

博士論文

マダイおよびヒラメの成育場利用と 種苗放流技術に関する研究

令和2年10月

山田 徹生

目 次

第1章 緒言	1
第2章 ヒラメの成育場利用	3
2-1 生活史初期の生き残り と 加入機構 (レビュー)	3
2-2 成育場における餌利用 と 成長	29
第3章 マダイの種苗放流技術	55
3-1 放流魚の行動, 分布および個体数変化	55
3-2 生残を高める放流技術	69
第4章 総合考察	83
要約 (Summary)	90
謝辞	92
引用文献	94

第1章 緒言

ヒラメ *Paralichthys olivaceus* は、カレイ目 Pleuronectiformes カレイ亜目 Pleuronectoidei ヒラメ科 Paralichthyidae に属し、日本、朝鮮半島および東シナ海沿岸にわたって広く分布する(落合・田中, 1986)。マダイ *Pagrus major* は、スズキ目 Perciformes スズキ亜目 Percoidei タイ科 Sparidae に属し、北海道東部・北部や琉球列島を除く日本の各地、朝鮮半島南部・東シナ海・南シナ海・台湾にわたって広く分布する(落合・田中, 1986)。両種は我が国の重要な漁獲対象種であり、国内各地において大規模な人工種苗放流事業が展開されている極めて重要な栽培漁業対象種でもある。我が国においてマダイでは1962年に、ヒラメでは1979年に人工種苗放流が初めて行われて以来、それぞれ58年、41年が経過した。栽培漁業を目的とした全国の種苗放流尾数は、2017年においてマダイでは906万尾、ヒラメでは1,932万尾となっている(水産研究・教育機構, 2019)。

ヒラメの資源管理を適正に行い、本種漁業を安定的で持続的なものにしていくためには、加入量水準を予測して適正な漁獲量を決めることが望ましい。その加入量水準を予測するために、どのような機構によりその年の年級群の豊度が決まるのかを明らかにすることが重要である。対象種の加入量変動機構や加入機構の解明は、資源管理の推進はもとより、種苗放流技術の高度化を考える上で、重要かつ基盤的な情報になると考えられる。しかしながら、加入量変動機構に関する研究成果はいずれの魚種においても不足している。例えば、ヒラメ太平洋北部系群では10年に1, 2度程度の卓越年級群の発生が知られているが(渡邊・藤田, 2000)、この機構や要因はまだよく分かっていない。種苗放流では天然資源を減らすことなく人工種苗を上積みするべきであるが、天然資源への負の影響を減ずる種苗放流技術は、両種ではこれまで十分に検討されてこなかった。この要因の一つとして、対象種の海域での行動に関する知見の少なさが指摘されてきた(福原, 1986)。

筆者はこれまで、帰納法的手法により、ヒラメの初期生活史において各発育段階の豊度と漁獲加入量との関係を中心に既往知見を整理し、太平洋北部の常磐海域において、成育場生活期初期の主要餌料密度が稚魚豊度と有意な正の相関関係にあり、さらには稚魚豊度とその後の漁獲加入尾数も有意な正の相関関係にあることを見出した(山田, 2019: 本論文 2-1-1)。また、卓越年級群の発生要因について仮説を

提案した。一般に、ヒラメ稚魚期の主要餌料としてアミ類が重要であることが知られてきたが（例えば Tanaka et al., 1989; Amarullah et al., 1991; Subiyanto et al., 1993）, アミ類の豊度が極端に低い沿岸浅海域におけるヒラメ稚魚の成育場利用様式の特徴についても明らかにした（Yamada et al., 2020: 本論文の 2-2）。マダイについては、海域に実験放流された人工種苗個体群の成育場への加入動態を潜水観察により詳細に把握し、稚魚期の採食なわばりに起因する先住効果と環境収容力の存在を明らかにした（山田ら, 1992: 本論文 3-1）。また、そのようなマダイ稚魚期に固有のなわばり個体が呈する単独型の個体数および空間分布に基づいて、放流前の飼育条件の違いにより浅海域に放流直後の競争力やなわばり獲得能力に違いが生ずることを定量的に推定した（山田ら, 2004: 本論文 3-2）。

以上をもとに、第 4 章の総合考察では、瀬戸内海におけるヒラメの加入量変動機構解明のための研究を提案した。マダイ種苗放流技術に関しては、生態学的な視点に基づき天然集団の存在を考慮した今後の放流技術について考察および提案を行った。さらに、マダイの種苗性を高める手法について考察した。

第2章 ヒラメの成育場利用

2-1 生活史初期の生き残りとその加入機構（レビュー）

多くの海産魚では、成長するにつれて死亡率が低下する（例えば, Hewitt et al., 1985; Folkvord and Hunter, 1986; Van der Veer, 1986）。魚類の加入までの生残要因として、飢餓や被食に関連した様々な仮説が提案されてきた（Leggett and Kenneth, 2008）。一般に、体サイズの増大や発育に伴う行動の変化が、環境変化や捕食圧に対する個体の脆弱さを弱め生存能力が高まり、高い生残率に結びつくものと考えられている（Anderson, 1988; Litvak and Leggett, 1992; Leggett and DeBlois, 1994）。

加入前においては、発育段階に固有の生物・物理環境によって成長や生存が様々な影響を受け、個々の発育段階における生き残りが大きく変動する場合があると考えられている。卵期、卵黄嚢を持つ仔魚期、摂餌を開始した仔魚期、初回摂餌を経た後の仔魚期、変態後の稚魚期および未成魚期などが発育段階として想定されている（Anderson, 1988）。発育初期の減耗は急激であり、減少率も極めて大きく（能勢ら, 1988）、この時期（卵～仔・稚魚期）の減少の程度によって、以後の個体数は大きく変化する。この時期の減少、すなわち初期減耗は個体数変動研究の1つの分野を形づくっている。

ヒラメの資源管理を適正に行い、本種漁業を安定的で持続的なものにしていくためには、加入量水準を予測して適正な漁獲量を決めることが不可欠である。その加入量水準を予測するために、どのような機構によりその時期の年級群の豊度（year class abundance）が決まるのかを明らかにすることの重要性は高い。

このため、まず発育段階をもとにした各年級群の豊度に影響を与えている生態学的な現象を整理し、加入量水準に最も影響を与えていると思われる発育段階や発育の過程について、ヒラメを含む異体類の既往知見を整理した。特に、国内全域において、アミ類の豊度とヒラメ稚魚期の年級群の豊度、ヒラメ稚魚期の年級群の豊度と漁獲加入尾数との関係をそれぞれ分析したところ、太平洋北部海区において特定の関係が見出された。これらのことと関係して、プレイスやヒラメの研究から、着底過程を経て底生期に移行するまでの生態学的な過程についても詳細に分析し、加入量水準を決める発育段階やその要因などについての推測を試みた。なお、プレイ

スはカレイ目カレイ科 *Pleuronectidae* に属し、北海やワッデン海などに生息する異体類であり、これまでに多くの知見が蓄積されていることから、本種の既往知見を重点的に整理した。また、これまで未解明であったヒラメ卓越年級群の発生要因についても考察した。

本論を始めるにあたり、用語の整理を以下のように行った。魚類の加入量は性成熟まで生き残るか、または産卵親魚量に加わる特定の年級群の個体数と定義される (Van der Veer et al., 1994)。一方、国内でヒラメ加入量と呼ぶ場合には、性成熟前の未成魚を含む同一年齢と想定される特定の年級群の資源量のことを指す場合が多い。ヒラメ稚魚を指して成育場への加入などと呼ぶ場合もみられる。また、本論で引用した文献からは、ヒラメでは繁殖に加入した個体群だけを特定したデータはほとんど表示されていなかった。このことから、ヒラメでは漁獲加入データを用いた。ただし、他の異体類では、繁殖への加入について述べられている場合も多いことからこれを加入 (recruitment) と呼称し、漁獲加入 (catch recruitment) とは区別した。魚類において、仔魚期を経た変態完了後から加入前までの発育段階は、一般に稚魚期や若魚期などと呼ばれるが、ここでは、ヒラメの加入前を未成魚期 (未成魚 immature fish) とした。未成魚期のうち、成育場生活期前を卵期 (卵 egg)・仔魚期 (仔魚 larva)、成育場生活期を稚魚期 (稚魚 juvenile) および成育場移出後から加入前までを若魚期 (若魚 young fish) と呼ぶこととした。

ヒラメ仔・稚魚の形態の発育ステージは沖山 (1967, 1974)、南 (1982) に従った。ヒラメ稚魚期の大きさについては論文間の比較を容易にするために、換算式 (Kwak and Park, 2016) により体長を全長に換算して統一し、換算値の後の括弧内に論文中の体長を示した。なお、プレイス *Pleuronectes platessa* の全長-体長関係についてはこれまで報告されていないため、形態的特徴が比較的類似したカレイ目の一種であるマコガレイ *Pseudopleuronectes yokohamae* における換算式 (Kwak and Park, 2016) を便宜的に用いて換算し、論文中の体長はヒラメと同様に示した。

年級群の豊度については、卵期、仔魚期、稚魚期および着底過程などで変動し得る指標として、例えば仔魚期の年級群の豊度、稚魚期の年級群の豊度などと呼ぶこととした。ヒラメを含む異体類において、着底を完了した稚魚期以降の生活期を浮遊期とは区別して底生期とした。また着底場では、着底中の仔魚と着底と変態を完了した直後の稚魚が混在する現象が予想されるため、「着底中にある期間から着底と

変態を完了した直後までの仔・稚魚期」を包括して「着底過程期」または単に「着底過程」とした。

本論で主に扱うヒラメとプレイスは、後述するように、沖合域で産卵されて仔魚期を過ごし、沿岸域に接岸輸送され着底し変態を行う初期生活史を有している。一方、異体類の中には沖合域だけで生活史を完結する種もみられる。本論では、前者のような生活史を有する種を主対象として既往知見の整理と考察を行った。

2-1-1. 発育段階をもとにした数量変動に関わる既往知見

異体類の場合、その数量変動の機構を単純に卵期・仔魚期・稚魚期などの発育段階ごとに括って示すことは適切ではない。すなわち、その生態学的特徴から、浮遊期、沿岸域への接岸輸送期および着底過程期から成育場生活期のように浮遊生活から変態を完了して稚魚となり底生生活を営むようになるそれぞれの段階で、量的変動を支配する要因が異なると考えられる。このことから、それらの生活期ごとに既往知見を分析した。

各項では、その時期の数量変動に影響を与える現象を扱ったもの、水温や流れなど密度独立的な個体数調節機構に触れたもの、餌料生物の豊度や捕食圧などの密度依存的な個体数調節機構に触れたもの、そして漁獲加入量又は加入量との関係に触れたものに注目して順に論じた。

「2-1-1-1. 浮遊期」「2-1-1-2. 着底過程期から成育場稚魚期へ」では発育段階と生態学的現象の組み合わせにおいて、プレイスとヒラメを除いた異体類（以下、他の異体類）、プレイス、ヒラメの順に既往研究を分析した。分析する中で得られたヒラメにおける新知見については、「2-1-1-2. 着底過程期から成育場稚魚期へ」の項のうち、「(3) アミ類の重要性について」の中で詳述した。ヒラメ以外の異体類に関する既往研究を Table 1 に、ヒラメに関する既往研究を Table 2 に示した。

2-1-1-1. 浮遊期

ここでは、発育段階の卵期、仔魚期のうち、沖合域で生まれ、浮遊している状態の時期に注目し、卵期と沖合域における仔魚期、沖合域から沿岸域への接岸輸送期の仔

魚期に分けて、既往知見の現状把握を行った。

(1) 卵期

ヒラメ以外の異体類について、年級群の豊度などに触れた研究を各発育段階や生態学的な現象ごとに Table 1 に整理し、卵期については i 項に示した。

卵期の豊度は親魚の量や質によって変動する。さらに被食や水温など密度独立的な要因によって死亡量の多寡が決まると思われる。研究の内容として、卵の生き残りに影響する輸送や流れなどの関係の評価の重要性は提起されているが (Van der Veer and Nash, 2001), ふ化後の年級群の豊度への影響についてはほとんど示されていない。カラスガレイ *Reinhardtius hippoglossoides* では産卵親魚量と総卵数との関連が示唆されているが (Gundersen et al., 2000), 加入量水準との関係は示されていない。ウィンターフラウンダー *Pseudopleuronectes americanus* では年間の総卵数とその後漁獲された加入量水準(漁獲加入と思われる 1 歳魚 CPUE)に正の相関が認められている (Wilber et al., 2013)。

プレイスにおいて、北部アイリッシュ海では産卵量と稚魚期の年級群の豊度に正の相関があることが示されている (Geffen et al., 2011)。また、北海では卵期に密度独立的な個体数調節機構が働き、この時期の年級群の豊度が加入量と相関するものと主張されてきた (Van der Veer et al., 1990)。

ヒラメでも Table 1 と同様の視点で各発育段階や生態学的現象に注目して整理し、年級群の豊度などに触れた論文を Table 2 に示した。ヒラメでは、卵期の量的変動に関する研究は行われておらず、漁獲加入量との関係は分かっていない。資源の維持にとって卵の量や質は重要であるが、仔魚期以降の生残の影響が大きいためか、卵期の定量的な研究はあまり進んでいないと思われる (Table 2 の i 項)。

(2) 沖合域での仔魚期

沖合域での仔魚期について、年級群の豊度などに触れた論文は Table 1 の ii 項に整理した。この時期の年級群の豊度は、被食、摂餌できないか摂餌開始時期が遅れたことによる飢餓および物理環境などにより、主に死亡量の多寡が密度独立的に決まると思われる。ワッデン海では、ヨーロッパフラウンダー *Platichthys flesus* でクラゲ類の捕食による仔魚期の大きな死亡の事例がある (Van der Veer, 1985)。北海では、水温と一定の水流およびプランクトンの発生に関連した産卵のタイミングが餌料生物との遭遇に関わり、仔魚の生残要因になっていることが指摘されている (Rijnsdorp et al.,

1995)。噴火湾の摂餌開始期のアカガレイ *Hippoglossoides dubius* 仔魚では、水温の高さが生残を左右しており、主要な餌料生物の豊度はその主要因ではないことが考察されている (Nakatani et al., 2002)。しかしながら、これらの研究において、沖合域での生残とその後の加入量との関連までは示されていない。

プレイス仔魚ではワッデン海でクラゲ類の捕食による死亡が引き起こされるとの結果があるが (Van der Veer, 1985)、ここでもそれらの生残と加入量との関連までは示されていない。

ヒラメでは沖合域における仔魚期の死亡を定量的に把握した研究はみられず、漁獲加入量との関係は示されていない (Table 2 の ii 項)。

(3) 接岸輸送期の仔魚期

沖合域から沿岸域への接岸輸送期の仔魚期の年級群の豊度などに触れた論文は Table 1 の iii 項に整理した。仔魚は遊泳力がほとんどない状態で海水の流れによって運ばれることから、この接岸輸送期の仔魚期の年級群の豊度は、物理的要因である水温・流れ、生物的要因である被食・飢餓などによって密度独立的に死亡量の多寡が決まると思われるが、仔魚期の個体の沿岸域への輸送や生き残りに影響する流れなどの定量的評価の重要性が指摘されている (Van der Veer and Nash, 2001)。

他の異体類 (例えば、イシガレイ *Platichthys bicoloratus*: Tsuruta, 1978 ; Yamashita et al., 1996a ; マコガレイ: 高橋ら, 1986 ; イングリッシュソール *Parophrys vetulus*: Boehlert and Mundy, 1987 ; マガレイ *Pseudopleuronectes herzensteini*: 末永ら, 1998 ; Nakata et al., 2000 ; アラスカプレイス *Pleuronectes quadrituberculatus*: Duffy-Anderson et al., 2010 ; ノーザンロックソール *Lepidopsetta polyxystra* およびウマガレイ *Hippoglossoides elassodon*: Wilderbuer et al., 2013) では、仔魚期において、吹送流および潮汐などを利用した沖合域から沿岸域への受動的および選択的 (能動的) な輸送機構の存在が推定されている。マガレイでは、沖合の産卵場からの仔魚輸送期に選択的な鉛直移動を行うことも考慮した数値モデルによりシミュレーションした結果、浮遊期が終わる 30 日後に着底場付近まで輸送されることが推測され、風速が影響する吹送流の強弱が加入量の変動要因になる可能性が示唆されている (末永ら, 1998)。また、ベーリング海のアラスカプレイス (Duffy-Anderson et al., 2010)、ノーザンロックソールおよびウマガレイ (Wilderbuer et al., 2013) では、吹送流の強弱が仔魚の沿岸域への輸送に強く影響し、最終的な加入量水準と関係する可能性が推測されている。

プレイスでは、北海で、吹送流および潮汐などを利用した沖合域から沿岸域への選択的な輸送機構の存在が推測されている (Rijnsdorp et al., 1985)。

ヒラメでも仔魚期に吹送流および潮汐などを利用した沖合域から沿岸域への受動的および選択的な輸送機構が推定されている (清野ら, 1977 ; 田中, 1988 ; Tanaka et al., 1989a, 1989b) (Table 2 の iii 項)。しかし、輸送の成否による漁獲加入への影響は不明である。

一方、常磐海域において、2005 年のヒラメ卓越年級群と 2006 年の弱小年級群の形成要因について検討された事例がある。産卵親魚量は 2005 年で 2006 年よりも多かったが、沖合域での仔魚期の年級群の豊度には両年で差がなく、稚魚密度では 2005 年が 2006 年より多くなった。この結果より、輸送期の仔魚が沿岸域に向かう最適な流れにうまく乗れるか乗れないかによって浮遊期の累積死亡率に年級群間で大きな差が生ずると推測されたが (Oshima et al., 2010), 仔魚期から稚魚期に至るまでの生残過程の定量的検討はなされていない。

以上より、異体類では、接岸輸送期の仔魚は着底場では密度独立的に餌料生物が確保できるという仮定に基づいて、浮遊期の仔魚が着底場に到達できるかどうか重要とする主張が多数を占めている。しかしながら、ヒラメを含む異体類全般において、浮遊期 (卵・仔魚) の死亡に関する量的な評価や加入量水準との関連までは説明されていない。このことから、次項で述べる着底過程期における死亡が加入量の決定に重要であることを推論する余地を残している。

2-1-1-2. 着底過程期から成育場稚魚期

ここでは、仔魚期から稚魚期に相当する発育段階のうち、沿岸域への着底から変態を通じて稚魚に至る時期を着底過程とし、その後を成育場における稚魚期として分けた。また、栄養摂取という観点からヒラメは稚魚期初期にアミ類を専食することが広く知られていること (例えば, 今林, 1980; 南, 1982; Subiyanto et al., 1993; 山田ら, 1998b), 発育段階ごとに特定の餌料生物に比較的強く依存する狭食性の魚種と見なされていること (山田ら, 1998b) にも注目して、特に成育場において主要餌料となるアミ類の豊度の重要性について分析・記述した。

(1) 着底過程における仔・稚魚期

底生期への変態を伴う形態および生態の劇的変化，着底場もしくは成育場における餌料環境 (prey availability) および被食が，密度依存的な個体数調節機構として働き，年級群の豊度の変動に強く影響する可能性がある。これらに関する論文は Table 1 (ヒラメを除いた異体類) と Table 2 (ヒラメ) の iv 項でそれぞれ整理した。ただし，被食による影響に触れた論文はヒラメを除いた異体類 (Table 1) でのみ整理された。

この観点による研究としては，ポルトガル沿岸の他の異体類についての研究があり，成育場と非成育場との比較により，主要な餌料生物は成育場で多く，好適な餌料環境が着底過程と底生期に有利であると結論づけられた (Wouters and Cabral, 2009)。噴火湾のソウハチガレイ *Cleisthenes pinetorum* では適水温下における仔魚が摂餌開始期に摂餌成功すること (平岡ら, 2009) とその後に餌料生物の分布量が有意に高い湾内の着底場へ仔魚が輸送されることとの組み合わせが，着底完了後の稚魚期の年級群の豊度の形成に重要であると考えられている (栗藤ら, 2005; 平岡ら, 2009)。ここでは，餌料環境が好適な着底場への，着底のタイミングに関与する流れの重要性が示唆されている。着底過程期が加入量の決定に重要であると主張する研究もみられる (ウィンターフラウンダー: Witting and Able, 1995) ほか，異体類特有の着底過程の大きな形態変化にともなう摂餌の一時的休止が被食を増加させることなどにより，生残率に影響する可能性も推測されている (南, 1995)。

プレイスでは，英国西岸のクライド湾において，成育場における好適な餌料環境が，稚魚期の年級群の豊度や加入量に強く影響する可能性が推測されている (Poxton et al., 1983)。他の異体類と同様に，プレイスでも着底過程がその後の稚魚期の年級群の豊度の決定に重要であると主張されて，この時期の死亡率，年級群の豊度の変化および捕食圧に対する脆弱性に注目した多くの研究が見られる (Zijlstra et al., 1982; Van der Veer and Bergmann, 1986, 1987; Beverton and Iles, 1992; Beverton, 1995; Wennhage, 2000, 2002; Nash and Geffen, 2012)。中でも，Beverton and Iles (1992) と Beverton (1995) は，北海では，ふ化時の年級群の豊度の変異が 3 倍以内であったものが，着底過程の豊度の変異は 200 倍に増加した後に急激に低下したことを報告し，着底過程の密度依存的な個体数調節機構が加入量の決定に強く影響し得る機構として無視できないことを主張した。これらの研究により，着底過程期に，被食を始めとした密度依存的な大きな減耗が広く異体類において共通して起こり得る可能性が示唆された。

ヒラメでは，長崎県や熊本県の沿岸では過剰な仔魚の接岸，着底面積の限定，アミ

類現存量の少なさなどにより着底過程期にある仔・稚魚の飢餓が進行し、着底初期の全長 2.4cm (体長 1.5cm) までに急激な減耗が生ずる海域があることも報告されている (藤井ら, 1989; Tanaka et al., 1989a; Amarullah et al., 1991; Subiyanto et al., 1993; 輿石, 1994) (Table 2 の iv 項)。このため、着底過程期の捕食圧を始めとする密度依存的な個体数調節機構の強度の年比較を行って、どのような着底が生残に有利かを解明する研究の重要性が提起されている (田中, 1988)。これと関連して、輿石 (1994) は着底過程の減耗がヒラメの初期減耗全体に対して大きな比重を占める可能性を推測した。アミ類の豊度とヒラメ稚魚期の年級群の豊度に関して、長崎県南部前浜の成育場では、稚魚と前月のアミ類のそれぞれの密度の間に有意な正の相関を認めている。また、アミ類の密度が高かった 1991 年は着底完了直後のヒラメ稚魚の摂餌個体率が 77% であったが、アミ類の密度が低かった 1992 年には稚魚の摂餌個体率はわずか 12% であり、両年の利用可能なアミ類の密度には約 10 倍の差があったと主張している。ただし、1991 年、1992 年における南部前浜の成育場のヒラメ稚魚密度と漁獲加入量の多寡との関係までは明らかにされなかった。

Cushing (1969) は、「魚類の加入量の変動原因について、各魚種の産卵はだいたい決まった時期に行われるが、ふ化仔魚の餌料生物になる動物プランクトン幼生の餌料生物となる植物プランクトンが生産される時期が年変動することにより、産卵期が一次生産の始まる時期に一致すれば (マッチ) 大きな年級群が生じ、この 2 つの時期がずれ違えば (ミスマッチ) 小さな年級群となる」というマッチーミスマッチ仮説を初めて提唱した。この仮説は、海産魚類のみならず鳥類における雛鳥とその餌料生物となる昆虫の幼虫の相互の発生量の関係に関する知見もあるなど (例えば, Visser et al., 1998; Stenseth and Mysterud, 2002), 気候などの環境の季節変動や年変動に起因して様々な動物群の個体群の大きさと餌料生物の量とのマッチーミスマッチ関係 (Durant et al., 2007) を論ずることができる生態学的な概念である。

この仮説により説明された結果として、異体類では卓越年級群の発生要因に仔・稚魚期のそれぞれの要因の合一 (マッチ) が重視されている (Wilderbuer et al., 2002, 2013; 高津, 2003) (Table 1 の v 項)。すなわち、東部ベーリング海に生息するフラットヘッドソール *Hippoglossoides elassodon* について、産卵親魚から卵期、仔・稚魚期を経て、加入期に至る各発育段階における個体群サイズの 1978 年～2005 年にわたる年変動が解析された。その結果、産卵親魚量が大規模な年に餌料環境が好適な成育場に着底し

た新規発生群（仔・稚魚）は、その後平均以上の規模の加入量になったことが見出された（Wilderbuer et al., 2002, 2013）。青森県陸奥湾のマガレイでは、産卵期である2月下旬～3月が平年より低水温の場合に卵サイズの大型化に伴うふ化仔魚サイズと口器の大型化により捕食能力が高まること、および6月の着底期に餌料生物となる尾虫類とコペポダイトの豊度が高いこと、これらの2要因の合一（マッチ）が卓越年級群の発生要因になると考えられている（高津, 2003）。

(2) 成育場における稚魚期

異体類の稚魚期と加入量に関する研究を検索したが（Table 1のvi項）、ヒラメを含む異体類全般を俯瞰しても多くはなかった。

例えば、魚類捕食者による莫大な被食例として、東部ベーリング海では19億個体のアラスカアブラガレイ *Atheresthes stomias*, 817億個体のカラスガレイ, および276億個体のシムシュガレイ *Lepidopsetta bilineata* の各稚魚が、コガネガレイ *Limanda aspera* に捕食されたことが推定されている（Livingston, 1991）。しかし、そのような莫大な被食死亡と年級群の形成や加入量との関係性がどのようになっているのかまでは示されなかった。

異体類稚魚期の年級群の豊度と加入量の間において、カラスガレイとヨーロッパソール *Solea solea* で有意な正の相関が、またプレイスでは有意な関係が、それぞれ認められたという報告もあるが（Iles, 1994）、いずれも稚魚期の年級群の豊度が決まる要因までは言及されなかった（Table 1のvi項）。

ヒラメの同一年級群に属する稚魚期の年級群の豊度と漁獲加入量との正の相関関係は、日本海沿岸（新潟県沿岸域: 加藤, 1989; Kato, 1996; 京都府若狭湾: 前田, 2002）、瀬戸内海沿岸（愛媛県燧灘西部: 武智・前原, 2001）などで見られているが、ヒラメ稚魚期の年級群の豊度が決まる要因はこれまで示されてこなかった（Table 2のvi項）。

(3) アミ類の豊度の重要性について

これまで、ヒラメの加入量変動機構の解明にアプローチした研究はあまり多くなかった。このような中、Oshima et al. (2010) は、福島県沿岸域に位置する太平洋北部の常磐海域沿岸では、アミ類の豊度が常に安定して高いと仮定できるので、ヒラメ仔魚が接岸輸送に成功して大量に接岸できることが稚魚期の年級群の豊度の高さに直接繋がると考えた。しかし、本論における分析で、常磐海域沿岸においても年によってアミ類の豊度が大きく変動し、このことと連動してヒラメ稚魚の豊度も大きく変動し

