■ 論文

北日本海域におけるハダカイワシ科魚類の 鰾形態とターゲットストレングス

安間 洋樹 (北海道大学 北方生物圏フィールド科学センター) *1

澤田 浩一 (水工研) *2

宮下 和士 (北海道大学 北方生物圏フィールド科学センター) *3

青木 一郎 (東京大学) *4

anb52615@nifty.com

(2007年9月3日原稿受付)

Abstract :

Swimbladder shapes of 5 myctophid species captured around northern Japan were measured using an X-ray method. The species were classified into swimbladder and swimbladderless fishes according to the presence of gas. All specimens of *Lampanyctus jordani* had a well-inflated swimbladder. *Notoscopelus japonicus* and *Stenobrachius nannochir* had no swimbladder in any body size range examined. *Diaphus theta* and *Symbolophorus californiensis* contained swimbladder and swimbladderless fishes in relation to growth. Based on several morphological parameters of the body or swimbladder, the relationships between body length and target strength at 38 and 120 kHz were estimated using theoretical acoustical backscattering models. The estimated values of the target strength showed 10-dB or more differences between bladder and bladderless fishes, even when the fish were of equivalent size. The target strength values of most fishes did not grow proportionally to the square of the body length at both frequencies because of swimbladder allometric growth or the effect of Rayleigh scattering. Our result suggests the importance of swimbladder observation for target strength study of myctophid fishes, because they have various swimbladder conditions, and the characteristics of acoustic backscattering change dramatically with the swimbladder conditions.

分 類 : 水産音響

キーワード : 魚類マイクロネクトン, 鰾形態, ターゲットストレングス

Swimbladder Morphology and Target Strength of Myctophid Fishes in the Northwestern Pacific

*1 Hiroki YASUMA (Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University)

*2 Kouichi SAWADA (NRIFE, FRA)

*3 Kazushi MIYASHITA (Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University)

*4 Ichiro AOKI (The University of Tokyo)

1. 緒言

ハダカイワシ科魚類は中・深層性マイクロネクトン群集の中で最も有占する生物群であり、外洋生態系の物質循環において重要な役割を果たしている。黒潮親潮移行域以北の北日本海域ではトドハダカ *Diaphus theta*, ナガハダカ *Symbolophorus californiensis*, オオクチワシ *Notoscopelus japonicus*, マメハダカ *Lampanyctus jordani*, セッキハダカ *Stenobranchius nannochir*, の5魚種が優占的に出現することが知られており、これらのバイオマスを正確に把握することは本海域の生態系構造を理解するうえで不可欠であると考えられている¹⁾。しかし、現状では回避能力の高いマイクロネクトンを正確に定量評価できる漁具は存在せず、本科魚類のバイオマスに関する知見は少ない。

ハダカイワシ科魚類の空間的な分布構造の定量化を可能とするうえで、計量魚群探知機を用いる音響学的手法の適用が期待されているが、定量推定に必要なスケールファクタであるターゲットストレングス(以下TS)が未知であるため、現場の音響データを用いてバイオマス推定が行われた例はない。そこで、本研究では上記の5魚種を対象とし、音響資源調査で一般的に使用される38 kHzと120 kHzにおいて、体長とTSの関係を知ることを目的とした。

ハダカイワシ科魚類は、深い深度帯で濃密な魚群を形成するため、TSの現場測定は非常に困難であり、現段階では理論モデルを用いて推定するのが最も有効であると考えられる。よって、本研究では音響散乱の要因となる鰾形状を観察し、その形状データをもとに、既存の理論散乱モデルを用いて各魚種のTSを推定することとした。

ハダカイワシ科魚類は鰾の形態が多様で、魚種間ではもとより、同魚種においても成長段階によって鰾の有無や形状が異なることが知られている²⁾。上記5魚種のうち、マメハダカとセッキハダカの鰾形状に関する知見はこれまでに無い。一方、Yasuma *et al.*³⁾は本州三陸沖で得られたナガハダカ、オオクチワシの成魚を用いて軟X線による鰾形状観察を行い、両者が気泡を満たした鰾を持たないことを報告した

が、ナガハダカの体内から萎縮した鰾を発見し、未成魚では鰾に気泡を含んでいる可能性があることを指摘している。また、同海域で得られたトドハダカ未成魚では気泡を含んだ鰾が見られたが、成長に伴う鰾の形状変化から、成魚では鰾中の気泡が減少、または消失する可能性があることを指摘している。

