炭素・窒素安定同位体比に基づく紀伊水道における タチウオとその他の底生魚類の炭素源の比較

土居内 龍,* 安江尚孝, 竹内照文, 山内 信,^a 奥山芳生,
諏訪 剛, 向野幹生, 小久保友義, 芳養晴雄

(2010年10月7日受付, 2010年12月21日受理)

和歌山県農林水産総合技術センター水産試験場

Comparison of carbon sources for *Trichiurus japonicus* and other benthic fishes
in the Kii Channel, Japan, based on carbon and nitrogen stable isotope ratios

RYU DOIUCHI,* NAOTAKA YASUE, TERUFUMI TAKEUCHI,
MAKOTO YAMAUCHI,^a YOSHIO OKUYAMA, TSUYOSHI SUWA,
MIKIO MUKAINO, TOMOYOSHI KOKUBO AND HARUO HAYA

Fisheries Experimental Station, Wakayama Research Center of Agriculture, Forestry and Fisheries, Kushimoto-cho, Higashimuro-gun, Wakayama 649-3503, Japan

To evaluate the relative importance of possible carbon sources such as phytoplankton and benthic microalgae for *Trichiurus japonicus*, 32 specimens were collected from the Kii Channel, Japan, and their carbon and nitrogen stable isotope distributions were analyzed. Furthermore, 32 fishes representing an additional 13 benthic species were analyzed for comparison. The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of *T. japonicus* were $-16.2 \pm 0.5\text{‰}$ and $17.6 \pm 1.2\text{‰}$, respectively, and differed from those of other benthic species ($-15.4 \pm 0.7\text{‰}$ and $16.1 \pm 1.7\text{‰}$, respectively). The relative contributions of phytoplankton and benthic microalgae as carbon sources of fishes were calculated. The contribution of phytoplankton for *T. japonicus* (51.6%) was higher than that for other benthic fishes (3.1%–43.0%). This likely reflected the diel vertical migration pattern of *T. japonicus* during which it feeds mainly on fishes and crustaceans present in the pelagic rather than the benthic environment.

キーワード: $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, 安定同位体比, 紀伊水道, タチウオ, 日周鉛直移動

瀬戸内海では一般に植物プランクトンが漁業生産を支える一次生産者としてとらえられてきた。¹⁾ 瀬戸内海全体を平均した場合、藻場の生産量は植物プランクトンのわずか1.2%と推計されている。²⁾ 一方、内湾や沿岸域に生息する動物の炭素源として、底生微細藻類が近年注目されており、³⁾ 様々な分類群や海域を対象として、底生微細藻類と植物プランクトンの重要性が比較検討されている。⁴⁻⁷⁾ 瀬戸内海においても、広島湾や安芸灘では炭素・窒素安定同位体の自然存在比の分析に基づき、底生性の魚類や無脊椎動物を支える炭素源として、植物プランクトンよりも底生微細藻類など底生植物が重要な役

割を果たしていることが示されている。^{8,9)} さらにこの現象は有光層に限ったことではなく、宇和海では有光層下の水深60 m付近に生息するホタルジャコが、炭素供給の大部分を底生微細藻類に依存することも明らかにされている。¹⁰⁾

淡路島、四国、紀伊半島に囲まれ、南限を徳島県の蒲生田岬と和歌山県の日ノ御埼を結ぶ線とする紀伊水道(狭義¹¹⁾)は、瀬戸内海の一部と位置付けられ、¹¹⁾ 沿岸各県にとって重要な漁業生産の場となっている。タチウオ *Trichiurus japonicus* は紀伊水道の重要漁獲対象種の一つであるが、和歌山県・徳島県計の漁獲量は1990年

* Tel : 81-735-62-0940. Fax : 81-735-62-3515. Email : doiuchi_r0001@pref.wakayama.lg.jp

^a 現所属 : 和歌山県西牟婁振興局 (Wakayama Prefectural Nishimuro Promotions Bureau, Asahigaoka, Tanabe, Wakayama 646-8580, Japan)

代中頃には 8,000~8,500 t を記録したものの、その後は減少傾向にあり、2007 年の漁獲量は約 3,000 t である。¹²⁾ 本種の資源量変動要因の一つとして、阪本¹³⁾は主要餌生物であるマルソコシラエビの増減を示唆しており、マルソコシラエビの増減には、一次生産量の変動が影響しているものと推測している。上¹⁴⁾も、紀伊水道では栄養塩に富んだ底層水の外海からの侵入が近年弱体化しており、これが植物プランクトン量の減少を引き起こし、タチウオを含めた高次生産の総体的な低下につながっているものと推察している。このように、紀伊水道におけるタチウオの資源量変動には、一次生産量の増減が関与している可能性が示唆されている。しかしながらこれらの関係は詳細には検討されておらず、紀伊水道産タチウオの炭素源となっている一次生産者や、炭素供給経路は明らかになっていない。タチウオは底生魚類の一種として位置づけられることが多いが、¹⁵⁾ 日周鉛直移動を行うことから、¹⁶⁻¹⁸⁾ 底層から表層まで幅広い空間を利用している。したがって、タチウオにとっては植物プランクトンと底生微細藻類の双方が炭素源になり得る可能性がある。

炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$) と窒素安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N}$) は、食物網を分析する手法として生態学の分野で近年利用が進んでいる。一般に、底生微細藻類や海藻など底生藻類の $\delta^{13}\text{C}$ 値は植物プランクトンよりも高くなる傾向が知られている。³⁾ また $\delta^{13}\text{C}$ 値は、捕食者と餌生物との差異 (濃縮係数) が 1.0‰ 程度とごくわずかであることが知られており、捕食者の炭素源の推定に利用される。¹⁹⁾ 一方 $\delta^{15}\text{N}$ 値は、捕食者と餌生物との差異が 3~4‰ 程度とやや大きく、かつ比較的一定であることが知られており、捕食者の栄養段階の推定に利用される。^{20,21)} したがってこれら $\delta^{13}\text{C}$ 値と $\delta^{15}\text{N}$ 値を安定同位体比マップ上にプロットすることによって、対象動物の炭素源の特定や、一次生産者から対象動物に至る炭素供給経路を推察することが可能である。本研究では、紀伊水道産タチウオ、主要な一次生産者とみられる植物プランクトン、底生微細藻類、およびその他の底生魚類について $\delta^{13}\text{C}$ 値と $\delta^{15}\text{N}$ 値の測定を行った。これによりタチウオの炭素源を推定するとともに、タチウオとその他の底生魚類との比較を通じて、タチウオの炭素源特性の解明を試みた。また海藻についても予備的に $\delta^{13}\text{C}$ 値と $\delta^{15}\text{N}$ 値の測定を行った。

試料および方法

サンプル 本研究では肛門前長 (下顎前端から肛門までの距離) 178~360 mm (全長 534~1,080 mm) のタチウオ 32 個体と、同海域に生息している主要底生魚類 13 種 32 個体について安定同位体比分析をした。次に、肛門前長 130 mm 以上の紀伊水道産タチウオがマルソ

Fig. 1 Location of the Kii Channel, Japan, showing sampling stations (A-F) where particulate organic matter, epilithic organic matter, macroalgae, fishes, and crustaceans were collected.

