受賞者総説

沿岸性重要魚介類の初期生態の解明と栽培漁業への応用

(平成 17 年度日本水産学会水産学進歩賞受賞)

山下 洋*

京都大学フィールド科学教育研究センター舞鶴水産実験所里海生態保全学分野

Studies on early life history of coastal fisheries resources and
their application to stock enhancement program

YOH YAMASHITA*

*Laboratory of Coastal Fisheries Ecology, Maizuru Fisheries Research Station,
Field Science Education and Research Center, Kyoto University, Maizuru, Kyoto 625-0086, Japan*

沿岸魚類の初期生活史については多くの研究成果が報告されている。しかし、そのほとんどは定性的な記述であり、資源変動様式や成育場の生産力の利用に関する定量的な研究はごく限られている。栽培漁業は生息場の生産力を有効利用することを目指して、我が国が世界に先駆けて推進してきた。^{1,2)}しかし、種苗生産技術開発が先行し、対象種の生態とそれを取りまく環境や生物群集構造の把握なしに放流が実施される魚種も多く、期待された放流効果が得られない原因となってきた。^{3,4)}そこで、多様な分野の共同研究者とともに、沿岸性重要魚介類の初期生態の諸過程と成育場の利用様式を解明し、それを基礎に栽培漁業への展開に取り組んできた。本研究はエゾアワビなどを含む重要魚介類について実施したが、本稿では、とくに異体類に焦点を当てて研究成果の概要を紹介し今後を展望する。

1. 初期生態研究

水産的に重要な沿岸魚類の多くは、稚魚の成育場よりも沖側のやや深い海域で産卵する。一方、稚魚の成育場は水深 20 m 以浅のごく浅海域に形成されることが多いので、卵や仔魚は浮遊期を通して産卵場から成育場へ輸送される必要がある。すなわち、産卵場(卵)→輸送過程(浮遊期・仔魚)→成育場(稚魚)というフェーズに整理することができる(図 1)。産卵場から着底場までの浮遊期の輸送過程において、大きな密度独立的減耗が発生し、この時期の減耗の大きさによって基本的な年級群水準が決定されると言われている。^{5,6)}沿岸域へ接岸した仔魚は変態を伴って稚魚期の成育場へ加入する。⁷⁾成

育場の好適な環境特性は種により異なっており、着底稚魚の成長と生き残りは成育場の生産力により密度従属的に決定されると考えられている。^{5,6,8)}

仙台湾において、イシガレイの初期生態を詳しく研究した。浮遊期卵・仔魚の産卵場から着底成育場への移動は、冬季の卓越する西風によるエクマン輸送と潮汐を利用した選択的潮汐輸送の組み合わせによることがわかった。^{9,10)}産卵期である 1 月の西風の強さを基礎とした輸送モデルにより、かなり正確に着底稚魚密度を予測できたことから、産卵場から沿岸域への輸送は基本的に受動的な物理過程であると推察された。沿岸へ近づいた後の着底場周辺では、変態期の仔魚について昼間は海底近くで生活し夜間の上げ潮時にのみ上層へ浮上して、岸向きの流れを利用して移動する「選択的潮汐輸送」が認められた。¹⁰⁾昼間中層をふらふら遊泳すると捕食者に攻撃される可能性が高いために、夜間の上げ潮のみを利用する合理的な移動のメカニズムが明らかになった。仙台湾内のイシガレイ稚魚成育場は、河口・干潟域と外海に面した砂浜域に大別される。河口・干潟域成育場は、水深が浅く河川水の影響を強く受けることから、1 日の中でも水温と塩分が急激に変動するが、水深 5-15 m に形成される外海砂浜域成育場の海底環境は安定していた。¹¹⁻¹³⁾河口・干潟域で採集された稚魚のコーチゾル濃度は外海域で採集された稚魚よりも高く、前者において生理的ストレスの存在が示唆された。¹³⁾一方、河口・干潟域には稚魚の餌生物は多く捕食者は少ない、外海砂浜域には餌生物は少なく捕食者は多いという、明瞭な傾向が認められた。このような成育場環境を反映して、河口・干潟域