そこで本論文では、各魚種において未成魚と成魚を含んだ鰾観察を行い、体長と鰾形状(鰾長)との関係を明らかにし、体長とTSの関係を推定した。

2. 材料と方法

2.1 魚類サンプル

実験に用いた魚類サンプルは、1998年1月から2003年5月の間に本州東北沖、及び北海道沖(43°30'N-36°00'N, 158°00'E-146°00'E)で実施された計8回の調査航海において、IKMTとMOCNESSの傾斜曳きにより得た⁴⁾。採集は夜間に行い、曳網深度は、調査船に搭載された計量魚群探知機のエコーグラムをもとに適宜決定した。全ての採集における曳網深度は300 mから50 mの範囲内であった。水圧変化による魚体へのダメージを最小限にするため、曳網時の船速(2.5 kt以下)とウインチの巻上げスピード(0.1-0.5 m/s)は、可能な限り低速にした。

採集物は採集直後に水槽に移し、死亡している個体や水槽内で腹を上にして浮いている個体を除去し、生きている個体のみを抽出した。これらの個体を水槽内で1から3時間程度泳がせて周囲の環境に慣らした後、-40°C以下で急速に凍結した。

2.2 鰾形状の観察

ハダカイワシ科魚類は、器官として鰾構造が存在する場合でも、鰾が萎縮し、気泡の代わりに脂質等の流動物質を満たしていることが多い。音響的には鰾内の気泡の有無が重要であるので、本研究では鰾内に気泡が見られた場合にその個体を有鰾とし、それ以外は無鰾として扱った。また、鰾内の気泡の形状を鰾形状と定義し、以後の測定を行った。

急激な温度上昇による鰾形状の変化を避けるため、冷凍サンプルは氷水中で24時間以上かけて解

凍し、観察に供した。鰾の観察には軟X線照射装置 (PROTEST-100, SOFTEX社), および画像処理システム (DVS-300, 浜松ホトニクス社) からなる軟X線分析システムを用いた。軟X線の照射は管電圧 30-50 kVp, 管電流 1.5-3.0 mA の範囲内で行った。

供試魚の背方向と側面方向から軟X線を照射し、気泡の有無、形状を画像として記録、さらに解剖により鰾の状態を確認した。得られた鰾画像は上記の画像処理システムにおいて 0.1 mm 単位で計測を行った。鰾部分を拡大した軟X線透過画像を Fig. 1 に示す。側面方向の画像において、最も長くとれる線を鰾長 (a) とした。この線と垂直に交わり、最も長くとれる線を鰾高 (b), 鼻腔と尾柄部を結んだ線と鰾長の線の角度を鰾の傾斜角 (Tilt angle) とした。背方向の画像においては、鼻腔と尾柄部を結んだ線と垂直に交わり、もっとも長くとれる線を鰾幅 (c) とした。また、次式により鰾の体積 (V_o) を求めた。

$$V_o = \frac{4\pi}{3} abc$$

2.3 理論散乱モデルによる TS 推定

有鰾魚の音響散乱の大部分は鰾によるため⁵⁾, 本研究では、有鰾個体においては鰾形状を (中空) 回転楕円体モデル (Prolate spheroid model: PSM)⁶⁾ に適用した。また、無鰾個体においては魚体形状を (液状) 変形円筒モデル (Deformed cylinder model: DCM)⁷⁾ に適用した。大型水槽を用いた測定値との比較試験において、ハダカイワシ科魚類においては、両モデルによる推定値が測定 TS とほぼ一致することが確認されている⁴⁾。

PSM は長径と短径を用いて鰾形状を回転楕円体に近似するモデルで、本研究では、Sawada *et al.*⁸⁾, および Yasuma *et al.*³⁾ に従って計算を行った。長径には鰾長を、短径には鰾高と鰾幅の平均値を使用した。計算に用いる主要パラメータのうち、海水中の音速は、魚類サンプル採集層における水温・塩分の平均値 (10 °C, 33.5 psu) をもとに Mackenzie⁹⁾ により計算し、1488 m/s とした。

Fig. 1 Morphometry on lateral and dorsal swimbladder images. The symbols a, b, and c represent the swimbladder length, the swimbladder height and the swimbladder width, respectively.

