

## 日本産イカナゴの資源生態学的研究

橋本 博明

広島大学生物生産学部, 東広島市 724

平成3年11月1日 受付

**要 旨** 日本産イカナゴは移動性が小さく各地に固有の系統群が存在するが、全体としては北海道北部沖にキタイカナゴとイカナゴが、また仙台湾にはイカナゴの2つの種内グループが重複して生息している。キタイカナゴ、イカナゴ2つのグループは外観では判別できないことから、本州日本海側を含めて資源構造の解明が求められている。イカナゴは沿岸の重要な漁業資源であるが、漁獲量は不規則で小刻みに変動し、資源としての変動性が指摘されてきた。今日、日本産イカナゴについて資源構造と資源変動の2大問題の解明が求められており、本論文ではこの問題を中心に資源生態学的研究を行い以下のことを明らかにした。

- (1) イカナゴの2大問題である資源構造と資源変動に関する研究について研究史の概略を述べた。イカナゴについては多くの知見が集積されているが、資源構造を明らかにできる指標は体節的形質としての脊椎骨数と電気泳動的手法で検出できるアイソザイムである。本州日本海側については研究がなく日本周辺の全体像は明らかになっていない状態である。資源変動に関する研究は、漁獲量の変動を単純に解析したものや、単に統計解析的手法で研究された報告が目立つ。詳しく解析されているのは伊勢湾と瀬戸内海のイカナゴ資源についてである。イカナゴの主たる漁業域である北海道と仙台湾については、詳しい解明がされていない。海外の研究についても検討し、世界のイカナゴ類の分布の概略を図示した。その結果1種を除いてすべてのイカナゴは北極海をとりまく太平洋と大西洋の温帯から寒帯の高緯度地方沿岸に分布していることが判った。海外の研究は系統群や資源構造に関連するものは少なく、形態学的な分類問題を取り扱ったものが多い。
- (2) イカナゴ漁業がどのように発展し、どういう状況にあるのかを全国の漁獲量と主漁獲域である北海道北部、仙台湾、伊勢湾及び瀬戸内海の漁獲量変動を調べることによって明らかにした。全体としての変動傾向から次の3つの時期に分けられた。

### I 期 (1953~'67年)

資源としては未利用な部分を残していた。

### II 期 (1968~'76年)

I 期の終わり頃から本格化した養殖漁業や栽培漁業の発展を受けて、その餌料としてのイカナゴの需要が高まった。そのために漁業が発展し多獲時代を迎えた。北海道北部の漁獲量が多く、全国の動向を左右した。仙台湾においては増えていない。

### III 期 (1977~'88年)

前期の多獲が原因と思われるような漁獲量の低下傾向が見られた。仙台湾においてだけは漁業が発展して漁獲量が増大し、全国の動向を左右した。

さらに仙台湾と周辺3県の漁獲量変動を調べた。この海域での漁業の変遷をその発展から下の3期に分けた。

S I 期 1976年以前 抄網, ランプ網のみによる操業時期

S II 期 1977~'83年 船曳網が参入してから、底曳網が入ってくるまで

S III 期 1984年以降 底曳網の参入以降

- (3) 資源構造を明らかにするために日本各地からイカナゴの試料を集め、5つの体節的形質、生活史の内容として成長(寿命も含むことになる)と産卵数、一部の海域については $\alpha$ -GPDH アイソザイムを調べた。調べた項目のすべてについて全体として不連続的で傾向的な変異のみられる、3つのグループ(分布の状況から北から順に第I, 第II, 第III)に大別された。このうち第

I グループはキタイカナゴ、第II、第IIIグループはイカナゴの種内2グループと判断されキタイカナゴとイカナゴは北海道北部沖で、イカナゴの2つグループは仙台湾で分布が重複していることを再確認すると共に、本州日本海側では鳥取県沿岸でイカナゴの2つグループが重複していることを見出した。

キタイカナゴとイカナゴ2つのグループについての分類上の問題については、外見や体節的形質、生活史の内容の差異と遺伝学上の差異は完全には対応しないが、今回の結果と集団遺伝学的な知見も合わせ吟味した結果、これまでの判断を有効なものと考えた。ただイカナゴ類は遺伝的には種分化の過程にあって、キタイカナゴとイカナゴは亜種化はすでに完了しているものの種に分化したばかりの段階であると言える。

3つのイカナゴ類グループは生活史の内容からは南に分布する第IIIグループほど種族維持的な生活史を選択してきたことが判った。

イカナゴ類は3つに大別されるものの各グループの中でも生活史の内容から考えると各地に相対的に独立した系統群が想定される。今回本文中(第4章)に各地の系統群を提唱した。

- (4) 以上に明らかにしたイカナゴ類3つのグループが歴史的にどのように分化し今日の分布がどのように達成されたかを推論した。分化過程は2つの時期に分けられ、第1時期は約7万2千年前のウルム氷期の始まりの頃、冷水種であって日本よりかなり北に生息すると考えられたキタイカナゴ・イカナゴの祖先型が寒冷化のために南下し、この南下群がイカナゴに、相対的に北のものがキタイカナゴ(第Iグループ)に分化し、1万年前までの間に分化を拡大した。第2の時期は1万~6千年前で、氷河期の後の温暖化の時期(日本周辺では‘縄文海進’)に海水温が上昇しすでに成立していた黒潮の流路に当たる海域のイカナゴは第IIIグループに、それより北は第IIグループに分化した。分化の要因は氷河期やその後の温暖化といった気候的要因による地理的隔離と判断された。現在の分布の重複状況は、現在の海洋環境になってから生じたものと考えられる。
- (5) (3)で示した仙台湾系統群を主として、発育段階と生活年周期を区分し記載した。発育段階は卵期-子魚期前期-子魚期後期-稚魚期-幼魚期-未成魚期-成魚期に区分される。このなかで重要なのは生後数ヶ月の稚魚期に漁獲対象となること、1年後成魚となって産卵に参加するものが出現することである。生活年周期は成魚期について明らかにし、12~1月が産卵期、2~7月が摂餌期、8~11月が夏眠期と区分した。夏眠期はイカナゴ特有の時期で、個体の維持を通じて夏眠期の後の産卵期に産卵親魚となるための生き残りを保障する適応的な時期と考えられる。
- (6) 仙台湾に卓越して生息する仙台湾系統群の資源変動の問題を解析した。このために宮城県大川魚市場の統計資料を用いた。解析の結果、この海域のイカナゴには3年ごとに卓越年級群を発生させる機構を保持していることが判った。その機構は卓越群が3歳になって産出する質の良い卵、孵化と孵化子魚の生き残りにとって良い卵に支えられている。しかし最近のイカナゴ漁業の発達に伴い、資源への漁獲圧力が増大していると考えられる。(2)で示した3つの漁業の発達時期ごとの再生産関係を検討した結果、S I期、S II期、S III期と時期が進むにつれて、親潮第一分枝の近年の強勢に伴ってイカナゴに対する環境収容力は大きくなっていると考えられるが、強い漁獲の圧力によって再生産関係が悪化していると推定された。仙台湾のイカナゴ資源は漁獲の圧力が強まって資源自体の個体数変動機構が改変されて、産卵数を増やす、産卵への満1歳魚の参加を増やす、など現在伊勢湾や、瀬戸内海のイカナゴ資源がとっているのと同様な方向に向かっていく。資源の有効利用のためには上記のイカナゴ資源が持っている個体数変動のメカニズムと漁業の状況等を考慮して方策をたてる必要がある。

## 第1章 緒 言

### 第1節 はじめに

日本産イカナゴ *Ammodytes personatus* はスズキ目イカナゴ科に属する小魚で、日本各地の沿岸に(松原

・落合, 1965) 群を形成して生息している。成長すると 20~30 cm になる。本種には潜砂の習性があり、特に夏期水温が上昇すると砂にもぐったまま数ヶ月夏眠して過ごすという珍しい習性がある。イカナゴは主として動物プランクトンを食べ、それ自身は他の魚食性魚類の食物となるので、海の生物生産上低次の栄養段階を高次のそれへ転換する生態的地位をしめる。

漁業としては定置網、パッチ網・バッチ網を含む船曳網、抄網・棒受網等を含む敷網、小型・沖合底曳網などで漁獲される。農林水産省発行の“漁業養殖業生産統計年報”(以下“統計年報”とする)によると、ここ10年(1979~88年)の年平均漁獲量は12万5千トンで、イカナゴは多獲性魚類の一つである。漁獲されたイカナゴの大部分は、養殖漁業や栽培漁業の飼育魚の餌として用いられる。極く僅かの量の 3~5 cm 程度の大きさの当歳魚が、煮干や佃煮にして“こうなご”という商品名で食料品として市販されている。

世界のイカナゴ類は、井上ら(1967)のまとめた *A. hexapterus*, *A. lanceolatus*, *A. tobianus*, *A. marinus*, *A. alascanus*, *A. americanus*, *A. personatus*, *A. dubius*, *A. cicereillus* の9種の他に北海南西部の *A. lancea* (KÄNDLER, 1941), ヨーロッパ水域での新種として報告された *A. immaculatus* (CORBIN, 1950), 南半球唯一のイカナゴ類として南アフリカの *A. capensis* (SMITH, 1965), 等があげられる。海外ではイカナゴ類の漁業上の有用性は国(海域)によって違いがあり、例えば北海では有用種として漁獲されている (MACER, 1966) が、ニューファンドランド海域では普通に見られる魚であるがフィッシュミールにするには値段が高く (TEMPLEMAN, 1966), 自然界における水産的に有用な魚類や鯨の食物として重要であるとする程度であり (DALLEY and WINTERS, 1987), ニューイングランド周辺でも同様である (WESTIN *et al.*, 1979)。食物連鎖における水産上有用な魚種の食物としての重要性は日本においても同様だが、我が国の場合には上述したように養殖魚の餌として漁獲されることが際だった特徴である。

このように海の食物連鎖において、また養殖業において重要魚種といえるイカナゴであるが、日本産イカナゴには資源生態学的には2つの大きな問題がある。

一つは、資源構造の問題であり、もう一つは資源変動の問題である。

資源構造の問題については、本種が各地沿岸に生息し、大きな移動はしないことから、各地に系統群(系統ともいう)が存在すると考えられる。しかし、日本全体としてみたとき、北海道北部の海域には、イカナゴと外見では区別がつかないが、別種とされているキタイカナゴ *A. hexapterus* が分布し (LINDBERG, 1937; 松原, 1979; 小林, 1961; 北口, 1979; 岩田他, 1980; OKAMOTO, 1989; 木島, 1989)、漁業の上ではイカナゴと同一に扱われている。一方イカナゴについては、仙台湾を分布の重複域として南北に分かれる2つのグループが存在するとされている (HATANAKA and OKAMOTO, 1950; 兎玉, 1980)。次章で研究史について述べるが、これまで脊椎骨数を主とする体節の形質とアイソザイムを用いて分類学的問題も含めて資源構造の研究が行われてきたが、生態学的立場に立った包括的な研究は行われていない。また従来の研究は北海道周辺と、瀬戸内海を含む太平洋側についての研究が殆どで、日本海(特に本州の日本海側)のイカナゴの研究例が極めて少ない。

もう一点の資源変動の問題であるが、“統計年報”によるとイカナゴの全国漁獲量はその漁業が大きく発達した1960年代後半から'70年代前半にかけて年平均約22万トンであり、最高は1974年の30万トン近くである。しかしこの間でも10万トン以下の年もあった。その後最近に至るまで、年間10~20万トンの水準に下がったが、全体を通してみると漁獲量の経年変動は好漁年不漁年が不規則に現われ小刻みに変動していることである。このような漁獲量変動は、資源量としても変動性が大きいことを示唆している。日本沿岸の主たるイカナゴ漁獲域においても不規則で小刻みな変動性は同様で、イカナゴ資源はどういう要因で変動しているのかという問題がある。イカナゴの漁獲量や資源量の問題に関する研究については次章で述べるが、各地のイカナゴ資源についてさまざまな解析が行われてきた。

以上の状況をふまえて、本論文ではイカナゴ資源の構造と変動の2大問題を中心に検討する。

- (1) はじめに、イカナゴに関する研究の概略を整理し、その中で2大問題がどのように取り扱われてきたかを明らかにする。
- (2) 次に、イカナゴの漁獲量の経年変動がどのように推移してきたかを明らかにする。
- (3) そして、資源構造の問題を解明する。資源構造の問題を考える時、川崎(1982)の言うように“系統群を‘個体数変動の単位’として認識すること”が重要で、“生活史の全面的な解析を通じて明らかに

していくことである”。生活史とは、生物種（または系統群）が進化の過程の中で選択してきたもので、再生産、成長、摂餌、及び生き残り等の内容を言う（川崎，1982）。従って本稿では体節の形質とアイソザイムについて吟味することに加えて、生活史の内容として成長と再生産（産卵数）についても解明する。

- (4) これに続いて、明らかにされた資源構造が、イカナゴの進化発展の過程でどのように形成されてきたかを推論する。
- (5) 資源変動の解明に入るために必要な発育段階と生活年周期を明らかにしておく。
- (6) 最後に、資源変動を解析し資源の有効利用のための基本的な問題点を検討する。資源変動の解析については、今日全国のイカナゴの漁獲量の動向を左右するようになった仙台湾のイカナゴ資源について行う。

以上のような構成で述べるが、そのために用いた材料や資料、及び方法は各章のはじめのところでそれぞれ記述することにする。

なお本論文で資源構造と関連して用いた術語の定義を示しておく。

種 ……系統分類上の用語。別の種とは交雑し得ない。

亜種 ……系統分類上種の下の階層を示す用語。種の中で地理的に生息場所が異なり、自然環境下では他の亜種と交雑する可能性は小さい。

グループ (group)

……イカナゴ研究では HATANAKA and OKAMOTO (1950) によって 'Group' として用いられたものであるが、それ以降の知見（児玉，1980；岡本他，1988；OKAMOTO，1989）を加味して、次の系統群のレベルよりはグループ相互間の体節の形質の差は大きくグループ内では固定的で、遺伝的にも生活史の内容の上でも区別されうる内容を持つものとして用いることにする。階層的には系統群よりは上位に位置する。

系統群 ……水産学上の用語。上に引用したような固有の変動様式をもつという規定に加えて、具体的には固有の分布水域、すなわち固有の環境をもっており、種の存在様式でありまた環境の悪化に対して危険を分散する種の適応様式であるという（川崎，1973；1977；1982）特徴をもつものである。生態学の個体群と類義だが、漁獲対象であることが要件である。

## 第2節 仙台湾における研究の意義

本論文では、仙台湾におけるイカナゴ資源と漁業が主題のひとつであるが、このことについて触れておきたい。仙台湾は、宮城県の大鹿半島（およそ北緯38度20分）以南、北緯37度10分までの水深 150 m 以浅の陸棚上の海域と規定されている（川崎，1980）。この海域は上でも触れたようにイカナゴの2つのグループの重複域であり、第二章で詳述するが最近になってイカナゴ漁業が急速に発展し、その漁獲量の動向が全国の漁獲量の動向を左右するに至っている海域である。つまり仙台湾にはイカナゴ研究の2大問題、資源の構造と変動の問題が集約的に存在しているということが出来る。従ってここでの研究は、全国的な資源構造を明らかにする上で重要な意義を持っている海域である。また変動性の強いイカナゴ資源の問題を解明し漁業を適正に発展させる上で、ここでの研究が貢献し得る可能性があり、ここに研究の意義があると言える。

## 第2章 研究史の概略

### 第1節 資源構造について

日本産イカナゴの資源構造に関連しては、LINDBERG (1937) が脊椎骨数と背鰭軟条数から北半球の *Ammodytes* 属について *Ammodytes hexapterus* (キタイカナゴ)、*A. tobianus* (今日ではヨーロッパ水域に生息するとされている)、*A. personatus* (イカナゴ) の3種の存在を記述したこと、川村 (1940) が青森県茂浦と北千島占守島のイカナゴの脊椎骨数を調べ、双方の差異をイカナゴの地方変異としたこと、一方 HATANAKA and OKAMOTO (1950) が脊椎骨数に差異があることからイカナゴの2つのグループが存在し東北太平洋側の金華山付近で混在していること、成長も違うことを報告した。これらを受け、分類学的な立場か

ら松原 (1955) はキタイカナゴ, イカナゴの2つのグループが日本沿岸に存在することを記載した。このころを出発点として資源構造の研究が始まっている。キタイカナゴおよびイカナゴの2つのグループの3者は外観では区別ができず, 分布も重複していること, 計数結果の判定が研究者によって異なるために分類学的な問題を含んだまま資源構造の問題が論じられたが, 当時としてはイカナゴの水産の有用性は低く, その資源構造の解明はそれほど重要な問題としては捉えられていなかったと思われる。

イカナゴについての水産学的研究の歴史は古く, 大正年間 (1925年) に兵庫水試は多くの報告を出している (内橋, 1950)。当時の研究は調査海域が兵庫県沿岸の瀬戸内海に限定されていたが, 第2次世界大戦後研究体制が整うようになって, 他の海域でも調査研究が行われるようになった。これは地先の漁業生物として本種が注目されはじめたことから始まっている。イカナゴの資源構造に関しては資源生態学的な調査の一環として研究が行われ, キタイカナゴを含む各地のイカナゴの主として脊椎骨数が調べられた。資源構造に関連する調査・研究としては, 佐賀水試 (1948), HATANAKA and OKAMOTO (1950), 大島 (1950), 内橋他 (1950), 石垣・加賀 (1957), 橋高・外山 (1957), 小林 (1961), 井上他 (1967) 等がある。これらの中で特に資源構造を解明しようとしたものは, 内橋他 (1950), 石垣・加賀 (1957) など, 脊椎骨数から全国的な変異を明らかにしようとしたものである。これらの研究を背景に, 系統群の問題を整理した久保・吉原 (1969) は, イカナゴの脊椎骨数の変異には北高南低の傾向があることを指摘し, 各地の産卵期の水温との平行性を強調した。さらに松原・落合 (1965) は全国的なイカナゴの相違は一括すると連続的であるとしながらも, 北海道と青森以南は「種族」が違うこと, それらは青森と宮城で混合していること等を指摘した。

その後1968年ごろから養殖漁業や栽培漁業が発達し, それらの飼育魚の餌料としてイカナゴに対する需要が増大してイカナゴ漁業も発達し, これに伴いイカナゴについての資源生態学的研究も進められた。急激な漁獲の増加があり, イカナゴが日ソ漁業交渉の漁獲量割り当ての対象魚種の一つとなった北海道北部では, 北口 (1979) がキタイカナゴ, イカナゴの分類学的な問題にとりくんだ。北口は同海域のイカナゴについて脊椎骨を含む複数の体節的形質から LINDBERG (1937) の2種説を支持し, キタイカナゴ, イカナゴの存在を主張した。

一方, 宮城県沿岸では児玉 (1980) が HATANAKA and OKAMOTO (1950) が明らかにしたイカナゴ2つグループについて, 形態だけでなく成長についても詳しく検討し, 産卵等もあわせて生態的な点からも差異を明確にした。

前後するが, このころから電気泳動法によってアイソザイムを検出することによって, 魚類を始め水界の生物の集団遺伝学的研究が行われるようになった (水産学会編, 1975)。これはイカナゴについても取組まれ1980年にはキタイカナゴとイカナゴについて端緒的な報告がなされた (岩田他, 1980)。その後この方面の研究はキタイカナゴとイカナゴ, イカナゴの2つのグループの類縁関係の問題, 全国的な集団構造 (=資源構造) の問題として取り組まれ, 藤尾 (1984), 岡本ら (1988), OKAMOTO (1989), 木島 (1989) 等の報告がなされた。これらの結果, キタイカナゴとイカナゴの間には種レベルの差異があること, イカナゴの2つのグループは種内変異のレベルであること (岡本他, 1988; OKAMOTO, 1989; 木島, 1989), 等が明らかにされた。なお体節的形質としては, 脊椎骨の他に臀鱗 (石垣・加賀, 1957), 臀鱗と背鱗 (佐賀水試, 1948; 北口, 1979) をあわせて調べた研究はあるが, 海域が限定されていて全国的な調査はない。

生活史の内容 (成熟・産卵, 再生産, 成長, 摂餌, 生き残り等の項目がある) に関連する資源生態学的な研究には, 上述した以外では成熟・産卵と再生産について糸川 (1977; 1978; 1979), 宮口 (1977), OKAMOTO *et al.* (1989) が, 年齢と成長では北方 (1955; 1957), 糸川 (1976a; 1977), NAGOSHI and SANO (1979), 特に初期成長では山下・青山 (1985) が, 食性では元田・田中 (1950), 関口他 (1974), 特に子魚期の摂餌に関連しては山下・青山 (1984), 山下・北川・青山 (1985) がそれぞれ報告している。さらに生活史の内容の複数の項目についての資源生態学的な研究としては佐賀水試 (1948), 井上 (1949), 元田他 (1950), 大島 (1950), 井上 (1952), 橋高・外山 (1957), 千田 (1965), 井上他 (1967), 杉野他 (1969), SEKIGUCHI *et al.* (1976), 北口 (1977), 浜田 (1985) の報告があり, 特に初期生活史については山下 (1985) の報告がある。これらの研究は全体としてはイカナゴ類の研究上多くの知見を集積したことになるが, 資源構造を生活史の内容の面から解明するという観点では取り上げられてこなかったこと, 調査海域が限定されていたり, また研究方法にも差異があるため統一的には資源構造の全体像を明らかにできていない。

イカナゴ類の日本近海全体の資源構造は、以上の研究によって脊椎骨数とアイソザイムを統一的な指標として明らかにされてきたといえるが、調査海域は北海道周辺、本州太平洋側、瀬戸内海、九州周辺で、漁業が殆ど行われていない本州日本海側については調査がされてこなかった。

## 第2節 資源変動について

イカナゴの資源変動の問題に関しては、漁獲量の変動を調べたもの(井上, 1952; 北口, 1977; 1980; 江部他, 1985; 1986)、漁獲量と気象や水温などの環境条件との関連を調べたもの(中山, 1952; 井上他, 1967; 原見, 1979; 児玉, 1980; 菊池他, 1986, 中田, 1988; 藤原他, 1990)環境要因や親魚の特性から発生量を予測したもの(土井, 1971), DeLury (1947)の方法で資源量や漁獲死亡率を推定したもの(名越・神田, 1979; 糸川, 1979; 1981), さらに資源評価を行って許容漁獲量を推定したもの(竹内・江部, 1985; 1986)がある。また発生量変動に関して様々な要因との関係を長年にわたって研究してきた浜田(1966a, b, c, 1967, 1968, 1971, 1972a, b, 1974, 1979)の報告がある。それぞれの解析の対象としている海域や資源(系統群)は異なるが、全体として当初は単に漁獲量から資源の変動を問題にする程度であったのが、イカナゴの生物学的特性(成長や再生産など)、生息環境条件等との関連を問題として、手法もコンピューターを用いるなど複雑になってきている。このようにイカナゴ資源の研究は解析手法の技術や機器の発達に支えられているが、これには今日日本各地でイカナゴが沿岸の重要な水産資源として利用され、第3章で示すように資源が減少していると考えられる背景がある。

## 第3節 海外の研究について

海外では、イカナゴ類は主に魚類学的な面から注目されてきた。日本での研究と同様に脊椎骨数の変異を扱った研究が多く、脊椎骨を含む体節的形質を中心とした形態観察を中心として、産卵時期や仔稚魚の出現時期、分布域をあわせ検討した分類学的な報告が多い(例えば, RAITT, 1934; CORBIN and VATI, 1949; CORBIN, 1950; FOREST, 1950; BACKUS, 1957; RICHARDS *et al.*, 1963, 1965; MACER, 1965; SCOTT, 1966, 1968, 1972a, b; WINTERS, 1970; RUSSELL, 1976; WESTIN *et al.*, 1979; DALLY and WINTERS, 1987; WINTERS and DALLY, 1988)。これらはすべて、北アメリカ大陸とヨーロッパ大陸の大西洋沿岸のイカナゴ類についての報告で、これらによって研究者による見解が若干異なるものもあるが、北大西洋域のイカナゴは北アメリカ大陸沿岸では *A. americanus* と *A. dubius* (ヨーロッパの北極海付近にも)、ヨーロッパ側では、*A. cicerelus* (地中海にも)、*A. immaculatus*, *A. lancea*, *A. lanceolatus*, *A. marinus* (グリーンランド西岸にも)、*A. tobianus*, *Gymnamodytes capensis*, *G. semisquamatus*, *Hyperoplus lanceolatus* そして *H. immaculatus* が存在するとされている。Fig. 1にはこれらを含めて井上他(1967)をも参考にして世界のイカナゴ類魚類の分布の概略を示した。興味あることに、*A. personatus* が太平洋をはさんで日本とアメリカの西海岸に分布しており、また *A. americanus* が *A. hexapterus* (キタイカナゴ) と同一種であるとされている(SCOTT, 1968; DALLY and WINTERS, 1987) 場合もあり、さらに WINTERS and DALLY (1988) は *A. americanus* は *A. marinus* と酷似していてこれらが単一の汎大西洋種(trans-Atlantic)であると考察している。他にも *A. tobianus* は異なる2種の混合群に与えられてきた名称であるとする見解があったり(MACER, 1966)して、種の分布範囲や分類学上で複雑な問題があることを思わせる。形態観察を主として、僅かな違いで種と判定するために、混乱をきたしている状況と思われる。ただ MACER (1966) が北海のイカナゴ類4種について生態学的研究を行い、多くの面で比較を行っていることは特筆される。

他に生態学的研究は、浮遊稚仔魚の季節的な(RUSSELL and DEMIR, 1971)、あるいは経年的な(HART, 1974)量的変化を調べたもの、年齢と成長(WINTERS, 1981)、資源生態全般にわたるもの(REAY, 1973)等があるが、少数の種についての断片的な状況である。

さらに資源変動に着目した研究はほとんどなく、わずかにマダラ的一种 Atlantic cod (*Gadus morhua*) と *A. dubius* の量的な相関を調べた WINTERS (1983) を見るのみである。

以上みたように海外における研究は分類学的な研究が多く、資源構造を解明するという視点からの研究は発達していないと言える。

北大西洋域のイカナゴ類についても日本でも見られたように分類学的な混乱があることを指摘したが、こ

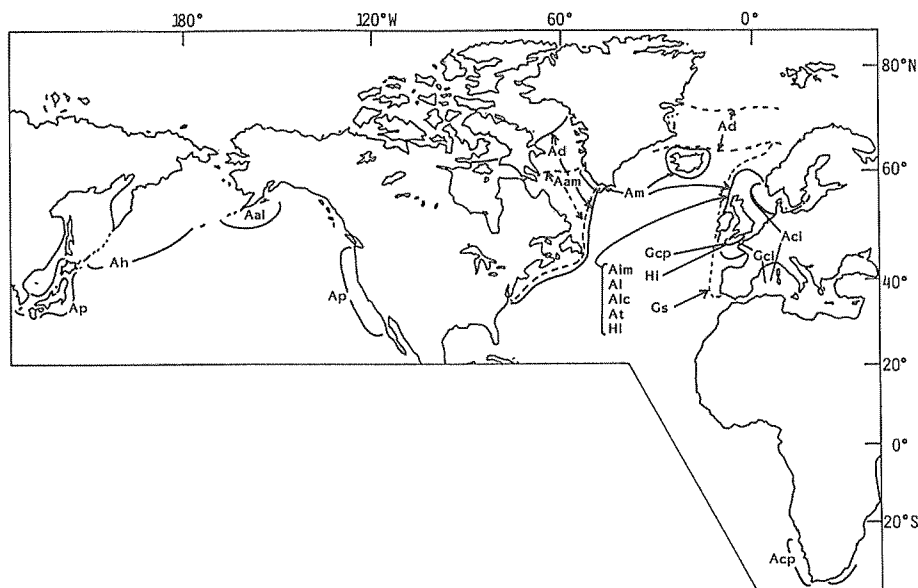


Fig. 1. Diagrammatic representation of the habitat of the sandeel (Family Ammodytidae) in the world.

