アカガレイ卵・仔稚魚期の比重変化および卵発生速度と水温の関係

鈴木孝太,^{1*} 中屋光裕,² 柳海均,³ 松田泰平,⁴ 高津哲也⁵

(2016年12月8日受付, 2017年3月14日受理, 2017年6月20日J-STAGE 早期公開)

¹北海道大学大学院水産科学院, ²北海道大学水産学部, ³韓国国立水産科学院,⁴(地独)北海道立総合研究機構栽培水産試験場, ⁵北海道大学大学院水産科学研究所Changes in the specific gravity of eggs, larvae, and juveniles of *Hippoglossoides dubius*,
and the relationship between egg development and water temperatureKOTA SUZUKI,^{1*} MITSUHIRO NAKAYA,² HAE-KYUN YOO,³
TAIHEI MATSUDA⁴ AND TETSUYA TAKATSU⁵

¹Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, Hakodate, Hokkaido 041-8611, ²Faculty of Fisheries, Hokkaido University, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan, ³Aquaculture Industry Division, National Institute of Fisheries Science, Gangneung, Gangwon-do 25435, Republic of Korea, ⁴Hokkaido Research Organization, Fisheries Research Department Mariculture Fisheries Research Institute, Muroran, Hokkaido 051-0013, ⁵Faculty of Fisheries Sciences, Hokkaido University, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan

To assess transportation in the early life history stages in the flathead flounder *Hippoglossoides dubius*, we measured the specific gravities of the eggs at 9°C and the larvae and juveniles at 9°C and 12°C using density-gradient and density-bottle methods. We also examined the effect of temperature (1, 3, 6, 9, and 12°C) on the duration between fertilization and yolk sac absorption. Eggs in glass beakers had lower specific gravities than the water densities experienced in one of the spawning grounds, Funka Bay. In contrast, the specific gravities were higher than the water densities in Funka Bay in yolk sac larvae, almost the same in early preflexion larvae, and increased with advancing development from the late preflexion larval to juvenile stages. The duration from fertilization to yolk sac period decreased with increasing water temperature. Thus, annual variation in the water temperature in the field combined with transport directions and speeds at various depths may affect the transportation of flounder eggs and larvae.

キーワード：アカガレイ, 水温, 発生・発育速度, 比重, 卵・仔稚魚

一般に魚類の加入量変動は、生活史初期の生残に起因することが知られており,¹⁾卓越年級群の発生には、卵・仔魚の密度が極端に高いか、あるいは卵・仔魚の密度はそれほど高くないが、この時期の生残率が累積的に高いこと²⁾が必要条件と考えられる。アカガレイ *Hippoglossoides dubius* は、金華山以北の太平洋岸、オホーツク海、日本海に分布し、³⁾重要な漁業資源のひとつである。北海道噴火湾では主に刺網で漁獲されており、1991年以降の豊漁年(1996年)と不漁年(2006年)の漁獲量比は最大7倍に達する(マリンネット北海道データベース <http://www.fishexp.hro.or.jp/marinedb/>

internetdb/fishdb/fish_shityou.asp より引用・集計; 2016年7月3日)。この漁獲量の変動は主に卓越年級群(1980, 1983, 1989, 1991, 1995, 2003, 2008, 2013年)の発生を反映している。^{4,5)} 噴火湾におけるアカガレイは主に1–3月に湾内奥部の水深30 m前後の海域で産卵し、^{6,7)} 卵径範囲は2.02–2.94 mm に対して、卵黄の大きさは0.82–1.1 mm と小さく、大きな囲卵腔を持った油球のない分離浮遊卵を産むことが知られている。⁸⁾ 噴火湾内広域調査において、80 cm 口径プランクトンネットの海底直上からの鉛直曳きで採集された卵のピーク期の分布密度は、親魚漁獲量に比例して高い密度を示す。⁹⁾

しかし、卓越年級群となった年級群の卵密度が必ずしも高いわけではなく、¹⁰⁾ 産卵量だけで年級群強度が決定されているわけではない。卵と同様の採集方法で採集される摂餌開始期までの仔魚の密度についても、年変化はあるものの、毎年採集されている。^{6,11,12)} Nakatani *et al.*⁹⁾ は 1983, 1991, 1995 年に発生した卓越年級群について、卵・仔魚期に相対的に高水温を経験することが条件であると結論づけているが、2003, 2008, 2013 年に発生した卓越年級群は高水温を経験しておらず、高水温以外にも卓越年級群発生要因があると考えられる。一方、脊索屈曲期以降の仔魚は卓越年級群発生年（2013 年）を除いて、ほとんど採集されていない（鈴木ら、未発表）。

