スケトウダラ稚魚の時刻と照度による行動

藤森 康澄, 塩出 大輔, 馬場 紀彦, 清水 晋, 三浦 汀介

(1997 年 12 月 15 日受付)

Behavior of Juvenile Walleye Pollock *Theragra chalcogramma*
in Relation to Time and IlluminanceYasuzumi Fujimori,^{*1} Daisuke Shiode,^{*1} Norihiko Baba,^{*2}
Susumu Shimizu,^{*1} and Teisuke Miura^{*1}

The following two behavioral experiments were conducted in a small water tank (90×45×30 cm) to examine the characteristics of activity of juvenile walleye pollock. 1) Locomotor activity was observed with an infrared ray sensor under the different light-dark conditions, 12 h light (100 lx) and 12 h dark (<0.1 lx) cycles (LD), 24 h constant dark (DD) and 24 h constant light (LL). 2) Fish behavior to net under different illuminance (0.1, 1.0, 100 lx) was recorded by a CCD camera. The activity of juvenile walleye pollock showed clearly a diurnal rhythm under the LD condition, which gradually decreased after 18:00 and increased after 6:00. However, the particular rhythms such as circadian rhythm were not shown in other conditions. The activity of juvenile walleye pollock was considered to largely depend on illuminance condition. In the experiment with relation to behaviors toward a net, the linear regression coefficient between the cumulative number of passing through the net and elapsed time was nearly constant with various illuminance, while the regression coefficient of the approach to it increased with illuminance. The passing rate, the coefficient of passing/the coefficient of approach decreased gently as illuminance increases. The probability of capture for juvenile walleye pollock by a mid-water trawl was estimated separately at day and night based on the method of Barkley.

キーワード: スケトウダラ, 稚魚, 活動性, 照度, 対網行動, 採集率

スケトウダラは、北太平洋亜寒帯海域における卓越種の1つであり、その生態等についてこれまで国内外を問わず多くの調査・研究がなされている。¹⁾ スケトウダラの調査は稚魚期から成魚期を対象として広く行なわれており、通常、遊泳力を持つ稚魚以上の採集には中層あるいは底層用の曳網類が用いられている。これは、スケトウダラの生息域が成長段階によって中層から底層に広くなるためである。漁具や計量魚探を用いた資源調査では、対象とする魚の生態を把握しておく必要があるのはいうまでもないが、それには水温等の海洋環境や餌生物環境に加えて、生物固有の活動特性を十分考慮する必要がある。そのような特性として、魚の鉛直移動は鰾の体積変化をとめない、魚探によるTSの測定に影響を与えるために、²⁾ 音響調査において主要な問題とされるが、この移動の背景となる魚の日周的な活動変化は、魚の遊泳速度等の変化もともなうため、漁具による採集調査に

も大きな影響を与える。³⁾

中層に生息する稚魚期のスケトウダラの日周的な鉛直移動が顕著であることは、これまでに報告されており、⁴⁾ 水温、光、捕食者の存在などとの関係から論じられている。^{5,6)} これらの報告では光の役割の重要性が示されており、活動性と遊泳水深の日周変化の関係から考察されている。このような活動の日周性には、光や餌などの環境因子への同調による外因性リズム(昼夜リズム)と体内時計による内因性リズム(概日リズム)の2通りがあり、⁷⁾ どちらに強く依存するかはその生物の生態と生活環境との関わりによるところが大きい。⁸⁾ したがって、スケトウダラの稚魚期の活動性を知ることは、資源全体において重要な期間とされる漁獲加入前(〜3才)⁹⁾の生態を調べる上でも重要な知見となると考えられる。

そこで、本研究では、実験室内における恒常環境下

^{*1} 北海道大学水産学部 (Faculty of Fisheries, Hokkaido University, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan).
^{*2} 京急油壺マリンパーク (Keikyū Aburatsubo Marine Park, Miura, Kanagawa 238-0225, Japan).

