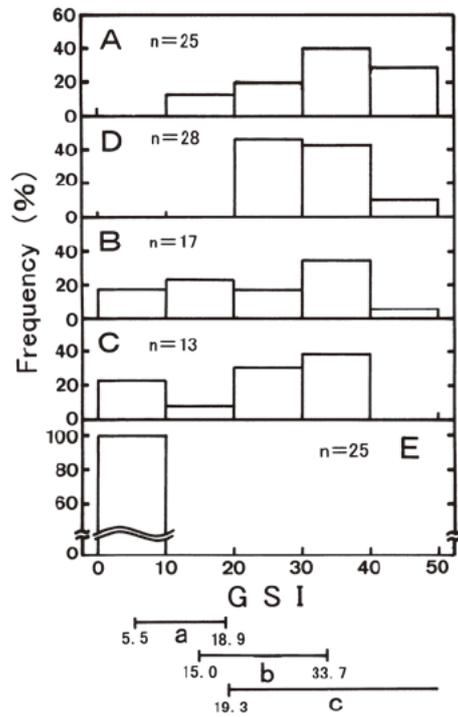


Fig. 45. Frequency distribution of GSI of female Japanese sand lance in early January (Experiment I). A: satiated feeding in 1992, D: satiated feeding in 1993, B: 50 % of satiated feeding in 1992, C: 25 % of satiated feeding in 1992, E: 10 % of satiated feeding in 1993. Three ranges of GSI (a,b,c) indicate the maturity stage of secondary yolk stage, tertiary yolk stage and mature stage, respectively (Fig.35).

る夏眠開始時の体長，体重および肥満度を Table 11 に示した。夏眠開始時の平均肥満度は飽食区 (F) で 5.0 ± 0.4 ，20%区 (G) では 4.3 ± 0.4 であった。前者は飼育実験 I における飽食区 (A, D) の開始時の肥満度に，後者は 50%区 (B) および 25%区 (C) の開始時の肥満度に近似していた。

2) 成熟過程

Fig. 46 に両区における GSI の推移を示した。飽食区 (F) の雌では 12 月前半に GSI が増加し，1 月前半には平均値が 30 を上回り，吸水卵を有する個体が大半を占めるようになった。雄も 12 月前半には GSI が増加し，12 月後半から 1 月前半には平均値が 20 を上回り，大半の個体が放精可能な最終成熟期に達した。一方，20%区 (G) では雌雄とも約 25% の個体で GSI の増加が認められな

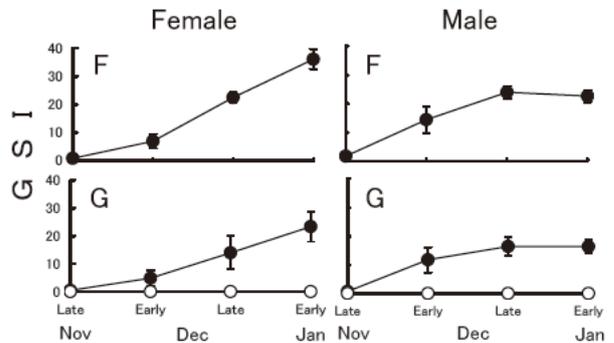


Fig. 46. Changes in GSI in Japanese sand lance reared at different feeding levels before the beginning of estivation in experiment II . F: satiated feeding, G: 20 % of satiated feeding. Values indicate the mean ± standard deviation. Changes in GSI of mature group (●) and immature group (○) are separated in the bottom panels.

Table 11. Standard length (SL), body weight (BW) and condition factor (CF) at the beginning of estivation of Japanese sand lance in experiment II. Values indicate the mean ± standard deviation.

Experiment	Feeding level	n	Initial			Beginning of estivation			
			SL (cm)	BW (g)	CF	n	SL (cm)	BW (g)	CF
F	Satiated ^{*1}	100	6.7 ± 0.5	1.17 ± 0.27	3.8 ± 0.3	65	9.5 ± 0.8	4.35 ± 1.20	5.0 ± 0.4
G	20% satiated ^{*2}	100	6.7 ± 0.5	1.17 ± 0.27	3.8 ± 0.3	50	7.4 ± 0.5	1.74 ± 0.39	4.3 ± 0.4

^{*1} About 4% of body weight per day

^{*2} 1-2% of body weight per day

かった。しかし、それ以外の個体ではGSIは顕著に増加し、1月前半には最終成熟期に達した。

3) 孕卵数

最終成熟期における孕卵数 (Fig. 47) は、飽食区 (F) の平均値で $8,888 \pm 3,179$ 粒 ($n = 43$)、20%区 (G) で $2,615 \pm 1,344$ 粒 ($n = 30$)、卵巣を除いた単位体重当たりの孕卵数 (Fig. 48) は、飽食区 (F) の平均値で $3,090 \pm 491$ 粒/g ($n = 43$)、20%区 (G) で $2,065 \pm 789$ 粒/g ($n = 30$) であり、いずれも飽食区 (F) の方が有意に多かった (t 検定, $p < 0.01$)。これら両区の成熟個体に、1994 年および 1995 年 12 月に伊勢湾口域で採集した成熟個体 ($n = 15$) を加え、体長 L (cm) と孕卵数 F (粒) の関係式を求めたところ次式が得られた (Fig. 47)。

$$F = 0.3474 \times L^{4.389} \quad (R^2 = 0.903, n = 88) \quad (1)$$

4) 卵径

両区の親魚に由来する卵群の卵径測定結果を Table 12 に示した。飽食区 (F) における 18 卵群の卵径は 0.86 ~ 0.94 mm の範囲にあり、平均値は 0.91 ± 0.03 mm であった。一方、20%区 (G) の卵径は 0.86 ~ 0.94 mm の範囲にあり、平均値は 0.90 ± 0.02 mm であった。両区の平均卵径に差はなかった ($P = 0.09$)。

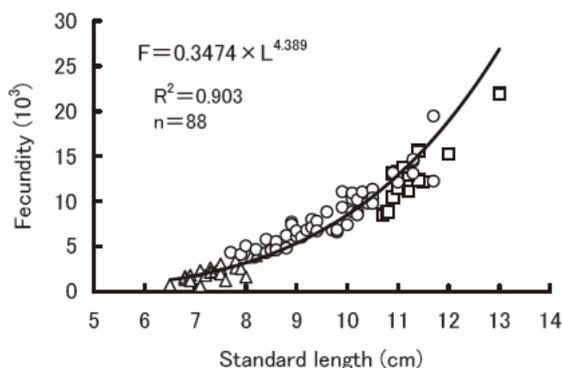


Fig. 47. Relationship between standard length (L) and fecundity (F) of Japanese sand lance. Open circles: satiated feeding in experiment II, open triangles: 20% of satiated feeding in experiment II, open squares: wild caught at the mouth of Ise Bay in December 1994 and 1995.

5) ふ化仔魚の体長と摂餌能力

両卵群に由来するふ化後 4 時間以内の仔魚 (17 ~ 21 時に採集) の平均体長は、飽食区 (F) で 4.4 ± 0.1 mm、20%区 (G) で 4.5 ± 0.1 mm であり、両区で差はなかった ($p = 0.13$, Table 13)。両区ともふ化翌日の 11 時 (ふ化後 14 ~ 18 時間) にすでに摂餌行動を開始していることが観察された。同日 13 時 (ふ化後 16 ~ 20 時間) の観察時には、両区とも摂餌率 (消化管内に餌生物が存在する個体の全個体に対する割合) が約 80% となり、さらにふ化後 2 日目 (63 ~ 68 時間後) には 100% に達した (Fig. 49)。この時点における仔魚の平均体長は飽食区 (F) で 5.0 ± 0.2 mm、20%区 (G) で 5.1 ± 0.2 mm であり、ふ化後の成長速度についてもともに平均 0.30 mm/日 で差がなかった (Table 13)。

考 察

夏眠期のイカナゴは全く摂餌しない。このため夏眠開始期までに蓄えられたエネルギーは基礎代謝によって消費され、体重 (= 肥満度) は減少する (柳橋ほか, 1997)。夏眠中の基礎代謝速度は水温によって変化する。飼育実験 I では、1992 年と 1993 年の夏眠期における 8 ~ 10 月の平均水温に 1°C の差が認められた。愛知県水産試験場 (1981 ~ 2001) による過去の定線観測結果に

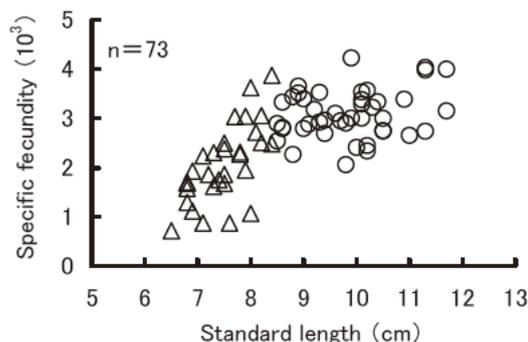


Fig. 48. Relationship between standard length and specific fecundity of Japanese sand lance. Open circles: satiated feeding in experiment II, open triangles: 20% of satiated feeding in experiment II.

Table 12. Comparison of egg diameter of Japanese sand lance reared at different feeding levels until the beginning of estivation in experiment II. Values indicate the mean \pm standard deviation

Experiment	Feeding level	n	Females used for artificial insemination			Egg diameter (mm)	
			SL (cm)	BW (g)	GSI		
F	Satiated ^{*1}	18	9.9 ± 0.7	4.22 ± 0.95	43.4 ± 2.5	92.3 ± 4.0	0.91 ± 0.03
G	20% satiated ^{*2}	18	7.5 ± 0.4	1.51 ± 0.27	35.7 ± 4.7	94.8 ± 2.4	0.90 ± 0.02

^{*1} About 4% of body weight per day

^{*2} 1-2% of body weight per day

Table 13. Comparison of standard length (SL) of Japanese sand lance larvae from two egg lots laid by adults reared at different feeding levels until the beginning of estivation in experiment II

Experiment	Feeding level	SL of larvae (mm)			
		Just after hatching		2 days after hatching	
		n	Mean ± SD	n	Mean ± SD
F	Satiated* ¹	100	4.4 ± 0.1	30	5.0 ± 0.2
G	20% satiated* ²	100	4.5 ± 0.1	30	5.1 ± 0.2

*¹ About 4% of body weight per day

*² 1-2% of body weight per day

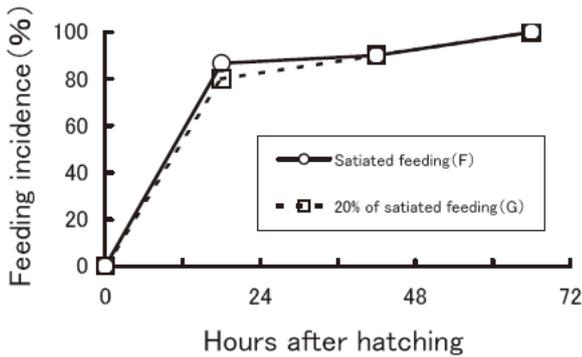


Fig. 49. Changes in feeding incidence in Japanese sand lance larvae from two egg lots laid by adults reared at different feeding regimes until the beginning of estivation in experiment II. Feeding incidence is expressed as % in number of larvae with foods in the gut in total number of larvae.

基つけば、1992年の実験区の平均水温 $23.4 \pm 1.7^\circ\text{C}$ は天然海域における8～10月の底層(30 m層)平均水温の過去最高値(1999年, 23.7°C)に、1993年の実験区の平均水温 $22.4 \pm 1.4^\circ\text{C}$ は1980～2000年の平均値(22.3°C)にはほぼ相当する。これらの実験区の間では、肥満度減少率に顕著な差が認められなかったことから (Table 10)、天然海域の夏眠期における 1°C 前後の水温の違いは基礎代謝によるエネルギー消費速度に大きな影響を与えないと考えられる。

イカナゴは夏眠開始までに蓄えたエネルギーを夏眠中の個体維持と成熟に配分している。第3章第2節で本種は夏眠までに3.2以上の肥満度が確保できないと、夏眠中にへい死することがわかった。さらに、本節の飼育実験により、夏眠開始期までに一定水準以上の栄養蓄積がないと、成熟不能となることが明らかとなった。飼育実験Iにおける雌の成熟過程の観察では、夏眠開始期の平均肥満度が5.0付近にあった1992年および1993年の飽食区(A, D)、ともに平均肥満度が4.5にあった50%区(B)および25%区(C)で11月後半からGSIの増加が顕著に認められた (Fig. 44)。1月前半には飽食区(A, D)で100%の個体が、50%区(B)および25%区(C)で約80%の個体が10以上のGSIに達した (Fig. 45)。一方、10%区(E)ではGSIの増加は認められず、1月前半に

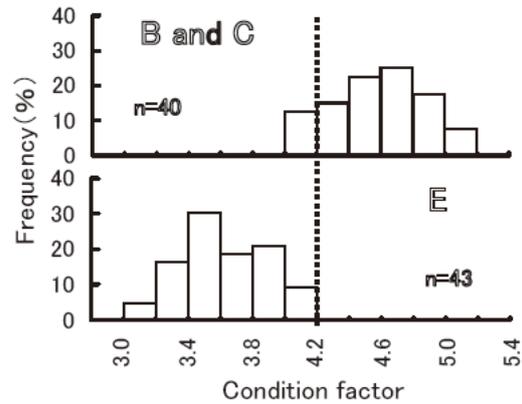


Fig. 50. Frequency distributions of condition factor at the beginning of estivation of Japanese sand lance in experiment I. B and C: 50% and 25% of satiated feeding in 1992, E: 10% of satiated feeding in 1993. A dotted line shows 4.2 in condition factor.

においてもすべての個体が1以下のGSIを示した (Figs. 44, 45)。第3章第4節に示すイカナゴの卵巣組織像とGSIの関係 (Fig. 35, 山田・久野, 1999) に従えば、GSIが10以上に達した個体は卵黄形成後期～成熟期に、GSIが1以下の個体は卵黄形成のみられない未熟期にあると推定される。成熟に必要な夏眠開始期の肥満度閾値は、全個体が未熟期にとどまった10%区(E, 夏眠開始期の平均肥満度 = 3.6)と、これに最も近い栄養状態にあり(夏眠開始期の平均肥満度 = 4.5)、大半の個体が最終成熟に達した25%区(C)および50%区(B)の間に存在すると考えられる。Fig. 50にはこれら両者の夏眠開始期における肥満度組成を示した。50%区(B)および25%区(C)で約80%の個体が最終成熟に達したこと、10%区(E)で100%の個体が未熟期にあったことを考慮すると、成熟に必要な夏眠開始期の肥満度閾値は約4.2と推定される。肥満度が4.2より小さい個体では、夏眠開始までに蓄えたエネルギーを個体維持のみに用いていると考えられる。

本研究では雄についても雌とほぼ同様の結果が得られた。飽食区(A, D)、50%区(B)、25%区(C)では、11月後半以降GSIが増加し、1月前半には腹部を軽く圧すると放精する最終成熟期の個体が大半を占めた。しかし、10%区(E)では1月前半までGSIの増加は認められなかった (Fig. 44)。雌で求められた成熟に必要な夏眠開始期の肥満度閾値(4.2)は雄についても適用できると考えられる。靄田(1995)は仙台湾で採集した本種の肥満度と成熟状況の推移から同様の肥満度閾値を推定し3.9を得た。本種の天然海域での夏眠期間は、伊勢湾産で約6ヶ月、仙台湾産で約5ヶ月(児玉, 1980)

と伊勢湾産の方が長いこと、および夏眠中（8～10月）の底層水温は伊勢湾で17～25℃（Table 6）、仙台湾で13～22℃（宮城県水産研究開発センター，2002～2004）と伊勢湾で顕著に高いことから、夏眠中の基礎代謝に必要なエネルギーの総量は伊勢湾のイカナゴの方が大きいと推測される。成熟に必要な肥満度閾値が仙台湾産に比べて伊勢湾産で大きい値を示すのは、夏眠期間中に必要なエネルギー総量に関連していると考えられる。

1992年の飼育実験（A, B, C）では、夏眠までの給餌量が少ないほど体長は小型化したが、肥満度の平均値は4.5～4.8と顕著な差は認められなかった（Table 9）。このことは、伊勢湾のイカナゴが摂餌量の低下に対し、体成長を抑制して栄養を蓄積し、成熟に必要な4.2以上の肥満度を達成するようにエネルギーを配分していることを示唆している。一方、夏眠開始期は給餌量が少ないほど遅れる傾向が認められた。特にすべての個体が成熟に至らなかった1993年の10%区（E）では夏眠開始が大幅に遅れ、開始時の水温も他の実験区に比べ高い値を示した。夏眠前の1日当たり栄養摂取量が少ないほど夏眠開始が遅れる現象は、柳橋ほか（1997）によっても確認されている。この現象は、成熟に必要な肥満度を達成できない個体が、栄養蓄積のために生理的限界に近い水温まで摂餌を続けるために起こるのであろう。このような本種の夏眠生態は、餌料環境の低下に対応して再生産への参加機会を高める適応的応答のひとつと理解することができる。

卵径は卵に蓄積されたエネルギー量の指標である。大型卵に由来するふ化仔魚は大型であり、生残能力も高いことがニシン *Clupea harengus* (Blaxter and Hempel, 1963)、マアジ *Trachurus symmetricus* (Theilacker, 1981)、マダラ *Gadus morhua* (Knutsen and Tilseth, 1985)、カタクチイワシ（今井・田中，1998）などの魚種で明らかにされている。本研究では、飼育実験Ⅱによって夏眠開始期の栄養状態が異なる2群、すなわち平均肥満度5.0の飽食区（F）と、平均肥満度が成熟可能な最低値4.2をわずかに上回った20%区（G，平均肥満度4.3）で卵径を比較したが、両群で差は認められなかった（Table 12）。また、これらの卵群に由来するふ化仔魚の体長と摂餌能力についても差は認められなかった（Table 13, Fig. 49）。これらの結果から、夏眠開始時の栄養状態が卵質に与える影響はほとんど見られないと判断される。したがって、栄養不良の親魚の割合が増加するに伴って卵質が低下する結果、仔魚の生残能力が低下することはないと結論される。

一方、孕卵数については給餌量の低下に伴って顕著な減少が認められた（Figs. 47, 48）。本種は成熟可能な4.2以上の肥満度を達成できる餌料環境下では、摂餌量の低下に対し、孕卵数を減少させて一定の卵質を維持するという繁殖に振り向けたエネルギー使用の調節機構を有していると考えられる。

以上を整理すると、伊勢湾におけるイカナゴの餌料環境の悪化に対する応答様式は以下のように総括される。

- ①体成長を抑制して栄養蓄積を優先させ、夏眠開始までに成熟可能な4.2以上の肥満度を達成する。
- ②通常の夏眠開始水温（約21℃，柳橋ほか，1997）を超えても肥満度が4.2に達しない場合は、夏眠開始を遅らせて栄養蓄積を行う。
- ③成熟可能な栄養状態の範囲であれば、栄養蓄積の低下に対し、孕卵数を減らして一定の卵質を維持する。
- ④夏眠開始までに4.2以上の肥満度が確保できなくなると、蓄えたエネルギーを夏眠中の個体維持に用いる結果、成熟しない。

鶴田（1992）はカタクチイワシの給餌量の減少に対する応答として、まず産卵間隔が長くなり、ついで1回当たりの産卵数が減少し、さらに給餌量が体重維持以下になると卵径が小さくなることを指摘している。一方、Scott（1962）はニジマスにおいて、給餌量が減少すると退行卵が増加し、孕卵数は減少するものの卵の重量は変化しないことを明らかにしている。カタクチイワシは同一個体が2ヶ月以上の長期にわたって複数回の産卵を行い（非同時発生型）、産卵中も活発に摂餌し、餌料環境を短期間のうちに卵母細胞の発達様式へ反映できる（鶴田，1992）。一方、ニジマスは1年に1回産卵し（部分同時発生型）、卵巣の発達は産卵のかなり前の栄養蓄積に依存している（加藤，1975）。卵母細胞の発達様式が異なるカタクチイワシとニジマスとでは体を維持するためのエネルギーと産卵のためのエネルギーの配分様式が異なり、摂餌量の変化に対する再生産力の調節機構も異なると考えられている（鶴田，1992）。イカナゴはニジマスと同様、1年に1回産卵する部分同時発生型の卵母細胞発達様式をもち、卵巣の発達は産卵の約半年前、すなわち夏眠開始時の栄養状態によって決定される。本種がニジマスと共通する再生産力調節様式を示すのは、こうした成熟産卵様式に起因していると考えられる。