コシラエビ *Leptochela aculeocaudata*, サイウオ属 *Bregmaceros*, イワシ類 (マイワシ *Sardinops melanostictus* とカタクチイワシ *Engraulis japonicus*), タチウオ (共食い) を主要な餌とすることから、¹⁶⁾ マルソコシラエビ 1 個体、トヤマサイウオ *Bregmaceros nectabanus* 2 個体、マイワシとカタクチイワシそれぞれ 6 個体の分析も行った。マイワシとカタクチイワシについては、タチウオの胃内から検出されるサイズ (全長 80~130 mm)¹⁶⁾ と大きく相違しない個体を選択した。なお、阪本¹⁶⁾はサイウオ属をサイウオ *Bregmaceros japonicus* 1 種とみなしているが、阪本¹⁶⁾の研究以後の 1984 年²²⁾に、サイウオ属に複数種が含まれることが判明した。したがって、阪本¹⁶⁾がサイウオと同定した胃内容物には、トヤマサイウオなど他のサイウオ属魚種が含まれている可能性がある。本研究ではさらに底生甲殻類についても 3 種 5 個体の分析を行った。これらの魚類と甲殻類は 2008 年 10 月 29 日から 2010 年 7 月 15 日の間に、A~D, F の 5 地点 (Fig. 1) から採集した。A と D では著者が釣りによって採集し、B と F では小型底びき網、C では定置網による漁獲物からサンプルを選別した。ただし、マルソコシラエビとトヤマサイウオについては、小型底びき網によって漁獲されたタチウオの胃内から摘

出した。これらは体の痛みが少なく、採集される直前にタチウオに捕食されたものと推測された。魚類と甲殻類のサンプルは、氷冷状態で研究室へ持ち帰った後、魚類については体長を測定し、胸鰭上方の筋肉を切り取った。ただし、タチウオについては全長と肛門前長、ハモ *Muraenesox cinereus* については全長を測定した。甲殻類については体長を測定し、腹部の筋肉を切り取った。これらの筋肉は -20°C で凍結保存した。

植物プランクトンの指標としては、懸濁態有機物 (Particulate Organic Matter; POM) ($0.7\sim 125\ \mu\text{m}$) を用いた。これらは、2009年6月2日から2010年6月17日の間に、A, C, Eの3地点 (Fig. 1) において、船上もしくは陸上からバケツ採水によって採集した。採水した海水は冷暗状態で研究室に持ち帰り、 $125\ \mu\text{m}$ メッシュのネットを通した後、あらかじめ 450°C で3時間加熱処理したグラスファイバー濾紙 (Whatman 社製 GF/F フィルター) を用いて減圧濾過した。なお、2009年6月2日、2010年4月7日、2010年6月17日のサンプリング時には、同じ地点から採水を2回に分けて行い、以後の分析はそれぞれ個別に行った。

底生微細藻類の指標としては、Takai *et al.*^{8,23)} および Fukumori *et al.*²⁴⁾ に従い、石面付着有機物 (Epilithic Organic Matter; EOM) ($0.7\sim 125\ \mu\text{m}$) を用いた。これらは2009年8月4日から2010年6月28日の間に、AとEの2地点 (Fig. 1) から採集した。これら両地点で船上からの潜水もしくは大潮の干潮時に陸上から入水し、潮下帯から直径20 cm程度の石を採取した。これらの石を冷暗状態で研究室に持ち帰った後、表面を人工海水中でブラシによってこすることにより、石面付着有機物を人工海水中に分離した。この人工海水を $125\ \mu\text{m}$ メッシュのネットに通した後、あらかじめ 450°C で3時間加熱処理したグラスファイバー濾紙 (Whatman 社製 GF/F フィルター) を用いて減圧濾過した。なおサンプリング時には毎回、同じ地点から2個の石を持ち帰り、以後の分析はそれぞれ個別に行った。

海藻については19種32検体 (褐藻綱10種13検体、紅藻綱7種14検体、アオサ藻綱2種5検体) を分析した。これらは2009年8月4日から2010年6月1日の間に、AとEの2地点 (Fig. 1) において、船上からの潜水もしくは陸上から入水し採集した。サンプルは氷冷状態で研究室へ持ち帰った後、表面の付着物をブラシでこすり落として蒸留水で洗い流した。その後、組織片を切り取り、 -20°C で凍結保存した。

各地点の水深は、Aが1~6 m, Bが61 m (曳網開始時)、Cが約30 m, Dが約5 m, Eが6~9 m, Fが41 m (曳網開始時) であった。

安定同位体比分析 魚類と甲殻類の筋肉片と海藻の組織片は、凍結乾燥処理を施した後、粉末状にすりつぶし

た。魚類と甲殻類については、これにクロロフォルム-メタノール (2:1) 溶液を加えて脱脂した後、再度凍結乾燥した。

POMとEOMのフィルターサンプルは、 60°C の恒温乾燥器に入れて乾燥させた後、炭酸塩を除去するため、12規定の塩酸を入れたビーカーと共に密封容器内に1昼夜放置した。その後、真空デシケーターを用いて塩酸蒸気の除去と再乾燥を行った。

安定同位体比は、元素分析計 (Thermo Fisher Scientific 社製 Flash EA1112) に接続された質量分析計 (Thermo Fisher Scientific 社製 Delta V Advantage) で測定し、(1)式のとおり、標準試料からの相対千分率で表した。

$$\delta^{13}\text{C}, \delta^{15}\text{N} = [\text{R}_{\text{sample}}/\text{R}_{\text{standard}} - 1] \times 1000 (\text{‰}) \quad (1)$$

ここで、Rは $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ あるいは $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ である。標準試料は、 $\delta^{13}\text{C}$ はPee Dee Belemnite, $\delta^{15}\text{N}$ は大気中の窒素を用いた。

安定同位体比の統計処理は、2群間の差の検定にはMann-Whitney testを用い、3群間の差の検定にはKruskal-Wallis testを用いた後、Steel-Dwass testで多重比較を行った。なお、同一日に同一地点から採集したPOMの2サンプル間の差異は、 $\delta^{13}\text{C}$ 値が0.3‰以下、 $\delta^{15}\text{N}$ 値が1.7‰以下であった。同じく同一日に同一地点から採集したEOMの2サンプル間の差異は、 $\delta^{13}\text{C}$ 値で2010年6月1日に3.1‰とやや大きかったものの、それ以外は0.9‰以下であり、 $\delta^{15}\text{N}$ 値は1.9‰以下であった。

炭素源の推定 炭素源の推定は、分析したすべての魚類と甲殻類について種毎に行い、推定にはdual isotope model^{6,25)}を用いた。このモデルは、対象動物にとって2種類の餌候補が想定される場合に、これら2種類の餌候補をエンドメンバーとして設定し解析することで、対象動物が各餌をどのくらいの比率で同化しているのかを定量的に推定する手法である。本研究ではこの手法を拡張し、直接的な餌生物ではなく一次生産者をエンドメンバーとして設定することで、各魚類と甲殻類の炭素源に対して、2種類の一次生産者がどのくらいの比率で寄与しているかを推定した。寄与率 (Contribution ratio; CR) は、(2)式にしたがって算出した。

$$\text{CR}(\%) = 100 \times (\text{S} \times \text{C}_\text{C} - \text{S} \times \text{E}_{2\text{C}} - \text{C}_\text{N} + \text{E}_{2\text{N}}) / (\text{S} \times \text{E}_{1\text{C}} - \text{S} \times \text{E}_{2\text{C}} - \text{E}_{1\text{N}} + \text{E}_{2\text{N}}) \quad (2)$$

