

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 20 日現在

機関番号：82708

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2010～2013

課題番号：22688017

研究課題名(和文)産卵場解析による魚種交替生物過程の解明と海洋生態系間比較

研究課題名(英文)Elucidation of biological mechanisms of species alternations through spawning habitat analysis and intersystem comparison

研究代表者

高須賀 明典(Takasuka, Akinori)

独立行政法人水産総合研究センター・中央水産研究所・主任研究員

研究者番号：00392902

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 11,600,000円、(間接経費) 3,480,000円

研究成果の概要(和文)：本研究課題では、気候変動に伴ってカタクチイワシとマイワシの間で優占魚種が入れ替わる魚種交替現象の生物学的メカニズムの解明を進めるため、産卵場解析を中心に生物特性を明らかにした。(1) 大時空間スケールでの産卵場環境の歴史の変遷を記述した。(2) 小規模スケールでの産卵場形成機構を明らかにした。(3) 黒潮海流域、カリフォルニア海流域、フンボルト海流域間で物理・生物要因に対する産卵応答特性を比較した。産卵応答特性は、太平洋の東西間で劇的に異なっており、属特有ではなく種特有であった。(4) 将来的に本研究成果を数理モデルに取り込むため、魚類の初期成長・生残に関する知見を統合した。

研究成果の概要(英文)：The present study examined biological characteristics of anchovy and sardine mainly through spawning habitat analysis, to clarify biological mechanisms of species alternations, that is, the out-of-phase population oscillations between anchovy and sardine in response to climate changes. (1) Historical changes in spawning habitat at large spatial and temporal scales were described. (2) Mechanisms of spawning habitat formation at small spatial and temporal scales were understood. (3) Spawning responses to physical and biological factors were compared among the Kuroshio, California, and Humboldt Current systems. The spawning responses were dramatically different between the opposite sides of the Pacific, indicating that the biological characteristics are species-specific rather than genus-specific. (4) Growth-survival relationships during the early life stages of fish were reviewed to incorporate the biological characteristics into bioenergetics models in the future.

研究分野：農学

科研費の分科・細目：水産学・水産学一般

キーワード：海洋生態 海洋資源 水産学 生態学 国際研究者交流 国際情報交換 ペルー カナダ

1. 研究開始当初の背景

世界各地の海洋生態系において、イワシのような海の表層に生息する小型浮魚類は、気候変動に対応して数十年規模の劇的かつ周期的な資源変動を繰り返してきた。最も象徴的な例は、カタクチイワシとマイワシの間で優占魚種が入れ替わる「魚種交替」現象である。即ち、マイワシが増える時期にカタクチイワシが減り、マイワシが減る時期にカタクチイワシが増えるという現象が繰り返されてきた。最近、我が国周辺海域（黒潮海流域）では、マイワシが資源崩壊の危機に瀕する一方、カタクチイワシは資源繁栄期にあった（図1）。この魚種交替は、カリフォルニア海流域、フンボルト海流域、ベンゲラ海流域でも見られ、その変動様式は、概ね環太平洋海域間で同期、環太平洋海域と南アフリカ沖で逆になる傾向があった。この魚種交替が気候変動に起因することは明白だが、それに伴う環境変動に生物がどのように反応することで魚種交替に至るかという生物学的メカニズムには不明点が多い。特に、何故、同じ海洋体制・状態の下で、カタクチイワシは繁栄し、マイワシは崩壊し、そして入れ替わるのか？さらに、何故、異なる海洋生態系間で魚種交替は同期/非同期を示すのか？これらを説明する最有力説は魚種間の餌の違いに着目したものであった。

我々は、過去研究で、黒潮海流域においてカタクチイワシとマイワシでは初期生活史における成長速度最適水温が異なることを実証し、両魚種が経験する水温の変動によって魚種の有利・不利が入れ替わるという「成長速度最適水温」仮説を提唱した。続いて、最適水温値と資源繁栄時期、適水温範囲と資源変動規模が密接な関係にあること、さらに、黒潮海流域とカリフォルニア海流域間では両魚種の水溫特性の関係が逆転していることを示した。結果、餌か水温かの二元論が論じられるようになったが、どちらも単独では現象を説明しきれず、複数の環境要因に対する生物特性を統合的に考慮する必要がある。

