

# 成長解析 Biological-intercept 法を用いた 仔稚魚の成長速度推定 —水産資源推定における適用事例—

中屋 慧

## 1. はじめに

水産資源の変動を理解することは資源管理上で重要である。小型浮魚類では、仔魚期の生残が資源に影響することが指摘されており、例えば、琵琶湖のアユにおいては仔稚魚期の成長が良い年には漁獲量も多いという報告（酒井ら, 2012）がある。これは体サイズの大型化が被食リスクを軽減させ、生残率を高められるという Growth-mortality 仮説（Anderson, 1988）によるものと考えられる。これらのことから水産資源の管理や保全には仔魚期の成長、つまりそれらを支配する水域環境を把握する必要があるが、様々な環境要因が複合的に関連し、決定づけられている（Takasuka *et al.*, 2016）ため、容易ではない。

仔魚期における成長の良否や、それらに影響する環境要因を把握するための指標として成長速度（mm/day）がよく使われる。その一つとして耳石日周輪が形成される魚種においては、耳石輪紋数（日齢）と体長の関係から得られた一次式（ $BL=A+Bt$ ）や指数式（ $BL=Ae^{Bt}$ ）などによって算出された体長から、成長速度を算出する方法がある（ここではBLは体長（mm）、Aは定数、Bは係数、tは日齢（日）、eはネイピア数（ $\approx 2.7$ ）を示す）。Sassa & Tsukamoto（2010）や Sassa *et al.*（2014）はこの方法で対象とする群の成長速度を年ごとに比較しており、ある程度の目安にはなり得ると述べている。しかし、この方法では群での成長を一定の速度として算出するため、各サイズまたは各発達段階における経日変化を把握できない。そのため資源解析におけるどの発達段階の成長速度が資源へ影響しているかを理解したい場合などでは適さない。

一方、Biological-intercept 法では個体ごとに耳石日周輪間隔の解析から、各日齢における体長を算出するため、成長速度の経日変化を知ることができる。また、その時の水域環境を合わせて解析することで最適な生育環境を把握することも可能である。このように Biological-intercept 法は資源解析において有用な手法であり、利点や欠点を理

解することでより効果的な利用が可能になると考え、本稿にまとめた。

## 2. Biological-intercept 法とその使用例

Biological-intercept 法は、個体ごとに耳石径と体長の関係から各日齢時の体長を推定する方法である。耳石の1輪紋目形成時および採集時の耳石径と体長の関係から得られた各個体の成長式から、各日齢時の体長を推定することができる。マアジを例に、以下に詳しく手順を示す。

まず、採集時の耳石径と体長の関係をプロットし（図1）、関係式を得る。マアジの耳石径と体長の関係式には一次式の当てはまりが最も良い（Xie *et al.*, 2005）ため、各個体の成長式には一次式を採用する。

まず、以下の連立方程式から a、b を求める。

$$BL_1 = aOR_1 + b \cdots (1)$$

$$BL_{\text{catch}} = aOR_{\text{catch}} + b \cdots (2)$$

ここでは  $BL_1$  は1輪紋目形成時の体長（mm）、 $BL_{\text{catch}}$  は採集時の体長（mm）、 $OR_1$  は1輪紋目形成時の耳石径（ $\mu\text{m}$ ）、 $OR_{\text{catch}}$  は採集時の耳石径（ $\mu\text{m}$ ）、a は係数、b は定数である。

マアジでは1輪紋目は孵化後3日目に形成され、その時の体長が約3.0mmであるため（Xie *et al.*, 2005）、 $BL_1 = 3.0$ となる。 $OR_1$ 、 $BL_{\text{catch}}$ 、 $OR_{\text{catch}}$  はそれぞれ同一個体から得られた実測値である（ $OR_1$  は  $BL_1$  同様、あ

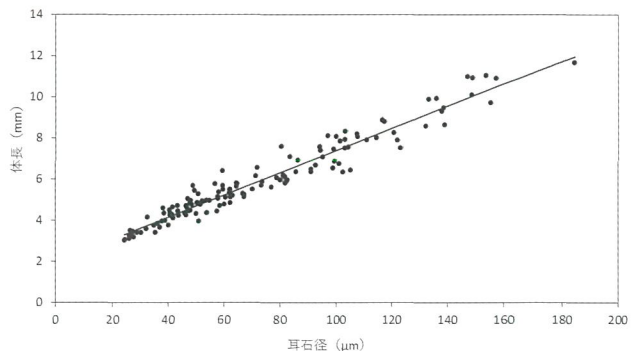


図1 マアジ仔稚魚の耳石径と体長の関係  
( $y=0.054x+1.9863$ ) ( $n=137$ ,  $r^2=0.94$ ,  $P<0.01$ )

