受賞者総説

外洋性魚類プランクトンに関する形態学および生態学的研究^{*1}

(平成6年度日本水産学会賞進歩賞受賞)

小澤 貴 和^{*2}

鹿児島大学水産学部

海産の仔稚魚は形態学および生態的に成魚と著しく異なり、生活史全体の理解のため幼期の研究が主張され始めたのは1950年代である。¹⁾近年には幼期の形態解析による稚魚分類学、²⁾卵を含む資源量・多産・生残過程の研究(例えば田中、渡邊³⁾)、繁殖行動・戦略研究(例えば前川、後藤⁴⁾)あるいは生活史戦略(例えば沖山⁵⁾)における卵生産および幼期発育の解析、幼期における生理学的調節(例えば田川、木村⁶⁾)など、魚類プランクトンは多様な研究分野の対象となっている。また、生態学においても新しい方法、特に耳石日周輪を用いて幼期の生態が詳しく解析され、⁷⁾形態学においても消化器官(例えば田中⁸⁾)や感覚器官(例えば川村⁹⁾)の発達・発現が研究され、著しく知見が増加している。

上に述べた研究分野の基礎となるのは形態発育が知られていることである。外洋性魚類プランクトンの中で産業的に重要なカツオ、マグロ、カジキ類の初期発育と分布は水産庁において詳しい研究がなされたが、¹⁰⁾その他の魚類プランクトンは手付かずのままにおかれていた。大学における外洋性魚類に関する研究は、筆者らの仔稚魚研究を含め東京大学海洋研究所白鳳丸の運航開始(1967年)に伴って始まったといえる。

筆者が初めて外洋性仔稚魚を採集したのは1968年5、6月の白鳳丸による東シナ海とその周辺海域での調査においてであった。¹¹⁾採集海域は優占仔稚魚をもちいて3海域に区分され、各海域の組成の多様性と海域間の組成の類似性が示された。外洋性仔稚魚は黒潮外側域に優占的に出現したが、それらの多くは属のレベルにおかれた。翌1969年8～11月における白鳳丸のハワイ、タヒチ、そして西サモアを経由しての航海で赤道域を中心に優占的にカタクチイワシ科の仔稚魚が採集された。水産庁俊鷹丸の1961年11～12月の九州南方から赤道海域までの航海でも同じ仔稚魚が優占的に採集されており、それらはタイワンアノコイワシ *Stolephorus buc-*

canneri (*Encrasicholina punctifer*) と同定され、形態発育を記載した。従来カタクチイワシ科魚類は全て沿岸性とされていた。そこで、仔稚魚の外洋での出現状態と成魚の沿岸での採集状態を検討し、そして体節形質数を採集地間で比較した結果、同種はインド・西太平洋海洋生物区固有の外洋性魚類であると結論した。¹²⁾

以上の2つの研究において、外洋性魚類プランクトンの形態発育と分布は興味あるテーマであることが知られ、以降それらを中心に研究を行なうことにした。

材料として東大海洋研究所白鳳丸、水産庁俊鷹丸、同昭洋丸、および鹿児島大学かごしま丸の計20航海で得られた1701稚魚ネット採集物を用いた。それらの採集海域は一部東および南シナ海と東経145°以東を含むが、多くは九州南方から赤道までのいわゆるフィリピンプレート上である(図1)。仔稚魚の同定には仔稚魚のみならず成魚の分類学的知見も必要である。先に述べたように、筆者の研究開始時において我が国における外洋性仔稚魚および成魚の知見は皆無に等しかった。成魚の知見は研究の進展と時を同じくして徐々に明らかにされたが、それもハダカイワシ科が中心であった。そこで、研究の参考としたのは全海洋での採集に基づく総説的研究書(例えばDana Reports)、魚類プランクトン研究の著しい発展をみた東部太平洋での論文、そして太平洋を網羅した採集に基づく旧ソ連による研究、などである。あるいは、可能であれば独自に成魚の分類を検討し、仔稚魚へ応用した。

研究開始時には対象として優占的に採集されるハダカイワシ科とヨコエソ科を中心においた。研究の進展に伴い対象魚類は拡がり、最終的には28科225種に及んだ。その成果は“Studies on the oceanic ichthyoplankton in the western North Pacific”の題名で九州大学出版会から出版し、¹³⁾“日本産稚魚図鑑”(東海大学出版会)¹⁴⁾に執筆した。それらを利用すれば北西太平洋

^{*1} Studies on the ontogeny and ecology of oceanic ichthyoplankton.

