

瀬戸内海中西部におけるヒラメ成魚の周年の行動特性

柴田玲奈^{1†}, 武智昭彦^{2*}, 福永辰廣^{3**}, 新田 朗⁴Natural behavior properties of adult Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) in all season in the central western part of Seto Inland SeaRena SHIBATA^{1†}, Akihiko TAKECHI^{2*}, Tatsuhiro FUKUNAGA^{3**} and Akira NITTA⁴

During late April (1998–2001) a total of 35 adult Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*, attached with archival tag, were released off Oshima Island, Seto Inland Sea. Of ten individuals recaptured after 19–688 days within a range of 40 km from the release point, seven had lost the archival tag. Tags of the remaining three individuals recaptured 299, 685 and 688 days after release contained a full 11 months of data. Differences in water temperature between the shallowest point and the deepest point were small (<1.0°C), despite vertical daily migrations of up to 102 m. We determined a depth change >2 m per 512 s period to be an indicator of bottom activity. Off bottom activity frequency (OBAF) was during 2.9 to 6.9% of the time recorded. OBAF was highest before and just after the spawning season (March–May), and lowest in the summer and early autumn. There was a high percentage of time spent swimming during both day and night after the spawning season, but only during the day before the spawning season. Since Japanese flounder often remain on the seabed and thus the depth recorded fluctuates with tidal conditions, it was possible to estimate the location of the fish position by matching the tidal information recorded in the tag with specific locations within the Seto Inland Sea. One fish was observed to move in the area off Oshima Island in Hiuchi Nada through the interisland area in Bingo Nada. The other two fish moved to the Aki Nada area, offshore of Matsuyama through the Kurushima Strait about 50 km west-southwest from the release point. One of these fish was captured off Kure, Hiroshima Prefecture; the other off Hojo, Ehime Prefecture.

Key words: Japanese flounder, natural behavior, off bottom activity, Seto Inland Sea, archival tag

2008年4月15日受付, 2009年2月10日受理

¹ 独立行政法人水産総合研究センター中央水産研究所
Coastal Fisheries and Aquaculture Division, National Research Institute of Fisheries Science, 6-31-1 Nagai, Yokosuka, Kanagawa 238-0316, Japan

² 愛媛県中予水産試験場
Ehime Prefectural Fisheries Experimental Station, 121-3 Iyo, Ehime 799-3125, Japan

* 現所属 愛媛県農林水産研究所水産研究センター栽培資源研究所
Ehime Research Institute of Agriculture, Forestry and Fisheries, Fisheries Research Center, Research Institute of Cultivation Resources, 121-3 Iyo, Ehime 799-3125, Japan

³ 独立行政法人水産総合研究センター
Fisheries Research Agency, 2-3-3 Minatomirai, Nishi-ku, Yokohama, Kanagawa 220-6115, Japan

** 現所属 社団法人 全国豊かな海づくり推進協会
National Association for the Promotion of Productive Seas, Chuo, Tokyo 103-0001, Japan

⁴ 日本エヌ・ユー・エス株式会社
Japan NUS Co. Ltd., 3-9-15 Kaigan, Minato-ku, Tokyo 108-0022, Japan

† renas@fra.affrc.go.jp

はじめに

ヒラメ (*Paralichthys olivaceus*) は水産上最も重要な種の一つであり、生態的知見も多い。しかしながら、成魚の生態は不明な点が多く、ヒラメ資源の管理や培養を進めるために解明が望まれている分野である (田中ほか, 1997)。瀬戸内海においてヒラメ成魚の漁獲は産卵期を中心に冬季～春季に集中し、他の時期にはほとんど漁獲されない。このため、周年漁獲される当歳魚や未成魚に比べ成魚の夏季～秋季の生態に関する情報は特に少なくなっている。

海洋生物の行動生態を解析する手法として、バイオテレメトリーやデータロガーが用いられ、近年では、データ蓄積型タグであるデータロガーを用いた調査が多くの魚種で行われている。特にツノガレイの1種の plaice (*Pleuronectes platessa*) では、産卵行動の雌雄差 (Solmundsson et al., 2003) や遊泳活動の周期性 (Hunter et al., 2004)、潮汐モデルと水深データを用いた位置推定 (Metcalf and Arnold, 1997; Hunter et al., 2003等) 等の多くの研究が行われ、長期にわたる行動特性も明らかになっている。一方、ヒラメ成魚に

ついては、バイオテレメトリー（柿元ほか, 1979, 1990; 林, 1998）やデータロガー（梨田, 1997; 高井, 2003; Kawabe et al., 2004）を用いた調査により、接岸行動や遊泳速度、離底行動等の解析がなされているものの、これらの報告のデータ記録期間は最大でも約1ヶ月であり、ヒラメ成魚の周年にわたる行動特性の解析はこれまで行われていない。

そこで本研究では、活動性や分布域の季節変化を中心としたヒラメ成魚の周年の行動把握を目的に放流実験を行った。放流実験では成魚分布域に関する多くの環境データを取得するため、多項目のデータ取得が可能なアーカイバルタグを用いて得られたデータから行動特性を解析した。

材料と方法

瀬戸内海燧灘に面した愛媛県今治市大島及び弓削島地先において、1998年~2001年の4月下旬に、小型底びき網と小型定置網で漁獲されたヒラメ成魚を供試魚として用いた。大島沖はヒラメの主要な産卵場の一つとして知られ、この時期は産卵盛期に当たる（愛媛県, 1995）。漁獲されたヒラメ成魚から、アーカイバルタグの腹腔内挿入が可能と判断される全長約60 cm以上のヒラメを選別した。全長約60 cm以上の個体はすべて雌であった。

調査に用いたアーカイバルタグはアメリカ Northwest Marine Technology 社（後にカナダ Lotek 社）製で、本体部の長さ100 mm、直径16 mm、重量52 g、水温・照度センサーケーブル8.5~15 cmである。温度測定精度は0.2°C、水深測定精度は0~126 mでは1 m、127~510 mでは3 m、寿命は7年である。測定データは、1) Time Series Log File（ユーザーが設定する時間間隔で記録する水深、外部水温、内部温度（腹腔内温度）、照度の時系列データ）、2) Day Log File（毎日の緯度経度と0, 50, 100 m水温記録）の2種類のファイルに記録される。前者に関しては周年の行動把握のため、メモリ容量との関係から記録間隔を512秒に設定した。具体的には、放流直後から約8ヶ月間と、再捕から遡った約3ヶ月間の計11ヶ月間のデータが記録され、再捕までの期間が11ヶ月以上の場合にはメモリ容量の制限により3ヶ月前の記録から消去されてゆく設定とした。

選別したヒラメを1/2000~1/5000に希釈したFA100で麻酔した後、有眼側腹部を3 cm程度切開し、タグ本体部分を腹腔内に挿入した。水温と照度センサーのケーブル部分が有眼側の体外に出るようにし、切開部を吸収性縫合糸で3ヶ所縫合した。アーカイバルタグを装着した個体は船上の水槽で3時間~5時間馴致させ、手術による出血状況や遊泳行動等に問題の見られない個体を放流した。各年の放流個体数は6~11で、4年間の合計放流個体数は35であった（Table 1）。また放流魚には併せて、98年はダートタグ、99年以降はダート型タグとT-bar アンカータグを装着した。これらの個体を大島地先の水深35 m地点（Fig. 1）へ船で輸

Table 1. Total length and body weight of tagged Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) used in this study.

Release date	Number of individuals	Total length (cm±S.D.)	Weight (kg±S.D.)
April 21, 1998	7	68.7±11.9	3.9±2.8
April 20, 1999	11	66.3±8.3	3.9±1.6
April 26, 2000	11	73.5±4.7	4.8±1.0
April 25, 2001	6	81.6±5.3	6.7±1.7
Total	35	71.7±9.3	4.7±2.0

送し船上からタモ網で放流し、正常に遊泳していることを確認した。

放流後は瀬戸内海、四国、九州東岸の各漁業協同組合及び各県の水産試験場へポスターを配布し、再捕の情報収集とタグの回収に努めた。

ヒラメが1回の離底行動に費やす時間（離底の継続時間）は、季節や昼夜で異なるものの、数十秒~数百秒と報告されている（梨田, 1997）。したがって、512秒間隔で記録された水深データから短時間でのヒラメの鉛直移動を詳細に捉えることは困難である。そのため、plaiceで行われた行動解析の事例（Solmundsson et al., 2003）と同様に、センサー精度や波浪の影響を考慮して、512秒間隔の水深変化が上昇、下降を問わず2 m未満の場合は着底状態にあり、2 m以上の場合は離底行動があったと判断し、離底頻度（Off bottom activity frequency, OBAF）=2 m以上の水深変化を記録したデータ数/解析期間中の全測深データ数と定義した。解析期間は目的により日間、月間、全データ記録期間、昼間あるいは夜間等とし、昼夜の時間は、愛媛県松山市の日出・日没時刻を基に算出した。また2 m以上の水深変化が連続して記録された場合には離底が継続したと判断し、離底の継続期間を表す指数として単独の離底記録も含め、継続したデータ数を連続離底指数（Consecutive off bottom activity index, 以下COBAI）とした。

