受賞者総説

底魚類の資源生物学的特性に関する研究

(平成 17 年度水産学奨励賞受賞)

米 田 道 夫

舩水産総合研究センター東北区水産研究所

Studies on the biological traits of exploited demersal fishes

MICHIO YONEDA

Tohoku National Fisheries Research Institute, Shiogama, Miyagi 985-0001, Japan

底魚類は、浮魚類に比べ、一般に長寿で定住性が強い
ため、漁獲圧に対して脆弱であるという特色がある。東
シナ海・黄海と北海は広大な大陸棚を有する国際入会漁
場であり、特に底曳網漁業の発展が顕著である。しか
し、近隣諸国の長年にわたる高い漁獲圧により、それら
海域の底魚類の資源水準は低迷、枯渇し、その生物特性
にも変化が認められている。^{1,2)} このため、漁業資源の乱
獲防止および環境保護を念頭に置いた新たな国際資源管
理方策の実施には、現在の個体群における生物学的情報
の収集・整備をするとともに、その変動要因を解明する
ことが不可欠である。本稿では、東シナ海・黄海および
北海周辺海域における底魚類複数種について、フィール
ド調査および室内実験により明らかにされた生物学的諸
特性を紹介する。

1. 東シナ海産底魚類の成長と生殖

キアンコウ *Lophius litulon*, アンコウ *Lophiomus
setigerus*, カイワリ *Kaiwarinus equula*, クロエソ
Saurida sp. 1, マトウダイ *Zeus faber* について、選定さ
れた各年齢形質から年齢査定を行った結果、カイワリを
除く他 4 魚種において、雌は雄よりも成長が良く、長
寿であることが明らかとなった。³⁻⁷⁾

アンコウ、キアンコウ、カイワリ、キダイ *Dentex
tumifrons* について、産卵期間、成熟年齢・全長、孕卵
数、産卵頻度などを明らかにした。⁸⁻¹²⁾ 東シナ海東方海
域に分布するマトウダイでは、黒潮の影響により南北で
水温勾配がみられ、その生息海域に基づいた成長や性成
熟の地理的変異があることを示した。¹³⁾

東シナ海産キダイは、卵巣内の卵構成や卵巣の各成熟
段階の月別推移から、これまで春と秋に 1 回ずつ、1 年

に計 2 回の産卵と考えられてきた。¹⁴⁾ しかし、東シナ海
北東海域において採集されたキダイ卵巣の時間別成熟
状況を調べた結果、本種は春～秋の長期にわたりほぼ毎
日産卵を繰り返していることが判明した。^{12,15)} 一方、成
熟卵巣をもつ個体のバッチ産卵数は産卵期間中有意な変
異は認められず、同様の手法で約 30 年前に推定された
結果とほぼ一致した。¹⁴⁾ これらの結果は、キダイの年間
総産卵数における過去の推定値が過小評価されていたこ
とを示している。

2. 東シナ海産アンコウ類の分布と移動

海洋環境に対する適応性はアンコウとキアンコウで異
なり、この相違が東シナ海周辺海域におけるアンコウ類
の分布・移動パターンの違いに反映されている。^{10,16,17)}
アンコウは高水温、高塩分の海域に分布する。一方、キ
アンコウはアンコウよりも塩分に対しての適応性が広い
ため、その分布範囲は水温に依存する。冬～春、東シナ
海陸棚の水温が低下するため、キアンコウは黄海～東シ
ナ海南方海域に広く分布する。しかし、夏～秋では東シ
ナ海陸棚の水温が上昇するため、キアンコウの分布域の
中心は黄海に認められる。一方、アンコウが東シナ海西
方海域へ拡大できないのは、大陸沿岸水からもたらされ
る低塩水のためである。このため、アンコウの分布域は
周年にわたって黒潮系暖流の影響を強く受ける東シナ海
陸棚縁辺域を中心に分布すると推察される。

キアンコウ成魚と未成魚の季節分布パターンを把握す
るため、50% 成熟全長および生殖腺の成熟状況に基づ
き、9 月、11～1 月、2～5 月の漁獲物標本から海域ごと
の成魚と未成魚の漁獲状況を調べた。¹⁰⁾ 9 月、標本の大
部分の漁獲場所は黄海に集中した。11～1 月、標本の漁

獲場所は黄海から東シナ海中央部に拡大した。また、この期間における雌雄成魚の主要漁獲場所は、雄が東シナ海であったのに対し、雌は黄海に認められた。2～5月の産卵期では、未成魚の漁獲場所が黄海から東シナ海北方海域であったのに対し、成魚の漁獲場所は東シナ海および九州沿岸域にあり、黄海には認められなかった。これらの結果は、1.キアソウの産卵場所が東シナ海陸棚域および九州沿岸域であること、2.雄は産卵期の数カ月前から産卵場所へ移動するのに対し、雌は産卵期直前に卵巣の成熟とともに産卵場所へ移動すること、それぞれを示唆するものである。

