

能登周辺海域におけるマイワシ仔魚とカタクチイワシ仔魚の摂餌生態の違い

メタデータ	<p>言語: Japanese</p> <p>出版者:</p> <p>公開日: 2024-02-15</p> <p>キーワード (Ja): マイワシ; カタクチイワシ; 仔魚, 摂餌選択性; カイアシ類ノープリウス幼生; 日本海</p> <p>キーワード (En):</p> <p>作成者: 森本, 晴之, 北島, 聡, 高橋, 卓, 後藤, 常夫, 井口, 直樹</p> <p>メールアドレス:</p> <p>所属: 水産研究・教育機構, 水産研究・教育機構, 上越環境科学センター, 水産研究・教育機構 (退職), 水産研究・教育機構</p>
URL	https://fra.repo.nii.ac.jp/records/2000168

1 表題：能登周辺海域におけるマイワシ仔魚とカタクチイワシ仔魚の摂餌生態の
2 違い

3 ランニングタイトル：マイワシ仔魚とカタクチイワシ仔魚の摂餌生態

4 著者：森本晴之^{1,*}，北島 聡²，高橋 卓³，後藤常夫^{1,a}，井口直樹¹

5 要旨：

6 能登周辺海域において，主産卵期 5 月にマイワシ・カタクチイワシ仔魚の採集
7 を行い，開口直後の食性を比較した．主要な餌は両種ともにカイアシ類の卵と
8 *Oithona* 属のノープリウス幼生であり，仔魚の体長が増大するにつれて摂餌可能
9 な餌が大型になった．体長 5–10 mm の仔魚の空胃率はカタクチイワシの方が高
10 く，成長するにつれてその割合は増加した．またカタクチイワシ仔魚はマイワシ
11 仔魚に比べて，より早い成長段階から比較的体長・体幅の大きな餌を捕食してお
12 り，大型な餌生物に対する選択性が強かった．マイワシ仔魚の相対的に小型の餌
13 料の捕食は，エネルギー効率は低いものの，比較的分布密度が高いカイアシ類の
14 卵やノープリウス幼生への依存度を高める摂餌様式と考えられた．一方，カタク
15 チイワシ仔魚は，早期の発育段階から比較的分布密度が低く摂餌成功率は低い
16 ものの，大型でエネルギー効率が高いコペポダイト幼生や成体への依存度を早
17 める摂餌様式と示唆された．

18 所属・住所：

19 ¹ 国立研究開発法人 水産研究・教育機構 水産資源研究所 新潟庁舎

20 〒951-8121 新潟県新潟市中央区水道町 1 丁目 5939-22

21 ² 国立研究開発法人 水産研究・教育機構 水産資源研究所 長崎庁舎

22 〒851-2213 長崎県長崎市多以良町 1551-8

23 ³ 一般財団法人 上越環境科学センター

24 〒942-0063 新潟県上越市下門前 1666 番地

25 ^a 退職

26 * *Corresponding author: Email: morimoto_haruyuki53@fra.go.jp*

27 キーワード :

28 マイワシ, カタクチイワシ, 仔魚, 摂餌選択性, カイアシ類ノープリウス幼
29 生, 日本海

30

31 Title: Comparison of diets between larval Japanese sardine *Sardinops melanostictus* and
32 Japanese anchovy *Engraulis japonicus* captured simultaneously around the Noto
33 Peninsula, southern Japan Sea

34 Running Head: Feeding ecology of larval sardine and anchovy

35 Authors: Haruyuki Morimoto^{1,*}, Satoshi Kitajima², Takashi Takahashi³, Tsuneo Goto^{1,}
36 ^a, Naoki Iguchi¹

37 ¹*Niigata Station, Fisheries Resources Institute, Japan Fisheries Research and Education*
38 *Agency, 1-5939-22 Suido-cho, Chuo-ku, Niigata 951-8121 Japan*

39 ²*Nagasaki Station, Fisheries Resources Institute, Japan Fisheries Research and*
40 *Education Agency, 1551-8 Tairamachi, Nagasaki 851-2213 Japan*

41 ³*Jouetsu Environmental Science Center, 1666 Shimomonzen, Jouetsu, Niigata 942-0063*
42 *Japan*

43 ^a*retired*

44 * *Corresponding author: E-mail: morimoto_haruyuki53@fra.go.jp*

45 Key words:

46 sardine, anchovy, larvae, feeding selectivity, copepod nauplii, Japan Sea

47

48

49

50

51 はじめに

52 マイワシ *Sardinops melanostictus* Temminck et Schlegel とカタクチイワシ *Engraulis*
53 *japonicus* Houttuyn は、その分布域が生活史を通じて重なっている（後藤・平井、
54 1999; 河野, 2006; Mizuno et al., 2010; 久保田ほか, 2013; 安江ほか, 2013;
55 Nishikawa et al., 2022）。だが、両種はその資源量の多寡が入れ替わるように長期
56 的に変化し、いわゆる魚種交替現象を起こしてきた（川崎, 1993）。マイワシの
57 資源量は 1980 年代に非常に高かったが、1990 年代から 2000 年代にかけて低い
58 状態が続き、2010 年頃を境に増加傾向を示している（古市ほか, 2019）。他方、
59 カタクチイワシの資源量は 1990 年代から 2000 年代にかけて比較的高い状態が
60 続いたが、2010 年代に入って低くなっている（上村ほか, 2019）。日本周辺以
61 外でも、マイワシ科とカタクチイワシ科の魚種交替はカリフォルニア海流域、フ
62 ンボルト海流域、ベンゲラ海流域等で生じている（Kawasaki, 1983）。この資源量
63 変動は海域間でほぼ同期しており、全球的な気候変動やそれに伴って引き起こ
64 される海洋生態系の変化（海洋レジームシフト）に起因する変化である可能性が
65 強く指摘されている（Kawasaki, 1991, 1992）。より具体的には、気候変動がもた
66 らす水温等の物理環境の変化や、物理環境の変化によって引き起こされる餌の
67 個体数やサイズの変化が、マイワシとカタクチイワシの成熟時期、産卵時期、卵
68 質、仔魚の成長等に変化をもたらし、その結果優占する魚種が変化すると考えら
69 れている（Takasuka et al., 2007, 2008; 船越, 2013）。

70 冒頭述べたように日本周辺のマイワシ・カタクチイワシにおいては産卵・成育
71 場が重複している。そのことは成育場の餌料条件が同じという下で、魚種交替現
72 象が起こっていることを示す。両種仔魚は主に、カイアシ類のノープリウス幼生
73 やコペポダイト幼生を食べることが知られている（横田ほか, 1961; 桑原・鈴木,
74 1984; 中田, 1995, 1997; 平川・後藤, 1996; Hirakawa and Ogawa, 1996; Hirakawa
75 et al., 1997; Okazaki et al., 2019）。また、マイワシとカタクチイワシの摂餌器官構

76 造の差は初期生活期においては大きな差が見られず，発育によって生じると考
77 えられている（田中，2006）．このことは両種の仔魚期における食性が類似し，
78 餌料の競合が示唆されるが，はたして摂餌するカイアシ類ノープリウス幼生の
79 サイズや種の重要度，選択性に違いはないのであろうか．だが，両種の仔魚を同
80 所的に採集し，比較した研究は数例に限られ（Takagi et al., 2009; Okazaki et al.,
81 2019） ， 特に，開口直後から体長 10 mm 未満の仔魚を同所で採集し，摂餌生態
82 や餌料環境を比較した例は皆無である．

83 そこで，本研究では産業重要種であるマイワシ，カタクチイワシにおける魚種
84 交替のメカニズムの解明に寄与することを目的とし，仔魚期における摂餌生態
85 の違いを明らかにするため，開口直後の仔魚に注目し，能登周辺海域のマイワシ
86 とカタクチイワシの重要餌生物とそのサイズ，摂餌選択性に違いがあるか検討
87 を行った．

88

89 材料と方法

90 能登周辺海域は対馬暖流域のマイワシ・カタクチイワシの主産卵場の 1 つであ
91 り，両種ともに 5 月頃に産卵を行っている（石垣ほか，1959; 伊東，1966; 後藤・
92 平井，1999）．この海域の動物プランクトンは能登半島の先端を境に東西で構成
93 種が大きく異なり，西側では暖水系種が，東側では冷水系種が卓越することが指
94 摘されている（Kodama et al., 2018a）．本研究ではこれに従い，調査海域を能登
95 半島先端で分け，半島よりも東側を東海域，北ないし西側を西海域として各種解
96 析を行った（Fig. 1）．

97 試料は，漁業調査船みずほ丸により 2011 年 5 月 24–28 日および 2012 年 5 月
98 22–28 日に新潟県上越沖から若狭湾までの沿岸に設定した 26 定点で採集した．
99 マイワシとカタクチイワシの仔魚はボンゴネット（口径: 70 cm，網目: 0.5 mm）
100 を，深度 75 m ないし海底直上 5 m から表面まで傾斜曳することで得た．また，

101 仔魚の生息場の餌料生物は、ボンゴネットの曳網直前に改良型ノルパックネット
102 ト（口径: 45 cm, 網目: 0.06 mm）を深度 50 m ないし海底直上 5 m から表面まで
103 鉛直曳することで得た。各ネットのろ水量は、開口部に取り付けた較正済のろ水
104 計（離合社）を用いて測定した。ボンゴネットと改良型ノルパックネットで採集
105 した試料は、船上で直ちにそれぞれ終濃度 5%, 2%となるように中性ホルマリン
106 を添加して固定し、陸上研究室に持ち帰った。

107 いわし類仔魚は餌を視認して捕食することが知られており（Arthur, 1976）、夜
108 間のマイワシ仔魚は消化管内容物が昼間よりも顕著に少ない（平川・後藤, 1996）。
109 そのため、仔魚の採集は日出後から日没前までの間に行った。また、マイワシ・
110 カタクチイワシ仔魚は昼間には主に表層近傍に分布することから（小西, 1980;
111 中田・今井, 1981; 桑原・鈴木, 1984; 松尾ほか, 1997）、改良型ノルパックネッ
112 トの曳網は水深 50 m までとした。

113 マイワシとカタクチイワシの仔魚はボンゴネット採集試料から抽出・同定し、
114 脊索長（NL; 以下では体長とする）を測定し、消化管内容物を同定・計数した。
115 これらの解析には、マイワシ仔魚 240 個体と、カタクチイワシ仔魚 487 個体を
116 供した（Table 1）。

117 各個体はメチレンブルー-乳酸溶液に浸し、体長を実体顕微鏡下で 0.1 mm の
118 精度で測定した後、解剖針で消化管を体軀から切り離して切開し、内容物を取り
119 出した。消化管内容物は実体顕微鏡と光学顕微鏡を用いて可能な限り詳細に分
120 析し、主要な餌料生物であったカイアシ類ノープリウス幼生については光学顕
121 微鏡下で、Table 2 の通りに分類した。ノープリウス幼生は識別が不可能なもの
122 は文献を参考に、いくつかの種をタイプにまとめるか、目レベルの分類にとどめ
123 た。消化管内容物は同定計数後、その体長と体幅を生物顕微鏡下で 0.01 mm の
124 精度で測定し、回転楕円体と仮定してその体積を算出した。

125 各餌料生物の重要度は、餌料生物の消化管内の総数に対する個体数比（%N）

126 と体積比 (% V), 餌料生物の消化管内への出現頻度 (% F), および餌料重要度指
127 数比 (% IRI) で評価した (Pinkas et al., 1971). ある餌料生物 i の % IRI は以下の
128 式で算出される:

$$130 \quad IRI_i = (\%N_i + \%V_i) \cdot \%F_i \quad (1)$$

$$131 \quad \%IRI_i = \frac{IRI_i}{\sum IRI} \quad (2)$$

129 ここで, $\sum IRI$ は各餌料生物の IRI の和である.

132 環境中の餌料生物は, カイアシ類の成体とコペポダイト幼生が 200 個体以上
133 計数できる範囲で分割し, 実体顕微鏡および光学顕微鏡を用いて同定・計数した.
134 コペポダイト幼生については, 属レベルまでの識別を行い, 成体については可能
135 な限り種の把握に努め, Table 2 の通りに分類した. カイアシ類以外の動物プラ
136 ンクトンについては, 端脚類, オキアミ類, 毛顎類, 尾虫類, 枝角類を計数した.

137 仔魚の摂餌選択性は, 環境中と仔魚消化管内の餌料生物の組成に基づいて
138 Chesson の摂餌選択性指数 α (Chesson, 1978) で評価した:

$$139 \quad \alpha_i = \frac{r_i/p_i}{\sum_{k=1}^n r_k/p_k} \quad (3)$$

140 ここで, r_i と p_i はそれぞれ, 分類群 i の消化管内と生息環境中に占める割合で
141 ある. 環境中に出現した餌種数が n の時, $\alpha_i > 1/n$ で正の選択性, $\alpha_i < 1/n$ で負の選
142 択性を示すものとなる. α はマイワシとカタクチイワシのそれぞれについて, 体
143 長別 (6 mm 未満, 6mm 以上 9 mm 未満, 9 mm 以上の 3 区間), 海域別 (東海域,
144 西海域) に算出した.