一般に異体類の仔魚は他の海産魚類に比べて遊泳力が乏しいため、¹³⁾ 卵や仔魚といった浮遊生活期の輸送過程が生残に及ぼす影響は大きいものと考えられる。したがって卓越年級群が発生しない年は、仔魚期前半のうちに大半が死亡するか、湾外に移送されている可能性がある。冬季の噴火湾では、高塩分な冬季噴火湾水の表層に覆いかぶさるように、低温・低塩分な沿岸親潮が密度流として流入する。¹⁴⁾ 沿岸親潮の流入量が増大し、上層が沿岸親潮で占められるようになると、冬季噴火湾水は南側下層から海底に沿って流出する（Fig. 1a）。¹⁵⁾ また沿岸親潮が湾内に流入する前後の期間、北西の季節風が連吹すると、風応力によって駆動される吹送流により、水深 0–10 m では風向きに対して右向き（南向き）にエクマン輸送が形成され、10 m 以深においては、湾内北部では時計回り、南部では反時計回りの渦流が生じる（Fig. 1b, c）。¹⁶⁾ ただし、本海域では沿岸親潮の流入時期が年によって 1 月から 4 月まで大きく変動することや、北西の季節風の吹く頻度も異なることから、卵・仔魚の輸送過程はこれら要因によって変化している可能性がある。アカガレイの日本海系群の主産卵場は、若狭湾内、経ヶ岬周辺および赤碕沖を中心とする隠岐諸島周辺、新潟県粟島北方とされている。^{17–19)} 産卵場の一つである若狭湾において、中期・後期卵および仔魚の分布が集中した水深 100 m までの水温はおよそ 10°C であり、¹⁸⁾ 噴火湾で卵・仔魚が採集される時期より高水温である。^{6,11)} これまで、本種の種苗生産試験や飼育実験²⁰⁾ のほとんどが日本海と同程度の水温で行われており、それ以外では水温 6°C で飼育試験を行った例²¹⁾ があるのみである。従って本海域のような 6°C 以下の環境下における卵の発生および仔魚の発育速度は不明であり、さらに鉛直分布に大きく影響を及ぼす、発生・発育に伴う比重変化などの情報は無い。

本研究では、噴火湾のアカガレイの加入量変動機構を明らかにするために、卵期および仔魚期の輸送過程の年変化を明らかにする端緒として、1) 9°C または 12°C で管理した卵・仔稚魚期における発育と比重の関係、2) 1,

Fig. 1 Location of a sampling station with bottom isobaths in Funka Bay from December 2012 to June 2013 and from December 2013 to June 2014. A black circle in each panel shows the position of seawater temperature, salinity, and density observed with a CTD. Shaded areas are the spawning grounds of *Hippoglossoides dubius* quoted by Suzuuchi⁶⁾ and Yokoyama *et al.*⁷⁾ Black arrows show inflow of Coastal Oyashio Water near the surface and outflow of Winter Funka Bay Water (a), wind-driving current at 0–10 m layer (b) and that at layers deeper than 10 m (c) quoted by Ohtani and Kido¹⁴⁾ and Shimizu and Isoda.¹⁶⁾

3, 6, 9, 12°C における卵および摂餌開始期までの発生・発育速度と水温の関係を、飼育実験で求めた。なお、摂餌開始期以降の仔魚の発育速度には、水温だけでなく、餌密度等の条件も影響を及ぼすため、本研究ではこの時期以降については、餌密度が一定の条件下の場合のみ示し、餌密度が発育に及ぼす効果は検討していない。

材料と方法

本研究では、北海道噴火湾で採集され、北海道立総合研究機構栽培水産試験場で養成されたアカガレイを親魚とし、乾導法で人工授精を行った。得られた卵・仔稚魚

を用いて, 比重測定および水温別の発生・卵黄吸収速度の比較を行った。

卵の発生段階は宮本ら¹¹⁾の5段階の発育段階を参考に, I期:受精から桑実胚形成まで, II期:胞胚期から初期のう胚期まで, III期:胚環が赤道面に至ってから原口閉鎖前まで, IV期:原口閉鎖から胚体卵円囲3/4まで, V期:胚体卵円囲3/4以上で卵膜にはひびが入っていない, V+期:ふ化直前で卵膜にひびが入っている, の6段階に区分した (Fig. 2)。

