

黒潮親潮移行域および親潮域におけるマサバおよびゴマサバの 胃排出速度と日間摂餌量の推定

中束明佳^{1†}, 川端 淳², 高須賀明典², 久保田 洋², 岡村 寛³, 大関芳沖^{1,2}

Estimating gastric evacuation rate and daily ration of chub mackerel and spotted mackerel in the Kuroshio-Oyashio transition and Oyashio regions

Sayaka NAKATSUKA^{1†}, Atsushi KAWABATA², Akinori TAKASUKA², Hiroshi KUBOTA²,
Hiroshi OKAMURA³ and Yoshioki OOZEKI^{1,2}

Gastric evacuation rates and daily rations of chub mackerel *Scomber japonicus* and spotted mackerel *S. australasicus* were estimated using the stomach content weight and sampling time information from a data set of trawl surveys in the Kuroshio-Oyashio transition and Oyashio regions in summer, autumn and winter from 2001 to 2007. Gastric evacuation rates were calculated for three ranges of sea surface temperature (SST; SST < 15°C, 15°C ≤ SST < 20°C, 20°C ≤ SST) from the data collected in autumn, and daily rations (daily amounts of food consumption as % of body wet weight) were estimated for different ranges of fork length, three ranges of SST, and three seasons. Gastric evacuation rates were 0.13 to 0.16 in chub mackerel and 0.05 to 0.19 in spotted mackerel. The estimates of daily ration per body weight were 5.8 to 14.2% body weight in chub mackerel and 3.8 to 23.3% body weight in spotted mackerel. Mackerels indicated the highest daily ration in the SST range of 15–20°C in the feeding grounds in autumn. Daily rations at SST < 15°C were much lower than those at SST ≥ 15°C in summer. This pattern indicated that the feeding activity could be depressed at temperature lower than 15°C in the nursery grounds in summer and feeding grounds in autumn although the daily rations were relatively high at the same SST in the wintering grounds. Daily rations of mackerels indicated high values at ≥ 15°C in summer, whereas the rations indicated a peak at 15–20°C in autumn. These trends suggested that the gastric evacuation rate and daily ration of mackerels were influenced by SST and seasonality. Overall, the estimates of gastric evacuation rate and daily ration were consistent with those from previous experimental studies and those of congeneric species in other ecosystems. Hence, the present results would provide a general pattern of these parameters for mackerels.

Key words: daily ration, gastric evacuation rate, mackerel

2009年11月1日受付, 2010年1月20日受理

¹ 東京海洋大学海洋科学技術研究科

Graduate School of Marine Science and Technology, Tokyo University of Marine Science and Technology, 4-5-7 Konan, Minato, Tokyo 108-8477, Japan

² 独立行政法人水産総合研究センター中央水産研究所

National Research Institute of Fisheries Science, Fisheries Research Agency, 2-12-4 Fukuura, Kanazawa, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan

³ 独立行政法人水産総合研究センター遠洋水産研究所

National Research Institute of Far Seas Fisheries, Fisheries Research Agency, 2-12-4 Fukuura, Kanazawa, Yokohama, Kanagawa 236-8648 Japan

† E-mail nakatsuka@n-sayaka.com

はじめに

イワシ類やサバ類などの小型浮魚類は、気候変動に対応して大規模な資源変動を示すことが知られている (Kawasaki, 1983)。この現象は、気候変動が海洋の基礎生産を左右して餌料環境を変化させた結果、小型浮魚類の初期生活史における生残率が変化するためであると説明されることが多い。また、仔稚魚の生態学的な研究では、複数の死亡要因の中でも特に被食が加入量決定において支配的であることがわかってきた (Houde, 1987; Bailey and Houde, 1989)。近年、餌料環境が被食を介して仔稚魚の死亡率に影響を及ぼす一連の過程を理解するために、物理環境や餌料環境で決定される成長の良否と被食過程に関する飼育実験や野外研究が展開されている。その結果、「成長速度が高い個体が

選択的に生残する」とする成長-生残仮説 (Anderson, 1988) を中心に, 体サイズ (Miller et al., 1988) や成長速度 (Taka-suka et al., 2003) が捕食されやすさに及ぼす影響について知見が積み重ねられてきた。

一方, 環境変動が成長や被食を介して仔稚魚期全体の減耗に及ぼす影響を議論するためには, 定量的な情報が不可欠である。成長速度が水温や餌生物環境の良否と関連した摂餌量の変化と関連していることを考慮すれば, 水温や餌生物環境の異なる海域間で, 仔稚魚減耗量と捕食者による仔稚魚捕食量の推定結果をつきあわせる野外検証も必要となる。しかしながら, 野外における捕食者の日間摂餌量や仔稚魚捕食量の推定に関する報告は限られており (Olson and Galván-Magaña, 2002; Yamamura, 2004), 仔稚魚減耗量の推定結果との対比は困難である。この状況は, 被食量を推定するための野外調査が困難であることに一因があろう。野外における捕食者の摂餌生態の定量的パラメータ, すなわち胃排出速度や日間摂餌量の推定には, 日周摂餌リズムの把握が前提となるため, 対象魚種を24時間にわたって連続的に採集する必要がある。さらに, 胃排出速度と日間摂餌量は季節や水温変化の影響を受けると考えられるため, その推定には膨大な調査努力が要求されることとなる。この問題を解決するためには, 新たに大規模な調査を組織することも重要であるが, 被食減耗研究の進展を図る上では, 過去に長期間にわたって蓄積された資源調査データを活用して, 野外における捕食者の胃排出速度や日間摂餌量の推定を試みることも有効であろう。

小型浮魚類仔稚魚の被食過程を解析するには, 実際に被食によって個体数が大きく減少していると推測される季節と海域を含めて研究を進める必要がある。わが国太平洋側に生息するマイワシなどの小型浮魚類は, 主に冬から春にかけて九州沿岸から伊豆近海を産卵場とし, 孵化した仔魚は黒潮に乗って沖合に流された後, 暖水塊や暖水ストリーマが生じる海域を経て, 夏から秋にかけて道東沿岸にまで達する (Watanabe, 2007)。こうした小型浮魚類の回遊生態を反映して, 春の黒潮親潮移行域には多くの魚食性魚類が来遊し, 小型浮魚類仔稚魚を活発に摂餌する (川端ほか, 2006; 久保田ほか, 2001; 二平, 1996)。流し刺網調査の結果によれば, この海域には, サメ類, カツオ, ピンナガ, シマガツオ, サバ属魚類 (マサバ *Scomber japonicus* およびゴマサバ *S. australasicus*) などの魚食性魚類の来遊が認められるが, 特にサバ属魚類の分布密度は他の魚食性魚類に比べても高い。サバ属魚類は, 仔稚魚期に伊豆諸島周辺の主産卵場から生育場である黒潮親潮移行域に輸送された後, 親潮域へと索餌回遊し, 晩秋には常磐沖に越冬回遊すると考えられており (宇佐美, 1973; 渡邊, 1999; Watanabe and Nishida, 2002), 稚魚期から魚食性を示し, その後も継続して小型浮魚類仔稚魚を捕食するため (加藤・渡邊, 2002; 横田・三田, 1958; 横田ほか, 1961), 黒潮親潮移行

域から親潮域に及ぶ広い海域で小型浮魚類の生活史を通じて影響力の大きい捕食者であると考えられる。したがって, サバ属魚類の胃排出速度と日間摂餌量の推定は, 浮魚類仔稚魚の被食量の解明における最重要課題の一つであると言える。

飼育実験では, 既にマサバの胃排出速度と日間摂餌量の推定値が報告されており, (狩谷・高橋, 1969; Hatanaka and Takahashi, 1956) 大西洋サバ *S. scombrus* では, 飼育実験によって水温変化に伴う胃排出速度の変化も知られている (Temming et al., 2002)。自然環境下では, 餌生物組成 (佐藤ほか, 1968; 西村, 1959), 成長に伴う食性の変化 (Castro and Santana del Pino, 1995), 胃内容物重量 (佐藤ほか, 1968; Hatanaka et al., 1957) の知見が得られている。しかしながら, 黒潮親潮移行域においてマサバと同所分布するゴマサバの摂餌生態に関する知見はほとんど得られておらず, また, マサバの胃排出速度と日間摂餌量も同海域の野外環境下で推定値が得られているわけではない。このため, マサバおよびゴマサバの両魚種について分布域や生活史を考慮した上で, 異なる海洋環境ごとに胃排出速度や日間摂餌量といった摂餌生態パラメータを求め, 過去の報告と比較検討する意義は大きい。

