

< 総説論文 >

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

高須賀明典

Growth and survival processes of larvae under variability of reproductive traits in small pelagic fish

Akinori TAKASUKA

Variability of reproductive traits is assumed to exert effects on growth and survival after hatching through variability of egg size and quality for small pelagic fish. This short review focuses on the theoretical frameworks of the growth and survival processes which potentially link variability of reproductive traits to population dynamics. First, operation conditions are reviewed for three functional mechanisms of the “growth–survival” paradigm (“bigger is better,” “stage duration,” and “growth-selective predation” mechanisms). These growth-based survival mechanisms are predator-specific, assuming that predation is the direct and major source of mortality. In the survival processes, growth rate serves as an amplifier transmuting the subtle changes of the environment into dramatic fluctuations in survival probability during early life stages. The key role played by growth rate in early survival makes it worth considering the effects of reproductive traits on survival dynamics of offspring. Finally, current and future issues are discussed along with the introduction of recent studies and reviews toward further advance in this research field.

Key words: reproductive trait, growth–survival paradigm, early life history, small pelagic fish, predation mortality

1. はじめに

小型浮魚類の繁殖特性の変異は、産卵場の環境要因の変動、さらに親魚の体サイズ・生理状態を反映した卵質・卵サイズの変動等を介して、孵化後の仔魚の成長・生残に影響を及ぼすと考えられる (Kamler, 2005; Green, 2008)。たとえば、親魚の体サイズ・栄養状態は卵径に反映され、卵径が大きい個体は孵化体長が大きいことで初期生残が有利になるかもしれない。このように卵質・卵サイズの変動は孵化時点での個体の体サイズや成長速度の変動を引き起こすことが想定される。本特集号では、小型浮魚類やマダラの親魚の生理状態と卵数や卵の特性の関係などについて、各著者によって最新の知見が紹介されている。

本稿では、そのような現象と資源変動をつなぐ過程として、繁殖特性の変異によって生じると予想される成長速度の変動が生残率の変動を引き起こす過程の理論的枠組みについて、特に最近年の研究・総説の例を紹介しながら整理

する。

2. 初期生活史における成長–生残パラダイム

「成長速度が高い個体が選択的に生残する」という成長–生残のパラダイム (“growth–mortality” 仮説; Anderson, 1988) によって、魚類の初期生活史における成長速度は、生残確率・能力を大きく支配することで加入の成否を担うと考えられてきた。この極めて単純なパラダイムは、さまざまな海域、魚種、発育段階を対象とした研究で実証されてきており、マイワシ *Sardinops melanostictus* やカタクチイワシ *Engraulis japonicus* のような小型浮魚類に限らず、浮遊仔魚期を経験する高次捕食者や底魚類にも当てはまる一般性の高いものである (Anderson, 1988; Govoni, 2005; Houde, 2008)。ただし、いくつかの反証例も存在することから (Munch and Conover, 2003)、必ずしも普遍的な現象ではないことも判明している。しかしながら、成長–生残関係を調べた過去の研究例を整理すると、反証例の多くは飼育条件下におけるものであることがわかる。たとえば、飼育実験下では、成長速度があまりに高すぎると、エネルギーと成長のトレードオフの結果、かえって運動能力の低下を招くことが示されている (Lankford et al., 2001)。一方、仮説に対してポジティブな結果のほうが公表されやすいこ

2008年12月29日受付, 2009年9月9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
 takasuka@affrc.go.jp

とを差し引いても、野外条件下では個体レベルでも個体群レベルでも圧倒的に支持例が多い。この飼育実験と野外研究の結果の矛盾を説明する統一の見解はないが、たとえば以下のような考え方があり得る。飼育条件下では、水温・餌環境などをコントロールでき、仔魚の行動についても緻密な解析が可能であるため、成長速度が最大値付近で起こる運動能力の変化を追うことができる。ただし、環境範囲や成長速度の範囲は限定される傾向にある。一方、野外条件下では、実際に仔魚が経験する成長速度変動を広範囲にとらえているが、ある一定の生残期間の前後で特性を比較するなど、あくまでサンプル間の平均値の比較でしかないため、ある特定の成長速度の範囲内で起こる現象は検出しきれない。両者を併せ考えると、成長速度と生残は単純な正の関係にあるわけではなく、最大値付近で高成長が生残に不利に作用することがあるが、広範囲な成長速度変動を考えた場合、平均的には成長速度が高いことが生残には圧倒的に有利であると推論される。