仔稚魚の発育段階は, アカガレイと同様に浮遊期が比較的長いババガレイ *Microstomus achne* の発育段階²²⁾を参考に, 卵黄囊仔魚期 (yolk sac larva; Y期):卵黄囊を有する, 屈曲前前期 (early preflexion larva; EP期):卵黄囊はすでにみられず, 脊索屈曲前の仔魚で下尾軸骨原基は未だみられない, 屈曲前後期 (late preflexion larva; LP期):下尾軸骨原基がみられる, 屈曲中前期 (early flexion larva; EF期):脊索が屈曲中でその屈曲は45°未満, 屈曲中後期 (late flexion larva; LF期):脊索の屈曲が45°以上から屈曲完成までで眼球移動はまだ始まっていない, 眼球移動前期 (early eye-migrating; EEM期):眼球移動が始まり, 左眼の中心が頭頂背縁には達していない, 眼球移動後期 (late eye-migrating; LEM期):左眼の中心が頭頂背縁に達してから移動完了までで一部の鱗は仔魚期の形態を残している, 稚魚期 (juvenile; J期):全鱗条数が成魚と一致, の8段階に区分した (Fig. 3)。

卵・仔稚魚の管理・飼育方法 9°Cで人工授精後, 正常に発生が進んだ卵を水量1Lの容器に収容し, 卵管理を行った。設定水温は1, 3, 6, 9, 12°Cとし, インキュ

ベーター (1, 3, 6°C) およびウォーターバス (9, 12°C) を用いて水温を保った。9°Cから24時間かけて, 徐々にこれらの設定温度に近付けた。ふ化仔魚は円形水槽 (5L)を用いて, 日長は明期12h, 暗期12hで飼育した。水温は卵と同様の設定水温で, 餌は発育に合わせて, 低温馴至させ, 10–12°Cで培養したシオミズツボウムシL型 *Brachionus plicatilis* から, アルテミア *Artemia salina* ノープリウス幼生に徐々に切り替えて給餌した。ワムシ (500 inds. mL⁻¹) およびアルテミア (200 inds. mL⁻¹) は, スーパーカプセルA1パウダー (クロレラ工業株式会社, 東京)を海水1Lあたり0.1g溶かし, ミキサーで良く攪拌したものを添加し, 10–12°Cで16–24時間かけて栄養強化したものをを用いた。^{23,24)}

卵・仔稚魚の比重測定 卵の比重は, 人工授精後9°Cで卵管理した胚を, 発生段階ごとに19–21個体をdensity-gradient法²⁵⁾で測定した。また, 仔稚魚の比重は9, 12°Cで飼育した個体を, 希釈した麻醉薬 (MS-222, 3-アミノ安息香酸エチル・メタンサルホン酸; SIGMA-ALDRICH社, 米国)で麻醉後, 発生段階ごとに20–23個体を屈曲前後期 (LP期)までは同法で, それ以降はグリセリンで比重を調整した海水を用いたdensity-bottle法²⁶⁾で測定した。density-gradient法では, 先端を切り, 吸い口を広げたピペットを用いて, 作成した水柱に卵・仔魚を静かに投入した。density-bottle法では屈曲中前期 (LF期)から稚魚期 (J期)の個体をピンセットに乗せるようにし, 軽く水を切ってグリセリン海水に投入した。グリセリン海水の比重は, 密度測定ごとに電子密度計 (DMA35: Anton Paar社, オーストリア)を用いて測定した。先行研究^{26,27)}では, 消化管内

Fig. 2 Embryonic stages of *Hippoglossoides dubius* eggs. Stage I, from fertilization to morula; stage II, from blastula to early gastrula; stage III, from when the germ ring reaches the equatorial plane of the eggs to before it closes; stage IV, from when the germ ring closes to when the length of the embryo reaches three-quarters of the circumference of the egg; stage V, when the length of the embryo is more than three-quarters of the circumference of the egg and the egg membrane is not cracked, and stage V+, when the egg membrane is cracked. Each black scale bar represents 1 mm.

Fig. 3 Developmental stages of *Hippoglossoides dubius* larvae. Stage Y, yolk sac larva; stage EP, early preflexion larva without a hypural primordium; stage LP, late preflexion larva with a hypural primordium; stage EF, early flexion larva with $<45^\circ$ notochord flexion; stage LF, late flexion larva with 45° – 90° notochord flexion; stage EEM, early eye-migrating larva in which the left eye remains in the left side of the body; stage LEM, late eye-migrating larva from when the left eye has reached the dorsal surface to the end of the larval stage; stage J, juvenile stage with full fin rays. Each black scale bar represents 5 mm.