Aal: <i>Ammodytes alascanicus</i> ,	Aam: <i>A. americanus</i> (= <i>A. hexapterus</i> )	
Aci: <i>A. cicerellus</i> ,	Acp: <i>A. capensis</i> ,	Ad: <i>A. dubius</i> ,
Ah: <i>A. hexapterus</i> ,	Aim: <i>A. immaculatus</i> ,	Al: <i>A. lancea</i> ,
Alc: <i>A. lanceolatus</i> ,	Am: <i>A. marinus</i> ,	Ap: <i>A. personatus</i> ,
At: <i>A. tobianus</i> ,	Gci: <i>Gymnammodytes cicerellus</i> ,	
Gcp: <i>G. capensis</i> ,	Gs: <i>G. semisquamatus</i> ,	
Hi: <i>Hyperoplus immaculatus</i> ,	Hi: <i>H. lanceolatus</i>	

のことは逆にイカナゴ類魚類は体制的に非常に変異に富んだ内容を持った魚類であるということができる。

ところで特筆すべきことは、文献に見る限り日本における研究にこうした海外の研究はほとんど取り入れられていないことである。最近になって OKAMOTO (1989) がわずかに WINTERS and DALLY (1988) に注目しているばかりで、これまで LINDBERG (1937) 等の分類に関する文献が数編取り上げられているにすぎない (川村, 1940; HATANAKA and OKAMOTO, 1950; 北口, 1979)。イカナゴ類の特性から共通的なことも多いと考えられ、今後海外の研究との比較検討を積極的に進めていく必要がある。

### 第3章 漁業の推移

漁獲量の経年変動からイカナゴ漁業がどのように発展してきたかを明らかにする。特に、最近急速に漁獲量が増大し、全国のそれを左右するようになった仙台湾での漁業の変遷について明らかにしておく。

#### 第1節 資料と方法

イカナゴの漁獲量の動向を明らかにするために、1953~'88年のイカナゴ漁獲量が掲載された農林水産省 (旧農林省) 発行の“漁業養殖業生産統計年報” (旧“海面漁業浅海養殖漁獲統計表”または“漁業養殖業漁獲統計表” (以下“統計年報”と記す)) を用いた。1953~'59年の“統計年報”では、重量の単位として貫が用いられているが、これをトンに換算して用いた。北海道の北部海域はキタイカナゴが混在するとされており (LINDBERG, 1937; 松原, 1979; 小林, 1961; 北口, 1979)、“統計年報”の北海道の北部地方に属する支庁の数値にはそれが含まれていると考えられるが、区別することは困難でこみにして扱われているので、ここでもそのまま取り扱った。なお“統計年報”は1963年 (昭和38年) 以前は属統統計であり、それ以降は

風人統計となっているが、イカナゴ漁業の場合各地沿岸で漁業が営まれており、この変化は統計値の扱いに大きく影響しないと判断した。

漁獲量の動向は、全国計と主漁獲域の漁獲量の経年変動として表した。主漁獲域は“統計年報”の県（都府県支庁）で漁獲量が多く、地理的に連続した海域となっている箇所の県の漁獲量を合計して、北海道北部（宗谷・網走）、仙台湾（宮城・福島・茨城）、伊勢湾（愛知・三重）及び瀬戸内海（“統計年報”の瀬戸内海区に同）の4海域とした。仙台湾の漁獲量として周辺3県の漁獲量を合計したが、仙台湾は地理的には第1章（第2節）で引用した（川崎，1980）とおりで、宮城県の大鹿半島以北、福島県南部から茨城県の沿岸は含まれない。しかしこれらの海域は仙台湾を中心とするイカナゴ資源を対象に漁業が行われており、仙台湾のイカナゴ漁業を把握する上では、むしろ3県の漁獲量を合計して検討の方が適切であろう。

仙台湾のイカナゴ漁業に関連して宮城県漁連女川支所魚市場発行の“水揚統計”（1965～'89、但し1970年は資料なし）によって同魚市場における漁獲量と、餌料として取り扱われる冷凍されたイカナゴの価格（円/kg）の動向も調べた。

## 第2節 イカナゴ漁獲量の推移

全国と主漁獲域の漁獲量の経年変動を Fig. 2 に示した。この図から、全体的としてはI期（1953～'67年）、II期（1968～'76年）、III期（1977～'88年）の3つの時期に区分して考えることができる。そこでこれら3つの時期別の各海域の年平均漁獲量とそれが全国の年平均漁獲量にしめる割合を Table 1 に示した。これら3期の漁獲量の動向を Fig. 2 と Table 1 から概括する。

I期：全国の合計漁獲量は5～10万tの水準にあり、年平均漁獲量は78,716tであった。各海域の漁獲量の変動幅は小さく、安定的に推移している。この時期には、海面養殖の3大魚種であるハマチ（ブリ）（1958年～）、マダイ（1962年～）、ヒラメ（1965年～）の養殖が本格的に始まっている（境，1982）。イカナゴは今日では養殖や種苗放流等の飼育魚の餌料として多量に使用されているが、この時期の需要はまだ少なかつ

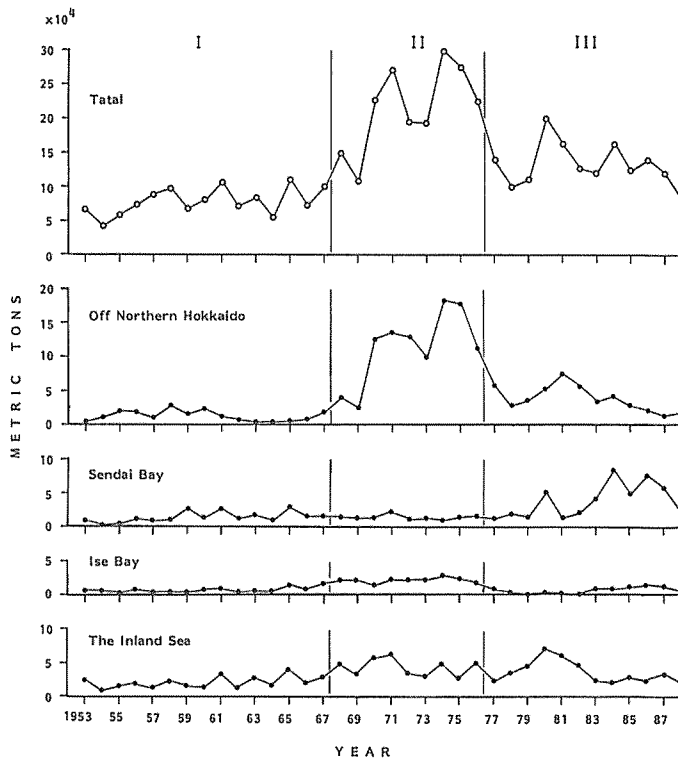


Fig. 2. Year-to-year change of sandeel catch in each fishing area in Japan.



Table 1. The catch per year of sandeel in each major fishing area and term in Japan. Percentage in the parenthesis denotes the proportion of catch of each fishing area to total catch.

unit: metric tons

Area	Term	I	II	III
		(1953~'67)	(1968~'76)	(1977~'88)
Total		78,716	216,005	132,569
Northern Hokkaido		14,878 (18.9%)	112,529 (52.1%)	38,363 (28.9%)
Sendai Bay		14,266 (18.1%)	14,401 (6.7%)	40,656 (30.7%)
Ise Bay		8,371 (10.6%)	23,123 (10.7%)	6,648 (5.0%)
The Inland Sea		22,145 (28.1%)	45,174 (20.9%)	38,011 (28.7%)

たと考えられ、後のⅡ期とⅢ期の漁獲量の推移からすると、Ⅰ期におけるイカナゴは資源的には未利用の部分が残存していたと考えられる。この時期の漁法は、北海道北部では小型定置網(石垣, 1956)、旋網、船曳網(石垣・加賀, 1957)、仙台湾(牡鹿半島周辺)は抄網とランプ網、伊勢湾ではバッチ網と船曳網(糸川, 1976 a, b)、そして瀬戸内海では小型底曳網、込瀬網そして船曳網\*1が、それぞれ主要な漁業種類であった。

Ⅱ期: 漁獲量の全国計は10~30万tの間を大きく変動しており、年平均漁獲量は216,005 tであった。この期に入って漁獲量変動の様相は一変し、多獲時代に入ったと言える。これはハマチをはじめとする養魚用餌料として(松尾他, 1965; 南沢・酒井, 1969)、また栽培漁業における種苗生産用親魚の餌料として、イカナゴに対する需要が急速に高まったことによる。北海道北側では、1976年から沖合底曳網によるイカナゴの漁獲が始まった(北口, 1977)ことにより、ここでの漁獲量が1980年代の初頭までは全国漁獲量の大半をしめるに至った。瀬戸内海における漁法はバッチ網や船曳網が主となり積極的効率的になっていった。その他の海域の漁法はⅠ期と比べて大きな変化はない。漁獲量は伊勢湾と瀬戸内海ではこの期の平均漁獲量はⅠ期の2~3倍(Table 1)となって北海道と同様な多獲傾向を示した。

Ⅲ期: 年間漁獲量の全国計は8~20万tでありⅡ期よりかなり落ち込んだ水準となった。北海道北部での漁獲量は1976年以降減少傾向をたどり\*2、これが全国計の動向にも影響し、この期の年平均漁獲量はⅡ期より約8万t減少して132,569 tとなった。このような減少傾向は伊勢湾、瀬戸内海でも同様であり、Ⅱ期の多獲が、その大きな要因と考えられる。資源的には系統群が当然違うと考えられるこれら3海域の漁獲動向が共通して多獲の後、漁獲量が減少していることは、乱獲の傾向があつて資源が減少したことを推察させる。このような中であつて、仙台湾のみは変動が大きいものの漁獲量を増大させ、北海道北部に代って、1984年以降全国の漁獲量の動向を支配する傾向すらある。このことは次に詳述するように、従来の漁具・漁法に比べてきわめて効率の良い、あるいは規模の大きい船曳網、底曳網を使ってイカナゴを漁獲するようになったからである。仙台湾は他の海域とは異なり、Ⅰ、Ⅱ期の漁獲量は安定的に推移したが、Ⅲ期になって漁獲圧力が増加し、多獲時代に入ったと言える。このことについては次節で検討する。なお仙台湾以外の漁業種類には大きな変化はないようである。

### 第3節 仙台湾のイカナゴ漁業

仙台湾周辺3県のイカナゴ漁獲量を Fig. 3 に示した。この図に第7章で資源解析を行う宮城県女川魚市場の漁獲量もあわせて示した。その資料が1965年以降のものであるので、ここでもそれに合わせた。第2節

\*1 以下瀬戸内海の漁業種類については中国四国農政局1961~86年発行の“瀬戸内海漁業灘別(月別漁獲)統計表”または“瀬戸内海地域の漁業”によつた。

\*2 海道北部のイカナゴ漁場は、ソ連との200海里線上にあり、日ソ漁業交渉によって漁獲割当がなされるが、割当量を下回る年もあるほど資源が減少していると考えられている(坂本, 1986)。

で示した漁獲時期のほぼⅡ期～Ⅲ期に当たる。Fig. 4には、宮城、福島、茨城の各県のイカナゴの漁業種類の変遷を示した。宮城県は古くからイカナゴ漁業が行われていたところで、Fig. 3によると、調査した1965年から一定の漁獲量がある。女川魚市場の水揚量は宮城県の過半を占めており、その動向も宮城県のそれと一致している。女川は古くからイカナゴの一大水揚港であることがわかる。福島県沖では'78年から漁業が行われ、'84年には急増して、以降多く漁獲されている。茨城県沖では'77年に漁獲量が増えはじめ、やはり'84年には急増した後、高い水準となっている。

Fig. 4に示した漁業種類の変遷を見ていくと、1976年以前のイカナゴ漁業は宮城県のみで、成魚を漁獲する抄網と、稚幼魚を漁獲するランプ網によって行われてきた。これらの漁業はイカナゴが濃密な魚群となったところを網で抄い揚げるといふ粗放的で消極的な漁法であるといえる。茨城県沖では'77年になって、それまではイワシシラスをとる船曳網がイカナゴ稚幼魚を少量混獲する程度であったのが、本格的にイカナゴを漁獲するようになり、'84年には成魚も漁獲するようになった(富永, 1987)。福島県沖でも'78年に船曳網による漁業が本格化した\*3。特に福島県では、“統計年報”によると船曳網の統数が前年、'77年には229であったのがこの年317に増加し、

今日では500近くに達するほど急激に増加した。さらに宮城・福島両県では'84年に、また茨城県では'85年に小型及び沖合底曳網を用いて主に成魚を漁獲するようになった。以上の結果、Fig. 2に見られるように仙台湾のイカナゴ漁獲量は'80年以降増加傾向を示して、Ⅲ期において多獲時代となった。これは全体として、粗放的、消極的漁法にくわえて、効率的、積極的漁法が参入した結果といえる。

しかし最近数年の仙台湾の漁獲量の減少傾向(Fig. 2)は、他の漁獲域で経験したと同様な、多獲の後の漁獲量の減少傾向が現われていると考えられる。

漁法(漁業種類)の変遷から、仙台湾のイカナゴ漁業を以下3つの時期に分け整理しておく。

S I 期	1976年以前	抄網、ランプ網のみの操業
S II 期	1977～'83年	船曳網が参入した後で、底曳網が入ってくるまで
S III 期	1984年以降	底曳網が参入した以降

\*3 このことについては、Ⅲ期(Fig. 2)に入って伊勢湾で、イカナゴが極端な不漁となったため、愛知県のイカナゴ加工業者が稚幼魚を入手するため、イワシシラス船曳網を操業していた福島、茨城両県の漁業者へイカナゴの漁獲を依頼したことからイカナゴ漁業が本格化したとこのことを、当時福島県相馬市原釜漁業協同組合関係者から聞いた。

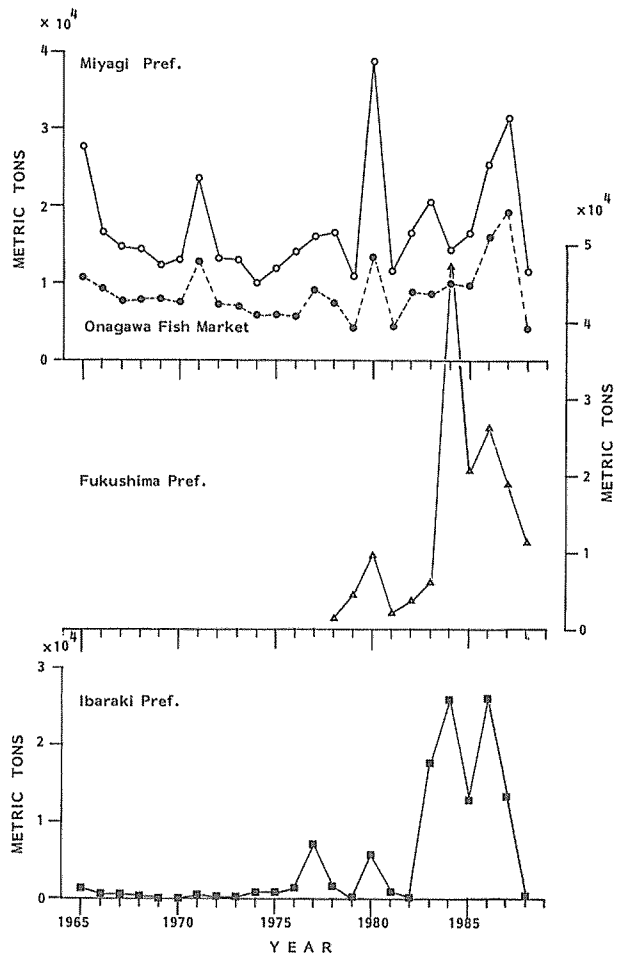


Fig. 3. Year-to-year change in the landing of the sandeel by prefectures around Sendai Bay and Onagawa Fish Market, Miyagi Pref.

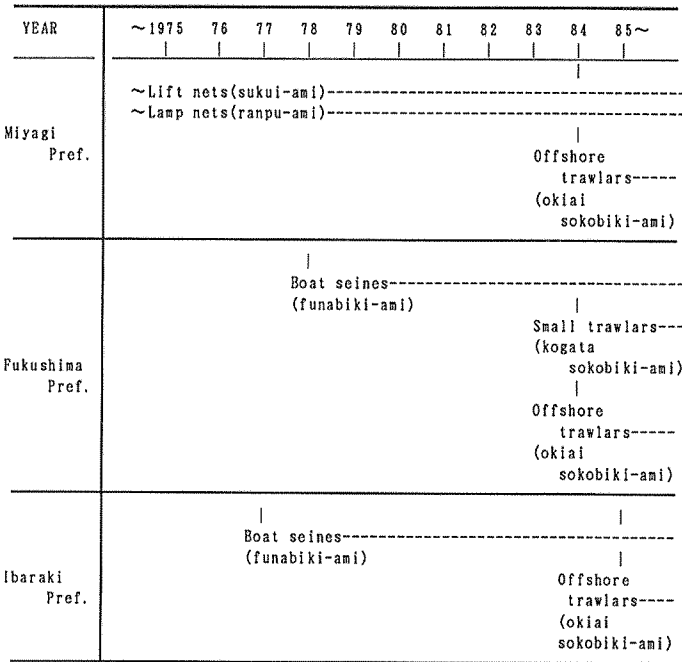


Fig. 4. The changing process of the sandeel fishing gear in each prefecture around Sendai Bay.

この間の魚価の動き (Fig. 5) を見てみると、1980年の豊漁による一時的低落下を除き、'83年まで上昇を続けて'65年の6倍以上となった。特に、Ⅲ期に入って、全国の漁獲量が減少したためことによって、価格が急騰したことは、餌料としての需要が好調であったことを裏付ける。しかし、'84年から'87年は、漁獲量の増加によると思われる低落下を示した。'80年の一時的低落下と合わせ考えると、多獲が魚価の低下を引き起こしていると考えられる。このように価格水準が低くなる場合は、漁獲量を増すことによって経営が維持されているとみることが出来る。その後'88、'89年には、漁獲量が減少したにもかかわらず、餌料としての供給不足によると思われる価格の急騰が見られた。

#### 第4節 ま と め

1953年以降のイカナゴ漁獲量の動向は、全国的にも主漁獲域でも不規則で小刻みな変動を呈したが、全体としてはおおむね、Ⅰ期 (1953-'67年)、Ⅱ期 ('68-'75年)、Ⅲ期 ('76-'88年) に分けられる。Ⅰ期は、全国的に資源に未利用な部分を残して漁業が営まれていた時代である。Ⅱ期になって、Ⅰ期の終り頃から本格化した養殖漁業等の餌料としてイカナゴに需要が高まったことから急速に漁獲量が増大、多獲時代を迎えた。この時期イカナゴの主漁場からは、仙台湾を除いて年平均で前期の2~3倍の漁獲量を揚げた。Ⅲ期には、Ⅱ期で仙台湾を除く多獲傾向のみられた漁獲域では軒並み漁獲量が低い水準になり、多獲による資源の減少が示唆される。仙台湾においてのみこの期に多獲傾向となり、全

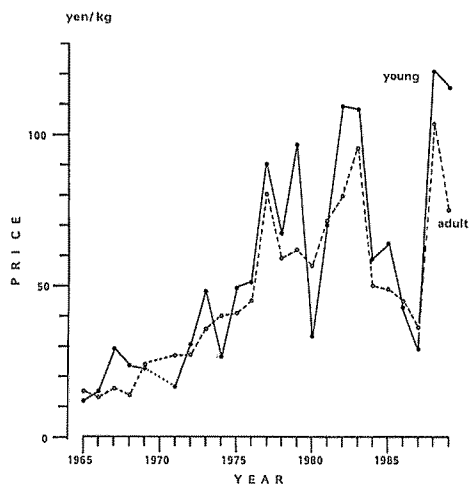


Fig. 5. Year-to-year change in price of frozen-stocked sandeel on the Onagawa Fish Market, Miyagi Pref.

国の漁獲量の動向を左右する状況となったが、これはⅡ期にはなかった同海域の漁業の発展があったからであるが、最近では他の海域と同様に、多獲の後の漁獲量の減少が現れている。

以上の漁業の今日的状況は、資源の有効利用や管理を基本としてイカナゴ漁業を発展させることを求めていると言える。資源研究としては、自然の生物資源としてイカナゴをとらえて、その資源状態の評価や有効利用のための基本的な問題点の解明が求められる。

宮城県ではイカナゴ資源の利用（＝漁業）をめぐる、抄網やランプ網で従来から操業を続けてきた漁業者と近年参入した沖合底曳網船漁業者との間に紛争がある<sup>\*4</sup>が、こういった社会問題の解決の一つの重要な方途としても、上記の資源管理の視点からの解明が必要といえよう。

## 第4章 日本沿岸における資源構造

資源構造の問題は、イカナゴの資源研究の上で2大問題の一つであることを指摘した。第3章で、漁獲量の変動は資源量の変動を反映しており、その解析が必要なことを述べたが、このためにも資源構造の把握が必須となっている。ここでは形態学的方法による判別に加えて、生活史の内容についても明らかにする。またアイソザイムによる集団遺伝学的検討も行った。

### 第1節 材料と方法

1977年から1983年にかけて日本各地沿岸で採集されたイカナゴを試料として用いた。試料は生鮮状態で研究室に持ち帰り、必要に応じて10%ホルマリン溶液に浸漬するか、冷凍して保存した。実験に際しては、ホルマリン溶液に浸漬した試料は水道水で水洗、冷凍試料は解凍してから用いた。

測定と計数を実施した項目は以下の通りであるが、これらすべてを供試個体について実施したのではなく、実験目的に応じて必要な項目について行った。

体 長……下顎の先端から尾鰭下方前端までの距離をmm単位で測定した。

体 重……0.1 g 単位で測定した。

卵 巢 重 量……卵巢を取り出し左右葉合わせた重量を精密天秤で測定した。

耳 石……兎玉（1980）は、仙台湾のイカナゴ2つのグループには耳石の形状にも違いのあることを報告した。これと体節的形質との関係を見るため、仙台湾からの一部個体について耳石の形状を観察した。また、年齢査定のために輪紋を計数した。

胸鰭軟条数……左の胸鰭軟条を計数した。

背鰭軟条数

臀鰭軟条数

脊 椎 骨 数……第一椎骨より尾部棒状骨までの脊椎骨数を計数した。

鰓 耙 数……左側第一鰓弓上の鰓耙数で、上下枝の合計。痕跡的なものも計数した。

後5者の体節的形質については、多変量解析法の一つである判別関数分析を行った。これは2つ以上の標本（母集団）が相互にどの程度重なり合っているか、または離れているかを調べるもの（SNEDECOR and COCHORAN, 1972; 小林竜一, 1983）で、これには東北大学大型計算機センターで同センターの TSS Library（東北大学大型計算機センター, 1981; 日本電気株式会社, 1976）を用いて分析を行い、各標本群間のマハラノビスの距離（D）（SNEDECOR and COCHORAN, 1972; 小林竜一, 1983）を求め、F検定を行った。この距離（D）を用いて MOUNTFORD 法（木元, 1976）によって枝別れ図を作成した。

成長を明らかにするために齢別体長をもとめ、常法にしたがって BERTALANFFY の成長式を求めた。イカナゴは夏期水温の上昇と共に夏眠に入り、秋から冬に夏眠より明けて産卵期に入る（詳しくは第6章で述べる）が、その間成長は休止状態となる（大島, 1950; 井上他, 1967; 浜田, 1985）。従って夏眠期に入る頃から産卵期にかけての標本は満年齢時の体長を示すものと考えて、その時期の試資料をもとに齢別体長を求めた。イカナゴの年齢査定は鱗（大島, 1950）や耳石（HATANAKA and OKAMOTO, 1950; 北方, 1955, 1957;

<sup>\*4</sup> たとえば、1989年6月30日付日本水産経済新聞記事「宮城県沖メロウド漁問題を考える」として双方の側の関係者の投稿を掲載している。メロウドとは、この地方のイカナゴ成魚の地方名。

橋高・外山, 1957; 児玉, 1980等)を用いて行われているが, 本研究では仙台湾の場合には耳石を用い, 他の場合にはホルマリン標本が多く耳石の輪紋が不鮮明になって読み取れないので, 体長組成を描いて, 赤嶺(1984)の方法によってモード分析を行い, 齢別体長を求めた。上記の時期に複数の標本(資料)の得られている場合は, 採集時期(採集年月日)を無視してすべての試資料をこみにして齢別体長を求めた。

次に, 成熟・産卵様式を明らかにし, 産卵数を求めた。そのために成熟度の発達に応じて卵巣の卵径組成を調べ, 重量法で抱卵数を推定した。抱卵数を推定できたのは稚内と仙台湾の試料についてのみで, 他の海域については既報の報文を引用するか, それに記載された資料を用いて計算した。

イカナゴの集団遺伝学的検討のためには, 藤尾(1984), 岡本ら(1988), 木島(1989)が述べているように体側筋の $\alpha$ -GPDHアイソザイムの分析が有効な指標の一つであると考えられるので, 仙台湾と佐渡の標本について電気泳動実験を行い, このアイソザイムを検出した。このためには冷凍保存した標本を解凍後, 各標本個体の体側筋約1gを切り出し等量の脱塩水を加えてホモジナイズした後, 3,000 rpmで10分間遠心分離した後, 得られた上清, あるいは魚体側部に切り傷をつけ, 浸出した体液を小ろ紙片にしみ込ませ, あらかじめ用意した11%デンブングルに挿入して, 水平式で, 10°C以下, 16 mA定電流で16時間泳動した。泳動条件及び泳動後の染色はSHAW and PRASAD(1970)に従った。

なお, イカナゴ2つのグループは脊椎骨数のモードによって2つのグループに区別されてきた(HATANAKA and OKAMOTO, 1950; 児玉, 1980)経緯から, 本論文でははじめこの2つを63-VC Group, 65-VC Groupとして示す。後述するように今回の調査の結果, 日本周辺のイカナゴは第I, 第II, 第IIIの3つのグループに大別され, 第Iグループはキタイカナゴに, 第II, 第IIIはイカナゴの種内グループであるが, 63-VC Group, 65-VC Groupはそれぞれ第III, 第IIグループに該当する。

## 第2節 形態的方法による系統群判別

### 第1項 仙台湾産イカナゴの解析

- (1) 脊椎骨数の組成 従来イカナゴの系統群の判別には, 圧倒的に脊椎骨数を用いる場合が多い(例えば石垣・加賀, 1957)ので, ここでは最初に仙台湾とその周辺で採集されたイカナゴの脊椎骨数を調べた結果を示した(Fig. 6)。この図に示した標本はそれぞれ数十尾程度であるが, 多くの標本で63ないし65にモードをもつ正規分布を示す結果となっている。一方2箇所モードが出現しているもの(標本A, J, O, Q)や, 正規分布から離れた変則的な分布を示しているP, Rのような標本があった。このような結果は異なる脊椎骨数のモードをもつイカナゴ2つのグループが混在している結果である。
- (2) 耳石の型による脊椎骨数と鰓耙数との対応 Fig. 6で変則的な分布を示した標本P(1979年3月9日仙台湾で漁獲)について, 耳石の型および脊椎骨数, 鰓耙数を調べ, 耳石の型とこれら2つの体節的形質との対応関係を検討した。Fig. 7に耳石の2つの型を, Fig. 8に対応関係をそれぞれ示した。耳石には児玉(1980)が明らかにしたように2の型が確認され, それぞれ切れ込み型, 矢尻型と呼称することにする。前者は脊椎骨数63のグループに, 後者は65のものに対応する(児玉, 1980)。Fig. 8に示したように標本Pの47個体は耳石の型によって明瞭に2つのグループに分けられ, 鰓耙数のモードでは脊椎骨数のモードの差よりも大きな差異のあることがわかる。

またこの結果から, イカナゴの体節的形質を用いた系統群判別において鰓耙数は有効な形質で, これと脊椎骨数との対応から個体識別も可能であるといえる。これに耳石もあわせると個体識別は完全に可能と考えられるが, ホルマリン標本の場合, 耳石が脱灰して観察できないこともある。

### 第2項 日本各地沿岸のイカナゴの体節的形質の計数結果

体節的形質を計数した標本の採集場所の地図を Fig. 9に, また採集場所, 採集年月日, 体長範囲と個体数を Table 2に示した。採集場所の地理的位置によって北から順にアルファベットのコードを与えた。なお, 秋田県男鹿沖の標本は1個体であるので区別してコードはakとした。鳥取県沖の幼魚の標本(1980年4月5日鳥取県中部の北条町沿岸で地曳網によって漁獲)には前項で解析した仙台湾と同様, 脊椎骨数と鰓耙数との対応(Fig. 10)から2つのグループに区別されたので, 標本としては分けて別々のコードを与えた。また調査した5つの体節的形質の計数結果を Table 3に示した。

Table 3を見ると各形質の計数結果の傾向は, 概して北の方ほど大きな値を示していることが判る。しか

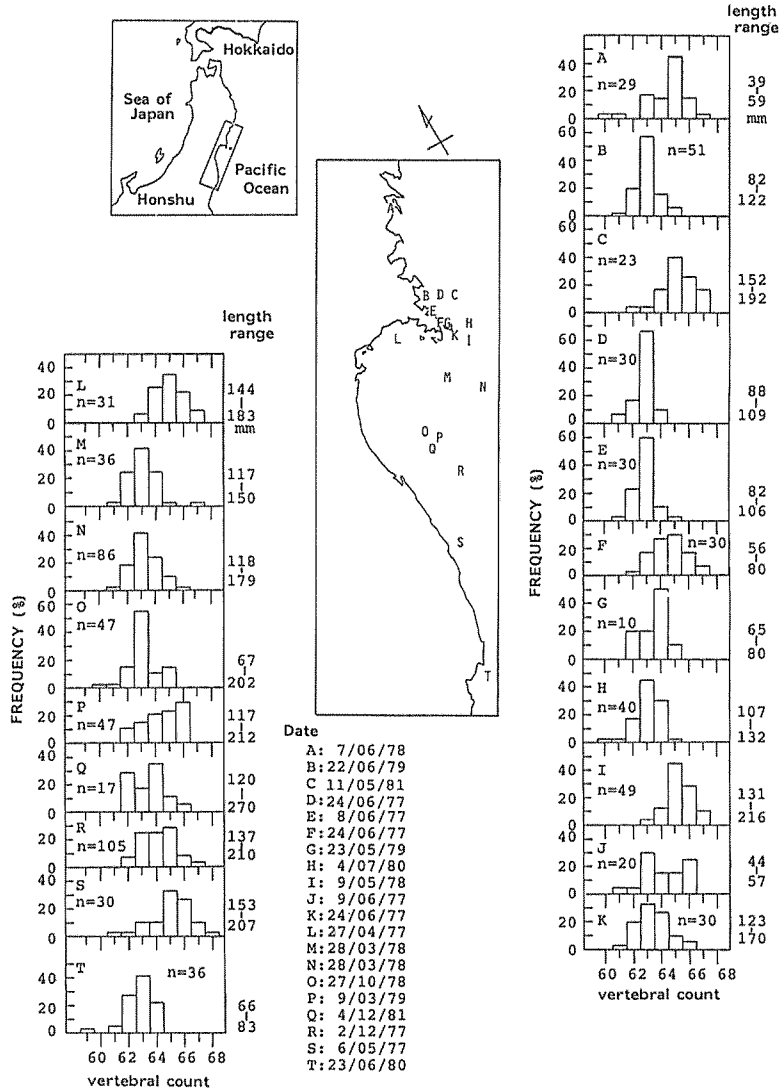


Fig. 6. Frequency distributions of vertebral count in sandeel caught in Sendai Bay and its neighborhood.