^{*2} Takakazu Ozawa (Faculty of Fisheries, Kagoshima University, Simoarata, Kagoshima 890, Japan).

図1 Ozawa and Fukui (本文参照) で用いられたダルマガレイ科仔稚魚の採集海域

熱帯・亜熱帯外洋性魚類プランクトンの90%以上を種(タイプ)のレベルまで同定可能である。以下に英文書の内容を紹介する。

同書は緒言、材料と方法につづき、15科の代表的分類群を扱った18論文によって構成されている。論文のなかで12論文は筆者単独であり、他は研究協力者との共著である。15科とはカタクチイワシ科、ホテイエソ科、ヨコエソ科、エソ科、ハダカイワシ科、フデエソ科、ヤリエソ科、デメエソ科、ハダカエソ科、サバ科、ムカシクロタチ科、クロタチカマス科、タチウオ科、アジ科、ダルマガレイ科であり、全体で159種(タイプを含む)が取上げられている。それらのなかには新属として日本初記録のものが含まれている。

各論文の内容・構成は必ずしも統一されている訳ではないが、種(タイプ)別の個体発育史の図示記載を中心に分類群別の標徴形質のまとめと検索表を示し、同定の指針を与えている。特に種の同定にあたり成魚形質についても詳細な検討がなされている。一方、分布に関する知見の記述は不統一である。

以上の特徴を2つの論文で紹介する。T. Ozawa: Early life history of the family Myctophidae in the ocean off southern Japan は75頁、37図版から成り、ハダカイワ

シ科の18属70種(タイプ)が取上げられている。本科魚類は代表的な外洋中層魚であり、属・種とも多様に分化しかつ生息量もヨコエソ科とともに最上位を占めている。主に1960年代後半以降、三大洋で精力的に行なわれた分類学的研究により、その組成はほぼ明らかにされた。仔稚魚は主に Ahlstrom とその共同研究者によりススキハダカ亜科 Myctophinae ではほぼ全容が明らかにされ、¹⁵⁾ トンガリハダカ亜科 Lampanyctinae では概要が明らかにされた。¹⁶⁾ 採集海域で記録されている成魚は約75種であり、¹⁷⁾ その殆どを網羅していることになる。本科では成魚の分類形質、即ち発光器配列が仔稚魚に応用できない。そのため、種類数の多いトンガリハダカ属 *Lampanyctus* やハダカイワシ属 *Diaphus* ではタイプあるいは群レベルでの識別となっているが、成魚と仔稚魚両者の特徴を有する変態期個体の採集・観察により種名を決定できると思われる。発育の記載の他に、以下のような新知見が得られた。例えば、発光器を覆う鱗は発光器と他の鱗よりも早く発達しそして大型であること、ソコハダカ *Benthosema suborbitale* とイサリビハダカ *Notoscopelus resplendens* では大西洋産の個体と形態的相違が認められること、従来ススキハダカ属 *Myctophum* の種で報告されていた幼期の胸鰭条にみられる過剰鰭条 supranumerary rays¹⁵⁾は、成魚において発光器(2nd PVO)とその支持表皮によって下部鰭条の一部(2-6条)が覆われてしまうことに起因することなど、である。以上のように、多様性の高い本科の稚魚分類学は本研究によってほぼ基礎が築かれたと思われる。

次に T. Ozawa and Atsushi Fukui: Studies on the development and distribution of the bothid larvae in the western North Pacific を紹介する。本論文は99頁23図版からなり、10属25種あるいはタイプの幼期発育と採集海域が述べられている。ダルマガレイ科魚類は少数の深海性を含む沿岸域の底性魚であるが幼期は典型的な外洋表層性であり、長期にわたる浮遊生活を送り、大型に発育する。この特異性により古くより多くの研究がなされてきたが、断片的なものが多く、幼期発育の概要は明らかでなかった。本研究では幼期の形態的特徴が科および属で整理され、各種において形態の発達と特徴が述べられている。タイプとされた理由として成魚の種的特徴が不明であることと未記載種の存在が指摘されている。その他重要な知見として浮遊仔魚最大体長は脊椎骨数、特に尾部骨数と正の一次相関すること、および脊椎骨数(V)と筋節数(M)の関係は $M=V-1$ で示されることである。硬骨魚では $M=V+1$ が原則であり、本科での例外は注目される。分布は発育を4期に区分して解析された。第1および2期の早期仔魚は採集個体は少ないが、大陸棚と島嶼周辺で採集され、第3およ