第2節 伊勢湾におけるイカナゴの再生産力評価

本節では、各年における伊勢湾のイカナゴの親魚尾数

と群成熟度から再生産力を評価するとともに、親魚密度が総産卵数に及ぼす影響を明らかにする。

材料と方法

本章第1節で明らかになった伊勢湾におけるイカナゴの再生産力調節様式をもとに、以下の方法 (Fig. 51) によって1992～2003年産卵期における年齢別の親魚資源尾数および総産卵数を推定した。

1. 親魚資源尾数

1) 1歳親魚の資源尾数 (Fig.51の N^1)

第4章において推定した1歳親魚の資源尾数 (Table 7) を用いた。

2) 2歳以上親魚の資源尾数 (Fig.51の N^{2+})

第3章第2節で行った夏眠開始期 (6～7月) における夏眠魚採集調査を夏眠終了直前の11月まで続けた。採集調査は毎月1回の頻度で行い、調査地点 (Fig. 24) および採集漁具 (Fig. 25) は第3章第2節に準じた。

採集したイカナゴは船上で冷凍して三重県水産研究所に持ち帰り、解凍してから標準体長 (以下、体長と略す)、体重を測定した。

イカナゴは夏眠中摂餌しないため、魚体は伸長しない (山田ほか, 1999 a)。また、夏眠終了後は比較的短期間に産卵する (第3章第4節) ことから、夏眠魚の体長組成を夏眠終了後の産卵期における産卵親魚の体長組成と見なすことができる。そこで、夏眠開始期 (6～7月) から夏眠終了直前 (11月) までに採集された全個体を一括して体長組成を求めた後、赤嶺・加藤 (1988) の方法により年級分離を行い、0歳魚と1歳以上魚の資源尾数の割合および各年級群の平均体長を求め、これを夏眠終了後の産卵期の1歳親魚と2歳以上親魚の資源尾数割合および平均体長 (Fig. 51の L_1, L_{2+}) とした。

前項で求めた1歳親魚の資源尾数 (N_t^1 , Table 7) およびここで得られた前年夏眠期における0歳魚資源尾数の全資源尾数に占める割合 (a_{t-1}) をもとに、次式によって産卵期における2歳以上親魚の資源尾数 (N_t^{2+}) を推定した。

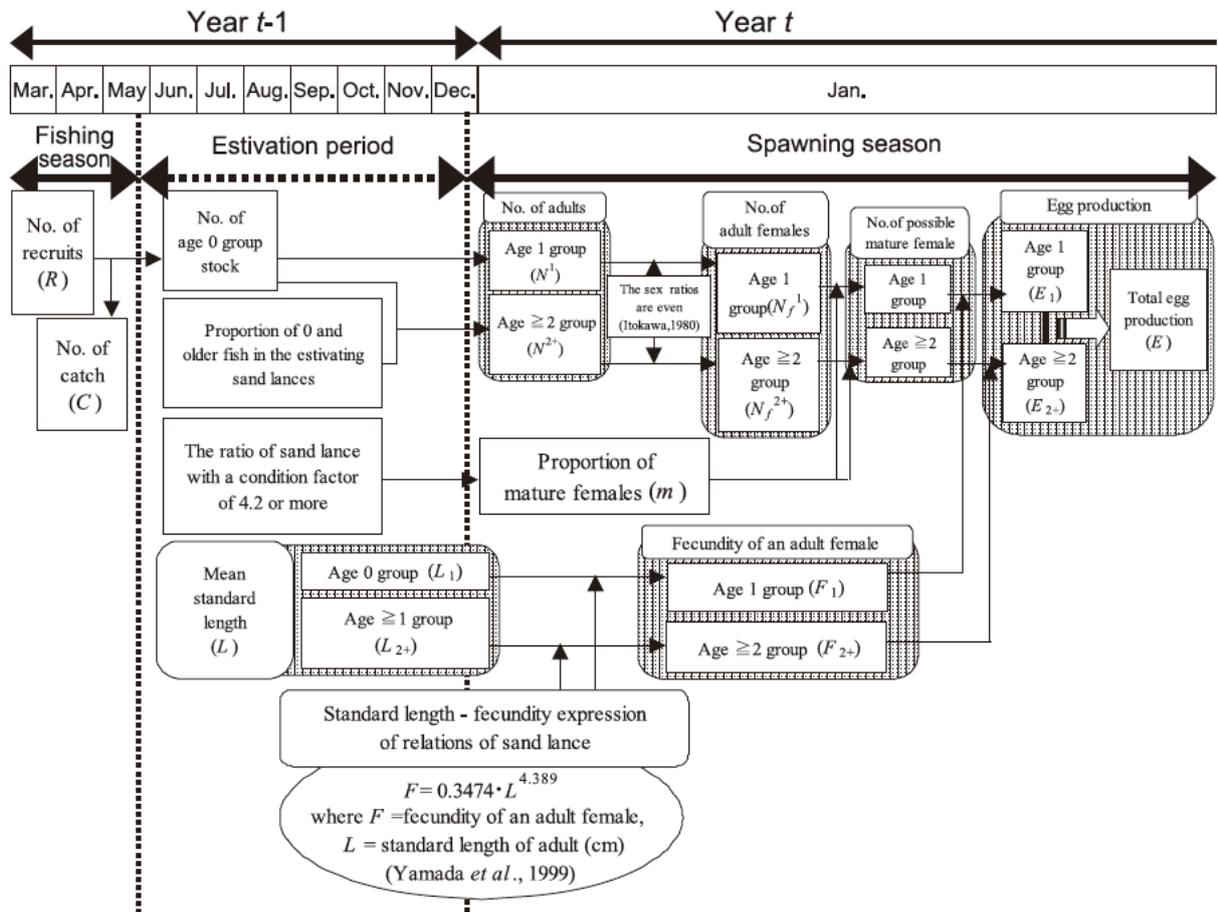


Fig. 51. Procedure for evaluating the reproductive potential of Japanese sand lance in Ise Bay.

$$N_t^{2+} = N_t^1(1-a_{t-1})/a_{t-1} \quad (1)$$

糸川(1980)によれば、性比はほぼ1:1であることから、ここで求めた各年級群の資源尾数 (N_t^1 , N_t^{2+}) の半数を雌の親魚尾数 (Fig. 51 の N_t^1 , N_t^{2+}) とした。

2. 群成熟度 (Fig.51 の m)

本章前節の飼育実験において、伊勢湾のイカナゴは夏眠開始までに4.2以上の肥満度が確保できないと成熟せず、また雌については成熟可能な栄養状態 (肥満度4.2以上) の範囲内であっても、肥満度が相対的に低い場合は孕卵数を減らして一定の卵質を維持することが明らかとなった。この飼育実験では1歳親魚のみを対象としており、2歳魚以上の親魚における夏眠前の肥満度と成熟との関係は不明であるが、本節では2歳以上の親魚についても、成熟に必要な夏眠開始期の肥満度閾値を4.2と仮定した。

第3章第2節で得た天然海域における夏眠開始期の肥満度組成 (Table 4) をもとに、肥満度が4.2以上を示す個体数の全個体数に占める割合を求め、この値を夏眠終了後に再生産可能な個体数の全個体数に占める割合、すなわち群成熟度とした。

3. 総産卵数 (Fig.51 の E)

本種の卵巣卵の発達過程は部分同時発生型に属し、1産卵期に1回のみ産卵する (第3章第4節) ことから、飼育実験等によって得た最終成熟期における雌親魚の体重-孕卵数関係式に、天然海域における最終成熟期の雌親魚の年齢別平均体重を当てはめることにより、年齢別の雌1個体当たり産卵数を推定することができる。伊勢湾のイカナゴは最終成熟期に達すると夏眠から覚醒する個体が増加し、覚醒後は短期間で産卵する (第3章第4節)。また、この時期は産卵親魚保護の観点から禁漁期が設定されている。こうしたことから、伊勢湾では最終成熟期のイカナゴ標本を定量的かつ大量に入手しにくく、年齢別の平均体重を正確に導くことができない状況にある。前述したように、本種は夏眠中に体長が変化しないため、夏眠魚の年齢別平均体長を最終成熟期に達した親魚の年齢別平均体長と見なすことができる。夏眠期のイカナゴはから釣り漁具を用いて大量に採集できるため、高い精度の年齢別平均体長を入手しやすい。一方、イカナゴ親魚の再生産力は夏眠開始期の栄養蓄積状況によって大きく左右される。体長はこうした夏眠開始期の栄養蓄積状況を顕著に反映するパラメータでもある (第5章第1節)。これらの理由から、本研究では体重-孕

卵数関係式に代わり体長-孕卵数関係式を用いた。本章前節で求めた (1) 式 (Fig. 47) に前年夏眠期の各年級群の平均体長を当てはめることにより、翌年産卵期における雌1個体当たりの産卵数を求めた。さらに、この数値を用いて、次式により各年の総産卵数 (E) を推定した。

$$E = \sum_{i=1}^{2+} (N_f^i \times m \times F_i) \quad (2)$$

ここで、

N_f^i : i 歳の雌親魚尾数

m : 群成熟度

F_i : i 歳の雌1個体当たり産卵数

結果

1. 親魚の年齢組成

夏眠期に採集されたイカナゴの体長組成 (Fig. 52) によれば、いずれの年も8~10cmと12~13cmの大小2群によって構成されていた。2~5月の伊勢湾における0歳魚の成長過程を解析した糸川 (1976 a) に基づけば、小型群は0歳魚、大型群は1歳以上魚に相当すると考えられる。1995年を除くと0歳魚が高い割合で出現し、12年中10年で80%以上を占めた (Table 14)。

2. 親魚資源尾数

(1) 式から推定した2歳以上親魚の資源尾数を1歳親魚の資源尾数 (Table 7) とともに Table 15 に示した。Table 15 の各年は年明けの年表示であり、Table 14 の各年とは1年ずらして対比する必要がある。

2歳以上の親魚は1996年 (103.5億尾) を除き、全般に低水準であった。1992~2003年の総親魚尾数は4.8億尾 (2000年) ~ 376.4億尾 (1993年) の範囲で推移し、その年変動幅は78倍 (1.9桁) であった。一方、この間の加入尾数は33.6億尾 (2000年) ~ 1,028.3億尾 (1992年) の範囲で推移し (Table 7), その年変動幅は31倍 (1.5桁) と親魚尾数の変動幅に比べて小さかった。

3. 前年の夏眠魚の分布密度と総親魚資源尾数

$t-1$ 年の夏眠期における夏眠魚分布密度 (K_{t-1}) と t 年の親魚資源尾数 (N_t , Table 15) の関係を Fig. 53 に示した。夏眠魚の分布密度には、主夏眠場である出山夏眠場 (Fig. 24 の St. D) での6~11月までのからつり漁具1km曳航当たりの平均採集尾数 (全年齢を含む平均採集尾数) を用いた。

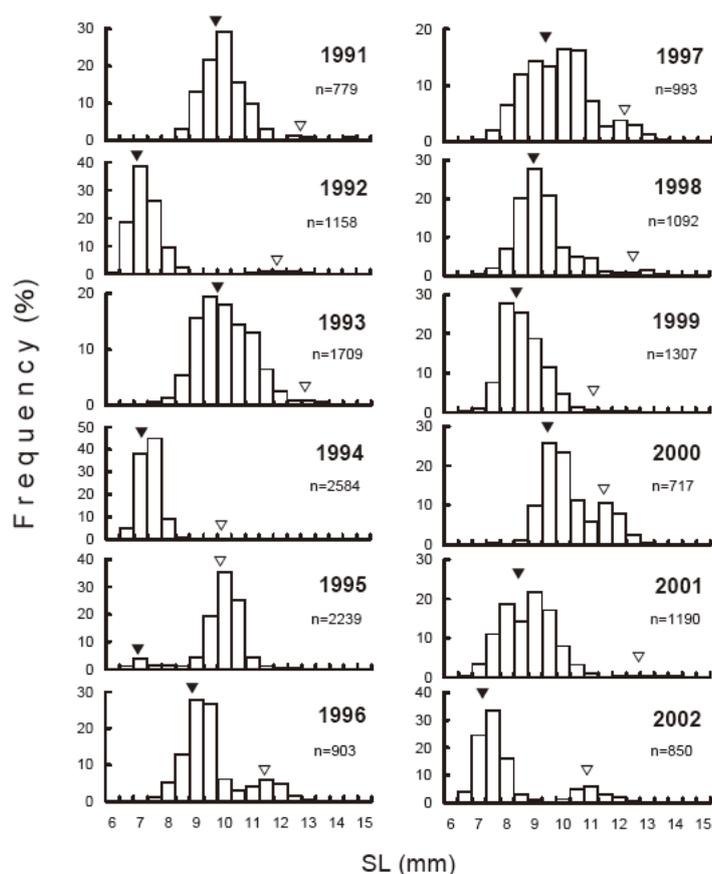


Fig. 52. Standard length (SL) composition of estivating sand lances collected in the mouth of Ise Bay at sampling stations D and T in Fig. 24. Closed triangles (age 0 fishes) and open triangles (age 1 and older fishes) indicate the mean SLs estimated by Akamine and Kato's method (1989).

Table 14. Age composition and mean standard length of estivating sand lances at ages zero and 1+, as estimated by Akamine and Kato's method (1989)

Year	Age composition (%)		Mean standard length (L) (cm)	
	Age 0	Age 1+*	Age 0	Age 1+*
1991	95.5	4.5	9.9	12.9
1992	95.3	4.7	7.2	12.1
1993	98.3	1.7	10.0	13.1
1994	97.3	2.7	7.3	10.2
1995	8.0	92.0	7.2	10.1
1996	81.6	18.4	9.1	11.6
1997	92.7	7.3	9.6	12.4
1998	96.1	3.9	9.2	12.7
1999	97.7	2.3	8.6	11.3
2000	73.2	26.8	9.7	11.7
2001	98.7	1.3	8.7	12.9
2002	81.5	18.5	7.4	11.1

*Age ≥ 2 is included.

Table 15. Estimated number of adults, proportion of mature females, fecundity of adult females, and egg production of Japanese sand lance at ages one and 2+ in Ise Bay.

Year	No of adults (10 ⁵ indiv)			No of adult females (10 ⁵ indiv)			Proportion of mature female (%) (m)	Fecundity of each adult female		Egg production (10 ¹² eggs)		
	Age 1 (N ¹)	Age 2+ ¹ (N ²)	Total (N)	Age 1 (N _f ¹) ²	Age 2+ ¹ (N _f ²) ²	Total (N _f)		Age 1 (F ₁) ³	Age 2+ ¹ (F ₂) ³	Age 1 (E ₁) ⁴	Age 2+ ¹ (E ₂) ⁴	Total (E)
1992	28.0	1.3	29.3	14.0	0.7	14.7	56.9	8,141	26,014	6.5	1.0	7.5
1993	358.7	17.7	376.4	179.4	8.8	188.2	41.6	2,012	19,642	15.0	7.2	22.2
1994	72.5	1.3	73.8	36.3	0.6	36.9	59.8	8,508	27,831	18.4	1.0	19.5
1995	95.2	2.6	97.8	47.6	1.3	48.9	42.0	2,138	9,281	4.3	0.5	4.8
1996	9.0	103.5	112.5	4.5	51.8	56.3	45.0	2,012	8,888	0.4	20.7	21.1
1997	15.3	3.5	18.8	7.7	1.7	9.4	67.3	5,624	16,321	2.9	1.9	4.8
1998	18.2	1.4	19.6	9.1	0.7	9.8	75.6	7,112	21,870	4.9	1.2	6.1
1999	4.7	0.2	4.9	2.4	0.1	2.4	43.1	5,901	24,290	0.6	0.1	0.7
2000	4.7	0.1	4.8	2.4	0.1	2.4	43.8	4,389	14,548	0.5	0.0	0.5
2001	3.7	1.4	5.1	1.9	0.7	2.5	64.8	7,443	16,947	0.9	0.7	1.6
2002	53.1	0.7	53.8	26.6	0.3	26.9	31.0	4,617	26,014	3.8	0.3	4.1
2003	135.1	30.7	165.8	67.6	15.3	82.9	43.7	2,269	13,451	6.7	9.0	15.7

¹ Age ≥ 3 is included

² N_f¹ = N¹/2, N_f² = N²/2 The sex ratios are even (Itokawa, 1980)

³ F = 0.3474 × L^{4.389} where F = fecundity of each adult female, L = standard length of adult sand lance (cm) (Yamada *et al.*, 1999 a)

⁴ E₁ = N_f¹ × m/100 × F₁, E₂ = N_f² × m/100 × F₂

1993年(Fig. 53の三角)および1995年(Fig. 53の白丸)のデータを除外すると、両者に以下の有意な正の相関関係が認められた。

$$N_t = 0.0603 \times K_{t-1} + 5.13 \quad (R^2 = 0.858, n = 10, p < 0.01) \quad (3)$$

1993年の推定親魚尾数は平年よりきわめて多く、300億尾を超えていた (Table 15)。実際に前年 (1992年)の夏眠魚分布密度は顕著に高く、からつり漁具の針から溢れるほど採集される様子が観察された。1992年の夏眠魚の分布密度は、から釣り漁具の採集能力を超えてい

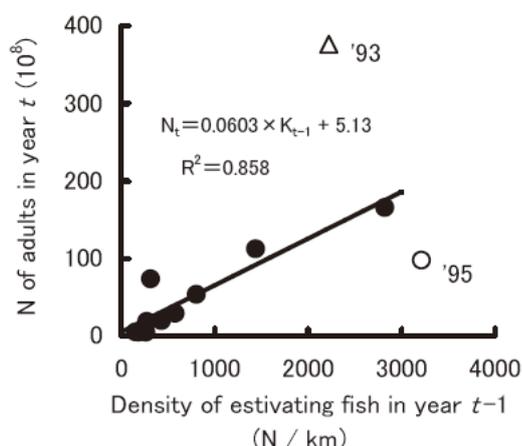


Fig. 53. Relationship between the number of estivating sand lances (K_{t-1}) collected by Karatsurikogi fishing gear (Fig. 25) in $t-1$ -year and the total number of adults in t year (N_t). The data from 1993 (open triangle) and 1995 (open circle) were excluded from the regression.

たと判断された。このように、1993年については親魚尾数の推定根拠となる前年の夏眠魚分布密度が過小評価されている可能性が高い。

一方、1995年の1歳親魚の資源尾数については、その算出根拠となった前年(1994年)漁期当初の加入尾数の推定誤差、特に上限側の推定誤差が他の年に比べて著しく大きかった (Table 7)。さらに、1994年の夏眠魚分布密度が12年間で最も高かったにもかかわらず、1995年の推定親魚尾数は1993、1996、2003年を下回った (Fig. 53)。これらのことから、1995年の親魚尾数(97.8億尾, Table 15)は、かなり過小推定されている可能性が高い。1995年の1歳親魚尾数が1996年の2歳以上の親魚尾数より少ないこともこの推論を支持している (Table 15)。これらの理由から、1993年および1995年のデータを上記の解析から除外した。

4. 群成熟度

夏眠開始期の平均体長が0歳魚では7.2~10.0 cm, 1歳魚以上では10.1~13.1 cmと大きく変動したのに対して (Table 14), 平均肥満度の年変動は小さく、各年とも4.2前後の値を示した (Table 4)。夏眠開始期における肥満度4.2以上の個体の出現率をTable 4から求め、それらを翌年産卵期における群成熟度 (m) としTable 15に併記した。群成熟度は31.0(2002年)~75.6%(1998年)の範囲で変動し、年変動の幅は2.4倍 (0.4桁), 12年間の平均は51.2%であった。

5. 総産卵数

親魚の成長に及ぼす分布密度の影響を検証するため

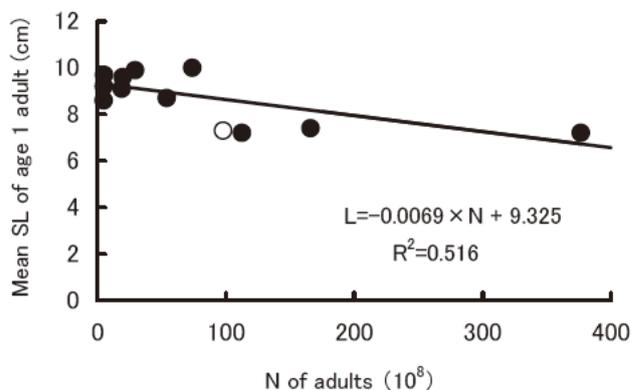


Fig. 54. Relationship between total number (N) of adults and mean standard length (L) of age 1 adult of Japanese sand lance in Ise Bay. The data from 1995 (open circle) were excluded from the regression.

