

< 総説論文 >

マサバ太平洋系群の繁殖特性の変化とその個体群動態への影響

渡邊千夏子

Changes in the reproductive traits of the Pacific stock of chub mackerel *Scomber japonicus* and their effects on the population dynamics

Chikako WATANABE

The Pacific stock of chub mackerel *Scomber japonicus* has declined in abundance since the 1970s and its recruitment has become more variable. A marked increase in length-at-age and a decline in age-at-maturity coincidentally occurred with the population decline. The peak spawning period shifted from April to May/June and became less concentrated to the peak period. In addition to decline in abundance, dominance of young adults of age 2 and 3 in the spawning may have deteriorated the spawning potential of the Pacific stock of chub mackerel.

Key words: maturity ogive, *Scomber japonicus*, growth, spawning

1. はじめに

マサバ *Scomber japonicus* 太平洋系群の資源量は、1970年代における300万トン以上の高水準から減少し、1990年代初めには10万トン程度と減少した(渡邊ほか, 2008, Fig. 1). 資源量が低水準となった1990年代以降は、1992年級群、1996年級群、2004年級群など卓越年級群の存在が際立っている(Fig. 2). 発生から漁獲加入までの生残率の指標として用いられる再生産成功率(RPS=加入尾数/親魚量)は1970-1980年代は安定していたが、1988年以降、年変動が大きくなった(渡邊ほか, 2008, Fig. 2). 資源量の減少と同時に、年々の加入尾数が大きく変動し不安定になったといえる。

資源量の減少に伴って、成長の加速や、成熟年齢の低下が起こることは多くの魚種で報告されており、資源管理においてもそれらの変化を考慮する必要があることが指摘されている(Murawski et al., 2001). これらの生態的变化は可塑的な補償的応答であるという考え方(Stearns, 1989)と、遺伝的变化を伴う進化的応答である(Heino, 1998)という考え方がある。後者は高い漁獲圧によって人為選択が生じ、若齢小型で成熟し、その結果産卵能力が低いという

好ましくない繁殖特性が遺伝的に固定されてしまうという考え方であり、資源管理上深刻な問題とされる。

資源の減少過程で繁殖特性になんらかの変化があった

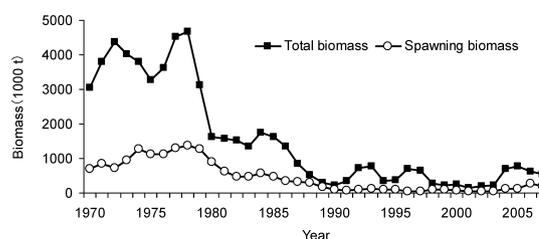


Figure 1. Total and spawning biomass of the Pacific stock of chub mackerel *Scomber japonicus* estimated by virtual population analysis (VPA, after Watanabe et al., 2008).

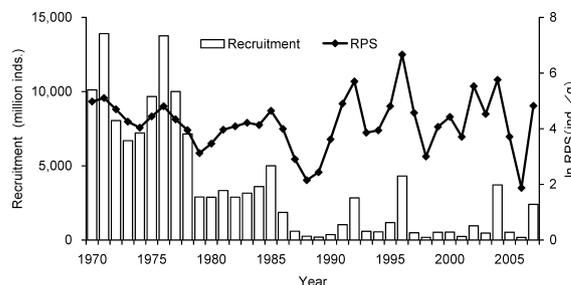


Figure 2. Recruitment and spawning per recruitment of the Pacific stock of chub mackerel *Scomber japonicus* (after Watanabe et al., 2008). Strong year-classes occurred in 1992, 1996, 2004 and 2007 in recent year.

2008年11月28日受付, 2009年12月3日受理

(独) 水産総合研究センター中央水産研究所

National Research Institute of Fisheries Science, Fisheries Research Agency, 2-12-4 Fukuura, Kanazawa, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan

falconer@affrc.go.jp

か、これらの変化は再生産にどのような影響を与えるか、それは遺伝的に固定されたものなのか、という問題は、資源管理を考えるうえで重要な問題である。これらの問題をすべて明らかにするには、産卵親魚の生物学的特性に関する精度の高いデータが長期間にわたって蓄積される必要があり、これまでのデータ蓄積に基づいてそのような解析が可能であるかどうか整理しておく必要があると考える。

