

小型浮魚類の魚種交替に関する生物学的研究

高須賀 明典 ((独) 水産総合研究センター 中央水産研究所)

takasuka@affrc.go.jp

気候が変わると我々の食卓に並ぶ魚の種類が変わる。海の生物現象の謎の1つに、カタクチイワシとマイワシの間で優占魚種が入れ替わる「魚種交替」現象がある。これを予測できれば資源の持続的利用に向けた管理施策を講じることもできるだろう。数十年周期で起こる魚種交替が気候変動に起因していることはほぼ明白だが、具体的な生物学的メカニズムはわかっていない。我々は、どのような性質の個体が生き残り易いか、どのような環境が生き残りを可能にするか、あくまで生物学的根拠に基づいて魚種交替現象を説明することを目指した。まず、カタクチイワシを材料として、生まれた直後の成長と生き残りの関係の野外実証等を行った。そして、その結果・概念を踏まえて、カタクチイワシとマイワシでは成長や産卵にとって好適な水温条件が異なることに着目した新しい魚種交替仮説を考案した。

気候変動と魚種交替

世界各地の海洋生態系において、海の表層に生息する「小型浮魚類 (いわし・あじ・さば類等)」は、気候変動に対応して数十年規模の周期的な資源変動を繰り返してきた。最も象徴的な例は、カタクチイワシとマイワシの間で優占魚種が入れ替わる「魚種交替」現象である。即ち、マイワシ資源が増大する時期にカタクチイワシ資源が減少、マイワシ資源が減少する時期にカタクチイワシ資源が増大してきた。最近、我が国周辺海域 (黒潮海流域) では、マイワシ *Sardinops melanostictus* 資源が極めて低い水準にある一方、カタクチイワシ *Engraulis japonicus* 資源は高い水準にある (図1)。魚種交替は、我が国周辺海域のみならず、カリフォルニア沖、ペルー・チリ沖、南アフリカ沖でも見られ、しかも、その変動様式は、概ね環太平洋海域間で同期する傾向があった。気候変動は大時空間スケールでの海洋の体制・状態の急激な遷移 (海洋レジームシフト) を引き起こす。現在、魚種交替が気候変動に起因することはほぼ明白であるが、気候変動に伴う環境変動が生物にどのように作用することで魚種交替に至るかという「生物過程」には不明点が多く残っている。

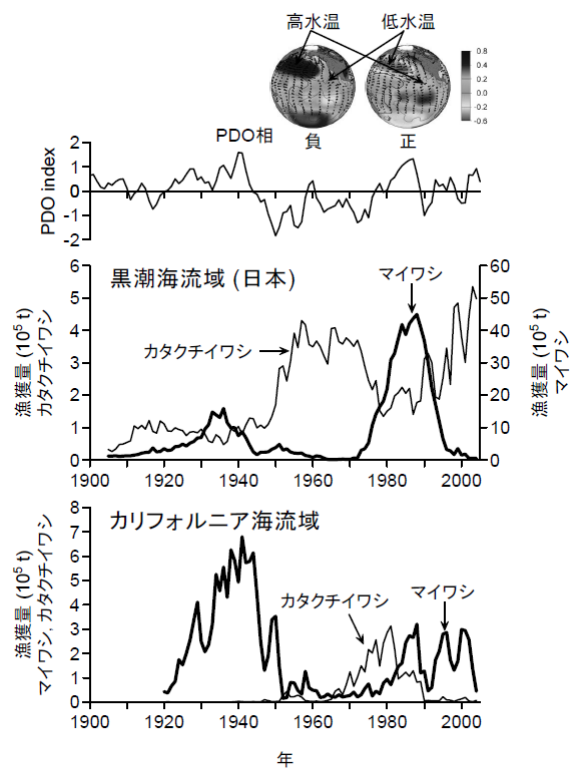


図1. 漁獲量変動に見られる我が国周辺海域 (黒潮海流域) 及びカリフォルニア海流域の魚種交替現象と太平洋十年規模変動 (PDO) 指数 (北太平洋の気候変動の指標値) の推移。日本では、高水温時期にカタクチイワシ、低水温時期にマイワシが増える傾向がある。

