

# 耳石解析によるムシガレイ日本海西部群の成長モデルの再検討

今井千文<sup>\*1</sup>・宮崎義信<sup>\*2</sup>

## Revision of growth model of spotted sole from western waters of the Sea of Japan using otolith analysis

Chifumi Imai and Yoshinobu Miyazaki

Growth model of spotted sole *Eopsetta grigorjewi* from western waters of the Sea of Japan was revised using otolith analysis. Total length TL (cm) back calculation models from otolith radius R (mm) using biological intercept,  $TL=0.35+8.38R+0.166R^2$  (female),  $TL=0.35+9.12R$  (male TL < 21.5),  $TL=4.57+7.30R$  (male TL > 21.5) and  $TL=0.35+8.57R+0.0714R^2$  (both sexes) were taken. Total length at each ring formation (outer edge of opaque zone) was back calculated from mean radius using above models. Assuming age at i-th ring formation was  $i-0.5$ , the von Bertalanffy growth models,  $L_i=48.7 \{1-e^{-0.158(i+0.610)}\}$  (female),  $L_i=33.4 \{1-e^{-0.303(i+0.380)}\}$  (male) and  $L_i=46.0 \{1-e^{-0.171(i+0.582)}\}$  (both sexes) were taken by non-linear least square method. BW (g)-TL relationships were quantified by  $BW=0.00253TL^{3.41}$  (female),  $BW=0.00165TL^{3.54}$  (male) and  $BW=0.00292TL^{3.37}$  (both sexes). TL and standard length SL (cm) of both sexes showed clear linear relationship with regression line,  $TL=0.785+1.15SL$  ( $r=0.982$ ).

### 1 はじめに

ムシガレイ *Eopsetta grigorjewi* は日本周辺から東シナ海にかけての海域の主として水深100m~200mの砂泥底に分布し、全長40cm程度まで成長するカレイ類である。日本海西部、特に対馬周辺海域における分布密度が高く、「みずかれい」の商標で市場価値が高いため、山口県、島根県の底曳網漁船の重要な漁獲対象種となっている。

対馬周辺海域に生息するムシガレイについては、1960年~1970年代に成長<sup>1)</sup>、成熟・産卵<sup>2)</sup>、食性<sup>3)</sup>および分布・回遊<sup>4)</sup>などの資源生態学的研究が精力的に実施されている。しかし、近年はこうした研究は実施されておらず、資源量指数による相対評価は実施されているものの<sup>5)</sup>、資源量の絶対値は推定されていない。コホート解析などにより資源の絶対量を推定する上で、成長モデルの再検討は重要な課題である。

今岡・三栖<sup>1)</sup>が1960年代末の日本海西部群の成長について報告して以来、30年以上が経過している。多くの魚種において、環境条件や資源状態などに応じて成長過程が変動することが知られ、特に資源密度との関連が顕著であ

る<sup>6~8)</sup>。ムシガレイ日本海西部群の漁獲量は1970年代には5000トンにものぼり、1990年以降の1000トン代の漁獲量に比較して資源量は遙かに大きかったと考えられ<sup>5)</sup>、成長過程が変化していることも考えられる。

さらに、これまでのムシガレイ成長解析では標準体長が使用されていた。しかし、ムシガレイを市場などの現場において測定するには標準体長よりも全長の方が便利で、実際に全長を使用している例が見られる<sup>9)</sup>。したがって、今後の資源解析では全長を標準的な体長指標にすることが望ましく、これを基準とした成長モデルを確立しておく必要がある。

本研究では山口県下関漁港に在籍する13ヶ統(平成16年3月)の沖合底曳網漁船が氷揚げするムシガレイ日本海西部群を対象とし、耳石年輪の測定結果から輪紋形成時の計算全長を求め、成長モデルを再検討することを目的とする。

### 2 材料と方法

1998年5月~2003年1月にかけて計11回実施した下関漁

2004年5月24日受付. Received May 24, 2004.

\*1 水産大学校海洋生産管理学科 (Department of Fishery Science and Technology, National Fisheries University).

\*2 水産大学校研究科漁業技術管理学専攻

港市場における調査で買い上げたムシガレイを標本として使用した。なお、山口県の沖合底曳網漁業は毎年5月16日から8月15日の3ヶ月間を自主禁漁としているため、この期間の標本は得られなかった。

標本は冷蔵または冷凍保存した後に全長を0.1cm単位まで、体重を0.1g単位まで測定した後、解剖して生殖腺の形態と色彩により雌雄判別を行った。標本総数は672（雌：404、雄：143、不明：268）個体で、全長範囲は16.8cm～39.5cmであった。さらに頭部を解剖して耳石（扁平石）を摘出し、水洗した後、2%水酸化ナトリウム溶液に1昼夜浸して汚れを完全に除去してから乾燥保存した。

カレイ類では有眼側と無眼側の耳石形態が異なり、有眼側の耳石は中心位置がずれるなどの問題が多く、無眼側耳石の方が年輪観察に適しているとされている<sup>10)</sup>。ムシガ

レイでも両側の耳石を比較検討した結果、これまでの報告と同様に無眼側の耳石輪紋がより識別しやすかったため、こちらを使用した。

無眼側の耳石はつや消し黒色に塗装したシャーレの水中に置き、3眼型実体顕微鏡に装着した334万画素デジタルカメラ（ニコン社、クールピクス995）を使用して、落射照明で撮影し、画像はJPEG画像として保存した。画像解析ソフトウェア（Media Cybernetics社、Image-Pro Plus Ver. 3.01）を使用し、耳石画像の核部分から耳石前端への直線上で、各輪紋（不透明帯の縁辺）までの距離（ $r_1$ ～ $r_n$ ）および耳石前端までの距離（R）を0.01mm単位まで測定し、それぞれ輪半径および耳石半径とした（Fig. 1）。