に、総親魚尾数 (Table 15) と1歳親魚の平均体長 (前年夏眠期における0歳魚の平均体長, Table 14) との関係性をFig. 54に示した。前述したように、1995年の産卵期における親魚尾数は過小評価されている可能性が高いことから、この年を除外すると、両者の間には有意な負の相関関係 ($p < 0.05$) が認められた。

本章前節の(1)式 (Fig. 47) から推定した各年級群の雌1個体当たり産卵数は、1歳親魚 (F_1) で約2,000~8,500粒, 2歳以上の親魚 (F_{2+}) で約8,900~27,800粒であった (Table 15)。年変動の幅は1歳親魚で4.2倍 (0.6桁), 2歳以上の親魚で3.1倍 (0.5桁) となり、1歳親魚で大きかった。

(2)式から推定した総産卵数は0.5兆粒 (2000年) ~ 22.2兆粒 (1993年) の範囲で推移した。その年変動幅は44倍 (1.6桁) を示し、親魚尾数の年変動幅より小さく、また、加入尾数の年変動幅に近似していた。1歳親魚による産卵数は、1996年および2003年を除き2歳以上の親魚のそれを大きく上回り、総産卵数に占める1歳親魚産卵数の割合は1992~2003年で平均72%に達した。

6. 総親魚資源尾数と総産卵数

前項と同様に1995年を除外すると、総親魚尾数 (N) と総産卵数 (E) の間には以下の有意なBeverton-Holt型の非線形回帰曲線が当てはめられた (Fig. 55)。

$$E = 27.594 \times N / (77.515 + N)$$

$$(R^2 = 0.829, n = 11, p < 0.01) \quad (4)$$

7. 総産卵数と加入資源尾数

1995年は親魚尾数の過小評価により総産卵数も過小

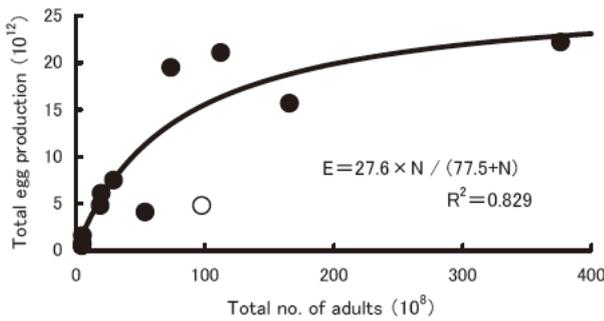


Fig. 55. Relationship between total number (N) of adults and total egg production (E) of Japanese sand lance in Ise Bay. The data from 1995 (open circle) were excluded from the regression.

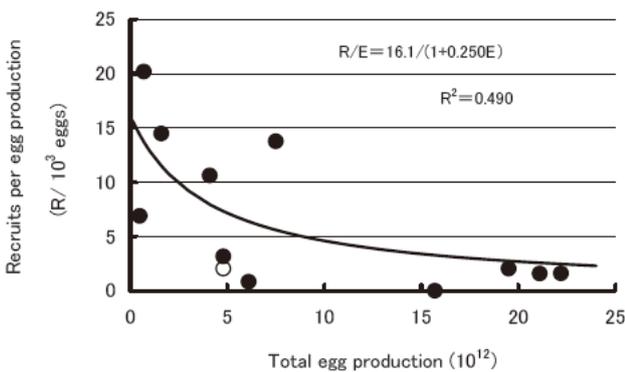


Fig. 56. Relationship between total egg production (E) and recruits per 1000 eggs (R/E) for Japanese sand lance in Ise Bay. The data from 1995 (open circle) were excluded from the regression.

評価されている可能性があることからこの年を除外すると、総産卵数 (E) と単位産卵数 (卵 1000 粒) 当たり加入尾数 (R / E) の間には以下の有意な負の相関関係が認められた (Fig.56)。

$$R / E = 16.115 / (1 + 0.250 \times E)$$

$$(R^2 = 0.490, n = 11, p < 0.05) \quad (5)$$

考 察

1992～2003年における親魚の年齢別資源尾数推定値 (Table 15) に基づけば、12年中10年で1歳親魚の資源尾数が総親魚尾数の80%以上を占めた。2歳以上の親魚尾数が1歳の親魚尾数を上回ったのは1996年のみであった。瀬戸内海東部に分布する *A. personatus* (浜田, 1966 b) やアラスカ半島沿岸の *A. hexapterus* (Robards *et al.*, 1999 a) では、例年、産卵親魚尾数の約50%を1歳魚が占める。一方、仙台湾沿岸に分布する *A. personatus* では、1歳親魚の再生産に占める割合が2歳以上の親魚よりかなり低い (児玉, 1980)。同様に、カナダ大西洋岸の *A. dubius* (Winters, 1983) や北海北西

部の *A. marinus* (Gauld and Hutcheon, 1990) では、1歳魚が再生産に参加するもののその割合は低く、2歳以上の個体が産卵親魚の主体をなす。以上のように、イカナゴ類では種や分布海域の違いによって親魚の年齢構成は大きく異なることがわかる。このような中であって、伊勢湾のイカナゴ親魚の年齢組成は極端に1歳魚に偏っている。こうした親魚の資源構造を反映し、12年中10年で1歳親魚による産卵数が2歳以上の親魚のそれを大きく上回った (Table 15)。このように、伊勢湾のイカナゴ資源は、1歳親魚に大きく依存した特異な再生産様式を有している。伊勢湾のイカナゴ親魚において、高齢魚が少なく1歳魚が卓越するのは、寿命が2+歳までと短いこと (第3章第5節) に関連していると考えられる。

天然海域における夏眠開始期の0歳魚、すなわち夏眠後の産卵期における満1歳の親魚は、資源尾数が多くなると体長が小型化し (Fig. 54)、それによって雌1尾当たりの産卵数が減少した (Table 15)。このことは、1歳親魚の体長および1尾当たり産卵数が密度依存的に決定されることを示している。一方、夏眠開始期の肥満度の年変動は小さく (Table 4)、体長や産卵数のような密度依存的な経年変動は認められなかった。また、各年の肥満度のモードは成熟に必要な夏眠開始期の肥満度閾値である4.2付近に集中していた (Table 4)。本章前節において、伊勢湾のイカナゴは餌料条件の悪化に対し、体成長を抑制して栄養蓄積を優先させ、夏眠開始までに成熟可能な4.2以上の肥満度を達成しようとする餌料環境変動に対する応答様式を示すことを実験的に明らかにした。伊勢湾の1歳親魚において、資源尾数の増大により体長は小型化するものの肥満度に大きな変化が認められなかったという結果は、伊勢湾において実際にこうした調節的なエネルギー配分が行われていることを示唆している。

親魚の各パラメータから推定された年々の総産卵数は0.5～22.2兆粒であり、その年変動幅は44倍と親魚尾数の変動幅 (78倍) に比べて小さかった。総産卵数は親魚尾数の増大に伴って増加した。しかし、回帰式は漸近的であり、親魚尾数の増大とともに総産卵数はしだいに飽和水準 (約25兆粒) に近づく傾向を示した (Fig. 55)。このことは、伊勢湾のイカナゴにおける総産卵数が密度依存的に決定されることを示唆している。親魚の資源尾数が増大すれば、密度効果によって親魚の体長が顕著に小型化し、雌1尾当たりの産卵数は減少する。親魚尾数の増大に伴って総産卵数が飽和水準に漸近するのは、こうした本種の再生産力調節機構によるところが大

きい。また、親魚尾数の年変動幅に比べて、総産卵数の年変動幅が小さくなるのもこのような調節機構によると考えられる。

一方、総産卵数から加入尾数が決定されるまでの初期減耗過程においても、密度依存性が見出された。Fig. 56では、総産卵数の増大とともに単位産卵数当たりの加入尾数が顕著に減少した。初期減耗過程にみられるこうした密度依存性は、どのような生態的機構のもとで成立しているのであろうか。次章において、その詳細を検討する。

第6章 初期減耗による新規加入量決定の可能性

第4章で考えられた新規加入量決定過程の基礎となる生態学的要因のうち、初期減耗に係わる要因の妥当性を検証する。

第1節 仔魚の飢餓耐性と摂餌開始期における大量減耗

Hjort (1914, 1926) は海産魚類について、生活史初期の主な減耗要因が飢餓であり、仔魚期における餌料環境の良否が加入資源量を左右するという“critical period”仮説を提唱した。この概念は、その後、プランクトンのブルーミングと仔魚の摂餌開始時期とが時間的にずれると、仔魚の大量死亡が起こるとする Cushing (1975, 1990) の“Match-mismatch”仮説や、海洋上層部の鉛直安定性が餌生物の集中分布に不可欠であり、このことが仔魚の生残や年級群豊度を規定するという Lasker (1975) の“Ocean stability”仮説等へと発展していった。このように、これまで様々な視点から仔魚期の餌料環境と生残過程の関係が調べられてきたが、天然海域の仔魚の減耗中に占める飢餓死亡の割合を定量的に評価した研究は、南カリフォルニア海域のマアジを対象とした Theilacker (1986) や同海域のカタクチイワシを対象とした Owen *et al.* (1989) など、わずかな事例をみるに過ぎない。とりわけイカナゴについては研究事例がなく、その実態はよくわかっていない。

本章では、飼育実験および野外調査から、伊勢湾におけるイカナゴの仔魚期における摂餌生態の特性を明らかにするとともに、摂餌の成否が仔魚期の生き残りを左右する可能性を検討する。

材料と方法

1. 飼育実験

伊勢湾のイカナゴは湾口部周辺の海底で産卵する。湾口部でふ化した仔魚は、主に潮流によって短時間で湾内へと輸送される(第3章第5節)。産卵期となる冬季の湾口部には顕著な熱塩フロントが形成されるため(関根ほか, 1992)、湾内への輸送に伴って、仔魚が経験する水温は急激に低下する。そこで、以下の手順により仔魚の飼育を行った。

第3章第1節における水温と卵内発生時間の関係を求める実験の13.9℃区から採取したふ化後4時間以内

(消灯した17時から4時間以内)の仔魚1,600尾を、ウォーターバス内に設置した100 l 黒色ポリエチレン水槽に収容し、24時間かけて水温を10℃付近にまで低下させ、その後水温10.1 ± 0.5℃でふ化後30日目まで飼育した。餌料として、ふ化直後から5日目まではシオミズツボムシ(以下ワムシと略す)5個体/m l、6日目から13日目まではワムシ8個体/m l、14日目から30日目まではワムシ10個体/m lおよびアルテミアノープリウス0.1~0.2個体/m lを投与した。ふ化後5日目までは止水で、その後は1 μm メッシュフィルター濾過海水で1日当たり30~100%換水しながら通気して飼育した。日長条件は、天然海域の産卵期に合わせて7時点灯、17時消灯の10 L : 14 Dとした。飼育期間中は毎日約30尾の仔魚を採取し、オイゲノールで麻酔後、標準体長、卵黄嚢容積(Blaxter and Hempel, 1963)の測定および消化管内容物の有無を観察した。

この給餌飼育実験と並行して、同じふ化仔魚群について無給餌飼育実験を行った。ウォーターバス内に設置した3個の500 ml ガラス製ビーカーにふ化仔魚を100尾ずつ収容し、無給餌、無通気、無換水状態で飼育した。ふ化後4日目、5日目、7日目、9日目、10日目、11日目に1回当たり約20尾の仔魚を採取し、卵黄嚢容積を測定した。無給餌飼育実験中の水温は10.2 ± 0.1℃であった。なお、ふ化後の日数はふ化後0~24時間を0日目、24~48時間を1日目として記述した。

2. 野外調査

イカナゴ仔魚の摂餌実態を調べるために、伊勢湾口部の産卵場周辺海域においてイカナゴ仔魚の採集調査を実施した。1993年1月に、三重県水産研究所調査船「あさま丸」を用いて調査を行った。湾口部の湾内3地点、湾外2地点(Fig. 57)において、昼間に海底直上から海面までボンゴネット(口径60cm、目合335 μm)の傾斜曳を行い、採集物を10%ホルマリン溶液で固定して実験室に持ち帰った。実験室では標準体長を0.1 mm単位で測定するとともに、消化管内容物の有無を観察した。

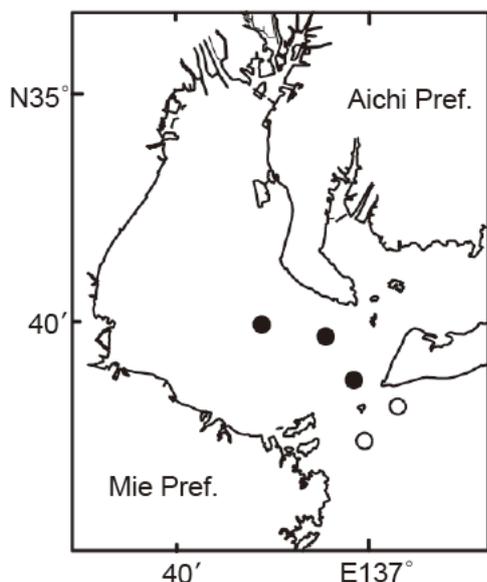


Fig. 57. Sampling locations of larval sand lances at the inner bay (closed circle) and outer bay (open circle) of Ise Bay in January 1993.

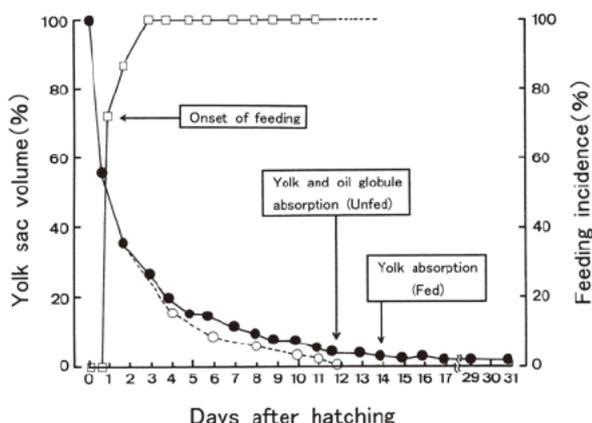


Fig. 58. Changes of yolk sac volume (● fed, ○ unfed) and feeding incidence (□) in Japanese sand lance larvae reared at 10°C. Yolk sac volume is expressed as % of that in newly hatched larvae. Values indicate the mean. Feeding incidence is expressed as % in number of larvae with foods in the gut of total larvae.

結果

1. 飼育実験

1) 摂餌開始

第5章第1節の飼育実験に準じて消化管内に餌生物が存在する個体の全個体に対する割合を摂餌率とし、給餌飼育下におけるふ化後の摂餌率の推移をFig. 58に示した。消灯後にふ化した仔魚(17~21時収容)の一部は、体をS字に屈曲して餌生物に跳びつく摂餌行動を翌朝11時(ふ化後14~18時間)の観察時点ですでに開始していた。この時点においてはまだ摂餌個体は認められなかったが、同日夕刻のふ化20~24時間後の観察時に

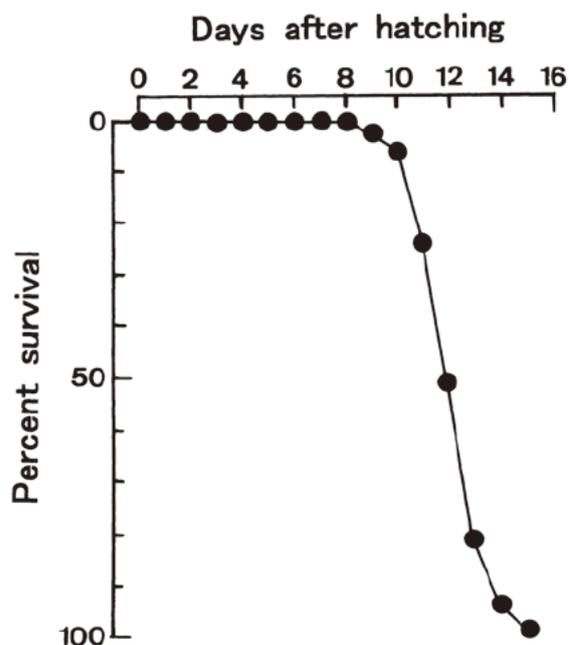


Fig. 59. Starvation mortality curve of newly hatched larvae of Japanese sand lance reared at 10°C.

は72.4%の個体の消化管内に餌生物が確認された。その後も摂餌率は増加し、ふ化後2日目(67~71時間)以降は100%となった。

2) 卵黄・油球の吸収過程

ふ化仔魚の卵黄嚢容積の経時変化を、ふ化時平均体積($14.5 \pm 6.1 \mu m^3$, $n = 100$)を100%とする相対値としてFig. 58に示した。無給餌区において最初に卵黄、油球を吸収し終えた個体が出現したのはふ化後7日目であった。その後吸収終了個体の割合は増加し、ふ化後11日目には全個体で卵黄、油球とも消失した。卵黄、油球の吸収後、へい死個体は急増し、ふ化後15日目には全個体がへい死した(Fig. 59)。

一方、給餌区では約50%の卵黄が残存している時点(ふ化後20~24時間)で仔魚が摂餌を開始した。卵黄、油球の吸収終了個体が初めて観察されたのはふ化後8日目、また、全個体が卵黄吸収を終了したのはふ化後13日目と無給餌区より遅かった(Fig. 58)。油球はその後も残存し、30日目の飼育終了時においても約40%の個体が油球を残していた。

3) 初期成長

給餌飼育期間中の体長の推移をFig. 60に示した。13.9°Cにおけるふ化時(ふ化後0~6時間)の平均体長は $4.5 \pm 0.2 mm$ であった。水温を $10.1 \pm 0.5^\circ C$ とした後はほぼ直線的に成長し、ふ化後30日目には $11.3 \pm 1.1 mm$ に達した。この間の成長速度は平均0.23 mm/日で

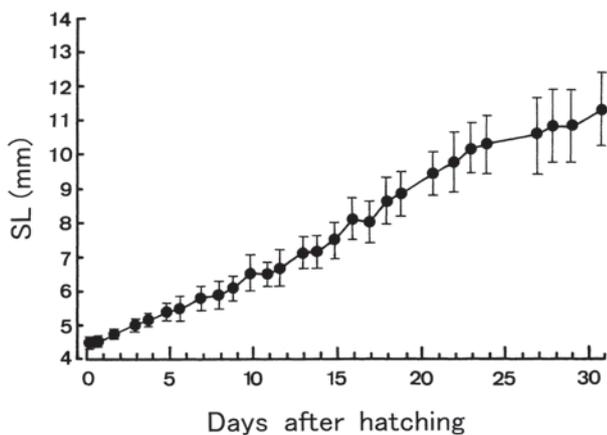


Fig. 60. Growth of Japanese sand lance larvae reared at 10°C. Values indicate the mean \pm standard deviation.

あった。同じ日齢の個体間での体長差は、飼育日数とともに大きくなり、30日目には最小個体と最大個体の体長差は3.9 mmとなった。脊索の屈曲は、ふ化後17～18日目、体長9 mm前後から観察され、飼育終了時の30日目には約30%の個体（体長13 mm前後）で完了していた。

2. 野外調査

Table 16に採集されたイカナゴ仔魚の摂餌状態を示した。湾内で採集された仔魚では、観察した150個体のうち146個体（97.3%）の消化管から餌生物が確認された。ふ化直後と思われる卵黄をもった体長3～4 mmの個体でも80%を上回る高い摂餌率を示し、野外においてもふ化直後から活発に摂餌していることが確認された。ただし、多くの仔魚の消化管から出現した餌生物の大半は、餌料価値が低いと考えられるかいあし類の卵であった。そこで、ノープリウス幼生に限った摂餌状態を観察したところ、ふ化直後の体長3 mmでやや低い摂餌率を示したが、その後は成長とともに急増し、全体として70%程度の高い値が得られた。一方、湾外で採集された

体長3 mmの仔魚は、湾内で採集された同じ体長の仔魚よりも若干低い摂餌率を示した。

考 察

伊勢湾におけるイカナゴのふ化時（ふ化水温13.9°C）の平均体長は 4.5 ± 0.2 mmであり、三陸沿岸における本種の平均体長 4.7 ± 0.2 mm（ふ化水温6.5°C, Yamashita and Aoyama, 1985）に比べやや小型であった。Yamashita and Aoyama (1985)は、三陸沿岸における本種のふ化仔魚を6.5°Cの水温下で24日間飼育し、0.12 mm/日の成長速度を得た。これに対し、伊勢湾の本種のふ化仔魚を10.1°Cの水温下で30日間飼育した本研究では、ほぼ2倍に当たる0.23 mm/日の成長速度が得られた。三陸沿岸産の飼育実験では、餌料として体長330 μ m以下の天然の動物プランクトンとワムシを2:8の割合で混合した餌料が用いられ、餌料密度が常に5個体/m^l以上になるよう調整された(山下, 1983)。一方、本研究ではふ化後5日目まではワムシ5個体/m^l、13日目まではワムシ8個体/m^lを投与して飼育した。少なくともふ化後13日目までの餌料条件については、両実験で大きな差はなかった。ふ化後9日目までの両個体群の成長速度を比較すると、三陸沿岸の本種で0.13 mm/日 (Yamashita and Aoyama, 1985)、伊勢湾の本種で0.23 mm/日となり、双方とも全飼育期間を通して試算された成長速度とほぼ一致した。今回得られた両個体群の成長速度の差は、餌料条件に起因するものではないと考えられる。一般に、同一種内でも適水温範囲内であれば飼育水温が高いほど摂餌量は増加し、成長は速くなる(山下, 1991)。両個体群にみられた成長速度の差がこうした飼育水温の差に由来するのか、前述した両個体群の卵内発生速度の差にみられたような生理的な差によるのかについては、今後さらに精密な成長比較実験に

Table 16 Incidence of foods in guts of larval sand lances collected in January 1993 in the mouth of Ise Bay at sampling stations in Fig.57.