しそれらの傾向は全体として連続的であるものの、モードの出現位置からは不連続的な内容を持っていることがわかる。細かく見るために、差異の大きな臀鰭軟条数、脊椎骨数および鰓耙数の各平均値の関係を調べ Fig. 11 に示した。秋田男鹿の標本 (ak) は 1 個体なので、計数値をそのまま示した。この図は各標本の 3 次元の空間的な位置を示すが、図に示したように第 I, 第 II, 第 III の 3 つのまとまりに明瞭に分けられることが判る。第 II, 第 III はこれまで述べてきた 65-VC Group, 63-VC Group に当たる。秋田男鹿は第 II グループに入ると考えられる。この第 I, II, III の順序は標本の地理的な位置からも北から南となっている。第 I グループは、1 標本であるが他のグループとは区別され、北口 (1979) の報告からキタイカナゴと判断した。

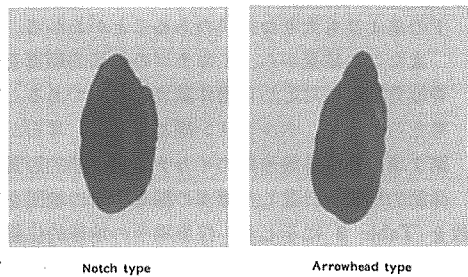


Fig. 7. Otolith types of sandeel.

VC GRN	23	24	25	26	27	28	29	30	31	Total
62	○	○ ○	○ ○							5
63	○ ○	○ ○	○							7
64	○	○	○ ○							10
65				●	● ●	● ● ●	● ● ● ●	● ● ● ●	●	11
66				●	● ●	● ● ● ●	● ● ● ● ●	● ● ● ● ●	● ●	14
Total	4	9	3	2	4	5	13	5	2	47

Fig. 8. Correlation between vertebral count (VC) and gill raker number (GRN) of sandeel caught in Sendai Bay on March 9th, 1979.

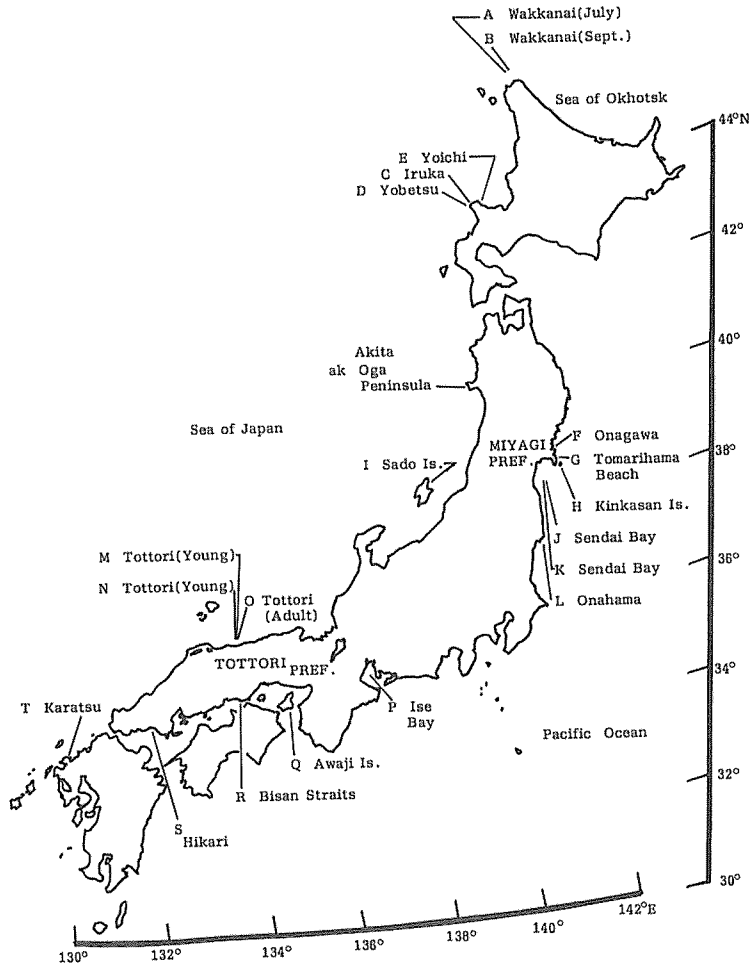


Fig. 9. Map of the sampling localities. Alphabet (A~T) and 'ak' show sample code (see Table 2).

Table 2. Locality, Date, length range and number of fish of each sample examined on meristic characters.

Sample code	Locality	Date	Length range in cm	number of fish
A	Wakkanai (July)	July 31, '79	16.2-23.8	33
B	Wakkanai (Sep.)	Sep. 19, '79	14.7-22.6	30
C	Iruka	Feb. 8, '80	12.2-19.8	23
D	Yobetsu	Feb. 8, '80	8.2-12.8	20
E	Yoichi	June 13, '79	10.3-12.7	33
F	Onagawa	June 22, '79	8.9-12.2	51
G	Tomarihama beach	June 24, '77	5.4- 7.2	30
H	Kinkasan Is.	July 4, '80	10.7-13.2	40
I	Sado Is.	Apr. ? '80	15.8-20.1	40
J*	Sendai Bay (63-VC Group)	Mar. 9, '79	11.7-15.8	16
K*	Sendai Bay (65-VC Group)	Mar. 9, '79	15.4-21.2	31
L	Onahama	June 23, '80	6.6- 8.3	36
M*	Tottori (Young, 63-VC Group)	Apr. 5, '80	3.5- 5.9	40
N*	Tottori (Young, 65-VC Group)	Apr. 5, '80	3.6- 5.5	23
O	Tottori (Adult)	Apr. 5, '80	8.4-12.3	31
P	Ise Bay	Mar. 19, '79	4.7- 6.2	34
Q	Awaji Is.	May 26, '80	11.5-12.9	30
R	Bisan Straits	June 16, '79	6.4- 7.8	30
S	Hikari	Apr. 10, '80	9.5-10.8	30
T	Karatsu	Apr. 3, '80	4.3- 8.6	27
ak	Akita Oga Peninsula	May 13, '83	15.6	1

\* Identified based on a combination of vertebral count and gill raker number shown in Figs. 8 or 10.

GRN \ VC	GRN									Total	
	21	22	23	24	25	26	27	28	29	M	N
61	1									1	
62	1	6			M					7	
63		2	3	1				N		6	
64		2	1	5	5	1		1		23	1
65		1	1	1			2	6	2		10
66						3	5				8
67					1				1		2
68						1					1
69						1					1
Total	M	2	11	19	7	1				40	
	N					1	7	12	2	1	23

Fig. 10. Correlation between vertebral count (VC) and gill raker number (GRN) of sandeel caught with a commercial beach seine on the coast of Tottori Pref. on April 5 th, 1980.

重要なことは、日本海側の標本は鳥取県沿岸を境として、入舸 (C)、余別 (D)、余市 (E)、秋田男鹿 (ak)、佐渡 (I) および鳥取 (N) は第IIグループに、鳥取 (M)、鳥取 (O; 成魚) および唐津 (T) は第IIIグループに入ることである。即ち、日本海側では、太平洋側での仙台湾と同様に、鳥取県沿岸を重複域として南に 63-VC Group, 北に 65-VC Group の2つに分布が分かれることである。

5つの体節的形質を用いて判別関数分析の結果から求められたマハラノビスの距離と標本間のF検定結果を Table 4 に示す。またマハラノビスの距離を用いて作成した枝別れ図を Fig. 12 に示した。この判別関



Table 3. Summary of meristic counts. Sample code is the same to Table 2. SD, standard deviation; R, range; M, mode

Sample code	Ray number of pectoral fin			Ray number of dorsal fin			Ray number of dorsal fin			Vertebral count			Gill raker number		
	Mean (SD)	R	(M)	Mean (SD)	R	(M)	Mean (SD)	R	(M)	Mean (SD)	R	(M)	Mean (SD)	R	(M)
A	14.48 (0.51)	14-15	(15)	57.12 (1.11)	55-59	( 57 )	29.82 (1.18)	28-32	( 30 )	67.33 (1.34)	65-70	( 67 )	28.18 (1.40)	24-31	( 28 )
B	14.80 (0.48)	14-16	(15)	57.23 (1.19)	54-59	( 57 )	31.23 (0.94)	29-33	( 32 )	65.53 (1.01)	64-18	( 65 )	28.30 (1.53)	25-31	( 28 )
C	15.00 (0.60)	14-16	(15)	57.35 (0.93)	55-59	( 57 )	31.17 (1.19)	28-33	(31, 32)	65.43 (0.84)	63-67	( 66 )	28.39 (1.31)	25-31	(28, 29)
D	14.70 (0.66)	14-16	(15)	57.15 (0.93)	56-59	( 58 )	31.10 (0.85)	30-33	( 31 )	65.35 (0.88)	64-67	( 65 )	27.90 (1.02)	26-30	( 27 )
E	14.76 (0.50)	14-16	(15)	57.45 (1.02)	55-59	( 58 )	31.45 (0.97)	29-33	( 32 )	65.27 (1.40)	62-68	( 65 )	28.33 (1.16)	26-31	( 29 )
F	14.12 (0.48)	13-15	(14)	55.78 (0.83)	54-58	(55, 56)	29.59 (0.94)	27-32	( 30 )	63.04 (0.82)	61-65	( 63 )	23.29 (1.01)	21-26	( 24 )
G	14.47 (0.63)	14-16	(14)	57.03 (1.10)	55-59	( 57 )	31.47 (0.90)	29-33	(31, 32)	65.00 (1.02)	63-67	( 65 )	26.87 (1.25)	24-19	( 28 )
H	14.30 (0.61)	13-16	(14)	55.93 (0.89)	54-58	( 56 )	29.93 (0.73)	29-31	( 30 )	63.05 (0.96)	60-65	( 63 )	24.20 (0.91)	22-26	( 24 )
I	14.39 (0.58)	13-16	(14)	57.14 (1.09)	55-59	( 57 )	30.84 (0.83)	29-32	( 31 )	65.18 (0.95)	63-67	( 65 )	28.07 (1.47)	25-31	(27, 29)
J	14.31 (0.48)	14-15	(14)	55.81 (1.28)	54-59	( 55 )	29.69 (0.79)	28-31	( 30 )	62.94 (0.77)	62-64	( 63 )	23.94 (0.68)	23-25	( 24 )
K	14.90 (0.75)	13-16	(15)	57.32 (1.11)	55-59	( 57 )	31.58 (0.92)	30-33	( 32 )	65.26 (0.77)	64-66	( 66 )	28.68 (1.28)	26-31	( 29 )
L	14.06 (0.33)	13-15	(14)	55.81 (0.95)	53-58	( 56 )	29.78 (0.59)	29-31	( 30 )	62.72 (1.06)	59-64	( 63 )	23.47 (1.08)	20-26	( 23 )
M	13.58 (0.63)	12-15	(14)	55.36 (1.22)	53-58	( 55 )	29.49 (0.72)	28-31	( 30 )	62.82 (0.76)	61-65	( 63 )	22.79 (0.80)	21-24	( 23 )
N	14.54 (0.51)	14-15	(15)	57.04 (1.08)	55-59	( 57 )	31.00 (0.88)	29-32	( 31 )	65.71 (1.16)	64-69	( 65 )	26.71 (0.91)	25-29	( 27 )
O	14.03 (0.61)	12-15	(14)	55.32 (1.08)	54-58	( 56 )	29.52 (0.96)	28-31	( 30 )	62.52 (0.81)	61-64	( 63 )	22.52 (1.03)	20-25	( 22 )
P	14.18 (0.72)	12-15	(14)	55.29 (0.94)	53-57	( 56 )	29.71 (0.58)	29-31	( 30 )	62.85 (0.89)	61-64	( 63 )	22.62 (0.99)	21-25	( 23 )
Q	14.17 (0.70)	12-15	(14)	55.60 (1.19)	53-57	( 56 )	29.93 (0.74)	28-31	( 30 )	63.20 (0.96)	61-65	( 63 )	23.33 (1.06)	21-25	( 24 )
R	14.13 (0.51)	13-15	(14)	55.13 (1.20)	53-57	( 55 )	29.30 (0.65)	28-30	( 29 )	62.50 (1.01)	61-64	( 63 )	23.20 (0.85)	21-25	( 23 )
S	14.23 (0.50)	13-15	(14)	55.47 (0.78)	55-57	( 56 )	29.77 (0.97)	27-32	( 30 )	62.60 (1.54)	60-65	( 63 )	23.50 (1.04)	21-25	( 24 )
T	13.96 (0.44)	13-15	(14)	55.48 (0.85)	54-58	( 55 )	29.63 (0.79)	28-31	( 30 )	62.89 (0.85)	61-65	( 63 )	22.85 (0.86)	21-24	( 23 )
ak	15			57			32			64			29		

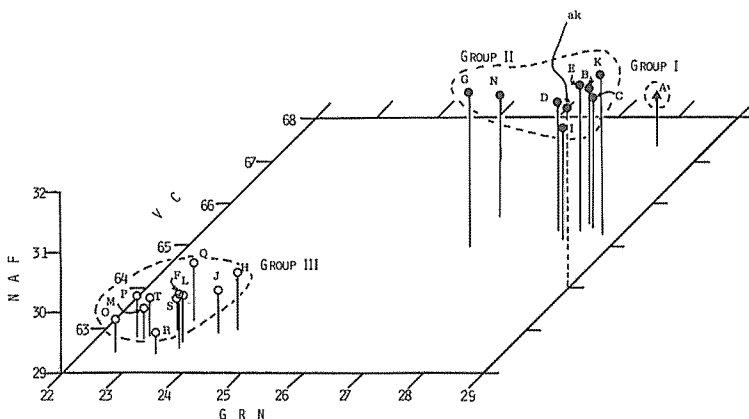


Fig. 11. Relationship among means of vertebral count (VC), gill raker number (GRN) and ray number of anal fin (NAF) for sandeel samples around Japan. 'ak' is shown with data from only one individual.

A, Wakkanai(July); B, Wakkanai (Sep.); C, Iruka; D, Yobetsu; E, Yoichi; F, Onagawa; G, Tomarihama beach; H, Kinkasan Is.; I, Sado Is.; J, Sendai Bay (63-VC Group); K, Sendai Bay (65-VC Group); L, Onahama; M, Tottori (Young, 63-VC Group); N, Tottori (Young, 65-VC Group); O, Tottori (Adult); P, Ise Bay; Q, Awaji Is.; R, Bisan Straits; S, Hikari; T, Karatsu; ak, Akita Oga Peninsula

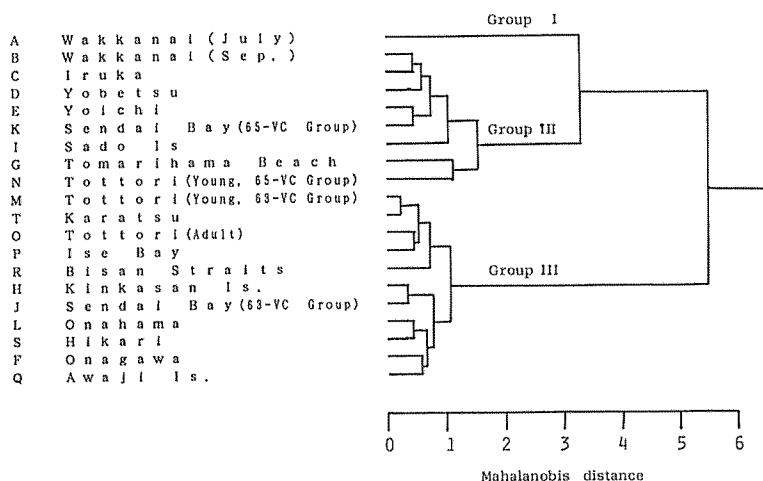


Fig. 12. Dendrogram drawn by Mountford method with Mahalanobis distances for the meristic counts of 20 sandeel samples.

数分析の結果からも各地の標本は、Fig. 11 で示した3つのグループに同様に3つに大別された。Table 4 から各グループに属する標本はどれもF検定で他のグループの標本と相互に有意な差異のある結果を示した。第Iグループはここでも他の標本とは極めて有意な差異のある結果となった。第IIグループ内でも他のすべての標本と有意な結果を示すものもあった(泊浜(G), 鳥取(N; 幼魚)。同一グループ内では地理的に近い距離にある標本相互間には概して有意な差はないが、距離が離れると有意な差が現れている。日本周辺のイカナゴ類はキタイカナゴとされているものも含めて大きく3つのグループに分けられるが、さらに各地に相対的に区別される系統群が存在していることを強く示唆する結果となった。

Table 4. Mahalanobis distances and results of F-test by the discriminant function analysis for each of 20 sandeel samples. \*, significant at 5% level; \*\*, significant at 10% level

Sample Code	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T
A																				
B	3.070																			
C	3.235	0.428																		
D	3.102	0.438	0.682																	
E	3.554	0.547	0.613	0.660																
F	6.278	5.283	5.351	4.855	5.263															
G	3.885	1.539	1.736	1.189	1.432	4.075														
H	5.840	4.500	4.548	4.078	4.441	0.939	3.299													
I	3.021	0.899	1.159	0.668	0.993	4.822	1.404	4.069												
J	6.005	4.791	4.832	4.370	4.751	0.676	3.628	0.363	4.356											
K	3.705	0.704	0.669	0.981	0.459	5.603	1.760	4.763	1.343	5.073										
L	6.482	5.270	5.334	4.842	5.201	0.515	4.014	0.821	4.796	0.656	5.535									
M	6.710	5.830	5.031	5.400	5.820	0.738	4.580	1.554	5.337	1.329	6.159	0.909								
N	2.937	1.525	1.750	1.191	1.760	4.149	1.106	3.508	1.420	3.777	2.092	4.222	4.654							
O	7.107	6.099	6.170	5.674	6.067	0.897	4.840	1.669	5.651	1.409	6.391	0.966	0.565	4.965						
P	6.820	5.820	5.895	5.400	5.811	0.829	4.560	1.522	5.421	1.294	6.125	1.015	0.680	4.649	0.505					
Q	6.181	5.094	5.180	4.671	5.081	0.572	3.826	0.912	4.682	0.804	5.403	0.735	0.895	3.931	1.057	0.748				
R	6.629	5.633	5.697	5.211	5.622	0.678	4.460	1.263	5.173	0.969	5.935	0.792	0.701	4.560	0.702	0.749	0.881			
S	6.510	5.250	5.304	4.831	5.196	0.663	4.016	0.797	4.826	0.610	5.503	0.463	1.021	4.227	0.966	0.887	0.658	0.646		
T	6.651	5.693	5.783	5.264	5.674	0.563	4.430	1.373	5.227	1.511	6.009	0.744	0.270	4.523	0.505	0.502	0.678	0.646	0.829	

Table 5. Sample for examination in growth of sandeel around Japan.

Group	Locality	No. of sample	Date	Length range	No. of fish	Source (*, present sample)
I	Wakkanai	1	July 31, '79	162-238 mm	50	*
II	Wakkanai	1	Sep. 19, '79	147-226	51	*
II	Shakotan	8	Nov. 21, '55	168-210	20	Hokkaido Ex. St.* <sup>1</sup>
			Dec. 10, '55	164-237	23	Hokkaido Ex. St.* <sup>1</sup>
			Jan. 9, '79	66-125	47	Hokkaido Ex. St.* <sup>1</sup>
			Jan. 10, '79	85-153	12	Hokkaido Ex. St.* <sup>1</sup>
			Jan. 23, '79	127-234	26	Hokkaido Ex. St.* <sup>1</sup>
			Feb. 5, '79	150-215	16	Hokkaido Ex. St.* <sup>1</sup>
			Feb. 8, '80	70-135	56	*
			Feb. 8, '80	122-263	30	*
					(total 230)	
II	Sado Is.	4	Apr. ? '80	158-201	44	*
			Apr. 15, '81	147-203	40	*
			Apr. 18, '81	145-200	51	*
			May 1, '81	150-194	51	*
			May 15, '81	153-212	87	*
					(total 273)	
II	Sendai Bay* <sup>2</sup>	4	Sep. 30, '77	136-189	5	*
			Dec. 2, '77	165-208	32	*
			Dec. 23, '77	158-183	7	*
			Jan. 13, '78	136-218	24	*
					(total 68)	
III	Sendai Bay* <sup>2</sup>	5	Sep. 6, '77	88-163	21	*
			Sep. 30, '77	107-152	11	*
			Dec. 2, '77	142-175	24	*
			Dec. 23, '77	118-164	29	*
			Jan. 13, '78	115	1	*
					(total 86)	
III	Ise Bay	7	Jan. 14, '79	75-124	51	*
			Jan. 15, '80	80-119	89	*
			Jan. 10, '81	80-129	51	*
			Jan. 15, '81	90-124	49	*
			Jan. 20, '81	80-124	50	*
			Jan. 15, '82	80-139	51	*
			Jan. 20, '82	80-134	49	*
					(total 390)	
III	The Inland Sea	6	Dec. 2, '82	69-159	68	*
			Dec. 7, '82	69-154	120	*
			Dec. 28, '82	71-159	50	*
			Jan. 16, '83	79-138	96	*
			Jan. 19, '83	84-143	100	*
			Jan. 27, '83	84-138	68	*
					(total 502)	
III	Off Northern Kyushu	3	June 26			
			~Nov21, '62	65-145	545	Miita (1967)
			May 22, '81	61- 98	120	*
			May 21, '82	70-117	131	*
					(total 796)	

\*<sup>1</sup> Hokkaido Prefectural Central Fisheries Experimental Station\*<sup>2</sup> Sandeel from Sendai Bay were identified to the subpopulation based on otolith type, vertebral count and gill raker number.

## 第3節 生活史の内容

生活史の内容はそれぞれの生物種（または系統群）が長い進化の過程で選択したもので、それに基づいてそれぞれの種や系統群は固有の個体数変動様式を示す（川崎，1982）。前節で明らかにしたイカナゴ（キタイカナゴと判断したものも含めて）の各グループにおいても、生活史の内容の点で差異があることが当然考えられる。この節では成長と再生産の2つの面から生活史の内容について明らかにする。成長と再生産（抱卵数）は、それぞれ生物の個体維持と種族維持に関わる生活史の基本的な内容で、この2つを明らかにする理由もそこにある。

## 第1項 成長

成長を明らかにすることのできたものは、第Iグループの稚内、第IIに属する稚内、積丹、佐渡、仙台湾そして第IIIの仙台湾、伊勢湾、瀬戸内海、北九州の海域のイカナゴである。用いた標本、資料を Table 5 に示す。第I、第IIグループの稚内の標本はそれぞれ Table 2 の“標本コード”AとBである。Table 5 の瀬戸内海の標本は播磨灘で採集されたものであり高森（1969）の備讃瀬戸系統群に当たる。体長組成から年齢別体長を求めたコンピューター処理の例を Fig. 13 に示した。

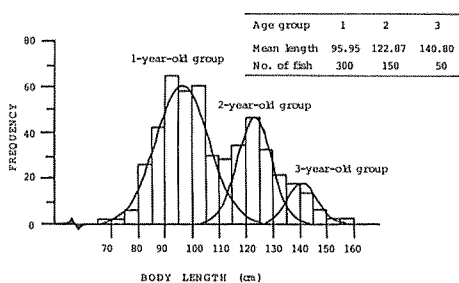


Fig. 13. Example of the best fitted normal distribution curves drawn on the body length histogram of 502 fish from the Inland Sea (see Table 5) by AKAMINE'S method (1984). Each normal distribution curve for age group is drawn as 300 fish for age group I, 150 for II and 50 for III, respectively.

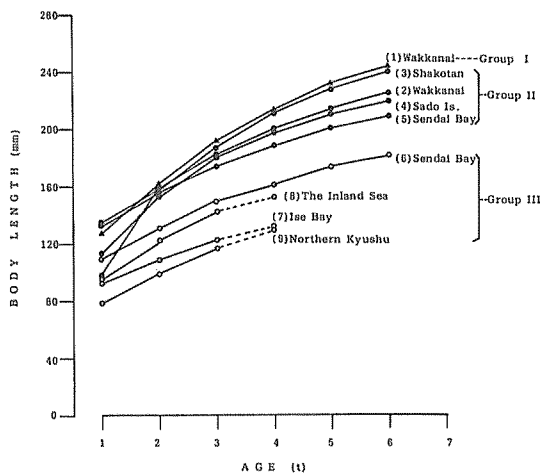


Fig. 14. BERTALANFFY'S growth curve by sandeel subpopulations from different localities around Japan. Broken line denotes that four-year-old fish appears very rarely.

Table 6. BERTALANFFY'S growth equations of sandeel subpopulations shown in Fig. 14.

Locality	Group	BERTALANFFY'S growth equation	$k \times L_{\infty}$
(1) Wakkanai	I	$L_t = 290.42 (1 - e^{-0.257(t+1.17)})$	74.6
(2) Wakkanai	II	$L_t = 278.06 (1 - e^{-0.199(t+2.30)})$	55.3
(3) Shakotan	II	$L_t = 266.20 (1 - e^{-0.377(t+0.21)})$	100.4
(4) Sado Is.	II	$L_t = 237.75 (1 - e^{-0.383(t+0.69)})$	91.1
(5) Sendai Bay	II	$L_t = 248.93 (1 - e^{-0.214(t+2.63)})$	53.3
(6) Sendai Bay	III	$L_t = 212.36 (1 - e^{-0.231(t+2.19)})$	49.1
(7) Ise Bay	III	$L_t = 161.44 (1 - e^{-0.286(t+2.01)})$	46.2
(8) The Inland Sea	III	$L_t = 176.62 (1 - e^{-0.406(t+0.93)})$	71.7
(9) Northern Kyushu	III	$L_t = 213.13 (1 - e^{-0.167(t+1.78)})$	35.6

以上のようにして求めた齢別体長から、BERTALANFFY の成長式を求め Table 6 に、成長曲線を Fig. 14 にそれぞれ示した。各海域とも実際に成長すると考えられる年齢まで示したが、瀬戸内海、伊勢湾及び北九州では4歳は考えにくいので、破線で示した。各地の成長曲線は重複する部分もあるが、北のグループの曲線ほど上方に位置し、漸近体長 ( $L_{\infty}$ ) も北のものほど大きい。相対成長速度を示す  $k$  (体長増加の減少率を支配するパラメタ) はばらつきが大きい概して北のものほど小さい傾向がある。ここで傾向的にも I, II, IIIの順になっていることが判る。

川崎 (1982) は成長について検討して、 $k \times T$  (最高年齢) は一定になることを述べ、このことから  $T$  と  $L_{\infty}$  との間には正の相関が存在するので  $k \times L_{\infty}$  も一定になることを示唆して、" $k$  と  $L_{\infty}$  との間の法則的な

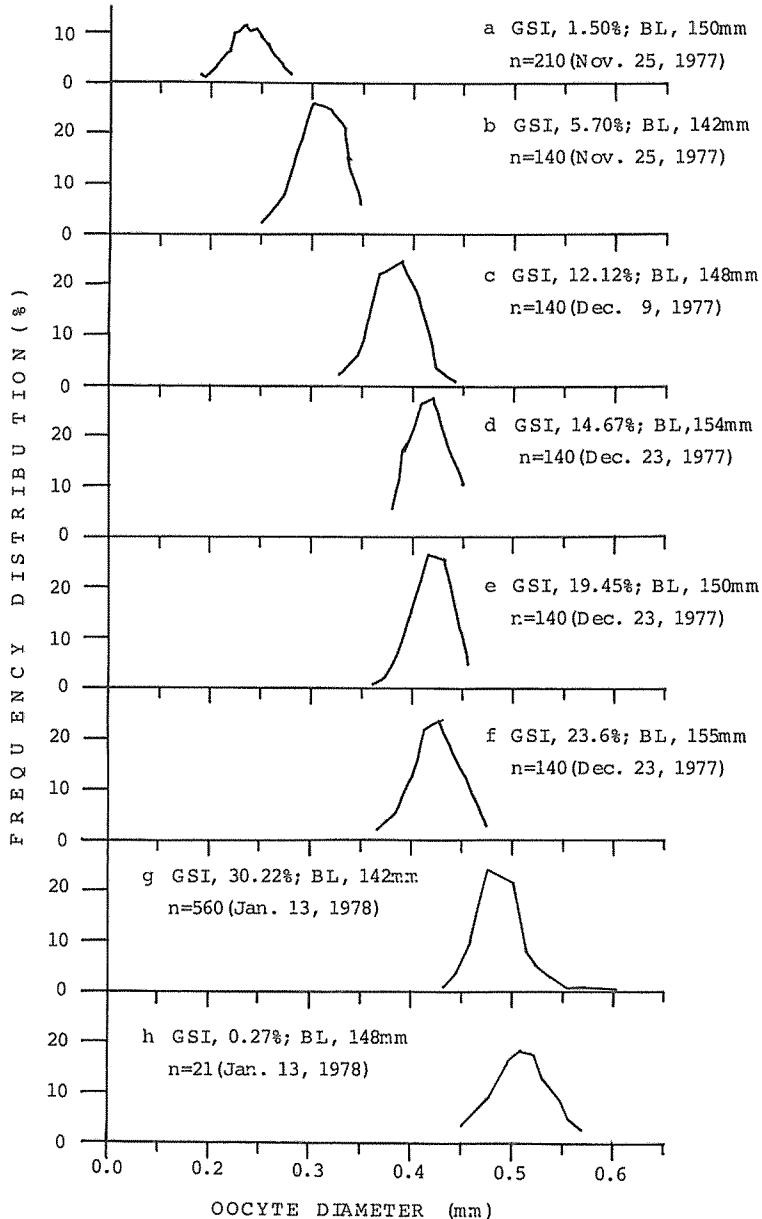


Fig. 15. Progressive development of oocyte diameter of two-year-old sandeel of Group III, 142-155 mm BL, from Sendai Bay.

