

東海大学大学院平成 29 年度博士論文

北西太平洋に生息するヨシキリザメ
(*Prionace glauca*) の生態学的研究

指導 田中 彰 教授

東海大学大学院生物科学研究科

生物科学専攻

藤波 裕樹

Ecological study of blue shark (*Prionace glauca*) in
the western North Pacific Ocean

Yuki Fujinami

The thesis is submitted in partial fulfillment of the
requirements for the award of degree of Doctor of
Fisheries Science

Tokai University, Japan

March 2018

目 次

Abstract	1
第1章 序 論.....	3
第2章 北西太平洋に生息するヨシキリザメの繁殖生態.....	6
2.1 緒 言.....	6
2.2 材料と方法	6
2.2.1 サンプルングおよびデータ収集.....	6
2.2.2 雄の成熟体長	7
2.2.3 雌の成熟・妊娠体長	7
2.2.4 産仔数.....	7
2.2.5 繁殖周期	8
2.3 結 果.....	8
2.3.1 体長換算係数	8
2.3.2 雄の成熟体長	9
2.3.3 雌の成熟体長	9
2.3.4 産仔数.....	10
2.3.5 繁殖周期	10
2.4 考 察.....	11
2.4.1 成熟および妊娠体長	11
2.4.2 産仔数および出生時期	12
2.4.3 繁殖期および妊娠期間	13
2.4.4 雌の繁殖周期	13
第3章 脊椎骨を用いた年齢査定における代替技術の開発.....	15
3.1 緒 言.....	15
3.2 材料と方法	16
3.2.1 Burn method の処理過程	16
3.2.2 最適処置時間の推定	17
3.2.3 Burn method との比較に用いた他の手法.....	17
3.2.4 精度評価	18
3.3 結 果.....	18
3.3.1 Burn method の最適処理時間	18
3.3.2 精度評価	19
3.4 考 察.....	19
第4章 北西太平洋に生息するヨシキリザメの年齢および成長	22
4.1 緒 言.....	22

4.2	材料と方法	23
4.2.1	標本採集および椎体の処理	23
4.2.2	年齢査定	23
4.2.3	輪紋の形成時期および形成周期の検証	24
4.2.4	成長式の推定	24
4.2.5	成熟年齢	24
4.3	結果	25
4.3.1	年齢査定	25
4.3.2	輪紋形成時期および周期の検証	25
4.3.3	成長式	25
4.3.4	成熟年齢	26
4.4	考察	26
4.4.1	輪紋形成時期および周期	26
4.4.2	成長様式	26
4.4.3	成長の性差	27
第5章	胃内容物解析および安定同位体比分析をもとにした北西太平洋に生息するヨシ キリザメの食性	29
5.1	緒言	29
5.2	材料と方法	30
5.2.1	胃内容物解析	30
5.2.2	安定同位体比分析	30
5.2.3	餌資源の寄与率の推定	31
5.3	結果	32
5.3.1	胃内容物解析	32
5.3.2	安定同位体比分析	33
5.4	考察	33
5.4.1	胃内容物組成	33
5.4.2	安定同位体比	34
5.4.3	ヨシキリザメの摂餌生態	35
第6章	総合考察	36
要約	38
謝辞	41
引用文献	42
Table 2-1~5-7	56
Figure 2-1~5-6	70

Abstract

Ecological study of blue shark (*Prionace glauca*) in the western North Pacific Ocean

Yuki Fujinami

The blue shark *Prionace glauca* is one of the most abundant pelagic sharks and has an oceanic and circum global distribution in tropical to temperate seas. Blue sharks are mainly captured by pelagic longline fisheries as target or bycatch. As an important fisheries resource, stock assessments of this species have been conducted to the implementation of appropriate conservation and management. This study aimed to elucidate the reproductive biology, growth patterns, and diet of the blue shark in the western North Pacific, using sharks collected between 2010 and 2016. The estimated life-history parameters were compared with estimation in the 1980s when the stock biomass was decreased. In addition, the fisheries biology and survival strategy of this species are discussed based on the estimated life-history parameters.

Reproductive data were obtained from 490 males and 434 females. Size at 50% maturity was estimated to be 160.9 cm precaudal length (PCL) for males, and 156.6 cm PCL for females. These values are not largely different from those estimated by samples collected in 1980's. Litter size ranged from 15–112 (mean 35.5) and was positively correlated with maternal PCL. Ovulation and mating took place from spring to summer. Parturition occurred between April and July after an 11-month gestation period. The ovarian follicles of pregnant females developed synchronously with embryonic growth, suggesting that females reproduce annually. These findings show that the productivity of blue shark in the western North Pacific is higher than previously thought, based on observations of larger fecundity and a shorter reproductive cycle.

To conduct the age determination of blue sharks, a new ageing technique “burn method” to enhance the growth band pair easily and effectively was developed. This method requires an alkali treatment to clean the vertebral centra, followed by burning process to enhance visualization of the growth bands. Burn method is possible to do ageing a sample from a wide angle, with the reader able to obtain information on growth bands from different perspectives. The precision achieved with the burn method was relatively high compared with other techniques, especially in younger specimens. However, the precision decreased for older sharks as with other methods. Thus, the simultaneous use of the burn method for younger individuals and a sectioning method for older individuals is recommended to accurately interpret growth bands for blue shark.

Age estimation was conducted using the vertebrae of 659 males and 620 females. The number of growth bands observed were 1–18 in the males, and 1–17 in the females. The sex-specific von Bertalanffy growth parameters were estimated to be: $L_{\infty} = 284.9$ cm PCL, $K = 0.117$ years⁻¹,

$t_0 = -1.35$ years for males, $L_\infty = 257.2$ cm PCL, $K = 0.146$ years⁻¹, $t_0 = -0.97$ years for females. The growth rates of both sexes were similar until approximately age 7.0 years, and thereafter, the growth rate of females gradually decreased but that of males remained constant. This discrepancy in growth rate would be attributable to sex differences in energy allocation relating to reproduction. Presumably, after sexual maturation, female blue sharks expend considerably more energy on reproduction than on somatic growth. Finally, the growth parameters did not show remarkable change over the past three decades, indicating that patterns of growth in this population would not be affected by a shift in the stock abundance.

Of 460 shark stomachs that were examined, 221 contained prey items, which mainly belonged to five classes: Mammalia, Chondrichthyes, Actinopterygii, Cephalopoda, and Malacostraca. The percent of the index of relative importance (%IRI) of the prey items in the blue shark's diet was 12.7% for anchovy *Engraulis japonica* and 80.7% for Oegopsida species. However, the %IRI of each Oegopsida species was low. Stable isotope analysis using isotopic ratios of 120 blue sharks and 64 prey species was performed to evaluate long-term trophic interactions. The stable nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) and carbon ($\delta^{13}\text{C}$) isotope ratios of blue shark were 12.1‰ and -18.5‰, respectively. The feasible contribution of each prey species to the diet of the blue sharks was calculated using a mixture model, and the proportion of anchovy and small-sized myctophids (lantern fish) was higher than that of other prey species. The combined use of these two methods helped to avoid observation error bias. In conclusion, the blue shark preyed on a range of neritic to mesopelagic animals as an opportunistic feeder.

Overall, the findings suggest that the life-history parameters of the blue shark in the western North Pacific would not be affected by the shift in stock abundance. It seems that the high adaptability of blue shark, such as broad habitat with wide ranging water temperature and also prey species, would reduce the impacts from both anthropogenic stress and environmental fluctuations for their life history. The biological characteristics of blue shark such as relative fast growth, high productivity and adaptability are one of the main factors why blue shark maintain a high biomass and outnumber other shark species in pelagic waters.

第1章 序 論

ヨシキリザメ, *Prionace glauca* は大型のメジロザメ科のサメであり, 外洋性サメ類の中でも最も資源豊度が高い種と考えられ (Nakano and Stevens, 2008), 外洋生態系の中で高次捕食者として重要な役割を担っている (e.g., Sibert et al., 2006). 本種は, マグロやカジキを対象としたはえ縄漁業や流し網漁業により頻繁に漁獲される種であり (Nakano and Stevens, 2008), 新鮮な肉や鰭, 皮, 軟骨, 肝臓など多くの部位がフカヒレや練製品, 健康食品, 革製品などとして広く利用されている (Clarke et al., 2006; Camhi et al., 2008). 一般に, 板鰓類は, 硬骨魚類など他の魚類とは異なり, 成長が遅く, 成熟に至るまでに時間を有し, 産仔数が少ない, いわゆる K 選択的生活史を示すため, 乱獲に対して脆弱であることが指摘されている (Stevens et al., 2000; Smith et al., 2008). さらに高次捕食者である大型の板鰓類の減少により, トップダウン効果が抑制され, 海洋生態系のバランスが乱れる恐れもある (Baum and Worm, 2009). 本種の生物学的特徴の一つとして高い再生産力を有することが知られており (e.g., Cortés, 2000), 外洋域に分布する板鰓類 11 種の生活史パラメータを用いて行われた生態系リスク評価 (Ecological Risk Assessment: ERA) の結果では, 本種が外洋性板鰓類の中で比較的乱獲に対して強い種であることが報告されている (Cortés et al., 2010). しかしながら, 漁業資源の持続的な利用のためには, 適切な資源評価及び資源管理が必要である (Hilborn and Walters, 1992).

日本におけるヨシキリザメを対象とする漁業は 1890 年代から行われており (樽本, 1984), 日本の主要漁港への年間水揚量は 1992 年から 2015 年で 5,100 から 16,000 トン (平均 11,706 トン) で推移しており (水産庁, 2016), そのうちおよそ 80%は加工設備が整っている宮城県気仙沼港に水揚げされている (Ishimura and Bailey, 2013). 本種の資源評価は, 北太平洋まぐろ類国際科学委員会 (International Scientific Committee for Tuna and Tuna-like Species in the North Pacific Ocean: ISC) をはじめとする, カツオ・マグロ類の地域漁業管理機関 (Tunas Regional Fisheries Management Organization: RFMO) により実施され, 我が国周辺の海域は中西部太平洋まぐろ類委員会 (Western and Central Pacific Fisheries Commission: WCPFC) により管理されている.

ヨシキリザメは北緯 60 度から南緯 50 度にわたる全世界の亜寒帯域から熱帯域まで広範囲に分布している. 太平洋における本種の資源構造は南北太平洋で 2 系群あると考えられている (ISC, 2014). これは北太平洋で行われた標識放流調査において本種が非常に広範囲に移動するにも関わらず, 赤道を横断する例がほとんどないという結果に基づいている (ISC, 2014). 現状, 遺伝学的研究においては明確に支持されていないが (Taguchi et al., 2015), 少なくとも King et al. (2015) は, 北太平洋の東西では系統的な差はなく, 同一系群であるとしている. これらを踏まえて, ISC サメ類作業部会は, ヨシキリザメ北太平洋系群の資源評価を行った. 資源評価は Bayesian surplus production model (BSP; McAllister and Babcock, 2006) および統合型資源評価モデルである Stock Synthesis (SS:

Methot and Wetzel, 2013) の 2 つのモデルを用いて行われた (ISC, 2014). BSP は、漁獲量や単位努力量当たりの漁獲量 (CPUE), 環境収容力 (K), 内的自然増加率 (r) などのデータを用いて解析するモデルであり, SS ではそれらに加え, サイズデータや成長率や自然死亡率 (M) などの多くの生物学的データを使用して, 年齢組成を考慮するモデルである. さらにサメ類は雌雄で成長や成熟が異なることが知られているが, SS では雌雄別のデータを用いることで, 雌雄差を考慮した資源量推定が可能である. いずれのモデルにおいても成熟サイズや産仔数, 成長式, 寿命といった基礎的な生活史情報は不可欠である.

北太平洋における本種の資源量指数は, 1980 年代から 1990 年代前半にかけて減少傾向にあり, その後緩やかな増加傾向にある (Hiraoka et al., 2016; Ohshimo et al., 2016a). また, 上記を含む様々な CPUE トレンドを用いて検討した BSP および SS による資源評価結果はいずれも北太平洋系群の資源量が乱獲状態にはなく, 健全な状態であることを示している (ISC, 2014).

北太平洋に生息するヨシキリザメの生態に関する研究は比較的多く, 年齢や成長, 繁殖, 食性, 分布などが報告されている (e.g., 須田, 1953; Cailliet and Bedford, 1983; 中野, 1994; Kubodera et al., 2007). これらの先行研究の中で, 中野 (1994) は 1970 年代から 1980 年代に収集した標本を用いて本種の分布, 成長, 成熟に関する基礎的な生態を報告しており, その標本は全季節を通して広範囲のエリアから採集していることから, 本種的生活史パラメータにおいて最も代表性があると考えられる. しかしながら, 中野 (1994) により推定された成長や繁殖に関するパラメータは北太平洋系群の資源量が著しく減少した年代に収集された標本に基づいている.

サメ類の生活史パラメータは漁獲死亡率に起因する密度効果によって影響を受けることが知られている (e.g., Holden, 1973; Walters et al., 2000; Rose et al., 2001). 例えば, 資源豊度が減少すると, 個体群密度が高い状況下に比べて個体の成長は速くなり, 早熟化することが示唆されている (Holden, 1973; Carlson and Baremore, 2003). 実際, これまでにメジロザメ, *Carcharhinus plumbeus* (Sminkey and Musick, 1995), Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terrasnovae* (Carlson and Baremore, 2003), ニシネズミザメ, *Lamna nasus* (Cassoff et al., 2007) において密度効果により成長に関するパラメータが変化したことが報告されている. 資源量が顕著に変化した本種においても, 密度効果の影響を受けている可能性が考えられる. そのため, 本種の資源動態・生態を正確に把握するためには, 近年に採集された標本を用いて, 生活史パラメータを再推定する必要がある.

以上の背景より, 本論文は現在の生活史パラメータを用いて本種の資源動態・生態を把握し, 資源量の顕著な変動に伴い, 本系群のパラメータが変化したのかを検証することを目的として, 以下の各章の構成とした. 第 2 章では北西太平洋に生息するヨシキリザメの繁殖生態を明らかにすること目的とし, 成熟体長, 産仔数, 妊娠期間などの基礎的な繁殖パラメータを推定した. また, これまでにはっきりと分かっていなかった本種の繁殖周期を明らかにした. 第 3 章では本種の年齢査定を行うにあたり, より精度が高く, また簡易

で効率良く作製できる新たな年齢形質法を開発した。第 4 章では北西太平洋に生息するヨシキリザメの雌雄別の成長様式を明らかにすることを目的に、年齢査定を行い成長率、寿命などの成長に関するパラメータを推定した。また、雌雄間に成長差があるか統計学的に検討し、その要因について考察した。第 5 章では北西太平洋に生息するヨシキリザメの食性を明らかにすることを目的とし、胃内容物解析および近年、幅広く利用されるようになった安定同位体比分析を用いて本種の胃内容物組成、餌生物の相対的な寄与率を推定した。以上の各章により得られた結果から第 6 章では、外洋域で高い豊度を保ちながらこれまで生き残ってきた本種の生存戦略、資源生態について総合的に考察した。

第2章 北西太平洋に生息するヨシキリザメの繁殖生態

2.1 緒言

資源評価を行う上で、成熟特性や産仔数、繁殖周期などの繁殖に関するパラメータは重要であり、資源の再生産力 (productivity) や反発力 (rebound potential) などの推定に用いられる (Baremore and Passeroti, 2013). 北太平洋に分布するヨシキリザメの繁殖に関する包括的な研究例は中野 (1994) である. 中野 (1994) は 1978–1987 年の期間に広範囲なエリアから採集した標本を基に、本種の成熟体長や産仔数、繁殖・出産時期、妊娠期間などの繁殖生物学に関する基礎的な知見を報告しているが、繁殖周期については明記していなかった. 近年では、Joung et al. (2011) が台湾周辺海域において、また、Carrera-Fernández et al. (2010) がメキシコ周辺海域において収集した標本を用いて本種の成熟体長や産仔数、繁殖周期などのパラメータを報告しているが、調査海域は非常に限定されており、包括的な研究は行われていない. そのため、北太平洋におけるヨシキリザメの資源解析において使用されている再生産に関する生物学的パラメータの大部分は、中野 (1994) により報告された知見である (ISC, 2014). しかしながら、序論で述べたように中野 (1994) の用いた標本は、北太平洋におけるヨシキリザメの資源量が一時的に減少した 1970–1980 年代に収集されたため、近年のヨシキリザメの再生産に関するパラメータとは異なる可能性が考えられる. さらに、繁殖周期は再生産力を評価する上で重要なパラメータであるため、今後の資源評価において必要とされている. 以上より、本章では北西太平洋に生息するヨシキリザメの繁殖パラメータを推定し、中野 (1994) との比較検討を行うことを目的とした.

2.2 材料と方法

2.2.1 サンプルングおよびデータ収集

試魚は 2010 年から 2016 年にかけて北西太平洋で操業する日本の調査船 (はえ縄, 流し網, トロール) および商業船 (はえ縄, 定置網) によって漁獲されたものである (Fig. 2-1). 生殖器官の目視観察によって性別を記録し (雄: 交接器あり, 雌: 交接器なし), 調査船で漁獲された標本は全長 (TL), 尾叉長 (FL), 尾鰭前長 (PCL), 背鰭間長 (DL), 体重 (BW) を測定した. 商業船で漁獲された個体は頭部および内臓が取り除かれた製品状態 (ドレス) であったため, DL のみを測定した. PCL と各体長 (TL, FL, DL) および体重の関係式を推定し, 雌雄差は共分散分析にて統計学的 (5%水準) に有意差を検討した. 以降の全ての章において, PCL を体長として表記した. DL は本章で推定した換算係数にて PCL に変換した. 同様に, 推定値の比較を行うために, 他研究で報告されている TL, FL は PCL に変

換した値を用いた。PCL と BW の関係はアロメトリー式により推定した。

2.2.2 雄の成熟体長

雄は交接器長 (CL) および成長に伴う交接器の硬化状態 (完全に硬化, 部分的に硬化, 未硬化), 精巣重量 (TW) を記録および測定した。雄の成熟段階は Stehmann. (2002), McAuley et al. (2007) および Chin et al. (2013) を参考に 3 段階 (未成熟-幼魚, 未成熟-若魚, 成熟-成魚) に識別した (Table 2-1)。各個体の成熟段階は成熟あるいは未成熟の二項データに変換し, 体長 5 cm ごとの体長階級別に成熟割合を求めた。体長 X に対する成熟率に以下のロジスティックモデルを当てはめ, 50%成熟体長を算出した。

$$Y = 1 / [1 + \exp\{-(\alpha + \beta X)\}]$$

ここで, Y は体長 X における成熟個体の割合, α および β はパラメータである。各パラメータは R ソフトウェア (R 3.2.1) の一般化線形モデル (GLM) を用いて推定した。

2.2.3 雌の成熟・妊娠体長

雌は左右の子宮最大幅 (UW), 卵殻腺幅 (OGW), 輸卵管幅 (OVW), 卵巣内最大卵径 (LFD), 卵巣重量 (OW) を測定した。また, 子宮内における胎仔, 受精卵, 胎盤, 臍の緒の有無を記録した。雌の成熟段階は 5 段階 (未成熟-幼魚, 未成熟-若魚, 成熟-成魚, 成熟-妊娠, 成熟-経産) に識別し (Table 2-1), 成熟あるいは未成熟の二項データに変換した。また子宮の状態を基に妊娠経験有りあるいは妊娠経験なしに識別し, これらも二項データに変換した。雄と同様に成熟割合および妊娠割合を求め, ロジスティックモデルに当てはめて 50%成熟および妊娠体長をそれぞれ推定した。

2.2.4 産仔数

本種の産仔数 (LS) は妊娠個体の子宮内から観察された受精卵あるいは胎仔数から推定した。ここで, 子宮内における胎仔数が極端に少ない場合, あるいは子宮の片側にのみ胎仔が確認された場合は早産あるいは流産した個体と判断し, 解析から除外した。ヨシキリザメの胎仔は胎盤を介して母体から栄養を摂取しており, 出生時には胎盤から切り離されて出生する (Pratt, 1979)。そこで, 早産や流産による産仔数の過小評価を避けるため, 子宮内に在存する胎盤の数を記録し, 産仔数を補正した。早産あるいは流産と判断した個体についても胎盤が残っている場合は, 胎盤数により補正した胎仔数を産仔数とし, 解析に含めた。尚, 補正した一腹当たりの産仔数と母体の体長の関係は線形回帰モデルを用いて解析した。

2.2.5 繁殖周期

妊娠個体から観察された全ての胎仔について性別、体長、体重を記録した。出生後間もない新生仔（穴状の臍の緒痕がある個体）の体長と一腹当たりの出生直前と考えられる胎仔の平均体長を月別にプロットし、本種の出生体長および出生時期を検討した。

繁殖期を推定する為に、成熟個体の生殖腺重量（TW, OW）と体重から生殖腺重量指数（GSI）を次式により求めた。

$$GSI = (TW \text{ or } OW / BW) \times 10^2$$

算出した雌雄別の GSI は月別に平均値および標準偏差を求め、GSI の経月変化から本種の繁殖期を特定した。また、排卵期は成熟した雌の卵巣内最大卵径の月別平均値および標準偏差を求め、その経月変化から推定した、更に妊娠期間は推定した平均排卵日と平均出産日の間の時間として推定した。

雌の繁殖周期は一般的に 1)卵形成期間, 2)妊娠期間, 3)休止期間から構成される (Castro, 2009)。まず、妊娠した雌の最大卵径および一腹当たりの胎仔の平均体長の経月変化から卵形成期間と妊娠期間が同期的あるいは非同期的に発生する事象なのかを検証し、妊娠期間、さらに休止期の有無を基に繁殖周期の期間を推定した。休止期の有無は妊娠雌が保有する卵巣内最大卵径および一腹当たりの胎仔の平均体長の経月変化から検証した。更に、繁殖状態（妊娠経験の有無）別に子宮幅と最大卵径の関係性を調べ、雌の生活史を通した生殖器官の形態変化および休止状態の個体の割合を調べた。

2.3 結果

2.3.1 体長換算係数

2010 年から 2016 年の間に総計 1,408 個体のヨシキリザメの標本を得た。本章で用いた生殖腺サンプルはこれらのうち、雄 490 個体、雌 432 個体の計 922 個体から採取されたものである。月別、雌雄別、成熟段階別の個体数を Table 2-2 に示す。これらの体長範囲は雄で 33.4–252.0 cm、雌で 33.4–243.3 cm であった (Fig. 2-2)。PCL と TL (46.6–326.0 cm) および FL (36.8–273.0 cm) の関係は雌雄間で有意差が認められなかったため (ANCOVA, PCL–TL; $P=0.10$, PCL–FL; $P=0.41$)、雌雄込みで算出した。以下に関係式を示す。

$$PCL - TL : PCL = 0.78 \times TL - 3.75 (n = 396, r^2 = 0.994)$$

$$PCL - FL : PCL = 0.92 \times FL - 0.22 (n = 338, r^2 = 0.998)$$

一方、PCL と DL (10.92–88.0 cm) の関係式は雌雄間で有意な差が認められたため (ANCOVA, $P=0.02$)、雌雄別に求めた。以下に雌雄別の関係式を示す。

$$\text{雄} : PCL = 2.51 \times DL + 12.33 \quad (n = 587, r^2 = 0.961)$$

$$\text{雌} : PCL = 2.62 \times DL + 7.48 \quad (n = 275, r^2 = 0.983)$$

測定した雄の BW は 0.30–113.80 kg, 雌は 0.31–113.20 kg の範囲であった. PCL と BW の関係式は雌雄間で有意な差が認められたため (ANCOVA, $P = 0.02$), 雌雄別に求めた. 以下に雌雄別の関係式を示す.

$$\text{雄} : BW = 1.21 \times 10^{-5} \times PCL^{2.94} \quad (n = 756, r^2 = 0.954)$$

$$\text{雌} : BW = 5.86 \times 10^{-6} \times PCL^{3.09} \quad (n = 283, r^2 = 0.985)$$

2.3.2 雄の成熟体長

雄 490 個体 (体長 33.4–252.0 cm) について体長と交接器および交接器の硬化状態の関係を求めた結果, 成長に伴う交接器の伸長が確認された (Fig. 2-3a). 交接器の硬化状態は, 184 個体 (体長 33.4–153.0 cm) が未硬化, 153 個体 (体長 110.0–180.0 cm) が部分的に硬化, 153 個体 (体長 140.0–252.0 cm) は完全に硬化していた. また, 体長 181.0 cm 以上の全ての個体は完全に硬化し, 発達した交接器を有していた. 貯精嚢内における精液の有無を 288 個体の雄を基に査定した結果, 体長 131.0 cm 以下の個体からは発見されなかったが, 体長 194.0 cm 以上の全ての個体で観察された (Fig. 2-3a). 体長 150 cm まで成長すると, ほぼ半数の雄が精液を保有していたことから, 交接器が発達する前に精液を生成することが示唆された. 精巣重量も成長に伴って重くなる傾向があり, 特に体長 150 cm 以上の個体でバラつきが大きくなることが確認された (Fig. 2-3b).

成熟データを基に算出した雄の 50%, 95%成熟体長はそれぞれ体長 160.9 cm (95%CI : 158.8–163.3 cm), 179.4 cm (CI : 175.3–185.5 cm) であった (Fig. 2-4a).

2.3.3 雌の成熟体長

子宮幅および卵殻腺幅は左右の測定値に有意差が認められなかったため (Wilcoxon 符号順位検定 ; UW: $P = 0.39$, OGW: $P = 0.56$), 両側の平均値を使用した. 全ての生殖器官は成長に伴って増加する傾向が見られた (Fig. 2-5a-c). 子宮は体長 145 cm までは緩やかに肥厚するが (UW : 0.8–23.8 mm), その後, 体長 150–160 cm の間で急激に肥大した (UW : 8.2–180.0 mm). 妊娠個体の子宮幅は 62.4–261.5 mm の範囲であり, 経産個体も子宮幅 78.1–126.9 mm の肥厚した子宮を有していた. 体長 150 cm 以下の個体の卵巣重量は 0.1–58.9g であるのに対し, 体長 150 cm 以上の個体の卵巣重量は 5.5–236.5 g と非常にバラつきが大きくなった (Fig. 2-5b). また, 体長 150 cm 以上の経産および非妊娠個体の卵巣は妊娠個体のものよりも重かった. 卵巣内の最大卵径も子宮や卵巣と同様に体サイズの成長に伴って発達する傾向が見られた (Fig. 2-5c).

妊娠個体は計 139 個体採集され、その体長範囲は 143.7–243.3 cm であった。また、経産個体（体長 159.5–219.7 cm）は計 22 個体漁獲され、それらの大半（91%）は 4 月から 6 月に採集された（Table 2-2）。推定した雌の 50% および 95% 成熟体長はそれぞれ 156.6 cm（CI：154.4–158.6 cm）、175.4 cm（CI：171.8–180.7 cm）であった（Fig. 2-4b）。50% および 95% 妊娠体長はそれぞれ PCL 167.4 cm（CI：164.1–171.0 cm）、205.1 cm（CI：196.9–217.8 cm）であった（Fig. 2-4c）。雌の 50% 妊娠体長は 50% 成熟体長よりも 10.8 cm 大きかった。

2.3.4 産仔数

妊娠雌 127 個体の子宮内から観察された一腹当たりの胎仔数は 1–112 個体（平均±SD：33.1±15.9）であり、子宮内に在存する胎盤数で補正した産仔数（124 個体、3 個体は早産として解析から除去）は 15–112 個体（平均±SD：35.5±14.8）であった。産仔数と母体の体長の間には正の相関関係があり、母体の体長が大きいほど保有する胎仔の数が増加することが示唆された（Fig. 2-6）。以下に線形回帰式を示す。

$$LS = 0.46 \times PCL - 45.54 \quad (n = 124, r^2 = 0.412)$$

2.3.5 繁殖周期

胎仔は雄 1,908 個体、雌 1,967 個体、性別不明 290 個体の計 4,165 個体が得られ、性比は 1:1 と有意に異ならなかった（Chi-square test： $P = 0.34$ ）。胎仔の体長範囲は 1.2–41.2 cm の範囲であり、胎仔の体長は各月内でもバラつきが見られた。最大個体は 4 月に漁獲され、最小個体は 10 月に漁獲された雌の子宮内からそれぞれ確認された（Fig. 2-7）。出生直前と思われる満期の胎仔は 1 月から 4 月の期間に計 559 個体（母体 16 個体）が確認され、それらの体長範囲は 30.2–41.2 cm（平均±SD：34.3 ± 2.11 cm）であった。また、出生後間もないと判断した新生仔 6 個体（体長 33.4–39.6 cm、平均 ± SD：36.2 ± 2.41 cm）は 6 月下旬から 7 月にかけて漁獲された。これらの胎仔および新生仔の体長データから本種の出生体長は 34.3–36.2 cm、出産は 4–7 月に起こると推定される。

成熟した雄の GSI は夏季から冬季にかけて増加する傾向を示し（Fig. 2-8a）、月ごとの平均値は 6 月に最小値（0.22）、12 月に最大値（0.65）を示した。一方で、成熟した雌の GSI は冬季から夏季にかけて増加し（Fig. 2-8b）、平均値は 6 月に最大値（0.20）、1 月に最小値（0.04）を示した。雌の平均卵径は GSI の経月変化と同様に冬季から夏季にかけて大きくなる傾向が確認された（Fig. 2-8c）。上記の傾向から、平均排卵月を 7 月、平均出生月を 5 月と仮定した本種のおおよその妊娠期間は 11 ヶ月であると推定された。

妊娠した雌が保有する卵巣内卵は妊娠期間中、胎仔の成長に同期して発達する傾向が確認され、妊娠雌は春季に発達した卵と大型の胎仔を保有していた（Fig. 2-9）。この結果から、卵形成と胎仔の成長は同期することが確認された。卵および胎仔の同期した発達傾向

は秋季から始まり、その後約一年間継続していた。また、妊娠状態別の雌の子宮幅と卵巣内最大卵径の関係を Fig. 2-10 に示す。これによると、非妊娠個体が保有する卵の大きさは子宮の肥大に伴って増大し、卵径 12.0–17.0 mm の範囲で排卵される。排卵された卵は卵殻腺内で受精し、卵巣内の卵は胎仔の成長に伴って発達する。一方、妊娠個体は子宮幅 73.8–271.0 mm の子宮および 2.6–15.0 mm の卵を保有していた。出産後、経産個体の子宮は約 80 mm まで弛緩したが、卵巣内卵は出産後も発達する傾向が見られた。肥厚した子宮 (UW : 40 mm 以上) および完熟卵 (12.0 mm 以上) を有している非妊娠個体は排卵前の個体 (体長 156.0–196.1 cm) と判断した。5 個体 (体長 164.7–222.3 cm) は、発達した子宮 (UW : 50 mm 以上) を有しているが、卵巣内卵は未発達 (LFD : 10 mm 以下) であることから出産後に排卵する兆候はないと判断し、休止状態と識別した。休止状態と判断した個体の漁獲月は 3 月、4 月、6 月、9 月とバラついており、これらの出現割合は成熟した雌のわずか 2.8% であった。

2.4 考察

2.4.1 成熟および妊娠体長

本研究で推定した雄の 50% 成熟体長 (160.9 cm) は北太平洋で報告されている値 (130–160 cm) よりも若干大きかった (e.g., Joung et al., 2011; Carrera-Fernández et al., 2010, Table 2-3)。この差は成熟段階の識別基準の違いに起因していると考えられる。Natanson and Gervelis (2013) は、雄の成熟段階を決定する最も良い判断基準は交接器の硬化状態であるとしている。これは交接器が雄の生殖器官の中で最も成熟に至る兆候が遅いからである。本研究のヨシキリザメにおいてもこの傾向は確認され、交接器が硬化する前に大半の雄は精液を有していたことから、精液の有無は成熟の指標には適さないと判断し、交接器の硬化状態を最優先の判断基準とした。Joung et al. (2011) および Carrera-Fernández et al. (2010) は、精液あるいは spermatozeugmata の有無を成熟の指標として用いており、これが本研究の推定値よりも成熟体長が小さい要因であると考えられる。南大西洋 (Jolly et al., 2013; Montealegre-Quijano et al., 2014) および地中海 (Megalofonou et al., 2009) で報告されている雄の 50% 成熟体長 (153.3–165.6 cm) は本研究の結果と類似しており、これらの研究における雄の成熟の判断基準は主に交接器の硬化状態である。以上のことから、本研究で推定した北西北太平洋における雄の成熟体長は妥当なものであると考えられた。また、中野 (1994) により報告されている成熟体長はロジスティックモデルを用いて推定した値ではないが、成熟体長範囲は本研究の推定値と大きく異なることから、1980 年代から大きな変化はないと考えられる。雌の 50% 成熟体長 (156.6 cm) および妊娠体長 (168.5 cm) は雄とは異なり北半球および南半球において本研究と先行研究の間で大きな差は見られず、類似した結果であった

(Table 2-3). これは雌の成熟および妊娠の判断基準が研究間で大きな差異がないためであると考えられる. 以上のことから, 雌の成熟および妊娠体長は海域間で大きな差はなく, 地理的変異は考えにくい. 加えて, 中野 (1994) が報告している成熟体長の範囲内であることから, 北太平洋において雌の成熟体長は資源量変化に伴う変化はないと推察された.

2.4.2 産仔数および出生時期

観察された胎仔数は 1–112 個体 (平均 33.1 個体) であり, 中野 (1994) で報告されているもの (1–62, 平均 25.6 個体) よりも多く, 北太平洋において過去最多であった (Table 2-3). 産仔数は母体の体長と正の相関関係があるため, 本研究では中野 (1994) よりも大型の雌を収集できていることが最大産仔数の違いであると考えられた. また, 本研究では産仔数の過小評価を避ける為に子宮内に在存する胎盤数より産仔数を補正したため, 産仔数は 15–112 個体 (平均 35.5 個体) となった. これまでに報告されている本種の産仔数は, 太平洋で 1–68, 大西洋で 4–75, インド洋で 10–135 の範囲であり (Table 2-3), 本研究の最小産仔数は過去の知見に比べて多いことが分かる. これは多くの研究には漁獲時のストレスなどにより引き起こされる早産や流産を産仔数の解析に含まれていることが原因である. 実際に, 多くの研究で流産の可能性が示唆され, 推定された産仔数が本来よりも少ないことが懸念されている (Strasburg, 1958; 中野, 1994; Carrera-Fernández et al., 2010; Montealegre-Quijano et al., 2014). こういったケースで推定された産仔数は子宮内の胎仔数のみの値であるため, 結果として過小評価を導いている. 以上のことから, 本研究と既存研究との産仔数の相違は解析に含めた標本の体長や流産や早産による産仔数の過小評価が原因であると考えられた. より正確な産仔数の推定には, 本研究のように子宮内に在存する胎盤数で産仔数を補正すること, また出産直前の胎仔を保有する母体は解析から除くなどの対処が必要である.

