

学位論文題名

Studies on growth and reproduction of the
Japanese common squid, *Todarodes pacificus*
(Cephalopoda : Ommastrephidae)
(スルメイカの成長と成熟に関する研究)

学位論文内容の要旨

【緒言】

スルメイカは、アカイカ科に属する単年性の汎外洋性種であり、日本周辺海域に広く分布し、季節的な大回遊を行なう。このスルメイカ資源を支える季節発生群は秋・冬生まれ群である。秋生まれ群は、主に日本海南西部海域を産卵場として、主に日本海の対馬暖流に沿った索餌回遊を行う。一方、冬生まれ群は、主に東シナ海を産卵場として、太平洋沿岸に沿って移行領域から親潮海域へと索餌回遊し、その後日本海を南下して産卵する。このため、本種の成長速度の違いや、成熟へのエネルギー投資配分とそのタイミングは、季節発生群ごとの回遊経路での履歴水温や摂餌によって異なることが予想される。さらに、本種の雄は雌よりも1, 2ヶ月先に成熟し、産卵海域とは離れた場所で交接を開始し、未成熟な雌は精夾を受け取り、その後成熟・産卵して死亡する。雌雄の成熟様式が異なることから、水温や摂餌が体成長と成熟へのエネルギー投資配分に与える影響に雌雄差があると考えられる。しかし、スルメイカの生活史を通じた体成長と成熟へのエネルギー投資配分に関する知見と、それを適用した生活史・回遊モデルは構築されていない。

そこで本研究では、回遊経路の異なる秋・冬生まれ群を対象として、異なる海域で採集された秋・冬生まれ群の未成体期の成長履歴の比較解析、飼育実験によって成長と成熟に対する水温の影響を調べ、成長と成熟に適した水温条件の特定、および成長と成熟のトレードオフに対する水温の影響を調べた。最後に、これらの知見をもとに、秋・冬生まれ群の生活史を通じた異なる回遊経路での履歴水温に応答した生活史・回遊モデルの構築を試みた。

【秋・冬生まれ群の未成体期の成長履歴の比較解析】

秋・冬生まれ群の未成体期の成長履歴を、平衡石とペン（軟甲）を用いて調べた。平衡石か

らは、ふ化日から採捕日までの日齢、ペンからは、採捕日から約1か月前までのペンの日間成長が解析可能であった。解析に用いた標本は、秋生まれ群は山陰沖の対馬暖流域(2008年4月, 日水研提供), 冬生まれ群は岩手沖の沿岸(2009年5月, 岩手県水産技術センター提供)と、沿岸から1,000 km離れた黒潮/親潮移行領域(2009年5月, 北水研提供)の計3定点で採集した。全標本の外套長は、66–158mmの範囲で、その日齢は86–180日の範囲であった。

解析の結果、平衡石による日齢と成長の関係から、ふ化から採捕されるまでの外套長の平均成長速度は、岩手沿岸域が1.06 mm/日であり、他の2定点よりも速かった(山陰沖: 0.63 mm/日, 移行領域: 0.70 mm/日)。また、再捕前1か月間のペンの日間成長解析では、岩手沿岸の冬生まれ群が最も良く、その日間平均成長率は1.15 mm/日、山陰沖の秋生まれ群で0.88 mm/日、移行領域で0.73 mm/日であった。ただし、山陰沖の標本では、成長履歴の個体差は冬生まれ群より大きかった。これらの3標本間での成長速度の違いは、ふ化以降の水温と摂餌履歴を反映した可能性があるが、特定できなかった。ただし、本研究から、平衡石による日齢とペンの日間成長履歴の解析は、スルメイカ成長履歴の研究に活用できることを見出した。

【成長と成熟に対する水温の影響】

本種が成長期から産卵期に分布可能な5つの水温区(12, 13, 15, 17, 19 °C)で、成熟に伴って摂餌量や成長パターンが変化するのか、そのパターンは雌雄と経験する履歴水温で異なるのかを検証した。2006–2010年の毎年7月から9月の間、未成熟期のスルメイカ(計281個体)を函館市内の飼育実験施設および臼尻水産実験所にて長期飼育し、個体ごとの日間摂餌量(率)、外套長の日間成長量(率)、成熟度、交接行動の頻度などを追跡調査した。実験個体は、飼育前に外套長と体重を氷温麻酔して測定し、全個体に外部標識(リボンタグ)を取り付け、個体識別を行った。餌として冷凍サンマの切り身を与え、個体ごとの日間摂餌量(g/日)を測定した。なお、外套長の成長履歴を追跡するため、注射器でCongo Red(50 mg/ml)をペンが形成される外套基部(頭部側)に注入し、ペンに飼育開始日をマークした。そして、飼育開始日から終了日までのペンの輪紋数と輪紋幅を測定し、日間成長量

