

2008–2010年の西日本沿岸域におけるマイワシの性成熟、 産卵期およびバッチ産卵数

米田道夫^{1a†}, 田中寛繁^{2b}, 本田 聡¹, 西田 宏^{1c}, 梨田一也^{1,3}, 廣田祐一^{1,3},
石田 実^{3d}, 大下誠二², 宮辺 伸^{4e}, 伊藤春香¹, 清水昭男¹

Sexual maturation, spawning period and batch fecundity of Japanese sardine *Sardinops melanostictus* in the coastal waters off western Japan in 2008–2010

Michio YONEDA^{1a†}, Hiroshige TANAKA^{2b}, Satoshi HONDA¹, Hiroshi NISHIDA^{1c}, Kazuya NASHIDA^{1,3},
Yuichi HIROTA^{1,3}, Minoru ISHIDA^{3d}, Seiji OHSHIMO², Shin MIYABE^{4e}, Haruka ITO¹ and Akio SHIMIZU¹

We examined the sexual maturation, spawning period and batch fecundity of Japanese sardine *Sardinops melanostictus* collected from coastal waters off Kochi Prefecture (KP), northwestern Kyushu (NWK), and the San-in district (SD) during the 2008–2010 period of low stock abundance to understand the reproductive characteristics of the current stock biomass. All male specimens were mature in all age classes examined in the three locations. Similarly, most females in these locations were mature although inter-annual variation in the percentage of mature 1-year-old females was found in SD in association with differences in the body length and relative condition factor of individuals. Monthly changes in ovarian condition showed differences in the peak spawning period among sampling locations. The relative condition factor of females in the three locations decreased and reached a minimum at the peak spawning period, thereafter it increased from the late spawning period. Spatial variation in the relative condition factor of mature females was evident as females in SD had a better condition than those in KP and NWK. There were no significant differences in the relative batch fecundity between specimens at age 1 and 2+ years and among the three locations. These findings indicated that the majority of 1-year-old specimens off western Japan matured and spawned in contrast to the evidence found during the past time of higher and lower stock abundance.

Key words: age at maturation, batch fecundity, condition factor, Japanese sardine, spawning season, stock fluctuation

2012年12月14日受付, 2013年1月29日受理

¹ 水産総合研究センター中央水産研究所

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

² 水産総合研究センター西海区水産研究所

Seikai National Fisheries Research Institute, 1551–8 Taira, Nagasaki, Nagasaki 851–2213, Japan

³ 水産総合研究センター中央水産研究所 高知庁舎

National Research Institute of Fisheries Science, Kochi Station, 6–1–21 Sanbashidori, Kochi, Kochi 780–8010, Japan

⁴ 鳥取県水産試験場

Tottori Prefectural Fisheries Experimental Station, 107 Takenouchidanchi, Sakaiminato, Tottori 684–0046, Japan

^a 現所属：水産総合研究センター瀬戸内海区研究所 伯方島庁舎

Present: National Research Institute of Fisheries and Environmental Inland Sea Hakatajima Station, Kou-2780 Hakata, Kinoura, Imabari, Ehime 794–2305, Japan

^b 現所属：水産総合研究センター北海道水産研究所

Present: Hokkaido National Fisheries Research Institute, 116 Katsurakoi, Kushiro, Hokkaido 085–0802, Japan

^c 現所属：水産庁

Present: Fisheries Agency, Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries, 1–2–1 Kasumigaseki, Chiyoda, Tokyo 100–8907, Japan

^d 現所属：水産総合研究センター瀬戸内海区研究所 玉野庁舎

Present: National Research Institute of Fisheries and Environmental Inland Sea Tamano Station, 5–21–1 Chikkou Tamano, Okayama 706–0002, Japan

^e 現所属：鳥取県関西本部

Present: Tottori Prefectural Government Kansai Office, 1–1–3–2200 Umeda, Kita, Osaka, Osaka 530–0001, Japan

† E-mail: myoneda@fra.affrc.go.jp

はじめに

マイワシ *Sardinops melanostictus* は数十年周期で資源が大きく変動することが知られており, 気候・海洋環境の長期変動がその引き金になっていると考えられている (Finney et al., 2002; Chavez et al., 2003). 日本周辺海域のマイワシは太平洋系群と対馬暖流系群で構成されているが, いずれの系群においても, 1980年代後半に漁獲量のピークを迎えた後急速に減少し, 1990年中盤以降低迷し続けている (西田ほか, 2012; 田中ほか, 2012). 1980年代後半に認められたマイワシ資源の減少は, 生息環境の悪化に伴う連続的な加入の失敗が原因であると指摘されている (Watanabe et al., 1995; Noto and Yasuda, 1999; Ohshimo et al., 2009). 一方, 近年日本周辺海域の生物・物理環境の長期変動とマイワシの加入量や再生産成功率との関係が検証されているが, 両者は必ずしも一致しておらず, マイワシ資源変動機構の解明には, さらに詳細な解析とデータの蓄積が求められている (本田ほか, 2012; 市川ほか, 2012; 田所・岡崎, 2012).