本研究で推定した出生体長は 32.9–36.2 cm であり, 過去に報告されているものと類似した結果であった (e.g., 須田, 1953; Pratt, 1979; 中野, 1994, Table 2-3). 出生時期は胎仔の最大個体および新生仔の最小個体が出現した月から 4 月から 7 月と推定し, この結果は Pratt (1979) (4–7 月) および中野 (1994) (ピーク: 6–7 月) とは非常に類似したが, 一方で須田 (1953) の結果よりは早かった (12–4 月). 須田 (1953) は体長約 30 cm の胎仔が 12 月に出現したことを報告している. 本研究においても各月の胎仔の体長にはバラつきがあり, 体長 30 cm を超える大型の胎仔は 1 月に既に同様の海域 (北緯 31 度, 東経 143 度) にて出現した. このような大型の胎仔は春季に特に多く出現しているが, 各月の胎仔の体長のばらつきは受精時期が幅広いことを示唆している. 須田 (1953) も同様に本種の交尾期および出産期は長期に亙ることを示唆している. 従って, 冬季に出現した大型の胎仔は他の個体に比べて受精する時期が早かったと考えられた. しかしながら, 全体的な傾向として, より大型の胎仔が春季に出現したこと, 明瞭な臍の緒が確認できる新生仔が初

夏に出現したことから本種の出産のピークは春季から夏季であると考えられた。

2.4.3 繁殖期および妊娠期間

算出した雄の GSI は夏季に低くなる傾向が確認された。この結果は中野 (1994) により示されているものと同様の傾向であった。Teshima (1981) は、ホシザメ, *Mustelus manazo* およびシロザメ, *Mustelus griseus* の雄について GSI の経月変化および精巣内の各精細胞の月別出現割合を観察し、貯精嚢内に蓄えられた精液は GSI が最小値を示す時期に体外に放出されることを示している。つまり精液が放出される交尾期に精巣は最も軽くなるということである。以上のことから、GSI の経月変化を基にした本種の雄の交尾期は 6–8 月、7 月に最盛期であることが示唆された。

雌の GSI は雄とは対照的に冬季に低く、夏季に高くなる傾向を示した。北半球におけるヨシキリザメの交尾期は雌の体表における交尾痕の有無や GSI の季節変動、卵殻腺内の精液の有無を基に夏季であると報告されている (須田, 1953; Stevens, 1974; Pratt, 1979; 中野, 1994; Joung et al., 2011)。また、卵巣内最大卵径は雌の GSI の経月変化と同様に春季から夏季にかけて大きくなる傾向が確認された。本種の排卵期は、北太平洋で中野 (1994) が夏季, Joung et al. (2011) が 7–8 月と報告している。本研究結果は、既往の知見と類似しており、北太平洋系群の交尾および排卵は夏季に行われると推察された。

Teshima (1981) はホシザメおよびシロザメの排卵と胚発生が連続して起こることを報告している。また, Conrath and Musick (2002) はホシザメ属の smoothdogfish, *Mustelus canis* の交尾, 排卵および受精は全て 5–9 月の間に行われることを示唆している。本研究では受精卵を保有する雌 (胚発生前) の標本が不足していることから本種の受精期を特定することができなかったが、北太平洋における既存研究において受精卵を保有する雌が 6 月から 7 月 (須田, 1953), 5–8 月 (Joung et al., 2011) に漁獲されていることから、北太平洋系群の交尾, 排卵, 受精および出産は晩春から夏季にかけて連続して行われると考えるのが妥当であろう。また、本研究において平均出生日および平均排卵日から推定した本種の妊娠期間 (11 ヶ月) は、胎仔サイズの経月変化を基に報告されている既存報告 (9–12 ヶ月) と同様の結果であった (e.g., 須田, 1953; Pratt 1979; 中野, 1994; Carrera-Fernández et al., 2010)。

2.4.4 雌の繁殖周期

本研究において、胎仔の成長および卵巣内卵の発達は同期的に起こることが明らかとなった。この傾向は妊娠後期には排卵する準備が整い、出産後に排卵し、次の妊娠が可能であることを示唆している。推定したおおよその妊娠期間は 11 ヶ月であることから、出産から次の妊娠までに休止期間はないと考えられる。これらのことから、雌の繁殖周期は 1 年であると推定された。また、雌のヨシキリザメは卵殻腺内に精液を貯蔵することが知られ

ており (Pratt, 1979; Joung et al., 2011), この知見からも本種は出産後に排卵し, 受精が可能であると推察される. しかしながら, 成熟した雌 (妊娠・非妊娠個体) のうち約 2.8% の個体は排卵の兆候がある雌と同程度の幅の子宮を有しているにも関わらず, 卵巣内卵は未発達であった. これらの雌は少なくとも出産後に排卵する兆候がないことから, 休止状態である可能性が示唆された. 上記の雌は漁獲月や体長など, 他の成熟雌と比べて目立った特長は確認できなかったため, 休止状態となる原因を特定することはできなかった. 以上より, 成熟雌のうち, 少ない割合で休止状態の個体が存在するが, 大半の雌は 1 年周期で繁殖を行うと考えられた.

メジロザメ属のサメ類の繁殖周期は 2 年周期が典型的であるが (Castro, 1996), いくつか異なる事例も報告されている. 例えば, Driggers and Hoffmayer (2009) は, finetooth shark, *Carcharhinus isodon* が保有する胎仔および卵のサイズを基に, この種は 1 年および 2 年周期の両周期で繁殖を行うことを報告している. また, Harry et al. (2013) は, spot-tail shark, *Carcharhinus sorrah* の妊娠状態および卵巣内卵の発達状態から本研究の結果と同様に少ない割合で休止期間に入る雌が存在することを明らかにしている. ヨシキリザメはメジロザメ属には属さないが, Joung et al. (2011) によると台湾周辺海域に分布する雌の繁殖周期は 2 年である. しかしながら, 彼らの研究で使用している胎仔の月別体長データは少なく, また大半の胎仔の成長段階は発生初期から中期であった. 一般的に, 生殖腺や胎仔の情報から繁殖周期を特定するには, 少なくとも全ての発育段階 (発生初期から妊娠満期の胎仔) を時系列に沿ってカバーする必要がある (Castro, 2009). 本研究では発生初期から満期の胎仔を月別にカバーしていることから, 北太平洋系群の雌の繁殖周期を 1 年とする推定結果は妥当であると考えられた. 今後, 血中性ステロイドホルモン (17β-エストラジオール, プロゲステロンなど) を用いてより詳細に本種の繁殖周期, また休止期間について検討する必要がある.

本章で推定した繁殖パラメータは, 産仔数を除き概ね中野 (1994) と同様の結果であった. 差異があった産仔数は主に解析に用いた母体の体長および流産, 早産による過小評価が影響していると推察された. 産仔数は北太平洋の既存研究と比べて多いこと, 雌の繁殖周期は既存報告の 2 年よりも短いことから北太平洋に分布するヨシキリザメの再生産力はこれまでに考えられていたものよりも高い可能性が示された.

第3章 脊椎骨を用いた年齢査定における代替技術の開発

3.1 緒言

年齢や成長に関する情報は成長率や成熟年齢，加入年齢，死亡率，寿命などを推定する際に必須となる生物学的パラメータであるため，漁獲対象種の包括的な資源評価および持続的な資源管理を行うためには不可欠である (Ricker, 1975; Campana, 2001). 一般的に硬骨魚類の年齢査定において使用される年齢形質は，耳石や鱗などの硬組織であるが (Cailliet et al., 1983)，板鰓類においてはこのような硬組織が欠如しているため，脊椎骨あるいは棘といった年齢形質が用いられる (Goldman et al., 2012). 板鰓類では脊椎骨による年齢査定精度向上のため，輪紋を明瞭化するために，これまで多様な手法が用いられてきた. 例えば，薄切片を用いた椎体染色法 (Stevens, 1975 による硝酸銀染色; Tanaka et al., 1990 によるヘマトキシリン染色; LaMarca, 1966 によるアリザリン染色; Carlson et al., 2003 によるクリスタルバイオレット染色)，組織切片 (Casey et al., 1985) や X 線 (Cailliet et al., 1983; Wells et al., 2016) などである. これらの手法は脊椎骨椎体上の輪紋を明瞭化することが可能であるが，手法によっては処理にかかる時間や，複雑な専門的技術の必要性など実用性の面での問題点が指摘されている (Cailliet et al., 1983; Campana, 2001). また，多くの手法において，輪紋の明瞭化に必要な一連の処理の成功率や体サイズごとの詳細なプロトコルは示されていない. 上記の方法の中でも薄切片法が推奨されているものの (Goldman et al., 2012; Matta et al., 2017)，若齢魚においては輪紋の解釈が困難であることが言及されている (Tanaka et al., 2011).

成長解析は年齢査定法やその精度に加え，サンプル数やサンプリングバイアスなどに影響を受けることが指摘されている (Tanaka et al., 1990). 本種は雌雄や成長段階で異なる複雑かつ大規模な回遊を行うため (中野, 1994; Mucientes et al., 2009)，サイズおよび性別を網羅した個体群の成長を解析するためには，多くの標本を解析する必要がある. そのため，より実用性の高い年齢形質法を開発することは，資源評価や管理を行う上で必要となる正確な年齢や成長に関する情報提供に役立つ. 以上より，本種の年齢査定を行うために，高精度且つ簡易で，多数のサンプルを迅速に処理可能な新たな年齢形質法の開発を本章の目的とした.

Break and burn method は硬骨魚の耳石に形成される輪紋を明瞭化するために一般的に使用される手法である (e.g., Christensen, 1964; Ohshimo et al., 2014). この手法は耳石にアルコールランプや乾燥機を用いて焼き色を付け，樹脂などへ封入後にその表面を観察するため，簡易かつ費用対効果が高い手法と考えられている. しかしながら，板鰓類の脊椎骨に適用された先行研究はない. 板鰓類の脊椎骨を用いた年齢査定において陰影法 (Francis and Maolagáin, 2000) は簡易で，費用対効果が高く，また広角で輪紋を観察することが可能である. しかし，ヨシキリザメの脊椎骨は透明帯および不透明帯のコントラ

ストが乏しく、輪紋の観察は比較的困難であるとされている (e.g., Skomal and Natanson, 2003; Jolly et al., 2013) そこで、本章では **break and burn method** および陰影法を改良した “**Burn method**“を開発し、ヨシキリザメの脊椎骨における年齢形質法として適用した。この **Burn method** では脊椎骨椎体に付着する結合組織を除去するためのアルカリ処理と加熱することで輪紋を明瞭化する加熱処理を試みた。本章では 1) **Burn method** のプロトコル (体サイズごとのアルカリおよび加熱処理の最適処理時間の推定を含む) を作製し、2) ヨシキリザメの脊椎骨を用いた年齢査定において、他の手法 (硝酸銀染色法, 陰影法) との年齢査定精度の比較や輪読者間での輪読誤差の検討を行い、**Burn method** の実用性を検証した。

3.2 材料と方法

3.2.1 **Burn method** の処理過程

解析に用いた脊椎骨は、2010 年から 2015 年にかけて北西太平洋において調査船もしくは商業船により、はえ縄および流し網漁にて漁獲されたヨシキリザメ 400 個体 (体長 33.4–258.3 cm) の鰓上から採取した。採取した脊椎骨は処理を行うまで凍結保存した。その後、脊椎骨椎体に付着した余分な結合組織を除去するために約 20 分間煮沸を行い、次の処理まで 70%エタノール内に保存した。本研究で使用した **Burn method** では以下の 2 つの処理を施した。

1. アルカリ処理

椎体は流水洗浄した後、煮沸処理では除去しきれなかった結合組織を除去するために、5 規定水酸化ナトリウム水溶液 (5N NaOH) に 50°C で温めながら浸漬した。その後、研磨バフを用いて椎体表面から結合組織を完全に除去した。一般的に椎体に付着している結合組織の量は椎体の大きさ (体サイズの大きさ) によって増加するため、より大きな椎体ほど長いアルカリ溶液 (漂白剤等) への浸漬時間が必要とされている (Cailliet et al., 1983)。その為、アルカリ処理は各体サイズ 30 秒から 240 秒の範囲で処理し、その結果 (成功あるいは失敗) を記録した。アルカリ処理における成功の定義は以下の 3 つの条件を全て満たすものとした。

- 1) 結合組織が完全に除去されていること (Fig. 3-1a, b)
- 2) 凹凸構造が観察できること (Fig. 3-1a, c)
- 3) 椎体の縁辺部が変形していないこと (Fig. 3-1a, d, e)

アルカリ処理後、成功した椎体について流水洗浄し、ダイヤモンドカッター (マルトー製 ミニラボカッター; MC110) を用いて縦断面に沿って焦点が残るように半分に切断した後、約 24 時間以上自然乾燥させた。

2. 加熱処理

自然乾燥後、標本は恒温乾燥機（アズワン；DO-300A）を用いて 250°C で加熱した（加熱処理）。加熱時間は 2 分から 30 分の範囲で処理し、成功の可否を記録した。加熱処理における成功の定義は以下の 2 つの条件を全て満たすものとした。

- 1) 椎体表面および縁辺部が焦げていないこと（Fig. 3-2a, b, d）
- 2) 椎体表面および縁辺部にコントラストがついていること（Fig. 3-2a, c, d）

加熱処理した椎体はデジタル HF マイクロスコープおよびファイバーライト（キーエンス；VH8000）を用いて陰影法（Francis and Maolagáin, 2000）にて観察した。

3.2.2 最適処置時間の推定

体サイズごとのアルカリおよび加熱処理の最適処理時間を推定するために、各処理の成功確率を応答変数とする一般化線形モデル（GLM）を構築した。モデル式は以下である。

$$Y_i \cong \text{Bin}(1, \pi_i),$$
$$\text{var}(Y_i) = \pi_i \times (1 - \pi_i),$$
$$\text{Logit}(\pi_i) \cong \alpha + PCL + Time + PCL \times Time$$

ここで、 Y_i は施行 i の成否を表す応答変数、 Bin 、 π_i 、 α は二項誤差、成功確率および定数を表す。また PCL は体長、 $Time$ は処理時間、 $PCL \times Time$ は処理時間と体長の相互作用を表し、いずれも連続変数である。体長および処理時間はそれぞれ 1 回の成功確率のピークを持つことを仮定し、二次の項として扱った。モデルの正規性は、R ソフトウェアの”statmod”パッケージを使用し、randomized quantile residuals にて検証した。これらの解析は、R ソフトウェア（version 3.3.0）を用いて計算した。

3.2.3 Burn method との比較に用いた他の手法

Burn method による年齢査定を評価するため処理した 119 個体分と同一個体の脊椎骨標本を用い、硝酸銀染色法および無染色陰影法にて明瞭化した標本作製した。硝酸銀染色法はヨシキリザメにおける年齢査定において一般的に用いられてきた手法であり（e.g., Stevens, 1975; 中野, 1994), Stevens (1975) に従って以下の通りの処理を施した。アルカリ処理が済んだ後、椎体全体を蒸留水にて 5 分間洗浄し、1%硝酸銀水溶液にて約 3 分間染色した後、椎体を紫外線下で 3–10 分間照射した。その後、蒸留水にてすすぎ、5%チオ硫酸ナトリウム水溶液に 2–3 分間浸漬し、過剰な硝酸銀を除去した。最後に、椎体を流水中にて 5 分間洗浄し、70%エタノールにて保存した。硝酸銀染色法の処理時間は、乾燥時間を除くと 1 検体約 30–40 分間である。尚、染色した椎体は実態顕微鏡下で観察した。

無染色陰影法はアルカリ処理を施した後に椎体を自然乾燥させ、陰影法にて観察した。必要な処理はアルカリ処理のみであるため、本手法は最も簡易であり、乾燥時間を除くと 1 検体約 10 分程度で作成することが可能であった。

3.2.4 精度評価

Burn method および無染色陰影法で処理を行った椎体の輪読では、椎体を三次元で観察する為に顕微鏡のステージ上に紙粘土を置き、様々な角度をつけられるようにした。輪読は凹部と凸部を一对と定義し、凸部の数を計数した。また、硝酸銀染色法においては、透明帯と不透明帯を輪読と定義し、透明帯の数をカウントした。また、全ての手法において椎体に形成される第一輪は出生輪と仮定した。輪読は二人の独立した輪読者により、標本の性別や体長、輪読者のお互いの輪読結果を把握しない状態で行なった。

輪読者間および手法間における年齢査定再現性を比較する為に、バイアスプロット (Campana et al., 1995) を作図し、更に Index of Average Percent Error (IAPE; Beamish and Fournier, 1981), Coefficient of Variation (CV; Chang, 1982) をそれぞれ以下の式を用いて算出した。

$$[\text{IAPE}] = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left[\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \left(\frac{|X_{ij} - X_j|}{X_j} \right) \right] \times 100$$
$$[\text{CV}] = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left[\left(\frac{\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^R (X_{ij} - X_j)^2}{R-1}}}{X_j} \right) \right] \times 100$$

ここで、 N は個体数、 R は輪読回数、 X_{ij} は i 回目の輪読時の j 番目の個体の輪紋数、 X_j は j 番目の個体における平均輪紋数である。また、輪読者間の輪紋数は Wilcoxon 符号順位検定にて統計学的 (5%水準) に有意差を検討した。

3.3 結果

3.3.1 Burn method の最適処理時間

解析には総計 400 個体のヨシキリザメ (体長 33.4–258.3 cm) を使用した。アルカリ処理では 642 回 (Table 3-1), 加熱処理では 753 回の試行を行い (Table 3-2), GLM にて解析を行った。アルカリ処理, 加熱処理ともに構築したモデルは収束し、全ての説明変数も両モデルにおいて統計的に有意であった (Table 3-3, 3-4)。両モデルにおける randomized quantile residuals はいずれも正規分布を示した (Fig. 3-3)。

各処理の最も高い成功確率をもたらす処理時間 (以下, 最適処理時間) は、体サイズの増加につれて長くなる傾向を示した (Fig. 3-4)。体長 50, 100, 150, 200 cm の個体における最適処理時間および 75%以上の成功確率を示す処理時間の範囲は、アルカリ処理で $44.9 \pm 26.0, 88.7 \pm 28.5, 134.0 \pm 38.0, 183.5 \pm 36.4$ 秒, 加熱処理で $6.8 \pm 3.2, 8.9 \pm 3.4, 10.2 \pm 4.2, 11.5 \pm 4.0$ 分と推定された。アルカリ処理では処理時間が短い場合、椎体から結合組織が除

去しきれず、逆に処理時間が場合、椎体表面および縁辺部が溶解し、失敗とみなされた。また、加熱処理においては処理時間が短いと焼き色が付かず、逆に長すぎると炭化が生じ、いずれも輪紋の観察は困難となった。加熱処理の処理時間はアルカリ処理と比較すると体サイズへの依存が少ないものの、処理時間が 20 分を超えると成功することはなかった。

成功したサンプルでは、Burn method は 1 検体につき 15–20 分程度で処理が可能であった（乾燥時間を除く）。また、Burn method にて一度に処理可能なサンプル数は、乾燥機の大きさにも依存するが、およそ 20–30 標本であった。

3.3.2 精度評価

Burn method は脊椎骨椎体上の凹凸構造に明瞭なコントラストが付き、輪紋の観察は椎体表面だけでなく切断面からも可能であった (Fig. 3-5)。無染色陰影法においても同様に、椎体表面および切断面の両方から輪紋の観察が可能ではあったが、この方法ではヨシキリザメの脊椎骨においては明瞭さに欠け、Burn method と比較するとコントラストは乏しかった (Fig. 3-6a)。硝酸銀染色法は、椎体表面における輪紋の識別は可能であったが、縁辺部における輪紋の解釈が困難であった (Fig. 3-6b)。更に、時間の経過に伴い椎体に過剰な硝酸銀が沈着すると、輪紋の解釈は更に困難となった。

輪紋数は、Burn method では 1–17 輪（輪読者 1）、1–15 輪（輪読者 2）の範囲であったのに対し、硝酸銀染色法で 1–15 輪（輪読者 1）、1–12 輪（輪読者 2）、無染色陰影法で 1–17 輪（輪読者 1）、1–12 輪（輪読者 2）であった (Fig. 3-7)。無染色陰影法における輪紋数は他の手法と比較してバラつきが大きかった。バイアスプロットについてみると、Burn method では 10 輪以下（体長 200 cm 以下）の個体ではバラつきが非常に少ないが、10 輪以降では 1 : 1 のラインから逸脱した (Fig. 3-8)。一方、硝酸銀染色法および無染色陰影法では、それぞれ 5 輪および 7 輪からバラつきが見られた。IAPE および CV は、Burn method で 4.1%、5.7%、硝酸銀染色法で 5.8%、8.2%、無染色陰影法で 8.3%、11.8%であった。全ての手法において輪紋数は輪読者間で有意に異なったが（Wilcoxon 符号順位検定：Burn method : $p = 0.03$ 、硝酸銀染色および無染色陰影法 : $p < 0.01$ ）、体長 200 cm 以下の標本に限ると Burn method のみ有意差は認められなかった（Burn method ; $p = 0.06$ 、硝酸銀染色法および無染色陰影法 : $p < 0.01$ ）。

3.4 考 察

Burn method におけるアルカリおよび加熱処理の最適処理時間はヨシキリザメの体サイズに応じて異なり、処理時間は最適時間より長すぎても、短すぎても輪紋の明瞭化が困難となることが示された。年齢査定精度についてみると、本研究の結果から、従来の硝酸銀染色法や無染色陰影法と比較して Burn method の輪読精度が高いことが示された。

Burn method における IAPE (4.1%) および CV (5.8%) は硝酸銀染色法 (5.8%, 8.2%) および無染色陰影法 (8.3%, 11.8%) よりも低かった。これまでに行われたヨシキリザメの年齢査定において報告されている IAPE は 3.0% (硝酸銀染色法: Blanco-Parra et al., 2008), 7.9% (椎体全体のデジタル加工: Jolly et al., 2013), 3.8%, 9.0% (X 線: Joung et al., 2017; Manning and Francis, 2005) である。同様に, ヨシキリザメの年齢査定において報告されている CV は 5.0%, 12.8% (X 線: Joung et al., 2017; Manning and Francis, 2005), 15.0% (薄切片法: Skomal and Natanson, 2003) である。IAPE および CV の基準値はそれぞれ 5.5%, 7.6% と示されているが (Campana, 2001), 実際には脊椎骨を用いたサメ類の多くの年齢査定で, CV は 10% を超えている (Campana, 2001)。Burn method における IAPE および CV は基準とされる値よりも低いことから, 本手法は板鰓類の年齢査定において有用な年齢形質法となり得ることが示唆された。

Burn method が高精度であるのは, 薄切片法や X 線のような従来の二次元画像による手法よりも三次元でより多くの情報 (椎体表面の凹凸構造だけでなく, 切断面からも情報が得られる) を得ることができるためと考えられる。無染色陰影法においても三次元で椎体を観察することが可能であるが, 凹凸構造のコントラストは Burn method と比較して弱く, 結果として輪紋の解釈が困難となった。近年では, ハナザメ, *Carcharhinus brevipinna* の年齢査定において, マイクロ CT スキャンを用いた技術が紹介されている (Geraghty et al., 2012)。マイクロ CT は, 高解像度の仮想三次元画像を生成できるため, 椎体全体, 半月状, 切片, またレントゲンで椎体の観察が可能であり, 容易に輪紋を識別することができる。しかし, マイクロ CT は, 他の従来の方法よりも非常に高価であり, また, 高解像度の三次元画像を出力するために時間を要する。

高精度に加え, Burn method は簡易に椎体を処理できるため, コストや生産性におけるメリットが挙げられる。本手法は, 高額な機器や複数の薬品を必要としない。アルカリおよび加熱処理が必要であるが, 各標本の体サイズに応じた適切な処理時間を施せば短時間で椎体の明瞭化が可能である。更に, 本手法は加熱処理において, 一度に 20~30 個のサンプルを処理できるため, 多数のサンプルを扱う際には特に有用である。

サメ類の年齢推定に一般的に用いられる年齢形質法および Burn method の利点や懸念事項についての要約を Table 3-5 に示す。他の手法と比較して, Burn method は, 簡易性, 費用有効性, 生産効率といった利点を有している。従来手法の主な懸念事項は, 簡易性, 費用有効性, 技術要求, 年齢決定の正確さが挙げられている (Goldman et al., 2012)。薄切片法は簡易で, 低コストであるが, 染色を施さない場合輪紋の観察は困難である。一方, 薄切り切片を染色すると, 輪紋の明瞭化が可能であるが, 処理に時間を要する。組織切片法は年齢査定において有用であることが報告されているが, この手法は高価な装置を必要とし, 複雑な薬品処理が必要であるため, 時間を有し, 高価である (Goldman et al., 2012)。X 線もまた有用な手法として多くの研究で用いられてきた手法であるが (e.g., Cailliet et al., 1983; Wells et al., 2016), 高価な X 線機器, また適切なフィルム現像処理が必要である

(Goldman et al., 2012). 硝酸銀染色法は、低コストで輪紋の明瞭化が可能であるが (Stevens, 1975), 硝酸銀で処理されたサンプルは、適切に処理および保存しなければ、過剰な銀塩が沈着し輪読は困難となる (Hoening and Brown, 1988).

一方 Burn method のデメリットは、高齢魚における輪読が困難である点が挙げられる。硝酸銀染色法 (Stevens, 1975) および無染色陰影法 (Semba et al., 2009) についても同様の懸念が指摘されている。輪読者間の輪読誤差は、全ての手法において若齢個体よりも高齢魚で大きくなった。若齢個体に比べ高齢個体のサンプル数が少ないことも要因の一つと推察されるが、主な要因は成長に伴い輪紋間隔が狭くなるためであると考えられる (e.g., Natanson and Campana, 2002; Campana, 2014; Harry et al., In press). これは、脊椎骨椎体の増大量が高齢になるほど鈍化するためである。薄切片法は、高齢魚の椎体縁辺部における輪紋を識別するために有効な手法であるとされている (Campana, 2014) が、一方で年齢形質法はそもそも特に高齢魚において年齢を過小評価する傾向があるという指摘もある (Harry et al., In press). 近年、放射性炭素を用いた年代測定が板鰓類の年齢の検証に幅広く利用されるようになり、特に高齢魚の年齢や寿命を推定する際に有用な手法として推奨されている (e.g., Matta et al., 2017; Harry et al., In press). 結論として、輪紋の解釈を迅速かつ正確に行うためには、若齢魚には Burn method を、高齢魚においては年齢形質法では薄切片法、他の手法では放射性炭素による年代測定や標識放流調査を使い分けることが推奨される。

Burn method はヨシキリザメの若齢魚 (体長 200 cm 未満) に限定した場合、非常に有用な年齢形質法の 1 つであると考えられた。一方で、高齢個体については他手法と同様に懸念事項が確認された。本手法の有用性はヨシキリザメ一種のみで検証された結果であるため、今後は他の板鰓類において Burn method の有用性を検証する必要がある。以上のことを踏まえて、次章では体長 200 cm 以下の個体には Burn method を、体長 200 cm 以上の標本には高齢魚の年齢査定において推奨されている薄切片法を適用し、北西太平洋に生息するヨシキリザメの年齢査定を行った。

第4章 北西太平洋に生息するヨシキリザメの年齢および成長

4.1 緒言

ヨシキリザメの年齢および成長に関する先行研究は比較的多く、北太平洋では Cailliet and Bedford (1983), Tanaka et al. (1990), 中野 (1994), Blanco-Parra et al. (2008) が本種の成長パラメータを報告している。しかしながら、これらの北太平洋系群の研究間で成長パラメータの違いが確認されている。これにはいくつかの要因が考えられる。一つは解析に用いる標本の体サイズである。Campana (2001) によると、一般的に成長パラメータは標本内の“大型個体”および“小型個体”に影響を受けやすい。二つ目の要因として、Tanaka et al. (1990) は標本数や体サイズの影響以外に、そもそも使用する年齢査定法やその精度が研究間の成長パラメータの差異を生じさせていることを言及している。そのため、成長解析を行うには技術的なバイアスも考慮しなければならない。更に、数種類のサメ類において資源量変化に伴い成長パラメータが変動したことが報告されている (Sminkey and Musick, 1995; Carlson and Baremore, 2003; Cassoff et al., 2007)。

ヨシキリザメ北太平洋系群の資源評価の際には、代表性が高いとされている中野 (1994) により推定された von Bertalanffy の成長パラメータが用いられている。しかし、高齢魚(大型魚)が考慮されていないことから、パラメータの一つである理論的最大体長 (L_{∞}) の値に高い不確実性があることが指摘されている (ISC, 2012)。さらに中野 (1994) が成長解析に用いた標本は資源量が減少した 1980 年代 (1982–1983 年) に収集されたものであるため、密度効果により成長パラメータが変化している可能性が考えられる。したがって、出生後の小型個体から寿命に近い大型個体までの標本を十分に揃え、本種の近年の成長パラメータを再推定し、更に密度効果の有無を検証する必要がある。

板鰓類において、成長の性差はよく知られおり、一般的には雌が雄よりも大型化する (e.g., Cortés, 2000; Simpfendorfer et al., 2002)。しかし、ヨシキリザメ北太平洋系群においては、雄が雌よりも大型化することが報告されているが (e.g., Tanaka et al., 1990 ; 中野, 1994 ; Blanco-Parra et al., 2008), これらは統計学的に検証されていない。一方、大西洋系群においては統計学的に雌雄間で成長差がないという報告もある (e.g., Lessa et al., 2004; Jolly et al., 2013)。しかし、これらの解析では本種の生活史をカバーする十分な数の標本を使用できているとは言い難い。

そこで、本章では幅広い体長範囲、広範囲の生息エリアおよび全季節をカバーした標本を用い、北西太平洋に生息するヨシキリザメの成長様式を明らかにし、密度効果の有無を検証すると共に、雌雄間の成長差について統計学的に検討し、その要因について考察した。

4.2 材料と方法

4.2.1 標本採集および椎体の処理

年齢形質として使用した脊椎骨は 2010 年から 2016 年にかけて北西太平洋において調査船（はえ縄，流し網，トロール）および商業船（はえ縄，定置網）により漁獲された 1,347 個体から採取した（Fig. 4-1）。これらの体長範囲は雄で体長 33.4–258.3 cm，雌で体長 33.4–243.3 cm であった（Fig. 4-2）。

椎体の採取位置，保存方法は前章と同様である。椎体上の輪紋は体長 200 cm 以下の標本には Burn method（第 3 章，Fig. 4-3a）を，体長 200 cm 以上の標本には薄切片法（Fig. 4-3b）を用いて明瞭化した。Burn method の処理手順は前章で示した通りである。ここでは薄切片標本の作製手順を記す。

- 1) アルカリ処理を施した椎体をダイヤモンドカッターにて椎体の中軸を少しずらし縦断面に切断した。
- 2) 滑走式マイクローム（大和光機；リトラーム REM-710）および硬組織用替刃（大和光機；正宗 BH-220）を用いて厚さ 100 μm の切片標本作製した。
- 3) 切片標本はアリザリンレッドにて約 2 分間染色し，その後流水にて洗浄した。染色後，アルコール系列（70，80，90，100%）による脱水を行い，封入剤（Euparal）を用いてスライドガラス上に封入した。

4.2.2 年齢査定

半月状に切断した椎体の脊索（神経孔の中心）と切断面から垂直方向に外縁部までの距離を椎体半径（CR）とし，デジタル HF マイクロスコープを用いて 0.01 mm 単位で計測した。

Burn method にて処理した標本は前章と同様に，また薄切片は実態顕微鏡下にて輪紋の観察を行った。輪読は，椎体表面の凸部（透明帯）および凹部（不透明帯）を 1 対の輪紋とみなして同一輪読者が 2 回行った。尚，輪読は少なくとも 3 ヶ月程度の間隔を空け，性別や体長，1 回目の輪読結果を把握しない状況で行った。輪読結果が 2 回で異なる場合は 3 回目の輪読を行い，これらのうち 2 回一致した数値を輪紋数とした。一方，3 回とも輪紋数が一致しなかった場合は解析から除外した。これらの輪読に加え，サイズ別にランダムに選んだ 200 個体分の脊椎骨を 2 人目の輪読者が輪読し，2 人の輪読者間で輪紋数を比較した。輪読誤差は前章と同様に Age bias plot にて検証し，輪読精度は IAPE および CV をそれぞれ算出して評価した。

第 2 章にて北西太平洋に生息するヨシキリザメの出生時期は 4 月から 7 月であり，明瞭な臍の緒痕が残っている新生仔は 6 月から 7 月に，新生仔の最小個体（体長 33.2 cm）は 6

月に観察されたことを述べた。以上のことから、本章では本種の暫定的な誕生日を 6 月 1 日とし、以下の式を用いて年齢を算出した。

$$\text{年齢} = (\alpha - 1) + \frac{(\beta - 6)}{12} \quad (\alpha \geq 1, 1 \leq \beta \leq 12)$$

ここで、 α は輪紋数、 β は標本が漁獲された月である。

4.2.3 輪紋の形成時期および形成周期の検証

ヨシキリザメの椎体に現れる輪紋の形成周期は 1 年であることが各大洋において知られている（北太平洋：中野, 1994；Wells et al., 2016；北大西洋：Skomal and Natanson, 2003；南大西洋：Lessa et al., 2004）。本研究においても、輪紋の形成時期を特定する為に椎体の縁辺末端部に形成されている輪紋が凸部（透明帯）か凹部（不透明帯）なのかを識別し、その出現割合を月別に算出した。また、輪紋の形成周期は Okamura and Semba (2009) により提案されたモデルを用い、形成周期として 1) 1 年周期、2) 2 年周期、3) 周期性なしを仮定し、赤池情報量基準（AIC）を基に最適なモデルを選択した。

4.2.4 成長式の推定

年齢ごとの観察体長を以下の von Bertalanffy の成長式 (VBGF, Von Bertalanffy, 1938) に当てはめ、R ソフトウェアの `optim` 関数を用いて最尤法により各パラメータを推定した。

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}],$$

ここで、 L_t は t 歳時の計算体長を、 L_∞ は理論的最大体長を、 k は成長係数、 t_0 は体長を 0 cm と仮定したときの仮想年齢である。各パラメータの 95% 信頼区間は、2,000 回のリサンプリングによるブートストラップ法を用いて、推定した。また統計学的な成長の雌雄差の検討には尤度比検定 (Kimura, 1980) を用いた。

推定した von Bertalanffy の成長パラメータを用い、以下の 2 つの推定式 (Taylor, 1958; Fabens, 1965) にて本種のおおよその寿命 T_{max} を推定した。

$$T_{max} = t_0 - \frac{\ln(0.05)}{K} \quad (\text{Taylor, 1958}),$$

$$T_{max} = 5 \frac{\ln_2}{K} \quad (\text{Fabens, 1965}),$$

4.2.5 成熟年齢

第 2 章にて用いた雌雄の成熟データ（成熟あるいは未成熟の二項データ）および本章で推定した年齢を基に 1 歳ごとの年齢階級別成熟割合を求めた。年齢 X に対する成熟率に以下のロジスティックモデルを当てはめ、雌雄の 50% 成熟年齢を算出した。

$$Y = 1 / [1 + \exp\{-(\alpha + \beta X)\}],$$

ここで、 Y は年齢 X における成熟個体の割合、 α および β はパラメータである。また、雌の場合は年齢階級別の妊娠割合を算出し、同様にロジスティックモデルを用いて 50%妊娠年齢を推定した。

4.3 結果

4.3.1 年齢査定

輪読を行った結果、雄 659 個体(体長 33.4–258.3 cm)、雌 620 個体(体長 33.4–243.3 cm) 計 1,279 個体のデータを成長解析に用いた (Table 4-1)。68 個体は輪読数が一致しなかったため、解析から除外した。脊椎骨の椎体半径と体長の間には正の相関関係が見られ、統計的に有意な雌雄差は認められなかったため (ANCOVA, $p = 0.055$)、雌雄をプールして関係式を求めた (Fig. 4-4)。以下に関係式を示す。

$$PCL = 15.96 \times CR + 20.85 \quad (n = 1279, r^2 = 0.920)$$

輪紋は雄で 1–17 輪、雌で 1–16 輪観察された。輪読者 1 の 2 回の輪読間、また 2 人の輪読者間における輪紋数を比較した結果、いずれも偏りは確認されなかった (Fig. 4-5)。輪読者 1 の 1 回目および 2 回目の輪読において 710 個体で輪紋数が完全に一致し (55.5%)、467 個体 (36.5%) で輪紋数は ± 1 輪差であった。また、無作為に抽出した 200 個体の脊椎骨を 2 人の輪読者で読み合わせた結果、86 個体 (43.0%) で完全に一致し、61 個体 (30.5%) で ± 1 輪の誤差が生じた。輪読者 1 の 2 回の輪読間での IAPE および CV はそれぞれ 3.7%、5.3%であった。また、2 人の輪読者間での IAPE および CV は 4.2%、5.9%であった。

4.3.2 輪紋形成時期および周期の検証

椎体縁辺部における凸部の出現割合は、12 月から 2 月にかけて高く、5 月から 8 月にかけて低い傾向にあり、一方凹部の出現割合は夏季に高く、冬季に低い傾向が確認された (Fig. 4-6)。これにより、1 組の凹凸構造が 1 年に 1 本形成されることが示された。更に、Okamura and Semba (2009) のモデルによると、輪紋形成周期は 1 年と仮定したモデルが支持された (1 年周期 ; AIC : 1014.0, 2 年周期 ; AIC : 1238.1, 周期無し ; AIC : 1290.3)。以上のことから、北西太平洋におけるヨシキリザメの輪紋は毎年冬季に 1 本形成されることが明らかとなった。

4.3.3 成長式

Kimura (1980) の尤度比検定を行った結果、全てのパラメータは雌雄間で統計的に有意に異なった (Table 4-2)。推定された成長パラメータは雄で $L_{\infty} = 284.9$ cm, $k = 0.117$ years⁻¹,

$t_0 = -1.35$ years, 雌で $L_\infty = 257.2$ cm, $k = 0.146$ years⁻¹, $t_0 = -0.97$ years であった (Table 4-3, Fig. 4-7). 雌は雄よりも小さな理論的最大体長, および高い成長係数を示した. 雌雄の成長は 7 歳までは同様であるが, それ以降では雌の成長が鈍化する傾向にあった.

