

# 黒潮およびその周辺海域における仔稚魚の成長活性

|       |                                                           |
|-------|-----------------------------------------------------------|
| 誌名    | 日本プランクトン学会報                                               |
| ISSN  | 03878961                                                  |
| 著者名   | 眞子,裕友<br>小針,統<br>一宮,睦雄<br>小森田,智大<br>幅野,明正<br>東,隆文<br>久米,元 |
| 発行元   | 日本プランクトン学会                                                |
| 巻/号   | 69巻2号                                                     |
| 巻号補足  |                                                           |
| 掲載ページ | p. 93-101                                                 |
| 発行年月  | 2022年8月                                                   |

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat



## 黒潮およびその周辺海域における仔稚魚の成長活性

眞子裕友<sup>1), 2)</sup>・小針 統<sup>3)\*</sup>・一宮睦雄<sup>4)</sup>・小森田智大<sup>4)</sup>・幅野明正<sup>3)</sup>・東 隆文<sup>3)</sup>・久米 元<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> 鹿児島大学大学院農林水産学研究科 〒890-0056 鹿児島市下荒田4-50-20

<sup>2)</sup> 現所属：いであ株式会社 〒455-0032 名古屋市港区入船1-7-15

<sup>3)</sup> 鹿児島大学水産学部 〒890-0056 鹿児島市下荒田4-50-20

<sup>4)</sup> 熊本県立大学環境共生学部 〒862-8502 熊本市東区月出3-1-100

### Growth activity of fish larvae appearing in the Kuroshio and its neighbouring waters

YUSUKE MANAKO<sup>1), 2)</sup>, TORU KOBARI<sup>3)\*</sup>, MUTSUO ICHINOMIYA<sup>4)</sup>, TOMOHIRO KOMORITA<sup>4)</sup>, AKIMASA HABANO<sup>3)</sup>, TAKAFUMI AZUMA<sup>3)</sup>, AND GEN KUME<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> Graduate School of Agriculture, Forest and Fisheries, Kagoshima University, 4-50-20 Shimoarata, Kagoshima, Kagoshima 890-0056, Japan

<sup>2)</sup> Present address: IDEA Consultants, Inc., 1-7-15 Irifune, Minato-ku, Nagoya 455-0032, Japan

<sup>3)</sup> Faculty of Fisheries, Kagoshima University, 4-50-20 Shimoarata, Kagoshima, Kagoshima 890-0056, Japan

<sup>4)</sup> Faculty of Environmental and Symbiotic Sciences, Prefectural University of Kumamoto, 3-1-100 Tsukide, Higashi-ku, Kumamoto 862-8502, Japan

\*Corresponding author: Email: kobari@fish.kagoshima-u.ac.jp

**Abstract** It has been thought that food availability for fish larvae was poor in the Kuroshio because of the low standing stocks of plankton in the oligotrophic conditions under thermal stratification throughout the year. Despite a potential risk or disadvantage for larval survival and growth, Kuroshio and its neighbouring waters are nursery grounds for the early life stages of various fishes. Here, we compared the growth activity of fish larvae among 15 taxonomic groups, including 11 families in the Kuroshio and its neighbouring waters, based on protein synthetase activity and protein contents. Protein-specific ( $_{sp}$ AARS), individual-based aminoacyl tRNA synthetase activities ( $_{i}$ AARS), and protein contents (PRO) of fish larvae ranged from 2 to 232 nmol PPi mg protein<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, from 1 to 21  $\mu$ mol PPi ind<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>, and from <1 to 26 mg ind<sup>-1</sup>, respectively.  $_{sp}$ AARS,  $_{i}$ AARS and PRO were variable among the taxonomic groups and were not classified between mesopelagic groups and the others. Compiling these measurements among all taxonomic groups, a significant negative correlation was found for  $_{sp}$ AARS to PRO. The correlation showed no significant difference between the Kuroshio and its neighbouring coastal waters, indicating that growth activities to fish larvae body mass were comparable in the Kuroshio and its neighbouring waters. Based on nonmetric multidimensional scaling on  $_{sp}$ AARS,  $_{i}$ AARS and PRO among 15 taxonomic groups, two different groups were classified for fish larvae, represented by the high  $_{i}$ AARS under the high PRO but low  $_{sp}$ AARS (Group 1) and the low  $_{i}$ AARS under the low PRO but high  $_{sp}$ AARS (Group 2), representing the different life strategies for larval growth among the taxonomic groups. The present findings suggest that these biochemical indices are useful for evaluating the growth activity of fish larvae among various taxonomic groups and that food availability is not poor enough to support larval growth in the Kuroshio and its neighbouring waters.

**Key words:** fish larvae, enzyme activity, AARS, protein, Kuroshio

## はじめに

黒潮はフィリピン東部から東シナ海の陸棚斜面を北上し、トカラ海峡で転進して本州南岸を沿うように東へと流れる、北太平洋亜熱帯循環の西岸境界流である (Hu et al. 2015, 中村 2017). 黒潮は表層の栄養塩濃度が低く植物プランクトンも少ないため (Guo 1991, Hirota 1995), 魚類の索餌海域としては不適であるとされてきた. しかし, 東シナ海黒潮とその周辺海域は, マイワシ (森本 2010), マアジ (Sassa et al. 2006, Kume et al. unpubl.), サバ類 (Sassa & Tsukamoto 2010, Kume et al. 2021) などの産卵・索餌海域となっている. 一般的には, 脆弱な仔魚は初期減耗が大きく (Critical Period 仮説: Hjort 1926), 好適な餌環境と時空間的に遭遇できるかどうかが生残に強く影響するとされている (Match-Mismatch 仮説: Cushing 1990). したがって, 脆弱で飢餓に弱い仔魚が餌の少ない黒潮で過ごすことは, リスクの大きい生残戦略である.

近年の研究によると, トカラ海域では強大な乱流混合が発生しており (Nagai et al. 2017, 2019, Tsutsumi et al. 2017), この栄養塩供給によって植物プランクトンが増殖することが報告されている (Kobari et al. 2020). これら植物プランクトンは, 微小動物・メソ動物プランクトンに摂餌されていることも実験的に確認されている (Kanayama et al. 2020, Karu et al. 2020). また, 黒潮流軸の動物プランクトン現存量・生産力は黒潮内側に匹敵すること (Kobari et al. 2018), 沿岸群集の移流により黒潮下流域の動物プランクトン現存量・生産力が增大することも報告されている (Kobari et al. 2019, 阿部ほか 2019). これらの結果は, 黒潮上流域が仔魚の餌環境としては必ずしも不適ではないことを示唆している. 黒潮上流域には水産有用魚類だけでなく (Sassa et al. 2006, Yukami et al. 2009, Sassa & Tsukamoto 2010, Ishihara et al. 2017), 中深層性魚類 (Sassa & Konishi 2015, Sassa & Takahashi 2018, Sassa 2019) も多く出現しており, 多様な仔魚の分布が時空間的に重複していることが知られている (Chen et al. 2014). また, 同所的に出現する中深層性魚類の仔魚では, 餌資源が競合していることが指摘されている (Sassa & Hirota 2013). 黒潮上流域の餌環境が仔魚にとって必ずしも不適ではないとしても, 多様な分類群が同所的に出現して成長できるメカニズムがあるのかもしれない.