Standard length class (mm)	Inner bay			Outer bay		
	No of guts examined	Feeding incidence ^{*1}	Incidence of copepod nauplii ^{*2}	No of guts examined	Feeding incidence ^{*1}	Incidence of copepod nauplii ^{*2}
		(%)	(%)		(%)	(%)
3.0~4.0	18	83.3	16.7	41	63.4	12.2
4.0~5.0	79	98.7	63.3	49	93.9	61.2
5.0~6.0	45	100.0	91.1	9	100.0	88.9
6.0~7.0	8	100.0	87.5	1	100.0	100.0
Total	150	97.3	67.3	100	82.0	44.0

^{*1} Feeding incidence is expressed as % in number of larvae with food in the gut of total examined larvae.

^{*2} Incidence of copepod nauplii is expressed as % in number of larvae with copepod nauplii in the gut of total examined larvae.

よって検討する必要がある。いずれにしても、両個体群がそれぞれの海域環境下で異なった初期成長様式をもつことは確かであり、系群のそれぞれの海域環境への適応を考える上で興味深い現象と考えられる。

一般に沈性卵からふ化する仔魚は、ふ化時点において器官形成がかなり進んでいる(田中, 1969)。沈性粘着卵を産出する本種もふ化の時点で黒化した眼をもち、両顎は形成され、肛門も開口し、直ちに摂餌可能な状態にあった。飼育実験では、72.4%の仔魚がふ化後24時間以内に内部栄養を大量に残した状態で摂餌を開始した。さらに外部からの栄養摂取に伴って、卵黄や油球の消費は抑制され、実験開始1ヶ月後においても油球が残存する個体が目立った。本種は、ふ化後約1ヶ月にわたって内外の栄養源を混合して利用するという生態をもつために、マイワシ(Lasker, 1962)などでみられる内部栄養から外部栄養への急激な栄養源の転換期が存在せず、摂餌開始期における栄養不足による大量減耗は起こりにくいと判断される。

伊勢湾のイカナゴ仔魚の食性を調べた山田(1986)によれば、ふ化直後の仔魚が最も多く摂餌しているのはかいあし類の卵、次いでかいあし類のノープリウス幼生であり、消化管内容物の総個体数に占めるこれら2種の割合は90%以上を占める。また、餌生物の主体は成長とともにしだいに卵からノープリウス幼生へと変化する。ふ化直後の仔魚によるかいあし類卵の摂餌はマイワシ(船越・柳橋, 1983)、スケトウダラ(中谷・前田, 1983)などの魚種でも確認されているが、いずれも未消化の場合が多く、栄養的価値は低いと考えられている(田中, 1980)。伊勢湾のイカナゴについても消化管内には未消化の卵が多く、栄養的価値を考慮すると主要な餌料はかいあし類のノープリウス幼生と判断される。伊勢湾のイカナゴの仔魚出現期に当たる1~2月は、春夏季に比べて動物プランクトン現存量の少ない時期ではあるが、*Paracalanus parvus*の優占的出現によって、冬季としては比較的良好な餌料環境が維持されている(第2章, Sekiguchi, 1978)。こうした餌料環境と仔魚自身がふ化直後からもつ高い摂餌能力によって、天然海域に分布するイカナゴ仔魚は良好な摂餌状態を示した。野外調査を実施した1993年は親魚資源尾数が卓越し、産卵量水準は高く(Table 15)、仔魚の発生量も多かった年である。高い分布密度にも係わらず、採集された仔魚、特に湾内で採集された仔魚はふ化直後から80%を上回る高い摂餌率を示した。

銭谷(2000)は伊勢湾のイカナゴ仔魚の成長、生残

を再現する動態モデルを構築し、これを用いて1995~1999年までのイカナゴ仔魚の餌料要求量、摂餌可能餌料量を試算した。この報告によると、各年とも餌不足が示唆されたのは湾口産卵場からふ化した後約5日間、すなわち内部栄養を保有し、内外の栄養源を混合して利用できる期間に限定された。一方、Yamashita and Aoyama(1986)は三陸沿岸のイカナゴ仔魚の飢餓耐性を実験的に測定し、水温6.5℃下における個体群としてのPoint of no return(PNR)をふ化後13日前後と推定している。伊勢湾におけるイカナゴ仔魚出現期の水温は10℃前後であることから、PNRまでの時間は三陸沿岸の本種より短いと考えられる。しかし、無給餌飼育下において最初に卵黄・油球吸収個体が観察されたのがふ化後7日目、全個体で吸収完了が確認されたのがふ化後11日目であったこと(Fig. 58)を考慮すると、伊勢湾のイカナゴは銭谷(2000)が指摘する餌不足期間のふ化後約5日より後にPNRに達することになり、ふ化直後に餌不足を経験することがあっても、それが大量の飢餓死亡の原因になることはないであろう。

以上のことを総合すると、少なくとも湾口の産卵場から伊勢湾内に輸送された仔魚については、飢餓を直接的原因とする減耗は起こりにくいと考えられる。

第2節 親魚による被食減耗評価

近年、天然海域における仔稚魚期の減耗要因として被食が注目され、多くの魚種において被食減耗の定量的評価を目的とした調査や研究が進められている。イカナゴ類においても、近年主に北海周辺海域の*A. marinus*を対象に海鳥(Bailey, 1989; Bailey *et al.*, 1991)やサバ、タラ類(Furness, 2002)による被食減耗率が定量的に推定されつつある。一方、被食減耗の研究過程において、親魚が卵・稚仔を共食いする現象が天然海域の多くの魚種で見出され、加入量を低下させる要因として重要であることが指摘されている(Hunter and Kimbrell, 1980; Dwyer *et al.*, 1987; Brodeur and Bailey, 1996)。イカナゴ仔魚の親魚による捕食は、伊勢湾(杉野, 1960)や瀬戸内海(岡本ほか, 1989)において確認されている。しかし、共食いによる減耗を定量化する試みはなされていない。本節では、伊勢湾におけるイカナゴ親魚の食性分析および飼育による捕食実験から、成魚による仔魚の被食減耗を定量的に評価し、共食いの加入尾数への影響を検討する。

材料と方法

1. イカナゴ親魚の仔魚に対する摂餌選択性

イカナゴ親魚の仔魚に対する摂餌選択性を調べるため、飼育による捕食実験を行った。親魚として1994年4月29日に伊勢湾内で漁獲後、三重県水産研究所において約10ヶ月間（うち6ヶ月間は夏眠）、配合飼料を与えて飼育した平均体長 8.7 ± 1.0 cm の1歳魚を用いた。24時間無給餌状態においた親魚135個体を水温 10°C 、自然光条件下の2トンFRP水槽に収容した。この水槽に同研究所において卵から飼育したふ化後41～53日目のイカナゴ仔魚、アルテミアノープリウス幼生およびふ化後12日目の養成アルテミアを同時に投与した。20分後に親魚を採取し、10%ホルマリン溶液で固定後、胃内容物を観察した。得られた胃内容物の組成と飼育水槽中における密度との関係から次式により Ivlev (1965) の選択性指数 (I) を求め、餌生物の種類やサイズに対する親魚の摂餌選択性を調べた。

$$I = (r_i - p_i)/(p_i + r_i) \quad (1)$$

ここで、

r_i : ある餌生物の胃中における存在率 (%)

p_i : ある餌生物の環境水中における存在率 (%)

餌生物として用いたイカナゴ仔魚およびアルテミアのサイズ、投入密度は Table 17 に示した。

2. 天然海域における共食い

天然海域における共食いを確認するため、1995年3月および1996年2月に伊勢湾内の6地点 (Fig. 61) において、産卵後のイカナゴ親魚を採集した。親魚の摂餌が活発な日中の9～12時に、バッチ網漁船によって各測点2回曳網した。捕食された仔魚は急速に消化されると考えられたため、曳網時間は30分以内とし、漁獲

Table 17 Mean length and density of prey used for the food selectivity experiment

Food organism	Mean length (mm)	Density (inds./l)
Sand lance larva	13.6^{*3}	0.25
<i>Artemia</i> (L) ^{*1}	2.9^{*4}	20.0
<i>Artemia</i> (S) ^{*2}	0.8^{*4}	600.0

^{*1} Reared for 12 days.

^{*2} Nauplius

^{*3} Standard length

^{*4} Body length

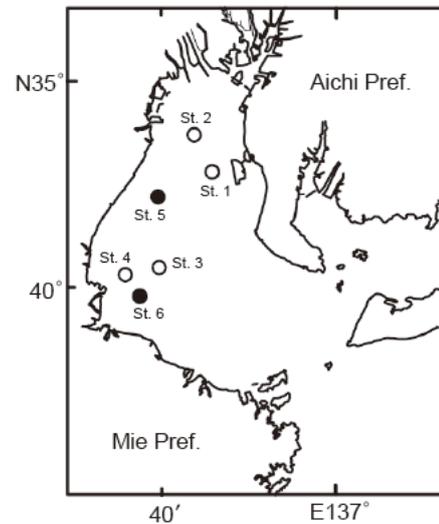


Fig. 61. Sampling locations of adult sand lances in Ise Bay in March 1995 (open circle) and February 1996 (closed circle).

された親魚は船上にて直ちに10%ホルマリン溶液で固定した。実験室に持ち帰った親魚の体長、体重および胃内容物重量を測定した後、実体顕微鏡下で胃内容物を観察した。イカナゴ仔魚と確認できる胃内容物については個体数を計数するとともに、万能投影機上で標準体長をmm単位まで測定した。

3. イカナゴ親魚による仔魚の消化速度および日間摂餌量

イカナゴ親魚に捕食された仔魚が消化される速度を推定するため、捕食実験を行った。親魚として1995年5月4日に伊勢湾内で漁獲後、三重県水産研究所で約10ヶ月間（うち6ヶ月間は夏眠）、配合飼料を与えて飼育した平均体長 9.0 ± 0.8 cm の1歳魚を用いた。200 l 黒色ポリエチレン水槽にあらかじめ24時間無給餌状態においた親魚13個体を収容し、水温 11°C 、自然光条件下で実験した。水槽内に同研究所で卵から飼育したふ化後59日のイカナゴ仔魚（平均体長 13.9 ± 2.1 mm）約230個体を投入し、10分間（14時20分～14時30分）親魚に捕食させた後、親魚を別の200 l 黒色ポリエチレン水槽に移した。捕食時刻を14時25分として、その0.5、1.0、2.0時間後にそれぞれ4個体、5個体、4個体の親魚を取り上げて10%ホルマリン溶液で固定後、胃から取り出した仔魚の個体重量を測定し、消化速度を推定した。消化速度の推定には山下ら (1993) に従い以下のモデルを用いた。

$$S_t = S_0 \exp(-at) \quad (2)$$

ここで、

S_0 : 捕食時刻における胃内容物重量,

S_t : t 時間後の胃内容物重量,

a : 瞬間消化率,

である。さらに Hunter and Leong (1981) に従い、以下のモデルを用いてイカナゴ親魚による仔魚の日間摂餌量を推定した。

$$H = a \times S \times t + Se \quad (3)$$

ここで,

H : 体重当たり日間摂餌量 (%),

S : 摂餌時間中の胃内容仔魚重量指数 (胃中の仔魚重量 / 胃内容物すべてを除いた体重 \times 100),

t : 1 日の摂餌時間,

Se : 摂餌時間終了時の胃内容仔魚重量指数 (摂餌時間終了時における胃中の仔魚重量 / 胃内容物すべてを除いた体重 \times 100),

である。なお、本節で用いた重量はすべて 10% ホルマリン溶液固定後の湿重量とした。

結果

1. イカナゴ親魚の仔魚に対する摂餌選択性

室内実験に用いた 135 個体の親魚のうち、46 個体について胃内容物を観察した。仔魚を捕食した親魚は 31 個体 (67.4%) であった。親魚 1 個体当たりの捕食仔魚

数は最大で 25 個体、平均で 3.3 ± 5.6 個体であった。

仔魚およびアルテミアに対する摂餌選択性の分析結果を Table 18 に示した。親魚の体長による選択性の相違は認められなかったが、仔魚に対し強い正の選択性 ($I = 0.91$) を示した。また、養成アルテミアに対してもイカナゴ仔魚に匹敵する強い正の選択性 ($I = 0.87$) を、逆にアルテミアノープリウスに対しては負の選択性 ($I = -0.31$) を示した。イカナゴ親魚は摂餌可能な範囲内ではより大型の餌料生物を選んで捕食した。

2. 天然海域における共食い

1995 年、1996 年の 2 年間で 6 群、352 個体のイカナゴ親魚の胃内容物を観察した。観察に用いた親魚の平均体長は 10.9 ± 1.0 cm であった。夏眠に至るまでの未成魚期 (4 ~ 5 月) の主な餌生物がかいあし類である (関口ほか, 1974) のと同様に、産卵後湾内へ来遊した親魚も主にかいあし類を捕食していた。イカナゴ仔魚を捕食していた親魚は 5 群から計 79 個体観察され、捕食個体出現率は 22.4% であった。親魚 1 個体当たりの捕食仔魚数は最大で 42 個体、平均で 1.3 ± 3.9 個体であった (Table 19)。飼育したイカナゴ仔魚の体長体重関係は、次式で表すことができた。

$$W_I = 0.0037 \times L_I^{2.932} \quad (R^2 = 0.920, n = 92) \quad (4)$$

ここで、

Table 18. Ivlev's electivity index in adult sand lance calculated from the predation experiment

Standard length class (cm)	No. of stomachs examined	Mean no. of contents / stomach				Ivlev's electivity index			
		Sand lance larva	Artemia		Sand lance larva	Artemia			
			Total	L ^{*1}		S ^{*2}	Total	L ^{*1}	S ^{*2}
7.0 ~ 8.0	13	5.2	328.5	162.2	166.3	0.95	-0.01	0.88	-0.32
8.0 ~ 9.0	15	2.9	421.3	229.4	191.9	0.89	0.00	0.89	-0.36
9.0 ~ 10.0	9	2.3	384.4	184.0	200.4	0.87	0.00	0.87	-0.30
10.0 ~ 11.0	9	2.2	423.1	159.9	263.2	0.86	0.00	0.84	-0.22
Total	46	3.3	388.2	187.9	200.3	0.91	0.00	0.87	-0.31

*1 Reared for 12 days (Table 17).

*2 Nauplius (Table 17).

Table 19. Incidence of sand lance larvae in stomachs of adult sand lances collected in March 1995 and February 1996 in Ise Bay at sampling stations 1 - 6 in Fig. 61

Date	Sampling station	No. of stomachs examined	No. of stomachs with sand lance larvae	Incidence of predation (%)	Total no. of sand lance larvae in stomachs	Mean no. of sand lance larvae in a stomach
3 Mar. 1995	St. 1	63	12	19.0	114	1.8 ± 6.1
3 Mar. 1995	St. 2	61	6	9.8	46	0.8 ± 2.5
3 Mar. 1995	St. 3	25	0	0.0	0	0.0
19 Mar. 1995	St. 4	44	17	38.6	120	2.7 ± 5.6
20 Feb. 1996	St. 5	100	35	35.0	139	1.4 ± 3.2
20 Feb. 1996	St. 6	59	9	15.3	26	0.4 ± 1.3
	Total	352	79	22.4*	445	$1.3 \pm 3.9^*$

* Average

W_l : 仔魚の体重 (mg),

L_l : 仔魚の体長 (mm),

である。天然海域における被食仔魚の平均体長は 20.5 ± 5.3 mm であったことから、(4) 式より被食仔魚 1.3 個体当たりの重量は 0.034 g と推定された。採集された親魚 (平均体長 10.9 cm) の平均体重 7.01 ± 1.92 g, およびかいあし類などを含めた総胃内容物の平均重量 0.16 ± 0.13 g を用い、(3) 式の S の値を計算すると 0.50 となった。

3. イカナゴ親魚と被食仔魚の体長関係

野外調査で確認された共食いの事例のうち、1995年3月3日および19日に採集した3群 (Table 19の Sts.1, 2, 4で採集した群) については、被食仔魚の消化が比較的軽度であった。これらの採集群における被食仔魚の体長組成を Fig. 62 に示した。3月19日には同海域でイカナゴシラス漁の解禁日を決めるため、バッチ網漁船 (袋網目合: 200 径 / 50 cm) による試験操業が実施された。その際に漁獲された仔魚の体長組成を Fig. 62 に併記した。3月3日の被食仔魚の体長範囲は 10 ~ 32 mm, 平均体長は 18 mm であった。3月19日にはやや大きくなり、体長の範囲は 15 ~ 32 mm, 平均は 22 mm であった。同日調査海域で漁獲された仔魚の体長範囲は 21 ~ 35 mm, 平均 29 mm であり、被食仔魚の体長はこれらに比べやや小さく、特に調査海域で約半数を占めた体

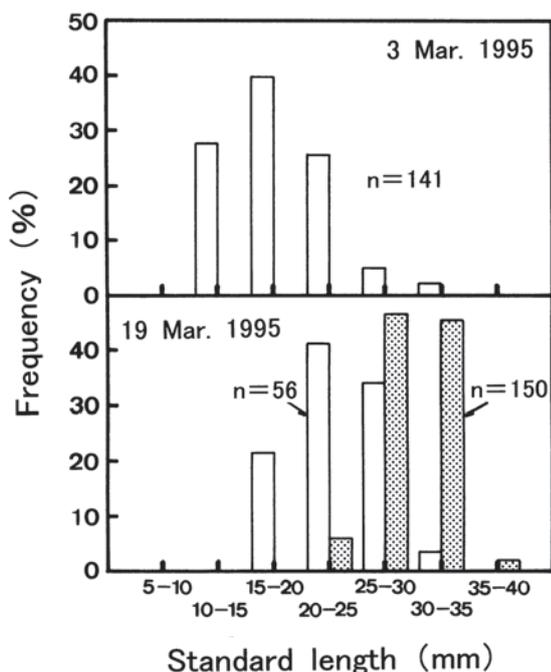


Fig. 62. Standard length composition of sand lance larvae in adult stomachs (open column) and ambient waters (shaded column).

長 30 mm 以上の個体の出現率は約 4% と低かった (Fig. 62)。

親魚と被食仔魚の体長関係を Fig. 63 に示した。被食仔魚の体長は親魚の体長に比例して大きくなり、特に被食仔魚の最大体長でその傾向は有意であり、親魚の体長との間には以下の直線関係が認められた。なお、ここでは親魚の体長階級に対し被食仔魚の出現が少なかった場合の最大値 (Fig. 63 の最大値のうち黒丸で示すもの) は除外した。

$$L_{max} = 5.1 \times L_a - 22.9 \quad (R^2 = 0.778, n = 8) \quad (5)$$

ここで、

L_{max} : 被食仔魚最大体長 (mm),

L_a : 親魚の体長 (cm),

である。調査海域に体長 30 mm 以上の仔魚が多く分布していたにも拘わらず、被食仔魚の最大体長は (5) 式の回帰直線によってほぼ制限されていた。このことから、 L_{max} は親魚の捕食限界仔魚体長と判断した。

4. イカナゴ親魚による仔魚の消化速度

室内実験では、水槽に投入された仔魚約 230 個体が 10 分間に 13 個体の親魚によってすべて捕食された。捕食時刻後 0.5, 1.0, 2.0 時間に胃から摘出された仔魚の平均体重は 6.6 mg ($n = 62$), 5.8 mg ($n = 78$), 4.8 mg ($n = 85$) と減少した。被食直後の仔魚の平均体重を水槽投入時の仔魚の平均体重 8.7 mg ($n = 65$) とし、被食後の経過時間に伴う仔魚重量の減少を (2) 式に回帰させて求めた a の値は 0.313/h となった (Fig. 64)。

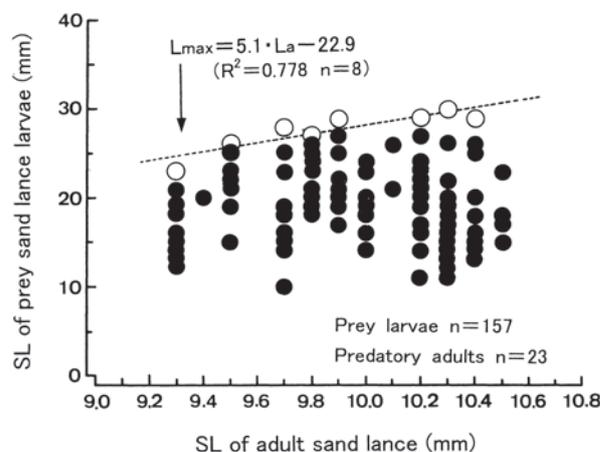


Fig. 63. Relationship between standard length of adults (L_a) and prey larvae (L). A dotted line shows a linear regression of maximum standard lengths (open circles) of prey larvae (L_{max}).

