

〈総説論文〉

産卵親魚個体群の繁殖能力の時空間的变化が加入量に及ぼす影響

栗田 豊

Influence of spatio-temporal changes in stock reproductive potential on the recruitment levels of fish

Yutaka KURITA

Mechanisms of changes in reproductive traits both at an individual level and a population level, and the hypothesized mechanisms of the effects of variation in stock reproductive potential on recruitment were reviewed. Large/old fish spawn relatively more eggs per body weight for a longer duration with a wider range of temporal and spatial distributions, and they likely contribute proportionally more to recruitment compared with small/young fish. Thus, the existence of a sufficient biomass of large/old females and/or the occurrence of a sufficient proportion of large/old females in spawners are hypothesized to be necessary to assure a large recruitment with a low variability under a stochastically variable environment during the early life stages. An appropriate stock management and future researches in relation to this topic are discussed.

Key words: stock reproductive potential, temporal variation, spatial variation, maternal effect, recruitment

1. はじめに

1.1. 産卵親魚個体群の繁殖特性の変化は加入量に影響を及ぼすか？

加入量変動機構の解明を目的とした研究は、Hjortのcritical period仮説(Hjort, 1914)以来、卵・仔稚魚期における生残率の変動に着目した研究を中心に展開され、数多くの魅力的な仮説が提示されてきた(Leggett and Frank, 2008; 高須賀, 2010)。一方、親魚の特性が加入量に及ぼす影響に関する研究は、産卵親魚量(親または産卵する雌の総重量: spawning stock biomass; SSB)を産卵量の指標とした親魚量-加入量関係(stock-recruitment relationship; S-R関係)の解析(Ricker, 1954; Beverton and Holt, 1957)を中心として展開されるにとどまり、繁殖特性の変異(variation, variability)や変動(change, temporal dynamics)とその加入量への影響が本格的に研究されるようになったのは1990年代に入ってからである。1990年代以降の繁殖特性研究の蓄積により共通の理解となってきたことは、相対産卵数(単位体重当たり産卵数; relative realized fecundity)、産卵期、卵質(卵径, その他)など個体の繁殖特性は、親魚の

体長や年齢、栄養状態、産卵履歴(生涯で初めての産卵期における産卵か、過去の産卵期に産卵を経験している産卵か)の影響で変化することがあるという認識である(Trippele et al., 1997; Lambert et al., 2003; Scott et al., 2006)。このような繁殖特性変異に関する理解の下、個体群の繁殖特性の変化が加入量に影響するという報告あるいは考え方が、長期データの解析および加入量決定に関わる母性効果(maternal effect)の解明を目指した研究により数多く提出されてきている。

本報告は、「産卵親魚個体群の繁殖特性の変化は加入量に影響を及ぼすか？」という根本的な疑問に対する現時点での解答をレビューすることを目的とする。そのため、まず産卵量の時空間的変異を理解する際に必要となる成熟・産卵様式について概説する。次いで、産卵量の時空間的変異が生じる原因を、個体レベルおよび個体群レベルで説明する。そして、個体群レベルの産卵量の時空間分布の変化が加入量に影響を及ぼす際に想定されるメカニズムについて具体例を紹介する。最後に資源管理手法の改善および今後の研究の方向性についてコメントする。

2009年4月27日受付, 2009年10月31日受理

(独)水産総合研究センター東北区水産研究所
Tohoku National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency,
3-27-5 Shinhama, Shiogama, Miyagi 985-0001, Japan
kurita@affrc.go.jp

2. 成熟・産卵様式

繁殖特性と親魚の生物特性(体長, 年齢, 栄養状態, 産卵履歴など)の関係, 繁殖特性の環境応答様式の種による違いの理解を助けるために, 成熟・産卵様式の3タイプを紹介

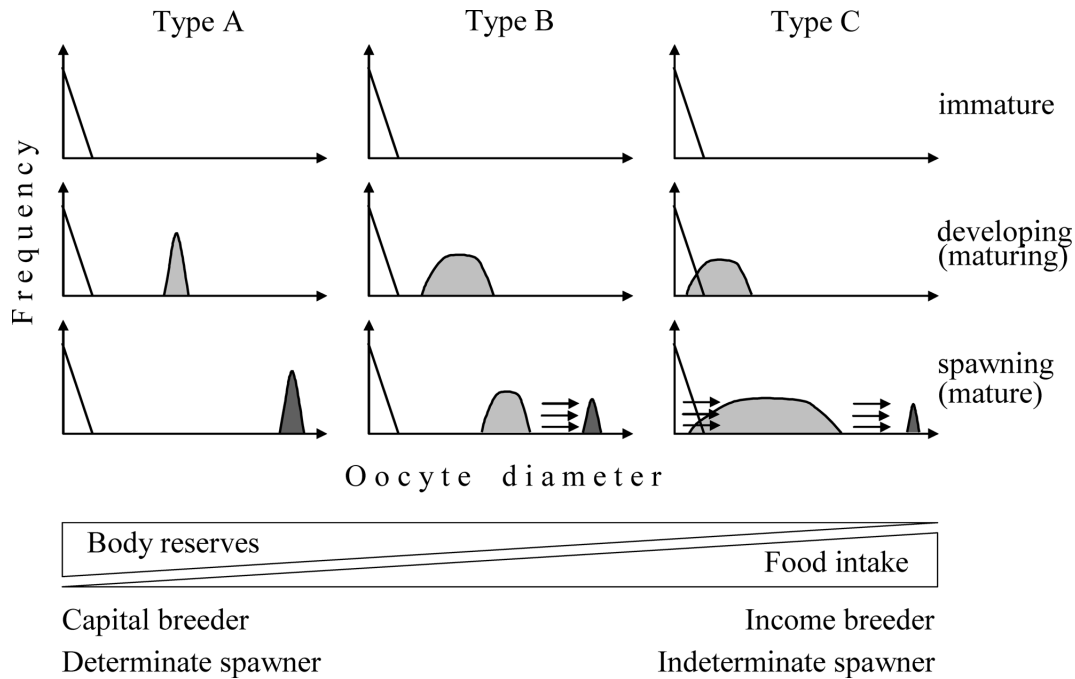


Figure 1. Schematic figures showing oocyte size distribution for the three types of maturation and spawning at immature, developing (maturing), and spawning (mature) phases. Type A; group-synchronous and spawning a single batch in a spawning season. Realized fecundity is mostly determined before the spawning season (determinate spawner). Type B; group-synchronous and spawning several batches in a spawning season. Determinate spawner. Type C; asynchronous and spawning many batches in a spawning season. Realized fecundity is not determined before spawning season (indeterminate spawner). Type-A fish largely depend on body reserves for egg formation (capital breeder), whereas Type-C fish largely depend on acquired energy from food during the spawning season for egg formation (income breeder). Light grey areas and dark grey areas indicate yolked oocytes and hydrated oocytes, respectively. Refer to Kurita and Kjesbu (2009) for Types A and C, and Kjesbu et al. (1996b) for Type B as examples of dynamics of oocyte size frequency distribution.

介し、それぞれのタイプにおける繁殖特性および環境応答の特徴を説明する。魚類の成熟・産卵様式は、一般に、卵母細胞の発達動態や生涯の産卵期の回数を考慮して、1：同期発達型 (synchronous oocyte development：すべての卵母細胞が同期的に発達して、1群となって産卵される。すなわち生涯1回産卵)、2：卵群同期発達型 (group-synchronous oocyte development：卵母細胞の一部が卵黄形成を開始し、1群となって成長を続け、当該産卵期に1回あるいは複数回に分けて産卵される。すなわち生涯複数回産卵で、1産卵期1回産卵または複数回産卵)、3：非同期発達型 (asynchronous oocyte development：卵黄形成を開始する卵母細胞が産卵期中にも認められる。成熟した卵巣内には、ほとんどすべての発達段階の卵母細胞が同時に出現する。すなわち生涯複数回産卵、かつ1産卵期複数回産卵) に分類されている (高野, 1989; Murua and Saborido-Rey, 2003)。これに対して栗田 (2006) は、単年における産卵回数、産卵数決定様式、卵母細胞の発達動態に着目して、上記2および3を、A：卵群同期発達型—1産卵期1回産卵型 (At-

lantic herring *Clupea harengus*, ニシン *Clupea pallasii*, マダラ *Gadus macrocephalus* など、上記2の一部に該当)、B：卵群同期発達型—1産卵期複数回産卵型 (Atlantic cod *Gadus morhua*, haddock *Melanogrammus aeglefinus*, plaice *Pleuronectes platessa*, スケトウダラ *Theragra chalcogramma* など、上記2の一部に該当)、C：非同期発達型—1産卵期複数回産卵型 (European anchovy *Engraulis encrasicolus*, カタクチイワシ *Engraulis japonicus*, マサバ *Scomber japonicus*, マアジ *Trachurus japonicus*, サンマ *Cololabis saira*, ヒラメ *Paralichthys olivaceus* など、上記3に該当) の3タイプに分類した (Fig. 1)。産卵数決定様式は、AおよびBが産卵数事前決定型 (determinate spawner)、Cが産卵数事前非決定型 (indeterminate spawner) である。なお、栗田 (2006) の分類は、同期発達型 (上記1に該当) を含んでいない。この型の卵母細胞の発達様式はAと同様であるが、生涯に1回しか産卵しないことから、体に蓄積したエネルギーの繁殖への配分様式はAとは異なることが予想される。

タイプAは、1産卵期に1回産卵する。成熟 (卵母細胞

が卵黄形成を開始してから個体の産卵が開始するまでの期間。個体レベルの表現。Appendix 参照) 期間が数ヶ月以上に及ぶ。このため、当該産卵期に産卵される卵母細胞は産卵期のかなり前(たとえば Atlantic herring では産卵の10ヶ月前)に卵黄形成が始まる。個体の成熟開始時に卵黄を蓄積しなかった卵母細胞は当該産卵期において成長することがないため、潜在的産卵数 (potential fecundity, 孕卵数〈ようらんすう〉) と同義。fecundity に関する用語については、Appendix を参照), すなわち産卵可能な卵母細胞数の上限は、卵黄を蓄積している卵母細胞数に等しく、個体の成熟開始当初に決定する。また、個体の成熟初期には非常に多くの卵母細胞において卵黄形成が進行するが、卵母細胞のその後の成長過程で一部の細胞に退行が起り吸収され、最終的には栄養状態に応じた産卵数 (realized fecundity) となるように下方調節 (down-regulation) される (Kurita et al., 2003; Kjesbu, 2009)。たとえば、Atlantic herring のノルウェー春産卵系群は3-4月に産卵し、産卵後の5月、すなわち次の産卵の10ヶ月前に成熟を開始する。成熟期前半の5-9月には活発に摂餌するが、それ以降、産卵まで摂餌を行わないことから、産卵数は9月までに魚体に蓄積したエネルギー量に依存して調節される。栄養状態が平均的なレベルであった1999年の最終的な産卵数は、卵黄形成開始後間もない7月に卵黄を蓄積していた卵母細胞数の44%であった (Kurita et al., 2003)。

