三陸大槌湾におけるチカの資源生物学的研究

廣瀬太郎

1996

①

三陸大槌湾におけるチカの資源生物学的研究

東京大学大学院農学生命科学研究科
水圏生物科学専攻

廣瀬　太郎

指導教官　東京大学教授

川口　弘一

目次

頁

第1章　緒論
1. 序 ……1
2. 大槌湾の環境 ……3
3. 大槌湾の魚類とチカ漁業 ……6

第2章　成長と成熟
1. 試料の採集と処理 ……10
2. 成長 ……10
材料と方法
結果
平均体長と平均体重の関係
成長の季節変化と年変動
水温と成長の関係
3. 成熟 ……20
材料と方法
結果
成熟周期
産卵期前後の体長別成熟状態の変化と全数成熟体長
産卵回数
孕卵数
産卵に参加した雌雄の成熟状態の変化
4. 性比 ……36
材料と方法
結果
5. 考察 ……40

第3章　産卵習性と産卵場の形成要因
1. 赤磯浜での産卵特性 ……48
材料と方法
結果
産卵行動
産卵群の年齢組成および産卵場における産卵群の性比
産卵活動と潮汐周期
赤磯浜内での産卵場所
赤磯浜における砂礫粒度組成と産卵場の関係
2. チカの産卵場形成と砂粒の径組成 ……60
材料と方法
結果
3. 考察 ……67

第4章　初期生活史
1. 卵の分布様式 ……74
材料と方法
結果
2. 仔魚の分布様式 ……84

材料と方法
結果
3. 卵の発生段階区分とそれに基づく産卵日組成日の推定 ……85
材料と方法
結果
発生段階区分と定義
赤磯浜における新規加入卵数の経時変化と予想孵化日
4. 耳石日周輪を用いた仔稚魚の孵化日組成の推定および初期成長 ……101
材料と方法
結果
耳石日周輪の証明
孵化後経過日数と体長および耳石半径の関係
天然仔魚の孵化日組成
現場における仔稚魚の成長
5. 考察 ……120

第5章 卵数法による資源量推定のチカへの応用 ……125
赤磯浜における産卵親魚量推定 ― ケーススタディ ―
材料と方法
結果
考察

第6章 食性 ……135
材料と方法
結果
空胃率と胃内容物重量指数(SCI)の季節変化
胃内容物
摂餌リズム
考察

要約 ……144

謝辞 ……149

文献 ……150

第1章　緒論

1. 序

チカ *Hypomesus pretiosus japonicus* は、本州東北地方太平洋沿岸、北海道から、朝鮮半島、沿海州、千島列島、サハリン、ベーリング海にかけて分布する沿岸性のキュウリウオ科ワカサギ属の魚種である(図1-1)（Yanagawa 1981; 上野 1988; Shadrin 1989)。また亜種であるサーフスメルト *Hypomesus pretiosus pretiosus* が、北米大陸西岸のカリフォルニア州ロングビーチからアラスカにかけて生息している(Frey 1971)。ワカサギ属では、日本各地から朝鮮半島にワカサギ *Hypomesus nipponensis* が、北海道　、朝鮮半島　からアラスカ、　カナダにかけて　イシカリワカサギ *Hypomesus olidus* が、米国カリフォルニアにはデルタスメルト　*Hypomesus transpacificus* が生息している(上野 1988; Moyle *et al.* 1992)。これらワカサギ属のいずれの種も漁業および遊漁の対象となる食用魚である。ワカサギ属は海産のサーフスメルト、両側回遊型のワカサギ、デルタスメルト、生息域により両側回遊型と陸封型の2つのパターンを示すイシカリワカサギなど同属内でも種により異なる生活史パターンを示すことが知られている(Hart 1973; Scott and Crossman 1973; 上野 1988; Moyle and Herbold 1992等参照)。

ワカサギは古くから日本各地に放流され、研究も進められてきた(佐藤 1954; 白石 1961 他)。チカは我が国においても漁業の対象となる魚種であるが、その生活史を含む生態に関する知見は少ない。過去において浜田(1956)の鱗を年齢形質とした年齢査定に関する報告、Yamamoto(1957)の組織学的手法を用いた卵黄蓄積期の卵の卵黄胞の動向に関する研究、伊藤(1957a、b)の生殖巣の形態および孕卵数に関する報告、柳川(1980)とYanagawa(1981)の地方形態と体長、性比、孕卵数等の地域差に関する報告、Shadrin (1989)の卵発生に関する研究があるが、いずれも断片的であり完全な生活史及びその生態は依然として不明な点が多い。亜種であるサーフスメルトに関しても、産卵生態に関する報告が主であり(Thompson 1936; Loosanof 1937; Pentilla 1973、1978)、生活史の詳細は明らかになっていない。そこで本研究では研究対象海域として、チカの採集、観察及び飼育を比較的容易に行なうことのできる三陸海岸の大槌湾を選び、野外での調査を中心にチカの生活史及び生態を明らかにし、資源生物学的特性を把握することによりその資源管理に役立てることを目的とした。またその際必要となる資源量推定に関し、総産卵数からチカ産卵親魚量を推定するいわゆる卵数法の適用の可能性について検討した。

図 1-1 チカ Hypomesus pretiosus japonicus。

本論文では第2章でチカの成長と成熟様式を明らかにし、それら相互の関連性、成長および成熟様式の年変動の有無及び生息環境との関わりを調べた。第3章ではチカの産卵習性を現場での産卵行動の観察を通して明らかにし、時刻、潮汐リズム及び産卵場の環境との関連性について明らかにした。また湾内数カ所の産卵場の環境データを収集し、産卵場形成要因を明らかにした。第4章では産卵場周辺海域における卵、仔魚の分布を明らかにし、分布を決定する要因について考察した。また人工受精卵を用いて卵発生段階と水温の関係を実験的に明らかにし、現場水温と採集卵の発生段階から産卵日の推定を行った。さらに近年多くの魚種で用いられている耳石日周輪を用いる方法により、湾内数ヶ所で採集した仔魚の孵化日組成を明らかにし、現場における仔魚の成長様式について考察した。第5章では第2章から第4章まで得られた生活史特性をもとに、1995年産卵期に産卵場のひとつである赤磯浜における産卵日組成と採集卵数から各採集日間の生残率、総産卵数および親魚数を試算した。第6章ではチカの胃内容物を定性的に見るとともに、空胃率および胃内容物重量指数の周年変化と摂餌の日周リズムを調査し、チカの摂餌生態の一端を明らかにした。最後に本研究で得られた知見の要約を示し総括した。

2. 大槌湾の環境

大槌湾は三陸海岸の中央からやや南側に位置する典型的なリアス式海岸の小湾である(図1-2)。湾の幅は2～3kmで、湾口から湾奥まで約 8kmの細長い湾である。湾軸は東北東を向き、北東方向に開口している。また湾奥部には大槌川、小鎚川及び鵜住居川の3本の河川が流入している。湾沿岸は、湾奥の同湾最大の砂浜である根浜を除くと岩礁が多く、そのなかに砂浜や漁港が点在している。大槌湾の海底は比較的遠浅の湾奥部を除くと急深となっており、湾口の最深部では水深70～80mに達する。この大槌湾に北側で船越湾が、南側で両石湾がそれぞれ隣接している。大槌湾のある三陸海岸の沖合は、黒潮北上分派、親潮第一分枝、津軽暖水の季節的消長により複雑な海況を呈する。大槌湾内の海況も基本的にはこれら3水塊の影響により決定される。これら湾内に影響を与える外洋水は、5月から1月にかけて黒潮北上分派もしくは津軽暖水が主となり、2月から4月にかけて親潮系水塊が湾内に流入する(寺崎・四竈 1979)。また湾内には先述の3河川が流入しており、それぞれ湾内の海況に影響を与える(平野・早川 1976)。

図1-3に本研究が主に行われた1991年～1994年にかけての水深1m、水深5mの水温および気温とそれらの平年値を示した。これによると水温は8月後半から9月前半に

図1-2. 大槌湾の概要。地名、河川名。 OMRC: 東京大学海洋研究所大槌臨海研究センター

図1-3. 1991-1994年の大槌湾の気温と水温の変化。(a) 気温 (b)水深1mの水温 (c)水深5mの水温。気温、水温の測定は、東京大学海洋研究所大槌臨海研究センター海象・気象総合記録装置により行なった。各図中の実線は観測値、破線は平年値。

かけて最高となり20℃前後まで上昇する。また3月から4月にかけて最低となり6℃前後まで低下する。気温は2月に最低となり0℃前後まで低下し、8月に最高となり20℃をやや上回る。本研究中は1984年に見られたような親潮第一分枝の接岸による異常低水温(4月水深5mの平均水温 3.6℃)などもなく、比較的平穏な海況で推移した。
大槌湾のある三陸海岸は太平洋岸であるため夏の降水量が多く、8月に最高となり200mmを越える。逆に冬の降水量は少なく1月に最低となり20mm以下となる。寺崎・四竈(1979)は湾内表面海水の塩分濃度の高低と湾周辺の降水量との密接な関係を示しており、これにより河川の影響は夏に大きく冬に小さいことがわかる。また3月から4月に3m/s以上の西から北西の風が1日以上吹くと湾内西半分の水が1日で外洋水と交換され、植物プランクトンのブルームに影響を及ぼすことが報告されている(四竈1990; Furuya *et al.*1993)。このように大槌湾は気象、海象の変化により大きな影響を受け、海況変化が激しいことが明らかとなっている。

また沿岸であるため人為的影響も少なからず受け、砂浜や藻場の埋め立てとそれに伴う人工護岸や防波堤の敷設等による環境の変化が問題となっている。また海面養殖や工業および生活排水の流入による水質汚染等日本の沿岸海域が抱える問題点を少なからず大槌湾ももっているといえる。

3. 大槌湾の魚類とチカ漁業

本研究期間中に見られた魚種: 大槌湾に出現する魚種に関する過去の知見は、岩田ら(1978)と岩田・沼地(1981)の漁獲物調査、山下・青山(1980)とYamashita and Aoyama (1984)の大槌湾に出現する仔稚魚に関する報告、立川・田中(1982)、立川ら(1986a、1986b)による湾内魚類群集調査がある。今回の調査期間中にチカの混獲物で出現した魚種はすべてこれら報告のいずれかに見られるものであり、とくにウグイ、シワイカナゴ、クダヤガラ、ウミタナゴ、オキタナゴは年間を通じて多く採集された。

大槌湾の漁業: 大槌湾内で広く行われている漁業は、定置網漁、刺網漁、イカナゴシラス漁、船曳網漁、ウニ・アワビ漁およびホタテガイ、ホヤ、ワカメ等の海面養殖である。このうち定置網漁は沖合いの大型定置網と沿岸の小型定置網があり、大型定置網ではサケ、タラ類、カツオ釣り生き餌用のカタクチイワシが漁獲され、小型定置網ではカタクチイワシの他、チカやウミタナゴ等のより沿岸性の強い魚種が対象とされている。刺網漁ではカレイ、ヒラメ等の異体類やソイ等の底魚類のほ

か、サケ、ウミタナゴ、チカ等を対象としたものがある。船曳網漁ではチカやウミタナゴを対象としている。

チカ漁業: チカは小型定置網で漁獲されるほかに、チカを対象とした船曳網と刺網で漁獲される。遊漁として産卵場における投網や防波堤での釣りによる漁獲が行われるが、これは個人消費がおもで市場には出回らない。このうち船曳網が大槌湾で最もチカの漁獲を多く上げている漁業である。チカを対象とする船曳網は、1t未満の小型船舶で湾内沿岸部を航行し、船上から目視でチカの群を探索し、発見後直ちに網を入れる方法をとっている。漁法が目視に頼る関係上、海面に波がたつ降雨時や風のある時には漁は行われない。そのため漁は比較的風の穏やかな朝凪時をねらって早朝行われる場合が多い。また湾内にチカの群が少ないときや群が小さいときは漁が行われない。刺網漁は産卵期に産卵場周辺に回遊するチカを対象とするため漁期が短く、3月下旬から5月上旬に行われる。小型定置網では漁獲対象により網の目合いを変え、またサケ稚魚が湾内に留まる初春は規制により漁が行われない。そのためチカの漁期は4月から9月が中心となる。船曳網と定置網漁では、チカの体長が50mmを越えるころから漁獲がはじまり、小さいチカはワカサギとして市場に出回り値も高い。これら漁業の性質上チカが湾内に多くいる場合には水揚げが多く、逆にチカが湾内に少ない場合には水揚げは少なくなる。すなわちチカ水揚げ量はチカの湾内における資源量をある程度反映しているといえる。

大槌湾周辺漁協のチカ水揚げ量の経年変化と大槌湾における月別水揚げ量:
大槌湾とそれに近接する山田、釜石、宮古漁協に1987年～1994年に水揚げされたチカの漁獲量を図1-4-(a)に示した。大槌漁協では1990年以前のデータが得られなかったため、1991年以降の水揚げ量を示した。これによると1987年から1990年まではいずれの漁協でも比較的高い水揚げ量が見られたが、1991年と1992年の水揚げは急激に減少し、1991年の大槌漁協ではチカは全く水揚げされなかった。その後1993年と1994年には各漁協でチカ水揚げ量が回復の兆しを見せ、釜石と山田では1990年以前の水準まで回復した。各漁協に水揚げされるチカは基本的に大槌湾と同じ漁法で漁獲されるため、これら各漁協の水揚げ量の変化からチカの資源量は経年的に変動し、三陸沿岸でその傾向が一致することが示唆された。

次に1992年から1994年の大槌漁協に水揚げされたチカの月別漁獲量の変化を図1-4-(b)に示した。これによるとチカの漁獲量は9月～10月と3月～4月に水揚げ量が増え

図1-4　チカの大槌とその周辺漁協への水揚げ量。
(a) 1987-1994年度の大槌、宮古、釜石及び山田漁協へのチカの水揚げ量。
各年度の値は4月1日から翌年3月31日までの毎日の水揚げ量の合計。
1987年度から1990年度までの大槌の水揚げ量は不明。
(b) 大槌湾における1992-1994年度の月別漁獲量。

る傾向がある。3月から4月の水揚げ量の増加は産卵魚を対象とした漁獲の増加によるものである。また夏から秋にかけての増加は当歳魚の加入によるものである。12月から2月の漁獲量が著しく低いのは、この時期の大槌湾では冬型の気圧配置にともない西風が卓越し船曳網漁に影響を与えることと、サケ稚魚放流による小型定置網の操業停止のためであると考えられる。

第2章　成長と成熟

チカの季節的および一生の間における成長と成熟様式に関する情報は、その生活史研究においてもっとも基礎的知見である。また成長、成熟の各パラメータは、チカの資源管理の上でもとくに重要な情報となる。本章では大槌湾における季節的な成長、成熟様式さらには産卵回数、孕卵数、および性比の変動等を明らかにし、湾内におけるチカの生活の実態をより具体的に把握することを目的とした。またそれらの生態学的諸特性の経年変動の有無を調べ、変動がある場合にはその要因について考察した。

1.　試料の採集と処理

試料の採集データと調査項目を表2-1に示す。試料は東京大学海洋研究所大槌臨海研究センターの調査船チャレンジャーII、または漁船により採集した。1991年と1992年には1ヶ月に2～4回、1992年以降は2ヶ月毎に湾内数カ所で採集を行った。1995年の産卵場(赤磯浜)における採集は第3章(表3-3)に詳述した。

採集した試料は10%ホルマリンで固定した後、標準体長(以下体長)と体重を計測し、生殖腺を観察して性を区別した。年齢の推定に当初耳石を用いようと試みたが、大槌湾のチカの耳石は年輪の形成が不明瞭であり、年齢査定には使用できないと判断された。そこで浜田(1956)にしたがって、鱗による年齢査定を行った。そして各採集毎に平均体長と平均体重を年齢及び雌雄別に算出した。1991年5月～10月と1992年6月～9月に採集した当歳魚は性の区別は行わなかった。

2.　成長

材料と方法

体長と体重の間の関係の年変動の有無を調べるために、チカの成長の解析に先立ち、各年級群の採集毎の平均体長と平均体重の関係を調べた。次に各年級群の平均体長の季節変化を調べ、以下に示す3種の成長曲線をあてはめた。ただしここでは採集数が15個体以上ある場合の平均値のみを使用した。

Logistic　$L_t=L_\infty(1+exp(a(b-t)))^{-1}$

Gompertz　$L_t=L_\infty exp(-exp(K(c-t)))$

Bertalanffy　$L_t=L_\infty(1-exp(-K(t-t_0)))$

t: 孵化日からの経過日数　L_∞、K、a、b、c、t_0はパラメータ

表2-1. 成長、成熟および食性調査に使用した試料の採集 データ. 丸印は調査項目を示す。

採集日	採集地	採集法	調査個体数 Age 0+** 雌	雄	1+** 雌	雄	調査項目 成長	成熟	組織	性比	食性
1991年2月13日	野島	船曳網（漁船）	38	23	–	–		○		○	○
3月13日	松島	船曳網（漁船）	53	36	–	–				○	○
4月2日	センター前	定置網	30	23	–	–		○			
4月15日	野島	船曳網（漁船）	30	11	–	–		○		○	○
4月23日	野島	船曳網（漁船）	41	6	2	3		○		○	○
5月1日	野島	船曳網（漁船）	–	–	17	19		○	○	○	○
5月8日	根浜	PN	120*		–	–	○				
6月5日	根浜	SN	60*		–	–	○				
6月28日	センター前	定置網	–	–	17	13		○	○		
7月1日	根浜	稚魚網	60*		–	–	○				
7月10日	根浜	稚魚網	60*		–	–	○				
7月22日	野島	船曳網（漁船）	–	–	23	5		○		○	○
7月22日	根浜	稚魚網	120*		–	–	○				
7月29日	根浜	稚魚網	120*		–	–	○				
7月29日	大槌川河口	稚魚網	60*		–	–	○				
8月6日	小白浜	稚魚網	60*		–	–	○				
8月6日	根浜	稚魚網	30*		–	–	○				
8月12日	センター前	稚魚網	70*		–	–	○				
8月17日	浪ノ助	船曳網（漁船）			20	10		○	○		○
9月13日	大槌河口	稚魚網	70*		–	–	○				
9月25日	センター前	船曳網	70*		–	–	○				
10月1日	センター前	船曳網	67*		31	14	○	○	○		○
10月17日	大槌川河口	船曳網	71*		–	–	○				
11月13日	大槌川河口	船曳網	26	14	–	–	○	○	○	○	○
11月13日	白浜	船曳網	18	22	–	–	○	○	○	○	○
1992年1月30日	白浜	船曳網	28	41	–	–	○	○	○	○	○
1月30日	室浜	船曳網	32	47	–	–	○	○	○	○	○
3月4日	室浜	船曳網	34	37	–	–	○	○	○	○	
3月18日	室浜	船曳網	27	32	–	–	○	○	○	○	○
3月23日	根浜	船曳網	19	27	–	–	○	○	○	○	○
4月6日	白浜	船曳網	28	17	–	–	○	○		○	○
4月7日	大槌川河口	船曳網	40	24	–	–	○	○		○	○
4月7日	根浜	船曳網	19	27	–	–	○	○	○	○	○
4月20日	小白浜	船曳網（漁船）	69	9	–	–	○	○	○	○	○
4月28日	野島	船曳網（漁船）	37	44	–	–	○	○		○	

*: 性別をせず。　PN:プランクトンネット　SN:ソリネット

** : 年齢は5月1日を基準として決定した。

採集方法で漁船及び定置網以外の採集はすべて大槌臨海研究センター調査船チャレンジャーIIで行った。

表2-1. 成長、成熟および食性調査に使用した試料の採集データ(続き). 丸印は調査項目を示す。

			調査個体数				調査項目				
			Age 0+**		1+**						
採集日	採集地	採集法	雌	雄	雌	雄	成長	成熟	組織	性比	食性
1992年5月18日	室浜	船曳網	–	–	34	19	○	○		○	○
6月12日	大槌川河口	船曳網	–	–	21	19	○	○		○	○
6月19日	小白浜	稚魚網	59*		–	–	○				
7月16日	大槌川河口	船曳網	–	–	21	10	○	○		○	
8月10日	石浜	稚魚網	31*		–	–	○				
8月10日	白浜	稚魚網	30*		–	–	○				
8月18日	白浜	船曳網	–	–	19	23	○				
9月7日	白浜	船曳網	29*		–	–	○				
9月7日	箱崎	船曳網	–	–	13	13	○	○		○	
10月27日	センター前	船曳網	18	17	–	–	○		○	○	
11月4日	白浜	船曳網	32	23	–	–	○		○	○	○
1993年2月24日	センター前	船曳網	20	20	–	–	○		○	○	○
4月15日	赤磯浜	手網	28	0	–	–	○				
7月23日	大槌川河口	稚魚網	26	22	–	–	○	○	○	○	○
9月20日	白浜	船曳網	17	18	–	–	○	○	○	○	○
9月20日	センター前	船曳網	21	25	–	–	○	○		○	
9月20日	石浜	船曳網	–	–	17	10	○	○		○	○
11月5日	白浜	船曳網	19	22	–	–	○	○	○	○	○
11月5日	大槌川河口	船曳網	25	29	–	–	○	○		○	○
1994年1月25日	野島	船曳網（漁船）	21	26	–	–	○	○	○	○	○
1月31日	白浜	船曳網	24	32	–	–	○	○	○	○	○
1月31日	大槌川河口	船曳網	13	24	–	–	○	○		○	○
2月7日	センター筏	釣り	18	20	–	–	○	○			
3月22日	根浜	船曳網	15	44	–	–	○	○	○	○	○
4月12日	白浜	船曳網	49	5	–	–	○	○	○	○	○
4月25日	白浜	船曳網	19	20	2	1	○	○	○	○	○
5月9日	白浜	船曳網	–	–	25	24	○	○		○	○
9月9日	センター前	船曳網	16	17	–	–	○	○		○	
9月11日	白浜	船曳網	20	22	–	–	○	○	○	○	
11月4日	白浜	船曳網	18	22	–	–	○	○	○	○	
11月9日	大槌川河口	船曳網	20	31	–		○	○	○	○	
1995年2月21日	センター前	船曳網	16	24	–		○	○	○	○	
2月22日	大槌川河口	船曳網	23	11	–		○	○	○	○	
3月23日	大槌川河口	船曳網	42	10	–		○	○	○	○	

*: 性識別をせず。

**: 年齢は5月1日を孵化日と仮定して決定した。

採集方法で漁船及び定置網以外の採集はすべて大槌臨海研究センター調査船チャレンジャーIIで行った。

仔魚の出現状況等を考慮し各年とも5月1日を孵化日と仮定し、孵化体長として7mmを5月1日の体長として使用した(第4章参照)。成長曲線の当てはめにはKaleida Graphを使用した。得られた成長曲線を用いて雌雄間、年級群間の成長の差を比較した。

結果

平均体長と平均体重の関係

平均体長と平均体重には、1991～1994年級群の雌雄ともに以下の式で示される関係が認められた(図2-1)。

1991年級群 雌 $BW=7.08x10^{-6}SL^{3.05}$ ($R^2=0.98$)
雄 $BW=6.74x10^{-6}SL^{3.06}$ ($R^2=0.99$)
1992年級群 雌 $BW=1.46x10^{-5}SL^{2.91}$ ($R^2=1.00$)
雄 $BW=1.30x10^{-5}SL^{2.93}$ ($R^2=0.99$)
1993年級群 雌 $BW=3.52x10^{-6}SL^{3.20}$ ($R^2=0.96$)
雄 $BW=4.32x10^{-6}SL^{3.16}$ ($R^2=0.98$)
1994年級群 雌 $BW=7.11x10^{-6}SL^{3.07}$ ($R^2=0.99$)
雄 $BW=4.05x10^{-6}SL^{3.20}$ ($R^2=0.99$)

BW: 平均体重(g) SL: 平均体長(mm)

次に体長と体重の関係を年級群間で比較した。先に得られた各年級群の雌雄の体長と体重の関係式を線形化し、年級群間で雌雄それぞれについて共分散分析を行ったところ、雌雄ともに年級群間で傾き、Y切片ともに有意差は認められなかった。また、同一年級群の雌雄を同様に比較した場合も有意差は認められなかった。そこで全ての年級群の雌雄を合一し、新たに平均体長と平均体重の関係を求めると以下のようになった。

$$BW=6.25x10^{-6}SL^{3.09} \quad (R^2=0.99)$$

成長の季節変化と年変動

大槌湾において再生産に関わるのはほとんどが当歳魚であると考えられたため(第3章参照)、年間の成長の解析は当歳魚のみについて行った。

a) $BW=7.08\times10^{-6}SL^{3.05}$ $R^2=0.98$

b) $BW=6.74\times10^{-6}SL^{3.06}$ $R^2=0.99$

c) $BW=1.46\times10^{-5}SL^{2.91}$ $R^2=1.00$

d) $BW=1.30\times10^{-5}SL^{2.93}$ $R^2=0.99$

e) $BW=3.52\times10^{-6}SL^{3.20}$ $R^2=0.96$

f) $BW=4.32\times10^{-6}SL^{3.16}$ $R^2=0.98$

g) $BW=7.11\times10^{-6}SL^{3.07}$ $R^2=0.99$

h) $BW=4.05\times10^{-6}SL^{3.20}$ $R^2=0.99$

図2-1. 1991-1994年級群の体長と体重の関係。
体長と体重は各採集における平均値(N=15以上の採集)を用いた。

各年級群の採集毎の平均体長の変化には、5～6月の成長は緩やかで、6月～11月に成長が速く、11月以降成長が再び停滞するという成長のパターンが観測された(図2-2)。当てはめた3種の成長曲線を比較するといずれの場合も0.86～0.99と高い決定係数(r^2)が得られた(表2-2)。ここでは4年間の調査年中いずれの年でも最も高い決定係数が得られ、先に予測したチカの成長の概要に最も近い形を示すGompertz曲線を採用した。得られたGompertz曲線は以下に示す通りである(図2-3)。

1991年級群　雌　$SL=107.7\exp(-\exp(0.008(96.3-t)))$　($R^2=0.87$)
　　雄　$SL=94.5\exp(-\exp(0.010(84.0-t)))$　($R^2=0.88$)
1992年級群　雌　$SL=131.7\exp(-\exp(0.014(87.1-t)))$　($R^2=0.99$)
　　雄　$SL=128.6\exp(-\exp(0.015(83.3-t)))$　($R^2=0.99$)
1993年級群　雌　$SL=125.9\exp(-\exp(0.011(89.1-t)))$　($R^2=0.96$)
　　雄　$SL=116.7\exp(-\exp(0.012(80.0-t)))$　($R^2=0.96$)
1994年級群　雌　$SL=131.6\exp(-\exp(0.009(117.8-t)))$　($R^2=0.98$)
　　雄　$SL=121.2\exp(-\exp(0.009(114.4-t)))$　($R^2=0.98$)

t: 各年の5月1日からの経過日数　SL: 5月1日からt日経過後の体長(mm)

各成長曲線から推定される孵化日(5月1日)から満1歳時までの各月1日の体長と各月間の成長(体長の増加)を表2-3に示した。全体としては先に観測した通り雌雄ともに6～10月の成長が速く、11月以降徐々に成長が停滞する結果が得られた。同一年級群内の雌雄別の成長の差を見ると10月までは同程度の成長を示すが、11月～4月の月間成長は常に雌が雄を0.5～1.5mm程度上回り、満1歳時の体長は常に雌が雄を上回った。これは同一年級群雌雄の成長曲線における極限体長の差からも明らかである。

各年級群の成長を比較すると、1991年級群は月間成長の年間最高値が雌では8月の10.1mm/月、雄では7月の11.6mm/月で、これは調査年級群中で最低であった。1991年級群では他の月の成長も悪く満1歳時の体長も雌97.1mm、雄90.8mmと調査した4つの年級群中もっとも小型であった。一方1992年級群は月間成長の年間最高値が7月の雌で20.8mm/月、同じく雄で21.3mm/月と調査年級群中で最も高い成長速度の値を示し、満1歳時の体長も雌129.1mm、雄126.6mmと調査年級群中最大であった。1993年級群の成長は1991年級群と1992年級群の中間で満1歳時の体長は雌120.4mm、雄113.4mmであった。1994年級群では他の年とは異なる成長の季節変化が見られ、6～10月の成長は悪かったが、他の年級群で見られた11月以降の月間成長速度の減少が