3. 成長-生残パラダイムの機能的メカニズム

成長速度が生残に及ぼす影響においては直接的な経路と間接的な経路がある。近年は、成長-生残関係を検証するにあたって、成長速度に関連する3つの要因-体サイズ、時間（高死亡率ステージ期間）、成長速度自体-の影響を判別して、それぞれの要因に基づく機能的メカニズムの作用を精査する傾向にあり（Hare and Cowen 1997; Searcy and Sponaugle, 2001; Takasuka et al., 2004a; Plaza and Ishida, 2008）、野外研究や直近の総説（Leggett and Frank, 2008）によって理論的枠組みも整理された（Table 1）。

体サイズに基づく機能的メカニズムは、最も初期から提唱されてきた“bigger is better”メカニズム（Miller et al., 1988）である。このメカニズムの成立条件は、個体群における成長速度と体サイズの正の関係（条件1; Fig. 1A）お

よび負のサイズ選択的死亡（条件2; Fig. 1B）である。成長速度が高い個体は成長速度が低い個体よりも一定時間経過後の体サイズが大きくなる。一般に、体サイズが大きいと遊泳能力や運動能力などが高くなるため捕食者から逃れやすいなど、多くの利点がある。最も単純な例を挙げると、体サイズがある捕食者の口の大きさを超えてしまえばその捕食者に食われてしまうことはない。これまで“bigger is better”メカニズムの検証では、もっぱら負のサイズ選択的死亡（条件2）の有無が調べられてきた。一方で、既存の研究では条件1がしばしば考慮されていない。成長速度と体サイズの正の関係は、すべての個体が同時に孵化した個体群では、常に成立する。しかし、現実には、野外ではさまざまな孵化日（日齢、体サイズ、成長速度）の個体が混在するため、ある個体群において、必ずしも成長速度が高い個体が相対的に大きな体サイズを持つとは限らない。低日齢・高成長の小型個体と高日齢・低成長の大型個体の間で負のサイズ選択的死亡（条件2）が起こった場合、成長速度が高い個体が生残することにはならない、すなわち、成長-生残パラダイムの機能的メカニズムとしての“bigger is better”は成立しないということに注意が必要である。

時間に基づく考え方は、成長速度と高死亡率ステージの時間（期間）の関係に着目する“stage duration”メカニズムである（Chambers and Leggett, 1987; Houde, 1987）。このメカニズムの成立条件は、高死亡率ステージの存在（条件1; Fig. 1C）および成長速度と高死亡率ステージの期間の負の関係（条件2; Fig. 1D）である。一般に、死亡率は発育に伴って劇的に低下するものであり、仔魚期は稚魚期に比べて死亡率が格段に高い（条件1）。ここで成長速度が変態時期を早めるとすると（条件2）、成長速度が高い個体は高死亡率の仔魚期をより早く抜けて稚魚期へと移行できるため、累積的死亡は大きく低下することになる。ただし、仔魚期および稚魚期の死亡率の推定が困難であり、また、

Table 1. Theoretical frameworks of the three functional mechanisms of the “growth-survival” paradigm.

Mechanism	Factor	Effect of growth rate	Operation condition (panel in Fig. 1)	Original reference
Bigger is better	Somatic size	Indirect	(1) Positive relationship between growth rate and somatic size at the population level (A) (2) Negative size-selective mortality (B)	Miller et al. (1988)
Stage duration	Time (stage duration)	Indirect	(1) Larval stage characterized by higher mortality rate (C) (2) Negative relationship between growth rate and high mortality stage duration (D)	Chambers and Leggett (1987); Houde (1987)
Growth-selective predation	Growth rate (<i>per se</i>)	Direct	(1) Predation mortality (2) Negative growth-selective mortality at a given somatic size (E)	Takasuka et al. (2003)