これまで, 仔魚期における成長活性を評価する方法として, 耳石解析による成長速度の算出が広く利用されてきた (Sassa 2019, Kume et al. 2021). 一方で, より多くの検体を迅速に測定するため, 核酸比による成長活性の

評価もなされるようになってきた (Buckley 1984, Clemmesen 1994, Chicharo et al. 1998). さらに, 核酸比よりも汎用的なタンパク質合成酵素活性を使った成長活性の評価も行われている (Bolliet et al. 2000, Sveier et al. 2000). 従って, タンパク質合成酵素活性によって様々な分類群の仔魚における成長活性を海域間で比較すれば, 黒潮上流域の餌環境が仔魚にとって好適かどうかを判別することが可能である.

そこで, 本研究では黒潮およびその周辺海域に出現する仔魚について, タンパク質合成酵素活性およびタンパク質含有量を測定し, 分類群間および海域間で成長活性を比較した.

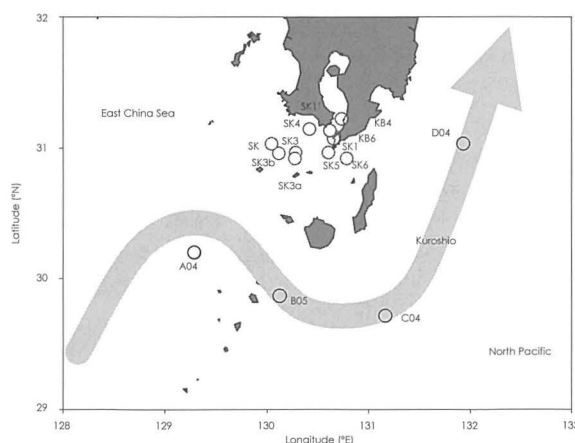
## 材料と方法

### 海洋観測

鹿児島湾内から湾口部における沿岸域 17 地点, 黒潮流 4 地点の計 21 地点で仔魚標本の採取を行った. 鹿児島大学練習船かごしま丸では 2018 年 11 月, 鹿児島大学練習船南星丸では 2018 年 8 月, 2019 年 4 月および 8 月, 2020 年 7 月に行った. いずれの海洋観測においても, 水深 300 m から海面までの水温と塩分を, Sea-Bird 社製 Conductivity Temperature Depth Profiler and Carousel Multisampling System (CTD-CMS: SBE 911plus) で測定した (Fig. 1, Table 1).

### 仔魚標本採取・処理

仔魚標本は, かごしま丸では MOCNESS (Multiple Opening/Closing Net and Environmental Sensing System: 目



**Fig. 1.** Sampling stations of fish larvae for measuring aminoacyl tRNA synthetase activity in the Kuroshio and continental shelf waters. FY2018: A04, B05, C04, D04, SK, SK3, SK3a, SK3b, SK5, SK6. FY2019: SK1, SK3, SK3a, SK4, SK5. FY2020: KB4, KB6, SK1, SK1'.

**Table 1.** Information on sampling stations of fish larvae in the Kuroshio (KR) and continental shelf waters (CSW) and their environmental conditions.

| Station | Area | Date   | Year | Day or Night | Longitude (°N) | Latitude (°E) | Depth (m) | Layer (m) | WT <sub>100</sub> (°C) | SAL <sub>100</sub> | CHL <sub>100</sub> (µg L <sup>-1</sup> ) |
|---------|------|--------|------|--------------|----------------|---------------|-----------|-----------|------------------------|--------------------|------------------------------------------|
| A04     | KR   | 7-Nov  | 2018 | Day          | 30.12          | 129.17        | 867       | 0-300     | 25.4                   | 34.36              | 0.23                                     |
| B05     | KR   | 8-Nov  | 2018 | Day          | 29.52          | 130.08        | 661       | 0-300     | 24.0                   | 34.29              | 0.28                                     |
| C04     | KR   | 9-Nov  | 2018 | Day          | 29.43          | 131.70        | 4874      | 0-300     | 25.1                   | 34.46              | 0.16                                     |
| D04     | KR   | 10-Nov | 2018 | Day          | 31.02          | 131.56        | 912       | 0-300     | 25.1                   | 34.44              | 0.23                                     |
| SK      | CSW  | 11-Nov | 2018 | Day          | 31.02          | 130.03        | 392       | 0-300     | 21.5                   | 34.30              | N.D.                                     |
| SK3     | CSW  | 29-Aug | 2018 | Day          | 30.90          | 130.24        | 309       | 0-309     | 26.9                   | 34.05              | N.D.                                     |
| SK3a    | CSW  | 29-Aug | 2018 | Day          | 30.92          | 130.12        | 369       | 0-369     | 26.1                   | 34.19              | N.D.                                     |
| SK3b    | CSW  | 29-Aug | 2018 | Day          | 30.92          | 130.00        | 412       | 0-412     | 25.8                   | 34.26              | N.D.                                     |
| SK5     | CSW  | 30-Aug | 2018 | Day          | 30.89          | 130.51        | 268       | 0-268     | 25.6                   | 34.12              | N.D.                                     |
| SK1     | CSW  | 30-Aug | 2018 | Day          | 31.00          | 130.51        | 251       | 0-251     | 24.1                   | 34.17              | 0.17                                     |
| KB6     | CSW  | 30-Aug | 2018 | Day          | 31.08          | 130.59        | 134       | 0-134     | 22.5                   | 34.16              | N.D.                                     |
| SK5     | CSW  | 25-Mar | 2019 | Day          | 30.88          | 130.51        | 264       | 0-264     | 20.1                   | 34.63              | 0.21                                     |
| SK6     | CSW  | 25-Mar | 2019 | Day          | 30.92          | 130.79        | 96        | 0-96      | 19.6                   | 34.61              | 0.20                                     |
| SK1     | CSW  | 28-Aug | 2019 | Day          | 31.00          | 130.51        | 247       | 0-247     | 21.3                   | 33.97              | 0.17                                     |
| SK5     | CSW  | 28-Aug | 2019 | Day          | 30.88          | 130.53        | 261       | 0-261     | 21.5                   | 34.18              | 0.22                                     |
| SK4     | CSW  | 28-Aug | 2019 | Day          | 30.90          | 130.39        | 252       | 0-252     | 21.4                   | 34.28              | 0.25                                     |
| SK3a    | CSW  | 29-Aug | 2019 | Day          | 30.91          | 130.20        | 299       | 0-299     | 21.7                   | 34.24              | 0.16                                     |
| SK3     | CSW  | 29-Aug | 2019 | Day          | 30.91          | 130.27        | 286       | 0-286     | 22.0                   | 34.23              | 0.22                                     |
| KB4     | CSW  | 8-Jul  | 2020 | Day          | 31.17          | 130.69        | 100       | 0-100     | 19.9                   | 33.98              | 0.90                                     |
| KB6     | CSW  | 8-Jul  | 2020 | Day          | 31.08          | 130.58        | 118       | 0-90      | 20.1                   | 34.32              | 0.61                                     |
| SK1     | CSW  | 9-Jul  | 2020 | Day          | 31.01          | 130.51        | 246       | 0-246     | 21.3                   | 34.43              | 0.34                                     |
| SK1'    | CSW  | 9-Jul  | 2020 | Day          | 31.04          | 130.55        | 199       | 0-199     | 20.9                   | 34.29              | 0.29                                     |

