



管理目標を見据えた我が国の  
新しい資源評価と管理

# 大変動する資源と 安定な資源の生態学

渡 邊 良 朗

Ecology of fish populations with large and  
small fluctuations

Watanabe Yoshiro

わたなべ よしろう：東京大学大気海洋研究所

ニシン科魚類は低緯度海域に起源した。低緯度海域に留まったウルメイワシでは、生活史初期の成長速度が水温に依存するために年々の加入量が安定している。高緯度海域へ進出して親潮域の高い生産力を利用して生物量を形成するマイワシでは、初期成長速度が餌料密度に依存し、それが大きな加入量変動の要因となっている。

## 1. 加入量変動様式の南北差

ニシン *Clupea pallasii* は北太平洋に広く分布する亜寒帯性のニシン亜目魚類で、嘗て日本では北海道-サハリン系群が北海道春ニシンとして大量に漁獲された。この系群の1887以降の漁獲量記録では、1897年の97.2万トンを超えて、20世紀に入ると大きく変動しつつ傾向的に減少して、1959年以降は実質的に漁獲量皆無となった。番屋の望楼からニシン魚群が来遊したことを見て建て網を起こしに出漁するというごく沿岸の漁場で、4月から5月まで約2ヶ月間の漁期に、北海道日本海沿岸で50~100万トン(1887~1927年の平均は63万トン)を漁獲するという漁業であった。資料が揃う1910年以降の漁獲物(3~17歳魚)から推定された累積漁獲尾数は、1915年級群の53億尾から1933年級の3千万尾まで減少したのち、1939年級は52億尾まで回復したが、その後は1948年級の21億尾以外に大きな年級が出現せず、1952年級の4百万尾まで減少した(花村1963<sup>[1]</sup>)。この間の年級群豊度は3桁以上の幅で変動した(図1)。

太平洋系群マイワシは、2~4月を中心に西日本から東日本の沖合の黒潮域で産卵し、夏季には千島列島沖の親潮域まで索餌回遊する。漁獲量は1976年の76万トンから1987年の292万トンまで増加したあと2005年には2.5万トンまで減少した。2010年代に入って回復傾向を見せ、2016年には漁獲量30万トンを超える水準に達している(古市ら2018<sup>[2]</sup>)。親魚資源量1kgが産み出した0歳魚加入尾数で表されるマイワシの再生産成功率は、海洋生態系のレジームシフトにตอบสนองして1990年の0.9から2010年の113まで大きく変動した。

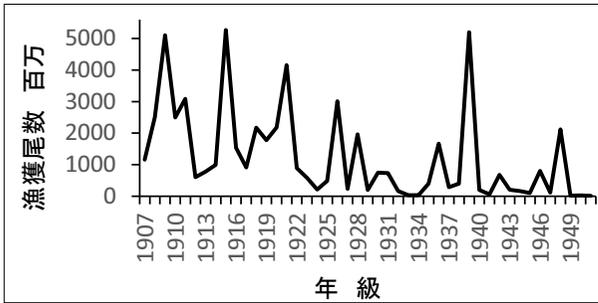


図1 北海道春ニシンの年級群累積漁獲尾数の変動. 漁獲尾数30億以上の卓越年級群が6回発生した.

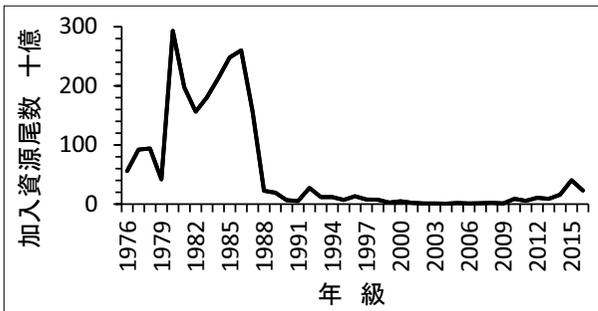


図2 太平洋系群マイワシの加入資源尾数の変動. 1980年代に高水準の加入が連続したあと1988年級から激減した.

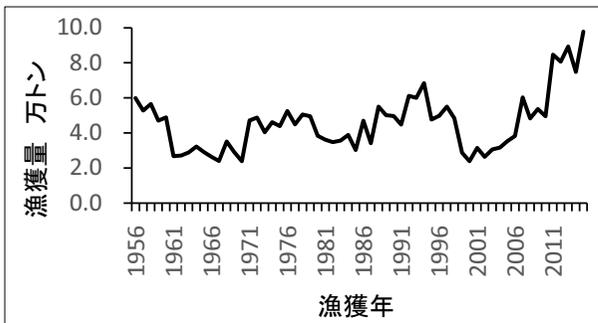


図3 ウルメイワシ全国漁獲量の変動.