(恒常明, 恒常暗環境) での行動観察により, 稚魚期のスケトウダラの概日リズムの有無を調べるとともに, 異なる照度条件下でのスケトウダラの網に対する行動の変化から, 行動への照度の影響を調べることを目的とした。また, これらの結果をもとに, スケトウダラ稚魚を曳網漁具により採集する場合の採集率への活動性の影響について, Barkley¹⁰⁾の採集率のモデルをもとに考察を行なった。

実験方法

活動性実験 実験魚として北海道南茅部沖の小型定置網で採集された着底前のスケトウダラの当歳魚(平均全長9 cm)を用いた(以後スケトウダラ稚魚とする)。実験魚は採集後, 泰東製網株式会社函館工場内に設置された大型循環水槽に1ヶ月間蓄養された後, 大学内の実験室に設置された水槽に移されてさらに1ヶ月間馴致された。実験には90×45×30 cmのガラス水槽を使用した(Fig. 1(a))。水槽周囲には外部からの刺激を与えないため白色の覆いを施し, 水槽中央部の前背面に実験魚の通過を検知するための赤外線光電スイッチのセンサー(最小記録間隔0.5 sec)を設置した。センサーの信号記録はペンレコーダーにより行われた。また, ろ過循環器からの水流の影響を避けるとともに, 水槽中央部通

過時に必ずセンサー前を通過させるようにするため, 底より10~12 cmの高さに水流循環用に多数の穴(直径5 mm)を有する仕切り板を設置し, 水槽の底面側を実験区域とした。この水槽に実験魚1尾を放流して24時間馴致した後に, 明期を6:00-18:00, 暗期を18:00-6:00とする明暗(LD), さらに, 恒常明(LL), 恒常暗(DD)の3種類の環境条件について24時間を1サイクルとして連続72時間の通過記録を行なった。ペンレコーダーの記録回数を30分毎に集計し, これを活動量とした。各実験の終了ごとに, 活動を通常の周期に戻すため明暗(LD)環境を4日間与え, 次の条件の実験を行った(Table 1)。実験中に実験魚が衰弱あるいは死亡した場合には, その実験魚を新しいものと入れ替え24時間の馴致を行った後に再実験を行った。なお, 馴致中はハロゲン灯の間接光により照度100 lx(水槽前面部において計測)として明暗(LD)条件と同様の時刻帯で昼夜サイクルを与えた。また, 明暗(LD)での明期および恒常明(LL)での照度も同様に100 lxとした。恒常暗(DD)では無灯とし水槽周囲を暗幕で完全に遮断した。この時の照度は0.1 lxであった。照明はいずれの場合も間接照明であり, 照度は水槽前面部での値である。また, 実験期間中の水温は7~9℃であっ

Table 1. Experimental conditions of locomotor activity

Exp.	Day	Condition*	Illuminance (lx)	Record (IR sensor)
Breeding	1 month	LD	0, 100	
Light and dark	1	LD	0, 100	○
	2	LD	0, 100	○
	3	LD	0, 100	○
	4	LD	0, 100	
	5	LD	0, 100	
	6	LD	0, 100	
	7	LD	0, 100	
Constant dark	8	DD	0	○
	9	DD	0	○
	10	DD	0	○
Constant light	11	LD	0, 100	
	12	LD	0, 100	
	13	LD	0, 100	
	14	LD	0, 100	
	15	LL	100	○
	16	LL	100	○
	17	LL	100	○

* : LD, 12h light-12h Dark cycle; LL, constant light; DD, constant dark.

Fig. 1. Schematic diagram of the water tank, (a) shows the apparatus of the experiment of locomotor activity, (b) shows that of behavior toward net.