らかじめ飼育実験などで求めた固定値を使用する場合もある)。

a および b を算出したのち、以下の式を用いて、i 日齢時の体長を推定する。

$$BL_i = aOR_i + b \quad \dots (3)$$

ここでは  $BL_i$  は i 日齢時の体長 (mm)、 $OR_i$  は耳石核から i 輪紋目までの長さ ( $\mu\text{m}$ )、a は係数、b は定数である。これらを実測値 (図 2) で詳しく説明する。採捕された個体の  $BL_{\text{catch}}$  は 4.15mm、 $OR_1$  は  $12.37\mu\text{m}$ 、 $OR_{\text{catch}}$  は  $32.63\mu\text{m}$  であり、 $BL_1$  は固定値の 3.00mm であるため、これらを上記の (1) 式と (2) 式に当てはめると、以下の連立方程式 (1)' 式および (2)' 式が得られる。

$$3.00 = 12.37a + b \quad \dots (1)'$$

$$4.15 = 32.63a + b \quad \dots (2)'$$

これを解いた  $a=0.057$ 、 $b=2.298$  を (3) 式に代入すると、個体の成長式は以下となる。

$$BL_i = 0.057OR_i + 2.298 \quad \dots (3)'$$

(3)' 式に i 日齢時における耳石径  $OR_i$  を代入すると i 日齢時の  $BL_i$  が得られる。 $BL_i$  から成長速度を算出するため、知りたい期間に増加した体長をその期間の日数で除する。例えば、図 2 に示す個体で、3 日齢から 6 日齢の間の平均成長速度 (mm/day) は 6 日齢の体長 (3.39mm) から 3 日齢の体長 (3.00mm) を減じ、3 日齢から 6 日齢までの日数 (3日) で除した 0.13 (mm/day) であることが分かる。

本方法はアユ (酒井ら, 2012)、イカナゴ (日下部ら, 2007)、カタクチイワシ (Takasuka *et al.*, 2007 ; Yamamoto *et al.*, 2018)、マイワシ (Takasuka *et al.*, 2007)、マアジ (Takahashi *et al.*, 2016)、マサバ (Kamimura *et al.*, 2015) など多くの魚種で適用されており、研究実績が豊富である。以下に本方法を用いて水産資源の変動メカニズムの解明を試みた研究を 2 事例紹介する。

## 2.1 最適水温の検討への適用事例

Takasuka *et al.* (2007) は、マイワシとカタクチイワシ間で起こる魚種交替 (魚種の数量組成が大きく変化し、順位が入れ替わる現象) のメカニズムを解明するため、仔

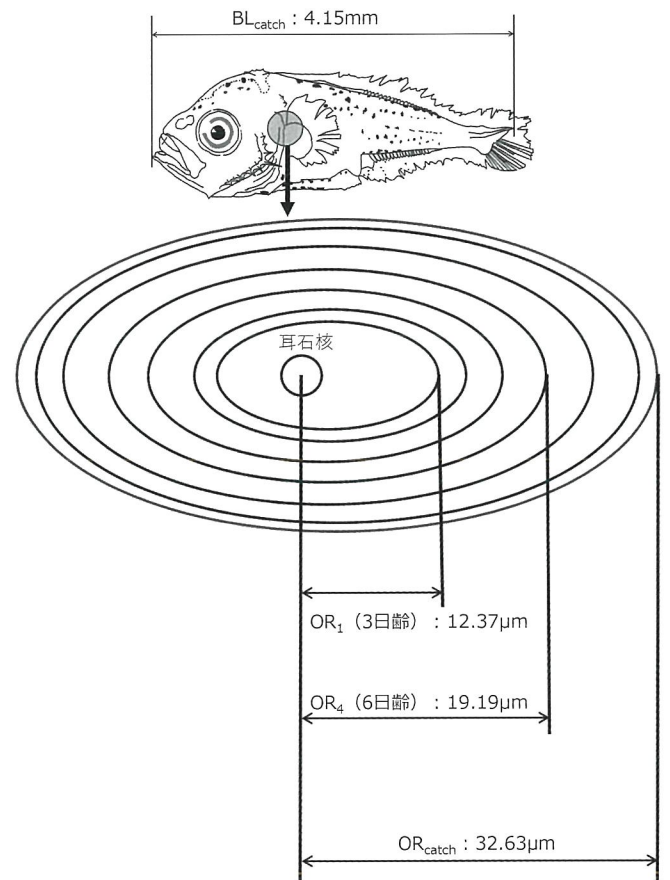


図2 マアジ仔魚 (上) と耳石の模式図 (下) (実数値は例である)