0歳魚資源尾数は1980年級の2980億尾から1999年級の18億尾まで約2.2桁の幅で変動した(図2).

ウルメイワシは、南シナ海から西日本沿岸に生息する亜熱帯性種で、日本周辺海域では黒潮系暖水域に分布する。1956年以降60年間の全国漁獲量を漁業養殖業生産統計年報から拾うと、1970年の2.4万トンから2015年の9.8万トンまで約4倍の幅で変動した(図3)。ウルメイワシ漁獲物のほとんどは当歳魚によって占められるので、加入量変動が漁獲量変動となって現れる。卓越年級群の

発生は見られず、レジームシフトに応答した加入量変動も見られない。

ニシン科魚類3種の変動様式は種間でどのように異なっている。ニシン科魚類は低緯度海域に起源したと考えられており、ニシンは最も後から分化した派生的な種とされる(Whitehead 1985<sup>[3]</sup>)。起源した低緯度海域にとどまっているウルメイワシでは加入量変動の幅が小さく安定しており、亜寒帯水域へ進出して最も派生的なニシンでは年級群豊度が大きく変動する。これは、低緯度海域に

生息していたニシン科魚類の祖先種が高緯度海域へと進出しつつニシンを派生させる過程で、亜寒帯水域の環境に適応した結果として大変動するようになったことを意味している。

## 2. 南北差の生態学

仔魚期から稚魚期初期に成長速度が大きい個体は生残して資源加入する確率が高い (Takahashi and Watanabe 2004<sup>[4]</sup>, Takahashi *et al* 2008<sup>[5]</sup>)。生活史初期における成長速度決定の仕組みは、加入量決定の仕組みを知るうえで重要である。20世紀半ばに姿を消した春ニシン資源の初期生態に関する知見は存在しないので、マイワシとウルメイワシの2種間における初期成長速度決定の仕組みの違いとその生態的意味を、Watanabe *et al* (2014)<sup>[6]</sup>に基づいて比較・考察する。両種の太平洋系群の産卵場は、西日本～東日本の沖合いの黒潮域に形成される。ウルメイワシが産卵場周辺の黒潮系水域に生息し、年々の加入量が安定しているのに対して、マイワシは仔魚期後半から稚魚期のはじめに産卵場を脱して親潮水域まで索餌回遊し、大きな加入量変動を見せる。亜寒帯水域の生産力を利用して大きな生物量を形成する点で、マイワシはニシンに近い資源生態を持つ。

相模湾奥の相模川河口西側に形成されるシラス漁場では、冬から初夏にかけてマイワシとウルメイワシのシラスが混じって漁獲される。毎月2～3回の頻度でシラス漁獲物を採集し、これら2種のシラスを選別して解析した。耳石日輪によって決定した孵化日の順にそれぞれの種の仔魚を並べ、ある1週間に孵化日をもつ仔魚が5尾以上存在する場合に、それらを1群として孵化日コホートとみなした。1月から7月に出現したマイワシシラス標本から22孵化日コホート(325尾)を抽出した。シラス型仔魚は仔魚期後半に変態期に向かって成長速度を低下させるので (Takahashi *et al* 2008<sup>[5]</sup>)、成長速度を比較するためには体サイズを揃える必要がある。耳石半径 50, 75, 100, 125, 150  $\mu\text{m}$  時における成長速度平均値を22孵化日コホートについて求め、各耳石半径に到達した

日輪が形成された日付け前後5日間の平均水温を求めて、水温-成長速度の散布図を作成した。ウルメイワシシラスも1月から7月に採集されたので、マイワシシラスと同様に16孵化日コホート(196尾)を抽出して、耳石半径 75, 100, 125, 150, 175  $\mu\text{m}$  時における成長速度の平均値を求めて、水温-成長速度散布図を作成した。

ウルメイワシでは、耳石半径 75  $\mu\text{m}$  時(逆算体長 16.8 mm)から 175  $\mu\text{m}$  時(23.4 mm)までの5つの体サイズ段階において、成長速度変動の84-93%が季節的な水温変動によって説明された。一方マイワシでは、耳石半径 50  $\mu\text{m}$  時(15.7 mm)から 150  $\mu\text{m}$  時(23.4 mm)の5つの段階において、仔魚期の成長速度と水温の間には有意な関係がなかった。

