受賞者総説

サワラの生活史初期における摂食戦略と資源加入機構に関する研究

(平成 16 年度日本水産学会賞奨励賞受賞)

小 路 淳*

京都大学フィールド科学教育研究センター河口域生態学分野

Studies on feeding strategy during the early life stages and recruitment mechanism of
Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius*

JUN SHOJI*

*Laboratory of Estuarine Ecology, Field Science Education and Research Center,
Kyoto University, Kitashirakawa, Sakyo, Kyoto 606-8502, Japan*

魚類の浮遊生活期は、生活史のなかで死亡率も高い時期である。¹⁾ 魚食性の早期発現は魚類の幼期個体に高成長をもたらし、死亡率の高い生活史初期を短期間でぐり抜け高い生残率を得ることを可能にする生残戦略と考えられている。²⁾ しかしその一方で、魚食性仔稚魚は無脊椎動物プランクトンに比べて分布密度がきわめて低い魚類^{3,4)}を主要餌料生物とするために、より大きなエネルギーを索餌のために要する。したがって、魚類という限られた餌料生物の分布密度の変動により、成長や生残が大きく左右される、いわば高成長・高死亡が隣り合わせの生活史初期を魚食性仔稚魚が過ごしていると言える。

摂餌開始期から魚類のみを専食するサワラは、このような「魚食戦略」の典型種である。^{5,6)} 初期成長がきわめて速い一方で、⁷⁾ 魚類という少ない餌料に依存するために、生活史初期における飢餓による死亡の危険がきわめて高い。⁸⁾ このような生活史特性を持つサワラでは、摂餌開始期に好適な餌料生物環境に遭遇するかどうか、その後の成長や生残に非常に強く影響する。これまで、餌料生物の出現との時間的一致が魚類の初期生残・加入の規定要因であるとする「Match-mismatch Hypothesis」⁹⁾は、浮遊生活期に無脊椎動物プランクトンを主食とする魚類に適用されてきた。本研究では、瀬戸内海におけるフィールド調査と飼育実験によりサワラの生活史初期における生理・生態学的知見を蓄積するとともに、初期から強い魚食性を示すサワラの加入決定機構を「Match-mismatch Hypothesis」により説明できる可能性を示した。

1. 仔稚魚の摂餌生態：非常に強い魚食性 魚食性魚類の多くは仔魚期に無脊椎動物プランクトンを主食とし、仔魚期の後期もしくは稚魚期以降に魚食性へと移行する。^{2,3)} これらとは対照的に、サワラは摂餌開始期から魚類を専食する。サワラ仔魚の消化管内容物の 95% (個体数割合) 以上を占める魚類のうち、カタクチイワシ等のニシン目仔魚が最も多く捕食されている。^{10,11)} サワラのように摂餌開始期から完全に魚食性を示す種は極めて例外的であり、同科のサバ科に属するカツオ・マグロ類やマサバにおいても、魚食性はより後になってから発現する。^{5,12,13)} なお、強い魚食性を示すサワラ仔稚魚の天然海域における共食い個体の出現割合は多い年でも 1% 程度の低い値であった。^{10,11)}

サワラの強い魚食性が環境要因により発現するものではなく、魚類を選択的に捕食した結果であることを実験条件下における摂餌選択試験によりつきとめた。仔魚：無脊椎動物プランクトン比を 1 : 6000 に設定した水槽において、サワラは仔魚に対して強い選択性を示した。⁶⁾ さらに、ヒラメ仔魚とコノシロ (ニシン目) 仔魚が同数ずつ存在する水槽内では、コノシロ仔魚を高い割合で捕食した。¹⁴⁾

サワラは比較的大きな卵 (1.35~1.85 mm) からふ化する。摂餌開始期の全長 (約 6 mm) は、マサバ、クロマグロ等の他のサバ科仔魚 (約 4 mm) やサワラ仔魚の主要餌料生物であるカタクチイワシ仔魚 (3.7 mm) に比べて大きく、分離浮性卵を産する海産魚類の中で非常に大きい。¹⁵⁻¹⁸⁾

一般に魚食性魚類では自らの体長の 50% 以下の魚類

を捕食する場合が多く、この比を上回る餌料生物に対する捕食成功率は極めて低くなる。¹⁹⁾しかし、サワラ仔稚魚の胃内容物のほとんどは体長の50~100%の範囲であり、魚食性魚類の中でもとりわけ捕食対象のサイズが大きい。²⁰⁾カタクチイワシのように体型が細長く遊泳能力に乏しい魚類が、サワラの仔稚魚期を通じ長期間重要な餌料生物として利用されている。