本研究では5月16日から8月15日の休漁期間の輪紋形成直前の標本が得られず、輪紋形成期の特定が困難であっ

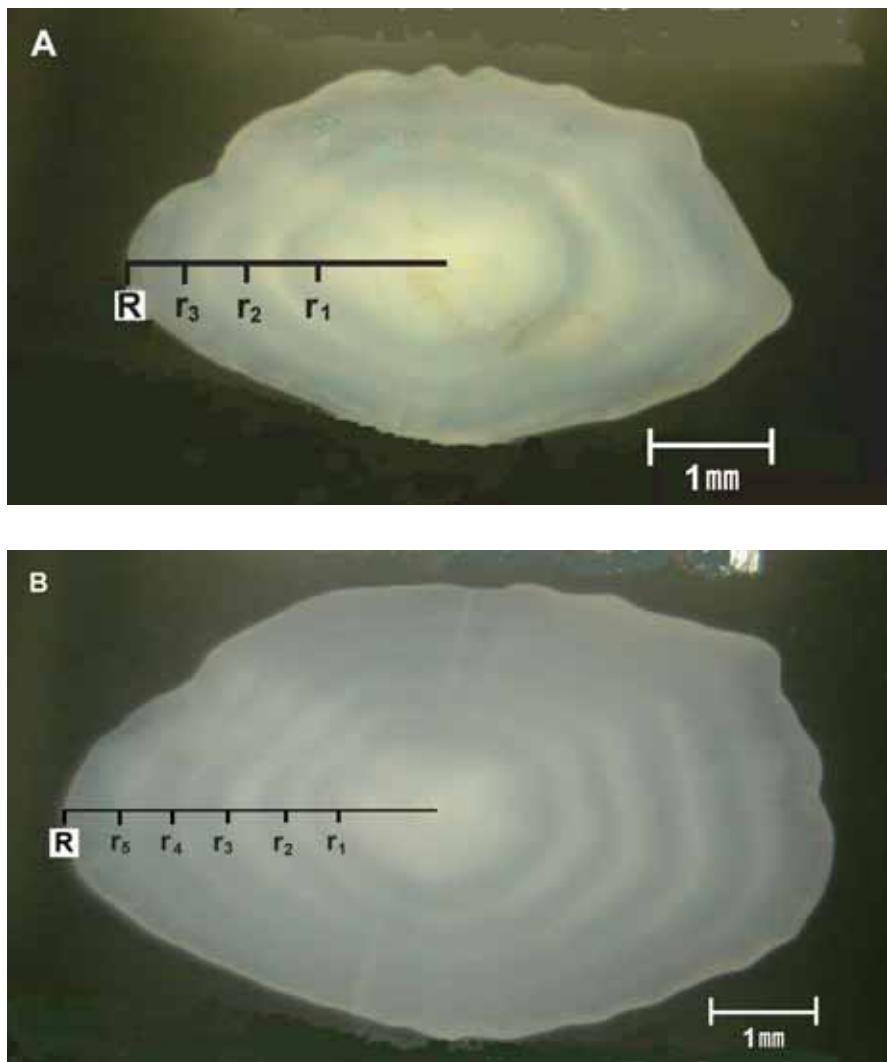


Fig. 1. Photographs of spotted sole otoliths (sagittae) of non-eye (left) side with two rings (A) and five rings (B). R and  $r_1-r_5$  show outer edge of measurement lines of otolith radius and ring radius, respectively.

た。したがって、今岡・三栖<sup>1)</sup>による1960年代のムシガレイ日本海西部群に関する知見に基づき、産卵盛期の2月1日を誕生日とし、0.5年経過した8月1日に年1回輪紋が形成される（不透明帯から透明帯への移行）と仮定して解析を進めた。

### 3 結 果

#### 3.1 耳石年輪による年齢査定と計算全長

カレイ目魚類の多くにおいて雌が雄よりも大きく成長することが知られ、ムシガレイも同様である。したがって、成長解析は雌雄別および雌雄を込みにしたものそれについて行った。耳石半径を計測できた319（雌：168、雄：70、不明：81）個体について、Fig. 2に全長と耳石半径の関係を示す。雌および雌雄込みではわずかながら、下に凸の関係が認められた。雄では直線またはわずかに上に凸の曲線関係が認められる。ムシガレイの孵化1日後の全長3.5mmをBiological Intercept（耳石半径が0の時点の全長）と仮定し、この点を通る直線および曲線の適合性を最小自乗法により比較検討した。以下に示すような、雌および雌雄込みでは僅かに上に凸の2次曲線、雄では2本の直線を全長逆計算式として選択した。

