

噴火湾におけるソウハチ *Cleisthenes pinetorum* 仔魚の摂餌強度と年級群強度

平岡優子¹, 高津哲也^{2†}, 大野雄介¹, 奥村裕弥³, 高橋英昭⁴, 高橋豊美²

Larval feeding intensity and year class strength of pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* in Funka Bay

Yuko HIRAOKA¹, Tetsuya TAKATSU^{2†}, Yusuke OHNO¹, Hiroya OKUMURA³,
Hideaki TAKAHASHI⁴ and Toyomi TAKAHASHI²

To understand how strong year classes of pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* have occurred in Funka Bay, Japan, larval density, initial feeding intensity, initial prey density, oceanic conditions, and the age distribution of mature and immature flounders were investigated for several years. The proportions of collected numbers of mature and immature flounders in the 2001 and 2005 year classes were higher than those in the 2002, 2003, 2004, and 2006 year classes. A previous paper reported abundant densities and a wide variety of developmental stages (stages A–F) of pointhead flounder larvae collected with a plankton net in August 2001 compared to low and a narrow range of stages (stages A–B) collected in 2002–2003. This paper reports a similar phenomenon: abundant and numerous stages in September and October 2005 (stages A–G) but not in 2004 and in 2006 (stages A–D). Therefore, year class strength appears to relate mainly to mortality during the early larval stages. Horizontal hauls collected with a ring net in Funka Bay showed that pelagic larvae occurred within a water temperature range of 3.8–19.1°C at 30 m depth. First feeding larvae (stage A) had a relatively low feeding intensity (≤ 0.5 prey·larva⁻¹) under low water temperature (≤ 12.0 °C) conditions. The results of this study suggest that both relatively high mean water temperature between June and October and inflow of the Tsugaru Warm Current, which transports larvae to the nursery area in the bay and contributes feeding success, are necessary to produce a strong year class of pointhead flounder.

Key words: diet, feeding intensity, flatfish, Funka Bay, water temperature, year class strength

はじめに

ソウハチ *Cleisthenes pinetorum* は、サハリン、千島列島、北海道沿岸と、本州太平洋側では福島県まで、日本海側では沿海地方から東シナ海北部まで分布する異体類の1種で

あり、北海道周辺では刺網や沖合底曳網漁業の主要対象種のひとつである(藤岡, 2003)。襟裳岬から噴火湾および恵山岬にいたる道南太平洋海域の年間漁獲量の変動は、1954年から2004年の間で、最大25倍の差があり(志田ほか, 2006; 北海道水産林務部, 2006)、その資源量も大きく変動しているものと考えられる。このような漁獲量や資源量の変動原因を明らかにするためには、加入量変動を左右する生活史初期の生残・減耗過程を解明する必要がある。

石狩湾、北部日本海域、山陰沖においてソウハチは、他の異体類と較べてかなり長期に亘り産卵することが示唆されている(大内, 1954; 南, 1995; 富永, 1995)。北海道周辺のソウハチの産卵盛期は夏期であり(福田, 1967; 田中ほか, 1967; Tominaga *et al.*, 2000)、襟裳岬から恵山沖に生息する個体群の産卵場は、6–9月に噴火湾湾口から湾内の90 m以浅に形成される(田中ほか, 1967; 田中, 1999)。

2008年10月1日受付, 2009年3月25日受理

¹ 北海道大学大学院水産科学院

Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, Minato, Hakodate, Hokkaido 041–8611, Japan

² 北海道大学大学院水産科学研究院

Faculty of Fisheries Sciences, Hokkaido University, Minato, Hakodate, Hokkaido 041–8611, Japan

³ 北海道立函館水産試験場

Hokkaido Hakodate Fisheries Experimental Station, Yunokawa, Hakodate, Hokkaido 042–0932, Japan

⁴ 豊浦町農林水産課

Agriculture, Forestry and Fisheries Section, Toyoura Town Government, Funami, Toyoura, Hokkaido 049–5416, Japan

† takatsu@fish.hokudai.ac.jp

湾口部付近で産卵された分離浮遊卵から孵化した仔魚は、摂餌開始期にはまだ明瞭な日周鉛直移動を行わず、水深30mを中心とする20–40m層に多く分布する。大谷ほか(1971)および大谷(1985)によれば、噴火湾には1–3月に低温低塩分の「沿岸親潮系水」が流入し始める。4月以降になると、この沿岸親潮系水は河川水と混合して「夏期噴火湾表層水」に変質する。その後、8–9月には高温高塩分の「津軽暖流水」が流入するが、夏期噴火湾表層水から津軽暖流水に置き換わる途中の水塊(本研究では「移行水」と定義する)と津軽暖流水の中にソウハチ仔魚は多く分布し、両水塊によって湾口部付近の産卵場から噴火湾内へ輸送される(栗藤ほか, 2005)。摂餌開始期仔魚の主要餌生物はかいあし類ノープリウス(主に *Oithona similis* と *Pseudocalanus newmani*) であり、その後かいあし類コペポダイト、尾虫類 *Oikopleura* 属へと変化する(Hiraoka *et al.*, 2005)。しかし、資源量変動に影響すると考えられる仔魚期の食物組成の年変動や摂餌強度の年変化については未詳である。そこで本研究は、2003年から2006年に噴火湾内で採集された摂餌開始期のソウハチ仔魚の消化管内容物を調べ、2001–2003年の仔魚密度(栗藤ほか, 2005)と2001年8月に採集された仔魚の消化管内容物調査の結果(Hiraoka *et al.*, 2005)と比較することで、1) 摂餌に強く影響を与える環境要因、2) 年級群強度を左右する要因、を解明することを目的とした。

材料と方法

調査は、北海道大学水産学部練習船うしお丸(179トン)を用いて、2003年8–10月、2004年6–8月、2005年6–10月、2006年8–10月に噴火湾に設定した3–19地点(Fig. 1)において毎月1回(2006年8月のみ2回; Table 1)、昼間に限定して行った。仔魚標本は2003年8–10月、2005年9、10月、2006年8–10月の調査では、濾水計を取り付けた口径80cmのプランクトンネット(網目開口部: 0.33mm)による水深60m(これより浅い場合には海底直上)からの傾斜曳き(最大船速: 約 $1.0\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ 、揚網速度: 約 $0.5\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$)によって採集した。これらのうち2003年8、9月に行った傾斜曳き採集では、解析に十分な個体数が得られなかった。そこで2003年9月には、同プランクトンネットを用いて、仔魚が主に分布する水深30m(栗藤ほか, 2005)において、10分間の水平曳き採集(曳網速度: 約 $1.0\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$)を行い、2004年以降には、限られた調査日数でなるべく多くの仔魚を採集するため、水深20m、30m、40m層において各水深5分間ずつ連続して合計15分間の水平曳き採集を行った(曳網速度: 約 $1.0\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$; Table 1)。仔魚の餌生物と考えられる微小動物プランクトンは、各調査地点水深30mにおいて6L型バンドン採水器を用いて採水し、網目開口部 $40\mu\text{m}$ のハンドネットで濾過して採集した。仔魚標本は硬組織の脱灰を防ぐために90%エタノール溶液で固定し、動

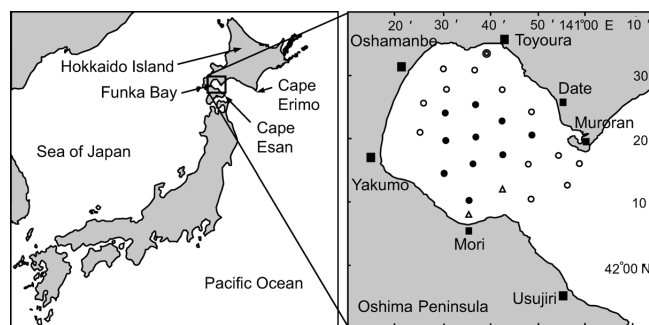


Figure 1. Locations of Funka Bay and sampling stations. Solid and open circles in the right panel show the locations of pelagic larval samplings taken with a ring net, prey plankton samplings taken with a van-Dorn bottle and CTD casts. In addition, immature and mature pothead flounder were collected with an otter trawl net along the bottom at the solid circle stations. Open triangles show the locations only for the CTD casts. Double circle shows the location of the auto-observing water temperature buoy operated by the Hokkaido Hakodate Fisheries Experimental Station, Toyoura Town Government and Iburi Funkawan Fisheries Cooperative.