観察された最大年齢は雄で 17.3 歳, 雌で 15.8 歳であった. Taylor (1958)の式による理論上の寿命は雄で 24.3 歳, 雌で 19.4 歳であり, Fabens (1965)の式を用いると雄で 29.6 歳, 雌で 23.6 歳であった. これらの値は雌雄共に観察された最大年齢よりも高齢であった.

4.3.4 成熟年齢

年齢階級ごとの成熟割合は雄 414 個体 (体長 33.4–252.0 cm), 雌 365 個体 (体長 33.4–238.0 cm) のデータを基に算出された. 雌雄ともに最も若い成熟個体は 4 歳であり, 一方最も高齢の未成熟個体は 7 歳であった. 雄の 50%成熟年齢は 5.9 歳 (95%CI : 5.3–6.4 歳), 雌で 5.3 歳 (95%CI : 4.7–5.7 歳) であった (Fig. 4-8a, b). 年齢別妊娠割合は雌 354 個体 (体長 33.4–238.0 cm) を基に算出された. 推定された 50%妊娠年齢は 6.7 歳 (95%CI : 6.3–7.2 歳) であった (Fig. 4-8c). 成熟年齢は雌雄間で 0.6 歳異なり雄のほうが早く, また雌の 50%妊娠年齢は 50%成熟年齢よりも 1.4 歳遅く, 成熟してから妊娠するまでに 1 年程度の時間差があることが明らかとなった.

4.4 考察

4.4.1 輪紋形成時期および周期

体長 200 cm 以下の個体の脊椎骨を用いて縁辺部における輪紋を観察した結果, 本種の輪紋(凸部)は年に 1 輪, 12–2 月の間に形成されることが示された. また, Okamura and Semba (2009)による統計モデルにおいても同様に, 輪紋が年に 1 輪形成されると仮定したモデルが支持された. 本種の輪紋周期については多くの研究者が 1 年に 1 本形成されることを報告している (北太平洋 : 中野, 1994 ; Wells et al., 2016 ; 大西洋 : Skomal and Natanson, 2003 ; Lessa et al., 2004). 近年, Wells et al. (2016) は, オキシテトラサイクリン (OTC) を用いた薬式標識放流調査により, 北東太平洋におけるヨシキリザメの輪紋が年に 1 本形成されることを報告している. 本研究の結果は北太平洋, 更には他海域の結果とも類似していることから, 全大洋においてヨシキリザメの輪紋の形成周期は年に 1 本であると考えられた.

4.4.2 成長様式

本章で推定した雄の成長パラメータは, 北太平洋で報告されている知見の中で特に中野 (1994) と類似したが, 東部海域において報告されているパラメータとは大きく異なった

(Table 4-4, Fig. 4-9). 一方、雌のパラメータは中野 (1994) を含めて既存の知見とは異なり、中でも理論的最大体長 (257.2 cm) は北太平洋系群で報告されている中では最大であった。これらのパラメータの相違は西部と東部の海域間にける地理的変化が一つの要因とも考えられるが、それ以上にサンプルのバイアスが影響していると推察される。雌雄共に、既存の研究結果には高齢 (大型) の個体が含まれておらず、その結果として理論的最大体長が過小評価されていると考えられる。本章で用いた標本において、雌雄の体長範囲は他研究のものよりも広く、大型個体 (最大体長 ; 雄 258.3 cm, 雌 243.3 cm) を考慮している。更に、解析に使用した標本数も同様に他研究よりも多く、幅広いエリアから標本を収集していることから、本章で推定した成長パラメータは北太平洋系群において最も代表性があると推察された。しかしながら、本研究では東部太平洋で採集された標本を含んでいない。太平洋の東西で海洋環境が異なるため、少なからず成長様式が異なる可能性は否定できない。今後は東部太平洋の標本も含め北太平洋全域の成長解析を行う必要があるだろう。

本章で推定した成長パラメータは中野 (1994) により報告されているものと比べ、雄ではほぼ同様であり、雌でみられた差異については、解析で用いている標本の体サイズが影響している可能性が高い。これらのことから、北太平洋系群の成長様式は、資源豊度が減少した約 30 年前から現在まで密度効果の影響を受けておらず、大きな変化はない可能性が考えられた。

4.4.3 成長の性差

本章で推定したヨシキリザメの成長パラメータは雌雄で異なり、雌雄間で成長差があることが統計学的にも示された。この結果は既存の北太平洋系群の結果と同様であったことから、本種の特徴の一つとして挙げられる。しかし、大西洋などの他海域における研究では 1 例を除き成長様式に性差がないことが報告されている (Table 4-4)。この要因として、サンプリングバイアスが考えられる。本研究と比較すると、これらの研究は標本数が少なく (雌雄含めて 200 個体以下)、高齢魚をカバーできているとは言い難い。一般的にサメ類の多くの種で雌雄間には成長差があることが示されていることから (e.g., Semba et al., 2009; Tanaka et al., 2011; 藤波・田中, 2013)、本種は他海域においても雌雄で異なる成長様式を持つと考えられる。

Sims (2005) は、サメ類における性的サイズ二型について報告し、胎生のサメ類の大半の種は、雌が同種の雄よりも約 10% 大型化する “female-biased sexual size dimorphism” であることを示している。この要因は、繁殖成功率を高めるためであるとする仮説が広く支持されている (Shine, 1988)。実際に、メジロザメ科のサメ類においても成長の性差はこれまでも報告されており、雌が大型化することが一般的である (e.g., Cortés, 2000; Joung et al., 2005; Holmes et al., 2015)。しかし、本研究では既存の研究結果 (e.g., Tanaka et al.,

1990; 中野 1994; Blanco-Parra et al., 2008) と同様に、本種は他のメジロザメ科のサメ類とは、逆の *male-biased sexual size dimorphism* であることが明らかとなった。一般的に、メジロザメ科に属するサメ類 (e.g., ヨゴレ, *Carcharhinus longimanus*; クロトガリザメ, *Carcharhinus falciformis*) は、大型の子供を少数出産し、初期生残率を高める戦略をとる種が多いが (e.g., Cortés, 2000), ヨシキリザメはこれらの種とは異なり、比較的小型の子供を多産する繁殖戦略をとることから (e.g., Cortés, 2000; 第 2 章), 本種の成長様式における性差は繁殖戦略に関連し、体成長と繁殖へのエネルギー配分の雌雄差が起因していると考えられた。

本章で推定した雌雄の 50%成熟年齢は雄で 5.9 歳, 雌で 5.3 歳であり, 雌の 50%妊娠年齢は 6.7 歳であった。雌雄の成長は成熟年齢に達するまでは同様であるが, 7 歳以降では成長に性差が生じた。これらの結果は雌雄の性差は雌が成熟し, 再生産を開始した後に生じることを示唆している。Jensen (1985) は, 魚類において成熟初期はより多くのエネルギーを繁殖に配分するため, 成長に費やすエネルギー量が減少するとしている。板鰓類の雌においても交尾や妊娠, 出産といった行動は莫大なエネルギーを消費する事象である (Francis and Duffy, 2005)。特に, ヨシキリザメはサメ類の中でも高い再生産能力を有し (e.g., Smith et al., 1998; Cortés et al., 2010), 雌は成熟後, 一年周期で毎年 30 個体以上の子供を出産する (第 2 章)。更に, 産仔数と母体の体長には正の相関関係があるため (第 2 章), 体サイズが大きくなるほど繁殖に費やすエネルギー量は多くなると考えられる。このような特性から, ヨシキリザメの雌が他のメジロザメ科のサメ類や同種の雄よりも多くエネルギーを妊娠・出産に費やすと考えられる。

上記に加え, 漁業データに基づいた本種の回遊モデルによると, 雌は成熟後, 夏季に北緯 20-30 度付近の海域で交尾し, 翌年の春から初夏に北緯 30-40 度の海域で出産するとされている (中野, 1994)。本種の繁殖周期が 1 年であること (第 2 章) を踏まえると, 成熟した雌は交尾および出産のために毎年大規模な南北移動をしていることが推察できる。一方, 成熟後の雄の移動は雌に比べると複雑ではなく, 夏季に交尾域への来遊を除くと探餌に関連する移動のみであろう。したがって, 成熟後の雄が必要な繁殖に係る移動は, 雌のような大規模ものではないと推察される。結論として, ヨシキリザメの雌は成熟後, 繁殖に費やすエネルギー配分が他のメジロザメ科のサメ類や同種の雄よりも多く, さらには成長に伴い増大するため, 大型魚ほど体サイズの成長に費やすエネルギー量が少なくなり, その結果, 雄よりも早く成長が停滞し, 他のメジロザメ科のサメ類とは逆の性差を示すのではないかと考えられた。これらの仮説は今後, エネルギー収支モデルなどを用いて検証するべきである。

今後は, 継続的な大型個体の標本の採集に加え, 研究者間でのクロスバリデーションや年齢査定法および成長モデルの統一, 放射性炭素やオキシテトラサイクリン (OTC) などの化学標識を用いた客観的手法による成長率の検証が必要である。

第5章 胃内容物解析および安定同位体比分析をもとにした北西太平洋に生息するヨシキリザメの食性

5.1 緒言

ヨシキリザメを含む外洋性サメ類は高次捕食者であり、海洋生態系におけるエネルギー循環において非常に重要な役割を担っている (Markaida and Sosa-Nishizaki, 2010). そのため、サメ類の食性を調査することにより、海洋生態系における捕食者と被捕食者の栄養関係、食物網を明らかにすることが可能である.

これまでにヨシキリザメの食性は北西太平洋 (Kubodera et al., 2007), 北東太平洋 (Markaida and Sosa-Nishizaki, 2010; Preti et al., 2012; Hernández-Aguilar et al., 2015), 南太平洋 (Lopez et al., 2010), 大西洋 (Stevens, 1973) で報告されている. これらの既存研究により、本種が多種多様な魚類および頭足類を摂餌していることが分かっている. しかしながら、これらの研究で用いられたサンプルは沿岸域あるいは外洋域に限定されており、また体サイズや採集された季節も限られているものが多い. 沿岸および外洋域に広範囲に分布するヨシキリザメの摂餌生態を適切に評価するためには季節やエリアを考慮した上で、各成長段階の標本を収集し、胃内容物解析を行うべきである. 一方、胃内容物の解析では摂餌している生物を直接判別することが出来るが、断片的 (スナップショット的) な分析に留まり、餌生物の同化を長期的に評価すること (Hernández-Aguilar et al., 2015) や実際の餌生物の利用度は不明であるという懸念が指摘されている (e.g., Minagawa and Wada 1984).

対照的に、近年、魚類の食性解析に広く利用されるようになった安定同位体比分析は、動物の長期的な食歴を評価することが可能である (e.g., DeNiro and Epstein, 1981, MacNeil et al., 2005; Hernández-Aguilar et al., 2015). 一般的に食性や栄養段階の研究で用いられる安定同位体比は、窒素安定同位体 ($\delta^{15}\text{N}$) および炭素安定同位体 ($\delta^{13}\text{C}$) である. これらは板鰓類においても食物網や食地位の推定に用いられている (e.g., Logan and Lutcavage, 2010; Cardona et al., 2012; Malpica-Cruz et al., 2013). したがって安定同位体比分析では、胃内容物解析と比較して摂食嗜好性を定量化する際に、より正確な結果を提供できると考えられる.

本章では 1999–2014 年にかけて、1 年を通じて北西太平洋の広域において漁獲されたヨシキリザメの胃内容物解析および安定同位体比分析を行うことで、本種の食性および餌生物の相対的な寄与率を明らかにすることを目的とした.

5.2 材料と方法

5.2.1 胃内容物解析

胃内容物解析には、1999年から2014年に、はえ縄(399個体)、中層トロール(58個体)、流し網(3個体)により採集された計460個体(雄303個体、雌139個体、性別不明18個体)を用いた(Fig. 5-1)。これらの体長範囲は雄で62.3–224.0 cm、雌で60.9–209.0 cmである(Fig. 5-2)。漁獲された標本は船上にて胃袋全体を取り出し、胃内容物の分析を行うまで凍結保存した。解凍した胃は全重量を計測した後に解剖し、胃内容物の解析を行った。尚、空胃率を求める為に、空胃個体(胃反転含む)の数を記録した。未消化の魚類および頭足類は、外部形態をもとに可能な限り下位の分類群まで種判別を行った。消化された餌生物の識別には、耳石(魚類)もしくは顎板(頭足類)を用いた(e.g., Clarke, 1986; Rodhouse and Yeatman, 1990; Lu and Ickeringill, 2002, Xavier and Cherel, 2009)。

胃内より出現した餌生物の重要度を評価する指標として、個体数百分率(%N)、重量百分率(%W)および出現頻度百分率(%F)をそれぞれ算出し、相対的重要度指数(IRI; Index of Relative Importance, Pinkas et al., 1971)および%IRI(Cortés 1997)を以下の式により求めた。

$$IRI_i = (%N_i + %W_i) \times %F_i$$

$$\%IRI_i = \left(IRI_i / \sum IRI_i \right) \times 100$$

本章で胃内容物解析に供したサンプル数がヨシキリザメの食性を把握するのに適しているのかを評価するために、Rソフトウェアのveganパッケージ(Oksanen et al., 2010)を用いてrandomized cumulative prey curve(Ferry and Cailliet, 1996)を推定した。

5.2.2 安定同位体比分析

安定同位体分析に用いた標本は2010年から2015年にかけて漁獲されたヨシキリザメ120個体(はえ縄101個体、中層トロール19個体)、および2014年から2015年にかけて採集した本種の餌食物候補(胃内容物解析から判断)15種64個体である(Fig. 5-1)。餌生物については、胃内から出現した個体は消化が進んでいたため、安定同位体分析には適しないと判断し、別途中層トロールにて漁獲した個体を分析した。網口幅30m、網口高30mの中層トロール網を船速3ktで約30分間曳網を行った。網を回収後、漁獲された生物を種ごとに保存し、海水にて凍結した。その後、研究所にて、魚類からは白筋を、頭足類からは外套を採取し、分析まで凍結保存した。

標本の脱脂処理(Schoeninger and DeNiro, 1984)、尿素処理(サメ類に限る, Kim and Koch, 2012; Carlisle et al., 2017)および安定同位体比分析は(株)同位体研究所(神奈川県横浜市)にて行われた。下記に標本の処理および分析手順を記す。

- 1) 標本は洗浄後に凍結乾燥させ、乳鉢にて粉末化した（乳鉢、薬さじは1回ずつアセトンにより洗浄した）。
- 2) 粉碎標本をビオラモ遠沈管に入れ、その中にクロロホルム：メタノール混合溶液（CM液、2：1）を5–10ml加え、この状態で24時間脱脂を行った。
- 3) 脱脂処理後にCM液を捨て、メタノール液を試料が浸る程度（5–10ml）加えた後に攪拌機にて1分程度攪拌した。
- 4) サメ類に限り、5mg以上に試料に対して、10mlの脱イオン水にて洗浄し、15分間超音波洗浄した後に上澄み液をデカントした。この作業を2、3回繰り返し行った。
- 5) 脂質および尿素を除去後、各標本は60°Cで一晩乾燥させ、約1mgをスズカプセルにて砲丸した。

上記の処理が終了後、安定同位体比質量分析計（Thermo Fisher Scientific社製；Delta V Advantage）を用いて窒素・炭素安定同位体比を分析した。安定同位体比は下記の式を用いて算出された。

$$\delta X = \left[\left(R_{\text{sample}} / R_{\text{standard}} \right) - 1 \right] \times 1,000$$

ここで、Xは $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ を（単位：‰）、 R_{sample} および R_{standard} はそれぞれ標本と国際標準物質の同位体の比（ $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ あるいは $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ）を表す。また、国際標準物質として $\delta^{13}\text{C}$ はPee Dee Belemnite（PDB）を、 $\delta^{15}\text{N}$ は大気中の窒素を用いた。尚、本分析システムの分析精度は $\pm 0.2\%$ である。

5.2.3 餌資源の寄与率の推定

ヨシキリザメの食物候補である餌資源の寄与率はヨシキリザメおよび餌資源の安定同位体比を基に混合モデルを用いて推定した。混合モデルはParnell et al., (2010)により提案されたRのパッケージ”SIAR”（Stable Isotope Analysis in R）を利用した。このモデルはベイズ推定を利用したものであり、多くの餌資源について測定誤差や同位体濃縮の不確実性も考慮した解析が可能であり、値のバラつきをモデルに組み込み各食資源の寄与率を事後分布（マルコフ連鎖モンテカルロ法：MCMC法を使用）として推定できること、餌資源の元素濃度をモデルに組み込めるといった特徴がある。この混合モデルの計算には栄養段階が1つ上がる時の同位体濃縮係数（Discrimination Factor：DF）が必須である。捕食者-被捕食者間の同位体濃縮係数は魚類や哺乳類、アカウミガメ、*Caretta caretta*などで推定されているが（e.g., Reich et al., 2008; Caut et al., 2009）、経験的に求められている $\Delta^{13}\text{C}$ ：1‰、 $\Delta^{15}\text{N}$ ：3.4‰が一般的に用いられてきた（e.g., DeNiro and Epstein, 1981）。しかしながら、これらの値は種や分析に使用する組織によって大幅に異なることが指摘されている（Shiffman et al., 2014）。軟骨魚類以外の魚類の筋肉におけるDFの平均値は $\delta^{13}\text{C}$ で1.8‰、

$\delta^{15}\text{N}$ で 2.5‰ と示している (Caut et al., 2009). 近年サメ類において報告されている DF はこれらの魚類の値とは若干異なり, シロワニ, *Carcharhinus taurus* の $\delta^{13}\text{C}$: 0.9‰, $\delta^{15}\text{N}$: 2.3‰ (Hussey et al., 2009) からカリフォルニアドチザメ, *Triakis semifasciata* の $\delta^{13}\text{C}$: 1.7‰, $\delta^{15}\text{N}$: 3.7‰ (Kim et al., 2012) の範囲である. 本研究では DeNiro and Epstein (1981: 1.1‰, 3.4‰), Hussey et al. (2009: 0.9‰, 2.3‰) および Kim et al. (2012: 1.7‰, 3.7‰) の 3 パターンの DF を利用して寄与率を計算した.

5.3 結果

5.3.1 胃内容物解析

解析した 460 個体の胃のうち, 221 個体 (48.0%) から餌生物が出現した (Table 5-1). 1 月から 3 月における標本はほとんど収集することが出来なかった. 空胃個体は 16.7% (8 月) から 76.9% (7 月) の範囲で出現した. 推定した Cumulative prey curve は漸近安定化には到達しなかった (Fig. 5-3).

ヨシキリザメの胃内からは哺乳綱, 軟骨魚綱, 条鰭亜綱, 頭足綱, 軟甲綱の 5 綱が出現した. 最も出現数が多かった種はカタクチイワシ, *Engraulis japonica* であり, 次いでオキアミ類 (Euphausiacea) であった. また, 重量比 (%W) が最も高かった種はサバであったが, サバ, サンマおよびマイワシは, はえ縄漁の餌として使用しているため, 胃内容物解析からは除外した. よって, カタクチイワシおよびアカイカ, *Ommastrephes bartramii* が重量比の高い餌生物であると判断した. 餌生物の月別出現種数は 8 月に, 平均重量は 9 月にそれぞれ最大値を示した (Table 5-2). 餌生物の出現数および重量の年変動を Table 5-3, 5-4 に示す. 空胃個体の割合は 2006 年に最も低く (15.8%, $n = 57$), 2010 年に最大であった (83.8%, $n = 130$). 餌生物の出現数は 2006 年にカタクチイワシが最も多く, 次いで 2010 年にオキアミが多かった.

ヨシキリザメの餌生物をニシン目 (カタクチイワシ), ハダカイワシ目 (ハダカイワシ類), 開眼目 (頭足類), 八腕目 (タコ類), その他の 5 つのカテゴリーに分類し, 各カテゴリーでまとめた %N, %W, %F を Fig. 5-4 に示す. 尚, 胃内から出現したオキアミ, 端脚類, 十脚目は他の餌生物により消化された 2 次餌と推測し, これらの解析からは除外したカタクチイワシおよび開眼目の %N はそれぞれ 64.7%, 22.5% であるが, %W はカタクチイワシ (14.0%) の方が開眼目 (61.1%) よりも低かった. カタクチイワシの IRI は全種の中で最も高く (410.7), また開眼目 21 種の IRI の合計値は 2618.9 であった (Table 5-5). 尚, %IRI はカタクチイワシ (12.7%) と開眼目 (80.7%) で約 93.4% を占めた. しかしながら, 開眼目の IRI および %IRI は, 不明開眼目を除けば比較的低い値であった. 本種の重要な餌生物は雌雄で類似しており, 雄の %IRI は開眼目 89.5%, カタクチイワシ 3.9%, 八腕目 2.6% であり, 雌の %IRI は開眼目 79.0%, カタクチイワシ 9.0%, ハダカイワシ目 6.9% であった.

5.3.2 安定同位体比分析

分析したヨシキリザメ 120 個体の $\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$ の平均値はそれぞれ -18.51‰ , 12.13‰ であった (Table 5-6). ヨシキリザメの $\delta^{15}\text{N}$ は他の全ての餌生物よりも高いが, $\delta^{13}\text{C}$ は頭足類 5 種のほうがヨシキリザメよりも高かった (Fig. 5-5). また, 開眼目の安定同位体比は全体的に硬骨魚類よりも高い傾向にあった. 餌生物の内, $\delta^{15}\text{N}$ の平均値が最も低い値を示した種はカタクチイワシ (9.34‰) であり, $\delta^{13}\text{C}$ の平均値はヒカリテカギイカ, *Gonatus pyros* (-19.89‰) で最低値を示した. 一方, $\delta^{15}\text{N}$ および $\delta^{13}\text{C}$ の平均値において最高値を示した種はそれぞれ dana octopus squid, *Taningia danae* (11.47‰), ベリイテカギイカ, *Gonatus berryi* (-17.83‰) であった.

SIAR パッケージを用いて算出した餌生物の寄与率は, 仮定した 3 種類全てのパターンの濃縮係数においてカタクチイワシ, ハダカイワシ科のゴコウハダカ, *Ceratoscopelus warmingii* およびアラハダカ, *Myctophum asperum* の割合が他の生物よりも高かった (Fig. 5-6). これら 3 種の寄与率は 0.2 を超えているが, 一方で胃内容物解析において高い%IRI を示した開眼目の割合はいずれも 0.1 以下であった.

5.4 考察

5.4.1 胃内容物組成

Kubodera et al. (2007) は 1999–2000 年にかけて北太平洋移行域においてヨシキリザメの胃内容物解析を行い, 本種の重要な餌種は中深層から漸深層に生息する頭足類や小型のハダカイワシ類であることを報告している. 本研究における胃内容物解析の結果, 重要な餌生物はカタクチイワシおよび開眼目であった. Kubodera et al. (2007) は 4–5 月にかけて調査を行っているが, 本研究では主に 8–9 月に胃内からカタクチイワシ観察された. Murase et al. (2012) は, カタクチイワシが黒潮・親潮移行域に広く分布しており, 2000 年代にこの海域において最も豊度が高かった外洋種であることを報告している. 従って, 本研究と Kubodera et al. (2007) の知見の相違は, サンプリング海域および季節の違いに起因すると推察された. 更に, 本研究で用いた検体数 ($n = 460$) は, Kubodera et al. (2007 : $n = 70$) と比較して多いことから, 本研究におけるヨシキリザメの胃内容物解析結果はより代表性が高いと考えられる.

胃内容物解析に基づいたヨシキリザメの重要度の高い餌種は研究間で大きく異なる. 例えば, Clarke et al. (1996) はアゾレア海において, Markaida and Sosa-Nishizaki (2010) は, バハ・カリフォルニアのエンセナダ沖において, 本種の重要な餌生物は頭足類であると報告している. 一方で, McCord and Campana (2003) は, ノバスコシア沖に生息するヨシキリザメは主に外洋性の硬骨魚類を摂餌するとしている. また彼らは研究間の餌の重要度の相違は季節的な要因あるいは餌生物の豊度に影響していることを示唆している. 胃

内容物解析は捕食者が直接に摂餌している生物の種判定を行うことが可能であるが、一方で捕食者の食性をスナップショットで表しているにすぎないという批判がある (e.g., Basker et al., 2014). 本研究で使用したヨシキリザメは主にはえ縄漁にて夜間に漁獲されたものであり、大半の餌生物は消化されていた。事実、cumulative prey curve は漸近値に達せず、本研究のサンプル数は既存研究よりも遥かに多いにも関わらず不十分であることが示唆された。更に、多くの餌生物が既に消化されていたことから、算出した餌生物の平均出現数および重量は過小評価されている可能性が考えられる。消化率は餌生物の種類やサイズに依存し (Macdonald et al., 1982), 一般的に大型の硬骨魚類は消化に時間を有し、また魚類の耳石や頭足類のピークは消化されない。そのため、特に頭足類は胃内容物として記録されることが多く、結果重要な餌生物として過大評価される傾向が強い。

5.4.2 安定同位体比

本研究におけるヨシキリザメの窒素・炭素安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N}$: 12.13‰, $\delta^{13}\text{C}$: -18.51‰) は北西太平洋伊豆半島南沖において報告されている結果と類似したが (Takai et al., 2007; $\delta^{15}\text{N}$: 12.0‰, $\delta^{13}\text{C}$: -18.1‰), 東シナ海で報告されている $\delta^{15}\text{N}$ (13.8‰) は本研究よりも高かった (Ohshimo et al., 2016b). Tanaka et al. (2008) は、太平洋においてカタクチイワシの安定同位体比の地域間変動を研究し、沖合域における安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$) は沿岸域に比べて有意に低いことを見出している。加えて、様々な研究者が太平洋東部域と西部域において $\delta^{15}\text{N}$ の地理的差異を報告しており (e.g. Madigan et al., 2014), 西部太平洋における $\delta^{15}\text{N}$ は東部太平洋に比べて低いことが示唆されている。本研究におけるヨシキリザメの $\delta^{15}\text{N}$ も同様に東部太平洋で報告されている値 (15.2‰: Madigan et al., 2012; 16.5‰: Hernández-Aguilar et al., 2015) よりも低かった。

安定同位体分析において濃縮係数は混合モデルにより算出される餌生物の割合に大きな影響を与えるため (Bond and Diamond, 2011), $\Delta^{13}\text{C}$ および $\Delta^{15}\text{N}$ は栄養段階や捕食-被食者の相互関係を推定するのに重要である (Hussey et al., 2014) 一般的に、濃縮係数は $\Delta^{13}\text{C}$ で 1.0‰, $\Delta^{15}\text{N}$ で 3.0–4.0‰ がそれぞれ使用される (e.g., DeNiro and Epstein, 1981). しかしながら、Caut et al. (2009) は、動物の $\Delta^{13}\text{C}$ および $\Delta^{15}\text{N}$ をレビューし、これらの値が安定同位体比と負の相関関係を有することを見出した。Hussey et al. (2009) は、大型のサメ類の脂質を除去した筋肉における $\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$ はそれぞれ 0.9‰, 2.3‰ と報告している。本研究では、過去に報告されている 3 通りの濃縮係数 (DeNiro and Epstein, 1981; Hussey et al., 2009; Kim et al., 2012) を用いてヨシキリザメの食性における餌生物の割合を評価したが、どの濃縮係数を用いても同様の結果が示された。胃内容物解析の結果ではカタクチイワシおよび開眼目の重要度 (IRI, %IRI) が高いことが示されたが、混合モデルにより算出した餌生物の相対的寄与率はカタクチイワシおよび小型のハダカイワシ類の方が開眼目よりも高いことが示された。胃内容物解析における開眼目の重要度指数は

21 種をまとめた結果であり、個々で見るとその重要度は低く、混合モデルによって推定した開眼目個々の相対的寄与率と同様の結果であった。このことから、安定同位体比分析は少数のサンプルで胃内容物解析と同様の結果が得られることが示唆された。以上より、観察誤差を避けるためにも胃内容物解析と安定同位体比分析を組み合わせた食性評価が望ましいと結論付けられる。しかしながら、本研究ではまだ 15 種類の餌生物しか安定同位体比分析を行っていない。外洋域に分布する表層・中深層性の魚類や頭足類などの生物を採取することは困難であるが、今後はより種数を増やして分析する必要がある。

5.4.3 ヨシキリザメの摂餌生態

胃内容物解析および安定同位体比分析からヨシキリザメがカタクチイワシやハダカイワシ類、また様々な種類の頭足類を摂餌していることが明らかとなった。しかしながら、Chavez et al. (2003) は、太平洋においてカタクチイワシ属およびマイワシ属の小型外洋性魚類の環境変動と個体群変動の関係性を調査し、1970 年代に太平洋においてレジームシフトが起こり、カタクチイワシの漁獲量が減少し、一方でマイワシの漁獲量が増加したこと、また 1990 年代中期から後期にかけて再びカタクチイワシの漁獲量が増加したことを報告している。更に、Murase et al. (2012) は、2004 年から 2007 年の間で北西太平洋の外洋域において 150 万から 340 万トンのカタクチイワシが存在していたことを報告している。カタクチイワシは黒潮続流域の沿岸側で孵化し、黒潮続流によって沖合に運搬されて移行域に回遊するとされている (Takasuka and Aoki, 2002)。本研究においてカタクチイワシは主に 8 月、9 月に漁獲されたヨシキリザメの胃内から観察されていることから、カタクチイワシは本種の重要な餌生物ではあるが、豊富に存在する季節にのみ摂餌する餌生物であると考えられた。

これまでの研究により、ヨシキリザメは日和見的捕食者であり、その食性は時空間的に豊度が高い餌生物に影響を受けると考えられている (e.g., McCord and Campana, 2003; Preti et al., 2012; Hernández-Aguilar et al., 2015)。本研究においてもヨシキリザメは多様な魚類や頭足類などを摂餌しており、また年や季節によって重要な餌生物が異なることから、本種が日和見的な捕食者であることが分かる。また、ヨシキリザメは明瞭な日周鉛直移動を行うことが報告されており、日中は主に中深層に滞在し (~1000m 付近)、夜間は水面付近まで浮上してくることが分かっている (e.g., Carey and Scharold, 1990; Campana et al., 2011; Queiroz et al., 2012)。これらのことから、北西太平洋におけるヨシキリザメは日周鉛直移動を行いながら、表層から中深層性に豊富に分布している生物を日和見的に摂餌しているゼネラリストであると推察された。