わが国では, マサバとゴマサバの両魚種を対象とした表層トロール調査が継続的に行われてきており, 採集時刻はほぼ24時間にわたっている。このトロール調査は, サバ属魚類の回遊生態を考慮して, 夏季の生育場での仔稚魚分布調査, 秋季の索餌場での索餌回遊群調査, 冬季の越冬場での分布調査の3つで構成されている。自然環境下における魚類の日間摂餌量推定にしばしば用いられる Elliott and Persson (1978) の推定法では, 少なくとも採集時刻と胃内容物重量のデータが必要とされるが, 本調査データにはこれらの情報が含まれているため, サバ属魚類の胃排出速度と日間摂餌量の推定が可能である。

本研究では, これまでに蓄積された表層トロール調査結果のデータセットを用いて, マサバとゴマサバの自然環境下における日周摂餌リズムを明らかにした上で, Elliott and Persson (1978) の手法により両魚種の胃排出速度と日間摂餌量を推定した。推定に際しては, 定性的ではあるがデータに付記されている主要胃内容物組成と消化状態の記録を加味して季節的な餌生物組成の変化の情報を得つつ, サバ属魚類の生活史に加えて調査海域と季節を考慮して水温の影響について可能な限り検討した。一般に, ゴマサバはマサバより暖水性が強く (落合・田中, 1998), 分布水温や適水温も異なると考えられているため, 2種を同じ水温条件で比較することで水温の影響における種間の差を考慮した解析を行った。

材料と方法

データセット

解析に用いたマサバとゴマサバの計測データは、2001–2007年に中央水産研究所と東北区水産研究所により黒潮親潮移行域と親潮域で実施された表層トロール調査において採集された (Fig. 1). 標本は、夏季 (5–7月) の仔稚魚分布調査, 秋季 (8–10月) の索餌回遊群調査, 冬季 (1–2月) の越冬群調査により採集されたものである (Table 1). 調査では、北鳳丸 (664トン), 開洋丸 (2630トン), 俊鷹丸 (887トン), 第七開洋丸 (499トン) により、網口幅約 30 m, コッドエンド目合 12–17 mm (北鳳丸, 俊鷹丸, 第七開洋丸) もしくは、網口幅約 50 m, コッドエンド目合 17 mm (開洋丸) の表層トロール網の 30–60 分曳網が行われた。採集されたマサバとゴマサバは、船上で凍結保存された後、研究室において尾叉長を 1 mm 単位, 体重 (湿重量) を 1 g 単位, 胃内容物重量 (湿重量) を 0.01 g 単位で計測した。計測結果を蓄積したデータベースには、マサバとゴマサバの種別, 採集日, 曳網開始時刻, 曳網時間, 採集位置, 採集時の表面水温 (SST), 尾叉長, 体重, 胃内容物重量が含まれている。本研究では、曳網開始時刻, 採集位置, 採集時の表面水温, 体重, 胃内容物重量が揃っているデータを抽出して解析に供した (Table 1). 解析に用いたデータの 70% には、主な胃内容物種類と消化状態の記載も付記されているため、これらの定性的な情報も利用した。

調査実施時期の区分としては、5–7月を夏季, 8–10月を秋季, 1–2月を冬季とした。さらに、季節毎に水温に対する採集個体数を検討した結果、夏季と秋季の採集数のモードが 14–15°C 付近で分かれており、冬季の採集はすべて表面水温 15°C 以下であることや、夏季と秋季の採集数のモードが 21°C 付近で分かれていたことから (結果参照), 採集時の表面水温で分布水温の範囲をおよそ 3 等分する 15°C と 20°C を区切りとし、3 つの区分 (SST < 15°C, 15°C ≤ SST < 20°C, 20°C ≤ SST) に分割して解析を行った。

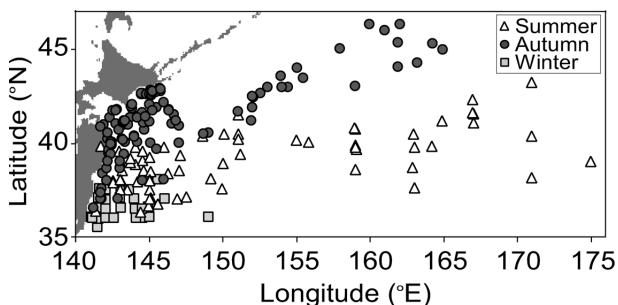


Figure 1. Sampling location of chub mackerel and spotted mackerel during the trawl surveys in the Kuroshio-Oyashio transition and Oyashio regions from 2001 to 2007. Different symbols indicate different seasons.

餌生物組成

胃内容物重量のデータが存在したデータには餌生物の記述として、カタクチイワシ, 他の魚類 (種不明のため消化が進んだカタクチイワシ稚幼魚も含まれる), イカ類, オキアミ類, 橈脚類, 端脚類, 甲殻類 (橈脚類と端脚類を除く小型甲殻類), その他の 8 項目が記録されている。各季節水温で、胃内容物の記述があった全個体数に対して、各項目の餌生物の記録がある個体数の百分率を求めて比較した。1 個体に複数の餌生物の記載がある場合もあったため、百分率の総和は 100 以上となっている。

日周摂餌リズム

曳網開始時刻を採集時刻として、体重あたり胃内容物重量 (%) の時間変化から日周摂餌リズムを解析するとともに、胃内容物の記述から消化段階を次の 4 段階, Phase I (餌生物種の記述があるか未消化という記述がある個体), Phase II (消化されているという記述も餌生物種の記述もない個体), Phase III (ほぼ消化されているという記述があるが餌生物種の記述がない個体), Phase IV (空胃もしくは消化済みの餌生物種と言う記述がある個体) に分けて整理した。この分け方では、餌生物種の記載があれば、同時に消化が進んでいるという記載があった場合でも Phase I に区分することとなり、より未消化に偏った解析となるが、データの記述からは詳細な判断は困難であった。解析に当たっては、採集時刻が日の出前の天文薄明開始時刻から日没後の天文薄明終了時刻までを日中, 採集時刻が日没後の天文薄明終了時刻から日の出前の天文薄明開始時刻までを夜間とした。

胃排出速度の推定

胃排出速度は、胃内容物重量の対数値を時間に対して回帰することから得られる直線の傾きの推定値として与えられる (Elliott and Persson, 1978)。しかし、胃内容物重量は体サイズが大きくなると増加するものと考えられるので、体重によって調整する必要がある。また、水温による排出速度の影響を調べるために、ここでは次のような線形回帰を行った。

$$\log(S_t) = \beta_{SST} + \log(W) + (-R_{SST})t \quad (1)$$

ここで、 S_t は時間 t における胃内容物重量, β_{SST} は水温区分ごとに推定される切片項, W は体重, R_{SST} は水温区分ごとに推定される胃排出速度とする。時間には、日没後の天文薄明終了時刻を時間 0 として数値化したものを用い、 $\log(W)$ は係数 1 のオフセット項とした (Maunder and Punt, 2004)。水温区分としては、3 つの区分 SST < 15°C, 15°C ≤ SST < 20°C, 20°C ≤ SST に分割して解析を行い、胃排出速度 R_{SST} について検討した。

水温区分の影響が有意であるかどうかを調べるために、水温区分によってパラメータを区別しないで一定としたモデルも適用し、AIC (赤池情報量規準) を利用して (1) 式

Table 1. Sampling information of chub mackerel and spotted mackerel during the trawl surveys in winter, summer and autumn from 2001 to 2007.