タイプBも数ヶ月以上と比較的長い成熟期間を持ち、Aと同様に当該産卵期に産卵される可能性がある細胞のみが卵黄形成過程に入る。そして卵黄を蓄積した1群の細胞が数日間隔で複数回にわたり産卵される。このタイプの魚種においても、潜在的産卵数は個体の成熟開始時期に決定するが、実際の産卵数は成熟期および産卵期中における卵母細胞数の再吸収によって下方調節される (Atlantic cod, Thorsen et al., 2006; plaice, Kennedy et al., 2007)。したがってA, Bともに産卵数事前決定型 (determinate spawner) といっても厳密に言えば産卵数は事前には決定せず、栄養状態に依存して調節される。決定するのは潜在的産卵数の上限である (Kjesbu, 2009)。

タイプCは1産卵期に複数回産卵する。産卵期中にも卵黄形成を開始する細胞が多数出現し、それらが継続的に成長し産卵される。したがって、成熟期や産卵期のある時点において卵巣内に存在する卵黄蓄積細胞数は1産卵期に産み出す総産卵数の指標にはならない (産卵数事前非決定型; indeterminate spawner)。たとえばヒラメでは卵巣内の卵黄蓄積細胞数は1産卵期における産卵数の約20%にすぎない (栗田, 未発表)。このタイプの魚種の成熟期間は1-2ヶ月と短く、産卵期が比較的長い。環境変化に応じて産卵数の調節、極端な場合は産卵の停止や再開が認められるなど (Hunter and Macewicz, 1985; 轟田, 1992)、繁殖特性は環境変化に素早く、柔軟にตอบสนองする。

以上まとめると、タイプAは事前に魚体に蓄積した栄養を用いて卵を生産する性質が強く (capital breeder)、繁殖特性は産卵期以前における環境の影響を強く受ける。これに対してタイプCの産卵数の調節は、産卵期中に摂取したエネルギーに依存する程度が大きい (income breeder)。また、個体の産卵期が長い。このため、繁殖特性は産卵期中の環境変動の影響を強く受ける。別の言い方をすると、前者は魚の体重や蓄積エネルギーが産卵量に影響する割合が高く、親魚の生物特性から繁殖特性を推定しやすい。これに対して後者は、産卵期中の環境が繁殖特性に影響する割合が高いため、親魚の生物特性が繁殖特性の指標となりにくい。

3. 産卵量の時空間的変異が生じる要因-個体レベル

3.1. 環境要因

繁殖特性を決定するのは、水温や餌料環境などの環境要因と、親魚の体長/年齢や栄養状態などの魚体の状態である。環境要因が繁殖特性に及ぼす影響はたとえば以下のとおりである。成熟および産卵開始・終了時期は、水温および日長による脳-脳下垂体-生殖腺軸の制御により決定する (清水, 2006)。また産卵開始時期は、卵母細胞の卵黄形成開始時期、および水温の影響を受ける卵母細胞の成長速度により決定することがいくつかの魚種で知られている。たとえば4-5ヶ月をかけて卵黄蓄積が進行する Atlantic cod では、この期間中の水温が1°C変化すると産卵開始日は8-10日変化する (Kjesbu, 1994)。また、ニシンでは産卵前90日間の水温1°Cの変化により産卵日は14日変化する (Ware and Tanasichuk, 1989)。産卵頻度、産卵数、卵径、産卵場は、魚体の栄養状態や生理活性を通して間接的に、あるいは水温および餌料環境により直接制御される。たとえば、Atlantic cod では水温が高いと産卵間隔が短くなる (Kjesbu, 1989)。European pilchard *Sardina pilchardus*, European anchovy (Bellier et al., 2007; Planque et al., 2007) の産卵場は、水塊配置や餌料環境といった環境要因と、遊泳力に影響する親魚の体長/年齢に依存して変化する。

3.2. 親魚の生物特性

親魚の生物特性が影響する繁殖特性として、成熟・産卵の可否、相対産卵数 (relative realized fecundity)、産卵期、産卵場 (Motos et al., 1996; Marteinsdottir et al., 2000; Slotte and Fiksen, 2000)、卵径、卵の比重 (Kjesbu et al., 1992; Vallin and Nissling, 2000) などが知られている。一般に、大型/高齢個体ほど、大きい卵を相対的に (体重当たり) 多く産み、産卵期が長い (Kjesbu et al., 1991, 1996a, 1998; Trippel et al., 1997; Marshall et al., 1998; Lambert et al., 2003; 米田, 2010)。

大型/高齢個体がより多くの相対産卵数 (代替値として産卵期直前の相対孕卵数; relative potential fecundity を用いることが多い) を持つことはエネルギー配分様式が成長に

伴って変化することから説明できるであろう。魚類は、極限体長に向かって漸的に成長するが、ある体長以上になると産卵を開始する。それ以降、魚類は、体の維持、成長、繁殖にエネルギーを配分する必要がある。魚体が小さいときは、相対的に成長への配分が多くなる。また、単位体重当たりの代謝量も小型個体のほうが大型個体に比べて大きくなる (Jobling, 1994)。したがって、体成長に伴って繁殖に配分できるエネルギーの割合が増加すると予想される。実際、初回産卵個体 (recruit spawner) は繁殖への投資量の最大値が決まっており、余剰エネルギー (摂取したエネルギーから代謝に必要なエネルギーを引いた量; surplus energy) は一定量が繁殖に回る以外は成長へ回される (Yoneda and Wright, 2005)。また、過去に産卵を経験している個体 (経産個体; repeat spawner) では、余剰エネルギーが0以上、かつある閾値以下の場合、余剰エネルギーはすべて繁殖へ回り、余剰エネルギーがある閾値以上になった場合は、一定割合が繁殖へ回り残りが成長に回る (Rijnsdorp, 1990; Kjesbu et al., 1991) と考えられている。このため、摂取したエネルギーに占める繁殖への投資割合は、基本的には体長依存であり、大型/高齢個体では栄養状態 (獲得した余剰エネルギー) の影響が大きくなる。

環境変化に対する成熟・産卵の可否の判断や産卵数の調節は、前述した成熟・産卵様式に対応して、特定の時期における親魚の生物特性によって制御される。一般に魚類は、成熟を開始するか否か、産卵まで成熟を進行させるか、産卵数調節など、成熟開始時期から産卵にかけてさまざまな段階で、体長や栄養状態に応じて成熟進行の決定または産卵数の調節を行うことが知られている (Rideout et al., 2005a; Kjesbu, 2009)。たとえば、成熟期間が長い Atlantic salmon *Salmo salar* では、産卵のほぼ1年前にあたる成熟開始時期の栄養状態によって成熟を開始するか否かが決定する (Thorpe et al., 1998)。また、Atlantic codは、栄養状態依存的に成熟体長が変化し (Marteinsdottir and Begg, 2002)、栄養状態が悪いときは、成熟途上で卵黄蓄積を停止して産卵に至らない場合がある (Jørgensen et al., 2006)。また、タイプAおよびB型の種の産卵量の上限 (潜在的産卵量; potential fecundity) は成熟過程におけるある時期の魚の栄養状態に依存して決定される (Burton, 1994; Kurita et al., 2003; Skjæraasen et al., 2006; Kennedy et al., 2008)。

3.3. 卵質

卵径や卵に含まれる特定の物質の量、すなわち卵質が胚の孵化後の生残に影響するという仮説が、いくつかの魚種での研究を通して提示されている。これまで、大型/高齢個体ほど卵径が大きく、孵化仔魚の体長も大きいことが Atlantic codを中心に多くの魚種で報告されている (Brooks et al., 1997; Lambert et al., 2003; Green, 2008)。また、飼育実験によって、大型/高齢個体または栄養状態の良い個体 (Atlantic cod: Marteinsdottir and Steinarsson, 1998; Marteins-

dottir and Begg, 2002; black rockfish *Sebastes melanops*: Berkeley et al., 2004)、経産個体 (Atlantic cod: Trippel, 1998) から産まれた仔魚の孵化後数週間までの成長や生残率が優れていることが示されている。しかし Rideout et al. (2005b) は異なる餌密度で大小それぞれの卵由来の haddock 仔魚の成長・生残を飼育実験により調べたところ、餌が少ないときは小型卵由来の仔魚の成長・生残が悪化するが、餌が豊富な場合は卵の大きさが仔魚の成長・生残に影響しないことを報告した。このことは、卵の大きさが仔魚の成長・生残に及ぼす影響を評価する際には、野外における餌の密度や種類を考慮して、天然に適用可能な条件下での飼育実験を行う必要があることを示唆する。また、半閉鎖的環境 (mesocosms) 下の実験では、Atlantic cod 仔魚の成長は環境依存的であり、親の産卵履歴は関係しないという報告がある (Clemmesen et al., 2003)。さらに、Atlantic cod を対象にした野外調査により、稚魚まで生残した個体と仔魚の耳石の孵化輪径を比較したところ、孵化時のサイズが大きいほど生残が良かった年とそうでない年があった (Meekan and Fortier, 1996)。卵質 (サイズを含む) は胚の生残に影響を及ぼしうる特性であると思われるが、現時点では、卵質の影響は慎重に評価する必要があるであろう。卵質の影響を評価するためには、まず、質の高い飼育実験によるデータの蓄積が求められる。飼育実験では遺伝的要因と親魚の可塑性特性 (体長/年齢、栄養状態など) 要因を識別して、後者のみの影響を評価するとともに (Brooks et al., 1997; Green, 2008)、実際に卵や仔稚魚が生息する環境を考慮した適切な生物物理環境下における実験を行う必要がある。さらに、野外調査によって親の可塑性特性が仔稚魚の生残に及ぼす影響を実証するデータも望まれる。なお、これまで紹介してきた多くの研究が高齢魚の卵質が優れている可能性を指摘しているが、日本における種苗生産の現場では、高齢すぎると卵質が劣るという知見もある (虫明ほか, 1993)。前者は産卵開始後数年間を研究対象としているのに対して、後者はさらに長期間の変化を対象にすることが多い。両者の指摘は、良質の卵を産む適齢期があることを示唆しているのかもしれない。