2. マサバ太平洋系群の生活史の概要

マサバは分離浮性卵を産む多回産卵魚である。一産卵期に複数回産卵し、かつ生涯に繰り返し産卵する（渡部，1970など）。成熟を開始する尾叉長（以下、単に体長とする）は約30 cmである。かつては3歳（渡部，1970）とされていた成熟開始年齢は、現在では2歳（渡邊ほか，2008）へと若齢化したと考えられている。成熟開始年齢と体長については、後に詳しく述べる。

産卵場は伊豆諸島北部の島周り-鹿島灘海域が中心であり（渡部，1970; 渡邊ほか，2008など）、伊豆諸島以西の熊野灘-薩南海域沿岸域でも産卵が認められる。

ふ化後の仔魚は黒潮および黒潮統流により、索餌場である黒潮親潮移行域-親潮域に輸送されて北西太平洋に広く分布する。夏から秋にかけて徐々に沿岸域へと回遊し、秋-冬季に常磐海域でまき網漁業の漁獲対象となる。冬季は常磐-鹿島灘海域で越冬する。越冬後は北上して移行域北部-親潮域の索餌場に分布し、秋には南下する。1歳魚と2歳魚の多くは常磐-鹿島灘海域に冬季にとどまり、2歳魚の一部と3歳魚以上は産卵場へ南下回遊する（渡邊ほか，2008）。

3. 成長・成熟特性の変化

マサバ太平洋系群の産卵開始年齢は、資源量の減少に伴い変化したことは経験的に知られていた。Watanabe and Yatsu (2004, 2006) は、マサバ太平洋系群について1970年代からの生物測定データと年齢査定データを用い、資源量高水準期から低水準期までの毎年の年齢別平均体長、50%成熟体長、50%成熟年齢を明らかにした。

各年齢の平均体長は1970年以降増加傾向を示した。Fig. 3には傾向が明瞭であった0-2歳魚の平均体長の経年変化を示した。0歳魚の平均体長は、加入尾数が著しく減少した1979年と1988年に、1歳魚と2歳魚の平均体長は1989-1990年に、特に大きく増加した。これらの変化は、それぞれの年齢の資源尾数および春季の三陸海域の水温を説明変数とするモデルで再現することができた（Watanabe and Yatsu, 2004）。各年齢の資源尾数は平均体長と負の関係が認められ、密度依存的な影響と考えられた。春季の三陸海域の水温と平均体長にも負の関係が認められた。これは、春季の三陸海域の水温が低い年は、親潮の勢力が強クマサバにとって餌料環境が好適であったため成長により影響を

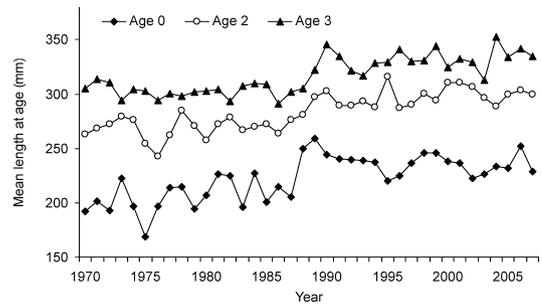


Figure 3. Changes in mean fork length at age-0, -1, and -2 during 1970-2007 (revised after Watanabe and Yatsu, 2004).

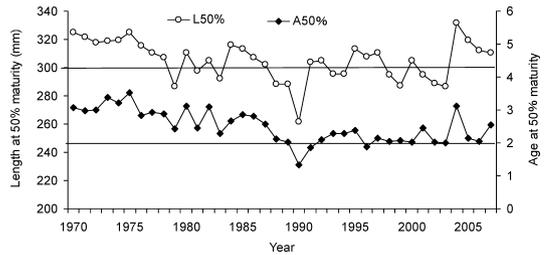


Figure 4. Interannual variability in the length at 50% maturity (closed symbols) and age at 50% maturity (open symbols) (revised after Watanabe and Yatsu, 2006).

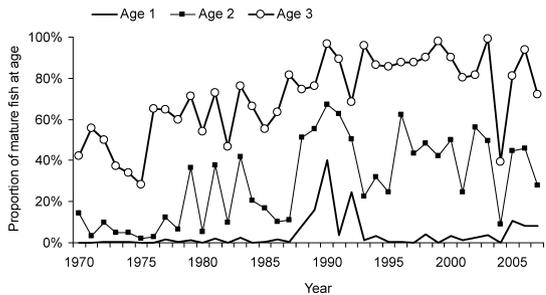


Figure 5. Interannual variability in the proportion of mature females of chub mackerel at ages 1-3 between 1970 and 2007 (revised after Watanabe and Yatsu, 2006).

