

北日本ヤリイカ個体群の分布回遊と 資源変動要因に関する研究*

伊藤 欣吾

青森県水産総合研究センター 〒038-2761 青森県西津軽郡鰺ヶ沢町大字舞戸町字鳴戸 384-37
E-mail:kingo-ito@pref.aomori.lg.jp

キーワード：ヤリイカ，分布回遊，繁殖，漁況予測，資源変動

Studies on Migration and Causes of Stock-size Fluctuations in the Northern Japanese Population of Spear Squid, *Loligo bleekeri*

Kingo ITO

Abstract: To better understand the causes of stock-size fluctuations of the spear squid population in northern Japan, its distribution and migration were examined in a tag-and-release survey, and the relationship between stock abundance and environmental conditions was examined. The population occurs from Hokkaido to the Noto Peninsula (Honshu Island) in the Sea of Japan, and from the east of the Oshima Peninsula (Hokkaido) to Iwate Prefecture (northeast Honshu) in the Pacific. Results of mitochondrial DNA sequence analyses showed no intraspecific genetic divergence in the population, but catch analysis and the tagging studies suggest it might form a metapopulation. The population has a winter- and a spring-spawning group, and the spawning grounds are largely determined by the flow of the Tsugaru Current. Measurements made on spawning stocks during 1999-2005 showed that the mantle-length composition of males and the proportion of small males (sneakers) in the population were highly variable, whereas the sex ratio and the mantle-length composition of females varied less. The influences of water temperature and salinity on the embryonic development of eggs collected from the field were examined. The optima for development were 12.2°C and 36.0 psu, and the lower limits for normal development were 8.3°C and 28.0 psu. No embryos survived at temperatures below 5.2°C. Comparison of catch rates and environmental conditions showed that the migration pattern of the spawning stock is related to water temperature and currents. Models to predict catch amounts and when the seasonal catches begin were developed. Fluctuations in abundance were related to water temperature during the spawning season and the early life stage (<100 mm mantle length) of the squid. A simulation showed that the catch value and stock size of adults increased when the catch of immature squid was prohibited.

※ 北海道大学審査学位論文 (2006) (掲載に際し投稿規定に従って一部修正した)

目 次

緒 言

第1章 北日本個体群の定義, およびその分布回遊

- 1.1 ミトコンドリア DNA 塩基配列分析による地方群間の遺伝的差異の検証
- 1.2 標識放流試験による移動
- 1.3 漁獲変動の地域間比較
- 1.4 北日本個体群の分布回遊

第2章 北日本個体群の成長様式, 繁殖・再生産特性

- 2.1 成長様式, 成熟体長, 産卵期, 産卵海域
- 2.2 外套長形成と性比の年変化
- 2.3 胚発生と孵化に及ぼす低水温と低塩分の影響

第3章 北日本個体群の漁獲動向と海洋環境の関係, および漁況予測

- 3.1 漁場水温と初漁日予測
- 3.2 漁場の時空間変化と海洋環境との関係
- 3.3 漁況予測

第4章 総合考察

- 4.1 資源変動要因についての検討
- 4.2 資源の有効利用についての検討

要 約

謝 辞

引用文献

緒 言

ヤリイカ (*Loligo bleekeri*, ツツイカ目ヤリイカ科) は, 北海道道東海域を除く九州までの日本列島と韓国の陸棚～沿岸域, および東シナ海から黄海の浅海域に分布し, 日本で漁獲されるイカ類の中でも市場価格が高く, 沿岸漁業の主要対象となっている (Natsukari and Tashiro, 1991)。しかし, その漁獲の年変動は大きく, 日本海南西海域の2そうびき沖合底びき網漁業では, 1977年

の13,700トンピークに減少し続け, 2003年には16トンと1977年の僅か0.1%となっている (田, 2005)。また, 都道府県別に見て近年最も漁獲量が多い青森県では, 1980年の4,600トンピークに減少し, 1985年には540トンと過去最低を記録, その後は増加に転じ, 1990～2001年は2,000～3,600トンの間で推移している (伊藤, 2002)。この大きな漁獲年変動が, 漁業経営を不安定にさせ, 水産物流通関係者の経営上の不安要素となっている。そのため, 精度の高い漁況予測や資源管理を望む漁業関係者が多い。

ヤリイカの安定的な資源利用と, 高精度の漁況予測や資源管理手法を確立するためには, 資源変動の単位となる繁殖個体群の特定と, 各地方個体群の分布・回遊を含めた生活史などの知見の蓄積が不可欠である。そこで, ヤリイカの生態に関する知見を以下に整理する。

日本周辺に分布するヤリイカの地域繁殖群を単位とする個体群構造については, 新谷 (1988) が, 生態に関する知見と漁獲量の地域的特徴などから, 山口・島根県沖の陸棚上を中心とした能登半島の西側から東シナ海に至る日本海南西部の個体群, 青森県沿岸 (太平洋側を含む) を中心とした能登半島の東側から北海道西岸に至る北日本の個体群, 常磐沿岸を中心とした三陸から房総付近までの太平洋北部の個体群と, 四国沿岸を中心とした中部地方から九州に至る間の太平洋南部の個体群に分かれるだろうとして, 4つの地方個体群を想定した。しかし, 新谷 (1988) は, この見解について, ごく大雑把な仮説の域を出ないものであり, 今後, 多くの生態学的知見の集積が必要であるとしている。また, 青森県では, 冬と春で産卵回遊経路, 産卵水深, 体サイズおよび雌雄比に違いがあるとして, 2つの産卵群が存在すると推測されている (田村ら, 1981)。アイソザイム分析では, 日本海側と太平洋側で遺伝的差異は認められていない (藤尾ら, 2004)。最近では, 新谷 (1988) が示した日本海南西部個体群と北日本個体群を合わせて対馬暖流系群, 太平洋北部個体群と太平洋南部個体群を合わせて太平洋系群として, 2つの系群に分けて資源評価が行われている

(田, 2005; 梨田・阪地, 2005)。このように、ヤリイカの個体群構造は不明瞭となっている。そのため、ヤリイカの地方個体群間での遺伝的交流・独立性の有無について検証する必要がある。

ヤリイカの分布と回遊については、漁獲加入群を対象にして1980年代に日本海沿岸海域において精力的に標識放流試験が行われ(横山, 1983; 涌坪, 1987; 新潟県, 1984; 石川県, 1988; 北沢ら, 1989), 冬は津軽海峡を西進し日本海を南下, 春は日本海を北上し, 津軽海峡を東進することが示されている(涌坪, 1987; 佐藤, 1990)。また、ヤリイカが好適水温帯を求めて移動するため、水温の下降期に当たる冬は南下傾向、水温の上昇期に当たる春は北上傾向を示すとし、その好適水温帯を9~12℃と推定している(佐藤, 1990)。孵化幼生から未成体については、丸稚ネット、ビームトロールや板曳網等のネット採集により調べられている。日本海においては、外套背長3~9mmの幼体は4~6月に水深10~100mの海域に分布し(田村ら, 1981; 佐藤, 1987), 日中は底層近くに夜間は表層まで浮上するなどの日周鉛直移動が知られている(大野ら, 1981B; 佐藤, 1987)。また、ヤリイカは、外套背長9mm以上に成長すると、水深30~40m程度の砂質の海底へと生活の場を移し(田村ら, 1981), その後、昇温とともに沿岸域から沖合域へと生息場所を移し、高水温期には陸棚域で成長することが報告されている(大野ら, 1981A; 田村ら, 1981; 新潟県, 1984; 佐藤, 1987)。しかし、これらの知見は断片的であり、一つの個体群について分散、分布・回遊を明らかにした研究はない。

ヤリイカの成長と寿命に関しては、島根県沖に生息するヤリイカについて、平衡石の日齢解析により雌雄別の成長式が推定され、外套長150mmを超えると雄の方が雌よりも成長が良くなること、さらに寿命が1年であることが明らかにされている(木下, 1989)。ヤリイカの餌生物は、孵化後はカイアシ類を捕食し、成長とともにオキアミ、小型魚類、ヤリイカなど大型の餌料へと変化することが報告されている(佐藤, 1991)。しかし、北日本海域での成長様式に関する知見が少な

く、かつ、成長と環境との関りについての報告がない。

ヤリイカの繁殖に関しては、交接行動、産卵行動、天然の産卵床および卵囊の性状についての観察記録がある(諫早・佐久間, 1934; 諫早, 1934; 浜部・清水, 1957; 五十嵐・又野, 1986; 赤羽ら, 1981; Baeg, 1993)。交接行動に関しては、雄が雌の外套腔内に交接腕を挿入して輸卵管腺開口部に精莖を渡すmale-parallelと、雌の口部貯精囊付近に精莖を渡すhead-to-headの2つの交接様式が観察されている(Iwata et al., 2005)。産卵場は沿岸の岩礁域に形成され、ゼリー状に包まれた卵囊が岩棚や転石などに産み付けられる(田村ら, 1981)。室内実験において、雌1個体が最大34本の卵囊を産出した例がある(五十嵐・又野, 1986)。卵囊の長さは95~136mmで、1卵囊中に55~80個の卵が含まれている(赤羽ら, 1981)。卵巣の発達様式は非同時型であり(Baeg et al., 1993), 多回産卵するとされている。雌1個体の卵巣と輸卵管内の総卵数は2,400~11,200粒と推定されている(北沢, 1988)。産卵海域は、日本海沿岸(石井・村田, 1976; 赤羽ら, 1981; 山形県, 1986; 新潟県, 1984; 大野ら, 1981b), 太平洋側の茨城県(藤本, 1985), 愛知県(富山, 2002)および高知県(通山ら, 1987)の沿岸水深100m以浅で確認されており、産卵期は冬季~春季と報告されている。卵発生と水温との関係については、いくつかの卵発生実験が行われ(諫早, 1934; 浜部, 1960), Baeg et al (1992)は発生過程を28段階に区分し、11.4~20.6℃の水温範囲で卵が正常にふ化すること(Baeg, 1993), また、6℃以下の低水温がふ化率を低下させることが明らかにされている(Lima, 1999)。北日本の沿岸域では6℃以下に低下することがあり、また、極沿岸域で河川水の影響を受ける可能性もある。しかし、卵発生に対する水温の期間や塩分の影響についての知見はない。

ヤリイカの資源変動と海洋環境との関係については、ヤリイカの発生時期にあたる1~6月の本州北部沿岸における水深50m層水温と青森県のヤ

リイカ漁獲量との間に相関があること（長沼，2000），1980年代後半の寒冷から温暖への水温レジームがヤリイカの漁獲量変動とよく符合することが報告されている（桜井，2001）。また，Sakurai et al. (2002) は，卵発生過程における水温が再生産の成否に関与している可能性を指摘している。漁況予測に関しては，田村ら（1981）が，八戸の11～12月の漁獲量と青森県日本海の12～2月の漁獲量に正の相関関係があることから，八戸の漁獲量をもとに青森県日本海の漁獲量が予測できる可能性を示したが，その後のデータには相関が認められない。資源変動要因の解明と漁況予測手法の確立が望まれるところである。

以上のように，ヤリイカの生態に関する知見は多いものの，本研究で対象とする北日本個体群の分布・移動の範囲，他の地方個体群との遺伝的關係，さらに，経年的な資源変動に影響を与える環境要因などについては不明の点が多い。そこで，本研究では，青森県で最も多く漁獲される北日本個体群を資源変動解明の単位とすることの妥当性の検討を行い，その分布回遊と資源変動要因を明らかにすることを目的とした。具体的には，日本周辺のヤリイカ地方個体群間での遺伝的交流・独立性の有無，漁獲状況と調査船による採集調査に基づく分布特性，および標識放流などによる回遊経路を調べ，資源変動解析のための北日本個体群を定義した。次に，北日本個体群の成長様式，繁殖特性を明らかにし，再生産・加入過程の成否に対する環境要因，あるいは漁獲の影響について検討した。最後に，漁場水温，漁場の時空間変化と海洋環境との関係を調べ，それらのデータに基づいて，資源変動要因，漁況予測手法および資源の有効利用について考察した。

第1章 北日本個体群の定義， およびその分布回遊

日本周辺に分布するヤリイカは，日本海南西部，北日本，太平洋北部，太平洋南部の4つの地方個体群で構成されるだろうと想定されている（新谷，1988）。しかし，この見解は，ヤリイカの資源変動の特徴を見るために便宜的に区

分されたものであり，地方個体群間の独立性の有無は検証されていない。このうち，青森県で漁獲される北日本個体群は，冬または春に産卵のピークを持つ2つの産卵群が存在すると推測されている（田村ら，1981）。しかし，アイソザイム分析では，日本周辺のヤリイカに種内分化は認められていない（藤尾ら，2004）。このように，ヤリイカの個体群構造は不明瞭となっている。最近，高変異性領域の塩基配列分析の研究が急速に進展し，ミトコンドリアDNAのコントロール領域などにより，アイソザイム分析では検出しえなかった極めて遺伝的分化レベルの低い地方集団を識別できる可能性が示されている（谷口，1999）。

そこで本章では，高変異性領域を用いた遺伝学的方法，標識放流法および漁況学的方法（久保・吉原，1969）により，青森県で最も多く漁獲される北日本個体群について，資源変動解明の単位とすることの妥当性の検討を行い，その分布・回遊を明らかにすることを目的とした。

1.1 ミトコンドリアDNA塩基配列分析による地方群間の遺伝的差異の検証

藤尾ら（2004）は，1986～1988年に本州日本海側の各地，北海道函館市および本州太平洋（福島県）から計1,357個体のヤリイカを採集して，アイソザイム分析を行った。14遺伝子座による遺伝的解析の結果，日本海側と太平洋側ともに遺伝的差異は認められなかった。ヤリイカと同属であるアメリカケンサキイカ（*Loligo perlei*）とアメリカヤリイカ（*L. plei*）では，ミトコンドリアDNA（以下，mtDNAと略記する）の多型解析により両種とも種内個体群の分化が認められている（Herke and Foltz, 2002）。近年，mtDNAのコントロール領域が，個体群レベルの解析によく用いられている（松井・小池，2003）。最近，ヤリイカのmtDNAの全塩基配列が解読されたことにより（Tomita et al., 2002），mtDNAの塩基配列分析のプライマー設計が容易になった。そこで，mtDNAの高変異性領域を調べ，高変異性領域の塩基配列分析によ

る地方個体群間の遺伝的差異の検証を行った。

材料と方法

ヤリイカのmtDNAの高変異性領域を調べるため、CO I の前半、16S rRNAの前半、非コード領域のNC4、NC8、NC16の5つの領域の塩基配列を決定し、変異性を比較した。分析には、2004年1～5月に青森県深浦町、千葉県および愛知県の沿岸で採集されたヤリイカ計12個体を用いた。各領域を増幅する際のプライマーは、CO I 前半には5'-TTT CCA CAA ATC ATA AAG ATA TTG G-3'(LBCO1F)と5'-TAC ACT TCT GGG TGC CCA AAA AAT CA-3'(LBCO1R)を、16S rRNA前半には5'-CCG GTC TGA ACT CTG ATC AT-3'(LB16SF)と5'-CGC CTG TTT ATC AAA AAC AT-3'(LB16SR)を、

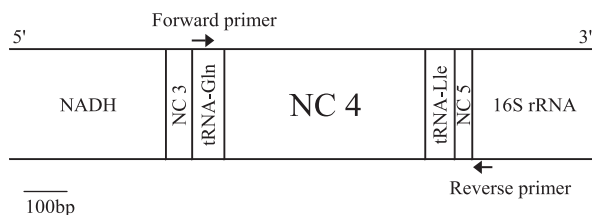


図1-1 ヤリイカNC4領域と使用したプライマーの一部

NC4 (図1-1) には5'-GAA AGG CTT TGA ACC TAT TCC-3'(LBNC4F)と5'-ATG ATC TGA GTT CAG ACC GG-3'(LBNC4R)を、NC8には5'-GTA ATA AAT AAA CAA ACC GCT-3'(LBNC8F)と5'-GAT TAA AAG TCT AGT GCT TAC T-3'(LBNC8R)を、NC16には5'-CTA TGC ACT GAT CTG CCA-3'(LBNC16F)と5'-TTA TTA GAG GTA GAT GGT ATT-3'(LBNC16R)を用いた。

上記の解析の結果、変異が最も多かったNC4領域を用いて、地方個体群間の遺伝的差異を調べた。分析に用いたヤリイカは、2004年12月1日から2005年7月20日にかけて、4つの地方個体群と推測されている海域を代表して島根県、青森県深浦町、宮城県、愛知県の沿岸で漁獲された個体を用いた(図1-2, 表1-1)。また、青森

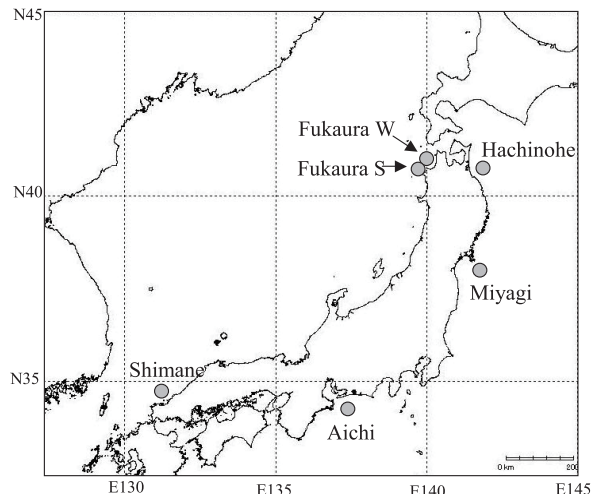


図1-2 DNA分析に用いたヤリイカ採集地点

表1-1 ヤリイカ標本の採集日、数量、外套長および雌雄別成熟個体割合

Sampling sites	Date	Number	Size of mantle length (mm)		% of individuals			
			Average	Range	Male		Female	
					Immature	Mature	Immature	Mature
Shimane	Feb-2005	93	236.8	163 ~ 363	0	56	2	42
Fukaura Spring	Apr-2005	95	258.6	154 ~ 365	0	55	0	45
Fukaura Winter	Jan-2005	94	261.4	183 ~ 347	0	56	0	44
Hachinohe	Dec-2004	94	180.8	159 ~ 206	32	5	63	0
Miyagi	Dec-2004	84	172.6	158 ~ 192	62	11	27	0
Aichi	Jul-2005	85	63.7	43 ~ 93	80	0	20	0

県で冬と春の2つの産卵群が推測されていることから、青森県深浦町での標本採集は冬と春に分けて行い、さらに、その冬の標本と同一の群と考えられている八戸市沿岸で漁獲された個体も標本採集した。なお、全ての標本について、雄では精莖の有無、雌では輸卵管内卵の有無により、成熟の判定を行った。

ヤリイカは、生物測定後、筋肉0.1gを採取して蒸留水で洗浄後、1.5mLチューブに入れて冷凍保存した。標本を解凍後、500 μ LのTNE溶液(100mM Tris-HCl (pH8.0), 10mM EDTA (pH8.0), 1.4M NaCl, 2%CTAB (cetyl trimethyl ammonium bromide), 0.2% 2-mercaptoethanol)と150 μ g/mLプロテイナーゼK3 μ Lを加えて、50℃恒温槽内で緩やかにシェーキングさせながら一晩かけて組織の溶解を行い、フェノール・クロロフォルム法により粗全DNAを抽出した(Iwata et al., 2003)。PCR反応では、Taq PolymeraseにTakara

TaqTMを、サーマルサイクラーにGeneAmp PCR system 9600 (Applied Biosystems社製)を用いた。反応溶液は、dNTPMixture0.2mM, 各プライマー25pmol, Taq Polymerase 1.5units, 粗全DNA溶液50ngを含む12.3 μ Lとした。反応条件は94℃で2分加熱後、95℃30秒, 54℃30秒, 72℃30秒のサイクルを43回行い、最後に72℃で5分加熱した。増幅産物にExoSAP-IT (Amersham Biosciences社製) 0.25 μ Lを加えて、37℃30分, 80℃15分の温度条件で精製した。精製後、BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequence Kit (Applied Biosystems社製) によるシークエン

ス反応を行い，ABI PRISM 3130XL Genetic Analyzer（Applied Biosystems社製）によって電気泳動して塩基配列を決定した。

塩基配列はClustal W (Thompson et al., 1994) によるアライメントを行った後、DnaSP ver. 4.0 (Rozas et al., 2003) を用いてハプロタイプ頻度を計算した。Roff and Bentzen (1989) のモンテカルロシミュレーション法により、標本間のハプロタイプ頻度の有意差検定を行った。また、遺伝子解析ソフトArlequin ver. 2000 (Schneider et al. 2000) を用いて、AMOVA (analysis of molecular variance) 解析を行い、

表1-2 ヤリイカNC4領域のハプロタイプ

[illegible]

ハプロタイプ多様度 (h) , 塩基多様度 (π) , 純塩基置換係数(d_A) , および遺伝的分化係数 (F_{ST}) を求めた。ハプロタイプ間のMST (minimum spanning tree) を求め、Tree View (Page RDM, 1996) により樹形を作成した。また、標本間の類縁関係についてMEGA3 (Kumer et al., 2004) を用いてUPGMA法により求めた。なお、標本間の有意差検定にはボンフェローニの補正を行った。

決定した塩基配列について、CO I 前半, 16S rRNA前半, NC8およびNC16, 並びにNC4の主要な3種類のハプロタイプをGenBankに登録した (accession number AB243832-AB243838, AB252858- AB252861) 。

結 果

地方個体群間の遺伝的差異の検証に用いる遺伝マーカーを選択するため、ヤリイカ12個体について、mtDNAの5カ所の塩基配列を調べた。その結果、CO I 前半 (570bp) と16S rRNA前半 (462bp) には変異が確認されず、非コード領域であるNC4 (506-520bp) , NC8 (508bp) およびNC16 (509bp) には各々5, 3および3つのハプロタイプが確認された。また、NC4には3'末端に位置するATの繰返し数に多型があった。これら5つの領域のうちNC4が最も変異が多かったので、以下の解析にはNC4を用いた。

推測されている地方個体群を代表する漁場から採集した545個体のヤリイカについて、NC4領域506~528bpの塩基配列を決定した。塩基配列を比較したところ、55の部位で変異が確認され、また、3'末端のATの繰返し数に変異が見られた。ATの繰返しを除いたハプロタイプは48種類 (表1-2) で、ATの繰返し頻度は6~17回であった (表1-3) 。なお、ATの繰返し部位も含めたハプロタイプ数は95種類であったが、標本間の遺伝的分化の有意差検定では48種類のハプロタイプと同様の結果が得られたので、95種類のハプロタイプによる解析結果を除いた。ATの

表1-3 NC4領域の3'末端のAT繰返し頻度

Number of (AT) repeats	Sampling site						Total
	Sh	FS	FW	Ha	Mi	Ai	
6	16	15	14	13	11	11	80
7	28	31	29	21	17	22	148
8	11	9	9	8	14	10	61
9	12	19	19	24	23	21	118
10	9	11	13	11	7	12	63
11	5		2	2	1	4	14
12	9	5	3	3	5	2	27
13	1	3	4	6	2	1	17
14			1	1	1	2	5
15					1		1
16	2	1		3	2		8
17		1		2			3
Total	93	95	94	94	84	85	545

Sh, Shimane; FS, Fukaura Spring; FW, Fukaura Winter; Ha, Hachinohe; Mi, Miyagi; Ai, Aichi.

繰返しを除いた48種類のハプロタイプ頻度をみると、ハプロタイプ1, 27, 35が全体の87%を占め、その他のハプロタイプは各々1%未満であった。ハプロタイプのMST (図1-3) を作成し

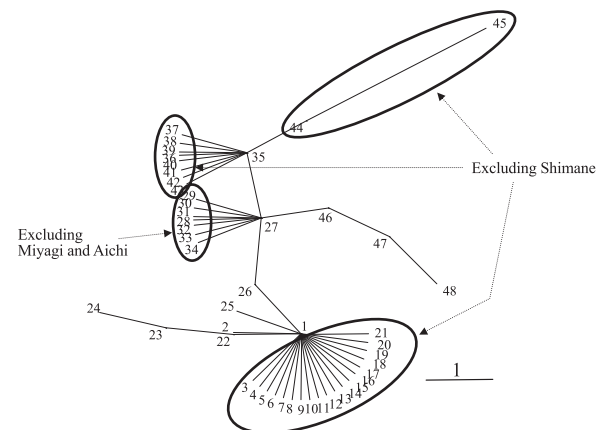


図1-3 ヤリイカNC4領域のハプロタイプに基づいたMST、バーは1塩基置換数を示す。

ところ、主要3種類のハプロタイプ (1, 27, 35) にはそれぞれ1塩基のみ異なるマイナーなハプロタイプがかたまってクラスターを形成しており、各クラスターには2~4塩基異なるハプロタイプが1~2つ含まれていた。また、主要ハプロタイプ間の塩基置換数は1~2塩基であった。さらに、島根の標本が除かれるクラスターが3ヶ所、宮城と愛知が除かれるクラスターが1ヶ所見られた。

標本間のハプロタイプ頻度、およびAT繰返し

数の頻度についてRoff and Bentzen (1989) の χ^2 検定後、ボンフェローニ補正を行ったところ有意差は見られなかった ($p>0.05$)。ハプロタイプ多様度は0.563~0.727の範囲であり高くなく、塩基多様度は0.0025~0.0036 の範囲で低かった(表1-4)。また、ハプロタイプ多様度に標本間での有意差は見られなかった ($p>0.05$)。標本間の平均塩基置換率は、1.441~1.798%の範囲であり、標本内の平均塩基置換率(1.270~1.848%)と比較して同程度であった。純塩基置換係数は-0.016~0.042%と低い値であった。AMOVA解析の結果、標本全体の分散(0.0001)と F_{ST} (-0.00006)は極めて小さく、 F_{ST} の p 値は0.4154で有意差はなかった。また、標本間の F_{ST} についてExact testを行ったところ、有意差は見られなかった($p>0.05$, 表1-5)。

6つの標本を、日本海(島根、深浦春、深浦冬)と太平洋(八戸、宮城、愛知)に分けて、海域間の F_{ST} についてExact testを行ったところ、有意差は見られなかった($F_{ST}=0.00082$, $p>0.05$)。また、北側の海域(深浦春、深浦冬、八戸、宮城)と南側の海域(島根、愛知)に分けた場合も、海域間の F_{ST} に有意差は見られなかった($F_{ST}=0.00093$, $p>0.05$)。標本間のUPGMA法による系統樹を作成したところ、海域ごとのクラスターや、地理的勾配は示されなかった(図1-4)。これらの解析の結果、推測さ

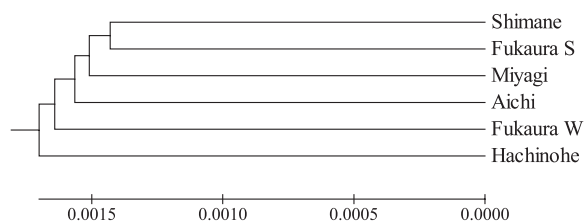


図1-4 ヤリイカNC4領域のUPGMA法による標本間の系統樹

れている4つの地方個体群間に遺伝的分化は認められなかった。

考 察

ヤリイカmtDNAの5つの領域について塩基配

列を調べたところ、NC4領域が最も変異が多かった。調べた5つの領域のうちCO I領域前半には変異が確認されなかったが、アメリカケンサキイカ(*L. pealei*)とアメリカヤリイカ(*L. plei*)ではCO I領域に変異が見られている(Herke and Foltz, 2002)。アメリカケンサキイカはメキシコ湾に注ぐミシシッピ川の河口域を境に、アメリカヤリイカはフロリダ半島を境に西側と東側の集団でCO I領域のハプロタイプ頻度が有意に異なり、集団間の F_{ST} は各々0.295, 0.112で有意な遺伝的分化が認められている(Herke and Foltz, 2002)。これらのことから、ヤリイカの種内分化の程度は、アメリカケンサキイカとアメリカヤリイカに比べて低いと推察された。

本研究では、便宜的に区分された4つの地方個体群(新谷, 1988)を代表する漁場から標本を採集して解析を行ったが、変異性が高いと考えられたmtDNA NC4領域の多様性からは、地方個体群間に遺伝的分化は認められなかった。また、青森県で考えられている2つの産卵群間(田村ら, 1981)でも遺伝的分化は認められなかった。ハプロタイプのネットワーク樹を見る限り、塩基置換数が少ない一斉放散した型(小池, 2003)と考えられた。藤尾ら(2004)は、島根県~北海道および福島県のヤリイカについて、14遺伝子座を用いたアイソザイム分析を行ったところ、集団間の遺伝的距離には大きな差はなく、 F_{ST} は0.015で遺伝子流動が生じていると報告している。本研究によるヤリイカ全体の F_{ST} は0.0005であり、藤尾ら(2004)の報告より低い値となり、地方個体群間には遺伝的な交流があると考えられた。

そこで、地方個体群間の交流について検討した。新谷(1988)は、日本海南西部個体群と北日本個体群の分布の中心は山口・島根県と青森県にあり、両地方個体群は能登半島付近で分けられると述べている。確かに、成熟個体の漁獲量は山口・島根県と青森県で多いものの、本州の各府県で成熟個体が漁獲され、産卵場も確認されていることから(伊藤, 2002)、産卵期の交流は十分に予想される。さらに、両地方個体群

は日本海沿岸を北上する対馬暖流の勢力範囲に分布するため、海流による幼生の北上による遺伝的交流が考えられる。次に、北日本個体群と太平洋北部個体群との交流について検討した。両個体群の分布の境界域は青森県と岩手県との間と考えられており（新谷，1988），その境界域では産卵していないとされている（筒井，1999）。しかし，11～12月の索餌期には青森県～茨城県沖でヤリイカの漁場が連続的に形成される（第1章3節）ことから，索餌期に混合していると考えられた。また，2006年1月に親潮が急激に青森県太平洋側に接岸したため，青森県太平洋海域に分布していた群れの一部が，津軽海峡～日本海へ産卵回遊できずに岩手県以南に南下した可能性が極めて高い現象が起きた。このことは，海洋環境の急激な変化が要因となって，北日本個体群の一部が，太平洋北部個体群へ侵入した可能性を示唆している。なお，太平洋南部個体群との交流については，資料不足により検討できなかった。

今後は，より進化速度の速いマイクロサテライト領域などについて検証する必要もあるが，カリフォルニアヤリイカ（*L. opalescens*）で応用された例では，集団の分化は検出されず，遺伝子流動の働きにより種内分化が妨げられていると報告されている（Reichow and Smith, 2001）。海産魚では，漁業資源学的にみて集団が分離しているとみられても，両者の間に毎世代わずかの混合があればもはや集団遺伝学的レベルでは両者はほぼ均一になってしまう例が多い（岡崎，1994）とされており，ヤリイカはこの1例と考えられた。

1.2 標識放流試験による移動

日本海北部海域において1973年から数多くの標識放流試験が行われ，漁獲加入後のヤリイカの移動について季節変化がある程度明らかにされた。しかし，津軽海峡における9～12月，2月および4月の移動については不明であった。そこで，その期間に標識放流試験を行って移動経路を調べた。さらに，1973年以降に石川県～

北海道で行われた標識放流試験結果を解析し，北日本におけるヤリイカの漁獲加入後における，移動方向，移動距離および移動速度の季節変化について検討した。

材料と方法

標識放流試験は1992～1997年に津軽海峡付近の7ヶ所（図1-5）において実施した。放流個体

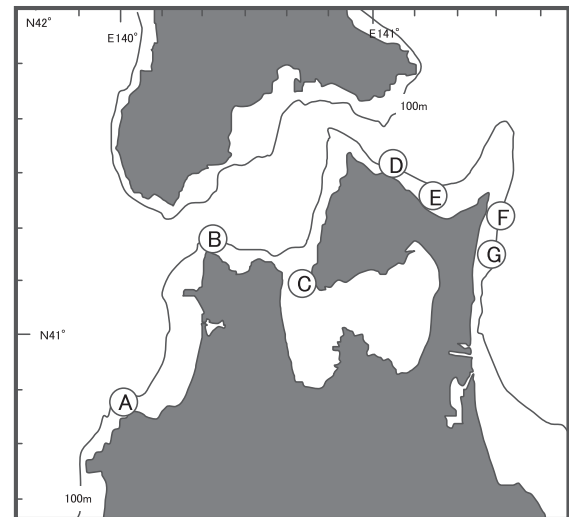


図1-5 ヤリイカの標識放流地点 (A-G)

数は2,380個体で，92個体の再捕報告が得られた（表1-6）。標識は長さ15mmのアンカータグを

表1-6 1992～1997年にヤリイカ標識放流試験の概要

No. of tagging experiments	Release			Recapture	
	Date	Site	Number of squids	Number of squids	Rate (%)
1	1992 Dec. 29	B	230	12	5.2
2	1993 Sep. 28	B	100	0	0.0
3	1993 Nov. 17	B	70	0	0.0
4	1995 Apr. 13	D	331	70	21.1
5	1995 Oct. 18	C	412	0	0.0
6	1995 Dec. 08	G	208	3	1.4
7	1995 Dec. 12-15	E	209	2	1.0
8	1995 Dec. 18	F	82	0	0.0
9	1995 Dec. 19	A	32	0	0.0
10	1995 Dec. 20	B	287	1	0.3
11	1996 Jan. 23	F	32	0	0.0
12	1997 Jan. 28	F	120	0	0.0
13	1997 Feb. 06	E	267	4	1.5
Total			2,380	92	3.9

用い，タギングガンでヤリイカの鰭に装着した。アンカータグによる標識放流は，スルメイカで多く用いられている（村田ほか，1971）。試験No. 1，6，10では釣により，その他の試験では定置網により漁獲された個体を用いた。釣

りで漁獲された個体はその場で、定置網で漁獲された個体は活魚水槽に収容し、沖合へ輸送後に標識を施して放流した。9～11月に放流されたヤリイカは外套長が70～200mmの小型であった。また、同時に採集された個体は7～8割が雄であり、全て未成熟であった。一方、12～5月に放流されたヤリイカは、外套背長150～350mmで大型個体が多かった。なお、12月下旬以降に青森県沿岸海域で漁獲されるヤリイカは、雌雄ともにほとんどが成熟個体である（第2章）。再捕されたヤリイカの雌雄が不明のため、雌雄による移動の比較は行わなかった。

既往の標識放流試験（横山, 1983；新潟県, 1984；涌坪, 1987；石川県, 1988；佐藤, 1990；中尾, 1997；函館水産試験場, 1996, 1997, 1999）では1973～1997年に石川県から北海道道南の沿岸域（図1-6）において、15,663個体が放流さ