第6章 総合考察

本研究では、北太平洋における重要水産魚種のひとつであるヨシキリザメについて繁殖生態、成長様式、食性の評価を行い、本種の資源生態および生活史戦略について考察した。

近年（2010–2016年）に採集した標本から推定した繁殖や成長に関するパラメータは、1970年代から1980年代に採集した標本を用いた中野（1994）の結果と比較しても大きな変化はみられなかった。北太平洋系群の最新の資源評価レポートによると、推定漁獲量は1976年から1989年に非常に高く、1981年に最も多い87,805トンを記録したが、その後は減少し約30,000トン前後で推移し、近年では20,000トン以下である（ISC, 2017）。また本種の資源量は1980年代後半に減少し、その後回復し、近年は横ばい状態である（ISC, 2017）。したがって本種は、1980年代から2010年代まで約30年間において、その生活史に関与するパラメータが漁獲圧や資源量の変動による影響を受けていないことが考えられた。

漁獲死亡に起因する密度効果により成長や成熟に関するパラメータが変化することは、他のサメ類で報告されている（e.g., Holden, 1973; Walters et al., 2000; Rose et al., 2001）。例えば、ニシネズミザメの生活史に関与するパラメータについて、1961–1966年と1993–2004年の間で比較した結果、資源の減少に伴い成長率は増加し、早熟になったことが報告されている（Cassoff et al., 2007）。この要因として、1尾当たりの利用可能な餌資源の増加が挙げられている。また、メジロザメ科のAtlantic sharpnose sharkにおいても、同様の要因が考察されているが、その他に食地位が重なっている他のサメ類の資源量の減少、地理的変動や環境変化に起因している仮説も挙げられている（Carlson and Baremore, 2003）。密度効果が生活史に関与するパラメータに影響を与える過程として、摂餌生態や水温の変化に起因すると考えられるが、ヨシキリザメについては生理的および生態学的特性により、そのような変化の影響を受けにくいことが考えられる。例えば、ヨシキリザメの特徴の一つとして、分布域が全大洋の亜寒帯域から熱帯域、また沿岸域から外洋域までと非常に幅広いことが挙げられる（e.g., Nakano and Stevens, 2008）。この特徴は本種が幅広い水温帯に生息できるということを示唆しており、実際に海表面水温（SST）5.6–28.0℃の海域での出現が確認されている（Nakano and Seki, 2003）。また、Queiroz et al. (2010)は、電子標識を用いて北大西洋におけるヨシキリザメの経験水温が7.2–27.2℃であったことを報告している。これらの結果は、本種が水温に対して幅広い適応性を有していることを示している。また、第5章で明らかにしたように、本種は生息域に豊富に分布している餌生物を摂餌する日和見的（ゼネラリスト）捕食者（e.g., Preti et al., 2012; Hernández-Aguilar et al., 2015）であり、この様な摂餌生態は本種が餌生物の資源量変動に対して大きな影響を受けないことを示唆している。

以上より、ヨシキリザメは、地球温暖化を含む水温の変化や（Levitus et al., 2000）、餌生物の資源量変動（Chavez et al., 2003）といった環境変動に対して高い適応力を有してお

り、資源量および環境変動が本種の生活史へ与える影響を軽減していると推察された。

本種は、外洋域に生息する他のメジロザメ科のサメ類よりも再生産力および反発力が高く、過剰漁獲に対して強い特性を有していることが考えられる。例えば、外洋域に広範囲に分布する大型のサメ類であるヨゴレやクロトガリザメの産仔数はヨシキリザメと比較すると少なく（ヨゴレ：1–14, Seki et al., 1998, クロトガリザメ：2–14, Galva'n-Tirado et al., 2015）、また繁殖周期は両種とも2–3年と長い（Branstetter, 1987; Tambourgi et al., 2013; Galva'n-Tirado et al., 2015）。更に、ヨゴレおよびクロトガリザメの成長率（e.g., Joung et al., 2016; Hall et al., 2012）もまた、第4章で示したように、ヨシキリザメと比較すると遅い。そのため、これらの2種は板鰓類の中でもよりK選択的生活史を示しており（Cortés, 2000）、生態系リスク評価の結果においても漁業に対して極めて脆弱な特徴を有していることが示唆されている（Cortés et al., 2010）。対照的に、第2, 4章で示したように、ヨシキリザメは、その産仔数や出生サイズ、成長率、寿命から胎生の板鰓類の中ではr選択的生活史を示すといえる（Cortés, 2000）。一方で第2章に示した通り、ヨシキリザメの新生仔の出生体長は34–36 cmと一般的な硬骨魚類の孵化サイズと比較しても非常に大きく、捕食者となりうる生物も限られるため、出生後の死亡率は低いと考えられる。さらに成熟した雌は、新生仔の生残率を高めるため、次の様な季節回遊を毎年行っていると考えられる。つまり、夏季に北緯20–30度付近の海域で雄と交尾した後、翌年の春から初夏に、捕食者となる成魚の雄が少なく、餌となる生物量が豊富な北緯30–40度付近の海域まで北上し、出産する（中野, 1994）。その後、新生仔は亜寒帯境界周辺海域を生育場とする（中野, 1994）。このように、本種は繁殖力および反発力が高く、また新生仔の生残率も高いと考えられることから、過剰な漁獲に対する抵抗力が比較的高いと推察される。板鰓類の中でもこのような本種独特の生存戦略により、高い漁獲圧にも関わらず広大な外洋域において高い資源豊度を維持できていると考えられた。

1990年代初期のヨシキリザメ北太平洋系群における資源量の回復は、1992年12月31日に施行された公海における流し網漁業の禁止やはえ縄漁業の継続的な努力量の減少が主な要因であることが指摘されている（Hiraoka et al., 2016）。これは、前述のとおり、本種の持つ高い反発力により、漁獲圧の減少後、速やかに資源量が増加した結果であろう。このことは、今後資源が減少した場合には、生存個体の放流や漁獲規制を行うことで資源量の回復が見込めることを示している。その効果の一つとして、出産期である春季から夏季に出産場での生存個体の放流あるいは漁獲規制を設けることで、より効果的な効果が見込めるだろう。そのためにも、今後の課題として本種の出産場となる海域（ホットスポット）を明確に特定することが必要である。直近の資源評価において、本種の現在の資源量は乱獲状態になく、漁獲も過剰漁獲の状態にないことが報告された（ISC, 2017）。本研究で示した通り、本種は、多少の環境変動により資源量が劇的に変化するということは考えにくく、今後も資源量指数や漁獲量を継続的にモニタリングすることで、適切な漁獲圧のもとで持続的に本種の資源を利用することが可能であると考えられる。

要 約

ヨシキリザメ, *Prionace glauca* は全大洋の沿岸域から外洋域に広範囲に分布する大型のサメ類であり, 重要な水産魚種である. 本研究では, 近年に採集した標本を用い, 北太平洋系群についての繁殖生態, 成長様式, 食性について明らかにした. また, 北太平洋系群の資源豊度が減少した 1980–1990 年代との比較検討を行い, 本種の資源生態を明らかにし, その生活史戦略について考察した.

1. 繁殖生態

雌雄別の繁殖特性および雌の出産時期や妊娠期間, 更に繁殖周期について明らかにした. 雄の成熟は交接器の発達段階を, 雌の成熟については生殖器官の発達段階および妊娠経験の有無を主な基準とし, 雄 490 個体, 雌 432 個体の成熟段階を調べ, 雌雄別の 50% 成熟体長を推定した. 結果, 雄は体長 160.9 cm, 雌は 156.6 cm で性成熟に至ることを明らかにした. 雌については夏季の標本数が不足していたが, 雌雄の GSI および雌の卵巣内卵における卵径の経月変化, また受精卵の有無から, 排卵, 交尾および受精が夏季に起こることを明らかにした.

総計 127 個体の妊娠雌およびそれらが保有している胎仔の情報をもとに, 産仔数, 妊娠期間を推定した. その結果, 本種の妊娠期間は約 11 ヶ月であり, 胎仔は体長 34–36 cm で 4–7 月に出生すると推察された. また, 一腹当たりの産仔数は 15–112 (平均 35.5) 個体であり, 母体の体サイズに伴って増加することが示された. 妊娠雌の卵巣内の卵径を胎仔の成長段階別に確認した結果, 胎仔の成長と卵巣内卵の発達が同期していることから, 排卵は出産後すぐに起こると考えられた. これらの結果と推定した妊娠期間から, 本種の繁殖周期が 1 年であることを明らかにした.

本研究で推定した成熟体長は 1970–1980 年代の標本に基づいた推定値と類似したが, サンプル数や体長範囲, 推定方法の違いから, 本研究における産仔数はこれまでの推定値よりも多く, また繁殖周期は 1 年と短いことから, 本種の繁殖力はこれまでに考えられていたよりも高い可能性が示唆された.

2. 年齢形質法の開発

年齢査定を行うに当たり, 板鰓類の脊椎骨を用いた高精度かつ簡易で効率良く生産できる年齢形質法 (Burn method) を開発した. 本手法は, 椎体表面をクリーニングする“アルカリ処理”および椎体表面の凹凸構造を燃焼により明瞭化する“加熱処理”の 2 段階の処理を要する. 体サイズごとの最適処理時間を推定した結果, 両処理ともに体サイズが大きいほど長時間の処理を要すること, 最適処理時間よりも短い, もしくは長い場合には高確率で失敗することが示された.

Burn method の精度を評価するため、硝酸銀染色法および無染色陰影法との比較を行った。本手法における IAPE および CV は他の手法に比べて低い値を示し、特に若齢魚において精度が高いことが明らかとなった。一方、複数の手法を用いて検証した結果、Burn method を含む全ての手法において、高齢魚における精度は若齢魚に比べて低下し、高齢魚においては課題が浮き彫りとなった。これらの結果より、ヨシキリザメの年齢査定において、輪紋の解釈を迅速かつ正確に行うためには、若齢魚には Burn method を、高齢魚においては先行研究にて推奨されている薄切片法、また近年広く利用されるようになった放射性炭素による年代測定を使い分けることが望ましい。

3. 成長様式

雌雄別の成長パラメータを推定し、成長の雌雄差について検討した。椎体縁辺部に形成される輪紋の経月変化から、椎体に形成される輪紋は年 1 本冬季に形成されることを明らかにし、これをもとに雄 659 個体、雌 620 個体の年齢査定を行った。輪紋は雄で 1-17 輪、雌で 1-16 輪であった。年齢ごとの観察体長を von Bertalanffy 成長モデルに当てはめ雌雄の成長パラメータを推定した。尤度比検定の結果、雌雄の成長パラメータは有意に異なることが示された。雌雄の成長曲線を比較すると、7 歳までは雌雄同様の成長であるが、それ以降では雌の成長が鈍化するのに対し、雄はその後も成長を続けることが明らかとなった。成長の性差は成熟後、雌が再生産を開始する年齢から生じることから、再生産に関わるエネルギー配分の雌雄差が起因していると推察された。雌は成熟後、繁殖に費やすエネルギー量が雄よりも多く、そのトレードオフとして体サイズの成長に費やすエネルギー量が雄よりも少なくなり、成長の性差が現れると考えられた。

推定した雄の成長パラメータは 1980 年代に推定されたものと大きな差はなく、また雌にみられた研究間の相違は、解析に用いた標本の体サイズの影響が考えられた。そのため、北太平洋系群の成長様式は過去 30 年間で大きな変化がないことが示された。

4. 食性

胃内容物解析および安定同位体比分析により本種の食性を明らかにした。460 個体中 221 個体の胃内から主に哺乳綱、軟骨魚綱、条鰭亜綱、頭足綱、軟甲綱の 5 綱の生物が出現した。最も個体数比が高かった種はカタクチイワシで、重量比ではアカイカで最も高かった。算出した %IRI はカタクチイワシで 12.7%、頭足類（開眼目）の総計で 80.7%であったが、頭足類の種別の %IRI は低かった。胃内容物の解析からは本種が主にカタクチイワシおよび頭足類を摂餌していると考えられた。

安定同位体比分析は、ヨシキリザメ 120 個体および餌生物 64 個体を用いて行った。ヨシキリザメの炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$) および、窒素安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N}$) はそれぞれ -18.5‰、12.1‰であり、餌生物よりも高い値を示した。また、混合モデルを用いて推定した餌生物の相対的な寄与率は、頭足類よりもカタクチイワシ、ハダカイワシ科のゴコウハダカやアラ

ハダカの方が高かった。安定同位体比分析では少数のサンプルで胃内容物解析と類似した結果を得ることができたことから、より精度よく長期的な食歴を把握するためには胃内容物解析および安定同位体比分析の併用が望ましいと考えられた。

これらの結果から、本種は日周鉛直移動を行いながら表層性から中深層性の生物を摂餌していること、また多種多様な魚類や頭足類を摂餌していることや、季節によって摂餌嗜好性が異なることから、日和見的捕食者（ゼネラリスト）であることが示唆された。

以上の結果および考察から、北太平洋に生息するヨシキリザメにおける近年の生活史パラメータは資源豊度が減少した 1980–1990 年代と比較して、大きく変動していないことが明らかとなり、本種の生態特性は密度効果による影響を受けていない可能性が考えられた。その要因として、本種の高い生産力、漁業に対して比較的強い特徴を有することに加え、水温に対して幅広い適応力を有していること、日和見的捕食者として餌生物の資源量変動の影響を受けにくいことから、環境や餌資源の変動に対して高い適応性を有することが起因していると推察された。

謝 辞

本研究の遂行するにあたり研究機会を与えて頂き、終始にわたり御指導、御鞭撻頂きました東海大学大学院生物科学研究科の田中 彰教授に心から御礼申し上げます。

東海大学海洋学部鈴木伸洋教授、福井 篤教授、村山 司教授、庄司隆行教授には本稿を校閲して頂き、多大な御助言を頂きました。謹んで御礼申し上げます。

本研究は国立研究開発法人水産研究・教育機構国際水産資源研究所において水産庁から委託された調査研究として実施された。研究の機会を与えて下さった同研究所中野秀樹所長、小倉未基業務推進課長、同機構西海区水産研究所大下誠二氏に対し、厚く御礼申し上げます。また、終始多大な御助言、御鞭撻を頂きました同機構国際水産資源研究所の仙波靖子氏に深く感謝の意を表します。

気仙沼漁港に水揚げされるヨシキリザメの生物サンプル・データ収集にあたり、多大な御協力と御尽力頂いた気仙沼近海はえ縄船団の吉田義弘会長、三浦和明船団長をはじめとする船団の皆様、また、気仙沼漁港にてヨシキリザメの生物サンプルの採取、体長測定など多岐に渡って御協力頂いた石田幸四郎氏、小山忠司氏、小野寺實氏、小野寺成光氏、小松良紀氏、西城寿雄氏に心から御礼申し上げます。

北西太平洋におけるヨシキリザメの生物サンプルおよびデータの収集にあたり多大な御協力と御尽力を頂いた同機構東北区水産研究所の酒井光夫氏、木所英昭氏、巢山 哲氏、東京海洋大学海洋科学部根本雅生教授、および第2 大慶丸、37 傳丸、俊鷹丸、北光丸、北鳳丸、開運丸、青鷹丸、神鷹丸の船員の皆様に厚く御礼申し上げます。

ヨシキリザメの測定や記録、脊椎骨の処理、胃内容物の観察を行うにあたり多大な御協力を頂いた松下厚子氏、林 嘉子氏、R ソフトウェアの使用、また統計解析を行うにあたり終始御協力、御指導頂いた国際水産資源研究所の平岡優子氏に、深く感謝の意を表します。

最後に、国際水産資源研究所かつお・まぐろ資源部まぐろ漁業資源グループの皆様、元同グループの田口美緒子氏、塩崎 航氏には公私にわたり御指導、御協力頂いた。心より感謝の意を表します。

引用文献

- Baremore, I. E., and Passerotti, M. S. (2013). Reproduction of the blacktip shark in the Gulf of Mexico. *Marine and Coastal Fisheries* **5**, 127–138.
- Basker, R., Buckland, A., and Sheaves, M. (2014). Fish gut content analysis: Robust measures of diet composition. *Fish and Fisheries* **15**, 170–177.
- Baum, J. K., and Worm, B. (2009). Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *Journal of Animal Ecology* **78**, 699–714.
- Beamish, R. J., and Fournier, D. A. (1981). A method for comparing the precision of a set of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**, 982–983.
- Bigelow, H. B., and Schroeder, W. C. (1948). Sharks. In 'Fishes of the Western North Atlantic, Part one'. (Eds J. Teevan, C. M. Breder, S. F. Hildebrand, A. E. Parr, and W. C. Schroeder.) pp. 53–576. (Seas Foundation for Marine Research. Yale University, USA.)
- Blanco-Parra, M del P., Galvan-Magnna, F., and Marquez-Farias, F. (2008). Age and growth of the blue shark, *Prionace glauca* Linnaeus, 1758, in the northwest coast of Mexico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* **43**, 513–520.
- Bond, A. L., and Diamond, A. W. (2011). Recent Bayesian stable-isotope mixing models are highly sensitive to variation in discrimination factors. *Ecological Applications* **21**, 1017–1023.
- Branstetter, S. (1987). Age, growth and reproductive biology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, and the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, from the northwestern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes* **19**, 161–173.
- Cailliet, G. M., and Bedford, D. W. (1983). The biology of three pelagic sharks from California waters, and their emerging fisheries: a review. *CalCOFI. Reports*. **XXIV**: 57–69.
- Cailliet, G. M., Martin, L. K., Kusher, D., Wolf, P., and Welden, B. A. (1983). Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranchs. In: E. D. Prince and L. M. Pulos (Eds.), Proceedings of the international workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: Tunas, Billfishes, Sharks, 15–18 February 1982, Miami, FL, USA, NOAA Technical Report NMFS **8**, 157–165.
- Camhi, M. D., Lauck, E., Pilitch, E. K., and Babcock, E. A. (2008). A global overview of commercial fisheries for Open Ocean sharks. In 'Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation'. (Eds M. D. Camhi, E. K. Pikitich, and E. A. Babcock.) pp.166–192. (Blackwell Scientific: Oxford, UK.)
- Campana, S. E. (2001). Accuracy, precision and quality control in age determination,

- including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology* **59**, 197–242.
- Campana, S. E. (2014). Age determination of elasmobranchs, with special reference to Mediterranean species: A technical manual. General Fisheries Commission for the Mediterranean—Studies and Reviews No. 94. FAO, Rome.
- Campana, S. E., Annand, M. C., and McMillan, J. I. (1995). Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determination. *Transactions of the American Fisheries Society* **124**, 131–138.
- Campana, S. E., Dorey, A., Fowler, M., Joyce, W., Wang, Z., Wright, D., and Yashayaev, I. (2011). Migration pathways, behavioural thermoregulation and overwintering grounds of blue sharks in the Northwest Atlantic. *PLoS ONE* **6**, e16854.
- Cardona, L., Álvarez de Quevedo, I., Borrell, A., and Aguilar, A. (2012). Massive consumption of gelatinous plankton by Mediterranean apex predators. *PLoS ONE* **73**, e31329.
- Carey, F. G., and Scharold, J. V. (1990). Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Marine Biology* **106**, 329–342.
- Carlisle, A. B., Litvin, S. Y., Madigan, D. J., Lyons, K., Bigman, J. S., Ibarra, M., and Bizzarro, J. J. (2017). Interactive effects of urea and lipid content confound stable isotope analysis in elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **74**, 419–428.
- Carlson, J. K., and Baremore, I. E. (2003). Changes in biological parameters of Atlantic sharpnose shark *Rhizoprionodon terraenovae* in the Gulf of Mexico: evidence for density-dependent growth and maturity? *Marine and Freshwater Research* **54**, 227–234.
- Carlson, J. K., Cortés, E., and Bethea, D. M. (2003). Life history and population dynamics of the finetooth shark (*Carcharhinus isodon*) in the northeastern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* **101**, 281–292.
- Carrera-Fernández, M., Galván-Magaña, F., and Ceballos-Vázquez, B. P. (2010). Reproductive biology of the blue shark *Prionace glauca* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) off Baja California Sur, Mexico. *Aqua* **16**, 3–15.
- Casey, J. G., Pratt, Jr. H. L., and Stillwell, C. (1985). Age and growth of the sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*) from the western North Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **42**, 963–975.
- Cassoff, J. K., Campana, S. E., and Myklevoll, S. (2007). Changes in baseline growth and maturation parameters of Northwest Atlantic porbeagle, *Lamna nasus*, following heavy exploitation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*

64, 19–29.

- Castro, J. I. (1996). Biology of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, off the southeastern United States. *Bulletin of Marine Science* **59**, 508–522.
- Castro, J. I. (2009). Observations on the reproductive cycles of some viviparous North American sharks. *Aqua* **15**, 205–222.
- Castro, J. A., and Mejuto, J. (1995). Reproductive parameters of blue shark, *Prionace glauca*, and other sharks in the Gulf of Guinea. *Marine and Freshwater Research* **46**, 967–973.
- Caut, S., Angulo, E., and Courchamp, F. (2009). Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology* **46**, 443–453.
- Chang, W. Y. B. (1982). A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **39**, 1208–1210.
- Chavez, F. P., J. Ryan, S. E. Lluch-Cota, and M. Niquen. (2003). From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* **299**, 217–221.
- Chin, A., Simpfendorfer, C., Tobin, A., and Heupel, M. (2013). Validated age, growth and reproductive biology of *Carcharhinus melanopterus*, a widely distributed and exploited reef shark. *Marine and Freshwater Research* **64**, 965–975.
- Christensen, J. M. (1964). Burning of otoliths, a technique for age determination of soles and other fish. *ICES Journal of Marine Science* **29**, 73–81.
- Clarke, M. R. (1986). A handbook for the identification of cephalopod beaks. Clarendon Press, Oxford, UK. 273 pp.
- Clarke, M. R., Clarke, H. R., Martins, H. R., and Silva, H. M. (1996). The diet of the blue shark (*Prionace glauca* L.) in Azorean waters. *Life and Marine Science* **14A**, 41–56. Ponta Delgada. ISSN 0873–4704.
- Clarke, S. C., McAllister, M. K., Milner-Gulland, E. J., Kirkwood, G. P., Michielsens, C. G. J., Agnew, D. J., Pikitch, E. K., Nakano, H., and Shivji, M. S. (2006). Global estimates of shark catches using trade records from commercial markets. *Ecology Letters* **9**, 1115–1126.
- Conrath, C. L. and Musick, J. A. (2002). Reproductive biology of the dusky smooth-hound, *Mustelus canis*, in the northwest Atlantic Ocean. *Environmental Biology of Fishes* **64**, 367–377.
- Cortés, E. (1997). A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**, 726–738.
- Cortés, E. (2000). Life history patterns and correlations in sharks. *Reviews in Fisheries*

- Science* **8**, 299–344.
- Cortés, E., Arocha, F., Beerkircher, L., Carvalho, F., Domingo, A., Heupel, M., Holtzhausen, H., Santos, M. N., Ribera, M., and Simpfendorfer, C. (2010). Ecological risk assessment of pelagic sharks caught in Atlantic pelagic longline fisheries. *Aquatic Living Resources* **23**, 25–34.
- DeNiro, M. J., and Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **45**, 341–351.
- Driggers, W. B. and Hoffmayer, E. R. (2009). Variability in the reproductive cycle of finetooth sharks, *Carcharhinus isodon*, in the Northern Gulf of Mexico. *Copeia* **2**, 390–393.
- Fabens, A. J. (1965). Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth* **29**, 265–289.
- Ferry, L. A., and Cailliet, G. M. (1996). Sample size and data analysis: are we characterizing and comparing diet properly? In Feeding Ecology and Nutrition in Fish: Proceedings of the Symposium on the Feeding Ecology and Nutrition in Fish, International Congress on the Biology of Fishes, D. MacKinlay and K. Shearer, eds. San Francisco, CA: American Fisheries Society, 71–80 pp.
- Francis, M. P., and Duffy, C. (2005). Length at maturity in three pelagic sharks (*Lamna nasus*, *Isurus oxyrinchus*, and *Prionace glauca*) from New Zealand. *Fishery Bulletin* **103**, 489–500.
- Francis, M. P., and Maolagáin, C. Ó. (2000). Age, growth and maturity of a New Zealand endemic shark (*Mustelus lenticulatus*) estimated from vertebral bands. *Marine and Freshwater Research* **51**, 35–42.
- 藤波裕樹, 田中 彰 (2013). 伊豆半島下田市周辺海域におけるドチザメの年齢・成長と繁殖について. 日本水産学会誌 **79**, 968–976.
- Galván-Tirado, C., Galván-Magaña, F., and Ochoa-Báez, R. I. (2015). Reproductive biology of the silky shark *Carcharhinus falciformis* in the southern Mexican Pacific. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **95**, 561–567.
- Geraghty, P. T., Jones, A. S., Stewart, J., and Macveth, W. G. (2012). Micro-computed tomography: an alternative method for shark ageing. *Journal of Fish Biology* **80**, 1292–1299.
- Gubanov, Ye. P., and Grigor'yev, V. N. (1975). Observations on the distribution and biology of the blue shark *Prionace glauca* (Carcharhinidae) of the Indian Ocean. *Journal of Ichthyology* **15**, 37–43.
- Goldman, K. J., Cailliet, G. M., Andrews, A. H., and Natanson, L. J. (2012). Assessing the age and growth of chondrichthyan fishes. In J. C. Carrier, J. A. Musick, & M. R.

- Heithaus (Eds.), *Biology of sharks and their relatives* (2nd ed., pp. 423–451, CRC Press).
- Hall, N. G., Barton, C., White, W. T., Dharmadi, and Potter, I. C. (2012). Biology of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Carcharhinidae) in the eastern Indian Ocean, including an approach to estimating age when timing of parturition is not well defined. *Journal of Fish Biology* **80**, 1320–1341.
- Harry, A. V. (In press). Evidence for systematic age underestimation in shark and ray ageing studies. *Fish and Fisheries*. doi: 10.1111/faf.12243.
- Harry, A. V., Tobin, A. J., and Simpfendorfer, C. A. (2013). Age, growth and reproductive biology of the spot-tail shark, *Carcharhinus sorra*, and the Australian blacktip shark, *C. tilstoni*, from the Great Barrier Reef World Heritage Area, north-eastern Australia. *Marine and Freshwater Research* **64**, 277–293.
- Henderson, A. C., Fammery, K. F., and Dunne, J. (2001). Observations on the biology and ecology of the blue shark in the North-east Atlantic. *Journal of Fish Biology* **58**, 1347–1358.
- Hernández-Aguilar, S. B., Escobar-sánchez, O., Galván-Magaña, F., and Abitia-Cárdenas, L. A. (2015). Trophic ecology of the blue shark (*Prionace glauca*) based on stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and stomach content. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **96**, 1403–1410.
- Hilborn, R., and Walters, C. J. (1992). Quantitative fisheries stock assessment; choice, dynamics and uncertainty. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **2**, 177–186.
- Hiraoka, Y., Kanaiwa, M., Ohshimo, S., Takahashi, N., Kai, M., and Yokawa, K. (2016). Relative abundance trend of blue shark *Prionace glauca* based on Japanese distant-water and offshore longliner activity in the North Pacific. *Fisheries Science* **82**, 687–699.
- Hoening, J. M., and Brown, C. A. (1988). A simple technique for staining growth bands in elasmobranch vertebrae. *Bulletin of Marine Science* **42**, 334–337.
- Holden, M. J. (1973). Are long-term sustainable fisheries for elasmobranchs possible? *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions Conseil International Pour l'Exploration de la Mer* **164**, 360–367.
- Holmes, B. J., Peddemors, V. M., Gutteridge, A. N., Geraghty, P. T., Chan, R. W. K., Tibberris, I. R., and Bennett, M. B. (2015). Age and growth of the tiger shark *Galeocerdo cuvier* off the east coast of Australia. *Journal of Fish Biology* **87**, 422–448.
- Hussey, N. E., Brush, J., McCarthy, I. D., and Fisk, A. T. (2009). $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ diet-tissue discrimination factors for large sharks under semi-controlled condition.

Comparative Biochemistry and Physiology-Part A **155**, 445–453.

- Hussey, N. E., MacNeil, M. A., McMeans, B. C., Olin, J. A., Dudley, S. F. J., Cliff, G., Wintner, S. P., Fennessy, S. T., and Fisk, A. T. (2014). Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecology Letter* **17**, 239–250.
- ISC (2012). Report of the Shark Working Group Workshop. Report of the 12th meeting of the International Scientific Committee for Tuna and Tuna-like Species in the North Pacific Ocean, plenary session, Annex-9, 18–23 July 2012, Sapporo, Japan. [http://isc.fra.go.jp/pdf/ISC12/Annex9-Report of the SHARKWG Workshop\(May-June2012\)-final.pdf](http://isc.fra.go.jp/pdf/ISC12/Annex9-Report%20of%20the%20SHARKWG%20Workshop(May-June2012)-final.pdf)
- ISC (2014). Stock assessment and future projections of blue shark in the North Pacific Ocean. Report of the 14th meeting of the International Scientific Committee for Tuna and Tuna-like Species in the North Pacific Ocean, plenary session, Annex-13, 16–21 July 2014, Taipei, Taiwan. [http://isc.fra.go.jp/pdf/ISC14/Annex13-BSH assessment report 8-26-14-final.pdf](http://isc.fra.go.jp/pdf/ISC14/Annex13-BSH_assessment_report_8-26-14-final.pdf)
- ISC (2017). Stock assessment and future projections of blue shark in the North Pacific Ocean through 2015. Report of the 17th meeting of the International Scientific Committee for Tuna and Tuna-like Species in the North Pacific Ocean, plenary session, Annex-13, 12–17 July 2017, Vancouver, Canada. [http://isc.fra.go.jp/pdf/ISC17/ISC17_Annex13 Stock Assessment and Future Projections of Blue Shark.pdf](http://isc.fra.go.jp/pdf/ISC17/ISC17_Annex13_Stock_Assessment_and_Future_Projections_of_Blue_Shark.pdf)
- Ishimura G, and Bailey M (2013) The market value of freshness: observations from the swordfish and blue shark longline fishery. *Fisheries Science* **79**, 547–553.
- Jensen, A. L. (1985). Relations among net reproductive rate and life history parameter for lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **42**, 164–168.
- Jolly, K. A., da Silva, C., and Attwood, C. G. (2013). Age, growth and reproductive biology of the blue shark *Prionace glauca* in South African Waters. *African Journal of Marine Science* **35**, 99–109.
- Joung, S. J., Chen, N. F., Hsu, H. H., and Liu, K. M. (2016). Estimates of life history parameters of the oceanic whitetip shark, *Carcharhinus longimanus*, in the Western North Pacific Ocean. *Marine Biology Research* **12**: 758–768.
- Joung, S. J., Hsu, H. H., Liu, K. M., and Wu, T. Y. (2011). Reproductive biology of the blue shark, *Prionace glauca*, in the northwestern Pacific. ISC/11/SHARKWG-2/12, Working document submitted to the ISC Shark Working Group Workshop, 28 November–3 December 2011, La Jolla, California, USA.
- Joung, S. J., Liao, Y. Y., Liu, K. M., Chen, C. T., and Leu, L. C. (2005). Age, growth, and

- reproduction of the spinner shark, *Carcharhinus brevipinna*, in the Northeastern waters of Taiwan. *Zoological Study* **44**, 102–110.
- Joung, S. J., Lyu, G. T., Su, K. Y., Hsu, H. H., and Liu, K. M. (2017). Distribution pattern, age, and growth of blue sharks in the South Atlantic Ocean. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* **9**, 38–49.
- Kim, S. L., Casper, D. R., Galván-Magaña, F., Ochoa-Díaz, R., Hernández-Aguilar, S. B., and Koch, P. L. (2012). Carbon and nitrogen discrimination factors for elasmobranch soft tissues based on a long-term controlled feeding study. *Environmental Biology of Fishes* **95**, 37–52.
- Kim, S. L., and Koch, P. L. (2012). Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environmental Biology of Fishes* **95**, 53–63.
- Kimura, D. K. (1980). Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. *Fishery Bulletin* **77**, 765–776.
- King, J. R., Wetklo, M., Supernault, J., Taguchi, M., Yokawa, K., and Sosa-Nishizaki, O. (2015). Genetic analysis of stock structure of blue shark (*Prionace glauca*) in the North Pacific Ocean. *Fisheries Research* **172**, 181–189.
- Kubodera, T., Watanabe, H., and Ichii, T. (2007). Feeding habits of the blue shark, *Prionace glauca*, and salmon shark, *Lamna ditropis*, in the transition region of the Western North Pacific. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **17**, 111–124.
- LaMarca, M. J. (1966). A simple technique for demonstrating calcified annuli in the vertebrae of large elasmobranchs. *Copeia* **1966**, 351–352
- Lessa, R., Santana, F. M., and Hazin, F. H. (2004). Age and growth of the blue shark *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) off northeastern Brazil. *Fisheries Research* **66**, 19–30.
- Levitus, S., Antonov, J. I., Boyer, T. P., and Stephens, C. (2000). Warming of the world Ocean. *Science* **287**, 2225–2229.
- Logan, J. M., and Lutcavage, M. E. (2010). Stable isotope dynamics in elasmobranch fishes. *Hydrobiologia* **644**, 231–244.
- Lopez, S., Meléndez, R., and Barría, P. (2010). Preliminary diet analysis of the blue shark *Prionace glauca* in the eastern South Pacific. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* **45**, 745–749.
- Lu, C. C., and Ickeringill, R. (2002). Cephalopod beak identification and biomass estimation techniques: tools for dietary studies of southern Australian finfishes. *Museum Victoria Science Reports* **6**, 1–65.
- Macdonald, J. S., Waiwood, H. G., and Green, R. H. (1982). Rates of digestion of

- different prey in Atlantic cod (*Gadus morhua*), Ocean pout (*Macrozoarces americanus*), Winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*), and American plaice (*Hippoglossoides platessoides*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **39**, 651–659.
- MacNeil, M. A., Skomal, G. B., and Fisk, A. T. (2005). Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks. *Marine Ecology Progress Series* **302**, 199–206.
- Madigan, D. J., Baumann, Z., Carlisle, A. B., Hoen, D. K., Popp, B. N., Dewar, H., Snodgrass, O. E., Block, B. A., and Fisher, N. S. (2014). Reconstructing transoceanic migration patterns of Pacific Bluefin tuna using a chemical tracer toolbox. *Ecology* **95**, 1674–1683.
- Madigan, D. J., Carlisle, A. B., Dewar, H., Snodgrass, O. E., Litvin, S. Y., Micheli, F., and Block, B. A. (2012). Stable isotope analysis challenges wasp-waist food web assumption in an upwelling pelagic ecosystem. *Scientific Reports* **2**: **654**: 1–10.
- Malpica-Cruz, L., Herzka, S. Z., Sosa-Nishizaki, O., and Escobedo-Olvera, M. A. (2013). Tissue-specific stable isotope ratios of shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) and white (*Carcharodon carcharias*) sharks as indicators of size-based differences in foraging habitat and trophic level. *Fisheries Oceanography* **22**, 429–445.
- Manning, M. J., and Francis, M. P. (2005). Age and growth of blue shark (*Prionace glauca*) from the New Zealand Exclusive Economic Zone. New Zealand Fisheries Assessment Report, 2005/26. Ministry of Fisheries, Wellington, New Zealand.
- Markaida, U., and Sosa-Nishizaki, O. (2010). Food and feeding habits of the blue shark, *Prionace glauca*, caught off Ensenada, Baja California, Mexico, with a review on its feeding. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **90**, 977–994.
- Matta, M. E., Tribuzio, C. A., Ebert, D. A., Goldman, K. J., and Gburski, C. M. (2017). Age and growth of elasmobranchs and applications to fisheries management and conservation in the Northeast Pacific Ocean. In *Advances in Marine Biology* **77**, 179–220. Academic Press.
- McAllister, M. K., and Babcock, E. A. (2006). Bayesian surplus production model with the Sampling Importance Resampling algorithm (BSP): a user's guide. Available at https://www.researchgate.net/publication/228531160_Bayesian_surplus_production_model_with_the_Sampling_Importance_Resampling_algorithm_BSP_a_user's_guide
- McAuley, R. B., Simpfendorfer, C. A., Hyndes, G. A., and Lenanton, R. C. (2007). Distribution and reproductive biology of the sandbar shark, *Carcharhinus*

- plumbeus* (Nardo), in Western Australian waters. *Marine and Freshwater Research* **58**, 116–126.
- McCord, M. E., and Campana, S. E. (2003). A quantitative assessment of the diet of the blue shark (*Prionace glauca*) off Nova Scotia, Canada. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **32**, 57–63.
- Megalofonou, P., Damalas, D., and De Metro, G. (2009). Biological characteristics of blue shark, *Prionace glauca*, in the Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **89**, 1233–1242.
- Methot, R. D., and Wetzel, C. R. (2013). Stock synthesis: A biological and statistical framework for fish stock assessment and fishery management. *Fisheries Research* **142**, 86–99.
- Minagawa, M., and Wada, E. (1984). Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **48**, 1135–1140.
- Montealegre-Quijano, S., Cardoso, A. T. C., Silva, R. Z., Kinas, P. G., and Vooren, C. M. (2014). Sexual development, size at maturity, size at maternity and fecundity of the blue shark *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) in the Southwest Atlantic. *Fisheries Research* **160**, 18–32.
- Mucientes, G. R., Queiroz, N., Sousa, L. L., Tarroso, P., and Sims, D. W. (2009). Sexual segregation of pelagic sharks and the potential threat from fisheries. *Biology Letters* **5**, 156–159.
- Murase, H., Kawabata, A., Kubota, H., Nakagami, M., Amakasu, K., Abe, K., Miyashita, K., and Oozeki, Y. (2012). Basin-scale distribution pattern and biomass estimation of Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, in the western North Pacific. *Fisheries Science* **78**, 761–773.
- 中野 秀樹 (1994). 北太平洋に分布するヨシキリザメの年齢と繁殖および回遊に関する生態学的研究. 遠洋水産研究所研究報告. 第 **31** 号, 141–256.
- Nakano, H., and Seki, P. (2003). Synopsis of biological data on the blue shark, *Prionace glauca* Linnaeus. *Bulletin of Japan Fisheries Research and Education Agency* **6**, 18–55.
- Nakano, H., and Stevens, J. D. (2008). The biology and ecology of the blue shark, *Prionace glauca*. In ‘Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation’. (Eds M. D. Camhi, E. K. Pikitch, and E. A. Babcock.) pp.140–151. (Blackwell Scientific: Oxford, UK.)
- Natanson, L. J., and G. M. Cailliet. (1990). Vertebral growth zone deposition in Pacific angel sharks. *Copeia* **1990**, 1133–1145.