これまで紹介した親魚の特性が繁殖特性に及ぼす影響の仕方は、2章で説明した繁殖様式によって異なることに注意が必要である。本章で紹介した知見はすべてタイプAおよびBの繁殖特性を持つ種を対象とした研究である。タイプCの魚種では、繁殖特性自体の評価の難しさ、繁殖特性の環境応答の早さ、親魚特性と産卵期の環境のそれぞれが繁殖特性に影響する程度の割合が評価しにくいことから、親魚特性が繁殖特性に及ぼす影響に関する知見は少ない。

4. 産卵量の時空間的変異が生じる要因—個体群レベル

前章では、個体の繁殖特性とその環境応答様式が体長/年齢や栄養状態に依存して質的量的に異なることを示した。

したがって個体群における親魚の体長/年齢や栄養状態の組成が変われば、産卵親魚個体群の繁殖特性や環境応答の様式も変わることは容易に想像できる。本章では、個体レベルの繁殖特性およびその変異に関する情報が充実している Atlantic cod の研究 (Scott et al., 2006) を例に、親魚のサイズ組成によって個体群レベルの繁殖特性が変化する機構を説明する。

Scott et al. (2006) は、まず、それまで蓄積された知見に基づき、個体の繁殖特性 (産卵量, 体長別成熟割合, 産卵時期, 卵径など) に及ぼす親魚の全長および栄養状態 (指標として肥満度を使用) の影響を関数で表現した。次に両極端な親子関係, すなわち親の量にかかわらず加入量が一定 (decreasing biomass; DB), または産卵親魚量 (SSB) が一定となるように補償的な加入が生じる (constant biomass; CB) というの仮定の下で、大型個体にさまざまなレベル ($F=0.2-1.0$) の漁獲圧をかけ、個体群の全長構造の変化をシミュレーションにより求めた。そして、漁獲がかかっていない本来の全長組成の場合、およびそれぞれのレベルの漁獲圧によって全長組成が変化した場合における毎日の産卵量をシミュレーションにより再現し、個体群総産卵量 (total egg production; TEP, Appendix 参照) や個体群の産卵期の変化を調べた。これらの結果から、全長および肥満度の組成が個体群総産卵量やその時間的な変化などの個体群繁殖能力 (stock reproductive potential; SRP, Appendix 参照) に及ぼす影響を評価した。なお、独立変数と繁殖特性の関係は以下のとおりである。全長 and/or 肥満度依存: 潜在的産卵数 (potential fecundity), 最大卵径, 産卵回数, 成熟個体の割合, 初回産卵個体の割合, 産卵期 (開始日, 産卵回数, 産卵間隔), 産卵ステージ (当該産卵期における産卵の進行程度) 依存: 潜在的バッチ産卵数, 産卵期中の退行卵母細胞 (atresia) の量, および実際のバッチ産卵数 (realized batch fecundity), 卵径, 産卵間隔, 卵生残率については、卵径に依存せず一定である場合と、卵径依存的に変化する (大きい卵から産まれた仔魚の生残率が、小さい卵から産まれた仔魚の生残率よりも高い) 場合の双方について検討した。なお、モデルには主にアイスランド産 Atlantic cod のパラメータを使用した。最小成熟全長は約 50 cm, 50% 成熟全長は 70 cm 前後 (Martensdottir and Begg, 2002; Scott et al., 2006 の Tables 1 and 2), 自然死亡係数は 0.2, 漁業は 70 cm 以上の個体のみを漁獲することを仮定している。また、小型の親魚は大型の親魚と比べて、相対産卵数 (relative realized fecundity) は少なく、産卵開始時期が遅い、産卵期が短いことが知られている。

シミュレーションの結果、漁獲圧によって親魚の全長組成は大きく変化し、それに伴い産卵量や産卵時期も大きく変化した (Fig. 2)。全長 < 75 cm (小型), 75-100 cm (中型), 100 cm < (大型) の 3 区分の尾数組成は、漁獲係数が 0 ($F=0$) の時はそれぞれの全長区分が占める割合は 30-40%

とほぼ同数であったが、漁獲圧の増加に伴い大型魚は急激に減少し、小型魚が増加した。漁獲係数が 1.0 ($F=1.0$) の時には、親魚全体の尾数の 90% を小型魚が占め、中型魚が 10% 程度、大型魚はほとんど残らなかった (Fig. 2a, b)。このような全長組成の変化に伴い、親子関係として CB を仮定、すなわち SSB が変化しない場合においても、 $F=1.0$ の時の TEP は $F=0$ の時の 52% と半減し (Fig. 2c)、卵径に依存して生残率が変化することを仮定すると、 $F=1.0$ の時の SRP は $F=0$ の時の 26% であった。一方、加入量一定、すなわち漁獲圧の上昇に伴って SSB が減少する DB を仮定した場合は、 $F=1.0$ の時の TEP は $F=0$ の時の 3.6% にすぎず、卵径に依存した生残率の変化を仮定した場合、 $F=1.0$ の時の SRP は $F=0$ の時の 1.5% であった。また、漁獲がない場合の個体群の産卵期は約 125 日であったが、漁獲によって産卵開始が遅く産卵期が短い小型個体の占める割合が大きくなるのに伴い、個体群の産卵期間は短く、産卵のピーク時期も遅くなった。CB では個体群の産卵期は最大で 26 日短く、ピークが 15 日遅くなり (Fig. 2c)、DB では最大で 45 日短く、ピークは 15 日遅くなった (ともに $F=1.0$ の時)。さらに、親魚のコンディションが悪いと、産卵量は著しく減少した。

このように、Atlantic cod では大型魚を主対象とした漁獲によって、個体群の全長組成は小型魚に偏り、その結果個体群繁殖特性は量 (産卵量) のみならず質 (産卵期) にも変化することが明らかになった。CB (SSB 一定) という非常に楽観的な親子関係を仮定しても、相対産卵数が少ない、産卵開始時期が遅い、産卵期が短いといった繁殖特性を持つ小型の親魚の割合が増加することによって、個体群総産卵量が半減し、さらに産卵期の長さが約 1 ヶ月短くなり、産卵のピークの時期が 15 日間遅くなることは注目に値する。実際の変化はこれらの値よりもさらに大きいことが予想される。

本研究により、個体群繁殖特性が量、質ともに親魚の体長/年齢や栄養状態の組成に応じて変化する機構がモデルを用いて示された。今後、本研究では考慮されていない繁殖特性変異に及ぼす餌料環境や水温等環境の影響を関数で表すことや、産卵場形成要因が明らかにできれば、より現実的かつ予測可能な繁殖特性の時空間分布の変動モデルが構築できるであろう。このような研究は、加入量変動機構解明や資源管理を目的とした繁殖特性研究の一つのゴールであるといえる。また資源管理の観点からは、本研究で示された SSB の個体群繁殖特性の指標としての限界、すなわち、SSB が一定であっても、個体群の産卵量や産卵期は親魚の体長/年齢組成や肥満度組成によって大きく変化することは、非常に重要な知見である。

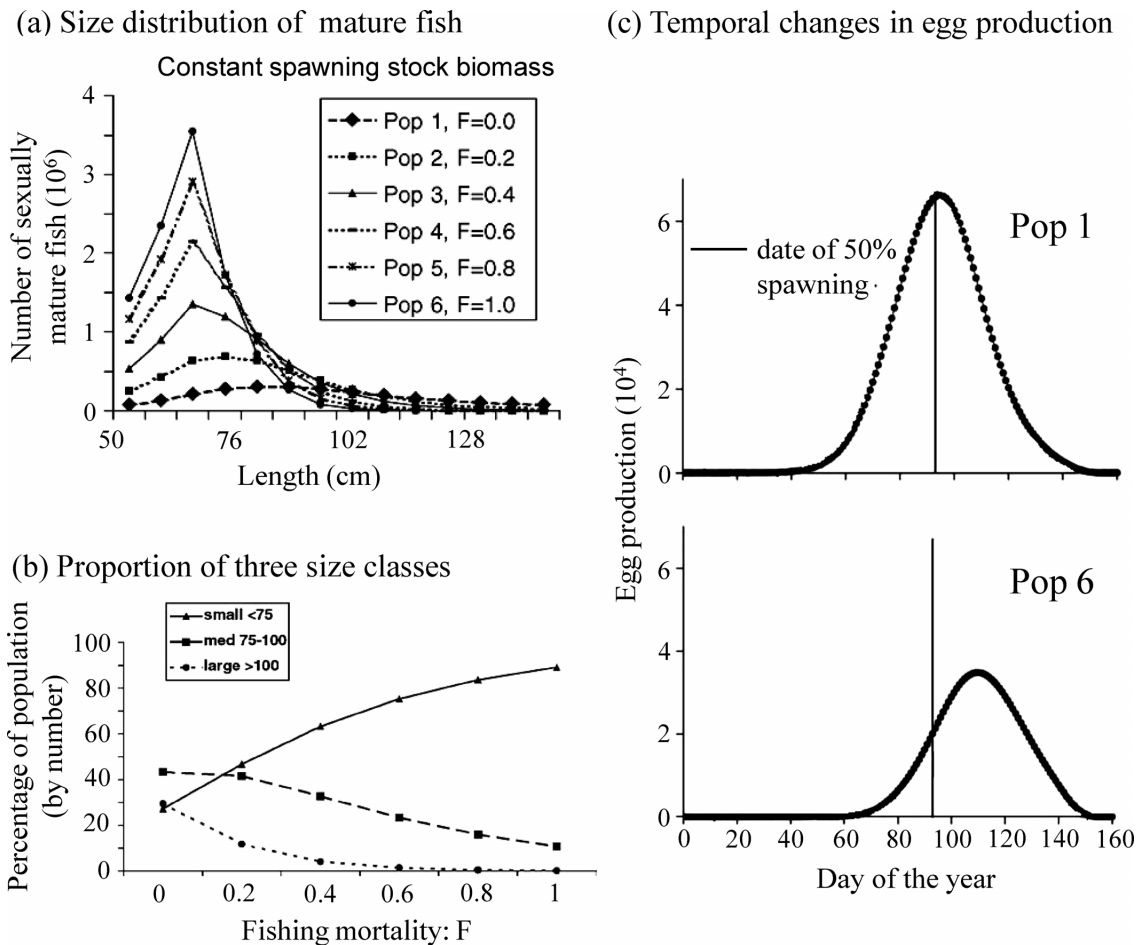


Figure 2. Maternal size distributions ((a) and (b)) and temporal changes in egg production (c) of several simulated populations of Atlantic cod with a range of fishing mortality (F) from 0.0 (population 1) to 1.0 (population 6). Modified from Scott et al. (2006).