仔魚期後半の成長速度は水温と餌料密度によって決まるとする一般的な考え方に従えば、ウルメイワシ仔魚の成長速度は経験水温によって決まるのに対して、マイワシ仔魚の成長速度は水温によって決まらない。したがって環境中の餌料密度に依存して変動すると考えられる。水温は時間的にも空間的にも連続的に変動するので、季節的な水温変動に依存するウルメイワシ仔魚の成長速度は季節ごとに毎年ほぼ一定で安定しており、それが年々の加入成功率安定の基礎となっているであろう。これに対して日・cm単位の時空間に生息する仔魚にとっての餌料環境は、時空間的に不連続な動物プランクトンの分布に対応して不連続に変動し、それによってマイワシ仔魚の成長速度も変動する。それが加入成功率の年々の変動の基礎となっていると考えられる。

ウルメイワシ仔魚の成長速度が水温に強く依存することは、相模湾の餌料環境が仔魚成長速度の制限要因になっていないこと、つまり相模湾の餌料密度がウルメイワシの餌料要求量をほぼ満たしていることを意味している。これに対して、マイワシ仔魚では、季節的な成長速度変動が相模湾の冬から初夏の季節的な餌料環境の変動に依存していることになる。ウルメイワシとは異なり、マイワシ仔魚の餌料要求量は相模湾の餌料密度によって

満たされていない。したがって相模湾より好適な餌料環境が得られれば仔魚の成長速度はより大きくなるだろう。稚魚期への変態後に成長速度が大きく加速されるマイワシにとっては (Takahashi *et al* 2008<sup>[5]</sup>), 稚魚期になると餌料不足による成長速度制限が一層強く現れることになる。マイワシが、仔魚期の後半から稚魚期に黒潮域の産卵場を脱して黒潮親潮移行域～親潮域へと分布域を移行させることは、より高い餌料密度を求める結果であると考えられる。移行域以北への分布域の移行に伴って、水温低下が代謝速度・成長速度を低下させるとしても、移行域以北で得られる高い餌料密度による成長速度増大のほうが、生活史初期を生残するうえでマイワシ仔稚魚にとって有利である。ウルメイワシ仔稚魚は移行域以北の海域にはほとんど出現しない (Kubota *et al* 2001<sup>[7]</sup>)。黒潮系の暖水域で餌料要求量が満たされているウルメイワシにとって、黒潮親潮移行域へ分布域を移すことに餌料環境としての利点はなく、低水温による成長速度低下が生残に不利になるのみである。

### 3. 卓越年級群と親子関係

冬から春に親潮系冷水の影響を強くうける常磐以北の海域に生息する資源は、卓越年級群を発生させる。1910–1957年に漁獲された春ニシンの45年級群(1907–1951年)の総漁獲尾数564.3億尾の46%が、年級群累積漁獲尾数30億尾以上の卓越6年級群(1909, 1911, 1915, 1921, 1926, 1939年)で占められたように、大きな資源量は卓越年級群の発生によって支えられる。例えば、累積漁獲尾数52億尾であった1939年級群は、1945年に6歳魚となってこの年の総漁獲尾数の83%を占め、10歳となった1949年でも総漁獲尾数の36%を占めたのである。ノルウェー春ニシン(Norwegian spring spawning herring)において、1904年級群が6歳魚として1910年の総漁獲尾数の77%を占め、1914年でも10歳魚として50%あまりの占有率を示したというHjort(1926)<sup>[8]</sup>が報告した事例は、北海道の1939年級群の事例と相同で、大西洋ニシン(*Clupea harengus*)でも卓越年級群の

発生が重要であることを示している。

北海道春ニシンの1939年級群を生み出したこの年の親魚漁獲尾数は5億尾で、記録がある1910年以降の年間漁獲尾数の平均値13億尾の4割以下と産卵親魚量は少なかった。それにも関わらず著しく大きな卓越年級群が発生したのである。このように、一定の親魚資源量から突出して多い加入尾数が得られること、つまり平均的な親子関係から大きく上方に外れることによって、卓越年級群は発生する。漁獲尾数において、6卓越年級群が45年級群の総数の半分近くを占めたことは、卓越年級群を発生させることが北海道春ニシン資源にとって本質的に重要な資源特性だったことを意味する。45年間に6回の頻度で卓越年級群が発生したことは、春ニシンの子が生残するのに好適な海洋環境が、平均すると7~8年に1度の頻度で訪れたことを意味する。そのような変動特性を持つ北海道日本海環境において、春ニシンは3歳で初回成熟し、その後10歳まで繰り返し産卵(repeat spawning)を行う。ニシン科魚類としては際立って長い寿命をもち、10年間近くにわたって繰り返し産卵を行うことで、7~8年に一度の頻度で発生する卓越年級群の中に、自らの遺伝子を多く残すという繁殖生態を発達させたのだろう。海洋環境の変動周期よりも長い寿命を持つことで、春ニシンは種としての存続が可能であった。1948年以降は低水準の年級群が10年間以上続き、春ニシン資源は北海道日本海沿岸の産卵場から姿を消した。