マイワシは資源変動に伴って回遊, 成長, 成熟などが大きく変化することが知られている (近藤ほか, 1976; Hiyama et al., 1995; 森本, 2010). マイワシ資源高水準期では大回遊群が発生することにより, 日本周辺海域のほぼ全域において産卵場が形成されるとともに, 個体の成長の鈍化や成熟年齢の高齢化なども認められている. 一方, 資源低水準期では, 小規模回遊する複数の地域個体群が認められ, 成長率の増加に伴う産卵親魚群の若齢化が報告されている. このようなマイワシの資源変動に伴う成長や成熟などの変異は, 種内間における餌の競合によって生じる密度効果が反映していると考えられている (Hiyama et al., 1995; Ohshimo et al., 2009; 森本, 2010). 一方, 親魚の年齢や肥満度 (体の栄養状態) はバッチ産卵数や卵の栄養分などに影響を及ぼすことが知られている (Morimoto, 1996; 森本, 2010). このため, 資源水準に応じた親魚群の年齢構成や肥満度の変異が, 当該期間における仔・稚魚の成長や生残にも影響を及ぼしている可能性が示唆されている (森本, 2010). これらのことを考慮すると, 日本周辺海域のマイワシの資源評価や漁況予測等の実施には, 現在の資源状態の把握はもとより, 当該海域のマイワシの生物特性の詳細を明らかにしておくことが不可欠であると考えられる.

2000年代以降, 資源の低迷が続いてきたマイワシ太平洋系群および対馬暖流系群において, 2008–2010年に高い豊度の年級群の発生が確認され, 両系群の資源量がいずれも増加傾向にある (西田ほか, 2012; 田中ほか, 2012). このような現象は近年の資源低水準期では認められなかったものであり, その原因の解明と今後の資源動向の予測が急務となっている (田中・大下, 2012). そこで本研究では, マイワシ太平洋系群と対馬暖流系群の2008–2010年における成熟・産卵特性を把握することを目的として, 西日本

(高知県, 九州北西, 山陰) の各沿岸域で採集された標本の年齢別成熟割合, 産卵期間, バッチ産卵数などを調べた.

材料と方法

標本には2008–2010年1–5月および12月に高知県, 九州北西および山陰の各沿岸域で採集されたマイワシを用いた (Table 1, Fig. 1). 高知県の標本について, 2008年には宿毛市魚市場に水揚げされた旋網船の漁獲物を, 2009, 2010年には水産総合研究センターの調査船こたか丸による土佐湾での釣り・刺網 (目合い33×55 mm, 網長60 m×網高10 m) 調査の採集物をそれぞれ利用した. なお, 土佐湾での刺網調査は18–21時に行われ, 表層から深度約30 mの間に刺網を設置した. 九州西岸の標本には, 長崎魚市場および長崎県松浦魚市場に水揚げされた旋網船の漁獲物を利用した. 山陰の標本には, 鳥取県境港魚市場および島根県浜

Table 1. Summary of the number of female specimens used in this study. Specimens were collected from coastal waters off Kochi Prefecture (KP), northwestern Kyushu (NWK), and the San-in district (SD). A total number of specimens used in different analyses is shown.

Source	Sampling location		
	KP	NWK	SD
Sampling year			
2008	120	383	64
2009	350	73	272
2010	134	62	109
Total	604	518	445
Analysis			
Age determination	548	340	366
Maturation staging	604	518	445
Batch fecundity	100	103	93

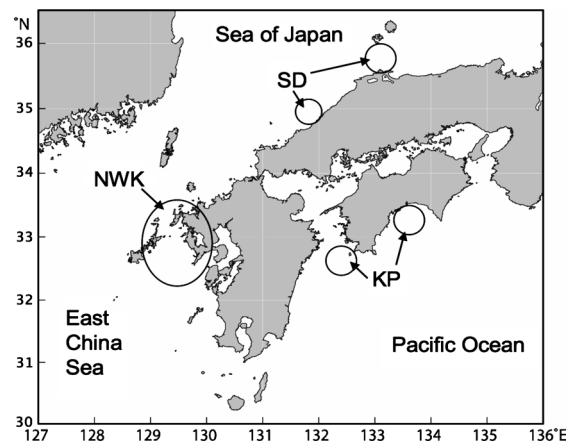


Figure 1. Sampling locations. KP: Kochi Prefecture, NWK: northwestern Kyushu, SD: San-in district.

田市魚市場に水揚げされた旋網船の漁獲物をそれぞれ利用した。各魚市場にマイワシを水揚げした旋網船は深夜から早朝にかけてその周辺海域で操業していた。なお、マイワシ水揚量の低迷により調査年ごとの各月標本（12–5月）が充分確保できなかったため、2008–2010年のデータを込みにして月別および各海域の成熟・産卵特性を調べた。

標本の被鱗体長（body length: BL in mm）、体重（body weight: BW in g）、生殖腺重量（gonad weight: GW in g）、性別を調べた後、組織学的観察およびバッチ産卵数推定のため生殖腺の一部をブアン氏液および10%ホルマリンで固定・保存した。また、個体の年齢を査定するため、胸鰭基部付近から採取された鱗を乾燥保存した。個体の栄養状態の指標として肥満度（condition factor: CF ）を生殖腺除去体重（somatic weight: SW in g）に基づいて次式（1）により求めた。

$$CF = \frac{SW}{BL^3} \times 10^5, SW = BW - GW \quad (1)$$

CF と BL の関係を調べたところ有意な相関が認められ（ $n=1567, p<0.001$ ）、標本の BL によって CF が変化すると判断された。このため、標本の BL に伴う誤差を取り除くため、相対肥満度（ Kn ）を次式（2）により求めた。

$$Kn = \frac{SW}{\text{expected } SW} \quad (2)$$

標準生殖腺除去体重（ $\text{expected } SW$ ）は次式（3）により求められた。

$$\text{Expected } SW = 2.83 \times 10^{-5} \times BL^{2.83} \quad (3)$$

($n=1567, R^2=0.94, p<0.001$)