WT<sub>100</sub>: water temperature averaged over 0–100 m. SAL<sub>100</sub>: salinity averaged over 0–100 m. CHL<sub>100</sub>: chlorophyll *a* concentrations averaged over 0–100 m. N.D.: No data.

合0.335 mm・開口面積4 m<sup>2</sup>)を各観測点にて船速2ノットで水深300 mから海表面まで傾斜曳網して採取した。南星丸では、ORI ネット(開口面積2 m<sup>2</sup>・目合0.335 mm)を船速2ノットで30分間海底付近からの傾斜曳きして採取した。また、分析に供する仔稚魚は船上にて実体顕微鏡(Nikon C-BD115)で沖山(2014)に従って速やかに分類群を識別し(Table 2)、クライオバイアルに分別して液体窒素で急速凍結後、-80°Cで冷凍保存した。

### 生化学分析

仔稚魚の冷凍標本に20 mM トリス緩衝液を1.0–1.5 mL 加えて解凍し、超音波ホモジナイザーで1分間ホモジナイズした後、8000 rpm, 0°Cで10分間遠心分離した。調整されたPPI試薬(シグマ社製P7275)を0.2 mL, Milli-Q水を0.3 mL, 遠心分離した分析検体上澄液を0.25 mL加え、酵素反応を促した。ブランクとして、標本の代わりにMilli-Qを使用した。これらの検体は、紫外可視分光光度計(島津製作所, UV1800)を使って25°C, 波長340 nmで10分間測定した。PPIのアミノアシル化は吸光度の減少によって測定されるため、測定値は式(1)を使用して、分析検体におけるタンパク質合成酵素活性 (rawAARS:

**Table 2.** Fish larvae taxa for measuring aminoacyl tRNA synthetase activity in the Kuroshio and continental shelf waters.

| Family                       | Genus/Species              | Abbreviation       |
|------------------------------|----------------------------|--------------------|
| Myctophidae <sup>MF</sup>    | <i>Myctophum asperum</i>   | Masp <sup>MF</sup> |
| Myctophidae <sup>MF</sup>    | <i>Benthosema pterotum</i> | Bpte <sup>MF</sup> |
| Myctophidae <sup>MF</sup>    | <i>Myctophum</i> spp.      | Myct <sup>MF</sup> |
| Myctophidae <sup>MF</sup>    | <i>Diaphus</i> spp.        | Diap <sup>MF</sup> |
| Gonostomatidae <sup>MF</sup> | <i>Sigmops gracilis</i>    | Sgra <sup>MF</sup> |
| Astronesthidae spp.          |                            | ASTR               |
| Bregmacerotidae              | <i>Bregmaceros</i> spp.    | Breg               |
| Notosudidae spp.             |                            | NOTO               |
| Champsodontidae              | <i>Champsodon</i> spp.     | Cham               |
| Carangidae spp.              |                            | CARA               |
| Engraulidae                  | <i>Engraulis</i> spp.      | Engr               |
| Trichiuridae spp.            |                            | TRIC               |
| Cynoglossidae                | <i>Cynoglossus</i> spp.    | Cyno               |
| Cynoglossidae spp.           |                            | CYNO               |
| Bothidae spp.                |                            | BOTH               |

MF: mesopelagic fishes after Sassa et al. (2007).

nmol PPI mL<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>)を求めた。

$$\text{rawAARS} = (\text{dA}/\text{min} \times 10^3 \times 60) / (V_m \times 6.22 \times 2) \quad (1)$$

dA/min: NADHの酸化速度

|        |                                          |
|--------|------------------------------------------|
| $10^3$ | : 1 mgあたりへの変換計数                          |
| 60     | : 1時間あたりへの変換計数                           |
| $V_m$  | : 1 mL中の反応混合物                            |
| 6.22   | : 340 nmでの1ミリモルあたりの吸光係数                  |
| 2      | : 消費されたPPi 1モルあたりの $\beta$ -NADH<br>のモル数 |

分析検体内のタンパク質含有量は、 $_{raw}$ AARSで使用した検体を用いて測定した (Bradford 1976).  $0^{\circ}\text{C}$ で10分間遠心分離 (8000 rpm) した分析検体の上澄み液0.1 mLとBradford液3 mLを試験管内で混合した.  $25^{\circ}\text{C}$ で10分間静置後, 1 mLをセルに入れ, 分光光度計 (波長595 nm) を用いて測定した. タンパク質の標準液としてウシ血清アルブミン (シグマ社製A2153-50G) を使用し, タンパク質濃度とその吸光度の検量線からタンパク質含有量 $_{raw}$ PRO (mg mL $^{-1}$ ) を決定した. また, 式(2)により, 標準化されたタンパク質合成酵素活性 ( $_{sp}$ AARS: nmol PPi mg Prot $^{-1}$  h $^{-1}$ ) を求めた.

$$_{sp}\text{AARS} = _{raw}\text{AARS} / _{raw}\text{PRO} \quad (2)$$

また, 式(3)にて1個体あたりのタンパク質合成酵素活性 $_{i}$ AARS ( $\mu\text{mol PPi ind}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) を求めた.

$$_{i}\text{AARS} = _{sp}\text{AARS} \times \text{PRO} \times 24 / 10^3 \quad (3)$$

|        |                               |
|--------|-------------------------------|
| 24     | : 1日あたりへの変換計数                 |
| PRO    | : 1個体あたりのタンパク質含有量             |
| $10^3$ | : $1 \mu\text{mol}$ あたりへの変換計数 |

本研究において, PROは個体あたりの生物量,  $_{sp}$ AARSは成長に関わる生理活性,  $_{i}$ AARSは個体あたりの成長量の指標となる (Yebra et al. 2017).