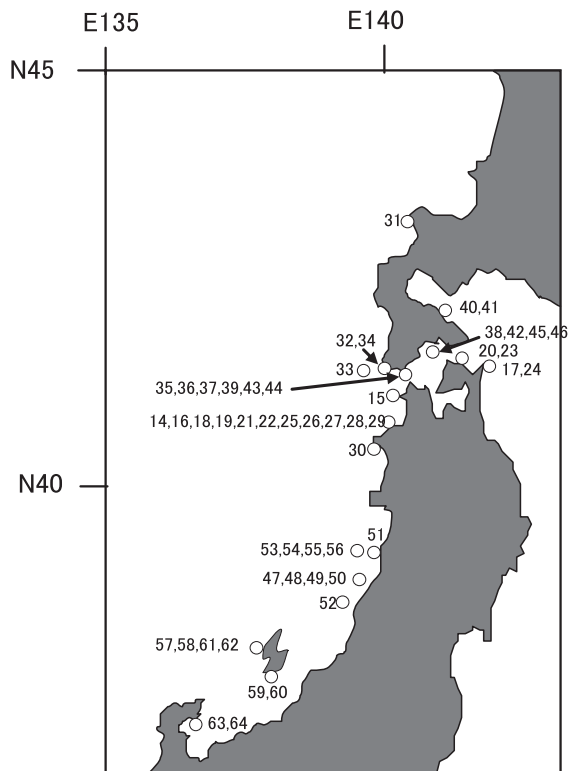


図1-6 既往の標識放流試験での放流地点（○）数字は表1-7の標識放流試験番号を示す

れ、1,421個体の再捕報告が得られている（表1-7）。これらの標識放流試験の報告書の中には、放流時の外套長と成熟状態が記載されていない

ものがいくつかあった。しかし、それらの報告書の多くは、標識放流試験と同時期に採集された個体の成熟状態が記載されていたことから、放流個体の成熟状態が推測できた。既往の標識放流試験結果と本研究で行った試験結果を合わせて解析し、北日本におけるヤリイカの移動方向、移動距離および移動速度の季節変化について検討した。なお、移動距離は放流地点と再捕地点とを結ぶ最短距離を作る直線として計測した。

結 果

標識放流試験の再捕結果を図1-7に示した。津

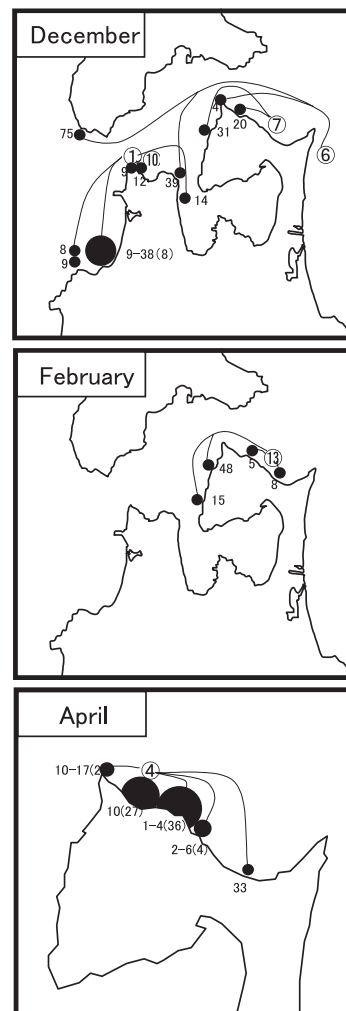


図1-7 ヤリイカ標識放流試験の放流地点（①～⑬：表1-6）、再捕地点（●）、および再捕までの日数、括弧内の数字は再捕個体数を示し、黒丸の大きさは再捕個体数と比例する。括弧がない場合は再捕個体数が1である。

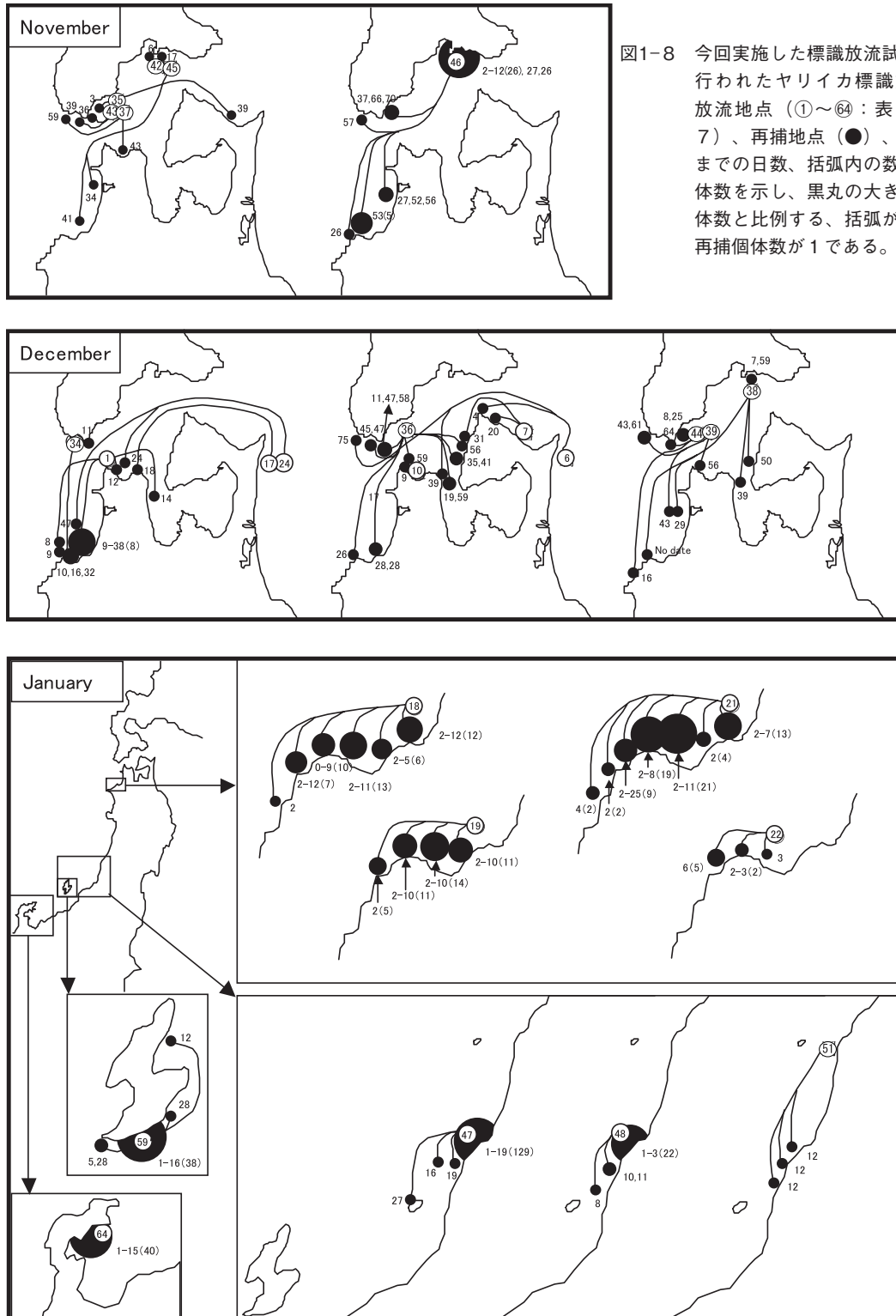
表1-7 既往のヤリイカ標識放流試験の概要*は同時期の標本データから推測した成熟状態（横山,1983；新潟県,1984；
涌坪,1987；石川県,1988；佐藤,1990；中尾,1997；函館水産試験場,1996,1997,1999）

No. of tagging experiments	Release							Recapture		
	Date		Location	Number of squids	Mantle length (mm) Average Range		Maturing condition	Number of squids	Rate (%)	
14	1980 Feb.	08-19	Ajigasawa, Aomori Prefecture	916	ND	200 - 350	Mature	24	2.6	
15	1980 Apr.	23	Kodomari, Aomori Prefecture	605	ND	210 - 330	Mature	10	1.7	
16	1981 Jan.	14-24	Ajigasawa, Aomori Prefecture	947		ND	*Mature	61	6.4	
17	1981 Dec.	11-12	Higashidoori, Aomori Prefecture	500		ND	*Immature-mature	1	0.2	
18	1982 Jan.	18-25	Ajigasawa, Aomori Prefecture	824		ND	*Mature	49	5.9	
19	1982 Jan.	27	Oodose, Aomori Prefecture	597		ND	*Mature	40	6.7	
20	1982 May	27-28	Kazamaura, Aomori Prefecture	437	190	130 - 280	Mature	103	23.6	
21	1983 Jan.	16-18	Ajigasawa, Aomori Prefecture	586		ND	*Mature	70	11.9	
22	1983 Jan.	18	Oodose, Aomori Prefecture	245		ND	*Mature	8	3.3	
23	1983 May	10	Kazamaura, Aomori Prefecture	473	231	142 - 394	Mature	198	41.9	
24	1983 Dec.	07-08	Higashidoori, Aomori Prefecture	366		ND	*Immature	2	0.5	
25	1984 Jan.	14	Ajigasawa, Aomori Prefecture	140		ND	*Mature	0	0.0	
26	1984 Jan.	14	Oodose, Aomori Prefecture	250		ND	*Mature	0	0.0	
27	1984 Apr.	11-12	Oodose, Aomori Prefecture	220		ND	*Mature	0	0.0	
28	1984 May	10-11	Oodose, Aomori Prefecture	160		ND	*Mature	0	0.0	
29	1985 Jan.	09-22	Ajigasawa, Aomori Prefecture	387		ND	*Mature	0	0.0	
30	1990 Apr.	19-27	Iwasaki, Aomori Prefecture	245		ND	*Mature	8	3.3	
31	1983 May	10-11	Kamoenai, Hokkaido	180		ND	*Mature	4	2.2	
32	1984 May	12-18	Matsumae, Hokkaido	617	ND	150 - 300	*Mature	135	21.9	
33	1987 Apr.	06	Kojima, Hokkaido	304	ND	170 - 360	*Mature	18	5.9	
34	1990 Dec.	11-19	Matsumae, Hokkaido	262		ND	*Mature	4	1.5	
35	1991 Nov.	28	Fukushima, Hokkaido	84	195	110 - 350	Immature	2	2.4	
36	1991 Dec.	02-03	Fukushima, Hokkaido	259	215	100 - 300	Immature	14	5.4	
37	1995 Nov.	22	Fukushima, Hokkaido	195	191	140 - 270	Immature	2	1.0	
38	1996 Dec.	10	Hakodate, Hokkaido	106	245	130 - 330	*Immature-mature	6	5.7	
39	1996 Dec.	27	Fukushima, Hokkaido	138	214	150 - 300	*Immature-mature	4	2.9	
40	1997 Oct.	16	Minamikayabe, Hokkaido	9	176	130 - 250	*Immature	0	0.0	
41	1997 Nov.	12-21	Minamikayabe, Hokkaido	186	150	90 - 240	*Immature	0	0.0	
42	1997 Nov.	19-20	Hakodate, Hokkaido	59	230	170 - 320	Immature	1	1.7	
43	1997 Nov.	13-14	Fukushima, Hokkaido	180	216	120 - 310	Immature	2	1.1	
44	1997 Dec.	19	Fukushima, Hokkaido	96	239	140 - 380	Immature-mature	4	4.2	
45	1997 Nov.	14	Hakodate, Hokkaido	53	203	110 - 270	Immature	3	5.7	
46	1997 Nov.	21	Hakodate, Hokkaido	534	207	90 - 310	Immature	41	7.7	
47	1973 Jan.	07-17	Tsuruoka, Yamagata Prefecture	440	312	150 - 400	*Mature	132	30.0	
48	1974 Jan.	04-21	Tsuruoka, Yamagata Prefecture	113	>	317	150 - 400	*Mature	25	22.1
49	1974 Feb.	04	Tsuruoka, Yamagata Prefecture	197					65	33.0
50	1975 Feb.	19	Tsuruoka, Yamagata Prefecture	106	314	240 - 390	*Mature	11	10.4	
51	1976 Jan.	16	Yusa, Yamagata Prefecture	90	>	297	150 - 370	*Mature	3	3.3
52	1976 Feb.	18	Atsumi, Yamagata Prefecture	117					3	2.6
53	1985 Mar.	18-19	Tobishima, Yamagata Prefecture	227	257	190 - 330	*Mature	9	4.0	
54	1986 Apr.	10-11	Tobishima, Yamagata Prefecture	207	233	160 - 350	*Mature	10	4.8	
55	1987 Apr.	12	Tobishima, Yamagata Prefecture	304	255	140 - 370	*Mature	47	15.5	
56	1988 Apr.	02-21	Tobishima, Yamagata Prefecture	308	280	160 - 400	*Mature	65	21.1	
57	1982 Feb.	06-18	Sadoaikawa, Niigata Prefecture	199	ND	140 - 382	Mature	6	3.0	
58	1982 Mar.	20-21	Sadoaikawa, Niigata Prefecture	65	ND	110 - 340	Mature	4	6.2	
59	1983 Jan.	15-30	Sadoogi, Niigata Prefecture	157		ND	Mature	42	26.8	
60	1983 Mar.	02-21	Sadoogi, Niigata Prefecture	405		ND	Mature	35	8.6	
61	1983 Mar.	10-30	Sadoaikawa, Niigata Prefecture	555		ND	Mature	87	15.7	
62	1983 Apr.	07-08	Sadoaikawa, Niigata Prefecture	210		ND	Mature	23	11.0	
63	1982 Dec.	21-22	Noto, Ishikawa Prefecture	211	205	130 - 370	Immature	0	0.0	
64	1983 Jan.	06-27	Noto, Ishikawa Prefecture	592	262	110 - 360	Mature	40	6.8	
Total				15,663				1,421	9.1	

軽海峡域において12月に放流された個体は全て津軽海峡の西へ、日本海を南へ移動して再捕された。同様に、2月に放流された個体も津軽海峡を西に移動して再捕された。一方、4月に放流された個体は津軽海峡を東側へ移動した個体が多かった。なお、9～11月に放流された個体

は再捕報告がなかった。9～11月に放流された個体は小型であり、大型の個体に比べて標識を施した鰭部が弱く、標識付けの際に破損したり、放流間際に標識が抜け落ちた個体がある。

本標識放流試験と既往の標識放流試験の結果について、放流月別の再捕結果を図1-8に示し



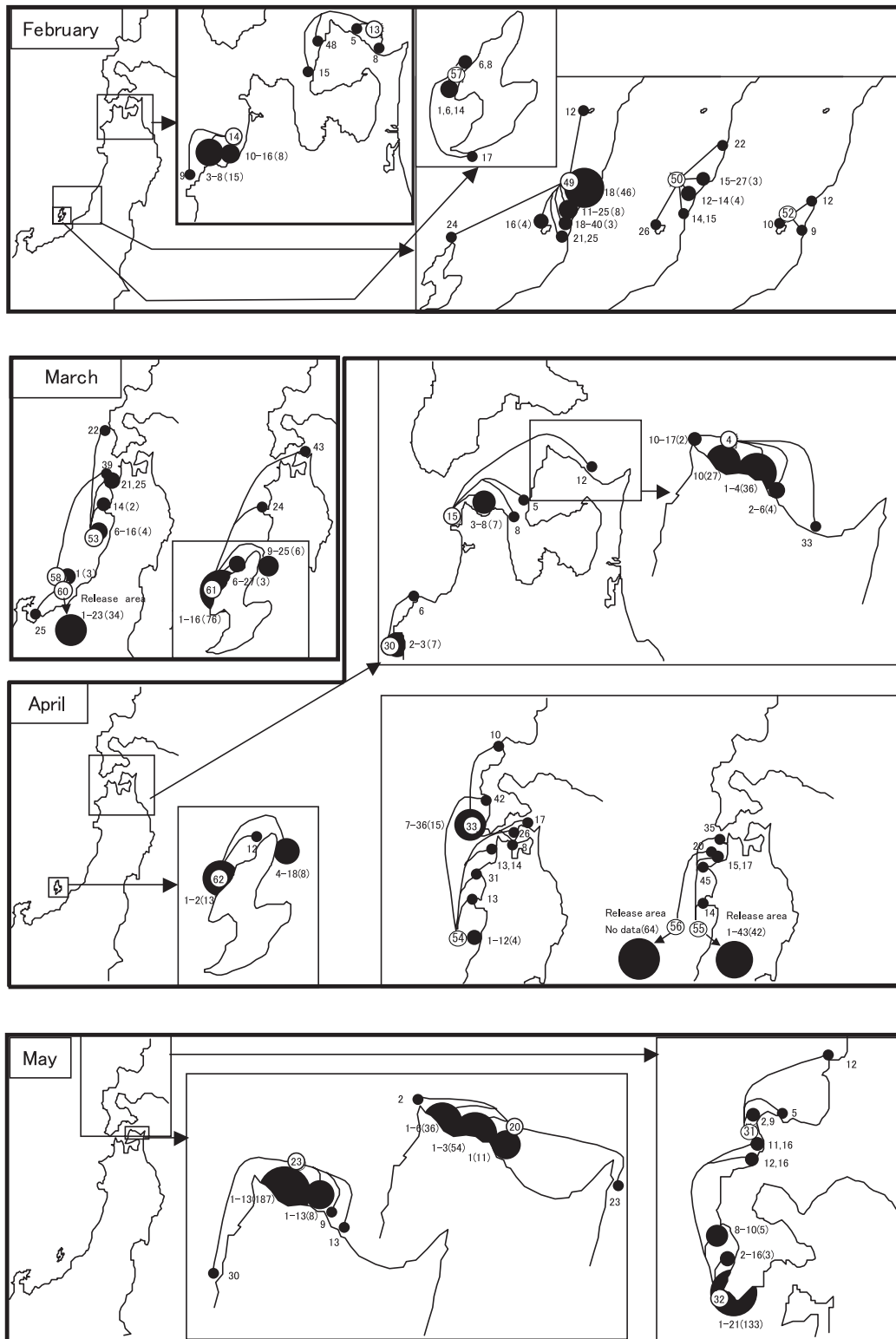


図1-8 つぶき。

た。11～12月に津軽海峡周辺で放流された個体は、津軽海峡を西進し日本海を南下する傾向があるものの、その移動範囲は津軽海峡～青森県日本海であり、3月以降には再捕されなかつ

た。1～2月に青森県で放流された個体は、津軽海峡を西進し日本海を南下する傾向があるものの、その移動距離は最短距離で50km以内と小さく、3月以降に再捕されたのは1個体のみで

あった。1～2月に山形県～石川県で放流された個体は、南下傾向を示すがその移動距離は小さく、1例を除くと全て1ヶ月以内に再捕された。3～5月に新潟県～北海道で放流された個体は、日本海を早足でより遠くまで北上し、一部は津軽海峡を東進するが下北半島東岸で留まり、全て45日以内に再捕された。以上のように、北日本海域におけるヤリイカは秋冬季（11～2月）に津軽海峡を西へ、日本海を南へ移動、すなわち対馬暖流の上流方向へ移動し、春季（3～5月）には逆に対馬暖流の下流方向へ移動した。

放流月別に再捕されるまでの日数の頻度を表1-8に示した。11～12月に放流された個体は、多

表1-8 放流月別の再捕されるまでの日数の度数分布表

Releasing area	Month of release	Number of days from release to recapture															Total
		1-5	6-10	11-15	16-20	21-25	26-30	31-35	36-40	41-45	46-50	51-55	56-60	61-65	66-70	71-75	
Hokkaido and Aomori	November	18	7	3	1		2	1	5	1	1	7	2	2	1		51
	December		9	8	3	5	1	3	9	4	3					1	52
	January	182	42	5		1											230
	February	2	21	1	1												26
	April	69	31	1	2			1	1	1							106
Yamagata, Niigata and Ishikawa	May	390	35	13	2	2	1										443
	January	133	82	10	13		3										241
	February	34	5	25	8	8	3			1							84
	March	3	99	6	15	8	2			1	1						135
	April	14	7	10	3		1	2			3						40

くが未成熟個体であり、比較的長期間にわたって再捕され、再捕されるまでの日数の最大は75日であった。1～5月に放流された個体は、ほとんどが成熟個体であり、1ヶ月以内に再捕された個体の割合が99.2%であり、再捕されるまでの日数の最大は48日であった。11～12月放流と1～5月放流に分けて、再捕されるまでの日数を比較すると、11～12月放流の方が有意に長かった（Kolmogorov - Smirnov の2試料検定法, $p<0.001$ ）。

放流地点から最短距離50km以上移動した個体について、放流月別に再捕されるまでの日数と移動距離との関係を図1-9に示した。11～2月に放流された個体の移動距離は比較的小さく、最大で174km、移動速度は平均3.3km/day、最大は8.5km/dayであった。3～5月に放流された個体の移動距離は比較的大きく、最大で477km、移動速度は平均10.6km/day、最大で21.8km/dayであった。移動速度について、11～12月放流と3～5月放流で比較すると、3～5月放流の方が有

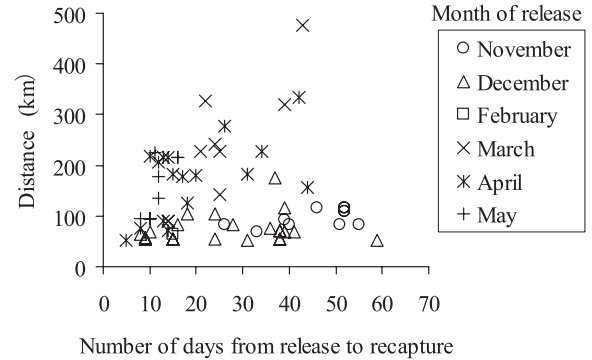


図1-9 50km以上移動した個体の再捕されるまでの日数と移動距離との関係

意に速かった（Aspin-Welchのt-検定, $p<0.001$ ）。

放流月別の再捕率をみると、9月以降徐々に再捕率が高くなる傾向にあった（図1-10）。再捕

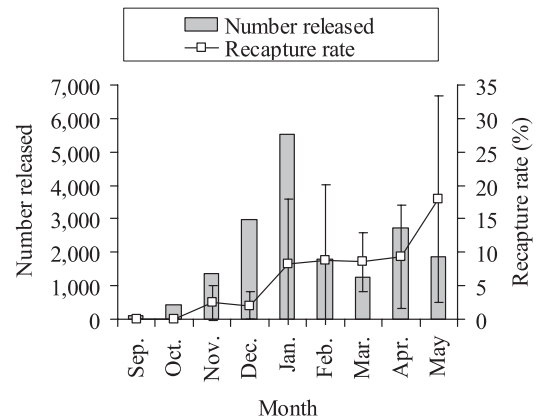


図1-10 放流月別の放流数と再捕率

率について、11～12月放流と1～5月放流に分けて比較すると、11～12月放流の方が有意に低かった（ χ^2 検定, $p<0.05$ ）。

考 察

本調査で実施した標識放流試験により示された移動の季節変化は、佐藤（1990）の、水温の下降期に当たる冬季は南下傾向、水温の上昇期に当たる春季は北上傾向を示すという報告を再確認するものであった。加えて、佐藤（1990）の報告で欠いていた津軽海峡域の12月、2月および4月も同様の移動方向であることが確認された。

移動距離と移動速度の季節変化について、最短距離で50km以上移動した個体のデータを用いて解析した結果、3～5月に放流された個体（平均10.6km/day）は、11～2月に放流された個体（平均3.4km/day）よりも、移動距離が大きく、移動速度も速かった。この要因は、11～2月の移動方向は海流に遡った方向にあり、3～5月は海流の下流方向へ移動するためと考えられた。小川ら（1983）のケンサキイカの標識放流試験結果をもとに、計算した移動速度は4.5～13.0km/dayであり、ヤリイカとケンサキイカの移動速度には大きな差はないと思われた。

再捕率と再捕されるまでの日数について季節変化をみたところ、11～12月放流が1～5月放流に比べて、再捕率が低く、再捕されるまでの日数が長期間にわたっていた。そこで、これらの原因について検討した。放流時期の違いによる標識の脱落・消失、および標識個体の発見・報告率の差はないと考えられることから、再捕率の差は漁獲率の差とみなせる。漁獲率は漁獲係数と自然死亡係数で求められるが、水産動物では自然死亡率を一定と見なす場合が多いことから（久保・吉原，1986）、漁獲係数に差があったと考えられた。また、期間中の漁獲係数と自然死亡係数が一定の場合は、再捕個体数は経過時間に従って指数関数的に減少する（田中，1998）。1～5月に標識放流された個体の再捕数は経過時間に従って指数関数的に減少したが、11～12月に標識放流された個体の再捕数には指数関数的な減少は見られなかった。従って、11～12月と1～5月では漁獲係数に変化があったと考えられた。北海道～青森県のヤリイカ漁は、11～12月では主に底曳網漁業と釣り漁業により未成熟個体が漁獲され、1～5月では主に定置網漁業と棒受網漁業により成熟個体が漁獲される。このように、漁業形態とヤリイカの成熟状態が異なることにより、11～12月と1～5月の漁獲係数が異なると考えられた。

移動方向と成熟状態から考えて、11～2月に津軽海峡を西進して青森県日本海海域へ産卵回遊する経路と、3～5月に新潟県から北海道の

日本海を北上し、一部は津軽海峡域へ産卵回遊する経路があると考えられた。北海道～青森県で11～2月に放流された個体は、1個体を除いて全て2月末までに再捕され、かつ、秋田県以南では再捕されなかった。これらの放流個体は、2月末頃に青森県日本海海域で寿命を終えるものと思われ、3～5月に日本海を北上するとは思えない。これら2つの産卵回遊経路は、田村ら（1981）が示した青森県における冬と春の産卵群の回遊経路とほぼ一致する。次節において、これら2つの産卵回遊経路について、各地の月別漁獲量のデータを用いて検証する。

1.3 漁獲変動の地域間比較

地方個体群を検出する漁況学的方法の根拠は、同一個体群を漁獲する地区間では漁況の共通度が高く（久保・吉原，1986）、また、同一個体群内の資源変動の傾向が類似するとされている（田中，1998）。そこで、新谷（1988）が推測した4つの地方個体群のうち、太平洋南部の個体群を除いた3つの地方個体群を対象に、道府県別の漁獲データを用いて、海域間の漁獲年変動の類似性、および月別漁獲動向の推移を調べ、前節の標識放流試験結果と合わせて、ヤリイカの個体群構造を検証した。

材料と方法

用いた漁獲データは、島根県以北の日本海および茨城県以北の太平洋を対象に、海域区分は道府県別単位とし、さらに、北海道では支庁別に、青森県では日本海側、津軽海峡側および太平洋側に、石川県は沿岸漁業（能登半島東側）と沖合底びき網漁業（能登半島西側）とに分けて解析した（図1-11）。解析期間は1985～2003年の19年間で、漁期は8月～翌年7月までとした（図1-12）。これらのデータは各道府県の公立水産試験研究機関より提供された。ヤリイカの漁法は、底びき網、定置網、棒受網、釣など多種類にわたるため、漁獲努力量の算出が困難であった。そのため、単位努力量当りの漁獲量を

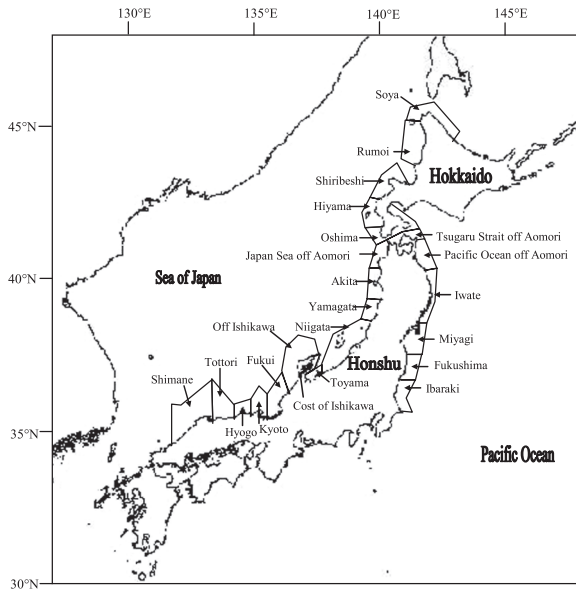


図1-11 漁獲量集計の海域区分

試算できなかったため、漁獲量そのものを資源量指数と仮定して年変動を解析した。解析はExcel多変量解析Ver.3（株式会社エスミ）を用いて、相関分析とクラスター分析を行った。相関分析は、欠損データのある1985-2003年と、欠損データの無い1994-2003年に分けて計算した。クラスター分析は、欠損データの無い1994-2003年の期間で計算した。また、クラスター分析の計算方法は、最も一般的な方法を採用し、海域間の距離にはユークリッド距離、デンドログラムの作成には群平均法を用いた（小林，1995）。

三陸周辺海域は北日本の個体群と太平洋北部の個体群の境界域とされているので（新谷，

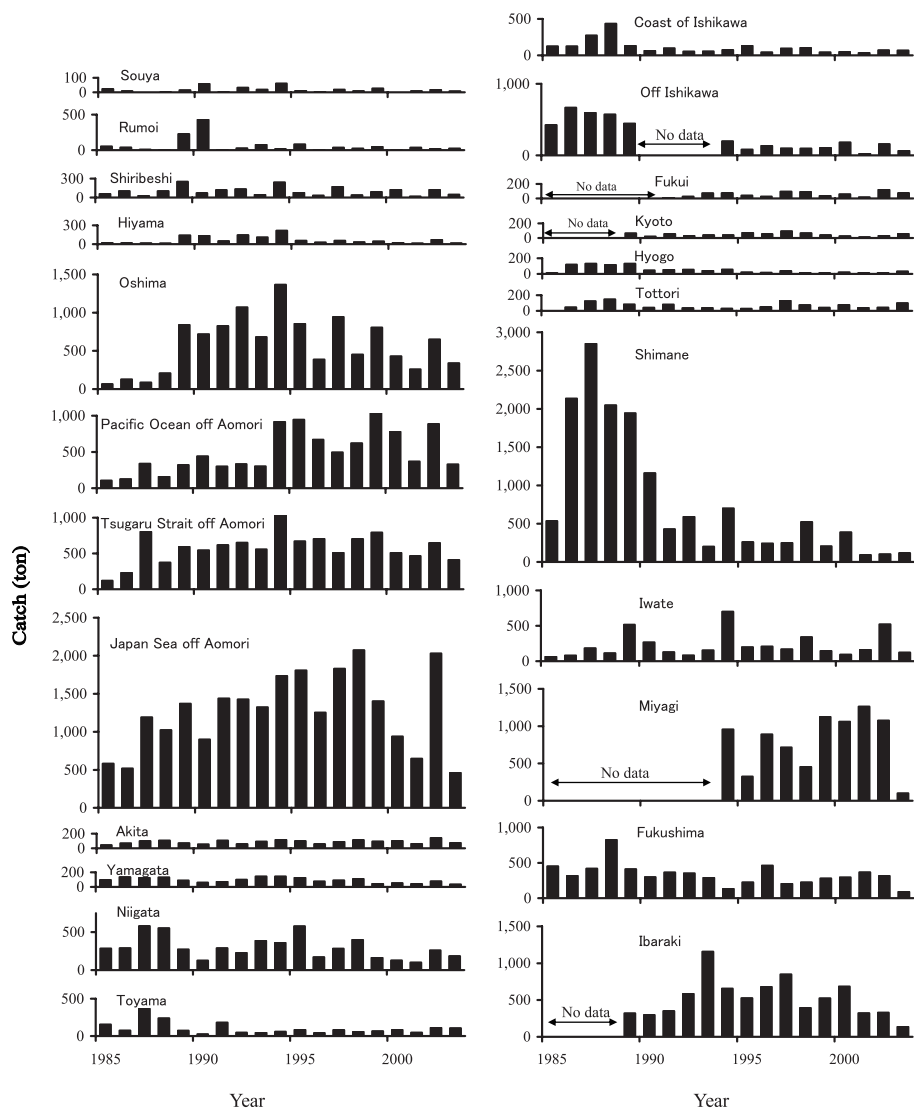


図1-12 海域別のヤリイカ年間漁獲量の経年変化

1988), 太平洋北区沖合底びき網漁業漁場別漁獲統計資料(東北区水産研究所八戸支所発行)を用いて, 三陸周辺海域のヤリイカ漁場マップを作成し, 漁場形成の動向を調べた。解析期間は, 1999~2002年の4年間とし, 漁期は9月から翌年6月までとした。また, 境界域の海況の特徴をみるため, 東北区水産研究所発行の東北海区水温図100m (<http://www.myg.affrc.go.jp/kaiyo/temp/temp.html>)を用いた。

日本海側については, 海域別の月別漁獲量をもとに, 漁場の季節移動を明らかにし, 前節の

標識放流試験結果で得られたヤリイカの季節移動と比較した。さらに, 海域間の漁獲年変動の類似性, 標識放流試験による移動・回遊, 海域間の遺伝的変異性および既往知見を整理し, ヤリイカの個体群構造について検討した。

結 果

調査した海域内において, 漁獲量が多い海域は青森県~渡島支庁, 宮城県~茨城県および島根県の3海域であった(図1-12)。漁獲量の経年変化について, 23海域間の相関係数を表1-9に示

表1-9 海域間の漁獲年変動の相関係数

	So	Ru	Sh	Hi	Os	PA	TA	JA	Ak	Ya	Ni	To	CI	OI	Fu	Ky	Hy	To	Sh	Iw	Mi	Fu	Ib
Souya		0.05	0.77	0.94	0.87	0.44	0.82	0.36	0.40	0.53	0.26	-0.12	0.07	0.43	0.20	-0.06	0.69	-0.32	0.57	0.75	0.21	-0.45	0.22
Rumoi	0.53		-0.12	-0.06	0.27	0.26	-0.01	0.22	-0.02	0.24	0.59	0.09	0.56	-0.52	-0.25	0.34	-0.13	-0.24	-0.23	-0.22	-0.29	-0.20	-0.07
Shiribeshi	0.40	0.13		0.83	0.86	0.41	0.55	0.42	0.53	0.51	0.22	0.21	0.18	0.70	0.46	0.10	0.76	0.05	0.55	0.60	0.21	-0.44	0.55
Hiyama	0.81	0.43	0.66		0.87	0.45	0.85	0.44	0.48	0.70	0.39	-0.08	0.19	0.60	0.29	-0.03	0.76	-0.35	0.69	0.86	0.15	-0.41	0.30
Oshima	0.63	0.19	0.67	0.81		0.57	0.74	0.58	0.46	0.71	0.52	0.03	0.40	0.47	0.27	0.28	0.69	-0.18	0.55	0.61	0.05	-0.46	0.51
P Aomori	0.25	-0.10	0.18	0.20	0.50		0.69	0.54	0.58	0.40	0.35	0.02	0.15	0.59	-0.01	-0.12	-0.06	-0.61	0.32	0.37	0.29	0.08	0.32
T Aomori	0.36	-0.07	0.30	0.54	0.65	0.68		0.53	0.42	0.68	0.39	-0.37	0.11	0.58	0.04	-0.06	0.42	-0.57	0.72	0.76	0.21	-0.13	0.32
J Aomori	0.15	-0.12	0.35	0.37	0.63	0.60	0.67		0.69	0.76	0.69	0.05	0.64	0.36	0.54	0.43	0.08	-0.12	0.41	0.57	-0.03	-0.07	0.36
Akita	-0.13	-0.39	0.23	0.04	0.25	0.52	0.49	0.65		0.45	0.43	0.49	0.40	0.57	0.74	-0.05	0.09	-0.18	0.36	0.67	0.06	-0.31	-0.04
Yamagata	0.09	-0.15	0.18	0.27	0.09	-0.17	0.14	0.29	0.23		0.85	-0.15	0.72	0.37	0.29	0.42	0.51	-0.25	0.71	0.66	-0.22	-0.29	0.40
Niigata	-0.21	-0.23	-0.03	-0.05	-0.07	-0.08	0.17	0.35	0.42	0.79		0.13	0.94	0.03	0.27	0.57	0.26	-0.20	0.41	0.37	-0.55	-0.41	0.11
Toyama	-0.43	-0.31	-0.17	-0.40	-0.45	-0.32	-0.05	-0.11	0.26	0.24	0.61		0.32	0.10	0.64	0.17	0.06	0.34	-0.34	-0.01	-0.38	-0.47	-0.31
C Ishikawa	-0.32	-0.13	-0.01	-0.27	-0.38	-0.38	-0.17	-0.07	0.21	0.48	0.73	0.76		-0.07	0.43	0.73	0.23	0.13	0.29	0.19	-0.68	-0.50	0.09
O Ishikawa	-0.19	0.15	0.12	-0.08	-0.45	-0.64	-0.33	-0.36	-0.16	0.58	0.45	0.63	0.69		0.35	-0.17	0.36	-0.17	0.58	0.56	0.32	0.00	0.49
Fukui	0.20	0.01	0.27	0.14	0.06	0.21	0.03	0.45	0.62	0.27	0.26	0.00	0.27	0.35		0.30	0.28	0.42	0.18	0.50	-0.24	-0.47	-0.08
Kyoto	-0.31	-0.16	0.22	-0.16	0.18	0.00	-0.01	0.45	0.14	0.30	0.56	0.32	0.72	0.10	0.26		0.29	0.55	0.10	-0.15	-0.70	-0.38	0.34
Hyogo	-0.12	0.14	0.33	0.12	-0.14	-0.51	-0.04	-0.18	-0.03	0.48	0.44	0.50	0.65	0.84	-0.11	0.19		0.20	0.57	0.47	-0.22	-0.66	0.34
Tottori	-0.48	-0.21	0.03	-0.43	-0.38	-0.44	-0.29	-0.10	0.15	0.03	0.35	0.69	0.70	0.40	0.30	0.62	0.45		-0.12	-0.41	-0.38	-0.33	0.15
Shimane	-0.12	0.19	0.13	-0.02	-0.34	-0.46	-0.08	-0.24	-0.07	0.45	0.47	0.60	0.71	0.91	-0.08	0.05	0.93	0.44		0.56	-0.04	-0.35	0.42
Iwate	0.48	0.20	0.59	0.66	0.52	0.45	0.63	0.55	0.45	0.19	0.08	-0.19	-0.12	-0.14	0.54	0.02	0.08	-0.24	0.03		0.17	-0.23	0.02
Miyagi	0.21	-0.29	0.21	0.15	0.05	0.29	0.21	-0.03	0.06	-0.22	-0.55	-0.38	-0.68	0.32	-0.24	-0.70	-0.22	-0.38	-0.04	0.17		0.61	0.29
Fukushima	-0.36	-0.06	-0.12	-0.29	-0.45	-0.44	-0.33	-0.23	-0.11	0.18	0.27	0.48	0.72	0.59	-0.55	-0.27	0.42	0.42	0.48	-0.27	0.61		0.18
Ibaraki	0.05	-0.23	0.05	0.19	0.28	0.08	0.18	0.26	0.05	0.58	0.28	-0.30	-0.18	-0.02	0.09	0.13	-0.09	-0.09	-0.24	-0.15	0.29	0.02	

Below the diagonal are results from 1985-2003, above the diagonal are results from 1994-2003.