水深記録の一例をFig. 2に示した。図中の数字はCOBAIを示す。1日の測深データ数は168.75であるので、本図に示した例では日間離底頻度=(1×5+2×3+4)/168.75である。

本研究でアーカイバルタグを使用した目的の一つはヒラメ成魚分布域の推定であった。しかしながら、結果に示すとおり日中でも照度が感知されない期間が多く推定可能な日数が限られ、推定された分布範囲も経度についてはタグの位置推定精度である1度の範囲内になった。このため、照度データは分布水域の環境推定のために用い、分布域の推定には水深データに記録された潮位変動を利用した。

潮位変動記録を利用した位置推定には一般にTidal location method (Metcalf and Arnold, 1997) が用いられ、水深データから抽出した潮位変動の振幅や潮時等の推定値と潮

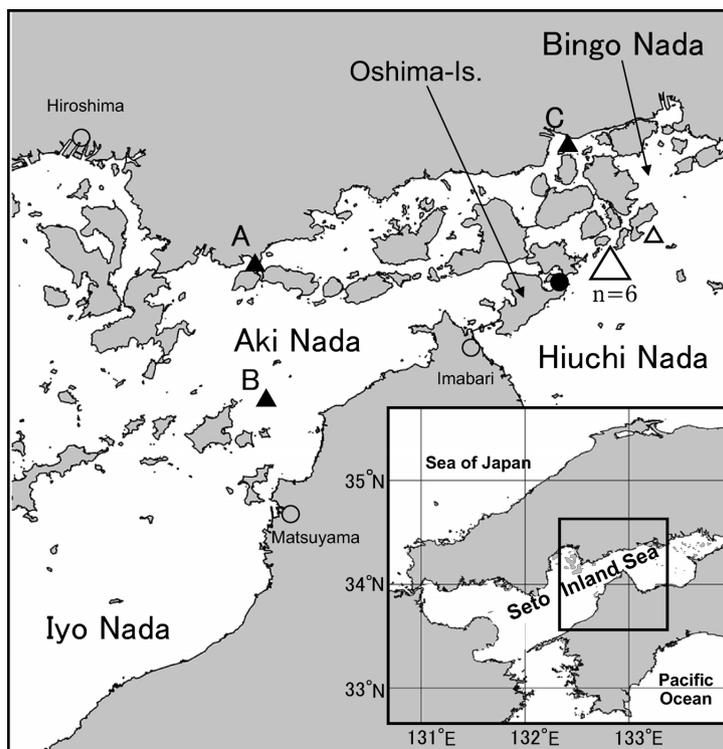


Figure 1. Location of the study site off the coast of central to western part of the Seto Inland Sea. Release point (●) and recapture point (▲) of three individuals (A, B and C) of the Japanese flounder with archival tags and recaptured point (△) of individuals having lost the archival tags.

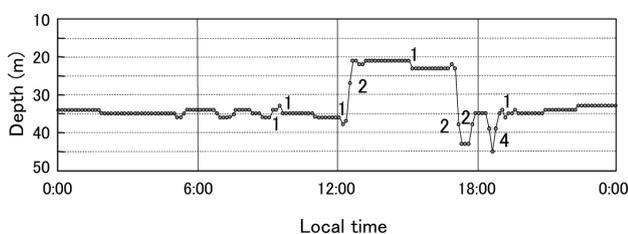


Figure 2. Depth and time profiles for Japanese flounder (recorded from individual A). Numbers show consecutive off bottom activity index (COBAI).

汐モデルから推定されたこれらの値を比較して位置を特定する。本研究では、同様に潮位変動を用いたが一般的な Tidal location method とは異なり、干満潮時のみを用いる簡便な方法で位置推定を行った。すなわち、潮位変動記録から推定した潮時と潮汐表に示された瀬戸内海各地の港の推算潮時を比較して分布域を推定した。瀬戸内海は多島海で海域間の潮時差が大きい為、他の海域に比べ多くの地点の推算潮時が潮汐表で公表されている。本研究で用いた 1998 年及び 2000 年における推算潮時（海上保安庁, 1998; 2000）と観測値（気象庁, 1998; 2000）を験潮所のある松山について比較をしたところ、1 年間の平均誤差 ± 標準偏差は 3.3 ± 3.1 分（1998 年）、 3.2 ± 3.1 分（2000 年）であった。

推算された潮時の誤差および推算点の配置と地点間距離から本手法による瀬戸内海中西部海域での分布域推定誤差は通常 13 km 以内と算出された。

潮時の推定は、ヒラメの着底状態が瀬戸内海で卓越する M_2 分潮の半周期以上、具体的には 7 時間継続する部分の水深データ（50 個の連続データ）を用いて行った。正弦曲線を描く 7 時間の着底状態の時系列水深データは 3 個体で 3~48% / 月の日数割合で得られたため各月の位置を推定するには有効であった。村上 (1981) を参考に M_2 分潮のみを考慮した場合の水深 $D(t)$ を以下の式で表した（A：振幅、 ω ：角速度、 k ：位相角）。

$$D(t) = A \cos(\omega t - k) + \text{平均水深}$$

この式に MS-Excel のソルバーを用い非線形最小二乗法による時系列水深データのあてはめを行った。なお 7 時間の時間枠は、潮時が推定可能な範囲内において $r^2 \geq 0.9$ であり、赤池情報量基準 (AIC) が最も低い値であることを基準に決定した。

結果

アーカイバルタグ装着魚の再捕状況

放流した 35 個体中 10 個体が放流後 19 日~688 日目に再捕された（再捕率 28.6%）。再捕時期は 2 月から 6 月の間で

Table 2. Recaptured date of adult specimens used in the archival tag experiment. Fish were double (or three) marked with archival tag and T-bar anchor tag and/or dart tag.

Individual	Fish size at release			Recaptured date	Days at liberty
	Date	Total length (cm)	Weight (kg)		
A	April 21, 1998	58.5	2.46	March 8, 2000	688
×	April 20, 1999	59.0	2.90	May 10, 1999	21
×	April 20, 1999	67.0	3.59	May 25, 1999	36
×	April 20, 1999	62.0	3.28	May 28, 1999	39
B	April 26, 2000	77.0	5.19	March 11, 2002	685
C	April 26, 2000	71.0	4.68	February 18, 2001	299
×	April 26, 2000	67.0	4.09	June 10, 2000	46
×	April 26, 2000	82.0	6.60	May 24, 2000	29
×	April 26, 2000	72.0	4.09	April 19, 2001	359
×	April 25, 2001	80.8	5.20	May 13, 2001	19

× Individuals recovered without archival tag.

あった (Table 2). 再捕個体のうち、アーカイバルタグが回収されたのは3個体であり、残り7個体はアーカイバルタグが脱落した状態で再捕され、このうち6個体は産卵場周辺である弓削島沖で放流後45日以内に再捕された (Fig. 1). 回収されたアーカイバルタグは検定を行い、センサーが正常に作動していたことを確認した。個体A及び個体Bは放流翌々年のそれぞれ685日目、688日目に再捕され、個体Cは放流翌年の298日目に再捕された (Table 2). 個体Aと個体Bは再捕までの期間が1年を超えたため、512秒間隔の時系列データ記録期間は、個体Aは1998年4月21日~12月13日及び1999年12月20日~2000年3月8日、個体Bは2000年4月26日~12月18及び2001年12月27日~2002年3月11日であった。一方、個体Cは放流から再捕までの期間が11ヶ月以内であったため、2000年4月26日~2001年2月18日の連続したデータが得られた。再捕海域は個体Aが広島県呉市沖、個体Bは愛媛県北条市沖、個体Cは広島県因島沖で、放流点から40 km以内の海域であった (Fig. 1). なお、再捕時点での各個体のサイズ情報は得られなかった。これら3個体に装着したアーカイバルタグから得た全期間の水温と水深の時系列データを Appendix 1 に示した。

着底と離底の特徴

3個体ともほぼ半日周期の水深変化が記録され、このような水深記録についてフーリエ解析によって周期を求めた結果、3個体とも12.11時間であった。また、振幅は大潮に大きく、小潮に小さくなり、燧灘や安芸灘における日潮不等による潮位変化にもほぼ一致していた。そのため、このような半日周期の水深変化は、ヒラメが着底していたことを示す潮位変動記録と判定した。

全記録期間の平均日間離底頻度を求めたところ、個体A、B、Cでそれぞれ6.9、2.9、6.9%であり、最大日間離底頻

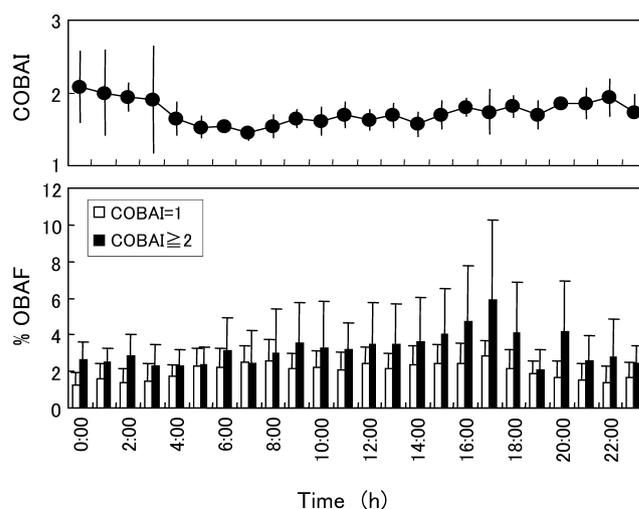


Figure 3. COBAI (upper panel) and off bottom activity frequency (OBAF) (lower panel) for three Japanese flounder by time of day. The values are the mean of the three individuals. Bars show standard deviations.