Season and sampling date	Vessel	Sampling location		SST (°C)	Setting time	Trawl sampling Number of samples	Number of individuals	
		Latitude (N)	Longitude (E)				Chub mackerel	Spotted mackerel
Summer								
May 9–June 5, 2001	R/V Kaiyo-maru	37°20′–39°49′	141°38′–145°56′	15.6–19.9	30	11	139	174
May 28, 2002	R/V Kaiyo-maru	37°28′	143°30′	17.1	30	1	3	16
June 12–July 15, 2004	T/V Hokuho-maru	36°37′–42°18′	144°56′–175°00′	10.6–21.1	60	26	333	444
June 12–July 6, 2006	T/V Hokuho-maru	36°58′–40°19′	144°58′–171°02′	15.4–18.9	60	3	39	17
June 10–July 3, 2007	T/V Hokuho-maru	37°29′–43°12′	142°54′–171°00′	12.8–21.4	60	21	476	340
Autumn								
Sep. 4–Sep. 27, 2002	T/V Hokuho-maru	36°59′–41°52′	141°39′–151°00′	16.1–23.9	30	18	428	307
Sep. 4–Sep. 21, 2003	T/V Hokuho-maru	39°35′–44°00′	142°09′–155°02′	13.8–18.9	30	14	266	73
Aug. 20–Sep. 17, 2004	T/V Hokuho-maru	36°31′–43°34′	141°10′–155°28′	11.6–21.6	30	30	477	483
Oct. 5–Oct. 19, 2004	Kaiyo-maru No. 7	42°31′–42°51′	144°24′–145°47′	13.6–15.4	30	25	416	617
Sep. 11–Oct. 1, 2005	T/V Hokuho-maru	37°20′–45°19′	140°09′–164°00′	12.2–24.4	30	12	276	115
Sep. 10–Sep. 28, 2006	T/V Hokuho-maru	39°00′–46°18′	143°01′–164°59′	13.0–21.4	30	5	34	24
Sep. 14–Oct. 6, 2007	T/V Hokuho-maru	38°58′–45°59′	142°07′–164°15′	11.3–21.8	30	16	229	150
Winter								
Jan. 11–Jan. 19, 2003	R/V Kaiyo-maru	35°27′–37°32′	141°00′–146°00′	11.2–20.1	60	15	324	270
Jan. 15–Jan. 22, 2004	R/V Kaiyo-maru	35°56′–38°01′	141°05′–145°33′	9.5–13.1	60	9	154	8
Jan. 19–Feb. 13, 2005	R/V Shunyo-maru	35°57′–36°28′	142°33′–149°00′	9.4–13.6	60	5	43	85
Total						211	3637	3123

のモデルの結果と比較を行った。AICが小さい方のモデルが予測に対する適合性がよいと判断されることを利用し、水温によって差があると判定されたときは、あらためて水温区分ごとに胃排出速度を推定することとした。

さらに、マサバ、ゴマサバの種間で胃排出速度に差があるかどうかを調べるため、それまでの解析により水温区分が有意であったかどうかに応じて水温区分有あるいは水温区分無のモデルを使用し、両種をプールしたデータに適用したモデル結果と両種を別々に推定したモデル結果を比較した。この場合にもAICの大小を規準として、種間による胃排出速度の差の有無を判定することとした。

日間摂餌量の推定

推定した胃排出速度を用いて、日中に採集された個体の体重あたり胃内容物重量から、季節区分と水温区分ごとにマサバ、ゴマサバの日間摂餌量を推定した。日間摂餌量はElliott and Persson (1978)の方法に従い、次式により推定した。

$$C_t = (S'_t - S'_0 e^{(-R)t}) R t (1 - e^{(-R)t})^{-1} \quad (6)$$

ここで、 S'_t は体重あたりの胃内容重量、 R は前段で推定した回帰係数である。 C_t は時間0から時間 t における摂餌量

であり、観測区間ごとに C_t の和をとることで日間摂餌量を求められる。

上記の推定方法を適用するため、マサバとゴマサバのそれぞれについて体重あたり胃内容物重量を0.5時間ごとに平均し、採集があった時間区間ごとに S'_0 と S'_t を求めた後、摂餌量(C_t)を推定した。日間摂餌量は、採集があった時間区間ごとに求められた摂餌量(C_t)の総和とした。

結果

採集時期と体長組成

マサバ($n=3,637$)とゴマサバ($n=3,123$)の採集日、採集個体数をTable 1に示した。マサバとゴマサバの季節別体長組成は、夏季に二峰形、秋季と冬季では単峰形を示した(Fig. 2)。夏季の尾叉長組成は、マサバで3.8–21.3 cmと20.0–37.4 cm、ゴマサバで3.6–21.0 cmと23.6–37.6 cmの範囲内に分布する二峰形を示しており小型個体と大型個体に分けられたが、夏季の大型個体は個体数が少なかったため、解析から除外した。秋季と冬季の尾叉長は、マサバで11.1–31.9 cm、ゴマサバで15.3–35.7 cmであり、いずれもモードは20.0–22.5 cmにあった。

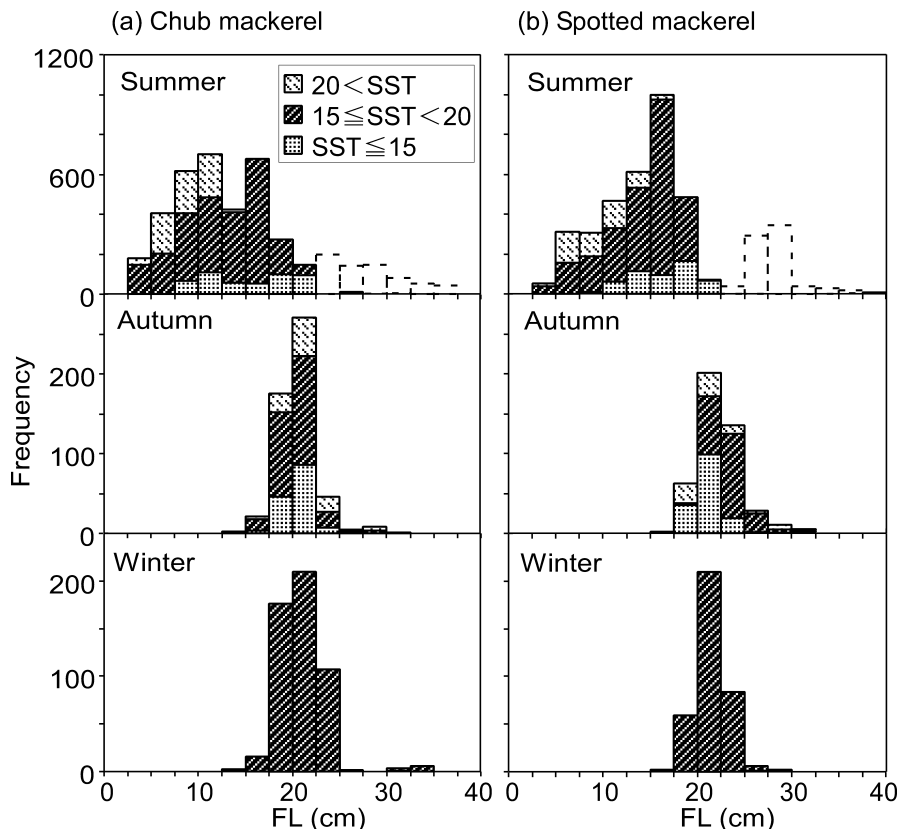


Figure 2. Frequency distributions of fork length (FL) of chub mackerel (a; $n=2241$) and spotted mackerel (b; $n=1983$) in different seasons and ranges of sea surface temperature (SST). Bars drawn by dashed lines indicate larger FL groups in summer, which were excluded from analysis because of small sample sizes.

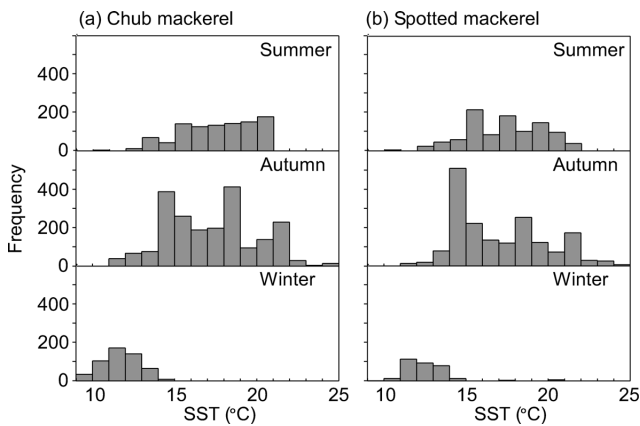


Figure 3. Frequency distributions of sea surface temperature (SST) at sampling sites for chub mackerel (a; $n=2241$) and spotted mackerel (b; $n=1983$) in different seasons.

