

瀬戸内海備讃瀬戸におけるイカナゴの再生産と加入 量変動に関する研究

牧野, 紀子

<https://hdl.handle.net/2324/7329560>

出版情報 : Kyushu University, 2024, 博士 (農学), 論文博士
バージョン :
権利関係 :



瀬戸内海備讃瀬戸におけるイカナゴの
再生産と加入量変動に関する研究

牧 野 (赤 井) 紀 子

2 0 2 4

目 次

略語及び用語の定義	1
第1章 緒論	2
第2章 イカナゴ夏眠場の海洋環境	7
第1節 底質環境	7
第2節 水温	12
第3章 イカナゴの生残・再生産に及ぼす夏眠水温の影響	15
第1節 0歳魚への影響	15
第2節 高齢魚への影響	23
第4章 イカナゴの再生産に及ぼす年齢の影響と加入の関係	28
第5章 イカナゴの発育初期の成長と生残の関係	41
第6章 総括	57
要旨	62
謝辞	65
参考文献	67
図表	82

略語及び用語の定義

略語	英語表記	説明
BW	Body Weight	体重 (g)
CF ₁ ※	Condition Factor	肥満度； $CF_1 = BW \times SL^{-3} \times 10^6$
CF ₂ ※	Comparison of Condition Factor	実質肥満度； $CF_2 = SW \times SL^{-3} \times 10^6$
D	Density	各年齢群の冬季空釣りこぎ調査時の成熟した雌の密度（空釣りこぎ 1 曳航あたりの採集尾数）と各年齢群の成熟率を乗じた値
DJ	Juvenile Stage Duration Difference	稚魚期間の予測値と実測値の差異；第 5 章式 (6)
DJstd	Standardized DJ	標準化した稚魚期間の差異；第 5 章式 (10)
DL	Larval Stage Duration Difference	仔魚期間の予測値と実測値の差異；第 5 章式 (5)
DLstd	Standardized DL	標準化した仔魚期間の差異；第 5 章式 (10)
EPI	Egg Production Index	産卵量指数；第 4 章式 (3)・(4)，第 5 章式 (11)・(12)
GJ	Daily Growth Rate in the Juvenile Stage	稚魚期の日間成長率；第 5 章式 (2)
GJ _{predicted}	Predicted GJ Considering Water Temperature	水温から予測される稚魚期の日間成長率；第 5 章式 (14)
GL	Daily Growth Rate in the Larval Stage	仔魚期の日間成長率；第 5 章式 (1)
GL _{predicted}	Predicted GL Considering Water Temperature	水温から予測される仔魚期の日間成長率；第 5 章式 (15)
GLM	Generalized Linear Model	一般化線形モデル
GLMM	Generalized Linear Mixed Model	一般化線形混合モデル
HD	Hatch Date	漁獲日と各個体の日齢から計算した孵化日
HDstd	Standardized HD	標準化した孵化日；第 5 章式 (9)
ln	Natural Logarithm	自然対数
N _{DJ}	Age at 30 mm SL	SL が 30 mm に達する日齢
N _{DJ} - N _{DL}	Duration of the Juvenile Stage	稚魚期間（実測値）
N _{DL}	Age at 21 mm SL	SL が 21 mm に達する日齢，仔魚期間（実測値）
PF	Potential Fecundity	孕卵数（個）
RF	Relative Fecundity	相対孕卵数（個・g ⁻¹ ）；第 4 章式 (2)
rGJ	Relative GJ	水温で標準化した稚魚期の成長率；第 5 章式 (4)
rGL	Relative GL	水温で標準化した仔魚期の成長率；第 5 章式 (3)
RPE	Recruitment per EPI	EPI あたりの加入量
SSB	Spawning Stock Biomass	産卵親魚量
SL	Standard Length	標準体長 (mm)，本文中で「体長」と記載されている場合は標準体長を指す
SW	Somatic Weight	生殖腺除去体重 (g)
WTJ	Water Temperature in Juvenile Stage	稚魚期の経験水温 (°C)
WTL	Water Temperature in Larval Stage	仔魚期の経験水温 (°C)
R ²	Pseudo-coefficient of Determination	疑似決定係数；第 2 章式 (3)

※第 4 章では肥満度（実質肥満度）を生殖腺除去体重に基づいて算出した（ $CF = SW \times SL^{-3} \times 10^6$ ）。夏季調査（成熟前）の生殖腺重量は 0 g とし，肥満度と実質肥満度を分けずに 1 つの指標で評価した。

第1章 緒論

イカナゴ科 (*Ammodytidae*) は世界で 33 種が記載されており, その中でイカナゴ属 (*Ammodytes*) は8種からなる (Orr *et al.*, 2015; 井田 齊, 2019)。8種のうち, *Ammodytes heian* (オオイカナゴ), *A. hexapterus* (キタイカナゴ), *A. japonicus* (イカナゴ: 以前は *A. personatus* に分類されていたが, Orr *et al.* (2015) により整理された), *A. personatus* の4種は北太平洋に, *A. americanus*, *A. dubius*, *A. marinus*, *A. tobianus* の4種は北大西洋に分布する。イカナゴ属魚類の大部分は北緯 40~60°の高緯度海域に生息する亜寒帯性種であるが (橋本, 1991), イカナゴは比較的温暖な海域に分布する温帯性種である (井上ほか, 1967)。イカナゴ属魚類は, 円筒形の細長い小型魚で, 下顎が上顎より長い, 腹椎が尾椎よりも多い, 背鰭と尻鰭に棘条がない, 腹鰭や鰓がないなどの形態的特徴を有する (Ida *et al.*, 1994)。動物プランクトン食性種である本種は, 魚食性魚類をはじめ, 鳥類や海獣類などの多様な海洋動物の主要な餌となっており沿岸生態系において重要な役割を果たしている (Robards *et al.*, 1999; Staudinger *et al.*, 2020)。

日本産イカナゴ属魚類は, イカナゴ, オオイカナゴ, キタイカナゴの3種が存在する。イカナゴの分布は東シナ海から朝鮮半島, 日本海, 太平洋沿岸に認められる。日本沿岸域においては, 北海道の沿岸, 仙台湾, 若狭湾, 伊勢湾, 瀬戸内海が主要な生息場となっている。イカナゴは回遊範囲が限られており, 群間の交流が少ないため, 日本周辺海域には複数の地域個体群が存在すると考えられている (橋本, 1991)。キタイカナゴは北海道北部に分布するが, オオイカナゴとイカナゴの分布は北日本沿岸で一部重複することが形態学的特徴や遺伝学的分析により示されている。しかし, これらの種における計数形質や計測形質は広範にわたって重複していることから

(Orr *et al.*, 2015), 外部形態のみによる種同定は困難であるとされている (甲斐・美坂, 2016)。

一方, 遺伝学的分析結果によると, 朝鮮半島西岸, 伊勢湾, 若狭湾および瀬戸内海にはイカナゴが, 青森県や東北地方太平洋沿岸から北海道北部にはオオイカナゴが分布する (Ren *et al.*, 2015; Han *et al.*, 2018; 甲斐, 2019)。福島県以東では, オオイカナゴとイカナゴが同所的に分布しているが, 夏眠場所や産卵期は類似していることが示されている (吉永・青山, 2019)。複数種が存在する地域では漁獲統計上区別されておらず, 水産庁による資源評価では, 宗谷海峡においてはキタイカナゴ, オオイカナゴ, イカナゴの 3 種がイカナゴ類として, 青森県から茨城県までの北太平洋北部ではオオイカナゴとイカナゴの 2 種がイカナゴとして一括で評価されている。一方, 伊勢・三河湾と瀬戸内海東部については, イカナゴの 1 種類で資源評価されている。このうち, 後者は備讃瀬戸, 播磨灘, 大阪湾および紀伊水道に分布する群を指す (高橋・河野, 2024)。

イカナゴ類における生態学的特色の一つは潜砂行動を示すことである。夜間にみられる潜砂行動は, 外的要因 (光条件) と内的要因 (メラトニンの概日分泌リズム) によって調節されていることが示されている (Amiya *et al.*, 2023)。また, イカナゴは初夏〜初冬の長期間にわたって摂餌活動を停止して, 代謝を抑えるために砂の中で過ごす“夏眠”を行う。これは夏季の高水温時におけるエネルギーの消耗を最小限に抑える働きがあると考えられており, イカナゴが生活圏を温暖域に拡大する際に獲得した生態学的特性であると推察されている (Behrens *et al.*, 2007; Tomiyama and Yanagibashi, 2004; 山田, 2011)。一方で, 北海道のイカナゴは夏眠しないことが知られている。伊勢湾や瀬戸内海東部の潜砂場 (夏眠場) は, 潮通しの良い, 粒径 0.25~4.0 mm の砂底質の水域に認められる (中村ほか, 1997; 反田, 1998)。瀬戸内海に分布するイカナゴの寿

命は3～4年であり、1歳で体長が約83 mm（範囲80～85 mm）、2歳で約105 mm（範囲80～130 mm）、3歳で125 mm以上に達すると報告されている（浜田，1985）。冬から春にかけて活発に摂餌し、体サイズを増加させた後、水温が20℃前後に達する6～7月に夏眠を開始する。夏眠中は摂餌をせず、夏眠期後半の11月に成熟を開始し、夏眠終了直後の12～1月に産卵する（浜田，1985；反田・岡本，1992；山田・久野，1999a）。

瀬戸内海関係11府県のうち、平成30年（2018年）から令和4年（2022年）までの5年間にイカナゴの漁獲量（農林水産省，2024）が記録されているのは和歌山県、大阪府、兵庫県、岡山県、大分県、香川県、徳島県および愛媛県の8府県である。このうち、瀬戸内海のイカナゴ漁獲量の大部分は兵庫県、大阪府、香川県によるものである。広島県、山口県、福岡県でも、かつてはイカナゴを対象とする漁業が存在したが、海砂採取による生息場の消失・減少、高水温化の影響等により減衰した。兵庫県や大阪府では播磨灘や大阪湾において主に船びき網漁業で漁獲されているのに対し、香川県では主に備讃瀬戸において袋まち網漁業の一種であるいかなご込網漁業によって漁獲される。瀬戸内海区におけるイカナゴの漁獲量（農林省，1955-1970；中国四国農政局，1971-2002；農林水産省，2024）は、1950年代以降増加傾向を示し、1980年には74,248 トンを記録した。しかし、その後、漁獲量は徐々に減少し続け、さらに2017年には1,747 トンに急減し、以降、低迷している（Fig. 1a）。

備讃瀬戸は播磨灘と燧灘に隣接する東西に細長い瀬戸部であり、平均水深16.3 mと瀬戸内海で最も浅い海域である（瀬戸内海環境保全協会，2023）。また、瀬戸内海のほぼ中央に位置するため、外海との海水交換性が低い海域である。この海域は潮汐の干満差が大きいことや狭い水道で

あることから、強い潮流（2.5 ノット以上）が発生するため、周年にわたって成層がほとんど認められない（武岡，1985）。備讃瀬戸にはこの強潮流によって形成された砂堆が点在し、イカナゴの夏眠場となっている。いかなご込網漁業は、備讃瀬戸のこのような海洋環境を利用した漁業であり、1月中旬から産卵を終えた親魚を漁獲するフルセ漁、その年に発生した稚魚を2～4月に漁獲するシンコ漁があり、釜揚げやくぎ煮等として利用される。香川県におけるイカナゴの漁獲量（農林省，1955-1970；中国四国農政局，1971-2002；農林水産省，2024）は、1960年代の後半から急増し、1980年に23,130トンで過去最高値を記録した後、1994年頃までは6,000トン前後で安定していた。しかし、その後、漁獲量は大きく変動しながら減少し続け、2017年には291トン、2021年には279トンと、過去最低値を更新している（Fig. 1b）。

瀬戸内海のイカナゴの漁獲量（加入量）は水温や餌料環境などの環境条件と密接な関係があることが示されている。日下部ほか（1997）は、ニューラルネットワークモデルを用いて瀬戸内海東部海域（播磨灘，大阪湾）のイカナゴの加入量予測を行い、前年9月の大阪湾底層における高水温が負の影響を及ぼすことを示し、夏眠中の高水温が親魚の再生産に悪影響を与えているのではないかと推論している。一方、播磨灘のイカナゴでは、栄養塩（溶存態無機窒素）濃度の低下によって海域の生物生産量が低下し（橋口ほか，2021）、餌となるカイアシ類および夏眠前のイカナゴの肥満度が減少していることから、再生産に負の影響を及ぼしていることが示唆されている（Nishikawa *et al.*, 2020）。このように、瀬戸内海におけるイカナゴの再生産や加入量予測に関する知見は、播磨灘や大阪湾に限定されており、海洋環境が異なる備讃瀬戸における研究はほとんど行われていない。このため、当該海域における本種の加入量変動機構を理解するためには、

成熟率や産卵数に及ぼす環境の影響やその年齢間による違いなどを調べ、親魚群の再生産力と加入量の関係を明らかにすることが重要である。さらに、初期減耗の変動要因となる孵化日や初期成長に及ぼす環境の影響を明らかにすることで、加入量予測の精度向上につながると考えられる。

そこで、本研究では備讃瀬戸に生息するイカナゴを対象に、飼育試験および野外調査を通じて本種の資源生態学的特性の解明を目指した。まず第 2 章では、夏眠中のイカナゴが経験する砂中温度と水温との差異および水温の長期変動を調査し、備讃瀬戸のイカナゴ夏眠場における海洋環境を確認した。第 3 章では、夏眠期の水温がイカナゴの生残、肥満度および再生産に及ぼす影響を飼育実験により調べた。第 4 章では夏・冬季の調査船調査で採集したイカナゴについて、親魚密度、年齢組成、成熟率、産卵量指数等を推定し、再生産に及ぼす親魚の年齢の影響と加入量との関係を評価した。第 5 章では、イカナゴの発育初期の成長と生残の関係を把握するため、稚魚の耳石の日齢解析により、孵化時期、成長率および仔魚期間等を推定し、加入量や初期生残との関係を調べた。第 6 章では、各章の結果を総括した総合考察を行った。

第2章 イカナゴ夏眠場の海洋環境

第1節 底質環境

夏眠期のイカナゴは、基礎代謝によって体内に蓄えられたエネルギーを消費するため、体重（＝肥満度）が減少する（柳橋ほか，1997）。夏眠中の基礎代謝量は水温によって変化するため（山田，2011），夏眠期間中のエネルギーの消耗度合いは，夏季に経験する水温の直接的な影響を受ける。備讃瀬戸は潮流が速いことに加えて，瀬戸内海を東西に結ぶ航路と本州と四国をつなぐ航路が交差していること，小型機船底びき網漁業，さし網漁業，袋まち網漁業などの漁船漁業が盛んなことから，船舶が輻輳する海域であり（原，1986），長期間の水温測定は困難である。

このため，香川県水産試験場では，備讃瀬戸におけるイカナゴが経験する水温の代替指標として，高松市屋島湾口（以下，屋島湾という。）の自動観測ブイで測定される水温を採用している。しかし，夏眠期のイカナゴは砂中に潜って過ごすため，砂中温度と水温との間に差異がないかを確認しておく必要がある。一方，当該海域では1950年代半ばから2005年まで建設工事の為に骨材資源として海砂採取が行われた。採取される海砂の粒径がイカナゴの夏眠場の底質粒径と一致していたことから，イカナゴの生息に適した底質環境に大きなダメージを与えた可能性が示唆されている（反田，1998）。本節では，備讃瀬戸のイカナゴの夏眠場における砂中温度，海底直上水温および底質性状との関係をダイバー潜水によって調べた。

材料と方法

調査対象地は，「平瀬」，「横瀬」，「中瀬」，「オーソの瀬」（海上保安庁水路部，2013; Fig. 2-1）で，いずれも香川県水産試験場の空釣りこぎ調査（第4章を参照）において，夏眠期間中にイカ

ナゴが採集された海域である。また、中瀬とオーソの瀬では、過去に海砂が採取されていた地点を含む。オーソの瀬については、海砂採取と砂中温度の関係を調べるため、海砂採取により海底が大きく掘り込まれた地点「オーソの瀬深場 (deep)」(環境省水環境部閉鎖性海域対策室, 2002)と非採取地点「オーソの瀬」の2地点を選定し、計5地点で調査を実施した (Fig. 2-1)。調査は、2017~2019年の8月末から9月初めに実施した。なお、ダイバーの作業性を考慮し、また、間隙水の動きが最小限になると考えられる小潮期の転流時に原則として行った (Table 2-1)。

ボタン型メモリー水温計 (Onset, Tidbit V2) を鉄製の棒に 5 cm 間隔で砂中深度 20 cm までとなるよう (オーソの瀬の2地点についてはいずれも 15 cm まで) しっかりと固定した。調査地点においてダイバーが海底に対し鉄棒を垂直に突き刺して設置し、30 秒毎の温度を約 30 分間記録した。最上部の水温計は底質表面から完全に露出させ、海底直上水温を測定した。水温計は各層1個設置したが、オーソの瀬の2地点については、砂中深度 10 cm には3個、それ以外の層については2個とし、平均値を求めた。なお、平瀬では30分間の測定において、約10分ごとに場所を変えて実施したため、水温計の値が安定した5分間の平均値を求めた。それ以外の地点では同じ場所で約30分間設置し、水温が安定した15分間の平均値を求めた。また、多項目水質計 (RINKO-Profiler, JFE アドバンテック社製) により鉛直水温を 10 cm 間隔で測定した。ただし、中瀬では鉛直水温は測定しなかった。

底質コアは水温計設置場所付近においてダイバーにより直接採取した。アクリル管 (内径 10 cm, 長さ 40 cm) を使用し、平瀬および横瀬では2本ずつ、それ以外の地点では1本ずつ柱状に試料を採取した。アクリル管を海底に対して垂直に押し込み、ゴム栓で管上端を密栓して静かに

引き抜き、負圧により長さ 15 cm 以上の底質コアを採取した。密栓して実験室に持ち帰り、原形を壊さないように管から押し出し、表層から概ね 0～5, 5～10, 10～15, 15～20 の 5 cm 間隔に層切りにした、計 4 層を試料とした。ただし、中瀬および横瀬は採取した堆積物の深さがそれぞれ最大で 15 cm, 17 cm であったため、15 cm までの 3 層の試料とした。試料は、層別に粒度分析と強熱減量分析に供した。粒度分析については、8 段階標準分析フルイ（目開き 0.0625, 0.125, 0.25, 0.5, 1.0, 2.0, 4.0, 8.0 mm）による乾式法（日本海洋学会, 1986 に準拠）で行った。粒径の単位は、粒度分析で幅広く使用されている ϕ スケールを使用した。

$\phi = -\log_2 d$; ここで d は粒径（単位, mm）

計られた粒度分布から累積粒度分布曲線を求めた後、Inman（1952）の式によって中央粒径値（ $Md\phi$ ）、淘汰度（ $\sigma\phi$ ）を計算した。計算式は次のとおりである。

$$Md\phi = \phi_{50} \quad (1)$$

$$\sigma\phi = (\phi_{84} - \phi_{16}) \times 2^{-1} \quad (2)$$

粒度区分は Wentworth（1922）に従って分類した。強熱減量分析については、風乾させた底質試料から 2 mm 以上の粒子を除去した後、550℃で 3 時間燃焼して試料重量の減量（IL550）を求めた。なお、温度計やアクリル管の設置状況は、ダイバーにより撮影された水中ビデオ映像により確認した。

海底直上水温（砂中深度 0 cm）と砂中深度 5, 10 および 15 cm の温度との差異（以下、0～5 cm 温度差, 0～10 cm 温度差, 0～15 cm 温度差とする。）を求め、各層（それぞれ 0～5 cm 層, 5～10 cm 層, 10～15 cm 層を対応させた）の底質性状との関係を調べた。

海底直上水温と砂中温度の差異に及ぼす水深の影響を調べるため、確率分布として正規分布を仮定し、0～5 cm 温度差、0～10 cm 温度差および 0～15 cm 温度差それぞれについて、自然対数 (ln) 変換を行った水深を説明変数とする一般化線形モデル (GLM) を構築した。GLM の適合度を判断するため、擬似変動係数 (R^2) を次式により求めた。

$$R^2 = 1 - (\text{残差逸脱度} \times \text{最大逸脱度}^{-1}) \quad (3)$$

GLM の解析は統計解析ソフトウェア、R 3.6.1 (R Core Team, 2019) を用いた。

結果および考察

海底直上水温と砂中温度の差異は、砂中深度 5 cm では 0～0.2℃、10 cm では 0～0.4℃、15 cm では 0.1～0.6℃、20 cm では 0.1～0.8℃の範囲で、砂中深度が深いほど、差が大きくなる傾向にあった (Fig. 2-2)。また、水深が深い横瀬とオーソの瀬で大きな差異が認められた。水深が浅い場所では差異が小さく、特に中瀬ではいずれの層でもほぼ同じ温度であった。イカナゴが生息するとされる砂中深度 10 cm までの温度は、海底直上と比較して最大で-0.4℃の差異があった。水深によって若干の差異が認められるものの、海底直上水温はイカナゴが夏眠時に経験する水温とほぼ一致すると考えられた。また、鉛直水温を測定しなかった中瀬を除く 4 地点における表層 (0.5 m) と海底直上 1 m (以下、B1 m とする。) の水温差は、0～0.3℃の範囲で (一例として、オーソの瀬における水温の鉛直分布を Fig. 2-3 に示す) 鉛直にほぼ一様であった。これらのことから、備讃瀬戸のイカナゴが夏眠期に経験する砂中温度は、自動観測ブイで測定された水温とほぼ一致すると考えられた。水深と 0～5 cm 温度差の間に有意な関係は認められなかった ($n=5$, $p=0.09$)

が、0~10 cm 温度差 ($n = 5$, $R^2 = 0.93$, $p < 0.001$) および 0~15 cm 温度差 ($n = 5$, $R^2 = 0.96$, $p < 0.001$) の間には有意な関係が認められた (Fig. 2-4)。

イカナゴの夏眠条件を満たす底質条件 (中央粒径 ($MD\phi$): 2~-1, 淘汰度 (ϕ): < 1.7 , 強熱減量: $< 3\%$, 含泥率: $< 6\%$; 反田, 1998) は、中瀬の 5~10 cm 層を除いて (淘汰度=1.7), 全ての分析層で認められた (Table 2-2)。平瀬, オーソの瀬およびオーソの瀬深場では、いずれも 20 cm 深さまでの柱状堆積物を採取した。5 cm ごとに区分された 4 層の堆積物には貝殻片が混入し、その色調や粒径も類似しており、各層の外観に明確な違いはなかった。一方、15 cm 程度までしか堆積物を採取できなかった中瀬および横瀬では、5 cm ごとに明確な層が確認された。また、平瀬やオーソの瀬の各層の中央粒径の差異は 0.1ϕ に満たなかったのに対して、中瀬では 1.3ϕ , 横瀬では 0.4ϕ の差異があり、淘汰度も同様の傾向にあった (Table 2-2)。なお、粒径が大きいほど、間隙水の交換率は高まると予想されるが、本研究ではこれら底質性状と海底直上と砂中温度の間に明瞭な差異は認められなかった。オーソの瀬の 2 地点において、20 cm の深さまでの各層は、ほぼ同じ中央粒径や淘汰度を示しており (Table 2-2), 海砂採取が底質性状に顕著な影響を与えている明確な証拠は得られなかった。ただし、本研究における底質の標本数は限定的であるため、より広範囲かつ異なる深度での追加調査が求められる。一方、Endo *et al.* (2019) は、底質の潜砂抵抗, すなわち、潜りやすさの指標となるせん断強度が中央粒径と強い相関関係にあることを示している。反田 (1998) は、播磨灘では水深の深い場所ほど大型の個体が分布しており、分布密度も深い地点ほど高いと報告している。イカナゴの潜砂底質選好性は、これら底質性状に加え、水深が深いほど海底直上水温との温度差が大きくなることも関係しているのかもしれない。

第2節 水温

第1節において、砂中温度と海底直上水温との間に大きな差異が認められなかったこと、また、備讃瀬戸が周年混合海域であることから（橋本ほか，1997），イカナゴが夏眠期間中に経験する砂中温度は表層水温によって評価することが可能である。瀬戸内海の年間平均気温はここ数十年で上昇しており，イカナゴの主要な夏眠場である備讃瀬戸においても，近年，周年を通じて水温が上昇傾向にある（山本，2003；樽谷，2007；阿保ほか，2018）。特に，8～9月に27℃を超える日が30日以上を観測するような年（例：2010年，2012年）には，本種が漁獲されない時期であるにもかかわらず，小型機船底びき網漁業で衰弱あるいはへい死した個体の入網が確認されている（赤井，私信）。これは，夏眠期の高水温がイカナゴの産卵親魚を減少させている一因であることを示唆している。そこで，本節では，屋島湾において観測されている水温を用いて，備讃瀬戸におけるイカナゴの生息水温の長期変動を調べた。さらに，兵庫県立農林水産技術総合センター水産技術センターの漁場観測システムによる明石海峡の水温観測結果を用いて，瀬戸内海のイカナゴの主要な生息場である播磨灘と備讃瀬戸の水温を比較した。

材料と方法

1975～2018年の日間水温は，香川県水産試験場が屋島湾（Fig. 2-1）に設置している水温自動観測ブイによって観測された水深1.5 mの日平均水温（1988年までは3時間間隔で測定した水温の平均値，1989年以降は30分間隔で測定した平均値）を用いた。ただし，1976年，1980年，1989年，1990年は30日以上欠測日があった。水温の変化量を推定するため，月平均値と測定

年の回帰直線を最小二乗法によって求め、F 検定によって回帰式の有意性を検定した。線形回帰分析法とは別に、Mann-Kendall test も実施した。いずれの方法でも有意水準 5%未満で有意差が認められた場合に、有意なトレンドであると判断し、回帰係数に（標本数 - 1）を乗じて上昇量を求めた。

兵庫県立農林水産技術総合センター水産技術センターでは、漁場観測システムにより水温の連続監視を行っている。このうち、播磨灘北東部に位置し、瀬戸内海東部海域で最大の夏眠場である鹿ノ瀬に最も近い明石観測局（Nishikawa and Okamoto, 2021）において、水深 1.5 m で測定された水温の日平均値（2000～2018 年）を播磨灘の水温とみなした。海域間の水温比較には、1～2 月の平均水温、8～9 月の平均水温および日平均水温が 26℃、27℃、28℃以上の日数を対象とした。変数間の比較には Mann-Whitney U test を用い、統計的有意水準を $p < 0.05$ とした。

結果および考察

屋島湾における 1975～2018 年の月別の経年変化を分析した結果、1 月と 12 月を除く各月において有意な水温上昇が確認された（Fig. 2-5）。この期間における各月の水温上昇範囲は、0.9℃（9 月）から 1.7℃（5 月）であり、特に春から初夏（3～7 月）にかけての上昇が顕著であった。また、1975～2018 年の年間平均水温には約 1.6℃の上昇が認められた（Table 2-3）。この傾向は、外海（太平洋）からの影響が少ない内湾域での水温変化、すなわち、夏季には太陽の短波放射、冬季には気温による影響を強く受ける地理的・季節的特性（柳，2001）を反映していると考えられる。備讃瀬戸は瀬戸内海で最も浅い水域の一つであるため、このような地理的特性が水温に及

ぼす影響は他の地域よりも大きいことが示唆される。

屋島湾および明石海峡の 2000～2018 年 1～2 月の 2 か月間の平均水温はそれぞれ $9.2 \pm 1.1^{\circ}\text{C}$, $10.0 \pm 1.5^{\circ}\text{C}$ で屋島湾が有意に低かった ($p < 0.01$)。一方, 8～9 月の 2 か月間の平均水温は, それぞれ $26.6 \pm 0.9^{\circ}\text{C}$, $25.5 \pm 0.9^{\circ}\text{C}$ で, 屋島湾が有意に高かった ($p < 0.01$)。特に夏季の屋島湾では, 26°C を超える日数が平均 46 日間, 27°C を超える日数が平均 20 日間に及び, 2007 年には 44 日間であった。さらに, 28°C を超える日数は 7 年間で観測され, 2010 年には 19 日間に達した。なお, 比較期間には入っていないが, 記録的な猛暑年であった 1994 年は 28 日間を記録している。これに対し, 明石海峡では 26°C を超える日数が平均で 18 日間にとどまり, 27°C を超える日数は 3 日間のみ, 28°C を超える日は観測されていない (Fig. 2-6)。このような水温の海域間による違いは, イカナゴの成長や成熟・産卵などの地理的変異をもたらしている可能性がある。

第3章 イカナゴの生残・再生産に及ぼす夏眠水温の影響

第1節 0歳魚への影響

イカナゴは冬～春の活発な摂餌期間を経て6～7月に夏眠を開始する。夏眠中は摂餌をせず、夏眠期後半の11月に成熟を開始し、夏眠終了直後の12～1月に産卵する（浜田，1985；反田・岡本，1992；山田・久野，1999a）。このようにイカナゴは夏眠開始までに体内に蓄積した栄養分を用いて夏眠中の個体維持と再生産をまかなうと考えられている。夏眠中に経験する水温によって代謝等によるエネルギーの消耗度合いが変化するため、夏季の高水温はイカナゴに悪影響を及ぼす可能性がある。しかし、イカナゴの夏眠期の水温と死亡率の関係を調べた報告は、伊勢湾産イカナゴを用いた1例（山田・久野，1999b）のみである。丸尾ほか（2022）は、大阪湾・播磨灘におけるイカナゴの生活史モデルにおいて、資源量や漁獲量は栄養塩類の流入量と正の関係がある一方で、水温による影響は比較的小さいことを示している。また、屋敷ほか（2022）は、イカナゴ資源の栄養塩・温度依存性をEcopath with Ecosimモデルにて検証したところ、近年の水温上昇がイカナゴ資源の減少に影響を及ぼしている可能性は低いと推察している。このような背景から、本節では、備讃瀬戸の夏季の水温に基づいて、イカナゴ未成魚（0歳魚）を用いた飼育試験を通じて、夏眠期間中の個体維持およびその後の再生産に及ぼす水温の影響を調べた。

材料と方法

天然海域における夏眠期の水温

イカナゴの夏眠期間と想定される7月1日から12月31日まで（1975～2010年）の水温は、屋

島湾に設置している水温自動観測ブイ (Fig. 2-1) によって観測された水深 1.5 m の日平均水温を用いた。ただし、1976, 1980, 1983, 1987, 1990, 1992 年は該当期間に欠測日が 20~94 日あった。毎年、水温は 9 月上旬に最高値を示す傾向にある。8~9 月の 2 か月間の平均水温は 26.1°C, 最高水温は 28.2°C, 最低水温は 24.3°C であった (Fig. 3-1)。