た。

対網行動実験 実験水槽の概要を Fig. 1(b)に示した。実験には活動性実験と同じ水槽を用いた。水槽中央部に塩化ビニルパイプをフレームとした網パネル（無色ナイロン・モノフィラメント1.5号糸，目合41mm）を設置し，スケトウダラ稚魚の対網行動を記録した。なお，フレームがφ15mmと比較的太いため，フレームのみを設置した水槽に実験魚2尾を放流して24時間馴致を行った。実験開始直前にこのフレームを網地の張ってあるものと交換した。実験時の水面照度はハロゲン灯の間接光により0.1, 1.0, 100 lxの3段階とした。各条件での実験時間は1時間として1日に1条件の実験を行なった。全ての実験で実験時刻を14:00-15:00とし，全ての照度条件について実験が終わった後，実験魚を新たなものと入れ替え実験ごとに数日の間隔をおいて各条件あたり計3回の実験を行った。実験中はCCDカメラによる撮影により実験魚の行動をビデオに記録した。なお，0.1 lxの場合のみカメラによる撮影が困難であったため目視による観察を行った。網目の通過回数と網から実験魚の1身長以内の範囲への侵入回数（以後接近回数とする）を記録されたビデオ画像から5分ごとに計測した。実験中の水温は先の実験と同様に7~9℃であった。

結果と考察

活動性 明暗（LD）での活動量と時刻との関係を Fig. 2に示す。活動量は，2, 3日目に比べて1日目で多少多くなっているが，活動はいずれの日においても6:00頃から活発になり，その後12:00頃に一度減少傾向を示しながらも22:00頃まで続いた。照明のスイッチが入る6:00と活動の始まる時刻がほぼ一致していることから，照度が活動の同調因子として働いていることが推察できる。また，消灯した18:00以後も活動量は徐々に減少しながらも22:00頃まで維持された。この傾向は，実線で示した移動平均値の変化からよくわかる。日周期における明け方の急激な活動の開始と夕方での緩やかな活動量の減少はゴマサバ *Pneumatophorus tapejnocephalus* の稚魚¹¹⁾などでも観察されている。

つぎに恒常暗（DD）の結果を Fig. 3に示す。1日目の場合，暗条件とした12:00直後から活動量が徐々に減少したが，3:00から10:00の間で明暗（LD）時のような活動量の増加が見られた。しかし，2日目ではそのような傾向はまったく見られなかった。さらに，3日目では特定の活動の変化がないのに加えて，活動量も大きく減少した。

Fig. 4は恒常明（LL）の結果である。1日目では全時刻にわたり明暗（LD）のときに比べて活動量が増加

Fig. 2. Locomotor activity in 24-hour periods of juvenile walleye pollock in LD condition, 12-hour light-12-hour dark cycle.

する傾向が見られた。活動量は，23:00-2:00と6:00-8:00頃に減少するが，明暗（LD）の時とはまったく傾向が異なった。2日目においても活動量は全体的に多かった。また，活動量は16:00-23:00の間で減少を示した。さらに，3日目には15:00をピークとしてその後徐々に減少し，22:00以後では変化が見られなかった。この活動量の減少は，休止期がないまま激しい活動を継続したことにより疲労したためと考えられる。

一般に，内因性リズムが強い魚種では，恒常条件下においても特定の活動周期が維持されたまま位相が徐々に移動（Free run）してゆく場合が主であるが，本実験の結果にはそのような現象は認められなかった。恒常明（LL）では活動量の減少する時刻帯が見られたが，1日目と2日目で減少する時刻帯の違いが大きく，位相が徐々に移動しているとは判断できない。したがって，スケトウダラ稚魚の活動には内因性リズムがあまり関与しておらず，むしろ照度の活動に対する同調因子としての役割が非常に大きいことが推測される。すなわち，スケトウダラ稚魚の活動は概日リズムではなく昼夜リズムに依存していると判断される。これは，着底前のスケトウ

Fig. 3. Locomotor activity in 24-hour periods of juvenile walleye pollock in DD condition, constant dark.