餌料が魚体比重に及ぼす影響をなくすため、環境水中に4–6時間餌料がない状態にした後、比重測定を行っている。本研究で用いた仔稚魚の消化管内餌料の多寡と比重の関係について、一元配置の分散分析を用いて比較したところ、有意差は認められなかったため ($p=0.57$)、このような操作は施さなかった。アカガレイの種苗生産では形態異常個体が出現するが、^{20,21)} 本研究ではこれらを除き正常に発育が進んだ個体のみを実験に用いた。

水温と卵・仔魚の発生・発育速度 卵は各水温区において、1日1回10個体以上を15–16時の間に無作為に抽出し、実体顕微鏡下で発生段階を観察・記録した。水温と卵の発生段階の関係は $Lo^{29)}$ に従い、以下のモデルに当てはめた。

$$y_{i,t} = a \exp(bt + ci) i^d$$

ここで、 $y_{i,t}$ は水温 $t(^{\circ}\text{C})$ における i 番目の発生段階にある50%受精後経過時間であり、1から5まではIからV期であり、卵黄囊仔魚は6とし、V+期は記録しなかった。 a, b, c, d は全ての発生段階、水温に共通する定数である。

卵黄囊仔魚は1日1回1–3個体を無作為に抽出し、20倍以上の実体顕微鏡下で卵黄の有無を観察した。水

温と仔魚の卵黄吸収完了までの日数の関係を有効積算温度の法則に従う以下のモデルに当てはめた。

$$D_y = f / (t - t_0)$$

ここで、 t は水温 ($^{\circ}\text{C}$)、 t_0 は卵黄吸収時における生物学的零度 ($^{\circ}\text{C}$) であり、 D_y はふ化から卵黄吸収完了までの経過日数である。 f は全ての水温に共通する定数である。上記2つの式の全定数の推定には、表計算ソフト (Microsoft Excel 2007) のソルバー機能を使用し、最小二乗法を用いて探索的に推定した。

海洋観測 アカガレイの卵・仔魚は産卵場から拡散し、噴火湾湾内全域で採集されることから、⁹⁾ 湾中央部の定点 ($42^{\circ}00' - 16.0' \text{N}$, $140^{\circ}00' - 36.0' \text{E}$, 93 m; Fig. 1) を代表地点として、水温・塩分および海水密度を2012年12月から2013年6月にかけてと2013年12月から2014年6月にかけて各月1回の頻度で、北海道大学水産学部附属練習船うしお丸 (179トン) のCTD (SBE-19plus, SeaBird Electronics 社, 米国) を用いて行った。水温・塩分データは表層から海底直上 (海底から1–7 m) まで連続的に測定し、1 mごとに平均値を求めた。なお、荒天時は表層近くの水温・塩分の値に誤差が生じやすい。そこで5 m以浅のデータのうち、前後1

Fig. 4 Vertical profiles of seawater temperature ($^{\circ}\text{C}$, upper), salinity (middle), and density (g cm^{-3} , lower) in Funka Bay, Japan ($42^{\circ}16'\text{N}$, $140^{\circ}36'\text{E}$) from December 2012 to June 2013 and from December 2013 to June 2014. Hatched areas represent the sea floor. Dashed lines indicate the dates on which the maximum depth layers were observed.

m との水・塩分の差が 1 以上異なるデータを除外して、それ以下の差を示した最も浅い水深の値で代用した。

結 果

噴火湾定点における水温・塩分・海水密度の季節変化

噴火湾の定点観測の結果、2013 年、2014 年ともに、12 月には表層を除いて高温 ($8.1\text{--}10.2^{\circ}\text{C}$)・高塩分 ($33.60\text{--}33.74$) な津軽暖流水で占められていた (Fig. 4)。1 月には水温が低下したが ($5.9\text{--}6.6^{\circ}\text{C}$)、塩分はほとんど変わらなかったため、海水密度は高くなった ($1.0263\text{--}1.0266 \text{ g cm}^{-3}$)。2 月以降、低温・低塩分な沿岸親潮が表層から流入し、表層の海水密度はやや低下した。4 月以降、表層からの水温上昇、融雪水の流入に伴う塩分低下とともに海水密度は低下し、鉛直的な差が大きくなった結果、6 月には 1–3 月と同程度の密度 ($1.0262\text{--}1.0265 \text{ g cm}^{-3}$) を示す海水は底層にしかみられなくなった。

卵・仔稚魚の比重変化 卵期の比重は I 期 (1.0224 ± 0.00054 ; 平均値 $\pm$ 標準偏差) から V 期 ($1.0206 \pm$

0.00124) まで次第に低下し、ふ化直前の V+ 期に高くなった (1.0245 ± 0.00056 ; Fig. 5a)。噴火湾内で卵が採集される 12–3 月⁷⁾の全層の海水の密度の範囲 ($1.0257\text{--}1.0267 \text{ g cm}^{-3}$) は、常に卵の比重よりも高かった。