図2-2. 1991年5月～1994年3月までの各採集における0+魚と1+魚の平均体長。
白丸は1+魚を、黒丸は0+魚をそれぞれ示す。

表2-2. 成長曲線の適合度（決定係数）の比較

	1991		1992		1993		1994	
	Female	Male	Female	Male	Female	Male	Female	Male
Logistic	0.86	0.87	0.99	0.99	0.95	0.95	0.98	0.98
Gompertz	0.87	0.88	0.99	0.99	0.96	0.96	0.98	0.98
Bertallanfy	0.87	0.88	0.98	0.98	0.96	0.96	0.98	0.98

(a) 1991年級群雌 SL=107.7exp(-exp(0.008(96.3-t))) (R^2=0.87) (e) 1991年級群雄 SL= 95.0exp(-exp(0.010(84.0-t))) (R^2=0.88)

(b) 1992年級群雌 SL=131.7exp(-exp(0.014(87.1-t))) (R^2=0.99) (f) 1992年級群雄 SL=128.6exp(-exp(0.015(83.3-t))) (R^2=0.99)

(c) 1993年級群雌 SL=125.9exp(-exp(0.011(89.1-t))) (R^2=0.96) (g) 1993年級群雄 SL=116.7exp(-exp(0.012(80.0-t))) (R^2=0.96)

(d) 1994年級群雌 SL=131.6exp(-exp(0.009(117.8-t))) (R^2=0.98) (h) 1994年級群雄 SL=121.2exp(-exp(0.009(114.4-t))) (R^2=0.98)

SL: 5月1日から t 日経過時の体長 t: 各年の5月1日からの経過日数

図2-3. 大槌湾における1991～1994年級群当歳魚の成長。成長曲線はゴンペルツの成長曲線。
成長曲線は5月1日を仮の孵化日として、各採集の平均体長にあてはめた。
全ての年級群で雌雄ともに孵化時の体長として5月1日に体長7mmを与えた。

表2-3. 各年級群の雌雄それぞれの成長 曲線から推定した各月1日の体長と月間の成長（各月の月間成長は各月1日の行に記す。）

	91年級群雌		91年級群雄		92年級群雌		92年級群雄		93年級群雌		93年級群雄		94年級群雌		94年級群雄	
	推定体長 (mm)	月間成長 (mm)	推定体長 (mm)	月間成長 (mm)	推定体長 (mm)	月間成長 (mm)	推定体長 (mm)	月間成長 (mm)	推定体長 (mm)	月間成長 (mm)	推定体長 (mm)	月間成長 (mm)	推定体長 (mm)	月間成長 (mm)	推定体長 (mm)	月間成長 (mm)
5月1日	12.4	7.9	9.3	8.7	4.4	10.3	3.9	10.2	8.7	10.4	8.4	11.0	7.3	7.0	7.4	7.3
6月1日	20.2	9.1	18.0	10.5	14.8	16.6	14.2	17.0	19.1	13.6	19.4	14.5	14.3	9.3	14.7	9.5
7月1日	29.3	10.1	28.4	11.6	31.4	20.7	31.2	21.3	32.7	15.9	33.9	16.4	23.6	11.6	24.2	11.7
8月1日	39.4	10.1	40.0	11.1	52.1	20.2	52.4	20.5	48.6	15.7	50.3	15.5	35.2	12.7	35.9	12.4
9月1日	49.5	9.3	51.2	9.5	72.4	16.6	72.9	16.4	64.2	13.6	65.8	12.8	47.9	12.3	48.3	11.8
10月1日	58.8	8.7	60.7	8.2	88.9	13.3	89.3	12.8	77.8	11.8	78.6	10.6	60.2	12.0	60.1	11.2
11月1日	67.5	7.3	68.9	6.4	102.2	9.3	102.1	8.8	89.6	9.1	89.2	7.8	72.2	10.5	71.3	9.6
12月1日	74.8	6.5	75.3	5.1	111.5	6.8	110.9	6.2	98.8	7.3	96.9	5.9	82.7	9.4	80.9	8.4
1月1日	81.3	5.4	80.4	3.9	118.3	4.6	117.1	4.1	106.0	5.5	102.8	4.2	92.2	8.0	89.3	6.9
2月1日	86.7	4.0	84.3	2.7	122.9	2.8	121.2	2.5	111.5	3.7	107.1	2.7	100.1	6.0	96.2	5.1
3月1日	90.7	3.6	87.0	2.2	125.7	2.1	123.6	1.8	115.2	3.0	109.8	2.2	106.1	5.4	101.3	4.5
4月1日	94.3	2.8	89.2	1.6	127.8	1.3	125.4	1.1	118.2	2.1	112.0	1.5	111.6	4.2	105.8	3.5
5月1日	97.1		90.7		129.1		126.5		120.4		113.4		115.8		109.3	

小さく、11月以降も成長した。1993年級群と1994年級群を比較すると、11月1日の時点での両年級群間の体長差が雌17.4mm、雄17.8mmと1994年級群が小さかったのに対し、満1歳時における体長差は雌4.5mm、雄4.1mmと縮まり、1994年級群の11月以降の成長がよかったことが明らかとなった。

水温と成長の関係

前節で得られた成長速度の年変動についての結果より、1年間のチカの成長パターンを5月～6月を初期成長期、6月～10月を成長期、11月～4月を停滞期と分けることができる。チカの成長期の6～10月の水温とその間の成長を年級群間で比較したところ、密接な関係があることがわかった。6～10月のチカの生息水深を最も代表すると考えられる水深5mの平均水温を見ると、1991年17.4℃、1992年16.5℃、1993年16.0℃、1994年18.3℃であった。これら平均水温と各年級群のGompertz成長曲線の成長係数(k)との関係を図2-4に示す。6～10月の水温が16.5℃である1992年級群の成長係数(k)が雌0.014、雄0.015と最大となり、水温16.0℃の1993年級群が雌0.011、雄0.012がそれに続き、1991、1994年級群では水温が高くなるに従って成長係数が減少することが明らかとなった。

3. 成熟

材料と方法

成熟調査に使用した採集データは、表2-1に示す通りである。採集毎に各個体の生殖腺重量と肝臓重量を秤量した。それをもとに生殖腺重量指数(GSI)と肝臓重量指数(HSI)を以下の式により求め、それぞれの周年変化を調査し、チカの産卵期を推定した。

GSI＝GW/BWx 100　{GSI:生殖腺重量指数、GW:生殖腺重量(g)、BW:体重(g)}

HSI＝LW/BW x 100　{HSI:肝臓重量指数、LW:肝臓重量(g)、BW:体重(g)}

成熟過程をより詳しく知るために行った組織学的調査に用いた試料採集のデータは表2-1に示す通りである。各採集毎に雌雄各５～１０個体を無作為に抽出し、左側生殖腺中央部を切り出し常法により６～１０μmのパラフィン組織切片とし、H-E染色を施し検鏡した。ただしGSIが15を越える個体の卵巣卵はパラフィン法での薄

図2-4. 大槌湾における1991～1994年の6～10月の平均水温とゴンペルツ成長曲線の成長係数の関係。

切が困難であったため、エポン812に包埋しガラスナイフを用い1μmの組織切片とし、トルイジンブルーで染色して検鏡した。1992年の1月から4月までの採集では、生殖腺の発達が確認できない全ての個体の生殖腺を、上記の方法により組織学的に観察し熟度判定を行った。卵巣および精巣の構造と生殖細胞の各成熟段階の名称はYamamoto(1956、1957)、太田ら(1965)および高野(1987、1989)に従った。

チカの生殖腺内の部位による成熟度の差の有無を明らかにするため、1993年2月24日採集の雌雄各3個体(雌：体長126～129mm GSI 6.5～7.8　雄：体長 118～126mm GSI　5.1～7.8)と1995年2月22日と23日に採集した雌3個体と雄2個体(雌：体長104～130mm GSI 2.8～4.5　雄：体長 90～107mm GSI11.5～12.4)の生殖腺を右側生殖腺、左側生殖腺前部、中部、後部の4つの部位に分け、それぞれの部位のパラフィン組織切片を作成し検鏡した。チカの生殖腺の大きさは左右非対称で、左側生殖腺が著しく大きいために前記のような観察部位の区分を行い、できる限り生殖腺全体の成熟過程の把握につとめた。また1994年4月25日採集の2個体(体長120～122mmGSI:20.8～22.8)と1995年3月23日採集の3個体(体長 101～130mm GSI 4.13～13.9)の計5個体の雌について、上記の生殖腺の4つの部位それぞれの卵黄蓄積卵50～120個の卵径を測定し部位間で比較し、生殖腺内における成熟度の差の有無を検討した。

産卵前の孕卵数を知るため、1992年4月6日採集の11個体(体長75～109mm GSI 4.4～13.5)、4月7日根浜沖で採集した6個体(体長 94～121mm GSI 6.6～27.5)、同日大槌川河口で採集した9個体(体長 91～107mm GSI 7.3-19.4)、4月20日小白浜で採集した10個体(体長105～127mm GSI 11.7～26.1)の計36個体と、1994年1月25日に採集した9個体(体長89～101mm　GSI　2.6～3.0)、1月31日白浜で採集した15個体(体長　109～178mm GSI 3.5～5.6)、2月7日に採集した7個体(体長113～120mm GSI 4.0～7.4)の計31個体と、1995年3月23日に採集した33個体(体長100～142mm GSI 6.6～19.4)の卵黄蓄積中の卵数を重量法で求めた。

産卵場に来遊した親魚の成熟状態を知るために、1995年3月～4月にかけて赤磯浜で産卵親魚の採集を行った(第3章参照)。採集した雄全個体についてはGSIを算出し、産卵期間中のGSIの変化を調べた。また採集した雌全個体のうち10個体の卵巣と、雄全個体中からGSIが高い個体(GSI 4.7～5.8)、低い個体(GSI0.9～1.7)、中間値を示す個体(2.3～3.1)を各3個体選びだし、それぞれの生殖腺の連続組織切片を作成し、生殖巣内の成熟状態の変化を明らかにするとともに産卵行動との関係を調べた。

結果

成熟周期

1991年2月から1992年6月までと1993年9月から1995年3月にかけてのGSIとHSIの変化を図2-5と図2-6に示した。1994年11月から1995年2月の期間を除きGSI、HSIは各年とも同様の経月変化を示した。以下にGSI、HSI値の経月変化の概要と生殖腺の組織像との関係を示す。

6～10月: 当歳魚と越年魚の雌雄ともにGSIは1以下でその期間中に上昇は見られず、生殖細胞の成熟も見られなかった(図2-7-a、b)。この間の雌の卵巣内の卵は常に周辺仁期であった。またHSIは雌雄ともほぼ同様な値を示し、6月の1.5～2から徐々に減少し9～11月に1～1.5と年間で最も低い値を示した。

11月～3月までは越年魚が採集されなかったため、以下の11月以降の記述は全て当歳魚に関するものである。

11月: 雌では卵巣の外見およびGSIに顕著な変化は見られないが、卵巣内の卵に卵黄胞が確認された(図2-7-c)。卵巣内には卵黄胞期卵の他に周辺仁期卵(未熟卵)が存在した。これら周辺仁期卵は11月以降の成熟期および産卵を終了し空ろ胞の存在する卵巣中にも常に存在した。組織切片を用いて調査した周辺仁期卵の割合は全体の25～45％であった(N=5)。雄ではGSIが1を越える個体が出現し、肉眼でも精巣の発達が確認された。この時期の精巣内では精子形成が始まった胞嚢が確認された（図2-7-d）。

1月-2月中旬: 雌は肉眼でも卵粒が確認できるようになり、GSIも3～5まで上昇した。卵巣内の卵には卵黄球が出現し(第一次卵黄球期)、卵黄蓄積(true vitellogenesis) (Wallace and Selman 1981)が始まったことが確認された(図2-7-e)。またそれに伴いHSIの上昇が始まった。1部の雄のGSIは雌よりも早く上昇し7～10と一年間で最も高い値を示した。しかし精巣内では精子形成を終えた胞嚢が存在するものの、様々な成熟段階の胞嚢が存在した(図2-7-f)。雄では4月までの間にHSIの上昇は見られなかった。

2月下旬から3月 雌のGSIは5～10に達し、卵巣卵の卵黄の蓄積もかなり進み第2～3次卵黄球期まで達した(図2-7-g)。HSIもさらに上昇を続け2～3に達した。雄ではGSIの値は1～2程度低下し6～8となったが、さらに精子形成が進み未熟な胞嚢はわずかに見られるのみとなった(図2-7-h)。

4月 雌ではGSIが20を越える個体が出現し、HSIも初旬に2～5と年間で最も高い値

図2-5. 1991年2月から1992年6月と1993年9月から1995年3月までの
各採集時における各個体の生殖腺重量指数(GSI)。年齢は5月1日を基準に定めた。

図2-6. 1991年2月から1992年6月と1993年9月から1995年3月までの各採集時における各個体の肝量指数(HSI)。年齢は5月1日を基準に定めた。

図　2-7-a 未熟な卵巣 1991年10月1日 0+歳雌 体長65mm GSI 0.56
図　2-7-b 未熟な精巣 1991年10月1日 0+歳雄 体長67mm GSI 0.12
図　2-7-c 卵黄胞の出現 1993年11月5日 0+歳雌 体長98mm GSI 0.74
図　2-7-d 精子形成の始まった精巣 1991年11月13日 0+歳雄 体長80mm GSI 2.64
図　2-7-e 卵黄球の出現 1994年1月31日 0+歳雌 体長124mm GSI 4.83
図　2-7-f GSIが最高値を示す時期の精巣 1994年2月7日採集 体長126mm GSI6.84
図　2-7-g 卵黄蓄積中の卵 1993年2月24日 0+歳雌 体長124mm GSI6.85
図　2-7-h ほぼ完熟した精巣 1992年3月18日 0+歳雄 体長 86mm GSI 4.69
図　2-7-i 卵黄蓄積が進んだ卵 1991年4月23日 0+歳雌 体長127mm GSI21.77
図　2-7-j 排卵後の卵巣 1991年4月23日 0+雌 体長 99mm GSI 0.66

図　2-7-iの試料のみエポン樹脂包埋でトルイジンブルー染色で、残りは全てパラフィン包埋でH-E染色を施した。

a
b
c
d
e
f
g
h
i
j

を示した。しかしGSIが20を越える個体でも卵巣内の卵は第3次卵黄球期で(図2-7-i)、核移動期以降の最終成熟段階にある卵を持つ個体は採集されなかった。4月中旬以降は産卵を終え空ろ胞を持つ雌が出現し(図2-7-j)、その割合は4月下旬にはさらに高くなった。しかし空ろ胞と成熟中の卵を同時にもつ個体は採集されなかった。また吸収過程にある卵も観察されなかった。雄では4月初旬のGSIは5～7であり、精巣の状態は3月に採集した個体と同様であった。また4月中旬以降雌同様GSIが1以下となった個体が多く採集された。

5月　採集した個体は雌雄ともに全てGSIが1以下であり、卵巣には空ろ胞がみとめられ、精巣には放精されなかった精子がわずかに残留していたが、ほとんどの胞嚢は精原細胞のみからなる未熟な状態であった。

1994年では11月に成熟の開始が見られなかった。2月下旬に採集した試料の生殖巣に例年では第2～3次卵黄球期卵が見られるが、1994年では第一次卵黄球期卵であり1ヶ月ほどの成熟の遅れがみられた。

産卵期前後の体長別成熟状態の変化と全数成熟体長

1991年、1992年および1994年の主に1～4月の成熟期間中のGSIの変化と体長との関係を図2-8、-9、-10に示した。1～3月にかけてのGSIの時間変化は前節で述べた通りであるが、産卵期初期である4月初旬では、雄のGSIが体長によらず3～6とほぼ同一の数値を示したのに対し、雌では個体によって10～25の間で様々な値を示した。雌では産卵期中期の4月中旬、産卵を終えGSIが1以下に低下した個体と産卵前の個体とにはっきりと分かれるが、産卵前の個体のGSIは初旬同様、個体により10～20の間で様々な値を示した。産卵期後期の4月下旬では、産卵を終えた個体とGSIが18～25の産卵を間近に控えた個体のみが出現し、産卵期初期から中期に見られたGSIが10～15の個体は出現しなかった。一方雄のGSIは産卵期間中時間経過とともに徐々に減少した。4月中旬以降雄の採集数が著しく減少し、採集された個体の多くが放精を終えた個体であった。

各年の成熟期に未成熟個体が採集される場合があった(図2-8、-9、-10、X印)。未成熟個体ではGSIは1を越えず、生殖腺の状態は雌雄ともに前年の6～10月の状態と同様であった。各年の産卵期直前の3月から産卵期初期の4月初旬に採集した個体で、全数が成熟に達する体長を比較した。時期をこの期間に限定したのは、成長が停滞しており体長の増加の影響をほぼ無視することができ、また雄では放精が終わった個体と未成熟個体の区別が難しいが、この時期には多くの個体が放精前で未熟な精

図2-8. 1991年の成熟期から産卵期(2月～5月)にかけて産卵場以外の場所で採集した個体の体長と生殖線重量指数（ＧＳＩ）の関係。●は成熟個体を、×は未成熟個体を、▲は産卵、放精を終えた個体をそれぞれ示す。

図2-9. 1992年の成熟期から産卵期にかけて産卵場以外の場所で採集した個体の体長と生殖線重量指数（ＧＳＩ）の関係。●は成熟個体を、×は未成熟個体を、▲は産卵、放精を終えた個体をそれぞれ示す。5月18日に採集した個体は経産卵魚と未成魚の区別ができなかったため、便宜的に未成熟個体とした。

図2-10. 1994年の成熟期から産卵期にかけて産卵場以外の場所で採集した個体の体長と生殖線重量指数（ＧＳＩ）の関係。●は成熟個体を、×は未成熟個体を、▲は産卵、放精を終えた個体をそれぞれ示す。5月9日に採集した個体は経産卵魚と未成魚の区別ができなかったため、便宜的に未成熟個体とした。

巣を持つ個体は全て未成熟とみなせると判断したためである。1992年3月4日、18日、23日および4月6日、7日に採集した1991年級群の雌159個体と雄155個体についてみると、最小成熟体長は雌雄ともに75mmで、半数成熟体長は体長範囲76～80ｍｍ付近に認められ、100%の個体が成熟する全数成熟体長は体長範囲雌96～100mm、雄106～110mmであった(図2-11)。他の年級群について見てみると、雌ではこの時期に未成熟個体は全く採集されなかった。1990年級群では3月13日に体長87mmの雄2個体が未成熟で、これは同年の3月～4月初旬に採集された体長範囲86～90mmの雄の採集個体数(N=4)の50%にあたった。しかし1990年級群では体長91mm以上の個体は全て成熟していた。1993年級群雄では1994年3月22日に採集した体長98mmの1個体が未成熟であり、これは同年の3月～4月初旬に採集した体長範囲96～100ｍｍの総個体数の20%にあたるが、体長範囲91～95ｍｍおよび100mm以上に属す44個体では未成熟魚は出現しなかった。すなわち全数成熟体長は体長範囲101～105mmに認められた。1994年級群ではこの時期に未成熟魚は出現しなかった。以上をまとめると1991年級群では全数成熟体長を示す体長範囲が他の年級群に比べ大きい体長側に移行していることが判明した。

産卵回数

成熟中の卵巣内には成熟中の卵の他に未成熟の周辺仁期卵が常に存在したが、成熟中の卵は全て同一成熟段階であり、卵巣各部位による差も見られなかった(図2-12)。これは雄でも同様であり、部位内の胞嚢間で成熟に差が見られるものの、各部位間では成熟状態に差はないと判断された。また成熟中の卵径組成も同一個体では卵巣の各部位間で有意差は見られなかった(図2-13)。これらの結果と、空ろ胞と成熟中の卵を同時に持つ個体が採集されなかったことから、チカの産卵数は産卵期前に決定される(determinate fecundity)ことが明らかとなり(Hunter *et. al.*,1992)、産卵は1産卵期に1回であると推定された。

孕卵数

雌の産卵前の孕卵数は各調査年ともに以下の式で表される体長との関係が見られた。

1992年　$Fec=440.4\exp(0.023SL)$ ($R^2=0.81$)
1994年　$Fec=801.7\exp(0.021SL)$ ($R^2=0.96$)
1995年　$Fec=969.3\exp(0.018SL)$ ($R^2=0.66$)
Fec : 孕卵数　SL : 標準体長(mm)

図2-11. 1991年級群の各体長範囲における成熟個体の割合。
調査には1992年3月4日、18日、23日、4月6日、7日に採集した雌159個体、雄155個体を用いた。上段が雌を下段が雄を示す。

図2-12. 1995年2月22日採集　体長104mm GSI 4.5 の右側卵巣(a)、左側卵巣前端部(b)、左側卵巣中央部(c)、左側卵巣後端部(d)の組織像。組織切片はパラフィン法で作成し、H-E染色を施した。卵巣各部位による成熟中の卵の成熟段階に差は見られず、この個体では第一次卵黄球期である。

図2-13. 卵巣各部位の卵径組成。
1995年3月23日採集体長110mm、GSI9.8。

これら各式を線型化して共分散分析を行ったところ、傾きには有意差は認められなかったが、切片に有意差が認められた($p<0.01$)。このことは体長当たりの孕卵数が年により変動することを示し、これらの式を用いて体長100mmの個体の孕卵数を計算すると、1992年(1991年級群)は4393個、1994年(1993年級群)は6547個、1995年(1994年級群)は5864個となった。

産卵に参加した雌雄の成熟状態の変化

産卵場で採集した雌では成熟卵は全て排卵されており、卵巣内には空ろ胞と未熟な卵のみが存在した。また、吸収過程にある卵は卵巣内に全くみられず図2-7-jとほぼ同様の組織像を示した。これらのことは産卵期間中を通して確認された。雄では精巣の大きさに個体差が肉眼でも確認された。産卵初期の3月28日から4月7日までは個体による差は見られるものの、GSIが2以下の個体は存在しなかった(図2-14)。産卵中期の4月10日以降ではGSIが2以下に低下した個体が採集されるようになった。GSIの平均値で見ると産卵初期の3月28日は5.2±1.31(平均値±標準偏差)、産卵中期の4月11日では4.2±1.56、産卵後期に近い4月22日では3.03±1.63と産卵期が進むにつれてGSIが低下する傾向が見られた(図2-15)。また産卵場で採集した雄の精巣では、精小嚢の内腔に排精された精子と、排精前の胞嚢とが存在したが、精子形成途上の胞嚢は見られなかった(図2-16)。また精巣の各部位を比較すると、精巣後端側から排精が進んでいることが明らかとなった(図2-16)。排精の終わった胞嚢の数はGSIの低下した個体ではさらに多く、GSIが0.9～1.7の個体では精巣の部位によらず、全ての胞嚢の排精が終わっており、精巣の状態は図2-16-cと同様であった。これらのことは雌の同時1回産卵を支持し、雄の産卵期間中の多回放精を示している。

4. 性比

材料と方法

表2-1に示した雌雄の採集数より性比(各群中の雌の割合)を算出し各年級群の採集群の性比の周年変化を調べた。ただし定置網の試料では複数群が混獲されている可能性があるため、性比の調査には用いなかった。また各年級群の産卵期前の2月までに採集した雌雄の個体数を合計して性比を計算し、各年級群の性比とした。これを第5章での「卵数法」による産卵親魚数の推定に用いた。

図2-14. 1995年の産卵期間中に産卵場(赤磯浜)で採集した
雄全個体の生殖腺重量指数(GSI)。
産卵期の進行とともにGSIの低下した個体が出現する。

図2-15.　産卵期間中に産卵場で採集した雄の生殖腺重量指数(GSI)の変化。
図中の各点と縦線は各採集日の平均値と標準偏差。

図2-16. 1995年3月28日に産卵場で採集した
体長108mm、GSI 5.4 の個体の左側精巣。
前端部(a)、 中央部(b)、 後端部(c)。
(a),(b)X50 (c)X100

結果

各年級群ともに産卵期前の2月までに採集した群は性比1:1とみなせた(表2-4～8)。しかし、産卵期直前の3月から産卵期間中の4月に採集した群では性比が1：1と認められない群が採集され(表2-4、5、7、8)、1991年4月15日、23日、1992年4月20日、1993年4月12日、1994年3月23日に採集した群では雌の割合が有意に雄を上回った(χ^2 test $p<0.01$)。また、1993年3月22日に採集した群では逆に雄が雌を有意に上回った(χ^2 test $p<0.01$)。このことは産卵期における雌雄別の群形成を強く示唆する。産卵期後の5月以降は性比がほぼ1：1に戻り、危険率1%で性比が1：1と認められない群は1991年7月22日の採集のみであった。また、産卵期前の2月までの採集を全て合せた性比は、1991～1994年の全ての年級群で1:1であると認められた。

5. 考察

成長様式

チカの1年間の成長は6月から10月までが速く、その後徐々に停滞することが明らかとなった。成長の停滞が始まる11月は成熟の開始と一致し、チカの成長停滞の大きな要因の一つとして成熟をあげることができる。チカの雌雄の11月以降の月間成長は常に雌が上回り、満1歳時の体長は常に雌が大きいという結果が得られた。大槌湾のチカでは成熟開始は雌雄ともに11月であるが、GSIの増加は2月まで雄の方が早く、そのために11月以降の雄の成長が雌に比べ悪くなることが考えられる。このような年間の成長パターンと成長の雌雄差は北海道函館、森産チカや、諏訪湖産ワカサギのような当歳で成熟するワカサギ属の魚種について報告されており(柳川　1980; Yanagawa 1981; 白石 1961)、当歳で成熟するワカサギ属共通の特徴と考えられる。

成熟様式と産卵回数

大槌湾におけるチカの成熟は雌雄ともに発生年の11月に始まり、翌年4月を中心に産卵が行われることが明らかとなった。これは第3章で述べる産卵場において産卵行動が観察された期間とほぼ一致した。チカの雌ではGSIの増加から卵巣卵の成熟の進行をある程度予測できるが、雄ではGSIの最高値と精巣の完熟が一致しない。これはニジマス*Oncorhynchus mykiss*など多くの魚種で見られる現象であり、GSIの値から雄の成熟状態が判断できないことを示している(太田ら 1965; 高橋 1989)。卵黄

表2-4. 1990年級群の性比. 表上段は産卵期前、
中段は産卵期間中、下段は産卵期後を示す。

採集日	採集地	個体数 雌	個体数 雄	雌の割合（%）	検定結果
2月13日	野島	38	23	62	NS
3月13日	松島	53	36	60	NS
4月15日	野島	30	11	73	**
4月23日	野島	41	6	87	**
5月1日	野島	17	19	47	NS
7月22日	根浜	23	5	82	**
8月17日	浪ノ助	20	10	67	NS
10月1日	センター前	31	14	69	*

検定結果はχ2検定の結果で、NSは性比が1：1であることを、**、*はそれぞれ危険率5%、1%で性比が1：1と認められないことを示す。

表2-5. 1991年級群の性比. 上段は産卵期前、
中段は産卵期間中、下段は産卵期後を示す。

採集日	採集地	個体数 雌	個体数 雄	雌の割合（%）	検定結果
Nov.13,1991	大槌河口	26	14	65	NS
Nov.13	白浜	18	22	45	NS
Jan.31,1992	室浜	32	47	41	NS
Jan.31	白浜	28	41	41	NS
Mar.4	室浜	34	37	48	NS
Mar.18	室浜	27	32	45	NS
Mar.23	根浜	18	16	52	NS
Apr .6	白浜	28	17	62	NS
Apr. 7	根浜	19	27	41	NS
Apr. 7	大槌河口	40	24	63	*
Apr.20	小白浜	69	8	90	**
May.18	室浜	34	19	64	*
Jun.12	大槌河口	21	19	53	NS
Jul.16	大槌河口	21	10	68	*
Sep. 7	箱崎	13	13	50	NS

検定結果はχ2検定の結果で、NSは性比が1：1であることを、*、**はそれぞれ危険率5%、1%で性比が1：1と認められないことを示す。

表2-6. 1992年級群の性比. 上段は産卵期前を下段は産卵期後を示す。

採集日	採集地	個体数 雌	個体数 雄	雌の割合（%）	検定結果
Oct.27,1992	センター前	18	17	51	NS
Nov. 4	白浜	32	23	58	NS
Feb.24,1993	センター前	20	20	50	NS
Sep.20	石浜	17	10	63	NS

検定結果は $\chi 2$ 検定の結果で、NSは性比が1：1であることを、*、**はそれぞれ危険率5%、1%で性比が1：1と認められないことを示す。

表2-7. 1993年級群の性比. 上段は産卵期前、中段は産卵期間中、下段は産卵期後を示す。

採集日	採集地	個体数 雌	個体数 雄	雌の割合（%）	検定結果
Jun.23, 1993	大槌河口	26	22	54	NS
Sep.20	白浜	17	18	49	NS
Sep.20	センター前	21	25	47	NS
Nov. 5	白浜	19	22	46	NS
Nov. 5	大槌河口	25	29	46	NS
Jan.31, 1994	白浜	24	32	43	NS
Jan.31	大槌河口	13	24	35	NS
Feb. 7	センター前	18	20	47	NS
Mar.22	根浜	15	44	25	**
Apr.12	白浜	49	5	91	**
Apr.25	白浜	19	20	49	NS
May. 9	白浜	25	24	51	NS

検定結果は $\chi 2$ 検定の結果で、NSは性比が1：1であることを、*、**はそれぞれ危険率5%、1%で性比が1：1と認められないことを示す。

表2-8. 1994年級群の性比.

