

博士論文 (要約)

東シナ海から黒潮沿岸域におけるマアジの
輸送過程に関する研究

東京大学農学生命科学研究科

水圏生物学専攻

石川 和雄

論文の内容の要旨

水圏生物科学専攻

平成 30 年度博士課程進学

氏名 石川 和雄

指導教員名 伊藤 幸彦

論文題目 東シナ海から黒潮沿岸域におけるマアジの輸送過程に関する研究

海産魚類にとって、海流による輸送は生活史で最初に経験する生息海域間の受動的な移動である。成長後に大規模な回遊を行わない魚種では、輸送が分布域を決定する大きな要因となる。マアジ *Trachurus japonicus* は東シナ海から日本沿岸の陸棚に生息し、東シナ海から日本の沿岸に複数の産卵場が形成されること、特に東シナ海南部の産卵量が大きいことが知られている。マアジは海域を跨ぐような長距離の産卵回遊が確認されておらず、輸送が資源構造に与える影響は大きい。しかし、黒潮の影響を強く受ける沿岸域（黒潮沿岸域）では、東シナ海南部の産卵場からの輸送様式や黒潮から沿岸への詳細なマアジの輸送過程がわかっていない。そこで本研究は、漁獲資料の解析と数値実験によって、輸送過程を統合的に理解することを目的とした。そのために、まず東シナ海および黒潮沿岸域の産卵場から黒潮の流路に沿った輸送の実態を明らかにするため、黒潮沿岸域におけるマアジ稚魚の漁獲資料を解析した。次に、黒潮から沿岸に至る輸送過程として暖水波及に着目し、定地水温とマアジ稚魚漁獲量の変動の関係を調べた。さらに、漁獲資料から示唆された輸送様式を、粒子輸送モデルによって検討し、マアジ輸送の全体像を推定した。

1. 黒潮流下方向のマアジ稚魚輸送様式：漁獲資料の解析

黒潮流路に沿ったマアジの輸送を明らかにするために、黒潮沿岸域におけるマアジ稚魚の漁獲資料の解析を行った。漁獲量は、2005–2015 年における鹿児島県、宮崎県、高知県、和歌山県、三重県、静岡県、神奈川県の 7 県の定置網、および愛媛県のまき網漁業によるマアジ水揚げ資料から、尾叉長 (FL) およそ 50–150 mm と想定される最小サイズ区分の銘柄の日別漁獲重量を用

いた。この資料を週平均、対数変換、正規化等の処理を施し、県ごとに平均することで各県における漁獲重量指数を得た。また、これらの漁獲物から定期的に抽出されたサンプルの体長組成から、最小銘柄の漁獲重量指数に対応する体長の代表値を推定した。さらに、漁獲重量指数は銘柄の平均体重の変化の影響も受けるため、漁獲重量を体長から換算した体重で除して、個体数に相当する量（個体数相当量）を求めた。最後に、各県における季節的な稚魚出現を欠測の少ない各年の漁獲重量指数から検出するため、漁獲開始時期を漁獲重量指数の立ち上がりで定義した。

稚魚の漁期はおおむね晩冬に始まるが、全ての県で4-5月に体長が最小（50-70 mm FL）となり、その後増加した。夏以降は各県ともおおむね130 mm FL以上で推移するものの、神奈川県では秋季に80-120 mm FL個体が出現する年もあった。漁獲重量指数、体長の長期週平均値から求めた個体数相当量には、各県で3月下旬から5月にピークが見られた。各年の漁獲重量指数から求められる各年の漁獲開始時期は、4-6月に集中して出現していた。

体長が最小となる4-5月は、漁獲開始時期と重なっており、成長速度からふ化時期は2-3月と推算された。マアジの産卵期は東シナ海南部では2-3月、黒潮沿岸域西部（鹿児島県-高知県）では1-5月、東部（三重県-神奈川県）では5-7月とされている。黒潮沿岸域西部由来のふ化群が主群であれば4-8月に小サイズの出現が想定されるが、その時期に最小体長個体は集中していなかった。よって、各県に共通して出現する春季の稚魚は、2-3月の東シナ海南部で由来であることが示唆された。同様の解析を秋季に神奈川県水域に出現した小型個体にも適用すると、ふ化時期は7-8月と推定され、黒潮沿岸域東部の影響が示唆された。以上のことから、東シナ海南部産卵場からの黒潮流路に沿った輸送により黒潮沿岸域全域にマアジ稚魚に供給されていること、一方、神奈川県等の黒潮沿岸域東部では秋頃に近傍海域で産卵された個体の寄与が大きいと考えられた。

2. 黒潮暖水波及がマアジ稚魚の沿岸への輸送におよぼす影響：漁獲資料・水温資料の解析

黒潮上流域から輸送されるマアジ稚魚が陸棚に定着するためには、黒潮から沿岸側へマアジを輸送する機構が必要である。そこで、輸送機構として黒潮から沿岸側への暖水波及に着目し、沿岸の定地水温とマアジ稚魚漁獲量を用いて暖水波及とマアジ稚魚漁獲量の関係を検討した。定地水温は水産研究・教育機構が運用している長井（神奈川）、片田（三重）、串間（宮崎）水温ブイデータを、マアジ稚魚漁獲量は水温ブイ近傍にある定置網の日別漁獲量をそれぞれ用いた。暖水波及の検出は、時系列のレジーム検出を行う手法である Sequential t-test Analysis of Regime Shifts (STARS) を用いた。神奈川県・大楠定置網と宮崎県・東定置網に水温・塩分計を設置し、衛星海面水温画像と近傍の潮位変動を合わせて解析することで、暖水波及を識別し、これによ

て STARS のパラメータを決定した。このパラメータを用い、長井、片田、串間ブイから暖水波及を検出し、それぞれ神奈川、三重、宮崎の3県の定置網計12ヶ統で、暖水波及前後でのマアジ稚魚漁獲量増減を調べた。漁獲量が暖水波及後に有意に増加するかどうかは、二項検定により確かめた。

大楠定置網、東定置網の水温時系列から STARS によりカットオフ長6-11日、昇温幅0.45℃以上という基準で、暖水波及が検出できることがわかった。暖水波及に対する漁獲量変動の応答様式は、各県、定置網ごとに異なったが、暖水波及に対して漁獲量が有意に増加する定置網が各県に存在した。神奈川県では、長井ブイに最も近い大楠定置網において、暖水波及発生後2日間の平均漁獲量が、発生前2日より有意に多かった。ただし、県内4定置網全てのデータを用いた解析では、有意性は見られなかった。三重県では、全ての定置網で有意になる事例が存在し、県全体の検定でも有意であった。4定置網で一致するカットオフ長と漁獲量平均期間はなかったものの、カットオフ長9-11日、平均期間6-7日で有意になる割合が高かった。宮崎県では、東定置網を除く3定置網で有意な事例が認められ、県全体でも有意だった。

これらの結果から、黒潮から沿岸域へマアジ稚魚を輸送する機構の1つとして、暖水波及の役割が明らかとなった。ただし、海域や定置網の位置によって応答が異なっていた。この要因としては、水温ブイと定置網までの距離や地形、暖水波及する過程の違いが考えられた。漁獲量の増加が、必ずしも直後ではないことについては、近傍に輸送されたマアジ稚魚の回遊やその後の潮流の動きで入網する間接的効果の存在が示唆された。

3. 輸送-成長-回遊モデルによる輸送過程の検討

漁獲資料と水温の解析によって示唆された黒潮による東シナ海から下流への季節的な輸送、および暖水波及による黒潮から沿岸への輸送過程に着目し、数値モデルを用いて受動的な輸送様式の再現と成長・回遊効果の検討を行なった。流動・水温場は FORA-WNP30 再解析データ（解像度1/10°）を使用した。稚魚の成長・遊泳を考慮するため、Gompertz 成長モデルから水温依存の体長成長を再現し、体長に比例する遊泳速度を組み込んだ輸送-成長-回遊モデルを構築した。初期条件として粒子を水深・水温・塩分で規定される産卵場に配置し、流動・水温場で移動と成長を計算した。また、黒潮沿岸の擾乱を一定程度再現可能な MOVE / MRI.COM-JPN（解像度1/33°×1/50°）を用いた粒子追跡実験を行い、暖水波及による黒潮から沿岸への輸送の効果を検討した。

計算の結果、東シナ海南部に2-3月に配置した粒子は、鹿児島県から神奈川県までの黒潮沿岸域全域に輸送された。また、秋に黒潮沿岸域東部に配置した粒子は、大半が黒潮沿岸域東部に

到達していた。東シナ海および黒潮沿岸の各海域からの輸送先は、海域内と黒潮に沿った下流に位置する隣接海域が多かった。さらに、MOVE / MRI.COM-JPN において、平均化により擾乱を除いた流動場と、日別の流動場を用いた実験も行った。その結果、東シナ海の黒潮前線および流軸付近から黒潮沿岸の浅海部への輸送量は、日別の流動場を用いたケースが圧倒的に多く、暖水波及など黒潮前線から派生する擾乱の重要性が示された。

これらの実験結果から、漁獲資料の解析で示唆された黒潮沿岸域に到達する個体の2つの由来、および暖水波及の効果が支持された。すなわち、春季においては遠隔の東シナ海から、秋季の黒潮沿岸域東部においては近傍の海域から個体が輸送されていること、また暖水波及に相当する前線性擾乱の効果は確率論的ではあるものの輸送に寄与していることが示された。そして、東シナ海に配置された個体の少なくない割合が東シナ海に滞留しており、この自己連結性が黒潮によって一方向に輸送されるマアジの資源構造の維持に関係していることが示唆された。

以上、本研究では、生態学的な知見が断片的で資源構造に不明な点が多く残るマアジを対象に、東シナ海から黒潮沿岸域における輸送過程を、漁獲資料と定地水温の解析、および数値実験により調べた。漁獲資料の解析からは、遠隔の東シナ海南部の産卵場が、黒潮沿岸域全域にマアジ稚魚を供給する重要な産卵場であることが示された。一方、黒潮沿岸域東部においては、特に秋季には海域内および近傍における産卵が稚魚の供給源となっていることが示唆された。黒潮から沿岸への輸送機構としては、暖水波及が重要な役割を果たしていることが漁獲資料と定地水温の解析から明らかになった。これらの解析結果は数値実験によってその傾向が確認され、黒潮沿岸域におけるマアジの輸送過程の統合的解釈が本研究によって初めて示された。東シナ海から黒潮沿岸域には様々な沿岸性魚類が分布し、多くが黒潮による輸送の影響を受けている。今後、これらの魚種とマアジの資源構造や生活史戦略の比較を通して、黒潮沿岸域の魚類相の維持機構や黒潮と暖水波及が果たす役割の理解が進むことが期待される。

目次

第1章 序論.....	1
第2章 黒潮流下方向のマアジ稚魚輸送様式：漁獲資料の解析.....	9
2.1 緒言.....	9
2.2 材料と方法.....	13
2.2.1 海域と産卵期の定義.....	13
2.2.2 漁獲量データ.....	14
2.2.3 体長組成と個体数相当数.....	15
2.2.4 漁期開始時期 (onset) の定義.....	17
2.2.5 黒潮沿岸域の水温、黒潮流軸、資源量.....	18
2.3 結果.....	20
2.3.1 体長の季節変動.....	20
2.3.2 長期週平均漁獲重量指数 C の季節変動.....	20
2.3.3 週平均漁獲重量指数の年々の変化.....	21
2.3.4 黒潮沿岸域の水温、黒潮流軸、資源量個体数相当量との関係.....	22
2.4 考察.....	23
2.4.1 春季 onset を構成するマアジの由来について.....	23
2.4.2 秋季 onset を構成するマアジの由来について.....	27
2.4.3 輸送と個体群構造.....	28
第3章 黒潮暖水波及がマアジ稚魚の沿岸への輸送におよぼす影響：漁獲資料・水温資料の解析.....	47
3.1 緒言.....	エラー! ブックマークが定義されていません。

- 3.2 材料と方法エラー! ブックマークが定義されていません。
 - 3.2.1 水温時系列から暖水波及を検出する手法の確立エラー! ブックマークが定義されていません。
 - 3.2.2 リアルタイム水温ブイデータからの暖水波及の検出エラー! ブックマークが定義されていません。
- 3.3 結果エラー! ブックマークが定義されていません。
 - 3.3.1 大楠定置網における暖水波及検出エラー! ブックマークが定義されていません。
 - 3.3.2 東定置網における暖水波及の検出エラー! ブックマークが定義されていません。
 - 3.3.3 定置網直接観測で検出された暖水波及と漁獲量の対応エラー! ブックマークが定義されていません。
 - 3.3.4 暖水波及とマアジ稚魚漁獲量の関係の統計解析エラー! ブックマークが定義されていません。
- 3.4 考察エラー! ブックマークが定義されていません。
 - 3.4.1 水温時系列からの暖水波及の検出エラー! ブックマークが定義されていません。
 - 3.4.2 暖水波及に対する漁獲量の応答の違いエラー! ブックマークが定義されていません。
 - 3.4.3 暖水波及による黒潮一沿岸への輸送の効果エラー! ブックマークが定義されていません。
- 第4章 粒子輸送ー成長ー回遊実験による産卵場からの輸送過程の検討48
 - 4.1 緒言エラー! ブックマークが定義されていません。
 - 4.2 材料と方法エラー! ブックマークが定義されていません。
 - 4.2.2 粒子輸送ー成長ー回遊モデルの成長過程エラー! ブックマークが定義されていません。
 - 4.2.3 粒子輸送ー成長ー回遊モデルの輸送・遊泳過程エラー! ブックマークが定義され

ていません。

4.2.4 実験 I における粒子投入位置.....エラー! ブックマークが定義されていません。

4.2.5 成長パラメータの推定エラー! ブックマークが定義されていません。

4.2.6 実験 II における粒子投入および粒子の黒潮域沿岸到達の定義エラー! ブックマークが定義されていません。

4.2.7 各産卵場からの寄与推定.....エラー! ブックマークが定義されていません。

4.2.8 実験 III: 暖水波及による黒潮一沿岸への輸送効果の推定エラー! ブックマークが定義されていません。

4.3 結果エラー! ブックマークが定義されていません。

4.3.1 成長モデルのパラメータ推定.....エラー! ブックマークが定義されていません。

4.3.2 東シナ海からの平均的輸送量とその他の海域からの輸送量エラー! ブックマークが定義されていません。

4.3.3 東シナ海の粒子輸送量の各海域への寄与エラー! ブックマークが定義されていません。

4.3.4 暖水波及による黒潮一沿岸への粒子輸送エラー! ブックマークが定義されていません。

4.4 考察エラー! ブックマークが定義されていません。

4.4.1 粒子輸送-成長-回遊モデルの成長および遊泳の妥当性エラー! ブックマークが定義されていません。

4.4.2 東シナ海南部産卵場の寄与エラー! ブックマークが定義されていません。

4.4.3 暖水波及による粒子輸送効果.....エラー! ブックマークが定義されていません。

5 章 総合考察49

5.1 マアジ太平洋系群の輸送過程について.....49

5.2 マアジ太平洋系群の加入量との関係について.....51

5.3 マアジ太平洋系群の資源構造	52
謝辞.....	57
参考文献	58
付録.....	エラー! ブックマークが定義されていません。

第1章 序論

海産魚類の多くは、卵・仔稚魚期に海流や潮流による受動的な輸送（卵稚仔輸送）により、産卵場から広範囲に分散する。卵稚仔輸送には、準定常的／周期的な海流や潮流による上流から下流への移流という決定論的な側面と、非定常で微細な擾乱による拡散という確率論的な側面がある。その結果、産卵場からの分散は、個体群全体としては好適な成育場に向かうはずだが、個体レベルでの輸送先は予想し得ない。また、移流の効果も季節・年によっても大きく異なり、親魚の産卵時期や海流の変動に伴って卵仔稚は様々な海域へと輸送される。

産卵場から成育に適した海域に輸送された仔稚魚は、餌を摂取しながら成長する。生き残って成長した未成魚は、能動的な遊泳により索餌するようになる。種によっては、複数の海域を跨いで長距離移動する大規模な索餌回遊を行うこともある。索餌海域で成長し、成熟した成魚は、産卵のために産卵場へと回遊する（産卵回遊）。海流に逆らって自身が産まれた海域へと回帰する様式の産卵回遊であれば、個体の生活史のなかで海域の移動が閉じることから、これら一連の輸送・回遊環は回遊の三角形と呼ばれる（Harden-Jones, 1968）。輸送-回遊によって生じるこれらの移動は、マイワシ (*Sardinops melanostictus*: 黒田, 1991; *S. sagax*: van der Lingen et al. 2010)、マサバ (*Scomber scombrus*: Uriarte and Lucio, 2001; *S. japonicus*: 由上ほか, 2020)、大西洋ニシン (*Clupea harengus*: Wheeler & Winters, 1984; *C. pallasii*: Tojo et al., 2007) など、多くの海産魚類の回遊様式を説明するために現在でも用いられている。

Harden-Jones (1968) が提起した回遊の三角形は、魚類の回遊環を簡潔に説明した先駆的な概念である。この概念は、より複雑な生活史を説明するため、いくつかの拡張が図られている。その中でも、代表的なものとして Secor (1999) の contingent hypothesis が挙げられる。この仮説では、既定の成育場・産卵場への輸送と回帰が加入に不可欠であるという仮説 (member-vagrant hypothesis: Sinclair, 1988) と、個体が遭遇する生息海域の環境で分布が決まるという仮説 (basin

model: MacCall, 1990) を統合した。Secor (1999) は、主分布域以外に出現する魚群が、vagrant (放浪者)、すなわち既定の輸送・回遊経路から外れたため死滅する群なのではなく、主群からは外れているものの資源に寄与し得る contingent (別働隊) であるという仮説を提唱した (contingent hypothesis)。一方、魚群の主分布域に着目すると、産卵場から成育場、成育場から索餌・越冬海域、索餌・越冬海域から産卵場というニッチ遷移を平均化すると、回遊の三角形に帰結する。つまり、概念の根底には、生活環の中で輸送・回遊が空間的に閉じていることが仮定されている。

一方、回遊の三角形のような典型的な回遊様式を持たない、あるいは確認されていない魚種も存在する。例えば、スズメダイ科の魚類などのサンゴ礁魚類は産卵された海域から他の海域へと輸送される一方、自身が産まれたサンゴ礁へと産卵回遊することはない (Sponaugle et al., 2005)。また、いわゆる底魚類と呼ばれる、海底付近に定着する魚類のほとんど (例えば、アカアマダイ *Branchiostegus japonicus*) は産卵後、輸送を経験するが、その後はほとんど移動することがない (山下ほか, 2011; 石川ほか, 2019)。

本研究で対象とするマアジ *Trachurus japonicus* は、東シナ海陸棚での季節的な南北移動は確認されているものの (Sassa et al., 2009)、長距離の海域を跨ぐような南下産卵回遊が確認されていない種の一つである。マアジは日本、韓国、中国、台湾の沿岸部に生息する生態学的・商業的にも重要な魚種である。親魚が分離性浮遊卵を産卵した後、仔稚魚は十分な遊泳能力を獲得する尾叉長 40 mm 程度の体長に達するまで、海流によって受動的に輸送される。海流に逆らう十分な遊泳能力を獲得した後は、表層から底層へ生息層を移行する (Masuda et al., 2008; Sassa et al., 2009)。マイワシやマサバなど、日本近海の高獲性浮魚類の多くは表層を生息層とする明確な浮魚であるが、マアジは高獲性浮魚類の 1 種に数えられるものの底魚的な性質を有する魚種である。

日本沿岸のマアジは、黒潮や対馬暖流の上流域から下流域にかけて広く分布している。しかし、これまでの漁獲資料や標識放流などでは海流の上流域への産卵回遊が確認されておらず、回遊の三角形が想定する海流に逆らう移動 (contranatant; Harden-Jones, 1968) が欠落している。その

ため、黒潮や対馬暖流域における空間的な分布や資源構造には、卵仔稚輸送が決定的な役割を果たしていると考えられる。産卵回遊によって特定海域へと回帰する魚種と異なり、マアジ成魚は卵・仔稚魚期に輸送された海域の近傍に定着している可能性がある。単一あるいは少数の産卵場に産卵回遊を行う種では、集団が均一化されやすく、孵化時期や海域、その後の成長様式などは海流系や年級などで頻度がまとまりやすいと考えられる。しかしマアジの場合、遠方の産卵場に集団規模で産卵回遊を行わないのであれば、集団の均一化が起こりにくく、各海域に由来するコホートが出現する複雑な資源構造を取り得ると考えられる。実際、日本海沿岸の若狭湾では年間を通して様々な孵化日のマアジが加入することが知られており (Kanaji et al., 2009)、複数の由来が示唆されている。

マアジ属には、他にも複雑な資源構造を呈する種が含まれる。大西洋北東部と地中海に分布しているニシマアジ *Trachurus trachurus* では、遺伝マーカー、形態計測、生物標識としての寄生虫観察など複数の手法を組み合わせる系群構造が検討された (Abaunza et al., 2008; Comesaña et al., 2008)。その結果、遺伝的差異が小さいため遺伝的集団としては区別されないものの、形態計測や寄生虫の情報から大西洋と地中海の系統群が識別されること、地中海西部は 3 つの系統群が存在する緩衝領域であることが示された。

大西洋北東部に分布する blue jack mackerel *Trachurus picturatus* でも遺伝マーカー、形態計測、耳石形状および微量元素分析、寄生虫観察など複数の手法を用いた系群判別により、複数の集団に分離できることがわかっている (Moreira et al., 2020; Vasconcelos et al., 2018)。Tuset et al. (2019) はカナリア諸島周辺海域で採集された blue jack mackerel 個体の耳石形状を比較し、形態の多様性が存在することを根拠に、複数の生活史特性を有する系統群を包含する個体群であることを示唆した。また、同じ生活史特性を有する系統群の出現時期が変動していることなどから、Secor (1999) が提唱した contingent hypothesis で説明される回遊様式の可能性を指摘した。

太平洋南東に分布するチリマアジ *Trachurus murphyi* も、マアジ属他種と同様に複雑な資源構造が報告されている。チリマアジはチリ沿岸から沖合の海山海域まで分布しており、その産卵場

はチリ沖合海域とされている (Arcos et al., 2001)。 Gerlotto et al. (2012) は文献調査を行い、これまで明らかにされてきたチリ、ペルー、南太平洋中央部、南太平洋西部の 4 つの系統群が、チリ沖の産卵場を共有し地域集団を形成するメタ個体群構造の可能性を示唆した。