予備飼育

2010 年 5 月 27 日に香川県小豆郡土庄町豊島の南東部海域 (Fig. 2-1) で操業するいかなご込網漁業によって漁獲されたイカナゴ 0 歳魚を香川県水産試験場に運搬した。これらの個体は標準体長 (SL) が 78.4 ± 4.0 mm (平均 $\pm$ SD, $n = 100$), 体重 (BW) が 1.85 ± 0.31 g であった。数日間馴致した後、室内に設置した 0.5 kL 容透明ポリカーボネート水槽 3 基のうち、2 基には 300 尾程度、1 基には 400 尾程度収容し 7 月 27 日まで予備飼育を行った。ストレスを軽減するために水槽の周囲を暗幕で覆った。

6 月 16 日には、各水槽に夏眠床として粒径 1~2 mm の荒砂を 10 cm 厚さに敷いたプラスチック製コンテナ (65×40×15 cm) (山田・久野, 1999a) を 1 個ずつ設置した。夏眠開始までは、1 日 1 個体あたり体重の 4~5% の配合飼料 (おとひめ C1, C2, S2: 日清丸紅飼料社製) を午前 (9~10 時) および午後 (16~17 時) の 2 回に分けて給餌し、夏眠中は無給餌とした。砂ろ過海水を 1 日あたり 10~15 回転の交換率で各飼育水槽に注入した。また、予備飼育期間中は自然水温とし、その範囲は 18.7~24.3°C であった。夏眠開始は 3 水槽とも 7 月中旬であった。なお、夏眠開始は山田・久野 (1999a) に従い、ほぼ 100% のイカナゴが潜砂した日と定義した。

夏眠期の水温とへい死

自動観測ブイの水温データに基づき、過去の夏眠場周辺海域における 8～9 月の最低水温、平均水温、最高水温を想定して 24℃区、26℃区、28℃区の 3 区を設定し、水温が夏眠中の個体維持に及ぼす影響を調べた。水温の制御を開始した 2010 年 7 月 28 日を試験開始日とし、約 2 か月間は目的の水温に設定し、それ以後 1 か月間は自然水温にて飼育を継続した。なお、試験期間は 10 月 29 日までとした。水温調整について、砂ろ過海水の換水率を 4～5 回転・日⁻¹にした状態で、海水冷却器、海水ヒーターおよび室内冷房機によって 24℃を維持または約 0.3℃・日⁻¹の勾配で水温を徐々に上昇させた。設定水温には、26℃区では 8 月 1 日に、28℃区では 8 月 7 日に到達し、以後 9 月 25 日まで維持した。その後、約 0.5℃・日⁻¹の勾配で自然水温へ徐々に戻した。制御開始時の 3 水槽の水温は 23.9～24.3℃であった。また、設定水温到達日からそれらを維持した 9 月 25 日までの各区の平均水温は、24℃区で 24.1±0.2℃（平均±SD, $n = 58$ ）、26℃区で 25.9±0.3℃（ $n = 55$ ）、28℃区で 27.8±0.3℃（ $n = 49$ ）であった（Fig. 3-2）。試験開始時の飼育尾数は、24℃区で 408 尾、26℃区で 256 尾、28℃区で 294 尾であった。なお、予備飼育開始時に約 400 尾を収容した水槽を 24℃区に設定した。

夏眠床は、エアリフト方式で砂中の間隙水が絶えず循環するように設計されており（山田・久野, 1999a）、飼育水温と砂中温度はほぼ一致していることから、飼育水温を砂中温度として取り扱った。夏眠中の飼育イカナゴは砂から出てへい死することが知られている（山田・久野, 1999b）。試験開始時の 7 月 28 日から 10 月 29 日までの 3 か月間、砂から出てへい死した個体数を毎日記録した。試験開始時の各水槽の総個体数とへい死個体数に基づいて、累積生存率、累積死

亡率および日間死亡率を求めた。また、1 か月ごとにサンプリングを行い（試験開始直前の 7 月 26 日、試験開始 1 か月後の 8 月 29 日、試験開始 2 か月後の 9 月 29 日、試験開始 3 か月後（試験終了時）の 10 月 29 日）、体長と体重を測定し、肥満度（ $CF_1 = BW \times SL^{-3} \times 10^6$ ）を算出した。

夏眠期の水温と成熟

前記試験後、12 月 19 日まで飼育を継続し夏眠期の水温がその後の成熟に及ぼす影響を調べた。各水槽とも 11 月 26 日、12 月 12 日および 19 日の計 3 回サンプリングを行い、魚体測定の際に、生殖腺を目視して雌雄を判定した。雌の肥満度は、排卵後の吸水現象に伴って一時的に急増する（柳橋ほか、1997）。このため、魚体重（BW, g）から生殖腺重量（GW, g）を除いた生殖腺除去体重（somatic weight : SW, g）を用いて、実質肥満度（ $CF_2 = SW \times SL^{-3} \times 10^6$ ）を算出した。また、生殖腺指数は次の式により算出した（ $GSI = GW \times BW^{-1} \times 100$ ）。卵黄形成後期から成熟期の卵巣を持つ個体の GSI は 10 以上であることが知られている（山田ほか、1999）。このため、GSI が 10 以上の雌魚を用いて、重量法（山田ほか、1999）により孕卵数を推定した。

統計解析

24℃、26℃、28℃の各実験区間におけるサンプリング回次ごとの体長、体重および肥満度の平均値の差異を検出するために ANOVA を用い、有意な結果が得られた場合、Scheffe's F-test を用いて多重比較検定を行った。各区における累積死亡率と、12 月に行われた 2 回の測定において GSI が 1 以下であった個体の割合（雌雄判別なし）について、 χ^2 検定を用いて有意差を検定した。有

意差が確認された場合には、Tukey の多重比較検定を行った。累積死亡率の高かった 28℃区について、次の方法により生存個体と死亡個体の比較を行った。7 月 26 日、8 月 28 日および 9 月 26 日のサンプリング日に生存していた個体群から、それぞれサンプリング日の前後 1 週間以内に死亡した個体を選出した。すなわち、7 月 26 日のサンプリングについては、7 月 29 日から 8 月 1 日までに死亡した 7 個体、8 月 28 日のサンプリングでは、8 月 26 日から 9 月 3 日までに死亡した 15 個体、9 月 26 日のサンプリングでは、9 月 22 日から 9 月 27 日までに死亡した 5 個体を選出した。ただし、7 月 26 日については、サンプリング後 1 週間以内とした。サンプリング回次ごとに Mann-Whitney U test により死亡個体と生存個体の体長、体重および肥満度の差を検定した。なお、統計的有意水準はいずれも $p < 0.05$ とした。

本実験は各水温区 1 水槽で行ったものであり、偶然のばらつきがどの程度であるかを評価できないため、比率の差の検定を除き試験区間を統計学的に比較することはできない。このため、定期サンプリングにおいて得られた複数個体の平均値を各水槽の代表値として用い、個体レベルで比較した。

結果

夏眠期の水温とへい死

試験開始時の各区の体長、体重、肥満度 (CF_1) には有意な差異は認められなかった ($p = 0.98, 0.75, 0.85$, Table 3-1)。26℃区と 28℃区では、水温制御開始直後からへい死個体が認められ、累積死亡率は試験開始 1 か月後の 8 月 29 日にはそれぞれ 9.4%と 17.4%、2 か月後の 9 月 29 日には

11.5%と27.0%，3か月後の10月29日には13.7%と29.7%であった（Fig. 3-3）。26℃区と28℃区の日間死亡率（期間平均値）は，試験開始1か月後までがそれぞれ0.30%と0.60%，1か月後から2か月後までがそれぞれ0.09%と0.40%，2か月後から3か月後までがそれぞれ0.08%と0.12%であった。このように，高水温期間の前半にあたる最初の1か月間の死亡率が特に高く，水温降下期から自然水温期間にあたる2か月から3か月間の死亡は少なかった。一方，24℃区ではへい死は少なく，試験開始3か月後の累積死亡率は3.0%に留まった。累積死亡率には，3期間とも，いずれの試験区間の組み合わせにおいても有意差が認められた（ $p < 0.01$ ）。

定期サンプリングによる各区の体長，体重，肥満度（CF₁）は，体重については3か月後のサンプリング回次においてのみ有意差が認められたが（ $p < 0.05$ ），体長にはいずれの回も実験区間において有意差は認められなかった。肥満度については，28℃区で他の2区と比べ試験開始1か月後から有意に低下し（ $p < 0.01$ ， $p < 0.05$ ），自然水温へ戻した後もその傾向は継続した（Table 3-2）。

28℃区で選出された死亡個体と生存個体の体長，体重および肥満度には，各サンプリング回次においていずれも有意差は認められなかった（ $p = 0.82, 0.68, 0.39$ ）。

夏眠期の水温と成熟

雌のGSIは，11月26日の測定で28℃区が他の2区に比べて有意に低かった（ $p < 0.01$ ）が，12月19日にはほぼ同レベルまで上昇し，有意差は認められなくなった。雄のGSIは，11月26日に各区の平均が15～17，12月12日に24℃区で平均22，26℃区および28℃区で平均18～19とな

り，その後，各区とも横ばいあるいは漸減傾向を示した。12月12日の測定では，28℃区と24℃区の間でのみ有意差が認められた ($p < 0.05$)。また，精巣重量は12月12日，19日の測定において，28℃区が24℃区と比べて有意に低かった (12日： $p < 0.05$ ，19日： $p < 0.01$) (Table 3-2)。

なお，12月の標本において，GSIが1以下の個体の割合は，24℃区，26℃区，28℃区でそれぞれ3.3%，11.7%，13.3%であったが，水温区間に有意差は認められなかった ($p = 0.13$)。

実質肥満度 (CF_2) は，雌では3回の測定全てで28℃区が他の2区と比べて有意に低く ($p < 0.05$ ， $p < 0.01$)，雄では12月19日の測定において28℃区が24℃区よりも有意に低かった ($p < 0.05$)。

また，平均孕卵数は，24℃区が $3,320 \pm 212$ ($n = 20$)，26℃区が $3,509 \pm 295$ ($n = 24$)，28℃区が $2,329 \pm 206$ ($n = 15$) であり，28℃区が2他の2区と比べて有意に低かった ($p < 0.05$)。

考察

24℃，26℃および28℃区における試験開始3か月後の累積死亡率はそれぞれ2.9%，13.3%および28.9%であり，水温が高いほど死亡率が高くなる傾向を示したが，へい死は最初の1か月に集中していた。山田・久野 (1999b) は，夏眠期間中の水温が伊勢湾産イカナゴの個体維持に及ぼす影響について調べ，栄養状態が悪い個体 (夏眠開始期の平均肥満度が3.3) の場合，25℃付近までは生存可能であるが，27℃では設定水温に到達した時点で全数死亡したと報告している。一般に生物を高温環境に馴らすと生存可能な水温の閾値が高くなることが知られている (川本，1966；板沢，1997)。夏眠期間中の底層水温 (30m層，1981～2001年) が25℃を超えることがな

い（山田・久野，1999b）伊勢湾産イカナゴと比べ，瀬戸内海（備讃瀬戸）産イカナゴは高水温耐性があるのかもしれない。試験開始後 1 か月後の定期サンプリングにおける 28℃区の肥満度は平均 3.5 まで低下していたが，その後の死亡は減少傾向にあった。しかし，この原因が温度への順応によるものか，あるいは温度変化に対する個体レベルの耐性の変異によるものか，本研究では明らかにすることはできなかった。

夏眠期のイカナゴは摂餌しないため，夏眠開始時までには体内に蓄えられた栄養分は基礎代謝によって消費され，体重および肥満度は減少する（柳橋ほか，1997）。28℃区において，肥満度が他の 2 区と比べて有意に低くなったことは，高水温が夏眠中のイカナゴの基礎代謝量を増加させていたことを示している。しかし，へい死魚と生存魚の肥満度に差が認められなかったことから，へい死に至るメカニズムは明らかではない。

イカナゴの成熟過程は水温に強く依存し，海底直上の水温が 20℃付近まで低下することが引き金となって卵黄形成が始まること，14℃台で卵黄形成が急速に進行すること，最終成熟には 11℃付近までの水温低下が必要であることがそれぞれ報告されている（山田・久野，1999a）。本実験における飼育水槽の水温は，10 月 28 日に 20℃台，12 月 4 日に 14℃台，12 月 16 日に 11℃台まで低下した。26℃区と 28℃区における成熟開始時（10 月 26 日）の雌の GSI は 24℃区に比べて低い傾向にあったが，12 月には同レベルまで上昇した。しかし，28℃区の孕卵数は他の 2 区に比べて有意に少なかった。一方で，12 月の雄の GSI は 24℃区と比べて他の 2 区は低い傾向にあった。また，夏眠中の水温が高い区ほど GSI が 1 以下の未成熟個体の割合が高い傾向にあった。伊勢湾産イカナゴでは，夏眠開始前に肥満度 4.2 以上の個体は成熟すると考えられており，成熟雌魚は

夏眠開始前の肥満度（栄養蓄積量）によって孕卵数を調整していることが示されている（山田ほか, 1999）。一方、肥満度が 4.2 未満の個体では、夏眠中の個体維持に栄養分を優先的に回すため成熟できない。さらに、夏眠開始時の肥満度が 3.2 を下回る個体では夏眠中に死亡するリスクが高まることが報告されている（山田ほか, 1999）。なお、これらの報告は、夏眠期間の水温が 12.5℃～24.4℃の範囲で行われた飼育試験の結果に基づいている。本実験の結果から、夏眠期に 28℃以上の高水温に曝された場合、まず温度耐性の低い個体がへい死すると考えられた。さらに、生存した個体は基礎代謝（個体維持）により多くのエネルギーが消費されるため、一部は成熟不能になり、成熟可能な個体においても、雌では孕卵数が減少、雄では精巣重量が減少すると考えられた。備讃瀬戸海域において異常高水温年には 28℃以上の日が 1 か月程度続くことがある。瀬戸内海の水温は上昇傾向が続いていることから（阿保ほか, 2018）、備讃瀬戸以外の海域においても、夏季の高水温年には、夏眠中のイカナゴの生残および肥満度が減少し、さらには、その後の再生産にも悪影響が及ぶことが予想される。

第 2 節 高齡魚への影響

播磨灘や大阪湾で漁獲されるイカナゴの親魚は、0～2 歳魚で構成されており、年によってその年齢組成は異なることが知られている（浜田, 1966）。特に、産卵親魚群のうち高齡魚（1 歳魚以上）の占める割合が高い年は 0 歳魚（シンコ）の漁獲量が多いことが報告されている（浜田, 1966）。しかし、イカナゴ高齡魚の生物特性と環境の関係に関する知見は乏しい。そこで、本節では 1 歳魚以上のイカナゴを用いた飼育実験により、夏眠期の水温が夏眠期間中の生残や肥満度

に及ぼす影響を検討した。

材料および方法

兵庫県立農林水産技術総合センター水産技術センターが 2011 年 3 月 29 日から飼育していた播磨灘産イカナゴ親魚を、2011 年 6 月 23 日に夏眠床ごと香川県水産試験場へ輸送し、自然光、自然水温下で飼育を行った。輸送時にへい死した個体について魚体測定および耳石による年齢査定を行ったところ、標準体長 (SL) は 1 歳魚が 118.6 ± 7.3 mm (平均 $\pm$ SD, $n = 197$), 2 歳魚が 125.5 ± 4.3 mm ($n = 15$), 3 歳魚が 124.5 ± 1.3 mm ($n = 2$) で、範囲は 103.7–142.2 mm であった (Fig. 3-4)。標本の体長組成では 3 つの年齢群が重複しており、体長から年齢を判別できないこと、全標本のうち 1 歳魚が 9 割以上を占めていたことから、本研究では個体の年齢を区別せず全て 1 歳魚以上として扱った。香川県水産試験場に輸送後は、配合飼料 (おとひめ EP1 : 日清丸紅飼料社製) を午前 1 回、飽食給餌した。しかし、摂餌しない個体が多くなったため、7 月 1 日以降は無給餌とした。

7 月 7 日に、0.5 kL 容透明ポリカーボネート水槽 3 基に 1 基あたり約 130 尾を収容し 7 月 30 日まで馴致させた。各水槽には夏眠床として粒径 1~2 mm の荒砂を 10 cm 厚さに敷いたプラスチック製コンテナ (65×40×15 cm) (山田・久野, 1999a) をそれぞれ 1 個設置した。また、ストレスを軽減するために水槽の周囲を暗幕で覆った。夏眠開始は山田・久野 (1999a) に従い、ほぼ 100% のイカナゴが潜砂した日 (7 月 26 日) とした。砂ろ過海水を交換率 10~15 回転・日⁻¹ で各飼育水槽に注入した。また、馴致期間中は自然水温とし、その範囲は 21.5~24.0°C であった。

水温制御を開始した 7 月 31 日を試験開始日とし、約 2 か月間は目的の水温に設定し、それ以後は自然水温にて飼育を継続した。試験区は、備讃瀬戸の夏眠場周辺海域における 8～9 月の最低水温、平均水温、最高水温を想定して（第 3 章第 1 節、赤井・内海、2012）、低水温区（目標設定水温 24℃）、中水温区（26℃）、高水温区（28℃）の計 3 区を設定した。水温制御には、砂ろ過海水の換水率を 4～5 回転・日⁻¹にした状態で、海水冷却器、海水ヒーターおよび室内冷房機によって適宜調整し、水温を維持または約 0.3～0.4℃・日⁻¹の勾配で徐々に上昇させた。

中水温区では 8 月 7 日に設定水温に到達し、以降、9 月 22 日まで維持した。高水温区では 8 月 9 日に到達し 9 月 7 日までの 30 日間、設定温度を維持した後、0.3℃・日⁻¹の勾配で 26℃へ降下させ、中水温区同様 9 月 22 日まで維持した。9 月 23 日以降は 3 区とも 0.5℃・日⁻¹の勾配で自然水温へ戻した（Fig. 3-5a）。試験開始日の各水温区の標本数は低水温区が 107 尾、中水温区が 112 尾、高水温区が 104 尾であった。

夏眠床は、エアリフト方式で砂中の間隙水が絶えず循環するように設計し（山田・久野、1999a）、飼育水温と砂中温度はほぼ一致していることから、飼育水温を砂中温度として取り扱った。試験終了日の 10 月 6 日までの間、夏眠床の外で死亡している個体数を記録し、累積死亡率（累積死亡数/試験開始日の飼育尾数×100）を求めるとともに、それらの体長と体重を測定した。また、試験開始約 1 か月後にあたる 8 月 28 日および試験終了日に標本の一部を砂中から取り上げ、体長と体重を測定した。体サイズのばらつきが大きかったため、肥満度については、相対肥満度（ $Kn = BW / (\text{Predicted } BW)$ ）を用いた。

$$\text{Predicted } BW = 5.00 \times 10^{-7} \times SL^{3.3569}$$

$$\text{Log BW} = -6.3085 + 3.3569 \text{ Log SL} \quad (n = 176, R^2 = 0.52, p < 0.01)$$

統計処理は、累積死亡率については χ^2 検定により群間比較を行い、有意差が認められた場合に Tukey の多重比較検定を行った。相対肥満度については、平均値の差異を検出するために ANOVA を用い、有意な結果が得られた場合、Scheffe's F-test による多重検定を行った。

結果および考察

試験期間（7月31日～10月6日）における各処理区の平均水温（ $n = 64$ ）は低水温区では 24.3 ± 0.3 （平均値 $\pm$ SD） $^{\circ}\text{C}$ 、中水温区では $25.7 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$ 、高水温区では $26.8 \pm 1.4^{\circ}\text{C}$ 、であった（Fig. 3-5a）。なお、設定水温である中水温区では 26°C を、高水温区では 28°C を維持した期間の水温では、それぞれ $26.0 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ （ $n = 45$ ）、 $28.0 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ （ $n = 30$ ）であった。

試験終了時の累積死亡率は低水温区では 26.2%，中水温区では 41.1%，高水温区では 64.4% であり、水温が高いほど死亡率が高くなった（Table 3-3, Fig. 3-5b）。また、高水温区では 28°C 到達後 15 日間の累積死亡率が 28.8% と高く、後半の 15 日間は 15.4% に減少し、以降、徐々に死亡率が低下した。中水温区では、試験開始日から 26°C を維持した 45 日間で散発的にへい死が認められた。特に、水温を降下させる前 15 日間の累積死亡率が 12.5% と最も高かった。試験開始から設定水温に到達するまでの 9 日間は、累積死亡率が 9.8～12.5% と 3 各区とも高かったため、死亡率の検定は試験開始 10 日目から終了時の累積死亡率で解析した。その結果、低水温区が 17.7%，中水温区が 34.7%，高水温区が 59.3% で、高水温区の死亡率は他の 2 処理区よりも有意に高かった（ $p < 0.01$ ）。0 歳魚の飼育試験結果（第 3 章第 1 節，赤井・内海，2012）では、 24°C 区、 26°C

区、28℃区（それぞれ2か月間設定水温を維持）における試験終了時の累積死亡率は3.0%、13.7%、29.7%であり、水温が高いほど死亡率が高くなる傾向は一致した。一方、本研究での1歳魚以上の群の死亡率は、いずれの水温区においても0歳魚群の死亡率よりも高かった。魚類の水温の適性や耐性は発育段階によって変化することが知られており、一般に、大型・高齢魚は小型・若齢魚に比べて低水温を選択することが知られている（Pörtner and Peck, 2010）。このため、年齢間における夏眠期の死亡率の差異は、体サイズに依存した水温耐性の違いを反映しているのかもしれない。

試験終了時の高水温区の相対肥満度は低水温区と比べて有意に低く（ $p < 0.05$ ）（Table 3-3）、高水温による基礎代謝量の増加を窺わせた。0歳魚の飼育試験結果では（第3章1節、赤井・内海, 2012）、高水温区ほど基礎代謝に多くのエネルギーが消費されるため、その後の再生産過程において、生存個体の一部は成熟不能になり、成熟可能な個体においても孕卵数が減少することが示されている。孕卵数は、年齢や体長に比例して増加するため（浜田, 1985）、高齢魚は0歳魚に比べて多産であると考えられる。備讃瀬戸のイカナゴでは、1歳魚以上の親魚密度の割合が高い年には加入量が多い傾向が認められており、資源管理の面からも年齢構成を考慮した産卵親魚群の再生産力を評価することが求められている。このため、夏眠期の高水温が高齢魚の再生産に及ぼす影響についても今後さらに検討する必要がある。

第4章 イカナゴの再生産に及ぼす年齢の影響と加入の関係

産卵親魚量（SSB）と加入量の関係は、対象とする魚類資源の再生産関係とみなされ、乱獲を避けるための生物学的な管理基準として用いられる（Beverton and Holt, 1957; Ricker, 1954）。この再生産関係では、SSB は個体群総産卵量と等しい関係にあるとの仮定のもと、個体群繁殖能力の代替指標値として用いられてきた（Leggett and Frank, 2008; Marshall *et al.*, 1998）。しかし、大西洋タラの飼育実験などから、親魚の体長や年齢が卵や仔魚の量と質に影響を及ぼすこと（母性効果）が示されており、SSB と個体群総産卵量の比例関係の妥当性が疑問視されるようになってきた（Berkeley *et al.*, 2004; Birkeland and Dayton, 2005; Trippel, 1999）。母性効果に関する研究から、一般に、大型・高齢魚は小型・若齢魚に比べて、再生産力が高いことが知られている。このため、個体群から大型魚や高齢魚がいなくなると、産卵量や仔魚の生残率が低下するため、資源の個体群繁殖能力が低下すると予測される。これらのことから、個体群の年齢構成の変動を考慮した総産卵量は、SSB と比較して、個体群繁殖力をより正確に推定するための優れた指標となるかもしれない（Kell *et al.*, 2016）。

魚類をはじめとする多くの生物は、卵生産に利用される栄養分の獲得時期や成熟・産卵様式などによって、一般に **capital breeder**（蓄積栄養依存型産卵）と **income breeder**（摂取栄養依存型産卵）の2種類に区別される（Hunter *et al.*, 1992; Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011; McBride *et al.*, 2015）。産卵期の開始時期以前に産卵数が決定する魚種の場合（産卵数事前決定型）、産卵期前の卵巣内に存在する卵黄形成卵母細胞は、当該産卵期における最大産卵数の尺度としてみなせる。すなわち、**capital breeder** は一般に産卵期前に獲得し、体内に蓄積した栄養を用いて卵生産する。一方、

Income breeder の場合（産卵数事前非決定型）、産卵直前における雌の栄養状態の悪化は、卵母細胞の変性（退行卵母細胞など）や産卵の休止による下方調節により、親魚の総卵生産量の減少につながる可能性がある（Rideout and Tomkiewicz, 2011）。*Ammodytes* 属は capital breeder であるため、卵巣内で発達中の卵母細胞は、当該産卵期の総産卵数とみなすことができる（Boulcott and Wright, 2008; Yamada, 2009; Kuzuhara *et al.*, 2019）。イカナゴは夏眠中に摂餌しないため、夏眠開始前までに蓄えた栄養分を個体維持と成熟に配分しなければならない。夏眠前までの餌環境が悪いと、成熟率や相対孕卵数の低下を招くことが飼育実験により明らかになっている（Kuzuhara *et al.*, 2019）。このため、イカナゴ親魚群の総産卵数は、夏眠前の餌環境や個体の栄養状態に起因して変動すると考えられる。

瀬戸内海におけるイカナゴの漁獲量は、1980 年代以降、産卵親魚量や加入量の激減とともに減少している（第 1 章）。本種の寿命は 3～4 年であるが、1989～2022 年の総漁獲尾数の平均 99% が 0 歳魚であった（高橋・河野, 2024）。瀬戸内海のイカナゴは 1 歳で全ての個体が成熟すると考えられているが、1 歳魚（産卵期を迎えた 0 歳魚）の孕卵数は、夏眠前と夏眠中の環境条件によって大きく変化することが実験的に示されている（第 3 章 1 節, 赤井・内海, 2012; Kuzuhara *et al.*, 2019; 山田ほか, 1999）。その一方で、2 歳以上の高齢魚の孕卵数に関する知見はほとんどない。

本章では、備讃瀬戸のイカナゴ親魚群の再生産力を把握することを目的として、2008～2018 年に採集された 1 歳魚および 2 歳魚・3 歳魚（2・3 歳魚）の成熟率や孕卵数を調べた。また、1 歳魚については、夏眠前までの標準体長（SL）および肥満度（CF）を調査年ごとに比較した。さらに、各年齢群の密度や相対孕卵数をもとに産卵親魚群の産卵量指数（EPI）を算出し、加入量

に及ぼす親魚密度や EPI の影響を評価した。

材料および方法

標本採取

夏眠中のイカナゴは、7月から翌年1月にかけて、備讃瀬戸の主要な夏眠場（Fig. 2-1）（浜田，1985；Fujiwara *et al.*, 1990）の5定点（水深約5～30 m）において、香川県水産試験場の調査船「やくり」を用い、空釣りこぎ調査を行って採集した。調査に使用した空釣りこぎ漁具（Yamada, 2009）は3.0 mのステンレス棒に、スマルと称する8本の放射状の針がついた錘（高さ10 cm）を22本取り付けただけのもので（反田・岡本，1992を改変；Fig. 4-1），これを速力3～5ノットで1回あたり5分間曳航して採集した。原則として1調査あたり各定点で3回，合計15回曳航した。

夏季調査は2011～2018年の間に，毎年1回，夏眠開始期にあたる7月（2011年は8月）に，冬季調査は2008～2018年の，産卵期に相当する12月に実施した。なお，2015年は例外的に12月に加えて1月にも調査した。標本は船上で冷蔵され，研究室に持ち帰った。スマルで大きく損傷した標本を除いて，個体の標準体長（SL, ± 0.1 mm）と体重（BW, ± 0.01 g）を測定した。耳石を摘出し，実体顕微鏡による輪紋観察により年齢を査定した（堀本ほか，2018）。なお，年齢の起算日は1月1日とした。

本節では，孵化から成熟開始までの個体を0歳魚とし，産卵期（冬季調査）に採集された個体を1歳魚とした。同様に，高齢魚の年齢は冬の調査ごとに1歳ずつ加算した。2008～2018年に合

計 4,214 尾の標本が採集されたが、4 歳以上の標本は採集されなかった。夏季および冬季調査における夏眠中の年齢ごとの密度（空釣りこぎ 1 曳航あたりの採集尾数，尾・回⁻¹）は、1 回の調査で採集された総個体数を曳航回数で除して算出した。冬の調査で採集された標本については、生殖腺を目視して雌雄を判定し、各生殖腺重量を 0.001g 単位で測定した。2017 年を除く 2012～2018 年に採集した卵巢は、孕卵数を推定するために 10% 中性緩衝ホルマリンで固定した。

個体の栄養状態の指標は、先行研究（Kuzuhara *et al.*, 2019; Nishikawa *et al.*, 2020; 山田ほか, 1999）に従い、生殖腺除去体重（somatic weight : SW, g）に基づいて肥満度（Fulton's condition factor: CF）を次式（1）により算出して評価した。

$$CF = SW \times SL^{-3} \times 10^6 \quad (1)$$

なお、夏季調査で採集された個体の生殖腺は、目視観察では確認できなかったため、夏季調査における生殖腺重量は 0 g とした。

生物学的形質分析

冬季調査（12～1 月）において採集された個体について、生殖腺の成熟度の判別は、Kuzuhara *et al.*（2019）に従って肉眼観察にて行った。イカナゴの卵黄形成は水温が 20℃付近まで低下した時に開始することが示されている（山田・久野, 1999a）。このため、備讃瀬戸では 11 月上旬にイカナゴの卵黄形成が開始すると考えられる。したがって、冬季調査で採集された個体については、生殖腺が未発達（細い糸状で血管が不明瞭）である個体を未成熟と判断した。一方、1 歳魚のうち 39 個体は、光学顕微鏡による観察を併用しても放卵・放精個体と未熟な卵巢・精巢が識別で

きなかったため、分析から除外した。

孕卵数（PF，個）について，1 歳魚では卵巢内の卵黄形成卵母細胞を全数計測することによって，2・3 歳魚では重量法（Kuzuhara *et al.*, 2019）によって，それぞれ推定した（1 歳魚： $n = 70$ ，2・3 歳魚： $n = 38$ ）。なお，肉眼観察および顕微鏡観察において，卵巢内の卵母細胞の退行変性は認められなかった。各個体の相対孕卵数（RF，個・g⁻¹）は以下の式によって推定した：

$$RF = PF \times SW^{-1} \quad (2)$$

EPI および加入量

EPI は，各年齢階級の平均体長から予測された RF および SW，冬季調査における各年齢階級の成熟雌魚の密度に基づいて，以下の式により算出した：

$$EPI = EPI_t^1 + EPI_t^{2 \& 3} \quad (3)$$

$$EPI_t^i = D_t^i \times RF_{predicted_t}^i \times SW_{predicted_t}^i \quad (4)$$