DCM は、魚体形状を径の異なる円筒薄片の連続として再現し、各円筒からの音響散乱を積分して魚体全体の音響散乱を計算するモデルで、本研究では Sawada *et al.*⁸⁾, および Yasuma *et al.*³⁾ に従い、魚体を 20 の円筒に分割した。無鰾魚を扱う DCM においては、主要な物理パラメータとして、海水に対する魚体の音速比 h と密度比 g を与える必要がある。これらの値は、過去の測定実験の結果⁴⁾ と対象魚種の主な生息水温 (5–10 °C) を照合することにより決定した。本研究において使用した g と h は、オオクチワシで 1.02 と 1.03, それ以外の魚種では 1.01 と 1.04 であった。

両モデルは、各個体の TS を遊泳姿勢との関数として算出する。本研究では魚体が水平に向いている状態を姿勢角 0° とし、−90° (head down) から +90° (head up) まで、1° 毎に計算を行った。ここで得た姿勢角毎の TS は、Foote¹⁰⁾ の方法を用いて、平均姿勢角 0°, ±15° の正規分布を仮定して平均化し、平均化後の TS を各個体の TS として扱った。

3. 結果

3.1 鰾形態

各魚種の鰾長と体長の関係を Fig. 2 に、有鰾個体における鰾の傾斜角、鰾の長径 (鰾長) と短径 (鰾高

と鰾幅の平均値)のアスペクト比(短径/長径),および体体積に占める鰾体積の割合を **Table 1** に示す. 観察した5魚種のうち, オオクチワシとセッキハダカでは全ての個体が無鰾で, マメハダカは全てが有鰾であった. 一方, トドハダカとナガハダカにおいては, 有鰾個体と無鰾個体の両方が見られた. 解剖による確認の結果, 最初の無鰾2魚種のうち, セッキハダカにおいては全ての個体で著しく萎縮して気泡を含まない鰾が見られたが, オオクチワシでは全ての体長において鰾様の器官構造自体を欠いていることがわかった.

マメハダカの鰾はよく発達しており, 鰾内に脂質等気体以外の物質はほとんど見られなかった. 鰾の体積は最大で500 mm³に達していたが, 体体積に占

める割合は2.5 % 以下であった. トドハダカにおいては体長87 mm までの個体で体内に気泡が確認されたが, 体長が78 mm を越えると無鰾魚が出現しはじめ, 最大到達体長付近ではその割合が高くなった (Fig. 2 (a)). 無鰾個体の鰾は萎縮しており, 脂質と思われるゲル状の白濁物質を多く含んでいた. また, 有鰾個体においても, 比較的小型の個体では薄い鰾壁に気泡が充満していたが, 70 mm を超える大型の個体では鰾内に白濁物質を多く含むようになり, 気泡はそれに包み込まれるように存在していた. ナガハダカは30-120 mm までの個体で鰾内に気泡を含んでいたが, ある体長を超えると無鰾個体が出現し, 成長とともに無鰾個体の割合が高くなった (Fig. 2 (c)). トドハダカと同様, 無鰾個体の鰾は萎

Fig. 2 Plots of the swimbladder length of (a) *Diaphus theta*, (b) *Lampanyctus jordani*, (c) *Symbolophorus californiensis*, (d) *Notoscopelus japonicus*, and (e) *Stenobranchius nannochir*, against standard length. An open circle represents a swimbladder fish and a closed circle represents a swimbladderless fish.

Table 1 Tilt angle, aspect ratio (major axis / minor axis), and ratio of swimbladder volume in fish body.

Species	n	Swimbladder tilt angle (deg)		Swimbladder aspect ratio		Swimbladder volume (%)	
		range	mean (±SD)	range	mean (±SD)	range	mean (±SD)
<i>D. theta</i>	174	0 - 22.2	10.7 (5.1)	0.24 - 0.93	0.42 (0.13)	0.01 - 3.74	0.86 (0.87)
<i>L. jordani</i>	25	0 - 13.8	6.4 (2.1)	0.28 - 0.70	0.39 (0.10)	0.08 - 2.27	1.02 (1.15)
<i>S. californiensis</i>	12	0 - 10.7	6.8 (3.4)	0.31 - 0.97	0.59 (0.25)	0.07 - 3.48	1.14 (0.72)

縮し、白濁物質を含んでいた。全ての魚種において、有鰾個体の鰾は、アスペクト比が0.4-0.6程度の、比較的長短の差が小さい卵型であった。また、鰾の傾斜角の範囲は比較的広く、最大で20°程度に達していた (Table 1)。

有鰾魚における鰾の成長を示すため、鰾を同体積の球と仮定したときの等価球半径 $R \{R = (abc/2)^{1/3}\}$ と体長の対数関係を、Fig. 3上にプロットした。Huxley¹¹⁾のアロメトリー式によると、このプロットにおける直線回帰式の x 係数が0のとき、鰾の成長は体長と比例して進む (等成長)。係数が1より大きいときは、鰾は正のアロメトリー成長を示し、体長に比べて速く成長する。また、0から1の間では負のアロメトリー成長を示し、鰾は体長に比べ遅く成長する。本研究で用いた魚種では、トドハダカが1.1、マメハダカは1.2、ナガハダカは1.6で、すべてにおいて等成長、もしくは軽度の正のアロメトリー成長を示していた。

