

黒潮とその隣接海域における夜表性ハダカイワシ
科魚類の生態学的研究

渡 邊 光

1998



黒潮とその隣接海域に於ける夜表性ハダカイワシ

科魚類の生態学的研究

東京大学大学院農学生命科学研究科水圏生物科学専攻

平成7年度博士課程進学

渡辺 光

指導教官 東京大学教授 川口弘一

目次

第1章 序論

1. 外洋生態系内でのハダカイワシ科魚類の位置(研究史) 1
2. 夜表性ハダカイワシ科魚類とは 3
3. 海洋生物の長期モニタリングサンプル解析の重要性とその研究状況 . . . 4
4. 研究目的 7
5. 本論文の概要 8

第2章 夜表性ハダカイワシ科魚類群集の種組成と各種の採集個体数密度の長期変動

材料と方法

- 第1節 海表面水温の経年変動 13
- 第2節 出現種並びに各種の標準体長組成 15
 - 2-1. 出現種 15
 - 2-2. 夜表性各種の標準体長組成 15
- 考察 23

第3節 夜表性種の群集組成と各種採集個体数密度の長期変動

- 3-1. 群集組成 24
- 3-2. 海洋物理環境の長期変動 26
- 3-3. 群集組成の長期変動
 - a. 当歳魚の変動 26
 - b. 成魚の変動 29
- 3-4. 各種の採集個体数密度の長期変動
 - a. 当歳魚総採集個体数及び優占上位4種の変動 30
 - b. 優占上位4種以外の種の当歳魚の変動 34
 - c. 成魚の変動 36

- 3-5. 当歳魚と成魚の個体数密度の関係 39
- 3-6. 各種の採集個体数密度の長期変動と海洋物理環境要因の長期変動との対応関係
 - a. 各種の採集個体数密度と冬季黒潮流量の経年偏差との相関関係 . . . 43
 - b. 各種の採集個体数密度と採集点の海表面水温の平均値との相関関係 43
- 3-7. 各種の採集個体数密度の長期変動と動物プランクトン生物量の長期変動との相関関係 48
- 考察 48

第3章 黒潮とその隣接海域に於ける夜表性ハダカイワシ科魚類の地理分布様式

材料と方法

結果

1. 各種の海表面水温別出現率
 - 1-1. 亜熱帯・熱帯種の出現率 62
 - 1-2. 陸棚縁辺種の出現率 71
 - 1-3. 亜寒帯・移行域種の出現率 71
2. 優占上位種の出現率の東西比較
 - 2-1. 各種の東西海域別の出現率の経年変動 74
 - 2-2. 各種の海域の東西に於ける分布パターン(まとめ) 78
- 考察 79

第4章 夜表性ハダカイワシ科魚類の摂餌戦略

材料と方法

結果

1. 各種の摂餌量の経時変化 87

2. 優占上位種の食性とその経年変動	
2-1. 当歳魚で優占した4種の食性	90
2-2. ススキハダカ成魚の食性	93
3. 動物群の喰い分けと時間的喰い分け(まとめ)	95
4. ススキハダカ成魚の食性の変化と肥満度の長期変動	97
考察	97

第5章 夜表性ハダカイワシ科魚類の生物量の定量評価

第1節 曳網索が丸稚A型ネットの採集効率に及ぼす影響	105
----------------------------	-----

緒論

材料と方法

結果

1-1. 種組成	107
1-2. 両ネットによる採集個体の標準体長組成と体長別採集効率	107
考察	118

第2節 夜表性ハダカイワシ科魚類個体数密度の試算

2-1. 夜表性種現存量の変動の推定	120
2-2. 夜表性ハダカイワシ科魚類が夜間に消費する動物プランクトン量の推定	127

要約	132
----	-----

謝辞	137
----	-----

引用文献	138
------	-----

第1章 序論

1. 外洋生態系内でのハダカイワシ科魚類の位置(研究史)

ハダカイワシ科魚類は北極海を除く全世界の外洋の中・深層に広く適応分布している魚類であり、35属約250種類から成る。本科魚類は遊泳能力が浮遊生物(プランクトン)と遊泳生物(ネクトン)との間にあり、体長範囲も両者の間に位置するものが多いことから生態学的にはマイクロネクトンと総称される動物群に属している。マイクロネクトンのうち魚類に属するものは魚類マイクロネクトンと呼ばれており、この中でハダカイワシ科魚類は中・深層性のヨコエソ科魚類と共にその主要構成者であること、すなわち外洋生態系中最も優占する魚類群であることが分っている(Gjøsaeter & Kawaguchi 1980)。

ハダカイワシ科魚類の多くの種類は成群性があり、音響散乱層(DSL, Deep Scattering Layer)を形成する生物の主要構成者であり、昼間は200 m以深の中層に生息し夜間には表層に浮上する日周鉛直移動を行う。これらのことは音響技術の発展に伴い1950年代初頭に明らかにされた(Tucker 1951, Aughtry 1953)。しかし世界の主要な海域において本科魚類の主要種の生態に関する知見が集まり、これにより本科魚類の外洋生態系内での重要性が認識され始めたのは1970年代初頭以降の一連の研究によるところが大きい。例えばClarke (1973, 1978, 1980)はハワイ沖の本科魚類47種の日周鉛直移動様式、体長組成、食性、摂餌リズム、性比とこれらの季節変動について詳細な研究を行った。同様の研究はオレゴン沖(Smoker & Percy 1970, Butler & Percy 1972, Taylor & Percy 1975, Percy 1976, Percy et al. 1977, Percy & Peterson 1979, Willis & Percy 1982)、カナダ沖(Frost et al. 1979, Sameoto 1988)、アラビア海(Gjøsaeter 1981, Kinzer & Schulz 1985, Gjøsaeter 1987, Gjøsaeter & Tilseth 1988, Kinzer et al. 1993)、メキシコ湾(Baird et al. 1975, Hopkins & Baird 1985, Gartner et al. 1987, Gartner 1991a, 1991b, Hopkins & Gartner 1992, Gartner

1993)、ベーリング海及びオホーツク海 (Percy et al. 1979, Balanov and Il'inski 1992, Balanov et al. 1995a, 1995b)、大西洋 (Badcock 1970, Merrett & Roe 1974, Badcock & Merrett 1976, Badcock 1981, Kawaguchi & Mauchiline 1982, Roe & Badcock 1984) 等で行われてきている。これらの研究の結果、本科魚類は日周鉛直移動を行わない幾つかの例外的な種を除き餌生物を生産層に依存していることが明らかとなっており、この摂餌の為に日周鉛直移動という摂餌戦略をとることによってその莫大な生物量が保持されているものと考えられている。またHopkins & Gartner (1992) は物理的環境が比較的安定である外洋に於ける本科魚類の種多様性の維持機構として時空間的な住み分け、餌資源の喰い分けの存在を指摘している。

現在までに明らかとなった本科魚類群集が外洋生態系において果たす役割は以下の2点に要約される。

(1) 第3次生産者としての役割：ハダカイワシ科魚類は多くの動物プランクトンよりも食物段階がひとつ上であり、大部分の種はかいあし類、おきあみ類、端脚類、介形類等主要な2次生産者である甲殻類プランクトンを主食する (Percy et al. 1979, Roe & Badcock 1984, Gordon et al. 1985, Hopkins & Baird 1985, Kawamura & Fujii 1988, Sameoto 1988, Kinzer et al. 1993, Balanov et al. 1995a, 1995b)。このことは本科魚類が夜間生産層に浮上した際マイワシ、カタクチイワシ、サンマ、マサバ、マアジ等の多獲性浮魚類、マグロ、サケ等の外洋性大型浮魚類の未成魚との餌を巡る競合者として重要な位置にあることを示している。また本科魚類は表層では夜間シロサケ、マグロ、カツオ等の外洋性大型浮魚類、頭足類、イシイルカ、オットセイ、トド等の海産哺乳類及び海鳥類の餌として、また中層や陸棚付近の近底層では昼間スケトウダラ、メスケ等の陸棚性底魚類、チョウチンアンコウ、ヒガシホウライエソ等の中・深層性魚類の餌として重要であると考えられている (Mead & Taylor 1953, Ito 1964, Japanese Fisheries Agency 1965, Manzer 1968, 丸山 1970, 竹内

1972, 小沢 1978, Crawford 1981, Percy et al. 1988, Balanov 1994)。以上のことから本科魚類は夜間の表層生態系及び昼間の中層生態系の構成者として重要な動物群であると考えられている。

(2) 表層生態系と深海生態系間の物質輸送者としての役割 (Biological Pump)：日周鉛直移動を行うハダカイワシ科魚類は夜間生産層に浮上した際活発に摂餌することから (Baird et al. 1975, Tayler & Percy 1975, Hopkins & Baird 1985, Dalpadado & Gjøsæter 1988, Sameoto 1988)、夜明けとともに中層に戻った際の排泄、呼吸等の代謝作用によって生産層の動物プランクトンを毎日中層に輸送していると考えられている。この夜間表層での摂餌による有機物質の鉛直輸送量を評価することは表層生態系において浮魚類との餌を巡る競合者としての本科魚類の位置を明確にするのみならず、物質の鉛直方向への輸送において生物活動が果たす役割、すなわち「生物ポンプ」

(Longhurst & Harrison 1988) の一端を明らかにすることにもなる。生物ポンプの概念ははじめVinogradov (1968) によって指摘され (ladder of migration)、その重要性が論じられてきたが現在でも定量的な知見はごく僅かである。ハダカイワシ科魚類に関してはカナダ沖 (Sameoto 1988)、メキシコ湾 (Hopkins & Gartner 1992) での研究結果によれば、表層で生産される動物プランクトンの0.2~2%程度が中層魚の摂餌活動で消費されているといわれている。一方生産性の高い亜寒帯域、湧昇域では昼間中層での摂餌活動も指摘されている (Paxton 1967, Samyshev & Schetinkin 1971, Tayler & Percy 1975, Kinzer 1977)。このことはこれらの海域において本科魚類が夜間表層に浮上した際の代謝及び被食によって、中層から表層への物質輸送経路が存在することを示唆している。

2. 夜表性ハダカイワシ科魚類とは

本研究で扱う夜表性ハダカイワシ科魚類とは日周鉛直移動を行うハダカイ

ワシ科魚類のうち、夜間海面下0~1 m層まで群をなして浮上する種の総称である。ハダカイワシ科魚類は約6500万年前の第3紀には世界の温暖な海域に広く分布していたことが化石によって証明されているが (Sato 1962)、このうち夜表性種は系統分類学的にススキハダカ亜科に含まれる極めて近縁なグループ (Gonichthys属、ブタハダカ属、ホクヨウハダカ属、ススキハダカ属、ナガハダカ属、ドングリハダカ属) に属していることが分っている (Paxton 1972) (図1)。このことは夜間海面付近で摂餌する戦略をとることが、このグループの繁栄にとってかなり重要な条件のひとつだったことを示している。夜表性種は夜間口径1-1.5 m程度の稚魚網を舷側で5~10分間表層曳するだけで頻繁に採集されることからその生物量は莫大であると考えられてきたが、定量採集が試みられたことはない。また僅か数分間の曳網で複数種が同時に採集されることが極めて普通であることが知られている (小川 1961, 服部 1964, Kawaguchi et al. 1972)。

夜表性種の生態学的知見は極めて少なく、日本近海においても東北沖での出現種、採集個体数の季節変化、優占種ススキハダカ (*Myctophum nitidulum*) の生態に関する知見 (小達 & 小川 1961, 小川 1961, 小達 1966, 1967)、道東沖から薩南海域にかけての出現種組成とススキハダカ、ホクヨウハダカ (*Tarletonbeania taylori*)、ナガハダカ (*Symbolophorus californiensis*) の分布水温と後2者についての摂餌生態に関する知見 (服部 1964, Kawamura & Fujii 1988) 等があるに過ぎない。

3. 海洋生物の長期モニタリングサンプル解析の重要性とその研究状況

現在人間活動の増大によって二酸化炭素をはじめとする温室効果ガスが大気中に急速に増加しており、これに伴う地球の急速な温暖化によって人間を含む生物の生息環境は深刻な影響を受けるものと予測されている (IPCC 第一次報告書, 1990)。このことは社会的に大きな関心を集めており、温暖化の速度を減ずる為に温室効果ガスの排出を規制する取り組みや、温暖化がもたらす

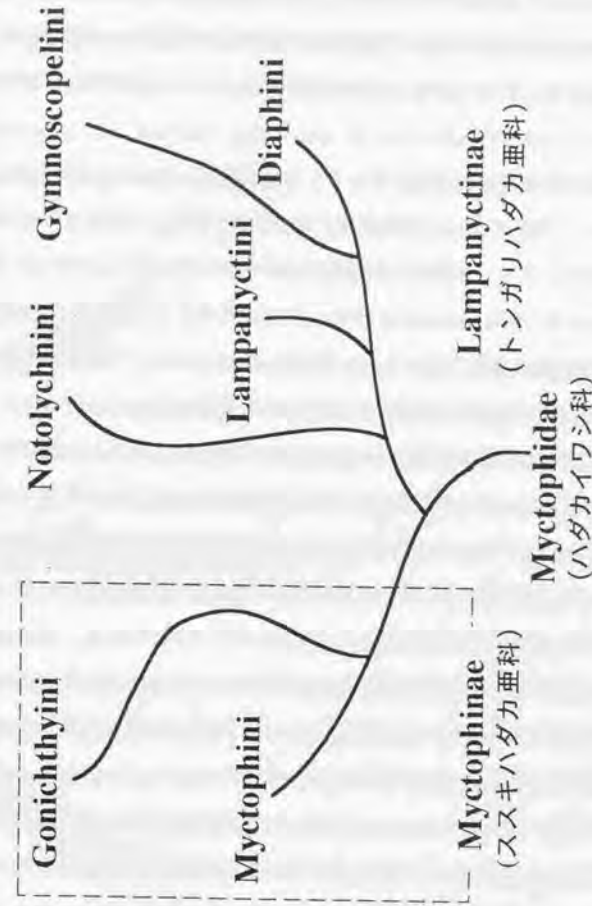


図1. 夜表性ハダカイワシ科魚類の系統樹上の位置 (Paxton, 1972による)。点線で囲った系統が夜表性種を含む。

生態系への影響を具体的に評価・予測する為の様々な研究が行われている。海洋では気候変動に伴う生態系の応答機構の解明を目指す国際共同プロジェクトGLOBEC (Global Ocean Ecosystem Dynamics) が始動している (杉本 1996)。このプロジェクトは外洋生態系構造の変動のメカニズムを解明することを目的としており、その第一歩として海洋生物の生物量が実際にどの様に変動してきたかを明らかにする研究が、過去数十年規模かつ広い海域で採集されてきたモニタリングサンプルを解析することにより多くの生物群で試みられている。

例えば北大西洋では連続プランクトン採集器 (Continuous Plankton Recorder, CPR) によって得た1948~1987年のサンプルを解析することによって動物プランクトン生物量の長期変動が記載されている (Colebrook 1986, Dickson et al. 1988, Colebrook 1989)。同様の研究としてアラスカ湾定点 (ステーションP) での動物プランクトン量 (Frost 1983)、北太平洋亜寒帯域の動物プランクトン量 (Brodeur & Ware 1992)、北太平洋に於ける植物プランクトン量 (Venrick et al. 1987)、カリフォルニア沖での動物プランクトン量 (Chelton et al. 1982, Roemmich & McGowan 1995)、日本近海に於ける動物プランクトン量 (小達 1994) 等について数十年スケールでの変動が報告されている。

現在これらの生物量変動と風力、低気圧勢力等の地球規模の気候、海況変動との間に相関関係が存在することが明らかにされつつある。例えばBrodeur & Ware (1992) は北太平洋亜寒帯域の動物プランクトン生物量と冬季の風力との間に対応関係があることを報告している。同様の研究として北太平洋亜寒帯域の動物プランクトン生物量 (ステーションPのデータ) 及びsable fish (北太平洋産のギンダラ *Anoplopoma fimbria*) の生物量とアリューシャン低気圧の強さ (McFarlane & Beamish 1992) 等の間に正の相関関係があることが報告されている。以上の知見は地球規模の気候変動に伴う気圧、風力、気温の変化が海流の流量、海面水温、混合層の深度、湧昇等地球規模の海洋物理環境の変動をひき起こし、これが基礎生産者、低次生産者、更には高次生産者の生息

及び再生産環境に影響を与えていることを示すものと考えられている (McGowan 1984, 1985, Smith 1985, Dickson et al. 1988, Brodeur et al. 1996 etc.)。また地理的に数百~数千 kmオーダーで離れた海域或いは海流系の異なる海域において動物プランクトンやマイワシ、ニシン等の浮魚類の生物量が同調して変動していたこと、更には気温、水温、気圧等の物理環境とサケ科魚類、多獲性浮魚類をはじめとする有用魚の漁獲量が、1970年代から1980年代の始めにかけて一斉に変動していたことが明らかになってきている (Colebrook 1989, Kawasaki 1991, Beamish 1993, Francis & Hare 1994, Trenberth & Herrell 1994, Brodeur et al. 1996)。これらのことも外洋生態系の構造が地球規模の環境変動によって変動していることを示すものと考えられている。

4. 研究目的

日本近海の黒潮とその隣接海域は黒潮の流路、流量、親潮の流量、親潮第1分枝の南限緯度等の変動により、物理環境が経年的にも長期的にも大きく変動する。近年これらの変動は気温や海面風応力の変化等地球規模の気候変動によって生じていることが明らかにされつつある (花輪 1991, Hanawa 1995, 市川 & 茶園 1995, 杉本 1995)。またこの海域はマイワシ、カタクチイワシ、マサバ、サンマ等多獲性浮魚類の産卵・生育場となっている (宇佐見 1973, 渡部 1970, 黒田 1991, 渡部 1992)。これらの魚種の漁獲量は長期的に変動することが知られているが、とくにマイワシはその変動幅が大きく、近年では1973年から歴史上最大の漁獲量 (545万トン) を記録した1988年にかけて15年間で約20倍に増加した (黒田 1991)。このことはここ数十年の間にこの海域の表層生態系に於ける第3次生産者の生物量に極めて大きな変動があったことを示している。

本研究では以上のような長期変動があった黒潮とその隣接海域において、夜表性ハダカイワシ科魚類の群集組成、生物量が過去35年間にわたりどの様に変動したかを明らかにし、他変動要因との関連を検討した。更に食性、栄養状態、摂餌量、摂餌リズム及び分布水温に関する生態学的な知見を得るこ

とによって、その生物量変動のメカニズムを明らかにするとともに外洋生態系に於ける夜表性ハダカイワシ科魚類の位置を明らかにしようと試みた。

5. 本論文の概要

本論文各章の概要は以下の通りである。

第2章では黒潮とその隣接海域に於ける夜表性ハダカイワシ科魚類の1957年から1994年までの群集組成と採集個体数密度の長期変動を記載し、物理環境（黒潮流量、海表面水温）及び生物環境（餌環境、多獲性浮魚類の漁獲量）の変動との対応関係を調べることで、その変動要因を明らかにすることを試みた。

第3章では各種の出現率と海表面水温との関係及びアラハダカ、マガリハダカ、ススキハダカ、ブタハダカの当歳魚優占上位4種（ ≤ 30 mm SL）と成魚（ > 30 mm SL）の中で最も優占したススキハダカの調査海域の東西に於ける出現率の相違を調べることで、黒潮とその隣接海域に於ける夜表性種の地理分布様式を明らかにし、分布中心海域（繁殖海域）の特定を試みた。

第4章では夜表性種が夜間表層において消費する餌生物量を見積もる為の基礎知見として、上位4種の当歳魚（アラハダカ、マガリハダカ、ススキハダカ、ブタハダカ）と成魚で最も優占したススキハダカの夜間に於ける摂餌量の経時変化を明らかにした。またこれらの魚種が主に摂餌を行う時間帯及び食性と其の長期変動を明らかにし、夜表性種間での餌を巡る競合の可能性を検討した。更にマイワシとの餌を巡る競合者と予想したススキハダカ成魚の栄養状態（肥満度）の長期変動を明らかにした。以上の知見から夜表性種の摂餌戦略を考察した。

第5章では本研究で用いたサンプルの採集に用いた丸稚A型ネットによる夜表性ハダカイワシ科魚類の当歳魚と成魚の採集結果（採集密度）を補正する為の係数を得ることで、第2章で得られた各種の個体数密度を生物量に換算し、黒潮とその隣接海域に於ける夜表性種の資源量を試算した。またこの生

物量データと第4章で述べた各種の夜間に於ける胃内容物重量の結果を総合し、研究対象海域内の夜表性種による1日あたりの動物プランクトンの消費量を推定した。

第2章 夜表性ハダカイワシ科魚類群集の種組成 と各種の採集個体数密度の長期変動

本章では黒潮とその隣接海域に於ける夜表性ハダカイワシ科魚類の群集組成と採集個体数密度(5分間曳網あたりの平均採集個体数)の長期変動を記載し、これらの変動と物理的及び生物的環境の変動との対応関係を調べることで、その長期変動要因を考察した。

材料と方法

水産庁が1957年から1994年までの35年間(1958、1965、1970年を除く)にわたり毎年1~3月にかけて行ってきた多獲性浮魚類卵、仔稚魚調査の際に混獲されたハダカイワシ科魚類を試料として用いた。この調査は鹿島灘沖の黒潮・親潮混合域から薩南海域にかけての約400 km x 1500 km にわたる広範な海域で行われてきたが1957年の採集点のみは沿岸域、陸棚縁辺域に偏り、沖合域での採集は殆ど行われていない(図2-1a)。また1966、1967年の採集は東経136度より東側の海域に限られている。図2-1bに最も平均的な採集点分布の例として1972年の採集点を示す。尚1990年の東経136度より東側及び1991、1994年の東経136度よりも西側の海域で得られたサンプルは完全な状態で保存されておらず、一部消失している可能性が高い為本研究では使用しなかった。採集点数は年によって異なるが1957~1971年は毎年ほぼ40~70点、1972~1989年はほぼ70~130点、1990~1994年はほぼ20~90点の範囲にある。35年間の夜間の総採集点数は2907である(表2-1)。採集には口径130 cm、側長4.5 m、目合は網口から前方の側長3.0 mまでは2 mm x 2 mm、その後方1.5 mは0.33 mm x 0.33 mm 網目の稚魚ネット、いわゆる丸稚A型ネット(Nakai 1962)(以後丸稚ネットと呼ぶ)を用いた。採集法は夜間船側灯を消した後開口部上端1/3が海表面上に出るように0~約90 cm 層を曳網した。各採集点に於ける曳網時間は1957年から1991年までは5分間、1992年は東経136度以西の海域で5分間、136度以東の海域で10分間、

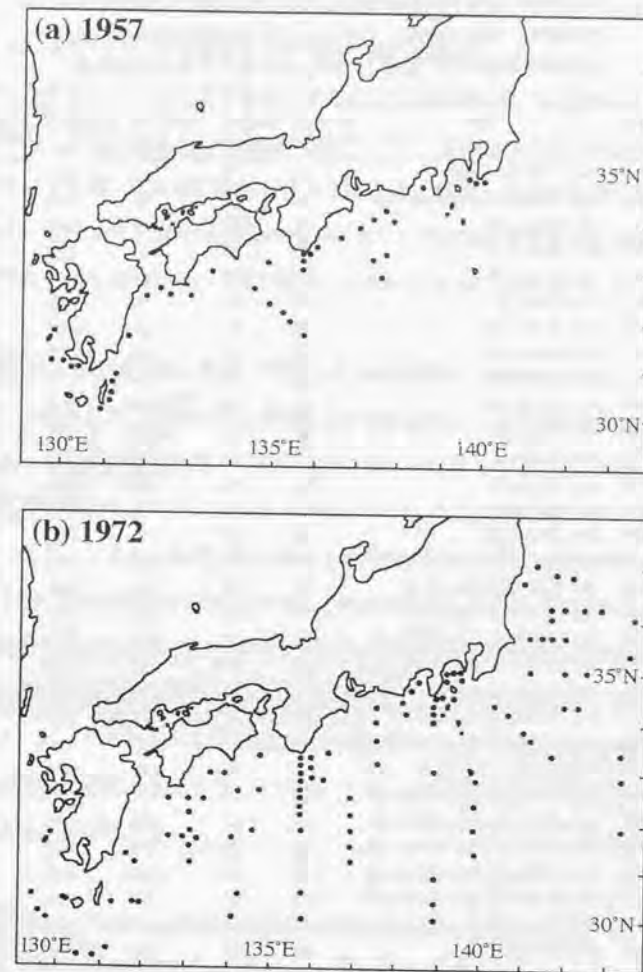


図2-1. 丸稚A型ネットによる表層5分間曳き採集点の分布。
(a) 1957年、(b) 1972年。

表2-1. 1957-1994年(1958, 1965, 1970年を除く)の各年における
採集期間、採集地点数、ハダカイワシ科魚類の出現地点数、
総採集個体数及び1曳網(5分間)あたりの平均採集個体数。

year	date	no. night stns.	positive stns. no.	total no. of myctophids	myctophid no. / tow	remarks
1957	Feb. 1-27, Mar. 10-28	37	9	16	0.43	
1959	Jan. 17-Feb. 9, Feb. 16-Mar. 13	39	17	96	2.46	
1960	Jan. 23-Mar. 13	52	25	241	4.63	
1961	Jan. 23-Mar. 17	65	22	161	2.48	
1962	Jan. 24-Mar. 23	67	23	203	3.03	
1963	Feb. 5-Mar. 22	37	13	53	1.43	
1964	Jan. 25-Mar. 24	58	31	130	2.24	
1966	Jan. 24-Mar. 24	59	22	122	2.07	east of 136°E
1967	Jan. 19-Mar. 19	55	21	98	1.78	east of 136°E
1968	Jan. 24-Mar. 24	72	23	124	1.72	
1969	Jan. 22-Mar. 25	49	14	49	1.00	
1971	Feb. 23-Mar. 25	73	42	596	8.16	
1972	Jan. 25-Mar. 23	105	60	440	4.19	
1973	Jan. 23-Mar. 21	102	60	426	4.18	
1974	Feb. 17-Mar. 18	66	28	202	3.06	
1975	Feb. 5-Mar. 18	63	30	148	2.35	
1976	Jan. 31-Feb. 23, Mar. 10-27	92	38	351	3.82	
1977	Jan. 18-Feb. 14, Mar. 2-22	124	50	185	1.49	
1978	Jan. 20-Feb. 12, Feb. 27-Mar. 23	114	46	282	2.47	
1979	Jan. 19-Feb. 12, Feb. 27-Mar. 23	128	51	297	2.32	
1980	Jan. 21-Feb. 15, Feb. 27-Mar. 21	118	46	131	1.11	
1981	Jan. 22-Feb. 14, Mar. 3-25	120	50	341	2.84	
1982	Jan. 23-Feb. 14, Mar. 3-25	120	51	163	1.36	
1983	Jan. 21-Feb. 15, Mar. 1-26	111	41	164	1.48	
1984	Jan. 21-Feb. 12, Feb. 28-Mar. 23	119	47	274	2.30	
1985	Jan. 17-Feb. 14, Feb. 26-Mar. 21	114	51	160	1.40	
1986	Jan. 17-Feb. 17, Feb. 27-Mar. 22	121	56	272	2.25	
1987	Jan. 21-Feb. 17, Feb. 27-Mar. 22	134	80	456	3.40	
1988	Jan. 21-Feb. 15, Feb. 24-Mar. 20	131	91	436	3.33	
1989	Feb. 7-Mar. 20	96	64	545	5.68	
1990	Feb. 22-Mar. 10	56	37	135	2.41	east of 136°E
1991	Feb. 7-Mar. 14	41	20	103	2.51	west of 136°E
1992	Feb. 9-Mar. 18	90	53	222	2.47	
1993	Feb. 10-Mar. 4	56	34	196	3.50	
1994	Feb. 6-23	23	11	96	4.17	west of 136°E
total		2907	1357	7914		

1993年と1994年は共に10分間である。5分間あたりに曳網する海表面積は201.1 m²、濾水量は290.1 m³である。サンプルは採集後直ちに5~10%のフォルマリン海水で固定した。尚各採集点で海表面水温の測定を行った。

得られたサンプルから変態後のハダカイワシ科魚類を全て抜き取り同定及び標準体長、体重を測定し、種別に計数を行った。1曳網あたりの平均採集個体数を算出する際、10分間の曳網を行った採集点での値は5分間曳網あたりの値に換算した。また夜表性種各種の1曳網あたりの平均採集個体数の経年変動の周期性の有無を調べる為、「連の検定」(Sokal & Rohlf 1995)を用いた。

連の検定：本研究では、各種パラメータの経年変動の有意性の検定に「連の検定」を採用した。連の検定とは与えられた時系列データが偶然変動のみから成り立っているかどうか調べる無作為性のテストのひとつである。N個の点からできている時系列グラフに水平中央線(メジアン)を入れた時、この線の上方または下方に点がm個続いていることを長さmの連と呼ぶ。時系列に規則性がなくなれば点はランダムに並ぶことになるから、点の数が無限に多いときには理論上連の数はN/2になるはずである。Nが20以上のときは連の数の分布が近似的に平均値 = (N+2)/2、分散 = (N-1)/4の正規分布になることが解っている。従って求められた連の数がこの正規分布の95%の信頼限界の範囲になれば変動が偶然から成り立っていないこと、つまり何らかの原因による変動であることが分る。

本研究サンプルは夜表性種の地理分布様式(第3章)、摂餌生態(第4章)の調査にも使用したが、それらの研究方法は該当する各章で述べる。

第1節. 海表面水温の経年変動

図2-2に各採集点に於ける海表面水温データから求めた調査海域の平均海表面水温の経年変動を示した。35年間の平均値は17.6°Cであり、各年概ね16-

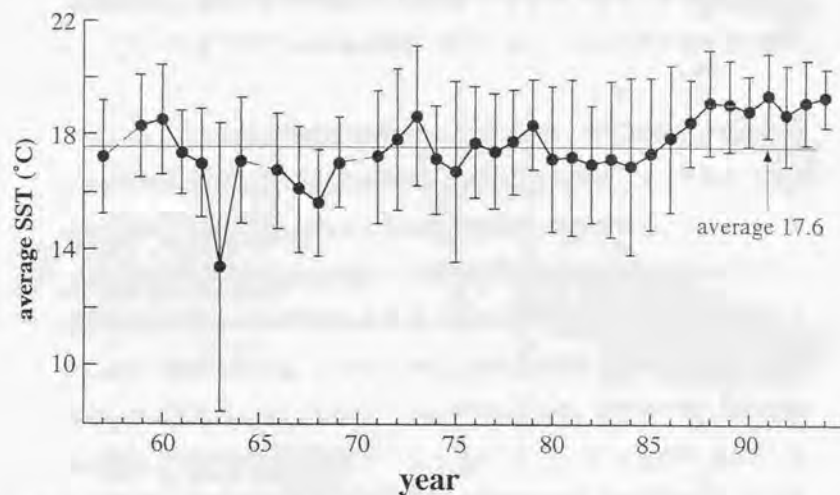


図2-2. 調査海域の平均海表面水温の経年変動。縦線は標準偏差を示す。

19°Cで推移した。海表面水温の平均値は1957年以降1960年まで上昇した後、35年間で最低値(13.3°C)を示した1963年にかけて下降した。この1963年は親潮が大南下した年に相当する(気象庁 1989)。1963年以降1969年までの平均値は低かったが、1971年以降は1974、1975年及び1980-1984年を除き35年間の平均値より高い値を示した。とくに1985年以降の平均値の上昇傾向は著しかった。

第2節. 出現種並びに各種の標準体長組成

2-1. 出現種

表2-2に出現種リストを示した。35年間で合計7940個体のハダカイワシ科魚類が採集された。このうち夜表性種は7914個体を占め、総採集個体数の99.7%を占めた。残りの0.3%は、いわゆる中層上昇群と呼ばれる鉛直移動のパターンを示すもので、その大部分の個体群は通常夜間海表面付近までは上昇しない仲間であった。出現した夜表性ハダカイワシ科魚類は5属10種であり、アラハダカ (*Myctophum asperum*)、マガリハダカ (*Symbolophorus evermanni*)、ススキハダカ (*Myctophum nitidulum*)、ブタハダカ (*Centrobranchus brevirostris*) の上位4種で夜表性種総採集個体数の91.2%を占めた。

2-2. 夜表性種各種の標準体長組成

図2-3、2-4、2-5、2-6に優占した上位4種であるアラハダカ (*M. asperum*)、マガリハダカ (*S. evermanni*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*) の標準体長組成の経年変化をそれぞれ示した。

アラハダカ (*M. asperum*) の標準体長組成は経年的に10-20 mmクラスまたは20-30 mmクラスのいずれかに極大があり、この2クラスで総採集個体数の75%以上、平均95% (範囲79~100%) を占めた (図2-3)。本種は35年間通して標準体長30 mmより大型の個体は殆ど出現しなかったが1968年、1975年、1980年、1982-1986年、1988年には体長40-80 mmの範囲の個体も全体の2~9%出現する

表2-2. 1957年から1994年までの35年間 (1959. 1965.
1970年を除く) に稚魚ネットにより夜間表層採集され
たハダカイワシ科魚類の種組成と採集個体数。

species	total catch no. inds.
海面上昇群 (夜表性種)	(%)
アラハダカ (<i>Myctophum asperum</i>)	3406 (42.9)
マガリハダカ (<i>Symbolophorus evermanni</i>)	2178 (27.4)
ススキハダカ (<i>Myctophum nitidulum</i>)	944 (11.9)
ブタハダカ (<i>Centrobranchus brevirostris</i>)	688 (8.7)
ウスハダカ (<i>Myctophum orientale</i>)	358 (4.5)
ドングリハダカ (<i>Hygophum reinhardti</i>)	204 (2.6)
ヒサハダカ (<i>Myctophum obutisirostre</i>)	68 (0.9)
ホクヨウハダカ (<i>Tarletonbeania taylori</i>)	44 (0.6)
イバラハダカ (<i>Myctophum spinosum</i>)	16 (0.2)
ナガハダカ (<i>Symbolophorus californiensis</i>)	8 (0.1)
中層上昇群	
ゴコウハダカ (<i>Ceratoscopelus warmingi</i>)	17 (0.2)
ハダカイワシ属 (<i>Diaphus</i> spp.)	9 (0.1)
total	7940 (100)