5. 親魚個体群の繁殖特性が加入量に影響を及ぼすメカニズム

これまで論じたように、繁殖特性は量、質ともに親の体長/年齢や栄養状態に依存して変化するので、個体群の体長/年齢組成や栄養状態の組成の変化が、個体群産卵量のみならず産卵の時空間的分布や卵質をも変化させることは間違いないであろう。一方、生き残った稚魚の孵化時期や産卵場は、時空間的に一様でなく特定の産卵時期や産卵場に偏り、さらに、生残に良好であった産卵場の時空間分布は、年によって変化することが報告されている (Begg and Marteinsdottir, 2000; Wright and Gibb, 2005; Nishimura et al., 2007; Secor, 2007)。このことは、生残過程が環境の不確実性を受けて確率的に決定するためであると考えられる (Secor, 2007; Houde, 2009)。

このような稚魚の生残に関する知見を考慮すると、多様な体長/年齢構成に起因する産卵の時空間的な広がりや、仔稚魚が生残に好適な環境に遭遇する確率を高めると考えら

れる。したがって親の体長/年齢構成が多様であること、あるいは繁殖特性が多様かつ優れている高齢魚が十分数存在することが、加入量の安定および増大に寄与すると推察される (Wright and Gibb, 2005; Secor, 2007)。この考え方は、いくつかの長期データ解析によって支持されている。たとえば Atlantic cod や Atlantic herring など、親魚の年齢組成や年齢の多様度指数が加入量変動をよく説明することが知られている (Lambert, 1990; Marteinsdottir and Thorarinnsson, 1998; Marshall et al., 2003)。また、親の年齢構成が単純化または若齢小型個体に偏ることが、加入量変動を大きくしたり (カリフォルニア海流域に生息する 29 魚種: Hsieh et al., 2006)、加入量が環境変動の影響を受けやすくなる (Atlantic cod: Ottersen et al., 2006) 例が報告されている。また、Cardinale and Arrhenius (2000) は、1968–1996 年のバルト海産 Atlantic cod の加入量が、高齢魚の産卵量、および溶存酸素が一定レベル以上である水塊の体積によって説明できることを明らかにした。この現象は、大型個体は軽

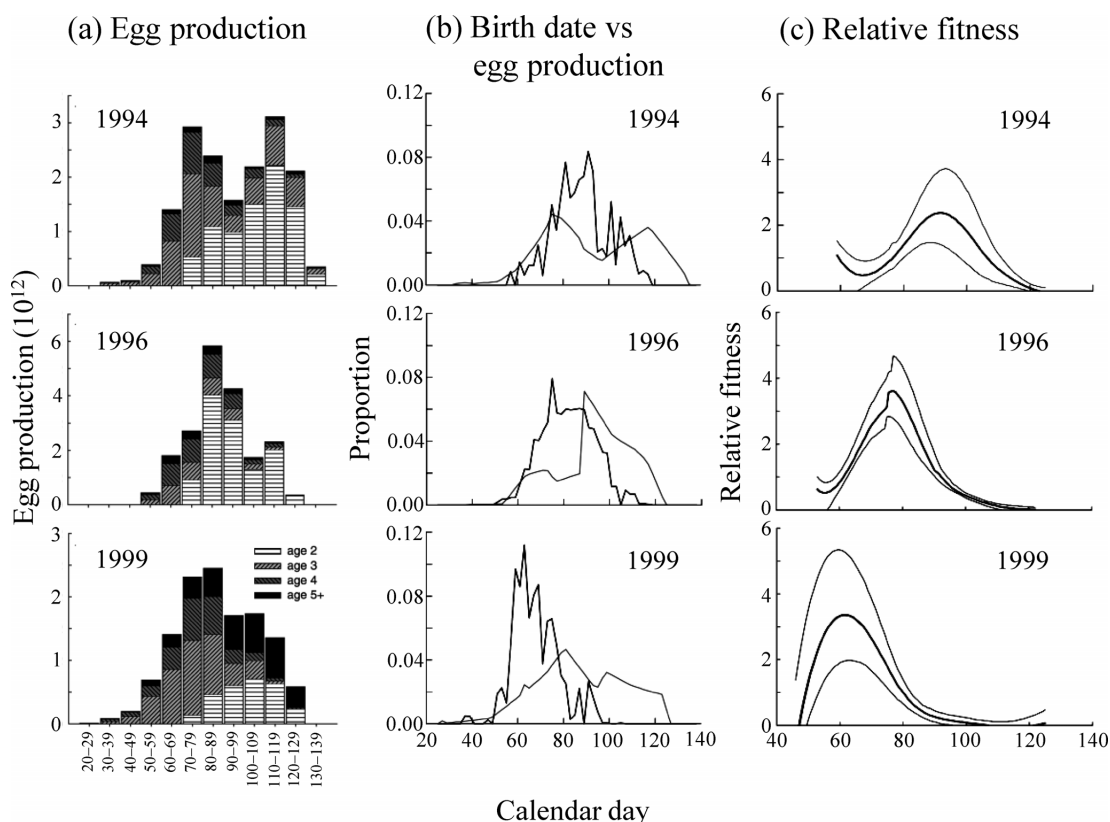


Figure 3. Temporal changes in age-stratified egg production (a), birth dates of demersal juveniles (black lines) (b), and relative fitness (bold lines) (c) of North Sea haddock in 1994, 1996 and 1999. Grey lines in (b) show egg production and thin lines in (c) show the $\pm 95\%$ confidence interval. Modified from Wright and Gibb (2005).

い卵を産み、底層に形成される低溶存酸素水塊（この水塊の体積が年によって変化する）の影響を受けにくいこと、小型個体が産む比重の大きい卵と比べて生残率が高いことに起因すると考えられている（Vallin and Nissling, 2000）。つまり加入量は個体群の年齢組成に強く依存し、影響の仕方は環境によって変化すると思われる。

前章で論じたように、親魚の特性、および個体群における親魚特性の組成および環境要因を変数として、個体群の繁殖特性の時空間的变化を明らかにする研究は、繁殖特性研究の一つのゴールである。このような研究によって示される産卵量の時空間分布に仔稚魚の生残を関連づけられれば、加入量決定に及ぼす親魚の影響に迫れるであろう。以下、繁殖特性の時空間分布と加入に成功した個体の発生の時空間分布を比較した研究例を紹介する。最初の例は野外調査に基づく研究であり（Wright and Gibb, 2005）、他の一つはモデル解析による研究である（Allain et al., 2007a, 2007b）。

5.1. 産卵量の時間分布が加入量に及ぼす影響

Wright and Gibb (2005) は、北海産 haddock の産卵量の時間的変化および着底稚魚の誕生日分布を 1994, 96, 99 年の

各年に調査し、産卵時期に依存した初期生残の違いが認められるかどうかを検討した。haddock の成熟産卵様式は上記区分のタイプ B に該当する（Robb, 1982）。個体の産卵期間は 8 週間程度（Rideout et al., 2005b）だが、産卵開始時期が個体間で異なるため個体群の産卵期間は 2-5 月の 12 週間である。2 歳で初回産卵し、2 歳魚の産卵時期は個体群の産卵期の後半に限られる。また、2 歳魚の卵径は高齢魚の卵径よりも小さい。

個体群産卵量の時間的変化は、親魚の年齢組成と年齢別・時期別産卵量に関する調査結果をもとに再現した。着底個体の誕生日分布は、耳石解析による誕生日の逆算と、誕生から採集までの累積死亡率（採集時の日齢が高い個体ほど、発生から採集までの累積死亡率が高い）を用いた補正により求めた。産卵量と生残個体の誕生日の量的な関係を解析した結果、2 つのことが明らかになった。1 点目は、誕生日とその後の生き残りの関係は、年によって異なることである。すなわち 94 年は産卵盛期、96, 99 年は産卵期の前半に産まれた個体の生残が良好であった（Fig. 3）。このことは、複数のバッチを長期にわたって産卵することが、子の生残に適応的な意義があることを示唆している。2 点

目は、産卵期終盤における生残が3年間とも悪かったことである (Fig. 3). 要因を解明するために、生残率を年間、および同一年内の3期間 (2歳魚産卵開始前, 2歳魚産卵期前半, 2歳魚産卵期後半) で比較した結果、個体群の産卵期の終盤、すなわち個体群産卵量に占める2歳魚の産卵量の割合が多い時期に、初期生残率が低下する傾向が認められた。原因としては、2歳魚 (初回産卵魚) が産卵する卵径が小さいなど卵質が劣っている可能性や、産卵期の終盤に発生した個体は早期発生群より体長が小さいため、ある一定期間にわたってサイズ依存的な死亡を多く被りやすいという孵化時期の影響が考えられた。

現在の技術では、野外で採集した仔稚魚が2歳魚から産まれたものか、あるいは高齡魚から産まれたものかを識別することができないので、産卵期の終盤に産まれた仔稚魚の生残率が低いことの理由が、2歳魚に由来する仔稚魚の生残が悪いためか、環境要因かは検証できない。しかし、産卵期を区切って解析することによって、仔稚魚の生残率が産卵期間内において時間的に変化することや、産卵期の終盤の生残率が悪いことを明らかにできた。本研究の成果は、親魚の年齢組成が繁殖特性の時間的変化を通して加入量に影響を及ぼす機構を解明するための1つのステップとして評価できる。

なお、Wright and Gibb (2005) の考察で紹介されている Schultz (1993) の示唆、“生残率と誕生日の関係を評価する際に、初期生活史のどの段階で比較するかによって、結果が異なる可能性がある。すなわち、仔魚期で比較すれば、後期発生群のほうが高水温と多い餌の影響で生残が良いが、稚魚期で比較すれば、前期発生群のほうが長い成長期、着底後のサイズ依存的な死亡、越冬時のサイズ依存的な死亡 (ともに大型個体ほど生残に有利) の影響で生残が良い可能性がある”、は産卵量と加入個体誕生日の時間分布を比較する研究を実施する際に心にとめておく必要がある。