3. 乱獲に伴う個体群の生物特性の変異—北海産大西洋マダラの生殖投資の変異—

魚類の成長・生殖関連形質には自然環境のみならず、遺伝的要因が関与していることが知られている。¹⁸⁾ 漁獲対象魚種の多くでは、資源（漁獲）量の変動に伴う性成熟の長期シフトが典型例として認められている。^{19,20)} 例えば、激減した個体群にみられる早熟化は、個体レベルにおける補償作用のみならず、個体群レベルにおける遺伝子組成の変異に起因している可能性が指摘されている。補償作用とは次の一連の過程によって生じると考えられる。すなわち、漁獲によって餌を競合する種内外の相手が減少することにより、残った個体はより多くの餌を獲得することができる。このため、1. 個体の栄養状態の改善、2. 余剰エネルギーの増大、3. 成長速度の増加、4. 種特異的な成熟サイズへの早期到達により、成熟年齢が低下すると考えられる。一方、漁業活動は一般に大型・高齢魚に対して高い漁獲圧をかけるため、乱獲の進んだ個体群では産卵親魚群の小型・若齢化が顕著となる。このような状況下において、小型・若齢で成熟する早熟系の遺伝形質を有する個体は、大型・高齢で成熟する晩熟系の個体よりも、生残率および繁殖成功度が高くなると予測される。配偶子生産においても同様のことが考えられ、多産系の個体は、少産系よりも選択的に淘汰されると予測される。生活史理論およびフィールド・室内実験などから、このようなサイズ選択的な死亡は成長特性の改善を伴わない個体群の生殖投資の増大を引き起こすことが示されている。^{21,22)}

北海産大西洋マダラ *Gadus morhua* の産卵親魚量 (SSB) は、乱獲の影響により減少の一途をたどっている。そこで、北海北西産大西洋マダラの生殖特性における時間的変異を調べるため、SSBの高い時期 (1969, 1970 年) と低い時期 (2002, 2003 年) における性成熟、栄養状態、産卵数などを比較した。²³⁾ その結果、2002, 2003 年の大西洋マダラの 50% 成熟全長は、約 30 年前に比べ、23 cm 小型 (59→36 cm) になっていることが明らかとなり、50% 成熟年齢の有意な低下も認められ

た。また、相対肥満度 (Kn) の変化に伴う産卵数と全長の関係を調べたところ、 Kn が 0.8 から 1.2 へ増加すると、同全長の産卵数は両年代ともに約 46% 増加することが明らかとなった。しかし、同じ相対肥満度である同全長の個体において、2002, 2003 年の産卵数は 1969, 1970 年よりも約 32% 高いことが判明した。すなわち、このことは北海北西産大西洋マダラにおける近年の産卵数の増加が、体内の栄養状態の向上によるものではないことを示唆している。一方、2002, 2003 年における北海北方周辺海域産大西洋マダラには性成熟や産卵数の空間的変異が明確に認められ、体コンディションが同じであるにもかかわらず、北海北西産が最も小型で成熟し、多産であった。なお、大西洋マダラでみられた生殖特性のそれら変異は、同じタラ科魚類の有用種である北海北方産ハドック *Melanogrammus aeglefinus* でも同様の現象が最近確認されている (P. J. Wright, unpubl. data)。北海北方海域における底曳網漁船の漁獲努力量の変遷から、北海北西海域は他の海域に比べ高い漁獲圧にさらされてきたことが明らかとなっている。²⁴⁾ このため北海北西産大西洋マダラにおける生殖投資の時間的変異の一要因が、先に述べた生物特性の遺伝子組成の変化に由来するのではないかと考えられた。

4. 大西洋マダラ初回産卵魚の生物特性に及ぼす環境の影響

大西洋マダラの個体群の多くは、長年にわたる乱獲の影響により産卵親魚群の小型・若齢化が顕著になっており、産卵親魚群において初回産卵魚 (生涯で初めて産卵する個体) の占める割合が増加している。²⁵⁾ 大西洋マダラでは、年齢や産卵経験によって繁殖特性が異なることが明らかとなっている。初回産卵雌魚では産卵前における給餌量の多寡にかかわらず相対産卵数 (産卵数/体重) に変化がみられないが、²⁶⁾ 経産卵魚 (過去に 1 回以上の産卵を経験した個体) では摂取エネルギーが高ければより多くの卵を生産する。²⁷⁾ また、初回産卵雌魚の産卵数、産出卵の卵径、受精率、孵化率は、水温や給餌量と同じ条件下にあるほぼ同サイズの経産卵魚と比較して、その全てに劣る。²⁸⁾ なお、大西洋マダラの年齢や産卵経験に伴う繁殖特性の変異は他の多年産卵性底魚類でも認められており、^{25,29)} それら産卵親魚群の若齢化は再生産力の低下につながることを示されている。³⁰⁾