2. 研究の目的

本研究では、気候変動に伴ってカタクチイワシとマイワシの間で優占魚種が入れ替わる魚種交替現象の生物学的メカニズムの解明を進めるため、産卵場解析を中心として魚種間・生態系間比較の研究を展開した。具体的には以下の4項目である。

(1) 産卵特性に対する環境の歴史の変遷

これまで黒潮海流域におけるカタクチイワシとマイワシの環境要因に対する生物特性を調べてきた。各魚種の特性に対して大時空間スケールで産卵場環境がどのような歴史の変遷を辿ってきたかを明らかにする。

(2) 主産卵場形成機構

環境要因間の複雑な関係や相互作用のため、大時空間スケールでの歴史の変遷の把握のみでは、産卵場形成機構自体を理解できな

いと考えられる。両魚種が共に産卵する冬春季の主産卵場を対象として、産卵有無・卵密度の決定に至る過程を調べ、小時空間スケールでの産卵場形成機構を明らかにする。

(3) 物理・生物環境に対する産卵特性の海洋生態系間比較

黒潮海流域、カリフォルニア海流域、フンボルト海流域（環太平洋海域）について、水温及び餌環境に対するカタクチイワシとマイワシの産卵特性を完全に同一の手法で求め、魚種間関係を異なる海洋生態系間で比較することによって、環太平洋海域で同期する魚種交替メカニズムの仮説の検証を行う。なお、当初はベンゲラ海流域も含める予定であったが、実施過程で環太平洋海域に絞った。

(4) 初期生活史における成長-生残

将来的に本研究成果を資源変動予測につなげる数理モデルに取り込む際に、産卵場から輸送される過程での孵化後の仔魚の生き残りのメカニズムが重要となる。魚類の初期生活史における成長-生残研究の知見を統合して成長-生残関係の整理を行った。なお、本項目は実施過程で追加した。

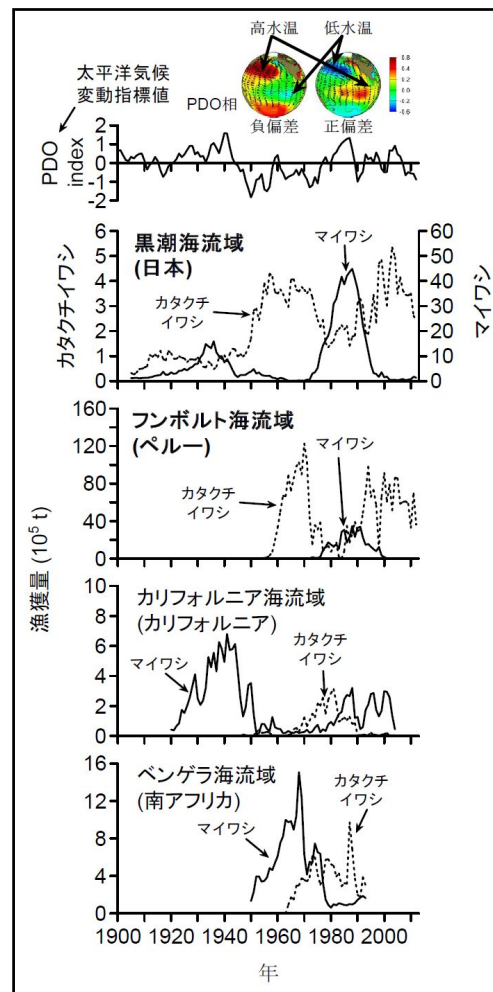


図1. 異なる海洋生態系における魚種交替。太平洋の東西間で同時期に表面水温の関係が逆であるにもかかわらず、魚種交替は同期してきた。

3. 研究の方法

(1) 産卵特性に対する環境の歴史の変遷

本研究の産卵場解析には、1978年以降に我が国太平洋岸で実施されてきた産卵調査の長期蓄積データセットを用いた。さらに、マイワシが崩壊から回復した1970年代前半のデータが無かったことから、産卵調査データと環境情報データを更新すると同時に、紙媒体で保管されている1947~1977年の資料を発掘し、電子化した。そして、産卵量や卵・仔魚分布を推定するために開発していた卵稚仔データベースシステムの改修を行った。