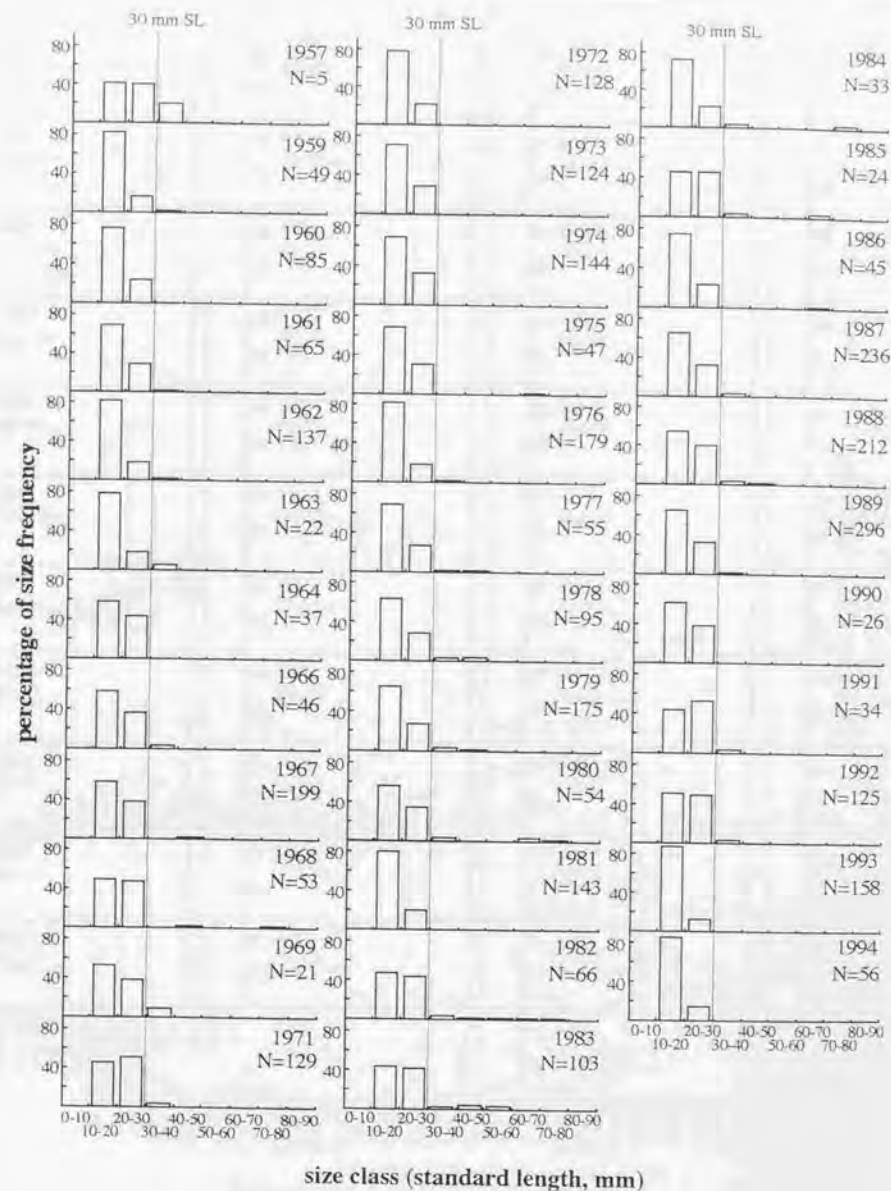


図2-3. アラハダカ (*Myctophum asperum*) 標準体長組成の経年変化 (1957-1994)。

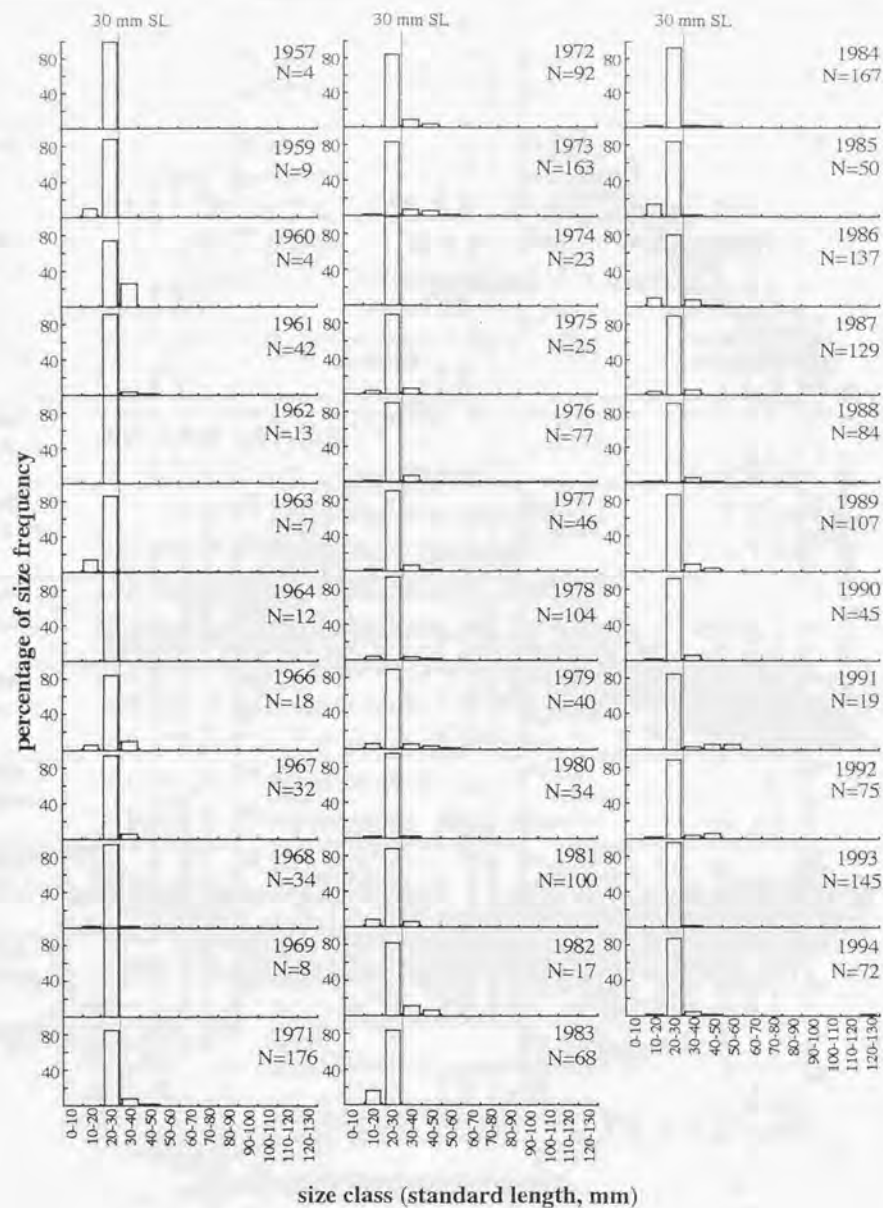


図2-4. マガリハダカ (*Symbolophorus evermanni*) 標準体長組成の経年変化 (1957-1994)。

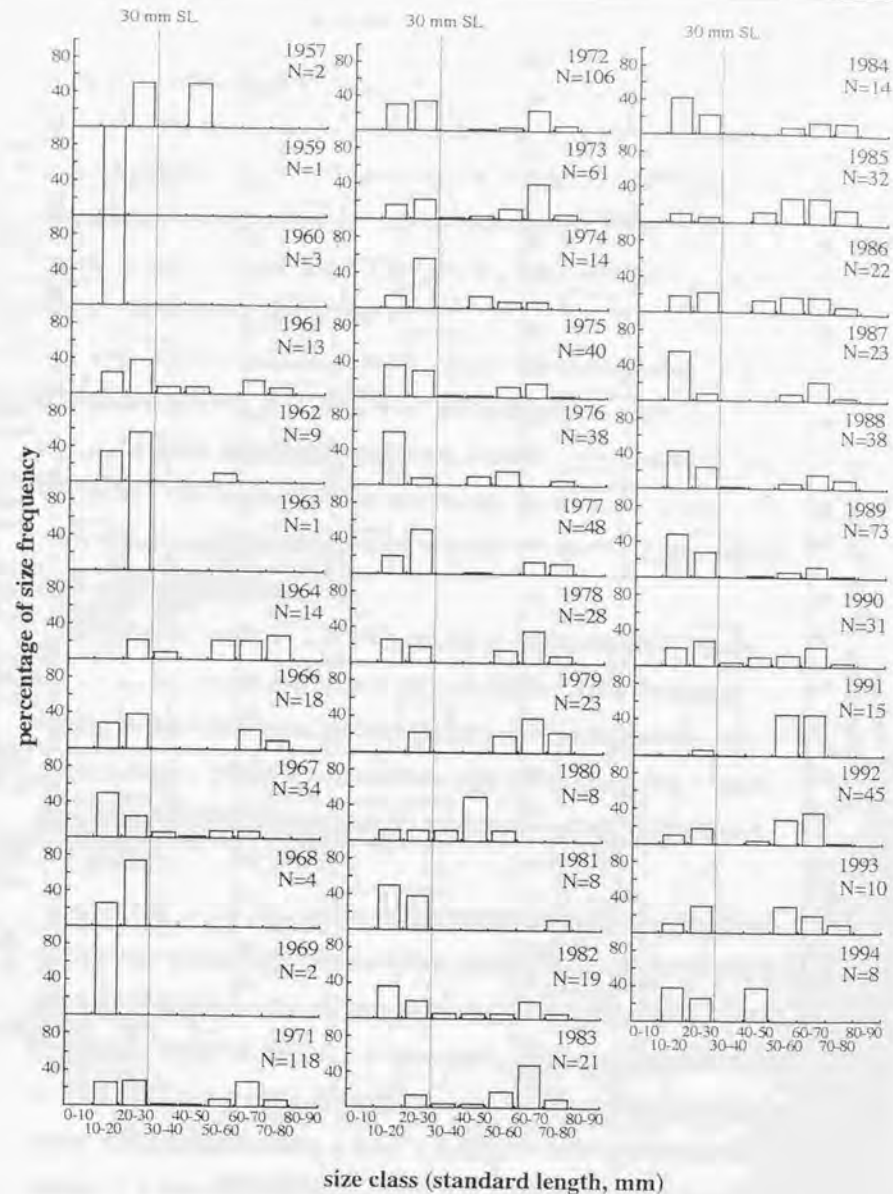


図2-5. ススキハダカ (*Myctophm nitidulum*) 標準体長組成の経年変化 (1957-1994)。

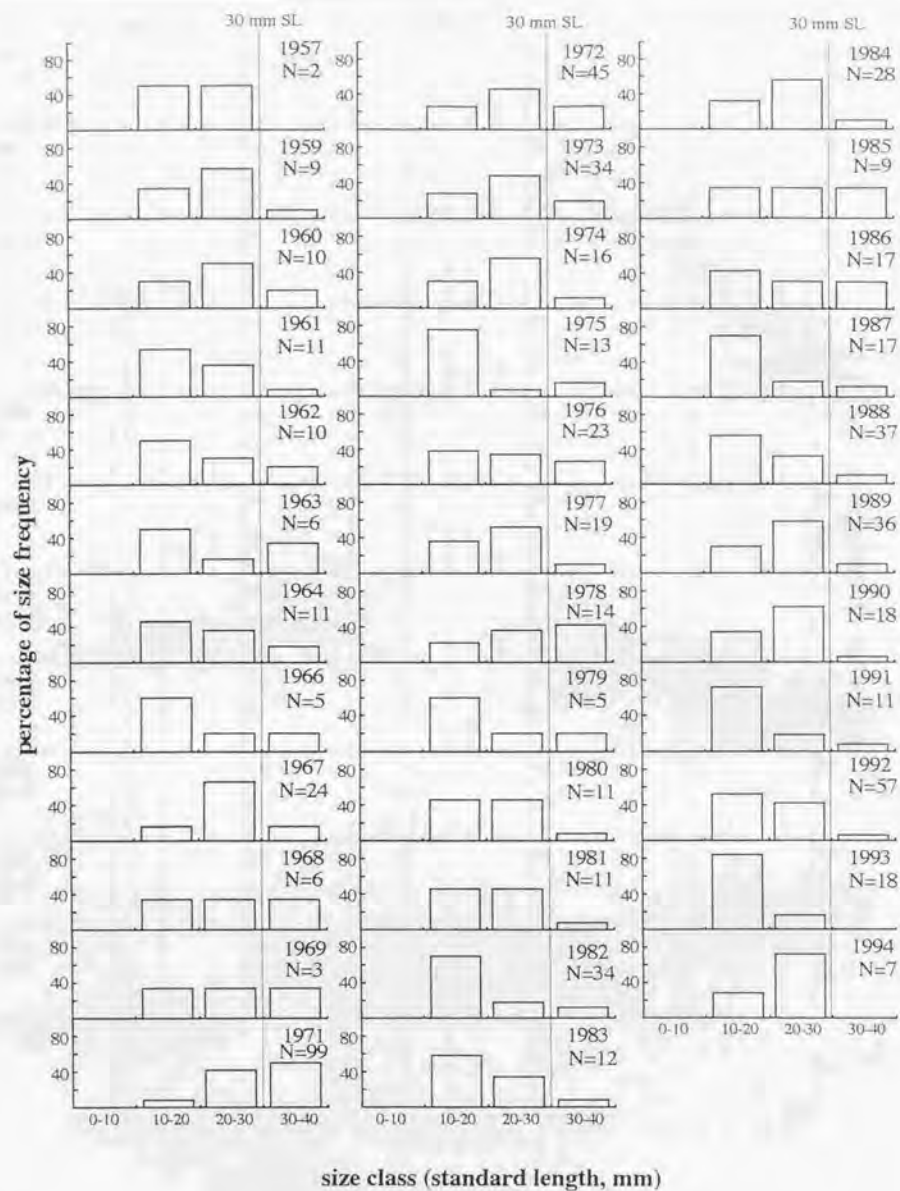


図2-6. ブタハダカ (*Centrobanchus brevirostris*) 標準体長組成の経年変化 (1957-1994)。

ことにより2峰型の体長組成を示した (図2-3)。

マガリハダカ (*S. evermanni*) では35年間通して20-30 mmクラスの個体が常に総採集個体数の75%以上、平均89% (範囲75~100%) を占めた (図2-4)。本種の体長組成は顕著な2峰型を示さなかったものの1957年、1959年、1962~1964年、1969年、1974年、1983年を除く27年間には標準体長30 mmより大型の個体も全体の2~25%出現した (図2-4)。

ススキハダカ (*M. nitidulum*) は各年ともに10-20 mmまたは20-30 mmクラスに体長組成の極大があり、この2クラスで総採集個体数の16~100%を占めた (図2-5)。本種の体長組成は顕著な2峰型を示す年が多く1959年、1960年、1963年、1968年、1969年を除く30年間には40-50 mm、50-60 mm、60-70 mmの3クラスのいずれかに体長組成の極大があり、これらのサイズクラスで総採集個体数の15~80%を占めた (図2-5)。

ブタハダカ (*C. brevirostris*) は上述した3種に比べ体長範囲が狭く、体長40 mmよりも大型の個体は全く採集されなかった (図2-6)。本種の体長組成は1971年、1978年の2年間を除く全ての年で10-20 mmクラスまたは20-30 mmクラスに極大があり、この2クラスで全体の50~100% (平均83%) を占めた (図2-6)。また1971年、1978年には30-40 mmクラスで全体の40~46%を占める極大があった (図2-6)。

図2-7に上述した4種以外の夜表性種の標準体長組成を35年間分まとめて示した。ウスハダカ (*Myctophum orientale*) の体長組成は20-30 mmクラスに全体の46%を占める極大があった。これより大型のサイズクラスでの出現個体数は漸減し、顕著な2峰型の体長組成は示さなかったが、最大70-80 mmクラスの個体まで採集された。ドングリハダカ (*Hygophum reinhardti*) は10-20 mmクラスの個体が総採集個体数の90%を占めた。これ以外のサイズクラスでの出現個体数は極めて少なかったものの40-50 mmクラスにも極大が認められ、体長組成は2峰型を示した。ヒサハダカ (*Myctophum obtusirostre*)、イバラハダカ (*Myctophum spinosum*) の体長組成はドングリハダカと同様10-20 mmクラス

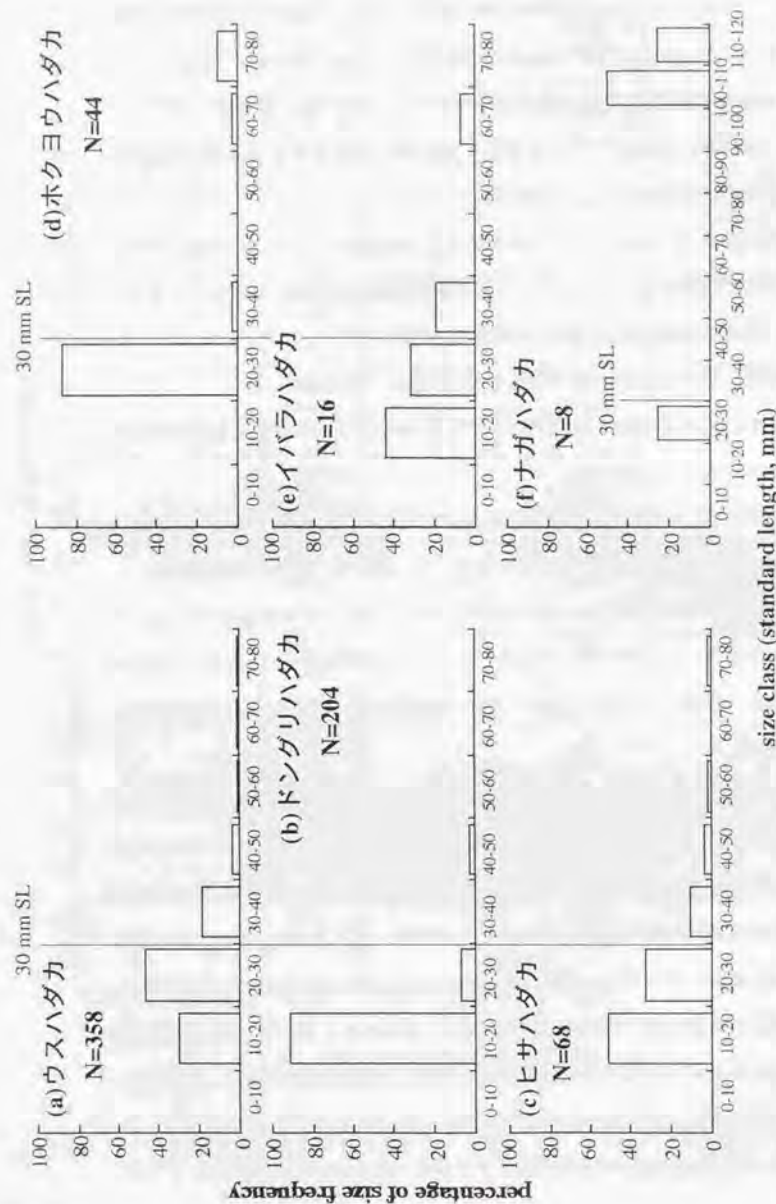


図2-7. 優占種以外の夜表性種の標準体長組成。35年間分まとめて示した。(a) ウスハダカ (*Myctophum orientale*), (b) ドングリハダカ (*Hygophum reinhardtii*), (c) ヒサハダカ (*Myctophum obutusi*), (d) ホクヨウハダカ (*Tarletonbeania taylori*), (e) イバラハダカ (*Myctophum spinosum*), (f) ナガハダカ (*Symbolophorus californiensis*)

に極大があり、それぞれ全体の50%、42%を占めた。これより大型のサイズクラスでの出現個体数は共に漸減したが、ヒサハダカでは70-80 mm、イバラハダカでは60-70 mmクラスの個体も少数出現し、2峰型を示した。ホクヨウハダカ (*Tarletonbeania taylori*) は20-30 mm クラスで顕著な極大が認められ、このクラスの個体が総採集個体数の85%を占めた他、70-80 mmクラスでも全体の11%を占める極大をもつ2峰型の体長組成を示した。ナガハダカ (*Symbolophorus californiensis*) の体長組成は20-30 mm クラスと100-110 mm クラスで極大をもつ2峰型を示した。

以上のことから、本研究が行われた1~3月期に出現した夜表性種は全て10-20 mmクラスまたは20-30 mmクラスに標準体長組成の極大があり、多くの種類ではこれらのサイズクラスとより大型のサイズクラスにもうひとつの極大がある2峰型の標準体長組成を示すことが分った。

考察

出現種が仔魚から稚魚に変態する標準体長はナガハダカ (*S. californiensis*) で23-24 mm、アラハダカ (*M. asperum*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、マガリハダカ (*S. evermanni*)、ドングリハダカ (*H. reinhardtii*) など他の種類でも10-20 mmの範囲内にある (Ozawa 1986, Moser 1995)。従って10-20 mmまたは20-30 mmの体長範囲にあり、体長組成の極大を示した個体は仔魚から稚魚に変態した直後の当歳魚に相当するものと考えられる。このことは本研究で用いた試料の採集期間である1月から3月にかけて、出現した夜表性種に新規加入があることを示している。

ハダカイワシ科魚類は同種でも個体サイズの増加に伴い餌生物のサイズ幅が広くなり、これによって餌生物組成がより多様化することが多くの種類で知られている (Taylor & Percy 1975, Kawaguchi & Mauchline 1982, Hopkins & Baird 1985)。このことは2峰型の体長組成を示した種では、それぞれの極大を示した個体間、すなわち10-30 mmと主に40-70 mmの範囲の個体間で食物連鎖

上の地位が異なる可能性を示している。本研究においても顕著な2峰型の体長組成を示したススキハダカ (*M. nitidulum*) では、各体長組成のピークに属する個体の餌生物組成が大きく異なっており、このことは後に詳述する(第4章)。

以上のことから2峰型の体長組成の各ピークに属する個体は生態的に大きく異なると考えられる為、本研究では便宜的に標準体長30 mm以下の個体を当歳魚、30 mm以上の個体を成魚と区別して以降の解析を行った。この区別は、後に第5章で述べるように標準体長30 mm前後で網からの逃避率に著しい違いが出てくるので、相対的ではあるが比較的定量性が高い体長群の変動を見る目的で行った。また当歳魚は餌料環境もよく反映していると考えた。

第3節. 夜表性種の群集組成と各種採集個体数密度の長期変動

3-1. 群集組成

表2-3に夜表性種の出現種リスト、種別の総採集個体数、出現地点数、出現率及び採集点数あたりの平均採集個体数を当歳魚、成魚別に示した。

当歳魚ではアラハダカ (*Myctophum asperum*) が全採集個体数の47.3%を占めて最優占し、続いてマガリハダカ (*Symbolophorus evermanni*) が29.7%、ススキハダカ (*Myctophum nitidulum*)、ブタハダカ (*Centrobranchus brevirostris*) が共に7.4%を占め、これら4種で当歳魚総採集個体数の91.7%を占めた。この上位4種の1曳網(5分間)あたりの平均採集個体数は0.18~1.15の範囲内にあり、ともに0.1を越えていた。

成魚ではススキハダカ (*M. nitidulum*) が全体の50.5%を占めて最優占し、次いでブタハダカ (*C. brevirostris*) が20.0%を占め、これら2種で成魚総採集個体数の70.5%を占めた。また当歳魚優占上位2種のアラハダカ (*M. asperum*)、マガリハダカ (*S. evermanni*) はそれぞれ全体の7.0%、9.3%を占めるにとどまり、当歳魚と成魚では採集物中の優占順位が異なることが明らかとなった。1曳網あたりの成魚の平均採集個体数はススキハダカでは0.14であり、当歳魚と同じ

表2-3. 稚魚ネットにより採集された夜表性ハダカイワシ科魚類の出現地点数、総採集個体数、出現地点数あたりの平均採集個体数及び1曳網(5分間)あたりの平均採集個体数。
+は1曳網あたりの平均採集個体数が0.01以下であることを示す。

(a) 当歳魚 (SL ≤ 30 mm)

species	total catch no. inds.	positive stns	no. / pos. stns	no. / total stns
(%)				
亜熱帯・熱帯種				
アラハダカ (<i>Myctophum asperum</i>)	3348 (47.3)	736	4.55	1.15
マガリハダカ (<i>Symbolophorus evermanni</i>)	2101 (29.7)	541	3.88	0.72
ススキハダカ (<i>Myctophum nitidulum</i>)	525 (7.4)	250	2.10	0.18
ブタハダカ (<i>Centrobranchus brevirostris</i>)	522 (7.4)	230	2.27	0.18
ウスハダカ (<i>Myctophum orientale</i>)	276 (3.9)	165	1.67	0.09
ドングリハダカ (<i>Hygophum reinhardti</i>)	200 (2.8)	110	1.82	0.07
ヒサハダカ (<i>Myctophum obtusirostre</i>)	57 (0.8)	46	1.24	0.02
イバラハダカ (<i>Myctophum spinosum</i>)	15 (0.2)	9	1.67	+
亜寒帯・移行域種				
ホクヨウハダカ (<i>Tarletonbeania taylori</i>)	38 (0.5)	22	1.73	0.01
ナガハダカ (<i>Symbolophorus californiensis</i>)	2 (0.0)	1	2.00	+
total	7084 (100)			2.40

(b) 成魚 (SL > 30 mm)

species	total catch no. inds.	positive stns	no. / pos. stns	no. / total stns
(%)				
亜熱帯・熱帯種				
ススキハダカ (<i>Myctophum nitidulum</i>)	419 (50.5)	235	1.78	0.14
ブタハダカ (<i>Centrobranchus brevirostris</i>)	166 (20.0)	143	1.16	0.06
ウスハダカ (<i>Myctophum orientale</i>)	82 (9.9)	48	1.71	0.03
マガリハダカ (<i>Symbolophorus evermanni</i>)	77 (9.3)	69	1.12	0.03
アラハダカ (<i>Myctophum asperum</i>)	58 (7.0)	41	1.41	0.02
ヒサハダカ (<i>Myctophum obtusirostre</i>)	11 (1.3)	7	1.57	+
ドングリハダカ (<i>Hygophum reinhardti</i>)	4 (0.5)	4	1.00	+
イバラハダカ (<i>Myctophum spinosum</i>)	1 (0.1)	1	1.00	+
亜寒帯・移行域種				
ホクヨウハダカ (<i>Tarletonbeania taylori</i>)	6 (0.7)	5	1.20	+
ナガハダカ (<i>Symbolophorus californiensis</i>)	6 (0.7)	6	1.00	+
total	830 (100)			0.32

オーダーだったが、当歳魚で優占したアラハダカ、マガリハダカ、ブタハダカの成魚の平均採集個体数はそれぞれ0.02、0.03、0.06にとどまり、これらの値は当歳魚に比べマガリハダカ、ブタハダカでは1桁、アラハダカでは2桁低かった。

本研究では遊泳力が比較的小さく、比較的定量採集が行われていると考えられる当歳魚で優占したアラハダカ (*M. asperum*)、マガリハダカ (*S. evermanni*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*) の上位4種を優占種として解析に用いた。

3-2. 海洋物理環境の長期変動

近年北太平洋において1970年代の半ばから後半にかけ大気圧、風力、海流の流量、海水温等が概ね同調的に変動しており、この時期以前及びこの時期以降の物理環境が大きく遷移したことが明らかとなっている (例えば Trenberth 1990, Graham 1992, Hollowed & Wooster 1992, Kerr 1992)。この様な数十年単位の物理環境の長期変動はレジーム・シフトと呼ばれている。

1960年代から1990年代前半にかけての日本近海の黒潮域に於いては1971年を境に低水温期から高水温期への移行があったこと (友定 1988)、1970年代半ば以降黒潮が大蛇行流路をとることが多く (1975-1980年、1982-1984年、1986-1988年、1989-1990年)、この期間の黒潮流量が増加傾向にあったことが明らかとなっている (気象庁 1989, 杉本 1995, 市川 & 茶園 1996)。これらの海洋物理環境のレジーム・シフトは例えばマイワシ資源量の爆発的な増加等、黒潮域の生物群集に大きな影響を与えていたものとして注目されている。

3-3. 群集組成の長期変動

(a) 当歳魚の変動

図2-8aに当歳魚の種組成の経年変化を示した。アラハダカ (*M. asperum*)、

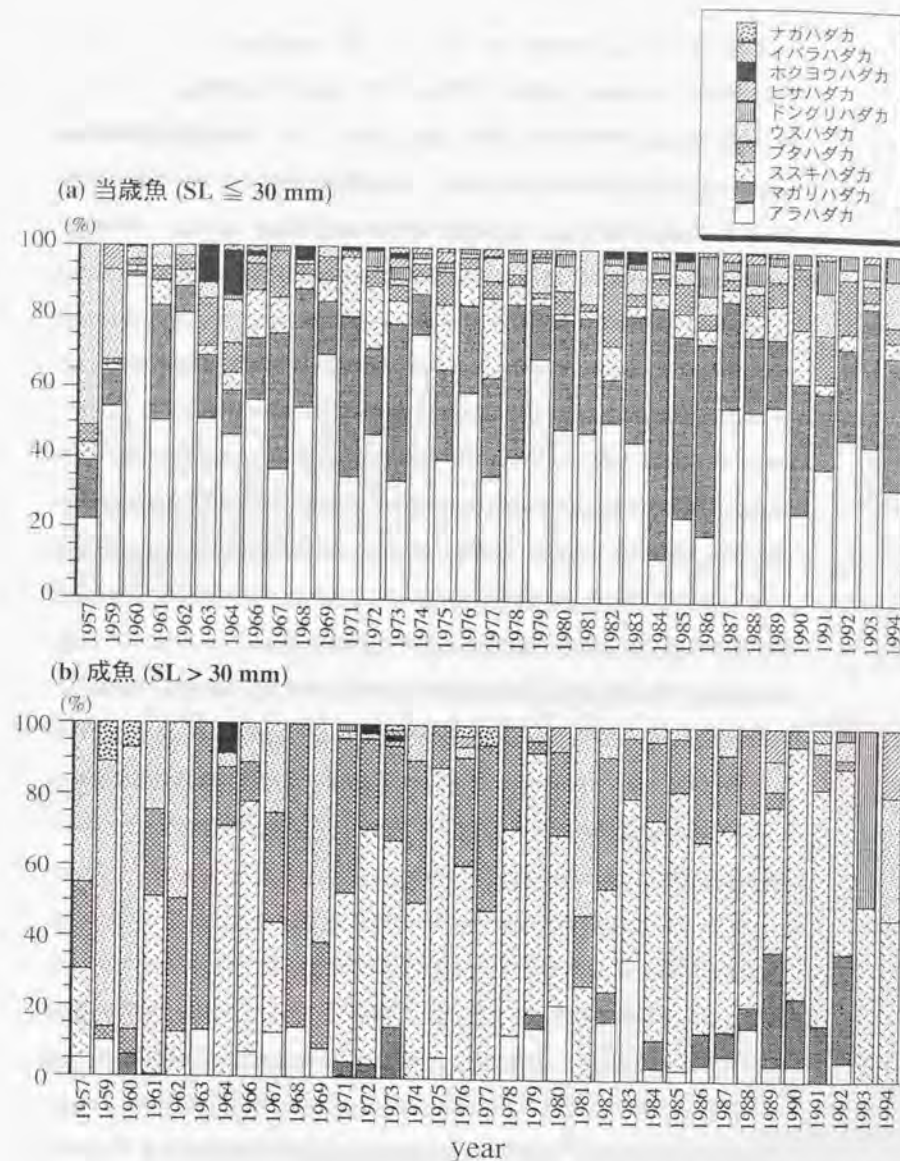


図2-8. 夜表性ハダカイワシ科魚類種組成の経年変化 (1957-1994)。

(a) 当歳魚, (b) 成魚。

マガリハダカ (*S. evermanni*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*) の上位4種は1959-1994年にかけて全体の67~96%以上を占めたが、1957年のみはこの割合が48%と低かった。これは1957年のみ調査海域が陸棚縁辺に偏った為に外洋には分布が少なく、陸棚縁辺に固有分布するウスハダカ (*M. orientale*) が最優占し、全体の52%を占めた為である (図2-8a)。アラハダカ (*M. asperum*) は1957年、1971年、1973年、1978年、1984-1986年、1990年及び1994年の9年間を除く26年間において全体の40~88%を占めて最も優占した。アラハダカ (*M. asperum*) が第1位を占めた26年間及びウスハダカ (*M. orientale*) が第1位を占めた1957年を除く他の8年間ではマガリハダカ (*S. evermanni*) が最も優占し、全体の40~68%を占めた。ススキハダカ (*M. nitidulum*) は1975年、1977年にはそれぞれ全体の23%、22%で第3位を占めた。他1966年、1967年、1971年、1972年、1985年、1989年及び1990年には全体の10~17%を占め、第3位~第4位を占めた。とくに1971-1978年の8年間はともに本種が示した最高順位である第3位を占めたことが特徴的である。ブタハダカ (*C. brevirostris*) は1992年には全体の23%で第3位を、1963年、1964年、1967年、1982年及び1991年には全体の10~19%で第2位~第3位をそれぞれ占めた。

ウスハダカ (*M. orientale*) は1957年、1959年にそれぞれ全体の53%、23%を占め、1957年には最も優占し、1959年には第2位を占めた。1964年、1981年、1991年及び1994年には全体の10~15%を占め、ともに第3位を占めた。ドングリハダカ (*H. reinhardti*) は1950年代後半から1960年代後半にかけては1964年、1967年の2年間のみ全体の1~2%出現し、他の年には全く出現しなかったのに対し、1972年以降は全ての年で出現し、全体の1~12%を占めた。ヒサハダカ (*M. obtusirostre*) もドングリハダカと同様1960年代後半までは1959年、1966年の2年間のみ出現し、全体の2~7%を占めたが1971年以降には1971年、1976年、1981-1983年、1985年、1990-1992年、1994年を除く14年間に出現し、これらの年に全体の0.3~2.7%を占めた。またイバラハダカ (*M. spinosum*) は1960年代終りまで全く出現しなかったが、1971年以降1973年、1979年、1984年、1989年、

1990年、1992年の6年間に出現し、これらの年に全体の0.2~1.6%を占めた。ホクヨウハダカ (*T. taylori*) は1963年、1964年、1966年、1968年、1972年、1973年、1982年、1983年及び1985年の9年間に出現し (1~13%)、1963年と1964年には全体の10~13% (第2位~第4位) を占めた。ナガハダカ (*S. californiensis*) は1964年、1966年、1974年のみ出現し、全体の1~1.5%を占めた。

これらの種組成の変動を大きく見るならば、黒潮のレジーム・シフトが起きたといわれる1970年代前半を境に大きな変化が起こっていることが解る。このことは後に詳しく解析、考察する。

(b) 成魚の変動

成魚種組成の経年変化は当歳魚のそれとは大きく異なり、1957年、1959年、1960年、1962年、1969年、1981年及び1994年の7年間はウスハダカ (*M. orientale*) が全体の45~86%を、1963年、1968年及び1988年の3年間はブタハダカ (*C. brevirostris*) が全体の65~87%を占めて最優占したが、他の25年間はいずれもススキハダカ (*M. nitidulum*) が全体の50~82%を占めて第1位となった (図2-8b)。当歳魚で優占したアラハダカ (*M. asperum*)、マガリハダカ (*S. evermanni*) は、成魚では全体に占める割合が小さく、アラハダカ (*M. asperum*) は1983年に全体の34%を占めた他は、各年20%以下の出現だった。またマガリハダカ (*S. evermanni*) は1989~1992年にかけて全体に占める割合が16~32%と高くなっていた他、1973年にも全体の15%を占めたが、他の年は全て全体の10%以下の出現にとどまった。ホクヨウハダカ (*T. taylori*) は1964年全体の9%を占め、この年には当歳魚、成魚共に本種が全体に占める割合が高いことが分った。

3-4. 各種の採集個体数密度の長期変動

各種の採集個体数密度の長期変動を明らかにする為、各年の1曳網 (5分間) あたりの平均採集個体数を当歳魚、成魚別に算出した。この解析を行う際、第

3章で述べるように優占した上位4種は海面水温14°C未満の海域では殆ど出現しなかったことから、これら4種の主分布域を海面水温14°C以上の海域とみなし、14°C未満の採集点のデータは除外した。

(a) 当歳魚総採集個体数及び優占上位4種の変動

図2-9に当歳魚総採集個体数及び優占上位4種の1曳網(5分間曳)あたりの平均採集個体数の経年変動を示した。当歳魚総採集個体数は概ね1-4個体で35年間変動したが、1971年には最高値5.3個体、1957年には最低値0.60個体を示した(図2-9)。

図2-10に当歳魚優占上位4種の各採集点に於ける採集個体数の分散(Σ (各採集点に於ける採集個体数-5分間曳網あたりの平均採集個体数)²/(採集点数-1))の経年変化を示した。アラハダカ(*M. asperum*)、マガリハダカ(*S. evermanni*)の2種の分散はススキハダカ(*M. nitidulum*)、ブタハダカ(*C. brevirostris*)のそれに比べて有意に大きく、アラハダカ(*M. asperum*)はススキハダカ(*M. nitidulum*)及びブタハダカ(*C. brevirostris*)との間に危険率1%レベルの、マガリハダカ(*S. evermanni*)はススキハダカ(*M. nitidulum*)との間に危険率10%レベルの、ブタハダカ(*C. brevirostris*)との間に危険率5%レベルの有意差がそれぞれ認められた(ANOVA, $0.01 < p < 0.05$)。つまりアラハダカ(*M. asperum*)、マガリハダカ(*S. evermanni*)の2種はススキハダカ(*M. nitidulum*)、ブタハダカ(*C. brevirostris*)に比べ、採集点間で採集個体数の差がより大きい。これは後2者が前2者に比べ、調査海域により均一に分布することを示している。

当歳魚優占上位4種の採集個体数密度の長期的な変動傾向を調べる為、1曳網(5分間)あたりの平均採集個体数の経年値の5年間移動平均をとり図2-11に示した。得られた時系列データには全て長期的な変動が存在している(連の検定, $p < 0.025$)。

アラハダカ(*M. asperum*)は1961年に1.58個体のピークがあった後、1967年

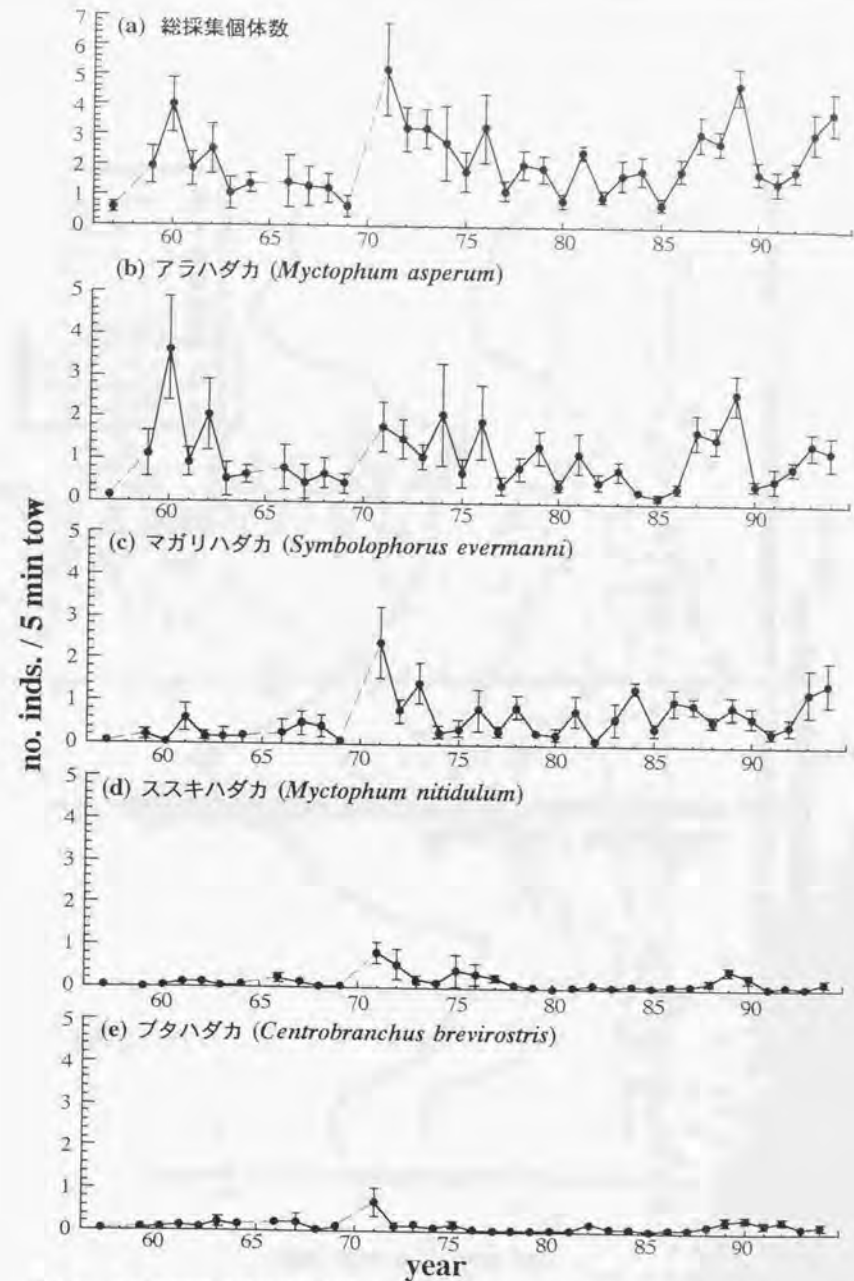


図2-9. 当歳魚総採集個体数及び優占上位4種の1曳網(5分間)あたりの平均採集個体数の経年変動(1957-1994)。縦線は標準誤差を示す。

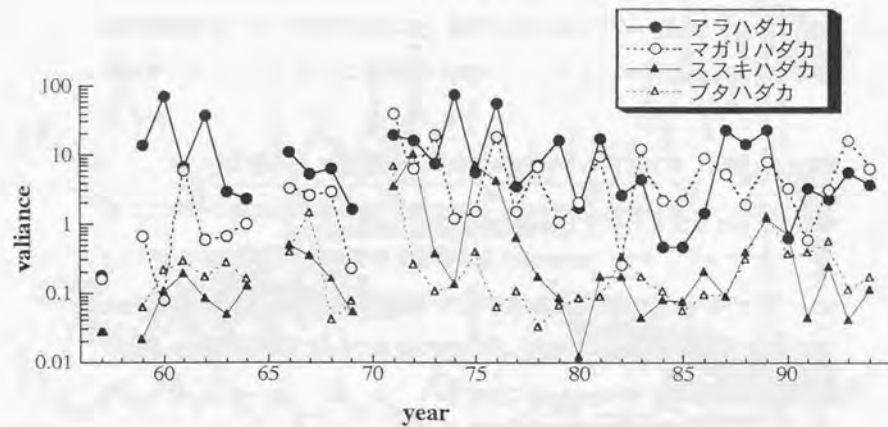


図2-10. 当歳魚優占上位4種の1曳網(5分間)あたりの平均採集個体数の分散の経年変動(1957-1994)。

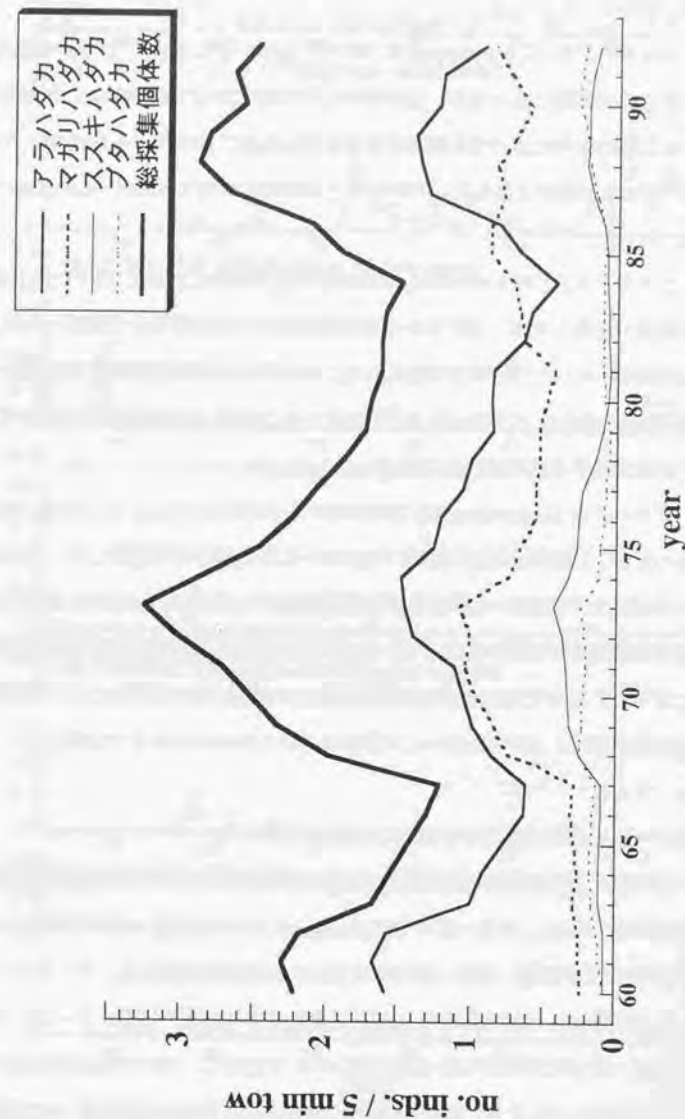


図2-11. 当歳魚の35年間(1957-1994年)における総採集個体数及び優占上位4種の1曳網(5分間)あたりの平均採集個体数の5年間の移動平均。

1974年から1984年にかけて0.42個体まで減少し、1984年から1989年にかけて1.40個体まで再び増加した。また1989年から1992年にかけては0.93個体まで漸減している。