## 統計解析

統計解析はExcel (Microsoft) の分析ツールならびにExcelのアドインソフトであるエクセル統計 (BellCurve Co., Ltd.) を用いた. 仔魚のPROと $_{sp}$ AARSとの関係を求めるため, ピアソンの相関係数を用いた. 仔稚魚のPROに対する $_{sp}$ AARSの関係について, 黒潮域と沿岸域で比較するために, 共分散分析 (ANCOVA) を用いた.

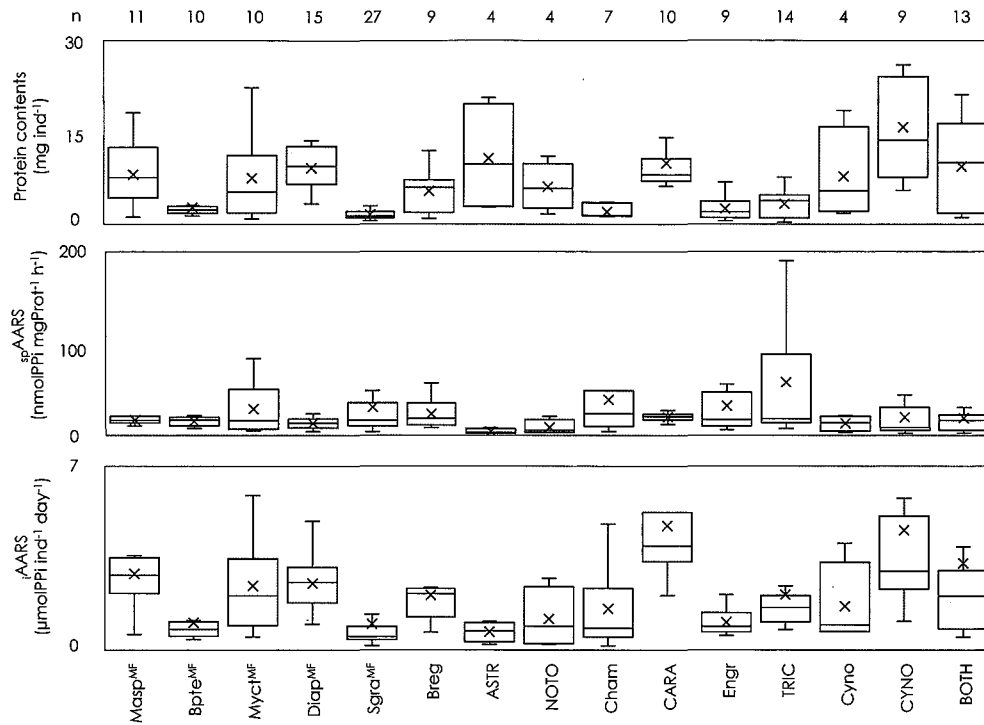
仔稚魚の成長活性について分類群間での傾向を把握するため, Primer 6 (Clarke & Warwick 2006) を使用して多変量解析を行った. 仔稚魚サンプルの類似度指数は, PRO,  $_{sp}$ AARS,  $_{i}$ AARSの値を対数変換 (Log (n+1)) した後, Bray-Curtis類似度指数を求めた (Bray & Curtis 1957). このBray-Curtis類似度指数マトリクスに基づき, デンド

ログラムの作成ならびに非計量多次元尺度構成法 (NMDS, Non-metric Multi-Dimensional Scaling) により, 分類群間における成長活性の類似性を可視化した.

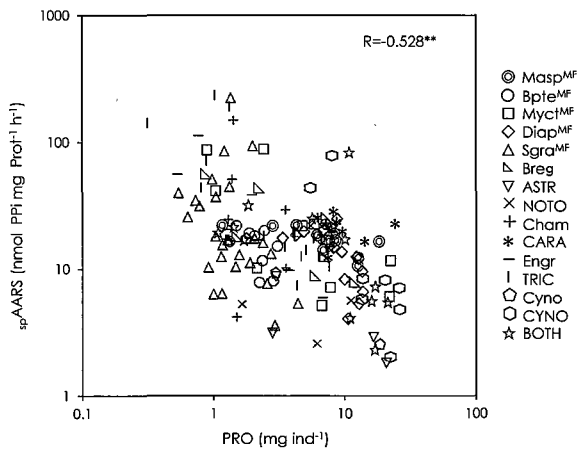
## 結 果

黒潮域および沿岸域に出現する仔稚魚の成長活性を明らかにするため, タンパク質含有量およびタンパク質合成酵素活性を調べた. まず, 仔魚における成長活性の分類群間差を明らかにするため, PRO,  $_{sp}$ AARS,  $_{i}$ AARSを分類群別に比較した. 当該海域に出現する仔魚では, PROは $<1\text{--}26 \text{ mg ind}^{-1}$ ,  $_{sp}$ AARSは $2\text{--}232 \text{ nmol PPi mg PRO}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ,  $_{i}$ AARSは $1\text{--}21 \mu\text{mol PPi ind}^{-1} \text{ day}^{-1}$ で変動した. 分類群によって平均値や変動幅は異なったものの, 分類群間での明瞭な傾向は見られなかった (Fig. 2). そこで, 当該海域に出現する仔稚魚について, 分類群をまとめてPROと $_{sp}$ AARSとの関係について検討した (Fig. 3). PROが高い仔稚魚では $_{sp}$ AARSが低くなる傾向を示し, 有意な負の相関が認められた (Pearson correlation coefficient,  $p<0.01$ ). この負の相関がいずれの海域でも見られるかどうかを検討するため, 沿岸域および黒潮域で比較した (Fig. 4). いずれの海域でも, PROが高い仔稚魚では $_{sp}$ AARSは低く, 有意な負の相関がみられた (Pearson correlation coefficient,  $p<0.01$ ). PROに対する $_{sp}$ AARSの傾向が海域間で差があるかどうかを検討するため, 共分散分析 (ANCOVA) を行った. PROは海域間で異なったものの, PROに対する $_{sp}$ AARSの傾向は共に海域間で交互作用を示さなかった (ANCOVA:  $df=1$ ,  $F=0.28$ ,  $p=0.60$ , Table 3). これはいずれの海域でも, PROに対する $_{sp}$ AARSの減少傾向は同じであることを示す.