与えたと考えられた。

50%成熟体長は、1970年代は32 cm前後であったが、1979年以降は30 cm前後へと小型化した。近年は再び31 cm前後とやや大きくなっている（Fig. 4）。50%成熟年齢は、1970年代は3歳、1979年以降は2歳と3歳間で変動を繰り返し、1988年以降は2歳へと低下した（Fig. 4）。

成熟割合を年齢別にみると2歳魚の成熟割合の増加が著しく、1970年代には数%だったが、1980年代から徐々に高くなり、近年は2004年を除き20-70%となった（Fig. 5）。

各年齢の成熟割合の変化は、年齢、資源量、対象年齢群の体長および産卵場水温を説明変数とするモデルで再現す

ることができた (Watanabe and Yatsu, 2006). 年齢, 体長, 産卵場の水温は正の関係が, 資源量は負の関係がそれぞれ認められた. 産卵場水温は成熟割合と正の関係がみられ, 特に1歳魚の成熟割合への影響が強かったことから, 産卵場における高水温が若齢魚の成熟を促す可能性が示唆された. 産卵親魚群の年齢構成をみると, 高水準期には3-4歳魚が中心で, 5-6歳も産卵に寄与していたが, 低水準期の現在は2-3歳魚が中心となり, 1990年代以降, 産卵親魚群はその量を減少させただけでなく, 年齢構成が著しく若齢に偏るようになったことがわかった (Watanabe and Yatsu, 2006).

50%成熟体長/年齢を調べるには, 体長階級ごとに成熟個体と未成熟個体の比率を調べる必要がある. 成熟個体であるか否かの判断は組織学的手法によることが確実であるが, 個体別の組織学的な卵巣観察データは限られている. そのため Watanabe and Yatsu (2006) では, 個体別の生殖腺重量指数 (生殖腺重量/体長³と定義, 以下KGとする) を用いて成熟個体であるか否かを判断した. 筆者らは1996-1999年までの卵巣を組織学的に観察し, KG \geq 3の個体では卵黄胞期以前の卵母細胞を持つ個体がほぼみられなくなることを確認した. この結果から, いずれの年でも, 成熟が十分に進行した産卵の最盛期においては, KG \geq 3の個体は成熟個体であると仮定して解析を行った. この方法では, 1) KG $<$ 3の個体のうち, 今後成熟する個体あるいはすでに産卵を終えた個体も未成熟とみなしてしまう可能性がある, 2) KG値と成熟段階の関係が年によって変化する可能性がある, などの問題がある. 1) については産卵期の初期および後期のデータを解析に含めないことである程度対処できると考えられるが, 2) については今後データも蓄積して検討する必要がある.

以上のようにマサバ太平洋系群においては, 資源量の減少に伴って成長が早まり, かつ成熟年齢が低下したことが明らかになった. Watanabe and Yatsu (2004, 2006) では, これらの変化は密度依存および環境の変化に応じた可塑的な応答と判断した. 一方マサバ太平洋系群の資源量変動要因については, 再生産成功率が海洋環境, マサバ自身の資

源量およびマイワシ *Sardinops melanostictus* 資源の影響を受けることが報告されている (Yatsu et al., 2005) ほか, 高い漁獲圧がかかったことも要因のひとつと考えられており (渡邊ほか, 2008), 不可逆的な進化的応答が生じた可能性も否定できない. 本報告で示した成長や成熟過程の変化が補償的応答であるか, 進化的応答であるか解析するには, 過去にさかのぼった個体別の年齢データが必要であるが (Barot et al., 2004), 年齢データが個体別に整備されているのは1995年以降であり解析には限界がある. どの程度まで解析が可能か検討するとともに, 年齢データの採取を今後も継続することが重要である.