3.2 ターゲットストレングス

理論モデルにより得られた、有鰾個体と無鰾個体における遊泳姿勢とTSの関係 (TSパターン) の典型的な例を Fig. 4に示す。PSMにより推定された有鰾個体のTSパターンは、両周波数において緩やかな曲線となり、遊泳姿勢によるTSの変化は微小であった。一方、DCMにより推定された無鰾個体のTSパターンは、いくつかのピークをもつ曲線の連続を示し、遊泳姿勢の変化がTS値に大きく影響すると考えられた。この傾向は、大型の個体、もしくは高周波でより顕著になった。

有鰾個体において、姿勢角で平均化した平均TSと体長の対数関係を Fig. 5に、Fig. 5におけるTSと体長の関係式を Table 2に示す。また、Table 2には各個体のTSを体長1 cmで基準化した基準化TS (TS_{cm}) の範囲も示した。Fig. 5上の直線関係における x の係数が20の時、TSは体長の二乗に比例して大きくなり、TSを体長の二乗で基準化することができる¹²⁾。鰾と体長が等成長に近かったトドハダカでは、同体長でのTS値にばらつきが見られたが、両周波数とも x 係数は20に近い値を示した。同様

Fig. 3 Relationship between logarithmic scale of the swimbladder equivalent radius R and standard length SL of (a) *D. theta*, (b) *L. jordani*, and (c) *S. californiensis*. Regression lines and equations are shown. The β (in brackets) indicates 95 % confidence limits of the regression line.

に、マメハダカの x 係数も20に近い値を示していた。一方、鰾が正のアロメトリー成長を示したナガハダカでは、 x の係数が約30で、TSは体成長に対して比較的速く増加することがわかった。 TS_{cm} は、ほとんどの個体で-70 dBから-80 dBの範囲にあり、比較的低い値となっていた。

無鰾個体における体長と平均TSの対数関係を

Fig. 4 Examples of the theoretical TS shift of a swimbladder (left panel) and a swimbladderless (right panel) fish, as a function of fish pitch angle. Positive angles are head-up and negative angles are head-down. The bold lines and dot lines denote the TS shifts at 38 kHz and 120 kHz, respectively. The left panel shows the TS shifts of a *D. theta* (standard length, 70 mm; swimbladder length, 7.5 mm; tilt angle, 0°; aspect ratio, 0.43), the right panel shows the TS shifts of a *S. nanochir* (standard length, 62 mm).

Fig. 5 Plots of target strength against log of standard length (in cm) at 38 kHz (left) and 120 kHz (right) for swimbladder fishes of (a) *D. theta*, (b) *L. jordani*, and (c) *S. californiensis*.

Table 2 Equations of liner regression on Fig. 5 and scopes of standard length. The y represent TS (dB), and the x represent log of standard length in cm. The β indicates 95 % confidence limits of the coefficient m . Ranges of TS_{cm} (dB) in each length range are also shown.

Species	Length range (mm)	n	Frequency (kHz)	$y = px + q$				TS_{cm} range (dB)
				p	q	R^2	$\pm\beta$	
<i>D. theta</i>	27 - 88	170	38	18.5	-71.7	0.35	5.5	-86.6 - -65.2
			120	19.5	-73.5	0.34	5.8	-87.1 - -66.1
<i>L. jordani</i>	26 - 123	24	38	22.8	-73.4	0.75	5.8	-79.3 - -67.4
			120	21.9	-73.7	0.76	5.4	-79.4 - -68.7
<i>S. californiensis</i>	30 - 109	12	38	32.0	-81.0	0.92	6.4	-78.2 - -65.9
			120	31.8	-82.1	0.94	5.9	-78.4 - -66.9

Fig. 6に、Fig. 6における体長とTSの関係式、 TS_{cm} をTable 3に示す。 x の係数は、有鰐個体とは異なり、4魚種すべてにおいて周波数による違いがみられた。この値はおおよそ16から30の間にあったが、セッキハダカの120 kHzでは約42となり、TS値が体成長に対して比較的急に高くなることが示された。 TS_{cm} は同サイズの有鰐個体に比べて10 dB以上低く、ほとんどの個体で-80 dB以下となっていた。