度はそれぞれ29.0、32.6、27.3%であった。全離底記録に占めるCOBAIの出現頻度は3個体とも類似した値となり、COBAI=1、COBAI=2、COBAI=3、COBAI≥4がそれぞれ62.4~64.9%、20.8~21.6%、6.0~9.2%、7.1~8.4%であった。またCOBAIの最大値は個体Aが示した18であった。

昼夜の行動を比較するため、Fig. 3にCOBAI=1とCOBAI≥2別に、全記録期間の時刻別の離底頻度及び時刻別の平均COBAIを求め、3個体の平均値で示した。離底頻度はCOBAI=1の時は8時と17時に、COBAI≥2では9時と17時にピークが見られ、昼間に高く夜間に低い。平均COBAIは、0時と22時にピークがあり、離底頻度とは逆に

夜間に高く、昼間に低かった。両者とも昼間 (6:00–17:00) と夜間 (18:00–5:00) に分けて比較したところ、昼夜で有意差が認められた (t -test, $p < 0.01$)。

生息環境と離底頻度

1) 水温

記録された水温範囲は、個体 A, B, C がそれぞれ 11.1–24.7°C, 12.2–24.2°C, 10.7–27.3°C であった。水温区分ごとの日間離底頻度を Fig. 4 に示した。3 個体ともに記録が得られた水温範囲 (12–24°C) (黒丸) では 15–19°C の範囲で離底頻度が高く、13–23°C の間の離底頻度は有意差が認められないものの 18°C 台で最も高く、これよりも水温が高くあるいは低くなるにつれて低くなる傾向が見られた。また、12°C 以下や 24°C 以上でも離底頻度が高くなる傾向が見られた。

2) 潮汐

放流海域に近い来島海峡の転流時刻に基づいて、北流 (引き潮)、南流 (上げ潮)、潮止まりの時刻別に離底頻度を調べた。北流は燧灘から安芸灘へ海水が出て行く流れであり、南流は安芸灘から燧灘へ海水が入り込む流れである。その結果、2, 3 日～数日の期間で見ると北流あるいは南流といった特定の潮流の時刻に離底頻度が高くなるケースが認められたが、全期間、あるいは季節的に一定の流向時に離底頻度が高くなるような傾向は認められなかった (Fig. 5)。一方、潮汐表に記載された大潮日および小潮日の日間離底頻度を全記録期間について比較したところ、3 個体とも小

潮時期の離底頻度が大潮時期より高く、個体 A, 個体 C では有意差が認められた (t -test, A: $p < 0.05$, C: $p < 0.01$)。

鉛直移動行動の日周期性

水深データから鉛直移動に見られる行動の日周期性を調べたところ、季節あるいは月毎で3個体に共通する一定のパターンは認められなかった。

個体別に見ると、類似した鉛直移動パターンが2~7日間程度継続する日周期的行動が認められ、その多くの場合、夜間は着底し、昼間に鉛直移動が認められた。継続期間の

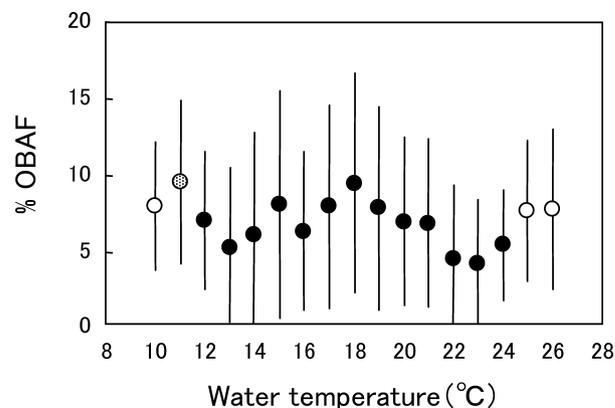


Figure 4. Relation between water temperature and OBAF for the three Japanese flounder. Bars show standard deviations (open circle: data for a single individual, shaded circle: mean of two individuals, solid circle: mean of three individuals).

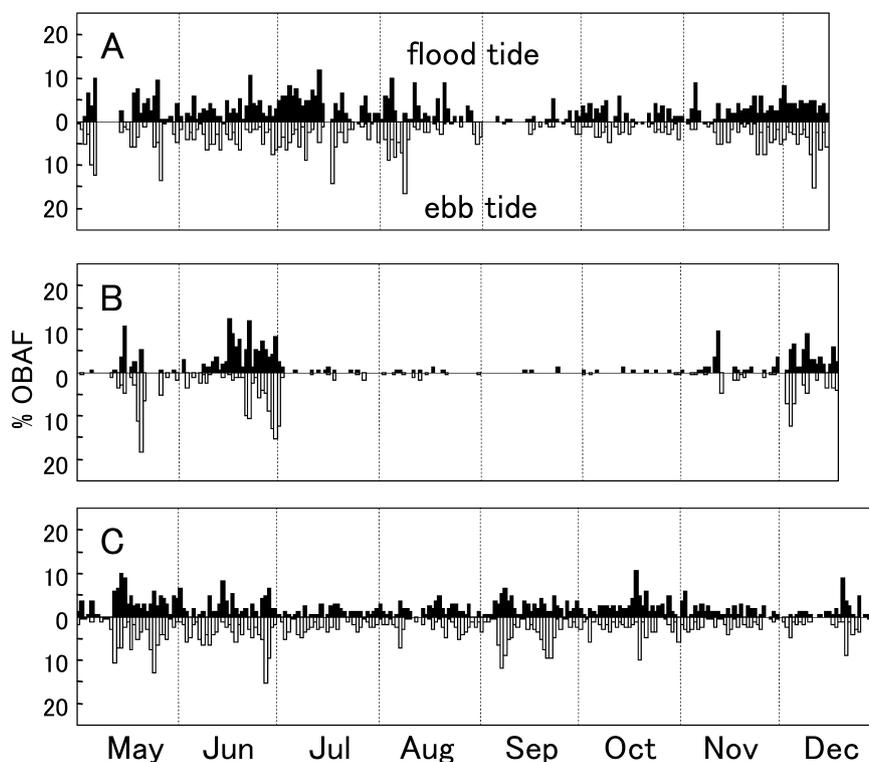


Figure 5. Daily OBAF for the three Japanese flounder (individuals A, B and C) in the flood and ebb tidal periods.