採集日	採集地	個体数 雌	個体数 雄	雌の割合（%）	検定結果
Sep. 9,1994	センター前	16	17	49	NS
Sep.11	白浜	20	22	48	NS
Nov. 4	白浜	18	22	45	NS
Nov. 9	大槌河口	20	31	39	NS
Feb.21,1995	センター前	16	24	40	NS
Feb.22	大槌河口	23	11	68	*
Mar.23	大槌河口	42	10	81	**

検定結果は $\chi 2$ 検定の結果で、NSは性比が1：1であることを、*、**はそれぞれ危険率5%、1%で性比が1：1と認められないことを示す。

蓄積の進行に伴いHSIの上昇が見られたが、これは肝臓で卵黄前駆物質がつくられるためである(長浜　1982)。未成熟雌ではHSIの増加が見られなかったことからも、卵巣の成熟が肝臓肥大と密接な関係があることを示している。産卵場以外の場所で採集した雌の卵巣に核移動期以降の成熟期特有の卵が見られないが、この成熟期から産卵までの時間は実験的に調査されたキンギョ *Carassius auratus* では2日以内であり(山本ら　1966)、チカでも卵の最終成熟は産卵直前に起こるものと推測される。また第3章に述べるように成熟の遅れが見られた1994年級群でも産卵期は例年と変わらなかったことから、チカの卵黄蓄積期間は4月の産卵期に間に合うように何らかの調整をしていると考えられる。

チカの卵巣の成熟様式は、成熟卵の成熟段階と卵径が同一卵巣では一様であることから明らかなように、その年産卵される卵が同時に成熟を開始する同時発生型であり、その年の産卵数は産卵期前に決定される。Hunter et al. (1992)のいうところの、1年間に成熟する卵数(potential annual fecundity) =成熟卵の現存数(total fecundity)であり、空ろ胞を持つ卵巣中に吸収過程の卵が存在しないことから1年間に実際に産卵される卵数(annual fecundity)≒potential annual fecundity であると考えられる。

チカの卵巣中の成熟卵は同時発生型であるが、卵巣内にはその年成熟しない周辺仁期卵(未熟卵)が残存する。このような未熟卵は一生に一回産卵する完全同時発生型のサクラマス*Oncorhynchus masou*や、一生に数回産卵する部分同時発生型のニジマスの成熟中の卵巣中にも見られる(山本ら 1959、山本ら 1965)。前者では卵巣卵にしめる未熟卵の割合が9%、後者では70%以上である。チカでは25～45%とその中間の値を示したが、卵巣の1部の組織切片を用いた調査のため、未熟卵と卵黄胞期卵の卵径の差等により未熟卵の割合を過小評価している可能性がある。チカでは未成熟魚がほとんど出現しなかった年でも、産卵終了後の6月以降の1+魚の卵巣中は全て周辺仁期卵であった。卵原細胞からの新たな卵の加入はあるかもしれないが(会田 私信)、チカの卵巣の成熟型は部分同時発生型であり、産卵終了後も翌年産卵する潜在力は持っていると考えられる。雄でも同様に産卵終了後6月に採集した個体ではわずかに残存精子があるもののほとんどの生殖細胞は精原細胞であり、1+魚でも次の産卵期に成熟可能であることを示している。チカの分布の中心に近い北海道産チカの産卵群に含まれる1+以上の個体の割合は0～61.5%（平均25.1%）と大槌湾よりもかなり高く、大槌湾では全く見られなかった2+魚も出現している（Yanagawa 1981)。これらのことは条件さえ整えばチカは一生に複数回産卵、放精が可能であることを示している。

性比の偏りとその原因

産卵場以外の場所で採集されるチカの群の性比が、産卵期直前から産卵期間中にかけて偏る現象は、北海道産チカや諏訪湖産ワカサギにも見られるが(Yanagawa 1981; 白石 1961)、大槌湾の場合産卵場以外の場所で雄に性比が偏る場合は産卵期前だけであり、産卵期間中は雌に偏っていた。また第3章に述べるように産卵場で採集した産卵群の性比は著しく雄に偏る。この原因について成熟過程から次のように考えられる。1.雄は雌に比べ早く完熟するが、雌では成熟度に雄以上にばらつきがあり、全ての個体が同時に産卵に参加できない。2.産卵期が進むにつれ産卵終了個体数が雌雄ともに増えることから、産卵が終了した個体は産卵群からはずれることが推測される。3.雌は1回産卵だが、雄は複数回産卵に加わる。その結果として産卵場では雄に、産卵場以外の場所では雌に性比が偏ると考えられる。本研究では産卵群、すなわち雄に性比が偏っている群が産卵期間中に産卵場以外の海域で採集されなかったが、カラフトシシャモ *Mallotus villosus* やサーフスメルト同様に雄は産卵期間中産卵場周辺海域に集まり留まっているものと推測される（Jangaard 1974; Loosanoff 1937)。

成長、成熟に影響を与える外的および内的要因

気候、水質、水温、餌料生物量、同種および異種の個体密度等の生物学的および物理化学的要因が、魚類の成長パターンに影響を与えることが知られている（Fry and Watt 1956; 白石 1961; 川崎 1982; Wootton 1990、1992)。諏訪湖産のワカサギでは1年間のうちの特定期間の気温、水温または各年の個体群密度の変動が成長に影響をあたえると報告されている(白石 1961)。ここでは水温、チカの個体密度(漁獲量)が成長、成熟および孕卵数の変動に与える影響について考察した。

<u>個体密度(漁獲量)</u>　大槌湾のチカの漁獲量が、大まかなチカの個体密度の指標となることは第1章で述べた通りである。チカの1991年から1994年の年間漁獲量を見ると、1991年は全く水揚げがなく、1992年1260kg、1993年540kg、1994年4700kgであった。これによるとチカの個体群密度は、1994年＞1992年＞1993年＞1991年と推定される。しかし成長の良さは1992年＞1993年＞1994年＞1991年で、孕卵数は1993年＞1994年＞1991年であり、これらの年変動と個体密度の間に強い結びつきは無いと考えられる。

<u>水温の影響</u>　餌が十分に得られる場合、ある一定水温までは成長率は上昇し、その

適水温より高い水温では再び減少する(Wootton 1990)。調査期間中の大槌湾におけるチカの餌条件は不明であるが、大槌湾はチカの分布の南限域にあたり、チカの成長の最適水温より高い水温の影響で成長が悪くなることは十分に考えられる。北海道函館産、森産チカと大槌湾産チカの成長を比較すると、大槌湾における成長のよい年すなわち1992年、1993年、1994年級群では雌雄ともに満1歳時の体長が北海道産チカを上回り、成長の悪い1991年級群でも森産チカを上回っていた(柳川 1980; Yanagawa 1981)。柳川(1980) とYanagawa (1981)は1年級群のみの成長を扱い、調査時の水温等は示していないので、柳川(1980)の調査地に近い浦河の6～11月の平均水温を見ると、平年値で14.0℃、1994年でも15.5℃であった(気象要覧)。大槌湾の結果(図2-4)によればチカの成長期に好適な平均水温は16～17℃であると予想されるので、水温の低い北海道での夏期の成長の低さが、北海道産チカの年間の成長の低さの原因となっていると考えられる。しかし大槌湾では、成長適水温以上の高水温にもさらされる危険性も同時にあると考えられる。また大槌湾は季節風の強さの変動、親潮第1分枝や津軽暖水等の海流系の勢力変動の影響により海況変動も著しいため(第1章参照)、より成長に年変動が起こりやすいと考えられる。冬期にチカの成長が停滞する要因として成熟を先に挙げたが、冬期は水温も著しく低下するため、冬期の成長停滞には水温も影響していると考えられる。

光条件　魚類の成熟に光条件や水温が影響を与えることは多くの魚種で実験的に確かめられており、多くの魚種で日長の変化が成熟を支配するという結果が得られている(朝比奈　1989)。チカの成熟が始まる11月は短日期間中にあたり、1991年級群で見られた未成熟個体が1月以降成熟を始めなかったことから、短日条件が成熟開始の要因の一つと推測される。また1994年級群は成熟が1ヶ月遅れ12月にずれ込んだが、12月は短日期間中であり成熟が開始できたものと考えられる。チカの成熟が始まる11月の水温を見ると、1991～1993年では14.6～15.5℃であるのに対し、1994年は17.7℃と他の年の10月の水温と同等の高水温を示した(表2-9)。また1994年では1ヶ月後の12月の水温(14.2℃)が他の年の11月の水温と同等になっている。このことからチカの成熟開始には短日期間中に約15℃まで水温が低下することが条件となると考えられる。

体長と成熟開始の関係

1991年級群では未成熟魚が多く出現したが、1991年級群の成熟開始時(11月1日)の体長(雌67.5mm、雄68.91mm)を他の年級群と比較すると、他の年級群で最も成長の

表2-9. 1991～1995年の6～12月の水深5mの平均水温(℃)

	1991	1992	1993	1994
6月	13.2	11.8	11.9	13.2
7月	15.9	14.8	14.6	16.2
8月	19.4	18.9	16.7	20.4
9月	20.2	19.7	19.3	21.3
10月	18.1	17.1	17.6	20.2
11月	15.3	14.6	15.5	17.7
12月	12.8	12.3	12.6	14.2

よかった1992年級群とは雌で34.7mm、雄で33.2mm、1993年級群とは雌22.13mm、雄20.24mm、最も成長の悪かった1994年級群とは雌で4.7mm、雄で2.4mmいずれも1991年級群の体長が小さかった(表2-3)。また12月1日の体長を1991年級群と1994年級群で比較すると、11月1日同様1991年級群が雌7.9mm、雄5.6mm小さかった(表2-3)。1992～1994年級群では未成熟個体がほとんど出現しなかったことから、成熟開始時期の体長により成熟するかしないかが決定され、その境界は80mm前後にあると推測される。1991年級群が12月に成熟を開始できず未成熟個体が多く出現したのはこの条件を満たせなかったためであると考えられる。このような成長が悪い場合に未成熟個体が多く出現する現象は、北海道石狩川産ワカサギでも報告されている(田中1972)。

これまで述べてきたとおり大槌湾におけるチカの成長に、水温がかなり影響を与えていると考えられた。しかし1991年級群では成長が悪いばかりでなく体長当たりの孕卵数が他の年に比べて少なく、また全数成熟体長もより大きい体長側にシフトしていた。このことは1991年級群に見られた成長、成熟の変化が単純に水温の影響のみでない可能性を示している。成長、成熟に内的、外的要因が与える影響については飼育実験や、餌料環境等のより詳細な環境データの収集が必要であろう。

第3章　産卵習性と産卵場の形成要因

本章では赤磯浜での産卵行動の観察および産卵親魚の採集結果に基づき、産卵行動、産卵時期、産卵時刻、産卵場の選択等チカの産卵習性の詳細を明らかにし、チカの繁殖戦略について考察した。また大槌湾におけるチカの産卵場の特性を知るために、赤磯浜以外の湾内の幾つかの典型的な砂浜においても、産卵の有無とその砂浜の特徴との関係を調査し、産卵場形成要因を探った。なお赤磯浜における卵の分布に関しては第4章で詳述するため、ここでは簡単に述べるにとどめた。

1. 赤磯浜での産卵特性

材料と方法

チカの産卵の観察と産卵親魚の採集は、東京大学海洋研究所大槌臨海研究センター敷地内にある赤磯浜で行った(図1-2)。赤磯浜は3方を崖に囲まれた、リアス式海岸に典型的な砂浜である。浜は南向きで水平距離は約80mであり、大槌湾では中程度の大きさの砂浜である。また浜中央部には沢が流入しているが、流量の少ないときは波打ち際の手前で砂中に吸収される。観察地の決定にはYanagawa(1981)の砂浜沖水深1mにおけるチカの沈性付着卵の採集報告と、地元漁業者の情報からいくつかの候補地を選び、実際に予備調査を行なった結果、陸地からの接近が容易なこと、刺し網や投網などの漁業の影響が少ないことなどから赤磯浜を選択した。

観察時期は大槌湾におけるチカの生殖腺重量指数の周年変化と(第2章参照)、地元の漁師からの情報により定めた。観察は、1992年は4月15日から5月8日まで、1993年は3月30日から5月8日まで、1994年は3月27日から5月7日まで、1995年は3月25日から5月3日までの毎日行なった。チカの産卵が夕刻行なわれるという漁業者の情報に従い、通常の観察は日没の1時間前から始め、産卵があった場合には産卵終了時まで、産卵がない場合には日没から3時間後まで続けた。産卵と時間(潮汐の日周リズム)との関係を知るために、24時間連続観察を1993年4月5日(大潮)と4月16日(小潮)に行なった。産卵が時刻(光条件)ではなく満潮と関係がある可能性を検討するため、1993年4月9日と10日に深夜の満潮直後に観察を行なった。また通常の観察は汀線で行なったが、砂浜域の沖合いでの産卵が行なわれるかどうかを調査するため、1994年4月11日と25日の日没後に水深1～2m付近を船上から観察した。

日没後の観察には懐中電灯を用い、産卵行動を写真及びビデオで適宜記録した。

また産卵開始と終了時刻を記録した。1994年4月24日に産卵開始時の照度を照度計により測定した。産卵群の性比及び年齢組成を知るため、通常の観察時にたも網または投網を用いて産卵群の一部を採集した。試料は鱗を用いて年齢査定し(浜田 1956)、生殖腺の観察により性を調べた。加えて、産卵親魚の胃内容物を調査し、卵食の有無を確認した。

観察地点が波打ち際であるため天候や海況の影響を受けやすく、写真やビデオ撮影による産卵規模の推定が常には行なえなかった。そこで以下に述べる方法により産卵群の概数を計数し、産卵規模を推定した。まず産卵群中の10～20個体を計数し、それらが群中にしめる面積の割合を見積もった。次にその割合から産卵群全体の個体数を逆算した。産卵規模はその計数をもとに以下のように定義した。

1.小規模(Ｓ)(産卵群が50個体以下で構成されている場合)
2.中規模(M) (50-200個体)
3.大規模(Ｌ) (200-500個体)
4.極めて大規模(ＸＬ) (500個体以上)

赤磯浜(産卵場)の環境指標の一つとして、1994年4月28日に砂礫の粒度組成を計測した。浜から沖合いに向け4本のトランセクトラインを設定し(測線A～D)、試料の採取はそれぞれの測線上の最満潮線から3m間隔に沖合い18mまで行なった。試料の採取には直径5ｃｍ、高さ13ｃｍの円筒形のコアサンプラーを用い、各採集地点の表層から13ｃｍまでの砂を採取した。採取した砂は淡水で十分洗浄し、60°Cで24時間乾燥した後、目合い2、1、0.5、0.25、0.125、0.065ｍｍのふるいにかけ、それぞれのふるいに残った砂とふるいにかからなかった砂の重量を秤量し、それぞれの分画の重量百分率を算出した。

結果

産卵行動

チカの産卵過程は大きく3つの段階に分けることができた(図3-1)。日没直後、産卵群は赤磯浜の沖に現れ、汀線に沿って水深1-3m付近を群泳した(群泳期: gathering stage)。暗くなるにつれ、産卵群は徐々に汀線方向に近づき、汀線への接近と離脱を繰り返した(接近期: approaching stage)。接近期は毎年浜の西端でのみ観察された。完全に暗くなる(0.1lx以下)と同時に産卵群は汀線付近に押し寄せて産卵を開始した(産卵期: spawning stage)(図3-2)。これら一連の産卵行動は、産卵が確認された日には同じ順序で必ず観察された。

図3-1. チカの産卵行動の模式図と赤磯浜における産卵場
(a)は群泳期、(b)は接近期、(c)は産卵期を示す。
(c)の斜線で示された地点は1992-1993年と1995年に
産卵が行われた地点。黒丸は1994年に本来の産卵場が
倒木で覆われた際に産卵が観察された地点。

図3-2. 1993年4月6日赤磯浜におけるチカの産卵。

1993年4月5日、16日の24時間連続観察と1993年4月9日、10日に深夜の満潮時の観察を行なった結果、産卵行動は日没直後のみに行なわれ、潮汐および日出時刻とは関連しないことが明らかとなった。また産卵時には全個体が産卵場に集まり、薄暮時(群泳期)に群泳していた沖合いの海域に産卵親魚は見られないことが船を用いた観察より明らかとなった。産卵継続時間は30分から3時間半で日により異なっていたが、おおむね産卵規模が大きいほど長くなる傾向が見られた(表3-1)。

産卵期 (spawning stage)において、産卵群は波の動きに応じて汀線付近を行きつ戻りつし、中には浜に打ち上げられる個体も見られた。産卵群の中には2から10数個体がお互いに体を絡ませるように泳ぐのが頻繁に観察された(図3-3-(a))。それらの個体は突然平行に並び、砂を巻き上げながら約1m、時間にして1秒程度の非常にすばやい直線的な遊泳を行った(図3-3-(b)、-(c))。この遊泳には特に方向性はなかった。またこの行動には体を絡ませていなかった個体が外から加わることも時折観察された。すばやい遊泳の後、各個体はお互いに体を離し、それぞれ別々にもとの群に戻った(図3-3-(d))。この一連の行動は常に引き波の間に観察された。この行動を示すグループを採集した場合、常に1尾の雌と数尾の雄が採集された(表3-2)。

群泳期と接近期の産卵魚は非常に敏感で、近づいて採集する事は困難であったが、産卵が開始された後は観察者の存在、すなわち懐中電灯の明かりや写真撮影用フラッシュに対する警戒が薄れ、容易に接近し、たも網で採集することができた。たも網による採集が産卵を邪魔した場合、いったん群は散逸するものの数分でもとの場所に集まった。そのように産卵中の個体は周囲の状況に対し無警戒であったが、産卵魚の捕食者は存在しなかった。また卵を狙った魚等の捕食者も観察されなかった。産卵親魚も空胃の場合が多く、とくに新しく産卵された卵は産卵親魚の胃から全く発見されず、産卵親魚による産卵中の卵食はないことが明らかとなった。

産卵群の年齢組成および産卵場における産卵群の性比

産卵群は大多数の0+魚と少数の1+魚により構成されており(表3-3)、産卵場で採集したチカは雌雄ともに完全に成熟し、人工受精用親魚として用いることができた。1+魚の産卵群中に占める割合は常に低く、1993年は採集全体で6.5%(実測値の範囲：0～16.7%)、1994年は全体で3.1%(0～16.7%)、1995年は全体で1.4%(0～11.1%)であった。各調査年をあわせると、雌で0.4%、雄で2%となった。これにより大槌湾の再生産のほとんどは当歳魚により行われることが明らかとなった。

産卵場では雄の数が雌を上回った(表3-3)。時折、雌が全く採集されない場合もあ

表3-1. 産卵規模と産卵場滞留時間の関係

Duration	Spawning scale				
(hrs)	S	M	L	XL	Total
<0.5	8	6			14
0.5-1	8	3	2	1	14
1-2	1	2	3	1	7
2-3			1	1	2
Total	17	11	6	3	37

観察は1992年から1994年に行った。

図3-3. チカの産卵行動。
チカの産卵は次のような順で行われる。(a)産卵群中で数個体が体を絡ませあう。(b),(c)それらの個体が突然平行に並び、時間1秒以内、距離約1mを砂をまきあげながら非常にすばやく遊泳する。この間に産卵が行われる。(d)すばやい遊泳が終わると、各個体は体を離し別々に産卵群中に戻る。

表3-2. 産卵行動を示した雌雄の採集個体数

Date	Sample No.	Female	Male
Apr. 26	1	1	4
	2	1	3
	3	1	3
	4	1	4
Apr. 27	1	1	3
	2	1	1
	3	1	3
Apr. 29	1	1	4
May. 1	1	1	1
	2	1	3
	3	1	2

採集は1995年に赤磯浜で行った。

表3-3. 1993年から1995年に採集した産卵群の年齢組成および性比

Date	Number of individuals				Ratio of Female	Ratio of 1+ fish	Spawning scale
	Female		Male				
	Age 0+	1+	0+	1+			
Apr. 2, 1993	1	0	11	1	0.077	0.077	M
Apr. 3	0	0	24	0	0	0	M
Apr. 5	0	0	7	0	0	0	XL
Apr. 6	2	1	16	2	0.143	0.143	XL
Apr. 7	0	0	12	0	0	0	L
Apr. 8	0	0	25	0	0	0	L
Apr. 13	2	0	5	1	0.25	0.125	M
Apr. 15*	0	0	37	4	0	0.098	M
Apr. 24	0	0	4	0	0	0	M
Apr. 25	2	0	1	0	0.667	0	S
Apr. 26	0	0	5	1	0	0.167	M
May. 2	0	0	1	0	0	0	S
1993 subtotal	7	1	138	9	0.052	0.065	

*は投網による採集を示す。他の採集は全てたも網で行った。
産卵規模の定義は本文参照。

表3-3. 続き

Mar. 31, 1994	2	0	2	1	0.4	0.2	S
Apr. 1	1	0	14	3	0.056	0.167	M
Apr. 4	0	0	12	0	0	0	M
Apr. 5	5	0	15	1	0.238	0.048	L
Apr. 6	2	0	13	0	0.133	0	S
Apr. 19	1	0	20	0	0.048	0	L
Apr. 23	0	0	44	1	0	0.022	XL
Apr. 24	1	0	57	0	0.017	0	L
1994 subtotal	12	0	177	6	0.062	0.031	

表3-3. 続き

Mar. 28, 1995	1	0	40	0	0.024	0	L
Mar. 29	3	0	16	0	0.158	0	M
Mar. 30	4	0	40	0	0.091	0	L
Apr. 4	0	0	8	1	0	0.111	L
Apr. 6	0	1	10	0	0.091	0.091	L
Apr. 7	1	1	20	0	0.091	0.045	L
Apr. 10	4	0	29	2	0.114	0.057	XL
Apr. 11	0	0	76	0	0	0	XL
Apr. 14	2	1	119	0	0.025	0.008	L
Apr. 15	0	0	36	0	0	0	XL
Apr. 16	5	0	15	0	0.25	0	L
Apr. 17	0	0	45	0	0	0	XL
Apr. 18	3	0	23	0	0.115	0	L
Apr. 19	1	0	27	0	0.036	0	L
Apr. 20	2	0	44	1	0.043	0.021	L
Apr. 21	1	0	22	0	0.043	0	L
Apr. 22	1	0	30	2	0.03	0.061	L
Apr. 25	1	0	22	1	0.042	0.042	L
Apr. 26	2	0	9	0	0.182	0	L
Apr. 28	7	0	9	0	0.438	0	S
May. 1	0	0	27	0	0	0	L
1995 subtotal	38	3	667	7	0.057	0.014	

ったが、これは著しい性比の偏りの結果であると考えられた。産卵群中の雌の割合は、1993年全体では5.2%(範囲0～66.7%)、1994年全体では6.2%(0～23.8%)、1995年全体で5.7%(0～43.8%)であった。産卵群中に占める雌及び1+魚の割合は、採集日または産卵規模と有意な関係は見られなかった。(それぞれ採集日との関係はKolmogorov-Smirnov testを、産卵規模との関係にはKruskal-Wallis testを用いた。)

産卵活動と潮汐周期

赤磯浜における産卵は、1992年は4月17日から19日、1993年は4月2日から5月3日、1994年は3月31日から4月28日、1995年は3月28日から5月3日まで観察された(図3-4)。すなわち、いずれの年も産卵は3月下旬から4月初旬に始まり、5月初旬までには終了した。これはＧＳＩの周年変化から推定された産卵期と一致した（第2章参照）。

1992年は観察期間が他の年に比べ短かったものの、各年とも満月の大潮周辺に産卵のピークが確認された(図3-4)。1992年には産卵が満月の大潮時のみに観察されたが、他の年では規模は満月の大潮時に比べ小さいものの、潮汐の月周期に関わらず産卵が確認された。特に産卵規模が最大であった1995年には大規模(サイズＬ以上)の産卵が4月中毎日のように観察された(図3-4)。

赤磯浜内での産卵場所

1992年、1993年及び1995年では、産卵は浜の西端でのみ観察された。この地点の潮間帯の傾斜は1：12で、産卵が観察された時点の潮位は34から120ｃｍの範囲であった(大槌湾の平均潮位は86ｃｍである)。1994年2月に強風のため浜西端の崖から直径50ｃｍ以上の松が落下し、例年産卵場が形成される地点を覆った。松はちょうど平均潮位時の汀線付近に汀線と平行に落下していた。この年、産卵行動のうち群泳期と接近期の2つの行動は例年と同じく浜西端で行われたが、産卵場所は松を避けるように浜西端部から東の方に分散した(図3-2)。分散した産卵場に共通した特徴は見られなかったが、同一日には同一箇所で産卵が行われた。潮位が低く汀線が松よりも沖側に位置した場合は、産卵は例年通り浜の西の端で行われた。この松は1994年秋の台風時に波浪のため浜から流出し、浜の西端部は再び何もない状態に回復した。以後1995年の産卵場は再びこの地点に復帰した。

赤磯浜における砂礫粒度組成と産卵場の関係

赤磯浜の砂礫は花崗岩起源で石英を多く含むいわゆる白砂である。各測線の潮間

図3-4. 1992年～1995年に赤磯浜で観察された産卵期間と産卵規模。
図中の黒丸は満月を、白丸は新月を示す。星印は悪海況のため、
観察ができなかった日を示す。産卵規模の定義は本文参照。

帯の平均中央粒径値を比較すると、測線Aでは1.61mm、測線Bで0.94mm、測線Cで1.17mm、測線Dで0.99mmであり、例年産卵が行なわれた測線Aに沿った潮間帯が最も粗い砂礫で構成されていることが明らかとなった。測線Aについて見ると、産卵の行なわれた潮間帯は2mm以上の砂を20～40％含む最も粗い砂礫で構成されていた(図3-5)。また測線Bから測線Dには0.5mm以下の粒径の細砂が5～30％存在するのに対し、産卵場のある測線Aではそれら細かい砂礫が沖合いにわずかに数％出現する程度である。細かい砂は流れの強さのよりよい指標と考えられる(小松、私信)。そこでHjulströmの流速と堆積する砂礫粒径の関係図（Sverdrup *et al.*, 1961)から判断すると、赤磯浜においては浜西端部の測線Aに沿った潮間帯では沖方向への強い流れが存在すると判断された。