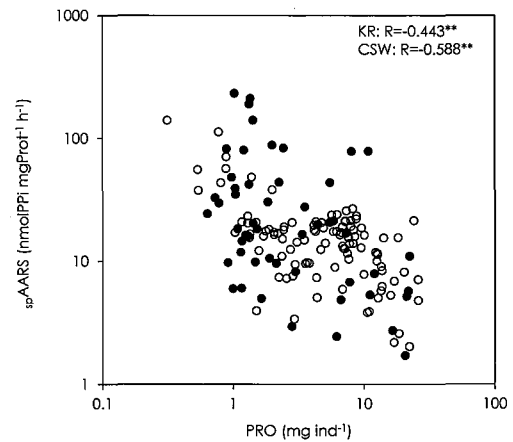
黒潮域および沿岸域に出現する仔稚魚の成長活性を分類群間で比較するため, PRO,  $_{sp}$ AARS,  $_{i}$ AARSを変数としてNMDS解析を行った. NMDSプロットにおける各分類群の配置は, 中深層性魚類あるいは沿岸性魚類などに類別化されるわけではなかった. Bray-Curtis類似度指数85%でクラスター化するとトカゲハダカ科はOutlierとなったが (Fig. 5a), NMDSプロットの中央に配置されるG1 (アラハダカ, ススキハダカ属, ハダカイワシ属, フデエソ科, アジ科, イヌノシタ属, ウシノシタ科, ダルマガレイ科, サイウオ属), 右側に配置されるG2 (イワハダカ, ヨコエソ, ワニギス属, カタクチイワシ, タチウオ科) に区分された (Fig. 5b). これら分類群間では成長活性が異なり, G1では $_{sp}$ AARSは低いもののPROや $_{i}$ AARSが高く, G2では $_{sp}$ AARSは高いもののPROや $_{i}$ AARSが低い傾向を示した (Fig. 6).



**Fig. 2.** Comparison of protein contents (PRO) and protein-specific ( $_{sp}$ AARS) and individual aminoacyl tRNA synthetase activity ( $_{iAARS}$ ) of fish larvae in the Kuroshio and continental shelf waters. The box represents the first (bottom), second (bar), and third (top) quartiles, and cross marks are the average values. Whiskers indicate minimum and maximum values. n: number of replicates. MF: mesopelagic fishes after Sassa et al. (2007). Abbreviations are found in Table 2.



**Fig. 3.** Comparison of protein-specific aminoacyl tRNA synthetase activity ( $_{sp}$ AARS) to individual protein contents (PRO) of fish larvae in the Kuroshio and continental shelf waters. R: Pearson correlation coefficient. \*\*:  $p < 0.01$ . MF: mesopelagic fishes after Sassa et al. (2007). Abbreviations are found in Table 2.



**Fig. 4.** Comparison of protein-specific aminoacyl tRNA synthetase activity ( $_{sp}$ AARS) to individual protein contents (PRO) of fish larvae in the Kuroshio (KR: solid circle) and continental shelf waters (CSW: open circle). R: Pearson correlation coefficient. \*\*:  $p < 0.01$ .

## 考 察

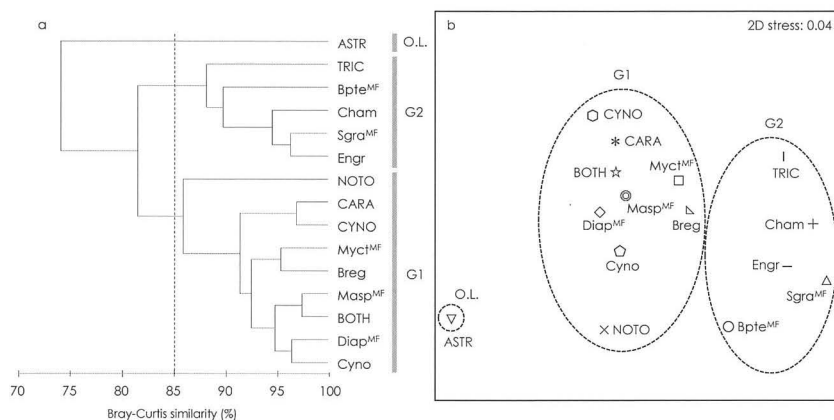
これまで、仔稚魚における成長活性は個体あたりのDNA含有量に対するRNA含有量を示す核酸比を用いて

判別されてきた (Buckley 1984, Clemmesen 1994, Chicharo et al. 1998). これによると、DNA含有量に対するRNA含有量が低下する (核酸比が低い) と、成長活性が低いあるいは飢餓状態であることを判別できるとされている。しかし、核酸量は種固有であるため、核酸比は同種での

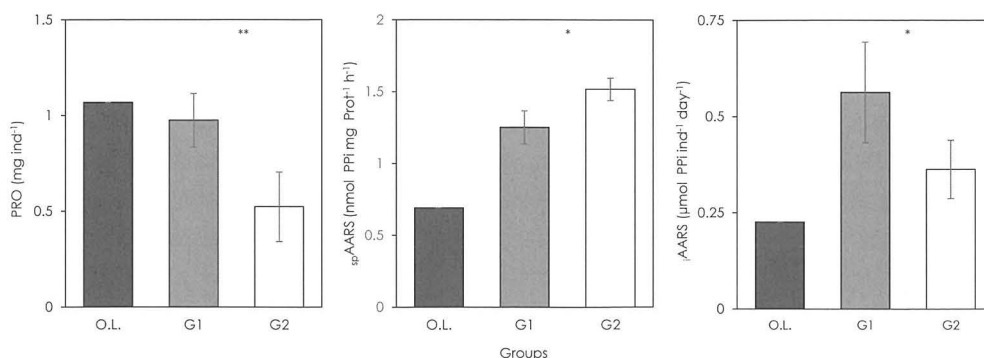
**Table 3.** Summary of results for analysis of covariance (ANCOVA) for difference of protein-specific aminoacyl tRNA synthetase activities ( $_{sp}$ AARS) on protein contents (PRO) between sites (KR: Kuroshio vs. CSW: Continental shelf waters) as a covariate.

| Source           | SS    | df  | MS   | F value | p      |
|------------------|-------|-----|------|---------|--------|
| PRO (KR vs. CSW) | 5.92  | 1   | 5.92 | 51.03   | <0.01  |
| $_{sp}$ AARS     | 0.06  | 1   | 0.06 | 0.52    | 0.47   |
| $_{sp}$ AARS*PRO | 0.03  | 1   | 0.03 | 0.28    | 0.6    |
| Error            | 17.63 | 152 | 0.12 |         |        |
| Total            | 24.52 | 155 |      |         |        |
| PRO (KR vs. CSW) | 6.17  | 1   | 6.17 | 53.42   | < 0.01 |
| $_{sp}$ AARS     | 0.03  | 1   | 0.03 | 0.24    | 0.63   |
| Error            | 17.66 | 153 | 0.12 |         |        |
| Total            | 24.52 | 155 |      |         |        |

SS: Sum of Squares. MS: Mean Square.