日本沿岸におけるマアジの資源構造に関する研究は、主に産卵親魚の出現状況と卵稚仔調査によって行われてきた。黒潮沿岸域の各海域が産卵場となっていることは、主に生殖腺重量に関する報告により明らかになっている (木幡 1972; 澤田 1974; 阪本ほか, 1986; 阪地 2001; 薬師寺 2001; Hashida et al., 2019)。これらの地先産卵場に加えて、黒潮沿岸から見て遠隔地の東シナ海南部にもマアジの産卵場が存在することが近年明らかになっている (Sassa et al., 2006a, 2016)。この東シナ海南部産卵場の形成時期は、冬季東アジアモンスーンによる北東風が活発な時期である 2-3 月である (Sassa et al., 2006a, 2016)。東シナ海における 2000 年代以降の卵稚仔調査から、東シナ海における仔稚魚密度は日本の黒潮沿岸域に比べて高く、特に南部で高いことが報告されている (Sassa et al., 2006a)。しかし、東シナ海南部の産卵場からは、日本海側、太平洋側に輸送されるだけでなく、東シナ海内部にも滞留することが考えられる。そのため、東シナ海由来のマアジ当歳魚の加入量が、黒潮沿岸域におけるマアジ漁獲量の水準を決定する可能性があることがこれまで指摘されているが (横田・三田, 1958)、遠隔地の産卵場と地先の産卵場のどちらが黒潮沿岸域のマアジ資源を支えているのかは未だ不明である。

北太平洋の西岸境界流である黒潮は、海面での流速 $0.5\text{--}2.0\text{ m s}^{-1}$ の強流が幅約 100 km にわたって流れており (川辺 2003)、魚類卵稚仔の輸送にも強い影響を与えられている (杉本 2004)。東シナ海において大陸棚縁辺を北東に流れる黒潮は、トカラ海峡を通過して日本の南岸域に入る。日本の南岸は大陸棚が狭く半島や岬が黒潮流軸に近接するため、黒潮と沿岸域の相互作用が活発に生じ、黒潮域と沿岸海域を利用する水産資源の漁況に大きな影響を与えている (Kimura and Sugimoto, 1987; Kimura et al., 2000; Nakata et al., 2000; Morioka et al., 2019)。黒潮が魚類卵稚仔を輸送する過程には、主に黒潮の上流から下流への輸送と、黒潮から沿岸への輸送の 2 つの輸送過程が内包されていると考えられる。

魚類卵仔稚の黒潮の上流から下流への輸送過程に関しては、近年の海洋データ同化モデルの発展に伴い、数値実験による検討が盛んに行われている。マアジに関して言えば、Kasai et al. (2008) では、海洋データ同化モデルから得られる流速情報を基に東シナ海陸棚上で採集されたマアジ仔稚魚の産卵海域を東シナ海南部と特定し、さらに東シナ海南部からの経年的な輸送過程を明らかにしている。しかし、黒潮の上流から下流にかけて形成される東シナ海南部と黒潮沿岸域地先の産卵場から、マアジ卵仔稚が黒潮の流下方向にどのように輸送され得るかは、現段階では十分に検討されていない。

魚類卵仔稚の黒潮から沿岸への輸送過程については、黒潮から離脱する過程が重要となる。特に、黒潮前線波動に起因する暖水が沿岸域に流入する現象である黒潮暖水波及(以後、暖水波及)との関与が考えられている。暖水波及は黒潮と沿岸域の物質交換および生物輸送を促進する現象として知られている。現場観測では黒潮沿岸域の各海域によって発生頻度が報告されており、約 10-20 日程度の短周期の昇温現象として知られている(例えば、Kimura and Sugimoto, 1987; Akiyama and Saitoh, 1993; Kimura and Sugimoto, 1993)。暖水波及は魚類の輸送を促進する可能性があるため、古くから漁業関係者らが注視する現象であった。しかし、沿岸域における昇温は、気象擾乱に起因する沿岸捕捉波やエクマン流による吹き寄せなど、複数の原因によって生じ得るため、黒潮本流由来の暖水波及を区分して捉えることが難しい(例えば、Kitade et al., 1998; Igeta et al., 2003)。また、輸送される側の魚類卵仔稚の情報を、暖水波及と対応できるような高時間解像度で取得することの困難さもあり、暖水波及による黒潮から沿岸への輸送過程を理解することはこれまで十分に検討されてこなかった。本研究で対象とするマアジに関しては、橋田ほか(2017)が豊後水道において、人工衛星により得られた海面水温と定地水温およびまき網漁業で得られたマアジ稚魚 CPUE を用い、暖水波及の抽出と CPUE の対応関係を検討しており、暖水波及が生じた 4 日後に CPUE は有意に増加することを報告している。しかし、暖水波及と輸送の関係を定量的に検討した例は、マアジに関しては橋田ほか(2017)における研究が唯一であり、また豊後水道海域における研究例しかない。さらに黒潮による暖水波及の検出方法についても、

沿岸捕捉波やエクマン流の影響を排除することができる手法は確立されていない。

以上をまとめると、東シナ海から黒潮沿岸域の沖合を流れる黒潮は、東シナ海・黒潮沿岸域の各海域由来のマアジを輸送するのに重要な役割を果たし得る。ただし、黒潮の流軸はマアジが定着すると考えられる大陸棚よりも沖側に存在するため、マアジ卵仔稚が黒潮によって輸送され、他海域に定着するためには、産卵場から黒潮への取り込み（エントレインメント）、黒潮の主流による流下方向への輸送、黒潮主流から沿岸海域への離脱（デイトレイメント）の各過程を経る必要がある。大陸棚縁辺の産卵場から黒潮に取り込まれる過程には、前線波動などの擾乱が大きな役割を果たすことが先行研究から示唆されている（例えば、石川ほか, 2019）。しかし、マアジの産卵場が黒潮の流軸に対してどのような位置に存在するかは現段階では実証的知見が十分ではない。そこで、本博士論文ではマアジの稚魚の黒潮沿岸域への流下方向への輸送と、黒潮主流から沿岸への輸送の2つの過程に焦点を当てる（Figure 1-1）。これらの輸送過程の検討は、沿岸各海域の稚魚を対象とした漁獲資料と物理観測データの解析、および数値的な粒子追跡実験により行う。

本博士論文では、東シナ海から黒潮沿岸域におけるマアジ稚魚の輸送様式を包括的に解明することを目的とする。本章に続く第2章では、黒潮沿岸域各県の定置網等によるマアジ稚魚漁獲資料から、黒潮流下方向への輸送様式を明らかにする。マアジの産卵期は東シナ海から黒潮沿岸各海域で異なるため、稚魚の出現様式から各海域に定着するマアジの由来を示す基礎情報を得ることができる。特に、卵生産量が多いが黒潮沿岸域からは遠隔に位置する東シナ海南部産卵場と、黒潮沿岸域の各地先産卵場のどちらが、黒潮沿岸域に多くの稚魚を輸送し得るのかに着目して解析を行う。第3章では、黒潮主流から沿岸への稚魚輸送機構として、暖水波及に着目し、海洋物理環境と漁獲資料データの解析を行う。暖水波及が黒潮沿岸域の定置網におけるマアジ稚魚漁獲に関連していることは、各海域で経験的に知られているが、定量的な検討は少なく、また黒潮沿岸域全体を包括した研究はない。本章では、宮崎県と神奈川県の前定置網における水温・塩分係留観測および、水温モニタリングブイ、潮位データ、人工衛星で観測される海面水温画像等

の物理観測から暖水波及現象を特定する。これと定置網ごとの日別マアジ稚魚漁獲量を比較し、暖水波及発生後、マアジ稚魚漁獲量が増えるかどうか、増える場合にはどのような時間スケールで増えるかを検討することで、各海域における暖水波及の役割を明らかにする。第4章では、漁獲資料と観測に基づいて黒潮流下方向、岸沖方向の輸送を検討した2章、3章の結果を踏まえ、輸送様式全体を俯瞰するために稚魚の輸送・回遊を計算する数値実験を行う。数値実験は物理的な輸送に加え、水温依存の成長と体長依存の回遊を表現するモデルを独自に開発し、漁獲資料で見られる稚魚出現様式の再現を確認した上で、各海域の連結性を定量的に調べる。また、解像度の異なる物理場を利用して、暖水波及等の擾乱の効果を検討する数値実験も行った。最後に、第5章では、本研究で得られた結果を総合し、マアジの輸送様式を統合的に考察する。

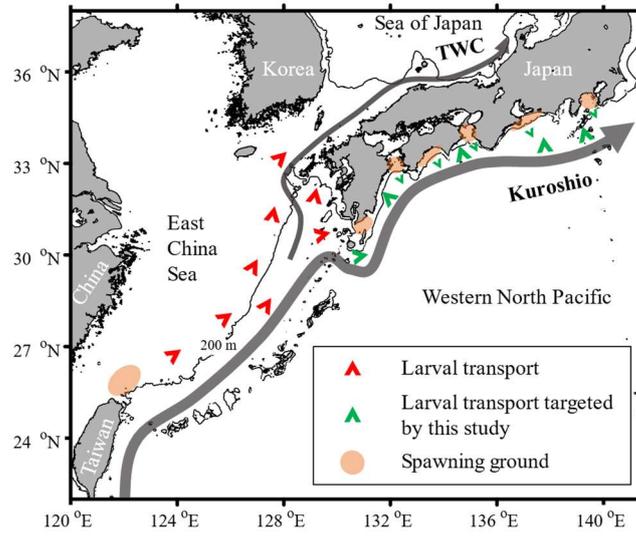


Figure 1-1 Schematic diagram showing the main spawning ground and larval transport of jack mackerel (*Trachurus japonicus*) in the East China Sea and coastal area along the Kuroshio.

第2章 黒潮流下方向のマアジ稚魚輸送様式：漁獲資料の解析

2.1 緒言

マアジ *Trachurus japonicus* は東シナ海陸棚においては夏季と冬季において南北移動の知見があるものの、対馬暖流沿岸域や黒潮沿岸域では長距離の海域を跨ぐような産卵回遊が確認されておらず、対馬暖流沿岸域や黒潮沿岸域においては、上流から下流への卵仔稚輸送が資源構造に強く影響している可能性がある (Sassa et al., 2009; 第1章)。本章では、黒潮沿岸域に分布するマアジについて、主に黒潮による上流から下流への輸送を想定し、稚魚分布の時空間変動を明らかにする。

黒潮沿岸域に分布するマアジ資源の由来には、黒潮沿岸域に形成される地域的な産卵場と、東シナ海の南部に形成される遠隔の産卵場の2つの可能性が考えられる (Figure 2-1)。黒潮沿岸域の各海域においてマアジ成魚が産卵していることは、成熟個体の成熟係数や生殖腺重量の解析などから 1970 年代には報告されており、近年まで継続した調査・報告が行われている (木幡 1972; 澤田 1974; 阪本ほか, 1986; 阪地 2001; 薬師寺 2001; Hashida et al., 2019)。マアジの成魚の成熟指標(主に成熟係数や生殖腺重量指数)から、相模湾では 5-7 月(木幡 1972; 澤田 1974)、紀伊水道では 2-6 月(阪本ほか, 1986)、宿毛湾では 1-6 月(阪地 2001)、豊後水道では 2-6 月(薬師寺 2001)と 4-7 月(Hashida et al., 2019)と報告されている。

これらの生殖の発達に基づく産卵期の情報に加え、国立研究開発法人 水産研究・教育機構(以後、水産研究・教育機構)が行っている日本近海域での卵仔稚調査により、マアジ卵仔稚の分布知見が蓄積されている。2013 年以前は、野外採集されたマアジ卵の同定はできず仔魚期以降の分布の情報のみであった。しかし近年、ホルマリン固定されたマアジの卵の標本からも卵黄の亀裂が確認され、マアジ卵の同定が可能になり、卵の分布情報も利用可能になった(高須賀ほか,

2014, 2015, 2016; Nishiyama et al., 2014)。

これらの情報は前期仔魚および卵密度の空間分布として公表されている（阪地ほか, 2008, 2009; 高須賀ほか, 2006, 2007, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016; 以後、「FRA_06-16」と呼称；卵生産データは2013年以降）が、ここでは我が国漁獲統計海区（<https://www.jfa.maff.go.jp/j/kakou/hyouzi/seisen.html>、2021年11月8日閲覧）ごとに出現密度がまとめられたこれらの資料を図化することで各海域のマアジ産卵期情報を再検討した。前期仔魚は、宮崎-和歌山海域に相当する海区Ⅱ（図キャプションでは海区を Area-II と表記; Figure 2-1c の領域とほぼ同様）では、1-5 月にかけて高く、3 月にピークが見られた（Figure 2-2a）。三重-神奈川県海域に相当する海区Ⅲ（図キャプションでは海区を Area-III と表記; Figure 2-1d の領域とほぼ同様）では 1-8 月の広い範囲で出現し、中でも 7 月のピークを中心に 5-8 月に高密度であった（Figure 2-2b）。海区Ⅲで 1-8 月という長期にわたる仔魚の出現は、海区内ではなく上流域からの移流が原因である可能性が考えられた。そこで、2013 年度以降の資料で海区Ⅲの卵の分布を確認したところ、経年変動はあるものの 5-7 月を中心に出現していた（高須賀ほか, 2014, 2015, 2016）。このように近年の卵仔稚調査に基づき産卵時期の再検討を行なったが、推定される産卵期は過去に行われた成熟係数や生殖腺重量指数に基づく推定とほぼ同様であった（木幡 1972; 澤田 1974; 阪本ほか, 1986; 阪地 2001; 薬師寺 2001）。なお、黒潮沿岸域西部における卵仔稚調査による結果と一部整合しなかった Hashida et al. (2019) が報告している 4 月下旬から 7 月という産卵期は、生殖腺重量指数と卵巣組織の観察に基づいている。最も生殖腺重量指数が高い値を示したのは豊後水道海域全体の個体で 5 月であり、この時期を産卵盛期と仮定すれば卵仔稚調査結果と整合するため、黒潮沿岸域西部海域での産卵期は 5 月までとした。

一方、黒潮沿岸域から見て遠隔海域にあたる東シナ海の産卵場は、近年になってからその存在が実証された。2000 年代以降に東シナ海南部を含めて実施された卵仔稚調査において、2-3 月にかけて東シナ海南部でマアジ仔稚魚が非常に高い密度で出現していることが発見された（Sassa et al., 2006a）。この発見に基づき、東シナ海南部の産卵場が日本沿岸のマアジ資源を支える主産

卵場であると推測されている (Sassa et al., 2006a, 2016; Figure 2-1)。しかし、東シナ海南部で仔稚魚が分布する海域は黒潮流軸からはやや北側にあり、また東シナ海の陸棚斜面から沖合を流れる黒潮は、その後一部は対馬暖流となって日本海に入ることから、東シナ海で発生したすべての卵仔稚魚が黒潮流岸域に輸送されるわけではない。実際、数値実験からは、対馬暖流によって日本海側の沿岸域へ輸送されるものや東シナ海に残留するものが一定割合の割合で存在することが示唆されている (Kasai et al., 2008)。東シナ海では近底層に移行したマアジ稚魚を調べる着底トロール調査も行われているが (Sassa et al., 2009)、黒潮流岸域での稚魚・未成魚の分布調査が行われていないこともあり、黒潮流岸域のマアジ資源において、東シナ海の遠隔産卵場と地先産卵場の寄与の程度は未解明のままである。

Sassa et al. (2006a) による東シナ海南部の産卵場の発見は、マアジ卵仔稚魚輸送研究の焦点を、日本近海 (例えば九州西岸) における輸送様式 (Kim and Sugimoto, 2002) から、東シナ海から対馬暖流沿岸域、黒潮流岸域などの日本沿岸への輸送過程へとシフトさせた。Kasai et al. (2008) は海洋データ同化モデルを用いて、仔稚魚の生残を考慮したマアジ卵仔稚魚輸送の数値実験を行った。その結果、台湾北部および西部から粒子を放流した場合、およそ 80% の粒子が太平洋側へと流出することが示された。

Kasai et al. (2008) の数値実験により、東シナ海南部から黒潮流岸域へのマアジ卵仔稚魚輸送のパターンが大局的には明らかになった。しかし、遠隔産卵場と地先産卵場の役割を理解するためには、日本の太平洋側へと流入した後の仔稚魚の分布や出現様式を理解することが必要である。黒潮流岸域のいくつかの海域では、採集されたマアジ稚魚が東シナ海南部由来であることを示唆するデータが得られている。Xie and Watanabe (2007) は相模湾で行われているシラス漁業で混獲されるマアジ稚魚サンプル中の日齢を耳石から査定し、複数個体の孵化時期が東シナ海南部での産卵時期と一致することを発見した。また、橋田ほか (2017) は愛媛県の豊後水道におけるまき網漁業で漁獲されたマアジ稚魚の体長-日齢関係からその孵化日を推定し、これらの漁獲物が 3-4 月に産卵されていたことを報告している。これに基づいて、Hashida et al. (2019) は、

東シナ海各海域において生殖腺重量および組織学的観察に基づいて推定した産卵期 2-5 月 (Yoda et al., 2014; この産卵期推定に用いた個体は東シナ海の中部・九州西岸海域で採集された個体も含んでおり、主に九州西岸で採集された個体が多い) と整合したことから、東シナ海からの寄与を示唆した。しかし、これらの研究は特定海域において抽出された一部の試料の知見に基づくものであり、黒潮沿岸域全体におけるマアジの由来を示す実証的知見は、なお不足している。

マアジ属の産卵場の判別において、孵化日を特定できる耳石日周輪の分析 (例えば、Xie and Watanabe, 2007; Klein et al., 2018) が一定の成果をあげてきた。しかし、より広範囲の海域、過去に遡って産卵期を検討する場合、漁獲量や体長組成といった情報は耳石よりも入手が容易であり、材料として有用である。漁獲量や体長組成の情報は、日本では多くの海域で長期にわたってデータが蓄積されているという利点もある。

黒潮沿岸域におけるマアジ漁獲量は、定置網やまき網など各漁業単位で日別データとして記録が保存されている。また、マアジはサイズによって水産物としての需要が異なるため、記録は体長や体重に応じた各銘柄別に分けられている。体長が最小の銘柄 (まめあじ、じんだ、ぜんごなど、各海域で銘柄名は異なる) は、おおむね尾叉長 50-150 mm (以後、尾叉長 Fork-Length は FL と呼称) 程度であり、黒潮による輸送の影響を強く受ける。本博士論文では、この最小銘柄をまとめて稚魚と呼称する。稚魚のサイズ区分は各海域で異なるが、各県の水産試験場が漁獲物から試料を抽出して体長・体重を計測しており、これを利用して実際のサイズを把握する。

後述するように、本博士論文で用いるマアジ稚魚漁獲資料は、まき網で選択的に 100 mm FL 以下の体長のマアジ稚魚 (ぜんご、スーパーぜんご) を狙う愛媛県以外は、定置網により水揚げされるものが主体である。定置網は沿岸域の海中に敷設された構造物であり、漁期中の漁獲努力量はほぼ一定と考えることができる。また、愛媛県の巻き網漁業も、豊後水道という特定の海域で毎年稚魚を対象とした漁獲を行なっているため、漁獲量は努力量よりも稚魚の出現を反映していると考えられる。

本章では、東シナ海南部あるいは黒潮沿岸域の産卵場に由来するマアジ稚魚が、黒潮沿岸域に

どこに輸送され得るかを解明することを目的とする。そのために、2005–2015年における黒潮沿岸域におけるマアジ稚魚の出現様式を漁獲量と体長組成から調べる。特に、東シナ海南部から黒潮沿岸域への輸送が生じているか、また黒潮沿岸域の東西でどのように稚魚出現様式と輸送が異なっているのかという点に着目する。また、マアジの稚魚輸送に与える可能性がある海洋環境要因や資源量と出現様式の比較も行う。

2.2 材料と方法

2.2.1 海域と産卵期の定義

黒潮沿岸域では、主に鹿児島県、宮崎県、愛媛県、高知県、和歌山県、三重県、静岡県、神奈川県、の8つの県でマアジ稚魚が漁獲されている (Figure 2-1; 図中では略記としてそれぞれ、KG、MZ、EH、KO、WK、ME、SZ、KN とする)。このうち、愛媛県のみ巻き網漁業で、残りの7県は定置網漁業による漁獲が主体である。本博士論文では、愛媛県のまき網漁業と、7県の合計44ヶ所の定置網から得られた毎日の漁獲量データを使用した (Table 2-1)。

黒潮沿岸域の海域ごとの産卵期は一部重複しているが、西から東に向かって産卵期が遅くなる傾向がある。本章では、既往知見 (2.1 節) に基づき、黒潮沿岸域の西部 (鹿児島–和歌山県海域に相当; 黒潮沿岸域西部; Figure 2-1c) と、東部 (三重–神奈川県海域に相当; 黒潮沿岸域東部; Figure 2-1d) の2海域に分けて解析を行なった。これらの2海域の主産卵期は、親魚の生殖腺重量とマアジ卵仔稚の分布から、黒潮沿岸域西部では1–5月、東部では5–7月が主産卵期と仮定した。

東シナ海の産卵期は、卵仔稚調査に基づく推定と卵巣組織観察や生殖腺重量指数に基づく推定がなされている。卵仔稚調査に基づく推定産卵期は、主に Sassa et al. (2006a) および Sassa et al. (2016) が報告しており、東シナ海南部で濃密な仔稚魚分布が見られる2–3月である。一方で、

依田ほか（2004）は九州西岸から東シナ海中部海域で漁獲されたマアジを用いて、卵巢組織観察および生殖腺重量からマアジの体長ごとに産卵期を推定している。その結果、生殖腺重量指数が3を超えた個体は産卵するとしており、各月のGSIから、260 mm FL以上の個体は11–6月、260 mm FL未満20 mm FL以上の個体は1–5月に産卵すると報告している。さらに、Yoda et al. (2014)では、九州西岸から東シナ海南部で釣り、まき網、着底トロール調査で採集されたマアジ個体の生殖腺重量および卵巢組織観察を用いて2–5月に産卵を行うと推定している。生殖腺重量指数および卵巢組織観察に基づく産卵期の推定は、卵仔稚調査による結果と比べると推定される時期の幅が広い。ただし、依田ほか（2004）では生殖腺重量指数のピークは300 mm FL以上の個体では3月に出現すること、Yoda et al. (2014)では生殖腺重量指数のピークは2月と4月に出現することを報告しており、2–4月付近に産卵盛期を迎えることが考えられる。また、Sassa et al. (2016)では2001–2012年の長期にわたって東シナ海南部–東シナ海北部（九州西岸）でマアジ仔魚を採集し、2–3月に東シナ海南部において集中的に仔魚が出現するという報告をしている。そのため、東シナ海における産卵期はある程度時期に幅があると考えられるものの、東シナ海南部海域が産卵海域として重要でありかつその産卵時期は仔魚が集中的に採集される2–3月であるとした。

