

海の資源変動のしくみ

- 個体数変動様式の南北差の生物学 -

東京大学海洋研究所 渡邊良朗・白藤徳夫
千村昌之・川崎正義・鈴木龍生

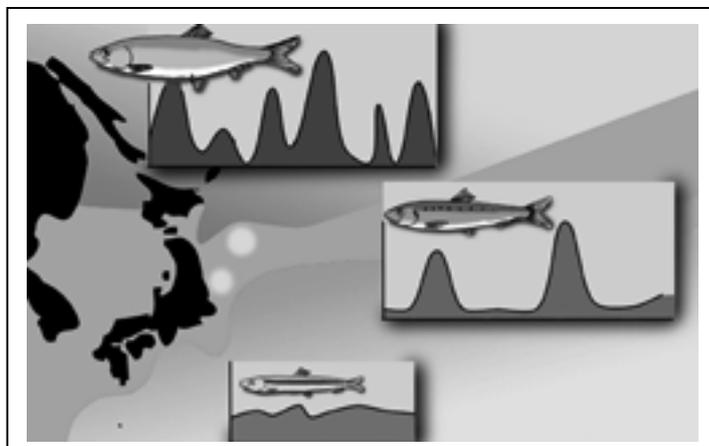
1. 要旨

魚類は一般に大量の卵を産出し、卵仔魚は環境条件に恵まれると大量に生き残って成魚群へ新規加入して卓越年級群を形成する。しかし、通常は産み出された卵の多くが幼生期から変態期前後に死亡し、生き残りはごくわずかである。ニシン科魚類では、高緯度水域に生息するニシンで生残率の年変動が極端に大きく、低緯度水域に分布するウルメイワシやキピナゴでは変動が小さい。緯度方向で変動様式が異なる数種間で、繁殖生態や初期生態の特徴を比較することによって、魚類の加入量変動のしくみを明らかにすることができる。

宮古湾では2~4月に2~3歳のニシンが湾奥の産卵場へ来遊して産卵し、約4週間後にふ化した仔魚はその後およそ1年間を湾内で過ごした後に湾を出て北海道沿岸まで回遊する。2000年には産卵場付近の定置網で1596尾の産卵親魚が採集されたが春から夏にかけて採取された仔稚魚は1尾のみであったのに対して、2001年には親魚採集数が559尾と2000年の約1/3であったにもかかわらず、

春から秋にかけて849尾の仔稚魚が湾奥で採集された。孵化後約半年間における仔稚魚の生残率が2001年において著しく高かった原因として、親魚来遊時期の湾内の水温が著しく低かったこと、春から初夏にかけての動物プランクトン密度が高かったこと、などが考えられる。

20世紀前半に漸減して北海道沿岸から姿を消した北海道春ニシンの1910~1950年の漁獲物データについて解析した結果、産卵に加入する4歳魚の尾数が2.5桁の幅で変動したこと、4歳時平均体長が25.5~30.3cmの幅で変動したことがわかった。しかし、平均体長の変動は加入尾数の変動では説明できず、北海道春ニシンの成長の変動は資源密度に依存せず、密度独立的な過程によって起こったことが分かった。日本海におけるマイワシでは2歳魚の平均体長が密度依存的に変動することが知られており、亜寒帯水域に生息するニシンと温帯域に生息するニシンでは、成長速度変動が異なる過程で起こっていることが分かった。