4. 考察

4.1 曳網による鰐形状の変化

本研究に供した魚類サンプルは、300 mから50 mの広い深度幅で採集されたが、比較的深い層からの採集では、曳網による深度変化により鰐形状が変化した可能性が考えられる。これに関し、中深層性魚類の鰐中の気泡体積は、自然状態においては日周鉛直移動による深度変化に影響されずほぼ一定を保つことが報告されている¹³⁾。中性浮力を保つという点からは、体内の気泡体積を一定に保つことが重要であり、中深層性魚類は鉛直移動に伴う圧力変化に十分に対応できるガス交換機能を有することが、生理学的にも検証されている¹⁴⁾。速い曳網による水圧変化がガス交換能力の限界を超えた時、鰐は膨張すると考えられるが、本研究では、この影響を避けるため、自然界のハダカイワシ類が鉛直移動にかかる時間を考慮したうえで可能な限りゆっくりと曳網を行った。さらに、生きていた個体のみを周囲環境に馴致させたうえで急速に凍結し、観察に使用

した。採集時間や採集深度による鰐形状の変化については今後詳細に調べる必要があるが、現時点では、本研究に用いたサンプルの鰐形状は自然状態に近いものであったと考えられる。

4.2 鰐の形態と成長様式

本研究に用いた5魚種のうち、セッキハダカとオオクチイワシでは未成魚期と成魚期を含む全ての個体が無鰐で、マメハダカでは全ての個体が有鰐であった。一方、残りの2魚種では、成長段階により有鰐個体と無鰐個体の両方が存在することが判明し、Yasuma *et al.*³⁾による鰐観察8トドハダカ未成魚、ナガハダカ成魚)の結果に新しい知見が加わった。

有鰐個体を含む3魚種の鰐には、音響的な視点において他の魚類とは異なるいくつかの共通した特徴が見られた。文献によると、標準的な魚類の鰐長は体長の約1/3程度であり、鰐体積は魚体体積の4-10%の範囲内にある。また、鰐のアスペクト比は0.2-0.3程度と細長く、体の中心線に対し前部が5-6°ほど上がっている^{15), 16)}。一方、本研究で観察したハダカイワシ科魚類の鰐体積は、ほとんどが魚体体積の2%以下であり、浮力における鰐の寄与が非常に小さいことがわかる(Table 1)。このことにより、音響的には他の有鰐魚に比べて TS_{cm} が非常に小さくなることが予測される。また、鰐はアスペクト比が0.4-0.6の卵形、もしくは球に近い形状を示しており、このような形状のため、鰐の傾斜角には比較的広い範囲でのばらつきが見られた(Table 1)。鰐が様々な

Fig. 6 Plots of target strength against log of standard length (in cm) at 38 kHz (left) and 120 kHz (right) for swimbladderless fishes of (a) *D. theta*, (b) *S. californiensis*, (c) *N. Japonicus*, and (d) *S. nannochir*.

傾斜角をとることは姿勢平均化TSを推定する際の障害となるが、上記のように、本科魚類の鰾は長短比の小さな卵型であるため、比較的大きな鰾、もしくは高い周波数でも、TSに対する遊泳姿勢の影響

は出にくいことが予想される。

3魚種の鰾は等成長、もしくは正のアロメトリーの成長を示していたが(Fig. 3)、一方で、トドハダカとナガハダカでは比較的大型の成魚で無鰾個体の割合が

Table 3 Equations of liner regression on Fig. 6 and scopes of standard length. The y represent TS (dB), and the x represent log of standard length in cm. The β indicates 95 % confidence limits of the coefficient m . Ranges of TS_{cm} (dB) in each length range are also shown.

Species	Length range (mm)	n	Frequency (kHz)	$y = px + q$				TS_{cm} range (dB)
				p	q	R^2	$\pm\beta$	
<i>D. theta</i>	68 - 83	12	38	18.4	-82.3	0.64	8.0	-85.4 - -83.3
			120	28.8	-95.6	0.42	12.0	-89.5 - -85.2
<i>S. californiensis</i>	74 - 121	15	38	16.4	-81.4	0.90	3.3	-85.8 - -84.4
			120	29.9	-96.9	0.70	11.7	-89.3 - -85.4
<i>N. japonicus</i>	47 - 138	11	38	27.0	-94.9	0.90	7.4	-88.1 - -79.5
			120	22.9	-90.3	0.89	6.5	-88.4 - -84.9
<i>S. nannochir</i>	19 - 112	50	38	41.7	-105.7	0.92	3.4	-104.9 - -81.5
			120	19.5	-87.2	0.68	3.9	-92.5 - -78.3

高くなっていた (Fig. 2). これに関して, ハダカイワシ科の数魚種では, 成長に伴って鰾内に脂質が蓄積することにより, 気泡の縮小と鰾全体の収縮が起こることが知られており, 黒潮海域のアラハダカ (*Myctophum asperum*) においては, アロメトリー式の係数がマイナスを示す退行成長も報告されている^{4), 17)}. 鰾が退行成長を示す体長範囲では, 体成長に伴って TS が減少するので, この現象の把握は音響的にも非常に重要であると考えられる. 本研究では鰾の退行成長を確認することはできなかったが, トドハダカとナガハダカの成魚における無鰾個体は, 鰾の退行により出現した可能性が高い. 今後, 生理学的な観察を含めた詳細な鰾観察を行うことにより, 鰾の退行現象についても検討する必要がある.

