

〈総説論文〉

日本産マイワシにおける繁殖特性の時空間変化とその個体群動態への影響

森本晴之

Temporal and spatial changes in the reproductive characteristics of female Japanese sardine *Sardinops melanostictus* and their effects on the population dynamics

Haruyuki MORIMOTO

Changes in the reproductive characteristics of the female Japanese sardine *Sardinops melanostictus* sampled mainly in February and March from 1990 to 1996 in Tosa Bay and off southwestern Japan, one of the main spawning grounds on the Pacific coast of western Japan during a period of declining stock size were examined. The females distributed in the offshore area of Tosa Bay and the frontal region of the Kuroshio Current spawned more and larger eggs than those distributed in the coastal area of Tosa Bay in 1990, 1991 and 1992 although these offshore females became almost extinct in 1993. Both batch fecundity and yolk volume of the translucent hydrated oocytes in the ovaries of female sardines in Tosa Bay increased from 1990 to 1996, during which the improvement of fatness in the body mass was found. Similarly, those of females in offshore areas increased from 1990 to 1992 with the advance of their fatness. These results suggest that the body length at any stage of yolk-sac larva, which depends on the egg size, around 1990 was smaller than that in later years, and that the reproductive abilities of females around 1990 were inferior to those in later years.

Key words: Japanese sardine, batch fecundity, egg size, maternal effect

1. はじめに

北西太平洋のマイワシ *Sardinops melanostictus* (Temminck and Schlegel) は日本における重要な漁業資源である。本種は過去に大規模な個体数変動を繰り返し、その変動幅はマイワシ属の中で最も大きいことが知られている。当該海域のマイワシ資源量は1960年代から1980年代に十数万トンから数千万トンへと増加したが (Wada and Jacobson, 1998), 1988年からの連続した加入量の激減の結果 (Watanabe et al., 1995), 1990年代にはピーク時の1/10以下となり、その後2000年代においても減少を続けた。これは北西太平洋のマイワシ資源における20世紀2度目の大変動とされる。このようなマイワシの資源変動は、日本周辺海域における本種の漁獲量にも影響を及ぼした。1970年代に急増したマイワシの漁獲量は、1988年には年間449万トンに達し、日本の総漁獲量の1/3以上を占めた。この莫大な漁獲量は、1つの海域での単一魚種としては南米太平

洋岸のカタクチイワシ *Engraulis ringens* および同海域のマイワシ類 *Sardinops sagax* に次ぐものである。しかし、マイワシの漁獲量は1989年以降急減し、1998年には最盛期の1/25以下 (約17万トン) となり、その後も減少を続け、現在に至る。

北西太平洋のマイワシは、資源量水準によって生物学的特性を変化させてきた。過去2回の資源の大変動の間、分布域、回遊範囲において劇的な変化を示した。日本周辺のマイワシは、1900年前後と1950年前後の資源低水準期には能登、九州西岸、足摺および房総の4海域を中心とする4つの地域集団 (小回遊型) が存在した (石垣ほか, 1959)。一方、資源急増期の1970-1980年代にはそれら4つの地域集団の資源量が同調的に増加し、分布域が重複するとともに、索餌・産卵場が拡大した (和田, 1988; 黒田, 1991)。特に、資源高水準期の1980年代には太平洋側では道東海域から四国・九州の沖合域、黒潮流域を回遊する大回遊型が出現し (黒田, 1991)、成長の遅れ、肥満度の低下が観察された (和田, 1988; Hiyama et al., 1995)。一方、1989年以降、日本周辺のマイワシは、資源量が急激に低下するに伴って、大回遊型の回遊範囲が縮小し、再び足摺および房総沖などの地域集団に分離した (Watanabe et al., 1996)。

2008年10月22日受付, 2009年5月28日受理
(独) 水産総合研究センター日本海区水産研究所
Japan Sea National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 1-5939-22 Suido, Chuo, Niigata, Niigata 951-8121, Japan
woodbook@affrc.go.jp

これら太平洋沿岸の2つの海域は、資源量が低水準になっても残留する棲息場所として、太平洋側マイワシの“refuge area (避難場所)” (Lluch-Belda et al., 1992) と考えられている。

日本の太平洋岸（宮崎県以東）に分布するマイワシ資源量の急減は、本種の年間総産卵量にも同様の変化をもたらした（高須賀ほか，2005；西田ほか，2006）。しかし、四国南岸における本種の産卵量は資源量の多寡に関係なく比較的安定して推移しており、近年においては太平洋沿岸では唯一の主産卵場であることが示唆されている（高須賀ほか，2005）。石田（2006）は1978–2005年に採集された土佐湾と太平洋岸全体におけるマイワシ産卵量を比較した結果、両海域におけるマイワシ産卵量の変動割合には明らかな違いがあることを見いだした。太平洋岸全体の年間総産卵量の範囲は1986年の約9000兆粒から2002年の44兆粒（約200倍）であったのに対し、土佐湾では1986年の252兆粒から2002年の6兆粒（約40倍）であった。さらに、土佐湾の年間総産卵量は30兆粒から110兆粒の範囲内で2–4年周期で安定した増減を繰り返していた。このような変動傾向の相違により、太平洋岸全体に占める土佐湾マイワシ産卵量の割合は、1980–1994年の数%から1995年以降の数%にまで増加した。

太平洋岸のマイワシ資源減少期において、土佐湾の産卵期マイワシでは成長や肥満度の経年的な良化が認められた（Morimoto, 2003）。これら生物学的特性が変化する過程で、生殖腺指数（GSI）および1回当たりの産卵数（バッチ産卵数）の増大や初回産卵年齢の低下などの成熟産卵特性の変化も観察された。

ここでは、資源変動に伴うマイワシの成熟産卵特性の変化について過去の知見を紹介する。まず、資源量水準にかかわらず分布する土佐湾の産卵群と、資源高水準期のみに出現した四国・九州の沖合域、黒潮流域の産卵群をそれぞれ小回遊型、大回遊型マイワシと位置づけ、資源減少期である1989–1996年に筆者が採集した土佐湾のマイワシにおける成熟産卵特性の経年変化を報告する。さらに、四国・九州の沖合域、黒潮流域のマイワシの生物特性を土佐湾産と比較することにより、マイワシ繁殖特性の変動と資源減少との関係を考察する。

2. 生殖年周期と初回産卵年齢

日本の太平洋側海域におけるマイワシの主産卵期は概して2–3月であることが産卵量調査から示されている（黒田，1991；Watanabe et al., 1996）。この産卵期間はマイワシの資源減少期には約1ヶ月早くなるものの、資源水準の多寡による影響をほとんど受けない（銭谷，2001）。

太平洋岸南部海域に位置する土佐湾においても、主産卵期は他の太平洋側海域同様に2–3月とされる（小西，1980；黒田，1991）。しかし、土佐湾では他の海域ではほとんど

出現しない11–12月においても、比較的多くの卵が出現する（小西，1980）。この11–12月の産卵は、量的には2–3月に比べて少ないものの、資源低水準から急増期の1970年代（小西，1980）、高水準期の1980年代および減少期の1990年代（石田ほか，1997）のいずれにおいても認められている。

関東周辺海域において、資源量が急激に増加した1960–1977年には大羽イワシ（満2歳以上のマイワシ）は総じて2–4月に産卵していた（平本，1981）。その後資源量が急減するものの、依然高水準を維持していた1988年以降の3年間に、2–4月の産卵群に加えて、9–10月に産卵する早期産卵群が顕著に出現したとされる（工藤，1991）。この早期産卵群は資源低水準期から高水準に移行した時代には全く知られていなかったことから、早期産卵群の出現は資源減少の前兆として現れる生物学的特性の変化であると指摘された（工藤，1991）。

一方、マイワシにおける個体レベルの産卵期間は、天然魚の卵巣の組織学的観察から2–3週間、長くても1ヶ月前後と推定されている（石田ほか，1959）。資源高水準期の1980年代後半に九州西岸と道東海域で採集されたマイワシを用いた飼育実験（松原，1991；Matsuyama et al., 1991）によると、飼育群の産卵期は両海域ともに2–3月で、その期間は3ヶ月未満とされる。土佐湾においてマイワシ卵が他の海域に比べて11–12月の早期に出現し、3月まで継続することは、土佐湾には産卵期を異にする複数の産卵群が存在することを示唆する。

