

ベーリング海スケトウダラ資源の 密度依存・独立型の成長履歴解析

学位論文内容の要旨

【目的】

スケトウダラ *Theragra chalcogramma* は、漁獲量、資源量ともに世界最大を誇り、北太平洋およびその隣接海域の亜寒帯海洋生態系では鍵種（key species）に位置づけられ、その資源動向は亜寒帯海域の低次から高次までの各種栄養階層生物の食物網を通じた個体群動態などにも大きな影響をおよぼす。ベーリング海では、1970 年代後半にアリューシャン海盆地（以下海盆地）中央の公海域で漁場が開拓され、1989 年には、約 140 万トンのスケトウダラを漁獲した。しかし、1990 年代に入って漁獲量は激減し、1992 年には僅か 1 万トンの漁獲となった。この資源の悪化に伴って、1993 年からは同海域のスケトウダラ漁業の操業は停止されているが、現在も資源は低水準のままである。スケトウダラをはじめとするタラ科魚類資源は、1990 年代前半から世界的に減少し、その原因究明の研究が継続して行われている。資源変動のメカニズムを明らかにするためには、漁獲可能な資源として加入するまでの若齢期の成長・生残過程などの把握が重要であるが、これまでの研究は、主に仔稚魚と成魚を対象として展開されており、その間を結ぶ幼魚から未成魚までの若齢期の生活史を長期的に解析した研究はない。

海盆地のスケトウダラ資源は、成魚のみで構成され、4 歳までの若齢魚はほとんど出現しない。同海域のスケトウダラ成魚は資源減少に伴って体長が大型化しており、その要因のひとつとして、同海域に加入する以前の若齢期の成長が影響した可能性が指摘されている。海盆地に隣接する東部大陸棚海域では、毎年スケトウダラ若齢魚の分布が確認されており、この魚群の一部

が成熟後に海盆地に加入する。スケトウダラの内耳には、体成長とともに成長し、一度形成されると一生変質することがない硬組織の耳石が存在する。この耳石内部に形成される輪紋を用いて年齢・成長履歴の解析は行われている。海盆地では若齢魚は採集できないが、成魚の耳石の両端 (Rostrum to Post-rostrum) と耳石核 (Core) を通した断面の薄片標本を用いることによって、その若齢期の成長様式などの生活履歴解析が可能となる。

そこで本研究では、海盆地のスケトウダラの生活環境・資源動態と密接に関係する成長履歴に焦点を当て、成魚と若齢魚の長期的な成長様式の変化を明らかにし、成長と資源動態の変化を引き起こす要因について検討することを目的とした。

まず、耳石による年齢査定と成長解析の結果を用いて、スケトウダラ成魚の各年齢の資源豊度と体長との関係について解析した。次に、スケトウダラ若齢期の成長様式を成魚の耳石からの逆算推定により求めるため、耳石と体長の関係式を導いた。この関係式を用いて、若齢期の成長様式に変化が生じる時期の特定とその原因の究明について検討した。最後に、資源減少に伴う体長の大型化メカニズムについて考察した。

【材料と方法】

スケトウダラ供試魚、耳石標本および魚体測定データ、および漁獲量統計資料（一部年齢データを含む）は、遠洋水産研究所、北海道区水産研究所、米国アラスカ漁業科学センター、北海道大学水産学部から提供を受けた。スケトウダラは、1978～2003 年までの期間に、ベーリング海の海盆地および東部大陸棚海域で調査船、用船された漁船、および大学練習船により採集した。スケトウダラ標本は、魚体測定後、耳石を摘出した。耳石は、任意抽出した一对の片方を年齢査定に用い、他方は耳石長を測定後、薄片標本に加工した。耳石薄片標本は、耳石核から、耳石先端の Rostrum までの短半径を測定した (FL: 4.6-803 mm, Ages 0-24, Year-classes 1963-2002, $n = 2354$)。さらに、海盆地の成魚の薄片標本については、耳石核から 1～5 歳の各年輪の外側縁辺部および 2 歳の年輪内側縁辺部 (1 歳夏期) までを測定した (Ages 6-22, Year-classes 1964-1996, $n = 937$)。