物プランクトン標本は5%海水ホルマリン溶液で保存した。

水温・塩分は、全調査地点においてCTD (Seabird Electronics Inc., SBE-19 plus) を用いて、海面から海底直上まで測定した。さらに豊浦沖1地点(Fig. 1)において、豊浦町いぶり噴火湾漁業協同組合が運営している水温計測ブイの観測データのうち、2001–2006年の5月29日–11月2日の毎朝09:00、水深30mの水温値を前後2日の5日間移動平均処理を行い6月1日から10月31日の水温値として用いた。この期間は、ソウハチの産卵期である6–9月(田中ほか, 1967; 田中, 1999)および卵・仔魚が出現する期間(後述)をカバーしている。

当海域の水塊区分は大谷(1985)に従い、沿岸親潮系水に河川水が混合して変質した塩分32.4未満の「夏期噴火湾表層水」、塩分33.6を超え 6°C 以上の「津軽暖流水」、およびこれらの水塊の中間の塩分を示す「移行水」に区分した。なお塩分33.6を超えて 6°C 未満の水塊は、本研究においては観察されなかったため、結果的に塩分のみで水塊区分が可能であった。

実験室では実体顕微鏡下でソウハチ仔魚を抽出し、南(1988)にしたがって同定し、卵黄を持たない仔魚は永澤(1990)に基づいて以下のA–G期の発育段階に区分した。

- A期: 消化管は回転をはじめているが1回転はしていない,
- B期: 消化管は1回転し脊索末端が直線状,
- C期: 脊索末端はまだ屈曲せず下部がわずかにふくらむ,

Table 1. Number of ring net samples and CTD samples examined in the present study.

Year	Date	Gear	Number of samples	
2003	26–30 Aug.	Ring net oblique	14	
		CTD	15	
	26–27 Sep.	Ring net oblique	11	
		Ring net horizontal (30 m)	7	
	15–16 Oct.	CTD	12	
Ring net oblique		10		
2004	23 June	CTD	10	
		Ring net horizontal step (20, 30, 40 m)	8	
	28–29 July	CTD	8	
		Ring net horizontal step (20, 30, 40 m)	9	
	21–22 Aug.	CTD	16	
		Ring net horizontal step (20, 30, 40 m)	9	
	2005	23–24 June	CTD	14
			Ring net horizontal step (20, 30, 40 m)	4
		28 July	CTD	7
			Ring net horizontal step (20, 30, 40 m)	3
18 Aug.		CTD	5	
		Ring net horizontal step (20, 30, 40 m)	3	
13–16 Sep.		CTD	7	
		Ring net oblique	13	
		Ring net horizontal step (20, 30, 40 m)	7	
		CTD	14	
30 Sep.– 3 Oct.	Ring net oblique	16		
	Ring net horizontal step (20, 30, 40 m)	16		
2006	2–4 Aug.	CTD	17	
		Ring net oblique	18	
	28–30 Aug.	Ring net horizontal step (20, 30, 40 m)	11	
		CTD	19	
	24–26 Sep.	Ring net oblique	10	
		Ring net horizontal step (20, 30, 40 m)	3	
	10–12 Oct.	CTD	11	
		Ring net oblique	17	
		Ring net horizontal step (20, 30, 40 m)	17	
		CTD	17	

D期：脊索末端は屈曲中で尾鰭条が認められる，
 E期：脊索末端の屈曲がほぼ完了するが，左眼は右側から観察できない，
 F期：頭部縁辺上部はわずかに窪み，左眼上縁が右側から観察できる，
 G期：左眼は頭部の背面に達し，右眼も腹面に向かって傾き始める。
 本研究によって採集された卵黄囊仔魚はすべて未開口で

あり（計3個体），またA期仔魚はすべて開口していたため，A期仔魚を摂餌開始期とした。仔魚は，実体顕微鏡の接眼マイクロメーターにより脊索長（NL）を0.1mm単位で測定した。2001年と2005年以外の年では，採集された仔魚のほとんどがA期であった（後述）。そこで，各年の仔魚の摂餌状況を明らかにするために，A期仔魚について消化管内容物解析を行った。この消化管内容物解析には，各年で最も仔魚密度が高かった2003年9月と2004年6月，2005年9月13–16日，2006年9月に採集された仔魚，さらに水温・餌生物密度が摂餌に及ぼす影響を調べるために，2006年8月2–4日に採集された仔魚を用いた。尾虫類の捕食を確認するために，仔魚の消化管内容物はメチレンブルーによって染色し（Takatsu *et al.*, 2007），生物顕微鏡下で可能な限り下位の分類群まで同定・計数した。バンドン採水器によって採集された微小動物プランクトンは，採集個体数の多寡に応じて適宜分割し，その分割標本について，仔魚の主要な餌生物と考えられる「*Microsetella*属を除くかいあし類ノープリウス（Hiraoka *et al.*, 2005）」を計数した。

摂餌開始期仔魚の消化管内容物は，日出後約4時間まで増加した後一定となり，日没直前にさらに上昇してピークを迎えるため（Hiraoka *et al.*, 2005），日出直後と日没直前を避けた08:55–15:05に採集されたA期仔魚を食性解析に用いた。ただし2004年6月については，解析に十分な個体数を確保できなかったため，10:54に採集した1地点4個体の仔魚の他に，さらに消化管内容物が多いと予想される15:06–16:58に採集された3地点56個体の仔魚も解析に加えた。消化管内容物中の餌生物は分類群ごとに個体数を計数し，採集月ごとに餌分類群の個体数百分率（出現したある餌生物の個体数×100/餌生物の総個体数：N%）と仔魚の摂餌率（消化管内に餌生物が確認出来た仔魚の個体数×100/解析した仔魚の個体数）を求めた。また，採集月および採集地点ごとに平均摂餌強度（仔魚が摂餌していた餌生物の総個体数/解析した仔魚の個体数）を求めた。2001年8月のソウハチ仔魚消化管内容物データ（個体数百分率，摂餌率，平均摂餌強度）はHiraoka *et al.* (2005) から引用した。

プランクトンネットの水平曳きで採集されたソウハチ仔魚の密度は，1000m³あたりの個体数で，傾斜曳きで採集された仔魚の密度はフローメーターによって推定した濾水率を考慮した1m²あたりの個体数で表した。式は，

$$\text{水平曳き：Density (inds.} \cdot 1000 \text{m}^{-3}) = Ni / (A \cdot F_a / (F_c \cdot 1000))$$

$$\text{傾斜曳き：Density (inds.} \cdot \text{m}^{-2}) = Ni / (A \cdot F_a / (F_c \cdot W))$$

ここで，Ni：採集した仔魚の個体数，A：網口面積（m²），F_a：フローメーターの回転数（rot），F_c：無網試験によるフローメーター1m曳網あたり回転数（rot・m⁻¹），W：曳網ワ

イヤー繰り出し長 (m) である。また、バンドン採水器で採集された動物プランクトンの密度は1lあたりの個体数で表した。

2001–2003年におけるプランクトンネット傾斜曳き採集によるソウハチ仔魚の密度、体長組成および発育段階、2001年8月の水深20mにおける水温と *Microsetella* 属を除くかいあし類ノープリウスの密度は、栗藤ほか (2005) から引用した。なお、当海域の20mと30mのノープリウス密度は、これまで同時採集を行った17地点分の比較では、両者の間に有意差はない (マン・ホイットニーのU検定: $U_s=163.5, P=0.51$)。

ソウハチ成魚・未成魚は、噴火湾内において2003年8月 (7地点)、2004年8月 (5地点)、2005年10月 (6地点)、2006年9月 (5地点)、2007年6月 (6地点)、2008年8月 (8地点) に、練習船うしお丸のオッター・トロール網 (網口高さ1.5m、胴尻目合12mm) の着底曳きによって採集した (Fig. 1)。得られた994個体 (2006年9月、2008年8月は200個体を無作為抽出、それ以外の年は全採集個体) は、全長と標準体長を測定後、耳石 (扁平石) の摘出を行った。耳石は水に浸漬後、実体顕微鏡下で不透明帯を計数し (三原, 2002)、年齢を推定した。本研究での年齢査定上の孵化日は、当海域の産卵開始期 (田中ほか, 1967; 田中, 1999) にあたる6月1日を仮定した。