- Natanson, L. J., and S. E. Campana. (2002). Validated age and growth of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the western North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* **100**, 266–278.
- Natanson, L. J., and Gervelis, B. J. (2013). The reproductive biology of the common thresher shark in the western North Atlantic Ocean. *Transactions of the American Fisheries Society* **142**, 1546–1562.
- Ohshimo, S., Fujinami, Y., Shiozaki, K., Kai, M., Semba, Y., Katsumata, N., Ochi, D., Matsunaga, H., Minami, H., Kiyota, M., and Yokawa, K. (2016a). Distribution, body length, and abundance of blue shark and shortfin mako offshore of northeastern Japan, as determined from observed pelagic lingline data, 2000–2014. *Fisheries Oceanography* **25**, 259–276.
- Ohshimo, S., Shiraishi, T., Tanaka, H., Yasuda, T., Yoda, M., Ishida, H., and Tomiyasu, S. (2014). Growth and reproductive characteristics of the roughear scad *Decapterus tabl* in the East China Sea. *Japan Agricultural Research Quarterly* **48**, 245–252.
- Ohshimo, S., Tanaka, H., Nishiuchi, K., and Yasuda, T. (2016b). Trophic positions and predator–prey mass ratio of the pelagic food web in the East China Sea and Sea of Japan. *Marine and Freshwater Research* **67**, 1692–1699.
- Okamura, H., and Semba, Y. (2009). A novel statistical method for validating the periodicity of vertebral growth band formation in elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**, 771–780.
- Oksanen, J., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., O’Hara, R. G., Simpson, G., Solymos, P., Stevens, M. H., and Wagner, H. (2010). Vegan: community ecology package. R package version 1.17-0 Accessible online: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Parnell, A., Inger, R., Beashop, S, and Jackson, A. L. (2010). Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PloS ONE* **5**: e9672.
- Pinkas, L. M., Oliphant, S., and Iverson, I. L. K. (1971). Food habits of albacore, Bluefin tuna, and bonito in Californian waters. *State of California the Resource Agency Department of Fish and Game, Fish Bulletin* **152**, 1–105.
- Pratt, H. L. Jr. (1979). Reproduction in the blue shark, *Prionace glauca*. *Fishery Bulletin* **77**, 445–470.
- Preti, A., Soykan, C. U., Dewar, H., Wells, R. J. D, Spear. N., and Kohin, S. (2012). Comparative feeding ecology of shortfin mako, blue and thresher sharks in the California Current. *Environmental Biology of Fishes* **95**, 127–146.
- Queiroz, N., Humphries, N. E., Noble, L. R., Santos, A. M., and Sims, D. W. (2010). Short-term movements and diving behavior of satellite-tracked blue sharks

- Prionace glauca* in the northeastern Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* **406**, 265–279.
- Queiroz, N., Humphries, N. E., Noble, L. R., Santos, A. M., and Sims, D. W. (2012). Spatial dynamics and expanded vertical niche of blue sharks in oceanographic fronts reveal habitat targets for conservation. *PLoS ONE* **7**, e32374.
- Reich, K. J., Bjorndal, K. A., and Martínez del Rio, C. (2008). Effects of growth and tissue type on the kinetics of ^{13}C and ^{15}N incorporation in a rapidly growing ectotherm. *Oecologia* **155**, 651–663.
- Ricker, W. E. (1975). Computational and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* **191**, 1–382.
- Rodhouse, P. G., and Yeatman, J. (1990). Redescription of *Martialia hyadesi* Rochebrune and Mabile, 1889 (Mollusca: Cephalopoda) from the Southern Ocean. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoology* **56**, 135–143.
- Rose, K. A., Cowan, J. H., Winemiller, K. O., Myers, R. A., and Hilborn, R. (2001). Compensatory density dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis. *Fish and Fisheries* **2**, 293–327.
- Schoeninger, M. J., and DeNiro, M. J. (1984). Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **48**, 625–639.
- Seki, T., Taniuchi, T., Nakno, H., and Shimizu, M. (1998). Age, growth and reproduction of the oceanic whitetip shark from the Pacific Ocean. *Fisheries Science* **64**, 14–20.
- Semba, Y., Nakano, H., and Aoki, I. (2009). Age and growth analysis of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the western and central North Pacific Ocean. *Environmental Biology of Fishes* **84**, 377–391.
- Shiffman, D. S., Frazier, B. S., Kucklick, J. R., Abel, D., Brandes, J., and Sancho, G. (2014). Feeding ecology of the sandbar shark in South Carolina estuaries revealed through $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ stable isotope analysis. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* **6**, 156–169.
- Shine, R. (1988). The evolution of large body size in females: A critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *The American Naturalist* **131**, 124–131.
- Sibert, J., Hampton, J., Kleiber, P., and Maunder, M. (2006) Biomass, size, and trophic status of top predators in the Pacific Ocean. *Science* **314**, 1773–1776.
- Simpfendorfer, C. A., McAuley, R. B., Chidlow, J., and Unsworth, P. (2002). Validated age and growth of the dusky shark, *Carcharhinus obscurus*, from western Australian waters. *Marine and Freshwater Research* **53**, 567–573.
- Sims, D. W. (2005). Differences in habitat selection and reproductive strategies of male

- and female sharks. In: Ruckstuhl, K. E., and Neuhaus, P. (eds). Sexual segregation in Vertebrates. pp. 127–147. Cambridge University Press, Cambridge.
- Skomol, G. B., and Natanson, L. J. (2003). Age and growth of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin* **101**, 627–639.
- Sminkey, T. R., and Musick, J. A. (1995). Age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, before and after population depletion. *Copeia* **1995**, 871–885.
- Smith, S. E., Au, D. W., and Show, C. (1998). Intrinsic rebound potentials of 26 species of Pacific sharks. *Marine and Freshwater Research* **49**, 663–678.
- Smith, S. E., Rassmussen, R. C., Ramon, D. A., and Cailliet, G. M. (2008). Biology and ecology of thresher sharks (family: Alopiidae). In: Pikitch, E., Camhi, M. (eds). Sharks of the open ocean. Blackwell Publishing Ltd., Oxford, pp 60–68.
- Stehmann, M. F. W. (2002). Proposal of a maturity stages for oviparous and viviparous cartilaginous fishes (Pisces, Chondrichthes). *Archive of Fishery and Marine Research* **50**, 23–48.
- Stevens, J. D. (1973). Stomach contents of the blue shark (*Prionace glauca*, L.) off south-west England. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **53**, 357–361.
- Stevens, J. D. (1974). The occurrence and significance on tooth cuts on the blue shark (*Prionace glauca* L.) from British waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **54**, 373–378.
- Stevens, J. D. (1975). Vertebral rings as a means of age determination in the blue shark (*Prionace glauca* L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **55**, 657–665.
- Stevens, J. D, Bonfil, R., Dulvy, N. K., and Walker, P. A. (2000). The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 476–494.
- Strasburg, D. W. (1958). Distribution, abundance and habits of pelagic sharks in the central Pacific Ocean. *Fishery Bulletin* **58**, 335–361.
- 須田 明 (1953). ヨシキリザメ (*Prionace glauca* Linne) の生態学的研究 I. 南海区水研業績集. 第 1 号, 1–11.
- 水産庁 (2016). 平成 28 年度国際漁業資源の現状 No 37. Available at http://kokushi.fra.go.jp/H28/H28_37.pdf
- Taguchi, M., King, J. R., Wetklo, M., Withler, R. E., and Yokawa, K. (2015). Population genetic structure and demographic history of Pacific blue sharks (*Prionace glauca*) inferred from mitochondrial DNA analysis. *Marine and Freshwater Research* **66**,

267–275.

- Takai, N., Hirose, N., Osawa, T., Hagiwara, K., Kojima, T., Okazaki, Y., Kuwae, T., Taniuchi, T., and Yoshihara, K. (2007). Carbon source and trophic position of pelagic fish in coastal waters of south eastern Izu Peninsula, Japan, identified by stable isotope analysis. *Fisheries Science* **73**, 593–608.
- Takasuka, A., and Aoki, I. (2002). Growth rates of larval stage of Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, and environmental factors in the Kuroshio Extension and Kuroshio-Oyashio transition regions, western North Pacific Ocean. *Fisheries Science* **68**, 445–446.
- Tambourgi, M. R. D., Hazin, F. H. V., Oliveira, P. G. V., Coelho, R., Burgess, G., and Roque, P. C. G. (2013). Reproductive aspects of the oceanic white shark, *Carcharhinus longimanus* (ELASMOBRANCHII: CARCHARHINIDAE), in the equatorial and southwestern Atlantic Ocean. *Brazilian Journal of Oceanography* **61**, 161–168.
- Tanaka, H., Takasuka, A., Aoki, I., and Ohshimo, S. (2008). Geographical variations in the trophic ecology of Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, inferred from carbon and nitrogen stable isotope ratios. *Marine Biology* **154**, 557–568.
- Tanaka, S., Cailliet, G. M., and Yudin, K. G. (1990). Differences in growth of the blue shark, *Prionace glauca*: technique or population? In H. L. Pratt, S. H. Gruber, & T. Taniuchi (Eds.), *Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and status of the fisheries*. NOAA Technical Report NMFS **90**, 177–187.
- Tanaka, S., Kitamura, T., Mochizuki, T., and Kofuji, K. (2011). Age, growth and genetic status of the white shark (*Carcharodon carcharias*) from Kashima-nada, Japan. *Marine and Freshwater Research* **62**, 548–556.
- 樽本 龍三郎, (1984). 沖合サメはえ縄漁業を中心としたサメ漁業の歴史と現状. 板鯰類研究会報. **17**, 6–28.
- Taylor, C. C. (1958). Cod growth and temperature. *ICES Journal of Marine Science* **23**, 366–370.
- Teshima, K. (1981). Studies on the reproduction of Japanese smooth dogfishes, *Mustelus manazo* and *M. griseus*. *Journal of National Fisheries University* **29**, 113–199.
- Von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* **10**, 181–213.
- Walters, C., Pauly, D., Christensen, V., and Kitchell, J.F. (2000). Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: EcoSim II.

Ecosystem **3**, 70–83.

- Wells, R. J. D., Spear, N., and Kohin, S. (2016). Age validation of the blue shark (*Prionace glauca*) in the eastern Pacific Ocean. *Marine and Freshwater Research* **68**, 1130–1136.
- Xavier, J. C., and Cherel, Y. (2009). Cephalopod Beak Guide for the Southern Ocean. British Antarctic Survey, Cambridge. UK, 129 pp.
- Zhu, J., Dai, X., Xu, L., Chen, X., and Chen, Y. (2011). Reproductive biology of female blue shark *Prionace glauca* in the southeastern Pacific Ocean. *Environmental Biology of Fishes* **91**, 95–102.

Table 2-1 Maturation stages of male and female blue sharks in the present study

Sex	Organ	Description	Maturity status	Stage
Male	Clasper, testis, and semen in the seminal vesicle	Claspers un-calcified, testis thin, and semen not present.	Immature	Juvenile
		Claspers partially calcified, testis thickened, and semen may be present.	Immature	Adolescent
		Claspers rigid and fully calcified, testis enlarged and predominant, and semen may be present.	Mature	Adult
Female	Uterus, ovary, and ovarian follicle	Uterus thin and whit, and ovary very small.	Immature	Juvenile
		Uterus thin and white but partly enlarged posteriorly, and ovary developing but no mature follicles.	Immature	Adolescent
		Uterus enlarged but empty, and ovary enlarged with developed follicles.	Mature	Adult
		Uterus enlarged with embryos or fertilized eggs present.	Mature	Pregnant
		Uterus greatly enlarged, flaccid, and distended. Placenta or umbilical cord may be present in uterus.	Mature	Postpartum

Table 2-2 Monthly numbers of observed blue sharks by maturity status

Sex	Maturity status	Stage	Month												Total	
			Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec		Unknown
Male	Immature	Juvenile	1	5	30	25	22	17		6	48	30			184	
	Immature	Adolescent		1	14	48	36	7	1	5	40	6	2		160	
	Mature	Adult	3	1	5	6	18	39	7	1	14	36	12	4	146	
Female	Immature	Juvenile			10	17	19	20		2	8	14	2		92	
	Immature	Adolescent	2	5	4	14	12	15		12	20	17	12		113	
	Mature	Adult		1	4	15	17	25		4					66	
	Mature	Pregnant	18	16	16	12	8	1		3	42		22	1	139	
	Mature	Postpartum	1		1	10	4	6							22	
Total			25	29	30	111	149	163	51	2	38	146	91	84	3	922

Table 2-3 Size at sexual maturity, maternity, birth, and litter size of blue sharks from previous studies. Original total length (TL) and fork length (FL) data were converted to precaudal length (PCL) using the estimated conversion factors

Region	Size at maturity (cm)		Size at maternity (cm)	Size at birth (cm)	Litter size (mean value)	Reference
	Male	Female				
North Pacific			150.0	30.0–35.0	(30.0)	須田 (1953)
North Pacific	130.0–160.0	140.0–160.0		30.0–35.0	1–62 (27.6)	中野 (1994)
NE Pacific	*139.8	*149.1			7–64	Carrera-Fernández et al. (2010)
NW Pacific	*140.2	*147.1		27.5	2–52 (25.2)	Joung et al. (2011)
NW Pacific	*160.9	*156.6	*167.4	34.0–36.0	15–112 (35.5)	This study
Central Pacific			158.4–188.9	22.7–33.6	4–38	Strasburg (1958)
SW Pacific	174.6–179.2	156.2–174.6	152.5–231.6			Francis and Duffy (2005)
SE Pacific			154.4–226.1		13–68 (35)	Zhu et al. (2011)
North Atlantic			162.4–186.5		28–54 (41)	Bigelow and Schroeder (1948)
NW Atlantic	168.1	170.0		23.5–30.5		Pratt (1979)
SW Atlantic	*153.3	*147.8				Jolly et al. (2013)
SW Atlantic	*165.6	*157.3	*178.2		9–74 (33.5)	Montealegre-Quijano et al. (2014)
SE Atlantic			165.4		4–75 (37)	Castro and Mejuto (1995)
Indian Ocean		>136.7		27.5–35.3	10–135 (56)	Gubanov and Grigor'yev (1975)
Mediterranean	*154.5	*163.7				Megalofonou et al. (2009)

* Size at 50 % maturity or maternity

Table 3-1 Number of trials per size class and alkali processing time

Time (seconds)	Precaudal length (PCL, cm)																									Total
	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210	220	230	240	250			
30	8	9	3	4	1	4	3	2	1	0	0	1	0	1	2	1	1	2	2	1	0	1	1	48		
60	9	7	3	14	9	8	10	9	3	1	2	0	0	1	0	0	0	3	1	2	0	1	1	84		
90	2	5	3	9	5	11	14	14	10	4	5	7	3	5	0	1	0	3	1	2	0	1	1	106		
120	1	5	0	3	4	5	4	11	9	9	11	8	12	12	10	4	1	11	4	2	1	1	2	130		
150	1	5	0	2	3	1	0	2	3	3	3	5	15	11	11	9	6	9	1	2	2	1	3	98		
180	1	4	0	2	1	2	1	1	0	1	0	0	3	4	7	7	6	15	5	4	3	4	4	75		
210	1	2	0	2	1	4	1	1	0	0	0	2	5	3	4	1	3	9	5	5	4	4	5	62		
240	0	1	0	1	2	4	2	1	0	0	0	0	2	2	3	1	1	3	1	2	4	4	5	39		
Total	23	38	9	37	26	39	35	41	26	18	21	23	40	39	37	24	18	55	20	20	14	17	22	642		

Table 3-2 Number of trials per size class and burn processing time

Time (minutes)	Precaudal length (PCL, cm)																									Total
	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210	220	230	240	250			
2	7	3	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14		
4	13	9	3	3	1	1	3	2	2	2	1	0	0	0	2	0	1	2	0	1	1	0	0	47		
6	15	39	10	6	7	3	3	5	5	3	3	5	7	2	1	0	1	2	1	1	0	0	2	121		
8	6	7	4	5	9	7	6	2	1	4	4	4	8	6	3	4	0	5	2	1	2	1	3	94		
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1		
10	6	7	3	5	3	7	5	9	6	4	4	8	14	24	14	10	4	14	4	1	2	2	4	160		
12	4	5	3	1	3	2	4	4	4	4	5	5	8	16	12	21	8	8	5	2	4	2	3	133		
14	0	0	0	1	1	4	6	3	2	0	3	4	2	3	1	8	4	6	2	3	4	0	3	60		
16	0	0	0	0	1	0	4	2	2	0	0	2	0	2	0	5	2	4	1	1	2	2	7	37		
18	0	1	0	0	2	3	2	0	3	2	0	0	0	0	4	1	0	1	0	1	0	1	5	26		
20	2	1	0	0	2	3	0	0	1	0	1	0	1	3	1	0	2	2	1	0	1	0	5	26		
25	0	0	0	1	0	1	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	10		
30	1	0	1	1	1	2	2	1	0	1	0	2	0	1	0	2	1	3	1	0	1	1	2	24		
Total	54	72	25	25	31	33	36	28	26	22	22	30	40	57	38	51	24	49	18	11	17	9	35	753		

Table 3-3 Estimates and S. E. of coefficients in the results of generalized linear model for alkali processing

Model factor	Estimate	S. E.	z	p
Intercept	-38.3	3.8	-10.1	<0.001
PCL	127.6	32.5	3.9	<0.001
PCL ²	-494.1	48.1	-10.3	<0.001
Time	-236.0	39.2	-6.0	<0.001
Time ²	-548.3	54.3	-10.1	<0.001
PCL: Time	26319.8	2588.1	10.2	<0.001
PCL: Time ²	-1560.3	408.5	-3.8	<0.001
PCL ² : Time	1596.3	436.9	3.7	<0.001
PCL ² :Time ²	164.9	127.5	1.3	0.20

Table 3-4 Estimates and S. E. of coefficients in the results of generalized linear model for burn processing

Model factor	Estimate	S. E.	z	p
Intercept	-7.4	0.7	-10.5	<0.001
PCL	55.1	16.1	3.4	<0.001
PCL ²	-8.4	7.5	-1.1	0.26
Time	-421.1	37.6	-11.2	<0.001
Time ²	-350.6	29.8	-11.8	<0.001
PCL: Time	4565.1	821.4	5.6	<0.001
PCL: Time ²	858.5	433.2	2.0	0.05
PCL ² : Time	558.1	591.8	0.9	0.35
PCL ² :Time ²	1306.4	322.6	4.1	<0.001

Table 3-4 Summary of growth band enhancement techniques for shark vertebrae

Band enhancement technique	Equipment Needed	Process	Cost	Advantage	Disadvantage	Reference
Thin sectioning	Microscope Microtome	Easy	Low	Less time consuming	Less visible without digital image enhancement or staining	Goldman et al., (2012); ISC (2012); Campana (2014)
Staining method (thin sectioning)	Microscope Microtome	Relatively easy	Low	Clear images	Time consuming, difficulty counting growth bands from younger sharks	Tanaka et al., (2011); Goldman et al., (2012); ISC (2012)
Histology	Autotechnicon, Microtome, Microscope	Requires complicated chemical processing	High	High quality images	Time consuming, overestimates counts	Casey et al., (1985); Natanson and Cailliet (1990); Goldman et al., (2012); ISC (2012)
Radiography (sectioning or whole centra)	Microtome, X-ray and processor	Requires film-processing capability	High	Clear images	Chemical disposal, time consuming	Cailliet et al., (1983); Goldman et al., (2012); ISC (2012)
Silver nitrate (whole centra)	Microscope	Relative easy	Low	Clear images	Chemical disposal, preservation, difficulty counting growth bands from older sharks	Stevens (1975); Hoening and Brown (1988); Goldman et al., (2012); ISC (2012)
Unstained shadowing method	Light, Microscope	Easy	Low	Less time consuming, high productivity, three-dimensional image	Difficulty counting growth bands from older sharks	Francis and Maolagáin (2000); Semba et al., (2009); ISC (2012)
Burn method	Light, Microscope, drying oven	Easy	Low	Less time consuming, high productivity, three-dimensional colored image	Difficulty counting growth bands from older sharks	This study

Table 4-1 Monthly numbers of vertebrae used for the age determination of blue shark in the western North Pacific Ocean

Sex	Sampling month												Total
	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	
Male	51	31	25	66	107	74	39	15	29	65	85	72	659
Female	25	44	42	65	61	61	29	0	22	69	97	105	620
Total	76	75	67	131	168	135	68	15	51	134	182	177	1,279

Table 4-2 Likelihood ratio tests (Kimura, 1980) for von Bertalanffy growth parameters estimated for male and female blue shark in the western North Pacific Ocean

Test	Hypothesis	d. f.	χ^2	<i>P</i> -value
H ₀ vs H ₁	L_{∞} (male) = L_{∞} (female)	1	16.36	< 0.001
H ₀ vs H ₂	k (male) = k (female)	1	14.94	< 0.001
H ₀ vs H ₃	t_0 (male) = t_0 (female)	1	12.37	< 0.001
H ₀ vs H ₄	all parameters same between sexes	3	21.66	< 0.001

Table 4-3 Von Bertalanffy growth parameter with 95% confidence intervals (95% CI) for blue shark in the western North Pacific Ocean

Sex	Parameter	L_{∞} (PCL, cm)	k (year ⁻¹)	t_0 (year)
Male	Estimate	284.9	0.117	-1.35
	95% CI: lower	258.0	0.109	-1.44
	95% CI: upper	294.6	0.145	-0.90
Female	Estimate	257.2	0.146	-0.97
	95% CI: lower	246.6	0.131	-1.17
	95% CI: upper	267.6	0.163	-0.79

Table 4-4 Growth parameters of the von Bertalanffy growth model for blue sharks from previous studies

Region	Sex	<i>n</i>	PCL range	L_{∞} (PCL)	<i>k</i>	t_0	Maximum age	Reference
North Pacific	Male	43	–	*284.8	0.10	–1.38	11	Tanaka et al. (1990)
	Female	152	–	*233.4	0.16	–1.01	8	
North Pacific	Male	148	< 220	289.7	0.129	–0.756	10	Nakano (1994)
	Female	123	< 220	243.3	0.144	–0.849	10	
NE Pacific	Male	38	*18.1–192.9	*226.6	0.175	–1.113	9	Cailliet and Bedford (1983)
	Female	88		*184.9	0.251	–0.795	9	
NE Pacific	Male	122	*59.4–206.9	*230.1	0.10	–2.44	16	Blanco-Parra et al. (2008)
	Female	62	*66.5–192.8	*181.5	0.15	–2.15	12	
NW Pacific	Male	659	33.4–258.3	284.9	0.117	–1.35	17.3	This study
	Female	620	33.4–243.3	257.2	0.146	–0.97	15.8	
North Atlantic	Combined	411	*44.9–286.8	*263.6	0.17	–1.43	16	Skomal and Natanson (2003)
	Male	287		*259.5	0.18	–1.35	16	
	Female	119		*285.7	0.13	–1.77	15	
NE Atlantic	Combined	82	*29.0–208.8	*326.2	0.11	–1.04	12	Stevens (1975)
NE Atlantic	Combined	159	*46.2–174.1	*289.9	0.12	–1.33	6	Henderson et al. (2001)
SW Atlantic	Combined	236	*131.8–238.1	*270.9	0.157	–1.01	11	Lessa et al. (2004)
Coast of South Africa	Combined	197	*52.4–240.4	*239.3	0.12	–1.66	16	Jolly et al. (2013)
Mediterranean Sea	Combined	54	*60.0–242.0	*309.5	0.13	–0.62	12	Megalofonou et al. (2009)

*used for converting Total length (TL) and Fork length (FL) to PCL using a conversion factor.

Table 5-1 Monthly number of prey items recorded in the stomach of blue sharks in the western North Pacific Ocean

Order	Family	Species (latin name)	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Total
Carnivora	Unidentified Carnivora		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Carcharhiniformes	Carcharhinidae	Unidentified Carcharhinidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Clupeiformes	Engraulidae	<i>Engraulis japonicus</i>	0	0	0	3	1	0	1	900	77	0	0	18	1000
Clupeiformes	Clupeidae	<i>Sardinops melanostictus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	2	6	0	0	9
Myctophiformes	Myctophidae	<i>Notoscopelus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Myctophiformes	Myctophidae	<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	0	0	0	18	9	0	0	1	1	0	0	0	29
Myctophiformes	Myctophidae	Unidentified Myctophidae	0	0	0	6	4	2	1	39	25	3	0	4	84
Aulopiformes	Paralepididae	Unidentified Paralepididae	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2
Aulopiformes	Alepisauridae	<i>Alepisaurus ferox</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	3
Perciformes	Bramidae	<i>Brama japonica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Perciformes	Scombridae	<i>Auxis rochei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
Perciformes	Scombridae	<i>Scomber</i> sp.	0	0	1	9	7	12	0	12	4	0	8	15	68
Perciformes	Scombridae	<i>Katsuwonus pelamis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Perciformes	Scombridae	<i>Thunnus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Perciformes	Gempylidae	<i>Gempylus serpens</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Perciformes	Carangidae	Unidentified Carangidae	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2
Perciformes	Tetragonuridae	<i>Tetragonurus cuvieri</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Perciformes	Molidae	<i>Mola</i> sp.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Salmoniformes	Salmonidae	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Oegopsida	Ommastrephidae	<i>Ommastrephes bartramii</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	7	0	0	0	12
Oegopsida	Ommastrephidae	Unidentified Ommastrephid.	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	17	21
Oegopsida	Ommastrephidae	<i>Eucleoteuthis luminosa</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	3	3	0	0	8
Oegopsida	Histioteuthidae	<i>Histioteuthis hoylei</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	3
Oegopsida	Histioteuthidae	<i>Histioteuthis corona inermi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	7
Oegopsida	Histioteuthidae	Unidentified Histioteuthidae	0	0	0	2	7	11	0	3	3	5	0	10	41
Oegopsida	Ancistrocheiridae	<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>	0	0	0	0	0	5	0	1	0	0	0	0	6
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatopsis borealis</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	3
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatopsis</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	3
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatus pyros</i>	0	0	0	4	4	1	1	1	3	1	3	3	21
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatus berryi</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	3
Oegopsida	Gonatidae	Unidentified Gonatidae	0	0	0	2	3	4	0	8	4	5	3	28	57
Oegopsida	Octopoteuthidae	<i>Taningia danae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
Oegopsida	Octopoteuthidae	Unidentified Octopoteuthid.	0	0	0	0	1	3	1	3	0	0	2	2	12
Oegopsida	Onychoteuthidae	<i>Onychoteuthis banksii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	5
Oegopsida	Onychoteuthidae	Unidentified Onychoteuthid.	0	0	0	0	7	3	0	11	3	4	1	0	29
Oegopsida	Chiroteuthidae	<i>Grimalditeuthis</i> sp.	0	0	0	1	3	1	0	0	0	0	0	1	6
Oegopsida	Enoploteuthidae	<i>Watasenia scintillans</i>	0	0	0	0	0	0	0	13	2	0	0	0	15
Oegopsida	Enoploteuthidae	Unidentified Enoploteuthida	0	0	0	0	0	15	0	1	2	0	0	0	18
Oegopsida	Unidentified Oegopsida		0	0	0	10	11	8	6	14	7	24	3	7	90
Octopoda	Octopodidae	Unidentified Octopoidae	0	0	0	8	7	4	2	3	2	1	2	3	32
Octopoda	Bolitanaenidae	<i>Japetella diaphana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	4	8
Octopoda	Unidentified Octopoda		0	0	0	0	1	0	0	0	0	4	2	2	9
Euphausiacea	Unidentified Euphausiacea		0	0	0	0	0	0	611	15	0	0	0	0	626
Amphipoda	Unidentified Amphipoda		0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	1	4
Decapoda	Unidentified Decapoda		0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	4
Total			0	0	1	66	69	76	628	1036	159	68	35	119	2257
Average Number			-	-	1	4	3	4	35	35	7	2	3	3	10
Empty Stomach			0	1	1	23	20	19	60	6	13	69	7	20	239
Total specimen number			0	1	2	41	42	40	78	36	36	100	19	65	460

Table 5-2 Monthly weight (g) of prey items recorded in the stomach of blue sharks in the western North Pacific Ocean