仔稚魚期の比重は卵黄囊仔稚魚期 (Y 期) に最も高く (1.0327 ± 0.00013)、屈曲前前期 (EP 期) に仔稚魚期を通じて最も低く (1.0270 ± 0.00188)、その後発育とともに高くなった (Fig. 5b)。Y 期の比重は、仔魚がプランクトンネットで採集される 1–4 月¹¹⁾における両年の噴火湾の海水密度の平均値 ($1.0266 \pm 0.00012 \text{ g cm}^{-3}$; 2013 年, $1.0263 \pm 0.00023 \text{ g cm}^{-3}$; 2014 年) に比べて、有意に高かった (一元配置の分散分析, 両年とも $p < 0.001$)。一方、EP 期の比重の平均値と噴火湾の 1–4 月の海水の密度の間に有意差は認められなかったが ($p = 0.22$; 2013 年, $p = 0.18$; 2014 年), それ以降の発育段階との間には有意差が認められた (いずれも $p < 0.001$)。

Fig. 5 Specific gravities of *Hippoglossoides dubius* eggs at six developmental stages (a) and of larvae at seven developmental stages and of juveniles (b). Sample sizes are provided above each developmental stage. Solid lines indicate the ranges of sea-water densities observed in Funka Bay from December to March 2013 (1.0258–1.0267 g cm⁻³) in (a) and from January to April 2013 (1.0263–1.0267 g cm⁻³) in (b), while dashed lines indicate these ranges from December to March 2014 (1.0257–1.0266 g cm⁻³) in (a) and from January to April 2014 (1.0257–1.0266 g cm⁻³) in (b).

Fig. 6 Relationship between water temperature and the number of days taken for at least 50% of the total sample to reach each developmental stage. Regression lines are shown with the single formula $y_{i,t} = 2.02 \cdot \exp(-0.156t - 0.039i) \cdot i^{1.81}$, where t is the rearing water temperature and i is the numeral for each developmental stage (i.e. 1–6). Egg embryonic stages I–V are explained in the legend of Fig. 2, while the sixth developmental stage ($i=6$) is hatching. Note: Stage V+ was not recorded.

水温と卵発生段階の関係 1°C区(実測: $1.1 \pm 0.21^\circ\text{C}$), 3°C区 ($3.1 \pm 0.16^\circ\text{C}$), 6°C区 ($5.9 \pm 0.19^\circ\text{C}$), 9°C区 ($9.0 \pm 0.11^\circ\text{C}$), 12°C区 ($12.0 \pm 0.33^\circ\text{C}$) を設けて, 水温と卵発生速度の関係を調べた。受精から各発育段階まで達する時間は本研究の範囲では高温ほど短く, 50%の個体がふ化するまでの日数は1°C区では35日, 3°C区では25日, 6°C区では16日, 9°C区では10日, 12°C区では7日であった (Fig. 6, Table 1)。各発育段階における受精後日数 ($y_{i,t}$; 日) と水温 (t ; $^\circ\text{C}$) の関係は, 以下の式で表された。

$$y_{i,t} = 2.02 \exp(-0.156t - 0.039i) \cdot i^{1.81} \quad (n=30, r^2=0.987, p<0.001)$$

噴火湾内で卵が採集される12-3月¹¹⁾の水深20mで浅い水温を式に当てはめてふ化に要する日数を推定すると, 12月上旬は8.3-11.6日, 3月上旬は28.2-30.9日であった。

水温と卵黄吸収完了までの発育速度 どの水温区でも, 仔魚はふ化後, 卵黄吸収完了直前もしくは同時くらいに摂餌を開始した。各試験区の平均水温および卵黄吸収完了までの日数は, 1°C区(実測: $1.3 \pm 0.51^\circ\text{C}$) がふ

化後22日, 3°C区 ($3.2 \pm 0.13^\circ\text{C}$) がふ化後12日, 6°C区 ($6.1 \pm 0.13^\circ\text{C}$) がふ化後6日, 9°C区 ($8.9 \pm 0.25^\circ\text{C}$) および12°C区 ($12.3 \pm 0.06^\circ\text{C}$) がふ化後3日であった (Fig. 7)。水温とふ化から卵黄吸収完了までの日数の関係は以下の式で表された。

$$D_y = 41.0 / (t + 0.55) \quad (n=5, r^2=0.988, p<0.01)$$

ここで, t は水温 ($^\circ\text{C}$), D_y は仔魚が卵黄を吸収するまでの日数を示す。生物学的零度 (t_0) は -0.55°C と推定された。

噴火湾で主に仔魚が採集される1-4月¹¹⁾の水温を式に当てはめると, 卵黄を完全に吸収するまでの期間は, 仔魚の出現の序盤にあたる1月中旬には5.7-6.4日, 中盤にあたる3月上旬には7.8-17.5日, 終盤にあたる4月には8.5-15.5日と推定された。