145 摂餌選択性指数 α の統計検定は, 分類群 i の r_i/p_i ($=K_i$) に対する検定である
146 Manly の方法 (Manly et al., 2002) で行った. 具体的には χ^2 -検定に基づき, K_i の
147 Bonferroni の信頼区間を推定して, その信頼区間が 1 を跨ぐ (中立) か, 跨がな
148 い (有意に高い, 低い) かで検定した. 信頼水準 95% および 99% における信頼
149 区間の上限と下限はそれぞれ $K_i \pm Z_{0.05/2} \cdot S.E.(K_i)$, $K_i \pm Z_{0.01/2} \cdot S.E.(K_i)$ で, $Z_{0.05/2}$

150 および $Z_{0.01/2}$ は標本数に無関係に、それぞれ 1.960, 2.576 である。標準誤差 $S.E. (K_i)$
151 は以下の式で求めた:

$$152 \quad S.E. (K_i) = K_i \sqrt{\frac{1-r_i/100}{n_r} + \frac{1-p_i/100}{n_p}} \quad (4)$$

153 ここで、 r_i と p_i は前述の通りで、 n_r と n_p はそれぞれ分類群 i の消化管内と生息環
154 境中の個体数密度である。

155

156 結果

157 仔魚の体長・摂餌個体の出現割合

158 2011 年に採集された仔魚の平均体長は、東海域ではマイワシ 5.8 mm, カタクチ
159 イワシ 5.9 mm, 西海域ではマイワシで 6.6 mm, カタクチイワシで 7.1 mm であ
160 り、両海域とも 2 種間に有意差は認められなかった (Welch の t -検定, $p>0.05$;
161 Table 1)。摂餌個体の平均体長においても同様に、両海域とも 2 種間に有意差は
162 認められなかった。2012 年においては、東海域ではマイワシ 8.2 mm, カタクチ
163 イワシ 5.9 mm, 西海域ではマイワシで 6.8 mm, カタクチイワシで 6.1 mm であ
164 り、両海域ともマイワシがカタクチイワシに比べて有意に大きかった (それぞれ,
165 $p<0.001$, $p<0.05$)。摂餌個体の平均体長においては、東海域では有意な差は認め
166 られなかったが、西海域においてはマイワシがカタクチイワシに比べて有意に
167 大きかった ($p<0.05$)。

168 摂餌個体が占める割合は、2011 年の東海域ではマイワシ 61%, カタクチイワ
169 シ 41%, 西海域ではマイワシ 41%, カタクチイワシ 30%で、両海域ともマイワ
170 シの方がカタクチイワシよりも高かった。同様の傾向は 2012 年にもみられ、東
171 海域ではマイワシ 40%, カタクチイワシ 34%, 西海域ではマイワシ 67%, カタ
172 クチイワシ 57%であった。空胃率を体長区間別でも、2012 年の 8–9 mm 区
173 間を除き、5–10 mm の大部分の区間でマイワシの方がカタクチイワシよりも空

174 胃率が低かった (Fig. 2). ただし, この体長 5-10 mm の範囲では両種ともに
175 長が大きくなるにつれて空胃率は増減しつつ増加傾向を示し, 空胃個体が増加
176 した.

177

178 消化管内容物

179 マイワシ・カタクチイワシ摂餌仔魚の消化管内容物は, 2011 年, 2012 年とも主
180 にカイアシ類の卵, ノープリウス幼生, コペポダイト幼生および成体で構成され
181 ていた (Fig. 3). 消化管内容物は仔魚の体長に応じて大きくなっており, 体長が
182 小さいうちはカイアシ類の卵とノープリウス幼生の割合が高いが, 体長が大き
183 くなるにつれてカイアシ類卵の割合が減少し, より大きなノープリウス幼生が
184 主体となった. カイアシ類卵の出現割合は, マイワシでは体長 7.0 mm 未満まで
185 比較的高かったが, カタクチイワシでは体長 4.5 mm 以上では急減し, より小
186 さいうちにノープリウス幼生が主体となった. さらに体長が大きくなると, カイ
187 シ類のノープリウス幼生よりも大きなコペポダイト幼生や成体の割合が高くな
188 っていた. 仔魚の体長増大に伴うコペポダイト幼生の出現割合の増加は, 特に
189 2011 年においてはカタクチイワシがマイワシに比べて顕著であった.

190 このような消化管内容物のサイズの大型化は, カタクチイワシの方がマイワ
191 シよりも小さな体長で生じていた. マイワシ・カタクチイワシ仔魚の体長と消化
192 管から出現したカイアシ類のノープリウス幼生, コペポダイト幼生および成体
193 の体長, 体幅との関係について, 両仔魚別に 2011 年と 2012 年の東西海域を合
194 計して Fig. 4 に示した. 両仔魚とも摂餌した餌料の体長・体幅の最大値はとも
195 に, 仔魚体長の増大に伴って増加する傾向が認められたが, その増加の程度はカ
196 タクチイワシがマイワシに比べて大きかった.

197 消化管から最も多く出現した (後述) *Oithona* 属カイアシ類である *O. similis* と
198 *O. atlantica* type のノープリウス幼生について, 消化管出現個体の体長頻度分布

199 をみると (Figs. 5, 6), 2011 年, 2012 年の東南海域ともに, マイワシ仔魚に比べ
200 カタクチイワシ仔魚の方が大きい階級の頻度が高かった. 特に *Oithona* 属の中で
201 も最も大型な *O. atlantica* type の幼生においては, 2012 年の東南海域, 西南海域では
202 ともに有意水準 1%未満の有意差(Mann-Whitney の *U* 検定)が認められた(Fig. 6).
203 このことから, カタクチイワシ仔魚は海域に分布する *Oithona* 属カイアシ類ノー
204 プリウス幼生に対して, マイワシ仔魚に比べより体長の大きな幼生を摂餌する
205 ことが推察された.

206 マイワシ仔魚の消化管から出現した餌料生物を種・属レベルでみると (Table
207 3), 特に多かったのは *Oithona atlantica* type と *Oithona similis* のノープリウス幼
208 生であり, 個体数比 (%*N*) でそれぞれ 2011 年の東南海域では 25.0%, 25.0%, 西
209 南海域では 54.0%, 26.5%を, 2012 年の東南海域では 52.9%, 27.1%, 西南海域では 35.6%,
210 43.8%と高い割合を占めた. これら 2 群に加え, 2011 年の東南海域ではカイアシ類
211 卵が多数出現し, 41.7%を占めた. *O. atlantica* type と *O. similis* のノープリウス幼
212 生は体積比 (%*V*)・出現頻度 (%*F*) も比較的高かった. その結果, これら 2 群
213 は重要度指数比 (%*IRI*) も高い値となり, 2011 年には東南海域で 54.4%, 西南海域
214 で 93.1%を, 2012 年には東南海域で 94.6%, 西南海域で 94.4%を占めた. 2011 年の東
215 南海域ではこれらに次いでカイアシ卵が 41.8%の重要度指数比を占め, 上位 3 群だ
216 と 96.2%とほぼ全てを占めた.

217 カタクチイワシ仔魚でもマイワシ仔魚同様, 消化管からは *O. atlantica* type と
218 *O. similis* のノープリウス幼生が比較的多数出現した (Table 4). これら 2 群は個
219 体数比でそれぞれ 2011 年には東南海域で 1.3%, 48.7%, 西南海域で 19.5%, 40.6%を,
220 2012 年には東南海域で 29.0%, 45.2%, 西南海域で 22.6, 63.9%を占めた. また, 2011
221 年の東南海域ではカイアシ類卵が多数出現し, 個体数比で 27.6%を占めた. *O.*
222 *atlantica* type と *O. similis* のノープリウス幼生・カイアシ類卵は体積比・出現頻
223 度も比較的高かったが, 2011 年にはこれらに加えて, 東南海域では *O. similis* の成

224 体と *Oithona* 属のコペポダイト幼生が，西海域では *Paracalanus* 属のコペポダイ
225 ト幼生が，それぞれ比較的高い体積比を占めた．重要度指数比では *O. atlantica*
226 type と *O. similis* のノープリウス幼生の占める割合が高く，2011 年には東海域で
227 57.8%，西海域で 74.7%，2012 年には東海域で 95.2%，西海域で 97.4%を占めた．
228 2011 年の東海域ではカイアシ類卵の重要度指数比が 21.9%と次いで高く，
229 *Oithona* 属ノープリウス幼生 2 群と合わせて 79.7%を占めていた．

230 マイワシ・カタクチイワシ仔魚ではともに *Oithona* 属 2 群のノープリウス幼生
231 が高い重要度指数比を示したが，その傾向は異なっていた．すなわち，マイワシ
232 に比べてカタクチイワシでは *O. atlantica* type のノープリウス幼生の重要度が低
233 く ($p < 0.05$, Tukey 検定)，一方，*O. similis* のノープリウス幼生の重要度が高か
234 った ($p < 0.05$, Tukey 検定)．また，マイワシでは両年ともに上位 3 群以外に重要
235 度指数比が 5%を超える餌料生物がなかったのに対し，カタクチイワシでは 2011
236 年に上位 3 群に加えて，東海域では *O. similis* の成体や *Paracalanus* type のノー
237 プリウス幼生が，西海域では *Paracalanus* 属のコペポダイト幼生や *Paracalanus*
238 type のノープリウス幼生が 5%を超え，比較的高い重要度を占めた．

239

240 仔魚の生息環境の動物プランクトン群集

241 調査海域 (Fig. 1) に出現した各種動物プランクトンの平均個体数密度 (個体 \cdot m^{-3})
242 について東海域，西海域毎に合計した値は，2011 年，2012 年ともに東海域に比
243 べて西海域の方が高かった (Table 5)．2011 年の東海域では *Oithona similis* ノー
244 プリウス幼生が 23,848 個体 m^{-3} で最も高く，これに *Paracalanus* type ノープリ
245 ウス幼生 (9,494 個体 \cdot m^{-3})，*Oithona atlantica* type ノープリウス幼生 (4,549 個体
246 \cdot m^{-3}) が続き，これら上位 3 群は全動物プランクトン個体数密度の 60.4%を占め
247 た．これら 3 群の他にはカイアシ類卵 (4,233 個体 \cdot m^{-3})，*Oithona* 属コペポダイ
248 ト幼生 (3,590 個体 \cdot m^{-3})，*O. similis* 成体 (3,451 個体 \cdot m^{-3}) が全個体数密度の 5%

249 以上を占め、比較的高い割合を占めた。西海域でも同様に、*O. similis*, *Paracalanus*
250 *type*, *O. atlantica type* の3群のノープリウス幼生が全個体数密度の60.6%を占め、
251 次いで *Oithona* 属コペポダイト幼生と *O. similis* 成体が多かった。ただし、カイ
252 アシ類卵は東海域よりも顕著に低かった。また、上位3群の中では、東海域に比
253 べて *O. similis* のノープリウス幼生の個体数密度がやや低く、*Paracalanus type*,
254 *O. atlantica type* のノープリウス幼生の個体数密度がやや高かった。

255 2012年も2011年と同様に、*O. similis*, *Paracalanus type*, *O. atlantica type* の3
256 群のノープリウス幼生が優占していた。これらの他には、東海域では *Oithona* 属
257 のコペポダイト幼生と、*O. similis* と *Clausocalanus pergens* の成体が、西海域では
258 *Clausocalanus* 属のコペポダイト幼生と *O. similis* の成体が、全個体数密度の5%
259 以上を占めていた。

260

261 摂餌選択性

262 マイワシ・カタクチイワシ仔魚が摂餌した種別・ステージ別カイアシ類について、
263 環境中と仔魚消化管内の組成に基づいて算出した Chesson の摂餌選択性指数 α
264 を仔魚の体長別に Table 6 に示した。マイワシ仔魚は、体長6 mm未満ではカイ
265 アシ類卵や *Oithona atlantica type* のノープリウス幼生に対して有意に高い選択性
266 を示した。6 mm以上9 mm未満では *O. atlantica type* のノープリウス幼生に対し
267 て有意に高い選択性を示した一方で、カイアシ類卵は中立の選択性に低下した。
268 さらに9 mm以上になると *O. atlantica type* のノープリウス幼生に加えて *Oncaea*
269 属、*Corycaeus* 属、*Paracalanus* 属のコペポダイト幼生が有意な正の選択性を示す
270 水域・年があった。カタクチイワシ仔魚では体長6 mm未満ではカイアシ類卵と
271 *Oithona similis* のノープリウス幼生に対して有意な正の選択性を示し、
272 *Paracalanus type* ノープリウス幼生は正、中立、負のいずれもあり、*O. atlantica*
273 *type* のノープリウス幼生は捕食があった場合には中立だがやや正に近くマイワ