マギリハダカ (*S. evermanni*) は1960年から1967年にかけては0.23~0.31個体の低水準の範囲にあったが、1967年から1973年にかけて1.08個体まで急増した。これ以降1981年にかけて0.43個体まで漸減したが、1981年から1986年にかけて0.87個体まで値が上昇した。1986年から1992年にかけては0.61~0.87個体の範囲にあった。

ススキハダカ (*M. nitidulum*) は1960年から1967年にかけては0.07~0.10個体の範囲で変動したが、1967年から1974年にかけて0.44個体まで増加した後、0.05個体を示した1981年まで漸減した。1981年から1986年にかけては0.05~0.10個体と低いレベルだったが、1986年から1988年 (0.22個体) までやや増加し、その後1992年 (0.13個体) まで減少している。

ブタハダカ (*C. brevirostris*) は1960年から1967年まで0.08~0.18個体の範囲にあったが、1968年から1973年までは0.22~0.25個体とやや増加した。1974年から1986年までは0.06~0.11個体の範囲まで減少したが、1986年から1990年にかけて0.27個体まで若干増加した。また1991、1992年には0.23~0.26個体の範囲にあった。従って本種当歳魚の個体数密度の長期的な変動幅は上述した3種に比べ最も狭く、33年間0.06~0.26個体の極めて低水準の範囲で変動した。

(b) 優占上位4種以外の種の当歳魚の変動

図2-12に上位4種以外の当歳魚の1曳網 (5分間) あたりの平均採集個体数の経年変動を示した。ウスハダカ (*M. orientale*) は35年間概ね0.05-0.25個体の範囲で変動したが1959、1981、1994年には0.35-0.65個体出現した。ドングリハダカ (*H. reinhardtii*) は1971年までは殆ど出現しなかったが、黒潮レジーム・シフトの起こった1972年以降0.03-0.20個体レベルで変動し、1987年には最高値 (0.03個体) を示した。ヒサハダカ (*M. obtusirostre*) は1959年に最高値 (0.13個体) を

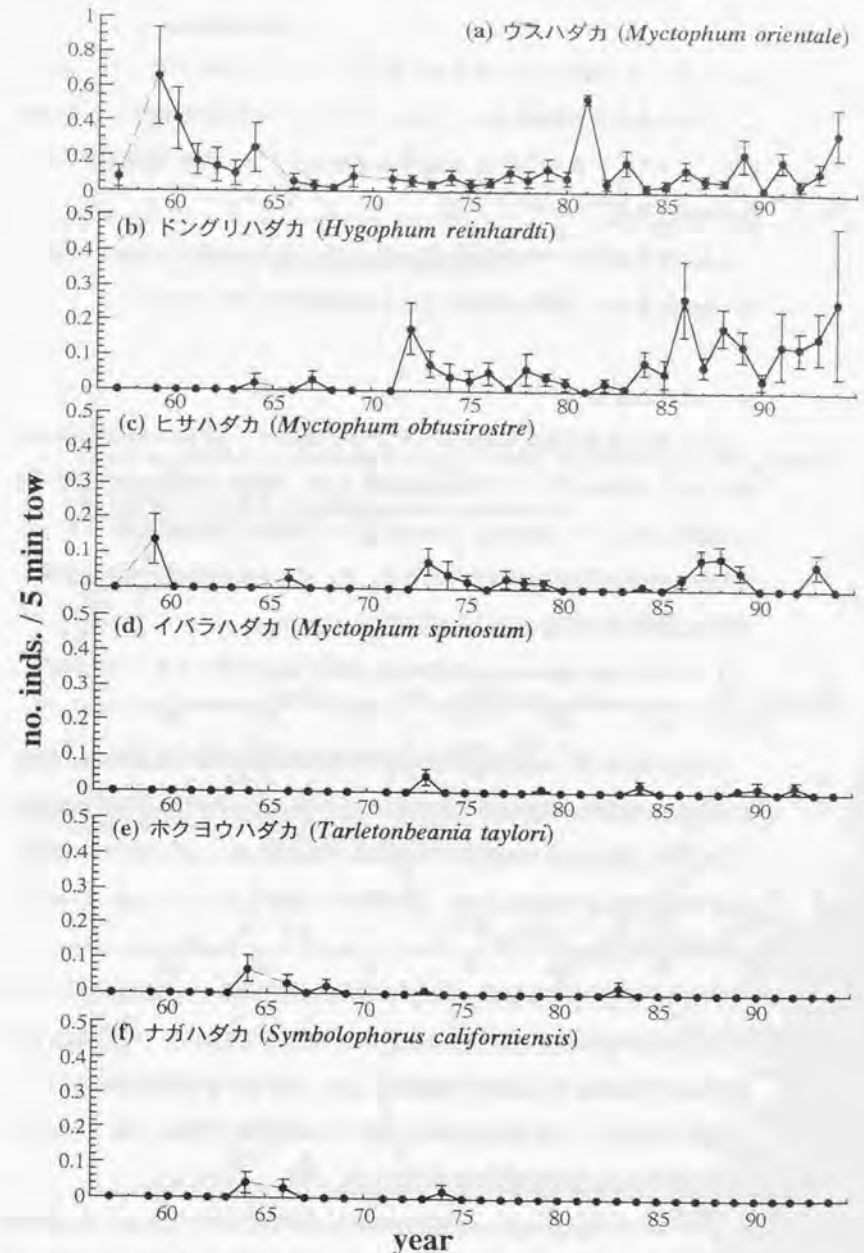


図2-12. 当歳魚の優占上位4種以外の各種の1曳網 (5分間) あたりの平均採集個体数の経年変動 (1957-1994)。縦線は標準誤差を示す。

示した他は0-0.09個体のレベルで35年間変動した。ホクヨウハダカ (*T. taylori*) は1964年に最高値0.06個体を示したが、これ以外の年では0.03個体以下の出現にとどまった。ナガハダカ (*S. californiensis*) は35年通して0.05個体以下の低水準の出現だった。

以上の経年変動の5年間の移動平均値には全て有意な長期的な変動が存在した(連の検定, $p < 0.025$)。つまりこれらの変動はランダムではない。

(c) 成魚の変動

成魚の総採集個体数は当歳魚のそれよりも1桁低く、1曳網(5分間曳)あたり概ね0.10-0.30個体のレベルで35年間変動したが、当歳魚と同様1971年にピーク(2.60個体)があった(図2-13)。図2-14に優占上位4種の1曳網(5分間)あたりの平均採集個体数の5年間の移動平均を示した。得られた時系列データには全て有意な長期変動が存在している(連の検定, $p < 0.025$)。

アラハダカ (*M. asperum*) は0.01~0.05個体の極めて低い水準で33年間変動した。

マガリハダカ (*S. evermanni*) は1960年から1967年にかけては0.01~0.03個体の範囲にあったが、1967年から1968年にかけて0.09個体まで増加し、1968年から1973年までは0.08~0.10個体と比較的高い値を示した。1973年から1986年にかけて0.03個体まで漸減したが、1987年から1992年にかけては0.06~0.08個体とやや増加した。

ススキハダカ (*M. nitidulum*) は1960年から1961年にかけては0.02個体レベルで推移したが1961年から1964年にかけて0.11個体まで増加し、1964年から1967年にかけては0.10~0.11個体の範囲にあった。1967年から1973年にかけて0.41個体まで急増し、それ以降1982年にかけて0.08個体まで漸減した後、1982年から1992年にかけては0.22個体まで漸増した。

ブタハダカ (*C. brevirostris*) は1960年から1967年にかけては0.04~0.10個体の範囲にあったが、1967年から1969年にかけて0.23個体まで増加し、その後1973

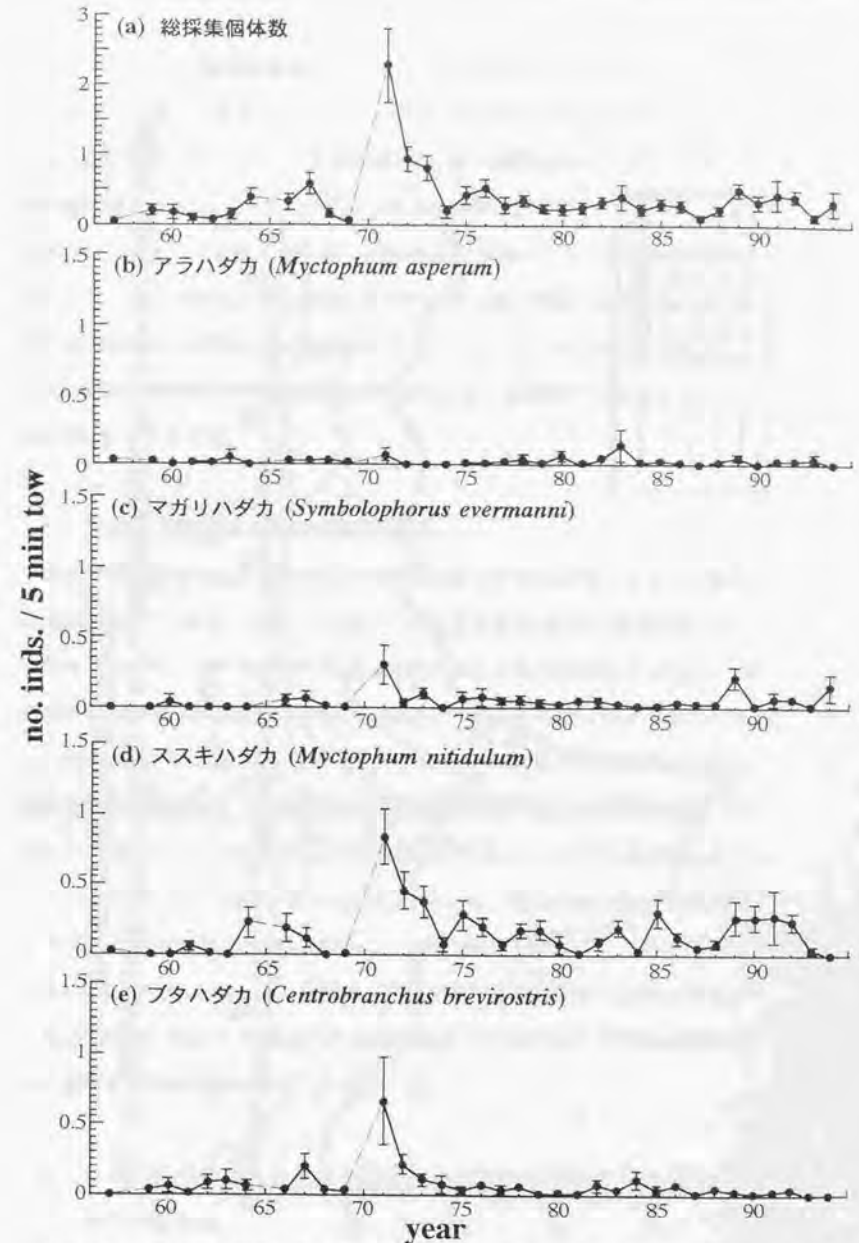


図2-13. 成魚総採集個体数及び優占上位4種の成魚の1曳網(5分間)あたりの平均採集個体数の経年変動(1957-1994)。縦線は標準誤差を示す。

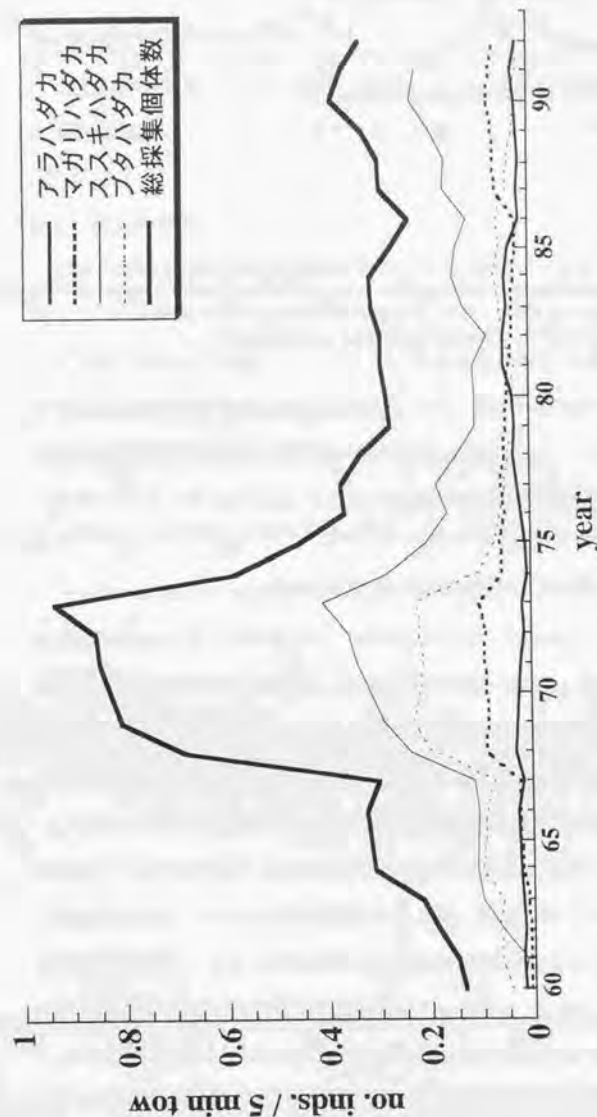


図2-14. 成魚の35年間(1957-1994年)における総採集個体数及び優占上位4種の1曳網(5分間)あたりの平均採集個体数の5年間の移動平均。

年までは0.21~0.23個体の範囲にあった。1973年から1974年にかけて0.11個体まで減少した後、1992年まで0.02~0.10個体の低水準の範囲で変動した。

図2-15に優占上位4種以外の成魚各種の1曳網(5分間)あたりの平均採集個体数の経年変動を示した。ウスハダカ(*M. orientale*)は1960年、1969年に0.2個体レベル、1957年、1959年、1981年、1994年に0.1個体レベルで採集されたが、他の年は全て0.10個体以下の出現にとどまった。他の5種の1曳網あたりの平均採集個体数は35年間通して0.10個体以下にとどまった。以上6種の1曳網あたりの平均採集個体数の5年間の移動平均値には全て長期的な変動が存在した(連の検定, $p < 0.025$)。

3-5. 当歳魚と成魚の個体数密度の関係

夜表性種の新規加入密度と成魚の個体数密度との関係を調べる為、当歳魚と成魚がともに5年間以上出現した6種について当歳魚の1曳網(5分間)あたりの平均採集個体数と前年度及び次年度の成魚のそれとを対応させた(表2-4)。当歳魚の平均採集個体数密度と前年度の成魚とのそれとの間にはススキハダカ(*M. nitidulum*)で5%レベル($r^2 = 0.278, 0.01 < p < 0.05$)の有意な正の相関が認められた(図2-16a)。また当歳魚の平均個体数密度と次年度の成魚とのそれとの間にもススキハダカ(*M. nitidulum*)で5%レベル($r^2 = 0.369, 0.01 < p < 0.05$)の有意な正の相関が認められた(図2-16b)。図2-16aにおいて回帰直線より大きく外れた点は1973年、1975年、1976年及び1989年で、これらの年はススキハダカ(*M. nitidulum*)の当歳魚の個体数密度が高水準だった年と対応している(図2-9d)。尚以上の6種ともに当歳魚と2~5年後及び2~5年前の成魚の個体数密度の間には相関が認められなかった。

3-6. 各種の採集個体数密度の長期変動と海洋物理環境要因の長期変動との対応関係

各種の採集個体数密度の長期変動と海洋物理環境要因の長期変動との相関関

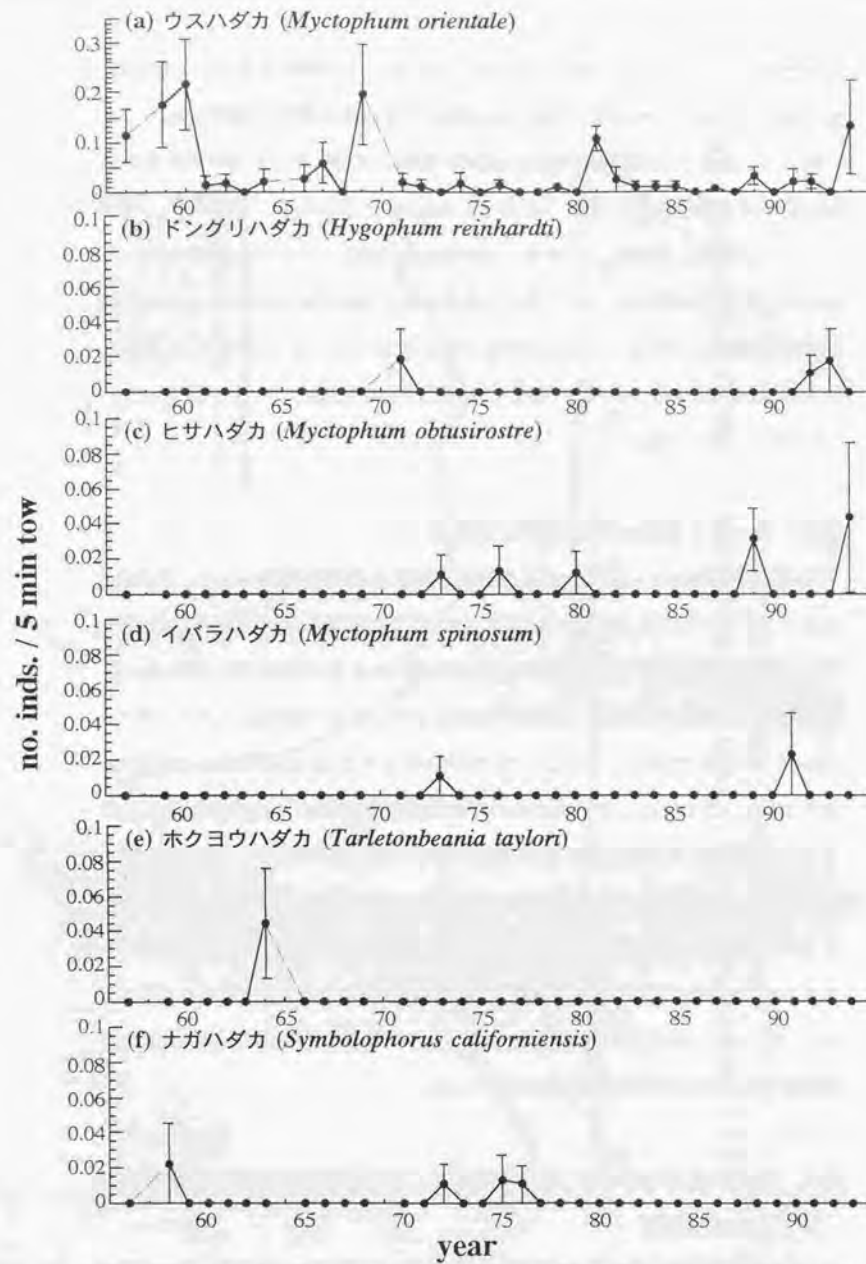


図2-15. 成魚の優占上位4種以外の各種の1曳網(5分間)あたりの平均採集個体数の経年変動(1957-1994)。縦線は標準誤差を示す。

表2-4. 夜表性種の当歳魚の1曳網(5分間)あたりの平均採集個体数と前年度及び次年度の成魚のそれとの相関関係。 r^2 は決定係数、Sは両者の相関が5%レベルで有意だったこと、NSは有意でなかったことをそれぞれ示す。

species	当歳魚と前年度の成魚との関係		当歳魚と次年度の成魚との関係	
	r^2	significance test	r^2	significance test
アラハダカ (<i>Myctophum asperum</i>)	0.030	NS ($p = 0.357$)	0.014	NS ($p = 0.532$)
マガリハダカ (<i>Symbolophorus evermanni</i>)	0.010	NS ($p = 0.587$)	0.006	NS ($p = 0.675$)
ススキハダカ (<i>Myctophum nitidulum</i>)	0.278	S ($p = 0.019$)	0.369	S ($p = 0.033$)
フタハダカ (<i>Centrobranchus brevirostris</i>)	0.006	NS ($p = 0.674$)	<0.001	NS ($p = 0.915$)
ウスハダカ (<i>Myctophum orientale</i>)	0.009	NS ($p = 0.608$)	0.001	NS ($p = 0.852$)
ヒサハダカ (<i>Myctophum obtusirostre</i>)	0.014	NS ($p = 0.535$)	0.030	NS ($p = 0.366$)

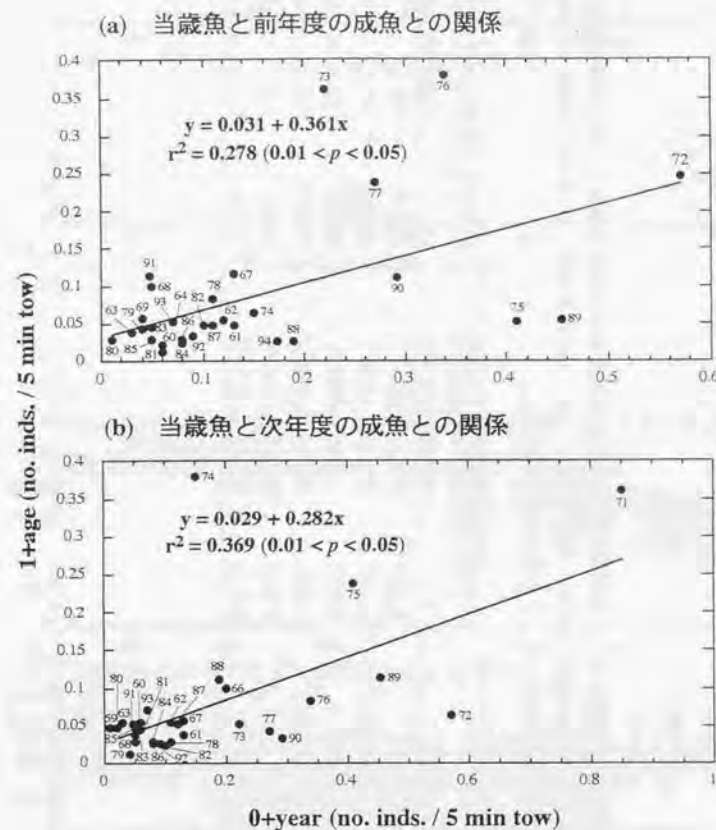


図2-16. ススキハダカ (*Myctophum nitidulum*) の (a) 当歳魚と前年度の成魚及び (b) 当歳魚と次年度の成魚との1曳網 (5分間) あたりの平均採集個体数の関係。図中の数字は横軸 (当歳魚の個体数密度) の値を示した年と対応する。

係を調べる為、1959-1988年の冬季黒潮流量の経年偏差の値 (気象庁 1989) 及び 1959-1994年の海表面水温14°C以上の採集点に於ける平均海表面水温と、当歳魚の優占上位6種と成魚中最も優占したススキハダカ (*M. nitidulum*) の1曳網 (5分間) あたりの平均採集個体数とを各年毎に対応させた。その際アラハダカ (*M. asperum*)、マガリハダカ (*S. evermanni*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、ドンダリハダカ (*H. reinhardti*) 当歳魚の1曳網あたりの平均採集個体数の長期変動パターンが1971-1972年を境に大きく異なっていたことから (図2-11、2-12b)、これらの解析は1959-1969年と1971年以降の2期に分け、それぞれの期間で5年間以上出現した種を対象として行った。尚1957年は採集点が著しく陸棚周辺域に偏っていた為 (図2-1a)、解析の対象から除外した。

(a) 各種の採集個体数密度と冬季黒潮流量の経年偏差との相関関係 (表2-5)

1959-1969年期に於いてはブタハダカ (*C. brevirostris*) の当歳魚で負の相関が認められた ($r^2 = 0.535, 0.05 < p < 0.1$) (図2-17a)。また1971-1988年期においてはマガリハダカ (*S. evermanni*) の当歳魚で正の相関が ($r^2 = 0.423, 0.01 < p < 0.05$) (図2-17b)、ススキハダカ (*M. nitidulum*) の当歳魚で負の相関が認められた ($r^2 = 0.389, p < 0.01$) (図2-17c)。

(b) 各種の採集個体数密度と採集点の海表面水温の平均値との相関関係 (表2-6)

1959-1969年期ではウスハダカ (*M. orientale*) の当歳魚で正の相関が認められた ($r^2 = 0.494, 0.01 < p < 0.05$) (図2-18a)。また1971-1994年期に於いてはマガリハダカ (*S. evermanni*) の当歳魚 ($r^2 = 0.479, p < 0.01$)、ウスハダカ (*M. orientale*) の当歳魚 ($r^2 = 0.221, 0.01 < p < 0.05$)、ドンダリハダカ (*H. reinhardti*) の当歳魚 ($r^2 = 0.510, p < 0.01$) で共に正の相関が認められた (図2-18b, c)。

表2-5. 夜表性ハダカイワシ科魚類の1曳網(5分間)あたりの平均採集個体数の経年変化と冬季黒潮流量偏差の経年変化(気象庁1989)との相関関係。1959-1969年と1971-1988年の2期に分けて示した。 r^2 は決定係数を、correlation patternは正または負の相関を、excluded yearは決定係数を算出する際除外した年をそれぞれ示す。*は1%レベル、**は5%レベル、***は10%レベルの危険率で両者の相関が有意であったことを示す。

species	1959-1969			1971-1988		
	r^2	significance test (p value)	correlation pattern	r^2	significance test (p value)	correlation pattern
当歳魚 (SL ≤ 30 mm)						
アラハダカ (<i>Myctophum asperum</i>)	0.194	NS (0.216)		0.064	NS (0.349)	
マガリハダカ (<i>Synbolophorus evermanni</i>)	0.001	NS (0.935)		0.423	**S (0.011)	+
ススキハダカ (<i>Myctophum nitidulum</i>)	0.024	NS (0.681)		0.389	*S (0.001)	-
ブタハダカ (<i>Centrobranchus brevirostris</i>)	0.535	***S (0.068)		0.027	NS (0.540)	
ウスハダカ (<i>Myctophum orientale</i>)	0.136	NS (0.343)		0.159	NS (0.170)	
ドンダリハダカ (<i>Hygophum reinhardtii</i>)	-	-		0.071	NS (0.289)	
成魚 (SL > 30 mm)						
ススキハダカ (<i>Myctophum nitidulum</i>)	0.129	NS (0.321)		0.045	NS (0.435)	
						71, 74

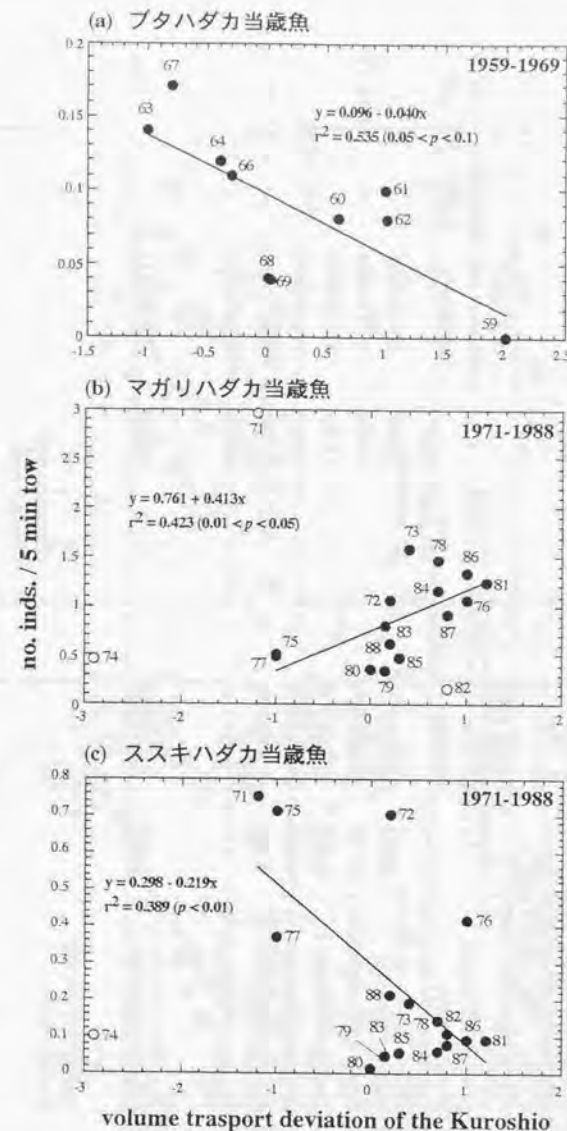
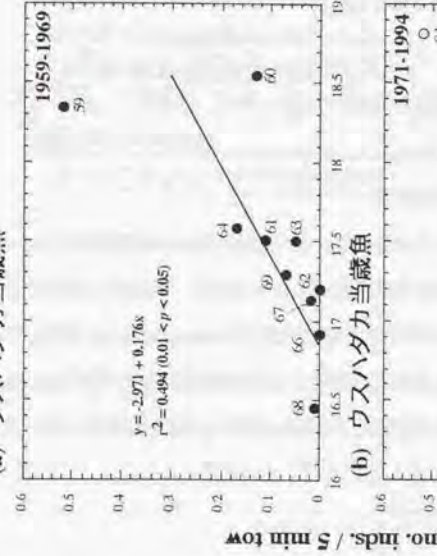


図2-17. (a) 1959-1969年のブタハダカ (*C. brevirostris*) 当歳魚、(b) 1971-1988年のマガリハダカ (*S. evermanni*) 当歳魚、(c) 1971-1988年のススキハダカ (*M. nitidulum*) 当歳魚の5分間曳網あたりの平均採集個体数と冬季黒潮流量の経年偏差(気象庁1994)との相関関係。白丸は解析の際除外した点を示す。

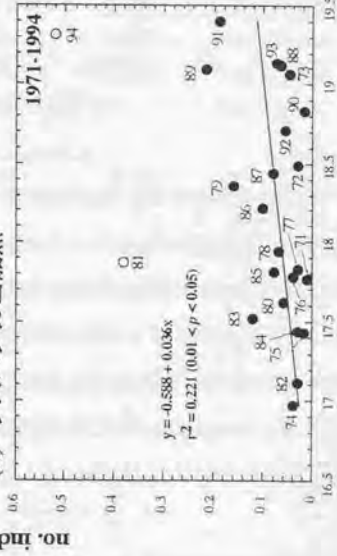
表2-6. 夜表性ハダカイワシ科魚類の1虫網(5分間)あたりの平均採集個体数の経年変化と各年における海面水温14℃以上の採集点の平均海面水温の経年変化との相関関係。1959-1969年と1971-1994年の2期に分けて示した。 r^2 は決定係数を、correlation patternは正または負の相関を、excluded yearは決定係数を算出する際除外した年をそれぞれ示す。*は1%レベル、**は5%レベル、***は10%レベルの危険率で両者の相関が有意であったことを示す。

species	1959-1969			1971-1994		
	r^2	significance test (p value)	correlation pattern	r^2	significance test (p value)	correlation pattern
当歳魚 (SL≤30 mm)						
アラハダカ (<i>Myctophum asperum</i>)	0.005	NS (0.599)	60	0.049	NS (0.320)	
マガリハダカ (<i>Symbolophorus evermanni</i>)	0.174	NS (0.240)		0.479	*S (<0.001)	+
ススキハダカ (<i>Myctophum nitidulum</i>)	0.131	NS (0.315)		<0.001	NS (0.965)	
フタハダカ (<i>Centrobranchus brevirostris</i>)	0.033	NS (0.629)		0.011	NS (0.735)	71
ウスハダカ (<i>Myctophum orientale</i>)	0.494	**S (0.021)	+	0.221	**S (0.026)	+
ドンダリハダカ (<i>Hygophum reinhardtii</i>)	-	-		0.510	*S (<0.001)	+
成魚 (SL>30 mm)						
ススキハダカ (<i>Myctophum nitidulum</i>)	0.025	NS (0.670)		0.007	NS (0.711)	

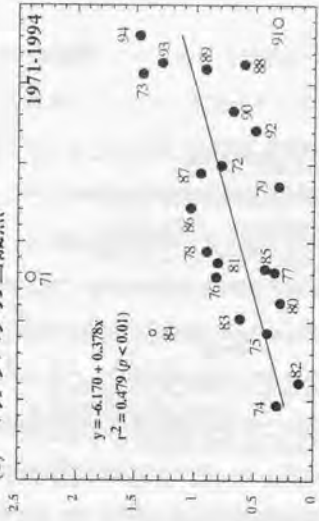
(a) ウスハダカ当歳魚



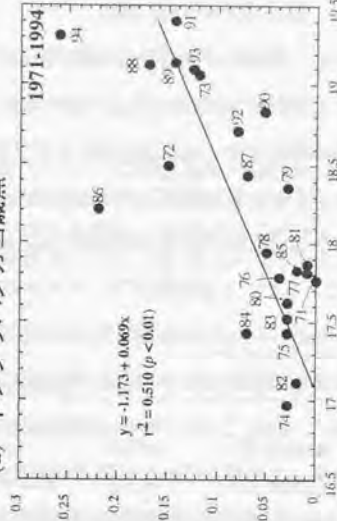
(b) ウスハダカ当歳魚



(c) マガリハダカ当歳魚



(d) ドンダリハダカ当歳魚



average SST (°C)

図2-18. (a) 1959-1969年のウスハダカ (*M. orientale*) 当歳魚、(b) 1971-1994年のウスハダカ (*M. orientale*) 当歳魚、(c) 1971-1994年のマガリハダカ (*S. evermanni*) 当歳魚、(d) 1971-1994年のドンダリハダカ (*H. reinhardtii*) 当歳魚の5分間虫網あたりの平均採集個体数と海面水温14℃以上の採集点の平均海面水温との相関関係。白丸は解析の際除外した点を示す。

3-7. 各種の採集個体数密度の長期変動と動物プランクトン生物量の長期変動との相関関係

各種の個体数密度の変動を餌料環境の面から検討する為、1973-1986年に於ける上位6種の当歳魚と成魚で最も優占したススキハダカ (*M. nitidulum*) の採集個体数密度と、本研究に用いたサンプルの採集と同時に行われた北太平洋標準ネットによる水深150 mから0 mまでの鉛直曳によって得られた動物プランクトンの湿重量の前年の平均値 (mg/m^3) (黒田 1991) との相関関係を調べ、表2-7に示した。この動物プランクトン調査は1971年から1985年にかけて行われているが、1971年の動物プランクトン量は $98 \text{ mg}/\text{m}^3$ と突出して高く、夜表性種の個体数密度も他の年に比べ顕著に高い値を示した種が多かったことから (図2-9、2-12、2-13)、両者の相関を調べる際にこの年の影響が大きいと判断される為、この年のデータは解析の対象から除外した。両者の間にはアラハダカ (*M. asperum*) の当歳魚でのみ有意な正の相関が認められた ($r^2 = 0.386$, $0.01 < p < 0.05$) (図2-19)。

考察

1. 夜表性ハダカイワシ科魚類群集

本研究で採集されたハダカイワシ科魚類の殆どは従来から夜表性種といわれてきた種類だった。同様の結果は本研究海域 (服部 1964)、東北沖 (小達 & 小川 1961, 服部 1964)、インド洋、太平洋の熱帯海域 (Kawaguchi et al. 1973) でも報告されている。これらのことは夜表性種と日周鉛直移動を行うが海表面までは浮上しないハダカイワシ科魚類群集 (中層上昇群) との間に顕著な鉛直的棲み分けが存在することを示している。

2. 群集組成の長期変動

表2-7. 1973-1986年における夜表性ハダカイワシ科魚類の1曳網 (5分間) あたりの平均採集個体数の経年変化と前年の動物プランクトン湿重量 (mg/m^3) の平均値 (黒田 1991) との相関関係。 r^2 は決定係数、SとNSそれぞれ両者の間に相関があったこと、なかったことをそれぞれ示す。*は5%レベルで両者の相関が有意であったことを示す。

species	r^2	significance test (p value)	correlation pattern
<u>当歳魚 (SL ≤ 30 mm)</u>			
アラハダカ (<i>Myctophum asperum</i>)	0.386	*S (0.016)	+
マガリハダカ (<i>Symbolophorus evermanni</i>)	0.190	NS (0.140)	
ススキハダカ (<i>Myctophum nitidulum</i>)	0.060	NS (0.427)	
ブタハダカ (<i>Centrobranchus brevirostris</i>)	0.060	NS (0.418)	
ウスハダカ (<i>Myctophum orientale</i>)	0.050	NS (0.459)	
ドングリハダカ (<i>Hygophum reinhardti</i>)	0.090	NS (0.334)	
<u>成魚 (SL > 30 mm)</u>			
ススキハダカ (<i>Myctophum nitidulum</i>)	<0.01	NS (0.967)	

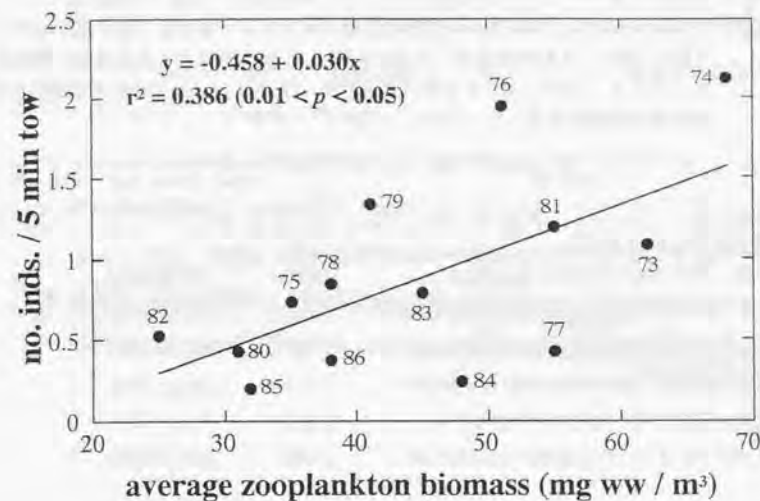


図2-19. アラハダカ (*Myctophum asperum*) 当歳魚の1曳網 (5分間) あたりの平均採集個体数と前年の動物プランクトン湿重量の平均値 (黒田 1991) との相関関係 (1973-1986)。図中の数字は個体数密度を示した年と対応する。

a. 当歳魚の群集組成の長期変動: アラハダカ (*M. asperum*) の個体数密度は調査期間を通して冬季に於ける黒潮流量の経年偏差及び各年の採集点に於ける海表面水温の平均値のいずれとも相関が認められなかった。このことは本種の分布様式が研究対象海域の表層に於ける物理環境変動に影響されなかったことを示唆している。従って本種の当研究海域に於ける物理的な生残環境は黒潮海域のレジーム・シフトの前後で顕著な変化がなかったものと推察される。このように海洋物理環境の変動に対する適応性が高いことは、本種の群集中の優占順位が35年間通して安定して高かったこと、すなわち1959年から1969年にかけては常に第1位であり、1971年から1994年までの期間でも16年間で第1位、他の8年間では第2位となったことと深く関係していると考えられる。またもし本種が主に黒潮によって運搬されることで研究対象海域に出現したのならば、個体数密度と黒潮流量との間には正の相関があることが期待されるが、実際にはそうっていない。本種が広温性で熱帯域から親潮・黒潮移行域にかけての広範な海域に分布するという第3章の結果を考え合わせれば、この現象は本種の分布海域並びに繁殖場の中心が熱帯域から亜熱帯域にかけての広範な海域であることを示すものと考えられる。本種の仔稚魚は黒潮源流域から黒潮によって当研究海域に運搬されることは大いに考えられるが、分布中心が広い範囲にわたっている為、黒潮勢力が強くなっても当研究海域から流れ去ってしまうことがないのであろう。従って見かけ上黒潮の運搬は当研究海域に於ける本種の分布密度に影響しないことから、黒潮流量と本種の個体数密度との間に相関がなかったものと推察される。以上のことから黒潮海域のレジーム・シフトに伴う本種の分布中心海域の縁辺の拡大縮小はなかったものと推定される。また本種の個体数密度と前年の動物プランクトン生物量の平均値との間には正の相関が認められた。このことは本種の分布密度が餌料環境に影響されることを示唆している。本種が示した分布密度の長期変動パターンは小達 (1994) による親潮域の動物プランクトン量の変動パターンと、1-3年の位相のずれをもってよく