$$\text{雌} \quad TL=0.35+8.38R+0.166R^2 \quad (1A)$$

$$\text{雄 (TL}<21.5\text{)} \quad TL=0.35+9.12R \quad (1B-a)$$

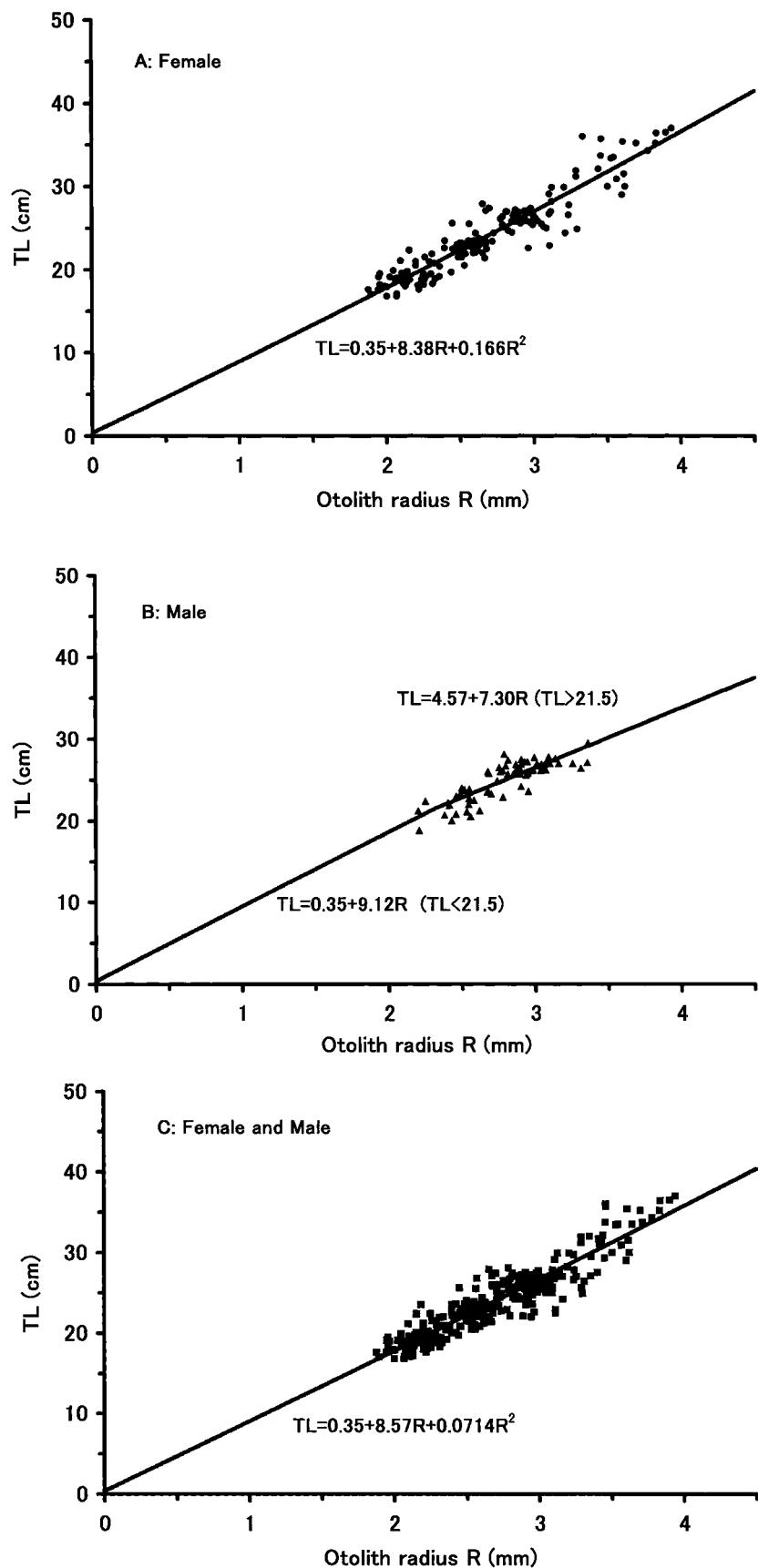
$$\text{雄 (TL}>21.5\text{)} \quad TL=4.57+7.30R \quad (1B-b)$$

$$\text{雌雄込み} \quad TL=0.35+8.57R+0.0714R^2 \quad (1C)$$

無眼側耳石のうち、すべての輪紋について輪半径を計測することができた166（雌：93、雄：66、不明：7）個体分について、雌雄別および雌雄を込みにした輪紋数毎の輪半径と耳石半径の関係をFig. 3に示す。雌雄ともに、第1輪と第2輪では輪半径が耳石半径と関係なくほぼ一定の範囲で変動した。一方、第3輪以降では輪半径が耳石半径と正の相関を持つ場合が多く、相関は耳石外縁の最も新しい輪紋において顕著であった。

輪群毎の各輪半径の平均値をTable 1に、その標準偏差をTable 2に示す。雌および雌雄込みにした場合には、2輪群の耳石において、第1輪と第2輪の平均輪半径が3輪群以上の耳石の平均値よりも顕著に大きかった。一方、雄では2輪群の耳石が得られず、こうした現象は確認できなかった。したがって、2輪群を除いた各輪群を込みにした平均輪半径から式（1）を使用して求めた輪紋形成時の計算全長をTable 1の最下行に示した。

各輪群の輪径の標準偏差は第1輪が最も小さく、外側の輪径ほど大きくなる傾向が観察された。これは先に述べたように、外側の輪紋において輪半径と耳石半径との相関が強く、耳石半径の個体差が最外側の輪径の変動に強く反映されているためである。この傾向は雌において雄よりも顕著であった。



**Fig. 2.** Total length (TL)-otolith radius (R) relationships of of spotted sole of female (A), male (B) and female and both sexes (C).