図1 沿岸魚類の初期生態と栽培漁業

に分布する稚魚の方が成長率，生残率ともに高かった。^{11,13,14)} このことから，河口・干潟域は環境は厳しいけれども，豊富な餌生物と捕食者回避において，本種の成育場として好適に機能していることが推察された。河口・干潟域成育場の稚魚密度は，外海砂浜域成育場の10-50倍高いことから，産卵場から沿岸域への輸送過程は受動的であるが，その後の選択的潮汐輸送を利用する段階で，河口・干潟域を目指して能動的に移動する機構の存在が推察される。また，耳石微量元素をマーカーとした研究により，面積的に仙台湾内全成育場の数%しかない河口・干潟域成育場において，仙台湾産イシガレイ漁業資源の半分近くが生産されている実態を明らかにした。¹²⁾

次項に述べる栽培漁業との関連からヒラメの初期生態研究は不可欠である。しかし，ヒラメ卵の形態学的な同定が難しいことと後期仔魚が採集されにくいことから，本種の浮遊期の研究は緒に就いたばかりの段階にある。この他，ホシガレイなどの沿岸性異体類についても初期生態研究を進めており，種に特異的な成育場の構造と機能に関して，定量的な研究を展開することの重要性が認識されている。¹⁵⁻¹⁷⁾

2. 放流技術開発

ヒラメ，イシガレイ，マコガレイ，クロガシラガレイなど沿岸性異体類の多くは，20 m以浅の浅海域に種ご

とに異なった環境を選択して着底し，稚魚期成育場として利用する。成育場の生産力の利用は，加入してきた稚魚の密度と成育場における餌生物の生産速度により決定される。成育場にもし余剰生産力があれば，人工的に育成した種苗を放流し資源培養を図る余地が生じる(図1)。

岩手県を主なフィールドとし，初期生態研究と並行してヒラメの種苗放流技術を研究した。放流ヒラメ種苗の減耗率は天然稚魚と比較して著しく高く，その主要因が被食であることを明らかにした。¹⁸⁾ また，甲殻類などの捕食者に咀嚼され，あるいは消化が進んで形態学的手法では同定が困難な被食仔稚魚の種判別のために，分子生物学的手法を導入した種特異的PCR法を世界に先駆けて開発した。¹⁹⁾ 本手法を放流後のヒラメ種苗被食調査に適用し，魚類だけでなくカニ類やカミナリイカ，アオリイカといった沿岸性のイカ類など，多くの肉食性生物が放流種苗の重要な捕食者であることを実証した。²⁰⁾ 種特異的PCR法は，水圏生物の捕食-被食関係の研究手法として広く応用されつつある。分子生物学的手法は生態研究や栽培漁業研究において強力な武器となるが，手法の開発には対象種の遺伝学的な基礎データの整備が必要である。²¹⁾ 栽培漁業の実施に当たっては，生産される種苗の質と遺伝的多様性の問題が注目される。^{22,23)} ヒラメの種苗生産技術は急速に進歩したが，管理の容易さのためほとんどの施設で種苗から養成された親魚が種苗生産に用いられていた。私たちは，親魚の数とその中での天

然魚の割合が、種苗の遺伝的多様性に大きな影響を及ぼすことを明らかにし、地域固有の天然魚を種苗生産用親魚として用いることを提唱した。^{24,25)} さらに、種苗生産水槽内にとどまらず、放流後の天然環境下での成長と生残における家系に対する選択について、ミトコンドリアDNAとマイクロサテライトDNAマーカーを併用して追跡する技術を開発した。^{26,27)}

適正な放流サイズは、種苗生産施設における生産コストや生産期間と直接関係することから、欠くことのできない放流条件である。そこで、放流時体長を逆算できるALC耳石標識法を用いて、²⁸⁾ 放流サイズと放流後の成長および漁獲までの生き残りとの関係を明らかにした。²⁹⁾ 放流全長が10 cmを越えると高い回収率が得られたが、このサイズは放流場に分布するほとんどの捕食者が捕食不能になるサイズと一致した。また、施設の種苗生産能力やコストを含めたモデル計算では、全長8 cm台が最も効率が高い結果になった。³⁰⁾ 当時、放流全長には施設により3 cmから10 cm近くまでかなり大きい幅があり、最適放流サイズに関して多くの議論があった。しかし、本研究結果などをもとに、ヒラメ種苗放流事業では大型魚放流が主流となった。また、小型で放流された種苗でも、放流後の成長のよい個体は生き残り確率が高いこともわかった。²⁹⁾