一致する。本種は生産性が高い親潮・黒潮移行域まで広く分布適応する為(第3章)、この現象も餌環境が本種の個体数密度の多寡に大きな影響を与えていることを示すものと考えられる。

マガリハダカ (*S. evermanni*) の当歳魚の優占順位は1959-1969年には第2位～第4位の範囲だったが、1971年以降は8年間で第1位、他の16年間で第2位を占めた。このことは1971年の黒潮域のレジーム・シフトを境に本種が群集組成に占める割合が大きく変動したことを示している。また1971年以降にはそれ以前に比べ本種の個体数密度も増加しており、これはこの期間群集中に占める割合が増加したと深く関係するものと考えられる。本種の個体数密度は1971年以降冬季黒潮流量の経年偏差及び海表面水温の平均値との間に正の相関が認められた。また本種は第3章で詳述するように当研究海域の南部または更に南部の黒潮源流域側の海域に分布の中心があり、黒潮による運搬により当研究海域に出現すると考えられる。従って1971年を境とする研究対象海域の低水温期から高水温期への移行により、本種の生息にとり好適な水温環境が黒潮源流域から本研究海域まで拡大し、更に1970年代半ば以降の黒潮流量の増加に伴い、主な産卵海域から当研究海域へ運搬される卵仔稚の量が増えた為、1971年以降に本種の個体数密度が増加したと推察される。また1971年以降に本種の個体数密度と黒潮流量との間に正の相関が認められたことは、黒潮により運搬されて当研究海域に出現する本種の生物量が極めて大きいことを示している。一方1959-1969年期にはいずれの物理環境要因も本種の個体数密度との間には相関が認められなかった。このことは本研究海域がこの期間低水温で推移した為、本種の稚仔魚の黒潮による運搬量も少なく、また運搬されてきても生残条件が良好でなかったことを示唆している。以上のことから1970年代初頭から半ばにかけて起こった黒潮域の物理環境のレジーム・シフトに伴う高温化は本種の生残条件が良好な海域をより北側までシフトさせたものと推定される。

ススキハダカ (*M. nitidulum*) の当歳魚の群集中の優占順位は1959-1969年期、1971-1994年期ともに第3位～第6位の範囲にあったが、とくに1971-1978年の8

年間には全て第3位を占めた。また本種の個体数密度は1971年に急激に増加した後、1980年にかけて概ね漸減した。このことは研究対象海域が低水温期から高水温期へ移行した初期に相当する1970年代初めから半ば過ぎにかけて本種の加入・生残条件が良好になったことを示唆しており、この期間に本種の群集中に占める割合が増加したと密接な関係があると考えられる。しかし1971-1988年間に於ける本種の個体数密度は冬季に於ける黒潮流量の経年偏差との間に負の相関が認められた。本種は熱帯域から親潮・黒潮移行域まで広く分布することが知られているが(第3章)、当研究海域に出現する稚魚の大半が黒潮源流域から運搬されてきたならば、このような現象が生じる可能性は低い。従って本種はもともと研究対象海域に分布中心があると推定され、黒潮海域のレジーム・シフトに伴う黒潮流量の増加によって研究対象海域内に於ける好適な生息場が縮小した、または仔稚魚が当研究海域から運び去られた為、1970年代半ば以降の分布密度が低下した可能性が高いと考えられる。

ブタハダカ (*C. brevirostris*) の当歳魚の個体数密度は35年間通して低レベルで安定して推移した。このような個体数密度の長期変動パターンは黒潮海域のレジーム・シフトの前後で本種が群集中に占める割合に顕著な変化がなかったこと、つまり1959-1969年には第3位～第5位を、1971-1994年期には第2位～第5位をそれぞれ占めたこととよく関係するものと考えられる。また1971年以降の本種の個体数密度は冬季黒潮流量の経年偏差及び採集点の平均海表面水温のいずれとも相関が認められなかった。以上のことは本種が表層の物理環境変動に対する適応性が高いことを示唆しており、第3章で述べるように広温性であり亜熱帯海域を中心に分布すること (Bekker 1966) とよく対応する。従って本種の分布及び繁殖場の中心の範囲は海洋物理環境のレジーム・シフトの前後で顕著な拡大縮小がなかったものと推定される。しかし本種の個体数密度は1959-1969年期に冬季の黒潮流量の経年偏差と負の相関が認められた。本種は広温性であるが、とくに18°C以上の海表面水温を示した海域で出現率が高くなることを考えれば(第3章、図3-1d)、黒潮流量が多くなれば水温が上昇することにより

本種にとって好適な生息場はより拡大するものと考えられる。従って1959-1969年間にこのような相関が認められたことは、単に物理環境要因だけ本種の分布密度の変動を説明できないことを示している。とくに本種がゼラチン質プランクトン(とくに翼足類)を専食する(第4章, 図4-2d)ことを考えると、餌料生物群集も考慮した解析が必要となろう。

陸棚縁辺固有種ウスハダカ(*M. orientale*)の当歳魚は1957年にのみ群集中で最も優占した。このことはこの年の調査海域が著しく陸棚縁辺域に偏り、外洋域での採集が殆ど行われなかった為、外洋域を中心に分布する種の採集個体数が相対的に少なかったことによる。本種の個体数密度は低水温期の1959-1969年にも、高水温期の1971-1994年にも平均海面水温との間に正の相関が認められた。このことは第3章で述べるように本種が比較的広温性であるが、主に海面水温15°C以上の海域に分布することとよく対応する。しかし個体数密度には黒潮海域のレジーム・シフトの前後で顕著な変動が認められていない。これは調査海域が本種の分布中心と一致しなかったことによる。本種は第3章で述べるように黒潮により個体群の一部が外洋に運搬されたことにより出現したと考えられる。従って外洋に運ばれた個体の生残率が水温に大きく影響されることを本研究結果は示唆している。

ドングリハダカ(*H. reinhardtii*)の当歳魚は1959-1972年までは2年間しか出現しなかった一方、1972年以降は全ての年で出現しており、マガリハダカ(*S. evermanni*)と同様海洋物理環境のレジーム・シフトの後に個体数密度が増加した。また本種の個体数密度は1971-1988年間に於いて各年の採集点に於ける海面水温の平均値との間に正の相関が認められた。本種は亜熱帯域に固有分布することが知られており(Bekker 1965)、第3章で詳述する如く当研究海域へは黒潮による運搬と関係して出現すると考えられる。従って1972年以降には1971年を境とする研究対象海域の低水温期から高水温期への移行に伴い、本種の生残条件が1959-1969年間に比べより良好になったものと推察される。この1971-1988年間に於ける本種の当歳魚の個体数密度と冬季黒潮流量の経年偏差

との間には、マガリハダカ(*S. evermanni*)の場合とは異なり有意な相関が認められなかった。しかし黒潮流量の増加が研究対象海域の高水温化の主な原因となっていることを考えれば、本種の分布密度も黒潮流量が増えることによって増加したものと推察される。本種の分布中心がマガリハダカ(*S. evermanni*)に比べ、より当研究海域に近いことを考えれば、1971年以降は黒潮海域の高水温化に伴い当研究海域に於ける本種の生残条件が良好になり、分布・産卵場の中心の北限が当研究海域まで拡大した可能性は十分考えられる。

ヒサハダカ(*M. obtusirostre*)はドングリハダカ(*H. reinhardtii*)と同様1971年以前には僅か2年間にのみ出現したが、1971年以降には計14年間出現した。またイバラハダカ(*M. spinosum*)は1971年以前は全く出現しなかったが、1971年以降は6年間で出現が認められた。これら2種はともに熱帯性が強く、本研究海域には殆ど出現しないことが知られており(Kawaguchi et al. 1973)、これは出現した海面水温範囲が著しく高水温側に偏るという本研究結果と一致する(第3章参照)。従ってこれら2種は1971年以降の黒潮海域のレジーム・シフトによる黒潮勢力の強化に伴い、南方の分布中心海域から運搬される仔稚魚の量が増え、研究対象海域に於ける生残環境が良好になった為、この年以降の出現頻度が高くなったと推定される。

亜寒帯種ホクヨウハダカ(*T. taylori*)の当歳魚が群集組成中に占める割合は1963-1964年に35年間で最も高くなった。親潮の第1分枝は1963年に大南下しており、この年の当研究海域の採集点の平均海面水温は35年間で最も低かった。また1964年は1960年代のうち親潮の流量が最も多かったことが報告されている(気象庁 1989)。従ってこれらの年には研究対象海域内に本種が生息するうえで好適な低水温域が拡大した為本種の加入・生残条件が良好になり、一方で熱帯・亜熱帯種にとって好適な生息場が大きく縮小したことにより、本種が群集中に占める割合が相対的に増加したと推察される。

ナガハダカ(*S. californiensis*)の当歳魚は1964年、1966年、1974年にのみ出現し、ごく少数の個体が当歳魚の群集中に加入していたことが示された。本種

は第3章で詳述するように移行域に分布の中心があり、一部の個体が当研究海域まで南下出現するものと考えられる。このメカニズムについては次章で考察する。

まとめ：図2-20に外洋域を中心に分布する亜熱帯・熱帯種の黒潮域のレジームシフトに伴う分布中心海域のシフトの可能性を示し、各種の個体数密度の変動要因を推定した。このパターンは以下のように大別される。

1. 分布中心が当研究海域及び黒潮源流域を含む広範な海域であり、仔稚魚は黒潮によって運搬される一方、黒潮の勢力が強くなっても当研究海域から吹き流されない、つまり見かけ上黒潮の運搬が当研究海域に於ける分布密度に影響しないと推定される種。

アラハダカ (*M. asperum*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*)

2. 黒潮海域のレジーム・シフトに伴う黒潮流量の増加により当研究海域の南部または更に南部の分布中心海域から運搬される仔稚魚の量が増え、分布中心の北縁が北上し、当研究海域に於ける分布密度が増加したと推定される種。

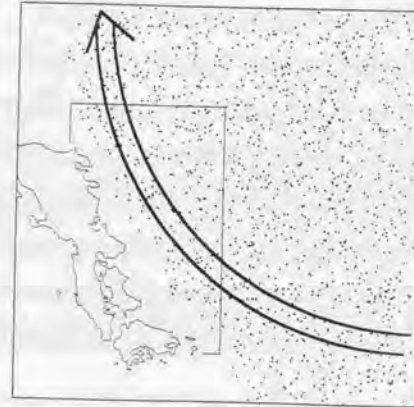
マグリハダカ (*S. evermanni*)、ドングリハダカ (*H. reinhardtii*)、ヒサハダカ (*M. obtusirostre*)、イバラハダカ (*M. spinosum*)

3. もともと調査海域に分布中心があり、黒潮海域のレジーム・シフトに伴う黒潮流量の増加により仔稚魚が黒潮で流されることで、当研究海域に於ける分布密度が下がったと推定される種。

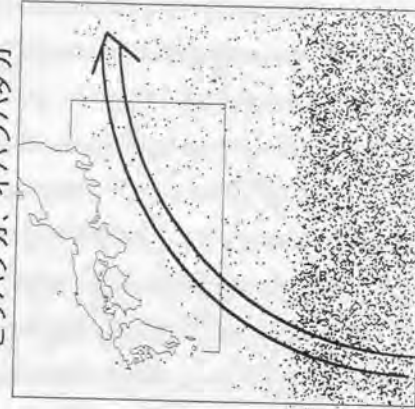
ススキハダカ (*M. nitidulum*)

- b. 成魚の群集組成の長期変動：成魚の群集組成の変動は当歳魚のそれとは大きく異なり、ススキハダカ (*M. nitidulum*) は1957-1969年期には11年間で4年間で第1位を、他の年では出現がなかった3年間を除き第2位～第3位を占め、1971-1994年の24年間では21年間第1位を、他の3年間は第2位をそれぞれ占めた。本種の成魚の個体数密度は調査期間を通して冬季に於ける黒潮流量の経年偏差

(a) アラハダカ、ブタハダカ



(b) マグリハダカ、ドングリハダカ、ヒサハダカ、イバラハダカ



(c) ススキハダカ

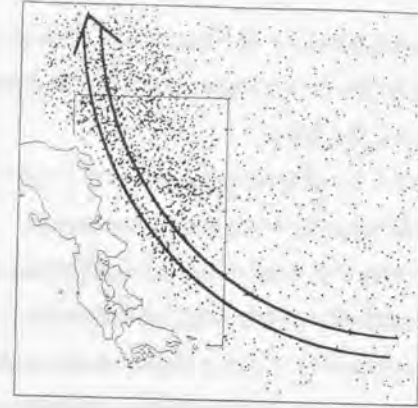


図2-20. 黒潮域のレジーム・シフトに伴う亜熱帯・熱帯種7種の分布域のシフトの可能性。点の密度が高い程、分布密度が高いことを示す。矢印は黒潮流路を、実線内は研究対象海域を示す。レジーム・シフトによる黒潮流量の増加に伴い(a)分布密度が変化しない(アラハダカ、ブタハダカ)、(b)分布中心の北縁が北上することにより分布密度が上がる(マグリハダカ、ドングリハダカ、ヒサハダカ、イバラハダカ)、(c)仔稚魚が黒潮で流されることにより分布密度が下がる(ススキハダカ)。

及び採集点の平均海面水温との間に相関が認められていない。このことから本種の成魚は当歳魚に比べ、より研究対象海域の海洋物理環境の変動に対して柔軟に適応したものと考えられる。

当歳魚で優占したアラハダカ (*M. asperum*)、マハリハダカ (*S. evermanni*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*)、ウスハダカ (*M. orientale*) 及びドングリハダカ (*H. reinhardtii*) の上位6種のうち、当歳魚と前年度及び次年度の成魚の個体数密度の間に相関が認められたのはススキハダカ (*M. nitidulum*) のみであった。このことは成魚の寿命及び成熟年齢が種によって異なることを示唆している。尚小達 (1966) は本種の標準体長組成と生殖腺の発達の季節変化を調べ、3年目に産卵を行う可能性を報告したが、当研究では当歳魚と2～5年前及び2～5年後の成魚の個体数密度の間には相関が認められていない。また成魚の体長範囲の差は最も小型のブタハダカ (*C. brevirostris*) (30-40 mm) から最も大型のナガハダカ (*S. californiensis*) (100-120 mm) まで60-90 mmの相違がある。丸稚ネットのハダカイワシ科魚類に対する採集効率が、標準体長30 mm前後を境に急減することを考慮すれば (第5章, 表5-3)、成魚の場合、当歳魚よりも更に種間の採集効率の相違が大きいと推察される。以上のことから成魚では寿命、成熟年齢、採集効率が種間で異なることが予想され、群集組成の変動機構は当歳魚に比べより複雑であると考えられる。

3. 各種の個体数密度の長期変動とマイワシ資源爆発

当歳魚の個体数密度 (5分間曳網あたりの平均採集個体数) には各種とも有意な長期変動が存在した。このことは1-3月期に於ける大潮とその隣接海域において夜表性種の新規加入量に長期的な変動があったことを示している。

図2-21に日本周辺海域に於ける多獲性浮魚類5種の漁獲量変動を示した。夜表性種各種の個体数密度は、これらの多獲性浮魚類とは異なるパターンで長期的に変動していたことが分る。多獲性浮魚類の漁獲量変動はマイワシで最も大きいことが知られている (黒田 1991)。マイワシの漁獲量は1971年以降1988年

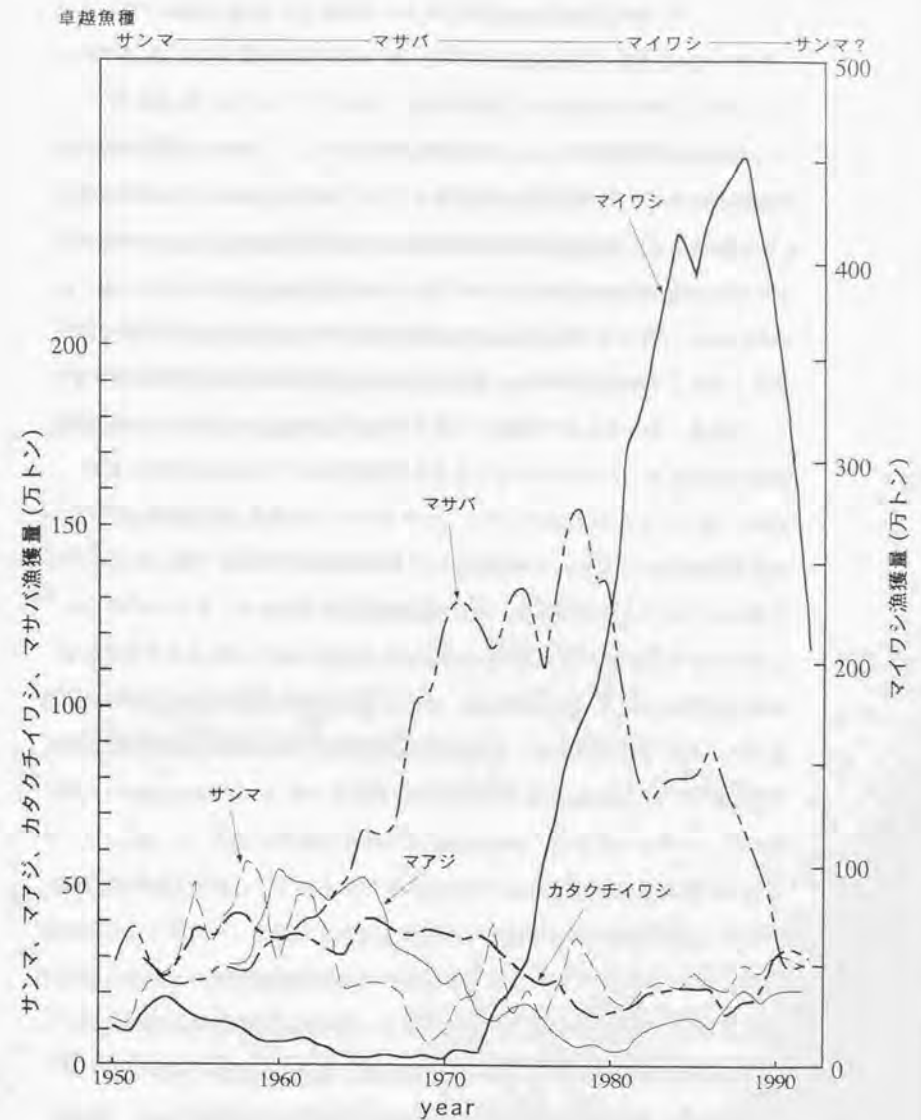


図2-21. 日本周辺海域における多獲性浮魚類漁獲量の長期変動 (漁業・養殖生産統計年報より)。マイワシのみ縦軸は右軸と対応している。

(545万トン)までの17年間に20倍に増加した後減少しており、1993年には170万トンレベルになっている(渡邊 1996)。また本種の産卵量も1971年以降増加していたことが知られており(黒田 1991)、これらのことから1971年以降マイワシの加入条件が良好だったことが示唆されている。この様に資源量が爆発的に増減したマイワシの漁獲量と夜表性ハダカイワシ科魚類の個体数密度の変動を対応させると、当歳魚の総採集個体数はマイワシが増大し始めた1971年にアラハダカ (*M. asperum*)、マガリハダカ (*S. evermanni*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*) の上位4種の個体数密度が一斉に増加することにより急増している。この1971年には調査海域に於ける動物プランクトン生物量が他年度に比べ突出して多かったことが知られており、マイワシ資源量の爆発のきっかけとなったこととして注目されている(木立 1977, 黒田 1991)。従ってこの年にはマイワシ、ハダカイワシ科魚類上位4種共に仔稚魚の生残条件が極めて良く、その原因として餌料環境条件が良好であったことが深く関わっていると推察される。また成魚の総採集個体数もススキハダカ (*M. nitidulum*) 及びブタハダカ (*C. brevirostris*) が急増したことにより1971年には35年間で突出したピークを示した。このことは成魚の生残条件も1971年には良好であったことを示唆する。当歳魚の上位4種はともに1971年以降漸減したが、アラハダカ (*M. asperum*) は1984年以降、マガリハダカ (*S. evermanni*) は1981年以降、ススキハダカ (*M. nitidulum*) は1986年以降再び増大した(図2-11)。マイワシの漁獲量が減少を始めたのは1989年であるので、これら3種の当歳魚はマイワシの資源量が高水準期に再び増加したことが分る。マイワシとの餌を巡る競争に対して劣性であったことが当歳魚の個体数密度が減少した主な要因であるならば、当歳魚の個体数密度はマイワシ資源量が増加を始めた後に減少し、減少を始めた後に増加するものと考えられる。また当歳魚が1961年、1971年、1989年に示した極大値は5分間曳網あたり4.0-5.2個体の範囲内にあり、最低値と最高値の差は高々1.3倍である。このことはマイワシの資源量が莫大であった1989年においても、最低に近かった1961年と1971年においても当歳魚の総採

集個体数の個体数密度の極大値の変動がマイワシの資源量変動に比べ極めて小さかったことを示している。以上のことから当歳魚の個体数密度の長期変動がマイワシ及び他の多獲性浮魚類との競争関係によって生じていたとは考えにくい。また優占上位4種の当歳魚の食性及び摂餌を行う主な時間帯は種によって異なっていることから(第4章)、種間での餌を巡る競争が夜表性種の個体数密度の変動の大きな要因となっている可能性も低いと推察される。ススキハダカ (*M. nitidulum*) の成魚に見られるように、マイワシ資源の増大に伴いマイワシ仔魚を摂餌し始めるなど、餌環境の変化に応じて食性はダイナミックに変動している(第4章, 図4-3)。またそれに応じて食物連鎖の構造もダイナミックに変動を繰り返していると推察される。

第3章 黒潮とその隣接海域に於ける夜表性 ハダカイワシ科魚類の地理分布様式

本章では前章で出現した夜表性種各種の出現率と海表面水温との関係及びアラハダカ (*M. asperum*)、マガリハダカ (*S. evermanni*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*) の当歳魚優占上位4種 (≤ 30 mm SL) と成魚 (> 30 mm SL) の中で最も優占したススキハダカの調査海域の東経136度線を境界とする東西に於ける出現率の相違を調べることにより、黒潮とその隣接海域に於ける夜表性種の地理分布様式を明らかにした。

材料と方法

水産庁が1957年から1994年にかけて行ってきた多獲性浮魚類の卵・仔稚魚調査の際に混獲された夜表性ハダカイワシ科魚類を材料として用いた。詳細は第2章に記した通りである。各種の海表面水温と出現率との関係を調べる為、海表面水温範囲3.1°Cから23.0°Cに於ける1°C毎の出現率(出現した採集点数/全採集点数 $\times 100$) を35年間分まとめて解析した。各1°C毎の水温帯の35年間通した総採集点数は概ね200~400の範囲にある(表3-1)。

結果

1. 各種の海表面水温別出現率

従来の生物地理学的知見 (Bekker 1965, 1966, Nafpaktitis & Nafpaktitis 1969, Kawaguchi et al. 1972, Wisner 1976, 川口 1977, Willis et al. 1988) に基づき、出現種を亜熱帯・熱帯種、陸棚縁辺種、亜寒帯・移行域種に分類した。

1-1. 亜熱帯・熱帯種の出現率

表3-1. 採集点の海表面水温 (SST) と採集点数 (1957-1994)。

SST (°C)	no. of stns.
< 14.0 (3.1-13.9)	183
14.0-14.9	198
15.0-15.9	326
16.0-16.9	389
17.0-17.9	427
18.0-18.9	491
19.0-19.9	464
> 20 (20.0-23.0)	429

アラハダカ (*Myctophum asperum*)

当歳魚：海表面水温3.1-13.9°Cの海域では殆ど出現せず、出現率は0.5%だった(図3-1a)。出現率は海表面水温14°C台から18°C台の海域にかけて15.7%から36.0%まで漸増し、19°C台及び20.0°C以上(20.0-23.0°C)の海域でも27.1~30.4%と高かった(図3-1a)。

成魚：3.1°Cから23.0°Cまでの全ての水温帯で出現率0.5~3.0%の範囲内で出現した(図3-1a)。とくに3.1-13.9°Cの温度帯での出現率が高かったこと(2.2%)が注目される。

分布水温：当歳魚は海表面水温11.6~22.6°Cの範囲で出現したが、主な分布域は14.0°C台から20.0-23.0°Cの海域だった。また成魚は6.7~22.3°Cの広範な温度帯に出現し、当歳魚と異なり3.1-13.9°Cの海域でも出現率が減少せず、研究対象海域の全ての水温帯に分布した。つまり成魚は当歳魚に比べ低温域にも適応分布している。

マガリハダカ (*Symbolophorus evermanni*)

当歳魚：アラハダカと同様海表面水温3.1-13.9°Cの海域での出現率は極めて低く0.5%だった(図3-1b)。海表面水温3°C台の海域から20.0-23.0°Cの海域にかけて出現率は水温の上昇とともに7.6%から28.1%まで漸増した。とくに18.0°Cから23.0°Cまでの水温帯での出現率が20%以上と高かった(図3-1b)。

成魚：当歳魚とは異なり、海表面水温3.1-13.9°Cから15.0-15.9°Cにかけての水温帯では全く出現しなかったことが特徴的である(図3-1b)。出現率は16°C台、17°C台、18°C台の温度帯では低く0.8~1.2%の範囲にあったが19°C台及び20.0-23.0°Cの海域では2.2~4.8%の範囲まで上昇した(図3-1b)。

分布水温：当歳魚は11.5~22.3°Cを示した海表面水温の海域に分布したが、主に出現したのは14.0°C以上の海域であった。また成魚が出現した海表面水温範

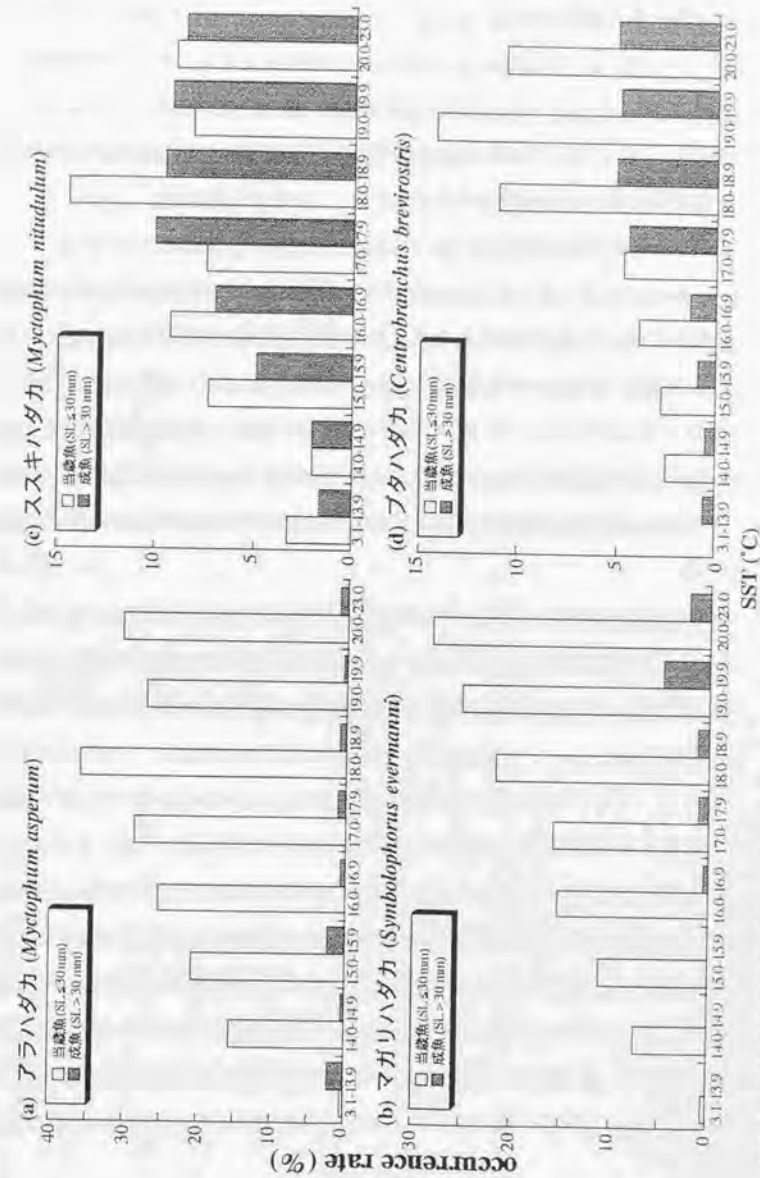


図3-1. (a) アラハダカ (*Myctophum asperum*)、(b) マガリハダカ (*Symbolophorus evermanni*)、(c) ススキハダカ (*Myctophum nitidulum*)、(d) ブタハダカ (*Centrobranchus brevirostris*) の海表面水温別出現頻度 (出現した採集点数 / 総採集点数 × 100)。

間は16.7~21.9°Cである。従って成魚は主に研究対象海域より黒潮の源流域側に分布すると推定される。

ススキハダカ (*Myctophum nitidulum*)

当歳魚：11.6~22.3°Cの水温域で出現した。海表面水温3.1-13.9°C、14.0-14.9°Cの温度帯に於ける出現率はそれぞれ3.2%、2.0%と比較的低かったが、3.1-13.9°Cの海域での出現率がアラハダカ (*M. asperum*)、マガリハダカ (*S. evermanni*) に比べ高いことが注目される (図3-1c)。15.0°C以上の海域に於ける出現率は18°C台までは水温の上昇とともに7.6%から14.5%まで漸増したが、更に高水温域では7.6~9.2%まで低くなった (図3-1c)。

成魚：海表面水温7.2~21.8°Cの幅広い温度帯で出現した。出現率は3.1-13.9°Cから17°C台の温度帯にかけて水温が上昇するに従い1.6%から10.2%まで漸増し、18°C台から20.0-23.0°Cの海域にかけて安定し、8.1~10.2%の範囲にあった (図3-1c)。

分布水温：当歳魚、成魚ともに海表面水温15.0°C以上の海域に広く分布し、3.1-13.9°Cの移行域にも出現する。とくに18.0-19.9°Cの温度帯以外の海域で当歳魚と成魚の出現頻度が同程度であることが他種にない特徴である。

ブタハダカ (*Centrobranchus brevirostris*)

当歳魚：海表面水温3.1-13.9°Cの水温帯では全く出現しなかった。また14°C台から17°C台までの温度帯に於ける出現率は水温の上昇とともに漸増したが2.5~4.5%と比較的低水準の範囲内にあった。しかし18°C台から20.0-23.0°Cまでの水温帯では出現率が10.5~14.3%と著しく上昇した (図3-1d)。

成魚：3.1-13.9°Cから16.0-16.9°Cの温度帯に於ける出現率は0.5~1.3%と比較的低かったが、当歳魚とは異なり3.1-13.9°Cの海域でも0.5%と僅かながら出現した (図3-1d)。海表面水温17°C台から20.0°C以上 (20.0-23.0°C) までの水温帯に於

ける出現率は4.4~5.0%とより高くなった (図3-1d)。

分布水温：本種は当歳魚が14.5~22.4°C、成魚が13.8~22.0°Cを示した海表面水温域に分布した。従って当歳魚に比べ成魚はより低温域まで分布する。また当歳魚は海表面水温18.0°C以上、海表面水温17.0°C以上の海域に於いて成魚の出現率が急激に高くなったことが特徴的である。

ドングリハダカ (*Hygophum reinhardtii*)

当歳魚：海表面水温15.0°C未満の水温帯では出現しなかった (図3-2a)。出現率は15°C台から18°C台の海域にかけて1.5%から5.6%まで水温が上昇するにつれて漸増し、19.0°Cから本種の最高出現水温の22.0°Cまでの温度帯では5.6~6.1%と安定した (図3-2a)。

成魚：当歳魚とは異なり17.0°C未満の海域には出現せず、17°C台、19°C台及び20.0-23.0°Cの海表面水温帯でのみ出現し、出現率は各水温帯ともに0.5%だった (図3-2a)。

分布水温：当歳魚は15.0~22.0°C、成魚は17.2~20.2°Cの海表面水温範囲で出現したことから本種は比較的高水温に適応していると考えられる。また成魚の出現水温範囲が当歳魚に比べより高水温の海域に限られたことが特徴的であり、この出現パターンは成魚が本研究海域の南部又は更に南、つまり黒潮源流域に分布の中心をもっていることを示唆している。

ヒサハダカ (*Myctophum obtusirostre*)

当歳魚：海表面水温17.0°C未満の海域では全く出現しなかった。出現率は17°C台から19°C台までの温度帯では比較的低く1.6~2.4%の範囲内だったが、20.0-23.0°Cの海域では4.7%まで高くなった (図3-2b)。

成魚：海表面水温16.0°C台から19.0°C台までの水温帯でのみ出現し、出現率は0.1~0.2%と極めて低かった (図3-2b)。

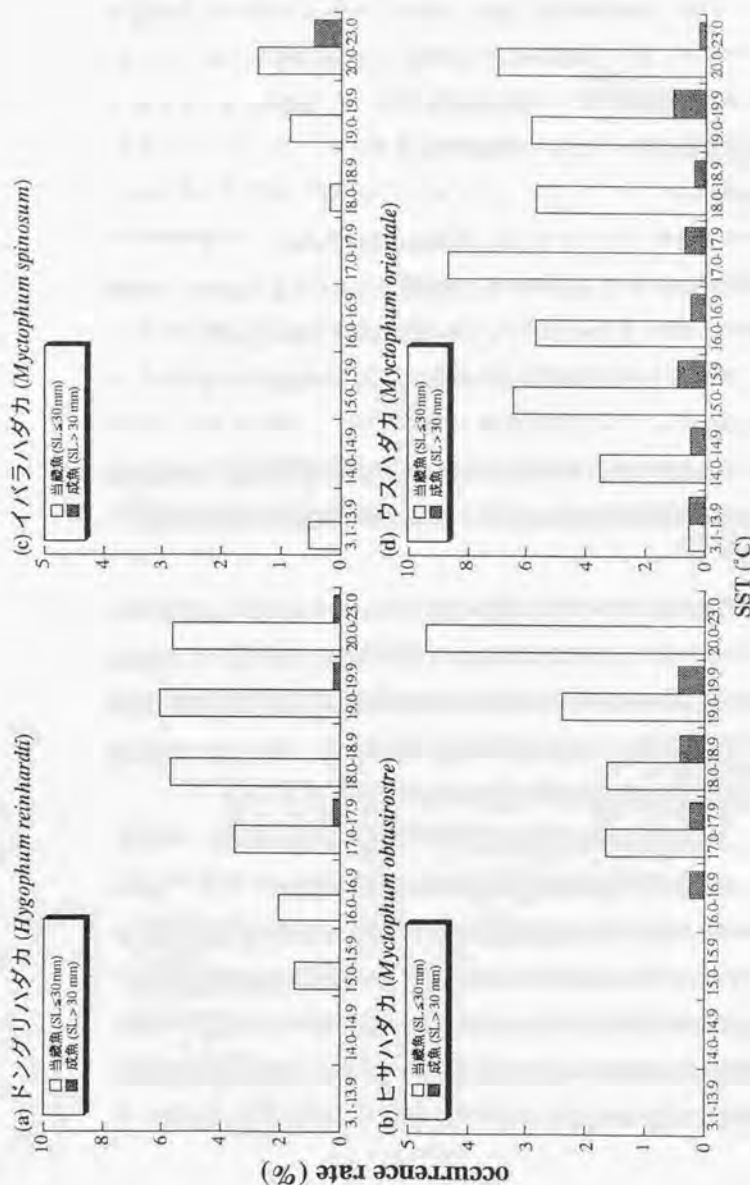


図3-2. (a) ドングリハダカ (*Symbolophorus evermanni*), (b) ヒサハダカ (*Myctophum obtusirostre*), (c) イバラハダカ (*Myctophum spinosum*), (d) ウスハダカ (*Myctophum orientale*)、の海面水温別出現頻度 (出現した採集点数 / 総採集点数 × 100)。

分布水温：当歳魚、成魚ともに高温性で、当歳魚は17.0~22.6°C、成魚は16.4~19.6°Cの海面水温範囲で出現した。

イバラハダカ (*Myctophum spinosum*)

当歳魚：海面水温3.1-13.9°Cの海域では全採集点のうち1点 (13.8°C) でのみ出現が認められたが、14°C台から17°C台までの温度帯では全く出現しなかった (図3-2c)。海面水温18.0°C以上の海域では18.6~21.9°Cの範囲で出現し、18°C台から20.0-23.0°Cの海域にかけての出現率は0.2%から1.4%まで水温とともに上昇した (図3-2c)。

成魚：海面水温20.7~20.8°Cの海域でのみ出現が認められ、出現率は4.7%だった (図3-2c)。

分布水温：当歳魚は主に海面水温18.0°C以上の海域に分布すると推定される。また成魚は当歳魚に比べより高い20.0°C以上の海面水温域に分布する。これらのことは成魚の分布中心が当研究海域よりも黒潮源流域側の海域にあり、当歳魚は黒潮に運搬されて北上することを示している。

亜熱帯・熱帯種各種の出現パターン (まとめ)

亜熱帯・熱帯種中ヒサハダカ (*M. obtusirostre*) の成魚は16.0-16.9°Cから19.0-19.9°Cを示した海面水温域に0.1~0.2%の低い出現率で出現したが、20.0-23.0°Cの温度帯では出現が認められなかった (図3-2b)。しかし後に詳述するように本種はマグリハダカ (*S. evermanni*)、ドングリハダカ (*H. reinhardtii*)、イバラハダカ (*M. spinosum*) と同様に本研究海域の南部、あるいは更に黒潮源流域側の海域に主分布域があることが報告されていることから (Bekker 1967, Kawaguchi et al. 1972)、当研究海域に出現するメカニズムはこれら3種と同様であると推定される。このことを考慮に入れ、熱帯・亜熱帯種各種の当歳魚、成魚の夜間に於ける分布水温範囲を図3-3に示した。各種の出現パターンは以

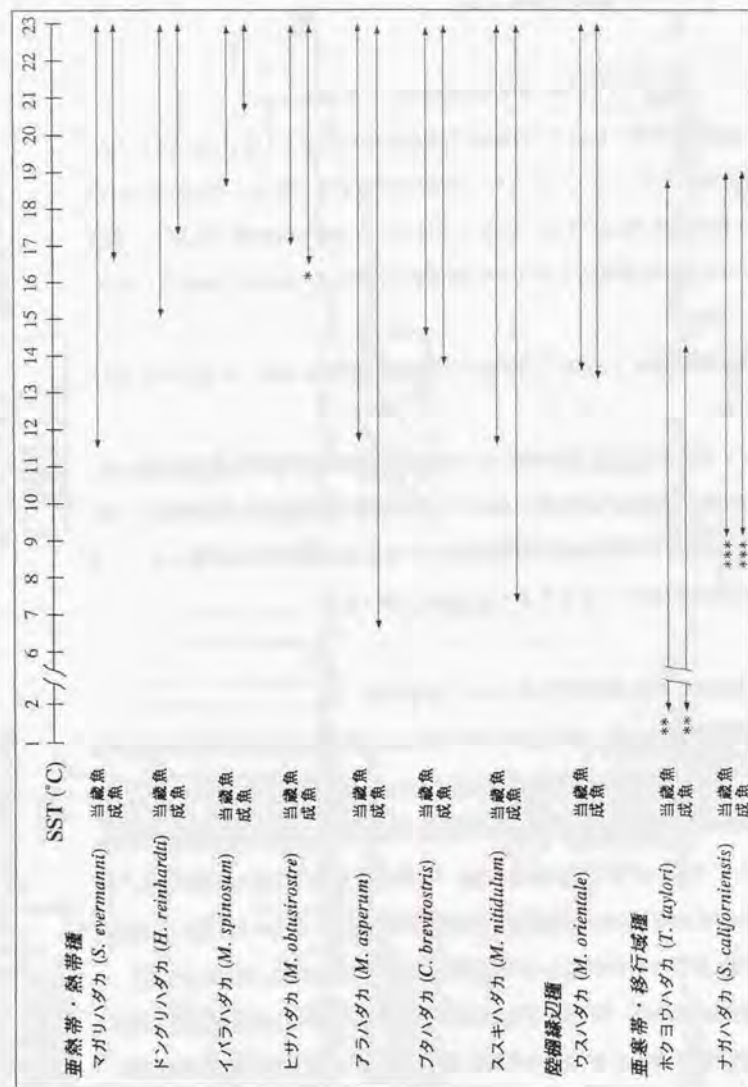


図3-3. 夜表性種各種の夜間における分布水温範囲。
 *.Kawaguchi et al. (1972), **.Hattori (1964), ***,Kawamura & Fujii (1988)