結果

ソウハチ未成魚・成魚の年齢組成

2003年から2008年に採集されたソウハチ成魚・未成魚の年齢範囲は1–8歳であった (Fig. 2)。2003年から2006年までは、2001年級群が全体の55–75%を占めた。2007年6月には、2005年級群 (2歳魚) と2001年級群 (6歳魚) がそれぞれ全体の53%と11%を占め、2008年8月には両者がそれぞれ66%と9%を占めた。

海洋構造および餌生物密度の年変動

ソウハチ仔魚が主に分布する水深30m層 (栗藤ほか, 2005) について、2004年6–8月、2005年6–10月、2006年8–10月の水温および塩分の水平分布を Fig. 3 に示す。塩分32.4未満の夏季噴火湾水は、2004年7月、2006年8月2–4日の湾奥部 (Figs. 3B, 3I) と、2005年6–8月の湾中央部に分布していた (Figs. 3D–3F)。一方、塩分33.6を超え、6°C以上の津軽暖流水は、2004年8月の湾口部、2005年9月中旬の湾口部と伊達沖、10月上旬 (9月30日–10月3日) の湾口部と湾南部において観察された (Figs. 3C, 3G, 3H)。また2006年には、8月上旬 (2–4日) の湾口部において津軽暖流水の流入がみられ (Fig. 3I)、8月下旬以降は図示していないがほとんどの地点の30m以深で流入が認められた。

仔魚が多く分布する移行水 (栗藤ほか, 2005) は、2004年6、7月の湾口部や、2004年8月、2005年9、10月、2006年8–10月の湾中央部において広く分布していた。これら移

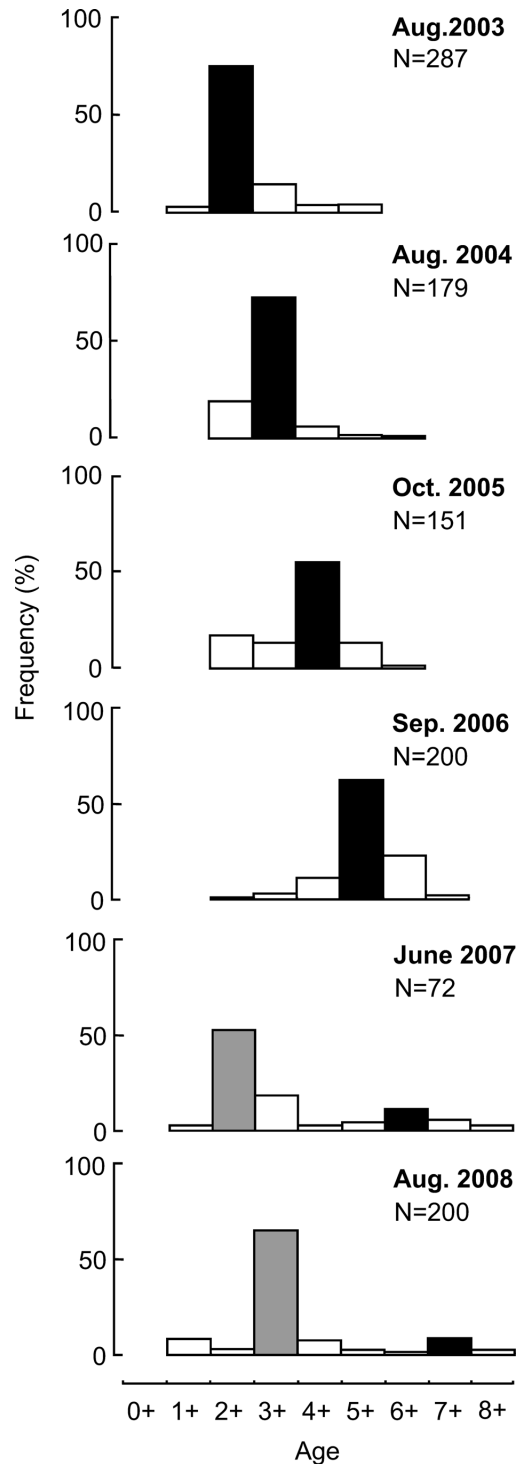


Figure 2. Age distributions of immature and mature pointhead flounder collected with an otter trawl net in Funka Bay in 2003–2008. Black, shaded and white bars show year classes of 2001, 2005 and other years, respectively. Hatch date was hypothesized 1 June for each year class. N: sample size.

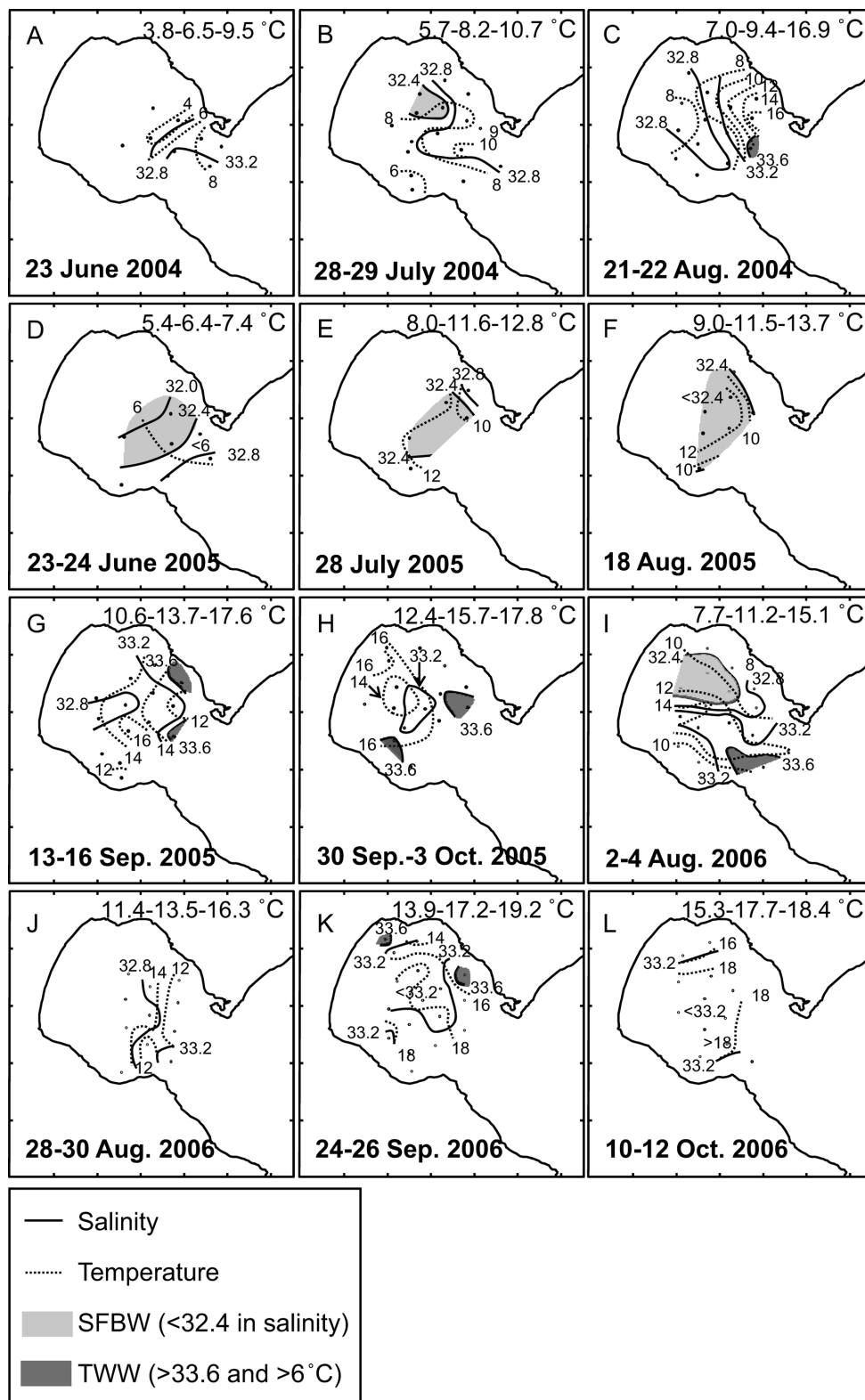


Figure 3. Horizontal distribution of salinity (solid line) and temperature (°C, dotted lines) at 30 m depth in 2004 (A–C), 2005 (D–H), and 2006 (I–L). Minimum-mean-maximum temperatures are shown on the top right in each panel. Water masses of Summer Funka Bay Water (SFBW) and Tsugaru Warm Water (TWW) were shaded.