5.2. 産卵場の時空間分布が仔稚魚の生残に及ぼす影響

Allain et al. (2007a, 2007b) はビスケー湾の European anchovy 産卵場の広範な時空間分布 (14マイル四方の201区画, 4-8月の1週間ごと22週間) における仔稚魚の輸送、輸送経路における経験環境、100日齢までの成長および生残率を推定する、生物物理モデル (biophysical model) を開発した。さらに、産卵場の時空間分布と仔稚魚の潜在的な生残率の関係をシミュレーションにより求め、仔稚魚の生残からみた産卵場の質の時空間分布を評価した。

卵・仔稚魚の輸送経路は三次元海洋モデル (3D circulation model) により再現し、仔稚魚は30m以浅に分布し受動的に輸送されると仮定した。環境要因として水温、塩分、水深、成層指標、乱流指標を推定し、これらを変数として成長予測モデルを構築した。さらに、日齢ごとに成長速度の閾値を設定し、その閾値以上の成長速度が期待された個体のみ生き残るとした仮定のもと、100日齢までの生残率

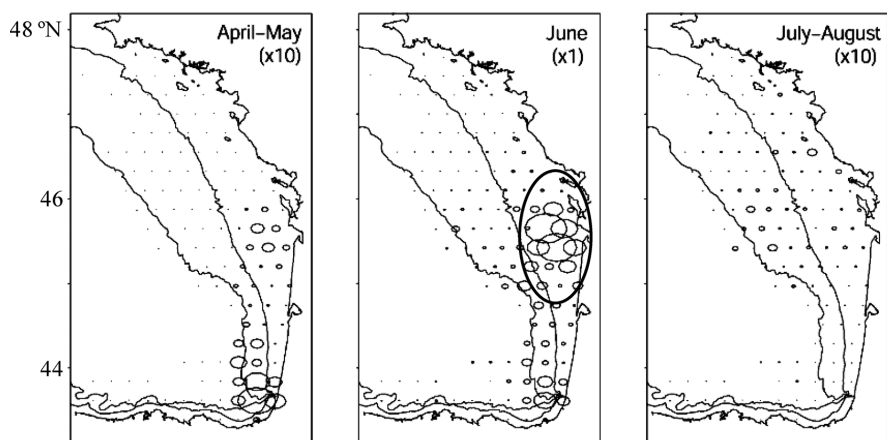
を推定した。このモデルに、卵分布調査から推定された産卵量の時空間分布を初期値として与えて得られた1997-1999年の3年間の加入量推定値は実測値をよく再現した (Allain et al., 2007b)。一方、潜在的な生残率の時空間分布と産卵量の時空間分布は一致していなかった (Fig. 4, Allain et al., 2007a)。近年の European anchovy の産卵場は産卵期の進行 (前期, 盛期, 後期) に伴って南から北へ移動し、若齡魚の産卵場は沿岸に、高齡魚の産卵場は沖合に形成される (Motos et al., 1996)。一方、潜在的な生残率分布は、産卵期を通じて中北部、沖合で高かった。この結果は、若齡魚よりも高齡魚のほうが、生残のポテンシャルが高い場所で産卵していることを示唆する (Allain et al., 2007a)。近年産卵親魚に占める若齡魚の割合は70-80%を占めており、生残が相対的に良くない場所で多くの個体が産卵していることが近年の加入量に影響しているかもしれない。

モデル研究の発展によって、産卵場の時空間分布が子の生残に及ぼす潜在的な影響を評価できる道が拓けた意義は大きい。親魚の特性や環境から繁殖特性の時空間分布を推定するモデルと組み合わせて解析できれば、加入量決定機構解明に大きく前進するであろう。ただし、当然のことではあるが、モデルに使用する関係式の構造やパラメータ、モデルの構造について、常に現実に則した改良を続ける必要がある。そのためには、繁殖特性や仔稚魚の成長・生残に関する現場調査や飼育実験を行うことや、産卵と生残個体の孵化日分布の調査、仔稚魚の分布調査、加入量調査などによるモデルのアウトプットの検証が必要不可欠である。

6. 親魚特性を考慮した資源管理

これまでに、個体の繁殖特性が、成長あるいは加齢に伴い量的 (相対産卵量; relative realized fecundity) 質的 (産卵期, 産卵場, 卵質) に変化すること、高齡魚の存在や年齢構成の多様性が加入量の安定に寄与することを論じてきた。これらのことから、個体群繁殖特性は、特に初期生活期における生残の不確実性に適応した緩衝器 (バッファー) の役目を果たしていると解釈できる。長い産卵期を持つこと、複数年にわたって産卵すること、産卵場の選択などは、種が経験してきた自然死亡の大きさや変動の下で獲得した、再生産成功率を高めるための選択であり、これらの特性が正常に発揮できることによって、与えられた自然死亡条件下において、ある一定の再生産成功率に達することが可能となると考えられる。これに対して、生活史の補償的応答 (たとえば密度効果による成長促進および成熟の若齡化) では対応できないような高い人為的死亡 (漁業) が存在する状況では、個体の再生産成功率は減少し変動が大きくなるであろう。このような再生産成功率の変化が、資源の低迷や崩壊を誘発する可能性がある。個体の繁殖特性の成長/加齢に伴う変化、個体群繁殖特性の体長/年齢組成に依存する変化を理解し、親魚個体群の繁殖能力 (SRP)

(a) Average egg abundance (model based on field surveys)



(b) Potential survival index (biophysical simulation results)

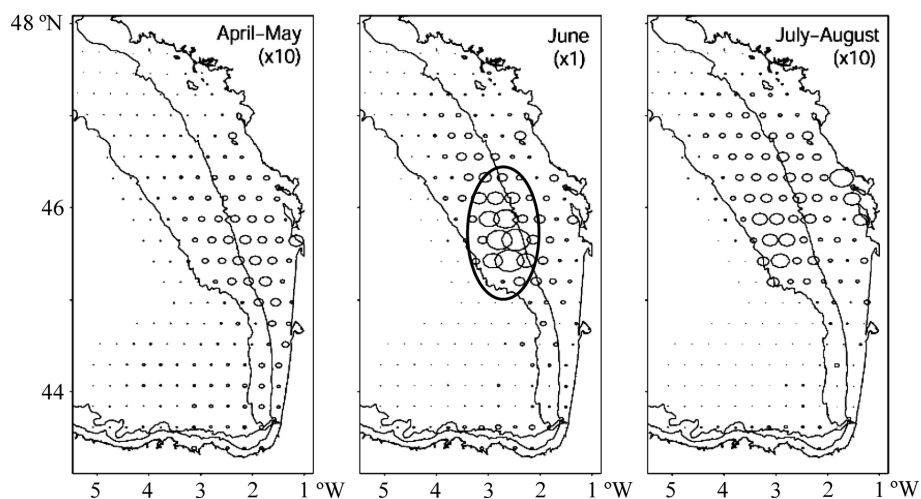


Figure 4. Comparison between the distribution of observed egg production (a) and estimated potential larval survival of European anchovy in the Bay of Biscay for early (April–May), peak (June) and late (July–August) spawning seasons. Note the discrepancy between high egg production area and high survival area (areas in ovals in (a) and (b)). Modified from Allain et al. (2007a).

を適切に評価することが、資源の持続的利用を第一義とする資源管理に強く求められる (谷津, 2010)。

6.1. 個体群繁殖能力 (SRP) の量的質的な指標

Myers and Barrowman (1996) は 364 魚種系群の親魚量と加入量に関する長期データを包括的に解析し、親魚量の値の範囲が十分に広い場合は“親が多ければ子が多く、親が少なければ子が少ない”という親子関係が成り立つことを示した。しかし個々の魚種系群で親子関係を解析すると、説明係数が低いことが多い (Marshall et al., 1998)。親子関係が不明瞭である大きな原因は、加入量決定には多くの環境要因が影響していること、各環境要因の影響の仕方は年によって一定ではない (Houde, 2009) ことが挙げられ、

親子関係の解析に環境要因を変数として加えることは当然検討しなくてはならないだろう (たとえば Cardinale and Arrhenius, 2000; Begg and Marteinsdottir, 2002)。一方、親魚量の指標自体の問題も考慮しなければならない。これまで述べてきたように、産卵親魚量 (SSB) は個体群総産卵量 (TEP)、産卵期、あるいは卵質といった親魚個体群の繁殖能力 (SRP) を正確には表していないからである。SSB は容易に得られ、長期データも蓄積されていることから、長期解析に使用しやすいが、SRP の指標としては情報量が劣っている (Marshall, 2009)。

このため、SSB よりも SRP をよく表すと考えられる量的、質的な指標が検討されている。量的な指標としては、TEP

あるいはそれに相当する指標（たとえば産卵親魚個体群の肝臓含有脂肪エネルギー（total lipid energy; TLE））が検討された。SSBとTEPは比例しないこと、SSBよりもTEP自体を用いると、S-R関係が明瞭になることをはじめて明示したのはMarshall et al. (1998)である。彼女らはAtlantic codの相対産卵量-体長関係、体長組成、成熟体長等のデータから12年間のTEPを再現し、TEPが“親”の指標として優れていることを示した。その後、Marshallらは、加入量を予測する変数としてのTEPの有効性の検討を多くの魚種系群で行うとともに（Marshall et al., 2003）、TEPの代替となる指標としてTLEの有用性を指摘した（Marshall et al., 1999, 2000）。一方、加入量やその変動を説明する繁殖特性の質的な指標としては、前述のように、高齢の親魚量、親魚の年齢構成、平均体長/年齢を加える試みが多くなされている（Atlantic cod: Marteinsdottir and Thorarinsson, 1998; Marshall et al., 2003; Ottersen et al., 2006; Atlantic herring: Lambert, 1990; カリフォルニア海流域に生息する29魚種: Hsieh et al., 2006）。

6.2. 資源管理目標値としての個体群繁殖能力（SRP）の指標

Marshall et al. (2006) は、SSBよりもTEPのほうが、残り残すべき親魚資源量の限界値の指標として安全（資源が低迷する可能性が低い）であることを示した。彼女らは、北東北極海産Atlantic codの56年間の親魚および加入量に関する情報を解析した。その結果、親魚個体群の平均全長が大きいと雌が多く、雌のみの親魚量（female-only spawner biomass; FSB）は雌雄込みにした親魚量（SSB）の24-68%の範囲で変化すること、親魚（雌雄込み）の相対産卵数（体重1g当たりの産卵数）は親魚の平均全長と正の相関があり115-335粒・g⁻¹の範囲で変化することを明らかにした。近年（1980-2001年）のデータを解析した場合、TEPを用いた親子解析ではSSBを用いた解析に比べて、加入量が悪化する閾値をより頻繁に下回っていた。このことは、SSBをSRPの指標とした場合は資源状態を楽観視してしまうことを示唆し、安全を見込んだ管理目標の設定にはTEPを指標として用いたほうがよいことを意味する。