(2) 主産卵場形成機構

カタクチイワシとマイワシの重複産卵期である2~3月に太平洋岸広域で実施される産卵調査において、主産卵場となる土佐湾周辺海域で卵採集と環境情報取得を密に行い、各魚種の卵分布・密度と環境要因の関係から主産卵場形成機構を調べた。

(3) 物理・生物環境に対する産卵特性の海洋生態系間比較

黒潮海流域、カリフォルニア海流域、フンボルト海流域（環太平洋海域）におけるカタクチイワシとマイワシについて、複数の環境要因に対する産卵応答特性を完全に同一の手法で調べて、魚種間・生態系間で比較した。具体的には、産卵が起こる確率と産卵が起こった場合の卵密度と物理要因（水温・塩分）及び生物要因（動物プランクトン密度、クロロフィル濃度）の関係を一般化加法モデル（Generalized Additive Model: GAM）によって解析した。特に、研究推進の後半は、ペルー海洋研究所と共同研究覚書を交換して強固な共同関係を構築し、ペルー海洋研究所の訪問による共同解析（年1~3回）及び共同研究者を日本に招聘してのワークショップ（2013年10月）を介して、黒潮海流域とフンボルト海流域の比較に焦点を当てた。

(4) 初期生活史における成長-生残

魚類の初期生活史における成長-生残研究の関連文献約1,200件を集約すると共に、成長-生残関係を検証した事例約120件を抽出した。対象魚種、対象生態系、アプローチ、検証結果、死亡要因、捕食者等の情報を整理した統合表を作成した。これに基づいて、文献間で矛盾する様々な結果を統合的に説明するような成長-生残関係を探索した。主にカナダの共同研究者とのワークショップ（2011年10月横浜、2012年5月バンクーバー、2013年11月横浜）を介して進めた。

4. 研究成果

(1) 産卵特性に対する環境の歴史の変遷

1977年以前の産卵調査資料は1978年以降と同レベルでは揃わなかったが、太平洋岸西側海域を中心に電子化し、卵稚仔データベースに取り込むことができた。概して、産卵場の表面水温は、マイワシの資源復活期に低下、資源崩壊期には上昇の傾向があったが、カタクチイワシについては産卵期間が長く明瞭

な傾向が認められなかった。産卵場の動物プランクトン密度は数十年スケールでは増加傾向にあった。産卵場環境の歴史の変遷を記述した。

(2) 主産卵場形成機構

土佐湾周辺海域における卵分布と環境要因の関係から、物理環境と生物環境のいずれも産卵場形成に重要な要因であると判断された。過去研究では、緯経度15分升目で集計した産卵調査データの解析から2~3月の土佐湾ではカタクチイワシとマイワシの産卵場が重複すると結論していたが、土佐湾内の小時間スケールでは産卵場と輸送経路は魚種間でかなり分離していた。概して、大時間スケールでプールしたデータから求めた環境に対する魚種特有の応答特性の魚種間関係は小時間スケールでも成立しており、各魚種の産卵場形成が説明された。

(3) 物理・生物環境に対する産卵特性の海洋生態系間比較

環境に対する初期成長や産卵の応答特性に関するこれまでの研究から、黒潮海流域のカタクチイワシは、高温性かつ広温性、低塩性かつ広塩性、マイワシは、低温性かつ狭温性、高塩性かつ狭塩性であることを明らかにしていた。また、カタクチイワシは、餌密度が高くなるほど産卵確率が高くなることから、産卵のためのエネルギーを産卵時の現場の餌に依存する“income breeder”であるのに対して、マイワシは餌密度に対して産卵確率がある程度までしか上昇しないことから、蓄積したエネルギーで産卵する“capital breeder”の特性が強いことを示していた。このような視点から、カリフォルニア海流域、フンボルト海流域におけるカタクチイワシとマイワシの産卵応答特性の解析結果を解釈すると、まず、カリフォルニア海流域及びフンボルト海流域におけるカタクチイワシとマイワシの物理要因（水温・塩分）に対する産卵応答特性の魚種間関係は黒潮海流域におけるものとは逆転していた（図2）。また、カリフォルニア海流域及びフンボルト海流域におけるカタクチイワシとマイワシの産卵確率はどちらも餌密度に対して上昇が見られないかあるいは僅かであり、従って、産卵エネルギー戦略として“capital breeder”の特性が強いと考えられた。なお、太平洋の東西では、同じカタクチイワシ属・マイワシ属でも魚種は異なる。以上より、カタクチイワシとマイワシの環境に対する生物特性は、属特有ではなく種に特有のものであり、海洋生態系が異なれば、カタクチイワシとマイワシの関係は劇的に異なることが明らかとなった。このような海洋生態系間の魚種間関係の逆転現象が、太平洋の東西間で同時期に表面水温の関係が逆であるにもかかわらず、魚種交替は同期してきた一因であると考えられた。