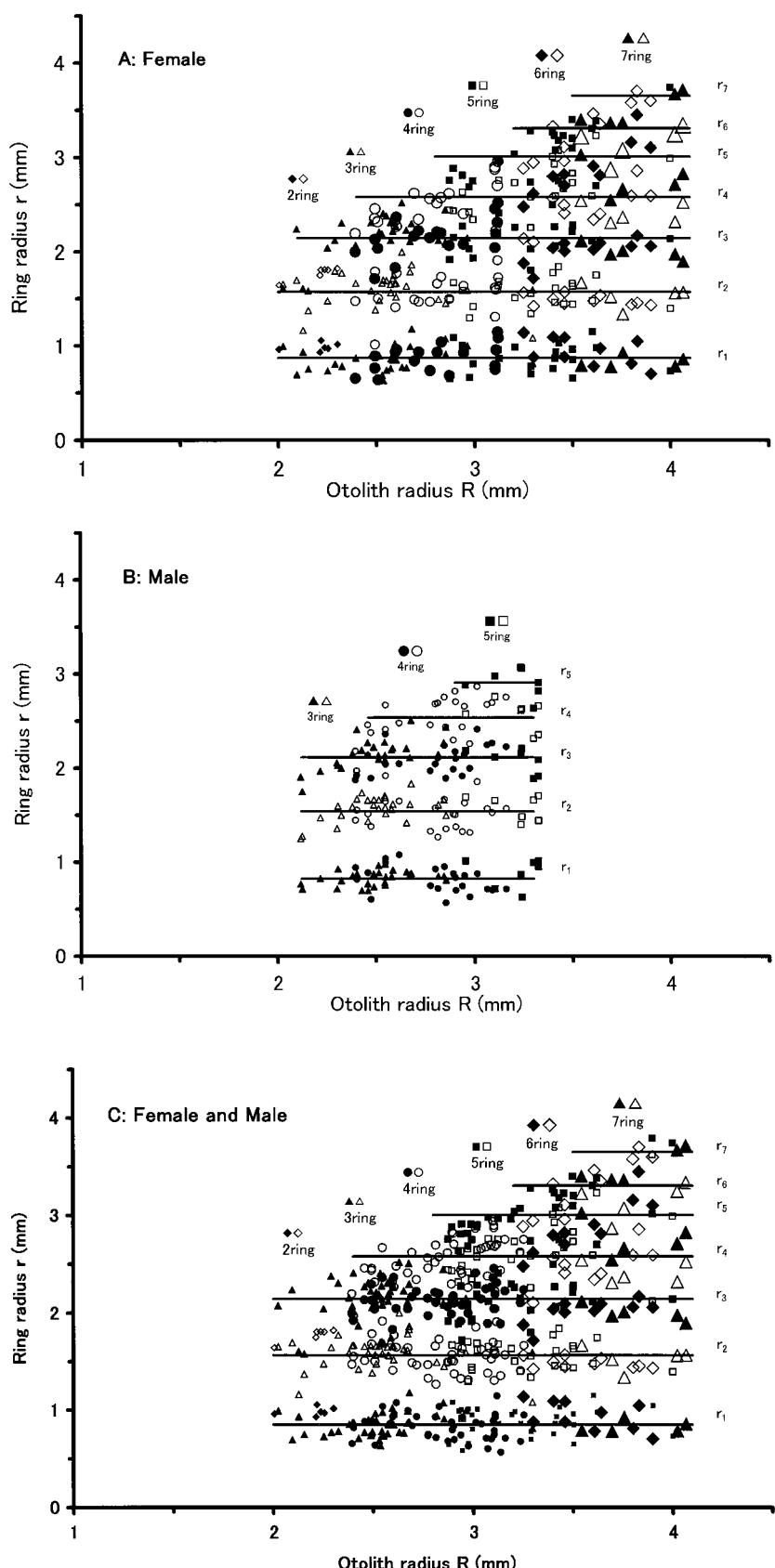


Fig. 3. Each ring radius ( $r_1$ - $r_7$ ) against radius ( $R$ ) of two to seven ring otoliths of spotted sole of female (A), male (B) and both sexes (C).

Table 1. Mean of ring radius in each ring-group of otolith and back calculated total length  $\hat{TL}$  of spotted sole**A: Female**

ring-group	n	r <sub>1</sub>	r <sub>2</sub>	r <sub>3</sub>	r <sub>4</sub>	r <sub>5</sub>	r <sub>6</sub>	r <sub>7</sub>	r <sub>8</sub>
2	6	0.99	1.77						
3	30	0.86	1.62	2.15					
4	21	0.86	1.56	2.15	2.53				
5	21	0.87	1.55	2.21	2.69	3.09			
6	8	0.92	1.48	2.07	2.53	2.97	3.39		
7	6	0.83	1.58	2.07	2.53	2.92	3.31	3.65	
8	1	0.87	1.63	2.11	2.70	3.04	3.41	3.67	3.85
Total	93	0.87 <sup>*1</sup>	1.57 <sup>*1</sup>	2.14	2.58	3.01	3.31	3.65	3.85
TL (cm) <sup>*2</sup>		7.7	13.9	19.1	23.1	27.1	29.9	33.1	35.1

**B: Male**

ring-group	n	r <sub>1</sub>	r <sub>2</sub>	r <sub>3</sub>	r <sub>4</sub>	r <sub>5</sub>
3	27	0.83	1.57	2.16		
4	31	0.82	1.51	2.07	2.54	
5	8	0.84	1.49	2.03	2.55	2.91
Total	66	0.82	1.54	2.11	2.54	2.91
TL (cm) <sup>*2</sup>		7.9	14.4	19.6	23.1	25.8

**C: Female and Male**

ring-group	n	r <sub>1</sub>	r <sub>2</sub>	r <sub>3</sub>	r <sub>4</sub>	r <sub>5</sub>	r <sub>6</sub>	r <sub>7</sub>	r <sub>8</sub>
2	6	0.99	1.77						
3	57	0.84	1.59	2.16					
4	55	0.82	1.55	2.13	2.54				
5	31	0.88	1.56	2.19	2.69	3.06			
6	10	0.94	1.48	2.01	2.45	2.88	3.29		
7	6	0.91	1.49	1.92	2.32	2.73	3.15	3.71	
8	1	0.87	1.63	2.11	2.70	3.04	3.41	3.67	3.85
Total	166	0.85 <sup>*1</sup>	1.56 <sup>*1</sup>	2.14	2.58	3.01	3.31	3.65	3.85
TL (cm) <sup>*2</sup>		7.7	13.9	19.0	22.9	26.7	29.4	32.6	34.4

<sup>\*1</sup> Calculated excluding two ring group<sup>\*2</sup> Calculated total length using equations (1A-C)

Table 2. Standard deviation of ring radius in each ring-group of otolith of spotted sole

## A: Female

ring-group	n	r <sub>1</sub>	r <sub>2</sub>	r <sub>3</sub>	r <sub>4</sub>	r <sub>5</sub>	r <sub>6</sub>	r <sub>7</sub>	r <sub>8</sub>
2	6	0.04	0.07						
3	30	0.12	0.21	0.25					
4	21	0.14	0.20	0.20	0.23				
5	21	0.15	0.15	0.24	0.26	0.27			
6	8	0.15	0.05	0.05	0.16	0.25	0.25		
7	6	0.06	0.16	0.20	0.30	0.44	0.43	0.39	
8	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Total	93	0.13 <sup>*1</sup>	0.29 <sup>*1</sup>	0.39	0.26	0.31	0.33	0.35	—

## B: Male

ring-group	n	r <sub>1</sub>	r <sub>2</sub>	r <sub>3</sub>	r <sub>4</sub>	r <sub>5</sub>
3	27	0.08	0.14	0.16		
4	31	0.15	0.19	0.16	0.21	
5	8	0.18	0.26	0.17	0.15	0.14
Total	66	0.12	0.17	0.16	0.21	0.14