魚期の成長速度とその期間における水温との関係について解析した。本研究では、仔魚が採集前 3 日間は各調査定点に留まっていたと仮定し、その間の平均成長速度と水温との関係を明らかにすることが重要と考え、成長の経日変化が推定可能な Biological-intercept 法を使用した。

その結果、成長速度のピークはカタクチイワシでは表面水温が  $22^{\circ}\text{C}$ 、マイワシでは  $16^{\circ}\text{C}$  でみられ、最適水温が両種で異なることが明らかとなった。これらのことから当海域においては年による水温の違いがマイワシとカタクチイワシの生活史初期における成長および生残に影響を与え、結果として魚種交替を引き起こされると結論付けた。

## 2.2 マアジ仔稚魚期における成長の経年変化の把握への適用

Takahashi *et al.* (2016) は、東シナ海のマアジ仔稚魚において、①どの発達段階における成長の良否が資源変



動に影響を与えるのか、②仔魚の成長に影響を与える環境要因は何かを明らかにするための研究を行った。

本研究では、ある個体について孵化後の10日間（仔魚初期）と稚魚へ移行するまでの10日間（仔魚後期）を比較する場合、それぞれの期間（各発達段階）における一日ごとの成長速度を求める必要がある。また、稚魚へ移行した時には二次核（SPF：仔魚が稚魚に変態する際に新たに耳石に形成される核のこと）が形成されるが、個体ごとに二次核形成時期は異なる。このような場合、前述した一次式や指数式を用いる方法では、解析できず、Biological-intercept法が適している。

まず、①を明らかにするために必要な情報は2つあり、1つ目は孵化直後（仔魚初期）と仔魚から稚魚への移行期（仔魚後期）の成長速度、2つ目は底生生活に移行する時の成長速度である。一般的に仔魚初期と仔魚後期の成長が資源の変動に関わるとされている（Nash & Geffen, 2012）。また、東シナ海のマアジ稚魚では、体長40mm以上で底生生活に移行（底生生活に移行した稚魚を以降、底生稚魚と称する）することで捕食リスクを避け、生残率を高めていると言われている（Sassa *et al.*, 2009）。この底生稚魚の個体数が直接的に資源量に影響していると考えられるが、仔魚期の成長と底生稚魚の個体数との関連、つまり仔魚期のいずれの段階における成長の良否がその後の生残（ここでは底生稚魚の個体数）に影響を与えるかについては明らかとなっていない。そこで、底生稚魚の個体数密度と各年で算出した仔魚期の2発達段階（仔魚前期および仔魚後期）における成長速度の関係を比較することで、資源量へ影響を与える重要な発達段階を明らかにすることを試みた。

本研究では、仔魚初期を孵化後3-10日、仔魚後期を稚魚になる直前の10日間と定義し、各発達段階における成長速度を、Biological-intercept法で算出した。なお、各成長速度の算出には以下の(4)および(5)式を用いた。

$$G_1 = (L_{10} - L_3) \times d_1^{-1} \quad \dots (4)$$

$$G_2 = (L_{SPF} - L_{SPF-10}) \times d_2^{-1} \quad \dots (5)$$

ここで  $G_1$  は仔魚初期の成長速度 (mm/day)、 $G_2$  は仔魚後期の成長速度 (mm/day)、 $L_{10}$  は孵化後10日の

体長 (mm)、 $L_3$  は孵化後3日の体長 (mm)、 $d_1$  は孵化後10日目から孵化後3日目を減じた日数 (日)、 $L_{SPF}$  は二次核形成時（稚魚になった時）の体長 (mm)、 $L_{SPF-10}$  は二次核形成10日前の体長 (mm)、 $d_2$  は SPF 形成時から SPF 形成10日前の日数を減じた日数である。

また、②を明らかにするため、各年の  $G_1$ 、 $G_2$  と採集時に得られた海洋環境のデータ（ここでは水温と餌料量）を照合し、仔魚の成長に影響を与える環境要因について調べた。