長さや単位時間（512秒）当たりの移動距離の大きさにおいて際だっていた2例をFig. 6a・bに示した。個体Aの例（Fig. 6a）では2月2日から再捕された3月8日まで35日間継

続し、昼は主に約10mの浅い水深に分布し、日没前後に約35mの水深帯に移動して定位するパターンを示した。個体C（Fig. 6b）では5月14日から29日の約2週間継続し、夜間10~20mの浅い水深にほぼ定位し、昼には50~60mの水深に分布するパターンが見られた。この2例の行動を比較すると、個体Aでは個体Cに比べ単位時間当たりの移動距離が大きく、大規模な鉛直移動の繰り返しが見られ、定位している水深から昼に移動する方向（浅所か深所か）以外にも両者の行動には顕著な相違が認められた。

他の日周期的鉛直移動行動のうち2例をFig. 6c・dに示した。個体Cで12月31日から1月5日まで継続したパターン（Fig. 6c）では、日出及び日没に同期した鉛直移動の開始、終了が明瞭で、正午を過ぎてから日没までの間5m程度の小刻みな鉛直移動が記録された。また、個体Bで6月16日から6月19日に見られたパターン（Fig. 6d）では、同じ潮時と考えられる約12時間周期で15m前後の鉛直移動があり、昼間特に午前中に鉛直移動が活発であった。

鉛直移動行動の季節性

行動の季節的变化を検討するため、月毎に3個体平均の離底頻度及び日間累積鉛直移動距離を求めFig. 7に示した。なお離底が行われたときの水深と鉛直移動距離との間に相関関係は認められなかった ($r^2 = -0.087$, $N = 18191$)。離底頻度は産卵期の3~5月（愛媛県, 1995）を中心に2~6月に高く、それ以外の期間は低かった。4月及び3月はデータ数が少ないが離底頻度を時期別に見ると、2~6月には平均8.6%、7~1月は平均4.4%で、産卵期とその前後で行動が活発になることが示された。また日間累積鉛直移動距離も離底頻度が高かった産卵期とその前後である12~6月が長かった。

昼夜における離底行動の季節変化を見るため、全記録期間の各個体の昼夜別離底頻度を調べFig. 8に示した。5~7月は昼夜ともに高い離底頻度を示したのに対し、産卵期前~産卵期の1~3月は昼に偏って離底頻度が高かった。

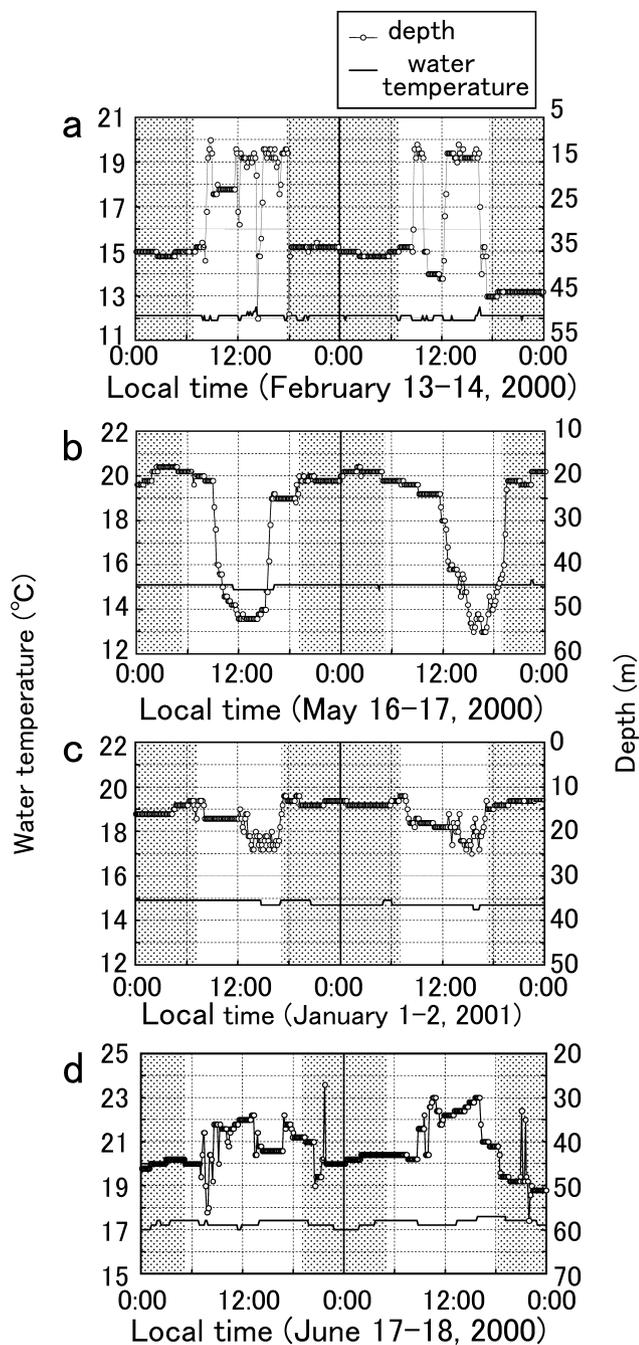


Figure 6. Four typical daily vertical movement patterns for Japanese flounder. a: remain in deep depth in the nighttime and move to shallow depth in the daytime, b: remain in shallow depth in the nighttime and in deep depth in the daytime, c: remain in shallow depth in the nighttime and with many vertical movement in the daytime, d: vertical movement about every 12 h periods. Depths and water temperature are plotted at 512 s intervals. Shadows indicate nighttime.

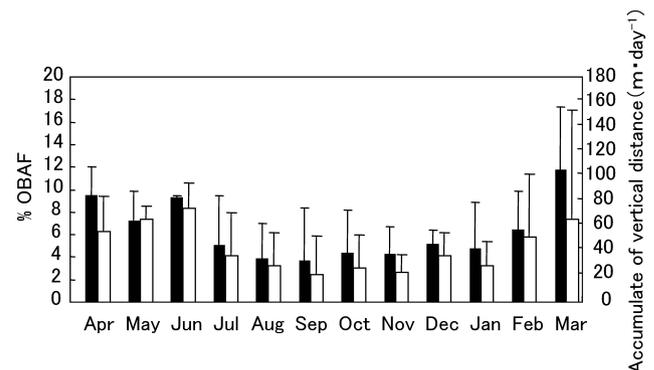


Figure 7. OBAF (solid bar), and accumulate of vertical movement distance (open bar) for the three Japanese flounder by month. The values are the mean of the three individuals. Bars show standard deviations.

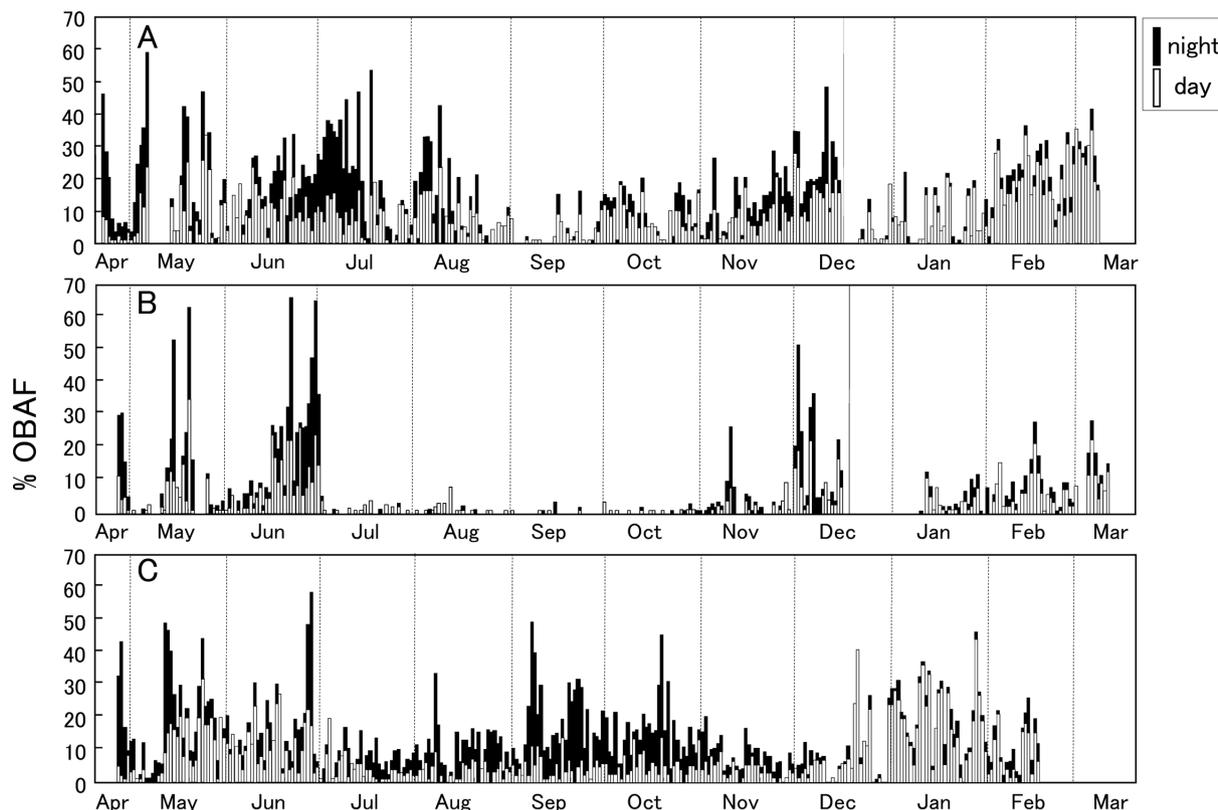


Figure 8. Daytime and nighttime of OBAF of each day for the three Japanese flounder (individuals A, B and C).