2.2.2 漁獲量データ

各漁業単位の日別漁獲量データは、多くのゼロ値が含まれる。このゼロ値には、市場休業日や、操業したが漁獲できなかった場合、操業を行わなかった場合などいくつかの要因が考えられ、一部は特定できるものの、全てを特定するには至らなかった。このため、全データから同等にバイアスを除くため、まず漁獲量を週単位で平均した (Figure 2-3a)。この操作により、毎週の定休日は均一化され、悪天候による不出漁のバイアスも小さくなる。一方、週平均値がゼロになる週は、努力量がない可能性が高いと考え、日別のゼロ（出漁があるが漁獲がない、市場休業など）とは

異なる欠損（休漁あるいは漁獲がマアジ稚魚の漁獲が週単位でされていない）とみなした。

定置網の漁獲は非常に間欠的に生じるため、1ヶ統の定置網の水揚げから海域全体のマアジ稚魚出現の時空間様式を見出すことは難しい。定置網における漁獲量を海域単位（県単位）で平均することで、間欠的に生じる漁獲の影響を低減することができるが、単純な県単位での平均操作には2つの問題がある。1つは、週平均された1ヶ統の定置網の漁獲量が正規分布ではないこと、もう1つは漁獲努力量（定置網の規模など）にばらつきがあることである。前者の問題により、単純平均は海域の代表値ではなく突発的な大漁を反映する可能性が高く、また後者の問題により単純平均には小規模な定置網の影響がほとんど反映されない。そこで、本章では、複数の漁業単位が存在する県については、各経営体単位で週平均漁獲量の正規化を行なった上で、県ごとに平均を行なった。巻き網漁業を解析の対象とした愛媛県、定置網が1ヶ統の和歌山県、鹿児島県（黒潮沿岸側）では経営体単位は1つであるため、県ごとの平均はせずに正規化のみを行なった。

週平均漁獲量の正規化にあたっては、いくつかの確率密度分布を仮定し、カイ二乗適合度検定を行った。対数正規分布、ポアソン分布、負の二項分布への適合度を調べた結果、対数正規分布が最もよく適合した。これに基づき、各経営体単位の週平均漁獲量を対数変換後に正規化し、各県の週平均漁獲重量指数 C を算出した（Figure 2-3a）。次に、各年の週平均漁獲重量指数 C を年ごとに平均して、週単位の長期平均値（ \bar{C} ：長期週平均漁獲重量指数）を求めた。 C および \bar{C} を求める際の平均値の信頼区間は、Bootstrap法（リサンプリング10000回）を用いて算出した。この正規化・県単位の平均化により、振幅や細かい変動は低減したが、季節的なピークの出現傾向の変化は見られなかった。

2.2.3 体長組成と個体数相当数

マアジの漁獲量データの年齢組成は0-1歳が主体であり（渡邊ほか, 2018）、市場の体長区分

における最小の体長は、50–150 mm FL 程度である (Table 1)。これらの商業ベースの漁獲量から、各県の水産試験場等がおおむね毎月 (主漁期には月に 1-3 回程度) サンプルを抽出し、そのデータを水産研究・教育機構が取りまとめている。計測される体長は、尾叉長 (Fork-Length; FL: mm) である。

各県のマアジ稚魚の体長組成データは、サンプルが採集された月日ごとに 50–380 mm FL の範囲で 10 mm FL 間隔ごとの漁獲尾数として集計されている。渡邊ほか (2018) では、0 歳魚のマアジの体長はおおよそ 50–150 mm FL の範囲内であると報告している。市場に水揚げされるマアジ稚魚の最小の体長銘柄が 50–150 mm FL の範囲内であったことから、体長組成データでも 50–150 mm FL の範囲内における漁獲尾数のピークの出現時期に着目した (Table 2-1)。体長階級ごとに漁獲尾数のピークの抽出を行い、漁獲尾数がピーク時の体長の情報を得た。抽出した漁獲尾数ピーク時の体長の代表値は、体長階級の間値 L (例えば、50–60 mm FL、60–70 mm FL の体長階級から抽出される漁獲尾数のピーク時の体長の代表値はそれぞれ 55、65 mm FL となる) を採用した (Figure 2-3b)。そして、各年の週平均体長 L を、年ごとに平均して、長期週平均体長 \bar{L} を求めた。

本研究で扱う漁獲量データは、漁獲されたマアジの中で最も体長が小さい銘柄 (おおよそ 50–150 mm FL) によって構成されており、その体長の情報はすべてが漁業者に対する聞き取り調査に基づいている (Table 2-1)。そのため、最小体長の銘柄として市場に供されるマアジ稚魚であっても、おおよそ 50–150 mm FL という体長範囲により、成長に伴って季節的にサイズが増加あるいは減少する影響を考慮する必要があった (結果にて詳述)。漁獲量を構成するマアジ稚魚の体長・重量が季節的に一定であれば、重量ベースの漁獲量は個体数を反映する。しかし、今回用いる漁獲量では銘柄内での体長変化の影響を強く受けていることが考えられたため、漁獲物の重量のみならず、同時に漁獲物の平均体長の情報を用いなければ個体数の指標を得ることができない。そこで、まず 2010 年から 2017 年の間に 5 つの県海域 (宮崎県、愛媛県、和歌山県、三重県、神奈川県) で行われた漁獲物中の尾叉長と個体重量の測定結果から、両者の関係を求め

た。尾叉長 (x : mm) と体重 (y : g) の関係は、対数線形最小二乗法に基づいて、

$$y = 1.033 \times 10^{-5} x^{3.046} \quad (2.1)$$

と推定された ($R^2=0.99$ 、 $p<0.01$)。そこで、体重指数 W を次のように推定した。

$$W = L^{3.046} \quad (2.2)$$

ここで、 W と L はそれぞれ体重指数と体長 (尾叉長) である (Figure 2-3c)。(2.1) 式の体長と重量の関係を表す回帰係数 1.033×10^{-5} は定数であり、除去しても得られる変動パターンに影響を与えないため (2.2) 式から除去している。最小銘柄の漁獲量指数 C を体重指数 W で除することで、個体数に相当する量を求めた (以後、個体数相当量と呼称)。これを年々の週平均漁獲重量指数 C と週平均体重指数 W から算出した週平均個体数相当量 N_E とし、長期週平均漁獲重量指数 \bar{C} と長期週平均値 \bar{L} と (2.2) 式から得た長期週平均体重指数 \bar{W} から算出した長期週平均個体数相当量を \bar{N}_E とした (Figure 2-3b)。長期週平均体重指数 \bar{W} を得る前に、長期週平均値 \bar{L} には平滑化パラメータ 0.2 のスプライン補間を施した。

2.2.4 漁期開始時期 (onset) の定義

長期平均漁獲重量指数 \bar{C} および長期週平均体重指数 \bar{W} から算出した長期週平均個体数相当量 \bar{N}_E から、季節ごとの平均的な個体数の変動様式が得られ、マアジ稚魚出現様式を知ることができる (Figure 2-3d)。しかし、年々の週平均個体数相当量 N_E からは年ごとの変動様式を同様に調べることができなかつた。これは、週平均個体数相当量 N_E を算出する際に用いる週平均体長 L のデータ数が月に 0-3 回と少ないことに起因しており、年間を通してマアジ稚魚の週平均個体数相当量 N_E の変動確認することは難しかった。ただし、各年の季節内に数点のデータが得られたため、海洋環境・資源量データとの相関解析は行った (2.2.5 参照)。一方、週平均漁獲重量指数 C は、季節的に出現するピークが個体数ではなく、個体の重量増加の影響を受けているものの、データの存在頻度は高い。そこで、長期週平均個体数相当量 \bar{N}_E と長期週平

均漁獲重量指数 \bar{C} の関係を考慮して、体重増加の影響を受けにくい漁期の開始という情報を指標とする量を週平均漁獲重量指数 C から導入した (Figure 2-3e; 以後、漁期の開始時期を、ピークの立ち上がりの意味で「onset」と呼称する)。

Onset は、長期週平均個体数相当量 \bar{N}_E と長期週平均漁獲重量指数 \bar{C} から決定した (Figure 2-3 e)。具体的には、正規化された週平均漁獲重量指数 C が、5 週間以上の期間で対数正規分布の 25 パーセントイル (実数値 : 0.5094) を連続して超えた期間のピークの立ち上がり点とした。この値によって各漁期の開始週 (onset) を、長期週平均個体数相当量 \bar{N}_E と長期週平均漁獲重量指数 \bar{C} から決定した (onset ではないが、ピークを定義するために終了週も同様の方法で検出した)。長期週平均個体数相当量 \bar{N}_E と長期週平均漁獲重量指数 \bar{C} から検出した onset の出現時期が、同時期 (本研究では 1 ヶ月の範囲内を許容) であれば、各 onset の出現時期は等しいとした。対数正規分布の 25 パーセントイルという基準は、長期週平均個体数相当量 \bar{N}_E のピークの立ち上がり時期を適切に検出するため、また、5 週間という基準は月単位の変動を検出するために選択した。対数正規分布の 25 パーセントイルによる onset の検出は、パーセントイル点の取り方によって結果が変わる可能性があった。そのため、対数正規分布の 20–35% のパーセントイルの範囲で onset 出現時期に及ぼすパラメータの感度を予め調べた。感度実験の結果、週平均漁獲重量指数 C に適用した場合、この範囲内で異なるパーセントイル基準を採用しても、季節的な onset 検出時期は各パーセントイル基準でも変わらないことが確認された (Figure 2-4; 合わせて結果 2.3.3 と Figure 2-12 を参照)。以後、対数正規分布の 25 パーセントイルによる onset の検出を行った。

2.2.5 黒潮沿岸域の水温、黒潮流軸、資源量

黒潮沿岸域の水温と沖合の黒潮の流況は、黒潮沿岸域に輸送されるマアジに影響を与える重要な環境要因である。また、個体数の経年変動は、加入量の変動に影響すると考えられる。そこ

で、各年各季節に数点のデータが得られた週平均個体数相当量 N_E とこれら 3 つの要因との相関分析を行った (Figure 2-3f)。

水産研究・教育機構が運用しているリアルタイム海洋情報収集解析システムでは、黒潮沿岸域のいくつかの点に設置された係留ブイによって水温を観測している (Table 2-2; <http://buoy.nrifs.affrc.go.jp/top.php>, 2021 年 11 月 8 日閲覧)。水温ブイによって得られる水温データは複数の深度で記録されているが、マアジ稚魚が生息している水深近傍における水温の影響を調べるために、各水温ブイで観測している最も深い水深層 (10–30 m; Table 2-2) のデータを使用した。データは、定置網に近いことを考慮して、宮崎県、高知県、三重県、神奈川県各県の各海域のデータを選択した (Figure 2-1)。日平均水温は、1 時間ごとの記録から、カットオフ周波数 50 時間の 6 次バターワースローパスフィルターを用いたのち、日平均値を算出した。その後、各年の週平均値を求め、週平均個体数相当量 N_E との相関分析を行った。

黒潮の流況については、2006 年から 2015 年間の黒潮流軸の位置を参照した。用いたデータセットは、海上保安庁海洋情報部が整理している経度毎黒潮流軸位置情報である (海上保安庁: <https://www1.kaiho.mlit.go.jp/KANKYO/KAIYO/qboc/kurosio-num.html>, 2021 年 11 月 8 日閲覧)。このデータセットは、125 °E から 143 °E までの 1 °E 間隔における黒潮流軸の通過緯度を整理している。黒潮流軸と週平均個体数相当量 N_E との解析でも、水温との解析同様、宮崎県、高知県、三重県、神奈川県各地点に着目し、各海域を代表する経度は 132 °E (宮崎県)、134 °E (高知県)、137 °E (三重県)、139 °E (神奈川県) を選択した。各経度における黒潮流軸緯度から、各年の週平均値を求め、週平均個体数相当量 N_E との相関解析を行った。

最後に、2005–2015 年 (神奈川県、高知県、三重県) および 2006–2015 年 (宮崎県) における週平均個体数相当量 N_E とマアジ 0 歳魚資源尾数との関係を調べた。週平均個体数相当量 N_E と資源尾数との相関解析において、主に東シナ海由来のマアジ稚魚との対応関係を調べるために、4–6 月における週平均個体数相当量 N_E を平均して用いた (4–6 月に平均操作をした理由については結果および考察を参照)。0 歳魚資源尾数は Virtual Population Analysis (VPA; 渡邊ほか,

2018) によって各年に推定された値を用い、両者の相関関係を検討した。

2.3 結果

2.3.1 体長の季節変動

マアジ稚魚（本博士論文では 50–100 mm FL; 2.1 と 2.2.3 参照）は、体長データが得られた 4 つの県海域において、主に 3–6 月にかけて出現していた（Figure 2-5 and 2-6）。1–3 月まではデータが少ないが、3–5 月にかけては 50–70 mm FL 体長区分の個体の出現が高頻度で観察された。観察されたサイズはおおむね 6 月末までに 100 mm FL を超え、7 月以降になると平均サイズは徐々に増加し、8 月には 120 mm FL を超えた。130 mm FL を超える群は、宮崎県、高知県、三重県の各海域で 9–12 月にかけてよく観察された。神奈川県海域では、8 月に一旦 130 mm FL を超えたものの、9 月末–10 月末にかけて 80–120 mm FL に小型化していた。三重県及び宮崎県では、主に 11–12 月にかけて、140 mm FL 以上から 140 mm FL 未満のサイズへの変化が見られることもあった（Figure 2-6）。

2.3.2 長期週平均漁獲重量指数 \bar{C} の季節変動

黒潮沿岸域の 8 つの県における長期週平均漁獲重量指数 \bar{C} の季節変動を Figure 2-7 に示す。長期週平均漁獲重量指数 \bar{C} の変化は、神奈川県、静岡県、三重県、鹿児島県海域では単峰型で、ピークは 7–9 月に見られた。愛媛県ではマアジ稚魚（銘柄名：スーパーぜんご、100 mm FL 以下）のみを対象とした巻き網漁業のデータであり、漁期は短く 6 月にピークが捉えられた。これらの県海域ほど明確ではなかったが、和歌山県海域では 8–9 月、高知県海域では 9–10 月、宮崎県海域では 6–8 月に長期週平均漁獲重量指数 \bar{C} の増加が見られた。

対数正規分布の 25 パーセンタイルで定義された onset は愛媛県海域を除いて 8-9 月の漁獲量のピークの数ヶ月前に検出された一方、三重県海域と鹿児島県海域では秋にも 2 回目の onset が検出された。各年 1 月第 1 週から数えて最初の onset は、神奈川県海域、静岡県海域、三重県海域、和歌山県海域、愛媛県海域、鹿児島県海域では 3 月中旬-5 月にかけて、高知県海域と宮崎県海域では 2 月に見られた。

長期平均個体数相当量 \overline{N}_E の変動は、長期週平均漁獲重量指数 \bar{C} (Figure 2-7) とは明らかに異なるパターンを示した (Figure 2-8)。晩秋から初冬にかけての長期平均個体数相当量 \overline{N}_E は概して低かったが、晩冬から春にかけて顕著な増加が見られた。その後、4 つの県海域では 3 月下旬-5 月にかけて季節的な長期平均個体数相当量 \overline{N}_E のピークが見られたが、宮崎県海域では 5 月下旬に第 2 のピークが現れた。長期週平均漁獲重量指数 \bar{C} と個体数相当量 \overline{N}_E そのものの変動とピークの出現時期は大きく異なったが、両時系列から求められる onset の出現時期はほぼ同時期 (1 ヶ月の範囲内) に検出された。従って、稚魚の出現を onset でも検出することが可能であると考えられた。

2.3.3 週平均漁獲重量指数の年々の変化

次に、各海域における年ごとの週平均漁獲重量指数 C を示す (Figures 2-9-2-11)。各年の時系列において、漁期は間欠的で、その時期・期間・規模は年によって異なっていた (Figures 2-9-2-11)。Figures 2-7 および 2-8 に示すように、長期週平均漁獲重量指数 \bar{C} のピークは長期週平均個体数相当量 \overline{N}_E のピークよりも大きく遅れているが、onset はこれらのピークの直前にほぼ同時期に生じている (2.3.2 参照)。そこで、主に onset の出現時期に注目した。

漁業が 4-6 月に集中していた愛媛県を除けば、週単位の水揚げはほぼ年間を通して行われており、4-10 月に最も多い。間欠的な欠損値が生じ 5 週以上の連続した漁獲が生じなかった特定の年や県海域を除いて、毎年 1-4 回の onset が検出された (Figures 2-9-2-11)。8 つの県海域にお

ける1年の週数に対する onset の頻度を Figure 2-12 に示す。愛媛県海域でのまき網漁業は、100 mm FL 以下の体長のマアジ稚魚を選択的に漁獲しており、個体数のピークの時期に対応していると考えられる。また、ほぼすべての年と県海域において、2-6月にかけて最初の onset のピークが発生していた（以下、春季 onset と呼称; Figure 2-12）。この2-6月に検出された onset のピークは、各年の夏季（6-8月）の漁獲量のピークの立ち上がり時期に対応していた（Figures 2-9-2-11）。

春季 onset で始まった漁期はおおよそ7月下旬には終了していた。9-11月の onset は、神奈川県海域、和歌山県海域、高知県海域、宮崎県海域、鹿児島県海域の各県海域で発生していた（以下、秋季 onset と呼称; Figure 2-12a, 2-11d, e, 2-11g, h）。神奈川県海域では2007年、2008年、2012年（Figure 2-9a）、高知県海域では2011年、2015年（Figure 2-10b）の秋季に、週平均漁獲重量指数 C が大幅に増加していた。また、神奈川県海域では2007年と2008年の秋に比較的小型の体長の個体（120mm FL 未満）が検出された（Figure 2-6a）。

2.3.4 黒潮沿岸域の水温、黒潮流軸、資源量個体数相当量との関係

週平均個体数相当量 N_E と週平均水温を比較した（Figure 2-13）。水温の範囲は県海域や季節によって異なるが、高い値の週平均個体数相当量 N_E が検出された時期の水温範囲は15-25 °Cであった（Figures 2-13a, c, e, g）。週平均個体数相当量 N_E の増加は主に1-3月に見られたが、この時期の水温範囲は県海域ごとに異なっていた。水温と N_E の相関は、10-12月の宮崎県海域のみ有意であった（ $r = -0.64, p < 0.05$ ）。

黒潮沿岸域の各経度における黒潮流軸の緯度は、値が大きいほど沿岸への黒潮流軸の接近を意味している。黒潮流軸緯度と各季節の週平均個体数相当量 N_E の間には、明瞭な関係は見られなかった（Figures 2-13b, d, f, h）。漁獲量データが存在する期間中、流軸の緯度には大きな変動が見られたが、7-9月の宮崎県海域のみ有意であった（ $r = -0.69, p < 0.05$ ）。

マアジ太平洋系群の資源尾数と個体数相当量の関係調べるために、データの欠損が比較的少ない4-6月平均 N_E を、VPAで得られた0歳魚資源尾数と比較した(Figure 2-14a)。神奈川県(Figure 2-14b)、三重県(Figure 2-14c)、宮崎県(Figure 2-14e)の各県海域では、資源量水準が比較的高いときに4-6月平均 N_E の値が最も高くなっていたものの、その関係はどの県海域でも有意ではなかった($p > 0.05$)。

2.4 考察

2.4.1 春季 onset を構成するマアジの由来について

8つの県海域の週平均漁獲重量指数 C の時系列から、マアジ稚魚の漁獲開始時期(onset)が検出された。各県の週平均漁獲重量指数 C は最小体長の銘柄内で個体の体長が増大する影響を受け、ピークの出現時期は8-9月に集中していた。そのため、長期週平均漁獲重量指数 \bar{C} と個体数相当量 \bar{N}_E の時系列を比べると、漁獲重量指数のピーク出現時期は長期週平均個体数相当量 \bar{N}_E のピーク出現時期よりも大幅に遅れていた。その一方、長期週平均漁獲重量指数 \bar{C} と個体数相当量 \bar{N}_E で検出したonsetの出現時期はほぼ一致していた。Onsetを構成するコホートが個体数相当量 \bar{N}_E のピークを構成するコホートと同一であると仮定すると、onset出現時期における体長から各onsetに対応する産卵期を推測することができる。

体長から産卵期を推定するには、成長速度の情報が必要である。落合ほか(1983)は、飼育下での孵化直後からのマアジの体長変化を得ており、本章ではこの情報を参照する。この飼育実験で得られた成長速度は、自然環境での成長速度の上限を示していると考えられる。落合ほか(1983)によると、マアジは孵化から48、101、152 mm FLになるまで、それぞれ60、105、230日要する。48 mmから101 mmまでの成長はほぼ直線的であり、この間の任意の体長に対する孵化後の日数は、線形内挿により推定することができる。マアジの成長速度には大きなばらつきがあるが、生活史初期には成長率が非常に低い個体は生き残りにくいことが知られている(Takahashi

et al., 2012)。ただし、黒潮沿岸域や東シナ海北部では冬になると海面水温が通常 20 °C 以下になるため、生残した稚魚の成長率は上記に引用した参考値よりも低くなると仮定した (Xie and Watanabe, 2007; Sassa et al., 2016)。マアジの主産卵期は東シナ海南部 (2-3 月)、黒潮沿岸域西部 (1-5 月)、黒潮沿岸域東部 (5-7 月) で異なり、東シナ海南部と黒潮沿岸域東部では産卵月が一部で重なっているものの、産卵期間は異なっていた。したがって、onset に基づく産卵時期を知ることができれば、各海域の各季節に漁獲されたマアジ稚魚の由来海域を推測することができる。