関係が、同一種内でも（系統群内でも）、寿命の短い魚と長い魚との間に貫かれている”と述べた。このことは  $k$  の値の大きな魚ほど、すなわち早く成長する魚ほど早く死ぬ、つまり  $L_{\infty}$  は小さいことを表わしている。Table 6 に示した各地のイカナゴの成長式の  $k \times L_{\infty}$  の値にはばらつきはあるものの同様なことが指摘される。各地における成長の違いは、それぞれの状況（自然環境や漁業等の様々な影響が考えられる）に対する適応の違いによるものと考えられるが、イカナゴ全体としては上述したように成長の違いに地理的な傾向が存在することから成長には自然的な要因の影響が大きいと考えられる。

第2項 抱卵数

はじめに成熟・産卵様式を明らかにしておく。Fig. 15 は1977年11月から1978年の1月にかけて仙台湾で漁獲された第IIIグループのイカナゴ雌親魚（体長14.2~15.5cm）の成熟度=生殖腺指数（GSI: gonadosomatic index）の発達に伴う卵母細胞径の頻度分布を示している。卵母細胞径には卵巣の部位による違いはなかったため、卵巣の左右葉いずれかの中央部における卵母細胞の水平径を測定したものである。また Fig. 16 は、本章第2節第2項でキタイ

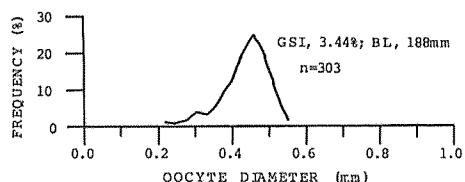


Fig. 16. Frequency distribution of oocyte diameter of sandeel from Sample code A shown in Table 2.

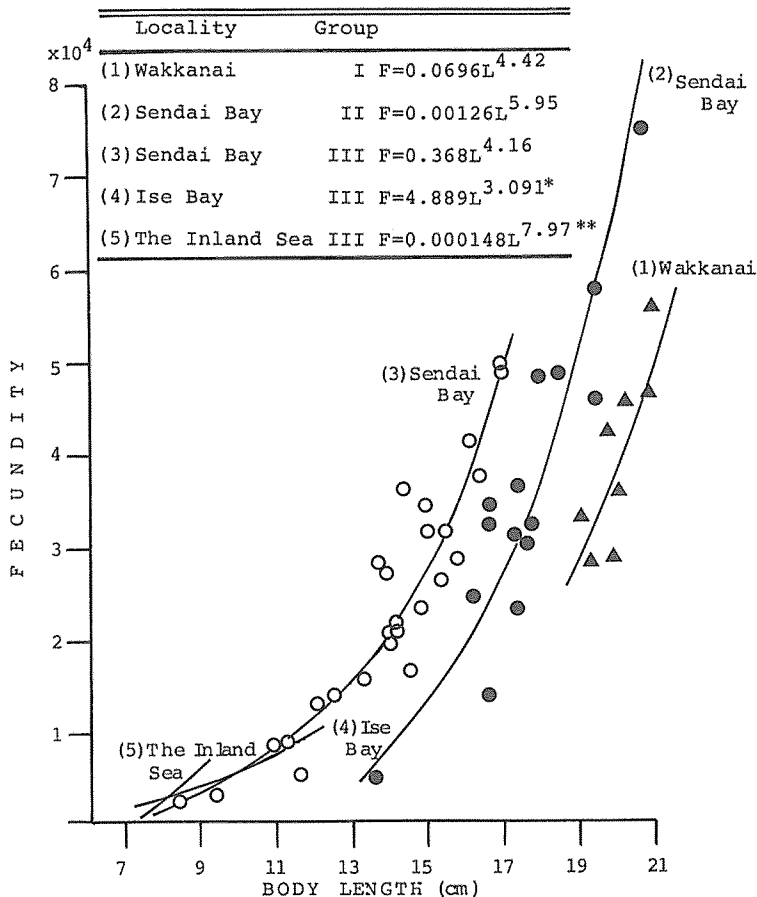


Fig. 17. Regressions of fecundity (F) on body length (L) for sandeel subpopulations from different areas, based on the present study and some other data available. Data source for Ise Bay (\*): ITOKAWA (1980); for the Inland Sea (\*\*): INOUE (1948).

カナゴと判断した標本 (Table 2 標本コードA) から得た個体の卵巣中央部の卵母細胞径の頻度分布である。今回の調査ではキタイカナゴの成熟個体は得られなかったが、キタイカナゴでは6月頃から成熟し、GSIが上昇しはじめる (OKAMOTO *et al.*, 1989)。Fig. 16 はキタイカナゴと考えられるものの卵母細胞径の頻度分布で、7月に採集されたもので成熟過程にあると思われる卵粒が確認され、成熟・産卵様式を知る上で参考になる。Fig. 15, 16 からイカナゴ、キタイカナゴは単峰型の頻度分布を示し、成熟するにしたがってすべての卵母細胞が成長すると推定される。そして Fig. 15-h は放卵後と考えられる個体であるが、残卵が極めて少なく、一度にすべての卵巣卵を産出するものと考えられる。

次に卵巣卵数を推定し、体長との関係を Fig. 17 に示した。上に述べたことから、卵巣卵数=産卵数と考えてさしつかえないので、産卵数として示した。産卵数を明らかにできたのは第Iグループは稚内 (Table 2 の標本コードA)、第IIと第IIIは仙台湾 (1977年12月~1978年1月に漁獲されたもの) の海域のもので、他に伊勢湾 (糸川, 1981) と瀬戸内海 (井上, 1949より計算した) のものも合わせて示した。Fig. 15 では体長と産卵数の回帰曲線は各グループの相互間で不連続であるがI, II, IIIの順に右方から位置し、計算上同一体長ではI, II, IIIの順に産卵数は多くなる傾向がある。第IIIグループの3海域のものは図中曲線が重複しており、その体長付近では類似した産卵数をもつことを示している。

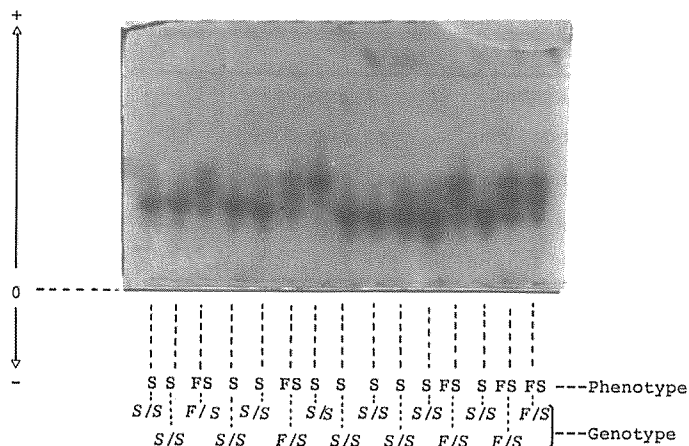


Fig. 18. Example of starch gel electrophoretic patterns of  $\alpha$ -GPDH in skeletal muscle extracts of sandeel. This figure denotes the result of sandeel from Sendai Bay on May 6, 1977 (personal observation).

Table 7. Sample of electrophoretic experiment for  $\alpha$ -GPDH isozymes of sandeel in the present study.

Locality	Date	No. of fish (length range in mm)	
		Group II	Group III
Sado Is.	May 15, '81	34 (157-227)	—
Sendai Bay	Dec. 2, '77	36 (165-208)	33 (142-175)
	Dec. 2, '80	—	13 (129-164)
	May 15, '81	17 (150-173)	2 (162-169)
	Dec. 12, '81	5 (179-211)	14 (120-175)
	Jan. 28, '83	—	8 (123-159)
	Sep. 30, '83	3 (179-240)	5 (139-158)
	(Total)	61	75



Table 8. Summary of electrophoretic experiment for  $\alpha$ -GPDH isozymes of sandeel subpopulations from different areas on the present study and some other data available.

Area	Group	Frequency of phenotype			Total	$\alpha$ -Gpdh <sup>s</sup> allele frequency (standard error)
		F	FS	S		
Wakkanai*	I	—	—	—	44	0.000 (0.000)
Sado Is.	II	5	15	14	34	0.632 (0.058)
Sedai Bay	II	12	17	32	61	0.664 (0.043)
Sendai Bay	III	0	9	66	75	0.940 (0.019)
Sendai Bay**	III	0	1	59	60	0.992 (0.008)
Ise Bay*	III	0	0	75	75	1.000 (0.000)
The Inland Sea***	III	0	0	50	50	1.000 (0.000)

Data source: \*, OKAMATO (1989); \*\*, OKAMATO *et al.* (1989); \*\*\*, KIJIMA (1989).

#### 第4節 体側筋の $\alpha$ -GPDH 電気泳動像

イカナゴの体側筋の  $\alpha$ -GPDH アイソザイムの電気泳動像の一例として1977年5月6日福島県請戸沖（仙台湾内の南部に当たる）で得られた標本の泳動像を Fig. 18 に示した。ここでバンドが一本で易動度の大きいものを表現型でF型、一本で易動度が小さい方を同じくS型、両方の影響を受け3本現れているものをFS型とする。 $\alpha$ -GPDH アイソザイムは単一遺伝子座の2つの対立遺伝子  $\alpha$ -GPDH<sup>F</sup> と  $\alpha$ -GPDH<sup>S</sup> によって支配されていることになり、F型の遺伝子型は F/F、S型は S/S、そしてFS型は F/S と表される。電気泳動実験を行った標本を Table 7 に示した。調査した仙台湾のすべての個体について、耳石の形状、脊椎骨数および鰓耙数を用いてグループの判別を行った。佐渡の標本については任意に8尾の鰓耙数を調べたが、27~30の範囲にあって第IIグループの特徴を示した。結果を Table 8 にとりまとめた。仙台湾の結果については標本ごとではなくグループごとに込みにした。Table 8 には既往の報文から今回の研究と関連する海域のデータも示した。この表の稚内の泳動像は他の海域の移動パターンとはことなっており該当する対立遺伝子の頻度は0.000とされている (OKAMOTO, 1989)。佐渡のデータは本州から北九州の日本海側からとしては今回初めて得られたものである。 $\alpha$ -GPDH<sup>S</sup> の頻度は、第Iグループは上の理由から除外するとして、北から南に、第IIグループから第IIIグループにかけて高くなっている。しかし同一グループ内では遠く離れた海域間でも極めて近いまたは等しい値となっている。このことはグループ内での遺伝的組成は、海域が異なっても均質なものであることを示唆している。

#### 第5節 考 察

本章で明らかとなった結果を Table 9 にまとめておく。このようにイカナゴ類3つのグループの差異は、全体として第I、第II、第IIIの順に段階的な傾向を示す。この表でまとめた“分布域”で2つのグループの重複域の海洋環境をみると、北海道北部沖では対馬暖流から分枝した宗谷暖流と東サハリン寒流の混合域であり、仙台湾は黒潮と親潮の接触域である。鳥取県沿岸は暖寒流の遭遇するところではないが、低温低塩な寒流の特性を持つ日本海中央水（沖山, 1974）が、東流する対馬暖流が弱勢となる2~4月に鳥取県沿岸の海谷沿いに南下上昇してくるといふ海洋特性があり、暖寒流の接触域と類似した状況となるといえる。こうした海洋条件がイカナゴのグループの境界域にみられる。

##### 第1項 資源構造と分類上の問題

日本産イカナゴの資源構造に関しては、第2章で述べたように体節的形質としては脊椎骨数を、またアイソザイムを指標として、本州日本海側を除く全国的な状態を把握できることを述べた。今回日本海側を含めて全国各地のイカナゴについて、体節的形質としては脊椎骨数の他に胸、背、臀の各鱗軟条数と鰓耙数の5形質についてその変異を調べ、さらに生活史の内容についても明らかにした。これらの結果、北海道北部にキタイカナゴとイカナゴ、仙台湾を重複域として南北2つ分かれるイカナゴ2つのグループの存在を再確認

Table 9. Summary of the population structure in Japanese sandeel.

	Group			
	I	II	III	
Morphology	Ray number of pectoral fin	14 or 15	14	
	Ray number of dorsal fin	57 or 58	55 or 56	
	Ray number of anal fin	30 or 32	30 or 31	
	Vertebral count	65 or 66	63	
	Gill raker number	27~29	22~24	
Growth	Relative growth rate ( $k$ ) in BERTALANFFY'S growth equation	0.199~0.383	0.167~0.406	
	Maximum body size	middle	small	
Feature of life history	Life span	6 years old	2, 3, 4, 5 or 6 years old	
	Fecundity on the same body length	small	large	
	Habitat	The northern seas including the Sea of Okhotsk (waters in cold current)	From the waters around Ho- kkaido to Sendai Bay or off Tottori Pref. (mixed waters with warm and cold currents, or cold water)	The southern seas including Sendai Bay and the western seas from the coast of To- tтори Pref. (waters in warm current)
	Selection in life history	more preservative of in- dividual	middle	more preservative of brood
Genetics	$\alpha$ - <i>GPDI</i> allele frequency	0	0.6 over 0.9	

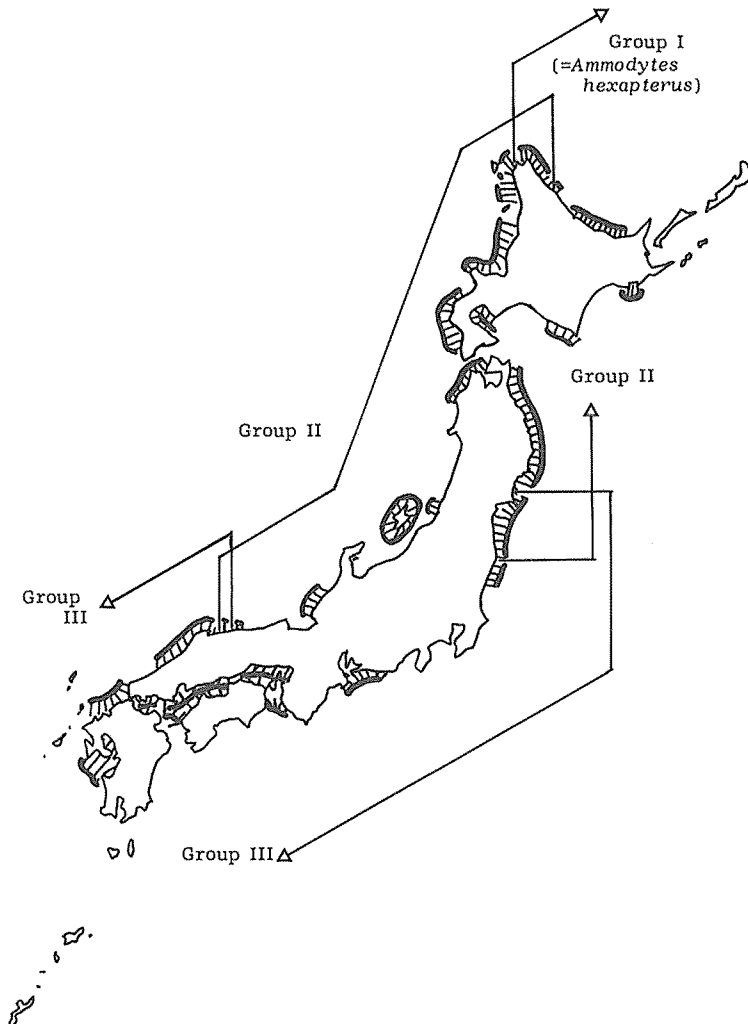


Fig. 19. Diagrammatic representation of the distribution and population structure of the sandeel around Japan. Group I is *A. hexapterus*, and both Groups II and III are *A. personatus*.

すると共に、新たに日本海側で鳥取県沿岸がイカナゴ2つの重複域であることを見出した。これによって Fig. 19 に示されるように日本周辺のイカナゴ類の生息分布の概要が明らかとなった。

さらに  $\alpha$ -Gpdh<sup>S</sup> の遺伝子頻度は、佐渡と仙台湾においては第IIグループは0.6程度、第IIIグループは変異性が極めて少ない0.9以上であった。この結果は、岡本 (1988) と類似している。集団遺伝学的検討を行った岡本 (1988) や木島 (1989) は、イカナゴの遺伝的変異性は小さく特に第IIIグループにあたるものは遺伝的にホモ化していることを指摘したが、 $\alpha$ -GPDH アイソザイムについてもそのことが現れている。

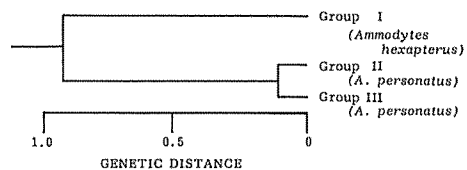


Fig. 20. Dendrogram of genetic relationship of Japanese sandeels arranged from some available data. Data source: OKAMOTO *et al.* (1988), OKAMOTO (1989) and KIJIMA (1989).

既往の集団遺伝学的な研究（岡本ら，1988；OKAMOTO，1989；木島，1989）の遺伝的距離の枝別れ図を総合して今回の各グループを当てはめて遺伝的關係を示すと、概略 Fig. 20 のようになる。遺伝的距離は Nei (1972) によって計算されたものである。この図でキタイカナゴは第 I グループに当たる。この図と Fig. 12 を比べると大きく 3 つに分かれる点は同じで相互に支持し合う結果となっている。ただ Fig. 12 では、第 I グループと第 II グループが近い関係にあって、それらより第 III グループは遠い関係であるのに、遺伝的には第 II グループと第 III グループは極めて近縁で、それらと第 I グループは非常に遠くなっている (Fig. 20)。これは、体節の形質の面からみると今回調査した 5 つの形質のうち第 I と第 II グループは背鰭軟条数と鰓耙数の 2 つの形質で近似した値を示すのに対し、第 I と第 III グループ間では背鰭軟条数の 1 形質のみが近い値を示したためである。

ところでキタイカナゴとイカナゴとの関係、イカナゴの 2 つグループ相互の関係において体節の形質の同じような差異が、LINDBERG (1937) や北口 (1979) では別種とする根拠となり、川村 (1940)、HATANAKA and OKAMOTO (1950) そして児玉 (1980) では同種内の変異として判断されたところに、分類上そして資源構造の解明において混乱をもたらすものとなっていた。その点で近年の集団遺伝学的研究（岡本ら，1988；OKAMOTO，1989；木島，1989）は混乱した状態を解消したと言える。ただキタイカナゴは遺伝的距離から種と判断されているのである (OKAMOTO，1989；木島，1989) が、遺伝的距離は“研究者、研究方法、生物群、対象遺伝子座、集団数などが違うためもある、……かなりのばらつきがある” (大羽，1977) と指摘されており、種と判定し得る遺伝的距離に幅があると考えられる。なおキタイカナゴとイカナゴは外観での区別が困難であるが、体節の形質の計数値や生活史の内容は、相対的に独立性がありながら重複する内容が明らかであること、集団遺伝学的には別種と見なされること等、差異の内容には様々な状況がある。今日“分子レベルの進化と表現形レベルの進化には際だった違いが存在する” (木村，1988) といわれている。生化学遺伝物質 (分子) であるアイソザイムの分析は表現形レベルでは捉えられなかったイカナゴの系統群の類縁関係を明らかにし、進化の過程を推察する上でも有効性があるといえる。上で述べた遺伝的距離のことを勘案すると、イカナゴ類はなお種分化の過程にあって現段階はキタイカナゴとイカナゴとは亜種としては完成されていて種に分化したばかりの段階と考えることが妥当であろう。

なおイカナゴは各地に分かれて生息しており、3 つのグループに区分されているものの、そのグループ内でも体節の形質の判別関数分析の F 検定の結果 (Table 4) でも有意な差があったし、成長や寿命 (Fig. 14) でも違いがあった。従って、一定のまとまった漁獲がある海域には、固有の系統群が存在していると考えられる。この点は集団遺伝学の面から検討した木島 (1989) が、イカナゴのホモ接合体過剰の原因として考察した“少ない数の親で構成される繁殖単位がいろいろな地点で形成され”る集団構造をイカナゴ類がとっているという指摘からも妥当であろう。

## 第 2 項 生活史の選択からみたイカナゴ類 3 つのグループ

明らかになったイカナゴの 3 つのグループは、生活史の上では第 I グループは相対的にゆっくりと大きく成長し、産卵数は少なくして個体維持的な生活史を選択している。一方、第 III グループは速く成長し小型で、産卵数は多い。種族維持的な生活史を選択してきたと言える。第 II グループは両者の中間的な生活史の内容となっている。川崎 (1982) は個体数変動様式との関連で海産硬骨魚類の生活史の選択について 3 つの基本型 (タイプ) (「I A, I B (サブタイプ) および II」) にまとめた。その内容について今回調査したものと関連する内容について以下に引用、略記すると、

I A……からだ小さく、寿命が短く早く成長して早く成熟する。環境の急激な変化に伴うニッチのサイズのめまぐるしい拡大・縮小に細かく対応できるように、世代の交代を早くして、物質をより多く再生産の方に注ぎこむ。産卵数は少ない。 $r_{max}^{*5}$  は高い。

\*5  $r_{max} = \ln(\sum l_x m_x) / T$

$r_{max}$  : 指数的個体群成長における“十分な空間と食物があり、捕食種や競争種が存在せず、雌雄各 1 尾で密度依存作用がない状態での最大の”内的自然増加率 (川崎, 1982)

$x$  : 齢

$l_x$  : 齢 0 の雌個体が齢  $x$  まで生残る確率

$m_x$  : 齢区間 ( $x-0.5$ ) と ( $x+0.5$ ) の間に 1 個体の雌が産む雌の卵の平均数

$T$  : 世代時間

I B……方向性のある継続的な環境変化に伴うニッチのサイズの拡大に対応するためには継続的な大きな資源の蓄積とそれがさらに大きな資源を産み出す必要がある。長く生き、再生産にもエネルギーが必要。そのために生涯の早い時期に大部分の成長を終了し、早い時期に再生産を開始して、できるだけ再生産の方にエネルギーをでき過ぎこむ。産卵数は少ない。 $r_{max}$ は低い。

II……からだが大きく、寿命が長く、ゆっくり成熟し、より多くの物質を体組織の維持と成長にそそぎこむ。産卵数は多い。 $r_{max}$ は低い。

となる。このなかでイカナゴはI Aに近い魚種として紹介されているが、3つのタイプに関する検討は系統群レベルでも適用できるとされている。イカナゴ類の3つのグループは上のサブタイプI AからI Bに向かう系列で考えることができる。第IIIグループはサブタイプI Aにちかく次にI Bに向かって第II、第Iとなる。体の大きさ、寿命については、今回の結果と上の定式が合致するといえる。また成熟の年齢は第IIIグループに当たる瀬戸内海(浜田, 1966)と伊勢湾(糸川, 1976b)では1歳(満1年)で、仙台湾周辺では第II、第IIIとも1歳で産卵に参加するものがあるが、第IIグループでは大部分が2歳以上である(児玉, 1980)。積丹水域(第IIグループ)では2歳以上(宮口, 1977)である。稚内水域では第Iか、第IIのグループかは不明だが両方を含んでいると考えられて“一部が1歳魚で、大部分が2歳魚”(北口, 1977)と報告されている。こうして成熟の年齢は第I > 第II > 第IIIとなり上の内容と合っている。

$r_{max}$ は、 $l_x$ が未知としても $m_x$ はFig. 17から同一体換算で第I < 第II < 第III、Tは第I > 第II > 第IIIとなる。 $'l_x m_x'$ は自然対数をとるので実際的には大きな差はないと考えられるので分母Tが決定要因となり、その結果 $r_{max}$ は第I < 第II < 第IIIとなる。

イカナゴの3つのグループが分化しそれぞれの生活史を選択するようになったいきさつは生息環境(Table 9)から説明される。イカナゴ類は冷水起源(次章第5章で説明する)で夏期水温の上昇で夏眠し、その夏眠の後に産卵期(第6章参照)を迎える。生態的地位からいって生残り環境は厳しいこと等から、種(グループや系統群)の存続のためには夏眠の前に早く成長して成熟サイズになっておく必要があるといえる。この事情はイカナゴ類全体に言えることだが、南の方に分布する第IIIグループほど環境的には厳しいところに分布していったことになり、第III、第II、第Iグループの順にサブタイプI Aに近い生活史を選択するようになったと考えられる。

### 第3項 ‘系統群’ という術語とイカナゴの系統群

イカナゴの系統群については、見てきたように分類学的な問題も含めて混乱があって、確定されていなかった。これは系統群という術語の規定が分類学的、生態学的な問題との関連では曖昧さを持っているため(管野, 1989)と考えられる。‘系統群’に関して川崎(1982)が的確な説明を与えているが、分類学的、生態学的な問題との関連で補足するならばこの術語はすぐれて水産と水産学の上での言葉で、漁獲対象となる生物資源の生態的に他と区別される同一種の集まりで、分類学的な階位ではなく、したがって分類学的な階位とは対応しないし、させるべきではない。また、生態学的には個体群と同義とされることが多いが、生態学の場合のそれは生物学的に分布している場合をいう。ここには漁獲対象となる生物資源という規定は入っていない。以下にイカナゴの系統群を提唱するが、それは漁業資源として利用されていることが要件である。例えば、北海道の周辺のいたる所にイカナゴが分布しているが、襟裳岬以東の太平洋岸においては生物学的に分布しているにすぎず(石垣, 1956)、系統群としては現在のところ成立しない。

さて浜田(1985)は、脊椎骨数の変異からみたとして、北海道、三陸、伊勢湾、瀬戸内海および九州北部の5系統群説を提唱したが、これは考察してきたように、キタイカナゴとイカナゴの問題や、生活史の内容等についての知見が集積されてない状態で、単に主たるイカナゴ漁獲域を中心に考え出されたもので限界性を持っている。ここで、イカナゴの系統群について、今回の結果と“統計年報”の海区・都府県支庁でイカナゴ漁獲量が掲載されていて、イカナゴを漁獲するための漁業が存在していると考えられる海域を判断して新たに以下のように提唱する。

#### 第Iグループ=キタイカナゴ

北海道北部沖以北、オホーツク海等に生息するとされており、宗谷海域でイカナゴと混在していることを記載すると定める

#### 第IIグループ

北海道北部	系統群	留萌・宗谷・網走
積丹	系統群	積丹半島周辺
北海道南部	系統群	桧山・渡島支庁周辺
青森津軽	系統群	津軽半島北部・陸奥湾・下北半島西部
三陸	系統群	青森県太平洋側から宮城県牡鹿半島周辺
佐渡	系統群	佐渡島周辺。餌料として自家的に漁獲されていて、漁獲統計には殆ど現れない
福井	系統群	福井県沿岸
鳥取	系統群	鳥取県沿岸

### 第Ⅲグループ

仙台湾	系統群*6	宮城県牡鹿半島 周辺, 仙台湾から茨城県北部
伊勢湾	系統群	伊勢湾一帯
山陰西部	系統群	鳥取県以西, 島根県沿岸
九州北部	系統群	山口県西部から佐賀県北部にかけて
九州西部	系統群	長崎・熊本県沿岸
瀬戸内海備後灘西部	系統群*7	広島県沿岸を主たる生息域とする
瀬戸内海備讃瀬戸	系統群*7	播磨灘を主たる生息域とする

鳥取系統群と山陰西部系統群については今回鳥取県沿岸での1回の採集標本をもとに、関連する県海域の漁獲量とあわせて判断したが、それらの漁獲量が極めて少なく、主たる生息域や、鳥取県沿岸と隣接する周辺の標本を多く調査することによって、将来名称を変える必要があるかもしれない。