ている関係が示された。これらの関係について以下に詳述する。

太平洋北部沿岸域の主要成育場の一つである福島県沿岸域（常磐海域）で過去に実施された浅海定線調査における複数の公表データ（渡邊ら, 2001; Tomiyama et al., 2008, 2013）を組み合わせて分析したところ、1995年～2000年までのヒラメ稚魚期の年級群の豊度と水深5mのアミ類（卓越種: ミツクリハマアミ *Orientomysis mitsukurii*: 山田ら, 1994）の豊度の中に、有意な高い正の相関（ $n = 6$, $R^2 = 0.9730$, $P < 0.001$ ）が認められた（Fig. 1）。また、当該海域において、アミ類の豊度は水深が浅いほど高かったことが報告されている（渡邊ら, 2001）。2006年の弱小年級群（Oshima et al., 2010）発生時のアミ類の豊度データは存在しないものの、着底が著しく遅れた2003年のデータ（Uehara et al., 2005）を除いて、2001年, 2002年, 2004年および2005年の4か年でヒラメ稚魚期の年級群の豊度と水深10m未満のアミ類の豊度との間には高い正の相関が認められた（ $n = 4$, $R^2 = 0.8474$, $P = 0.0795$ ）。特にこの4か年において卓越年級群となった2005年（Oshima et al., 2010; 栗田ら, 2013）のヒラメ稚魚期の年級群の豊度（19.3個体 CPUE）およびアミ類の豊度（1,826個体/m²）は、いずれも他の3か年と較べて最高値であった（Tomiyama et al., 2008, 2013）。

また、例えばヒラメ稚魚期の年級群の豊度と水深5mのアミ類の豊度の2変量間に有意な高い正の相関が認められた1995年～2000年の間について検討したところ、卓越年級群が発生した1995年のアミ類の豊度は8,720個体/m²であったのに対して（Fig. 1）、ヒラメ稚魚期の年級群の豊度が低かった1996年のアミ類の豊度は1,114個体/m²となり、1995年との間で7.8倍もの差が認められた。アミ類の豊度が低かった1996年のヒラメ稚魚期の年級群の豊度は1995年のわずか0.07倍（ $< 1/14$ ）の低さとなった。

したがって、当該海域において、卓越年級群の発生のためには、「ある一定の大量のヒラメ仔魚の接岸の成功」（Oshima et al., 2010）に加えて、それらの仔魚の次の餌となる「卓越したアミ類の豊度の高さ」の2要因の合一（マッチ）が必要な条件であると考えられた（Table 2のv項）。ヒラメ卓越年級群の発生要因は、「(1)着底過程における仔・稚魚期」の項で紹介したCushing（1969）のマッチーミスマッチ仮説によって説明できるものと判断されるほか、このマッチーミスマッチ仮説によって説明できる他の異体類の研究（Wilderbuer et al., 2002, 2013; 高津, 2003）との類似性がうかがえた。

ヒラメの漁獲加入量については、先述のとおり、着底が著しく遅れた2003年デー

タ (Uehara et al., 2005) を除き, 福島県沿岸の浅海域における 1995 年~2005 年のうち 10 か年のヒラメ稚魚期の年級群の豊度 (Tomiyama et al., 2008 のデータを引用) と太平洋北部系群において漁獲の主体となる 1, 2 歳漁獲加入尾数 (栗田ら, 2013: 福島県の漁獲物体長組成を海域全体に引き延ばし雌雄・年齢分解されたデータを引用) との関係から, 両者の間にも有意な高い正の相関が認められた (Fig. 2, $n=10$, $R^2=0.6676$, $P<0.01$)。

以上より, 複数のヒラメ年級群において「アミ類の豊度とヒラメ稚魚期の年級群の豊度」「ヒラメ稚魚期の年級群の豊度と漁獲加入尾数」がそれぞれ有意な正の相関関係にあること (Figs. 1, 2) を同一の海域において示すことができた。つまり, アミ類の豊度により規定されたヒラメ稚魚期の年級群の豊度 (すなわち, 環境収容力) が, その後の加入量水準をも規定することを明確に見出すことができたものと考えられる。

以上のように, 国内において常磐海域でのみ「アミ類の豊度-ヒラメ稚魚期の年級群の豊度-漁獲加入尾数」間で正の相関関係が見られる背景を以下のように考察した。まず, 常磐海域では, 成育場を含む陸棚域が広く, また成育場となる海岸線が長く直線的で比較的単調な地理的特徴であり (相賀, 1990), ここにヒラメ稚魚の主要餌料となるミツクリハマアミ 1 種が優占種として広範囲に長期間分布すると言われている (山田ら, 1994)。また, 常磐海域は黒潮と親潮の混合域を沖合域に有し漁場生産力が高く, 10 年に 1, 2 度程度のヒラメ卓越年級群の発生が見られること (渡邊・藤田, 2000) など, ヒラメの漁獲量が国内でも卓越した漁場と言われ, 本種的生活環も常磐海域内で完結しているようである (栗田ら, 2013)。しかも常磐海域では, 福島県による組織的なアミ類・ヒラメ稚魚調査や魚市場調査などが経年, 長期にわたって行われてきたこと (Tomiyama et al., 2008), 国立研究開発法人水産研究・教育機構によるヒラメ太平洋北部系群の資源評価事業が福島県と連携して行われ, ここでは福島県沖のデータの活用度が特に高かったこと (栗田ら, 2013) などが挙げられる。以上のことから, ヒラメ卓越年級群の発生が見られることなどの常磐海域の海域特性, および総じてデータサンプリングの精度が高かったことが, 先述の「アミ類の豊度-ヒラメ稚魚期の年級群の豊度」「ヒラメ稚魚期の年級群の豊度-漁獲加入尾数」間の正の相関関係が見られたことと深く関係しているのではなかろうか。先述のとおり, 日本海沿岸 (新潟沖: 加藤, 1989; Kato, 1996; 京都府若狭湾: 前田, 2002) や瀬戸内海沿岸 (愛媛県

燧灘西部: 武智・前原, 2001) において, ヒラメ稚魚期の年級群の豊度と漁獲加入量との間に正の相関関係が認められたことから, 年級群の豊度の決定にアミ類等の主要な餌料生物の豊度がどのように関係しているか解明が待たれる。

2-1-2. 加入量水準の決定要因

ここでは, 2-1-1 で見出された, 主要餌料生物 (アミ類) の豊度により規定されたヒラメ稚魚期の年級群の豊度が, その後の漁獲時の加入量水準を規定することになる関係 (Figs. 1, 2) に注目し, ヒラメ稚魚期の年級群の豊度が, 具体的にどのように決まるのかについて推測した。その手法として北西ヨーロッパ沿岸で最も重要な魚類資源の1つであるプレイスをベースとし, 両種の初期生活史を中心とした生態学的知見を整理・比較し, 各発育段階, 生態学的な特徴の異なる発育段階や現象から推測されるヒラメにおける稚魚期の年級群の豊度の決定要因および卓越年級群の発生要因について整理した。プレイスは, その生物学の研究の歴史が 19 世紀末から 100 年以上にもおよび, 数量変動に関する成果が卓越した魚種である (Gibson, 1999)。さらに, ヒラメや他の異体類の稚魚期の動態 (Table 2 の iv 項) に注目しながら, 加入成功するヒラメ個体群の形成要因の推測を行った。

2-1-2-1. プレイスとヒラメの初期生活史の比較

異体類研究の代表種であるプレイスに関する研究はヒラメと較べて圧倒的に多いが, ヒラメと初期生活史の類似点が多いと言われており, 我が国のヒラメ研究はプレイス研究を参考にして取り組まれてきた側面が強い。本論でもプレイスの研究を多く引用した。そこで, ヒラメとプレイス両種における浮遊期・着底期・成育場生活期および成育場移出後の分布, 食性などの比較結果を Table 3 に整理した。

両種における発育段階ごとの分布, 食性や成育場の利用様式をみると, 沖合域での卵・仔魚期および接岸輸送期の仔魚期は類似性が高い。また, 成育場への着底サイズも同様に類似性が高い (Table 3)。沖合域での卵・仔魚期 (ヒラメ: 南, 1982; 桑原・鈴木, 1982; Ikewaki and Tanaka, 1993, プレイス: Shelbourne, 1962; Ryland, 1964), 沖合域から沿岸域への仔魚期の接岸輸送 (ヒラメ: 清野ら, 1977; 田中, 1988; Tanaka et al.,

1989a, 1989b, プレイス: Rijnsdorp et al., 1985), 成育場への着底サイズ (ヒラメ: 南, 1982; 藤井ら, 1989; Tanaka et al., 1989b; Amarullah et al., 1991, プレイス: Van der Veer et al., 1990) は両種で類似性が高い。両種間で顕著に異なる生態学的特性は, ヒラメが着底直後から遊泳性アミ類や小型魚類を始めとした動物プランクトンやネクトン食性を示す (例えば, 輿石ら, 1982; 広田ら, 1990; Fujii and Noguchi, 1996; 山田ら, 1998a, 1998b; 古田, 1999; 野口ら, 1999; 田中ら, 2006; 加藤, 1987; 柴田, 1995) のに対し, プレイスは終生ベントス食性となることである (Poxton et al., 1983; Le Mao, 1986; Rijnsdorp and Vingerhoed, 2001)。成育場を移出するサイズはヒラメでは多くの海域で全長約 10cm であるが (前原, 1992; 武智・前原, 2001; 古田, 1999; Yamada et al., 2005), 5 cm と推定される海域も一部にはみられる (瀬戸内海燧灘東部: Yamamoto, 2006)。プレイスでは全長 6~12cm (体長約 5~10cm) に成育場から沖合域への移出が起こる (Macer, 1967)。成育場から移出後のヒラメは沖合域を広範移動 (例えば, 富永ら, 1994; 加藤ら, 1987; 竹野ら, 2001; 柴田ら, 2009) する高次捕食者となる (柴田, 1995; Tomiyama and Kurita, 2011) (Table 3)。

以上より, ヒラメとプレイスは, 仔魚期の食性, 沖合域から沿岸域への輸送機構や着底開始サイズなどの, 浮遊期から着底期までの生態の類似性が高いことが分かる (Table 3)。

2-1-2-2. プレイスにおける加入量水準の決定要因

プレイスでは, 卵・仔魚期から加入又は漁獲加入までの各発育段階の年級群の豊度やその年変異の追跡により, 加入量水準が決まる要因が検討されてきた (例えば, Zijlstra et al., 1982; Van der Veer, 1986; Van der Veer et al., 1990; Beverton and Iles, 1992; Beverton, 1995)。これら 5 論文に注目し, 生態学的な特徴の異なる発育段階を区分して, 年級群の豊度の決定要因を整理した。さらに, プレイスの着底過程を軸に死亡率が最大となる時期やその要因について整理した。

(1) 加入量水準に繋がる年級群の豊度の決定時期

プレイスにおいて, 生態学的な特徴の異なる発育段階は A~G 期までの 7 期に分けられた (Table 4)。すなわち, A 期は「沖合域での卵・仔魚期」, B 期は「接岸輸送期の仔魚期」, C 期は「着底過程: 着底中と着底完了直後の仔・稚魚期」, D 期は「年級

群の主群が着底完了してから全長 4.5cm (体長 3.5cm) に到達するまでの稚魚期」, E 期は「全長 4.5cm (体長 3.5cm) よりも大きいサイズの稚魚期」, F 期は「晩夏の 0-1 歳稚・若魚期」および G 期は「1-2 歳漁獲加入期」である (Table 4)。D 期と E 期における全長 4.5cm (体長 3.5cm) の意味するところは, 西部ワッデン海におけるエビジャコ類 Crangonidae による稚魚の被食死亡が, 成長とともにこのサイズを境に低下することである (Van der Veer and Bergman, 1987)。

5 論文それぞれで検討された期数は 2~5 の範囲であったが (Table 4), Zijlstra et al. (1982) は, 西部ワッデン海において A・C・E・F および G 期の 5 期について成長率を比較し, 盛夏には餌料生物の豊度や稚魚期の年級群の豊度に関わらず成長速度が速く摂餌条件が良いが, 晩夏の成長速度はプレイス 0-1 歳稚・若魚期 (F 期) の年級群の豊度に対して密度依存的に反比例したとした。同じく西部ワッデン海におけるプレイスについて, Van der Veer (1986) は 4 期 (A・C・D および E 期) の生態学的な過程を取り上げ, 沖合域での浮遊卵・仔魚期 (A 期) と全長 4.5cm (体長 3.5cm) よりも大きいサイズ (E 期) 間において, E 期に年級群の豊度の変動係数が 1/2 まで低下した事実から, 沖合域の浮遊期に加入量水準が決まるという密度独立的な調節仮説を提唱した。さらに Van der Veer et al. (1990) は, 北海では着底完了後から全長 4.5cm (体長 3.5cm) まで (D 期) のエビジャコ類の捕食による密度依存的な死亡は, 加入量の多寡にはほとんど影響せず, 初期減耗の大半が浮遊期に起こるという密度独立的な個体数調節機構によって加入量水準が決まるものと再び推測した。ただし, これら 2 論文の最大の問題点は, C 期「着底過程」の密度依存的な個体数調節機構への言及がなされなかったことである。

このことに関連し, Macer (1967), Nash and Geffen (2012) は, C 期における成育場の環境収容力に規定される稚魚期の年級群の豊度の密度依存的な決定や個体数調節機構が働き得る概念を提起した。このように幅広く研究されてきたプレイスにおいても, 着底過程期の密度依存的な個体数調節機構に関する緻密な研究はまだ十分行われていないと指摘されている (Nash and Geffen, 2012)。この指摘に関連して, Beverton and Iles (1992) と Beverton (1995) が, 北海のプレイスにおいて A・C・D および F 期までを調べ, ある時期からある時期への転換もしくは変化時の仔・稚魚期の年級群の豊度における経年変異の程度は大きく異なり, 先述したとおり, 特にふ化時 (A 期) の年級群の豊度の変異が, わずか 3 倍以内だったものが, 着底過程 (C 期) には 200

倍に増加後に急激に低下したことを報告している。

(2) プレイスの着底過程における密度依存的な個体数調節機構

ヨーロッパを中心とした異体類の研究では、着底過程の密度依存的な個体数調節機構に関連し、どのような要因により死亡率が高くなるのかについて、多くの研究が行われてきた（例えば、Lockwood, 1980; Zijlstra et al., 1982; Van der Veer, 1986; Van der Veer and Bergman, 1986, 1987; Beverton and Iles, 1992; Beverton, 1995; Witting and Able, 1995; Wennhage, 2000, 2002; Nash and Geffen, 2012）。中でもプレイスでは、各発育段階の死亡率、個体群サイズの変化および捕食圧に対する脆弱性などに注目した研究がみられる（Lockwood, 1980; Zijlstra et al., 1982; Van der Veer, 1986; Van der Veer and Bergmann, 1986, 1987; Beverton and Iles, 1992; Beverton, 1995; Wennhage, 2000, 2002; Nash and Geffen, 2012）。

そこで、ここに挙げた 10 論文を代表的な研究論文とみなして、プレイスの着底過程期を軸に死亡率が最大となる時期やその要因について Table 5 に整理した。Table 5 の作成にあたっては以下に留意した。プレイスにおいて先述のとおり C 期「着底過程」(Table 4) の密度依存的な個体数調節機構が、それらの加入量水準の決定に影響し得ると考えられた。このことから、接岸輸送中のプレイス仔魚が着底を完了して稚魚になる生態学的な特定の段階に注目した。ここでは、「b 期: 接岸輸送期の仔魚期」、「c 期: 着底過程: 着底中と着底完了直後の仔・稚魚期」および「d 期: 年級群の主群が着底完了した直後の稚魚期」の 3 期（先述の B~D 期と近いが、厳密には一致していないので b~d 期とした）を取り上げ、どの時期に死亡や死亡に繋がる要因が高くなるのかを、論文の表現をできるだけ忠実に Table 5 に示した。

その結果、変態後期の密度依存的な死亡は、沖合域の浮遊期と成育場生活期の間に関わり（Van der Veer, 1986）、また変態後期に最大となった年級群の豊度が稚魚期に入るとそれぞれ激減したこと（Beverton and Iles, 1992; Beverton, 1995）が示されていた（Table 5）。プレイスが変態後期に捕食されやすいことが実験的にも示されており（Wennhage, 2000）、野外においてもこの時期に最大の死亡率になることも推定されている（Nash and Geffen, 2012）。

なお、変態完了直後の稚魚の密度依存的な死亡を推定した研究では、稚魚期の年級群の豊度がピークに達した直後に死亡率が最大になるとされる研究（Lockwood, 1980）や、エビジャコ類による捕食により稚魚期の日間死亡率が最大になることを推定した

研究 (Van der Veer and Bergman, 1986, 1987) もみられる (Table 5)。

以上, Table 4 と Table 5 より得られた結果をまとめると, 沿岸域に到達した変態後期 (着底開始時) から稚魚期 (変態完了直後) の間, すなわち着底過程の仔・稚魚期に, プレイスでは加入量に最も影響するような密度依存的な個体数調節機構の働きに伴う死亡が集中して起き得ると要約できる。

2-1-2-3. ヒラメにおける加入量水準の決定要因

上述したプレイスの知見をベースに, ヒラメにおける稚魚期の年級群の豊度の決定要因について整理した。また, ヒラメや他の異体類の稚魚期の動態に注目しながら, 加入成功するヒラメ個体群の形成要因の推測を行った。

(1) ヒラメの着底過程期における密度依存的な個体数調節機構

密度依存的な個体数調節機構において, 種内や種間の被食-捕食関係の強度の変動の背景には, まず被食者と捕食者の量的関係がある。また, そこでは餌料生物の豊度や物理環境などが複雑に絡み合っていると考えられる。

着底過程期における餌料環境に注目すると, プレイスでは, 着底量がピークに達する時期と餌料生物の豊度が高くなる時期が一致するという成果がある (Berghahn et al., 1995)。同様にヒラメにおいても着底が盛んな時期と利用可能なアミ類の豊度がピークに達する時期が一致することが示されている (野沢, 1974; Fujii and Noguchi, 1996; Furuta, 1996; 山田ら, 1998b) (Table 2 の iv 項)。このように, プレイス (Table 1 の iv 項) もヒラメも共通して, 着底量は餌料生物の利用可能度の急激な高まりと同期して顕著に増加するようである。

密度依存的な個体数調節機構の働きが強くなる可能性に関連し, Daugherty and Smith (2012) は寿命の異なる 3 魚種において, 卓越年級群は密度依存的な個体数調節機構により常に成長が遅れることを示した。他の異体類でも卓越年級群には広く成長遅滞が認められている (Macer, 1967; Steele and Edwards, 1970; Nash et al., 1994a, 1994b; Geffen et al., 2011)。

成長遅滞により成育場で越冬した多数のプレイス卓越年級群 1 歳魚が翌年の新規発生群を大量に捕食する密度依存的な個体数調節機構が, 0 歳の稚魚期の年級群の豊度の決定に大きな影響を及ぼす可能性が推測されている (Geffen et al., 2011)。1995 年

に太平洋北部に位置する福島県沿岸で卓越年級群となったヒラメ個体群でも大規模な成長遅滞が起きたこと（渡邊・藤田, 2000; Tomiyama et al., 2008; Table 6）から、本種においても多数の卓越年級群個体が浅海域で越冬し捕食者となり、翌年の稚魚期の年級群の豊度の決定に影響を及ぼす可能性などが想定される。このことと関係して、興石（1994）は、1981年～1988年に新潟県五十嵐浜では成育場のヒラメ稚魚密度に200倍を越える年変動がみられたが、稚魚密度は特に1982年と1984年に高くなり（それぞれ、14.47 および 30.64 個体 CPUE）、一方1983年と1985年に低くなった（同、0.34 および 0.15 個体 CPUE）ことから、稚魚密度が高かった年の翌年にヒラメ1歳魚が着底過程期にある仔・稚魚を激しく捕食した結果、成育場の稚魚密度が著しく低くなった可能性を推測した。

先述のとおり、着底過程期にあるヒラメ仔・稚魚における密度依存的な個体数調節機構の主な要因は、アミ類などの餌料生物の量的不足による飢餓の進行に伴う活力の低下や逃避能力の鈍化（藤井ら, 1989; Tanaka et al., 1989a; Amarullah et al., 1991; Subiyanto et al., 1993; 興石, 1994）なども含め、包括的には被食によるものと考えられている。そこで、ヒラメと他の異体類との間の着底過程期の密度依存的な個体数調節機構が働く生態学的現象について、捕食者の種類、密度依存的な個体数調節機構の強・弱時に生ずる現象を比較した（Table 6）。

稚魚期の年級群の豊度の決定に影響し得る捕食者の種類の研究では、他の異体類において、前年に発生した同種1歳魚（Nash et al., 1994a, 1994b; Geffen et al., 2011）、エビジャコ類（Van der Veer and Bergmann, 1987; Pihl, 1989; Van der Veer et al., 1990; Yamashita et al., 1996b; Wennhage, 2002; Nakaya et al., 2004）、および他魚種（Steele and Edwards, 1970; Lockwood, 1980）などが、またヒラメでも早期に着底したヒラメ0・1歳魚（南, 1986; 藤井ら, 1989; 後藤ら, 1989; Tanaka et al., 1989a; Noichi et al., 1993; Oshima et al., 2010）、エビジャコ類（Seikai et al., 1993）、およびアサヒアナハゼ *Pseudoblennius cottoides* やホウボウ *Chelidonichthys spinosus* などの他魚種（Noichi et al., 1993）が、それぞれ捕食者として報告されていた。長崎県志々岐湾ではアミ類の豊度が低い場所にヒラメの着底が集中する要素が重なることにより、大型のヒラメに激しく捕食されたことなども推定されている（Tanaka et al., 1989a; Noichi et al., 1993）。

以上より、密度依存的な個体数調節機構が作用している時の被食パターンは他の異体類とヒラメの間で一致する現象が多かった（Table 6）。このことにより、ヒラメにお

いてもプレイスと同じく、着底過程期において加入量水準を決定し得る密度依存的な個体数調節機構が働いているものと推測された。したがって、その後の成育場における減耗は二次的なものであり、初期死亡全体に占める比重はそれほど大きくないとした輿石（1994）の主張を、本論によっても支持できるものと判断した。

(2) ヒラメの着底過程期における生残と死亡に関わる個体数調節の様態

ヒラメ稚魚期の個体群動態やアミ類などの餌料環境に対する稚魚の応答に注目し、他の異体類との比較を行いながら、ヒラメにおいてどのような要因や機構により成育場において加入成功に繋がる個体群の形成が行われるのかについて整理した。

密度依存的な個体数調節機構の強度が変動する現象について、北海では冬季に低水温だった年に捕食者となるエビジャコ類が死亡して激減すると、翌年新規に発生したプレイスに対する密度依存的な個体数調節機構の強度が弱くなることにより、それらの稚魚が成育場で大量に生き残り、時に卓越年級群の形成に繋がる可能性が推測されている（Van der Veer and Bergmann, 1987; Pihl, 1989; Van der Veer et al., 1990）（Table 6）。

ヒラメ成育場での被食・捕食関係に注目すると、変態完了期には、活動性の低下・潜砂習性の未熟さ、および飢餓と連動した行動変化に伴い被食が生じ易い状態になる可能性が推測されている（田中, 1988）。長崎県南部の前浜では、着底場のアミ類の豊度に約 10 倍の差がある対照的な 2 か年において、変態後期のヒラメ仔魚では共通して空胃個体が多くなった（輿石, 1994）。一方、アミ類の豊度が高く餌料環境が好適な年には、速やかに変態を完了して稚魚になるとともに飢餓状態から脱することができることにより、被食などの密度依存的な個体数調節機構の強度が弱くなるものと考えられている（輿石, 1994）（Table 6）。このようなヒラメ成育場での被食・捕食関係が成立する条件に関連する水槽実験から、早期に着底した稚魚が着底中のヒラメ仔魚を捕食する頻度は、餌料生物（アルテミア）の密度によって大きく変動することが示された（Dou et al., 2003）。すなわち、他の条件を一定にして餌料生物の密度を高くした場合（3,000 および 5,000 個体/L）には、密度が低い場合（1,500 個体/L）よりも着底中の仔魚が捕食されにくく、有意に多く生残した（Table 6）。

以上のことから、卓越したアミ類の発生がある場合には、早期に着底したヒラメ稚魚による着底過程期の仔・稚魚に対する共食いなどの密度依存的な個体数調節機構の強度が弱くなる可能性が考えられる（輿石, 1994; Dou et al., 2003）。ヒラメ新規発生群が着底して速やかに稚魚に変態し底生期に移行し、摂餌を開始することにより、他の

異体類 (Wennhage, 2000) と同じく、捕食圧に対する脆弱性も短期間で弱まり生存能力が高まると考えられる。

(3) 成育場でのヒラメの生き残りに関連して

ヒラメや他の異体類の成育場における稚魚個体群の動態 (Table 2 の iv 項) にも注目した。マコガレイでは、耳石日周輪解析により、前期発生群が仔魚期に消失し、後期発生群がより多く生残する現象 (Joh et al., 2009) や、稚魚期以降では年によって成長速度の速い個体が生残する現象 (Joh et al., 2013) が確認されている。プレイス稚魚の生き残り と 漁獲加入 と の 関係 について 耳石解析により論じた Geffen et al. (2011) は、ポートエリン湾において、同一年級群の漁獲加入魚に着底時期の異なる2群を検出し、前期の着底群は、餌料環境が悪いことおよび低水温の影響で成長速度が遅いことに起因する高い密度依存的な死亡 (平均日間死亡率 0.1269: 1996 年~2000 年) を示した。これに対して、後期の着底群は、高水温により高い成長速度が得られることで、早期に捕食者から逃れることができ低い死亡率 (同 0.0724) となり、年級群の主群の形成に寄与したと推定した。ヒラメでは、木熊ら (2007) が稚魚の礫石輪紋解析および摂餌状態を分析した結果、岩手県の野田湾と大野湾に共通して成長速度の速い個体と遅い個体が存在し、この理由としてアミ類の豊度のピーク時に着底した稚魚の成長速度が、アミ類の豊度のピーク時以外に着底した稚魚よりも優れていることを明らかにした。

このように、ヒラメの成熟親魚は多回産卵することから発育段階やサイズの異なる仔魚がある一定の期間にわたって沿岸域に現れ、変態後期仔魚が順次着底して変態を完了し稚魚になることを繰り返しているものと思われるものの、年ごとにアミ類の豊度は季節的に変動し、その豊度が高くなる時期に着底したヒラメ個体群の生き残りが高くなる結果、それらの個体群がその年級群の主群を形成することになると推測される。またこの機構は、ヒラメに限らず、着底後にベントス食になるプレイスやマコガレイなどを含む多くの異体類において、普遍的である可能性が考えられる。