(mm / 日)を求めた。実験中は、2-3日に1回ランダムに数個体を取り上げ、精密測定した。

12 °Cでは11日間以内に全個体が衰弱死亡したため、摂餌・成長に不適な水温と判断した。また、ペンの輪紋が日輪であること、輪紋間隔が外套の日間成長を示すことを、イカ類では初めて証明できた。日間摂餌量は、17 °C、19 °C(以下、高温区と略)よりも13 °C、15 °C(以下、低温区と略)で多かった。また、雌は雄よりも15、17、19 °C、特に15 °Cで有意に多かった。日間摂餌率は、高温区よりも低温区で低かった。同化率は、わずかに高温区より低温区が高かった。外套重量指数(外套重量 $\times$ 100/体重)は、高温区では雄の方が雌より高かった。肝重量指数(肝重量 $\times$ 100/体重)は、13 °Cで雌雄とも最も高い値を示した。ペンの日間成長輪紋幅から推定した日間成長率は、高温区よりも低温区で高く、前述の日間摂餌率と同化率も低温区が高いことから、低温区の方がより効率的な成長に適していると判断された。ただし、全個体の輪紋成長幅は、同じ飼育環境にも関わらず、どの水温区とも個体差が大きかった。この結果は、前述した海洋での同じ採集グループ内でも個体差が大きかったことと一致していた。15 °C以上では、雌雄とも成熟に伴って成長輪紋幅が狭くなる傾向が認められた。

雄の生殖器官の発達は、13 °Cで精巣は発達するが、15 °C、17 °Cで付属腺の発達と交接行動が認められた。また、19 °Cでは逆に付属腺重量指数(付属腺重量 $\times$ 100/体重)が減少することから、その発達に適さないと判断された。雄にとって、精子形成、付属腺の発達、そして交接行動には15-17 °Cが最適水温と判断された。一方、雌は13 °Cでは卵巣は未発達のままであり、15 °Cで卵巣の発達、17 °C以上で輸卵管への完熟卵の排卵が生じ、19 °Cでは顕著に排卵が促進されていた。

以上のことから、雌雄では、回遊経路を通した生息水温の変化に伴って、それぞれ独自の体成長と生殖腺発達間のトレードオフ様式を持つと推定された。

【秋・冬生まれ群の生活史・回遊モデルの構築】

飼育実験によって、スルメイカの生活史・回遊モデルのパラメーターを得た。そこで、これらを用いて、秋・冬生まれ群の生活史を通した異なる回遊経路での履歴水温と摂餌環境に応答した生活史・回遊モデルの構築を試みた。これには、3次元物理—生物結合モデル

(3D-NEMURO, Aita *et al.* 2006)の結果を用いた。スルメイカの想定回遊経路の水深50 m 深の水温と、餌としてNEMURO結合モデルの大型動物プランクトン(ZL)の計算値を用いた。また、スルメイカの生活史を5段階(幼イカ期, 若イカ期, 未成体期, 成熟期, 完熟期)に区分した。次に、秋・冬生まれ群の4つの回遊ルートを設定し、1988/89年の海洋環境の寒冷—温暖レジームシフト以前と、以降の生活史・回遊モデルの作成を行った。

その結果、秋・冬生まれ群の異なる回遊経路に沿った餌密度の違いよりも、その履歴水温の違いが体成長と成熟に影響するモデルが選択された。体成長と生殖器官の発達には、それぞれに適した水温域にどれくらい滞在するかに依存している。今回モデル化した4つの回遊ルートの中で、秋生まれ群が韓国東岸に沿って北上し、産卵に南下するイカが、最も早く大型に成長し、成熟した。また、1986年(寒冷年)と1996年(温暖年)の生活史・回遊モデルでは、明らかに温暖年が寒冷年よりも成長も良く、成熟への投資も多くなった。

以上のように本研究では、飼育実験により得られた履歴水温ごとの摂餌、成長、成熟のパラメーターと、個々の発生系群ごとの回遊ルートに沿った水温や餌環境、あるいは寒冷・温暖レジーム期の生物学的測定データなどを用いることによって、スルメイカの生活史・回遊モデルの構築の道を拓くことができた。さらに、このモデルは、地球温暖化シナリオへの適用も可能であり、他のスルメイカ類にも利用できる可能性を見出すことができた。

学位論文審査の要旨

主査	教授	高津哲也
副査	教授	桜井泰憲
副査	教授	岸道郎（北海道大学環境科学院）
副査	准教授	綿貫豊
副査	准教授	バウア ジョン リチャード

学位論文題名

Studies on growth and reproduction of the Japanese common squid, *Todarodes pacificus* (Cephalopoda : Ommastrephidae) (スルメイカの成長と成熟に関する研究)