## 第5章 分化と現在の分布の成り立ち

第4章で日本周辺のイカナゴの資源構造を明らかにした。日本の各地沿岸に生息分布するイカナゴはそこに固有の系統群として存在しているが、大きくまとめると日本列島を北から南へかけて形態、生活史の内容、遺伝の各面で不連続ながら段階的傾向の変異を示す3つのグループ(最北の第Ⅰグループはキタイカナゴと判断された)が存在するというものであった。本章ではこうした変異の分化がどのような要因で生じたのか、分布はどのようにして成立したかについて推論する。

### 第1節 推論のための要件

- (1) 現在の3つのグループの分布状況 (Fig. 19)
- (2) 現在の3つのグループが生息している海洋環境 (Table 9)
- (3) 遺伝的分化のようす (Fig. 20)……遺伝的変異性は第Ⅰ～第Ⅲグループへ順に小さく、イカナゴ(第Ⅱ, Ⅲ)はホモ化しており、とくに第Ⅲグループはそれが著しい(木島, 1989; 岡本他, 1988)
- (4) 世界のイカナゴ類の分布状況 (Fig. 1)
- (5) イカナゴ類は冷水起源である……Fig. 1 からイカナゴ類は1種を除いて北半球の温帯から寒帯にかけて分布し、北極海付近までみられること、また夏眠することから冷水性と考えられる
- (6) イカナゴには夏眠習性があるが、キタイカナゴにはないようである(北口私信(1979))
- (7) しかし、イカナゴ類は厳寒海域では冬眠する……グリーンランド西岸の Disko Bugt では *A. dubius* が11月おわりから5月まで浅海の沈澱物中に冬眠する (PETERSEN, 1977)
- (8) 日本海と瀬戸内海の成立時期……現在イカナゴは日本海にも生息するが、地質年代における地理的変遷(地史)の上で、日本海や瀬戸内海が最終的に成立してから以降でなければ生息できない。日本海、瀬

\*6 江部他(1989)は耳石の形状で区別したとして‘仙台湾系群’という名称を使用しているのでここでも、妥当としてそれをを用いた。

\*7 高森(1969)による。なお瀬戸内海には淡路島の東岸でイカナゴ幼魚の脊椎骨数のモードが62、西岸で63との報告(橋高, 外山, 1957)があるが、系統群としての分析は行われていない。

戸内海の成立は最後の氷河期（ウルム氷期）の終了後とされている（西村，1974；藤原，1979）

## 第2節 分化と分布の成り立ち

### 第1項 分化が生じる要因

イカナゴは、各地に相対的に独立した系統群があり、生物学的分布も想定すると非常に多くの個体群に分れていると言える。しかし3つのグループに大きく分けられるということは、今日の分布状態となる以前に3つのグループの分化は完了していたと考えられる。つまり、イカナゴ類は3つのグループが成ってから各地へ分散し、今日見られる分布状態となったと考えられる。

3つのグループへの分化過程は、種分化の過程として考えることができる。種分化に関しては多くの様式が示されている（例えば、西村，1974；最近日本に紹介されたものには ELDREDGE, 1971; BUSH, 1975; DIAMOND (MacARTHUR, 1982 より)）が、どれも種の分化には異所的種分化が最も一般的で広く認められているものとされている（西村，1974；高木，1978；前川・後藤，1982）。前章で明らかにしたようにイカナゴの3つのグループは形態、生活史の内容、分布、遺伝の面で段階的な傾向性を示して相対的に独立した特性を持っていた。このことからイカナゴはなんらかの要因で異所的に隔絶された結果、3つのグループに分化したと考えることが妥当であろう。異所的種分化の要因としては、今日イカナゴ3グループがそれぞれ今日享受している海洋環境が考えられる。Table 9 でまとめたように、第Iグループは寒流域、第IIは暖寒流の混合水域、そして第IIIは暖流域というように分布域に明瞭な違いがある。現在のこのような分布域の環境の差は、それぞれのグループの形態、生活史の内容、分布、遺伝の差異とよく対応している。このことは海洋環境が要因となって、それとの対応で分化していったこと、そして分化を引き起こした海洋環境はその当時のそれとそう変化していないことを類推させる。

なお、第4章で述べたように3つのグループすべてが種分化を達成したわけではなく、キタイカナゴとイカナゴとが相対的に種として成立したばかりで、全体としてはその途上にあると考える。

### 第2項 分化の時期と分布の成立過程

イカナゴ第II、第IIIグループは遺伝的変異性が小さくホモ化傾向があり、とくに第IIIグループではそれが著しい。このことと Fig. 20 の遺伝的分化から、まず相対的に遺伝的変異性の大きかったと思われるキタイカナゴとイカナゴの祖先型（キタイカナゴ・イカナゴ母種という）がキタイカナゴ（第Iグループ）とイカナゴに分化し（これを第1時期とする）、後になってイカナゴがさらに2つのグループに分化した（第2時期）と考えられる。イカナゴのホモ化傾向から考えるとキタイカナゴ・イカナゴ母種からイカナゴ（第II、第IIIグループの祖先に当たる）が派生し、さらにそれから第IIIグループが派生したと考えられる。このように2つの分化の時期を経て今日見られる3つのグループが成立したと考えることが妥当である。この2つの時期に異所的分化が起こり得るなんらかの出来事があったと考える。このいきさつを以下に推論する。

第1時期はキタイカナゴとイカナゴの分化である。第4章で考察したようにキタイカナゴとイカナゴは互いに種として成立したばかりで、亜種としては分化が完了していると判断した。西村（1974）は硬骨魚類は7万～1万年かかって亜種化されるであろうことを述べている。キタイカナゴとイカナゴは亜種としては分化が完了していると判断できるので、7万～1万年前の間には分化したとすると、それはウルム氷期（7万2千～1万年前（西村，1974））にほぼ符合する。なお今日イカナゴは日本海や瀬戸内海にも分布しており、これらの海域が最終的に海として成立した後、イカナゴが分布していったと考えられる。日本海や瀬戸内海が今日の状態として成立するのはこのウルム氷期の終了後である（西村，1974；藤原，1979）ので、イカナゴの分化は今日の日本列島の太平洋側に当たる海域において進行していったと考えられる。

イカナゴ類は北極を囲んで分布している（Fig. 1）が、西村（1981）は生物地理学的には同じあるいは類似した種族が北太平洋と北大西洋とに分布している場合それを‘両北要素’と呼ぶことが多いとしている。これらは間氷期（氷河期と氷河期の間）の温暖な時期にその母種が北極海に侵入、あるいは横断してそこに定着した。そしてその後氷河期による寒冷化のために、北極海を通じての連絡が絶たれて北太平洋と北大西洋とに別れて分布するようになったものであることを示唆した。イカナゴ類の祖先型が北太平洋と北大西洋のいずれを起源とするかは判然としないが、寒冷域に適応した冷水起源の魚ということは言えよう。それがウルム氷期の前のリス・ウルム間氷期（15万～7.2万年前）には北極海を含んで北極を囲むように分布する

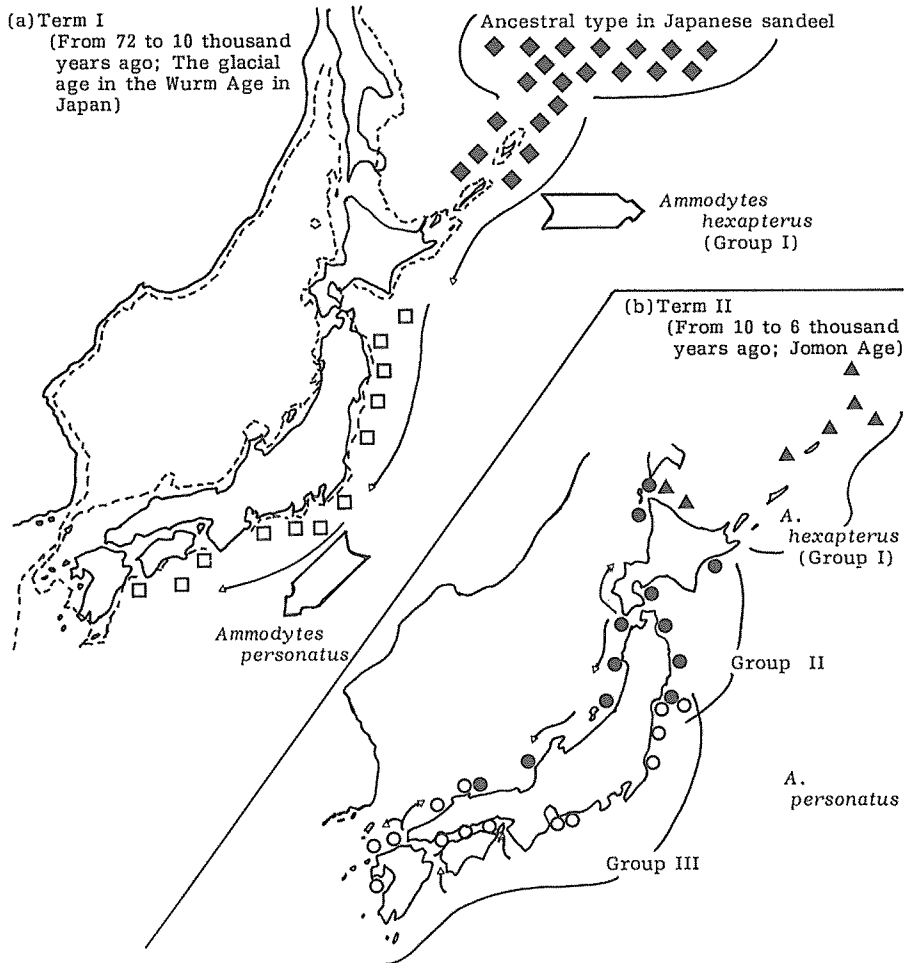


Fig. 21. The hypothesis of process of speciation in Japanese sandeel.

(a) In Term I, as it had been getting cold ancestral type in Japanese sandeel, which had habited in the northern waters, went southward along the Pacific coast of Japan Islands in those days. Then ancestral type separated into *A. hexapterus* and *A. personatus*. According to MINATO (1967) the shoreline in those days was drawn with broken line.

(b) According to becoming to be warm in Term II *A. personatus* separated into Groups II and III.

ようになったと考えられる。その時期に祖先型が北極海を“自由往来”したと考えられる。それがウルム氷期による寒冷化で分布域が南偏し、今日の日本列島の太平洋沿岸沿いまでに南下、分布するようになった (Fig. 21-(a))。冷水起源とはいえ今日のグリーンランドのイカナゴ類が冬眠する (PETERSEN, 1977) ことから考えると、厳しい寒冷化のために南下したものと推察される。そして南下群は夏眠習性を持つようになった。イカナゴ類の潜砂習性は体制 (頭部が尖ってからだは細長くウナギ様、鱗は極めて小さく剥がれ難いこと等潜砂習性に適している) からしてすでに母種の頃から備わっていたと思われるが、それが温暖域に南下するようになって、潜砂しての夏眠のために機能したと考えられる。現在のキタイカナゴは夏眠しないといわれることから、夏眠習性を持ったイカナゴに分化していったと考えられる。すなわち南下群がイカナゴとなり、北のものはキタイカナゴとして地理的に場所の異なるところで分化していった。その要因には地理的な隔たり (異所的ということ) と、従って異なる海洋環境で、背景には氷河期となった気候の変化があるというこ



とができる。ウルム氷期はおよそ1万年前まで続き、その間に分化が進んで今日のキタイカナゴとイカナゴに分かれたと考えられる。

第2時期はウルム氷期が終わった後、世界的に気候が温暖化し大陸氷河は溶融して海面を上昇させた1万～6千年前の時期にあたる。日本列島周辺ではこれは‘縄文海進’と言われる時期で、日本海や瀬戸内海が成立していった時期に当たる(西村, 1974; 藤原, 1979)。親潮・黒潮はすでに中新世(2250万～500万年前)には今日に近い流路を形成していたが、この頃日本列島周辺の海水温は今より5度程度高かったと推定されている(浜田, 1985)。こういう状況のもとにイカナゴは黒潮の流路に当たる沿岸の暖水域に適応した第Ⅲグループを派生、黒潮の流路より北のイカナゴが第Ⅱグループとなって、第Ⅱ、第Ⅲグループが分化したと考えられる(Fig. 21-(b))。この場合も温暖化したことによる海洋環境の変化が要因となって分化が引き起こされたと言える。温暖化は6千年前まで続いたが、その間に第Ⅱ、第Ⅲグループの異所的分化が進んだと言える。分化したイカナゴは成立した瀬戸内海や日本海へも進入し、今日見られるような分布状態になっていったと考えられる。現在見られるイカナゴのグループの重複状態は上述のような分化の後、海洋環境に対応しながら分布していった結果であろう。

以上推論したように、イカナゴの遺伝的な分化の様子(Fig. 20)と、地史的变化とはよく対応していると思われる。

なおイカナゴ *A. personatus* は北米太平洋側にも分布している(Fig. 1)。これについては資源構造も含めて報告が見当たらないが、キタイカナゴ・イカナゴ母種からキタイカナゴとイカナゴの分化は日本周辺だけでなく北太平洋北部の広い海域全体で起こったのかもしれない。

## 第6章 発育段階と生活年周期

イカナゴは発育段階や生活年周期によって、漁業との関わりも含めた関係する環境が異なり、個体数もそれに依って変動すると考えられる。イカナゴの発育段階と生活年周期に関する知見は少なく、また断片的である。資源解析上の不可欠の基礎として発育段階と生活年周期について明らかにしておく。ここでは仙台湾周辺で量的に卓越していると考えられる63-VC Group(仙台湾系統群)を主として論ずる。

### 第1節 材料および方法

用いた試料は1977年4月～78年11月(8月は除く)のもので、漁期中の2～7月は宮城県牡鹿半島周辺の海域で抄網またはランプ網で漁獲されたもの、漁期中でない9～1月は仙台湾中央部で操業する福島県相馬市原釜の小型底曳網船が混獲したイカナゴを材料とした。8月にはイカナゴの漁獲は行われず、小型底曳漁業も休漁のため、材料は入手できなかった。

発育段階を明らかにするためには小さい個体から大きな個体に至るまで適宜寄せ集め、外部形態を中心に観察し、渡部・服部(1971)にしたがって生態的な内容に対応させて発育段階の区分を行った。観察することができた個体は全長で約20mm以上のものであったので、それ以下の大きさのものと卵子魚については既往の報文をもとに記載をおこなった。さらに発育段階区分に対応する、仙台湾での環境等を大森(1980)、川崎・佐々木(1980)を参考にして記載した。

生活年周期は成魚期について調査した。成魚期としたのは本章第2節で示すようにイカナゴは生後ほぼ1年で成魚になるためであり、成魚期にはいつからの生活年周期は再生産の上で重要であるからである。材料は体長130～160mmの成魚で8月を除くほぼ各月1回、産卵期の12月は3回、1回にほぼ5から20尾について体長、体重(以上の測定方法は第4章第1節に準ずる)、生殖腺重量、胃内容物重量、肝臓重量および内臓脂肪重量を0.01g単位で測定した。生殖腺以下4つの重量は体重に対する百分率を求め、それぞれ順に生殖腺指数(GSI)、摂餌指数(FI)、肝臓指数(HSI)および内臓脂肪指数(GFI)とした。

63-VC Groupか否かの判別は、上記の観察や調査の後、第4章で述べたように脊椎骨数、鰓耙数のいずれか(この場合判別が不確実な個体は採用しなかった)、または双方を計数して行った。

なお発育段階と生活年周期とともに分布・移動と漁業との関係について明らかにしたが、これについては材料(イカナゴ)採集時の調査と、漁業者からの聞き取りとを参考に取りまとめた。

Table 10. Description of the developmental stages in the sandeel of chiefly 63—VC Group in Sendai Bay.

Developmental stage	Egg stage	Yolk sac stage	Larval stage	Juvenile stage	Young stage	Preadult stage	Adult stage
Month	Dec.—Jan.	Several days in Dec.—Jan.	Jan.—Mar.	Mar.—May	Apr.—June	June—Dec.	Nov. & Dec.~
Body size	Egg diameter: 0.7—0.9 mm	Total length: 2—4 mm*1,*2	Total length: 4—30 mm	Total length: 30—50 mm	Body length: 50—70 mm	Body length: 70—100 mm	Body length: over 100 mm
Explanation	From fertilizing to hatching.	From hatching until completion of yolk absorption.	From the beginning of feeding until the beginning of swimming and schooling.	Completion of the specific body organization.	Identification is possible by their external appearance.	Nearly adult form, but immature.	Appearance of mature fish.
Morphology	An egg is globe and yellow-colored transparent with an oil globule*3.	The larva has a yolk sac. Black pigments appear on the head, eyes and the surface of ventral cavity.	The snout becomes sharp, the lower jaw protrudes beyond the upper jaw, and the pectoral fin is observed. Body state is alike a whitebite of clupeoid fish.	Appearance of the skin fold along the abdomen and lateral line at 36.5 mm long.	The dorsal surface blackens. Markedly variation of the development in body part.	Nearly adult form	Adult form
Ecology	In the sea water the eggs sink to the bottom separately*3.	The larva is drifted with hanging its head in the water*2.	Beginning of feeding and swimming. After leaving the spawning ground, migration to the coastal region.	Beginning of schooling and digging itself down into the sand.	Occasional migration to the northward from Oshika Peninsula.	Some of fish become 1-year-old with immature.	A few to several decades percentage of 1-year-old fish go to spawn. Living near bottom in the Central Sendai Bay.
Environment in Sendai Bay	The main spawning site is the sandy bottom in the Central Sendai Bay.	The Kurile Current, which is low temperature and low salinity, flows strongly southward to Sendai Bay.	The fish trend to crowd around light. Appearance of the density effect*4	Low salinity at surface due to rain.	Estivation with warming of the sea during summer to autumn.*5	Water temperature at surface in June to Nov. is over 15°C, and at near the bottom (30—50 m depth) in July to Nov., over 15°C.	The bottom of the Central Sendai Bay is covered with sand.
Sea water temperature	11°C	The lowest temperature (commonly 7°C) in a year.	8—9°C	Increasing of water temperature.	Over 15°C.	Under 13—15°C.	
Fishery		Catchable stage with the lamp-net, but uncatchable with plankton net hauling.	Catchable in commercially fishery, and formation of fishing ground around Oshika Peninsula. Alias since this stage: 'konago' in Japanese (1988).	Some estivating fish are entangled in the small trawl nets.	Alias for adult: 'merodo' in Japanese		

\*1, INOUE (1949); \*2, UCHHASHI (1959); \*3, SENTA (1965); \*4, NAGOSHI and YUBA (1988).

\*5 As the temperature rises beyond about 15°C, the sandeel estivate unfed in the sandy bottom. The depth range of inhabiting of the sandeel is from surface to the bottom at several decades meter depth.

## 第2節 発 育 段 階

区分した发育段階を Table 10 に示した。イカナゴは発生群が複数あって初期成長に個体差があると思われるので、表の“暦月”はおおよそのところを示している。

## 第3節 生 活 年 周 期

生活年周期を明らかにするために、標本採集時期ごとに、生殖腺、摂餌、肝臓および内臓脂肪の各指数を平均し、1年を通じての変化として表したのが Fig. 22 である。生殖腺指数の変化は雌雄別に示した。生殖腺指数の変化からイカナゴは12月～1月の極めて短い期間に生殖を行うと言える。その後1～3月にはGSIが急速に低下するのと逆に摂餌指数が上昇して、生殖後の回復時期となる。摂餌指数は3～4月がピークで、これに続く5月には内臓脂肪、肝臓の両脂肪がピークとなっている。7月頃からは夏眠に入るが、摂餌による栄養分の蓄積が行われていることがわかる。夏眠中の7月以降10月までは摂餌は行われず蓄積栄養を使って生存していると考えられる。11月になると、内臓脂肪と肝臓の指数が約2%から0.6～1.2%に急減しており、逆に生殖腺指数が上昇傾向になっている。これは生殖時期を前に体内の蓄積栄養分が急速に性成熟のため動員されているためと思われる。

以上のことからイカナゴの生活年周期は、

- 12～1月 産卵期
- 2～7月 摂餌期
- 8～11月 夏眠期

と区分される。産卵期は次の世代を産み出す時期で種族維持の過程である。摂餌期は活発に摂餌を行うが、この時期は最もよく成長する時期（浜田，1985）でもあり個体維持の過程とも言える。夏眠期はイカナゴに特有な時期である。前章で述べたようにイカナゴは冷水起源の魚と考えられ、水温の上昇には不適合で休眠状態に入るものと考えられる。この間成長は停止するが、潜砂して夏眠するため危険にさらされること

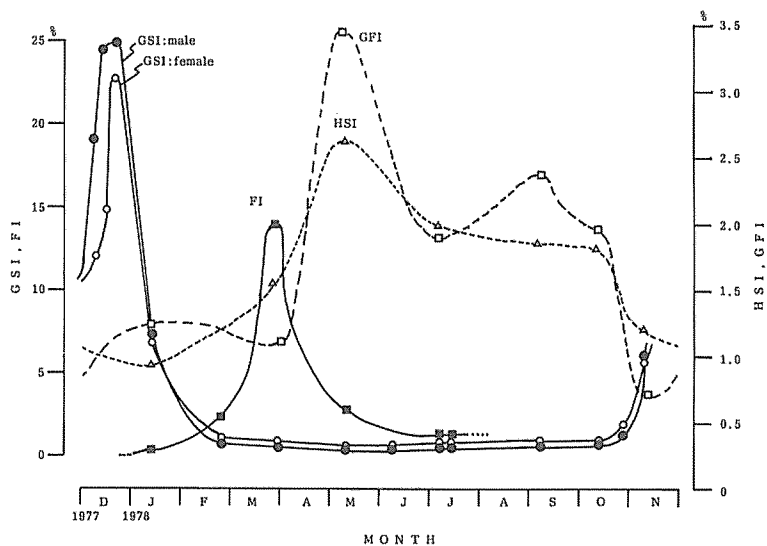


Fig. 22. Temporal change in gonosomatic index (GSI), feeding index (FI), hepatosomatic index (HSI), and gut fat index (GFI).

GSI:  $10^2 \times \text{gonad weight (g)} / \text{body weight (g)}$ , FI:  $10^2 \times \text{stomach contents weight (g)} / \text{body weight (g)}$ , HSI:  $10^2 \times \text{liver weight (g)} / \text{body weight (g)}$ , GFI:  $10^2 \times \text{gut fat weight (g)} / \text{body weight (g)}$

が少なくなり、エネルギー消費は低く抑えられる。この夏眠期のあと産卵期になることから、個体を維持し蓄積栄養分の維持を保障していることになり、それは産卵親魚の生き残りを保障して種族維持へつながる、適応的な意義を持つ時期となっている。

全体としては摂餌期も夏眠期も産卵期へつながる時期で、種族維持を中心に周期が形成されている。

#### 第4節 分布と移動

仙台湾におけるイカナゴの分布・移動と漁業の面から发育段階と生活年周期をまとめておく。Fig. 23 は分布と移動の概略を示したものである。

发育段階との関係：主たる産卵場は仙台湾の中央部水深10mの底質が中砂（大森，1980）の海域である。孵化したイカナゴ子魚は1月後半から2月にかけて仙台湾一帯に分散分布している（児玉，1980；江部他，1987）。3月頃になって稚魚になると牡鹿半島周辺一帯、仙台湾沿岸に移動し、摂餌、成長のために滞留する。年によっては半島以北南三陸海域に北上するものもいる。普通滞留は未成魚期の夏眠前まで続くのでこ

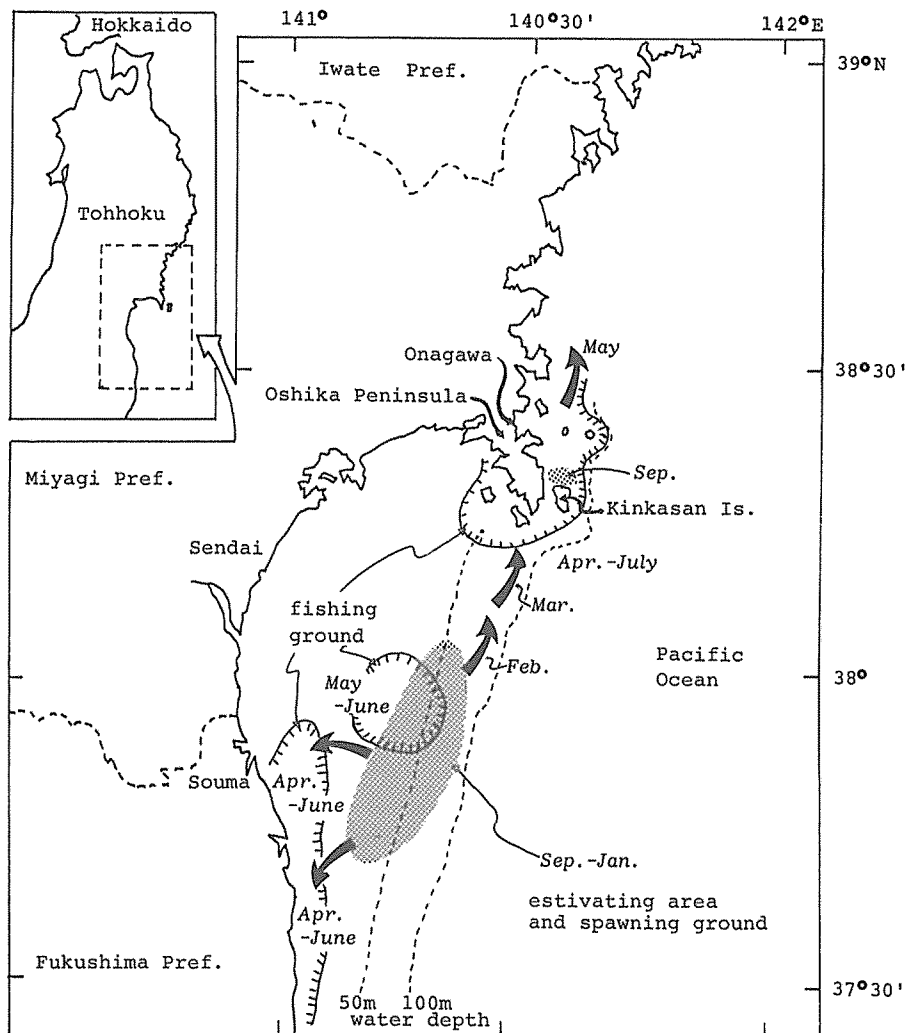


Fig. 23. Diagrammatic representation of the distribution and migration of the sandeel of 63-VC group (Group III) in Sendai Bay and its neighborhood. Shadow part shows the estivating area, and the broad arrow denotes migration after spawning.