Probabilities are based on a two-tailed test, ■ indicating $p < 0.05$ and ■ indicating $p < 0.01$.

P Aomori, Pacific Ocean off Aomori; T Aomori, Tsugaru Strait off Aomori; J Aomori, Japan Sea of Aomori;

C Ishikawa, Coast of Ishikawa; O Ishikawa, Off Ishikawa.

した。1985~2003年の間の日本海側の関係を見てみると, 宗谷支庁から秋田県までの海域では, 隣り合う海域間で有意な正の相関が見られた。ただし, これらの海域の範囲内において, 留萌支庁は1989年と1990年の漁獲量が突出して多かったことから, 相関は見られなかった。秋田県と山形県との間には有意な関係は見られな

かった。山形県から石川県沖合(能登半島西側)までの海域では, 隣り合う海域間で有意な正の相関が見られた。石川県沖合から島根県までの海域では, 隣り合う海域間で有意な関係は見られなかった。次に, 太平洋側では, 青森県太平洋海域は渡島支庁から秋田県までの海域と有意な正の相関が見られ, 岩手県は宗谷支庁か

ら青森県まで（留萌支庁を除く）の海域と有意な正の相関が見られた。一方、宮城県から茨城県は、宗谷支庁から秋田県までの日本海側および青森県太平洋海域と岩手県までの海域と有意な関係は見られなかった。1994～2003年の解析期間においても、上述の結果とほぼ同様の結果が得られたが、山形県から石川県沖合（能登半島西側）までの海域間で有意な関係はなかった。

23海域間のクラスター分析によるデンドログラムを図1-13に示した。隣り合う海域でクラス

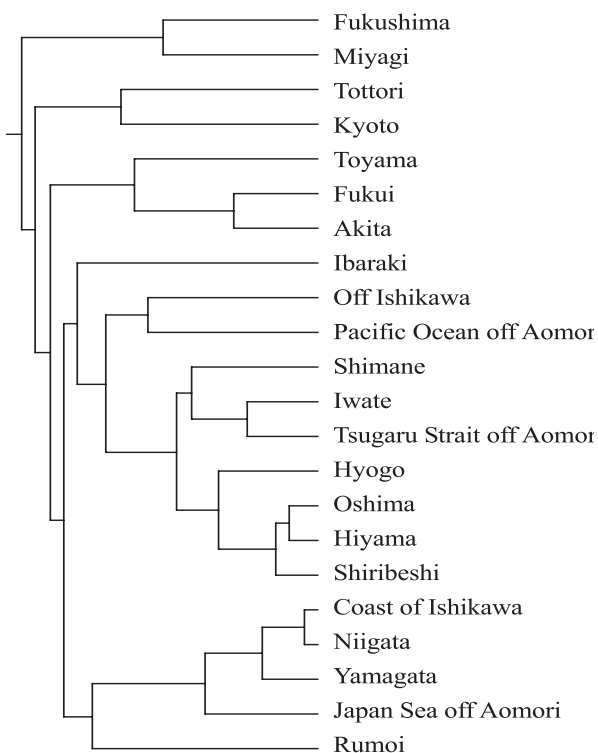


図1-13 1994—2004年の海域別漁獲年変動によるクラスター分析のデンドログラム

ターを形成したのは、宮城県と福島県、渡島支庁～後志支庁の2つのクラスターであった。また、宮城県と福島県のクラスターは他の海域と最も遠いクラスターであった。宮城県と福島県の漁獲年変動が他の海域と異なることが示唆された。

次に、太平洋北区沖合底びき網漁業によるヤリイカの月別漁場別漁獲量と100m深水温を図1-14に示した。沖合底びき網漁業の操業期間は9月から翌年6月までである。操業開始の9月

に、青森県八戸市沖と宮城県から茨城県の沖合で漁場が形成され、その漁場形成域の100m深水温は10～18℃の範囲にあり、親潮が侵入している岩手県沖には形成されなかった。10月から12月にかけて、岩手県沖に張り出していた親潮が沖合へ後退すると、2つの漁場は徐々に岩手県沖まで広がり、12月に青森県から茨城県まで連続して漁場が形成された。1月になると親潮が岩手県沖に侵入し始め、漁場は岩手県沖で切り離されて再び2分した。2月以降、親潮の勢力が強まり、2つの漁場形成範囲は徐々に小さくなった。1月以降に親潮の勢力が強まって南下すると、漁獲量の多い海域が宮城県から茨城県へと徐々に南下する傾向が見られた。ヤリイカの漁場は、津軽暖流域と黒潮系由来の暖流域で形成され、親潮流域（100m深水温5℃以下）では形成されなかった。

日本海側の海域別月別漁獲量を図1-15に示した。ここでは、1985～2003年のうち漁獲量が低位の1985-86年、中位の1990-91年と2000-2001年、および高位の1995-1996年の4ヵ年を示した。月別漁獲量をみると、渡島支庁～青森県の海域で漁獲のピークが2峰型を示した。2峰型のうち前期のピークは、渡島支庁と青森県太平洋海域から青森県津軽海峡を経て青森県日本海海域へと時期が徐々に遅れており、この漁場の移動は、前節で行った標識放流試験によるヤリイカの移動方向と一致した。また、渡島支庁～青森県の後期のピークを含め、石川県沿岸海域から宗谷支庁までの漁獲のピークは、北に行くに従って徐々に遅れており、この漁場の移動は、前節で行った標識放流試験によるヤリイカの移動方向と一致した。一方、福井県の漁獲のピークはおおむね3～4月にあり、石川県沿岸以北の漁獲のピークとは連動しなかった。島根県の月別漁獲量は、ピークが12月にあり、1月以降減少し、4月以降はほとんど漁獲されなかった。



図1-14 太平洋北区沖合底びき網漁業によるヤリイカの月別漁場別漁獲量と100m深水温

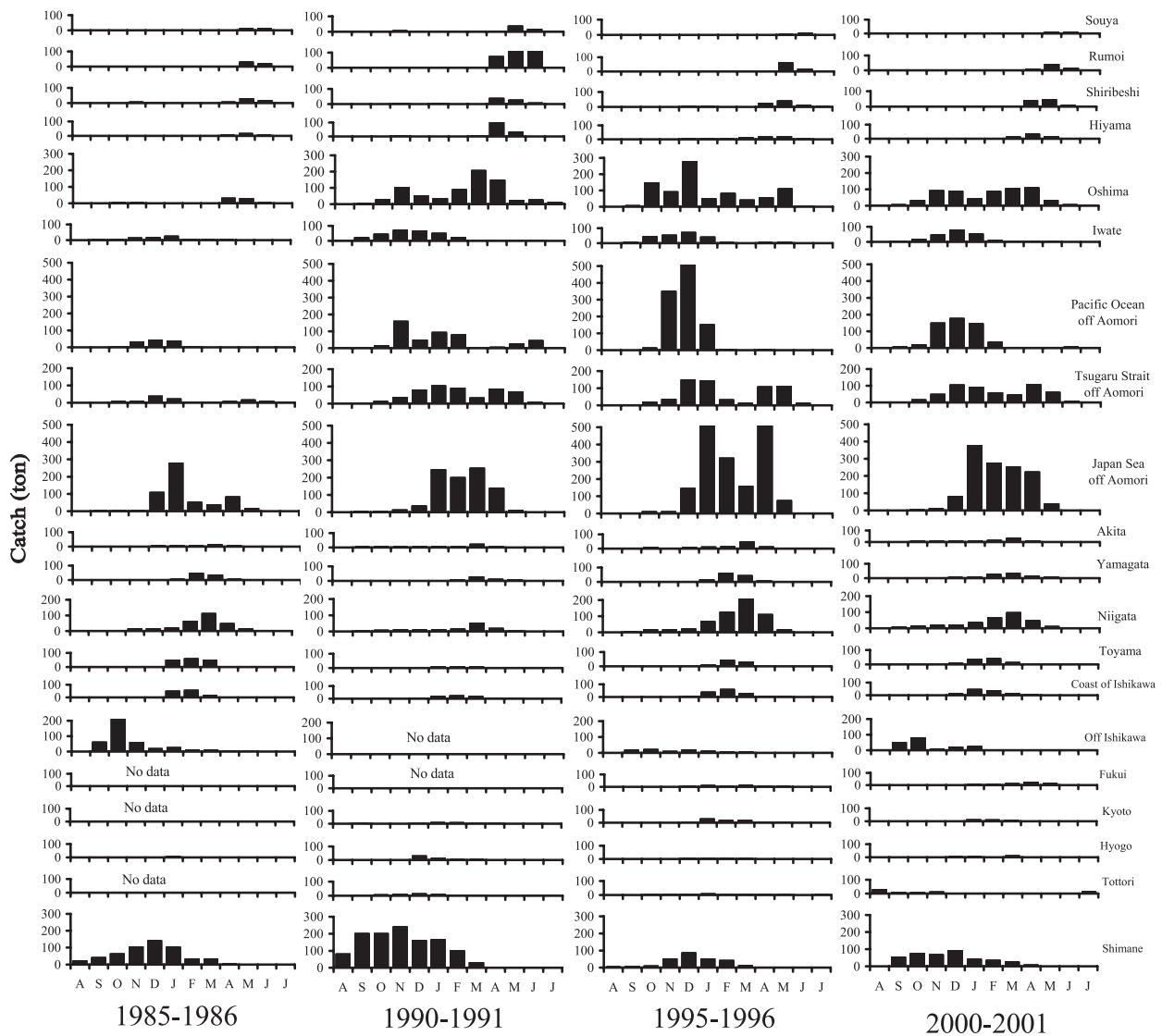


図1-15 日本海における海域別月別漁獲量

考 察

海域間のヤリイカ漁獲年変動の相関分析により、北海道宗谷支庁から秋田県までの日本海海域と渡島支庁から岩手県までの太平洋海域の範囲内で、有意な正の相関関係が示された。この範囲内の海域では、同一の個体群を漁獲していると考えられた。この範囲内の海域と、隣り合う宮城県以南の海域との漁獲年変動には相関関係はみられず、クラスター分析においては、宮城県と福島県は他の海域と別のクラスターを形成した。さらに、宮城県から茨城県までの海域では、沖合底びき網漁業によるヤリイカ漁場が

連続して形成されていたことから、同一の個体群を漁獲していると考えられた。これらのことから、北海道から秋田県および岩手県までの海域と、宮城県から茨城県までの海域とは、別々の個体群を漁獲していると考えられた。

新谷（1988）は、北日本個体群の分布域の東側は青森県太平洋海域までと推測しているが、本研究結果では岩手県までと推測された。筒井（1999）は、岩手県の定置網による漁獲動向と生物測定の結果から、岩手県で漁獲されるヤリイカは索餌回遊群であり、青森県と同じ群の可能性が高いと推察している。岩手県釜石市以北の沿岸水温は対馬暖流の影響下にあるとされて

いる（高杉，1991）ことから，日本海側のヤリイカが岩手県沿岸域まで分布しても不思議ではない。しかし，青森県太平洋側から岩手県の沿岸域は冬季～春季に親潮の影響も受けて冷たくなる。親潮の勢力は11～12月が最小で，3～4月が最大である（高杉・安田，1994）。青森県八戸市の沖合では，おおむね2～4月は7℃を下回り（佐藤，2004），ヤリイカの漁場が形成されなくなる（第3章第1節）。青森県太平洋海域で漁場が衰退する2～4月はヤリイカの産卵期に当たることから，成熟個体は，卵発生に不適な8.3℃以下の水温（第2章第3節）を避けて，青森県太平洋海域から津軽海峡～日本海海域へと産卵回遊すると考えられる。従って，岩手県で漁獲されるヤリイカは，筒井（1999）が指摘するように北日本個体群の索餌回遊群であると考えられた。また，青森県太平洋側から岩手県の海域が産卵に不適な低水温に覆われることが，北日本個体群と宮城県以南の太平洋北部個体群を隔てる要因になっていると考えられた。

日本海に分布するヤリイカについて，新谷（1988）は能登半島を境に南北で，涌坪（1989）は富山県以北と石川県以南で個体群が分かると推測している。しかし，本研究による漁獲年変動のクラスター分析では，明瞭な海域ごとのクラスターは形成されなかった。また，漁獲年変動の相関分析では秋田県から宗谷支庁および岩手県までの海域間では有意な相関が得られており，かつ，新潟県から檜山支庁までは標識放流試験（前節）により移動交流が認められている。これらのことから，新潟県から北海道宗谷支庁までの海域に分布するヤリイカは，同一の個体群であると考えられた。一方，島根県沖合に大きな漁場が形成されるが，その漁獲年変動は新潟県以北の海域と相関は見られなかった。また，島根県沖合では，これまで約3,100個体の標識放流が行われ，12個体の再捕報告が得られているが，再捕された海域は島根県と山口県に限られている（北沢ら，1989）。さらに，島根県沖合の底びき網漁業によるヤリイカ漁場は12

月以降南下傾向を示した（北沢，1989b）。これらのことから，島根県沖合に分布するヤリイカは，新潟県以北の個体群とは別の可能性が高いと考えられた。これら新潟県以北の個体群と島根県沖合を中心とした個体群との境界域については，漁獲年変動の相関分析では明瞭に判断できなかった。しかし，漁獲のピーク時期は，石川県沿岸（能登半島東側）以北では連動している様子が窺えるのに対して，福井県はそれらとは連動していなかった。さらに，能登半島東側で行われたこれまで805個体の標識放流試験では，40個体が再捕されたが，能登半島を越えて南西側での再捕例はなかった（石川県，1988）。これらのことから，新潟県以北の個体群（北日本個体群）と島根県沖合を中心とした個体群（日本海南西部個体群）との境界域は，能登半島付近であろうと考えられた。

1.4 北日本個体群の分布回遊

ここで，遺伝学的方法，標識放流法および漁況学的方法により得られた結果をもとに，青森県で最も多く漁獲される北日本個体群について，資源変動解明の単位とすることの妥当性を検討する。

MtDNAの高変異性領域の塩基配列分析の結果，日本周辺のヤリイカ地方個体群間には，遺伝的交流があると判断された。一方，標識放流と漁獲変動の地域間比較では，太平洋側の北日本個体群と宮城県以南の太平洋北部個体群の間で，ヤリイカの生息と産卵に不適な親潮が冬～春に接岸する岩手県沿岸を境界として，回遊が南北方向に分かれ，かつ漁獲年変動に類似性が認められなかった。ただし，親潮が接岸しない年には南北への移動が不明瞭になることから，両地方個体群間での交流が示唆された。また，日本海の北日本個体群と日本海南西部個体群では，能登半島を境として産卵期の移動が逆方向を示し，かつ，漁獲変動に類似性が認められなかった。しかし，両地方個体群は日本海沿岸を北上する対馬暖流の勢力範囲に分布するため，海流による幼生の北上などによる遺伝的交流が

考えられた。以上のことから、能登半島以北の日本海と噴火湾から岩手県までの太平洋に分布する北日本個体群は、他の地方個体群と遺伝的交流は否定できないが、資源変動を評価するための単位として妥当と判断した。

次に、北日本個体群の分布、回遊について整理する。標識放流試験と月別漁獲動向から、冬と春で産卵回遊経路が異なることが示された。冬は11～2月に太平洋側から津軽海峡域へさらに青森県日本海海域へ回遊し、1～2月に津軽海峡域～青森県日本海海域で産卵する（図1-16）。春は、能登半島付近では1月ごろから産

で、太平洋側では北海道噴火湾から岩手県までと推定される（図1-16）。このように、北日本個体群の産卵期は初冬から初夏までと長く、その産卵場は季節的に沿岸に沿って移動するため、その生活史を通した移動・回遊経路は複雑である。本研究では、1～2月に津軽海峡域～青森県日本海海域で産卵するグループ（冬産卵グループと称す）は、ふ化後に津軽暖流に沿って太平洋側で成長し、秋以降に再び青森県日本海海域へと産卵回遊すると推定した。しかし、3～6月に新潟県から北海道宗谷付近までの日本海沿岸を北上しながら産卵するグループ（春産卵グループと称す）は、主に日本海陸棚域、一部は津軽海峡―太平洋側で成長すると想定されるが、その全容は明らかにできなかった。

第2章 北日本個体群の成長様式、繁殖・再生産特性

イカ類の資源変動は、海洋環境変化に起因する再生産・加入過程の成否に影響して起きると考えられている（桜井，1998）。ヤリイカの資源変動要因については、産卵期から生活史初期の水温（長沼，2000）、卵発生期の水温（Sakurai et al., 2002）が関与している可能性が指摘されている。

そこで本章では、ヤリイカ北日本個体群の再生産・加入過程の成否に対する環境要因、また漁獲の影響を明らかにするための基礎的知見を得ることを目的に、北日本個体群を最も多く漁獲している青森県沿岸海域を対象に、漁獲の実態、成長様式、産卵期および産卵海域を明らかにした上で、産卵群の体サイズと性比の年変化とその要因、および卵発生と孵化に及ぼす水温と塩分の影響を調べた。

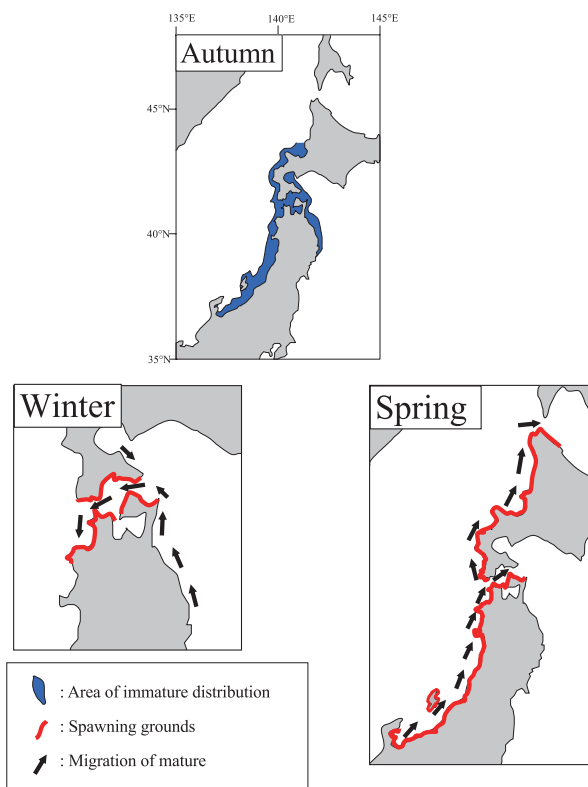


図1-16 北日本ヤリイカ個体群の秋期における未成熟個体の分布域（上図）冬（左下図）および春（右下図）の産卵回遊経路と産卵海域

卵しはじめるが、多くは3～6月に新潟県から北海道宗谷付近まで沿岸を北上しながら産卵回遊し、一部は津軽海峡域で産卵する（図1-16）。未成熟個体の分布域は、各地の月別漁獲量と成熟状態、および調査船調査の既往知見から、日本海側では北海道余市付近から能登半島東側ま

2.1 成長様式、成熟体長、産卵期、産卵海域

島根県沖に生息するヤリイカについて、平衡石の日齢解析により雌雄別の成長式が推定され、外套長150mmを超えると雄の方が雌よりも成長が良くなること、さらに寿命が1年であることが明らかにされている（木下,1989）。しか

し、北日本に分布するヤリイカの成長様式は明らかにされていない。

青森県沿岸域における産卵場については、潜水観察や試験産卵箱調査により、冬季は鰺ヶ沢・大戸瀬地区で、春季は岩崎地区と小泊地区で多いとされ、産卵水深は冬季（40～90m）の方が春季（5～30m）よりも深いことが報告されている（田村ら，1981）。しかし、青森県沿岸域に分布するヤリイカについて、成熟状態と性比の季節変化は明らかにされていない。

そこで、青森県沿岸域におけるヤリイカの成長様式、成熟体長、産卵期および産卵海域を明らかにするため、各地の漁獲物から標本を採集して生物測定を行った。

材料と方法

青森県の8地点（図2-1）において1995年9月

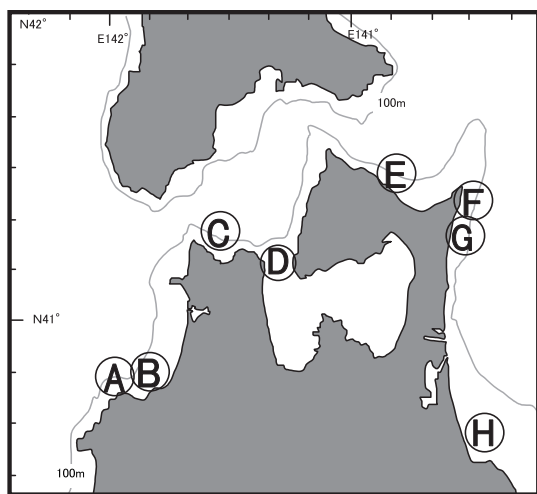


図2-1 生物測定に供したヤリイカ標本採集地点 (A-H)

～1996年5月に漁獲されたヤリイカについて生物測定を行った。調査地点を海域の特徴から青森県日本海、津軽海峡西部、津軽海峡東部、および青森県太平洋の4海域に分け、各海域月1回無作為に100個体を目安に標本採集を行った（表2-1）。測定項目は外套長、体重、外套膜肉重量、雌雄、成熟判定、生殖腺重量とした。雄については、生殖腺を精巢、貯精囊および精莖囊に分けて重量を測定し、成熟判定は精莖囊に精莖が入っていれば成熟、入っていなければ未成

表2-1 生物測定に供したヤリイカ標本の概要

	Station	Date	Gear	Number	(male)
Japan Sea off Aomori Prefecture	B	13 Sep, 1995	Bottom trawl	100	0.54
	B	11 Oct, 1995	Bottom trawl	100	0.49
	A	27 Dec, 1995	Set net	88	0.34
	A	16 Jan, 1996	Set net	100	0.47
	A	01 Mar, 1996	Set net	100	0.54
	A	09 May, 1996	Set net	99	0.36
West of Tsugaru Strait off Aomori prefecture	D	06 Sep, 1995	Set net	100	0.76
	D	05 Oct, 1995	Set net	100	0.69
	C	22 Nov, 1995	Set net	100	0.89
	C	21 Dec, 1995	Set net	100	0.76
	D	23 Jan, 1996	Set net	100	0.59
	D	22 Apr, 1996	Set net	72	0.28
East of Tsugaru Strait off Aomori Prefecture	C	10 May, 1996	Set net	75	0.08
	F	04 Oct, 1995	Set net	86	0.63
	E	27 Nov, 1995	Set net	73	0.95
	G	13 Dec, 1995	Jigging	100	0.36
	E	14 Feb, 1996	Set net	100	0.31
	F	03 May, 1996	Set net	74	0.15
Pacific Ocean off Aomori Prefecture	E	28 May, 1996	Set net	95	0.04
	H	06 Oct, 1995	Bottom trawl	100	0.62
	H	02 Nov, 1995	Bottom trawl	100	0.61
	H	11 Dec, 1995	Bottom trawl	98	0.37
Total				2,060	

熟とした。雌については、てん卵腺の重量および生殖腺を卵巣、輸卵管内卵および輸卵管腺に分けて重量を測定し、成熟判定は輸卵管内に卵が入っていれば成熟、入っていなければ未成熟とした。これらのデータを用いて、海域別に、外套長組成、成熟個体の割合および性比を調べて、産卵期と産卵海域の推定を行った。

成長については、標本の外套長組成の経月変化と木下（1989）の成長式を比較した。木下（1989）の成長式はロジスティック曲線で、

$$\text{雄: } ML = 299 / (1 + e^{(3.99 - 0.0194t)})$$

$$\text{雌: } ML = 213 / (1 + e^{(4.70 - 0.0258t)})$$

が得られている。MLは外套長(mm), t は孵化後の日数を示す。用いた標本の孵化日の推定は、それらが1995年1～6月の青森県日本海沿岸で産まれたと思われることから、その海域の日別漁獲量を調べ、漁獲日を産卵日と仮定し、積算水温（第2章第3節）により孵化日を計算した。推定された孵化日は、4月上旬から7月上旬までの期間で、4月中旬、5月上旬、6月上旬にピークが見られた。従って、成長式の起算日は孵化ピークの4月11日、5月1日、6月1日とした。

成熟体長については、10mm単位で外套長別に成熟個体数割合を算出し、ロジスティック曲線に当てはめて、50%に達する外套長を算出した。ロジスティック曲線は、

$$P = 1 / (1 + e^{-(a+bX)})$$

とし、Pは成熟個体数割合、Xは外套長（mm）を示す。パラメータはMicrosoft Excelのソルバー機能を用いて最小二乗法による推定した。

結 果

調査を行った1995年8月～1996年7月の月別漁獲量を、海域別に図2-2に示した。漁期前半で

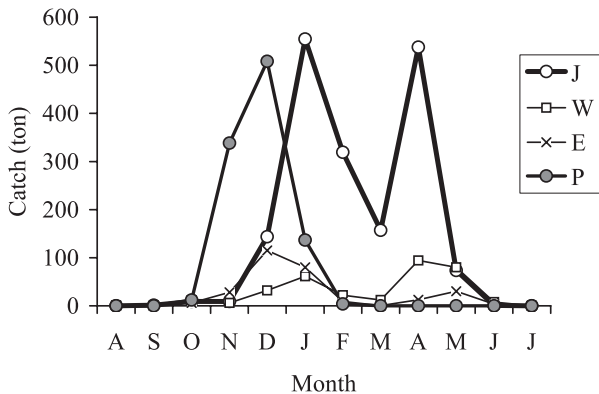


図2-2 1995年8月～1996年7月における海域別月別のヤリイカ漁獲量（J、青森県日本海海域；W、青森県津軽海峡西部海域；E、青森県津軽海峡東部海域；P、青森県太平洋海域）

は青森県太平洋海域で11月に多獲され始め、徐々に津軽海峡を経て日本海側へと漁獲のピークが移る傾向が認められた。漁期後半では、前半とは逆に4～5月に日本海側から津軽海峡東部海域へ漁獲のピークが移っていた。漁獲物の性比は漁期前半では雄が多く、徐々に雌の割合が多くなる傾向が顕著であった（図2-3）。漁獲

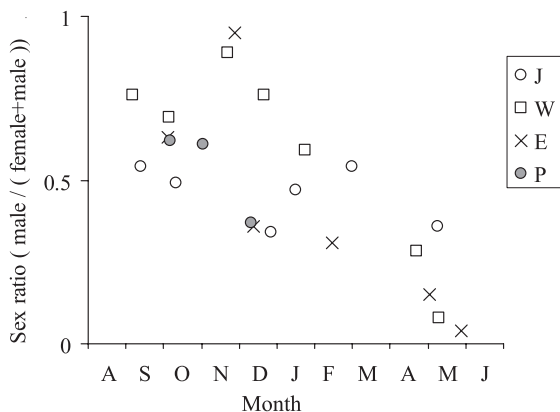


図2-3 1995年9月～1996年5月に海域別月別の雄率（J、青森県日本海海域；W、青森県津軽海峡西部海域；E、青森県津軽海峡東部海域；P、青森県太平洋海域）

物の外套長組成を、雌雄別海域別に図2-4に示した。太平洋海域の盛漁期（11～12月）では、雄はML100～300mmの範囲で成熟個体も出現するが、多くは未成熟個体であり、雌はML100～230mmの範囲で全て未成熟個体であった。津軽海峡の東部と西部海域では、12～1月と4～5月に漁獲のピークが見られるが、前半のピークでは、雄はML 120～370mmの範囲で成熟個体が多く、雌はML 120～260mmの範囲で成熟個体やや多い、後期のピークでは、雄がML160～360mm、雌がML110～280mmの範囲で雌雄とも全て成熟個体であった。日本海海域では、1月と4月に漁獲のピークがあり、1月以降はほとんど成熟個体であった。

成熟個体数割合の経月変化を図2-5に示した。

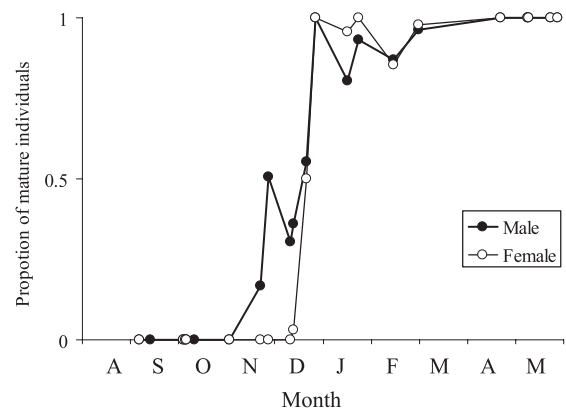


図2-5 1995年9月～1996年5月における雌雄別の成熟個体数割合の経月変化

雄は11月下旬から成熟個体が多くなり、12月下旬以降はほとんどが成熟個体であった。雌は12月中旬から成熟個体が多くなり、12月下旬以降はほとんどが成熟個体であった。10mm単位の階級幅による外套長と成熟個体数割合との関係を図2-6に示した。成熟個体数の割合が50%になる外套長を求めるためロジスティック曲線に当てはめた。その結果、雄の50%成熟率はML193mm、雌の50%成熟率はML 171mmと推定された。

