

## 日本海能登半島近海産ホッコクアカエビの成長\*1

貞 方 勉

(1998年10月12日受付)

On the Growth of Northern Shrimp *Pandalus eous* in the Waters off Noto Peninsula, the Sea of Japan

Tsutomu Sadakata\*2

The growth pattern of the Northern Shrimp was made clear by tracing size composition of the dominant year class and spawning interval, and the following results were obtained. Most of the northern shrimp change sexes from male to female at 5 years old. In the female stage they spawn eggs every other year and make the first hatch of the larvae at 7 years old. The number of spawning times was estimated to be more than three. So the life span of the Northern Shrimp was estimated to be longer than 11 years. The growth rate is low, and the life span is long as compared with those obtained so far. Growth formula was determined as  $l_t = 34.15[1 - \exp\{-0.252(t + 0.016)\}]$ , where  $l_t$  represents carapace length in mm at age  $t$  in years. The Northern Shrimp of the Sea of Japan is inhabited in the most southern region. However the growth rate of the species is low as compared with other areas. This is due to the fact that the living water temperature is very cold.

キーワード：ホッコクアカエビ，日本海，成長，性転換

タラバエビ科タラバエビ属のホッコクアカエビ *Pandalus eous* (Makarov, 1935) は、北太平洋の冷水域に広く分布する産業上の重要種で、ベーリング海、アラスカ湾からカナダのコロンビア沖、オホーツク海から日本海に至る海域で多く漁獲されることが知られている。<sup>1,2)</sup> 本邦周辺海域では、日本海側で島根県以北、太平洋側で宮城県以北<sup>3)</sup>に分布するが、太平洋側での分布量は少ない。本報で扱う日本海は、世界的にみて本種の分布の南限に位置する。<sup>4)</sup> 日本海能登半島近海では、本種は底びき網(かけ廻し)と籠漁業によって漁獲されており、近年の漁獲量はおよそ300トンから900トンの間で経年変動がみられる。

なお、本種は北大西洋のバレンツ海から北海、西グリーンランドからカナダのメイン湾に至る海域に分布する *Pandalus borealis* (Kroyer, 1838) と長く同一種として扱われていた。Makarov<sup>5)</sup>は北太平洋産のものを北大西洋産と比較して形態が部分的に異なることを認めていたが、亜種として位置づけていた。その分類学的位置については、Holthuis<sup>6)</sup>によって疑問が呈されていたものの放置されていたとよい。近年、Komai<sup>2)</sup>は北海道

東の太平洋海域とグリーンランド海域で採集した標本との間で頭胸甲長と額角の長さの比に違いを認め、その分類学的位置にはなお明らかにすべき点を残していることを改めて示していた。翌年、Squires<sup>7)</sup>によって北太平洋産は北大西洋産と比較して幼生が大型であること、成体の額角が明らかに長く第3腹節上の隆起が尖ること、および第2触角鱗片の幅が広いことなどから独立した種と認定された。

本種が雄から雌へ性転換する隣接的雌雄同体現象は、既に Berkeley<sup>8)</sup>によって明らかにされている。雄性先熟の性転換はタラバエビ科の特徴であり、世界で13種ほどが知られている。<sup>9)</sup> 本邦周辺海域では、本種のほかにホッケアカエビ *Pandalus kessleri*、トヤマエビ *Pandalus hypsinotus*、モロトゲアカエビ *Pandalopsis japonica* で性転換が報告されている。<sup>10-13)</sup>

本報では、はじめに能登半島近海での本種の性転換現象を明らかにする。成長について日本海でこれまでに推定された結果には大きな違いがみられ (Table 1)、同様のことが性転換年齢についてもいえる。これらの推定差の原因は、本種の年齢形質が明らかでないことである。

\*1 日本海能登半島近海産ホッコクアカエビの資源管理技術に関する研究—I (Studies on the Fishery Management of Northern Shrimp *Pandalus eous* in the Waters off Noto Peninsula, the Sea of Japan—I).

\*2 石川県水産課 (Fisheries Section, Ishikawa Prefectural Office, Kanazawa, Ishikawa 920-8580, Japan).

**Table 1.** Maximum size and sexually transitional age estimated so far in the Northern Shrimp

Location	Maximum size		Sexually transitional age (in years)	References
	C.L.(mm)	Age(in years)		
Off Mashike	27~28	3	2.5	Kurata <sup>14)</sup>
Off Ishikari Bay	28.5	5.5	2.5	Kojima <i>et al.</i> <sup>15)</sup>
Sea of Japan	25	4	3.5	Itoh <sup>4)</sup>
Off Kaga	23~24	3.5	3.5	Yamada and Naiki <sup>16)</sup>
Off Rumoi	29~30	6.5	2.5	Yorita <sup>17)</sup>
Off Niigata Pref.	30.94	8	3.5	Niigata Pref.* <sup>3)</sup>
Off Ishikawa Pref.	32.5	11	5.5	Ishikawa Pref.* <sup>4)</sup>
Off Fukui-Yamagata Pref.	30.6~33.2	11	5.5	Study Group by Ishikawa Pref. <i>et al.</i> * <sup>5)</sup>
Musashi Bank	32	11	5.5	Nakame <sup>18)</sup>

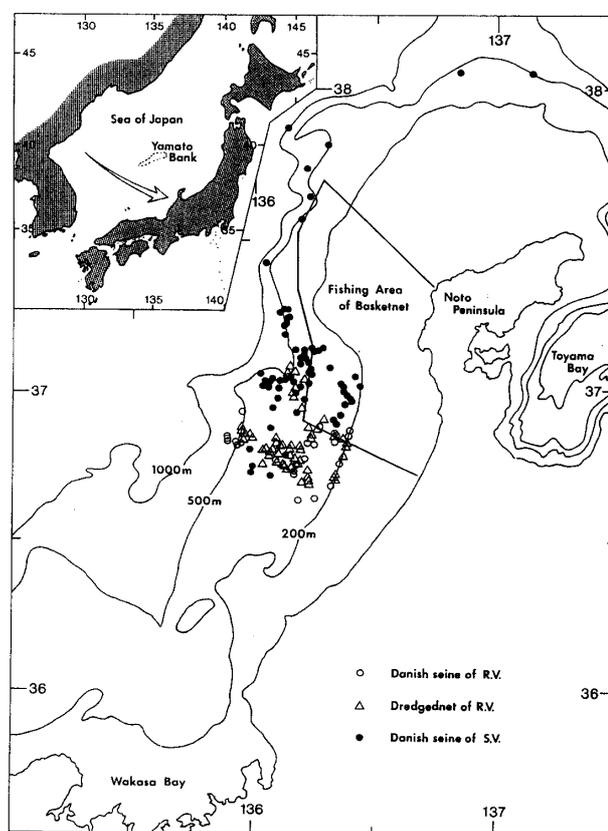
そこで次に、1984年に生まれた卓越年級群を追跡することで性転換と年齢を実証的に示す。ここで得られた知見に基づいて本種の成長とおおよその生活史を明らかにする。さらに、他海域の本種、および本種と形態的に類似する *P. borealis* との比較を通して、分布の最南端に位置する本種<sup>4)</sup>の日本海での成長の特徴を明らかにする。

なお、鈴木<sup>19)</sup>によると「性転換」という用語は遺伝的に決定された性人が人為的操作等によって他の性になるような場合の用法で、そうでない場合には、「性変換」あるいは「性移行」を提唱している。現段階では統一をみていないため、ここでは卵巣が発達して精巣の小葉が縮小する過程を一般的に用いられている「性転換」とした。

#### 試料と方法

ホッコアカエビの試料は、能登半島近海において1986年から1993年の試験船調査と標本漁船調査によって得た総計46,139個体を用いた (Fig. 1, Table 2)。凍結または10%海水ホルマリンで固定して研究室に持ち帰った個体は、眼窩後縁から背甲末端までの距離(頭胸甲長:CL)をノギスで0.1mm単位まで計測し、内卵、外卵、腹肢の繊毛の有無、性別を調べた。本種は第1,2腹肢内肢の形態によって雌雄を区別できることがBerkeley,<sup>8)</sup> 倉田<sup>14)</sup>などによって明らかにされている。北大西洋産の *P. borealis* についても第1,2腹肢の形態変化によって性転換が示されている。<sup>20,21)</sup> 本報では、それらの知見を参考にして採集個体を観察した結果、第2次性徴を基本的に4段階に区別できることを提示し、性別を判断した。

試料のうち、試験船調査では白山丸(総トン数189.52)の底びき網(かけ廻し)と禄剛丸(総トン数



**Fig. 1.** Stations surveyed by Research Vessels (R.V.) and Selected Fishing Vessels (S.V.) in the waters off Noto Peninsula.