大西洋マダラ初回産卵魚の生物特性は、産卵前の環境 (水温・餌) の影響を強く受けることが室内実験により判明した。³¹⁻³³⁾ スコットランド周辺海域で採集された大西洋マダラ 1 歳魚を異なる水温 (自然変動) 区と給餌区を設けた計 4 処理区 (低水温・高給餌区, 自然水温・高給餌区, 高水温・高給餌区, 高水温・低給餌区) に収容し、11～3 月において各個体の成長、生殖腺の成熟

状況などをモニタリングした。水温は自然水温区を基準として高・低水温区に $\pm 3^{\circ}\text{C}$ の勾配を設けた。

(1) 水温の影響

実験終了時における低水温・高給餌区の雌魚の成熟割合(0.24; $n=17$)は、他の水温・給餌区(≥ 0.71)よりも著しく低かった。実験期間中に行ったカニューレシオンによって採取された卵巣の成熟状況から、低水温区の未成熟個体は卵黄形成を開始できなかったことが判明した。低水温区の未成熟個体の体サイズ、成長率、肝量指数などは他の水温区の成熟魚と類似していたことから、卵巣の成熟開始の抑制原因がそれらの理由で起きたとは考えにくい。一方、低水温区では、少数であるが、他の処理区の成熟魚と同様、実験期間中に卵黄形成を正常に進行させていた個体がみられた。この低水温区の成熟魚は、‘水温が高かった’実験期間前半に卵黄形成を開始させており、実験期間全般にわたって卵黄形成を開始させた自然水温・高水温区とは異なった。これらのことは、産卵期直前の環境水温が卵黄形成の開始に対して重要な役割を果たしていることを示唆する。すなわち、実験終了時に明らかとなった低水温区の未成熟個体は、実験後半の水温レジームによって卵黄形成の開始が阻止されていたのではないかと考えられる。雄魚では、低水温・高給餌区の成熟魚の割合は自然水温・高給餌区あるいは高水温・高給餌区よりも低かったが、高水温・低給餌区と同様、大部分の個体が排精した。このため、生殖腺の成熟開始に対する環境水温の影響は雌雄によって異なると考えられた。

(2) 給餌量の影響

給餌量の多寡は、雌雄成熟魚の体成長率に影響を及ぼしたが、配偶子生産では雌雄で異なる応答がみられた。相対卵数は高・低給餌区ともに類似していたが、卵黄形成期間における高給餌区の体成長率は低給餌区よりも有意に高かった。これらのことは、大西洋マダラ初回産卵雌魚が摂取エネルギーの多寡にかかわらず、卵生産には体サイズに応じたある一定量のエネルギー投資しか行わず、残りのエネルギーを体成長の増加に配分していたことを示唆する。大西洋マダラでは、産卵中摂餌活動を一時的に停止するため、³⁴⁾産卵直前の体コンディションの悪化は産卵後における死亡率の増加を招くこと、³⁵⁾経産卵魚は初回産卵魚よりも高い繁殖成功を収められることが知られている。²⁸⁾このため、大西洋マダラ雌魚は初回産卵時には繁殖に対する投資を最小限に留めることにより、安全にそのイベントを過ごし、繁殖力が増加する来春の産卵に備えるのではないかと考えられた。一方、成熟雄魚では肝量指数や生殖腺熟度指数において給餌量による影響がみられ、体内における高い蓄積エネルギーにより多くの精子生産をもたらすことが示された。また、高給餌区の精子運動速度は、同水温の低給餌区より

も有意に速かったことが確認されている。これらのことから、大西洋マダラ雄魚は、初回産卵であっても、摂取エネルギーに応じた最大限の繁殖投資を行うことによって、その年における高い繁殖成功を収めようとしているのではないかと考えられた。