**Fig. 5.** Dendrogram (a) and nonmetric multidimensional scaling (NMDS) ordination plot (b) based on the Bray-Curtis similarity computed with the log-transformed aminoacyl tRNA synthetase activity ( $_{sp}$ AARS and  $_{i}$ AARS) and protein contents (PRO) of fish larvae in the Kuroshio and continental shelf waters. Groups within the broken line (O.L., G1 and G2) show clusters classified at 85% similarity. <sup>MF</sup>: mesopelagic fishes after Sassa et al. (2007). Abbreviations are found in Table 2. O.L.: Outlier, G1: Group 1, G2: Group 2.



**Fig. 6.** Comparison of protein contents (PRO), protein-specific ( $_{sp}$ AARS), and individual aminoacyl tRNA synthetase activity ( $_{i}$ AARS) of the classification of fish larvae in the Kuroshio and continental shelf waters. Bars show standard errors. O.L.: Outlier, G1: Group 1, G2: Group 2. Asterisks indicate significant differences according to Student's *t* test. \*:  $p < 0.05$ . \*\*:  $p < 0.01$ .

比較できるものの種間や群集内で比較できず、汎用的ではない (Yebra et al. 2017). 一方、本研究で使用したアミノアシル化tRNA合成酵素活性 ( $_{sp}$ AARS,  $_{i}$ AARS) は、種間だけでなく群集内での比較も可能であるため、汎用性に

優れている (Yebra et al. 2017). 本研究と同じ測定法により仔稚魚のアミノアシル化tRNA合成酵素活性を評価した例はないものの、放射性アミノ酸によるアミノアシル化tRNA合成速度は、仔稚魚の成長活性や成長速度と同

調的であったことが指摘されている (Bolliet et al. 2000, Sveier et al. 2000). また, アミノアシル化tRNA合成酵素活性は飢餓や休眠など摂餌に伴う代謝活性に敏感に応答すること, 核酸比とアミノアシル化tRNA合成酵素活性は両者とも成長速度と同調的であることが, 複数の動物プランクトンによって示されている (Yebra et al. 2017). これらことから, アミノアシル化tRNA合成酵素活性 ( $_{sp}AARS$ ,  $_{i}AARS$ ) は仔稚魚の成長活性を分類群間および海域間で比較するのに有効な指標であると考えられる.

既往報告によると, 沿岸域に出現するマイワシ仔稚魚は黒潮域より高いタンパク質含有量や核酸比を示すことから, 成長活性が高いとされている (Shimizu et al. 1989). また, 黒潮のフロント域ではカイアシ類の卵生産が高く, マイワシ仔稚魚にとって沿岸域に匹敵する餌環境と考えられている (Nakata 1990). 他方, 東シナ海黒潮に出現するマアジの耳石解析によると, 餌となる動物プランクトン分類群の現存量が多いと成長速度が高くなる (Takahashi et al. 2019). 同様に, 北部薩南海域に出現するサバ類の耳石解析によると, 好適な餌環境を経験した孵化仔魚ではより体長が大きくなるため, 成長速度が向上することが報告されている (Kume et al. 2021). さらに, 中深層性魚類では黒潮域における仔稚魚の乾燥重量当たりの成長速度は東シナ海陸棚における成長と同等であることが報告されている (Sassa 2019). このように, 仔稚魚の成長は餌環境に影響を受けているものの, 黒潮域における仔稚魚の成長は著しく低くはない. しかし, 限定的な魚類のみでしか成長に関する報告がないため, 仔稚魚の成長における海域差を判断できない.

本研究の結果によると,  $PRO$ ,  $_{sp}AARS$ ,  $_{i}AARS$  には分類群によって明確に区分されるような傾向は認められなかった. しかし, 仔稚魚群集全体では  $PRO$  の増加に伴う  $_{sp}AARS$  の減少が認められた. これは, いずれの分類群でも発育に伴って仔稚魚の成長に関わる生理活性が減少するものの, 個体あたりの成長量が増加することを示している. この発育に伴う  $_{sp}AARS$  の傾向は黒潮域でも沿岸域でも明瞭な差を示さず, 仔稚魚の成長活性には海域差がないことを意味している. 今後, 各分類群の検体数を増やせば, 分類群間の差も無いことを示すことが可能である. 他方, 黒潮流域に出現する仔稚魚には, 異なる成長活性を示すグループが存在したものの, 分類学的あるいは生態的な類似性は認められなかった. Sassa (2019) によると, 黒潮流域に同所的に出現する中深層性魚類であっても初期成長は種間で異なる. 例えば, 耳石を用いた成長比較によると, アラハダカの瞬間成長速度は  $0.150\text{ d}^{-1}$  であるが, ヨコエソの瞬間成長速度は  $0.077\text{ d}^{-1}$

と低い. 他方, 沿岸域に出現する魚類においても, 仔稚魚の成長速度が異なる種が存在することが知られている. 例えば, 東シナ海陸棚域におけるサバ類 (マサバ・ゴマサバ) の成長速度は  $0.23\text{--}0.74\text{ mm d}^{-1}$  であるが (Sassa & Tsukamoto 2010), 同海域のマアジの成長速度は  $0.19\text{--}0.30\text{ mm d}^{-1}$  (Sassa et al. 2014) であり, 同所的に出現する沿岸域の回遊性浮魚類の仔稚魚でも成長が異なった. これまでの認識によると, 魚類の発育初期における速い成長は生残能力を向上させると考えられてきた (Growth-Mortality仮説: Anderson 1988). 他方, 仔稚魚を絶食状態になると体内に蓄えた脂質やタンパク質を分解し, 生残のためのエネルギーとすることが報告されており (Fauconneau et al. 1986), エネルギー源の貯蓄は餌環境が悪化した際の飢餓リスクを減少させることが考えられる (Meyer et al. 2012). これらの既往知見も踏まえると, 異なる成長活性はそれぞれの分類群が獲得した初期発育における成長様式の違いを反映しているのかもしれない.