これらの海域に漁場が形成される。牡鹿半島周辺一帯ではランプ網、福島県以南の仙台湾沿岸では船曳網で漁獲される。未成魚期になる6月末～7月初めに、水温の上昇に伴い夏眠に入る。夏眠場は産卵場と同じ仙台湾の中央部で、底質によっては他の場所でも夏眠する（たとえば金華山の北など）。11～12月に夏眠を終え、早いものは成魚となって産卵に参加するが多くの個体はその1年後に産卵する。

成魚の生活年周期との関係：12～1月仙台湾の中央部で産卵終了後、摂餌期にはいり2～3月にかけて牡鹿半島周辺へ移動する。このころから抄網で漁獲されるようになるが、本格的には当歳魚と同様に牡鹿半島周辺一帯に摂餌滞留する4～7月に漁場が形成される。福島県以南の仙台湾沿岸にも移動して、漁場が形成され、船曳網の漁獲対象となる。また産卵場から大きく移動せずに、仙台湾に滞留して小型および沖合底曳網（5、6月に漁獲量が多い、最近では漁期の規制があって6月のみの操業）の対象となるものもある。7月頃から夏眠に入りこれに伴い漁は終る。

## 第5節 考 察

イカナゴの発育段階についてとりあげた報告は、瀬戸内海のものについて内橋（1959）が魚卵一前期稚魚一後期稚魚一幼魚一成魚と区分したものがのみで、関連するものとしては初期生活史について（井上，1949；千田，1965；山下，1985）と、未成魚と成魚の移動について述べたもの（大島，1950）がある程度である。従って発育段階については今回詳しく記載したことになる。発育段階で漁業との関係が注目すべき点は、イワシ類のシラスと同じように孵化発生後数ヶ月の稚魚期から漁獲対象になることである。

生活年周期についての研究はこれまでになく、漁獲対象となっている時期（摂餌期に当たる）の摂餌量、肥満度、水分、脂肪等を調べたもの（助川，1951，井上，1952；井上他，1967；SEKIGUCHI *et al.* 1976）、夏眠期の生態について調べたもの（三井田，1967）、産卵期の生態または親魚の脂肪について調べたもの（橋高・外山，1957；糸川，1976c；関口，1977；宮口，1977；児玉，1980；OKAMOTO *et al.*，1989）、生態的調査の中で一定時期について摂餌と成熟について触れたもの（北口，1977）があるが、一年を通してみたものはない。特に夏眠中の調査は不十分であるが、これはイカナゴが夏眠するため周年にわたっては漁業が行われないことが1つの要因であろう。今回の調査で1年のサイクルが明らかとなり、産卵期を中心として摂餌期、夏眠期の意義が明らかとなった。

## 第7章 資源変動の解析

日本産イカナゴの2大問題のもう一つの課題、資源変動について明らかにする。第1章で触れたようにここでは仙台湾のイカナゴ資源を解析する。仙台湾のイカナゴの漁獲量は、第3章でみたように、全国のイカナゴ漁獲量が減少する中で近年急速に漁業が発展し、全国の漁獲量の動向を左右するほど漁獲量が急増した海域である。しかし最近では減少の兆しもあるように見受けられる。資源変動の問題は第4章で明らかにした資源構造から系統群ごとに問題とされなければならないが、仙台湾のイカナゴ資源のもつ今日的な重要性から、その解析は意義を持つものであろう。

### 第1節 資料と方法

資源変動の解析を行うために用いた資料は宮城県牡鹿郡女川町の宮城県漁連女川支所（通称女川魚市場）発行の“水揚統計”（1965～'89年、但し1970年は欠落）である。“水揚統計”には月別にイカナゴ当歳魚“こうなご”（発育段階ではほぼ幼魚に当たる）と、成魚“めろど”（発育段階も成魚）の漁獲量とイカナゴを対象とする漁業種類である抄網、ランプ網の統数が“その他の敷網”として掲載されている。第3章第3節で示したように、女川町は牡鹿半島周辺に形成される漁場のイカナゴを対象とする抄網、ランプ網の有数の水揚基地で、そこでの漁獲量は宮城県全体の過半を占めてきた（Fig. 3）。従って“水揚統計”を解析することによって、仙台湾全体の資源変動の問題を解明することができると考えられる。

また解析には日ごとの漁獲量と水揚漁船の統数を把握するため、1977～'79年の女川魚市場の帳簿と水揚伝票をも用いた。

なお仙台湾は2つの系統群の重複しているところであるが、63-VC Group（仙台湾系統群）が90%を占めると考えられている（児玉，1980）ことから、この解析は63-VC Groupのものと考えてよい。

以下に解析の方法について記すが、用いた数値や計算結果の数値は一括して付表に示した。

“水揚統計”の1984年以降の成魚漁獲量には、沖合底曳網によるものも含まれている。しかし沖合底曳網がイカナゴを対象として操業する月の同漁業種類による漁獲量は明らかにイカナゴ成魚のみの漁獲量であることが判るので、成魚の全体の漁獲量から差し引いて扱った。

資源の変動を把握するためにその指標となる単位努力量当たり漁獲量 (CPUE) を求めた。“水揚統計”には月ごとに漁獲量と漁業種類の延統数 (単位は日統数となる) が掲載されている。イカナゴの漁業種類であるランプ網と抄網の統数を努力量としたがこれらは1983年までは合計されて“その他の敷網”として掲載されている。分けて掲載されるようになった’84年以降をみるとランプ網と抄網の比はほぼ1:1であるので、それより以前については“その他の敷網”の数値の1/2をおのおのの努力量と見なした。なお抄網は時には“あみ”=ツノナシオキアミ (*Euphausia pacifica*) を漁獲することもあり、“水揚統計”で明らかにその漁獲量が多い月の“その他の敷網”または“抄網”は“あみ”を漁獲対象として操業されたと見なして、CPUE は算出しなかった。CPUE は各月ごとに

$$(\text{幼魚または成魚の漁獲量 (トン) / 努力量}) \dots\dots\dots (1)$$

として計算し、それを各年について平均してその年の CPUE とした。

さらに尾数の変動として把握するために、幼、成魚ごとに漁獲尾数、加入尾数、夏眠尾数、夏眠にすべて生残って産卵に参加したとしてそれによる産卵数 (総産卵数) を求めた。これらの算定方法を以下に記す。

#### 漁獲尾数

“水揚統計”の月ごとの漁獲量を尾数に換算、合計してその年の漁獲尾数とした。

幼魚の換算のためには、イカナゴの産卵期は12~1月である (第6章第3節) ので1月1日にすべて孵化したとして、1977~’81年のこの海域の魚体調査の結果から、孵化後の体長の成長と孵化後の日数 (= 1月1日からの日数) D の関係は、

$$\text{体長 (cm)} = 0.0386 \times D + 0.902 \dots\dots\dots (2)$$

次に体長体重関係は、

$$\text{体重 (g)} = 0.002273 \times \text{体長 (cm)}^{3.347} \dots\dots\dots (3)$$

で表されたので、(2) で各月を15日で代表し孵化後の体長を計算し、それを(3) で体重に直し各月の幼魚1尾の体重とした。これによって各月の漁獲量を尾数に換算、合計してその年の漁獲尾数とした。

なおイカナゴ幼魚期の成長は資源量の大きさによって年々異なることが報告されている (浜田, 1967; NAGOSHI and SANO, 1979; 名越・弓場, 1988) が、魚体調査を実施した1977~’81年について資源量の指標でもある CPUE と、体長の関係では年による顕著な差は見出されなかったので、5年間の資料を込みにして(2), (3) 式を求めた。

成魚の場合、1977~’83年を込みにした夏眠期から産卵期にかけて (9~1月) の体長のモードが 14.2 cm なので、これを成魚を代表する体長として、1977~’82年を込みにした漁期中 (1~7月) の各月について求めた体長体重関係から、各月の体重を求めて、これによって“水揚統計”の月ごとの成魚漁獲量を尾数に換算、合計してその年の漁獲尾数とした。

なお1970年については年間漁獲量以外の資料がないので、幼、成魚それぞれの盛漁期が5月、3月なのでその月の体重に代表させて年間漁獲量をそのまま尾数に換算した。また1977~’79年の3年間については、次の加入尾数の算出方法で述べるように、旬別の漁獲尾数を求めて年間の漁獲尾数を求めたので上記の方法は取らなかった。

#### 加入尾数

1977~’79年の女川魚市場の帳簿と日別水揚伝票をもとに、糸川 (1976b) にしたがって、DeLury (1947) の方法で各年の幼、成魚ごとに加入尾数を計算した。

日別水揚伝票には幼魚または成魚を水揚げした統数が記録されているので、魚市場の帳簿からこれに該当する日の漁獲量を探しだし、同様に(1)式で日別の CPUE を計算した。これを旬ごとに平均し旬平均 CPUE を得た。またこれに対応する旬の漁獲尾数を(2)(3)式で計算した。この場合該当旬のDはその前の月まで1月1日からの日数に上旬なら5、中旬は15そして下旬は25を加えた日数である。このようにして旬ごとの累積漁獲尾数 (K) を計算し、それと旬平均 CPUE の関係から加入尾数を求めた。DeLury の

式は

$$CPUE = qNo - qK \dots\dots\dots (4)$$

を用いた。qは漁獲能率、Noは初期資源尾数でこの場合加入尾数に当たる。

実例として1977年の成魚の場合を Fig. 24 に示す。4月中旬までは CPUE は不規則な変化でその後減少している。したがって4月中旬に漁場への加入が完了したと考え、その時点での加入尾数を式(4)で求める。加入完了時(4月中旬)以降の累積漁獲尾数をkで表わすと、

$$CPUE = 690.38 - 9.81 \times 10^{-6} k \dots (5)$$

が得られる。なお4月中旬までの漁獲尾数は  $10.5809 \times 10^7$  尾(6)であるので、

$$k = K - 10.5809 \times 10^7$$

である。(5)から計算して4月中旬の時の加入尾数は  $0.70375 \times 10^8$ 、これに(6)を足してこの年の加入尾数は  $1.76184 \times 10^8$  となる。

資料の都合で以上の方法で加入尾数を算定できたのは、1977~'79年に限られた。他の年については漁業の形態と規模に大きな変化はなかったとして、1977~'79年の漁獲率(漁獲尾数/加入尾数)の平均値、幼魚で0.905、成魚は0.936、を用いて漁獲尾数から加入尾数を求めた。

夏眠尾数

漁獲を免れたすべての個体がそのまま夏眠に入ると想定すると、上に計算した加入尾数から漁獲尾数を差し引いた数が夏眠尾数になる。

総産卵数

夏眠中に死亡することが考えられるがここでは夏眠した個体がすべて産卵期まで生き残り、それらが産卵に参加すると考えてその場合の総産卵数を推定した。計算には Fig. 17 の(3)の式

$$\text{産卵数} = 0.368 \times \text{体長 (cm)}^{4.16} \dots\dots (7)$$

を用いた。産卵数は幼魚が成長して満1歳で産卵するものがあるので、1977~'83年の夏眠期の調査からその体長を8.2cmで、成魚は同じく14.2cmで代表させて(7)から産卵数を計算した。これにそれぞれの夏眠尾数を乗じたが、イカナゴの性比は今回の産卵期の調査や石垣・加賀(1957)、井上他(1967)から1:1とみなし、成魚の夏眠尾数の半数(=雌の数)が産卵に参加するものとした。満1歳魚の産卵への参加率は、児玉(1980)は雌で3.1%、雄で12.3%と推定している。今回の調査では雌33%であったので、ここでは便宜的に50%として産卵数を計算した。このようにして各年の1歳魚と2歳以上の成魚による推定総産卵数を求めた。

これらの値を用いて検討を行う。

また資源変動は初期の生残りに支配されるので(山下, 1985)、卵の大きさがそれに関係するかもしれないという観点で、体長によって産出卵の大きさに差異があるかどうかを調べた。そのために、1983年12月30日に福島県相馬市原釜魚市場に水揚げされた小型底曳網船の操業時入網した産卵直前のイカナゴの卵巣卵径を計測した。卵は海水中に取り出し直ちに計測した。計測は光学測定顕微鏡による。

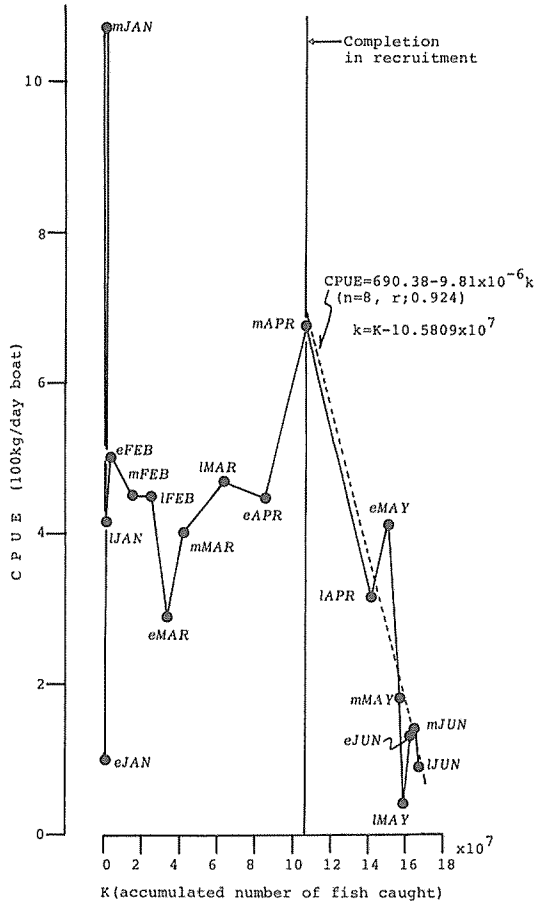


Fig. 24. Showing how to calculate the recruitment by the use of DeLury's method. This figure shows the example of adult sandeel in 1977. eJAN, mJAN and lJAN denote early January, mid-Jan. and late Jan., respectively. See the text in the detail.

## 第2節 結 果

## 第1項 漁獲量、努力量と CPUE および漁獲尾数

Fig. 25 に1966~'89年の宮城県女川魚市場における漁獲量（成魚、幼魚、合計）、努力量と CPUE を示した。努力量としては“その他の敷網”（ランプ網と抄網の合計統数）の数値を図示したが、前節で述べたように1984年以降はランプ網と抄網は分けて記載されるようになったのでそれらを合計して用いた。1965年の“その他の敷網”の統数は年度（同年4月~1966年3月）として記載されているので図には1965年については図示しなかった。

この図の漁獲量の変化からはつぎのことがわかる。(1) 幼魚には豊漁の3年周期がみられる、(2) 幼魚の豊漁年の次年には成魚が豊漁になるという関係が最近（1984年）まで見られる、(3) 例年の傾向からすると1987年は幼魚の不漁年に当たるはずであるが豊漁年の前年を上回ってそれまでにない最大の漁獲量を記録した、そして(4) 沖合底曳網による成魚の漁獲量が多い、以上4点が特筆すべきことである。さらに努力量は全体としては漸減しているが1977年以降の変動幅は小さくなり安定的である。CPUE は成魚につい

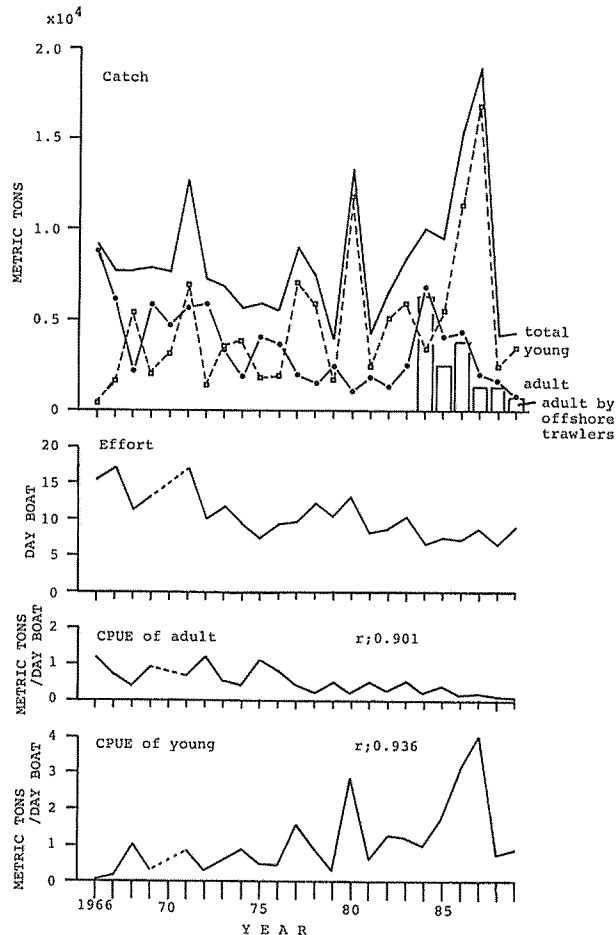


Fig. 25. Year-to-year change in catch, effort and CPUE of sandeel fishing as indicated by records collected from vessels (lift nets and lamp nets) landing at the Onagawa Fish Market, Miyagi Pref. 'r' denotes correlation coefficient between CPUE and catch (adult and young).



ては全体的に減少傾向を示し1978年以降は低水準にある。一方幼魚の CPUE は増加傾向にあり近年その傾向は著しい。成・幼魚とも CPUE と漁獲量との間の相関係数を計算したところそれぞれ0.901, 0.936の極めて有意な関係が認められた。このことから漁獲量は資源量をよく反映していると判断できる。さらに詳しく見るために漁獲尾数の経年変化を Fig. 26 に示し、この図の漁獲尾数の幼魚と成魚の比率を Table 11 に示した。これには1984年に底曳網がイカナゴ漁業に参入 (Fig. 4) して以降の宮城・福島各県の全体の幼魚と成魚の比率をも合わせて示した。

Fig. 26 から成魚に比べて幼魚を極めて多く漁獲していることが判るが、漁獲量の変動 (Fig. 25) でみられた幼魚の3年周期が漁獲尾数の変動ではさらに明確に現れていることが判る。このことから、3年ごとに卓越年級群が発生していることが強く示唆される。さらに Table 11 から幼魚のみならず成魚でも、1975年までは明らかに幼魚の卓越した次年に成魚の比率が高くなり、それが3年周期で現れていることが判る。Fig. 26 に3年周期の卓越年級群が発生する機構が機能していると考えられる年を逆三角形の印で示した。

しかし1978年と1987年にはそれぞれ前年の1977, 1986年が卓越年であったが、それに近いまたはそれ以上の大発生があり、2年続いて卓越年級群が発生して周期性が乱れている (Fig. 26)。一方成魚尾数は比率が高くなるはずの1978年には低く、翌1979年に高くなり、そして1981年には従来の3年周期の回復の兆しが見えたもののその比率は5%と小さく、その後においては周期性は認められない (Table 11)。

なお宮城・福島各県では全体としては成魚の比率が大きい。女川魚市場の比率の場合ランプ網と抄網によ

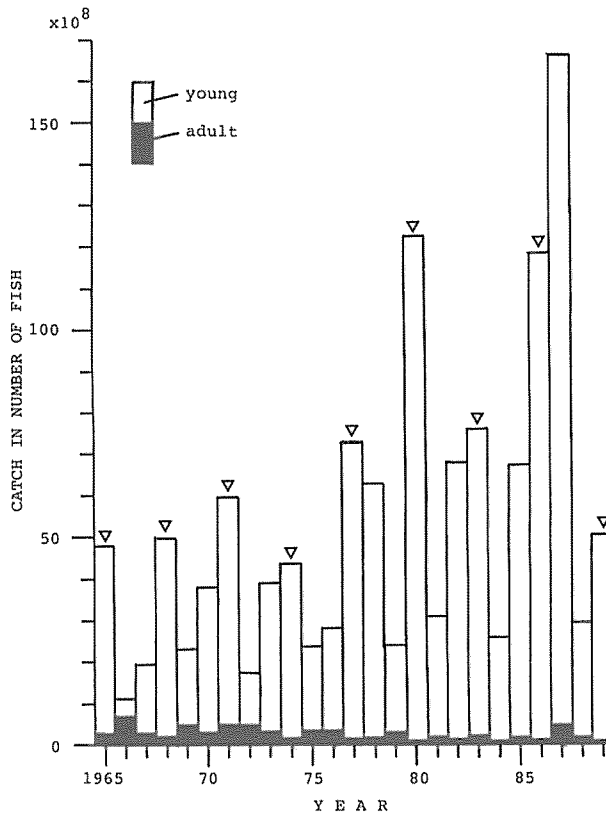


Fig. 26. Year-to-year change in number of sandeel landed at the Onagawa Fish Market (1965~'89), Miyagi Pref. The open reversal triangle indicates the year in which the mechanism of breaking out dominant year class operated.

Table 11. Ratio of young to adult in number of sandeel.

	Onagawa Fish Market (lift and lamp nets) young : adult	Miyagi Pref. total* <sup>2</sup> young : adult	Fukushima Pref. total young : adult
1965	94 : 6		
1966	36 : 64		
1967	85 : 15		
1968	96 : 4		
1969	80 : 20		
1970	92 : 8		
1971	92 : 8		
1972	74 : 26		
1973	91 : 9		
1974	96 : 4		
1975	85 : 15		
1976	87 : 13		
1977	98 : 2		
1978	98 : 2		
1979	90 : 10		
1980	99 : 1		
1981	95 : 5		
1982	98 : 2		
1983	97 : 3		
1984	98 : 2	78 : 22	70 : 30* <sup>3</sup>
1985	98 : 2	90 : 10	70 : 30* <sup>4</sup>
1986	99 : 1	95 : 5	77 : 23* <sup>2</sup>
1987	98 : 2	98 : 2	79 : 21* <sup>2</sup>
1988	99 : 1	88 : 12	86 : 14* <sup>2</sup>
1989	100 : 0* <sup>1</sup>	98 : 2	96 : 4* <sup>2</sup>

\*<sup>1</sup> To be exact 99.7 : 0.03.

\*<sup>2</sup> Calculated from data at the Meeting of Fisheries Resources Investigation on Sandeel held at Tohoku National Fisheries Research Institute, Shiogama, Miyagi Pref., in 1989.

\*<sup>3</sup> From TAKEUCHI and EBE (1985).

\*<sup>4</sup> From TAKEUCHI and EBE (1986).

る漁獲であるが、底曳網を含んだ県の場合には成魚が多く漁獲されていること、最近では成魚の比率が小さくなってきていることがわかる。

## 第2項 3年周期の卓越年級群発生機構の解明

第3章の“まとめ”(第4節)でイカナゴの漁獲量変動は不規則で小刻みな変動をすと述べたが、前項で見たように仙台湾の場合には非常に規則的な3年周期の卓越群が数年前まで発生していることが示唆された。漁獲量変動の上では成魚の漁獲量と込みにされるため現象的に“不規則で小刻み”となっていたわけである。そこでこの卓越群の発生機構がどのようにして起きるのかを検討する。卓越群の発生は産卵数の多さに起因すると考えられるので推定総産卵数をみるためその経年変化を Fig. 27 に示した。この図には満1歳の親魚の総産卵数と満2歳以上の成魚の総産卵数を分けて示した。逆三角形の印を付したところが周期的な卓越年だがそれらの年に満1歳の親魚の総産卵数と満2歳以上の成魚の総産卵数の合計の卵数が多いとは限らないし、周期性もみられない。

満1歳の親魚の総産卵数と満2歳以上の成魚の総産卵数を分けて考えると、近年は当てはまらないが、おおむね卓越年級群が発生する前年(1967, '70, '73, '76および'88年)に満2歳以上の成魚が算出した総卵

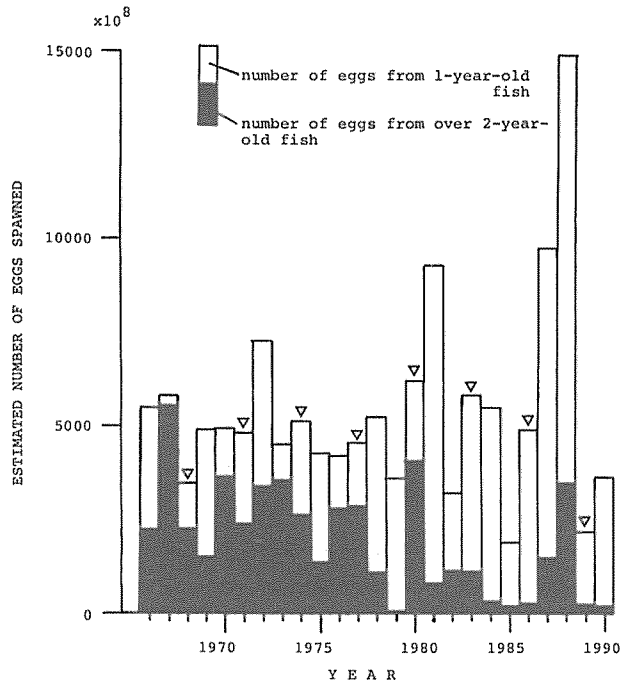


Fig. 27. Year-to-year change in estimated number of eggs spawned by adult sandeel. Open reversal triangle is as the same in Fig. 26.

数が多い。これはその前の卓越年に発生したイカナゴが満2歳になって産卵した総卵数で、このころまではまだ卓越群として多くが生きていることによるもので、その点では3年の周期性が見ることができる。また卓越年の次の年には当然満1歳の親魚の総産卵数が、多くなっており周期性が見られる。しかしこれらのことが卓越群の発生とは結び付いていない。

総産卵数から卓越年級群発生機構の解明を試みたが、卓越年級群の発生に結び付く特徴は見出せなかった。次に卵の質的な面を検討するため卵の大きさを見てみる。Fig. 28 にイカナゴの成熟個体の体長と産出される卵の大きさとの関係を示した。これによると卵の大きさにかかなりのばらつきが考えられるが、それでも体長14 cm 付近の個体が大きな卵を持つことが判る。この体長のもは Fig. 14 から考えて3歳に該当する。12 cm 以下のものは1歳に当たる。つまり大きな個体は大きな卵を産出すると言える。大きな卵が実際に子魚の生き残りに有利か否かについては実験が必要であるが、この図で小さい卵径(約0.7mm)と大きな卵径(0.8mm)の体積比はおよそ1:1.5となる。卵黄量にも当然差違があると考えられる。

このことから卓越群として発生した世代は3年たって産卵する時に、生残っている個体も多いと考えられ、それが大きな卵を産むことによって、質的に卵・子魚の生残りを保障するのではないかと考えられる。

### 第3項 再生産関係

仙台湾のイカナゴ資源には3年の大発生の周期があり、それによって資源が変動してきたことを明らかにした。しかし近年その周期性が乱れている。第3章で見たように確かに漁業の大きな発展があったが、そのことによる影響がどうなのか、自然環境の影響はあるのか、それらのことを検討するために、再生産関係を検討してみる。そのために親魚が産み出す総産卵数(E:親魚の推定総産卵数)と、それに由来する子が産み出す総産卵数(R:子の魚の推定総産卵数)との関係を Fig. 29 に示した。ある年の親魚が産み出す総産卵数とはその年に夏眠した幼、成魚双方が産出する総産卵数の合計である。それに対して、子の総産卵数とは親魚が産んだ卵に由来する子、すなわち幼魚の個体の中で成長して満1歳になった時に産卵に参加するものが産む卵の数である。

第3章第3節において漁業の変遷から区分した3つの時期(S I~S III期)別に再生産関係を調べた。Fig. 29の各点はかなり分散しているが、時期が進むにつれて分散の度合は大きくなっていく。リッカーの再生産関係式として求めると以下のようなになる。

S I期(1966~'76年)

$$R = 4.65Ee^{-5.26 \times 10^{-4} E}$$

S II期(1977~'83年)

$$R = 2.47Ee^{-2.17 \times 10^{-4} E}$$

S III期(1984~'89年)

$$R = 2.83Ee^{-1.90 \times 10^{-4} E}$$

この曲線も Fig. 29 に示したがそれからRの最大値とその時のEの値、およびその比を計算し Table 12 にまとめた。この結果、(1)最近になるほどRの値が高くなっていること、(2)そのRを実現するためのEも大きくなっており、R/Eは小さくなる傾向があること、である。

Rの最大値は環境の収容力を示すもので、この場合高くなっているので環境収容力が大きくなっていることがわかる。

Fig. 30 に小川ら(1987)より引用した、東北太平洋側から常磐海域にかけての親潮第一分枝の4月と11月の南限位置の経年変化を示した。傾向線は図より読み取った南限位置の年に対する回帰関係を求めた引いたものである。近年親潮系水の南下が顕著であることが判るが、特に4月のそれ

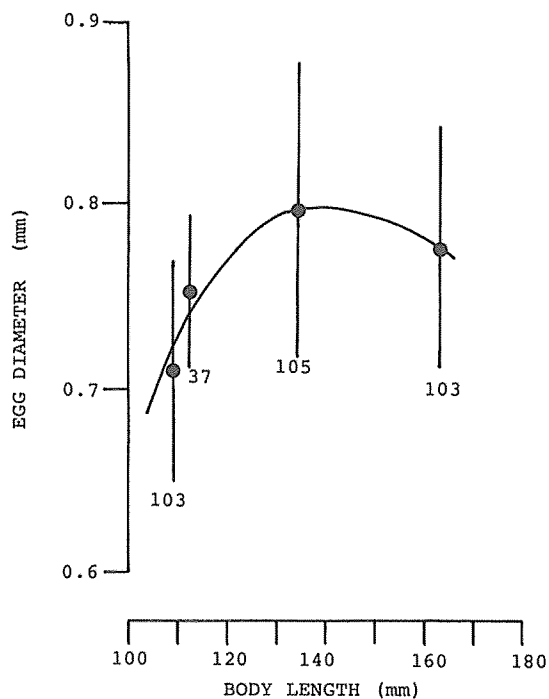


Fig. 28. Relationship between the diameter of ovarian ripe egg and body length of the sandeel just before spawning caught on Dec. 30, 1983. Mean egg diameter with a standard deviation is indicated. Figure denotes number of eggs measured.

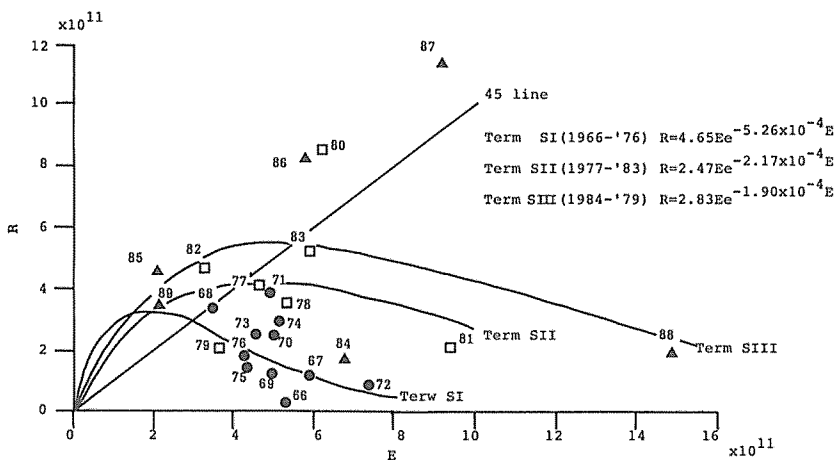


Fig. 29. Reproductive relation of the sandeel around Oshika Peninsula expressed by RICKER type regression. E is estimated number of egg spawned from adult in one year, and R is that from the offspring in the next year.

●: Fishing Term SI (1966-'76), □: Fishing Term SII (1977-'83), ▲: Fishing Term SIII (1984-'89)

Table 12. Maximum value of R for the reproductive relation by Ricker type regressions of each Fishing Term in Sendai Bay.