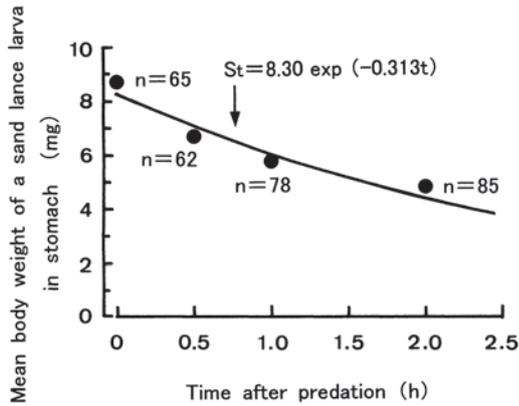


Fig. 64. Exponential decay function of sand lance larva weight with time after predation. Gastric evacuation rate was calculated as 0.313 h⁻¹.

5. イカナゴ親魚による仔魚の日間摂餌量

1995年、1996年における産卵後のイカナゴ親魚の S の値は 0.50 であった。室内実験に供したイカナゴ親魚の養成時の観察では、夜間は潜砂し、日中は遊泳して活発に摂餌を行う日周期性が認められたことから、 t を冬季の日長にあわせて 10 時間、また、 Se を S と同じ 0.50 とし、(3) 式より H の値を求めると、体重の 2.1% となった。

天然海域において採集された産卵後のイカナゴ親魚から、以下の体長体重関係式を得た。

$$W_a = 0.0073 \cdot L_a^{2.862} \quad (R^2 = 0.937, n = 239) \quad (6)$$

ここで、

W_a : 親魚の体重 (g),

である。推定された H の値 (2.1%) と (4) 式および (6) 式から、親魚の 1 日当たりの捕食仔魚個体数 P は次式で表すことができる。

$$P = (0.0073 \times L_a^{2.862} \times 0.021 \times 10^3) / (0.0037 \times L_l^{2.932}) \quad (7)$$

伊勢湾のイカナゴ仔魚の成長速度は、ふ化直後の体長 4.5 mm から体長 10 mm 程度までの間で 0.23 mm/日 (水温 10°C, 前節)、10 mm から 20 mm までの間では体長の 4.84% / 日 (水温 8.9°C 下, 三重県, 1993)、20 mm から 30 mm までの間では 0.97 mm/日 (水温 8.9°C 下, 三重県, 1993) と報告されている。これらの成長速度のデータから、日齢 (x) と仔魚の体長 (L_l) との関係は、

$$L_l = 4.48 \exp(0.038x) \quad (R^2 = 0.993) \quad (8)$$

と表すことができる。体長 8, 10, 12 cm の親魚について、(7) 式と (8) 式から P を仔魚の日齢 x の関数として表すと以下のとおりとなる。

体長 8 cm 親魚 (体重 : 2.81 g)

$$P = 196 \exp(-0.111x) \quad (9)$$

体長 10 cm 親魚 (体重 : 5.31 g)

$$P = 371 \exp(-0.111x) \quad (10)$$

体長 12 cm 親魚 (体重 : 8.95 g)

$$P = 626 \exp(-0.111x) \quad (11)$$

考 察

イカナゴ仔魚、アルテミアノープリウス幼生およびアルテミア成体を餌生物とした室内実験において、イカナゴ親魚は仔魚およびアルテミア成体に対し強い正の摂餌選択性を示した。冬季の伊勢湾内にもっとも卓越する餌生物はかいあし類であり、特に *Paracalanus* や *Acartia* が優先する (Sekiguchi, 1978)。これらはいずれも体長 1 mm 以下の比較的小型のかいあし類に属し、今回の実験に供した餌生物サイズでいえば親魚が負の摂餌選択性を示したアルテミアノープリウスの大きさに相当する (Table 17)。天然海域においては、イカナゴ親魚が仔魚に遭遇すれば、最も個体数が優先するかいあし類よりもイカナゴ仔魚を選択的に捕食すると考えられる。実際に、伊勢湾で採集したイカナゴ親魚は多数の仔魚を捕食していた。

室内実験から被食仔魚は短時間で消化されることがわかった。イカナゴ親魚に仔魚を捕食させた後の胃内容物重量の減少過程から求められた a の値は 0.313/h であり、魚類を捕食した 0 ~ 1 歳のヒラメ *Paralichthys olivaceus* で求められた 0.164/h (梨田ほか, 1984)、ヒラメ幼稚魚を捕食した全長 30 cm 前後のアイナメ *Hexagrammos otakii* で求められた 0.143/h (山下ほか, 1993) に比べてかなり大きかった。 $a = 0.313/h$ を用いて (2) 式から胃内容物の 50% および 90% が消化される時間を推定すると、それぞれ 2.2 時間、7.4 時間となる。

Dwyer *et al.* (1987) は東ベーリング海のスケトウダラにおいて親魚が稚魚を共食いする現象を見出し、親魚と稚魚の分布域の重なりが共食いの強度を左右する重要な要因であることを指摘している。伊勢湾のイカナゴ仔魚は日中には 10 m 深前後の中層から底層を中心に分布している (石田, 1984)。魚探反応を見ると、親魚の日中の主分布層は仔魚と同じ中~底層域にあり、両者の分布様式は鉛直方向においては一致している。しかし、水平方向における両者の分布様式は異なる様相を呈している。親魚は湾口部周辺で産卵した後も同海域にとどまり、通常湾中央部~湾奥部へ回遊することは少ない (富山, 1995)。一方、仔魚は湾口部でふ化した後、主に潮流によって比較的早期に成育場となる湾内へ輸送される (第 2 章)。両者の水平方向における分布域の重なりは、ふ化仔魚が湾内へ輸送されるまでの短い期間に限られるこ

とが多い。ふ化仔魚を湾口部に点源瞬間投入した際の移流・拡散計算を行った向井（1986）によれば、湾口部でふ化した仔魚が湾中央部へ輸送されるまでの期間はおおむね10日間である。イカナゴ仔魚は親魚が潜砂している夜間、特に日没後の数時間に一斉にふ化する（第3章第1節）ことから、ふ化仔魚が親魚の捕食対象となるのはふ化の翌日、すなわち1日齢以降と考えられる。(9)～(11)式の被食仔魚数 P は被食仔魚の日齢 x の関数として表されているので、それぞれの式を1～10日齢まで積分すると、親魚1個体が、ある日に生まれた仔魚群を、棲み分けが進むまでの間捕食し続けた場合の総捕食個体数を見積もることができる。その数は体長8 cmの親魚で約1,000個体、体長10 cmの親魚で約1,890個体、体長12 cmの親魚で約3,190個体と推定される（Table 20）。体長（ L_a ）と孕卵数（ F ）の関係（Fig. 47, $F = 0.3474 \times L_a^{4.389}$ ）に基づくと、親魚の孕卵数は体長8 cmで約3,200粒、10 cmで約8,510粒、12 cmで約18,940粒である。イカナゴの卵巣卵の発達過程は部分同時発生型に属し、1産卵期に1回のみ産卵する産卵様式をもつ（第3章第4節）ことから、親魚1個体当たりの孕卵数に占める総被食個体数の割合は、産卵量当たりの被食減耗量、すなわち親魚による捕食減耗率を示すことになる。その値は体長8 cmで31%、体長10 cmで22%、体長12 cmで17%と推定される。天然海域では雌雄がほぼ1:1の割合で存在する（糸川, 1980）ため、これらの値は実質的には2倍の62%、44%、34%となる（Table 20）。

分布域の重複が長期化した場合、親魚は最長で仔魚が捕食限界体長に成長するまで捕食し続けることが可能となる。(5)式に基づくと親魚による仔魚の捕食限界体長は体長8 cmの親魚で18 mm、10 cmで28 mm、12 cmで38 mmと推定された。(8)式によればふ化仔魚

がそれぞれの被食限界体長に達するのはふ化後37日、48日、56日である。そこで、(9)～(11)式をそれぞれ1～37日齢、1～48日齢、1～56日齢で積分して1親魚当たりの総捕食個体数を求めると、体長8 cmの親魚で約1,550個体、10 cmで約2,980個体、12 cmで約5,040個体となる。先と同様に雌雄とも仔魚を捕食すると考えて、孕卵数に対する総捕食個体数の割合を推定すると、それぞれ97%、70%、53%となる（Table 20）。これらの値はイカナゴ親魚の仔魚捕食能力の上限値と考えられ、親魚と仔魚の分布域の重複状況によっては先に求めた親魚による捕食減耗率（62%、44%、34%）がさらに高くなりうることを示唆している。親魚による捕食減耗が漁獲資源加入に及ぼす影響は大きく、加入量を制限する重要な要因であることが推察される。Kimura *et al.* (1992) は瀬戸内海東部におけるイカナゴの資源動態モデルを構築し、その中で親魚による捕食の影響が大きいというシミュレーション結果を得ている。伊勢湾のイカナゴを対象とした本研究においても、これを支持する結果が得られた。

今回の試算によれば、親魚1個体当たりの孕卵数に対する総被食個体数の割合、すなわち親魚による捕食減耗率は、産卵期の親魚体長が小型であるほど大きい値を示した。これは親魚の孕卵数が体長の4.39乗に、親魚の仔魚捕食量が体長の2.86乗（(7)式）に比例し、小型親魚ほど孕卵数に対する捕食数の比率が大きくなるためである。第5章第2節で述べたように、親魚資源水準が高い年（1993, 1995, 1996, 2003年）には親魚の小型化が顕著になる（Fig. 54）。こうした年には、仔魚に対する捕食圧の増大によって、新規加入量に対する負の影響が大きくなることが推察される。

Table 20. Estimated cannibalistic mortality % of larval sand lance by adult sand lance in Ise Bay.

Standard length of predatory adult (cm)	Age range of larvae preyed on by adult (Age in day)	Total no. of larvae preyed on by an adult (a)	Fecundity of an adult female (b) *1	Cannibalistic mortality of larvae (%) (2a / b × 100) *2
8.0	1～10	998	3,195	62.5
	1～37	1,551		97.1
10.0	1～10	1,890	8,508	44.4
	1～48	2,975		69.9
12.0	1～10	3,189	18,939	33.7
	1～56	5,036		53.2

*1 $F = 0.3474 \times L_a^{4.389}$ (Fig.47)

where F = fecundity of an adult female, L_a = standard length of adult sand lance (cm).

*2 Mortality % of larval sand lance by a pair of adult sand lance.

第7章 総合考察

1. 伊勢湾のイカナゴにみられる密度依存的な加入量決定過程

大気－海洋－海洋生態系から構成される地球システムの基本構造（レジーム）が、全球規模で、数十年の時間スケールで転換（シフト）することをレジームシフトと言う（川崎, 2007）。レジームシフトの概念は、互いに遠く離れて全く別の海流系に分布している太平洋の3つのマイワシ個体群（日本産マイワシ *Sardinops melanostictus*, カリフォルニアマイワシ *S. caeruleus*, チリマイワシ *S. sagax*）が、20世紀において同調して数十年スケールの大変動を行っていることが指摘されたこと（Kawasaki, 1983）を契機に提唱されるようになった。以来、日本周辺海域における種々の魚類資源について、レジームシフトが論議されてきた（例えば、桜井, 1998; 田ら, 2002; 谷津ら, 2003; 二平ら, 2003）。これらの研究を通じ、魚類資源の多くは大洋規模での気象や海象の変動に伴って自然変動することが明らかとなりつつある。

富山・小松（2006）は、1995～2001年までの伊勢湾産イカナゴの新規加入調査結果から、1月（仔魚期）の伊勢湾内の10m層平均水温と加入資源尾数の間に負の相関関係があり、低水温年に加入資源量水準が高くなることを指摘した。さらに、こうした関係は、水温が低いほどかいあし類の現存量が多く、発育初期のイカナゴの餌料環境が良好になるために生じると考えた。富山・小松（2006）の理論に基づけば、伊勢湾産イカナゴの再生産成功率は寒冷レジームに上昇することが予測される。しかし、1980年にまで遡って気候のレジームシフトと再生産成功率の関係を解析した本研究（第4章）では、寒冷レジームに再生産成功率が上昇する傾向は見出せず、気候のレジームシフトで加入資源量変動を説明できないことが明らかとなった。

一方、イカナゴ類では産卵親魚量と加入量との間には明瞭な再生産関係が認められず、産卵親魚量から加入量を予測することは困難との見方が一般的である（Goodlad and Napier, 1997; ICES, 2002; Arnott and Ruxton, 2002; 浜田, 1972 a）。その中で、伊勢湾のイカナゴは唯一、Beverton-Holt型再生産曲線（Fig. 43）で説明できる再生産関係が認められる。すなわち、伊勢湾のイカナゴは、同じシラス型の初期生態をもつマイワシや他のイカナゴ類に例のない、親魚密度に依存した新規

加入量決定過程を有していると言える。本研究ではさらに、こうした密度依存的な新規加入量決定過程が、どのような生態学的要因を基礎として成立しているのかについて、親魚の再生産力と初期減耗の両視点から検証を行った。ここでは、親魚の再生産力に係わる要因として、「①卵質の低下」、「②産卵数の減少」、初期減耗に関わる要因として、「③仔魚期の餌不足」、「④親魚による被食」の計4要因を抽出し、各要因が新規加入量の決定に及ぼす影響を定量的に評価した。その結果、本種における密度依存的な新規加入量決定過程の基礎として、親魚の再生産力決定過程においては「②産卵数の減少」、初期生残過程においては「④親魚による被食」の2つの生態学的要因が強く関与していることが推察された。

本研究では、伊勢湾のイカナゴが親魚尾数の増大とともに個体群としての総産卵数が減少まではしないものの、しだいに飽和水準に漸近することが確認され（Fig. 55）、総産卵数が密度依存的に決定されることが明らかとなった。伊勢湾におけるイカナゴの総産卵数は、親魚尾数、群成熟度、雌1尾当たりの産卵数の3つのパラメータの積によって決定される。このうち、群成熟度については、第5章で述べたように本種の餌料環境の変化に対するエネルギー配分の調節機能が作用し、年変動が小さい。したがって、総産卵数の決定には親魚尾数および雌1尾当たりの産卵数の2つのパラメータがより強く影響することになる。ここで、雌1尾当たりの産卵数は親魚の密度に依存して変動する。すなわち、親魚の資源尾数が増大すれば、密度効果によって親魚の体長が顕著に小型化し、雌1尾当たりの産卵数は減少する。親魚尾数の増大とともに総産卵数が飽和水準に漸近するのは、こうした本種の再生産力調節機構によるところが大きい。また、総産卵数の年変動幅（44倍）が親魚尾数の年変動幅（78倍）より小さくなるのもこのことに起因していると考えられる。

一方、伊勢湾のイカナゴでは、総産卵数と加入資源尾数の間においても密度依存的な関係が見られ、総産卵数の決定過程のみならず、初期減耗過程においても密度依存性が存在することが示唆された。第6章第2節では、伊勢湾内で採集したイカナゴ親魚によるイカナゴ仔魚の捕食状況および室内実験で求められた消化速度等から、親魚による仔魚の捕食数を定量的に評価し、小型親魚ほど親魚1尾当たりの孕卵数に対する仔魚の捕食率が大き

いことを明らかにした。前述したように、本種は親魚資源尾数の増大とともに体長が小型化する。それによって、1尾の親魚の産卵数に対して、その親魚がふ化した仔魚を捕食する比率が相対的に高くなる結果、初期減耗過程に密度依存性が認められるようになると思われる。

親魚資源尾数が多い年には、密度効果で親魚が小型化することによってまず個体当たりの産卵数が減少し、さらには個体群としての総産卵数が飽和水準に漸近するようになり (Fig. 55), 再生産力が低下する。加えて発生した仔魚においても親魚による捕食圧が増加し、新規加入量に対する負の影響が大きくなる。伊勢湾のイカナゴにみられる密度依存的な新規加入量決定過程は、こうした生態的機構のもとで成立していると結論できる。

イカナゴの初期発育期である冬季に、伊勢湾ではイカナゴが著しく卓越する単純な仔稚魚組成を示した (第2章)。こうした現象は、瀬戸内海 (千田, 1964), 大槌湾 (Yamashita and Aoyama, 1984) やアメリカ北東部沿岸 (Sherman *et al.*, 1984) でも報告されている。イカナゴ類の初期発育期は、一般に春季における動物プランクトンのブルーミング前、すなわち生物生産の低い冬季に認められる (Sherman *et al.*, 1984; 北川・山下,

1986; Wright and Bailey, 1996; Robards *et al.*, 1999 a; Monteleone and Peterson, 1986; Buckley *et al.*, 1984)。本種は第6章第1節で述べた発生初期の栄養摂取戦略および高い飢餓耐性によって、餌生物の密度は低いが競合種の少ない冬季に発生し、その海域の餌料生産力を独占的に利用することができる。一方、冬季の伊勢湾の魚類層も比較的単純で、顕著な捕食者としてはイカナゴの親魚があげられる程度である (第6章第2節)。イカナゴのみが卓越する冬季の特異な伊勢湾生態系のもとでは、イカナゴ資源の加入に及ぼす影響は種間競合より種内競合の方が著しく大きいと判断される。伊勢湾産イカナゴの密度依存的加入の基礎となる2つの生態的機構 (産卵数の減少および親魚による被食) は、こうした強度の種内競合を背景に成立していると考えられる。

2. イカナゴ類の加入量変動様式の南北差

Watanabe (2007) は、亜熱帯域 (黒潮域) から亜寒帯域 (黒潮親潮移行域~親潮域) に分布するサンマ *Cololabis saira* の季節発生群間 (冬季に黒潮域で発生した群と秋季および春季に移行域で発生した群), マサバ *Scomber japonicas* の系群間 (太平洋系群と対馬暖流系

Table 21. Comparison of interannual variation of catch, recruits and adult stock size between *A. personatus* in Ise Bay and *A. marinus* in Shetland.