採集水温の季節変化

解析に必要なデータがそろっていたマサバ、ゴマサバの採集水温範囲は9.4–24.4°Cであった (Fig. 3). 夏季には表面水温 10.6–21.4°C で採集されており、15°C 以下では少なかった。秋季には表面水温 11.3–24.4°C で採集されており、特に15°Cと18°C付近ならびに21°C付近で多く採集されていた。冬季には表面水温 15°C 以下のみで採集され、水温範囲は9.4–14.2°Cであった。

季節・表面水温区分ごとの尾叉長の頻度分布では、夏季の高い表面水温で小型個体の採集が多く、表面水温の低下に伴い大型個体の割合が増加していた (Fig. 2). また、幅広い体長範囲を示した夏季とは異なり、秋季と冬季では、狭い範囲に集中しており、各水温区分ともに20.0–22.5 cm にモードがあったことから、本研究で対象とした標本は、当歳魚を連続して採集した結果であると考えられた。

餌生物組成

全体的な傾向を知るために季節と水温で出現数と出現率を整理してみると、胃から出現した餌生物の組成は、季節と水温で大きく異なっていたが、マサバとゴマサバの間で顕著な違いは認められなかった (Table 2). 両魚種ともに、夏の高水温域ではカタクチイワシを中心に魚類の出現が多く、逆に低水温域ではオキアミ類の出現が多かった。秋には、オキアミ類と端脚類が主体となり、魚類の出現率は低下した。冬には、魚類とオキアミ類または橈脚類の割合がほぼ同程度であった。カタクチイワシと同定されたもの自体の出現率は、マサバでは夏の表面水温 20°C 以上で 13.6%、秋の表面水温 15–20°C で 14.1%、ゴマサバでは夏の表面水温 20°C 以上で 13.5%、秋の表面水温 15°C 以下で 11.9% であり、他の餌生物種と比較してそれほど大きな割合ではなかった。しかしながら、その他の魚類とされていたものの中には消化がある程度進んだカタクチイワシが入っている可能性も高いことから、両種とも夏の表面水温 20°C 以上

ではカタクチイワシが、カタクチイワシとその他の魚類の合計となる 60% 程度であった可能性もある。一方、魚種・水温ごとに餌生物出現率の変動係数を求めてみると、6年分のデータがある秋では、マサバ・ゴマサバともに年変動は大きく、カタクチイワシについては 0.7–1.4、オキアミ類についても 0.4–1.1 と大きく変動していた。

日周摂餌リズム

秋季のデータを用いて、マサバとゴマサバの日周摂餌リズムを調べた結果、個体ごとの体重あたり胃内容物重量 (%) はばらつきが大きく、夜間にも体重あたり胃内容物重量の大きな個体が認められた (Fig. 4a, b). しかし、マサバとゴマサバともに、体重あたり胃内容物重量の平均値は、日中に最も高い値 (4.1%, 6.4%) を示し、夜間に減少する傾向があり、明け方となる4時前後には24時間を通して最も低い値 (0.6%, 0.3%) となった。両種ともに、胃内容物重量は日中に多く、夜間になると減少する傾向を示し、明け方にかけて胃はほとんど空になることが示された。

同様に秋季のデータを用いて、マサバとゴマサバの胃内容消化状態を見ると、特に夜間ではPhase IVの個体、すなわち空胃個体の割合が増加しており、消化の進行もしくは空胃個体の増加が認められた。特に、深夜0時には空胃率が最も高くなり、マサバでは 30.1%、ゴマサバでは 37.5% の値を示していた。これに対して昼間にはPhase IVの個体はほとんど認められず、Phase IもしくはPhase IIIの個体の割合が大きく (Fig. 4c, d)、マサバとゴマサバともに昼間の空胃率はゼロであった。

胃排出速度の推定

夏季と冬季には夜間の採集データがそろわなかったため、3つの水温区分で夜間の採集データがそろっていた秋季のみについて胃排出速度を推定した。計算は胃内容物重量を対数変換して行うので、空胃個体の胃内容物重量については便宜的に計測可能最小値である 0.01 g を代入した。水温区分の有効性を検証するため、水温区分の有無でモデルの適用を行った結果、マサバでは、水温区分無のモデルで AIC が 4702.1、水温区分有のモデルで 4668.2、ゴマサバでは、水温区分無のモデルで 3554.3、水温区分有のモデルで 3517.2 となり、両種ともに水温区分有のモデルの AIC がより小さかった。水温区分 (SST < 15°C, 15°C ≤ SST < 20°C, 20°C ≤ SST) ごとに推定した胃排出速度は、マサバではそれぞれ 0.13 ($n=285$, $r^2=0.19$, $p<0.001$), 0.22 ($n=687$, $r^2=0.10$, $p<0.001$), 0.19 ($n=282$, $r^2=0.31$, $p<0.001$)、ゴマサバでそれぞれ 0.06 ($n=224$, $r^2=0.12$, $p=0.025$), 0.26 ($n=569$, $r^2=0.17$, $p<0.001$), 0.12 ($n=199$, $r^2=0.16$, $p=0.003$) となった (Table 3, Fig. 5).

水温によって胃排出速度が異なることが示唆されたため、水温区分ごとに推定したモデルに対して、両種のデータをプールした場合と、種ごとに推定した場合とで、AIC によるモデル選択を行った。表面水温 15°C 以下の場合で

Table 2. Number of individuals (N) and frequency of occurrence (%F: N/total number of fish) of prey items of chub mackerel ($n=2552$) and spotted mackerel ($n=2203$). Individuals consuming at least one prey item were included.

Range of SST Total number	Summer						Autumn						Winter						
	SST<15		15≤SST<20		20≤SST		SST<15		15≤SST<20		20≤SST		SST<15		15≤SST<20		20≤SST		
	N	%F	N	%F	N	%F	N	%F	N	%F	N	%F	N	%F	N	%F	N	%F	
Chub mackerel																			
<i>Engraulis japonicus</i>	7	6.3	13	2.7	23	13.1	24	6.0	129	14.1	23	7.0	0	0	—	—	—	—	
Other fishes	1	0.9	129	27.0	94	53.4	98	24.6	103	11.3	55	16.7	66	45.2	—	—	—	—	
Squid	1	0.9	0	0	1	0.6	17	4.3	12	1.3	5	1.5	5	3.4	—	—	—	—	
Euphausiidae	90	80.4	122	25.5	1	0.6	251	63.1	474	52.0	177	53.6	5	3.4	—	—	—	—	
Copepoda	52	46.4	70	14.6	10	5.7	0	0	14	1.5	1	0.3	1	0.7	—	—	—	—	
Amphipoda	48	42.9	66	13.8	9	5.1	0	0	14	1.5	1	0.3	1	0.7	—	—	—	—	
Other Crustacea	38	33.9	179	37.4	117	66.5	61	15.3	284	31.1	105	31.8	2	1.4	—	—	—	—	
Others	1	0.9	6	1.3	0	0	3	0.8	1	0.1	1	0.3	20	13.7	—	—	—	—	
Spotted mackerel																			
Range of SST Total number	SST<15		15≤SST<20		20≤SST		SST<15		15≤SST<20		20≤SST		SST<15		15≤SST<20		20≤SST		
	116		451		126		481		686		268		74		0		1		
N	%F	N	%F	N	%F	N	%F	N	%F	N	%F	N	%F	N	%F	N	%F	N	%F
<i>Engraulis japonicus</i>																			
Other fishes	4	3.4	124	27.5	58	46.0	142	29.5	71	10.5	36	13.4	20	27.0	—	—	—	—	—
Squid	1	0.9	1	0.2	22	17.5	25	5.2	34	5.0	3	1.1	1	1.4	—	—	—	—	—
Euphausiidae	102	87.9	118	26.2	4	3.2	296	61.5	334	48.7	130	48.5	23	31.1	—	—	—	—	—
Copepoda	20	17.2	63	14.0	0	0	3	0.6	8	1.2	1	0.4	0	0	—	—	—	—	—
Amphipoda	20	17.2	65	14.4	5	4	3	0.6	8	1.2	1	0.4	0	0	—	—	—	—	—
Other Crustacea	12	10.3	150	33.3	45	35.7	75	15.6	266	38.8	127	47.4	0	0	—	—	—	—	—
Others	1	0.9	14	3.1	0	0	1	0.2	16	2.3	0	0	7	9.5	—	—	—	—	100.0

