

伊勢湾産イカナゴ親魚の栄養状態と再生産力

山田浩且^{†1}, 西村昭史², 土橋靖史², 久野正博¹

Nutritional Condition and Reproductive Potential of Sand Lance *Ammodytes personatus* in Ise Bay

Hirokatsu YAMADA^{†1}, Akifumi NISHIMURA², Yasushi TSUCHIHASHI² and Masahiro KUNO¹

Effects of nutritional condition before estivation on the reproductive potential of the Japanese sand lance *Ammodytes personatus* in Ise Bay, central Japan, were investigated by rearing experiments. Adult males and females did not mature when the condition factor was smaller than 4.2 before estivation. Above this critical condition factor, limitation of food supply diminished female fecundity, but did not affect the size of matured eggs. The body length and feeding capability of hatched larvae were not different between the two feeding regimes for parent fish, satiated feeding and 20% of satiated feeding. The Japanese sand lance in Ise Bay seemed to have following regulatory mechanisms of reproductive potential: (1) Reduce fecundity so as to maintain egg quality when food is not sufficient. (2) Stop maturation in order to survive through estivation when food is less than the critical level (4.2 in condition factor).

Key words: Sand lance, Ise Bay, nutritional condition, estivation, reproductive potential

はじめに

イカナゴ *Ammodytes personatus* は、本邦沿岸の重要な漁業資源のひとつである。伊勢湾では主として3~5月にシラス期から未成魚期（体長30~80 mm）のイカナゴが漁獲されているが（山田, 1998），加入資源量は14~1028億尾（平均値±標準偏差=244±231億尾，山田・山川未発表）と大きな年変動を示し、漁況をきわめて不安定なものにしている。こうした本種の加入量変動機構を解明するためには、発生初期の減耗率推定に加えて、総産卵量を決定する親魚の群成熟率、抱卵数および卵質などの再生産力を評価することが不可欠である（鶴田, 1995）。

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 *Melangrammus aeglefinus* (Hislop et al., 1978), マイワシ *Sardinops melanostictus* (鶴田, 1987), カタクチイワシ *Engraulis japonicus* (鶴田, 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の良否によって、卵径や卵重量、産卵数や抱卵数などが大きく変化することが明らかにされている。しかし、イカナゴ親魚の栄養状態と再生産力との係わりに言及した研究は少なく、その詳細は明らかにされていない。イカナゴは、高水温となる夏秋季に潜砂して夏眠する。伊勢湾産イカナゴの夏眠期間は6月から12月までの約半年間に及び、この間は全く摂餌しない。夏眠終了後比較的短期間のうちに満1歳で産卵する（柳橋ほか, 1997）。本種は夏眠まで蓄積したエネルギーのみで夏眠期を生き残り、さらに成熟、産卵に至る。著者らは1991年以降、伊勢湾口部外域のイカナゴ夏眠場（中村ほか, 1997）において、夏眠開始期のイカナゴを採集している。それによると、各年の当歳魚（例年の再生産の主体）の夏眠開始期における平均体長は7.2~10.0 cm、平均体重は1.51~4.65 g（山田, 未発表）と変動が大きく、再生産力への影響も大きいことが推測される。そこで、本研究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について検討した。

材料と方法

本研究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。

1999年5月17日受付、1999年6月25日受理

¹ 三重県水産技術センター

Fisheries Research Institute of Mie, Shima, Mie 517-0404, Japan

² 三重県水産技術センター尾鷲分場

Owase Branch, Fisheries Research Institute of Mie, Owase, Mie 519-3602, Japan

† fishmie@lilac.ocn.ne.jp

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ヂ網漁船によって漁獲されたふ化後約3ヶ月、平均標準体長 4.0 ± 0.4 (標準偏差) cmのイカナゴを三重県水産技術センターに運搬し、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、平均肥満度は 3.0 ± 0.7 であった。

実験区として、A：残餌がみられるまで給餌する飽食区(1日1個体当たりの給餌量は魚体重の4~6%)、B：1日1個体当たりの給餌量を飽食区の50%とした50%区、C：1日1個体当たりの給餌量を飽食区の25%とした25%区の3区を設定した。餌料には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)を用いた。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、実験開始時に前者には1,700個体、後者には各500個体のイカナゴを収容した。いずれの実験区も、三重県水産技術センターの地先から採取した濾過海水を1日当たり8~12回転で注排水し、自然光下で飼育した。実験期間中の3区の水温は11.3~26.8°Cの範囲で変動した。給餌は午前(9~10時)および午後(15~16時)の2回に分けて行った。