び4期仔魚は幅広く拡散したがその範囲には限界が認められた。この拡散域は産卵場に対応していた。これらの産卵場と拡散域を用いて、3つの分布型が認められ、また拡散域の周辺に到達した仔魚は産卵場に回帰不能と推測された。以上のように本研究はダルマガレイ科幼期の生物学に大きな貢献をなしたと思われる。

仔稚魚の研究を介して2つの研究が生まれた。1つはヨコエソ科 *Gonostomatidae* ネットアイユメハダカ *Diplophos taenia* 複合種群の分類学的研究である。¹⁸⁾ 研究を始めた頃、同種群は汎世界的に分布するネットアイユメハダカのみで構成されるという研究が報告された。しかしながら、日本南方海域には変態体長の異なる仔魚が観察された。そこで同海域の成魚個体を調べると明らかに2種が認められた。引き続いて全海洋の標本を入手・検討し、同種群は以下の1新種を含む4種で構成されると結論し、それらの分布域は外洋性生物の分布型に一致することを示した：*D. taenia* Günther, *D. proximus* Parr, *D. orientalis* Matsubara, および新種 *D. australis* Ozawa, Oda et Ida. ただし、この結論に達するには相当の工夫がなされており、それについては当論文を参照されたい。

もう1つの研究はウナギ産卵場の推定である。筆者らは東大海洋研白鳳丸のウナギ産卵場調査開始時(1973年)とはば時を同じくして先に示した水産庁俊鷹丸の標本を主に用いて、九州南方外洋域の仔稚魚分布の解析を続けていた。それらによれば仔稚魚組成はほぼ北緯20°を境に南北で異なる。筆者らは外洋性ではあるが同定が困難なウナギを含むレプトケファルス幼生は研究対象としていなかったが、ウナギ幼生がどちらの海域に出現するかに興味をもっていた。白鳳丸の産卵場第2次調査航海(1973年11—12月)でウナギ大型幼生52尾が沖縄南方海域で採集されたが、¹⁹⁾ その海域が筆者らのどちらの海域なのか判断できなかった。ただ採集海域の100 m層は25°Cあるいはそれ以上の高温水域であった。この高温域は北緯約20°以南の特徴であり、²⁰⁾ 当時そのことが理解されていれば、ウナギ産卵場の解明はあるいは早まっていたかもしれない。白鳳丸の第4次調査航海(1986年8—9月)で中型幼生がフィリピン東方海域で採集されたことにより、²¹⁾ 筆者らはそのさらに東方の海域がウナギ産卵場であると確信した。鹿児島大学敬天丸の1988, 90年の航海で6—7月に予想どおり東経135°, 北緯16°を中心とした海域でウナギ小型幼生を採集できた。^{22,23)} また、それまでに得られた幼生を用いて幼期成長・産卵期を、採集点を用いて幼生漂流を各々推定した。²⁴⁾ それと東シナ海での下りウナギ採集期間とシラスの採集期間を合わせた産卵から接岸までの回遊経路と時期を図2に示す。²⁵⁾ なお、筆者らが示した産卵

図2 ウナギ親魚の産卵からシラスの接岸までの回遊経路と時期

場・産卵期に白鳳丸は1991年にさらに小型幼生を含む大量の幼生を採集した。²⁶⁾

筆者が最初に興味をもった分布については、いくつかの航海採集物で解析を行なっているが、学会誌に発表していない。それらの解析をとうして痛感されたのは、採集量の空間的相違を求める際の昼夜の採集量の違いであった。それを消去せず、組み込んで分布の空間的特徴を見出す方法を考案した。それを走査的重回帰式分析法と呼ぶが、それは例えば採集密度を目的変数とし、採集経度、緯度、そして時刻を説明変数として、経度あるいは緯度の広さを変えることにより目的変数の空間的特徴を見出す方法である。仔稚魚のみならず、全てのプランクトンに応用できると思われる。

外洋性魚類プランクトンの研究は筆者にとって多くの成果をもたらした。それは当時学生あるいは院生であった共同研究者、そして多くの方々の協力によるものである。ここに記して感謝の意を表したい。また、最初に述べたように魚類幼期の研究は多様な内容を有している。筆者らの研究成果がそれらの発展にいくらかでも貢献すればと願っている。

文 献

- 1) 内田恵太郎：まがき、「日本産魚類の稚魚期の研究」第1集、九州大学農学部水産学第二教室、福岡市、1958, pp. i-ii.
- 2) H. G. Moser (Ed. Chief): Ontogeny and systematics of fishes, *Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol.*, Spec. Pub., (1), 1984, 760p.