274 シ仔魚よりも正の選択性は強くなかった．また，*Oithona* 属のコペポダイト幼生
275 は西海域で有意に負の選択性を示した．6 mm 以上 9 mm 未満ではカイアシ類卵
276 は中立もしくは捕食が認められなくなり，*Oithona similis* と *O. atlantica type* のノ
277 ープリウス幼生が有意な正の選択性もしくは中立を示し，*Corycaeus* 属のコペポ
278 ダイト幼生が有意な正の選択性を示す場合があった．9 mm 以上になると
279 *Paracalanus* 属コペポダイト幼生が 2011 年の西海域で有意な正の選択性を示し，
280 他には有意ではなかったが，2011 年の東海域では *Oithona* 属のコペポダイト幼
281 生や中型 *Oithona* 属である *O. similis* の成体，2011 年の西海域では *Calanus* 属コ
282 ペポダイト幼生に対して比較的高い選択性を示した．

283 摂餌選択性指数 α において有意な正の選択性が認められた餌料生物群の数を
284 東西海域別・仔魚体長 3 群別にみるとマイワシ仔魚，カタクチイワシ仔魚で，そ
285 れぞれ 2011 年の東海域が 1 例と 3 例，西海域が 4 例と 4 例，2012 年の東海域が
286 4 例と 0 例，西海域が 3 例と 2 例であり，東海域に比べて西海域の方が有意な正
287 の選択性を示す餌料生物がやや多かった．

288

289 考察

290 マイワシとカタクチイワシの仔魚が捕食できる餌の最大サイズは，体長の増加
291 とともに大きくなることが知られている(平川・後藤, 1996; Hirakawa *et al.*, 1997)．
292 本研究でもマイワシ・カタクチイワシとも，餌の最大サイズは体長が大きくなる
293 につれて大きくなっていったが，その傾向はマイワシよりもカタクチイワシの方
294 がより顕著だった (Fig. 4)．また，カタクチイワシ仔魚はマイワシ仔魚よりも体
295 長が小さいうちに小さなカイアシ類卵の捕食をやめて，小型個体のうちに
296 *Oithona* 属などのコペポダイト幼生を多く捕食していた (Fig. 3, Table 6)．さらに，
297 カタクチイワシ仔魚の消化管内から出現したノープリウス幼生の体長は，マイ
298 ワシ仔魚よりも大きかった (Figs. 5, 6)．本研究では仔魚の体長と口の大きさの

299 関係の解析を行わなかったが、先行研究（代田，1970）によると、摂餌開始時に
300 おける仔魚の全長に対する口径の割合はマイワシ・カタクチイワシ仔魚それぞ
301 れ約 8%，約 7%であり，その後の成長に伴う口径の増大は本研究で対象とした
302 3.1–16.0 mm の仔魚においては両種でほぼ差異はない．これらの結果は，カタク
303 チイワシ仔魚の大型餌への転換は口器の大きさ以外の要因が強いことを強く示
304 唆する．

305 カタクチイワシ仔魚がマイワシ仔魚よりも大型の餌を食べる傾向は，より大
306 型の仔魚（体長 17.0–24.9 mm）や，稚魚，成魚でも指摘されている（van der Lingen
307 et al., 2006; Yasue et al., 2011）．本研究の結果は，これらに加えて開口直後の仔魚
308 でも両種の餌サイズの嗜好性が異なることを指摘する．仔稚魚期の餌量は成長
309 速度と正相関する（Takahashi et al., 2009; Nishikawa et al., 2022）ことを加味する
310 と，早期に大型の餌を捕食できれば成長が速く進み，カタクチイワシ仔魚はマイ
311 ワシ仔魚に比べて餌料の獲得において優位に立てるのかもしれない．

312 一方で，カタクチイワシ仔魚は特に 5.0 mm 以上 10 mm 未満程度の体長にお
313 いて，マイワシ仔魚よりも空胃個体の出現頻度が高かった（Fig. 2）．この空胃個
314 体は，仔魚の体長が大きくなるにつれて増える傾向にあった．一般的にカイアシ
315 類はノープリウス幼生からコペポダイト幼生になると，その遊泳速度や捕食者
316 を避けるための応答速度が早くなる（Bradley et al., 2013）．そのため，仔魚は餌
317 を卵からノープリウス幼生や，ノープリウス幼生からコペポダイト幼生に転換
318 する際，捕食失敗を起こしやすくなる（Jackson and Lenz, 2016）．カタクチイワ
319 シ・マイワシ仔魚はネット採集時に餌生物が消化管から排出されやすく（山下，
320 1990），空胃率を比較するには餌料保持率の違いを解明する必要があるが，体長
321 5.0 mm 以上 10 mm 未満のカタクチイワシ仔魚においてマイワシ仔魚に比べ空胃
322 個体が多かったのは，より大型の餌を狙うことによる捕食失敗の結果なのかも
323 しいない．加えて，動きが俊敏なコペポダイト幼生を捕食するには，ノープリウ

324 ス幼生を捕食するよりも多くのエネルギーが必要と考えられる。カタクチイワ
325 シ仔魚のような大きな餌を嗜好する摂餌様式は、餌にありつければ速やかな成
326 長をもたらす反面、餌を得るために消費するエネルギーが高くなる、餌を得られ
327 ない可能性が高まるなどのデメリットもあり、比較的ハイリスク・ハイリターン
328 なのかもしれない。

329 なお、マイワシ仔魚を含む多くの魚種においてカイアシ類の卵の大半は消化
330 されず、そのまま排出されることが指摘されている (Nakata, 1988; Conway et al.,
331 1994; Redden and Daborn, 1991; Hillgruber and Kloppmann, 2000; Strasburger et al.,
332 2014)。本研究の期間中、特に 2011 年には、開口直後のマイワシ・カタクチイワ
333 シ仔魚がカイアシ類の卵を主要な餌としていた (Fig. 3)。また、マイワシではカ
334 タクチイワシに比べてより大きな体長になるまでカイアシ類の卵への選択性が
335 高かった (Fig. 3, Table 6)。遊泳能力が低い時期の仔魚にとって、動くことがな
336 い卵は食べるには絶好なのかもしれないが、消化・吸収できなければ栄養が全く
337 ないことになる。マイワシ・カタクチイワシ仔魚のカイアシ類卵の消化能力や、
338 卵を食べることが成長に与える影響については、今後検討する必要があるだろ
339 う。サイズが小さくエネルギー効率は悪いものの比較的分布密度が高いカイア
340 シの卵やノープリウス幼生への依存度が高いマイワシ仔魚と、より成長の早い
341 段階からそれらの摂餌から比較的分布密度量が低く摂餌逃避されやすいものの
342 サイズが大きくエネルギー効率が良いコペポダイト幼生や成体への依存度を早
343 めるカタクチイワシ仔魚のどちらが有利な摂餌戦略となるかは、環境中の餌生
344 物の生産過程、種・サイズ組成の影響を受けて変動すると考えられる。

345 環境中の分布密度が上位 3 位に入るほど高密度に分布した *Oithona atlantica*
346 type のノープリウス幼生に対して、マイワシ仔魚が両年・東西海域とも極めて高
347 い選択性指数 α を示し、かつ 2011 年の西海域および 2012 年の東西海域におい
348 ては 1%水準で有意な選択性が認められたことは、マイワシ仔魚の本種ノープリ

349 ウス幼生への重要性が極めて高いことを示し、注目に値する。

350 マイワシ仔魚およびカタクチイワシ仔魚において有意な正の摂餌選択性が認
351 められた餌料生物は7種・属(カイアシ類の卵, *Paracalanus type*・*Oithona atlantica*
352 *type*・*Oithona similis* のノープリウス幼生, *Paracalanus* 属・*Corycaeus* 属・*Oncaea*
353 属のコペポダイト幼生)で, 能登半島の東西海域別でみると東海域が5種・属,
354 西海域が5種・属と東西海域で同数であった (Table 6). しかし, 上記7種・属
355 の餌料生物における個体数密度をみると, カイアシ類の卵を除く6種・属にお
356 いては, 西海域が東海域に比べて高い傾向が認められた (Table 5). 以上のこと
357 から両種仔魚にとっての餌料環境を能登半島の東西海域で比較すると, 両種仔
358 魚ともに選択性が高かったカイアシ類の卵は東海域で高密度だったものの, 西
359 海域の方が東海域に比べて餌料環境は良好であったと考えられる. また, 両種仔
360 魚ともに有意な正の選択性が認められた餌料生物であるカイアシ類の卵,
361 *Oithona atlantica type* のノープリウス幼生, *Corycaeus* 属・*Paracalanus* 属のコペ
362 ポダイト幼生の4種・属については, マイワシ仔魚とカタクチイワシ仔魚の間
363 で餌料生物をめぐる競合が示唆される. 一方, マイワシ仔魚のみに有意な正の選
364 択性が認められた餌料生物であった *Oncaea* 属コペポダイト幼生や, カタクチイ
365 ワシ仔魚のみに正の選択性が認められた *Paracalanus type*・*Oithona similis* のノー
366 プリウス幼生は, 競合の程度が低いと考えられた.

367 調査期間中, 現場海域では *Oithona* 属ノープリウスが卓越し (Table 5), マイ
368 ワシ・カタクチイワシ仔魚ともに消化管内容物からも多く出現した (Tables 3, 4).
369 加えて2011年には特に東海域でカイアシ類卵が現場海域に高密度に出現し, 消
370 化管内容物でも2011年の東海域を中心に多数出現していた. これらの結果は,
371 マイワシ仔魚とカタクチイワシ仔魚はともに, 基本的には生息環境に多く分布
372 する捕食可能なサイズの生物を摂取することを強く示唆する. ただし, マイワシ
373 仔魚とカタクチイワシ仔魚では餌としやすい *Oithona* の種が異なっており, マイ

374 ワシ仔魚はカタクチイワシ仔魚に比べて *O. atlantica* type のノープリウス幼生の
375 相対重要度指数比%IRI と摂餌選択性が高く，一方，カタクチイワシ仔魚はマイ
376 ワシ仔魚に比べて *O. similis* のノープリウス幼生の重要度が高かった (Tables 3, 4,
377 6). これについては前者の幼生・成体が後者のそれらに比べより深い層を中心に
378 分布するとの報告 (平川ほか, 2004) があり，仔魚の分布水深の違いが両種ノー
379 プリウス幼生への重要度に影響した可能性がある．また，*Paracalanus* 属ノーブ
380 リウス幼生は，生息環境中で *Oithona* 属ノープリウス幼生に次ぐ個体数密度を有
381 するにも関わらず，マイワシ・カタクチイワシ仔魚とも消化管内にはほとんど出
382 現しておらず，摂餌選択性指数 α も *Oithona* 属に比べて低く，むしろ有意な負の
383 選択性が多く認められた (Table 6). 富山湾のカタクチイワシ仔魚 (体長 4.1–8.0
384 mm) の消化管内容物を調べた先行研究 (Hirakawa et al., 1997) では，体長が大き
385 くなるにつれて *Oithona* 属のノープリウス幼生の割合が低下し，代わって
386 *Paracalanus* 属のノープリウス幼生の割合が増加していた．このような傾向は，
387 本研究でも 2011 年の東海域に見られる (Table 6). だが，*Paracalanus* 属ノーブ
388 リウス幼生のサイズは *Oithona* 属とほぼ同じであり (平川・後藤, 1996; Hirakawa
389 et al., 1997), 仔魚の体長変化に伴う餌サイズの変化では説明ができない．*Oithona*
390 属のノープリウス幼生は動きが少なく止まっている時間が長いのに対して，
391 *Paracalanus* 属などカラヌス目のノープリウス幼生の多くはほぼ止まることなく
392 動き続ける (Paffenhöfer et al., 1996). そのため，*Oithona* 属に比べて捕食者から
393 の逃避が成功しやすい (Jackson and Lenz, 2016). このようなノープリウス幼生
394 の行動の違いのために，*Paracalanus* 属よりも *Oithona* 属の方が仔魚にとって利
395 用しやすい餌となっているのかもしれない．

396 本研究により，カタクチイワシの仔魚は，開口直後からマイワシ仔魚に比べて
397 大型の餌を嗜好する傾向があることが示された．また，大型の餌を嗜好するた
398 めにカタクチイワシ仔魚はマイワシ仔魚に比べて空胃率が高くなり，ハイリスク・

399 ハイリターンな摂餌となっていることが示唆された。カリフォルニアカタクチ
400 イワシ *Engraulis mordax* 仔魚とカリフォルニアマイワシ *Sardinops sagax* 仔魚で
401 も本研究と同様、開口直後から前者の方が後者よりも大型の餌を嗜好し、体長が
402 大きくなるにつれて摂餌個体の出現割合が低下することが指摘されている
403 (Arthur, 1976)。このような摂餌傾向はカタクチイワシ属とマイワシ属の仔魚に
404 一般的なのかもしれない。