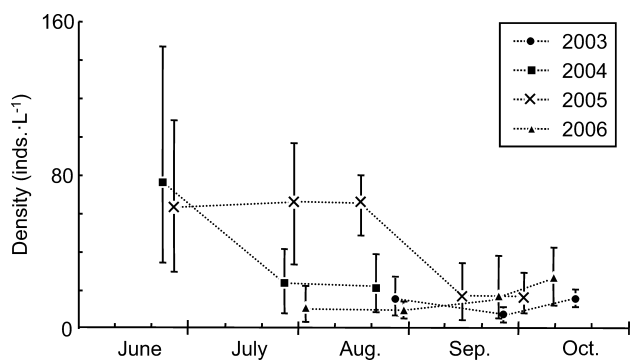


Figure 4. Seasonal change in mean density of copepod nauplii exclusive of *Microsetella* sp. in Funka Bay at 30m depth from June to November in 2003–2006. Each vertical bar shows the range of 10th–90th percentile values.

行水が広く分布した月の湾内の水温は、2004年6月に最も低く ($6.5 \pm 2.23^\circ\text{C}$; 平均 \pm 標準偏差), 2005年10月に最も高かった ($17.7 \pm 1.06^\circ\text{C}$).

湾内の全調査地点の水深30m層における *Microsetella* 属を除くかいあし類ノープリウスの平均密度は、湾内で津軽暖流水が全く観測されなかった2004年6月および2005年6–8月において平均 64.2 個体 $\cdot l^{-1}$ 以上を示したのに対して、他の調査月では 7.1 – 25.5 個体 $\cdot l^{-1}$ を示した (Fig. 4).

2004–2006年プランクトンネット水平曳きによる仔魚密度および発育段階組成

プランクトンネット水平曳きによる仔魚密度の水平分布を Fig. 5 に示す。2004年6月には、湾口部室蘭沖で高密度に分布する地点がみられ、平均密度は 53.3 個体 $\cdot 1000\text{m}^{-3}$ を示した (Fig. 5A)。しかし2004年7–8月の平均密度は低かった (それぞれ 5.9 個体 $\cdot 1000\text{m}^{-3}$, 2.4 個体 $\cdot 1000\text{m}^{-3}$; Figs. 5B, 5C)。2005年6–8月は、湾口部みの採集であったが、その平均密度は低かった (12.0 個体 $\cdot 1000\text{m}^{-3}$ 以下; Figs. 5D–F)。しかし、9月13–16日には湾内全域で平均 590 個体 $\cdot 1000\text{m}^{-3}$ (Fig. 5G), 9月30日から10月3日には、平均 170 個体 $\cdot 1000\text{m}^{-3}$ という高密度を示した (Fig. 5H)。2006年には、9月に比較的高い仔魚密度を示したが (28.1 個体 $\cdot 1000\text{m}^{-3}$; Fig. 5K), それ以外の月では低かった (9.5 個体 $\cdot 1000\text{m}^{-3}$ 以下; Figs. 5I, 5J, 5L)。

2004年6月にはA期のソウハチ仔魚が90個体、B期が30個体採集され、7月にはA–D期の個体が合計18個体採集された。8月には卵黄仔魚、A期、B期それぞれ1個体ずつ採集された。2005年には、6月の4地点と8月の3地点はいずれもA–B期仔魚のみ採集され (6月: 合計3個体, 8月: 15個体), 7月の3地点では採集されなかった。一方、2005年9月中旬にはA–E期仔魚が合計1,897個体、10月上旬にはA–G期が合計1,453個体採集された。2006年には、8月上旬にA期30個体、B期6個体が採集されたが、8月下旬の3地点では採集されず、9月にA–D期が合計233個体採

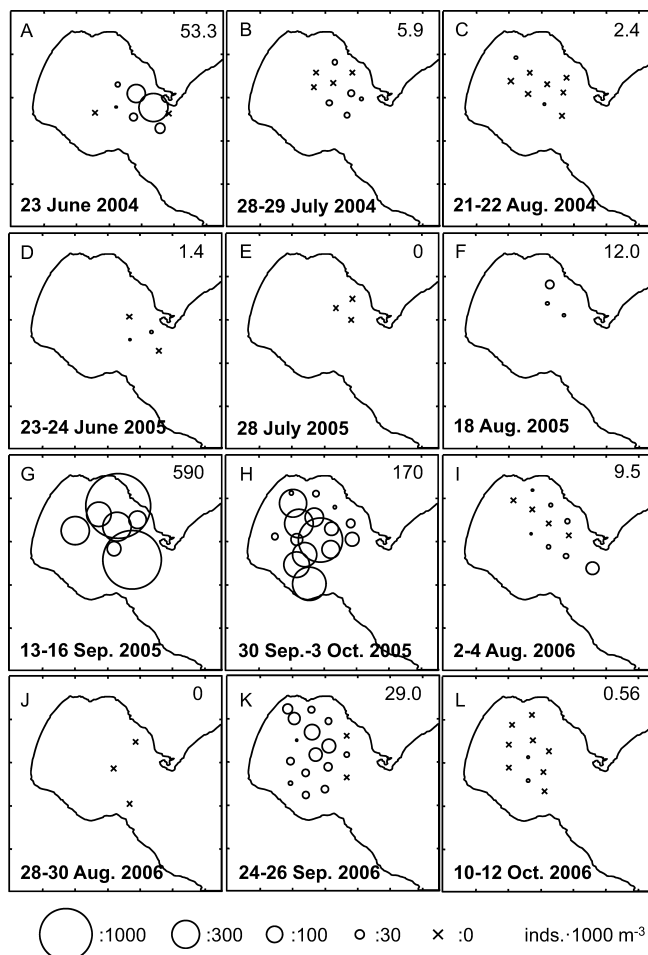


Figure 5. Horizontal distribution of pointhead flounder larvae (inds. $\cdot 1000\text{m}^{-3}$) collected with a ring net using horizontal step hauls at 20m, 30m, and 40m depth in 2004, 2005 and 2006. The area of each circle is proportional to the density of flounder larvae. Mean density is shown on the top right in each panel.

集された。10月には、A期、B期、D期それぞれ1個体が採集された。

2005–2006年プランクトンネット傾斜曳きによる仔魚密度および発育段階組成

プランクトンネット傾斜曳きによる仔魚密度の水平分布を Fig. 6 に示す。2005年9月中旬には、仔魚は湾内の全地点で採集され、湾内平均密度は 21.4 個体 $\cdot \text{m}^{-2}$ を示した (Fig. 6A)。同年10月上旬の平均密度 1.20 個体 $\cdot \text{m}^{-2}$ を示し、長万部沖から湾内中央部で採集され (Fig. 6B), これらの採集地点では水平曳きで比較的高い密度を示した (Fig. 5H), 2006年の平均密度はいずれも低く (Figs. 6C–6F), 8月上旬に 0.47 個体 $\cdot \text{m}^{-2}$, 8月下旬に 0 個体 $\cdot \text{m}^{-2}$, 9月に 1.09 個体 $\cdot \text{m}^{-2}$, 10月に 0 個体 $\cdot \text{m}^{-2}$ を示した。

2005年9月中旬には、傾斜曳き採集によってA期からD

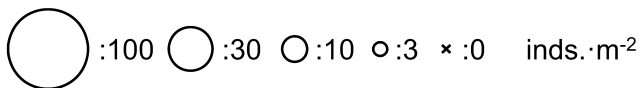
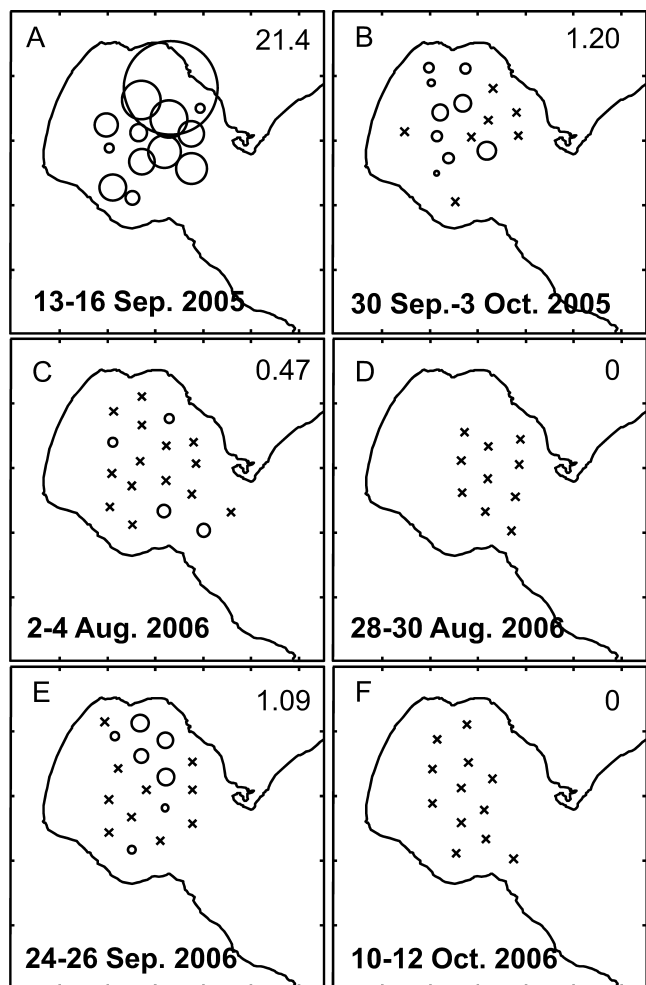