ここで、 C_C と C_N は対象動物の $\delta^{13}\text{C}$ 値と $\delta^{15}\text{N}$ 値、 $\text{E}_{1\text{C}}$ と $\text{E}_{1\text{N}}$ はターゲットとする一次生産者の $\delta^{13}\text{C}$ 値と $\delta^{15}\text{N}$ 値、 $\text{E}_{2\text{C}}$ と $\text{E}_{2\text{N}}$ は対立する一次生産者の $\delta^{13}\text{C}$ 値と $\delta^{15}\text{N}$ 値である。本研究では、瀬戸内海における藻場の一次生産量が植物プランクトンのわずか1.2%²⁾と極めて少量であることから、植物プランクトンと底生微細藻類をエンドメンバーとみなした上で、植物プランクトンをター

ゲットの一次生産者とし, 対立する一次生産者を底生微細藻類と設定した。すなわち, (2)式における E_{1C} と E_{1N} は POM の値を, E_{2C} と E_{2N} は EOM の値を用いた。また S は (3)式のとおりに, ^{13}C と ^{15}N の濃縮係数の比で導かれる。

$$S = ^{15}N \text{ fractionation} / ^{13}C \text{ fractionation} \quad (3)$$

本研究では DeNiro and Epstein^{19,20)} と Minagawa and Wada²¹⁾に従い, ^{13}C と ^{15}N の濃縮係数をそれぞれ 1.0‰ と 3.4‰ とした。

結 果

一次生産者の安定同位体比 一次生産者の $\delta^{13}C$ と $\delta^{15}N$ の値を Table 1 に示す。POM の $\delta^{13}C$ 値は $-23.3 \sim -19.7\%$ の範囲に分布した。地点別に見ると, A では $-21.2 \sim -19.7\%$ (平均 $\pm$ 標準偏差: $-20.6 \pm 0.6\%$), C では $-21.9 \sim -20.1\%$ ($-21.2 \pm 0.8\%$), E では $-23.3 \sim -20.7\%$ ($-22.1 \pm 1.1\%$) の範囲に分布した。POM の $\delta^{15}N$ 値は $6.3 \sim 9.4\%$ の範囲に分布し, 地点別に見ると, A では $7.1 \sim 9.4\%$ ($8.3 \pm 1.0\%$), C では $7.9 \sim 8.9\%$ ($8.2 \pm 0.5\%$), E では $6.3 \sim 7.9\%$ ($7.1 \pm 0.6\%$) の範囲に分布した。 $\delta^{13}C$ 値と $\delta^{15}N$ 値のいずれにおいても, 3 地点間で差異は認められなかった (Kruskal-Wallis test, $\delta^{13}C: P=0.190$, $\delta^{15}N: P=0.165$)。

EOM の $\delta^{13}C$ 値は $-19.0 \sim -12.4\%$ の範囲に分布し, 地点別に見ると, A では $-19.0 \sim -14.4\%$ ($-16.9 \pm 1.8\%$), E では $-17.9 \sim -12.4\%$ ($-15.7 \pm 1.7\%$) の範囲に分布した。EOM の $\delta^{15}N$ 値は $5.1 \sim 12.1\%$ の範囲に分布し, 地点別にみると, A では $10.0 \sim 12.1\%$ ($11.1 \pm 0.8\%$), E では $5.1 \sim 7.6\%$ ($6.7 \pm 0.8\%$) の範囲に分布した。 $\delta^{13}C$ 値は 2 地点間で差異は認められなかったが (Mann-Whitney test, $P=0.337$), $\delta^{15}N$ 値は北部の地点 A の方が南部の地点 E より高かった (Mann-Whitney test, $P=0.004$)。

海藻の $\delta^{13}C$ 値は $-20.1 \sim -11.3\%$ の範囲に分布し, 地点別にみると, A では $-20.1 \sim -11.3\%$ ($-14.4 \pm$

2.1%), E では $-19.3 \sim -11.9\%$ ($-15.8 \pm 2.4\%$) の範囲に分布した。全サンプル込みで比較した場合, A と E の 2 地点間で差異は認められなかった (Mann-Whitney test, $P=0.088$)。海藻の $\delta^{15}N$ 値は $4.4 \sim 12.1\%$ の範囲に分布し, 地点別にみると, A では $8.6 \sim 12.1\%$ ($10.2 \pm 0.9\%$), E では $4.4 \sim 7.1\%$ ($5.8 \pm 0.9\%$) の範囲に分布した。全サンプル込みで比較した場合, 地点 A の方が地点 E よりも高かった (Mann-Whitney test, $P<0.001$)。褐藻綱, 紅藻綱, アオサ藻綱別の値は Table 1 のとおりである。

各一次生産者の全採集日および全採集地点込みの $\delta^{13}C$ の平均値は, POM が $-21.3 \pm 1.1\%$, EOM が $-16.3 \pm 1.9\%$, 海藻が $-15.0 \pm 2.3\%$ であり, POM と EOM および POM と海藻の間には差異が認められた (Steel-Dwass test, $P<0.01$)。一方 $\delta^{15}N$ 値の平均値は, POM が $7.9 \pm 0.9\%$, EOM が $8.9 \pm 2.3\%$, 海藻が $8.4 \pm 2.3\%$ であり, これらの間に差異は認められなかった (Kruskal-Wallis test, $P=0.399$)。

魚類・甲殻類の安定同位体比 魚類と甲殻類の $\delta^{13}C$ と $\delta^{15}N$ の分布を, タチウオ, その他の底生魚類, タチウオの餌生物, 底生甲殻類の 4 群に分け, 各一次生産者の分布値とともに Fig. 2 に示す。またタチウオの $\delta^{13}C$ と $\delta^{15}N$ の値を Table 2 に示す。タチウオの $\delta^{13}C$ 値と $\delta^{15}N$ 値は, それぞれ $-17.1 \sim -15.3\%$ ($-16.2 \pm 0.5\%$) および $14.4 \sim 19.4\%$ ($17.6 \pm 1.2\%$) の範囲に分布した。また 2008 年 10 月 29 日, 2009 年 5 月 21 日, および 2010 年 6 月 14 日の採集日間では, $\delta^{13}C$ と $\delta^{15}N$ のいずれにおいても値に差異は認められなかった (Kruskal-Wallis test, $\delta^{13}C: P=0.344$, $\delta^{15}N: P=0.312$)。安定同位体比と肛門前長との間で相関分析を行うと, $\delta^{13}C$ 値と $\delta^{15}N$ 値のいずれにおいても有意な相関は認められなかった ($\delta^{13}C: r=-0.002$, $P=0.992$, $\delta^{15}N: r=-0.075$, $P=0.685$) (Fig. 3)。