【結果と考察】

1. スケトウダラ成魚の資源動態と成長

1978～2003 年における海盆域のスケトウダラ資源は、時代毎に卓越年級群が長期間存在する特徴があり、1970 年代後半には 1965 年級、1980 年代～1990 年代前半までは 1978 年級群、1990 年代中盤～2000 年代初頭までは 1989 年級群、2002 年には 1996 年級群が卓越した。1980 年代後半にみられた海盆域スケトウダラの高い豊度は、1978 年級群により支えられていたが、同年級の減少とともに資源豊度は低下した。スケトウダラの各年級群豊度の低下に伴い、5～10 歳の年齢毎の体長は雌雄ともに時間経過（年）にしたがって大型化していたことから、成魚は密度依存型の成長であると判断された。しかし、加入開始年齢の 5 歳魚でも体長が大型化していたことから、大型化の現象は同海域への加入以前に始まっていた可能性が考えられ、若齢期の成長解析が必要となった。

2. 耳石長と体長の関係式

スケトウダラ若齢期の成長解析に必要な耳石と体長の関係式を導いた。ここでは、スケトウダラの耳石長と体長の生涯にわたる複雑な成長様式を、連続する合成関数モデルで関係式に反映させた。式は、耳石長と体長の分布の中心を常に式が通過するように、耳石長の増加に伴って増加する体長の標準偏差で重み付けし、最尤法で当てはめた。同様に、耳石短半径と耳石長の関係式および体長と体重の関係式も作成した。求められた 3 種類の式は、生涯相対成長式 (Lifetime allometric equation) と命名した。

3. スケトウダラ若齢期の成長履歴解析

1965～1996 年級のスケトウダラ成魚の耳石を用いて逆算推定した 1～5 歳の各年齢における尾叉長、年間成長量および相対成長率の経年変化を解析した。その結果、1-2 歳間の成長がその後の成長に強く影響することが示唆された。さらに、加入後の成魚の体長と若齢期の成長を比較検討した結果、成魚の体長は 1-2 歳間の成長、特に 1 歳夏期の成長の優劣に影響を受け、そこで決定した成長の優劣が、その後も反転することなく継続することが示唆された。パスモデル解析から、東部大陸棚海域のスケトウダラ生物量が増加すると、海盆域へ加入するスケトウダラ個体群の年級群豊度は低下するが、こ

れに反して1歳夏期の体成長が良くなり、その結果、成魚の体長が大型化することが示された。1歳夏期の成長の変化は、東部大陸棚海域のスケトウダラ成魚の増加に伴って小型個体への選択的な捕食圧（共食い）が高まり、大型個体のみが生き残った結果として生じたと考えられた。一方、0-1歳間の成長は、水温環境の変化と同調して変化した。すなわち、成長は温暖年には良く、寒冷年には悪いという関係が明らかとなった。長期的には、1965～1977年よりも、1978～1996年の成長が良く、1976/77年の寒冷期から温暖期へのレジームシフトが、0-1歳間のスケトウダラにおける餌環境を好転させたことにより、成長が好転した可能性が考えられた。しかし、0-1歳間の成長様式は、加入後の体長を左右する1歳夏期の成長やスケトウダラの資源動態の変化との関係は薄いことから、生息環境要因に依存する資源独立型の成長様式を呈すると考えられた。

本研究では、広い年齢範囲の耳石を試料とすることで、数年おきに実施された断続的な調査の標本から、海盆域の漁業が開始される以前の1965年級群から1996年級群まで、連続した32年級群間のスケトウダラ若齢期の成長履歴を解明することが可能となった。解析結果から、生活史初期における生活履歴の優劣が、その後の生涯にわたる生活史を大きく左右することが明らかとなった。この成果を、成長分岐点仮説（Career turning point hypothesis）として提案する。

学位論文審査の要旨

主査	教授	桜井泰憲	
副査	教授	高橋豊美	
副査	教授	西山恒夫	(北海道東海大学)
副査	助教授	綿貫豊	
副査	室長	西村明	(北海道区水産研究所)

学位論文題名

ベーリング海スケトウダラ資源の 密度依存・独立型の成長履歴解析

【目的】

スケトウダラ *Theragra chalcogramma* は、漁獲量、資源量ともに世界最大を誇り、北太平洋およびその隣接海域の亜寒帯海洋生態系では鍵種に位置づけられている。ベーリング海では、1970年代後半にアリューシャン海盆地（以下海盆地）中央の公海域でスケトウダラ漁場が開拓され、1989年には約140万トン、その後1990年代に入って漁獲量は激減し、1992年には僅か1万トンの漁獲となった。この資源の悪化に伴って、1993年からは同海域のスケトウダラ漁業の操業は停止され、現在も資源は低水準のままである。海盆地のスケトウダラ資源は、成魚のみで構成され、4歳までの若齢魚はほとんど出現しない。同海域のスケトウダラ成魚は資源減少に伴って体長が大型化しており、その要因のひとつとして、同海域に加入する以前の若齢期の成長が影響した可能性が指摘されている。