2. チカの産卵場形成と砂粒の径組成

材料と方法

大槌湾はリアス式海岸中の湾であるため大規模な砂浜は根浜のみで、赤磯浜と同程度かそれよりも規模の小さい砂浜が崖の間に点在している(第1章参照)。これら砂浜の中から、小白浜、白浜、箱崎、根浜港横(駒が崎)、室浜及び みさご島前の計6ヶ所で卵の採集および潮間帯の傾斜の測定を、小白浜と箱崎を除く砂浜では砂礫粒度の測定を行なった(図1-2)。小白浜及び箱崎における調査は1993年5月6日に、室浜及び白浜における調査は1994年4月19日に、根浜港横及びみさご島前の採集は1995年4月18日に行なった。卵の採集は各砂浜を5等分するように4本のトランセクトラインを浜から沖合いに向けて設定し、各測線上の最満潮線、平均潮位時の汀線、最干潮線、及び基準海面時の水深30cm地点に測点を設けた。各砂浜における採集時の汀線は平均潮位時の汀線地点と最干潮線の間に存在した。トランセクトラインは湾奥に近い側から湾口に向けて順に測線A、測線B、測線C、測線Dとした。卵の採集には直径7.5cm、高さ14cmの円筒形のコアサンプラーを用い、各測点上の砂を表面から14cmの深さまで採取し、それを10％ホルマリンで固定した。その際、生物の蛋白を染色するローズベンガルを用いチカ卵を含めた生物を染色した。固定、染色後、肉眼で砂中からチカ卵を選別、計数した。そして各測点におけるチカ卵の現場密度(No./m^2)を算出した。白浜、室浜、根浜港横(駒ヶ崎)及びみさご島前における砂礫粒度組成調査方法は赤磯浜における場合と同様であり、調査地点は各砂浜とも卵採

図3-5. 赤磯浜の砂礫粒度組成。
底砂の採集は浜を5等分する間隔で、大潮の最満潮線から沖合いに向け設定した4本のトランセクトライン上で、最満潮線から3m間隔に沖合い18mまで行なった。各ラインとも0-約13mの間が潮間帯にあたる。グラフは上に示す粒径の分画が、各採集地点の砂礫中に含まれる割合（重量百分率）を積算したもの。

集地点と同じである。また赤磯浜、室浜、根浜港横およびみさご島前の各砂浜で、卵が付着していた砂礫の粒度組成を調査した。赤磯浜では卵の分布の中心と産卵場が同じトランセクトライン上にあったため(第4章)、他の卵が採集された砂浜でも卵の分布の調査結果から産卵場を推定した。

結果

大槌湾における産卵場とその形成要因

赤磯浜以外の浜で卵が採集されたのは、箱崎、根浜港横、室浜及びみさご島前の4ヶ所であり、小白浜及び白浜では卵は採集されなかった(表3-4)。卵の採集されたみさご島前、根浜港横、室浜、赤磯と、卵の採集されなかった白浜及び小白浜の粒度を比較すると、卵の採集された砂浜の平均中央粒径値が赤磯浜で1.18mm、他の砂浜では2mm以上であるのに対し、卵の採集されなかった白浜は0.33mm、小白浜は0.26mm (Takahashi and Kawaguchi 1995)と極めて細かかった。これによりチカの産卵場となる砂浜の中央粒径値は少なくとも1mm以上であることが明らかとなった。砂浜の傾斜及び砂質に関しては、産卵のあった砂浜と産卵の無い砂浜とで明瞭な差は見られず、産卵場の選択に関して鍵となる大きな要因では無いと判断された。つぎに各砂浜の潮間帯の粒度組成と卵の分布の関係をさらに詳しく調べた。

<u>根浜港横(駒ヶ崎)</u>: 根浜港横の潮間帯では、各測線とも2mm以上の粒径の砂が卓越したが、赤磯浜ではほとんど存在しなかった0.5mm以下の砂礫が10～40%含まれていた(図3-6)。測線間の砂礫粒度組成に赤磯浜ほど顕著な差は認められず、どの測線にも2mm以上の砂が40～70%含まれ、0.5mm以下の砂礫が10～20%、0.5～2mmの砂礫が10～40%存在した。卵は最も湾口よりに設定した測線Dの最満潮線から平均海面時の汀線付近に最も多く存在したが、すべての測線に卵が出現した(図3-7)。

<u>室浜</u>: 室浜では、測線Aに0.5～2mmの粒径の砂礫が他のラインに比べ約70%と多く出現した(図3-8)。また、測線Bでは0.5mm以下の砂礫が最満潮線付近を中心に5～20%存在した。一方測線C、DではA、Bに比べ2mm以下の砂礫の割合が著しく減少し20～40%となり、より粗い砂で構成されていた。卵は測線Aの平均海面時の汀線付近を中心に測線A、Bに分布していたが、測線C、Dには全く存在しなかった(図3-9)。

<u>みさご島前</u>: みさご島前では測線A、Bに0.5～2mmの砂礫が最満潮線付近を中心に10～40%存在したのに対し、測線C、Dでは90%以上が2mm以上の砂礫により構成されていた(図3-10)。また測線Bの最満潮線付近には0.5mm以下の砂礫も10～20%存

表3-4. 大槌湾におけるチカの産卵場としての砂浜の比較

Beach name	M.P.D. (mm)	Slope	M.S.*	E.D. (No./m^2)	Sampling date
Hakozaki	N.D.	1:14	S	16.8	May. 6, 93
Koshirahama	0.26**	1:13**	G	0	May. 6, 93
Murohama	>2	1:10.5	S	44.8	Apr. 18, 94
Shirahama	0.33	1:11.5	G	0	Apr. 18, 94
Akaiso	1.18	1:12	G	144***	Apr. 26, 94
Misago	>2	1:9.5	S	308	Apr. 19, 95
Komagasaki	>2	1:10.5	S	182	Apr. 19, 95

*: 山中ら (1990) **: Takahashi and Kawaguchi (1995)

***: 1994 年4月28日採集時の潮間帯における平均値

M.P.D.: 潮間帯の平均中央粒径値 Slope: 潮間帯の平均傾斜

M.S.: 砂の主成分 S: 堆積岩起源の砂 G: 花崗岩起源の砂

E.D.: 潮間帯における卵の平均採集密度

図3-6. 根浜潜機(駒ヶ崎)砂浜の潮間帯の砂礫粒度組成。
採集は浜を5等分するように汀線から沖合いに向け設定した4本の
トランセクトライン上で行なった。ラインは湾奥に近い方から順にA,B,C,D
とした。Hは大潮時の最満潮線、Mは平均海面時の汀線、
Lは大潮時の最干潮線、30cmは基準海面時の水深30cmの地点を示す。
グラフは上に示す粒径の分画が、各採集地点の砂礫中に含まれる割合
(重量百分率)を積算したもの。

図3-7. 1995年4月18日根浜潜機（駒ヶ崎）砂浜における卵採集密度。
採集は浜を5等分するように汀線から沖合いに向け設定した4本の
トランセクトライン上で行なった。ラインは湾奥に近い方から順に
A,B,C,Dとした。Hは大潮時の最満潮線、Mは平均海面時の汀線の地点、
Lは大潮時の最干潮線、30cmは基準海面時の水深30cmの地点を示す。
I-Xはそれぞれ卵の発生段階を、Dは死卵を、Bは壊れた卵をそれぞれ示す。
卵発生段階の定義は本文4章参照。

図3-8. 室浜の潮間帯の砂礫粒度組成。
採集は浜を5等分するように汀線から沖合いに向け設定した4本の
トランセクトライン上で行なった。ラインは湾奥に近い方から順にA,B,C,D
とした。Hは大潮時の最満潮線、Mは平均海面時の汀線の地点、
Lは大潮時の最干潮線、30cmは基準海面時の水深30cmの地点を示す。
グラフは上に示す粒径の分量が、各採集地点の砂礫中に含まれる割合
(重量百分率)を換算したもの。

図3-9. 1994年4月19日室浜における卵採集密度。
採集は浜を5等分するように汀線から沖合いに向け設定した4本の
トランセクトライン上で行なった。ラインは湾奥に近い方から順に
A,B,C,Dとした。Hは大潮時の最満潮線、Mは平均海面時の汀線の地点、
Lは大潮時の最干潮線、30cmは基準海面時の水深30cmの地点を示す。
I-Xはそれぞれ卵の発生段階を、Dは死卵を、Bは壊れた卵をそれぞれ示す。
卵発生段階の定義は本文4章参照。

図3-10. みさご島前砂浜の潮間帯の砂礫粒度組成。
底砂の採集は浜を5等分するように汀線から沖合いに向け設定した4本のトランセクトライン上で行なった。ラインは湾奥に近い方から順にA,B,C,Dとした。Hは大潮時の最満潮線、Mは平均海面時の汀線の地点、Lは大潮時の最干潮線、30cmは基準海面時の水深30cmの地点を示す。グラフは上に示す粒径の分画が、各採集地点の砂礫中に含まれる割合（重量百分率）を積算したもの。

図3-11. 1995年4月18日みさご島前砂浜における卵採集密度。
採集は浜を5等分するように汀線から沖合いに向け設定した4本のトランセクトライン上で行なった。ラインは湾奥に近い方から順にA,B,C,Dとした。Hは大潮時の最満潮線、Mは平均海面時の汀線の地点、Lは大潮時の最干潮線、30cmは基準海面時の水深30cmの地点を示す。I-Xはそれぞれ卵の発生段階を、Dは死卵を、Bは壊れた卵をそれぞれ示す。卵発生段階の定義は本文4章参照。

在した。卵は測線Aの最満潮線付近を中心に測線A、Bに分布し、測線C、Dにはほとんど存在しなかった(図3-11)。
白浜: 白浜は卵の存在した砂浜に比べ、全ての測線で2mm以上の砂が10%以下と極端に少なく、0.5ｍｍ以下の砂が全体の40～80%を占めた(図3-12)。

卵の付着していた砂礫の粒径

卵の付着していた砂礫粒度組成を表3-5に示した。全体で見ると卵は0.5～2ｍｍの砂を中心に付着しており、その割合は卵が付着していた砂礫全体の68.2～93.7%であった。2ｍｍ以上の砂粒への卵の付着は赤磯の6.2%が最高で、他の浜では0.9～3.2%と低かった。赤磯では0.5ｍｍ以下の砂が0.1%と他の砂浜の18.0～30.6%に比べ著しく少なかった。これは赤磯浜の産卵場となる測線Aの潮間帯付近に0.5ｍｍ以下の砂礫がほとんど存在しなかったことを反映している(図3-5)。また他の砂浜では、卵が多く採集された測線の潮間帯は、卵の採集されなかった測線の潮間帯に比べ0.5～2ｍｍの砂礫が5～40%と多く含まれており、卵の付着した砂礫粒度はそれを反映していた(図3-6、-8、-10)。

3. 考察

産卵場の選択

赤磯浜における卵の分布は第4章で詳述するが、1994年を除き卵は産卵が行なわれた浜西端部の汀線付近のやや沖側に広く分布していた。チカの卵は卵塊を形成せず、それぞれが個別に0.5～2mmの粒径の砂数個に付着した状態で砂中に存在した。卵の死亡の大きな要因の一つとして魚類による捕食があげられ、卵の集中した分布が大量の捕食につながる可能性が存在する(Bailey and Houde 1989)。チカの場合は卵塊を形成しないので、より卵の分布を分散させることが被食をさける上で効果的であると考えられる。また卵が砂等による物理的衝撃に耐えることができれば、流れの強い場所ほど酸素供給の点でも有利である。チカの卵は採集の際にかなりの物理的衝撃が加えられても破損しないことから、衝撃に対しかなりの抵抗力があると考えられる。これらのことから判断して、産卵が行なわれた赤磯浜西端部は沖方向への流れも強く、最も卵を分散させるのに適した場であると考えられる。このことは産卵場に変化が見られた1994年に、汀線が松の沖側にある場合には産卵が浜西端で行

図3-12. 白浜の潮間帯の砂礫粒度組成。
採集は浜を5等分するように汀線から沖合いに向け設定した4本の
トランセクトライン上で行なった。ラインは湾奥に近い方から順にA,B,C,D
とした。Hは大潮時の最満潮線、Mは平均海面時の汀線の地点、
Lは大潮時の最干潮線、30cmは基準海面時の水深30cmの地点を示す。
グラフは上に示す粒径の分面が、各採集地点の砂礫中に含まれる割合
(重量百分率)を積算したもの。

表3-5. 付着砂礫の粒度組成

	砂礫粒径（mm）		
	<0.5	0.5~2	2<
根浜港横	30.6	68.2	1.2
みさご島前	18.0	81.1	0.9
室浜	23.0	73.8	3.2
赤磯	0.1	93.7	6.2

表中の数値は各分画の砂礫の重量百分率を示す。

われたことからも支持される。このような、流れや砂礫粒度が産卵場決定の要因の一つであることが、チカ同様の沈性卵を産むサーフスメルト、カラフトシシャモ、アユ *Plecoglossus altivelis* および多くのサケ科魚類で報告されている（Thompson 1936; 白石・鈴木 1962; Jangaad 1974; 西田 1978; Frank and Leggett 1981a; Kondolf *et al.* 1991; 立原・木村 1991）。これらの種でもチカ同様、産卵基質や産卵床として、またそれぞれの種の産卵習性や卵の性質に応じて、砂の粒度が選ばれ産卵が行われている。

産卵場の粒度組成について詳しくみると、卵が採集された砂浜ではいずれも中央粒径値が1mmを越えていた。しかし赤磯浜以外の砂浜では卵が採集された測線では2mm以下の砂礫が40～70%含まれていたのに対し、卵の採集されなかった測線では2mm以下の砂礫は40%以下しか含まれていなかった。また卵の採集されなかった赤磯の測線Ｂ～Ｄおよび白浜ではいずれの測線でも2mm以上の砂礫は15%以下しか含まれていなかった。これらのことと卵が付着していた砂礫の粒度組成から、チカの産卵場としての適地は2ｍｍ以上の砂を15%以上含み、なおかつ2mm以下の砂礫が0.5～2mmの砂礫を中心に40%以上含まれる潮間帯であると判断された。すなわちチカは卵の付着基質として適した粒径の砂を含み、卵の発生場所としてある程度の砂礫間隙が確保される地点を産卵場として選択していると推定される。

産卵行動の機能と意義

1992年、1993年及び1995年の産卵は赤磯浜西端のみで観察されたが、1994年は産卵場が松の倒木の影響で分散する現象が見られた。しかし産卵前の浜沖での群泳期(Gathering stage)と、暗くなる直前の汀線付近への接近と離脱の繰り返しの接近期(Approaching stage)は1994年も他の年同様の場所で行なわれた。またこれら2つの行動は産卵が行なわれる際には必ず観察されことから、群泳期と接近期は産卵時間までの待機と産卵場選択の上で機能していると考えられる。すなわち接近期の際に産卵場となるべき場所に障害(例えば松の倒木)がある場合には産卵場を他の場所に移すと考えられる。これは汀線が松の沖側にある際には産卵が浜西端部で行なわれたことからも支持される。これらのことから産卵日の日没直後から見られる群泳期、接近期、産卵期の3つの行動段階は密接に関連してチカを産卵成功に導いていると考えられた。アトランティックシルバーサイド *Menidia menidia* とカリフォルニアグルニオン *Leuresthes tenuis* でも同様な産卵前の行動が観察されている。両種とも潮位に関連して産卵する種であるが、産卵前に産卵に適した付着基質を探し、その後

最適潮位になった時点で産卵を開始することが報告されている(Middaugh *et al.* 1981; Walker 1952)。

産卵のピーク

産卵のピークはいずれの年も満月の大潮を中心に観察された。大槌湾周辺ではチカの産卵期の大潮時には満潮が日没と前後して起こる。すなわち大潮時にはチカの産卵時刻である暗くなった直後は引き潮にあたり、大潮時の潮流が強いこともあり最も効果的に卵を沖合いに分散させることができると考えられる。グルニオン、アトランティックシルバーサイド、クサフグ *Takifugu niphobles* や珊瑚礁に棲む数魚種で同様に満月と新月の大潮時に産卵のピークが確認されている（Walker 1952; Baxter 1960; 野崎ら 1976; Johannes 1978; Middaugh 1981; Middaugh *et al.* 1981; 白石 1986）。大潮の特定の潮位時の産卵は、産卵習性、卵の分布様式と生残及び卵の効果的な分散と関係し、繁殖成功率を高めるためであると考えられいる（Walker 1952; Baxter 1960; Johannes 1978; Middaugh 1981; Middaugh *et al.* 1981; 白石 1986）。しかしチカの場合は全体の産卵規模が大きい年では大潮時以外にも産卵が確認され、1995年には比較的規模の大きな産卵が毎日のように観察された。また大潮時以外では日没と満潮は関連が無くなるが、チカの産卵は潮位と無関係に日没直後のみに観察された。このことはチカの産卵の引き金となる刺激は潮位よりもむしろ明るさの減少であることを示唆している。日没直後の完全に暗くなった際に浮遊卵を産卵する魚種が多く知られている（Johannes 1978)。日没直後の完全に暗くなったときは、昼行性、夜行性の捕食者がともに不活発な時期である（Johannes 1978; Helfman 1993)。チカの産卵時に産卵親魚や卵を狙った捕食者が存在しなかったことからも、完全に暗くなった直後の産卵は産卵親魚及び卵の捕食回避に有効であると考えられる。チカでは産卵親魚による産卵時の卵食はなかったが、チカ同様沈性付着卵を産むアユでは産卵時の卵食が報告されている(立原・木村 1991)。チカは夜間に摂餌しないことが確認されており(第6章参照)、親による卵食を防ぐためにも日没後完全に暗くなった直後の産卵は有効であると考えられる。

砂浜域は波や風の強さ、淡水の流入等様々な環境の影響を受けやすい。すなわちチカの卵や仔魚は複雑な環境に直面することとなる。チカと同じく潮間帯で産卵するカラフトシシャモやニシン *Clupea harengus* は産卵期間中に産卵を分散させ、いずれかのコホートが良好な環境にあたるようにする"Bet hedging" strategy をとることが報告されている(Lambert 1984; Lambert and Ware 1984)。チカの場合大潮が最

も産卵に適した時であるとはいえ、環境の変動しやすい砂浜域での産卵であるため、"Bet hedging"的な産卵を行なうことは充分考えられる。1995年では大規模な産卵がほぼ毎日観察されたことから、産卵親魚量が多い年は産卵を分散させ繁殖の成功をはかるものと推測される。

産卵群の性比と年齢組成

チカの産卵群は主に雄により構成されていた。同様の現象はサーフスメルト、アユ、ウグイ *Tribolodon hakonensis* クサフグで報告されている (Loosanoff 1937; Penttila 1978; 白石・鈴木 1962; 西田 1978; 白石 1986; 酒井 1987)。チカの場合この原因としてまず雄の早熟と複数回の放精および雌の同時1回産卵が考えられる(第2章参照)。またカラフトシシャモやサーフスメルトでは雄が雌よりも早くに成熟し、産卵期の早い時期に産卵場に来遊する事が報告されている(Jangaard 1974; Loosanoff 1937)。チカでも産卵期の開始直前に雌雄の群が分かれることから(第2章参照; Yanagawa 1981)、雄は雌よりも早い時期に産卵場に来遊するものと考えられる。チカはカラフトシシャモやアユ同様に1尾の雌と複数の雄により産卵を行なう(Jangaard 1974 ; 立原・木村 1991)(表3-3)。このような産卵は雄の間での精子の競合や、個々の雄にとっては受精の不確かさの原因となる。チカの雄による産卵期の早い時期から複数回産卵に参加するという性質はこれを補う方向に作用する。また雌は1産卵期に1回産卵する。そのために産卵場での著しい性比の偏りが起こるものと推定される。

チカの産卵群は主に0+魚により構成され、1+魚は少数しか存在しない。これは大槌湾におけるチカの寿命が主として1年であることを示している。北海道産チカの産卵群に含まれる1+以上の個体の割合は0-61.5%(平均25.1%)と大槌湾よりもかなり高く、大槌湾では全く見られなかった2+魚も出現している(Yanagawa 1981)。またサーフスメルトでは産卵群の中心は0+魚よりもむしろ1+魚であり、多くの個体の成熟開始が1+歳であることが報告されている(Loosanoff 1937; Penttila 1978)。大槌湾の海況は変動しやすく不安定であり(第1章参照)、チカの分布のほぼ南限にあたる(上野 1988)。大槌湾におけるチカの成長および体長に対する孕卵数は年変動があるものの、北海道で報告された結果とほぼ同等かそれを上回っている(伊藤 1957b; Yanagawa 1981; 第2章参照)。これらの点を考えると、大槌湾のチカはPianka(1970)が報告したr-選択の条件とほぼ一致する。r-,K-選択のみで生活史戦略を議論するのは危険であるが(Wilbur et al. 1974)、大槌湾の不安定な環境とチカが北方性の魚種で

あることを考慮すると早い成長と早熟が有利に働いているものと考えられる。

第4章　初期生活史

1.　卵の分布様式

卵の分布様式を知ることは資源管理の上でも、次章で扱う「卵数法」を実行する際にも必要不可欠な情報である。ここでは沈性付着卵を産むチカの産卵後の卵がどのように分布しているかを明らかにした。

材料と方法

産卵場周辺海域における卵の分布調査を1992年から1995年まで赤磯浜で行った。1992年4月27日に図4-1-(a)に示す測線と採集点でスミス-マッキンタイアー型採泥器を用い卵が付着している海底の砂の採集を行った。採集した砂からさらに直径7.5cm、高さ14cmの円筒形コアサンプラーで深さ14cmの4つのサブサンプルを採集した。サブサンプルを合わせて1試料とし、ローズベンガルを含む10％ホルマリンで採集直後に固定した。固定後肉眼でチカの卵を砂中から選別、計数し分布密度を算出した。

スミス-マッキンタイアー型採泥器による採集は、海底地形による制約を受け、また粗い砂礫を含む赤磯浜では失敗も多いため、1993年以降は素潜りによるコア採集を行った。1993年から1995年の各採集点は図4-1-(b)～(d)に示す通りである。各年とも各採集点につき先述のコアサンプラーにより海底表面から砂中14cmまでの採集を3回行い、それらを合わせて各点の試料とした。採集後の処理は1992年と同様である。1993年は4月1日、6日、12日、19日、26日の計5回、1994年は3月31日、4月7日、14日、21日、28日、5月6日、13日の計7回、1995年は3月30日、4月6日、14日、17日、21日、24日、28日、5月8日の計8回採集を行った。採集した卵は生卵と死卵に分けそれぞれを計数した。1993年～1995年には生卵を飼育実験で得られた指標に従い各発生段階に分け、それぞれの発生段階に属する卵を計数した。発生段階区分は本章第3節に詳述する。

卵の砂中における深度分布を知るために、1993年4月26日に測線Aの潮間帯の中央部とかけあがり斜面の上端で直径3.6cm、長さ30cmの円筒形コアサンプラーを用い各点で3回の採集を行った。各採集点の試料は海底から鉛直的に4cm間隔で砂中16cmの深さまでを4の分画に分け、それぞれに含まれる卵の数を計数した。潮汐と卵の砂中の深度別分布の関係を知るために、1995年5月9日に干潮時、満潮時、その中間時の3回にわたり調査を行った。採集地点は測線Aの最満潮線からかけあがり直下まで

図4-1. 1992年～1995年の赤磯浜卵採集測線。
1994年はA～Fの各測線で3m間隔で採集点を設け計42点で、1995年はA～Fの各測線で2m間隔で採集点を設け計66点で採集を行った。

4m間隔で計5点とした。各採集点で1993年と同様の採集を行い、1995年は海底表面から砂中15cmを鉛直的に3cm間隔で5の分画に分け、各分画に含まれる卵を計数した。

結果

現場で採集した砂中から出現する卵は全てチカの卵であった。浜の西の端で産卵が行われた1992、1993、1995年についてみると、卵採集密度は西端部に近い測線上で最高値を示し、産卵の行われた西端部の沖を中心に卵が分布していることが明らかとなった(図4-2、表4-1、-3)。1994年では、他の年では卵が少数しか存在しなかった浜中央部に設定した測線D、E上で卵が多く採集され、とくに4月28日には卵の採集密度のピークが測線Eに見られた(表4-2)。次に沖方向の卵の分布を詳しく見るため、1993年4月26日、1994年4月28日、1995年4月28日の測線別卵採集密度を図4-3、-4、-5に示した。いずれの調査年においても卵はおおむね各測線の大潮の最満潮線から20m以内に分布していた。浜西端部に測線を集中して設けた1995年の測線A～Cでは密度が1000(個/m^2)以上の測点が存在したが、測線D～Fでは卵の採集密度はどの測点でも500(個/m^2)以下であった(図4-5)。1995年の測線A上の卵の分布の経時変化をみると卵の分布のピークは汀線の位置によらず採集日によって変化し、潮間帯の平均海面時の汀線(測点4)から基準海面時の汀線(測点14)の間に認められた(図4-6)。これにより1995年の採集は赤磯浜における卵分布域のほぼ全域をカバーしており、第5章の「卵数法」を行う際の採集試料として十分使えると考えられる。また、採集日の前日または前々日に生まれたと推定される発生段階2の卵は産卵場である汀線付近よりも沖側の潮間帯全域に広く分布した。このことは前章で述べたチカの赤磯での産卵が沖合いへの卵の分散を効果的にするような場所とタイミングで行われていることを裏付けた(図4-6)。

卵の砂中における分布をみると、いずれの調査日、測点においてもチカの卵は表層よりも深い砂中に分布し、海底表面下3～12cmに分布の中心が見られた(表4-4、-5)。1995年では干潮時と上げ潮時の測点A0とA16で12cm以深の卵の分布が確認されたが、満潮時には12cm以深に卵の分布はみとめられなかった。また1993年の調査では12cm以深に卵が存在しなかった。以上の点をまとめると本採集調査に採用した海底表面から14cmの採集が現場での総産卵数の推定に有効な採集であると考えられる。

表4-1. 1993年の各採集日における各測線の平均卵採集密度(No./m^2)

採集日	測線 A	B	C
Apr. 1	876	136	30
Apr. 6	1857	634	45
Apr.12	2823	1147	196
Apr.19	4348	966	136
Apr.26	6900	1238	75

表4-2. 1994年の各採集日における各測線の平均卵採集密度(No./m^2)

採集日	測線 A	B	C	D	E	F
Mar. 31	1337	1305	593	388	0	97
Apr. 7	2674	2448	1100	604	0	32
Apr. 14	1359	1887	1035	690	0	75
Apr. 21	1715	2049	960	464	2222	32
Apr. 28	658	2081	1359	1229	1068	248
May. 6	798	334	173	129	65	615
May. 13	183	194	162	75	334	151

表4-3. 1995年の各採集日における各測線の平均卵採集密度(No./m^2)

採集日	測線 A	B	C	D	E	F
Mar. 30	1057	2766	1441	316	158	55
Apr. 6	8620	2793	542	309	206	89
Apr. 14	6135	3665	2285	638	528	137
Apr. 17	8297	9292	2011	762	508	384
Apr. 21	21631	11104	2903	769	824	377
Apr. 24	16182	7233	1585	1620	1421	336
Apr. 28	16436	9244	2457	892	446	384
May. 8	7144	4454	1359	741	233	144

図4-2. 1992年4月27日の赤磯浜における卵採集密度。
採集は図中の棒グラフおよび黒丸で示す点でスミス-マッキンタイア-型
採泥器により行った。

図4-3. 1993年4月26日赤磯浜における測線別卵採集密度。
上記I～Xは発生段階を示す。

図4-4. 1994年4月28日赤磯浜における測線別卵採集密度。
上記I～Xは発生段階を示す。

図4-5. 1995年4月28日赤磯浜における測線別卵採集密度。
上記I~Xは発生段階を示す。

図4-6. 1995年赤磯浜における各採集時に採集した卵の測線A上の分布。
図中の矢印は採集時の汀線にもっとも近い採集地点を示す。
潮間帯は採集地点0-12に当たる。