ダラ稚魚の昼夜での鉛直移動が光に強く依存した活動の変化によるものと推測する Olla and Davis⁶⁾の報告を支持するものである。

対網行動への照度の影響 1回目の実験における経過時間に対する実験魚の網への接近、および網目通過の累積回数を代表例として Fig. 5 に示す。図中の実線は各照度における2尾あたりの接近、通過回数と経過時間との回帰直線である。また、Table 2 に全ての実験での接近、通過における直線の回帰係数とそれぞれの相関係数を示した。0.1, 1.0, 100 lx のいずれの場合においても、接近、通過は Fig. 5 に見られるように、時間に対して直線的に増加した。2, 3 回目の実験についても、Table 2 に示した回帰における相関係数から明らかなように同様の傾向であった。これらの回帰係数は単位時間あたりの接近、通過の回数を表す。したがって、接近ではこの回帰係数を照度に対する活動量の指標と考えることができる。Table 2 から接近の係数は照度の上昇にともない増加していることがわかる。一般にダラ科の魚の索餌は視覚への依存が強いと考えられていることから、¹²⁾ 活動の照度に対する強い依存も理解できる。

Fig. 4. Locomotor activity in 24-hour periods of juvenile walleye pollock in LL condition, constant light.

一方、通過での回帰係数には照度の変化による特定の傾向は見られないものの、通過回数は平均して接近回数の3~4割程度であった。また、100 lx での実験においても、網目を通さないものの網地に接触する行動がしばしば観察された。藤森ら¹³⁾のニジマスに関する結果では、通過での係数は照度増加にともない大きく減少した。このような点から考えると、スケトウダラ稚魚の障害物に対する警戒はニジマスなどに比べれば非常に弱いものと思われる。井上¹²⁾は網に接近する型の魚は底層性魚類に多いと述べており、このことから、スケトウダラがそのような性質を持っていることは十分考えられる。

採集率への活動性の影響 Suuronen and Wallace¹⁴⁾は、トロール網からのニシンの逃避において、網前方での逃避は昼間に多いが、身網からの逃避は夜間多くなると報告している。これは、夜間では身網内において網地が見えにくいために警戒が弱まった結果と考えられている。本研究のスケトウダラ稚魚の場合、網に対する警戒があまり強くないと推測されることから、着底前のスケトウダラを中層トロール等で漁獲する場合、昼夜での身

網内からの逃避頻度には大きな差が生じないと予想される。中谷・前田¹⁵⁾は、スケトウダラ稚魚の昼間採集において大型個体の逃避の可能性を示唆したが、これは、網前方からの逃避が活動の活発さに比例すると考えれば、理解できる。

以上のことをふまえて、Barkley⁴⁾が示した採集率のモデルに基づいて、漁具に対するスケトウダラ稚魚の網前方からの逃避行動と採集率の関係について考察する。

Fig. 5. Cumulative number of approach and passing to net with elapsed time under the different illuminance conditions.

次式は Barkley が示した採集率の式である。

$$P_c = \left(1 - \frac{U_e X_0}{R \sqrt{U^2 - U_e^2}} \right)^2 \quad (1)$$

ここで、 P_c は採集率であり、 R はネットの半径、 U は曳網速度、 U_e は逃避の遊泳速度、そして X_0 は網を視認してから行動を起こす距離(反応距離)である。ここで、遊泳速度は直接に活動の日周性の影響を受けて変化するものと思われる。また、反応距離は主に視覚を主体とした刺激の影響に依存し、対象物の大きさと明るさともなう対象物のコントラスト等によって変化すると思われる。したがって、反応距離 X_0 はこれら2つの要因の関数として表されるであろう。ただし、ここでは反応距離 X_0 はある範囲を持つとだけ解釈する。また、活動の活発さは逃避速度 U_e にのみ関わると考える。したがって、(1)式は以下のように表すことができる。

$$P_c = \left(1 - \frac{\alpha U_e X_0}{R \sqrt{U^2 - \alpha U_e^2}} \right)^2 \quad (2)$$