4. 産卵生態の変化

成熟年齢や産卵親魚群の年齢構成の変化に伴い, 実際の産卵にはどのような変化が現れただろうか. 水産総合研究センターが整備した卵稚仔データベース (Oozeki et al., 2007) から, サバ属卵の月別産卵量の経年変化をみると, 産卵量が200兆粒以上であった1970年から1981年までは, 卵の出現のピークは安定して4月であり, 4月の産卵量が年間総産卵量の5割以上を占めていた (Fig. 6). 1988年以降は, 卵が2-8月に出現し, 産卵量のピークは5-6月とやや遅れた. また1ヶ月の産卵量が年間総産卵量の5割以上を占める年は少なくなった. 高水準期は, 4月に集中的に産卵していたが, 低水準期はそのような集中的な産卵が行われなくなったことがうかがえる (Fig. 6). なお, ここで示した産卵量はマサバ卵とゴマサバ *Scomber australasicus* 卵を区別していないが, 資源量の変化との対応からみて, サバ属産卵量の推移はマサバの産卵量の推移を反映していると考えてよい.

岡部ほか (2004) は親魚の成熟状況から産卵期間の変化について検討している. 宇佐美 (1969) の基準に従い, KGから定義される産卵前期-産卵後期を産卵期として産卵期の長さの経年変化を調べた. 1970年代は, 産卵期は3-5月が中心であり, その期間は1-3ヶ月間であったのに対し, 1990年代に入ると, 全体に産卵の終了が遅くなったほか, 産卵期間が3ヶ月以上と長期間にわたる年もあれ

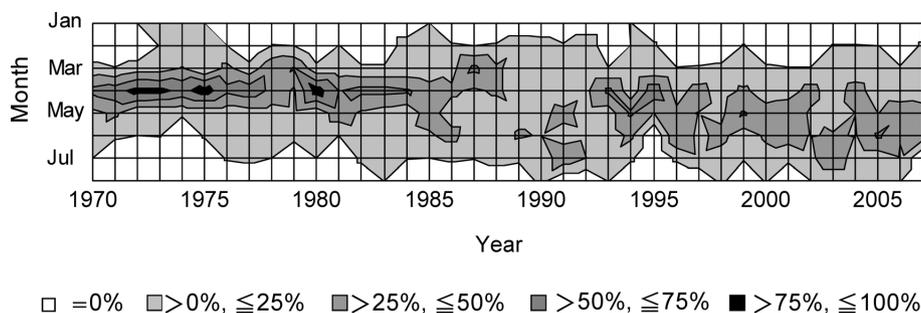


Figure 6. Proportion (%) of monthly egg production in annual egg production of scombers (*Scomber japonicus* and *Scomber australasicus*) during 1970-2007.