Table 1. Studies on the relationships of specific and/or multiple developmental stages and environmental effects for early life history to year class abundance of flatfish

Section	Ecological process and/or conditions determining year class abundance			
<u>Pelagic eggs period in offshore waters</u>				
	Targeted species for studies: below the same	Environmental effect	Study area	Authors, Published year
i	Flatfishes	Transport and flow	(A comment)	Van der Veer and Nash, 2001
	<i>Pleuronectes platessa</i>	Unknown	North Sea	Van der Veer <i>et al.</i> , 1990
	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>		Northeast Arctic	Gundersen <i>et al.</i> , 2000
	<i>P. platessa</i>		Northern Irish Sea	Geffen <i>et al.</i> , 2011
	<i>Pseudopleuronectes americanus</i>		New York and New Jersey Harbor	Wilber <i>et al.</i> , 2013
<u>Pelagic first larval period in offshore waters</u>				
ii	<i>P. platessa</i> <i>Platichthys flesus</i> L.	Density independent mortality by jellyfish predation	Wadden Sea	Van der Veer, 1985
	the other flatfish species	Water temperature, flow and timing of spawning	North Sea	Rijnsdorp <i>et al.</i> , 1995
	<i>Hippoglossoides dubius</i>	Higher water temperature during the first feeding period	Funka Bay (Japan)	Nakatani <i>et al.</i> , 2002
<u>Transport process on pelagic larval period from offshore to the coast</u>				
iii	<i>Kareius bicoloratus</i> <i>Pseudopleuronectes yokohamae</i> <i>Parophrys vetulus</i> <i>P. platessa</i>	Flow and/or selective tidal transport to the coast	Northern Pacific	Tsuruta, 1978 Takahashi <i>et al.</i> , 1986 Yamashita <i>et al.</i> , 1996a
	<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	Selective tidal transport		North-west of America
	<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i> <i>Lepidopsetta polyxystra</i> <i>Hippoglossoides elassodon</i>	Wind speed on insufflated flow Flow and/or selective tidal transport to the coast Successful both the transport to the coast and the future recruitment by insufflated flow	Sea of Japan	Suenaga <i>et al.</i> , 1998 Nakata <i>et al.</i> , 2000 Duffy-Anderson <i>et al.</i> , 2010
			Eastern Bering Sea	Wilderbuer <i>et al.</i> , 2013
<u>Determination of year class abundance</u>				
iv	<i>P. platessa</i> the other flatfish species	Food availability of settling and/or settled fish	Clyde Sea Portugal coasts	Poxton <i>et al.</i> , 1983 Wouters and Cabral, 2009
	<i>P. platessa</i>	Predation of settling and/or settled fish	North Sea	Van der Veer and Bergmann, 1987 Pihl, 1989 Van der Veer <i>et al.</i> , 1990 Beverton and Iles, 1992 Beverton, 1995
	<i>P. americanus</i>		Swedish west coast	Wennhage, 2002
	Flatfishes		(Laboratory observations)	Wennhage, 2000 Witting and Able, 1995 Minami, 1995
	<i>Cleisthenes pinetorum</i>		Successful transport to the coast to settle	Funka Bay and its vicinity (Japan)
	<i>C. pinetorum</i>	Successful both the first feeding under best temperature and the transport into the bay	Funka Bay (Japan)	Hiraoka <i>et al.</i> , 2009
	Flatfishes	Density-dependent during settling phase mainly	(A comment)	Van der Veer <i>et al.</i> , 2015
	<i>P. platessa</i>		Western Wadden Sea	Zijlstra <i>et al.</i> , 1982 Van der Veer and Bergmann, 1986
			(A comment)	Nash and Geffen, 2012
	<u>Organizing the strong year class</u>			
v	<i>Hippoglossoides elassodon</i> <i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	Matched factors of both the successful transport on high numbers of larvae and the occurrence of high prey abundance on nursery grounds	Eastern Bering Sea Mutsu Bay (Japan)	Wilderbuer <i>et al.</i> , 2002, 2013 Takatsu, 2003
	<u>Determination of year class abundance on nursery ground juvenile only</u>			
vi	<i>Atheresthes stomias</i> <i>Reinhardtius hippoglossoides</i> <i>Lepidopsetta bilineata</i> <i>R. hippoglossoides</i> <i>Solea solea</i>	Unknown	Eastern Bering Sea	Livingston, 1991
	North Sea			Iles, 1994

Table 2. Studies on the relationships of specific and/or multiple developmental stages and environmental effects on the early life history to year class abundance of Japanese flounder

Section Ecological process and/or conditions determining year class abundance				
Pelagical eggs periods offshore waters				
i	Targeted species for studies: below the same	Environmental effect	Study area	Authors, Published year
	<i>Paralichthys olivaceus</i>	Unknown	Absent	Absent
Pelagic first larval period offshore waters				
ii	<i>P. olivaceus</i>	Unknown	Absent	Absent
Transort prosess on pelagic larval period from offshore to the coast				
iii	<i>P. olivaceus</i>	Successful transport to the coast to settle	Sea of Japan	} Kiyono <i>et al.</i> , 1977 Tanaka, 1988 Tanaka <i>et al.</i> , 1989a Tanaka <i>et al.</i> , 1989b Oshima <i>et al.</i> , 2010
			Northeastern Japan	
Determination of year class abundance on nursery ground				
iv	<i>P. olivaceus</i>	Food availability of settling and/or settled fish	Western coasts of Kyushu	Fujii <i>et al.</i> ,1989 Tanaka <i>et al.</i> ,1989a Amrullah <i>et al.</i> 1991 Subiyanto <i>et al.</i> 1993 Koshiishi, 1994
Organizing the strong year class				
v	<i>P. olivaceus</i>	Matched factors of both the successful transport on high numbers of larvae and the occurrence of high mysid abundance on nursery grounds	Northeastern Japan	Absent without this review
Determination of year class abundance on nursery ground juvenile only				
vi	<i>P. olivaceus</i>	Unknown	Off Niigata coast, Sea of Japan	} Kato, 1989 Kato, 1996 Maeda, 2002 Takechi and Maehara, 2001
			Wakasa Bay, Sea of Japan	
			Hiuchi-Nada, Seto Inland Sea	

Table 3. Ecological characteristics of Japanese flounder and European plaice before recruitment

	English name	Japanese flounder	European plaice	
Early life stage / Ecological aspects	Order (Suborder)	Pleuronectiformes (Pleuronectoidei)	Pleuronectiformes	
	Family name	Paralichthyidae	Pleuronectidae	
	Species name	<i>Paralichthys olivaceus</i>	<i>Pleuronectes platessa</i>	
	Difference			
Pelagic stage	Spawned eggs	similar	Separating	
	Food items of larval fish	similar comparatively	Small copepod nauplii and invertebrate eggs on the first and Appendicularia (<i>Oikopleura</i> spp.) and adult copepod (<i>Paracalanus</i> sp.) on the posterior stage ^{*1}	Mainly Appendicularia (<i>Oikopleura</i> spp.). ^{*2}
	Transportion	similar	Larvae were transported by flow and tidal from offshore to the coasts ^{*3}	
Pelagic and/or benthic stages	Settling	similar	Settled final stage larvae (<i>P. olivaceus</i> : 1.0-1.3 mmSL ^{*4} ; <i>P. platessa</i> : 1.0-2.0 mmSL ^{*5}) on the shallow nursery ground complete metamorphosing	
Benthic stage	Main food items of juvenile fish	dissimilar	Mysids ^{*6}	Benthic animals ^{*7} (small Polychaeta, syphon of clams and copepod)
	Conversing food items on juvenile fish		Food items of juveniles <i>P. olivaceus</i> ^{*8} are conversed with growth from mysid to small fish and those of juveniles <i>P. platessa</i> ^{*7} are consistently fed on the benthic animals, respectively	
	Migration of juvenile fish	similar	Larger juveniles (<i>P. olivaceus</i> ^{*9} and <i>P. platessa</i> ^{*10} : approximately 5-10 cmTL) begin to migrate from the shallow nursery ground to the deeper waters	
	Main food items of young fish	dissimilar	Fish ^{*11} (also Decapoda)	Benthic animals ^{*12} (Polychaeta mostly, clams secondly, also Echinodermata and Crustacea)

* 1: Minami(1982); Kuwahara and Suzuki(1982); Ikewaki and Tanaka(1993), * 2: Shelbourne(1962); Ryland(1964), ; * 3: Kiyono et al.(1977); Rijnsdorp et al.(1985); Tanaka(1988); Tanaka et al.(1989a); Tanaka et al.(1989b), * 4: Minami(1982); Fujii et al.(1989); Tanaka et al. (1989b); Amarullah et al.(1991), * 5: Van der Veer et al.(1990), * 6: Koshiishi et al.(1982); Hirota et al.(1990); Fujii and Noguchi(1996); Yamada et al.(1998a, 1998b); Furuta(1999); Noguchi et al.(1999); Tanaka et al.(2006), * 7: Poxton et al.(1983); Le Mao(1986), * 8: Kato(1987); Shibata(1995), * 9: Maehara(1992); Takechi and Maehara(2001); Furuta(1999); Yamamoto(2006); Yamada et al.(2005), * 10: Macer(1967), * 11: Shibata(1995), * 12: Rijnsdorp and Vingerhoed(2001)

Table 4. Quantitative studies on the year class abundance of European plaice

Literatures	Each ecological process specific period on plaice from eggs to catch recruitment							
	Period	A	B	C	D	E	F	G
		Offshore pelagic eggs and first larval periods	Transport on pelagic larval period from offshore to the coast	Immediately during the settlement	Primary population organizing the year class completed settlement until length 3.5cm (maximum)	Larger size than the length 3.5cm	Late summer for 0-1-age plaice	Starting period of catch recruitment for 1-2-age plaice
Authors	published year	Sea area	Number of periods investigated					
Zijlstra <i>et al.</i>	1982	Western Wadden Sea	5		A ^{*2}	P ^{*1}	P ^{*1}	P ^{*1}
Van der Veer	1986	Sea	4		A ^{*2}		A ^{*2}	
Van der Veer <i>et al.</i>	1990	North Sea	2	P ^{*1}		P ^{*1}		A ^{*2}
Beverton and Iles	1992	North Sea	4		P ^{*1}		P ^{*1}	
Beverton	1995	North- and Irish Seas	2		P ^{*1}	A ^{*2}	A ^{*2}	

* 1 : P indicates that there is data. ; * 2 : A indicates that there is not data.

Table 5. Mortality rate, year class abundance change, and/or vulnerability during larval and juvenile stages of European plaice

Literatures		Each ecological process specific stage on plaice from transporting pelagical larvae to juveniles that have been completed settlement				
Authors	Year	Survey site, Sea area and/or laboratory experiment	Period	b	c	d
			Number of periods that have been investigated	Transport period from offshore to the coast on pelagical larvae satage	During, immediately after the settlement	Primary population generating the year class completed settlement
Lookwood	1980	Port Erin Bay	2		Most abundant in June Maximum numbers of larvae and juveniles during early July	Maximum density-dependent mortality rate immediately following maximum numbers
Zijlstra <i>et al.</i>	1982	Western Wadden Sea	2		Mortality rate : 0.03-0.04 d⁻¹	0.01 d ⁻¹
Van der Veer	1986	Wadden Sea	2	Variations in year class abundances: 62%	Maximum density-dependent mortality	Variations in year-class abundances: 30%
Van der Veer and Bergman	1986, 1987	Western Wadden Sea	1			Maximum density-dependent mortality rate up to 0.04 d⁻¹ by shrimp predation during a short period after the settle
Beverton and Iles Beverton	1992 1995	North Sea	2		Variations in year-class abundances : Highest→	Rapid convergence
Wennhage	2000	Laboratory experiments	3		Vulnerability to predation: During- >	After- metamorphose
Wennhage	2002	Field survey and laboratory experiments	1			Density-dependent mortality by shrimp predation could have a stabilising effect on juvenile population size
Nash and Geffen	2012	North Sea	2		Highest mortality rate during the settlement	

*: Bolds on the gray color indicate the possibilities of maximum density-dependent mortality rates during each ecological event specific stage

Table 6. Comparisons between ecological characteristics of density-dependent regulation on newly settled and/or settling fish of Japanese flounder and other flatfishes in the field and under experimental conditions

Predator of newly settled and/or settling fish		Higher intensity of density-dependent regulation		Lower intensity of density-dependent regulation	
Japanese flounder	the other flatfishes	Japanese flounder	the other flatfishes	Japanese flounder	the other flatfishes
0 and 1-age larger same fish species ^{*1} and crangonid shrimp ^{*2}	1-age larger same fish species ^{*3} and crangonid shrimp ^{*4}	Growth retardation on strong year class strength ^{*7}	Growth retardation on strong year class strength ^{*8}	Lower intensity on predation by 0-age larger same fish species on higher prey density ^{*9}	Lower intensity on predation by lower density of crangonid shrimp decreased significantly during cold winter ^{*10}
Different fish species ^{*5}	Different fish species ^{*6}			Rapid development on settler fish reached appropriate nursery ground ^{*11}	Rapid development on settler fish reached appropriate nursery ground ^{*12}

* 1: Minami(1986), Fujii et al.(1989), Goto et al.(1989), Tanaka et al.(1989a), Noichi et al.(1993), Oshima et al.(2010), * 2: Seikai et al.(1993), * 3: Nash et al.(1994a, 1994b), Geffen et al.(2011), * 4: Van der Veer and Bergmann (1987), Pihl (1989), Van der Veer et al.(1990), Yamashita et al.(1996b), Wennhage(2002), Nakaya et al.(2004), * 5: Noichi et al.(1993), * 6: Steele and Edwards(1970), Lockwood(1980), * 7: Watanabe and Fujita(2000), Tomiyama et al.(2008), * 8: Macer(1967), Steele and Edwards(1970), Nash et al.(1994a, 1994b), Geffen et al.(2011), * 9: Dou et al.(2003), * 10: Van der Veer and Bergmann(1987), Pihl(1989), Van der Veer et al.(1990), * 11: Koshiishi(1994), * 12: Tsuruta(1991), Wennhage(2000)

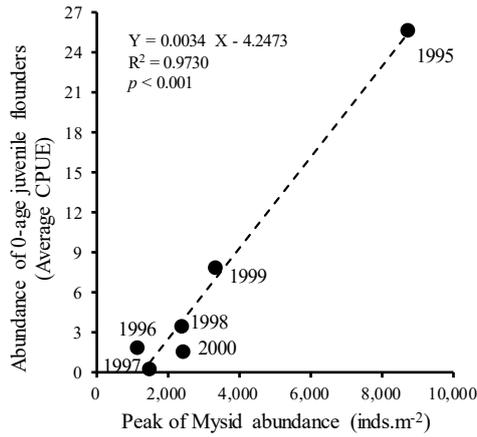


Fig. 1. Relationship between peaks of mysid abundance at a depth of 5 m and abundances (average catch per unit effort (CPUE) of 0-age wild juvenile Japanese flounder (>5 cm total length (TL)) on shallow nursery grounds off Fukushima Prefecture from 1995 to 2000. Data from Watanabe et al. (2001) and Tomiyama et al. (2008) .

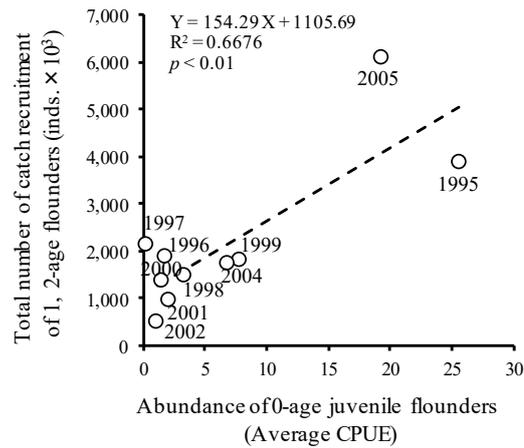


Fig. 2. Relationship between abundances (average catch per unit effort (CPUE)) of 0-age wild juvenile Japanese flounder (>5 cm total length (TL)) on shallow nursery ground off Fukushima Prefecture in each year class population and total number of catch recruitment of 1, 2-age Japanese flounder in the northeastern Japan from 1995 to 2005. Data from Tomiyama et al. (2008) and Kurita et al. (2013) .

2-2 成育場における餌利用と成長

成育場において、異体類稚魚は餌資源が十分にある場合に極めて高い成長速度を示す (Gibson, 1994)。しかしながら、成育場における餌料環境は、餌の豊度や稚魚の分布密度が大きく年変動する結果として変動し得る (Tomiyama et al., 2013, 2017)。高い成長速度は好適な餌料環境によって成立する。稚魚は速やかに成長することにより、捕食圧から逃れやすくなり、高い生き残り率と加入につながる (Joh et al., 2013)。このように、餌料環境と稚魚の成長の関係、それらの年変動を調査することは、加入動態を理解するために重要である。

これまでの研究で、ヒラメの新規着底稚魚は日本周辺では主にアミ類を摂食することが報告されている (Tanaka et al., 1989; Amarullah et al., 1991; Subiyanto et al., 1993)。このように、アミ類の豊度はヒラメ稚魚の成長や調査海域における環境収容力に影響を与える (Fujii and Noguchi, 1996; Yamashita et al., 2017)。加えて、アミ類の豊度とヒラメ稚魚の豊度の間に正の相関が観察されている (本論文 2-1-1-2)。しかしながら、ヒラメ稚魚の摂食生態に関する知見はアミ類の豊度が低い海域においては乏しい。瀬戸内海の燧灘東部ではヒラメ稚魚はアミ類と同様にエビジャコ類のウリタエビジャコおよび魚類を摂食する (Yamamoto and Tominaga, 2014)。このようにヒラメがアミ類を十分に摂食できない海域では、餌料環境が加入動態に影響している可能性が考えられる。加入機構を解明するにあたって、まずヒラメの摂食生態を理解することが必要である。

本論では、アミ類の豊度が極端に低い燧灘南西部におけるヒラメ稚魚の成長および主要餌料とその年変動を明らかにすることを目的とする。ここでは5年間にわたる調査をもとに、ヒラメ稚魚の成長と摂食生態の関係を論議する。

材料と方法

調査域 サンプリングは1995年、1998年、1999年、2003年および2004年に、瀬戸内海燧灘南西部の愛媛県西条市沿岸海域（以下、西条沿岸）（北緯 33°57'～北緯 33°58'，東経 133°03'～133°05'，沿岸水域 3km）で行った (Fig. 3)。西条沿岸は開放的な浅海域および干潟を有する砂底または砂泥底のような比較的単調な環境であ

る。表面塩分は比較的高く，調査期間において 30.1～33.2 である (Table 7)。調査域における潮汐の干満差はおよそ 3m であった。

採集調査 天然ヒラメ当歳稚魚は，日中の満潮時に，幅 2m，高さ 0.3m または幅 1m，高さ 0.2m のビームトロール (いずれも目合 2.4mm) を用いて，小型の船外機船により時速約 3.0km (1.6 ノット) で 4 分間 (約 200m) 曳網して定量的に採集した。曳網距離はディファレンシャル GPS (eTrex20xJ, Garmin, USA) を使用して測定した。加えて，1m 幅のビームトロールを用いて曳網距離を記録しない定性的な採集を行った。1995 年，1998 年，1999 年，2003 年および 2004 年に 5 月または 6 月～8 月まで，月あたり 2～5 回の頻度で水深 3～4m の沿岸水域で曳網調査を実施した (Table 8)。採集された稚魚は船上で直ちに冷蔵保存した後，実験室まで持ち帰った。

餌料生物は西条沿岸の 1 定点 (Fig. 3) で日中の満潮時に，0.6m の幅，0.5m の高さのそりネット (目合 0.76 mm) を用いて 1.5km/時 (0.8 ノット) の速度で 2 分間 (約 50m) 曳いて採集した。そりネットは水深 3～4m の場所で 1998 年，1999 年の 6 月～8 月に曳網した。加えて，1998 年と 1999 年における餌料のサイズ組成の情報がなかったため，2018 年の 1 月から 8 月に計 11 回の同様の調査を行った。そりネットにより採集された餌料生物は 5% 海水ホルマリンにより船上で固定保存した。

水温は 1995 年，1998 年，1999 年，2003 年および 2004 年において，5 月～8 月に西条沿岸の水深 1.0m の場所にロガーセンサー (Hobo water temp pro, Onset Computer, USA) を設置して毎日モニタリングした。

採集標本からのデータの収集と解析 天然ヒラメ稚魚密度は定量採集のデータより，100m² あたりの個体数を求めた。ネットの採集効率は考慮しなかった。

天然ヒラメ稚魚はビームトロールによる採集物 (冷蔵) より選別した後，10% 海水ホルマリンに保存した。稚魚の全長は 0.1mm の単位まで測定した。ホルマリン保存による標本の収縮は考慮しなかった。稚魚の胃は実体顕微鏡下で摘出した。1998 年を除いて全長 100mm を超える稚魚の採集個体数は少なかったため，胃内容物分析には全長 100mm 未満の稚魚標本のみを用いた。

空胃個体数の割合はヒラメ稚魚におけるサイズ階級間 (10mm 刻み) および採集された各月間で空胃率として求めた。

稚魚の摂餌強度を求めるため胃内容物指数 (SCI) を次式により計算した。

$$SCI = SCW \times (BW - SCW)^{-1} \times 100$$

SCW は胃内容物重量を、BW は体重を示す。空胃稚魚は胃内容物指数の計算に含めた。胃内容物指数は Kruskal-Wallis test および Scheffe の多重比較により月間およびサイズ階級間で比較した。

胃内容物は、7つの主要生物群（カタクチイワシ仔魚、ハゼ類、その他の魚類、アミ類、ウリタエビジャコ、その他の甲殻類、およびその他）に分類し、それぞれの個体数と重量を記録した。餌料の重要度は Hyslop (1980) の餌重要度指数 (IRI) により示した。

$$IRI = (%N + \%W) \times \%F$$

ここで %N は胃内容物中に認められた餌生物の個体数割合、%W は胃内容物中に認められた餌生物の重量割合、%F は胃内容物中に認められた餌生物の出現率である。餌重要度指数はそれぞれの 10mm 階級およびそれぞれの月について計算されたそれぞれの餌項目の割合 (%IRI : Cortes, 1997) として求めた。%IRI は標本サイズが小さい場合 (3 個体未満) には求めなかった。

餌項目に対する選択性を調査するため、選択性指数である Chesson's α (Chesson, 1978) を 7つの餌分類群（カタクチイワシ仔魚、ハゼ類、その他の魚類、アミ類、ウリタエビジャコ、その他の甲殻類、およびその他）について計算した。選択性 α_i は次式で求められる。

$$\alpha_i = (r_i/n_i) / \sum_1^m (r_i/n_i)$$

ここで r_i は胃内容物中の餌項目 i の個体数割合を、 n_i は環境中の餌項目 i の割合を示す。 m は餌項目数を示す。本指数は 0 と 1 の間で変動し、 $1/m$ より高い値を正の選択性、低い値を負の選択性と判定する。 $1/m$ を中立とし、今回は 7つの餌分類群に分けたため、中立は 0.143 となった。1998 年と 1999 年のそれぞれの採集データから選択性を求めた。それぞれの餌項目における選択性の有意性は Wilcoxon 符号順位検定によりそれぞれの年について検定した。また、着底直後のヒラメがより大きな稚魚期初期のヒラメと較べて異なる餌選択性を示すかどうかを調べるため、選択性を 2つの階級 (10~19.9mm と 20mm 以上) についてそれぞれの採集日ごとに求めた。標本数が少ないデータ (3 個体未満) は除いた。

1998年および1999年に0.6m幅のそりネットで採集された餌料生物について、胃内容物と同様にカタクチイワシ仔魚、ハゼ類、その他の魚類、アミ類、ウリタエビジャコ、その他の甲殻類、およびその他の同じ7つの群に分類した (Table 9)。カタクチイワシ仔魚のカテゴリーは他の魚類仔魚を含んでいる可能性があるものの、本研究では無視できるものとした。バイオマスは1m²あたりのそれぞれの分類群の重量として求めた。ネットの採集効率は考慮しなかった。ウリタエビジャコについては、実際の捕食事例 (Yamamoto et al., 2004) に基づき、小型個体 (体長14mm未満) を潜在的な餌と見なした。1998年と1999年についてはウリタエビジャコのサイズ分布についてのデータが利用できなかったため、2018年におけるウリタエビジャコの小型サイズ個体の重量割合を得て (6月前半57.7%; 6月後半49.2%; 7月前半78.0%; 7月後半94.6%; 8月87.4%)、1998年から1999年までのデータにそれらの値を適用した。新規着底ヒラメ稚魚にとっての餌として、また潜在的捕食者としての豊度 (個体数/m²) を2018年について推定した。他の研究 (Van der Veer and Bergmann, 1987; Taylor, 2005) から、大型サイズ (> 体長30mm) のウリタエビジャコを全長20mm未満のヒラメ稚魚にとっての潜在的捕食者と見なした。

調査域におけるヒラメ稚魚の成長速度はヒラメの個体全長 (Y軸) と採集日 (6月1日からの日数, X軸) との間の直線回帰式により推定した。ヒラメ稚魚の全長組成には正規分布が仮定されなかったため、半月ごとの全長分布のモードに含まれるデータを用いた。1995年、1998年および2003年においては6月前半から7月後半までのデータを用い、7月後半にモードが得られなかった1999年と2004年については6月前半から8月前半のデータを用いた。餌料環境の悪化を伴うことと関係して、全長80mmを超えるヒラメ稚魚は浅い成育場からより深い水域に移出を始めるものと仮定した (古田, 1999)。このサイズのヒラメ稚魚は調査域において主に7月中旬から8月まで観察された (Fig. 4)。

ヒラメ稚魚の成長速度の年変動に及ぼす水温の影響を調べるため、水温とヒラメ稚魚の成長速度の間の相関を Spearman の順位相関係数により評価した。この解析において、6月1日から7月31日までの期間の日水温を平均し、各年における代表値として用いた。またヒラメ稚魚の着底の主要なタイミングと成長速度の間の関係を探索した。着底の主要なタイミングを求めるため、半月ごとのモードに含まれるデ

ータを用いて、ヒラメ稚魚の全長が 12mm に到達した月日を上述の成長速度分析において逆算推定した。

結果

ヒラメ稚魚の密度と成長 ヒラメ稚魚のピーク時の密度は、1995 年が 7 月前半 6.28 個体 ($N/100m^2$)、1998 年が 6 月後半 6.24 個体、1999 年が 6 月前半 2.91 個体、2003 年が 6 月後半 3.67 個体、および 2004 年が 5 月後半 4.02 個体であった (Fig. 5)。相対的に高い密度は 1995 年および 2004 年を除いて、ほぼ 6 月に観察された。