四国・九州の太平洋側沿岸から沖合域では、産卵期間（10月–翌年4月）の総産卵数に占める2–3月の産卵数の割合が1980年代の資源高水準時には80–90%以上となったが、資源量の急減に伴って低下した（石田ほか，1997）。このことは2–3月の産卵数が日本のマイワシ資源量と密接な関係があることを示す。

資源量が低水準であった1950年代では、足摺岬・房総半島周辺では満1歳でほとんどが産卵し、産卵群の大部分を占めた（石垣ほか，1959）。一方、九州西岸では満1歳ではわずかしこ産卵せず、産卵群の大部分が2–3歳であり、日本海北部では満1歳での産卵はまれで、産卵群の大部分は2–4歳であった（石垣ほか，1959）。このように、初回産卵年齢は資源低水準期では満1歳で産卵する個体がみられるものの、地理的変異を示し、太平洋より日本海側が、南より北のマイワシのほうが高い（石垣ほか，1959）。房総海域では、資源量が低水準から高水準に移行した1970–1977年にも1歳で産卵する個体はいたが（平本，1981）、資源量が飛躍的に増大した1980年代では、満2歳でも成熟せず、満3歳以上になって初めて成熟した（平本，1985）。ところが、資源減少期に入り、1994年3–4月には伊豆諸島海域において産卵直前の個体である吸水卵母細胞を持つ満1歳魚が採集され、再び満1歳魚が産卵したこと

が確認された(青木, 1998). 四国・九州の太平洋側では、体長15–16 cmからなる満1, 2歳魚の産卵期における平均GSIは、1978–1980年では4以上と高く、最終成熟が可能な値(Matsuyama et al., 1991)であった。しかし、1981年以降それらGSIは2未満と未成熟と判定される値に低下し、資源量の急減が始まった1989年以降再び3–4以上に増加するなど、資源変動と逆相関を示した(津野ほか, 1995)。

筆者は、土佐湾において1989–1995年の各年11–12月および翌年の2–3月に中層流し網で採集したマイワシ雌を用いて、採集日ごとに1歳雌における吸水卵母細胞を保有する個体(吸水個体)の割合を求めた。産卵群の年齢組成については次節で詳述するが、1989–1992年では採集された雌に1歳魚は認められなかった。一方、1993年になって主産卵期である2–3月の産卵群、および次年の早期産卵群である11–12月の採集群において、わずかであるが1歳魚が採集され始めた。その後、2–3月における1歳雌の雌全体に占める割合は、1994年、1995年および1996年はそれぞれ39.3, 31.3および26.1%と、採集した雌の約1/3を1歳雌が占めるようになった。一方、早期産卵群である11–12月の採集群に占める1歳雌の割合は、1993年および1994年では50%, 1995年には70%に達し、経年的な増加傾向を示した。

1歳雌のうち産卵直前の個体である吸水個体は、主産卵期2–3月においては1994年以降に認められるようになったが、その出現率は1994年3月、1995年3月および1996年2月でそれぞれ2.9, 4.0, 6.5%と低く、すべての個体の初回産卵年齢が1歳であるとはいえなかった。しかし、11–12月と早期に産卵する群においては、1993–1994年の出現率は0%であったが、1995年11月21–25日には平均40%以上、特に11月21日においては、1歳雌187個体中115個体と61.5%が吸水個体であった(森本, 1998)。このことは、明らかに1歳で産卵に加入する個体が急増したことを示し、初回産卵年齢、半数成熟年齢が1歳に低下したと考えられた。

満1歳で成熟し産卵できるかどうかは、発生の時期が重要なポイントであると考えられている(平本, 1981)。房総海域において、資源減少の前兆として1988年以降の3年間に9–10月の産卵群が出現した(工藤, 1991)。この産卵群から発生した仔稚魚は、翌年の春から夏にかけて成長するとともに、摂餌活動が極めて活発で、夏秋季には肥満度が13–14と栄養状態が最高になり、体長も14–15 cmとなる。その結果、早期発生群は秋から冬にかけて成熟し、産卵する(平本, 1981)。一方、3–4月の後期発生群は、生まれた年の夏から秋は成長が中心となり、肥満度が8–10と早期発生群に比べ栄養状態がかなり劣る。このため、後期発生群は満1年経過した翌年3–5月には体長が15 cmになっているものの、生殖腺は未熟のまま産卵しないと考えら

れる(平本, 1981)。

土佐湾では資源水準に関係なく11月から産卵する群が存在するため、早期に生まれることだけが満1歳で産卵できる条件とすると、毎年満1歳魚が産卵したはずである。ところが、資源高水準期の1980年代では体長14–15 cmとなった満1歳魚のGSIは産卵されてから1年以上経過した1–3月においても2未満と低く、未熟であり産卵に加わっていなかった(津野ほか, 1995)。土佐湾における満1歳魚の1980年代の肥満度についての報告はみられないが、先に述べたように産卵加入が認められた1990年代の肥満度は12以上と高かった(4節, Fig. 6参照)。このことは、早期に生まれることだけが満1歳で産卵できる条件ではなく、栄養状態に反映する密度効果も重要な要因と考えられる。

3. 産卵群の年齢組成の経年変化

資源量が急減した1990–1996年の主産卵期2–3月の土佐湾の産卵群の年齢組成を調べた(Morimoto, 2003)。1990–1992年の年齢組成の形状はいずれも単峰型であり、モードが3歳から5歳へと高年齢側へ移行し、1歳魚の加入が全くみられず、4歳以下の割合が著しく低下した(Fig. 1)。一方、1993年にわずかであるが1歳の加入がみられ始め、1994年以降1, 2歳の若齢魚の割合が高くなり、5歳以上の高年齢魚の割合が急激に低下した。このことから、1988–1991年級群の加入が極端に不調であったことと1992年以降の年級の加入が相対的に好調となったことが推察される。あたかも産卵群において世代交代が起こったようにうかがえる。

南日本太平洋側海域におけるマイワシでは、冒頭述べたように、資源高水準期の1980年代に入り、太平洋側では道東海域から四国・九州の沖合域、黒潮流域を回遊する大回遊型が出現したとされる(黒田, 1991)。この沖合域に分布する産卵群と土佐湾沿岸域の産卵群と年齢組成の経年変化の比較を行った。なお、1993年以降資源量の急減とともにマイワシの沖合域での分布が急激に減少し、採集されなくなったため、ここでは1990–1992年に採集された四国・九州沖合の黒潮流域付近の標本に限定された。各調査年2月に採集された土佐湾沿岸のマイワシ雌の年齢組成と、黒潮流域に近い沖合域として薩南海域(1990年)、四国足摺岬沖(1991年)、紀伊水道外域(1992年)において採集された雌標本の年齢組成をFig. 2に示す。1990–1992年に沖合域で採集されたマイワシの年齢組成の形状は、土佐湾沿岸産と同様、単峰型であり、そのモードは3歳から5歳へ移行した。沖合域と土佐湾のマイワシの年齢組成について5歳以下の低年齢群の割合を比較すると、1991年、1992年でそれぞれ水準 $p=0.08$, $p=0.04$ (U 検定)で沖合域が低い傾向が認められた。特に、1992年では3歳以下の割合が沖合域では0%であった。このことから四国・九州