我々は、初期生態の観点から資源変動の生物過程を解明することを目指して、カタクチイワシ仔魚（孵化～約2ヶ月）の成長速度と生き残りの関係の野外実証を中心とする成長・生残研究¹⁻⁷⁾や小型浮魚類の産卵・摂餌等の生態研究⁸⁻¹⁰⁾を経た上で、魚種交替の生物学的メカニズムに関する研究¹¹⁻²⁰⁾に踏み込んだ。そして、カタクチイワシとマイワシの生き残りに重要な初期生活史における成長速度や産卵の環境に対する反応を比較し、その魚種間での違いに着目した「成長速度最適水温」仮説を考案した。さらに、同仮説を他の小型浮魚類との関係や異なる海洋生態系間で起こる現象に応用・拡張した。

初期生活史における成長速度と生き残り決定機構

～僅かな環境変動による生まれた直後の成長の変動は、他の魚による食われ易さを左右する等、生き残りの確率に甚大な影響を及ぼす～

「成長速度が高い個体が選択的に生残する」というパラダイムによって、浮魚類の初期生活史における成長速度は生き残りの成否を担うと考えられてきた。しかし、主要かつ直接的な死亡要因は、他の魚に食われること（被食）であるにもかかわらず、野外において成長速度と被食の関係を直接的に示す証拠は無かった。実際に海中においてある瞬間、成長が劣った個体が被食によって死亡しているのか？もしそうならば、それは単に体のサイズの違いによるものなのか？

相模湾のシラス漁場においてカタクチイワシ仔魚の群とそれを襲っていると考えられる捕食者魚類をトロールの同一曳網で同時に採集し、捕食者の胃内から摘出した仔魚、即ち、実際に被食死亡した仔魚と、捕食者と同時に採集した仔魚、即ち、少なくともその時点で生き残っている仔魚それぞれの頭部から耳石を摘出した。耳石には1日単位で輪紋が刻まれるため、輪紋数・間隔から過去の成長速度を推定できる。この耳石解析で求めた成長速度を被食死亡した仔魚と生き残った仔魚間で比較した。その結果、実際に海中においてある瞬間、成長速度が低い個体は同じ体サイズであっても被食死亡率が高い、即ち、成長速度のレベル自体が被食に直接的な影響を及ぼし得ることが実証された（“growth-selective predation”「成長速度選択的被食」仮説¹⁾）。成長速度が低い個体は、捕食者からの逃避能力等も低いと考えられる。沖合域での追試³⁾を経て、結果を総合したところ、この現象は捕食者特異的であることが明らかとなった⁴⁾。小型で捕食能力が弱い魚類は成長速度が低い仔魚を選択的に捕食する一方、魚食性魚類は仔魚を無作為に捕食できる。そして、成長速度を選択する捕食者に襲われた場合、僅かな成長速度低下が劇的な被食死亡率上昇を招くことが示唆された。また、生き残った個体の特性からも同仮説が支持された²⁾。

以上の野外検証等を経て、小型浮魚類の生残過程において、初期生活史における成長速度は生残率に対してこれまで想定されていた以上の潜在的影響力を持つと考えられた。

成長速度最適水温仮説

～生まれた直後の成長や産卵に好適な水温環境は、魚種や海洋生態系によって異なり、環境変動に対するそれらの関係が、魚種による有利・不利の入れ替わり、即ち、魚種交替を引き起こす～
魚種交替には、既存の仮説では説明しきれない問題がいくつかあった。

- (1) 何故、僅かな環境変動が、時に大規模な魚種交替の引き金になり得るのか？
- (2) 何故、同じ海洋レジームの下で、カタクチイワシは繁栄し、マイワシは崩壊し、そしてそれが突然入れ替わるのか？
- (3) 何故、遙か離れた異なる海洋生態系間で魚種交替は同期/非同期を示すのか？