スルメイカは、日本周辺海域に広く分布し、季節的な大回遊を行なう。このスルメイカ資源を支える季節発生群は秋・冬生まれ群である。秋生まれ群は、主に日本海南西部海域を産卵場として、主に日本海の対馬暖流に沿った索餌回遊を行う。一方、冬生まれ群は、主に東シナ海を産卵場として、太平洋沿岸に沿って移行領域から親潮海域へと索餌回遊し、その後日本海を南下して産卵する。このため、本種の成長速度の違いや、成熟へのエネルギー投資配分とそのタイミングは、季節発生群ごとの回遊経路での履歴水温や摂餌によって異なることが予想される。さらに、本種の雄は雌よりも 1, 2 ヶ月先に成熟し、産卵海域とは離れた場所で交接を開始し、未成熟な雌は精夾を受け取り、その後成熟・産卵して死亡する。このように雌雄の成熟様式が異なることから、水温や摂餌が体成長と成熟へのエネルギー投資の配分にも雌雄差が生じるものと考えられる。しかし、スルメイカの生活史を通じた体成長と成熟へのエネルギー投資配分に関する知見と、それを適用した生活史モデルは構築されていない。また、レジームシフトを想定した温暖年と寒冷年による生活史の変化も不明である。

そこで本論文は、回遊経路の異なるスルメイカの秋・冬生まれ群を対象として、異なる海域で採集した秋・冬生まれ群の未成体期の成長履歴の比較解析、飼育実験によって成長と成熟に対する水温の影響を調べ、成長と成熟に適した水温条件の特定、および成長と成熟のトレードオフに対する水温の影響を調べた。最後に、これらの知見をもとに、秋・冬生まれ群の生活史を通じた異なる回遊経路での水温履歴を適用した生活史モデルの構築を試みた。得られた結果は、以下のように要約される。

【秋・冬生まれ群の未成体期の成長履歴の比較解析】

秋・冬生まれ群の未成体期の成長履歴を、平衡石とペンを用いて調べた。その結果、平

衡石とペンの輪紋は日周輪と判断され、平衡石からはふ化日から採捕日までの日齢が、ペンからは採捕約 1 か月前までのペンの日間成長率の推定が可能となった。解析に用いた標本は、秋生まれ群は山陰沖の対馬暖流域（2008 年 4 月）、冬生まれ群は岩手沖の沿岸（2009 年 5 月）と、沿岸から 1,000 km 離れた黒潮/親潮移行領域（2009 年 5 月）の計 3 定点で採集した。全標本の外套長範囲は 66–158 mm、日齢範囲は 86–180 日であった。日間成長率は、冬生まれ群の岩手沿岸の群れが最も高く、次いで冬生まれ群の移行領域群、秋生まれ群の山陰沖の順となった。

【成長と成熟に対する水温の影響】

本成長期から産卵期に分布可能な 5 つの水温区（12, 13, 15, 17, 19℃）で、成熟に伴って摂餌量や成長パターンが変化するのか、そのパターンは雌雄と経験する履歴水温で異なるのかを、飼育実験によって検証した。その結果、12℃では 11 日間以内に全個体が衰弱死亡し、摂餌・成長に不適な水温と判断した。13℃と 15℃では 17℃と 19℃よりも日間摂餌率と同化率、日間成長率が高く、成長には効率が良い水温であった。雄の生殖器官は、13℃で精巣は発達を開始するが、精子形成、付属腺の発達、そして交接行動には 15–17℃が最適水温と判断された。一方、雌は 13℃では卵巣は未発達、15℃で卵巣の発達が始まり、17℃以上で輸卵管への完熟卵の排卵が生じ、19℃では産卵可能な完熟状態に至った。以上の飼育実験結果から、スルメイカは雌がより高温で成熟し、雌雄それぞれの成長と成熟に適した水温条件を、初めて明らかにした。

【秋・冬生まれ群の生活史・回遊モデルの構築】

飼育実験によって得たスルメイカの生活史モデルのパラメーターを用いて、秋・冬生まれ群の生活史を通した異なる回遊経路での水温履歴と摂餌環境に応答した生活史モデルの構築を試みた。この解析には、3 次元物理—生物結合モデル（3D-NEMURO）を適用し、秋・冬生まれ群に 4 つの回遊経路を設定した。さらに、1988/89 年の海洋環境の寒冷—温暖レジームシフト以前と、以降の生活史モデルをそれぞれ作成し、比較した。その結果、秋・冬生まれ群の異なる回遊経路に沿った餌密度の相違よりも、その水温履歴の相違が体成長と成熟に影響するモデルが選択された。つまり体成長と生殖器官の発達には、それぞれに適した水温域にどれくらい滞在するかに依存している。今回モデル化した 4 つの回遊ルートの中で、秋生まれ群が韓国東岸に沿って北上し、産卵に南下するイカが、最も早く大型に成長し、成熟した。また、1986 年（寒冷年）と 1996 年（温暖年）の生活史・回遊モデルでは、明らかに温暖年の方が寒冷年よりも高成長で、成熟への投資も多くなった。

本研究は、成長履歴解析へのペンの輪紋の有効性と、摂餌、成長、成熟に及ぼす水温の影響を定量的に推定し、スルメイカの生活史モデルを構築しており、今後の本種の生態・資源研究に大きく寄与するものと評価した。よって審査員一同は申請者が博士（水産科学）の学位を授与される資格のあるものと判定した。