成長様式を調べるため、外套長の経月変化を図2-7に示した。その中に、起算日を変えた木下（1989）の成長曲線を描いて実測値と比較し

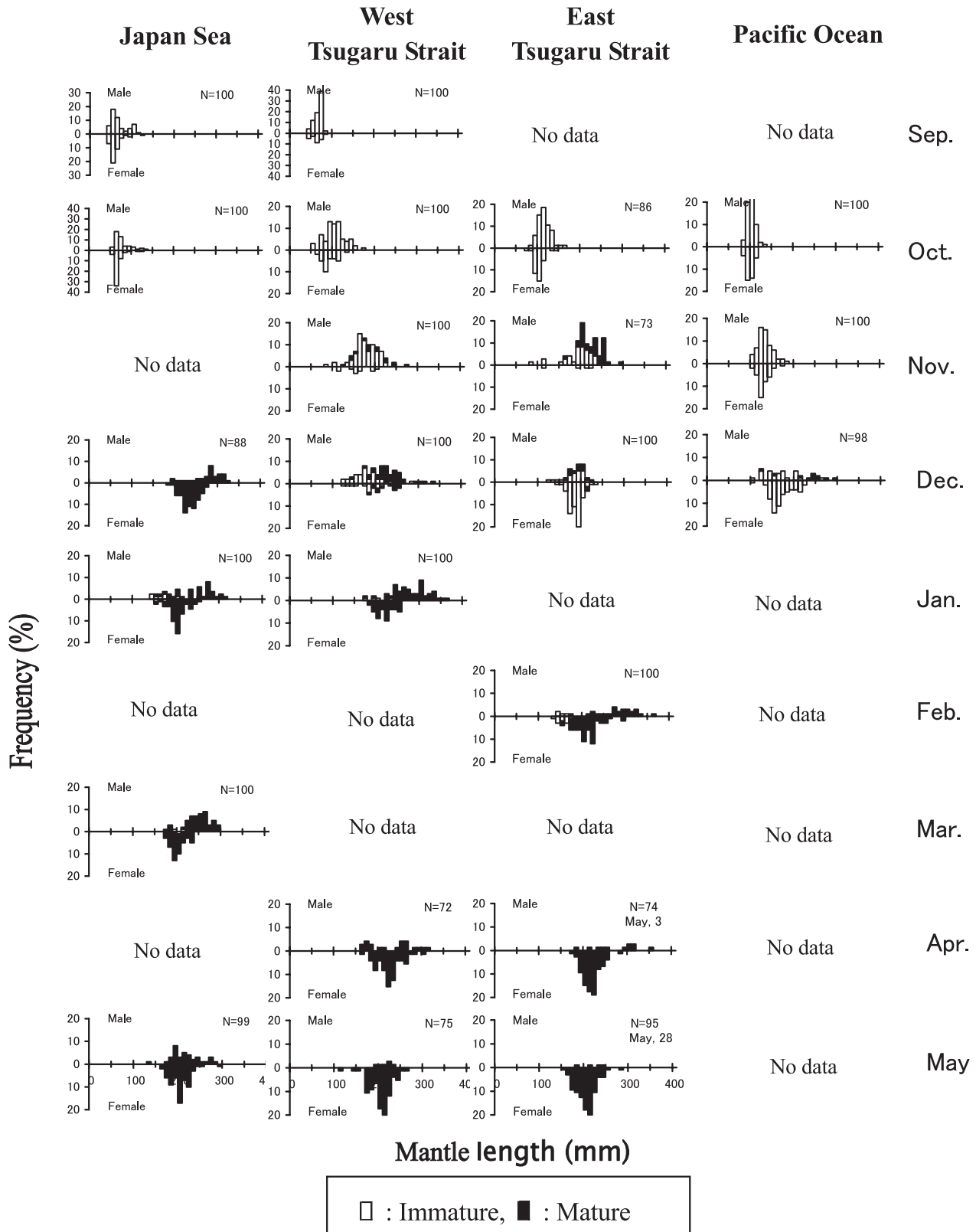


図 2-4 1995年9月～1996年5月に海域別月別のヤリイカの外套長組成

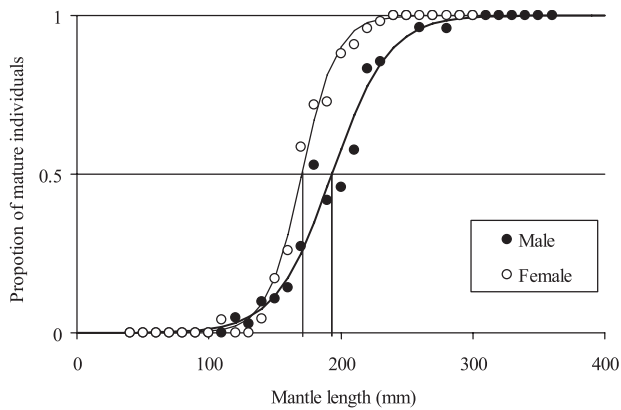


図2-6 外套長と成熟個体数割合との関係、ロジスティック曲線に近似させて得た50%成熟個体数割合の外套長（垂下直線）

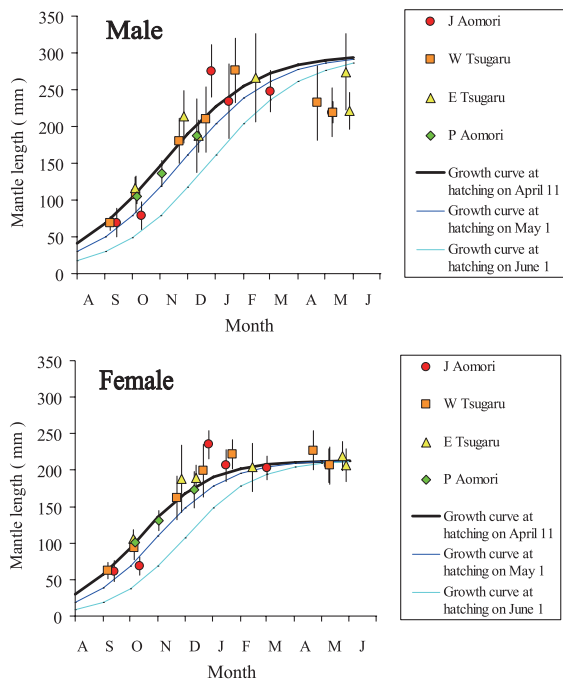


図2-7 平均外套長の時系列変化と孵化日の異なる木下（1989）の成長曲線、バーは標準偏差を示す。（J Aomori、青森県日本海海域；W Tsugaru、青森県津軽海峡西部海域；E Tsugaru、青森県津軽海峡東部海域；P Aomori、青森県太平洋海域）

た。成長曲線の起算日は、推定した孵化ピークの4月11日、5月1日および6月1日とした。3本の成長曲線のうち、4月11日を起算日とした曲線の当てはまりが雌雄ともに最も良かった。特に、9月から12月中旬までの当てはまりが良かった。雄では、12月下旬～2月はその成

長曲線よりも大きい個体が多く、4～5月は逆にほとんどの個体が成長曲線よりも小さかった。雌は、12月下旬～1月に成長曲線よりも大きい個体が多くみられた以外は、5月まで標本の平均値と成長曲線はうまく適合した。しかし、月別の外套長組成は偏差が大きく、特に雄の個体差が顕著であった。

考 察

青森県沿岸域に分布するヤリイカの成長様式は、孵化日を4月11日とした木下（1989）の成長曲線とうまく適合した。1995年の孵化期間には、日別漁獲量と積算水温（第2章第3節）により4月上旬から7月上旬までと推定される。そのため、4月中旬を中心とする早期に孵化した個体が漁獲対象になっていたと推察された。しかし、4～5月に漁獲された雄は、木下（1989）の成長曲線よりも小さい個体が多いため、別の成長様式をもつと考えられた。また、村山・北沢（2004）が指摘するように、成長の個体差が大きく、特に雄で顕著であった。最近の研究により、雄には異なる繁殖戦略をもつ大型雄と小型雄（sneaker）の存在が報告されている（Iwata et al., 2005）。このことから、各々異なる成長曲線を摘要する必要がある。しかし、北日本に分布するヤリイカの平衡石の輪紋が不明瞭なことから、日齢査定による成長式の推定が困難な状況にある（伊藤，1998）。

成熟個体の割合が50%になる外套長は、雄がML193mm、雌がML171mmと推定された。雄では、繁殖戦略の異なる大型雄と小型雄（sneaker）の分岐はML204mmにあるとされ（Iwata, 2005）、今回推定した50%成熟率のML193mmは小型雄（sneaker）も含めた推定値である。

青森県沿岸域において、雄では11月下旬から、雌では12月中旬から成熟個体の割合が多くなったことから、12月下旬から産卵可能と推定された。青森県沿岸域では、一辺が0.5mの正立方体の鉄枠にポリエチレンネットを天上と側面に貼り付けた試験産卵箱により、ヤリイカの産

卵状況が調査されている。これによると、青森県の日本海～津軽海峡西部海域で12月～翌年5月（田村ら、1982；伊藤、1995；山中・梅津、1999）、津軽海峡東部海域では2月～4月に産卵が確認されている（松宮・伊藤、1998；山中・松宮、1998）。これらの知見と本研究の海域別時期別の成熟状況から考えて、青森県沿岸域における産卵期は12月下旬～翌年5月、産卵海域は日本海～津軽海峡域と推定した。

海域別の漁獲量と成熟個体の割合を調べた結果、11～12月に青森県太平洋海域で未成熟個体が大量に漁獲されていた。これらの未成熟個体は、外套長が100～230mmの小型サイズであり、価格も安いことから、成長乱獲の可能性もある。そこで、第4章において、青森県太平洋海域で11～12月に漁獲される未成熟個体を禁漁とした場合の資源的および経済的な効果について検討する。

2.2 外套長組成と性比の年変化

前節において、青森県沿岸域におけるヤリイカの成長様式、成熟特性などを明らかにした。ここでは、産卵群の特性の年変化を明らかにするため、青森県の中で成熟個体を最も多く漁獲している日本海側の鰺ヶ沢漁業協同組合と大戸瀬漁業協同組合を対象に、産卵群の外套長組成と性比の年変化を調べ、さらにその要因について検討した。

材料と方法

青森県日本海側に位置する大戸瀬漁業協同組合に水揚げされたヤリイカについて、1998～2004年の7年間、12月～翌年4月までの各月1回、規格サイズ別に約70個体の生物測定を行った。なお、規格サイズは3種類で、外套長の大きい順にLサイズ、Sサイズ、SSサイズであった。測定項目は外套長、体重、外套膜肉重量、生殖腺重量、成熟判別とした。成熟の判別方法は前節と同様である。月別規格サイズ別に抽出した標本をもとに、鰺ヶ沢漁協と大戸瀬漁協の月別規格サイズ別漁獲量で引伸ばして、月別の

外套長組成、性比、平均外套長、成熟個体数割合を計算し、さらに、8月～翌年7月を漁期として、年間の特性値も算出した。なお、鰺ヶ沢漁協と大戸瀬漁協におけるヤリイカ漁は底建網漁業が主体であり、その漁場は水深130m以浅である（十三、1988）。

雄には繁殖戦略の異なる大型雄と小型雄（sneaker）が存在し、その分岐点はML204mmにあることが報告されている（Iwata, 2005）。そのため、雄の外套長組成は、大型雄と小型雄の混合正規分布であるとみなし、相澤・滝口（1999）に従って各コホートに分解して、その比率を求めた。計算方法は、Microsoft Excelのソルバー機能を用いて、最小二乗法により解を求めた。両正規分布の初期値として、組成割合（P）、平均外套長（ μ ）、標準偏差（ σ ）を実測値から、

大型雄: $P=0.85, \mu=280\text{mm}, \sigma=30$

小型雄: $P=0.15, \mu=190\text{mm}, \sigma=20$

ただし、2001年のみ両正規分布に分解できなかったため、他の年で得られた両正規分布の交点の平均値を分岐点とみなし、組成比率を求めた。

産卵群の外套長組成と性比の年変化の要因を検討するため、漁獲加入直後の体サイズ、他の海域の規格サイズ別漁獲組成、および生息水温のデータを収集した。漁獲加入直後の標本は、1999年から2004年まで毎年10月後半に八戸市沖合において、青森県試験調査船青鵬丸（65トン）による着底トロール調査を行って得た。トロール網の仕様は、袖網間隔約11.9m、網口丈2m、内網目合11mmである。調査地点は8地点で、曳網時間は約30分とし、全て日中に行った。なお、採集方法と採集結果は第3章第2節に詳述した。

他の海域の規格サイズ別漁獲組成は、八戸市の沖合底びき網漁業、津軽海峡に位置する大畑町漁業協同組合の定置網漁業を対象とした。

生息水温に関しては、標本の多くは冬産卵グループであり（第1章第4節）、その孵化日が4月中旬頃と推定されたことから（前節）、4

～5月は日本海の水温、6月以降は太平洋の水温を経験した水温と仮定して用いた。観測点は、日本海側では深浦町大戸瀬地先水深25m地点の海底上3mに小型自記式水温計（アレック電子社製MDS-T）を設置して10分ごとに観測した。また、太平洋側では尻屋崎東方沖の定線観測地点SY-1（佐藤，2003）の100m層の水温を、東北区水産研究所発行の東北海区水温図100m（<http://www.myg.affrc.go.jp/kaiyo/temp/temp.html>）より読み取った。

結 果

1998～2004年における、青森県日本海側に位置する鰺ヶ沢漁協と大戸瀬漁協の底建網漁業による月別漁獲量と規格サイズ別漁獲組成を図2-8、図2-9に示した。盛漁期は1～3月で、年間

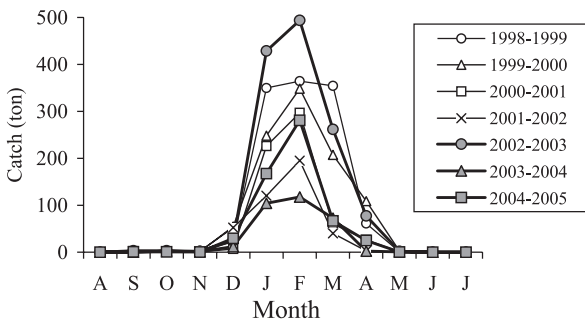


図2-8 鰺ヶ沢・大戸瀬漁協におけるヤリイカ漁獲量の経月変化

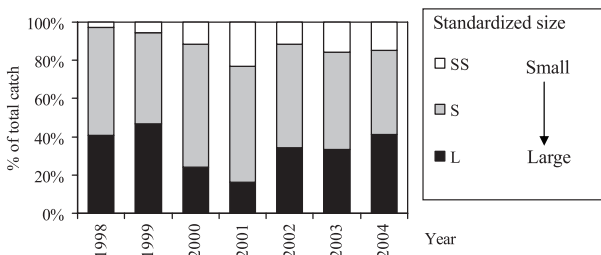


図2-9 鰺ヶ沢・大戸瀬漁協におけるヤリイカ漁獲量の規格サイズ形成規格サイズは外套長の大きい順にL、S、SS

漁獲量の最大は2002年の1,287トンで、最低であった2003年の約4倍であった。また、規格サイズ別漁獲組成に年変化が見られたことから、外套長組成に年変化が生じていると考えられる。そこで、規格サイズ別の外套長組成から推

定した12～4月の外套長組成を、雌雄別に図2-10

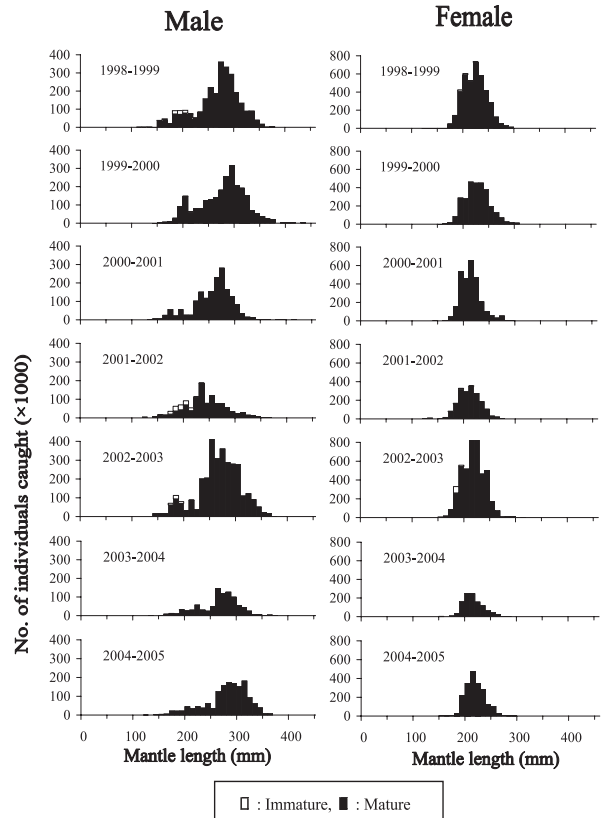


図2-10 鰺ヶ沢・大戸瀬漁協における12月～4月の推定外套長形成

に示した。雌雄ともにほとんどが成熟個体であった。雌の外套長組成は各年ともML220mmあたりにモードがある単峰型を示したのに対し、雄の外套長組成はML190mmと280mmあたりにモードをもつ2峰型の様子が窺えた。そこで、雄の外套長組成が大型雄と小型雄の混合正規分布であるとみなし、相澤・滝口（1999）に従って両正規分布に分解した。その結果、2001年を除いて2つの正規分布に分解でき、小型雄の平均外套長は194mm、大型雄のそれは277mmと推定された（表2-2）。小型雄の割合は8～22%の範囲

表2-2 推定された小型雄と大型雄の個体数比率、平均外套長、混合正規分布の交点および230mm以下の個体数比率

	Small male			Large male			Intersection of normal curves (mm)	Ratio of less than 230mm individuals
	P	μ	σ	P	μ	σ		
1998-1999	0.16	189	21	0.84	277	28	225	0.18
1999-2000	0.15	199	12	0.85	286	32	225	0.18
2000-2001	0.17	188	30	0.83	264	25	220	0.19
2001-2002	-	-	-	-	-	-	-	0.39
2002-2003	0.08	179	10	0.92	268	33	200	0.14
2003-2004	0.22	205	20	0.78	275	22	235	0.20
2004-2005	0.16	202	29	0.84	290	28	235	0.14
Mean	0.16	194	20	0.84	277	28	223	0.20

P: Ratio of individuals, μ : mean ML (mm), σ : SD ML (mm)

で平均16%であった。また、両正規曲線の交点をグラフから読み取ったところ、交点の平均値は223mmであった。そこで、正規分布に分解できなかった2001年について、230mmを分岐点として大型雄と小型雄の比率を求め、同様に他の年も試算した。その結果、小型雄の割合は14.2～39.3%の範囲で、各年とも正規分布の分解で求めた値よりも高く見積もられた。しかし、2001年の小型雄の割合は他の年に比べて2倍以上高い結果となった。平均外套長の年変化を図2-11に示す。雌の平均外套長の年変化は小さいが、雄の平均外套長の年変化が大きく、特に2001年の雄が小さかった（図2-11）。なお、雄を大型雄と小型雄に

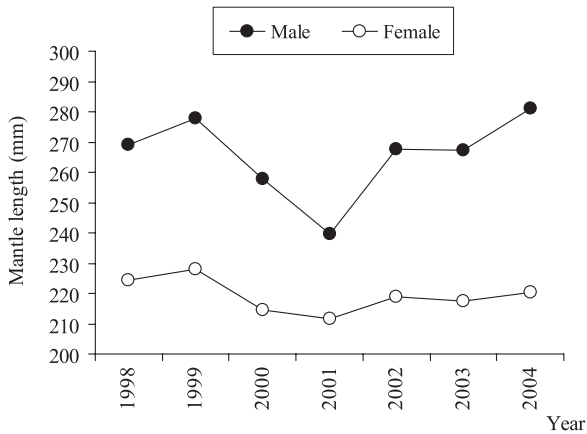


図2-11 鯨ヶ沢・大戸瀬漁協における平均外套長の年変化

分けて平均外套長の年変化を見た場合も、大型雄の平均外套長は2001年に小さかった。

性比については、12月に雄の割合が高い傾向が見られるが、年変化は小さく、雄の割合は年間約4割であった（図2-12）。

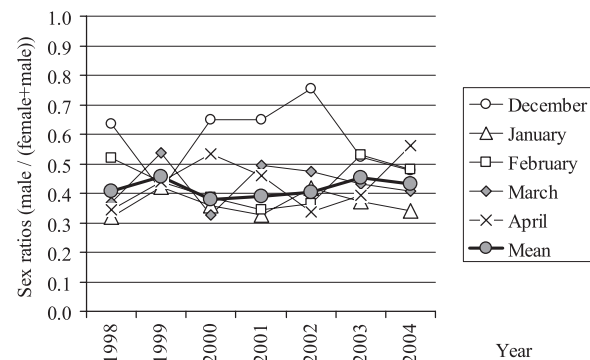


図2-12 鯨ヶ沢・大戸瀬漁協における性比の年変化

次に、産卵群の体サイズの年変化の要因を検討するため、生息水温（仮定値）と平均外套長との関係を調べた。その結果、雌雄ともに2001年を除くと正の相関が見られた（図2-13）。そこ

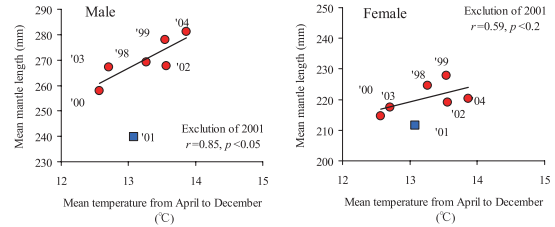


図2-13 生息水温（仮定値）と産卵群の平均外套長との関係

で、漁獲加入直後の未成熟個体（表2-3）の平均

表2-3 10月に八戸沖で着底トロール調査を行って得たヤリイカの個体数と外套長

Year	Number	Mantle length (mm)	
		Average	Range
1999	146	101	46 - 187
2000	352	83	31 - 177
2001	3,256	81	28 - 158
2002	1,982	105	51 - 204
2003	915	80	25 - 146
2004	593	123	58 - 189

外套長と生息水温（仮定値）との関係を調べたところ、有意な正の相関が見られた（図2-14）。

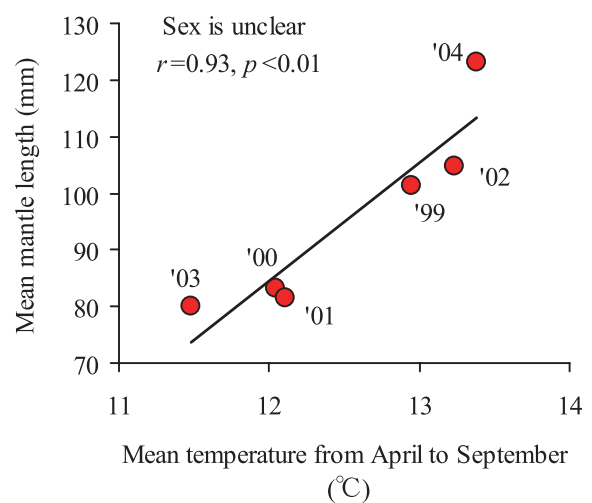


図2-14 生息水温（仮定値）と未成熟個体の平均外套長との関係

このことから、ヤリイカの成長は水温と関連が

あることが考えられた。しかし、2001年に産卵群の雄の平均外套長が極めて小さかった要因は水温以外にあると考えられ、かつ、漁獲加入後に影響したと考えられた。

そこで、青森県太平洋海域で漁獲加入し、鰺ヶ沢・大戸瀬地区へ回遊すると考えられる経路上において体サイズを調べた（図2-15）。漁期

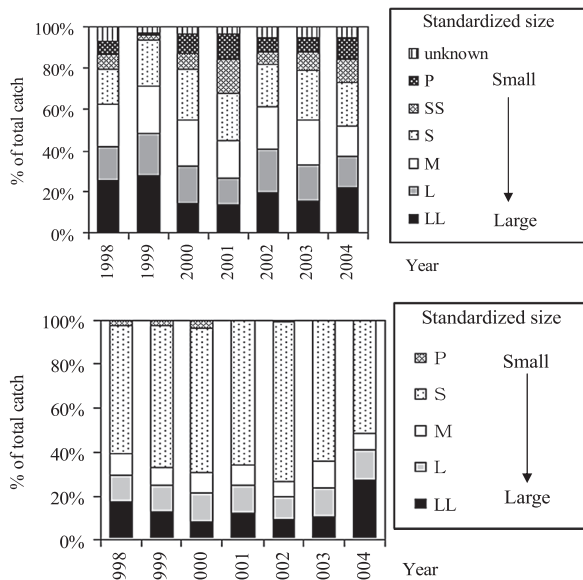


図2-15 ヤリイカ漁獲量の規格サイズ組成の年変化、上図：八戸市沖合底びき網漁業 下図：大畑町漁協定置網

序盤の八戸市沖合底びき網漁業による規格サイズ組成を見る限り、2001年に小さいという特徴はなかった。しかし、津軽海峡東部に位置する大畑町漁協の定置網による規格サイズ組成を見ると、2001年は大型サイズの割合が少なかった。これらのことから、2001年の産卵群の雄が小さかった要因は、津軽海峡東部海域へ回遊する以前の青森県太平洋側にあったと推測された。

考 察

産卵群を最も多く漁獲している青森県日本海海域（鰺ヶ沢・大戸瀬地区）を対象に、産卵群の性比と外套長組成の年変化を調べた。産卵期の性比は、はじめは雄に偏っているが、期間を通じては雄の割合が約4割で、性比の年変化は小さかった（図2-12）。産卵群の性比が雌にやや偏っている意味についてはわからなかった。ヤ

リイカの雄には繁殖戦術の異なる大型雄と小型雄（sneaker）が存在し、その分岐点はML204mmにあることが報告されている（Iwata, 2005）。そこで、外套長組成を大型雄と小型雄の混合正規分布とみなして各コホートに分解したところ、大型雄の平均外套長は277mm、小型雄のそれは194mm、その分岐点はML223mmと推定された。また、小型雄の比率は8～39%の範囲で年変化が見られ、2001年の比率は他の年の約2倍であった。各個体がどの時点でどのような環境要因によって繁殖戦術を選択しているかはわかっていない。また、繁殖特性として小型雄（sneaker）の比率が、資源変動にどのような影響を与えるのかについても不明である。

産卵群の平均外套長は、雌の年変化は小さいが、雄の年変化が大きく、特に2001年の雄が小さかった（図2-11）。そこで、体サイズ（外套長）の年変化の要因について検討した。経験したであろうと仮定した生息水温と平均外套長との間に正の相関関係が見られたことから（図2-13、図2-14）、成長に水温が関連している可能性が考えられた。水温依存型の成長を示すイカ類は、ケンサキイカ（Natsukari et al., 1988）、アオリイカ（上田, 2000）で報告されている。本種においても、孵化幼生の成長が水温依存であることが示されている（古川, 2005）。しかし、本種の孵化幼生の飼育実験では、餌密度により成長差があることが報告されていることから（Ikeda et al., 2005）、今後は、餌料環境と成長との関係を調べる必要がある。

2001年に雄の平均外套長が極めて小さかった要因は、生息水温（仮定値）では説明できなかったことから、別の要因が考えられる。2001年は、青森県日本海海域と津軽海峡東部海域で小型であったが、八戸市沖合底びき網漁業では小型ではなかった。このことから、小型化した要因は、津軽海峡へ回遊する以前の青森県太平洋海域にあると思われるが、その要因を特定することはできなかった。

以上のように、ヤリイカ産卵群の雄の外套長に年変化が認められた。日本海のスルメイカで

は、10年くらいの周期で、資源量の増大とともに魚体が大きくなり、反対に資源量が減少すると魚体も小型化することが報告されている（木所，2002）。しかし、この関係は密度依存的な関係とは反対であり、この関係の意味するところは明らかでない。ただし、スルメイカの体サイズと資源変動に関連があることは確かである。魚類では、親の栄養状態による卵の質によって初期生残が影響することが報告されている（田中，1998；森本，1994）。ヤリイカ産卵群の雄の体サイズ組成の違いにより、再生産の成否に影響するのかどうかを調べるのは難しいため、スルメイカのように長期的なデータを蓄積し、ヤリイカ産卵群の体サイズの年変化と資源変動との関係をモニタリングする必要があると考えられた。

2.3 胚発生と孵化に及ぼす低水温と低塩分の影響

ヤリイカの胚発生段階は、Baeg et al. (1992)により28段階に定義されている。胚発生と水温との関係についてはいくつかの研究例があり（諫早，1934；浜部，1960；横山，1984；北沢，1989a；Baeg，1993；Lima，1999；古川，2005），9～20.6℃の範囲で正常発生し、水温が低いほど孵化までに要する時間は長くなるが、6℃以下では孵化しないことがわかっている。また、Sakurai et al. (2002)は卵発生の途中に水温が7～11℃から5～6℃に低下し、そのまま低水温が続く場合には、発生の停止または孵化幼生が生残しないことを明らかにした。さらに、一時的に卵が低水温にさらされた場合、より高水温から5～6℃の温度ショックを受けるほど奇形・死亡率が増加して孵化率が低下することを報告している。

ヤリイカの産卵場が多く存在する本州北部と北海道南部の沿岸域は、冬季の水温が6℃以下に低下することがあり、その場合、発生に不適な低水温の影響を受ける可能性がある。また、産卵場は極沿岸域にも見られ、河川水の影響を受ける可能性も考えられる。そこで、ヤリイカ

の胚発生に及ぼす低水温と低塩分の影響について、最適条件と閾値を明らかにするため、様々な水温と塩分の条件で卵囊の飼育実験を行った。

材料と方法

低水温に関する実験は1999年と2000年に1回ずつ行った。実験1として、5℃から11℃までの恒温条件で飼育し、胚発生に適した水温を求めた。卵囊を9℃で14日間（胞胚期Stage 11，発生段階はBaeg et al. (1992)に従った）飼育した後、5℃，7℃，9℃，11℃のインキュベーター内に移し、孵化もしくは発生が停止するまで飼育して観察した。実験2では、発生段階の前期（Stage 10または11，胞胚期），中期（Stage 21，眼と鰭の原基形成），後期（Stage 26，中腸腺以外の体形成完了）の3段階において、正常に発生が進行する9℃の水温から、胚発生に不適とされている5℃の水温に15日間、または30日間低下させ、再びもとの水温に戻して（以下、この温度変化を低水温ショックと略す。また、この実験区を9-5-9℃区とする。）飼育し、その孵化率を調べた。また、1999年には、時間をかけて緩やかに低水温ショックを与えた場合の影響を調べるため、5℃の低水温ショックを与える前後に7℃で15日間飼育した実験区も設けた（以下、9-7-5-7-9℃区と略す）。

低塩分に関する実験では、実験3として、塩分が20.4 psuから34.6 psuまでの範囲内で、7段階の異なる塩分の実験水槽内に卵囊を収容し、胚発生速度と奇形の有無、および孵化率を比較した。この実験は、胚発生が正常に進行する水温条件の9℃と15℃の2つの恒温条件下で行った。実験4では、胚発生途中で低塩分にさらされた場合の胚発生への影響を調べるため、胚発生前期（Stage13，囊胚期）と後期（Stage22，鰓と平衡石の形成）の2段階において、胚発生に不適とされる塩分21psu（伊藤，2003）の海水に、それぞれ8日間および18日間浸漬し、再びもとの塩分海水に戻して胚発生への影響を調べた。

供試卵は、1999年の実験では1999年5月1日、2000年の実験では2000年4月23日、低塩分の実験では2002年4月10日に、いずれも青森県小泊村沿岸海域で採集されたヤリイカ数十個体を水温約9℃の水槽内に収容し、その日に産卵させて得た。飼育方法は、海水約4リットルの入った円柱形の容器（直径250mm、高さ300mm）に、約20房の卵嚢を収容し、止水状態でエアレーションを行った。容器をインキュベーター内に収容し、温度をコントロールした。また、インキュベーターの小窓から自然光が入るようにしたが、照度は胚発生の速度や孵化様式に影響を及ぼさないとされている（Ikeda et al., 2004）。海水は1999年の実験では15日間毎に、2000年の実験と低塩分の実験では7日間毎に交換した。なお、2000年の実験において、9℃区を対象に飼育海水の塩分値を測定したところ、塩分値は30.35～34.76psuの範囲内で変化した。また、低塩分の実験における飼育水の塩分の調節は自然海水を蒸留水で希釈して行い、週1回の換水とともに、誘導起電式塩分計（MODEL601MKⅢ、YEO-KAL社製）を用いて換水前後の塩分を測定した。実験区の観察は、各実験水槽内の特定の卵嚢を対象に週1回行い、孵化の確認と採取はほぼ毎日行った。

環境要因と孵化率との関係については、魚類の孵化率（Kashiwagi et al., 2000; 牧野ら, 2003）や頭足類幼生の生残率（Ito, 1985）に対して摘要された以下の応答曲線（吉田, 1978）を用いて解析した。

$$H = a + bT + cT^2 + dS + eS^2 + fTS$$

ここで、H=孵化率、a=定数、b-f=回帰係数、T=水温、S=塩分を示す。各パラメータは、Excel多変量解析Ver.3（株式会社エスミ）の重回帰分析を用いて推定した。孵化率（H）の最大値が最適条件となることから、その値をMicrosoft Excelのソルバー機能を用いて算出した。

環境要因と発生速度との関係については、甲殻類の抱卵期間（市川ら, 2004）や頭足類の胚発生（Hamasaki and Morioka, 2002）で摘要さ

れた以下の三つの非線形モデルを用いて解析した。

$$\text{べき乗式: } D = aT^b$$

$$\text{Belehradekの式: } D = a(T - a)^b$$

$$\text{有効積算温度測の式: } D = a/(T - a)$$

ここで、Dは孵化までの日数（発生開始から孵化個体が50%を超える日まで）、Tは水温を示す。パラメータa、b、aのうちaは生物学的零度を示す（Yamakawa and Matsuda, 1997）。各モデルのパラメータは、Yamakawa and Matsuda（1997）に従って最尤法により推定し、対数尤度の最大化にはMicrosoft Excelのソルバー機能を用いた。また、各モデルの適合度については、AIC（赤池情報量基準）により判断した。なお、用いたデータは、本実験のうち孵化率が80%を超えた6例と、本実験では高温域側のデータが欠けているため、Baeg（1993）の実験結果（14.6℃で37日、17.1℃で29日、20.6℃で20日）を加えた。

結 果

低水温の影響

実験1の恒温条件では、各水温区の発生速度と孵化率は1999年と2000年の実験で同様の結果が得られた（表2-4、図2-16）。5℃区では、約114～134日を要してStage23まで緩やかに進行したが、その後進行が止まり全て死亡した（図2-16）。その他の実験区では孵化まで達し、水温が高いほど孵化に要する時間が短く（図2-16）、また、水温が高いほど孵化率が高い傾向にあった（表2-4）。7℃区で孵化した幼生は、9℃区と11℃区のそれと比較し、遊泳力が弱く、水槽底面で静止している個体が多かった。

実験2の低水温ショックを与えた条件では、各実験区の発生速度と孵化率は、1999年と2000年の実験ではほぼ同様の結果が得られた（表2-4、図2-17）。低水温ショックを与えた発生段階を前期（Stage 10またはStage 11）、中期（Stage 21）、後期（Stage 26）の3段階に分けて孵化率を比較すると、発生段階中期に低水温ショックを与えた実験区の孵化率が最も低かった。

表2-4 異なる水温条件による卵嚢飼育実験の概要

Water temperature (°C)	Duration of thermal shock (days)	Developmental stage of embryos at start of experiment*	Number of eggs	Hatching rate (%)	Duration of embryonic development (days)
1999 year					
Experiment 1 : Constant temperature					
5	—	11	1,315	0.0	114
7	—	11	909	59.2	142
9	—	11	1,087	92.5	93
11	—	11	1,265	85.8	68
Experiment 2 : Thermal shock					
9-5-9**	15	11	945	62.9	97
9-5-9**	30	11	837	70.5	111
9-5-9**	15	21	1,114	47.2	109
9-5-9**	30	21	988	0.0	-
9-5-9**	15	26	1,138	85.9	96
9-5-9**	30	26	1,481	79.3	109
9-7-5-7-9***	15,15,15	13	1,429	74.5	110
9-7-5-7-9***	15,30,15	13	1,041	67.4	115
2000 year					
Experiment 1 : Constant temperature					
5	—	10	1,143	0.0	134
7	—	10	1,064	48.1	152
9	—	10	1,013	88.7	95
11	—	10	1,165	84.6	68
Experiment 2 : Thermal shock					
9-5-9**	15	10	1,182	83.1	101
9-5-9**	30	10	1,137	72.0	113
9-5-9**	15	21	981	58.0	101
9-5-9**	30	21	1,114	0.0	-
9-5-9**	15	26	1,112	72.6	103
9-5-9**	30	26	1,021	62.7	117

* Staging followed Baeg *et al.* (1992). Stage 10-11 and stage 13 are early developmental stage.

Stage 21 is middle developmental stage. Stage 26 is latter developmental stage.