同様に、生殖腺熟度指数（gonadosomatic weight: GSI ）を SW に基づいて次式（4）により求めた。

$$GSI = \frac{GW \times 100}{SW} \quad (4)$$

GSI と BL の関係を調べたところ、いずれの成熟段階においても有意な正の相関が認められ（ $n=1567, p<0.001$ ）、標本の BL によって GSI が変化すると判断された。このため、標本の BL に伴う誤差を取り除くため、 GSI を次式（5）により求めた。

$$GSI = \frac{GW \times 100}{\text{expected } SW} \quad (5)$$

マイワシ個体の年齢査定を行うため、鱗の処理はMorimoto (2003)に軽微な修正を加えて行った。鱗を蒸留水で洗浄した後、5、6枚の鱗を2枚のスライドグラスで挟み込み、Nakai (1962)の年輪推定法に従い、実体顕微鏡にて各個体の年輪を計測した。なお、鱗による年齢推定法では、高

齢個体における年齢査定の過小評価の可能性が多くの魚類において指摘されている（Beamish and McFarlane, 1987）。本研究では、現在のマイワシ親魚群の主体である若齢魚の成熟・産卵特性の把握を主目的としていることから、鱗による年齢査定結果に基づいて、年齢群を1歳、2歳、3+歳群に区分けした。査定者2名が鱗の年輪読み取りをそれぞれ行い、推定結果が一致した計1802個体（雄：548、雌：1254）を解析に用いた（Table 1）。

生殖腺の組織学的観察を行うため、固定した生殖腺標本を用いて $8\mu\text{m}$ のパラフィン切片を作製し、PAS・ヘマトキシリンにて染色後、検鏡した。マイワシの卵母細胞の発達段階は松原 (1991) およびMatsuyama et al. (1991a)に従った。卵巣の成熟段階はMatsuyama et al. (1991a)に従って次の5期に区分けした：未成熟期：周辺仁期および卵黄期期の卵母細胞のみで構成される；発達期：卵巣内で最も発達した卵母細胞が卵黄形成している；成熟期：最も発達した卵母細胞が核移動期または成熟（吸水）期に達している；産卵期：卵巣内に排卵後濾胞と卵黄形成卵が認められる；閉鎖期：卵黄形成卵がほぼすべて退行している。精巣の成熟段階は松原 (1991) およびMatsuyama et al. (1991b)に基づいて区別したが、すべての標本が排精期（精小嚢内腔および輸精管内に大量の精子が認められる）であった。生殖腺の成熟状態を判定した標本は計2115個体（雄：548、雌：1567）であった（Table 1）。各海域の年齢別成熟割合を調べるため、1–5月に採集された標本を用いた。成熟魚は、雄では排精期の精巣を持つ個体、雌では発達期、成熟期、産卵期の卵巣を持つ個体と規定した。閉鎖期の卵巣を持つ個体は、卵黄形成途上で卵母細胞の発達が停止し、当該産卵期に産卵を行わない個体（skip spawner）との区別が困難であることから（Rideout et al., 2005）、本解析から除いた。

バッチ産卵数（batch fecundity: BF ）は卵黄形成後期、核移動期、成熟（吸水）期の卵母細胞を持つ個体を用いて重量法（Morimoto, 1998）により推定した。なお、成熟期の卵巣において、卵巣腔内に排卵された卵が認められた標本は解析から除外した。 BF は卵巣の任意の部位から得られた卵巣標本（0.07–0.35 g）に含まれる最も発達した卵母細胞の単位重量当たりの個数に卵巣重量を乗ずることにより求められた。なお、卵黄形成後期卵巣のバッチ産卵数推定にあたっては、卵黄形成前期からなる第2卵群卵径との差違が明瞭に区別できる個体のみを用いた。バッチ産卵数の推定には計296個体を用いた（Table 1）。相対バッチ産卵数（relative batch fecundity: RBF ）は次式（6）より求めた。

$$RBF = \frac{BF}{\text{expected } SW} \quad (6)$$

Kn 、 GSI および RBF の採集月、海域、成熟段階における有

意差判定にはMann-Whitney *U*-test (*U*-test) またはKruskal-Wallis test (KW-test) を用いるとともに, KW-testにおいて標本群間で有意差が認められた場合には, さらにDunn's multiple comparison test (DMC-test) を行った. 卵巣成熟が活発な個体 (発達期, 成熟期, 産卵期) の Kn について, それら成熟段階と海域あるいは採集月との関係を調べるため, データの正規性をD'Agostino-Pearson normality testにより確認した後, 2元配置分散分析 (two-way ANOVA) で検定した. 同様に, *RBF*に及ぼす年齢 (1歳, 2+歳) および海域における影響をtwo-way ANOVAにより調べた. 雌魚の初回成熟に及ぼす体サイズや栄養状態の影響を調べるため, 山陰で採集された1歳魚の成熟の有無 (未成熟あるいは成熟) と BL および Kn の関係を一般化線型モデル (GLM; 二項分布, logitリンク関数) を用いて検証した. また, 各海域の BF に及ぼす BL の影響をGLM (ガンマ分布, logリンク関数) により調べた. GLMの擬似変動係数 (r^2) を次式 (7) により求めた (Swartzman et al., 1995).

$$r^2 = 1 - \frac{\text{残差逸脱度}}{\text{最大逸脱度}} \quad (7)$$

結果

年齢別成熟割合

雄魚では高知, 九州北西, 山陰のいずれにおいてもすべての年齢群が成熟していた (Table 2). 雄標本の最小成熟 BL は高知で133 mm, 九州北西で153 mm, 山陰で128 mmであった. 一方, 雌魚では高知および九州北西のほぼすべての標本が成熟していたが, 山陰では1歳魚の74%が成熟しており, 2歳魚以降の年齢群では約97%が成熟していた.