栽培漁業において残された最も重要な課題は、放流場（成育場）の生産力と放流量との関係である。サケ類やアワビ類などを除くと、放流対象種の環境収容力に関する研究は皆無に近い。ヒラメ稚魚は初期にはアミ類を専食し、成長とともに稚魚やシラス類などを中心とした魚食性へ転換する。¹⁵⁾ ヒラメ稚魚成育場における生産力を推定するために、東北地方から高知県までの太平洋沿岸の浅海域に卓越種として出現し、最も重要なヒラメ稚魚の餌生物であるミツクリハマアミを主要な対象に、その生産生態を研究した。³¹⁻³⁵⁾ 栽培漁業における放流ヒラメ種苗の回収率は、北日本で高く西日本で低い傾向が知られている。北日本の成育場の方が、天然ヒラメ稚魚の密度が低くアミ類の現存量が多いことも報告されており、³⁶⁾ 北日本の成育場において放流種苗の利用可能な余剰生産力が高いことが示唆されている。ヒラメ稚魚の個体成長エコフィジオロジーモデルを核に、成育場におけるアミ類の生産生態を組み合わせた数値モデルから、¹⁶⁾ 我が国の多くの海域においてヒラメ種苗の過剰放流の可能性が示された。³⁷⁾ 成育場の生産力と最適放流量に関する定量的な研究は、今後の栽培漁業技術において最も重要な課題である。

3. 将来の展望

我が国の沿岸漁業漁獲量は1980年代末から減少を続けており、沿岸海域ではクラゲ類の大発生など多くの異

変が起こっている。このような現象を引き起こしている主要な原因のひとつとして、魚介類の成育場となる浅海域環境の荒廃が考えられる（図1）。沿岸漁業の再生のためには、栽培漁業だけでなく成育場環境の保全、修復を含めた沿岸域の総合的な管理と再生が必要である。とくに、沿岸海域は陸域から大きな影響を受けており、森林域や人の住む里域との河川を介した生態学的なつながりの解明が強く求められる。今後、流域の構造や人間による利用形態までを含めた異分野統合科学として沿岸生態系研究を進める必要があり、このような広い視点をもった若手研究者の育成が急がれる。

謝 辞

初期生態研究のきっかけを頂き常に激励してくださった東京大学川口弘一名誉教授、水産大学校青山恒雄元校長、東京大学沖山宗雄名誉教授、九州大学板澤靖男名誉教授、京都大学田中克教授に厚く感謝申し上げます。また、実り豊かな共同研究の機会とご協力を賜った佃水産総合研究センター、京都大学フィールド科学教育研究センター、京都大学農学研究科、東京大学海洋研究所、北里大学水産学部、福井県立大学生物資源学部、岩手県水産技術センター、宮城県水産研究開発センター、福島県水産試験場、福井県水産試験場、同栽培漁業センター、京都府立海洋センター、同栽培漁業センター、鳥取県栽培漁業センター、長崎県総合水産試験場ほか、関係機関の皆様、学生、院生の皆様に心からお礼申し上げます。

文 献

- 1) Howell BR, Yamashita Y. Aquaculture and stock enhancement. In: Gibson RN (ed). *Flatfishes, Biology and Exploitation*. Blackwell Publishing, Oxford. 2005; 347-371.
- 2) Honma A. *Aquaculture in Japan*. Japan FAO Association, Tokyo. 1993; 98.
- 3) Tanaka M, Seikai T, Yamamoto E, Furuta S. Significance of larval and juvenile ecophysiology for stock enhancement of the Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Bull. Mar. Sci.* 1998; **62**: 551-571.
- 4) 田中 克. ヒラメにみる栽培漁業の根幹に関わる生物学的諸問題. 水産育種 1999; **27**: 3-13.
- 5) Bailey KM, Houde ED. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Adv. Mar. Biol.* 1989; **25**: 1-83.
- 6) van der Veer HW, Berghahn R, Miller JM, Rijnsdorp AD. Recruitment in flatfish, with special emphasis on North Atlantic species: progress made by the flatfish symposia. *ICES J. Mar. Sci.* 2000; **57**: 202-215.
- 7) Yamashita Y, Yamada H, Takami H, Kawamura T, Tsuruta Y. Occurrence, distribution and utilization of nursery grounds of settling and newly settled stone flounder, *Platichthys bicoloratus*, in Sendai Bay. *Bull. Tohoku Natl. Fish. Res. Inst.* 1999; **62**: 61-67.
- 8) Gibson RN. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Neth. J. Sea Res.* 1994; **32**: 191-206.