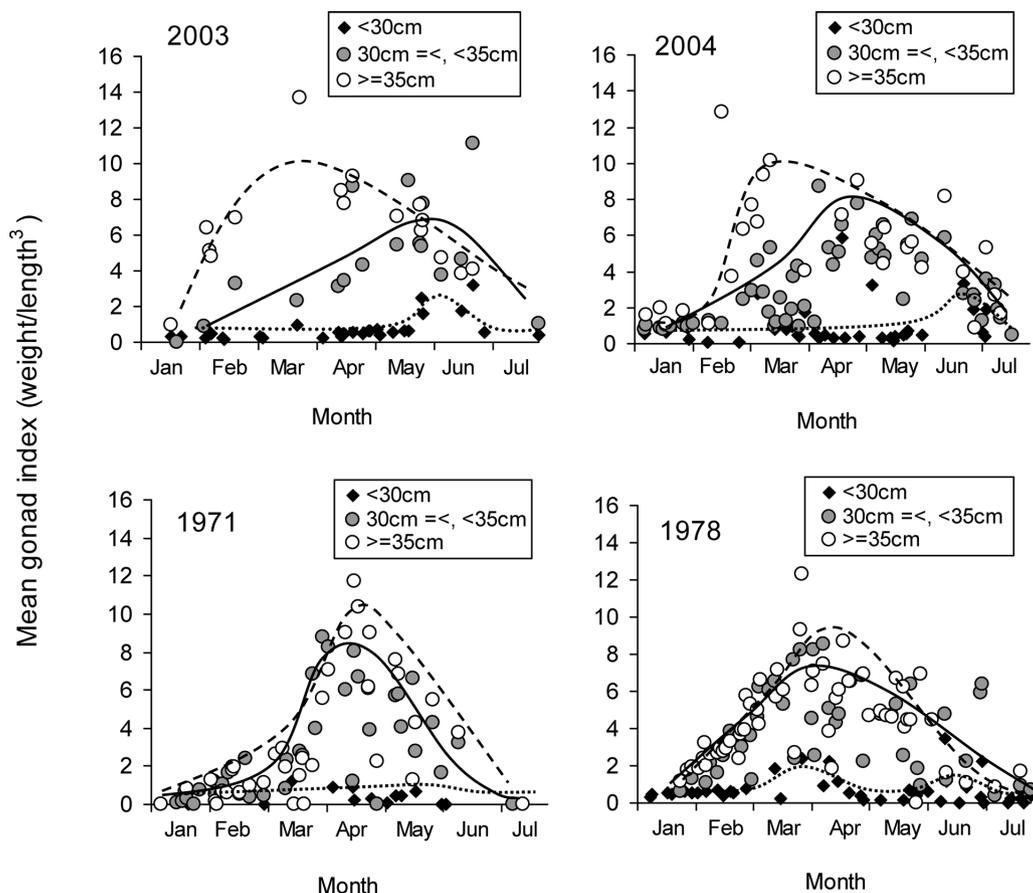


Figure 7. Daily changes of mean gonad index ($KG = \text{gonad weight}/\text{length}^3$) of fish samples in the period of low (2003 and 2004) and high (1971 and 1978) abundance. Dashed lines, solid lines and dotted lines show the tendencies of KG changes for the fish more than 35 cm FL, between 30 cm FL and 35 cm FL, and less than 30 cm FL, respectively.

ば、2ヶ月程度の年もあるなど不安定になったことを明らかにした。産卵前期と後期の境界である産卵のピークは、明瞭ではないが4月から5月へと遅くなった。産卵期が長期化するとともに年変動が大きく不安定になったことなどは、卵の出現様式と類似している。

さらに岡部ほか（2004）、池上ほか（2004）は2003年に得られた標本についてKGの日別変化を年齢別・体長別に解析し、若齢で小型の産卵魚は高齢で大型の産卵魚より生殖腺の発達が遅く、産卵期間が短かったことを明らかにした。

Fig. 7は低水準期の2003年および2004年と、高水準期の1971年および1978年について、得られた標本を体長30 cm未満、30 cm以上35 cm未満、35 cm以上に区分し、それぞれの体長区分について日別に平均したKGの推移である。2003年についてみると、35 cm以上の個体は2月ころからKGが上昇し、3-6月にかけて高い値を示した。30-35 cmの個体のKGは35 cm以上の個体より遅れて上昇し、4-6月ころに最も高くなった。30 cm以下の個体は、6-7月にKG

の上昇がみられた。

親魚群全体としてはKGの推移に明瞭なピークがみられず、2-7月に分散して産卵していたことが伺える。このような年は低水準期にしばしばみられ、1988年、1991-1993年、および2002年、2004年（Fig. 7）などで顕著であった。

高水準期の例として1971年と1978年（Fig. 7）をみると、30-35 cmの個体のKGは、35 cm以上の個体と同調して高まり4月にピークに達した後、低下した。30 cm以下の個体のKGは産卵期を通じて低いまま推移していた。高水準期はこのように30 cm以上の個体の成熟が同調して進行し、親魚群全体としてのKGの推移には明瞭なピークが認められ、同調して集中的に産卵していたことがうかがえる。このような傾向は1987年まで明瞭であった。

高水準期と低水準期を比較すると30-35 cmの個体の成熟様式が異なっていた。前述の成長の変化を考慮すると、高水準期では30-35 cmの個体は3歳が中心（宇佐美, 1969; Watanabe and Yatsu, 2006）であったが、低水準期に

は2歳になったと考えられる (Watanabe and Yatsu, 2006). Trippel et al. (1997) によると, Atlantic cod *Gadus morhua* やノルウェーの Atlantic herring *Clupea harengus* では, 大型で高齢の魚ほど早い時期から産卵を開始し, 遅くまで産卵を継続させることが知られている. マサバ太平洋系群については, 30–35 cm の群が同じ体長ではあってもその主体が3歳魚から2歳魚へと若齢化したことで, 成熟・産卵が35 cm 以上の高齢・大型個体より遅れるようになり, 全体として産卵が分散するようになったのではないだろうか.

清水 (2006) は, 魚類の成熟・産卵過程には水温や日長といった環境要因が強く影響していることを明らかにしており, マサバ太平洋系群の産卵期の変化には環境要因も影響していると考えられるが, まだ十分検討されていない. 親魚群の年齢組成の変化に加え, 環境要因がどのような影響を及ぼしたかについては今後検討すべき課題である.