ニシン科魚類における個体数変動様式の南北差の概念図

2. 研究の背景

環境変動と資源量（加入量）変動に関する研究の必要性が 1970 年代に認識され、1980 年代の SARP¹⁾ や 90 年代以降の GLOBEC-SPACC²⁾ などの国際プロジェクトとして研究が展開されてきた。これらのプロジェクトでは、例えば黒潮・親潮域、カリフォルニア海流域、フンボルト海流域のマイワシ (*Sardinops*) やカタクチイワシ (*Engraulis*) の資源量変動と環境変動との関係が比較され、類似した変動様式を持つ資源間の比較という方法によってこれまで多くの知見が蓄積されてきた。その結果、「時間スケールは数十年 (50~100 年)、空間スケールは地球規模ないし大洋規模で、物理大気 - 海洋系、プランクトン群集、魚類群集などから構成されている気候 - 海洋 - 海洋生態系の基本構造が、段階的・不連続的に転換する」レジーム・シフトという現象が認識され³⁾、魚類資源の変動もその一部として、広範囲で同期して変動すると考えられるようになった。しかし、「海洋環境の変動が、どのような生物学的過程を経て資源変動となって現われるか」という疑問に対する答えはまだ得られていない。

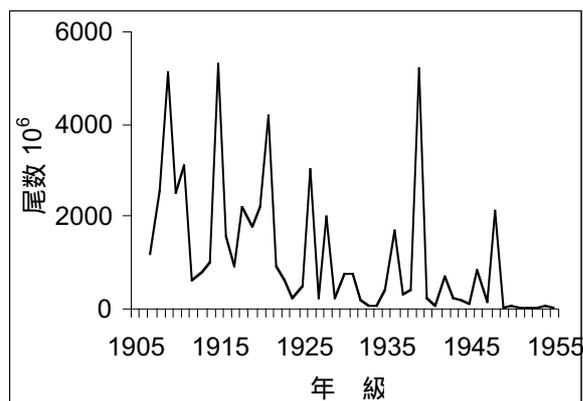


図 1. 春ニシンの累積漁獲尾数 (花村, 1963)

日本周辺には、北に亜寒帯、南に亜熱帯海域が広がり、両者の間に移行域が存在する。亜寒帯海域では、冬季の鉛直混合による深層からの大量の

栄養塩供給によって大規模な新生産 (new production) がおこり、季節的・経年的な環境変動が大きいことを特徴とする。亜熱帯～熱帯海域は、有光層内での有機物分解によって生ずる栄養塩の再利用による再生生産 (regenerated production) を基本とし、季節的・経年的な環境変動が小さい安定した海域である。南北に水温傾斜が大きい日本周辺海域には、亜寒帯性から熱帯性の種まで 15 種のニシン科魚類が分布している。

ニシン *Clupea pallasii* は北緯 35~40 度以北の北太平洋の亜寒帯水域に広く分布する。かつて日本で大量に漁獲されたのは北海道 - サハリン系群である。この系群の漁獲量は 1887~1958 年に 97.2 万 (1897 年) から 0.2 万トン (1958 年) まで 2.7 桁変動し、1959 年以降は実質的に 0 となった。年級群豊度の経年変動を累積漁獲尾数⁴⁾で見ると、1915 年の 53 億尾から 1952 年の 400 万尾まで 3.1 桁の幅で変動した (図 1)。

マイワシ *Sardinops melanostictus* は 2~3 月を中心に西日本から東日本の沿岸から沖合で産卵する温帯性種であるが、資源量高水準期には個体群の大部分が亜寒帯前線を越えて親潮域で索餌する。1975 年級以降の高水準期における年級群豊度を道東海域の 1 歳魚来遊資源減尾数で見ると⁵⁾、1990 年の 0.3 億尾~83 年の 163 億尾まで 2.3 桁の幅で変動した (図 2)。このように亜寒帯に生息するニシンや、亜寒帯水域へ索餌回遊するマイワシでは、年々の加入量水準が約 3 桁の幅で年変動する。

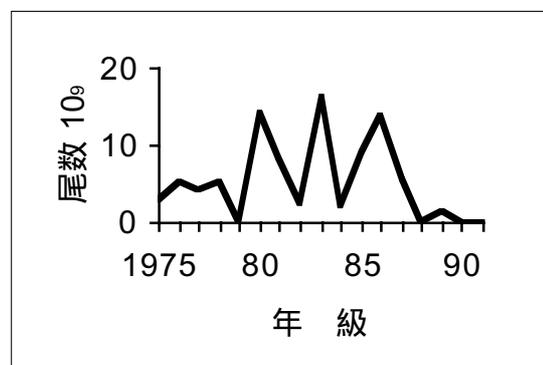


図 2. 道東海域への 1 歳魚マイワシの来遊資源尾数 (和田, 1998 から作図)