これまで, 黒潮域には多様な仔稚魚が時空間的に重複して出現することが多く報告されている (Chen et al. 2014, Sassa and Konishi 2015, Mei et al. 2019, Okazaki et al. 2019). 台湾北部における報告によると, 沿岸域もしくは黒潮域へ仔稚魚が輸送されることによって, 黒潮流域における仔稚魚群集の種多様性が高くなる (Hsieh & Chiu 2002, Hsieh et al. 2006, Chen et al. 2014). これまで, 黒潮流路変動はトカラ海域や台湾北部で頻発することが報告されており (Yamashiro & Kawabe 2002, Nakamura et al. 2003, Chang & Oey 2011, 2012), この黒潮流路変動によって異なる水塊が移流することや (Yanagi et al. 1998, 万田ほか 2001), この水塊移流に伴い生物群集も輸送されること (Kobari et al. 2019) が指摘されてきた. これらの結果は, 頻発する水塊移流に伴って海域特有の生物群集が輸送され, 異なる生物群集が混合することを示唆している. 本研究では, 黒潮域および沿岸域における仔稚魚群集の成長活性には明瞭な海域差が認められなかった. 先行研究によると, 東シナ海南部におけるマアジ仔稚魚の摂餌圧は餌生物現存量の  $0.5\%$  以下であり, 十分な餌量が存在することがわかっている (Takahashi et al. 2019). また, 北部薩南海域におけるサバ属の成長速度は東シナ海南部と同等であり, サバ属仔稚魚の高い現存量を支えられる十分な餌量があることが報告されている (Kume et al. 2021). さらに, 黒潮域と沿岸域での動物プランクトンの現存量や生産力において明瞭な差は見られないことがわかっている (Kobari et al. 2018). これらの結果に基づくと, 仔稚魚の成長活性に海域差が認められなかったのは, 水塊移流に伴って仔稚魚が移流するとともに, 黒潮流域に移流し

た仔稚魚にも成長を支える餌量があることを反映しているのかもしれない。

## 謝辞

本研究を行うにあたり、標本採取にご協力頂いた鹿児島大学練習船かごしま丸および南星丸の船舶職員の皆様、タンパク質合成酵素活性の分析協力および助言を頂いたスペイン海洋研究所の Lidia Yebra 博士に感謝申し上げます。本研究は、文部科学省科学研究費補助金 (17K00522, 18H04920, 20K06186, 20K12151) によって得られた成果です。

## 引用文献

- 阿部美穂子・小針 統・本間大賀・金山 健・加留福太郎・吉江直樹・長谷川大介・仁科文子・内山正樹・東 隆文・中村啓彦 (2019) トカラ海峡上流域から下流域におけるプランクトン群集組成、現存量および生産力の変化。沿岸海洋研究 57: 65–72.
- Anderson JT (1988) A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. J Northwest Atl Fish Sci 8: 55–66.
- Bolliet V, Cheewasedtham C, Houlihan D, Gélinau A, Boujard T (2000) Effect of feeding time on digestibility, growth performance and protein metabolism in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: interactions with dietary fat levels. Aquat Living Resour 13: 107–113.
- Bradford MM (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Anal Biochem 72: 248–254.
- Bray JR, Curtis JT (1957) An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. Ecol Monogr 27: 325–349.
- Buckley LJ (1984) RNA/DNA ratio: an index of larval fish growth in the sea. Mar Biol 80: 291–298.
- Chang YL, Oey LY (2011) Interannual and seasonal variations of Kuroshio transport east of Taiwan inferred from 29 years of tide-gauge data. Geophys Res Lett 38: L08603.
- Chang YL, Oey LY (2012) The Philippines-Taiwan oscillation: Monsoonlike interannual oscillation of the subtropical-tropical western North Pacific wind system and its impact on the ocean. J Clim 25: 1597–1618.
- Chen WY, Lee MA, Lan KW, Gong GC (2014) Distributions and assemblages of larval fish in the East China Sea during the northeastern and southwesterly monsoon seasons of 2008. Biogeosci 11: 547–561.
- Chícharo MA, Chícharo L, Valdés L, López-Jamar E, Ré P (1998) Estimation of starvation and die1 variation of the RNA/DNA ratios in field-caught *Sardina pilchardus* larvae off the north of Spain. Mar Ecol Prog Ser 164: 273–283.
- Clarke KR, Warwick RM (2006) Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plym Mar Lab 162.
- Clemmesen C (1994) The effect of food availability, age or size on the RNA/DNA ratio of individually measured herring larvae: laboratory calibration. Mar Biol 118: 377–382.
- Cushing DH (1990) Plankton Production and Year-class Strength in Fish Populations: an update of the Match/Mismatch Hypothesis. Adv Mar Biol 26: 249–293.
- Fauconneau B, Aguirre P, Dabrowski K, Kaushik SJ (1986) Rearing of sturgeon (*Acipenser baeri* Brandt) larvae. 2. Protein metabolism influence of fasting and diet quality. Aquacul 51: 117–131.
- Guo YJ (1991) The Kuroshio. Part II. Primary productivity and phytoplankton. J Mar Biol Oceanogr Ann Rev 29: 155–189.
- Hirota Y (1995) The Kuroshio. Part III. Zooplankton. J Mar Biol Oceanogr Ann Rev 33: 151–220.
- Hjort J (1926) Fluctuations in the year classes of important food fishes. J Cons Int Explor Mer 1: 5–38.
- Hsieh C, Chiu T (2002) Summer spatial distribution of copepods and fish larvae in relation to hydrography in the Northern Taiwan Strait. Zool Stud 41: 85–98.
- Hsieh H, Lo W, Liu D, Hsu P, Su W (2006) Winter spatial distribution of fish larvae assemblages relative to the hydrography of the waters surrounding Taiwan. Environ Biol Fish 78: 333–346.
- Hu D, Wu L, Cai W, Gupta AS, Ganachaud A, Qiu B, Gordon AL, Lin X, Chen Z, Hu S, Wang G, Wang Q, Sprintall J, Qu T, Kashino Y, Wang F, Kessler WS (2015) Pacific western boundary currents and their roles in climate. Nature 522: 299–308.
- Ishihara T, Abe O, Shimose T, Takeuchi Y, Silva AA (2017) Use of post-bomb radiocarbon dating to validate estimated ages of Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis*, of the North Pacific Ocean. Fish Res 189: 35–41.
- Kanayama T, Kobari T, Suzuki K, Yoshie N, Honma T, Karu F, Kume G (2020) Impact of microzooplankton grazing on the phytoplankton community in the Kuroshio of the East China Sea: a major trophic pathway of the Kuroshio ecosystem. Deep-Sea Res I 163: 103337.
- Karu F, Kobari T, Kanayama T, Suzuki K, Yoshie N, Kume G (2020) Trophic sources and linkages to support mesozooplankton community in the Kuroshio of the East China Sea. Fish Oceanogr 29: 442–456.
- Kobari T, Makihara W, Kawafuchi T, Sato K, Kume G (2018) Geographic variability in taxonomic composition, standing stock, and productivity of the mesozooplankton community around the Kuroshio Current in the East China Sea. Fish Oceanogr 27: 336–350.
- Kobari T, Kobari Y, Miyamoto H, Okazaki Y, Kume G, Kondo R, Habano A (2019) Variability in taxonomic composition, standing stock and productivity of the plankton community in the Kuroshio and its neighboring waters. Geophys Monogr 243: 223–350.
- Kobari T, Honma T, Hasegawa D, Yoshie N, Tsutsumi E, Matsuno T, Nagai T, Kanayama T, Karu F, Suzuki K, Tanaka T, Guo X, Kume G, Nishina A, Nakamura H (2020) Phytoplankton growth and consumption by microzooplankton stimulated by turbulent nitrate flux suggest rapid trophic transfer in the oligotrophic Kuroshio. Biogeosci 17: 2441–2452.
- Kume G, Shigemura T, Okanishi M, Hirai J, Shiozaki K, Ichinomiya M, Komorita T, Habano A, Makino F, Kobari T (2021) Distribution, feeding habits, and growth of chub mackerel, *Scomber japonicus*, larvae during a high-stock period in the northern Satsunan area, southern Japan. Front Mar Sci 8: 725227.
- 万田敦昌・磯辺篤彦・松野 健・柳 哲雄・韓 仁盛・神尾光一郎 (2001) 東シナ海における黒潮前線周辺の水塊分布および流動構造の時空間変動。沿岸海洋研究 39: 57–67.
- Mei W, Umeawa Y, Wan X, Yuan J, Sassa C (2019) Feeding habits estimated from weight-related isotope variations of mesopelagic fish larvae in the Kuroshio waters of the northeastern East China Sea. ICES Mar Sci 76: 639–648.
- Meyer S, Caldarone EM, Chicharo MA, Clemmesen C, Faria AM, Faulk C, Folkvord A, Holt GJ, Høie H, Kanstinger P, et al. (2012) On the edge of death: Rates of decline and lower thresholds of bio-