2. 魚類トップクラスの成長率と死亡率

魚類の浮遊生活期の長さは魚種間で大きく異なる。94種の硬骨魚類の平均浮遊期間は33.1日であり、なかには550日以上浮遊生活期を送る種も存在する。^{21,22)}サワラ仔稚魚の成長速度は1 mm/dを上回り、速い個体ではふ化後1ヶ月で全長100 mmに達する。^{11,17)}体長約4 mmで孵化し、^{15,16)}約12 mmで仔魚から稚魚へと移行する²³⁾サワラの浮遊生活期間は10日以内であり、魚類の中でほぼ最短の浮遊生活期である。

サワラ仔稚魚は日中に摂餌を行うdaylight feederである。^{20,24)}フィールドおよび実験条件下において求めたサワラ仔魚の日間摂食量(体重比%)は、90~128%であった。この値は、ミナミマグロ、¹²⁾マサバ²⁵⁾などのサバ科仔魚における推定値に比べて高い。高い摂食量がサワラ仔稚魚の高成長を支える要因の一つであると考えられる。

成長率が高い一方で、サワラの初期死亡率も極めて高い。²⁶⁾一般に魚類の生活史初期における死亡係数は水温の関数で表され、高水温域に生息する魚種で高い傾向がある。^{21,22)}温帯性種であるサワラの生息水温は熱帯性魚類に比べて低く約18~22℃である。²⁷⁾しかし、死亡係数は0.63~0.78に達し²⁶⁾魚類の中でほぼ最高値に匹敵する(33種の平均は0.22)。^{21,22)}

このような高い死亡率を引き起こす要因は何か? 一般に魚類の初期減耗要因として被食が最も重要と考えられているが、¹⁾サワラでは、飢餓や、飢餓が根元的要因となって生じる被食が主要な減耗要因と考えられている。^{8,28)}実験条件下で求めたサワラの無給餌生残限界は約1日と非常に短く、さらに、飢餓を経験した後の成長回復が鈍いことも明らかになった。⁸⁾とりわけ摂餌開始直後に飢餓を経験した個体において、給餌再開後の成長遅滞が顕著となる。すなわち、摂餌開始期に好適な餌料生物環境に遭遇することが、サワラの順調な成長や生残にきわめて重要であることを示している。

海洋における仔魚餌料の分布密度はカイアシ類などの無脊椎動物プランクトンに比べて極めて低い。⁴⁾実験条件下で求めたサワラ仔稚魚の巡航遊泳速度はマダイ、ヒラメ²⁹⁾などの他の海産仔稚魚に比べて極めて高かった。³⁰⁾この結果は、魚食という特化した摂食生態をもつサワラが、低密度な仔魚餌料を求めて広範囲を遊泳し、

摂餌のために高いエネルギーを費やしていることを示す。

3. 生残メカニズム：早期に生じる成長選択的生残

高成長を示す一方で飢餓に対する耐性が低いサワラでは、生残のプロセスが2分化され易い。⁸⁾すなわち、好適な餌料環境に遭遇し高成長をとげて生残するか、好適な餌料環境に恵まれず成長が停滞するとともに飢餓や被食により死亡するかの2者択一的プロセスがサワラの生活史初期に顕在化する。魚食性を示す仔稚魚の中でも、マサバのように無脊椎動物プランクトン食と魚食の2つの摂食戦略のスイッチングが可能な種では、^{13,31)}遭遇した餌料生物環境に応じて摂食対象を柔軟に変更し、その成長過程は多様化する。これに対し、サワラでは無脊椎動物プランクトンに依存して生残することは不可能であるため、低成長を遂げる個体はほとんど生残できず、仔魚餌料を捕食し続けて高成長をとげた個体のみが生き残るといふ、二極化した生残プロセスが顕在化する。このような仮説をフィールドにおいて実証した。

瀬戸内海中央部において繰り返しサンプリングを行い、同一ふ化日コホートからなるサワラ仔稚魚の成長履歴を解析し、仔魚(<12 mm:初期群)と稚魚(>12 mm:生残群)の摂餌開始期における成長速度を逆算推定した。ふ化後8日(摂餌開始3日)までに両群間の成長差がひろがり、摂餌開始直後に高成長をとげた個体が高い確率で稚魚期まで生き残っていることが示された。このような成長選択的生残は、ニシン・タラ類等の魚種に比べてサワラでは極めて早期に明瞭化する。³²⁾さらに、餌料生物密度が高かった年には初期群の成長が高く、高成長群への選択が弱まる。以上の結果は、サワラの生残プロセスが餌料生物環境の影響を受けつつ高成長もしくは死亡へと2極化するという先述の仮説を裏づけるものである。さらに、生まれて間もないふ化後8日(摂餌開始3日)間に遭遇する餌料生物環境が初期生残の決め手となることを示している。