成長に伴って鰾内の気泡が消失することは, ハダカイワシ科魚類をはじめ一部の中深層性魚類でしか知られていない¹⁷⁾. この現象は中深層性魚類に特有な行動である日周鉛直移動に関係していると考えられている. 成長に伴い鉛直移動が活発になると, 移動の負担となる鰾を退縮させ, 体内の脂質含有を増やすことで浮力を得るようになるためである¹⁸⁾. 魚種, さらに個体間における鰾構造の違いも, 異なる鉛直移動パターンを有することにより起こるのかもしれない. しかし, 鉛直移動の開始時期や規模と鰾構造の変化について明確に示した研究例はこれまでに無い. 今後, 鉛直移動と鰾の構造変化のメ

カニズムに着目し, 本科魚類の鰾の特性について理解することは, 生物学的にも音響学的にも意義深い.

4.3 ターゲットストレンジス

本研究では北日本海域に優占的なハダカイワシ科魚類に有鰾個体と無鰾個体の両方が存在することを確認し, それぞれにおける体長と TS の関係式を理論的に推定した. 本研究に用いた2つの理論モデルのハダカイワシ類への適合性は, 水槽実験により確認されており⁴⁾, 本研究で得られた関係式は当海域における音響散乱層の生物量推定を行う際に有効であると考えられる.

次に, 本研究で得られた有鰾個体と無鰾個体における TS, 体長-TS 関係の特徴と, これらの推定 TS における潜在的な誤差について論議する.

一般的に, 魚類の TS 値は体長の二乗に比例し, 基準化 TS_{cm} の値はおよそ -60 dB から -70 dB の範囲にあることが知られている¹⁹⁾. 本研究で PSM により得られた有鰾3魚種は TS_{cm} が非常に低く, ほとんどの個体が -70 dB 以下で, 最も低い個体では -87 dB に達していた. また, トドハダカとマメハダカでは TS は体長のほぼ二乗に比例していたが, ナガハダカでは, TS 値が体成長に対して比較的早く増加していくことがわかった (Table 2). TS_{cm} が非常に低いことは, 体全体に占める鰾の寄与が非常に小さいという特有の性質によるものであり, TS が体長の二乗に比

例しないことも、鰾の大きさが体長と比例関係に無いという特異な性質に関連する。これに関し、McClatchie *et al.*²⁰⁾は、深海性の魚類の多くは体全体に対する鰾の寄与が非常に小さく、鰾の成長は魚種により異なるため、TSは体長の二乗で基準化できないことを示したうえで、両者の関係は魚種毎に得るべきであると指摘している。本研究の結果もこの見解を支持するものであり、ハダカイワシ科魚類では、魚種毎に鰾の形態を把握したうえで体長とTSの関係を得る必要があることを示している。また、本研究では、トドハダカとマメハダカのTSは体長のほぼ二乗に比例していたと判断したが、特にトドハダカなどでは同体長におけるTS値に大きなばらつきが見られたことから、同魚種内においても採集環境や体長区分による詳細な解析を行うことで、今後、体長-TS関係の精度を上げていく必要がある。

有鰾個体の体長-TS関係に大きな誤差を生じさせる潜在的な要因としては、鰾(気泡)の共振現象が考えられる。一般的に、生息深度が深いほど、使用周波数の波長に対して鰾径が小さいほど(低周波であるほど)、有鰾魚の音響散乱は共振の影響を受けて不安定に変化する¹⁶⁾。このため、生物量推定の際には、共振の影響を受けにくい波長と深度を考慮して、そのTSを使用するのが望ましい。これに関し著者らは、気泡共振モデル²¹⁾をもとに、38 kHzと120 kHzにおける50 m毎の、鰾等価球半径 R と共振の影響の関係について計算した⁴⁾。これによると、使用周波数が120 kHzの場合、ハダカイワシ類の日中の主な生息深度である約300 mでは、気泡半径が0.4 mm ($\log R = -0.4$) 以下で共振の影響が現れ始める。すなわち、生息深度300 m以浅では、本研究で観察したすべての有鰾個体において、共振の影響がほとんど現れない。一方、使用周波数が38 kHzの場合、深度300 mでは気泡半径が約1.0 mm ($\log R = -0.4$) で共振の影響を受け始める。本研究の結果(Fig. 3)と合わせて検討すると、トドハダカでは体長35 mm以下、マメハダカでは38 mm以下、ナガハダカでは48 mm以下の個体で共振の影響を受けやすいことになる。ただし、トドハダカのように、同体