ウルメイワシ *Etrumeus teres* は西日本～南シナ海北部に分布する。1957 年以降 40 年間のウルメイワシの全国漁獲量を見ると、1970 年の 2.4 万トンから 1994 年の 6.8 万トンまで約 3 倍 (0.5 桁) の幅で変動した (図 3)。ウルメイワシは満 1 年で 21cm に達し、漁獲物の主体を構成することがわかっており、年々の漁獲量変動は加入量変動を反映している。安定した漁獲量は加入量の安定を現わしていると考えられる。ウルメイワシとマイワシの西日本における産卵場は広範囲に重複している。亜寒帯水域へ索餌回遊するマイワシ資源が 70 年代から 90 年代にかけて劇的な増加と減少を見せたのに比べて、西日本～台湾周辺に分布するウルメイワシ資源が安定していたことは対照的である。

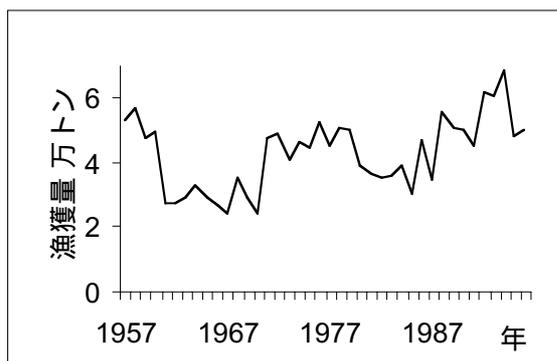


図 3. ウルメイワシの全国漁獲量

キビナゴ *Spratelloides gracilis* は熱帯海域に分布の中心があり、西日本の南岸からオーストラリア北岸まで連続的に分布する。西日本はキビナゴの分布域としては最も高緯度に位置している。漁獲統計は鹿児島県、長崎県などで整備されており、1970 年代半ば以降の漁獲量は鹿児島県で 1000～3000 トンの間、長崎県では 1000～2000 トンの間で変動している (図 4)。後に述べるように、キビナゴは 1 年で最大体長に達する。したがって、キビナゴの漁獲量変動は加入量変動をよく表していると考えられ、加入量は数倍の年変動幅を持つと推定される。

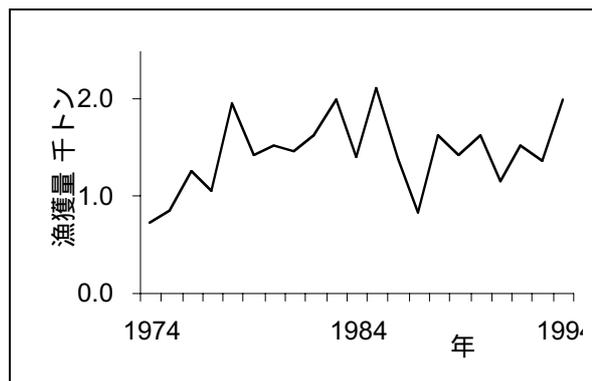


図 4. 長崎県のキビナゴ漁獲量

ニシン科魚類は低緯度水域に起源があると考えられている⁶⁾。ニシンやマイワシは低緯度から中高緯度海域へ進出する過程で亜寒帯水域の爆発的な生産力を利用することができるようになり、卓越年級群を産み出す能力を獲得したと考えられる。その反面、亜寒帯水域の大きな環境変動に伴って極端な加入の失敗も避けられなくなったのかもしれない。これに対して、安定な低緯度水域では生産力の限界から卓越年級群を産み出すことがない反面、極端な加入の失敗が起こることもなく、年級群豊度が安定しているのかもしれない。