「 t 」は冬季調査年を示し，「 i 」は 1 歳または 2・3 歳の標本を示す。性比は冬季調査の成熟個体の性比に基づいて 0.5 と仮定した。 D_t^i は年 t 年における i 年齢の成熟した雌の密度を示し，各年齢階級の雌の成熟率と各年齢階級の総密度に性比 0.5 を乗じて推定した。1 歳魚では，RF と SL は相関関係にあるため（結果を参照）， $RF_{predicted_t}^i$ は t 年における i 年齢の成熟雌魚の平均 SL から予測される RF を求め，一般化線形混合モデル（GLMM）を使用して計算した（結果を参照）。 $SW_{predicted_t}^i$ は t 年における i 年齢の成熟した魚の平均 SL から予測される SW を示し，2008～2018 年の冬季調査の SL に基づき，採集年と年齢階級をランダム効果として取り入れた GLMM により

求めた。

$$SW_{predicted} = \exp [2.66 \times \ln (SL) - 11.32] \quad (SL: p < 0.001) \quad (5)$$

さらに、EPI との関係調べるために加入量を求めた（補足資 APPENDIX S4, Table S4-1, S4-2）。

統計解析

夏と冬の肥満度は、採集年をランダム効果とした一般化線形混合モデル（GLMM）を用いて比較した。夏季調査において、全年齢階級の密度が 0 歳魚の肥満度および SL に及ぼす影響を調べるため、線形予測子にガウス応答を組み込んだ一般化線形モデル（GLM）を使用した。

冬季調査において、1 歳魚の成熟に及ぼす SL の影響を調べるため、ロジットリンク関数を用いて誤差分布に二項分布を指定した一般化線形モデル（GLM）を使用した。未成熟と分類された個体にダミー変数として 0 を、成熟と分類された個体に 1 を与え、1 の出現確率を応答変数、SL を説明変数とした。また、各調査年の回帰方程式に基づき、50%成熟体長を算出した。未成熟個体の性別を判別できないため、これらの分析では雄雌のデータを結合した。

GLMM により、1 歳魚および 2・3 歳魚の間における PF と SL、並びに RF と SL の関係を評価した。孕卵数は一般的に SL のべき乗関数で近似されるため（Boulcott and Wright, 2011; 山田ほか, 1999）、PF または RF を応答変数、SL を説明変数とし、調査年をランダム効果として組み込んだ。

成熟雌魚の密度（ D^{1-3} ）と加入量、EPI と加入量、成熟雌魚の密度（ D^1 , $D^{2\&3}$, D^{1-3} ）と EPI の関係を調査するために、線形予測子にガウス応答を組み込んだ GLM を使用した。

統計解析は R Ver.3.6.1（R Core Team, 2019）を用いて行った。また、各要因に対するモデルは、

自然対数 (ln) 変換前後の両データで評価し、ステップワイズ選択に基づいて、最小の条件付き赤池情報量基準 (AIC) を用いて最適なモデルを選択した。モデル適合を評価する追加的な指標は、擬似決定係数 (R^2) により求めた。変数の比較には Mann-Whitney U test を用いた。なお、統計的有意水準は $p < 0.05$ とした。

結果

肥満度、成熟度および孕卵数

夏季および冬季調査における標本の平均肥満度と平均 SL は、調査年によって差異があった (Table 4)。夏季調査から冬季調査までに、標本の平均肥満度は 31.2% 減少した ($p < 0.001$, GLMM)。各調査年における標本の平均 SL について、冬季が夏季よりも大きい傾向にあった (Table 4)。2011~2018 年の夏季調査において、0 歳魚の肥満度と全年齢階級の親魚密度との間には有意な関係は認められなかった ($n = 8$, $R^2 = 0.23$, 密度: $p = 0.18$)。しかし、0 歳魚の平均 SL と全年齢階級の親魚密度との間には、次式のような負の相関があった ($n = 8$, $R^2 = 0.72$, 密度: $p < 0.001$; Fig. 4-2)。

$$\text{SL summer} = -3.98 \times \ln (\text{density of fish in all age classes}) + 83.22 \quad (6)$$

1 歳魚の成熟率は、2011 年の 0.52 から 2010 年の 0.97 までの差異が認められた (Table 4)。最小成熟体長は 64.0 mm であり、SL90 mm 以上の個体は全て成熟していた。また、50% 成熟体長は 65.0~77.1 mm であり、調査年によって大きく異なっていた (Table 4)。一方、2・3 歳の標本はすべて成熟していた (計: $n = 443$, 2 歳: $n = 395$, 3 歳: $n = 48$)。PF-SL 関係において、年齢階級

により有意に異なっていた (Fig. 4-3)。

$$1 \text{ 歳魚} : PF = \exp [-15.19 + 5.14 \times \ln (SL)] \quad (7)$$

$$[68.5 \leq SL \leq 101.5 \text{ mm}; n = 70, SL: p < 0.001]$$

$$2 \cdot 3 \text{ 歳魚} : PF = \exp [-6.06 + 3.26 \times \ln (SL)] \quad (8)$$

$$[94.6 \leq SL \leq 155.4 \text{ mm}; n = 38, SL: p < 0.001]$$

RF は 1 歳魚が 335~3,172 個・g⁻¹, 2・3 歳魚では 1,600~5,135 個・g⁻¹であった。1 歳魚の RF は SL と正の相関が認められたが (n=70, SL: p<0.01; Fig. 4-4), 2・3 歳魚の RF は, SL に関係なく, 一定であった (n=38, SL: p=0.66)。

$$1 \text{ 歳魚} : RF = \exp [-4.95 + 2.76 \times \ln (SL)] \quad (9)$$

$$2 \cdot 3 \text{ 歳魚} : RF = 3,262 \quad (10)$$

1 歳魚の RF (中央値=1,322, n=70) は, 2・3 歳魚の RF (中央値=3,231, n=38, p<0.001)

よりも有意に低かった。

EPI, 加入量および親魚密度との関係

全年齢階級を合わせた親魚密度は 3~17 尾・回⁻¹であり, 調査年によって大きく変動したが, 2015~2018 年の直近 4 年間は低位であった (Fig. 4-5a)。全親魚密度において 1 歳魚の占める割合は平均 76%であったが, 2009 年と 2013 年を除いて, 大部分が 1 歳魚で占められた。成熟雌親魚の EPI は 4.5~33.7 であり, 調査年によって大きく変動したが, 2015~2018 年の直近 4 年間は低位であった (Fig. 4-5b)。EPI と 1 歳の成熟雌親魚の密度 (D¹) との間には有意な関係は見られな

かった ($n = 11, D^1: p = 0.25$) が, 全年齢階級の成熟雌親魚の密度 (D^{1-3}) ($n = 11, R^2 = 0.54, D^{1-3}: p < 0.01$) および 2・3 歳の成熟雌親魚の密度 ($D^{2 \& 3}$) ($n = 11, R^2 = 0.72, D^{2 \& 3}: p < 0.001$) の間には正の相関が認められた。加入量と全年齢階級の成熟雌親魚の密度 (D^{1-3}) との間に有意な関係は見られなかった ($n = 11, D^{1-3}: p = 0.33$; Fig. 4-6a)。一方, 加入量 (Recruitment) は, 全年齢階級における成熟雌親魚の EPI と正の相関を示した ($n = 11, \text{EPI}: p < 0.01$; Fig. 4-6b)。

$$\text{Recruitment} \times 10^{-8} = \exp [0.68 + 1.08 \times \ln (\text{EPI} \times 10^{-3})] \quad (11)$$

$$[n = 11, R^2 = 0.46, \text{EPI}: p < 0.01]$$

考察

備讃瀬戸におけるイカナゴの産卵量指数 (EPI) は, 全ての年齢階級を含めた産卵親魚の密度よりも優れた加入指標であることが明らかになった。また, 2・3 歳の高齢魚は, 1 歳魚よりも EPI への寄与率が高いことも判明した。さらに, 1 歳魚の成熟率や孕卵数は, 夏眠前および夏眠中の環境条件の影響を受けることが確認された。近年, 親魚群に占める 1 歳魚の割合が増加しており, これが加入量の正確な予測をより困難にしている一因であろう。

本研究では, 備讃瀬戸におけるイカナゴ 1 歳魚の成熟・産卵特性を, 調査年と SL との関連から検討した。これらの要因のうち, 夏眠開始時の SL は性成熟の決定や冬季産卵期の孕卵数に重要な役割を果たすことが示された。夏眠開始時の平均 SL と親魚密度は負の相関を示したが, 肥満度と親魚密度の間には有意な関係は認められなかった。これは, 夏眠開始前の密度依存的な骨格成長 (体長増加) を示唆するものである。これらの結果は伊勢湾の観察結果と一致しており,

イカナゴの索餌期の個体群密度が、0 歳魚の体長および体長に関連するその後の性成熟や卵生産の制限因子となる可能性を示している (Yamada, 2009)。

イカナゴは夏眠前の餌条件に応じて、骨格（体長）および体組織（体重）の成長にエネルギーを分配する。備前瀬戸での水温の長期観測結果から、当該海域では温暖化傾向にあることが判明した（第2章第2節）。高水温下では代謝コストが増加するため、体成長へのエネルギー配分が制限されると予想される。餌料が限られている高水温環境において、イカナゴ 0 歳魚は、夏眠と成熟のためのエネルギーを蓄えるため、体長の増加を最小限に留め、体重の増加を優先させることが知られている (Kuzuhara *et al.*, 2019)。よって、イカナゴ 0 歳魚の密度依存的な体長増加は、成長期間中における個体ごとの餌条件と水温上昇の複合的な要因によると考えられる。

摂餌活動を停止している夏眠期間中において、これまでの観察例（山田ほか, 1999 ; Kuzuhara *et al.*, 2019）と同様に、本研究でも体重と肥満度が劇的に減少することが明らかになった。また、冬季の標本は夏季に比べて体長が大きい傾向にあった (Table 4)。イカナゴは夏眠中に成長しないため（浜田, 1985）、夏眠期間中に個体の SL は変化しないと考えられる。小型魚は大型魚に比べてエネルギー蓄積量が少なく、体重当たりの代謝量が高いと考えられることから、夏季と冬季の体長差は夏眠期間中に体サイズに依存した選択的死亡が起きた結果を反映しているのかもしれない (Conover, 1998; Hurst, 2007)。また、飼育実験から、体長が 80 mm 以上で肥満度が高い（平均約 4.0）0 歳魚や 1 歳以上のイカナゴにおいても、水温上昇に伴い累積死亡率が増加することが示されている（第3章1節, 赤井・内海, 2012 ; 第3章2節, 赤井・岡本, 2019）。

第3章第1節（赤井・内海, 2012）では、夏季の水温がイカナゴ 0 歳魚の再生産力に影響を及

ぼし、特に高水温下では雌の孕卵数が低下することが確認された。この結果は *Ammodytes marinus* の報告 (Wright *et al.*, 2017) とは異なる。*A. marinus* では、砂中で過ごす冬季 (9~12 月) の水温は、孕卵数と体長の関係に影響しないことが示されている。本研究では、2008~2018 年において、50%成熟体長と成熟率に比較的大きな年変動が確認された。これは、備前瀬戸に近い播磨灘において、1 歳のイカナゴがほぼ全て成熟し、産卵するという仮定 (井上, 1950; 反田・岡本, 1992) を支持しておらず、瀬戸内海東部において本種の成熟率には地理的変異があることを示唆している。このような成熟率の地理的変異は、北海における *A. marinus* においても、海域間の環境勾配による成長速度の違いによって確認されている (Boulcott *et al.*, 2007)。

Ammodytes 属では、体サイズと肥満度が性成熟を決定する重要な要因であり、大型で肥満度の高い雌は、小型で肥満度の低い雌よりも早く成熟する (Boulcott and Wright, 2008; Kuzuhara *et al.*, 2019; 山田ほか, 1999)。伊勢湾のイカナゴ 0 歳魚では、成熟に必要な夏眠開始期の肥満度の閾値は 4.2 であると報告されている (山田ほか, 1999)。備讃瀬戸のイカナゴでは、2011~2018 年の夏眠開始時の平均肥満度が 3.3~3.8 であったことから、伊勢湾のイカナゴで示された成熟閾値は備讃瀬戸には該当しない。一方、播磨灘では、2009~2016 年のイカナゴ 0 歳魚の平均肥満度は 3.8~4.6 であった (Nishikawa *et al.*, 2020)。Nishikawa *et al.* (2020) は、夏眠前の平均肥満度が、2~6 月の索餌期間中のカイアシ類の個体数と正の相関があることを示した。また、飼育下のイカナゴ 0 歳魚では、夏眠前に餌不足を経験すると骨格成長 (体長増加) の停滞を示す (Kuzuhara *et al.*, 2019)。したがって、備讃瀬戸におけるイカナゴ 1 歳魚の成熟率の比較的大きな年変動は、索餌期における餌環境が年によって大きく変動したことに起因しているのかもしれない。

本研究では、1 歳魚に加えて、2・3 歳魚でも、孕卵数が体長と正の相関関係にあることが示された。さらに、1 歳魚と 2・3 歳魚との間で相対孕卵数に顕著な違いがあり、前者の平均相対孕卵数は後者よりも低かった。これは、北海における *A. marinus* において、親魚の年齢が孕卵数に顕著な影響を及ぼすことと一致している (Boulcott and Wright, 2011)。産卵数事前決定型の魚種では、餌不足や体内のエネルギー枯渇によって、正常に発達している卵母細胞卵を退行させることで、最終的な産卵数を下方調節することが知られている (Rideout and Tomkiewicz, 2011)。しかし、本研究では卵巣内で退行している卵母細胞は確認されなかったため、2 つの年齢階級間の相対孕卵数の変異に影響を与えることはなかったと考えられる。同様に、北海の *A. marinus* でも、卵母細胞の成長期間中に僅かな退行卵母細胞が観察されているが、その下方調節が孕卵数に及ぼす影響は無視できる程度であると結論付けられている (Boulcott and Wright, 2011)。

2008～2018 年の冬季調査における成熟親魚の密度は年変動が認められたが、最後の 4 年間は密度が低い状態が続いた。この傾向は、産卵親魚群の EPI の年変動と相関しており、特に、2・3 歳魚の密度が高い年に、EPI が高くなる傾向が認められた。一方、2・3 歳魚の密度が低い年には、1 歳魚の EPI への寄与率が高くなる傾向にあった (Fig. 4-5a, b)。加入量は全年齢階級の成熟雌親魚の密度 (D^{1-3}) と有意な相関関係は見られなかったが、EPI との間において有意な正の相関が認められた (Fig. 4-6a, b)。これは、EPI が産卵親魚群の総産卵数の代替指標として、SSB に比べて、加入量の変動をよりの確に予測できることを示している。これらの結果は、サイズ（および年齢）の異なる雌親魚が、単位体重あたりで同じ数および質の卵を産むという従来の再生産モデルの仮定とは一致しないことを示している (Leggett and Frank, 2008; Marshall *et al.*, 1998)。イカナ

ゴ 1 歳魚は高齢魚に比べて産卵能力が低く、餌環境や水温等、環境変動の影響を受けやすい。したがって、備讃瀬戸におけるイカナゴ資源量の最近年の減少は、高齢魚の資源量が減少し、1 歳魚の割合が増加していることが一因と考えられる。さらに、瀬戸内海東部の播磨灘では、産卵親魚群の総産卵量と 1 歳魚の年間漁獲量との間に有意な関係が認められているが、産卵親魚群に占める高齢魚の割合が経年的に低下することによって、総産卵量も低下していることが報告されている（魚住・西川，2023）。このように、備讃瀬戸や播磨灘において多産な高齢魚の割合が減少している状況は、瀬戸内海東部海域におけるイカナゴの再生産力の低下を招いていることを示唆しており、これが当該海域における低調な加入の一因になっていると考えられる。

本研究では、備讃瀬戸のイカナゴの産卵量指数（EPI）が、親魚群の密度に比べて、加入量より的確に予測できることを初めて示した。このことは、一部の魚種のように、産卵親魚量（SSB）を用いて資源の再生産力を推定することが現実的ではないことを示唆している（Kell *et al.*, 2016; Marshall *et al.*, 1998）。また、イカナゴ瀬戸内海東部系群では、1 歳で 100%の個体が成熟・産卵すると仮定されている（高橋・河野，2024）。しかし、本研究では備讃瀬戸におけるイカナゴ 1 歳魚がこの仮定に適合しないことが示された。さらに、年齢依存的な産卵に加えて、成長や成熟率に地域差が存在することが確認された。このため、個体群動態の実態をより正確に把握し、信頼性の高い資源管理を行うためには、高齢魚を保護し、EPI に影響を与える環境条件を継続的にモニタリングする必要がある。

第5章 イカナゴの発育初期の成長と生残の関係

魚類個体群の加入変動機構を理解することは、持続可能な資源管理計画を策定する上で極めて重要である。海産魚類においては、発育初期に大量減耗が発生するため、初期生存率のわずかな変化が加入量の大きな変動を引き起こす可能性がある (Cushing, 1990; Houde, 2008; Leggett and Frank, 2008)。したがって、発育初期の生存は、魚類個体群の年級強度を決定する主要な要因であると考えられている (Hjort, 1914)。0 歳群の体長減少は、産卵日と孵化日の変化、サイズ依存の稚魚死亡率、または稚魚の成長率の変化によって引き起こされる可能性がある (Frederiksen *et al.*, 2011)。発育初期に体サイズが大きく、より速く成長する個体 (または年級群) は、一般により高い生存率および年級強度を示すことが知られている (Anderson, 1988; Houde, 2008)。様々な魚種で観察される成長-死亡率パラダイムは、成長率と加入量の間に正の関係があると仮定している (Campana, 1996; Ottersen and Loeng, 2000; Kamimura *et al.*, 2015)。一方、成長の遅い個体に対する選択的死亡 (被食圧) が高いと、年級群の平均的な成長率は高くなるが、この場合には発育初期の生存率および加入量の低下を伴う可能性がある (Robert *et al.*, 2007)。したがって、発育初期における個体の成長履歴を調査することは、個体群の生存率や年級強度を解明するために不可欠である。

魚類のような変温動物では、代謝、行動、成長は生息域の水温に依存するため、水温は魚類の発育初期の動態に大きな影響を与えることが知られている (Blaxter, 1992; Houde, 2008)。好的な水温条件下では、水温が高いほど成長が促進されるため、死亡率が高い発育初期の脆弱な期間を速やかに通過することができる。これにより発育初期の累積死亡率が減少し、加入成功の確率が

増加する可能性がある（stage – duration 仮説, Houde, 1989）。ただし、この関係は、水温に依存して要求されるエネルギー（餌）量が満たされた場合にのみ当てはまる。代謝およびその他のエネルギー要求量は水温に依存するため、餌料が不足している場合、高温下で期待される成長率の増加が認められない可能性がある（Buckley *et al.*, 2004; Shelley and Johnson, 2022）。また、水温はプランクトンの生産性と発生のタイミングに影響を及ぼすため、生息海域の水温によって餌の利用可能性が制御される（Cushing, 1990; Beaugrand *et al.*, 2003）。すなわち、初期生残の変動機構を理解するためには、単一の要因ではなく、相互作用する生物学的要因と物理的要因の組み合わせを特定することが不可欠である（Houde, 2008; Peck *et al.*, 2012）。

本章では、備讃瀬戸におけるイカナゴの年級強度と加入量が、発育初期の成長速度と各発育段階の期間によって説明できるかどうかを調べた。2011～2014年、2019～2020年の6調査年に収集された標本を使用して、耳石の日周輪解析により個体の成長軌跡を調査した。まず、調査年間の仔魚および稚魚の孵化日と成長率の関係を水温と対応させて検討した。その結果、調査期間中において水温には年間および年内の変動が認められ、イカナゴの成長速度は水温に強い影響を受けていた。このため、次に、成長率に及ぼす水温の影響を排除するために、水温で標準化した成長率を用い、各調査年の孵化日と関連させて比較した。さらに、仔魚期および稚魚期の観察期間と予想期間（成長－水温関係から算出）との差異を比較した。最後に、初期成長指標が加入量および初期生残指数（EPIあたりの加入量：RPE）に及ぼす影響を評価した。

本章では次の3つの研究課題に対する回答を見出すことを目的とした：（1）温暖な水温は、成長の促進と初期生活段階の短期化によって、イカナゴの生残率を増加させるか？（2）調査年に

において、水温で標準化した成長率は孵化日によって変化するか？（3）より高い成長ポテンシャルを持つイカナゴは、加入まで生存する可能性が高いか？

材料および方法

標本採取

2011～2014年、2019～2020年の2～3月にいかなご込網漁業の漁獲物から、0歳魚計328個体を採取した。2011～2014年の標本は80%エチルアルコールで保存し、2019～2020年の標本は-20℃で凍結保存した。80%アルコールにより保存されたイカナゴ仔魚は収縮しないとみなされるため（日下部ほか、2007）、保存後の各個体の標準体長（SL）を測定し、日周輪解析（Tsukamoto *et al.*, 2002）のために耳石を摘出した。イカナゴの耳石の輪紋間隔は非常に狭いため（Tsukamoto *et al.*, 2002）、日輪数と輪紋間隔は、耳石測定システム（ARP/W version 4.14, RATOC System Engineering）を用いて、光学顕微鏡と走査型電子顕微鏡の両方で観察した。日輪は孵化日から毎日形成されるため（大美ほか、2006）、孵化輪から耳石縁辺までの輪紋数の総数は日齢とみなせる。孵化日（HD）は、漁獲日と個体の日齢から算出した。体長と耳石半径（OR）の関係はアロメトリー式（ $SL = aOR^b$ ）に近似できることから（日下部ほか、2007）、体長と耳石半径を関連付けるアロメトリー式を各個体に適用し、Biological intercept法（Campana, 1990）により体長を逆算推定した。イカナゴの孵化時の体長は4.78 mm（日下部ほか、2007）であり、孵化時の耳石半径として各個体の孵化輪半径を用いた。各個体の2つのパラメーター（ a , b ）は孵化時と漁獲時の体長と耳石半径から推定した。調査期間中の調査地および漁場の水温は、屋島湾に設置された自

動水温観測ブイ（Fig. 2-1）のデータから推定した。

成長解析

イカナゴは体長約 21 mm で仔魚期から稚魚期に移行することから（津本・山田，1997）， $SL \leq 21$ mm を仔魚期として定義した。一般にイカナゴの稚魚期の体長は最大 50 mm 程度と考えられている（山田，2011）。本研究では標本の最小体長が 30 mm であったため， $21 \text{ mm} < SL \leq 30 \text{ mm}$ を稚魚期と定義した。

個体が仔魚期および稚魚期に経験した水温（それぞれ WTL，WTJ）は，仔魚期間および稚魚期間の平均水温に基づいて推定した。

仔魚期の日間成長率（GL: $\text{mm} \cdot \text{日}^{-1}$ ）は次式により計算した。

$$GL = (21 - 4.78) / N_{DL} \quad (1)$$

ここで， N_{DL} は体長が 21 mm に達する日齢（仔魚期間の実測値）であり，体長が 21 mm に達する直前の日齢と，その前後の日間成長率から推定した。稚魚期の日間成長率（GJ: $\text{mm} \cdot \text{日}^{-1}$ ）は次式により計算した。

$$GJ = (30 - 21) / (N_{DJ} - N_{DL}) \quad (2)$$

ここで， N_{DJ} は体長が 30 mm に達する日齢であり，体長が 30 mm に達する直前の日齢と，その前後の日間成長率から推定した。

GL および GJ は WTL および WTJ と有意な相関関係が認められたため（結果を参照），水温で標準化した成長率（rGL および rGJ）は次式により算出した。

$$rGL = GL / GL_{predicted} \quad (3)$$

$$rGJ = GJ / GJ_{predicted} \quad (4)$$

$GL_{predicted}$ および $GJ_{predicted}$ (水温から予測される仔稚魚期の日間成長率) は, それぞれ GL と WTL , GJ と WTJ の関係に基づいて計算した (結果; 式 (13), (14) を参照)。なお, rGL と WTL

($R^2 = 0.005, p = 0.20$), rGJ と WTJ の間 ($R^2 = 0.007, p = 0.13$) に有意な相関は認められなかった。

これは, rGL と rGJ が経験水温に依存しないことを示している。本研究では, ある水温条件下における標準的なイカナゴの成長を, rGL および $rGJ = 1$ と規定し, > 1 の場合には標準的な個体と比較して成長が速く, < 1 の場合には成長が遅いとみなした。仔魚期間および稚魚期間の予測値

(Expected N_{DL} , Expected ($N_{DJ} - N_{DL}$)) と実測値 (N_{DL} , $N_{DJ} - N_{DL}$) の差異 (DL , DJ) は, 次式により算出した。

$$DL = \text{Expected } N_{DL} - N_{DL} \quad (5)$$

$$DJ = [\text{Expected } (N_{DJ} - N_{DL})] - (N_{DJ} - N_{DL}) \quad (6)$$

仔魚期間および稚魚期間の予測値は次式により算出した。

$$\text{Expected } N_{DL} = (21 - 4.78) / GL_{predicted} \quad (7)$$

$$\text{Expected } (N_{DJ} - N_{DL}) = (30 - 21) / GJ_{predicted} \quad (8)$$

なお, 同一の基準で比較・分析するため, HD_{std} (標準化した孵化日) と D_{std} (DL_{std} : 標準化した仔魚期間の差異, DJ_{std} : 標準化した稚魚期間の差異) を次式により計算した。

$$HD_{std} = (HD - \mu_h) / \sigma_h \quad (9)$$

$$D_{std} = (\mu - D) / \sigma \quad (10)$$

ここで、 μ は平均値、 σ は標準偏差、 t は調査年を示す。Dstd は、関連する $GL_{predicted}$ および $GJ_{predicted}$ の値が全ての標本から得られたことを踏まえ、データセット全体から導き出された μ と σ を用いて算出した。孵化日および仔稚魚期間の基準点を、HDstd および Dstd = 0 と規定し、 < 0 または > 0 の場合には、それぞれ標準に比べて相対的に早い日付または短い期間、大きい値は遅い日付または長い期間とみなした。

加入量指標

2009～2019 年の産卵量指数（EPI）と加入量については（第 4 章，Akai and Yoneda, 2021）によって公表されており，2020 年の EPI および加入量も同様の方法で計算した。

$$EPI = EPI_{t-1}^1 + EPI_{t-1}^{2\&3} \quad (11)$$

$$EPI_{t-1}^i = D_{t-1}^i \times RF_{predicted_{t-1}}^i \times SW_{predicted_{t-1}}^i \quad (12)$$

$t-1$ は調査年度を示し（例：2019 年の場合，成熟調査は 2018 年 12 月に実施）， i は成熟調査時に 1 歳，または 2・3 歳の個体を指す。 D_{t-1}^i は，年度 $t-1$ における i 歳の成熟雌の密度を示し，各年齢クラスの総密度の半分（性比を 0.5 と仮定）に各年齢クラスの成熟率を乗じることにより推定した。 $RF_{predicted_{t-1}}^i$ および $SW_{predicted_{t-1}}^i$ は，それぞれ年度 $t-1$ における i 歳の成熟魚の平均体長から予測される相対孕卵数（ $RF_{predicted}$ ）と体重（ $SW_{predicted}$ ）の予測値を示す。

2020 年漁期の備讃瀬戸東部におけるイカナゴ 0 歳魚（シンコ）の日別漁獲量は 1～4 月に収集された。各月の 10 日間ごとの中日における個体の体重（BW）を，2020 年に同所で採集されたイカナゴの成長式および体長と体重の関係に関するデータから求め，漁獲尾数を算出した。初期生

残指数（EPI あたりの加入量：RPE）は、各コホートの生残指数の代理として用いた。加入量は漁獲尾数に基づき、Pope の近似式（Pope, 1972）を用いた VPA（平松，2001）により算出した。

統計解析

各年における 50% の標本が孵化した日を推定するために、GLM を用いて、未孵化 = 0，孵化 = 1 の二項データセットに対してロジスティックモデルを適用した： $y = [1 + \exp(a + b \times x)]^{-1}$ 。ここで y は孵化個体の割合， x は 1 月 1 日からの日数， a および b はモデルのパラメーターである。この式を用いて、50% の標本が孵化した日付（平均孵化日）は $-a \times b^{-1}$ として計算した。さらに、6 か年のデータを基にした全体の平均孵化日（代表孵化日）は、年をランダム効果として取り入れた一般化線形混合モデル（GLMM）により推定した。同様に、体長が 21 mm および 30 mm に達する日数、代表孵化日から各移行日までの代表仔魚期および代表稚魚期を求めた。

採集年の異なる標本間で GL，GJ，WTL および WTJ の違いを検定するために、ガウス応答分布を取り入れた GLM を用いて、平均を線形予測子に結びつける恒等リンク関数と組み合わせて解析を行った。最適なモデルは、最小の赤池情報量基準（AIC）に基づいて 58 の組み合わせから選択した。成長率は水温によって変動するため（結果を参照）、GL と WTL，GJ と WTJ の関係を評価するために、採集年をランダム効果として取り入れた GLMM を用いた。

2009～2020 年の推定 GL または推定 GJ が加入量または RPE に及ぼす影響を評価するために、線形予測子にガウス応答を取り入れた GLM を用いた。推定 GL および GJ は、代表仔魚期間および代表稚魚期間における各年の平均水温を利用し、式（13）および（14）を用いて算出した。

N_{DL} , ($N_{DJ} - N_{DL}$) および採集年が rGL または rGJ に及ぼす影響を評価するために、線形予測子にガウス応答を取り入れた GLM を用いた。WTL または WTJ と HDstd の関係を評価するために採集年をランダム効果として取り入れた GLMM を用いた。HDstd と rGL , rGJ , $DLstd$, $DJstd$ の関係は、線形または二次関数を組み合わせたガウス応答を取り入れた GLM を用いて評価した。二次関数が使用された場合、データセットがガウス分布に従っているかどうかを判断するために D'Agostino–Pearson の正規性テストを実施した。HDstd の効果が観察されなかった場合、異なる採集年に収集された標本間の説明変数の差は、平均を線形予測子に結びつける恒等リンク関数を組み合わせたガウス応答分布を取り入れた GLM を用いて検定した。2011～2014 年、2019 年、2020 年の加入量と RPE に対する $rGL \geq 1$ および $DLstd \leq 0$ の個体の割合の組み合わせ効果を評価するために、線形予測子にガウス応答を取り入れた GLM を使用した。なお、サンプルサイズが限られるため、影響をより総合的に評価する目的で、単一モデルで一括して分析した。

各要因に対するモデルは、自然対数 ($\ln$) 変換前後の両データで評価し、ステップワイズ選択に基づいて、最小の条件付き赤池情報量基準 (AIC) を用いて最適なモデルを選択した。統計解析は、R version 4.3.1 (R Core Team 2023) を使用した。モデル適合を評価する追加的な指標は、擬似決定係数 (R^2) により求めた。なお、統計的有意水準は $p < 0.05$ に設定した。

結果

孵化日と初期成長に及ぼす水温の影響

標本の日齢は 32～84 日であった。孵化日 (HD) は 1 月 1 日～2 月 3 日で、1 月にピークを迎え

た (Fig. 5-1)。孵化期間が最も短かったのは 2014 年の 13 日間で、最も長かったのは 2020 年の 31 日間であった。採集年は HD に有意な影響を及ぼしており、各年の平均孵化日 (1 月 1 日から) は、2011 年が 20 日、2012 年が 14 日、2013 年が 9 日、2014 年が 5 日、2019 年が 19 日、2020 年が 13 日であった (補足資料, Table S5-1)。