夏～秋（8～10月）は個体A・Bでは離底頻度が低かったが、この期間も比較的離底頻度が高かった個体Cでは夜間の離底頻度が高かった。なお、日間累積鉛直移動距離についても、産卵期後（5～7月）及び産卵期前（1月～再捕月）の期間について昼夜別に算出して比較検討したが、個体差が大きく共通した傾向は認められなかった。

調査対象海域の平均水深は浅く（瀬戸内海全体：38m、燧灘：24m（社団法人 瀬戸内海環境保全協会，1992））、80m以深の海域は海峡部、水道部、島間の瀬戸海域に限定される。本研究で水深80mを超える記録は産卵期の前後（5～6月及び12～3月）に多く見られ、多くの場合同日中に10m以浅の浅い水深にも分布した。このような深浅移動行動が毎年同時期に繰り返される現象かどうかを判断するため、Day Log Fileの0m水深（実際には10m以浅）と100m水深の水温を記録した日数の月別割合を全期間にわたってFig. 9に示した。このデータは上書きされないため放流翌年の産卵盛期（4月）を含めたデータが存在する。そこで産卵盛期での記録がある個体Aと個体Bのみ示した。個体Aは0mも100mも産卵期後の5月を中心に高くなり、再捕された年には2月に0mの日数割合が高くなっていた。一方個体Bも0mは5月に日数割合が高く、100mは12月に日数割合が高くなっていた。

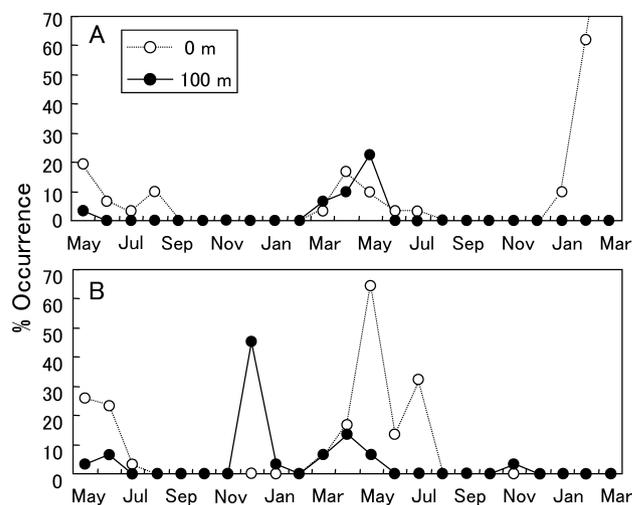


Figure 9. The frequency of occurrence of days in which Japanese flounder occurred at 0m and 100m depths. The data were obtained for two individuals (A and B).

分布域の季節変化

水温および照度データからヒラメ成魚分布域の海況特性を検討した。水温記録では、顕著な鉛直移動が行われた日を含めてその日較差は小さく1℃未満であるケースが全データの約95%を占めた。これに対し、6～9月にかけて半日周

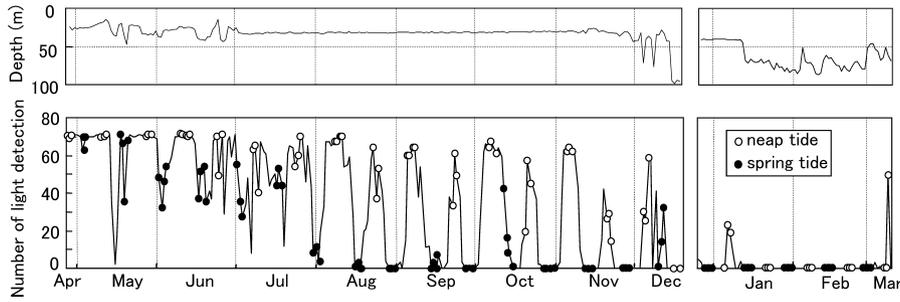


Figure 10. Mean daily swimming depth (upper panel) and the number of light detection by day between 8:00 and 16:00 h (lower panel) for Japanese flounder obtained from the archival tag data of individual B.

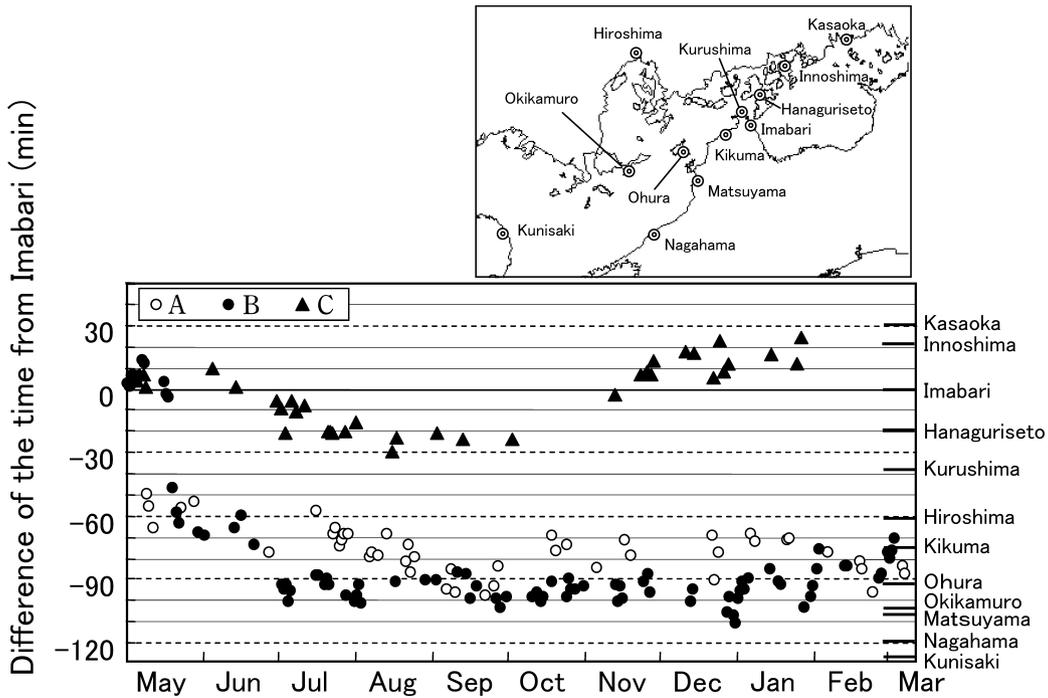


Figure 11. Estimated geographical position of the Japanese flounder by the tidal location method. Standard tidal position is Imabari.

期の特徴的な水温変化が3個体に共通して見られ、最大1.9°Cの日較差が記録された。潮汐周期に対応したと考えられる水温変化は、瀬戸内海では海峡部に隣接した潮汐フロントの影響を受ける海域で観測されることが知られており(柳, 1990), この期間ヒラメは潮汐フロントの影響域に分布していたと推定された。また、日照がある時間帯(8時~16時)において照度を感知できたデータ数を調べた結果(Fig. 10), 感知データ数が極端に少なくなる水深50m以深に分布した時期を除き、感知データ数は小潮時に高く、大潮時に低い傾向がほぼ周年に亘って見られた。この傾向は水温変化から潮汐フロントの影響域に分布したと推定された6~9月にも認められていることから、同様の特徴は海峡部隣接域に現れる特徴と思われ、ヒラメ成魚が周年に亘って海峡部に隣接した海域に分布した可能性が高い。

次に水深データから推定した潮時と瀬戸内海各地の港の推算潮時を比較し分布域近隣の港を特定した(Fig. 11)。

潮時による推定結果および海峡部での分布を示す80m以上の水深記録から、個体A・Bは5月に水深が100mを超える来島海峡を越え、6月に安芸灘の海峡部周辺に移動し、12月までその周辺域に分布したと推定された。一方、個体Cは燧灘の放流地点から大三島等島嶼部に移動し10~11月まで分布し、その後因島までの海域に分布していたと推定された(Fig. 12)。

なお、推定された分布域の推移から求めたヒラメの最高移動速度は個体Bが5月18日(今治近辺)から20日(菊間北部沿岸)の移動に示した平均 $1.0 \text{ km} \cdot \text{h}^{-1}$ であり、離底行動時間に限ってみると、平均移動速度は $3.7 \text{ km} \cdot \text{h}^{-1}$ と算定された。また、この期間は離底行動の80%が移動方向と

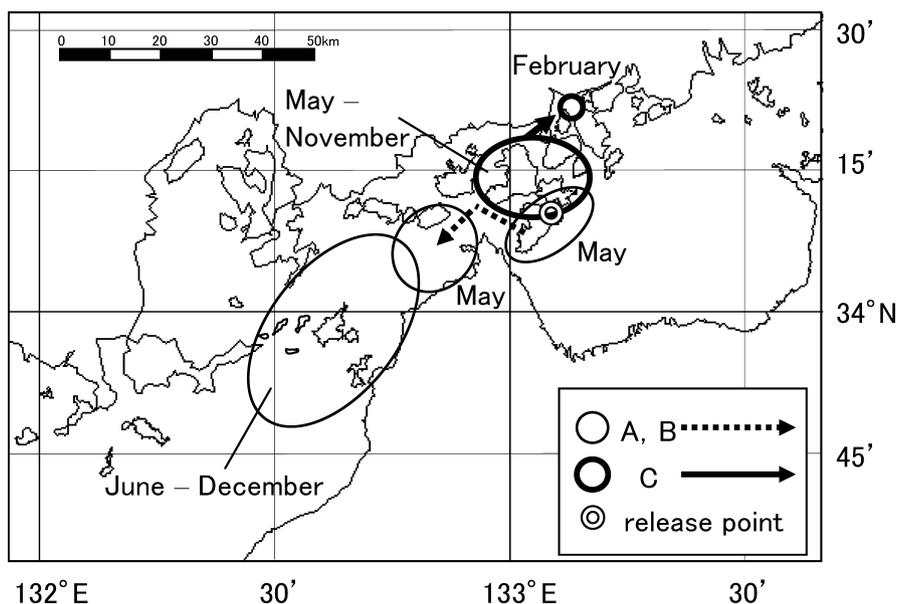


Figure 12. Estimated migration route for Japanese flounder with archival tags. Individual A: April to December, 1998, individual B: April to December, 2000 and individual C: April, 2000 to February, 2001.