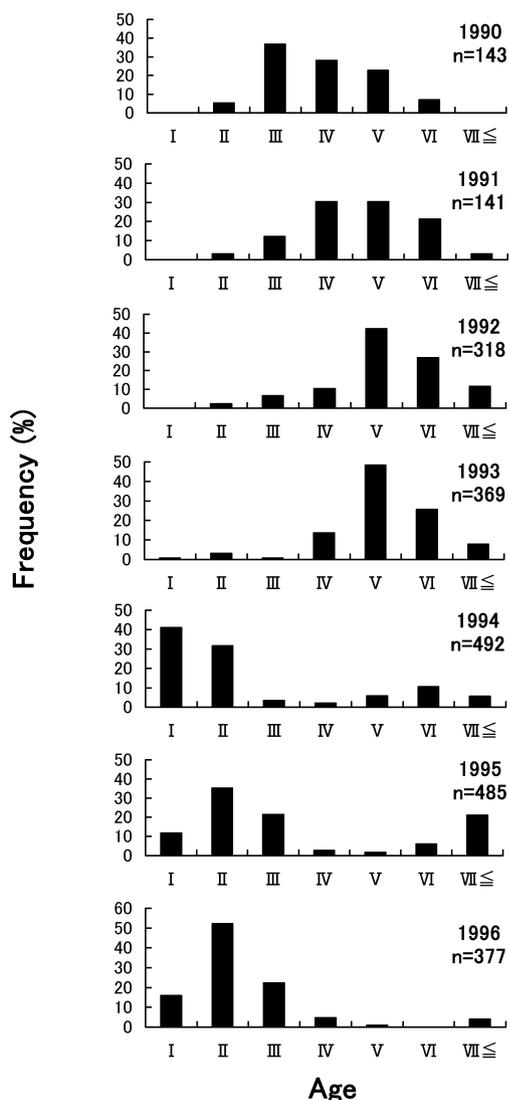


Figure 1. Annual changes in the frequency distributions of the age of female Japanese sardines from Tosa Bay in February and March from 1990 to 1996.

の沖合域のマイワシのほうが土佐湾沿岸のマイワシに比べて加入が相対的に不調であったことが推測される。

4. 親魚の再生産能力の地理的・経年的変動

4.1. 卵巣重量とバッチ産卵数

魚類における成熟産卵様式は、その個体数変動に影響を及ぼす重要な生態特性の一つと考えられている (川崎, 1982a)。一般に、海産硬骨魚類の成熟産卵様式は、卵巣内に卵黄を持った卵母細胞のサイズの度数分布におけるモードの数と1産卵期間の産卵回数によって区分される。日本周辺のマイワシにおける卵巣卵母細胞径の度数分布の検討は、古くから行われており、度数分布に2-3のモードが認められることが報告されている (伊東, 1961; Nakai,

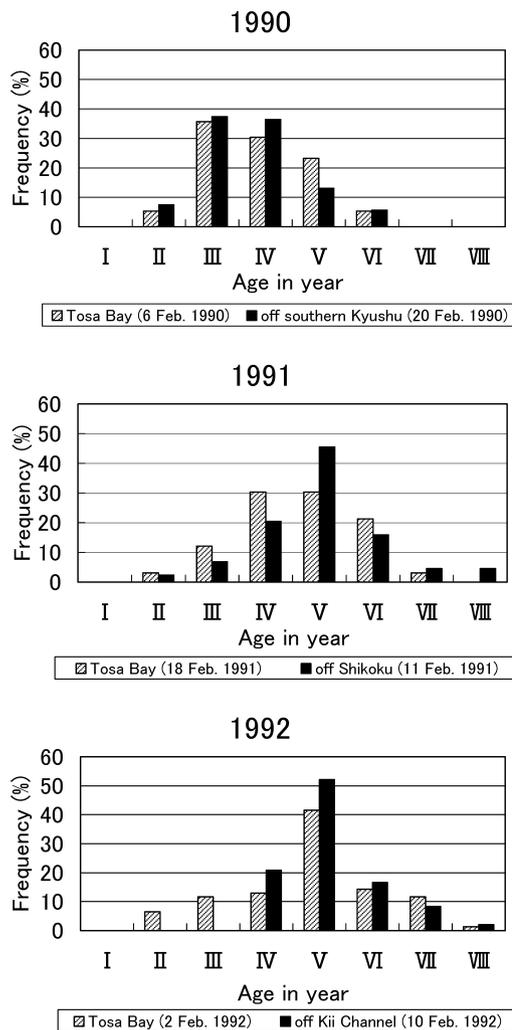


Figure 2. Interannual changes in frequency distribution of age of female Japanese sardines from Tosa Bay and offshore areas in February from 1990 to 1992.

1962a, 1962b)。このことから、1尾の雌が1生殖期に複数回産卵する可能性が示唆されたため、マイワシの成熟産卵様式は2峯分割産卵型に属すると考えられている。

マイワシでは、卵巣中の最も発達した卵母細胞群が成熟の最終段階において吸水を起こし、卵径が急激に増大することによって排卵され、1つのまとまり (batch) として放卵される。そのためマイワシはバッチ (batch) 産卵魚であるとされている (Matsuyama et al., 1994)。しかし、1産卵期における総産卵回数については従来から種々の論議がなされている。同一海域における産卵という条件付きで、1回とするもの (宇佐美, 1964)、1回か多くても2回 (Aoki and Murayama, 1993)、2回もしくは3回 (石田, 1959; Nakai, 1962a, 1962b)、とさまざまであり、South American pilchard *Sardinops sagax* においては3回以上 (Clark, 1934) とされている。一方、日本産マイワシにつ

いて、採集海域と年代について注目すると、石田 (1959) は資源低水準期 (1955–1958年) の北海道・本州日本海側から佐賀県沿岸、Aoki et al. (1993) は資源高水準期 (1990–1991年) の九州南方の黒潮流域でそれぞれ採集された標本であった。これらを考慮すると、マイワシの1産卵期間における総産卵回数は海域、また資源量の水準によって変化するのかもしれない。このようにマイワシはバッチ (batch) 産卵魚であるものの、その年間産卵回数が依然不明であるため、その再生産能力を比較する場合、少なくとも資源量水準の同じ時期の試料であることが望ましいと考えられる。

マイワシの産卵期の卵巣重量が地理的に変異することが、1950年前後の資源低水準期で報告されており (石垣ほか, 1959; 中井・宇佐美, 1955; 伊東, 1961), 成熟個体の平均卵巣重量は日本海のもの太平洋側に比べて大きい。一方、日本海や太平洋においてマイワシ成熟個体の卵巣重量は北高南低を示し、成長量や肥満度でも同様の傾向

が認められている。マイワシの生殖腺の発達には夏季を中心とした索餌期の栄養蓄積が重要である (鶴田, 1987)。索餌期における餌料プランクトンの現存量は日本海では極前線以北に (広田・長谷川, 1997)、太平洋側では混合水域以北に多いことが知られている (小達, 1994)。このため、マイワシのこれら生物特性における地理的変異は生息海域の餌料環境に反映された結果であると考えられる。

資源量が急減した1990–1991年、主産卵期である2–3月に土佐湾と黒潮流域に近い四国足摺岬沖・薩南海域に分布した群は、ともに吸水卵母細胞を持つ産卵直前の雌が含まれていたことから産卵群であると判断された。これら産卵群において、吸水した卵母細胞を保有しない個体のGSI平均値は、沖合群が土佐湾の群に比べて有意 ($p < 0.05$, Tukey-Kramer 多重検定) に高く (Table 1), 肥満度の平均値でも同様の結果であった ($p < 0.05$, Tukey-Kramer 多重検定; Table 2)。また、土佐湾産のバッチ産卵数は総じて30,000粒以下であったが、沖合域の個体はほとんどが

Table 1. Gonadosomatic index (GSI) of Japanese sardine females with and without hydrated oocytes from Tosa Bay, off Shikoku, off the Bungo Channel and off southern Kyushu from 1990 to 1991.

Date	Sampling Location	GSI* ¹							
		without hydrated oocyte				with hydrated oocyte			
		Mean	SD* ²	Max	n	Mean	SD	Max	n
6 Feb. 1990	Tosa Bay	2.8	1.8	8.4	92	16.8	—	—	1
15 Feb. 1990	off the Bungo Channel	9.8* ³	2.0	15.0	128	21.4	2.5	23.2	4
20 Feb. 1990	off southern Kyushu	6.9* ³	3.2	15.5	174	20.1	3.1	24.1	5
18 Feb. 1991	Tosa Bay	6.2	2.0	9.2	35	18.6	—	18.8	2
11 Feb. 1991	off Shikoku	8.7* ³	2.2	13.0	49	—	—	—	0

*¹ Gonadosomatic index = $(GW/BW) \times 10^2$, GW = ovary weight (g), BW = body weight (g)

*² Standard deviation

*³ Significantly different from the females of Tosa Bay at $p < 0.05$ (Tukey-Kramer test).