仔魚期間は 24~48 日、稚魚期間は 5~15 日であった。日間成長率は、仔魚期 (GL) が $0.34 \sim 0.67 \text{ mm} \cdot \text{日}^{-1}$ 、稚魚期 (GJ) が $0.61 \sim 1.84 \text{ mm} \cdot \text{日}^{-1}$ であった。経験した水温は、仔魚期 (WTL) が $7.9 \sim 11.7^{\circ}\text{C}$ 、稚魚期 (WTJ) が $7.7 \sim 10.7^{\circ}\text{C}$ であった。

GL, GJ, WTL, WTJ は採集年によって有意に異なった (Fig. 5-2 a, b)。GLMM モデルにより、GL と WTL および GJ と WTJ の関係において、経験水温は日間成長率と有意な相関関係にあることが示された。よって、WTL と WTJ を用いて計算した GL と GJ の予測値は、それぞれ $GL_{predicted}$ と $GJ_{predicted}$ として次式により表せる。

$$GL_{predicted} = 0.128 + 0.035 \times WTL \quad (13)$$

$$[WTL: p < 0.001]$$

$$GJ_{predicted} = \exp (-0.904 + 0.109 \times WTJ) \quad (14)$$

$$[WTJ: p < 0.01]$$

孵化日に関連する水温で標準化した成長率と初期成長期間

代表仔魚期間は 1 月 13 日~2 月 18 日、代表稚魚期間は 2 月 19 日~2 月 27 日であった。自然対数 (ln) 変換された加入量や RPE と推定 GL や推定 GJ との間には有意な関係はなかったが、全年

齡階級の成熟雌の EPI と加入量との間にのみ、有意な関係が認められた ($n = 12$, $R^2 = 0.48$, EPI: $p < 0.05$) (Table 5-1)。

rGL と N_{DL} , rGJ と ($N_{DJ} - N_{DL}$) の間には有意な負の相関があり (Fig. 5-3 a, b), 採集年もこれらの関係に有意な影響を及ぼした ($p < 0.001$)。HDstd と WTL および WTJ は有意に異なり ($p < 0.001$; Fig. 5-4 a, b), WTL は HDstd が進むにつれて減少する傾向が見られたが、稚魚期には後から孵化した個体がより暖かい水温を経験しているようであった。仔魚期における rGL と HDstd の間には、2020 年を除いて、有意な線形または非線形の関係があった (Fig. 5-5)。DLstd と HDstd の間も同様の関係が認められた (Fig. 5-6)。稚魚期では、rGJ と HDstd の間に有意な関係は認められなかったが (Fig. 5-7), 採集年によって有意に異なった ($p < 0.001$)。DJstd と HDstd の関係においても同様であった ($p < 0.001$; Fig. 5-8)。

水温で標準化した成長率と潜在的生存率の関係

2011～2014 年および 2019 年では、rGL または DLstd と HDstd の間に有意な関係が認められた (Fig. 5-5, Fig. 5-6)。しかし、2020 年には、rGL および DLstd に対する HDstd は一定であった (Fig. 5-5, Fig. 5-6, Table 5-2)。稚魚期では、各採集年における rGJ および DJstd に対する HDstd は一定であった (Fig. 5-7, Fig. 5-8, Table 3)。

各調査年の HDstd の累積頻度分布をロジスティックモデルに適合させた (補足資料 Table S5-2)。rGL ≥ 1 および DLstd ≤ 0 の個体割合も、ロジスティックモデルを用いて求めた (Table 5-2, 補足資料 Table S5-2, Table S5-3)。rGL ≥ 1 および DLstd ≤ 0 を合わせた個体の割合は、加入量と正の相

関があった ($n = 12$, $R^2 = 0.48$, 加入量: $p < 0.01$)。また, HDstd に基づく $rGL \geq 1$ および $DLstd \leq 0$ を合わせた個体の割合も, 加入量と正の相関があった ($n = 10$, $R^2 = 0.53$, 加入量: $p < 0.01$)。RPE は, $rGL \geq 1$ および $DLstd \leq 0$ を合わせた個体の割合とは有意な関係がなかったが ($n = 12$, $R^2 = 0.21$, RPE: $p = 0.11$), HDstd に基づく $rGL \geq 1$ および $DLstd \leq 0$ を合わせた個体の割合とは比較的強い相関があった ($n = 10$, $R^2 = 0.61$, RPE: $p < 0.001$)。したがって, HDstd に基づく $rGL \geq 1$ および $DLstd \leq 0$ の個体割合が高いほど, より高い加入量および RPE と関連している可能性がある (Table 5-2)。

考察

本研究により, 調査期間中の初期生活史におけるイカナゴの成長履歴の年変動が明らかになった。これらの変動は主に, 調査期間中の水温変動に起因する。成長率と経験水温の間には明瞭な関係があり, 水温が高いほど初期の成長が速くなる。これはイカナゴに関するこれまでの研究結果と一致しており, 伊勢湾と大阪湾では, 暖冬年は初期成長が速いことが示されている (富山・小松, 2006 ; 日下部ほか, 2007)。そのため, 暖かい冬に孵化した個体は, 仔魚期から稚魚期への移行期間が短くなる。これは, 仔魚期から稚魚期への移行が短いほど, 個体の累積死亡率が低くなるという“stage – duration” 仮説と一致している (Houde 2008; Leggett and Frank 2008)。しかし, 仔稚魚期の日間成長率 (GL および GJ) は, 加入量や RPE (EPI あたりの加入量) に有意な影響を及ぼしていなかった。このことは, 仔稚魚の成長率や発育期間が, 当該海域の加入量や RPE の変異を説明できないことを示している。例えば, GL が最大であったのは水温が最も高かった 2020 年であったが (Fig. 5-2), 加入量と RPE は他の調査年に比べて低かった (Table 5-2)。これら

の結果は、*Ammodytes* spp.の調査結果と一致していると考えられる。北海では、*Ammodytes marinus* の産卵期および仔魚期が高水温であった年は、平均以下の加入量であったことが示されている（Arnott and Ruxton, 2002）。伊勢湾のイカナゴでは、1月の平均水温とイカナゴの加入量の間には負の相関が認められている。特に、イカナゴの漁獲量が最も多かった1996年は、調査期間中で最も低水温の年であり、イカナゴの成長が最も遅かった（富山・小松, 2006）。この関係には、餌環境の影響と密度効果という2つの要因が関与していると考えられている。すなわち、冬季の低水温年にイカナゴの仔稚魚の餌となる一部のカイアシ類の現存量が増加すること（中田, 2001）、0歳群の成長率は個体群密度と負の関係があること、がそれぞれ示されている（Nagoshi and Sano, 1979）。

WTLは、HDstdが進むにつれて徐々に低下したが（Fig. 5-4a）、rGL（relative GL）は2020年を除き、HDstdの後半で増加した（Fig. 5-5）。同様にDLstdについては、孵化の遅い個体が、より短い仔魚期を有した（Fig. 5-6）。これは、同じ水温条件下において、より速く成長する個体は仔魚期が短いことを示している。したがって、これらの結果から、個体の成長率や生残が水温だけに依存しているわけではないことが示唆される。イカナゴ仔魚は、孵化の時点で摂餌できる能力を有し、内部栄養を大量に残した状態で外部から栄養を摂取し始めるため、長期にわたって内外の栄養源を混合して利用することが可能である（山田, 1998）。一方、シェトランド海域における*A. marinus*に関する以前の研究では、孵化日の中期頃から餌となる微小動物プランクトンの密度が増加することが観察されていることから、孵化日と仔魚の成長率との間に有意な関係性があることが報告されている（Wright and Bailey, 1996）。瀬戸内海では、イカナゴ仔魚は比較的幅広い

種類のカイアシ類の卵，ノープリウス，コペポダを利用することが示されており（Mitsuzawa *et al.*, 2017），これは餌生産のタイミングが個体の成長にとって重要であることを示唆している。

このことが本研究にも該当するのであれば，仔魚の餌環境は HDstd の後半により適している可能性がある。また，低水温はエネルギー要求を減少させるため，餌環境が一定であっても，遅生まれ個体の成長には有利に働くかもしれない（Buckley *et al.*, 2004; Shelley and Johnson, 2022）。

一方，rGJ（Relative GJ）と HDstd の間には明瞭な関係は認められなかったが，調査年ごとには顕著な差が存在した（Fig. 5-7）。この結果は，稚魚期の成長率が，餌環境における季節変動ではなく，年変動に起因する可能性を示している。稚魚は *Calanus sinicus* および *Paracalanus* sp. に対して強い餌選択性を示す（橋口ほか，2021）。瀬戸内海では，これらカイアシ類の生物量は春から初夏にかけて多いことが知られている（Uye *et al.*, 1987; Nishikawa *et al.*, 2023）。また，本研究では同様の水温下でも，稚魚期の日間成長率（GJ）が仔魚期の日間成長率（GL）よりも著しく速かった。*Ammodytes* 属では，体サイズによる垂直分布や回遊行動の違いは，形態学的特性や遊泳能力の違いに起因しており，稚魚期では好んで摂餌するカイアシ類の分布パターンと関連していることが示されている（Richards and Kendall, 1973; Yamashita *et al.*, 1985; Potter and Lough, 1987; Jensen *et al.*, 2003）。したがって，稚魚期の成長率の年変動は，稚魚が好んで摂餌するカイアシ類の現存量の年変動に起因している可能性が高いことを示唆している。

2012 年には，仔魚期の成長が速く（ $rGL \geq 1$ ），仔魚期間の短い個体（ $DLstd \leq 0$ ）の割合が特に高かった（93.0%と 93.9%; Fig. 5-5, Fig. 5-6）。この年は，調査期間において加入量が最も高く，RPE も高かった（Table 5-2）。一方，2020 年は rGL や $DLstd$ と $HDstd$ との間に顕著な関係が見ら

れず、調査期間で最も加入量が低く、RPE も低かった (Table 5-2)。これらのことから、加入量 (または RPE) は、ある水温下における仔魚期の成長速度 ($rGL \geq 1$) やその期間 ($DLstd \leq 0$) と正の関係が存在することを示している (Table 5-2)。これらの結果は、同じ水温下においても、仔魚期における個体の成長が、その後の生存や加入成功に至るまでの重要な要因となることを示唆している。これは、 rGJ や $DJstd$ が、加入量または RPE の変動とは独立的であることにも関連している (Fig. 5-7, Fig. 5-8, Table 5-2)。

生活史初期における捕食者からの選択圧は、イカナゴの生存率と年級群の強さに影響を及ぼす可能性がある (Houde, 2008; Leggett and Frank, 2008)。タイセイヨウサバでは、加入まで生存した個体 (加入魚) と仔魚期に採集した個体 (加入魚と非加入魚を含む) の成長解析から、加入魚の高い成長率が認められた調査年について、2 つの観察例が示されている (Robert *et al.*, 2007)。まず、加入群の仔魚期における高い成長率は、捕食者からの低成長個体に対する強い選択的な死亡の結果を反映しており、その年の加入量は調査期間中において最も低かったことが示されている。その一方で、好適な環境で選択圧が和らいだ年には成長率が高くなり、平均的な生残率と顕著に高い加入が認められている。

本研究では商業的に漁獲された標本 (加入魚) のみが使用されたため、イカナゴが発育初期にどの程度の選択圧にさらされたかは不明である。しかし、もしある年に強い成長選択的死亡率が発生した場合、成長の遅い個体が選択的に死亡し、その結果、成長率の高い個体の割合が増える一方で、全体の加入量または RPE は減少すると予想される。これは、成長率の高い個体の出現割合と加入量または RPE が負の相関を示すことを意味しており、本研究ではそのような関係は認め

られなかった。また、本研究で明らかとなった、加入量と成長率の高い仔魚の出現割合 ($rGL \geq 1$ および $DLstd \leq 0$ を合わせた個体の割合) との正の相関関係は、個体群密度に依存しないことを示唆しており、これは前述の伊勢湾のイカナゴにおける知見 (Nagoshi and Sano, 1979) とは一致しない。

Ammodytes 属において、仔魚期の餌環境のマッチ・ミスマッチは、発育初期の生残や年級強度を決定する鍵となる可能性がある (Fortier *et al.*, 1995; Arnott and Ruxton 2002; van Deurs *et al.*, 2009; Gurkan *et al.*, 2013; Régnier *et al.*, 2017)。例えば、北海の *A. marinus* の場合、年級強度は、現存量の最も高いカイアシ類の一種である *Calanus helgolandicus* の孵化と卵生産との間の同期性に依存する (Régnier *et al.*, 2017)。瀬戸内海東部では、イカナゴの餌となる動物プランクトン (カイアシ類) の現存量が栄養塩や生物生産量の低下により変動し、一部の地域で減少傾向が示唆されている (橋口ほか, 2021 ; Nishikawa *et al.*, 2023 ; Nishikawa *et al.*, 2024)。同様に、瀬戸内海中央部の冷水性カイアシ類 (*Calanus sinicus* を含む) における近年の現存量の減少は、水温上昇とクロロフィル *a* 濃度の低下が影響していることが示唆されている (Yoneda *et al.*, 2022)。したがって、瀬戸内海のイカナゴの生息水域における物理・生物学的環境の変化は、イカナゴの初期生残および加入過程に大きな影響を与えるであろう。

本研究において、水温上昇はイカナゴ仔魚期の成長率を速め、仔魚期から稚魚期への移行期間が短くなることが示された。一方で、水温の影響を除去した場合、遅生まれの仔魚は早生まれの仔魚よりも成長が速いこと、仔魚期の成長が速い個体 ($rGL \geq 1$) の出現割合が高い年級群は加入量が高く、RPE も高いことを初めて示した。水温は個体の成長率と仔魚期間に有意な影響を及ぼ

すが、加入量や初期生残とは関連していなかった。イカナゴの初期生活史における水温と餌環境との相互作用に関する追加研究は、この疑問の解決に役立つであろう。備讃瀬戸では、近年、多産な高齢個体の減少により、イカナゴの産卵量が減少している（第4章, Akai and Yoneda, 2021）。

2019年と2020年の産卵親魚群の総産卵指数は類似していたが、加入量とRPEには顕著な違いがあった。両年とも発育初期における水温が他の調査年よりも高かったが、水温で標準化した成長率の高い仔魚の出現割合には違いが認められた。これは、最近の高水温化が必ずしもイカナゴの初期生残に有利ではないことを示唆しており、産卵量の減少が進む将来において、発育初期における餌環境の変化は加入量の予測をより困難にさせることを示唆している。産卵親魚群の再生産力と発育初期の環境条件の継続的なモニタリングは、イカナゴの加入量予測の精度を向上させ、適切な資源管理を行う上で不可欠である。

第6章 総括

本研究では備讃瀬戸に生息するイカナゴを対象に、飼育試験および野外調査を通じて本種の資源生態学的特性の解明を目指した。各章の結果の要約と、これらが示唆する生態学および資源管理上の意義について総括する。

第2章では、イカナゴの夏眠場の海底直上水温と砂中温度の関係を調査し、両者にはほとんど差がなく ($0 \sim -0.4^{\circ}\text{C}$)、夏眠中のイカナゴは夏眠場の海底直上水温とほぼ同じ温度を経験していると考えられた。また、備讃瀬戸は周年にわたり成層が見られない海域であるため (武岡, 1985)、備讃瀬戸東部の屋島湾に設置されている自動観測ブイ (水深 1.5 m) の一日の水温平均値 (解析期間: 1975~2017 年) を海底直上水温とみなし、年平均値及び月別平均値の変化を調べた。その結果、年平均水温は有意な上昇傾向を示し、特に 2~11 月において水温の有意な上昇が認められた。播磨灘と備讃瀬戸では、水温及び塩分の季節変化が類似しており (日比野ほか, 2000)、両海域は夏場の高水温と冬場の低水温で特徴付けられることが知られている (金谷・牧, 2020)。しかし、備讃瀬戸では夏は高温、冬は低温の傾向が強く、播磨灘に比べて水温の年変動が大きいことが新たに示された。また、水温の異なる環境に生息するイカナゴの集団間において、年齢構成や成長率に顕著な地理的差異が存在すること (Robards *et al.*, 2002)、水温変動の激しい年には成長率に大きな変化が生じることが確認されている (von Biela *et al.*, 2019)。備讃瀬戸と近接する播磨灘において、このような水温の顕著な違いが認められたことは、両海域のイカナゴの生物特性、特に再生産や成長、夏眠期の個体に及ぼす水温の影響度合いが異なることを示唆しており、加入変動機構にも違いがあるかもしれない。

第3章では、備讃瀬戸の夏季の水温に基づいて、イカナゴ0歳魚を3つの水温区（24℃、26℃、28℃）にて2か月間夏眠させた後、自然水温において産卵期まで飼育した。試験開始3か月後の累積死亡率はそれぞれ3%、14%、30%であり、高水温ほど死亡率が高くなることが示された。

また、28℃区では肥満度の減少率が高く、さらに、成熟率、孕卵数および精巣重量は他の水温区に比べて低かった。これらのことから、夏眠期の高水温は0歳魚の生残および再生産に悪影響を及ぼすことが示された。1歳以上のイカナゴを用いた飼育実験により、夏季の水温条件（24℃、26℃、28℃）が夏眠期の生残や肥満度に及ぼす影響を調べた。試験終了時にあたる67日後の累積死亡率はそれぞれ26%、41%、64%で、水温が高いほど死亡率が高くなる傾向が認められた。

また、試験終了時における高水温区の相対肥満度は低水温区に比べて有意に低かった。これらのことから、夏季の高水温は1歳以上の個体においても生残や肥満度に悪影響を及ぼすことが示された。一方で、高齢魚の再生産に及ぼす高水温の影響の把握については今後の課題であり、夏眠中の死亡率に及ぼす体サイズ、年齢、水温の影響に関するさらなる研究が、この問題を解決するのに役立つであろう。

第4章では、2011～2018年の夏季調査と2008～2018年の冬季調査から、備讃瀬戸のイカナゴの親魚密度、年齢組成、肥満度および成熟率を調べた。0歳魚の夏眠開始期の肥満度は3.3～3.8であった。0歳魚の成熟率は体長に依存しており、夏眠開始時の平均体長が大きい年ほど年級群の成熟率は高かった（成熟率範囲：0.52～0.97）。伊勢湾における0歳魚のイカナゴでは、成熟するための閾値として、夏眠開始期の肥満度が4.2以上であることが示されている。このことから、当該海域のイカナゴは、伊勢湾のイカナゴと比べて、低肥満度で成熟・産卵することが明らかに

なった。また、2010～2017 年の夏季に兵庫県及び香川県で行われた空釣りこぎ調査で、0 歳魚の体長組成に地理的な差異が確認された。0 歳魚の平均体長は兵庫県では 70.8 mm から 96.5 mm の範囲であった（Nishikawa and Okamoto, 2021）のに対し、香川県では 71.9 mm から 83.5 mm と有意に小さかった（Mann-Whitney U test, $p < 0.05$ ）。播磨灘産イカナゴは 100%成熟していると考えられている（西川，私信）ため、体長における地理的差異が、成熟率の違いにも反映される可能性があるだろう。

一方、2・3 歳魚は調査期間において全て成熟していた。孕卵数と体長には正の相関が認められたが、1 歳魚の相対孕卵数は 2・3 歳魚に比べて有意に低かった。各年齢の平均体長から求められた相対孕卵数および冬季調査における各年齢の成熟雌個体の密度に基づいて、産卵量指数（EPI）を推定した。EPI は近年著しく低下し、2・3 歳魚の密度減少と同調していた。加入量は産卵親魚の EPI と有意な正の相関が認められたが、加入量と冬季の産卵親魚の密度の間には有意な関係は認められなかった。以上の結果から、EPI は加入量を推定するための有効な指標として利用できること、近年の加入量の減少は多産な高齢産卵親魚の減少が一因であることがそれぞれ示唆された。

第 5 章では備讃瀬戸におけるイカナゴの発育初期の成長と生残の関係を把握するため、2011～2014 年、2019 年、2020 年の漁獲物の耳石の日周輪解析を行い、孵化時期、成長率および仔魚期間等を調べるとともに、加入量や初期生残指数（EPI あたりの加入量：RPE）との関係を解析した。仔魚期および稚魚期の成長率には経験水温に由来した年変動が認められ、高水温を経験した年の仔稚魚は、高成長で、仔魚から稚魚への移行期間も短かった。孵化日と水温で標準化した仔

魚期の成長率の間には有意な関係が確認されたが、稚魚期ではそのような関係は認められなかった。いずれの経験水温においても、高成長の仔魚の出現割合が高い年は、加入量や RPE が高い傾向にあることが見出された。発育初期の水温と餌環境の相互作用を今後検証することで、初期成長と加入量の関係解明に寄与すると考えられる。

本研究から、備讃瀬戸のイカナゴでは、近年、親魚群に占める多産な高齢産卵親魚の割合が減少し、個体群の再生産力が低下していることが判明した。また、夏眠期間中の高水温が親魚候補群の死亡率の増加や 1 歳魚の成熟率の低下を招くこと、冬から春にかけての水温上昇は仔稚魚の成長を速めるものの、生残には直接影響しないことなどが初めて明らかになった。

近年、備讃瀬戸をはじめとして、瀬戸内海では貧栄養化や高水温化が進行しており、これによりイカナゴの主要な餌である動物プランクトン（カイアシ類）の生産性の低下が懸念されている。これらの環境変化は、イカナゴの再生産力を含む生活史の各段階に悪影響を及ぼす。このような状況の中、備讃瀬戸のイカナゴ資源が急減しており、親魚の保護が喫緊の課題となっている。このため、禁漁区の設定や禁漁期間の導入、持続可能な資源管理が急務である。しかしながら、香川県の漁船漁業は、漁獲量の大幅な減少、高齢化の進行による漁業者の減少、水産資材費の高騰や収入減により、非常に厳しい経営状況に直面している（香川県農政水産部水産課，2021）。このような中、一方的な資源管理の強化は、漁業現場からの反発を招きやすい。効果的な資源管理を実現するためには、科学的根拠を明示し、漁業者が納得した上で主体的に参画する形を整えることが必要である。また、漁法や地域性の違いは資源管理に対する考え方に影響を及ぼす。さらに、備讃瀬戸と播磨灘では地理的に近いにもかかわらず、体サイズや成熟率に地域差が認められ

る。このため、一律の管理方法を適用するのではなく、各地域の特性や漁業実態に合わせた柔軟な資源戦略が必要である。今後の研究では、これらの環境要因がイカナゴの生態にどのように作用するかをさらに探求し、その知見を基に資源動態予測モデルを構築して、保全や管理のためにより効果的なアプローチを提示することが急務である。継続的なデータの収集と長期的なモニタリングを通じて、地域の特性や環境に適応した管理策を提示し、漁業者とともに推進することが、イカナゴ資源の保全および漁業の持続可能性を示すための鍵となる。

要旨

イカナゴ *Ammodytes japonicus* は、香川県の備讃瀬戸において主に込網漁業により漁獲される水産重要種である。本種は高次捕食者の餌料生物としても重要であり、イカナゴの資源動向は他の水産資源にも影響を及ぼす。しかしながら、香川県における漁獲量は 1980 年の 23,130 トンをピークに減少し、2009 年には過去最低の 470 トンに至り、さらに低迷が続いている。備讃瀬戸のイカナゴについては、加入量変動機構に関する情報が乏しく、適切な資源管理が困難な状況にある。そこで本研究では、備讃瀬戸に生息するイカナゴを対象とした飼育試験および野外調査を通じて、初期生残や親魚群の再生産力と加入量の関係を明らかにすることにより、資源生態学的特性の解明を目指した。

1. イカナゴ夏眠場の海洋環境

夏眠中のイカナゴは砂中で過ごすため、水温と砂中温度の差異を確認した。イカナゴが夏眠期に潜砂している海底直上から深さ約 10 cm の砂中温度は、海底直上水温とほぼ同じであった。備讃瀬戸は周年混合海域であるため（橋本ほか，1997），備讃瀬戸東部の屋島湾に設置されている自動観測ブイ（水深 1.5 m）の日平均水温（解析期間：1975～2018 年）を海底直上水温とみなし、年平均値および月別平均値の変化を調べた。その結果、年平均水温および月別水温（2～11 月）はともに有意な上昇傾向を示した。

2. イカナゴの生残・再生産に及ぼす夏眠水温の影響

イカナゴ 0 歳魚を用いた飼育試験により、夏眠期の水温が夏眠期間中の生残および冬季の再生産に及ぼす影響を調べた。備讃瀬戸の夏季水温に基づき、24℃，26℃，28℃の 3 区で 2 か月間夏眠させた後、自然水温で産卵期まで飼育した。試験開始 3 か月後の各累積死亡率は 3%，14%，30%であり、高水温

ほど死亡率が高かった。また、28℃区では肥満度の減少率が高く、さらに、成熟率、孕卵数および精巣重量が他の2区に比べて低かった。以上から、夏眠期の高水温は0歳魚の生残および再生産に悪影響を及ぼすことが示された。また、1歳以上のイカナゴを用いた試験でも同様に、高水温は生残および肥満度に悪影響を及ぼすことが確認された。

3. イカナゴの再生産に及ぼす年齢の影響と加入の関係

備讃瀬戸での夏季調査（2011～2018年）および冬季調査（2008～2018年）から、イカナゴの親魚密度、年齢組成、成熟率を解析した。1歳魚の成熟率は平均体長が大きい年ほど高い傾向を示し（成熟率範囲：0.52～0.97）、90 mm以上の個体は全て成熟していた。一方、2・3歳魚は全て成熟していた。孕卵数と体長には正の相関が認められたが、1歳魚の相対孕卵数（体重あたりの孕卵数）は2・3歳魚に比べて有意に低かった。

産卵量指数（EPI）は近年著しく低下しており、2・3歳魚の密度減少と相関していた。さらに、産卵親魚のEPIと加入量の間にも有意な正の相関が認められ、EPIは加入量を推定する有効な指標であることが示された。これらの結果から、近年の加入量の減少は多産な高齢産卵親魚の減少が一因であることが示唆された。

4. イカナゴの発育初期の成長と生残の関係

2011～2014年、2019～2020年に備讃瀬戸で漁獲されたイカナゴ稚魚の耳石解析を行い、孵化時期、成長率、仔稚魚期間などを調べ、初期生残（加入量やRPE: $EPI \times \text{加入量}^{-1}$ ）との関係を評価した。仔魚期と稚魚期の成長率の年変動は経験水温の差異を反映しており、水温が高い年にはそれらの成長率も高かったが、加入量およびRPEとの間に有意な関係は認められなかった。一方、仔魚期では、水温を

除去した解析において、成長率が高く仔魚期間が短い個体の割合が高い年は、加入量および RPE が高くなる傾向が認められた。成長率は水温の影響を強く受けるものの、加入量には水温以外の環境要因（特に餌条件）による個体の成長が、より重要な役割を担うことが窺えた。このことは、近年の高水温化がイカナゴの初期生残の向上に必ずしも寄与していないことを示している。

本研究から、備讃瀬戸のイカナゴでは、再生産力の高い高齢産卵親魚の割合が減少し、個体群全体の再生産力の低下に繋がっていることが示唆された。また、夏眠期間中の高水温が親魚候補群の死亡率増加や0歳魚の成熟率の低下を招くこと、冬から春にかけての水温上昇は仔稚魚の成長を速めるものの、生残には直接影響しないことが初めて明らかになった。一方で、周辺海域における沿岸調査では、瀬戸内海の貧栄養化や高水温化によって、イカナゴの餌となる動物プランクトン（カイアシ類）の生産性の減少が懸念されている。当該海域におけるイカナゴの持続可能な利用のためには、初期生残や再生産力に影響を及ぼす環境の継続的なモニタリングが不可欠であるとともに、高齢魚を保護するための禁漁区や禁漁期間の設定、地域の特性や環境に応じた管理策の推進が急務である。

謝辞

本研究を取りまとめるにあたり、長年にわたり懇切な御指導と貴重な御助言を賜りました国立研究開発法人水産研究・教育機構水産技術研究所生産技術部 米田道夫博士に心から感謝し、厚く御礼申し上げます。本論文を取りまとめるにあたり、御助言、御校閲の労を賜りました九州大学大学院農学研究院 太田耕平教授、島崎洋平准教授に心から厚く御礼申し上げます。また、研究の過程において、貴重な御意見を賜りました香川大学瀬戸内圏研究センター 元ゼネラルマネージャー 本城凡夫 九州大学名誉教授に心から感謝申し上げます。

国立研究開発法人水産研究・教育機構 河野悌昌主幹研究員、高橋正知博士、大阪府立環境農林水産総合研究所 日下部敬之博士、大美博昭博士、兵庫県立農林水産技術総合センター水産技術センター、西川哲也博士、魚住香織上席研究員、岡本繁好研究員、元参与 反田 實博士、岡山県水産技術センターの歴代のイカナゴ担当各位、広島大学大学院 統合生命科学研究科 富山 毅教授、北里大学海洋生命科学部 吉永龍起教授、阿見彌典子講師には、イカナゴの研究を進めるにあたり、情報交換会等で有益な御助言を賜りました。また、株式会社水土舎環境調査部横浜分室 斉藤真美室長には、耳石日周輪解析に御協力を賜りました。ここに厚く御礼申し上げます。

漁獲統計や漁況に関する貴重な情報を頂くとともに、漁獲物の標本入手について御協力を頂きました、香川県漁業協同組合連合会の職員各位、庵治漁業協同組合、高松市瀬戸内漁業協同組合、東瀬戸漁業協同組合、香西漁業協同組合、下笠居漁業協同組合のいかなご込網漁業者および職員各位に心から御礼申し上げます。

調査現場において多大な御協力を頂きました、香川県水産試験場 西尾修治元船長をはじめ歴代の乗

組員各位ならびに潜水土の高砂一義氏に厚く御礼申し上げます。研究を進めるにあたり，貴重な御助言と御協力を頂きました，香川県水産試験場 環境資源研究課 牧野弘靖課長，高砂 敬主席研究員，元主席研究員 宮川昌志博士および関係各位，飼育管理において御協力を頂きました佐々木範子氏，本論文の御校閲を賜りました香川県水産課漁業調整室 藤原宗弘博士に深く感謝いたします。

本研究は水産庁委託事業（水産資源調査・評価推進事業）ならびに香川県資源管理協議会事業の一環で実施されたものであり，本事業の関係各位に厚く御礼申し上げます。

参考文献

阿保勝之・秋山 諭・原田和弘・中地良樹・林 浩志・村田憲一・和西昭仁・石川陽子・益井敏

光・西川智・山田京平・野田 誠・徳光俊二 (2018) 瀬戸内海における栄養塩濃度等の水質
変化とその要因. 沿岸海洋研究, **55**, 101-111.

赤井紀子・岡本繁好 (2019) 瀬戸内海産イカナゴ 1 歳魚以上の死亡に及ぼす夏眠期における水温
の影響. 香水試研報, **18**, 1-4.