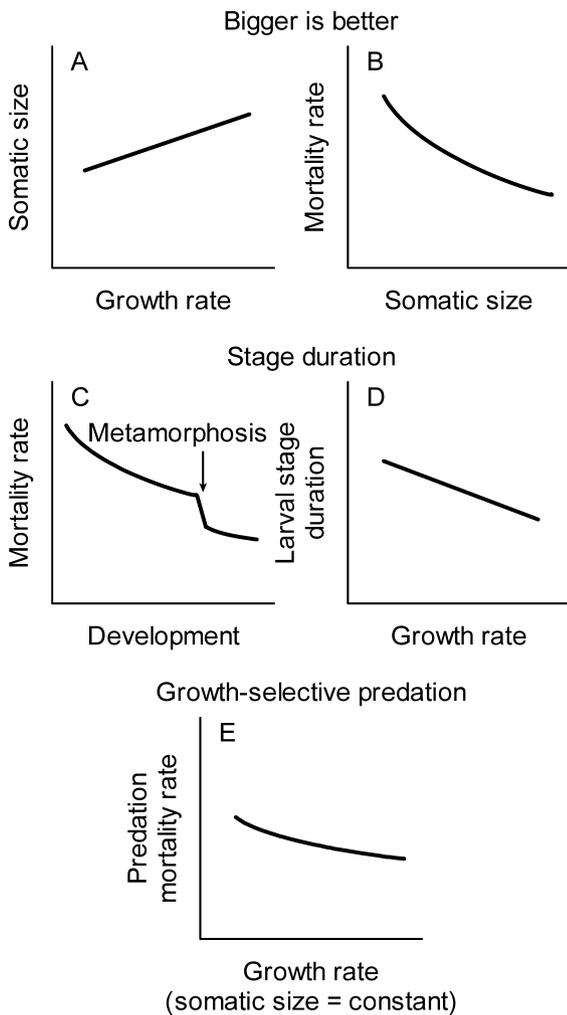


Figure 1. Conceptual diagrams of operation conditions for the three functional mechanisms of the “growth-survival” paradigm.

実際には仔魚期の間にも死亡率が大きく変動することは想像に難くないため、その効果を正確に見積もることは難しい。とはいえ、仔魚期の死亡率を仮定することによってモデル中の簡単なシミュレーションには適している。この“stage duration”メカニズムは、“bigger is better”メカニズムに比較して支持例が多く、現在最も広く受け入れられている考え方である。

これら“bigger is better”および“stage duration”メカニズムでは、成長速度を体サイズあるいは時間（高死亡率ステージ期間）という要因に置き換えて生残への間接的な影響を扱う。一方、被食死亡に対する成長速度の直接的な影響を考慮するのが“growth-selective predation”メカニズム（Takasuka et al., 2003）である。このメカニズムでは、成長速度が低い個体は、成長速度が高い個体に比べて、体サイズが同じであっても、被食に対して脆弱である、と仮定す

る。メカニズムの成立条件は、被食が死亡要因であること（条件1）および同じ体サイズにおける負の成長速度選択的死亡（条件2; Fig. 1E）である。一般に、摂餌開始期における飢餓を除き、被食は初期生活史における直接的かつ主要な死亡要因である（条件1）。成長速度が高い個体は、生理的・栄養的により良好な状態にあると考えられ、同じ体サイズで比較すれば、成長速度が低い個体よりも遊泳速度・運動能力に優れているため、被食危機を逃れやすいと考えられる（条件2）。また、捕食者は被食者の群を襲うとき、逃げ遅れた個体を狙って捕食することが知られているが、生理状態の劣った個体は群の外側に位置したり、群から離れる可能性が高いと考えられる（Skajaa et al., 2003）。

成長-生残関係の検証法の典型例は、ある個体群を時間差をおいて複数回サンプリングし、一定時間経過後に採集した個体を生残個体、それ以前に採集した個体を生残個体が由来する元の個体群の個体と仮定して、生残個体と元の個体群間で、体長履歴・成長履歴を比較するというものである（Meekan and Fortier, 1996; Hare and Cowen 1997; Searcy and Sponaugle, 2001; Takahashi and Watanabe, 2004）。体長履歴・成長履歴は耳石微細構造解析によって逆算推定できる。成長-生残関係（あるいは“bigger is better”および“stage duration”メカニズム）の検証は、主にこの由来個体群に対する生残個体の特性に基づく手法で行われてきた。ただし、この従来の手法では、必然的に一定期間の累積生残過程を対象とするため、海中においてある瞬間起こっている現象はわからず、死亡要因は特定できない。一方、“growth-selective predation”メカニズムは、由来個体群に対する被食個体の特性に着目し、ある瞬間のスナップショットをとらえることによって実証された。Takasuka et al. (2003) では、相模湾の浅海シラス漁場においてカタクチイワシ仔魚の群と同所分布する捕食者を同一曳網で同時に採集し、捕食者の胃内容物から摘出した仔魚、すなわち、実際に被食によって死亡した仔魚（被食仔魚）と同時に採集した仔魚、すなわち、被食仔魚が由来する元の個体群からの仔魚の両グループから耳石を摘出し、体長および成長速度を比較した。その結果、同じ体サイズ範囲で比較した場合、被食仔魚の成長速度は由来個体群からの仔魚に比べて低く、海中においてある瞬間、成長速度が劣った個体が被食死亡確率が高いことが示された。ただし、この手法の性質上、成長速度が仔魚期全体の累積的な生残で影響力があるか否かは判定できない。したがって、両手法は相互補完的な関係にあるといえる。