Table 2. Scaled body length (SBL) and condition factor (CF) of Japanese sardine females from Tosa Bay, off Shikoku, off the Bungo Channel and off southern Kyushu in 1990 and 1991.

Date	Sampling Location	SBL (mm)	CF* ¹	n
6 Feb. 1990	Tosa Bay	195.3 ± 10.4	9.7 ± 0.7	93
15 Feb. 1990	off the Bungo Channel	189.3 ± 7.1* ²	10.3 ± 0.7* ²	133
20 Feb. 1990	off southern Kyushu	188.7 ± 9.4* ²	10.4 ± 0.8* ²	179
18 Feb. 1991	Tosa Bay	196.3 ± 9.1	10.4 ± 0.6	37
11 Feb. 1991	off Shikoku	200.4 ± 9.6* ²	11.1 ± 1.0* ²	50

*¹ Condition factor = $\{(BW - GW)/SBL^3\} \times 10^6$, where GW is ovary weight (g), BW is body weight (g) and SBL is scaled body length (mm).

*² Significantly different from the females of Tosa Bay at $p < 0.05$ (Tukey-Kramer test).

30,000粒以上であった (Morimoto, 1998). 1992年2月2日と10日のほぼ同時期に、土佐湾と紀伊水道沖合の黒潮フロント域で採集した個体のバッチ産卵数は19,430±7,854粒 ($n=14$)と40,000±6,772粒 ($n=15$)であり、沖合群は土佐湾の群よりも有意に多かった ($p<0.001$, t 検定; Morimoto, 1998). 1981年以降、2-3月に四国・九州の沖合域で産卵するマイワシは、夏季に道東・三陸沖へ索餌回遊する大回遊群であることが、両海域における分布密度の季節変化から推察されている (黒田, 1991). 1992年6-7月に青森沖と土佐湾で採集された索餌期の雌では、肥満度と肝臓体重比は前者が有意 ($p<0.001$, t 検定) に高く、腹腔内脂肪量、肝臓と背部普通筋肉中の脂質含有率においても青森沖産は土佐湾産の2-6倍であった (森本, 2008). このような夏季の栄養蓄積量の違いはバッチ産卵数に影響する可能性が高く、道東・三陸沖で索餌期を過ごした雌 (大回遊型) は、土佐湾で索餌した雌 (小回遊型) に比べてバッチ産卵数が多いと推察できる. このため、土佐湾と四国・九州沖合域で観察されたバッチ産卵数の地理的変異は、回遊型による産卵数の違いを示すのではないかと考えられる.

1990-1996年の各年、主産卵期である2-3月における採集個体のうち卵母細胞が吸水した個体を除いて求めた年齢別のGSI平均値の経年変化をFig. 3に示した. 1歳魚は、3節で述べたように1993年から産卵親魚群に混在して漁獲され始め、そのGSIは1996年にかけて急激な増大を示し、1996年には2歳魚と同等以上に達した.

1990-1996年の間に毎年採集された2歳以上のGSIは、

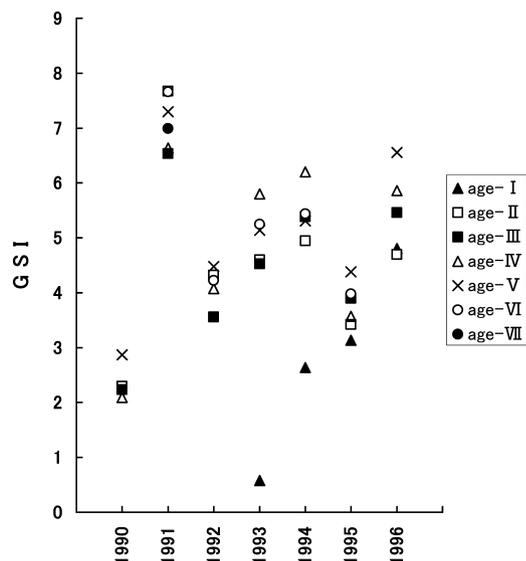


Figure 3. Changes in the average gonadosomatic index (GSI) of female Japanese sardines without hydrated ovaries in February and March between 1990 and 1996 in Tosa Bay by age groups.

著しく高かった1991年と、低下が認められた1995年を除くとおおむね増加傾向を示した. 年齢によるGSIの違いをみると、GSIが最も高かった親魚の年齢は各年ともに4歳もしくは5歳であり、それ以上の高齢魚が最も高くなった年はみられなかった. 高齢魚の吸水個体の採集数が少なかったため、実際のバッチ産卵数による検討はできなかったが、6歳以上と極端に高齢化した場合、再生産能力が低下することが推察された.

2-7歳魚を用いて、最も発達した卵巣の成熟段階が第3次卵黄球期以降の個体のGSI平均値について1992年と1993年を比較検討したところ、2月、3月の採集個体ともに有意 ($p<0.05$, $p<0.005$, t 検定) に1993年が高かった (Fig. 4, Fig. 5). 実際に、1992年と1993年の吸水雌を用いて求めたバッチ産卵数の平均値は、それぞれ19,430±7,854粒 ($n=14$), 32,556±9,339粒 ($n=24$)と後年が有意 ($p<0.001$, t 検定) に多く、相対バッチ産卵数 (バッチ産卵数を卵巣抜き体重量で割った値) においても、1992年 (232 ± 79 粒 $\cdot g^{-1}$, $n=14$) に比べて1993年 (314 ± 86 粒 $\cdot g^{-1}$, $n=24$) が有意に多かった ($p<0.0025$, t 検定; Morimoto, 1998). 以上のことから、2, 3月期におけるGSIの経年的な増加傾向はバッチ産卵数の増大、すなわち産卵活性の向上を示すと考えられた. これらの現象は、3節で述べた初回産卵年齢が1歳へ低下したことも含めて、土佐湾で産卵する雌の再生産能力が資源減少に伴って向上したことを示す.

1990-1996年の年齢別平均肥満度の経年変化をFig. 6に示した. 各齢魚とも、この間、平均肥満度は増加傾向が認

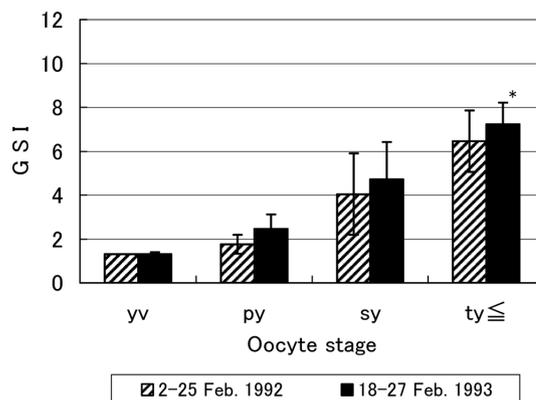


Figure 4. Average gonadosomatic index (GSI) of the II-VII years female Japanese sardines without hydrated ovaries on 2-25 Feb. 1992 and 18-25 Feb. 1993 in Tosa Bay by the developmental stage groups of the most advanced oocytes in the ovary. yv; yolk vesicle stage, py; primary yolk stage, sy; secondary yolk stage, ty≤; tertiary yolk stage and the more advanced stage
* significantly different from the GSI of fish in 1992 at $p<0.05$ (t -test).