32.25)のソリ付桁網(間口3.0m×1.5m)による採集調査を日中を実施した。曳網の都度、底層の水温をナンゼン転倒採水器によって採水し、測定した。底びき網調査は、1986年から1993年のそれぞれ1~3月に海深200~600mの範囲で原則として100m毎の海深別に曳網し、1曳網当たり1~2ノットで約1時間おこなった。底びき網に用いた網目は当業船と同じ網目9節(網目

**Table 2.** Numbers of survey carried out by Research Vessels (R.V.) and Selected Fishing Vessels (S.V.) from 1986 to 1993, and individual numbers of the Northern Shrimp used in this study

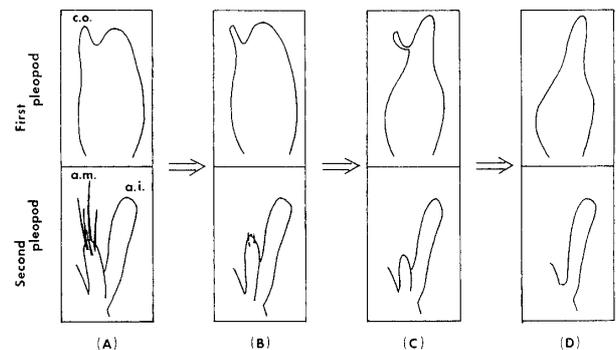
Year	Numbers of survey			Individual numbers of the Northern Shrimp			Total
	R.V.		S.V.	R.V.		S.V.	
	Danish seine	Dredgednet	Danish seine	Danish seine	Dredgednet	Danish seine	
1986	7	16	10	168	962	2,498	3,628
1987	7	26	11	797	1,135	2,774	4,706
1988	6	28	12	2,118	929	3,317	6,364
1989	29	25	12	2,655	1,008	3,602	7,265
1990	26	23	14	3,995	1,257	3,787	9,039
1991	21	21	—	1,616	1,278	—	2,894
1992	25	21	—	5,395	1,137	—	6,532
1993	10	—	—	5,711	—	—	5,711
Total	131	160	59	22,455	7,706	15,978	46,139

内径：36 mm) とした。延べ 131 回の曳網で 22,455 個体を採集した。ソリ付桁網調査は、1986 年から 1992 年のそれぞれ 4~10 月に海深 200~500 m の範囲で原則として 100 m 毎の海深別に曳網し、1 曳網当たり約 1 ノットで 30 分間おこなった。桁網に用いた網目は 12 節 (網目内径：26 mm) とした。延べ 160 回の曳網で 7,706 個体を採集した。標本漁船調査では、1986 年から 1990 年の間、能登半島近海で操業する底びき網漁船 2 隻に 1 曳網当たり任意に約 2 kg のサンプル採取を依頼し、延べ 59 回で 15,978 個体を採集した。

以上によって得られた個体の月別頭胸甲長組成の変化を追跡することで、能登半島近海における本種の性転換現象と年齢を検討した。このうち毎年 1 月に継続して実施した試験船の海深別調査によって得た個体を雄と雌雄の判別が不可能な未成熟個体、内卵保有個体、および抱卵個体に分けて、頭胸甲長組成を田中の方法<sup>22)</sup>で年齢群分離することで年齢を詳細に検討し、成長を求めた。これらによって本種のおおよその生活史を推定した。

## 結 果

**性転換現象** 能登半島近海で採集した個体のすべてについて腹肢を観察した結果、第 1 腹肢内肢の copulatory organ と第 2 腹肢内肢の appendix masculina の形態変化とから、僅かの例外を除いて第 2 次性徴の変化を (A)~(D) の 4 段階に区別できることがわかった (Fig. 2)。(A) は copulatory organ と appendix masculina が発達した個体、(B) は copulatory organ が縮小して退化し、appendix masculina の剛毛が消失して内卵を保有する性転換個体、(C) は (B) が脱皮して腹肢に抱卵のた



**Fig. 2.** Development stages in form of the endopodite of the first pleopod and the corresponding appendix interna and appendix masculina of the second pleopod of *Pandalus eous*. (A): male, (B): sexually transitional individual, (C): female under first spawning, (D): female passed first spawning.

c.o.: copulatory organ, a.m.: appendix masculina, a.i.: appendix interna.

めの繊毛をつけた初産で抱卵または幼生ふ出直後の個体、(D) は copulatory organ と appendix masculina が痕跡的に残るか完全に消失し、幼生ふ出後の一時期を除いて抱卵または内卵を保有する経産個体である。本種は雄性先熟の隣接的雌雄同体現象を示し、(B) は機能的に雌とみなすことができる。すなわち、(A) から (B) に変わる段階に精巣の小葉が縮小して卵巣が発達しはじめ、いわゆる性転換がはじまったことになる。なお、第 2 次性徴を有さない小型個体は、雄と考えられるが、小型雌が僅かに存在 (貞方, 未発表) することから、雌雄の判別が不可能な未成熟個体とするのがここでは適当である。

能登半島近海で試験船の底びき網とソリ付桁網調査および標本漁船調査によって1986年1月から1993年2月にわたって採集した個体の月別頭胸甲長組成を、雄個体(A)と雌雄の判別が不可能な未成熟個体、雄から雌への転換期にある性転換個体(B)、および雌個体(CおよびD)に分けてFig. 3に示した。8年間にわたり採集された46,139個体のうち、雄と雌雄の判別が不可能な未成熟個体は37,285個体(CL5.0~29.6 mm)、性転換個体は1,658個体(CL21.0~30.5 mm)、僅かに存在する小型雌を除いた雌個体は7,171個体(CL22.6~37.4 mm)であった。雄と雌個体は各月にわたって認められるものの、性転換個体は5月前後を除く月に認められた。性転換個体が一時的に存在しないのは、性転換の開始時期に起因すると考えられる。雄個体が小型群、雌個体が大型群、そして性転換個体がそれらの中間の頭胸甲長範囲に認められることから、能登半島近海において本種が性転換すると考えられる。

年齢 Fig. 3の月別頭胸甲長組成は複数のモードをもつ群によって構成され、頭胸甲長の小さい範囲では幾つかの明瞭なモードをもつ群に分けられる。また、小さい頭胸甲長にモードをもつ群の出現時期は、個体数に差はあっても各年ともほぼ同様で、月の経過とともに頭胸甲長の増大が認められた。特に1986年1月にCL14 mm付近にモードをもつ群に注目すると、頭胸甲長組成の継続的な変化によって1年後の1987年1月にはCL18 mm付近、さらに1年後の1988年1月にはCL21 mm付近にそれぞれモードをもつ群に成長することがわかる。他の年の群についてもほぼ同じ頭胸甲長組成の経月変化が認められ、これらのモードを示す群はそれぞれ年齢群を表していると考えられる。また、年による各年齢群の採集個体数の違いは年齢群の大きさの差に起因すると判断される。最も小さな群は、各年とも網目内径36 mmを用いた1月においてCL14 mm付近にモードをもつ群が現われる。同じく網目内径26 mmを用いた4月以降では、これより1年後に生まれたと思われるCL9 mm付近にモードをもつ群が現われる。その他に網目内径26 mmを用いた調査で、7, 8月にCL5 mm台、9, 10月にCL7 mm前後の個体が僅かに採集された。倉田<sup>23)</sup>は稚エビ直前のZoea VII期の幼生の頭胸甲長がCL3.4~4.4 mmであることを示している。本種の幼生ふ出期は1~2月(貞方, 未発表)であり、1月を成長の基準月とすると、生まれて1年後にはCL9 mm付近に達すると判断される。これから、1986年1月にCL14 mm付近にモードをもつ年齢群は1984年生まれの2歳群で、しかも量的に卓越していたことが推定できる。この卓越年齢群を中心とする成長経過は、1986年から1993年のそれぞれ1月に試験船の底びき網によ