ヒラメ稚魚の体サイズは、それぞれの日の全長に大きな変異が観察されたものの、各年で季節の進行とともに増加した (Fig. 5)。日間成長速度は 0.82~1.33mm/日の間で変動した。最高の成長速度 (1.33mm/日) は 2003 年に観察され、次に高い成長速度 (1.31mm/日) は 1998 年に観察された。

水温は 5 月から 8 月にかけて上昇し、16~26°C であった (Fig. 6)。平均日間成長速度と平均水温との間 (Spearman 順位相関係数: $r_s = 0.60$, $P = 0.23$; Fig. 7) にも着底の主要なタイミングとの間 ($r_s = -0.10$, $P = 0.84$) にも有意な相関関係は見られなかった。着底の主要なタイミングは 2004 年 5 月後半を除いて、6 月前半に集中した (Figs. 5, 7)。

ヒラメ稚魚の摂餌生態 全長 9.5~99.9mm までの 1,042 個体の天然ヒラメ稚魚 (仔魚 9 個体を含む) の胃内容物を 1995 年、1998 年、1999 年、2003 年および 2004 年について調べた。これらのうち、胃の中に餌が見られないヒラメ稚魚は 186 個体 (17.9%) であった。

最も高い空胃率 (26~64%) は各年とも 10mm 階級 (全長 10~19.9mm) の稚魚でみられ、一方最も低い空胃率 (<10%) は 20mm 階級でみられた (Fig. 8)。1995 年と 1998 年において、空胃率は 6 月に最も低くなり、その後徐々に増加した。1995 年、1998 年および 2003 年において、最も高い空胃率は 8 月に観察された。これに対して、1999 年には、空胃率は 6 月に高く、7 月と 8 月に低かった。2004 年 5 月から 8 月における空胃率は一貫して高かった (>30%)。

胃内容物指数 (SCI) は、1999 年を除く各年において 20mm 階級よりも 10mm 階級の方が有意に低かった (Fig. 9)。1995 年、1998 年および 2003 年の 6 月におけるヒラメ稚魚の胃内容物指数は、7 月およびまたは 8 月よりも有意に高かった。これに対して、1999 年における 7 月の胃内容物指数は 6 月よりも有意に高かった。2004 年においては月間の胃内容物指数には有意な差がみられなかった。

最も優占した餌生物はカタクチイワシ仔魚とウリタエビジャコであった。餌生物は年間・階級間および月間で変異を示した (Fig. 10)。10mm 階級の新規着底したヒラメ稚魚は 1995 年にはアミ類とウリタエビジャコを同等に摂食し、他の年にはほとんどウリタエビジャコを摂食していた。20mm 階級にあるヒラメ稚魚の主要餌料生物はウリタエビジャコまたはカタクチイワシ仔魚であった。20mm 階級のヒラメ稚魚に摂食されたカタクチイワシ仔魚の %IRI は 1995 年において 79%、1999 年において 78% と高かった。一方、ウリタエビジャコは 1998 年、2003 年および 2004 年においてヒラメ稚魚の胃内容物で優占していた。

胃内容物組成も月間で変異を示した (Fig. 10)。カタクチイワシ仔魚の割合は 1995 年 6 月に 80%、1995 年 7 月に 53% および 1999 年 7 月に 52% とそれぞれ高かった。ウリタエビジャコは 1998 年、1999 年、2003 年および 2004 年の 6 月における最も重要な餌生物であり、それぞれの %IRI は 81%、47%、99% および 86% であった。7 月においても、1998 年、2003 年および 2004 年のウリタエビジャコの %IRI は 6 月に続き、相対的に高く 45% 以上であった。

1998 年と 1999 年において、カタクチイワシ仔魚でのみ、有意な正の摂餌選択性 (Chesson's α) が観察され、ハゼ類、ウリタエビジャコおよびアミ類においては有意な負の選択性が観察された (Table 10)。しかしながら、カタクチイワシ仔魚に対して負の選択性が観察された 1999 年 6 月 2 日および 7 月 16 日においてアミ類、ウリタエビジャコおよび他の甲殻類に対する正の選択性が観察された (Table 11)。

1998 年と 1999 年において、全長 20mm よりも大型の階級のヒラメ稚魚において、カタクチイワシ仔魚に対してほとんどの場合、正の選択性が観察された (Table 12)。また、すべての甲殻類 (アミ類、ウリタエビジャコ、および他の甲殻類) に対して負の選択性が観察された 1998 年 6 月 8 日および 1999 年 6 月 15 日において、全長 20 mm 未満のヒラメ稚魚においてカタクチイワシ仔魚に対する正の選択性が観察された。これに対して、1999 年においてそれぞれ全長 20mm 以上および 20mm 未満

のヒラメ稚魚の階級において、カタクチイワシ仔魚への負の選択性が観察された6月2日または7月16日には、すべての甲殻類に対する正の選択性が観察された (Table 12)。しかしながら、1998年および1999年においてヒラメ稚魚の全長に関わらずハゼ類、アミ類およびウリタエビジャコに対してほとんどの場合、負の選択性を示した。

餌料生物の豊度 ウリタエビジャコは1998年と1999年ともに採集した餌料生物中で優占していた (Fig. 11)。小型のウリタエビジャコ (体長14mm未満) の月平均のバイオマスは1998年に $591.4\text{mg}/\text{m}^2$ 、1999年に $238.3\text{mg}/\text{m}^2$ となり最も高かった。餌料豊度における季節的なパターンは両年で同様であった。すなわち、ウリタエビジャコの豊度は6月のピークを迎えた後、7月と8月を通して低下した。これに対して、アミ類の豊度は両年において $14\text{mg}/\text{m}^2$ 未満となり継続して低かった。カタクチイワシ仔魚はそりネットではほとんど採集されなかった。

ヒラメ稚魚と摂食されたウリタエビジャコとのサイズ関係

2003年と2004年におけるヒラメ稚魚と摂食されたウリタエビジャコとの間のサイズ関係は有意であった (Fig. 12, Spearman 順位相関; $r_s = 0.62, P < 0.001$)。全長20mm未満の新規着底したヒラメ稚魚は体長6mm未満の小型サイズのウリタエビジャコを摂食した (Fig. 12)。

2018年の1月から8月までの西条沿岸における全長20mm未満の新規着底したヒラメ稚魚の餌料として、および潜在的捕食者としてのウリタエビジャコの豊度は季節的に変化した (Fig. 13)。体長6mm未満の小型サイズのウリタエビジャコの豊度は5月前半から増加し、6月前半に 160 個体/ m^2 のピークを示した。この体長6mm未満のウリタエビジャコは6月後半まで高い個体数割合で推移した。体長30mm以上の大型のウリタエビジャコの豊度は両年において5月後半と6月前半にピークを示した。

考察

本研究により瀬戸内海燧灘南西部においてヒラメ稚魚の主要な餌生物 (カタクチイワシ仔魚または小型のエビジャコ) には年変動がみられることが明らかになった。このことは、他の海域ではアミ類を主に摂餌するヒラメ稚魚において (山田ら、

1998b; 田中ら, 2006; Tomiyama et al., 2013), 初めて観察された事例である。また, 調査域において, ウリタエビジャコがヒラメ稚魚にとって着底直後から極めて重要な餌となっていることを示した。燧灘東部ではヒラメ稚魚は主にアミ類を摂食し, 次いでウリタエビジャコおよびハゼ類などの魚類が重要であったが (Yamamoto and Tominaga, 2014), 南西部におけるヒラメ稚魚は主にウリタエビジャコを摂食していたことから (Fig. 10), 燧灘内でも場所間でヒラメ稚魚の主要な餌料生物が異なっていたことは注目に値する。この違いは, 南西部海域における極端に低いアミ類の豊度に起因すると考えられる。

1995年と1999年において, ヒラメの胃内容物に占めるカタクチイワシ仔魚の高い割合が観察されたことは (Fig. 10), 年によって安定的に利用されるわけではないものの, 餌としてのカタクチイワシ仔魚の重要性を示している。ヒラメ稚魚によるカタクチイワシ仔魚への高い摂餌選択性 (Table 10) は, このことを支持している。加えて, 小型のヒラメ稚魚 (全長 15.5mm 以上, ほとんどは全長 20mm を超えるサイズ) が 1995年と 1999年にカタクチイワシ仔魚を摂食していた事例を確認した。これまでカタクチイワシ仔魚は全長 30mm を超えるヒラメの胃内から観察されてきたが (山田ら, 1998a, 1998b; 古田, 1999), カタクチイワシ仔魚に対する早期からの摂食は本調査海域におけるヒラメ稚魚の摂食生態における 1 つの特徴であると考えられる。

いずれの年も着底したヒラメ稚魚 (全長 10~20mm) の餌において小型のウリタエビジャコの割合はカタクチイワシ仔魚の割合よりも高かった (Fig. 10)。新規着底したヒラメ稚魚は, 1999年 6月 2日において小型のウリタエビジャコに対して正の選択性を示した (Table 12)。本研究海域におけるエビジャコの平均密度は 6月から 7月において 1998年 26.9 個体/m², 1999年 19.8 個体/m² および 2018年 91.1 個体/m² であり, 5月~8月の燧灘東部のそれ (6.7 個体/m²) (Yamamoto and Tominaga, 2014) よりも常に高かった。小型のウリタエビジャコに対するヒラメ稚魚の摂餌選択性は, ほとんどの時期および階級において正を示さなかったが (Tables 11, 12), 豊富なウリタエビジャコはヒラメ稚魚にとっての安定的な餌料生物であり, ヒラメ稚魚の高い胃内容物指数に寄与していると考えられる。燧灘東部では, ウリタエビジャコに対するヒラメ稚魚の選択性は負を示しており (Yamamoto et al., 2004), このことから小型のウリタエビジャコはアミ類やカタクチイワシ仔魚が豊富ではない時

のヒラメ稚魚にとっての代替餌料としての重要な役割を果たすと考えられる。類似した事例が仙台湾のマコガレイにおいて観察されている（大森, 1974）。マコガレイは特定の時期にラスバンマメガニ *Pinnixa rathbuni* を多食するが、選択性は低く、代替的な役割を担っていると考えられる。

エビジャコ類は着底中および新規着底した異体類の捕食者として報告されてきた（Van der Veer and Bergmann, 1987; Phil, 1989; Van der Veer et al., 1990; Wennhage, 2002; Nakaya et al., 2004）。正反対に、本研究では新規着底個体を含むヒラメ稚魚の主要な餌としての小型のウリタエビジャコの重要性を強調した。しかしながら、本研究における 10mm 階級のヒラメ稚魚の高い空胃率および低い胃内容物指数は飢餓に起因した被食死亡（古田, 1999）の原因となるかも知れない。しかしながら、エビジャコによる低い捕食圧を示す、体長 30mm を超える大型のウリタエビジャコの豊度は本研究域では相対的に低かった（0.3 個体/m² 未満）。

ヒラメ稚魚の日間成長速度は 1mm/日付近で変動した。ヒラメ稚魚の成長は、カタクチイワシ仔魚や小型のウリタエビジャコを主とした餌料環境、およびヒラメの成長に適している 20°C~25°C の水温（Iwata et al., 1994; Fonds et al., 1995）によって支えられているといえる。水温は 6 月に 5 月よりもより高く、小型のウリタエビジャコは 7, 8 月と比べて 6 月により豊度が高かったことから（Fig. 11）、6 月前半における着底はヒラメ稚魚の成長にとって有利であると考えられる。

Table 7. Monthly records on surface salinity (ppt) in the Saijo coast, southwestern Hiuchi-Nada

Year	Month			
	May	June	July	August
1995	33.2	32.8	30.5	31.7
1998	32.1	31.5	31.3	31.3
1999	33.1	32.2	31.4	30.4
2003	33.0	32.8	31.9	31.7
2004	33.2	32.3	31.1	30.1

Data were recorded by Ehime Research Institute of Cultivation Resource.

Table 8. Juvenile Japanese flounder collected by a beam trawl or a sledge net in the Saijo coast in 1995, 1998, 1999, 2003, and 2004

Sampling date	Towed area (m ²)	No. of juveniles collected	Total length (mm)	
			Min	Max
1995				
1-Jun	1080	9	11.3	15.8
16-Jun	1683	101	11.3	34.2
22-Jun	1484	72	17.5	48.1
27-Jun	1589	65	16.5	63.2
28-Jun	No data	33	16.5	61.3
3-Jul	No data	2	33.2	48.1
4-Jul	446	28	25.2	66.1
7-Jul	973	10	34.2	79.2
10-Jul	No data	3	42.2	61.2
11-Jul	No data	5	74.2	125.0
13-Jul	1146	5	57.2	85.0
18-Jul	919	9	30.8	82.4
26-Jul	1350	9	50.8	83.0
31-Jul	1316	25	44.3	104.0
4-Aug	No data	1	102.8	
8-Aug	1000	5	66.2	80.0
17-Aug	471	1	74.2	
28-Aug	No data	13	61.2	128.0
1998				
26-May	No data	3	15.0	22.2
5-Jun	No data	2	13.8	25.2
8-Jun	1468	65	11.8	47.9
15-Jun	No data	6	12.1	51.5
16-Jun	828	42	9.6	54.3
22-Jun	913	57	14.0	83.7
26-Jun	No data	2	44.7	60.7
29-Jun	1113	11	22.4	50.0
30-Jun	No data	3	39.9	68.3
6-Jul	No data	7	49.0	78.4
7-Jul	1268	9	36.4	100.1
13-Jul	959	16	40.2	109.5
17-Jul	No data	4	49.2	108.3
21-Jul	1287	29	49.0	126.6
27-Jul	904	12	50.0	120.1
30-Jul	No data	6	72.1	115.3
3-Aug	1191	15	54.1	116.1
4-Aug	No data	15	73.4	141.5
11-Aug	530	2	65.4	73.9
13-Aug	No data	2	91.2	133.6
17-Aug	No data	7	67.7	122.7

Table 8, Continued

Sampling date	Towed area (m ²)	No. of juveniles collected	Total length (mm)	
			Min	Max
1999				
2-Jun	695	6	12.5	16.0
9-Jun	366	10	11.2	16.3
15-Jun	138	4	12.9	15.6
24-Jun	835	14	9.7	25.8
30-Jun	462	10	10.6	56.2
6-Jul	1116	18	17.6	54.3
12-Jul	2260	13	22.7	88.7
16-Jul	488	4	29.3	43.8
21-Jul	969	12	18.5	57.5
29-Jul	No data	7	60.4	90.8
30-Jul	786	4	27.3	77.1
4-Aug	965	7	25.8	72.9
11-Aug	495	2	61.4	81.5
13-Aug	No data	6	66.0	78.9
26-Aug	No data	4	84.3	99.0
27-Aug	4313	16	41.0	119.0
2003				
13-May	526	1	16.9	
21-May	768	1	18.5	
2-Jun	1134	7	12.3	16.3
12-Jun	721	25	11.0	33.6
20-Jun	187	4	30.8	58.1
27-Jun	1090	40	24.0	86.5
2-Jul	725	11	27.9	50.8
17-Jul	73	1	60.1	
12-Aug	163	2	72.1	85.7
19-Aug	481	3	55.1	69.8
25-Aug	222	2	63.6	72.0
2004				
17-May	647	26	11.8	23.8
19-May	No data	8	11.9	18.6
24-May	974	20	10.3	26.2
1-Jun	985	35	9.5	45.4
15-Jun	130	3	23.5	82.0
22-Jun	903	28	21.9	76.3
5-Jul	482	7	35.0	67.2
16-Jul	630	7	44.9	92.0
3-Aug	No data	1	76.1	
19-Aug	No data	5	54.4	73.1

Table 9. List of benthic organisms collected by a sledge net with nine hauls in the Saijo coast during summer in 1998

Phylum	Class	Order	Family	Species	No. of individuals	Weight (g)					
Arthropoda	Malacostraca	Mysida	Mysidacea	<i>Archaeomysis grebnitzkii</i>	39	0.10					
				<i>Archaeomysis oshimai</i>	71	0.25					
		Decapoda	Penaeidae	<i>Neomysis awatschenis</i>	1645	3.04					
				<i>Metapenaeus intermedius</i>	8	0.07					
				Penaeoidea sp.	11	0.02					
				<i>Acetes japonicus</i>	12	0.10					
				<i>Leptochela (Leptochela) glacilis</i>	40	0.40					
				<i>Palaemon</i> sp.	1	0.01					
				<i>Nikoides</i> sp.	1	0.01					
				<i>Eualus sinensis</i>	2	0.04					
				<i>Eualus</i> sp.	3	0.02					
				<i>Heptacarpus pandaloides</i>	1	0.03					
				<i>Latreutes acicularis</i>	1	0.01					
				<i>Latreutes planirostris</i>	98	0.62					
				Hyppolytidae larva	20	0.03					
				Alpheidae	<i>Alpheus</i> sp.	43	0.10				
				Crangonidae	<i>Crangon uritai</i>	12828	562.46				
				—	Mysis larva	3	0.00				
				Callinassidae	<i>Callinassa japonica</i>	22	0.05				
				Upogebiidae	<i>Upogebia major</i>	39	0.29				
				Paguroidea	Paguroidea sp.	19	0.02				
				—	Graucothoe larva	3	0.00				
				Majoidea	<i>Pugettia quadridens quadridens</i>	5	0.03				
				Portunidae	<i>Charybdis (Charybdis) japonica</i>	1	0.09				
					<i>Portunus (Xiphonectes) hastatoides</i>	14	0.10				
					Grapsidae	<i>Acamaeopleura toriumii</i>	151	1.14			
						<i>Hemigrapsus penicillatus</i>	1	0.02			
					Pinnotheridae	<i>Pinnotheres boninensis</i>	1	0.00			
						<i>Trytodynamia japonica</i>	1	0.05			
					—	Megalopa larva	213	0.31			
		Ostracoda	Malacostraca	Stomatopoda	Amphipoda	—	1	0.00			
						Squillidae	<i>Oratosquilla oratoria</i>	3	0.18		
						Ampeliscaidae	<i>Ampelisca brevicornis</i>	30	0.17		
						Ampithoinae	<i>Ampithoe lacertosa</i>	4	0.02		
							<i>Ampithoe valida</i>	3	0.03		
						Corophiidae	<i>Corophium acherusicum</i>	1	0.00		
							<i>Gammaropsis (Gammaropsis) japonica</i>	1	0.00		
						Ischyroceridae	<i>Erichthonius pugnax</i>	137	0.16		
							<i>Jassa slatteryi</i>	2	0.00		
						Pdoceridae	<i>Podoceros inconspicuus</i>	2	0.00		
						Guerneae	<i>Guerneae</i> sp.	15	0.07		
						Pontogeneiidae	<i>Pontogeneia</i> sp.	1	0.00		
						Anisogammaridae	<i>Jesogammarus (Annogammarus) annandal</i>	1	0.01		
						Melitidae	<i>Melita rylovae</i>	1	0.01		
						Pleustidae	<i>Pleusymtes</i> sp.	2	0.01		
						Liljeborgiidae	<i>Liljeborgia serrata</i>	7	0.05		
							<i>Liljeborgia</i> sp.	7	0.01		
						Lysianassidae	<i>Orchomene breviceps</i>	15	0.06		
						Oedicerotidae	<i>Synchelidium lenorostratum</i>	16	0.02		
						Phoxocephalidae	<i>Harpiniopsis vadicalus</i>	4	0.00		
						Argisidae	<i>Argissa hamatipes</i>	1	0.00		
						Dogielinotidae	<i>Haustricides</i> sp.	2	0.01		
						Caprellloidea	<i>Caprella gigantochir</i>	5	0.01		
	<i>Caprella kroyeri</i>					3	0.00				
	<i>Caprella scaura diceros</i>					19	0.10				
	<i>Caprella subtilis</i>					11	0.08				
	<i>Cleantiella</i> sp.					2	0.00				
	<i>Synidotea hikigawaensis</i>					7	0.10				
	<i>Cymodoce japonica</i>					1	0.01				
Chordata	Osteichthyes					Clupeiformes	Engraulidae	<i>Engraulis japonicus</i>	2	0.02	
								<i>Syngnathus schlegeli</i>	5	0.63	
						Gasterosteiformes	Syngnathidae	<i>Chelidonichthys spinosus</i>	1	0.15	
								<i>Platycephalus</i> sp. 2 Nakabo, 1993	15	0.36	
						Scorpaeniformes	Triglidae	<i>Platycephalus</i> sp. 2 Nakabo, 1993	2	0.03	
								<i>Pagurus major</i>	2	0.03	
						Perciformes	Sparidae	<i>Ammodytes personatus</i>	5	5.62	
								<i>Repomucenus valenciennesi</i>	1	0.47	
								Callionymidae larva	43	0.37	
								Gobiidae	<i>Eutaeniichthys gilli</i>	1	0.01
								<i>Favonigobius gymnauchen</i>	6	13.93	
								Gobiidae larva	460	3.02	
									<i>Paralichthys olivaceus</i>	7	2.88
									<i>Heteromycteris japonica</i>	7	0.57
									<i>Rudarius ercodes</i>	75	1.97
									Tetraodontidae sp. larva	2	0.05
						Mollusca	Gastropoda	Opisthobranchia	Philinidae	<i>Philine argentata</i>	59
<i>Musculista senhousia</i>	2									0.11	
<i>Ruditapes philippinarum</i>	5	0.09									
<i>Maetra chinensis chinensis</i>	6	0.10									
<i>Sepia (Platysepia) esculentia</i>	1	0.50									
Bivalvia	Veneroidea	Veneridae	<i>Mactridae</i>	41	10.37						
			<i>Euprymna morsei</i>	2	0.16						
			<i>Loliginidae</i>	2	0.16						
			<i>Octopus vulgaris</i>	14	3.02						
			<i>Glycinde nipponica</i>	1	0.00						
Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Goniadidae	<i>Platynereis bicanaliculata</i>	1	0.04					
				<i>Nephtyidae</i>	1	0.57					
				<i>Aglaophamus sinensis</i>	1	0.57					
				<i>Ophiura kinbergi</i>	4	0.09					
				<i>Ophiura kinbergi</i>	4	0.09					
Total					16370						

The species identification of benthic animals was performed for samples collected by sledge net in 1998.

In 1999, benthic animals were not identified at the same taxonomic level as 1998 and therefore the data were not included in the list.

Table 10. The selectivity index (Chesson's α) of juvenile Japanese flounder for the major prey items in the Saijo coast in 1998 and 1999

Year	Prey item	Mean	Range		Selectivity
1998	Larval anchovy	0.839	0.000	~ 0.998	+
	Gobies	0.004	0.000	~ 0.029	-
	Other fish	0.088	0.001	~ 0.558	NS
	Mysids	0.005	0.000	~ 0.033	-
	<i>Crangon uritai</i>	0.008	0.000	~ 0.061	-
	Other crustaceans	0.006	0.000	~ 0.049	-
	Others	0.051	0.000	~ 0.299	NS
1999	Larval anchovy	0.711	0.000	~ 1.000	+
	Gobies	0.061	0.000	~ 0.694	-
	Other fish	0.056	0.000	~ 0.500	-
	Mysids	0.059	0.000	~ 0.365	-
	<i>Crangon uritai</i>	0.053	0.000	~ 0.402	-
	Other crustaceans	0.059	0.000	~ 0.523	-
	Others	0.001	0.000	~ 0.006	-

Data of +, -, and NS indicate significant positive selectivity ($P < 0.05$), significant negative selectivity ($P < 0.05$), and no significant differences against neutral preference ($\alpha = 0.143$), respectively, as tested by Wilcoxon signed-rank test. Details were shown in Table 11.

Table 11. Seasonal changes in the selectivity index (Chesson's α) of juvenile Japanese flounder for the major prey items in the Saijo coast in 1998 and 1999

Year	Date	Prey item						
		Larval anchovy	Gobies	Other fish	Mysids	<i>Crangon uritai</i>	Other crustaceans	Others
1998	8-Jun	0.998	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.001
	16-Jun	0.976	0.002	0.018	0.001	0.002	0.000	0.001
	22-Jun	0.994	0.001	0.003	0.001	0.000	0.001	0.000
	29-Jun	0.937	0.004	0.046	0.004	0.000	0.000	0.008
	7-Jul	0.821	0.000	0.030	0.000	0.001	0.000	0.148
	13-Jul	0.976	0.001	0.018	0.003	0.003	0.000	0.000
	21-Jul	0.849	0.029	0.115	0.000	0.002	0.005	0.000
	27-Jul	0.996	0.001	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000
	3-Aug	0.000	0.000	0.558	0.033	0.061	0.049	0.299
1999	2-Jun	0.000	0.000	0.000	0.365	0.402	0.233	0.000
	9-Jun	0.988	0.000	0.000	0.004	0.001	0.002	0.005
	15-Jun	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	24-Jun	0.990	0.000	0.000	0.009	0.000	0.000	0.000
	30-Jun	0.994	0.000	0.000	0.004	0.000	0.001	0.001
	6-Jul	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	12-Jul	0.400	0.100	0.500	0.000	0.000	0.000	0.000
	16-Jul	0.000	0.000	0.000	0.267	0.210	0.523	0.000
	21-Jul	0.991	0.000	0.001	0.001	0.000	0.000	0.006
	30-Jul	0.962	0.000	0.000	0.025	0.007	0.006	0.000
	4-Aug	0.927	0.003	0.000	0.070	0.000	0.001	0.000
	11-Aug	0.000	0.694	0.221	0.015	0.069	0.000	0.000
	27-Aug	0.988	0.001	0.003	0.006	0.000	0.001	0.000

Neutral preference ($\alpha = 0.143$).

Table 12. Size-related variation on each date in the selectivity index (Chesson's α) of juvenile Japanese flounder for the major prey items in the Saijo coast in 1998 and 1999

Date	Size class (mm) of juvenile	N of juvenile with prey in stomachs	Prey item						
			Larval anchovy	Gobies	Other fish	Mysids	<i>Crangon uritai</i>	Other crustaceans	Others
1998									
8-Jun	10.0-19.9	18	0.993	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.006
	20.0-	40	0.998	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000
16-Jun	10.0-19.9	8	0.000	0.000	0.000	0.000	0.130	0.000	0.870
	20.0-	25	0.977	0.002	0.018	0.001	0.002	0.000	0.000
22-Jun	10.0-19.9	3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.111	0.889	0.000
	20.0-	50	0.994	0.001	0.003	0.001	0.000	0.001	0.000
29-Jun	20.0-	10	0.937	0.004	0.046	0.004	0.000	0.000	0.008
7-Jul	20.0-	8	0.821	0.000	0.030	0.000	0.001	0.000	0.148
13-Jul	20.0-	9	0.976	0.001	0.018	0.003	0.003	0.000	0.000
21-Jul	20.0-	21	0.780	0.040	0.163	0.001	0.006	0.011	0.000
27-Jul	20.0-	9	0.996	0.001	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000
3-Aug	20.0-	7	0.000	0.000	0.558	0.033	0.061	0.049	0.299
1999									
2-Jun	10.0-19.9	5	0.000	0.000	0.000	0.365	0.402	0.233	0.000
9-Jun	10.0-19.9	13	0.000	0.000	0.000	0.103	0.040	0.093	0.764
	20.0-	7	0.995	0.000	0.000	0.003	0.000	0.001	0.000
15-Jun	10.0-19.9	3	0.998	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001
	20.0-	23	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
24-Jun	20.0-	15	0.990	0.000	0.000	0.009	0.000	0.000	0.000
30-Jun	20.0-	8	0.994	0.000	0.000	0.004	0.000	0.001	0.001
6-Jul	20.0-	18	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
12-Jul	20.0-	7	0.400	0.100	0.500	0.000	0.000	0.000	0.000
16-Jul	20.0-	3	0.000	0.000	0.000	0.267	0.210	0.523	0.000
21-Jul	20.0-	12	0.991	0.000	0.001	0.001	0.000	0.000	0.006
30-Jul	20.0-	4	0.962	0.000	0.000	0.025	0.007	0.006	0.000
4-Aug	20.0-	5	0.927	0.003	0.000	0.070	0.000	0.001	0.000
11-Aug	20.0-	3	0.000	0.694	0.221	0.015	0.069	0.000	0.000
27-Aug	20.0-	9	0.988	0.001	0.003	0.006	0.000	0.001	0.000

Neutral preference ($\alpha = 0.143$).