## C: Female and Male

ring-group	n	r <sub>1</sub>	r <sub>2</sub>	r <sub>3</sub>	r <sub>4</sub>	r <sub>5</sub>	r <sub>6</sub>	r <sub>7</sub>	r <sub>8</sub>
2	6	0.04	0.07						
3	57	0.11	0.18	0.20					
4	55	0.13	0.16	0.16	0.23				
5	31	0.15	0.21	0.28	0.29	0.28			
6	10	0.15	0.06	0.13	0.22	0.28	0.30		
7	6	0.06	0.16	0.20	0.30	0.44	0.43	0.39	
8	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Total	166	0.13 <sup>*1</sup>	0.18 <sup>*1</sup>	0.21	0.26	0.31	0.33	0.35	—

<sup>\*1</sup> Calculated excluding two ring group

### 3.2 成長モデルの推定

第*i*輪の形成年齢を*i*-0.5歳と仮定し、Table 1で得られた計算全長との関係から成長過程をFig. 4に示す。成長曲線は上に凸の漸近型であり、多くの魚種で採用されるvon Bertalanffyの成長モデル  $L_i = L_{\infty} \{1 - e^{-K(t_i)}\}$  が適合すると考えられる。MS-Excelのソルバーを使用して、非線形最小自乗法により年齢*t*（年）における全長*L<sub>t</sub>*（cm）の成長式、

$$\begin{array}{lll} \text{雌} & L_i = 48.7 \{1 - e^{-0.158(t+0.610)}\} & (2A) \\ \text{雄} & L_i = 33.4 \{1 - e^{-0.303(t+0.380)}\} & (2B) \\ \text{雌雄込み} & L_i = 46.0 \{1 - e^{-0.171(t+0.582)}\} & (2C) \end{array}$$

が得られた。

### 3.3 全長一体重関係

全長一体重関係は銘柄別漁獲量統計を利用した漁獲重量の再検討、親魚資源重量の計算などに利用できる。Fig. 5に全標本672（雌：261、雄：143、不明：268）個体についての全長 TL (cm) と体重 BW (g) の関係を示す。非線形最小自乗法により以下のアロメトリー式、

$$\begin{array}{lll} \text{雌} & BW = 0.00253 TL^{3.41} & (3A) \\ \text{雄} & BW = 0.00165 TL^{3.54} & (3B) \\ \text{雌雄込み} & BW = 0.00292 TL^{3.37} & (3C) \end{array}$$

をあてはめた。式の指数はいずれも3より少し大きく、ムシガレイは成長とともに体の厚みが相対的に増大していくことに対応していた。

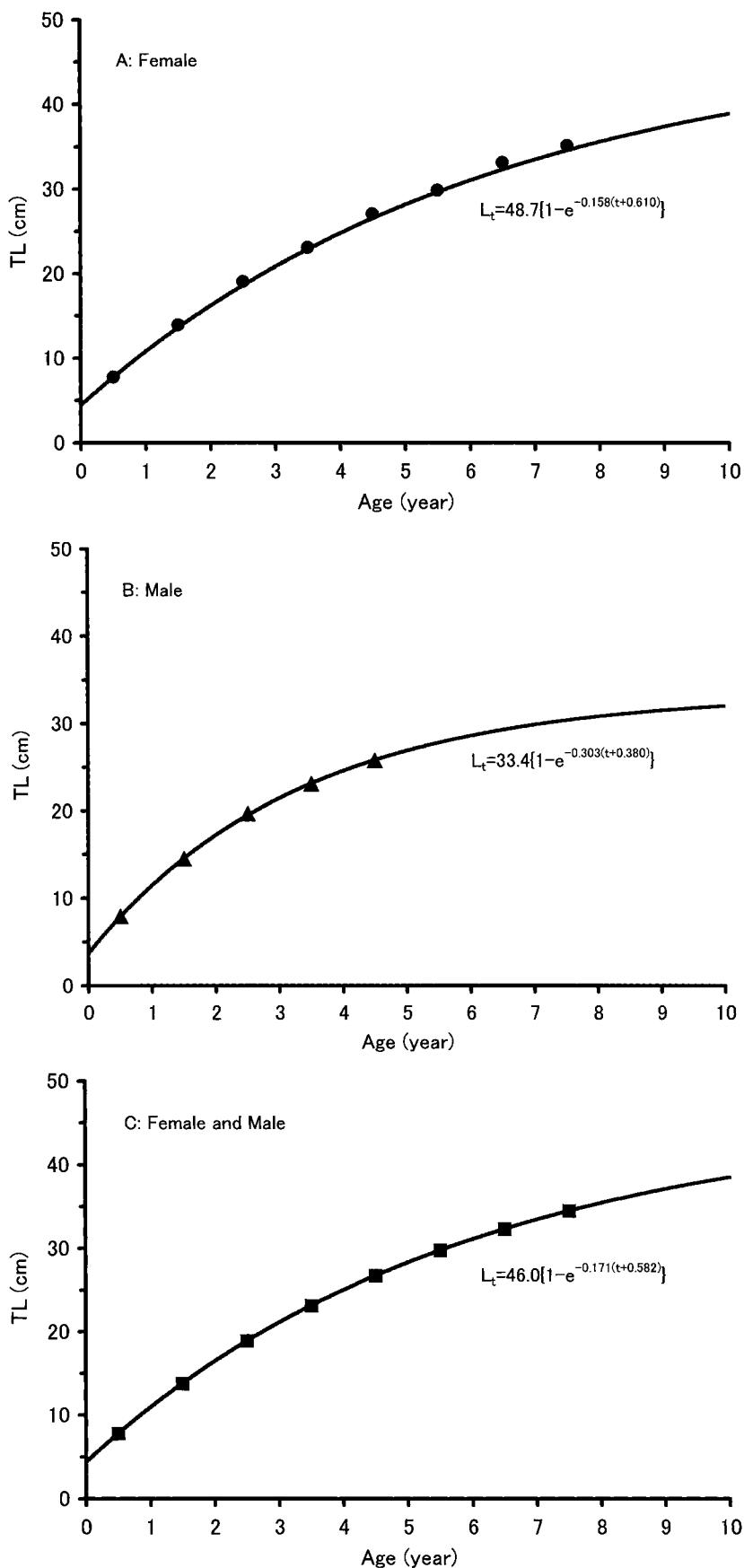


Fig. 4. Calculated total length at ring formation with fitted von Bertalanffy growth curve assumed that i-th ring formed at age  $i-0.5$  of female (A), male (B) and both sexes (C).