体長データが得られた黒潮沿岸域の神奈川、三重、高知、宮崎の 4 つの県海域では、50 mm FL からの体長の増加は、3 月以前に始まり 6 月に終わることが多い (Figures 2-5 and 2-6)。ただし、三重県では例外的に夏に体長が小さい個体 (100 mm FL 未満) が多く発生した年もあった (Figure 2-6; 2012 年 8 月中旬)。これらの得られた体長の情報から、落合ほか (1983) に基づいて onset 出現時の体長から産卵時期を推定する手順は以下のようになる。48、101、152 mm FL になるまで、それぞれ 60、105、230 日要し、48 mm から 101 mm までの成長はほぼ直線的 (落合ほか, 1983) でありこの間の任意の体長に対するふ化後の日数は線形内挿で推定できるため、例えば、onset を構成する個体群の代表的な体長が 65 mm FL であれば、上記の手順により 74 日前に産卵したと計算される。6 月に出現した onset を構成するマアジ稚魚の体長が 90-100 mm FL であれば、産卵はおおよそ 2 月下旬から 3 月初旬に行われたと推測することができる。

高知県海域では 2-3 月に onset が出現した。体長データが存在するのは 2013 年と 2014 年のみであったが、これに基づいて体長が 80-90 mm FL と仮定すると、この体長のマアジ稚魚の産卵期は遅くとも 1 月上旬と推定される。高知県海域のマアジ稚魚が 1 月に産卵されたとすると、東シナ海南部の産卵期 (2-3 月) よりも早く産卵されており、黒潮沿岸域西部での産卵期 (1-5 月) に近い。卵仔稚調査では、高知県海域の土佐湾周辺の海域において、1 月にマアジ卵・前期仔魚の出現が確認されていることから、高知県海域で早い時期に出現する onset に寄与していることが示唆された (FRA06-16)。三重県および神奈川県地域の 3 月下旬のいくつかの onset につ

いても、黒潮沿岸域西部からの寄与が考えられる (Figure 2-12 a および 2-11 c)。宮崎県海域では 3 月に 60–70 mm FL のマアジ稚魚が出現していたが (Figure 2-6d)、onset のピークは 3 月ではなく 4 月以降に出現した (Figure 2-12g)。

4–6 月にかけては、高知県海域以外の海域で春季 onset が検出された。この時期の onset は、体長の逆算により東シナ海南部と黒潮沿岸域西部の両海域からの寄与が示唆される。しかし、4–6 月を通して出現する 50–70 mm FL の体長のマアジ個体はほぼ 4–5 月にしか見られない (Figures 2-5–2-6)。この 4–5 月の 50–70 mm FL のマアジ稚魚の産卵期を、その体長と成長速度から逆算すると、産卵期は 2–3 月と推定することができる。この onset の出現時期および体長と成長速度による産卵期の推定により、黒潮沿岸域全域のマアジ個体群にとって、2–3 月が主産卵期である東シナ海南部が主要な産卵場であるというこれまでの仮説を支持するものである (Sassa et al., 2006a; Sassa et al., 2016)。東シナ海南部と黒潮沿岸域西部の卵仔稚調査結果を比較すると、前期仔魚の現存量は、黒潮沿岸域西部 ($10\text{--}1000 \times 10^9$ 個体; FRA_06-16) よりも東シナ海南部 ($100\text{--}1000 \times 10^{12}$ 個体; Sassa et al., 2016) の方が明らかに多いことが知られている。しかし、これまでの研究では東シナ海南部の卵・仔稚魚が黒潮沿岸域や日本海に輸送されるか東シナ海内に留まるかの割合が不明であったため、産卵場における産卵量だけでは、各海域への寄与を結論づけることはできなかった。

一方で、黒潮沿岸域西部の産卵期 (1–5 月) の知見に基づけば、50–70 mm FL のマアジ稚魚は 6–7 月にも出現するはずである。しかし、実際には黒潮沿岸域の各漁場において、6–7 月に 50–70 mm FL のマアジ稚魚の出現はほとんど見られなかった。これは、黒潮沿岸域西部由来の稚魚が東シナ海南部由来よりも大幅に少ないため、体長データでピークとして検出されない可能性がある。ただし、三重県海域の 2012 年など、いくつかの例外は存在する (Figure 2-6b)。後述するように、定置網の水揚げは海流やマアジの群れの移動に依存しており、黒潮沿岸域西部・東部などの各海域での豊度が東シナ海南部由来の豊度より低くても、ローカルスケールでは黒潮沿岸域西部由来の稚魚の漁獲が優勢になる可能性も存在する。このように 6–7 月に出現する小型

のマアジ稚魚は黒潮沿岸域西部由来であり、東シナ海南部由来よりも大幅に少ないことに起因すると考えられる。一方で、黒潮沿岸域東部での産卵は、春季に検出された onset 出現時期よりも遅い時期（5-7月）に行われるため、春季 onset への寄与は期待できない。

ここまで行ってきた onset によるマアジ稚魚の由来推定は、各海域の産卵に関する知見が頑健であることによって確度を増す。本研究では、特に東シナ海南部では2-3月に、集中的にマアジ仔魚の出現が認められる（Sassa et al., 2016）ことから、この時期を東シナ海南部の産卵期として扱った。ただし、2.2.1 で述べたように、東シナ海南部では卵仔稚調査で推定された産卵期（2-3月：Sassa et al. 2006a, 2016）と成魚の生殖腺重量指数などの生物測定によって推定された産卵期（11-6月・2-5月：依田ほか, 2004; Yoda et al., 2014）の相違についても十分留意する必要がある。生物測定による産卵期推定結果からは、東シナ海においてマアジは1年のうち非長い期間産卵する可能性があることを示している。特に本研究では、高知県海域で1月に産卵されたと考えられる onset のピークが検出されている。現段階で利用可能な産卵期の知見を用いた結果、産卵期に1月を含む産卵海域は黒潮沿岸域西部であるとしたが、より厳密に区分するためには、各海域における時期・月ごとの卵仔稚の現存量の情報が必要であり、それらを比較することが重要である。今後、東シナ海のみならず黒潮沿岸域全域におけるマアジ卵仔稚の分布が一層明らかにされることが望まれる。

本章は黒潮沿岸域におけるマアジ稚魚漁獲量からその出現様式を明らかにし、また、その産卵時期の推定を行った。東シナ海南部と黒潮沿岸域西部海域産卵場由来のマアジ稚魚は混在していることが本解析の手順および産卵時期の推定から示唆されるが、両海域の仔魚密度の違いや個体数相当量・onset の出現時期から推定される産卵期は、一部海域を除いて東シナ海南部の産卵期に限定されることから、黒潮沿岸域全体のマアジ資源にとって、相対的に東シナ海南部産卵場の影響が大きい可能性がある。以上より、春季 onset に関する考察をまとめると、3月上旬に漁獲されるマアジ稚魚は主に黒潮沿岸域西部海域由来産卵場で、4-6月に漁獲されるマアジ稚魚は主に遠隔海域の東シナ海南部産卵場由来のものであると考えられた。

2.4.2 秋季 onset を構成するマアジの由来について

春季 onset とは異なり、秋季 onset では神奈川県海域を覗いて 100 mm FL 以上の体長で構成されていた (Figure 2-5, 2-6, 2-12)。秋季 onset を検出した 4 つの県のうち、80–120 mm FL からなる比較的小さい体長区分のマアジ稚魚は神奈川県海域で検出された。神奈川県海域で出現した 80–120 mm FL のマアジ稚魚は 9 月下旬–10 月下旬の数週間の間に出現が見られた (Figure 2-6a)。この神奈川県海域で見られた 9 月下旬–10 月下旬にかけての 80–120 mm FL の稚魚の産卵期間を逆算すると、おおよそ 7–8 月が産卵期として推定することができる。7 月の産卵群については、黒潮沿岸域東部海域では 5–7 月が主産卵期であることに基づき、黒潮沿岸域東部が起源であると推定できる。しかし、8 月は主な産卵期から 1 ヶ月遅れている。考えられる理由として神奈川県海域における産卵期間の経年変動があげられる。最近年の調査では、神奈川県海域では 8 月頃に卵が出現する年も認められている (FRA06-16)。また、神奈川県海域に隣接する千葉県海域、特に房総半島南部海域で産卵が行われている可能性も考えられる。本研究では対象としなかった房総半島南部海域では 8 月に高密度の卵が観察されることが多く (FRA06-16)、この海域が神奈川県海域の秋季 onset の出現に寄与している可能性がある。

神奈川県海域以外の県海域では、週平均漁獲重量指数 C の変動から秋季 onset は検出されたものの、同時期に対応する体長データからは体長の小型化は見られなかった (Figure 2-6)。秋季に得られる体長データが限られているため、小型の体長のマアジ稚魚が存在する可能性を完全に排除できない。しかし、黒潮沿岸域西部における秋季 onset を形成する稚魚の起源は、産卵期間が 5–7 月である神奈川県海域 (黒潮沿岸域東部海域) の稚魚とは異なると考えられる。黒潮沿岸域西部の秋季 onset を形成する比較的大型のマアジ稚魚は、黒潮沿岸域西部で 4–5 月に産卵され、成長したものだと考えられる。東シナ海南部由来の稚魚は黒潮沿岸域西部において夏季に優勢となり、2–3 月から 7.5 ヶ月後の 10 月には銘柄区分の最大サイズ (約 150 mm FL) に達し、

以降は漁獲されても漁獲量の最小銘柄区分には含まれないと考えられる。原因としては、黒潮沿岸域西部由来の群れが、海流あるいはローカルな回遊を介して移動することにより、これらの海域で秋に漁期が出現するなどが考えられる。

2.4.3 輸送と個体群構造

定置網付近の水温ブイで記録した水深 10–30 m の水温和週平均個体数相当量が相関解析からは、黒潮沿岸域では主に 15–25 °C の水温範囲でマアジ稚魚が出現することがわかった (Figure 2-13)。このことは、東シナ海と黄海では水温 15 °C 以下ではマアジ稚魚が出現しないという過去の知見 (Sassa et al., 2009) や、日本海では 6 月–7 月に 20–50 m 層の水温が 19–21 °C でマアジが出現するという知見 (Nakamura and Hamano, 2009) と整合する。したがって、マアジ稚魚の生息環境はこの水温範囲にあると考えられる。一方で、宮崎県海域で得られた 10–12 月におけるマアジ稚魚と水温の負の相関関係 (Figure 2-13g) については、原因が判然としなかった。考えられる理由としては、この時期において周辺海域で産卵が行われていないことから黒潮による他海域からの輸送が生じないことや、黒潮系暖水が沿岸海域に流入することによって、元々低水温帯に分布していたマアジが他の海域へ輸送・移動・置き換わったことなどが考えられる。しかし、他の海域でこのような傾向が見られないことから、宮崎県海域における特殊性などが考えられ、今後検討すべき事項である。

本章では、漁獲量の変動様式の解析に加えて、稚魚の供給に黒潮が直接影響するという仮定に基づいて、週平均個体数相当量 N_E に対する 3 つの潜在的な影響 (水温、黒潮流軸、資源尾数) も検討した (Figure 2-13, 2-14)。しかし、これらの要因はいずれも週平均個体数相当量 N_E との明確な関係を示さなかった。前述のように黒潮沿岸域における漁獲量には東シナ海南部の産卵場が大きく寄与していることが示唆された。この黒潮から沿岸への輸送過程にはより詳細な流動現象の関与が考えられる。金ほか (2007) や橋田ほか (2017) が愛媛県海域で一部確認していた

ように、黒潮本流から切離した前線渦などに由来する黒潮暖水波及が漁獲に影響していることが予想される（例えば、Akiyama & Saitoh, 1993; Kasai et al., 1993）。本解析で得られた7-9月における宮崎県での黒潮流軸と週平均個体数相当量 N_E の関係からは、黒潮が離岸するほど個体数が多くなることを示していたが、これについても黒潮流軸の位置関係によらない輸送プロセスが関与していた可能性がある。この時期に宮崎県海域で漁獲されるマアジ稚魚の体長（110-120 mm FL）を考慮すると、すでに沿岸海域に定着している体長であるため沖合の黒潮から輸送されてきたとは考え難く、輸送以外の遊泳による入網プロセスが考えられる。このように、局所的な群れの移動などの影響を考えると、海洋環境要因と週平均個体数相当量 N_E に明瞭な関係を得られない可能性がある。漁獲量も、季節変動のタイミングや振幅などは年ごとに大きくことなっていたが（Figures 2-9, 2-10, 2-11）、これも魚群の局所的な移動に影響されていた可能性がある。さらに、これらの関係が明瞭でなかったのは、今回使用した週平均値が相関関係を検出するのに十分なサンプル数を有していなかったことである。これらの要因のうち、黒潮の本流から沿岸に稚魚を輸送する暖水波及現象については、日別の漁獲資料を用いて第3章で詳細な解析を行う。

黒潮流岸域から見て、系外である東シナ海南部からの個体の供給は非常に重要であるが、黒潮流岸域内での再生産も重要である。もしVPAが黒潮流岸域に加入するマアジの個体数を正確に反映しているとすれば、黒潮流岸域における個体数相当量はVPAで推定される0歳魚の資源尾数と対応するはずである。本章では、4-6月の各海域における週平均個体数相当量 N_E の合計値が、海域の個体数を一定程度と反映していると仮定し、VPAに基づく加入量と比較した。主要な個体群（例えば東シナ海南部から輸送されてくる個体群）との接続性が十分にある各海域では、正の相関が予想された。しかし、この関係は統計的には有意ではなかった。これは、データ点数が少なかったことにより有意な相関が検出できなかった可能性や、漁獲量が確率的に変動しているためと考えられ、この統計的関係をより詳しく調べるには、よりデータの欠損値が少ない詳細なデータあるいは長い時系列データが必要であると考えられる。

本章では、黒潮流岸域におけるマアジ稚魚の出現様式を、商業的な漁獲量と体長組成から精査

した。その結果、黒潮沿岸域の大部分では春から夏にかけて、遠隔海域の東シナ海南部の産卵場がマアジ稚魚の出現様式に大きな影響を与えていることが示唆された一方、海域によっては黒潮沿岸域西部の産卵場からの寄与も考えられた。黒潮沿岸域東部、特に神奈川県海域では、神奈川県海域由来あるいはその近傍海域由来と考えられるマアジ稚魚が確認された。

Table 2-1 Summary of commercial landing data.

Prefecture	Number of fishery units [†]	Temporal coverage (yyyy/mm/dd)	Approximate body length (mm)	Approximate bodyweight (g)
Kanagawa (KN)	19	2005/01/01–2014/12/31	< 120	
Shizuoka (SO)	7	2005/01/01–2015/12/31	50–100	
Mie (ME)	9	2005/01/01–2014/12/31	50–100	
Wakayama (WK)	1	2008/04/01–2015/12/31	50–100	
Kochi (KO)	2	2005/01/01–2015/12/31	< 150	< 50
Ehime (EH)	1	2005/01/01–2015/12/31	< 100	
Miyazaki (MZ)	4	2006/01/01–2015/12/31	50–100	
Kagoshima (KG)	1	2005/01/01–2015/12/31	< 180	< 80

[†]Either the number of set nets or purse seine fisheries (for the EH subarea).

Table 2-2 Summary of temperature data from buoys of the National Research Institute of Fisheries Science.

Site	Latitude (°N)	Longitude (°E)	Temporal coverage (yyyy/mm/dd)	Seafloor depth (m)	Sensor depth(m) [†]
Nagai	35°12.06'	139°35.80'	2008/01/01–2014/12/31	10	5
Katada	34°14.16'	136°52.14'	2005/01/01–2015/12/31	60	10
Cape Muroto	33°19.56'	134°11.95'	2009/01/01–2015/12/31	50	30
Kushima	31°28.59'	131°23.24'	2006/01/01–2015/12/31	50	10

[†]The deepest layer was selected if thermistors were moored in multiple layers.

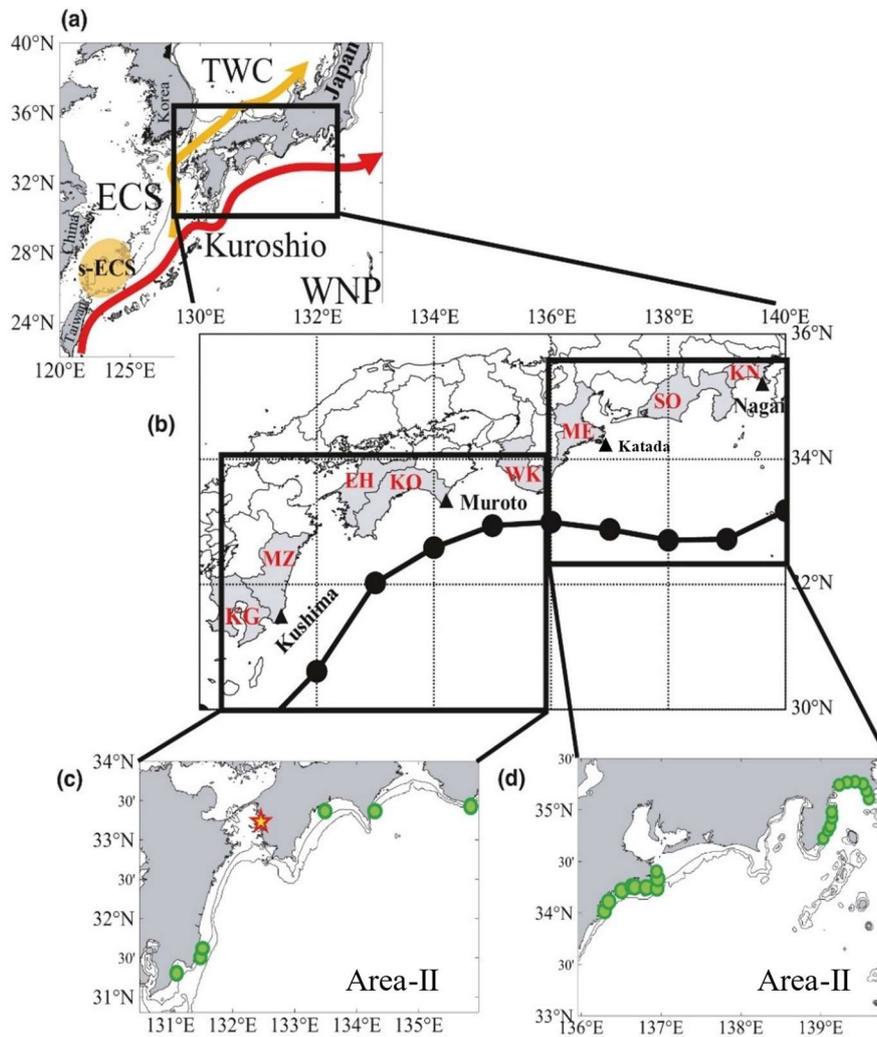


Figure 2-1 Hydrography and habitat areas for *T. japonicus*. Synoptic paths of the Kuroshio Current and Tsushima Warm Current (TWC) and the spawning ground in the southern East China Sea (s-ECS) are shown in (a). The coastal area of the Kuroshio (CAK) in Japan, demarcated by the rectangle and the dotted line in (a), is enlarged in (b–d), which show (b) the entire CAK, (c) the western part of the CAK (w-CAK), and (d) the eastern part (e-CAK). In (b), the long-term mean latitude of the Kuroshio Current is shown at intervals of 1° longitude with black dots and a line. Locations of temperature-monitoring buoys are shown as triangles. Star in (c) shows the location of the port for purse seine landings, and the circles in (c) and (d) indicate the locations of individual set nets. Thin solid lines in (a), (c), and (d) show the 100 m and 200 m isobaths, and the gray shaded areas demarcated by black lines in (b) show the prefectures for which the data on landings from adjacent waters were compiled (i.e., subareas: see Table 2-1).

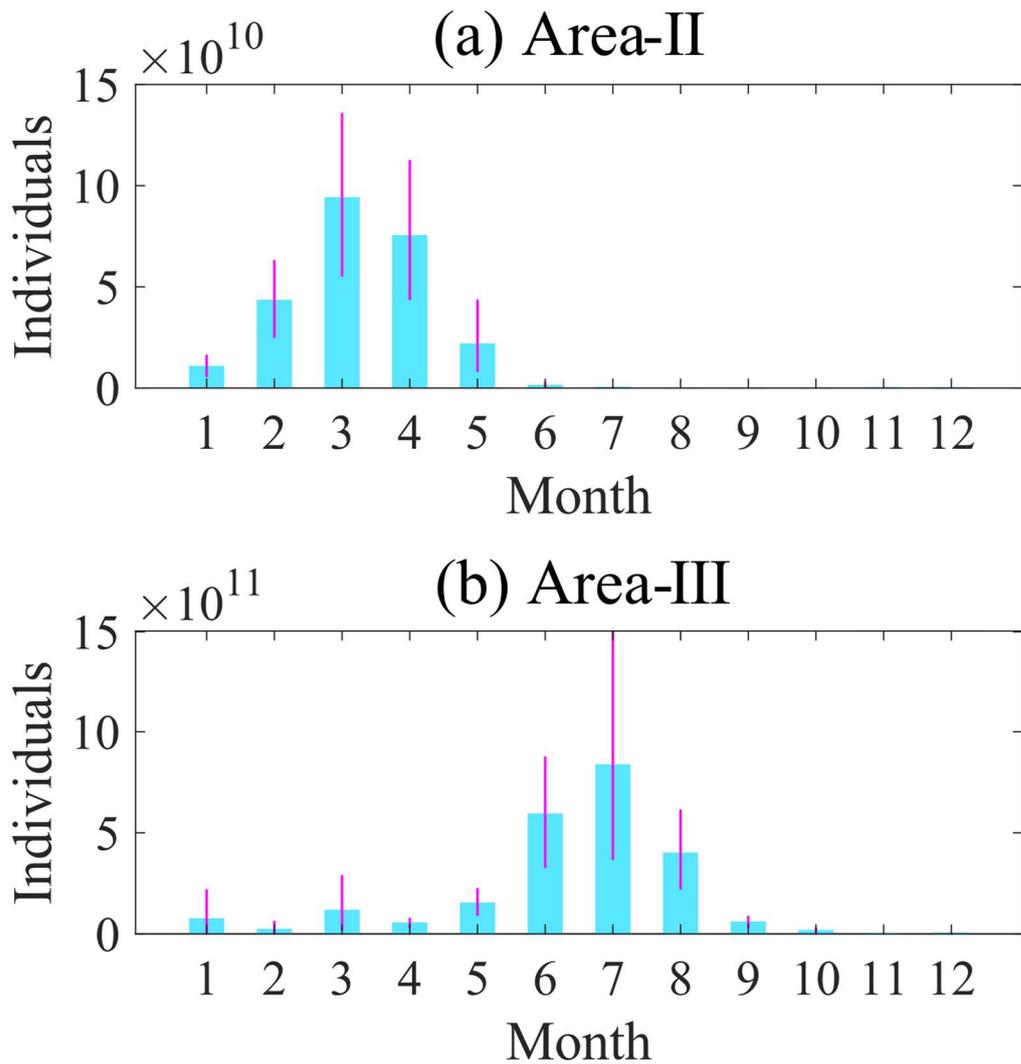


Figure 2-2 Mean abundance of larvae *T. japonicus* in Area-II and Area-III. Area-II is defined as the sea area from the Hyuga nada to the outer Kii Channel. Area-III is defined as the sea area from the Kumano nada to the Boso Peninsula. Error bars indicate bootstrap 95% confidence intervals. Calculated from the data listed in annual meeting report of egg and larval survey of small pelagic fish off the Pacific coast of Japan (2006–2016) of Japan Fisheries Research and Education Agency.