5. 個体群動態への影響

資源量の減少に伴い, 成長が速くなり成熟年齢が低下したことは, 親魚量の減少を補償したといえる. 同時に若齢魚が遅れて産卵に加わることで産卵期が長期化したことは, 産卵期間中の短期的な環境変動に対し加入失敗のリスクを分散できるとも考えられる. 岡部ほか (2004) は, 1992年, 1996年, 2004年はさまざまな年齢の魚が産卵に加わったことにより産卵が長期化し, 卓越年級群の発生につながったと考察している.

しかし若齢の親魚の再生産能力は大型・高齢の親魚に劣るという報告がある (Trippel, 1995; Trippel et al., 1997; Marshall et al., 1998). マサバ太平洋系群において4月の集中的な産卵がみられなくなり, 産卵量の減少だけでなく産卵時期が不安定になったことも, 大型・高齢の親魚の減少に起因すると推察される. この産卵時期の不安定さが, 再生産成功率の不安定さにつながっているのではないだろうか. 安定した再生産を目指すためには単に親魚量の回復のみならず, 大型・高齢魚が産卵親魚群に占める比率を高めていくことも重要であると考えられる.

引用文献

Barot, S., M. Heino, L. O'Briens and U. Dickmann (2004) Long-term trend in the maturation reaction norm of two cod stocks. *Ecol. Appl.*, **14**, 1257–1271.

- Heino, M. (1998) Management of evolving fish stocks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **55**, 1971–1982.
- 池上直也・岡部 久・平井一行・渡邊千夏子 (2004) マサバ2002年級群の成熟状況. 2004年度水産海洋学会研究発表大会講演要旨集, p. 21.
- Marshall, C. T., O. S. Kjesbu, N. A. Yaragina, P. Solmendal 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.
- Murawski, S. A., P. J. Rago and E. A. Trippel (2001) Impacts of demographic variation in spawning characteristics on reference points for fishery management. *ICES J. Mar. Sci.*, **58**, 1002–1014.
- 岡部 久・池上直也・平井一行 (2004) 関東近海のマサバ産卵期の経年変化と成熟個体の特徴. 2004年度水産海洋学会研究発表大会講演要旨集, p. 20.
- Oozeki, Y., A. Takasuka, H. Kubota and M. Barange (2007) Characterizing spawning habitats of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*), Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*), and Pacific round herring (*Etrumeus teres*) in the northwestern Pacific. *CalCOFI Rep.*, **48**, 191–203.
- 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.
- Stearns, C. S. (1989) The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience*, **39**, 436–445.
- Trippel, E. A. (1995) Age at maturity as a stress indicator in fisheries. *Bioscience*, **45**, 759–771.
- Trippel, E. A., O. S. Kjesbu and P. Solemdal (1997) Effects of adult age and size structure on reproduction output in marine fishes. In: *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*, eds. R. C. Chamber and E. A. Trippel, Chapman & Hall, London, 31–102.
- 宇佐美修造 (1969) 関東近海におけるマサバ成魚の生活様式—I. 東海区水産研究所研究報告, **58**, 97–125.
- 渡邊千夏子・川端 淳・須田真木・西田 宏 (2008) 平成20年度マサバ太平洋系群の資源評価報告書. 平成20年度我が国周辺の漁業資源評価, 水産庁, 123–154.
- Watanabe, C. and A. Yatsu (2004) Effects of density-dependence and sea surface temperature on interannual variation in length-at-age of chub mackerel (*Scomber japonicus*) in the Kuroshio-Oyashio area during 1970–1997. *Fish. Bull.*, **102**, 196–206.
- Watanabe, C. and A. Yatsu (2006) Long-term changes in maturity at age of chub mackerel (*Scomber japonicus*) in relation to population decline in the waters off northeastern Japan. *Fish. Res.*, **78**, 323–332.
- 渡部泰輔 (1970) マサバの発育初期における形態・生態ならびに資源変動に関する研究. 東海区水産研究所研究報告, **62**, 1–283.
- Yatsu, A., T. Watanabe, M. Ishida, H. Sugisaki and L. D. Jacobson (2005) Environmental effects on recruitment and productivity of Japanese sardine *Sardinops melanostictus* and chub mackerel *Scomber japonicus* with recommendations for management. *Fish. Oceanogr.*, **14**, 263–278.