赤井紀子・内海範子 (2012) 瀬戸内海産イカナゴの死亡と再生産に及ぼす夏眠期における高水温
飼育. Nippon Suisan Gakkaishi, **78**, 399-404.

Akai N., Yoneda M (2021) Age-related variation in reproductive potential and influence on recruitment of
western sand lance *Ammodytes japonicus* in the Seto Inland Sea, western Japan. J. Sea Res., **172**,
102036. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2021.102036>

Amiya, N., Matsuda, E., Miyazaki, Y., Nakano, N., Kataoka, M., Yamaji, T., Amano, M., Yoshinaga, T (2023)
Circadian rhythm and endocrinological control on the swimming and sand burrowing behaviors of
Japanese sand lances *Ammodytes* spp. (Uranoscopiformes, *Ammodytidae*). Zool. Sci., **40**, 423-430.

Anderson, J.T (1988) A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to
recruitment. J. Northwest Atl. Fish. Sci., **8**, 55-66.

Arnott, S.A., Ruxton, G.D (2002) Sandeel recruitment in the North Sea: Demographic, climatic and trophic
effects. Mar. Ecol. Prog. Ser., **238**, 199-210.

Beaugrand, G., Brander, K.M., Lindley, J.A., Souissi, S., Reid, P.C (2003) Plankton effect on cod recruitment

- in the North Sea. *Nature*, **426**, 661-664.
- Behrens, J.W., Stahl, H.J., Steffensen, J.F., Glud, R.N (2007) Oxygen dynamics around buried lesser sandeels *Ammodytes tobianus* (Linnaeus 1785): Mode of ventilation and oxygen requirements. *J. Exp. Biol.*, **210**, 1006-1014.
- Berkeley, S.A., Chapman, C., Sogard, S.M (2004) Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. *Ecology*, **85**, 1258-1264.
- Beverton, R.J.H., Holt, S.J (1957) On the dynamics of exploited fish populations. *Fisheries Investigations*, **19**, 1-533.
- Birkeland, C., Dayton, P.K (2005) The importance in fishery management of leaving the big ones. *Trends Ecol. Evol.*, **20**, 356-358.
- Blaxter, J.H.S (1992) The effect of temperature on larval fishes. *Neth. J. Zool.*, **42**, 336-357.
- Boulcott, P., Wright, P.J., Gibb, F.M., Jensen, H., Gibb, I.M (2007) Regional variation in maturation of sandeels in the North Sea. *ICES J. Mar. Sci.*, **64**, 369-376.
- Boulcott, P., Wright, P.J (2008) Critical timing for reproductive allocation in a capital breeder: Evidence from sandeels. *Aquat. Biol.*, **3**, 31-40.
- Boulcott, P., Wright, P.J (2011) Variation in fecundity in the lesser sandeel: Implications for regional management. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **91**, 1273-1280.
- Buckley, L.J., Caldarone, E.M., Lough, R.G (2004) Optimum temperature and food-limited growth of larval Atlantic cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) on Georges Bank. *Fish.*

- Oceanogr., **13**, 134-140.
- Campana, S.E (1990) How reliable are growth back-calculations based on otolith? Can. J. Fish. Aquat. Sci., **47**, 2219-2227.
- Campana, S.E (1996) Year-class strength and growth rate in young Atlantic cod *Gadus morhua*. Mar. Ecol. Prog. Ser., **135**, 21-26.
- Conover, D.O (1998) Local adaptation in marine fishes: evidence and implications for stock enhancement. Bull. Mar. Sci., **62**, 477-493.
- Cushing, D (1990) Plankton production and year- class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. Adv. Mar. Biol., **26**, 249-293.
- Endo, A., Iwasaki, N., Shibata, J., Tomiyama, T., Sakai, Y (2019) The burrowing sand lance *Ammodytes japonicus* (Teleostei, *Ammodytidae*) prefers benthic sediments of low shear strength. J. Ethol., **37**, 213-219.
- Fortier, L., Ponton, D., Gilbert, M (1995) The match/mismatch hypothesis and the feeding success of fish larvae in ice- covered southeastern Hudson Bay. Mar. Ecol. Prog. Ser., **120**, 11-27.
- Frederiksen, M., Elston, D.A., Edwards, M., Mann, A.D., Wanless, S (2011) Mechanisms of long-term decline in size of lesser sandeels in the North Sea explored using a growth and phenology model. Mar. Ecol. Prog. Ser., **432**, 137-147.
- Fujiwara, T., Nakata, H., Tanda, M., Karakawa, J (1990) Biological and physical parameters of the population dynamics of sand eel larvae in the Eastern Seto Inland Sea. Nippon Suisan Gakkaishi, **56**, 1029-1037.

- Gurkan, Z., Christensen, A., Maar, M., Moller, E.F., Madsen, K.S., Munk, P., Mosegaard, H (2013) Spatio-temporal dynamics of growth and survival of lesser sandeel early life-stages in the North Sea: predictions from a coupled individual based and hydrodynamic-biogeochemical model. *Ecol. Model.*, **250**, 294-306.
- 浜田尚雄（1966）播磨灘,大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究-III 産卵期前後の海気象との関係. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **32**, 759-584.
- 浜田尚雄（1985）我が国におけるイカナゴの生態と漁業資源. 水産研究叢書, 日本水産資源保護協会, 東京, **36**, 1-82.
- Han, Z., Wang, Z., Gao, T., Yanagimoto, T., Iida, K (2018) Assessing the speciation of a cold water species, Japanese sand lance *Ammodytes personatus*, in the northwestern Pacific by AFLP markers. *Animals*, **8**, 224.
- 橋口晴穂・西川哲也・魚住香織・古澤一思・森 敦史・今尾和正・反田 實（2021）播磨灘におけるイカナゴ当歳魚の胃内容物重量指数の経年低下とその要因. *水産海洋研究*, **85**, 24-32.
- 橋本博明（1991）日本産イカナゴの資源生態学的研究. 広島大生物生産紀要, **30**, 135-192.
- 橋本俊也・山本民次・多田邦尚・松田 治・永末寿宏（1997）瀬戸内海の一次生産と海洋構造. 沿岸海洋研究, **35**, 109-114.
- 原 潔（1986）備讃瀬戸海域の交通状況について. *航海*, **88**, 75-80.
- 日比野忠史・浅井 正・細川恭史（2000）瀬戸内海における湾・灘での水質の季節変動特性. 海岸工学論文集, **47**, 1036-1040.

- 平松一彦（2001）VPA (Virtual Population Analysis). 資源評価体制確立推進事業報告書－資源解析手法教科書－，日本水産資源保護協会，104-128.
- Hjort, J (1914) Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer.*, **20**, 1-228.
- 堀本高矩・後藤陽子・甲斐嘉晃・鈴木祐太郎・美坂 正（2018）北海道北部海域で採集されたイカナゴ属魚類の成長．北水試研報，**94**, 47-51.
- Houde, E.D (1989) Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. *Fish. Bull.*, **87**, 471-495.
- Houde, E.D (2008) Emerging from Hjort's shadow. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.*, **41**, 53-70.
- Hunter, J.R., Macewicz, B.J., Chyan-Huei Lo, N., Kimbrell, C.A (1992) Fecundity, spawning, and maturity of female Dover sole *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. *Fish. Bull.*, **90**, 101-128.
- Hurst, T.P (2007) Causes and consequences of winter mortality in fishes. *J. Fish Biol.*, **71**, 315-345.
- 井田 齊（2019）世界のイカナゴ科魚類．月間海洋，**51**, 598-607.
- Ida, H., Sirimontaporn, P., Monkoloprasit, S (1994) Comparative morphology of the fishes of the family Ammodytidae with description of two new genera and two new species. *Zool. Stud.*, **33**: 251-277.
- 井上 明（1950）イカナゴ *Ammodytes personatus* の生態に就て（第1報）．*Nippon Suisan Gakkaishi*, **15**, 458-468.

- 井上 明・高森茂樹・国行一正・小林真一・仁科重己（1967）イカナゴ漁業の生物学的研究．内海水研報，**25**, 1-335.
- Inman, D.L (1952) Measures for describing the size distribution of sediments. J. Sediment Petrol., **22**, 125-145.
- 板沢靖男（1997）温度．魚類生理学概論，恒星社厚生閣，東京，**63**, 83.
- Jensen, H., Wright, P.J., Munk, P (2003) Vertical distribution of pre-settled sandeel (*Ammodytes marinus*) in the North Sea in relation to size and environmental variables. ICES J. Mar. Sci., **60**, 1342-1351.
- 香川県農政水産部水産課（2021）香川県水産業基本計画．香川県，2024 年 8 月 10 日閲覧，
<https://www.pref.kagawa.lg.jp/suisan/sogo/keikaku/keikaku.html>
- 海上保安庁水路部（2013）備讃瀬戸東部．日本水路協会，航海用海図，W137A.
- 甲斐嘉晃（2019）近年のイカナゴ属魚類の分類学的検討．月刊海洋，**589**, 608-613.
- 甲斐嘉晃・美坂 正（2016）日本産イカナゴ属魚類の簡便な遺伝的識別方法の開発．タクサ 日本動物分類学会誌，**41**, 23-29.
- Kamimura, Y., Takahashi, M., Yamashita, N., Watanabe, C., Kawabata, A (2015) Larval and juvenile growth of chub mackerel *Scomber japonicus* in relation to recruitment in the western North Pacific. Fish. Sci., **81**, 505-513.
- 金谷 弦・牧 秀明（2022）1981～2015 年の瀬戸内海における水質項目の時空間変動：行政調査データを用いた解析．海域環境研究室，地域環境保全領域，国立環境研究所，つくば，89.
- 環境省水環境部閉鎖性海域対策室（2002）瀬戸内海における海砂利採取とその環境への影響（瀬

- 戸内海海砂利採取環境影響評価調査最終とりまとめ), 1-75.
- 川本信之 (1966) 水温. 魚類生理生態学. 恒星社厚生閣, 東京, **13**, 144-159.
- Kell, L.T., Nash, R.D.M., Dickey-Collas, M., Mosqueira, M., Szuwalski, C (2016) Is spawning stock biomass a robust proxy for reproductive potential? *Fish Fish.*, **17**, 596-616.
- 日下部敬之・大美博昭・斉藤真美 (2007) 耳石日周輪解析による東部瀬戸内海産イカナゴ仔稚魚の成長. *水産海洋研究*, **71**, 263-269.
- 日下部敬之・小松輝久・玉木哲也・中嶋昌紀・青木一郎 (1997) ニューラルネットワークによる瀬戸内海東部のイカナゴ加入量予測. *水産海洋研究*, **61**, 375-380.
- Kuzuhara, H., Yoneda, M., Tsuzaki, T., Takahashi, M., Kono, N., Tomiyama, T (2019) Food availability before aestivation governs growth and winter reproductive potential in the capital breeding fish, *Ammodytes japonicus*. *PLoS ONE*.14, e0213611. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213611>
- Leggett, W.C., Frank, K.T (2008) Paradigms in fisheries oceanography. *Oceanogr. Mar. Biol.*, **46**, 331-363.
- Lowerre-Barbieri, S.K., Ganas, K., Saborido-Rey, F., Murua, H., Hunter, J.R (2011) Reproductive timing in marine fishes: Variability, temporal scales, and methods. *Mar. Coast. Fish.*, **3**, 71-91.
- Marshall, C.T., Kjesbu, O.S., Yaragina, N.A., Solemdal, P., Ulltang, O (1998) Is spawner biomass a sensitive measure of the reproductive and recruitment potential of Northeast Arctic cod. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **55**, 1766-1783.
- McBride, R.S., Somarakis, S., Fitzhugh, G.R., Albert, A., Yaragina, N.A., Wuenschel, M.J., Alonso-Fernández, A., Basilone, G (2015) Energy acquisition and allocation to egg production in relation to fish

reproductive strategies. Fish Fish., **16**, 23-57.

丸尾哲平・反田 實・田口浩一・市川哲也・橋口晴穂・今尾和正（2022）大阪湾・播磨灘における

イカナゴ生活史モデルの開発－低次栄養段階生態系モデルとの結合－. J. Adv. Mar. Sci.

Technol. Soc., **27**, 15-30.

Mitsuzawa, A., Miyamoto, H., Ueda, H (2017) Feeding selectivity of early-stage fish larvae on the nauplii

and eggs of different copepod species. Plankton Benthos Res., **12**, 115-122.

Nagoshi, M., Sano, M (1979) Population studies of sand eel, *Ammodytes personatus*, in Ise Bay I. Growth

and its relation to population density. Japan J. Ecol., **29**, 1-10.

中村元彦・船越茂雄・向井良吉・家田喜一・石川雅章・柳橋茂昭（1997）伊勢湾産イカナゴの夏

眠場所. 愛知水試研報, **4**, 1-9.

中田 薫（2001）動物プランクトンと魚の関係 - 魚類の加入量変動要因としての動物プランクトン

- . 月刊海洋号外, **27**, 238-243.

日本海洋学会（1986）日本海洋学会編沿岸環境調査マニュアル（底質・生物篇）. 恒星社厚生閣,

東京, 1-266.

Nishikawa, T., Okamoto, S (2021) Annual variation in condition factor of sand lance *Ammodytes japonicus*

during the estivation period in Harima-Nada, eastern Seto Inland Sea, Japan. Reg. Stud. Mar. Sci., **42**,

101644.

Nishikawa, T., Nakamura, Y., Okamoto, S., Ueda, H (2020) Interannual decrease in condition factor of the

western sand lance *Ammodytes japonicus* in Japan in the last decade: Evidence for food-limited decline

- of the catch. Fish. Oceanogr., **29**, 52-55.
- Nishikawa, T., Watanabe, T., Shiotani, T., Izumi, S., Furusawa, K., Tadokoro, K (2023) Seasonal copepod dynamics and biomass in Harimna-Nada, eastern Seto Inland Sea, Japan. Fish. Sci., **89**, 343-356.
- Nishikawa, T., Watanabe, T., Furusawa, K., Tadokoro, K (2024) Temporal variations in the copepod community structure during the sand lance fishery season near the Akashi Strait, eastern Seto Inland Sea. Plankton Benthos Res., **19**, 67-76.
- 農林省香川統計調査事務所（1955-1963）香川農林水産統計年報（昭和 28 年～昭和 36 年）. 農林省香川統計調査事務所，高松.
- 農林省香川統計調査事務所（1964-1970）香川農林水産統計年報（昭和 37 年～昭和 45 年）. 香川農林統計協会，高松.
- 農林水産省大臣官房統計部（2024）海面漁業生産統計調査（平成 15 年～令和 4 年）. 2024 年 8 月 10 日閲覧，https://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/kaimen_gyosei/index.html
- 大美博昭・日下部敬之・斉藤真美（2006）イカナゴ仔稚魚における耳石輪紋形成の日周性の確認. 大阪水試研報， **16**, 1-6.
- Ottersen, G., Loeng, H (2000) Covariability in early growth and year-class strength of Barents Sea cod, haddock, and herring: the environmental link. ICES J. Mar. Sci., **57**, 339-348.
- Orr, J.W., Wildes, S., Kai Y., Raring, N., Nakabo, T., Katugin, O., Guyon, J (2015) Systematics of North Pacific sand lances of the genus *Ammodytes* based on molecular and morphological evidence, with the description of a new species from Japan. Fish. Bull., **11**, 129-156.

- Ren, G.J., Hu, J.J., Gao, T.X., Han, Z.Q (2015) Population structure and genetic diversity of *Ammodytes personatus* in the Northwestern Pacific revealed by microsatellites markers. *Biochem. Syst. Ecol.*, **61**, 303-311.
- Ricker, W.E (1954) Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.*, **11**, 559-623.
- Rideout, R.M., Tomkiewicz, J (2011) Skipped spawning in fishes: More common than you might think. *Mar. Coast. Fish.*, **3**, 176-189.
- Robards, M.D., Rose, G.A., Piatt, J.F (2002) Growth and abundance of Pacific sand lance, *Ammodytes hexapterus*, under differing oceanographic regimes. *Environ. Biol. Fish.*, **64**, 429-441.
- Robards, M.D., Willson, M.F., Armstrong, R.H., Piatt, J.F (1999) Sand lance: A review of biology and predator relations and annotated bibliography. Res. Pap. PNW-RP-521. Portland, OR: US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- Peck, M.A., Huebert, K.B., Llopiz, J.K (2012) Intrinsic and extrinsic factors driving match- mismatch dynamics during the early life history of marine fishes. *Adv. Ecol. Res.*, **47**, 77-302.
- Pope, J.G (1972) An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *Bull. Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Res.*, **9**, 65-74.
- Pörtner, H.O., Peck, M.A (2010) Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding. *J. Fish Biol.*, **77**, 1745-1779.
- Potter, D.C., Lough, R.G (1987) Vertical distribution and sampling variability of larval and juvenile sand land (*Ammodytes* sp.) on Nanutket Shoals and George Bank. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.*, **7**, 107-116.

- R Core Team (2023) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Régnier, T., Gibb, F.M., Wright, P.J (2017) Importance of trophic mismatch in a winter-hatching species: evidence from lesser sandeel. Mar. Ecol. Prog. Ser., **567**, 185-197.
- Richards, S.W., Kendall, J.A.W (1973) Distribution of sand lance, *Ammodytes* sp., larvae on the continental shelf from Cape Cod to Cape Hatteras from RV Dolphin surveys in 1966. Fish. Bull., **71**, 371-386.
- Robert, D., Castnguay, M., Fortier, L (2007) Early growth and recruitment in Atlantic mackerel *Scomber scombrus*: discriminating the effects of fast growth and selection for fast growth. Mar. Ecol. Prog. Ser., **337**, 209-219.
- 瀬戸内海環境保全協会（2023）令和4年度版 資料集 瀬戸内海の環境保全. 公益社団法人 瀬戸内海環境保全協会, 2024年8月10日閲覧,
https://www.seto.or.jp/upload/publish/shiryousyu/2022/s01R4_2.pdf
- Shelley, C.E., Johnson, D.W (2022) Larval fish in a warming ocean: a bioenergetic study of temperature-dependent growth and assimilation efficiency. Mar. Ecol. Prog. Ser., **691**, 97-114.
- Staudinger, M.D., Goyert, H., Suca, J.J., Coleman, K., Welch, L., Llopiz, J.K., Wiley, D., Altman, I., Applegate, A., Auster, P., Baumann, H., Beaty, J., Boelke, D., Kaufman, L., Loring, P., Moxley, J., Paton, S., Powers, K., Richardson, D., Robbins, J., Runge, J., Smith, B., Spiegel, C., Steinmetz, H (2020) The role of sand lances (*Ammodytes* sp.) in the Northwest Atlantic Ecosystem: A synthesis of current knowledge with implications for conservation and management. Fish Fish., **21**, 522-556.

高橋正知・河野悌昌（2024）令和 5（2023）年度イカナゴ瀬戸内海東部系群の資源評価．我が国

周辺水域の漁業資源評価．水産庁・水産研究・教育機構，東京，

https://abchan.fra.go.jp/wpt/wp-content/uploads/2024/03/details_2023_56.pdf

武岡英隆（1985）瀬戸内海の密度成層．海と空， **60**, 145-152.

反田 實（1998）内海漁場－イカナゴと底質．「沿岸の環境圏」（平野敏行編）フジテクノシステ

ム，東京，348-355.

反田 實・岡本繁好（1992）瀬戸内海東部海域におけるイカナゴの資源変動－生態的視点から－．

水産海洋研究， **56**, 201-205.

樽谷賢治（2007）瀬戸内海の環境の30年間の変化－水産の環境モニタリング“浅海定線調査”のと

りまとめ－．日本ベントス学会誌， **62**, 52-56.

富山 実・小松輝久（2006）水温が伊勢湾産イカナゴ初期生活史の成長と加入資源量に与える影響．

水産海洋研究， **70**, 114-121.

Tomiyama, M., Yanagibashi, S (2004) Effect of temperature, age class, and growth on induction of aestivation

in Japanese sandeel (*Ammodytes personatus*) in Ise Bay, central Japan. Fish. Oceanogr., **13**, 81-90.

Trippel, E.A (1999) Estimation of stock reproductive potential: History and challenges for Canadian Atlantic

gadoid stock assessments. J. Northwest Atl. Fish. Sci., **25**, 61-81.

Tsukamoto, Y., Yamada, H., Zenitani, H (2002) Microincrements of otoliths of the Japanese sand lance

Ammodytes personatus during early life stages. Fish. Sci., **68**, 1158-1160.

津本欠吾・山田浩且（1997）伊勢湾産イカナゴの卵発生と仔稚魚の形態．漁場生産力モデル開発

- 基礎調査（伊勢・三河湾）平成 6-7 年度研究報告，中央水研，36-38.
- 中国四国農政局香川統計調査事務所（1971-2002）香川農林水産統計年報（昭和 45 年～平成 14 年）. 香川農林統計協会，高松.
- Uye, S., Kuwata, H., Endo, T (1987) Standing stocks and production rates of phytoplankton and planktonic copepods in the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **42**, 421-434.
- 魚住香織・西川哲也（2023）播磨灘におけるイカナゴ個体群の産卵量指数の低下. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **89**, 15-21.
- van Deurs, M., van Hal, R., Tomczak, M.T., Jónasdóttir, S.H., Dolmer, P (2009) Recruitment of lesser sandeel *Ammodytes marinus* in relation to density dependence and zooplankton composition. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **381**, 249-258.
- von Biela, V.R., Arimitsu, M.L., Piatt, J.F., Heflin, B., Schoen, S.K., Trowbridge, J.L., Clawson, C.M (2019) Extreme reduction in nutritional value of a key forage fish during the pacific marine heat wave of 2014 - 2016. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **613**, 171-182.
- Wentworth, C.K (1922) A scale of grade and class terms for clastic sediments. *J. Geol.*, **30**, 377-392.
- Wright, P.J., Bailey, M.C (1996) Timing of hatching in *Ammodytes marinus* from Shetland waters and its significance to early growth and survivorship. *Mar. Biol.*, **126**, 143-152.
- Wright, P.J., Orpwood, J.E., Boulcott, P (2017) Warming delays ovarian development in a capital breeder. *Mar. Biol.*, **164**, 80.
- Yamashita, Y., Kitagawa, D., Aoyama, T (1985) Diel vertical migration and feeding rhythm of the larvae of

the Japanese sand-eel *Ammodytes personatus*. Nippon Suisan Gakkaishi, **51**, 1-5.

山田浩且（1998）伊勢湾産イカナゴのふ化特性と外部栄養への転換. Nippon Suisan Gakkaishi, **64**, 440-446.

Yamada, H (2009) Reproductive potential and recruitment of sand lance *Ammodytes personatus* in Ise Bay, central Japan. Fish. Sci., **75**, 851-861.

山田浩且（2011）伊勢湾におけるイカナゴの新規加入量決定機構に関する研究. 三重水研報, **19**, 1-77.

山田浩且・久野正博（1999a）伊勢湾産イカナゴの成熟に及ぼす水温および光周期の影響. 水産海洋研究, **63**, 14-21.

山田浩且・久野正博（1999b）夏眠期における伊勢湾産イカナゴのへい死条件. 三重水技研報, **8**, 1-5.

山田浩且・西村昭史・土橋靖史・久野正博（1999）伊勢湾産イカナゴ親魚の栄養状態と再生産力. 水産海洋研究, **63**, 22-29.

山本昌幸（2003）瀬戸内海中央部の備讃瀬戸における水温と塩分の長期変動. 水産海洋研究, **67**, 163-167.

柳 哲雄（2001）沿岸海洋学 - 海の中のものはどう動くか - . 恒星社厚生閣, 東京, 52-76.

柳橋茂昭・船越茂雄・向井良吉・中村元彦（1997）伊勢湾産イカナゴの夏眠期における生き残り
と成熟, 産卵機構. 愛知水試研報, **4**, 23-31.

屋敷朋也・西川哲也・相馬明郎（2022）Ecopath with Ecosim モデルによるイカナゴ資源の栄養

塩・温度依存性の解析. 土木学会論文集 B2 (海岸工学), **78**, I_895-I_900.

Yoneda, M., Fujita, T., Yamamoto, M., Tadokoro, K., Okazaki, Y., Nakamura, M., Takahashi, M., Kono, N.,

Matsubara, T., Abo, K., Xinyu, G., Yoshie, N (2022) Bottom-up processes drive reproductive success of

Japanese anchovy in an oligotrophic sea: a case study in the central Seto Inland Sea. Japan. Prog.

Oceanogr., **206**, 102860.

吉永龍起・青山潤 (2019) 日本沿岸におけるイカナゴ類の種組成と形態の緯度勾配. 月刊海洋,

589, 627–631.

図表

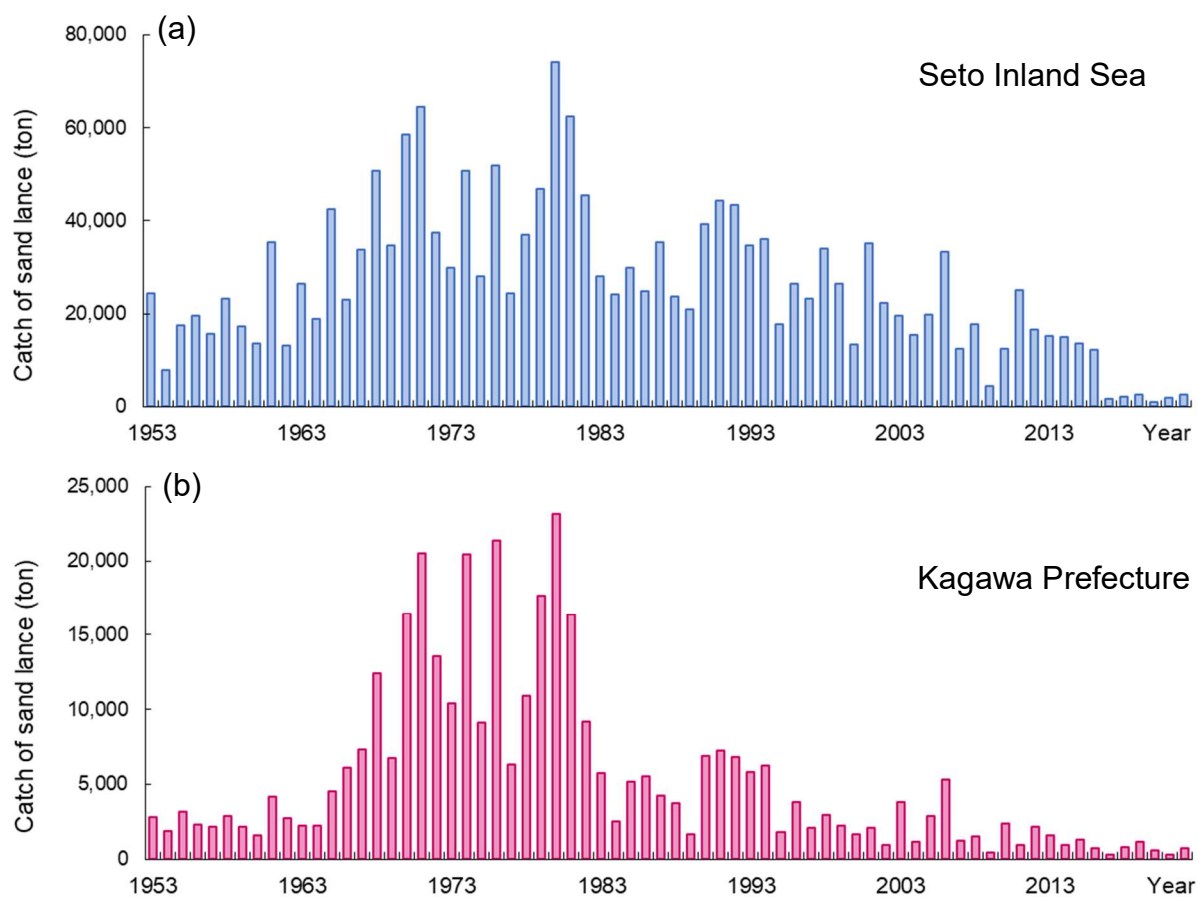


Fig. 1 Annual change in catch of sand lance in the Seto Inland Sea (a) and in Kagawa Prefecture (b) from 1953 to 2022.

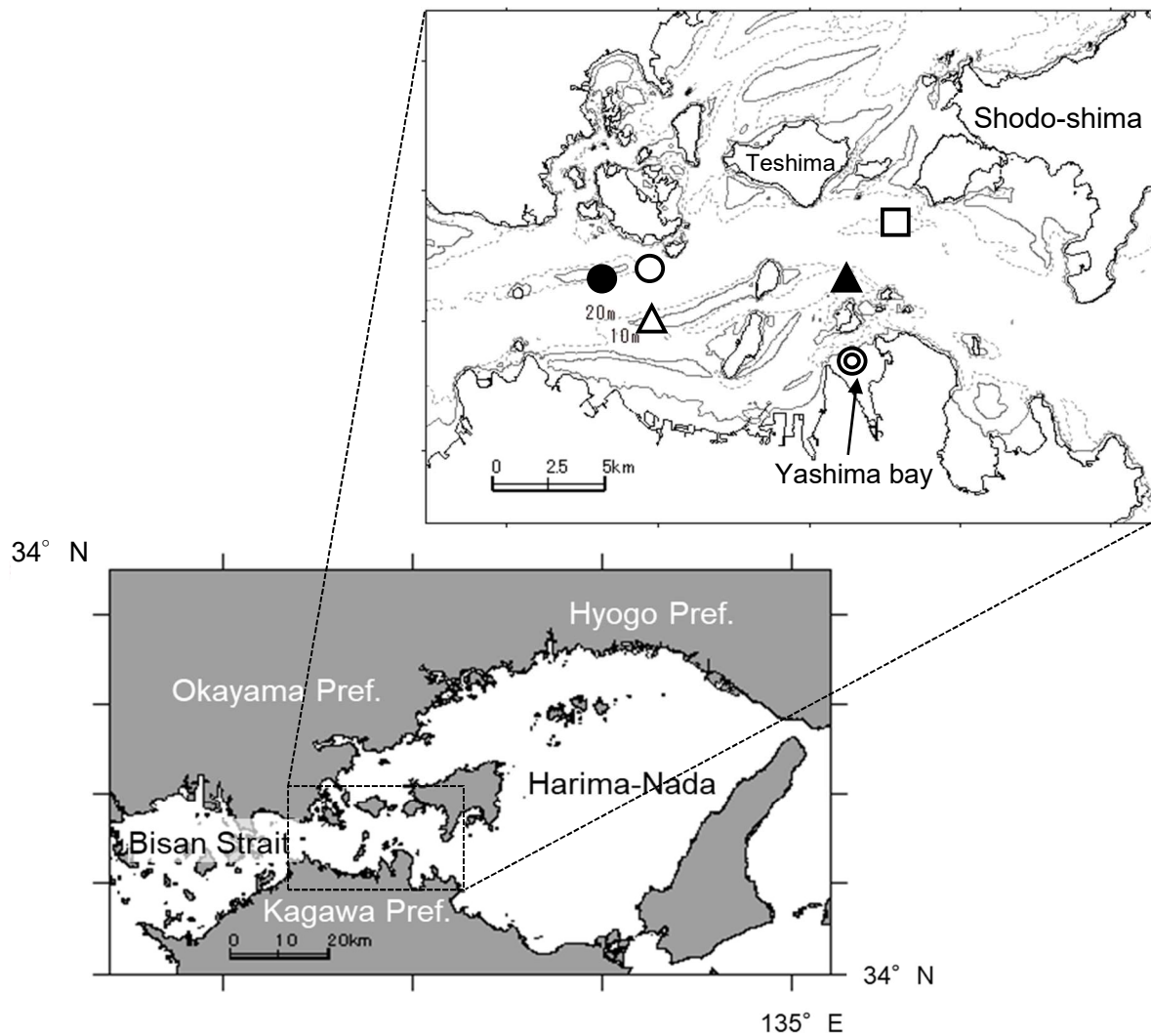


Fig. 2-1 Sampling and fishing grounds of sand lance and the telemetric monitoring buoy for daily water temperature at a depth of 1.5 m (◎) in the Bisan Strait, central Seto Inland Sea, Japan. The survey location names are Hira-shoal (□), Yoko-shoal (▲), Naka-shoal (△), Osono-shoal (○) and Osono-shoal (deepersite: ●) (Chapter 2, Section 1).

