## 地域レベルでの漁況海況情報の提供事業

# Ⅲ-2 高知県沿岸海域に来遊するマルソウダの個体群構造

增養殖環境課 岡部 正也

漁業資源課 林 芳弘

漁﨑 盛也

漁業管理課 髙橋 紀行

高知県沿岸に来遊するマルソウダ Auxis rochei には、冬季にフィリピン海等の南方海域で発生し、黒潮により北方へと移送される冬生まれ群と、九州西方から伊豆諸島周辺の日本近海を主産卵場とし、夏季に発生する夏生まれ群が存在するとされている(新谷 2001a)。新谷(1999、2001a、2001b) は、太平洋岸のマルソウダが冬から春にかけて潮岬以南の海域に滞留した後、初夏に東北海域まで北上し、秋には再び南下することを標識放流により明らかにするとともに、南日本の海域に滞留した冬生まれ群の一部が翌年の産卵に加入し、夏生まれ群と混合する可能性を指摘している。しかしながら、これらの個体群の遺伝的分化の程度や個体群構造が集団遺伝学的手法を用いて調査された例はない。そこで、本課題では、本種の資源管理施策を講じるうえで有用な管理単位の設定に資するため、ミトコンドリア DNA(以下 mtDNAという)分析を用いて高知県沿岸におけるマルソウダの個体群構造を解析した。

### 1 材料及び方法

(1)供試魚 2018年4月26日から2020年12月11日の期間に44回、高知県沿岸において 曳縄もしくは大型定置網により漁獲されたマルソウダ、計714個体について尾叉長(以下 FL という)、体重(以下 BW という)、生殖腺重量(以下 GW という)及び胃内容物重量(以下 SCW という)を測定し、以下の式により生殖腺体重比(以下 GSIという)を算出した(図1)。

 $GSI=GW/(BW-GW-SCW) \times 100$ 

測定後、各個体の尾鰭の一部を採取し、定法により和 DNA を抽出して遺伝解析に供した。

- (2)個体群の推定と試料の分類 新谷(2001a)は、1993年~1995年に高知県沿岸で漁獲されたマルソウダの FL 組成及び GSI の変化から、夏季に出現する FL $\leq$ 25 cmかつ GSI<1 の未成熟個体は冬生まれ、夏季~翌年夏季に出現する FL25 cm<かつ GSI 1  $\leq$ 0 成熟個体及び FL25 cm<かつ GSI<1 の産卵後の個体は、日本近海の夏生まれもしくは南日本の海域で越冬した冬生まれと推定している。そこで、試料を以下に示す基準により夏季に出現する小型個体群 3 群及び夏季~翌年夏季に出現する大型個体群 4 群の 7 群に分類した(表 1、図 1)。
- 1) \$2018、\$2019、\$2020 各年の夏季に出現した、FL≦25 cmかつ GSI<1 の未成熟個体で構成される個体群(以下 小型個体群という)。
- 2) A、B、C、D 各年を通して出現した、FL25 cm < かつ GSI 1 ≦の成熟個体または FL25 cm <

表 1 各個体群の個体数及び漁獲期間

個体群	S2018	S2019	S2020	А	В	С	D
個体数(個体)	27	23	53	107	153	176	73
. A. X茬 廿1 月日	Aug.17.2018	Aug.21.2019	Jul.24.2020	Apr.26.2018	Aug.29.2018	Sep.26.2019	Sep.12.2020
漁獲期間	~Aug.29.2018	~Sep.26.2019	~Sep.11.2020	~Aug.17.2018	$\sim$ Jul.23.2019	~Aug.28.2020	∼Dec.11.2020