その他の底生魚類, タチウオの餌生物, 底生甲殻類の $\delta^{13}C$ と $\delta^{15}N$ の値を Table 3 に示す。その他の底生魚類

Table 1 Carbon and nitrogen stable isotope ratios (‰) of particulate organic matter (POM) in surface water, epilithic organic matter (EOM), and macroalgae. Values are indicated as averages $\pm$ standard deviations

	N	Date	Stations					
			A		C		E	
			$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$
POM	11	June 09–June 10	-20.6 ± 0.6	8.3 ± 1.0	-21.2 ± 0.8	8.2 ± 0.5	-22.1 ± 1.1	7.1 ± 0.6
EOM	12	Aug. 09–June 10	-16.9 ± 1.8	11.1 ± 0.8			-15.7 ± 1.7	6.7 ± 0.8
Macroalgae	32	Aug. 09–June 10	-14.4 ± 2.1	10.2 ± 0.9			-15.8 ± 2.4	5.8 ± 0.9
Phaeophyceae	13	Aug. 09–June 10	-13.7 ± 1.7	9.9 ± 0.7			-15.3 ± 2.7	5.7 ± 0.8
Rhodophyceae	14	Aug. 09–June 10	-16.1 ± 2.0	10.4 ± 1.0			-16.3 ± 1.7	6.1 ± 0.7
Ulvophyceae	5	Aug. 09–June 10	-12.9 ± 0.1	10.5 ± 0.9			-15.0 ± 3.0	4.6 ± 0.2

Fig. 2 $\delta^{13}\text{C}$ – $\delta^{15}\text{N}$ map for *Trichiurus japonicus*, other benthic fishes, prey animals of *T. japonicus*, and benthic crustaceans collected from the Kii Channel, Japan. (a) Means $\pm$ standard deviations. Values of primary producers, including particulate organic matter (POM), epilithic organic matter (EOM), and macroalgae, are also shown. (b) Each individual's values of *T. japonicus* and means $\pm$ standard deviations of each species of other benthic fishes, prey animals of *T. japonicus*, and benthic crustaceans. See Table 3 for numbers of species (1 through 20) of other benthic fishes, prey animals of *T. japonicus*, and benthic crustaceans.

Table 2 Preanal length, carbon and nitrogen stable isotope ratios, and contribution ratio (CR) of phytoplankton to the carbon source of *Trichiurus japonicus*. Values are indicated as averages $\pm$ standard deviations with ranges in parentheses

Date	Station	N	Preanal length (mm)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	CR of phytoplankton (%)
Oct. 08	B	13	270 $\pm$ 49 (178 to 360)	–16.2 $\pm$ 0.4 (–16.8 to –15.4)	18.0 $\pm$ 0.9 (16.2 to 19.4)	
May 09	C	10	292 $\pm$ 22 (258 to 338)	–16.0 $\pm$ 0.5 (–16.9 to –15.3)	17.2 $\pm$ 1.3 (14.4 to 18.6)	
Mar. 10	C	1	268	–16.2	17.0	
June 10	C	8	305 $\pm$ 28 (270 to 352)	–16.3 $\pm$ 0.5 (–17.1 to –15.6)	17.7 $\pm$ 1.2 (14.9 to 18.8)	
	Total	32	285 $\pm$ 39 (178 to 360)	–16.2 $\pm$ 0.5 (–17.1 to –15.3)	17.6 $\pm$ 1.2 (14.4 to 19.4)	51.6

の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は、それぞれ $-17.1 \sim -14.3\%$ ($-15.4 \pm 0.7\%$) および $12.4 \sim 19.9\%$ ($16.1 \pm 1.7\%$) の範囲に分布した。種毎に平均した場合は、 $\delta^{13}\text{C}$ 値についてはスズキ *Lateolabrax japonicus* が最も高く (-14.3%)、イサキ *Parapristipoma trilineatum* が最も低い値を示した (-16.5%)。 $\delta^{15}\text{N}$ 値についてもスズキが最も高く (19.4%)、イサキとカサゴ *Sebastiscus marmoratus* が最も低い値を示した (14.0%)。

タチウオの餌生物の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は、それぞれ $-18.8 \sim -16.0\%$ ($-17.5 \pm 0.8\%$) および $10.3 \sim 16.7\%$ ($12.8 \pm 1.5\%$) の範囲に分布した。種毎に平均した場合は、 $\delta^{13}\text{C}$ 値についてはマルソコシラエビとトヤマサイ

ウオが最も高く (-16.8%)、マイワシが最も低い値を示した (-17.9%)。 $\delta^{15}\text{N}$ 値についてはマルソコシラエビが最も高く (14.9%)、マイワシが最も低い値を示した (12.4%)。

底生甲殻類の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は、それぞれ $-16.4 \sim -14.4\%$ ($-15.5 \pm 0.7\%$) および $11.5 \sim 14.6\%$ ($13.1 \pm 1.2\%$) の範囲に分布した。種毎に平均した場合は、 $\delta^{13}\text{C}$ 値についてはクマエビ *Penaeus semisulcatus* が最も高く (-14.9%)、サルエビ *Trachysalambria curvirostris* が最も低い値を示した (-16.4%)。 $\delta^{15}\text{N}$ 値についてはクマエビが最も高く (14.2%)、アカエビ *Metapenaeopsis barbata* が最も低い値を示した (11.7%)。

Fig. 3 Relationship between preanal length and stable isotope ratios in *Trichiurus japonicus* collected from the Kii Channel, Japan. (a) $\delta^{13}\text{C}$. (b) $\delta^{15}\text{N}$. Letters in parentheses indicate sampling stations (see Fig. 1).

タチウオ, その他の底生魚類, タチウオの餌生物, 底生甲殻類の4群間で $\delta^{13}\text{C}$ 値を比較すると, タチウオとその他の底生魚類の間で差異がみられたほか, タチウオとタチウオの餌生物間, その他の底生魚類とタチウオの餌生物間, タチウオの餌生物と底生甲殻類間でも差異が認められた (Table 4)。 $\delta^{15}\text{N}$ 値については, タチウオの餌生物と底生甲殻類間を除く全ての組合せで差異が認められた (Table 4)。また, タチウオとタチウオの餌生物間では $\delta^{15}\text{N}$ の平均値に4.8%の差異がみられた。

魚類・甲殻類の炭素源 推定された植物プランクトン寄与率を Table 2, 3 に記す。タチウオにおける植物プランクトン寄与率は51.6%であり, 炭素源として植物プランクトンと底生微細藻類をおよそ半分ずつ利用していることが示された。その他の底生魚類における植物プランクトン寄与率は3.1~43.0%であり, いずれもタチウオより低かった。タチウオの主要餌生物における植物プランクトン寄与率は41.8~55.8%であり, タチウオの値に近かった。底生甲殻類における植物プランクトン寄与率は3.1~32.7%であり, その他の底生魚類の値に近かった。