成長-生残のパラダイムを構成する3つの機能的メカニズムは、理論上、互いに独立的かつ共同作用的である。すなわち、1つのメカニズムは他の2つに無関係に単独でも機能し得るが、同時に機能し得る。たとえば、ある瞬間、個体群が捕食者に襲われた状況を想定する。このとき、成

長速度が低い個体は、個体群内で相対的に体サイズが小さくなった結果として被食確率が高くなり得る (“bigger is better”). そして、同じ体サイズの他の個体と比べても生理状態が劣っていることなどから被食確率が高くなり得る (“growth-selective predation”). また、成長速度が低い個体は、高死亡率の仔魚期から稚魚期への移行が遅れるならば、仮に体サイズや成長速度自体が死亡率に無影響でも、仔魚期の累積死亡率は上昇することになる (“stage duration”). しかし、瞬間死亡率を左右する “bigger is better” と “growth-selective predation” の効果が加われば、その死亡率の累積を扱う “stage duration” の効果はさらに劇的なものになるであろう。現実的には、これらの現象には複雑な相互作用があるかもしれないが、理論上はそれぞれ機能的メカニズムとして明確に区別できる。

4. 捕食者特異性

初期生活史における死亡要因にはさまざまな可能性があるが、野外においてそれを特定することはしばしば困難である。不利な環境への輸送や遭遇する餌環境の悪化は死亡要因たり得るが、直接的要因というよりも、成長・生理状態の低下を介した間接的的要因であると考えることができる。したがって、摂餌開始期に直面する飢餓の危機を除けば、その後の初期生活史における主要かつ直接的死亡要因は被食であると仮定される。その場合、“bigger is better” メカニズムの反証例としては、体サイズが大型化することによって捕食者に対して目立つようになることや、大型個体は捕食者からの逃避能力は高くても遊泳能力の向上によって捕食者遭遇率が上昇することなどが挙げられる (Fuiman and Magurran, 1994)。すなわち、体サイズの大型化によって捕食者の攻撃自体に対する脆弱性 (susceptibility) は低下しても、被食に対する総合的な脆弱性 (vulnerability) は上昇する場合があります。これらの事象に加えて捕食者の摂餌選択性を考慮すると、“bigger is better” メカニズムの成立が捕食者特異的であることは想像に難くない。Bailey and Houde (1989) は、捕食者のタイプによって、捕食者に対する被食者のサイズ比と “vulnerability” の関係は異なることを論じている。野外研究では、異なる捕食者が優占する2つの湖の間でサイズ選択的死亡の強度が異なることを示した例 (Post and Prankevicus, 1987)、実験系では、異なる捕食者のモデルで攻撃をシミュレーションした場合、仔魚の反応や予測される被食死亡に差が出ることを示した例がある (Chick and Van Den Avyle, 2000)。捕食者によって死亡率が異なることを考慮すれば、“stage duration” メカニズムにおいても捕食者間差異はあり得ると考えられる。たとえば、高次捕食者が仔魚よりも稚魚を狙う場合には、このメカニズムは成立しない。

同様に、“growth-selective predation” も捕食者特異的であった。Takasuka et al. (2007a) では、相模湾のシラス漁

場および黒潮続流沖合域で同時採集されたカタクチイワシ仔魚と捕食者のサンプルについて、捕食者の胃内容物から摘出した仔魚 (被食仔魚) と同時採集の元の個体群の仔魚の耳石から復元した体長および成長速度の比較を捕食者の魚種ごとに行って整理した。同じ体サイズ範囲で被食仔魚と元の個体群の仔魚の成長速度を比較した結果、カタクチイワシ稚魚 (共食い)、ウルメイワシ *Etrumeus teres*、マアジ *Trachurus japonicus*、シログチ *Pennahia argentata* の胃から出現した被食仔魚の成長速度は元の個体群の仔魚のものより有意に低かった。一方、スズキ *Lateolabrax japonicus*、カンパチ *Seriola dumerili*、カツオ *Katsuwonus pelamis* の胃から出現した被食仔魚と元の個体群の仔魚には成長速度の有意差がみられなかった。したがって、小型の浮魚類捕食者は成長速度選択的捕食者、大型の魚食性魚類は非成長速度選択的捕食者という分類が可能であった。さらに後続研究 (Robert et al., 2010) では、過去研究で用いたマアジなどよりも小型のサバ属稚魚が非成長速度選択的捕食者であると判明したことから、被食者-捕食者のサイズ関係よりも捕食者の摂餌生態が重要であると結論された。総合的に考えると、濾過摂餌やついでみ摂餌を主体とする浮魚類捕食者は相対的に捕食能力が弱いため、成長が劣った仔魚を捕食する結果になる一方、魚食性の強い魚類は捕食能力に優れているため、仔魚の成長速度に関係なく捕食できると推論できる。以上より、初期生活史における成長-生残メカニズムは捕食者特異的であり、遭遇する潜在的捕食者の豊度・組成が、被食死亡率のみならず、生残個体の成長速度特性も支配していると考えられる。