- chemical condition in food-deprived fish larvae and juveniles. *J Mar Sys* 93: 11–24.
- 森本晴之 (2010) 日本産マイワシにおける繁殖特性の時空間変化とその個体群動態への影響. *水産海洋研究* 74: 35–45.
- Nagai T, Hasegawa D, Tanaka T, Nakamura H, Tsutsumi E, Inoue R, Yamashiro T (2017) First evidence of coherent bands of strong turbulent layers associated with high-wavenumber internal-wave shear in the upstream Kuroshio. *Sci Rep* 7: 14555.
- Nagai T, Durán GS, Otero DA, Mori Y, Yoshie N, Ohgi K, Hasegawa D, Nishina A, Kobari T (2019) How the Kuroshio Current delivers nutrients to sunlit layers on the continental shelves with aid of near-inertial waves and turbulence. *Geophys Res Lett* 46: 10.1029.
- Nakamura H, Ishikawa H, Nishina A, Lie HJ (2003) Kuroshio path meander between the continental slope and the Tokara Strait in the East China Sea. *J Geophys Res* 108: 3360.
- 中村啓彦 (2017) 黒潮の流路・流量変動の研究—源流域から九州東岸まで—. *海の研究* 26: 113–147.
- Nakata K (1990) Abundance of nauplii and protein synthesis activity of adult female copepods in the Kuroshio front during the Japanese Sardine spawning season. *J Oceanogr Soc Japan* 46: 219–229.
- Okazaki Y, Miyamoto H, Suzuki K, Saito H, Hidaka K, Ichikawa T (2019) Diverse trophic pathways from zooplankton to larval and juvenile fishes in the Kuroshio ecosystem. *Geophys Monogr* 243: 245–256.
- 沖山宗雄 (2014) 日本産稚魚図鑑 (第二版). 東海大学出版会, 東京, 1639 pp.
- Sassa C (2019) Reproduction and early life history of mesopelagic fishes in the Kuroshio region: a review of recent advances. *Geophys Monogr* 243: 273–294.
- Sassa C, Hirota Y (2013) Seasonal occurrence of mesopelagic fish larvae on the onshore side of the Kuroshio off southern Japan. *Deep-Sea Res I* 81: 49–61.
- Sassa C, Konishi Y (2015) Late winter larval fish assemblage in the southern East China Sea, with emphasis on spatial relations between mesopelagic and commercial pelagic fish larvae. *Cont Shelf Res* 108: 97–111.
- Sassa C, Takahashi M (2018) Comparative larval growth and mortality of mesopelagic fishes and their predatory impact on zooplankton in the Kuroshio region. *Deep-Sea Res I* 131: 121–132.
- Sassa C, Tsukamoto Y (2010) Distribution and growth of *Scomber japonicus* and *S. australasicus* larvae in the southern East China Sea in response to oceanographic conditions. *Mar Ecol Prog Ser* 419: 185–199.
- Sassa C, Konishi Y, Mori K (2006) Distribution of jack mackerel (*Trachurus japonicus*) larvae and juveniles in the East China Sea, with special reference to the larval transport by the Kuroshio Current. *Fish Oceanogr* 15: 508–518.
- Sassa C, Takahashi M, Nishiuchi K, Tsukamoto Y (2014) Distribution, growth and mortality of larval jack mackerel *Trachurus japonicus* in the southern East China Sea in relation to oceanographic conditions. *J Plankton Res* 36: 542–556.
- Shimizu H, Nakata K, Nakano H (1989) Comparison of nutritional condition of sardine larvae, *Sardinops melanostictus* (T & S) taken from the coastal and offshore region of the Kuroshio current. *Nippon Suisan Gakkaishi* 55: 179.
- Sveier H, Raae AJ, Lied E (2000) Growth and protein turnover in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.); the effect of dietary protein level and protein particle size. *Aquaculture* 18: 101–120.
- Takahashi M, Sassa C, Nishiuchi K, Tsukamoto Y (2019) Variability in growth rates of Japanese jack mackerel *Trachurus japonicus* larvae and juveniles in the East China Sea—effects of temperature and prey abundance. *Geophys Monogr* 243: 295–308.
- Tsutsumi E, Matsuno T, Lien RC, Nakamura H, Senjyu T, Guo X (2017) Turbulent mixing within the Kuroshio in the Tokara Strait. *J Geophys Res Oceans* 122: 7082–7094.
- Yamashiro T, Kawabe M (2002) Variations of the Kuroshio axis south of Kyushu in relation to the large meander of the Kuroshio. *J Oceanogr* 58: 487–503.
- Yanagi T, Shimizu T, Lie HJ (1998) Detailed structure of the Kuroshio frontal eddy along the shelf edge of the East China Sea. *Cont Shelf Res* 18: 1039–1056.
- Yebra L, Kobari T, Sastri A, Gusmão F, Hernández-León S (2017) Advances in biochemical indices of zooplankton production. *Adv Mar Biol* 76: 157–240.
- Yukami R, Ohshimo S, Yoda M, Hiyama Y (2009) Estimation of the spawning grounds of chub mackerel *Scomber japonicus* and spotted mackerel *Scomber australasicus* in the East China Sea based on catch statistics and biometric data. *Fish Sci* 57: 167–174.