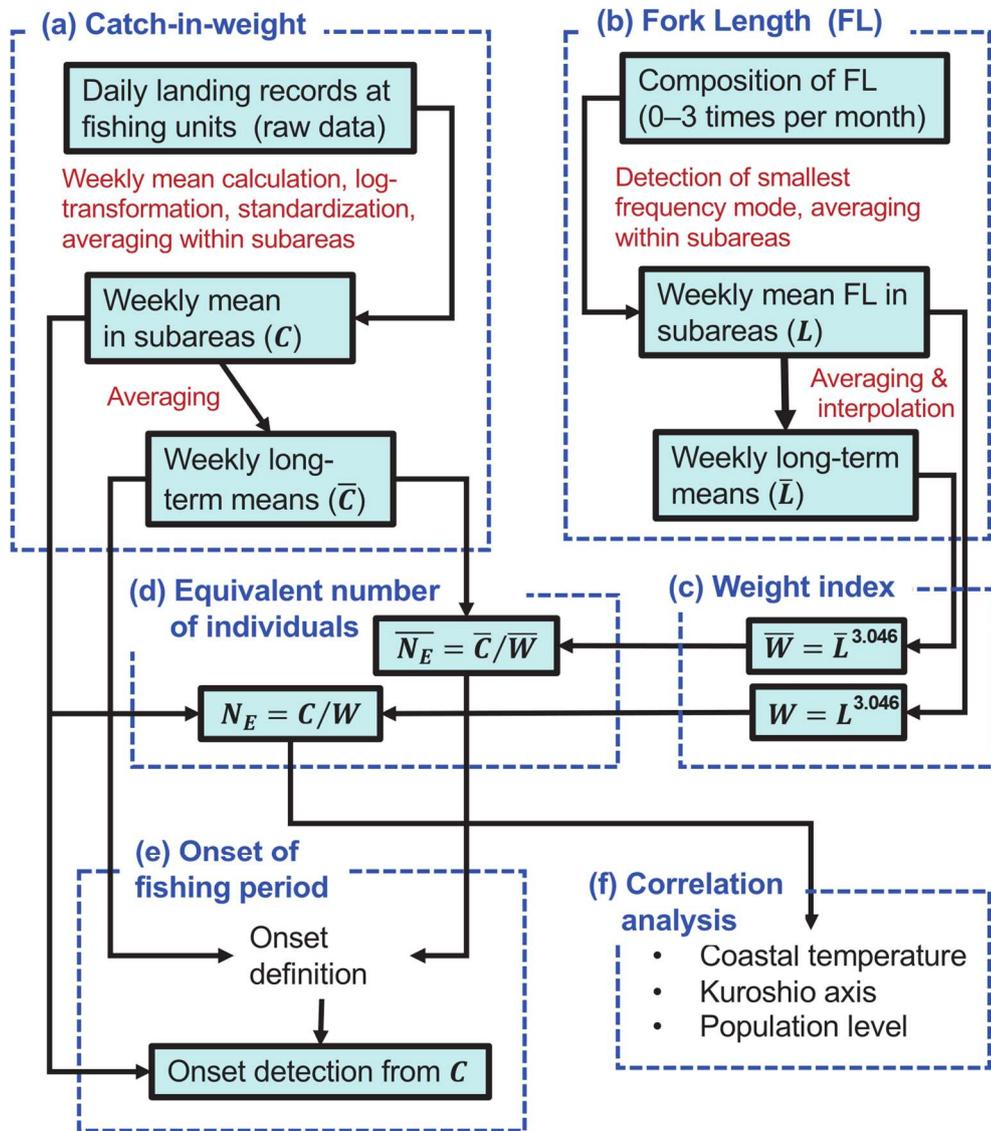


Figure 2-3 Flowchart of data processing and analysis: (a) catch-in-weight (landing) data processing, (b) fork length data processing, (c) calculation of weight index, (d) estimation of equivalent number of individuals, (e) definition and detection of the onsets of fishing periods, and (f) correlation analysis of factors potentially influencing the occurrence of juvenile *T. japonicus*.

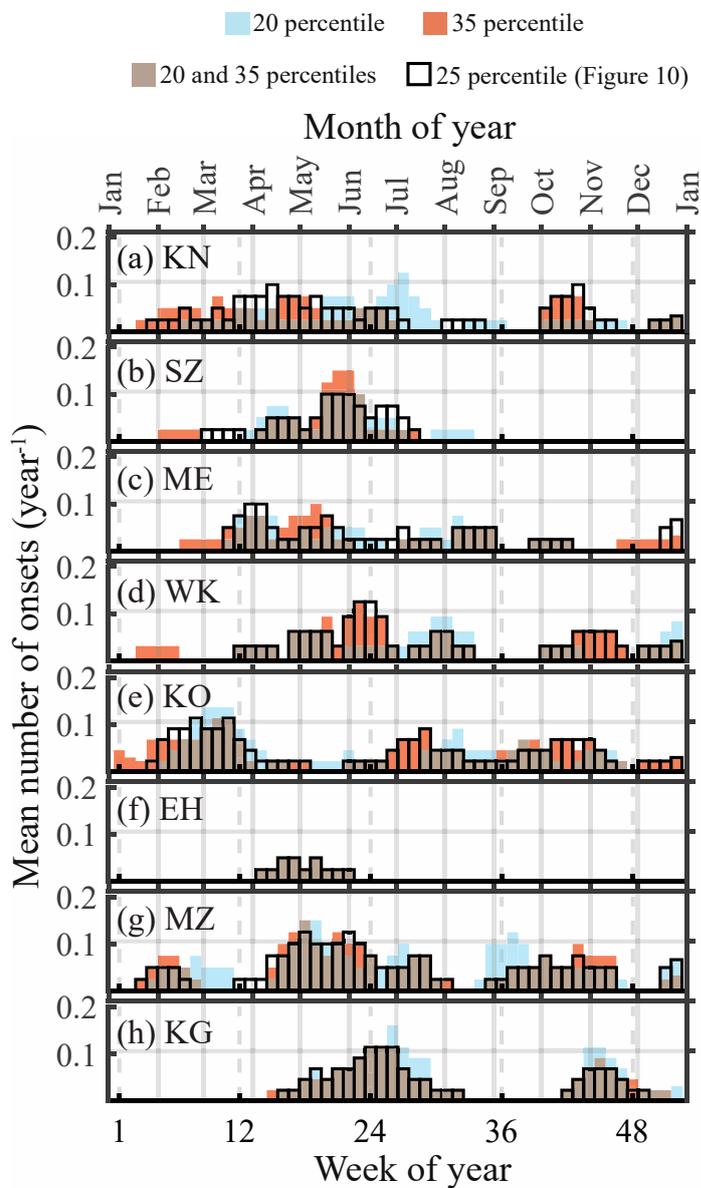


Figure 2-4 Frequency distributions of different onset criteria in the eight subareas shown in Figures 2-9–2-11 (see Figure 2-12 for details). For each column, number of onsets based on 20 (light blue bars), 25 (the bars in the black frame are the same as in Figure 10), 35 (orange bars) percentiles are shown.

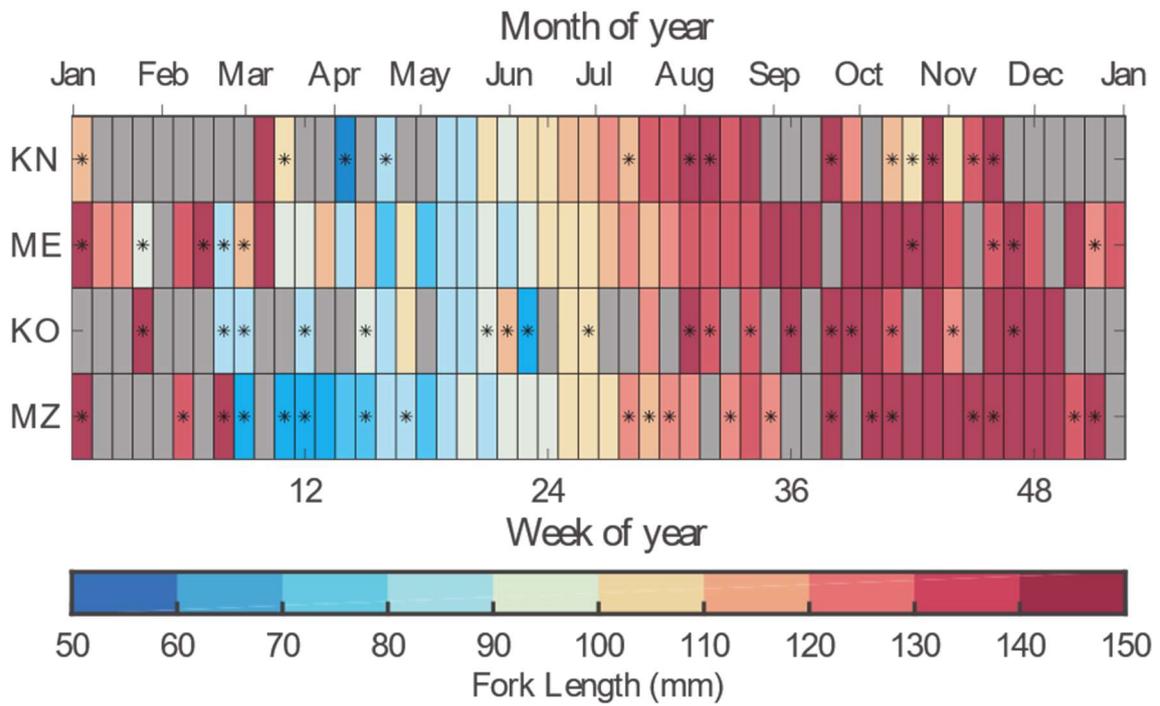


Figure 2-5 Weekly long-term mean fork lengths for the minimum market size classes in the four subareas for which the available data represented the seasonal variability. Asterisks indicate periods in which one year was used to calculate the long-term means.

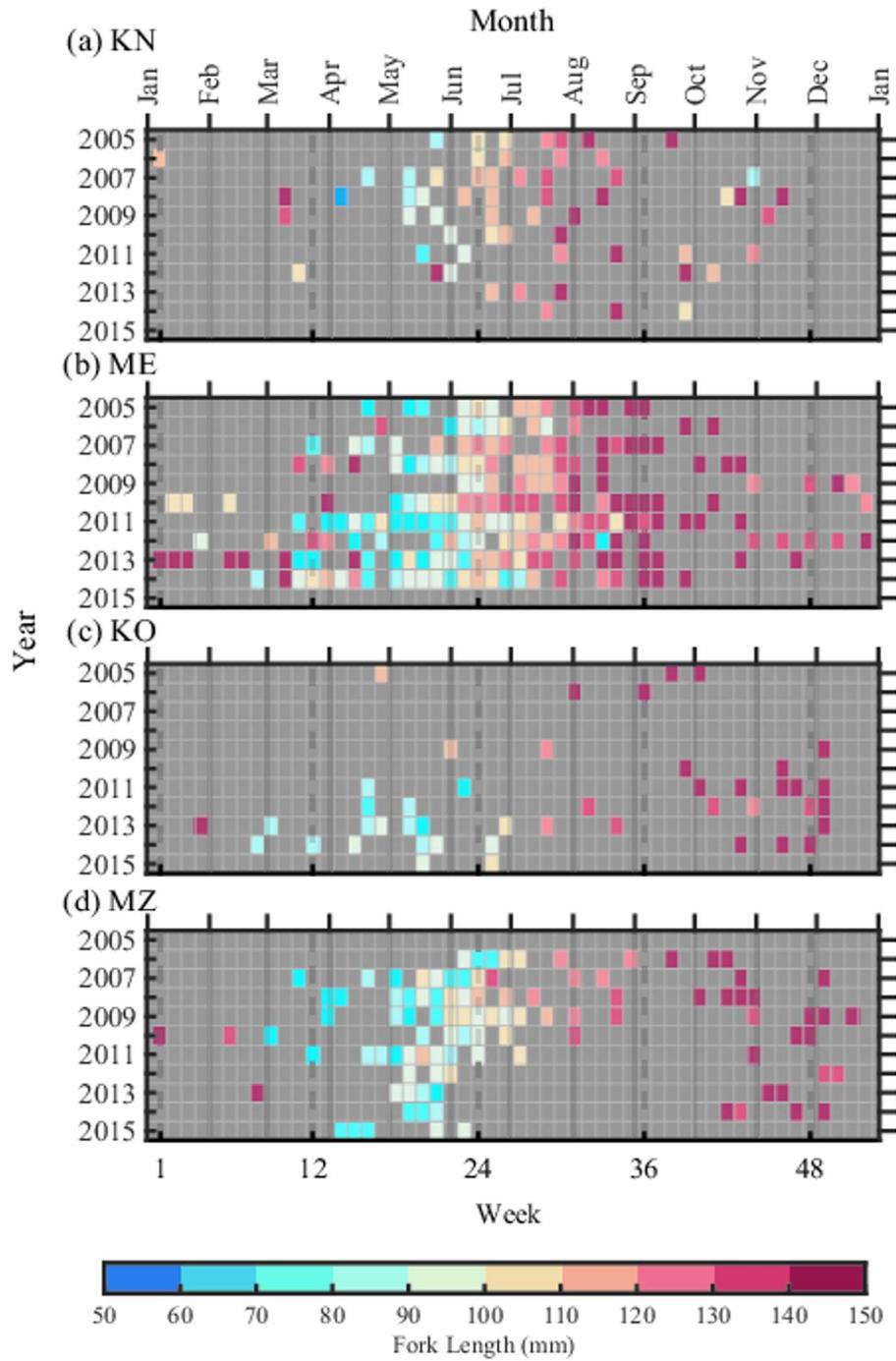


Figure 2-6 Weekly fork lengths for the minimum market size classes from 2005 to 2015 in the four subareas.

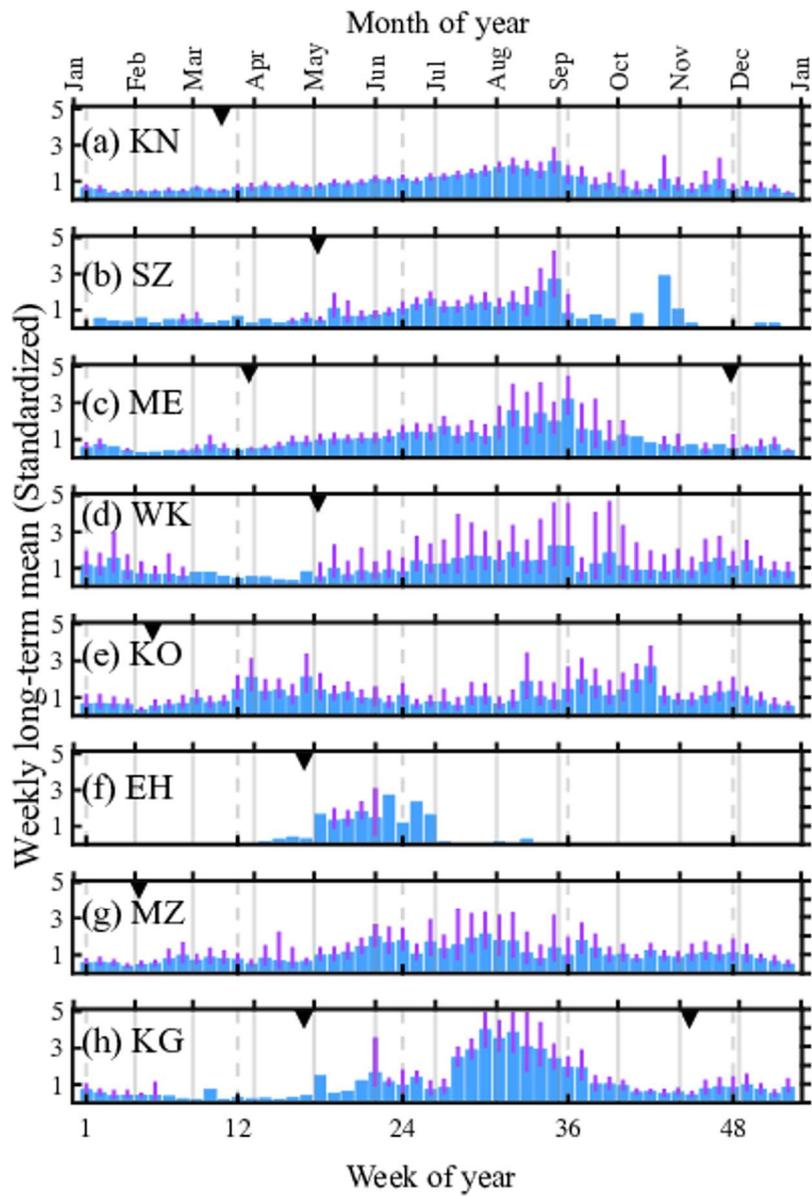


Figure 2-7 Long-term mean standardized landings of the smallest market size classes in the eight subareas. Error bars indicate 95% bootstrap confidence intervals. Onsets of landings (see text for details) are indicated by black triangles.

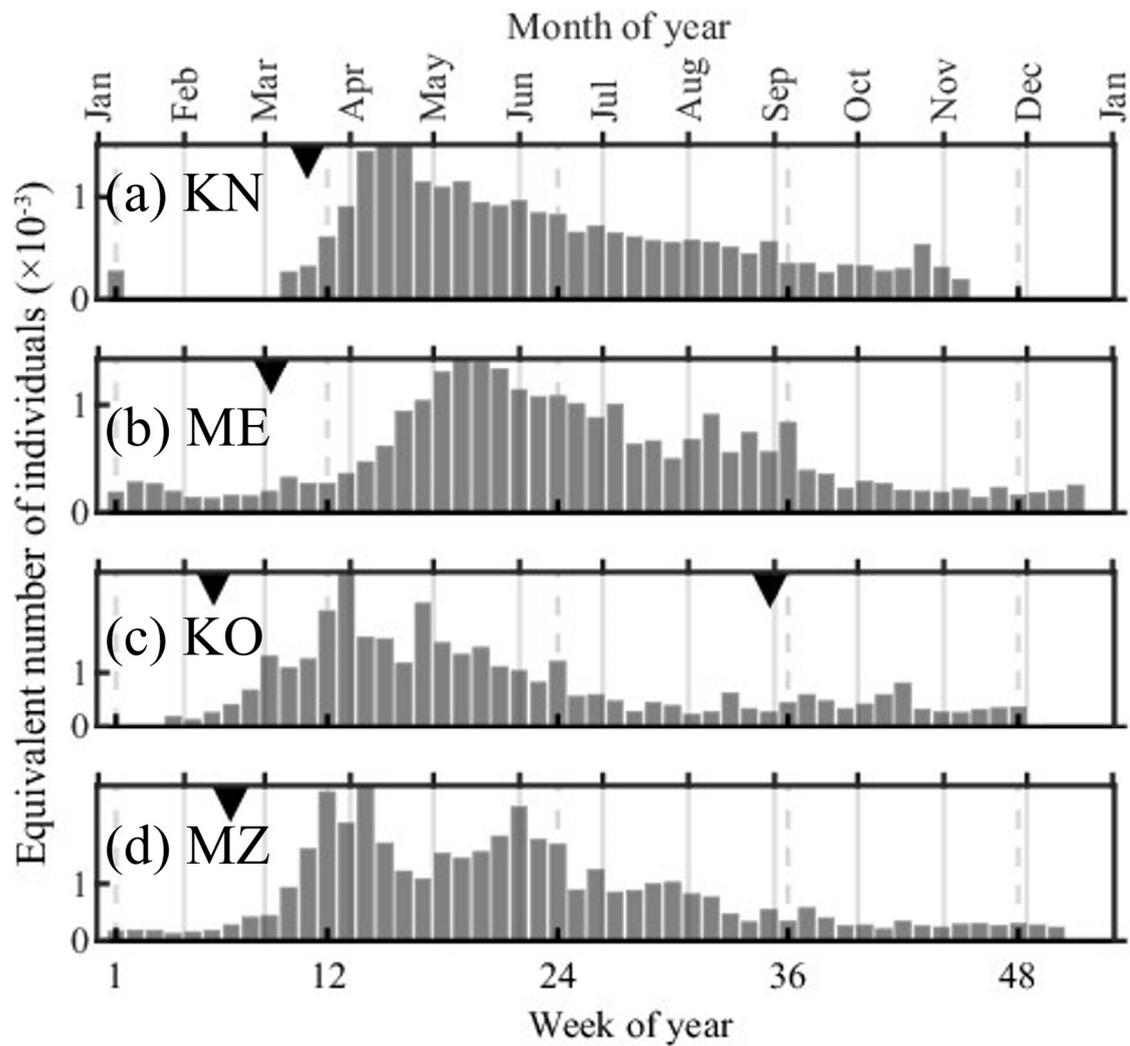


Figure 2-8 Long-term mean equivalent numbers of individuals (\overline{N}_E) for the four subareas, calculated from the long-term mean values for landings and fork length. Onsets of \overline{N}_E (see text for details) are indicated by black triangles.