成長-生残メカニズムが捕食者特異的であるということは、たとえば、体サイズ、発育段階、成長速度のいずれも選択しないような高次捕食者に遭遇した場合には、成長速度が生残決定要因として機能しないことを意味している。しかし、個体群はその生活史においてさまざまな潜在的捕食者豊度・組成の環境を経験する。Takahashi and Watanabe (2004) は、黒潮・親潮移行域におけるカタクチイワシ加入成魚群と仔稚魚群の成長履歴の比較から、成長速度選択的生残の存在を示した。両群間で成長速度の指標となる耳石輪紋間隔の分布の中心には大きな差があることから、やはり、長期的な累積生残過程でみた場合には、成長速度が生残過程に対して支配的であることがうかがえる。

5. 初期生残過程における成長速度の役割

Houde (1987) は “stage duration” メカニズムのシミュレーションにおいて、成長速度が最大限変動した場合、高死亡率ステージである仔魚期を経験する時間の変動を介して、最大100倍以上の生残率変動が起こる可能性があることを示した。この結果は、成長速度の影響を直感的に理解しやすく、成長速度が生残確率決定要因として注目される大きな理由の一つとなった。ここで、成長-生残パラダイムを

説明する3つのメカニズムは、理論上、独立かつ共同作用的に機能することに注目したい。Takasuka et al. (2007a)では、成長速度選択的捕食者の胃から出現した被食仔魚の成長速度頻度分布を元の個体群のものと比較することによって、成長速度と相対的捕食強度の関係を調べた。具体的には、ある成長速度階級（階級幅 $0.05 \text{ mm} \cdot \text{day}^{-1}$ ）における被食仔魚と元の個体群の相対頻度分布の比をその成長速度階級における選択性強度の指標として、それが成長速度の変化に伴ってどれくらい変化するかを調べた。その結果、通常約 $0.20\text{--}0.80 \text{ mm} \cdot \text{day}^{-1}$ の範囲にある成長速度がこの範囲内で $0.2 \text{ mm} \cdot \text{day}^{-1}$ 程度低下すると相対的な捕食強度が5–10倍上昇すると試算された (Takasuka et al. 2007a)。これは、決して累積的なものではなく、採集時直前の瞬間的な現象の結果である。成長速度は経時的に変化するものではあるが、自己相関的な性質があることを考えると、平均的には低成長個体はその状態がある程度の期間継続する可能性が高い。被食死亡率の絶対値や捕食者との遭遇回数が不明のため、定量化はできないが、たとえば仔魚期を通じて成長速度選択的捕食者にさらされ続けたような場合、被食に対する成長速度の累積的影響は極めて甚大であることが想像できる。また、成長速度選択的捕食者の場合、同時に“bigger is better”メカニズムが作用しているケースもある (Takasuka et al., 2004b)。さらに、稚魚期には成長速度選択的捕食者からの捕食圧は激減すると考えられるので、成長速度が変態時期を早めれば“stage duration”の効果もあり得る。したがって、捕食者豊度・組成にもよるが、少なくとも理論上、成長速度の最大限変動によって3桁程度のオーダーで生残確率が変動することは十分にあり得る。

一般に、成長速度の変動は水温・餌条件などの環境変動によって生じる。成長速度は、いわばわずかな環境変動を大規模な加入量変動へと導く増幅器のような役割を果たす。カタクチワシやマイワシのような小型浮魚類は気候変動に伴って起こるわずかな環境変動に対応して大規模な「魚種交替」現象を起こすことが知られている。著者らの研究グループでは、この成長速度の役割に着目して、カタクチワシとマイワシの成長速度最適水温・産卵最適水温が異なることを示し（それぞれ約 22°C および 16°C ）、異なる最適水温間で起こる水温変動の直接的影響によって魚種の有利・不利が入れ替わるという魚種交替仮説を考案した (Takasuka et al., 2007b, 2008a, 2008b)。