- 3) 田中 克, 渡邊良朗 (編): 魚類の初期減耗研究, 恒星社厚生閣, 東京, 1994, 159p.
- 4) 後藤 晃, 前川光司: 魚類の繁殖行動, 東海大学出版会, 東京, 1989, 231p.
- 5) 沖山宗雄: 変態の多様性とその意義, 「魚類の初期発育」, 恒星社厚生閣, 東京, 1991, pp. 36-46.
- 6) 田川正朋, 木村 量: 内分泌機能の発現とその役割, 「魚類の初期発育」, 恒星社厚生閣, 東京, 1991, pp. 47-59.
- 7) C. Jones: Determining age of larval fish with the otolith increment technique. *Fishery Bull.*, **84**, 91-103 (1986).
- 8) 田中 克: 消化器官, 「稚魚の摂餌と発育」, 恒星社厚生閣, 東京, 1975, pp. 7-23.
- 9) 川村軍蔵: 感覚器官, 「魚類の初期発育」, 恒星社厚生閣, 東京, 1991, pp. 9-20.
- 10) 上柳昭治: インド・太平洋におけるマグロ類稚魚の分布—ビンナガ産卵域の推定を中心とした検討—. 遠洋水研報, (2), 177-256 (1969).
- 11) 小沢貴和, 塚原 博: 東支那海とその隣接海域における表層性幼稚魚の分布について. 魚類学雑誌, **18**, 139-146 (1971).
- 12) T. Ozawa and H. Tsukahara: On the occurrence of the engraulid fish, *Stolephorus buccaneeri* Strasburg, in the oceanic region of the equatorial western Pacific—Life history and distribution—. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.*, **17**, 151-171 (1973).
- 13) T. Ozawa (Ed.): Studies on the oceanic ichthyoplankton in the western North Pacific, Kyushu Univ. Press, Fukuoka, 1986, pp. 1-430.
- 14) 沖山宗雄 (編): 日本産稚魚図鑑, 東海大学出版会, 東京, 1988, 1154p.
- 15) H. G. Moser and E. H. Ahlstrom: Development of lanternfishes (family Myctophidae) in the California Current. Pt. I. Species with narrow-eyed larvae. *Bull. Los Ang. Cty. Mus. nat. Hist. Sci.*, (7), 1-145 (1970).
- 16) H. G. Moser and E. H. Ahlstrom: Role of larval stages in systematic investigations of marine teleosts: The Myctophidae, a case study. *Fish. Bull.*, **72**, 391-413 (1974).
- 17) 中坊徹次: ハダカイワシ科, 「日本産魚類検索」(中坊徹次編), 東海大学出版会, 東京, 1993, pp. 324-344.
- 18) T. Ozawa, K. Oda, and T. Ida: Systematics and distribution of the *Diplophos taenia* species complex (Gonostomidae), with a description of a new species. *Japan. J. Ichthyol.*, **37**, 98-115 (1990).
- 19) S. Tanana: Collection of leptocephali of the Japanese eel in waters south of the Okinawa Islands. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **41**, 129-136 (1975).
- 20) 気象研究所海洋研究部: 太平洋における海洋諸要素の季節平均分布. 気象研究所技術報告, (25), vi+472+3 (1989).
- 21) T. Kajihara: Distribution of *Anguilla japonica* leptocephali in western Pacific during September 1986. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **54**, 929-933 (1988).
- 22) T. Ozawa, O. Tabeta, and N. Mochioka: Anguillid leptocephali from the western North Pacific east of Luzon, in 1988. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 627-632 (1989).
- 23) T. Ozawa, F. Kakizoe, O. Tabeta, T. Maeda, and Y. Yuwaki: Japanese eel leptocephali from three cruises in the western North Pacific. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 1877-1881 (1991).
- 24) T. Ozawa, F. Kakizoe, O. Tabeta, T. Maeda, and Y. Yuwaki: Larval growth and drift of the Japanese eel *Anguilla japonica* estimated from leptocephali collection. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **58**, 15-23 (1992).
- 25) 小沢貴和: ウナギの初期発育史. 第22回養鰻研究協議会講演資料, 75-83 (1993).
- 26) K. Tsukamoto: Discovery of the spawning area for Japanese eel. *Nature*, **356**, 789-791 (1992).