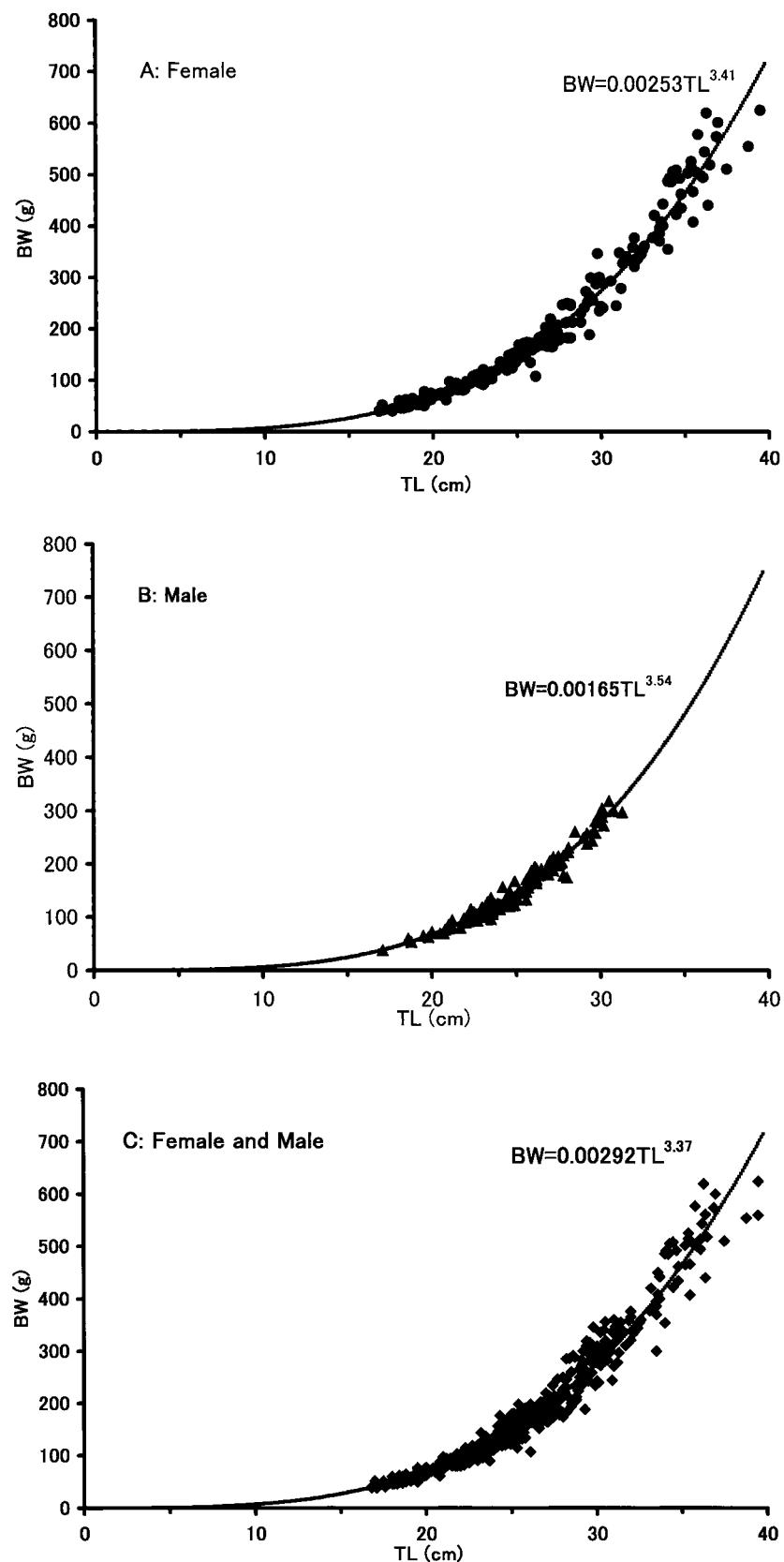


Fig. 5. Body weight (BW)-total length (TL) relationships of spotted sole of female (A), male (B) and both sexes (C).

### 3.4 標準体長—全長関係

本研究では実用性を考慮して、全長を使用して成長解析を実施した。これまでのムシガレイの成長過程に関する研究では体長計測項目として標準体長が多く使用されてきたので、比較を行うには標準体長—全長の関係が必要になる。標準体長は当初の計測項目に含めなかったため、ムシガレイの下尾軸骨先端の位置を確認した上、標本のデジタル写真画像から測定した。画像による体長測定の精度に問題がないことは検証済みである<sup>11)</sup>。Fig. 6 に雌雄を込みにした533個体についての標準体長 SL (cm) と全長 TL (cm) との関係を示す。両者の関係には直線式、

$$TL=0.785+1.15SL \quad (4)$$

が非常に良く適合し ( $r=0.982$ )、標準体長から高精度で全長を計算することができる。

## 4 考 察

三栖ほか<sup>14)</sup>は本資源には対馬の西と東にそれぞれ独立した系群が存在するとした。しかし、木下<sup>12)</sup>は対馬東群の加入量が対馬より西の資源量と明瞭な関係を持って変動することから、対馬東群は対馬西群からの移送によるものと考えた。遺伝学的な検討は行われていないため、2系群の存否に結論を出すことはできない。また、今後、資源解析を行う際に、対馬の東西で系群を分離して解析すること

は困難である。近年の資源評価事例でも対馬東西の群れをまとめて日本海西系群としている<sup>5)</sup>。したがって、本研究では対馬東西の群を区別せずに成長過程を検討した。なお、系群の定義に結論が出ていないため、系群という用語は避け、日本海西部群とした。