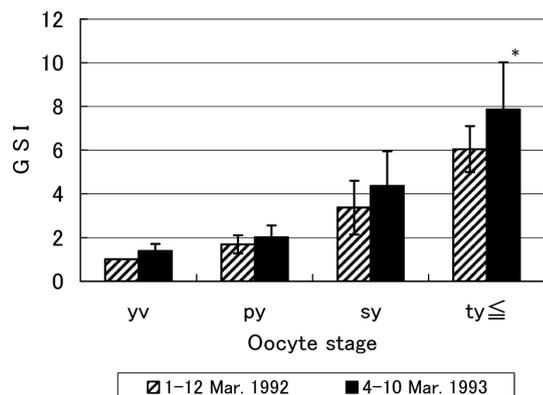


Figure 5. Average gonadosomatic index (GSI) of the II–VII years female Japanese sardines without hydrated ovaries on 1–12 Mar. 1992 and 4–10 Mar. 1993 in Tosa Bay by the developmental stage groups of the most advanced oocytes in the ovary. yv; yolk vesicle stage, py; primary yolk stage, sy; secondary yolk stage, ty; tertiary yolk stage and the more advanced stage
* significantly different from the GSI of fish in 1992 at $p < 0.005$ (t -test).

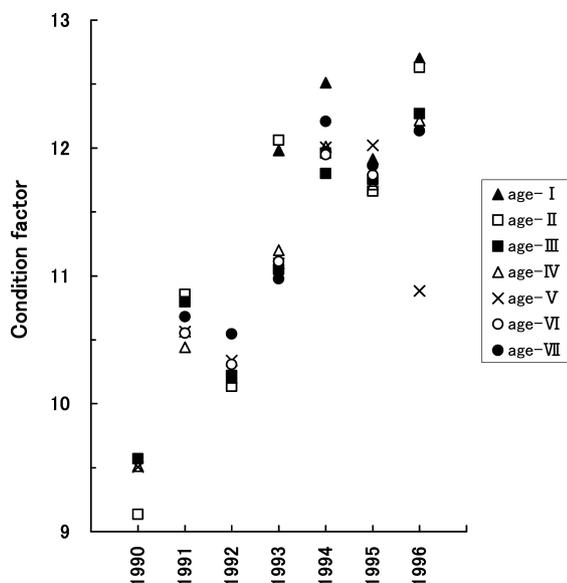


Figure 6. Changes in the average condition factor of female Japanese sardines without hydrated ovaries in February and March between 1990 and 1996 in Tosa Bay by age groups.

められた。1993年から1996年にかけてGSIが急激な増大を示した1歳魚の肥満度は、高齢魚に比べて高い傾向が認められた。

このように、資源が減少する過程において肥満度とGSIがともに増大しており、GSIは体重に対する生殖腺重量の割合であるため、肥満度が高くなり、かつGSIが高くなったことは卵巣がよりいっそう増大したことを示唆する。ま

た、肥満度において若干の低下が観察された1995年にはGSIの低下も認められ、肥満度の微妙な増減とGSIの増減がよく対応した。しかし、1991年にGSIが著しく高かった点については、肥満度では説明がつかない。肥満度の値は1993年以降のほうがむしろ高かった。この点については、先に述べたように、採集体の生物学的特性値が土佐湾沿岸域とその沖合域や紀伊水道・豊後水道外域といった黒潮流域に近い沖合域とで大きく異なっていたことによる。1991年のマイワシを採集した海域が土佐湾でも比較的沖合であり、1991年以外の年の採集海域は土佐湾の200m等深線付近もしくはより浅い沿岸域が中心であった。

4.2. 卵サイズ (卵黄体積)

土佐湾において18–22時の間に約1時間間隔で中層流し刺網によって採集したマイワシ雌のうち、吸水した卵母細胞を持つ個体を用いて、その卵巣の水分含有率、卵母細胞径の経時変化を調べたところ、20時頃にそれらの増大が停止し、吸水が完了することが明らかとなった(森本, 1993)。

土佐湾およびその周辺沖合域のマイワシ雌のうち、卵母細胞の吸水が完了し卵黄体積の増大が停止した産卵直前の個体を用いて、資源減少期の1990–1993年の卵黄体積の経年変化を調べた(Morimoto, 1998)。その結果、卵黄体積の平均値は土佐湾沿岸域の雌では、1990年が $0.48 \pm 0.04 \text{ mm}^3$ ($n=23$)、1992年が $0.57 \pm 0.07 \text{ mm}^3$ ($n=14$)、1993年が $0.70 \pm 0.08 \text{ mm}^3$ ($n=24$)で、土佐湾沖合および紀伊水道外域の比較的沖合域の雌では、1991年が $0.46 \pm 0.08 \text{ mm}^3$ ($n=16$)、1992年が $0.64 \pm 0.09 \text{ mm}^3$ ($n=15$)と、土佐湾および沖合域のマイワシ共に後年ほど有意 ($p < 0.05$, Tukey–Kramer 多重検定) に大きかった。また、土佐湾および沖合域マイワシの卵黄体積を1992年の土佐湾および紀伊水道外域の標本と比較したところ、沖合域の個体は土佐湾よりも有意に大きかった ($p < 0.025$, t 検定)。以上のように、土佐湾およびその周辺沖合域のマイワシの卵黄体積は沖合域が有意に大きいものの、両海域ともに1991–1993年の間、経年的な増大を示した。

1980年代の資源急増期に、九州北西岸、佐賀県沿岸域に来遊したマイワシの生殖腺指数が著しく低下したことや、壱岐・対馬東水道において3–4月に分布するマイワシ卵の卵径が1980年、1983年および1987年でそれぞれ 1.67 ± 0.08 、 1.54 ± 0.07 および $1.47 \pm 0.07 \text{ mm}$ と年々小さくなったことが観察されている(柴山・谷, 1987)。このことから、マイワシのバッチ産卵数や卵黄体積と資源量水準とは明確に負の相関関係があることがわかる。

5. 資源が急減した1988–1991年のマイワシ親魚に何が起こっていたか

冒頭において、日本周辺のマイワシにおける1989年以降の資源量急減は、1988年からの連続した加入量の激減の

結果であること (Watanabe et al., 1996) を述べたが、この1988–1991年の4年間の孵化仔魚は発生後1年までほとんど生き残らなかったことが報告されている (錢谷, 1994)。資源量が急激に減少するに伴って、大回遊型が縮小し、再び複数の地域集団に分離した (Watanabe et al., 1996)。この過程で地域集団の1つである土佐湾のマイワシ2–3月産卵群において成長の経年的な良化 (Morimoto, 2003) と、肥満度やバッチ産卵数、卵黄体積などの成熟産卵特性値の経年的な有意な増加が認められた (4節)。

土佐湾のマイワシにおいて個体レベルで成熟産卵特性と栄養状態との関係を検討したところ、産卵期前に十分栄養を蓄積した親魚はより多くの卵を産出すること、産卵期前に量的質的に優れた脂質を蓄積した雌魚は、良質の卵を産出することが明らかとなった (Morimoto, 1996)。

以上のことは土佐湾沿岸域で採集された産卵群について観察された現象である。1980年代における資源高水準を支えた南日本太平洋側沖合域、黒潮流域およびその周辺海域で2–3月に産卵するマイワシについて、1990–1992年に採集された雌魚の肥満度、GSI、バッチ産卵数および卵黄体積は、土佐湾のマイワシに比べ、いずれにおいても有意に高かった (4節)。しかしながら、沖合域のマイワシにおいても1990–1992年に観察された肥満度、バッチ産卵数および卵黄体積の増大は (4節, 森本, 2008)、資源が急減した1989年前後のマイワシにおける栄養状態の悪化や再生産能力の低迷を示唆している。

黒潮外側域の卵豊度が増加し、産卵場が黒潮域へと拡大したのは1985年からであり、新規加入量の急減は沖合域での産卵が継続する中で1988年に突然始まって4年間連続した (渡邊, 1996)。産卵場の沖合域への拡大以降も土佐湾をはじめとする大陸棚上には沖合化以前と同水準の卵豊度があったことから、黒潮外側域で産み出された卵がすべて加入しなかったとしても、加入量の急減にならなかったはずである (渡邊, 1996)。4節において1989年前後の沖合域のマイワシ親魚は、栄養状態が悪く、卵サイズなど再生産能力が低かったことを示した。さらに、この時期の土佐湾沿岸域のマイワシ親魚においては沖合域のマイワシに比べて、よりいっそう栄養状態が悪く、再生産能力が低かった。このことから沖合域のみならず、沿岸域においても産卵された卵においても1988年以降の4年間、加入不調が顕著であったとすると、先の疑問の答えになるかもしれない。