る海深別調査で採集した個体の頭胸甲長組成の経年変化をみても明らかである(Fig. 4)。これらによって、成長量の大きい若齢群では頭胸甲長組成の変化を追跡することができる。すなわち、本年級群のモードは3歳でCL18.5 mm、4歳でCL21.5 mmおよび5歳でCL23.5 mm付近に出現する。

他方、高齢になると成長量は次第に低下するとともに個体数は減少するため、年齢群を表す頭胸甲長組成は不明瞭となる。ここで1月の高齢群では、抱卵かつ内卵保有の個体は見出せなかった。そこで、各年1月の採集個体を①雄と雌雄の判別が不可能な未成熟個体 ②内卵保有個体 ③抱卵個体に分けて、頭胸甲長組成を田中<sup>22)</sup>の正規分布の当てはめによって年齢群分離した(Fig. 5)。なお、性転換して初めて内卵が発達した個体および初めて抱卵した個体は、腹肢内肢の形態によってそれとわかるので、そのことを考慮に入れて年齢群に分けた。その結果、卓越年齢群(1984年齢群)の頭胸甲長組成の変化を6歳以上でも追跡することができ、そのモードは6歳で産卵間近の内卵保有個体がCL26.5 mm付近および7歳で幼生ふ出直前の抱卵個体がCL26.5 mm付近に出現する。他の年齢群をみても、卓越年齢群による7歳までの成長経過をほぼ支持している。ただ、卓越年齢群と他の年齢群を通して、出現が希、あるいは個体数が少ないものの、5歳で内卵を保有したと考えられる個体が1989年と1992年などに、6歳の雄個体が1991年と1992年などにそれぞれ出現した。これらのことから、本種の雄から雌への性転換年齢は、4歳から6歳まで幅があるが、5歳から6歳の間で起こるのが主な現象と判断される。また、5歳から6歳の間で性転換した6歳以降の雌の成長については、Fig. 5によって内卵保有個体と抱卵個体の頭胸甲長組成のいずれにも3年齢群以上の存在が示唆された。

卓越年齢群の成長経過から、1月での内卵保有個体は産卵後に一定の抱卵期間を経て翌年の1月には幼生ふ出直前の抱卵個体となる。抱卵かつ内卵保有の個体が存在しないため、本種は隔年産卵である。以上のことから本種は、5歳から6歳の間で雄から雌へ性転換し、6歳で産卵前の内卵保有個体、7歳で幼生ふ出直前の抱卵個体になる。ところが、内卵保有個体、抱卵個体とも3年齢群以上からなると考えられる。したがって、1月には6, 8, 10歳が産卵前の内卵保有個体、7, 9, 11歳が幼生ふ出前の抱卵個体になり、産卵は生涯に3回以上、寿命は11歳以上と推定できる。

成長 Table 3はFig. 5で田中の方法<sup>22)</sup>によって分解された各年齢別頭胸甲長組成の平均と標準偏差を示す。Table 3で1歳は、1月には採集されなかったため、採集個体数が多い1989年4月の群に田中の方法<sup>22)</sup>を当て

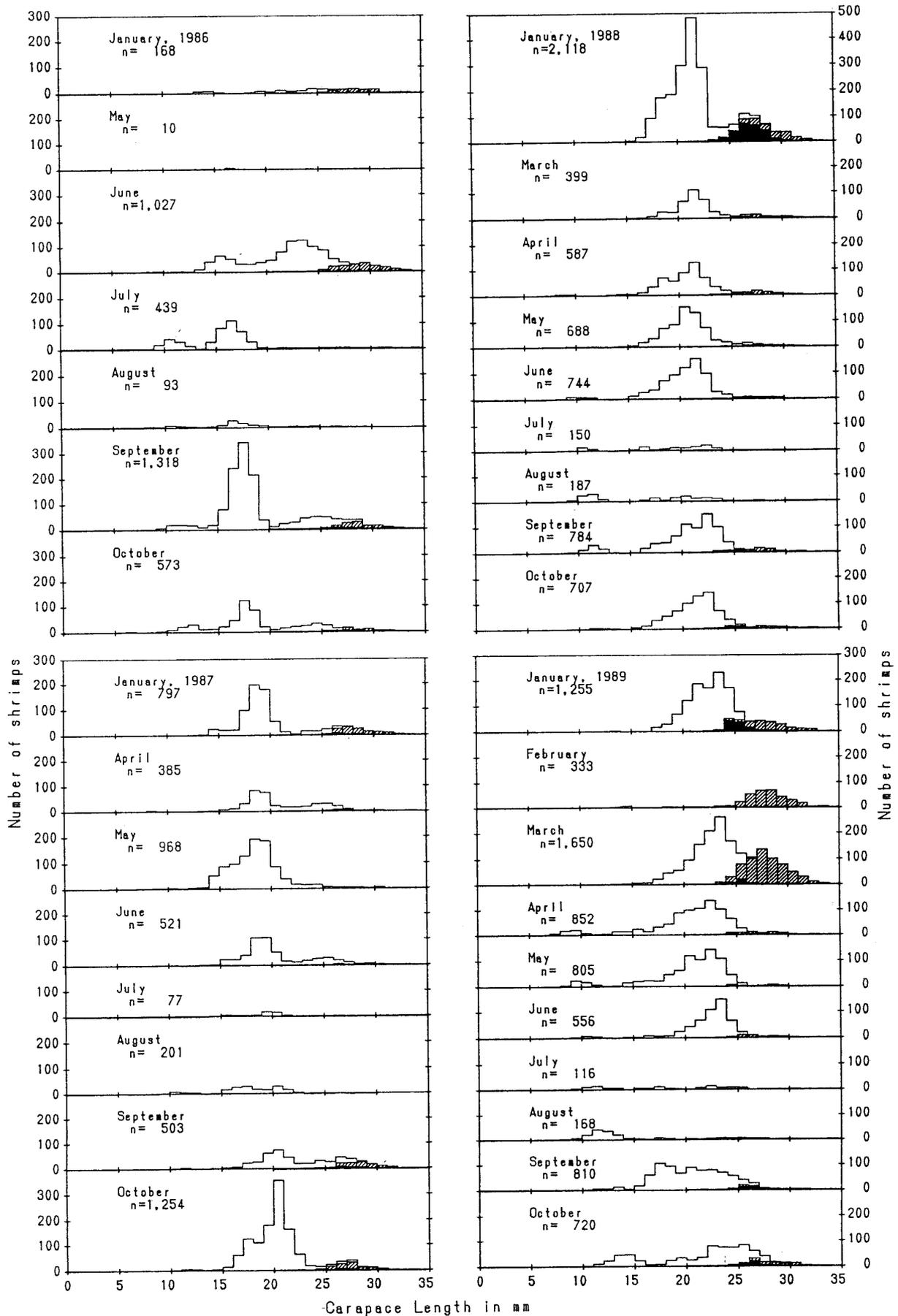


Fig. 3. Monthly changes in size composition of the Northern Shrimp sampled in the waters off Noto Peninsula from 1986 to 1993.