Figure 6. Horizontal distribution of pointhead flounder larvae (inds·m⁻²) collected with a ring net using oblique hauls from 60 m depth to the sea surface in 2005 and 2006. The area of each circle is proportional to the density of flounder larvae. Mean density is shown on the top right in each panel.

期までの仔魚が採集され、体長2.1–3.0 mm NLのA期仔魚が最も多く採集された (Fig. 7)。同年10月上旬には、A期からG期までの仔魚が採集され、A期とB期の仔魚が多かった (それぞれ全体の28%, 27%)。2006年において最も仔魚が多く採集された9月には、A–B期の仔魚が採集され、2.1–3.0 mm NLのA期仔魚が11個体採集された (Fig. 7)。

摂餌開始期ソウハチ仔魚の摂餌の年変動と環境要因との関係
2003–2006年で最も仔魚密度の高かった採集月について、摂餌開始期にあたるA期仔魚の摂餌率と摂餌強度を、2001年8月の結果 (Hiraoka *et al.*, 2005) とともに示す (Table 2)。

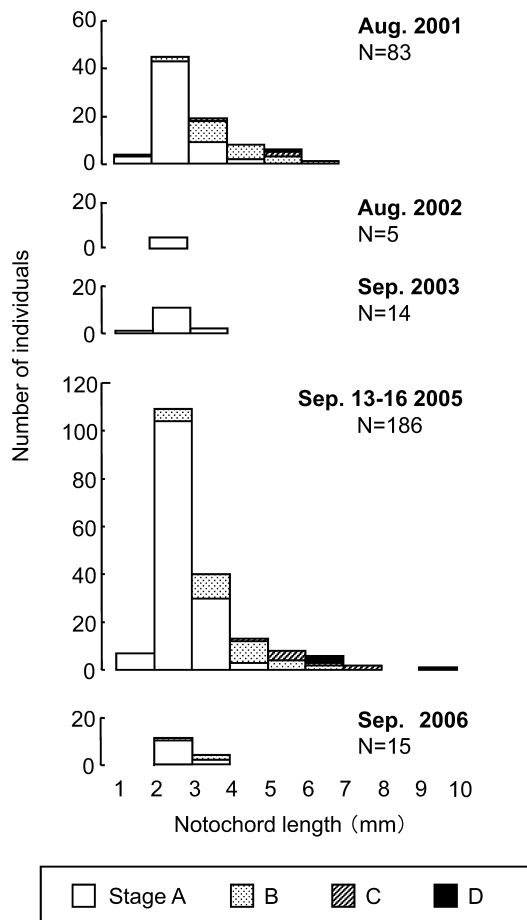


Figure 7. Notochord length distribution as fraction of developmental stages of pointhead flounder larvae collected with a ring net using oblique hauls in August 2001 and 2002 and September 2003, 2005 and 2006. Data for 2001, 2002 and 2003 were quoted and modified from Kurifuji *et al.* (2005).

採集時刻だけから判断すれば高い摂餌強度を示すことが予想される15:05–16:58に採集された標本を含む2004年6月の食性解析を行った仔魚は、摂餌率が22%、摂餌強度は0.27個体・仔魚⁻¹を示し、2003年9月 (54%, 1.2個体・仔魚⁻¹)、2005年9月 (68%, 1.8個体・仔魚⁻¹)、2006年9月 (75%, 2.6個体・仔魚⁻¹) よりも著しく低かった。

2003–2006年のA期仔魚の消化管内容物組成をみると (Table 2)、2001年8月と同様に *Microsetella* 属のノープリウスの個体数割合は低かった (0–8.1%)。 *Microsetella* 属以外のかいあし類ノープリウスの割合は2003–2006年に21.6–34.0%を示し、2001年8月の79.0%よりも低かった。逆に2001年8月に観察されなかった有鐘織毛虫類の割合は、2003–2006年に比較的高かった (7.7–24.1%)。また2003年9月、2005年9月、2006年9月には、二枚貝幼生の個体数割合が比較的高かった (それぞれ25.7%, 19.1%, 29.3%)。摂餌率が22%と低かった2004年6月には、かいあし類ノーブ

Table 2. Feeding rate, mean number of prey, and numerical composition of food items in the digestive tracts of stage A pointhead flounder larvae in Funka Bay in August 2001 (modified from Hiraoka *et al.*, 2005), September 2003, June 2004, and September 2005 and 2006.

	Aug. 2001	Sep. 2003	June 2004	13–16 Sep. 2005	Sep. 2006
Number of larvae examined	60	61	49	76	53
Number of larvae with food	55	33	11	52	40
Feeding rate (%)	92	54	22	68	75
Mean number of prey					
in larval digestive-tract (\pm SD)*	4.2 \pm 3.52	1.2 \pm 1.62	0.27 \pm 0.53	1.8 \pm 1.92	2.6 \pm 3.23
N%					
Copepoda nauplii (Total)	80.2	29.7	30.8	39.0	32.9
<i>Microsetella</i> sp.	1.2	8.1	0	5.0	2.1
Other nauplii	79.0	21.6	30.8	34.0	30.7
BIVALVIA (larva)	2.4	25.7	0	19.1	29.3
Tintinnina	0	13.5	7.7	24.1	17.9
<i>Trichocerca</i> sp.	4.4	1.4	0	2.8	2.1
<i>Oikopleura</i> sp.	1.2	5.4	0	1.4	12.1
INVERTEBRATE (egg)	2.8	5.4	7.7	2.1	0.7
Others	3.2	8.1	7.7	5.0	2.9
Unidentified	6.0	10.8	46.2	6.4	2.1

*SD: standard deviation.

Table 3. Mean values (\pm standard deviation) of environmental factors at 30 m depth in Funka Bay in August 2001 (modified from Kurifujii *et al.*, 2005), September 2003, June 2004, and September 2005 and 2006.

	Aug. 2001	Sep. 2003	June 2004	13–16 Sep. 2005	Sep. 2006
Water temperature ($^{\circ}$ C)	15.5 \pm 2.36	14.7 \pm 1.19	6.5 \pm 2.23	14.0 \pm 1.49	17.2 \pm 1.81
Prey density (inds \cdot l $^{-1}$)*	24.6 \pm 19.89**	7.1 \pm 3.06	72.4 \pm 44.26	15.4 \pm 13.39	16.0 \pm 13.47

*: density of copepod nauplii exclusive of *Microsetella* sp., **: at 20 m depth.

リウス以外の餌生物はほとんど捕食せず (7.7%以下), 消化によって同定不可能な餌生物の割合が高かった (46.2%).

2003–2005年について仔魚が最も高い密度を示した月の, 水深30mにおける湾内の水温と, *Microsetella*属を除くかいあし類ノープリウスの平均密度を Table 3に示し, 比較のために2001年8月の20m層の結果 (栗藤ほか, 2005) も示す. 平均水温は2004年6月が最も低かった (6.5 $^{\circ}$ C). 平均ノープリウス密度は2003年9月が最も低く (7.1個体 \cdot l $^{-1}$), 最高密度を示した地点でも12.6個体 \cdot l $^{-1}$ であった. 一方, 2004年6月の平均ノープリウス密度は非常に高かった (72.4個体 \cdot l $^{-1}$).