		Area (Species)	
		Ise Bay	Shetland
		(<i>A. personatus</i>)	(<i>A. marinus</i>)
Annual catch	Year range	1979-2003 ^{*1}	1974-2003 ^{*2}
	Max	25,659	52,000
	Minimum	515	500
	Magnitude of interannual variation (Max./Min.)	50	104
	Mean	7,881	14,108
	Standard deviation	6,026	14,839
	Coefficient of variation	0.76	1.05
		Unit : tons	Unit : tons
Recruits	Year range	1991-2003	1985-2000 ^{*3}
	Max	1,028.3	5.444
	Minimum	33.6	0.014
	Magnitude of interannual variation (Max./Min.)	31	389
	Mean	283.3	0.939
	Standard deviation	258.2	1.363
	Coefficient of variation	0.91	1.45
		Unit : 10 ⁸ indiv	Unit : relative value
Adult stock size	Year range	1992-2003	1985-2000 ^{*3}
	Max	376.4	2.525
	Minimum	4.8	0.112
	Magnitude of interannual variation (Max./Min.)	78	23
	Mean	80.2	0.970
	Standard deviation	106.3	0.726
	Coefficient of variation	1.32	0.75
		Unit : 10 ⁸ indiv	Unit : relative value

^{*1} Mie Prefecture Fisheries Research Institute (unpublished)

^{*2} ICES (2006)

^{*3} ICES (2002)

群), ニシン科魚類の種間(ニシン *Clupea pallasii*, マイワシ *Sardinops melanostictus*, ウルメイワシ *Etrumeus teres*) において, 初期生活期の日間成長率や瞬間死亡率および加入量変動様式を比較し, 加入量の年変動が亜寒帯域で生息する個体群(サンマ秋・春季発生群, マサバ太平洋系群)や種(ニシン, マイワシ)で大きく, 逆に亜熱帯域で生息する個体群(サンマ冬季発生群, マサバ対馬暖流系群)や種(ウルメイワシ)で相対的に安定していることを明らかにした。イカナゴ属魚類においても類似の傾向が見出せる。Table 21 に温帯性種である伊勢湾のイカナゴ (*A. personatus*) と亜寒帯性種である北海シェトランド諸島周辺海域のイカナゴ (*A. marinus*) の加入量変動様式を対比して示した。伊勢湾産イカナゴの数値は本研究に, シェトランド産イカナゴは ICES (2002, 2006) の資源評価にそれぞれよった。伊勢湾産イカナゴの加入量の変動幅が 1991 ~ 2003 年で約 30 倍であったのに対し, シェトランド産イカナゴは 1985 ~ 2000 年で約 400 倍と 1 桁大きかった。変動係数においても同様の傾向がみられ, 亜寒帯性種のシェトランド産で明らかに大きい変動を示した。これを反映して, 漁獲量の変動もシェトランド産で大きい。

日本産イカナゴ (*A. personatus*) の寿命は 3 歳であり(井上ほか, 1967; 大島, 1950), イカナゴ属魚類の中でも最も短く, 他種に比べて年齢構成が単純である。特に伊勢湾産の本種にあつては, 第 5 章第 2 節で述べたように 1 歳親魚に偏る単年齢に近い年齢構成を示す。そのため, 産卵親魚量の年変動は, 加入尾数変動を直接反映する。また, 0 歳魚の漁獲率がきわめて高いことに加え, 加入尾数と 0 歳魚の漁獲率との間には負の相関関係 (Fig.39) があり, 漁獲によって親魚尾数の変動幅がさらに増幅されるため, 親魚尾数は大きな変動を示す (Table 21)。一方, シェトランド産イカナゴ (*A. marinus*) の寿命は 9 年とされ (Macer, 1966), 多年齢からなる産卵親魚の量は伊勢湾産に比べて安定している (Table 21)。こうした親魚量の変動幅の大きさととは逆に, 加入量変動幅が伊勢湾産で小さく, シェトランド産で大きいのはなぜであろうか。

伊勢湾産では産卵親魚量の変動が大きい, 本研究で明らかになったように密度依存的な産卵量の調節過程によって産卵量は比較的安定している。加えて, 湾口部~湾内にかけて形成される恒流によって, 湾内成育場へ効率的に仔魚が輸送される (向井, 1986)。これらのことが加入量を安定化させる第一の要因になっていると考えられる。

シェトランド産 (*A. marinus*) の孕卵数は, 標準体長 12 ~ 18cm の親魚で約 2,700 ~ 15,400 粒 (Gauld and Hutchen, 1990) である。これに対し, 体長 7 ~ 13cm の伊勢湾産親魚 (*A. personatus*) では約 1,800 ~ 27,000 粒 (Fig. 47) と, 体長が小型である割に孕卵数が多い。一方, 卵径はシェトランド産で 1.02mm (Winslade, 1971), 伊勢湾産で 0.90mm (第 5 章第 1 節) と伊勢湾産で小さい。このように, 伊勢湾産は魚体が小型でありながら, 小卵を産出することによってイカナゴ類の中でも高水準の孕卵数を確保している。ふ化仔魚の体長は卵径を反映して, シェトランド産で 5.0 ~ 6.6 mm (Winslade, 1971), 伊勢湾産で 4.5 mm (第 6 章第 1 節) と伊勢湾産の方が小さい。しかし, その後の仔魚期における伊勢湾産の成長速度は, シェトランド産より速い。Wright and Bailey (1996) による耳石日周輪の解析によれば, シェトランド産イカナゴ (*A. marinus*) がふ化後稚魚に変態するまでに要する時間はおおよそ 2 ~ 3 ヶ月である。これに対し, 伊勢湾産イカナゴ (*A. personatus*) は, 富山・小松 (2006) が耳石日周輪解析から求めた成長式に基づけば 30 ~ 40 日程度と推定され, 仔魚期間はシェトランド産よりも明らかに短い。このことは, 伊勢湾産が減耗の大きい仔魚期をより短期間で通過できることを示唆している。また, 伊勢湾産の仔魚は高い飢餓耐性を有するとともに, 餌料競合種の少ない冬季に発生し, 伊勢湾の餌料生産力を独占して利用できる。さらに, 仔稚魚期の魚類層も単純で, 捕食者はイカナゴ親魚 (山田ほか, 1998) が存在する程度である。このように, 伊勢湾産イカナゴは, 初期生残上有利な種々の生活史戦略を有している。このことが密度依存的で安定した資源加入を支える重要な要因になっていると推察される。

一方, シェトランド産イカナゴでは明瞭な再生産関係は見出せない (Goodlad and Napier, 1997)。近年, Berntsen *et al.* (1994) や Proctor *et al.* (1998) は, シェトランド周辺漁場への 0 歳魚の供給に仔魚が経験する流動環境, すなわち輸送過程の成否が強く影響していることを指摘している。また, 当海域は多くの海鳥の繁殖地であり, 海鳥によるイカナゴの年間捕食量はピーク時の年間漁獲量に匹敵するとの報告もある (Bailey *et al.*, 1991)。さらに, イカナゴは当海域の有用水産資源である Haddock や Whiting の餌としても重要である (ICES, 2006)。シェトランド産イカナゴの加入量は, 輸送過程や被食などの外部要因の変動に支配され, このことが大きい加入量変動を生じさせ, 再生産関係が成立しない要

因になっていると推察される。

渡邊（2001）はニシン科魚類の資源変動にみられる高緯度海域の大変動、低緯度海域の安定に対して以下のような推論をしている。すなわち、亜寒帯海域では爆発的な生産力を利用し、卓越年級群を生み出せる反面、亜寒帯海域の大きな環境変動に伴って極端な加入の失敗もさげられず、大きな資源量変動に至る可能性を、逆に低緯度海域では生産力の限界から卓越年級群を生み出すことがない反面、極端な加入の失敗もなく年級群豊度が安定する可能性を指摘している。今後は両海域にみられたイカナゴの加入量変動様式の違いについて、海域の低次生産力やその変動との対応関係からも検討していく必要がある。

3. 加入量決定機構に基づく伊勢湾産イカナゴの資源管理

1992年には過去にない高い水準の資源加入があった（加入尾数 1,028 億尾、Table 7）。1992年は大型の1歳魚（平均体長 9.9cm、Table 14）が卓越し、資源水準も比較的高く（28 億尾、Table 15）、1992～2003年の間では5番目に多い総産卵数（7.5兆粒、Table 15）が確保された。しかし、この要因のみでは1992年の高加入は説明できない。この要因に加えて、卵から加入までの生残率が例年より著しく高かったことが関与した可能性が高い。富山・小松（2006）は、1月（仔魚期）における伊勢湾内10m層の平均水温とイカナゴの加入尾数との関係を解析し、両者の間に負の相関関係のあることを指摘した。しかし、1992年は暖冬年であり、1月の湾内10m層平均水温（11.7℃、三重県水産研究所、未発表）は例年よりかなり高く、富山・小松（2006）説においても1992年の高加入を説明することはできなかった。1992年は、総産卵数が比較的高水準であったこと、産卵主体の1歳親魚が例年になく大型であり、親魚による捕食減耗率が低かったこと、高水温により仔稚魚期の成長が良好で（富山・小松、2006）、減耗の大きい発育初期を短期間で経過したことなど、新規加入に正の効果をもたらす複数の要因がタイミング良く一致し、そのことによって高水準の資源加入があったのではないかと推察される。長期間にわたる資源解析の結果、再生産曲線から大きくはずれ、顕著な卓越年級群を形成したと判断されたのは1992年のみであった（Fig. 43）。伊勢湾のイカナゴの新規加入尾数は基本的には親魚尾数によって決定され、親魚尾数から新規加入尾数の予測が可能であることが明らかとなり、翌年漁期のために適切な親魚尾数を確保するという再生産管理型の資源管理の有効性が理

論的に裏付けられた。

伊勢湾のイカナゴ漁業は、例年新規加入尾数の75%以上を漁獲するほど漁獲圧が強く（第4章）、乱獲に陥りやすい。翌年の漁期に配慮して適量の親魚を獲り残すことの必要性については従来から漁業者も理解を示し、終漁日を設定する取り組みが行われてきた。しかし、目標とすべき残存親魚尾数については科学的根拠が不十分であり、漁業者の十分な理解が得られなかったことから、終漁日の設定をめぐる問題が絶えなかった。愛知県の漁業者は、シラス加工に重点を置く地元加工業者の需要を背景に、単価の高いシラス期に集中して漁獲する先獲り型の操業を展開している。一方、三重県の漁業者は、シラス加工への依存度が低く、むしろ冷凍魚を原料とした加工品の製造や養殖用餌料の取り扱いに重点を置く加工業者の需要に対応し、成長段階全般にわたって漁獲する後獲り型の操業を行っている。こうした両県の相違から、終漁日の設定をめぐり、できるだけ早く終漁してより多くの親魚を残すべきと主張する愛知県側漁業者と、少しでも終漁日を遅らせて長く漁を続けたいと主張する三重県側漁業者で対立することが多かった。過去の漁況経過（Table 1）に基づけば、加入尾数（Table 7）が300億尾を超える年は量的にも金額的にも好漁となる確率が高い。漁業者もそのことを経験的に理解しており、研究機関が発表する漁期前の漁況予測においても、加入尾数が300億尾を超えるかどうかに興味が集中する。本研究で得られた再生産曲線に基づく限りでは、300億尾の加入を期待するには20億尾以上の親魚の確保が必要となる（Fig. 43）。これまで伊勢湾のイカナゴ漁業では、終漁日設定の根拠となる漁期末に残すべき目標残存資源量を10億尾に設定し、資源管理が実践されてきた。本研究の成果をもとに、当面管理目標を20億尾に引き上げることを漁業者に提案し、現在ではこれが支持され、比較的トラブルもなく終漁日が設定されるようになった。しかしながら、管理目標設定の根拠となった再生産曲線については、加入尾数や親魚尾数の推定誤差が十分考慮されていないなど課題が残る。今後、データを蓄積するとともに、推定誤差の影響を考慮した再生産関係の検証を行い、より精度の高い資源管理システムへと進化させていく必要がある。

一方、本研究では、産卵期の親魚体長が大型であるほど、親魚による仔魚の捕食減耗率が小さくなることが明らかとなった。この知見に基づけば、大型親魚が多いほど、言い換えれば2歳以上の親魚が多いほど、資源加入に対してよりプラスに作用することになる。高い加入資

源量を期待するのであれば、現状の1歳親魚に偏った親魚資源構造よりもむしろ2歳以上親魚の割合が高い親魚資源構造にした方が有利である。しかし、伊勢湾のイカナゴの寿命は2+歳までと短い上、1歳～2歳の間の死亡率も高い。Table 15に基づく1992～2003年までの1歳～2歳の間の平均死亡率は $77.5 \pm 23.8\%$ （1995年は1歳親魚が過小推定されている可能性が高いので除外）に及ぶ。これらのことが、1歳魚に偏る親魚資源構造を生む要因となっている。1～2歳の親魚を対象とする漁業は、答志・神島地区（いずれも三重県）における抄網およびバッチ網のみである。例年漁獲の多くを占めるバッチ網漁業については、数回の試験操業を行い、大半の個体が産卵を終えたことを確認して漁を解禁している。また、解禁に当たっては愛知県側漁業者の立ち会いのもと、操業期間や1日あたりの漁獲割当量が決められている。山田（未発表）は、1993～1999年の両地区における親魚の総漁獲量および漁獲物の平均体重から各年の総漁獲尾数を推定し、その平均値が 2.3 ± 2.9 億尾であることを明らかにしている。また、漁獲率（親魚資源尾数に対する総漁獲尾数の割合）は平均で $3.3 \pm 1.9\%$ と低く、これらの漁業による漁獲が親魚資源に及ぼす影響はきわめて少ないと推察している。1～2歳までの死亡率が高いのは、漁獲より自然死亡によるところが大きいと考えられる。以上のように、2歳以上親魚の資源尾数は人為的に制御できないことから、伊勢湾産イカナゴの資源管理は、1歳親魚を対象にそれらを適量確保すること、すなわち0歳期の漁獲管理を適正に行うことを基本に実践することが最も効果的であると判断される。0歳魚に強度の漁獲圧をかけ、1歳親魚を中心に資源を再生産させる資源利用形態は一見不合理に見えるが、本種の寿命や生態を考慮するとむしろ効率的な利用法と理解することができる。イカナゴ資源を絶やすことなく、将来にわたって維持することが、資源を利用する側としての漁業者の責務である。それゆえ、三重・愛知両県の漁業者が一体となり、科学的根拠に基づく資源管理を継続、強化していかなければならない。

一方、本研究では、飼育実験や野外調査を通して、本種の夏眠生態の詳細が明らかとなった。夏眠生態は、元来冷水性である本種が温暖な海域で生活する上で獲得した生態であり、その中に生殖周期を組み込むなど、うまく適応を図っている。夏眠場の消失は本種の絶滅を意味する。伊勢湾産イカナゴの持続的利用を可能にするには、資源管理の実践に加え、夏眠場の保全が必要不可欠である。瀬戸内海では海砂の採取が盛んに行われ、イカナゴ

夏眠場の消失が危惧されている。幸いにして、伊勢湾口の夏眠場周辺ではこれまで開発行為は行われてこなかった。夏眠場の保全は資源維持における最優先課題であることから、今後夏眠場の範囲を詳細に特定するとともに、保護区を設定するなどの法的措置を講じていく必要があると考える。

要 約

本研究では、伊勢湾のイカナゴを対象に野外調査、飼育実験および数値解析に基づいて、本種の生態的特性を明らかにするとともに、親魚の再生産力、初期減耗の双方から新規加入量決定の可能性を検証し、その機構を実証的に解明することを試みた。

1. 伊勢湾におけるイカナゴの生態的特性

伊勢湾のイカナゴは各生活史段階において、外部環境の変化に対し、生残確率や繁殖の機会を高めるための種々の適応的生態をもつことが明らかとなった。

- 1) 本種は他のイカナゴ属魚類とは異なり、卵内発生時間が約 11 日間と短いこと、同一受精日の卵群は特定の 1 日に集中的にふ化することが明らかとなった。こうしたふ化過程および野外におけるふ化仔魚の出現動向から、本種の産卵盛期は 12 月下旬～1 月上旬と推定された。
- 2) 飼育実験によって、本種はふ化後 24 時間以内に内部栄養を大量に残した状態で摂餌を開始すること、外部栄養の摂取に伴って内部栄養の消費は抑制され、ふ化後 1 ヶ月にわたって内外の栄養源を混合して利用できることが明らかとなった。
- 3) 冬季の伊勢湾は、イカナゴ仔稚魚が卓越する単純な仔稚魚相を示した。本種は前述した発生初期の栄養摂取戦略によって、餌生物の密度は低い競合種の少ない冬季に発生し、その海域の餌料生産力を独占的に利用できることが示唆された。
- 4) 伊勢湾産イカナゴの夏眠期間は、底層水温が 21℃ 前後に達する 6～7 月から 14℃ を下回る 12 月頃までの約半年間に及ぶ。本種は夏眠期間中全く摂餌せず、夏眠期後半の 11 月頃から成熟を開始する。栄養蓄積不良で夏眠開始までに 4.2 以上の肥満度が確保できないと成熟しない。さらに、成熟不能に陥る前段階として、餌不足に対し体成長を抑制して栄養蓄積を優先させ、生理的上限水温に達するまで夏眠開始を遅らせて栄養蓄積を行うなど、夏眠開始までに成熟可能な 4.2 以上の肥満度を達成するための多様な応答を見せる。
- 5) 卵巣組織の観察から、イカナゴは部分同時発生型の成熟様式を示し、同期して発達した卵母細胞を 1 産卵期に 1 回産卵することがわかった。性成熟の進行は水温降下に強く依存し、雌の場合、卵黄形成の開始は 20℃ 付近への水温低下が、排卵による最終成熟期への移行

は 11℃ 付近への水温低下が引き金になる推察された。

2. 伊勢湾におけるイカナゴの再生産関係

長期にわたる親魚資源尾数-加入資源尾数データの解析から、伊勢湾のイカナゴの再生産関係には Beverton-Holt 型再生産曲線が適合し、親魚尾数の増大とともに単位親魚量当たりの加入尾数が減少して再生産成功率が低下することが明らかとなった。

3. 伊勢湾産イカナゴにおける密度依存的な加入量決定過程

密度依存的な新規加入量決定過程がどのような生態学的特性に基礎づけられているのかについて、親魚の再生産力と初期減耗の両視点から「①卵質の低下」、「②産卵数の減少」、「③仔魚期の餌不足」、「④親魚による被食」の計 4 つの作業仮説を設定し、それぞれについて定量的な評価を行った。その結果、本種における密度依存的な新規加入量決定過程の基礎として、「②産卵数の減少」および「④親魚による被食」の 2 つの生態学的要因が強く関与していることが明らかとなった。

- 1) 1992～2003 年の再生産時における産卵親魚尾数、群成熟度および雌親魚 1 個体当たり産卵数をもとに、伊勢湾のイカナゴの総産卵数を推定し、産卵親魚尾数との数量的関係を求めたところ、親魚尾数の増大とともに個体群としての総産卵数はしだいに飽和水準に漸近することが明らかとなった。親魚尾数の増大は、体長の小型化に伴う親魚 1 個体当たりの産卵数の低下、さらには個体群としての総産卵数の低下につながる事がわかった。
- 2) 伊勢湾内で採集されたイカナゴ親魚における仔魚の捕食状況および室内実験で求められた消化速度から、親魚は 1 日に体重の 2.1% のイカナゴ仔魚を捕食すると推定された。湾口部でふ化した仔魚が湾内に輸送され、湾口部に分布する親魚と棲み分けが進むまでに 10 日を要すると仮定し、1 対の親魚による総捕食仔魚数を求めたところ、体長 8 cm の親魚で約 2,000 個体、10 cm で約 3,800 個体、12 cm で約 6,400 個体となった。これらの推定値は各体長における雌親魚 1 個体当たりの孕卵数の 62%、44%、34% に相当し、その割合は小型の親魚ほど高かった。
- 3) 親魚尾数が多い年には、密度依存的に体成長が抑制さ

れて小型の親魚が卓越する。この際、まず親魚の再生産力に影響が現れ、個体当たりの産卵数の減少、さらには個体群としての総産卵数が飽和水準に漸近する。加えて、発生した仔魚においても親魚による捕食圧が増加し、新規加入量に対する負の影響が大きくなる。伊勢湾のイカナゴにみられる密度依存的な加入量決定過程は、こうした生態的機構のもとで成立していると結論できる。

- 4) 伊勢湾のイカナゴの新規加入尾数は、基本的には親魚尾数によって決定され、親魚尾数から新規加入尾数の予測が可能であることが明らかとなり、翌年漁期のために適切な親魚尾数を確保するという再生産管理型の資源管理の有効性が理論的に実証された。

謝 辞

本研究をとりまとめるにあたり、終始温かく励ましてくださるとともに、懇切なご指導とご校閲を賜った東京大学海洋研究所の渡邊良朗教授に心より感謝申し上げます。同大学大学院農学生命科学研究科の山川 卓准教授には、研究の過程において数々の有益なご助言を頂くとともに、本論文のご校閲を賜った。深く感謝申し上げます。また、本論文のご校閲を賜った同大学海洋研究所の白木原国雄教授、ならびに河村知彦准教授、京都大学フィールド科学教育研究センターの山下 洋教授に厚く御礼申し上げます。

この研究は、三重県水産研究所職員の方々の長年にわたる温かい励ましとご協力によるところが大きかった。西村守央元所長、中島博司前所長、西村昭史研究管理監には、本研究の機会を与えていただくとともに有益なご助言を頂いた。津本欣吾主幹研究員、藤田弘一博士、土橋靖史博士、久野正博主任研究員、石川貴朗元技術員には、飼育実験や野外調査において多大なご協力を頂いた。調査船あさまの松尾剛平船長、岡本楠清機関長ならびに歴代の乗組員の方々には、厳しい冬季の調査に長年にわたりご尽力頂いた。津農林水産商工環境事務所における歴代の水産業普及指導員の方々には、市場調査や漁獲統計資料の収集にご協力を頂いた。また、三重県バッチ網組合の黒田耕一郎組合長をはじめ、イカナゴ漁業者や関係漁業協同組合職員の方々には、市場におけるモニタリング調査や試験操業において便宜を図って頂いた。これらの方々に深く感謝申し上げます。