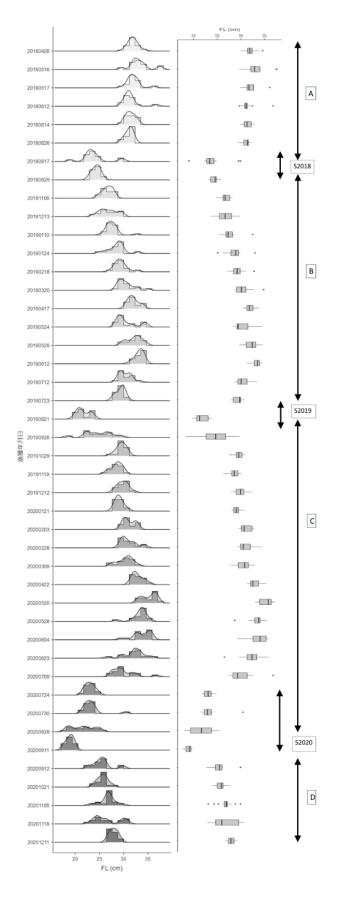


図 1 漁獲年月日ごとの FL 組成の推移 左図:ヒストグラム、右図:箱ひげ図 右側の矢印は各個体群の範囲を示す。

かつ GSI<1 の産卵後の個体で構成される 個体群(以下 大型個体群という)。

これらのデータ処理には、プログラム ソフト Jamovi (\$ahin and Aybek 2019) 及び JASP (Love et al. 2019) を用い、 個体群間の FL、BW 及び GSI の統計学的有 意差の有無を Scheffé の多重比較検定及 び Bayes 一元配置分散分析により検証し た。なお、Bayes factor の評価には Jeffreys の基準を用いた。

(3) 遺伝解析 mtDNA 分析は Auxis 属 ミトコンドリア DNA 調節領域に設計され たプライマー (F:5- 'CCGGACGTCGGAGGTTAA AAT-3', R:5'-AGGAACCAAATGCCAGGAATA-3') (Menezes et al. 2006, Kumar et al. 2 014) により増幅した PCR 産物の塩基配列 約 500bp について行い、BLAST (https:// blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi) に登 録された既報の配列 (Accession number: AB105165) をリファレンスとして解読した 配列データをプログラムソフト MEGA11 (T amura et al. 2021) に実装されたアルゴ リズム Muscle (https://www.ebi.ac.uk /Tools/msa/muscle/) によりアライメン トし、全サンプル間で比較が可能な 391bp を決定して解析に用いた。得られた配列デ ータはプログラムソフト DnaSP ver. 6.12. 03 (Librado and Rozas 2009) を用いてハ プロタイプを決定し、プログラムソフト Arlequin ver. 3. 5. 2. 2 (Excoffier and Lischer 2010) を用いてハプロタイプ多様 度(h)、塩基多様度(π)、平均塩基置換率 の各遺伝学的統計量を求め、Tajima'sD及 びFu's Fsを求めて標準中立モデル(中 立、任意交配、集団サイズの一定性)を帰 無仮説とした集団構造を推定し、ペアワイ ズ FST 分析及び AMOVA により個体群間の 遺伝的分化の程度を推定した。さらに、プロ グラムソフト POPART ver.1.7 (Leigh and Bryant 2015) を用いて Minimum spanning

tree に基づくハプロタイプネットワークを作成し、塩基配列から検出されたハプロタイプ同士の近縁性を視覚的に表すとともに、MEGA11を用いて Kimura two-parameter 法によって個体群間の遺伝的距離を求め、系統関係を近隣結合法により描画した。

#### 2 結果

(1) 各個体群の FL、BW 及び GSI の組成 小型個体群は毎年 7 月下旬~9 月中旬に認められ、大型個体群はその前後に小型個体群と入れ替わって出現した(表 1、図 1)。測定した全個体の FL、BW 及び GSI の平均値  $\pm$ 標準偏差(最小値-最大値)はそれぞれ 28.9 cm  $\pm$  4.0 (17.6-37.6 cm)、432.7 g  $\pm$  195.6 (51.9-987.6 g) 及び 1.80  $\pm$  2.43 (0.01-17.38) であった(表 2、図 2)。小型個体群間ではいずれの測定値にも有意差は認められなかったのに対し(P < 0.05、