A期仔魚が5個体以上採集された地点について, 水深30m層の水温と仔魚の摂餌強度の関係を Fig. 8Aに示した. 12.0 $^{\circ}$ C以下を記録した2004年6月の2地点と2006年8月では摂餌強度が低く, 0.50個体 \cdot 仔魚 $^{-1}$ 以下を示した. 2004年6月には, 3個体しか解析出来なかったため図示していないが, 10:54に採集された1地点の摂餌強度も0.50

個体 \cdot 仔魚 $^{-1}$ と低かった. 一方13.9 $^{\circ}$ C以上を示したその他の時期の摂餌強度は0.5–5.8個体 \cdot 仔魚 $^{-1}$ と広範囲に及んでいた.

次に地点ごとのかいあし類ノープリウス密度とA期仔魚の摂餌強度の関係 (Fig. 8B) では, 最も低いノープリウス密度は3.4個体 \cdot l $^{-1}$ であり, このときの摂餌強度は2.0個体 \cdot 仔魚 $^{-1}$ を示した. 摂餌強度が3.0個体 \cdot 仔魚 $^{-1}$ 以上を示した地点は, 10.7個体 \cdot l $^{-1}$ 以上のノープリウス密度に限られていた.

豊浦沖水深30m水温の年変動

2001–2006年の6月1日から10月31日までの豊浦沖水深30mにおける5日間移動平均水温の時期別変化を Fig. 9に示す. いずれの年も6月から徐々に昇温し, 9月中旬から10月上旬をピークとして下降していた. 期間中の平均水温は, 2001年: 11.1 $^{\circ}$ C, 2002年: 10.7 $^{\circ}$ C, 2003年: 10.2 $^{\circ}$ C, 2004年: 11.4 $^{\circ}$ C, 2005年: 11.3 $^{\circ}$ C, 2006年: 11.5 $^{\circ}$ Cを示し, 2001, 2004–2006年に11 $^{\circ}$ C以上を示した.

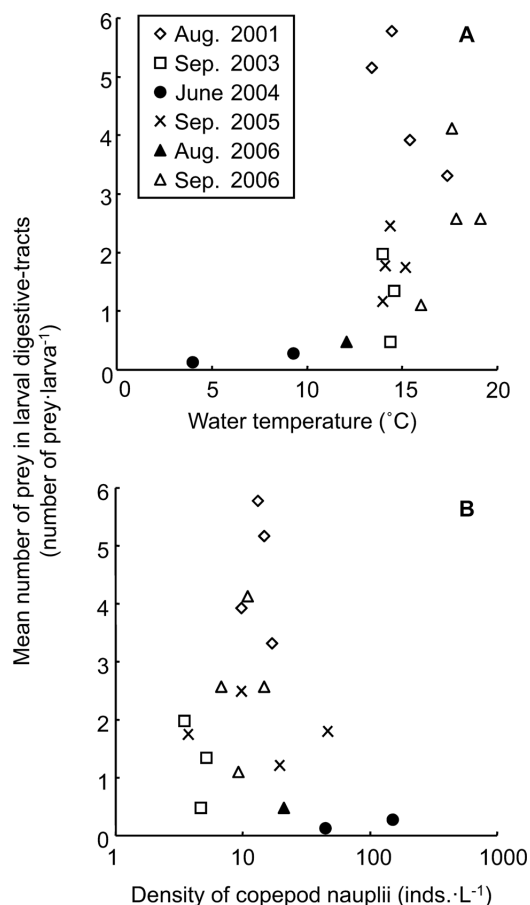


Figure 8. Mean number of prey in the digestive tracts (number of prey · larva⁻¹) of stage A larvae collected at each sampling station in August 2001, September 2003, June 2004, September 2005 and August and September 2006 in relation to water temperature (upper) and density of copepod nauplii exclusive of *Microsetella* sp. (lower) at 30 m depth in 2003–2006 and 20 m depth in 2001. Data for 2001 were quoted and modified from Hiraoka *et al.* (2005) and Kurifuji *et al.* (2005).

前述のようにソウハチ仔魚の2.0個体・仔魚⁻¹を超えるような比較的高い摂餌強度は12.0°C以上に限って観察されたため、この水温に注目すると、6月30日から10月7日までは、6年間ともに12.0°Cを超えたり逆に下降したりを繰り返していた。5日間移動平均水温で7日間以内に大幅昇温(>+5°C)したのは、当該6年間の7月から9月に合計6回観察された(Fig. 9中の上向き矢印)。逆に大幅下降(<-5°C)したのは、2001年9月中旬から下旬にかけてと、2002年8月中旬から下旬にかけて2回観察され(下向き矢印)、その結果12.0°Cを下回った日数はそれぞれ3日間と5日間であった。10月31日までの12.0°C以上を示した日のうち、7日以上連続して12.0°Cを下回る期間がみられなくなった最初の日は、2001年には8月9日、2004年には8月25日、2005年には8月26日であったのに対し、2002年に

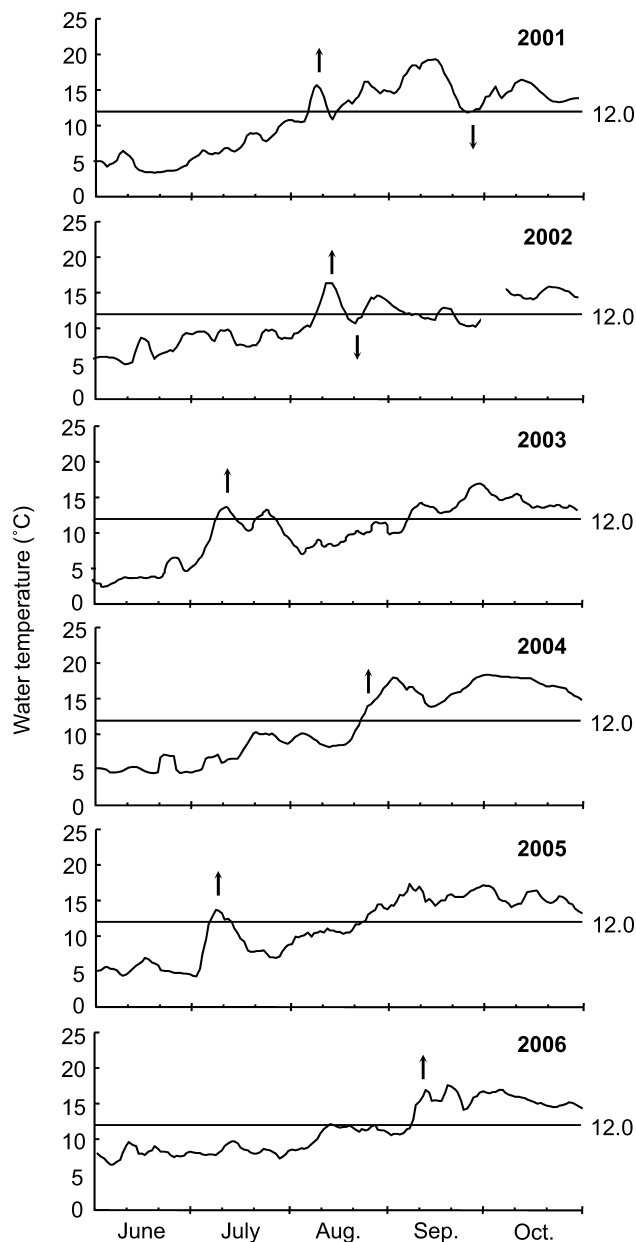


Figure 9. Time series of 5-day running mean water temperature at 30 m depth collected by the auto-observing buoy off Toyoura in Funka Bay from June to October in 2001–2006. Upward and downward arrows show the steep increase and decrease (>+5°C and <-5°C within 7 days), respectively. The horizontal line shows 12.0°C.