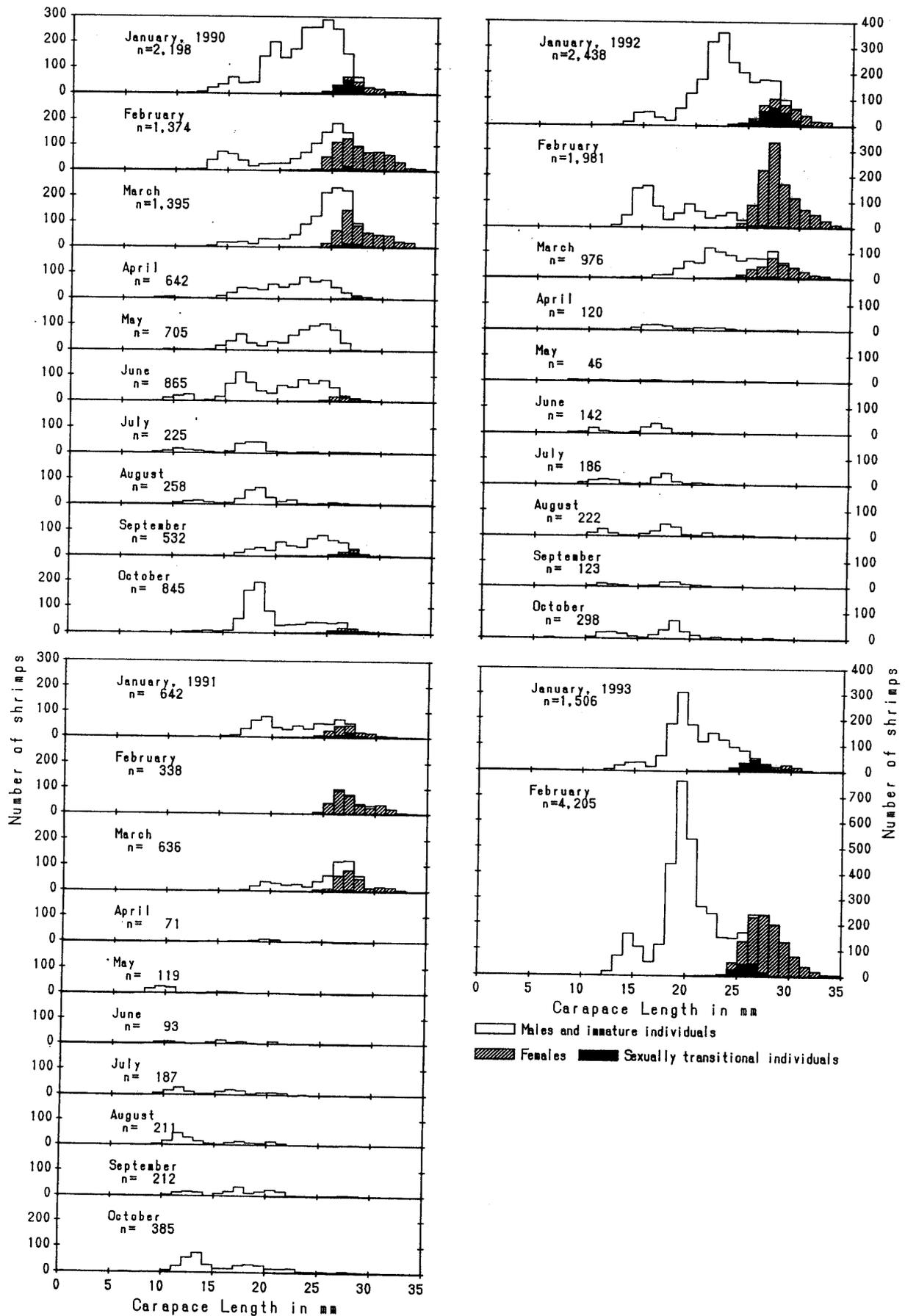


Fig. 3. (Continued)

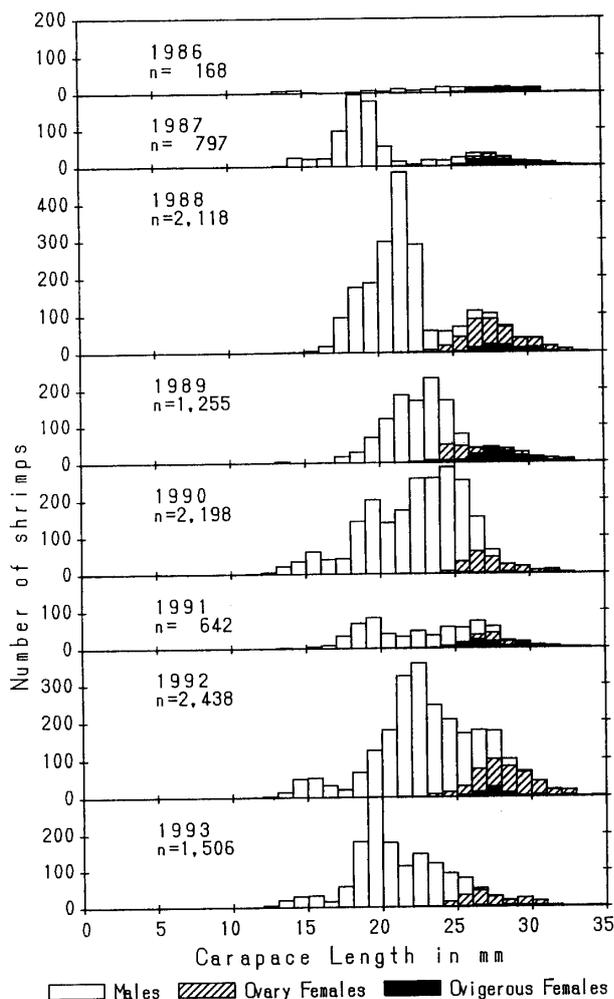


Fig. 4. Yearly changes in size composition of the Northern Shrimp sampled by the Danish seine of R.V., Hakusan maru, every January from 1986 to 1993.

はめて得た頭胸甲長組成の平均 (CL8.8 mm) を与えた。なお、1月にはホッコクアカエビの幼生ふ出期 (貞方, 未発表) である。Table 3 から明らかのように、各年齢の平均と標準偏差の経年的な差は小さい。そこで、各年1月の年齢別の平均頭胸甲長の平均を平均した値 (Table 3) によって Walford の定差図を作成した (Fig. 6)。Fig. 6 に示すように、定差図はほぼ直線関係を呈する。定差方程式を最小二乗法で決定した結果、次式を得た。

$$l_{t+1} = 7.614 + 0.777l_t \quad (N=10, r=0.99)$$

ここで、 $l_t$  は  $t$  年齢時の頭胸甲長 (mm) である。この関係式から、本種の理論的な極限頭胸甲長は 34.15 mm, および成長係数  $K$  は  $0.252 \text{ year}^{-1}$  と計算された。

頭胸甲長が0である時の年齢  $t_0$  は  $-0.016 \text{ year}$  で、Von Bertalanffy の成長式は次式で表される。

$$l_t = 34.15[1 - \exp\{-0.252(t + 0.016)\}]$$

なお、同成長方程式は各年齢の実測値とよく一致した (Fig. 7)。実測値の最大頭胸甲長は 37.4 mm で、 $l_\infty$  よりも大型となった。しかし、CL35 mm を超える個体は能登半島近海で採集した 46,139 個体のうち 6 個体に過ぎなかった。

本種の頭胸甲長  $X$  と体重  $Y$  の関係はアロメトリー式で表すことができた。すなわち、1988年1月の試験船調査で採集した個体から、雄と雌雄の判別が不可能な未成熟個体、無抱卵雌、抱卵雌別に次式を得た (Fig. 8)。