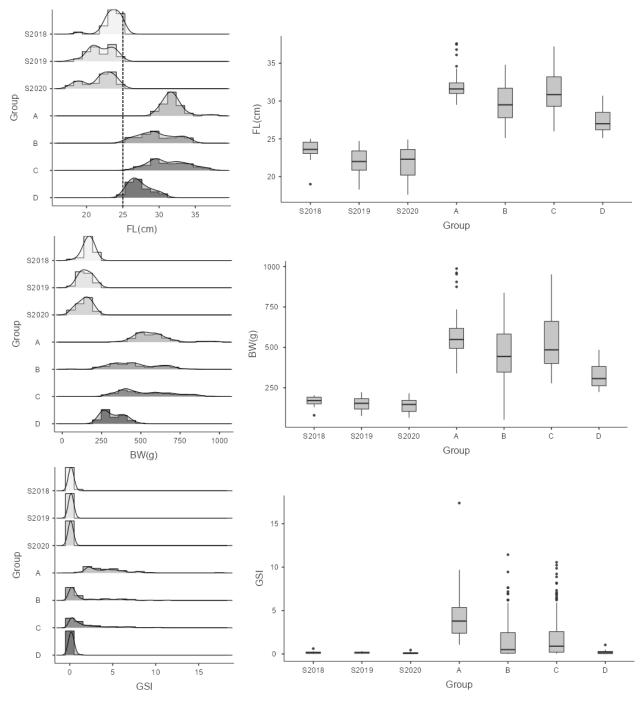


図2 各個体群の FL (上)、BW (中)、GSI (下) の組成

左図:ヒストグラム、右図:ボックスプロット

BF < 10)、大型個体群間の FL 及び BW では AC 間を除くすべての組み合わせ及び GSI では BC 間を除くすべての組み合せで有意差が認められた(表 2、P>0.01、BF>10)。

#### 表 2 各個体群の FL、BW 及び GSI(左)と統計学的検定の結果(右)\*

FL									FL							
個体群	S2018	S2019	S2020	Α	В	С	D	全体		\$2018	S2019	S2020	Α	В	C	D
測定個体数(個体)	27	23	53	107	153	176	73	590	S2018				**	**	**	**
欠測値	0	0	0	0	0	0	0	0	S2019	4. 2			**	**	**	**
平均値(cm)	23.6	22.0	21.9	31.8	29.6	31.3	26.6	28. 9	S2020	5. 0	-1.3		**	**	**	**
標準偏差	1. 2	1.7	2.0	1.5	2.7	2. 6	1.9	4.0	Α	119.0	122.6	168.0		**		**
最大値 (cm)	25	24.7	24. 9	37.6	34.8	37. 2	30. 7	37. 6	В	50.6	61.5	107. 0	22. 9		**	**
最小値 (cm)	19	18.3	17. 6	29. 5	23.6	26	22. 7	17. 6	С	70.8	80.6	138. 2	-0.2	10. 1		**
									D	34. 4	44.0	61.5	87. 5	<i>17. 5</i>	43.3	
BW									BW							
個体群	S2018	S2019	S2020	Α	В	С	D	全体	-	S2018	S2019	S2020	A	В	C	D
測定個体数(個体)	27	23	53	107	141	176	57	584	S2018				**	**	**	**
欠測値	0	0	0	0	6	0	0	6	S2019	-0. 1			**	**	**	**
平均値(g)	167. 0	150. 9	141.8	568.8	458.5	530.3	322. 4	432. 7	S2020	1.9	-1.0		**	**	**	**
標準偏差	27. 8	40.1	42. 4	114. 2	149.2	164.3	68. 3	195. 6	Α	78. 1	72.8	128. 4		**		**
最大値 (cm)	203. 5	222. 6	215. 5	987. 6	838. 1	951.9	484. 6	987. 6	В	36. 2	34. 2	72.0	<i>16. 0</i>		**	**
最小値 (cm)	79. 3	75.5	64. 6	338. 2	51.9	277.8	223. 5	51.9	С	46.7	43.5	89.3	0. 1	5. 5		**
									D	35. 2	34.0	64. 1	66. 2	16. 9	33.5	
GSI									GSI							
個体群	S2018	S2019	S2020	A	В	С	D	全体		\$2018	S2019	S2020	A	В	С	D
測定個体数(個体)	19	21	53	107	140	175	57	572	S2018				**			
欠測値	8	2	0	0	7	1	0	18	S2019	-1.1			**			
平均値	0.16	0.15	0.11	4. 19	1.66	1.88	0.15	1.80	S2020	0. 2	0. 1		**	*	**	
標準偏差	0.14	0.09	0.09	2.33	2.35	2.39	0.17	2.43	Α	20. 2	22. 4	52. 4		**	**	**
最大値	0.62	0.34	0.45	17.38	11. 43	10.56	1.04	17.38	В	1.9	2. 2	8.4	28.4			**
最小値	0.02	0.03	0.01	1. 07	0. 01	0.02	0.01	0.01	C	2.8	3.3	11. 2	25. 6	-1.7		**
									D	-1. 2	-1.0	2. 3	54. 1	8. 1	10. 8	