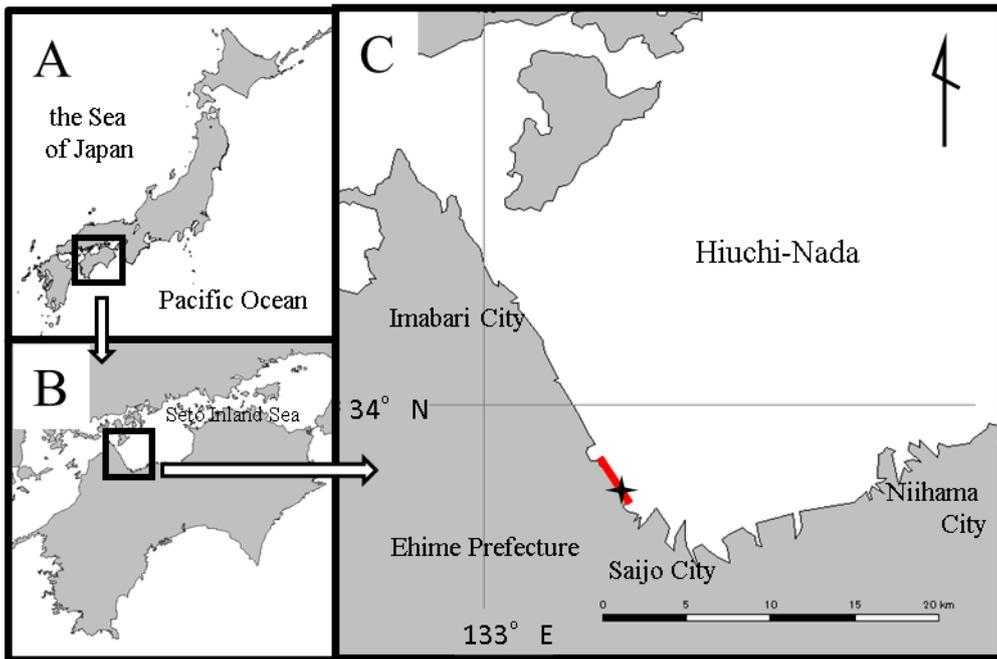


Fig. 3. Location of the sampling area (C), southwestern Hiuchi-Nada, Seto Inland Sea, Japan (A, B). The star in (C) indicates the sampling site for prey organisms. The thick red line in (C) indicates the sampling area for wild juvenile Japanese flounder (0-year-old) along the coast.

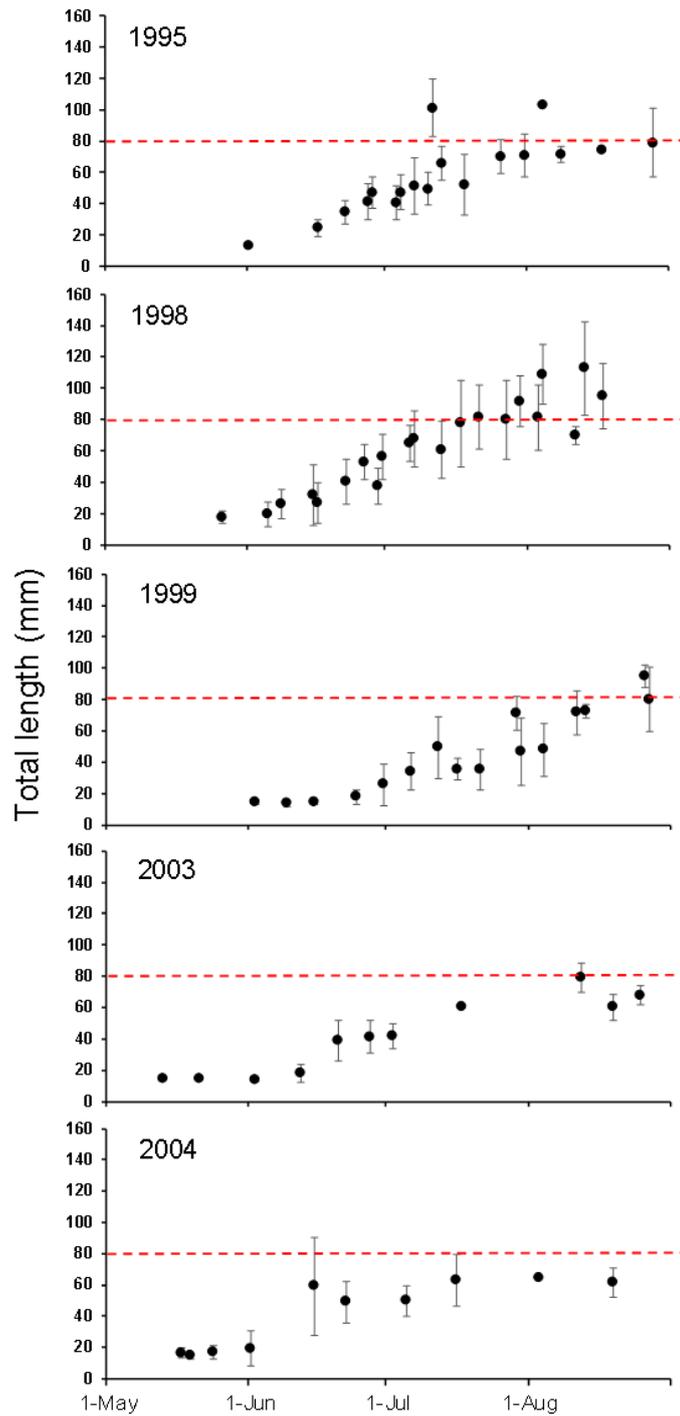


Fig. 4. Temporal changes in mean total length (\pm standard deviation) of juvenile Japanese flounder in 1995, 1998, 1999, 2003, and 2004. Broken red lines indicate the assumed size of emigration from nursery grounds (80 mm total length).

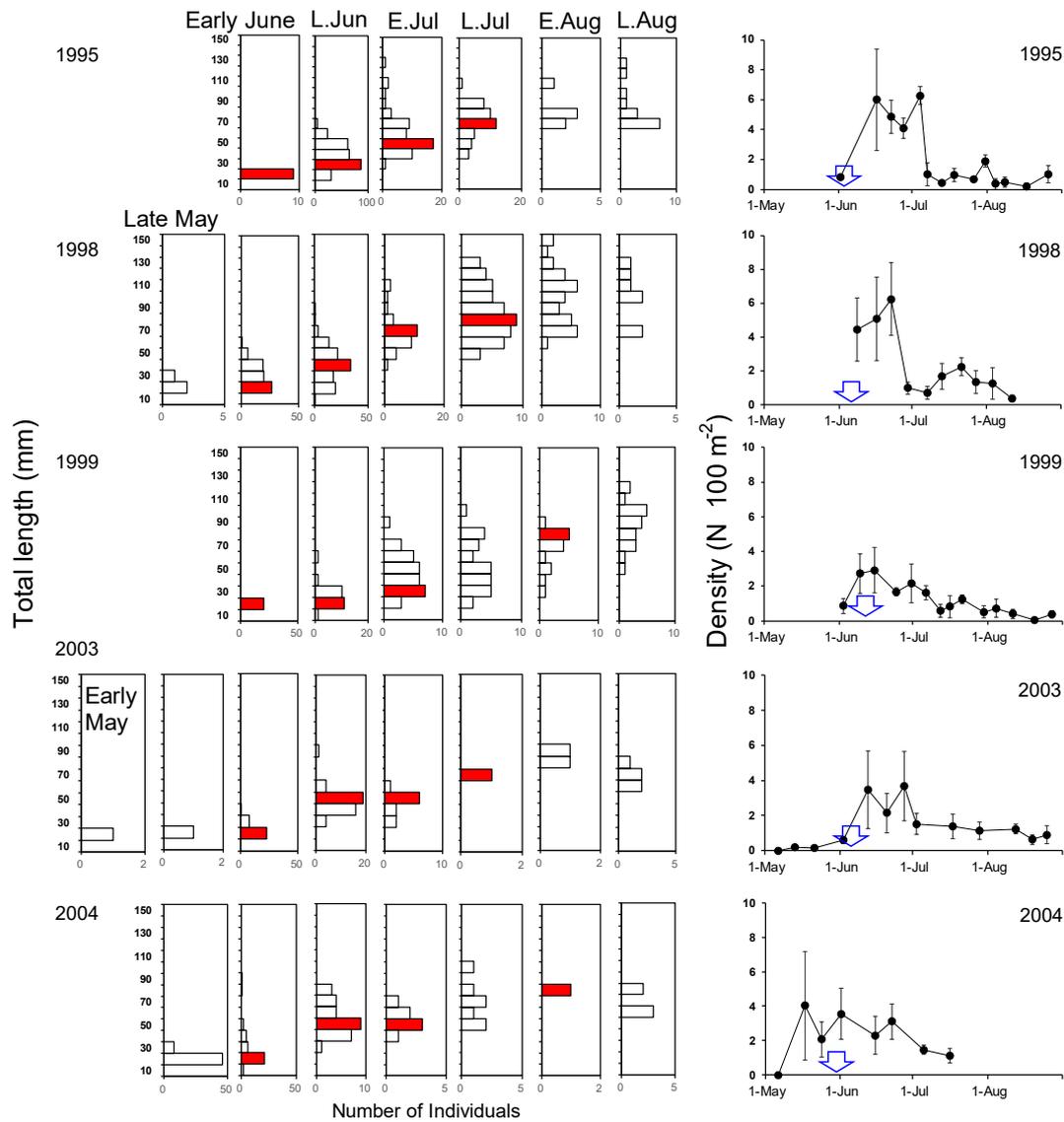


Fig. 5. Temporal changes in the total length distributions (left panels) and density (right panels) of juvenile Japanese flounder in 1995, 1998, 1999, 2003, and 2004. Daily growth rates were estimated by linear regressions from data included in modes (red columns on the left panels): 0.88 mm d^{-1} ($r^2 = 0.89$), 1.31 mm d^{-1} ($r^2 = 0.91$), 0.82 mm d^{-1} ($r^2 = 0.79$), 1.33 mm d^{-1} ($r^2 = 0.88$), and 1.15 mm d^{-1} ($r^2 = 0.92$) in 1995, 1998, 1999, 2003, and 2004, respectively. Arrows on right panels indicate the settlement dates estimated from the linear regressions: 1, 3, 11, 5 June, and 30 May in 1995, 1998, 1999, 2003, and 2004, respectively. The density on right panels is shown by mean \pm standard error.

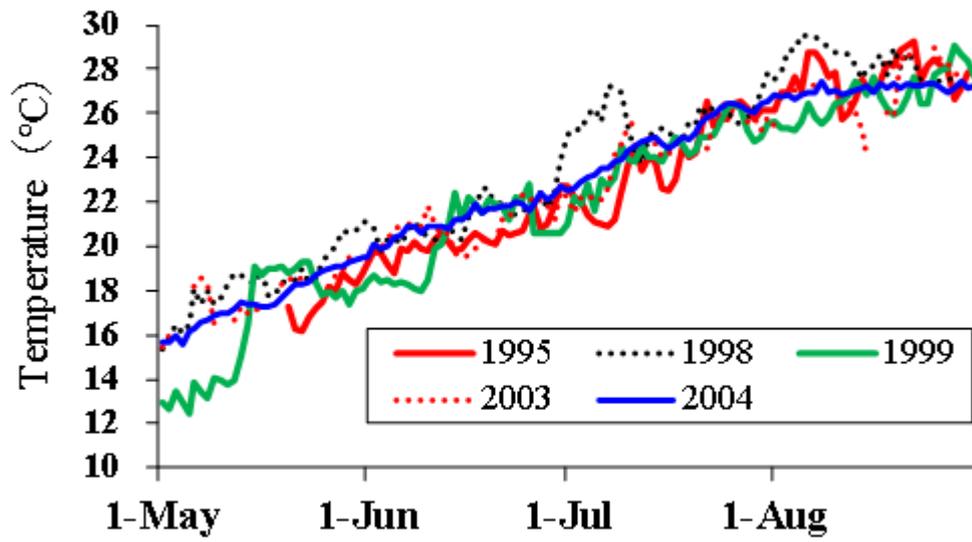


Fig. 6. Seasonal changes in the daily water temperature at the 1.0 m depth in the Saijo coast in 1995, 1998, 1999, 2003 and 2004.

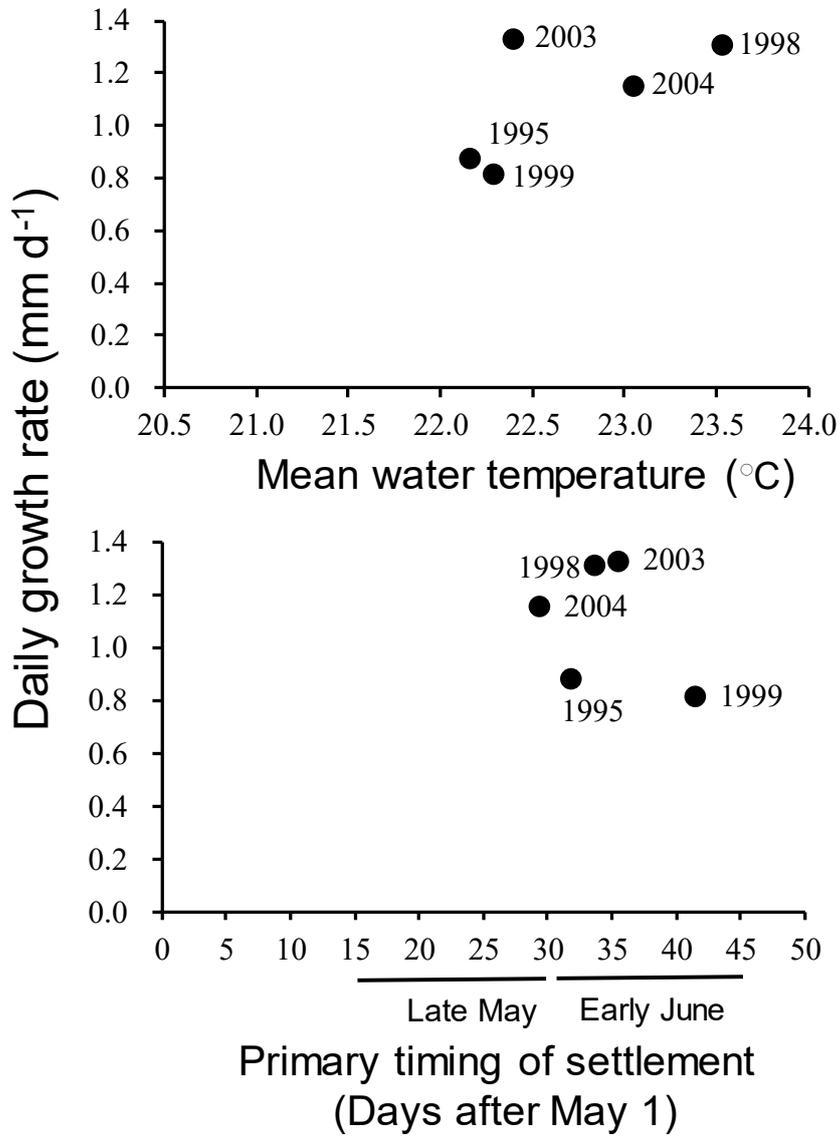


Fig. 7. Relationship between mean water temperature (upper) or settlement periods estimated (lower) and daily growth rate calculated of Japanese flounder in 1995, 1998, 1999, 2003, and 2004.

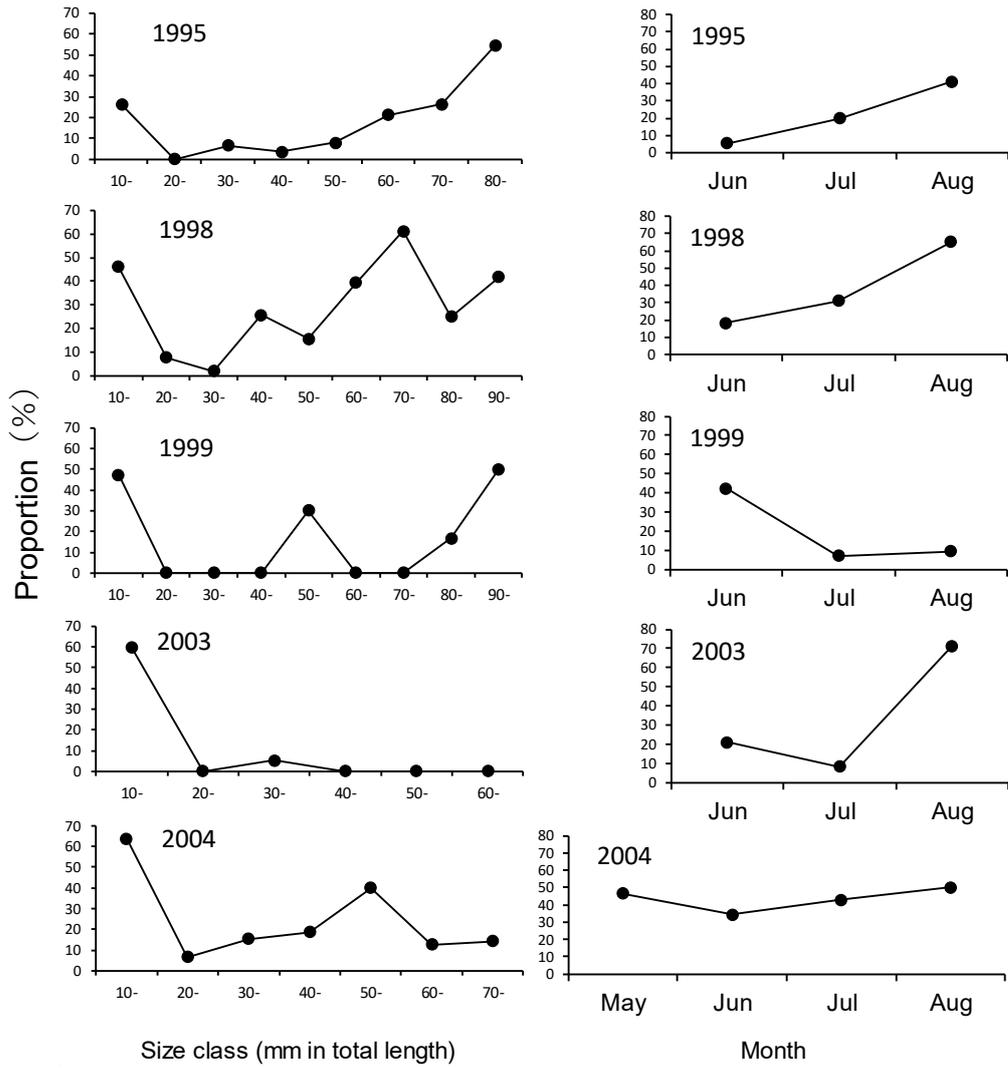


Fig. 8. The proportion of Japanese flounder individuals with empty stomachs in 1995, 1998, 1999, 2003, and 2004, in relation to total length classes (left panels) and month collected (right panels).

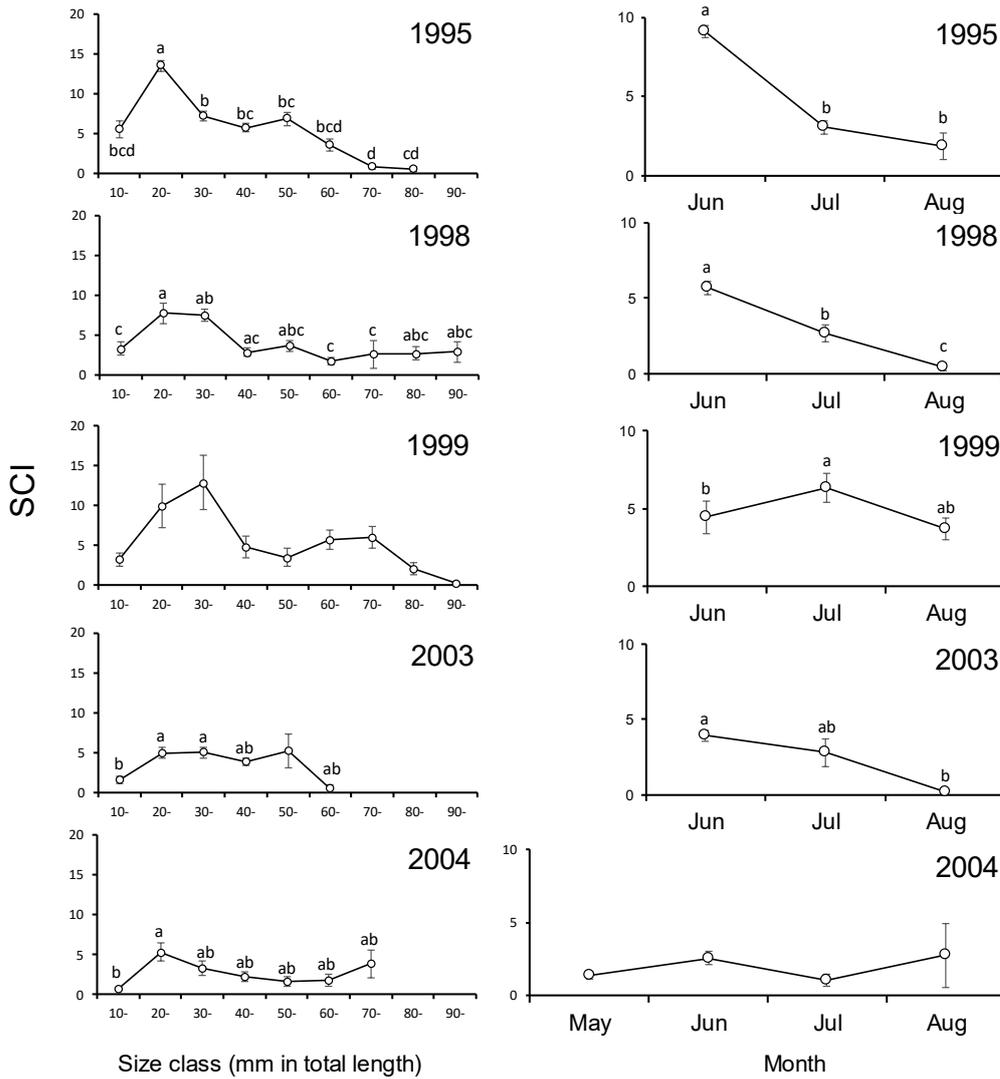


Fig. 9. Stomach content index (SCI) of juvenile Japanese flounder each year in relation to total length classes (left panels) and month collected (right panels). The SCI is presented as mean \pm standard error. Juveniles with empty stomachs were included to calculate the SCI. Different letters represent significant differences among size classes and months (Scheffe's multiple comparison test).

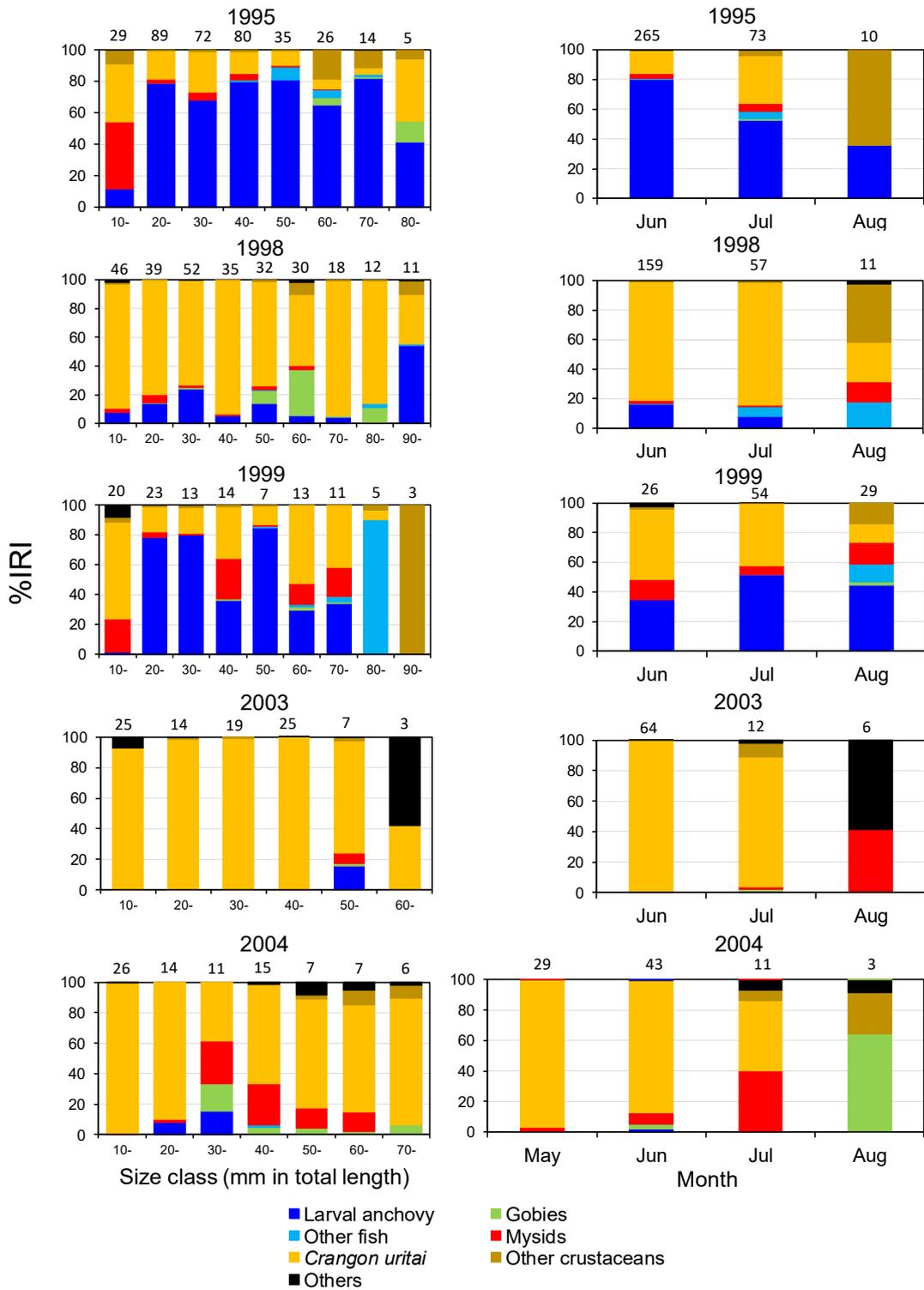


Fig. 10. Stomach contents composition (index of relative importance, %IRI) of Japanese flounder each year in relation to total length classes (left panels) and month collected (right panels). The number of individuals analyzed is indicated above the column.