下の如く分類される。

- 当歳魚が成魚よりも低い海表面水温域まで黒潮に運ばれ北上出現する：
 マハリハダカ (*S. evermanni*)、ドングリハダカ (*H. reinhardtii*)、
 ヒサハダカ (*M. obtusirostre*)、イバラハダカ (*M. spinosum*)
- 成魚が当歳魚よりも低い海表面水温域まで北上出現する：
 アラハダカ (*M. asperum*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*)、
 ススキハダカ (*M. nitidulum*)

1-2. 陸棚縁辺種の出現率

ウスハダカ (*Myctophum orientale*)

当歳魚：海表面水温3.1-13.9°Cの海域での出現率は0.5%と低かった(図3-2d)。
 出現率は14.0-14.9°Cでは3.5%にとどまったが、15.0-15.9°Cから20.0-23.0°Cまで
 の海域ではより高くなり、5.7~8.7%の範囲に安定した(図3-2d)。

成魚：3.1-13.9°Cから20.0-23.0°Cまでの全ての水温帯で出現率0.3~1.1%の範囲
 で出現した(図3-2d)。

分布水温：当歳魚は最低出現水温13.5°Cから最高出現水温22.4°Cまでの広範な
 水温帯に分布し、とくに15.0°C以上の海域で出現率は低いものの比較的均一に
 分布した。これは他種にはない本種の特徴である。また成魚は海表面水温13.2
 ~20.7°Cの海域で出現した。従って本種は当歳魚、成魚ともに幅広い水温帯に
 適応している。

1-3. 亜寒帯・移行域種の出現率

ホクヨウハダカ (*Tarletonbeania taylori*)

当歳魚：本種の最低出現水温は5.9°Cで、海表面水温3.1~13.9°Cの海域に於ける出現率が7.7%と最も高かった(図3-4a)。出現率は14°C台の水温帯で1.5%まで急減し、15°C台から18°C台にかけては0.2~0.3%と更に低くなった(図3-4a)。出現水温の最高値は18.8°Cであり、19.0°C以上の海表面水温を示した海域では出現しなかった(図3-4a)。

成魚：12.9~14.1°Cの海表面水温帯で出現した。当歳魚と同様出現率は海表面水温3.1~13.9°Cの海域で最も高く1.6%だったが、14°C台の海域では0.2%まで減少した(図3-4a)。

分布水温：当歳魚は18.8°C以下、成魚は14.1°C以下の海表面水温域に分布した。このことは当研究海域の北縁、つまり移行域が本種の分布の南限域に相当することを示している。また当歳魚が成魚より高水温域まで分布したことは遊泳力が弱い為親潮でより南の移行域まで輸送されたことを示している。

ナガハダカ (*Symbolophorus californiensis*)

当歳魚：海表面水温16.0-16.9°Cの温度帯でのみ出現し、出現率は0.1%だった(図3-4b)。

成魚：16°C台から18°C台までの海表面水温域で出現し、出現率は0.2~0.4%の範囲だった(図3-4b)。

分布水温：当歳魚、成魚それぞれ16.0~16.9°C、16.0~18.9°Cの極めて狭い温度帯でのみ出現したことが特徴的であった。

亜寒帯・移行域種各種の出現パターン(まとめ)

亜寒帯種ホクヨウハダカ (*T. taylori*) の夜間に於ける出現水温範囲は1.8~15.6°Cであること(服部 1964)、移行域種ナガハダカ (*S. californiensis*) の夜の分布水温範囲は9~19°Cであること(Kawamura & Fujii 1988) が報告されて

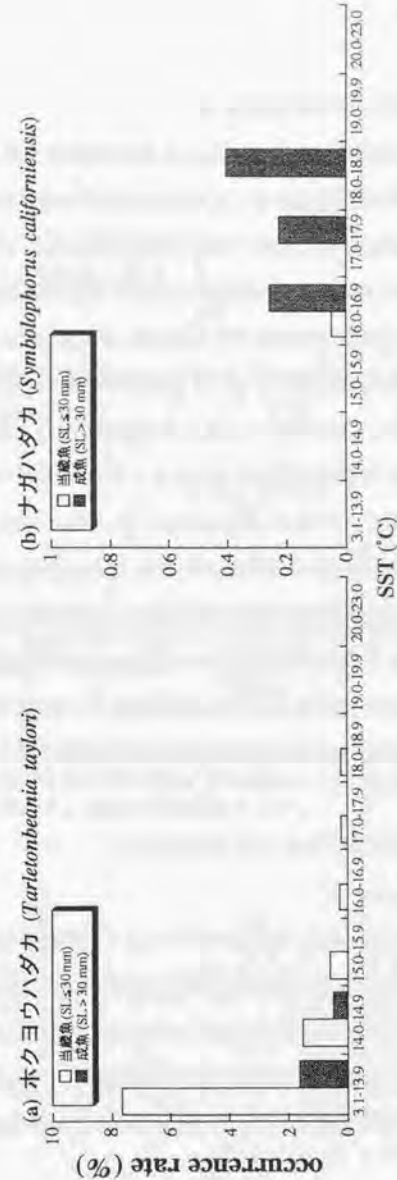


図3-4. (a) ホクヨウハダカ (*Tarletonbeania taylori*)、(b) ナガハダカ (*Symbolophorus californiensis*) の海表面水温別出現頻度 (出現した採集点数 / 総採集点数 × 100)。

いる。以上の知見と本研究で示された結果をもとに、これら2種の分布水温範囲を図3-3に示した。

2. 優占上位4種の出現率の東西比較

図3-5に調査海域のほぼ中央経線にあたる東経136度線を境とする東西の海域に於ける海表面水温 14°C 以上を示した採集点に於ける海表面水温の平均値を示した。各年の平均値はともに西側の海域で有意に高かった (t -test: $p < 0.01$)。従って本研究海域内でより黒潮源流域側に位置する西側の海域とより下流域側の東側の海域に於ける各種の出現率の相違を調べることで、各種の分布中心海域及びその長期的な変動についてより明確な情報が得られるものと期待される。そこで東経136度線を境とする東西の海域において、海表面水温 14.0°C 以上の海域に於ける採集点数が共に10以上あった28年間についてアラハダカ (*M. asperum*)、マガリハダカ (*S. evermanni*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*) の当歳魚上位4種と成魚の最優占種ススキハダカ (*M. nitidulum*) の各海域に於ける出現率 (出現した採集点数 / 全採集点数 $\times 100$) を経年的に比較した。尚1-1で述べた如くこれらの魚種の海表面水温 14.0°C 未満の海域に於ける出現率は 14.0°C 以上の海域に比べて無視し得る程度に低かった為、 14°C 未満の海域のデータは解析の対象から除外した。

2-1. 各種の東西海域別の出現率の経年変動

アラハダカ (*M. asperum*) 当歳魚 (図3-6a) : 28年間で1960年、1961年、1964年、1974年、1975年、1979年、1981年、1984年、1986年、1989年、1992年の11年間は東側の海域に比べ西側の海域に於ける出現率が $1.9 \sim 26.1\%$ (すなわち西側の海域に於ける出現率 - 東側の海域に於ける出現率) の範囲で高かった。また他の17年間の出現率は $0.8 \sim 39.1\%$ (東側の海域に於ける出現率 - 西側の海

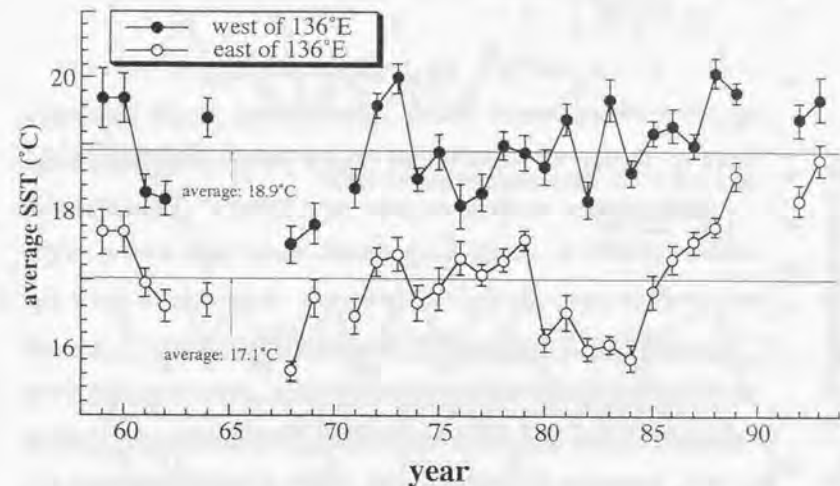


図3-5. 東経136度以西及びそれ以东における海表面水温 14°C 以上の海域における平均海表面水温の経年変動。両海域共に 14°C 以上の採集点が10点以上あった年のみ示した。縦軸は標準誤差を示す。

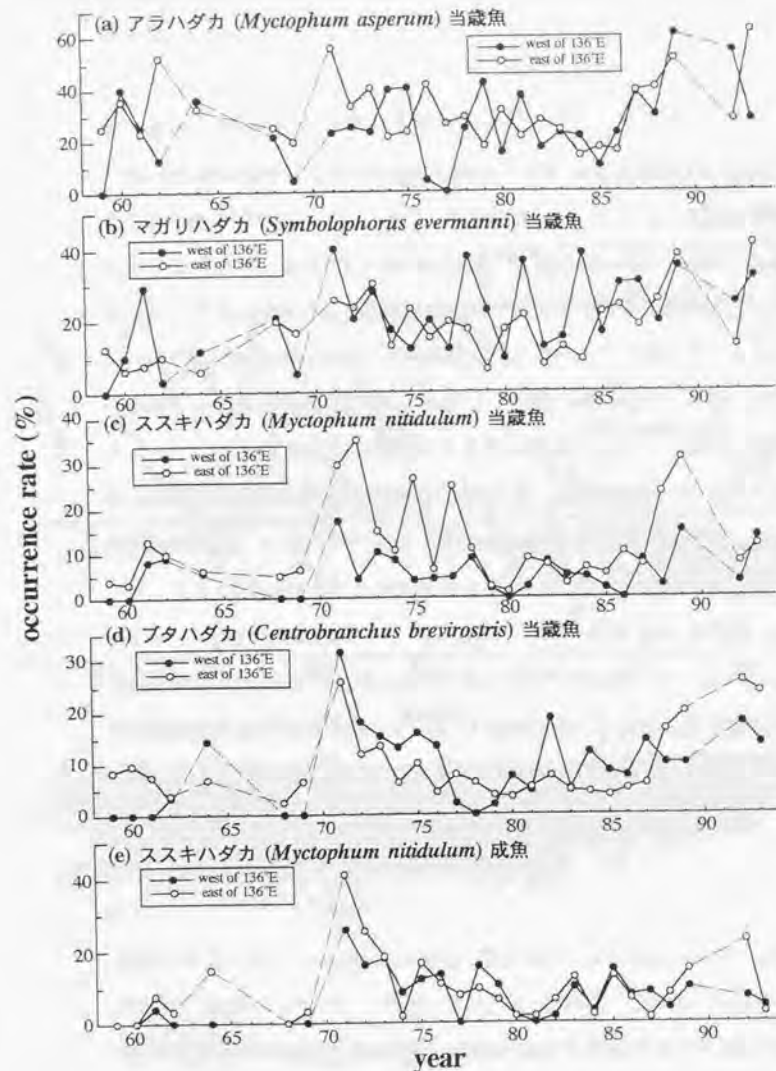


図3-6. 優占種の東経136度以西及びそれ以东の海域における出現率の経年変動。海表面水温14℃以上の採集点を対象とし、この採集点が両海域共に10以上あった年を示した。

域に於ける出現率)の範囲で東側の方が高かった。つまり出現率がより高い海域が経年的に概ねランダムに分布しており、長期的に明瞭な東西差は認められなかった。このことは本種の当歳魚が東西に広く分布していることを示しており、広温性であることとよく対応する。従って本種は黒潮源流域から本研究海域にかけて広く分布し、この分布パターンは長期的に大きく変化しなかったものと推定される。

マガリハダカ (*S. evermanni*) 当歳魚 (図3-6b): 1960-1988年までの期間では1961年、1971年、1978年、1981年、1984年、1986年、1987年の西側の海域に於ける出現率が30~40%と高く、一方東側の海域での出現率は6~24%の範囲にとどまった。この期間は東側の海域での海表面水温の平均値が低く、15.6℃~17.7℃の範囲にあった (図3-5)。しかし1989年以降の1989年、1993年に於ける出現率は東側の海域、西側の海域でそれぞれ38~42%、32~35%と共に高かった。この両年は東側の海域に於ける平均海表面水温が28年間で18.6~18.8℃と最も高かった年、つまり黒潮の勢力が強かった年に相当する (図3-5)。以上のことから当研究海域に於ける本種の分布の中心は、1989年以前にはより水温の高い西側の海域にあったが、黒潮流量が増加し海域全体が著しく高水温化した1989年以降には、研究対象海域全域に拡大したものと推察される。

ススキハダカ (*M. nitidulum*) 当歳魚 (図3-6c): 1971年から1977年及び1988年から1989年にかけての東側の海域に於ける出現率が西側に比べて高かったことが注目され、このうちとくに1971年、1972年、1975年、1977年及び1988~1989年の東側の海域に於ける出現率は23.3~35.3%と顕著に高い値を示した。海表面水温が18.8℃以下と西側に比べより低い東側の海域に於ける出現率が高かったことは、本種の出現率が18.0-18.9℃の海表面水温帯まで漸増し、19.0℃以上の海域で減少したこととよく対応する。以上のことから本種の当歳魚の分

布の中心は研究対象海域と概ね一致しているものと推定される。

ブタハダカ (*C. brevirostris*) 当歳魚 (図3-6d) : 出現率の東西差は経年的に高々10%以内であり、海域間で顕著な差は認められなかった。このことは本種の当歳魚がアラハダカ (*M. asperum*) の当歳魚と同様黒潮源流域から当研究海域にかけて分布の中心があり、黒潮流によって分布密度の偏りが生じない為と推定される。

ススキハダカ (*M. nitidulum*) 成魚 (図3-6e) : 東西の海域間で出現率の顕著な差は認められず、東側の海域での出現率が比較的高かった1964年、1971年、1972年、1992年にも西側の海域に比べ10~15%程度高かったに過ぎない。このことは本種の成魚は当歳魚と異なり19.0-23.0°Cの海域でも出現率が低下しなかったこととよく対応する。

2-2. 各種の海域の東西に於ける分布パターン (まとめ)

以上のことから、各種の分布パターンは以下のように推定される。

- a. 研究対象海域から黒潮源流域側の海域にかけて当歳魚の分布中心がある。
アラハダカ (*M. asperum*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*)
- b. 当歳魚の分布中心が本研究海域の南部または更に南部の黒潮源流域側にある。
マハリハダカ (*S. evermanni*)
- c. 当歳魚は研究対象海域に分布中心がある。
ススキハダカ (*M. nitidulum*)

考察

1. 亜熱帯・熱帯種及び亜寒帯・移行域種の地理分布様式

亜熱帯・熱帯種に属する8種のうちアラハダカ (*M. asperum*) の当歳魚及びマハリハダカ (*S. evermanni*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*)、ウスハダカ (*M. orientale*)、ドングリハダカ (*H. reinhardtii*)、ヒサハダカ (*M. obtusirostre*)、イバラハダカ (*M. spinosum*) の当歳魚と成魚はいずれも海表面水温14°C未満の海域での出現率が著しく低かった。このような現象はサバ類、マアジ、ブリ等、暖水性の多産性浮魚類の稚魚でも認められている (服部 1964)。またアラハダカ (*M. asperum*) の成魚、ススキハダカ (*M. nitidulum*) の当歳魚と成魚は14°C未満の海表面水温を示した海域でも若干の個体が分布出現した。同様の分布パターンをもつ浮魚類としてカタクチイワシ、サンマ等が報告されており (服部 1964)、これらの種は移行域を摂餌回遊の場として使っている。以上のことは熱帯・亜熱帯に生息するハダカイワシ科魚類は概ね海表面水温14°C前後の等水温線が主な分布域の北限に相当すること、しかしその北縁の生産性が高いと考えられる移行域を生活の場としている種が存在することを示唆している。一方亜寒帯種ホクヨウハダカ (*T. taylori*) の出現率は当歳魚、成魚ともに海表面水温14°C未満の海域では高かったが、14°C以上の海域では急減しており、このことは亜寒帯・移行域に生息するベニサケ、シロサケ、ギンザケ、降海型ニジマス等の外洋表層性浮魚類やホッケの稚魚の分布南限海域が海表面水温14-15°Cの等水温線と概ね一致すること (服部 1964, Brodeur 1988) とよく対応する。従って亜寒帯性の夜表性種の主分布域の南限は他の浮魚類のそれと概ね一致する。

2. 各種の当歳魚、成魚の分布パターンの比較

a. 亜熱帯・熱帯種当歳魚の分布域の北上：亜熱帯・熱帯種のうちマガリハダカ (*S. evermanni*)、ドングリハダカ (*H. reinhardtii*)、イバラハダカ (*M. spinosum*) は共に当歳魚が成魚に比べより海表面水温が低い海域まで出現した。

マガリハダカ (*S. evermanni*) はイバラハダカ (*M. spinosum*)、ドングリハダカ (*H. reinhardtii*) に比べより北側の海域まで分布し、夏季には分布の北限が北緯38度に達すること、冬季以外の季節には移行域にも出現することが知られている (小川 1961, 服部 1964)。これらのことは本研究において本種の当歳魚が他の2種の当歳魚に比べ海表面水温がより低い海域まで分布したと一致する。しかし本種の当歳魚の出現率は成魚と同様に海表面水温が上昇するに従い高くなった。従って本種の当歳魚は広い水温範囲に適応しているものの、成魚と同様本研究海域南西部と更に南の黒潮上流の海域を中心に分布するものと考えられる。このことは本種の当歳魚の出現率が研究対象海域が著しく高水温化する1989年以前には黒潮源流域側の海域でより高い傾向があったことから示唆される。

ドングリハダカ (*H. reinhardtii*) は東北沖では周年にわたり殆ど出現せず、黒潮主流域を中心に分布する南方系種であることが知られている (小川 1961, 服部 1964)。このことは成魚が黒潮源流域を中心に分布するという本研究結果とよく対応する。また Bekker (1965) は本種がブタハダカ (*C. brevirostris*) と同様に西部北太平洋の亜熱帯域を中心に分布し、熱帯域には分布しないことを報告した。しかし本種の分布は当歳魚、成魚ともにブタハダカ (*C. brevirostris*) に比べより海表面水温が高い海域に限られた。このことは本種がブタハダカ (*C. brevirostris*) よりも狭温性であり、その主分布域がより南方の海域であることを示唆する。以上のことから本種の当歳魚は黒潮による運搬と密接に関係して研究対象海域に出現したと考えられる。

イバラハダカ (*M. spinosum*) は熱帯赤道域を中心に分布し、日本周辺海域に

於ける出現個体数は極めて少ないことが知られている (小川 1961, 服部 1964, Kawaguchi et al. 1972)。このことは本研究海域で、成魚が20°C以上の水温域でのみ採集されたこととよく対応している。当歳魚の出現は黒潮流による仔稚魚の運搬によるものと考えられる。

ヒサハダカ (*M. obtusirostre*) はイバラハダカ (*M. spinosum*) と同様熱帯域を中心に分布することが知られており (Kawaguchi et al. 1972)、日本近海では東北沖 (小川 1961) 及び服部 (1964) による当研究海域での膨大な回数の稚魚網による採集でも出現が記録されていない。これらのことは第2章で述べたように、本種の全採集個体数が熱帯・亜熱帯種中イバラハダカ (*M. spinosum*) に次いで少なかったという本研究結果とよく対応する。以上のことから本種も主分布域である黒潮源流域から黒潮による輸送により研究対象海域に出現したものと推察される。

黒潮は全世界で最も流れの強い暖流のひとつであり (川合 1972)、多獲性浮魚類の卵及び稚仔魚の輸送、分散に大きな影響を与えている (浅見 1962, 服部 1964, Hattori & Katho 1968, 渡部 1982, 黒田 1991)。このことは日周鉛直移動を行う熱帯・亜熱帯性のハダカイワシ科魚類もこの海流に乗って漂流、分散していることを強く示唆する。ハダカイワシ科魚類が日周鉛直移動を行うのは稚魚期以降であり、仔魚期には昼夜ともに概ね100 m以浅の生産層内に生息することが知られている (Loeb 1979a, 1979b, 1980)。従って本科魚類の仔魚期と稚魚・成魚期の個体では黒潮による輸送速度が異なり、仔魚は昼夜にわたり、稚魚・成魚は夜間を中心に輸送されるものと考えられる。また稚魚は親魚より昼間の生息深度が浅いことが知られているので (Clarke 1973, Badcock & Merrett 1976, Gartner et al. 1987)、昼間の輸送距離については稚魚の方が親魚より長いことが予想される。以上のことからハダカイワシ科魚類の場合、産卵場が当研究海域の南部又はそれよりも黒潮源流域側に偏っている種は、若齢の個体はより水温の低い黒潮下流域側の海域まで輸送されることが充分考えられる。上

述したマギリハダカ (*S. evermanni*)、ドングリハダカ (*H. reinhardtii*)、イバラハダカ (*M. spinosum*) の当歳魚、成魚の分布パターンは以上のようなメカニズムで説明できる。

b. 亜熱帯・熱帯種成魚の分布域の北上：アラハダカ (*M. asperum*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*) は当研究海域に広く分布したが、その北縁に近い海域で成魚が当歳魚に比べより低い海面水温帯まで出現した。このことは以上の3種が成長に伴い適水温範囲が広がることを示すものと考えられる。またこれら3種が上述したマギリハダカ (*S. evermanni*)、ドングリハダカ (*H. reinhardtii*)、イバラハダカ (*M. spinosum*) とは異なり、成魚の分布域が当歳魚に比べより高温域に限られる現象が認められなかったことは、成魚の分布の中心が本研究海域内またはより本研究海域に近い海域にあることを示唆する。

アラハダカ (*M. asperum*) は第2章で詳述した如く研究対象海域で最も優占した夜表性種であるが、熱帯域から親潮・黒潮移行域にかけて広く分布し、移行域でも最も頻繁に採集されることが知られている (小川 1961, Kawaguchi et al. 1972)。このように本種が広範な海域に分布することは広温性であり、研究対象海域に於ける出現率の東西差が認められなかったこととよく対応する。従って本種は水温の変化に対して極めて柔軟に適応できる為、黒潮前線の南北の海域で正常に生息できるものと考えられる。また海面水温 14.0°C 未満の海域で出現率が高かった成魚は生産性が高いと考えられる移行域を冬季にも利用していると推察される。

ススキハダカ (*M. nitidulum*) は熱帯域で頻繁に採集される他 (Kawaguchi et al. 1972, Clarke 1973)、第2章で示したように本研究海域でも当歳魚は優占第3位、成魚は第1位を占めており、更に親潮・黒潮移行域においてもアラハダカ (*M. asperum*) と並び最も優占することが知られている (小川 1961)。本種が示

した広温性はこのような広範な地理分布様式とよく対応する。服部 (1964) は本種が海面水温 14.0°C 未満の海域には殆ど出現しないことを報告しており、このことは海面水温 15.0°C 未満の海域に於ける出現率は 15.0°C 以上の海域に比べより低いという本研究結果と概ね一致する。しかし当歳魚の海面水温 14.0°C 未満の海域での出現率は熱帯・亜熱帯種中最も高かった。これらのことから本種は当歳魚、成魚ともに複雑な海況を有する移行域をも生息場として利用していることが示唆される。また本種は個体数密度が高かった年には分布が著しく東偏することが示された。この広温種の大半の個体が黒潮源流域から黒潮によって輸送されることにより本研究海域に出現していたのならばこのような現象が起こる可能性は極めて低い。また第2章で述べた如く本種の個体数密度は黒潮流量と負の相関が認められており、このことから熱帯域から黒潮の運搬によって当研究海域に運搬される本種の生物量が大きくないことが示唆される。小達 (1966) は東北沖に於ける周年サンプルを解析することにより本種の体長組成のモードが周年的に変化すること、更に熟卵をもつ個体が出現することを報告した。また本種の各水温帯に於ける出現率は当歳魚、成魚ともに概ね同程度である。これらのことから本種の当歳魚、成魚の生息場の中心は本研究海域と一致するものと考えられる。

ブタハダカ (*C. brevirostris*) は西部北太平洋の亜熱帯域を中心に分布しており、熱帯域では殆ど出現しないことが知られている (Bekker 1964)。本種は北緯 31° ~ 38° の範囲で出現するが、とくに北緯 34° 以南の海域で出現率が高くなること (服部 1964)、夏季には東北沖まで出現するのに対し、冬季に於いては概ね房総以南の海域まで分布が南偏することが報告されている (小川 1961)。これらのことは本種が比較的広温性であるが、より水温の高い海域に於ける出現率が高くなるという本研究結果と一致する。しかし本種の当歳魚は研究対象海域の東西で出現頻度の相違が認められなかった。このことは研究対象海域またはその南西部が本種の分布の中心と一致することを示唆している。

c. 陸棚縁辺種の出現：ウスハダカ (*M. orientale*) は主に駿河湾以南の陸棚縁辺海域に固有の種であることが知られており (川口 1977)、本研究に於いても当歳魚は採集点の分布が陸棚縁辺域に偏った1957年にのみ最も優占した (第2章, 図2-8a)。本種の当歳魚は15°C以上、成魚は出現した全ての海表面水温域で比較的均一に分布した。このことは本種個体群の一部が黒潮により外洋に運搬されていることを示唆している。黒潮統流域へは多くの沿岸性動物プランクトンが運搬されることが知られており (Marumo 1966)、陸棚性の強い本種も同様のメカニズムにより外洋域にも出現していたのであろう。また本種の主分布域である陸棚縁辺域は黒潮流路の変化により黒潮系水の流入や冷水塊の発生等が生じ、水温環境の変動が極めて大きいことが知られている (例えば Kawabe 1986, 小林 1986, 友定 1994)。従って本種が示した広温性はこのような環境変動に対する適応を可能にしているものと考えられる。

d. 亜寒帯種当歳魚の分布域の南下：亜寒帯種ホクヨウハダカ (*T. taylori*) は当歳魚、成魚ともに出現率が海表面水温14.0°Cを境に大きく変化し、14.0°C以上の海域に於ける値が著しく減少した。同様のことは服部 (1964)、Kawamura & Fujii (1988) によっても報告されている。また服部 (1964) は本種の分布域の南限は親潮の季節的消長に伴い北緯36度～北緯40度付近の範囲を移動することを報告した。本研究でも親潮が大南下した1963年から翌年の1964年にかけて、本種の当歳魚が群集組成中に占める割合が最も高くなった (第2章, 図2-8a)。これらのことは本種が親潮系水の南下に伴って研究対象海域に出現したことを示す。また本種の当歳魚は成魚に比べより海表面水温が高い海域まで出現した。このような分布様式が形成される機構として、遊泳力がより小さいと考えられる当歳魚が本研究海域まで親潮系水によって運搬された後、低気圧性の渦流が頻繁に発生する等複雑な海況を有する黒潮前線域 (川合 1973) に

おいて黒潮系水にとりこまれた可能性などが考えられる。

e. 移行域種の分布域の南下：移行域種ナガハダカ (*S. californiensis*) は主に北緯37度以北の移行域を中心に出現し、海表面水温9°Cから19°Cの範囲で夜間海表面まで浮上することが知られている (服部 1964, Kawamura & Fujii 1988, Willis et al. 1988)。これらの報告に於ける本種が出現する上限水温 (19°C) は本研究における成魚の結果 (18.9°C) と概ね一致する。親潮系水は黒潮前線以南の海域では親潮潜流として中層 (ca. 300～600 m) を南下することが知られており、この潜流により多くの亜寒帯性の動物プランクトンが南下出現することが知られている (Marumo 1966, Omori 1967, Yang et al. 1993a, 1993b)。本種の昼間の中層に於ける分布水温は夜間に比べより低いと考えられることから、移行域の南限域に分布する本種がこれらの動物プランクトンと同様のメカニズムで昼間中層で親潮潜流により当研究海域に運搬される可能性は充分考えられる。本種は比較的高い海表面水温域にも適応できることから南下した一部の個体は黒潮系水内でも正常な日周鉛直移動を行うことが可能なのであろう。

第4章 夜表性ハダカイワシ科魚類の摂餌戦略

本章では先ず夜表性ハダカイワシ科魚類中、当歳魚で優占したアラハダカ (*M. asperum*)、マガリハダカ (*S. evermanni*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*) 及び成魚で最も優占したススキハダカ (*M. nitidulum*) の夜間に於ける体重に対する胃内容物重量の経時変化を明らかにした。また夜間に於ける各種の摂餌リズム、食性とその長期変動を明らかにすることにより、それらの摂餌戦略を考察した。

材料と方法

水産庁が行ってきた多獲性浮魚類の卵・仔稚魚調査の際に混獲された夜表性ハダカイワシ科魚類の試料中優占種アラハダカ (*M. asperum*)、マガリハダカ (*S. evermanni*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*) の当歳魚とススキハダカ (*M. nitidulum*) の成魚を材料として用いた (採集方法の詳細は第2章参照)。摂餌リズムを明らかにする為に採集データを19時から翌朝5時まで1時間毎に区切り、各時間帯に採集された個体の体重 (湿重量) と胃内容物湿重量を測定し、各時間帯に於ける体重に対する胃内容物重量の百分率を算出した。その際各時間帯に於ける採集個体数が35年間の合計で30以下だった場合には全個体、30以上だった場合には35年間の試料からランダムに取り出した30~50個体についてこの解析を行った。また各種の餌生物とその長期変動を明らかにする為1961年、1964年、1968年、1971年、1973年、1977年、1980年、1984年、1988年及び1992年の10年間に採集された当歳魚の上位4種についての各年の採集個体数が50以下だった場合には全個体、50以上だった場合には各採集点からランダムに選出した50~90個体の体重 (湿重量) と摂餌していた動物群毎の胃内容物湿重量を測定した。ススキハダカ (*M. nitidulum*) 成魚については採集個体数が10を越えた1964年、1971年、1972年、1973年、1975年、1976

年、1978年、1979年、1983年、1985年、1988年、1989年、1990年、1991年及び1992年に採集された全個体 (10~53個体) について体重及び胃内容物重量を測定し、更にこれらの年に於ける栄養状態を調べる為、全ての個体について肥満度 (体重 $\times 10^3$ / (標準体長³)) を測定した。

結果

1. 各種の摂餌量の経時変化

図4-1にアラハダカ (*M. asperum*)、マガリハダカ (*S. evermanni*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*) の当歳魚とススキハダカ (*M. nitidulum*) の成魚の各時間帯に於ける体重に対する胃内容物重量の百分率を示した。

アラハダカ (*M. asperum*) 当歳魚：19-20時から20-21時の時間帯にかけて平均値は1.9%から3.1%まで上昇し、両者の値には1%レベルで有意差が認められた (*U*-test: $p < 0.01$) (図4-1a)。21-22時から24-1時の時間帯にかけて平均値は2.8%から5.1%まで漸増し、24-1時には23-24時の時間帯に比べ有意に高い値を示した (*U*-test: $0.05 < p < 0.1$) (図4-1a)。1-2時の時間帯に於ける平均値は24-1時の値に比べ有意に低く2.6%まで減少した (*U*-test: $0.01 < p < 0.05$)。1-2時以降4-5時の時間帯にかけての平均値は3.6~4.4%の範囲にあった (図4-1a)。

以上のことから本種当歳魚の体重に対する胃内容物重量の割合は20-1時の時間帯に時間を追って上昇し、24-1時の時間帯に顕著な極大を示すことが分った。

マガリハダカ (*S. evermanni*) 当歳魚：本種の体重に対する摂餌量の割合の各時間帯における平均値は10%レベルで有意な小さなピークが23-24時、2-3時に認められた。更に明け方の3-4時から4-5時にかけて2.0%から3.8%まで上昇し、5%レベルで有意な大きなピークを示した (*U*-test: $0.01 < p < 0.05$) (図

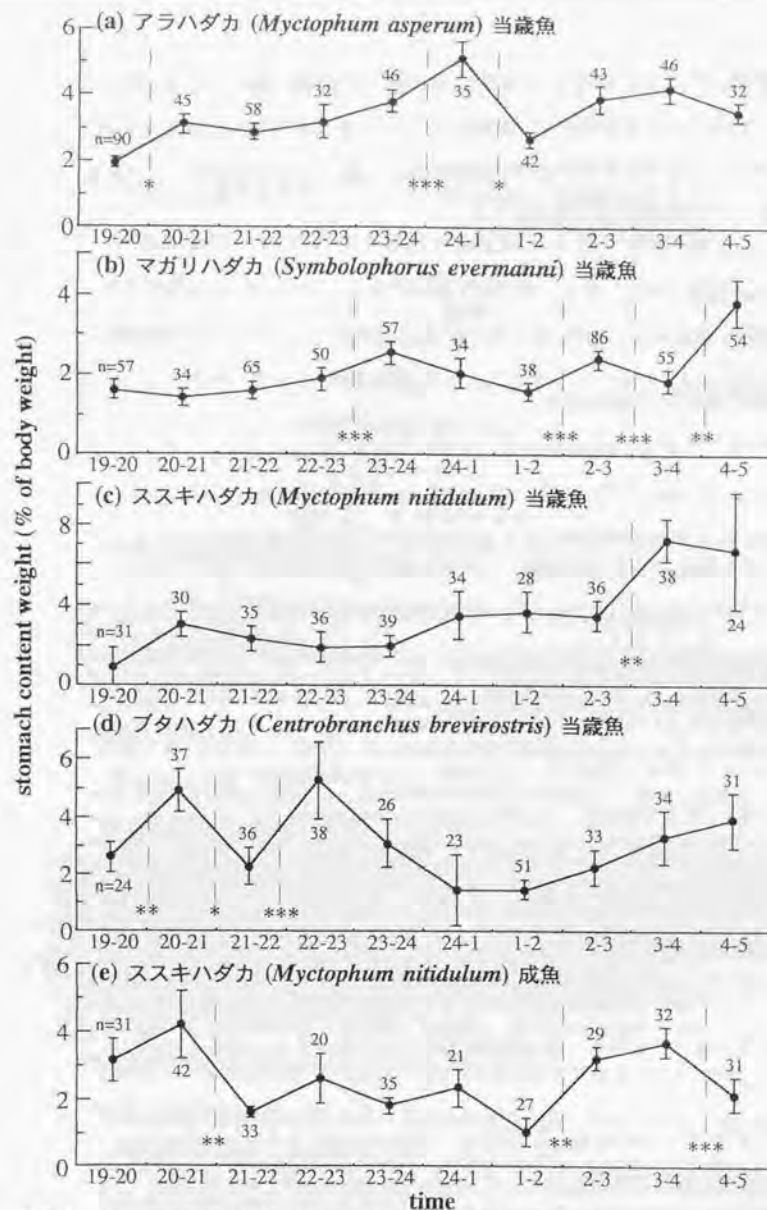


図4-1. (a) アラハダカ (*M. asperum*)、(b) マガリハダカ (*S. evermanni*)、(c) ススキハダカ (*M. nitidulum*)、(d) ブタハダカ (*C. brevirostris*) の当歳魚及び (e) ススキハダカ (*M. nitidulum*) の成魚の体重に対する摂餌量の割合の経時変化。縦線は標準誤差を示す。点線は隣り合う時間帯における平均値に有意差があったことを示す (*: $p < 0.01$, **: $0.01 < p < 0.05$, ***: $0.05 < p < 0.1$, U-test)。

4-1b)。

ススキハダカ (*M. nitidulum*) 当歳魚：体重あたりの胃内容物重量百分率の平均値は19-20時から明け方の2-3時までは2.0~3.5%前後と比較的安定していたが、2-3時から3-4時にかけて値は3.2%から7.5%まで急激に上昇した(図4-1c)。この2-3時と3-4時に於ける値には5%レベルで有意差が認められた(U-test: $0.01 < p < 0.05$) (図4-1c)。また4-5時に於ける平均値も7.0%と高かった。

以上のことから本種当歳魚の体重に対する胃内容物重量の割合は明け方の3-5時に著しく高く、摂餌活動のピークのあることが分った。

ブタハダカ (*C. brevirostris*) 当歳魚：19-20時から20-21時にかけて体重あたりの胃内容物重量百分率の平均値は2.6%から4.8%まで上昇し、両者の値には5%レベルで有意差が認められた(U-test: $0.01 < p < 0.05$) (図4-1d)。平均値は20-21時から21-22時にかけて2.2%まで有意に低くなった後(U-test: $p < 0.01$)、21-22時から22-23時にかけては再び5.2%まで有意に高くなった(U-test: $0.05 < p < 0.1$) (図4-1d)。これ以降平均値は24-1時の時間帯にかけて1.5%まで漸減した後、1-2時から4-5時の時間帯にかけて1.5%から3.8%まで明け方に近くなるにつれて漸増した(図4-1d)。

このことは本種の当歳魚の摂餌活動は夜半前の20-21時及び22-23時の時間帯に顕著なピークがあり、以後夜中にかけて活動が低下し、1-2時から明け方の4-5時の時間帯にかけて若干上昇することを示している。

ススキハダカ (*M. nitidulum*) 成魚：平均値は19-20時から20-21時にかけて3.1%から4.2%まで漸増したが、21-22時には20-21時に於ける値に比べ有意に低い1.6%まで減少した(U-test: $0.01 < p < 0.05$) (図4-1e)。22-23時から1-2時にかけての時間帯の体重に対する胃内容物重量の割合の平均値は1.0~2.6%と比較的低水準の範囲にあったが、1-2時から2-3時にかけて値は1.0%から3.1%ま

で急激に上昇し、両者の間には5%レベルで有意差が認められた (U -test: $0.01 < p < 0.05$) (図4-1e)。平均値は3-4時においても3.5%と高い値を示したが、4-5時には3-4時に於ける値よりも有意に低い2.2%まで減少した (U -test: $0.05 < p < 0.1$) (図4-1e)。

これらのことから本種成魚は日没直後の19-21時及び明け方の2-4時、いわゆるタまずめと朝まずめの時間帯に活発に摂餌していることが明らかとなった。

2. 優占種の食性とその経年変動

2-1. 当歳魚で優占した4種の食性

図4-2に当歳魚で優占した上位4種の胃内容物とその重量組成の年変動を示した。

アラハダカ (*M. asperum*) : 本種の食性で他種に見られない大きな特徴は尾虫類が優占することである。尾虫類が全体に占める割合は経年的に30~89%の範囲で変動しており、10年間のうち6年間は全体の36~89%を占めて第1位を占めた (図4-2a)。尾虫類は他の4年間、1961年、1971年、1977年及び1988年には30~48%を占めて第2位を占め、そのときの第1位はかいあし類またはおきあみ類が占めた (図4-2a)。この他の胃内容物としては端脚類、介形類が出現した (図4-2a)。端脚類は1961年以外の9年間に出現し、これらの年に全体の5~26% (第2位~第4位) を、介形類は1964年、1971年、1973年、1980年、1988年の5年間に出現し、これらの年に全体の4~6% (第4位~第5位) をそれぞれ占めた (図4-2a)。