長における鰾のサイズ幅が広い場合には、50 mm以上の大型個体でも共振の影響を受ける個体が含まれると考えられる。深度が150 mm以浅になると、38 kHzにおいてもほとんどの個体で共振の影響は無視できるほど小さくなると考えられた。

本研究で得たTSを実際に現存量推定に適用する場合、共振の影響を避けるという点では、生息深度の浅い時(例えば夜間)に測定を行うことを考慮する必要がある。生息深度が深い場合は、出来るだけノイズの少ない測定環境で120 kHzを使うのが望ましいと考えられる。この場合、38 kHzでは共振によりTS値が高くなることが予想され、120 kHzとのTS値の差を利用した魚種判別などに応用できる可能性がある。また、中間的な周波数(70 kHz等)では、共振の影響を抑えたうえで、比較的深い深度帯まで計測が行えるようになることも考えられ、今後これらの中間的周波数の適用についても検討する必要がある。

無鰾個体のTSは同程度のサイズの有鰾個体に比べて10 dB以上低く、 TS_{cm} の値は-80 dBから-90 dBがほとんどを占めていたが(Table 3)、これらは無鰾魚のTSに関する過去の報告の範囲にほぼ収まっていた²²⁾。しかし、ハダカイワシ科魚類は体長自体が小さいため、単体魚のTSとしては非常に微弱なレベルであると考えられる。また、無鰾の体長範囲に比較的小さな個体が含まれるセッキハダカでは、50 mm以下の小型個体の TS_{cm} が特に小さく、38 kHzにおいて-100 dB以下に達するものもあった(Table 3)。一般に、無鰾生物では波長 λ に対して体長 L が2倍程度(38 kHzでは約70-80 mm、120 kHzでは約20-30 mm)になるまでは、基準化TSが非常に小さく、TSは体長の4-5乗に比例して大きくなることが知られている(Rayleigh scattering region)²²⁾。セッキハダカは生活史の比較的初期の段階から鰾が無く、 L/λ が1以下の無鰾個体も多く含まれるため、 TS_{cm} が非常に小さい個体が多く出現したと考えられる。また、38 kHzにおいて、セッキハダカの体長-TS関係の x 係数が比較的大きかったことも(Table 3)、 L/λ が2以下の小型無鰾個体が多く含まれたためであると考えられる。

無鰾個体は遊泳姿勢によりTSが大きくなることが変化するため (Fig. 4), 魚が頭を大きく上げて、もしくは下げて遊泳している場合、本研究による推定TSと実際のTSには大きな誤差が生じると考えられる。潜水艇による目視観察では、ハダカイワシ類の多くは水平に近い角度で遊泳するが、特に日周鉛直移動とその前後では、垂直に近い姿勢をとるものが多くなることが報告されている²³⁾。ハダカイワシ類の遊泳姿勢を計測学的に観察した例はないが、今後水中カメラなどを用いた観察によりこれらの遊泳姿勢を明らかにすることで、姿勢平均化推定TSの精度を向上させる必要がある。また、現時点では、遊泳姿勢が大きく変化する可能性のある日出没前後の時間帯を避け、音響計測は日中や夜間に行うのが望ましいと考えられる。

本論文において示したように、ハダカイワシ科魚類には同魚種においても有鰾個体と無鰾個体が存在することが多い。また、ナガハダカやトドハダカでは、同じ体長範囲における有鰾個体と無鰾個体のオーバーラップも見られた (Fig. 2)。同一の魚種により構成される魚群で、体長組成が等しい場合でも、有鰾個体と無鰾個体では音響特性が大きく異なる。よって、これらの魚種の音響資源調査を行うためには、対象となる魚種と体長組成のみならず、鰾形状の構成を把握し、音響的に振り分ける必要がある。本研究においては異なる海域や季節で得たサンプルを統合して鰾形状の観察を行ったが、ハダカイワシ科魚類では成長段階が近い個体同士でも、海域や季節といった条件で鰾形態が異なる魚種の報告もある²⁾。同一魚種の鰾を季節、海域、時間等様々な条件に分けて観察し、鰾形態を各条件で類型化することにより、実際に使用する体長-TS関係をしほりこむことが、本研究の結果の現場データへの適用における今後の課題である。