表4-4.1993年4月26日に採集した
卵の砂中の深度別分布

採集点	砂中の深さ(cm)			
	0-4	4-8	8-12	12-16
A8	10	22	24	0
A12	5	4	5	0

採集は汀線を挟む形で行った。

表4-5. 異なる潮位時に採集した卵の
砂中の深度別分布

採集点	砂中の深さ(cm)				
	0-3	3-6	6-9	9-12	12-
A0	0	0	0	0	2
A4	1	5	0	2	1
A8	2	1	0	0	0
A12	0	0	0	0	0
A16	0	0	1	2	0
	0-3	3-6	6-9	9-12	12-
A0	0	0	0	3	2
A4	0	0	0	0	0
A8	1	1	4	0	0
A12	0	0	0	0	0
A16	0	0	2	5	3
	0-3	3-6	6-9	9-12	12-
A0	0	1	1	4	0
A4	0	0	0	0	0
A8	0	1	0	0	0
A12	0	0	0	0	0
A16	0	0	0	0	0

採集は1995年5月9日の干潮から満潮にかけて行った。 上段が干潮時、中段が中間、下段が満潮時を表す。それぞれの採集時にはA12と18、4と8、0と4の間に汀線があった。

2.　仔魚の分布様式

現場における仔魚の調査を始める際、分布範囲や分布様式を明らかにしておく必要がある。しかしチカの仔魚の分布に関する過去の知見は、山下・青山(1980)とYamashita and Aoyama (1984)が大槌湾で行った仔魚の出現調査に見られるのみである。そこで本研究ではチカの産卵が砂浜域で行われること、および過去におけるチカ仔魚出現時期を考慮して、1991年に大槌湾最大の砂浜である根浜の沖合いでチカ仔魚の分布調査を行ない、水平および鉛直分布を明らかにした。また1992年には産卵が確認された赤磯浜沖で、孵化後の仔魚の分散様式を明らかにした。

材料と方法

根浜沖における仔魚の採集: 根浜は鵜住居川河口に広がる遠浅の砂浜で、雲母片を多く含む堆積岩起源の細かい砂で構成されている(山中ら、1990)(図4-7)。1991年5月7日に根浜沖で浜の北側と南側の水深3m付近で、プランクトンネット(口径56cm, 目合い0.3mm)の傾斜曳きを各測点で1回ずつ行いチカ仔魚の出現を調べた(図4-7)。その結果浜南側沖合いのみに仔魚の分布が見られたため、同日に浜南側で水深別仔魚採集調査を行った。採集点の水深は0.8、1.5、3、5、7、8mで、それぞれ採集点の表層(海面直下)、中層、底層(海底直上)で先述のプランクトンネットの水平曳きを行った(図4-7)。ただし、水深0.8m地点では海底直上のみ、水深1.5m地点では表層と底層のみで採集を行った。表層と中層は各1回、底層ではネットが砂を噛み十分な距離の曳網が困難な場合があり、適宜1～2回の曳網を行なった。濾水計を用いて濾水量を算出し、採集毎に仔魚の採集密度を求めた。ただし底層で複数回の曳網を行った際は平均値を算出しその採集点の密度とした。また仔魚の生息環境を知るために、同年5月7日、9日、6月5日、7月10日に根浜沖の水深3mに設けた定点でSTDを用いて水温と塩分の計測を行った(図4-7)。

赤磯浜沖における仔魚の採集: 1992年5月12日に赤磯浜西側沖合で仔魚の深度別採集調査を行った。採集点の水深は1m、2.4m、3.6mで、採集方法は根浜沖と同様であり、各採集毎にチカ仔魚の採集密度を算出した。赤磯浜沖では水深5m以深に養殖筏が敷設してあり、プランクトンネットの曳網ができなかった。同日の採集時に各採集点でSTDによる水温と塩分の調査を行った。同年5月18日に浜の沖合いの東側と西側で仔魚採集を行い、仔魚の水平分布を調査した(図4-10)。採集器具は根浜沖の場

図4-7. 1991年5月7日の根浜沖測点図。
図中のTの着いた線は予備調査の際にプランクトンネット(口径56cm,目合い0.3mm)の傾斜曳きを行った地点。無印の線は水深別仔魚採集を同じネットを用いて行った地点。Nは5月7日、5月9日、6月5日、7月10日にSTDによる水温と塩分の測定を行った地点。

合と同様で、この日は底層のみで採集を行った。

結果

根浜沖の仔魚の分布: 1991年5月7日に採集したチカ仔魚は全て後期仔魚であった。その他仔魚ではイシカワシラウオ *Salangichthys ishikawae* が多く採集された。チカ仔魚とイシカワシラウオ仔魚は形態的に非常に類似しているが、消化管幽門の位置の違いにより同定可能であった(猿渡・沖山 1988)。チカ仔魚は水深3～7mの海底直上から採集密度7.4～21.0個体/m^3と多く採集された(表4-6)。一方、各水深の表層、中層と水深0.8～1.5mおよび8m地点の海底直上の採集密度は0～0.8個体/m^3と低かった。

根浜沖は鵜住居川河口に位置することもあり、水深3m地点の表層の塩分が18～30 PSUと測定日により大きな変動を示したが、チカ仔魚が多く採集された底層は常に塩分躍層の下にあり約33PSUと一定の値を示した(図4-8)。水温も同様にチカ仔魚が採集された底層は表層に比べ変動が小さかった(図4-8-(a)、-(b))。

赤磯浜沖の仔魚の分布： 1992年5月12日の採集では前期仔魚と後期仔魚が採集された。前期仔魚は水深1～3.6m地点まで出現した(表4-7)。水深1mでは表層部で前期仔魚が1.0個体/m^3採集されたが、他の水深では海底直上のみから0.12～2.3個体/m^3採集された。一方後期仔魚では水深3.6mの海底直上部のみから0.86個体/m^3出現した。採集時の赤磯浜沖の塩分と水温の鉛直断面図をみると、チカ仔魚が最も多く採集された水深3.6mの海底直上は根浜沖同様躍層の下に位置し、塩分は根浜沖同様33PSUであった(図4-9)。

5月18日の採集では後期仔魚のみが採集された。仔魚は浜東側と西側沖合いともに出現した。採集密度は0.3～2.3個体/m3であり、浜東側沖合い水深4m付近で最も多く採集された(図4-10)。チカ卵の分布と比較すると仔魚はさらに広い範囲に分散していることが明らかとなった(図4-2,-10)。

3. 卵の発生段階区分とそれに基づく天然卵の産卵日組成の推定

現場で採集した卵の産卵日を知ることにより、卵の生残率に関する情報が得られる。そこで産卵から孵化までの卵の発生段階を定義し、各発生段階にいたるまでの時間を水温との関係で明らかにした。チカの卵は固定後卵膜が不透明になったり、胚胎の収縮、硬化により筋節数が数えにくくなり、これを指標として使用できない。

表4-6. 1991年5月7日根浜沖における仔魚の深度別分布密度

採集点の水深	採集深度	濾水量 (m3)	チカ仔魚 (個体/m3)	その他仔魚 (個体/m3)
0.8m	0.8m	2.79	0.4	0.4
1.5m	0.5m	5.23	0	0
	1.5m	3.59	0.8	0.8
3m	0.5m	4.95	0	0
	1m	4.98	0.2	0
	3m	3.91	21.0	2.9
5m	0.5m	7.19	0	0
	3m	6.87	0.2	0
	5m	6.05	7.4	7.6
7m	0.5m	9.33	0	0
	3m	5.98	0	0
	7m	5.88	9.7	8.5
8m	0.5m	10.76	0.3	0
	3m	9.35	0	0
	8m	9.55	0.8	0.1

採集にはプランクトンネット（口径56ｃｍ、目合い0.3ｍｍ）を使用した。
採集点の水深は基準海面時の水深としたが、採集時は満潮後約1時間で、潮高は95ｃｍであった。
採集したチカ仔魚は全て後期仔魚。

図4-8. 1991年の根浜定点(水深3m)における水温、塩分の変化。
(a) 5月7日 (b) 5月10日 (c) 6月5日 (d) 7月10日
図中の実線は塩分を、破線は水温をそれぞれ示す。

表4-7. 1992年5月12日赤磯浜における
仔魚の深度別（分布）採集密度

採集点の水深	採集深度	濾水量 (m^3)	前期仔魚 (個体/m^3)	後期仔魚 (個体/m^3)
0.4m	0.5m	3.54	1.0	0
	1m	4.58	0.12	0
2.4m	0.5m	4.46	0	0
	2m	4.60	0	0
	3m	2.31	0.27	0
3.6m	0.5m	5.53	0	0
	2m	5.49	0	0
	4m	4.21	2.3	0.86

採集にはプランクトンネット(口径56cm、目合い0.3mm)を使用した。
採集点の水深には基準海面時のものを使用した。
採集時は干潮後約1時間で、潮高は60ｃｍであった。

図4-9. 1992年5月12日仔魚採集時の赤磯浜沖の水温と塩分の鉛直断面図。
水温と塩分の測定にはSTDを使用した。水深は基準海面時の水深。

図4-10. 1992年5月18日の赤磯浜における仔魚採集結果
図中の各棒グラフはその地点でのチカ仔魚採集密度を示し、
0はその地点で仔魚が採集されなかったことを示す。
仔魚は各採集地点の海底直上で、プランクトンネット
（口径56ｃｍ、目合い0.33ｍｍ）を1回曳網して採集した。

Shadrin (1989)が決定したロシア産チカ卵の発生段階は生時の卵についてのものであり、また本研究とは発生時間に大きな差が見られたためそれをそのまま使うことはできない。くわえて現場で大量の採集卵を処理する際に外見から容易に判定できる発生段階分けの基準が必要であった。そこで卵を受精から経時的に10%ホルマリンで固定、観察し、発生段階を決定するための特徴を記載した。さらに各発生段階にいたるまでの受精後経過日数と水温の関係を飼育実験より求め、天然卵の産卵日組成を求めた。

材料と方法

発生段階の区分法

供試卵は人工受精により得た。人工受精に用いた親魚は1994年3月30日に赤磯浜で採集した。産卵場で採集した親魚はいずれも完全に成熟しており、卵、精子の搾出は指で腹部を圧迫することで容易に行うことができた。人工受精はアユの種苗生産に用いられた乾導法に則して行った(石田 1985)。チカの天然での産卵行動観察に基づき(第3章参照)、卵は一尾のものを用い、精子は複数尾のものを合わせて使用した。受精卵は0.33mmまたは0.8mmのネット地に付着させた。ネットに付着させた卵は水温6、7、9、10、12℃に設定したインキュベータ内に設置した水槽(25x20x15)中で飼育した。各水温とも飼育はエアレーションを施した止水中で行い、3日に1回水槽の半分の水を交換した。第一回目の観察は受精後0.5日目に、その後の観察は1日毎に行い、各発生段階に到達した受精後経過日数を記録した。また各水温で孵化が始まった日も同様に記録した。1995年4月15日に人工受精を行った卵を用い、8、10、12℃の各水温で孵化期間と、全孵化仔魚数に対する孵化日あたりの孵化数の割合を求めた。その際12℃で孵化した仔魚について孵化時の体長と耳石半径を計測し、孵化期間中の変化を調べた。

採集卵の産卵日組成の推定法

卵の発生段階は水温と産卵後経過日数により決定されるので、1995年4月3日～6月30日まで、1995年の測線CとDの中間の平均海面時の汀線地点の砂中5cmにRMT水温計を設置し1時間毎の水温の変化を記録した。4月3日以前の水温を推定するために、RMT水温計による観測値と観測期間中のセンターの海象・気象計測装置による水深1mの水温を比較した(図4-11)。RMT水温計による観測開始から1週間（4月3日～10日）で平均1.09℃（実測値の範囲 0.14～2.46℃）、2週間（4月3日～17日）で平均

図4-11. 1995年4月3日-5月8日までの赤磯浜の平均海面時の汀線地点の砂中5cmと大槌臨海研究センター海象・気象計測装置で測定した水深1mの水温変化。赤磯浜での水温の計測にはRMT水温計を使用した。

0.84℃（範囲 0.14～2.46℃）RMT水温計観測値が水深1mの観測値より高い結果が得られた。そこで4月3日以前のセンター観測値に1℃加えた値を赤磯浜における4月3日以前の水温とした。1994年も同様にしてセンターの海象・気象計測装置の水深1mの観測値から赤磯浜砂中の水温を推定した。

次に現場で採集した卵の産卵日および半数孵化予定日推定法を記す。

1）産卵は毎回19:00に、採集は9:00に行われたと仮定する。

2）採集された卵の発生段階を決定し、飼育実験で求めた水温と卵の発生速度の関係(図4-13)からその卵の産卵日を求めた。ただしその際の水温は、推定された産卵日から卵採集日までの平均水温を用いた。

例）1995年3月20日に産卵が行われたと仮定する。3月20日19:00から卵採集日3月30日9:00までの経過日数は9.54日、平均水温は8.00℃であるので、3月20日生まれの卵は図4-13の発生段階8と9の曲線の間に位置する。すなわち3月30日に採集した発生段階8の卵は3月20日生まれとなる。

3)採集した卵の産卵日から半数孵化予定日までの平均水温と産卵後経過日数を用いて、図4-13に示される水温と半数孵化日に達するまでの経過日数より半数孵化日の推定を行った。

例)3月20日から4月14日、4月15日、4月16日までの経過日数と平均水温はそれぞれ24.54日、8.57℃、25.54日、8.69℃、26.54日8.76℃である、図4-13より3月20日生まれの卵が半数孵化日に到達するのは4月15日となる。

発生の進んだ卵では各発生段階に留まる日数が長く、正確な産卵日組成を求める際に誤差を大きくする危険性がある(図4-13)。そこで本研究では比較的発生段階の移行が速く進む発生段階の早い卵、すなわち各採集日の新規加入卵に着目した。死亡を考慮に入れた産卵日組成は次章で詳述するため、ここでは死亡を考慮に入れず1994年と1995年の各採集日の新規加入卵数の産卵期間中の変化を調べた。また1994年にはそれらの卵の孵化日組成を推定した。1994年、1995年ともにほぼ1週間間隔で採集した標本を用いた。また1994年と1995年の各採集日の全採集卵数中の死卵の割合を調査した。

結果

発生段階区分と定義

チカの卵は受精から孵化までを10の発生段階に分けることができた。以下に発生

段階と、その定義を記す。

発生段階1. 受精から卵割開始までがこの段階に属す。しかし、この発生段階に属する期間は各調査水温とも非常に短く、受精後0.5日目の観察時には次の段階に移行していた。

発生段階2. チカの卵は固定後胚盤葉が収縮し、割球の数を数えることが困難であった。また、水温によって観察時の細胞数が異なっていたため、この発生段階は卵割開始から始まり、胞胚になった時点で終了するとした。各調査水温とも受精後0.5日目の観察時には全てこの段階に到達していた。

発生段階3. この段階は胞胚に達した時点に始まり、胚環の移動が始まり卵黄塊の1/3を覆った時点で終了するとした。胞胚期には入ったことはカタクチイワシ同様(Moser and Ahlstrom 1989)、胚盤葉が個々の細胞の集合というよりは1つの組織状の様相を呈していることで判断した。この発生段階に到達する日数は水温により多少異なり、6、7℃では受精後2日、9～12℃では1日であった。

発生段階4. 移動した胚環が完全に卵黄塊を包み、原口が閉鎖するまでをこの発生段階とした。水温6～7℃では受精後3日、水温9～10℃では2日でこの段階に到達したが、水温12℃では2日以前にこの段階に達した。

発生段階5. 原口閉鎖から胚体が形成され眼胞の形成開始時点までとした。水温6℃では受精後5日、7℃では4日、9、10℃では3日、12℃では2日でこの段階に到達した。

発生段階6. 眼胞の形成時から始まって、眼胞の中央が窪み眼杯が形成された時点で終了する。水温6℃では受精後7日、7℃では5日、9、10℃では4日、12℃では3日でこの段階に到達した。

発生段階7. 眼杯が形成された時点から、胚体尾部が卵黄から遊離するまでをこの段階とした。水温6℃では受精後8日、7℃は7日、9℃は6日、10℃は5日、12℃は4日でこの段階に到達した。

発生段階8. この段階は尾部が卵黄から遊離した時点から始まり、眼に黒色素が沈着し始めた時点で終了するとした。水温6℃では受精後11日、7℃で9日、9℃で7日、10℃で6日、12℃で5日でこの段階に到達した。

発生段階9. 眼に黒色素が沈着した時点から、消化管壁の黒色素沈着が始まるまで

をこの段階とした。水温6℃では受精後15日、7℃で11日、9℃で9日、10℃で7日、12℃で6日でこの段階に到達した。

発生段階10. 消化管に黒色素胞が沈着を開始した時点から、孵化開始までをこの段階とした。水温6℃では受精後19日、7℃では14日、9℃では11日、10℃では9日、12℃では7日でこの段階に到達した。

孵化開始　最初の孵化が見られたのは、7℃では受精後28日、9℃では23日、10℃では20日、12℃では18日であった。水温6℃では孵化は見られず、受精後約2ヶ月の時点に卵内で胚のまま死亡した。

半数孵化日　8～12℃の各水温における孵化開始からの孵化仔魚数の割合の変化を図4-12に示した。孵化のピークは水温8℃と12℃で孵化後0日、10℃で4日に認められた。ただし8、10℃では明瞭なひとつのピークが見られ孵化が一日に集中して起こり、8℃では全体の51％が10℃では全体の46％が一日で孵化した。12℃では孵化のピークは8、10℃ほど明瞭でなく、1週間にわたり5～20％の連続した孵化が見られた。各水温の累積孵化仔魚数が全孵化仔魚数の50％に達した日は、8℃で孵化開始後0日、10℃で4日、12℃では3日となった。各水温において全ての卵が孵化するまでに要する期間は8℃で17日間、10℃で13日間、12℃で14日間であった。

以上の様に得られた各発生段階における、水温とその発生段階への到達日数の関係はいずれも指数関数で良く表された(図4-13)。半数孵化日は1995年に求めたが、1994年の卵(卵径:1.11～1.27mm、N=60)と1995年の卵(卵径:1.13～1.27mm、N=60)とで卵径に差が認められなかったので、ここではまとめて図4-13に示した。

水温12℃で調査した孵化時の体長と耳石半径には孵化期間中で差は認められず、孵化期間を通しての孵化仔魚の平均体長は7.1±0.30mm（平均値±標準偏差）、平均耳石半径は12.4±0.54μmであった(N=97)。以下これを孵化時の耳石半径とした。

赤磯浜における新規加入卵数の経時変化と予想孵化日

1994年では3月30日以前は採集がないので産卵のピークは不明であるが、最も早くに生まれたと推定された卵は3月14日生まれであった。新規加入卵数の変化を見ると、4月7日に採集した3月31日～4月6日生まれの卵と、4月28日に採集した4月21日～4月27日生まれの卵にピークが認められた(図4-14)。1994年では3月25日～28日と4月24日～4月27日が満月の大潮に当たり、産卵のピークはそれぞれの周辺にあることが明らかとなった。1995年では3月16日に最も早い産卵が行われたと推定され、産卵のピークは4月14日～4月20日に認められた(図4-15)。1995年では3月14日～3月17日と4月13

図4-12. 水温別に見た、孵化開始日からの経過日数と総卵数に対する孵化仔魚の割合（孵化状況）。
矢印は矢印右下に記した水温で累積孵化仔魚数が全孵化仔魚数の50%に達した日(半数孵化日)を表す。

図4-13. 水温とある卵発生段階にいたるまでの経過日数の関係。
実験は6、7、9、10、12℃で行った。ただし、半数孵化日（HH_{50}）の測定のみ8、10、12℃で行った。図中の各点は、各実験水温で各発生段階に到達するまでに経過した日数の実測値を、曲線はそれらの値を水温に対して回帰したものである。
発生段階の定義は本文参照。

図4-14. 1994年赤磯浜における産卵期間中の産卵量の変化。
新規産卵数は1994年3月31日、4月6、7日、14日、21日、28日、5月6日、13日の各採集日に採集した卵の発生段階を分けた際、一つ前の採集との間に産卵されたと推定される卵の数。
3月25日-28日と4月24日-27日が満月の大潮であり、4月9日-13日が新月の大潮である。

図4-15.　赤磯浜における1995年の産卵期間中の産卵量の変化。
新規産卵数は3月30日、4月6日、14日、21日、28日
および5月8日の各採集日の卵を発生段階分けした際、
各採集間に産卵されたと推定される卵数。
3月14日-17日と4月13日-16日が満月の大潮にあたり、
3月29日-4月1日と4月28日-5月1日が新月の大潮にあたる。

日～4月16日が満月の、3月29日～4月1日と4月28日～5月1日が新月の大潮に当たり、産卵のピークは4月の満月の大潮周辺にあったことが明らかとなった。

1994年のそれぞれの期間の新規加入卵が半数孵化日を迎える期間を表4-8に示した。1994年の産卵のピークが認められた3月31日～4月6日生まれの卵は4月29日～5月4日に孵化が予想され、4月21日～4月27日生まれの卵は5月17日～5月23日に孵化すると推定された。

1994年と1995年の全採集卵数にしめる死卵の割合は、1994年では採集によるばらつきが大きかったが、4月の採集では3～9%であったのに対し、5月の採集では約15%と高くなっていた(図4-16-(a))。1995年では全体的に1994年よりも死卵の割合は低く、4月28日の採集までは3～4%で一定であったが、5月8日の採集では約8%と高くなっていた(図4-16-(b))。

4. 耳石日周輪を用いた仔稚魚の孵化日組成の推定および初期成長

これまで多くの魚種で有効に使われてきた耳石日周輪による日齢査定に基づき、チカ仔魚の孵化日組成と初期成長を明らかにすることを目的とした。耳石日周輪を調査に用いる際、耳石上に形成される輪紋が日周輪であることを証明する必要がある。チカでは日周輪の証明がなされていないので、本研究では2つの異なる方法で証明を行った。あわせて飼育下での仔魚から稚魚にいたる初期成長のパターンを明らかにした。さらに耳石日周輪を用いて、根浜沖、赤磯浜沖および小鎚川河口で採集した仔魚の孵化日組成をもとめ、現場におけるチカの初期成長を明らかにすることを目的とした。

材料と方法

耳石日周輪の証明

孵化後経過日数と輪紋増加数の関係からの証明法：1995年に人工受精で得られた仔魚を用いて、孵化後経過日数と耳石輪紋数の増加の関係を調べた。実験には4月23日(孵化開始から2日後)に孵化した仔魚を用いた。飼育には壁を黒塗りした30lパンライト水槽を用い、止水でエアレーションを施した。飼育期間中の水温は9.0～17.8℃、平均15.4℃であった。飼育開始時の仔魚の密度は2個体/lとした。飼育中の餌料として、大槌湾七戻り崎沖でノルパックネット(目合い0.1mmまたは0.025mm)による15m鉛直曳きまたはセンター繋船場でプランクトンネット(口径約30cm、目合い0.05mm)

表4-8. 1994年赤磯浜における産卵期間と現場水温から推定される孵化期間

産卵期間	予想孵化期間*
Mar. 14 - Mar. 30	Apr. 13 - Apr. 28
Mar. 31 - Apr. 6	Apr. 29 - May. 4
Apr. 7 - Apr. 13	May. 5 - May. 10
Apr. 14 - Apr. 20	May. 11 - May. 16
Apr. 21 - Apr. 27	May. 17 - May. 23
Apr. 28 - May. 5	May. 24 - May. 30
May. 6 - May. 8	May. 31 - Jun. 2

*: 孵化期間は同一産卵期間の卵が半数孵化日に達すると予想される期間である。

図4-16.　1994年と1995年の各採集日における全採集卵数に対する死卵の割合。

を手曳きして得たプランクトンを、目合い0.3mmのネットで濾して大型の粒子(ゴミと大型プランクトン)を取り除き仔魚が孵化した日から毎日与えた。餌中にはカイアシ類のノープリウス幼生を中心とする動物プランクトンと、珪藻を中心とする植物プランクトンが含まれたが、飼育中は水槽内の動物プランクトン密度を10個体/l以上に保った。水槽の水は毎日3分の1ずつ交換し、サイフォンを利用して3～4日間隔で水槽底の残餌や排泄物を除去した。光条件は天然と同じである。仔魚は孵化後0日、5日、10日、15日、20日、25日、30日、40日、51日の20:00に4～7尾ずつ取り上げた。取り上げた仔魚はMS222 50ppm海水で麻酔した後、生時の体長(脊索屈曲までは脊索長)を万能投影機下で計測し、実体顕微鏡下で左右の扁平石(以下耳石)を取り出した。取り出した耳石はマニキュアでスライドグラス上に封入した後、光学顕微鏡下で左側の耳石の核中心部から後端までの長さ(以下耳石半径)を測り、輪紋数を計数した。計数は最低3回行いそのうち少なくとも2回同じ値になったものを採用した。

蛍光物質(ALC)による耳石標識を利用した方法：1994年に仔魚の耳石をアリザリン・コンプレクソン(以下ALC)で標識した。標識液は塚本(1987)と桑田・塚本(1987)に従って作成し、最終的にALC100mg/l水溶液4lを調整した。5l黒塗りパンライト水槽を用いて6月10日20:00から24時間標識液中で飼育し、その後通常飼育に移した。供試魚の日齢は約50日であった。通常飼育の方法は前記の通りである。そして標識後0、3、5、7、10、15日に仔魚を4～7尾ずつ取り上げ、取り出した耳石に蛍光顕微鏡下でB励起の蛍光を当てて標識された輪紋を確認し、その外側に新たに加わった輪紋の増加数と標識後経過日数を比較した。取り上げた仔魚は前記の方法で処理した。ただし耳石の封入にはユーパラルを用いた。

現場で採集した仔魚の孵化日組成と初期成長の推定法

耳石調査用仔稚魚の採集はすべて1994年に行った。分布調査の際に用いたプランクトンネットでは採集の際に砂が混入し、仔魚の耳胞が破壊される場合が多かった。そこで新たに開口部下端が海底上20cmにくるように設計したソリネット(開口部20cmx60cm、目合い0.3mm)を作成し、5月11日と17日には赤磯浜沖で、5月12日と24日には根浜沖で耳石調査用仔魚採集を行った。採集は根浜沖では水深2～5m、赤磯浜沖では水深1～3mの地点で汀線と平行に曳網した。5月下旬になるとソリネットで仔魚が採集されなくなったため、稚魚用船曳網(片袖8.3m、高さ1.1m、袋網口の幅1.6m、袋網の深さ2.1m、目合い1mm)を使用し、5月30日に赤磯浜沖で、6月7日に根浜沖で、6月16日に小鎚川河口で仔稚魚採集を行った。

採集した仔稚魚は現場で10%ホルマリンで固定し、固定後3時間経過した時点で10分間水洗し70%エタノール中で保存した。仔稚魚は万能投影機下で体長(脊索屈曲前の仔魚は脊索長)を測定した後、飼育魚と同様の方法で耳石を処理し、輪紋数の計数と耳石半径の計測を行った。得られた輪紋数を用い、実験で得られた孵化後経過日数と輪紋数の関係より各個体の孵化日を推定した。ただし輪紋が形成されていない前期仔魚については、飼育実験により得られた体長、耳石半径、孵化後日数の関係より孵化日を推定した。また天然仔魚について得られた孵化後経過日数、体長、耳石半径を用いて現場における成長を調べた。

結果

耳石日周輪の証明

孵化後経過日数と輪紋増加数の関係からの証明: チカの各耳石の中心部からの半径12μm付近には他とは異なる明瞭な輪紋が1輪確認された。これは孵化時にできる輪紋(孵化チェック)であると判断され、孵化時の耳石半径と一致した。よって輪紋の計数は耳石半径12μm付近にある孵化チェックより外側を対象に行った。ただし、孵化チェックは輪紋数に加えなかった。