そこで本研究では、海盆地のスケトウダラの生活環境・資源動態と密接に関係する成長履歴に焦点を当て、成魚と若齢魚の長期的な成長様式の変化を調べ、資源変動に伴う成長様式の変化、特に資源減少に伴う大型化のメカニズムを明らかにすることを目的とした。

【材料と方法】

スケトウダラ供試魚、耳石標本および魚体測定データ、および漁獲量統計資料は、

遠洋水産研究所，北海道区水産研究所，米国アラスカ漁業科学センター，北海道大学水産学部から提供を受けた。スケトウダラは，1978～2003 年までの期間に，ベーリング海の海盆域および東部大陸棚海域で調査船と大学練習船などにより採集した。標本は，魚体測定後に耳石を摘出した。耳石は，任意抽出した一对の片方を年齢査定に用い，他方は耳石長を測定後，薄片標本に加工した。耳石薄片標本は，耳石核から，耳石先端までの短半径を測定した（尾叉長：4.6-803 mm，年齢：0-24 歳，1963-2002 年級群，標本数：2354）。さらに，海盆域の成魚の耳石薄片標本については，耳石核から 1～5 歳の各年輪の外側縁辺部および 2 歳の年輪内側縁辺部（1 歳夏期）までを測定した（年齢：6-22 歳，1964-1996 年級群，標本数：937）。

【結果および考察】

1. スケトウダラ成魚の資源動態と成長

1978～2003 年における海盆域のスケトウダラ資源は，卓越年級群が長期間存在する特徴があり，1965 年級，1978 年級，1989 年級，および 1996 年級群が卓越した。1980 年代後半の海盆域スケトウダラの高い資源豊度は，1978 年級群により支えられ，同年級の減少とともに低下した。スケトウダラ資源豊度の経年的な減少に伴い，5～10 歳の年齢毎の体長は雌雄とも大型化していたことから，密度依存型の成長であると判断された。しかし，資源加入年齢の 5 歳魚で既に大型化が認められたことから，大型化は同海域への資源加入以前に生じたと推定されたため，若齢期の成長解析を行った。

2. 耳石長と体長の関係式

スケトウダラ若齢期の成長解析に必要な耳石と体長の関係式を導いた。ここでは，耳石長と体長の生涯にわたる複雑な成長様式を，連続する合成関数式に反映させた。式は，耳石長と体長の分布の中心を常に式が通過するように，耳石長の増加に伴って増加する体長の標準偏差で重み付けし，最尤法で当てはめた。同様に，耳石短半径と耳石長，および体長と体重の関係式も作成した。求められた 3 種類の式は，生涯相対成長式（Lifetime allometric equation）と命名した。

3. スケトウダラ若齢期の成長履歴解析

1965～1996 年級の成魚の耳石を用いて逆算推定した 1～5 歳の各年齢における尾叉長，年間成長量および相対成長率の経年変化を解析した。その結果，1-2 歳間の成長が，その後の成長に強く影響すること，特に 1 歳夏期の成長の優劣が，その後も反転することなく継続することが示唆された。パスモデル解析から，東部大陸棚海域のス

ケトウダラ生物量が増加すると、海盆域へ加入するスケトウダラ個体群の年級群豊度は低下する。しかし、これに反して1歳夏期の体成長が良くなり、その結果、成魚の体長が大型化することが示された。1歳夏期の成長の変化は、東部大陸棚海域のスケトウダラ成魚の増加に伴って捕食圧（共食い）が高まり、その個体数の減少によって生残した個体の成長が好転したためと推定された。一方、0-1歳間の成長は温暖年には良く、寒冷年には悪いという関係が認められた。長期的には、1965～1977年よりも、1978～1996年の成長が良く、1976/77年の寒冷期から温暖期へのレジームシフトが、0-1歳間のスケトウダラにおける餌環境を好転させたことにより、成長が好転した可能性が考えられた。しかし、0-1歳間の成長様式は、加入後の体長を左右する1歳夏期の成長やスケトウダラの資源動態の変化との関係は薄いことから、生息環境要因に依存する資源独立型の成長様式と判断された。

本研究では、広い年齢範囲の耳石を試料とすることで、数年おきに実施された断続的な調査の標本から、海盆域の漁業が開始される以前の1965年級群から1996年級群まで、連続した32年級群間のスケトウダラ若齢期の成長履歴を解明することが可能となった。解析結果から、生活史初期における生活履歴の優劣が、その後の生涯にわたる生活史を大きく左右することが明らかとなった。この成果を、成長分岐点仮説（Career turning point hypothesis）として提案した。