同方向の潮時（来島海峡の北流）に記録されていた。

考察

アーカイバルタグ装着の影響

今回のアーカイバルタグ調査の再捕率28.6%は、同海域において著者らが行ったヒラメ成魚のT-barアンカータグとダートタグを用いた放流調査の再捕率20.0%（未発表）や、アトキンス型タグを用いた若狭湾の標識放流調査の再捕率20.6~33.3%（竹野ほか，2001）と同等であった。また、アーカイバルタグ装着個体は、T-barアンカータグやダートタグ標識放流個体と同時期に同じ海域で再捕された。このことから、ヒラメ成魚へのアーカイバルタグ装着はタグ脱落という問題はあったものの、アーカイバルタグ装着によるヒラメ成魚の斃死や行動への影響は無かったと考えられる。

離底の要因

10~11月に北海道沿岸で放流実験を行ったKawabe et al. (2004)はヒラメ成魚の着底時間の割合を95.3~97.3%と報告している。本研究で得られたほぼ周年に亘る全期間の平均日間離底頻度2.9~6.9%は、ほぼ離底時間の割合に等しいと推測されるので、着底時間の割合は93.1~97.1%となり、Kawabe et al. (2004)と同様であった。

離底を引き起こす要因には摂餌、移動（索餌、産卵回遊、深浅移動等）、外敵からの逃避等があげられる。日本海においてバイオテレメトリー（柿元ほか，1979）やデータロガー（梨田，1997）を用いて行われた調査では、夜間の長時間の離底行動は主に移動のための行動であり、日中の離底行動は索餌を目的とした行動が多くを占めていると推察

されている（梨田，1997）。本研究でも離底頻度のピークは8~9時と17時で日出・日没時刻の前後に当たり、梨田（1997）が報告している摂餌のピークとほぼ一致した。また平均COBAIが夜間に高いことも柿元ほか（1979）や梨田（1997）と一致しており、夜間に離底の継続時間が長いのは主に移動のための離底行動を表していると考えられた。梨田（1997）は9月の索餌期の離底の高さは平均1.01~1.11mと報告しており、摂餌に伴う離底行動の鉛直移動距離は小さいと考えられる。瀬戸内海でヒラメ雄成魚に装着したデータロガーから10秒間隔で深度データを得た高井（2003）は日中午後の小刻みで活発な鉛直移動を報告しており、この鉛直移動は摂餌に伴う離底行動を示すものであると推察している。Fig. 6cに例示された移動距離の比較的短い鉛直移動の反復も、高井（2003）が報告した行動記録と類似しており、活発な摂餌活動を示している可能性が高い。

離底行動の季節性

ヒラメ成魚の離底頻度は産卵期の3~5月を中心に2~6月に高く、それ以外の期間は低かった。本研究では産卵盛期（4月）の連続記録データ数は他の月より少なかったが、産卵盛期にも活発に鉛直移動を行うことを示すデータ（Fig. 7）が得られた。

調査海域では2~3月が最も水温の低い時期に当たり、飼育下のヒラメで報告されている従来の知見、当歳魚の至適成長水温が20~25°Cとされること（Iwata et al., 1994）、成魚の摂餌量が10~25°Cでは水温の上昇に伴い増加すること（平本・小林，1979）等から推測される活動性との相違が注目された。

産卵期前（主として2月）には12°C以下といった低水温でも昼間に高い離底頻度が認められ、摂餌活動が活発に行われたと推察された。日本海のヒラメの季節毎の食性調査でも、産卵期前である3月下旬に最も摂餌指数が高いと報告されている（梨田, 1984）。産卵期前は卵形成が始まる時期に相当し、成魚ではエネルギー要求量が増加するため、この時期に摂餌活動が活発になり、昼の離底頻度が高くなった可能性が高い。なお成魚の生殖腺指数の月変化から生殖腺指数の低い2月には（愛媛県, 1995）産卵は行われないと考えられ、また飼育下では産卵は夜間（0~3時）に最も活発である（平本・小林, 1979）ことから、同時期の昼間に離底行動が活発化した要因が産卵行動である可能性は低いと思われた。

一方、産卵期後（5~6月）は昼夜共に離底頻度が高く、移動や索餌が活発に行われたことを反映したものと推察された。産卵期後の移動の目的は、主に産卵場からの移出と考えられる。また産卵場からの移出経路に地形や流況変化の大きい海峡部が存在することも、産卵期後に最も離底頻度が高くなった一因と考えられる。

3個体の平均で見ると、高水温の夏から秋（8~11月）は離底頻度が低く、大きな移動も行わなかった。ただし、水温が20°C以下に下がる11~12月には3個体とも昼の離底頻度が高くなる傾向を示し、摂餌の活発化が推察された。一方、夏季（8月下旬~9月）は個体A・Bと個体Cで離底頻度に顕著な差が見られ、個体Cは夜間の離底頻度が高かった。前項で述べたように大半の期間について昼は離底頻度が高いが、夏季における個体Cは夜間に単独の離底頻度が高く、夜間に摂餌が行われていた可能性もある。しかし上記の行動の違いには個体差の他に分布域が異なるために地形、水深、潮流や餌生物の分布状況の違いが影響したことも推察され、今回のデータから離底頻度に見られた差の原因を明らかにすることは出来なかった。

本研究で解析した3個体の行動の日周期性や水平移動には明瞭な個体差が見られたが、共に産卵期を中心として離底行動が活発化し、夏季には潮汐フロント周辺域に滞留する等の共通の季節性も認められた。Fig. 9から、個体A, Bでは連続データが得られなかった中間の年においても産卵後あるいは産卵前の季節に大きな行動の変化が起り毎年繰り返されていたと推察される。このことから、瀬戸内海のヒラメ成魚の季節的な行動を規定する主要な要因は産卵であり、水温や餌等の環境要因は二次的に影響しているものと考えられた。なお、アイスランド西部のplaice成魚では、雌雄間で産卵期の行動に差異があることが報告されており（Solmundsson et al., 2003）、ヒラメについても今後検討が必要な課題と言える。

分布域の季節変化

本研究で推定されたヒラメ成魚の最大移動速度は3.7 km・h⁻¹であった。日本海のバイオテレメトリー調査結果

の最大移動速度1.2~3.7 km・h⁻¹（柿元ほか, 1979）と比べ最高速度と同等であり、潮汐流を選択的に利用した可能性が高いことが示唆された。一方、周年に亘る分布範囲は燧灘から安芸灘にかけて50 km程度の海域に限られていることが示され、選択的な潮汐流の利用を示すデータは限られていた。北海のplaiceでは大規模な産卵回遊が知られ、産卵場と250 km離れた索餌域への移動に選択的な潮汐流が利用される実態がデータロガーを用いて詳しく調査されている（Buckley and Arnold, 2001; Metcalfe et al., 2002など）。また、日本海のヒラメでも移動に選択的に潮流の利用が示唆されている（柿元ほか, 1979）。

ヒラメの移動範囲について、若狭湾西部海域の標識放流試験では、1, 2歳魚が西方への長距離移動を行うのに比べ、成魚は周年大きな移動は行わないことが報告されている（竹野ほか, 2001）。著者らは本研究と同じ海域で未成魚を放流し、山口県沖で再捕報告を得ていることから（未発表）、本海域でも未成魚は季節的に100 kmを超える移動を行うものと考えられ、成長に伴う移動範囲の変化は若狭湾西部海域と同様と言える。一方、太平洋では未成魚より成魚の移動性が大きいことが報告されており（石田ほか, 1982）、海域によりヒラメ成魚の移動範囲は異なる可能性が高い。