外洋域の代表的な中深層性魚類であるハダカイワシ科魚類 (Myctophidae) も、低緯度水域から高緯度水域へと分布を拡大したと考えられている。生物量の変動様式についての情報は少ないが、断片的な知見から、上に見たニシン科魚類に類似した傾向を持つと考えられる。腹足類 (Gastropoda) やウニ類 (Echinoidea) などの無脊椎動物資源においても、ニシン科魚類と共通した個体数変動様式の南北差が経験的に知られている。

近縁種間における高緯度水域の変動と低緯度水域の安定という変動様式の違いを、それぞれの海域に生息する種の繁殖生態と初期生態の特性、それらの特性と環境変動様式との対応によって説明することで、「なぜ変動するのか」、「どのようにして安定しているのか」という資源変動機構に関する基本的な疑問に答えることができると考えら

れる。この視点からの研究を、GLOBEC-SPACC などで行われている変動の東西比較研究と併せることによって、魚類資源変動機構研究に新たな展開を与えることができると考えられる。

3. 成果

キビナゴの生態

串本周辺海域におけるキビナゴ親魚の成熟状態を、体生殖腺指数 (GSI) と卵巣の組織観察によって調べた。その結果、キビナゴは部分同時発生型の卵巣発達様式を持つこと、GSI が 3.3 以上の雌では卵母細胞が卵黄形成期の成熟段階にあることがわかった。GSI の時間的变化から、GSI < 3.3 となる秋～冬季には産卵せず (図 5)、周年産卵する熱帯海域⁷⁾とは産卵生態が異なることがわかった。

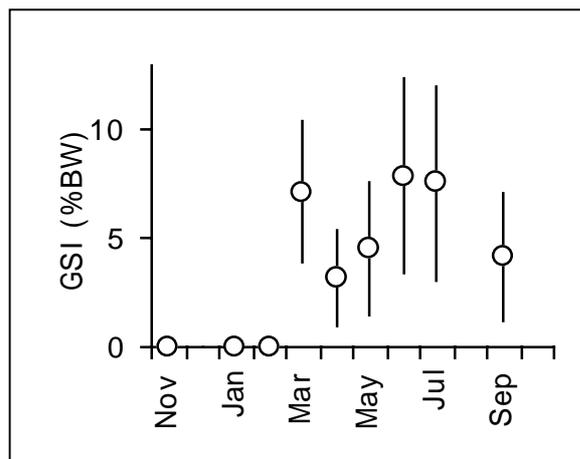


図 5. 串本沿岸におけるキビナゴ雌 GSI の季節変化

キビナゴの耳石には日輪が形成されることがわかっている⁸⁾。日齢ごとの体長を逆算推定した結果、ふ化後 3 ヶ月で 60mm の成熟体長に達することがわかった (表 1)。また、逆算推定によって得られた孵化後 117 日までの体長を von Bertalanffy の成長式に当てはめた結果、串本周辺海域における最大体長 100mm の個体は満 1 歳であると推定された。

串本周辺海域におけるキビナゴの孵化後数ヶ月

間の成長速度は、本種の分布中心である熱帯海域での報告⁹⁾とほぼ一致し、高知県宿毛湾において体長組成の季節的变化から得られた孵化後 6 ヶ月で 30mm という成長よりかなり速い。熱帯海域では平均的な寿命が孵化後数ヶ月である⁹⁾とされるのに対して、串本周辺海域では満 1 歳前後と考えられることから、熱帯海域と本研究海域とは生活史がかなり異なっていると考えられた。

表 1. 串本沿岸におけるキビナゴの日齢別逆算体長

日齢	逆算体長(±SD)	標本数
30	26.6 ± 3.5mm	107
35	31.0 ± 3.8	104
60	48.9 ± 5.7	96
90	63.4 ± 5.7	51
110	68.4 ± 6.3	17