405 ただし、生息場にはコペポダイト幼生などカタクチイワシが嗜好するサイズ
406 のプランクトンは比較的多数分布しており、これら大型の餌を嗜好することが
407 空胃というハイリスクな状態をもたらす原因は餌の個体数だけとは考えづらい。
408 仔魚の摂餌が成功するか否かは、仔魚と餌の分布層の不一致、餌となるプランク
409 トンの逃避行動 (Jackson and Lenz, 2016) や、仔魚のコンディションの良否に起
410 因する摂餌能力の良否 (Nakata, 1988) などが関係しているのかもしれない。仮
411 にこれらが関係しているとすれば、餌料環境を単純に環境中の餌料生物の多寡
412 で評価することはできなくなる。マイワシ・カタクチイワシの加入量・資源量変
413 動のメカニズムを海洋の餌料環境と本研究が対象とした仔魚の摂餌生態との関
414 係から解明するためには、今後仔魚の成長解析や、仔魚と餌料生物の鉛直分布把
415 握、ハイスピードカメラを用いた仔魚の摂餌の観察、仔魚の活性測定などを実施
416 して、仔魚や餌料生物の行動や生理状態も踏まえつつ、仔魚の摂餌と成長・生残
417 の関係を理解してゆく必要があるだろう。

418 加えて、カイアシ類のノープリウス幼生の個体数には季節変動がある。マイワ
419 シとカタクチイワシの主産卵期である春季において海域に分布するカイアシ類
420 のノープリウス幼生のサイズ (発育ステージ) は、カイアシ類の再生産時期の早
421 晩によって変動することを考慮すると、成育場が重複しているマイワシ・カタク
422 チイワシ仔魚にとっての餌料環境は、両種仔魚の体長に差がない場合、カイアシ
423 類の再生産時期が遅いほど発育初期の小さなノープリウス幼生が多いためマイ

424 ワシ仔魚にとって有利となり，一方，カイアシ類の再生産時期が早いほど発育後期
425 の大きなノープリウス幼生やコペポダイト幼生が多くなりカタクチイワシ仔魚
426 にとって有利となることが推察される．本研究で重要度が高かった *Oithona* 属の
427 場合，富山湾では 5–6 月頃に個体数が最大となる (Takahashi and Uchiyama, 2008)．
428 一方で，対馬暖流域のマイワシの再生産成功率は 5 月から 6 月の春季ブルーム
429 の終了時期の早晩と整合的であるとされる (Kodama et al., 2018b)．*Oithona* 属の
430 餌には植物プランクトンだけでなく，微小動物プランクトンや糞粒・渦鞭毛藻・
431 繊毛虫・沈降粒子などがある (大塚・西田, 1997; Uchima, 1988) ことは知られて
432 いるものの，春季ブルームによって供給される多量の炭素は，*Oithona* 属の餌と
433 なりうる生物や粒子を増やしている可能性は高く，*Oithona* 属の多寡がマイワシ
434 の再生産の良否に影響しているのかもしれない．春季ブルームの早晩に対応し
435 て，マイワシ仔魚にとって特に重要度が高かった *O. atlantica* type などの再生産
436 の早晩が連動し，春季ブルームの遅れは，結果的にマイワシ仔魚が好む小さなノ
437 ープリウス幼生をもたらすこととなる．先に述べた対馬暖流域では春季ブルー
438 ムの終了時期が遅い程，マイワシの再生産成功率が高い (Kodama et al., 2018b)
439 ことのメカニズムについて，*Oithona* 属の再生産の遅延による幼生サイズの小型
440 化とマイワシ仔魚がより小さな餌料を好んで摂取するといった摂餌生態により
441 説明できる可能性があり，今後の検討が待たれる．

442

443 謝辞

444 本研究は水産庁委託事業である資源評価調査いわし類卵稚仔調査費および運営
445 費交付金試験研究事業費によって行われた．野外採集調査にご協力いただいた
446 みずほ丸の船長ならびに乗組員の方々にお礼申し上げます．さらに 2 名の査読者
447 の方々ならびに編集を担当いただいた高津哲也編集委員長には本稿の質の向上
448 となる大きな助言をいただき併せて感謝申し上げます．

449

450 参考文献

- 451 Arthur, D. K. (1976) Food and feeding of larvae of three fishes occurring in the California
452 Current, *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax*, and *Trachurus symmetricus*. Fish. Bull.,
453 74, 517–530.
- 454 Bradley, C. J., J. R. Strickler, E. J. Buskey and P. H. Lenz (2013) Swimming and escape
455 behavior in two species of calanoid copepods from nauplius to adult. J. Plankton
456 Res., 35, 49–65.
- 457 Chesson, J. (1978) Measuring preference in selective predation. Ecology, 59, 211–215.
- 458 Conway, V. P., I. R. B. McFadzen and P. R. G. Tranter (1994) Digestion of copepod
459 eggs by larval turbot *Scophthalmus maximus* and egg viability following gut
460 passage. Mar. Ecol. Prog. Ser., 106, 303–309.
- 461 船越茂雄 (2013) 魚種交替をふり返って. 黒潮の資源海洋研究, 14, 3–10.
- 462 古市 生・由上龍嗣・上村泰洋・林 晃・井須小羊子・渡部亮介 (2019) 令和
463 元 (2019) 年度マイワシ太平洋系群の資源評価. 令和元年度我が国周辺水
464 域の漁業資源評価, 水産庁・水産研究・教育機構, 東京, 1–44.
- 465 Gibbons, S. G. and H. S. Ogilvie (1933) The development stages of *Oithona*
466 *helgolandica* and *Oithona spinirostris*, with a note on the occurrence of body spines
467 in cyclopoid nauplii. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 18, 529–550.
- 468 後藤常夫・平井光行 (1999) 1989～1993 年 5 月の能登周辺海域におけるいわし
469 類の卵の水平分布と水塊配置. 日本海区水産研究所研究報告, 49, 81–96.
- 470 Hillgruber, N. and M. Kloppmann (2000) Vertical distribution and feeding of larval blue
471 whiting in turbulent waters above Porcupine Bank. J. Fish Biol., 57, 1290–1311.
- 472 Hirakawa, K. (1974) Biology of pelagic Harpacticoid Copepod, *Microsetella norvegica*
473 Boeck in Oshoro Bay. Bull. Plankton Soc. Japan, 21, 41–54.

- 474 平川和正・後藤常夫 (1996) 日本海南部富山湾におけるマイワシ仔魚
475 (*Sardinops melanostictus*) の餌料. 日本海区水産研究所研究報告, **46**, 65–
476 75.
- 477 Hirakawa, K., T. Goto and M. Hirai (1997) Diet composition and prey size of larval
478 anchovy, *Engraulis japonicus*, in Toyama Bay, southern Japan Sea. Bull. Japan Sea
479 Natl. Fish. Res. Inst., **47**, 67–78.
- 480 平川和正・後藤常夫・平井光行 (2004) 富山湾におけるマイワシおよびカタクチ
481 イワシ仔魚の餌料としてのカイアシ類 *Oithona* 属の分布. 日本プランクトン
482 学会報, **51**, 1–12.
- 483 Hirakawa, K. and Y. Ogawa (1996) Characteristics of the copepod assemblage in the
484 southwestern Japan Sea and its implication for anchovy population dynamics. Bull.
485 Japan Sea Natl. Fish. Res. Inst., **46**, 45–64.
- 486 石垣富夫・加賀吉栄・北野 裕・佐野 蘊 (1959) 沿岸重要資源共同研究経過報
487 告, 北海道区水産研究所, 187 pp.
- 488 伊東祐方 (1966) 能登近海の 5 月におけるイワシ類その他魚卵・稚仔の出現量の
489 経年変化. 漁業資源研究会議報, **5**, 54–64.
- 490 伊東 宏 (1997a) Poecilostomatoida Corycaeidae. 「日本海洋プランクトン検索図
491 説」千原光雄・村野正昭編, 東海大学出版, 東京, 962–977.
- 492 伊東 宏 (1997b) Poecilostomatoida Oncaeidae. 「日本海洋プランクトン検索図説」
493 千原光雄・村野正昭編, 東海大学出版, 東京, 978–988.
- 494 岩崎 望 (1997a) Harpacticoida Ectinosomatidae. 「日本海洋プランクトン検索
495 図説」千原光雄・村野正昭編, 東海大学出版, 東京, 954–960.
- 496 岩崎 望 (1997b) Harpacticoida Euterpinidae. 「日本海洋プランクトン検索図
497 説」千原光雄・村野正昭編, 東海大学出版, 東京, 954–960.
- 498 Jackson, J. and P. Lenz (2016) Predator-prey interactions in the plankton: larval fish

499 feeding on evasive copepods. *Sci. Rep.*, **6**, 33585.

500 Kawasaki, T. (1983) Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their
501 numbers? *FAO Fisheries Report*, **291**, 1065–1080.

502 Kawasaki, T. (1991) Long-term variability in the pelagic fish populations. In: Long-
503 term variability of pelagic fish populations and their environment, ed. T. Kawasaki
504 et al., Pergamon, London, pp. 47–60.

505 Kawasaki, T. (1992) Climate-dependent fluctuations in far eastern sardine population
506 and their impacts on fisheries and society. In: *Climate variability, climate change
507 and fisheries*, ed. M. H. Glantz, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 325–
508 354.

509 川崎 健 (1993) マイワシを主導種とする浮魚群集の構造的変化. *月刊海洋*,
510 **7**, 398–404.

511 Kodama, T., T. Wagawa, N. Iguchi, Y. Takada, T. Takahashi, K. Fukutome, H. Morimoto
512 and T. Goto (2018a) Spatial variations in zooplankton community structure along the
513 Japanese coastline in the Japan Sea: influence of the coastal current. *Ocean Sci.*, **14**,
514 355–369.

515 Kodama, T., T. Wagawa, S. Ohshimo, H. Morimoto, N. Iguchi, K. Fukudome, T. Goto,
516 M. Takahashi and T. Yasuda (2018b) Improvement in recruitment of Japanese sardine
517 with delays of the spring phytoplankton bloom in the Sea of Japan. *Fish. Oceanogr.*,
518 **27**, 289–301.

519 古賀文洋 (1984) 橈脚類ノープリウスの形態, 生態, 分類ならびに分化に関する
520 研究. *南西海区水産研究所研究報告*, **16**, 95–229. 小西芳信 (1980) マイワシと
521 ウルメイワシの卵・仔魚の垂直分布について. *南西海区水産研究所研究報告*,
522 **12**, 93–103.

523 河野光久 (2006) 山口県日本海沿岸域で漁獲されるいわし類当歳魚の漁況予測に

- 524 関する研究 I 日本海南西部山口県沖におけるいわし類卵・仔魚豊度の経年
525 変化. 山口県水産研究センター研究報告, **4**, 57–63.
- 526 久保田 洋・高須賀明典・清水 学 (2013) マイワシとカタクチイワシの産卵状
527 況と沖合域の加入状況. 黒潮の資源海洋研究, **14**, 11–18.
- 528 桑原昭彦・鈴木重喜 (1984) 若狭湾西部海域におけるカタクチイワシ卵・稚仔
529 魚の鉛直分布の昼夜変化. 日本水産学会誌, **50**, 1285–1292.
- 530 Lawson, T. J. and G. D. Grice (1970) The developmental stages *Centropages typicus*
531 KRΦYER (Copepoda, Calanoida). *Crustaceana*, **18**, 187–208.
- 532 Manly, B. F. J., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald and W. P. Erickson (2002)
533 Resource selection by animals. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 221 pp.
- 534 松尾 豊・杉崎宏哉・横内克巳 (1997) マイワシ仔魚日周鉛直移動の一観測
535 例. 東北区水産研究所研究報告, **59**, 171–175.
- 536 Mizuno, K., J. Shoji, H. Zenitani, N. Kono, T. Machara and T. Kishida (2010) Spatial
537 distribution of Japanese sardine, gizzard shad and Japanese anchovy larvae in the
538 Sea of Hiuchi, central Seto Inland Sea, in the 1990s. *Bull. Jpn. Soc. Fish.*
539 *Oceanogr.*, **74**, 159–166.
- 540 Nakata, K. (1988) Alimentary tract contents and feeding conditions of ocean-caught
541 post larval Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res.*
542 *Lab.*, **126**, 11–24.
- 543 中田 薫 (1995) 消化管内容物の重量と組成からみた黒潮周辺海域におけるマ
544 イワシ仔魚の餌料条件. 中央水産研究所研究報告, **7**, 265–275.
- 545 中田 薫 (1997) 黒潮周辺海域におけるマイワシの初期餌料環境に関する研
546 究. 中央水産研究所研究報告, **9**, 19–128.
- 547 中田尚宏・今井千文 (1981) 神奈川県城ヶ島沖における魚卵・仔魚の垂直分布に
548 ついて. 神奈川県水産試験場研究報告, **3**, 19–28.