Table 2. Percentages of mature males and females collected from the coastal waters off Kochi Prefecture (KP), north-western Kyushu (NWK), and the San-in district (SD) at different age classes. Minimum scaled body length (BL , mm) at maturation is also shown. n , number of fish examined.

Age class	KP		NWK		SD	
	n	%	n	%	n	%
Males						
Age 1	81	100	90	100	145	100
Age 2	37	100	34	100	31	100
Age 3+	26	100	77	100	27	100
Min BL (mm)	133		153		128	
Females						
Age 1	320	96	240	100	258	74
Age 2	144	99	55	100	74	97
Age 3+	84	99	45	100	34	97
Min BL (mm)	135		150		127	

なお, 山陰の1歳雌標本の成熟率は年によって異なり, 標本の平均 BL (\pm 標準誤差: SE) が小さかった2009年で最も低かった (2008年: 100%, 171 ± 2.3 mm BL , $n=24$; 2009年: 68%, 154 ± 0.1 mm BL , $n=187$; 2010年: 98%, 180 ± 1.7 mm BL , $n=47$). 雌標本の最小成熟 BL は高知で135 mm, 九州北西で150 mm, 山陰で127 mmであった.

山陰の雌1歳魚について, 成熟割合 (M) は BL および Kn の影響を受けることが次式 (8) により示された.

$$M = \frac{1}{1 + e^{-1 - 21.81 + (0.12 \times BL) + (4.47 \times Kn)}} \quad (8)$$

($n=256$, $r^2=0.32$, $BL: p<0.001$, $Kn: p<0.05$)

Kn が0.9, 1.0, 1.1の時, 半数成熟 BL はそれぞれ148, 144, 141 mmであると推定された (Fig. 2).

Kn と卵巣の成熟状況における月別変化

高知の Kn は1, 2月に最も低くなった後増加し, 4月に最大となった ($p<0.05$, DMC-test, Fig. 3). 九州北西の Kn は3月に最小となったが, それ以外の採集月では有意な差は認められなかった ($p<0.05$). 山陰の Kn は2, 3月に最小となった後増加し, 5月に最大となった ($p<0.05$).

高知では12-3月に採集されたほぼすべての標本が発達期, 成熟期, 産卵期の卵巣を有していたが, 4月では閉鎖期あるいは未成熟の卵巣のみが出現した (Fig. 4). 九州北西では12月に採集されたすべての雌標本は $BL \geq 150$ mm以上であったが, いずれも未成熟期の卵巣を有していた. 一方, 1-5月では発達期, 成熟期, 産卵期の卵巣を持つ個体が認められ, 4月から閉鎖卵巣を持つ個体が出現した. 山陰では, 1-5月に発達期, 成熟期, 産卵期の卵巣を持つ個

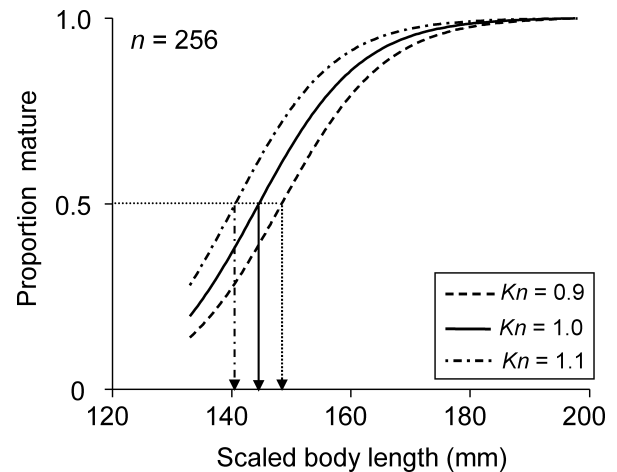


Figure 2. Relationship between the proportion of maturity and scaled body length of females at age 1 year collected from the San-in district at different relative condition factors (Kn). BL at 50% mature=148 mm ($Kn=0.9$), 144 mm ($Kn=1.0$), 141 mm ($Kn=1.1$) as indicated by the respective arrows. n : number of fish examined.

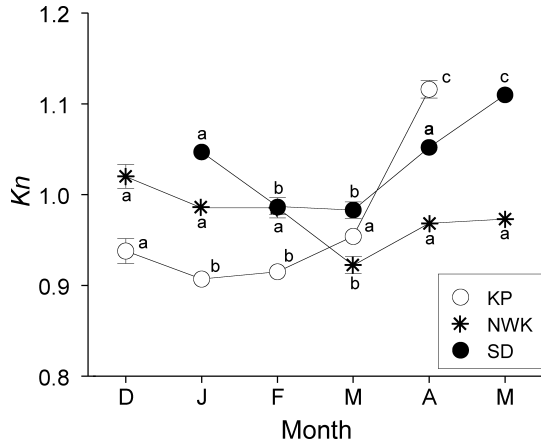


Figure 3. Monthly change in relative condition factor (K_n , mean±standard error) of females in each sampling location. Results of multiple comparison tests after analysis of variance are shown; values with different superscript numbers in each location differ significantly from each other ($p < 0.05$, KP and SD: $b < a < c$, NWK: $b < a$). KP: Kochi Prefecture, NWK: northwestern Kyushu, SD: San-in district.