Order	Family	Species (latin name)	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Total
Carnivora	Unidentified Carnivora		0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	95.0	0.0	0.0	0.0	95.0
Carcharhiniformes	Carcharhinidae	Unidentified Carcharhinidae	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Clupeiformes	Engraulidae	<i>Engraulis japonicus</i>	0.0	0.0	0.0	54.8	13.2	0.0	4.4	2605.7	1037.0	0.0	0.0	0.0	3715.1
Clupeiformes	Clupeidae	<i>Sardinops melanostictus</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	83.6	0.0	310.4	1361.6	0.0	0.0	1755.6
Myctophiformes	Myctophidae	<i>Notoscopelus</i> sp.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.8	0.0	0.0	0.0	0.0	1.8
Myctophiformes	Myctophidae	<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	3.8	0.0	0.0	2.0	6.7	0.0	0.0	0.0	12.5
Myctophiformes	Myctophidae	Unidentified Myctophidae	0.0	0.0	0.0	5.0	0.0	10.3	2.4	178.4	97.9	11.9	0.0	0.0	305.9
Aulopiformes	Paralepididae	Unidentified Paralepididae	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	23.5	0.0	0.0	0.0	23.5
Aulopiformes	Alepisauridae	<i>Alepisaurus ferox</i>	0.0	0.0	0.0	212.9	99.9	187.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	500.5
Perciformes	Bramidae	<i>Brama japonica</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1126.1	0.0	0.0	0.0	1126.1
Perciformes	Scombridae	<i>Auxis rochei</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	865.0	0.0	865.0
Perciformes	Scombridae	<i>Scomber</i> sp.	0.0	0.0	155.3	1477.0	584.2	1871.6	0.0	819.1	443.4	0.0	1043.1	2079.9	8473.6
Perciformes	Scombridae	<i>Katsuwonus pelamis</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	897.0	0.0	0.0	897.0
Perciformes	Scombridae	<i>Thunnus</i> sp.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	542.7	0.0	0.0	542.7
Perciformes	Gempylidae	<i>Gempylus serpens</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	53.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	53.0
Perciformes	Carangidae	Unidentified Carangidae	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.5	0.0	0.0	2.4	0.0	0.0	0.0	7.9
Perciformes	Tetraonuridae	<i>Tetragonurus cuvieri</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	270.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	270.9
Perciformes	Molidae	<i>Mola</i> sp.	0.0	0.0	0.0	0.0	306.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	306.9
Salmoniformes	Salmonidae	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	664.8	0.0	0.0	0.0	0.0	664.8
Oegopsida	Ommastrephidae	<i>Ommastrephes bartramii</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2419.0	2078.7	0.0	0.0	0.0	4497.7
Oegopsida	Ommastrephidae	Unidentified Ommastrephida	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	649.0	0.0	0.0	1115.0	1764.1
Oegopsida	Ommastrephidae	<i>Eucoteuthis luminosa</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	839.9	104.4	0.0	0.0	0.0	944.4
Oegopsida	Histioteuthidae	<i>Histioteuthis hoylei</i>	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	136.3	0.0	0.0	136.3
Oegopsida	Histioteuthidae	<i>Histioteuthis corona inermis</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.3
Oegopsida	Histioteuthidae	Unidentified Histioteuthidae	0.0	0.0	0.0	0.4	0.6	0.8	0.0	0.1	0.1	0.5	0.0	0.8	3.3
Oegopsida	Ancistrocheiridae	<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.7
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatopsis borealis</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	493.4	123.8	0.0	0.0	0.0	0.0	617.4
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatopsis</i> sp.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.4	0.0	0.0	0.6
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatus pyras</i>	0.0	0.0	0.0	0.3	0.4	0.1	0.1	0.1	0.2	0.0	0.1	2.4	3.7
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatus berryi</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.3
Oegopsida	Gonatidae	Unidentified Gonatidae	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	18.0	0.0	14.7	2.5	1.2	0.1	1.0	37.6
Oegopsida	Octopoteuthidae	<i>Taningia danae</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	751.0	0.0	0.0	751.0
Oegopsida	Octopoteuthidae	Unidentified Octopoteuthida	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.7	0.1	0.2	0.0	0.0	1.9	0.5	3.8
Oegopsida	Onychoteuthidae	<i>Onychoteuthis banksii</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	57.4	0.0	0.0	0.0	57.4
Oegopsida	Onychoteuthidae	Unidentified Onychoteuthida	0.0	0.0	0.0	0.0	89.9	0.7	0.0	5.1	0.4	0.6	0.0	0.0	96.7
Oegopsida	Chroteuthidae	<i>Grimalditeuthis</i> sp.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Oegopsida	Enoploteuthidae	<i>Watasenia scintillans</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.5	1.8	0.0	0.0	0.0	15.3
Oegopsida	Enoploteuthidae	Unidentified Enoploteuthida	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.2	0.0	0.0	0.0	3.2
Oegopsida	Unidentified Oegopsida		0.0	0.0	0.0	22.5	29.8	16.9	864.0	380.6	1415.8	4866.3	37.8	130.9	7764.6
Octopoda	Octopodidae	Unidentified Octopoidae	0.0	0.0	0.0	0.4	0.5	0.0	7.6	0.8	0.0	0.5	0.2	0.1	10.1
Octopoda	Bolitaenidae	<i>Japetella diaphana</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Octopoda	Unidentified Octopoda		0.0	0.0	0.0	0.0	197.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	204.5	0.1	401.9
Euphausiacea	Unidentified Euphausiacea		0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	90.0	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	92.0
Amphipoda	Unidentified Amphipoda		0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.3	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.4	2.9
Decapoda	Unidentified Decapoda		0.0	0.0	0.0	0.0	0.9	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	3.9	0.0	5.2
Total			0.0	0.0	155.3	1773.6	1328.0	2115.8	1869.6	7232.1	8191.6	8674.6	2156.8	3331.2	36828.7
Average Weight (g)			-	-	155.3	98.5	60.4	100.8	103.9	241.1	356.2	279.8	179.7	74.0	166.6
Empty Stomach			0	1	1	23	20	19	60	6	13	69	7	20	239
Total specimen number			0	1	2	41	42	40	78	36	36	100	19	65	460

Table 5-3 Annual number of prey species recorded in the stomach of blue sharks in the western North Pacific Ocean

Order	Family	Species (latin name)	1999	2001	2002	2006	2010	2011	2012	2013	2014	Total
Carnivora	Unidentified Carnivora		0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Carcharhiniformes	Carcharhinidae	Unidentified Carcharhinidae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Clupeiformes	Engraulidae	<i>Engraulis japonicus</i>	0	0	0	977	1	0	19	3	0	1000
Clupeiformes	Clupeidae	<i>Sardinops melanostictus</i>	0	0	0	0	4	5	0	0	0	9
Myctophiformes	Myctophidae	<i>Notoscopelus</i> sp.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Myctophiformes	Myctophidae	<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	0	0	0	2	0	0	21	6	0	29
Myctophiformes	Myctophidae	Unidentified Myctophidae	3	0	0	66	0	0	10	5	0	84
Aulopiformes	Paralepididae	Unidentified Paralepididae	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2
Aulopiformes	Alepisauridae	<i>Alepisaurus ferrox</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3
Perciformes	Bramidae	<i>Brama japonica</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Perciformes	Scombridae	<i>Auxis rochei</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
Perciformes	Scombridae	<i>Scomber</i> sp.	0	0	0	15	0	0	39	13	1	68
Perciformes	Scombridae	<i>Katsuwonus pelamis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Perciformes	Scombridae	<i>Thunnus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Perciformes	Gempylidae	<i>Gempylus serpens</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Perciformes	Carangidae	Unidentified Carangidae	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
Perciformes	Tetragonuridae	<i>Tetragonurus cuvieri</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Perciformes	Molidae	<i>Mola</i> sp.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Salmoniformes	Salmonidae	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Oegopsida	Ommastrephidae	<i>Ommastrephes bartramii</i>	0	0	0	12	0	0	0	0	0	12
Oegopsida	Ommastrephidae	Unidentified Ommastrephidae	0	0	0	3	0	1	17	0	0	21
Oegopsida	Ommastrephidae	<i>Eucleoteuthis luminosa</i>	1	0	0	1	0	0	2	4	0	8
Oegopsida	Histioteuthidae	<i>Histioteuthis hoylei</i>	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3
Oegopsida	Histioteuthidae	<i>Histioteuthis corona inermis</i>	0	0	0	0	0	0	0	7	0	7
Oegopsida	Histioteuthidae	Unidentified Histioteuthidae	5	0	0	4	0	1	22	9	0	41
Oegopsida	Ancistrocheiridae	<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>	0	0	0	1	0	0	4	1	0	6
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatopsis borealis</i>	0	0	0	1	1	0	4	0	0	6
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatopsis</i> sp.	0	0	0	2	0	1	0	0	0	3
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatus pyros</i>	0	0	0	3	1	2	12	3	0	21
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatus berryi</i>	0	0	0	1	0	0	2	0	0	3
Oegopsida	Gonatidae	Unidentified Gonatidae	4	0	0	12	0	1	37	3	0	57
Oegopsida	Octopoteuthidae	<i>Taningia danae</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2
Oegopsida	Octopoteuthidae	Unidentified Octopoteuthidae	0	0	0	5	0	0	3	4	0	12
Oegopsida	Onychoteuthidae	<i>Onychoteuthis banksii</i>	0	0	0	5	0	0	0	0	0	5
Oegopsida	Onychoteuthidae	Unidentified Onychoteuthidae	1	0	0	12	1	3	10	2	0	29
Oegopsida	Chiroteuthidae	<i>Grimalditeuthis</i> sp.	0	0	0	0	0	0	3	3	0	6
Oegopsida	Enoploteuthidae	<i>Watasenia scintillans</i>	0	0	0	15	0	0	0	0	0	15
Oegopsida	Enoploteuthidae	Unidentified Enoploteuthidae	0	0	0	3	0	0	1	14	0	18
Oegopsida	Unidentified Oegopsida		8	0	0	19	7	12	28	16	0	90
Octopoda	Octopodidae	Unidentified Octopodidae	0	0	0	4	1	2	13	12	0	32
Octopoda	Bolitanaenidae	<i>Japetella diaphana</i>	4	0	0	0	0	0	4	0	0	8
Octopoda	Unidentified Octopoda		4	0	0	0	0	0	4	1	0	9
Euphausiacea	Unidentified Euphausiacea		0	0	0	15	611	0	0	0	0	626
Amphipoda	Unidentified Amphipoda		1	0	0	0	0	0	0	3	0	4
Decapoda	Unidentified Decapoda		0	0	0	0	0	0	2	2	0	4
Total			32	0	0	1185	629	30	261	119	1	2257
Average Number			2.7	-	-	24.7	30.0	2.1	2.7	4.1	1.0	10.2
Empty Stomach			4	0	0	9	109	16	72	27	2	239
Total specimen number			16	0	0	57	130	30	168	56	3	460

Table 5-4 Annual weight of prey species recorded in the stomach of blue sharks in the western North Pacific Ocean

Order	Family	Species (latin name)	1999	2001	2002	2006	2010	2011	2012	2013	2014	Total
Carnivora	Unidentified Carnivora		0.0	0.0	0.0	95.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	95.0
Carcharhiniformes	Carcharhinidae	Unidentified Carcharhinidae	0.0	0.0	0.00	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Clupeiformes	Engraulidae	<i>Engraulis japonicus</i>	0.0	0.0	0.0	3642.7	4.4	0.0	13.2	54.8	0.0	3715.1
Clupeiformes	Clupeidae	<i>Sardinops melanostictus</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	674.6	1081.0	0.0	0.0	0.0	1755.6
Myctophiformes	Myctophidae	<i>Notoscopelus</i> sp.	0.0	0.0	0.0	1.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.8
Myctophiformes	Myctophidae	<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	0.0	0.0	0.0	8.7	0.0	0.0	3.8	0.0	0.0	12.5
Myctophiformes	Myctophidae	Unidentified Myctophidae	11.9	0.0	0.0	289.0	0.0	0.0	5.0	0.0	0.0	305.9
Aulopiformes	Paralepididae	Unidentified Paralepididae	0.0	0.0	0.0	23.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	23.5
Aulopiformes	Alepisauridae	<i>Alepisaurus ferox</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	500.5	0.0	0.0	500.5
Perciformes	Bramidae	<i>Brama japonica</i>	0.0	0.0	0.0	1126.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1126.1
Perciformes	Scombridae	<i>Auxis rochei</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	865.0	0.0	865.0
Perciformes	Scombridae	<i>Scomber</i> sp.	0.0	0.0	0.0	1115.1	0.0	0.0	5401.6	1801.6	155.3	8473.6
Perciformes	Scombridae	<i>Katsuwonus pelamis</i>	897.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	897.0
Perciformes	Scombridae	<i>Thunnus</i> sp.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	542.7	0.0	542.7
Perciformes	Gempylidae	<i>Gempylus serpens</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	53.0	0.0	0.0	0.0	0.0	53.0
Perciformes	Carangidae	Unidentified Carangidae	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	7.9	0.0	7.9
Perciformes	Tetragonuridae	<i>Tetragonurus cuvieri</i>	0.0	0.0	0.0	270.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	270.9
Perciformes	Molidae	<i>Mola</i> sp.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	306.9	0.0	0.0	306.9
Salmoniformes	Salmonidae	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	0.0	0.0	0.0	664.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	664.8
Oegopsida	Ommastrephidae	<i>Ommastrephes bartramii</i>	0.0	0.0	0.0	4497.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4497.7
Oegopsida	Ommastrephidae	Unidentified Ommastrephidae	0.0	0.0	0.0	649.0	0.0	0.0	1115.0	0.0	0.0	1764.0
Oegopsida	Ommastrephidae	<i>Eucleoteuthis luminosa</i>	102.0	0.0	0.0	0.1	0.0	2.5	839.7	0.2	0.0	944.5
Oegopsida	Histioteuthidae	<i>Histioteuthis hoylei</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	136.3	0.0	0.2	0.0	0.0	136.5
Oegopsida	Histioteuthidae	<i>Histioteuthis corona inermi</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.3
Oegopsida	Histioteuthidae	Unidentified Histioteuthidae	0.5	0.0	0.0	0.2	0.0	0.1	1.5	1.0	0.0	3.3
Oegopsida	Ancistrocheiridae	<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.5	0.1	0.0	0.7
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatopsis borealis</i>	0.0	0.0	0.0	123.8	493.4	0.0	0.2	0.0	0.0	617.4
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatopsis</i> sp.	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.6
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatus pyros</i>	0.0	0.0	0.0	0.2	0.1	0.1	0.8	2.4	0.0	3.6
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatus berryi</i>	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.4
Oegopsida	Gonatidae	Unidentified Gonatidae	0.2	0.0	0.0	17.2	0.0	0.9	1.1	18.1	0.0	37.5
Oegopsida	Octopoteuthidae	<i>Taningia danae</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	751.0	0.0	0.0	0.0	751.0
Oegopsida	Octopoteuthidae	Unidentified Octopoteuthida	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.5	2.9	0.0	3.9
Oegopsida	Onychoteuthidae	<i>Onychoteuthis banksii</i>	0.0	0.0	0.0	57.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	57.4
Oegopsida	Onychoteuthidae	Unidentified Onychoteuthid	0.0	0.0	0.0	5.2	0.1	0.6	90.6	0.2	0.0	96.7
Oegopsida	Chiroteuthidae	<i>Grimalditeuthis</i> sp.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.1
Oegopsida	Enoploteuthidae	<i>Watasenia scintillans</i>	0.0	0.0	0.0	15.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	15.3
Oegopsida	Enoploteuthidae	Unidentified Enoploteuthida	0.0	0.0	0.0	3.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.2
Oegopsida	Unidentified Oegopsida		84.7	0.0	0.0	639.9	672.2	5290.1	208.9	868.9	0.0	7764.7
Octopoda	Octopodidae	Unidentified Octopoidae	0.0	0.0	0.0	1.0	7.4	0.5	0.9	0.3	0.0	10.1
Octopoda	Bolitanaenidae	<i>Japetella diaphana</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Octopoda	Unidentified Octopoda		0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	401.5	0.3	0.0	401.9
Euphausiacea	Unidentified Euphausiacea		0.0	0.0	0.0	2.0	90.0	0.0	0.0	0.0	0.0	92.0
Amphipoda	Unidentified Amphipoda		0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.6	0.0	2.8
Decapoda	Unidentified Decapoda		0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.2	3.9	0.0	5.1
Total			1096.5	0.0	0.0	13250.9	2131.6	7127.3	8893.9	4173.3	155.3	36828.7
Average Weight (g)			91.4	-	-	276.1	101.5	509.1	92.6	143.9	155.3	166.6
Empty Stomach			4	0	0	9	109	16	72	27	2	239
Total specimen number			16	0	0	57	130	30	168	56	3	460

Table 5-5 Proportions of prey species recorded in the stomach of the blue sharks in the western North Pacific Ocean

Order	Family	Species (latin name)	%N	%W	%F	IRI	%IRI
Carnivora	Unidentified Carnivora		0.06	0.36	0.22	0.09	0.01
Carcharhiniformes	Carcharhinidae	Unidentified Carcharhinidae	0.06	0.00	0.22	0.01	0.00
Clupeiformes	Engraulidae	<i>Engraulis japonicus</i>	64.69	14.02	5.22	410.67	33.47
Clupeiformes	Clupeidae	<i>Sardinops melanostictus</i>					
Myctophiformes	Myctophidae	<i>Notoscopelus</i> sp.	0.06	0.01	0.22	0.02	0.00
Myctophiformes	Myctophidae	<i>Ceratospilus warmingii</i>	1.91	0.05	1.96	3.83	0.31
Myctophiformes	Myctophidae	Unidentified Myctophidae	5.37	1.15	5.87	38.31	3.12
Aulopiformes	Paralepididae	Unidentified Paralepididae	0.13	0.09	0.22	0.05	0.00
Aulopiformes	Alepisauridae	<i>Alepisaurus ferrox</i>	0.19	1.89	0.65	1.36	0.11
Perciformes	Bramidae	<i>Brama japonica</i>	0.06	4.25	0.22	0.94	0.08
Perciformes	Scombridae	<i>Auxis rochei</i>	0.13	3.26	0.22	0.74	0.06
Perciformes	Scombridae	<i>Scomber</i> sp.					
Perciformes	Scombridae	<i>Katsuwonus pelamis</i>	0.06	3.38	0.22	0.75	0.06
Perciformes	Scombridae	<i>Thunnus</i> sp.	0.06	2.05	0.22	0.46	0.04
Perciformes	Gempylidae	<i>Gempylus serpens</i>	0.06	0.20	0.22	0.06	0.00
Perciformes	Carangidae	Unidentified Carangidae	0.13	0.03	0.43	0.07	0.01
Perciformes	Tetragonuridae	<i>Tetragonurus cuvieri</i>	0.06	1.02	0.22	0.24	0.02
Perciformes	Molidae	<i>Mola</i> sp.	0.06	1.16	0.22	0.27	0.02
Salmoniformes	Salmonidae	<i>Oncorhynchus Kisutch</i>	0.06	2.51	0.22	0.56	0.05
Oegopsida	Ommastrephidae	<i>Ommastrephes bartramii</i>	0.78	16.97	1.30	23.15	1.89
Oegopsida	Ommastrephidae	Unidentified Ommastrephidae	1.36	6.66	4.57	36.60	2.98
Oegopsida	Ommastrephidae	<i>Eucleoteuthis luminosa</i>	0.52	3.56	1.52	6.21	0.51
Oegopsida	Histioteuthidae	<i>Histioteuthis hoylei</i>	0.19	0.52	0.43	0.31	0.03
Oegopsida	Histioteuthidae	<i>Histioteuthis corona inermis</i>	0.45	0.00	0.22	0.10	0.01
Oegopsida	Histioteuthidae	Unidentified Histioteuthidae	2.65	0.01	6.52	17.39	1.42
Oegopsida	Ancistrocheiridae	<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>	0.39	0.00	1.30	0.51	0.04
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatopsis borealis</i>	0.39	2.33	0.87	2.36	0.19
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatopsis</i> sp.	0.19	0.00	0.65	0.13	0.01
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatus pyros</i>	1.36	0.01	4.13	5.67	0.46
Oegopsida	Gonatidae	<i>Gonatus berryi</i>	0.19	0.00	0.65	0.13	0.01
Oegopsida	Gonatidae	Unidentified Gonatidae	3.69	0.14	6.74	25.82	2.10
Oegopsida	Octopoteuthidae	<i>Taningia danae</i>	0.13	2.83	0.43	1.29	0.11
Oegopsida	Octopoteuthidae	Unidentified Octopoteuthidae	0.78	0.01	2.61	2.06	0.17
Oegopsida	Onychoteuthidae	<i>Onychoteuthis banksii</i>	0.32	0.22	0.22	0.12	0.01
Oegopsida	Onychoteuthidae	Unidentified Onychoteuthidae	1.88	0.36	5.00	11.21	0.91
Oegopsida	Chiroteuthidae	<i>Grimalditeuthis</i> sp.	0.39	0.00	1.09	0.42	0.03
Oegopsida	Enoploteuthidae	<i>Watasenia scintillans</i>	0.97	0.06	1.30	1.34	0.11
Oegopsida	Enoploteuthidae	Unidentified Enoploteuthidae	1.17	0.01	0.87	1.02	0.08
Oegopsida	Unidentified Oegopsida		5.83	29.30	17.61	618.53	50.41
Octopoda	Octopodidae	Unidentified Octopodidae	2.07	0.04	5.22	11.01	0.90
Octopoda	Bolitanaenidae	<i>Japetella diaphana</i>	0.52	0.00	0.87	0.45	0.04
Octopoda	Unidentified Octopoda		0.58	1.52	1.30	2.74	0.22
Euphausiacea	Unidentified Euphausiacea						
Amphipoda	Unidentified Amphipoda						
Decapoda	Unidentified Decapoda						

Table 5-6 Stable isotope values of prey items and blue sharks in the western North Pacific Ocean

Class	Latin name	Mean $\delta^{15}\text{N} \pm \text{SD}$	range	Mean $\delta^{13}\text{C} \pm \text{SD}$	range	<i>n</i>	Abbreviation
Actinopterygii	<i>Myctophum asperum</i>	9.7 ± 0.7	8.6 to 10.3	-19.7 ± 0.2	-19.9 to -19.5	5	MYC(MA)
	<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	9.7 ± 0.9	8.9 to 10.9	-19.6 ± 0.2	-19.9 to -19.6	5	MYC(CW)
	<i>Notoscopelus resplendens</i>	10.3 ± 1.1	9.7 to 12.3	-19.1 ± 0.5	-19.8 to -18.6	5	MYC(NR)
	<i>Engraulis japonicus</i>	9.3 ± 0.6	8.4 to 10.2	-19.1 ± 0.8	-19.7 to -17.6	6	ANC
	<i>Lestrolepis japonica</i>	10.7 ± 0.7	10.0 to 11.8	-18.8 ± 0.8	-19.3 to -17.5	5	BAR
Cephalopoda	<i>Gonatus pyros</i>	11.3 ± 0.4	11.0 to 11.8	-19.9 ± 0.3	-20.2 to -19.5	4	SQ(GP)
	<i>Eucleoteuthis luminosa</i>	10.5 ± 1.1	9.1 to 11.5	-19.2 ± 0.3	-19.4 to -18.6	5	SQ(EL)
	<i>Gonatus onyx</i>	10.1 ± 0.8	9.7 to 11.0	-18.6 ± 0.2	-18.7 to -18.4	3	SQ(GO)
	<i>Gonatopsis makko</i>	10.8 ± 0.7	9.9 to 11.5	-18.7 ± 0.4	-19.0 to -18.1	5	SQ(GM)
	<i>Octopoteuthis sicula</i>	11.1 ± 0.7	9.9 to 11.8	-18.6 ± 0.6	-19.3 to -17.6	5	SQ(OS)
	<i>Thysanoteuthis rhombus</i>	11.0	10.7 to 11.2	-18.4	-18.8 to -18.1	2	SQ(TR)
	<i>Enoploteuthis chunii</i>	10.5 ± 0.8	9.7 to 11.5	-18.3 ± 0.4	-18.7 to -17.8	5	SQ(EC)
	<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>	10.4 ± 0.7	9.6 to 11.1	-18.1 ± 0.4	-18.5 to -17.5	5	SQ(AL)
	<i>Taningia danae</i>	11.5	11.4 to 11.5	-17.9	-18.0 to -17.9	2	SQ(TD)
	<i>Gonatus berryi</i>	11.4	11.3 to 11.6	-17.8	-17.9 to -17.8	2	SQ(GB)
Chondrichthyes	<i>Prionace glauca</i>	12.1 ± 0.8	10.3 to 14.0	-18.5 ± 0.6	-19.6 to -17.1	120	

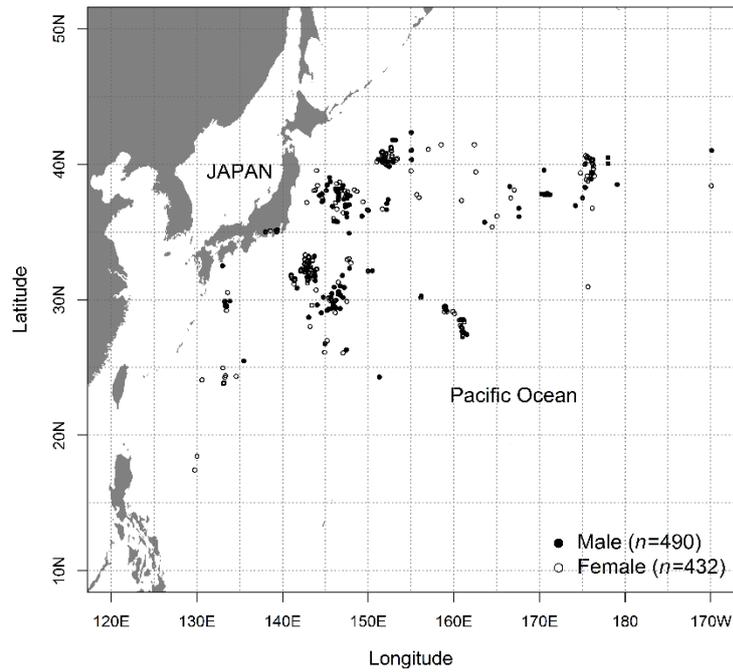


Fig. 2-1 Blue shark (*Prionace glauca*) sampling locations in the western North Pacific Ocean. Black and white circles indicate males and females, respectively.

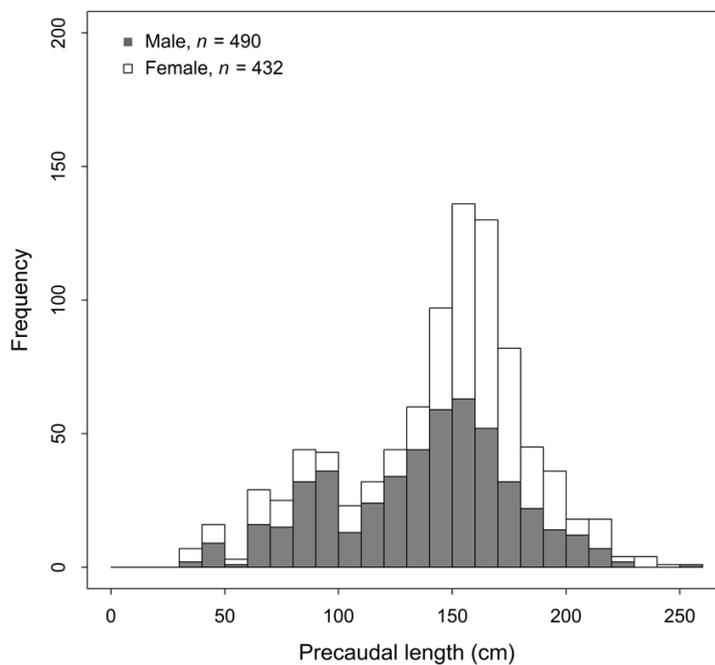


Fig. 2-2 Length-frequency distribution of male and female blue sharks caught in the western North Pacific Ocean.

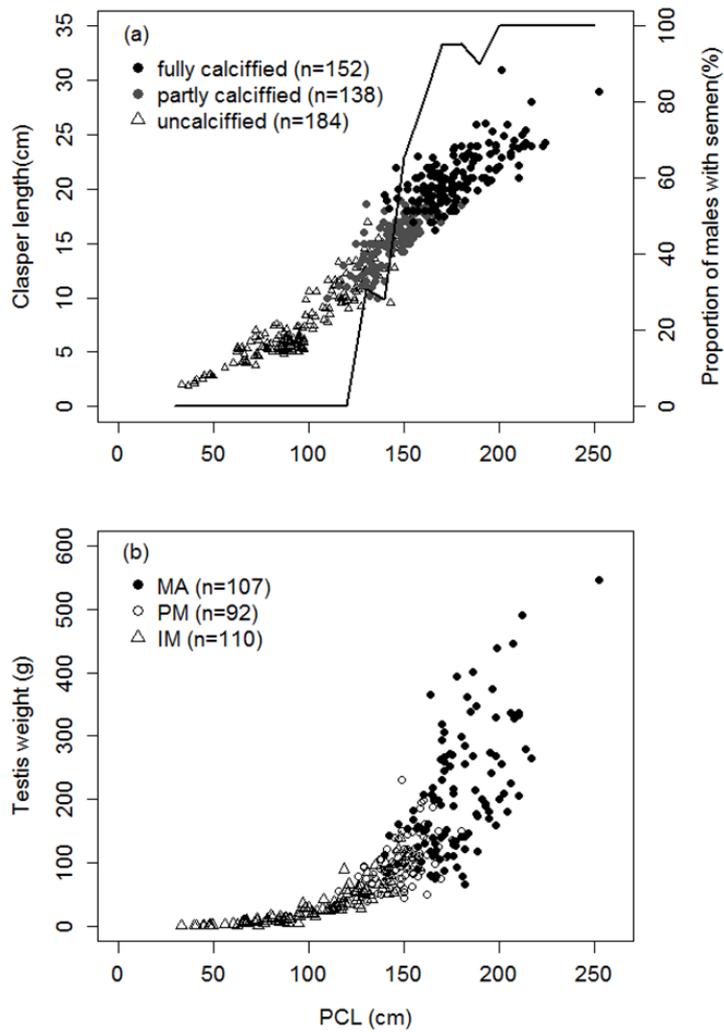


Fig. 2-3 Relationships between precaudal length (PCL, cm) and (a) clasper length (cm), the proportion of males with semen (%), and (b) testis weight (g) of male blue shark.

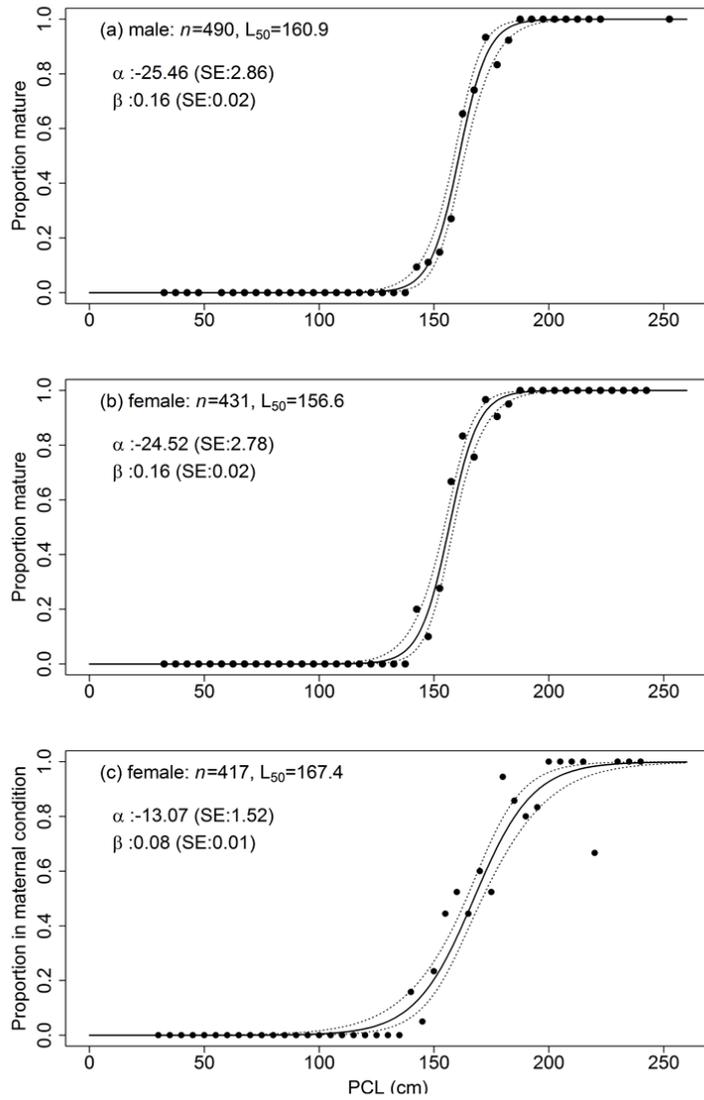


Fig. 2-4 Maturity and maternity ogives for blue shark. (a) Maturity ogives for males and (b) females and (c) maternity ogive for females. Size class interval is 5-cm for precaudal length. L_{50} indicate size at 50% maturity or maternity. Dotted lines indicate 95% confidence intervals. α and β are coefficients. SE denotes standard error.

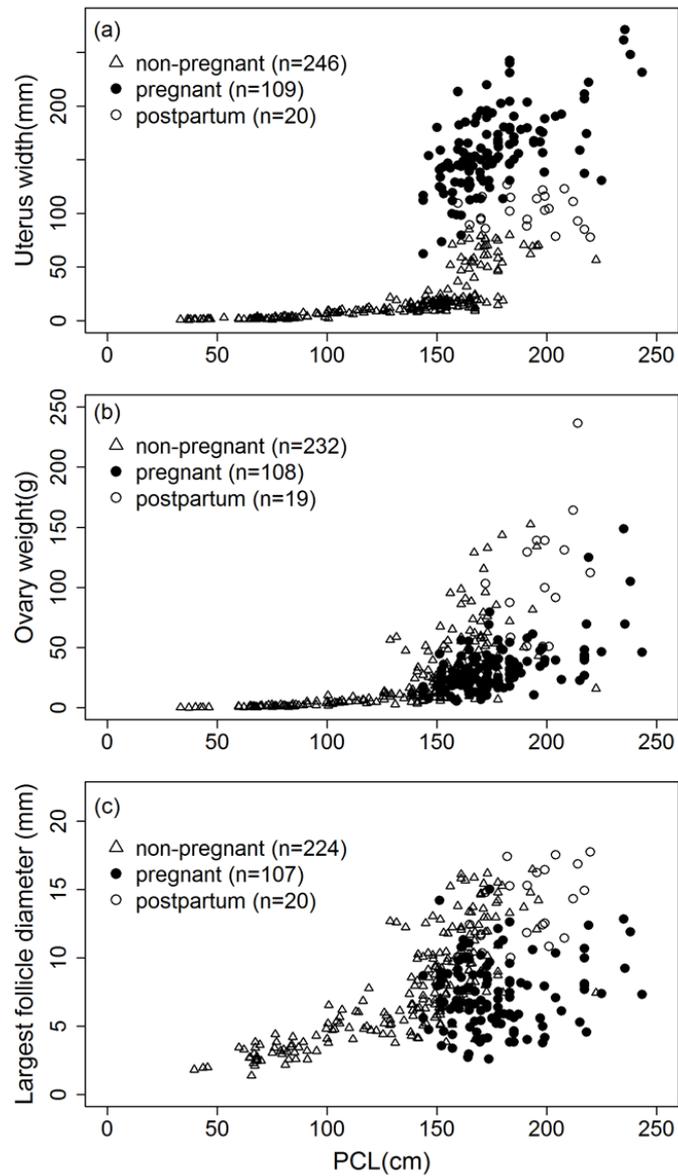


Fig. 2-5 Relationships between precaudal length (PCL, cm) and (a) uterus width (mm), (b) ovary weight (g), and (c) largest follicle diameter (mm) of female blue sharks.