5. 最 後 に

魚類の生物特性は水温や餌生物などの生息環境に大きな影響を受けるとともに、年齢、産卵経験、性別そして地域個体群によってもその応答は異なると考えられる。このため、それらの理解には、フィールドにおける綿密な調査とその長期モニタリングに加え、調査海域の環境を想定した室内実験による現象の裏づけが不可欠である。一方、底魚類をはじめとする様々な魚類において、それら資源水準と乱獲の関係が明らかにされている。^{36,37)}乱獲は生物・非生物学的環境要因に大きな影響をもたらすとともに、個体群の再生産力をも劣化させることが指摘されている。³⁰⁾ある一定期間の禁漁や保護区の設定、大幅な漁獲規制などによっても資源水準が低迷したままである大西洋マダラ個体群の実例は、³⁸⁾乱獲による漁業資源の衰退の深刻さを認識させるものであろう。このため、東シナ海をはじめとする日本周辺海域の漁業資源を持続的に利用していくには、国内および近隣諸国の政府、試験研究・漁業従事者、地域社会、産業の連携が不可欠であり、それが近い将来実現することを期待する。

謝 辞

本研究を遂行するにあたり、国内外の大学・試験研究機関、漁業会社の方々による惜しみのないご助力をいただいた。特に、九州大学大学院農学研究院 松山倫也教授、松浦修平名誉教授、中園明信教授、Fisheries Research Services Marine Laboratory (UK) Peter J. Wright 博士、水産総合研究センター西海区水産研究所 時村宗春部長、水産大学校 竹下貢二教授には格段のご指導、ご助言をいただいた。また、以西底曳網漁業山田水産株式会社 尾崎武広部長および第21山田丸 木村幸好漁撈長には商業船への便乗と標本採集に際して甚大なご理解とご協力をいただいた。さらに、西海区水産研究所 依田真理研究員、山本圭介主任研究員、東北区水産研究所 栗田 豊室長には様々な局面において御討論に加わっていただき、有益なご助言をいただいた。紙面をお借りして厚くお礼申し上げる。

文 献

- 1) 堀川博史, 山田梅芳. 東シナ海および黄海における底魚類の生物特性の変化. 月刊海洋 1999; **31**: 631-636.
- 2) Rijnsdorp AD, Daan N, van Beek FA, Hessen HJL. Reproductive variability in North Sea plaice, sole and cod.