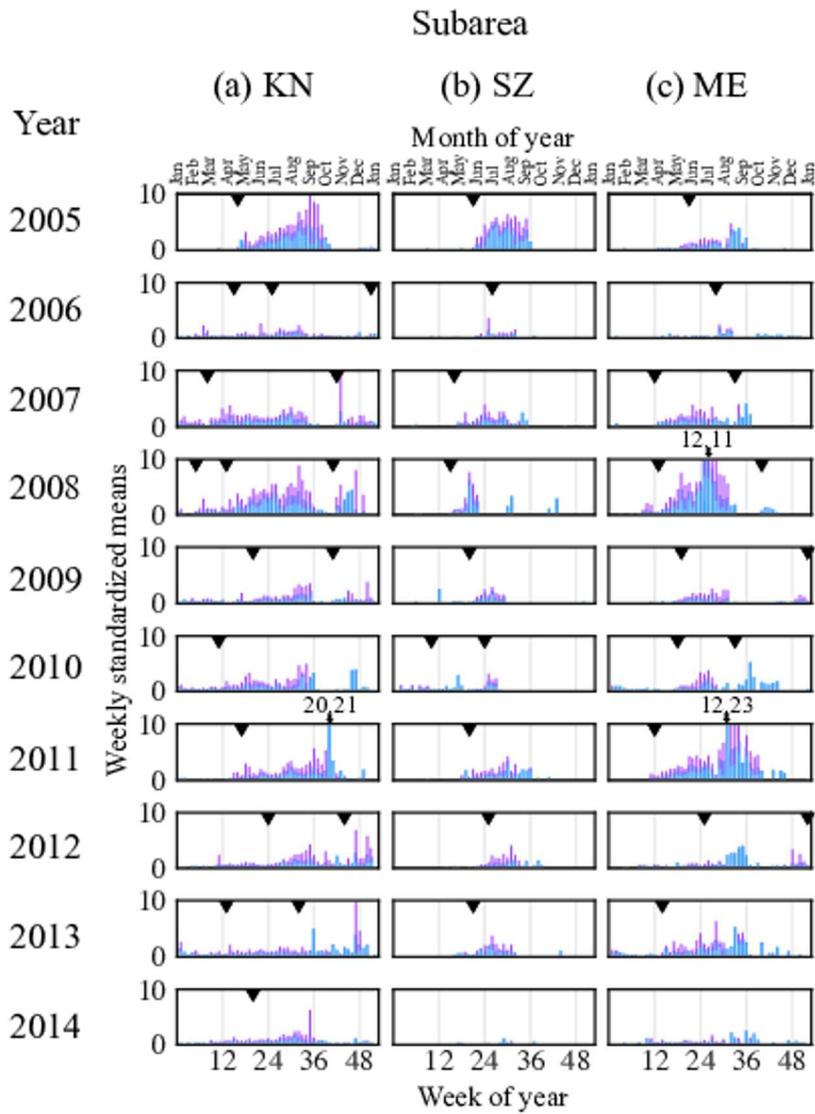


Figure 2-9 Interannual variations in the standardized weekly mean landings in subareas (a) KN, (b) SZ, and (c) ME. Error bars indicate 95% bootstrap confidence intervals. Onsets of landings are indicated by black triangles, as in Figure 2-7.

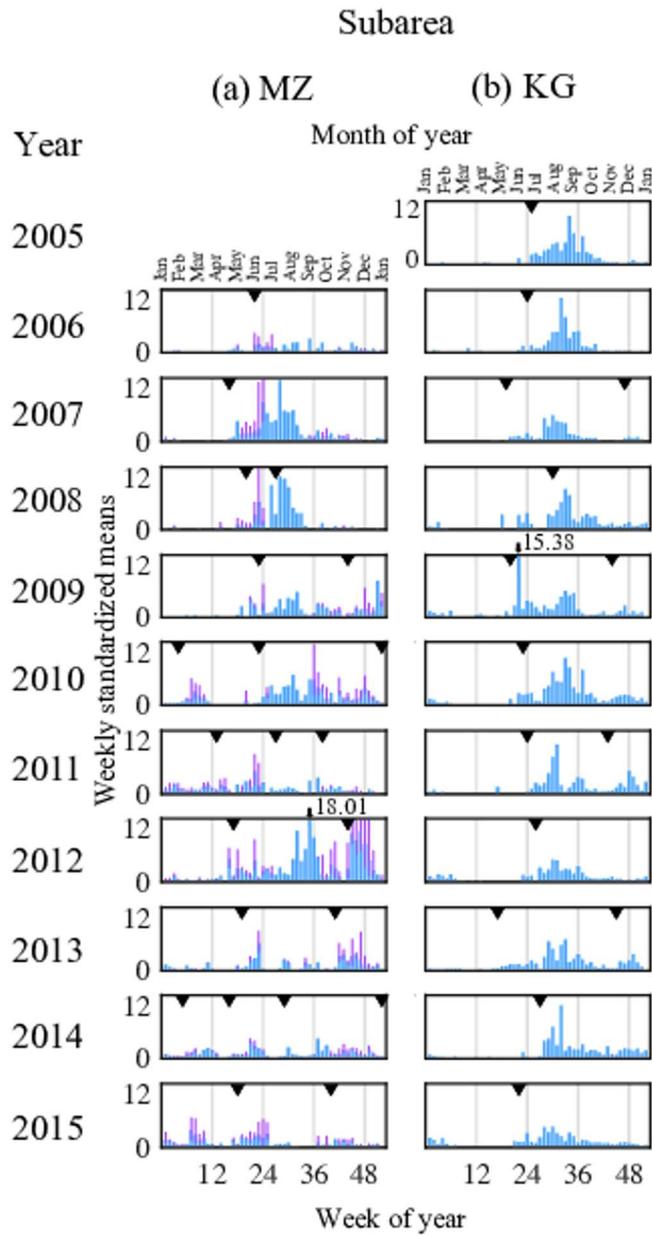


Figure 2-11 As in Figure 2-8 , but for subareas (a) MZ and (b) KG.

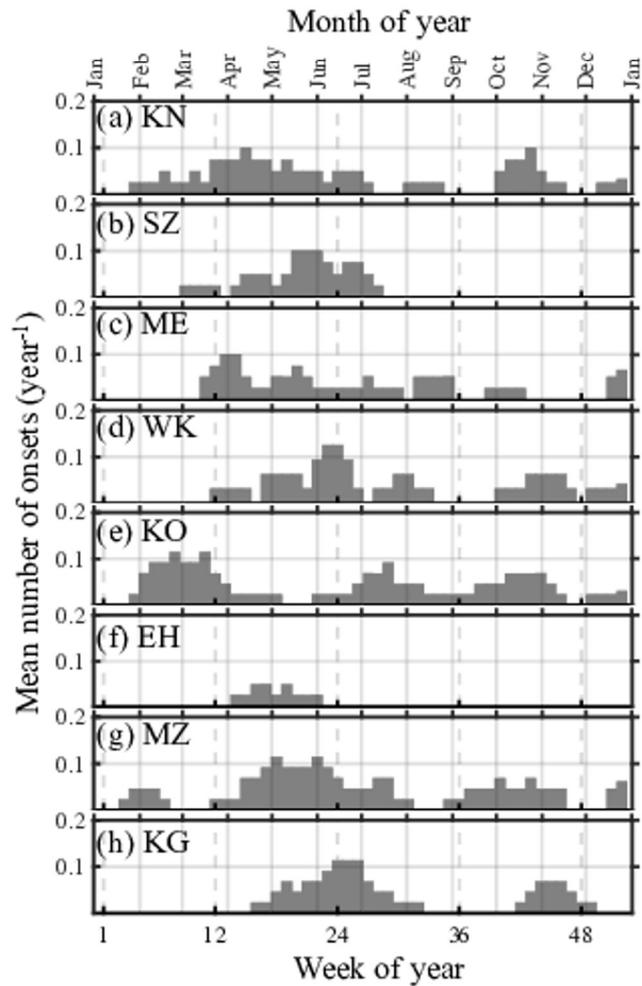


Figure 2-12 Frequency distributions of onsets in the eight subareas shown in Figures 2-9–2-11. In calculating the frequencies, the number of onsets was counted within bins with a period of 4 weeks and at intervals of 1 week (equivalent to a 75% overlap), and these values were divided by the number of years for which there were available data.

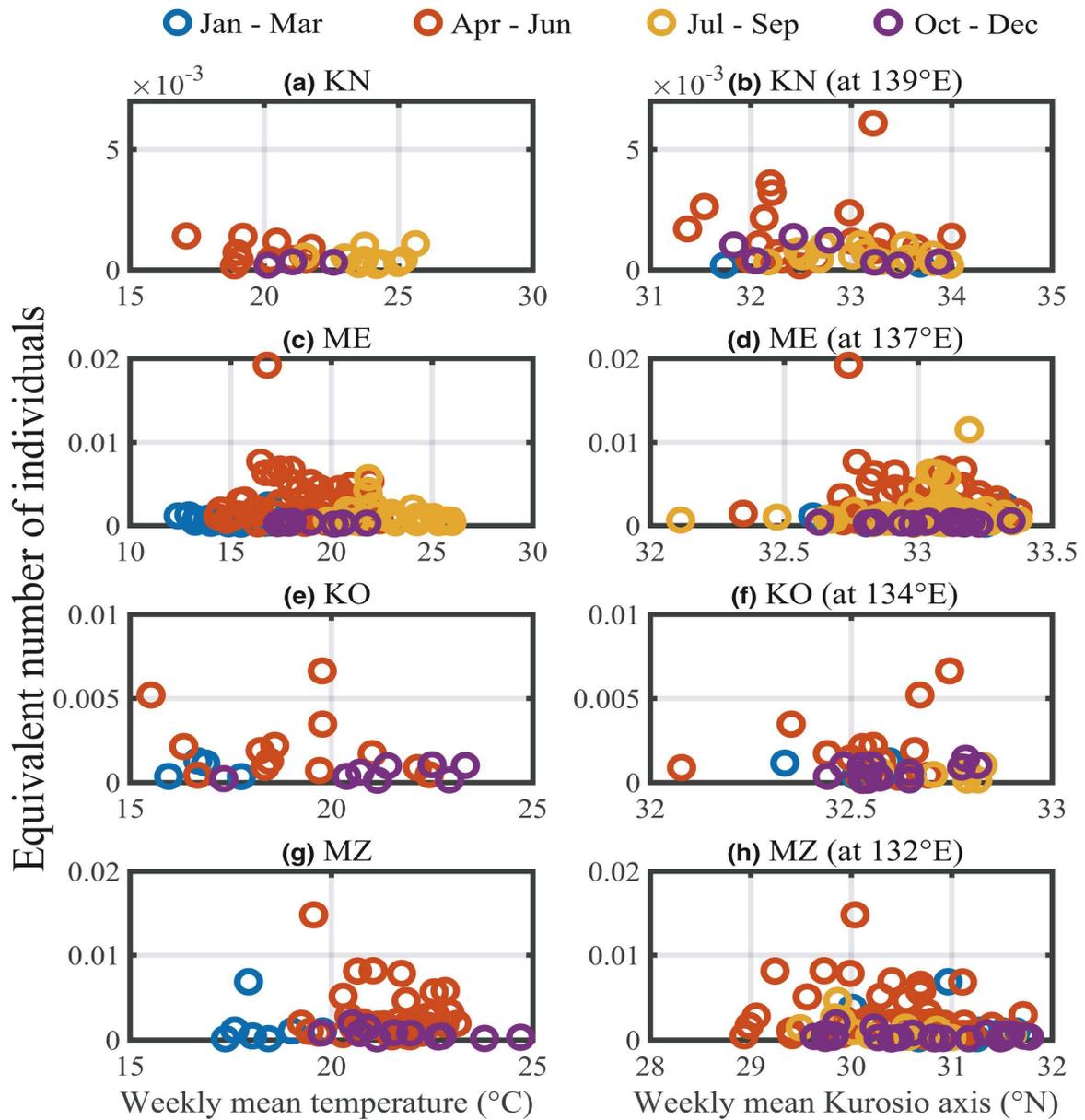


Figure 2-13 Scatterplots of the weekly equivalent numbers of individuals (N_E) with respect to temperature in subareas (a) KN, (c) ME, (e) KO, and (g) MZ, and with respect to the latitude of the mean axis of the Kuroshio Current in each of those areas (b, d, f, and h, respectively).

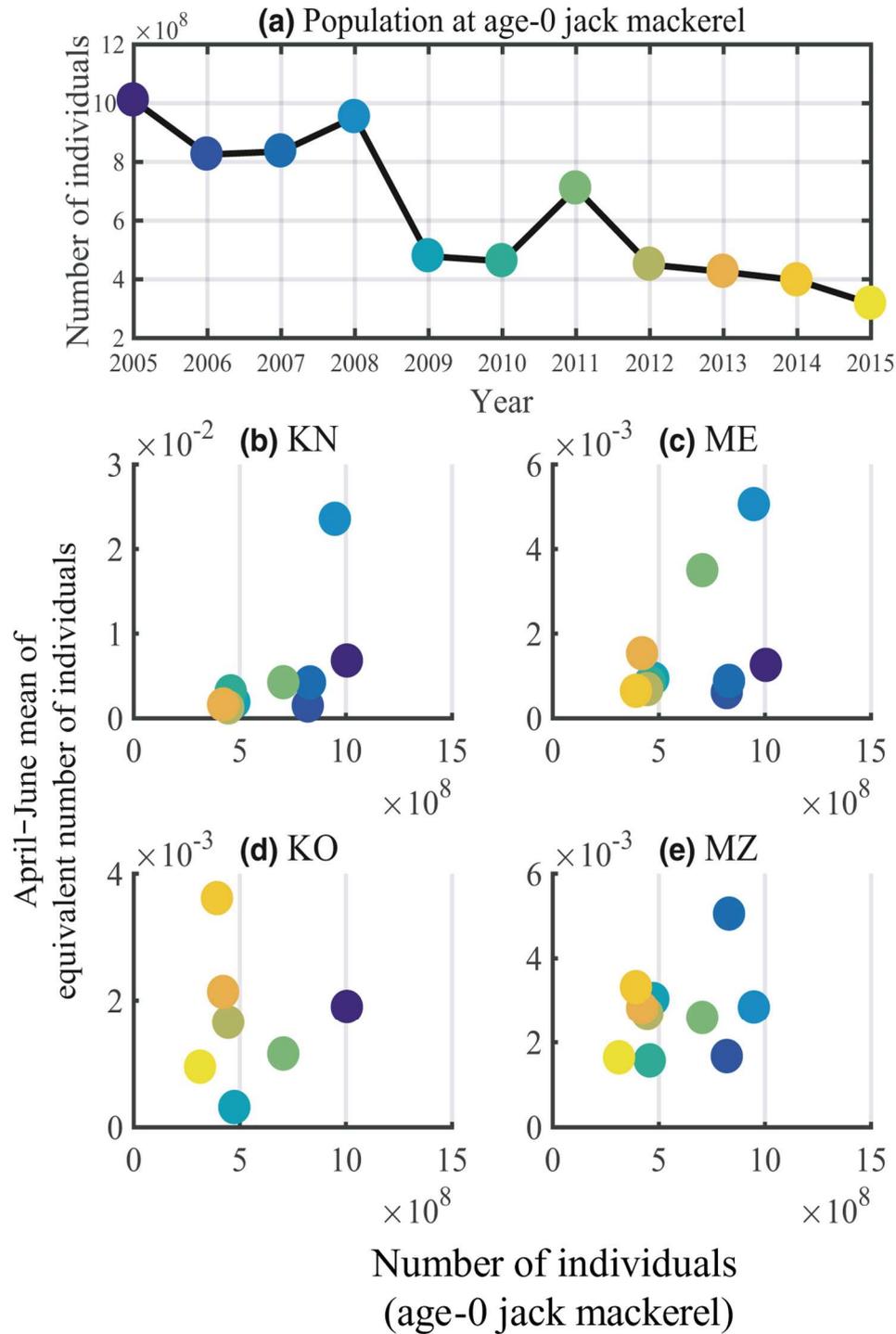


Figure 2-14 (a) Population of *T. japonicus* at age-0, estimated with a virtual population analysis, and its relationship to the average N_E value for the period April–June in subareas (b) KN, (c) ME, (d) KO, and (e) MZ.

第3章 黒潮暖水波及がマアジ稚魚の沿岸への輸送におよぼす影響：漁獲資料・

水温資料の解析

※ 本章の内容は、学術雑誌論文として出版する計画があるため公表できない。
5年以内出版予定。

第4章 粒子輸送－成長－回遊実験による産卵場からの輸送過程の検討

※ 本章の内容は、学術雑誌論文として出版する計画があるため公表できない。
5年以内に出版予定。

5章 総合考察

5.1 マアジ太平洋系群の輸送過程について

本節では、これまでに得られた結果をもとに、マアジ太平洋系群の輸送過程について総合的な考察を行う。第2章の結果からは、東シナ海南部産卵場から黒潮沿岸域全域への輸送があると考えられた。これまでの産卵の知見からは、黒潮沿岸域西部（鹿児島-和歌山県）などで同時期に産卵が見られ、東シナ海と黒潮沿岸域西部の産卵場のどちらの寄与が重要かは判別できていなかった。しかし、本研究の漁獲資料の解析からは、漁期の開始時期が明瞭に4-6月に集中しており、成長速度を踏まえた産卵期の推定も合わせて考えると、黒潮沿岸域に出現するマアジ稚魚は東シナ海南部由来が卓越している可能性が高い。また、漁獲資料の解析では、黒潮沿岸域東部海域で10-11月に最小サイズのマアジ稚魚が出現することも捉えられた。夏季に終了した漁期が、秋季に新たに開始することからも、黒潮沿岸域東部では秋に黒潮沿岸域東部由来のマアジ稚魚が出現することが示唆された。

日本南岸における黒潮の流路は、マアジが定着する陸棚より沖合にあるため、黒潮の流下方向への輸送のみではマアジ卵稚仔の黒潮沿岸域への輸送は完結しない。この機構の1つとして重要なのが、これまで金ほか（2007）や橋田ほか（2017）など豊後水道を中心として研究が行われてきた、暖水波及によるマアジ仔稚魚の沿岸漁場への輸送である。第3章では、まず神奈川県と宮崎県の定置網に直接水温-塩分計を取り付け、そこから得られた観測データを衛星海面水温や潮位と併せて解析することで、実際に暖水波及の発生を特定した。特定した暖水波及を、水温時系列から検出できるように手法・パラメータを設定することで、暖水波及の昇温シグナルを検出する方法を提案した。この方法を、宮崎、三重、神奈川県海域で観測・運用されている水温ブイに適用し、近傍の定置網（各4ヶ統）の漁獲量の応答を調べた。暖水波及に対する漁獲量の応答は、県海域間、県内でも定置網間で異なったが、全ての県で暖水波及の発生後、速やかに漁獲量

が増加する定置網が存在し、暖水波及によるマアジ稚魚の輸送の効果が示唆された。海域や定置網で暖水波及と漁獲量変動の関係が異なる理由としては、水温ブイと定置網間の距離の違い、暖水波及の発生・発達様式の違いなどが考えられた。

第4章では、第2章および第3章で得られた知見を検証する数値実験を行なった。まず、流下方向の輸送傾向を調べる実験では、東シナ海南部の産卵場から黒潮沿岸域全域への輸送を確認した。輸送量は特に黒潮の上流域、鹿児島-和歌山で多かった。この傾向は黒潮流路に関連するものと考えられた。連結性行列の結果は、東シナ海南部から鹿児島-神奈川県海域までの黒潮沿岸域全域への輸送に加え、黒潮沿岸域地先の産卵場からは、下流側の隣接海域への輸送と地先の産卵場に滞留する割合が大きいことを示した。また、水温、塩分および水深で規定した粒子投入(産卵)により推定される漁獲量が、現実を良く説明することも確かめられた。これらの結果から、マアジ太平洋系群の卵稚仔輸送は、東シナ海南部産卵場が重要であること、輸送経路は大局的には黒潮上流から下流へとその流路に沿ったものであることが考えられる。さらに、第4章では、黒潮前線の擾乱成分を含む流動場と、擾乱を除去した流動場による比較実験も行い、擾乱を除去した場合には黒潮の主流から沿岸への粒子輸送はほとんど生じないことを発見した。また、擾乱がある流動場では、東シナ海の陸棚側に投入した粒子群のほうが、黒潮沿岸域に輸送されやすいこともわかった。これらのことから、マアジの仔稚魚の輸送には暖水波及のような黒潮-沿岸を繋ぐ流動場が重要であることが示された。

ここまでの輸送過程をまとめると、Figure 5-1 のようになる。2-3月に東シナ海のマアジが東シナ海南部の陸棚に産卵することにより、マアジ卵稚仔は黒潮前線を北上し、太平洋側へと流入する。同時期に、黒潮沿岸域西部でも産卵が生じるが、一部の県を除いて、黒潮沿岸域西部海域の寄与は大きくなく、東シナ海由来のマアジ卵稚仔が黒潮沿岸域へと輸送される。そして、その輸送には黒潮前線擾乱に起因する暖水波及によって各海域へと輸送される。一方で、秋には黒潮沿岸域東部海域由来のマアジ稚魚が黒潮沿岸域東部海域に出現する。これまでマアジ太平洋系群の輸送研究は東シナ海からトカラ海峡・九州西岸などの上流域までの輸送過程に留まってい

た (e.g. Kim et al., 2007; Kasai et al., 2008)。本研究では黒潮沿岸域全域における漁獲資料を用いた網羅的な解析、数値実験によって初めて輸送経路を網羅的に調べ、東シナ海南部の産卵場が黒潮沿岸域に重要な産卵場であることを示した。

5.2 マアジ太平洋系群の加入量との関係について

近年マアジ太平洋系群では0歳魚を対象とした加入量水準指標値が、2010年をピークに減少傾向であることが指摘されている(安田ほか, 2020)。本研究では、0歳魚資源尾数と年々の個体数相当量(4-6月平均値)は有意な相関が見られなかったものの、高知海域以外は0歳魚資源尾数と個体数相当量の大小の対応関係は見られた。今後データを拡充することによって、有意な線形関係が得られる可能性がある。第2章の結果からは、東シナ海由来のマアジ稚魚が黒潮沿岸全域に輸送される可能性があること、第4章の数値実験からは東シナ海の寄与を大きくすると到達した粒子重量と正規化した漁獲量がよく相関することが示された。本研究で得られたこれらの結果を考慮すると、加入量の経年的な減少は、東シナ海南部に端を発するものである可能性が高いと考えられる。もしそうであるとすると、東シナ海南部での産卵量の減少もしくは生残の悪化と輸送経路の変化、あるいはこれらの複合要因によって、黒潮沿岸域へ到達するマアジ仔稚魚量が減少したことが原因と考えられる。