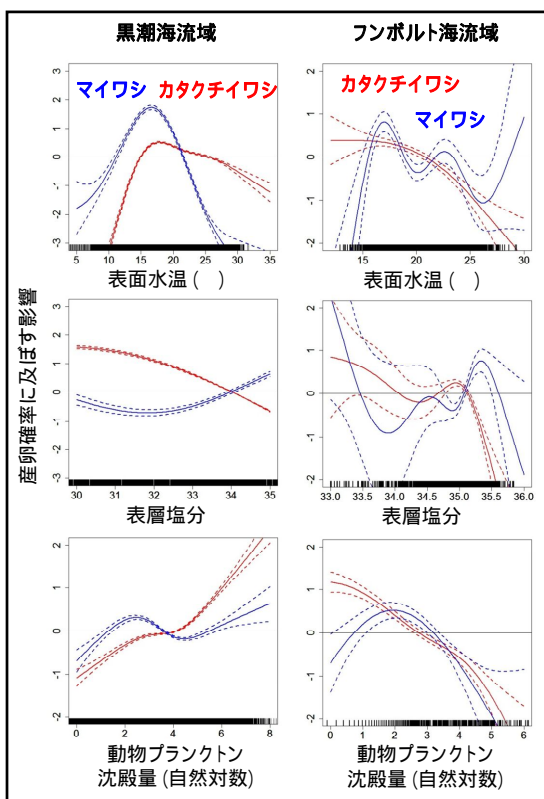


図 2. 黒潮海流域及びフンボルト海流域におけるカタクチイワシとマイワシの産卵確率と表面水温、表層塩分、動物プランクトン沈殿量の関係。一般化加法モデルによってそれぞれの環境要因が産卵の有無に及ぼす影響を解析した。

(4) 初期生活史における成長-生残

成長-生残関係を説明する 3 つの異なるメカニズムごとに成長-生残関係の概念図の草案を作成した。従来の単純な線形による成長-生残関係から、捕食者タイプごとに捕食者側の最適採餌理論を取り込んだ非線形関係を土台とした。これを中心として、過去の魚類の初期生活史における成長-生残研究の知見をまとめて新しい成長-生残関係の枠組みを提案する総説論文の構成を考案した。今後、国際コミュニティの中で議論に付す必要があるが、この原案を 2014 年 8 月にカナダ・ケベックで開催される第 38 回国際仔魚学会の基調講演で先行公表予定である。

(5) 今後の展望

異なる海洋生態系間で同期/非同期する魚種交替の生物学的メカニズムについて、過去研究成果の上に本研究成果を総合すると以下の 2 つの仮説に帰着する。

仮説 1: 物理・生物環境に対する魚種間の反応の違いに対して環境が変動することによって魚種交替が起こる。水温と餌環境の両方が好適範囲にあることが資源増大の条件である。

仮説 2: 物理・生物環境に対する反応の両魚種の間は黒潮・フンボルト海流域間で逆転している。よって、両海流域間で表面水温

の関係が逆であるにもかかわらず、魚種交替が同期する。

本研究遂行を介して、黒潮海流域とフンボルト海流域間で同期する魚種交替の生物学的メカニズムの解明に焦点を当て、ペルー海洋研究所との強固な共同研究体制の下、これらの 2 つの仮説を両海流域間で完全に統一した手法によって検証する後続研究課題を立案した。そこでは、本研究で軸であった産卵場解析から拡張して、産卵生態 (産卵場特性・繁殖戦略・密度依存)、初期生態、資源生態 (漁業特性・資源生物特性)、海洋環境 (物理要因・生物要因)、数理モデル (輸送・回遊モデル) の 4 つのトピックを組み込んで複数分野からの統合的なアプローチを行う計画である (科研費基盤研究 A, H26~H30)。