4. 加入機構：摂餌開始期における「Match」の意義

瀬戸内海中央部におけるサワラの産卵盛期は、魚類プランクトンの分布密度が1年のうちで最も高くなる5月に一致する。³³⁻³⁵⁾魚類を専食する仔魚の生残確率を高めうる産卵戦略をサワラが発達させてきたことを示唆する。²⁷⁾摂餌開始期における仔魚と餌料生物の出現の時間的一致により加入が決まるといふ「Match-mismatch Hypothesis」⁹⁾をサワラの加入決定機構に適用できるかどうかを野外データに基づいて検討した。

サワラの主産卵場の一つである瀬戸内海中央部燧灘における仔魚と稚魚の分布密度に相関は認められないものの、稚魚と翌年に漁獲される1歳魚の分布密度の間に

は正の相関関係が認められた。^{23,36)} この結果は、仔魚期における生残の年変動は大きい、稚魚期から満1歳の間の生残は比較的安定していることを示す。さらに、稚魚期の初期（ふ化後10日、体長12mm）までの生き残りが年級強度に反映されることを示している。

サワラ仔魚と初期餌料生物（ニシン目仔魚）の出現動態は年間で大きく異なった。サワラ仔魚の発生量は加入豊度に必ずしも対応しなかった。例えば、1997年には仔魚発生量が最高であったが加入は最低であった。このような年には初期餌料生物の密度が極めて低い「Mismatch」の状態を仔魚が経験し、その成長速度も低かった。^{26,37)} これとは対照的に、卓越年級群が発生した1995年と1999年には産卵期を通じて初期餌料生物が豊富に存在する「Match」の状態を仔魚が経験し高成長を遂げていた。以上の結果は、サワラではわずか10日間（摂餌開始後5日間）の仔魚期に遭遇する餌料生物環境がその後の成長・生残を大きく左右することを意味している。これまで「Match-mismatch Hypothesis」は、生活史初期に無脊椎動物プランクトンを主食とする魚種の加入変動を説明するために提唱されてきたものであった。一連の研究成果にもとづいて、強い魚食性を示すサワラの加入変動を説明する際にこの仮説を適用できる可能性が高いことを強調したい。³⁸⁾

5. どうなる？ 今後のサワラ資源

瀬戸内海におけるサワラ漁獲量は1986年に6000tを上回りピークに達した後減少を続け、1998年に200t以下に低下した。近年は資源回復を目的とした人工種苗の放流が行われ、漁獲量が増加に転じている。³⁹⁾ サワラ資源変動の要因として、漁獲圧、水温等の物理環境との関連などが指摘されている。^{23,40)} また、本種と同様に高位の捕食者に位置づけられるタチウオの漁獲量との間に負の相関関係が認められている。⁴¹⁾ 本報の結びとして、初期餌料生物として重要なカタクチイワシ等ニシン目魚類の再生産動向がサワラの加入に強い影響力を持つ可能性を提案したい。サワラ資源が減少の一途をたどり始めた1980年代半ば以降、瀬戸内海中央部においてマイワシが再生産しはじめるとともに、⁴²⁾ ニシン目魚類の種組成に変化が認められた。^{43,44)} 燧灘では、初期餌料生物として重要なカタクチイワシの5月における産卵量が大きく減少し、⁴⁵⁾ 1990年代にはサワラの初期餌料生物環境が悪化していたと考えられる。摂餌開始期から魚類を専食するサワラにとって、仔魚餌料の分布密度の低下は致命的となる。初期餌料生物として重要なカタクチイワシ等ニシン目魚類の再生産状況の変動に伴うボトム・アップ的メカニズムがサワラの加入を左右している可能性が高いと考える。

謝 辞

本研究の端緒から御指導と御助言を賜った京都大学フィールド科学教育研究センター田中 克先生、終始お励まし頂き討論に加わっていただいた田川正朋先生、中山耕至先生ならびに河口域生態学分野スタッフ、舞鶴水産実験所の山下 洋先生、益田玲爾先生に心より御礼申し上げます。フィールド調査を進めるに際し甚大なる御理解と御協力をいただいた愛媛県中予水産試験場東予分場の伊藤捷久場長、前原 務氏、広島県水産試験場の高場稔場長、旧南西海区水産研究所の岸田 達氏、瀬戸内海区各府県水産試験場の資源担当者ならびに各地の漁業協同組合の皆様にも厚く御礼申し上げます。