考 察

アカガレイの受精卵の比重は発生とともに変化し, カタクチイワシ *Engraulis japonicus*³⁰⁾ やヒラメ *Paralichthys olivaceus*²⁷⁾ 同様, ふ化直前に卵の比重が増加する傾向を示した。しかし, 噴火湾の海水密度はふ化直前のアカガレイ卵の比重より高いため, 本種の卵は全発生段階において, 表層近くに分布するものと考えられた。

日本海若狭湾では, 本種の発生初期の卵は水深100-200mの中底層に, 中期・後期の卵および仔稚魚は水深100m以浅の上層に分布することが知られている。¹⁸⁾ アカガレイ卵が採集された同海域の100m以浅の水温・塩分データ³¹⁾ から海水密度を計算すると, $1.0263-1.0268 \text{ g cm}^{-3}$ の範囲にあり, 噴火湾と同程度であり, 卵は発生とともに浮上していることから, 本研究の比重測定結果は若狭湾でも類似した値を示すことが考えられる。

Fig. 7 Relationship between the mean water temperature and the number of yolk-sac absorption days (D_y) after hatching. This relationship is explained by the equation $D_y = 41.0 / (t + 0.55)$, where t is the water temperature.

Table 1 Number of days required for at least 50% of the total sample ($y_{i,t}$) of *Hippoglossoides dubius* to reach each embryonic stage

Rearing water temperature ($^\circ\text{C}$)	Embryo stage					
	I	II	III	IV	V	Hatching
$1.1 \pm 0.21^*$	0	6	11	17	27	35
$3.1 \pm 0.16^*$	0	6	7	14	18	25
$5.9 \pm 0.19^*$	0	3	5	8	10	16
$9.0 \pm 0.11^*$	0	3	4	6	7	10
$12.0 \pm 0.33^*$	0	2	3	4	6	7

* mean $\pm$ standard deviation.

卵黄囊仔魚期（Y 期）の比重は噴火湾の海水密度よりも高く、沈降する性質があることがわかった。マガレイ *Pseudopleuronectes herzensteini* の卵黄囊仔魚は、卵よりも深い 30 m 前後に出現する。³²⁾ マガレイと同様に、アカガレイも形態的に卵よりも脆弱で、遊泳力に乏しい卵黄囊仔魚が擾乱の生じやすい表層を避けるために沈降する³²⁾ものと考えられた。またスケトウダラ *Gudus chalcogrammus*（以前の *Theragra chalcogramma*³³⁾）と同様に、^{34,35)} 少なくとも卵黄囊仔魚期の初期には環境中よりも高い比重を維持することで沈降し、摂餌や被食回避行動が可能になる前に表層へ浮上するリスクを回避しているのかも知れない。仔魚の比重はその後、卵黄吸収とともに低下し、屈曲前前期（EP 期）の比重（ 1.0270 ± 0.00188 ）は噴火湾の海水密度（ $1.0266 \pm 0.00012 \text{ g cm}^{-3}$ ）とほぼ同様であったことから、噴火湾ではわずかな海水比重の変化や仔魚の遊泳行動が鉛直分布を変化させる要因となり、浸透圧調節による比重調整²²⁾によっても分布層の調節がしやすく、結果として特定の水深層で浮遊を継続するのに遊泳コストをほとんど必要としないと考えられた。一方、屈曲前後期（LP 期）以降の仔魚は発育とともに高比重となるため、噴火湾では浮上遊泳しない限り沈降することが予想された。

これまでにアカガレイの種苗生産試験では、9–13°C の範囲では高水温ほど成長が早いことが明らかにされている。²⁰⁾ 本研究では、これより低水温を含む 1.3–12.3°C でふ化から卵黄を完全に吸収するまでの期間を調べ、同じく高水温ほど高成長を示すことを確認した。

噴火湾では、水温が低下する（2013 年、2.3–8.9°C；2014 年、1.8–10.3°C）産卵期後期ほど卵の発生時間が長くなり、仔魚の卵黄吸収までの日数も産卵時期によって大きく異なることがわかった。従って水温の年変動による各発育期間の差がアカガレイの輸送過程に大きく影響している可能性がある。また比重変化によって、分布層が変化することが予想されるため、生息水深によって流向・流速が異なると、輸送過程も大きく変化し得る。多層モデルを用いた吹送流の実験では、0–10 m では風の吹き去る方向に対して右向きのエクマン輸送が形成され、南向きの流れが生じることが示されている（Fig. 1b）。¹⁶⁾ 噴火湾の南側に輸送された仔魚のうち、そのまま下層の冬季噴火湾水まで沈降すると、沿岸親潮の流入に伴う冬季噴火湾水の下層からの流出によって湾外に輸送されてしまうことから（Fig. 1a）、¹¹⁾ 海水の密度よりも高い比重を示す屈曲前後期（LP 期）以降は能動的に遊泳して上層に留まらなと湾外へ流出する割合が高くなると予想される。一方、湾内北側 10 m 以深に形成される時計回りの循環流は、湾外から沿岸親潮が流入する効果もあって、卵・仔魚を湾内に留める効果を持つと考えられる。今後は、本研究で得られた水温と発生・発育