雄, 未成熟個体:

$$Y = 6.84 \times 10^{-4} X^{2.94} \quad (N=1,708, r=0.95)$$

無抱卵雌:  $Y = 1.09 \times 10^{-3} X^{2.83} \quad (N=328, r=0.96)$

抱卵雌:  $Y = 7.17 \times 10^{-4} X^{3.00} \quad (N=83, r=0.93)$

以上の関係から、満年齢に対応する頭胸甲長と体重、それにおよその生活史が Table 4 のように推定される。

## 考 察

日本海産の本種の成長を推定したものに、倉田,<sup>14)</sup> 小島ほか,<sup>15)</sup> 伊東,<sup>4)</sup> 山田ほか,<sup>16)</sup> 依田,<sup>17)</sup> 新潟県,<sup>18)</sup> 石川水試,<sup>19)</sup> 日本海ホッコクアカエビ研究チーム,<sup>20)</sup> 中明<sup>18)</sup> がある (Table 1)。いずれも採集個体の頭胸甲長組成を解析することによって成長を求めており、推定された最も高齢の群と比較すると 2~5 歳、性転換年齢も 2~3 歳の差が認められる。これらの推定差の原因として、小型個体が不足していたり、大型個体の年齢分解が不充分であったことがあげられよう。近年の研究で、本種は従来考えられていたよりも成長は遅く、寿命は長いことが次第に明らかとなってきた。本種は 5 歳から 6 歳の間で雄から雌に性転換をし、隔年産卵で生涯に最大で 3 回の産卵をおこない、寿命は 11 歳に達することを初めて示したのは、同じ能登半島近海で調査した石川水試<sup>19)</sup> である。それに基づいて追認する結果が本州の日本海中部沿岸海域で調査した日本海ホッコクアカエビ研究チーム,<sup>20)</sup> 北海道西の武蔵堆で調査した中明<sup>18)</sup> で得られた。しかし、いずれも本種の長寿命に対して 1, 2 年のデータを解析した結果に基づいており、実証性に欠けていた。本報は、石川水試<sup>19)</sup> のデータを拡張して 8 年間にわたって調べ、その間に出現した卓越年級群を追跡することで成長を明らかにし、得られた結果の妥当性が他の年級群についても確認されることから、本種の成長を実証

<sup>13)</sup> 新潟県: 昭和 60 年度 新潟県沿岸域漁業管理適正化方式開発調査報告書, 新潟県, 1986, pp. 61-73.

<sup>14)</sup> 石川県水産試験場: ホッコクアカエビの生態と資源管理に関する研究, 昭和 62・63 年度特定研究開発促進事業 地域性重要水産資源管理技術開発総合研究報告書, 石川水試資料, 159, 1988, pp. 1-77.

<sup>15)</sup> 日本海ホッコクアカエビ研究チーム: ホッコクアカエビの生態と資源管理に関する研究, 特定研究開発促進事業 地域性重要水産資源管理技術開発総合研究報告書, 1991, pp. 1-120.

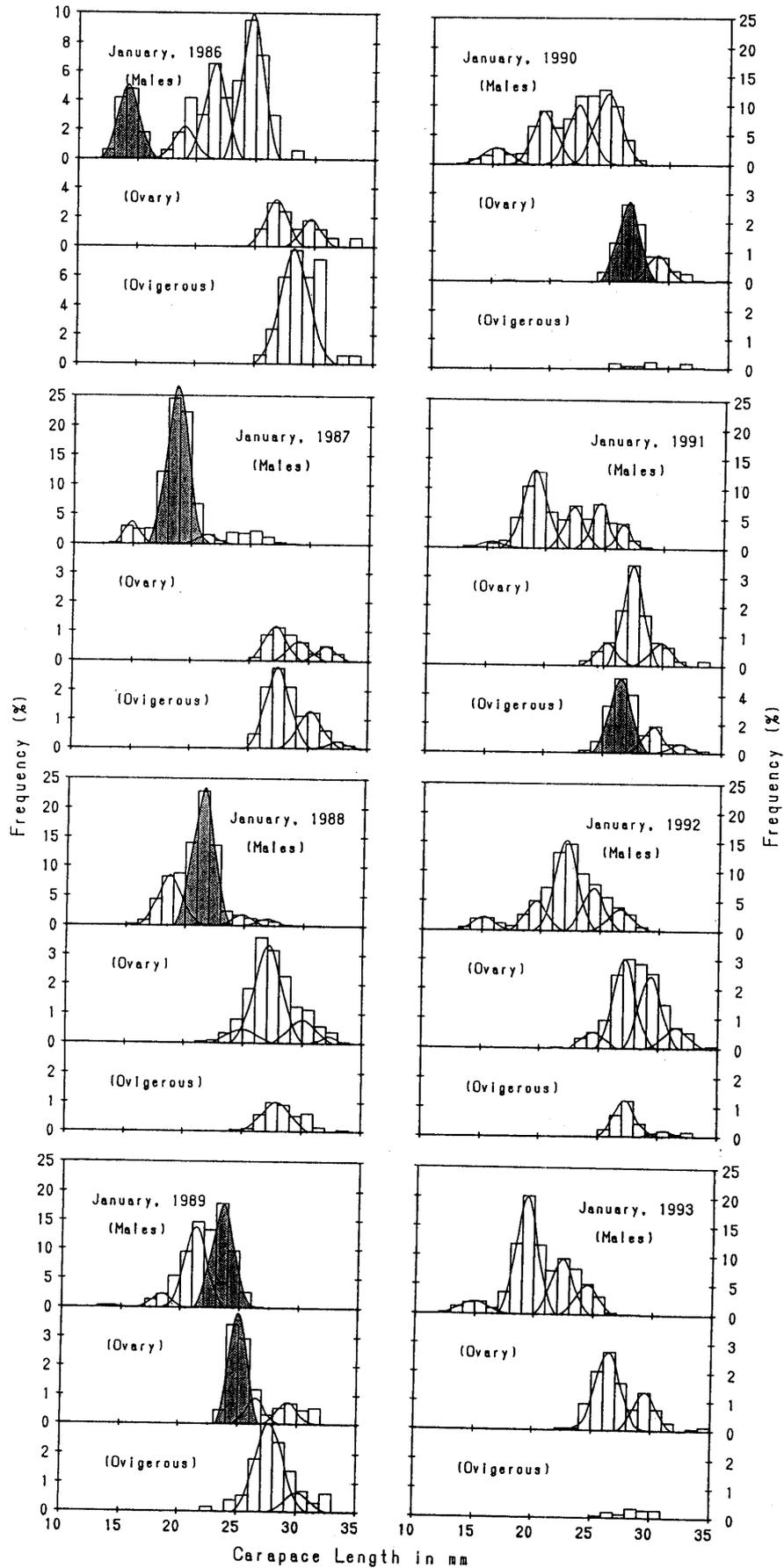
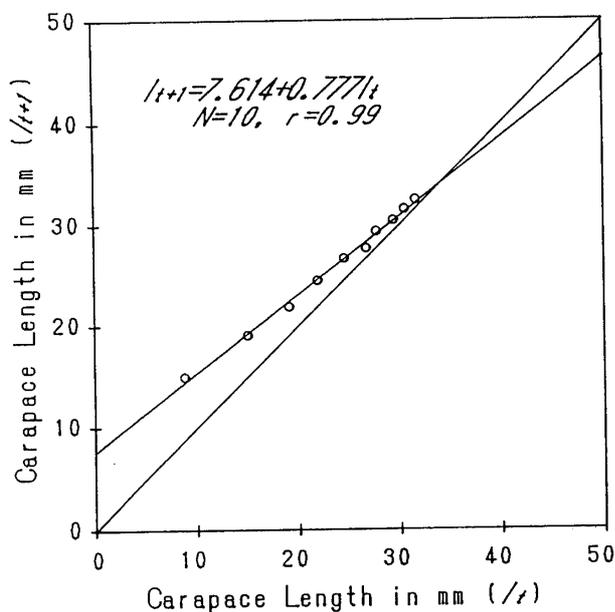


Fig. 5. Size compositions classified into the age groups of the Northern Shrimp for Males, Ovary Females and Ovigerous Females. Shaded: dominant year class of 1984.