産卵量と加入量の関係については、東シナ海でも明瞭ではない。太平洋沿岸で加入量水準指標値は2010年にピークを示したが、この年に東シナ海南部において仔魚豊度が高かったわけではない(Sassa et al., 2016)。また、生残に関しては餌料環境が良好な年に着底稚魚量が多いという事実があるが(Takahashi et al., 2012)、これは東シナ海陸棚上での傾向であり、黒潮により輸送されるマアジに適応できるかは疑問が残る。輸送経路の変化については、東シナ海の黒潮流軸が北上傾向であることが報告されており、東シナ海南部産卵場での黒潮への取り込みの過程が変化したことが要因と考えられる(Liu et al., 2021)。2010年以降の加入量水準指標値が減少傾向であ

ることと時期に相違があるが、2017年から2021年まで継続して生じている黒潮大蛇行（川辺, 2003）もまた一因であると考えられる。しかし、第4章のMOVE/MRI.COM-JPNを用いた粒子追跡実験では、黒潮大蛇行時でも宮崎、三重、神奈川県海域に到達する粒子量はほぼ変わらなかった（2017年みの検討）。しかし、今回は2017年までのMOVE/MRI.COM-JPNのデータを用いたため、今後データ期間が拡充された際に、黒潮大蛇行が及ぼす黒潮沿岸域への輸送量の変化は検討すべき事項である。以上のように、現在の東シナ海南部によって加入量水準が低下したと考えると単一の要因によるものではなく、それぞれの要素が複合的に働いている可能性が高い。今後、このような複合要因によって変動する加入量と卵仔稚の輸送量の対応関係を調べていく上では、より生物情報を取り込んだ数値実験の実施が重要であると考えられる。数値実験において粒子投入量の不確実性を減少させるためには、産卵適水温帯のさらなる絞り込みや現実の卵現存量による粒子への重みづけを行うことなどの方策が考えられる。また、MOVE/MRI.COM-JPNのような暖水波及まで解像しうる海洋データ同化モデルの組み合わせによって、加入量変動のメカニズム解明に貢献できることも期待される。

5.3 マアジ太平洋系群の資源構造

第2章の結果から、マアジは黒潮上流から下流に複数の産卵場を形成するものの、東シナ海南部産卵場由来と考えられるマアジ稚魚が4-6月に黒潮沿岸域全域に出現することを示唆した。また、第4章の結果からは、陸棚の規模に応じた粒子投入（産卵）と粒子輸送-成長-回遊モデルによる各県沿岸への粒子輸送量によって、長期平均された漁獲量がほぼ説明された。横田・三田（1958）は太平洋側のマアジの漁況を左右する大量の補給源が暖流（黒潮）の上流域にあることを太平洋沿岸のマアジ漁況から推測している。本研究は、黒潮上流域にある東シナ海南部産卵場

からマアジが黒潮沿岸域の各海域に輸送され、また東シナ海南部産卵場が黒潮沿岸域のマアジ資源にとって重要な産卵場であることを示唆している。しかし、黒潮沿岸域各地先に形成される産卵場が、東シナ海南部産卵場と比べてどの程度資源に寄与しうるかは今後十分に検討する余地がある。第2章の漁獲資料解析結果からは、1月に産卵されたと考えられる黒潮沿岸域西部由来のマアジ稚魚が出現し、黒潮沿岸域東部では、10-11月、7-8月に産卵されたと考えられる黒潮沿岸域東部由来のマアジ稚魚が出現している。第4章で行った数値実験では、黒潮沿岸域の沿岸に投入した粒子も黒潮沿岸域に到達することがわかっている。したがって、東シナ海南部産卵場における産卵量が、環境要因や漁獲圧力の影響によって減少する場合や、東シナ海南部-黒潮沿岸域への輸送経路中の環境が仔稚魚の生残に不適になるような場合には、黒潮沿岸域の各地先に形成される産卵場による資源への寄与は増加すると考えられる。今後は、地先産卵場の資源への寄与も考慮する必要があり、引き続き現場観測による卵仔稚のモニタリングが必須であるが、第4章でも述べたように成長速度に依存した生残過程を考慮した数値実験などの実施により一層明らかになっていくものと考えられる。

黒潮の強流がほぼ一方向に卵仔稚を輸送することから考えると、黒潮上流の東シナ海南部産卵場から下流方向に一方向的に輸送されることが予想される。中国沿岸と日本沿岸で採集されたマアジのミトコンドリアDNA解析によると、遺伝的に分化した明確な地域集団が確認されており、その原因は黒潮上流から下流へのマアジ卵仔稚の輸送によるものと考えられている (Song et al., 2011)。さらに、黒潮沿岸域のマアジが、黒潮の下流から上流へと産卵回遊をすることは確

認されていないことから、東シナ海と黒潮沿岸域のマアジ資源はソースとシンクの関係である可能性が考えられる。このような関係は *Trachurus murphyi* (Gerlotto et al., 2012) や *Trachurus picturatus* (Moreira et al., 2020) でも指摘されている。マアジ属ではソースとシンクの関係が広く見られる可能性はあるが、日本のマアジに関しては、東シナ海-黒潮沿岸域の産卵回遊が行われていない頑健な知見などが得られない限り、現時点で関係性を決定づけることは難しい。しかし、もしマアジがソースとシンクの関係で資源が成り立っていると考えると、黒潮沿岸域のマアジ資源水準維持のためには、東シナ海南部産卵場の持続性が重要であると考えられる。第4章で行った数値実験では、東シナ海南部における自己連結性が見られたほか、粒子は東シナ海の中央部・北部にも広く輸送されていた。東シナ海では 15℃以上の底層水温帯が夏季から秋季に北部まで広く分布し、冬季では東シナ海中央部まで分布が縮小する (Sassa et al., 2009)。その底層水温帯の分布と産卵親魚となりうるマアジの分布は一致しており、東シナ海でマアジは 15℃以上の底層水温帯の分布に応じて季節的に南北移動していると考えられている (Sassa et al., 2009)。つまり、東シナ海南部の産卵場由来の仔稚魚は、下流方向へ輸送されるのみならず、東シナ海全域に輸送されることで東シナ海に広く分布することができる。そして、成長に伴う季節的な南北移動が要因となり、東シナ海南部産卵場が形成されることが考えられる。また、マアジの産卵場は、2-3月の東シナ海南部(陸棚斜面)で集中的に仔魚が確認されていることから、局所的に形成されていることが報告されている (Sassa et al., 2016)。局所的に形成された産卵場では、Sassa et al. (2016) が考察しているように、2-3月の東シナ海南部海域では冬季東アジアモンスーンによる

荒天のため、まき網漁業による漁場が形成されず、この海域のマアジ親魚は間接的に資源保護されていると考えられる。このように、東シナ海南部を起点とする卵稚輸送により東シナ海全域にマアジが分布し、成長したマアジが東シナ海を南北移動することで東シナ海南部産卵場を形成しうること、その産卵場の産卵親魚は過剰な漁獲圧を受けない可能性など、これらの複合的な要因によって、東シナ海南部は産卵場として維持されているのではないかと考えられる。

最後に、黒潮沿岸域を含む日本の沿岸域では、回遊型と地付き型でマアジの形態が異なることが知られている（e.g. 畔田・落合, 1962; Kanaji et al., 2010）。どちらの形態も同じ漁場に来遊するが、それらの遺伝的差異や由来海域については明らかになっていない。これまで述べたように、東シナ海と黒潮沿岸域の両方で再生産が行われているものの、東シナ海から黒潮沿岸域に輸送された卵稚仔は黒潮沿岸域に広く輸送され一定程度定着することから、これらの形態が異なるマアジは遺伝的集団としては識別されない可能性がある。マアジは、黒潮によりほぼ一方向に輸送され、集団規模の産卵回遊は確認されていない。回遊型と地付き型が、主にどちらの産卵場に由来し、またその特性が資源構造にどのような影響を与えているのかは今後明らかにすべき課題である。

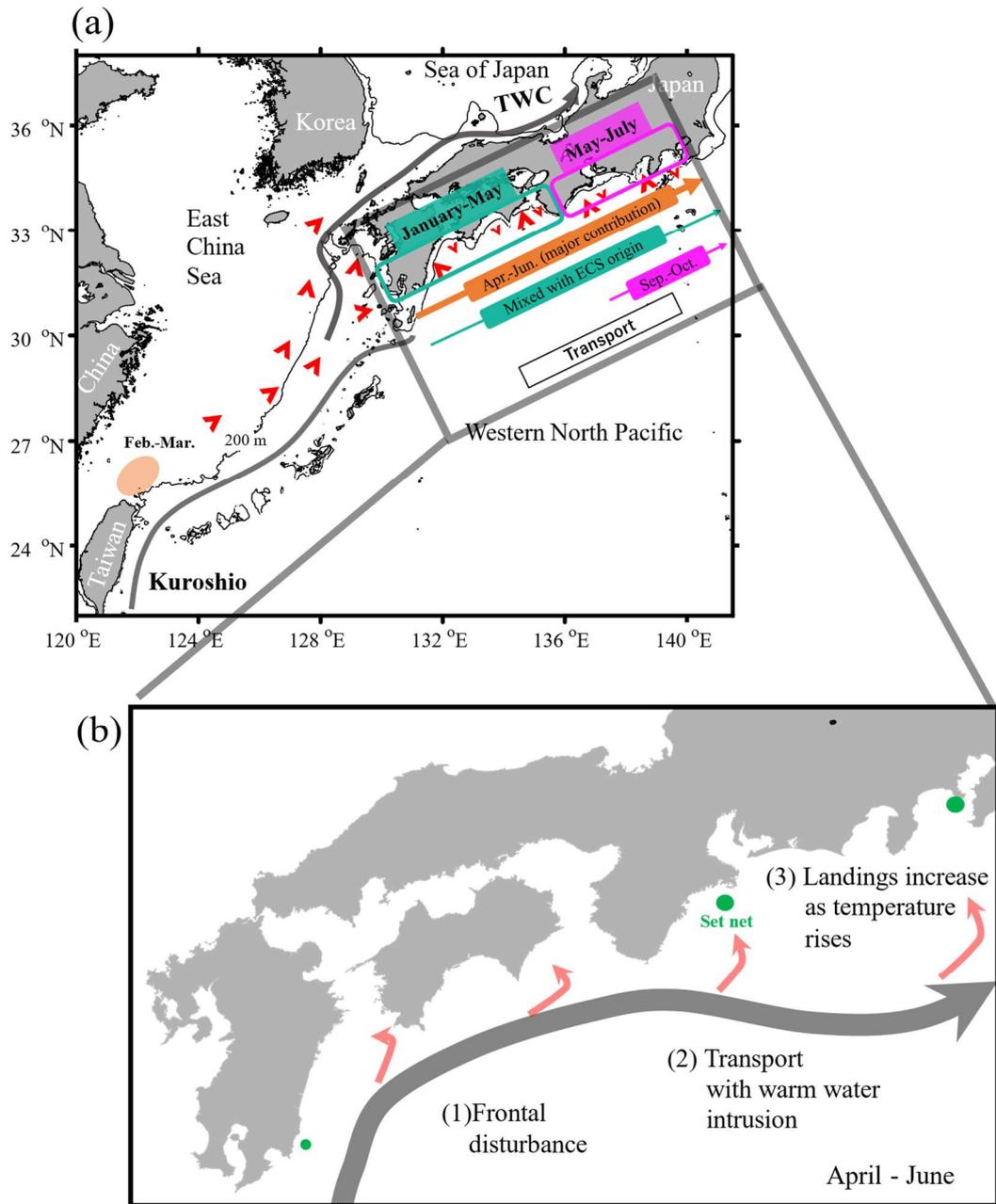


Figure 5-1 Schematic diagram of the outcome of the present study, showing transport of jack mackerel (*Trachurus japonicus*) from the spawning grounds to the coastal area along the Kuroshio. (a) The orange circle and arrow indicate spawning grounds in the southern ECS and transport paths from the southern ECS. The green square and arrow indicate spawning grounds in western part of coastal area along the Kuroshio (CAK) and transport paths from the western part of CAK. The purple square and arrow indicate spawning grounds in eastern part of coastal area along the Kuroshio (CAK) and transport paths from the eastern part of CAK.

謝辞

本研究を行うにあたり、温かい御指導と御鞭撻をいただいた東京大学大気海洋研究所地球表層圏変動研究センター海洋生態系変動分野の伊藤幸彦准教授に深く感謝の意を表す。東京大学大気海洋研究所 海洋生物資源部門環境動態分野の伊藤進一教授、小松幸生准教授には論文審査の際に有益な御指導をいただくとともに、研究所内での研究生活を温かく見守って頂いた。東京大学大学院農学生命科学研究科 水産資源学研究室の山川卓准教授、水産研究・教育機構水産資源研究所（長崎庁舎）の佐々千由紀博士には論文審査の際に多くの貴重なご意見を頂いた。本博士論文を執筆するにあたっては、渡邊良朗東京大学名誉教授からの修士論文への多くの貴重なご意見が参考になっている。謹んでお礼申し上げます。

本研究の多くの解析は、漁獲資料を提供してくださった皆様のご助力がなければ遂行できなかった。鹿児島県の漁獲資料は、鹿児島県水産技術開発センターの福元亨介研究員に提供していただいた。宮崎県の漁獲資料は宮崎県水産試験場の西口政治主任技師、堀江ひかり技師、福井県立大学生物資源学部の渡慶次 力准教授に提供していただいた。愛媛県の漁獲資料は愛媛県水産試験センターの橋田大輔 研究員から提供していただいた。橋田研究員からは、暖水波及と漁獲に関して、多くのアドバイスも頂いた。高知県の漁獲資料は高知県水産政策課の大河俊之チーフ、高知県水産試験場漁業資源課の林 芳之チーフに提供していただいた。和歌山県の漁獲資料は和歌山県水産技術センター水産試験場の原田慈雄研究員、武田崇史研究員に提供していただいた。三重県の漁獲資料は、三重県水産試験場の岡田 誠主幹研究員、久野正博主幹研究員に提供していただいた。また久野正博主幹研究員には、三重県のプイ水温データも提供いただいた。静岡県県の漁獲資料は、静岡県経済産業部 水産技術研究所 伊豆分場の鈴木勇己主任に提供していただいた。神奈川県県の漁獲資料は、神奈川県水産技術センター相模湾試験場の高村正造技師に提供していただいた。各県の皆様には各県海域におけるマアジの生態および漁業の実態について、様々な知見を教えていただいた。

これら漁獲資料をご提供していただくために、水産研究・教育機構水産資源研究所(横浜庁舎)の渡邊千夏子博士には各県の担当者の方々にお声がけしていただいた。そして、マアジ太平洋系群の資源量推定等高精度化推進事業に参加された水産研究・教育機構水産資源研究所(新潟庁舎)の井桁 庸介博士、同横浜庁舎の瀬藤 聡博士、古市 生博士、武邑沙友里氏、金井貴弘博士には有益な助言をいただいた。

東シナ海のマアジ仔稚魚の分布やマアジを取り巻く海洋環境・餌料環境については、水産研究・教育機構水産資源研究所(長崎庁舎)の高橋素光博士、北島 聡博士、西内 耕博士に多くのご助言を頂いた。

普段の操業でお忙しい中、定置網への水温―塩分計を設置、漁獲資料の提供を有限会社 東水産、大楠漁業協同組合の多くの皆様にご協力いただいた。

東京大学大気海洋研究所海洋生態系変動分野、環境動態分野の皆様には終始にわたりご協力いただいた。

以上の方々に心より感謝申し上げます。

最後に、大学院進学に理解を示し、経済的支援をしてくれた両親に深く感謝の意を表します。

本研究は JSPS 科研費 20J14281 の助成を受けたものです。本研究では、国立研究開発法人海洋研究開発機構および気象庁気象研究所により作成された、北西太平洋海洋長期再解析データセット (FORA-WNP30) を使用した。また、本研究では気象庁気象研究所が開発した日本沿岸海況監視予測システム再解析データセットを使用した。

参考文献

- Abaunza, P., Murta, A. G., Campbell, N., Cimmaruta, R., Comesaña, A. S., Dahle, G., García Santamaría, M. T., Gordo, L. S., Iversen, S. A., MacKenzie, K., Magoulas, A., Mattiucci, S., Molloy, J., Nascetti, G., Pinto, A. L., Quinta, R., Ramos, P., Sanjuan, A., Santos, A. T., ... Zimmermann, C. (2008). Stock identity of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the Northeast Atlantic and Mediterranean Sea: Integrating the results from different stock identification approaches. *Fisheries Research*, 89(2), 196–209. <https://doi.org/10.1016/J.FISHRES.2007.09.022>
- Akiyama, H., & Saitoh, S. (1993). The Kyucho in Sukumo Bay induced by Kuroshio warm filament intrusion. *Journal of Oceanography* 1993 49:6, 49(6), 667–682. <https://doi.org/10.1007/BF02276751>
- Anderson, J. T. (1988). A Review of Size Dependent Survival During Pre-Recruit Stages of Fishes in Relation to Recruitment. In *J. Northw. All. Fish. SCI* (Vol. 8). <http://journal.nafo.int>
- Arcos, D. F., Cubillos, L. A., & Núñez, S. P. (2001). The jack mackerel fishery and El Niño 1997–98 effects off Chile. *Progress in Oceanography*, 49(1–4), 597–617. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(01\)00043-X](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(01)00043-X)
- 畔田正格, & 落合明. (1962). 若狭湾産マアジの系群に関する研究. *日本水産学会誌*, 28(4), 967–978.
- Comesaña, A. S., Martínez-Areal, M. T., & Sanjuan, A. (2008). Genetic variation in the mitochondrial DNA control region among horse mackerel (*Trachurus trachurus*) from the Atlantic and

Mediterranean areas. *Fisheries Research*, 89(2), 122–131.

<https://doi.org/10.1016/J.FISHRES.2007.09.014>

Ezer, T., & Mellor, G. L. (2000). Sensitivity studies with the North Atlantic sigma coordinate Princeton

Ocean Model. *DyAtO*, 32(3), 185–208. [https://doi.org/10.1016/S0377-0265\(00\)00047-6](https://doi.org/10.1016/S0377-0265(00)00047-6)

深滝弘, & 渡辺和春. (1960). 対馬暖流域におけるマアジ資源の加入過程に関する考察. 日水研年報, 6, 87–103.

Gerlotto, F., Gutiérrez, M., & Bertrand, A. (2012). Insight on population structure of the Chilean jack

mackerel (*Trachurus murphyi*). *Aquatic Living Resources*, 25(4), 341–355.

<https://doi.org/10.1051/ALR/2012036>

Hashida, D., Matsumoto, N., & Tomiyama, T. (2019). Annual reproductive cycle and spawning ground

formation in Japanese jack mackerel *Trachurus japonicus* in the Uwa Sea, Japan. *Fisheries*

Science, 85(2), 303–315. <https://doi.org/10.1007/S12562-018-1276-4/FIGURES/8>

橋田大輔, 武智昭彦, & 富山毅. (2017). 宇和海におけるマアジ稚魚の来遊と暖水流入の関連. 水

産海洋研究, 81(2), 97–109.

服部茂昌. (1964). 黒潮ならびに隣接海域における稚魚の研究. 東海水研報, 40.

Hirose, N., Usui, N., Sakamoto, K., Tsujino, H., Yamanaka, G., Nakano, H., Urakawa, S., Toyoda, T.,

Fujii, Y., & Kohno, N. (2019). Development of a new operational system for monitoring and

forecasting coastal and open-ocean states around Japan. *Ocean Dynamics*, 69(11–12), 1333–1357. <https://doi.org/10.1007/S10236-019-01306-X/FIGURES/21>

Hodges, L. H., Reichelderfer, W., Caskey, J. E., & Volume, E. (1963). General Circulation Experiments with the Primitive Equation I the Basic Experiment. *Monthly Weather Review*, 91(3), 99–164. [https://doi.org/10.1175/1520-0493\(1963\)091](https://doi.org/10.1175/1520-0493(1963)091)

Houde ED (1989) Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. *Fish Bull*, 87, 471–495

Humston, R., Ault, J. S., Lutcavage, M., & Olson, D. B. (2000). Schooling and migration of large pelagic fishes relative to environmental cues. *Fisheries Oceanography*, 9(2), 136–146. <https://doi.org/10.1046/J.1365-2419.2000.00132.X>

Igeta, Y., Kumaki, Y., Kitade, Y., Senjyu, T., Yamada, H., Watanabe, T., Katoh, O., & Matsuyama, M. (2009). Scattering of near-inertial internal waves along the Japanese coast of the Japan Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 114(C10), 10002. <https://doi.org/10.1029/2009JC005305>

石戸谷博範, 北出裕二郎, 松山優治, 岩田静夫, 石井光廣, & 井桁庸介. (2006). 黒潮小蛇行の東進に伴い相模湾および東京湾湾口に発生した急潮. *海の研究*, 15(3), 235–247.

石川和雄, 伊藤幸彦, 中村啓彦, 仁科文子, 齋藤友則, & 渡慶次力. (2021). アカアマダイ卵・仔稚魚の東シナ海から宮崎県沿岸域への輸送に関する粒子追跡実験. 水産海洋研究, 83(2), 93–103.

伊藤靖, 三浦浩, 中村憲司, & 吉田司. (2009). 日本海佐渡島羽茂地先の人工魚礁における超音波バイオテレメトリーを用いたマアジの行動様式. *日本水産學會誌 = Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 75(6), 1019–1026.

Harden Jones, F.R. (1968) *Fish Migration*. St. Martin Press, New York, 325 pp.

Kanaji, Y., Watanabe, Y., Kawamura, T., Xie, S., Yamashita, Y., Sassa, C., & Tsukamoto, Y. (2009). Multiple cohorts of juvenile jack mackerel *Trachurus japonicus* in waters along the Tsushima Warm Current. *Fisheries Research*, 95(2–3), 139–145.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.08.004>

Kanaji, Y., Kishida, M., Watanabe, Y., Kawamura, T., Xie, S., Yamashita, Y., ... & Tsukamoto, Y. (2010). Variations in otolith patterns, sizes and body morphometrics of jack mackerel *Trachurus japonicus* juveniles. *Journal of Fish Biology*, 77, 1325–1342. doi:10.1111/j.1095-8649.2010.02752.x

Kasai, A., Kimura, S., & Sugimoto, T. (1993). Warm Water Intrusion from the Kuroshio into the Coastal Areas South of Japan. In *Journal of Oceanography* 49, 607–624.