本研究では底曳網漁獲物を標本として使用したため、全長約17cm以上の個体しか得られず、第1輪および第2輪形成時の計算全長は外挿した曲線から求めた。このため、その推定精度は3輪以上より低く、式(1)の妥当性に大きく依存する。雌および雌雄込みではBiological interceptを通る下に凸の2次曲線を使用した。Allometry式でも近い曲線が得られたが、2次曲線の方がわずかに適合度が高かった。一方、雄では全長—耳石半径関係に適合し、Biological interceptを通る曲線は上に凸の放物線で、これを使用すると第1、2輪形成時の全長が過大推定になる懸念が強かった。このため、今岡・三栖<sup>11)</sup>を参考に、全長21.5cm (標準体長18cm) を変曲点とする2本の直線を使用した。成長曲線への適合は良く、若齢魚の耳石が得られない段階では妥当なモデルだと考える。しかし、将来より精度の高い成長モデルにするには若齢魚のデータを加える必要がある。ただし、漁獲物から1歳未満の若齢魚標本を得ることは困難なので、調査漁獲に頼らざるを得ない。

Fig. 3 およびTable 1において2輪群耳石の第1輪と第2輪が3輪群以降のそれよりも顕著に大きい傾向が認められた。多くの魚種において高齢魚における若齢期の輪紋が若齢魚のものより小さいLee現象が知られている<sup>12)</sup>。しかし、本研究では2輪群の第1輪、第2輪に限って、やや大きい傾向にあったもので、3輪群以降については必ずしも輪半径が減少することではなく、これをLee現象と見るか否かの判断は難しい。本研究で使用した標本は沖合底曳網漁業の漁獲物であり、網目の選択性の影響を受けている。したがって、得られた2輪群の個体は漁場に生息する2輪魚の中で成長の良い大型個体が選択的に水揚げされたものと考えられる。耳石半径、輪半径ともに大きいものに偏っていたことがその最大の要因であったと考えられる。なお、若齢魚の大型個体が選択的に漁獲されることもLee現象発生要因の1つと考えられている<sup>13)</sup>。

ムシガレイの成長過程については、これまでに日本海西部群に関する今岡・三栖<sup>11)</sup>、日本海北部<sup>14)</sup>、八戸近海<sup>10)</sup>、銚子近海<sup>15)</sup>における報告があり、落合・田中<sup>16)</sup>が成長の海域間比較を行っている。標準体長であることが記載されている今岡・三栖<sup>11)</sup>以外の研究では単に体長とされ、測定部位の詳細は不明であるが、標準体長であったとみな

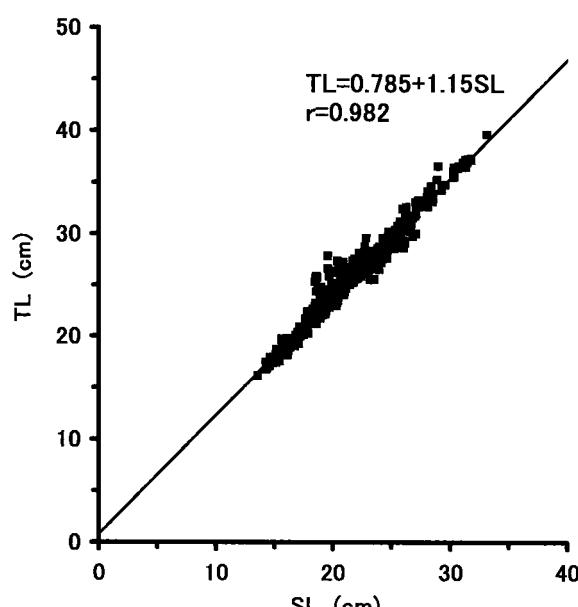


Fig. 6. Total length (TL)-standard length (SL) relationship of spotted sole of both sexes.

し、以下で全長に換算して本研究の結果と比較検討する。

式(4)を使用し、これまでの報告の体長を全長に換算した各海域における輪紋形成時の計算全長の比較をFig. 7に示す。雌の輪紋形成時全長は銚子近海のものが最も大きく、本州北部の八戸近海と日本海北部の値は小さく、日本海西部群はその中間であった。雄では銚子近海と日本海西部群の値がほぼ一致し、日本海北部と八戸近海では3輪魚以降の成長が停滞していた。

本研究の結果を同じ海域における1960年代の今岡・三栖<sup>1)</sup>の結果と比較すると、雌および雌雄込みにした場合で全長がやや小さく、雄ではほぼ一致した。資源量指数の変動傾向からムシガレイ日本海西部群の近年の資源量は1998年以降増加しているものの、1960、70年代の半分程度の低水準である<sup>8)</sup>。多くの魚類において、資源が縮小すると成長が加速されることが知られるが<sup>6-8)</sup>、逆に資源が減ったのに成長速度が遅くなることになる。この要因を解明するには餌環境、他魚種との関係などの生態学的研究が必要であるが、先に述べたLee現象の要因となる若齢期に成長の速い大型個体が選択漁獲されることによっても起

こり得る。成長速度の個体変異が高齢まで持続するなら、若齢で大型個体が選択的に漁獲されれば、漁場に残った高齢魚は成長の遅い個体が多くなる。現在のように、低水準の資源に高い漁獲圧がかかっている場合にこの傾向は顕著になり、成長の遅い高齢魚に偏った推定が行われる可能性が高くなる。

成長曲線のパラメータを雌雄込みについて比較すると、本研究の極限体長 $L_{\infty}=46.0\text{cm}$ は1960年代の輪紋形成時全長から得られた $43.4\text{cm}$ よりも大きく、逆に成長率係数が $K=0.171$ と1960年代の $K=0.212$ より小さい値となつた。このことは若齢期の成長が1960～1970年代よりも遅くなつたが、6歳以上の高齢期になつても比較的早い成長が持続することを意味する。

Pauly<sup>17)</sup>は $L_{\infty}$ 、 $K$ および生息海域の平均水温から自然死亡係数 $M$ を計算する多項式を提案している。この式において、 $L_{\infty}$ の増加と $K$ の減少はともに $M$ 値の減少要因である。したがつて、今回の資源低水準期の自然生残率が1960年代のそれよりも高くなつていることが予測される。