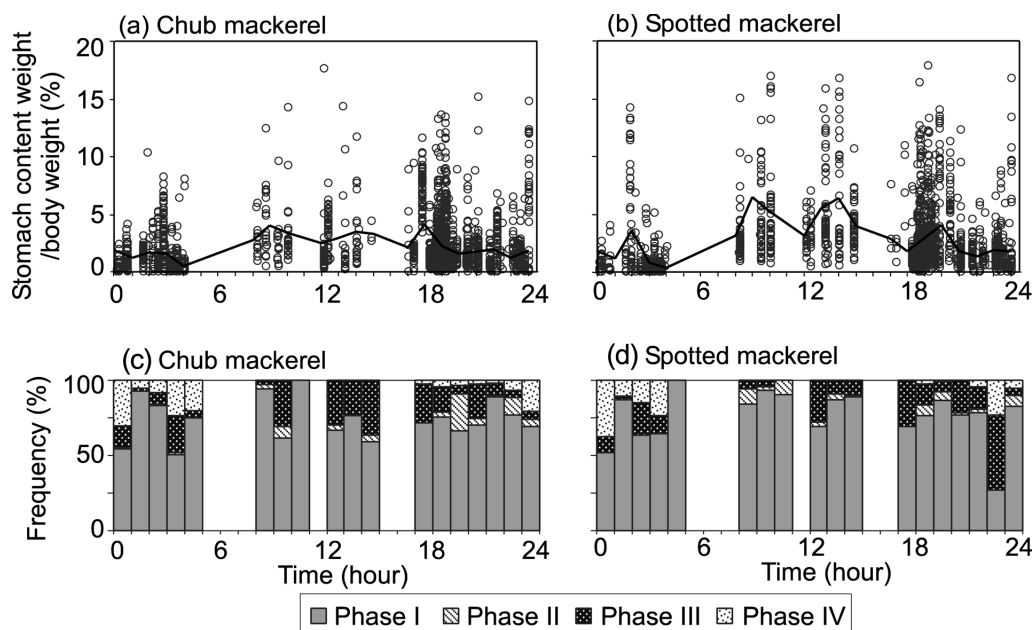


Figure 4. Diurnal changes in stomach content weight per body weight (a, b) and in digestive condition of stomach content (c, d) in autumn. Open circles indicate values of individuals; lines connect mean values at the sample level (a, b). Prey items in stomach contents were classified in order of digestion condition: undigested and identified prey items (Phase I), undigested and unidentified prey items (Phase II), almost digested and unidentified prey items (Phase III), and digested prey items and empty stomach (Phase IV) (c, d).

Table 3. Gastric evacuation rate and daily ration of chub mackerel and spotted mackerel for different seasons and different ranges of sea surface temperature (SST). Sample size (*n*), fork length (FL), and body weight (BW) are shown for the samples used to estimate gastric evacuation rate (*R*) and daily ration (% BW day⁻¹), respectively. Gastric evacuation rates were estimated by the specimens caught at the night time and daily rations were estimated by the specimens caught at the day time.

Month	SST (°C)	Gastric evacuation rate				Daily ration				
		<i>n</i>	FL (mm)	BW (g)	<i>R</i>	<i>n</i>	FL (mm)	BW (g)	Daily ration (% BW day ⁻¹)	
Chub mackerel	Summer	SST<15	—	—	—	119	89–217	6–116	5.9	
		15≤SST<20	—	—	—	551	38–202	0.2–109	11.7	
		20≤SST	—	—	—	179	42–148	0.7–37	14.6	
	Autumn	SST<15	285	149–239	35–157	0.13	283	136–247	24–197	6.7
		15≤SST<20	687	120–300	177–325	0.22	462	111–318	12–431	15.6
		20≤SST	282	158–319	42–435	0.19	127	147–300	33–362	6.5
Winter	SST<15	—	—	—	520	182–249	66–141	10.8		
Spotted mackerel	Summer	SST<15	—	—	—	126	90–210	0.9–117	4.2	
		15≤SST<20	—	—	—	544	36–200	0.4–95	11.0	
		20≤SST	—	—	—	135	39–198	0.5–80	11.0	
	Autumn	SST<15	224	153–250	32–182	0.06	393	170–250	55–205	10.8
		15≤SST<20	569	155–342	39–557	0.26	282	167–357	45–606	28.7
		20≤SST	199	174–323	52–495	0.12	102	164–264	47–219	7.1
	Winter	SST<15	—	—	—	311	182–261	59–215	14.3	

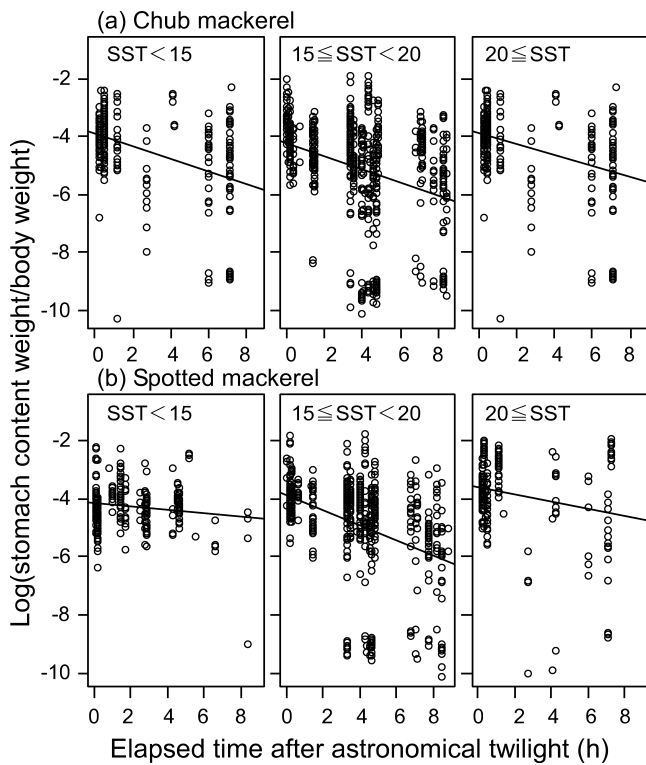


Figure 5. Temporal changes in log-transformed stomach content weight per body weight of chub mackerel (a; $n=1254$) and spotted mackerel (b; $n=992$) with time after the end of astronomical twilight at night in different ranges of sea surface temperature (SST). Open circles indicate values of individuals; lines indicate the exponential models fitted to the relationships between stomach content weight per body weight and the elapsed time.

は両種をプールしたデータに対するモデルのAICが1292.4, 両種を別々に推定したモデルのAICの和が1291.5, 表面水温15以上20°C未満では, 両種をプールしたデータに対するモデルのAICは4973.6, 両種を別々に推定したモデルのAICの和は4973.4となり, 両種を別々に推定したモデルのAICの方がわずかに小さくなった. 一方, 水温20°C以上では, 両種をプールしたデータに対するモデルのAICが1632.2, 両種を別々に推定したモデルのAICの和が1641.0となり, 両種をプールして推定したモデルのAICが小さくなった. 水温20°C以下では, 両種を別々に推定したモデルの方が良いとなったが, AICの差はきわめて小さく, 両種の差を積極的に支持するほどの証拠ではないと考えられた (Burnham and Anderson, 2002). 実際, 両種間の水温15以上20°C未満の胃排出速度は0.22, 0.26できわめて近い値となっていた (Table 3). 水温20°C以上では, AICの差は大きく両種に差がないということが強く支持される結果となった (Burnham and Anderson, 2002). これらの結果から, マサバとゴマサバとの間で胃排出速度の差はないとい

う可能性は否定できないが, 20°C以下におけるAICのわずかな差を考慮して魚種間で別々に胃排出速度を与えることとした.

日間摂餌量の推定

各季節・水温区分における体重あたり胃内容物重量の日周変化に, 水温区分別に推定した秋季の胃排出速度を適用して, 日間摂餌量を推定した (Fig. 6). 推定された体重あたり日間摂餌量は, マサバとゴマサバで異なっていたが, 季節や水温区分の違いによる変化については同様の傾向を示していた (Table 3). マサバの体重あたり日間摂餌量は, 夏季の表面水温15°C以下における5.9%から秋季の表面水温15–20°Cにおける15.6%まで変化し, ゴマサバの場合には, 夏季の表面水温15°C以下で最低値の4.2%を, 秋季の表面水温15–20°Cで最高値の28.7%を示していた (Table 3). 秋季の日間摂餌量は表面水温15–20°Cで最も高く, 夏季にはマサバでは表面水温20°C以上で高かったのに対して (14.6%), ゴマサバでは15°C以上で一定となっていた (11.0%).