本海域においてヒラメ成魚の移動範囲が未成魚に比べ小さい理由は不明であるが、成魚が同一産卵場に回帰するとすれば、産卵場から大きく離れないことは合理的と考えられる。坂本・中道（1974）や清野・林（1977）は、外部標識の放流結果から産卵後に産卵場から離れたヒラメが再び同じ産卵場へ回帰すると推定しているが、本海域でもヒラメ成魚の産卵場回帰の可能性は高い。

今回放流した3個体は、周年に亘って1°C未満の水温日較差を記録したケースが多く、長い期間海峡部に隣接した海域に分布したものと推察された。一般に潮汐フロント域は生産力が高い海域とされ、ヒラメ成魚の餌となる魚類も多く分布する。愛媛県の漁況予報事業結果報告（2001）によると、4~1月まで潮汐フロント域周辺に魚群（アジ・イワシ等）が多く認められている。このように、産卵場に近い海峡隣接海域は水温条件や餌条件からヒラメの分布に適した海域であるため、成魚は大規模な移動を必要としなかったことも考えられる。なお、愛媛県沿岸海域では周年主に小型底びき網や小型定置網、刺網漁業が行われており（愛媛県, 1995）、ヒラメ成魚が産卵期とその前後以外でほとんど漁獲されないのは漁獲努力量の変化によるものではない。今回の解析結果から、ヒラメ成魚が漁獲されない時期は、成魚の離底行動の頻度が下がると共に、分布域が操業の困難な海峡隣接海域であることが影響していると考えられた。

データロガーを用いた魚類の位置推定は浮魚対象に日出・日没時刻から緯度・経度を推定する方法（例えば

Block et al., 2001) によって行われている。一方、海底に定位している時間が長く照度感度が不十分な底魚に関しては潮汐モデルと複数の環境データを用いる方法、例えば潮差、潮時、水温、水深 (Metcalf and Arnold, 1997; Hunter et al., 2003 等)、潮汐データ、環境データに加え遊泳速度を用いる方法 (Gröger et al., 2007) 等が用いられ、この他に水温や水深の流体力学モデルと遊泳速度からシュミレーションする方法も報告されている (Righton and Mills, 2008)。本研究で上記の方法と異なる比較的簡便な手法で位置推定が可能であったのは、ヒラメが海底上で1日の多くの時間を費やす底魚であることと、深い海域が限られており複雑な地形により、近い海域でも潮時差が大きく、他の海域に比べ潮汐推算点が極めて多いという瀬戸内海の特徴に大きく依存している。

本研究ではヒラメ成魚の雌の周年における行動特性を初めて示すことができた。先述したように雄や未成魚の行動が雌とは異なる可能性がある。データロガーは小型軽量化と大容量化が進んでいることから、今後ヒラメでも未成魚や雄へのタグ装着と、より短い間隔でのデータ取得によって、生活史全般にわたるより詳細な行動調査が可能となるであろう。

謝 辞

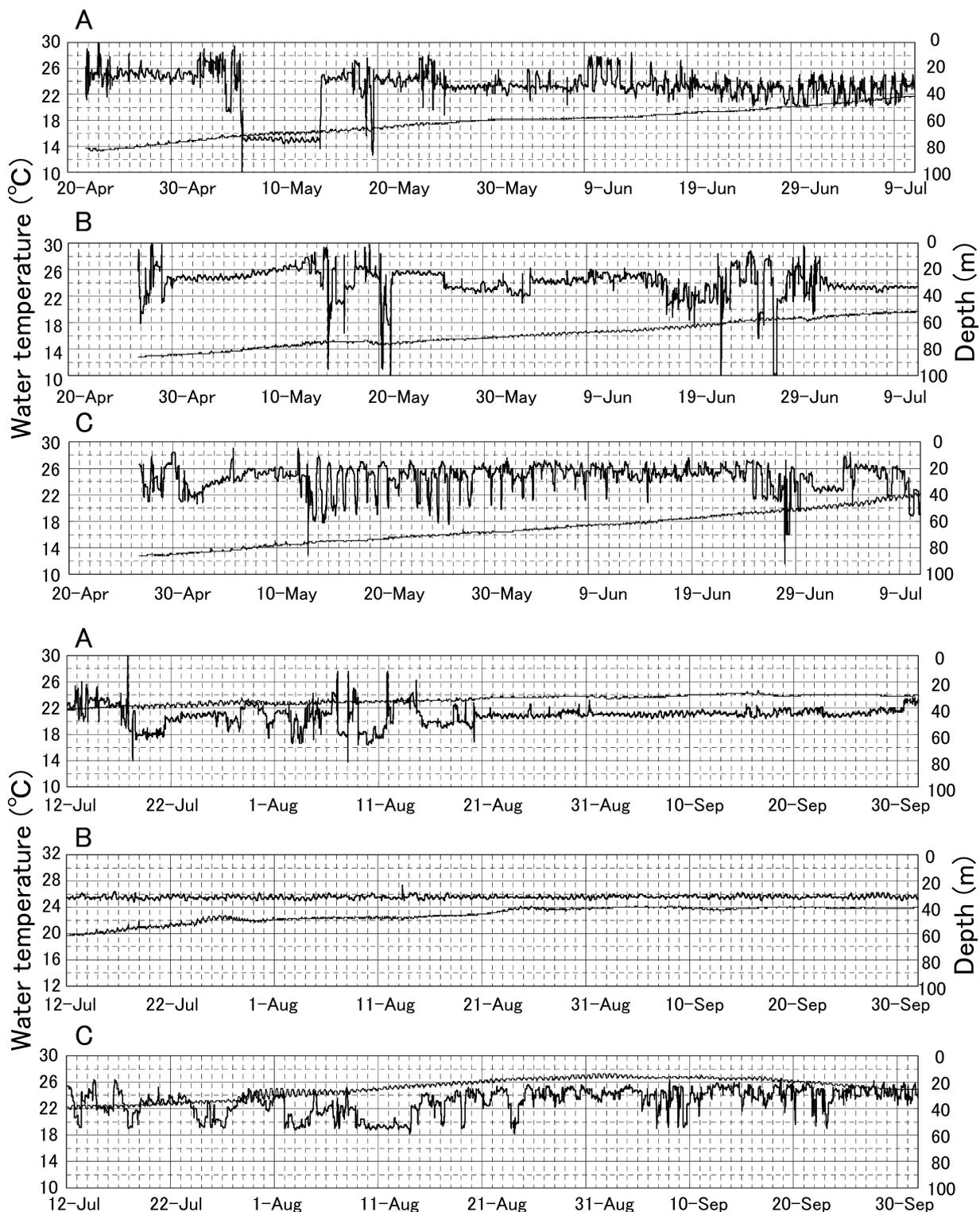
本研究の遂行にあたり助言・助力を賜りました東海大学教授 鈴木伸洋博士に深く感謝いたします。本論文をとりまとめるにあたり指導・助言を賜りました東京海洋大学教授 東海 正博士、中央水産研究所 浅海増殖部 興石裕一郎長および同部 浅海生態系研究室長 張 成年博士、瀬戸内海の海況について助言を頂きました西海区水産研究所 東シナ海海洋環境部長 秋山秀樹博士に厚く御礼申し上げます。また調査の実施にあたり、放流ヒラメの確保、標識放流作業など、全面的な協力をいただいた愛媛県宮窪町漁協および弓削町漁協の職員並びに漁業者の方々、伯方島栽培技術開発センターの職員の方々、愛媛県 前原 務氏、瀬戸内海区水産研究所 後藤幹夫技官 (調査当時)、大木基江氏、南部美枝子氏、ほか関係された皆様に深く感謝の意を表します。なお本研究の一部は水産庁の「漁場生産力モデル開発基礎調査委託事業」により行なった。