考 察

日本沿岸域のPOMの $\delta^{13}\text{C}$ 値は, 概ね-24~-19%の範囲で報告されている。^{7,8,23,26-29)} 本研究で得られたPOMの $\delta^{13}\text{C}$ 値は, これら日本沿岸の一般的な $\delta^{13}\text{C}$ 値に合致するものであった。海藻についても, 得られた $\delta^{13}\text{C}$ 値はいずれも伊豆半島南東岸 (-21.5~-11.4%),²³⁾ 広島湾 (主に-23~-11%),³⁰⁾ 安芸灘 (主に-21.3~-15.6%)⁹⁾ など日本沿岸からの報告値と大きく重複するものであった。底生微細藻類の指標としては, 石面付着有機物 (EOM) を用いた。底生微細藻類は岩上微細藻, 堆積物上微細藻, 葉上微細藻に分けられ,³¹⁾ 石面付着有機物は岩上微細藻に相当する。紀伊水道は大部分が平坦な陸棚域で,³²⁾ 底質は泥, 砂, 礫が主体であり,³³⁾ 岩礁域は沿岸のごくわずかな海域に限られる。一方, 紀伊水道の水深は大部分が40~65 mであるが,³²⁾ 紀伊水道における有光層深度の年間平均値は37.8 mである。³⁴⁾ したがって, 実際に底生微細藻類が生息するのは沿岸部の狭い範囲に限られると推測される。また France³⁵⁾ によると, 各文献で示された沿岸域の底生藻類の $\delta^{13}\text{C}$ 値を平均した値は, 植物プランクトンよりも約5%高い。本研究におけるEOMとPOMの $\delta^{13}\text{C}$ 平均値の差異は5.0%であり, France³⁵⁾の結果に一致するものであった。さらに有明海や三重県五ヶ所湾では, 堆積物上や泥土上から採集された堆積物上微細藻とPOMとの $\delta^{13}\text{C}$ 値の差異が, それぞれ4.9%および5.7%と報告されており,^{7,28)} これらについても本研究と大差はない。したがって, 本研究では石面付着有機物の値を底生微細藻類の指標として用いて差し支えないものと判断した。

一次生産者の $\delta^{15}\text{N}$ 値は場所による変化が大きいことが知られている。³⁾ 紀伊水道においても, POMについてはサンプルサイズが小さいこともあり, 分析した3地点間で差異は認められなかったが, EOMと海藻の $\delta^{15}\text{N}$ 値は, 北部 (地点A) の方が南部 (地点E) よりも高かった。伊豆半島南東岸では, EOMと海藻の $\delta^{15}\text{N}$ 値がそれぞれ4.9~7.9%, 4.7~7.4%と報告されており,²³⁾ 紀伊水道南部 (地点E) の値と大きく重複する。Liu *et al.*³⁶⁾ によると, 太平洋西部の日本南方海域では *Trichodesmium* 属などの藍藻類が窒素固定により大気窒素を活発に取り込み, $\delta^{15}\text{N}$ 値の低い有機物が産み出されている。この有機物は黒潮によって運ばれ, 黒潮の影響が及ぶ海域における生物・有機物の $\delta^{15}\text{N}$ 値を総じて低下させるものと考えられており, これに起因して伊豆半島南東岸における生物群集の $\delta^{15}\text{N}$ 値が低下したものと推察されている。²³⁾ これに対して, 生活排水や産業廃水が大量に流入する海域では, 排水中に含まれる ^{15}N に富んだ無機態窒素の影響を受け, 一次生産者や生物群集

Table 3 Body length, carbon and nitrogen stable isotope ratios, and contribution ratios (CR) of phytoplankton to the carbon sources of benthic fishes, prey animals of *Trichiurus japonicus*, and benthic crustaceans. Total length, standard length and body length were measured for *Muraenesox cinereus*, other fishes and crustaceans, respectively. Values are indicated as averages $\pm$ standard deviations with ranges in parentheses

No.	Species	Date	Station	N	Body length (mm)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	CR of phytoplankton (%)
Benthic fishes								
1	<i>Muraenesox cinereus</i>	June 09	C	3	720 $\pm$ 74 (620 to 796)	-15.5 $\pm$ 0.4 (-16.0 to -15.1)	16.0 $\pm$ 0.3 (15.7 to 16.3)	26.9
2	<i>Saurida elongata</i>	June 09	C	3	325 $\pm$ 52 (268 to 394)	-15.6 $\pm$ 0.2 (-15.9 to -15.4)	16.7 $\pm$ 0.5 (16.1 to 17.2)	34.6
3	<i>Sebastiscus marmoratus</i>	Aug. 09	D	3	112 $\pm$ 14 (95 to 130)	-15.8 $\pm$ 0.1 (-15.9 to -15.6)	14.0 $\pm$ 0.1 (13.9 to 14.2)	21.0
4	<i>Chelidonichthys spinosus</i>	Oct. 08, June 09	B, F	3	247 $\pm$ 14 (232 to 265)	-15.6 $\pm$ 0.9 (-16.5 to -14.4)	15.8 $\pm$ 0.7 (14.8 to 16.4)	28.5
5	<i>Lateolabrax japonicus</i>	Apr. 09, Aug. 09	A, C	2	548 (496 to 600)	-14.3	19.4 (19.0 to 19.9)	23.1
6	<i>Parapristipoma trilineatum</i>	May 09	C	2	198 (193 to 202)	-16.5 (-17.1 to -16.0)	14.0 (12.4 to 15.7)	37.3
7	<i>Pagrus major</i>	May 09, June 09	C, F	2	430 (300 to 560)	-16.0 (-16.7 to -15.3)	16.0 (14.5 to 17.5)	37.9
8	<i>Acanthopagrus schlegelii</i>	May 09	C	2	288 (272 to 303)	-15.0 (-15.6 to -14.4)	17.1 (17.0 to 17.2)	23.4
9	<i>Pennahia argentata</i>	Oct. 08, June 09	B, C	3	242 $\pm$ 9 (231 to 253)	-14.9 $\pm$ 0.1 (-15.0 to -14.8)	17.7 $\pm$ 0.5 (17.2 to 18.3)	25.1
10	<i>Sillago japonica</i>	Aug. 09	D	3	129 $\pm$ 6 (124 to 138)	-15.0 $\pm$ 0.4 (-15.5 to -14.6)	15.3 $\pm$ 0.1 (15.2 to 15.4)	11.8
11	<i>Psenopsis anomala</i>	Oct. 08	B	2	140 (129 to 151)	-15.6 (-16.2 to -15.0)	18.2 (17.6 to 18.7)	43.0
12	<i>Pseudolabrus sieboldi</i>	Aug. 09	D	1	91	-14.6	15.2	3.1
13	<i>Cynoglossus robustus</i>	June 09	C	3	194 $\pm$ 9 (181 to 202)	-15.1 $\pm$ 0.5 (-15.6 to -14.5)	14.6 $\pm$ 0.2 (14.3 to 14.8)	10.1
Prey animals of <i>Trichiurus japonicus</i>								
Crustaceans								
14	<i>Leptochela aculeocaudata</i>	Oct. 08	B	1	20	-16.8	14.9	48.6
Fishes								
15	<i>Sardinops melanostictus</i>	May 09, July 10	C	6	118 $\pm$ 29 (82 to 157)	-17.9 $\pm$ 0.7 (-18.8 to -17.0)	12.4 $\pm$ 0.7 (11.5 to 13.5)	55.8
16	<i>Engraulis japonicus</i>	Apr. 09–July 09	C	6	90 $\pm$ 22 (59 to 119)	-17.6 $\pm$ 0.9 (-18.5 to -16.0)	12.6 $\pm$ 2.0 (10.3 to 16.7)	49.6
17	<i>Bregmaceros nectabanus</i>	Oct. 08, Feb. 09	B, C	2	34 (27 to 41)	-16.8 (-17.1 to -16.6)	13.8 (13.0 to 14.5)	41.8
Benthic crustaceans								
Decapoda								
18	<i>Metapenaeopsis barbata</i>	June 09	C	2	71 (70 to 72)	-15.8 (-15.9 to -15.6)	11.7 (11.5 to 11.9)	5.8
19	<i>Penaeus semisulcatus</i>	June 09	C	2	167 (163 to 170)	-14.9 (-15.4 to -14.4)	14.2 (13.7 to 14.6)	3.1
20	<i>Trachysalambria curvirostris</i>	Oct. 08	B	1	68	-16.4	13.8	32.7