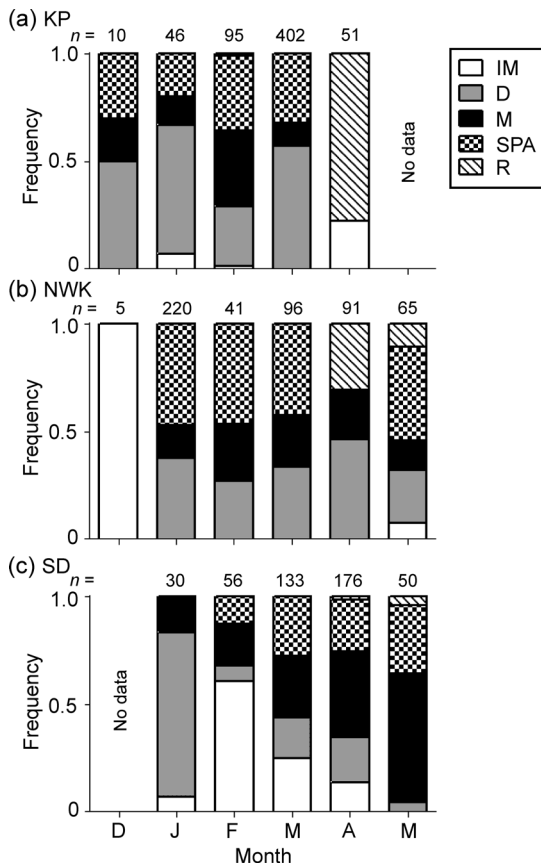


Figure 4. Monthly changes in frequency of occurrence of maturational stages of ovaries in different sampling locations. IM: immature stage, D: developing stage, M: mature stage, SPA: spawning stage, R: regressing stage. KP: Kochi Prefecture, NWK: northwestern Kyushu, SD: San-in district.

体が出現し、4、5月には閉鎖期の卵巣を持つ個体のごく僅か (≤4%) 認められた。雌標本において、成熟期および産卵期の卵巣の占める割合が50%以上であったのは、高知で12–2月 (1月除く)、九州北西で1–5月 (4月除く)、山陰で3–5月であった。

卵巣成熟に伴う GSI と K_n の変化

GSIは卵巣の成熟段階によって差違が認められ、成熟期において最も高い値を示した ($p < 0.001$, DMC-test; Table 3). 一方、産卵期と閉鎖期のGSIには有意な差違は認められなかった ($p > 0.05$). 同様に、 K_n においても卵巣の成熟段階によって差違が認められ、発達期と産卵期の卵巣で最小、閉鎖期の卵巣において最大となった ($p < 0.05$).

卵巣成熟が活発な個体 (発達期、成熟期、産卵期) における K_n は海域によって異なり (成熟段階 $p > 0.05$, 海域 $p < 0.001$, two-way ANOVA), 山陰の K_n は高知や九州北西よりも高かった (Fig. 5). 一方、山陰のそれら3つの成熟段階の K_n には採集期間によって相違が認められ (成熟段階 $p > 0.05$, 期間 $p < 0.001$), 1–3月のそれら K_n は4、5月よりも低かった。

バッチ産卵数

BFとBLの関係はすべての海域において有意な関係が認められた ($p < 0.001$, Table 4). 推定されたBFはBL=175 mmでは13,630–14,186粒, BL=200 mmでは20,131–23,389粒であった。一方、平均RBF (±SE) は高知では230±5.1粒 ($n=100$), 九州北西では222±5.6粒 ($n=103$), 山陰では239±7.9粒 ($n=93$) であった。1歳と2+歳魚のRBFについて、年齢および海域間における有意な差違は認められなかった (年齢, 海域: $p > 0.05$, two-way ANOVA, Fig. 6). また山陰について、産卵期前半 (1–3月) のRBF (252±8.9粒,

Table 3. Gonadosomatic index (GSI) and relative condition factor (K_n) of females at different stages of ovarian maturation. Results of multiple comparison tests after analysis of variance are shown; values with different superscript numbers differ significantly from each other ($p < 0.05$). IM: immature stage, D: developing stage, M: mature stage, SPA: spawning stage, R: regressing stage. n : number of fish examined.

Stage	n	GSI		K_n	
		Mean±SE	Range	Mean±SE	Range
IM	120	1.39±0.14 ^a	0.02–7.93	0.99±0.01 ^a	0.77–1.23
D	567	5.26±0.08 ^b	0.78–21.49	0.97±0.01 ^b	0.69–1.27
M	332	8.85±0.25 ^c	2.42–30.17	0.99±0.01 ^a	0.80–1.21
SPA	467	4.17±0.07 ^d	1.31–13.14	0.97±0.01 ^b	0.76–1.20
R	81	3.71±0.29 ^d	0.27–9.02	1.04±0.01 ^c	0.84–1.25

SE: standard error.

GSI: $a < d < b < c$, K_n : $b < a < c$.

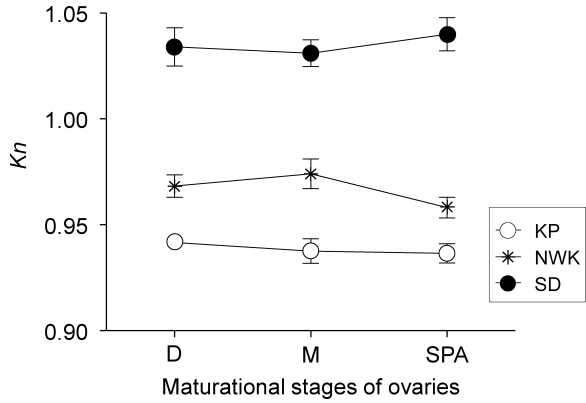


Figure 5. Relative condition factors (Kn , mean±standard error) at different ovarian stages in each sampling location. KP: Kochi Prefecture, NWK: northwestern Kyushu, SD: San-in district. n : number of fish examined.