引用文献

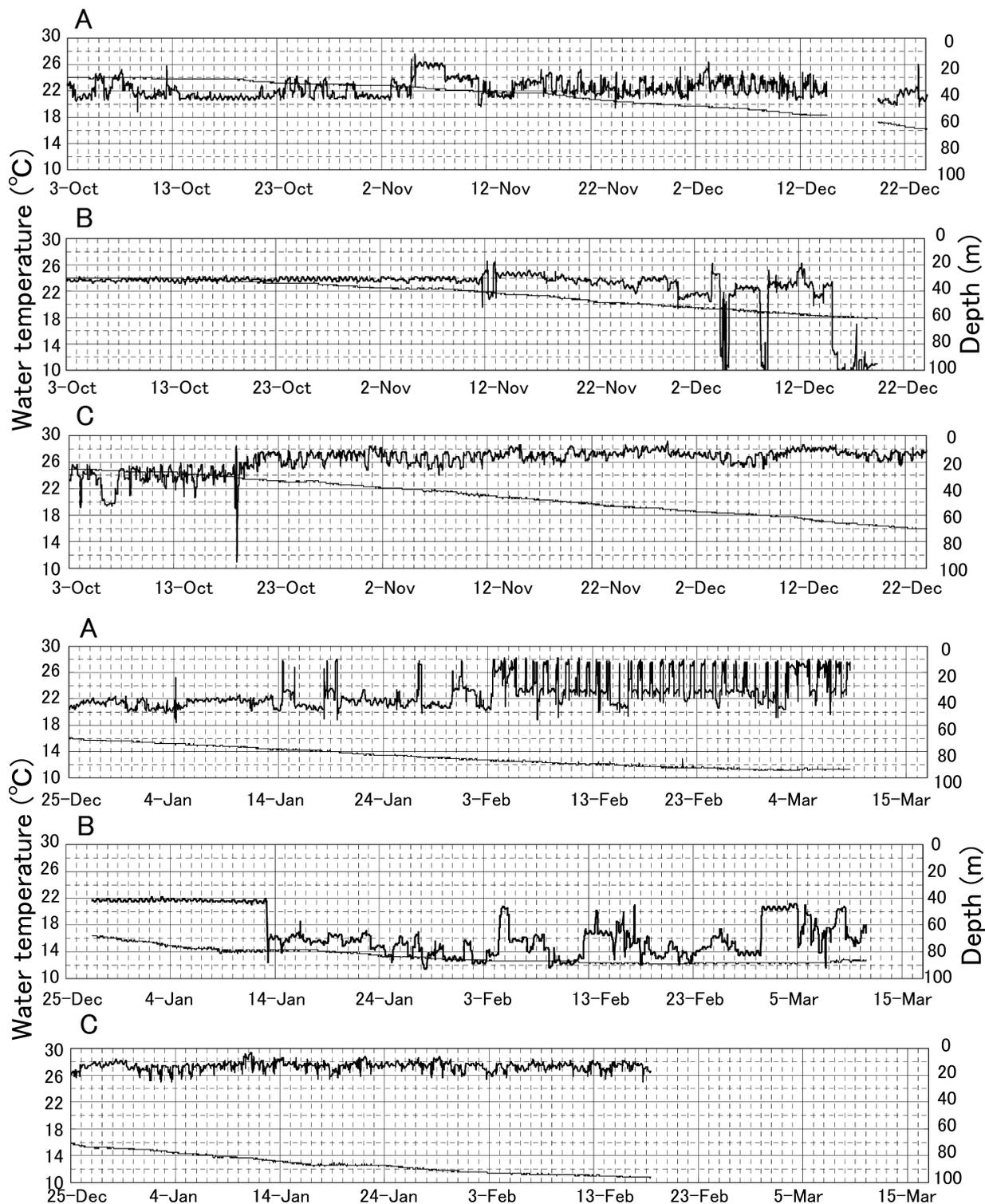
- Block, B. A., H. Dewar, S. B. Blackwell, T. D. Williams, E. D. Prince, C. J. Farwell, A. Boustany, S. L. H. Teo, A. Seitz, A. Walli and D. Fudge (2001) Migratory movements, depth preferences, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna. *Science*, **293**, 1310–1314.
- Buckley, A. A. and G. P. Arnold (2001) Orientation and swimming speed of plaice migrating by selective tidal stream transport. In: *Electronic Tagging and Tracking in Marine Fisheries*, ed. J. R. Sibert & J. L. Nielsen, Kluwer, Dordrecht, 263–277.
- 愛媛県 (1995) 平成2~6年度放流技術開発事業総括報告書資料編, 瀬戸内・九州ブロックヒラメ班, 大分, 69 pp.
- 愛媛県中予水産試験場・愛媛県水産試験場 (2001) 平成12年度漁海況予報事業結果報告, 125 pp.
- Gröger, J. P., R. A. Rountree, U. H. Thygesen, D. Jones, D. Martins, Q. Xu and B. J. Rothschild (2007) Geolocation of Atlantic cod (*Gadus morhua*) movements in the Gulf of Marine using tidal information. *Fish. Oceanogr.*, **16**, 317–335.
- 林 陽子 (1998) バイオテレメトリーによるヒラメの沿岸来遊行動解析. *神水研報*, **3**, 31–37.
- 平本義春・小林啓二 (1979) ヒラメの種苗生産に関する研究—IV. 室内における自然産卵について. *水産増殖*, **26**, 152–158.
- Hunter, E., J. N. Aldridge, J. D. Metcalfe and G. P. Arnold (2003) Geolocation of free-ranging fish on the European continental shelf as determined from environmental variables. I. Tidal location method. *Mar. Biol.* **142**, 601–609.
- Hunter, E., J. D. Metcalfe, C. M. O'Brien, G. P. Arnold and J. D. Reynolds (2004) Vertical activity patterns of free-swimming adult plaice in the southern North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **279**, 261–273.
- 石田 修・田中邦三・大場俊雄 (1982) ヒラメの資源生態調査—Ⅲ. 千葉県沿岸域におけるヒラメの移動. *千葉水試研報*, **40**, 37–58.
- Iwata, N., K. Kikuchi, H. Honda, M. Kiyono and H. Kurokura (1994) Effects of temperature on the growth of Japanese flounder. *Fish. Sci.*, **60**, 527–531.
- 海上保安庁 (1998) 潮汐表, 454 pp.
- 海上保安庁 (2000) 潮汐表, 454 pp.
- 柿元 皓・大久保久直・板野英彬 (1979) ヒラメ成魚の移動生態. *新潟水試研報*, **8**, 13–46.
- 柿元 皓・大久保久直・板野英彬 (1990) ヒラメ. 「テレメトリーによる水生動物の行動解析」(添田秀男編), 恒星社厚生閣, 東京, 31–39.
- Kawabe, R., Y. Naito, K. Sato, K. Miyashita and N. Yamashita (2004) Direct measurement of the swimming speed, tail beat, and body angle of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *ICES J. Mar. Sci.*, **61**, 1080–1087.
- 気象庁 (1998) 潮汐観測原簿 (毎時・満干潮)
- 気象庁 (2000) 潮汐観測原簿 (毎時・満干潮)
- 清野精次・林 文三 (1977) 若狭湾西部海域におけるヒラメ資源の研究—Ⅲ. 若狭湾産のヒラメの動態. 昭和50年度京都府水産試験場報告, 京都海洋セ, 1–15.
- Metcalf, J. D., G. P. Arnold (1997) Tracking fish with electric tags. *Nature*, **387**, 665–666.
- Metcalf, J. D., G. P. Arnold and P. W. McDowall (2002) Migration. In: *Handbook of Fish Biology and Fisheries*, Vol. 1, ed. P. J. B. Hart and J. D. Reynolds, Blackwell, Oxford, 175–199.
- 村上和男 (1981) 最小自乗法による潮汐・潮流の調分解とその精度. 港湾技研資料, 港湾技研, No. 369, 38 pp.
- 梨田一也 (1984) II-1-6 ヒラメの生態と食性. 海洋生物資源の生産能力と海洋環境に関する研究 北陸沿岸地域調査成果報告, 日水研, 133–143.
- 梨田一也 (1997) マイクロデータロガーによるヒラメの行動解析「マイクロデータロガーと海洋生物研究」. *月刊海洋*, **29**, 149–153.
- Righton, D. and C. M. Mills (2008) Reconstructing the movements of free-ranging demersal fish in the North Sea: a data-matching and simulation method. *Mar. Biol.* **153**, 507–521.
- 坂本喜三男・中道克夫 (1974) ヒラメ標識放流試験結果. *北水試月報*, **31**, 1–22.
- 社団法人 瀬戸内海環境保全協会 (1992) 瀬戸内海の環境保全 資料集, 144 pp.
- Solmundsson, J., H. Karlsson and J. Palsson (2003) Sexual differences in spawning behaviour and catchability of plaice (*Pleuronectes platessa*) west of Iceland. *Fish. Res.*, **61**, 57–71.

高井則之 (2003) 沿岸域における魚類と餌料生物の1日. アクア
 ネット, 6, 26-30.
 竹野功璽・葭矢 謙・宮嶋俊明 (2001) 標識放流結果からみた若狭
 湾西部海域産ヒラメの分布・移動. 日本誌, 67, 807-813.
 田中 克・南 卓志・奥石裕一 (1997) まとめ—研究展開の方向.

「ヒラメの生物学と資源培養」(南 卓志・田中 克編), 恒星
 社厚生閣, 東京, 127-130.
 柳 哲雄 (1990) 潮汐フロント物理過程. 「潮目の化学—沿岸フロン
 ト域の物理・化学・生物過程」(柳 哲雄編), 恒星社厚生閣,
 東京, 25-36.



瀬戸内海中西部におけるヒラメ成魚の周年の行動特性



Appendix 1. Depth (thick solid line), and water temperature (thin solid line) for Japanese flounder obtained from archival tag data. Depths and water temperature are plotted at 512 s intervals.