謝辞

本研究に用いた魚類サンプルの採集にあたり、東京大学海洋研究所所属 (現、独立行政法人海洋研究開発機構所属) の白鳳丸、および淡青丸の船長を

はじめ、乗組員の皆様に多大な協力をいただきました。心より御礼申し上げます。

参考文献

- 1) J. Gjøsæter and K. Kawaguchi, "A review of the world resources of mesopelagic fish," FAO Fish Tech Pap, p. 193 (1980).
- 2) J. L. Butler and W. J. Pearcy, "Swimbladder morphology and specific gravity of Myctophids off Oregon," J. Fish. Res. Board of Can., **29**, 1145-1150 (1972).
- 3) H. Yasuma, K. Sawada, K. Ohshima, K. Miyashita and I. Aoki, "Target strength of mesopelagic lanternfishes (family Myctophidae) based on swimbladder morphology," ICES J. Mar. Sci., **60**, 584-591 (2003).
- 4) 安間洋樹, "音響手法を用いたハダカイワシ科魚類の資源量推定に関する研究," 東京大学農学生命科学研究科博士論文, p. 235 (2004).
- 5) K. G. Foote, "Importance of the swimbladder in acoustic scattering by fish: a comparison of gadoid and mackerel target strength," J. Acoust. Soc. Am., **67**, 2084-2089 (1980).
- 6) M. Furusawa, "Prolate spheroidal models for predicting general trends of fish target strength," J. Acoust. Soc. Jap., **9**, 13-24 (1988).
- 7) Z. Ye, E. Hoskinson, R. K. Dewey, L. Ding and D. M. Farmer, "A method for acoustic scattering by slender bodies I," J. Acoust. Soc. Am., **102**, 1964-1976 (1997).
- 8) K. Sawada, Z. Ye, R. Kieser, and M. Furusawa, "Target strength measurements and modeling of walleye pollock and pacific hake," Fish. Sci., **65**, 193-205 (1999).
- 9) K. V. Mackenzie, "Nine-term equation for sound speed in the oceans," J. Acoust. Soc. Am., **70**, 807-812 (1981).
- 10) K. G. Foote, "Averaging of fish target strength functions," J. Acoust. Soc. Am., **67**, 504-515

- (1980).
- 11) J. S. Huxley, *Problems of relative growth* (Dover, New York, 1972), p. 312.
 - 12) K. G. Foote and J. J. Traynor, "Comparison of walleye Pollock target strength estimates determined from in situ measurements and calculations based on swimbladder form," *J. Acoust. Soc. Am.*, **83**, 9-17 (1988).
 - 13) R. J. Vent and G. V. Pickwell, "Acoustic volume scattering measurements with related biological and chemical observations in the north-eastern tropical Pacific", in *Oceanic sound scattering prediction*, N. R. Andersen and B. J. Zahuranec Eds. (Plenum Press, New York, 1977), p. 697-716.
 - 14) B. G. D' Aoust, "Physiological constraints of vertical migration by mesopelagic fishes", in *Proceedings of International Symposium on Biological Sound Scattering in the Ocean*, G. B. Farquhar Eds. (Department of the Navy, Washington, D. C., 1971), p. 86-97.
 - 15) R. L. Capen, "Swimbladder morphology of some mesopelagic fishes in relation to sound scattering," *Naval Electron Lab. Res. Rep.*, **1447**, 1-25 (1967).
 - 16) 古澤昌彦, "気泡と音波," *海洋音響学会誌*, **16**(4), 5-21 (1989).
 - 17) R. A. Saenger, "Bivariate normal swimbladder size allometry models and allometric exponents for 38 mesopelagic swimbladdered fish species commonly found in the North Sargasso Sea," *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46**, 1986-2003 (1989).
 - 18) M. A. Neighbors and B. G. Nafpaktitis, "Lipid compositions, water contents, swimbladder morphologies and buoyancies of nineteen species of midwater fishes (18 Myctophids and 1 Neoscopelid)," *Marine Biology*, **66**, 207-215 (1982).
 - 19) K. G. Foote, "Fish target strength for use in echo integrator surveys," *J. Acoust. Soc. Am.*, **82**, 981-987 (1987).
 - 20) S. McClatchie, G. J. Macaulay and R. Coombs, "A requiem for the use of $20 \log_{10}$ Length for acoustic target strength with special reference to deep-sea fishes," *ICES J. Mar. Sci.*, **60**, 419-428 (2003).
 - 21) R. H. Love, "Resonant acoustic scattering by swim-bladder-bearing fish," *J. Acoust. Soc. Am.*, **64**, 571-580 (1978).
 - 22) J. Simmonds and D. MacLennan, *Fisheries Acoustics* second edition (Blackwell Pub., Oxford, 2006), p. 437.
 - 23) E. G. Barham, "Deep Scattering layer migration and composition, observations from diving saucer," *Science*, **151**, 1399-1403 (1957).