土佐湾の春季 (2–3月) 産卵群の年齢組成における1990–1996年の経年変化から、1988–1991年級群の加入が極端に不調であったことがわかる (2節, Fig. 1)。そして、四国・九州の沖合域で採集されたマイワシのほうが加入の不調が顕著であった (2節, Fig. 2)。この間、産卵親魚の年齢組成のモードが3歳から5歳へと高齢化し、6歳以上の割合が増大したが、これら高齢魚のバッチ産卵数、卵サ

イズなど成熟産卵特性が若齢魚に比べて劣る現象、すなわち高齢化による再生産能力の低下が観察されている (森本, 2008)。加入の不調による産卵群の極端な高齢化は、産卵数、卵サイズにおいて影響を及ぼし、資源減少を益々助長することになったと考えられる。

6. 加入量急減の要因としての maternal effect の可能性

6.1. 仔魚成長速度への maternal effect

魚類資源の変動を引き起こす要因として、卵黄による内部栄養から摂餌による外部栄養への転換期に飢餓によって起こる初期減耗 (Hjort, 1914) が従来から取り上げられ、1980年代中頃まで有力視された。しかし、太平洋側沿岸から黒潮流域のマイワシでは、主産卵期2–3月に採集された摂餌開始期仔魚においては、核酸比 (RNA/DNA) によって飢餓状態と判定された仔魚がどの海域においても出現しなかったことから飢餓によって資源変動が起こるとする従来の仮説は否定された (Kimura et al., 1996; 木村・渡邊, 2001)。

Houde (1987) は仔稚魚期を通じた加入までの諸要因による累積死亡によって年級群豊度が決まると考えた。そして、累積的な死亡率を成長速度の関数で示すことが可能であると、成長速度を左右する要因が加入量変動に大きく影響する仮説を示した。実際に、Atlantic cod *Gadus morhua* において、仔魚期の成長速度が生残率 (Meekan and Fortier, 1996) や年級群豊度 (Campana, 1996) と正相関することが明らかにされている。

マイワシにおいては摂餌仔魚の成長が餌であるノープリウス密度と正の相関関係があること (Oozeki et al., 1996; 大関ほか, 2001)、仔稚魚の成長が密度依存的事であること (Watanabe and Nakamura, 1998) や早く大きくなった仔稚魚がその後も生き残ることが認められている (Kimura et al., 1996; 木村, 2001)。これらのことから、マイワシにおいても仔稚魚期の生残あるいは加入量変動と成長速度との間に一定の関係があることが推察される。

これらのマイワシ仔稚魚の成長速度については、摂餌開始後の成長についての知見であるが、摂餌開始前の卵黄仔魚の成長については検討例がみられない。土佐湾およびその沖合域や紀伊水道外域で採集した産卵直前のマイワシ雌の卵巣卵母細胞の卵黄体積は資源減少期の1990–1993年の間、1990–1991年が 0.5 mm^3 未満であった一方で、1992–1993年が $0.6\text{--}0.7 \text{ mm}^3$ と増大した (4節)。また、仔魚の栄養状態の指標となる核酸比 (RNA/DNA) について、1989年、1990年および1992年に黒潮流域で採集した全長4–5 mmの前期仔魚を用いて調べたところ、各年のRNA/DNA値は、それぞれ2.7、2.1および4.2と1992年が特に高く、資源加入が極端に悪かった1988–1991年に含まれる1989年と1990年が低かった (森本, 2008)。1992年に当該前期仔魚を採集した海域と同年に卵母細胞の卵黄体積を求めたマ

イワシ雌を採集した海域は、ともに紀伊水道外域と比較的に近い海域であり、採集月もともに2月であった。このため、卵黄体積の違いが孵化仔魚のタンパク合成能力の指標である核酸比 (RNA/DNA) に影響を及ぼし、その後の成長速度に影響を与えた可能性がある。一般に、卵黄体積の増大は、孵化仔魚の大型化と初期成長の良化によって、卵黄吸収後仔魚の索餌能力、捕食者からの逃避能力にも影響し生き残りポテンシャルを高めると考えられている (川崎, 1982b)。最近、カタクチイワシでは捕食者の胃から摘出したカタクチイワシ仔魚被食個体と生残個体の成長速度の比較から、成長速度に対して選択的な捕食者に襲われた場合、 $0.2 \text{ mm} \cdot \text{day}^{-1}$ 程度の成長速度の低下が5倍以上の捕食率上昇につながる可能性があるとして試算されている (Takasuka et al., 2007)。マイワシでは実際に卵黄体積が大きかった1992年級において、生き残りがよかったことや常磐海域・鹿島灘で多く漁獲されたこと (堀, 1995) とは偶然の一致とも考えられるが、資源量変動と何らかの関係があるのかもしれない。

6.2. 卵質への maternal effect の可能性

1970年代の資源増加期から1980年代の高水準期に至る北海道東および南東海域のマイワシの栄養蓄積状況の経年変化を検討した報告が2例みられる。一つは北海道東海域における夏季を中心とした3歳魚の消化管周りの脂肪重量率における1976–1990年の経年変化について調べた報告である (和田, 1998)。これによると、消化管周りの脂肪重量率は1976年以降減少傾向にあり、1983年に最低値を示し、その後増加傾向が認められた。もう一つは北海道南東海域における8–10月の全長19 cm以上の索餌期マイワシにおける筋肉の脂質含有率の1975–1990年の経年変化について調べた報告である (Kawasaki and Omori, 1995)。彼らは、マイワシ筋肉の脂質含有率が1975年以降年々減少傾向にあり、1985年に最低値を示し、その後増加傾向があることを報告した。このように北海道東の来遊資源量がピークに達した1980年代中頃に母体の栄養状態の低下が認められていることから、これら脂質量の変動は資源量増大による餌の競合によって引き起こされたと考えられる。

太平洋側のマイワシの産卵親魚量当たりの海域の卵数における1976–1995年の間の経年変化をみると、1988年以降は顕著な減少が認められ (中央水産研究所, 2003)、1987年に対して1988、1989、1990、1991年はそれぞれ約52、21、14、19%であった (中央水産研究所 (2003) の図4より計算)。この間、産卵親魚の体長組成の大型化も認められている (Morimoto, 2003)。したがって、親魚のサイズが大型化していたにもかかわらず産卵親魚量当たりの海域の卵数が減少したことは、まさに親魚の産卵数の著しい低下を示している。産卵期マイワシ雌では筋肉脂質含有率と卵巣重量との間に有意な正の相関関係が認められること (Morimoto, 1996) から、親魚の産卵数の低下は密度効果に

よる栄養状態の低下によるものと考えられる。

産出される卵の数が母体の栄養状態に影響を受けたことが推察されたが、卵の質はどうであろうか。産出される卵と母体の脂質との間には量的・質的に正の相関関係があることから (森本, 1994; Morimoto, 1996)、親魚の消化管周りの脂肪重量率や筋肉の脂質含有率が低かった1980年代中頃は卵質の悪化があったと推察される。

親魚の肥満度もまだ高かった1970年後半は新規加入が順調で、1980年、1981年には卓越年級群が形成されるなど資源が急激な増加過程にあり、年齢組成がまだ高齢化していなかった。マイワシの初回産卵年齢は資源量が増加するにつれて遅れる傾向にあり、資源高水準期の1980年代では1980年級においては3歳になっても産卵しない個体があったとされる (渡部, 1987)。卓越年級群であった1980、1981年級が産卵を開始する1980年代中頃の1984–1985年はまさに資源量高水準の時期であるが、一方で母体の肥満度と脂質含量が最も低く、卵質の悪化があったと推察される時期にあたる。実際に、Suda and Kishida (1997) によるシラス期以前の生残指数 (マシラス豊度と産卵量の比) は1984年から減少を始め、1986年に最低水準となっており、卵質との呼応関係が示唆される。こうして新規加入が減少したことから親魚の年齢組成の高齢化が始まり、新規加入が少ないまま年々加齢することによって、親魚群の高齢化が進むこととなる。1988–1991年の4年間の孵化仔魚は1歳魚までほとんど生き残らなかったことは5節で述べたが、加入量が激減を開始した1988年以降は、親魚の栄養状態だけでなく高齢化による卵質の低下も加入量に影響したことが考えられる。