速度の情報、採集地点の卵・仔魚の発生・発育段階および流向・流速データから、産卵場や仔魚の生残を大きく左右すると考えられる摂餌開始期など生活史初期の分布様式の年変化と卓越年級群発生との関係を明らかにする必要がある。

謝 辞

本研究を行うにあたり、野外での標本の採集および海洋観測において多大な御協力を頂いた北海道大学水産学部附属練習船うしお丸亀井佳彦船長をはじめ、乗組員の方々に厚く御礼申し上げます。実験器具類を貸与していただいた同大学院水産科学研究院向井 徹教授、函館頭足類科学研究所桜井泰憲所長、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター教員山本 潤博士に対して厚く御礼申し上げます。野外調査に御協力頂いた同大学院水産科学院資源生産学教室大学院生諸氏および 4 年生諸氏に深く感謝いたします。なお本研究の一部は科学研究費補助金基盤研究（C）（課題番号 20580189, 25450269）によって行われた。

文 献

- 1) Hjort J. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. perm.int Explor. Mer.* 1914; **20**: 1–228.
- 2) Houde ED. Fish early dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Sym.* 1987; **2**: 17–29.
- 3) 坂本一男. アカガレイ. 「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; 336.
- 4) Kimura M, Takahashi T, Takatsu T, Nakatani T, Maeda T. Effects of hypoxia on principal prey and growth of flathead flounder *Hippoglossoides dubius* in Funka Bay, Japan. *Fish. Sci.* 2004; **70**: 537–545.
- 5) 高津哲也, 亀井佳彦, 中屋光裕, 小林直人, 鈴木孝太, 田村純一, 折野和樹. 噴火湾における底生生物資源と漁場環境に関する研究Ⅲ 底生生物資源の変動, 平成 27 年度北水協会報告書, 公共財団法人北水協会, 札幌. 2016; 70–82.
- 6) 鈴木孝行. 幼稚仔, 海況調査. 昭和 57 年度北海道立函館水産試験場事業報告書, 北海道立函館水産試験場, 函館. 1983; 15–22.
- 7) Yokoyama S, Maeda T, Takahashi T, Nakatani T, Matsushima H. Annual life cycle of adult *Hippoglossoides dubius* in Funka Bay, Hokkaido. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1991; **57**: 1469–1476 (in Japanese with English abstract).
- 8) テ・ア・ベルツェフ・オストロウモフ. 付録極東海域におけるカレイの卵, 前稚魚および稚魚の分類学的特徴と検索表. 極東産カレイ類の繁殖と発育 (平野義見訳) 水産庁, 東京. 1973; 677–690.
- 9) Nakatani T, Maeda T, Sugimoto K, Takatsu T, Takahashi T. Possible causes of annual change in the year class strength of flathead flounder *Hippoglossoides dubius* (Pisces, Pleuronectiformes) in Funka Bay, Hokkaido. *Bull. Jpn. Soc. Oceanogr.* 2002; **66**: 216–223.
- 10) 高津哲也. カレイ類の年級群強度の経年変化とその要因. 月刊海洋 2004; **36**: 761–765.