ここで、 α は活動率であり、最も活発な状態で $\alpha=1$ とする。

Fig. 2の1日目の結果より概して6:00-22:00を活動期、22:00-6:00を休止期とすると、それぞれでの30分あたりの平均活動量は活動期で10.37、休止期で1.38であり、活動期を1とすると休止期では0.13となる。Tsuda and Sakamoto¹⁶⁾によるマダイ仔魚の遊泳速度の測定結果にもとづく昼夜での比がおよそ1:0.5程度であることを考えると、巡航型ではないスケトウダラの場合では先の比率は妥当な値と思われる。ここでの活動の比率は遊泳速度から直接算出したものではないが、スケトウダラ稚魚が水槽内をランダムに泳ぎ回っていたとすれば、この比率は遊泳速度の違いを代表しているものと考えられる。そこで、これらの結果をもとに体長90 mmのスケトウダラについて(2)式を用いて活動期と休止期の採集率の推定を試みる。

まず、着底前のスケトウダラ稚魚を対象として中層での曳網漁具の利用を前提とし、小規模なものから中型規

Table 2. Coefficient of linear regression between elapsed time and cumulative number of approach to net and passing, and rate from both coefficients

Illuminance (lx)	(a) Approach			(b) Passing			Passing rate, (b)/(a)		
	No. 1	No. 2	No. 3	No. 1	No. 2	No. 3	No. 1	No. 2	No. 3
0.1	1.26 (0.96)	0.70 (0.80)	1.24 (0.95)	0.58 (0.94)	0.31 (0.86)	0.63 (0.96)	0.46	0.44	0.51
1.0	2.45 (0.98)	1.39 (0.97)	1.30 (0.99)	1.07 (0.98)	0.41 (0.96)	0.58 (0.97)	0.44	0.30	0.45
100	3.76 (0.99)	1.62 (0.97)	1.39 (1.00)	1.17 (0.95)	0.48 (0.94)	0.55 (0.98)	0.31	0.30	0.40

Parentheses: correlation coefficient.

Fig. 6. Probability of capture for juvenile walleye pollock of 90 mm length by a mid-water trawl at day and night, which was estimated by Barkley's method (Barkley, 1972).

模のものを考え、5～30 mの網口直径の網による曳網速度3ノットでの採集を想定する。反応距離 X_0 については、Zhang and Arimoto¹⁷⁾がスケトウダラの眼の形態学的特性から推定した対象物の視認距離における体長100 mmでの値を参考として、200～1300 cmの範囲とする。この値は、ある範囲の大きさの対象物に対して、魚が対象物を十分視認することができる照度環境と水の透明度を前提として求められたものである。実際には、視認する対象物のコントラストや輝度が照度によって変化するため、この反応距離は夜間ではさらに短くなることも考えられる。スケトウダラ稚魚の遊泳速度については、Ryer and Olla¹⁸⁾が摂餌時においておよそ1.0–2.2 L (体長60–75 mm)であることを示した。そこで、先の範囲の最大値である2.2 Lを採用し、逃避速度を体長90 mmに対して198 mm/secとする。逃避速度に関してWebb and Corolla¹⁹⁾の推定したカタクチイワシ *Engraulis mordax* の例を見ると、捕食者からの逃避時の平均速度は通常時に比べて4～5倍程度増加していることから、スケトウダラ稚魚においても2.2 Lを上回る可能性が考えられるが、これについては、今後さらに調査を要するところである。

以上のパラメータ値を用いて算出した採集率をFig. 6に示す。採集率の反応距離にともなう変化を見ると、昼間の採集率は反応距離の増加にともなって指数的に大きく減少した。しかし、夜間の場合では減少の傾向は非常に緩やかであり、特に網口直径が30 mの場合には反応距離に関わらずほぼ100%に近い採集率となる。最も小さい5 mの網口直径の場合の値について比較すると、反応距離が200 cmの時に採集率は昼間で0.75、夜

間で0.97と高い。一方、反応距離が1300 cmの場合では、夜間の採集率は0.79であるが、昼間は0.03と大幅に減少してしまう。

先に述べたように反応距離が照度で変化するのであれば、昼夜での距離は当然異なることになり、両者での採集率の差はこれ以上に大きくなることが予想される。このことから、体長90 mm前後のスケトウダラ稚魚の昼間における採集は、小規模の網ではあまり期待できないものと考えられる。Barkleyの理論はフレームネットを想定したものであるため、ここでの結果はあくまでも指標である。しかし、スケトウダラ稚魚をトロール網により採集する場合、特に使用する漁具の規模が大きくない限り、昼夜での採集率に大きな差が生じうることを十分考慮する必要がある。