7. 再生産能力が向上したにもかかわらず資源が回復しない理由

では、1990–1996年の間、雌の再生産能力が資源減少に伴って向上したにもかかわらず、なぜ資源が回復しなかったのだろうか。土佐湾では1994年3月以降、吸水卵母細胞を持つ満1歳魚が採集され始め、1995年11月には満1歳の雌の60%以上が吸水した卵母細胞を持ち、産卵に加わった (2節)。このようにマイワシの初回産卵年齢は明らかに資源量水準によって変動し、資源量が急減した過程で、満1歳魚は産卵親魚としての一定の役割を果たしたと考えられた。しかし、初回産卵年齢が1歳に低下したものの、2歳以上に比べてバッチ産卵数、相対バッチ産卵数は少なく、卵黄体積は有意に小さい (森本, 2000)。また、成長と産卵開始年齢との関係を検討したところ、1歳で産卵を開始した年級は成長速度や極限体長の低下が観察され (Morimoto, 2003)、これは1歳ですでに成熟へエネルギーが配分されるためと推察された。これらのことから初回産卵年齢が低下し、1歳で産卵に加入してもその再生産能力は決して高いとはいえない。確かに1990–1996年の間、

2-5歳魚のGSIはおおむね増加傾向を示し (Fig. 3), 再生産能力が向上したことが示唆されたが, 初回産卵年齢が1歳に低下した1994年とその2年後の1996年における2, 3歳魚のGSIを両年で比較すると, GSIが増加を停止した, もしくは減少したようにもみえる. この初回産卵年齢の低下に伴う再生産能力の低下が, 資源が回復しなかった原因の一つであると考えられる.

1994年以降, 主産卵場の一つである土佐湾において3歳以下の個体の割合が増加し, 5歳以上の個体がほとんど採集されなくなったが, これは高齢魚のみが他の海域へ移動したことや漁獲圧, 漁獲死亡係数の増大によって減少した可能性が考えられる. しかし, 土佐湾は旋網漁業が禁止されていることやマイワシを対象とする漁業が発達していないことなどを考慮すると, 漁獲圧はそれほど高くない海域であるといえる. 自然死亡率の増加, すなわち初回産卵年齢が低下したことによる寿命の低下の影響も検討の余地を残している.

このように, 初回産卵年齢が1歳へ低下したことの資源回復への貢献度は高くないことが推察された. では, マイワシ資源は, いつになったら, どのような要因で, 回復するのであろうか. 過去2回の資源急増時に観察された現象から, 以下のようなシナリオが想定される.

近年においては太平洋沿岸では唯一土佐湾がまとまった産卵場であること (高須賀ほか, 2005) を冒頭で述べたが, 本海域の餌料環境がマイワシにとって好適な環境 (より暖水性魚であるカタクチワシにとって悪い環境) へ改善されるよってニッチを奪い, 徐々に資源量を増加させることが第1のステップ. 第2に, 環境収容力の関係から分布域が沿岸域から沖合域へと拡大し, 薩南海域などの黒潮流域近くで産卵する群が増加することによって, 黒潮に取り込まれる卵・仔魚が増大し, 成長した稚魚が餌料環境の良好な混合水域以北へ輸送されること. 第3に, これによってマイワシは, 栄養価の高い (EPA・DHAなどの高度不飽和脂肪酸やカロチノイド色素が多い) 餌生物 (大型カイアシ類, オキアミ類) を比較的多く摂取することが可能となり, 再生産能力が向上するといった正のスパイラルに入ること. 資源回復の引き金は海洋環境の変化 (低温レジーム化) であると考えられる.

これら海洋環境変動がもたらすマイワシの栄養状態, 成熟産卵生態における一連の変化と資源増大との関係の解明については, 今後の研究が待たれる.

引用文献

青木一郎 (1998) 産卵. 「マイワシの資源変動と生態変化」渡邊良朗・和田時夫編, 水産学シリーズ119, 恒星社厚生閣, 東京, 54-64.

Aoki, I. and T. Murayama (1993) Spawning pattern of the Japanese sardine *Sardinops melanostictus* off southern Kyushu and Shikoku, southwestern Japan. Mar. Ecol. Prog. Ser., 97, 127-134.

Campana, S. E. (1996) Year-class strength and growth rate in young At-

lantic cod *Gadus morhua*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 135, 21-26.

中央水産研究所 (2003) マイワシの謎. わが国周辺の水産資源の現状を知るために. パンフレット等. 水産総合研究センター中央水産研究所ホームページ.

Clark, F. N. (1934) Maturity of the California sardine (*Sardina caerulea*), determined by ova diameter measurements. Calif. Div. Fish Game, Fish. Bull., 42, 1-49.

平本紀久雄 (1981) マイワシ太平洋系群の房総およびその周辺海域における発育と生活に関する研究. 千葉県水産試験場研究報告, 39, 1-127.

平本紀久雄 (1985) マイワシの生活様式と資源変動. 海洋と生物, 7, 170-182.

広田祐一・長谷川誠三 (1997) 日本海における1990年までの動物プランクトン現存量, 日本海区水産研究所, 105.

Hiyama, Y, H. Nishida and T. Goto (1995) Interannual fluctuations in recruitment and growth of the sardine, *Sardinops melanostictus*, in the Sea of Japan and adjacent waters. Res. Popul. Ecol., 37, 177-183.

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.

堀 義彦 (1995) 常磐・鹿島灘・犬吠埼周辺海域における近年の春・夏期のマイワシについて. 茨城県水産試験場研究報告, 33, 21-41.

Houde, E. D. (1987) Fish early life dynamics and recruitment variability. Am. Fish. Soc. Symp., 2, 17-29.

石田 実 (2006) 日本太平洋岸のマイワシ産卵量の急増と土佐湾に継続する産卵場の特性. 水産海洋研究, 70, 170-175.

石田 実・武田保幸・井元栄治・平田益良雄・田中七穂・森 由基彦・黒木敏行・野島通忠・三谷卓美・上原伸二 (1997) 1978-1995年までの南日本太平洋沿岸の浮魚類卵仔稚の分布. 南西海区水産研究所, 高知, 206.

石田力一・鶴川正雄・有田節子 (1959) マイワシ *Sardinops melanosticta* (Temminck & Schlegel) の産卵回数について (予報). 北海道区水産研究所報告, 20, 139-144.

石垣富夫・加賀吉栄・北野 裕・佐野 蘊 (1959) マイワシ数量変動の歴史. 沿岸重要資源共同研究経過報告, 北海道区水産研究所, 1-101.

伊東祐方 (1961) 日本近海におけるマイワシの漁業資源学的研究. 日本海区水産研究所研究報告, 9, 1-227.

川崎 健 (1982a) 成熟・産卵様式. 「浮魚資源」, 新水産学全集9, 第1版, 恒星社厚生閣, 東京, 99-122.

川崎 健 (1982b) 同一種における卵のサイズ. 「浮魚資源」, 新水産学全集9, 第1版, 恒星社厚生閣, 東京, 141-151.

Kawasaki, T. and M. Omori (1995) Possible mechanisms underlying fluctuations in the far eastern sardine population inferred from time series of two biological traits. Fish. Oceanogr., 4, 238-242.

木村 量 (2001) 黒潮統流域で早く大きくなったマイワシ仔稚魚がその後も生き残る. 農林水産系生態秩序の解明と最適制御に関する総合研究 (バイオコスモス計画) 成果集, 154.

木村 量・渡邊良朗 (2001) 黒潮流域はマイワシ仔魚の良い生育場. 農林水産系生態秩序の解明と最適制御に関する総合研究 (バイオコスモス計画) 成果集, 152.