東京大学海洋研究所の故 松宮義晴教授、元京都大学

フィールド科学教育研究センターの田中 克教授には、論文の作成にあたって有益なご助言とご指導を賜った。愛知県農林水産部水産課の船越茂雄博士、富山 実博士、同県水産試験場漁業生産研究所の中村元彦氏には、愛知県側の漁獲統計資料や魚体測定データを快く提供して頂くとともに、研究内容について有益な論議を頂いた。独立行政法人水産総合研究センター中央水産研究所の中田薫博士、同センター瀬戸内海区水産研究所の銭谷 弘博士には、温かい励ましと有益なご助言を頂いた。日本エヌ・ユー・エス（株）の斉藤真美氏、（有）生物生態研究社の柳橋茂昭氏には仔稚魚の同定や組織切片の作成にご協力を頂いた。オーストラリアン・フレッシュ R&D コーポレーションの三上 悟博士には英文校閲を賜った。以上の方々に厚く御礼申し上げます。

文 献

- Abookire, A. A., J. F. Piatt and M. D. Robards (2000) Nearshore fish distributions in an Alaskan estuary in relation to stratification, temperature and salinity. *Estuarine, Coastal and shelf Science*, 51, 45-59.
- 愛知県水産試験場 (1981 ~ 2001) 漁況海況予報事業結果報告書.
- 赤嶺達郎・加藤史彦 (1988) 複合正規分布のパラメータ推定. パソコンによる資源解析プログラム集, 東海区水研, 177-188.
- Arnott, S. A. and G. D. Ruxton (2002) Sandeel recruitment in the North Sea : demographic, climatic and trophic effects. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 238, 199-210.
- 朝比奈 潔 (1989) 魚類の成熟, 発生, 成長とその制御. 水族繁殖学 (隆島史夫・羽生功編), 緑書房, 東京, pp.103-131.
- Bagenal, T. B. (1969) The relationship between food supply and fecundity in brown trout *Salmo trutta* L.. *J. Fish. Biol.*, 1, 167-182.
- Bailey, R. S. (1989) Interactions between fisheries, fish stocks and seabirds. *Mar. Pollut. Bull.*, 20, 427-430.
- Bailey, R. S., R. W. Furness, J. A. Gault and P. A. Kunzlik (1991) Recent changes in the population of the sandeel (*Ammodytes marinus* Raitt) at Shetland in relation to estimates of seabird predation. *ICES mar. Sci. Symp.*, 193, 209-216.
- Berntsen, J. D. W. Skagen and E. Svendsen (1994) Modelling the transport of particles in the North Sea with reference to sandeel larvae. *Fish. Oceanogr.*, 3, 81-91.
- Blackburn, J. E. and P. J. Anderson (1997) Pacific saand lance growth, seasonal availability, movements, catch variability, and food in the Kodiak-Cook Inlet area of Alaska. In : Baxter, B. R. (Ed.), Alaska Sea Grant College Program AK-SG-97-01, Proceedings of the Symposium on the Role of Forage Fish in the Marine Ecosystem, 409-426.
- Blaxter, J. H. S. and G. Hempel (1963) The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus*). *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 28, 211-240.
- Brethes, J. C. F., R. Saint-Pierre and G. Desrosiers (1992) Growth and sexual maturation of the American sand lance (*Ammodytes americanus* Dekay) off the north shore of the Gulf of St. Lawrence. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 12, 41-48.
- Brodeur, R. D. and K. M. Bailey (1996) Predation on the early life stage of marine fish : A case study on walleye pollock in the Gulf of Alaska, in "Survival Strategies in Early Life Stages of Marine Resources" (ed. by Y. Watanabe, Y. Yamashita, and Y. Oozeki), A. A. Balkema, Rotterdam, pp.245-259.
- Buckley, L. J., S. I. Turner, T. A. Halavik, A. S. Smigielski, S. M. Drew and G. C. Laurence (1984) Effects of temperature and food availability on growth, survival, and RNA-DNA ratio of larval sand lance (*Ammodytes americanus*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 15, 91-97.
- Cushing, D. H. (1975) Marine ecology and fisheries. Cambridge University Press, Cambridge, 1-287.
- Cushing, D. H. (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.*, 26, 249-293.
- Dalley, E. L. and G. H. Winters (1987) Early life history of sand lance (*Ammodytes*), with evidence for spawning of *A. dubius* in Fortune Bay, Newfoundland. *Fish. Bull.*, U. S., 85, 631-641.
- 田 永軍・赤嶺達郎・須田真木 (2002) 北西太平洋におけるサンマ資源の長期変動特性と気候変化. 水産海洋研究, 66, 16-25.
- Dwyer, D. A., K. M. Bailey and P. A. Livingston (1987) Feeding habits and daily ration of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the eastern Bering Sea, with special reference to cannibalism. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44, 1972-1984.
- Field, L. J. (1988) Pacific Sand Lance, *Ammodytes hexaperus*, with Notes on Related *Ammodytes* Species in Species Synopsis: Life histories of selected fish and shellfish of the northeast Pacific and Bering Sea. In: N. J. Wilimovsky, L. S. Incze, and S. J. Westrheim (editors). University of

- Washington, pp. 15-33.
- Fujiwara, T., H. Nakata, M. Tanda and J. Karakawa (1990) Biological and physical parameters of the population dynamics of sand eel larvae in the eastern Seto Inland Sea. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56, 1029-1037.
- 船越茂雄 (1991) 伊勢湾のイカナゴの資源管理. 水産振興, 283, 1-58.
- 船越茂雄 (1993) 伊勢湾, 三河湾周辺海域の主要魚類の食性 - 特に夏秋季の食性 -. 愛知水試研報, 1, 1-18.
- 船越茂雄 (1998 a) 伊勢湾におけるイカナゴ漁業. 「水産資源 - 漁業の管理技術」(北原武編), 水産学シリーズ 118, 恒星社厚生閣, 東京, 61-69.
- 船越茂雄 (1998 b) イワシ類およびイカナゴの資源生態研究とその資源管理型漁業への応用. 水産海洋研究, 62, 218-234.
- 船越茂雄, 中村元彦, 柳橋茂昭, 富山 実 (1997) 伊勢湾産イカナゴの再生産関係と資源管理. 愛知水試研報, 4, 11-22.
- 船越茂雄・柳橋茂昭 (1983) 遠州灘沿岸の渥美外海域におけるマイワシ産卵場および産卵期の環境特性. 水産海洋研究会報, 44, 29-43.
- Furness R. W. (2002) Management implications of interactions between fisheries and sandeel dependent seabirds and seals in the North Sea. *ICES J. mar. Sci.*, 59, 261-269.
- Gauld, J. A. and J. R. Hutcheon (1990) Spawning and fecundity in the lesser sandeel, *Ammodytes marinus* Raitt, in the north-western North Sea. *J. Fish Biol.*, 36, 611-613.
- Goodlad, J. and I. Napier (1997) Assessment of the Shetland sandeel fishery-1996. Fisheries Development Note, 6, Scalloway: North Atlantic Fisheries College.
- 浜田尚雄 (1966 b) 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究 - I, 親魚の年齢組成との関係. 日水誌, 32, 393-398.
- 浜田尚雄 (1966 a) 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究 - II, 稚仔の分布消長について. 日水誌, 32, 399-405.
- 浜田尚雄 (1966c) 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究 - III, 産卵期前後の海気象との関係. 日水誌, 32, 579-584.
- 浜田尚雄 (1967) 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究 - IV, 産卵量との関係. 日水誌, 33, 410-416.
- 浜田尚雄 (1968) 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究 - V, 漁獲量の長期変動と漁業の変遷. 日水誌, 34, 788-996.
- 浜田尚雄 (1971) 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究 - VI, 稚仔の分布型について. 兵庫水試報, 10, 1-4.
- 浜田尚雄 (1972 a) 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究 - VII, 親と子の量的関係. 兵庫水試報, 12, 1-5.
- 浜田尚雄 (1972 b) 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究 - VIII, 体長組成と予測について. 兵庫水試報, 12, 7-15.
- 浜田尚雄 (1974) 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究 - IX, 毛顎類との関係. 兵庫水試報, 14, 1-4.
- 浜田尚雄 (1979) 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究 - X, 隣接海域との関係. 兵庫水試研報, 19, 1-6.
- 浜田尚雄 (1985) 我が国におけるイカナゴの生態と漁業資源. 水産研究叢書, 36, 日本水産資源保護協会, 東京, 1-82.
- Hashimoto, H. (1984) Population structure of the sand eel around Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 50, 1357-1365.
- 橋本博明 (1991) 日本産イカナゴの資源生態学的研究. 広島大学生物生産学部紀要, 30, 135-192.
- Hatanaka, M. and R. Okamoto (1949) Studies on population of the Japanese sand lance (*Ammodytes personatus* GIRARD). *Tohoku J. Agr. Res.*, 1, 57-67.
- 平田 満 (1967) スズキの人工ふ化について. 昭和41年度熊本水試事業報告, 349-354.
- Hislop, J. R. G., A. P. Robb and J. A. Gauld (1978) Observation on effects of feeding level on growth and reproduction in haddock, *Melanogrammus aeglefinus* (L.) in captivity. *J. Fish Biol.*, 13, 85-98.
- Hjort, J. (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.*, 20, 1-228.
- Hjort, J. (1926) Fluctuations in the year classes of important food fisheries. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*,

- 1, 5-38.
- 堀木信男 (1976) 紀伊水道およびその周辺海域におけるスズキ卵の分布生態について. 栽培技研, 5(2), 1-9.
- Hunter, J. R. and C. A. Kimbrell (1980) Egg cannibalism in the northern anchovy *Engraulis mordax*. Fish. Bull., U. S., 78, 811-816.
- Hunter, J. R. and R. Leong (1981) The spawning energetics of female northern anchovy *Engraulis mordax*. Fish. Bull., U. S., 79, 215-230.
- ICES (2002) Report of the working group on the assessment of demersal stocks in the North Sea and Skagerrak, ICES CM 2002/ACFM:01.
- ICES (2006) Report of the working group on the assessment of demersal stocks in the North Sea and Skagerrak, ICES CM 2006/ACFM:09.
- 今井千文・田中昌一 (1998) 摂餌開始期のカタクチイワシ仔魚の生残能力に対する卵サイズの影響. 日本誌, 64, 8-15.
- 井上 明・高森茂樹・国行一正・小林真一・仁科重己 (1967) イカナゴの漁業生物学的研究. 内海水研報, 25, 1-335.
- 石田健一・川村軍蔵 (1985) 海産魚類の初期生活史, 感覚器の分化過程. 海洋と生物, 7, 8-14.
- 石田基雄 (1984) 伊勢湾におけるイカナゴ稚魚の分布と海洋環境. 昭和 59 年度沿岸重要資源委託調査成果報告書, 東海区水研, 12-19.
- 石井克也 (1986) 伊勢湾産イカナゴの再生産関係と水揚金額からみたイカナゴ漁の解禁日の決定. 昭和 60・61 年度沿岸重要資源委託調査成果報告書, 東海区水研, 63-80.
- 糸川貞之 (1976 a) 伊勢湾産イカナゴの資源研究 - I, 当才魚の成長について. 昭和 51 年度三重県伊勢湾水試事報, 151-156.
- 糸川貞之 (1976 b) 伊勢湾産イカナゴの資源研究 - II, DeLury の方法による資源量推定. 昭和 51 年度三重県伊勢湾水試事報, 156-164.
- 糸川貞之 (1976 c) 太平洋中区栽培漁業漁場資源生態調査. 昭和 49 年度三重県伊勢湾水産試験場事業報告, 39-45.
- 糸川貞之 (1979) 伊勢湾産イカナゴの資源研究 - III, イカナゴの孕卵数について. 昭和 52 年度三重県伊勢湾水試年報, 70-74.
- 糸川貞之 (1980) 伊勢湾産イカナゴの資源研究 - IV, イカナゴの産卵について. 昭和 53 年度三重県伊勢湾水試年報, 30-39.
- 糸川貞之 (1981) 伊勢湾産イカナゴの資源研究 - V, 再生産関係について. 昭和 54 年度三重県伊勢湾水試年報, 48-52.
- Ivlev, B. C. (1965) 魚類の栄養生態学 (児玉康雄・吉原友吉), 新科学文献刊行会, 米子, pp.26-75.
- 岩松鷹司 (1993) 発生, II. 孵化. 「メダカ学」, サイエンスティスト社, 東京, pp.209-213.
- 神谷直明・辻ヶ堂 諦 (1995) トラフグ受精卵のふ化時刻. 栽培技研, 23, 109-112.
- 笠井亮秀・川西理佳・藤原建紀 (2000) 伊勢湾の流動構造と貧酸素水塊. 水産海洋研究, 64, 235-243.
- 加藤禎一 (1975) ニジマスの成長と再生産諸形質の関係. 淡水研報, 25, 83-115.
- 川辺勝俊・村井 衛・加藤憲司・隆島史夫 (1991) シマアジ卵発生に及ぼす水温の影響. 水産増殖, 39, 211-216.
- Kawamura, G., Y. Mukai and H. Ohta (1984) Change in the Visual threshold with development of rods in ayu *Plecoglossus altivelis*. Nippon Suisan Gakkaishi, 50, pp.2133.
- Kawasaki, T (1983) Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers?. FAO Fish. Rep., 291, 1065-1080.
- 川崎 健 (2007) 総論 レジーム・シフトー地球システム管理の新しい視点ー. レジーム・シフトー気候変動と生物資源管理ー (川崎 健・花輪公雄・谷口旭・二平 章編著), 成山堂書店, 東京, pp.1-9.
- 木村関男 (1954) アユ卵の自然及び実験室内でのふ化と光線との関係について. 水産増殖, 1, 36-39.
- 木村清志・桐山隆哉 (1992) キュウセン水槽内産出卵の卵径とふ化率, ふ化時間. 水産増殖, 40, 87-92.
- Kimura, S., M. J. Kishi, H. Nakata and Y. Yamashita (1992) A numerical analysis of population dynamics of the sand lance (*Ammodytes personatus*) in the eastern Seto Inland Sea, Japan. Fish. Oceanogr., 1, 321-332.
- 北川大二・山下 洋 (1986) 岩手県沿岸域におけるイカナゴ仔魚の出現, 分布, 移動拡散. 水産海洋研究会報, 50, 205-213.
- 北口孝郎 (1979) 北海道北部沿岸水域に分布するイカナゴ属 (Genus *Ammodytes*) の分類的一考察. 北海道水試報, 21, 17-30.

- Knutsen, G. M. and S. Tilseth (1985) Growth, development, and feeding success of Atlantic cod larvae *Gadus morhua* related to egg size. Trans. Amer. Fish. Soc., 114, 507-511.
- 児玉純一 (1980) 宮城県沿岸に生息するイカナゴの系群構造と資源生態. 宮城水試研報, 10, 1-41.
- 小島純一 (1988) カサゴ. 「日本産稚魚図鑑」(沖山宗雄編), 東海大学出版会, 東京, 792pp.
- 久野正博 (1996) 伊勢湾における海況の季節変化. 三重水技研報, 6, 27-34.
- 久野正博・藤田弘一・西村昭史・山田浩且・山田二久次・関口秀夫 (2002) 伊勢湾の海況とプランクトン量の変動. 日本プランクトン学会報, 49, 122-127.
- 日下部敬之, 小松輝久, 玉木哲也, 中島昌紀, 青木一郎 (1997) ニューラルネットワークによる瀬戸内海東部のイカナゴ加入量予測. 水産海洋研究, 61, 375-380.
- Lasker, R. (1962) Efficiency and rate of yolk utilization by developing embryos and larvae of the Pacific sardine *Sardinops caerulea* (Girard). J. Fish. Res. Bd. Can., 19, 867-875.
- Lasker, R. (1975) Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. Fish. Bull., U. S., 73, 453-462.
- Leim, A. H., and W. B. Scott. (1966) Fishes of the Atlantic Coast of Canada. Fish. Res. Bd. Can. Bull., 155, 485 pp.
- Litzow, M. A., J. F. Piatt, A. A. Abookire, A. K. Prichard and M. D. Robards (2000) Monitoring temporal and spatial variability in sandeel (*Ammodytes hexapterus*) abundance with pigeon guillemot (*Cepphus columba*) diets. ICES J. mar. Sci., 57, 976-986.
- Macer, C. T. (1966) Sand eels (Ammodytidae) in the southwestern North Sea; their biology and fishery. Fish. Invest., U. K., Ser. 2, 24(6), 1-55.
- 松浦修平 (1993) マイワシ産卵親魚の成熟状況からみた資源動態モニタリング. 水産海洋研究, 57, 35-42.
- Matsuyama, M., S. Adachi, Y. Nagahama, C. Kitajima and S. Matsuura (1991) Annual reproductive cycle of the captive female Japanese sardine *Sardinops melanostictus*: relationship to ovarian development and serum levels of gonadal steroid hormones. Mar. Biol., 108, 21-29.
- McGurk, M. D. and H. D. Warburton (1992) Pacific sand lance of the Port Moller estuary, southeastern Bering Sea: an estuarine-dependent early life history. Fish. Oceanogr., 1, 306-320.
- Meyer, T. L., R. A. Cooper and R. W. Langton (1979) Relative abundance, behavior, and food habits of the American sand lance, *Ammodytes americanus*, from the Gulf of Maine. Fish. Bull., U. S., 77, 243-253.
- 三重県 (1993) 三重県資源管理推進指針 (イカナゴ), 1-17.
- 三重県・愛知県 (1975) 太平洋中区栽培漁業漁場資源生態調査結果概要 (カレイ). 昭和47・48・49年度太平洋中区栽培漁業漁業資源生態調査結果報告書, 1-58.
- 三重県水産技術センター (1978～1995) 漁海況予報事業結果報告書.
- 南 卓志 (1981) マコガレイの初期生活史. 日水誌, 47, 1411-1419.
- 南 卓志 (1984) イシガレイの初期生活史. 日水誌, 50, 551-560.
- 見延庄士郎 (2003) Major regime shift の可能性を秘める北太平洋の1998/99年の変化. 北太平洋の十年変動-物理・化学・生物の接点を求めて-. 月刊海洋, 35, 45-51.
- 水戸 敏 (1957) スズキの卵発生と幼期. 九大農芸誌, 16, 115-124.
- 水戸 敏・鶴川正雄・樋口正毅 (1969) イシガレイの卵発生, ふ化仔魚の飼育および陸上池内における産卵. 南西水研報, 1, 87-102.
- 宮城県水産研究開発センター (2002～2004) 漁海況調査報告書.
- Monteleone, D. M. and W. T. Peterson (1986) Feeding ecology of American sand lance *Ammodytes americanus* larvae from Long Island Sound. Mar. Ecol. Prog. Ser., 30, 133-143.
- 森浩一郎・木村清志・戸島 孝・田代恵一 (1986) 伊勢湾におけるイシガレイの成長と成熟. 三重大水産研報, 13, 151-161.
- 森本晴之 (1994) 卵質. 「魚類の初期減耗研究」(田中克・渡邊良朗編), 水産学シリーズ98, 恒星社厚生閣, 東京, pp.83-96.