\* (上側) Scheffé の多重比較検定 (\*: P<0.05、\*\*: P<0.01 水準)、(下側) Bayes factor (両個体群に差がないとする帰無仮説が否定される度合、 *Italic*: 30>BF>10 (対立仮説を強く支持)、**Bold:** BF≥30 (対立仮説を非常に強く支持)))

(2)遺伝解析 計590個体について解析した結果、147か所の塩基置換、3か所の欠失及び 6 か所の挿入箇所が検出され、530 種類のハプロタイプに分類された (表3)。塩基置換部位の うち、28 か所は singleton(1 個体のみに存在する変異)であった。各個体群のハプロタイプ 多様度(h)、塩基多様度(π)及び平均塩基置換率は、それぞれ 0.9994-1.0000及び 0.0322-0.0355 及び 12.217-13.779 の範囲でいずれも高い値を示し、個体群間で差は認められなかっ た。また、標準中立モデル(中立、任意交配、集団サイズの一定性)を帰無仮説とした Tajima's D(P>0.05、有意差無し)及びFu's Fs(P<0.05、有意差有り)はいずれも負の値を示した (表3)。個体群間の遺伝的分化の程度を示す FST は-0.0095-0.0090 といずれの組み合わせで も低い値を示し、いずれの個体群間でも有意差は認められなかった(表 4、Bonferroni の補正 後、P<0.05 水準)。AMOVA により推定された遺伝変異のうち、個体群間、個体群内個体間及び 全個体間の遺伝変異が占める割合はそれぞれ 0.22%、-0.15%及び 99.92%となり、遺伝変異の ほとんどを全個体間の変異が占めた(表 5)。また、固定指数 FCT、FSC 及び FST はいずれも低い 値であり、有意な遺伝的分化は認められなかった(表5、P>0.05)。ハプロタイプネットワー クでは、大型のクレードから複数の小規模なクレードが派生する星形の形状となり、多数の個 体で共有される中心的なハプロタイプ及び小型個体群または大型個体群を特定するクレードの 形成は認められなかった(図3)。さらに、デンドログラムによる系統関係では、小型個体群あ るいは大型個体群同士でのクラスターの形成は認められなかった(図4)。

表 3 各個体群のハプロタイプ数、ハプロタイプ多様度(h)、塩基多様度(π)、平均塩基 置換率、Tajima's D 及び Fu's FS の値

	個体数	ハプロタイプ数	ハプロタイプ多様度(h)	塩基多様度 (π)	平均塩基置換率	Tajima's D	Fu's Fs
S2018	27	27	$1.0000 \pm 0.0101$	$0.0335 \pm 0.017$	12. $997 \pm 6.040$	-1. 355	-17. 393
S2019	23	23	$1.0000 \pm 0.0128$	$0.0355 \pm 0.018$	$13.779 \pm 6.421$	-0.507	-12.614
S2020	53	53	$1.0000 \pm 0.0037$	$0.0351 \pm 0.018$	13.662 $\pm$ 6.234	-1.065	-24. 338
Α	107	103	$0.9991 \pm 0.0015$	$0.0315 \pm 0.016$	12. 217±5. 563	-1. 232	-24. 245
В	147	144	$0.9997 \pm 0.0008$	$0.0336 \pm 0.017$	$13.049 \pm 5.908$	-1.097	-24.067
С	176	159	$0.9987 \pm 0.0008$	$0.0330 \pm 0.017$	12.821 $\pm$ 5.805	-1. 153	-24. 014
D	57	56	$0.9994 \pm 0.0034$	$0.0322 \pm 0.016$	$12.508 \pm 5.727$	-1. 159	-24. 394