- 11) 宮本孝則, 高津哲也, 中谷敏邦, 前田辰昭, 高橋豊美. 北海道噴火湾およびその沖合におけるアカガレイ卵・稚仔の分布と食性. 水産海洋研究 1993; **57**: 1-14.
- 12) 橋本雄太郎, 前田晃子, 大野雄介, 鹿野陽太, 高津哲也. 噴火湾におけるアカガレイおよびイシガレイ仔魚の食性. 日本プランクトン学会報 2011; **58**: 165-177.
- 13) Bailey KM, Nakata H, van der Veer HW. The planktonic stages of flatfishes: physical and biological interactions in transport processes. In: Gibson RN (ed). *Flatfishes. Biology and Exploitation*. Blackwell, Oxford. 2005; 94-114.
- 14) 大谷清隆, 木戸和男. 噴火湾の海洋構造. 北海道大学水産学部研究彙報 1980; **31**: 84-114.
- 15) 大谷清隆. 噴火湾の水塊交代について. 沿岸海洋研究ノート 1979; **17**: 50-59.
- 16) 清水 学, 磯田 豊. 冬季噴火湾におけるスケトウダラ卵の輸送過程. 水産海洋研究 1997; **61**: 134-143.
- 17) 永澤 亨. 山陰沿岸におけるアカガレイの産卵場. 漁業資源研究会議北日本底魚部会報 1993; **26**: 19-25.
- 18) 安達辰典. 若狭湾におけるアカガレイ *Hippoglossoides dubius* の卵および稚仔魚の鉛直分布. 日本海ブロック資源研究会報告 (平成 15・16 年度), 日本海区水産研究所, 新潟. 2006; 27.
- 19) 藤原邦浩, 上田祐司. 平成 27 (2015) 年度アカガレイ日本海系群の資源評価. 平成 27 年度我が国周辺水域の漁業資源評価 (魚種別系群別資源評価・TAC 種以外) 第 3 分冊, 水産庁増殖推進部, 東京. 2016; 1674-1692.
- 20) 増田恵一, 金尾博和, 杉野雅彦, 川村芳浩, 魚住香織. アカガレイ種苗生産試験で得られた初期生態の知見. 日本海ブロック資源研究会報告 (平成 17・18 年度), 日本海区水産研究所, 新潟. 2008; 24.
- 21) 松田泰平, 田村亮一. その他の魚種に関する先導的種苗生産技術開発 (アカガレイ). 平成 26 年度道総研栽培水産試験場事業報告書, 地方独立行政法人北海道立総合研究機構水産研究本部栽培水産試験場, 室蘭. 2016; 11-13.
- 22) Aritaki M, Tanaka M. Morphological development and growth of laboratory-reared slime flounder *Microstomus achne*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2003; **69**: 602-610 (in Japanese with English abstract).
- 23) Yokota T, Nakagawa T, Murakami N, Chimura M, Tanaka H, Yamashita Y, Funamoto T. Effects of starvation at the first feeding stage on the survival and growth of walleye pollock *Gadus chalcogrammus* larvae. *Fish. Sci.* 2016; **82**: 73-83.
- 24) 石田良太郎, 佐藤敦一, 上田吉幸. 初期餌料に栄養強化ワムシを用いたスケトウダラ *Theragra chalcogramma* 仔魚の飼育. 水産増殖 2014; **62**: 111-119.
- 25) Coombs SH. A density-gradient column for determining the specific gravity of fish egg, with particular reference to eggs of the mackerel *Scomber scombrus*. *Mar. Biol.* 1981; **63**: 101-106.
- 26) Greenlaw CF. Backscattering spectra of preserved zooplankton. *J. Acoust. Soc. Am.* 1977; **62**: 44-52.
- 27) Kitajima C, Yamane Y, Matsui S. Developmental changes in specific gravity in the early stages of the Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1994; **60**: 617-623 (in Japanese with English abstract).
- 28) Kitajima C, Yamane Y, Matsui S, Yoshimatsu T. Ontogenetic change in specific gravity in the early stages of the Ayu *Plecoglossus altivelis*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1996; **64**: 822-829 (in Japanese with English abstract).
- 29) Lo NCH. 北米カタクチイワシ卵の水温依存型モデルと受精後経過時間の算出法. 「総産卵量による浮魚類の資源量推定法—北米カタクチイワシへの適用—」(Lasker R 編, 渡辺良朗, 辻 祥子共訳) 東北区水産研究所, 仙台. 1989; 78-93.
- 30) Tanaka Y. Change in the egg buoyancy of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* during embryonic development. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1990; **56**: 165.
- 31) 桑原昭彦, 植田恵司, 鈴木重喜, 坂野安正. 京都府沖合海域における海況の一般的特性について. 京都府立海洋センター研究報告 1979; **3**: 133-141.
- 32) Imura K, Takatsu T, Nanjo N, Kimura O, Takahashi T. Spatial distribution of brown sole *Pseudopleuronectes herzensteini* eggs and larvae in Mutsu Bay, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2004; **70**: 39-47 (in Japanese with English abstract).
- 33) Page LM, Espinosa-Pérez H, Findley LT, Gilbert CR, Lea RN, Mandrak NE, Mayden RL, Nelson JS. *Common and scientific names of fishes from the United States, Canada, and Mexico, 7th edition*. American Fisheries Society Special Publication 34, Bethesda, 2013.
- 34) Davis M, Olla B. Ontogenetic shift in geotaxis for walleye pollock, *Theragra chalcogramma* free embryos and larvae: potential role in controlling vertical distribution. *Env. Biol. Fish.* 1994; **39**: 313-318.
- 35) Olla B, Davis M. Behavioural determinants of distribution and survival in early stages of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*: a synthesis of experimental studies. *Fish. Oceanogr.* 1996; **5**: 167-178.