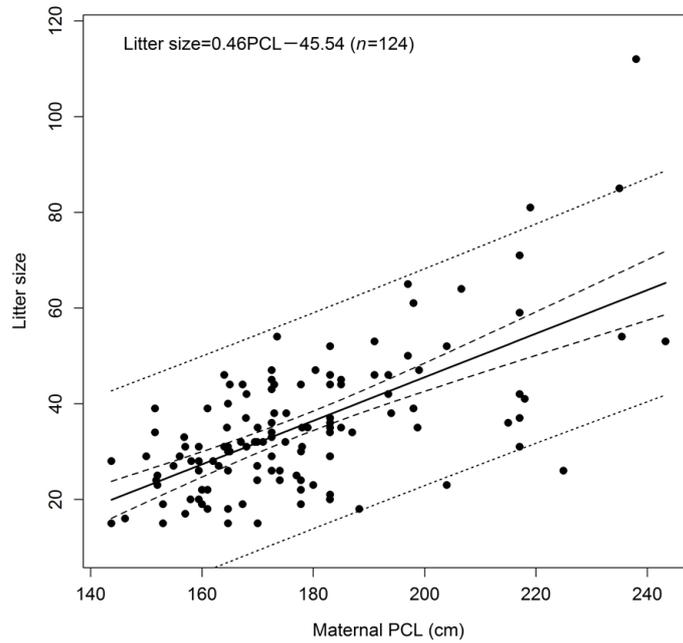


Fig. 2-6 Relationships between precaudal length (PCL, cm) of 124 pregnant females and litter size based on the numbers of embryos and placenta in uteri. Solid line indicates the fitted linear regression, broken lines indicate 95% confidence intervals, and dotted lines indicate 95 % prediction intervals, respectively.

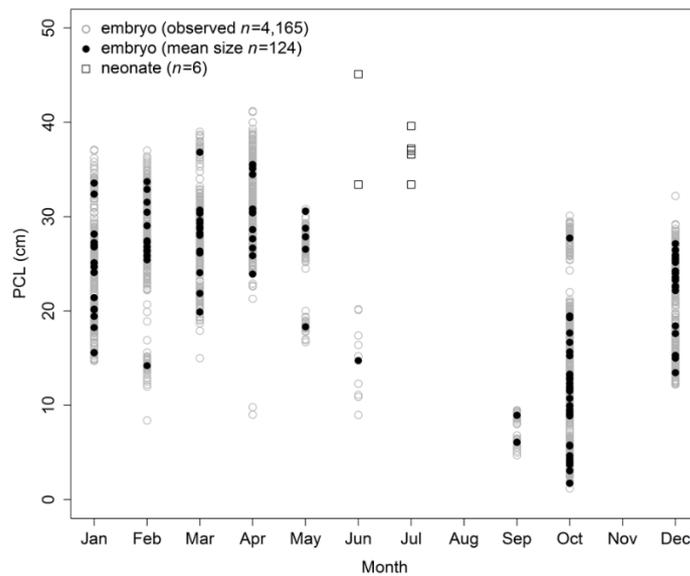


Fig. 2-7 Monthly changes in precaudal length (PCL, cm) of embryos (circles) and neonates (squares). Gray circles indicate the size of each embryo. Black circles indicate mean PCL of embryos per litter.

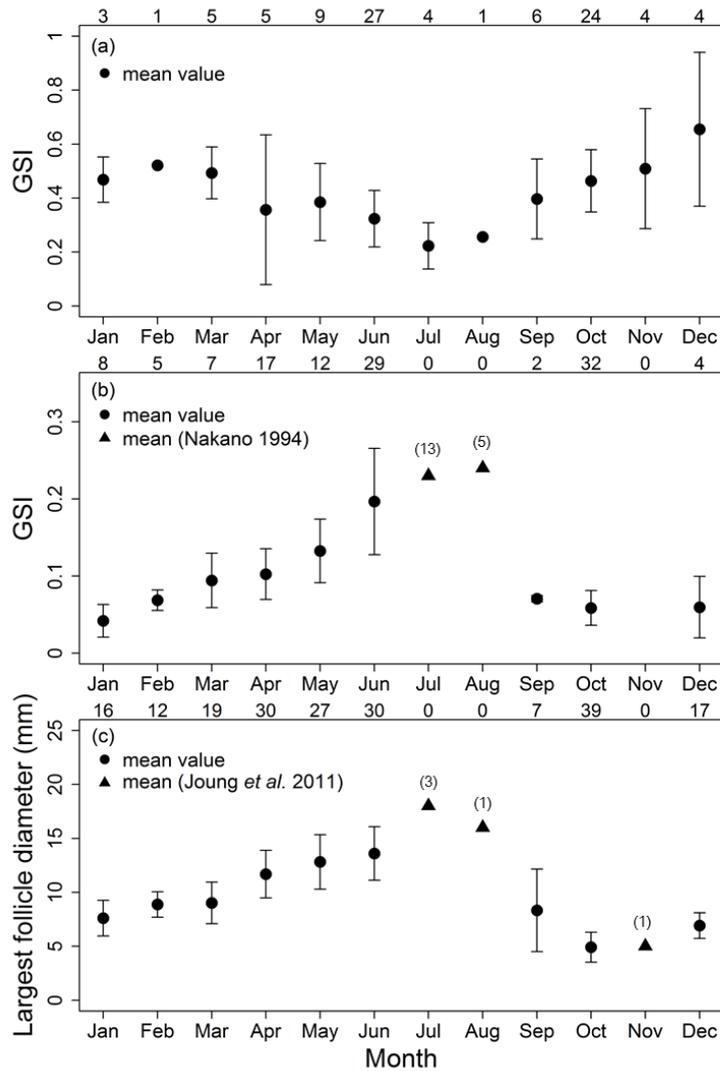


Fig. 2-8 Monthly change in gonadosomatic index (GSI) for mature (a) males and (b) females and (c) the largest follicle diameter (mm) in mature females. Values from Nakano (1994) and Joung et al. (2011) are used for months without data. Error bars are standard deviations. Numbers in the margin represent monthly sample size and those in parenthesis represent sample sizes of previous studies.

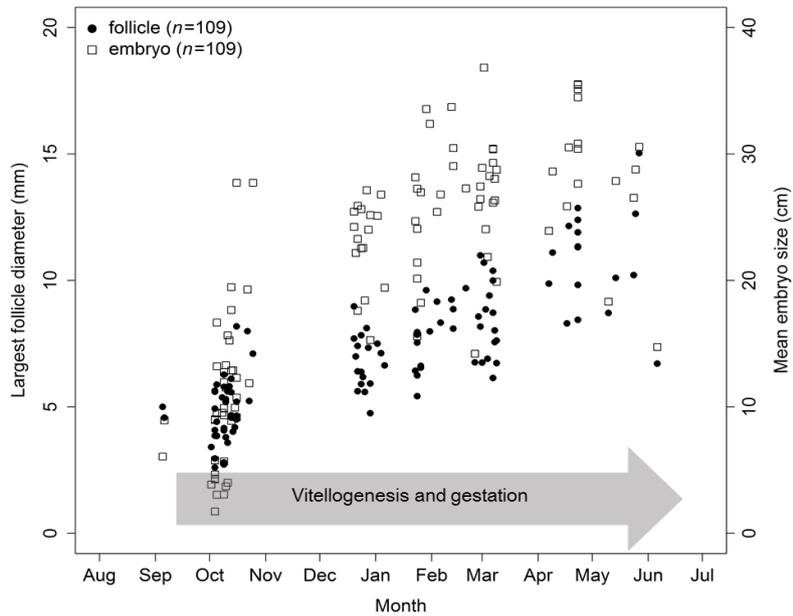


Fig. 2-9 Temporal changes in largest follicle diameter (mm) and mean embryo size (cm) in pregnant female blue sharks ($n = 109$). Circles represent follicles, and squares represent embryos.

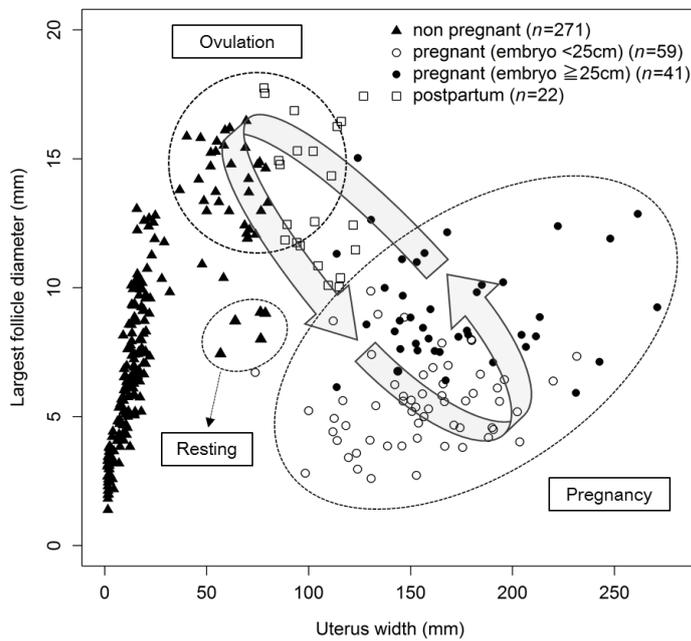


Fig. 2-10 Relationship between largest follicle diameter (mm) and uterus width (mm) of female blue sharks in different reproductive conditions (non-pregnant, pregnant, or postpartum).

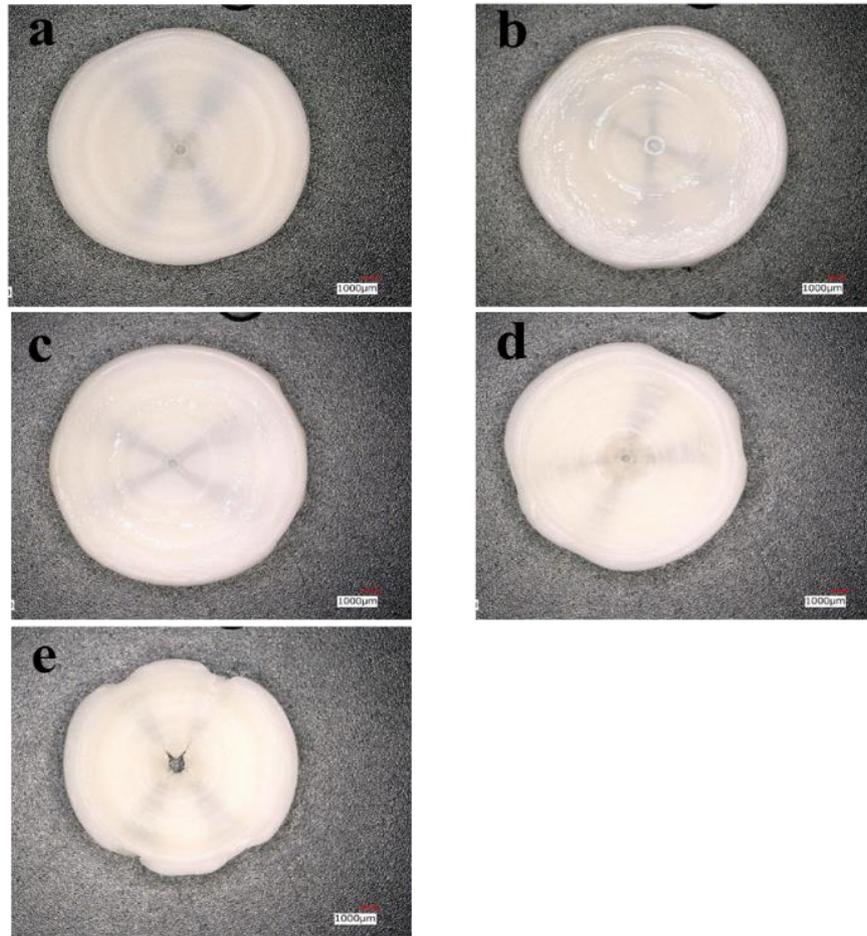


Fig. 3-1 Images of vertebral centra during each step of the alkali process. a) A successful sample; b) centra before processing; c) failed sample with connective tissue still attached after a shorter processing time; d) failed sample with the centrum surface and edge dissolved after a longer processing time; and e) failed sample with the centra deformed after a much longer processing time.

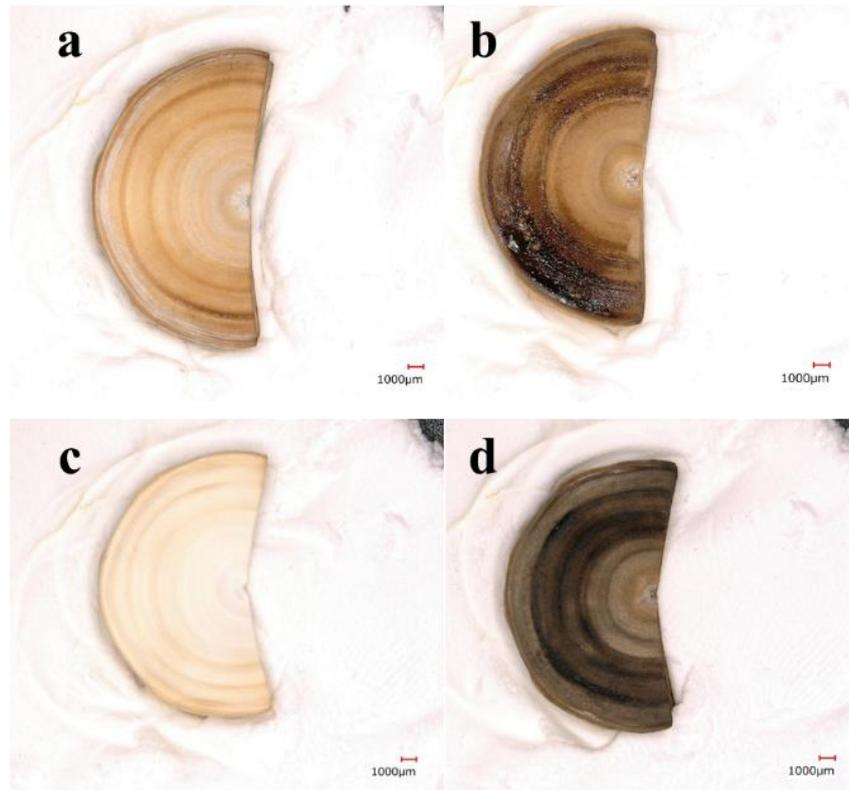


Fig. 3-2 Images of the vertebral centra during the burning process. a) A successful sample; b) failed sample with shorter alkali processing time; the centrum surface with the remaining connective tissue charred; c) failed sample with the centrum surface and edge uncolored with less contrast due to a short burning process; d) failed sample where the centra were charred after a longer processing time.

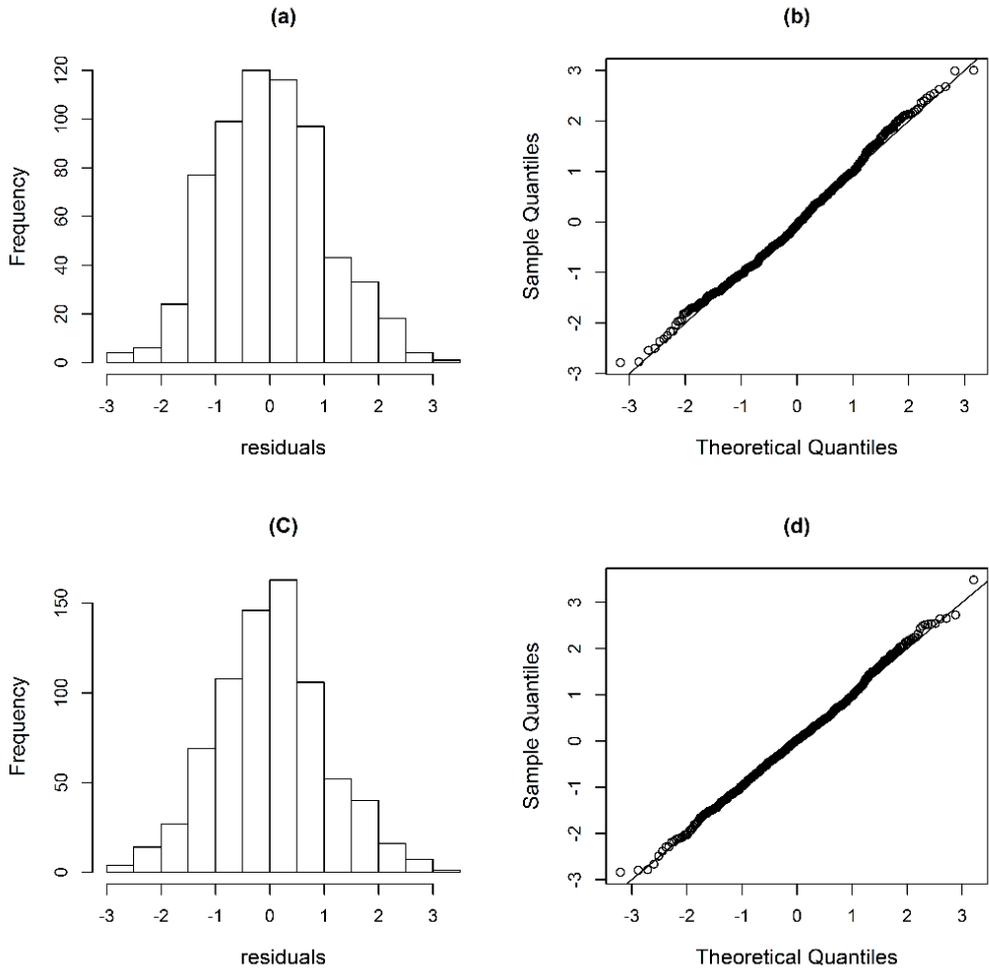


Fig. 3-3 Histograms and normal q-q plots of randomized quantile residuals for the alkali process (a, b) and the burning process model (c, d).

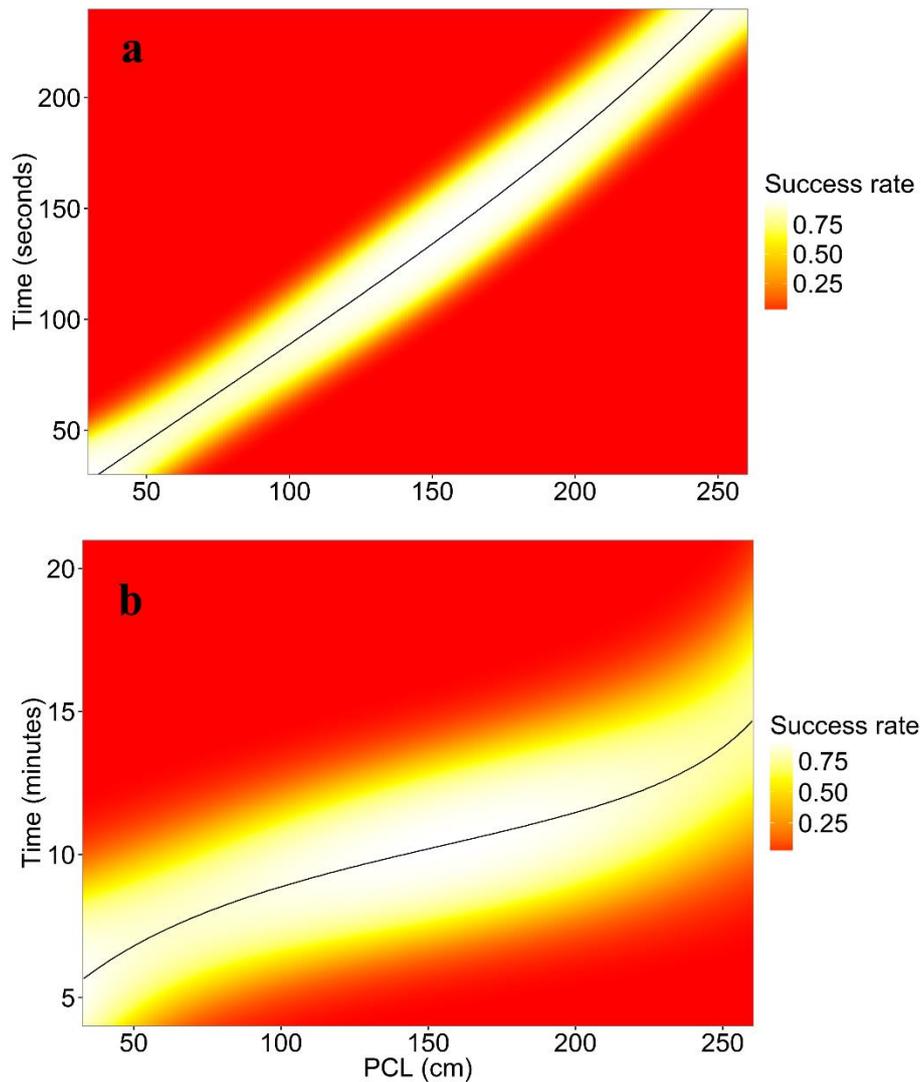


Fig. 3-4 The predicted possibility of success according to precaudal length (PCL, cm) and processing time for a) alkali processing (seconds), and b) burning (minutes) based on the Generalized Linear Model (GLM). Solid lines show the optimal processing time, which had the highest probability of success estimated by the GLM.

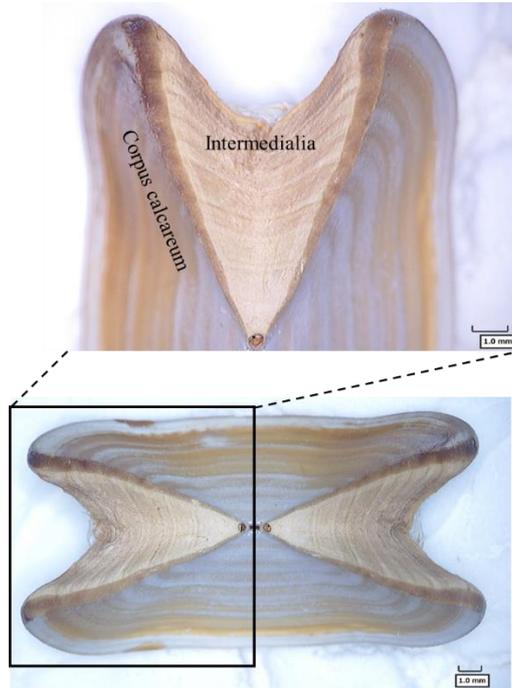


Fig. 3-5 Images of the corpus calcareum and intermedialia on the cut section of vertebral centra processed with the burn method.

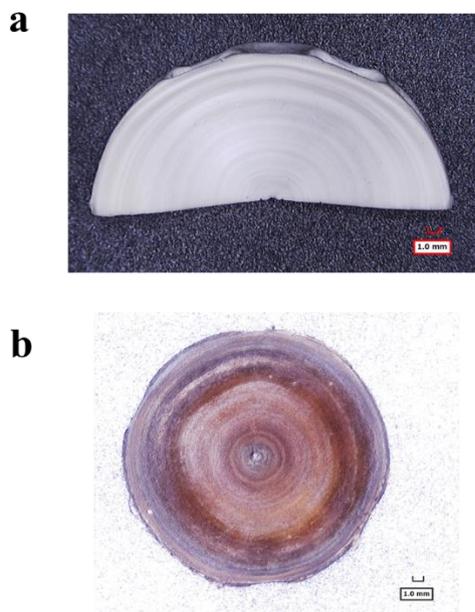


Fig. 3-6 Images of the vertebral centra processed by the (a) unstained shadowing method and (b) silver nitrate impregnation.

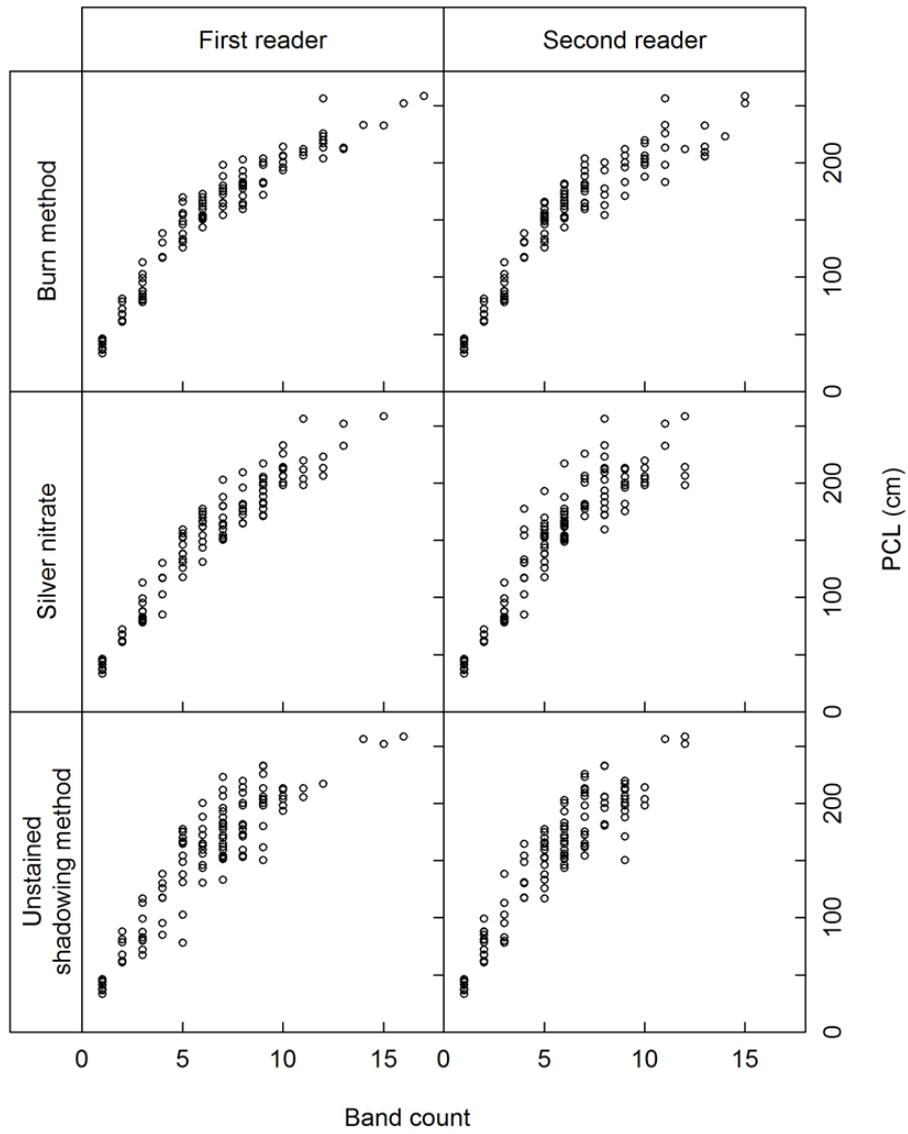


Fig. 3-7 Relationships between growth band counts and precaudal length (PCL, cm) for the burn method, silver nitrate impregnation, and the unstained shadowing method. First and second reader counts are shown separately for each technique.

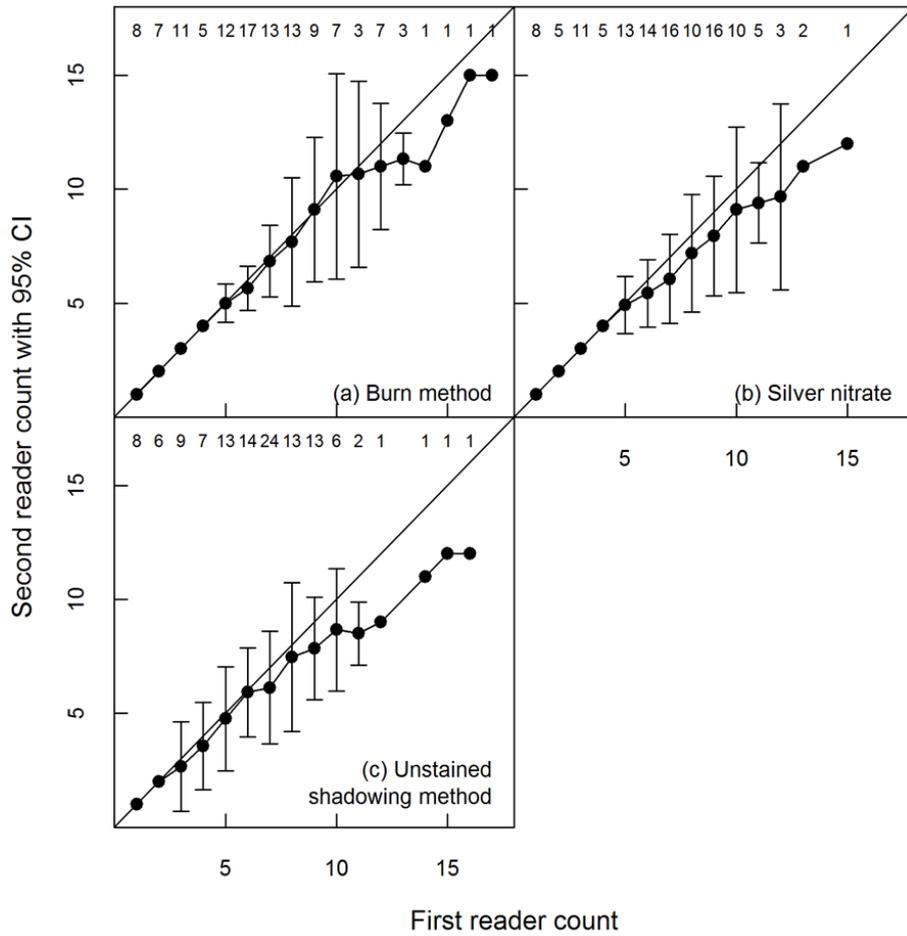


Fig. 3-8 Bias-plots for (a) the burn method, (b) silver nitrate impregnation, and (c) the unstained shadowing method between two readers. Each error bar represents the 95% confidence interval for the mean band count assigned by the second reader to all samples assigned a given band count by the first reader. The 1:1 equivalence line is also shown.

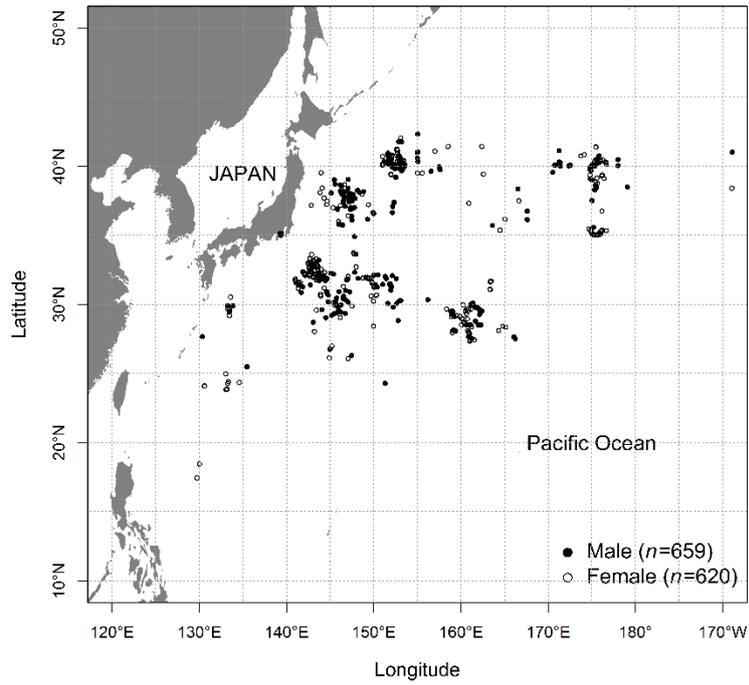


Fig. 4-1 Sampling locations for the blue shark in the western North Pacific Ocean. Black and white circles indicate males and females, respectively.

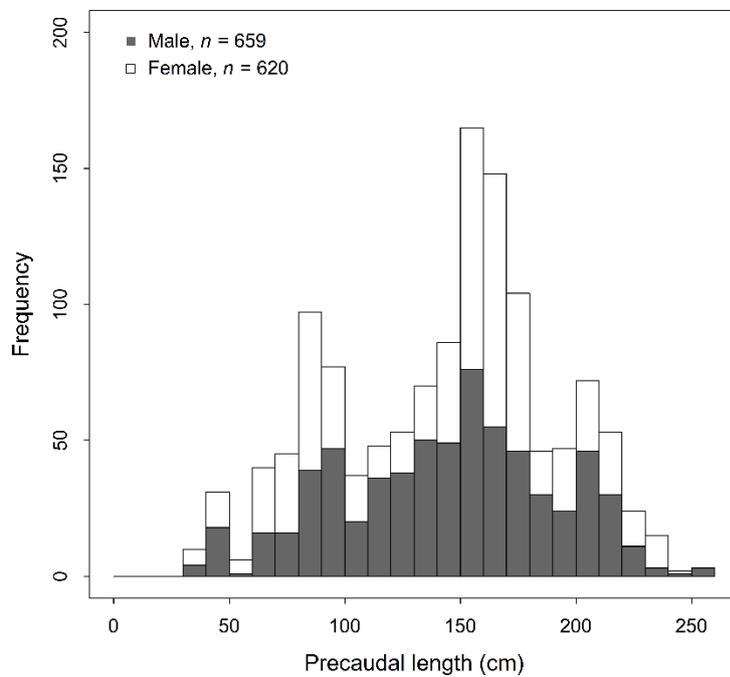


Fig. 4-2 Length-frequency distribution of male and female blue sharks used for the ageing analysis.

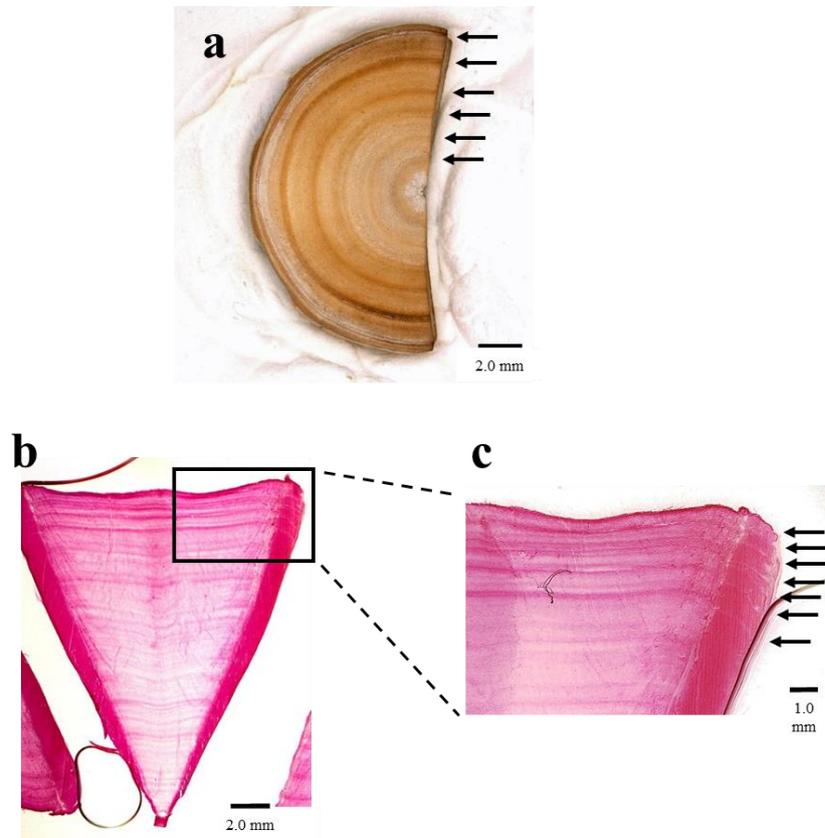


Fig. 4-3 Images of blue shark vertebra processed by (a) burn method and (b) thin sectioning method stained with Arizarin Red. Black circles shows the observed growth bands for sharks (a) 181 cm PCL, (b) 252 cm PCL, respectively.