** 9-5-9, constant temp. - thermal shock temp. - constant temp..

*** 9-7-5-7-9, constant temp. - thermal shock temp. - thermal shock temp. - thermal shock temp. - constant temp..

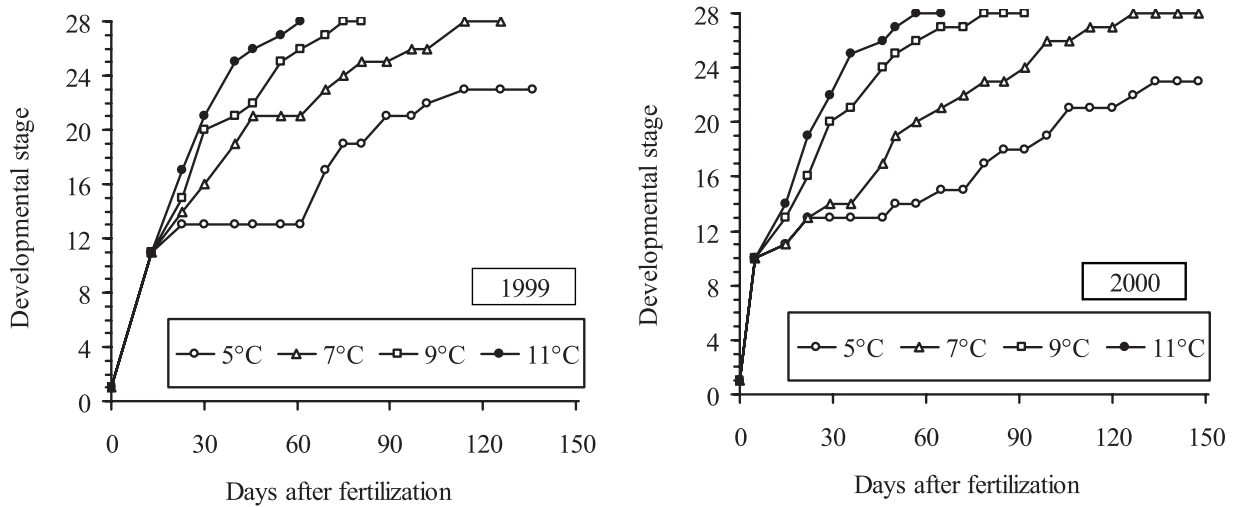


図2-16 異なる水温条件による胚の発育段階の推移

(図2-17)。発生段階中期に低水温ショックを与

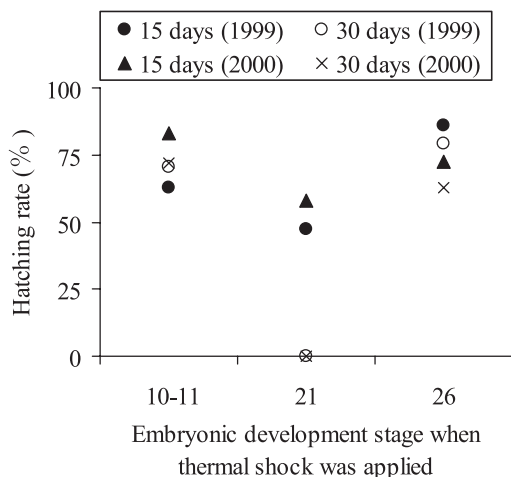


図2-17 異なる発生段階に15日間もしくは30日間の低水温ショックを与えた実験の孵化率

えた実験区のうち、15日間の実験区で孵化した個体は遊泳力が弱く、水槽底面に静止している個体が多い、30日間の低水温ショックを与えた実験区では孵化しなかった。低水温ショックを与えた期間は発生の進行が停止し、水温を9℃に戻すと発生が進んだ。低水温ショックを与えた期間の違いによる孵化率は、30日間の方が15日間よりも低かった(図2-17)。ただし、1999年発生段階前期に15日間の低水温ショックを与えた実験区では、孵化開始から4日目まで海水を交換しなかった。そのため、その間に孵化時に

排出される物質等で飼育海水が白く濁ったことが原因で、実際の孵化率よりも低い結果となった。9-7-5-7-9℃区的时间をかけて緩やかに低水温ショックを与えた場合と、9-5-9℃区の発生段階前期に急激な低水温ショックを与えた場合とでは、孵化率に大きな差は見られなかった(表2-4)。この実験区における水温の移行は、9℃から7℃へはStage13の時に、7℃から5℃へはStage17の発生段階に行われた。

低塩分の影響

実験3の塩分一定の条件では、低塩分の実験区ほど孵化までの発生期間が長くなる傾向、および孵化率が低下する傾向が認められた(表2-5, 図2-18)。9℃の27.2, 25.8 psu, 15℃の25.4, 23.9 psuの実験区で孵化した幼生の多くは、外套膜が異常に縮小した奇形であり(図2-19)、正常な遊泳ができなかった。実験4では、胚発生に不適な低塩分21psuにさらしたところ、全ての実験区において、胚発生が途中で停止して死亡した(表2-5)。

環境要因の最適条件と閾値

環境因子である水温(T)と塩分(S)により、孵化率(H)の応答曲線は以下のように算出された(図2-20)。

$$H = -792.67 + 50.32T - 1.86T^2 + 33.00S - 0.44S^2 - 0.14TS \quad (r^2 = 0.85, F = 18.8, p < 0.01)$$

この式により、孵化率を最大にする水温は

表2-5 異なる塩分条件による卵嚢飼育実験の概要

Water temperature (°C)	Salinity (psu) (mean ± SD)	Duration of salinity shock (days)	Developmental stage of embryos at start of experiment*	Number of eggs	Hatching rate (%)	Duration of embryonic development (days)
Experiment 3 : Constant salinity						
9	34.1 ± 0.6	-	<10	1,097	87.1	101
9	30.8 ± 0.5	-	<10	1,027	87.8	108
9	28.8 ± 0.5	-	<10	960	82.7	112
9	27.2 ± 0.6	-	<10	940	45.1 ***	117
9	25.8 ± 0.7	-	<10	1,028	11.0 ***	121
9	23.8 ± 0.5	-	<10	1,295	0.0	-
9	20.4 ± 0.4	-	<10	1,095	0.0	-
15	34.6 ± 0.6	-	<10	1,228	80.1	40
15	30.6 ± 0.5	-	<10	1,185	87.6	39
15	28.7 ± 0.4	-	<10	1,203	87.5	40
15	27.2 ± 0.6	-	<10	1,119	80.1	41
15	25.4 ± 0.4	-	<10	1,112	54.8 ***	46
15	23.9 ± 0.3	-	<10	1,039	5.4 ***	44
15	20.8 ± 0.5	-	<10	1,152	0.0	-
Experiment 4 : Low salinity shock						
9	34-21-34	8	13	1,220	0.0	-
9	34-21-34	18	13	1,180	0.0	-
15	34-21-34	8	22	1,142	0.0	-
15	34-21-34	18	22	1,199	0.0	-

* Staging followed Baeg *et al.* (1992). Stage <10 and stage 13 are early developmental stage. Stage 22 is latter developmental stage.

** 34-21-34, constant salinity - salinity shock - constant salinity.

*** Abnormal hatchlings were observed.

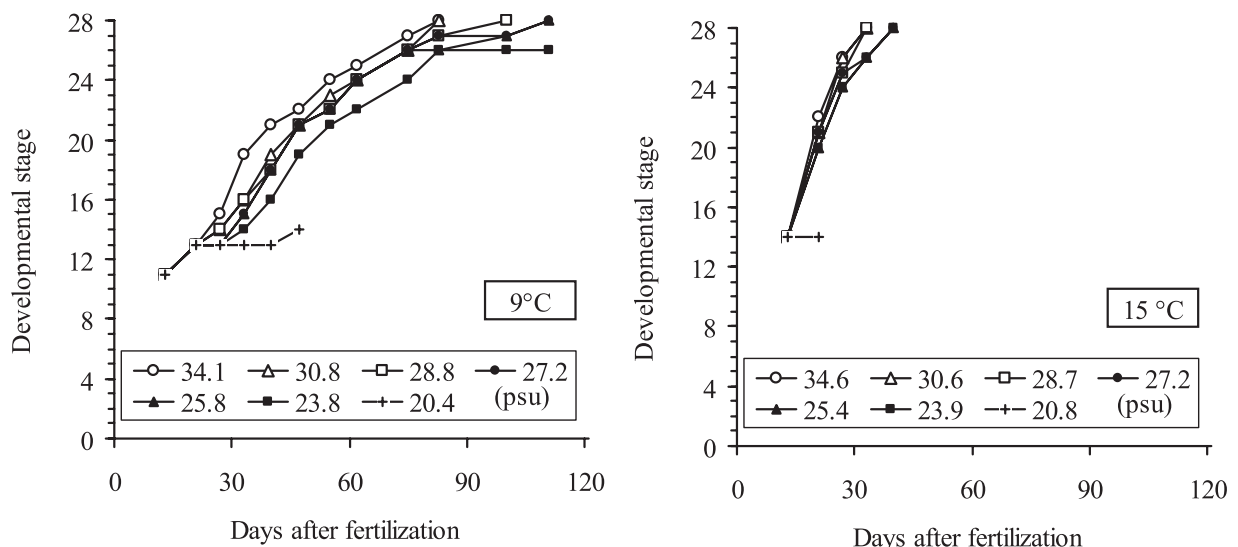


図2-18 異なる塩分条件による胚の発生段階の推移

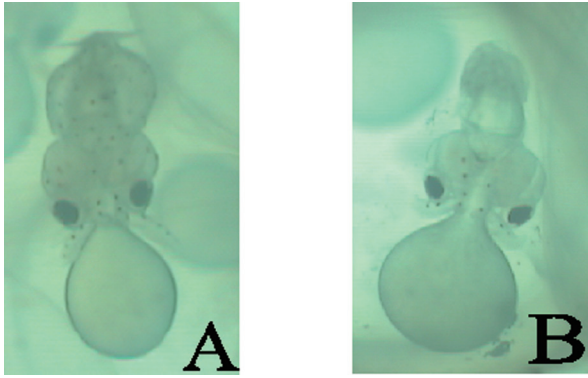


図2-19 正常な胚 (A) と外套膜が縮小した奇形の胚 (B)

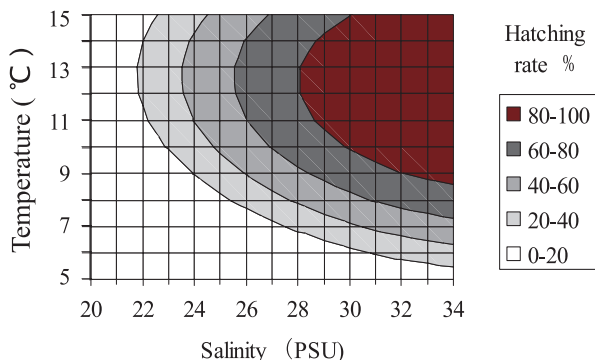


図2-20 水温と塩分による孵化率の応答曲面

12.2℃、塩分は36.0psuと推定された。孵化率は水温と塩分および両者の相互作用を受け、正常に孵化したと判断される80%孵化率の水温下限は8.3℃、塩分下限は28.0psuであった。なお、実験条件の範囲外になるが、応答曲線から導き出された80%孵化率の水温上限は16.0℃、塩分上限は43.9psuであった。

水温 (T) と孵化までの日数 (D) との関係を示す各モデル式は、以下のとおり算出された (図2-21)。

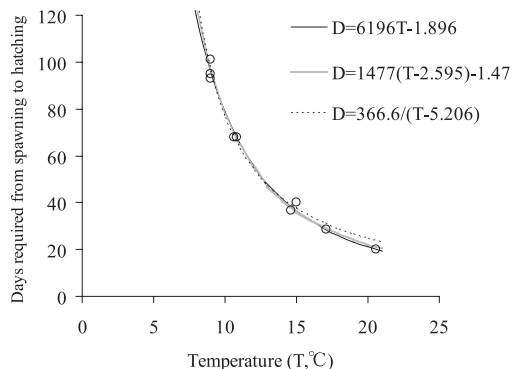


図2-21 水温と孵化養日数との関係および3つの非線形モデル

$$\text{べき乗式: } D = 6196T^{-1.896}$$

$$(AIC=114.77)$$

$$\text{Belehradekの式: } D = 1477(T-2.595)^{-1.47}$$

$$(AIC=110.57)$$

$$\text{有効積算温度測の式: } D = 366.6/(T-5.206)$$

$$(AIC=116.25)$$

これらのモデル式のうち、Belehradekの式が最小のAICを示し、適合度が良かった。生物学的零度を示すパラメータ a は2.595℃であった。しかし、実際には5℃の実験区において発生が停止し、孵化しなかった。有効積算温度側の式で示されたパラメータ a は5.206℃で、実験結果に矛盾しなかった。

考 察

実験結果より、ヤリイカ卵は、発生途中に水温が7℃に低下すると孵化率が低下すること、さらに、5℃に低下したままでは発生が停止して孵化しないこと、また、一時的に5℃の水温にさらされると孵化率が低下することが明らかになった。これらの結果は、Sakurai et al. (2002) の報告を支持するものであった。また、本研究により、ヤリイカ卵が一時的に5℃の水温にさらされた場合、その期間が長いほど孵化率が低下すること、特に、発生段階の中期にさらされると、孵化率が極めて低くなることが明らかになった。発生段階の中期に30日間5℃の水温にさらされると、その後の発生はStage24～26で停止し死亡した。また、水温が5℃に低下した際の発生はStage22～23で停止し死亡した。これらのことから、Stage23前後の発生段階が特に低水温に弱いことが示唆された。Stage23前後とは眼、鰓、平衡石、外套膜、色素などの体形成がなされる時期に当たる (Baeg et al., 1992)。この発生段階は、魚類においても水温変化に弱いことが知られている (Kiyono and Shinshima, 1983; Oozeki and Hirano, 1985)。

塩分による影響については、低塩分ほど孵化までの発生期間が長くなり、塩分27.2psu以下では、胚の死亡率が増加し孵化率も低下することが明らかになった。また、胚発生途中で卵が一

時的に発生に不適な塩分21psuにさらされた場合には、すべての胚が死亡することが明らかとなった。

孵化率に対する水温と塩分の最適条件について、応答曲面法により水温が12.2℃、塩分が36.0psuと推定された。孵化率は水温と塩分および両者の相互作用を受けることが示された。正常に発生が進行し孵化した実験区の孵化率は80%を越えていたことから、便宜的に80%孵化率を正常発生の目安として水温範囲と塩分範囲を応答曲面法で推定した。正常孵化率80%を示す水温下限は8.3℃、塩分下限は28.0psuであった。また、実験の条件範囲を超えるが、応答曲線から孵化率80%を示す水温上限は16.0℃、塩分上限は43.9psuと推定された。水温と孵化までの日数との関係については、Belehradekの式が最も適合が良かった。しかし、Belehradekの式が示した生物学的零度は2.595℃であり、実験により確認された5℃を下回った。有効積算温度側の式では、Belehradekの式に比べると適合がわずかに劣るものの、生物学的零度は5.206℃を示し、実験結果に矛盾しなかった。このことから、水温と孵化までの日数の関係は有効積算温度側の式が適していると判断した。

イカ類の胚発生に対する水温耐性については、スルメイカ*Todarodes pacificus*では約15-23℃ (Sakurai et al., 1996)、ヨーロッパヤリイカ*Loligo vulgaris*では90%孵化成功率が12-17℃ (Oosthuizen et al., 2002)と推定され、水温が再生産の成否に影響を与えることが示されている。本実験によるヤリイカの正常孵化率80%の水温耐性は下限が8.3℃と推定された。この値は、第3章第1節で示す産卵群の漁場水温の下限とほぼ一致する。ヤリイカの産卵場となる日本海北部の沿岸水温は季節的、経年的に変化し (平井, 1995)、時には5℃を下回ることもある。ヤリイカの産卵期は1～6月と長く、水温下降期に産み付けられた卵が発生に不適な水温にさらされることが予想される。Sakurai et al. (2002) が指摘しているとおり、ヤリイカの再生産の成否を検討する場合には、産卵海域の

現場水温のモニタリングが重要である。

一方、イカ類の胚発生に対する塩分耐性の下限については、ホタルイカ*Watasenia scintillans*が29.9 psu (林 1997)、ヨーロッパヤリイカ*Loligo vulgaris*が28psu (D'Aniello et al., 1989)、ヨーロッパコウイカ*Sepia officinalis*が25psu (Paulij et al., 1990)である。本実験によるヤリイカの正常孵化率80%を示す塩分下限 (28.0psu) は、ヨーロッパヤリイカと同じ値で、ホタルイカより低く、ヨーロッパコウイカより高かった。これら4種の塩分耐性の違いは、産卵場と胚発生速度の違いによると思われる。ホタルイカは外海に浮遊卵として産卵し、孵化までには6～14日間程度である (林, 1989) のに対して、他の3種は沿岸の海底基質に卵嚢を付着させて産卵し、孵化には18～111日間程度 (ヤリイカ) を要する。つまり、ホタルイカに比べて他の3種は、河川などからの低塩分水の影響を受けやすい環境条件にあることにより、塩分耐性の違いが生じていると思われる。しかし、ヤリイカの卵嚢が産卵される沿岸海域の水深は、北日本では主に5-30mであり (田村ら, 1981)、沿岸表層を一時的に覆う河川水由来の低塩分水 (笠井, 2003) の影響は少ないと判断される。ただし、集中豪雨など大量の河川水が沿岸に流入し、それが潮流や波浪により攪拌されて海底近くまで低塩分水が覆う場合には、ヤリイカの再生産に大きな影響があると考えられた。

第3章 北日本個体群の漁獲動向と海洋環境、および漁況予測

イカ類の漁場は水温環境と関係があることが知られており (奈須ら, 1991; Waluda and Pierce, 1998)、水温環境をもとにイカ類の漁獲量予測モデルが開発されてきた (横田ら, 1998; Miyahara et al., 2005)。イカ類の資源変動は、海洋環境変化に起因する再生産・加入過程の成否に影響して起きると考えられている (桜井, 1998)。このようなことから、ヤリイカの分布回遊が海洋環境変化にどのように応答している

のかを明らかにすることは、資源変動要因あるいは漁況予測の検討に役立つ。そこで、北日本各地の漁獲量と海洋環境データを用いて、漁場水温、漁場の時空間変化と海洋環境との関係を調べ、得られたデータを基に、初漁日と漁獲量予測の手法の検討、および北日本個体群の分布と資源変動に対する海洋環境変化の影響を調べた。

3.1 漁場水温と初漁日予測

ヤリイカの分布域の水温や漁場の水温については、いくつかの知見がある（表3-1）。ヤリイ

表3-1 各地の漁場水温

Fishing ground	Maturity condition	Period	Temperature (°C)	Reference
Offing of Shimane Prefecture	Immature	Jul. - Nov.	4 - 15	Kitazawa et al., 1987
Offing of Yamagata Prefecture	Immature	Sep. - Nov.	6 - 18	Sato, 1987
Offing of Shimane Prefecture	Mature	Dec. - May	9 - 13	Kitazawa et al., 1987
Coast of Kyoto Prefecture	Mature	Dec. - Apr.	10 - 16	Washio et al., 1982
Coast of Ishikawa Prefecture	Mature	Dec. - Apr.	10 - 15	Tsuda, 2004
Coast of Sado, Niigata Prefecture	Mature	Jan. - Apr.	10 - 15	Niigata, 1984
Coast of Tobishima, Yamagata Prefecture	Mature	Jan. - May	8 - 11	Sato, 1988
Coast of Ajigasawa, Aomori Prefecture	Mature	Jan. - Jun	7.6 - 11.3	Aomoriken, 1983
Coast of Shiribeshi, Hokkaido	Mature	Apr. - Jun	7 - 14	Ishii and Murata, 1976

カ未成体の分布域の水温は4～18℃、産卵群を対象とした漁場の水温は7～16℃の範囲で、海域によって異なる。これらの分布水温と漁場水温は、北海道を除くと1980～1987年に調査されたものである。日本海の冬季海面水温は、低温期の1980年代から高温期の1990年代への変化が顕著であり（平井, 2001）、1988/89年に寒冷から温暖への小規模レジームシフトが起きたとされている（見延, 2001）。温暖期に入った1990年代以降の漁場水温は調査されていない。また、これらの報告の多くは、月1回の海洋観測から推定された漁場域の水温であり、ヤリイカを漁獲する漁具に直接水温計を取り付けて常時観測されたものではない。

ヤリイカの漁場水温が比較的狭い範囲であるならば、漁場や漁期を予測する上で、漁場水温を明らかにする意義は大きい。そこで、直接漁具に水温計を取り付けて、漁場水温を明らかにし、漁場水温に基づく初漁日予測の検討を行った。

材料と方法

北日本ヤリイカ個体群の主要漁場となっている青森県太平洋側の八戸沖の沖合底びき網漁業、青森県日本海側の鰺ヶ沢・大戸瀬地区の底建網漁業、および小泊地区の定置網と棒受網漁業、ならびに北海道渡島支庁の松前町の定置網と棒受網漁業の4地区において、日別漁獲量と漁場水温との関係を調べた（図3-1）。ただし、

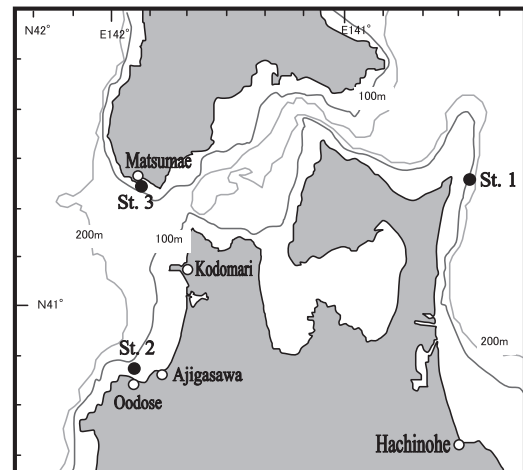


図3-1 漁獲調査地点（○）と水温観測地点（●）

八戸地区は日別データがないため、月別データとした。

漁獲量データは、八戸みなと漁協、株式会社八戸魚市場、鰺ヶ沢漁協、大戸瀬漁協、小泊漁協、下前漁協、および松前さくら漁協より提供頂いた。水温データは、東北区水産研究所発行の東北海区水温図100m（<http://www.myg.affrc.go.jp/kaiyo/temp/temp.html>）を用いて、青森県尻屋崎東方沖St. 1（図3-1）の100m層水温を月別に読み取った。また、青森県日本海側に位置する大戸瀬地先水深25m地点St. 2（図3-1）に設置された定置網に、小型自記式水温計（アレック電子社製MDS-T）を取り付けて、底層の水温を10分間隔で観測した。北海道では、松前町大崎地先St. 3（図3-1）のコンブ養殖施設に取り付けた記録式水温計による海面下5mの日別水温を用いた。解析期間は1998～2005年とし、漁期は8月から翌年7月までとした。

小泊地区の初漁日を大戸瀬地先St. 2の日別水

温から予測する方法を検討した。予測の方法は、初漁日が水温によって規定されていると仮定し、その水温に達した時点如初漁日とした。そのため、水温を予測する必要がある。初漁日はおよそ4月上旬前後であることから、1～2月の水温をもとに、その後6月30日までの水温予測を試みた。1～6月の水温は、3月頃の最低水温を中心に放物線を描くと思われたことから、水温変化を二次方程式で表現することとした。1999～2005年の各年1～6月の観測値を二次方程式に近似させて各年の実測式を算出した。

$$Y = ax^2 + bx + c$$

xは基準日1月1日からの日数を、Yはx日後の水温を示す。パラメータはMicrosoft Excelのソルバー機能を用いて最小二乗法により推定した。次に、1～2月の観測値を入力し、ソルバー機能を用いて二次方程式に近似させて、6月までの予測式を算出した。その際、ソルバー計算のパラメータの初期値は1999～2005年の実測式の平均値を採用し、制約条件としては、最低水温が1999～2005年の実測式の最大値を下回るように設定するとともに、6月の最高水温が1999～2005年の実測式の最小値を上回るように設定した。

結 果

八戸地区の沖合底びき網漁業による盛漁期はおおむね11～1月であり、尻屋崎東方沖St. 1の100m深水温が最低となる2～3月に漁獲量が急激に減少した(図3-2)。月別漁獲量からみて、

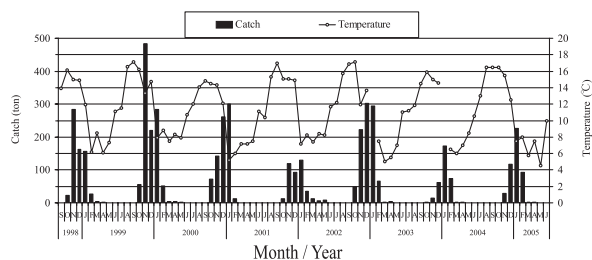


図3-2 八戸地区の月別漁獲量と尻屋崎東方沖St.1の100m深水温の推移

便宜的に月間50トンを超える期間を盛漁期と定めると、盛漁期の水温は5.2～16.2℃の範囲であった(図3-3)。ただし、12～2月は水温が急

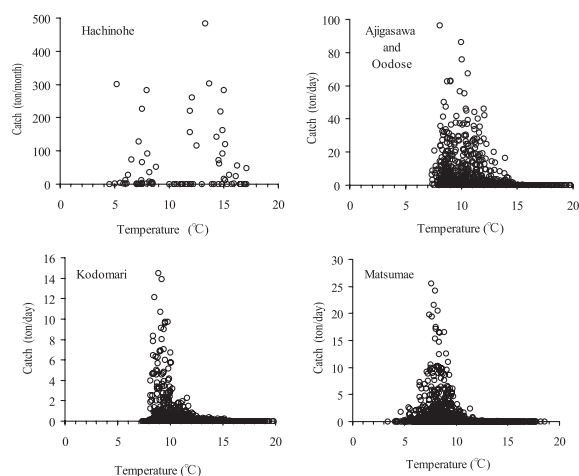


図3-3 水温と漁獲量との関係、八戸地区は月別データ、その他の地区は日別データ

激に急低下するため、実際の漁場の水温と差が生ずる場合がある。

鯨ヶ沢・大戸瀬地区の底建網漁業による盛漁期はおおむね1～3月であった(図3-4)。日別漁獲量からみて、便宜的に日間5トンを超える期間を盛漁期と定めると、盛漁期の水温は7.4～13.9℃で、平均9.9℃であった(図3-3)。

小泊地区の定置網・棒受網漁業による盛漁期は4月頃であった(図3-4)。日別漁獲量からみて、便宜的に日間3トンを超える期間を盛漁期と定めると、盛漁期の水温は8.1～10.2℃で、平均9.1℃であった(図3-3)。

松前地区の定置網・棒受網漁業による盛漁期は4月頃で、2月頃に多少漁獲されるが、水温が最低となる3月頃に漁切れする傾向があった(図3-5)。日別漁獲量からみて、便宜的に日間3トンを超える期間を盛漁期と定めると、盛漁期の水温は6.5～11.1℃で、平均8.3℃であった(図3-3)。

以上4地区の中で盛漁期の水温範囲が最も狭い小泊地区を対象に、水温から初漁日を予測することを検討した。1999～2005年の1～6月の日別水温について、観測値とそれを近似した二次方程式(実測式)、および1～2月の観測値

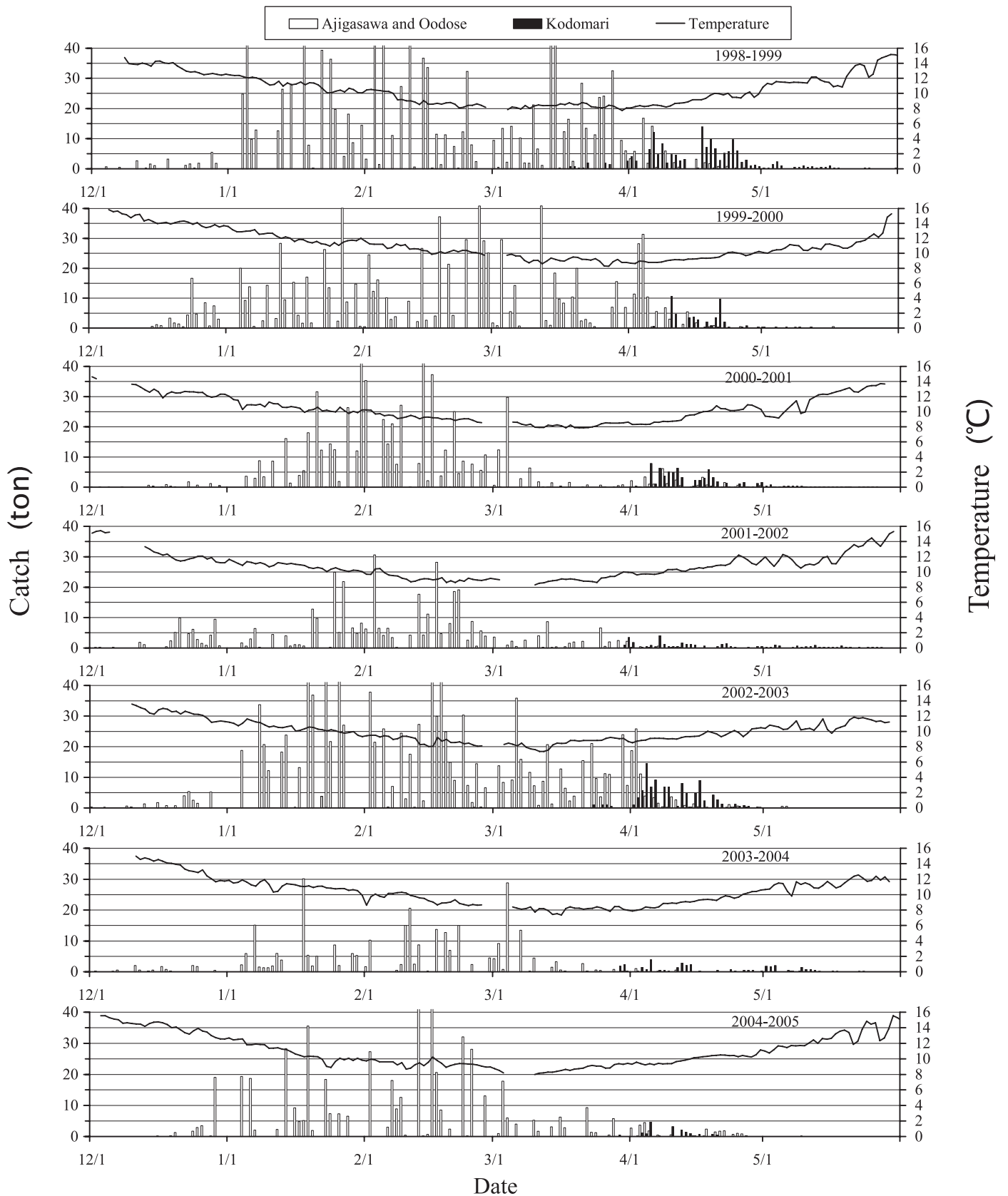


図3-4 鰯ヶ沢・大戸瀬地区と小泊地区の日別漁獲量および大戸瀬地先St.2の底層水温の推移

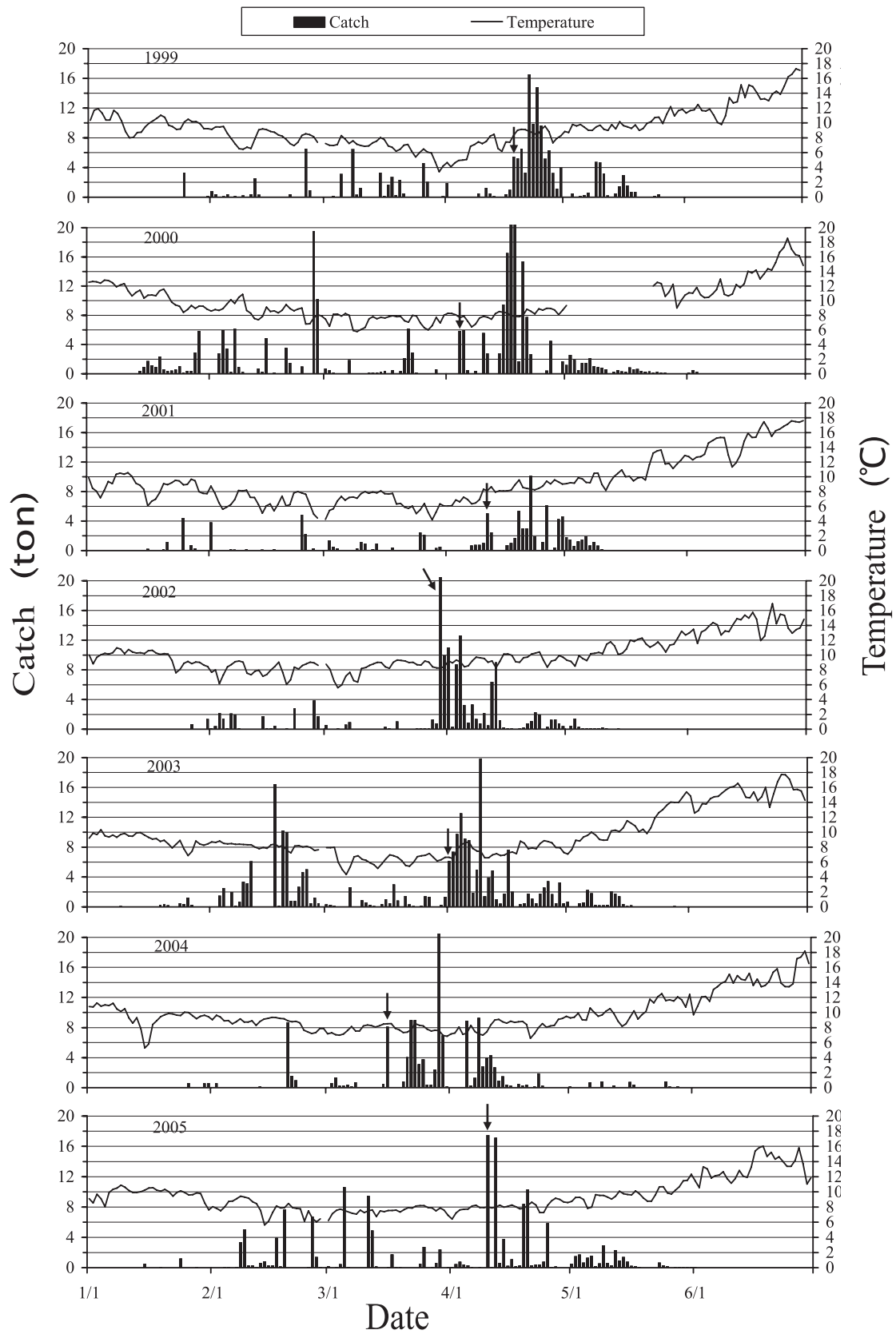


図3-5 松前地区の漁獲量と松前町大崎地先St.3の表層水温の推移、矢印は推定された春産卵グループの初漁日を示す

をもとに6月までの水温を予測した予測式を図3-6に示した。この実測式を用いて、初漁日と水

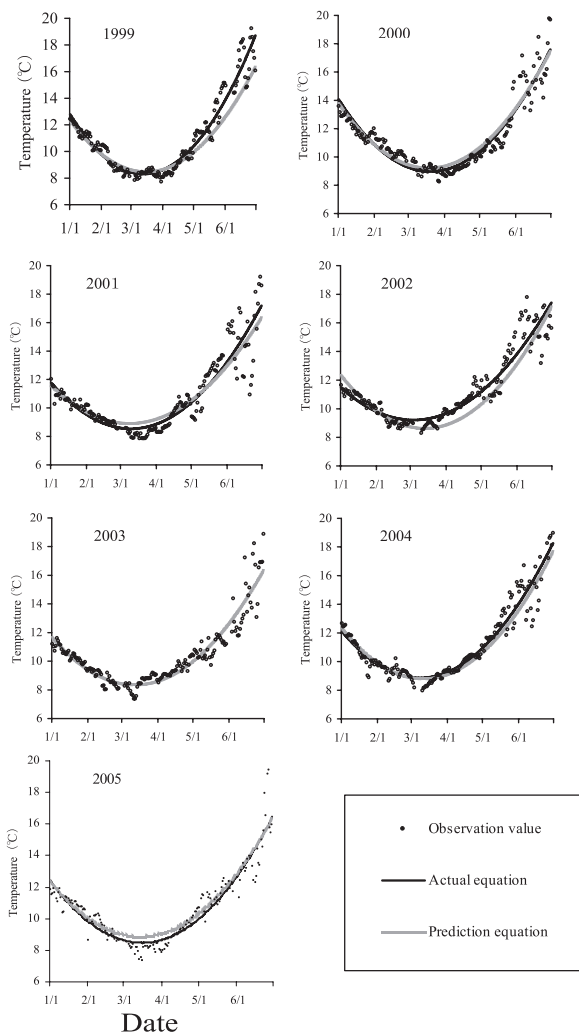


図3-6 大戸瀬地先St.2の日別底層水温の実測値、実測式および予測式

温との関係を調べたところ、最低水温と初漁日水温との間に有意な関係が見られた(図3-7)。つまり、最低水温がわかれば、この関係式を用いて初漁日水温を推定し、初漁日水温に達した日を初漁日として導き出すことが可能である。そこで、1～2月の観測値をもとにした水温の予測モデルから、初漁日を予測した(図3-8)。予測した初漁日は、1999年に12日遅い予測日となったが、これを除くと-1～+5日の範囲で、予測日が遅くなる傾向があった。