文 献

- 1) Houde ED. Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1987; **2**: 17-29.
- 2) Hunter JR. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. In: Lasker R (ed) *Marine Fish Larvae*. Univ. Washington Press, Seattle. 1981; 32-77.
- 3) Keast A. The piscivore feeding guild of fishes in small freshwater ecosystems. *Env. Biol. Fish.* 1985; **12**: 119-129.
- 4) Sheldon, RW, Prakash A, Sutcliffe Jr WH. The size distribution of particles in the ocean. *Limn. Oceanogr.* 1972; **17**: 327-340.
- 5) Tanaka M, Kaji T, Nakamura Y, Takahashi Y. Developmental strategy of scombrid larvae: high growth potential related to food habits and precocious digestive system development. In: Watanabe Y, Yamashita Y, Oozeki Y (eds) *Survival strategies in early life stages of marine resources*, A. A. Balkema, Rotterdam. 1996; 125-139.
- 6) Shoji J, Tanaka M. Strong piscivory of Japanese Spanish mackerel larvae from their first feeding. *J. Fish. Biol.* 2001; **59**: 1682-1685.
- 7) Shoji J, Maehara T, Aoyama M, Fujimoto H, Iwamoto A, Tanaka M. Daily ration of Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* larvae. *Fish. Sci.* 2001; **67**: 238-245.
- 8) Shoji J, Aoyama M, Fujimoto H, Iwamoto A, Tanaka M. Susceptibility to starvation by piscivorous Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* (Scombridae) larvae at first feeding. *Fish. Sci.* 2002; **68**: 59-64.
- 9) Cushing DH. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the Match/mismatch Hypothesis. *Adv. Mar. Biol.* 1990; **26**: 249-293.
- 10) Shoji J, Kishida T, Tanaka M. Piscivorous habits of Spanish mackerel larvae in the Seto Inland Sea. *Fish. Sci.* 1997; **63**: 388-392.
- 11) Shoji J, Maehara T, Tanaka M. Short-term occurrence and rapid growth of Spanish mackerel larvae in the central waters of the Seto Inland Sea, Japan. *Fish. Sci.* 1999; **65**: 68-72.
- 12) Young JW, Davis TLO. Feeding ecology of larvae of southern bluefin, albacore and skipjack tunas (Pisces: Scombridae) in the eastern Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1990; **61**: 17-29.
- 13) Shoji J, Maehara T, Tanaka M. Comparative diets and