Table 4 *t*-values of Steel-Dwass test for pairwise differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ between animal groups

	1	2	3
$\delta^{13}\text{C}$			
1 <i>Trichiurus japonicus</i>			
2 Other benthic fishes	-4.41**		
3 Prey animals of <i>T. japonicus</i>	4.74**	5.23**	
4 Benthic crustaceans	-1.92	0.56	-3.19**
$\delta^{15}\text{N}$			
1 <i>Trichiurus japonicus</i>			
2 Other benthic fishes	3.84**		
3 Prey animals of <i>T. japonicus</i>	5.30**	4.58**	
4 Benthic crustaceans	3.51**	3.20*	-0.48

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

の $\delta^{15}\text{N}$ が高くなる現象が認められている。^{26,37)} 紀伊水道の場合、南部で太平洋に隣接しており、南方からはしばしば黒潮系水が流入するのに対して、³²⁾ 北部には大阪湾や播磨灘から沿岸水が流れ込むほか、紀ノ川や吉野川などの大型河川が流入している。^{32,38,39)} したがって、EOM と海藻の $\delta^{15}\text{N}$ 値にみられる地点間の相違は、このような南北間の海洋環境の相違を反映したものと考えられる。

タチウオ 32 個体の $\delta^{15}\text{N}$ 値と $\delta^{13}\text{C}$ 値は、いずれも肛門前長との間で相関が認められず、今回分析した肛門前長 178~360 mm においては、栄養段階と炭素源の成長に伴う変動は確認されなかった。阪本¹⁶⁾ が行った紀伊水道産タチウオの胃内容物調査によると、肛門前長 130~300 mm ではマルソコシラエビとサイウオ属の出現頻度が最も高いが、肛門前長 200 mm 以上ではイワシ類やタチウオ（共食い）など比較的大型の魚類も出現する

ようになる。さらに肛門前長 300 mm 以上では、マルソコシラエビとサイウオ属は出現せず、イワシ類等が主要餌生物となる。¹⁶⁾ しながら本研究結果に基づくと、このような食性の変化は栄養段階や炭素源の変化を伴わないものと考えられる。実際これらの餌生物のうち、マルソコシラエビとトヤマサイウオの $\delta^{15}\text{N}$ 値は 13.0~14.9% であるのに対して、マイワシとカタクチイワシは 10.3~16.7% であり、両者は重複する。また植物プランクトン寄与率においても、マルソコシラエビとトヤマサイウオがそれぞれ 48.6% と 41.8% であるのに対して、マイワシとカタクチイワシはそれぞれ 55.8% と 49.6% であり、両者に大差は認められない。なお、共食いで捕食されるタチウオは全長 500 mm (≡肛門前長 170 mm) 以下であるが、¹⁶⁾ 今回このサイズのタチウオを分析することはできず、餌生物としてのタチウオの栄養段階や炭素源を評価することはできなかった。

本研究ではタチウオとその他の底生魚類の間で $\delta^{13}\text{C}$ 値と $\delta^{15}\text{N}$ 値に差異が認められた。また、 $\delta^{13}\text{C}$ 値と $\delta^{15}\text{N}$ 値に基づいて推定された植物プランクトン寄与率は、タチウオについては 51.6% であり、炭素源として植物プランクトンと底生微細藻類をおよそ半半ずつ利用しているものと考えられる。一方、その他の底生魚類における植物プランクトン寄与率は 3.1~43.0% であり、炭素源として主に底生微細藻類に依存しているものと考えられる。このことから紀伊水道においては、タチウオはその他の底生魚類に比べて、植物プランクトン起源の炭素をより多く利用していると言える。安芸灘とその周辺海域では、海藻、海草、底生微細藻類を含む底生植物が底生魚類にとって主要な炭素源であることが示されており、これら底生植物から底生魚類への炭素供給を仲介する生物として、底生無脊椎動物の存在があげられている。⁹⁾ 本研究においても、底生甲殻類 3 種における植物プランクトン寄与率は 3.1~32.7% と低い値を示した。さらに $\delta^{15}\text{N}$ についても、底生甲殻類の値 ($13.1 \pm 1.2\%$) はその他の底生魚類 ($16.1 \pm 1.7\%$) に比べて低かった。したがって当海域においても、底生無脊椎動物が底生微細藻類から底生魚類への炭素供給を仲介する生物の一つであるものと示唆される。これに対して、マルソコシラエビ、トヤマサイウオ、マイワシ、カタクチイワシといったタチウオの主要餌生物においては植物プランクトン寄与率が 41.8~55.8% であり、タチウオと同様に、植物プランクトンと底生微細藻類からおよそ半半ずつ炭素供給を受けているものと考えられる。したがって、タチウオが炭素源として植物プランクトンと底生微細藻類の双方に約半半ずつ依存するのは、これらの餌生物を捕食するためと考えられる。

安定同位体比の濃縮係数は、種や餌の種類、試料の処理方法等によって変化することが知られている。³⁾ 濃縮

係数が変われば、dual isotope model で用いるべき S の値も変化し、算出される植物プランクトン寄与率も変化する。本研究では濃縮係数として一般的に用いられている 1.0% (^{13}C) と 3.4% (^{15}N) を採用したが、¹⁹⁻²¹⁾ 現時点では本研究に適用すべき濃縮係数がこの値で妥当かどうかを検証するだけのデータはない。しかしながら、dual isotope model の特性上、2 種類のエンドメンバー間の $\delta^{13}\text{C}$ 値が十分に離れていれば、S の値が多少変化しても算出される植物プランクトン寄与率は大きく変化しないものと考えられる。実際、このモデルが提唱された Yokoyama *et al.*²⁵⁾ ではエンドメンバー間の $\delta^{13}\text{C}$ 値の差異が 4.9% であり、本研究と同程度である。また、S の変化により植物プランクトン寄与率が変化したとしても、タチウオとその他の底生魚類間およびタチウオの餌生物と底生甲殻類間における植物プランクトン寄与率の相対的な上下関係は変わらないものと考えられる。