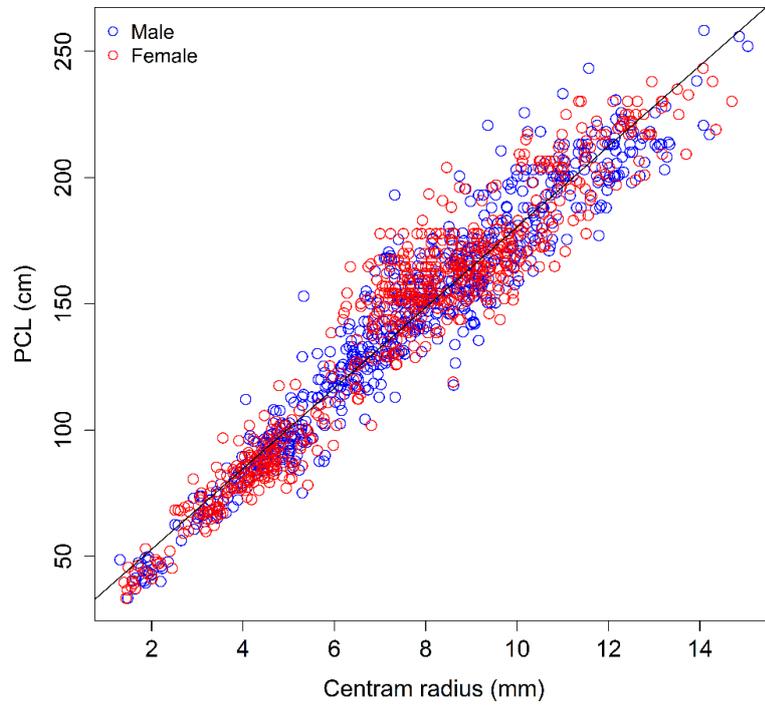


Fig. 4-4 Relationship between the vertebral centrum radius (CR) and precaudal length (PCL) for blue shark in the western North Pacific Ocean.

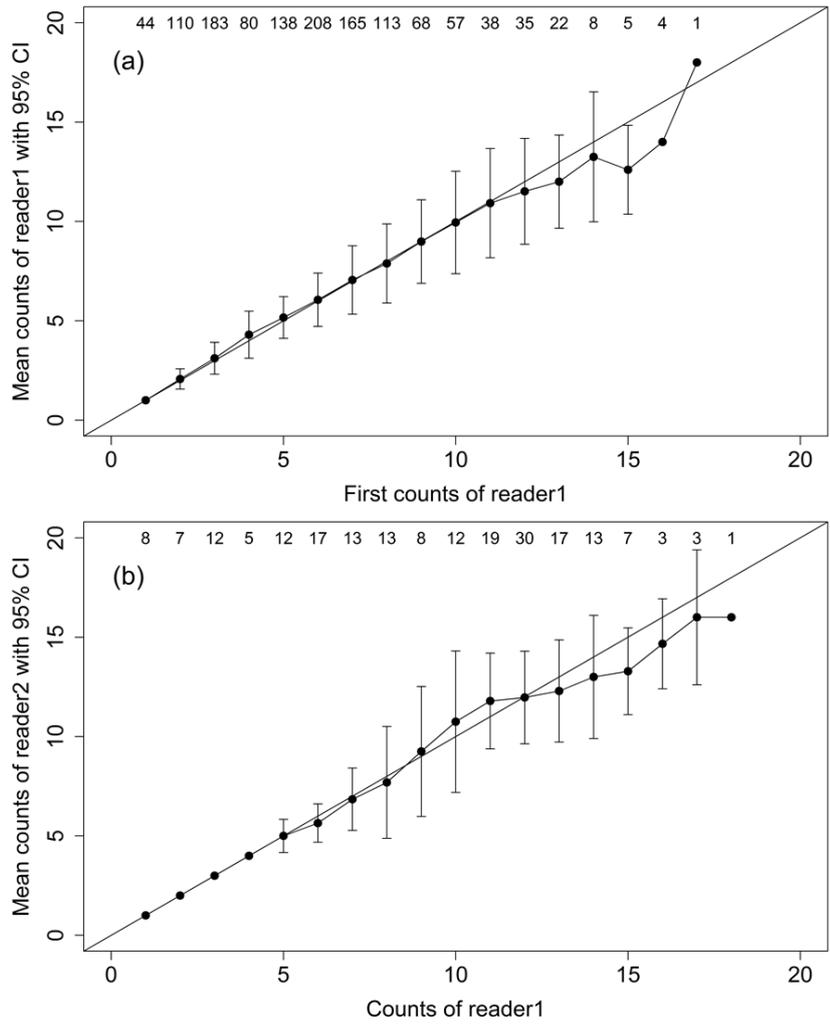


Fig. 4-5 Age-bias plots of pair-wise comparison between first and second count by reader1 (a) and first and second reader (b) for blue shark vertebral counts. Each error bar represents the 95% confidence interval. The 1:1 equivalence line is also presented. Numbers denote the sample sizes at each count.

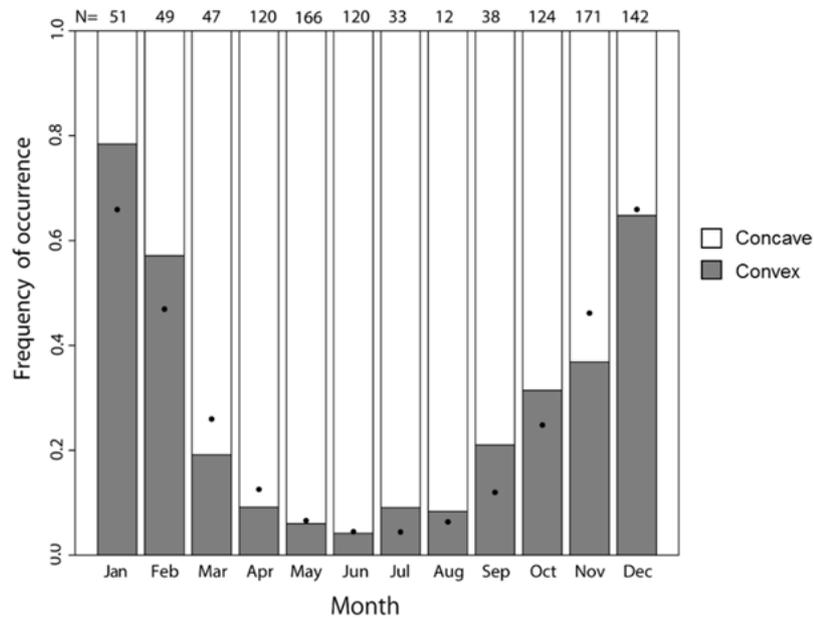


Fig. 4-6 Monthly frequency changes of convex and concave structures on centrum edge for blue sharks smaller than 200 cm PCL. Circles denote values predicted probability of annual cycle from Okamura and Semba's model (2009). The numbers above represent sample size per month.

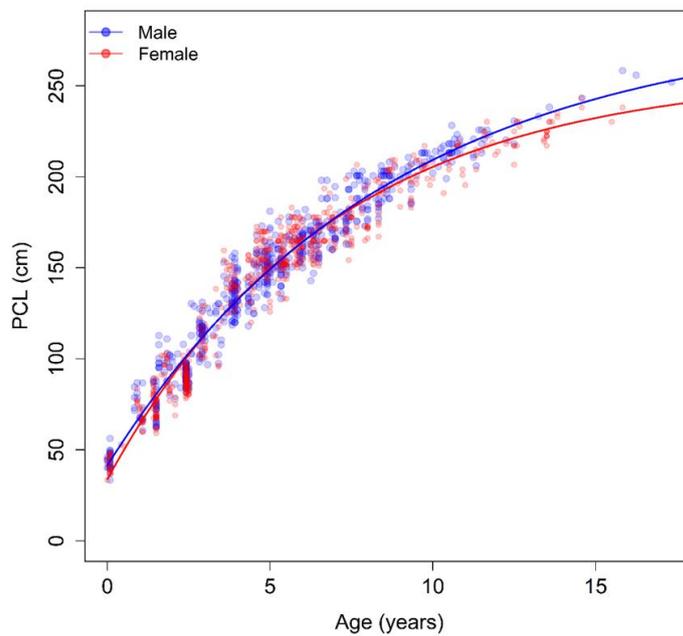


Fig. 4-7 Von Bertalanffy growth curves fitted to observed length at age data for blue shark in the western North Pacific Ocean.

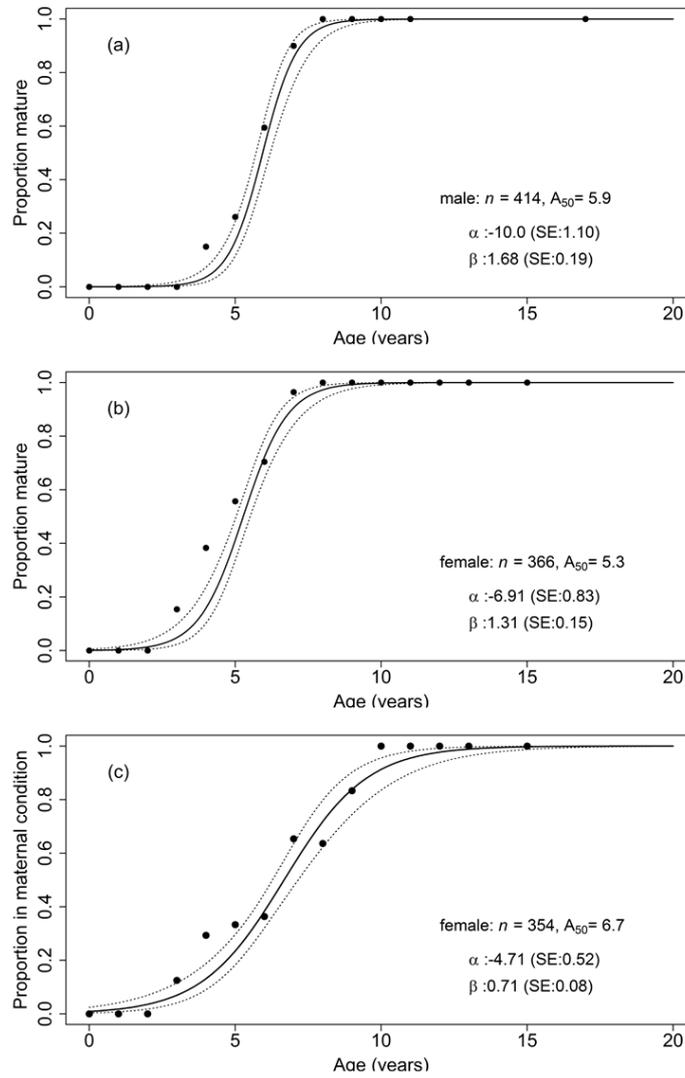


Fig. 4-8 Maturity and maternity ogives for blue shark. (a) Maturity ogives for males, (b) females, and (c) maternity ogive for females. Age class interval is 1-year. Dotted lines indicate 95% confidence intervals.

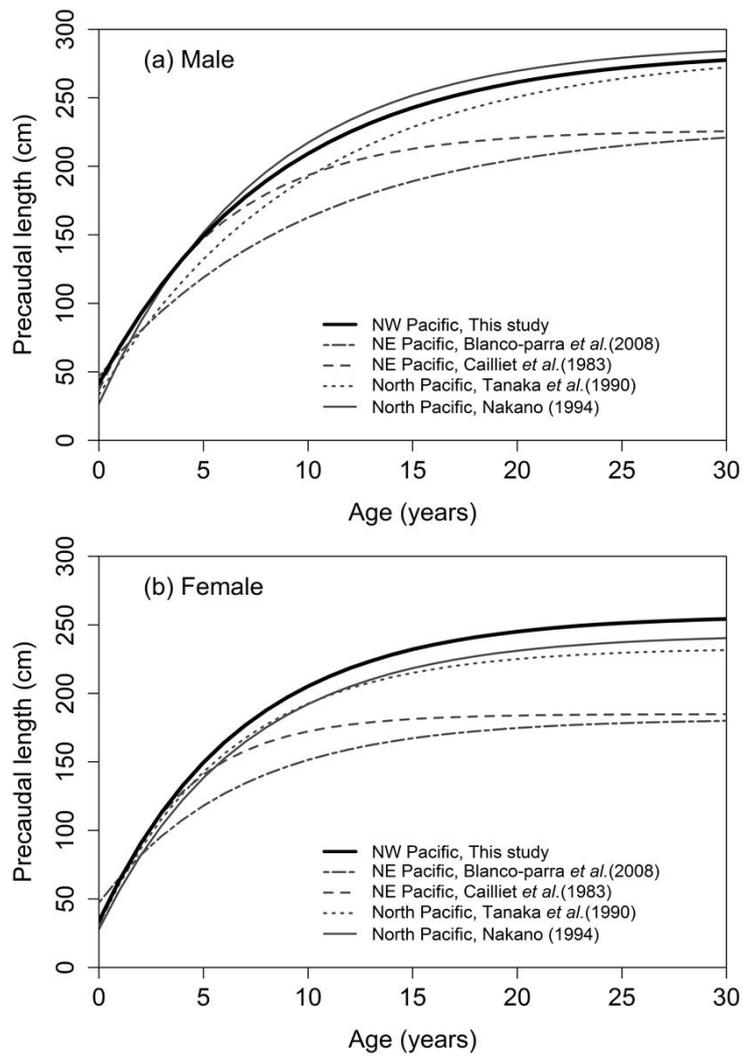


Fig. 4-9 Comparison of growth curves to those reported in previous studies of North Pacific blue shark.

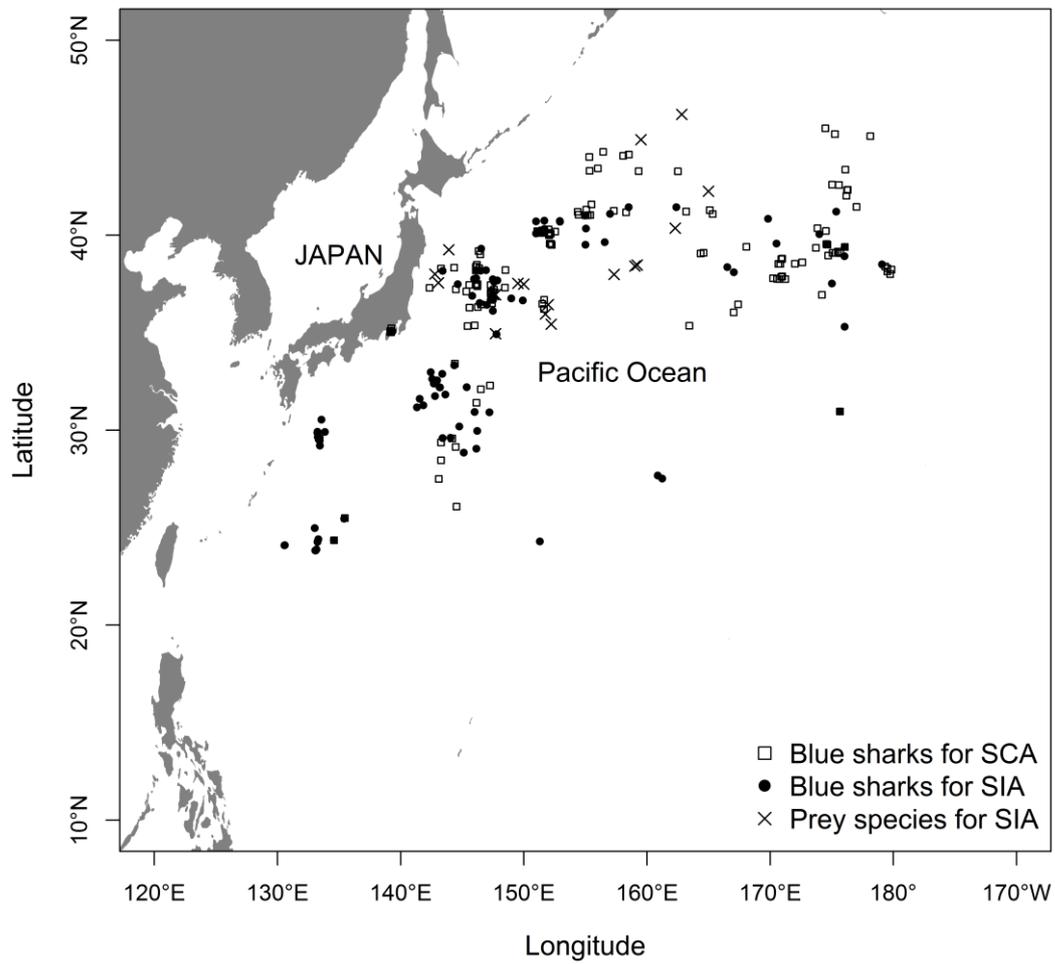


Fig. 5-1 Blue shark and prey species sampling sites in the western North Pacific Ocean. Squares denote the blue shark samples for the stomach contents analysis (SCA), black circles are the blue shark samples for the stable isotope analysis (SIA), and crosses are the prey species for SIA, respectively.

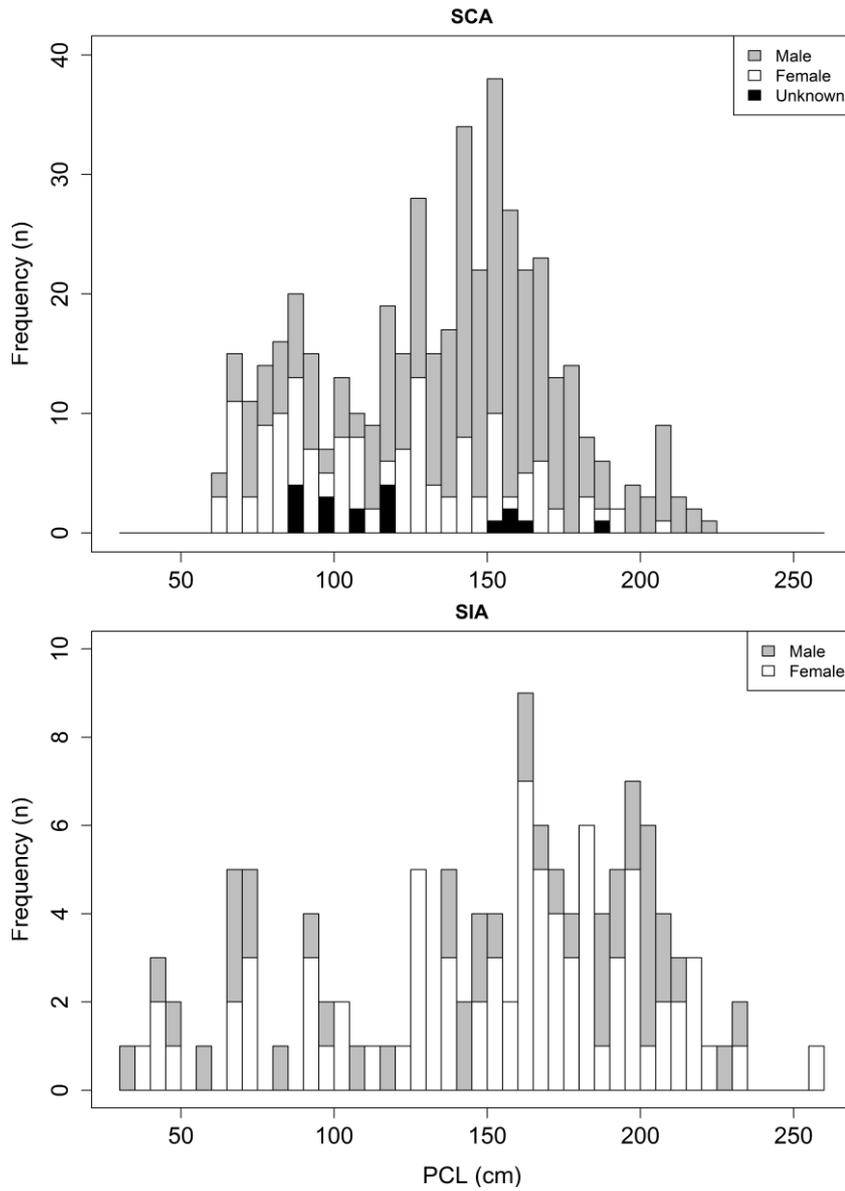


Fig. 5-2 Length distribution of blue shark in the western North Pacific Ocean for the stomach contents analysis (SCA: upper) and for the stable isotope analysis (SIA: lower), respectively.

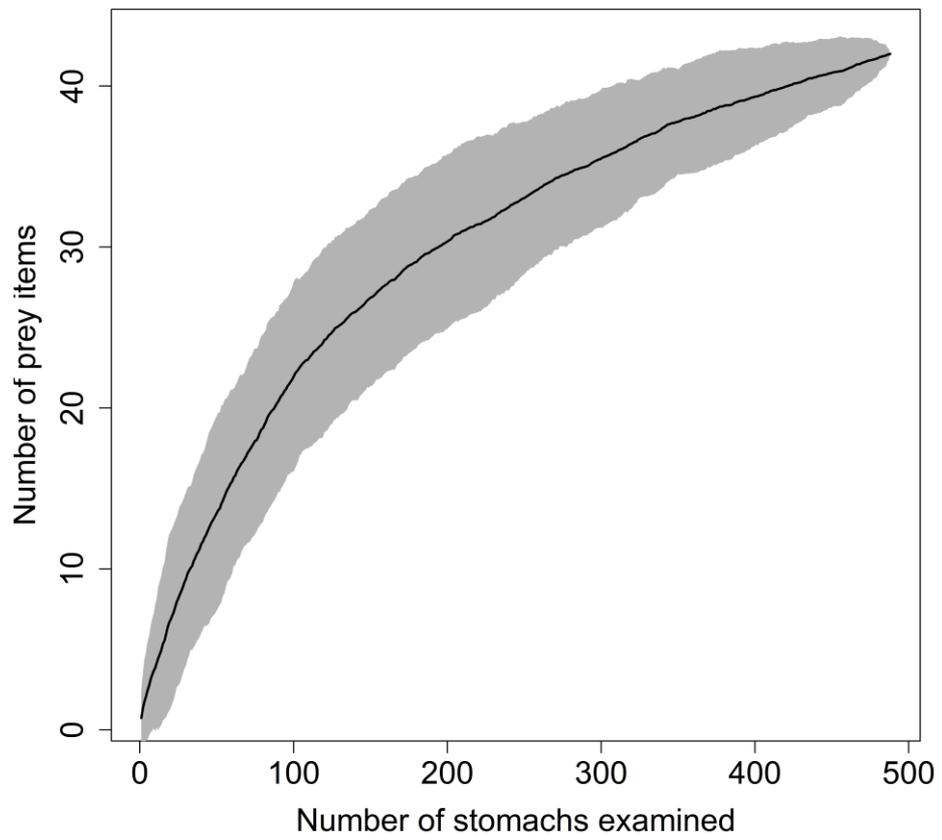


Fig. 5-3 Randomized cumulative prey curve for the blue shark in the western North Pacific Ocean.

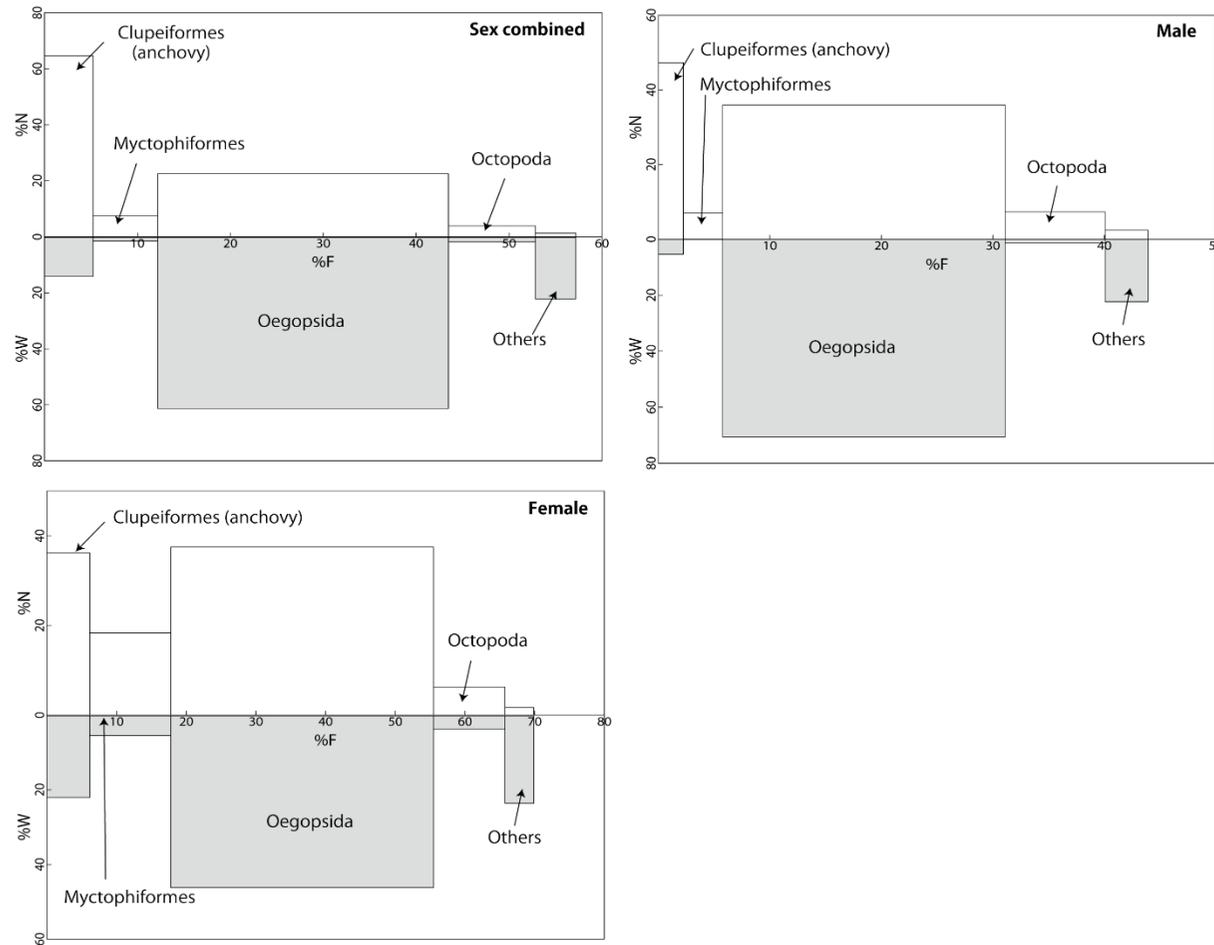


Fig. 5-4 Percentage by number (%N), percentage by weight (%W), and percentage frequency of occurrence (%F) of the blue shark stomach contents in the western North Pacific Ocean.

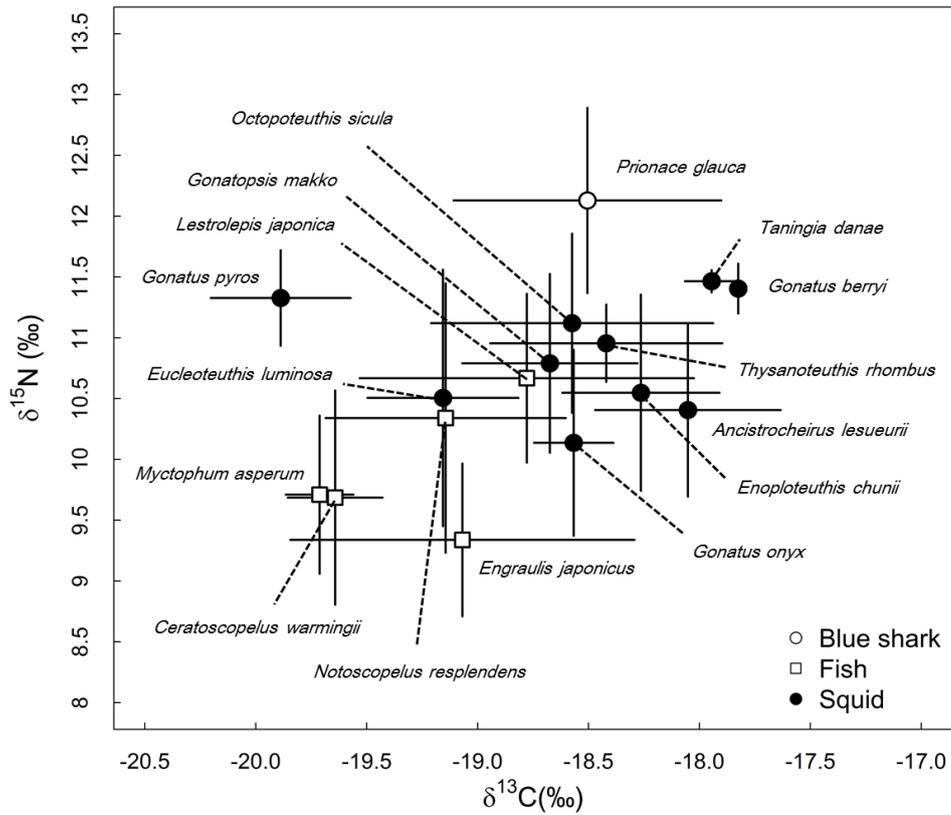


Fig. 5-5 Relationship between $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values of blue shark and its prey items. White circles, black circles, and white squares represent mean stable isotope ratios for blue shark, squid, and other fish, respectively. Vertical and horizontal bars represent standard deviations.

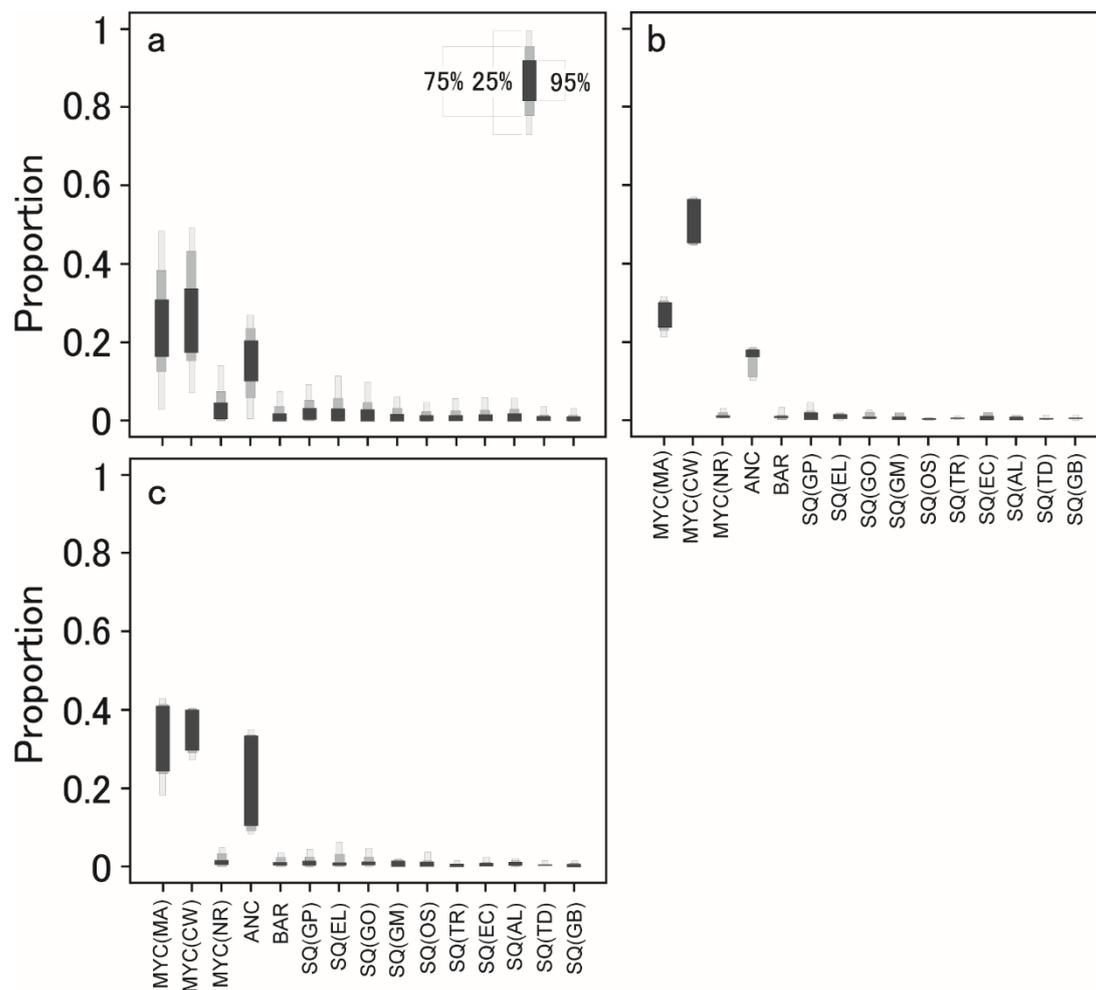


Fig. 5-6 Contribution of potential prey to the diet of blue shark according to the Stable Isotope Analysis in R (SIAR) and three different discrimination factors; a: Kim *et al.* (2012), b: Hussey *et al.* (2009), c: DeNiro and Epstein (1981). Results are shown as 95%, 75%, and 25% credible intervals for each prey taxon. Abbreviations are defined in Table 5-6.