- 549 Nichols, J. H. and A. B. Thompson (1991) Mesh selection of copepodite and nauplius
550 stages of four calanoid copepod species. *J. Plankton Res.*, **13**, 661–671.
- 551 西田周平 (1997) Cyclopoida. 「日本海洋プランクトン検索図説」千原光雄・村
552 野正昭編, 東海大学出版, 東京, 935–951.
- 553 Nishikawa, H., S. Itoh, I. Yasuda and K. Komatsu (2022) Overlap between suitable
554 nursery grounds for Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) and Japanese sardine
555 (*Sardinops melanostictus*) larvae. *Aqua. Fish & Fisheries.*, **2**, 179–188.
- 556 Oberg, M. (1906) Die Metamorphose der PlanktonCopepoden der Kieler Bucht.
557 *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen der Deutschen Meere in Kiel*, **11**, 37–175.
- 558 Okazaki, Y., K. Tadokoro, H. Kubota, Y. Kamimura and K. Hidaka (2019) Dietary
559 overlap and optimal prey environments of larval and juvenile sardine and anchovy
560 in the mixed water region of the western North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **630**,
561 149–160.
- 562 大塚 攻・西田周平 (1997) 海産浮遊性カイアシ類(甲殻類)の食性再考. *海の研
563 究*, **6**, 299–320.
- 564 Paffenhöfer, G. A., J. R. Strickler, K. D. Lewis and S. Richman (1996) Motion behavior
565 of nauplii and early copepodid stages of marine planktonic copepods. *J. Plankton
566 Res.*, **18**, 1699–1715.
- 567 Pinkas, L., M. S. Oliphant and I. L. K. Iverson (1971) Food habits of albacore, bluefin
568 tuna, and bonito in California waters. *Fish. Bull. Calif. Dep. Fish and Game*, **152**, 1–
569 105.
- 570 Redden, A. M. and G. R. Daborn (1991) Viability of subitaneous copepod eggs
571 following fish predation on egg carrying calanoids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **77**, 307–
572 310.
- 573 代田昭彦 (1970) 魚類稚仔魚の口径に関する研究. *日本水産学会誌*, **36**, 353–

- 574 368.
- 575 Strasburger, W. W., N. Hillgruber, A. I. Pinchuk and F. J. Mueter (2014) Feeding
576 ecology of age0 walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) and Pacific cod (*Gadus*
577 *macrocephalus*) in the southeastern Bering Sea. Deep Sea Res. Part II, **109**, 172–
578 180.
- 579 Takagi, K., A. Yatsu, H. Itoh, M. Moku and H. Nishida (2009) Comparison of feeding
580 habits of myctophid fishes and juvenile small epipelagic fishes in the western North
581 Pacific. Mar. Biol., **156**, 641–659.
- 582 高橋 卓 (2019) 日本海富山湾とその周辺海域における浮遊性小型カイアシ類ノ
583 ープリウス幼生に関する生物学および生態学的研究. 博士論文, 北海道大学
584 水産科学研究所, 函館.
- 585 Takahashi, T. and I. Uchiyama (2007) Morphology of the naupliar stages of some *Oithona*
586 species (Copepoda: Cyclopoida) occurring in Toyama Bay, southern Japan Sea.
587 Plankton Benthos Res., **2**, 12–27.
- 588 Takahashi, T. and I. Uchiyama (2008) Seasonal changes in the density and vertical
589 distribution of nauplii, copepodites and adults of the genera *Oithona* and *Oncaea*
590 (Copepoda) in the surface water of Toyama Bay, southern Sea of Japan. Plankton
591 Benthos Res., **3**, 143–151.
- 592 Takahashi, M., Y. Watanabe, A. Yatsu and H. Nishida (2009) Contrasting responses in
593 larval and juvenile growth to a climate ocean regime shift between anchovy and
594 sardine. Can. J. Fish. Aqua. Sci., **66**, 972–982.
- 595 Takasuka, A., Y. Oozeki and I. Aoki (2007) Optimal growth temperature hypothesis:
596 Why do anchovy flourish and sardine collapse or vice versa under the same ocean
597 regime? Can. J. Fish Aquat. Sci., **64**, 768–776.
- 598 Takasuka, A., Y. Oozeki, H. Kubota and S. E. Lluch-Cota (2008) Contrasting spawning

- 599 temperature optima: Why are anchovy and sardine regime shifts synchronous
600 across the North Pacific? *Prog. Oceanogr.*, **77**, 225–232.
- 601 田中寛繁 (2006) カタクチイワシを中心とした小型浮魚類の摂餌生態の比較研
602 究. 博士論文, 東京大学農学生命科学研究科, 東京.
- 603 戸田龍樹 (1997) Calanoida Calanidae. 「日本海洋プランクトン検索図説」千原
604 光雄・村野正昭編, 東海大学出版, 東京, 737–748.
- 605 Uchima, M. (1988) Gut content analysis of neritic copepods *Acartia omorii* and
606 *Oithona davisae* by a new method. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **48**, 93–97.
- 607 上田拓史 (1997a) Calanoida Clausocalanidae. 「日本海洋プランクトン検索図
608 説」千原光雄・村野正昭編, 東海大学出版, 東京, 775–786.
- 609 上田拓史 (1997b) Calanoida Palacalanidae. 「日本海洋プランクトン検索図説」
610 千原光雄・村野正昭編, 東海大学出版, 東京, 844–851.
- 611 上村泰洋・林 晃・由上龍嗣・井須小羊子・古市 生・渡部亮介 (2019) 令和
612 元 (2019) 年度カタクチイワシ太平洋系群の資源評価. 令和元年度我が国
613 周辺水域の漁業資源評価, 水産庁・水産研究・教育機構, 東京, 1–36.
- 614 van der Lingen, C. D., L. Hutchings and J. G. Field (2006) Comparative
615 trophodynamics of anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardinops sagax* in
616 the southern Benguela: are species alternations between small pelagic fish
617 trophodynamically mediated? *African J. Mar. Sci.*, **28**, 465–477.
- 618 山下 洋 (1990) ネット採集によるカタクチイワシ仔魚の消化管内容物の排
619 出. 東北区水産研究所研究報告, **52**, 29–32.
- 620 Yasue, N., A. Takasuka and K. Shirakihara (2011) Interspecific comparisons of growth
621 and diet among late larvae of three cooccurring clupeoid species in the Kii Channel,
622 Japan. *Mar. Biol.*, **158**, 1709–1720.
- 623 安江尚孝・原田慈雄・中地良樹 (2013) 紀伊水道東部海域におけるカタクチイ

- 624 ワシとマイワシ仔魚の出現量の年変化. 黒潮の資源海洋研究, **14**, 29–31.
- 625 横田滝雄・通山正弘・金井富久子・野村星二 (1961) 魚類の食性の研究. 南海
626 区水産研究所報告, **14**, 7–40.
- 627

Comparison of diets between larval Japanese sardine *Sardinops melanostictus* and Japanese anchovy *Engraulis japonicus* captured simultaneously around the Noto Peninsula, southern Japan Sea

Abstract

Important food sources and feeding selectivity of larval Japanese sardine *Sardinops melanostictus* and anchovy *Engraulis japonicus* with the notochord length (NL) 3.1–16.0 mm were determined by gut content analysis of larvae captured simultaneously around the Noto Peninsula in the southern Japan Sea in May, during the main spawning period between 2011 and 2012. First-feeding larval sardine and anchovy fed exclusively on copepod eggs and cyclopoid nauplii (*Oithona* spp.). From the index of relative importance and Chesson's α index of selectivity of food organisms, nauplii of *Oithona atlantica* type (*Oithona atlantica*, *O. plumifera* and *O. longispina*) were the most important food items for larval sardine against *Oithona similis*, even though the latter was the most abundant prey taxon in the study area, while nauplii of *Oithona similis* was the most important food item for larval anchovy. Food sizes (length and width) increased as the larvae grew. The NL of larval sardine feeding mainly on the copepod eggs and nauplii was larger than that of larval anchovy. Larval anchovy more often selected the copepodids and copepod adults in the earlier growth stage than larval sardine, although the empty stomach rates of larval anchovy with the NL 5.0–10.0 mm were higher than those of larval sardine. It was suggested that sardine larvae have a feeding strategy of selecting the smaller-sized (energy-inefficient), higher-density (leading to easy feeding) prey items in their nursery ground, while anchovy larvae have a feeding strategy of selecting the larger-sized (energy-efficient), lower-density (leading to difficulty feeding) ones in the same nursery ground.

Captions

Figure 1. Sampling stations in the eastern and western areas were plotted by filled and open circles, respectively. N: Noto Peninsula.

Figure 2. Empty stomach rate of larval sardine and anchovy in the notochord length groups. Larvae were collected at the stations around Noto Peninsula (refer to Fig. 1) in May 2011 (a, b) and 2012 (c, d). Notochord length (3.0–3.5) shows 3.0 mm or over and below 3.5 mm.

Figure 3. Percentage composition of the gut contents of larval sardine and anchovy in the

notochord length groups. Larvae were collected at the stations around Noto Peninsula (refer to Fig. 1) in May 2011 (a, b) and 2012 (c, d). Notochord length (3.0-3.5) shows 3.0 mm or over and below 3.5 mm. *n*; total number of larvae of each length group.

Figure 4. Relationship between prey size (length and width) and NL of larval sardine (a, c) and anchovy (b, d) collected at the stations around Noto Peninsula in two years.

Figure 5. Length composition of *Oithona similis* nauplii in the gut of larval sardine and anchovy collected in the eastern and western areas around Noto Peninsula (refer to Fig. 1) in May 2011 and 2012. Body length (0.10–0.15) shows 0.10 mm or over and below 0.15 mm.

Figure 6. Length composition of *Oithona atlantica* type nauplii in the gut of larval sardine and anchovy. Body length (0.10–0.15) shows 0.10 mm or over and below 0.15 mm.

Table 1. Individual number and notochord length (NL) of larval sardine and anchovy used for the gut content analysis. NL was shown by mean \pm standard deviation.

Table 2. Classification of copepods (diets of larval Japanese sardine and anchovy) in the present study.

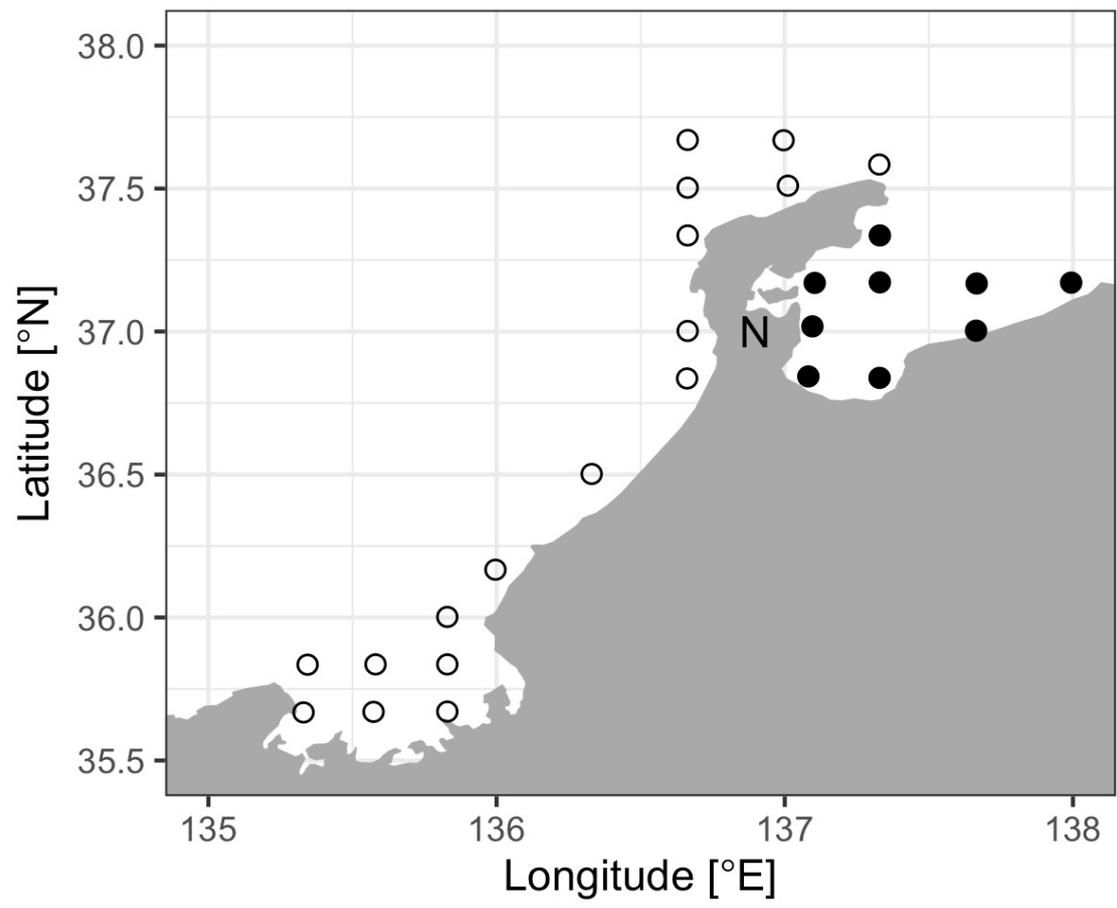
Table 3. Diets of larval Japanese sardine expressed as a percent number (%*N*), percent volume (%*V*), percent frequency of occurrence in the guts (%*F*), and percent index relative importance (%*IRI*). “—” remarks no occurrence, and “0.0” remarks < 0.05%.