タチウオの主要餌生物が、底生無脊椎動物に比較して植物プランクトン起源の炭素を多く利用する要因については、これらの生息深度から推察できる。すなわち、マルソコシラエビは日中は底層に分布するものの、夜間には表~中層域に上昇する。⁴¹⁾ トヤマサイウオなどサイウオ属は中層遊泳性で、夜間には表層付近に浮上する。⁴²⁾ さらにマイワシとカタクチイワシは表層遊泳性である。⁴³⁾ このようにタチウオの主要餌生物はいずれも表~中層に出現するとみられ、これが底生無脊椎動物に比較して植物プランクトン起源の炭素をより多く利用している要因であると推察される。タチウオについても日周鉛直移動を行うことが知られている。¹⁶⁻¹⁸⁾ 本種の日周鉛直移動の様式は、東シナ海では日中沈下して夜間浮上するタイプと、夜間沈下して日中浮上するタイプが存在するが、¹⁸⁾ 紀伊水道¹⁶⁾ や若狭湾¹⁷⁾ では日中沈下して夜間浮上するタイプのみが知られている。また紀伊水道におけるこのような日周鉛直移動は、マルソコシラエビの日周鉛直移動に同調して行われている可能性が示唆されている。¹⁶⁾ したがって紀伊水道産タチウオは、日周鉛直移動を行うことによって、マルソコシラエビを捕食する機会が増加するほか、サイウオ属やマイワシ、カタクチイワシといった表~中層に出現する餌生物を利用することができ、このことが他の底生魚類と比較して、植物プランクトン起源の炭素供給を多く受けている要因であると推察される。

なお、安芸灘とその周辺海域における底生魚類の炭素源調査では、タチウオもサンプルとして含まれているが、他の底生魚類との間で安定同位体比に明瞭な差異は認められていない。⁹⁾ タチウオの日周鉛直移動は、紀伊水道だけでなく東シナ海や若狭湾でもみられることから、¹⁶⁻¹⁸⁾ 本種全般の生態的特徴とみられ、安芸灘でも例外ではないと考えられる。一方、主要餌生物であるカタ

クチイワシの $\delta^{13}\text{C}$ 値をみると、本研究では $-18.5 \sim -16.0\text{‰}$ であったのに対して、安芸灘に隣接する広島湾では、外海からの回遊直後とみられる個体を除くと高い $\delta^{13}\text{C}$ 値 ($-15.5 \pm 1.2\text{‰}$, $n=20$) を示すほか、⁸⁾ 大阪湾においても高い $\delta^{13}\text{C}$ 値 (-15.9‰) が示されている。⁴⁴⁾ 広島湾や大阪湾のカタクチイワシが高い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示すのは、内湾域のカタクチイワシが動物プランクトンや植物プランクトンに加え、十脚類や多毛類など底生性の無脊椎動物を多く捕食しているためと考えられている。^{8,9)} 紀伊水道と安芸灘は平均水深がそれぞれ 45.8 m と 39.9 m であり、¹¹⁾ 水深には大差はみられない。しかしながら、紀伊水道は南部で外海に向けて開けており、島嶼も少ないのに対して、安芸灘は瀬戸内海の奥部に位置しており、周囲に島嶼も多いことから、Takai *et al.*⁸⁾ や高井ら⁹⁾ が言うように、表～中層性の生物にとっても底生生物を捕食しやすい環境にあると推測される。したがって安芸灘など、より内湾の海域においては、カタクチイワシなど表～中層に出現する生物も炭素源として底生藻類に依存している可能性があり、これらを捕食するタチウオについても、結果的に底生藻類に依存している可能性がある。

紀伊水道産タチウオの資源変動要因として、阪本^{13,16)} は潮岬沖の黒潮流路変動に伴う海況変動からも論じており、海況が紀伊水道内での産卵場の形成や卵仔魚の漁場への輸送に強く影響することを示唆している。このほか、乱獲などタチウオ資源量変動に対する人為的な影響も無視はできない。加えて阪本¹³⁾ や上¹⁴⁾ によって、一次生産量の変動が資源変動要因の一つであることも示唆されている。本研究では、紀伊水道産タチウオは他の底生魚類と比較して、植物プランクトン起源の炭素供給をより多く受けていることが明らかとなった。また今回行った寄与率の試算結果に基づけば、植物プランクトンからの炭素供給はタチウオが受ける全炭素供給の約半分に相当し、植物プランクトンと底生微細藻類が共にタチウオにとって重要な一次生産者であるものと考えられる。今後、紀伊水道産タチウオの資源変動と一次生産との関係を検討する際には、植物プランクトンと底生微細藻類の双方に注目する必要があると言える。

謝 辞

加太漁業協同組合の山中順二氏、有田箕島漁業協同組合の児嶋圭吾氏、同逢井支所八角網漁業生産組合の田伏英雄氏、比井崎漁業協同組合の初井富男氏をはじめとする各漁協の漁業者・職員各位にはサンプリングにご協力いただいた。SIサイエンス株式会社の川西英彦氏、佐藤里恵氏、市川順子氏には安定同位体比分析にご協力いただいた。東京大学の小川浩史博士、舩水産総合研究センター養殖研究所の横山 寿博士、同瀬戸内海区水産

研究所の吉田吾郎博士、近畿大学の柳下直己博士には文献を提供いただいた。和歌山県農林水産総合技術センター水産試験場の木村 創場長には本論文発表の機会をいただくとともに、研究全般にわたりご指導をいただいた。同試験場の吉本 洋副場長、竹内淳一博士、佐々木明生氏、下屋敷 功氏をはじめとする職員・臨時作業員各位、和歌山県水産局の内海遼一氏には多岐にわたりご助言・ご協力をいただいた。以上の各位には記してここに謝意を表する。