は10月9日(ただし10月1日から10月8日のデータは欠損)、2003年と2006年にはともに9月9日であり、15日以上遅かった。

考察

噴火湾のソウハチは、摂餌開始期の仔魚(A期)が広範

囲かつ高密度に出現する年に発育の進んだ仔魚も出現し、強勢な年級群として加入することが考えられる。栗藤ほか(2005)によれば、プランクトンネット傾斜曳による2001–2003年の湾内の平均仔魚密度は、2001年8月に高く(3.4個体・m⁻²)、2002年7–8月(0–0.45個体・m⁻²)、2003年8–10月(0–1.2個体・m⁻²)に低かった。本研究では同様の採集方法で、2005年9月(21.3個体・m⁻²)には2001年8月と同様に、湾内の広範囲に高密度で仔魚が分布していることが確認された(Fig. 6)。さらに、2001年8月と2005年9月中旬および10月上旬には、2002、2003、2004、2006年にはほとんど出現しなかったC–D期仔魚も傾斜曳採集で得られた(Fig. 7)。同様に、2001年8月のMTDネットによる水平各層曳き採集でA–F期の仔魚が(栗藤ほか, 2005)、2005年9、10月にはプランクトンネット水平曳き採集ではA–G期の仔魚が得られたのに対し、2003、2004、2006年の水平曳き採集では、D期までの仔魚しか得られず、大半がA期であった(2003年: 85個体中69個体、2004年: 147個体中96個体、2006年: 263個体中201個体)。一方、未成魚・成魚の年級群組成では2001、2005年級群が大部分を占めたことから(Fig. 2)、これらは強勢の年級群と判断される。志田ほか(2006)は、道南太平洋海域の刺網漁獲標本からage-length-key法を用いて資源量および産卵親魚量(雌)を推定し、2001–2003年には親魚量は単純増加傾向にあったことを示した。本研究では卵の密度について検討できなかったが、年級群強度が高い2001年と2005年に対して、それらに挟まれる2002–2004年にのみ産卵親魚量が減少したとは考えにくい。したがって、2001年、2005年にみられた仔魚の高密度出現は、各年の産卵量を反映した結果ではないだろう。

噴火湾における摂餌開始期のソウハチ仔魚は、12.0°C以下の低水温によって摂餌が制限されることが考えられる。また、12.0°Cを超えた場合には、ある程度餌密度に対応した摂餌強度を示すものと考えられる。仔魚は2004年6月の3.8°Cから、2006年9月の19.1°Cまでの広い水温範囲に出現した。摂餌開始期であるA期仔魚の摂餌強度と水温・餌生物密度の関係より、12.0°C以下の水温範囲では、仔魚は0.5個体・仔魚⁻¹以下の摂餌強度しか示さないのに対し(Fig. 8A)、最も低いかいあし類ノープリウス密度(3.4個体・l⁻¹)でも2.0個体・仔魚⁻¹を示した(Fig. 8B)。中神(2001)は、函館湾における摂餌開始期のマコガレイ*Pseudopleuronectes yokohamae*仔魚の3年間にわたる消化管内容物解析から、餌密度がほぼ同程度の条件下でも7.5°C以下の水温では消化管が空の仔魚が多数出現することを報告している。また仔魚の摂餌強度は餌密度よりも水温の影響を受けやすく、高い餌密度よりも高水温環境下で高められやすいことが、室内実験(スケトウダラ*Theragra chalcogramma*; Paul, 1983)や野外採集仔魚(ホッキョクダラ*Boreogadus saida*; Michaud *et al.*, 1996)でも明らかにさ

れている。本研究においても2004年6月には、高いノープリウス密度環境(平均72.4個体・l⁻¹)ではあったが、摂餌強度は低く(平均0.27個体・仔魚⁻¹)、平均6.5°Cの低水温環境(仔魚採集地点のみでは平均5.7°C)が低い摂餌強度をもたらしたものと考えられる(Table 3; Fig. 8A)。さらに2004年6月のソウハチ仔魚の消化管内容物には、同定不能な餌生物の割合が多く含まれていたことから、低水温によって餌の消化管内への滞留が長期化していたことも考えられ、実際の摂餌頻度はさらに低かった可能性もある。一方、2003年、2005、2006年9月のようにノープリウスの密度が高くない場合には(Table 3)、仔魚は二枚貝幼生や有鐘纖毛虫類を比較的多く摂餌しており(Table 2)、低いノープリウス密度下であっても12°C以上であればある程度高い摂餌強度を示す場合もあることを示唆している。

津軽暖流とその前面の移行水の流入時期やその規模は、成育場である湾内への仔魚の輸送(栗藤ほか, 2005)だけではなく、摂餌しやすい水温期間を左右するものと考えられる。磯田・長谷川(1997)は噴火湾の熱収支を見積もり、津軽暖流の接近流入は5–7月の湾内冷水塊を流出させ、8–9月には暖水流入によって直接昇温し、流入による水平的熱供給は同時期の日射による海面加熱量に匹敵することを明らかにした。2005年には、津軽暖流の流入が認められた9–10月に仔魚の高密度分布を示したことから、津軽暖流とその前面の移行水の流入はソウハチ仔魚を湾内へと移送する役割(栗藤ほか, 2005)に加え、熱輸送による昇温効果によって低水温による摂餌障害の危険を回避する役割を担う。また、磯田ほか(2002)は、成層期の噴火湾の水深35 m付近の水温躍層は数日周期で上下に大きく変動し、水温変化の振幅も5–10°C以上に達することを明らかにした。この大規模な水温変化は、風によって励起される内部ケルビン波によって生じる(佐藤, 2008)。ソウハチ仔魚の摂餌がある程度保障されることが考えられる水温12.0°Cに注目すると、豊浦沖水深30 m層でこの水温を挟んだ大幅な水温変化は2001–2006年の6年間では6月30日から10月9日まで観察されたことから(Fig. 9)、調査を行ったほぼ全期間にわたる10月上旬までは、摂餌制限を受ける低水温環境に逆戻りする可能性がある不安定な生息環境と考えられる。なお、*Microsetella*属を除くかいあし類ノープリウスの密度は、噴火湾の水塊交替を反映して津軽暖流水の流入より以前の夏期噴火湾水中で高かったが(Fig. 4, 中谷ほか, 2003)、低水温であるため、ソウハチ仔魚の摂餌には貢献しないといえる。

低水温による加入量への影響は、バルト海のsprattus *Sprattus sparattus* (Baumann *et al.*, 2006)や、タイセイヨウマダラ*Gadus morhua* (Brown *et al.*, 1989)などで明らかとされている。Molloy and Targett (1991)は、サマーフラウンダー*Paralichthys dentatus*稚魚の摂餌率は3–10°Cの飼育水で低く、3°C未満の水温が8日以上続くと高い死亡率を示し、

冬季における3–10°Cの水温継続期間がサマーフラウンダーの加入量に影響を与えていると指摘している。さらにBolasina *et al.* (2006) は、変態前(2–8日齢)のヒラメ *Paralichthys olivaceus* 仔魚は飢餓に弱く、3日間の絶食で死亡率が50%に達し、絶食後6日目の死亡率は100%となること、さらに、変態中(23–29日齢)の仔魚では、2日間の絶食であっても、消化酵素であるリパーゼの活性が絶食前のレベルに戻るのに2日を要することを報告している。したがって、ソウハチ仔魚についても、低水温による摂餌制限が数日間にわたって続くような環境下では、特に摂餌開始期において高い死亡率となることが考えられる。

平均水温が高く、かつ12.0°C以上の継続日数も長かった年は、強勢の年級群が発生した2001、2005年とそうではなかった2004年であった(Fig. 9)。2001年や2005年には湾内が海面加熱によりある程度昇温した後の8月以降に、津軽暖流水と移行水によって湾内へ仔魚は輸送され(Fig. 5)、仔魚は十分な摂餌が期待される12°C以上(Table 3; Fig. 8A)の水塊中に生息し、摂餌開始期の生残率が高められたものと考えられる。一方、2004年にはまだ湾内は低水温であった6月に、すでに移行水が湾口部へ分布し(Fig. 3)、仔魚もこの水塊に多く生息していた(Fig. 5)。しかしこれらの仔魚は、12°Cを下回る環境下に生息していたために摂餌に失敗しており(Table 3; Fig. 8A)、この時期に生まれた仔魚がその後多く生残していた可能性は低い。なお2004年の8月下旬以降の水温は継続して12°C以上を示していたが(Fig. 9)、9月以降に湾内全域における調査は実施しておらず、仔魚の分布密度は不明である。以上より、噴火湾のソウハチ強勢年級群の発生は、津軽暖流水やその前面の移行水による仔魚の湾内への輸送だけではなく、初期生活期の水温環境が大きく影響し、6–10月の平均水温が高い年に発生しやすいことが考えられる。魚類は再生産戦略として、仔魚の生残に有利な産卵時期・場所を選択する(Parrish *et al.*, 1981)ばかりでなく、例えばベーリング海東部のスケトウダラは、春季ブルームにより豊富な餌生物が産出される期間に比べ、長い産卵期を有することで、生残しやすい時期を外さない再生産戦略を備えていることが示唆されている(Ohtani and Azumaya, 1995)。本種の長期間に亘り産卵する(南, 1995; 富永, 1995)という特徴も、噴火湾のように水温変化が生じやすい環境においても、最低限生残しやすい時期を外さない再生産戦略であると考えられる。