5月19日に粒径1~2mmの粗砂を敷いたプラスチック製コンテナ(山田・久野, 1999)をそれぞれ2~4個夏眠床として設置した。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、体重の測定を行い肥満度($CF = BW/SL^3 \cdot 10^3$, 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、生殖腺指数($GSI = GW/BW \cdot 100$)を算出した。

(2) 1993年の飼育実験

1993年にも同様の飼育実験を行った。供試魚には4月13日に伊勢湾内で漁獲されたふ化後約3ヶ月、平均体長 7.0 ± 0.6 cmのイカナゴを用いた。配合飼料に馴致した後、4月27日から翌年1月まで飼育実験を行った。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、平均肥満度は 3.7 ± 0.3 であった。

実験区として、D：残餌がみられるまで給餌する飽食区(1日1個体当たりの給餌量は魚体重の3~4%)、E：1日1個体当たりの給餌量を飽食区の10%とした10%区の2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。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12.7~24.4°Cの範囲で変動した。5月24日に各水槽4個ずつ夏眠床を設置した。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、肥満度およびGSIを算出した。

2. 夏眠開始期の栄養状態と卵質（飼育実験II）

1994年4月29日に伊勢湾内で操業するバッヂ網漁船に

よって漁獲されたふ化後3~4ヶ月、平均体長 6.6 ± 0.3 cmのイカナゴを三重県水産技術センターに運搬し、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、平均肥満度は 3.8 ± 0.3 であった。

実験区として、F：残餌がみられるまで給餌する飽食区(1日1個体当たりの給餌量は魚体重の約4%)とG：1日1個体当たりの給餌量を飽食区の20%とした20%区の2区を設定した。飼育水槽には2トンFRP水槽を用い、各々に1,200個体のイカナゴを収容した。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11.1~26.5°Cの範囲で変動した。6月13日に各水槽4個ずつ夏眠床を設置した。実験期間中両区から約50個体のイカナゴを適宜採取し、体長、体重の測定を行い肥満度を算出した。11月以降は生殖腺重量を測定し、GSIを算出した。

最終成熟期(1995年1月前半)に達した両区の雌個体について、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 $200\text{ }\mu\text{m}$ 以上(第1次卵黄球期以後)の卵母細胞数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抱卵数とした。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(山田・久野, 1999)ことから、直径 $200\text{ }\mu\text{m}$ 以上の卵母細胞数は産卵数と一致すると考えた。

以下の指標によって、両区の卵質を比較した。

(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受精した。1対の親魚から採取した受精卵(受精率85%以上)をスライドグラスに付着させ、各卵群50粒について卵径を測定した。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時間の間にに行った。

(2) ふ化仔魚の体長

卵径測定を行った受精卵を実験区別にふ化槽(30l黒色ポリエチレン水槽)へ収容し、伊勢湾におけるふ化時の平均的水温と考えられる12°C(山田, 1998)で発生、ふ化させた。温度調節した濾過海水(1μmメッシュフィルター濾過)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10.5L:13.5D

(6時30分点灯, 17時消灯)とした。ふ化仔魚の体長測定は、ふ化ピーク日(12°C下では受精後13日目, 山田, 1998)のふ化後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, 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ふ化後5時間以内(17~22時採集)の仔魚を実験区別に飼育水槽へ収容し, 同一の水温(11°C), 日長(10.5L:13.5D), 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30l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, 微通気下で飼育した。実験期間中は毎日9時に残餌密度を確認し, 不足分だけ補給した。13時には各区から30個体の仔魚を採取し, 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 1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。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%/日, 1993年の飽食区(D)で0.13%/日と両年で顕著な差は認められなかった(Table 2)。

夏眠終了は1992年では全区で12月20日に, 1993年では全区で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. 1に各区におけるGSIの推移を示した。雄では1992年の飽食区(A), 50%区(B), 25%区(C)および1993年の飽食区(D)で11月後半以降GSIは急増し, 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。一方, 10%区(E)では1月前半までGSIの増加はほとんど認められなかった。雌のGSIも雄とほぼ同様の推移を示した。10%区(E)を除く4区のGSIは11月後半以降急増し, 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. 2に示した。飽食区(A, D)では10以上のGSIに達した個体が100%を占めた。50%区(B)および25%区(C)ではその割合はやや低下したものの, それぞれ82.4%, 76.9%と高い値を示した。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。

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

*1 4~6% of body weight per day. *2 3~4% of body weight per day.