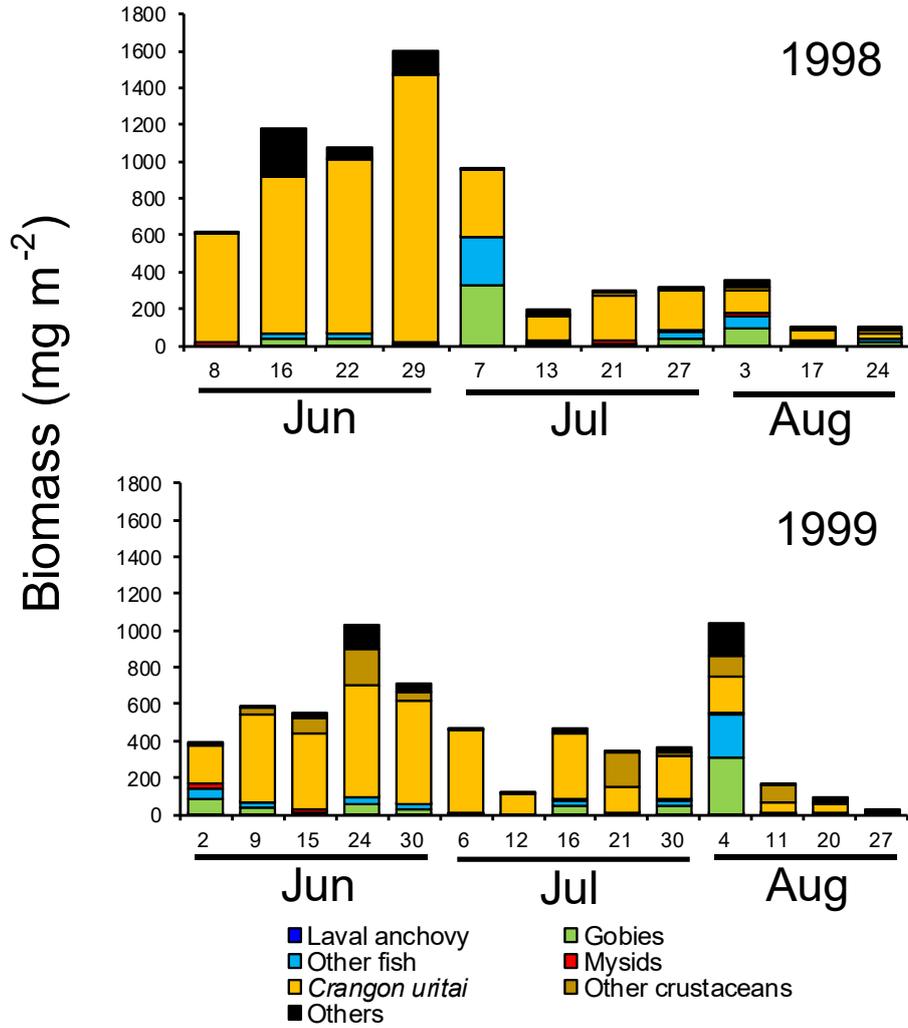


Fig. 11. Seasonal changes in the biomass of prey organisms (mg wet weight m^{-2}) in 1998 (upper panel) and 1999 (lower). The month and date are indicated below the columns. For *Crangon uritai*, small individuals <14 mm body length were recorded.

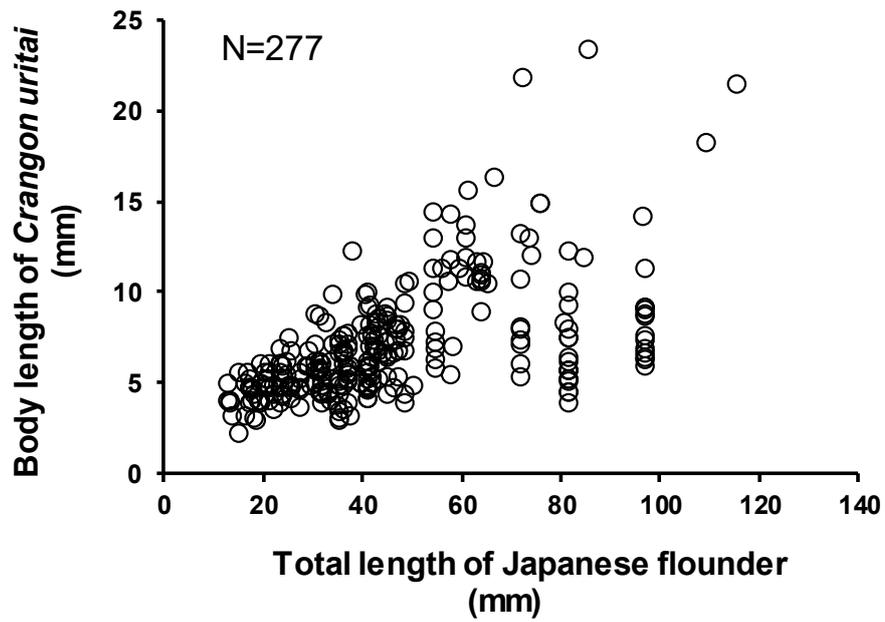


Fig. 12. Predator-prey size relationship between juvenile Japanese flounder and consumed crangonid shrimp *Crangon uritai* in 2003 and 2004.

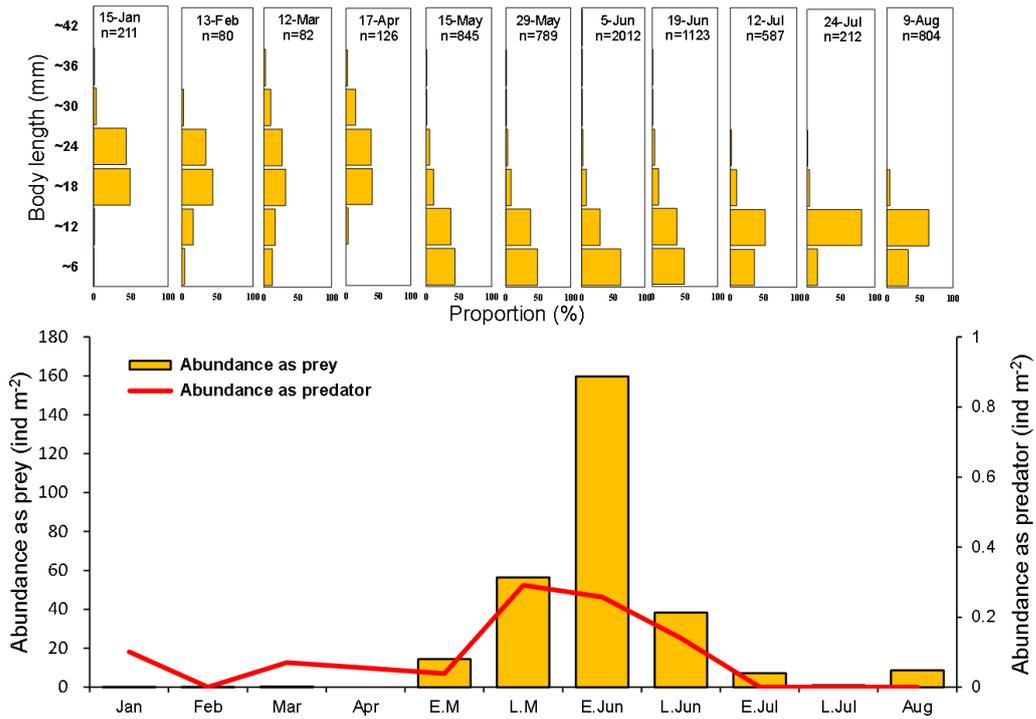


Fig. 13. Seasonal changes in the proportion in the size distribution of crangonid shrimp *Crangon uritai* in 2018 (upper panel). Seasonal changes in the abundance of *C. uritai* as prey or potential predator for newly settled juvenile Japanese flounder in the study area from January to August 2018 (lower panel). Closed bars show the abundance of *C. uritai* smaller than 6 mm body length, which is regarded as prey for juvenile Japanese flounder. A solid line shows the abundance of *C. uritai* larger than 30 mm, which is regarded as predator for juvenile Japanese flounder.

第3章 マダイの種苗放流技術

3-1 放流魚の行動、分布および個体数変化

かつて、1990年代初頭までは、人工種苗放流マダイ稚魚の天然環境下における分布・行動に関する直接的な調査・観察の報告は少なかった（山田・内木, 1977; 松宮ら, 1980; 今泉, 1987）。しかし、野外における放流マダイ稚魚の生態学的特性を把握することは、適正な種苗放流計画を検討するうえで必要不可欠であると考えられる。

山岡ら（1991b）は1989年より、外洋との接点に位置し、かつ内湾的な環境を有する土佐湾沿岸域の一小漁港内を、マダイ稚魚にとっての保育場モデルとして位置づけ、この場所に実際にマダイ人工種苗を放流し、潜水観察による生態調査を実施してきた。本研究では、人工種苗マダイの放流環境への生態学的順応過程について、マダイの行動面および調査域内における分布個体数の経時変化により明らかにすることを目的とした。また、筆者らが既に報告した放流マダイに見られた採食なわばり（山岡ら, 1991b）と、放流個体群の成育場への加入過程との生態学的な関連性について論議を試みた。

材料および方法

調査場所は、高知県高岡郡中土佐町矢井賀（北緯 33°14′，東経 133°15′）の矢井賀漁港内である。矢井賀漁港は同県中西部に位置し、気象・海況条件等の変化による影響を受け易い比較的開放的な小漁港である。

放流種苗は高知県栽培漁業センターで種苗生産され網生け簀内で中間育成されたものを用いた。種苗放流は1989年7月14日（一次放流）および7月20日（二次放流）の2回行った。放流日、放流地点、放流尾数、放流サイズ等の詳細は Fig. 14 と Table 13 に示した。放流日並びに放流地点の異なる2放流群を水中で識別するため、谷口・溝渕（1978）に従い、二次放流群のマダイの体側にイカ墨による皮下注射標識を施した。

調査はすべて、SCUBA潜水により行った。放流後の観察は同漁港内の港口砂底域（5,760 m²、水深3-4m）において、7月14日から8月14日まで実施した。放流マダイのセンサス（個体数分布調査）は、10m間隔で岸より沖側に向けて平行に海底に固定したロープに基づき、ライントランセクト法により行った

（Fig.14）。その際、目視によりラインの左右各1m以内に見られる放流マダイの個体数を、各放流群について区別した上で計数した。さらにその場合、マダイの行動様式を、群れ、群がりおよび単独の3行動型に類別して記録した。これら3行動型は、Breder（1959）を参考にして、概ね以下のように定義することができた。（1）群れ（school）：相互誘引的で、統一的な行動をとる集合、（2）群がり（aggregation）：相互誘引がないわけではないが、統一的な行動をとらない集合、（3）単独（solitary）：相互誘引がなく、統一的な行動をとらない単独個体。

センサス中、上記の3行動型の他、その行動型について明確な区別をつけ難い、群れ→群がり移行型とみなされる集合もしばしば観察された。この場合は、すべて群れとしてとりまとめて記録した。従って、群れ型と群がり型の集合を、厳密に類別し得たとは言い難い。本論では両行動型の混同による集計上の混乱を避けるため、図中では群れ・群がりとしてまとめて示した。詳細については本論で随時説明を加えて補足した。

調査域内におけるマダイの推定分布個体数は、目視観察範囲面積が、全調査域面積の1/4.61であったため、計数した個体数を4.61倍することにより算定した。

潜水観察によるセンサスは、日中の主として午後に行い、港口砂底域内1センサスあたり約1時間を要した。全調査期間にわたり潜水観察は、筆者が行った。

この他に、7月10日と8月7日に、ラインに沿って底質および藻類の分布調査を実施し、海底環境の概略を把握した。

なお、全調査期間を通じ、調査域内で天然マダイ稚魚はまったく観察されなかった。

結果

海底環境の概略 港口砂底域における植生および底質の概略を、Fig. 15 および Fig. 16 に示す。7月25日から8月6日にかけて台風11, 12, 13号が連続して土佐湾沖を通過した。台風通過前の7月10日では、ホンダワラ類を中心とした藻類が、調査域中央の表泥・砂利・小石混在域の広い範囲に散在し、一種のガラモ域を形成していた (Fig. 15)。ホンダワラ類の藻体長は1.5m前後のものが多く、2.0mを超えるものも比較的多く見られた。北側堤防沿いの砂底域ならびに細砂底域、および西側岸壁に沿う岩・石・小石・砂利混在域では、ホンダワラ類・アマモ類の分布が疎生であった (Fig. 15)。このような底質および植生の状態は、少なくとも7月下旬の台風到来の頃まで維持された。

台風通過後の8月7日の底質は波浪により攪拌されて激変し、砂底域および細砂底域が拡大した (Fig. 16)。波長の大きな波紋の形成もところどころに見られた。ホンダワラ類・アマモ類の藻体は大量に流失し、これらの藻類の分布は、調査域内全域にわたり一様に疎生となった。この時のホンダワラ類は、0.5m未満のものが大半を占め、1.0m以上のものはむしろ稀であった。

行動様式の経日変化 港口砂底域センサスライン沿いに見られた放流マダイの経日的な分布変化を Fig. 17 に示す。船だまり (Fig. 14) で7月14日午前10時に放流されたマダイ一次放流群は、放流して5時間後には2つの群れがセンサスライン上に出現した。分布場所は、それぞれ北側堤防沿いの砂底域、および西側岸壁付近の岩・石・小石・砂利混在域であった。群れあたりの形成個体数は、約30および約150であった。

放流後1日目の7月15日には、単独型個体が東側堤防基部付近の砂底域、および南側のガラモ域 (以下、小石・砂利・表泥・藻類混在域を示す) などに少数出現した。

7月16日には群れ型個体の顕著な移入が見られた。南側のガラモ域には、200個体前後の大型の群れが6個出現した。東側突堤付近のガラモ域、および堤防壁面と岩石帯に沿う砂底域には、50個体前後の群れが4個見られた。単独型個体は中央ガラモ域を中心として分布域を広げた。

7月17日には単独型個体の分布域がガラモ域を始め、砂底域にも広がった。群れ型個体はほぼガラモ域内にのみ分布し、7月16日と比べて50個体前後の群れの比率が高くなった。200個体前後の群れの数は、やや減少傾向を示した。

放流後 4~6 日目の 7 月 18~20 日（二次放流以前）には、それぞれの群れ、群がりの形成個体数はさらに減少傾向を示した。一方、単独型個体の分布域はより拡大し、調査域のほぼ全域にわたった。

7 月 20 日の二次放流後約 4 時間後には、放流地点を中心に、二次放流群個体による 300 個体以上の大規模な群れが多数形成された。またこれらの群れの中に、一次放流群に属する個体が混在しているのがしばしば観察された。この一次放流個体の一部は群れと共に移動しながら、時折基質に対するつつき（biting）を行った。これに対して二次放流群の群れ型個体には、基質をつつくなどの採食行動は観察されなかった。

一方、一次放流群の単独型個体にはこれらの群れに対する 3 つの行動様式が観察された。群れの接近・通過に際し、黙認してやり過ごす個体；群れの接近に伴い、一時的に群れに加わり、群れの通過後、再び元の位置へ戻る個体；あるいは接近した群れに対して排他的な烈しい攻撃行動を行う個体などがそれである。なお、群れ型個体の、一次放流群単独型個体に対する攻撃行動はまったく観察されなかった。

二次放流後 1~4 日目の 7 月 21~24 日では調査域中央のガラモ域付近に個体数 10~30 を中心とした小規模な群れが分布していた。また、突堤・堤防縁辺付近には個体数 300 程度の比較的規模の大きい群れおよび個体数 40~150 の群れが見られた。群れはほぼ二次放流群で占められたが、依然一次放流個体の中に混在しているのが観察された。単独型個体の分布域並びに分布個体数には、二次放流以前である 7 月 18 日、19 日および 20 日午前の結果とそれほど顕著な差異は見られなかった。単独型個体はほぼ一次放流個体で占められた。

二次放流後 5 日目の 7 月 25 日には、個体数 100~300 程度の群れが 3 個出現した。一方、個体数 20~30 を中心とした群れ・群がりの分布数は相対的に減少し、7 月 21~24 日までの分布数の $1/2 \sim 2/3$ 程度となった。

7 月 24 日頃より、港口砂底域には台風 11 号の影響が出始め、7 月 25 日にはかなり高いうねり並びに底質攪拌による水濁が著しかった。7 月 26 日の調査を最後に、付近一帯の海域は大時化となり、継続的な潜水観察による調査は中断した。

台風通過後初めて実施した 8 月 7 日の調査では、放流マダイの分布個体数が激減していた。西側突堤縁辺付近に 15 個体程度の群れが 1 つ観察された。単独型個

体の分布範囲は狭まり，台風の影響により拡大した砂底域および泥底域にはほとんど分布せず，砂利・砂混在域および砂利・泥混在域を中心に分布した。

各放流群における行動様式別推定分布個体数の変化 一次放流群における単独型の分布個体数は，放流後4日目の7月18日まで次第に増加する傾向を示した（Fig. 18）。その個体数は7月18日以降7月25日に至る8日間，900個体前後（ $\text{平均値} \pm \text{標準偏差} = 921 \pm 84$ ）で安定した（Fig. 18）。しかし台風通過後に行った8月7・14日の調査では300個体前後に減少した。それに対して，群れ・群がり型の分布個体数は大きな変動を繰り返した。7月14～26日の間に，7月16・21・24日の3度分布個体数が急激に増加し，いずれも1～2日以内に減少した。

二次放流群では，7月20日午後に放流した後，7月26日に至るまで単独型の個体数に明確な増加傾向はみられなかった（Fig. 18）。放流後2・3日目の7月22・23日には150個体前後が分布したが，放流後4日目の7月24日以降は50個体前後に収束した。8月7・14日には，20個体前後が見られただけであった。群れ・群がり型の個体数変化には，一次放流群で見られたような変動は見られなかった。すなわち，7月20日放流直後において9,100個体分布していたものが，翌日の7月21日には約1/3の3,351個体に減少した。それ以降もほぼ直線的に減少し，7月26日には362個体となった（Fig. 18）。

考察

行動様式の変化と順応過程 本調査で，放流マダイには，群れ，群がりおよび単独の3つの行動型が観察された。調査域内において，それらの分布様式は経時的に変化した。一次放流直後，まず大規模な群れの形成が見られ，群れの数が増加したが，時間の経過に伴い漸減した。それとともに群れサイズの縮小を伴う群がりへの移行が見られ，また単独型個体が出現し始めた。さらに群がりは次第に小型化し，単独型個体の分布域が広がった（Fig. 18）。

単独型個体には，通常，着底し基質に対するつつきによる採食行動が見られるとともに，主として隣接して分布する同種他個体に対する排他的な攻撃行動が観察された。山岡ら（1991b）は，本調査区域内に放流されたマダイ人工種苗に見られた採食なわばりについて詳しく報告している。本論で用いた放流種苗の体サイ

ズ (Table 13) は、これと同じ発育段階の天然マダイでは、ヨコエビ類を多食する底生生活期に相当する (今林ら, 1975; 森, 1980; 木曾, 1980)。畔田ら (1980a) は同時期, 同発育段階の天然マダイ稚魚の基質に対するつつきおよび同種個体間の追尾行動を潜水観察している。また, 本調査におけるマダイ単独型の分布密度は7月18日から7月25日まで, 平均約 0.218 個体/m² (中央ガラモ域) であり, これは他海域における同時期, 同発育段階の天然マダイ稚魚の密度 (0.2~0.3 個体/m²) (松宮ら, 1980) と近似している。これらのことから, 同時期, 同発育段階の天然マダイ稚魚においても, 本論のマダイ単独型個体に見られた分布状態および行動様式がとられているものとも推定される。したがって, 本調査の一次放流群に見られた単独型個体数の経時的増加過程は, 放流マダイの生息環境への摂食面での順応段階を表すものと理解することができよう。

環境収容力について 一次放流群単独型個体は, それらの分布域が調査域内でほぼ最大になった時期以降, 台風到来の直前まで, 分布域および分布個体数ともに安定した (Figs. 17, 18)。一次放流群単独型個体数が示したロジスティック的増加の傾向 (Fig. 18) は, 本調査域, 本放流条件下におけるマダイ幼稚魚の環境収容力 (carrying capacity) の限界を示しているものと考えられた。またこの場合, 環境収容力に關与する直接的要因として, マダイ単独型個体の採食なわばり (山岡ら, 1991b) が考慮される。すなわち, 単独型個体がなわばりを形成したものと仮定すると, 各なわばり個体が, 調査域内の採食利用空間を, 基質上の食物資源の分配と獲得のため一様に埋め尽くし, 生息可能密度の上限に達したものと考えることができる。

先住効果と加入の過程 二次放流群単独型個体には, 放流後も顕著な個体数の増加がみられず, ごく低い値で推移した (Fig. 18)。これに対して, 先に生息環境に加入できた一次放流群は, はるかに多数でかつ安定的な分布個体数を確保している (Fig. 18)。

先になわばりを占有した個体あるいは単位集団などが後の侵入者に対して空間を有利に防衛することは, 一般に先住効果 (effect of prior residence) と呼ばれている (伊藤ら, 1980)。マダイに関しては, 山口県油谷湾の天然マダイ稚魚について (小嶋, 1981), あるいは京都府の阿蘇海 (傍島ら, 1986), 長崎県志々岐湾 (畔田ら, 1980b) の人工種苗放流後の漁具による再捕調査, および閉鎖的な幼稚仔保育場

を用いた実験的研究（山岡ら, 1992）からも，上記の先住効果の存在を示唆する結果が得られている。したがって，本研究で得られた結果は，既に環境に加入していた一次放流群単独型個体の集団が，なわばり防衛行動を媒介とした先住権の行使により，二次放流群の侵入を阻害したものと理解することができる。

本論では，マダイ幼稚魚放流後の行動，分布並びに個体数の経時変化を調査することにより，放流環境への生態的順応過程の一端が明らかになった。さらに，放流マダイが環境に加入する過程には，マダイの採食なわばり，先住効果などの生態学的要因が関与しているものと考えられた。このことから，海域での人工種苗放流によるマダイ資源量の積極的増大を計ってゆくうえで，先住効果の影響を生じ得る天然加入個体群と人工種苗放流個体群間の社会的な相互関係，特に置き換え（replacement）の防止に配慮し，放流時期およびサイズを選定する必要があると考えられる。環境収容力に密接に関与すると考えられる着底期マダイ稚魚の採食なわばりについては，特に餌環境としての加入基質等との生態学的な関連性について，より詳細な研究が必要である。

Table 13. Number of red sea bream released in the present study

Releasing point	Date	Number of individuals	Mean TL (mm)	Method of marking	Classification of groups
Moorage	July 14,1989	60,000	62.9		'89,1st R.G.
Sandy bottom area	July 20, 1989	10,000	63.3	Tattoo on either body side	'89, 2nd R.G.
	Sum	70,000			

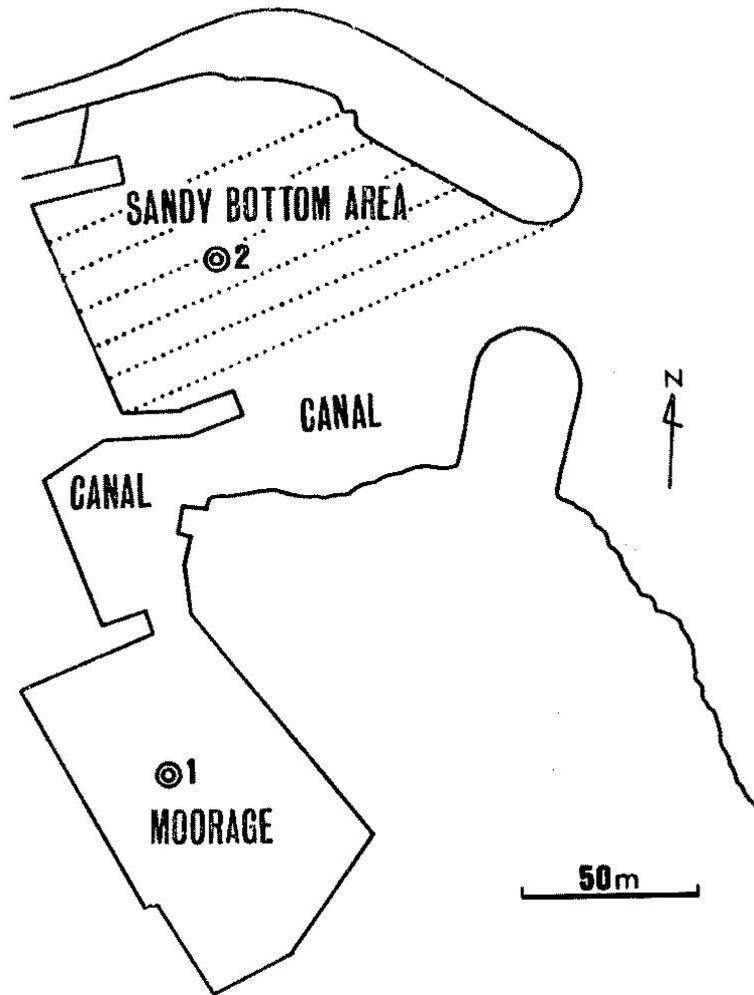


Fig. 14. Outline map of the study sites at Yaiga in 1989. Dotted lines indicate census lines. ©1: '89 1st releasing point, ©2: '89 2nd releasing point.