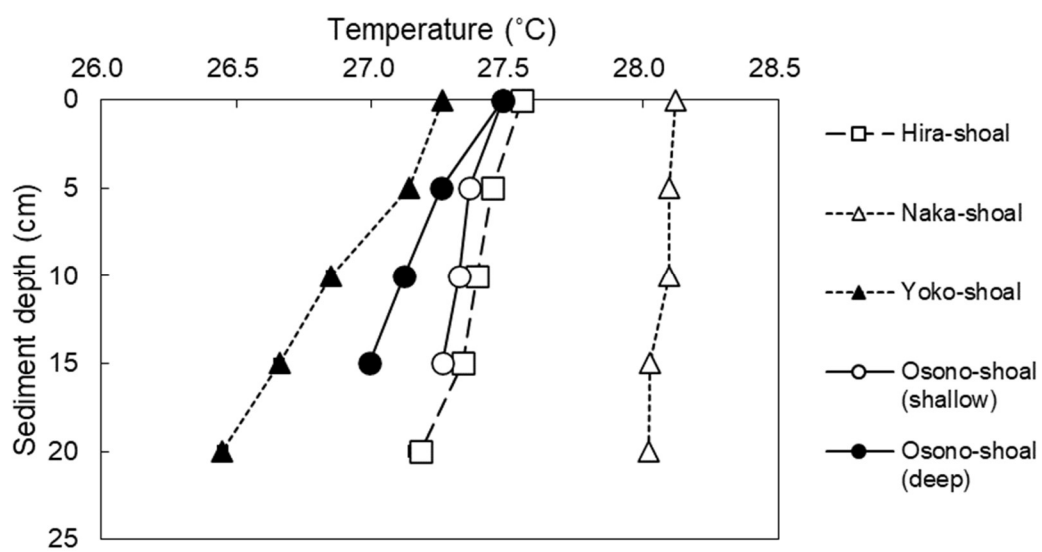


Fig. 2-2 Vertical distribution of sand temperatures at each survey site.

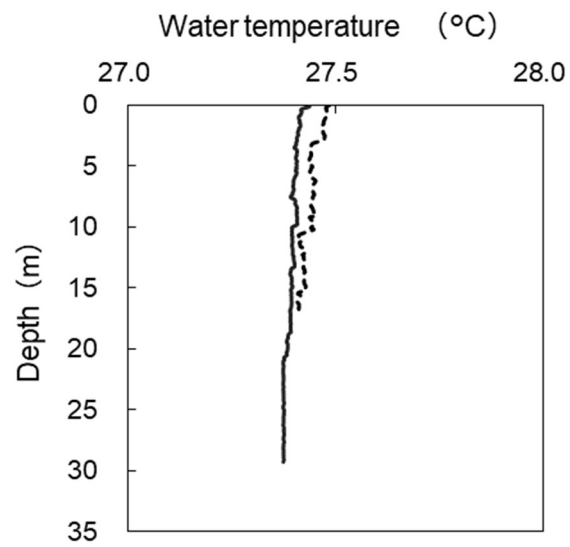


Fig. 2-3 Vertical profiles of water temperature at St. Osonoshao. Solid and dashed lines show the observed data for deeper and shallow, respectively.

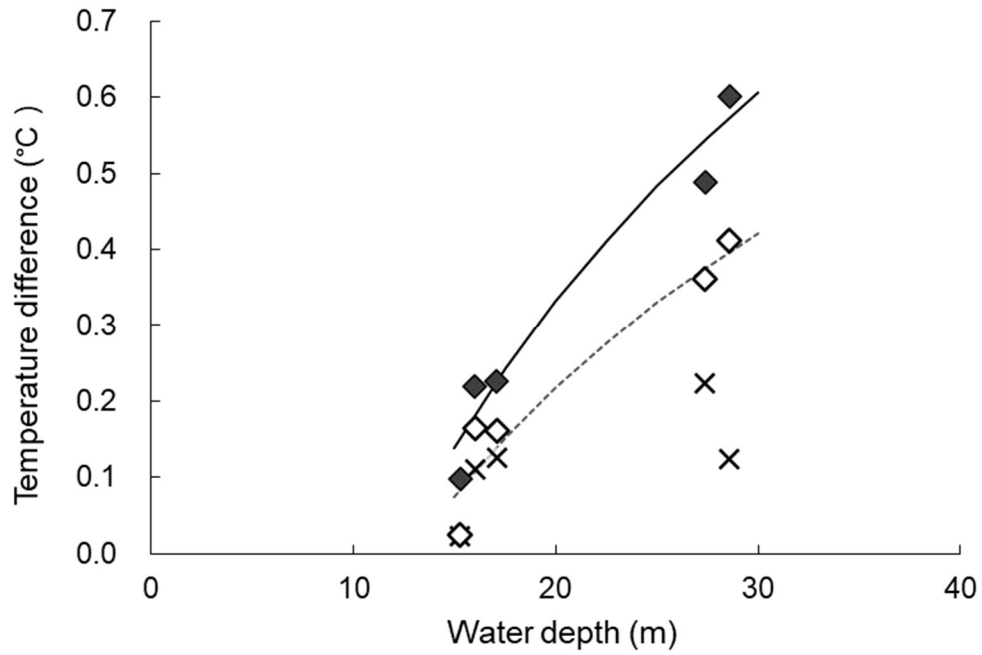


Fig. 2-4 Relationship between the temperature difference and water depth. The temperature difference is calculated by subtracting the sea bottom surface temperature from the temperature measured at sediment depths of 5 cm, 10 cm, and 15 cm. Solid and dashed lines represent the linear mixed effect models fitted to temperature difference between sea bottom surface and 15 cm or 10 cm sediment depth, respectively. Figures show each data of temperature difference and water depth ($\times$: 0-5 cm, $\diamond$: 0-10 cm, $\blacklozenge$: 0-15 cm).

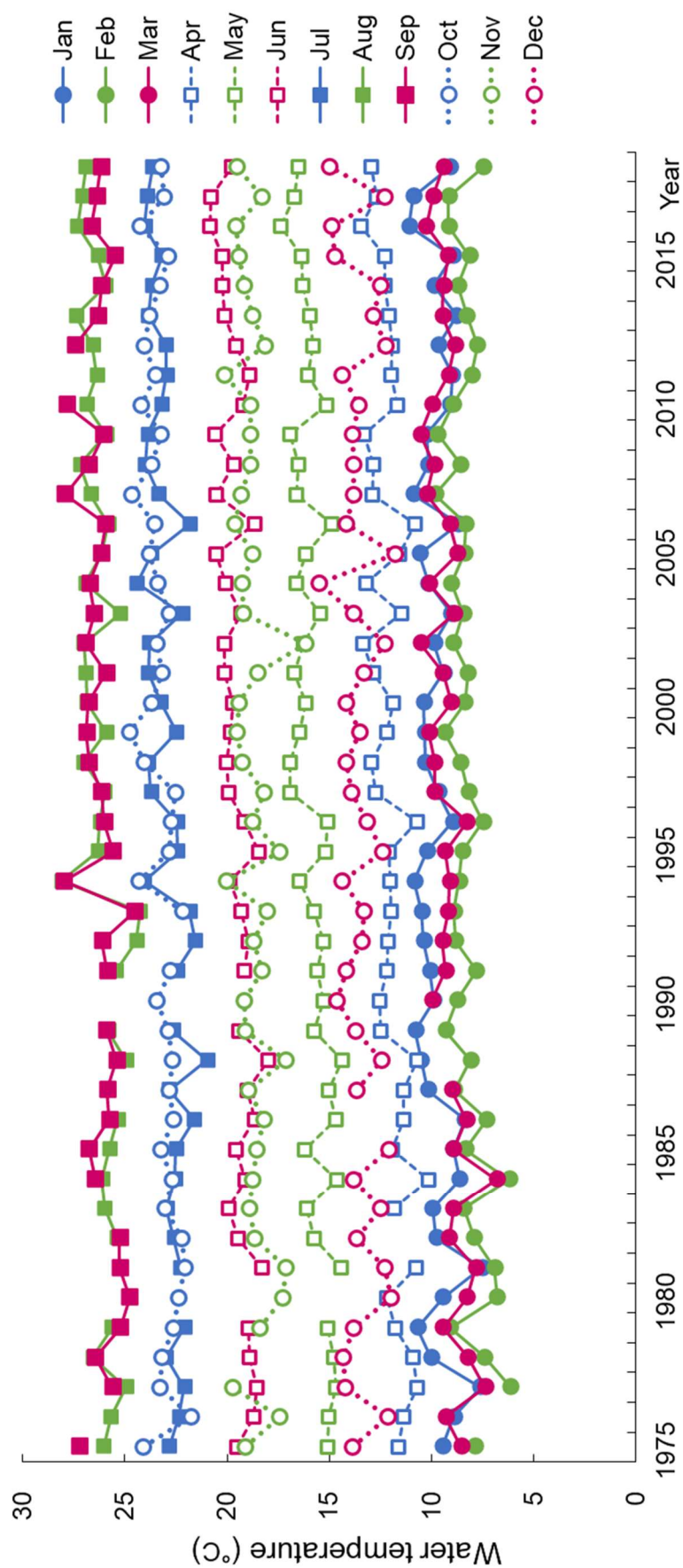


Fig. 2-5 Long-term trends in monthly water temperatures in Yashima Bay from 1975 to 2018.

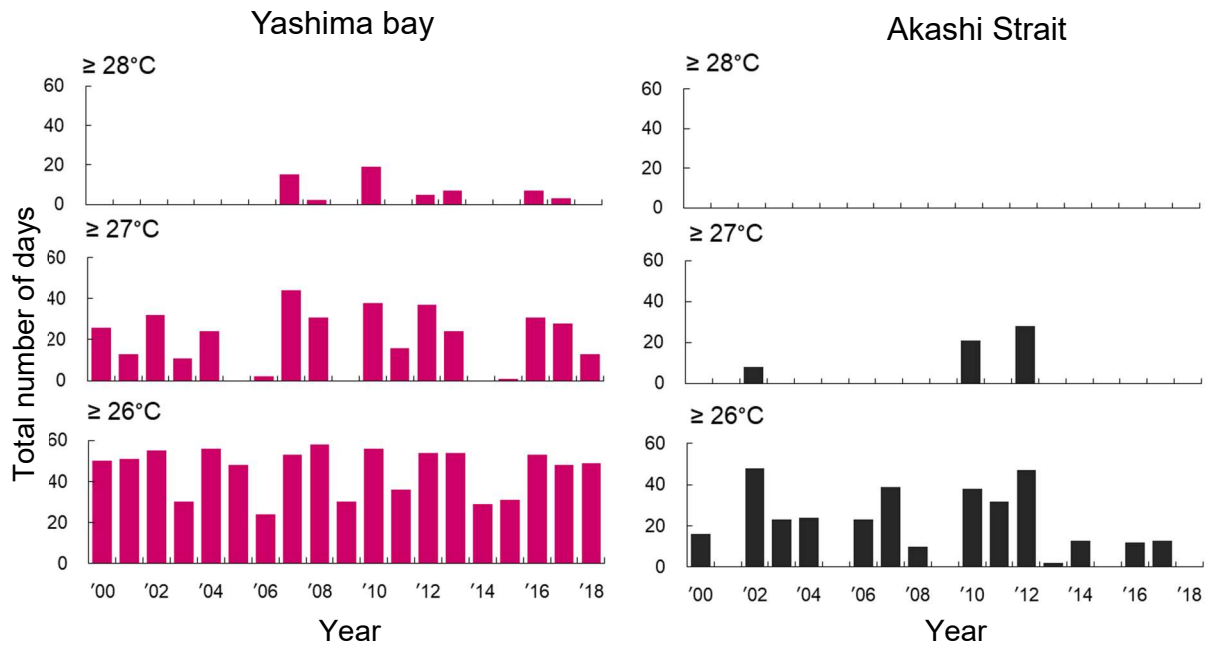


Fig. 2-6 Total number of days when the water temperature exceeded 26°C, 27°C, and 28°C in Yashima Bay and Akashi Strait from 2000 to 2018. The temperature in Yashima Bay was observed by the automatic measuring sensor with the buoy, while in Akashi Strait it was measured by the temperature sensor.

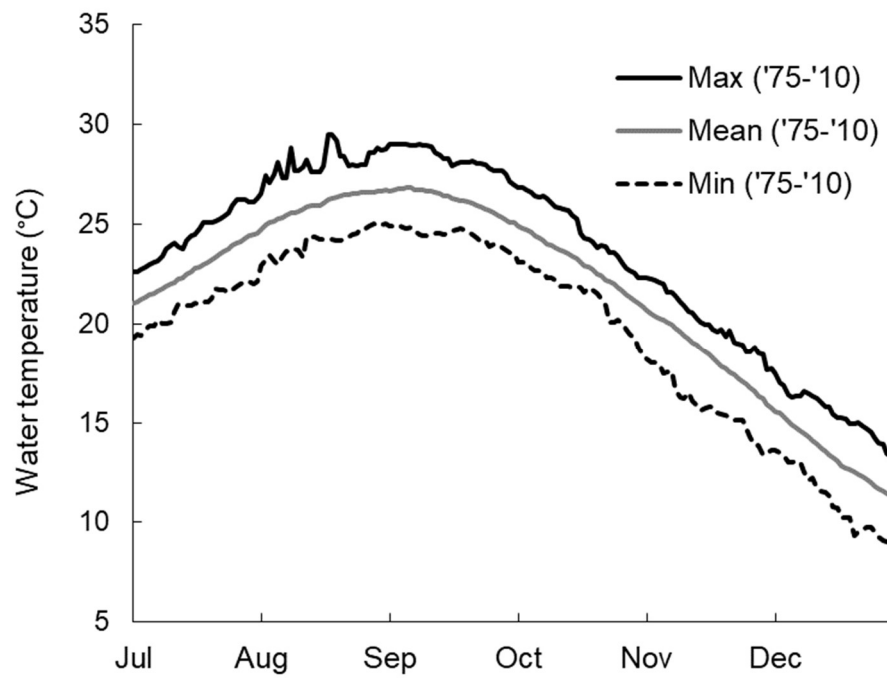


Fig. 3-1 Changes in mean, maximum and minimum water temperatures at 1.5 m depth in Yashima Bay between July and December from 1975 to 2010.

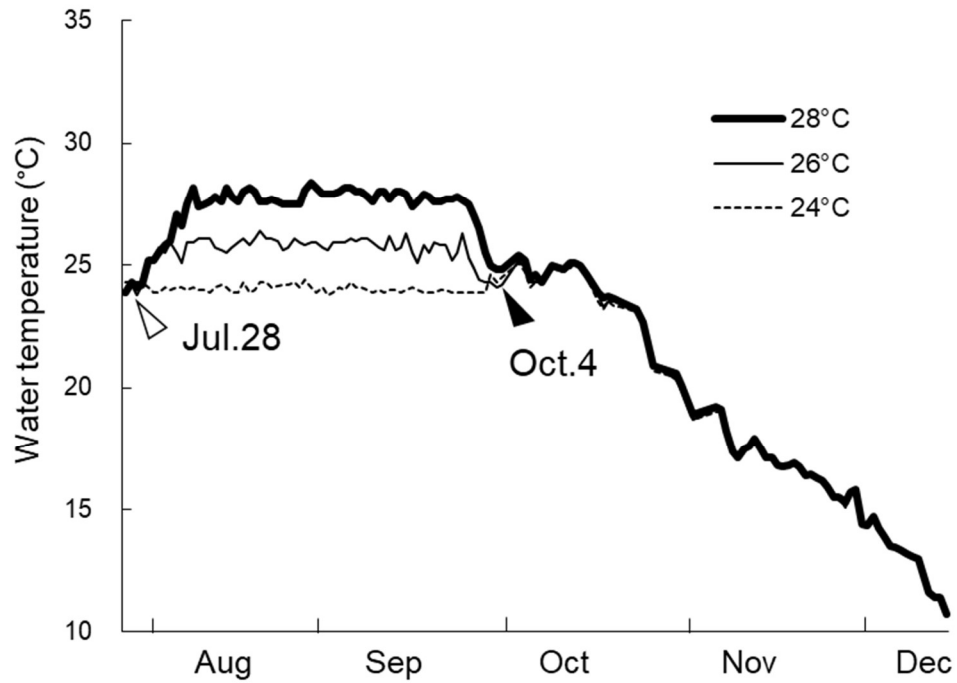


Fig. 3-2 Changes in different rearing temperature conditions during the experiment from July to December. White arrow indicates the beginning of rearing temperature control. Black arrow indicates the end of rearing temperature control and the point of returning to the natural water temperature.

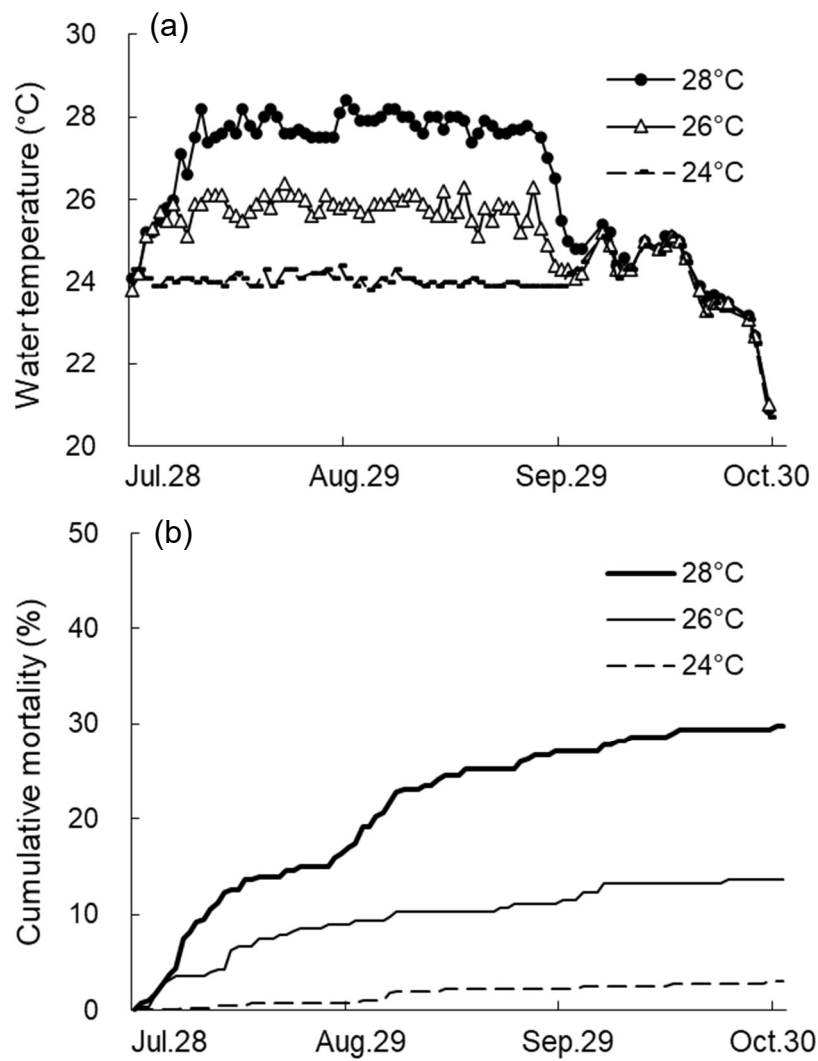


Fig. 3-3 Daily changes in rearing temperature (a) and cumulative mortality (b) of sand lance under different water temperature conditions during the aestivation period from July to October.

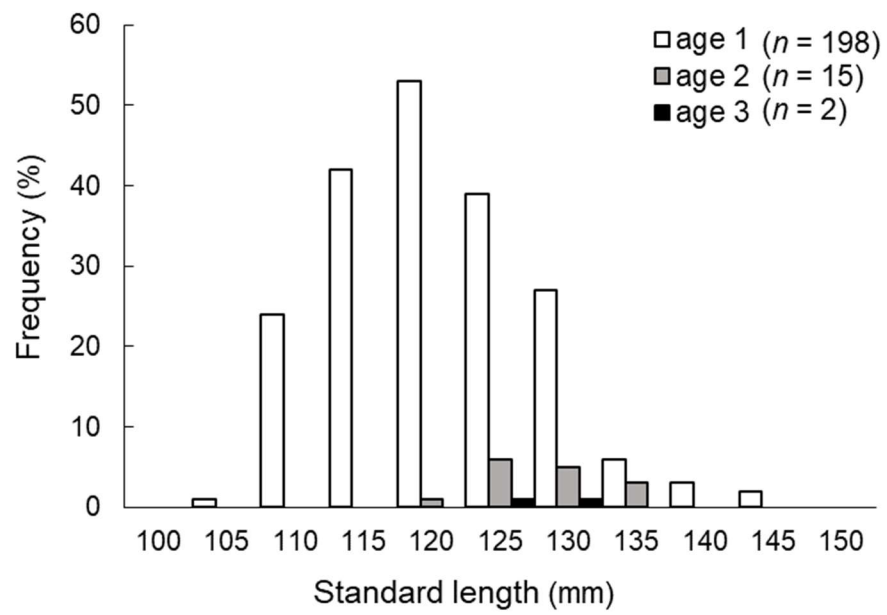


Fig. 3-4 Frequency of distribution of standard length in sand lance at different age classes (age 1-3 years) before the onset of the experiment (June 23, 2011).

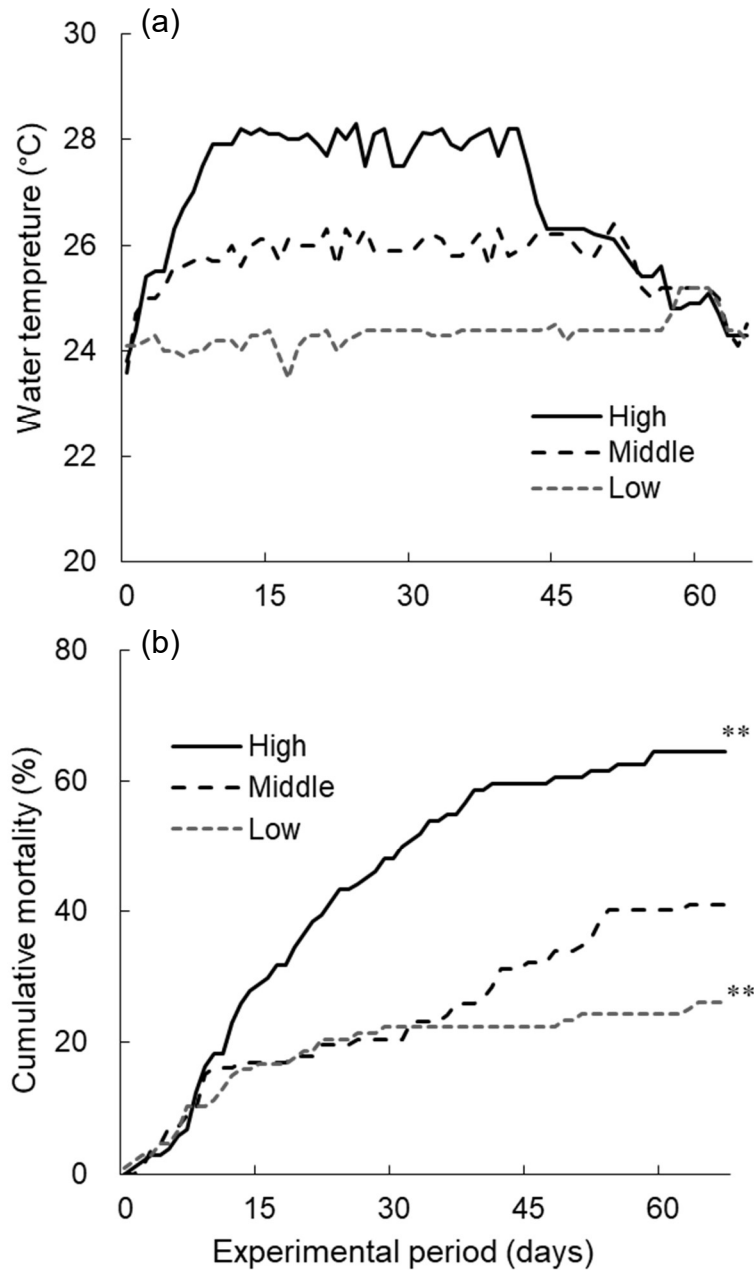


Fig. 3-5 Daily changes in rearing temperature (a) and cumulative mortality (b) of age-1 and older sand lance in different water temperature conditions during the aestivation period (July 31 - October 6, 2011). Asterisks indicate statistically significant difference (Tukey's wholly significant difference (WSD) test, $** p < 0.01$).

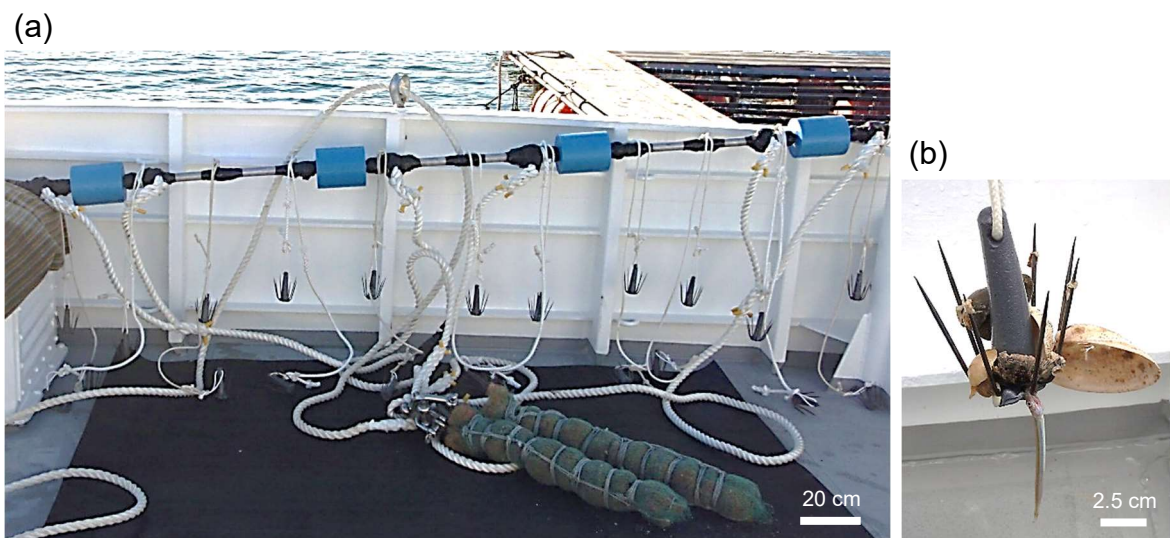


Fig. 4-1 Photograph of the "karatsurikogi" fishing gear (a) used for collecting Japanese sand lance during aestivation in the Bisan Strait, central Seto Inland Sea, Japan. (b) shows the hooks, known as "sumaru."

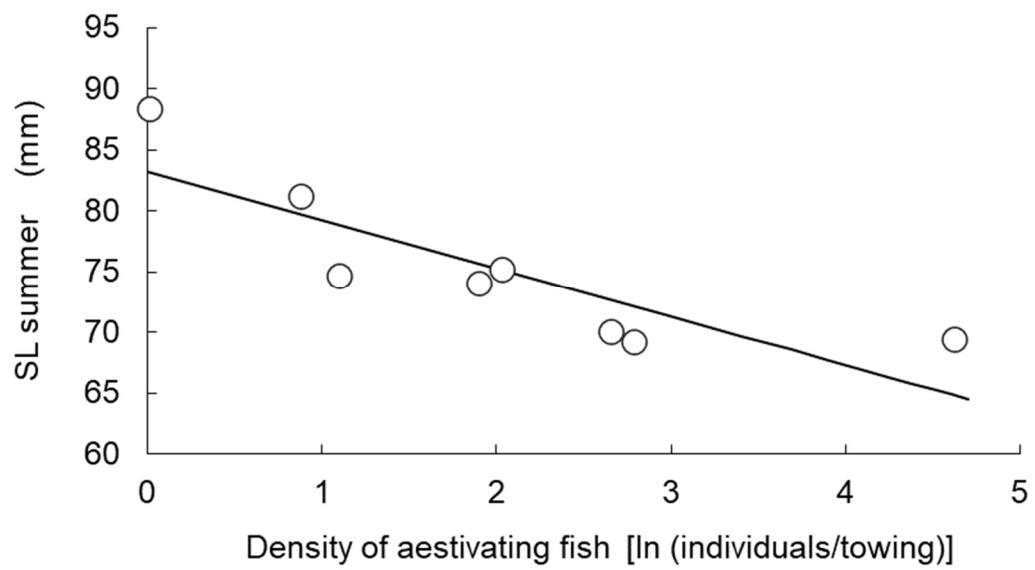


Fig. 4-2 Relationship between the density [ln (individuals/towing)] in all age class of aestivating fish, and mean standard length of young-of-the-year sand lance in summer aestivation from 2011 to 2018. Linear regression model (solid line).