Table 2. Comparison of daily reduction of condition factor (CF) during estivation in experiment I.

| Experiment | Feeding level | CF | | | | Elapsed days | Daily reduction in CF (%) | Water temperature (°C) (Mean±SD) | | | |
|------------|------------------------|--------|-----------------------|---------|-----------------------|--------------|---------------------------|----------------------------------|--|--|--|
| | | August | | October | | | | | | | |
| | | n | Mean±SD | n | Mean±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 21st October. *⁵ 11th August. *⁶ 4th October.

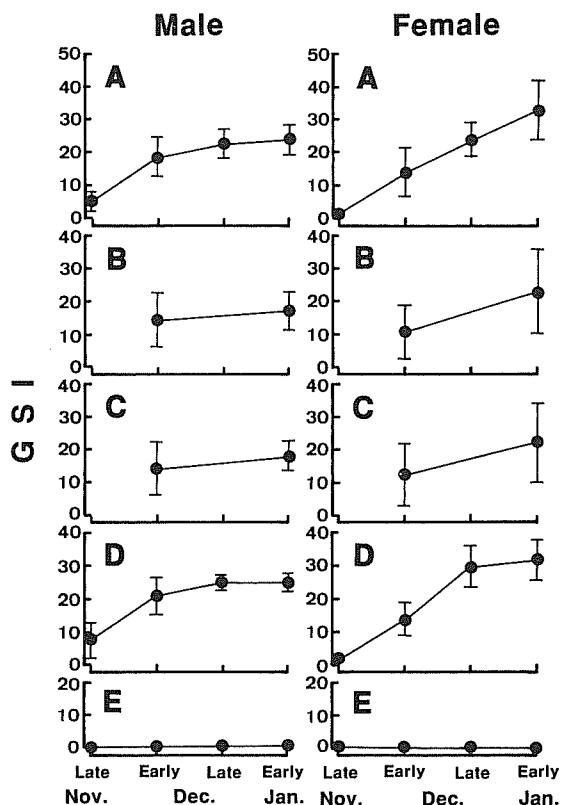


Figure 1. Changes in GSI (=gonad weight/body weight×100) in Japanese sand lance reared at different feeding levels until the beginning of estivation in experiment I. A: satiated feeding in 1992, B: 50% of satiated feeding in 1992, C: 25% of satiated feeding in 1992, D: satiated feeding in 1993, E: 10% of satiated feeding in 1993. Values indicate the mean±standard deviation.

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。両区における夏眠開始時の体長、体重および肥満度をTable 3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)

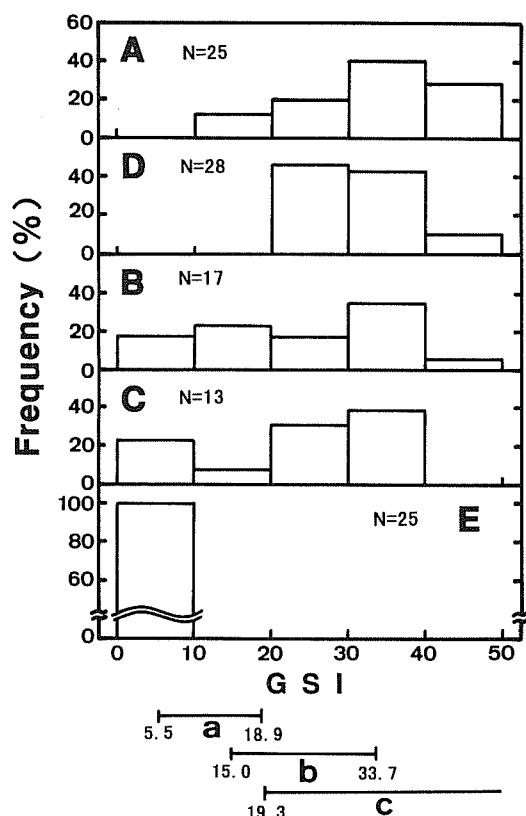


Figure 2. Frequency distribution of GSI of female Japanese sand lance in early January (Experiment I). A: satiated feeding in 1992, D: satiated feeding in 1993, B: 50% of satiated feeding in 1992, C: 25% of satiated feeding in 1992, E: 10% of satiated feeding in 1993. Three ranges of GSI (a, b, c) indicate the maturity stage of secondary yolk stage, tertiary yolk stage and mature stage, respectively (Yamada and Kuno, 1999).