考察

本研究で用いたトロール調査結果における採集水温 (9–25°C) は, これまでに報告されている分布水温 (6–26°C) の範囲内にあり (宇佐美, 1973; 佐藤, 1974), 過去の分布水温や漁獲水温に関する報告 (宇佐美, 1973; 佐藤, 1974; 岡部ほか, 2009) と本研究の結果を合わせると, 今回の対象海域におけるサバ属魚類の分布には以下の特徴があると考えられた. 1) 夏季と秋季では14–15°C付近以上で主に採集されており, 冬季の採集はすべて表面水温15°C以下であった. 2) 夏季の採集数は21°C以上で極端に少なくなっており, 秋季の採集数については21°C付近にも分離したピークが認められた. 3) 三陸漁場における9–12月の主漁場の表面水温は14–20°Cであり (佐藤, 1974), マサバの魚群形成から見ると, 主な集群域は15–20°Cの水温帯にほぼ一致している (宇佐美, 1973). 以上を総合すると, サバ属魚類の分布様式は14–15°Cと20–21°Cの2つの水温で変化している可能性があることから, 採集時の表面水温により15°Cと20°Cで全体を3つの水温区分に分割して, 摂餌パラメータの解析を行ったことは合理的であると考えられる.

表層トロール調査による長期蓄積データを用いて, マサバとゴマサバの日周摂餌リズムを解析した結果, マサバとゴマサバ共に夜間には摂餌しないと考えられた. 同属の大西洋サバでも夕方から翌日の日の出までに胃内容物重量が減少すること (Darbyson et al., 2003), サバ属魚類では稚魚期においても夕方から翌日の日の出までに胃内容物重量が減少すること (久保田, 2003) から, 日中に摂餌して夜間に摂餌しないという摂餌生態は, 生活史を通してサバ属魚類に共通のものと推察される. この情報をもとに, 摂餌を

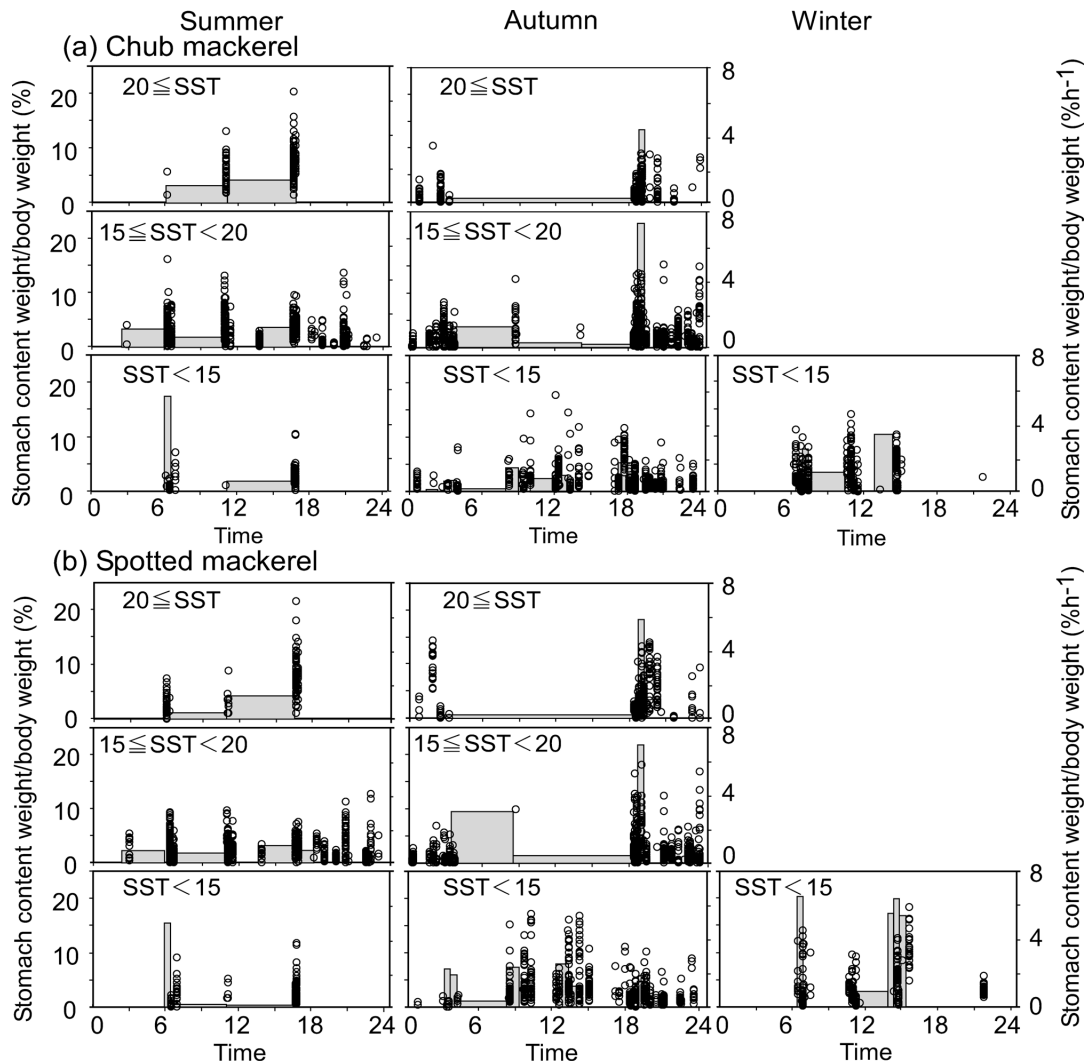


Figure 6. Diurnal changes in stomach content weight per body weight and daily ration of chub mackerel (a) and spotted mackerel (b) in different seasons and ranges of sea surface temperature (SST). Open circles indicate values of stomach content weight per body weight of individuals and shaded areas indicate ration for each sampling time duration.

行わないと考えられる夜間のデータを用いて推定された胃排出速度の値は、マサバで0.13–0.22、ゴマサバで0.06–0.26となった。狩谷・高橋(1969)による飼育実験では、水温17.5–23.0°Cでマサバを飽食させた後に絶食させた場合の経時的な胃内容物重量変化が報告されており、著者らが胃内容物重量の経時変化の数値を読み取って、Elliott and Perssonの方法により推定した胃排出速度は0.10となった。同様に自然環境下における大西洋サバの摂餌に関する報告(Darbyson et al., 2003)をもとに、著者らが推定した胃排出速度は0.18となった。これらの値はいずれも本研究で推定された胃排出速度に近い値となり、3つの推定値はほぼ一致する結果となった(Fig. 7a)。さらにモデル選択の結果から、水温20°C以上ではマサバとゴマサバとの間

で胃排出速度の差が認められず、水温20°C未満では種間の差もわずかであることをあわせると、形態的にほぼ同様な特徴を持つサバ属魚類の間では、種が異なっても胃排出速度には大きな違いが認められる可能性は低いと考えられる。その一方で、データに対する直線式の当てはまりは十分ではなく(Fig. 5)、決定係数は0.1から0.3の間であった。このような変動の大きさは、摂餌に関する個体差などの要因によるのかもしれない。今後、他の要因の取込み等によってモデルの改善を行うことが望ましいと考えられる。

胃排出速度に及ぼす環境要因の影響について、水温に対する変化傾向を比較してみると、マサバ、ゴマサバともに胃排出速度は表面水温15–20°Cで最も大きかった。大西洋

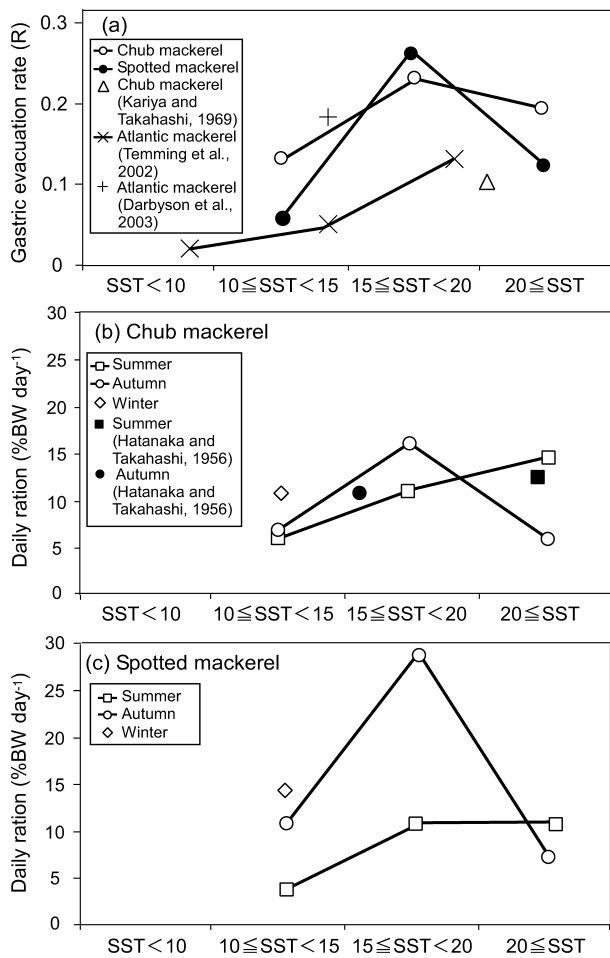


Figure 7. Gastric evacuation rate of chub mackerel, spotted mackerel, and Atlantic mackerel (a) in different ranges of sea surface temperature (SST), daily ration of chub mackerel (b) and spotted mackerel (c) in different seasons and ranges of SST. The data from literatures are also shown in each panel.