これまで紹介してきた多くの知見から、SSBがSRPの指標として十分ではないことは、ほぼ常識となっている。一方、TEPを推定あるいは予測するためには多くの個体の産卵量の測定あるいはその変異要因を明らかにする必要がある、多大な労力を必要とする。また、TEPを用いても親子関係の理解は劇的には改善されない例が多く、調査や解析に必要な努力量（費用）対効果の観点から資源管理には使用されていないのが現状である（Marshall et al., 2006; Withames and Marshall, 2008）。しかし、近年、孕卵数（fecundity）の簡便な推定方法が提案されている（Thorsen and Kjesbu, 2001; Kurita and Kjesbu, 2009）。またTEPの簡便な代替指標も検討されている（Marshall et al., 1999, 2000）。

資源管理において、SSBよりも個体群の産卵量を正確に表す指標を探索する努力を払う必要がある。

7. 今後の研究の方向性

以上、親魚繁殖特性の変動が加入量に及ぼす影響を論じてきた。本論文の最初に提示した疑問「産卵親魚個体群の繁殖特性の変化は加入量に影響を及ぼすか？」に対して、「親魚繁殖特性は加入量を決定する要因の一つであることは間違いないであろう」と解答できるが、「その影響の仕方や程度は年によって異なることが予想される」というただし書きが必要である。親魚繁殖特性の影響が加入量へ反映される程度は、数多くある他の要因の影響との相対的な大きさに支配されると考えられる。Hutchings and Reynolds (2004) は、Atlantic cod資源が禁漁しても回復しないいくつかの原因を総説した。それらの原因は、社会的要因、生活史、Allee効果（親子関係に認められる逆補償的關係、すなわち、親あるいは産卵量が少なくなると加入成功率が減少する関係）、生息場所変化、種間関係（Frank et al., 2005; Trzcinski et al., 2006）、遺伝的变化（進化的応答、Reznick and Ghalambor, 2005; Law, 2007; 勝川・渡邊, 2010）、生態系の変化（Bundy and Fanning, 2005）などさまざまであり、その中の一つとして親魚の影響（maternal effect）が挙げられている。加入量を決定する要因は数多くあり、影響の仕方は変化することを念頭において、広い視野を持って研究する必要がある。

個体群繁殖特性が加入量に及ぼす機構として想定されているのは以下のとおりである。大型/高齢魚と小型/若齢魚の繁殖特性が質量ともに異なり、大型/高齢魚のほうが繁殖能力が優れ（たとえば相対産卵数が多い）時空間的に多様である（たとえば産卵期間が長い）。一方、仔稚魚の生残は時空間的に確率論的に変動する要素が強いため、個体群繁殖特性が多様であることが仔稚魚の生残確率を高め、安定させる。あるいは、大型/高齢個体の産卵が生残に好適な時空間で行われたり、卵質が優れていることが、直接加入量の増加につながることもあり得る。したがって個体群の中に大型/高齢魚が一定割合以上存在することあるいは大型/高齢魚の絶対数が多いことが、加入量の安定あるいは増加に寄与する。

このような仮説に対して多くの状況証拠が示されているが、実証的な研究は少ない。今後行うべき研究は、個体群繁殖特性の変動機構を解明しモデル化する研究、個体群産卵量の時空間分布が仔稚魚の生残に及ぼす過程の実証的な研究とモデル研究、および卵質が仔稚魚の成長生残に及ぼす影響に関する研究などである。繁殖特性研究では、まず個体レベルで繁殖特性変異の要因を明らかにして、その結果を結合して個体群レベルの繁殖特性変動モデルを構築することがゴールである。イメージはScott et al. (2006)のモデルに変数として環境要因を取り入れ、さらに産卵

場の空間変異を予測可能なモデル,あるいは環境および餌生物の動態をベースに成長を予測するモデル(たとえばNEMURO. FISH (Ito et al., 2004))に体長,栄養状態,環境に依存する繁殖特性の時空間的変異を組み込んだモデルである.個体の繁殖特性変異に関する研究では,飼育実験が有効な手段である(Thorsen et al., 2003; 栗田, 2006).また,野外調査では,個体レベルで経験環境,移動,摂餌生態,繁殖生態などに関する情報が得られるデータロガーの活用が期待される.個体群繁殖特性と仔稚魚の生残の関連づけは,強く望まれる研究分野である.ゴールのイメージは,上述した個体群繁殖特性変動モデルと生残ポテンシャルの時空間分布モデル(Allain et al., 2007a, 2007b)を結合したモデルである.パラメータや関数の精査,仔稚魚成長生残過程の細かい時空間スケールにおける現場研究(Oozeki et al., 2009),入出力(産卵-加入)の時空間分布ならびに仔稚魚の成長などに関する検証研究(Meekan and Fortier, 1996; Wright and Gibb, 2005; Secor, 2007)などが同時に求められる.卵質は仔稚魚の生残に影響を及ぼす要因の候補の一つである.野外においてどの程度影響しているのかを評価するのは難しいので,まず,飼育実験によるデータ蓄積が求められる.飼育実験では,親魚の遺伝的要因と可塑的要因を区別する実験設計を組み立てること(Green, 2008),野外の環境を考慮した環境条件下で飼育すること(Rideout et al., 2005b)が必要であろう.飼育実験による親魚繁殖特性の変動要因解明,および仔稚魚の成長・生残に及ぼす卵質の影響解明に関する研究は,日本の高い飼育技術に裏づけられた質の高い研究成果が輩出される可能性がある研究分野である.

今後,野外調査,飼育実験,モデル研究などにより,繁殖特性の時空間的分布や卵質と仔稚魚の生残を関連づけた研究が発展して,加入量変動機構の理解やより適切な資源管理目標の提示に役立つことを期待する.

引用文献

- Allain, G., P. Petitgas and P. Lazure (2007a) The influence of environment and spawning distribution on the survival of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) larvae in the Bay of Biscay (NE Atlantic) investigated by biophysical simulations. *Fish. Oceanogr.*, **16**, 506–514.
- Allain, G., P. Petitgas, P. Lazure and P. Grellier (2007b) Biophysical modelling of larval drift, growth and survival for the prediction of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay (NE Atlantic). *Fish. Oceanogr.*, **16**, 489–505.
- Begg, G. A. and G. Marteinsdottir (2000) Spawning origins of pelagic juvenile cod *Gadus morhua* inferred from spatially explicit age distributions: potential influences on year-class strength and recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **202**, 193–217.
- Begg, G. A. and G. Marteinsdottir (2002) Environmental and stock effects on spawning origins and recruitment of cod *Gadus morhua*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **229**, 263–277.
- Bellier, E., B. Planque and P. Petitgas (2007) Historical fluctuations in spawning location of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in the Bay of Biscay during 1967–73 and 2000–2004. *Fish. Oceanogr.*, **16**, 1–15.
- Berkeley, S. A., C. Chapman and S. M. Sogard (2004) Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. *Ecology*, **85**, 1258–1264.
- Beverton, R. J. H. and S. J. Holt (1957) On the dynamics of exploited fish populations. *Fishery Investigations. Series II*, **19**, 1–553.
- Brooks, S., C. R. Tyler and J. P. Sumpter (1997) Egg quality in fish: what makes a good egg? *Rev. Fish Biol. Fish.*, **7**, 387–416.
- Bundy, A. and L. P. Fanning (2005) Can Atlantic cod (*Gadus morhua*) recover? Exploring trophic explanations for the non-recovery of the cod stock on the eastern Scotian Shelf, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **62**, 1474–1489.
- Burton, M. P. M. (1994) A critical period for nutritional control of early gametogenesis in female winter flounder, *Pleuronectes americanus* (Pisces: Teleostei). *J. Zool. Lond.*, **233**, 405–415.
- Cardinale, M. and F. Arrhenius (2000) The influence of stock structure and environmental conditions on the recruitment process of Baltic cod estimated using a generalized additive model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **57**, 2402–2409.
- Clemmesen, C., V. Bühler, G. Carvalho, R. Case, G. Evans, L. Hauser, W. F. Hutchinson, O. S. Kjesbu, H. Mempel, E. Moksness, H. Otteraa, H. Paulsen, A. Thorsen and T. Svaasand (2003) Variability in condition and growth of Atlantic cod larvae and juveniles reared in mesocosms: environmental and maternal effects. *J. Fish Biol.*, **62**, 706–723.
- Frank, K. T., B. Petrie, J. S. Choi and W. C. Leggett (2005) Trophic cascade in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science*, **308**, 1621–1623.
- Green, B. S. (2008) Maternal effects in fish populations. *Adv. Mar. Biol.*, **54**, 1–105.
- Hjort, J. (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. P.-V. Reun. Cons. int. Explor. Mer*, **20**, 1–228.
- Houde, E. D. (2009) Emerging from Hjort's shadow. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, **41**, 53–70.
- Hsieh, C.-H., C. S. Reiss, J. R. Hunter, J. R. Beddington, R. M. May and G. Sugihara (2006) Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. *Nature*, **443**, 859–862.
- Hunter, J. R. and B. J. Macewicz (1985) Rates of atresia in the ovary of captive and wild northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.*, **83**, 119–136.
- Hutchings, J. A. and J. D. Reynolds (2004) Marine fish population collapses: consequences for recovery and extinction risk. *Bioscience*, **54**, 297–309.
- Ito, S., M. J. Kishi, Y. Kurita, Y. Oozeki, Y. Yamanaka, B. A. Megrey and F. E. Werner (2004) Initial design for a fish bioenergetics model of Pacific saury coupled to a lower trophic ecosystem model. *Fish. Oceanogr.*, **13** (Suppl. 1), 111–124.
- Jobling, M. (1994) *Fish Bioenergetics*. Chapman & Hall, London, 309 pp.
- Jørgensen, C., B. Ernande, Ø. Fiksen and U. Dieckmann (2006) The logic of skipped spawning in fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **63**, 200–211.
- 勝川木綿・渡邊良朗 (2010) 選択的漁獲による生活史の進化. *水産海洋研究*, **74** (特集号), 84–89.
- Kennedy, J., P. R. Witthames and R. D. M. Nash (2007) The concept of fecundity regulation in plaice (*Pleuronectes platessa*) tested on three Irish Sea spawning populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **64**, 587–601.
- Kennedy, J., P. R. Witthames, R. D. M. Nash and C. J. Fox (2008) Is fecundity in plaice (*Pleuronectes platessa* L.) down-regulated in response to reduced food intake during autumn? *J. Fish Biol.*, **72**, 78–92.
- Kjesbu, O. S. (1989) The spawning activity of cod, *Gadus morhua* L. *J. Fish Biol.*, **34**, 195–206.