- Kasai, A., Komatsu, K., Sassa, C., & Konishi, Y. (2008). Transport and survival processes of eggs and larvae of jack mackerel *Trachurus japonicus* in the East China Sea. *Fisheries Science*, 74(1), 8–18. <https://doi.org/10.1111/J.1444-2906.2007.01491.X>
- 川辺正樹. (2003). 黒潮の流路と流量の変動に関する研究. *海の研究*, 12(3), 247–267.
- Kim, H. Y., & Sugimoto, T. (2002). Transport of larval jack mackerel (*Trachurus japonicus*) estimated from trajectories of satellite-tracked drifters and advective velocity fields obtained from sequential satellite thermal images in the eastern East China Sea. *Fisheries Oceanography*, 11(6), 329–336. <https://doi.org/10.1046/J.1365-2419.2002.00216.X>
- Kim, H. Y., Kimura, S., & Sugimoto, T. (2007). Transport of jack mackerel (*Trachurus japonicus*) larvae inferred from the numerical experiment in the East China Sea. *水産海洋研究*, 7(1), 9–17.
- 金熙容, 稲井大典, 兼田淳史, & 武岡英隆. (2007). 豊後水道における海洋環境とマアジの漁獲変動特性. *水産海洋研究*, 7(1), 1–8.
- Kimura, S., & Sugimoto, T. (1993). Short-period fluctuations in meander of the Kuroshio's path off Cape Shiono Misaki. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 98(C2), 2407–2418. <https://doi.org/10.1029/92JC02582>
- Kimura, S., Nakata, H., & Okazaki, Y. (2000). Biological production in meso-scale eddies caused by frontal disturbances of the Kuroshio Extension. *ICES Journal of Marine Science*, 57(1), 133–142. <https://doi.org/10.1006/JMSC.1999.0564>

- Kimura, S., Kasai, A., Nakata, H., Sugimoto, T., Simpson, J. H., & Cheek, J. V. S. (1997). Biological productivity of meso-scale eddies caused by frontal disturbances in the Kuroshio. *ICES Journal of Marine Science*, 54(2), 179–192. <https://doi.org/10.1006/JMSC.1996.0209>
- Kimura, S., & Sugimoto, T. (1987). Short Period Fluctuations in Oceanographic and Fishing Conditions in the Coastal Area of Kumano-nada Sea. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53(4), 585–593.
- Kitade, Y., Matsuyama, M., Iwata, S., & Watabe, I. (1998). SDP and LP fluctuations observed along the coast of Sagami Bay. *Journal of Oceanography 1998 54:4*, 54(4), 297–312.
<https://doi.org/10.1007/BF02742614>
- Klein, M., Beveren, E. van, Rodrigues, D., Serrão, E. A., Caselle, J. E., Gonçalves, E. J., & Borges, R. (2018). Small scale temporal patterns of recruitment and hatching of Atlantic horse mackerel (L.) at a nearshore reef area. *Fisheries Oceanography*, 27(6), 505–516.
<https://doi.org/10.1111/FOG.12269>
- 木幡孜. (1972). 相模湾重要魚種の生態-II マアジ *Trachurus japonicus* (TEMMINCK et SCHLEGEL) について. *神奈川水試相模湾支 所報告 (昭和46年度事業報告)*, 55–72.
- 河野光久. (2007). 山口県日本海沿岸域で漁獲されたマアジの食性. *山口県水産研究センター研究報告*, 5, 19–23.
- 工藤勝宏, 石川佑司, 寿 久文, & 高野良治. (1986). 流れ藻の漂流経路と蝸集生物相の変化の究明. *MRP プロGRESS・レポート, マアジ (4)*, 5–18.

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

Liu, Z. J., Zhu, X. H., Nakamura, H., Nishina, A., Wang, M., & Zheng, H. (2021). Comprehensive Observational Features for the Kuroshio Transport Decreasing Trend During a Recent Global Warming Hiatus. *Geophysical Research Letters*, 48(18).

<https://doi.org/10.1029/2021GL094169>

MacCall, A. D. (1990). Dynamic geography of marine fish populations. WA: Washington Sea Grant Program.

Masuda, R., Yamashita, Y., & Matsuyama, M. (2008). Jack mackerel *Trachurus japonicus* juveniles use jellyfish for predator avoidance and as a prey collector. *Fisheries Science* 2008 74:2, 74(2), 276–284. <https://doi.org/10.1111/J.1444-2906.2008.01522.X>

Miyama, T., & Miyazawa, Y. (2014). Short-term fluctuations south of Japan and their relationship with the Kuroshio path: 8- to 36-day fluctuations. *Ocean Dynamics*, 64(4), 537–555.

<https://doi.org/10.1007/S10236-014-0701-1/FIGURES/22>

Moreira, C., Froufe, E., Vaz-Pires, P., & Correia, A. T. (2019). Otolith shape analysis as a tool to infer the population structure of the blue jack mackerel, *Trachurus picturatus*, in the NE Atlantic. *Fisheries Research*, 209, 40–48. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.09.010>

Moreira, C., Presa, P., Correia, A. T., Vaz-Pires, P., & Froufe, E. (2020). Spatio-temporal microsatellite data suggest a multidirectional connectivity pattern in the *Trachurus picturatus* metapopulation from the Northeast Atlantic. *Fisheries Research*, 225, 105499.

<https://doi.org/10.1016/J.FISHRES.2020.105499>

Morioka, Y., Varlamov, S., & Miyazawa, Y. (2019). Role of Kuroshio Current in fish resource variability off southwest Japan. *Scientific Reports 2019 9:1*, 9(1), 1–9. [https://doi.org/10.1038/s41598-](https://doi.org/10.1038/s41598-019-54432-3)

[019-54432-3](https://doi.org/10.1038/s41598-019-54432-3)

Nakamura, T., & Hamano, A. (2009). Seasonal differences in the vertical distribution pattern of Japanese jack mackerel, *Trachurus japonicus*: changes according to age? *ICES Journal of Marine*

Science, 66(6), 1289–1295. <https://doi.org/10.1093/ICESJMS/FSP114>

Nakata, H., Kimura, S., Okazaki, Y., & Kasai, A. (2000). Implications of meso-scale eddies caused by frontal disturbances of the Kuroshio Current for anchovy recruitment. *ICES Journal of Marine*

Science, 57(1), 143–152. <https://doi.org/10.1006/JMSC.1999.0565>

Nishikawa, H., Curchitser, E. N., Fiechter, J., Rose, K. A., & Hedstrom, K. (2019). Using a climate-to-fishery model to simulate the influence of the 1976–1977 regime shift on anchovy and sardine in the California Current System. *Progress in Earth and Planetary Science*, 6(1).

<https://doi.org/10.1186/s40645-019-0257-2>

Nishiyama, M., Saito, M., Sanada, Y., Onoue, S., Takasuka, A., & Oozeki, Y. (2014). Revisiting morphological identification of Japanese jack mackerel *Trachurus japonicus* eggs preserved in formalin. *Fisheries Science*, 80(3), 517–529. <https://doi.org/10.1007/S12562-014-0732-Z/TABLES/3>

Okunishi, T., Ito, S. I., Ambe, D., Takasuka, A., Kameda, T., Tadokoro, K., Setou, T., Komatsu, K., Kawabata, A., Kubota, H., Ichikawa, T., Sugisaki, H., Hashioka, T., Yamanaka, Y., Yoshie, N., & Watanabe, T. (2012). A modeling approach to evaluate growth and movement for recruitment success of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) in the western Pacific. *Fisheries Oceanography*, 21(1), 44–57. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2419.2011.00608.X>

落合 明, 睦谷 一馬, & 謀田 晋 (1982) マアジの卵発生と初期発育, 魚類学雑誌 29(1), 86–92.

落合 明, 睦谷 一馬, & 謀田 晋 (1983) 養殖 1 歳マアジの成長, 成熟および人工産卵について, 日本水産学会誌, 49 (4), p. 541-545

Quinn, T. J., & Richard B. Deriso. (1999). Quantitative fish dynamics. oxford university Press.

Rodionov, S. N. (2004). A sequential algorithm for testing climate regime shifts. *Geophysical Research Letters*, 31(9). <https://doi.org/10.1029/2004GL019448>

Rose, K. A., Fiechter, J., Curchitser, E. N., Hedstrom, K., Bernal, M., Creekmore, S., Haynie, A., Ito, S. ichi, Lluch-Cota, S., Megrey, B. A., Edwards, C. A., Checkley, D., Koslow, T., McClatchie, S.,

Werner, F., MacCall, A., & Agostini, V. (2015). Demonstration of a fully-coupled end-to-end model for small pelagic fish using sardine and anchovy in the California Current. *Progress in Oceanography*, 138, 348–380. <https://doi.org/10.1016/J.POCEAN.2015.01.012>

Roughan, M., Macdonald, H. S., Baird, M. E., & Glasby, T. M. (2011). Modelling coastal connectivity in a Western Boundary Current: Seasonal and inter-annual variability. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 58(5), 628–644.

<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.06.004>

阪地英男. (2001). 高知県宿毛湾におけるマアジ（「きあじ」タイプ）の産卵期と成熟年齢. 黒潮の資源海洋研究, 2, 39–44.

阪地英男, 久保田洋, & 高須賀明典. (2008). 2007年～2008年春季の我が国太平洋岸におけるマアジ仔魚の分布状況. 平成20年度中央ブロック卵・稚仔、プランクトン調査研究担当者協議会研究報告, 149–157.

阪地英男, 久保田洋, & 高須賀明典. (2009). 2008年～2009年春季の我が国太平洋岸におけるマアジ仔魚の分布状況. 平成21年度中央ブロック卵・稚仔、プランクトン調査研究担当者協議会研究報告, 152–161.

Sakamoto, K., Tsujino, H., Nakano, H., Urakawa, S., Toyoda, T., Hirose, N., Usui, N., & Yamanaka, G. (2019). Development of a 2-km resolution ocean model covering the coastal seas around Japan

for operational application. *Ocean Dynamics*, 69(10), 1181–1202.

<https://doi.org/10.1007/S10236-019-01291-1/FIGURES/22>

阪本俊雄, 武田保幸, & 竹内淳一. (1984). 沿岸重要資源の管理に関する研究 (概報) . 昭和59年度和歌山県水産試験場事業報告, 43–52.

Sassa, C., Konishi, Y., & Mori, K. (2006a). Distribution of jack mackerel (*Trachurus japonicus*) larvae and juveniles in the East China Sea, with special reference to the larval transport by the Kuroshio Current. *Fisheries Oceanography*, 15(6), 508–518. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2419.2006.00417.X>

Sassa, C., Yamamoto, K., Tsukamoto, Y., Konishi, Y., & Tokimura, M. (2009). Distribution and migration of age-0 jack mackerel (*Trachurus japonicus*) in the East China and Yellow Seas, based on seasonal bottom trawl surveys. *Fisheries Oceanography*, 18(4), 255–267. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2419.2009.00510.X>

Sassa, C., Takahashi, M., Konishi, Y., & Tsukamoto, Y. (2016). Interannual variations in distribution and abundance of Japanese jack mackerel *Trachurus japonicus* larvae in the East China Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 73(4), 1170–1185. <https://doi.org/10.1093/ICESJMS/FSV269>

Sassa, C., & Konishi, Y. (2006b). Vertical distribution of jack mackerel *Trachurus japonicus* larvae in the southern part of the East China Sea. *Fisheries Science* 2006 72:3, 72(3), 612–619. <https://doi.org/10.1111/J.1444-2906.2006.01191.X>

- Sassa, C., & Tsukamoto, Y. (2012). Inter-annual comparison of diet and daily ration of larval jack mackerel *Trachurus japonicus* in the Southern East China Sea. *Journal of Plankton Research*, 34(2), 173–187. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbr089>
- Sassa, C., Takahashi, M., Nishiuchi, K., & Tsukamoto, Y. (2014). Distribution, growth and mortality of larval jack mackerel *Trachurus japonicus* in the southern East China Sea in relation to oceanographic conditions. *Journal of Plankton Research*, 36(2), 542–556. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt134>
- 佐藤博 & 森保樹 (1980) マアジの種苗生産栽培漁業技術開発研究, 9, 61-68.
- Satoh, D. (2000). A Discrete Gompertz Equation and a Software Reliability Growth Model. *IEICE TRANSACTIONS on Information and Systems*, E83-D(7), 1508–1513.
- 澤田貴義. (1974). 伊豆近海におけるマアジの成長と成熟について. 静岡水試研報, 7, 25–31.
- Secor, D. H. (1999). Specifying divergent migrations in the concept of stock: the contingent hypothesis. *Fisheries Research*, 43(1–3), 13–34. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(99\)00064-8](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00064-8)
- Sinclair, M. (1988). Marine populations: an essay on population regulation and speciation. Washington Sea Grant Program, Seattle, WA, 252 pp.
- Song, N., Jia, N., Yanagimoto, T., Lin, L., & Gao, T. (2013). Genetic differentiation of *Trachurus japonicus* from the Northwestern Pacific based on the mitochondrial DNA control region. *Mitochondrial DNA*, 24(6), 705–712. <https://doi.org/10.3109/19401736.2013.773982>

Sponaugle, S., Lee, T., Kourafalou, V., & Pinkard, D. (2005). Florida Current frontal eddies and the settlement of coral reef fishes. *Limnology and Oceanography*, 50(4), 1033–1048.

<https://doi.org/10.4319/LO.2005.50.4.1033>

杉本隆成 (2004) 海流と生物資源. 成山堂書店, 東京, 268pp.

Takahashi, M., Sassa, C., & Tsukamoto, Y. (2012). Growth-selective survival of young jack mackerel

Trachurus japonicus during transition from pelagic to demersal habitats in the East China Sea.

Marine Biology, 159(12), 2675–2685. <https://doi.org/10.1007/S00227-012-2025-3/TABLES/3>

高野良治, 工藤勝宏, 石川佑司, & 寿 久文. (198). 流れ藻の漂流経路と蝟集生物相の変化の究明.

MRP プロGRESS・レポート, マアジ (3), 3–16.

高須賀明典, 久保田洋, & 大関芳沖. (2006). 2005 年～2006 年春季の我が国太平洋岸におけるマ

アジ仔魚の分布状況. 平成 18 年度中央ブロック卵・稚仔、プランクトン調査研究担当

者協議会研究報告, 149–157.

高須賀明典, 久保田洋, & 大関芳沖. (2007). 2006 年～2007 年春季の我が国太平洋岸におけるマ

アジ仔魚の分布状況. 平成 19 年度中央ブロック卵・稚仔、プランクトン調査研究担当

者協議会研究報告, 154–162.

高須賀明典, 久保田洋, & 阪地英男. (2010). 2009 年～2010 年春季の我が国太平洋岸におけるマ

アジ仔魚の分布状況. 平成 22 年度中央ブロック卵・稚仔、プランクトン調査研究担当

者協議会研究報告, 153–161.

- 高須賀明典, 久保田洋, & 阪地英男. (2011). 2010 年～2011 年春季の我が国太平洋岸におけるマアジ仔魚の分布状況. 平成 23 年度中央ブロック卵・稚仔、プランクトン調査研究担当者協議会研究報告, 156–164.
- 高須賀明典, 梨田一也, 宇田川美穂, & 阪地英男. (2012). 2011 年～2012 年春季の我が国太平洋岸におけるマアジ仔魚の分布状況. 平成 24 年度中央ブロック卵・稚仔、プランクトン調査研究担当者協議会研究報告, 148–156.
- 高須賀明典, 梨田一也, 宇田川美穂, & 阪地英男. (2013). 2012 年～2013 年春季の我が国太平洋岸におけるマアジ仔魚の分布状況. 平成 25 年度中央ブロック卵・稚仔、プランクトン調査研究担当者協議会研究報告, 158–166.
- 高須賀明典, 梨田一也, 宇田川美穂, 亘真吾, & 入路光雄. (2014). 2013 年～2014 年春季の我が国太平洋岸におけるマアジ卵・仔魚の分布状況. 平成 26 年度中央ブロック卵・稚仔、プランクトン調査研究担当者協議会研究報告, 157–169.
- 高須賀明典, 梨田一也, 宇田川美穂, 亘真吾, & 入路光雄. (2015). 2014 年～2015 年春季の我が国太平洋岸におけるマアジ卵・仔魚の分布状況. 平成 27 年度中央ブロック卵・稚仔、プランクトン調査研究担当者協議会研究報告, 158–170.
- 高須賀明典, 梨田一也, 宇田川美穂, 亘真吾, & 入路光雄. (2016). 2015 年～2016 年春季の我が国太平洋岸におけるマアジ卵・仔魚の分布状況. 平成 28 年度中央ブロック卵・稚仔、プランクトン調査研究担当者協議会研究報告, 162–174.

- Takasuka, A., Oozeki, Y., & Kubota, H. (2008). Multi-species regime shifts reflected in spawning temperature optima of small pelagic fish in the western North Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 360, 211–217. <https://doi.org/10.3354/MEPS07407>
- Tojo, N., Kruse, G. H., & Funk, F. C. (2007). Migration dynamics of Pacific herring (*Clupea pallasii*) and response to spring environmental variability in the southeastern Bering Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54(23–26), 2832–2848. <https://doi.org/10.1016/J.DSR2.2007.07.032>
- Tsujino, H., Nakano, H., Sakamoto, K., Urakawa, S., Hirabara, M., Ishizaki, H., & Yamanaka, G. (2017). Reference Manual for the Meteorological Research Institute Community Ocean Model version 4 (MRI.COMv4). 気象研究所技術報告, 80.
- Tuset, V. M., Jurado-Ruzafa, A., Otero-Ferrer, J. L., & Santamaría, M. T. G. (2019). Otolith phenotypic variability of the blue jack mackerel, *Trachurus picturatus*, from the Canary Islands (NE Atlantic): Implications in its population dynamic. *Fisheries Research*, 218, 48–58. <https://doi.org/10.1016/J.FISHRES.2019.04.016>
- 上原伸二・三谷卓美 (2004) 太平洋沿岸へのマアジの加入過程. マアジの産卵と加入機構—東シナ海から日本沿岸へ— (原 一郎・東海 正編). 恒星社厚生閣, 69–80.

- Uriarte, A., & Luciob, P. (2001). Migration of adult mackerel along the Atlantic European shelf edge from a tagging experiment in the south of the Bay of Biscay in 1994. *Fisheries Research*, 50(1–2), 129–139. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00246-0](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00246-0)
- Usui, N., Fujii, Y., Sakamoto, K., & Kamachi, M. (2015). Development of a four-dimensional variational assimilation system for coastal data assimilation around Japan. *Monthly Weather Review*, 143(10), 3874–3892. <https://doi.org/10.1175/MWR-D-14-00326.1>
- Usui, N., Wakamatsu, T., Tanaka, Y., Hirose, N., Toyoda, T., Nishikawa, S., Fujii, Y., Takatsuki, Y., Igarashi, H., Nishikawa, H., Ishikawa, Y., Kuragano, T., & Kamachi, M. (2017). Four-dimensional variational ocean reanalysis: a 30-year high-resolution dataset in the western North Pacific (FORA-WNP30). *Journal of Oceanography*, 73(2), 205–233. <https://doi.org/10.1007/s10872-016-0398-5>
- van der Lingen, C. D., Coetzee, J. C., & Hutchings, L. (2010). Overview of the KwaZulu-Natal sardine run. 32(2), 271–277. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2010.501581>
- Vasconcelos, J., Vieira, A. R., Sequeira, V., González, J. A., Kaufmann, M., & Gordo, L. S. (2018). Identifying populations of the blue jack mackerel (*Trachurus picturatus*) in the Northeast Atlantic by using geometric morphometrics and otolith shape analysis. *Fishery Bulletin*, 116(1), 81–92. <https://doi.org/10.7755/FB.116.1.9>

渡邊千夏子, 由上龍嗣, 上村泰洋, 古市生, & 井須小羊子. (2018). 平成30 (2018) 年度マアジ太

平洋系群の資源評価 . Retrieved November 22, 2021, from

<http://abchan.fra.go.jp/digests2018/details/201803.pdf>

Wheeler, J. P., & Winters, G. H. (1984). Homing of Atlantic Herring (*Clupea harengus harengus*) in

Newfoundland Waters as Indicated by Tagging Data. *https://Doi.Org/10.1139/F84-010*, 41(1),

108–117. <https://doi.org/10.1139/F84-010>

Xie, S., & Watanabe, Y. (2007). Transport-determined early growth and development of jack mackerel

Trachurus japonicus juveniles immigrating into Sagami Bay, Japan. *Marine and Freshwater*

Research, 58(11), 1048–1055. <https://doi.org/10.1071/MF06165>

Xie, S., Watanabe, Y., Saruwatari, T., Masuda, R., Yamashita, Y., Sassa, C., & Konishi, Y. (2005).

Growth and morphological development of sagittal otoliths of larval and early juvenile

Trachurus japonicus. *Journal of Fish Biology*, 66(6), 1704–1719.

<https://doi.org/10.1111/J.0022-1112.2005.00717.X>

薬師寺房憲. (2001). 豊後水道におけるマアジ *Trachurus japonicus* (TEMMINCK et SCHLEGEL)

の成熟と相対成長. 黒潮の資源海洋研究, 2, 17–22.

山下秀幸, 酒井猛, 片山知史, & 東海正. (2011). 東シナ海産アカアマダイの成長と成熟の再検討.

日本水産学会誌, 77(2).

安田十也, 井須小羊子, 渡邊千夏子 & 木下順二 (2020). 令和2 (2020) 年度マアジ太平洋系群の資源評価 . Retrieved February 2, 2022, from

<http://abchan.fra.go.jp/digests2020/details/202003.pdf>

依田真里, 大下誠二, & 檜山義明. (2004). 漁獲統計と生物測定によるマアジ産卵場の推定. 水産海洋研究, 68(1), 20–26.

Yoda, M., Shiraishi, T., Yukami, R., & Ohshimo, S. (2014). Age and maturation of jack mackerel

Trachurus japonicus in the East China Sea. *Fisheries Science*, 80(1), 61–68.

<https://doi.org/10.1007/s12562-013-0687-5>

横田滝雄, & 三田典子. (1958). 太平洋南区のアジ, サバ類の研究に関する諸説. 南海水研報, 9, 1–59.

用正文男, 重藤政考, 佐藤考和, & 黒木敏行. (1984). マアジ幼魚の分布. MRP プロGRESS・レポート, 111-119.

由上龍嗣, 西嶋翔太, 上村泰洋, 古市生, 井須小羊子 & 渡部亮介 (2020). 令和2 (2020) 年度マサバ太平洋系群の資源評価. Retrieved November 22, 2021, from

<http://Abchan.Fra.Go.Jp/Digests2020/Details/202005.Pdf>.