Table 4. Regression model parameter estimates for batch fecundity (BF)–scaled body length (BL , mm) relationship and predicted BF of fish with 175 or 200 mm BL in different sampling locations in 2008–2010. A generalized linear model was used. BF was expressed as $BF=e^{[a+(b \times BL)]}$. KP: Kochi Prefecture, NWK: northwestern Kyushu, SD: San-in district. n : number of fish examined.

Location	n	a	b	BL range (mm)	r^2	BF -175 mm	BF -200 mm
KP	100	6.37	0.018	147–207	0.544	13,630	21,375
NWK	103	7.11	0.014	150–225	0.663	14,186	20,131
SD	93	6.06	0.020	136–225	0.594	14,186	23,389

$n=48$) は後半 (4, 5月, 226 ± 13.1 粒, $n=45$) よりも有意に多いことが示された ($p < 0.05$, U -test).

考察

マイワシの初回成熟体長・年齢は資源水準によって変異することが知られている。1980年代後半の資源高水準期には、マイワシの初回成熟 BL は約180 mm, その年齢は2–4歳であったが、資源低水準期には BL 約150 mm, 1歳魚の大部分が成熟していることが太平洋沿岸で確認されている(石垣ほか, 1959; 近藤ほか, 1976; 森本, 2010)。本研究においても、2008–2010年に高知で採集された1歳雌雄標本のほぼすべてが成熟していることが確認された (Table 2)。一方、資源水準の低い1950年代における九州西岸(長崎県)や日本海南西部(山口県)のマイワシでは、太平洋沿岸とは異なり、1歳魚の成熟割合が僅かであったことが報告されている(石垣ほか, 1959)。このような現象は本研究の結果とは一致しないと考えられる。九州北西では1歳の雌雄標本のすべてが成熟していることが明らかとなり、高知や山陰と比べて、採集された標本の BL が大きかっ

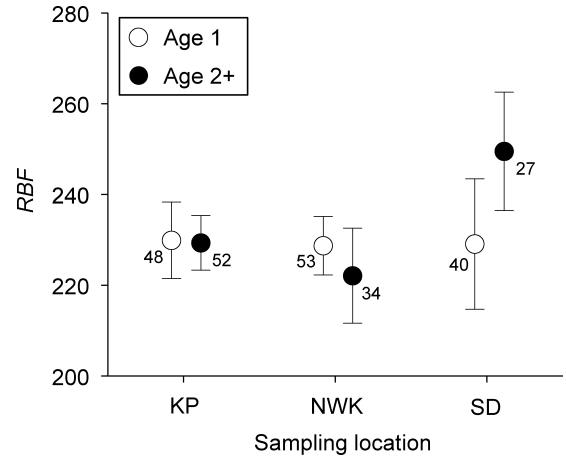


Figure 6. Relative batch fecundity (RBF , mean±standard error) of females at age 1 and 2+ years in different sampling locations. Numerals indicate the number of fish examined. KP: Kochi Prefecture, NWK: northwestern Kyushu, SD: San-in district.

た (≥ 150 mm) ことがその一因であると考えられる (Table 2)。九州西岸のマイワシでは、資源水準に関係なく、孵化後1年で BL 約150 mmに達することが報告されている(Ohshimo et al., 1997)。このため、九州北西のマイワシにおいて過去の成熟割合との相違を体サイズの違いだけで説明することは難しいと考えられる。一方、山陰では、1歳雌標本の平均 BL が小さかった2009年において成熟割合が68%に留まったが、2008, 2010年の雌標本のほぼすべて、そして雄標本のすべてが1歳で成熟していた。日本海南西部のマイワシは、九州西岸に比べて、産卵期が遅く、水温が低いなどの影響で成長が遅いと考えられている(大下・永谷, 1998)。しかし、本研究で採集された山陰の1歳雌魚では、標本の約70%が $BL > 150$ mmであったことから、生後約1年までの良好な成長が山陰雌魚の高い成熟割合に起因していたのかもしれない。

マイワシが満1歳で成熟するには、発生時期の相違に伴う夏–秋の成長度合いと生殖腺成熟開始前の肥満度が重要であることが示唆されている(近藤ほか, 1976)。このため、房総海域のマイワシでは、生後1年時に $BL=150$ mmに達していても、0歳時の秋までに十分な栄養蓄積ができなかった個体は成熟しないと考えられている。また、給餌調整実験から、マイワシの初回成熟には生殖腺の成熟期間中における餌環境も重要であることが示されており、0歳から1歳になる雌魚において成熟期間中の餌環境の悪化は卵巣の退化につながるということが報告されている(鶴田, 1987)。なお、このような成熟期間中における餌環境の影響は、夏に十分な栄養蓄積をした2歳雌魚には認められない。本研究では、山陰の1歳雌標本において、成熟割合が BL と Kn の両者に影響を受けていることが明らかとなり、

個体の Kn が高ければ、半数成熟 BL が小さくなることが示された (Fig. 2). すなわち、雌魚の初回成熟の開始と継続にはある一定レベルのエネルギー蓄積とその維持が必要であることが窺える。一方、雄魚では海域、調査年、体サイズに拘わらずすべての1歳魚標本が成熟していた。このことは、雄魚では、成熟開始に必要なエネルギー蓄積量が雌魚よりも少ないことに影響しているのかもしれない。