噴火湾におけるソウハチの年級群強度は、仔魚の湾内への輸送の成否と、水温によって引き起こされる摂餌開始期の摂餌の成否によって決定されている可能性が考えられる。したがって強勢年級群の発生は、摂餌開始期であるA期をのりこえた比較的発育が進んだ仔魚が湾内に高密度に出現することを指標として、ある程度予測が可能と考えら

れる。しかし、本研究の9月以降の調査は、2005年と2006年を除いて他の年に関しては不十分であり、調査日数の制約などにより一貫した採集方法を継続出来ず、仔魚密度の評価も不十分な点もあった。このため今後9月以降の継続した広域調査も必要である。またその後強勢の年級群となった2005年については、9月に採集された仔魚は有鐘織毛虫類や二枚貝幼生といった餌も比較的多く捕食しており(Table 2)、今後これらの餌密度についても、仔魚の生残にどのような役割を果たすのか、さらに検討する必要があるだろう。加えて高摂餌強度や食物組成の相違が、成長率にどのような変化をもたらしているのかについて、例えば耳石日周輪を用いた成長解析によって解明する必要がある。

謝辞

標本採集にあたり、ご協力をいただいた北海道大学水産学部練習船うしお丸山口秀一船長はじめ乗組員の方々、資源生物学分野資源生産学領域中谷敏邦准教授、大学院生ならびに4年生諸氏に対し心から感謝の意を表します。また、本論文を取りまとめるにあたり、有益なご意見とご助言を頂いた北海道立栽培水産試験場の志田 修氏に対し厚くお礼申し上げます。

引用文献

- Baumann, H., H.-H. Hinrichsen, C. Mollmann, F. W. Koster, A. M. Malzahn and A. Temming (2006) Recruitment variability in Baltic Sea sprat (*Sprattus sprattus*) is tightly coupled to temperature and transport patterns affecting the larval and early juvenile stages. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **63**, 2191–2201.
- Bolasina, S., A. Perez and Y. Yamashita (2006) Digestive enzymes activity ontogenetic development and effect of starvation in Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Aquaculture*, **252**, 503–515.
- Brown, J. A., P. Pepin, D. A. Methuen and D. C. Somerton (1989) The feeding, growth and behavior of juvenile cod *Gadus morhua* in cold environments. *J. Fish Biol.*, **35**, 373–380.
- 藤岡 崇 (2003) ソウハチ. 新北のさかなたち. 上田吉幸・前田圭司・嶋田 宏・鷹見達也編, 北日本海洋センター, 札幌, 250–253.
- 福田敏光 (1967) 天塩海域のマガレイとソウハチガレイについて. *北水試月報*, **24**, 158–167.
- Hiraoka, Y., T. Takatsu, A. Kurifuji, K. Imura and T. Takahashi (2005) Feeding habits of pinnhead flounder *Cleisthenes pinetorum* larvae in and near Funka Bay, Hokkaido, Japan. *Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr.*, **69**, 156–164.
- 北海道水産林務部 (2006) ソウハチ. 北海道水産資源管理マニュアル. 北海道水産林務部漁業管理課, 札幌, 19–20.
- 磯田 豊・長谷川伸彦 (1997) 噴火湾の熱収支. *海と空*, **72**, 93–101.
- 磯田 豊・斉田季実治・鈴木 恒 (2002) 噴火湾石倉沖の数日周期水温変動. *沿岸海洋研究*, **39**, 151–161.
- 栗藤亜希子・平岡優子・高津哲也・伊村一雄・小林直人・亀井佳彦 (2005) 噴火湾とその周辺海域におけるソウハチ *Cleisthenes pinetorum* 仔魚の輸送. *水産海洋研究*, **69**, 145–155.
- Michaud, J., P. Fortier, P. Rowe and R. Ramseier (1996) Feeding success and survivorship of Arctic cod larvae, *Boreogadus saida*, in the Northeast Water polynya (Greenland Sea). *Fish. Oceanogr.*, **5**, 120–135.

- Molloy, K. D. and T. E. Targett (1991) Feeding, growth and survival of juvenile summer flounder *Paralichthys dentatus*: experimental analysis of the effects of temperature and salinity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **72**, 213–223.
- 三原行雄 (2002) 北海道えりも以西太平洋海域に分布するソウハチの年齢と成長. *北水試研報*, **63**, 21–32.
- 南 卓志 (1988) ソウハチ. *日本産稚魚図鑑* (沖山宗雄編), 東海大学出版, 東京, 935–936.
- 南 卓志 (1995) 北海道沿岸におけるカレイ亜科魚類の産卵期について (総説). *北水試報告*, **59**, 69–80.
- 永澤 亨 (1990) 北部日本海域におけるソウハチ (*Cleisthenes pinetorum herzensteini*) の浮遊生活期. *日本研報告*, **40**, 15–25.
- 中神正康 (2001) 北海道津軽海峡沿岸におけるマコガレイ *Pseudopleuronectes yokohamae* 仔稚魚の時空間分布と摂餌生態. 北海道大学大学院水産科学研究科博士論文, 函館, 126 pp.
- 中谷敏邦・井出さやか・高橋豊美 (2003) 北海道噴火湾におけるかいあし類 *Oithona* 属の季節的個体数変動. *水産海洋研究*, **67**, 235–243.
- 大谷清隆 (1985) 第3章噴火湾II物理. *日本全国沿岸海洋誌* (日本海洋学会沿岸海洋研究部会「沿岸海洋誌」編集委員会編), 東海大学出版会, 東京, 102–112.
- 大谷清隆・秋葉芳雄・伊藤悦郎・小野田勝 (1971) 噴火湾の海況変動の研究IV. 津軽暖流水の流入・滞留期の海況. *北大水産学部彙報*, **22**, 221–230.
- Ohtani, K. and T. Azumaya (1995) Influence of interannual changes in ocean conditions on the abundance of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in the eastern Bering Sea. In: *Climate Change and Northern Fish Populations*, *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **121**, ed. R. J. Beamish, NRC Research Press, Ottawa, 87–95.
- 大内 明 (1954) 日本海カレイ類4種の産卵. *日本水産業績集*, **1**, 17–25.
- Parrish, R. H., C. S. Nelson and A. Bakun (1981) Transport mechanisms and reproductive success of fishes in the California Current. *Biol. Oceanogr.*, **1**, 175–203.
- Paul, A. J. (1983) Light, temperature, nauplii concentrations, and prey capture by first feeding pollock larvae *Theragra chalcogramma*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **13**, 175–179.
- 佐藤千鶴 (2008) 噴火湾の内部ケルビン波. 北海道大学大学院水産科学院博士論文, 函館, 90 pp.
- 志田 修・三原栄次・筒井大輔・栗田 稔 (2006) 地域性魚類の資源生態調査研究 ソウハチ. 平成16年度北海道立函館水産試験場事業報告書, 10–15.
- Takatsu, T., Y. Suzuki, A. Shimizu, K. Imura, Y. Hiraoka and N. Shiga (2007) Feeding habits of stone flounder *Platichthys bicoloratus* larvae in Mutsu Bay, Japan. *Fish. Sci.*, **73**, 142–155.
- 田中伸幸 (1999) 北海道えりも岬以西太平洋におけるソウハチ成魚の分布と移動. *水産海洋研究*, **63**, 55–60.
- 田中富重・日南田八重・山本正義・福井孝義・北浜 仁・林 清 (1967) 北海道沿岸漁業資源調査並びに漁業経営試験報告書. 北海道立中央水産試験場, 余市, 104–130.
- 富永 修 (1995) ソウハチ. *日本の希少な野生水生生物に関する基礎資料* (II), 日本水産資源保護協会, 東京, 262–270.
- Tominaga, O., M. Watanabe, M. Hanyu, K. Domon, Y. Watanabe and T. Takahashi (2000) Distribution and movement of larvae, juvenile and young of the pothead flounder *Hippoglossoides pinetorum* in Ishikari Bay and vicinity, Hokkaido. *Fish. Sci.*, **66**, 442–451.