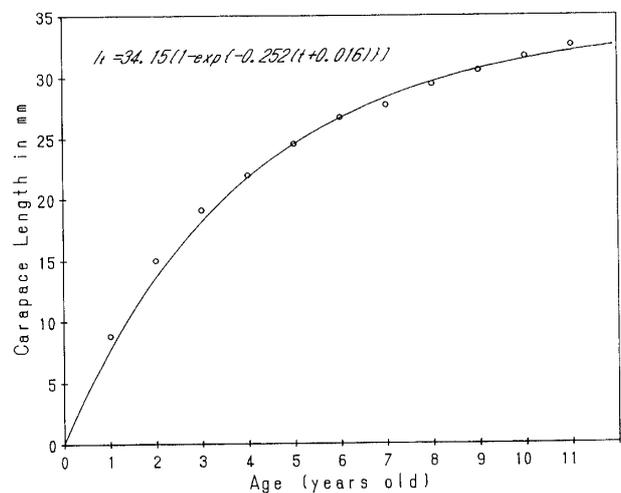
**Table 3.** Carapace length (Mean  $\pm$  SD in mm) of the Northern Shrimp estimated with age composition analysis

Age (in years)	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	Mean
1	—	—	—	—	—	—	—	—	(8.8)
2	14.2 $\pm$ 0.9	14.9 $\pm$ 0.6	—	—	15.3 $\pm$ 1.2	15.4 $\pm$ 0.9	15.1 $\pm$ 0.9	14.9 $\pm$ 1.2	15.0
3	19.0 $\pm$ 0.9	18.8 $\pm$ 0.9	18.7 $\pm$ 1.0	18.4 $\pm$ 0.8	19.5 $\pm$ 1.0	19.1 $\pm$ 1.0	19.6 $\pm$ 0.9	19.4 $\pm$ 0.9	19.1
4	21.6 $\pm$ 0.9	21.4 $\pm$ 0.8	21.5 $\pm$ 0.9	21.3 $\pm$ 0.9	22.4 $\pm$ 1.0	22.4 $\pm$ 0.8	22.1 $\pm$ 0.9	22.4 $\pm$ 0.9	21.9
5	24.7 $\pm$ 0.9	—	24.8 $\pm$ 0.8	23.6 $\pm$ 0.9	24.8 $\pm$ 1.1	24.6 $\pm$ 0.7	24.4 $\pm$ 0.9	24.5 $\pm$ 0.9	24.5
6	26.8 $\pm$ 0.9	27.2 $\pm$ 0.9	27.0 $\pm$ 1.3	26.5 $\pm$ 0.7	26.6 $\pm$ 0.9	—	26.7 $\pm$ 1.0	26.4 $\pm$ 1.0	26.7
7	28.4 $\pm$ 1.2	27.5 $\pm$ 1.0	27.9 $\pm$ 1.2	27.7 $\pm$ 1.1	—	—	27.2 $\pm$ 0.9	—	27.7
8	29.7 $\pm$ 0.8	29.2 $\pm$ 0.9	—	29.2 $\pm$ 0.8	29.1 $\pm$ 0.9	29.9 $\pm$ 0.9	29.3 $\pm$ 0.9	29.5 $\pm$ 0.9	29.4
9	—	30.4 $\pm$ 1.0	—	30.3 $\pm$ 1.0	—	—	30.8 $\pm$ 0.8	—	30.5
10	—	31.5 $\pm$ 0.8	31.9 $\pm$ 0.8	—	—	—	31.5 $\pm$ 0.9	—	31.6
11	—	32.8 $\pm$ 0.7	—	—	—	32.1 $\pm$ 0.8	—	—	32.5

**Fig. 6.** Walford's graph of the Northern Shrimp in the waters off Noto Peninsula, the Sea of Japan.

的に示したものである。得られた結果は、石川水試,<sup>\*4</sup> 日本海ホッコアカエビ研究チーム,<sup>\*5</sup> 中明<sup>18)</sup>を支持している。ただ、1月での内卵保有個体と抱卵個体が少なくとも3年齢群に分けられることから、産卵は生涯に3回以上、寿命は11歳以上とするのが適当である。また、以上の結果は本種の主な現象であり、性転換年齢には前後に1歳の幅があること、および小型雌の存在を今後の研究で明らかにしていく必要がある。

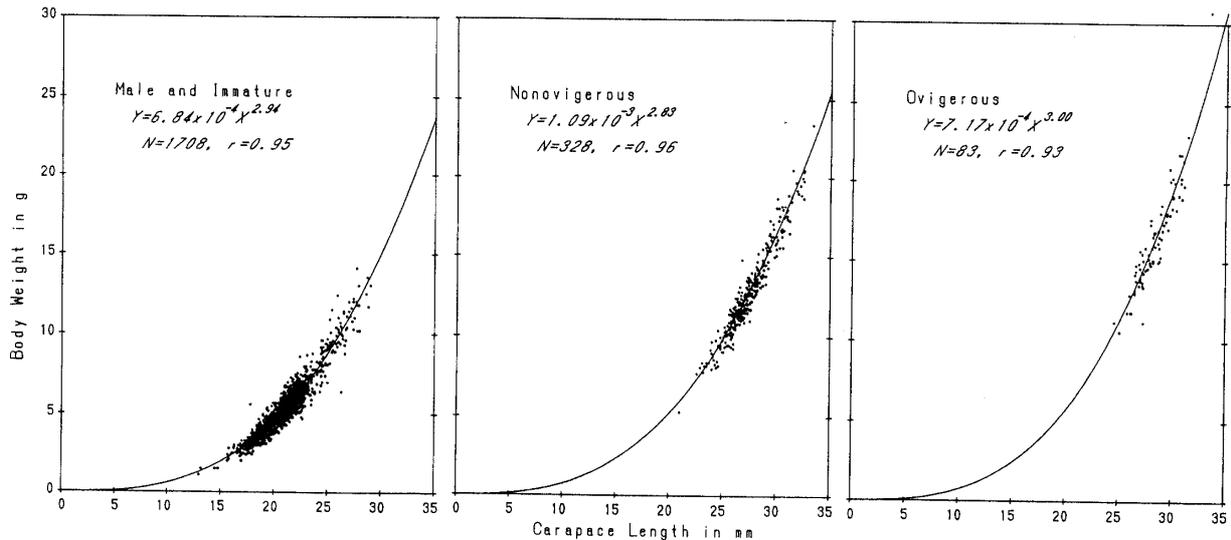
日本海側でみるかぎり本州と北海道で本種の成長、性転換年齢、寿命に大きな違いはないであろう。ただし成

**Fig. 7.** Growth curve of the Northern Shrimp in the waters off Noto Peninsula, the Sea of Japan.

長式を詳細に検討すると、日本海のなかでも北へ行くほど成長の遅い傾向がみられる。<sup>\*5</sup>

北海道東の太平洋の本種の成長についてみると、阿部<sup>24)</sup>は満1年で約CL16 mm、林<sup>25)</sup>は1年、2年および3年でそれぞれ約CL9, 16および19~22 mm<sup>\*6</sup>とした。本報と比較すると、1年目については林<sup>25)</sup>と近いが、それ以降については本報よりも成長が早い。北海道東の太平洋の本種の成長が日本海より早いのは、生息場の水温が高めであるためと考えられる。ただ、満1年でCL16 mmというのは早過ぎ、使用した漁具の目合いの関係で小型個体の採集を欠いたためであろう。北野ほか<sup>26)</sup>は西カムチャッカ沖の本種の成長について、CL14 mmを1.5歳、6歳でCL33.08 mmとしたが、生息場

\*6 体長 (BL) を  $BL = 3.870CL + 4.789^{16)}$  の関係式により CL に換算した。



**Fig. 8.** Relationships between carapace length and body weight of the Northern Shrimp.

Left figure: males and immature individuals, middle figure: nonovigerous females, right figure: ovigerous females.