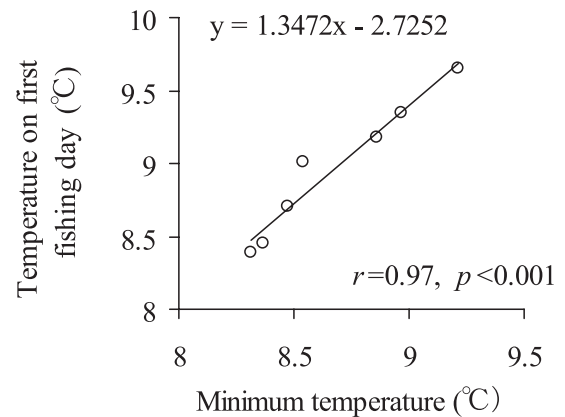


図3-7 大戸瀬地先St.2の最低水温と小泊地区の初漁日水温との関係

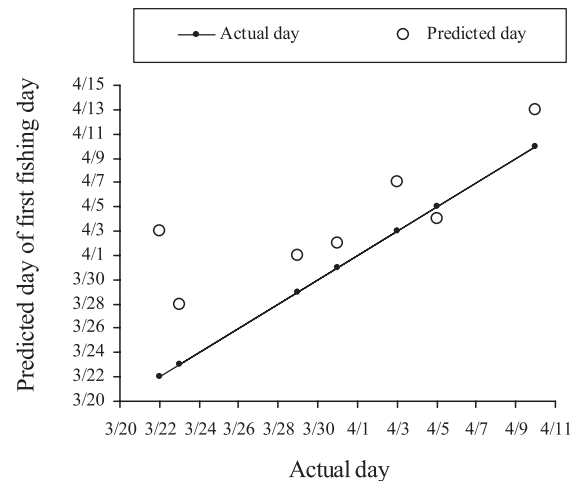


図3-8 大戸瀬地先St.2の水温予測式から推定した小泊地区の初漁日

考 察

得られた漁場の水温について、過去の知見と比較した。八戸地区の沖合底びき網漁業による漁場の水温は5.2～16.2℃の範囲と推定された。当漁場では、未成体を主体に漁獲していることから(第2章第1節)、この漁場の水温は未成体の分布水温にあたる。1980年代に調査された未成体の分布水温は、島根県が4～15℃(北沢ら, 1987)、山形県が6～18℃(佐藤, 1987)であり、本調査結果とほぼ同様の水温帯であった。産卵期を対象とした盛漁期の漁場水温は、鰯ヶ沢・大戸瀬地区で7.4～13.9℃、小泊地区で7.9～11.7℃、松前地区では6.5～11.1℃の範囲と

推定された。1980年代以前に調査された産卵期の漁場水温は、青森県日本海が7.6～11.3℃（青森県，1983），北海道後志沿岸では7～14℃（石井・村田，1976）と報告されていることから，本調査結果とほぼ同様の水温帯であった。以上のように，1980年代の低温期と1990年代以降の高温期で漁場水温に変化は見られず，ヤリイカの分布域が水温に規定されていると考えられた。

小泊地区の初漁日を大戸瀬地先水温から予測することを検討した結果，1～2月の大戸瀬地先水温をもとに予測することが可能と判断できた。ただし，今回の予測では最大で12日の誤差があり，予測日が遅れる傾向にあった。これは，水温の予測式に用いた二次方程式に原因があると考えられる。1月から6月までの水温が，3月頃の最低水温を中心に放物線を描くことを想定して二次方程式を採用した。ところが，初漁日の予測日が遅れるということは，水温の上昇速度が想定したよりも速かったためと考えられる。このことから，今後は，水温の予測式に二次方程式とは別の式を検討する必要がある。また，鰯ヶ沢・大戸瀬地区と松前地区においても初漁日がある程度の水温で規定されていることが示唆されたため，小泊地区と同様の手法で初漁日予測を検討する必要がある。

3.2 漁場の時空間変化と海洋環境との関係

前節において，ヤリイカの漁場水温を明らかにし，産卵期の漁場水温が狭い範囲であることを示した。このことから，水温の年変化に伴って漁場が時空間的に変化する可能性がある。ここでは，資源変動要因と漁況予測手法を検討するための基礎的知見を得ることを目的に，漁場の時空間変化と海洋環境との関係を調べた。また，第1章において，北日本個体群の産卵回遊経路が冬と春で異なることを示し，太平洋側で育った個体が冬に，日本海側で育った個体が春に産卵回遊することを推定した。このような北日本個体群が日本海と太平洋側に分散する仕組みについて，海洋環境との関係について検討した。

試料と方法

漁獲データは，石川県～北海道と岩手県の範囲とした。海域の区分は，基本的に県別支庁別とし，檜山支庁～網走支庁までを檜山以北として一括に扱い，青森県は日本海，津軽海峡および太平洋の3海域に分け，石川県は沿岸漁業（能登半島東側）のみとした（図3-9）。漁期は

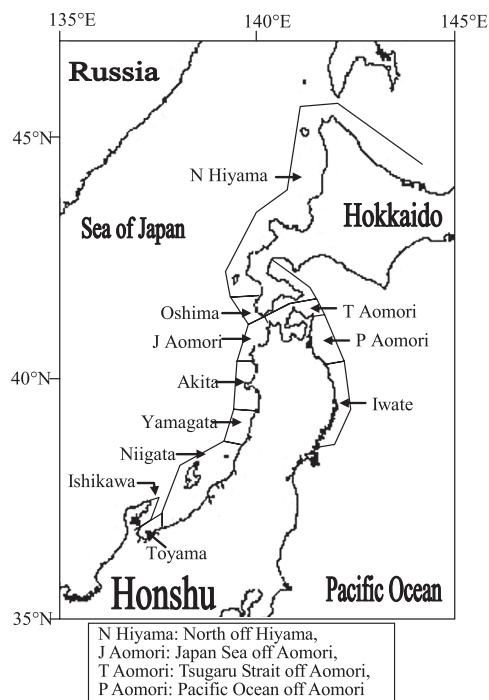


図3-9 漁獲量集計区分、N Hiyama：檜山支庁以北、Oshima：渡島支庁、J Aomori：青森県日本海、T Aomori：青森県日本海、T Aomori：青森県津軽海峡、P Aomori：青森県太平洋、Iwate：岩手県、Akita：秋田県、Yamagata：山形県、Niigata：新潟県、Toyama：富山県、Ishikawa：石川県沿岸漁業

8月～翌年7月までとした。漁場の時空間変化を見るため，便宜的に冬に産卵回遊するグループ（冬産卵グループ）と春に産卵回遊するグループ（春産卵グループ）に分けて漁獲量を集計した。第1章で，冬産卵グループは，未成体期に噴火湾から岩手県までの太平洋海域と津軽海峡域で生活し，1～2月に津軽海峡域から青森県日本海海域で産卵すると推定し，春産卵グループは，未成体期に北海道余市付近から能登半島西側の日本海海域で生活し，能登半島付近

では1月から産卵するが、多くは3～6月に新潟県から北海道宗谷付近まで北上しながら産卵し、一部は津軽海峡域で産卵すると推定した。このような根拠から、冬産卵グループの漁獲区分を、渡島支庁、青森県および岩手県の8月～翌年2月までとし、その他を春産卵グループの漁獲区分とした。

海洋環境データは、6種類を用いた（図3-10）。対馬暖流の流量として、青森県舾作崎西

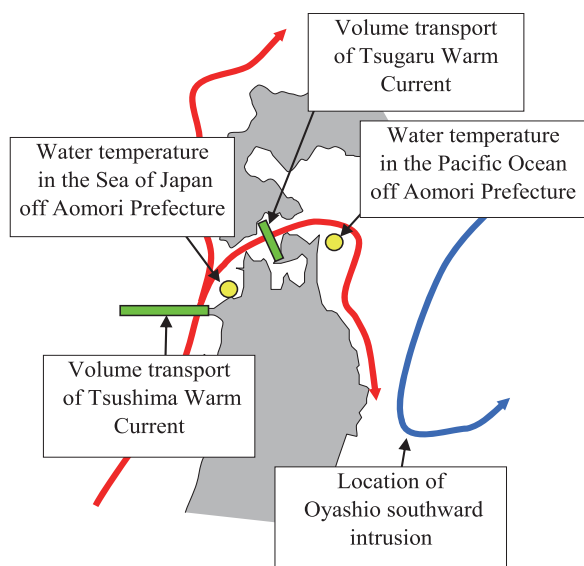


図3-10 解析に用いた海洋環境と観測地点

方の観測ラインにおける月1回（1，2，8月を除く）の海洋観測結果（佐藤，2001）を用いた。日本海の水温は、青森県鮎ヶ沢地先の定地定時観測結果を用いた。津軽暖流の流量は、西田ら（2003）に従い、青森県深浦町と北海道函館市の水位差より求めた。太平洋の水温としては、青森県尻屋崎東方沖水深150m地点の100m層水温を東北区水産研究所発行の東北海区水温図100m（<http://www.myg.affrc.go.jp/kaiyo/temp/temp.html>）から読み取るとともに、1997年以前は佐藤（2003）のデータを用いた。親潮の勢力指標として、南下緯度・経度を東北区水産研究所より提供頂いた。海洋環境データは月別の値を標準化して用いた。

解析期間は1984～2003年の20年間とし、その間の漁獲努力量の算出が困難であったことか

ら、漁獲努力量を一定と仮定して解析した。

解析は、次のように行った。まず、北日本個体群の分散の環境要因を検討するため、北日本個体群の漁獲量に対する冬産卵グループの漁獲比率と各海洋環境データとの相関関係を調べた。次に、産卵グループ別に、漁場の時空間変化を調べるため、海域別漁獲割合のデータを用いて主成分分析を行った。漁獲量ではなく漁獲割合のデータを用いたのは、漁獲年変動が類似する海域では、全海域のベクトルが同じ方向に変動するパターンの寄与率が高くなるため、海域の偏りを示す空間変化を検出することが困難であったためである。主成分分析から判断した特徴的な漁場の時空間変化について、各海洋環境データの年変化との相関関係を調べた。さらに、漁獲変動の環境要因を検討するため、北日本個体群の漁獲量の年変動と月別海洋環境データの相関関係を調べた。

結 果

漁獲量の推移

1984～2003年における海域別月別の漁獲量を図3-11に示した。青森県日本海海域では、1984～1988年は漁獲のピークが1月と4月にある2峰型を示すが、1989年以降では1～3月にピークが見られる単峰型の年が多く、冬産卵グループと春産卵グループを区別することが難しい年が多かった。それ以外の海域の漁獲のピークをみると、渡島支庁と青森県津軽海峡では2峰型、その他では単峰型を示し、産卵グループの区別が可能であった。

北日本個体群の漁獲量と、冬産卵グループと春産卵グループの漁獲割合の年変化を図3-12に示

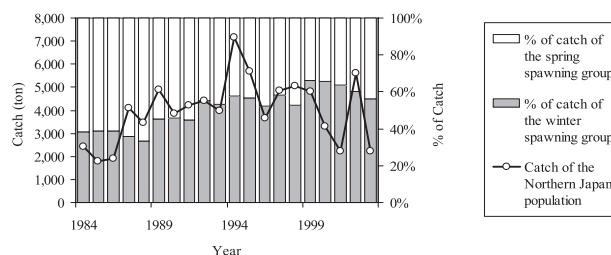


図3-12 北日本個体群の漁獲量、および冬産卵グループと春産卵グループの漁獲割合の年変化

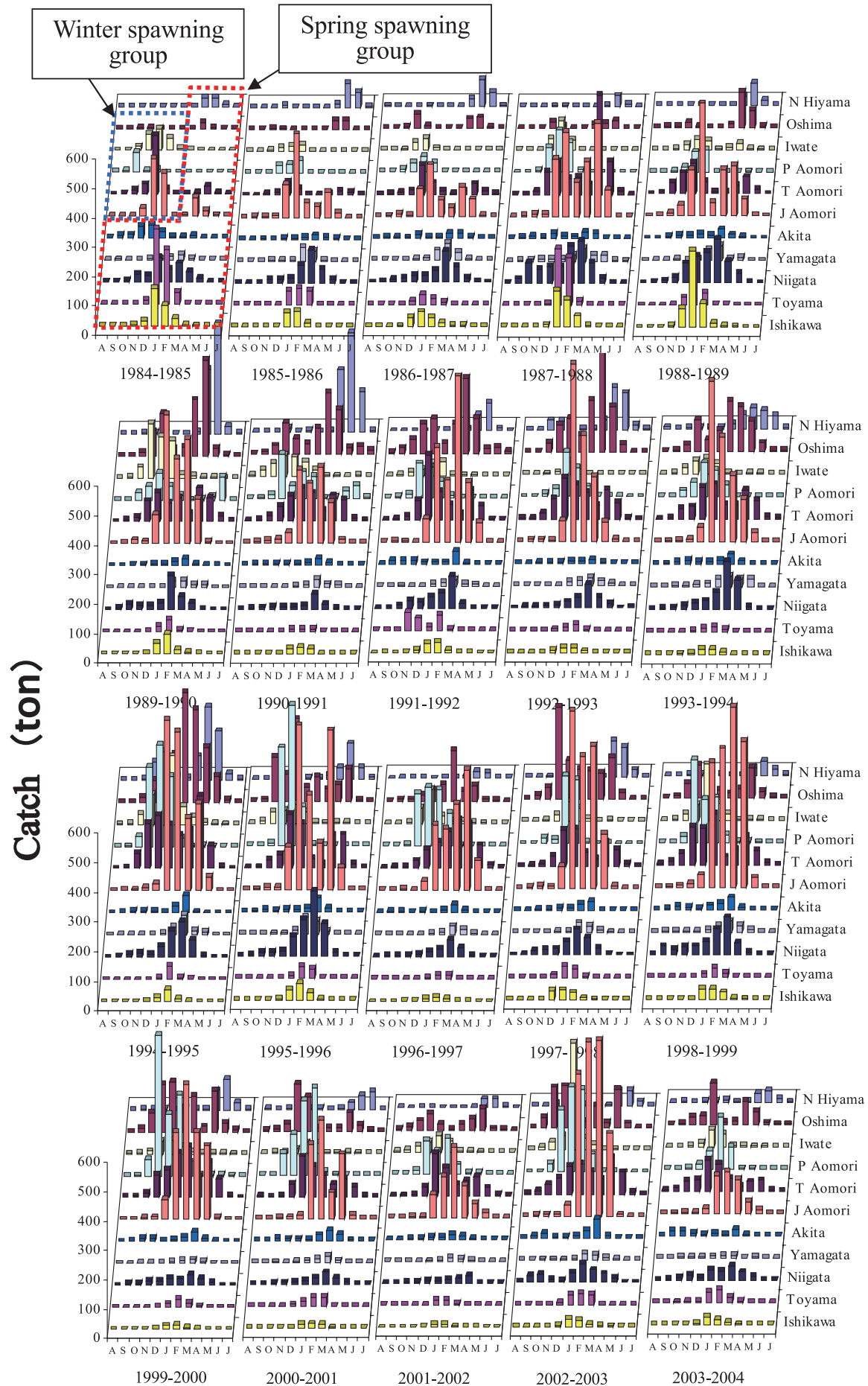


図3-11 海域別月別漁獲量の推移、および冬産卵グループと春産卵グループの漁獲集計区分

した。北日本個体群の漁獲量は、1984～1986年は低位、1987年に増加した後、1987～1999年は高位で推移したが、2000～2003年は大きく増減した。北日本個体群の漁獲量に占める冬産卵グループの漁獲量の割合は、1984～1999年では増加傾向にあったが、2000年以降はやや減少傾向を示した。

両産卵グループの海域別漁獲割合を図3-13に示

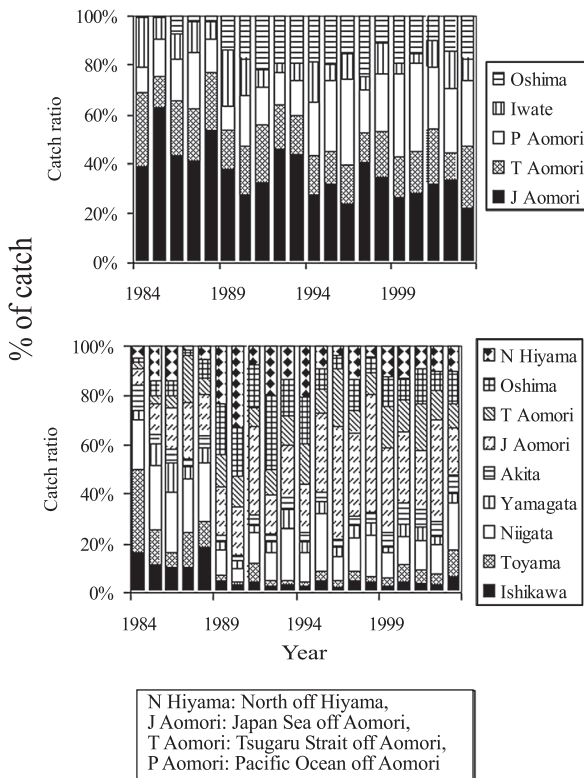


図3-13 冬産卵グループ（上図）と春産卵グループ（下図）の海域別漁獲割合の年変化

した。冬産卵グループの漁獲の特徴として、全期間を通じて青森県日本海海域の漁獲割合が最も多いこと、渡島支庁の漁獲割合が1985～1988年に少ないこと、青森県太平洋海域の漁獲割合が1994～2003年に多いことが上げられる。春産卵グループの漁獲の特徴として、北海道の漁獲割合が1989～1994年に多いこと、青森県の漁獲割合が1995～2002年に多いこと、新潟県～石川県の漁獲割合が1984～1998年に多いことが上げられる。

両産卵グループの漁獲割合と海洋環境との関係

北日本個体群に占める冬産卵グループの漁獲量の割合と海洋環境との相関係数を図3-14に示した。冬産卵グループの漁獲比率の年変化は、津軽暖流の流量と相関が見られ（図3-14）、特に、

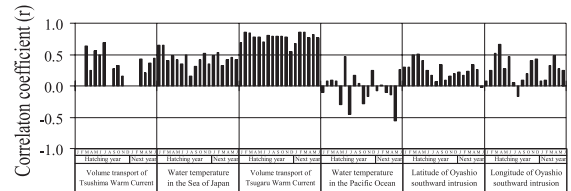


図3-14 北日本個体群に占める冬産卵グループの漁獲比率の年変化と月別の海洋環境データの年変化との相関係数

発生年の1～6月の平均流量と高い相関関係にあった（図3-15, $r=0.85$, $p<0.001$ ）。

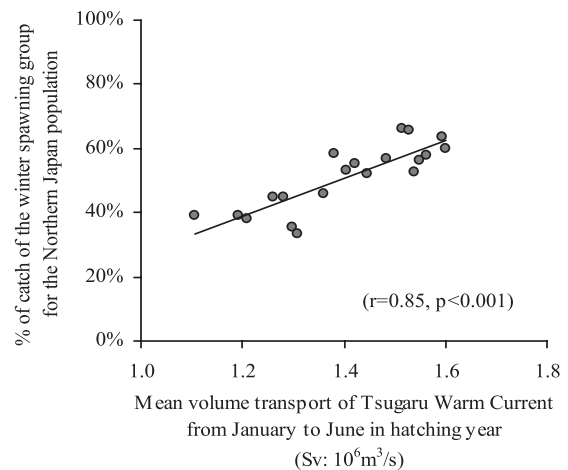


図3-15 発生年1～7月の津軽暖流平均流量と北日本個体群に占める冬産卵グループの漁獲量割合との関係

冬産卵グループと海洋環境との関係

冬産卵グループについて、海域別の漁獲比率を用いて主成分分析を行った（図3-16）。第1主

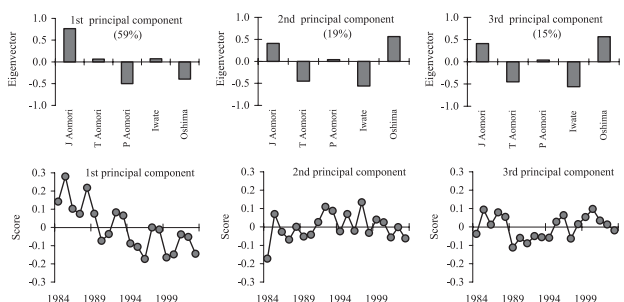


図3-16 冬産卵グループにおける海域別の漁獲割合による主成分分析結果 上図：海域別の固有ベクトル、下図：主成分得点の年変化

成分は、寄与率が59%で、固有ベクトルは青森県日本海海域が正值、その他の海域が0付近もしくは負値を示し、全海域に占める青森県日本海海域の割合がもっとも大きな変動パターンであると判断した。第2主成分以下の寄与率が19%以下であり、低いと判断して解析から除いた。次に、青森県日本海海域の漁獲比率と海洋環境との相関係数を図3-17に示した。青森県日本

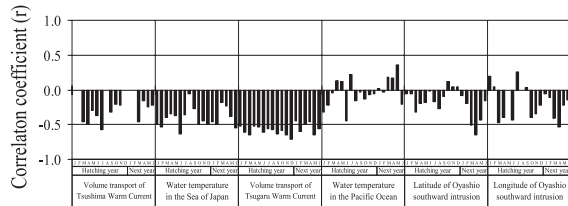


図3-17 冬産卵グループにおける青森県日本海海域の漁獲比率の年変化と月別の海洋環境データの年変化との相関係数

海海域の漁獲比率は、津軽暖流の流量と相関があり、特に、発生年の11～12月の平均流量と高い負の相関関係にあった（図3-18, $r=0.78$, $p<0.001$ ）。

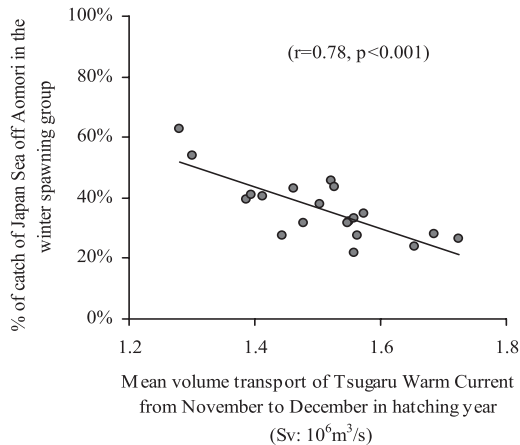


図3-18 発生年11～12月の津軽暖流平均流量と冬産卵グループのうち青森県日本海海域の漁獲割合との関係

春産卵グループと海洋環境との関係

春産卵グループについて、海域別の漁獲割合を用いて主成分分析を行った（図3-19）。第1主成分は、寄与率が46%で、固有ベクトルは青森県日本海海域と秋田県を境に南北で逆位相を示すパターンであり、全海域に占める青森県日本海海域以北の漁獲割合を示した変動パターンであると判断した。第2主成分は、寄与率39%

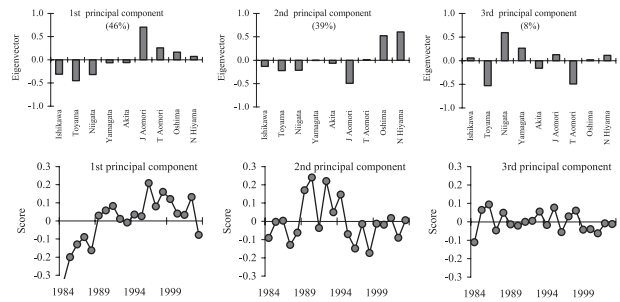


図3-19 春産卵グループにおける海域別の漁獲割合による主成分分析結果 上図：海域別の固有ベクトル、下図：主成分得点の年変化

で、固有ベクトルは北海道と青森県を境に南北で逆位相を示すパターンであり、全海域に占める北海道の漁獲割合を示した変動パターンであると判断した。第3主成分は寄与率が8%であり、低いと判断して解析から除いた。第1主成分の全海域に占める青森県日本海海域以北の漁獲割合は、青森県日本海海域の水温と相関があり（図3-20）、特に発生した翌年の1～2月の平

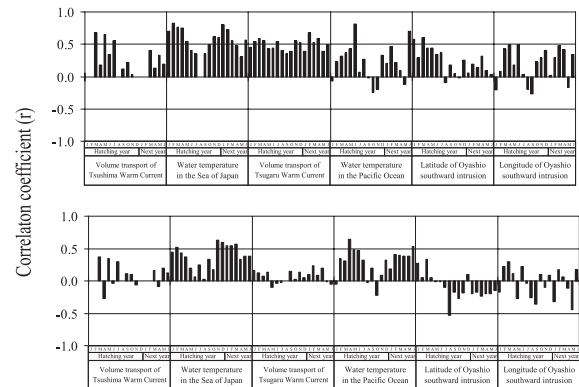


図3-20 春産卵グループにおける青森県日本海海域以北の漁獲割合の年変化（上図）北海道の漁獲割合の年変化（下図）と月別の海洋環境データの年変化との相関係数

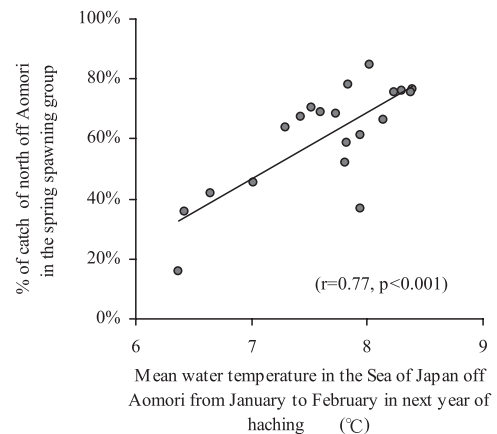


図3-21 発生した翌年1～2月の青森県日本海海域の平均水温と春産卵グループに占める青森県日本海以北の漁獲割合との関係

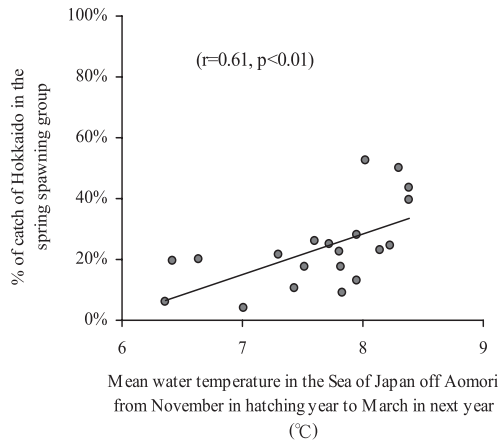


図3-22 発生年11月～翌年3月の青森県日本海海域の平均水温と春産卵グループに占める北海道の漁獲割合との関係

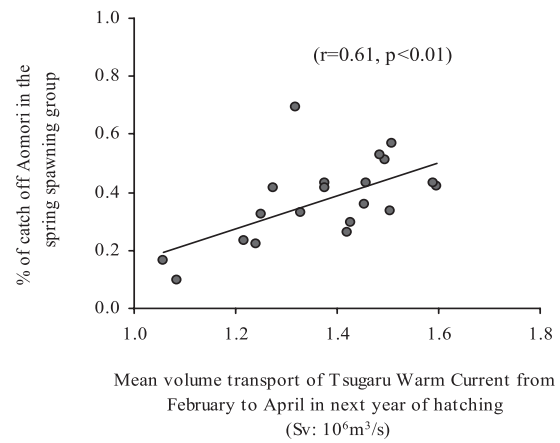


図3-24 発生した翌年2～4月の津軽暖流平均流量と春産卵グループに占める青森県日本海～津軽海峡海域の漁獲割合との関係

均水温と高い相関関係にあった（図3-21, $r=0.77$, $p<0.001$ ）。第2主成分の全海域に占める北海道の漁獲割合は、青森県日本海海域の水温と相関があり（図3-20）、特に発生年11月～翌年3月の平均水温と高い相関関係にあった（図3-22, $r=0.61$, $p<0.01$ ）。全海域に占める青森県日本海海域以北の漁獲割合および北海道の漁獲割合はともに青森県日本海海域の水温と相関関係にあった。そこで、全海域に占める青森県の漁獲割合について調べた。全海域に占める青森県の漁獲割合は、津軽暖流の流量と関係があり（図3-23）、特に発生した翌年2～4月の平均流量と

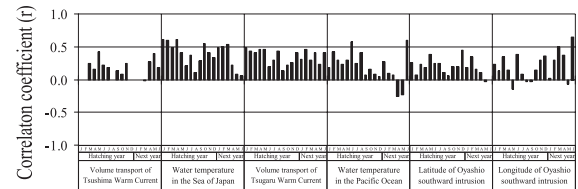


図3-25 北日本個体群の漁獲量の年変動と月別の海洋環境データの年変化との相関係数

発生年の1～4月の平均水温と高い正の相関関係にあった（図3-26, $r=0.64$, $p<0.01$ ）。

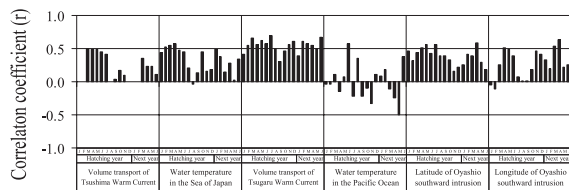


図3-23 春産卵グループに占める青森県日本海～津軽海峡海域の漁獲割合の年変化と月別の海洋環境データの年変化との相関係数

高い正の相関関係にあった（図3-24, $r=0.61$, $p<0.01$ ）。

漁獲量の年変動と海洋環境との関係

北日本個体群の漁獲量の年変動と海洋環境との相関係数を図3-25に示した。漁獲量の年変動は、日本海の水温と相関があり（図3-25）、特に

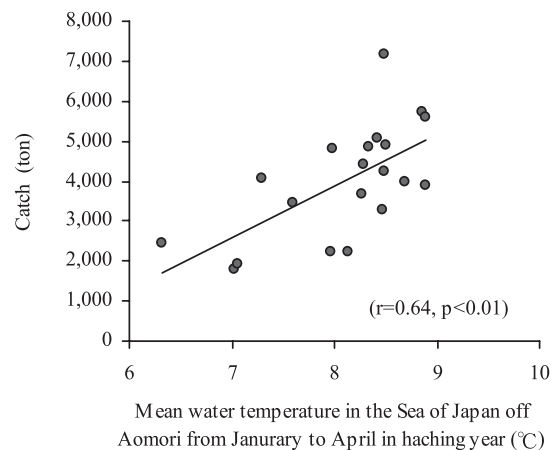


図3-26 発生年1～4月の青森県日本海海域の平均水温と北日本個体群の年間漁獲量との関係

考 察

産卵期～初期生活期の1～6月に津軽暖流の流量が多いほど、その年に産まれた北日本個体群のうち冬産卵グループの割合が多くなる関係

が示された（図3-15）。冬産卵グループは太平洋側，春産卵グループは日本海側で成長すると推定されることから，北日本個体群は，産卵期～初期生活期の津軽暖流の流量が多いほど，太平洋側へ分散する割合が多くなると考えられた。そのプロセスについて考えてみる。産卵期に津軽暖流の流量が多い場合，冬産卵グループでは，津軽海峡域を軸に太平洋側での漁獲割合が多くなり（図3-18），春産卵グループでは，能登半島から宗谷半島の範囲内で青森県日本海海域～津軽海峡域での漁獲割合が多くなる（図3-24）。つまり，津軽暖流の流量によって産卵群の分布域が変化し，流量が多いほど，孵化幼生が太平洋側に輸送されやすい条件の海域に産卵群が多く集まると考えられた。また，初期生活期に津軽暖流の流量が多い場合は，孵化幼生が津軽暖流に沿って太平洋側に運ばれやすくなると考えられる。結論として，産卵期～初期生活期の津軽暖流の流量が産卵海域と孵化幼生の輸送条件に影響を与えるため，北日本個体群の分散が津軽暖流の流量に規定されていると考えられた。

また，産卵期に青森県日本海側の水温が高いほど，春産卵グループは青森県以北での漁獲割合が多くなる関係が示された（図3-21）。水温変化に応答して漁場域が移動することは，イギリス周辺のヤリイカ類（*L. vularis*, *L. forbesi*）でも報告されている（Waluda and Pierce, 1998）。このような水温または海流の変化と漁場の時空間変化との関係を利用すれば，漁場形成の予測が可能と考えられることから，次節において，漁況予測の可能性を検討する。

さらに，北日本個体群の漁獲の年変動と発生年の1～4月における日本海の水温との間に正の相関関係が見られた（図3-26）。長沼（2000）も，対馬暖流の春季の水深50m水温と青森県のヤリイカ漁獲量との間に相関関係があることを報告している。ヤリイカ資源変動の要因として，産卵期～初期生活期の水温が関与している可能性が考えられる。この資源変動要因については第4章において考察する。

3.3 漁況予測

前節において，水温と海流の変化に応答してヤリイカの漁場域が変化することが示された。これらの関係，および北日本個体群の分布・回遊の知見に基づいて漁況予測の手法を検討するため，漁獲データと海洋データを用いて漁況予測を試みた。

材料と方法

漁況予測の対象は冬産卵グループとし，海域は北海道渡島支庁，青森県および岩手県の範囲（図3-27），漁期は8月から翌年2月までとし

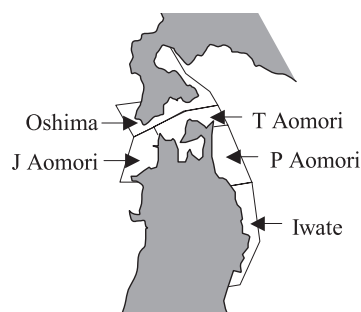


図3-27 漁況予測の対象海域、渡島支庁（Oshima）、青森県日本海海域（J Aomori）、青森県津軽海峡海域（T Aomori）、青森県太平洋海域（P Aomori）、岩手県（Iwate）

た。解析期間は1984～2005年とした。予測の方法は，8～11月の漁期序盤の漁獲量から，その後の漁獲量を予測することとした。目的変数は12月～翌年2月までの漁獲量（Y1）とし，説明変数は8～11月の漁期序盤の漁獲量（X1）とした（図3-28）。漁場海域の時空間変化が予想される