同様に、このような成長速度の役割に着目することは、繁殖特性の変異が仔魚の成長・生残、さらには加入量変動に及ぼす影響について論じる際にも、理論的枠組みとして有効であろう。たとえば、Marteinsdottir and Begg (2002)では、Atlantic cod *Gadus morhua* 親魚の特性（年齢、サイズ、生理状態）と卵・仔魚の特性（卵サイズ、仔魚サイズ、仔魚成長）の関係が整理されている。同文献 Table 8より、

これらの関係には年変動などがあるものの、たとえば、全長 $60\text{--}120 \text{ cm}$ の親魚サイズの違いによって、卵径には約 0.20 mm の差（5事例の親魚全長-卵径回帰式から平均 $1.41\text{--}1.61 \text{ mm}$ の変動）が生じると概算される。この卵径の差は孵化体長にして約 0.37 mm の差（7事例の卵径-孵化体長回帰式から平均 $4.08\text{--}4.45 \text{ mm}$ の変動）に相当する。さらにこの孵化体長の差は、孵化体長の全体の変動幅である約 0.72 mm （7事例の卵径-孵化体長回帰式より平均 $4.12\text{--}4.84 \text{ mm}$ の変動）の50%強に相当する。孵化体長の差をそのまま成長速度の差には換算し難いが、仮に成長速度においても、卵径 0.2 mm 程度の差によって成長速度の全体の変動幅の50%程度に相当する部分が説明されるとしよう。上述のカタクチワシ仔魚において相対捕食強度の5–10倍変動を招くと試算された $0.2 \text{ mm} \cdot \text{day}^{-1}$ の成長速度低下は、成長速度の全体の変動幅の50%以下であり、卵径差 0.2 mm による成長速度の変動レベルはこれ以上に相当することになる。魚種が異なれば生残戦略も異なり、成長速度の絶対値の意味合いも異なる。しかし、卵径差による孵化体長および成長速度の変動規模がおおむね等しいとすれば、卵径における 0.2 mm の差が瞬間的な被食死亡率における5–10倍以上の差につながったとしても決して不思議ではない。少なくとも、繁殖特性の変異から生じるわずかな卵径の差などが増幅器である成長速度の変動を介して大規模な資源変動につながる潜在性を備えていることは想像に難くない。

6. 将来予測のための課題

魚類の初期生活史における成長速度を取り扱った研究例は膨大に存在する。そのうちの多くが、成長速度が資源変動予測に役立つ因子であることを研究意義として意識している。本稿で紹介したように、成長速度から資源変動に至る過程を説明する成長-生残メカニズムに関する研究も蓄積されてきた。にもかかわらず、実は、いまだ成長速度によって資源変動を予測する手法は確立されていない。成長速度からの加入量予測には、いくつかの困難が残っている。

まず、現場での被食に関する定量的情報の不足が挙げられる。本稿で結論したように、捕食者の豊度・組成が成長-生残関係を大きく支配していると考えられるが、野外における捕食者豊度等の推定はしばしば困難であるため、死亡率の絶対値が決定できない。前述の被食個体と由来個体群の成長速度の頻度分布の比較からは、成長速度の変動に伴う相対的な被食死亡率の変化は描出されたが、サンプル間の差や絶対値は議論できない。死亡率の絶対値の影響は累積的過程を考えた場合甚大であることは、“stage duration”メカニズムの理論から明らかである。現在、モデルによるシミュレーションでは、死亡率（あるいは捕食圧）は一定の値として仮定されて与えられることが多いが、野