- Kjesbu, O. S. (1994) Time of start of spawning in Atlantic cod (*Gadus morhua*) females in relation to vitellogenic oocyte diameter, temperature, fish length and condition. *J. Fish Biol.*, **45**, 719–735.
- Kjesbu, O. S. (2009) Applied fish reproductive biology: contribution of individual reproductive potential to recruitment and fisheries management. In: *Fish Reproductive Biology: Implications for Assessment and Management*, eds. T. Jakobsen, M. J. Fogarty, B. A. Megrey and E. Moksness, Wiley-Blackwell, Chichester, 293–333.
- Kjesbu, O. S., J. Klungsoyr, H. Kryvi, P. R. Witthames and M. Greer Walker (1991) Fecundity, atresia, and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48**, 2333–2343.
- Kjesbu, O. S., H. Kryvi and B. Norberg (1996b) Oocyte size and structure in relation to blood plasma steroid hormones in individually monitored, spawning Atlantic cod. *J. Fish Biol.*, **49**, 1197–1215.
- Kjesbu, O. S., H. Kryvi, S. Sundby and P. Solemdal (1992) Buoyancy variations in eggs of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in relation to chorion thickness and egg size: theory and observations. *J. Fish Biol.*, **41**, 581–599.
- Kjesbu, O. S., P. Solemdal, P. Bratland and M. Fonn (1996a) Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **53**, 610–620.
- Kjesbu, O. S., P. R. Witthames, P. Solemdal and M. Greer Walker (1998) Temporal variations in the fecundity of Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua*) in response to natural changes in food and temperature. *J. Sea Res.*, **40**, 303–321.
- 栗田 豊 (2006) 野外調査と飼育実験を併用した魚類の繁殖特性研究. 水産総合研究センター研究報告, 別冊**4**, 87–99.
- Kurita, Y. and O. S. Kjesbu (2009) Fecundity estimation by oocyte packing density formulae in determinate and indeterminate spawners: Theoretical considerations and applications. *J. Sea Res.*, **61**, 188–196.
- Kurita, Y., S. Meier and O. S. Kjesbu (2003) Oocyte growth and fecundity regulation by atresia of Atlantic herring (*Clupea harengus*) in relation to body condition throughout the maturation cycle. *J. Sea Res.*, **49**, 203–219.
- Lambert, T. C. (1990) The effect of population structure on recruitment in herring. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, **47**, 249–255.
- Lambert, Y., N. A. Yaragina, G. Kraus, G. Marteinsdottir and P. J. Wright (2003) Using environmental and biological indices as proxies for egg and larval production of marine fish. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, **33**, 115–159.
- Law, R. (2007) Fisheries-induced evolution: present status and future directions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **335**, 271–277.
- Leggett, W. C. and K. T. Frank (2008) Paradigms in fisheries oceanography. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **46**, 331–363.
- Marshall, C. T. (2009) Implementing information on stock reproductive potential in fisheries management: the motivation, challenges and opportunities. In: *Fish Reproductive Biology: Implications for Assessment and Management*, eds. T. Jakobsen, M. J. Fogarty, B. A. Megrey and E. Moksness, Wiley-Blackwell, Chichester, 395–420.
- Marshall, C. T., O. S. Kjesbu, N. A. Yaragina, P. Solemdal and Ø. Ulltang (1998) Is spawner biomass a sensitive measure of the reproductive and recruitment potential of Northeast Arctic cod? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **55**, 1766–1783.
- Marshall, C. T., C. L. Needle, A. Thorsen, O. S. Kjesbu and N. A. Yaragina (2006) Systematic bias in estimates of reproductive potential of an Atlantic cod (*Gadus morhua*) stock: implications for stock-recruit theory and management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **63**, 980–994.
- Marshall, C. T., L. O' Brien, J. Tomkiewicz, F. W. Köster, G. Kraus, G. Marteinsdottir, M. J. Morgan, F. Saborido-Rey, J. L. Blanchard, D. H. Secor, P. J. Wright, N. V. Mukhina and H. Björnsson (2003) Developing alternative indices of reproductive potential for use in fisheries management: case studies for stocks spanning an information gradient. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, **33**, 161–190.
- Marshall, C. T., N. A. Yaragina, B. Ådlandsvik and A. V. Dolgov (2000) Reconstructing the stock-recruit relationship for Northeast Arctic cod using a bioenergetic index of reproductive potential. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **57**, 2433–2442.
- Marshall, C. T., N. A. Yaragina, Y. Lambert and O. S. Kjesbu (1999) Total lipid energy as a proxy for total egg production by fish stocks. *Nature*, **402**, 288–290.
- Marteinsdottir, G. and G. A. Begg (2002) Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables required for estimation of reproductive potential in Atlantic cod *Gadus morhua*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **235**, 235–256.
- Marteinsdottir, G., B. Gunnarsson and I. M. Suthers (2000) Spatial variation in hatch date distributions and origin of pelagic juvenile cod in Icelandic waters. *ICES J. Mar. Sci.*, **57**, 1182–1195.
- Marteinsdottir, G. and A. Steinarsson (1998) Maternal influence on the size and viability of Iceland cod *Gadus morhua* eggs and larvae. *J. Fish. Biol.*, **52**, 1241–1258.
- Marteinsdottir, G. and K. Thorarinnsson (1998) Improving the stock-recruitment relationship in Icelandic cod (*Gadus morhua*) by including age diversity of spawners. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **55**, 1372–1377.
- Meekan, M. G. and L. Fortier (1996) Selection for fast growth during the larval life of Atlantic cod *Gadus morhua* on the Scotian Shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **137**, 25–37.
- Motos, L., A. Uriarte and V. Valencia (1996) The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Sci. Mar.*, **60** (Suppl. 2), 117–140.
- Murua, H. and F. Saborido-Rey (2003) Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, **33**, 23–31.
- 虫明敬一・藤本 宏・新間脩子 (1993) ブリふ化仔魚の活力判定の試み. 水産増殖, **41**, 339–344.
- Myers, R. A. and N. J. Barrowman (1996) Is fish recruitment related to spawner abundance? *Fish. Bull.*, **94**, 707–724.
- Nishimura, A., T. Hamatsu, O. Shida, I. Mihara and T. Mutoh (2007) Inter-annual variability in hatching period and early growth of juvenile walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the Pacific coastal area of Hokkaido. *Fish. Oceanogr.*, **16**, 229–239.
- Oozeki, Y., A. Takasuka, H. Okamura, H. Kubota and R. Kimura (2009) Patchiness structure and mortality of Pacific saury *Cololabis saira* larvae in the northwestern Pacific. *Fish. Oceanogr.*, **18**, 328–345.
- Ottersen, G., D. Ø. Hjernmann and N. C. Stenseth (2006) Changes in spawning stock structure strengthen the link between climate and recruitment in a heavily fished cod (*Gadus morhua*) stock. *Fish. Oceanogr.*, **15**, 230–243.
- Planque, B., E. Bellier and P. Lazure (2007) Modelling potential spawning habitat of sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay. *Fish. Oceanogr.*, **16**, 16–30.
- Reznick, D. N. and C. K. Ghalambor (2005) Can commercial fishing cause evolution? Answers from puppies (*Poecilia reticulata*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **62**, 791–801.
- Ricker, W. E. (1954) Stock and recruitment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **11**, 559–621.
- Rideout, R. M., G. A. Rose and M. P. M. Burton (2005a) Skipped spawning in female iteroparous fishes. *Fish. Fish.*, **6**, 50–72.
- Rideout, R. M., E. A. Trippel and M. K. Litvak (2005b) Effects of egg size, food supply and spawning time on early life history success of haddock *Melanogrammus aeglefinus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **285**, 169–180.
- Rijnsdorp, A. D. (1990) The mechanism of energy allocation over reproduction and somatic growth in female North Sea plaice, *Pleuronectes*