- 9) Nakata H, Yamashita Y, Yamada H. Wind-induced advection of stone flounder (*Kareius bicoloratus*) eggs and larvae in Sendai Bay, northern Japan, and its effect on the larval settlement in coastal nurseries. Book of Abstracts, Fourth International Symposium on Flatfish Ecology, Atlantic Beach, 1999; 49.
- 10) Yamashita Y, Yamada H, Tsuruta Y. Transport and settlement mechanisms of stone flounder, *Kareius bicoloratus*, into nursery grounds. *Fish. Oceanogr.* 1996; **5**: 194–204.
- 11) Malloy KD, Yamashita Y, Yamada H, Targett TE. Spatial and temporal patterns of juvenile stone flounder (*Kareius bicoloratus*) growth rates during and after settlement. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1996; **131**: 49–59.
- 12) Yamashita Y, Otake T, Yamada H. Relative contributions from exposed inshore and estuarine nursery grounds to the recruitment of stone flounder estimated using otolith Sr:Ca ratios. *Fish. Oceanogr.* 2000; **9**: 328–342.
- 13) Yamashita Y, Tominaga O, Takami H, Yamada H. Comparison of growth, feeding and cortisol level in stone flounder *Platichthys bicoloratus* juveniles between estuarine and inshore nursery grounds. *J. Fish Biol.* 2003; **63**: 617–630.
- 14) Yamashita Y, Yamada H, Malloy KD, Targett TE, Tsuruta Y. Sand shrimp predation on settling stone flounder and its relationship to optimal nursery habitat selection in Sendai Bay, Japan. In: Watanabe Y, Yamashita Y, Oozeki Y. (eds). *Survival Strategies in Early Life Stages of Marine Resources*. A. A. Balkema, Rotterdam. 1996; 271–283.
- 15) 山田秀秋, 佐藤啓一, 長洞幸夫, 熊谷厚志, 山下 洋. 東北太平洋沿岸域におけるヒラメの摂餌生態. 日水誌 1998; **64**: 249–258.
- 16) Yamashita Y, Tanaka M, Miller JM. Ecophysiology of juvenile flatfish in nursery grounds. *J. Sea Res.* 2001; **45**: 205–218.
- 17) Wada T, Mitsunaga N, Suzuki H, Yamashita Y, Tanaka M. Growth and habitat of spotfin flounder *Verasper variegatus* around the shallow coastal nursery grounds of Shimabara Peninsula in Ariake Bay, Japan. *Fish. Sci.* 2006; **72**: in press.
- 18) 山下 洋, 山本和稔, 長洞幸夫, 五十嵐和昭, 石川豊, 佐久間修, 山田秀秋. 岩手県における放流ヒラメの被食. 水産増殖 1993; **41**: 497–505.
- 19) Asahida T, Yamashita Y, Kobayashi T. Identification of consumed stone flounder, *Kareius bicoloratus* (Basilewsky), from the stomach contents of sand shrimp, *Crangon affinis* (De Haan) using mitochondrial DNA analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1997; **217**: 153–163.
- 20) Saitoh K, Takagaki M, Yamashita Y. Detection of Japanese flounder specific DNAs from gut contents of potential predators in the field. *Fish. Sci.* 2003; **69**: 474–477.
- 21) Saitoh K, Hayashizaki K, Yokoyama Y, Asahida T, Toyohara H, Yamashita Y. Complete nucleotide sequence of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) mitochondrial genome: structural properties and cue for resolving teleostean relationships. *J. Heredity* 2000; **91**: 271–278.
- 22) Munro JL, Bell JD. Enhancement of marine fisheries resources. *Rev. Fish. Sci.* 1997; **5**: 185–222.