以上のことは本種の当歳魚は多様な動物群を捕食しており、その組成は経年的に大きく変動するが、とくに尾虫類への依存度が経年的に高いことを示している。

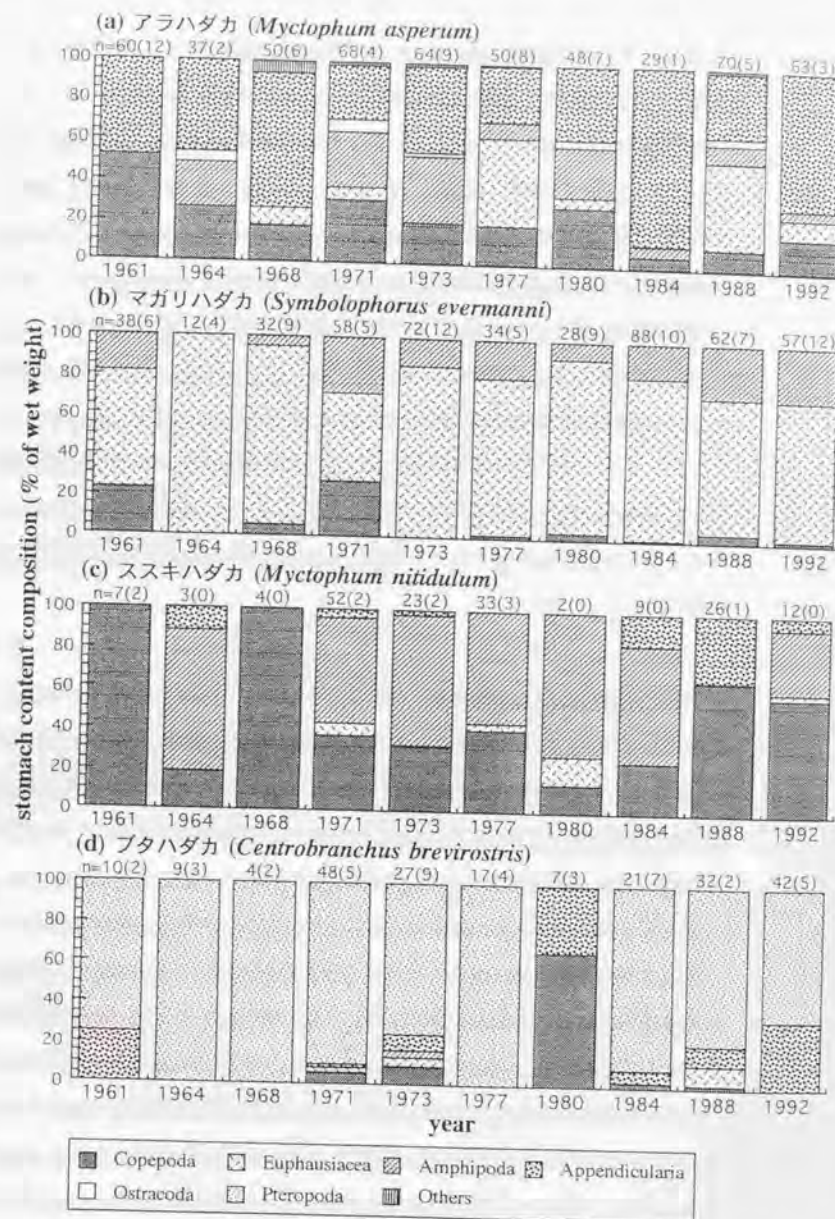


図4-2. 当歳魚優占上位4種の胃内容物中の動物群とその重量組成の長期変動。
nは調査個体数、括弧内は空胃個体数を示す。

マガリハダカ (*S. evermanni*) : おきあみ類、端脚類、かいあし類のみが胃内容物として出現し、典型的な甲殻類食性の魚といえる (図4-2b)。このうちおきあみ類は全ての年で最も優占し、全体の44~100%を占めた (図4-2b)。端脚類は1964年を除く9年間に出現し、1971年、1973年、1977年、1980年、1984年、1988年、1992年の7年間には全体の10~29%を占めて第2位、1961年と1968年には全体の5~18%を占めて第3位となった。またかいあし類は1964年、1973年以外の8年間に出現し、1961年、1968年にそれぞれ全体の18%、6%を占めて第2位、この2年間以外の6年間には全体の2~27%を占めて第3位となった (図4-2b)。

これらの結果は本種がおきあみ類と端脚類、なかでもおきあみ類を専食していることを示している。端脚類の体重あたりの甲殻 (キチン質の外骨格) の割合がおきあみ類に比べ著しく高いこと、またキチン質が分解され消化吸収されることがないことを考慮すれば、本種のおきあみ類への依存度は更に高いと推定される。

ススキハダカ (*M. nitidulum*) : 本種はかいあし類と端脚類という小型甲殻類を中心に捕食した (図4-2c)。このうちかいあし類が全体に占める割合は経年的に15~100%の範囲にあり1961年、1968年、1988年、1992年の4年間には全体の59~100%を占めて第1位、他の6年間には全体の15~40%を占めて第2位となった (図4-2c)。端脚類はかいあし類が第1位を占めた4年間以外の6年間で第1位となり全体の53~74%を、1992年には第2位で全体の32%を占めた (図4-2c)。つまり本種の胃内容物組成中、かいあし類と端脚類が占める割合は1988年の65%を除き常に85%以上 (85~100%) であった。他におきあみ類、尾虫類が胃内容物として出現した。おきあみ類は1971年、1977年、1980年及び1992年の4年間にのみ出現し、これらの年に全体の4~14% (第2位~第4位) を占めた。しかしおきあみ類がかいあし類と共に第2位を占めた1980年の調査個体数は2個体であり、このことをもっておきあみ類の餌料としての重要性をいうことはできない。また1964年、1971年、1973年、1984年、1988年及び1992年の5年間には尾

虫類が出現し、これらの年に全体の13~38% (第2位~第4位) を占めた (図4-2c)。

以上のことから本種当歳魚はかいあし類、端脚類を主餌料とするが、ときにはおきあみ類、尾虫類も摂餌することが分った。

ブタハダカ (*C. brevirostris*) : 1980年を除く9年間、翼足類が経年的に全体の66~100%を占めて最優占した (図4-2d)。また1964年、1968年、1977年以外の7年間には尾虫類も出現し、これらの年に全体の2~35% (第2位~第4位) を占めた (図4-2d)。その他かいあし類、おきあみ類が出現したがこれらの動物群が全体に占める割合は低く、かいあし類は1980年 (65%) を除き全体の0~9%、おきあみ類は全体の0~11%を占めるにとどまった (図4-2d)。

よって本種は翼足類を中心に、尾虫類を加えたゼラチン質プランクトンを中心に捕食していることが明らかとなった。

2-2. ススキハダカ成魚の食性

図4-3にススキハダカ (*M. nitidulum*) 成魚の胃内容物重量組成の15年間の経年変動を示した。本種成魚はおきあみ類、かいあし類、端脚類、十脚類幼生、介形類等の甲殻類プランクトンの他、魚類、尾虫類、ヤムシ類、被囊類等、当歳魚に比べより多様な動物群を捕食していた。甲殻類ではおきあみ類、かいあし類、端脚類が15年間の合計値で上位3位までを占めたが、これらの動物群が全体に占める割合は経年的に大きく変動した。おきあみ類は経年的に全体の4~88% (第1位~第5位) を占め、1964年、1973年、1975年、1991年及び1992年の5年間に最優占した。かいあし類は4~56% (第1位~第5位) の範囲で経年変動しており、1971年、1972年、1979年、1983年及び1988年に第1位となった。端脚類は1961年を除く14年間に出現し、これらの年に全体の1~33% (第1位~第5位) を占め、1990年には最も優占した。また1976-1990年のマイワシ資源の高水準期には1983年を除きマイワシ仔魚が胃内容物として出現し、全体の19~62% (第1位~第3位) を占めたことが注目され、このうち1976年、1978年、

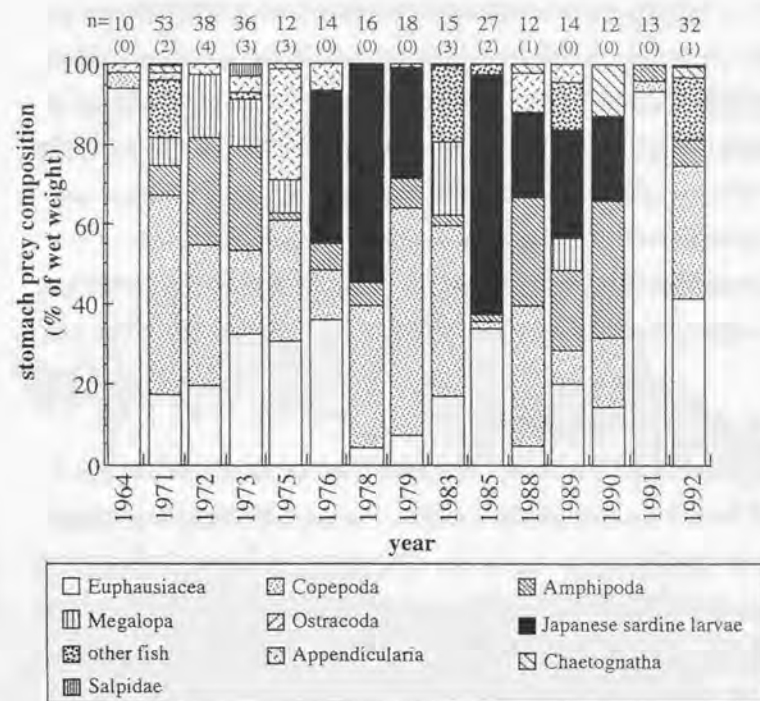


図4-3. ススキハダカ (*M. nitidulum*) 成魚の胃内容物中の動物群とその重量組成の長期変動。10個体以上採集された年を対象とした。nは調査個体数を、括弧内は空胃個体数を示す。

1985年及び1989年には胃内容物中最も優占した。

以上のことからススキハダカ (*M. nitidulum*) 成魚の餌となる動物群は経年的にも長期的にも大きく変動していたことが明らかとなった。従って本種の成魚は遭遇する多様な餌を非選択的に摂餌している日和見主義的捕食者 (opportunistic feeder) と推定される。

3. 動物群の喰い分けと時間的喰い分け (まとめ)

図4-4に当歳魚優占上位4種の体重に対する胃内容物重量の百分率が最高値または大きなピークを示した時間帯と餌となる主要な動物群を示した。アラハダカ (*M. asperum*) は24-1時、ススキハダカ (*M. nitidulum*) は3-5時、マガリハダカ (*S. evermanni*) は4-5時、ブタハダカ (*C. brevirostris*) は20-21時及び22-23時に最も活発に摂餌しており、摂餌リズムが種間で異なる"時間的喰い分け現象"が存在することが示唆された。またアラハダカ (*M. asperum*) は尾虫類を中心にかいあし類、おきあみ類、端脚類等多様な動物群を、マガリハダカ (*S. evermanni*) はおきあみ類を、ススキハダカ (*M. nitidulum*) はかいあし類、端脚類を、ブタハダカ (*C. brevirostris*) は翼足類、尾虫類を中心に捕食しており、餌組成の面でも種間で餌生物の喰い分け現象があることが分った。以上のことを総合すると、摂餌を行う主な時刻、主要な餌生物ともに種間での重複が認められないことが分る (図4-4)。これらのことは当歳魚種間での食物網上の生態的地位が重複しないことを示している。

ススキハダカ (*M. nitidulum*) の成魚は19-21時と2-4時に最も活発に摂餌しており、当歳魚の胃内容物として出現しなかった魚類、十脚類幼生等の他、多様な動物群を捕食しており、餌となる動物群が当歳魚と大きく異なった。本種の成魚は20-21時においてブタハダカ (*C. brevirostris*) の当歳魚と共に尾虫類を、3-4時においてススキハダカ (*M. nitidulum*) の当歳魚と共にかいあし類と端脚類を捕食していたが、当歳魚と成魚の間では餌サイズ面での喰い分けも当然存在する。従って本種成魚の食物網上の生態的地位は当歳魚と異なるものと考え

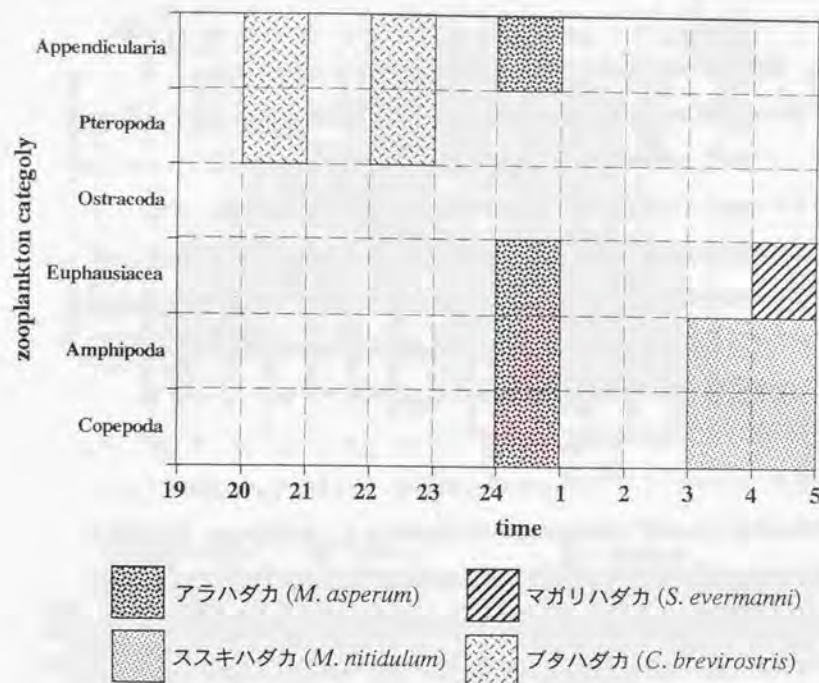


図4-4. 当歳魚優占上位4種各種の体重に対する胃内容物重量の割合が最高値を示した時間帯と餌となる主要な動物群の相違。

られる。

4. ススキハダカ成魚の食性変化と肥満度の長期変動

ススキハダカ (*M. nitidulum*) は成魚のうち最も優占し、体サイズも概ね40～60 mmと比較的大型であることから(第2章参照)、マイワシ仔魚との餌を巡る競合者となる可能性が最も高いと予想される。そこでマイワシの資源量の変動とともに本種成魚の栄養状態がどのように変化したかを明らかにする為、肥満度の経年変化を調べた(図4-5)。平均値は1964-1973年には1.22～1.26の範囲で変動したが1973年から1975年にかけて大きく上昇し、1975-1992年には1.32～1.45とより高い値を示した。1973年と1975年の平均値には1%レベルで有意差が認められた(U-test, $p < 0.01$)。この1974年を境とする肥満度のギャップは本種がマイワシ仔魚を摂餌し始めた年と対応している。

考察

1. 夜表性種による夜間の餌生物の摂餌量の見積り

生産性が比較的低い熱帯・亜熱帯海域に生息する日周鉛直移動を行うハダカイワシ科魚類の体重に対する胃内容物重量の割合は昼間から夕刻にかけて最低値を、夜間に最高値を示す顕著な日周変化が存在することが多くの種類で知られており、このことから主な摂餌時刻は夜間であるものと考えられている(Merrett & Roe 1974, Baird et al. 1975, Clarke 1978, Hopkins & Baird 1985)。従って優占上位4種の当歳魚とススキハダカ (*M. nitidulum*) の成魚がともに日没直後の19-20時の時間帯に既に体重の1-3%程度の胃内容物を保持していたことは、表層に浮上した直後から活発な摂餌を行うことを示すものと考えられる。またアラハダカ (*M. asperum*) の当歳魚、ススキハダカ (*M. nitidulum*) の当歳魚、ブタハダカ (*C. brevirostris*) の当歳魚、ススキハダカ (*M. nitidulum*) の成魚がともに体重の概ね2%以上の、マガリハダカ (*S. evermanni*) の当歳魚は体

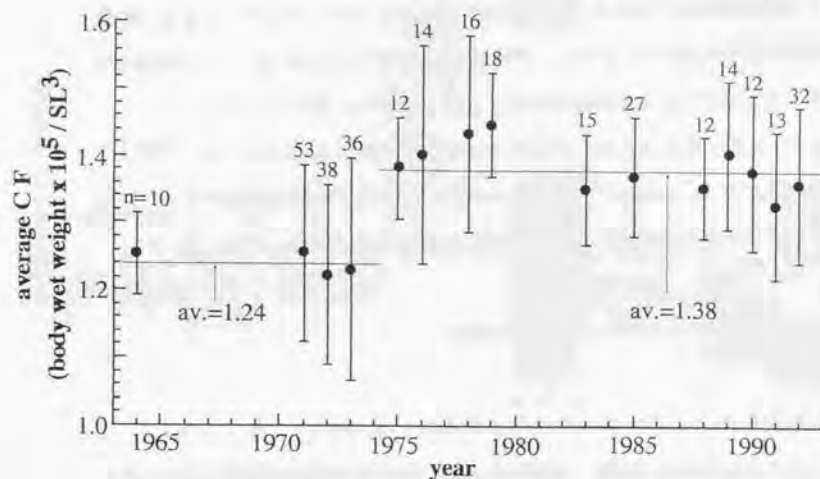


図4-5. ススキハダカ (*M. nitidulum*) 成魚の肥満度 (体重 $\times 10^2 / (\text{標準体長})^3$) の平均値の長期変動。10個体以上採集された年を対象とした。nは調査個体数を、縦線は標準偏差を示す。1973年と1975年の平均値には1%レベルで有意差がある (*U*-test, $p < 0.01$)。nは調査個体数を示す。

重の概ね1.5%以上の胃内容物を夜間を通して保持しており、各種ともにピーク時には体重の4%以上を摂餌していた。このことはこれらの当歳魚、成魚が最も活発な摂餌を行う時間帯はあるものの、夜間を通して概ね連続的に摂餌を行っている可能性を示している。従って各種の夜間摂餌量の最低見積値として、夜間における胃内容物重量の体重当り百分率の最大値をとっても過大な見積りとはならないと考えられる。とくに多くの種で大きさは異なるにせよ、2つの極大が認められる。これらのピークの値を合計した値を夜間における摂餌量の最大と見積ることも、通常15~20°Cにおける胃内容物の滞留時間が数時間オーダーであること (Baird et al. 1975, Clarke 1978, Hopkins & Baird 1985, Pakhomov et al. 1996) を考慮すれば、過大な見積りにはならないと考えられる。実際にアラハダカ (*M. asperum*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*) の当歳魚及びススキハダカ (*M. nitidulum*) の成魚では摂餌のピークが認められた時間帯から2~3時間後には体重に対する胃内容物重量の割合が急激に低くなったことから、熱帯・亜熱帯域に生息する夜表性種の胃内容物の消化時間は多く見積もっても4~6時間程度であると推察される。そこで各種の夜間の摂餌量の体重あたりの百分率の最大最小値を見積ると以下ようになる。アラハダカ (*M. asperum*) の当歳魚の体重に対する胃内容物重量百分率は24-1時に最大値5.1%を、これ以外のピーク時である20-21時に2.8%をそれぞれ示した。従って本種の当歳魚は夜間表層において体重の5 (最小値) ~8 (最大値) %の動物プランクトンを毎日消費するものと推定される。同様の推定法でマガリハダカ (*S. evermanni*) の当歳魚は4~6%、ススキハダカ (*M. nitidulum*) の当歳魚は7~10%、ブタハダカ (*C. brevirostris*) の当歳魚は5~10%、ススキハダカ (*M. nitidulum*) の成魚は4~8%の体重に対する動物プランクトン量を1日あたり表層で消費すると考えられる。これらの推定値は第5章において夜表性ハダカイワシ科魚類による夜間海面付近における動物プランクトンの消費量の見積りの際に用いた。

2. 夜表性種の住み分け、喰い分け (餌の喰い分けと時間的喰い分け)

当歳魚の上位4種は体重に対する胃内容物重量の割合が最高値を示した時間帯が種間で異なっており、顕著な時間的喰い分け現象が存在することが示唆された。Hopkins & Gartner (1992) はメキシコ湾で夜間0-200 m 層内に浮上する17種類のハダカイワシ科魚類の夜間に於ける鉛直分布、餌生物の種類を解析し、鉛直分布別と食性別に見ると、種間及び成長段階が異なる同種の個体間での生態的地位が大きく重なるものの、この両者の要因を組み合わせることで解析することによってこれらの個体間での生態的地位が明瞭に分かれることを報告した。このことは熱帯・亜熱帯域に棲息する日周鉛直移動を行うハダカイワシ科魚類が夜間に鉛直的な住み分け、餌の喰い分けを行うことにより餌を巡る種間の競合を避けていることを示唆している (Hopkins & Gartner 1992)。同様のことは Clarke (1978) によっても指摘されている。しかし本研究で海面下0-90 cm層内に於いて採集された夜表性種の場合、各種の鉛直分布範囲は大きく重なるものと考えられる。このことから夜表性種には最も活発に摂餌する時間帯を種間で変えることにより、鉛直分布の重複に伴う競合を減少させるメカニズムが存在するものと推察される。このように摂餌を行う時間帯を種間で分け合うことは、共通の餌を捕食する際にも競合を避けることが可能な点で、極めて効率的な戦略であると考えられる。夜間には日周鉛直移動により多くの動物プランクトンが表層に浮上するが、その生物量が海面付近で極大にならない場合が多いことを考えれば、夜表性種の夜間に於ける餌環境は必ずしも良好でないものと推察される。従って夜表性種各種は以上に示された時空間的な資源分割を行うことにより、比較的限られた資源を有効に利用する戦略をとることによって繁栄してきたのであろう。

ススキハダカ (*M. nitidulum*) の成魚の体重に対する胃内容物重量の割合は20-21時及び2-4時の時間帯で高くなったが、本種の当歳魚では明け方前の極大を示した時間帯(3-5時)は成魚と概ね一致した他、20-21時にもやや上昇が認められ、その摂餌リズムは成魚と同じ傾向を示した。しかし当歳魚と成魚では餌のサイズがずれることにより、餌資源の喰い分けを行っている可能性が高い。

1-3月期に於ける本研究海域では一般にかいあし類が動物プランクトン群集中間体数で第1位を占め、概ね全体の80%以上を占めることが知られている (木立 & 伊東 1979, 木立 1982, 中田 1997)。また当研究海域に於ける2月の夜間0-10 m層内では端脚類、おきあみ類、やむし類、十脚類等も出現するものの、かいあし類が湿重量で最も優占することが報告されている (松尾 1980)。しかし当歳魚のうちアラハダカ (*M. asperum*) は尾虫類を、マガリハダカ (*S. evermanni*) はおきあみ類と端脚類を、ブタハダカ (*C. brevirostris*) は翼足類を主に捕食しており、ススキハダカ (*M. nitidulum*) もかいあし類とともに端脚類に対する摂餌圧が高かった。Gorelova (1974) は夜間表層に於ける亜熱帯・熱帯性の夜表性種未成魚(イバラハダカ、ヒカリハダカ、マガリハダカ、アンドレハダカ)の夜間の表層における胃内容物重量組成と周囲の餌生物組成との対応関係を調べ、両者が一致しない場合も多く、かいあし類が最も優占するときでもこれらの種が端脚類、ヤムシ類、尾虫類等を中心に捕食している場合があることを報告した。これらのことは亜熱帯・熱帯性の夜表性種が各種ともに特定の動物群に対する摂餌選択性をもつことを強く示唆する。また当歳魚上位4種のうちアラハダカ (*M. asperum*) は餌として尾虫類への依存度が高かったものの、餌となる各動物群の胃内容物中に占める割合は経年的に大きく変化した。このことは本種の当歳魚が周囲の餌環境の変化に広く適応しており、より特定の動物群を専食する傾向が強かったマガリハダカ (*S. evermanni*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*) の当歳魚とは異なる摂餌戦略をもつことを示唆する。マガリハダカ (*S. evermanni*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*) の分布中心海域はそれぞれ当研究海域の南部または更に南部であり、ススキハダカ (*M. nitidulum*) は当研究海域と親潮・黒潮移行域を中心に分布すると推定されたのに対し、アラハダカ (*M. asperum*) は熱帯域から親潮・黒潮移行域にかけてのより広範な海域を中心に分布することが示唆された(第2章、第3章)。周囲の餌環境に合わせて餌生物を変化させ得ることは、アラハダカ (*M. asperum*) が広域分布をするうえで適応的な性質であると推察される。

ブタハダカ (*C. brevirostris*) の当歳魚の食性は他の上位3種の当歳魚とは大きく異なり、翼足類、尾虫類を中心に捕食した。本種以外の3種の鰓耙は良く発達した櫛状の形態であり、小型甲殻類を濾過捕食するのに適応していると考えられるのに対し、本種の鰓耙は小型動物プランクトンを漉し取るには不適なこぶ状の形態であることが知られている (川口 1986)。このような特殊な鰓耙の形態はハダカイワシ科魚類中本種が属するブタハダカ属に特有なものである。またブタハダカ属の個体がゼラチン質プランクトンを専食していることは Hopkins & Gartner (1992) によっても報告されている。これらのことはブタハダカ属の個体が比較的大型のゼラチン質プランクトンを中心に摂餌するよう適応していることを示唆する。ブタハダカ (*C. brevirostris*) の当歳魚は第2章で述べた如く個体数密度の長期的な変動が極めて小さかった。このことは本種が外洋に広範に分布するゼラチン質プランクトンを高度に専食することによって、低レベルではあるが長期的に安定した生物量を維持する摂餌戦略をもっていることを示唆する。

以上のことから上位4種の当歳魚のうちブタハダカ (*C. brevirostris*) は顕著な食性の違いにより、他の3種も主要な餌生物を種毎に変えることにより餌を巡る種間の競争を減らしているものと推察される。

ススキハダカ (*M. nitidulum*) の成魚は当歳魚に比べより多様な動物群を捕食していた。このように同種でも個体サイズの増加に伴い仔魚、ヤムシ類等を摂餌するようになることで餌生物組成がより多様化することは多くの種類で報告されている (Collard 1970, Tayler & Percy 1975, Kawaguchi & Mauchline 1982, Kinzer 1982, Hopkins & Baird 1985, Dalpadado & Gjøsæter 1988, Hopkins & Gartner 1992)。

3. ススキハダカ成魚の摂餌戦略とマイワシ資源の爆発

ススキハダカ (*M. nitidulum*) 成魚の餌生物組成には極めて大きな経年変動が認められた他、マイワシ資源の高水準期の1976年から1990年にかけてはマイ

ワシ仔魚の占める割合が著しく高かった。マイワシ仔魚は小型甲殻類とは異なり、外骨格を持たないことから甲殻類プランクトンに比べより消化されやすく同定が困難なので、本研究で得られた結果はマイワシ仔魚の胃内容物中に占める割合を過小評価していると考えられる。これらのことから本種の成魚は餌環境に応じて餌生物を極めて柔軟にシフトさせることができ、マイワシの資源量が高水準であった時期にはこの仔魚を主食することにより食性を大きく変化させていたものと推察される。このように餌環境の変動に対して広く適応可能であることは、最も身近に現存する餌資源を最大限に利用するうえで極めて効率的な戦略であると考えられる。従って第2章で示されたように本種の成魚が比較的低水準ではあるが、長期的に安定した個体数密度を維持していたことは、このような食性上の特性と密接な関係があるものと推察される。

ススキハダカ (*M. nitidulum*) の成魚の肥満度は1975年を境に有意に良好となった。また1971年、1973年、1975年、1978年、1985年及び1988年に採集された本種の成魚個体から各年ランダムに5~6個体取り出し、体重(乾重量)に占める窒素及び炭素の割合(C/N比)を調べたところ1975年以降の4年間には1971年及び1973年に比べより高い値を示した (Lindsay 私信)。これらのことは1973年以前に比べ1975年以降に於ける本種の成魚の栄養状態が良好になったことがC/N比からも裏付けられたことを示している。しかし1971年、1973年、1975年、1978年、1985年及び1988年に採集された本種の成魚個体の安定同位体比($\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$)を調べたところ顕著な経年変動は認められなかった (Lindsay 私信)。このことは本種の成魚の食物段階がマイワシ仔魚を捕食するようになった1975年以降とそれ以前の時期で変化していなかったことを示唆している。この原因として第1に本種成魚は1975年以降小型甲殻類に比べより消化、吸収されやすいと考えられるマイワシ仔魚を捕食することにより栄養状態が良くなったものの、1975年以前にも肉食性のかいあし類、ヤムシ類、端脚類等の肉食性の動物プランクトンを捕食していた為、安定同位体比の上で見かけ上食物段階が変化しなかった可能性が考えられる。また2番目として本種成魚の栄養状態が1975年以

降良好になったのはマイワシ仔魚を捕食していた為ではなく、餌環境が1975年を境に良好になり、その影響で栄養状態が良くなった可能性も十分考えられる。しかし少なくとも北太平洋標準ネットの採集結果(黒田 1991)によれば、1975年を境とする動物プランクトン量のギャップは認められず、本種の成魚の個体数密度も1975年前後を境とする明瞭な相違は認められなかった(第2章, 図2-13d)。以上のことからマイワシ仔魚を捕食し始めたことが、1973年から1975年にかけての肥満度のギャップを説明するかなり有力な要因のひとつではないかと考える。

第5章 夜表性ハダカイワシ科魚類の 生物量の定量評価

本章では本研究で用いたサンプルの採集に用いた丸稚A型ネットによる夜表性ハダカイワシ科魚類の当歳魚と成魚、カタクチイワシ仔魚及びその他の仔稚魚の採集結果(採集密度)をより真の値に近くするよう補正する為、他のネットとの比較採集を行った(第1節)。得られた補正係数と夜表性ハダカイワシ科魚類当歳魚の優占上位4種(アラハダカ、マガリハダカ、ススキハダカ、ブタハダカ)の標準体長と体重(湿重量)の関係から第2章で得られた各年の個体数密度を生物量に換算し、黒潮とその隣接海域に於ける資源量の長期的な変動を推定した(第2節)。更にこの生物量データと第4章で述べた各種の夜間に於ける胃内容物重量の経時変化の解析結果を総合して、本研究海域に於ける夜表性ハダカイワシ科魚類による夜間海面付近(0~10 m)に於ける動物プランクトンの摂餌量を推定した(第2節)。

第1節 曳網索が丸稚A型ネットの採集効率に及ぼす影響

緒論

ネットによる採集は時刻、曳網速度、ネット開口部の大きさ、ネットの構造等の影響を受け、その採集データの定量性の吟味には大きな困難が伴う。そこで採集値をより真の値に近づける為に様々な補正が行われている。例えば夜間には視覚による網口逃避率が昼間に比べて低いと考えられる為、昼間の採集データはしばしば夜間のデータによって補正されている(Ahlstrom 1954, 渡邊 1988, Watanabe 1990)。丸稚A型ネット(以下丸稚ネットと呼ぶ)は1940年代から水産庁により行われてきた多獲性浮魚類の卵・仔稚魚調査の標準ネットとし

て使用されてきた(Nakai 1962)。しかしこのネットは開口部のリングに3本の曳網索を結び、この曳網索を束ねた先に1本の長い曳網索を結んで曳網し、更に2つの異なる目合によって構成されていることから、採集量を定量的に評価するには多くの問題点があることが指摘されている(森 1981)。一方本研究で比較試験に用いたORIニューストンネットにはネット開口部前方の曳網索による生物の網口からの逃避を避ける為、側面の抵抗板に曳網索を結ぶことによって曳網し、開口部の前方には曳網索が存在しない(Matuo *et. al.* 1976)。このことからこれら2つのネットの採集効率を比較することにより丸稚ネットの曳網索の影響による仔稚魚、ハダカイワシ科魚類の網口逃避率を推定評価できることが期待できる。両ネットの曳網水深は僅かに異なるが、本研究では表層0-90 cm層と0-30 cm層の仔稚魚、マイクロネクトンの分布密度を一定と仮定し、両ネットによる採集個体数を比較することで丸稚ネットの曳網索に起因する仔稚魚、マイクロネクトンの夜間の網口逃避率を推定した。また舷側から曳網位置までの距離は丸稚ネットでは1~3 mであるのに対し、ORIニューストンネットでは8~10 mであり、船首波等船の進行に伴う水の擾乱の影響がより小さいこと、更にORIニューストンネットは同一の網地で構成されているのに対し、丸稚ネットは2つの異なる網目の網から構成されていることから両ネットを曳き比べることにより曳網位置、網地の構造に伴う丸稚ネットの定量上の問題点の補正も行えると判断した。網口の幅が60 cm、高さが30 cm と小さいORIニューストンネットの網口部の"おどし効果"による採集物の逃避率は、口径130 cmの丸稚ネットよりも大きいと考えられるが、その補正については未だに不明のままである。しかし網口の小さいORIニューストンネットの採集結果が丸稚ネットのそれを大きく上廻ったという以下に示す結果は、網口前方の曳網索による大型生物の網からの逃避率が如何に高いものであるかを如実に示した。

材料と方法

表5-1に採集データを示す。採集は1996年6月14日から15日の夜間に相模湾内で行った。採集時の波浪は0~1、うねり1、風速は0~2.1 m/sであり、海況は極めて穏やかで理想的な条件だった。丸稚ネットは口径130 cm、側長4.5 mの円錐型ネットであり、目合は網口から側長前方3.0 mまでは2.0 mm x 2.0 mm、その後方1.5 mは0.33 mm x 0.33 mmである。ORIニューストンネットの開口部は高さ40 cm、幅60 cmの長方形であり、側長2.1 m、目合は0.5 mmである。この2つのネットを船速2ノットで5分間ずつ交互に舷側で曳網し、合計30サンプルを得た。丸稚ネットによる採集は水産庁の方法に従い、船側灯を消した後開口部上端1/3が海面上に出るようにして0-87 cm層を曳網した(図5-1)。ORIニューストンネットは開口部上端約10 cmが海面上に出るようにして0-30 cm層を曳網した(図5-1)。サンプルは10%のホルマリン海水で固定し、得られた魚類の計数と標準体長の測定を行った。

結果

1-1. 種組成

両ネットによる各種の総採集個体数、5分間曳網あたりの平均採集個体数、1000 m³あたりの平均採集個体数及び標準体長範囲を表5-2に示す。5種の夜表性ハダカイワシ科魚類とカタクチイワシ (*E. japonicus*) 仔魚が両ネットによるサンプルの主な構成者であり、全体の95%以上を占めた。

アラハダカ (*M. asperum*) は丸稚ネット、ORIニューストンネットによる採集で最も多く採集され、総採集個体数のそれぞれ41.1%、57.5%を占めた。カタクチイワシ (*E. japonicus*) がそれに続き総採集個体数の40.2%、22.9%を、ススキハダカ (*M. nitidulum*) は9.4%、14.7%をそれぞれ占めた。

1-2. 両ネットによる採集個体の標準体長組成と体長別採集効率

表5-1. 丸稚A型ネットとORIニューストンネットの比較採集データ。Maruchiは丸稚A型ネット、ORIはORIニューストンネットをそれぞれ示す。

Sampling No.	Sampling time	Locality (net in)	Type of net	Sampling No.	Sampling time	Locality (net in)	Type of net
1	21:20-21:25	34°59.4'N, 139°17.5'E	Maruchi	16	23:19-23:24	34°58.1'N, 139°16.2'E	ORI
2	21:27-21:32	34°59.4'N, 139°17.3'E	ORI	17	23:27-23:32	34°57.8'N, 139°16.1'E	Maruchi
3	21:35-21:40	34°59.3'N, 139°17.0'E	Maruchi	18	23:34-23:39	34°57.6'N, 139°16.1'E	ORI
4	21:42-21:47	34°59.2'N, 139°16.8'E	ORI	19	23:41-23:46	34°57.3'N, 139°16.1'E	Maruchi
5	21:50-21:55	34°59.2'N, 139°16.5'E	Maruchi	20	23:48-23:53	34°57.1'N, 139°16.1'E	ORI
6	21:57-22:02	34°59.1'N, 139°16.2'E	ORI	21	23:54-23:59	34°56.9'N, 139°16.1'E	Maruchi
7	22:07-22:12	34°59.0'N, 139°16.1'E	Maruchi	22	00:01-00:06	34°56.6'N, 139°16.0'E	ORI
8	22:17-22:22	34°59.2'N, 139°16.3'E	ORI	23	00:10-00:15	34°56.4'N, 139°16.0'E	Maruchi
9	22:25-22:30	34°59.2'N, 139°16.0'E	Maruchi	24	00:17-00:22	34°56.2'N, 139°15.9'E	ORI
10	22:35-22:40	34°59.3'N, 139°16.0'E	ORI	25	00:24-00:29	34°56.0'N, 139°15.9'E	Maruchi
11	22:45-22:50	34°59.2'N, 139°16.1'E	Maruchi	26	00:31-00:36	34°55.8'N, 139°15.8'E	ORI
12	22:51-22:56	34°59.0'N, 139°16.1'E	ORI	27	00:38-00:43	34°55.7'N, 139°15.8'E	Maruchi
13	22:58-23:03	34°59.0'N, 139°16.2'E	Maruchi	28	00:45-00:50	34°55.5'N, 139°15.8'E	ORI
14	23:05-23:10	34°58.6'N, 139°16.2'E	ORI	29	00:52-00:57	34°55.4'N, 139°15.8'E	Maruchi
15	23:12-23:17	34°58.3'N, 139°16.2'E	Maruchi	30	00:59-01:04	34°55.2'N, 139°15.8'E	ORI

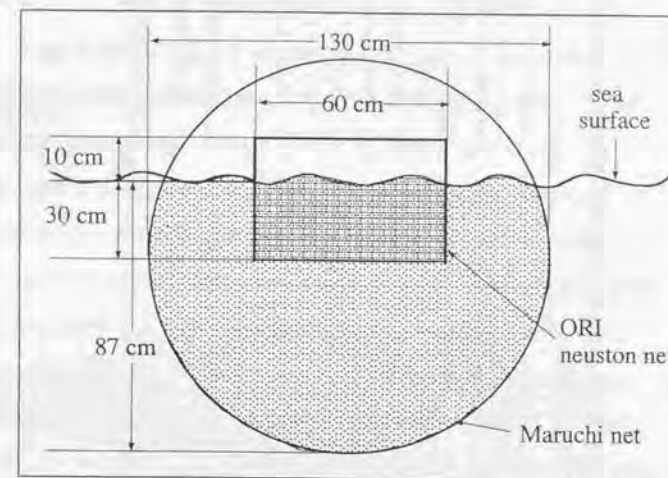


図5-1. 丸稚A型ネットとORIニューストンネットの開口部正面図。
海表面下の開口面積：丸稚A型ネット 0.94 m², ORIニューストンネット 0.18m²。