表 4 個体群間のペアワイズ FST 値

	S2018	S2019	S2020	Α	В	С	D
S2018							
S2019	-0.0055						
S2020	-0.0043	-0.0001					
Α	0.0031	0.0083	0.0028				
В	-0.0045	-0.0051	0.0039	0.0090			
С	-0.0040	-0.0022	-0.0008	0.0005	0.0021		
D	-0. 0095	-0.0045	-0.0016	0.0004	-0.0033	-0.0043	

表 5 AMOVA による個体群間、個体群内個体間、全個体間の変異の割合及び固定指数

	自由度	偏差平方和	分散成分	変異の占める割合 (%)	固定指数	Į.
個体群間	4	28. 54	0. 0144	0. 22	FCT= 0.0022	P=0. 363
個体群内個体間	2	12. 26	-0.0093	-0. 15	FSC= -0.0015	P=0. 663
全個体間	583	3747.87	6. 4286	99. 92	FST= 0.0008	P=0. 286
合計	589	3788.67	6. 4337			

個体群: A、B、C、D及び小型個体群(S2018、S2019、S2020)の5群として解析した。

#### 3 考察

本課題では、高知県沿岸に来遊するマルソウダを、来遊時期、FL組成及び GSI 組成により 夏季のみに出現する小型個体群及び秋季~翌年夏季に出現する大型個体群に分類し、mtDNA 調節領域の塩基配列により個体群構造を推定した。3 か年の調査期間における FL組成は毎年同様のパターンで推移し、8 月を中心に出現した FL≦25 cmの小型個体群が9 月以降に消失した後、新たに FL25 cm<の大型個体群が出現し翌年の夏季まで確認された。大型個体群は複数の年級群で構成され、4 個体群間の FLには統計学的有意差が認められた。また、個体群 Dでは、GSI の平均値が1を下回っていたことから、産卵後の個体が中心と考えられた。小型個体群3 群は毎年同時期に出現し、いずれも未成魚で構成された新規加入群であったことから、同一の起源を持つと仮定し、また、毎年夏季の同時期に小型個体群と大型個体群の交替が認められたことから、両者は異なる起源を持つと仮定して遺伝解析を行った。

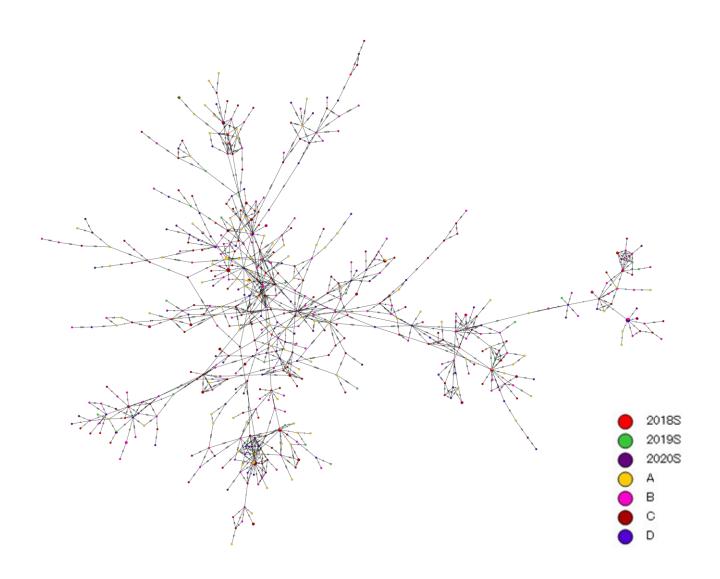


図3 マルソウダ 7 個体群の mtDNA 調節領域の塩基配列によるハプロタイプネットワーク

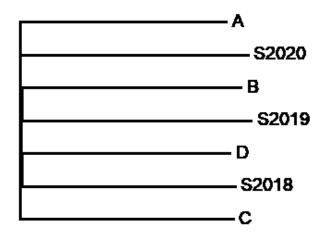


図4 マルソウダ 7 個体群の mtDNA 調節領域の塩基配列による系統樹 (近隣結合法)