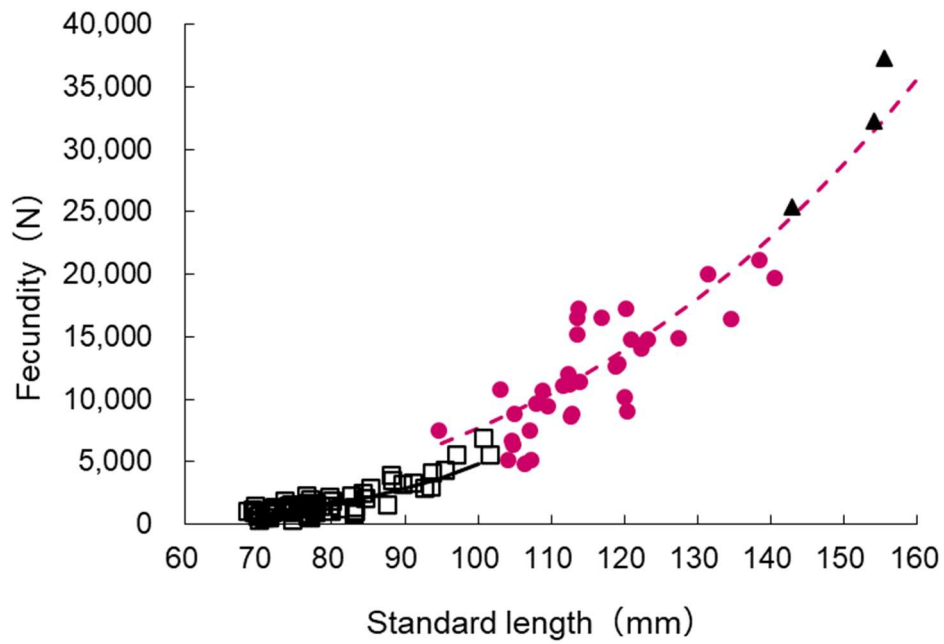


Fig. 4-3 Relationship between standard length and potential fecundity in sand lance aged 1 year (open squares, $n = 70$), 2 years (closed circles, $n = 35$), and 3 years (closed triangles, $n = 3$). Solid and dashed lines represent the linear mixed effect models fitted to observed data for fish aged 1 year, and 2 and 3 years, respectively.

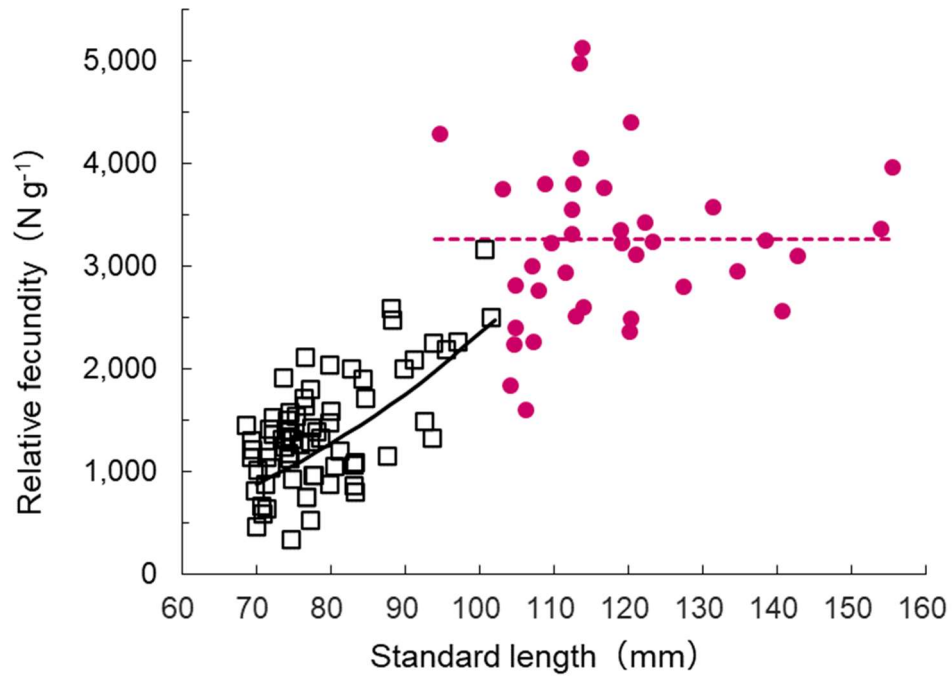


Fig. 4-4 Relationship between standard length and relative fecundity in sand lance aged 1 year (open squares, $n = 70$), and 2 and 3 years (closed circles, $n = 38$). Solid and dashed lines represent the linear mixed effect models fitted to observed data for fish aged 1 year, and 2 and 3 years, respectively.

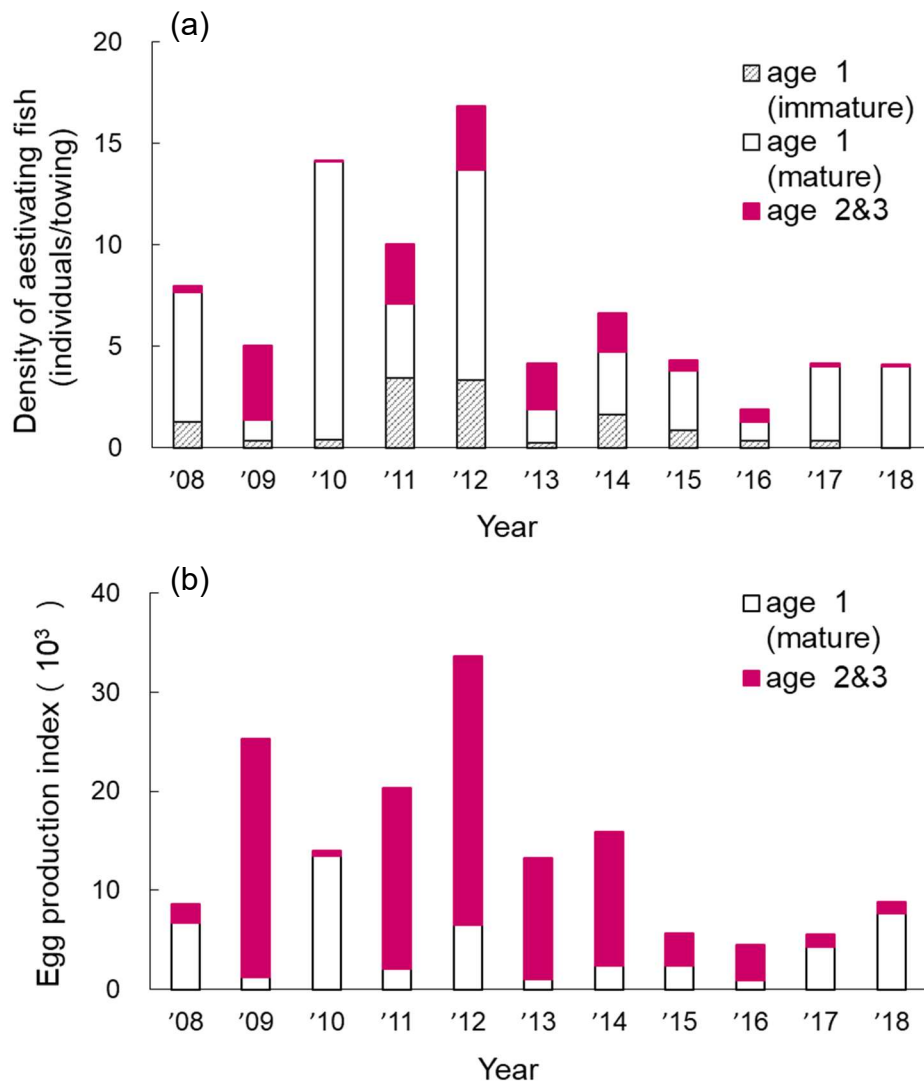


Fig. 4-5 Annual changes in (a) the density of aestivating sand lance in winter (i.e., individuals/towing) and (b) the egg production index of mature females aged 1 year, and 2 and 3 years from 2008 to 2018.

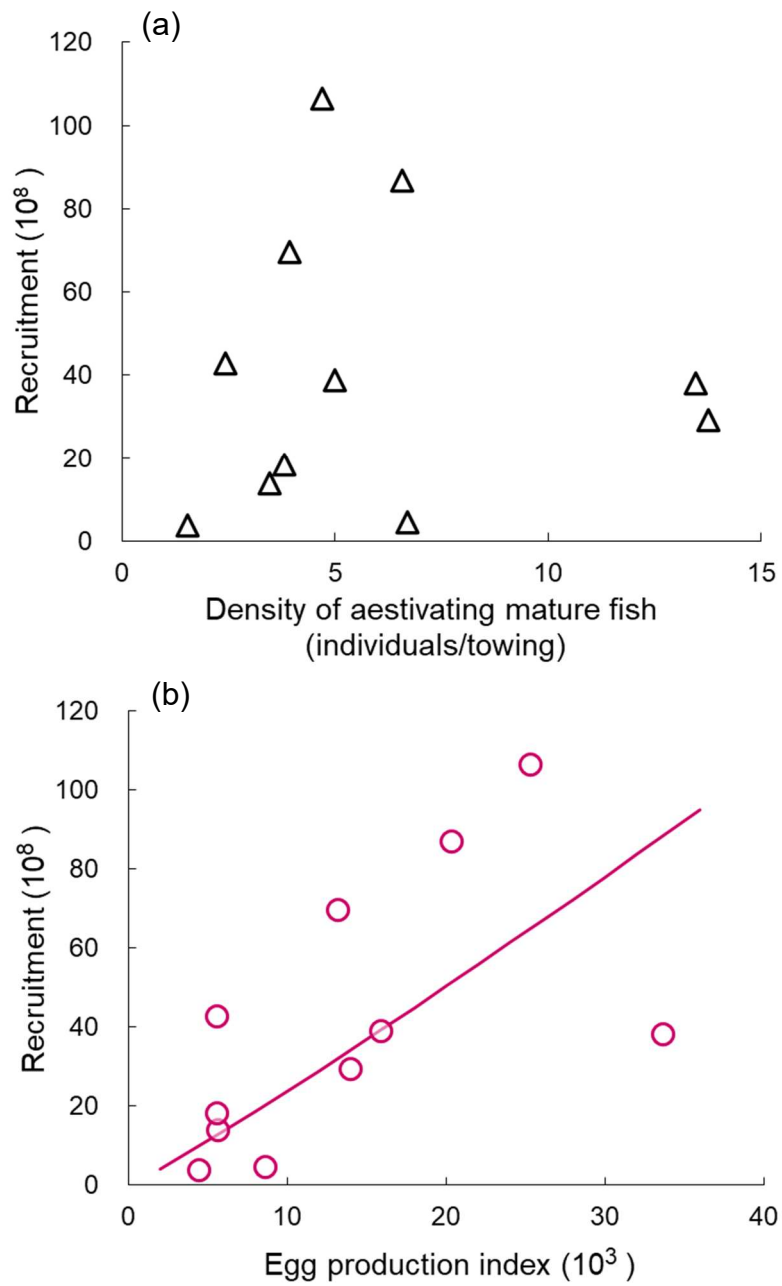


Fig. 4-6 Relationship between the recruitment and density of aestivating mature sand lance in winter (a) and the egg production index of mature females (b) from 2008 to 2018. The solid line in (b) shows the generalized linear model fitted to the observed data.

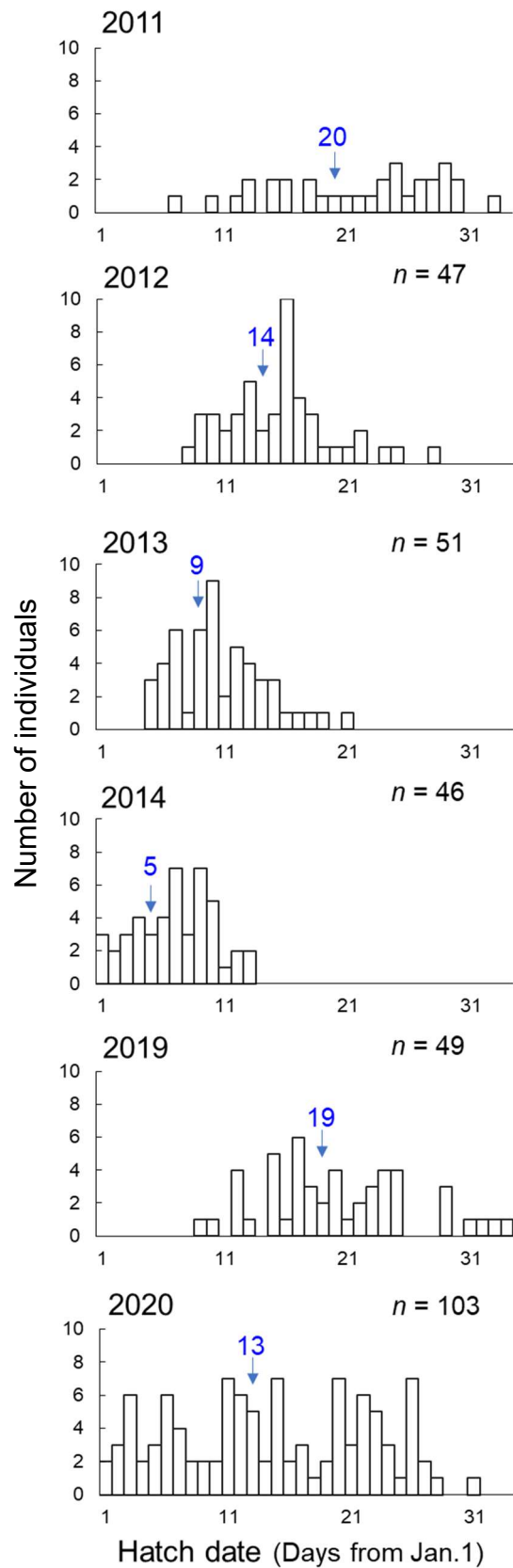


Fig. 5-1 Distribution of the hatch dates of sand lance collected in the Bisan Strait, central Seto Inland Sea. Sample size and the mean hatch date of the specimens are indicated in each histogram.

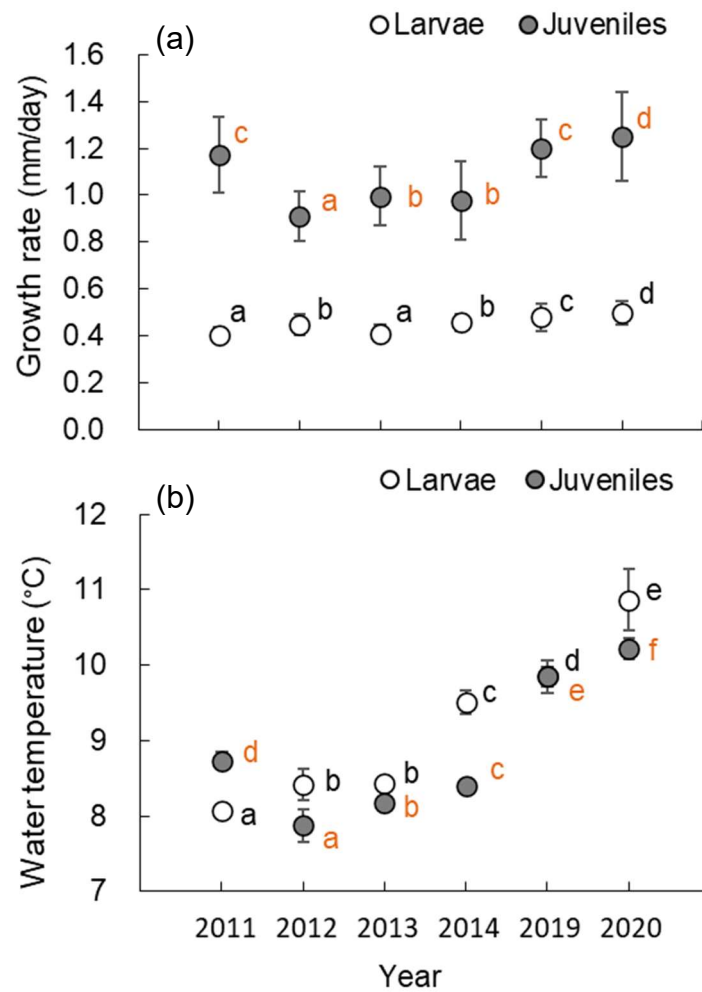


Fig. 5-2 Daily growth rates of larval and juvenile sand lance (a), and water temperatures during the larval and juvenile stages (b) from 2011 to 2014, 2019, and 2020. Data are mean $\pm$ SE. Letters indicate different sampling year groups in the best generalized linear model ($a < b < c < d < e < f$; $p < 0.001$), with the colors corresponding to life stage (black for larval and orange for juvenile).

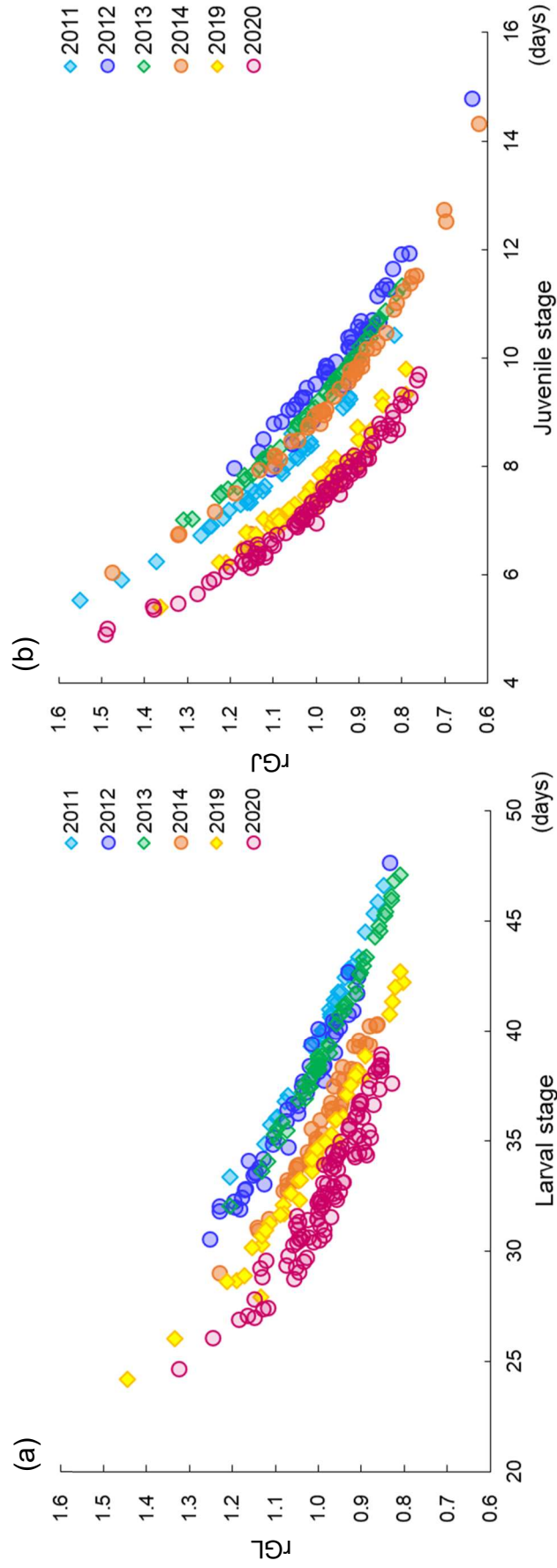


Fig. 5-3 Relationships of the relative growth rates standardized by temperature (r_{GL} , r_{GJ} , respectively) during the larval stage (a) and juvenile stage (b) with the duration of the larval stage (N_{DL}) and the juvenile stage ($N_{DJ} - N_{DL}$) from 2011 to 2014, 2019, and 2020.

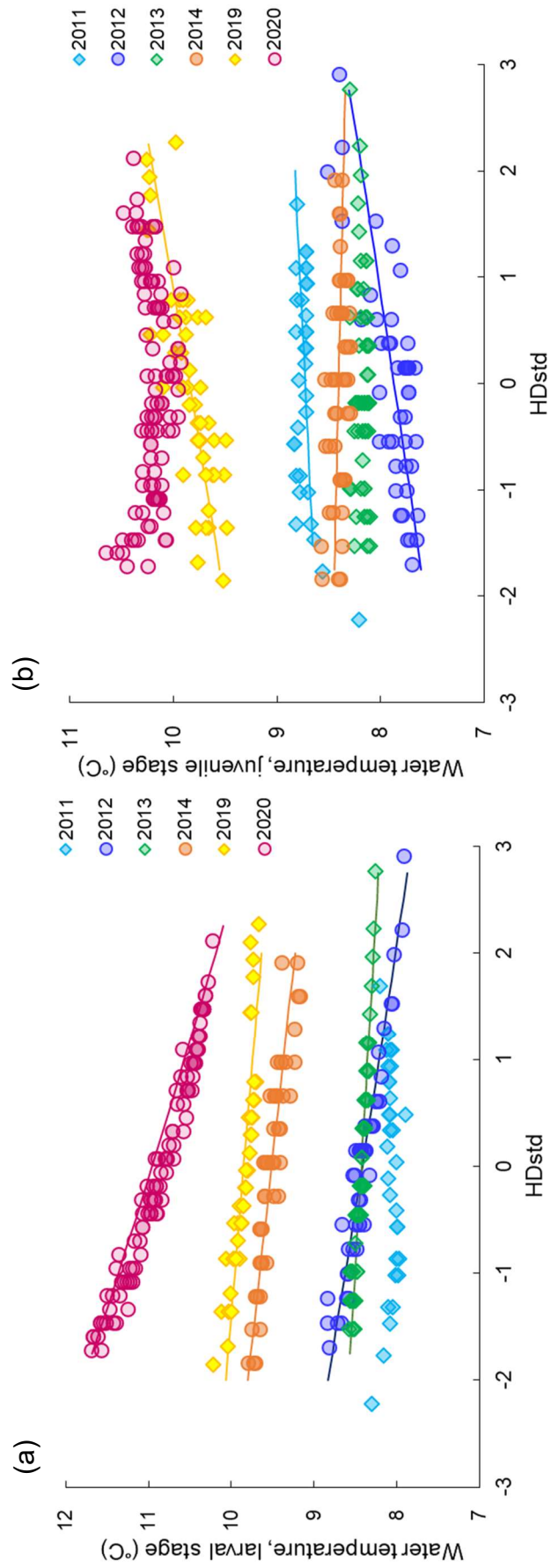


Fig. 5-4 Relationships of water temperature during the larval stage (a) and juvenile stage (b) with standardized hatch date (HDstd) from 2011 to 2014, 2019, and 2020.

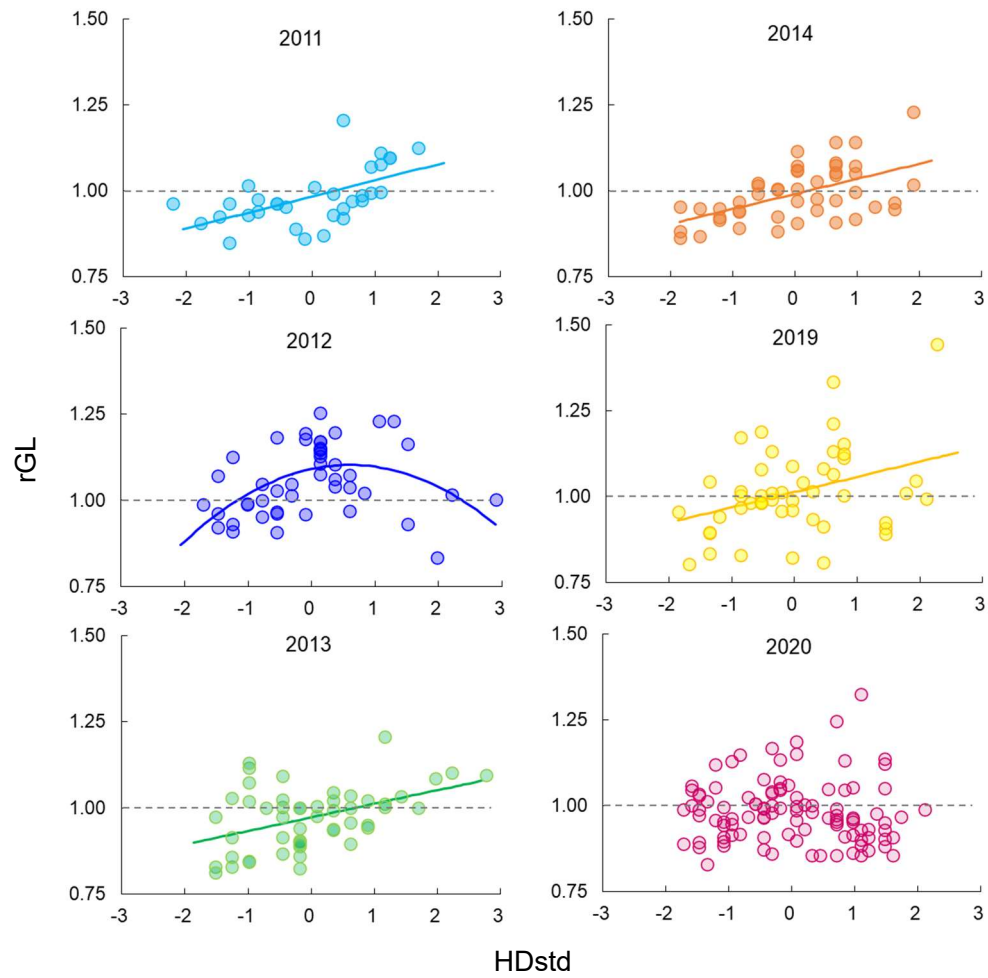


Fig. 5-5 Relationship between the relative growth rate of larvae (rGL) and the standardized hatch date (HDstd) from 2011–2014, 2019, and 2020. The solid lines indicate the generalized linear models fitted to the observed data.

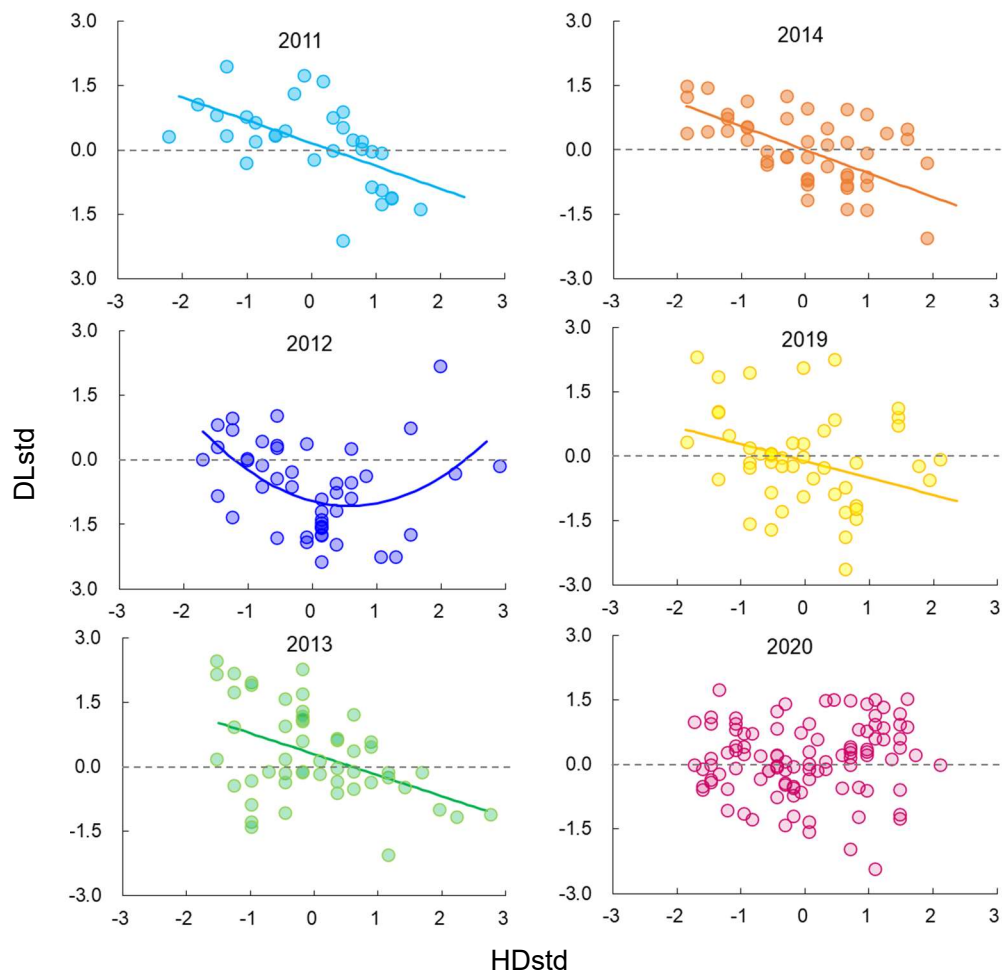


Fig. 5-6 Relationship of the standardized difference between the actual and expected durations of the larval stage (DLstd) with the standardized hatch date (HDstd) from 2011 to 2014, 2019, and 2020. The solid lines indicate the generalized linear models fitted to the observed data.

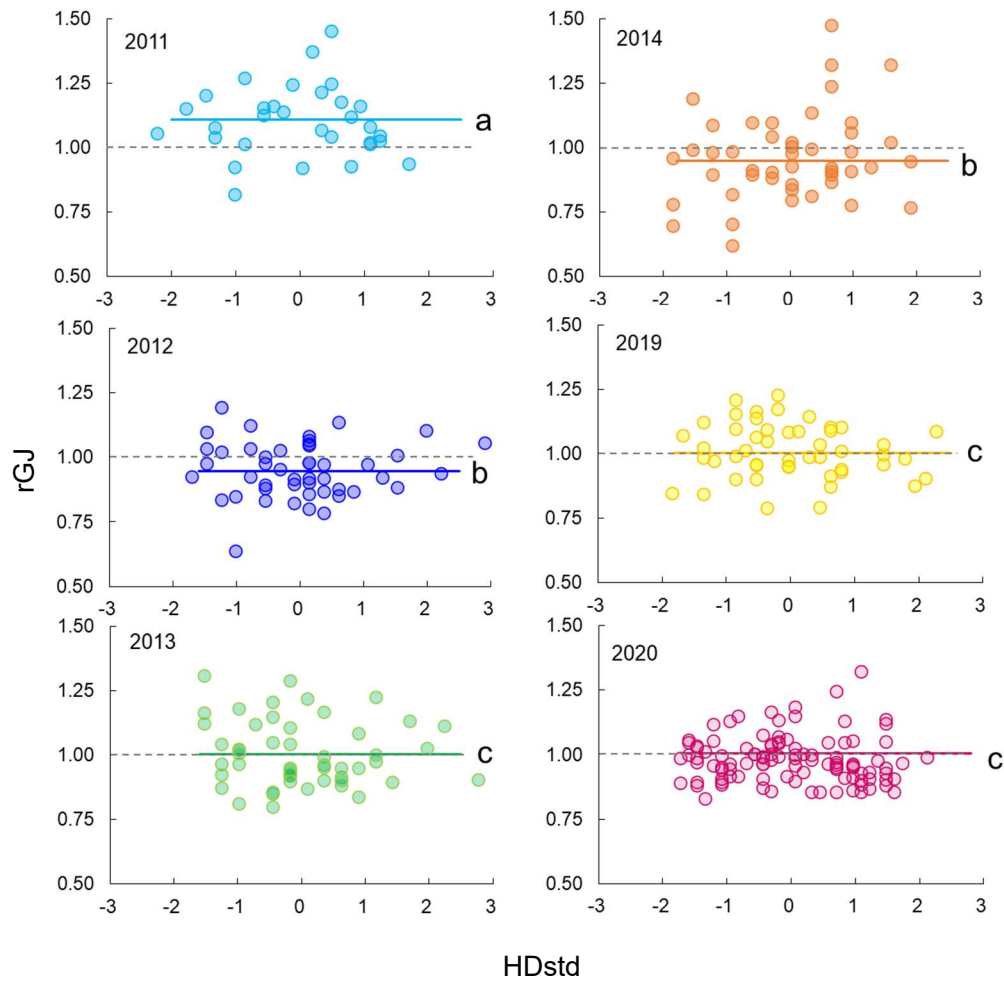


Fig. 5-7 Relationship between the relative growth rate in the juvenile stage (rGJ) and the standardized hatch date (HDstd) from 2011 to 2014, 2019, and 2020. The solid lines indicate the generalized linear models fitted to the observed data. Matching letters indicate a combination with significant differences ($p < 0.001$).