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. 3に両区におけるGSIの推移を示した。飽食区(F)の

Table 3. 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 | Initial | | | Beginning of estivation | | |
|------------|----------------------------|---------|-----------|---------|-------------------------|-----------|---------|
| | | SL (cm) | BW (g) | CF | SL (cm) | BW (g) | CF |
| F | Satiated* ¹ | 6.7±0.5 | 1.17±0.27 | 3.8±0.3 | 9.5±0.8 | 4.35±1.20 | 5.0±0.4 |
| G | 20% satiated* ² | 6.7±0.5 | 1.17±0.27 | 3.8±0.3 | 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.

雄では11月後半以降GSIが急増し、12月後半から1月前半には平均値が20を上回り、大半の個体が腹部を軽く圧すると放精する最終成熟に達した。雌もほぼ類似したGSIの推移を示し、1月前半には吸水卵を有する個体が大半を占めるようになった。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に達した。

(3) 抱卵数

最終成熟期における平均抱卵数は飽食区(F)で8,888±3,179粒(N=43)、20%区(G)で2,615±1,344粒(N=30)であり、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SL(cm)と抱卵数f(粒)の関係式を求めたところ次式が得られた(Fig. 4).

$$f=0.3474 \cdot SL^{4.389} \quad (R^2=0.903, N=88)$$

(4) 卵径

両区の卵径測定結果をTable 4に示した。飽食区(F)における18卵群の卵径は0.86~0.94mmの範囲にあり、平均値は0.91±0.03mmであった。一方、20%区(G)の卵径は0.86~0.94mmの範囲にあり、平均値は0.90±0.02mmであった。両区の平均卵径に有意な差は認められなかった($P=0.09$)。

(5) ふ化仔魚の体長およびふ化後の摂飢能力

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±0.1mm、20%区(G)で4.5±0.1mmであり、両区で有意な差は認められなかった(Table 5)。両区ともふ化翌日の11時(ふ化後14~18時間)にすでに摂飢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、両区とも摂飢率(消化管内に餌生物が存在する個体の割合)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. 5)。この時点における仔魚の平均体長は飽食区(F)で5.0±0.2mm、20%区(G)で5.1±0.2mmであり、ふ化後の成長速度についてもともに平均0.30mm/日で差がなかった(Table 5)。

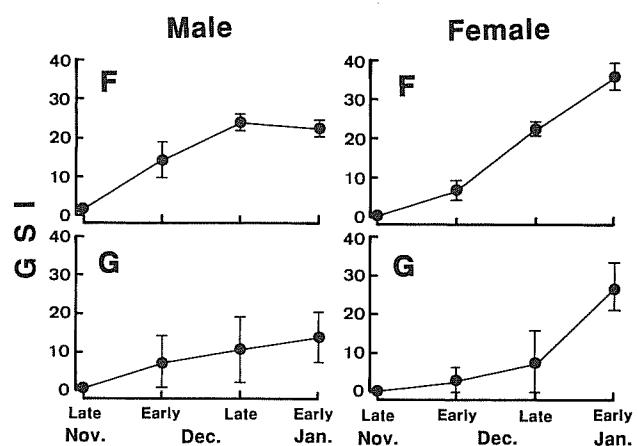


Figure 3. Changes in GSI in Japanese sand lance reared at different feeding levels until the beginning of estivation in experiment II. F: satiated feeding, G: 20% of satiated feeding. Values indicate the mean±standard deviation.

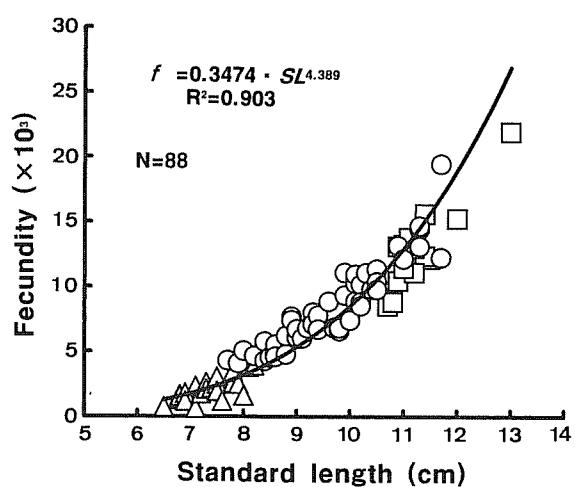


Figure 4. Relationship between standard length (SL) and fecundity (f) of Japanese sand lance. Open circles: satiated feeding in experiment II, open triangles: 20% of satiated feeding in experiment II, open squares: wild caught at the mouth of Ise Bay in December 1994 and 1995.