表5-2. 丸稚A型ネット、ORIニューストーンネットによるそれぞれ15の採集物中の出現種の総採集個体数、5分間曳網あたりの平均採集個体数、標準偏差、1000 m³あたりの平均採集個体数及び標準体長範囲。

species	Maruchi A net					ORI newston net				
	total catch	ave. catch	±SD	ave. catch	1000 m ³	standard length range (mm)	total catch	ave. catch	±SD	1000 m ³
	no. inds.	(%)					no. inds.	(%)		
myctophids										
アラハダカ (<i>Myctophum asperum</i>)	193	(41.1)	12.9 ± 18.3	44.5	15.2-32.5	188	(57.5)	12.5 ± 8.1	224.9	16.5-42.0
ススキハダカ (<i>Myctophum nitidulum</i>)	44	(9.4)	2.9 ± 3.4	10.0	16.1-21.5	48	(14.7)	3.2 ± 3.9	57.6	16.1-38.0
マガリハダカ (<i>Symbotophorus evermanni</i>)	5	(1.1)	0.3 ± 0.4	1.0	17.3-19.1	5	(1.5)	0.3 ± 0.9	5.4	17.4-19.5
ウスハダカ (<i>Myctophum orientale</i>)	5	(1.1)	0.3 ± 0.7	1.0	18.4-23.9	1	(0.3)	0.1 ± 0.2	1.8	18.5
フタハダカ (<i>Centrobranchus brevirostris</i>)	1	(0.2)	0.1 ± 0.2	0.3	14.2	3	(0.9)	0.2 ± 0.5	3.6	14.2-15.3
others										
カタクチイワシ (<i>Engraulis japonicus</i>)	189	(40.2)	12.6 ± 14.5	43.5	5.0-27.3	75	(22.9)	5.0 ± 4.7	90.0	6.1-27.5
他の魚種の仔稚魚	33	(7.0)	2.2 ± 2.5	7.6	4.2-83.5	7	(2.1)	0.5 ± 0.8	9.0	4.4-37.0
total	470	(100.0)	31.0 ± 23.2	107.0	4.2-83.5	327	(100.0)	22.1 ± 8.1	397.6	4.4-42.0

両ネットにより採集されたアラハダカ (*M. asperum*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、カタクチイワシ (*E. japonicus*) 並びに他の魚類仔稚魚の標準体長 (以下SLと記す) 組成を図5-2、5-3、5-4、5-5にそれぞれ示す。また表5-3にアラハダカ (*M. asperum*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、カタクチイワシ (*E. japonicus*) の各体長範囲に於けるネット別の平均採集個体数と丸稚ネットに対するORIニューストーンネットの採集効率を示す。

アラハダカ (*M. asperum*) : 体長範囲15.2-42.0 mm SLの個体が採集された (表5-2)。本種の丸稚ネットによる平均採集個体数は18.0-19.9 mmの範囲で最大となり (11.3 ± 18.0個体/1000 m³, n=15)、これより大きな体長範囲では漸減し、28.0-29.9 mmで0.7 ± 1.4個体/1000 m³ (n=15) まで少なくなった (図5-2)。つまり大型個体程ネット逃避率が高くなった。このネットでは30.0 mm SL以上の個体の平均採集個体数は極めて少なく、32.0-33.9 mmで平均0.5 ± 1.2個体/1000 m³ (n=15) 採集されたのみであった。一方ORIニューストーンネットによる平均採集個体数は丸稚ネットより6.0 mm大型の24.0-25.9 mmの範囲で最大となり (33.6 ± 45.0個体/1000 m³, n=15)、これより大型の体長範囲では漸減したが、丸稚ネットの場合とは異なり最大42.0 mm SLの個体まで採集された (図5-2)。平均値で比べるとORIニューストーンネットの採集では最も小さな14.0-15.9 mmの範囲を除く全ての体長範囲で丸稚ネットより多くの個体が採集された。このうち標準体長18.0-19.9 mm、20.0-21.9 mmの各範囲ではともに10%レベルで両ネット間に有意差が認められ (*t*-test: 0.05 < *p* < 0.1)、それぞれ3.0倍、2.8倍、また22.0-23.9 mm、24.0-25.9 mm、26.0-27.9 mm、28.0-29.9 mmの各範囲ではともに1%レベルで有意差が認められ (*t*-test: *p* < 0.01)、それぞれ7.6倍、6.8倍、10.3倍、18.9倍ORIニューストーンネットによる採集値が高かった (図5-2、表5-3)。以上のことからORIニューストーンネットは丸稚ネットより網口面積が小さいにもかかわらずより大型の個体まで効率的に採集することが明らかとなった。但し採集値の標準偏差はORIニューストーンネットの方が常に高かった。

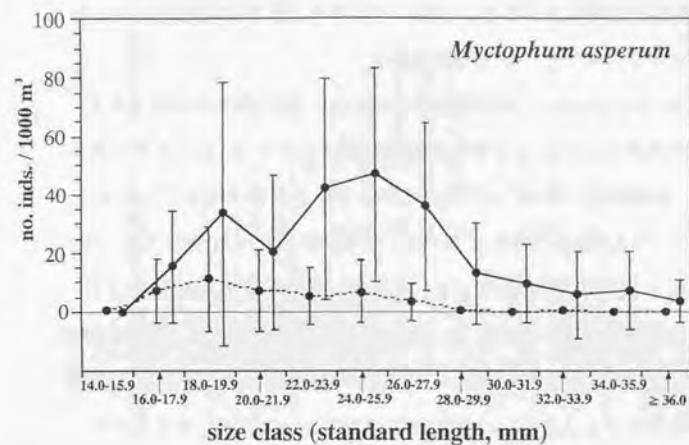


図5-2. 各体長範囲におけるアラハダカ (*Myctophum asperum*) の1000 m³あたりの平均採集個体数±標準偏差 (n=15)。実線、破線はそれぞれORI ニューストンネット、丸稚A型ネットの採集結果を示す。

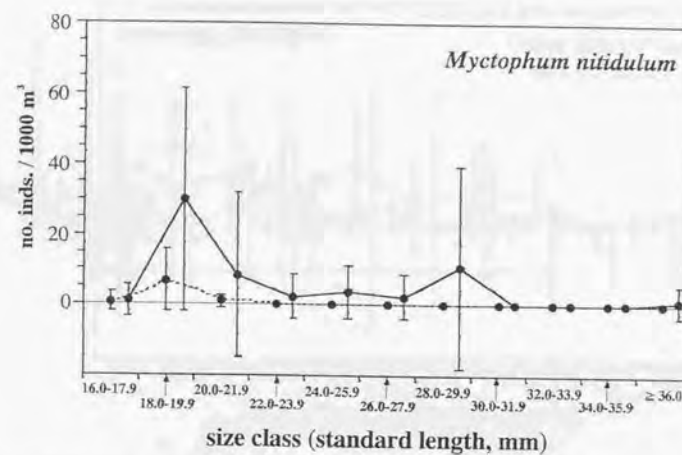


図5-3. 各体長範囲におけるススキハダカ (*Myctophum nitidulum*) の1000 m³あたりの平均採集個体数±標準偏差 (n=15)。実線、破線はそれぞれORI ニューストンネット、丸稚A型ネットの採集結果を示す。

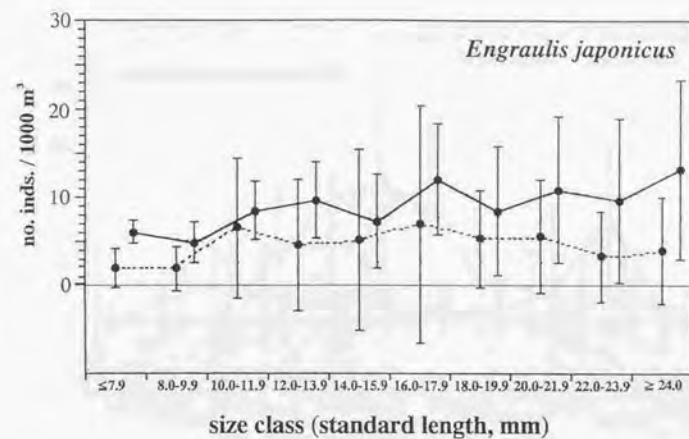


図5-4. 各体長範囲におけるカタクチイワシ (*Engraulis japonicus*) の1000 m³あたりの平均採集個体数±標準偏差 (n=15)。実線、破線はそれぞれORIニューストーンネット、丸稚A型ネットの採集結果を示す。

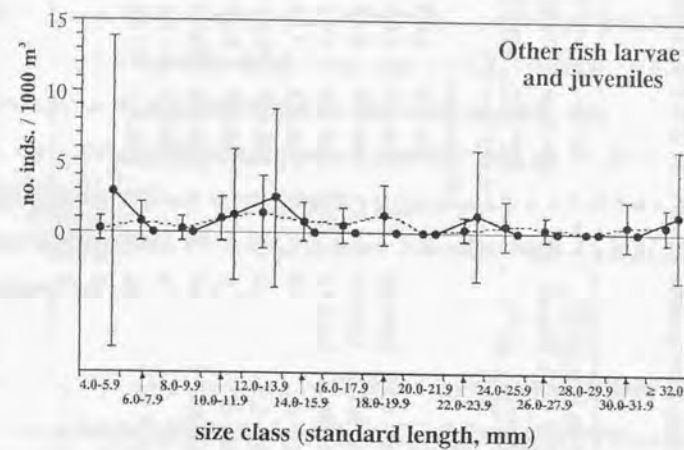


図5-5. 各体長範囲における他の仔稚魚の1000 m³あたりの平均採集個体数±標準偏差 (n=15)。実線、破線はそれぞれORIニューストーンネット、丸稚A型ネットの採集結果を示す。

表5-3. (a) ORIニューストンネット、(b) 丸稚A型ネットによる採集で優占したアラハダカ (*Myxophum asperum*), スキハダカ (*Myxophum nitidulum*), カタクチイワシ (*Engraulis japonicus*) の1000 m²あたりの標準体長範囲別平均採集個体数±標準偏差 (n=15)。

species size range (mm SL)	ave. no. inds. and SD			factor (a /b)	species size range (mm SL)	ave. no. inds. and SD			factor (a /b)	species size range (mm SL)	ave. no. inds. and SD			factor (a /b)
	(a) ORI	(b) Maruchi	A net			(a) ORI	(b) Maruchi	A net			(a) ORI	(b) Maruchi	A net	
アラハダカ														
(M. asperum)														
14.0-15.9			0	0.5±1.2	0									
16.0-17.9	15.6±19.1	7.3±10.9	2.1		16.0-17.9			1.2±4.6						
18.0-19.9	33.6±45.0	11.3±18.0	*3.0		18.0-19.9			30.0±31.7						
20.0-21.9	20.4±26.2	7.4±13.7	*2.8		20.0-21.9			8.4±23.4						
22.0-23.9	42.0±37.7	5.5±9.8	***7.6		22.0-23.9			2.4±6.3		0	∞			
24.0-25.9	46.8±36.5	6.9±10.4	***6.8		24.0-25.9			3.6±7.5		0	∞			
26.0-27.9	36.0±28.9	3.5±6.1	***10.3		26.0-27.9			2.4±6.3		0	∞			
28.0-29.9	13.2±17.3	0.7±1.4	***18.9		28.0-29.9			10.8±28.7		0	∞			
30.0-31.9	9.6±13.4		0	∞	30.0-31.9			0		0	-			
32.0-33.9	6.0±14.7	0.5±1.2	12.0		32.0-33.9			0		0	-			
34.0-35.9	7.2±13.3		0	∞	34.0-35.9			0		0	-			
36.0-42.0	3.6±7.5		0	∞	36.0-38.0			1.2±4.6		0	∞			
スキハダカ														
(M. nitidulum)														

*: 10%で有意, **: 5%で有意, ***: 1%で有意。

ススキハダカ (*M. nitidulum*): 体長16.1-38.0 mm SLの個体が採集された (表5-2)。本種の平均採集個体数は両ネットともに18.0-19.9 mmの体長範囲で最大となり、丸稚ネットでは7.0±8.7個体/1000 m² (n=15)、ORIニューストンネットでは30.0±31.7個体/1000 m² (n=15) 採集された。この両者の平均値は危険率5%レベルで有意差が認められた (*t*-test: 0.01 < *p* < 0.05) (図5-3)。丸稚ネットでは22.0 mm SLより大型の個体は全く採集されなかったが、ORIニューストンネットではより大型の最大38.0 mm SLの個体まで採集された (表5-2)。しかしORIニューストンネットによる採集では20.0 mm SLより大型の各体長範囲に於ける標準偏差が大きかった為、丸稚ネットとの間に平均値の有意差は認められなかった (*t*-test: *p* > 0.1)。

カタクチイワシ (*E. japonicus*): 体長5.0-27.5 mm SLの個体が採集された (表5-2)。本種の各体長範囲に於ける平均採集個体数は丸稚ネットでは1.8~6.9個体/1000 m² (n=15)、ORIニューストンネットでは4.8~13.2個体/1000 m² (n=15) の範囲にあった (表5-3, 図5-4)。ORIニューストンネットは全ての体長範囲で丸稚ネットに比べ平均採集個体数が多かったが、このうち22.0-23.9 mmの範囲でのみ両ネットの平均値に有意差が認められた (*t*-test: 0.05 < *p* < 0.1) (表5-3, 図5-4)。他の体長範囲ではORIニューストンネットの標準偏差が丸稚ネットに比べ著しく大きかった為、10%レベルでも有意差は認められなかった (*t*-test: *p* > 0.1) (表5-3)。

他の魚類仔稚魚: 体長4.2-83.5 mm SLの個体が採集された (表5-2)。両ネットによる平均採集個体数は全ての体長範囲で少なく、丸稚ネットでは0~1.2個体/1000 m² (n=15)、ORIニューストンネットでは0~2.9個体/1000 m² (n=15) の範囲内にあった (図5-5)。両ネットによる各体長範囲に於ける平均採集個体数

には有意差が認められなかった (t -test: $p > 0.1$)。

考察

ORIニューストンネットは丸稚ネットに比べより大型のハダカイワシ科魚類まで採集しており、アラハダカ (*M. asperum*) では30.0 mmSLよりも大型の個体は、丸稚ネットでは32.0-33.9 mmSLの範囲で平均0.5個体/1000 m³採集された以外全く採集されなかったのに対し、ORIニューストンネットでは各体長範囲で平均3.6~9.6個体/1000 m³採集された。このことは本種の30.0 mmSLよりも大型の個体の丸稚ネットによる採集効率が著しく低いことを示している。網口の大きさは採集効率に大きな影響を与え、網口の小さいネット程仔稚魚の逃避率が高くなることが知られている (Murphy & Clutter 1972, 森 1980)。網口のより小さなORIニューストンネットの採集効率が網口のより大きな丸稚ネットより高かったことは、網口に装着した曳網索または船の進行に伴う水の擾乱が本種の網口逃避に与える影響が極めて大きいことを示している。しかし魚類がひと泳ぎで進む距離が体長の10倍程度であることを考慮すれば、丸稚ネットの採集効率が低下した主な要因としては、曳網索の影響がより大きいものと推察される。アラハダカ (*M. asperum*) の18.0-19.9 mmSLから28.0-29.9 mmSLまでの体長範囲の個体ではORIニューストンネットの採集効率が丸稚ネットに比べて有意に高い値を示した。またこれらの体長範囲に於ける丸稚ネットに対するORIニューストンネットの採集効率は大型になるに従い概ね漸増し、各体長範囲の平均値の差の有意水準は18.0-19.9 mmSLから20.0-21.9 mmSLまでの範囲 ($0.05 < p < 0.1$) の10%レベルに比べより大型の22.0-23.9 mmSL から28.0-29.9 mmSLまでの範囲 ($p < 0.01$) で1%レベルとより高くなった。これらのことは大型個体になる程、丸稚ネットからの逃避率が高くなることを示している。

一方ススキハダカ (*M. nitidulum*) では先ず22.0 mmSL以上の個体は丸稚ネットでは全く採集されなかったのに対し、ORIニューストンネットでは22.0-23.9

mmSLから28.0-29.9 mmSLまでの及び36.0-38.0 mmSLの各範囲で平均1.2~10.8個体/1000 m³採集され、アラハダカ (*M. asperum*) と同様丸稚ネットからの逃避率が著しく高いことが示された。

ORIニューストンネットと丸稚ネットの採集効率はアラハダカ (*M. asperum*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*) とともに18.0 mmSL未満の個体では有意差が認められなかった (t -test: $p > 0.1$)。このことは18.0 mmSLよりも小型のハダカイワシ科魚類稚魚は遊泳力が小さい為、曳網索の影響による網口逃避率が比較的低いことを示唆している。本章ではアラハダカ (*M. asperum*) の18.0 mmSLよりも大型の各体長範囲で得られた結果を他のハダカイワシ科魚類各種にも体長が同じであれば適用できるものと仮定して、採集個体数データの補正を試みた。本種の丸稚ネットに対するORIニューストンネットの採集効率から (表5-3)、各体長範囲に於ける1000 m³あたりの採集個体数の補正係数として18.0-19.9 mmSLで3.0、20.0-21.9 mmSLで2.8、22.0-23.9 mmSLで7.6、24.0-25.9 mmSLで6.8、26.0-27.9 mmSLで10.3、28.0-29.9 mmSLで18.9をそれぞれ用いた。また両ネットの採集効率に統計的な有意差が認められなかった18.0 mmSLよりも小型の個体については1.0を補正係数として用いた。

カタクチイワシ仔魚では22.0-23.9 mmSL以外の体長範囲では両ネットによる採集個体数に有意差が認められなかった。魚谷 (1973) は本種の仔魚が夜間浮き袋を膨張させて漂い、昼間に比べ活発な遊泳を行わないことを報告した。これらのことは本種仔魚の夜間に於ける遊泳力が同サイズのハダカイワシ科魚類に比べより低いことを示唆する。しかしORIニューストンネットによる各体長範囲に於ける平均採集個体数は丸稚ネットに比べて常に多く、22.0-23.9 mmSLの個体では両ネットによる採集個体数の平均値に有意差が認められた (t -test: $p < 0.1$)。従って本種も体長の増加に伴い夜間に丸稚ネットからの逃避率が高くなることが先ず考えられる。またカタクチイワシ仔魚の体高は体長の概ね10%であり、採集された個体のうち最大体長の個体 (27.5 mmSL) でも体高は2.8

mm程度である。丸稚ネット前半部の網目幅2.0 mmの開孔部の対角長(2.8 mm)よりも低い体高の仔魚が丸稚ネットから逸出することを考えれば(渡邊 1992)、採集されたカタクチイワシ仔魚は全ての体長範囲にわたり、丸稚ネットからの逸脱が起こっていたものと考えられる。このことから網目からの逸出も、丸稚ネットによる本種の仔魚の採集効率が低かった要因のひとつであると推察される。両ネットによる22.0-23.9 mmSLの体長範囲に於ける採集個体数の平均値から、丸稚ネットによって夜間に採集された22.0 mmSLよりも大型の仔魚の個体数は係数3.0を用いて補正しても過剰な見積りとはならないと判断される。また5.0-9.9 mmSLの体長範囲でORIニューストンネットの方が2.7~3.3倍採集効率が、これはこの体長範囲の個体の丸稚ネットからの逸脱率がとくに高かったことに起因しているのかもしれない。10.0-19.9 mmの間体の体長範囲では平均値で1.5倍程度の補正値が適当と考えられた。しかし本種の両ネットによる採集個体数の平均値は各体長範囲とも標準偏差が極めて大きかった。今後曳網時間を長くすることでパッチの影響を少なくしたり、曳網深度を完全に一致させること等によって、より精度の高い補正係数を得る必要がある。

船の進行波の影響による逃避率を評価する為、舷側からの距離と採集効率との関係などを明らかにすることも今後に残された問題である。

第2節 夜表性ハダカイワシ科魚類個体数密度の試算

2-1. 夜表性種現存量の変動の推定

第2章で述べたように当歳魚はアラハダカ (*M. asperum*)、マガリハダカ (*S. evermanni*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*) 及びブタハダカ (*C. brevirostris*) の上位4種が1959~1994年の34年間(1965、1970年はサンプルなし)に総採集個体数の67~98%を占めた。従ってこれら4種の採集個体数密度を生物量に換算することにより黒潮とその隣接海域に於ける夜表性ハダカイワシ科魚類の当歳魚、

成魚の現存量の34年間の変動を明らかにした。用いた仮定は以下の通りである。

仮定1: 4種のハダカイワシ科魚類の網からの逃避率は、体長が同じならば種間で差がない。

仮定2: 網口が小さくなるにつれて仔稚魚の網からの逃避率が高くなることを考慮して、口径の小さいORIニューストンネット(60 cm W x 30 cm H)のハダカイワシ科魚類に対する採集効率を50%とする。

従って丸稚ネットによるハダカイワシ科魚類の採集個体数の標準体長別の補正係数は第1節で得られたアラハダカ (*M. asperum*) の値を2倍して、それぞれ

18.0 mmSL未満の個体: $1.0 \times 2 = 2.0$

18.0-19.9 mmSLの個体: $3.0 \times 2 = 6.0$

20.0-21.9 mmSLの個体: $2.8 \times 2 = 5.6$

22.0-23.9 mmSLの個体: $7.6 \times 2 = 15.2$

24.0-25.9 mmSLの個体: $6.8 \times 2 = 13.6$

26.0-27.9 mmSLの個体: $10.3 \times 2 = 20.6$

28.0-29.9 mmSLの個体: $18.9 \times 2 = 37.8$

となる。

仮定3: 網からの逃避率は体長の増加に比例する。但し標準体長40.0 mm以上の個体への補正係数には、過剰な見積りを避ける為、38.0-39.9 mmの個体の補正係数を適用した。

仮定2で示した体長24-29.9 mmの個体のORIニューストンネットによる採集効率は、体長が2 mm増す毎に平均1.7倍丸稚ネットより増えることから、39.9 mmまでの範囲の成魚の補正係数は1.7を外挿することにより求め

た。従って

- 30.0-31.9 mmSLの個体の補正係数は $37.8 \times 1.7 = 64.3$
32.0-33.9 mmSLの個体の補正係数は $37.8 \times 1.7^2 = 109.2$
34.0-35.9 mmSLの個体の補正係数は $37.8 \times 1.7^3 = 185.7$
36.0-37.9 mmSLの個体の補正係数は $37.8 \times 1.7^4 = 315.7$
38.0-39.9 mmSLの個体の補正係数は $37.8 \times 1.7^5 = 536.7$

となる。体長40.0 mmより大型の成魚には、38.0-39.9 mmSLで得られた補正係数をそのまま用いた。これらの補正係数を使うことは、大型魚ではORIニューストンネットで採集されても丸稚ネットで全く採集されない場合が極めて多い(図5-3, アラハダカ参照)ことを考慮すれば、過剰な見積りにはならないと考えた。

仮定4: 丸稚ネット1曳網(5分間)での漁水量は

$$0.94 \text{ m}^2 (\text{丸稚ネットの海面下の開口面積}) \times 2 (\text{kt}) \times 1852 \text{ m} \times 5 \text{ 分} / 60 \text{ 分} \\ = 290.1 \text{ m}^3 / 5 \text{ 分間}$$

である。

仮定5: 夜表性種は夜間には海面下0-10 m層に均一に分布する。

夜表性種の夜間に於ける分布深度範囲についてはホクヨウハダカ (*T. taylori*) の0-10 m層 (Pearcy 1964)、*Myctophum affine* の0-5 m層 (Gartner et al. 1986) が報告されている他、Clarke (1973) によればススキハダカ (*M. nitidulum*)、ヒサハダカ (*M. obtusirostre*) は0-約15 m層、マガリハダカ (*S. evermanni*) は0-125 m層を中心に分布する。しかしこれらの深度範囲内での各種の微細分布に関する知見は殆どないのが現状である。そこで本研究では0-10 m層内に於ける夜表性種各種の分布密度を一定と仮定した。

図5-6に上位4種の標準体長と体重(湿重量)の関係を示した。各種の体重(Y)と標準体長(X)の関係は以下の通りである。

アラハダカ (*M. asperum*):

$$Y = 1.637 \cdot 10^{-5} \cdot X^{3.524} (r^2 = 0.999) \dots (1)$$

マガリハダカ (*S. evermanni*):

$$Y = 1.453 \cdot 10^{-6} \cdot X^{3.492} (r^2 = 0.988) \dots (2)$$

ススキハダカ (*M. nitidulum*):

$$Y = 3.848 \cdot 10^{-6} \cdot X^{3.289} (r^2 = 0.976) \dots (3)$$

ブタハダカ (*C. brevirostris*):

$$Y = 6.979 \cdot 10^{-6} \cdot X^{3.093} (r^2 = 0.923) \dots (4)$$

以上の関係式を用いて先ず総採集個体数密度(当歳魚各種の採集個体数密度の合計値)が最大値を示した1971年に於ける上位4種の各個体の生物量(湿重量)を標準体長から推定する。

例えばアラハダカ (*M. asperum*) の14.0 mmSLの個体の生物量は(1)式を用いて

$$1.637 \cdot 10^{-5} \cdot 14.0 \text{ mmSL}^{3.524} = 0.018 \text{ g}$$

と換算される。この14.0 mmSLの個体は18.0 mmSL未満の個体に適用されるORIニューストンネットの網口のおどし効果を補正する係数2.0を用い、丸稚ネットによって採集された個体の生物量は

$$0.025 \text{ g} \times 2.0 = 0.050 \text{ g}$$

と補正される。同様の方法を用いて1971年に採集されたアラハダカ (*M. asperum*) の全ての個体の体長データからその体重を求め合計し、生物量を計算すると、

$$\text{当歳魚で} 109.5 \text{ g} \dots (5)$$

$$\text{成魚で} 3183.9 \text{ g} \dots (6)$$

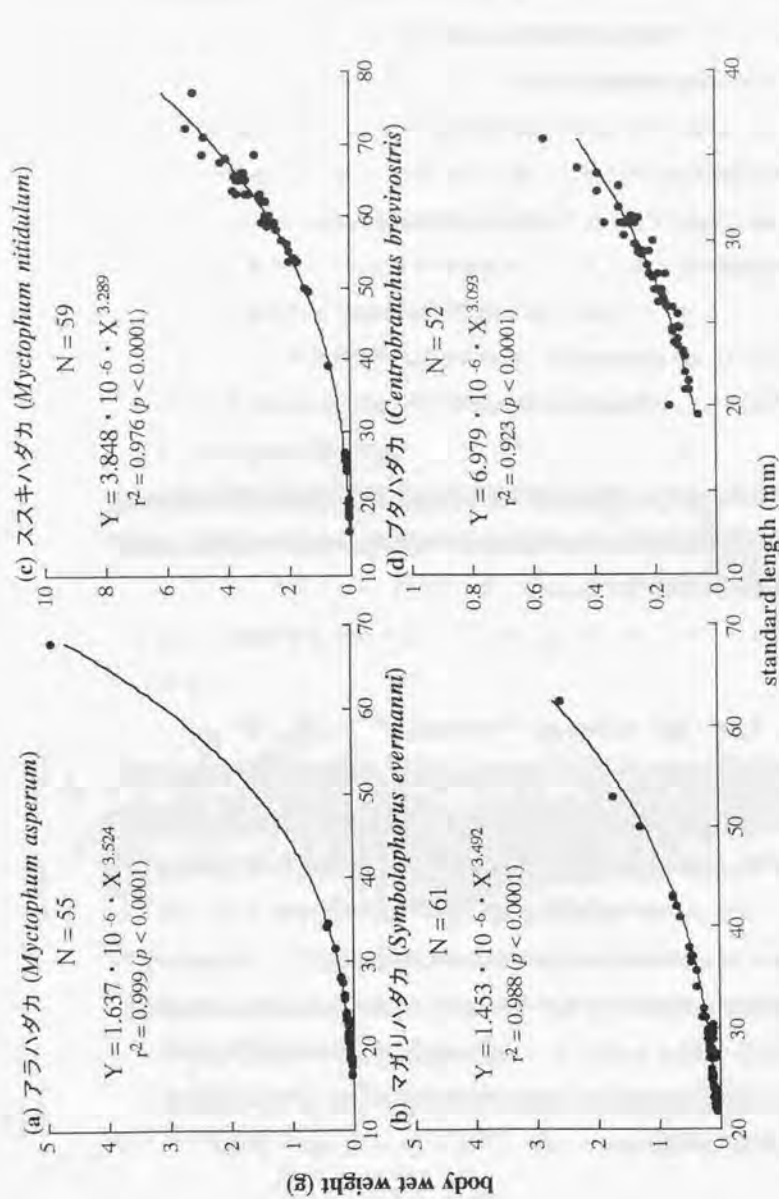


図5-6. 当歳魚群優占上位4種の標準体長と体重(湿重量)の関係。(a) アラハダカ (*Myctophum asperum*)、(b) マガリハダカ (*Symblophorus evermanni*)、(c) ススキハダカ (*Myctophum nitidulum*)、(d) プタハダカ (*Centrobranchus brevirostris*)。

となる。またマガリハダカ (*S. evermanni*)、ススキハダカ (*M. nitidulum*)、プタハダカ (*C. brevirostris*) の当歳魚、成魚別の全生物量についても、それぞれの種の体長-体重換算式(2式、3式、4式)及び体長別の補正係数を用いて

$$\text{マガリハダカ (S. evermanni): 当歳魚 } 577.2 \text{ g} \cdot \cdot \cdot (7)$$

$$\text{成魚 } 4034.9 \text{ g} \cdot \cdot \cdot (8)$$

$$\text{ススキハダカ (M. nitidulum): 当歳魚 } 74.5 \text{ g} \cdot \cdot \cdot (9)$$

$$\text{成魚 } 168300.7 \text{ g} \cdot \cdot \cdot (10)$$

$$\text{プタハダカ (C. brevirostris): 当歳魚 } 123.0 \text{ g} \cdot \cdot \cdot (11)$$

$$\text{成魚 } 557.0 \text{ g} \cdot \cdot \cdot (12)$$

と補正・換算される。従って1971年に採集された上位4種の当歳魚、成魚の体長から換算された生物量の合計値は

$$\text{当歳魚: } 109.5 \text{ g} + 577.2 \text{ g} + 74.5 \text{ g} + 123.0 \text{ g} = 884.2 \text{ g}$$

$$\text{成魚: } 3183.9 \text{ g} + 4034.9 \text{ g} + 168300.7 \text{ g} + 557.0 \text{ g} = 176076.5 \text{ g}$$

となる。これから1000 m³あたりの生物量を求める為に、この年の曳網回数が73回、1回あたりの濾水量が290.1 m³であることから

$$\text{当歳魚: } 884.2 \text{ g} \div 73 \text{ 回} \div 290.1 \text{ m}^3 \times 1000 = 41.8 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3$$

$$\text{成魚: } 176076.5 \text{ g} \div 73 \text{ 回} \div 290.1 \text{ m}^3 \times 1000 = 8314.4 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3$$

という値が得られる。調査海域全体(400 km x 1500 km)の0-10 m深に於ける上位4種の生物量は、仮定5より

$$\text{当歳魚: } 41.8 \text{ g} \times 400 \text{ km} \times 1500 \text{ km} \times 10 = 2.5 \times 10^8 \text{ g} = 2.5 \times 10^4 \text{ t}$$

$$\text{成魚: } 8314.4 \text{ g} \times 400 \text{ km} \times 1500 \text{ km} \times 10 = 498.8 \times 10^8 \text{ g} = 498.8 \times 10^4 \text{ t}$$

と推定される。またこの年には上位4種が全採集個体数の98%を占めたので、他種の体長組成を同じと仮定したときの夜表性ハダカイワシ科魚類全体の総生物量は、1000 m³あたり

$$\text{当歳魚では } 41.8 \text{ g} \div 0.98 = 42.7 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (13)$$

$$\text{成魚では } 8314.4 \text{ g} \div 0.98 = 8484.1 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (14)$$

調査海域全域 (400 km x 1500 km) あたり

$$\text{当歳魚では } 2.5 \times 10^4 \div 0.98 = 2.6 \times 10^4 \text{ t} \cdots (15)$$

$$\text{成魚では } 498.8 \times 10^4 \div 0.98 = 509.0 \times 10^4 \text{ t} \cdots (16)$$

と推定された。

外洋域を中心とした採集が行われた34年間のうち当歳魚、成魚の総採集個体数密度が共に最低値を示した1969年に於ける夜表性種の生物量も、1971年と同様の手順で推定する。尚この年にはマガリハダカ (*S. evermanni*) とススキハダカ (*M. nitidulum*) の成魚は採集されていない。先ず採集された個体の換算生物量は体長-体重換算式 (1式、2式、3式、4式) を用いて

アラハダカ (*M. asperum*) : 当歳魚 21.3 g

成魚 77.0 g

マガリハダカ (*S. evermanni*) : 当歳魚 13.1 g

ススキハダカ (*M. nitidulum*) : 当歳魚 0.2 g

ブタハダカ (*C. brevirostris*) : 当歳魚 0.2 g

成魚 38.6 g

と推定される。従って換算生物量の合計値は

$$\text{当歳魚 : } 21.3 \text{ g} + 13.1 \text{ g} + 0.2 \text{ g} + 0.2 \text{ g} = 34.8 \text{ g}$$

$$\text{成魚 : } 77.0 \text{ g} + 38.6 \text{ g} = 115.6 \text{ g}$$

となるから、1000 m³あたりの生物量は、この年の採集回数が49であることから

$$\text{当歳魚 : } 34.8 \text{ g} \div 49 \text{ 回} \div 290.1 \text{ m}^3 \times 1000 = 2.4 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3$$

$$\text{成魚 : } 115.6 \text{ g} \div 49 \text{ 回} \div 290.1 \text{ m}^3 \times 1000 = 8.1 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3$$

と算出される。従って調査海域全域 (400 km x 1500 km) の0-10 m層に於ける上位4種の生物量は

$$\text{当歳魚 : } 2.4 \text{ g} \times 400 \text{ km} \times 1500 \text{ km} \times 10 = 0.1 \times 10^8 \text{ g} = 0.1 \times 10^4 \text{ t}$$

$$\text{成魚 : } 8.1 \text{ g} \times 400 \text{ km} \times 1500 \text{ km} \times 10 = 0.5 \times 10^8 \text{ g} = 0.5 \times 10^4 \text{ t}$$

と計算される。また1969年に上位4種が全採集個体数に占める割合は96%だったので、他種の体長組成が同じだと仮定すると、1000 m³あたりの夜表性ハダカイワシ科魚類全体の総生物量は

$$\text{当歳魚では } 2.4 \text{ g} \div 0.96 = 2.5 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdots (17)$$

$$\text{成魚では } 8.1 \text{ g} \div 0.96 = 8.4 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdots (18)$$

となる。また調査海域全域 (400 km x 1500 km) に於ける現存量は

$$\text{当歳魚では } 0.1 \times 10^4 \div 0.96 = 0.1 \times 10^4 \text{ t} \cdots (19)$$

$$\text{成魚では } 0.5 \times 10^4 \div 0.96 = 0.5 \times 10^4 \text{ t} \cdots (20)$$

と推定される。

以上のことから1959年から1994年にかけての夜表性ハダカイワシ科魚類の資源量は (13)、(14)、(17)、(18) より1000 m³あたり

$$\text{当歳魚では } 2.5 \sim 42.7 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3$$

$$\text{成魚では } 8.4 \sim 8484.1 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3$$

の範囲で、また (15)、(16)、(19)、(20) から、海域 (400 km x 1500 km) あたり

$$\text{当歳魚では } 0.1 \times 10^4 \text{ t} \sim 2.6 \times 10^4 \text{ t}$$

$$\text{成魚では } 0.5 \times 10^4 \text{ t} \sim 509.0 \times 10^4 \text{ t}$$

の範囲で34年間推移したと推定される。

考察

丸稚ネットでは30 mmSLより大型のハダカイワシ科魚類は殆ど採集されていない (表5-3)。従って成魚の換算生物量の下限值は過小評価されているものと考えられる。

2-2. 夜表性ハダカイワシ科魚類が夜間に消費する動物プランクトン量の推定

当歳魚上位4種の夜間に於ける体重に対する摂餌量の割合の最低値と最高値

は

アラハダカ (*M. asperum*) では5~8% . . . (21)

マガリハダカ (*S. evermanni*) では4~6% . . . (22)

ススキハダカ (*M. nitidulum*) では7~10% . . . (23)

ブタハダカ (*C. brevirostris*) では5~10% . . . (24)

と見積った(第4章)。ここで当歳魚の個体数密度が最高値を示した1971年に於けるアラハダカ (*M. asperum*) 当歳魚の1000 m³あたりの生物量は(5)から

$$109.5 \text{ g} \div 73 \text{ 回 (1971年の曳網回数)} \div 290.1 \text{ m}^3 \times 1000 = 5.2 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3$$

と推定される。(21) より本種の当歳魚は体重の5~8%の餌生物を毎日表層で摂餌しているから、摂餌量は1000 m³あたり

$$\text{最低値} : 5.2 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \times 0.05 = 258.5 \text{ mg} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (25)$$

$$\text{最高値} : 5.2 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \times 0.08 = 413.6 \text{ mg} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (26)$$

と見積られる。

他の3種の当歳魚についても同様に各種の生物量(7、9、11)及び体重に対する摂餌量の割合(22、23、24)より、夜間の表層に於ける摂餌量は、1000 m³あたり

$$\text{マガリハダカ (S. evermanni)} : 1.1 \sim 1.6 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (27)$$

$$\text{ススキハダカ (M. nitidulum)} : 245 \sim 350 \text{ mg} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (28)$$

$$\text{ブタハダカ (C. brevirostris)} : 291 \sim 581 \text{ mg} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (29)$$

と見積られる。(25)、(26)及び(27)~(29) から、1971年には上位4種の当歳魚の夜間に於ける1日あたりの摂餌量は、1000 m³あたり

$$\text{最低値} : 0.26 \text{ g} + 1.1 \text{ g} + 0.25 \text{ g} + 0.29 \text{ g} = 1.9 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (30)$$

$$\text{最高値} : 0.41 \text{ g} + 1.6 \text{ g} + 0.35 \text{ g} + 0.58 \text{ g} = 2.9 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (31)$$

の範囲にあったと推定される。

一方成魚ではススキハダカ (*M. nitidulum*) は体重の

$$4 \sim 8\% \cdot \cdot \cdot (32)$$

の動物プランクトンを夜間に捕食する(第4章)。アラハダカ (*M. asperum*)、マガリハダカ (*S. evermanni*)、ブタハダカ (*C. brevirostris*) の成魚の摂餌量が当歳魚と同様の範囲にあると仮定すれば、1971年の成魚各種の夜間に於ける餌の消費量は、各種の生物量(6、8、10、12)と体重に対する摂餌量の割合(21、22、24、32)から1000 m³あたり

$$\text{アラハダカ (M. asperum)} : 7.5 \sim 12.0 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (33)$$

$$\text{マガリハダカ (S. evermanni)} : 7.6 \sim 11.4 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (34)$$

$$\text{ススキハダカ (M. nitidulum)} : 317.9 \sim 635.8 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (35)$$

$$\text{ブタハダカ (C. brevirostris)} : 1.3 \sim 2.6 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (36)$$

の範囲にあったと見積られる。(33)~(36) から1971年には上位4種の成魚で1000 m³あたり

$$\text{最低値} : 7.5 \text{ g} + 7.6 \text{ g} + 317.9 \text{ g} + 1.3 \text{ g} = 334.3 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (37)$$

$$\text{最高値} : 12.0 \text{ g} + 11.4 \text{ g} + 635.8 \text{ g} + 2.6 \text{ g} = 661.8 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (38)$$

の範囲の動物プランクトンを1日あたり表層で消費していたものと推定される。

一方当歳魚、成魚の個体数密度が共に最低値を示した1969年の上位4種についても1971年と同様に計算し、1日あたりの摂餌量は1000 m³あたり

$$\text{当歳魚では} 0.1 \sim 0.2 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (39)$$

$$\text{成魚では} 0.4 \sim 0.7 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (40)$$

の範囲にあったと推定される。

(30)、(31) 及び (37)~(40) より、当研究海域に於ける夜表性ハダカイワシ科魚類による夜間の表層に於ける1日あたりの動物プランクトン消費量は1000 m³あたり当歳魚で

$$\text{最低値} 0.1 \sim 0.2 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (41)$$

$$\text{最高値} 1.9 \sim 2.9 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (42)$$

成魚で

$$\text{最低値} 0.4 \sim 0.7 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdot \cdot \cdot (43)$$

最高値 $334.3 \sim 661.8 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3 \cdots (44)$

の範囲で34年間変動したものと推定された。

Omori (1969) によってかいあし類、おきあみ類の乾重量/湿重量比を0.2、炭素含量/乾重量比を0.4として、上位4種による夜間表層に於ける1日あたりの炭素消費量を推定すると、 1000 m^3 あたり当歳魚では(41)、(42)より