その結果、底生稚魚の個体数密度は  $G_2$  と強い相関があり仔魚後期における成長の良否が当海域でのマアジ資源量に影響を与えることが示唆された。また、海洋環境データと仔魚の成長速度を照合すると、調査年における東シナ海の水温はほとんどの年で19~20°Cの適水温であり（Takahashi *et al.*, 未発表）、成長と水温の間に明瞭な関係はみられなかった。一方で、餌生物量が多い年には成長速度が高い傾向にあったことから、東シナ海では餌生物量により成長に影響を及ぼすと考えられた。餌の要求量は仔魚初期に比べ仔魚後期により高まると考えられ、餌生物量が多い年は仔魚後期の成長速度が高まり、その後の生残も高まる可能性がある結論づけた。

紹介した2事例ではいずれの場合も一般的な成長式である1次式や指数式では、目的とする期間の成長速度は得られず、任意の期間における成長速度を算出することが可能な Biological-intercept 法の有用性を証明した好事例である。

### 3. Biological-intercept法の欠点とその補正

Biological-intercept法では個体ごとに成長履歴を推定できるため、Takahashi *et al.* (2016) が行った研究のようにサイズや発達段階を限定した成長を比較するにはとても有効な手段である。しかし、仔魚の耳石輪紋間の幅（輪紋幅）が成長に伴い変化するため、推定される成長速度は大きくなってしまふ。マアジを例にとると、同じ環境下で成長した仔魚であっても体長3~4mmでの成長速度は約0.1mm/day、体長5~6mmでの成長速度は約0.5mm/dayであり、体長による成長速度の差が生じ、環境要因による成長の良否を比較することができない。これ

らを解決する手法として、各個体の輪紋幅から予想される輪紋幅を減じた「成長指数 (Growth index)」を用いる手法がある。この方法はサンプリング直近における仔魚の成長と環境要因との関係解明や、仔魚の成長を海域間で比較する場合に有効な手法である。以下に成長指数を使用し、海域間で仔魚の成長を比較した研究事例を紹介する。

### 3.1 成長指数による生息海域の比較

Takasuka *et al.* (2016) は、成長指数を用いてサンマの成長に好適な条件を検証した。

サンマ仔魚の肉体長（下顎から尾びれ肉質部までのことで体長と同義）と採集前3日間の平均輪紋幅には線形関係がみられるが、体長が大きい仔魚ほど輪紋幅が大きくなるといったバイアスも生じる。この体長の異なる仔魚が含まれるグループ間の比較にともなうバイアスを除外するため、成長指数を使用し成長の良否を海域間で比較した。本研究における成長指数とは、プロット点の値からそのプロット点と同じ  $x$  値で予測できる値（回帰直線上の値）を減じた残差のことである。例えば、体長 10mm の個体の採集前3日間の平均輪紋幅が  $3\mu\text{m}$  であり予測値が  $2\mu\text{m}$  であるとする。その時の残差は、 $3(\mu\text{m}) - 2(\mu\text{m}) = 1(\mu\text{m})$  であり、単位を取り除いた 1 が成長指数となる。

黒潮域では、一般的にサンマ仔稚魚は水温が高く、かつ餌生物量が少ない黒潮流軸と流軸から沖合域（以降、外側域）では高密度で、水温が低く、かつ餌生物量の多い黒潮流軸から沿岸側（以降、内側域）では低密度である。このことから、「サンマは、仔魚の生存により有利な海域で産卵を行う戦略をとっている」という仮定に基づき Takasuka *et al.* (2016) は、黒潮流軸・外側域にはサンマ仔魚に有益な環境要因があると考え、「黒潮内側域はサンマ仔魚にとって成長速度が低く生残には不利である」という作業仮説を立て、これもとに黒潮内側域、流軸、外側域の成長速度を成長指数により比較した。

その結果、作業仮説に反して黒潮の外側域と内側域では成長速度に統計的に有意差はなかった。また、表層の水温、塩分、クロロフィル  $a$  濃度と成長指数との間に明瞭な関係はみられなかった。これらの結果から黒潮流軸・外側では高水温・高塩分により成長が促されるが、低水温・

低塩分で成長速度が低いと想定された黒潮内側域では豊富な餌により成長が促進されたことで、成長指数が同程度となったと考えられた。環境の異なる黒潮内側域と外側域では、物理的要因と生物的要因とが互いに補償関係であることにより成長の均質性がもたらされており、このことより生存に違いはなさそうであると結論付けられている。

本研究では、孵化後間もない個体とある程度成長した個体の採集前3日間の成長を様々な地点間で比較する必要があったが、成長指数を用いることで正確な解析を可能としたと考えられる。

## 4. おわりに

仔魚期の成長と水域環境の関係を把握することは資源の変動を知るうえで重要である。その中で成長解析 (Biological-intercept 法) は有効な手段である。