5. 主な発表論文等 (研究代表者には下線)

〔雑誌論文〕 (計 13 件)

Takasuka, A., Kuroda, H., Okunishi, T., ... Ozeki, Y. (他 6 名) (2014) Occurrence and density of Pacific saury *Cololabis saira* larvae and juveniles in relation to environmental factors during the winter spawning season in the Kuroshio Current system. *Fisheries Oceanography*, 23: 304-321. (査読有)

DOI: 10.1111/fog.12065

Peck, M. A., ... Takasuka, A., ... (他 12 名 5 番目) (2014) Forage Fish Interactions: a symposium on "Creating the tools for ecosystem-based management of marine resources". *ICES Journal of Marine Science*, 71: 1-4. (査読有)

DOI: 10.1093/icesjms/fst174

Yasue, N., Doiuchi, R., Takasuka, A. (2014) Trophodynamic similarities of three sympatric clupeoid species throughout their life histories in the Kii Channel as revealed by stable isotope approach. *ICES Journal of Marine Science*, 71: 44-55. (査読有)

DOI: 10.1093/icesjms/fst128

Nishiyama, M., ... Takasuka, A., ... (他 4 名 5 番目) (2014) Revisiting morphological identification of Japanese jack mackerel *Trachurus japonicus* eggs preserved in formalin. *Fisheries Science*, 80: 517-529. (査読有)

DOI: 10.1007/s12562-014-0732-z

大関芳沖・高須賀明典 ... (他 4 名) (2013) 産卵調査と資源変動研究 その研究を継続させた想い 中井甚二郎 (1901~1984). *水産海洋研究*, 77 (特集号): 6-12. (査読無)

<http://www.jsfo.jp/journal/jp/index.html>
Okunishi, T., ... Takasuka, A., ... (他14名4番目) (2012) A modeling approach to evaluate growth and movement for recruitment success of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) in the western Pacific. *Fisheries Oceanography*, 21: 44–57. (査読有)
DOI:10.1111/j.1365-2419.2011.00608.x
Yasue, N., Takasuka, A., Shirakihara, K. (2011) Interspecific comparisons of growth and diet among late larvae of three co-occurring clupeoid species in the Kii Channel, Japan. *Marine Biology*, 158: 1709–1720. (査読有)
DOI: 10.1007/s00227-011-1685-8
Okamura, H., Takasuka, A. (2012) A bootstrap method for testing equality of peak months. *Population Ecology*, 54: 169–176. (査読有)
DOI: 10.1007/s10144-011-0280-7
高須賀明典 (2010) 小型浮魚類の繁殖特性の変異下における仔魚の成長・生残過程. *水産海洋研究*, 74 (特集号): 51–57. (査読有)
<http://www.jsfo.jp/journal/jp/index.html>

他、関連論文 4 件

査読有 2 件、査読無 2 件

〔学会発表〕 (計 43 件)

Takasuka, A. (2013) Fisheries Oceanography: Population dynamics of small pelagic fish. *Seminar of INRH, National Institute for Fisheries Research, Casablanca, Morocco*, November 25, 2013. (招待セミナー講演)
Takasuka, A., Aoki, I., Oozeki, Y. (2012) Biological mechanisms underlying climate impacts on forage fish population dynamics: hypotheses, controversies, and future directions. *ICES/PICES Symposium on Forage Fish Interactions: Creating the tools for ecosystem-based management of marine resources*. Nantes, France, November 12, 2012. (招待基調講演)
Takasuka, A., Aoki, I., Oozeki, Y. (2012) Environmental windows for small pelagic fish in the western North Pacific: How do their vital parameters respond to climate variability and change? *PICES Annual Meeting 2012*. Hiroshima, Japan, October 18, 2012. (招待講演)

Takasuka, A., Oozeki, Y., Aoki, I. (2012) Early growth and spawning of small pelagic fish in the western North Pacific: biological processes linking

climate variability to species alternations. *ICES/PICES Conference for Early Career Scientists "Oceans of Change"*. Majorca, Spain, April 24, 2012. (招待若手基調講演)