Table 4. Diets of larval Japanese anchovy expressed as a percent number (%*N*), percent volume (%*V*), percent frequency of occurrence in the guts (%*F*), and percent index relative importance (%*IRI*). “—” remarks no occurrence, and “0.0” remarks < 0.05%.

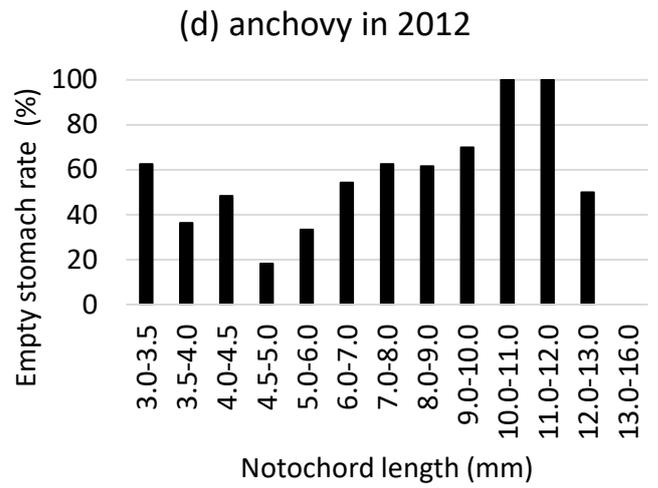
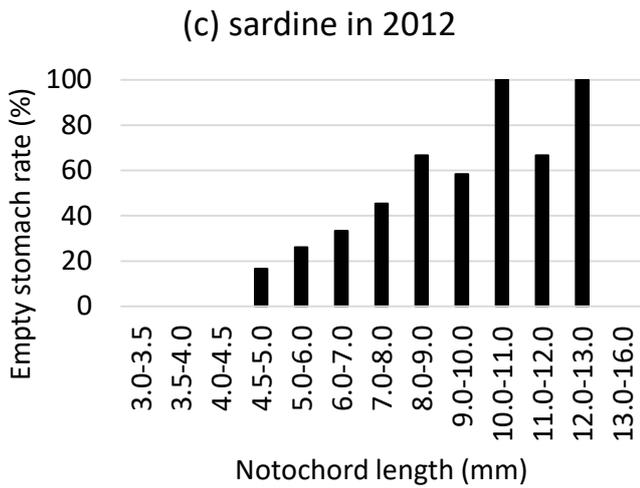
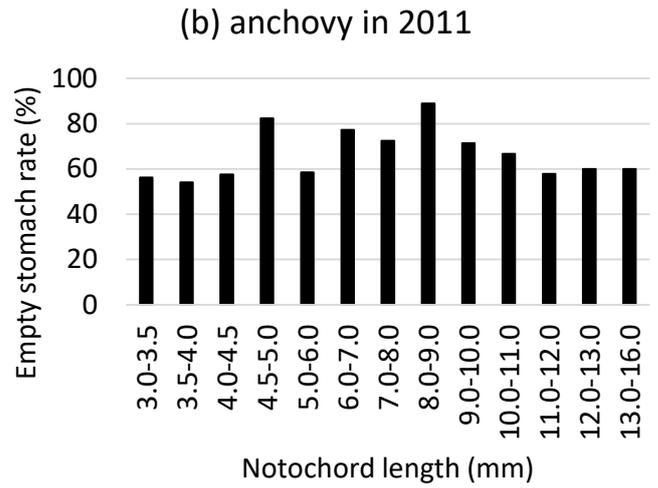
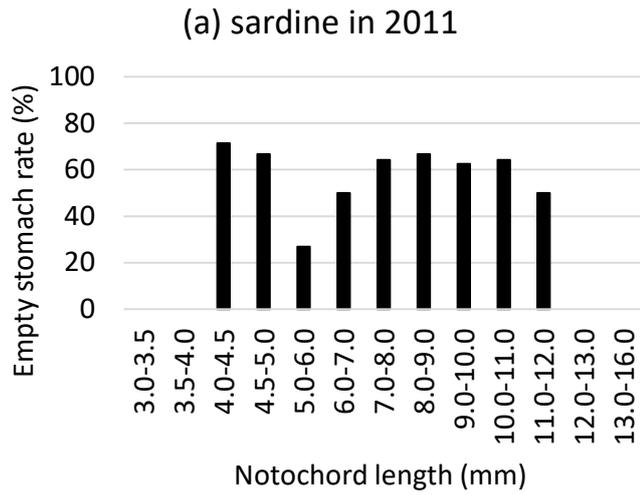
Table 5. Mean abundance of zooplankton (individuals m^{-3}). “0” remarks < 0.5 inds $\cdot m^{-3}$.

Table 6. Chesson’s α index of selectivity for copepods determined for larvae of the Japanese sardine and Japanese anchovy in three size classes. The neutral values

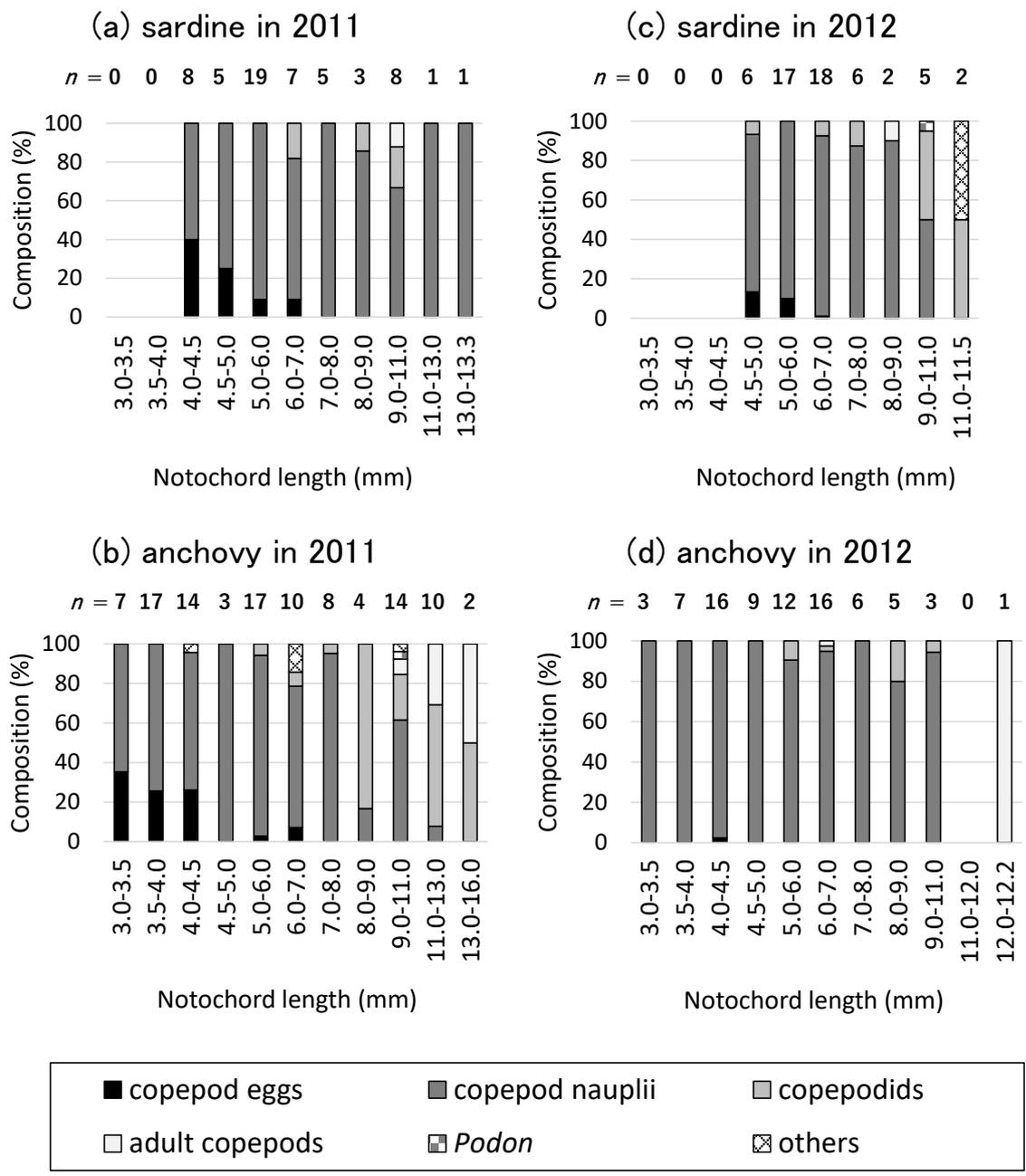
determined for each year and area were between 0.045–0.053 and bold values show significant positive values.



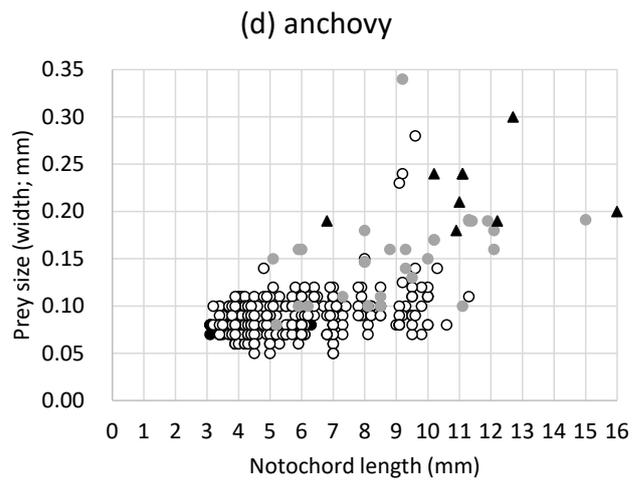
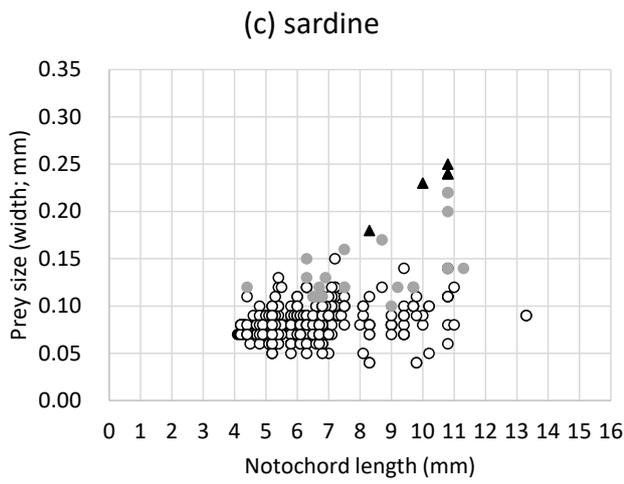
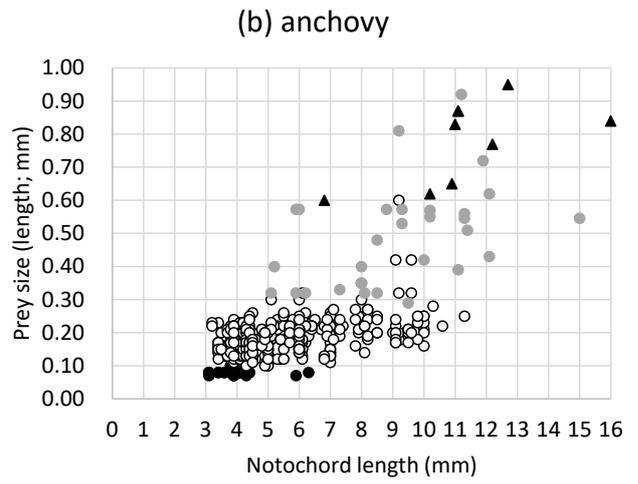
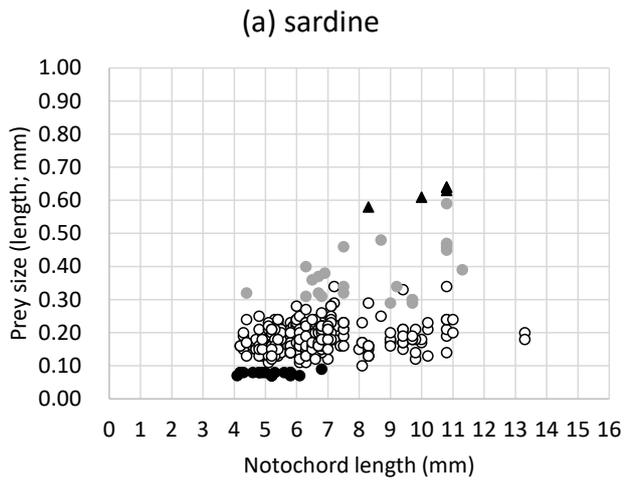
Morimoto et al. Fig. 1