本研究を行うにあたり、実験魚の飼育に協力していただいた泰東製網株式会社函館工場長中山豊光氏ならびに同開発室の方々に心より謝意を表する。

文 献

- 1) 桜井泰憲, 三宅秀男: 亜寒帯海洋の物理・化学環境変動とスケトウダラの再生産機構の応答 (噴火湾をモデル海域とするHUBEC計画の背景). 海の研究, 3, 303–308 (1994).
- 2) 坂本 亘: 仔稚魚の日周活動リズムと生残り過程, 「水産動物の日周活動」(羽生 功, 田畑満生編), 恒星社厚生閣, 東京, 1988, pp. 101–116.
- 3) 森 慶一郎: 魚類プランクトンの定量的採集方法. 漁業資源研究会議報, 22, 29–52 (1981).
- 4) K. M. Bailey: Interaction between the vertical distribution of juvenile walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the eastern Bering Sea, and cannibalism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 53, 307–311 (1989).
- 5) B. L. Olla and M. W. Davis: Behavioral responses of

- juvenile walleye pollock *Theragra chalcogramma* Pallas to light, thermoclines and food: possible role in vertical distribution. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **135**, 59–68 (1990).
- 6) S. M. Sogard and B. L. Olla: Effects of light, thermoclines and predator presence on vertical distribution and behavioral interactions of juvenile walleye pollock, *Theragra chalcogramma* Pallas. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **167**, 179–195 (1993).
 - 7) 井深信男: 行動の時間生物学. 朝倉出版, 東京, 1990, pp. 181.
 - 8) 西 源二郎: ホンベラとオハグロベラの運動活動リズム. 魚類学雑誌, **36**, 350–356 (1989).
 - 9) K. M. Bailey and S. Spring: Comparisons of larval, age-0 juvenile and age-3 recruit abundance indices of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the western Gulf of Alaska, *ICES J. Mar. Sci.*, **49**, 297–304 (1992).
 - 10) R. A. Barkley: Selectivity of towed-net samplers. *Fish. Bull.*, **70**, 799–819 (1972).
 - 11) G. Kawamura: Diurnal rhythm of the swimming activity of the juvenile spotted mackerel *Pneumatophorus tapej-nocephalus*. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.*, **20**, 91–97 (1971).
 - 12) 井上 実: 魚の行動と漁法, 恒星社恒星閣, 東京, 1978, pp. 211.
 - 13) 藤森康澄, 東海 正, 松田 皎: 水槽実験におけるニジマス日周活動と照度の刺網漁獲に及ぼす影響. 日水誌, **60**, 577–583 (1995).
 - 14) P. Suuronen, E. Lehtonen, and J. Wallace: Avoidance and escape behaviour by herring encountering midwater trawls. *Fish Res.*, **29**, 13–24 (1997).
 - 15) 中谷敏邦, 前田辰昭: 噴火湾およびその周辺海域におけるスケトウダラ稚魚の分布と移動. 日水誌, **53**, 1585–1591 (1987).
 - 16) R. Tsuda and W. Sakamoto: Analysis of changes in swimming modes during the growth of yolk-sac larvae, *Pagrus major*. *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.*, **49**, 829–837 (1983).
 - 17) X. M. Zhang and T. Arimoto: Visual physiology of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in relation to capture by trawl nets. *ICES Mar. Sci. Symp.*, **196**, 113–116 (1993).
 - 18) C. H. Ryer and B. L. Olla: Altered search speed and growth: social versus independent foraging in two pelagic juvenile fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **153**, 273–281 (1997).
 - 19) P. W. Webb and R. T. Corolla: Burst swimming performance of northern anchovy, *Engraulis mordax*, larvae. *Fish. Bull.*, **79**, 143–150 (1981).