Takasuka, A. et al. (2012) Biological mechanisms underlying climate impacts on forage fish population dynamics: hypotheses, controversies, and future directions. *Seminar of Institute for Hydrobiology and Fisheries Science, University of Hamburg*, Hamburg, Germany, November 19, 2012. (招待セミナー講演)

Takasuka, A. (2012) Biological mechanisms linking climate changes to population dynamics of small pelagic fish. *Exposicion of Instituto del Mar del Perú*. Callao, Perú, December 12, 2012. (招待セミナー講演)

Takasuka, A. et al. (2011) Predator-specific growth-selective predation and dynamics of the growth-based survival mechanisms in anchovy larvae. *ICES Annual Science Conference 2011*. Gdańsk, Poland, September 22, 2011.

Takasuka, A. et al. (2010) Responses of anchovy and sardine spawning to physical and biological factors in the Kuroshio and California Current systems: Interspecific and intersystem comparison. *International Symposium on "Climate Change Effects on Fish and Fisheries: Forecasting Impacts, Assessing Ecosystem Responses, and Evaluating Management Strategies"*. Sendai, Japan, April 27, 2010.

他、関連発表 35 件

国際 15 件 (主著者 3 件、共著者 12 件)

国内 20 件 (主著者 2 件、共著者 18 件)

〔図書〕 (計 2 件)

高須賀明典 (2014) 産卵活動の時空間変動. *水産海洋学会 (編) 水産海洋学入門 海洋生物資源の持続的利用*. 講談社, 東京都, p. 151–158.

高須賀明典 (2012) 卵数法. *島一雄他 (編) 最新水産ハンドブック*. 講談社, 東京都, p. 128–129.

〔産業財産権〕

出願状況・取得状況 (計 0 件)

〔その他〕

ホームページ (研究紹介、公表論文等)

<http://cse.fra.affrc.go.jp/takasuka>

ニュースレター (成果公表・アウトリーチ)

米国水産学会初期生態学セクションニ

ースレーター “STAGES” に環太平洋地域
代表委員として計6件

[<http://cmast.ncsu.edu/elhs/elhs-newletter>)]

Takasuka, A. et al. (2012) Workshops on growth-survival paradigm in early life stages of fish: the paradigm needs a synthesis. *STAGES*, 33 (2): 4-5.

Robert, D., Takasuka, A., et al. (2012) In Japan to review the growth-survival paradigm in fisheries oceanography. *Québec-Océan Newsletter*, 5: 3.

研究者番号：60374576

他、下記研究機関の共同研究者
独立行政法人水産総合研究センター
東京大学大学院農学生命科学研究科
広島大学大学院生物圏科学研究科
和歌山県水産試験場
ペルー海洋研究所
米国海洋大気圏局南西水産研究センター
ラバル大学、ニューファンドランドメモリアル大学、ケベック大学 (カナダ)

ワークショップ主催 (公開セミナー有)

Japan-Canada collaboration workshop on “Growth-survival paradigm in early life stages of fish: theory, advance, synthesis, and future” Part III, Yokohama, Japan, November 8-15, 2013.
Workshop on “Comparative study on biological processes of species alternations in the Kuroshio and Humboldt Current systems: Information sharing and preliminary analysis”, Yokohama, Japan, October 28 - November 1, 2013.

Japan-Québec collaboration workshop on “Growth-survival paradigm in early life stages of fish: theory, advance, synthesis, and future” Part II, Vancouver, Canada, May 23-26, 2012.

Japan-Québec collaboration workshop on “Growth-survival paradigm in early life stages of fish: theory, advance, synthesis, and future”, Yokohama, Japan, October 26 - November 1, 2011.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

高須賀 明典 (TAKASUKA, Akinori)

独立行政法人水産総合研究センター・中央水産研究所・主任研究員

研究者番号：00392902

(2) 研究協力者

(研究分担者・連携研究者は無し)

大関 芳沖 (OOZEKI, Yoshioki)

独立行政法人水産総合研究センター・中央水産研究所・センター長

研究者番号：40371819

黒田 寛 (KURODA, Hiroshi)

独立行政法人水産総合研究センター・北海道区水産研究所・研究員

研究者番号：30531107

奥西 武 (OKUNISHI, Takeshi)

独立行政法人水産総合研究センター・東北水産研究所・研究員