孵化後0日では耳石に輪紋は見られなかった(N=7)。孵化後5日では卵黄を全て吸収し後期仔魚となり、体長(脊索長)が8.6～9.3mm、耳石半径14.1～17.2μmに成長し(N=7)、2～3輪の輪紋が認められた。孵化後10日目では体長11.5～14.0mm、耳石半径20.3～25.8μm(N=4)に成長し、7～9本の輪紋が認められたが、中心から半径約20μmまではそれより外側に比べて輪紋が不明瞭であった。孵化後15日では脊索末端の屈曲が確認され、体長13.1～15.7mm、耳石半径29.7～40.6mmとなり(N=5)、輪紋が12～13本確認できた。孵化後20日になると尾部の基本構造が完成し、体長16.0～18.7mm、耳石半径45.3～65.6μmとなり(N=7)、輪紋数は16～17本であった。孵化後20～25日までは明瞭な輪紋が観察された。その後体長が18mmを越えると偽輪の数も著しく増え、日周輪の追跡には注意を必要とした(図4-17)。偽輪は顕微鏡の焦点を少し変えると消えることを利用し、孵化後30日以上の輪紋計数を行った。孵化後40日で仔魚の体側に色素が沈着しはじめ、体長20.2～22.5mm、耳石半径175.0～203.1μm

図4-17. 孵化後30日の仔魚(体長20.1mm)の耳石(扁平石)。

まで成長し、輪紋数も35～38本確認された(N=4)。孵化後50日の稚魚では体長22.8～24.5mmまで成長し(N=4)、外見は成魚と全く変わらなくなった。

孵化後経過日数と耳石輪紋数にはよい相関が認められた(図4-18-(a))。

$$NR = -2.89 + 1.00\,d \quad (N=47,\ R^2=1.00) \quad \text{--- (a)}$$

NR: 輪紋数 d: 孵化後経過日数　この回帰には孵化後0日の値は使用していない。

蛍光物質(ALC)による耳石標識を利用した証明: ALCにより標識を行った耳石にB励起の蛍光をあてると、明瞭な赤い蛍光を放つ1輪が認められた(図4-19)。ALCで標識された輪紋より外側の輪紋数と標識後経過日数には良い相関が見られた(図4-18-(b))。

$$NR = 0.05 + 0.97\,d \quad (N=31,\ R^2=0.99)$$

NR: 標識された輪紋の外側の輪紋数 d: 標識後経過日数

上記直線は事実上 NR = d の式とみなせた。

以上の2方法による結果より、耳石上に1日1輪の輪紋が形成されることが証明された。また(a)式のY切片の-2.89と孵化後5日目の仔魚の輪紋数から、耳石日周輪の形成は孵化後3日目に始まると推定され、(a)式をNR= -3+d --- (a') と改編し、以下の解析に用いた。

孵化後経過日数と体長および耳石半径の関係

孵化後経過日数と体長の関係を図4-20-(a)に示した。これによると孵化後20日目前後の体長17～18mmのとき成長が変化することが示唆された。そこで孵化後0～20日までと、孵化後20～50日とでそれぞれ別に孵化後経過日数と体長の関係を調べた。その結果それぞれ以下の式に表される関係が見られた。

孵化後　0日-20日(N=29)　$SL=0.53d+6.59$ ($R^2=0.95$)

孵化後 20日-50日(N=24)　$SL=0.22d+12.84$ ($R^2=0.86$)

SL: 体長(mm)　d: 孵化後経過日数

それぞれの関係には有意な相関が認められ、これら2直線は傾きに有意差が認められた(共分散分析 $p<0.01$)。

図4-18　耳石日周輪の検証。
a) 孵化後の経過日数と耳石輪紋の関係。
b) アリザリンコンプレクソンで耳石を標識し、その後通常飼育に戻した後経過した日数と標識された輪紋の外側にできた輪紋の関係。
図中の○は平均値を、縦線は実測値の幅を示す。
各図中の直線は経過日数に対して輪紋数の実測値を回帰したもの。
ただし、b)図の孵化後0日は計算に含めなかった。

図4-19. アリザリンコンプレクソン(ALC)で
耳石を標識後15日間通常飼育した仔魚の耳石(扁平石)。
(a) 通常の透過光を当てた状態。
(b) B励起の蛍光を当てた状態。中心部に見られる赤い部分が
標識された部分。外側の発光は耳石縁辺部の自発光。
(c) (a)の一部を拡大したもの。矢印は標識された輪紋の位置。
(d) (c)にB励起蛍光を当てた状態。矢印は標識された輪紋の位置。
他に亀裂の自発光が見られる。

図4-20. 飼育仔魚の相対成長。
(a) 孵化後経過日数と体長（脊索屈曲までは脊索長）の関係。
図中の直線は孵化経過日数0-20日及び20-50日とそれぞれに対応する体長の実測値を回帰したもの。
(b) 体長と耳石半径の関係。
図中の直線はそれぞれ孵化経過日数0-20日までの各個体の体長と耳石半径を回帰したものと、孵化経過日数20-50日の各個体の体長と耳石半径を回帰したもの。
(c) 孵化後経過日数と耳石半径の関係。

次に体長に対する耳石半径の関係を図4-20-(b)に示した。ここでも同様に孵化後20日前後、体長17～18mmのとき屈曲点があり、孵化後0～20日までと孵化後20～50日までを別けて体長に対する耳石半径の関係を調べた。それぞれ以下の式に示される関係が得られた。

孵化後 0日-20日(N=29)　$OD=3.59SL-14.50$ ($R^2=0.91$)
孵化後20日-50日(N=24)　$OD=31.77SL-492.57$ ($R^2=0.91$)
OD: 耳石半径(μm)　SL: 体長(mm)

これら2直線は傾きに有意差が認められた(共分散分析 $p<0.01$)。
以上の結果より、チカでは孵化後20日前後、体長17～18mmの時点で体長と耳石半径の関係にもに変化が現れることが明らかとなった。この時期は仔魚の尾部基本構造が完成する時点と一致した。

天然仔魚の孵化日組成

採集仔魚総数292個体中11個体のみが輪紋が不明瞭で判読不能であった。現場における耳石には飼育の場合と同様に、中心からの半径12μm付近に孵化チェックが見られた。耳石輪紋は飼育の場合同様半径20μm付近までは不明瞭で、その外側には明瞭な輪紋が見られた。また耳石半径100μm前後になると偽輪が多く見られるようになった。

赤磯浜における孵化日組成を見ると、5月11日の採集では5月3日から6日に孵化したと推定される仔魚が多く採集され全採集仔魚数の約70%をしめたが、孵化日は4月22日～5月11日の広い範囲に見られた(N=76)(図4-21)。5月17日の採集では5月15、16日に孵化したと推定される前期仔魚が全採集数の65%と多く採集され、5月10日～13日に孵化したと推定される仔魚が25%採集された(N=40)。しかし5月11日に採集された5月3～6日生まれの仔魚は5月17日にはほとんど採集されなかった。5月30日の採集数は少ないものの5月3～5日生まれの仔魚が全体の約40%をしめたが、孵化推定日は4月18日～5月18日までの広い範囲に見られた(N=15)。

根浜沖で採集された仔魚は1991年同様全て後期仔魚のみであった。5月12日に採集した仔魚では5月3日～6日に孵化した仔魚が全採集数の約80%をしめた(図4-22)(N=74)。孵化推定日は4月23日～5月8日の赤磯浜同様広い範囲にわたった。5月24日の採集では5月16～18日に孵化した仔魚が全採集数の約60%をしめ、5月1日～7

図4-21. 1994年に赤磯浜沖で採集した仔魚の耳石日周輪から推定した孵化日組成。
耳石日周輪の形成が孵化後4日目に始まるとして、採集仔魚の耳石輪紋数から各個体の孵化日を推定した。5月11日、17日の採集は仔魚用ソリネットを、5月30日と6月3日の採集には稚魚用船曳網を使用した。

図4-22. 1994年根浜沖で採集した仔魚の耳石日周輪から推定した孵化日組成。
孵化日は耳石日周輪の形成が孵化後4日目に始まるとして、採集仔魚の耳石輪紋数から推定した。5月12日、24日の採集は仔魚用ソリネットを6月7日の採集には稚魚用船曳網を使用した。

日に孵化したと推定される仔魚がわずかに採集された(N=14)。6月7日の採集では、5月1日～8日に孵化が推定された仔魚が全採集数の約90%をしめた。孵化日の範囲は5月12日採集の仔魚とほぼ同じで4月24日～5月8日であった(N=34)。

小鎚川河口における採集では全採集個体数28個体のうちの27個体が5月18日～23日に孵化したと推定された(図4-23)。

これら3箇所の孵化日組成をまとめると、大槌湾全体では5月1日～8日と5月15日～23日に孵化のピークがあったことが明らかとなった。この仔魚の耳石日周輪から推定した孵化日組成と赤磯浜で採集した卵から予想される孵化日組成とを比較した(表4-8、図4-21、-22、-23)。チカの新規加入卵数のピークは3月31日～4月6日と4月21日～27日に見られたが、これらの卵の予想孵化日はそれぞれ4月29日～5月4日と5月17日～23日であり、仔魚の耳石日周輪から推定した孵化日組成とほぼ一致した。

現場における仔魚の成長

それぞれの海域で採集した仔魚の孵化後経過日数、体長および耳石半径の関係を図4-24に示した。現場で採集した仔魚では孵化後経過日数が同じであっても、体長は個体により大きくばらついた。これは耳石の読みとり誤差の関与も考えられるが、採集時の収縮率の個体差による影響が大きいと推測される。採集全体では海域間での相対成長の差が予測され、とくに小鎚川河口で採集した仔魚と根浜沖で採集した孵化後25日以降の仔魚では差が大きいと考えられた。そこで6月7日に根浜沖で採集した仔魚(N=34)と6月16日に小鎚川河口で採集した仔魚(N=21)の孵化後経過日数、体長および耳石半径を比較した(表4-9)。両海域間で体長には有意差は見られなかったが、耳石半径と孵化後経過日数にそれぞれ有意差が認められた(Mann-Whitney U-test $p<0.01$)。これにより採集場所により仔魚の成長に差がでることが明らかとなった。そこで海域を限定し、仔魚の成長を追跡した。

赤磯浜沖と根浜沖で採集した仔魚の孵化後経過日数、体長および耳石半径の関係を図4-25、-26に示した。赤磯浜沖で採集した仔魚では孵化後20日までの仔魚の体長の個体差が大きく、成長の屈曲点は追跡できなかった(図4-25-(a))。しかし、孵化後経過日数と耳石半径の関係では孵化後20日付近に屈曲点が見られた(図4-25-(c))。体長と耳石半径の関係では体長11～12mmに屈曲点の存在が認められる(図4-25-(b))。根浜沖の採集では孵化後20～30日の仔魚が採集されず、正確な成長の屈曲点を推定することはできないが、孵化後経過日数、体長および耳石半径の関係は単純な直線関係では表せず、孵化後約20日、体長14mm前後に成長屈曲点の存在が予想された(図

図4-23. 1994年6月16日に小鯖川河口で採集した稚魚の耳石日周輪から推定した孵化日組成。
孵化日は日周輪耳石日周輪の形成が孵化後4日目に始まるとして、採集稚魚の耳石輪紋数から推定した。

図4-24. 現場で採集した仔稚魚の成長。
a) 孵化後経過日数と体長(脊索屈曲前の仔魚は脊索長)の関係。
b) 体長と耳石半径の関係。
c) 孵化後経過日数と耳石半径の関係。
孵化後経過日数は耳石日周輪を用いて推定した。

表4-9. 海域間での体長、耳石半径および輪紋数の比較

Location	N	BL(mm)	OR(μm)*	NR*
Nebama	34	18.8 17.8~20.2	132 108~156	31 26~40
Kozuchi	21	18.9 16.0~20.0	118 90~128	25 19~27

各項目の上段は中央値を下段は実測値の幅を示す。
BL;体長　OR; 耳石半径　NR; 輪紋数
*: ORとNRは両海域間で有意差が認められた
(Mann-Whitney U-test $p<0.01$)。

図4-25. 赤磯浜沖で採集した仔稚魚(N=128)の相対成長。
a) 孵化後経過日数と体長(脊索屈曲までは脊索長)の関係。
b)耳石半径と体長の関係。
c) 孵化後経過日数と耳石半径の関係。

図4-26.　根浜沖で採集した仔稚魚(N=113)の相対成長。
(a) 孵化後経過日数と体長(脊索屈曲までは脊索長)の関係。
(b) 体長と耳石半径の関係。
(c) 孵化後経過日数と耳石半径の関係。
孵化後経過日数は耳石日周輪を用いて推定した。

4-26)。赤磯浜沖、根浜沖ともに予想される成長屈曲点の孵化後日数とその時点の体長を越える個体は全て尾部基本構造が完成しており、飼育下同様遊泳力を得る過程で成長様式の変化が起こることが明らかとなった。

考察

卵の分布様式

赤磯浜において卵は産卵場の沖合いの潮間帯を中心に沖合20m付近まで広く分布していたが、分布の中心は採集日毎に変化が見られた。これは波浪等の海況により卵が若干ながら移動している可能性を示唆している。また産卵直後の卵が沖合いにも広く分布していたことは、赤磯浜におけるチカの産卵が卵の沖合いへの分散が効率的に行われるような場所やタイミングで行われるという第3章で考察した仮説を支持した。卵の集中分布が大量の被食につながることが指摘されているが(Bailey and Houde 1989 参照)、チカの卵は分離性の沈性付着卵であり、産卵直後の卵の分散と発生期間中の分散が結果的に卵の集中分布を避け集中的被食の回避につながっていると考えられる。

赤磯浜における産卵場が分散した1994年は、卵の分布域も1992、1993、1995年に比べ広域にわたっていた。また採集卵中の死卵の割合も1995年に比べ高かった。卵の被食以外の死因のひとつとして酸素の欠乏が考えられる。海面下の砂中への酸素の供給は砂中を出入りする海水の量により決まると推定され、砂浜の中央粒径値が粗くなると砂浜に出入りする海水の量が大になることが示唆されている(坂本 1988)。赤磯浜の砂礫粒度組成をみると、浜西側部分すなわち通常の卵の分布の中心域で粗く、浜中央から東側で細かくなっていた(図3-5)。このことから産卵場に障害物のあった1994年以外の3ヶ年に卵が多く分布していた地域は、酸素供給の面で卵の生育により適した場所であると推測された。

赤磯浜以外の砂浜についてみると、根浜横、みさご島前の砂浜のように卵が最高潮線付近に分布の中心をもつ場合が見られた。そこでの中央粒径値は赤磯浜よりも粗かったが(図3-6、-10)、流れ自体は赤磯の産卵場付近よりも弱く、卵が沖合いに分散されにくいことが推測された(第3章参照)。チカと同じく分離性沈性付着卵であるカラフトシシャモの卵が異体類の ウィンターフラウンダー *Pseudopleuronectes americanus* やヨコエビ類などの無脊椎動物に捕食されることが知られている(Frank and Leggett 1981b, 1984; DeBlois and Leggett 1991, 1993a, 1993b)。沖合いに卵が分散

できない場合、魚類等の水柱内の捕食者を避けるためにはなるべく潮間帯の岸よりの場所に分布するのが有利であると考えられる。チカの亜種であるサーフスメルトの卵は干出した際に、ある程度の高温、乾燥耐性をしめすことが報告されている(Loosanoff 1937)。実際に潮間帯上部で採集した卵の死卵の割合は低く(根浜港横砂浜で3%、みさご島前砂浜で9%)、チカ卵は同様の耐性を有すると推測される。また南アフリカの砂浜で報告されたように砂礫粒度が大きくなるにつれ生物群集の多様性と種数が減少するならば(MacLachlan 1990)、中央粒径値の粗い根浜横やみさご島前砂浜は捕食者が少ないという可能性から卵の生育場として適しているといえる。しかし砂礫粒度が粗くなると生息する生物1個体あたりの大きさが大きくなることも報告されている(MacLachlan 1990)。本研究では赤磯浜以外の砂浜では調査例が少なく、チカ卵の捕食者も特定されていない。また砂浜間での卵死亡率の差、砂礫間隙中の温度、平潮時の湿り具合等の物理環境の差およびチカ卵のそれらに対する耐性に関しても情報がないため、チカ卵生育地として砂浜を比較するためにはさらに知見の蓄積が必要である。

仔魚の分布

チカ仔魚は遠浅の根浜沖では水深3～7mの海底直上に集中分布し、赤磯浜においても同様に海底直上部に多く分布した。チカと同じキュウリウオ科のレインボースメルト *Osmerus mordax*やデルタスメルト*Hypomesus transpacificus*の孵化仔魚やその餌生物となる動物プランクトンが河口域で潮汐リズムにあわせ鉛直移動することによりその場に留ることや、河口域で生息する動物プランクトンの日周鉛直移動が塩分濃度により影響を受け、塩分躍層より上には浮上しない種が報告されている(Lance 1962; Grindley 1964; Ouellet and Dodson 1985; 菊地・栗原 1988; Moyle and Herbold 1992)。またブリティッシュコロンビア水域の太平洋ニシン *Clupea pallasii* は潮間帯直下で産卵を行なうが、仔魚の主な死亡要因は沖合への受動的な移送であり、沿岸附近に留ったものの数によりその年の年級群強度が決定されることが報告されている(Stevenson 1962)。これらの点を考慮しチカ仔魚の分布パターンについて物理環境と餌環境の点から以下に考察する。

物理的環境： チカ仔魚が生息する沿岸浅海域は、降雨、日射、風等の影響を受けやすく、物理的環境は変動しやすい(杉本・首藤 1988)。しかしチカ仔魚の生息する地点の表層および中層の塩分と水温は測定日によりかなりの変動を示したが、仔魚

の分布する海底直上付近は比較的変動が小さかった。赤磯浜の塩分と水温の断面図に見られたように、波打ち際周辺は波の影響による撹乱が起こり不安定である。また表層の塩分濃度の低い表面水は沖合いへの流れが強く、塩分濃度の高い底層水は陸方向の流れ成分が強い(坂本　1988)。1994年5月下旬から6月初旬に非定量的採集ではあるが孵化後約30日、体長20mm前後の稚魚が産卵場周辺海域で採集されたことから、チカ仔稚魚は少なくとも孵化後30日までは産卵場周辺海域に留まっていると考えられる。すなわち産卵場周辺海域の沖合い水深3～7m地点の海底直上部がチカ仔稚魚の初期生育場となっており、チカ仔魚は生育場から移送される可能性の低い海底直上部に生息していることが推測される。このような生育場への受動的移送をねらった適応例はセントローレンス川河口域におけるカラフトシシャモと大西洋ニシン*Clupea harengus*にみられ、より沖合いへの移送を図るカラフトシシャモ仔魚は表層に、陸方向に留まることをねらう大西洋ニシンは底層部にそれぞれ分布することが報告されている(Fortier and Leggett 1982)。また、1991年5月7日に根浜沖でチカ仔魚を採集した時点と1992年5月17日に赤磯浜沖で採集を行った時点の潮汐はそれぞれ引潮と満ち潮時に当っているが、両日とも近底層附近で仔魚が採集されていることからチカ仔魚の潮汐リズムに合せた鉛直移動はないと考えられる。このことから水深3～7mの近底層に生息するチカ仔魚に対する潮汐リズムにより生じる流れの影響は、仔魚の遊泳力で十分補える程度のものであると推測される。

餌料環境：　現場で採集した仔魚および飼育仔魚ともに検鏡時の消化管は常に空であり、チカ仔魚の餌について本研究では明らかにできなかった。これは山下(1990)が報告したカタクチイワシのシラス型仔魚同様、チカのシラス型仔魚が採集時に餌を排出してしまうためであると考えられる。しかし飼育仔魚がカイアシ類ノープリウスを含む動物プランクトンを餌料として飼育可能であり、第6章で述べるように体長30mmの稚魚がカイアシ類や枝角類等の小型甲殻類を捕食していたことから、天然環境下のチカ仔魚はおそらくカイアシ類幼生等を中心とする小型動物プランクトンを捕食していると考えられる。そこで沿岸生小型動物プランクトンの分布とチカ仔魚の分布の関連性について考察した。

カイアシ類ノープリウスの分布が、植物プランクトンの分布に影響されることが知られている(Mullin *et al.* 1985; Dagg et al. 1987; 上・山岡 1990)。Furuya *et al.* (1993)が大槌湾で行った調査の際、クロロフィルa濃度は 塩分、水温躍層以深で高くなっていた。またTsuda *et al.* (1994) が大槌湾の植物プランクトンブルーム期間中に

行った調査では、カイアシ類ノープリウスは表層1mにはほとんど出現しない。Furuya *et al.* (1993)とTsuda *et al.* (1994)の調査地点はチカ生息海域よりも沖合いであるが、チカ仔魚が生息する水深3～7mの近底層は塩分、水温躍層下にあり、表層水ではなく湾中央部の中層、底層水により近い水と考えられ、クロロフィルa濃度およびカイアシ類ノープリウス密度が表層水に比べ高くなっていることが考えられる。また先に述べたように、河口域に生息する動物プランクトンは、潮汐による生息環境外への移送を避けるための機能を備えており、また塩分躍層下のみに分布が限定される種も報告されている(Lance 1962; Grindley 1964; Ouellet and Dodson 1985; 菊地・栗原 1988)。これと同様な機構で沿岸性の小型動物プランクトンがチカ仔魚生息海域に留まるならば、チカ仔魚の生息する地点は餌料環境の面からも適しているといえる。

チカ仔魚の孵化要因

チカ卵の分布は採集日により変化しており、卵は波浪により移動し、その過程で孵化可能な卵が海底表面(水柱)に現れた際、孵化が起こると推測される。また実験下におけるチカ卵の孵化期間は8、10、12℃でそれぞれ16日、13日、12日と長い期間にわたり、また水温6℃で飼育した卵が孵化可能な状態で約1.5ヶ月間生存したが孵化にはいたらなかった。すなわちチカの卵はグルニオン同様孵化可能な状態で、孵化に適した条件すなわち海底表面への移送を待つことができると考えられる(Walker1952; Baxter1960)。グルニオンでは最も潮の流れが強い大潮時に孵化のピークが見られるが、1994年にチカの孵化のピークが見られた5月1日～8日と5月15日～23日はすべて中潮から小潮の期間中であり、孵化のピークと大潮の関連性は見られなかった。また孵化のピークが見られた5月1日～5月8日までは北西風が0～3m/sと若干吹いていた程度で、カラフトシシャモに見られるような特定の風向きと仔魚の孵化との関連性は見られなかった(Frank and Leggett 1981a、1981b、1983; Frank and Carscadden 1989)。根浜沖と赤磯浜沖で採集した仔魚の孵化日組成はよく一致しており、赤磯で採集した卵の産卵日組成から予想される孵化のピークとほぼ一致していたことから、湾内での産卵ピークはかなり広い範囲で一致している可能性が強い。

仔稚魚の成長

チカ仔稚魚の成長には飼育下、現場ともに屈曲点がみられ、チカ仔魚の成長パターンが変化することがわかった。飼育下では成長屈曲点以降体長の成長が遅くなっ

たが、耳石半径の成長は屈曲点以降の方が良く、尾部基本構造の完成すなわち遊泳力の急激な増加との関連が示唆された。

第1章で示したチカの稚魚と成魚の年間の成長パターンでは5月～6月にかけてすなわち仔魚期での体長の成長は悪く、6月以降に急激な成長を示す。飼育下では約50日齢でほぼ親と同じ外見になり、チカの急激な成長の開始時点とほぼ一致した。日齢査定により現場におけるチカ仔魚の成長屈曲点が飼育下の場合とほぼ同じ20日前後に予想されたことと、1991年の7月以降に親と同じ外見を持つ体長20mmを越す稚魚が採集されたことから(第1章参照)、飼育により求めた成長様式は現場でのそれとよく一致していると考えられる。すなわち初期成長期において遊泳力をもつ時点と、稚魚となる時点の2回の成長パターンの変化があると考えられる。

第5章　卵数法による赤磯浜における産卵親魚量推定

― ケーススタディ ―

これまでの章で得られた生活史特性を用いて、1995年産卵期に赤磯浜で産卵に参加した親魚数を、総産卵量による産卵親魚量の推定法(「卵数法」: egg production method)により試算し、チカの産卵習性を再度考察した。

材料と方法

1995年赤磯浜における産卵親魚数推定に卵数法を行う際の基本式:　1995年に赤磯浜で産卵したチカに対して「卵数法」を適用する際に用いる生活史特性で、これまでの章で明らかになっている点を整理すると以下のようになる。

(1)　チカの雌は同時1回産卵である(第1章)。
(2)　チカの通常の性比は1：1である(第1章)。
(3)　産卵は当歳魚のみにより行われるとみなせる(第1、3章)。
(4)　1995年の産卵に関わる1994年級群雌の満1歳時の平均的体長は、1994年級群雌のゴンペルツ成長曲線より116mmとなる(第1章)。
(5)　1994年級群の体長に対する孕卵数の式と4.で求めた体長116mmより、1994年級群の平均孕卵数は約7800個と推定される(第1章)。
(6)　1995年のチカの産卵は浜の西端部のみで行われ、採集は卵の分布域をほぼ全てカバーしたとみなせる(第3、4章)。

これらの点をふまえて1995年産卵期の赤磯浜で産卵したチカに対して「卵数法」を適用する際の基本式を求めると以下のようになる。

$$B=(\Sigma Pi\ /\ 7800)\times 2 \quad \text{---------} \quad (a)$$

B：赤磯浜における総産卵親魚数
ΣPi：産卵日i日の産卵総数の産卵期間中の合計
(1995年産卵期の赤磯浜における総産卵量)

1995年赤磯浜における卵の生残率(全滅少率)の推定法:「卵数法」を行う際の大きな問題のひとつはPiをいかにして推定するか、すなわち卵の生残率をどのように推定するかにある。次に卵の生残率推定法を記す。まず本研究で卵の生残率を求める際に必要な仮定を記す。

(1) 同時に存在する卵は、卵の発生段階、密度および分布場所によらず同じ生残率を示し、各採集日間の卵の減耗は1次関数で表される。
(2) 各産卵日から推定される半数孵化日を、その産卵日に生まれた卵の孵化日とする。
(3) 同一発生段階から複数の産卵日が推定される場合は、(1)に従い前回の採集日の産卵日組成に従ってその発生段階に属す卵数を配分する。それができない場合は重複する日数で等分する。

これらの仮定を置いた上で得られた1995年の各採集日における、採集卵の産卵日組成を表5-1に示した。これを用いて各採集日間の生残率(St)を推定した。

産卵親魚数の推定法: 得られた各採集日間の生残率(St)を用いて各産卵日(i日)の産卵総数(Pi)を計算した。その際採集面積と対象海域面積が必要となるので以下に記す。

コアサンプラーの直径	0.075m
各採集点での採集数	3回
全採集点数	66点
採集面積	$(0.075/2)^2 \times \pi \times 3 \times 66 = 0.87(m^2)$
対象海域面積	$20 \times 25m = 500(m^2)$

これらの値と各採集日間の生残率(St)を用いて産卵日当たりの産卵数(Pi)を求める。

$$Pi = \{(Pi'/St)[1-(1-St)di/dt]/0.87\} \times 500 \text{ ------ (b)}$$

Pi': 採集日bに採集された産卵日i生まれの卵数
St: 採集日aと採集日b間での生残率
dt: 採集日aから採集日bまでの経過日数
di: 採集日a から産卵日iまでの経過日数
ただし産卵日iは採集日aと採集日bの間にある。