- J. Cons. Int. Explor. Mer.* 1991; **47**: 352–375.
- 3) Yoneda M, Tokimura M, Fujita H, Takeshita N, Takeshita K, Matsuyama M, Matsuura S. Age and growth of anglerfish *Lophius litulon* in the East China Sea and the Yellow Sea. *Fish. Sci.* 1997; **63**: 887–892.
 - 4) Yoneda M, Tokimura M, Fujita H, Takeshita N, Takeshita K, Matsuyama M, Matsuura S. Age and growth of the anglerfish *Lophiomus setigerus* in the East China Sea. *Fish. Sci.* 1998; **64**: 379–384.
 - 5) 二川浩政, 米田道夫, 時村宗春, 堀川博史, 松山倫也, 松浦修平. 東シナ海産カイワリの年齢と成長. 九大農学芸誌 2000; **55**: 13–20.
 - 6) Yoneda M, Sakai T, Tokimura M, Horikawa H, Matsuyama M. Age and growth of the lizardfish *Saurida* sp. 1 in the East China Sea using otolith ring marks. *Fish. Res.* 2002; **55**: 231–238.
 - 7) Yoneda M, Yamasaki S, Yamamoto K, Horikawa H, Matsuyama M. Age and growth of John Dory, *Zeus faber* (Linnaeus, 1758), in the East China Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 2005; **59**: 749–756.
 - 8) Yoneda M, Tokimura M, Fujita H, Takeshita N, Takeshita K, Matsuyama M, Matsuura S. Ovarian structure and batch fecundity in *Lophiomus setigerus*. *J. Fish Biol.* 1998; **52**: 94–106.
 - 9) Yoneda M, Tokimura M, Fujita H, Takeshita N, Takeshita K, Matsuyama M, Matsuura S. Reproductive cycle and sexual maturity of the anglerfish *Lophiomus setigerus* in the East China Sea with a note on specialized spermatogenesis. *J. Fish Biol.* 1998; **53**: 164–178.
 - 10) Yoneda M, Tokimura M, Fujita H, Takeshita N, Takeshita K, Matsuyama M, Matsuura S. Reproductive cycle, fecundity, and seasonal distribution of the anglerfish *Lophius litulon* in the East China and Yellow seas. *Fish. Bull.* 2001; **99**: 356–370.
 - 11) Yoneda M, Futagawa K, Tokimura M, Horikawa H, Matsuura S, Matsuyama M. Reproductive cycle, spawning frequency and batch fecundity of the whitefin jack *Kaiwarinus equula* in the East China Sea. *Fish. Res.* 2002; **57**: 297–309.
 - 12) Yoda M, Yoneda M. Assessment of spawning frequency and batch fecundity in the yellow sea bream, *Dentex tumifrons*. *Fish. Sci.* 2002; **68**(Sup. 1): 443–444.
 - 13) Yoneda M, Yamamoto K, Yamasaki S, Matsuyama M. Growth and maturation variability of John Dory *Zeus faber* in the East China Sea in relation to thermal gradients. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 2006; **86**: 885–892.
 - 14) 真道重明. 東海におけるレンコダイ資源の研究. 西水研報 1960; **20**: 1–198.
 - 15) 米田道夫, 依田真理. キダイの生殖特性—東シナ海の海洋環境がもたらす影響—. 水研センター研究報 2006; **4**(Sup.): 125–129.
 - 16) Yoneda M, Tokimura M, Horikawa H, Yamamoto K, Matsuyama M, Matsuura S. Spawning migration of the anglerfish *Lophius litulon* in the East China and Yellow seas. *Fish. Sci.* 2002; **68**(Sup. 1): 310–313.
 - 17) 米田道夫. 東シナ海産アンコウとキアンコウの生殖と分布・移動. 東北底魚研究 2006; **25**: 72–75.
 - 18) 藤尾芳久, 谷口順彦. 水産育種に関わる形質の発言と評価. 恒星社厚生閣, 東京. 1998; 110.
 - 19) Trippel EA. Age at maturity as a stress indicator in fisheries. *BioScience* 1995; **45**: 759–771.
 - 20) Rijnsdorp AD. Fisheries as a large scale experiment on life history evolution: disentangling phenotypic and genetic effects in changes in maturation and reproduction of North Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Oecologia* 1993; **96**: 391–401.
 - 21) Law R. Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES J. Mar. Sci.* 2000; **57**: 659–668.
 - 22) Reznick DN, Ghalambor CK. Can commercial fishing cause evolution? Answers from guppies (*Poecilia reticulata*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005; **62**: 791–801.
 - 23) Yoneda M, Wright PJ. Temporal and spatial variation in reproductive investment of Atlantic cod *Gadus morhua* in the northern North Sea and Scottish west coast. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2004; **276**: 237–248.
 - 24) Greenstreet SPR, Spence FB, Shanks AM, McMillan JA. Fishing effects in northeast Atlantic shelf seas: patterns in fishing effort, diversity and community structure. II. Trends in fishing effort in the North Sea by UK registered vessels landing in Scotland. *Fish. Res.* 1999; **40**: 107–124.
 - 25) Trippel EA, Kjesbu OS, Solemdal P. Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. In: Chambers RC, Trippel EA (eds). *Early life history and recruitment in fish populations*. Chapman and Hall, New York. 1997: 31–62.
 - 26) Kjesbu OS, Holm JC. Oocyte recruitment in first-time spawning Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to feeding regime. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1994; **51**: 1893–1898.
 - 27) Kjesbu OS, Lungsoyr J, Kryvi H, Witthames PR, Greer Walker M. Fecundity, atresia, and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1991; **48**: 2333–2343.
 - 28) Trippel EA. Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic cod. *Trans. Am. Fish. Soc.* 1998; **127**: 339–359.
 - 29) Palumbi SR. Why mothers matter. *Nature* 2004; **430**: 621–622.
 - 30) Hutchings JA. Life history consequences of overexploitation to population recovery in Northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005; **62**: 824–832.
 - 31) Yoneda M, Wright PJ. Effects of varying temperature and food availability on growth and reproduction of first-time spawning female Atlantic cod. *J. Fish Biol.* 2005; **67**: 1225–1241.
 - 32) Yoneda M, Wright PJ. Effect of temperature and food availability on reproductive investment of first-time male Atlantic cod *Gadus morhua*. *ICES J. Mar. Sci.* 2005; **62**: 1387–1393.
 - 33) 米田道夫. 水温変動に伴う大西洋マダラ生殖特性の影響. 水研センター研究報告 2006; **4**(Sup.): 31–39.
 - 34) Fordham SE, Trippel EA. Feeding behavior of cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning. *J. Appl. Ichthyol.* 1999; **15**: 1–19.
 - 35) Lambert Y, Dutil JD. Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2000; **57**: 815–825.
 - 36) Hutchings JA. Collapse and recovery of marine fishes. *Nature* 2000; **406**: 882–885.
 - 37) Myers RA, Worm B. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 2003; **423**: 280–283.
 - 38) Shelton PA, Sinclair AF, Chouinard GA, Mohn R, Duplisea DE. Fishing under low productivity condition is further delaying recovery of Northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005; **63**: 235–238.