Term	Maximum value of R	E*	R/E
S I	$3.3 \times 10^{11}$	$1.3 \times 10^{11}$	2.54
S II	$4.2 \times 10^{11}$	$4.3 \times 10^{11}$	0.98
S III	$5.6 \times 10^{11}$	$4.8 \times 10^{11}$	1.17

\* E-value against the maximum value of R

は大きい。4月はイカナゴの生活年周期で摂餌期（第6章）で良く成長する時期であり、イカナゴは冷水起源の魚と考えられる（第5章）ことからイカナゴにとって好適な環境が広がっていることが明らかである。これが環境の収容力を拡大し先の結果となったものと言える。

しかしながら再生産関係は悪くなっている。つまりR/Eが小さくなっているということは、拡大された環境の収容力を達成するためには親の量がこれまでと比べて多く必要となると言うことになる。Table 12からは約2倍の量を必要とする。Fig. 27からみられるように、最近の推定総産卵数は変動の幅が大きくなりながら増えているのは、このためであると理解できる。そして増えているのは満1歳の親魚が産む卵である。上の第2項で2~3歳魚の産む卵の方が質的に良いかもしれないことを示唆したが、1歳の親魚が産む卵はその孵化や、その後の子魚の生残りに問題があるということになる。卵の質の問題を、卵の量で補償している状況である。

### 第3節 考 察

#### 第1項 仙台湾における資源変動問題

以上みたように、仙台湾のイカナゴ資源には3年ごとに卓越年級群を発生させる機構があって、それがこの海域における資源変動を基本的に左右してきた。しかし漁獲量変動には当歳魚に強く現われる3年ごとの周期性に1歳魚以上の成魚の漁獲量加わるのでみかけのうえでは不規則で小刻みな変動となって現れる。ところがこの周期性が見られなくなってきている (Fig. 25)。

仙台湾は1977年からの船曳網の参入、1984、5年の底曳網による漁獲開始という2段階の漁業の発達によって一時的に漁獲量は増大したものの、最近では低下傾向 (Fig. 2) となっている。したがってここでも漁業との関わりを中心として第3章第3節で区分した3つの時期に分けて検討してみることにする。

#### S I 期 (1976年以前)

仙台湾におけるイカナゴ漁業は主として宮城県のスランプ網と抄網であった。これらの漁法は粗放的、消極的であり、イカナゴ資源に対する漁獲圧力は小さかったと考えられる。先に述べたように幼、成魚共にそれぞれの漁獲量には明瞭な3年の周期性が認められた。このようなイカナゴ漁獲量の変動様式はイカナゴ資源自身の変動特性を反映したものであった。換言するとこの時期においてはイカナゴ漁業はイカナゴの資源変動に強く左右されていたといえる。

#### S II 期 (1977~'83年)

福島、茨城両県沿岸海域で船曳網によってイカナゴ幼魚を多獲するようになった結果、幼魚への漁獲圧力

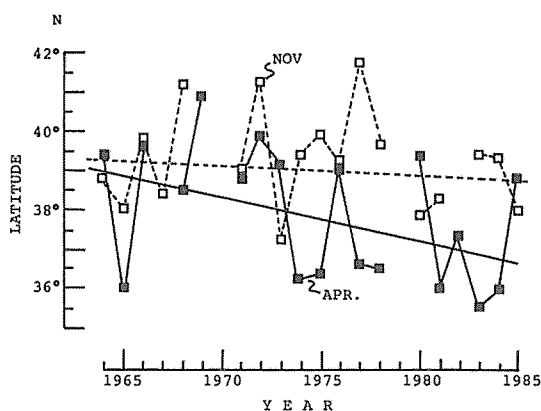


Fig. 30. Interannual variations in location of the southern limit of the First Oyashio Intrusion in April and November from OGAWA *et al.* (1987). Regression lines were drawn by the author.

が増して成魚まで生残する個体が減少したと考えられる。このことは女川の成魚の CPUE 変化にも影響が現われている (Fig. 25)。1976年以前成魚の CPUE は0.5~1.0トン/日統の水準であったのが、1977年以降は0.2~0.52トン/日統までほぼ半減したこと、そして Table 11 によると成魚の漁獲尾数比率が多い1979年でも成魚は全体の10%で、S I期の成魚の比率が多い年の13~26% (1966年は64%と異常に高いので例外とした) に及んでいないことから明瞭である。なお幼魚の CPUE が1979年に高かったのはこの年が卓越年であったためと考えられる。本章第2節第1項で述べた1978年の幼魚の量が前年が卓越年であったにもかかわらず多かったのは、Fig. 30 で見られるように1977、'78年は続けて親潮の南下があって環境が好適であったために生残りが良かったのかもしれないことと、イカナゴ資源にとっては今までになかった幼魚の多獲による資源の減少に対するイカナゴ自身の反応——漁獲圧力の増加に伴う資源の縮小に対し、これを復元しようとする力 (川崎, 1983) が働く反応——の結果であると考えられる。この復元力は親潮の南下がなかった1980年にも働いていると思われ、卓越機構が働く年であったことも合わせてそれまでにない大発生となって現われたと推察される (Fig. 25, 26)。この期においても3年ごとに卓越群を発生させる機構は維持されているが、みたように資源の縮小した場合、それに加えて復元力が働き、相乗的により大きな発生量となるものと考えられる。この後1983年も同様に考えられる大きな漁獲量があった (Fig. 25)。復元力については以下の第3項で問題としたい。

### S III期 (1984年以降)

この期は初年の1984年の急激な漁獲量の増大から始まった (Fig. 2 参照)。これは1984年以降底曳網の参入で成魚に対する漁獲が強化されたことによるが、第2節第3項で見たように環境収容力が向上したことと相まって1987年までは今までにない5~8万トンの高い漁獲量水準が維持された。成魚に対する漁獲圧力が大きかったことは、Table 11 の宮城・福島各県の当初の漁獲尾数比率からも明らかである。これは従来の女川魚市場のランプ網・抄網による漁獲尾数比率の傾向には見られなかったものである。こうした状況は底曳網が持っている効率的、積極的な漁法によってもたらされたものであるが、最近では漁獲量が低下する傾向 (Fig. 3) が現れている。その状況下で Table 11 からは最近では成魚の比率の低下が目立っていることがわかる。同表では女川魚市場の比率で成魚が極端に減って、以前比率の上で成魚でも見られた卓越傾向が1981年を最後に見られなくなっている。Fig. 26 からは幼魚の3年ごとの卓越群の発生が機能していることが続いてみられるが、1987年のように卓越年を上回って大発生が見られ、底曳網の参入による成魚の多獲という事態に対しやはり復元力が働いていることを思わせる。ただこの年のように、S IIの時期に見られた場合と違って卓越年でない年に、従来の卓越年の規模を上回って大発生が起こっていることは特徴的なことである。

仙台湾のイカナゴについては漁獲量変動の問題で児玉 (1980) や菊池ら (1986) が水温との関係から概して冬期から春期に水温が低い方が豊漁になると説明している。そして低水温の要因として親潮系水の影響を示唆している。確かにイカナゴは冷水起源と考えられて、親潮系水の影響は好適環境もたらし、イカナゴ資源に大きな関わりを持つものといえるが、Fig. 25, 27 と 30 を対応させてみると1975、'81年のように親潮系水が南下している年でも漁獲量 (尾数) が多いとは限らないし、逆に1980年のように南下がなかった年でも大発生が見られている。小川他 (1987) もこの海域の水温と漁獲量の間には有意な相関は認められなかったと報告している。後で推論するようにこの海洋環境がイカナゴの個体数変動様式を発達させてきたと思われるが、イカナゴに関しては今日的には海況変動と漁獲量変動、さらには資源量変動とは単純には対応しない。したがって基本的には明らかにしてきたイカナゴ資源自身が持っている個体数変動様式——3年ごとの卓越年級群発生機——に基づいて資源変動が行われ、それにその時々海洋環境等が働いて増幅され漁獲量変動として現れると考えることが適当であろう。

3つの時期を通じて、今日、イカナゴ資源にとっては海洋環境が好適になって資源を拡大させる余地が生まれているが、環境の好転にまさるとも劣らないような速度の漁業の急速な発達、そのもとでの強い漁獲圧力の下にさらされていると言える。そのために生物集団としてのイカナゴの側には、当初から保持している3年周期の卓越群発生機構を保持しながら、復元力も働かせて個体数を維持しようとしている懸命な努力があるように思われる。

### 第2項 資源変動のメカニズム

イカナゴの資源変動は基本的にはイカナゴが保持している3年周期の卓越群発生機構によって左右されて

いる。これが機能するメカニズムについて個体群の成長のモデルからまとめておく。

Fig. 31 にはイカナゴの3年周期の変動機構のモデルを示した。Tは年を表しT<sub>3</sub>が卓越群が発生する年とする。T<sub>1</sub>からT<sub>2</sub>、T<sub>3</sub>にかけては指数成長で個体数が増えていく。この時の増加率r(内的自然増加率)は

$$r = \text{発生率} - \text{死亡率}$$

と表されるが、発生率については先に見た(第2節第2項)卵の生残りに関する質が関係すると考えられる。T<sub>3</sub>の年には3年前の卓越群が親となって、質の良い卵を産み出すことによって発生率を高くする。この結果rを高めることになる。

しかしT<sub>3</sub>の年は環境の収容力一杯になったとき、密度効果が働いて資源が減少する年でもある。発育段階のところ(第6章第2節 Table 10)でも見たように全長30~50mmで種としての体制が整うが、このときには側線や腹側に縦走する左右1対の‘ひだ’も出現する。側線は群形成に‘ひだ’は潜砂に関係すると思われるが、群形成や潜砂は個体間で相互の間に間隔をとって行うことになるので密度効果が働くようになる。伊勢湾のイカナゴも体長50mm弱で密度依存的になると考えられており(名越・弓場, 1988)、仙台湾のような開放的な海域でもイカナゴのように群を形成して生活し、潜砂の習性を持っていて移動範囲が限定される魚の場合、密度効果が強く現われると思われる。T<sub>3</sub>の時に作用してくる環境の収容力の大きさは現実的には可変的なもので年によって違う。今までみてきたように近年は環境が好適に推移して、収容力は大きくなっている。

ところで漁獲量の周期性については、北海道では5年または2年(福原・内藤, 1950; 石垣, 1950)、鳥取では11年(原見, 1979)、瀬戸内海では明石で3年(井上, 1952; 浜田, 1972)の周期がそれぞれあると言われている。また、北大西洋、カナダのニューファウンドランド海域の*A. dubius*では、卓越年級群が存在することが報告されているが(WINTERS, 1983)、こうしたことからイカナゴ類は共通して、卓越年級群を発生させる周期的な個体数変動機構を具備している可能性を示唆するものである。もっとも、伊勢湾のように満1年で産卵し死亡するのが普通と考えられているところ(糸川, 1976b)の変動問題には別の内容があるかもしれないが、いずれにせよ、イカナゴの資源変動は本章冒頭でも述べたように各地の系統群について別個に行われるべきことが明らかで、今回の検討はその点でも意義のあるものと言えよう。

さらに卓越年級群を発生させる周期的な個体数変動機構をイカナゴはどのようにして獲得してきたかと言う問題がある。それを仙台湾のイカナゴについて推察すると、仙台湾の海洋環境の特性とイカナゴとの関わりから示唆される。親潮系水の南限位置には経年的に小刻みな変動(Fig. 30)が見られるが、このことはイカナゴにとっては好適環境が小刻みに現れることになる。第5章で推論したように、冷水種のイカナゴの祖先型が南下する中で同じような小刻みな環境変動に遭遇してきたと思われる。イカナゴの個体数変動機構は好適状況に対して早く反応して個体数の増大を図れるように、生活史を発達させてきた結果獲得したものと言える。

### 第3項 イカナゴ資源の今後、有効利用のための基本的問題点

さて仙台湾のイカナゴの資源状況は、環境の好転で環境収容力は拡大し個体数の増大を生物としてのイカナゴ自身が図れる状況にある。現実もそうであったことが、船曳網や底曳網のイカナゴ漁業への参入と相まって漁獲量の増大に結び付いていったことから窺えるが、第2節第3項で述べたように拡大した環境収容力を実現する基礎となる再生産関係は総産卵数の増大に反して悪化していること、それは再生産が質的に劣る1歳魚からの卵に頼らざるをえないためであることを指摘した。ここではさらになぜ1歳魚の産む卵が増えているのかを問題にする。この背景には成魚が減っているという状況がある(第1項)。これは第2節第2項で述べた3歳の成魚が質の良い卵を産むことに関連する。第1項で漁業圧力が増えて資源が縮小する時復元力が働いて資源を回復させようとする反応があることを述べたが、この復元力は Fig. 31 で説明したよう

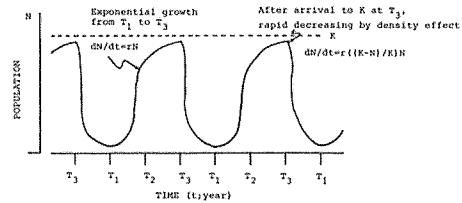


Fig. 31. Diagrammatic representation of the cycle of breaking out dominant year class of the sandeel in Sendai Bay every three years. K is the carrying capacity which is seemed to fluctuate with the environmental condition of the ocean.

に個体群の成長式的内的自然増加率で説明される。具体的には第4章第5節第2項で示した以下の式で説明される。

$$r_{max} = \ln(\sum l_x m_x) / T$$

この  $r_{max}$  が大きくなるように復元力が働く。このためには分子を大きく、分母を小さくするようになれば良いが、 $l_x$  は生き残りの割合なので漁業がある状態でこれを大きくするのは困難性がある、 $m_x$  は具体的には産卵数として現れるが、仙台湾の場合これが多くなっている可能性が考えられる。Fig. 32 は調査することのできた1978, '79, '81および'82年の仙台湾のイカナゴの体長と産卵数の関係である。かなりばらつきがあるが回帰式はそれぞれ図に示すように求められた。この回帰式を用いて糸川(1977)に従い同一体長の産卵数を計算し糸川の結果と合わせてTable 13に整理した。これで判るように漁業が従来からよく発達しその圧力も強いと考えられる瀬戸内海と伊勢湾では、同一体長の個体は仙台湾と比べて多く産卵している。仙台湾の場合も年による差は2歳魚では1歳魚の産卵数と同じくらいの差があるほどである。従って仙台湾のイカナゴも漁業圧力によっては産卵数が増える可能性が考えられる。次に  $T$  は実際には産卵に参加する親魚の平均年齢である。第4章の考察でも述べたが上の式では分子は自然対数をとるので  $l_x$  や  $m_x$  が変化しても全体としては大きく違わないが、 $T$  は  $r_{max}$  を大きく決定づける。1歳魚の産卵への参加は従来3.1%とか33% (本章第1節) とみなされていたが、これも瀬戸内海と伊勢湾では1歳魚が産卵主群となっていることを考えると、仙台湾でも満1歳で産卵するものが増えることが考えられ、それが  $r_{max}$  を大きくするためには最も有効で、可能なことと言える。この  $r_{max}$  に関連する産卵数や、産卵に参加する魚の年齢等の調査が今後の一課題であろう。

以上みたように  $r_{max}$  を増大させる形で復元力が発揮され卵の質よりも量で新たな再生産関係が構築されているのが現状であろう。

引き続き漁業の圧力が強い状態が続くと、上に見た状況からは瀬戸内海や特に年魚化の著しい伊勢湾のような状態の資源になるかもしれない。また環境状況の変化があった場合収容力が変化することも考えられる。

仙台湾のイカナゴ漁業の場合、以上見たような状況を考慮することが今後の資源の有効利用の基本的問題点である。

### 第8章 総括および総合討論

今日、少なくとも我が国ではイカナゴは重要な漁業資源として利用されているが、日本

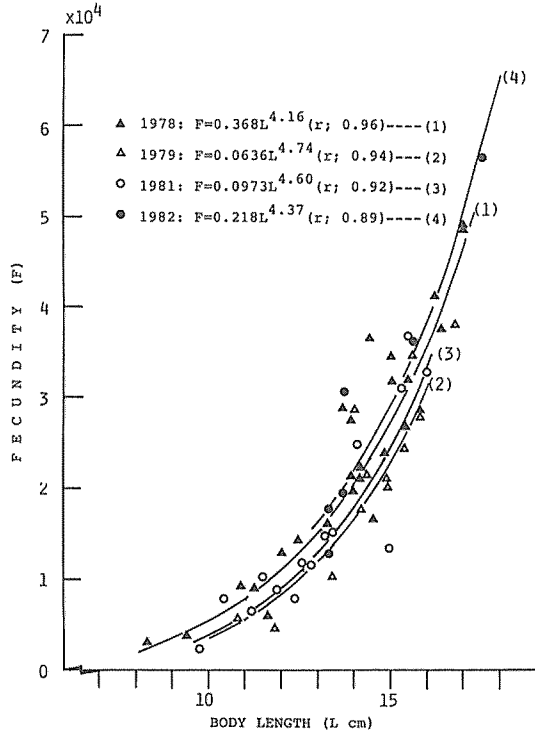


Fig. 32. Regression of fecundity on body length of sandeel in Group III from Sendai Bay in some different years. No. (1) is the same to No. (3) shown in Fig. 17.

Table 13. Comparison among the fecundities for sandeel of Group III from different areas.

Age	1 yr	2 yrs
Length at age*	9.65 cm	12.12
The Inland Sea*	6,447	17,694
Ise Bay*	6,252	12,697
Sendai Bay (1978)	4,586	11,836
Sendai Bay (1979)	2,952	8,695
Sendai Bay (1981)	3,288	9,380
Sendai Bay (1982)	4,374	11,840

\*Data from ITOKAWA (1977)



のイカナゴ漁業は全体としては1960年代後半から1970年代の前半にかけての多獲時代の後、減少傾向が現れており、資源をめぐる問題の解明が求められている状況と言えよう。本論文は水産資源学的立場から、資源構造と資源変動の問題を中心として資源生態学的研究をとりまとめたものである。

資源構造と資源変動の問題はそれぞれ重要な問題であるが、不可分の結び付いている。資源変動の問題を解明するためには資源構造を明らかにしておくことが必須の条件である。本論文は資源構造を明らかにする点でも単に形態形質上や生息分布域の異同のみで論ずるのではなく、固有の生活史を持ちそれに裏付けられた個体数変動機構を持つものとして各地のイカナゴ集団を解明しようとした。従って資源構造の解明は資源変動研究のための前提的な必須の条件という位置付けにとどまらず、資源変動研究の基礎をなしているという意味で不可分に結び付いているのである。

イカナゴは日本周辺各地に生息しそれぞれの水域において固有の系統群が存在していること、北海道北部ではキタイカナゴとイカナゴが、また仙台湾ではイカナゴ種内の2グループがそれぞれ重複して分布しているという特性、またそれらが外観的には判別が困難であるが、キタイカナゴとイカナゴは別種、イカナゴの2グループは種内変異とされてきたこと、手法として近年発達したアイソザイムを用いての集団遺伝学的研究からは以上のキタイカナゴとイカナゴは別種、イカナゴ2グループは地方的品種と見なし得るというように、資源構造を扱う上からは問題を整理する状況にあった。また本州日本海側のイカナゴについては未解明な状況であった。したがって水産資源学的な立場から、上記の観点で生活史、個体数変動機構の基礎的解明を通して資源構造を明らかにすることは重要なことである。その点でこれまでのイカナゴ研究史を概括したが、それぞれの研究自体は貴重な知見を集積してきたが、今日では上に述べたような新たな段階の研究が要請されているといえる。

筆者は日本周辺各地のイカナゴは漁業的に成立している海域にそれぞれ相対的に独立した系統群が存在すること、全体としては3つのグループ（分布域の特性から北から第Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ）に分けることができ、第Ⅰは従来言われてきたキタイカナゴ、第Ⅱ、第Ⅲはおなじくイカナゴの種内グループであって、これまでの分布状況を再確認するとともに本州日本海側での第Ⅱ、第Ⅲグループが鳥取県沿岸で重複していることを明らかにした。

イカナゴは多くの海産硬骨魚類の中では体は小さく早く成長、成熟して寿命が短く、小刻みな環境変動に対応して世代交代を早くして個体数を調節する種族維持的な方向に生活史を選択してきたと言えるが、さらに3つのグループの生活史の選択という点では、第Ⅰグループは相対的にゆっくりと大きく成長し、産卵数は少なくて個体維持的な生活史を選択してきている。一方、第Ⅲグループは速く成長し小型で、産卵数は多く、種族維持的な生活史を選択してきたと言える。第Ⅱグループは両者の中間的な生活史の内容となっている。生活史の内容を基礎として個体数変動機構の上では第Ⅰグループから第Ⅲに向かうほど小刻みな個体数変動を行う機構を持っていると考えられる。同一グループ内でも生活史の内容に違いがあることから、各系統群には固有の変動機構があると言える。

このような生活史の内容を選択するに至った過程として、現在のイカナゴが日本周辺へ分布するに至った歴史的過程を推論した。北半球の冷水起源と考えられるイカナゴ類の祖先型が氷河期の寒冷化に伴う南下の過程で、不適環境域であった暖水域へ進出する際に夏眠習性を獲得し、夏眠期の後の産卵期のために早く成長して産卵を行う生活史を選択したと推論した。南のイカナゴほどその方向への選択性が強いと考えられる。

イカナゴ類はほとんどが北極を囲むようにして大西洋と太平洋の温帯から寒帯水域まで多くの種が存在しており、海外の研究も少なくないが多くの生物分類学的なものが多いが、それにもかかわらず分類上の混乱が少なからず見られる。イカナゴ類の汎世界的な分布からすると、他の分野からの研究も含めて研究の発展が望まれるところである。

資源変動の問題としては、仙台湾のイカナゴ資源を解析した。仙台湾はイカナゴの2グループの重複域であり、資源変動の問題では近年急激に漁業が発達して、漁獲量が急増した後低下している水域で、イカナゴ研究の上で重要な海域である。仙台湾のイカナゴはその生息している海洋環境に対応した3年周期の卓越群発生機構を保持しており、これによって仙台湾において個体群を維持してきたと言える。当初は粗放的な消極的漁業（ランプ網、抄網）のみが営まれ、漁獲量はイカナゴの自身の資源変動に左右されるような変動をしてきた。1977年に船曳網が、1984、5年からは底曳網が参入する漁業の大きな発達があって、漁獲量は

増大したがやがて減少傾向を呈した。こういった状況を解析したが、漁獲量の増大は漁業の発展と機を同じくして海洋環境が好適に変化したためである。しかし強まる漁業圧力の中でイカナゴ資源は再生産関係が悪化している状態になっており、基本的には3年周期の卓越群発生機構を機能させながら、産卵数の増大と産卵開始年齢を早くする方向で資源の復元力が働いていると思われる。仙台湾のイカナゴ資源については特に生活史の内容、個体数の変動機構の現実的な適応について検討した。すなわち、イカナゴ類が長い進化の過程で選択してきた生活史とそれに基づく個体数変動機構が、今日人間からの激しい働きかけ(=漁業)に対して反応している状況である。

イカナゴ類は仙台湾で見たようにその生活史に基づく固有の変動機構によって個体数を維持しているが、その内容は小刻みに変化する海洋環境に対して卓越群を発生させる機構が主体となっていると思われる。今日イカナゴ漁業は日本各地で発達しているが、瀬戸内海や、伊勢湾のように集約的に漁業が発達したしているところでのイカナゴ系統群は漁業圧力に対して生活史と個体数変動機構を基礎として対応していると言える。今後のイカナゴ資源の有効利用を考える時、イカナゴのこのような資源特性を考慮する必要がある。

謝辞 本研究を行うに当たってその機会を与えられ、長きにわたって終始御指導を頂き、また本論文をまとめる上で多大な御助言と御校閲を賜った東北大学農学部教授川崎健博士に衷心より御礼申し上げる。また同じく御校閲の労をとって頂き有益な御助言を賜った東北大学農学部教授谷口旭博士、同じく東北大学農学部教授秦正弘博士に深謝申し上げます。また研究材料としたイカナゴ標本の採集への御助力と本誌への投稿に当たって御校閲の労をおとり下さった広島大学生物生産学部教授角田俊平博士に心から感謝を申し上げます。本報の図(Fig. 30)の引用に際しては日本海区水産研究所の小川嘉彦博士に御了承頂いた。同氏に感謝申し上げます。また資源解析のための資料を提供下さり、かつイカナゴの標本採集に御便宜を計って下さった宮城県漁業協同組合連合会女川支所の職員の方々の御厚情に対して御礼申し上げます次第である。さらに研究材料としたイカナゴ標本の採集には、以下の多くの大学、試験・研究機関の方々、漁業者の方々に御苦労をおかけした。ここに記して深く感謝する次第である。奈良女子大学教授名越誠博士、鳥取県地方気象台元防災課長原見敬二氏、北海道立稚内水産試験場、同中央水産試験場、秋田県栽培漁業センター、宮城県水産試験場、福島県水産試験場、新潟県佐渡栽培漁業センター、愛知県水産試験場、三重県水産試験場、兵庫県水産試験場、福岡県水産試験場、佐賀県水産試験場、鳥取県中部漁業協同組合、福島県相馬市原釜漁業協同組合所属小型底曳網船当業者。

## 引用文献

- 赤嶺達郎, 1984, Marquardt 法によるPolymodal な度数分布を正規分布へ分解する BASIC プログラム。日水研報, 34: 53-60.
- BACUS, R. H., 1957, The fish of Labrador. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 113 (4): pp. 307-308.
- BUSH, G. L., 1975, Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 339-364.
- CORBIN, P. G. and VATI, V., 1949 The postlarval sand eels (*Ammodytidae*) of the Celtic Sea and Plymouth area. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 28: 287-313.
- CORBIN, P. G., 1950, The Occurrence of the smooth sand-eel, *Gymnamodytes semisquamatus* (Jourdain), in the Plymouth area, with notes *G. cicereus* (Rafinesque), and *G. capensis* (Barnard). *J. mar. biol. Ass. U. K.* 29: 83-89.
- CORBIN, P. G., 1950, *Ammodytes immaculatus*, a new species of sand-eel found in European seas. *Nature*, 4221: 525-526.
- DALLEY, E. L. and WINTERS, G. H., 1987, Early life history of sand lance (*Ammodytes*) with evidence for spawning of *A. dubius* in Fortune Bay, Newfoundland. *Fish. Bull.*, 83: 631-641.
- DE LURY, D. B., 1947, On the estimation of biological populations. *Biometrics*, 3: 145-167.
- 土井長之, 1971, イカナゴ発生量数値予測, 主成分分析の一例題。東海区漁場海況概報, 52 (特別号): 32-36.
- 江部健一・竹内 啓・鈴木孝夫, 1985, イカナゴ稚仔魚調査。福島水試事報, 昭和59年度: 94-102.

- 江部健一・竹内 啓・横田 廣・松本育夫, 1986, イカナゴ稚仔魚調査. 福島水試事報, 昭和60年度: 74-80.
- 江部健一・竹内 啓・平川英人・水野拓治・五十嵐敏・佐藤 照・横田 廣・佐々木輝行, 1987, イカナゴ稚仔魚調査. 福島水試事報, 昭和62年度: 66-74.
- 江部健一・立花一正・平川英人・石田敏則・松本育夫・水野拓治, 1989, イカナゴ親魚調査. 福島水試事報, 昭和63年度: 120-121.
- ELDRIDGE, N., 1971, The allopatric model and phylogeny in Paleozoic Invertebrates. *Evolution*, 25: 156-167.
- FOREST, J., 1950, Observation sur deux *Ammodytides* des cotes Francaises, *Ammodytes lanceolatus* Lesauvage et *Ammodytes lancea* Cuvier. *J. du Conseil*. 16: 179-182. (in French).
- 藤尾芳久, 1984, アイソザイム分析手法による魚介類の遺伝的特性の解明に関する研究. 昭和58年度農林水産業特別試験研究費補助金による研究報告書: 1-65.
- 藤原健蔵, 1979, 瀬戸内海の自然と環境 (津田覚編著). pp. 23-41. 瀬戸内海環境保全協会, 神戸.
- FUJIWARA, T., NAKATA, H. TANDA, M. and KARAKAWA, J., 1990, Biological and physical parameters of the population dynamics of sand eel larvae in the eastern Seto Inland Sea. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56: 1029-1037.
- 福原 眈・内藤政治, 1950, 昭和24年度玉筋魚棒受け漁業試験. 北水誌月報, 7: 1-6.
- 浜田尚雄, 1966 a, 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究-I, 親魚の年令組成との関係. 日水誌, 32: 393-398.
- 浜田尚雄, 1966 b, 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究-II, 稚仔の分布消長について. 日水誌, 32: 399-405.
- 浜田尚雄, 1966 c, 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究-III, 産卵前後の海気象との関係. 日水誌, 32: 579-584.
- 浜田尚雄, 1967, 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究-IV, 産卵量との関係. 日水誌, 33: 410-416.
- 浜田尚雄, 1968, 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究-V, 漁獲量の長期変動と漁業の変遷. 日水誌, 34: 978-996.
- 浜田尚雄, 1971, 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究-VI, 稚仔の分布型について. 兵庫水試報, 10: 1-4.
- 浜田尚雄, 1972 a, 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究-VII, 親と子の量的関係. 兵庫水試報, 12: 1-5.
- 浜田尚雄, 1972 b, 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究-VIII, 体長組成と予測について. 兵庫水試報, 12: 7-15.
- 浜田尚雄, 1974, 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究-IX, 毛顎類との関係. 兵庫水試報, 19: 1-6.
- 浜田尚雄, 1979, 播磨灘, 大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究-X, 隣接海域との関係. 兵庫水試報, 14: 1-4.
- 浜田尚雄, 1985, 水産研究叢書36, 我が国におけるイカナゴの生態と漁業資源. 85 pp., 日本水産資源保護協会, 東京.
- 浜田隆士, 1985, 化石から“古黒潮”を考える, 黒潮の古生物学, アニマ, 151: 38-39.
- 原見敬二, 1979, 鳥取県のイカナゴ漁. 海の気象, 25 (3): 8-11.
- HART, P. J. B., 1974, The distribution and long term changes in abundance of larval *Ammodytes marinus* (Raitt) in the North Sea. In “The Early Life History of Fish” (BLAXTER, J. H. S. ed.), pp. 171-182 Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- HATANAKA, M. and OKAMOTO, R., 1950, Studies on populations of the Japanese sand lance (*Ammodytes personatus* GIRARD). *Tohoku J. Agr. Res.*, 1: 57-67.
- 井上 明, 1949, イカナゴ *Ammodytes personatus* Girard の生態に就いて (第1報). 日水誌, 15: 458-468.