最低値 $8.0 \sim 16.0 \text{ mg} / 1000 \text{ m}^3$

最高値 $152.0 \sim 232.0 \text{ mg} / 1000 \text{ m}^3$

成魚では(43)、(44)より

最低値 $32.0 \sim 56.0 \text{ mg} / 1000 \text{ m}^3$

最高値 $26.7 \sim 52.9 \text{ g} / 1000 \text{ m}^3$

の範囲で34年間変動したと推定される。

考察

1971-1985年にかけて多獲性浮魚類の卵・仔稚魚調査の際に行われた北太平洋標準ネットの採集データ(ワイヤー長150 mから0 mまでの鉛直曳)(黒田1991)と、これらの年に於ける夜表性種の当歳魚及び成魚の推定された資源量と各種の夜間に於ける摂餌量の最高最低値から、夜表性種が1日あたり表層で消費する動物プランクトンの現存量の範囲を推定する。1971年の上位4種の当歳魚、成魚の 1000 m^3 あたりの摂餌量の最高最低値は(30)、(31)、(37)、(38)に示した通りである。これらの値を 1 m^2 あたりに換算すると、

当歳魚では $19 \sim 29 \text{ mg} / \text{m}^2$

成魚では $3343 \sim 6618 \text{ mg} / \text{m}^2$

となる。この年の動物プランクトン量の海域あたりの平均値は $98 \text{ mg} / \text{m}^3$ であったことから(黒田1991)、 1 m^2 あたりの値は

$98 \text{ mg} / \text{m}^3 \times 150 \text{ m} = 147 \times 10^3 \text{ mg} / \text{m}^2$

と換算される。従ってこの年には当歳魚では

最低値: $19 \text{ mg} / \text{m}^2 \div (147 \times 10^3 \text{ mg} / \text{m}^2) \times 100 = 0.13 \%$

最高値: $29 \text{ mg} / \text{m}^2 \div (147 \times 10^3 \text{ mg} / \text{m}^2) \times 100 = 0.2 \%$

成魚では

最低値: $3343 \text{ mg} / \text{m}^2 \div (147 \times 10^3 \text{ mg} / \text{m}^2) \times 100 = 22.7 \%$

最高値: $6618 \text{ mg} / \text{m}^2 \div (147 \times 10^3 \text{ mg} / \text{m}^2) \times 100 = 45.0 \%$

の動物プランクトン現存量を毎日表層で摂餌していたと推定される。以上の1971年に於ける値は当歳魚、成魚ともに最高値であり、一方最低値は当歳魚では1980年、成魚では1974年にそれぞれ認められ、

当歳魚で $0.06 \sim 0.11 \%$

成魚で $0.9 \sim 1.5 \%$

の範囲にあった。以上のことから夜表性ハダカイワシ科魚類は1971-1985年にかけて

当歳魚では $0.06 \sim 0.2 \%$

成魚では $0.9 \sim 45.0 \%$

の動物プランクトンの現存量を毎夜表層で消費していたと推定される。

要約

ハダカイワシ科魚類は全世界の外洋に広く適応分布しており、外洋生態系の中で最も優占する魚類のひとつである。本科魚類は昼間200 m以深の中層に生息し、夜間に100 m以浅の表層に浮上し、かいあし類、おきあみ類等主要な動物プランクトンを主食し、外洋の食物網の中で第3次生産者の位置にある。このことから多獲性小型浮魚類の餌を巡る競合者として、また外洋性大型浮魚類、陸棚性底魚類、イカ類、イルカ、オットセイ等の海産哺乳類等の高次生産者の餌生物としての重要性が注目され始めた。本研究で扱う夜表性ハダカイワシ科魚類とは夜間海面まで浮上する種の総称であり、その生物量は莫大であると考えられているがその定量が試みられたことはなく、生態にも不明な点が多い。

本研究では黒潮域とその隣接海域において1957年から1994年までの35年間(1958、1965、1970年を除く)に毎年1-3月にかけて水産庁により行われたマイワシの卵・仔稚魚調査の為に採集されてきた2907点の標本(平均83点/年)をもとに、夜表性ハダカイワシ科魚類の群集組成、生物量の35年間にわたる変動を明らかにし、黒潮流量、水温など他の環境要因の変動との関連を分析した。更に分布水温、主な餌生物、摂餌を行う主な時間帯、栄養状態に関する生態学的な知見を得ることによって、その生物量変動のメカニズムを明らかにしようと試みた。概要は以下の通りである。

1. 群集組成の長期変動

5属10種の夜表性種が出現した。より定量的な採集が行われていると考えられる標準体長30 mm未満の当歳魚で群集組成の変動を分析した。優占順位で上位4種を占めたアラハダカ、マガリハダカ、ススキハダカ、ブタハダカが1957年を除き全採集個体数の67~98%を占めた。調査海域が陸棚縁辺に偏った1957年には陸棚縁辺に固有分布するウスハダカが最優占し、全採集個体数の48%を占めた。アラハダカは調査した35年中26年間に全体の40~88%を占めて最優占

した。その他の8年間ではマガリハダカが全体の40~68%を占めて最優占し、とくにこの傾向は1971年以降顕著だった。ドンダリハダカは1972年以前は1964、1967年の2年間のみ全体の1~2%出現していたのに対し、1972年以降は全ての年で出現し、全体の1~12%を占めた。これらの結果から当歳魚の群集組成は黒潮域が低温期から高温期に移行した1971年を境に大きく変化したことが明らかとなった。

一方標準体長30 mm以上の成魚の群集組成の経年変化は、当歳魚とは大きく異なりススキハダカが35年間のうち25年間に全体の50~82%を占めて最優占した。他の7年間はウスハダカが全体の45~86%を、3年間はブタハダカが全体の65~87%を占めて最優占した。しかし成魚の場合種間で採集の定量性、寿命が異なるという問題があり、その変動要因は当歳魚に比べ複雑であった。

2. 群集組成の変動要因

群集組成の変動要因を検討する為、当歳魚の優占上位4種と外洋性の種のうち第5位を占めたドンダリハダカ及び成魚で最優占したススキハダカの分布密度と冬季における黒潮流量の経年偏差及び各年の採集点での海表面水温の平均値とを1959-1969年と1971年以降の2期に分けて対応させた。

アラハダカの当歳魚はいずれの物理環境要因とも相関が認められなかった($p > 0.1$)。本種は広水温性であり、その生息場は熱帯域から亜熱帯域にかけての広範な海域にあり、研究対象海域の表層における物理環境変動に対しても極めて柔軟に適応繁栄している。

マガリハダカ当歳魚の分布密度は1971年以降の黒潮流量偏差及び海表面水温の平均値とそれぞれ5%、1%レベルで有意な正の相関が認められた。これは卵・仔稚魚が黒潮流量の増加に伴い主な産卵海域である熱帯域から本研究海域へ輸送される量が増え、更に本研究海域が1971年以後高温期に移行したことにより仔魚の生残条件が良好だった為と推定される。

ドンダリハダカの当歳魚の分布密度には、1971年以降の各年における海面水温の平均値と正の相関が認められたが ($p < 0.01$)、黒潮流量偏差とは相関がなかった ($p > 0.1$)。このことは本種の主な産卵場の北限が1971年以降の高温化に伴い熱帯域から本研究海域まで北上した可能性を示している。

ススキハダカの当歳魚の分布密度は1971年以降の黒潮流量偏差と1%レベルで有意な負の相関が認められた。このことは本研究海域内に産卵場の中心がある本種的好適な生息場が黒潮流量の増加により狭くなったこと又は仔稚魚が黒潮により本研究海域外に流されてしまった可能性を示している。

以上のことから1971年以降に認められた群集組成の変動は、黒潮レジーム・シフトによる高温化に伴う各種の産卵場及び仔・稚魚の分布中心の移動と生残環境の拡大縮小という現象の組み合わせによって生じていることが明らかとなった。

3. 各種の個体数密度の長期変動とマイワシ資源爆発との対応

各種の個体数密度の長期変動とマイワシ漁獲量の変動とを対応させることにより夜表性種とマイワシとの餌を巡る競合の可能性を検討した。

優占上位4種の当歳魚の分布密度の変動パターンは種により大きく異なった。アラハダカは1960年に個体数密度の極大が存在し、その後1969年まで漸減したのに対しマガリハダカ、ススキハダカはともに1969年まで個体数密度が低かった。アラハダカ、マガリハダカ、ススキハダカの3種は1971年に急増しており、アラハダカは1985年まで、マガリハダカは1982年まで、ススキハダカは1980年まで漸減し、アラハダカとススキハダカは1989年まで、マガリハダカは1984年まで再び増加した。これ以降アラハダカ、ススキハダカは漸減、マガリハダカは漸増傾向を示した。またブタハダカは1971年にやや増加したものの、35年間で概ね低レベルの安定した個体数密度で推移した。

以上のことからマイワシの資源加入量が増大を始めた1971年には夜表性ハダ

カイワシ科魚類の加入・生残条件が良好だったことが示唆された。またマイワシの競争者と予想したススキハダカの成魚は1976-1990年にかけてのマイワシ資源量の高水準期にマイワシ仔魚を捕食しており、餌生物組成の変化に柔軟に適応し、単純に両種間の競争関係を想定することはできないことを明らかにした。

4. 各種の地理分布様式

各種の分布中心海域を特定する目的で当歳魚、成魚の出現率と採集点の海面水温との関係より地理分布様式を明らかにした。その結果卵・仔稚魚が本研究海域よりも黒潮源流域側の海域から本研究海域に輸送されていると考えられる種(マガリハダカ、ドンダリハダカ、イバラハダカ、ヒサハダカ)、広温性で黒潮海域に広く分布するが、17°C以上の高水温域でとくに出現率が高い種(ブタハダカ)、広温性で黒潮海域に広く分布するが、低温で餌生物の生産性が高いと考えられる移行域にも侵入分布する種(アラハダカ、ススキハダカ)、陸棚縁辺域に固有の広温種(ウスハダカ)、親潮系水の南下に伴い出現している種(ホクヨウハダカ)、移行域に分布中心をもち、一部が本研究海域まで南下出現している種(ナガハダカ)が存在することが明らかとなった。

5. 優占種の摂餌戦略

夜表性ハダカイワシ科魚類各種の餌を巡る競合の可能性を検討する目的で優占したアラハダカ、マガリハダカ、ススキハダカ、ブタハダカの当歳魚の摂餌量の経時変化と餌生物組成を明らかにした。

アラハダカは24-1時、ススキハダカは3-5時、マガリハダカは4-5時、ブタハダカは20-21時及び22-23時に最も活発に摂餌しており、摂餌リズムが種間で異なっている"時間的喰い分け現象"の存在が示唆された。またアラハダカは尾虫類を中心にかいあし類、おきあみ類、端脚類、介形類等多様な動物群を、ス

スキハダカはかいあし類、端脚類を、マガリハダカはおきあみ類を、ブタハダカは翼足類を中心に捕食しており、餌組成の面でも餌料生物の喰い分け現象があることが分った。

6. 夜表性ハダカイワシ科魚類の生物量と餌生物消費量

曳網索によるハダカイワシ類の網からの逃避率を推定する為に、採集に用いた丸稚A型ネットと開口部に曳網索が無いORIニューストンネットによる夜間における採集効率を比較することにより、丸稚ネットの採集データを定量化する為の補正係数を得た。最も多く採集されたアラハダカでみるとORIニューストンネットの採集効率は丸稚ネットに比べ標準体長18.0-21.9 mm、22.0-25.9 mm、26.0-27.9 mm、28.0-29.9 mmの個体でそれぞれ平均2.9倍 (t-test: $0.05 < p < 0.1$)、7.1倍 (t-test: $p < 0.01$)、10.3倍 (t-test: $p < 0.01$)、18.9倍 (t-test: $p < 0.01$) 高かった ($n=15$)。この係数により当歳魚の採集データを補正し、ORIニューストンネットの採集効率を50%と仮定すると、各種が調査海域全体 (400 km x 1500 km) で当歳魚が0.1-2.6万トン (2.5-42.7 g/1000 m³)、成魚が0.5-509万トン (8.4-8484.1 g/1000 m³) の範囲で変動していたと推定された。これにより毎夜消費される甲殻類を主体とする動物プランクトン生物量は1000 m³当り当歳魚で0.1-2.9 g/1000 m³、成魚で0.4-661.8 g/1000 m³と見積られた。

謝辞

本研究を行うにあたり下記の方々から多くの援助を頂いた。ここに記して謹んで感謝の意を表する。

東京大学海洋研究所川口弘一教授には本稿のきっかけとなった修士論文の題目を与えていただき、研究全般にわたる御指導と本稿作製の際懇切丁寧なる御校閲を頂いた。同研究所寺崎 誠教授、西田周平助教授、西川 淳助手並びに林 周、Dhugal Lindsay、李 雅利、日高清隆の各氏を始めとするプランクトン部門の大学院学生の各位には船上での標本採集、研究室での研究生生活において多くの支援を頂いた。

水産庁中央水産研究所生物生態部の森 慶一郎前部長並びに渡辺 洋部長、初期生態研究室の渡邊良朗前室長 (現東京大学海洋研究所助教授)、木村 量博士、銭谷 弘氏には本研究に用いた多獲性浮魚類卵・仔稚魚調査の試料の使用許可を頂くとともにその整理、運搬及び野帳の整理を行う際に多大な援助を賜った。渡邊良朗博士には丸稚ネットの採集効率を調査する際、このネットを提供して頂いた。また水産庁日本海区水産研究所の黒田一紀博士には研究を行うにあたり有益な助言を頂いた。

水産庁南西海区水産研究所高知支庁外海調査部の小坂 淳部長には1989年から1994年までの紀伊半島以西の海域における多獲性浮魚類卵・仔稚魚調査の試料を研究する機会を与えて頂いた。また同研究所外海浮魚資源研究室の三谷 卓美室長、石田 実博士、上原信二博士には著者が同研究所に滞在中、試料の整理を行うにあたり支援を頂いた。

東京大学海洋研究所研究船淡青丸の林川節夫船長、士官並びに乗組員の方々にはサンプルを採集するにあたり多大な援助を賜った。

引用文献

- Ahlstrom, E. H., 1954. Distribution and abundance of egg and larval population of the Pacific sardine. *Fish. bull. US.*, 56, 83-140.
- 浅見忠彦, 1962. 太平洋南区のカタクチイワシ *Engraulis japonicus* (Houttuyn) に関する研究. *南海区水研報*, 16, 1-55.
- Aughtry, R. H., 1953. A note on mass mortality of the myctophid fish *Tarletonbeania crenularis*. *Copeia*, 3.
- Badcock, J., 1970. The vertical distribution of mesopelagic fishes collected on the SOND cruise. *J. mar. biol. Ass. UK.*, 50, 1001-1044.
- Badcock, J., 1981. The significance of meristic variation in *Bentho-sema glaciale* (Pisces, Myctophidae) and of the species distribution off northwest Africa. *Deep-Sea Res.*, 28A, 1477-1491.
- Badcock, J. and N. R. Merrett, 1976. Midwater fishes in the eastern North Atlantic. I. Vertical distribution and associated biology in 30° N, 23° W, with developmental notes on certain myctophids. *Progr. Oceanogr.*, 7, 3-58.
- Balanov, A. A., 1994. Diet of common mesopelagic fishes of the Bering Sea. *J. Ichthyol.*, 34, 73-82.
- Balanov, A. A. and E. N. Il'inskii, 1992. Species composition and biomass of mesopelagic fishes in the Sea of Okhotsk and the Bering Sea. *J. Ichthyol.*, 32, 85-93.
- Balanov, A. A., K. M. Gorbatenko and A. Y. Efimkin, 1995a. Diel dynamics of feeding of mesopelagic fishes of the Bering Sea during the autumn. *Russian J. Mar. Biol.*, 21, 106-111.
- Balanov, A. A., K. M. Gorbatenko and A. Y. Efimkin, 1995b. Foraging dynamics of mesopelagic fishes in the Bering Sea during summer and autumn. *J. Ichthyol.*, 35, 65-77.
- Baird, R. C., T. L. Hopkins and D. F. Wilson, 1975. Diet and feeding chronology of *Diaphus taaningi* (Myctophidae) in the Cariaco Trench. *Copeia*, 2, 356-365.
- Beamish, R. J., 1993. Climate and exceptional fish production off the west coast of North America. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50, 2270-2291.
- Bekker, V. E., 1965. The lanternfishes of the genus *Hygophum* (Myctophidae, Pisces). Systematics and distribution. *Akad. Nauk SSSR, Ist. Okeanol., Trudy*, 80, 62-103.
- Bekker, V. E., 1966. Slendertailed luminescent anchovies (Genera *Loweina*, *Tarletonbeania*, *Gonichthys* and *Centrobranchus*) of the Pacific and Indian Oceans. Systematics and distribution. In: *Fishes of the Pacific and Indian Oceans biology and distribution. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem*, 10-78.
- Brodeur, R. D., 1988. Zoogeography and trophic ecology of the dominant epipelagic fishes in the northern north Pacific. *Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo*, 26 (Part II), 1-27.
- Brodeur, R. D. and D. M. Ware, 1992. Long-term variability in zooplankton biomass in the subarctic Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.*, 1, 32-38.
- Brodeur, R. D., B. W. Frost, S. R. Hare, R. C. Francis and W. J. Ingraham, Jr., 1996. Interannual variations in zooplankton biomass in the Gulf of Alaska, and covariation with California current zooplankton biomass. *CalCOFI Rep.*, 37, 80-99.
- Butler, J. L. and W. G. Pearcy, 1972. Swimbladder morphology and specific gravity of myctophids off Oregon. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 29, 1145-1150.
- Chelton, D. B., P. A. Bernal and J. A. McGowan, 1982. Large-scale interannual physical and biological interaction in the California

- current. *J. Mar. Res.*, 40, 1095-1125.
- Clarke, T. A., 1973. Some aspects of the ecology of lanternfishes in the Pacific Ocean near Hawaii. *Fish. Bull. US.*, 71, 401-434.
- Clarke, T. A., 1978. Diel feeding patterns of 16 species of mesopelagic fishes from Hawaiian waters. *Fish. Bull. US.*, 76, 495-513.
- Clarke, T. A., 1980. Diets of fourteen species of vertically migrating mesopelagic fishes in Hawaiian waters. *Fish. Bull. US.*, 78, 619-640.
- Colebrook, J. M., 1986. Environmental influences on long-term variability in marine plankton. *Hydrobiologia*, 142, 309-325.
- Colebrook, J. M., 1989. Continuous plankton recorders: from seasons to decades in the plankton of the North-East Atlantic. In: *Long-term variability of pelagic fish populations and their environment*, eds. T. Kawasaki, S. Tanaka, Y. Toba and A. Taniguchi. Pergamon Press, 29-45.
- Collard, S. B., 1970. Forage of some eastern Pacific midwater fishes. *Copeia*, 2, 348-354.
- Crawford, T. W., 1981. Vertical prey of *Phocoenoides dalli* (Dall's porpoise), associated with the Japanese high seas salmon fishery in the North Pacific Ocean. *Univ. Wash. Master's Thesis* (unpublished), 72 pp.
- Dalpadado, P. and J. Gjøsæter, 1988. Feeding ecology of the lanternfish *Benthoosema pterotum* from the Indian Ocean. *Mar. Biol.*, 99, 555-567.
- Dickson, R. R., P. M. Kelly, J. M. Colebrook, W. S. Wooster and D. H. Cushing, 1988. North winds and production in the eastern North Atlantic. *J. Plankton Res.*, 10, 151-169.
- Francis, R. C. and S. R. Hare, 1994. Decadal-scale regime shifts in

- the large marine ecosystems of the north-east Pacific: a case for historical science. *Fish. Oceanogr.*, 3, 279-291.
- Frost, B. W., 1983. Interannual variation of zooplankton standing stock in the open Gulf of Alaska. In: *From year to year*, edited by Wooster, W. S., Sea Grant, University of Washington, 146-157.
- Frost, B. W. and L. E. McCrone, 1979. Vertical distribution, diel vertical migration, and abundance of some mesopelagic fishes in the eastern subarctic Pacific Ocean in summer. *Fish. Bull. US.*, 76, 751-770.
- Gartner, J. V., Jr., 1991a. Life histories of three species of lanternfishes (Pisces: Myctophidae) from the eastern Gulf of Mexico. I. Morphological and microstructural analysis of sagitta otoliths. *Mar. Biol.*, 111, 11-20.
- Gartner, J. V., Jr., 1991b. Life histories of three species of lanternfishes (Pisces: Myctophidae) from the eastern Gulf of Mexico. II. Age and growth patterns. *Mar. Biol.*, 111, 21-27.
- Gartner, J. V., Jr., 1993. Patterns of reproduction in the dominant lanternfish species (Pisces: Myctophidae) of the eastern Gulf of Mexico, with a review of reproduction among tropical-subtropical myctophidae. *Bull. Mar. Sci.*, 52, 721-750.
- Gartner, J. V., Jr., T. L. Hopkins, R. C. Baird and D. M. Millilen, 1987. The lanternfishes (Pisces: Myctophidae) of the eastern Gulf of Mexico. *Fish. Bull. US.*, 85, 81-98.
- Gjøsæter, J., 1981. Abundance and production of lanternfish (Myctophidae) in the western and northern Arabian Sea. *Fish. Skr. Ser. Havunders.*, 17, 215-251.
- Gjøsæter, H., 1987. Primary growth increments in otoliths of six tropical myctophid species. *Biol. Oceanogr.*, 4, 359-382.
- Gjøsæter, J. and K. Kawaguchi, 1980. A review of the world resources

- of mesopelagic fish. *FAO Fish. Tech. Pap.*, Food Agric. Oregon, U. N. Rome, 193, 1-151.
- Gjøsaeter, J. and S. Tilseth, 1988. Spawning behaviour, egg and larval development of the myctophid fish *Benthosema pterotum*. *Mar. Biol.*, 98, 1-6.
- Gordon, J. D. M., S. Nishida and T. Nemoto, 1985. The diet of mesopelagic fish from the Pacific coast of Hokkaido, Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 41, 89-97.
- Gorelova, T. A., 1975. Zooplankton from the stomachs of juvenile lanternfish of the family Myctophidae. *Oceanology*, 14 (4), 575-579.
- Graham, N. E., 1992. Decadal scale climate variability in the 1970s and 1980s: observation and model results. In: *Proceedings of the Fifteenth Annual Climate Diagnostics Workshop*, Ashville NC, October 1991, US. Dept. Commerce, NOAA, NWS, CAC, National Technical Information Service.
- 花輪公雄, 1991. 北太平洋上の大気大循環と親潮の長期変動. 北海道区水研報, 55, 125-139.
- Hanawa, K., 1995. Southward penetration of the Oyashio water system and the wintertime condition of midlatitude westerlies over the North Pacific. *Bull. Hokkaido Natl. Fish. Res. Inst.*, 59, 103-120.
- 服部茂昌, 1964. 黒潮ならびに隣接海域における稚魚の研究. 東海区水研報, 40, 1-111.
- Hattori, S. and H. Katoh, 1968. Surface current in the southern water off Japan viewed from drift bottle experiment, with special reference to translocation of the fish eggs and larvae. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, 45, 1-30.
- Hollowed, A. B. and W. S. Wooster, 1992. Variability of winter

- ocean conditions and strong year classes of northeast Pacific groundfish. *ICES mar. Sci. Symp.*, 195, 433-444.
- Hopkins, T. L. and R. C. Baird, 1985. Aspects of the trophic ecology of the mesopelagic fish *Lampanyctus alatus* (Family Myctophidae) in the eastern Gulf of Mexico. *Biol. Oceanogr.*, 3, 285-313.
- Hopkins, T. L. and J. V. Gartner, Jr., 1992. Resource-partitioning and predation impact of a low-latitude myctophid community. *Mar. Biol.*, 114, 185-197.
- 市川 洋, 茶園正明, 1995. 南西諸島における表層流速の経年変動. 海と空, 71, 129-138.
- 伊藤 準, 1964. 海洋生活期におけるサケマス類の餌料と摂餌特性について. 北海道区水研報, 29, 85-97.
- Japanese Fisheries Agency, 1965. Japanese pelagic investigation on Fur Seals. 74 pp.
- Kawabe, M., 1986. Transition processes between the three typical paths of the Kuroshio. *J. Oceanogr. Sci. Japan*, 42, 174-191.
- 川口弘一, 1977. マイクロネクトン群集-駿河湾のハダカイワシ科魚類. 海の生物群集と生産 (西沢, 石田, 川崎編), 恒星堂厚生閣, 235-268.
- 川口弘一, 1986. 日本産ハダカイワシ目魚類の検索. *UO*, 36, 15-45.
- Kawaguchi, K. and J. Mauchline, 1982. Biology of myctophid fishes (Family Myctophidae) in the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean. *Biol. Oceanogr.*, 1, 337-373.
- Kawaguchi, K., H. Ikeda and S. Ueyanagi, 1972. Geographical distribution of surface-migrating myctophid fishes (Genus *Myctophum*) in the tropical and subtropical Pacific and Indian Oceans. *Bull. Far Seas Fish. Res. Lab.*, 6, 23-37.
- 川合英夫, 1972. 黒潮と親潮の海況学. 海洋物理II, 海洋科学基礎講座, 東海大学出版会, 129-320.

- Kawamura, A. and F. Fujii, 1988. Forage of the mesopelagic fishes, *Symbolophorus californiensis* (Eigenmann and Eigenmann) and *Tarletonbeania taylori* Mead caught in gill nets in the northwestern north Pacific Ocean. *Bull. Ocean. Res. Inst. Univ. Tokyo*, 26 (Part II), 143-159.
- Kawasaki, T., 1991. Effect of global climatic change on marine ecosystems and fisheries. In: *Climate change: Science, impacts and policy, proceedings of the second world climate conference*, eds. J. Jager and H. L. Ferguson, Cambridge University Press, Cambridge, 291-299.
- Kerr, R. A., 1992. Unmasking a shifty climate system. *Science*, 255, 1508-1510.
- 木立 孝, 1982. 接沿岸域から黒潮流域におけるマクロプランクトンの分布について-特に黒潮流路に関連して-. 沿岸海洋研究ノート, 19 (2), 131-148.
- 木立 孝, 伊東 宏, 1979. 春期における黒潮およびその内側域のマクロプランクトン群集構造とその分布について. 東海区水研報, 97, 1-119.
- Kinzer, J., 1977. Observation on feeding habit of mesopelagic fish *Benthoosema glaciale* (Myctophidae) off NW Africa. In: *Oceanic sound scattering prediction*, eds. N. R. Anderson and B. J. Zahuranec, 381-392.
- Kinzer, J., 1982. The food of four myctophid fish species off north west Africa. *Rapp. P-V. Reun. CIEM.*, 180, 385-390.
- Kinzer, J. and K. Schulz, 1985. Vertical distribution and feeding patterns of midwater fish in the central equatorial Atlantic. *Mar. Biol.*, 85, 313-322.
- Kinzer, J., R. B. Schnack and K. Schulz, 1993. Aspects of horizontal distribution and diet of myctophid fish in the Arabian Sea with

- reference to the deep water oxygen deficiency. *Deep-Sea Res.*, 40, 783-799.
- 気象庁, 1989. 異常気象レポート'89. 大蔵省印刷局, 194-272.
- 黒田一紀, 1991. マイワシの初期生活期を中心とする再生産過程に関する研究. 中央水研報, 3, 25-278.
- 小林雅人, 杉本隆成, 平野敏行, 1986. GEK観測資料に基づく黒潮流路タイプ別の熊野灘・遠州灘の流況-II. 水産海洋研究会報, 37, 21-30.
- Loeb, V. J., 1979a. Larval fishes in the zooplankton community of the north Pacific central gyre. *Mar. Biol.*, 53, 173-191.
- Loeb, V. J., 1979b. Vertical distribution and development of larval fishes in the north Pacific central gyre. *Fish. Bull. US.*, 77, 777-793.
- Loeb, V. J., 1980. Patterns of spatial and species abundance within the larval fish assemblage of the north Pacific central gyre during late summer. *Mar. Biol.*, 60, 189-200.
- Longhurst, A. R. and W. G. Harrison, 1988. Vertical nitrogen flux from the oceanic photic zone by diel migrant zooplankton and nekton. *Deep-Sea Res.*, 35, 881-899.
- Manzer, J. I., 1968. Food of Pacific salmon and steelhead trout in the northeast Pacific Ocean. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 25, 1085-1089.
- Marumo, R., 1966. *Sagitta elegans* in the Oyashio undercurrent. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 22 (4), 129-137.
- Marumo, R. and M. Kitou, 1956. Distribution of pelagic larvae of littoral animals in the open sea. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 22 (4), 225-228.
- 丸山 潔, 1970. 東北地方深海産魚類. 東北水研報, 30, 43-66.
- 松尾 豊, 1980. 日本近海の無脊椎動物ニューストンに関する研究. 東京大学学位論文, 109 pp.

- Matuo, Y., T. Nemoto and R. Marumo, 1976. A convertible neuston net for zooplankton. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 23 (1), 26-30.
- McFarlane, G. A. and R. J. Beamish, 1992. Climatic influence linking copepod production with strong year-class in sablefish, *Anoplopoma fimbria*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49, 743-753.
- McGowan, J. A., 1984. The California El Nino, 1983. *Oceanus*, 27 (2), 48-51.
- McGowan, J. A., 1985. El Nino 1983 in the southern California Bight. In: *El Nino north-Nino effects in the eastern subarctic Pacific Ocean*, edited by Wooster, W. S. and D. L. Fluharty, Washington Sea Grant program, Seattle, WA., 164-184.
- Mead, G. W. and F. H. C. Taylor, 1953. A collection of oceanic fishes from off north-eastern Japan. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 10, 560-582.
- Merrett, N. R. and H. S. J. Roe, 1974. Pattern and selectivity in the feeding of certain mesopelagic fishes. *Mar. Biol.*, 28, 115-126.
- Murphy, G. I. and R. I. Clutter, 1972. Sampling anchovy larvae with a plankton purse seine. *Fish. Bull. US.*, 70 (3), 789-798.
- 森 慶一郎, 1980. 油谷湾における浮遊期、底生生活初期のマダイの生態. *西海区水研報*, 54, 59-78.
- 森 慶一郎, 1981. 魚類プランクトンの定量的採集方法 (レビュー). *Report of fisheries resource investigations by the scientists of the Fisheries Agency, Japanese Government*, 22, 29-52.
- Moser, H. G., 1996. The early stages of fishes in the California current region. *CalCOFI Atlas*, 33, 382-475.
- Nafpaktitis, B. G. and M. Nafpaktitis, 1969. Lanternfishes (Family Myctophidae) collected during cruises 3 and 6 of the R/V *Anton Bruun* in the Indian Ocean. *Bull. Los Angeles county museum of natural history science*, 5, 79 pp.
- Nakai, Z., 1962. Apparatus for collecting macroplankton in the

- spawning surveys of iwashi (sardine, anchovy, and round herring) and others. *Bull. Tokai. Reg. Fish. Res. Lab.*, 9, 221-237.
- 中田 薫, 1997. 黒潮周辺海域におけるマイワシ初期餌料環境に関する研究. *中央水研報*, 9, 19-128.
- 農林水産省経済局統計情報部, 1995. 平成5年度漁業・養殖業生産統計年報.
- 小達 繁, 1966. 東北海区におけるハダカイワシ科魚類の研究-III ススキハダカ *Myctophum affine* (Lutken) の年令と成長. *東北水研報*, 26, 35-43.
- 小達 繁, 1967. 東北海区における稚魚の研究-IV 出現種類と季節的出現傾向. *東北水研報*, 27, 61-75.
- 小達和子, 1994. 東北海域における動物プランクトンの動態と長期変動に関する研究. *東北水研報*, 56, 115-173.
- 小達 繁, 小川 達, 1961. 東北海区におけるハダカイワシ科魚類の研究-II ススキハダカ *Myctophum affine* Temminck et Schlegel. *東北水研報*, 19, 90-97.
- 小川 達, 1961. 東北海区におけるハダカイワシ科魚類の研究-I 種類と分布. *東北水研報*, 19, 81-89.
- Omori, M., 1967. *Calanus cristatus* and submergence of the Oyashio water. *Deep-Sea Res.*, 14, 525-532.
- Omori, M., 1969. Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the north Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, 3, 4-10.
- 小沢 貴和, 1978. 外洋性魚類の捕食連鎖構造. *月刊海洋科学*, 109, 889-894.
- Ozawa, T., 1986. Early life history of the family Myctophidae in the ocean off southern Japan. In: *Studies on the oceanic ichthyoplankton in the western north Pacific*, ed. Ozawa, T., Kyushu Univ. Press, Fukuoka, 114-188.

- Pakhomov, E. A., R. Perissinotto and C. D. McQuaid, 1996. Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 134, 1-14.
- Paxton, J., 1972. Osteology and relationships of the lanternfishes (Family Myctophidae). *Bull. Los Angeles county museum of natural history science*, 13, 81 pp.
- Pearcy, W. G., 1964. Some distributional features of mesopelagic fishes off Oregon. *J. Mar. Res.*, 22, 83-102.
- Pearcy, W. G., 1976. Seasonal and inshore-offshore variations in the standing stocks of micronekton and macrozooplankton off Oregon. *Fish. Bull. US.*, 74, 70-80.
- Pearcy, W. G. and W. Paterson, 1979. Composition of the feeding habits of migratory and non-migratory *Stenobrachius leucopsarus* (Myctophidae). *Mar. Biol.*, 51, 1-8.
- Pearcy, W. G., T. Nemoto and M. Okiyama, 1979. Mesopelagic fishes of the Bering Sea and adjacent northern North Pacific Ocean. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 35, 127-135.
- Pearcy, W. G., E. E. Krygier, R. Mesecar and F. Ramsey, 1977. Vertical distribution and migration of oceanic micronekton off Oregon. *Deep-Sea Res.*, 24, 223-245.
- Pearcy, W. G., R. D. Brodeur, J. M. Shenker, W. W. Smoker and Y. Endo, 1988. Food habits of Pacific salmon and steelhead trout, midwater trawl catches and oceanographic conditions in the Gulf of Alaska, 1980-1985. *Bull. ORI. Univ. Tokyo*, 26 (Part II), 29-78.
- Roe, H. S. J. and J. Badcock, 1984. The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the north eastern Atlantic. 5. Vertical migrations and feeding of fish. *Progr. Oceanogr.*, 13, 389-424.
- Roemmich, D. and J. McGowan, 1995a. Climatic warming and the

- decline of zooplankton in the California current. *Science*, 268, 352-353.
- Sameoto, D. D., 1988. Feeding of lantern fish *Benthosema glaciale* off the Nova Scotia Shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 44, 113-129.
- Samyshev, E. Z. and S. V. Shtinkin, 1971. Feeding patterns of some species of myctophids and *Maurolicus muelleri* caught in the sound-dispersing layers in the northwestern African area. *Annales Biologiques. Copenhagen*, 28, 212-215.
- Sato, J., 1962. Miocene fishes from the western area of Shizukuishi basin. Iwate Prefecture, northeastern Japan. *Earth Sci.*, 59.
- Smith, P. E., 1985. A casehistory of an Anti-El Nino transition on plankton and nekton distribution and abundance. In: *El Nino north-Nino effects in the eastern subarctic Pacific Ocean*, eds. Wooster, W. S. and D. L. Fluharty, Washington Sea Grant program, Seattle, W. A., 121-142.
- Smoker, W. and W. G. Percy, 1970. Growth and reproduction of the lanternfish *Stenobrachius leucopsarus*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 27, 1265-1275.
- Sokal, R. R. and F. J. Rohlf, 1995. *Biometry*, W. H. Freeman and Company, New York, 887 pp.
- Souter, A. and J. D. Isaacs, 1974. Abundance of pelagic fish during the 19th and 20th centuries as recorded in anaerobic sediments off the Californias. *Fish. Bull. US.*, 72, 257-273.
- 杉本 隆成, 1996. 総論: GLOBECの国際的動きと日本の体制. 水産海洋研究, 60 (1), 68-70.
- 杉本 隆成, 1995. 海の環境と生物資源の変動. 海の生産力と魚 (谷内・平野編), 恒星社厚生閣, 27-39.
- 竹内 勇, 1972. 北部北太平洋および隣接水域におけるサケ属魚類の餌生物の分布とそれらの胃内容物に関する研究. 北海道区水

- 研報, 38, 1-119. (in Japanese with English abstract).
- Taylor, H. R., Jr. and W. G. Percy, 1975. The feeding habits of three species of lanternfishes (Family Myctophidae) off Oregon, USA. *Mar. Biol.*, 32, 7-11.
- 友定 彰, 1988. 水温の長期変動とマイワシ漁獲量の長期変動. 東海区水研報, 126, 1-9.
- 友定 彰, 1994. 日本周辺海域の水温の長期変動. 東北水研報, 56, 1-45.
- Trenberth, K. E., 1990. Recent observed interdecadal climate changes in the north hemisphere. *Bull. Am. Met. Soc.*, 71, 988-993.
- Trenberth, K. E. and J. W. Hurrell, 1994. Decadal atmosphere-ocean variations in the Pacific. *Clim. Dyn.*, 9, 303-319.
- Tucker, G. H., 1951. Relation of fishes and other organisms to the scattering of underwater sound. *J. Mar. Res.*, 10, 2.
- 魚谷逸朗, 1973. カタクチその他イワシ類シラスの浮き袋と生態について. 日本水産学会誌, 38 (9), 867-876.
- 宇佐見修造, 1973. マサバの資源学的研究-とくにマサバ太平洋系群の成魚について. 東海区水研報, 76, 71-147.
- Venrick, J. A., J. A. McGowan, D. R. Cayan and T. L. Hayward, 1987. Climate and Chlorophyll a: Long-term trends in the central north Pacific Ocean. *Science*, 238, 70-72.
- Vinogradov, M. E. 1968. Vertical Distribution of the Oceanic Zooplankton. Moscow Publishing House, Nauka, 339 pp.
- 渡部泰輔, 1970. マサバ発育初期における形態・生態ならびに資源変動に関する研究. 東海区水研報, 62, 1-283.
- 渡部泰輔, 1982. 沿岸回遊性浮魚類の卵・稚仔分布と黒潮. 沿岸海洋研究ノート, 19 (2), 149-162.
- 渡部泰輔, 1992. 多獲性浮魚類の再生産からみた魚種交替について. 水産海洋研究, 56 (4), 505-514.

- 渡邊良朗, 1988. 稚魚ネット1曳網当りサンマ仔稚魚採集尾数の偏りの補正. 東北水研報, 50, 49-88.
- Watanabe, Y., 1990. A set of brightness categories for examining diel change of catch efficiency of saury larvae and juveniles by a neuston net. *Bull. Japan. Soc. Fish. Oceanogr.*, 54 (3), 237-241.
- 渡邊良朗, 1992. 表層曳きネットの仕様と採集データ処理法. 浮魚類卵・稚仔採集調査マニュアル, 中央水産研究所, 15-22.
- 渡邊良朗, 1996. マイワシの漁獲量はなぜ激減したか?. 化学と生物, 34 (6), 411-415.
- Willis, J. M. and W. G. Percy, 1982. Vertical distribution and migration of fishes of the lower mesopelagic zone off Oregon. *Mar. Biol.*, 70, 87-98.
- Willis, J. M., W. G. Percy and N. V. Parin, 1988. Zoogeography of midwater fishes in the subarctic Pacific. *Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo*, 26 (Part II), 79-142.
- Wisner, R. L., 1976. The taxonomy and distribution of lanternfishes (Family Myctophidae) of the eastern Pacific Ocean. *NORDA Report-3*, Navy ocean research and development activity, Bay St. Louis, Mississippi, 229 pp.
- Yang, S. K., Y. Nagata, K. Taira and M. Kawabe, 1993a. Southward intrusion of the intermediate Oyashio water along the east coast of the Boso peninsula. I. Coastal salinity-minimum-layer water off the Boso Peninsula. *J. Oceanogr.*, 49, 89-114.
- Yang, S. K., Y. Nagata, K. Taira and M. Kawabe, 1993b. Southward intrusion of the intermediate Oyashio water along the east coast of the Boso peninsula. II. Intrusion events into Sagami Bay. *J. Oceanogr.*, 49, 173-191.