- 23) Blaxter JHS. The enhancement of marine fish stocks. *Adv. Mar. Biol.* 2000; **38**: 1–54.
- 24) Asahida T, Shinotsuka Y, Yamashita Y, Saitoh K, Hayashizaki K, Ida H. Influence of hatchery protocols on mitochondrial DNA variation in Japanese flounder juveniles. *J. World Aquacult. Soc.* 2003; **34**: 121–132.
- 25) Asahida T, Shinotsuka Y, Saitoh K, Tsuzaki T, Aritaki M, Yamashita Y. Parental contributions in a Japanese flounder hatchery inferred from mitochondrial DNA haplotypes. *J. World Aquacult. Soc.* 2004; **35**: 199–208.
- 26) Sekino M, Saitoh K, Aritaki M, Yamada T, Hara M, Yamashita Y. Microsatellite-based pedigree tracing in a Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* hatchery strain: implications for hatchery management related to stock enhancement program. *Aquaculture* 2003; **221**: 255–266.
- 27) Sekino M, Saitoh K, Yamada T, Hara M, Yamashita Y. Genetic tagging of released Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) based on polymorphic DNA markers. *Aquaculture* 2005; **244**: 49–61.
- 28) Tsukamoto K, Kuwada H, Hirokawa J, Oya M, Sekiya S, Fujimoto H, Imaizumi K. Size-dependent mortality of red sea bream, *Pagrus major*, juveniles released with fluorescent otolith-tags in News Bay, Japan. *J. Fish Biol.* 1989; **35**: 59–69.
- 29) Yamashita Y, Nagahora S, Yamada H, Kitagawa D. Effects of release size on survival and growth of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* in coastal waters off Iwate Prefecture, northeastern Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1994; **105**: 269–276.
- 30) Yamashita Y, Yamada H. Release strategy for Japanese flounder fry in stock enhancement programs. In: Howell BR, Moksness E, Svasand T. (eds). *Stock Enhancement and Sea Ranching*. Blackwell Science, Oxford. 191–204.
- 31) 山田秀秋, 長洞幸夫, 佐藤啓一, 武蔵達也, 藤田恒雄, 二平 章, 影山佳之, 熊谷厚志, 北川大二, 広田祐一, 山下 洋. 太平洋沿岸域におけるアミ類の種組成と分布特性. 東北水研報 1994; **56**: 69–79.
- 32) Yamada H, Kawamura T, Takeuchi T, Yamashita Y. Effects of dietary condition on the survival, growth and reproduction of *Acanthomysis mitsukurii* (Crustacea, Mysidacea). *Bull. Plankton Soc. Japan* 1995; **42**: 43–52.
- 33) Yamada H, Yamashita Y. Effects of low salinity on survival, growth and reproduction of *Acanthomysis mitsukurii* (Crustacea: Mysidacea). *Bull. Plankton Soc. Japan* 1995; **42**: 141–146.
- 34) 山田秀秋, 遠藤裕樹, 武蔵達也, 山下 洋. ヒラメ幼稚魚育成礁周辺のアミ類とカタクチイワシシラスの分布特性. 水産増殖 1998; **46**: 487–494.
- 35) Yamada H, Yamashita Y. Effects of temperature on intermolt period, growth rate and reproduction rate in *Acanthomysis mitsukurii* (Crustacea: Mysidacea). *Crustacean Res.* 2000; **29**: 160–169.
- 36) 田中庸介, 大河俊之, 山下 洋, 田中 克. ヒラメ *Paralichthys olivaceus* 稚魚の食物組成と摂餌強度にみられる地域性. 日水誌 2006; **72**: 50–57.
- 37) Yamashita Y, Kurita Y, Miller JM. Latitudinal variation in the carrying capacity of nursery grounds for juvenile Japanese flounder in relation to appropriate stocking densities in stock enhancement programs. 29th Annual Larval Fish Conference, Barcelona. 2005; 105.