- 井上 明, 1952, イカナゴ *Ammodytes personatus* Girard の生態に就いて(第2報). 内海水研報, 2: 12-20.
- 井上 明・高森茂樹・国行一正・小林真一・仁科重己, 1967, イカナゴの漁業生物学的研究. 内水研報, 25: 1-335.
- 石垣富夫, 1956, 北海道周辺のイカナゴ漁業(その1) - 漁業調査, 漁場, 漁期, 漁獲量 - . 北水試月報, 13(9): 12-25.
- 石垣富夫・加賀吉栄, 1957, 北海道周辺におけるイカナゴ (*Ammodytes personatus* Girard) 漁業生物学的研究 - I. - 特に Population の構造について - . 北海道水研報, 16: 15-38.
- 糸川貞之, 1976 a, 伊勢湾産イカナゴの資源研究 - I, 当歳魚の成長について. 三重伊勢湾水試事報, 昭和51年: 151-156.
- 糸川貞之, 1976 b, 伊勢湾産イカナゴの資源研究 - II, DeLury の方法による資源量推定. 三重伊勢湾水試事報, 昭和51年: 156-164.
- 糸川貞之, 1976 c, 昭和51年度イカナゴ資源調査. 三重伊勢湾水試事報, 昭和51年: 164-174.
- 糸川貞之, 1977, 伊勢湾産イカナゴの資源研究 - III, イカナゴの孕卵数について. 三重伊勢湾水試事報, 昭和52年度: 70-74.
- 糸川貞之, 1978, 伊勢湾産イカナゴの資源研究 - IV, イカナゴの産卵について. 三重伊勢湾水試事報, 昭和52年度: 30-39.
- 糸川貞之, 1979, 伊勢湾産イカナゴの資源研究 - V, 再生産関係について. 三重伊勢湾水試事報, 昭和54年度: 48-52.
- 糸川貞之, 1981, イカナゴ漁業. 日本水産学会漁業懇話会報, 17: 17-34.
- 岩田宗彦・北口孝郎・沼知健一, 1980, 昭和55年度日本水産学会春季大会講演要旨集, pp. 8, 日本水産学会, 東京.
- KÄNDLER, R., 1941, Untersuchungen über Fortpflanzung, Wachstum und Variabilität der Arten des Sandaals in Ost- und Nordsee, mit besonderer Berücksichtigung der Saisonrassen von *Ammodytes tobianus*. L. *Kieler Meeresforsch.*, Bd. 5: pp. 45-145. (Macer, 1965より).
- 管野泰次, 1989, 極東水域に分布するニシン *Clupea pallasii* の形態形質の個体群変異. 日水誌, 55: 431-439.
- 川崎 健, 1973, 水産資源論(田中昌一). pp. 73-92, 東大出版会, 東京.
- 川崎 健, 1977, 魚と環境, 一大漁・不漁の生物学一, 126 pp. 海洋出版株式会社, 東京.
- 川崎 健, 1980, 対話「仙台湾」. 月刊海洋科学, 12: 321-323.
- 川崎 健・佐々木浩一, 1980, 仙台湾の魚類相と海洋環境. 月刊海洋科学, 12: 358-364.
- 川崎 健, 1982, 浮魚資源. 327 pp. 恒星社厚生閣, 東京.
- 川崎 健, 1983, 魚の資源学. 206 pp. 大月書店, 東京.
- 川村輝良, 1940, *Ammodytes personatus* Girard(玉筋魚)の脊椎骨数に於ける地方的差異. 水産学雑誌, 42: 19-24.
- 木島明博, 1989, 昭和61~63年度海洋生物集団の識別等に関する先導的評価手法の開発事業報告書, アイソザイムによる魚介類の集団解析. pp. 170-177, pp. 396-406, 日本水産資源保護協会, 東京.
- 菊池喜彦・佐藤孝三・小林一郎, 1986, 宮城県におけるイカナゴについて. 水産海洋研究会報, 50: 165-166.
- 木元新作, 1976, 動物群集研究法 - I, 一多様性と種類組成 - . pp. 148-151, 共立出版株式会社, 東京.
- 木村資生, 1988, 生物進化を考える(岩波新書), 290 pp., 岩波書店, 東京.
- 北口孝郎, 1977, 宗谷海峡周辺水域のイカナゴ漁業と若干の生物学的知見. 北水試月報, 34(2): 1-11.
- 北口孝郎, 1979, 北海道北部沿岸水域に分布するイカナゴ属 (*Genus Ammodytes*) の分類の一考察. 北海道水試報, 21: 17-30.
- 北口孝郎, 1980, イカナゴ. 北海道稚内水試事業成績書, 昭和55年度: 87-91.
- 北方正章, 1955, イカナゴ (*Ammodytes personatus* Girard) の年令について. 対馬暖流開発調査, 第3回シムボジウム発表論文, 漁況海況編, pp. 1-6, 水産庁, 東京.
- 北方正章, 1957, 北海道周辺におけるイカナゴ (*Ammodytes personatus* Girard) の漁業生物学的研究 - II, 年齢及び成長について. 北水研報, 16: 39-49.

- 橋高二郎・外山公望, 1957, 淡路島周辺のイカナゴの年令, 成熟及び脊椎骨数について. 神戸大教育学部研究収録, 15: 71-78.
- 小林喜雄, 1961, 北西北太平洋におけるキタイカナゴ *AMMODYTES HEXAPTERUS PALLAS* 幼稚魚の形態, 脊椎骨数の変異及び体長組成に就いて. 北大水産彙報, 12 (2): 111-120.
- 小林竜一, 1983, パソコンによる統計解析. pp. 120-126, 培風館, 東京.
- 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.
- 久保伊津男・吉原友吉, 1969, 水産資源学. 改訂版, 482 pp. 共立出版株式会社, 東京.
- LEIM, A. H. and SCOTT, W. B., 1966, Fish of the Atlantic Coast of Canada. pp. 271-274 *J. Fish. Res. Bd. Canada*, Ottawa.
- LINDBERG, G. U., 1937, On the classification and distribution of sand-lance genus *Ammodytes* (Pisces). *Bull. Far. East Branch Acad. Sci. USSR.*, 27: 85-93 (in Russian with English translation).
- MACARTHUR, R. H., 1982, 地理生態学 (巖俊一・大崎直太監訳). 300 pp., 蒼樹書房, 東京
- MACER, C. T., 1965, The distribution of larval sand eels (Ammodytidae) in the southern North Sea. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 45: 187-207.
- MACER, C. T., 1966, Sand eels (Ammodytidae) in the south-western North-Sea; their biology and fishery. *Fishery investigations Series II*, 24(6): 1-55.
- 前川光司・後藤 晃, 1982, 川の魚たちの歴史. (中公新書, 647) 212 pp. 中央公論社, 東京.
- 松原喜代松・落合明, 1965, 魚類学. 第2版, pp. 863-870, 恒星社厚生閣, 東京.
- 松原喜代松, 1979, 魚類の形態と検索 I. (校訂版), pp. 718-721, 石崎書店, 東京.
- 松尾文夫・屋代勝敏・橋 萬蔵, 1965, 瀬戸内海を中心としたハマチ養殖事業の現状と問題点について. 60 p p., 日本水産資源保護協会, 漁政叢書 4, 東京.
- 三井田恒博, 1967, 筑前海域におけるイカナゴ (*Ammodytes personatus* Girard) の夏眠生態について. 福岡水試研報, 13: 25-30.
- 南沢 篤・酒井博行, 1969, ハマチ養殖. 56 pp. 水産資源保護協会, 水産増養殖叢書18, 東京.
- 湊 正雄, 1967, 第四紀末葉の海水面変動と日本列島の古地理. 動物分類学会会報, 36: 1-3. (西村, 1974より).
- 宮口喜一, 1977, 積丹水域におけるイカナゴの産卵について. 北水試月報, 34: 1-8.
- 元田 茂・田中義昭, 1950, 北海道沿岸に來遊するイカナゴ幼魚の生態調査, 第1報, 漁期水温, 漁期のプランクトン相, 潜砂習性, 魚群体長組成, 成長度. 北水研報, 7: 46-55.
- 元田 茂・田中義昭, 1950, 北海道沿岸に來遊するイカナゴ幼魚の生態調査, 第2報, 食性, 北水研報, 7: 56-65.
- 中山一蔵, 1952, 明石瀬戸のイワシ並びにイカナゴの漁況と海象・気象との関係について. 中央气象台産業気象調査報, 15 (3): 1-4.
- NAGOSHI, M. and SANO, M., 1979, Population studies of sand eel, *Ammodytes personatus*, in Ise Bay I., Growth and its relation to population density. *Jap. J. Ecol.*, 29: 1-10.
- 名越 誠・神田 猛, 1979, 伊勢湾におけるイカナゴ個体群の研究-II, 資源量および漁獲死亡率の推定. 三重大水産研報, 6: 65-72.
- 名越 誠・弓場公浩, 1988, 伊勢湾産イカナゴの体長の個体変異と個体群密度の関係. 日水誌, 54, 913-917.
- NAKATA, H., 1988, Wind effects on the transport of Japanese sand eel larvae in the eastern part of the Seto Inland Sea. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 54: 1553-1561.
- NEI, M., 1972, Genetic distance between populations, *Am. Nat.* 106: 283-292.
- 日本電気株式会社, 1976, ACOS アプリケーションシステム, ACOS-2/4/6, 統計解析システム説明書 <STATPAC-2/4/6>. pp. 155-159, 日本電気株式会社, 東京.
- 西村三郎, 1974, 日本海の成立, 生物地理学からのアプローチ. 227 pp. 築地書館, 東京.
- 西村三郎, 1981, 地球の海と生命, 海洋生物地理学序説. 284 pp. (付図2枚), 海鳴社, 東京.
- 大羽 茂, 1977, 集団の遺伝, 164 pp. 東大出版会, 東京.

- 大森迪夫, 1980, 仙台湾の魚類群集, 一魚類相と群集の構造一. 月刊海洋科学, 12: 343-349.
- 大島泰雄, 1950, イカナゴ (*Ammodytes personatus* Girard) の生態について. 日水誌, 16: 99-107.
- 小川嘉彦・平井光行・安田一郎, 1987, 親潮第一貫入の変動とその水産生物への影響. 東北水研報, 49: 1-15.
- 岡本浩明・山崎文雄・三島清吉, 1988, 日本近海に生息するイカナゴ個体群の遺伝的分化. 日水誌, 54: 127-1304.
- OKAMOTO, H., SATO H., and SHIMAZAKI, K., 1989, Comparison of reproductive cycle between two genetically distinctive groups of sand lance (Genus *Ammodytes*) from northern Hokkaido. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55: 1935-1940.
- OKAMOTO, H., 1989, A genetic comparison of sympatric populations of sand lance (genus *Ammodytes*) from the region east of Cape Soya, Japan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 1945-1951.
- 沖山宗雄, 1974, 日本海々域の生物学的特性, 一生物相の特徴一, (水産学シリーズ5, 対馬暖流-海洋構造と漁業), pp. 42-55, 日本水産学会編, 恒星社厚生閣, 東京.
- RAITT, D. S., 1934, A preliminary account of the sandeels of Scottish waters. *J. du Conseil*, 9: 365-372.
- REAY, P. J., 1973, Some aspects of the biology of the sandeel, *Ammodytes tobianus* L., in Langstone Harbour, Hampshire. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 53: 325-346.
- PETERSEN, G. H., 1977, The occurrence of the sand eel (*Ammodytes dubius*) in 0.1 m<sup>2</sup> van Veen grab samples taken during winter in Godhavn Havn, Disko Bugt., *J. Cons. int. Explor. Mer*, 37(3): 309-310.
- RICHARDS, S. W., PERLMUTTER, A. and McANENY, D. C., 1963, A taxonomic study of the Genus *Ammodytes* from the east coast of North America (Teleostei: *Ammodytes*). *Copeia*, 2: 358-377.
- RICHARDS, S. W., 1965, Discription of the postlarvae of the sand lance (*Ammodytes*) from the east coast of North America. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 22: 1313-1317.
- RUSSELL, F. S. and DEMIR, N., 1971, On the seasonal abundance of young fish, XII. The year 1967, 1968, 1969 and 1970. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 51: 127-130.
- RUSSELL, F. S., 1976, The eggs and planktonic stages of British marine fishes. pp. 223-238, Academic Press, London.
- 佐賀水試, 1948, いかなご生態調査, 佐賀水試業務報, 昭和23年: 32-40.
- 境 一郎, 1982, 魚が減びる, 226 pp. 農山漁村文化協会, 東京.
- 坂本正勝・今村琢磨・鳥谷部憲男, 1986, イカナゴの利用試験, 第1報, 原料特性について. 北水試月報, 43 (1-3) : 39-50.
- SCOTT, J. S., 1968, Morphometrics, distribution, growth, and maturity of offshore sand lance (*Ammodytes dubius*) on Nova Scotia Banks. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 25: 1775-1785.
- SCOTT, J. S., 1972a, Eggs and larvae of Northern sand lance (*Ammodytes dubius*) from the Scotian Shelf. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 29: 1667-1671.
- SCOTT, J. S., 1972b, Morphological and meristic variation in Northwest Atlantic sand lance (*Ammodytes*). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 29: 1673-1678.
- 関口秀夫・名越 誠・森 行郎・加藤雄一, 1974, 伊勢湾のイカナゴおよびカタクチイワシの摂餌生態, 三重大水産研紀要, 1: 33-41.
- SEKIGUCHI, H., NAGOSHI, M., HORIUCHI, K. and NAKANISHI, N., 1976, Feeding, fat deposits and growth of sand-eels in Ise Bay, central Japan. *Bull. J. Soc. Sci. Fish.*, 42: 831-835.
- 関口秀夫, 1977, 伊勢湾イカナゴ親魚の体脂肪の変動, 日水誌, 43: 123-127.
- 関口秀夫, 1977, 伊勢湾のプランクトン食性魚イカナゴの摂餌について, 日水誌, 43: 417-422.
- 千田哲資, 1965, イカナゴ卵の夜間浮上について, 日水誌, 31: 506-516.
- SHAW, C. R. and PRASAD, R., 1970, Starch gel electrophoresis of enzyme- a compilation of recipes, *Biochem. Genetics*, 4: 297-320.
- SMITH, J. L. B., 1965, The sea fishes of southern Africa., pp. 174-177, Central News Agency, Ltd., 5 th.

ed., South Africa.

- SNEDECOR and COCHRAN, 1972, 統計的方法, 原著第6版, (畑村又好・奥野忠一・津村善郎訳), 393 pp. 岩波書店, 東京.
- 杉野俊郎・菱川 馨・萩野卓次・石川貴朗, 1969, イカナゴ資源調査, 三重伊勢湾水試事報, 昭和44年: 33-37.
- 助川輝武, 1951, 兵庫県に於ける重要水族の化学的研究, 第1報, イカナゴの脂肪含有量と季節及および環境との関係並びに幼魚と成魚の各部位の特質について, 兵庫水試報, 7: 91-108.
- 高木貞男, 1978, 動物の分類, 126 pp., 東大出版会, 東京.
- 高森茂樹, 1969, イカナゴ再生産補給機構と環境要因の影響, 漁業資源研究会議報, 9: 63-73.
- 竹内 啓・江部健一, 1985, イカナゴ親魚調査, 福島水試事報, 昭和59年度: 103-111.
- 竹内 啓・江部健一, 1986, イカナゴ親魚調査, 福島水試事報, 昭和60年度: 81-94.
- TEMPLEMAN, W. T., 1966, Marine resources of Newfoundland. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* 154: 1-170 pp.
- 東北大学大型計算機センター, 1981, TSS ライブラリの利用法—統計計算編, 数値計算編一, 70 pp.
- 富永 裕, 1987, 茨城県沿岸海域におけるイカナゴの成長と生息環境. 日本水産学会東北支部会報, 37: 27-28.
- 内橋 潔, 1950, 明石近海におけるイカナゴ漁業について. 兵庫水試報, 6: 1-19.
- 内橋 潔・井上喜平治・中村美智子, 1950, 日本産イカナゴ (*Ammodytes perosnatus* Girard) の脊椎骨の変異. 兵庫水試報, 6: 29-33.
- WESTIN, D. T., ABERNETHY, K. J., MELLER, L. E. and ROGERS, B. A., 1979, Some aspects of biology of the American sand lance, *Ammodytes americanus*. *Trans. Ame. Fish. Soc.*, 108: 328-331.
- WINTERS, G. H., 1970, Meristics and Morphometrics of sand lance in the Newfoundland Area. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 27: 2104-2108.
- WINTERS, G. H., 1981, Growth patterns in sand lance, *Ammodytes dubius* from the Grand Bank. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 841-846.
- WINTERS, G. H., 1983, Analysis of the biological and demographic parameters of northern sand lance, *Ammodytes dubius* from the Newfoundland Grand Bank. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40: 409-419.
- WINTERS, G. H. and DALLY, E. L., 1988, Meristic composition of sand lance (*Ammodytes* spp.) in Newfoundland waters with a review of species designations in the Northwest Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45: 516-529.
- 山下 洋・青山恒雄, 1984, 大槌湾とその周辺海域におけるイカナゴ (*Ammoytes personatus*) 仔魚の餌生物としての橈脚類ノープリウス幼生, 大槌臨海研究センター報, 10: 25-29.
- 山下 洋, 1985, イカナゴの初期生活史と減耗, 海洋と生物, 37: 94-99.
- YAMASHITA, Y., KITAGAWA D., and AOYAMA, T., 1985, Diel vertical migration and feeding rhythm of the larvae of the Japanese sand-eel *Ammoytes personatus*. *Bull. J. Soc. Sci. Fish.*, 51: 1-5.
- YAMASHITA, Y. and AOYAMA, T., 1985, Hatching time, yolk sac absorption, onset of feeding, and early growth of the Japanese sand eel *Ammoytes personatus*. *Bull. J. Soc. Sci. Fish.*, 51: 1777-1780.

Appendix. Statistics for the analysis in sandeel resource (expressed in round number)

Year	Catch (tonne)		No. of boat*1 (Effort)		CPUE*2		Number of Young ( $\times 10^6$ )				Number of Adult ( $\times 10^6$ )		No. of total egg ( $\times 10^6$ )	Year class formed from E	No. of eggs spawned by fish from E ( $\times 10^6$ )			
	Young Yc	Adult Mc	Lamp nets L	Lift nets D	Total T	Yc/L (2Yc/T)	Adult Mc/D (2Mc/T)	Catch Yn	Recruit-ment Yr	Ye (Yr-Yn)	Yf	Catch Mn				Recruit-ment Mr	Esti-variation Me (Mr-Mn)	Birth*4 Mf
1965	7012	3641			15362	0.052	1.142	45.4	50.2	4.8	3206	3.0	3.2	0.2	2269	5275	1966	280
1966	396	8770			17116	0.182	0.706	4.0	4.4	0.4	280	7.2	7.7	0.5	5591	5871	1967	1183
1967	1565	6046			11209	0.994	0.378	16.8	18.5	1.8	1183	3.0	3.2	0.2	2296	3479	1968	3383
1968	5566	2124			13058	0.290	0.914	48.0	53.0	5.0	3383	2.0	2.1	0.1	1539	4922	1969	1295
1969	1897	5974			(ack)	—	—	18.4	20.3	1.9	1295	4.8	5.1	0.3	3687	4982	1970	2477
1970	3097	4609			16773	0.852	0.680	35.1	38.8	3.7	2477	3.1	3.3	0.2	2408	4885	1971	3899
1971	7147	5707			9809	0.276	1.204	55.3	61.1	5.8	3899	4.5	4.8	0.3	3453	7352	1972	933
1972	1357	5908			11933	0.582	0.560	13.2	14.6	1.4	933	4.7	5.0	0.3	3626	4559	1973	2520
1973	3475	3344			9112	0.851	0.402	35.7	39.5	3.8	2520	3.4	3.6	0.2	2626	5146	1974	2953
1974	3876	1831			7434	0.496	1.104	41.9	46.3	4.4	2953	1.7	1.8	0.1	1338	4291	1975	1438
1975	1842	4107			9227	0.414	0.800	20.4	22.5	2.1	1438	3.6	3.8	0.2	2791	4229	1976	1805
1976	1907	3694			9448	1.520	0.420	24.9	27.5	2.6	1805	3.6	3.9	0.3	2808	4612	1977	4135
1977	7180	1985			14635	0.816	0.216	71.0	77.1	6.2	4135	1.7	1.8	0.1	1124	5259	1978	3551
1978	5974	1576			10431	0.296	0.496	61.5	66.8	5.3	3551	1.4	1.5	0.0	84	3635	1979	2115
1979	1544	2585			13367	0.852	0.168	21.7	24.8	3.1	2115	2.4	2.7	0.3	4074	6189	1980	8555
1980	12373	1120			8007	0.580	0.490	121.3	134.0	12.7	8555	1.0	1.1	0.1	805	9359	1981	2073
1981	2321	1965			8652	1.224	0.292	29.4	32.5	3.1	2073	1.5	1.6	0.1	1161	3234	1982	4704
1982	5297	1269			10283	1.176	0.480	66.4	73.4	7.0	4704	1.1	1.2	0.1	1135	5839	1983	5228
1983	6051	2468			6512	0.505	1.053	74.1	81.9	7.8	5228	1.9	2.1	0.1	299	6723	1984	1760
1984	3290	572	6288	3327	7463	0.747	0.543	24.9	27.6	2.7	1760	0.5	0.5	0.0	380	2140	1985	4643
1985	5577	1578	2472	3186	7200	1.579	0.605	65.8	72.7	6.9	4643	1.5	1.5	0.1	1125	5768	1986	8300
1986	11385	480	3389	3649	8497	1.991	0.259	117.7	130.0	12.3	8300	1.2	1.2	0.1	900	9200	1987	11424
1987	16918	831	1373	3898	6682	0.749	0.102	161.9	178.9	17.0	11424	4.5	4.8	0.3	3453	14877	1988	1949
1988	2503	340	1378	2397	7946	0.879	0.046	27.6	30.5	2.9	1949	0.3	0.3	0.0	221	2170	1989	3499
1989	3493	183	676	4424				49.8	55.0	5.2	3499	0.1	0.2	0.0	116	3615	1990	

\*1 In "Statistics in landing" of the Onagawa Fish Market, which is a data source in the present study, summed number of both boats of lamp and lift nets had been recorded until 1983. Since 1984, each number of their boats was recorded separately. So summed number was used to 'Effort' for all year.

\*2 As the ratio of the lamp nets to the lift nets in number of boat was nearly 1 : 1, each (Yc or Mc) was divided by T/2 to calculate CPUE for both of young and adult.

\*3 Number of egg from a part of yearling (number: Ye) which became to be 1 year old fish on the spawning season after estimation.

\*4 Number of egg from 2 and more years old fish (number: Me).

\*5 Fish from R become to build on A+1 year class.



## Population Ecology of Japanese Sandeel

Hiroaki HASHIMOTO

*Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima University,  
Higashi-Hiroshima 724, Japan*

A number of subpopulations of sandeels (genus *Ammodytes*) occur around Japan, each being relatively independent and undergoing local migration only. At least two species are involved, according to literature sources, *Ammodytes hexapterus* and *A. personatus*, which coexist in coastal waters off northern Hokkaido. *A. personatus* also occur in Sendai Bay, where the "species" comprises two distinct forms. Because identification of species or lower taxa of sandeels is difficult from external appearance, it is desirable that the population structure of Japanese sandeels is made clear. Although sandeels are commercially important, fluctuations in catch are short-spaced and unstable.

The present study was intended mainly to clarify the population structure of sandeels around Japan. Some factors influencing mechanisms of population fluctuations have also been investigated.

(1) The history of studies in Japan and foreign on the population structure and the fluctuations of sandeels were outlined. A number of morphological and electrophoretic studies on Japanese sandeels have been reported. In these studies, population analyses have depended solely on vertebral counts and isozyme patterns. However, Japanese populations have not been subjected to such studies, resulting in a lack of understanding of their population structure around the country. Several reports have explained the tendency of catch of sandeels and statistically analyzed catch with simple methods.

(2) Sandeel catches in Japan were examined, and three fishing terms were determined from yearly catch fluctuations. Term I was from 1953 to 1967, when sandeel fisheries had not been fully developed. The mean annual catch of sandeels reached 76,000 t. During Term II, from 1968-1976, fisheries developed rapidly as a consequence of expanded fish culture, and the mean annual catch exceeded 200,000 t. Term III, from 1977 to the present, has seen a decline in catches, to a level of about 140,000 t per annum. This seems to have resulted from overfishing. At the same time, however, sandeel production in Sendai Bay has increased, owing to the development of new fisheries by boat seines and trawlers. Based on these developments, the Sendai Bay fishery divided into three terms as follows:

Term S I (before 1976).....Fishing by lamp and lift nets.

Term S II (1977~1983).....Boat seines entry.

Term S III (after 1984).....Trawlers entry.

(3) For population analyses morphological, ecological and genetical studies were carried out. Five meristic characters for sandeel samples from different areas around Japan were examined. From the viewpoint of fisheries biology, growth (including life span studies) and reproduction were also investigated. Genetical studies included electrophoretic analyses of  $\alpha$ -GPDH isozymes. The results revealed that although there are many subpopulations of

sandeels around Japan, they can be divided roughly into three Groups. It was confirmed that Group I, that is *A. hexapterus*, is found off northern Hokkaido, and that Groups II and III, both belonging to *A. personatus*, coexist in Sendai Bay and off Tottori Prefecture, to the Sea of Japan. The relative growth rate ( $k$ ) and fecundity was lowest in Group I and highest in Group III, while the life span of Groups I and II was 6 years, considerably longer than that of Group III. The age at first spawning was youngest in Group III, and oldest in Group I. Clearly a major ecological difference among the groups, particularly between I and III, lie in their lifespan/fecundity level characteristics.

(4) An hypothesis regarding speciation in Japanese sandeels is as follows.

During the glacial period of Wurm Age in Japan, the Japanese sandeel ancestral type which inhabited northern waters, moved southward along the Pacific coast to the Japan region, evolving into *A. hexapterus* and *A. personatus*. Since the Sea of Japan at the time was an inland sea, sandeels did not seem to have been able to enter that region.

From 10 to 6 thousand years ago, temperatures increased. *A. personatus* distributed around Northern Japan took on the characteristics of Group II, and those around Southern Japan, Group III.

(5) Developmental stages and yearly cycle of Group III sandeels in Sendai Bay were described.

Egg, yolk sac, larval, juvenile, young, preadult and adult stages were identified. Spawning adults were found only one year after birth.

The yearly cycle can be divided into three seasons, viz. spawning season during Dec.-Jan., feeding season during Feb.-July, and estivating season during Aug.-Nov. The estivating season, which is peculiar to sandeels, has the adaptive significance of concentrating spawning to the period following immediately thereafter.

(6) With new fishing technology, as described above, pressure on the sandeel resource in Sendai Bay has increased greatly. Accordingly, fluctuations in the resource of Group III sandeels in Sendai Bay was analyzed. The resource was seen to have a 3-year cycle of abundance. Analyses of fishery statistics, showing the reproductive relationship expressed by Ricker type regression of fishing Terms SI, SII and SIII mentioned are give in text Fig. 29. Due to the recent flowing southward to Sendai Bay of the first Oyashio Intrusion, the carrying capacity for sandeels has changed greatly. As a result, sandeel catches have increased. However, in spite of good habitat conditions for sandeels, the reproductive relationship has been worsening, and the resource has apparently declined. This appears to be the result of continual over-fishing. Dominant yearclasses peaked in 1978 and 1987 but did not represent a cyclic situation. Therefore it is possible that the reproductive system of the sandeel population has been changing. It is desirable to establish a management program which identifies the optimum level of fishing effort, based on reproductive fluctuations of the fish.