文 献

- 1) 多々良 薫. 基礎生産と漁獲量との関係—漁業による基礎生産の利用—(瀬戸内海におけるモデル計算). 南西水研報 1981; **13** 111–133.
- 2) 橋本俊也, 清水健太, 吉田吾郎. 沿岸海域の低次生態系に対する藻場の役割. *J. Grad. Sch. Biosp. Sci., Hiroshima Univ.* 2009; **48**: 63–68.
- 3) 横山 寿. 温帯の感潮域および沿岸域における動物の食物源—安定同位体研究の成果と課題—. 日本生態学会誌 2008; **58**: 23–36.
- 4) Herman PMJ, Middelburg JJ, Widdows J, Lucas CH, Heip CHR. Stable isotopes as trophic tracers: combining field sampling and manipulative labelling of food resources for macrobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2000; **204**: 79–92.
- 5) Kang CK, Kim JB, Lee KS, Kim JB, Lee PY, Hong JS. Trophic importance of benthic microalgae to macrozoobenthos in coastal bay systems in Korea: dual stable C and N isotope analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2003; **259**: 79–92.
- 6) Yokoyama H, Ishihi Y. Variation in food sources of the macrobenthos along a land-sea transect: a stable isotope study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2007; **346**: 127–141.
- 7) Yokoyama H, Sakami T, Ishihi Y. Food sources of benthic animals on intertidal and subtidal bottoms in inner Ariake Sound, southern Japan, determined by stable isotopes. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2009; **82**: 243–253.
- 8) Takai N, Mishima Y, Yorozu, A, Hoshika A. Carbon sources for demersal fish in the western Seto Inland Sea, Japan, examined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analyses. *Limnol. Oceanogr.* 2002; **47**: 730–741.
- 9) 高井則之, 三島康史, 星加 章, 吉原喜好. 炭素・窒素安定同位体比分布から推察した安芸灘に生息する底生動物群集の炭素供給源. 水産海洋研究 2003; **67**: 148–162.
- 10) 奥田 昇. 安定同位体分析. 「魚類生態学の基礎」(塚本勝巳編) 恒星社厚生閣, 東京. 2010; 110–119.
- 11) 平成 20 年度瀬戸内海の環境保全資料編. 舩瀬戸内海環境保全協会, 神戸. 2009.
- 12) 平成 5～19 年漁業養殖業生産統計年報. 農林水産省, 東京. 1995～2010.
- 13) 阪本俊雄. 紀伊水道における底魚資源の動向. 水産海洋研究会報 1978; **32**: 34–43.
- 14) 上 真一. 紀伊水道の生態系の経年変動. 沿岸海洋研究 2006; **43**: 137–142.
- 15) 青山恒雄. 「底魚資源」 恒星社厚生閣, 東京. 1980.
- 16) 阪本俊雄. 紀伊水道におけるタチウオの漁業生物学的研究. 和歌山水試特別研報 1982; 1–113.
- 17) 宗清正廣. 若狭湾西部海域におけるタチウオの日周期的鉛直移動. 日本水誌 1990; **56**: 1193–1197.
- 18) 山田梅芳, 時村宗晴, 堀川博史, 中坊徹次. タチウオ. 「東シナ海・黄海の魚類誌」 東海大学出版会, 神奈川.

- 2007; 962–972.
- 19) DeNiro MJ, Epstein S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 1978; **42**: 495–506.
 - 20) DeNiro MJ, Epstein S. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 1981; **45**: 341–351.
 - 21) Minagawa M, Wada E. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta* 1984; **48**: 1135–1140.
 - 22) 岡村 収. サイウオ科. 「日本産魚類大図鑑」(益田 一, 尼岡邦夫, 荒賀忠一, 上野輝彌, 吉野哲夫編) 東海大学出版会, 東京. 1984; 91.
 - 23) Takai N, Hirose N, Osawa T, Hagiwara K, Kojima T, Okazaki Y, Kuwae T, Taniuchi T, Yoshihara K. Carbon source and trophic position of pelagic fish in coastal waters of south-eastern Izu Peninsula, Japan, identified by stable isotope analysis. *Fish. Sci.* 2007; **73**: 593–608.
 - 24) Fukumori K, Okuda N, Hamaoka H, Fukumoto T, Takahashi D, Omori K. Stable isotopes reveal life history polymorphism in the coastal fish *Apogon notatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2008; **362**: 279–289.
 - 25) Yokoyama H, Higano J, Adachi K, Ishihi Y, Yamada Y, Pichitkul P. Evaluation of shrimp polyculture system in Thailand based on stable carbon and nitrogen isotope ratios. *Fish. Sci.* 2002; **68**: 745–750.
 - 26) 高井則之. 瀬戸内海の生態系解析における有機物質フローの指標としての炭素・窒素安定同位体比. 日本生態学会誌 2005; **55**: 269–285.
 - 27) Wada E, Minagawa M, Mizutani H, Tsuji T, Imaizumi R, Karasawa K. Biogeochemical studies on the transport of organic matter along the Otsuchi River watershed, Japan. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 1987; **25**: 321–336.
 - 28) Yokoyama H, Ishihi Y. Feeding of the bivalve *Theora lubrica* on benthic microalgae: isotopic evidence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2003; **255**: 303–309.
 - 29) Yamaguchi H, Takai N, Ueno M, Hayashi I. Changes of the trophic position of the Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* juvenile in a sandy sublittoral area in Wakasa Bay, Sea of Japan, examined by carbon and nitrogen isotope analyses. *Fish. Sci.* 2006; **72**: 449–451.
 - 30) 高井則之, 星加 章, 今村賢太郎, 萬 明美, 谷本照巳, 三島康史. 広島湾における海藻の炭素・窒素安定同位体比の分布特性. 日本生態学会誌 2001; **51**: 177–191.
 - 31) Round FE. Benthic marine diatoms. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 1971; **9**: 83–139.
 - 32) 竹内淳一. 紀伊半島周辺の海洋構造と変動および漁業への影響. 和歌山農水総技セ特別研報 2005; **8**: 1–123.
 - 33) 上田幸男, 住友寿明. 徳島県沿岸の底質の性状. 徳島水研報 2003; **2**: 3–17.
 - 34) Hashimoto H, Hashimoto T, Matsuda O, Tada K, Tamai K, Uye S, Yamamoto T. Biological productivity of lower trophic levels of the Seto Inland Sea. In: Okaichi T, Yanagi T (eds). *Suitable development in the Seto Inland Sea, Japan*. Terra Scientific Publishing Company, Tokyo. 1997; 17–58.
 - 35) France RL. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1995; **124**: 307–312.
 - 36) Liu KK, Su MJ, Hsueh CR, Gong GC. The nitrogen isotopic composition of nitrate in the Kuroshio Water north-east of Taiwan: evidence for nitrogen fixation as a source of isotopically light nitrate. *Mar. Chem.* 1996; **54**: 273–292.
 - 37) McClelland JW, Valiela I, Michener RH. Nitrogen-stable isotope signatures in estuarine food webs: a record of increasing urbanization in coastal watersheds. *Limnol. Oceanogr.* 1997; **42**: 930–937.
 - 38) 吉岡 洋. 冬期紀伊水道に発生する Oceanic front について(1). 海と空 1971; **46**: 31–44.
 - 39) 吉岡 洋. 冬季紀伊水道に発生する沿岸フロント. 海と空 1988; **64**: 79–111.
 - 40) Tanaka H, Takasuka A, Aoki I, Ohshimo S. Geographical variations in the trophic ecology of Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, inferred from carbon and nitrogen stable isotope ratios. *Mar. Biol.* 2008; **154**: 557–568.
 - 41) 田川 勝. 摂餌生態に基づく底魚類の群集構造の研究-Ⅲ 摂餌生態に関する研究. 昭和53年度漁業資源研究会議 西日本底魚部会会議報告, 水産庁・水産研究所漁業資源研究会議, 東京. 1979; 33–45.
 - 42) Morohoshi Y, Sasaki K. Intensive cannibalism and feeding on bregmacerotids in *Champsodon snyderi* (Champsodontidae): evidence for pelagic predation. *Ichthyol. Res.* 2003; **50**: 387–390.
 - 43) 佐藤陽一. ニシン目. 「日本の海水魚」(岡村 収, 尼岡邦夫編) 山と溪谷社, 東京. 1997; 91–93.
 - 44) 三島康史, 星加 章. 瀬戸内海の伊予灘および大阪湾で採取された魚類の炭素・窒素安定同位体比. 沿岸海洋研究 2002; **39**: 145–150.