これらの現象を可能な限り単純かつ直接的に説明する経路を探索した。初期生活史における成長速度に対して、水温は餌環境への影響を介してのみならず直接的にも影響を及ぼす⁵⁾。そこで、我が国周辺海域においてカタクチイワシとマイワシでは初期生活史における成長速度と水温の関係が異なることを実証した。成長速度最適水温は、カタクチイワシ仔魚では 22.0°C であったのに対し、マイワシ仔魚では 16.2°C であり、約 6°C の差があった (図 2)。これに基づき、両魚種が経験する環境水温がこれらの異なる最適水温間で環境水温が変動することによって魚種交替が起こるという経路を考案した (“Optimal growth temperature” 「成長速度最適水温」仮説¹¹⁾)。続いて、同仮説を他の魚種及び異なる海洋生態系に拡張した。産卵調査の長期蓄積データから、カタクチイワシ、マイワシ、サバ属、マアジの産卵水温特性を求めて比較した結果、魚種間での産卵水温特性の相似性・相違性は、長期資源変動特性の相似性・相違性を良く反映しており、最適水温値と資源繁栄時期、適水温範囲と資源変動規模が密接な関係にあった¹⁵⁾。さらに、我が国周辺海域のカタクチイワシ (高温性・広温性) とマイワシ (低温性・狭温性) の産卵水温特性をカリフォルニア海流域のものと比較したところ、両魚種の水温特性の関係が逆転しており、太平洋の東西間で同時期に表面水温の関係は逆であるにもかかわらず魚種交替が同期していた現象 (図 1) を理論的に説明し得ると考えられた¹⁶⁾。以上より、魚種間で成長や産卵の適水温特性が異なっており、気候変動に起因する水温変動の直接的な影響によって、魚種による有利・不利が切り替わるという魚種交替シナリオを導いた。

現在、水温のみならず様々な環境要因に対する産卵特性の魚種間関係を日本とカリフォルニア間で比較している。この後、得られた生物情報を基に魚種交替生物過程の研究を他の海洋生態系へと拡張し、他海域及び異分野の研究者と共同しつつ、異なる海洋生態系間で起こる魚種交替の同期/非同期現象の生物学的メカニズムの解明を目指す。これによって、異分野間共同によって初めて可能となる魚種交替予測という究極目標に対して、生物分野からの貢献を図る。

現在、水温のみならず様々な環境要因に対する産卵特性の魚種間関係を日本とカリフォルニア間で比較している。この後、得られた生物情報を基に魚種交替生物過程の研究を他の海洋生態系へと拡張し、他海域及び異分野の研究者と共同しつつ、異なる海洋生態系間で起こる魚種交替の同期/非同期現象の生物学的メカニズムの解明を目指す。これによって、異分野間共同によって初めて可能となる魚種交替予測という究極目標に対して、生物分野からの貢献を図る。

謝辞

本研究は引用文献中に記す共著者との共同成果である。特に、恩師である東京大学大学院農学生命科学研究科の青木一郎教授並びに現所属の水産総合研究センター中央水産研究所の大関芳沖博士には、発想から成果公表に至る様々な研究過程で格別の御指導と恵まれた研究環境を賜った。同研究科水産資源学研究室及び同研究所生態特性研究室の皆様には、共同研究から業務活動に渡って幅広い御協力を頂いた。さらに、各種プロジェクト研究や産卵調査等の事業を初め、調査や航海での材料採集から成果公表に至る過程で、実に多くの方々からの御協力があった。今回、研究紹介の機会を与えて下さった財団法人農学会の先生方と推薦母体である社団法人日本水産学会会田勝美会長、そして聴講に御時間を割いて下さった皆様に厚く御礼申し上げたい。