サバ (全長約 30 cm) の飼育実験 (水温 9–19°C) では、報告されている生息水温 (4–20°C; Studholme et al., 1999) の上限付近まで水温上昇に伴う胃排出速度の上昇が認められたが (Temming et al., 2002), 本研究によれば表面水温 20°C 以上では 15–20°C より低い値を示し、生息水温範囲内でも高水温で速度の低下が認められた。同じ大西洋サバでも Darbyson et al. (2003) による推定値は、Temming et al. (2002) に比べてかなり大きな値であり、Temming et al. (2002) の結果も 20°C までの変化傾向は本研究と矛盾しないことから、水温に対する反応の違いは魚種による違いというよりも推定手法による違いに起因している可能性もある (Fig. 7a)。この点に関連して、サバ属魚類以外の魚種における胃排出速度に関しては、 Q_{10} 則に従って水温上昇とともに大きくなるという報告が一般的であり (Jobling and Davies, 1979), Q_{10} の値は 2–3 と推定されている (Andersen, 1999)。一般に

Q_{10} の値は生息適水温範囲内で有効で、高水温域では外れた値を示すことから、大西洋サバの場合でも、生息水温を超えた条件下で胃排出速度が低下することは容易に想定でき、本研究の結果がサバ属魚類共通の特性を示している可能性も考えられる。

餌の種類、サイズ、摂餌頻度等と胃排出速度との関連については、多くの報告があり (Andersen, 1999; Singh-Renton and Bromley, 1996; Temming and Andersen, 1994), 特に餌の種類ならびにサイズと胃排出速度との関連については、一般に餌の単位重量当たりエネルギー量の増加に伴って排出速度が速くなること (Temming and Herrmann, 2001), 餌サイズによる胃排出速度の変化は認められないこと (Andersen, 1999) が、報告されている。Andersen (1999) によれば、魚類は硬い外骨格を持つエビ類等甲殻類よりも 2–3 倍の速さで胃から排出されるが、脆弱な外骨格を持つオキアミ類の場合には、魚類とほとんど変わらない排出速度であることが報告されている。本研究で胃排出速度を推定した秋の胃内容物は全体としてみればオキアミ類と端脚類が主体であり、魚類の出現比率は低い結果となっていた。しかしながら、他の季節においては魚類の比率がより高く、年毎に比較すると胃内容物の種類は採集海域や分布水温の違いを反映した可能性もあってかなり変動していた。Andersen (1999) に従って、オキアミ類・端脚類の排出速度と魚類の排出速度はほぼ等しいと仮定すれば、秋の胃排出速度推定結果を他の季節に援用することに大きな問題はないと考えられる。その一方で、我が国周辺のサバ属魚類について餌生物による胃排出速度の比較はなされていないため、本研究の結果からだけで餌の種類による違いについて詳細に論じることには限界があり、オキアミ類と魚の胃排出速度の差については今後の分析も重要であろう。本研究から推定された餌生物組成は、ツノナシオキアミと *Themisto japonica* を主体にキュウリエソをある程度捕食していたとする冬季日本海のマサバに関する報告 (西村, 1959) や、東北沖のマサバ胃内容について橈脚類・オキアミ類を主体にカタクチイワシの混在が認められたとする報告 (佐藤ほか, 1968) とも符合しており、特に佐藤ほか (1968) による 1964 年夏のカタクチイワシ胃内容出現比率の増加は、本研究の結果と季節的にも合致している。このため、我が国周辺の他の海域において、本研究で求められた推定値を現時点で最も妥当なサバ属魚類の胃排出速度として使用することには大きな問題はないと考えられる。

マサバ・ゴマサバの日間摂餌量は、夏季には表面水温 15°C 以上で、秋季には表面水温 15–20°C で高い値を示しており、冬季の表面水温 15°C 以下でも夏季の 15–20°C と同程度の高い値を維持していた。これら各季節における日間摂餌量の大きい水温域は、それぞれの季節における主分布水温域とよく一致していた。マサバにおける夏季の主分布域は、小型個体ほど高水温に適していることや (佐藤,

1974), 小型個体が多い夏季には秋季よりも水温の高い海域に分布することから, 15°C以上と推察される. 同様に秋季の三陸海域ではサバ属魚類の主漁場が表面水温14–20°Cに形成されること(佐藤, 1974), 本研究での冬季の採集は15°C以下のみであったことも, 各季節における主分布域において摂餌量が大きいことを支持している. 夏季の20°C以上では胃排出速度が15–20°Cより小さいが, 日間摂餌量は他の水温域と同等かまたは大きく, 冬季の15°C以下では日間摂餌量が他の季節の同水温条件に比べて高かった. このことは, 胃排出速度が必ずしも最大ではないにも関わらず, 夏季の20°C以上や冬季の15°C以下の海域など主分布域となっている海域で, 活発な摂餌活動が行われていることを示唆している.

本研究で得られたマサバの日間摂餌量を, 季節と水温を考慮に入れて過去の結果(Hatanaka and Takahashi, 1956)と比較すると(Fig. 7b), 飼育実験で推定された夏季(7–9月, 水温19–25°C)の体重あたり日間摂餌量(4–23%, 平均12.4%)と, 本研究の夏季(表面水温20°C以上)の体重あたり日間摂餌量(14.6%)はほぼ同レベルであった. また, 秋の飼育実験における15–16°Cでの日間摂餌量10.4%は, 本研究による15°C以下における6.7%と15–20°Cでの14.3%のほぼ中間に相当しており, 野外調査データに基づく本研究結果と飼育実験による日間摂餌量の推定値に大きな乖離は認められなかった. このことは, 本研究で求められたマサバ日間摂餌量推定値と季節・水温環境に伴う変化傾向が妥当であることを示していると共に, これまで全く情報が得られていなかったゴマサバに関する推定値(Fig. 7c)についても信頼に足るものであることを示唆している.

サバ属魚類による小型浮魚類仔稚魚に対する捕食圧は, 餌生物種組成の年変動は大きいものの, 特に両者の分布が重なる春の黒潮親潮移行域で顕著であり, それ以外の季節ではオキアミ類など他の餌生物の割合が高くなっていることも明らかとなった. 本研究で得られた結果をもとに, 各季節水温帯におけるマサバとゴマサバの平均体重と, 捕食されるカタクチワシの回遊過程を意識して, カタクチワシの体長をそれぞれ夏40 mm, 秋80 mm, 冬100 mmとして求めた体重から(久保田ほか, 2009), 両種によるカタクチワシ稚幼魚捕食量を概算した. Table 2に示すようにカタクチワシを捕食していた個体の割合は季節的に大きく変化するが, マサバによる捕食個体数は夏には1日当たり1.9–4.8個体, 秋には1日当たり1.2–2.9個体, 冬には1日当たり1.1個体となり, ゴマサバの場合には, 夏には1日当たり2.2–6.0個体, 秋には1日当たり1.7–5.5個体, 冬には1日当たり1.5個体となった. 夏の高水温域では, カタクチワシを捕食している個体の割合が高いことや, 低水温域に比べてより小型のカタクチワシが多く分布していることを考えると, この値はさらに大きくなる可能性もあり, サバ属魚類による捕食圧が資源加入に与える影響に

については, カタクチワシ分布域におけるサバ属魚類の来遊量や分布の重複について詳細に検討する必要があることが示唆された.