Table 4. 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±standard deviation.

| Experiment | Feeding level | Females used for artificial insemination | | | | | Egg diameter (mm) |
|------------|----------------------------|--|---------|-----------|----------|------------------------|-------------------|
| | | n | SL (cm) | BW (g) | GSI | Fertilization rate (%) | |
| 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 5. 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.

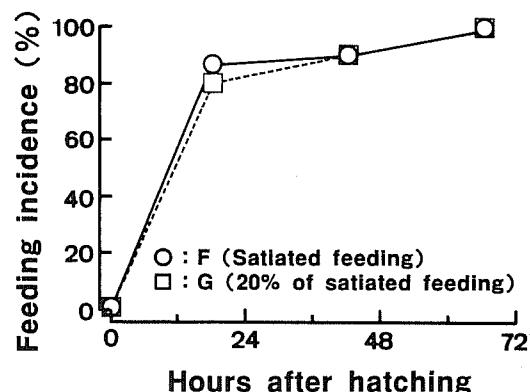
| Experiment | Feeding level | SL of larvae (mm) | | | |
|------------|----------------------------|---------------------|---------|-----------------------|---------|
| | | Just after hatching | | 2 days after hatching | |
| | | n | Mean±SD | n | Mean±SD |
| F | Satiated* ¹ | 100 | 4.4±0.1 | 30 | 5.0±0.2 |
| 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.

考 察

夏眠期のイカナゴは潜砂した状態を維持し、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)。夏眠中の基礎代謝量は水温によって左右されると考えられる。飼育実験Iでは、1992年と1993年の夏眠期(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(1981~1998)による過去の定線観測結果に基づけば、1992年の実験区の平均水温(23.4±1.7°C)は天然海域における夏眠期(8~10月)平均水温の過去最高値に、1993年の実験区の平均水温(22.4±1.4°C)は平年値に相当する。この実験区間の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 2)、天然海域の夏眠期においても、水温の年変動が肥満度の減少に与える影響は少ないと推測される。

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。本研究により夏眠開始期の栄養状態がある水準を下回ると、摂取したエネルギーは個体維持に優先的に回され、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

**Figure 5.** Changes in feeding incidence in Japanese sand lance larvae from two egg lots laid by adults reared at different feeding levels until the beginning of estivation in experiment II. Feeding incidence is expressed as % in number of larvae with food in the gut of total larvae.

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. 1)。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. 2)。一方、10%区(E)ではGSIの増加は認められず、1月前半においてもすべての個体が1以下のGSIを示した(Figs. 1, 2)。イカナゴの卵巣組織像とGSIの関係を調べた山田・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。夏眠開始期の栄養状態の指標として肥満度を用いた場合、成熟するため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. 6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おおむね4.2と推定される。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が急増し、1月前半には腹部を軽く圧す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. 1)。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)は雄についても当てはめられるようである。鶴田(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から、夏眠中の総基礎代謝量は伊勢湾産イカナゴの方が大きいと推測される。伊勢湾産イカナゴの成熟に必要な肥満度閾値が仙台湾産に比べて大きい値を示すのは、これらのこととに起因していると考えられる。

1992年の飼育実験では、夏眠までの給餌量が少ないほど体長は小型化したが、肥満度には顕著な差は認められなかった(Table 1)。このことは、伊勢湾産イカナゴが摂餌量の低下に対し、体伸長を抑制して成熟に必要な4.2以上の肥満度を確保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。夏眠開始までの栄養蓄積が少ないほど夏眠開始が遅れる現象は、柳橋ほか(1997)によても確認されている。この現象は、成熟に必要な栄養を蓄積できていない個体が、その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。こうした本種の生態的特徴は、餌料環境の変化に柔軟に対応し、再生産への参加機会を高めようとする適応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り、摂餌開始期の仔魚の生残能力を左右する重要な要因であると考えられている(今井・田中, 1998)。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* (Knutson and Tilseth, 1985)、カタクチイワシ(今井・田中, 1998)など多く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4.2をわずかに上回った20%区(G)で成熟期の卵径を比較したが、両群で有意な差は認められなかった(Table 4)。また、これらの卵群に由来するふ化仔魚の体長、それらの摂餌能力についても有意な差は認められなかった(Table 5, Fig. 5)。これらの結果から、夏眠開始時の栄養状態が成熟時の卵質