- 向井良吉 (1986) 伊勢湾産イカナゴの分散過程について. 昭和 60・61 年度沿岸重要資源委託調査成果報告書, 東海区水研, 53-62.
- Nagano, N., Y. Iwatsuki, Y. Okazaki and H. Nakata (2001) Feeding strategy of Japanese sand lance larvae in relation to ciliated protozoa in the vicinity of a thermohaline front. *J. Oceanogr.*, 57, 155-163.
- 名越 誠・弓場公浩 (1988) 伊勢湾産イカナゴの体長の個体変異と個体群密度の関係. *日水誌*, 54, 913-917.
- 中村元彦・船越茂雄・向井良吉・家田喜一・石川雅章・柳橋茂昭 (1997) 伊勢湾産イカナゴの夏眠場所. *愛知水試研報*, 4, 1-9.
- Nakata, H. (1988) Wind effects on the transport of Japanese sand eel larvae in the eastern part of the Seto Inland Sea. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 54, 1553-1561.
- 中谷敏邦・前田辰昭 (1983) 噴火湾およびその周辺海域におけるスケトウダラ仔魚の分布と餌生物環境. *日水誌*, 49, 183-187.
- 梨田一也・富永 修・宮島英雄・伊藤光郎 (1984) 新潟県北部沿岸域における底生魚類の群集構造 I, ヒラメ若令魚の日間摂餌量の推定. *日水研報告*, 34, 1-17.
- Nelson, G. A. and M. R. Ross (1991) Biology and population changes of northern sand lance *Ammodytes dubius* from the Gulf of Maine to the middle Atlantic bight. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 11, 11-28.
- 二平 章・須能紀之・高橋正和 (2003) 三陸・常磐海域における底魚類のレジーム・シフト. *月刊海洋*, 35, 107-116.
- 日本水産資源保護協会 (1994) 水質・プランクトン・卵稚仔分布調査. 中部新国際空港の漁業に関する調査報告書 (平成 5 年度調査報告), 1-112.
- 日本水産資源保護協会 (1995 a) 水質・プランクトン・卵稚仔分布調査. 中部新国際空港の漁業に関する調査報告書 (平成 6 年度調査報告, 第一分冊), 1-203.
- 日本水産資源保護協会 (1995 b) 水産生物の生活史と生態 (続) - カサゴ -. *日本水産資源保護協会月報*, 367, 9-15.
- 日本水産資源保護協会 (1996) 水生生物. 中部新国際空港の漁業に関する調査報告書 (4 年とりまとめ, 第一分冊), 1-126.
- 西村昭史・土橋靖史・向井良吉・柳橋茂昭・中村元彦 (1993 a) 伊勢湾産イカナゴの夏眠場所. 平成 5 年度日本水産学会春季大会講演要旨集, 109 pp.
- 西村昭史・土橋靖史・山田浩且 (1993 b) 伊勢湾産イカナゴの産卵場所. 平成 5 年度日本水産学会春季大会講演要旨集, 109 pp.
- 岡本浩明・山崎文雄・三島清吉 (1988) 日本近海に生息するイカナゴ個体群の遺伝的分化. *日水誌*, 54, 1297-1304.
- Okamoto, H., H. Sato and K. Shimazaki (1989) Comparison of reproductive cycle between two genetically distinctive groups of sand lance (Genus *Ammodytes*) from northern Hokkaido. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55, 1935-1940.
- 岡本繁好・反田 實・森脇胖二 (1989) 播磨灘におけるイカナゴ親魚による同稚仔の捕食状況について. *兵庫水試研報*, 26, 65-67.
- 沖山宗雄 (1979) 稚魚の定義と型分け, 稚魚分類学入門. *海洋と生物*, 1, 54-59.
- 大島泰雄 (1950) イカナゴ (*Ammodytes personatus* Girard) の生態について. *日水誌*, 16, 99-107.
- 尾城 隆・日比谷 京 (1981) 完熟に伴うマコガレイ卵母細胞の吸収と濾胞破裂の促進について. *日水誌*, 47, 835-841.
- Owen, R. W., N. C. H. Lo, J. L. Butler, G. H. Theilacker, A. Alvarino, J. R. Hunter and Y. Watanabe (1989) Spawning and survival patterns of larval northern anchovy, *Engraulis mordax*, in contrasting environments-A site-intensive study. *Fish. Bull., U. S.*, 87, 673-688.
- Phiri, H., K. Shirakihara and T. Yamakawa (1999) A generalized DeLury's method based on Taylor's Power Law and its application to a pelagic species in southern Lake Tanganyika. *Fish. Sci.*, 65, 717-720.
- Pinto, J. M. (1984) Laboratory spawning of *Ammodytes hexapterus* from the Pacific coast of North America with a description of its eggs and early larvae. *Copeia*, 1984(1), 242-244.
- Proctor, R., P. J. Wright and A. Everitt (1998) Modelling the transport of larval sandeels on the north-west European shelf. *Fish. Oceanogr.*, 7, 347-

- 354.
- Quinn, T. (1999) Habitat characteristics of an intertidal aggregation of Pacific sand lance (*Ammodytes hexapterus*) at a North Puget Sound Beach in Washington. Northwest Sci., 73, 44-49.
- Rankine, P. W. and J. A. Morrison (1989) Predation on herring larvae and eggs by sand-eels *Ammodytes marinus* (Rait) and *Hyperoplus lanceolatus* (Lesauvage). J. Mar. Biol. Ass. U. K., 69, 493-498.
- Reay, P. J. (1970) Synopsis of biological data on north Atlantic sand eels of the genus *Ammodytes*. FAO Fish. synop., 82, 56 pp.
- Reay, P. J. (1973) Some aspect of the biology of the sandeel, *Ammodytes tobianus* L., in Langstone Harbour, Hampshire. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 53, 325-346.
- Richards, S. W. (1982) Aspects of the biology of *Ammodytes americanus* from St. Lawrence River to Chesapeake Bay, 1972-1975, including a comparison of the Long Island Sound postlarvae with *Ammodytes dubius*. J. Northw. Atl. Fish. Sci., 3, 93-104.
- Robards, M. D. and J.F.Piatt (1999) Biology of the genus *Ammodytes*, the sand lance. USDA Forest service Pacific Northwest research station research paper (521), 1-16.
- Robards, M. D., J. A. Anthony, G. A. Rose and J. F. Piatt (1999 b) Changes in proximate composition and somatic energy content for Pacific sand lance (*Ammodytes hexapterus*) from Kachemak Bay, Alaska relative to maturity and season. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 242, 245-258.
- Robards, M. D., J. F. Piatt and G. A. Rose (1999 a) Maturation, fecundity, and intertidal spawning of Pacific sand lance in the northern Gulf of Alaska. J. Fish Biol., 54, 1050-1068.
- Robins, C.R. and G.C. Ray (1986) A field guide to Atlantic coast fishes of North America. Houghton Mifflin Company, Boston, U.S.A. 354 p.
- 桜井泰憲 (1998) 気候変化に伴うスルメイカ資源変動のシナリオ. 月刊海洋, 30, 424-435.
- Sakurai, Y., H. Kiyofuji, S. Saitoh, T. Goto and H. Hiyama (2000) Changes in inferred spawning areas of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) due to changing environmental conditions. ICES J. Mar. Sci., 57, 24-30.
- Scott, D. P. (1962) Effect of food quantity on fecundity of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. J. Fish. Res. Bd. Can., 19, 715-731.
- Scott, J. S. (1968) Morfometrics, distribution, growth, and maturity of offshore sand lance (*Ammodytes dubius*) on the Nova Scotia Banks. J. Fish. Res. Bd. Can., 25, 1775-1785.
- Scott, J. S. (1972) Eggs and larvae of northern sand lance (*Ammodytes dubius*) from the Scotian Shelf. J. Fish. Res. Bd. Can., 29, 1667-1671.
- Scott, J. S. (1973) Food and inferred feeding behavior of northern sand lance (*Ammodytes dubius*). J. Fish. Res. Bd. Can., 30, 451-454.
- 関 伸吾・谷口順彦・村上幸二・米田 実 (1984) 湖産アユと海産アユの成長・成熟および行動の比較. 淡水魚, 10, 101-104.
- 関口秀夫 (1977 a) 伊勢湾産イカナゴ親魚の体脂肪の変動. 日水誌, 43, 123-127.
- 関口秀夫 (1977 b) 伊勢湾のプランクトン食性魚イカナゴの摂餌について. 日水誌, 43, 417-422.
- Sekiguchi, H. (1978) Biology of cladocerans and copepods in Ise bay, central Japan - I, Seasonal cycles of the dominant species. Bull. Fac. fish. Mie Univ., 5, 13-23.
- Sekiguchi, H. (1985) Biology of cladocerans and copepods in Ise bay - II, Vertical distribution of neritic copepods in relation to their life historis. Bull. Fac. Fish. Mie Univ., 12, 1-12.
- 関口秀夫・名越 誠・森 行郎・加藤雄一 (1974) 伊勢湾のイカナゴおよびカタクチイワシの摂餌生態. 三重大水研報, 1, 33-41.
- 関根義彦・川股信一・佐藤裕一 (1992) 初冬期における伊勢湾の沿岸フロントの観測. 沿岸海洋研究ノート, 29, 190-196.
- 千田哲資 (1964) 西日本海域における魚卵・稚魚の分布の研究. 岡山県水産試験場昭和 39 年度臨時報告, 1-80.
- Sherman, K., C. Jones, L. Sullivan, W. Smith, P. Berrien and L. Ejsymont (1981) Congruent shifts in sand eel abundance in western and eastern North Atlantic ecosystems. Nature, 291, 486-489.
- Sherman, K., W. Smith, W. Morse., M. Berman, J.

- Green and L. Ejsymont (1984) Spawning strategies of fishes in relation to circulation, phytoplankton production, and pulses in zooplankton off the northeastern United States. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 18, 1-19.
- 下田 徹・佐々木克之・中田 薫・山田浩且・富山 実 (1996) 冬季～春季・伊勢湾における基礎生産の移り変わり. 1996 年度日本海洋学会秋季大会講演要旨集, pp.245.
- Smigielski, A. S., T. A. Halavik, L. J. Buckley, S. M. Drew and G. C. Laurence (1984) Spawning, embryo development and growth of the American sand lance *Ammodytes americanus* in the laboratory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 14, 287-292.
- 杉野俊郎 (1960) イカナゴ資源調査. 昭和 34 年度三重県水産試験場伊勢湾分場事業報告, 50-70.
- 鈴木秀弥・田中 克・石戸芳男 (1982) スズキの生態と資源. 水銀等汚染水域調査報告 (第 3 報), 水産庁研究部, 1-55.
- 鈴木伸洋・棚瀬信夫・杉原拓郎 (1989) マハゼの成熟に及ぼす水温の影響. 水産増殖, 37, 267-274.
- 玉木哲也・反田 實・大谷徹也・岩佐隆宏・中筋晴喜 (1999) 瀬戸内海重要水族環境調査, イカナゴ稚仔分布調査. 平成 9 年度兵庫県立水試事業報告, 10-12.
- 玉木哲也・反田 實・長浜達章・岩佐隆宏・中筋晴喜 (2000) 瀬戸内海重要水族環境調査, イカナゴ稚仔分布調査. 平成 10 年度兵庫県立水試事業報告, 10-11.
- 田中 克 (1969) 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究 I, 前期仔魚の消化系の発達. 魚類学雑誌, 16, 1-9.
- 田中 克 (1980) 海産仔魚の摂餌と生残 - I, 天然海域における食性. 海洋と生物, 11, 440-447.
- 田中 克・松宮義晴 (1982) スズキの初期生活史 - 稚魚への移行過程を中心に -. 栽培技研, 11(2), 49-65.
- 反田 實・岡本繁好 (1992) 瀬戸内海東部海域におけるイカナゴの資源変動. 水産海洋研究, 56, 201-205.
- Taylor, L. R. (1961) Aggregation, variance and the mean. *Nature*, 189, 732-735.
- Theilacker, G. H. (1981) Effect of feeding history and egg size on the morphology of jack mackerel *Trachurus symmetricus*, larvae. *Rapp. P. -v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.*, 178, 432-440.
- Theilacker, G. H. (1986) Starvation-induced mortality of young sea caught jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, determined with histological and morphological methods. *Fish. Bull., U. S.*, 84, 1-17.
- 富山 実 (1995) 伊勢・三河湾におけるイカナゴ親魚の産卵後の回遊について. 平成 7 年度日本水産学会秋季大会講演要旨集, 20 pp.
- 富山 実 (2002) 伊勢湾におけるイカナゴ仔稚魚の輸送・生残および加入. 水産海洋学会創立 40 周年記念大会講演要旨集, 83 pp.
- 富山 実・小松輝久 (2006) 水温が伊勢湾産イカナゴ初期生活史の成長と加入資源量に与える影響. 水産海洋研究, 70, 114-121.
- 津本欣吾・山田浩且 (1997) 伊勢湾産イカナゴの卵発生と仔稚魚の形態. 漁場生産力モデル開発基礎調査 (伊勢・三河湾) 平成 6-7 年度研究報告, 中央水研, 36-38.
- 鶴田義成 (1987) イワシ類の再生産力 - 資源変動と関連して. 水産海洋研究, 51, 51-54.
- 鶴田義成 (1992) カタクチイワシの成熟・産卵と再生産力の調節に関する研究. 水工研研報, 13, 129-168.
- 鶴田義成 (1995) 栄養蓄積の不十分なイカナゴは産卵不能になる?. 水産海洋研究, 59, 317-320.
- 筒井浩之・中谷敏邦・高津哲也・高橋豊美 (1995) 北海道噴火湾におけるウナギガジ雌魚の性成熟. 日水誌, 61, 707-712.
- Turrell, W. R. (1992) New hypotheses concerning the circulation of the northern North Sea and its relation to North Sea fish stock recruitment. *ICES J. mar. Sci.*, 49, 107-123.
- 宇野木早苗 (1985) 物理, 伊勢・三河湾. 「日本全国沿岸海洋誌」(日本海洋学会沿岸海洋研究部会編), 東海大学出版会, 東京, 513-527.
- 宇野木早苗・岸野元彰・岡見 登 (1975) 伊勢湾の平均的海況・恒流および海水交流. 伊勢湾における汚濁物質の循環機構に関する調査報告書, 産業公害防止協会, 1-88.
- Wanless, S., M. P. Harris and S. P. R. Greenstreet (1998) Summer sandeel consumption by seabirds breeding in the Firth of Forth, south-east Scotland. *ICES J. mar. Sci.*, 55, 1141-1151.
- 渡部泰輔 (1965) 東京湾におけるスズキ卵の分布生態について. 日水誌, 31, 585-590.

- 渡邊良朗 (2001) ニシン科魚類の資源変動様式の南北差, ニシン科魚類 - 繁殖生態と資源変動 -. 月刊海洋, 33, 215-218.
- Watanabe, Y. (2007) Latitudinal variation in the recruitment dynamics of small pelagic fishes in the western North Pacific. *J. Sea Res.*, 58, 46-58.
- Winslade, P. R. (1971) Behavioural and embryological investigations of the lesser sandeel, *Ammodytes marinus* Raitt. Ph. D. Thesis, University of East Anglia.
- Winslade, P. R. (1974) Behavioural studies on the lesser sandeel *Ammodytes marinus* (Raitt) III. The effect of temperature on activity and the environmental control of the annual cycle of activity. *J. Fish Biol.*, 6, 587-599.
- Winters G. H. (1981) Growth patterns in sand lance, *Ammodytes dubius*, from the Grand Bank. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38, 841-846.
- Winters G. H. (1983) Analysis of biological and demographic parameters of northern sand lance, *Ammodytes dubius*, from the Newfoundland Grand Bank. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40, 409-419.
- Wright, P. J. and M. C. Bailey (1996) Timing of hatching in *Ammodytes marinus* from Shetland waters and its significance to early growth and survivorship. *Mar. Biol.*, 126, 143-152.
- Wright, P. J. and G. S. Begg (1997) A spatial comparison of common guillemots and sandeels in Scottish waters. *ICES J. mar. Sci.*, 54, 578-592.
- 山田浩且 (1986) 伊勢湾産イカナゴ仔魚の食性について. 昭和 60・61 年度沿岸重要資源委託調査成果報告書, 東海区水研, 81-84.
- 山田浩且 (1994) 伊勢湾におけるイカナゴ. 「魚類の初期減耗研究」(田中克・渡邊良朗編), 水産学シリーズ 98, 恒星社厚生閣, 東京, pp.109-121.
- 山田浩且 (1998) 伊勢湾産イカナゴのふ化特性と外部栄養への転換. *日水誌*, 64, 440-446.
- 山田浩且・久野正博 (1999) 伊勢湾産イカナゴの成熟に及ぼす水温および光周期の影響. *水産海洋研究*, 63, 14-21.
- 山田浩且・西村昭史・土橋靖史・久野正博 (1999 a) 伊勢湾産イカナゴ親魚の栄養状態と再生産力. *水産海洋研究*, 63, 22-29.
- 山田浩且・富山 実・久野正博・津本欣吾 (2000 b) 冬季の伊勢湾におけるイカナゴおよびその他魚種仔魚の出現状況. *水産海洋研究*, 64, 25-35.
- 山田浩且・富山 実・中田 薫 (2004) 1998 年にレジームシフトは起こったのか? - 伊勢湾のイカナゴ資源における検証 -. *水産海洋シンポジウム講演要旨集*, 22-23.
- 山田浩且・津本欣吾・久野正博 (1998) 伊勢湾産イカナゴ仔魚の成魚による捕食減耗. *日本水産学会誌*, 64, 807-814.
- 山田浩且・津本欣吾・久野正博・石川貴朗 (1995) 資源管理型漁業推進総合対策事業 - III, 管理計画策定調査 (イカナゴ). 平成 6 年度三重水技事業報告, 76-82.
- 山田浩且・山川 卓・久野正博・石川貴朗・津農林水産商工部・愛知水試 (1999 b) 伊勢・三河湾漁場生産力モデル開発基礎調査. 平成 10 年度三重科技センター水技事業報告, 62-66.
- 山田浩且・山川 卓・久野正博・石川貴朗・津農林水産商工部・愛知水試 (2000 a) 伊勢・三河湾漁場生産力モデル開発基礎調査. 平成 11 年度三重科技センター水技事業報告, 57-61.
- 山路 勇 (1985) 生物, 伊勢・三河湾. 「日本全国沿岸海洋誌」(日本海洋学会沿岸海洋研究部会編), 東海大学出版会, 東京, 546-559.
- 山本喜一郎 (1954) 海産魚類の成熟度に関する研究 II, クロガレイの雌魚の成熟度について. *北水研報*, 11, 68-77.
- 山本喜一郎・太田 勲・高野和則・石川徹二 (1965) ニジマス成熟に関する研究 - I, 1 年魚の卵巣の発達について. *日水誌*, 31, 123-132.
- 山下金義・福所邦彦・藤田矢郎 (1973) スズキの種苗生産. 増養殖に関する研究報告 - I, 長崎水試増養殖研, 25-27.
- 山下 洋 (1983) 三陸大槌湾周辺海域におけるイカナゴの資源加入に関する初期生態の研究. 学位論文, 東京大学, 東京, 256 pp.
- 山下 洋 (1991) エネルギー収支. 「魚類の初期発育」(田中 克編), 水産学シリーズ 83, 恒星社厚生閣, 東京, pp.71-85.
- Yamashita, Y. and T. Aoyama (1984) Ichthyoplankton in Otsuchi Bay on northeastern Honshu with reference to the time-space segregation of their habitats. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 50, 189-198.
- Yamashita, Y. and T. Aoyama (1985) Hatching

- time, yolk sac absorption, onset of feeding, and early growth of the Japanese sand eel *Ammodytes personatus*. Nippon Suisan Gakkaishi, 51, 1777-1780.
- Yamashita, Y. and T. Aoyama (1986) Starvation resistance of larvae of the Japanese sand eel *Ammodytes personatus*. Nippon Suisan Gakkai, 52, 635-639.
- Yamashita, Y., T. Aoyama and D. Kitagawa (1984) Laboratory studies of predation by the hyperiid amphipod *Parathemisto japonica* on larvae of Japanese sand eel *Ammodytes personatus*. Nippon Suisan Gakkai, 50, 1089-1093.
- Yamashita, Y., D. Kitagawa and T. Aoyama (1985 a) Diel vertical migration and feeding rhythm of the larvae of the Japanese sand eel *Ammodytes personatus*. Nippon Suisan Gakkai, 51, 1-5.
- Yamashita, Y., D. Kitagawa and T. Aoyama (1985 b) A field study of predation of the hyperiid amphipod *Parathemisto japonica* on larvae of the Japanese sand eel *Ammodytes personatus*. Nippon Suisan Gakkai, 51, 1599-1607.
- 山下 洋・山本和稔・長洞幸夫・五十嵐和昭・石川 豊・佐久間 修・山田秀秋・中本宣典 (1993) 岩手県沿岸における放流ヒラメ種苗の被食. 水産増殖, 41, 497-505.
- 柳橋茂昭・船越茂雄・向井良吉・中村元彦 (1997) 伊勢湾産イカナゴの夏眠期における生き残り と成熟, 産卵機構. 愛知水試研報, 4, 23-31.
- 安永義暢 (1975) ヒラメ卵稚仔の発生・生残に及ぼす水温塩分の影響について. 東海区水研報, 81, 151-169.
- Yasunaka, S. and K. Hanawa (2002) Regime shifts found in the Northern Hemisphere SST field. J. Meteor. Soc. Japan, 80(1), 119-135.
- 谷津明彦・渡邊千夏子・杉崎宏哉・渡邊朝生 (2003) 小型浮魚類の魚種交代 - 再生産関係, 成長, レジームシフト -. 月刊海洋, 35, 95-99.
- 尹 泰憲 (1981) 北海道噴火湾周辺海域におけるスケトウダラ雌魚の生殖周期. 北大水産彙報, 32, 22-38.
- 銭谷 弘 (2000) イカナゴモデルによる仔魚の餌料要求量, 摂餌可能餌料量, 成長量の算出 - 1995 ~ 1999年データの総括 -. 漁場生産力モデル開発基礎調査 (伊勢・三河湾) 平成 10 年度研究報告, 中央水研, 31-33.