- growth of two scombrid larvae, chub mackerel *Scomber japonicus* and Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius*, in the central Seto Inland Sea, Japan. *UJNR Tech. Rep.* 2003; **30**: 93–103.
- 14) Shoji J, Tanaka M. Feeding of piscivorous Japanese Spanish mackerel juveniles on larvae with an elongate and laterally compressed body. *J. Fish Biol.* 2004; **65**: 282–286.
 - 15) Sha X, He G, Chang H. A description of the morphological characters of the eggs and larvae of the blue spotted mackerel *Scomberomorus niphonius* (Cuvier & Valenciennes). 海洋与潮沼. 1966; **8**: 1–12.
 - 16) 樋口正毅, 大島泰雄. 瀬戸内海におけるサワラとその種苗放流に関する予察. 栽培技研 1974; **3**: 43–60.
 - 17) 福永辰広, 石橋矩久, 三橋直人. サワラの採卵および種苗生産. 栽培技研 1982; **11**: 29–48.
 - 18) 沖山宗雄(編). 「日本産稚魚図鑑」東海大学出版会, 東京. 1988; 1154pp.
 - 19) Scharf FS, Buckel JA, Juanes F, Conover DO. Predation by juvenile piscivorous bluefish (*Pomatomus saltatrix*): the influence of prey to predator size ratio and prey type on predator capture success and prey profitability. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1998; **55**: 1695–1703.
 - 20) Shoji J, Tanaka M. Daily ration and prey size of juvenile piscivore Japanese Spanish mackerel. *J. Fish Biol.* 2005; **67**: in press.
 - 21) Houde ED, Zastrow CE. Ecosystem- and taxon-specific dynamic and energetics properties of larval fish assemblages. *Bull. Mar. Sci.* 1993; **53**: 290–335.
 - 22) Houde ED. Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. *Fish. Bull.* 1989; **87**: 471–495.
 - 23) Kishida T. Fluctuations in year-class strength of Japanese Spanish mackerel in the central Seto Inland Sea. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 1991; **57**: 1103–1109.
 - 24) Shoji J, Maehara T, Tanaka M. Diel vertical movement and feeding rhythm of Japanese Spanish mackerel larvae in the central Seto Inland Sea. *Fish. Sci.* 1999; **65**: 726–730.
 - 25) Hunter JR, Kimbrell CA. Early life history of Pacific mackerel, *Scomber japonicus*. *Fish. Bull.* 1980; **78**: 89–101.
 - 26) Shoji J, Maehara T, Tanaka M. Larval growth and mortality of Japanese Spanish mackerel (*Scomberomorus niphonius*) in the central Seto Inland Sea, Japan. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 2005; **85**: in press.
 - 27) Shoji J, Tanaka M. Distribution, feeding condition, and growth of Japanese Spanish mackerel (*Scomberomorus niphonius*) larvae in the Seto Inland Sea. *Fish. Bull.* 2005; **103**: 371–379.
 - 28) Margulies D. Assessment of the nutritional condition of larval and early juvenile tuna and Spanish mackerel (Pisces: Scombridae) in the Panama Bight. *Mar. Biol.* 1993; **115**: 317–330.
 - 29) Fukuhara O. Morphological and functional development of Japanese flounder in early life stage. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1986; **52**: 81–91.
 - 30) Shoji J, Masuda R, Yamashita Y, Tanaka M. Effect of low dissolved oxygen concentrations on behavior and predation rates on red sea bream *Pagrus major* larvae by the jellyfish *Aurelia aurita* and by juvenile Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius*. *Mar. Biol.* 2005; **147**: in press.
 - 31) Masuda R, Shoji J, Aoyama M, Tanaka M. Chub mackerel larvae fed fish larvae can swim faster than those fed rotifers and *Artemia* nauplii. *Fish. Sci.* 2002; **68**: 320–324.
 - 32) Shoji J. Early survival strategies of Japanese Spanish mackerel (*Scomberomorus niphonius*) in the Seto Inland Sea. PhD Thesis, Kyoto University, Kyoto. 2000.
 - 33) 小路 淳. 瀬戸内海中央部の一漁港において灯火採集により得られた魚類幼稚仔. 南紀生物 2000; **42**: 119–122.
 - 34) 小路 淳, 田中 克. 瀬戸内海中央部燧灘の碎波帯において採集された魚類稚仔. 水産増殖 2002; **50**: 123–128.
 - 35) 小路 淳, 前原 務, 武智昭彦, 谷川貴之, 村田憲之, 田中 克. 瀬戸内海中央部の燧灘において採集された仔稚魚. 日水誌 2002; **68**: 835–842.
 - 36) Shoji J, Maehara T, Tanaka M. Recruitment of an inherent piscivore, Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* (Scombridae). *Fish. Sci.* 2002; **68**(Sup. I): 218–221.
 - 37) Shoji J, Tanaka M. Effects of prey concentration on growth of piscivorous Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* larvae in the Seto Inland Sea, Japan. *J. Appl. Ichthyol* 2004; **20**: 271–275.
 - 38) Shoji J, Tanaka M. Larval abundance, growth, and recruitment of Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* in the Seto Inland Sea. In: Browman H, Slitesvik AB (eds) *The Big Fish Bang*. Institute of marine Research, Bergen. 2003; 395–404.
 - 39) 滝本真一. 瀬戸内海西部海域のサワラ資源回復を目指して. さいばい 2002; **104**: 7–13.
 - 40) 河野悌昌, 花村幸生, 西山雄峰, 福田雅明. 瀬戸内海西部におけるサワラ資源の年齢組成の変化. 南西水研報 1997; **30**: 1–8.
 - 41) 浜田尚雄. 近年の瀬戸内海における漁海況の趨勢-II. 水産海洋研究会報 1988; **52**: 76–85.
 - 42) 橋本博明, 岡島静香, 角田俊平. イワシパッチ網の漁獲物とカタクチイワシをめぐる魚類の漁獲量の動向. 広大生物生産紀要 1989; **28**: 79–92.
 - 43) 渡辺昭生, 塩田浩二, 西山雄峰. 愛媛県内海域におけるマイワシの漁獲動向. 南西外海の資源・海洋研究 1995; **11**: 59–64.
 - 44) Shoji J, Maehara T, Tanaka M. Two spawning seasons of the Japanese sardine in Hiuchi-nada, the central Seto Inland Sea. *Fish. Sci.* 1999; **65**: 784–785.
 - 45) 愛媛県中予水産試験場, 愛媛県水産試験場. 平成5年度漁海況予報事業結果報告書. 1996; 145.