卓越年級群の発生を我々は予測できない。しかし、それは我々人間が予測できないだけではない。資源生物自身も、自らが産み出す卵仔稚魚が経験するであろう生残率を産卵期前に予測して、繁殖投資量を調節するということはできないようだ。産卵期前に親魚自身が経験した環境が悪い場合、産卵のためのエネルギー蓄積が不十分なために産卵を回避するskip spawningという事例はマダラなどで報告されている(Rideout and Tomkiewicz 2011<sup>[9]</sup>)。しかし、産卵期の環境から卵仔稚魚が経験するであろう数か月先の環境を見越して産卵

活動を調節するという親魚生態の例はない。数億年の進化の歴史を経て現生する魚類にして、子が経験する環境と生残率（再生産成功率）を予測して産卵活動を調節し、生涯繁殖成功率を高めるといった繁殖戦略を発達させた種は存在しないということである。自らが産み出す子が数ヶ月後にどの程度生残して加入するかを予測する能力を発達させることができなかった海洋生物資源は、それを補うために夥しい数の卵を産み出し、放出された子が海洋環境の中で生残するわずかな確率に賭けるという繁殖戦略を持つに至ったのである。

海洋環境が予測不能に変動する移行域以北の海域では、子の生残率も予測不能に変動し、結果として年々の加入量も変動する。許容漁獲量を定めることによって資源を管理しようとする場合には、対象年の資源量が基礎となる。例えば2019年の許容漁獲量を決定する場合、この年の資源量予測値が必要である。ブリのように漁獲尾数の大部分が当歳魚で占められる資源や、スルメイカのように毎年全交代する資源では、許容漁獲量を定めようとする年の加入量が資源量を決定する。上に述べたように、資源生物自身が子の生残率や加入量を予測する能力を持たないことを考えれば、資源が産み出される前にそれを親魚資源量から予測するという方法は、原理的に存在しないと理解すべきだろう。一方、黒潮系暖水域では海洋環境の変動が季節的に安定しており、したがって親子関係も比較的安定している。このような海域に生息する資源については、ある親魚資源量からは相応の加入量を期待することができ、それを基礎として合理的な利用を考えることができるだろう。

## 参考文献

- [ 1 ] 花村 宣彦 (1963). 北海道の春ニシン (*CLUPEA PALLASII*. CUVIER et VALENNE) の漁況予報に関する研究. 北海道区水産研究所研究報告 26, 1-66.
- [ 2 ] 古市生・渡邊千夏子・由上龍嗣・上村泰洋・井須小羊子・宇田川美穂 (2018). 平成 29 (2017) 年度マイワシ太平洋系群の資源評価. 平成 29 年度我が国周辺水域の漁業資源評価, 15-52.
- [ 3 ] Whitehead PJP (1985). King herring: His place

amongst the cluopeoids. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 42 (Suppl 1), 3-20.

[ 4 ] Takahashi M, Watanabe Y (2004). Growth rate-dependent recruitment of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in the Kuroshio-Oyashio transitional waters. Marine Ecology Progress Series 266, 227-238.

[ 5 ] Takahashi M, Nishida H, Yatsu A, Watanabe Y (2008). Year-class strength and growth rates after metamorphosis of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) in the western North Pacific Ocean during 1996-2003. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 65, 1425-1434.

[ 6 ] Watanabe Y, Ochiai S, Fukamichi K (2014). Larval growth rates differ in response to seasonal temperature variations among clupeoid species inhabiting the Pacific coastal waters of Japan. Fishery Science 80, 43-51.

[ 7 ] Kubota H, Oozeki Y, Kimura R (2001). Horizontal distribution of larvae and juveniles of small pelagic fishes collected by a MIKT at the northern edge of warmer water in the Kuroshio-Oyashio Transition Area in spring. Bulletin of the National Research Institute of Fishery Science 16, 57-73.

[ 8 ] Hjort J (1926). Fluctuation in the year classes of important food fishes. Journal du Conseil 1, 5-38.

[ 9 ] Rideout RM, Tomkiewicz J (2011). Skipped spawning in fishes: More common than you might think. Marine and Coastal Fisheries, Dynamics, Management, and Ecosystem Science 3, 176-189.