太平洋や日本海沿岸のマイワシの産卵期には地理的変異が認められ、南方海域の雌は北方海域よりも早期に産卵を開始、終了することが知られている (石垣ほか, 1959; 檜山, 1998). 本研究においても、卵巣の成熟状況から、産卵盛期が高知、九州北西、山陰の順に遅くなっていく傾向が認められた (Fig. 4). このような産卵期の地理的変異は産卵場における水温の季節変化に影響を受けていると考えられている。マイワシの産卵適水温は、カタクチイワシ *Engraulis japonicus* に比べてその範囲が限られており (Takasuka et al., 2008), 水温が産卵適水温を超えると卵巣の退化が起こることが飼育実験により観察されている (松原, 1991). 一方、マイワシの産卵期は資源水準によっても変化することが知られており、資源低水準期の産卵盛期は高水準期よりも1ヶ月ほど早くなることが知られている。九州西岸のマイワシの産卵盛期は、高水準期には4月に認められるが、低水準期には3月になることが観察されている (大下・永谷, 1998). また、日本海西部 (山陰周辺海域) のマイワシでは、資源高水準期の1980年代中盤には5月を中心に卵豊度のピークが認められたが、資源が減少した1990年代前半には3、4月に高い卵豊度が観察された (檜山, 1998). 本研究では、卵巣の月別成熟状況から、産卵盛期は九州北西では1–5月、山陰では3–5月であると考えられた (Fig. 4). なお、本研究の調査期間は12–5月に限定していたことや標本の欠落などにより、高知の産卵開始時期や九州北西と山陰の産卵終了時期を十分に把握できていないものの、後者2地域の産卵盛期は過去の高水準期に比べて早期化、長期化の傾向が窺える。マイワシの資源増加期には、産卵開始の早期化と産卵期間の長期化が観察されていることから (銭谷, 1998), 今後各海域における親魚の生殖腺の成熟状況や卵豊度のモニタリングなどを継続することが必要であろう。

マイワシの肥満度は秋にピークを迎えた後、生殖腺の成熟とともに減少する傾向にあることから、夏–秋の栄養蓄積が翌春の産卵に重要であると考えられている (近藤ほか, 1976; 鶴田, 1987). このような特色は、産卵期間中に摂取した餌のエネルギーを速やかに卵生産へ転化させるカタクチイワシとは異なる (鶴田, 1992). 本研究で用いた雌標本の Kn は、いずれの海域においても産卵盛期に相当する1–3月に最も低い値を示した (Fig. 3). 高知では4月に Kn が最大となったが、これら標本の大部分は閉鎖期の卵巣を有していた。このことから、高知のマイワシは当該

海域において、産後の活発な摂餌により体の栄養状態を速やかに回復させていたのではないかと考えられる。一方、山陰でも4–5月に Kn が急激に増加したが、高知とは異なり、これら標本の大部分は成熟した卵巣 (発達期–産卵期) を有していた。マイワシは産卵期間中でも活発に摂餌していることが確認されているとともに (広田ほか, 2004), 日本海西方 (島根–兵庫) では2–5月に動物プランクトン量のピークを迎えることが知られている (Hirota and Hasegawa, 1999). このため、山陰で認められた4–5月の Kn の増加は、餌環境だけでなく、産卵場の水温上昇も成熟個体の摂餌活動に影響を及ぼしていたのかもしれない。

卵巣の成熟が活発な雌標本の Kn には地理的変異が認められ、山陰の Kn は高知や九州北西に比べて高かった (Fig. 5). このような親魚群における肥満度の地理的変異は過去の資源低水準期でも認められている (石垣ほか, 1959). 資源低水準期では産卵場や回遊範囲の縮小が認められているため、成長や肥満度の地理的変異は生息海域の餌料環境に反映した結果ではないかと考えられている (森本, 2010). 一方、本研究において調べられた高知、九州北西、山陰の RBF には地理的変異は認められなかった (Fig. 6). また、山陰において産卵期前半に採集された Kn の低い標本群の RBF は、 Kn の高かった産卵期後半の RBF よりも有意に多かった。これらのことは、産卵期間中における個体の Kn と RBF には密接な関係がないことを示唆している。これに対し、産卵期間中に採取されたマイワシの肥満度や筋肉中の脂質含有量は、吸水卵の卵黄体積や脂質含有量と正の相関があることが認められている (Morimoto, 1996). マイワシは産卵期間中に複数回の産卵を繰り返すことが知られていることから、産卵期間中の個体の肥満度や栄養状態の変化が卵質にどのような影響を及ぼすのかを今後調べる必要がある。

高知、九州北西、山陰の RBF において、1歳魚と2+歳魚に有意な差違は認められなかった。一方、1990年代中盤の資源低水準期では、1歳魚と2+歳魚において相対バッチ産卵数や吸水卵の卵黄体積に差違が認められており、1歳魚のそれら産卵特性値は2+歳魚よりも劣っていたことが報告されている (森本, 2010). 本研究では、受精卵のサイズやその栄養含有量などの検証は行っていないが、少なくとも RBF においては、いずれの海域においても年齢による差違がないことが示された (Fig. 6).

本研究では2008–2010年に採集された西日本沿岸域のマイワシについて、年齢別成熟割合、産卵期間、バッチ産卵数などを調べた。その結果、高知や九州北西では1歳魚のほぼすべて、山陰でも1歳魚の大部分が成熟、産卵していることが明らかとなった。この結果は過去の資源高水準期はもとより、1950年代の資源低水準期における九州西岸や日本海南西部の調査結果とも異なる現象であると考えられる。また、九州北西や山陰の産卵盛期は、資源高水準期

に比べて早期・長期化の傾向が窺え, さらに, RBFには年齢や海域による差違は認められなかった. 上述したように, マイワシ太平洋系群および対馬暖流系群ともに, 2008–2010年に高い豊度の年級群の発生が確認されたが, その原因はよくわかっていない. 既往知見から, マイワシの成熟・産卵特性が餌環境や水温などに影響を受けることは間違いないものの, その親魚の特性値と仔稚魚の成長・生残の関係については未だ不明な点が多い. 本種の加入量変動機構を解明するには, 日本周辺海域の物理・生物環境やマイワシの生物特性値のモニタリングの継続に加え, 初期生態に及ぼす母性効果や環境影響に関する飼育実験の導入およびそれら特性値に基づいたシミュレーションによる検証 (Wright and Trippel, 2009) なども今後取り入れていくことが必要であろう.