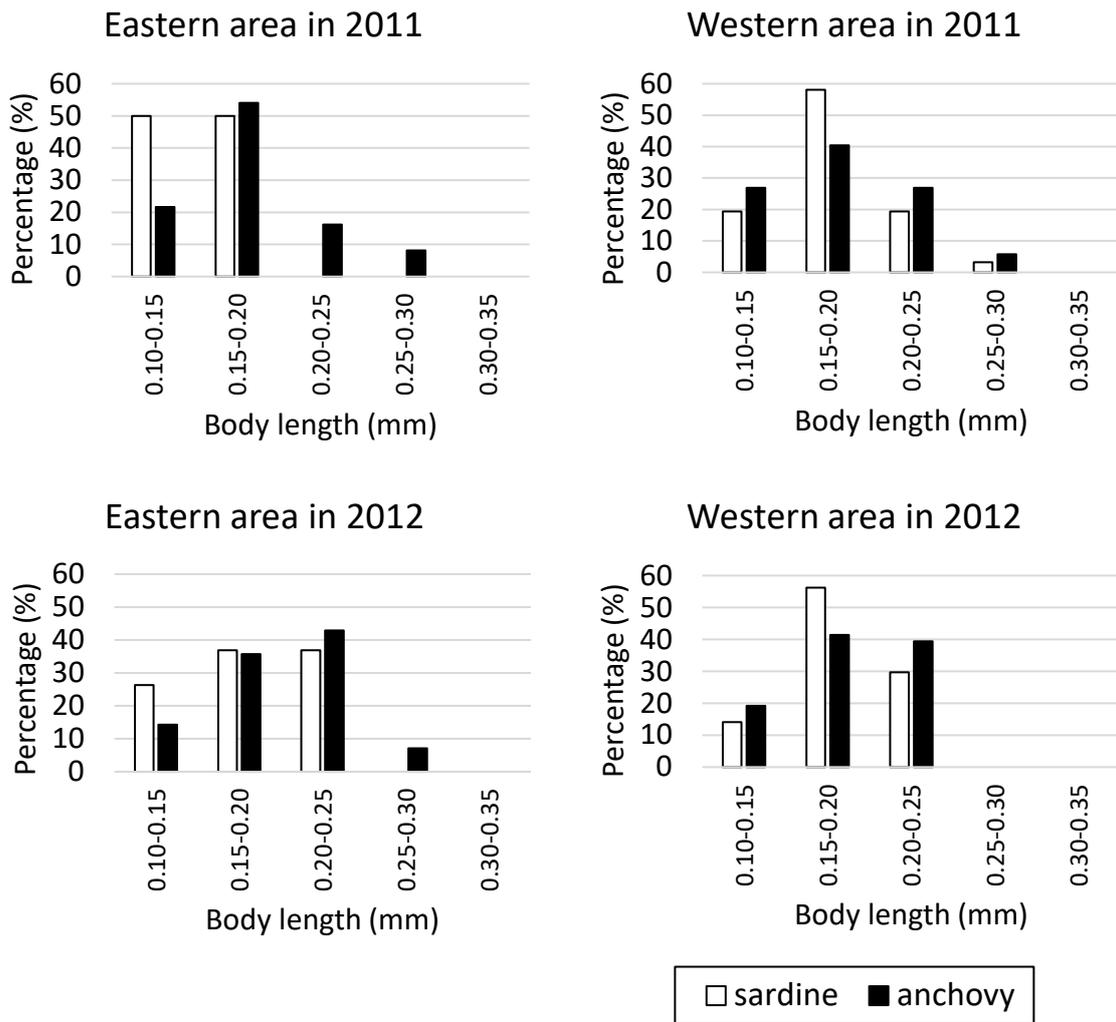


Morimoto et al. Fig. 2

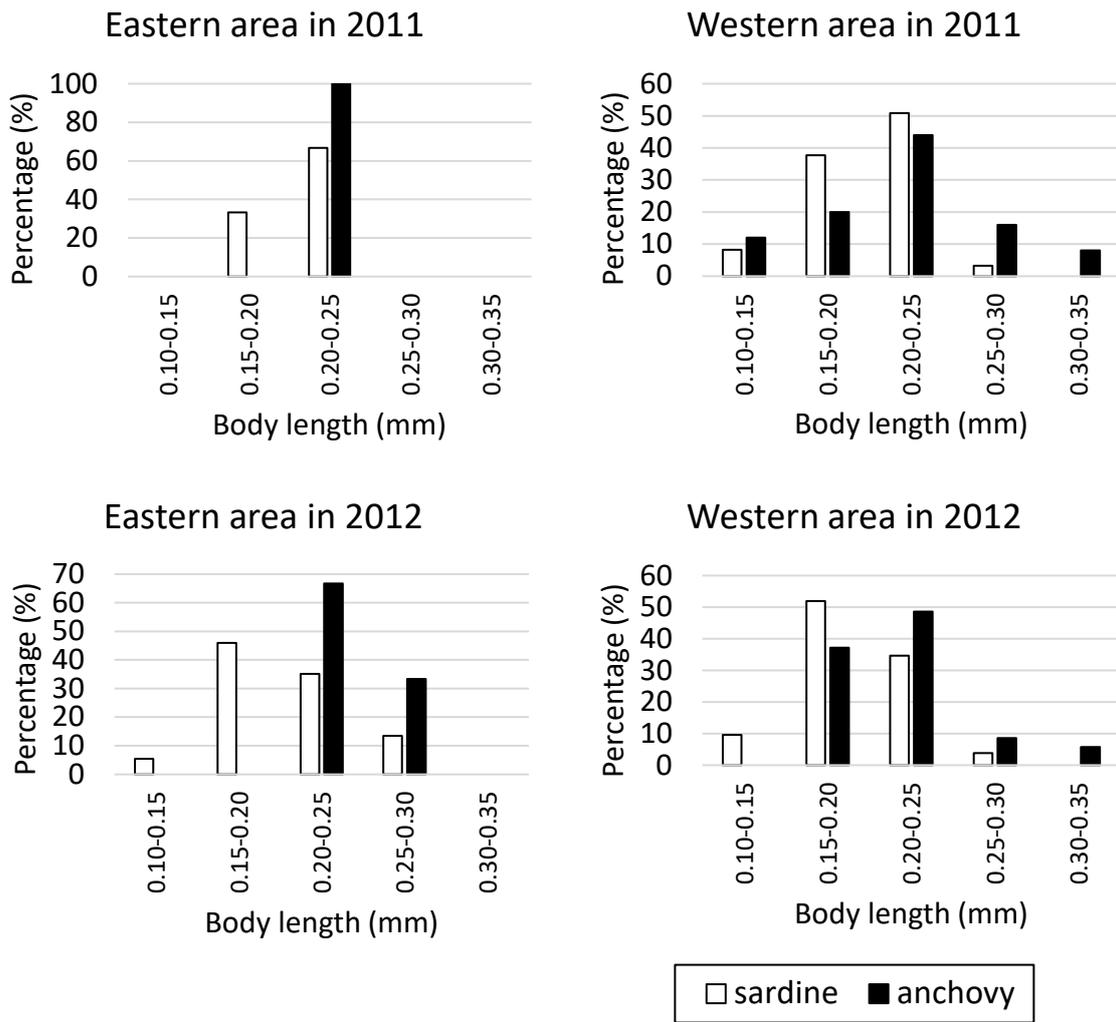


Morimoto et al. Fig. 3





Morimoto et al. Fig. 5



Morimoto et al. Fig. 6

Table 1. Individual number and notochord length (NL) of larval sardine and anchovy used for the gut content analysis. NL was shown by mean \pm standard deviation.

		2011		2012	
		Sardine	Anchovy	Sardine	Anchovy
Eastern area					
<i>N</i>	All	18	79	60	56
Feeding incidence [%]		61	41	40	34
NL [mm]	All	5.8 \pm 2.1	5.9 \pm 3.0	8.2 \pm 2.3 **	5.9 \pm 2.1
	Feeding individuals	5.9 \pm 2.6	5.6 \pm 3.2	6.6 \pm 1.8	5.8 \pm 1.5
Western area					
<i>N</i>		113	248	49	104
Feeding incidence [%]		41	30	67	57
NL [mm]	All	6.6 \pm 2.2	7.1 \pm 2.5	6.8 \pm 1.7 *	6.1 \pm 1.9
	Feeding individuals	6.6 \pm 2.1	6.9 \pm 2.7	6.4 \pm 1.5 *	5.6 \pm 1.8

* $p < 0.05$, ** $p < 0.001$ (Welch's t - test for sardine - anchovy).

Table 2. Classification of copepods (diets of larval Japanese sardine and anchovy) in the present study.

Stage	Classifications	Main information of References	References
Egg	Egg	copepod egg of <i>Paracalanus</i> spp.	Koga (1984), Lawson and Grice (1970)
Nauplii		identifiable of type (some species) or species	
	<i>Calanus</i> type	large and middle <i>Calanus</i> type (<i>Neocalanus</i> spp., <i>Metridia</i> spp., <i>Calanus</i> spp. etc.)	Koga (1984), Nichols and Thompson (1991)
	<i>Paracalanus</i> type	small <i>Calanus</i> type (<i>Paracalanus</i> spp., <i>Clausocalanus</i> spp., <i>Pseudocalanus</i> spp. etc.)	Koga (1984), Lawson and Grice (1970), Oberg (1906), Takahashi (2019)
	<i>Oithona atlantica</i> type	large <i>Oithona</i> species (<i>O. atlantica</i> , <i>O. plumifera</i> , <i>O. longispina</i> etc.)	Takahashi and Uchiyama (2007), Takahashi (2019)
	<i>Oithona similis</i>	middle <i>Oithona</i> species	Takahashi and Uchiyama (2007), Takahashi (2019), Gibbons and Ogilvie (1933)
	<i>Oithoa</i> (others)	small <i>Oithona</i> species (<i>O. nana</i> etc., unidentifiable)	Takahashi and Uchiyama (2007), Uchima (1988)
	<i>Microsetella</i> type	<i>Microsetella</i> spp. (<i>M. Norvegica</i> etc.)	Koga (1984), Hirakawa (1974)
Copepodids		identifiable of genus	
	<i>Calanus</i>	<i>Calanus</i> spp.	Toda (1997)
	<i>Clausocalanus</i>	<i>Clausocalanus</i> spp.	Ueda (1997a)
	<i>Paracalanus</i>	<i>Paracalanus</i> spp.	Ueda (1997b), Oberg (1906)
	<i>Oithona</i>	<i>Oithona</i> spp.	Nishida (1997)
	<i>Microsetella</i>	<i>Microsetella</i> spp.	Iwasaki (1997a)
	<i>Euterpina</i>	<i>Euterpina</i> spp.	Iwasaki (1997b)
	<i>Corycaeus</i>	<i>Corycaeus</i> spp.	Itoh (1997a)
	<i>Oncaea</i>	<i>Oncaea</i> spp.	Itoh (1997b)
Adults		identifiable of species	
	<i>Clausocalanus pergens</i>		Ueda (1997a)
	<i>Oithona nana</i>		Nishida (1997)
	<i>Oithona similis</i>		Nishida (1997)
	<i>Oncaea media</i>		Itoh (1997b)

Table 3. Diets of larval Japanese sardine expressed as a percent number (%*N*), percent volume (%*V*), percent frequency of occurrence in the guts (%*F*) and percent index relative importance (%*IRI*). “–” remarks no occurrence, and “0.0” remarks < 0.05%.