**Table 4.** Sizes and sex by age estimated in the Northern Shrimp of the waters off Noto Peninsula

Age (in years)	Carapace length (mm)	Body weight (g)	Sex	Remarks
1	7.7	0.28	Male	Immature
2	13.6	1.47	Male	Immature
3	18.2	3.46	Male	
4	21.7	5.81	Male	
5	24.5	8.30	Male	Sexually transitional
6	26.7	11.87	Female	Spawning
7	28.3	16.25	Female	Hatching
8	29.6	15.89	Female	Spawning
9	30.6	20.54	Female	Hatching
10	31.4	18.78	Female	Spawning
11	32.0	23.49	Female	Hatching

の水温が0.1~2.1°Cであり、これまでの知見を考慮すると実際の成長はもう少し遅いと考えられる。

本邦周辺以外の海域についてみると、Butler<sup>27)</sup>はカナダのブリティッシュ・コロンビアにおいて生息場の水温が8°C、4歳でCL24 mm、性転換年齢が1.5歳と成長の早いことを示した。また、Ivanov<sup>28)</sup>はアラスカ湾西部において生息場の水温が4~5°C、5歳でCL26.5 mm、性転換年齢が4歳、ベーリング海プリピロフ水域において生息場の水温が2°C、7歳でCL31 mm、性転換年齢が5歳と、成長が生息場の水温と密接に関係することを示した。

一方、本種とは形態的にも性転換現象をみても類似している北大西洋産の *P. borealis* の成長に関しては、1950年代から数多くの研究がおこなわれている。それらは、いずれも全長または頭胸甲長組成を解析したものである。Rasmussen<sup>29)</sup>はノルウェー海域の9地域について成長を比較し、最も南に位置するスカゲラック海域では4歳でCL28 mmに達するが、最も北に位置するスピッツベルゲンでは7歳でCL26.5 mmと成長の遅いことを明らかにした。さらに、フィヨルド地形の湾内に漁場形成されることが多いなかで、湾口にしきいが存在して外洋の暖流水の影響を受けないところでは、水温が低く成長も遅いことを記した。Horsted and Smidt<sup>30)</sup>は西グリーンランドにおいて、この海域が分布の北限に近く、成長はノルウェーのスピッツベルゲンやジャン・メイエンに類似することを示した。また、*P. borealis* が生息できる下限水温を-1.6°Cと求め、それ以下の北極水の進入によって1953年に地域群の全滅を認めた。Allen<sup>21)</sup>は北海のノースアンパーランドにおいて、成長は南ノルウェーのオスロ・フィヨルドと初期成長が類似して比較的早いことを明らかにした。同海域における生息場の水温は6.0~11.1°Cとこれまで知られているなかでは最も高い。Haynes and Wigley<sup>31)</sup>はカナダのメイン湾において、生息場の水温が1.9~9.0°C (平均5.0°C)、4歳でCL27 mmに達することを示し、南ノルウェー海域とともにこれまで知られているなかでは成長が最も早い。

以上のように、本種および北大西洋産の *P. borealis* の成長を海域間で比較してみると、ともに差が認められた。北へ行くほど成長の遅い傾向があり、その最も大き

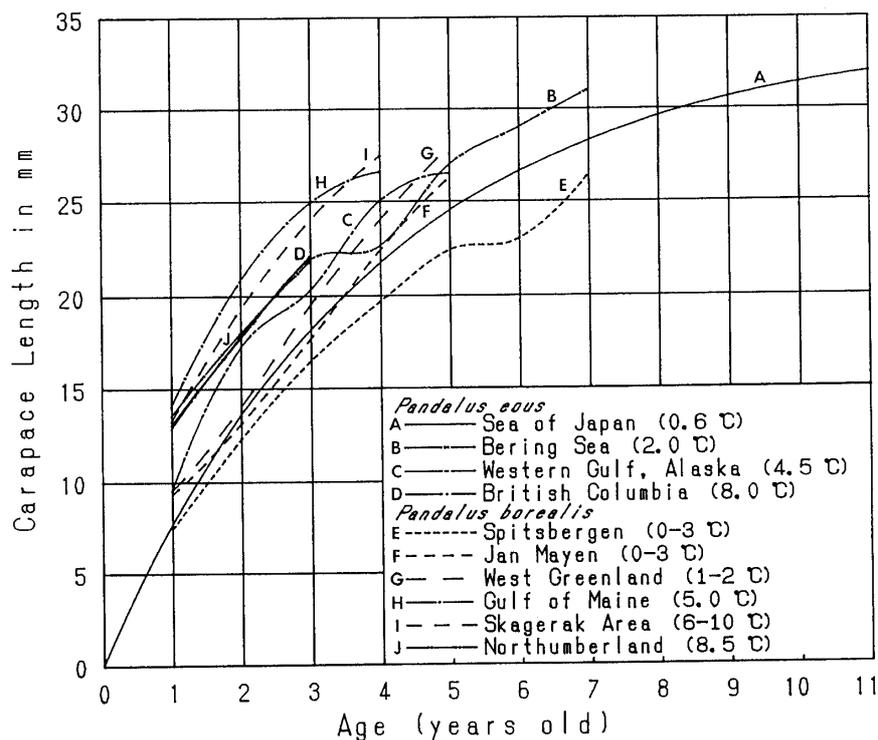


Fig. 9. Growth curves for the 10 populations of *P. eous* and *P. borealis* (data in Table 5). Parentheses: average or range of living water temperature.

Table 5. Life history parameters of *P. eous* and *P. borealis* from different parts of the world (modified after Charnov<sup>33</sup>)

Species	Location	Approx. age of last breedings (in years)	Living water temp. (°C) Ave. (range)	Growth coefficient <i>K</i> (year <sup>-1</sup> )	Reference or Source
<i>Pandalus eous</i>	British Columbia, Canada	4	8.0	0.48	Butler <sup>27</sup>
	Western Gulf of Alaska	7	4.5 (4~5)	0.39	Ivanov <sup>28</sup>
	Plibilof Islands, Bering Sea	7	2.0	0.25	Ivanov <sup>28</sup>
	Kiluda Bay, Alaska	7	—	0.41	Fox <sup>34</sup>
	Ugak Bay, Alaska	7	—	0.36	Fox <sup>34</sup>
	Two Headed Island, Alaska	7	—	0.29	Fox <sup>34</sup>
	West Kamchatka Peninsula	6	(0.1~2.1)	0.336	Kitano and Yorita <sup>26</sup>
Sea of Japan	11<	0.6(0.3~4.5)	0.252	Present work	
<i>Pandalus borealis</i>	Oslo Fjord, Norway	4	7.1(6.4~7.9)	0.70	Rasmussen <sup>29</sup>
	Skagerak Area, Norway	4	(6~10)	?	Rasmussen <sup>29</sup>
	Mist Fjord, Norway	6	3.8(3.4~4.2)	0.27	Rasmussen <sup>29</sup>
	Spitsbergen, Norway	>7.5	(0~3)	0.23	Rasmussen <sup>29</sup>
	Jan Mayen, Norway	5	(0~3)	?	Rasmussen <sup>29</sup>
	West Greenland	5	(1~2)	?	Horsted and Smidt <sup>30</sup>
	Northumberland, U.K.	3	8.5(6.0~11.1)	0.71	Allen <sup>21</sup>
	Gulf of Maine, Canada	5	5.0(1.7~9.4)	0.46	Haynes and Wigley <sup>31</sup>
	Newfoundland & Labrador	6	—	0.17	Parsons <i>et al.</i> <sup>35</sup>
Balsfjord, Norway	4	—	0.37	Hopkins and Nilssen <sup>36</sup>	

な要因は水温であると考えられる。日本海の本種の成長は、*P. borealis* の分布の北限に近いスピッツベルゲンや西グリーンランド海域と類似し、両種を通してこれまで知られているなかでは成長が最も遅く、寿命が長い (Fig. 9)。緯度的には分布の最南端に位置する日本海で成長が遅いのは、生息場の水温が 0.3~4.5°C の範囲であるが、主に 0.6°C 前後で、本種の生息場水温としては世界的にみて最も低いためと考えられる。また、日本海の底層水温は水平的な温度勾配が小さく極めて安定しているため、経年的な成長差が小さいことも特徴である。これらは、本種が生息・分布する日本海の底層が、低温の日本海固有水<sup>32)</sup>の影響を受けていることと深く関係するとみられる。

*P. eous* と *P. borealis* の成長が生息場の水温と密接に関係することが各海域で明らかになった (Table 5)。そこで、両種の生息場の水温と成長係数  $K$  はおおむね正の相関で表すことができる。さらに成長係数と寿命は逆相関を示し、成長の早い群は成長の遅い群よりも寿命が短い。つまり、生息場の水温が低いところでは成長が遅く、自然死亡係数が低く、寿命の長い関係が見出せる。寿命が長いと雄の繁殖年齢や性転換年齢にも影響する。魚類では一般に、成長係数と平均成熟開始年齢あるいは寿命との積が一定になる傾向が示されている。<sup>37,38)</sup> 本種に関しても、今後の研究によって生息場水温、成長係数、自然死亡係数、寿命、性転換年齢などとの間に一定の関係が明らかになることが予想される。