外観測に基づく絶対値と状況に応じた変動を取り込むことができれば、予測精度は飛躍的に向上するであろう。

次に、成長-生残パラダイム自体が内包する問題点である。成長速度が高い個体が選択的に生残する、ということは、ある個体群において時々刻々と成長速度が低い個体を取り除かれていくことにほかならない。その結果、時間経過に従って、(生き残った個体から形成される)個体群の成長速度の平均値は、見かけ上、上昇することになる。たとえば、不適な環境条件で孵化した個体群の成長速度は、その時点では個体群内での変動性が大きく、全体での平均値は低い。しかし、成長速度に対する選択圧が強くなると、一定の期間を経た成長速度は、コホート内での変動性が小さく、全体での平均値は高くなる。この時点で個体群を採集して解析した場合、成長速度が高いことから、好適な環境条件にあって高い加入量が期待される、と誤った推論をすることになる。成長速度に対する選択は個体群レベルでの見かけの成長速度を変化させるため、成長速度、成長速度に対する選択強度、加入成功度の関係が複雑になる。この問題は、専門分野においては長らく重要な研究課題であったが、最近、Atlantic mackerel *Scomber scombrus* の加入過程を扱った研究でブレイクスルーがあった。Robert et al. (2007) は、大西洋サバの4つの年級群について稚魚加入個体群と元の仔魚個体群の成長履歴を比較し、初期成長速度、成長速度に対する選択強度、加入成功度の関係を解析することによって、稚魚加入個体群における高成長速度が仔魚期の高成長速度に由来する場合と仔魚期の低成長速度にかかった高い選択圧に由来する場合を判別した。これにより、初期生活史における成長速度のレベル自体に成長速度に対する選択的強度を加味して初めて加入量変動が説明できることが実証された。

最後に、繁殖特性変異の影響を論じる際の制限要因と考えられることとして、親魚の体サイズ・栄養状態の変異に伴う卵質・卵サイズの変異と孵化時の体サイズや成長速度等の生残能力の定量的な関係にはさまざまな知見がある一方で (Lambert et al., 2003), 必ずしも統一の見解が得られているわけではなく、モデル化・一般化には至っていないという点が挙げられる。成長速度などの生残能力に対する各要因の影響は、分類群、魚種あるいは遺伝的に異なる個体群の生活史特性によって異なると考えられる。生活史特性に応じてモデル種を選択し、繁殖特性と卵質・卵サイズの関係について蓄積された知見とその後の生残過程をつなぐ定量データを得ることで、繁殖特性が子孫の生残に及ぼす影響の解明は大きく前進することが想像される。これは飼育実験によって解決可能であり、近い将来、進展が期待される課題である。

7. 最近の理論・総説

成長-生残メカニズムを含む資源変動にまつわる既存の仮

説を斬った Leggett and DeBlois (1994) は、魚類資源変動の分野において最も頻繁に引用される総説の1つである。その辛辣な内容は議論的となり、誌面討論も引き起こした (Cushing, 1995; Leggett and DeBlois, 1995)。その後、十数年の新たな研究成果の累積を踏まえた現在の成長-生残メカニズムを中心とする資源変動理論は Houde (2008) および Leggett and Frank (2008) の総説中で論じられている。Leggett and Frank (2008) が当時の誌面論争での批判を十分に吟味して取り込んでいるところに誌面を通じた研究者間交流が感じられる。

謝辞

本稿で紹介した内容のうち、著者のかかわる研究内容部分は引用文献中に記す共同研究者との成果であり、それぞれの研究において調査・航海における材料採集から成果公表に至るさまざまな過程で、実に多くの方々のご協力をいただいた。本稿改訂においては、編集委員ならびに査読委員の先生方からの建設的コメントおよび Dominique Robert 博士の助言が極めて有用であった。本稿は、シンポジウムにおいて「マイワシとカタクチイワシの繁殖特性の変異が仔魚の成長・生残に及ぼす影響」と題して行った報告のうち、小型浮魚類の初期生活史における成長・生残の総説内容に焦点を当てたものである。コンビナーの先生方から機会をいただいたことに深謝申し上げたい。

引用文献

- Anderson, J. T. (1988) A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, **8**, 55-66.
- Bailey, K. M. and E. D. Houde (1989) Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Adv. Mar. Biol.*, **25**, 1-83.
- Chambers, R. C. and W. C. Leggett (1987) Size and age at metamorphosis in marine fishes: an analysis of laboratory-reared winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) with a review of variation in other species. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**, 1936-1947.
- Chick, J. H. and M. J. Van Den Avyle (2000) Effects of feeding ration on larval swimming speed and responsiveness to predator attacks: implications for cohort survival. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **57**, 106-115.
- Cushing, D. H. (1995) A comment on Leggett & DeBlois. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **128**, 305-306.
- Fuiman, L. A. and A. E. Magurran (1994) Development of predator defenses in fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **4**, 145-183.
- Govoni, J. J. (2005) Fisheries oceanography and the ecology of early life histories of fishes: a perspective over fifty years. *Sci. Mar.*, **69**, 125-137.
- Green, B. S. (2008) Maternal effects in fish populations. *Adv. Mar. Biol.*, **54**, 1-105.
- Hare, J. A. and R. K. Cowen (1997) Size, growth, development, and survival of the planktonic larvae of *Pomatomus saltatrix* (Pisces: Pomatomidae). *Ecology*, **78**, 2415-2431.
- Houde, E. D. (1987) Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.*, **2**, 17-29.
- Houde, E. D. (2008) Emerging from Hjort's shadow. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, **41**, 53-70.