- platessa* L. Neth. J. Sea Res., **25**, 279–290.
- Robb, A. P. (1982) Histological observations on the reproductive biology of the haddock, *Melanogrammus aeglefinus* (L.). J. Fish Biol., **20**, 397–408.
- Schultz, E. T. (1993) The effect of birth date on fitness of female dwarf perch, *Micrometrus minimus* (Perciformes: Embiotocidae). Evolution, **47**, 520–539.
- Scott, B. E., G. Marteinsdottir, G. A. Begg, P. J. Wright and O. S. Kjesbu (2006) Effects of population size/age structure, condition and temporal dynamics of spawning on reproductive output in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Ecol. Model., **191**, 383–415.
- Secor, D. H. (2007) The year-class phenomenon and the storage effect in marine fishes. J. Sea Res., **57**, 91–103.
- 清水昭男 (2006) 魚類の生殖周期と水温等環境条件との関係. 水産総合研究センター研究報告, 別冊4, 1–12.
- Skjæraasen, J. E., T. Nilsen and O. S. Kjesbu (2006) Timing and determination of potential fecundity in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., **63**, 310–320.
- Slotte, A. and Ø. Fiksen (2000) State-dependent spawning migration in Norwegian spring-spawning herring. J. Fish Biol., **56**, 138–162.
- 高野和則 (1989) 卵巣の構造と配偶子形成. 「水族繁殖学」隆島忠夫・羽生 功編, 緑書房, 東京, 3–34.
- 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.
- Thorpe, J. E., M. Mangel, N. B. Metcalfe and F. A. Huntingford (1998) Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. Evol. Ecol., **12**, 581–599.
- Thorsen, A. and O. S. Kjesbu (2001) A rapid method for estimation of oocyte size and potential fecundity in Atlantic cod using a computer-aided particle analysis system. J. Sea Res., **46**, 295–308.
- Thorsen, A., C. T. Marshall and O. S. Kjesbu (2006) Comparison of various potential fecundity models for north-east Arctic cod *Gadus morhua*, L. using oocyte diameter as a standardizing factor. J. Fish Biol., **69**, 1709–1730.
- Thorsen, A., E. A. Trippel and Y. Lambert (2003) Experimental methods to monitor the production and quality of eggs of captive marine fish. J. Northw. Atl. Fish. Sci., **33**, 55–70.
- Trippel, E. A. (1998) Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic cod. Trans. Amer. Fish. Soc., **127**, 339–359.
- Trippel, E. A., O. S. Kjesbu and P. Solemdal (1997) Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. In: Early Life History and Recruitment in Fish Populations, eds. R. C. Chambers and E. A. Trippel, Chapman & Hall, London, 31–62.
- Trzcinski, M. K., R. Mohn and W. D. Bowen (2006) Continued decline of an Atlantic cod population: how important is gray seal predation? Ecol. Appl., **16**, 2276–2292.
- 靄田義成 (1992) カタクチイワシの成熟・産卵と再生産力の調節に関する研究. 水産工学研究所研究報告, **13**, 129–168.
- Vallin L. and A. Nisling (2000) Maternal effects on egg size and egg buoyancy of Baltic cod, *Gadus morhua*: implication for stock structure effects on recruitment. Fish. Res., **49**, 21–37.
- Ware, D. M. and R. W. Tanasichuk (1989) Biological basis of maturation and spawning waves in Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., **46**, 1776–1784.
- Witthames, P. R. and C. T. Marshall (2008) The importance of reproductive dynamics in fish stock assessments. In: Advances in Fisheries Science: 50 Years on from Beverton and Holt, eds. A. Payne, J. Cotter and T. Potter, Blackwell, Oxford, 306–324.
- Wright, P. J. and F. M. Gibb (2005) Selection for birth date in North Sea haddock and its relation to maternal age. J. Anim. Ecol., **74**, 303–312.
- 谷津明彦 (2010) 繁殖特性を考慮した水産資源管理. 水産海洋研究, **74** (特集号), 90–93.
- 米田道夫 (2010) 繁殖特性の変異が加入量に及ぼす影響—Atlantic cod *Gadus morhua* を例に. 水産海洋研究, **74** (特集号), 19–26.
- Yoneda, M. and P. J. Wright (2005) Effects of varying temperature and food availability on growth and reproduction in first-time spawning female Atlantic cod. J. Fish. Biol., **67**, 1225–1241.

Appendix

本報告で使われた用語の定義および用語間の関係を整理する (Table A1). なお, この分野の研究は1990年代後半より急速に進展したため, 用語の中には日本語として定着していない語がいくつかある. そのような用語は, 表中に“*”を付した.

A1. 成熟

魚類の卵形成過程は以下のとおりである (小林・足立, 2002). 減数分裂を開始した卵原細胞 (oogonium) を卵母細胞 (oocyte) と呼ぶ. 卵母細胞は一次成長期, 二次成長期 (前卵黄形成期および卵黄形成期), 成熟期 (最終成熟期) を経て, 排卵 (ovulation) される. 排卵された細胞を卵 (egg) と呼ぶ. 成熟期の卵母細胞は, 核移動 (germinal vesicle migration), 核崩壊 (germinal vesicle breakdown; GVBD) が認められ, 多くの魚種では卵黄球の融合, 吸水 (hydration)などを伴う.

生理学では, “成熟”は成熟期 (maturation phase), すなわち核移動の開始から排卵までの過程を意味する. つまり, 卵母細胞レベルでの表現である. これに対して, 資源学では, 卵巣が肥大・成長する期間を“成熟 (developing, maturing, または mature)”と呼び, この期間は生理学的には卵母細胞の二次成長期 (secondary growth phase) と成熟期に対応する. このように, 生理学と資源学では“成熟”の意味するところが一致しない. しかし, どちらの分野でも一般的に使われている用語であるので, 本報告では, 卵母細胞に関する記述では最終成熟期のみを“成熟”と表現し, 二次成長期は“卵黄形成 (vitellogenesis または yolk formation) 期”と表現した. 一方, 個体あるいは個体群に関する記述では, 二次成長期と最終成熟期を合わせて“成熟”と表現した.

A2. 産卵数

個体群の産卵量を推定すること, 海域に分布する卵の総量から親魚資源量を推定することなどの目的のため, 個体あるいは個体群の産卵量の変異および変異を産み出す要因や産卵数調節様式に関する研究が, 近年盛んに行われている. その過程で, 用語が整理された (Murua et al., 2003; Kjesbu, 2009).

孕卵数 (ようらんすう; fecundity) は成熟過程のある時点における卵黄形成期および最終成熟期の卵母細胞数である. 魚種によっては, 卵母細胞が成熟過程で退行細胞 (atresia) となり再吸収されることがある. この場合, 実

Table A1. Definitions and Japanese terms related to reproductive biology and fisheries management.

Term (abbreviation)	Japanese term	Definition (in Japanese)
Fecundity	孕卵数	成熟過程のある時期において、卵黄を蓄積している卵母細胞の数
Potential fecundity	孕卵数, 潜在的産卵数*	(同上, 主にタイプAおよびBの魚種に用いられる)
Realized fecundity	産卵数	1産卵期において実際に産卵された卵の数
Relative fecundity	相対孕卵数	成熟過程のある時期において卵黄を蓄積している卵母細胞の数を、体重または卵巣除去体重で除した数
Relative potential fecundity	相対孕卵数, 潜在的相対産卵数*	(同上, 主にタイプAおよびBの魚種に用いられる)
Relative realized fecundity	相対産卵数	1産卵期において実際に産卵された卵の数を、体重または卵巣除去体重で除した数
Batch fecundity	バッチ産卵数, 1回当たり産卵数	1回の産卵で産み出される卵の数, 排卵直前の卵巣内における吸水卵母細胞の数から推定される
Atresia	閉鎖(卵)濾胞, 退行卵(母細胞)	成長(発達)途上で死亡, 閉鎖し, 吸収されつつある卵母細胞
Determinate spawner	産卵数事前決定型産卵*	産卵期中に新たな卵黄蓄積細胞の形成が生じないために, 当該産卵期における最大産卵数が産卵期の開始時期以前に決定する魚種
Indeterminate spawner	産卵数事前非決定型産卵*	産卵期中に新たな卵黄蓄積細胞の形成が生じるために, 当該産卵期における最大産卵数が産卵期の開始時期以前に決定しない魚種
Capital breeder	蓄積栄養依存型産卵*	産卵期以前に体に蓄積した栄養(エネルギー)を用いて卵を生産する生物
Income breeder	摂取栄養依存型産卵*	産卵期中に摂取した栄養(エネルギー)を用いて卵を生産する生物
Recruit spanwer	初回産卵個体	生涯で初めての産卵期に産卵している個体
Repeat spawner	経産(卵)個体	過去の産卵期に産卵を経験している産卵個体
Stock reproductive potential (SRP)	個体群繁殖能力*	産卵親魚個体群が有している再生産能力, 産卵量, 産卵時期, 卵質などを含んだ再生産能力の概念
Spawning stock biomass (SSB)	産卵親魚量	産卵親魚個体群の総重量
Total egg production (TEP)	個体群総産卵量	ある産卵期に産卵親魚個体群によって産み出される卵の総数

See Murua et al. (2003) and Kjesbu (2009) for references of terms.

* Newly proposed Japanese terms in this paper.

際の産卵数 (realized fecundity)は孕卵数よりも少なくなる(下方調節; down-regulation)。日本語では, potential fecundityを孕卵数, realized fecundityを産卵数と区別している。意味を正確に表すという観点から, potential fecundityに対して, 潜在的産卵数という語も使用可能であろう。また, “relative” という語は, 単位体重当たりという意味である。体重は, 卵巣重量を含む場合と含まない場合などがあり, 統一されていない。

本文で説明した成熟・産卵タイプAおよびBに属する魚種では, 成熟過程において孕卵数の下方調節が生じることがあるので, 個体の産卵数は産卵期の直前に調査することが望ましい。なお, タイプBにおいては, 産卵期中も下方調節が生じることがある。一方, タイプCに属する魚種では, 1回当たり産卵数(バッチ産卵数; batch fecundity)と

産卵回数を用いて, 産卵期の総産卵数を推定する。一般的に, 総産卵数は孕卵数より多い。なお, バッチ産卵数や産卵回数は, 産卵期中の水温や餌料密度などの環境にตอบสนองして変化する。

A3. 個体群繁殖特性

親子関係(stock-recruitment関係)の解析において, “親”は個体群繁殖能力(SRP, Table A1)の指標値を用いる。SRPは個体群が有する繁殖能力の概念であり, 産卵量の時空間分布, 卵質など, 卵, 仔稚魚の生残に影響するすべての繁殖特性を表す(Trippel, 1999)。従来, 産卵親魚量(SSB)がSRPの指標値として用いられてきたが, 魚の体重と1産卵期における産卵数が比例しないことから, SSBはSRPの指標として十分でないことが指摘されている(Marshall, 2009)。SSBにとって代わるSRPの指標がいくつ

か検討されているが、最も一般的な指標が個体群総産卵量 (TEP) である。TEPは当該産卵期に個体群が産卵する総量である。TEPはSRPの量の指標であるが、産卵場、産卵時期、卵質など、SRPの質を表す指標としては、年齢組成や体長組成が注目されている。

引用文献

- Kjesbu, O. S. (2009) Applied fish reproductive biology: contribution of individual reproductive potential to recruitment and fisheries management. In. *Fish Reproductive Biology: Implications for Assessment and Management*, eds. T. Jakobsen, M., J. Fogarty, B. A. Megrey and E. Moksness, Wiley-Blackwell, Chicester, 293–333.
- 小林牧人・足立伸次 (2002) 生殖. 「魚類生理学の基礎」会田勝美編, 恒星社厚生閣, 東京, 155–184.
- Marshall, C. T. (2009) Implementing information on stock reproductive potential in fisheries management: the motivation, challenges and opportunities. In. *Fish Reproductive Biology: Implications for Assessment and Management*, eds. T. Jakobsen, M. J. Fogarty, B. A. Megrey and E. Moksness, Wiley-Blackwell, Chicester, 395–420.
- Murua, H., G. Kraus, F. Saborido-Rey, P. R. Witthames, A. Thorsen and S. Junquera (2003) Procedures to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive strategy. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, **33**, 33–54.
- Trippel, E. A. (1999) Estimation of stock reproductive potential: history and challenges for Canadian Atlantic gadoid stock assessments. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, **25**, 61–81.