Kimura, R., Y. Watanabe and H. Zenitani (1996) Nutritional condition of first-feeding larvae of sardine. In: Survival Strategies in Early Life Stages of Marine Resources, eds. Y. Watanabe, Y. Yamashita and Y. Oozeki, A. A. Balkema, Rotterdam, 105-113.

小西芳信 (1980) 土佐湾におけるマイワシ卵・仔稚魚の補給経路. 水産海洋研究会報告, 36, 47-50.

工藤孝浩 (1991) 相模湾におけるマイワシ秋シラスの急増について. 神奈川県水産試験場研究報告, 12, 73-82.

黒田一紀 (1991) マイワシの初期生活期を中心とする再生産過程に関する研究. 中央水産研究所研究報告, 3, 25-278.

- Lluch-Belda, D. D. B. Lluch-Cota, S. Hernández-Vázquez and C. A. Salinas-Zavala (1992) Sardine population expansion in eastern boundary systems of the Pacific ocean as related to sea surface temperature. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, **12**, 147-155.
- 松原孝博 (1991) マイワシ. 「海産魚の産卵・成熟リズム」廣瀬慶二編, 水産学シリーズ**85**, 恒星社厚生閣, 東京, 113-124.
- 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.
- Matsuyama, M., T. Fukuda, S. Ikeura, Y. Nagahama and S. Matsuura (1994) Spawning characteristics and steroid hormone profiles in the wild female Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. *Fish. Sci.*, **60**, 703-706.
- Meekan, M.G. and L. Fortier (1996) Selection for fast growth during the larval life of Atlantic cod *Gadus morhua* on the Scotian Shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **137**, 25-37.
- 森本晴之 (1993) 土佐湾のマイワシにおける卵母細胞の吸水完了および産卵開始時刻. 日本水産学会誌, **59**, 7-14.
- 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, 83-96.
- Morimoto, H. (1996) Effects of maternal nutritional conditions on number, size and lipid content of hydrated eggs in the Japanese sardine from Tosa Bay, southwestern Japan. In. *Survival Strategies in Early Life Stages of Marine Resources*, eds. Y. Watanabe, T. Yamashita and Y. Oozeki, A. A. Balkema, Rotterdam, 3-12.
- 森本晴之 (1998) 成熟. 「マイワシの資源変動と生態変化」渡邊良朗・和田時夫編, 水産学シリーズ**119**, 恒星社厚生閣, 東京, 45-53.
- Morimoto, H. (1998) Relationship between the batch fecundity and the egg size in Japanese sardine *Sardinops melanostictus* in Tosa Bay and off Kii Channel, southwestern Japan from 1990 to 1993. *Fish. Sci.*, **64**, 220-227.
- 森本晴之 (2000) 土佐湾のマイワシ雌1歳魚の再生産能力. 平成12年度日本水産学会秋季大会講演要旨集, 10.
- Morimoto, H. (2003) Age and growth of Japanese sardine *Sardinops melanostictus* in Tosa Bay, south-western Japan during a period of declining stock size. *Fish. Sci.*, **69**, 745-754.
- 森本晴之 (2008) 土佐湾及び周辺海域のマイワシにおける資源減少期の成熟産卵生態に関する研究. 東京大学審査学位論文, 1-243.
- Nakai, Z. (1962a) Studies relevant to mechanisms underlying the fluctuation in the catch of the Japanese sardine, *Sardinops melanosticta* (Temminck & Schlegel). *Japan J. Ichthyol.*, **9**, 1-115.
- Nakai, Z. (1962b) Studies of influences of environment factors upon fertilization and development of the Japanese sardine eggs-with some reference to the number of their ova. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, **9**, 109-150.
- 中井甚二郎・宇佐美修造 (1955) マイワシ成熟度の季節変化. 東海区水産研究所研究報告, **9**, 151-171.
- 西田 宏・谷津明彦・石田 実・能登正幸・勝川木綿 (2006) 平成17年マイワシ太平洋系群の資源評価. 平成17年度我が国周辺水域の漁業資源評価 (魚種別系群別資源評価・TAC種) 第1分冊, 水産庁増殖推進部・独立行政法人水産総合研究センター・北海道水産研究所・東北水産研究所・中央水産研究所・日本海区水産研究所・遠洋水産研究所・瀬戸内海区水産研究所・水産工学研究所, 東京, 11-45.
- 小達和子 (1994) 東北海域における動物プランクトンの動態と長期変動に関する研究. 東北水産研究所研究報告, **56**, 115-173.
- 大関芳沖・北川大二・渡邊良朗 (2001) 耳石日輪情報からマイワシ仔魚の成長を調べる. 農林水産系生態秩序の解明と最適制御に関する総合研究 (バイオコスモス計画) 成果集, 150.
- Oozeki, Y. and H. Zenitani (1996) Factors affecting and methodology to analyze the recent growth of post-hatch Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, sampled from the Kuroshio current. In. *Survival Strategies in Early Life Stages of Marine Resources*, eds. Y. Watanabe, T. Yamashita and Y. Oozeki, A. A. Balkema, Rotterdam, 95-104.
- 柴山雅洋・谷 雄策 (1987) 九州系群マイワシの近年の成熟・産卵状況について. 佐賀県水産試験場研究報告書, **1**, 33-37.
- Suda, M. and T. Kishida (1997) The yearly fluctuation of survival indices before and after shirasu, the larval stage of Japanese sardine from 1979 to 1992 off the Pacific coast of Japan. *Fish. Sci.*, **63**, 60-63.
- Takasuka, A., I. Aoki and Y. Oozeki (2007) Predator-specific growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **350**, 99-107.
- 高須賀明典・久保田洋・大関芳沖 (2005) 2004年~2005年春季の我が国太平洋岸におけるマイワシの卵・仔魚の分布状況. 平成17年度中央ブロック卵・稚仔, プランクトン調査研究担当者協議会研究報告, **25**, 74-92.
- 津野健太郎・柳川晋一・森本晴之 (1995) 資源増加過程における南西外海域のマイワシの成熟状況. 南西外海の資源海洋研究, **11**, 17-22.
- 鶴田義成 (1987) イワシ類の再生産力—資源変動と関連して. 水産海洋研究会報, **51**, 51-54.
- 宇佐美修造 (1964) 日本産マイワシ *Sardinops melanosticta* (T. & S.) の再生産力について—I. 日本海大羽マイワシの卵胚組成からみた成熟と卵数. 東海区水産研究所研究報告, **38**, 1-30.
- 和田時夫 (1988) 道東海域におけるまき網対象マイワシ資源の来遊動態に関する研究. 北海道水産研究所研究報告, **52**, 1-138.
- 和田時夫 (1998) 親潮域での回遊範囲と成長速度. 「マイワシの資源変動と生態変化」渡邊良朗・和田時夫編, 水産学シリーズ**119**, 恒星社厚生閣, 東京, 27-34.
- Wada, T. and L. D. Jacobson (1998) Regimes and stock-recruitment relationships in Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*), 1951-1995. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **55**, 2455-2463.
- 渡部泰輔 (1987) マイワシ1986年級群をめぐって. 水産海洋研究, **51**, 34-39.
- 渡邊良朗 (1996) 資源変動に伴うマイワシ産卵場の沖合化—移動か拡大か—. 月刊海洋, **28**, 92-97.
- Watanabe, Y. and M. Nakamura (1998) Growth trajectory of the larval Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, transported into the Pacific coastal waters off central Japan. *Fish. Bull.*, **96**, 900-907.
- Watanabe, Y., H. Zenitani and R. Kimura (1995) Population decline of the Japanese sardine *Sardinops melanostictus* owing to recruitment failures. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **52**, 1609-1616.
- Watanabe, Y., H. Zenitani and R. Kimura (1996) Offshore expansion of spawning of the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, and its implication for egg and larval survival. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **53**, 55-61.
- 銭谷 弘 (1994) 北西太平洋におけるマイワシ. 「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, 97-108.
- 銭谷 弘 (2001) 太平洋岸域におけるマイワシの資源変動に関連した初期生態に関する研究. 瀬戸内海区水産研究所研究報告, **3**, 1-45.