- Kamler, E. (2005) Parent–egg–progeny relationships in teleost fishes: an energetics perspective. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **15**, 399–421.
- 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.
- Lankford, T. E., J. M. Billerbeck and D. O. Conover (2001) Evolution of intrinsic growth and energy acquisition rates. II. Trade-offs with vulnerability to predation in *Menidia menidia*. *Evolution*, **55**, 1873–1881.
- Leggett, W. C. and E. DeBlois (1994) Recruitment in marine fishes: Is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Neth. J. Sea Res.*, **32**, 119–134.
- Leggett, W. C. and E. M. DeBlois (1995) Researching recruitment—where to now? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **128**, 309–310.
- Leggett, W. C. and K. T. Frank (2008) Paradigms in fisheries oceanography. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **46**, 331–363.
- 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.
- 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.
- Miller, T. J., L. B. Crowder, J. A. Rice and E. A. Marschall (1988) Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**, 1657–1670.
- Munch, S. B. and D. O. Conover (2003) Rapid growth results in increased susceptibility to predation in *Menidia menidia*. *Evolution*, **57**, 2119–2127.
- Plaza, G. and M. Ishida (2008) The growth-mortality relationship in larval cohorts of *Sardinops melanostictus*, revealed by using two new approaches to analyse longitudinal data from otoliths. *J. Fish Biol.*, **73**, 1531–1553.
- Post, J. R. and A. B. Prankevicus (1987) Size-selective mortality in young-of-the-year yellow perch (*Perca flavescens*): evidence from otolith microstructure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**, 1840–1847.
- Robert, D., M. Castonguay and L. Fortier (2007) Early growth and recruitment in Atlantic mackerel *Scomber scombrus*: discriminating the effects of fast growth and selection for fast growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **337**, 209–219.
- Robert, D., A. Takasuka, S. Nakatsuka, H. Kubota, Y. Oozeki, H. Nishida and L. Fortier (2010) Predation dynamics of mackerel on larval and juvenile anchovy: is capture success linked to prey condition? *Fish. Sci.*, **76**, 183–188.
- Searcy, S. P. and S. Sponaugle (2001) Selective mortality during the larval–juvenile transition in two coral reef fishes. *Ecology*, **82**, 2452–2470.
- Skajaa, K., A. Fernö and A. Folkvord (2003) Swimming, feeding and predator avoidance in cod larvae (*Gadus morhua* L.): trade-offs between hunger and predation risk. In: *The Big Fish Bang: Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference*, eds. H. I. Browman and A. B. Skiftesvik, Bergen, 105–121.
- Takahashi, M. and Y. Watanabe (2004) Growth rate-dependent recruitment of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in the Kuroshio–Oyashio transitional waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **266**, 227–238.
- Takasuka, A. and I. Aoki (2006) Environmental determinants of growth rates for larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in different waters. *Fish. Oceanogr.*, **15**, 139–149.
- Takasuka, A., I. Aoki and I. Mitani (2003) Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **252**, 223–238.
- Takasuka, A., I. Aoki and I. Mitani (2004a) Three synergistic growth-related mechanisms in the short-term survival of larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **270**, 217–228.
- Takasuka, A., I. Aoki and Y. Oozeki (2007a) Predator-specific growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **350**, 99–107.
- Takasuka, A., Y. Oozeki and I. Aoki (2007b) Optimal growth temperature hypothesis: Why do anchovy flourish and sardine collapse or vice versa under the same ocean regime? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **64**, 768–776.
- Takasuka, A., Y. Oozeki, R. Kimura, H. Kubota and I. Aoki (2004b) Growth-selective predation hypothesis revisited for larval anchovy in offshore waters: cannibalism by juveniles versus predation by skipjack tunas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **278**, 297–302.
- Takasuka, A., Y. Oozeki and H. Kubota (2008a) Multi-species regime shifts reflected in spawning temperature optima of small pelagic fish in the western North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **360**, 211–217.
- Takasuka, A., Y. Oozeki, H. Kubota and S. E. Lluch-Cota (2008b) Contrasting spawning temperature optima: Why are anchovy and sardine regime shifts synchronous across the North Pacific? *Prog. Oceanogr.*, **77**, 225–232.