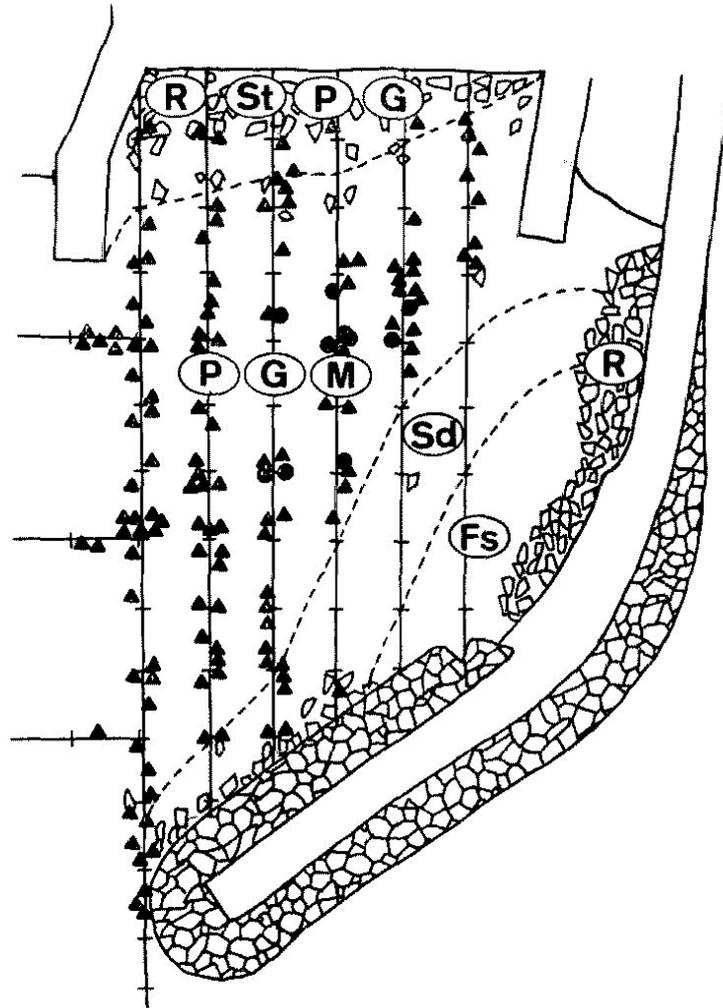


Fig. 15. Map showing vegetation and substrate in the sandy bottom area on 10 July 1989. R: rock, St: stone, P: pebble, G: gravel, Sd: sand, Fs: fine sand, M: mud, ▲: Sargassum, ●: Zosteraceae.

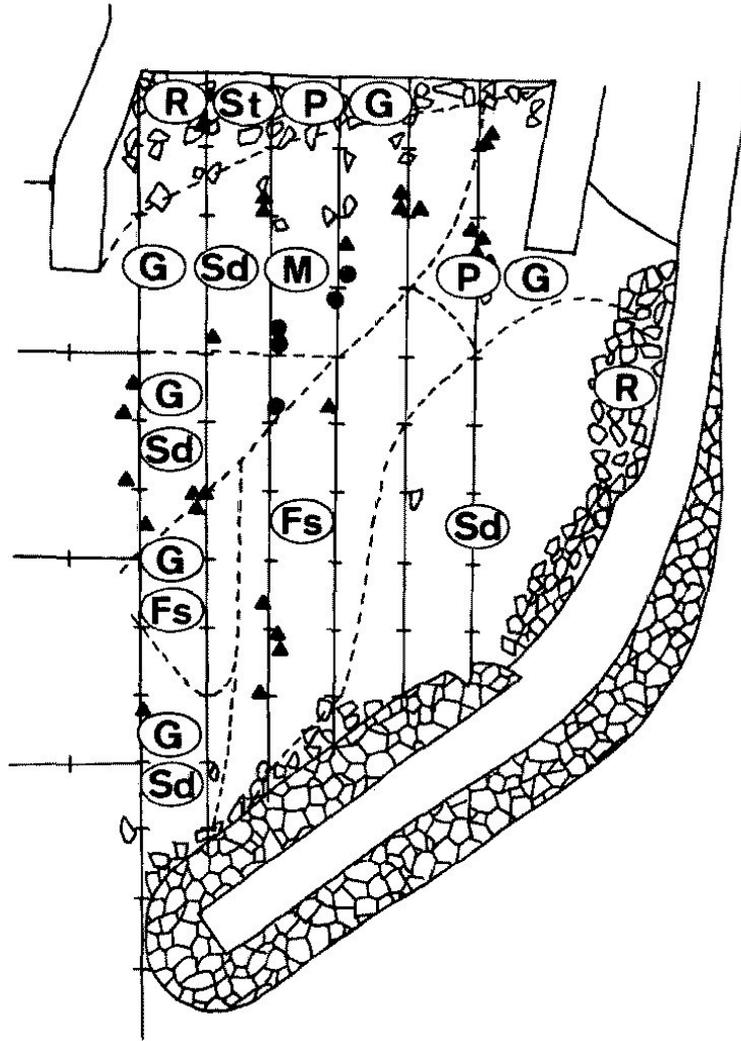


Fig. 16. Map showing vegetation and substrate in the sandy bottom area on 7 August 1989. R: rock, St: stone, P: pebble, G: gravel, Sd: sand, Fs: fine sand, M: mud, ▲: Sargassum, ●: Zosteraceae.

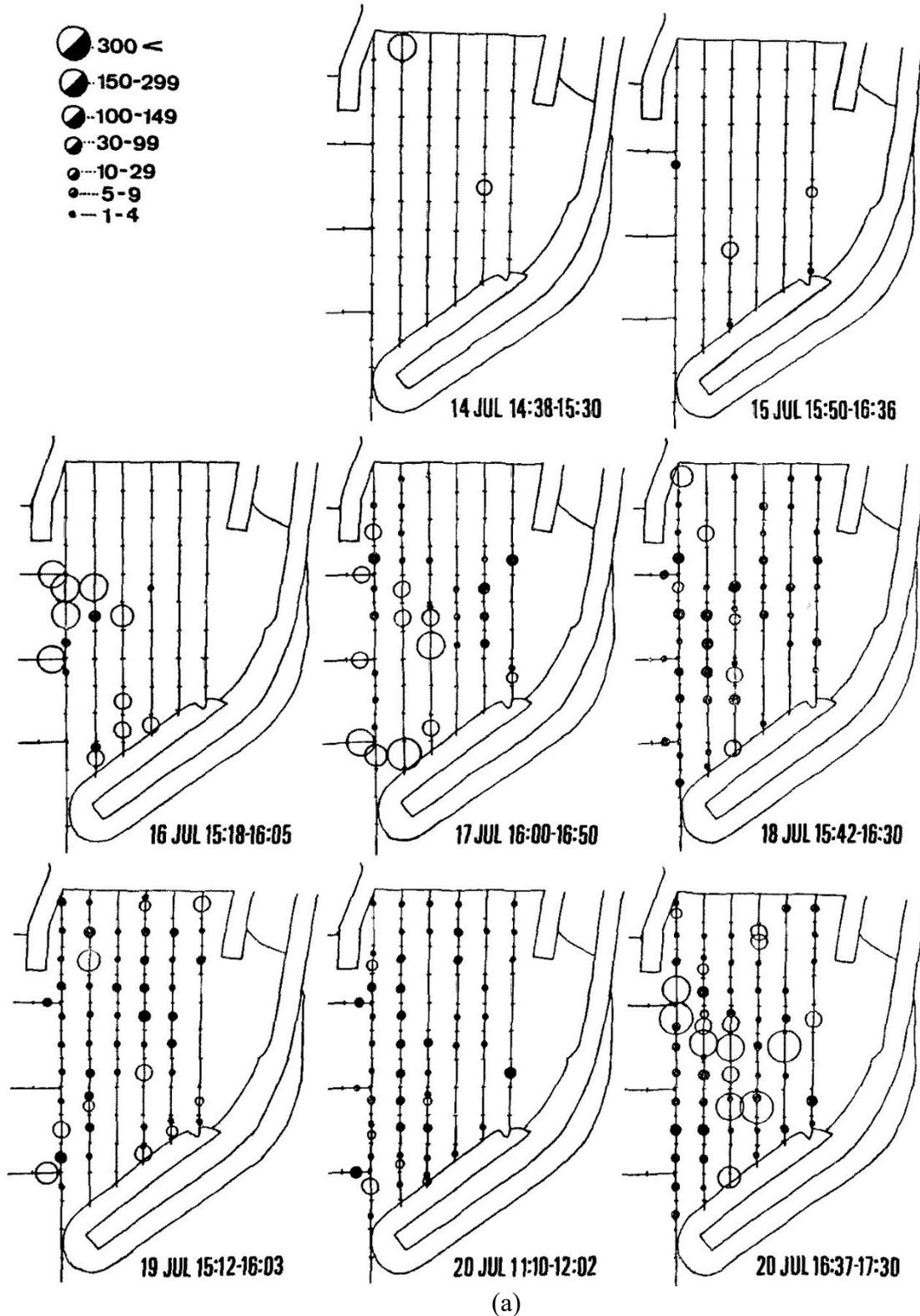
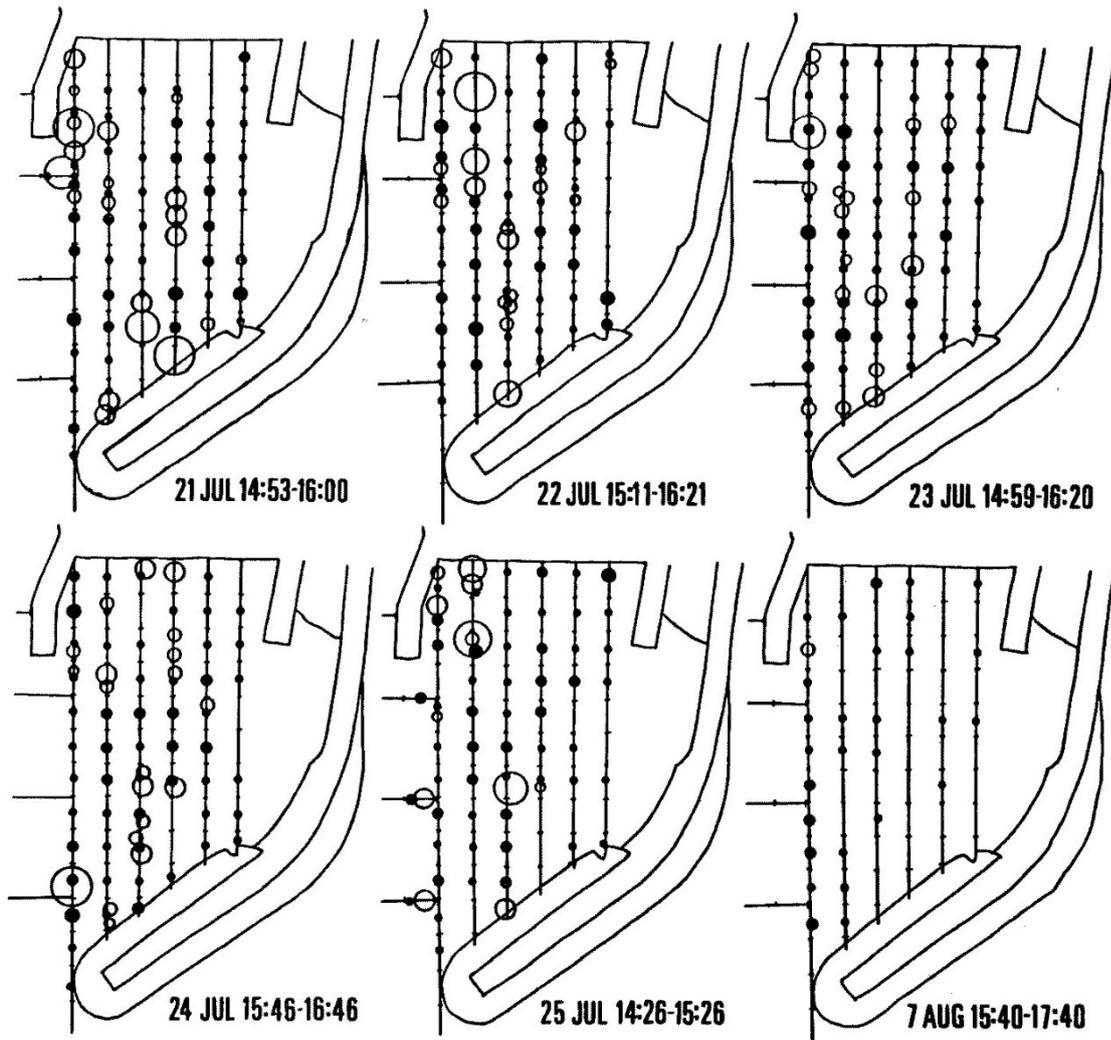


Fig. 17. Distribution of fish observed on census lines in the sandy bottom area. Open circles show the size of 'school, aggregation' type individuals and solid circles show the density ($/2 \times 10 \text{ m}^2$) of 'solitary' type individuals.



(b)

Fig. 17. Continued.

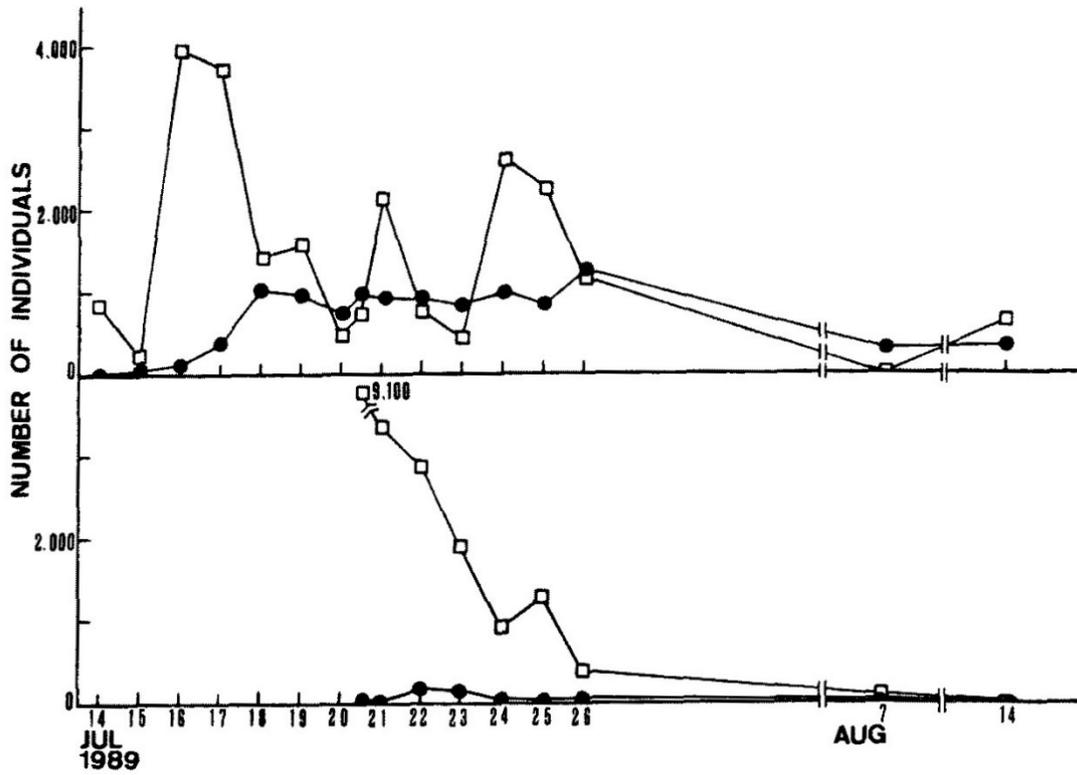


Fig. 18. Changes in the estimated number of fish after release in the sandy bottom area (5,760m²) from 14 July to 14 August 1989. The upper part shows the change of the '89 1st released group and the lower part shows the change of the '89 2nd released group. □: school, aggregation, ●: solitary.

3-2 生残を高める放流技術

栽培漁業の推進に伴い、マダイ稚魚の生態や放流効果に関する本格的な研究が始まり（森, 1980; 花淵, 1980; 大森, 1980; 木曾, 1980, 1982; 松宮ら, 1980; 木曾・松宮, 1980; 首藤ら, 1983; 傍島ら, 1986), また放流用種苗の質的な側面である種苗性も放流効果を左右する重要な要因として注目されるようになった（丸山ら, 1986; 福原, 1986; Tsukamoto et al., 1989; 山岡ら, 1991c; 内田ら, 1993; 中野, 1993; 津村・山本, 1993; 高場ら, 1995; 日本栽培漁業協会, 1996)。しかし、種苗性の違いに由来する放流後の減耗の実態を定量的に評価した事例はまったくみられなかった。この原因として、天然海域で種苗性を比較する調査法が確立されておらず、特に生態を知る上で最も重要と思われる行動に関する知見の少なさが指摘されてきた（福原, 1986)。

その後、1990年代から、海域でみられる人工、天然マダイ稚魚の行動や生態についての具体像が報告され始め、特にマダイ稚魚期に特有の生態形質としてなわばり行動が注目されるようになった（山岡ら, 1991a; 山岡ら, 1991b; 山岡, 1993; 工藤・山岡, 1998; 工藤ら, 1999; 本論文 3-1)。なわばり形成個体数を指標として、マダイ稚魚の行動に及ぼす標識装着の影響（森ら, 1993), 尾部骨格の形態異常の影響（山岡ら, 1994) や、海域に設置された人工構造物へのマダイ稚魚の蝟集効果（澤ら, 2000) などが評価されている。本研究では、放流直後のマダイ稚魚の環境への順応過程（山岡ら, 1991b; 本論文 3-1) を把握し、このような移行過程における中間育成時の飼育照度の異なる2つの育成群の行動様式および個体数変化について比較したので報告する。

材料および方法

供試魚の中間育成と放流 国立研究開発法人水産研究・教育機構水産技術研究所伯方島庁舎（旧日本栽培漁業協会伯方島事業場）で筆者らが種苗生産し中間育成した種苗を供試魚とした。1994年6月20日、平均全長31.1mm (SD = 3.2mm) の種苗を陸上水槽から海上の小割網 (5×5×2m) に沖出しし中間育成した。7月11日に平均全長50.8mm (SD = 4.0mm) の種苗を対照群と実験群に計数

選別した。放流輸送前日の7月31日までの21日間、800個体/m³の飼育密度で育成した。

種苗性を高める方法として、1993年、1994年に水産研究・教育機構（旧日本栽培漁業協会伯方島事業場と同百島分場）において開発された低照度育成手法（日本栽培漁業協会, 1996）を採用し、低照度育成区（以下、実験群）と通常照度育成区（同、対照群）の2群の育成を行った。低照度育成手法は、高い飼育密度でも低照度条件で中間育成することにより、逃避や摂餌に重要な遊泳力が向上し、代謝が低くエネルギー効率の高い種苗が得られるなど、種苗性を高められる点が実験的に明らかにされている（日本栽培漁業協会, 1996）。実験群は生簀上面を2重の90%遮光幕で覆い、日中の表面照度が約50 luxを上回らないように調節した。対照群は照度調節を行わず、自然の照度（800~7,800 lux）とした。配合飼料の給餌作業時は遮光幕を開放した。比較育成終了時の全長は、対照群69.1mm（SD = 7.4mm）、実験群68.8mm（SD = 5.0mm）であった。

対照群、実験群各8,200個体を放流試験に供試した（Table 14）。放流後の潜水目視観察で2放流群を識別するため、7月23日に行動形質に影響が少ないとされるイカ墨による外部標識（森ら, 1993; 谷口・溝淵, 1978）を、対照群の全数に装着した。8月1日13時25分から14時25分の間に、すべての種苗を小型船により愛媛県伯方島金崎地先の調査区域中央部（Figs. 19, 20）に固定した網生簀1面（5×5×2m）に輸送し、2つの育成群を網生簀に混合して収容した。8月2日14時20分、網生簀を静かに開放し1か所に同時放流を行った（Fig.20）。放流地点の水深は4~5mであった。

潜水調査 放流に先立って、7月7日に放流調査海域に2mごとに目印を付した約100mのロープ4本を、10m間隔で岸から沖側に向けて平行に海底に固定し、観察ラインを設置した（Figs. 19, 20）。

7月16日と7月28日にSCUBA潜水により観察ラインに沿って、観察ライン上の全195区画（1区画2m×2m=4m²）に関して海底の地形および植生を耐水ペーパーに記録し、この記録をもとに調査区域図を作成した（Fig. 20）。海底は、主に砂利、砂、および泥で構成され、センサスロープA、Bに沿ってアマモ類等の海藻・草類が比較的広範囲に繁茂していた。

放流マダイ稚魚の調査はすべて SCUBA を用い、ラインセンサス法により行った。個体数分布調査（センサス）は、8月2日～11日、14日～18日の期間毎日行った。センサスは日中の主として午後に行い、1回のセンサス当たり約1時間を要した。全調査期間にわたり潜水調査は全て筆者が行った。センサスでは目視により海底に固定したセンサスロープの左右各1m以内（合計2m×390m）に見られる放流マダイについて、個体別に体側両面の目視観察を行い、イカ墨による外部標識の有無により2育成群を区別して記録した。外部標識の有無を識別できなかった放流マダイは識別不明個体として2育成群とは区別した。放流マダイの行動型は、本論文3-1、Breder（1959）を参考にして「群がり」と「単独」に定義した。群がりとは、相互誘引がないわけではないが統一的な行動をとらない集合であり、単独とは、相互誘引がなく統一的な行動をとらない単独個体である。なお、本研究の調査期間中に相互誘引があり統一的な行動をとる集合（本論文3-1）として定義される群れは一度も観察されなかった。また、調査期間中、全長30～40mm および150mm以上のマダイが少数観察されたが、これらは放流マダイとのサイズの差異から天然マダイと判断し、放流マダイとは区別した。

マダイの群がり型個体の評価において、群がり1つ当たりの編成個体数により、群がりサイズを5階級「サイズA；60個体以上」「サイズB；40～59個体」「サイズC；20～39個体」「サイズD；10～19個体」「サイズE；2～9個体」に区分し、調査区域内のセンサスロープ上で観察された階級毎の群がりの個数を求めた。

調査区域内におけるマダイの推定個体数は、目視観察面積（780m²）が全調査面積（2,900m²）の1/3.718であったため、計数した個体数を3.718倍することにより算定した。放流マダイ単独型個体の分布の評価では、調査した全区画に対してマダイが1個体以上分布した区画の割合を出現区画率として以下のとおり算出した。

$$\text{出現区画率 (\%)} = 100 \times (q/Q)$$

Q は総区画数、 q は放流マダイが1個体以上分布した区画数を示す。推定個体数および出現区画率の育成群間の差の検定には Wilcoxon 符号順位検定法を適用した。

結果

放流マダイ稚魚の個体数変化 放流後 17 日間の調査区域内における 1 センサス当たりの天然マダイの平均推定個体数は、当歳魚 3.2 個体 (SD = 4.4 個体), 1 歳魚 9.9 個体 (SD = 11.3 個体) で、放流マダイの推定個体数 (平均 351.4 個体, SD = 461.2 個体) と比較して極めて少なかった。このため、本論では天然マダイの存在を放流マダイの分布様式に関連した種々の解析過程で無視できるものとみなした。

放流当日 (8 月 2 日) の放流後 2 時間後に行った観察で、放流マダイ稚魚の分布総個体数は、調査区域全面積 2,900 m² に対し 1,852 個体と推定され、放流個体数 (16,400 個体) の 11.3% であった。調査区域内に分布した総個体数は、その後も指数関数的に減少し (Fig. 21), 3 日目 (8 月 5 日) にはわずかに 190 個体 (放流個体数の 1.2%) となった。しかし 4 日目以降の減少は緩やかであった。

調査区域内で群がりを構成した推定個体数は、放流当日 (0 日目) には 1,736 個体であったが、その後は 498 個体 (1 日目), 376 個体 (2 日目), 63 個体 (3 日目) と減少し、4 日目以降はまったく観察されなかった。これに対して単独型の推定個体数は、放流当日から 6 日目まで 115~283 個体の範囲で増減し、その後は緩やかな減少傾向を示した (Fig. 21)。4 日目以降に観察されたすべての個体が単独型であった (Table 15)。単独型個体のみが出現した区画のみの平均分布密度は、放流後 2 日目, 4 日目に最大値 (0.44 個体/m²) に達し、その後徐々に減少した。

放流マダイ稚魚の出現様式と育成群間の比較 サイズ A・B・C に区分される大型の群がりは (Fig. 22), センサスロープ上で 0 日目に 3 個観察されたが、1 日目には 1 個となり、2 日目以降は観察されなかった。サイズ D の群がりは、0, 1, 2 日目の順に、3, 4, 2 個観察され、3 日目には観察されなくなった。最小であるサイズ E の群がりは 0 日目には 9 個観察されたがその後増加し、1 日目は 17 個, 2 日目は 16 個観察された。しかし 3 日目には 3 個に減少した。大型の群がりである A・B・C の観察総個体数は、放流当日は 380 個体であったが、1 日目には 20 個体に減少し、2 日目以降は 0 個体となった。これに対して小型の群がりである D・E の総個体数は、0 日目は 67 個体であったが、その後増加し、1 日目は

114 個体，2 日目は 101 個体となった。しかし 3 日目には 17 個体に減少した (Fig. 23)。一方，群がり型が出現した放流後 4 日間の群がり型の平均推定個体数は，実験区： 250 ± 263 (SD) 個体，対照区： 262 ± 243 個体で，両者に有意な差は認められなかった。

調査期間中の単独型個体の調査区域全域における分布密度は平均 0.067 個体/m² (SD=0.030, 範囲 0.028~0.141 個体/m²)，出現区画率は平均 20.1% (SD=6.3, Table 16) であった。育成群間で単独型個体数を比較すると，同期間における推定個体数は，対照群に対し実験群が 1.1~10.6 倍 (平均 2.9 倍) 多く分布した (Table 15)。また，実験群が 15.1% (SD=5.2) の出現区画率を示したのに対して，対照群は 6.8% (SD=3.3) で，実験群が有意に高く ($P < 0.01$)，出現区画数の比 (実験群/対照群) は，放流後 5 日目まで 1.3~2.1 倍であったが 6 日目以降は平均 3.7 倍 (SD=2.6) で 2 例を除いて 2.6 倍以上になった (Table 16)。以上より，調査区域内において，実験群単独型個体は対照群に比して 2 倍以上の個体数および分布面積を有したことが明らかになった。

考察

人工種苗マダイでは，本研究以外の海域 (本論文 3-1) でも，放流直後に群れ型もしくは群がり型の個体が多く観察された後，これに替わってなわばり個体である単独型の個体数が増加したことが報告されている。

本研究において，放流後 3 日目まで調査区域内における放流マダイ稚魚個体数の急激な減少が認められた (Fig. 21)。特に，調査区域内の放流マダイ稚魚個体数は放流の 2 時間後には，放流種苗全個体数のわずか 11.3% (1,852 個体) に減少していたことが推定された。

放流直後に観察された大型の群がりはその後急速に減少し，替わって小型の群がりが増加したが，4 日目以降群がりはまったく観察されなかった。一方，単独型の個体数は 2 日目に急激に増加し，その後徐々に減少した。群がり型行動を示した個体の多くは調査区域外へ逸散し，一部は調査区域内で単独型の行動へ移行したものと考えられる。本研究の調査場所は外海に向いて開いた地形であること