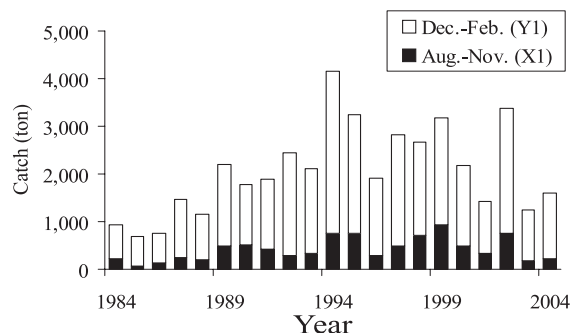


図3-28 対象海域のヤリイカ漁獲量の年変化および目的変数（Y1）と説明変数（X1）

ことから、全海域に占める青森県日本海海域の漁獲割合と関係があった11～12月の津軽暖流の平均流量（X2）も説明変数に加えた（図3-29）。さらに、成長が早い年は漁獲加入も早く

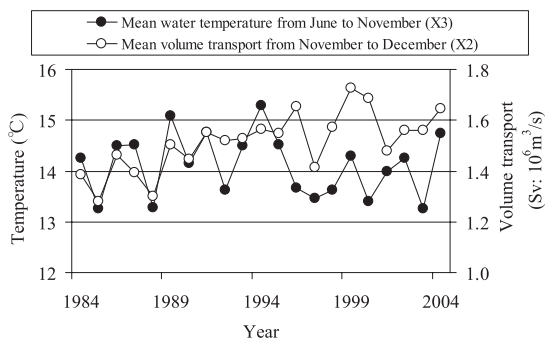


図3-29 説明変数として用いた津軽暖流11～12月平均流量（X2）と尻屋崎東方沖水深100m層の6～11月平均水温（X3）の年変化

なることが予想されることから、成長と関連があった（第2章）尻屋崎東方沖水深100m層の6～11月の平均水温（X3）を説明変数に加えた（図3-29）。これら3つの説明変数を用いた重回帰分析により、12月～翌年2月までの漁獲量（Y1）の予測を検討した。モデルの選択は、自由度調整済み決定係数とAICにより決定した（山田・北田, 2004; Miyahara et al., 2005）。

次に、漁業経営上ヤリイカに大きく依存している青森県日本海に海域を限定して予測を試みた。目的変数は青森県日本海海域の12月～翌年2月までの漁獲量（Y2）とし、上述の3つの説明変数（X1-3）を用いて重回帰分析を行った。また、8～11月の漁期序盤の漁獲量（X1）と全海域全期間の漁獲量（X4）との単回帰式と、11～12月の津軽暖流の平均流量（X2）と全海域に占める青森県日本海海域の漁獲割合（X5）との単回帰式を掛け合わせたモデル（Model I）も加えて検討した。

$$\text{Model I} = X4 \cdot X5,$$

$$X4 = aX1 + b, \quad X5 = cX3 + d$$

モデルの選択は、自由度調整済み決定係数、AIC、および1995～2004年における前年までパラメータにより外挿した予測値のAICを比較して決定した。

また、漁業情報に基づかない予測手法を検討するため、着底トロールによる漁獲加入直後の幼イカの分布密度を調べた。着底トロール調査は、2001～2005年の毎年10月後半に実施した。調査海域は青森県太平洋側とし、水深50～100m, 100～200m, 200～300mの3水深帯で各4調査点を設けた。着底トロール網の仕様は、袖網長7.5m, 網口幅2m, 網口丈2m, 内網目合11mmで、開口板により網口を最大限大きくするようにした。操業は、青森県試験調査船青鵬丸（65トン）を用い、全て日中に行い、曳網速度は2～3ノットを目安とした。曳網面積は、曳網距離×袖網間隔（ネットスキャンマーにより平均11.9m）とした。分布密度は漁獲効率1とし、採集個体数÷曳網面積とした。調査海域全体の分布密度は、各水深帯の平均分布密度を算出し、各水深帯の面積が同じと仮定して、全体の平均分布密度を求めた。採集した個体は全て外套長を測定した。小さい個体は雌雄の判別ができなかったため、分布密度は雌雄別に扱わなかった。なお、ヤリイカは外套長150mmを越えるあたりから成長量に雌雄差が生じるとされており（木下, 1989）、本調査で採集されたヤリイカは外套長150mm以下が多かった。冬産卵グループの全体の漁獲量（Y3）を目的変数として、分布密度（X6）と平均外套長（X7）を説明変数にした予測モデルを検討した。解析期間が2001～2004年の4年間と少ないため、重回帰モデルのパラメータはExcelのソルバー機能を用いて最小二乗法により推定した。

結 果

3つの説明変数（X1-3）による冬産卵グループの12月～翌年2月までの漁獲量（Y1）を目的変数とした重回帰式を推定した（表3-2）。変数選択を行うため、一般的に用いられているF値2.0以下（山田・北田, 2004）を除去する変数減少法を行った。その結果、変数X2とX3は除かれ、X1のみが選択された。さらに、4つのモデルを比較すると、自由度調整済み決定係数が最も高く、AICが最も小さいモデルはModel Aで

表3-2 冬産卵グループ12月～翌年2月の漁獲量を目的変数（Y1）とした重回帰式の偏回帰係数、標準偏回帰係数、F値およびP値、説明変数は、8月～11月の漁獲量（X1）、11月～12月の津軽暖流の平均流量（X2）、尻屋崎東方沖水深100m層の6～11月の平均水温（X3）

Explanatory variable	Partial regression coefficient	Standard regression coefficient	F values	P values
X1	2.19	0.732	17.575 **	0.001
X2	556.06	0.089	0.279	0.604
X3	76.12	0.065	0.183	0.674
Constant	-1,198.07			

あった（表3-3）。そこで、8～11月の漁獲量

表3-3 冬産卵グループ12月～翌年2月の漁獲量を目的変数（Y1）とした各重回帰モデルの説明変数、自由度調整済み決定係数およびAIC

Model	A	B	C	D
Explanatory variables	X1	X1, X2	X1, X3	X1, X2, X3
Adjusted R-square	0.622	0.608	0.606	0.590
AIC	319.7	321.3	321.4	323.1

（X1）を説明変数としたModelA（図3-30）につ

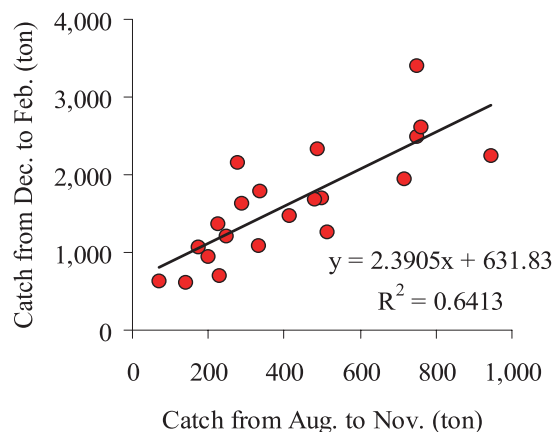


図3-30 8月～11月の漁獲量（X1）と12月～翌年2月の漁獲量（Y1）との関係（Model A）

いて、1984～2004年の全期間のデータから求められたパラメータによる予測値と、1995年以降で前年までのデータから求められたパラメータによる予測値を比較したところ、1999年までは両者に僅かながら差があるものの、2000年以降はほとんど差がなかった（図3-31）。

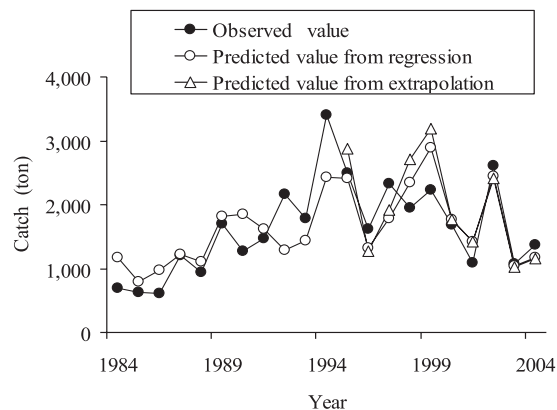


図3-31 Model Aにより回帰された予測値と前年までのパラメータを用いて外挿した予測値の比較

次に、X1-3の3つの説明変数による青森県日本海海域の12月～翌年2月までの漁獲量（Y1）を目的変数とした重回帰式を推定した（表3-4）。変数減少法により、変数X2とX3は除か

表3-4 青森県日本海海域12月～翌年2月の漁獲量を目的変数（Y2）とした重回帰式の、偏回帰係数、標準偏回帰係数、F値およびP値、説明変数は、8～11月の漁獲量（X1）、11～12月の津軽暖流の平均流量（X2）、尻屋崎東方沖水深100m層の6～11月の平均水温（X3）

Explanatory variable	Partial regression coefficient	Standard regression coefficient	F values	P values
X1	0.91	0.752	13.352 **	0.002
X2	553.15	0.184	0.801	0.383
X3	21.02	0.045	0.056	0.816
Constant	-168.32			

れ、X1のみが選択された。5つのモデルを比較したところ、自由度調整済み決定係数はModel Fが最大で、AICはModel Eが最小、1995～2004年における前年までのデータを用いたモデルによるAICはModel Iが最小であった（表3-5）。そこ

表3-5 青森県日本海海域12月～翌年2月の漁獲量を目的変数（Y2）とした各予測モデルの説明変数、自由度調整済み決定係数、AICおよび前年までのパラメータにより外挿した予測値のAIC

Model	E	F	G	H	I
Explanatory variables	X1	X1, X2	X1, X3	X1, X2, X3	X4, X5
Adjusted R-square	0.427	0.433	0.396	0.400	0.416
AIC from regression (1984-2004)	290.3	290.9	292.3	292.9	292.3
AIC from extrapolation (1995-2004)	216.4	221.5	221.6	230.9	136.0

*Model I: $Y2 = X4 \cdot X5$,

X4 (Total catch of winter spawning population) = $aX1 + b$,

X5 (% of catch of Japan Sea off Aomori for winter spawning population) = $cX2 + d$

で、これら3つのモデルについて、1995～2004年において前年までのデータを用いたパラメータによる予測値を比較すると、AICが最小であったModel Iが最もうまく再現した（図3-32）。

着底トロール調査によるヤリイカの分布密度を図3-33に示した。ヤリイカは200m以浅の海域で採集され、その海底水温は10～18℃であった。水深50～100mと100～200mに分けて外套長組成を比較すると、100～200mの方が大きかった（図3-34）。そこで、分布密度と外套長組成を水深50～100mと100～200mに分けて算出し、両水深帯の面積比を1として、海域全体の分布密

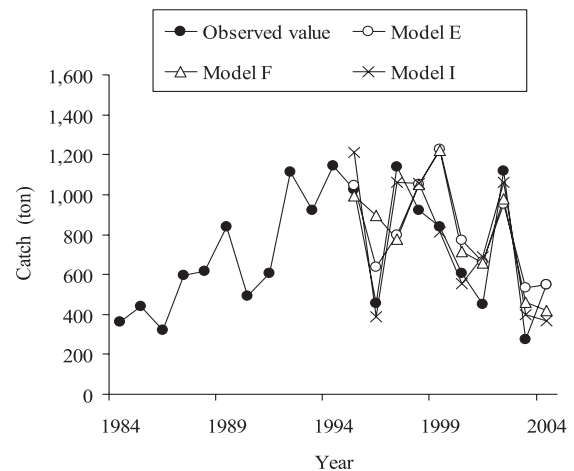


図3-32 青森県日本海海域12月～翌年2月の漁獲量を目的変数(Y2)とした予測モデルE、F、Iの外挿による予測値の比較

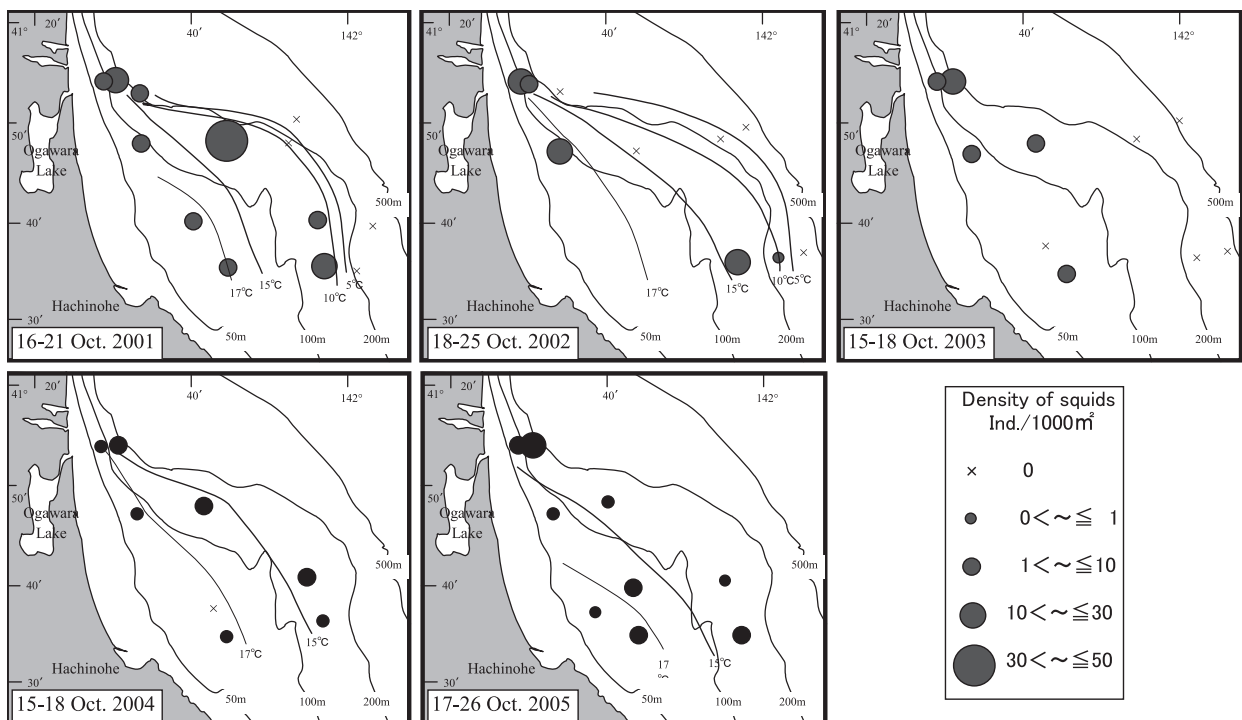


図3-33 着底トロール調査によるヤリイカの分布密度と底層水温、2003年の水温は欠測

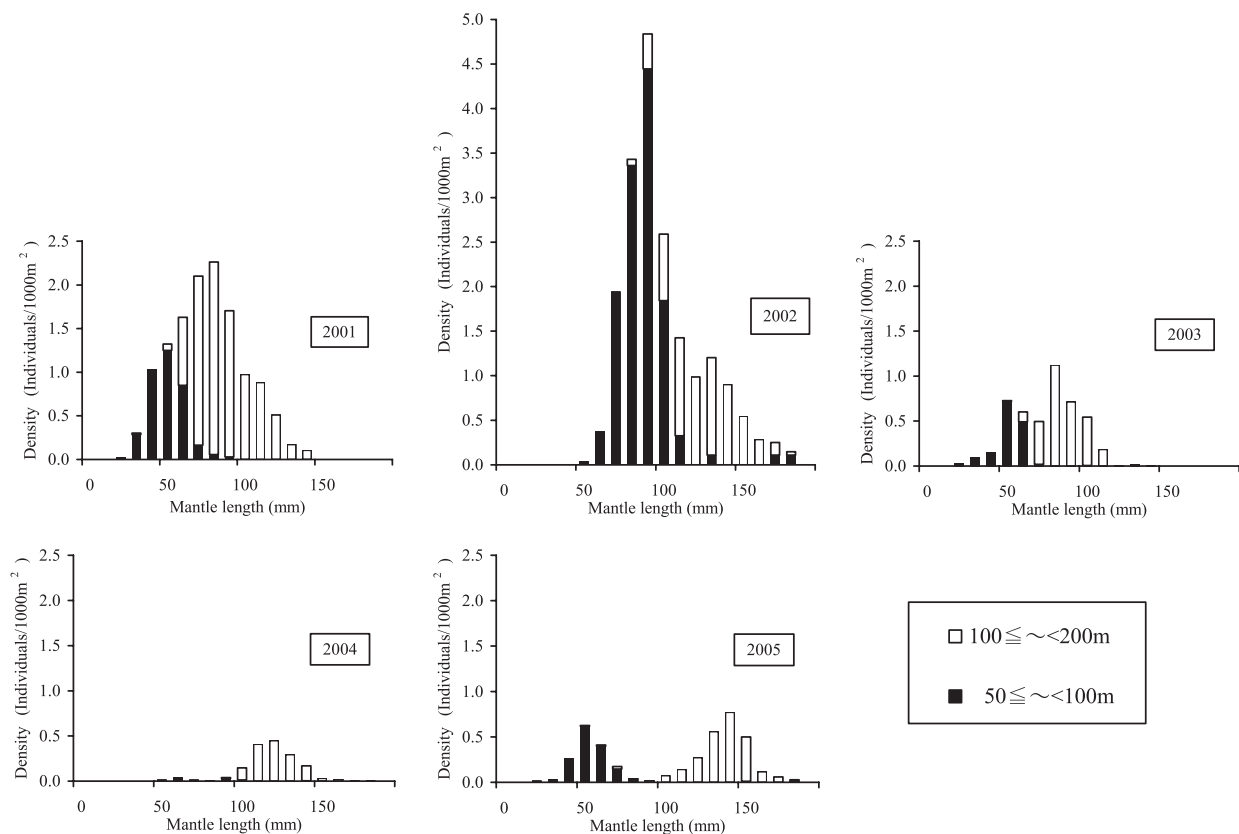


図3-34 着底トロール調査により採集されたヤリイカの外套長組成

度と平均外套長を算出した。しかし、外套長組成に年変化がみられたことから、算出した分布密度を単純に資源量指数とすることはできない。そこで、分布密度 (X6) と平均外套長 (X7) を説明変数 (図3-35) として、冬産卵グループの全

デル (Model J) を算出した。

$$\text{Model J: } Y3 = 109.8X6 + 26.33X7 - 1705$$

実際の漁獲量とModel Jによる予測値とがうまく適合した (図3-36)。

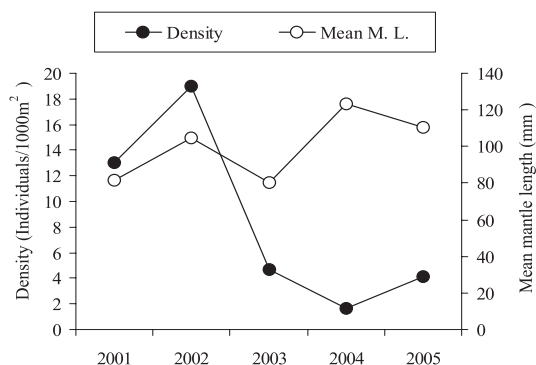


図3-35 着底トロール調査によるヤリイカの分布密度と平均外套長の年変化

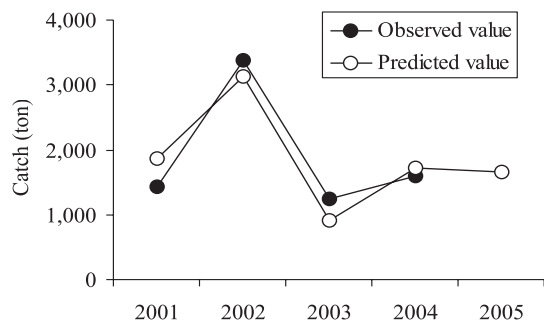


図3-36 冬産卵グループの8月～翌年2月の漁獲量 (Y3) を目的変数として着底トロール調査の分布密度 (X6) と平均外套長 (X7) を説明変数とした重回帰モデルによる予測値

海域全期間の漁獲量 (Y3) を予測する重回帰モ

考 察

冬産卵グループの12月～翌年2月までの漁獲量を予測するため、漁期序盤の8～11月の漁獲量、成長と関連のある水温、および漁場の時空間変化と関連のある津軽暖流の流量を説明変数として重回帰分析を行った結果、漁期序盤の漁獲量を説明変数とした単回帰式により予測するのが最も精度が高かった。漁期序盤の8～11月の漁獲量が最も多いのは、青森県太平洋海域の沖合底びき網漁業である。そこで、第1章第3節で扱った太平洋北部沖合底びき網漁業漁場別漁獲統計資料（東北区水産研究所八戸支所発行）を用いて、9～11月のCPUE（1網当りの漁獲量）と漁期序盤の8～11月の漁獲量との関係をみたところ、高い相関関係にあった（ $r=0.91$, $p<0.01$ ）。つまり、漁期序盤の8～11月の漁獲量は資源豊度をよく反映した値であったと考えられた。

次に、青森県日本海海域の12月～翌年2月までの漁獲量を予測するため、5つの予測モデルを比較した結果、Model Iの予測が最も精度が高かった。このModel Iとは、冬産卵グループの資源豊度を反映していると考えられた漁期序盤の漁獲量により、その年の冬産卵グループ全体の漁獲量を予測した上で、太平洋側から津軽海峡を経て日本海へ回遊する時期（11～12月）の津軽暖流の流量によって、日本海への回遊割合を予測するものである。

以上2つの漁獲量予測モデルについて、説明変数のデータの入手時期を検討した。漁期序盤（8～11月）の漁獲量については、北海道渡島支庁では、各漁業協同組合もしくは北海道水産技術普及指導所を通じて12月中旬には入手可能、青森県では、各漁業協同組合より漁獲量ベースで全体の約8割が12月中旬には入手可能、岩手県では岩手県水産技術センターのホームページ（<http://www.pref.iwate.jp/~hp5507/>）より12月上旬には入手可能であった。津軽暖流の11～12月の流量については、函館と深浦の水位差から換算したものであり、両

地点の水位は気象庁のホームページ（<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>）でその日の水位が即座に入手可能であり、12月中旬には12月の平均流量を推定できると思われた。これらのことから、12月中旬には、冬産卵グループ12月～翌年2月までの漁獲量と青森県日本海海域の12月～翌年2月までの漁獲量を予測することができると考えられた。青森県日本海海域のヤリイカ漁は1月から本格化するので、この海域においては利用価値の高い時期に予測できるものと考えられた。

漁業情報に基づかない予測手法を検討するため、着底トロール調査による漁獲加入直後の幼イカの分布を調べた結果、データ数は4年間と少ないものの、分布密度と平均外套長を説明変数に用いた重回帰式により、冬産卵グループ全体の漁獲量を予測することが可能と考えられた。分布密度調査を10月下旬に行うことで、11月上旬には予測結果を算出することができる。この調査を行うことで、前述の予測モデルよりも早い時期に予測ができるメリットがある。

漁獲量予測は、漁業関係者に対しては経営の計画などに役立てられると思われるが、その一方で、価格形成に関与することも想定される。今後は、予測結果が価格形成に与える影響について検討する必要がある。

さらに、春産卵グループについても同様の手法を用いて漁況予測手法を開発する必要がある。しかし、現在のところ、春産卵グループの未成体は北部日本海で採集されるものの、冬産卵グループのようにまとまって採集される海域が見つかっていないため、今後は、春産卵グループの未成体期の分布域について焦点を絞って調査する必要がある。

第4章 総合考察

4.1 資源変動要因についての検討

第3章において、1984～2003年の期間で解析した結果、産卵期～初期生活期（1～4月）の青森県日本海の水温と北日本個体群の年間漁獲量との間に正の相関関係が示された（図3-26）。

長沼（2000）は、1980～1989年のデータを用いて、1～6月の日本海北部沿岸の50m層水温と、青森県のヤリイカ漁獲量との間に正の相関関係があることを示している。また、桜井（2001）は、1980年代の後半の寒冷から温暖への水温レジームの変化とヤリイカの漁獲変動が符合していることを指摘している。これらの結果はいずれも1980年代以降である。平井（2001）は、1950年以降の日本海における冬季海面水温の長期変動の特徴として、約20年のサイクルで高低変動していること、とりわけ低温の1980年代から1990年代への変化は顕著であったことを報告している。

そこで、北日本個体群の中で最も漁獲量が多く、かつ、長期間の漁獲統計が整備されている青森県の漁獲量と水温との関係を調べた。水温は、長期間の観測データがある青森県舩作崎西方沖の海洋観測ラインにおける50m層最高水温とした。海洋観測は、1～2月を除き月1回行われているが、欠測もあることから、3～5月の平均偏差を指標とした。青森県のヤリイカ年間漁獲量（8月～翌年7月集計）と、青森県舩作崎西方沖50m層最高水温の3～5月平均偏差の経年変化を図4-1に示す。1980年代は、水温の

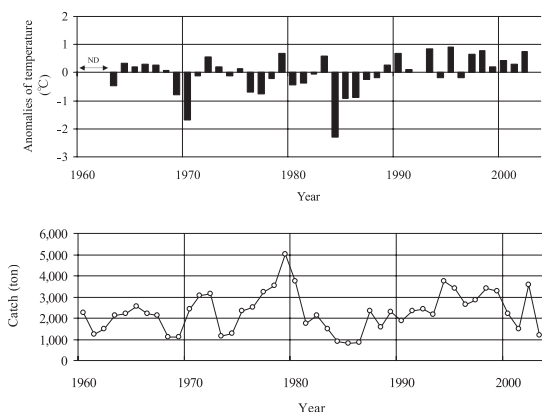


図4-1 青森県舩作崎西方沖50m層最高水温の3～5月平均偏差（上図）と青森県におけるヤリイカ年間漁獲量（8月～翌年7月集計）（下図）の経年変化

経年変化と漁獲量の年変動に対応が見られ、正の相関関係（ $r=0.68$, $p<0.01$ ）が認められたが、その他の年代では、水温と漁獲量に相関が

見られなかった。1984～1986年の冬季の水温が極めて低く、漁獲量も極めて少なかったことが、両者に対応が見られた特徴である。1984～1986年の冬季の水温が極めて低かったのは日本海全域で認められ、その期間における日本海西部のヤリイカ漁獲量も少なかったことから（田，2005），冬季の低水温がヤリイカの資源量に影響を与えた可能性が考えられる。しかし、水温変化と漁獲量変動に対応が見られなかった年代においても、漁獲量が大きく変動していたことから、水温以外の資源変動要因も検討する必要がある。

資源変動要因を解明するためには、再生産成功率と環境要因との関係を調べる必要がある。しかし、ヤリイカの漁獲係数と自然死亡係数の推定が困難なため再生産成功率を算出することができない。本研究において、水温と海流の変化に応答して北日本個体群の分散、分布・回遊に変化が見られたこと（第3章第2節）、産卵群の雄の体サイズに年変化が見られたこと（第2章第2節）、また、低水温と低塩分が孵化率を低下させること（第2章第3節）が示された。これらの繁殖特性の変化が再生産に影響を与えるのかについても検討する必要がある。一般的に、資源変動は初期生活史段階の餌および外敵による影響が最も大きいとされていることから（田中，1998），ヤリイカの初期段階の餌密度を調査する必要もある。いずれにしても、今後は、漁獲係数と自然死亡係数を推定し、再生産成功率と環境要因との関係を明らかにしていく必要がある。

4.2 資源の有効利用についての検討

青森県太平洋海域で11～12月に外套長100～200mmの未成熟個体が大量に漁獲されていた（第2章第1節）。これらの未成熟個体は1～2月に津軽海峡～青森県日本海海域で産卵すると推測される（図1-16）。成長曲線を見ると外套長100～200mmは成長速度が速く（図2-7），また、50%成熟率が193mm（雄）と171mm（雌）であること（図2-6）を考えると、およそ2ヶ月

後には産卵に寄与できると思われる。さらに、それらの小型サイズは単価が安いことから、成長乱獲の可能性が考えられた。

そこで、資源の有効利用を検討するため、青森県太平洋海域において11～12月に小型サイズを禁漁にした場合の、産卵個体数の増加率と、1～2月の漁獲により期待される回収率（漁獲金額）を試算した。青森県太平洋海域の11～12月に漁獲されるヤリイカのうち、規格銘柄「P」、「S」、「100個体入」および「90個体入」が外套長100～200mmに該当する（以下、これらの規格銘柄を小型サイズと称する）。1995～2004年の11～12月に青森県太平洋海域で漁獲された小型サイズは50～482トンであった。小型サイズの漁獲量を平均体重64g（外套長・体重の関係式による外套長中央値150mmの体重）で除した漁獲個体数と、漁獲金額を図4-2に示した。

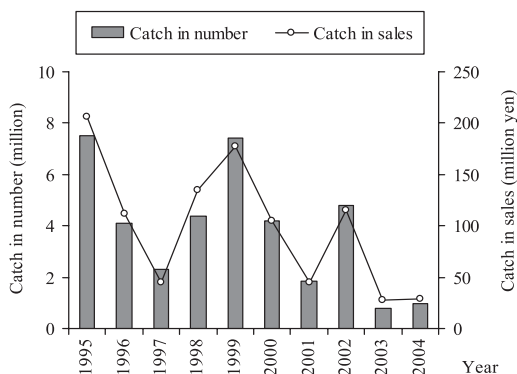


図4-2 青森県太平洋海域における11～12月の小型サイズの漁獲個体数と漁獲金額の推移

小型サイズの漁獲個体数は785～7,528千尾（平均3,826千尾）で、漁獲金額は3千万円～2億円（平均1億円）であった。一方、1～2月に津軽海峡から青森県日本海海域で漁獲された産卵群は700～1,755トンであった。産卵群の漁獲量を体重157g（大戸瀬漁協の平均体重）で除した漁獲個体数と、漁獲金額を図4-3に示した。産卵群の漁獲個体数は4,459～11,177千尾（平均8,044千尾）、漁獲金額は7～22億円（平均14億円）であった。産卵群の1個体単価は、小型サイズの約6.5倍であった。

次に、11～12月に小型サイズを禁漁にした場

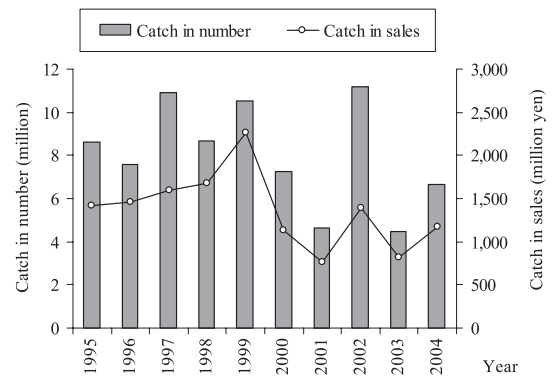


図4-3 津軽海峡域から青森県日本海海域における1～2月の産卵群の漁獲個体数と漁獲金額の推移

合の産卵個体数の増加率を検討する。産卵個体数は、産卵期のはじめ（1月1日に設定）の資源個体数(加入個体数)から産卵期（1～2月）の漁獲個体数を差し引いて計算した。なお、産卵期の自然死亡はないと仮定した。加入個体数は、産卵期の漁獲個体数を漁獲率で除して求めた。漁獲率は、スルメイカの漁獲率を参考に0.2～0.4（森・永澤，2005）の範囲内で計算した。また、禁漁による増加した分の加入個体数は、11～12月の小型サイズの漁獲個体数（図4-2）に2ヶ月間の自然死亡係数から計算した。ヤリイカの自然死亡係数は推定されていないため、ヤリイカの寿命と同じスルメイカの自然死亡係数0.1/月（森・永澤，2005）を代用して計算した。現状の産卵個体数、禁漁により増加した分の産卵個体数、および産卵個体数の増加率を図4-4に示した。1～2月の漁獲率が0.2の場合、産卵個体数の増加率は平均7%、漁獲率0.3で平均11%、漁獲率0.4で平均15%と推定された。

次に、11～12月に小型サイズを禁漁にした場合、1～2月の漁獲により期待される漁獲金額の回収率を試算した。ここで、禁漁により漁獲できなかった個体数（図4-2）のうち、1～2月に漁獲される個体数を回収個体数と定義する。回収個体数は、禁漁により増加した分の加入個体数に1～2月の漁獲率を乗じて求めた。回収個体数の金額は、回収個体数に大戸瀬漁協の1尾単価を乗じて求めた。漁獲金額の回収率は、11～12月の小型サイズの漁獲金額（図4-2）に対

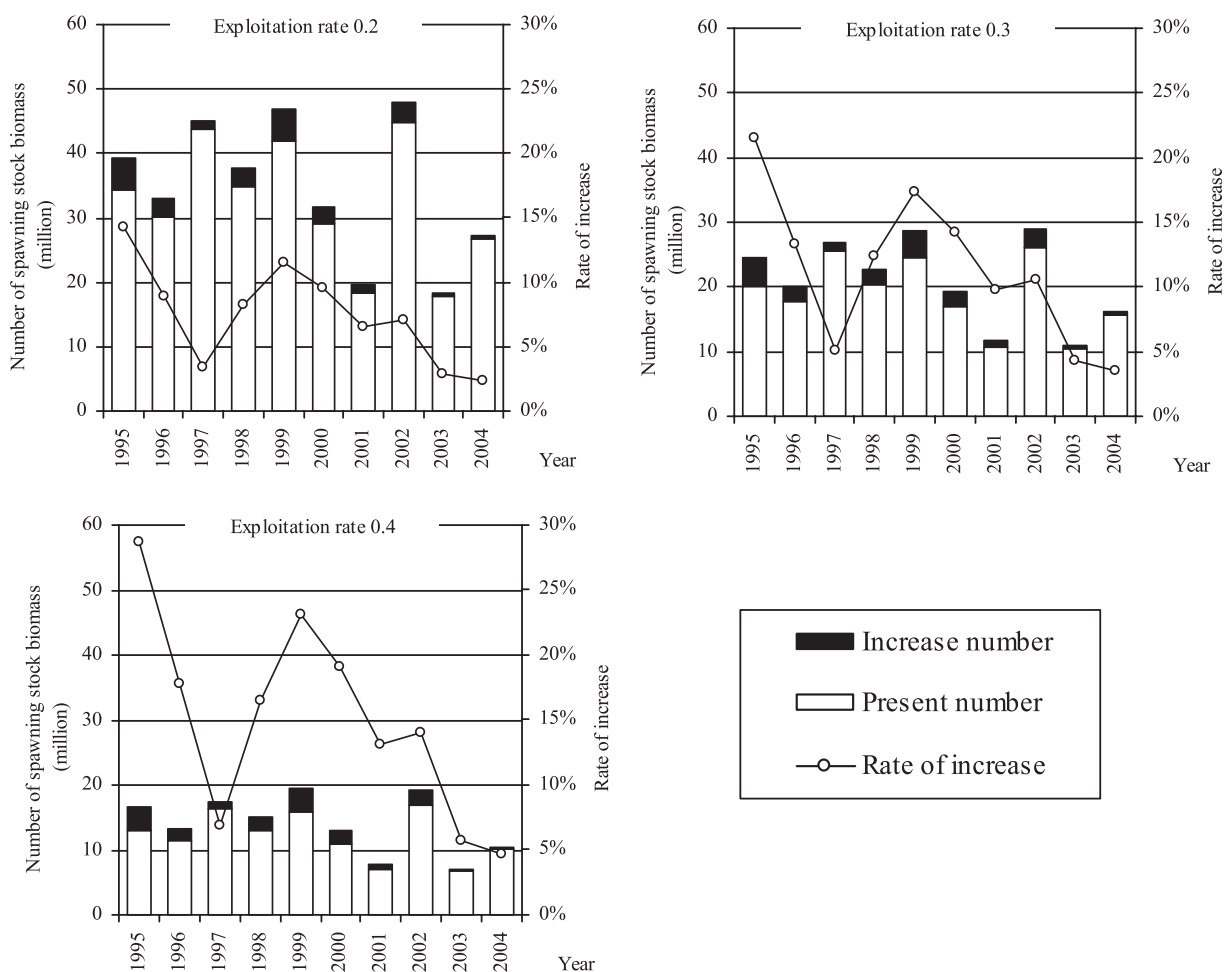


図 4-4 推定された現状の産卵個体数、禁漁により増加した分の産卵個体数、および産卵個体数の増加率

する回収個体数の金額とした。11～12月に小型サイズを禁漁にした場合に1～2月の漁獲により期待される漁獲金額の回収率を図4-5に示し

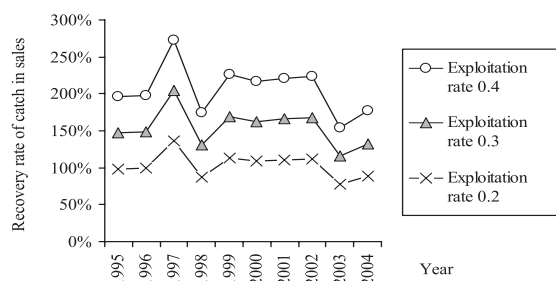


図 4-5 11～12月の小型サイズを禁漁した場合に1～2月の漁獲により期待される漁獲金額の回収率

た。1～2月の漁獲率が0.2の場合、1～2月に期待される回収率（漁獲金額）は平均で103%，

漁獲率0.3では平均155%，漁獲率0.4では平均206%と試算された。

以上のように、青森県太平洋海域で11～12月に漁獲される小型サイズのヤリイカを禁漁にした場合、1～2月の漁獲率が0.2以上であるならば、産卵個体数と漁獲金額が増加する試算結果が得られた。ヤリイカ資源の有効利用を考える場合、このような小型イカの漁獲規制が有効的であると考えられた。ただし、漁獲規制されるのが青森県太平洋海域であるのに対して、1～2月に漁獲するのは主に津軽海峡から青森県日本海海域であるため、漁獲規制される漁業者と受益者が異なる。将来、資源管理を行う際は、このような漁業調整の問題は避けて通れないと思われる。今後は、仮定値として用いた漁獲率、自然死亡係数などの資源学的特性値を推定