表5-1　減耗率計算に使用した1995年の産卵日組成

産卵日	卵採集日							
	3月30日	4月6日	4月14日	4月17日	4月21日	4月24日	4月28日	5月8日
3月16日	28	16						
3月17日	12	7						
3月18日	12	7	7					
3月19日	12	7	7					
3月20日	76	43	45					
3月21日	76	43	46					
3月22日	55	31	33	14				
3月23日	55	9	10	4				
3月24日	65	11	12	5				
3月25日	91	16	17	7				
3月26日	***44***	8	8	3	5			
3月27日	***44***	17	18	8	12			
3月28日	150	59	63	26	42			
3月29日	97	47	50	21	34	18		
3月30日		17	18	8	12	6		
3月31日		17	18	8	12	6		
4月1日		172	49	20	33	18		
4月2日		175	50	21	34	18	10	
4月3日		752	216	89	145	77	43	
4月4日		153	126	129	211	111	62	
4月5日		153	126	129	211	111	62	
4月6日			82	84	136	72	40	
4月7日			82	174	284	150	84	
4月8日			75	161	212	112	62	
4月9日			91	127	167	89	49	
4月10日			89	124	164	87	48	18
4月11日			191	196	243	129	72	27
4月12日			144	155	193	80	45	17
4月13日			144	155	332	138	77	29
4月14日				155	332	138	77	29
4月15日				384	157	209	116	43
4月16日				477	196	259	144	54
4月17日					401	455	368	138
4月18日					323	283	229	86
4月19日					700	194	355	133
4月20日					650	180	330	123
4月21日						346	601	225
4月22日						495	181	68
4月23日						162	59	22
4月24日							235	88
4月25日							176	66
4月26日							370	138
4月27日							265	99
4月28日								100
4月29日								56
4月30日								78
5月1日								88
5月2日								32
5月3日								85
5月4日								42
5月5日								3

数値は採集数を示す。太字は産卵日の重複を補正した数値を示す。

得られたPiを用いて式(a)から1995年産卵期の赤磯浜における産卵親魚総数(B)を求める。

結果

表5-1より生残率を求めた。その計算例を以下に示す。

例1)3月30日から4月6日にかけての生残率

a) 3月30日に採集した生卵の総数(3月16日から3月29日に生まれた卵の3月30日の時点での現存数): 817
b) 4月6日に採集した生卵の総数: 1760
c) 4月6日の新規加入卵数(3月30日から4月5日に生まれた卵の4月6日の時点での現存数): 1439
d) 4月6日の時点での3月16日から3月29日の間に生まれた卵の現存数: b)-c)=321
e) 3月30日から4月6日にかけての生残率: d)/a)=321/817=0.393

例2)4月6日から4月14日にかけての生残率
4月14日の時点で3月17日生まれの卵が半数孵化日をむかえた。そこで対象となる卵は3月18日以降に生まれた卵となる。

f) 4月6日に採集した3月18日から4月5日に生まれた卵の総数: 1735
g) 4月14日に採集した生卵の総数: 1816
h) 4月14日の新規加入卵数: 896
i) 4月14日の時点での3月18日から4月5日の間に生まれた卵の現存数: g)-h)=920
j) 4月6日から4月14日にかけての生残率: i)/f)=920/1735=0.530

この計算を5月8日までの各採集日間で行い、得られた各採集日間の生残率と全減少率を表5-2に示した。産卵期間中の生残率は期間により変化が見られ、生残率は3月30日～4月6日の0.39が最低で、4月17日～4月21日の1.19が最高となったが、生残率が1を越えることはありえないので、4月17日～4月21日の生残率は以後1とした。
次にこの結果を用いて各採集日の新規加入卵の産卵日組成から産卵日あたりの総

表5-2　各採集日間の生残率(S)と全減少率(1-S)

期間	生残率	全減少率	全減少率/d
3月30日～4月6日	0.39	0.61	0.09
4月6日～4月14日	0.53	0.47	0.06
4月14日～4月17日	0.97	0.03	0.01
4月17日～4月21日	1.19	−0.19	0.00
4月21日～4月24日	0.57	0.43	0.14
4月24日～4月28日	0.80	0.20	0.05
4月28日～5月8日	0.52	0.48	0.05

産卵数(Pi)を式(b)より求めた。3月30日以前の生残率が不明であるため、3月16日からの経過日数をdiとし、3月16日から3月30日までの14日をdtとした。3月30日～5月8日までの各期間中の一日あたりの全減少率[(1-St)/dt]の平均値0.0567とそれから導かれるSt=1-(0.0567x14)=0.206を用いて、3月16日から3月29日までの総産卵数を計算した。得られた産卵日あたりの総産卵数を図5-1に示した。これによると4月1日から4月4日までと4月15日から4月22日と4月26日に産卵のピークが見られた。3月29日から4月1日が新月の、4月13日から4月16日が満月の大潮にそれぞれあたり、産卵のピークはそれぞれの周辺から少し後に見られた。また時化により観察調査ができなかった3月31日から4月2日にも産卵が行われたことが明らかとなった(図5-1、図3-4)。

得られた産卵日あたりの総産卵数を合計し、1995年産卵期の赤磯浜における総産卵量(ΣPi)を求めると

$$\Sigma Pi \fallingdotseq 720(\text{万粒})$$

となり、式(a)から求められる1995年産卵期の赤磯浜における産卵親魚総数は

$$(7200000/7800) \times 2 \fallingdotseq 1900(\text{尾})$$

と推定された。

考察

産卵のピーク： 第3章で求めた目視観察による産卵規模(図3-4)と、本章で求めた産卵規模を比較した。図3-4では満月の大潮時に産卵のピークが認められたのに対し、本章で得られた結果はそれより2～5日程度ずれた。本調査で水温を測定した点が平均海面時の汀線であり、潮間帯の比較的岸よりの位置であることから春期においては水温が潮間帯中では比較的高い場所である。一方卵は水温測定点の沖側の潮間帯にも広く分散しており、より水温の低い深い処に位置している卵については産卵日を実際よりも遅く見積もっている可能性が考えられる。発生段階初期においては、水温のわずかな変化が発生段階と産卵日推定に大きな影響を与える(図4-13)。そのため数日の産卵ピークのずれは測定水温の高い方へのずれで十分説明できると考えられる。さらに第3章で示した産卵規模は雄を含めた産卵親魚全体の産卵規模の見積もりであることから、雄は大潮が始まると雌に先駆けて赤磯浜に大挙して押し寄せ、

図5-1. 「卵数法」により推定された1995年産卵期の赤磯浜における各産卵日の総産卵量と産卵雌数。図中の白丸と黒丸はそれぞれ満月と新月を示す。

雌はそれより少し遅れて産卵場に来遊することも考えられる。この大潮周辺の雌雄の産卵場への来遊パターンは、雄が複数回交尾可能で雌が1回しか交尾できない蝶の羽化モデルと似たパターンとなった(巌佐　1991)。そのモデルでは蝶の雄は交尾回数を最大にするように羽化し、結果として得られる雄の累積羽化数が雌の羽化ピークの少し前に最大となることが計算されている(巌佐　1991)。本研究では雄の放精間隔や正確な雄の来遊量が不明であるため詳細な解析はできないが、雄は繁殖成功回数を最大にするように産卵場に来遊している可能性は十分考えられる。

チカ卵の生残率:　第4章で述べたとおり、各採集日におけるチカの採集卵中にしめる死卵の割合は採集卵数および新規加入卵数によらず4月中は3～4%と一定の低い値を示した。しかし得られた生残率が各調査期間で大きく異なる。チカ卵の死亡は被食等の要因によるところが大きいことが推測される。一日当たりの全減少率は4月21日から4月24日にかけての0.14が最高であるが、この期間中は天気、海況とも比較的安定しており(気象庁月報、気象要覧)、海況の変化が直接卵の死亡に関与している可能性は低い。ただし海況の変化による卵の分布場所の変化が卵の発生に影響を与えることは十分に考えられる。

本研究で推定された各産卵日の産卵量と各採集日間の減耗率を用いて、チカ卵の産卵から孵化までの間に推定される卵数の変化を4月1日、10日、17日生まれの卵を例にして図5-2に示した。それぞれ産卵から孵化までの卵数の変化は指数関数でよく表され、4月1日、10日、17日生まれの卵の産卵から孵化までの生残率は約0.15～0.18と推定された。これは産卵場と発生期間がほぼ同じカラフトシシャモ卵の生残率が低い場合の約0.20とほぼ同程度の値となった(Frank andLeggett 1981c)。また1日当たりの生残率(全減少率)や死亡係数をDahlberg (1979)や McGurk (1986) の総説に見られる他魚種の値と比較すると、チカの卵の瞬間的な生残はよいことが推測されるが、チカでは卵期が長いために産卵から孵化までの生残率は浮遊卵(0.06～0.66平均0.26)よりも低い値となった(Dahlberg 1979)。しかしチカは孵化体長がカタクチイワシ *Engraulis japonica* や北米カタクチイワシ等の浮遊卵を産む魚種に比べ大きく(辻 1983; Moser and Ahlstrom1989)、発眼も卵期に起こり、より発生の進んだ状態で孵化し、仔魚期の分散も産卵場周辺海域の狭い範囲に限られるため、仔魚期の生残率が浮遊卵を産む魚種よりも高い可能性がある。

図5-2. 1995年4月1日、10日、17日生まれの卵の産卵から孵化までの間の卵数の変化。産卵数とその後の卵数は、得られた生残率と採集卵数から推定した値。

今後の課題: マイワシ *Sardinops melanostictus* やカタクチイワシ等の分離性浮遊卵を産卵する魚種では、産卵場の広がりや海流等による卵の他空間への輸送が卵仔魚法(卵数法)を行う際に問題となる(田中　1955)。この点に関してはチカは産卵場と卵分布域が限定されている点では「卵数法」が行いやすいといえる。しかし採集調査は調査にかかる支出と必要とするパラメータの振れのトレードオフである(Schweigert 1993)。当然のことではあるが、推定の精度を上げるためには採集を密に行えばよいが、それに応じてあらゆる面で支出も増大する。本調査に用いた採集計画について検討すると、1993年と1994年の採集調査結果に基づいて同様に生残率を試算すると生残率2を越える結果が得られ、1993年と1994年の卵採集調査は卵の定量採集としては十分とはいえない。改良を加えた1995年の採集から得られた結果は満足すべき範囲内にあるように見えるが、採集点数の設定など今後の改良と検討の余地を残している。また調査期間と間隔についても同様で、本研究では産卵期の開始から2週間後に採集調査を始めたため、産卵期初期の産卵日推定を正確に行うことができず、そこで生じた誤差が最後まで影響を与えている可能性がある。また、卵の生残率が産卵期間中に変化することと、現時点では発生段階がすすんだ卵の産卵日推定が正確に行えないことから採集間隔は産卵開始時点から少なくとも1週間間隔で行う必要がある。

チカの卵が分布する潮間帯は干出や、日中の日射により水温変化が激しく、水面下にある場合でも図4-8、-9に示したように水温変化の激しい表層水の影響を受けやすく、水深による水温の変化もかなり大きいことが示唆される。先に述べたように本研究では水温の計測を1点でしか行っておらず、それにともなう産卵日および孵化日推定の誤差が全体に影響を及ぼしていることが考えられる。水温計測に関しては測点数をさらに増やす必要がある。また、各産卵日の卵が潮間帯にどのように分布しているかを詳細に解析することにより、より正確な産卵日および孵化日推定を行うことができると考える。

第6章　食性

チカと他魚種との関わり及び環境変動との関連を知る上でも、その魚種の生態系内での地位を明らかにする上でも食性に関する情報は重要である。しかし本種の食性に関する報告はこれまでなされていない。そこで本章では仔魚から成魚までのチカの食性を定性的に見るとともに、空胃率及び胃内容物重量指数(SCI)の経月変化および摂餌リズムを調査し、チカの摂餌生態及び大槌湾での生態系内での地位を知る上での基礎的情報を得ることを目的とした。

材料と方法

空胃率及び充満度の算出

1991年5月8日及び6月5日に採集した仔魚では、目視で消化管内容物の有無を確認できたが、さらに消化管全体を切り裂いて内容物の有無を確認した。その作業を両採集とも50個体について行ない、消化管が空の個体の割合を算出した。1991年7月22日に採集した稚魚は体長を測定した後胃を摘出し、内容物の有無を確認し、内容物が存在する場合には 10%ホルマリンでそれを固定保存した。その作業を胃内容物をもつ個体が15個体出現するまで続け空胃率を算出した。その他の試料は第2章表2-2に示す通りであり、試料には全て10%ホルマリンで固定保存したものを用いた。試料は体長、体重を計測した後、胃を摘出し内容物の有無を確認し、胃内容物重量(湿重量)を秤量した。そして胃内容物重量指数(SCI)を次式により算出した。

$$SCI = \{胃内容物重量/(体重 - 胃内容物重量)\} \times 100$$

また各採集毎に空胃率を雌雄それぞれについて算出した。

胃内容物の同定

本研究で胃内容物の同定を行なった試料は表5-1に示す通りで、各採集とも15個体の胃内容物を同定した。胃内容物の同定は実体顕微鏡下で行ない、同定できた分類単位を項目とした。さらに各採集毎に各項目の出現頻度を算出した。

摂餌リズム

チカの摂餌リズムを現場調査と飼育実験から明らかにした。

現場調査: 調査は1994年11月9日(大潮) に大槌川河口で行った。採集日の天気は快晴であった。採集は7:45 (満潮)、11:45、15:45(干潮)に大槌臨海研究センター調査船チャレンジャーIIを用いて船曳網で行った。採集した試料は前記と同様に処理し、SCIと空胃率を求めた。また胃内容物を定性的に分類した。

飼育実験: 実験に先立ち1994年10月24日に大槌川河口で採集した個体を、大槌臨海研究センター飼育水槽で飼育し、餌付けを行った。飼育には縦5m、横2m、深さ1mの屋外水槽を用いた。光条件は天然と同じである。採集後1週間目までは冷凍オキアミを解凍して与え、2週間目までは配合飼料と併用し、2週間目以降は配合飼量のみで飼育した。採集後しばらくの期間チカは餌を食べないが、この実験で使用したチカは採集後約1週間で餌付いた。実験は11月17日21:00、20日9:00、23日15:00に行った。いずれの実験日も天気は快晴であり、実験時の水温は17日は17.2℃、20日は16.5℃、23日は17.4℃であった。通常飼育時にその水槽中のチカが飽食すると考えられる餌の量は約20gであった。そこで実験前の2日間チカを絶食させ、それぞれの実験開始時に配合飼料を30g与え、給餌30分後に約30個体をとりあげ、SCIと空胃率を算出した。

結果

空胃率と胃内容物重量指数(SCI)の季節変化

成魚のと空胃率とSCIの季節変化を図6-1に示した。全体的には雌雄ともに同様の変化を示し、産卵期である4月と、水温の上昇する8月から10月にかけて空胃率が高くなり、SCIが低くなる傾向がみられた。またチカの成熟期に当たる11月から3月までは空胃率が5%以下と低く、特に成熟開始時の11月のSCIは中央値2〜3で年間で最も高い値を示した。1991年5月8日と6月5日に採集した胃形成前の個体では摂餌個体は認められず、消化管が空の個体の割合は100%であった。7月22日に採集した胃形成後の稚魚では摂餌個体が認められ、空胃率は13.3%であった。

胃内容物

胃内容物査定の結果を表6-1に示した。出現項目は査定不能を含めて21項目であっ

図6-1. 1991年2月から1994年5月までの空胃率と胃内容物重量指数(SCI)の周年変化。

(a),(b) 雌雄の空胃率の周年変化。

(c),(d) 雌雄のSCIの周年変化。図中の点は中央値、縦線は実測値の範囲を示す。

表6-1. チカの胃内容物 (数値は各採集における各項目の出現頻度。調査個体数は各採集につき15個体。)

出現項目	Mar. 31, 91 松島	May.1, 91 吉里吉里*	Aug. 17, 91 浪ノ助	Nov. 13, 91 白浜	Jan. 30, 92 白浜	Jan. 30, 92 室浜	Mar. 18, 92 室浜	Mar. 23, 92 根浜	Jul. 22, 92 根浜
珪藻						27			
多毛類									
成体					7	7			
幼生		7	33		13				20
甲殻類									
枝角類									80
貝虫類		20							
カイアシ類									
浮遊性		100	40	13	67	100		47	100
底生性		60	13	13	67	53	100	27	
コノハエビ類	7	20							
アミ類								27	
クマ類		13							
等脚類				27					
ヨコエビ類	20	40	7	100	33	13	87	27	
ワレカラ類	7	13		27			93		20
十脚類									
幼生		60			27				
エビ類				7				20	
ヤドカリ類					7				
尾虫類									27
ホヤ幼生									27
昆虫				20					
仔魚	100	13							
査定不能	20			7	67	30		60	
採集地の概要	岩礁	港(泥底)	岩礁	港(泥底)	港(泥底)	港(砂礫)	港(砂礫)	砂浜	砂浜
平均体長	104.4	100.4	137.8	83.3	73.3	72.6	82	80.5	31.4

たが、稚魚、成魚ともに主として小型甲殻類を摂餌していることが明らかになった。特にカイアシ類は浮遊性、底生性ともに多く出現した。また成魚では、動物プランクトンの他に多毛類成体、貝虫類、コノハエビ類といった底生生物や、ヨコエビ類、カイアシ類のハルパクチクス類、ワレカラ類といった葉上生物も出現した。

1991年5月1日の採集場所である吉里吉里港の底質は泥であり、このときのチカの胃内容物中には、貝虫類やコノハエビ等の日中は泥中に生息し他の採集日の胃内容物中には見られなかった生物が出現した(表6-1)。また1992年3月18日、23日の採集時に海辺でワカメの洗浄を行なっていた室浜では、ワレカラ類やヨコエビ類等のワカメに付着していた葉上生物が主な胃内容物であった(表6-1)。

摂餌リズム

飼育下における摂餌リズムと行動: 3回の実験で得られたSCIと空胃率を表6-2に示した。9:00に行った実験では調査した32個体中の2個体が空胃であり(空胃率6.25%)、SCIは中央値2.29(実測値の範囲＋ ～ 5.47)であった。15:00の実験では空胃の個体は出現せず、SCIは中央値2.20(＋ ～ 4.88)であった。21:00の実験では摂餌していた個体は見られず、夜間摂餌しないことが明らかとなった。また9:00と15:00の実験ではSCIに有意差はなかった。

飼育下のチカは日中水槽内を群泳し、給餌と同時に餌に集まった(図6-2-(a)、-(b))。飼育下のチカは水面に浮いた餌、水中を沈降中の餌および水槽底に沈んだ餌ともに摂餌していた。一方夜間は日中のような群泳は見られず、各個体がバラバラに水槽底に静止していた(図6-2-(c))。また餌を与えても反応せず、摂餌行動は全く見られなかった。

現場における摂餌リズム: 3回の採集調査で得られたSCIと空胃率を表6-3に示した。7:45の採集では調査した51個体中4個体が空胃であり(空胃率7.84%)、SCIの中央値は0.25(実測値の範囲＋ ～ 1.16)であった。胃内容物中からはカイアシ類と査定不能物質が出現した。11:45の採集では空胃個体は出現せず、SCIの中央値は2.71(0.34 ～ 4.15)であった。15:45の採集では調査個体46個体中に空胃個体が1個体出現したが、SCIは全採集中で最も高い値を示した[中央値4.05 (1.09 ～ 7.33)]。11:45と15:45の採集では胃内容物中からは査定不能物質のみが出現した。また3回の採集時のSCIには有意差が見られた(Kruscal-Wallis test $P<0.01$)。

表6-2. チカの摂餌リズム(飼育実験)

	Sampling time		
	9:00	15:00	21:00
N	32	31	44
Median SL (range)	70 (59 ～ 80)	71 (64 ～ 89)	70 (57 ～ 90)
Median SCI (range)	2.29 (+ ～ 5.47)	2.20 (+ ～ 4.88)	- -
PES	6.25	0.00	100.00

N: 調査個体数 SL: 体長 (mm)
SCI: 胃内容物重量指数
PES: 空胃率(%)

表6-3. チカの摂餌リズム(野外採集調査)

	Sampling time		
	7:45 (High tide)	11:45	15:45 (Low tide)
N	51	46	46
Median SL (range)	70 (59 ～ 89)	70 (57 ～ 89)	72 (62 ～ 90)
Median SCI (range)	0.25 (+ ～ 1.16)	2.71 (0.34 ～ 4.15)	4.05 (1.09 ～ 7.33)
PES	7.84	0.00	2.17

N: 調査個体数 SL: 体長 (mm)
SCI: 胃内容物重量指数
PES: 空胃率(%)

図6-2. 飼育下のチカの行動。
(a) 日中水槽中を群泳するチカ。
(b) 日中餌に群がるチカ。
(c) 夜間遊泳せず水槽底に静止するチカ。

考察

胃内容物組成

チカ成魚の主餌料は浮遊性及び底生性の甲殻類であり、特にカイアシ類やヨコエビ類等の小型甲殻類が多かった。しかし餌料は一定ではなかった。ほとんどの胃内容物中に出現する浮遊性カイアシ類の出現頻度が各採集によりかなり異なることや、1991年3月13日に松島沖で採集したチカの胃内容物中に仔魚が特に多く見られた様に偶発的に多量に出現する項目もあり、チカはその場に多く存在し利用できるものを摂餌していると考えられる。近縁のワカサギではチカと同様、主に動物プランクトンを食べており (宮内 1935; 白石 1961; 富田・羽田 1966; 鈴木・位田 1977)、餌選択性があることが報告されているが(富田・羽田 1966)、チカの餌の嗜好性についてはさらに調査する必要がある。稚魚では成魚同様動物プランクトンを主に食べていたが、枝角類等の特に小型のプランクトンが出現した。近縁のワカサギ稚魚では餌はサイズ依存であり餌の選択性はないことが報告されており(堀・位田 1977)、チカ稚魚でも餌の選択はサイズに依存していると考えられる。

空胃率と胃内容物重量指数(SCI)の周年変化

チカの成魚では産卵期である4月に空胃率が上昇しSCIが低下する場合が見られたが、ワカサギでも産卵のため遡河する魚群の空胃率が高いことが報告されている(富田・羽田 1966)。また、マコガレイ *Pleuronectes yokohamae* やマガレイ *Pleuronectes herzensteini* で産卵期に生殖腺が肥大した個体は空胃のものが多いことが報告されている(高橋ら 1983)。チカでも1991年4月23日に採集した産卵前の雌(N=28、平均GSI=22.0)で空胃率が75%、1992年4月28日に採集した産卵前の雌(N=8、平均GSI=22.8)で空胃率75%とそれぞれ高い空胃率を示したことから、マコガレイやマガレイ同様に生殖腺が肥大した個体で空胃率が高くなることが考えられる。水温が1年で最も上昇する8月から10月に空胃率が高くなりSCIが低下している場合が見られたが、チカが北方系魚種であるため高水温が摂餌活動に与える影響、消化速度の変化および餌生物の現存量の季節変化等が影響しているためであると考えられる(Wooton 1990, 1992)。

チカ仔魚の空胃率は高かったが、採集を行なったのはいずれも日中であり、時間的な問題はないと考えられる。チカ同様シラス型であるカタクチイワシ仔魚では、ネット採集時にストレスのため消化管内容物を排泄することが知られている(山下 1990)。チカ仔魚もカタクチイワシ仔魚同様直線的な消化管を持つた

め同様のことが起きている可能性が考えられる。第4章で述べたようにチカ仔魚はカイアシ類ノープリウス幼生で飼育可能であり、現場でもおそらくカイアシ類ノープリウス幼生等の小型動物プランクトンを食べていると考えられる。

摂餌リズム

飼育実験でチカは夜間群泳せず餌を摂らないことが明らかになったが、ワカサギでも日中特に朝夕に摂餌が盛んになり、それとともに群泳も活発になるが、夜間は摂餌を中止し群れも形成しないことが報告されている(白石　1961)。これによるとワカサギ属の魚種は昼行性であり、視覚による索餌を行なうことが示唆される。

野外実験において各採集間で胃内容物重量指数(SCI)に差が見られた。これは一見潮位や時間が影響を与えているように見えるが、採集を行った大槌川河口には水産加工場があり、11:45と15:45の胃内容物に見られた査定不能物質は水産加工場の排水口から流出した物質であった。また7:45では水産加工場が操業前で排水が流出していなかった。飼育下においても日中であれば時間によらず同量の餌を食べることから、餌量密度、水温がチカの摂餌に適した状態であれば日中の摂餌には周期性は現れないと判断された。しかし天然の動物プランクトンでは生息水深が昼夜または潮汐で変化する種やスウォーム形成に日周変化があるものが知られており(Ueda *et al.* 1983、菊地・栗原 1988、Checkley *et al.* 1992)、それら餌生物の生活の日周変化がチカの摂餌量に見かけ上の日周性を与える可能性は十分に考えられる。

大槌湾のチカは大槌川河口に限らず、排水口周辺およびワカメや養殖ホタテガイの洗浄を行っている場所によく出現し、1992年3月18日、23日のように沿岸でのワカメ洗浄作業にともなって海へ流入した生物を食べていることなどから、人間活動の影響も少なからず受けていると考えられる。

要約

チカ *Hypomesus pretiosus japonicus* は本州東北地方太平洋沿岸、北海道、朝鮮半島、沿海州から千島列島にかけて分布する沿岸性の漁獲対象種である。チカの属するワカサギ属は、両側回遊を行う種、陸封型の種、完全に海で生活史を終える種など様々な生活史パターンを示すことが知られている。しかし、チカの生活史および食性など生態に関する知見は、非常に断片的で限られており、その資源管理を行う上でも大きな障壁となっている。そこで本研究では大槌湾を研究の場としてチカの成長、成熟、性比、産卵習性、初期生活史および食性を明らかにし、それら生活史特性をもちいて、近年漁獲量に頼らない資源量推定法の一つとして注目されている「卵数法」のチカへの適用を試みた。

1. 成長と成熟

大槌湾におけるチカの成長と成熟を知るため、1991年2月から1995年3月まで、2ヶ月に1回以上大槌湾のできる限り複数ヶ所でチカの採集を行った。そして各採集標本の年齢別、雌雄別平均体長(標準体長)と平均体重を求めた。年齢は仔魚の出現状況から5月1日を孵化日と仮定して求めた。

1) 成長

平均体長と平均体重は各年級群間および雌雄で差が見られず、全てをまとめると以下の式で表された。

$$BW=6.25\times10^{-6}SL^{3.00}\ (r^2=0.99)$$

BW: 平均体重(g)　SL: 平均体長(mm)

チカ当歳魚の成長はロジスティック、ゴンペルツ、フォン ベルタランフィのいずれの曲線でもよく表された。また、大槌湾のチカの成長には年変動があることが明らかとなった。その例として1991-1994年級群の雌の成長(ゴンペルツ曲線)を以下に示す。

1991年級群　$SL=107.7\exp(-\exp(0.008(96.3-t)))$　($r^2=0.87$)
1992年級群　$SL=131.7\exp(-\exp(0.014(87.1-t)))$　($r^2=0.99$)
1993年級群　$SL=125.9\exp(-\exp(0.011(89.1-t)))$　($r^2=0.96$)
1994年級群　$SL=131.6\exp(-\exp(0.009(117.8-t)))$　($r^2=0.98$)

t: 孵化日からの経過日数　SL:孵化日からt日経過後の 体長(mm)

チカの年間の成長は5～6月の初期成長期、6～10月の成長期、11月～4月の停滞期と3期に分けることができた。年間の成長は6～10月の水温と成熟開始に影響され、チカの成長適水温条件は6～10月の平均水温が16～17℃であることで、これより低くても、高くても成長は悪くなることが示唆された。また月間平均水温が15℃以下になる11～12月に成熟が始まり、成長が停滞することが明らかとなった。

2）成熟

生殖腺重量指数（GSI）の周年変化と生殖線の組織学的観察から、大槌湾におけるチカの成熟は雌雄ともに11月頃始まり、産卵期は4月を中心に年に1回であることが明らかとなった。また雄は産卵期初期までに成熟するのに対し、雌では完熟時期に個体差が見られた。

雌の卵径組成と組織学的観察の結果からチカは同時1回産卵型であることが明らかとなった。また産卵期間中に産卵場で採集した雄ではGSIが産卵期の進行とともに漸減する傾向が見られたこと、および精巣の組織学的観察の結果より同一の個体が複数回放精することが明らかとなった。

大槌湾におけるチカの体長に対する孕卵数の関係は同一年級群間では以下の様な関係が認められたが、年級群間では有意差が認められた。また成長の良い年級群では体長あたりの孕卵数も多くなることが明らかとなった。