本種の頭胸甲長  $X$  と体重  $Y$  の関係は、カナダのブリティッシュ・コロンビア<sup>27)</sup> で求められている ( $\text{Log } Y = 2.610 \cdot \text{Log } X - 2.647$ )。日本海能登半島近海産と同じ頭胸甲長範囲で比較してみると海域による違いは小さい。また、北大西洋産の *P. borealis* についてノルウェー海域<sup>29)</sup>、カナダのメイン湾<sup>31)</sup> で求められている関係と比較しても、大きな違いはみられない。

## 謝 辞

本報を取りまとめるに当たり、指導と校閲を頂いた東京水産大学教授 北原 武博士に衷心より感謝の意を表します。研究途上に本種の学名が変更となったことでは、千葉県立博物館 駒井卓二博士に適切な指導を賜った。標本漁船調査では第7重福丸 広瀬静二、第2瑞祥丸 宮田康雄の各船頭、試験船調査では石川県水産総合センターの白山丸 白田光司船長、禄剛丸 谷保元船長ほか乗組員各位に協力を頂いた。また、査読者の方々には本稿に対して貴重な助言を頂いた。これらの方々には感謝の意を表します。

## 文 献

- 1) 武田正倫：世界のエビ類，「日本のエビ・世界のエビ」(東京水産大学第9回公開講座編集委員会編)，成山堂書店，東京，1988，pp. 1-27.
- 2) T. Komai: Deep-Sea Decapod Crustaceans from the Pacific Coast of Eastern Hokkaido, Northern Japan (Crustacea, Decapoda, Penaeidea and Caridae). 漁業資源研究会議北日本底魚部会，24, 55-96 (1991).
- 3) Y. Yokoya: Macrura and Anomura of Decapod Crustacea found in the neighbourhood of Onagawa, Miyagi-ken. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ.*, 14, 261-289 (1939).
- 4) 伊東 弘：日本海産ホッコクアカエビに関する2・3の知見。日水研研報，27, 75-89 (1976).
- 5) V. V. Makarov: Beschreibung neuer Dekapoden-Formen aus den Meeren des Fernen Ostens. *Zool. Anz.*, 109, 319-325 (1935).
- 6) L. B. Holthuis: FAO species catalogue Vol. 1. Shrimps and prawns of the world. Annotated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO Fish. Synop.*, 125. 1980, 271pp.
- 7) H. J. Squires: Recognition of *Pandalus eous* MAKAROV, 1935, as a Pacific species not a variety of the Atlantic *Pandalus borealis* KROYER, 1838 (Decapoda, Caridea). *Crustaceana*, 63, 257-262 (1992).
- 8) A. A. Berkeley: The post-embryonic development of the common pandalids of British Columbia. *Contrib. Can. Biol. Fish., N. S.*, 6, 79-163 (1930).
- 9) 中嶋康裕：甲殻類の性転換，「魚類の性転換」(中園明信・桑村哲生編)，東海大学出版会，東京，1987，pp. 221-248.
- 10) 久保伊津男：ホッコクアカエビの生態学的研究。日水誌，16, 71-80 (1951).
- 11) T. Aoto: Sexual phases in the prawn, *Pandalus kessleri* CZERNIAVSKY, with special reference to the reversal of sex. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, 11(1), 1-20 (1952).
- 12) 倉田 博：増毛沖におけるトヤマエビの生態。北水試月報，14, 8-21 (1957).
- 13) 伊東 弘：モロトゲアカエビの分布と生活史。日水研研報，29, 147-157 (1978).
- 14) 倉田 博：増毛沖におけるホッコクアカエビの生態。北水試月報，14, 162-171 (1957).
- 15) 小島伊織，依田 孝，上野達治：石狩湾沖のエビの漁場と生態。北海道立水産試験場報告，11, 30-40 (1969).
- 16) 山田悦正，内木幸次：加賀海域におけるホッコクアカエビの生態に関する研究。石川水試研報，1, 1-12 (1976).
- 17) 依田 孝：留萌沖のエビ漁業とその資源 第2報。ホッコクアカエビの生活に関する2, 3の知見。北水試月報，41, 119-132 (1984).
- 18) 中明幸広：武蔵堆周辺海域におけるホッコクアカエビの生殖周期と成長。北水試研報，37, 5-16 (1991).
- 19) 鈴木克美：硬骨魚類の雌雄同体現象。栽培技研，18, 45-55 (1989).
- 20) G. Jagersten: Über die Geschlechtsverhältnisse und das Wachstum bei *Pandalus*. *Ark. Zool.* 28A (20), 1-27 (1936).
- 21) J. A. Allen: On the biology of *Pandalus borealis* KROYER, with reference to a population off the Northumberland coast. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 38, 189-220 (1959).
- 22) 田中昌一：Polymodal な度数分布の一つの取扱方法およびそのキダイ体長組成解析への応用。東海水研研報，14, 1-13 (1956).
- 23) 倉田 博：北海道産十脚甲殻類の幼生期。北水研研報，28, 23-34 (1964).
- 24) 阿部晃治：道東太平洋ホッコクアカエビ。昭和36-40年度実施北海道沿岸漁業資源調査並びに漁業経営資源報告書，

- 297-304 (1967).
- 25) 林 清：襟裳岬以西太平洋ホッコクアカエビ。昭和36~40年度実施北海道沿岸漁業資源調査並びに漁業経営試験報告書, 290-296 (1967).
  - 26) 北野 裕, 依田 孝：西カムチャッカ沖のホッコクアカエビ資源とその開発過程。北水研研報, **43**, 1-20 (1978).
  - 27) T. H. Butler: Growth, reproduction, and distribution of Pandalid shrimps in British Columbia. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **21**, 1403-1452 (1964).
  - 28) B. G. Ivanov: Biology of the northern shrimp (*Pandalus borealis* KR.) in the Gulf of Alaska and the Bering sea. *Tr VNIRO* **65**, 392-416 (1969).
  - 29) B. Rasmussen: On the geographical variation in growth and sexual development of the deep sea prawn (*Pandalus borealis* KR.). *Rep. Norwegian Fish. Mar. Invest.*, **10**(3), 1-160 (1953).
  - 30) S. A. Horsted and E. Smidt: The deep sea prawn (*Pandalus borealis* KR.) in Greenland waters. *Medd. Dan. Fisk. Havunders.*, *N. S.*, **1**(11), 1-118 (1956).
  - 31) E. B. Haynes and R. L. Wigley: Biology of the northern shrimp, *Pandalus borealis*, in the Gulf of Maine. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **98**, 60-76 (1969).
  - 32) 宇田道隆：日本海および其の隣接海区の海況。水産試験場報告, **5**, 57-190 (1934).
  - 33) E. L. Charnov: Natural selection and sex change in pandalid shrimp: test of a life-history theory. *Amer. Natur.*, **113**, 715-734 (1979).
  - 34) W. W. Fox: Dynamics of exploited Pandalid shrimps and an evaluation of management models. Ph. D. thesis, University of Washington, Seattle, 1972.
  - 35) D. G. Parsons, G. R. Lilly, and G. J. Chaput: Age and growth of northern shrimp *Pandalus borealis* off North-eastern Newfoundland and Southern Labrador. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **115**, 872-881 (1986).
  - 36) C. C. E. Hopkins and E. M. Nilssen: Population biology of the deep-water prawn (*Pandalus borealis*) in Balsfjord, northern Norway: I. Abundance, mortality, and growth, 1979-1983. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, **47**, 148-166 (1990).
  - 37) 河井智康：生長理論と生長曲線。日水誌, **36**, 289-296 (1970).
  - 38) T. Kawasaki: Fundamental relations among the selections of life history in the marine teleosts. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **46**, 289-293 (1980).