Year	Area	% <i>N</i>				% <i>V</i>				% <i>F</i>				% <i>IRI</i>			
		2011		2012		2011		2012		2011		2012		2011		2012	
		East	West	East	West	East	West	East	West	East	West	East	West	East	West	East	West
Copepoda																	
	Egg	41.7	1.8	7.1	2.1	15.6	0.3	1.8	0.6	54.5	4.3	13.0	6.1	41.8	0.1	1.2	0.2
	Nauplii	<i>Paracalanus</i> type* ¹															
		4.2	4.4	2.9	4.1	3.0	5.4	4.3	3.7	9.1	10.9	4.3	9.1	0.9	1.5	0.3	0.7
		<i>Oithona atlantica</i> type* ²															
		25.0	54.0	52.9	35.6	40.2	18.5	41.3	19.9	36.4	67.4	73.9	69.7	31.7	67.9	69.4	37.4
		<i>Oithona similis</i>															
		25.0	26.5	27.1	43.8	21.7	9.7	25.7	33.9	36.4	50.0	47.8	75.8	22.7	25.2	25.2	57.0
		<i>Oithona</i> (others)															
		–	0.9	–	–	–	0.3	–	–	–	2.2	–	–	–	0.0	–	–
		<i>Microsetella</i>															
		–	0.9	4.3	–	–	0.2	2.1	–	–	2.2	13.0	–	–	0.0	0.8	–
		Unidentifiable															
		–	–	–	0.7	–	–	–	0.4	–	–	–	3.0	–	–	–	0.0
	Copepodids	<i>Paracalanus</i>															
		–	0.9	4.3	4.8	–	3.0	15.8	15.8	–	2.2	13.0	15.2	–	0.1	2.6	3.0
		<i>Oithona</i>															
		4.2	0.9	–	2.1	19.4	2.5	–	4.2	9.1	2.2	–	6.1	2.9	0.1	–	0.4
		<i>Corycaeus</i>															
		–	–	–	4.1	–	–	–	9.5	–	–	–	6.1	–	–	–	0.8
		<i>Oncaea</i>															
		–	5.3	–	1.4	–	24.2	–	2.1	–	6.5	–	6.1	–	2.7	–	0.2
		<i>Euterpina</i>															
		–	0.9	–	–	–	–	–	–	–	2.2	–	–	–	0.2	–	–
	Adults	<i>Oithona nana</i>															
		–	–	–	0.7	–	–	–	6.9	–	–	–	3.0	–	–	–	0.2
		<i>Oithona similis</i>															
		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
		<i>Oncaea media</i>															
		–	3.5	–	–	–	31.5	–	–	–	4.3	–	–	–	2.1	–	–
	Cladocera	<i>Podon</i> spp.															
		–	–	–	0.7	–	–	–	3.0	–	–	–	3.0	–	–	–	0.1
	Mollusca	<i>Bivalvia</i> (Veliger larva)															
		–	–	1.4	–	–	–	8.9	–	–	–	4.3	–	–	–	–	–

*¹ *Paracalanus* spp., *Clausocalanus* spp., *Pseudocalanus* spp., *² *Oithona atlantica*, *O. plumifera*, *O. longispina*.

Table 4. Diets of larval Japanese anchovy expressed as a percent number (%N), percent volume (%V), percent frequency of occurrence in the guts (%F) and percent index relative importance (%IRI). “—” remarks no occurrence, and “0.0” remarks < 0.05%.

Year	Area	%N				%V				%F				%IRI			
		2011		2012		2011		2012		2011		2012		2011		2012	
		East	West														
	Copepoda																
	Egg	27.6	3.1	3.2	0.0	3.9	0.2	0.6	0.0	37.5	4.1	5.3	0.0	21.9	0.4	0.2	0.0
	Nauplii																
	<i>Calanus</i>	—	—	—	1.3	—	—	—	16.1	—	—	—	3.4	—	—	—	0.6
	<i>Paracalanus</i> type* ¹	10.5	12.5	6.5	6.5	3.4	4.2	5.4	6.0	21.9	17.6	10.5	11.9	5.7	7.7	1.4	1.4
	<i>Oithona atlantica</i> type* ²	1.3	19.5	29.0	22.6	0.5	4.7	27.0	15.0	3.1	21.6	42.1	40.7	0.1	13.8	27.4	14.8
	<i>Oithona similis</i>	48.7	40.6	45.2	63.9	17.8	9.7	47.2	43.2	46.9	45.9	63.2	79.7	57.7	60.9	67.8	82.6
	<i>Microsetella</i>	—	1.6	9.7	1.3	—	0.2	5.4	0.3	—	2.7	10.5	3.4	—	0.1	1.8	0.1
	Unidentifiable	1.3	1.6	—	—	0.5	4.5	—	—	3.1	2.7	—	—	0.1	0.4	—	—
	Copepodids																
	<i>Calanus</i>	—	0.8	—	—	—	10.5	—	—	—	1.4	—	—	—	0.4	—	—
	<i>Clausocalanus</i>	—	—	—	0.6	—	—	—	1.4	—	—	—	1.7	—	—	—	0.0
	<i>Paracalanus</i>	—	7.0	—	—	—	28.3	—	—	—	12.2	—	—	—	11.3	—	—
	<i>Oithona</i>	3.9	3.9	6.5	1.9	15.7	10.1	14.5	2.8	9.4	6.8	5.3	5.1	3.4	2.5	1.3	0.2
	<i>Corycaeus</i>	—	4.7	—	—	—	5.9	—	—	—	5.4	—	—	—	1.5	—	—
	<i>Microsetella</i>	—	—	—	0.6	—	—	—	0.7	—	—	—	1.7	—	—	—	0.0
	Adults																
	<i>Clausocalanus pergens</i>	—	0.8	—	—	—	10.9	—	—	—	1.4	—	—	—	0.4	—	—
	<i>Oithona nana</i>	—	0.8	—	0.6	—	2.7	—	6.3	—	1.4	—	1.7	—	0.1	—	0.1
	<i>Oithona similis</i>	5.3	—	—	0.6	58.2	—	—	8.1	9.4	—	—	1.7	11.0	—	—	0.1
	<i>Oncaea media</i>	—	0.8	—	—	—	4.5	—	—	—	1.4	—	—	—	0.2	—	—
	Cladocera																
	<i>Podon</i> spp.	—	0.8	—	—	—	2.6	—	—	—	1.4	—	—	—	0.1	—	—
	Phyto-plankton																
	Dinoflagellate	1.3	—	—	—	0.0	—	—	—	3.1	—	—	—	0.1	—	—	—

*¹ *Paracalanus* spp., *Clausocalanus* spp., *Pseudocalanus* spp., *² *Oithona atlantica*, *O. plumifera*, *O. longispina*.

Table 5. Mean abundance of zooplankton (individuals m⁻³).
 “0.0” remarks <0.5 inds·m⁻³.

Zooplankton	2011		2012	
	East	West	East	West
Copepoda				
Egg	4233	1178	597	282
Nauplii				
<i>Calanus</i>	66	415		258
<i>Paracalanus</i> type	9494	13430	2143	9043
<i>Oithona atlantica</i> type	4549	7309	5456	13929
<i>Oithona nana</i>	1301	2684	62	1700
<i>Oithona similis</i>	23848	20726	9853	28187
<i>Microsetella</i>	494	665	1544	1962
<i>Oncaea</i>		1631	204	727
unidentified		231	356	276
Copepodids				
<i>Acartia</i>	51	87		
<i>Calanus</i>		92		381
<i>Candacia</i>		18		55
<i>Centropages</i>		8		
<i>Clausocalanus</i>	456	1378	1379	4412
<i>Ctenocalanus</i>		188	45	326
<i>Mesocalanus</i>			15	398
<i>Paracalanus</i>	627	1773	638	1459
<i>Pseudocalanus</i>	121	91	23	10
<i>Oithona</i>	3590	4338	2789	3735
<i>Microsetella</i>			791	301
<i>Corycaeus</i>	30	229	186	330
<i>Oncaea</i>	1036	1240	551	630
Adults				
<i>Calanus sinicus</i>	87	151	38	46
<i>Clausocalanus pergens</i>	1094	887	2002	934
<i>Ctenocalanus vanus</i>	257	156	118	46
<i>Paracalanus</i>	1376	1050	675	247
<i>Pseudocalanus newmani</i>	1044	111	59	
<i>Oithona atlantica</i>	619	379	513	249
<i>Oithona longispina</i>		26		389
<i>Oithona nana</i>	77	183	60	305
<i>Oithona plumifera</i>		76	22	105
<i>Oithona similis</i>	3451	3480	3333	4307
<i>Microsetella</i>	2444	644	1010	1084
<i>Corycaeus affinis</i>	109	384	149	281
<i>Oncaea conifera</i>		44		
<i>Oncaea media</i>	517	766	351	610
<i>Oncaea venusta</i>		8	38	113
Others	145	109	56	68
unidentified				8
Cladocera				
<i>Podon</i> spp.			7	
Other cladocera	90	30	43	175
Amphipoda	0	1	96	20
Euphausiacea		0	0	0
Chaetognatha	42	235	84	182
Appendicularia	1523	2012	1492	1878
Fish larva and egg	20	6	7	0
Total	62791	68449	36785	79448

Table 6. Chesson's α index of selectivity for copepods determined for larvae of the Japanese sardine and Japanese anchovy in three size classes. The neutral values determined for each year and area were between 0.045–0.053 and bold values show significant positive values.

Year/ Area	Prey items	Sardine			Anchovy			
		Notochord length [mm]						
		NL < 6	6 ≤ NL < 9	9 ≤ NL	NL < 6	6 ≤ NL < 9	9 ≤ NL	
2011								
East	Egg	0.693**	0.000	0.000	0.757**	0.000	0.000	
	Nauplii	<i>Paracalanus</i> type	0.000	0.163	0.000	0.064*	0.456	0.083
		<i>Oithona atlantica</i> type	0.258	0.341	0.840	0.000	0.000	0.086
		<i>Oithona similis</i>	0.049	0.065	0.160	0.179	0.544*	0.049
	Copepodids	<i>Oithona</i>	0.000	0.431	0.000	0.000	0.000	0.328
Adults	<i>Oithona similis</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.454	
West	Egg	0.103	0.207	0.000	0.136	0.033	0.000	
	Nauplii	<i>Paracalanus</i> type	0.018**	0.018**	0.012**	0.024**	0.021	0.006
		<i>Oithona atlantica</i> type	0.614**	0.334**	0.171**	0.095	0.054*	0.007
		<i>Oithona similis</i>	0.082	0.106	0.028	0.106**	0.011	0.006
		<i>Microsetella</i>	0.183	0.000	0.000	0.161	0.000	0.000
	Copepodids	<i>Calanus</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.539
		<i>Paracalanus</i>	0.000	0.138	0.000	0.000	0.000	0.126**
		<i>Oithona</i>	0.000	0.000	0.019	0.012**	0.018	0.011
		<i>Corycaeus</i>	0.000	0.000	0.000	0.234	0.862*	0.000
		<i>Oncaea</i>	0.000	0.197	0.335*	0.000	0.000	0.000
	Adults	<i>Clausocalanus pergens</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.028
<i>Oithona nana</i>		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.136	
<i>Oncaea media</i>		0.000	0.000	0.434	0.000	0.000	0.033	

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ (Manly's method, Manly et al., 2002).

Table 6. continued.

Year/ Area	Prey items	Sardine			Anchovy			
		Notochord length [mm]						
		NL < 6	6 ≤ NL < 9	9 ≤ NL	NL < 6	6 ≤ NL < 9	9 ≤ NL	
2012								
East	Egg		0.686*	0.143	0.000	0.351	0.000	0.000
	Nauplii	<i>Paracalanus</i> type	0.000	0.079	0.000	0.098	0.131	0.000
		<i>Oithona atlantica</i> type	0.206**	0.405**	0.000	0.153	0.257	0.000
		<i>Oithona similis</i>	0.042	0.129	0.000	0.127	0.228	0.000
		<i>Microsetella</i>	0.066	0.110	0.000	0.271	0.182	0.000
	Copepodids	<i>Paracalanus</i>	0.000	0.133	1.000**	0.000	0.000	0.000
<i>Oithona</i>		0.000	0.000	0.000	0.000	0.201	0.000	
West	Egg	0.777	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
	Nauplii	<i>Calanus</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.850
		<i>Paracalanus</i> type	0.008**	0.035*	0.000	0.026**	0.089	0.036
		<i>Oithona atlantica</i> type	0.121**	0.132**	0.000	0.179	0.115	0.032
		<i>Oithona similis</i>	0.044	0.083	0.016	0.248**	0.183**	0.031
		<i>Microsetella</i>	0.000	0.000	0.000	0.121	0.000	0.000
	Copepodids	<i>Clausocalanus</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.025
		<i>Paracalanus</i>	0.050	0.261	0.000	0.000	0.000	0.000
		<i>Oithona</i>	0.000	0.051	0.000	0.032**	0.086	0.000
		<i>Corycaeus</i>	0.000	0.000	0.837**	0.000	0.000	0.000
		<i>Oncaea</i>	0.000	0.000	0.146	0.000	0.000	0.000
	Adults	<i>Microsetella</i>	0.000	0.000	0.000	0.394	0.000	0.000
		<i>Oithona nana</i>	0.000	0.208	0.000	0.000	0.527	0.000
<i>Oithona similis</i>		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.026	

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ (Manly's method, Manly et al., 2002).