ニシンの生態と資源

岩手県の宮古湾での産卵親魚調査の結果、2～4 月に湾奥に 2～4 歳の親魚が来遊すること、その 8 割以上が吸水卵を持つことがわかった。積算水温と湾内水温から推定して、受精後 3～4 週間後に仔魚がふ化すること、7 月には 50～80mm の稚魚となることがわかった。稚魚は翌春まで湾内にとどまり、その後湾外に出て北海道沿岸まで北上すると考えられている。

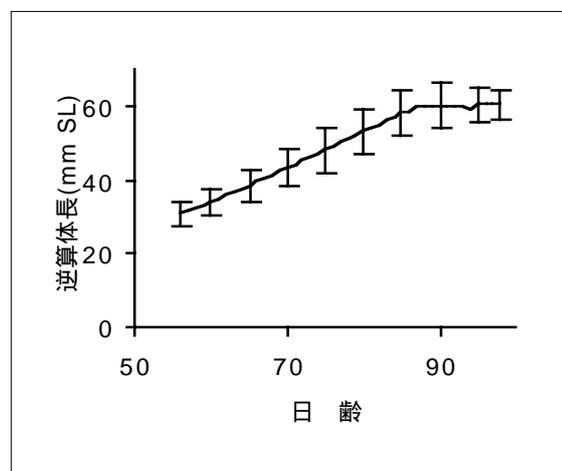


図 6. 宮古湾におけるニシンの成長

多くの魚類で具籠数ヶ月間の初期生活期に加入量水準が決まることから、宮古湾のニシンでは1年間の湾内生活期に年々の加入量水準が決まると考えられ、来遊する親魚や産み出された卵の量と質、湾内の物理的生物的環境と加入量との対応を検討することで、湾内における加入量決定機構を解明できると考えられる。

ふ化仔魚の飼育によって、ニシン耳石に日輪が形成されることを確認した。日輪に基づいて1998年級群の初期成長速度を求めたところ約1.0mm day⁻¹であった(図6)。この成長速度は、より高水温・高餌密度の飼育条件下における成長より速く、人工飼育の後に放流された稚魚の湾内における成長速度よりも速かった。湾内の物理的生物的環境データと、成長速度との対応を検討した結果、仔魚の成長は餌料環境に、稚魚の成長は水温により大きく影響されると考えられた。

北海道春ニシンの1910~50のデータで資源量変動について解析を行ったところ、既往の研究報告に資源解析上の大きな問題があることがわかった。その解決のために北海道水試と共同研究をすることにした。

ニシン科魚類の生態的特徴の比較

2000年11月に「ニシン科魚類の繁殖生態と資源変動」に関するシンポジウムを行った。本研究で新たにわかったことを含めて、現在までのニシン科魚類各種の生態的特徴に関する知見を整理すると、高緯度海域の種ほど初回成熟年齢、体長、GSI、産卵数が大きく、低緯度海域の種ほど、小型で世代回転が速いという傾向が見られる(表2)。ウルメイワシ、コノシロ、サッパなどの魚種の生態については不明の点が多く、比較生態学的研究のために知見の蓄積が必要である。

中深層性魚類の生態

ハダカイワシ科魚類の生活史に関する知見は少ない。これまでの知見を総合すると、黒潮域に生息する種の寿命が1~2年で生物量は小さいのに対して、親潮域の種の寿命は5~10年と長く生物量も大きい。しかし、繁殖生態や初期生態に関する知見は少ない。国内の研究機関に蓄積されている標本からのデータ取得の可能性を調査し、不足を補うための野外採集を継続している。

表2 亜寒帯水域から熱帯水域に生息するニシン科魚類6種の生態学的特性

	初回成熟		産卵			1回産卵数 (x 10 ⁴)	GSI (%BW)
	年齢	体長	年数	水温	回数		
ニシン	2-4	250mm	3-10 <	3-6 °C	1	3-10	15-25
マイワシ	1-3	160-180	3-5	15-20 2-3	2-4	10-20	
ウルメイワシ	1	160	1-2	15-25	2-3	0.3-1.8	10
コノシロ	1	130	数回?	15-25	2-3	6-28	8-20
サッパ	1	80	数回?	20-28	1	?	?
キビナゴ	0.4	60	1	23-27	2?	0.3	10-15