前述したように、近年イワシ、サバ類などの浮魚においては、海洋環境の変化によって魚種交替が起こることが知られる。この魚種交替は、マイワシ→カタクチイワシ→マイワシとマイワシ→サンマ→マアジ→マサバ→マイワシの二重サイクルであるとされている (サンマやマアジを除外、もしくはスルメイカを加える説もあり)。各魚種、高水準期と低水準期を経ることになるが、この低水準期の資源量を予測することは管理上特に重要である。Biological-intercept 法を用いた成長解析から資源量に影響する環境要因を明らかにすることで、物理環境の測定で資源量を把握できる日が来るかもしれない。また、魚種交替のメカニズム、特にマイワシからサンマ、マアジ、マサバを経由するサイクルは物理的および生物的要因が複雑に関連しているため、解明は難航している。しかし、仔稚魚期のどの発達段階の成長がその後の生残に影響しているのか、どのサイズ (発達段階) でどの環境要因の影響をより強く受けるのか等を Biological-intercept 法で解明することが出来れば魚種交替のメカニズムの解明の手がかりの1つになり、資源管理にも貢献出来るかもしれない。



## 参考文献

- Anderson, J.T. 1988. A Review of Size Dependent Survival During Pre-Recruit Stages of Fishes in Relation to Recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 8 : 55-66.
- Kamimura, Y., Takahashi, M., Yamashita, N., Watanabe, C. and Kawabata, A. 2015. Larval and juvenile growth of chub mackerel *Scomber japonicus* in relation to recruitment in the western North Pacific. *Fisheries Sciences*, 81 : 505-513.
- 日下部敬之・大美博昭・斎藤真美. 2007. 耳石日周輪解析による東部瀬戸内海産イカナゴ仔稚魚の成長. *水産海洋研究*, 71 (4) : 263-269.
- Nash, R.D.M. and Geffen, A.J. 2012. Mortality through the early life-history of fish: What can we learn from European plaice (*Pleuronectes platessa* L.) ? *Journal of Marine Systems*, 93 : 58-68.
- 酒井明久・矢田崇・井口恵一朗. 2012. 琵琶湖におけるアユ仔稚魚の成長速度の変動と環境要因. *日本水産学会誌*, 78 (5) : 885-894.
- Sassa, C., Takahashi, M., Nishiuchi, K. and Tsukamoto, Y. 2014. Distribution, growth and mortality of larval jack mackerel *Trachurus japonicus* in the southern East China Sea in relation to oceanographic conditions. *Journal of Plankton Research*, 36 (2) : 542-556.
- Sassa, C. and Tsukamoto, Y. 2010. Distribution and growth of *Scomber japonicus* and *S. australasicus* larvae in the southern East China Sea in response to oceanographic conditions. *Marine Ecology Progress Series*, 419 : 185-199.
- Sassa, C., Yamamoto, K., Tsukamoto, Y., Konishi, Y. and Tokimura, M. 2009. Distribution and migration of age-0 jackmackerel (*Trachurus japonicus*) in the East China and Yellow seas, based on seasonal bottom trawl surveys. *Fisheries Oceanography*, 18 : 255-267.
- Takahashi, M., Sassa, C., Nishiuchi, K. and Tsukamoto, Y. 2016. Interannual variations in rates of larval growth and development of jack mackerel (*Trachurus japonicus*) in the East China Sea: implications for juvenile survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73 : 155-162.
- Takasuka, A., Nishikawa, K., Kuroda, H., Okunishi, T., Shimizu, Y., Sakaji, H., Ito, S., Tokai, T. and Oozeki, Y. 2016. Growth variability of Pacific saury *Cololabis saira* larvae under contrasting environments across the Kuroshio axis: survival potential of minority versus majority. *Fisheries Oceanography*, 25 (4) : 390-406.
- Takasuka, A., Oozeki, Y. and Aoki, I. 2007. Optimal growth temperature hypothesis: Why do anchovy flourish and sardine collapse or vice versa under the same ocean regime? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64 : 768-776.
- Xie, S., Watanabe, Y., Saruwatari, T., Matsuda, R., Yamashita, Y., Sassa, C. and Konishi, Y. 2005. Growth and morphological development of sagittal otoliths of larval and early juvenile *Trachurus japonicus*. *Journal of Fish Biology*, 66 : 1704-1719.
- Yamamoto, K., Saito, M. and Yamashita, Y. 2018. Relationships between the daily growth rate of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* larvae and environmental factors in Osaka Bay, Seto Inland Sea, Japan. *Fisheries Science*, 84 : 373-383.