謝 辞

本研究の標本採集に当たっては水産総合研究センター調査船こたか丸の船長ならびに乗組員の皆様にご協力頂いた. また, 標本の測定においては, 中央水産研究所高知庁舎および西海区水産研究所の職員の方々にご協力いただいた. ここに記して感謝の意を表す. 本研究では水産庁委託, 我が国周辺水域の漁業資源評価事業で得られた試料の一部を用いた.

引用文献

Beamish, R. J. and G. A. McFarlane (1987) Current trends in age determination methodology. In: Age and Growth of Fish, eds. R. C. Summerfelt, G. E. Hall, Iowa State University Press, Ames, IA, 15–42.

Chavez, F. P., J. Ryan, S. E. Lluch-Cota and M. Niquen C. (2003) From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science*, **299**, 217–221.

Finney, B. P., I. Gregory-Eaves, M. S. V. Douglas and J. P. Smol (2002) Fisheries productivity in the northeastern Pacific Ocean over the past 2,200 years. *Nature*, **416**, 729–733.

Hirota, Y. and S. Hasegawa (1999) The zooplankton biomass in the Sea of Japan. *Fish. Oceanogr.*, **8**, 274–283.

広田祐一・本田 仁・市川忠史・三谷卓美 (2004) 土佐湾におけるマイワシの胃内容物. 黒潮の資源海洋研究, **5**, 51–61.

檜山義明 (1998) 対馬暖流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.

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.

本田 聡・西田 宏・谷津明彦 (2012) マイワシ太平洋系群の近年の資源動向と1970年前後との比較. 水産海洋研究, **76**, 221–222.

市川忠史・日高清隆・黒田 寛・広田祐一・中田 薫 (2012) 黒潮域の動物プランクトン現存量の長期変動. 水産海洋研究, **76**, 218–219.

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, 北水研,

1–187.

近藤恵一・堀 義彦・平本紀久雄 (1976) マイワシの生態と資源. 水産研究叢書30, 日本水産資源保護協会, 東京, 68pp.

松原孝博 (1991) 成熟産卵リズム, 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 (1991a) 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., S. Adachi, Y. Nagahama, C. Kitajima and S. Matsuura (1991b) Testicular development and serum levels of gonadal steroids during the annual reproductive cycle of captive Japanese sardine. *Jpn. J. Ichthyol.*, **37**, 381–390.

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, Y. Yamashita, Y. Oozeki, A. A. Balkema, Rotterdam, 3–12.

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.

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 (2010) 日本産マイワシにおける繁殖特性の時空間的変化とその個体群動態への影響. 水産海洋研究, **74** (特集号), 35–45.

Nakai, Z. (1962) Preliminary studies on fluctuation in the Japanese sardine stock, mainly for the prewar period. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, **9**, 1–22.

西田 宏・本田 聡・川端 淳・能登正幸 (2012) 平成23年度マイワシ太平洋系群の資源評価. 平成23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編) 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, 15–60.

Noto, M. and I. Yasuda (1999) Population decline of the Japanese sardine, *Sardinops melanosticta*, in relation to sea surface temperature in the Kuroshio Extension. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **56**, 973–983.

大下誠二・永谷 浩 (1998) 九州西方海域の稚魚・未成魚. 「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, 93–102.

Ohshimo, S., H. Nagatani and T. Ichimaru (1997) Growth of 0-age Japanese sardine *Sardinops melanostictus* in the waters off the western coast of Kyushu. *Fish. Sci.*, **63**, 659–663.

Ohshimo, S., H. Tanaka and Y. Hiyama (2009) Long-term stock assessment and growth changes of the Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) in the Sea of Japan and East China Sea from 1953 to 2006. *Fish. Oceanogr.*, **18**, 346–358.

Rideout, R. M., G. A. Rose and M. P. M. Burton (2005) Skipped spawning in female iteroparous fishes. *Fish. Fish.*, **6**, 50–72.

Swartzman, G., E. Silverman and N. Williamson (1995) Relating trends in walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) abundance in the Bering Sea to environmental factors. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **52**, 369–380.

田所和明・岡崎雄二 (2012) 親潮および黒潮親潮移行域における動物プランクトンの近年の動向. 水産海洋研究, **76**, 216–218.

Takasuka, A., Y. Oozeki, H. Kubota and S. E. Lluch-Cota (2008) Contrasting spawning temperature optima: Why are anchovy and sardine

- regime shifts synchronous across the North Pacific? Prog. Oceanogr., **77**, 225–232.
- 田中寛繁・大下誠二 (2012) マイワシ対馬暖流系群の近年の資源動向. 水産海洋研究, **76**, 223–224.
- 田中寛繁・大下誠二・安田十也 (2012) 平成23年度マイワシ対馬暖流系群の資源評価. 平成23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編) 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, 61–92.
- 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.
- 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.
- 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.
- Wright, P. J. and E. A. Trippel (2009) Fishery-induced demographic changes in the timing of spawning: consequences for reproductive success. Fish Fish., **10**, 283–304.
- 銭谷 弘 (1998) 産卵期と産卵場. 「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, 65–74.