(1) 小型個体群の由来 堀田 (1955) の報告から、四国近海のマルソウダの体長は1年で約17 cm、2年で約29 cm、3年で約36 cmに達すると推定される(図5、表6)。また、フィリピン近海、地中海及びインド洋で漁獲されるマルソウダのFLは、1年で16.4 cm(フィリピン北部)~24.2 cm(地中海(スペイン西部))、2年で25.6 cm(フィリピン北部)~34.4 cm(地中海(イタリア北西部))、3年で30.4 cm(フィリピン南西部)~39.9 cm(地中海(イタリア北西部))、1年で30.4 cm(フィリピン南西部)~39.9 cm(地中海(イタリア北西部))と連すると報告されている(図5、表6)。これらの報告から、本種の発生~1年までの成長は1か月あたり約1.4cm(フィリピン北部)~約1.9cm(地中海(イタリア北西部))と見積もられる。また、近年、GSIの推移等から推定されたマルソウダの産卵期は緯度により異なることが明らかとなっており、日本近海を含む北緯30度以北の温帯海域では6~8月の夏季に年1回の産卵のピークが見られるのに対し、北緯20度以南の南方海域では少なくとも1~4月の冬季と6~9月の夏季の年2回ピークが見られることが報告されている(図6)

(Plandri et al. 2009、Valeiras et al. 2008、新谷 2001a、Villarao et al. 2017、Jasmine

et al. 2013)。そこで、本課題の小型 個体群が南方海域で3月に発生した冬 生まれと仮定すると、5ヶ月後の8月 に高知県沿岸に来遊した時点でのFL は6.8cm~9.8cmとなり、実測したFL の平均値(最小一最大)22.4cm

(17.6cm-25.0cm) より著しく小さい値となる。しかし、前年7月に発生した夏生まれと仮定すると、8月には17.8cm~24.7cmとなり、実測値とよく一致する。したがって、本課題で調査した小型個体群の発生時期は前年の夏である可能性がある。ただし、これらの起源が日本近海、南方海域のいずれであるかを識別する手法は現時点では見当たらないことから、今後の調査の進展が待たれる。

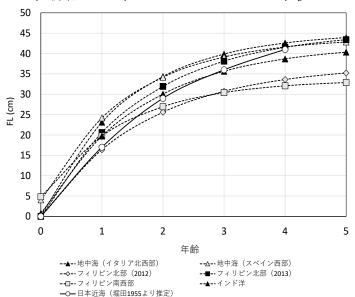


図 5 地中海、フィリピン近海、インド洋、日本近海 におけるマルソウダの年齢別 FL (Von Bartalanffy の成長曲線)

表 6 地中海、フィリピン近海、インド洋におけるマルソウダの Von Bartalanffy の 成長式及び GPI\*の比較

海域	採集地	L∞	k	t 0	GPI *	引用文献
地中海(イタリア北西部)	Liguria海	45. 21	0. 71	-0. 010	7. 280	Plandri et al. (2009)
地中海(スペイン西部)	スペイン沿岸	44.04	0.70	-0. 139	7. 214	Valeiras et al. (2008)
フィリピン北部 (2012)	Babuyan 海峡	37. 28	0. 58	0.000	6.692	Villarao et al. (2017)
フィリピン北部(2013)	Babuyan 海峡	45.68	0.60	0.000	7. 132	Villarao et al.(2017)
フィリピン南西部	Banda 海	33.63	0. 73	-0. 213	6.716	Amri et al. (2019)
インド洋		42. 30	0. 61	-0. 030	6. 995	Jasmine et al. (2013)

<sup>\*:</sup>Growth performance indexes ( $\Phi'$ ) = InK+2InL $\infty$  (Kahraman et al. 2011)

(2) マルソウダの系群構造 インドネシアバリ島周辺で漁獲されたマルソウダの個体群構造がマイクロサテライト DNA (以下 msDNA という) 多型解析を用いて推定されており、地理的に離れた海域の個体群間に有意な遺伝的分化が検出されなかったことから、バリ島周辺のマルソウダは同一の起源を持つ単一の集団であると結論付けられている (Agustina et al. 2022)。一方、本種では、mtDNA 分析により太平洋と大西洋の両方で検出される Mitotype II 、太平洋のみで検出される Pac Mitotype II 及び大西洋と地中海の両方で検出される MA Mitotype II の 3 系統の存在が報告されており、分布する海洋間に遺伝的分化が生じていることが明らかとなっている (Carlos et al. 2004, Catanese et al. 2008)。さらに、地中海周辺国の沿岸で漁獲された本種では、mtDNA 分析及び msDNA 解析により遺伝的に分化したイベリア半島ージブラルタル海峡系群と地中海中央部に分布する北アフリカ系群の存在が確認されており、それぞれの系群内に Mitotype II の両系統が不均一に混在していることが報告されている (Vilanova et al. 2022)。このような遺伝的分化は、それぞれの系群に特有の繁殖生態や回遊経路の違いにより生じると考えられ、本種の産卵場が比較的限定された沿岸の浅海域に形成さ