本研究では, 野外調査の蓄積データを利用することにより, これまで胃内容物重量の変動に関する報告のみであったマサバ・ゴマサバの摂餌生態の季節変化について自然環境下における日間摂餌量の季節変化を追うことができた. 日間摂餌量は主分布域で常に高い値を示し, 夏季には水温15°C以上で高くなり, 索餌回遊期である秋季には15–20°Cで最も増加し, 越冬期においても日間摂餌量は高レベルに維持されていた. この結果は, 日間摂餌量が水温のみに依存して変化しているわけではなく, 回遊に伴って分布域が季節的に変化する場合には, 低水温域であっても分布の中心となる海域では, 周囲の高水温域に比較して日間摂餌量が大きくなる可能性を示唆している. さらに本研究で得られた結果を基に, 春の黒潮親潮移行域におけるサバ属魚類の現存量推定結果を加味することで, 小型浮魚類仔稚魚捕食量を推定することが可能となった. 本研究は, 仔稚魚の被食減耗研究における野外調査蓄積データの有効性を示すものであり, 同様の手法は, 他の資源生物の摂餌生態解明にも広く適用可能な一般性を備えるものであろう.

謝 辞

本研究で用いたデータのもととなる表層トロール調査を遂行された北鳳丸, 開洋丸, 俊鷹丸, 第七開洋丸の乗務員と調査員各位, ならびに生物測定や未発表資料の情報提供をいただいた中央水産研究所資源動態研究室の谷津明彦元室長, 西田宏室長, 東北区水産研究所の中神正康博士, 巢山哲博士, 上野康弘博士に感謝いたします. 本研究は, 水産庁により委託された資源評価調査と資源動向要因分析調査で得られた試資料の一部によるものであり, 予算の確保と調査の推進に当たられた各位に深謝いたします.

引用文献

- Andersen, N. G. (1999) The effects of predator size, temperature, and prey characteristics on gastric evacuation in whiting. *J. Fish. Biol.*, **54**, 287–301.
- Anderson, J. T. (1988) A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, **8**, 55–66.
- Bailey, K. M. and E. D. Houde (1989) Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Adv. Mar. Biol.*, **25**, 1–83.
- Burnham, K. P. and D. R. Anderson (2002) Model selection and multi-model inference: a practical information—theoretic approach. Springer Science+Business Media Inc., New York, U.S.A., 129–133.
- Castro, J. J. and A. Santana del Pino (1995) Feeding preferences of *Scomber japonicus* in the Canary Islands area. *Sci. Mar.*, **59**, 325–333.
- Darbyson, E., D. P. Swain, D. Chabot and M. Castonguay (2003) Diel variation in feeding rate and prey composition of herring and mackerel in the southern Gulf of St. Lawrence. *J. Fish. Biol.*, **63**, 1235–1257.
- Elliott, J. M. and L. Persson (1978) Estimation of daily rates of food-con-

- sumption for fish. *J. Anim. Ecol.*, **47**, 977–991.
- Hatanaka, M., K. Sekino and M. Takahashi (1957) Growth and food consumption in young mackerel, *Pneumatophorus japonicus* (HOUTTUYN). *Tohoku J. Agr. Res.*, **7**, 351–368.
- Hatanaka, M. and M. Takahashi (1956) Utilization of food by mackerel, *Pneumatophorus japonicus* (HOUTTUYN). *Tohoku J. Agr. Res.*, **7**, 51–57.
- Houde, E. D. (1987) Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.*, **2**, 17–29.
- Jobling, J. and P. S. Davies (1979) Gastric evacuation in plaice, *Pleuronectes platessa* L.: Effects of temperature and meal size. *J. Fish Biol.*, **14**, 539–546.
- 狩谷貞二・高橋正雄 (1969) マサバにおける胃内容物量と摂餌量との関係. *日本誌*, **35**, 386–390.
- 加藤充宏・渡邊千夏子 (2002) マサバとゴマサバの成熟・産卵および食性. *月刊海洋*, **34**, 266–272.
- 川端 淳・山口閑常・巢山 哲・中神正康 (2006) 近年の東北～北海道海域における表層性魚類相とゴマサバの来遊動向. *月刊海洋*, **38**, 175–180.
- Kawasaki, T. (1983) Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers?—Biological basis of fluctuation from the viewpoint of evolutionary ecology—In: Sharp, G. D., Csirke, J. (eds.) *Proceedings of the Expert Consultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources*. FAO Fish. Rep., **291**, 1065–1080.
- 久保田 洋 (2003) 黒潮親潮移行域における小型浮魚類仔稚魚を取り巻く群集生態に関する研究. 東京水産大学 博士論文 pp. 189.
- 久保田 洋・大関芳沖・木村 量 (2001) MIKT採集による春季黒潮親潮移行域の暖水北辺における浮魚類仔稚魚の水平分布. *中央水研研報*, **16**, 57–73.
- 久保田 洋・阪地英男・高須賀明典・川端 淳・赤嶺達郎・清水昭男 (2009) 平成20年度我が国周辺水域の漁業資源評価 平成20年度カタクチイワシ太平洋系群の資源評価, 686–712.
- Maunder, M. N. and A. E. Punt (2004) Standardizing catch and effort data: a review of recent approaches. *Fish. Res.*, **70**, 141–159.
- Miller, T. J., L. B. Crowder, J. A. Rice and E. A. Marschall (1988) Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**, 1657–1670.
- 二平 章 (1996) 潮境域におけるカツオ回遊魚群の行動生態および生理に関する研究. *東北水研研報*, **58**, 137–233.
- 西村三郎 (1959) 越冬マサバの摂餌生態に関する一知見. *日生態会誌*, **9**, 16–20.
- 落合 明・田中 克 (1998) ゴマサバ. *新版魚類学 (下) 改訂版*, 恒星社厚生閣, 844–855.
- 岡部 久・岩田静夫・渡邊精一 (2009) 伊豆諸島におけるマサバの漁場間移動と漁況変動および成熟の関わり. *水産海洋研究*, **73**, 1–7.
- Olson, R. J. and F. Galván-Magaña (2002) Food habits and consumption rates of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Pacific Ocean. *Fish. Bull.*, **100**, 279–298.
- 佐藤祐二 (1974) 道東・三陸漁場におけるマサバの生息環境 1. マサバの漁獲水温. *東北水研研報*, **34**, 17–30.
- 佐藤祐二・飯塚景記・小滝一三 (1968) 東北海区におけるマサバ *Pneumatophorus japonicus* (HOUTTUYN) の漁業生物学的特性について. *東北水研研報*, **28**, 1–50.
- Singh-Renton, S. and P. J. Bromley (1996) Effects of temperature, prey type and prey size on gastric evacuation in small cod and whiting. *J. Fish. Biol.*, **49**, 702–713.
- Studholme, A. L., D. B. Packer, P. L. Berrien, D. L. Johnson, C. A. Zetlin and W. W. Morse (1999) Essential fish habitat source document: Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, life history. NOAA Technical Memorandum NMFS NE, **141**, 1–35.
- Takasuka, A., I. Aoki and I. Mitani (2003) Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **252**, 223–238.
- Temming, A. and N. G. Andersen (1994) Modelling gastric evacuation without meal size as a variable. A model applicable for the estimation of daily ration of cod (*Gadus morhua* L.) in the field. *ICES J. Mar. Sci.*, **51**, 429–438.
- Temming, A., B. Bohle, D. W. Skagen and F. R. Knudsen (2002) Gastric evacuation in mackerel: the effects of meal size, prey type and temperature. *J. Fish. Biol.*, **61**, 50–70.
- Temming, A. and J.-P. Herrmann (2001) Gastric evacuation of horse mackerel. II The effects of different prey types on the evacuation model. *J. Fish. Biol.*, **58**, 1246–1256.
- 宇佐美修造 (1973) マサバの資源学的研究とくにマサバ太平洋系群の成魚について. *東海水研研報*, **76**, 71–178.
- Watanabe, C. and H. Nishida (2002) Development of assessment techniques for pelagic fish stocks: applications of daily egg production method and pelagic trawl in the Northwestern Pacific Ocean. *Fish. Sci.*, **68** (Suppl. 1) 97–100.
- Watanabe, Y. (2007) Latitudinal variation in the recruitment dynamics of small pelagic fishes in the western North Pacific. *J. Sea Res.*, **58**, 46–58.
- Yamamura, O. (2004) Trophodynamic modeling of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in the Doto area, northern Japan: model description and baseline simulations. *Fish. Oceanogr.*, **13**, 138–154.
- 横田滝雄・三田典子 (1958) 太平洋南区のアジ, サバ類の研究に関する諸説. *南水研研報*, **9**, 1–59.
- 横田滝雄・通山正弘・金井富久子・野村星二 (1961) 魚類の食性の研究. *南水研研報*, **14**, 1–233.