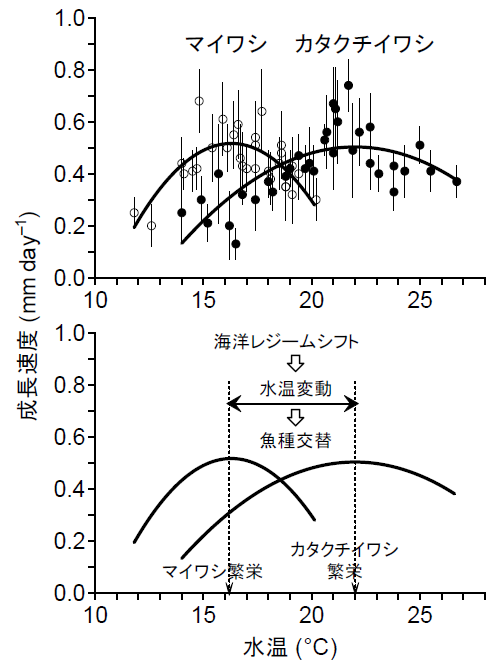


図 2. カタクチイワシ仔魚及びマイワシ仔魚の成長速度と水温の関係とそれに基づいて魚種交替現象を説明する「成長速度最適水温」仮説の概念図。

引用文献

1. Takasuka, A., Aoki, I., and Mitani, I. (2003) Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 252: 223–238.
2. Takasuka, A., Aoki, I., and Mitani, I. (2004) Three synergistic growth-related mechanisms in the short-term survival of larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 270: 217–228.
3. Takasuka, A., Oozeki, Y., Kimura, R., Kubota, H., and Aoki, I. (2004) Growth-selective predation hypothesis revisited for larval anchovy in offshore waters: cannibalism by juveniles versus predation by skipjack tunas. *Marine Ecology Progress Series*, 278: 297–302.
4. Takasuka, A., Aoki, I., and Oozeki, Y. (2007) Predator-specific growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. *Marine Ecology Progress Series*, 350: 99–107.
5. Takasuka, A. and Aoki, I. (2006) Environmental determinants of growth rates for larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in different waters. *Fisheries Oceanography*, 15: 139–149.
6. 高須賀明典 (2006) カタクチイワシの生態と個体数変動. 宮崎信之・青木一郎 (編) 海の利用と保全 — 野生生物との共存を目指して—. サイエンティスト社, 東京都, p. 3–36.
7. Yasue, N. and Takasuka, A. (2009) Seasonal variability in growth of larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* driven by fluctuations in sea temperature in the Kii Channel, Japan. *Journal of Fish Biology*, 74: 2250–2268.
8. Takasuka, A., Oozeki, Y., Kubota, H., Tsuruta, Y., and Funamoto, T. (2005) Temperature impacts on reproductive parameters for Japanese anchovy: Comparison between inshore and offshore waters. *Fisheries Research*, 76: 475–482.
9. 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.
10. Oozeki, Y., Takasuka, A., Okamura, H., Kubota, H., and Kimura, R. (2009) Patchiness structure and mortality of Pacific saury *Cololabis saira* larvae in the northwestern Pacific. *Fisheries Oceanography*, 18: 328–345.
11. Takasuka, A., Oozeki, Y., and Aoki, I. (2007) Optimal growth temperature hypothesis: Why do anchovy flourish and sardine collapse or vice versa under the same ocean regime? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64: 768–776.
12. Oozeki, Y., Takasuka, A., Kubota, H., and Barange, M. (2007) Characterizing spawning habitats of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*), Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*), and Pacific round herring (*Etrumeus teres*) in the northwestern Pacific. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 48: 191–203.
13. 高須賀明典 (2007) 気候変動からマイワシ資源変動に至る生物過程. 勝川俊雄・山川卓 (編) 特集 マイワシ資源の変動と利用 第I部. マイワシの資源動態 I-3. 日本水産学会誌, 73: 758–762.
14. Takasuka, A., Oozeki, Y., Aoki, I., Kimura, R., Kubota, H., Sugisaki, H., and Akamine, T. (2008) Growth effect on the otolith and somatic size relationship in Japanese anchovy and sardine larvae. *Fisheries Science*, 74: 308–313.
15. Takasuka, A., Oozeki, Y., and Kubota, H. (2008) Multi-species regime shifts reflected in spawning temperature optima of small pelagic fish in the western North Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 360: 211–217.
16. Takasuka, A., Oozeki, Y., Kubota, H., and Lluch-Cota, S. E. (2008) Contrasting spawning temperature optima: Why are anchovy and sardine regime shifts synchronous across the North Pacific? *Progress in Oceanography*, 77: 225–232.
17. Takasuka, A., Kubota, H., and Oozeki, Y. (2008) Spawning overlap of anchovy and sardine in the western North Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 366: 231–244.
18. 高須賀明典 (2009) 小型浮魚類の初期生態と魚種交替過程に関する研究. 日本水産学会誌, 75: 640–643.
19. Drinkwater, K. F., Beaugrand, G., Kaeriyama, M., Kim, S., Ottersen, G., Perry, I., Pörtner, H. O., Polovina, J., and Takasuka, A. (2009) On the mechanisms linking climate to ecosystem changes. *Journal of Marine Systems*, in press (doi:10.1016/j.jmarsys.2008.12.014).
20. Barange, M., Coetzee, J., Takasuka, A., Hill, K., Gutierrez, M., Oozeki, Y., van der Lingen, C., and Agostini, V. (2009) Habitat expansion and contraction in anchovy and sardine populations. *Progress in Oceanography*, in press (doi:10.1016/j.pocean.2009.07.027).

Biological studies on species alternations of small pelagic fish

Akinori Takasuka (National Research Institute of Fisheries Science, Fisheries Research Agency)

takasuka@affrc.go.jp