4. 結論

北海道春ニシンで起こった新規加入量の2桁以上の年変動が、宮古湾で再生産する地域性の小個体群でも観測された。宮古湾のニシンは湾内でふ

化後1年間を過ごすことから、2000年と2001年に観測されたような新規加入量の大きな変動は、湾内の環境とニシン個体群の関係によって説明さ

れるはずである。数年間の観測データの蓄積によって、ニシンの加入量変動のしくみを環境変動との関係で明らかにできる見通しが得られた。

5 . 謝辞

本研究は、日本栽培漁業協会宮古事業場、北海道中央水産試験場、和歌山県水産試験場、高知県水産試験場との共同で行っている。これらの機関の協力を感謝する。

6 . 引用文献

- 1 渡邊良朗: SARP (Sardine-Anchovy Recruitment Project) の現状と今後の展望. 水産海洋研究 54: 102-105, 1990.
- 2 Anonymous: International GLOBEC Small Pelagic Fishes and Climate Change Program. Report of the first planning meeting, La Paz, Mexico, June 20-24, 1994. GLOBEC Rep 8: 1-72, 1994.
- 3 川崎健: レジームシフト - 気候-海洋-海洋生態系に見られる数十年スケールの変動 -. 月刊海洋/号外 24: 202-211, 2001.
- 4 花村宣彦. 北海道の春ニシン (*Clupea pallasii*. CUVIER et VALENNE) の漁況予測に関する研究. 北水研報 26: 1-66, 1963.
- 5 和田時夫: 親潮域での回遊範囲と成長速度. 「マイワシの資源変動と生態変化」(渡邊良朗・和田時夫 編). 厚生社厚生閣 東京. pp 27-34, 1998.
- 6 Whitehead PJP: King herring: his place amongst the clupeoids. Can J Fish Aquat Sci 42(Suppl 1): 3-20, 1985.
- 7 Dalzell P: Some aspects of the reproductive biology of *Spratelloides gracilis* (Schlegel) in the Ysabel Passage, Papua New Guinea. J Fish Biol 27: 229-237, 1985.
- 8 Milton DA, Blaber SJM, Rawlinson NJF, Hafiz A and Tiroba G: Age and growth of major baitfish species in Solomon Island and Maldives. ACLAR Proc 30: 134-140, 1990.
- 9 Milton DA, Blaber SJM and Rawlinson NJF: Age and growth of three species of tuna baitfish (genus: *Spratelloides*) in the tropical Indo-Pacific. J Fish Biol 39: 849-866, 1991.

7 . 成果論文

- 1 Kimura R, Watanabe Y, Zenitani H: Nutritional condition of first-feeding larvae of sardine caught in the Kuroshio current areas. ICES J Mar Sci 57, 240-248, 2000.
- 2 Watanabe Y, Shirahuji N and Chimura M: Latitudinal difference in recruitment dynamics of clupeid fishes -variable to the north, stable to the south -. Proc Int Herring Symp, Alaska Sea Grant College Program, Report No. 2001-01: in press.
- 3 Takahashi M, Watanabe Y, Kinoshita Y and Watanabe C: Growth of larval and juvenile Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, in the Kuroshio-Oyashio transition region. Fish Oceanogr: in press.
- 4 渡邊良朗: ニシン科魚類の資源変動様式の南北差. 月刊海洋 (印刷中).
- 5 白藤徳夫・武田保幸: 串本周辺海域におけるキビナゴの成長と成熟. 月刊海洋 (印刷中).

註: この報告書は、平成 13 年度報告書の書き方の例として、平成 12 年度の報告書を一部手直しして作成したものであり、今年度報告すべき内容を含んでいない。