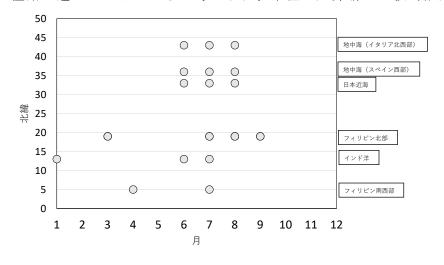


図6 マルソウダの産卵時期(月)と緯度との関係

れること(Sabatés A. and L. Recasens 2001)、産卵場付近に滞留して越冬する個体群の存在、親魚の産卵場への回場であるの要因となりうる(Vilanova et al. 2022)。そのため、とくに系群内でリカ帝についため、とくに系群内でリカ帝については、地域個体質では、地域の資源管理施策を講じる必要性が論じられている。

(2)高知県沿岸のマルソウダの個体群構造 本課題で解析した高知県沿岸のマルソウダのハプロタイプ多様度及び塩基多様度はいずれも地中海のもの(Vilanova et al. 2022)と同等の高い値を示しており、個体群間の FST 及び AMOVA ではいずれの個体群間にも有意な遺伝的分化は検出されなかった(表 3、4、5)。また、全個体のハプロタイプを用いたハプロタイプネットワークでは、特定の個体群を識別するクレードは認められず、デンドログラムによる系統関係においても特定の個体群同士がクラスターを形成する明らかな傾向は認められなかった(図 3、4)。これらの結果から、高知県沿岸に来遊するマルソウダには、地中海で確認されたレベルで遺伝的に分化した個体群が存在する可能性は低いと考えられた。

高知県沿岸では、夏季に足摺岬周辺海域において本種の産卵場の形成が確認されている(新谷 2001a、新谷 2001b)。新谷 (2001a) が想定したとおり、日本近海において黒潮による南方海域からの新規加入と越冬個体の翌年の産卵への加入が生じているとすれば、高知県沿岸では、異なる起源を持つ個体が機会的に交配することによって高い遺伝的多様性が維持されている可能性がある。さらに、各個体群の Tajima's D (P>0.05) 及び Fu's Fs (P<0.05) がともに負の値を示したことは、集団が拡大傾向にあり、本種の生息範囲が拡大していることを示

唆している(Menezes et al. 2012)。この仮説は、足摺岬周辺と南方海域で発生した個体であることが明らかなサンプルが入手できれば、msDNAマーカー等の共優性マーカーを用いた解析により検証できると考えられる。

#### 4 引用文献

Agustina M., B. Setyadji, M. Pharmawati and I. Junitha (2022) Genetic diversity and population structure of bullet tuna (*Auxis rochei*) from Bali and its adjacent waters. HAYATI. J. Biosci., 509, 507-514.

Amri K., A. Novalina and B. Setyadji (2019) Some biological stock indicators of bullet tuna (*Auxis rochei*, risso 1810) from Banda Sea and its adjacent waters. Ind. Fish. Res. J., 25, 103-112.

Carlos I., G. Catanese, M. Ponce and M. Manchado (2004) Novel method for the authentication of frigate tunas (*Auxis thazard* and *Auxis rochei*) in commercial canned products. J. Agric. Food Chem., 52, 7435–7443.

Catanese G., C. Infante and M. Manchado (2008) Complete mitochondrial DNA sequences of the frigate tuna *Auxis thazard* and the bullet tuna *Auxis rochei*. DNA Sequence, 19, 159-166.

Excoffier L. and H. L. Lischer (2010) Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. Mol. Ecol. Resour., 10, 564–567.