する必要がある。

要 約

1. 本研究は、青森県で最も多く漁獲される北日本ヤリイカ個体群を資源変動解明の単位とすることの妥当性の検討を行い、その分布回遊と資源変動要因を明らかにすることを目的とした。
2. 日本周辺の地方個体群間の遺伝的差異を検証するため、新谷（1988）が便宜的に区分した4地方個体群と、青森県で漁獲される冬・春産卵グループの分布域から採集された545個体のヤリイカを用いて、mtDNAの5領域のうち変異が最も多かったNC4領域の塩基配列分析を行った。その結果、55部位で変異が確認され、48種類のハプロタイプが出現した。しかし、平均ハプロタイプ多様度は0.67、平均塩基多様度は0.003と低く、またハプロタイプ頻度と F_{ST} 値は海域間で有意差はなかった。これらのことから、日本周辺のヤリイカ地方個体群間には、遺伝的交流があると判断された。
3. ヤリイカの月別の回遊経路を調べるため、1992～1997年に津軽海峡付近で2,380個体の標識放流試験を行った。得られた92個体の再捕報告と、既往の15,663個体の標識放流データを用いて解析したところ、11～2月に津軽海峡を西進して青森県日本海海域へ産卵回遊する経路と、3～5月に新潟県から北海道の日本海を北上し、一部は津軽海峡へ産卵回遊する経路が推定された。3～5月に放流された個体は、11～2月に放流された個体に比べて、移動距離が大きく、移動速度も速かった。また、新潟県から北海道檜山支庁までは移動交流が認められた。
4. ヤリイカ漁獲変動の海域間の類似性を調べるため、鳥根県以北と茨城県以北の漁獲データを用いて、海域間の相関分析とクラスター分析、および漁場の推移を詳細に解析した。その結果、日本海側の秋田県～宗谷付近と太平洋側の岩手県～噴火湾の地域間では漁獲年変動に相関関係が見られた。クラスター分析では、宮城県と福島県が他の海域と別のクラスターを形成した。宮城県から茨城県までは沖合底びき網漁業によるヤリイカ漁場が連続して形成されていた。漁獲のピーク時期は、石川県沿岸（能登半島東側）以北では連動している様子が窺えるのに対して、福井県のそれは前者とは連動していなかった。
5. 標識放流と漁獲変動の地域間比較で得られた結果を基に、便宜的に区分されている4地方個体群のうち、日本海南西部個体群、北日本個体群および太平洋北部個体群の関係を検討した。太平洋側の北日本個体群と宮城県以南の太平洋北部個体群の間で、ヤリイカの生息と産卵に不適な親潮が冬～春に接岸する岩手県沿岸を境界として、回遊が南北方向に分かれ、かつ漁獲年変動に類似性が認められなかった。ただし、親潮が接岸しない年には南北への移動が不明瞭になることから、両地方個体群間での交流が示唆された。
6. また、日本海の北日本個体群と日本海南西部個体群では、能登半島を境として産卵期の移動が逆方向を示し、かつ、漁獲変動に類似性が認められなかった。しかし、両地方個体群は日本海沿岸を北上する対馬暖流の勢力範囲に分布するため、海流による幼生の北上などによる遺伝的交流が考えられた。以上のことから、能登半島以北の日本海と噴火湾から岩手県までの太平洋に分布するヤリイカ北日本個体群は、資源変動を評価するための単位として妥当と判断した。
7. 北日本個体群の産卵期は初冬から初夏までと長く、その産卵場は季節的に沿岸に沿って移動するため、その生活史を通した移動・回遊経路は複雑である。本研究では、1～2月に

津軽海峡域～青森県日本海海域で産卵するグループ（冬産卵グループと称す）は、ふ化後に津軽暖流に沿って太平洋側で成長し、秋以降に再び青森県日本海海域へと産卵回遊すると推定した。しかし、主に3～6月に新潟県から北海道宗谷付近までの日本海沿岸を北上しながら産卵するグループ（春産卵グループと称す）は、主に日本海陸棚域、一部は津軽海峡～太平洋側で成長すると想定されるが、その全容は明らかにできなかった。

8. 北日本個体群の成長様式、産卵期および産卵海域を推定するため、青森県沿岸各地において、漁獲物の外套長組成と成熟状態を調べた。その結果、北日本個体群の成長様式は木下（1989）が示した成長曲線にうまく適合し、逆算した冬産卵グループのふ化日は4月中旬頃と推定された。青森県沿岸の産卵期は12～5月で、産卵海域は津軽海峡～日本海と推定した。50%成熟率の外套長は雄が193mm、雌が171mmと推定された。
9. 1998～2004年の間、青森県日本海沿岸に産卵回遊するヤリイカの生物測定を行い、産卵群の性比、外套長組成の年変化を調べ、その年変化の要因を検討した。産卵群の性比と雌の外套長組成の年変化は小さいが、雄の外套長組成と雄全体に対する小型雄（sneaker）の比率は年変化が大きかった。初期生活期～産卵回遊期の水温と外套長との間に正の相関関係が見られ、水温依存型の成長が示唆された。ただし、2001年に雄の平均外套長が極めて小さかった要因は、生息水温では説明できなかった。
10. 様々な水温と塩分の条件で卵嚢の飼育実験を行い、胚発生と孵化に最適な水温・塩分範囲を調べた。応答曲面法により、孵化率の最適条件は水温が12.2℃、塩分が36.0psuと推定された。また、胚発生が正常に進む水温下限は8.3℃、塩分下限は28.0psu、生物学的零度は5.2℃と推定された。卵嚢が発生に不適な

5℃の低水温に15日間さらされると孵化率が約50%に低下し、30日間では全て死亡した。再生産の成否を考える上で、産卵場の水温と塩分のモニタリングが必要と考えられた。

11. 漁場水温については、主に未成体を漁獲する八戸沖の沖合底びき網漁場では5.2～16.2℃、産卵群を漁獲する青森県の鯡ヶ沢・大戸瀬地区では7.4～13.9℃、小泊地区では7.9～11.7℃、北海道松前地区では6.5～11.1℃と推定された。小泊地区における初漁日の水温と冬季の最低水温に強い相関があり、この関係式を用いることで、水温による初漁日予測が可能であった。
12. 北日本個体群の漁場の時空間変化と海洋環境との関係を調べた。その結果、産卵期～初期生活期に津軽暖流の流量が多いほど、北日本個体群のうち冬産卵グループの割合が多くなること、産卵期に水温が高いほど、春産卵グループは青森県以北に多く産卵回遊することが示された。また、資源変動に水温が関与している可能性が考えられた。
13. 冬産卵グループの漁況予測の手法を検討するため、各地の漁獲量と水温、海流データを用いて重回帰分析を行った。冬産卵グループの盛漁期12月～翌年2月の漁獲量を予測するモデルは、8～11月の漁期序盤の漁獲量との単回帰式が最も精度が高かった。また、青森県日本海海域の12月～翌年2月の漁獲量を予測するモデルは、8～11月の漁期序盤の漁獲量と、11～12月の津軽暖流の流量による、単回帰式の掛け合わせたモデルの精度が最も高かった。また、青森県太平洋沖において、10月後半に着底トロールにより未成体の分布調査を行うことで、早期の予測が可能と考えられた。
14. 北日本個体群の資源変動要因を検討した結

果，1984～1986年の冬季の低水温が資源変動に影響を及ぼしたと考えられた。しかし，その他の年に関しては，水温とは別の要因が働いていると考えられた。

15. ヤリイカ資源の有効利用を検討した結果，青森県太平洋側で成長乱獲の可能性が考えられ，その海域で単価の安い未成体を禁漁することによって，産卵個体数と漁獲金額が増加する試算結果が得られた。
16. 本研究では，ヤリイカ北日本個体群を資源変動の単位と定義し，分布・回遊と海洋環境との関係を検討した。その結果，水温と津軽暖流の流量の変化に応答して移動・分散することを明らかにすることができた。また，この関係に基づいて，冬産卵グループの漁獲量の予測が可能となった。しかし，春産卵グループについては，その不足する生活史，回遊経路などの知見を蓄積して，資源と漁獲変動を予測できる手法の開発へと展開する必要がある。

謝 辞

本研究をまとめるにあたって，懇切なるご指導とご鞭撻を賜り，さらに本論文をご校閲頂いた，北海道大学大学院水産科学研究院の桜井泰憲教授に心より御礼申し上げます。また，同研究院の埴山雅秀教授，同研究院の綿貫 豊助教授，同研究院のJohn Richard Bower助教授には，本論文をご校閲頂くとともに，種々のご指導，有益なご助言を頂いた。深く感謝申し上げます。

DNA分析に際して，北海道大学北方生物圏フィールド科学センターの宗原弘幸助教授には，長期間に亘ってDNA分析のご指導を頂くとともに，実験器材等を使わせて頂いた。北海道大学学術研究員の岩田容子博士には，DNA抽出から塩基配列分析まで一連の実験方法を教えて頂いた。青森県グリーンバイオセンターの初山

慶道博士には，DNA分析のご助言を頂くとともに分析機器を使わせて頂いた。北海道区水産研究所の柳本 卓博士には，塩基配列分析のご指導を頂くとともに分析機器を使わせて頂いた。また，愛知県水産試験場の富山 実氏，宮城県水産研究開発センターの永木利幸氏，島根県水産試験場の為石起司氏には，標本の提供を頂いた。これらの方々に，心より御礼申し上げます。

ヤリイカ卵の飼育実験において，ヤリイカの産卵と卵嚢採集に多大なご協力を頂いた小泊漁業協同組合と下前漁業協同組合の皆様方に感謝申し上げます。松前地区の漁獲データと水温データの提供にご協力頂いた北海道渡島支庁渡島西部地区水産技術普及指導所の宮本正夫所長と松前町水産課の佐藤健治氏に感謝申し上げます。また，漁獲データを提供して頂いた，全国の公立試験研究機関に感謝申し上げます。

北海道大学大学院にて学ぶ機会を与えて頂き，ご指導とご助言を頂いた青森県水産総合研究センター澤田 満所長をはじめ，調査，分析にご協力頂いた職員の皆様に，心より感謝申し上げます。

引用文献

- 相澤 康・滝口直之. 1999. MS-Excelを用いたサイズ度数分布から年齢組成を推定する方法の検討. 水産海洋研究, 63, 205-214.
- 赤羽光秋・田村真通・石川 哲. 1981. ヤリイカの生態と大規模増殖場開発事業展開方法. 栽培技研, 10, 43-50.
- 青森県. 1983. 昭和 54 ～ 56 年度大規模増殖場造成事業調査報告書（青森西海地区ヤリイカ）. 青森県, 50pp.
- 新谷久男. 1988. ヤリイカの生活様式と資源状態. 水産「技術と経営」, 水産技術経営研究会, 東京, 276, 58-69.
- Baeg.G.H.1993.Reproductive and embryonic studies of the squid *Loligo bleekeri* Keferstein (Mollusca: Cephalopoda). Master thesis, Graduate School of Fisheries Science, Hokkaido University, 78pp.

- Baeg, G.H., Sakurai, Y. and Simazaki, K. 1992. Embryonic stages of *Loligo bleekeri* Keferstein (Mollusca : Cephalopoda). The Veliger, 35, 234-241.
- Baeg, G.H., Sakurai, Y. and Shimazaki, K. 1993. Maturation processes in female *Loligo bleekeri* Keferstein (Mollusca: Cephalopoda). The Veliger, 36, 228-235.
- D'Aniello, A., D'Onofrio, G., Pischetola, M. and Denuce, J. M. 1989. Effect of pH, salinity and Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^{+} and SO_4^{2-} ions hatching and viability of *Loligo vulgaris* embryo. Comparative biochemistry and physiology, 94A, 477-481.
- 田 永軍. 2005. 平成 16 年度ヤリイカ対馬暖流系群の資源評価. 我が国周辺水域の漁業資源評価 (魚種別系群別資源評価・TAC 種以外). 水産庁, 1436-1444.
- 藤本 武. 1985. 茨城県沿岸におけるヤリイカ *Doryteuthis bleekeri* (KEFERSTEIN) の産卵期について. 茨城県水産試験場研究報告, 25, 105-115.
- 藤尾芳久・木島明博・佐藤雅希・山洞 仁. 2004. イカ類の遺伝的変異性と集団構造. 平成 15 年度イカ類資源研究会議報告日本海のヤリイカ, 日本海区水産研究所, 185-191.
- 古川紘子. 2005. スルメイカとヤリイカの胚およびふ化幼生の平衡石形成に対する水温の影響. 北海道大学大学院修士論文, 62pp.
- 函館水産試験場. 1996. 広域性浮魚類の資源生態調査研究 (イカ類). 平成 7 年度北海道立函館水産試験場事業報告書, 40-52.
- 函館水産試験場. 1997. 広域性浮魚類の資源生態調査研究 (イカ類). 平成 8 年度北海道立函館水産試験場事業報告書, 37-50.
- 函館水産試験場. 1999. 広域性浮魚類の資源生態調査研究 (イカ類). 平成 9 年度北海道立函館水産試験場事業報告書, 37-52.
- 浜 部 基 次. 1960. ヤリイカ *Loligo bleekeri* KEFERSTEIN の初期発生について. 日本海区水産研究所研究報告, 6, 149-155.
- 浜部基次・清水虎雄. 1957. ヤリイカ *Loligo bleekeri* Keferstein の交配行動. 日本海区水産研究所研究報告, 3, 131-136.
- Hamasaki, K. and Morioka, T. 2002. Effects of temperature on egg incubation period, and paralarval survival and growth of common octopus, *Octopus vulgaris* reared in the laboratory. SUISANZOSHOKU, 50, 407-413.
- 林 清志. 1997. ホタルイカのふ化に及ぼす塩分の影響. 富山県水産試験場研究報告, 9, 45-48.
- 林 清志. 1989. ホタルイカの産卵行動と卵発生及び卵の発生速度. 富山県水産試験場研究報告, 1, 1-14.
- Herke, S.W. and Foltz, D.W. 2002. Phylogeography of two squid (*Loligo pealei* and *L. plei*) in the Gulf of Mexico and northwestern Atlantic Ocean. Marine Biology, 140, 103-115.
- 平井光行. 1995. 日本海における海面水温の時空間変動の特徴. 日本海区水産研究所研究報告, 45, 1-23.
- 平井光行. 2001. 日本海における海面水温の長期変動とマイワシ, スルメイカの資源変動. 月刊海洋, 号外, 24, 237-244.
- 堀川博史・阪地英男. 1994. 太平洋中・南部海域の底魚資源. 平成 5 年度我が国 200 カイリ水域内漁業資源調査結果報告書, 213-239.
- 市川 卓・浜崎活幸・浜田和久. 2004. 飼育環境下におけるアサヒガニの卵サイズおよび水温と抱卵期間の関係. 日本水産学会誌, 70, 343-347.
- 五十嵐誠一・又野康男. 1986. 水槽内におけるヤリイカの産卵行動. 石川県水産試験場研究報告, 4, 193-201.
- Ikeda, Y., Ito, K. and Matsumoto, G. 2004. Does light intensity affect embryonic development of squid (*Heterololigo bleekeri*)? Journal of the Marine Biological Association of the UK, 84, 1215-1219.
- Ikeda, Y., Sakurazawa, I., Ito, K., Sakurai, Y. and Matsumoto, G. 2005. Rearing of squid hatchlings, *Heterololigo bleekeri* (Keferstein 1866) up to 2 months in a closed seawater system. Aquaculture Research, 36, 409-412.
- 諫早隆夫. 1934. イカ卵の一種に就いて (其六) 第二 ヤリイカ卵の適温試験. 北海道水産試験場旬報, 249, 480-481.
- 諫早隆夫・佐久間助手. 1934. イカ卵の一種について (No.9), 第 5, ヤリイカ *Loligo bleekeri* KEFERSTEIN

- の交接. 北海道水産試験場旬報, 255, 5-6.
- 石井 正・村田 守. 1976. 北海道後志海域におけるヤリイカの漁業と生態に関する2・3の知見. 北海道水産研究所研究報告, 41, 31-48.
- 石川県. 1988. ヤリイカ産卵実証試験. 昭和62年度能登半島東部海域総合開発調査報告書, 石川県, 1-20.
- Ito,H.1985.Temperature and salinity tolerances of larvae of *Paroctopus conispadiceus* (Mollusca: Cephalopoda). Bulletin of the Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory, 50,99-115.
- 伊藤欣吾. 1995. 上磯地区広域型増殖場造成事業補助調査. 平成5年度青森県水産試験場事業報告, 107-114.
- 伊藤欣吾. 1998. ヤリイカ資源管理手法開発試験. 平成8年度青森県水産試験場事業報告, 27-43.
- 伊藤欣吾. 2000. ヤリイカ資源管理手法開発試験. 平成10年度青森県水産試験場事業報告, 28-44.
- 伊藤欣吾. 2002. 我が国におけるヤリイカの漁獲実態. 青森県水産試験場研究報告, 2, 1-10.
- Iwata,Y.2005.Conditional reproductive strategy of the squid *Loligo bleekeri*. Doctoral dissertation, Graduate School of Fisheries Science, Hokkaido University, 111pp.
- Iwata,Y.,Munehara,H.and Sakurai,Y.2003. Characterization of microsatellite markers in the squid, *Loligo bleekeri* (Cephalopoda: Loliginidae). Molecular Ecology Notes, 3, 392-393.
- Iwata,Y.,Munehara,H.and Sakurai,Y.2005.Dependence of paternity rates on alternative reproductive behaviors in the squid *Loligo bleekeri*. Marine Ecology Progress Series, 298, 219-228.
- 十三邦昭. 1988. 青森県日本海沿岸域におけるヤリイカ底建網漁業. 昭和62年度沿岸重要漁業資源委託調査ヤリイカ資源研究会議報告, 日本海区水産研究所, 34-39.
- 笠井亮秀. 2003. 河川水と海水の接合点. 沿岸海洋研究, 40, 101-108.
- Kashiwagi,M.,Kondo,S.and Yoshida,W.2000.Effects of temperature and salinity on hatching success of Japanese whiting *Sillago japonica* eggs. SUISANZOSHOKU, 48, 637-642.
- 木所英昭・木下貴裕・後藤常夫. 2005. 平成16年度スルメイカ秋季発生系群の資源評価. 我が国周辺水域の漁業資源評価(魚種別系群別資源評価・TAC種). 水産庁, 463-490.
- 木下貴裕. 1989. ヤリイカの日齢と成長について. 西海区水産研究所研究報告, 67, 59-68.
- 北沢博夫. 1988. ヤリイカの卵径分布と産卵回数. 昭和62年度沿岸重要漁業資源委託調査ヤリイカ資源研究会議報告, 日本海区水産研究所, 12-15.
- 北沢博夫. 1989a. ヤリイカの卵発生と孵化について. 昭和63年度沿岸重要漁業資源委託調査ヤリイカ資源研究会議報告, 日本海区水産研究所, 46-47.
- 北沢博夫. 1989b. 日本海西南海域の二そうびき沖合底びき網漁業におけるヤリイカ漁況予測の現状. 漁業資源評価漁況予報会議研究報告, 日本海ブロック試験研究集録, 14, 日本海区水産研究所, 13-21.
- 北沢博夫・田中伸和・村山達朗・安達二郎・浅中正禄. 1987. 沖合漁場開発調査(イカ類資源調査). 昭和60年度島根県水産試験場事業報告, 32-38.
- 北沢博夫・野原光雄・浅中正禄. 1989. 沖合漁場資源調査・水産資源調査(ヤリイカ資源調査). 昭和62年度島根県水産試験場事業報告, 32-38.
- Kiyono,M.and Shinshima,K.1983.Thermal tolerance of stone flounder eggs. Bulletin of the Japanese Society Fisheries, 49, 701-704.
- 小林四郎. 1995. 生物群集の多変量解析. 蒼樹書房, 東京, 194pp.
- 小池裕子. 2003. 種内多型と保全遺伝学. 「保全遺伝学」(小池裕子・松井正文編) 東京大学出版会, 東京, 40-58.
- 久保伊津男・吉原友吉. 1969. 水産資源学改訂版. 共立出版株式会社, 東京, 482pp.
- Kumar,S.,Tamura,K.and Nei,M.2004.MEGA3: Integrated Software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and Sequence Alignment. Briefings in Bioinformatics, 5, 150-163.
- Lima,G.1999.Effects of low temperature and thermal shock on embryonic developments of *Loligo bleekeri* (Cephalopoda: Loliginidae). Master thesis, Graduate School of Fisheries Science, Hokkaido University,

- 45pp.
- 牧野 直・松丸 豊・田中 克. 2003. スズキ卵の発生に及ぼす水温と塩分の影響. 水産増殖, 51, 55-64.
- 松井正文・小池裕子. 2003. 生物進化と保全遺伝学. 「保全遺伝学」(小池裕子・松井正文編) 東京大学出版会, 東京, 19-39.
- 松宮隆志・伊藤欣吾. 1998. 津軽海峡地区広域型増殖場造成事業調査. 平成7年度青森県水産試験場事業報告, 64-72.
- 見延庄士郎. 2001. 同期した50年変動と20年変動をもたらす気候レジームシフト. 月刊海洋, 号外, 24, 42-49.
- Miyahara, K., Ota, T., Kohno, N., Ueta, Y. and Bower, J. R. 2005. Catch fluctuations of the diamond squid *Thysanoteuthis rhombus* in the Sea of Japan and models to forecast CPUE based on analysis of environmental factors. Fisheries Research, 72, 71-79.
- 森 賢・永澤 亨. 2005. 平成16年度スルメイカ冬季発生系群の資源評価. 我が国周辺水域の漁業資源評価(魚種別系群別資源評価・TAC種). 水産庁, 432-462.
- 森本靖之. 1994. 卵質. 魚類の初期減耗研究(田中 克・渡邊良朗編) 水産学シリーズ98, 恒星社厚生閣, 東京, 83-96.
- 森本靖之・後藤常夫・井野慎吾・内山 勇・久田哲二・和田洋蔵・志村 健・渡辺秀洋. 2006. 日本海中部海域におけるカタクチイワシの漁獲量・肥育・成熟と餌料環境. シンポジウム「対馬暖流域における海洋変動と漁業生産」プロシーディング, 西海区水産研究所, (印刷中).
- 森脇晋平. 1994. 日本海南西部沿岸海域におけるケンサキイカ *Photololigo edulis* の生態とその漁況に関する研究. 島根県水産試験場研究報告別冊, 8, 111pp.
- 村田 守・小野田 豊・田代征秋・山岸吉弘. 1971. 北部日本海沖合域におけるスルメイカの生態学的研究(1970). 北海道区水産研究所研究報告, 37, 10-31.
- 村山達朗・北沢博夫. 2004. 日本海におけるヤリイカの成長と成熟. 平成15年度イカ類資源研究会議報告日本海のヤリイカ, 日本海区水産研究所, 133-144.
- 長沼光亮. 2000. 生物の生息環境としての日本海. 日本海区水産研究所研究報告, 50, 1-42.
- 中尾博巳. 1997. 津軽海峡西口におけるヤリイカの回遊と漁獲量の経年変化. 水産海洋研究, 61, 84-87.
- 梨田一也・阪地英男. 2005. 平成16年度ヤリイカ太平洋系群の資源評価. 我が国周辺水域の漁業資源評価(魚種別系群別資源評価・TAC種以外). 水産庁, 1427-1435.
- Natsukari, Y., Nakanose, T. and Oda, K. 1988. Age and growth of loliginid squid *Photololigo edulis* (Hoyle, 1885). Journal of Experimental Biology and Ecology, 116, 177-190.
- Natsukari, Y. and Tashiro, M. 1991. Neritic squid resources and cuttlefish resources in Japan. Marine Behaviour and Physiology, 18, 149-226.
- 奈須敬二・奥谷喬司・小倉通男. 1991. 海洋環境と漁場形成機構. イカーその生物から消費まで, 成山堂, 東京, 69-118.
- 新潟県. 1984. 昭和56・57年度大規模増殖場造成事業調査報告書(佐渡相川地区・ヤリイカ), 新潟県, 174pp.
- 西田芳則・鹿又一良・田中伊織・佐藤晋一・高橋進吾・松原 久. 2003. 津軽海峡を通過する流量の季節変化. 海の研究, 12, 487-499.
- 小川嘉彦・森脇晋平・山田英明・岡島義和. 1983. 4県共同標識放流調査から推定された日本海南西における「シロイカ」の回遊. 日本海西部海域に生息する「シロイカ」(ケンサキイカ・ブドウイカ)に関する共同研究報告書第1号, 島根県水産試験場, 65-96.
- 岡崎登志夫. 1994. 系群. 「現代の水産学」水産学シリーズ100(日本水産学会出版委員会編), 恒星社厚生閣, 東京, 71-78.
- 奥山 忍・佐藤 泉・杉下重雄. 2005. 資源管理型漁業推進総合対策事業. 平成15年度秋田県水産振興センター, 125-133.
- 大久保久直・土屋笙子. 2004. 日本海におけるヤリイカの産卵場と産卵礁. 平成15年度イカ類資源研究会議報告日本海のヤリイカ, 日本海区水産研究所, 145-150.

- 大野明道・田中伸和・森脇晋平. 1981a. 昭和 54 年度出雲東部地区大規模増殖場開発事業調査報告書. 島根県水産試験場, 113pp.
- 大野明道・田中伸和・森脇晋平. 1981b. 昭和 55 年度出雲東部地区大規模増殖場開発事業調査報告書. 島根県水産試験場, 120pp.
- Oosthuizen,A.,Roberts,M.J.and Sauer,W.H.H.2002. Temperature effects on the embryonic development and hatching success of the squid *Loligo vulgaris reynaudii*. Bulletin of Marine Science, 71, 619-632.
- Oozeki,Y.and Hirano,R.1985.Effects of temperature changes on the development of eggs of the Japanese whiting *Sillago japonica* TEMMINCK et SCHLEGEL. Bulletin of the Japanese Society Fisheries, 51, 557-572.
- Page,R.D.M.1996.Tree View: an application to display phylogenetic trees on personal computers. Computer Applications in the Biosciences, 12, 357-358.
- Paulij,W.P.,Bogaards,R.H.and Denuce,J.M.1990. Influence of salinity of embryonic development and the distribution of *Sepia officinalis* in the Delta Area (south western part of the Netherlands). Marine Biology, 107, 17-23.
- Reichow,D.and Smith,M.J.2001.Microsatellites reveal high levels of gene flow among populations of the California squid *Loligo opalescens*. Molecular Ecology, 10, 1101-1109.
- Roff,D.A.and Bentzen,P.1989.The statistical analysis of mitochondrial DNA polymorphisms: 2 and the problem of small sample sizes. Molecular Biology and Evolution., 6, 539-545.
- Rozas,J.,Sánchez-DelBarrio,J.C.,Messeguer,X.and Rozas,R.2003.DnaSP,DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. Bioinformatics, 19, 2496-2497.
- 桜井泰憲. 1998. 気候変化に伴うスルメイカ資源変動のシナリオ. 月刊海洋, 30, 424-435.
- 桜井泰憲. 2001. 気候変化とイカ類資源の変動. 月刊海洋号外, 24, 228-236.
- Sakurai,Y.,Bower,J.R.,Nakamura,Y.,Yamamoto,S.and Watanabe,K.1996.Effect of temperature on development and survival of *Todarodes pacificus* embryos and paralarvae. American Malacological Bulletin, 13 89-95.
- Sakurai,Y.,Lima,G.,Yamamoto,J.,Nakao,J.and Ito, K. 2002.Effects of low temperature and cold shock on the embryonic development of *Loligo bleekeri* (Cephalopoda: Loliginidae). Bulletin of Marine Science, 71, 1138.
- 佐藤雅希. 1987. 山形県沿岸におけるヤリイカの分布と成長について. 昭和 61 年度水産資源委託調査ヤリイカ資源研究会議報告, 日本海区水産研究所, 21-27.
- 佐藤雅希. 1988. ヤリイカの漁獲量変動と環境要因. 昭和 62 年度水産資源委託調査ヤリイカ資源研究会議報告, 日本海区水産研究所, 20-26.
- 佐藤雅希. 1990. 北部日本海におけるヤリイカの移動と回遊. 平成元年度イカ類資源・漁海況検討会議研究報告, 東北区水産研究所八戸支所, 49-57.
- 佐藤雅希. 1991. ヤリイカの食性について. 平成 2 年度イカ類資源・漁海況検討会議研究報告, 北海道区水産研究所, 84-90.
- 佐藤晋一. 2001. 対馬暖流の流勢評価について. 青森県水産試験場研究報告, 13, 17-26.
- 佐藤晋一. 2003. 青森県尻屋崎東方における津軽暖流の流勢指標について. 青森県水産試験場研究報告, 3, 15-28.
- 佐藤晋一. 2004. 青森県鮫角東方における海況について. 青森県水産総合研究センター研究報告, 4, 31-38.
- Schneider,S.,Roessli,D.and Excofier,L.2000.Arlequin: A software for population genetics data analysis. Ver 2.000. Genetics and Biometry Laboratory, Department of Anthropology, University of Geneva, Switzerland, 110pp.
- 高杉 知. 1991. 本州北部沿岸定地水温の変動特性. 水産海洋研究, 55, 329-337.
- 高杉 知・安田一郎. 1994. 岩手県沿岸海域及び東北近海における親潮水の変動. 水産海洋研究, 58,253-259.
- 田村真通・石川 哲・赤羽光秋. 1981. ヤリイカの生

- 態と大規模増殖場開発事業展開方法－Ⅱ．栽培技研，10，47-54.
- 田村眞通・赤羽光秋・石川 哲．1982．大規模増殖場造成事業．昭和55年度青森県水産試験場事業報告，92-104.
- 田中昌一．1998．水産資源学総論補足改訂版．恒星社 恒星閣，東京．406pp.
- 谷口順彦．1999．魚介類の遺伝的多様性とその評価法．海洋と生物，21，280-289.
- Thompson,J.D.,Higgins,D.G.,and Gibson,T.J.1994．CLUSTAL W.improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. Nucleic Acids Research, 22, 4673-4680.
- Tomita,K.,Yokobori,S.,Oshima,T.,Ueda,T.and Watanabe,K.2002.The Cephalopod *Loligo bleekeri* Mitochondrial Genome: Multiplied Noncoding Regions and Transposition of tRNA Genes. Journal of molecular evolution, 54, 486-500.
- 富山 実．2002．遠州灘西部におけるヤリイカの資源管理．平成13年度イカ類資源研究会議報告，東北区水産研究所，47-55.
- 通山正弘・坂本久男・堀川博史．1987．土佐湾におけるヤリイカの分布と環境との関係．南西外海の資源・海洋研究，3，27-36.
- 津田茂美．2004．日本海におけるヤリイカの分布と移動．平成15年度イカ類資源研究会議報告，日本海区水産研究所，123-132.
- 筒井 実．1999．ヤリイカ資源に関する基礎的知見の整理．平成11年版岩手県水産技術センター試験研究概要集，24-25.
- 上田幸男．2000．徳島県産アオリイカの資源生物学的研究．徳島県水産試験場研究報告，1，1-80.
- 涌坪敏明．1987．青森県におけるヤリイカの系群と移動について．昭和61年度沿岸重要漁業資源委託調査ヤリイカ資源研究会議報告，日本海区水産研究所，34-40.
- 涌坪敏明．1989．日本海各県のヤリイカ漁獲量の地域相関．昭和63年度水産資源委託調査ヤリイカ資源研究会議報告，日本海区水産研究所，9-13.
- Waluda,C.M.and Pierce,G.J.1998.Temporal and spatial patterns in the distribution of squid *Loligo spp.* in United Kingdom waters. In Cephalopod Biodiversity, Ecology and Evolution. South African Journal of Marine Science, 20, 323-336.
- 鷺尾圭司・植田恵司・坂野安正．1982．京都府沿岸に來遊するヤリイカの漁獲量変化の特徴について．京都府立海洋センター研究報告，6，7-12.
- 山田作太郎・北田修一．2004．生物統計学入門．成山堂書店，東京，262pp.
- 山形県．1986．昭和57～59年度飛鳥地区大規模増殖場造成事業調査報告書（ヤリイカ）．山形県，60pp.
- Yamakawa,T.and Matsuda,H.1997.Improved Belehradek's equation for a comprehensive description of the relationship between environmental factors and metabolic rates. Fisheries Science, 63, 725-730.
- 山中崇裕・松宮隆志．1998．太平洋北部広域型増殖場造成事業調査．平成8年度青森県水産試験場事業報告，127-130.
- 山中崇裕・梅津榮樹．1999．広域型増殖場造成事業調査（佐井地区）．平成9年度青森県水産試験場事業報告，128-135.
- 横田賢史・北田修一・鶴殿謙二郎・渡邊精一．1998．富山湾におけるホタルイカの環境要因による漁獲量予測，日本水産学会誌，64，975-978.
- 横山善勝．1983．ヤリイカの標識放流再捕結果について（速報）．北海道水産試験場月報，40，140-141.
- 横山善勝．1984．北海道後志海域におけるヤリイカの生態と水槽内での産卵・孵化．北海道水産試験場旬報，41，1-23.
- 吉田 實．1978．最適条件を求める方法．「応用統計ハンドブック」（応用統計ハンドブック編集委員会編），養賢堂，東京，299-308.