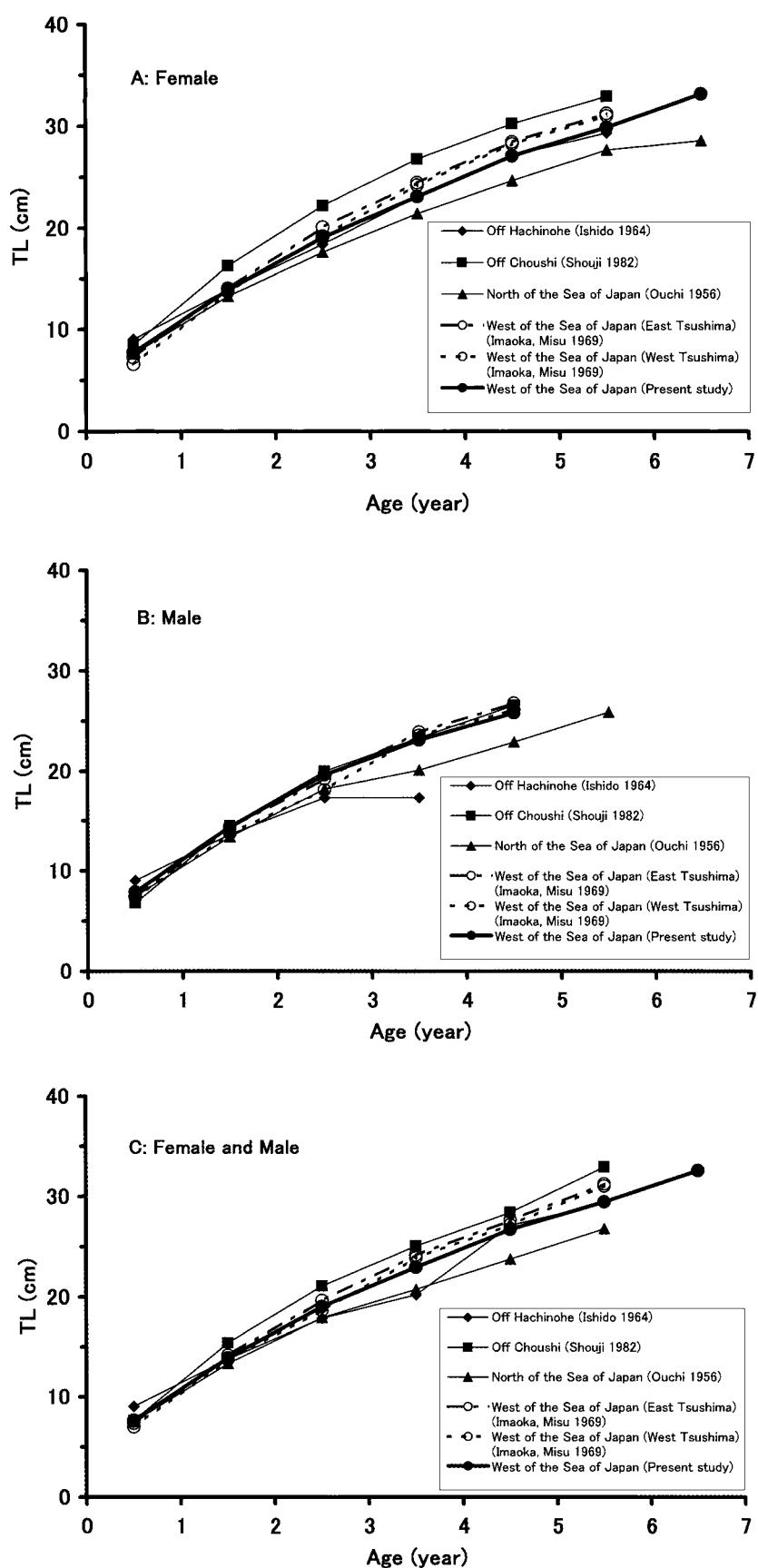


Fig. 7. Comparison of total length at ring formation of spotted sole of female (A), male (B) and mean of both sexes (C) from different localities. Total lengths of past reports were calculated from body lengths using TL-SL equation (4) assuming body lengths were standard lengths.

## 謝　　辞

市場調査にご協力いただいた山口県以東機船底曳網漁業協同組合 福田伊勢夫組合長をはじめとする船主各位および下関中央魚市場（株）若松昭生氏をはじめとする市場関係者各位に深い謝意を示す。調査活動に参加された水産総合研究センター 西海区水産研究所の山本圭介研究員および水産大学校海洋生産管理学科4年生各位に感謝する。

## 引用文献

- 1) 今岡要二郎・三栖 寛：西水研研報, 37, 51-70 (1969).
- 2) 今岡要二郎：西水研研報, 39, 51-63 (1971).
- 3) 今岡要二郎：西水研研報, 42, 77-89 (1972).
- 4) 三栖 寛・今岡要二郎・未鳥富治・花淵信夫・小嶋喜久雄・花淵靖子：西水研研報, 43, 23-36 (1973).
- 5) 伊藤正木：我が国周辺水域の漁業資源評価. 水産庁増殖推進部・独立行政法人水産総合研究センター, 東京, 2002, pp.642-647.
- 6) 和田時夫：水産海洋研究, 51, 39-42 (1987).
- 7) 渡辺健一・岡崎孝博：水産増殖, 47, 349-353 (1999).
- 8) 永井達樹：日水誌, 69, 99-103 (2003).
- 9) 烏根県水産試験場：烏根県水産試験場事業報告, 平成13年度 (2002).
- 10) 石戸芳男：東北水研研報, 24, 73-79 (1964).
- 11) 今井千文・宮崎義信・時村宗春・山本圭介：水産海洋研究, 69, 印刷中 (2005).
- 12) 木下貴裕：西海ブロック底魚調査研究報告, 3, 40-49 (1992).
- 13) 田中昌一：水産資源学総論, 恒星社厚生閣, 東京, 1985, p.159
- 14) 大内 明：日水研研報, 4, 225-248 (1956).
- 15) 庄司泰雄：千葉水試研報, 40, 75-82 (1982).
- 16) 落合 明・田中 克：魚類学（下）, 恒星社厚生閣, 東京, 1986, pp.1091-1092.
- 17) Pauly D. : *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 39, 175-192 (1980).