堀田秀之 (1955) 日本近海に於けるマルソーダカツオの季節的分布とその成長. 東北水研業績, 46, 120-126.

Jasmine.S., P. Rohit, E. M. Abdussamad, K. P. Saidkoya, K. K. Joshi, S. Kemparaju, D. Prakasan, M. N. K. Elayathu and M. Sebastine (2013) Biology and fishery of the bullet tuna, *Auxis rochei* (Risso, 1810) in Indian waters. Indian J. Fish., 60, 13-20.

Kahraman A. E., D. Göktürk and F. S. Karakulak (2011) Age and growth of bullet tuna, *Auxis rochei* (Risso), from the Turkish Mediterranean coasts. Afr. J. Biotechnol. , 10, 3009-3013.

Kumar G., S. P. Kunal, M. R. Menezes and M. Kocour (2014) Genetic divergence between *Auxis thazard* and *A. rochei* based on PCR RFLP analysis of mtDNA D-loop region. Turk. J. Fish. Aquat. Sci., 14, 539-546.

Leigh J. W. and D. Bryant (2015) POPART: full-feature software for haplotype network construction. Methods in Ecol. Evol., 6, 1110–1116.

Librado P. and J. Rozas (2009) DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. Bioinformatics, 25, 1451–1452.

Love J., R. Selker, M. Marsman, T. Jamil, D. Dropmann, J. Verhagen, A. Ly, Q. F. Gronau, M. Š. S. Epskamp, D. Matzke, A. Wild, P. Knight, J. N. Rouder, R. D. Morey and E. J. Wagenmakers (2019) JASP: Graphical statistical software for common statistical designs. Journal of statistical software. 88, 1-17.

Menezes M. R., M. Ikeda and N. Taniguchi (2006) Genetic variation in skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* (L.) using PCR-RFLP analysis of the mitochondorial DNA D-loop region. Journal of fish biology. 68 (Supplement A), 156-161.

Menezes M. R., G. Kumar and S. P. Kunal (2012) Population genetic structure of skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* from the Indian coast using sequence analysis of the mitochondorial DNA D-loop region. Journal of fish biology. 80, 2198-2212.

新谷淑生 (2001 a) 高知県太平洋海域におけるマルソウダの年齢,成長,成熟および寿命. 日水誌,67,429-437.

新谷淑生 (2001 b) 高知県足摺岬周辺海域におけるマルソウダの成熟周期と産卵数. 日水誌, 67, 10-16.

新谷淑生 (1999) 標識放流から推定される太平洋岸におけるマルソウダの回遊. 日水誌, 65, 1078-1083.

Plandri G., L. Lanteri, F. Garibaldi and L. O. Relini (2009) Biological parameters of bullet tuna in the Ligurian Sea. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 64, 2272-2279.

Sabatés A. and L.Recasens (2001) Seasonal distribution and spawning of small tunas (*Auxis rochei* and *Sarda sarda*) in the Northwestern Mediterranean. Sci. Mar., 65, 95-100.

Şahin M. D. and E. C. Aybek (2019) Jamovi: An easy to use statistical software for the social scientists. Int. J. Asst. Tools in Educ., 6, 670–692.

Tamura K., G. Stecher and S. Kumar (2021) MEGA11: Molecular evolutionary genetics analysis Version 11. Mol. Biol. Evol. 38, 3022–3027.

Valeiras X., D. Macías, M. J. Gómez, L. Lema, S. G. Barcelona, J. M. O. de Urbina and J. M. de la Serna (2008) Age and growth of bullet tuna (*Auxis rochei*) in the western Mediterranean Sea. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 62, 1629-1637.

Vilanova J. O., N. P. Bielsa, R. M. Araguas, N. Sanz, S. Saber, D. Macías and J. Viñas (2022) Larval retention and homing behaviour shape the genetic structure of the bullet tuna (*Auxis rochei*) in the Mediterranean Sea. Fishes, 7, 1-14.

Villarao. M. A. C., A. B. Encarnacion, E. C. Ame and M. C. Morales (2017) Biology and population dynamics of bullet tuna (*Auxis rochei*) and frigate tuna (*Auxis thazard*) in Babuyan Channel, Philippines. Kuroshio Science, 11, 63-72.