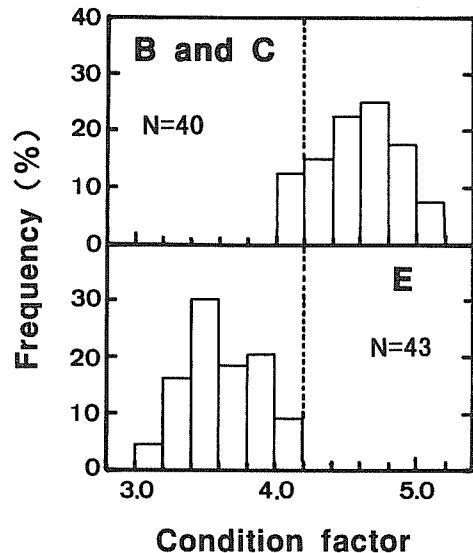


Figure 6. Frequency distributions of condition factor at the beginning of estivation of Japanese sand lance in experiment I. B and C: 50% and 25% of satiated feeding in 1992, E: 10% of satiated feeding in 1993. A dotted line shows 4.2 in condition factor.

に与える影響は少ないと判断される。一方、抱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。本種は成熟可能な4.2以上の肥満度が確保できる餌料環境下では、摂餌量の低下に対し、抱卵数を減少させて一定の卵質を維持するという再生産力の調節様式を有していると考えられる。

以上を整理すると、伊勢湾産イカナゴの餌料条件の悪化に対する応答様式は以下のように総括される。

- ①まず、体伸長を抑制し、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。
- ②通常の夏眠開始水温(約21°C, 柳橋ほか, 1997)を越えても肥満度が4.2に達しない場合は、生存できる範囲で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、抱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優先的に回し成熟しない。

鶴田(1992)はカタクチイワシの給餌量の減少に対する反応として、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。Hislop *et al.* (1978)はマダラにおいても同様の現象を見出し、給餌量が減少すると1回当たりの産卵数が減少し、卵の乾燥重量も低下することを報告している。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、抱卵数は減少するものの卵重量は変化しないことを明らかに

している。カタクチイワシやマダラは、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う（非同時発生型）。産卵中も活発に摂餌し、餌料条件を短期間のうちに卵巣の発達へ反映できる（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やマダラ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（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。

近年の伊勢湾産イカナゴの研究によって、夏眠開始前の残存資源量を評価できるようになった（山田・山川、未発表）。伊勢湾産イカナゴの夏眠期間中の減耗が少ないこと（山田ほか, 1994）は、本研究でも確認されたので、夏眠開始前の資源量を親魚量と見なすことができる。これらの親魚に本研究で求められた成熟に必要な夏眠開始時の肥満度閾値（4.2）を当てはめることによって、産卵可能な親魚量の推定が可能となる。さらにFig. 4に示す体長一抱卵数関係式を用いて、産卵親魚量と夏眠開始期の体長組成データから総産卵量を推定することも可能となる。今後はこうした手法によって、各年の総産卵量を具体的に評価し、それらと加入量変動との係わりについて検討を加えていく必要がある。

謝 辞

本論文をまとめるにあたり、懇切なるご指導とご校閲を賜った東京大学海洋研究所教授渡邊良朗博士に謹んで感謝の意を表する。また、有益なご助言を頂いた三重県水産技術センター山川卓博士、供試魚の採集にご協力を頂いた三重県バッヂ網組合長黒田耕一郎氏に心よりお礼申し上げ

る。本研究は水産庁による“伊勢・三河湾漁場生産力モデル開発基礎調査”的一環として行われた。

引用文献

- 愛知県水産試験場（1981～1998）漁況海況予報事業結果報告書。
- Bagenal, T.B. (1969) The relationship between food supply and fecundity in brown trout *Salmo trutta* L. J. Fish Biol., 1, 167–182.
- Blaxter, J.H.S. and G. Hempel (1963) The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). J. Cons. int. Explor. Mer., 28, 211–240.
- 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.
- 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。
- 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.
- Knutson, 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。
- 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.
- Scott, D.P. (1962) Effect of food quantity on fecundity of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. J. Fish. Res. Bd. Can., 19, 715–731.
- 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.
- 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。
- 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。日本誌, 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・久野正博・土橋靖史（1994）夏眠におけるイカナゴの栄養蓄積状況が夏眠期の生残および成熟に与える影響。平成6年度日本水産学会秋季大会講演要旨集, 38 pp.
- 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。