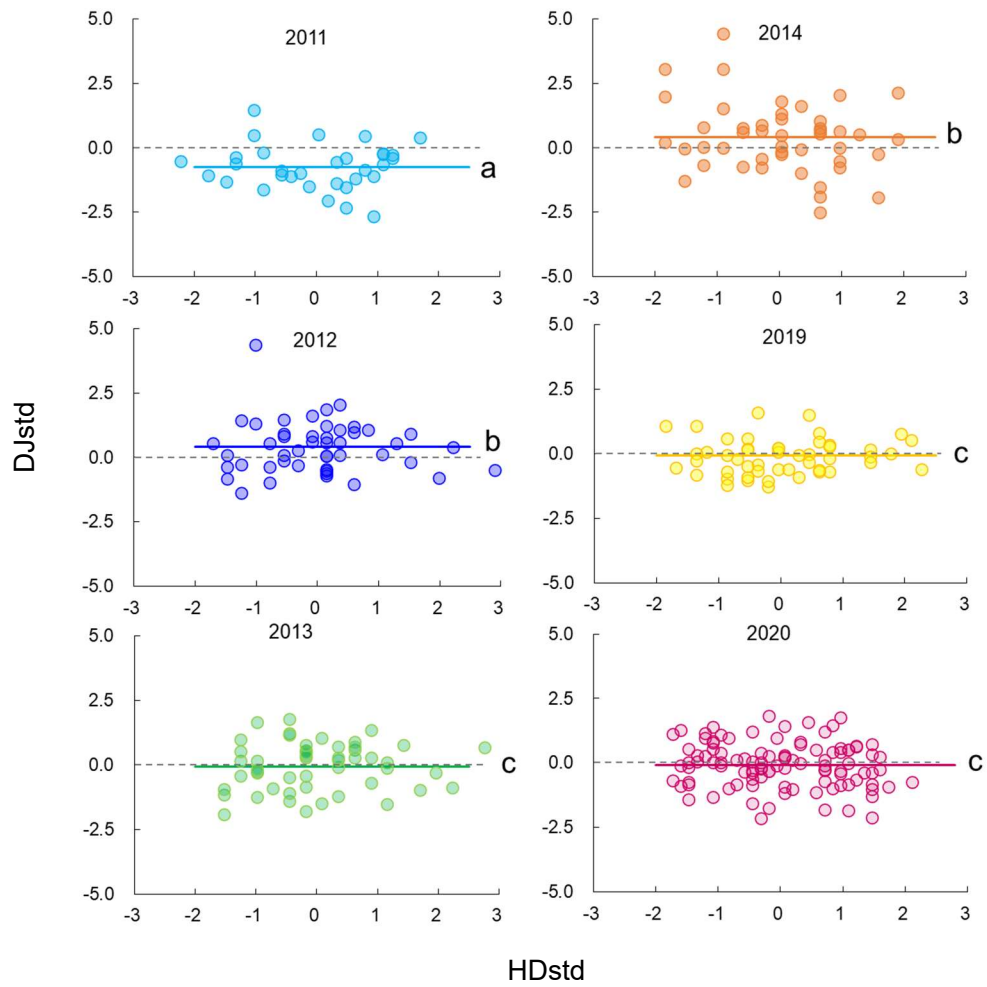


Fig. 5-8 Relationship of the standardized difference between the actual and expected duration of the juvenile stage (DJstd) with the standardized hatch date (HDstd) from 2011 to 2014, 2019, and 2020. The solid lines indicate the generalized linear models fitted to the observed data. Matching letters indicate a combination with significant differences ($p < 0.001$).

Table 2-1 Summary of environmental data and location at each survey

Date of survey	Moon phase	Time of turn of tide	Station	Latitude (N)	Longitude (E)	Depth (m)
31 Aug. 2017	8.9	10:53	Hira-shoal	34.4503	134.1330	15.7
3 Sep. 2018	22.2	9:13	Naka-shoal	34.4083	133.9949	15.3
6 Sep. 2018	25.2	13:43	Yoko-shoal	34.4271	134.1070	28.6
5 Sep. 2019	5.2	14:44	Osono-shoal (deep)	34.4282	133.9608	27.4
			Osono-shoal (shallow)	34.4277	133.9781	17.1

Table 2-2 Summary of properties of sediment core samples collected by a scuba diver in the Bisan Strait

Station	Sediment depth	Number of cores	Grain components		Sorting of sediments ($\sigma\phi$)	Cley (%)	IL550 (%)
			Median grain size Md50 (ϕ)	D (mm)			
Hira-shoal	0-5cm	2	1.4	389.3	0.6	0.1	1.0
	5-10cm	2	1.3	398.1	0.7	0.1	1.1
	10-15cm	2	1.4	391.7	0.7	0.2	1.1
	15-20cm	2	1.4	380.0	0.6	0.1	1.1
Naka-shoal	0-5cm	1	1.3	400.5	0.9	0.1	1.0
	5-10cm	1	0.1	957.2	1.7	0.1	0.9
	10-15cm	1	0.8	556.7	1.0	0.1	1.1
Yoko-shoal	0-5cm	2	0.9	517.9	0.8	0.2	0.8
	5-10cm	2	0.6	682.9	1.3	0.2	1.1
	10-15cm	2	0.8	569.5	1.2	0.3	1.2
Osono-shoal (deep)	0-5cm	1	1.4	369.6	0.4	0.6	0.9
	5-10cm	1	1.5	365.0	0.5	0.3	0.9
	10-15cm	1	1.5	365.4	0.4	0.1	0.9
	15-20cm	1	1.5	365.0	0.4	0.3	0.8
Osono-shoal (shallow)	0-5cm	1	1.5	358.9	0.4	0.1	0.9
	5-10cm	1	1.5	355.3	0.4	0.1	0.9
	10-15cm	1	1.5	354.2	0.4	0.1	0.9
	15-20cm	1	1.5	353.6	0.4	0.1	1.0

Table 2-3 Summary of the long-term temperature trends for each month from 1975 to 2018

Month	<i>n</i>	linear regression analysis			Mann-kendall		Increase amount (°C)
		coefficient	<i>p</i> value		τ	<i>p</i> value	
Jan.	44	0.014	0.19		0.11	0.31	
Feb.	43	0.029	0.00 **		0.25	0.02 *	1.20
Mar.	42	0.034	0.00 **		0.37	0.00 **	1.41
Apr.	43	0.034	0.00 **		0.39	0.00 **	1.45
May	43	0.040	0.00 **		0.44	0.00 **	1.68
Jun.	42	0.034	0.00 **		0.46	0.00 **	1.39
Jul.	42	0.037	0.00 **		0.36	0.00 **	1.51
Aug.	40	0.033	0.00 **		0.37	0.00 **	1.27
Sep.	40	0.022	0.02 *		0.28	0.01 *	0.86
Oct.	43	0.026	0.00 **		0.34	0.00 **	1.09
Nov.	43	0.021	0.03 *		0.25	0.02 *	0.89
Dec.	43	0.013	0.26		0.11	0.30	
Year	44	0.037	0.00 **		0.42	0.00 **	1.59

**, * significant difference was found at $p < 0.01$, $p < 0.05$, respectively.

Increase amount: calculated by multiplying the regression coefficient by (sample size⁻¹).

Table 3-1 Comparison of standard length (SL), body weight (BW) and condition factor (CF₁) of sand lance reared under three different temperatures

	Rearing temperature during the months from August to September (°C)	Beginning Jul.26 <i>n</i> =10	After one month Aug.29 <i>n</i> =11	After two months Sep.29 <i>n</i> =10	After three months Oct.29 <i>n</i> =10
SL(mm)	24	82.3 ± 1.4	82.0 ± 1.2	81.5 ± 1.0	81.0 ± 0.9
	26	82.2 ± 1.9	80.6 ± 1.1	80.4 ± 1.4	82.1 ± 1.3
	28	81.9 ± 1.1	80.2 ± 1.2	79.2 ± 1.0	81.4 ± 1.0
BW(g)	24	2.26 ± 0.15	2.16 ± 0.11	1.94 ± 0.08	2.01 ± 0.09
	26	2.33 ± 0.21	2.02 ± 0.12	1.82 ± 0.12	1.95 ± 0.10
	28	2.19 ± 0.12	1.84 ± 0.11	1.68 ± 0.08	1.69 ± 0.09
CF ₁	24	4.0 ± 0.1	3.9 ± 0.1 ^a	3.6 ± 0.1	3.8 ± 0.1 ^a
	26	4.1 ± 0.1	3.8 ± 0.1 ^A	3.5 ± 0.1	3.5 ± 0.0 ^A
	28	4.0 ± 0.1	3.5 ± 0.1 ^{bB}	3.4 ± 0.1	3.1 ± 0.1 ^{bB}

Values indicate the mean ± standard error

$$CF_1 = BW \times SL^{-3} \times 10^6$$

Different superscripts indicate significant differences among temperatures at the specified sampling date (Scheffe's *F* -test: ab, *p* < 0.05; AB, *p* < 0.01).

Table 3-2 Comparison of condition factor (CF₂), gonad weight (GW), GSI and number of immatures of sand lance reared under three different temperatures during aestivation period

Sampling date	Rearing temperature during the months from August to September (°C)	Female				Male				Sample size	
		<i>n</i>	CF ₂	GW (g)	GSI	<i>n</i>	CF ₂	GW (g)	GSI		
Nov.26	24	16	3.2 ± 0.1 ^A	0.16 ± 0.02 ^a	8.7 ± 0.8 ^A	15	2.8 ± 0.1	0.33 ± 0.05	16.6 ± 1.9	0	31
	26	16	3.1 ± 0.0 ^A	0.20 ± 0.03 ^A	10.1 ± 1.0 ^A	13	2.8 ± 0.1	0.34 ± 0.06	16.6 ± 2.2	2	31
	28	17	2.7 ± 0.1 ^B	0.07 ± 0.01 ^{bB}	4.5 ± 0.8 ^B	13	2.7 ± 0.1	0.24 ± 0.03	14.8 ± 1.8	1	31
Dec.12	24	18	2.6 ± 0.1 ^A	0.38 ± 0.03	21.0 ± 0.8 ^a	13	2.6 ± 0.1	0.46 ± 0.05 ^a	21.5 ± 0.6 ^a	0	31
	26	20	2.6 ± 0.1 ^a	0.29 ± 0.04	16.7 ± 1.1 ^b	9	2.6 ± 0.1	0.32 ± 0.04	18.7 ± 1.3	1	30
	28	18	2.3 ± 0.0 ^{bB}	0.27 ± 0.02	17.5 ± 1.0	6	2.2 ± 0.1	0.27 ± 0.04 ^b	17.7 ± 1.1 ^b	6	30
Dec.19	24	13	2.7 ± 0.1 ^A	0.41 ± 0.04	23.2 ± 1.5	14	2.7 ± 0.1 ^A	0.40 ± 0.03 ^A	20.4 ± 0.8	2	29
	26	17	2.6 ± 0.1 ^a	0.41 ± 0.04	22.6 ± 1.7	7	2.6 ± 0.1	0.28 ± 0.05	16.1 ± 1.7	6	30
	28	14	2.3 ± 0.0 ^{bB}	0.28 ± 0.05	19.3 ± 2.2	14	2.3 ± 0.0 ^B	0.25 ± 0.03 ^B	17.8 ± 1.2	2	30

Values indicate the mean ± standard error

$$CF_2 = (BW - GW) \times SL^{-3} \times 10^6$$

Different superscripts indicate significant differences among temperatures at the specified sampling day and sex (Scheffé's F -test: ab, $p < 0.05$; AB, $p < 0.01$).

Table 3-3 Comparison of standard length (SL), body weight (BW) and relative condition factor (Kn) of age-1 and older sand lance reared under three different temperatures

	Temperature treatments	Aug.28			Oct.6-7		
		<i>n</i>			<i>n</i>		
SL(mm)	Low	10	122.4	± 6.8	69	120.3	± 8.6
	Middle	10	122.9	± 5.5	52	118.4	± 6.1
	High	10	122.5	± 8.6	26	122.2	± 7.5
BW(g)	Low	10	5.84	± 1.41	69	5.09	± 1.62
	Middle	10	4.96	± 1.40	52	4.54	± 1.25
	High	10	5.46	± 1.65	26	4.81	± 1.57
Kn	Low	10	1.16	± 0.20	69	1.06	± 0.13 *
	Middle	10	0.96	± 0.15	52	0.99	± 0.13
	High	10	1.06	± 0.17	26	0.94	± 0.12 *

Values indicate the mean ± standard deviations

$Kn = BW / (\text{Predicted } BW)$

$\text{Predicted } BW = 5.00 \times 10^{-7} \times SL^{3.3569}$

Asterisks indicate statistically significant difference (Scheffe's F-test, $*p < 0.05$).

Table 4 Summary of mean SL and mean condition factor (CF), SL at 50% maturity and maturity rate of young-of-the-year sand lance at the summer and winter aestivation periods in 2008–2018

Year	Summer										Winter									
	SL (mm)					CF					SL (mm)					CF				
	n	Mean	± SD	Min	Max	Mean	± SD	Min	Max	n	Mean	± SD	Min	Max	SL at 50% maturity (mm)	Mean	± SD	Min	Max	Maturation Rate
2008										207	81.4	± 5.7	68.0	99.1	73.7 *	2.65	± 0.28	1.95	3.59	0.84
2009										41	81.4	± 5.9	66.6	92.9	76.1 *	2.89	± 0.34	2.16	3.88	0.76
2010										423	81.4	± 3.9	67.4	92.1	66.2 *	2.27	± 0.20	1.75	3.14	0.97
2011	173	70.1	± 3.9	60.3	81.2	3.46	± 0.26	2.60	4.05	199	71.9	± 4.5	60.9	87.6	71.4 *	2.44	± 0.27	1.74	3.32	0.52
2012	1,215	69.4	± 4.3	57.6	90.0	3.74	± 0.27	2.92	5.11	412	74.2	± 5.6	62.5	89.8	65.0 *	2.62	± 0.40	1.04	4.59	0.75
2013	197	69.2	± 6.0	56.0	84.8	3.35	± 0.27	2.69	4.17	57	74.6	± 4.4	66.4	90.3		2.44	± 0.27	1.90	3.14	0.88
2014	108	75.3	± 3.5	66.6	84.2	3.36	± 0.24	2.65	4.01	118	76.9	± 3.8	68.1	87.7	74.2 *	2.25	± 0.23	1.65	2.89	0.65
2015	91	74.0	± 6.4	60.2	90.9	3.52	± 0.24	3.04	4.24	130	77.2	± 5.6	64.2	91.1	70.2 *	2.28	± 0.25	1.73	3.37	0.78
2016	32	74.7	± 4.6	65.3	84.8	3.34	± 0.29	2.68	4.11	36	78.8	± 6.8	69.0	92.6	73.6 *	2.09	± 0.18	1.67	2.45	0.72
2017	34	81.2	± 4.6	69.5	88.2	3.34	± 0.27	2.97	4.10	109	83.5	± 4.2	73.7	97.0	77.1 *	2.1	± 0.20	1.74	2.70	0.91
2018	10	88.3	± 5.9	76.9	97.8	3.81	± 0.17	3.43	4.00	63	91.4	± 6.9	74.3	104.0		2.29	± 0.25	1.83	3.14	0.95
total	1,860	70.4	± 5.3	56.0	97.8	3.62	± 0.31	2.60	5.11	1,795	78.3	± 6.7	60.9	104.0		2.42	± 0.34	1.04	4.59	

Values indicate the mean ± SD.

CF = $SW \times SL^{-3} \times 10^6$

Asterisks indicate statistically significant difference (* $p < 0.01$).

Table 5-1 Generalized linear models of ln(recruitment abundance) and ln(RPE) of western sand lance *Ammodytes japonicus*

Model	Explanatory variable	Coefficient Estimate	SE	<i>t</i> values	<i>p</i>	AIC
For ln (recruitment abundance)						
1	Intercept	0.144	3.33	0.043	0.967	34.95
	ln (EPI)	1.035	0.47	2.210	0.055	
	ln (estimated GL)	-0.802	4.78	-0.168	0.870	
2	Intercept	0.958	1.12	0.853	0.416	34.76
	ln (EPI)	1.001	0.42	2.389	0.041	
	ln (estimated GJ)	-1.402	3.38	-0.415	0.688	
3	Intercept	0.682	0.87	0.786	0.450	32.99
	ln (EPI)	1.082	0.35	3.053	0.012	
For ln (RPE)						
1	Intercept	0.052	2.937	0.018	0.986	32.96
	ln (estimated GL)	-1.017	3.614	-0.281	0.784	
2	Intercept	0.960	0.289	3.325	0.008	32.76
	ln (estimated GJ)	-1.405	2.830	-0.497	0.630	

AIC: Akaike information criterion, EPI: egg production index, GJ: Daily growth rate in the juvenile stage, GL: Daily growth rate in the larval stage, RPE: recruitment per EPI, SE: standard error.

Table 5-2 Proportions of larval stages with faster relative growth rates ($rGL \geq 1$), shorter the standardized difference between the actual and expected durations ($DLstd \leq 0$), and proportions determined by HDstd for stages with $rGL \geq 1$ and $DLstd \leq 0$, the standardized hatch date (HDstd) to relative growth rates (rGJ), and the standardized difference between the actual and expected duration of the juvenile stage (DJstd), egg production index (EPI), recruitment abundance, and recruitment per EPI (RPE)

Year	Larval stages			Juvenile stages ^{III}			
	$rGL \geq 1$		$DLstd \leq 0$	rGJ	DJstd	EPI	Recruitment
	(%) ^I	HDstd (%) ^{II}	(%) ^I	Median estimate	Estimate mean	($\cdot 10$) ³	abundance ($\cdot 10$) ⁸
2011	28.1	34.3	37.5	1.11 a	-0.74 a	14.0	29.2
2012	68.1	93.0	68.1	0.95 b	0.40 b	20.3	88.3
2013	43.1	24.9	51.0	1.00 c	-0.07 c	33.6	38.1
2014	43.5	41.4	47.8	0.95 b	0.40 b	13.2	69.9
2019	51.0	64.2	57.1	1.00 c	-0.07 c	5.6	42.8
2020	34.0	—	42.7	1.00 c	-0.07 c	5.3	12.4
							2.3

For larvae: ^I $rGL \geq 1$ and $DLstd \leq 0$ (%) indicate the overall percentage of individuals with $rGL \geq 1$ and $DLstd \leq 0$, respectively; ^{II} The percentages of fish with $rGL \geq 1$ and $DLstd \leq 0$ by the HDstd (%) were calculated using a logistic model fitted to the cumulative frequency distribution of HDstd for each sampling year (Online Resource, Tables S2 and S3).

^{III} For juveniles: As the relationships of HDstd with rGJ and DJstd were constant in each sampling year, a generalized linear model incorporating a Gaussian response distribution coupled with an identity link function linking means to the linear predictors was used to determine the differences in the dependent variables among samples collected in different sampling years. Models for rGJ was assessed in both their ln transformed and untransformed state, the ln-transformed model was selected on the minimum conditional AIC. As a result, the model estimates represent values on a logarithmic scale. Applying an exponential function to these estimates converts them back to the original scale, yielding values that are closer to the median rather than the mean of the original data. Therefore, 'Estimated median' is used in the table to reflect this methodology. Due to the presence of negative values in DJstd, which cannot be ln-transformed, the untransformed model was used for DJstd. Matching letters indicate a combination with significant differences ($p < 0.001$)

補足資料

APPENDIX S4: 産卵親魚量と加入尾数（加入量）

備讃瀬戸では、1～6月にかけて、いかなご込網漁業により、0歳魚（シンコ）および1歳魚以上（フルセ）を漁獲する。備讃瀬戸東部海域における2009～2019年のシンコおよびフルセの日別漁獲量を用いた。なお、備讃瀬戸東部の漁獲量は、香川県全体のイカナゴの漁獲量（1992～2016年の平均値）の87%を占める（中国四国農政局，1993-2002；農林水産省，2024）。

0歳魚，1歳魚，2歳以上の3つの年齢階級について漁獲尾数を計算した。各月の10日間の中日における個体体重は，各年に漁獲物から採集した3つの年齢階級の成長式および標準体長（SL）と体重の関係データに基づいて決定した。ただし，全漁獲量に占める2歳魚以上の推定割合が5%未満の場合は，漁期中の平均SLを用いた。

$$[0 \text{ 歳魚: } n = 4,110, \ln(\text{SL}), p < 0.001]: \text{BW} = \exp[3.20 \times \ln(\text{SL}) - 13.31]$$

$$[1 \text{ 歳魚以上: } n = 4,697, \ln(\text{SL}), p < 0.001]: \text{BW} = \exp[3.79 \times \ln(\text{SL}) - 16.23]$$

加入尾数は，各年齢階級の雌雄別漁獲尾数に基づいて，Pope（1972）に従い，VPA分析（平松，2001）により推定した。

$$\begin{aligned} N_{a,y} &= N_{a+1,y+1} \exp(M) + C_{a,y} \exp\left(\frac{M}{2}\right) \\ N_{1,y} &= \frac{C_{1,y+1}}{(C_{1,y+1} + C_{2+,y+1})} N_{2+,y+1} \exp(M) + C_{1,y} \exp\left(\frac{M}{2}\right) \\ N_{2+,y} &= \frac{C_{2+,y+1}}{(C_{1,y+1} + C_{2+,y+1})} N_{2+,y+1} \exp(M) + C_{2+,y} \exp\left(\frac{M}{2}\right) \\ N_{a,2019} &= \frac{C_{a,2019}}{1 - \exp(-F_{a,2019})} \exp\left(\frac{M}{2}\right) \\ F_{a,y} &= -\ln\left(1 - \frac{C_{a,y} \exp\left(\frac{M}{2}\right)}{N_{a,y}}\right) \end{aligned}$$

y は調査年, a は 1 歳魚または 2 歳魚以上, $N_{a,y}$, $C_{a,y}$ および $F_{a,y}$ は, 各年の年齢 a における加入尾数, 漁獲尾数および漁業死亡率係数, M は自然死亡率係数を示す。瀬戸内海におけるイカナゴの寿命は 3 年と仮定し, M は田中の方法 (田中, 1960) を使用して推定した。また, 最近 3 年間の F の平均値を最新年の F として採用した。 $N_{2+,2009-2019}$ を推定するために, $F_{2+,y} = F_{1,y}$ と仮定した。

参考文献

- 平松一彦 (2001) VPA (Virtual Population Analysis). 資源評価体制確立推進事業報告書－資源解析手法教科書一, 日本水産資源保護協会, 104-128.
- 農林水産省大臣官房統計部 (2024) 海面漁業生産統計調査 (平成 15 年～令和 4 年). 2024 年 8 月 23 日閲覧, https://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/kaimen_gyosei/index.html
- 田中昌一 (1960) 水産生物の population dynamics と漁業資源管理. 東海区水産研究所研究報告, **28**, 1-200.
- 中国四国農政局香川統計調査事務所 (1993-2002) 香川農林水産統計年報 (平成 4 年～平成 14 年). 香川農林統計協会, 高松.
- Pope, J.G (1972) An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. Bull. Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Res. **9**, 65-74.

Table S4-1 Annual changes in catch weight, catch number, and average body weight of sand lance in Kagawa Prefecture

Catch weight (tons)											
Age	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
YOY	48	2,142	427	1,937	899	842	1,084	377	168	712	986
≥1 years	194	26	566	43	633	11	101	192	1	1	9
Total	242	2,168	994	1,980	1,532	853	1,186	569	168	712	995
Catch number (×1,000)											
Age	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
YOY	302,595	6,848,368	1,916,597	5,390,698	2,508,951	4,525,361	2,468,360	922,030	243,771	1,204,101	2,823,328
1 year	41,405	1,599	91,900	3,436	187,765	962	29,638	53,107	53	76	1,876
≥2 years	72	1,473	250	2,955	1,423	765	629	4,030	58	2	47
Total	344,072	6,851,439	2,008,747	5,397,089	2,698,139	4,527,088	2,498,627	979,167	243,882	1,204,179	2,825,251
YOY: young-of-the-year											

Table S4-2 Virtual population analysis of stock size in number, and fishing mortality coefficients of sand lance

Stock size number (×1,000)												
Age	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	
YOY	465,783	10,713,666	2,925,708	8,821,708	3,807,830	6,988,098	3,922,912	1,396,497	369,820	1,830,307	4,279,790	
1 year	67,808	3,288	149,433	10,147	287,004	3,640	58,877	80,625	88	288	2,988	
≥2 years	117	2,230	378	4,475	2,155	1,159	952	6,102	88	3	75	
Total	533,709	10,719,184	3,075,519	8,836,329	4,096,990	6,992,898	3,982,742	1,483,224	369,995	1,830,598	4,282,853	
Fishing mortality coefficients												
Age	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	
YOY	4.12	3.44	4.83	2.60	6.12	3.95	3.05	8.85	6.33	5.59	6.92	
1 year	2.59	1.33	2.68	0.72	4.68	0.51	1.44	5.99	2.53	0.51	3.01	
≥2 years	2.59	1.33	2.68	0.72	4.68	0.51	1.44	5.99	2.53	0.51	3.01	
Mean	3.10	2.04	3.40	1.34	5.16	1.66	1.98	6.94	3.79	2.20	4.31	

YOY: young-of-the-year.

The stock of YOY fish indicates recruitment number.

Table S5-1 Hatch range and mean hatch date (from a logistic model)
by sampling year

Year	<i>n</i>	Hatch range	Mean hatch date
2011	32	January 7– February 2	January 20
2012	47	January 8–28	January 14
2013	51	January 5–21	January 9
2014	46	January 1–13	January 5
2019	49	January 9– February 3	January 19
2020	103	January 1–31	January 13

Table S5-2 Cumulative frequency distribution of standardized hatch dates by sampling year fitted to a logistic model

Class interval		Frequency (observed)						Cumulative relative frequency (expected)					
		2011	2012	2013	2014	2019	2020	2011	2012	2013	2014	2019	2020
	-3.00	0	0	0	0	0	0	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
-3.00	to -2.75	0	0	0	0	0	0	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
-2.75	to -2.50	0	0	0	0	0	0	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
-2.50	to -2.25	0	0	0	0	0	0	0.02	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02
-2.25	to -2.00	1	0	0	0	0	0	0.03	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04
-2.00	to -1.75	1	0	0	3	1	0	0.05	0.06	0.05	0.05	0.05	0.05
-1.75	to -1.50	1	1	3	2	1	5	0.07	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08
-1.50	to -1.25	1	3	4	0	4	8	0.11	0.12	0.12	0.11	0.12	0.12
-1.25	to -1.00	2	5	0	3	1	9	0.15	0.17	0.16	0.16	0.17	0.17
-1.00	to -0.75	4	3	6	4	5	6	0.22	0.24	0.23	0.23	0.23	0.23
-0.75	to -0.50	0	5	1	3	7	4	0.29	0.32	0.31	0.31	0.31	0.31
-0.50	to -0.25	2	2	6	4	3	13	0.39	0.41	0.41	0.40	0.41	0.41
-0.25	to 0.00	2	3	9	0	6	7	0.49	0.52	0.51	0.50	0.51	0.51
0.00	to 0.25	2	10	2	7	1	9	0.59	0.62	0.61	0.61	0.61	0.61
0.25	to 0.50	2	4	5	3	5	4	0.69	0.71	0.70	0.70	0.71	0.71
0.50	to 0.75	4	3	4	7	4	9	0.77	0.79	0.78	0.78	0.78	0.78
0.75	to 1.00	4	1	3	5	4	9	0.83	0.85	0.84	0.84	0.85	0.85
1.00	to 1.25	5	1	3	0	0	8	0.88	0.89	0.89	0.89	0.89	0.89
1.25	to 1.50	0	1	1	1	3	8	0.92	0.93	0.93	0.92	0.93	0.93
1.50	to 1.75	1	2	1	2	0	3	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95	0.95
1.75	to 2.00	0	1	1	2	2	0	0.96	0.97	0.97	0.97	0.97	0.97
2.00	to 2.25	0	1	1	0	1	1	0.98	0.98	0.98	0.98	0.98	0.98
2.25	to 2.50	0	0	0	0	1	0	0.98	0.99	0.98	0.98	0.99	0.98
2.50	to 2.75	0	0	0	0	0	0	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99
2.75	to 3.00	0	1	1	0	0	0	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99
3.00	to 3.25	0	0	0	0	0	0	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00

Table S5-3 Associations of standardized hatch date with relative growth rates and durations of larval or estimated larval stage duration

Year	n	rGL										DLstd					
		Equation parameter			p-value			HDstd with rGL				Equation parameter			HDstd with DLstd		
								rGL = 1		rGL ≥ 1							
		β_0	β_1	β_2	Value	Cumulative relative frequency	%	β_0	β_1	β_2	p-value	Value	Cumulative relative frequency	%			
2011	32	0.05	0.98	<0.001	0.35	0.63	34.3	-0.53	0.16	<0.001	0.30	0.61					
2012	47	-0.03	0.04	1.09	-1.17	2.37	0.13	0.98	0.33	-0.39	-0.96	-1.21	2.37	0.13	0.98		
2013	51	0.04	0.97	<0.001	0.69	0.77	24.9	-0.49	0.30	<0.001	0.60	0.74					
2014	46	0.04	0.99	<0.001	0.21	0.59	41.4	-0.55	0.00	<0.001	0.01	0.51					
2019	49	0.04	1.01	0.009	-0.30	0.39	64.2	-0.39	-0.11	0.014	-0.29	0.39					
2020	103			0.59	-	-	-			0.39	-	-					

Generalized linear model (2011–2014, 2019, and 2020) analyses were performed. The relationships between the standardized hatch date (HDstd) and the relative growth rate in the larval stage ($rGL \geq 1$ and estimated larval stage duration ($DLstd \leq 0$ by HD are shown. Percentages are ratios of the cumulative frequency distribution based on the logistic model (see Table S2).

$$2012: y = \beta_0 x^2 + \beta_1 x + \beta_2$$

$$\text{All other years: } y = \beta_1 x + \beta_2$$

Where x is HDstd, and y is rGL or DLstd.