1991年級群　$Fec=440.4\exp(0.023SL)$ ($r^2=0.81$)
1993年級群　$Fec=801.7\exp(0.021SL)$ ($r^2=0.96$)
1994年級群　$Fec=969.3\exp(0.018SL)$ ($r^2=0.66$)
Fec: 孕卵数　SL: 体長(mm)

チカの成熟は先述の通り11月に始まるが、その時点でチカの体長が80mm前後に達していることと短日期間中に水温15℃以下に低下することが成熟開始の条件であると考えられた。体長の条件を満たせなかった1991年級群では当歳魚で成熟しない個体が多く出現し、水温の条件が整わなかった1994年級群では約1ヶ月の成熟の遅れがみられた。

3）　性比

チカの群の性比は当歳魚の産卵期前では1：1であるが、産卵期直前と産卵期間中に著しく性比の偏った群が採集された。産卵期終了後、性比はほぼ1：1に戻った。これは各調査年に共通する傾向であり、チカの群は産卵期間中、性的に分離することが明らかとなった。

2.　産卵習性と産卵場形成の要因

1）赤磯浜での産卵特性

1992年から1995年の産卵期に赤磯浜で産卵の観察を行い、以下のことを明らかにした。

産卵群の赤磯浜への来遊から産卵にいたるまでの過程は、日没直後の薄暮時に浜へ来遊し、やや沖合いで成群する群泳期（gathering stage)、暗くなる直前に産卵場である汀線付近への接近と離脱を繰り返す接近期(approaching stage)、暗くなった直後の汀線付近で産卵行動を起こす産卵期（spawning stage)の3段階に分けることができた。これらの段階は産卵が行われる際は必ず同じ順序で観察され、この一連の行動パターンはチカの産卵場決定から産卵にいたる過程において、それぞれが強く結びつきプログラムされた行動であると考えられた。

チカの産卵は常に1尾の雌と複数尾の雄が単位となって、波打ち際で引き波の際に行われた。産卵期間を通して産卵群の性比が雄に偏っていたことや生殖腺の組織学的所見からも、雄は複数回産卵場に来遊すると考えられた。また産卵期間中1+歳以上の採集個体数の全体に占める割合は雌で0.4%、雄で2%程度であり、大槌湾内においてはチカの再生産はそのほとんどが当歳魚により行われている。

目視により産卵規模を推定したところ、1992年～1995年のいずれの年においても産卵のピークは満月の大潮時に観察された。チカの卵は付着卵であるが卵塊を形成しないので、引き波により分散することにより有効に被食回避していると考えられる。大潮時にはチカの産卵時刻と引潮が同時に起こり、より効果的に卵が沖合いに分散していた。また資源量が多い年は産卵規模が大きくなり、産卵期間中に産卵が観察される日数が多くなる傾向がみとめられた。

2）産卵場形成の要因

赤磯浜をはじめチカの産卵が確認された浜は砂粒の中央粒径値が1mm以上で、産卵のない浜に比べてより粗い砂で構成されていることが明らかとなった。産卵が行われた浜についてみると、産卵が行われる場所は粒径2ｍｍ以上の砂礫を中心に構成されており、その中に卵が最も高い頻度で付着している粒径0.5～2mmの砂を中心に2mm以下の砂が存在することが産卵場形成の必要条件であることがわかった。このことは卵の付着基質の存在とともに、砂礫の間隙の広さすなわち産卵後の卵への酸素供給等の条件が産卵場の選択に強く関係しているためであると考えられる。

3. 初期生活史

1) 卵の分布様式

卵は産卵場の沖合いの潮間帯を中心に分布するが、移動分散が観察された。産卵場が分散した1994年には、分散した産卵場沖にも卵が多く分布した。

2) 仔魚の分布様式

チカの仔魚は水深3～7mの地点の海底直上に分布し、その分布は卵の分布よりさらに広い範囲に分散していることが明らかとなった。

3) 卵の発生段階区分と現場における産卵日組成

チカの卵の発生を産卵直後から孵化まで10の発生段階に区分した。また、飼育により6～12℃の各水温において各発生段階に到達するまでの産卵後経過日数を調査したところ、いずれの発生段階においても水温と産卵後経過日数はよい相関がみられた。この関係を利用し、1994年と1995年に現場で採集した卵の発生段階と現場水温から産卵日を推定した。採集された卵の産卵日の分布をみると、1994年、1995年とも満月の大潮周辺に最も大きなピークのあることが明らかとなり、実際の観察と一致した。

4) 耳石日周輪を用いた仔稚魚の孵化日組成の推定

現場調査を行うに先立ち耳石日周輪の検証を、孵化日からの輪紋数の増加調査と蛍光物質による耳石標識の2つの方法で行い、チカの耳石に現れる輪紋数が日齢を表すことを証明した。これを用いて1994年に赤磯、根浜、および小鎚川河口で採集した仔魚の耳石日周輪から孵化日組成を推定した。その結果採集場所によらず孵化日のピークはほぼ一致しており、その孵化日から逆算した産卵日組成は赤磯浜で観察された産卵日組成とほぼ一致していた。

5) 仔稚魚の成長

飼育および天然仔魚の孵化後経過日数と体長および耳石の成長の関係をみると、いずれの場合も孵化後20日前後に成長の屈曲点が認められた。

4. 卵数法による資源量推定のチカへの応用

1995年3月30日～5月8日に赤磯浜で8回の卵の定量採集を行った。現場での採集卵の発生段階と現場水温からその卵の産卵された日を求め、産卵日から採集日までの期間中の現場での卵の生残率を試算した。その結果各期間によって生残率が異なることが明らかとなった。得られた産卵日組成、生残率、採集卵数と採集面積から毎日の産卵量を推定し、1995年の平均成長および体長と孕卵数の関係から赤磯浜での

産卵のピークと産卵総数を推定した。その結果赤磯浜での1995年の産卵総数は約700万粒で、産卵に参加した雌の総数は約1000尾であると推定された。

5. 食性

チカの摂餌リズムを現場採集と飼育実験により明らかにした。チカは夜間に摂餌は行わず、昼間のみに摂餌をすることがわかった。チカの胃内容物を定性的に調査したところ、19項目の餌が出現した。大槌湾のチカは主にカイアシ類等の小型甲殻類を食べていたが、その組成は採集場所により変化し幅広い食性を示した。

謝辞

本研究を行うにあたり御指導と御鞭撻を賜り、本稿の御校閲をいただいた東京大学海洋研究所プランクトン部門川口弘一教授に謹んで感謝の意を表する。また同所寺崎誠教授、西田周平博士、津田敦博士には終始貴重な御助言と激励をいただき、5年間の大学院生活を有意義なものとすることができた。

東京大学海洋研究所大槌臨海研究センター盛田孝一船長、元船長川村忠氏、平野健一氏には野外における採集、調査で全面的にお世話になった。とくに盛田孝一船長には海のきびしさ、野外調査を行う際の心構えなど、言葉では言い表せぬほど多くのことを教えていただいた。また同センター前事務主任藤井繁幸氏、都木靖彰博士、乙部隆弘博士をはじめとするセンター職員の方々には現地での調査の際に便宜を図っていただいた。

東京大学海洋研究所沖山宗雄教授、塚本勝巳教授、小松輝久博士には本研究を遂行するにあたり終始貴重な御助言を賜った。また東京大学農学部水産学科会田勝美教授には成熟に関する研究の際有益な御助言を賜った。

試料採集にご協力いただいた大槌町小国彦三郎氏、漁獲データ収集の際資料を提供していただいた岩手県水産技術センター長洞幸夫部長ならびに柳田貞次参事をはじめとする大槌漁協の方々に心より御礼申し上げる。

東北区水産研究所杉崎宏哉博士、東京大学海洋研究所仲岡雅弘博士、西川淳博士には多大なるご支援とご協力を賜わり、また多くのことを教えていただいた。

村山司博士、塚本洋一博士、栗田豊博士、東信行博士、赤川泉博士、上原伸二博士、豊川雅也博士、池島耕博士には多くの御助言と激励をいただいた。また東京大学海洋研究所石丸君江氏、清水碩子氏、プランクトン部門学生諸氏、阪倉良孝氏、神田優氏、崎山徳起氏、柴田晃氏、渡部諭史氏、嶋永元祐氏のご協力に感謝の意を表する。

同級の学友高橋一生氏にはフィールドでの研究生活においても友人として親しく交際していただき、大きな影響を受けた。

引用文献

朝比奈 潔. 1989. 生殖周期とその調節. p. 103-131. 隆島 史夫・羽生 功 編「水族繁殖学」. 緑書房, 東京.

Bailey. K. M. and E. D. Houde. 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. Adv. Mar. Biol. 25: 1-83.

Baxter, J. L. 1960. Inshore fishes of California. Dept. Fish. Game., Sacramento. 80pp.

Checkley, Jr., D. M., M. J. Dagg, M. M. Mullin, M. Omori, T. Onbe and M. -y. Zhu. 1992. Diel variation of the zooplankton and its environment at neritic stations in the Inland Sea of Japan and the north-west Gulf of Mexico. J. Plankton Res. 14: 1-40.

Dagg, M. J., P. B. Ortner nad F. Al-Yamani. 1987. Winter-time distribution and abundance of copepod nauplii in the northeastern Gulf of Mexico. Fish. Bull. (U.S.) 86: 319-330.

Dahlberg, M. D. 1979. A review of survival rates of fish eggs and larvae in relation to impact assessment. Mar. Fish. Rev. (U.S.) 41: 1-12.

DeBloice, E. M. and W. C. Leggett. 1991. Functional response and potential impact of invertebrate predators on benthic fish eggs: analysis of the *Calliopius laeviusculus*-capelin (*Mallotus villosus*) predator-prey system. Mar. Ecol. Prog. Ser. 69: 205-216.

DeBloice, E. M. and W. C. Leggett. 1993a. Match/mismatch between the abundance of marine fish eggs and invertebrate predators: an analysis of *Calliopius laeviusculus* (Amphipoda: Gammaridae) population growth relative to the seasonal spawning cycle of capelin (*Mallotus villosus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50: 2581-2590.

DeBloice, E. M. and W. C. Leggett. 1993b. Impact of amphipod predation on the benthic eggs of marine fish: an analysis of *Calliopius laeviusculus* bioenergetic dimands and predation on the eggs of beach spawning osmerid (*Mallotus villosus*). Mar. Ecol. Prog. Ser. 93: 205-216.

Fortier, L. and W. C. Leggett. 1982. Fickian transport and the dispersal of fish larvae in estuaries. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 1150-1163.

Frank, K. T., and J. E. Carscadden. 1989. Factors affecting recruitment variability of capelin (*Mallotus villosus*) in northwest Atlantic. J. Cons. int. Explor. Mer. 45: 146-164.

Frank, K. T., and W. C. Leggett. 1981a. Wind regulation of emergence times and early larval survival in capelin (*Mallotus villosus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 215-223.

Frank, K. T., and W. C. Leggett. 1981b. Subtidal occurrence of larval capelin (*Mallotus villosus*) as related to variation in the intertidal distribution of their eggs. Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer. 178: 179-180.

Frank, K. T., and W. C. Leggett. 1981c. Prediction of egg development and mortality rates in capelin (*Mallotus villosus*) from meteorological, hydrographic, and biological factors. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1327-1338.

Frank, K. T., and W. C. Leggett. 1983. Survival value of an opportunistic life-stage transition in capelin (*Mallotus villosus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 1442-1448.

Frank, K. T., and W. C. Leggett. 1984. Selective exploitation of capelin (*Mallotus villosus*) eggs by winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*): capelin egg mortality rate, and contribution of egg energy to the annual growth of flounder. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1294-1302.

Frey, H. W. 1971. California's living marine resources and their utilization. Dept. Fish. Game. Sacramento, 135pp.

Fry, F. E. J. and K. E. F. Watt. 1956. Yield of year classes of the smallmouth bass hatched in the decade of 1940 in Manitoulin Island waters. Trans. Am. Fish. Soc. 86: 135-143.

Furuya, K., K. Takahashi and H. Iizumi. 1993. Wind-dependent formation of phytoplankton bloom in Otsuchi Bay, a ria in Sanriku, Japan. J. Oceanogr. 49: 459-475.

Grindley, J. R. 1964. Effect of low-salinity water on the vertical migration of estuarine plankton. Nature 203:781-782.

浜田 啓吉 1956. チカ *Hypomesus japonicus* の生態学的研究 第1報年齢の推定. 北大水産彙報. 7: 219-224.

Hart, J. L. 1973. Pacific fishes of Canada. Fish. Res. Bd. Can. Bull. 180: 139-140.

Helfman, G. S. 1993. Fish behaviour by day, night and twilight. p. 479-512. *In* T. J. Pitcher [ed.] Behaviour of Teleost Fishes, 2nd edition. Champman and Hall, London.

平野 敏行・早川 康博. 1976. 大槌湾における流入河川水の流量と拡散. 大槌センター報告. 2: 49-59.

堀 直・位田 俊臣. 1977. ワカサギの人工種苗生産技術の開発に関する研究－(I) 仔魚が摂餌可能な餌の大きさなどについて. 茨城内水試調査報告. 14: 11-20.

Hunter, J. R., B. J. Macewicz, N. C. Lo and C. A. Kimbrell. 1992. Fecundity, spawning, and maturity of female Dover sole *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. Fish. Bull. (U.S.) 90: 101-128.

石田 力三. 1985. 種苗と育種. p. 49-71. 大島 泰雄・稲葉 伝三郎 監修「鮎」. 緑書房, 東京.

伊藤 小四郎 1957a. チカの生態調査 1. 計測値より見た尾岱沼(根室国)産チカについて. 水産孵化場研報. 12: 79-82.

伊藤 小四郎 1957b. チカの生態調査 2. 生殖巣及び孕卵数について. 水産孵化場研報. 12: 83-87.

巌佐 庸. 1991. 蝶の羽化季節. p. 221-225. 「数理生物学入門」. HBJ出版, 東京.

岩田 宗彦・沼地 健一・真岩 美衣子. 1978. 大槌湾の魚類相調査－(I) 漁業から見た魚類 相, 5月－10月の水産物. 大槌臨海研究センター報告. 4: 35-46.

岩田 宗彦・沼地 健一. 1981. 大槌湾における漁業対象生物群集の組成変化の研究. 大槌臨海研究センター報告. 7: 35-46.

Jangaard, P. M. 1974. The capelin (*Mallotus villosus*). Fish. Res. Bd. Can. Bull. 186: 1-70.

Johannes, R. E. 1978. Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. Env. Biol. 3: 65-84.

川崎 健. 1982. 浮魚資源. 恒星社厚生閣, 東京. 327pp.

菊地 永祐・栗原 康. 1988. 感潮河川. p. 150-160. 栗原 康 編「河口・沿岸域の生態学とエコテクノロジー」. 東海大学出版会, 東京.

気象庁. 1994. 気象要覧. 1138.

気象庁. 1994. 気象要覧. 1139.

気象庁. 1994. 気象要覧. 1140.

気象庁. 1994. 気象要覧. 1141.
気象庁. 1994. 気象要覧. 1142.
気象庁. 1994. 気象要覧. 1143.
気象庁. 1994. 気象要覧. 1148.
気象庁. 1995. 気象庁月報 平成7年4月.
Kondolf. G.M., G. F. Cada, M.J. Sale and T. Felando. 1991. Distribution and stability of potential salmonid spawning gravels in steep boulder-bed streams of the eastern Sierra Nevada. Trans. Am. Fish. Soc. 120: 177-186.
桑田 博・塚本 勝巳. 1987. アリザリン・コンプレクソンによるマダイ稚仔魚の耳石標識—I 標識液の濃度と標識保有期間. 栽培技研 16: 93-104.
Lambert, T. C. 1984. Larval cohort succession in herring (*Clupea harengus*) and capelin (*Mallotus villosus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1552-1564.
Lambert, T. C. and D. M. Ware. 1984. Reproductive strategy of demersal and pelagic spawning fish. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1565-1569.
Lance, J. 1962. Effects of water of reduced salinity on the vertical migration of zooplankton. J. mar. biol. Ass. U.K., 42:131-154.
Loosanoff, V. L. 1937. The spawning run of the pacific surf smelt, *Hypomesus pretiosus*. Int. Rev. Hydrobiol. Hydrogr. 36: 170-183.
McGurk, M. D. 1986. Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness. Mar. Ecol. Prog. Ser. 34: 227-242.
McLachlan, A. 1990. The macrobenthic communities. p. 121-144. *In* A. C. Brown and A. McLachlan. Ecology of sandy shores. Elsevier, Amsterdam.
Middaugh, D.P. 1981. Reproductive ecology and spawning periodicity of the Atlantic silverside, *Menidia menidia* (Pisces: Atherinidae). Copeia 1981: 766-776
Middaugh, D. P., G. I. Scott and J. M. Dean. 1981. Reproductive behaviour of the Atlantic silverside, *Menidia menidia* (Pisces, Atherinidae). Env. Biol. Fish. 6: 269-276.
宮内 武雄. 1935. ワカサギの天然餌料に關する研究. 日水誌. 3: 281-283.
Moser. H. G. and E. H. Ahlstrom. 1989. カタクチイワシ卵の発生段階区分. p. 70-77. R. Lasker 編 渡辺 良朗・辻 祥子訳「総産卵量による浮魚類の資源量推定法—北米カタクチイワシへの適用—」. 東北区水産研究所, 仙台.

Moyle, P. B., B. Herbold, D. E. Stevenson and L. W. Miller. 1992. Life history and status of delta smelt in the Sacramento- San Joaquin estuary, California. Trans. Am. Fish. Soc. 121: 67-77.

Mullin, M. M., E. R. Brooks, F. M. H. Reid, J. Napp and E. F. Stewart. 1985. Vertical structure of nearshore plankton off southern California: a storm and a larval fish food web. Fish. Bull. (U.S.) 83: 151-167.

長浜 嘉孝. 1982. 脳下垂体—生殖腺系. p. 23-37. 日本水産学会編「魚介類の成熟・産卵の制御」. 恒星社厚生閣, 東京.

西田 睦. 1978. びわ湖のコアユの産卵生態. 日水誌. 44: 577-585.

野崎 真澄・堤 俊夫・小林 英司・竹井 祥郎・市川 友行・常木 和日子・宮川和子・上村 晴子・辰巳 佳次. 1976. 三浦半島油壺におけるクサフグ, *Fugu niphobles* の産卵について1. 動物学雑誌. 85: 156-168.

太田 勲・山本 喜一郎・高野 和則・坂口 任一. 1965. ニジマスの生熟に関する研究—II. 1年魚の精巣の発達について. 日水誌. 31: 597-605.

Ouellet, P., and J. J. Dodson. 1985. Dispersion and retention of anadromous rainbow smelt (*Osmerus mordax*) larvae in the middle estuary of the St. Lawrence River. Can. J. Fish. Aquat. Sci, 42: 332-341.

Penttila, D. 1973. Observations on some Puget Sound spawning beaches of the surf smelt (*Hypomesus pretiosus*, Girard). Prog. Rept. Wash. Dept. Fish. Mar. Fish. Invest. 1973. 20 pp.

Penttila, D. 1978. Studies of the surf smelt (*Hypomesus pretiosus*) in Puget Sound. Wash. Dept. Fish. Tech. Rept. 42. 47pp.

Pianka, E. R. 1970. On r- and K-selection. Am. Nat. 104: 581-588.

酒井 治己. 1987. ウグイ類—交雑の集団遺伝学. p. 18-30. 水野 信彦・後藤 晃 編「日本の淡水魚類」. 東海大学出版会, 東京.

坂本 市太郎. 1988. 砂浜. p. 119-125. 栗原 康 編 「河口・沿岸域の生態学とエコテクノロジー」. 東海大学出版会, 東京.

猿渡 俊郎・沖山 宗雄. 1988. キュウリウオ科. p. 65-67. 沖山 宗雄 編 「日本産稚魚図鑑」. 東海大学出版会, 東京.

佐藤 隆平. 1954. ワカサギの漁業生物学. 水産増殖叢書 No.5.

Schweigert, J. F. 1993. A review and evaluation of methodology for estimating Pacific herring egg deposition. Bull. Mar. Sci. 53: 818-841.

Scott, W. C. and E. J. Crossman 1973. Freshwater fishes of Canada. Fish. Res. Bd. Can. Bull. 184: 308-310.

Shadrin, A. M. 1989. Embryonic-larval development of smelt (Osmeridae) of the Far East. III. The surf smelt *Hypomesus japonicus*. Vopr. Ikhtiol. 2: 289-301.

四竈 信行. 1990. 大槌湾の海水流動の特徴. 大槌臨海研究センター報告. 16: 75.

白石 学. 1986. ヒガンフグとクサフグの産卵と初期生態に関する研究. 東京大学大学院農学系研究科博士論文. 217pp.

白石 芳一. 1961. ワカサギの水産生物学的ならびに資源学的研究. 淡水研報. 10: 1-262

白石 芳一・鈴木 規夫. 1962. アユの産卵生態に関する研究. 淡水研報. 12: 83-107.

Stevenson, J. C. 1962. Distribution and survival of herring larvae (*Clupea pallasi*) in British Columbia waters. J. Fish. Res. Bd. Can., 19(5):735-810.

杉本 隆成・首藤 伸夫. 1988.物理環境. p. 3-25. 栗原 康 編 「河口・沿岸域の生態学とエコテクノロジー」. 東海大学出版会, 東京.

鈴木 建二・位田 俊臣. 1977. 霞ケ浦における漁業資源の生産構造に関する研究—(1). 食物連鎖におけるワカサギの地位. 茨城内水試調査報告 14: 1-10.

Sverdrup, H. U., M. W. Johnson and R. H. Fleming. 1961. Marine sedimentation. p. 946-1049. *In* The oceans, their physics, chemistry, and general biology. Charles E. Tuttle Company, Tokyo.

Takahashi, K. and K. Kawaguchi. 1995. Inter- and intraspecific zonation in three species of sand-burrowing mysids, *Archaeomysis kokuboi*, *A. grebnitzkii* and *Iiella ohshimai*, in Otsuchi Bay, northeastern Japan. Mar. Ecol. Prog. Ser. 116: 75-84.

高橋 豊美・斉藤 重男・前田 辰昭・木村 大. 1983. 陸奥湾におけるマガレイとマコガレイ成魚の生活年周期. 日水誌. 49: 663-670.

高橋 裕哉. 1989. 精巣の構造と配偶子形成. p. 35-55. 隆島 史夫・羽生 功 編「水族繁殖学」. 緑書房, 東京.

高野 和則. 1987. 生殖器官. p. 193-220. 落合 明 編「魚類解剖学」. 緑書房, 東京.

高野 和則. 1989. 卵巣の構造と配偶子形成. p. 3-34. 隆島 史夫・羽生 功 編「水族繁殖学」. 緑書房, 東京.

田中 寿雄. 1972. ワカサギの生態学的研究 2. 石狩川河口付近に出現する成長の異なる2魚群について. 水産孵化場研報. 27: 35-41.

田中 昌一. 1955. 産卵総量の推定－(I) 垂直曳による推定法及びその問題点. 日水誌. 21: 382-389.

立川 賢一・田中 昌一. 1982. 大槌湾沿岸域における魚類群集調査. 大槌臨海研究センター報告. 7: 35-46.

立川 賢一・田中 昌一・石井 丈夫・茂木 雅子・白石 学. 1986. 大槌湾船越湾における魚類群集調査. 大槌臨海研究センター報告. 12: 15-23.

立川 賢一・酒井 光夫・李 健・L. A. パステネ・R. B. シーゲル. 1986. 大槌湾沿岸域における6月の魚種組成の年変化. 大槌臨海研究センター報告. 12: 25-34.

立原 一憲・木村 清朗. 1991. 池田湖における陸封アユの成熟と産卵. 日水誌. 57: 2187-2192.

寺崎 誠・四竈 信行. 1979. 大槌湾の3定点における水温,塩分の周年変化. 大槌臨海研究センター報告. 5: 9-14.

Thompson, W. F. and Associates 1936. The spawning of the silver smelt, *Hypomesus pretiosus*. Ecology 17: 158-168.

富田 光政・羽田 良禾. 1966. 石狩沼のワカサギの食性とプランクトンとの関係. 水産孵化場研報. 21: 81-90.

Tsuda, A., H. Sugisaki, K. Takahashi and K. Furuya. 1994. Succession of pelagic organisms in the size range 0.5-200 μm during a diatom bloom in Otsuchi Bay, Japan. Est. Coast. Shelf Sci. 39: 173-184.

辻 祥子. 1983. 日令を指標とした相模湾におけるカタクチイワシ稚仔のシラス漁場への加入機構の研究. 東京大学大学院農学系研究科博士論文 157pp.

塚本 勝巳. 1987. 魚卵・稚仔魚の耳石標識法. 海洋と生物. 49: 29-31.

上 真一・山岡 達. 1990. 広島湾におけるカタクチイワシ仔魚の餌料環境：橈脚類ノープリウスの鉛直・水平分布. 水産海洋研究. 54: 341-351.

Ueda, H., A. Kuwahara, M. Tanaka and M. Azeta. 1983: Underwater observation on copepod swarms in temperate and subtropical waters. Mar. Ecol. Prog. Ser. 11: 165-171.

上野 輝彌 1988. キュウリウオ科. p. 32-33. 益田 一、尼岡 邦夫、荒賀 忠一、上野 輝彌、吉野 哲夫編「日本産魚類大図鑑《解説》」. 東海大学出版会, 東京.

Walker. B. W. 1952. A guide to the grunion. Calif. Fish. Game. 38: 409-420.

Wallace, R. B. and K. Selman. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. Amer. Zool. 21: 325-343.

Wilbur, M. H., D. W. Tinkle and J. P. Collins. 1974. Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. Am. Nat. 108: 805-817.

Wooton, R. J. 1990. Ecology of teleost fishes. Chapman and Hall. London. 404pp.

Wootton, R. J. 1992. Fish ecology. Chapman and Hall. New York. 212pp.

Yamamoto, K. 1956. Studies on the formation of fish eggs I. Annual cycle in the development of ovarian eggs in the flounder, *Liopsetta obscura*. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI. 12: 362-373.

Yamamoto, K. 1957. Studies on the formation of fish eggs VIII. The fate of the yolk vesicle in the oocyte of the smelt, *Hypomesus japonicus*, during vitellogenesis. Embryologia. 3: 131-138.

山本 喜一郎・甲斐 久行・石田 力一. 1959. マス(*Oncorhynchus masou*)の卵形成について(予報). 北水研報. 20: 109-117.

山本 喜一郎・太田 勲・高野 和則・石川 徹二. 1965. ニジマスの成熟に関する研究—I. 1年魚の卵巣の発達について. 日水誌. 31: 123-132.

山本 喜一郎・長浜 嘉孝・山崎 文雄. 1966. 金魚の周年採卵法について. 日水誌. 32: 977-983.

山中 基吉・小坂 和夫・塚脇 真二・藤岡 換太郎. 1990. 砕屑物の浸食、運搬、堆積過程 一続：天然の実験室としての大槌湾—. 大槌臨海研究センター報告. 16: 27-42.

山下 洋・青山 恒雄. 1980. 大槌湾に出現する稚仔魚－予報. 大槌臨海研究センター報告. 6:13-19.

Yamasita, Y., and T. Aoyama. 1984. Ichthyoplankton in Otsuchi Bay on northeastern Honshu with reference to the time-space segregation of their habitats. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. 50: 189-198.

山下 洋. 1990. ネット採集によるカタクチイワシ仔魚の消化管内容物の排出. 東北水研報. 52: 29-32.

柳川 弘行 1980. 北海道南部地方森および函館におけるチカの成長の比較. 北大水産彙報. 31:327-338.

Yanagawa, H. 1981. Studies on the local form and dispersal of the chika, *Hypomesus pretiosus japonicus* (Brevoort). Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 27: 1-77.

inches
cm
Kodak Color Control Patches
© Kodak, 2007 TM: Kodak
Blue
Cyan
Green
Yellow
Red
Magenta
White
3/Color
Black
C
Y
M
Kodak Gray Scale
© Kodak, 2007 TM: Kodak
A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19