から、調査区域中央部で集中放流されたマダイ稚魚の大部分が、放流直後の短時間内に調査区域内から区域外へ逸散したと考えられる (Fig. 21)。

放流当日の全調査区域におけるマダイ稚魚の分布密度は、0.66 個体/m²、2 日目には 0.27 個体/m²と推定された。また、単独型個体が出現した区画のみの平均密度は放流後 2 日目、4 日目に最大値 (0.44 個体/m²) に達した (Table 15)。松宮ら (1980) によると、天然マダイ稚魚では 0.3~0.4 個体/m²が最大値に近い分布密度であることが報告されており、本研究の放流後数日間のマダイ稚魚密度は環境収容力を越えていた可能性が考えられる。放流後 5 日目以降の放流マダイ稚魚の分布密度は徐々に減少した。すでに述べたように、放流後数日間の個体数の急激な減少は、群がり型個体の調査区域外への逸散が主要な要因であるが、単独型行動への移行後の減少は、単独型個体の混み合いにより、なわばり (山岡ら, 1991b) 獲得能力の相対的に劣る個体が好適な餌場をめぐる種内の競争に負けて、餌場から排除された過程とみることができる。放流マダイ稚魚において、なわばりを早期に獲得した個体は、後から侵入した個体に対して先住権を行使することが知られている (伊藤ら, 1980; 本論文 3-1)。排除された個体の多くは、餌場として適した藻場域 (森, 1980; 大森, 1980; 工藤・山岡, 1998; 工藤, 1999; 工藤ら, 2002) が調査区域内で限られるために、調査区域の外へ移動したものと考えられた。また、出現区画率も放流後 5 日目をピークにそれ以降やや減少した。これは、単独型行動への移行後に区画内に競争相手がいない場合でも、新しい餌場をもとめて調査区域外へ移動した個体があったことを示唆している。

放流当日以降調査期間を通して、常に実験群は対照群よりも分布個体数、出現区画数ともに多かった。特に放流後 6 日目以降、分布個体数では平均で実験群が対照群の 3.7 倍 (SD=2.7)、出現区画数の比でも 3.7 倍 (SD=2.6) となった

(Tables 15, 16)。すなわち、実験群は対照群よりも、放流後に単独型行動を示して滞留する個体数が常に多く、分布面積も広いことがわかった。これは、実験群の方が対照群よりも放流後に高い競争力となわばり獲得能力を有していたことを示している。見方を変えると、自然光下でのマダイ種苗の育成は、海域における生存のための競争力を減じる可能性が示唆された。

本研究により、中間育成時の飼育照度が放流後のマダイ種苗の行動に大きな影響を与え、それが種苗性に反映されることが明らかになった。次のステップとし

て、底質や藻場など成育場の環境特性に対する放流種苗の選択行動を調べることで、飼育照度と種苗性をつなぐメカニズムの解明にせまることができると考えられる。また、中間育成時の照度の他、飼育密度、給餌方法、餌の種類、種苗の輸送や放流手法などと種苗性の関係について、今後さらに詳細な研究を行う必要がある。

Table 14. Rearing condition and the number of red sea bream released

Experimental group	Date of release	Number of individuals	TL (mean±SD)	Marking	Rearing condition		
					Density (ind./m ³)	Light intensity during the day (surface)	Duration (days)
Low light intensity	2-Aug-94	8,200	68.8±5.0mm		800	<50 lux	21
High light intensity (Control)	2-Aug-94	8,200	69.1±7.4mm	Tattoo on either body side	800	800-7,800 lux* ¹	21

* 1 Natural light

Table 15. Estimated number of released fish in the study site (2,900m²)

Days after release	Number of fish								Density of solitary-type fish *2 (ind./m ²)	
	Aggregation				Solitary					
	L. group *1	H.group *1	Unknown	Total	L. group *1 (A)	H. group *1 (B)	Unknown	Total		(A)/(B)
0	610	606	521	1,737	112	56	0	168	2	0.34
1	275	160	63	498	97	71	0	168	1.4	0.35
2	97	238	41	376	264	134	11	409	2	0.44
3	19	45	0	64	123	82	4	209	1.5	0.39
4	0	0	0	0	138	130	19	287	1.1	0.44
5	0	0	0	0	193	108	7	308	1.8	0.34
6	0	0	0	0	182	52	0	234	3.5	0.38
7	0	0	0	0	82	52	0	134	1.6	0.36
8	0	0	0	0	115	48	4	167	2.4	0.3
9	0	0	0	0	89	56	0	145	1.6	0.38
12	0	0	0	0	152	45	4	201	3.4	0.31
13	0	0	0	0	123	37	0	160	3.3	0.28
14	0	0	0	0	141	33	0	174	4.3	0.27
15	0	0	0	0	74	7	0	81	10.6	0.26
16	0	0	0	0	59	22	4	85	2.7	0.26
Average	67	70	42	178	130	62	4	195	2.9	0.34
±SD	167	164	134	458	53	37	5	86	2.3	0.06

* 1 L. and H. group indicate the fish reared under the low- and the high-light intensity, respectively.

* 2 Total number of observed fish/total area of sections where fish were distributed.

Table 16. Comparison of the incidence (%) of section where solitary-type fish occurred between rearing groups

Days after release	Incidence of occurrence ^{*1}				(A)/(B)
	L. group ^{*2} (A)	H. group ^{*2} (B)	Unknown	Total	
Mean ± SD	15.1±5.2	6.8±3.3	0.4±0.6	20.1±6.3	2.8±2.2
0	11.8	7.2	0	17.9	1.6
1	11.3	8.2	0	16.4	1.4
2	26.2	12.3	1	31.8	2.1
3	13.8	8.2	0.5	19	1.7
4	15.4	12.3	2.1	23.1	1.3
5	23.1	11.8	0.5	32.3	2
6	18.5	6.2	0	23.1	3
7	10.3	5.1	0	13.3	2
8	15.4	5.6	0.5	20	2.8
9	9.2	6.7	0	13.8	1.4
12	17.9	5.6	0.5	23.6	3.2
13	15.9	4.6	0	21	3.5
14	19	4.6	0	22.1	4.1
15	10.3	1	0	11.8	10.3
16	8.2	3.1	0.5	11.8	2.6

^{*1} Incidence of occurrence indicates the percentage of the number of sections where solitary-type fish were observed to the total number of sections (= 195).

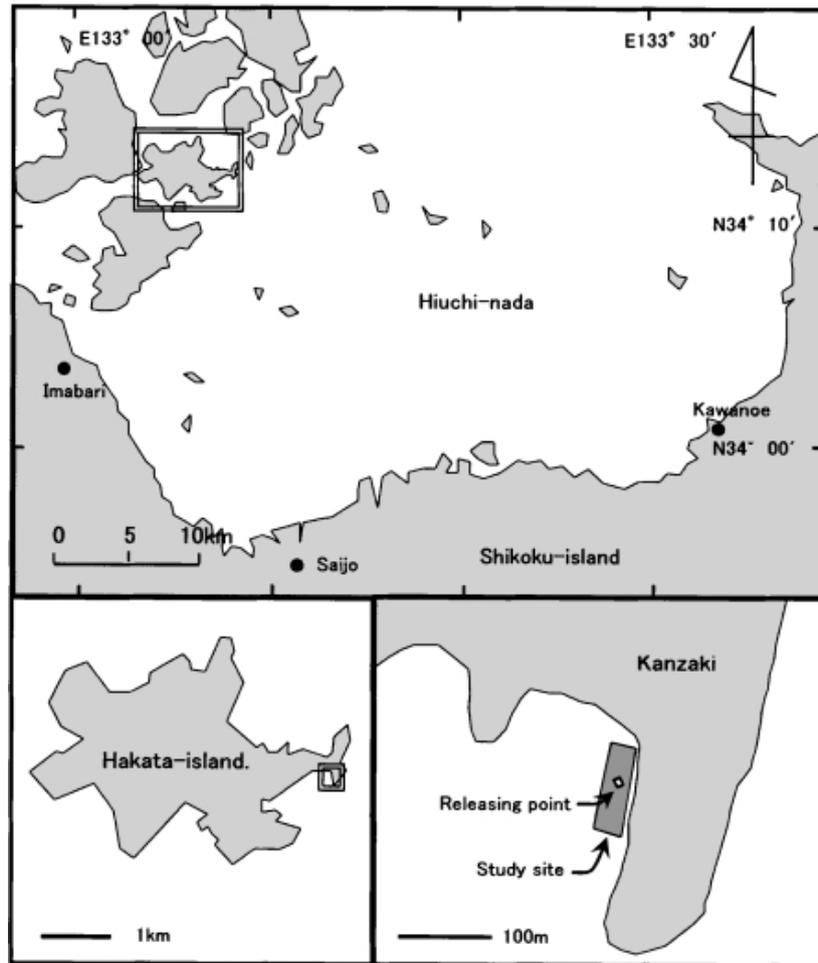


Fig.19. Map showing study site (2,900 m²) at Kanzaki cove in Hakata-island, Ehime Prefecture.

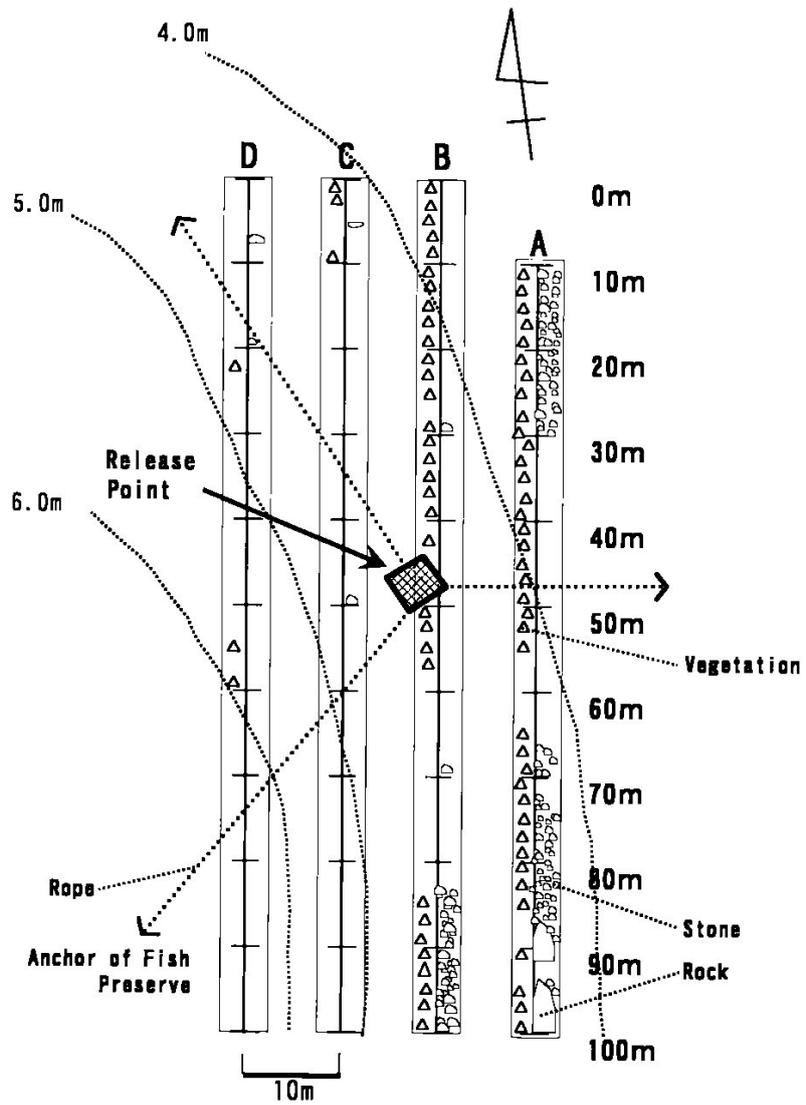


Fig. 20. Map showing census ropes (A-D), water depth, vegetation, and release point in the study site.

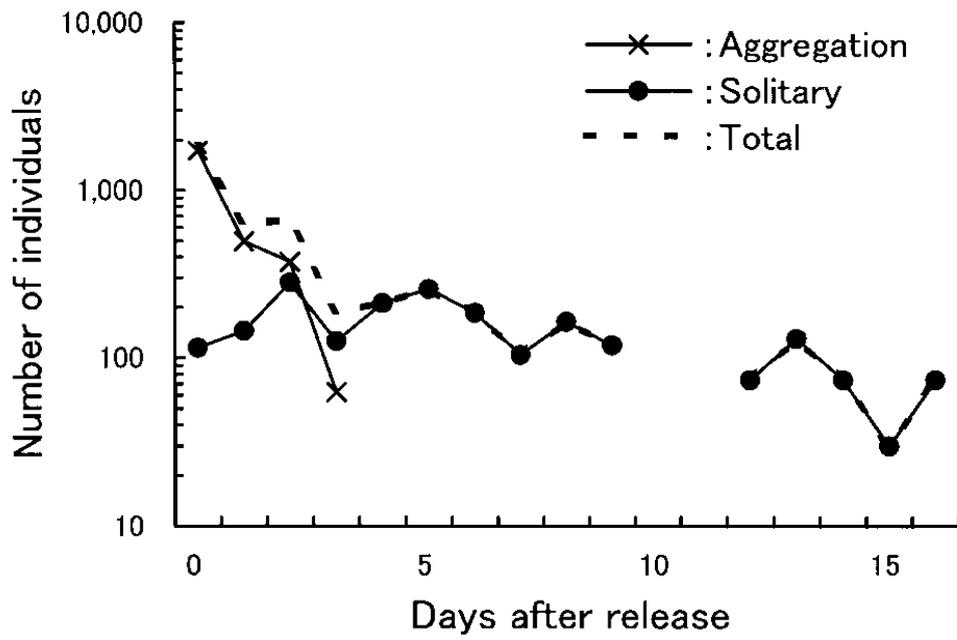


Fig. 21. Change in the estimated number of hatchery-raised red sea bream after release in the study site (2,900 m²).

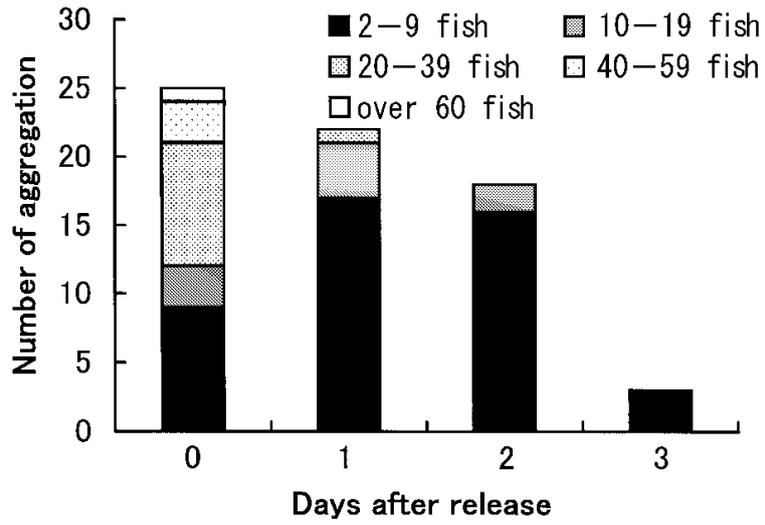


Fig. 22. Change in the aggregation size composition along the census ropes.

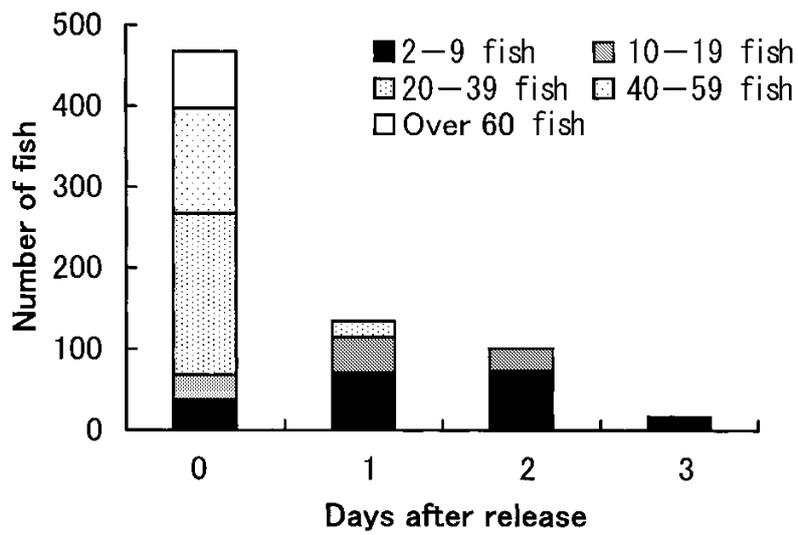


Fig. 23. Change in the total number of observed fish in each aggregation size class along the census ropes.

第4章 総合考察

ヒラメ加入機構並びに成育場利用

第2章 2-1 と 2-2 を踏まえて、瀬戸内海におけるヒラメ加入機構解明に関わる新たな研究を提案する。

太平洋北部沿岸域において、ヒラメ卓越年級群の発生には、接岸輸送期の仔魚が成育場に多く運ばれる量、すなわち物理的過程が最も重要である、ということが従来考えられていた説である。それに対して、既往知見を整理し考察した結果から、接岸輸送期の仔魚が成育場に多く運ばれることと、主に変態完了直後からの次の餌となるアミ類が高い豊度であるという2要因がマッチして、着底過程期にあるヒラメ仔・稚魚期の生き残りを規定しているとの仮説を提起した (Fig. 24)。また、同じ太平洋北部海区において稚魚期の量が漁獲加入量と正の相関にあるとするデータ整理結果により (Fig. 2)、その他の海域でも着底過程期から漁獲加入まで同様の関係が想定されるとの仮説を立てた。この仮説との関係で、プレイスとヒラメの着底過程期における知見を分析し、ヒラメでは着底過程期においてアミ類の豊度により稚魚期の年級群の豊度が決定づけられ、この稚魚期の年級群の豊度がその後の漁獲加入量に大きな影響を与えたとの傍証 (Figs.1, 2 参照) を得た。なお、以上の取りまとめにおいて、国内ではあまり注目されてこなかったが、ヨーロッパなど海外では着底過程が大きくクローズアップされていることから、これまでの知見 (例えば, Table 6 参照) からヒラメでも着底過程期に焦点を置いた。

かつて、ヨーロッパの異体類について「産卵から着底までに大きな密度独立的な減耗が生じ、この期間の減耗の大きさによって基本的な加入量水準が決まり (例えば, Van der Veer, 1986; Bailey and Houde, 1989; Van der Veer et al., 1990, 2000)、着底後の稚魚期の成長と生き残りは成育場の生産力によって密度依存的 (例えば, Bailey and Houde, 1989; Gibson, 1994; Van der Veer et al., 2000) に決まる」という仮説が考えられてきた。しかしその後、Gibson (1999) や Van der Veer et al. (2015) が、異体類において「着底過程における密度依存的な年級群の豊度の個体数調節機構の方が、浮遊期の個体数調節機構よりも強く、加入量水準の決定に関与する可能性がある」との認識を示した。浮遊期から底生期への劇的な生態学的変化に伴う限られた沿岸成育

場への種特異的な個体数集中期（例えば、南, 1987）において、特に Van der Veer et al. (2015) は、着底過程における年級群の豊度は大きな年変動を示すが、着底完了後の稚魚期には密度依存的な個体数調節機構が作用し、年級群の豊度を安定させることを主張した。ヒラメに関して、上述の通り、今回の解析によって得られた「アミ類の豊度により規定されたヒラメ稚魚期の年級群の豊度が、その後の加入量水準をも規定することになる」とする新仮説とあわせ、我が国においてもヒラメの加入機構に関するこれまでの仮説（例えば、Oshima et al., 2010）の見直しを検討する必要があると思われる。

これまでに述べたとおり、北日本の太平洋北部系群において、卓越年級群の発生のためには、「大量のヒラメ仔魚の接岸の成功」に加えて、それらの仔魚が着底し、主に変態完了直後からの次の餌となる「卓越したアミ類の豊度」の2要因のマッチが必要な条件であると考えられた (Fig. 24)。さらに、ヒラメでは、アミ類の豊度が着底過程にあるヒラメ仔・稚魚期の生き残りを規定し、同じ海域において稚魚期の量が漁獲加入量と正の相関にあるという関係が示された。すなわち、太平洋北部系群において、密度依存的な個体数調節機構により、主要餌料の豊度が着底過程にあるヒラメ仔・稚魚期の生残数を規定するとするデータ整理結果により、「瀬戸内海でも小型のエビジャコ等（本論文 2-2）の豊度で説明できる」と想定し、これを「仮説 1」とした。また同様に、太平洋北部沿岸域において、稚魚期の年級群の豊度はその後の漁獲加入尾数と正の相関にあることを見出すことができた。加えて、日本海沿岸域、瀬戸内海沿岸域などにおいても稚魚期の量が加入量と正の相関にあるとするデータ整理結果が得られた。稚魚期の年級群の豊度がその後の漁獲加入尾数と正の相関にある関係は、太平洋北部沿岸域で説明したように、主要な餌料生物の豊度によりヒラメ稚魚期の年級群の豊度が決まることと同じ機構が国内各地で働いていることと推察される。そこで、瀬戸内海でも着底過程期から（漁獲）加入まで同様の関係があるとの仮定により、ヒラメの生存戦略を俯瞰し、国内全域において共通して「稚魚期の量が加入尾数の増減に強く影響する」との、「仮説 2」が想定された。今後の研究において、ヒラメ稚魚期の年級群の豊度とその後の漁獲加入尾数との関係を検証し、仮説 2 が瀬戸内海で成立することを実証することが重要である。

仮説 1 については、耳石日周輪解析が可能な越冬開始の前まで（前原, 1992）に漁獲加入した 0 歳若魚の着底月日を推定することが必要である。これらの 0 歳若魚の着

底月日データと、底生期全般にわたる稚魚の着底月日データ、アミ類・小型ウリタエビジャコおよびカタクチイワシ仔魚の現存量、および稚魚の摂餌データを照合することにより、漁獲加入まで生残する稚魚個体群の成長・生残要因を明らかにすることで仮説1の検証が可能である。そのために、アミ類・小型ウリタエビジャコおよびカタクチイワシ仔魚の現存量や、稚魚の着底期、漁獲加入量といった情報の蓄積が必要である。

マダイ放流種苗の生態に基づく種苗放流技術への応用

第3章3-1と3-2で得られたマダイ放流種苗の生態に基づいて、種苗放流技術の高度化について考察する。

種苗放流の目的は天然資源への上積みと再生産への寄与であるが、これまで国内の多くの海域における栽培漁業では天然資源の存在を考慮せずに放流事業を展開してきた側面が強い(北田, 1996)。放流資源を天然資源に上積みさせるためには環境収容力の余剰が不可欠であるとされている(北田, 2016)。さらに、宍道ら(2012)は栽培漁業技術に関して、放流種苗の回収率の向上を図り、経済的にも成立させるとともに、天然資源に与える生態的・遺伝的影響を最小限に抑える方策を検討しなければならないと主張している。

1962年に開始されたマダイの種苗放流事業の推進と併行して、仔・稚魚期を中心に大掛かりな生態研究が行われた。浮遊期(例えば、田中, 1980; 田中ら, 1983)、接岸および着底(例えば、森, 1980; Tanaka, 1985)、生息場所(例えば、花淵, 1980; 首藤ら, 1983)、食性(例えば、大森, 1980; 木曾, 1980; Tanaka, 1985)、食物量(今林ら, 1977)、日周期性(畔田ら, 1980a)、分布・成長(例えば、畔田ら, 1980b)、種間関係(例えば、今林ら, 1975; 今林ら, 1977; 東ら, 1983; 大森, 1984)などの多数の研究がみられる。その後、1980年代後半からSCUBAを用いた直接観察によるマダイ稚魚期の行動や生態に関する研究が盛んに行われるようになり、海域に放流された人工種苗マダイ稚魚が採食なわばりを形成することを山岡ら(1991b)が初めて報告し、また同じ調査水域で同種他個体に対して排他的行動を示す単独型個体によるなわばり防衛行動を介した先住効果が働くこと、行動・分布および個体数変化より、調査区域内における環境収容力の存在が推定された(本論文3-1)。その後、天然マダイ

稚魚にもなわばり形成が一般的に見られることが明らかにされた（工藤・山岡, 1998; 工藤ら, 1999, 2002）。マダイ稚魚に見られるなわばりは、繁殖と直接には無関係に食物を保証する防衛地域を意味し、その利点として、密度調節、食物供給の保証、天敵に対する防衛などが想定される（伊藤ら, 1980）。マダイ放流種苗がなわばりを形成し、個体群レベルで先住権を行使することにより、後に放流された稚魚個体群はその成育場から排除されてしまう（本論文 3-1）。これを天然マダイと放流マダイの間で考えると、天然マダイ個体群が成育場でなわばりを持つよりも前に人工種苗マダイを成育場に大量放流すれば、先になわばりを形成した放流個体群の先住効果により、天然魚と放流魚の置き換えが容易に成立してしまう可能性がある。実際に、漁獲段階において鹿児島湾では湾内の環境収容量の中で、放流魚が天然魚を大規模に置き換えた事例が報告されている（宍道ら, 2012; 北田, 2016）。種苗放流において、放流魚の天然魚への置き換えは、天然資源を減少させ、漁業生産も増加せず（北田, 2001）、生態系保全の面からも、事業効率（コスト）の面からも避けなければならない課題であると提言されている（宍道, 2004）。そこで、本論では天然集団とのなわばりを巡る競争を減らし、しかも人工種苗が天然集団の上積みになることが期待できる望ましい放流のタイミングを中心に考察および提案を行う。

天然マダイ稚魚は全長 1cm 台～10cm 前後の期間を浅海砂底域で生活する（落合・田中, 1986）。瀬戸内海東部では、6月に尾叉長約 3cm の稚魚が産卵場周辺の成育場に多数分布するようになるが9月に尾叉長 8～9cm に達すると沖合域への移出が始まる（島本, 1998）。愛媛県室手湾の天然マダイでは4月に全長 1cm 台で成育場への新規加入が始まり、5月に全長 3cm 前後で稚魚密度がピークを迎えるとともになわばりが形成されるようになり（工藤, 1999）、その後は成長に伴うなわばりサイズの拡大とともに稚魚密度が低下する（阿部・山岡, 2005）。また、天然マダイ稚魚のなわばりは長期間一定の場所に形成されるが、なわばりサイズには年変動が認められ高密度年には密度効果による成長遅滞が生ずる（阿部・山岡, 2005）。以上より、天然マダイは全長約 10cm になるとほぼすべての個体が成育場から沖合域に移出するものと要約できる。大量集中放流では、先住者（天然マダイ稚魚個体群）がいない成育場では、放流直後から人工種苗個体群によるなわばり個体数密度が環境収容力の上限に近い状態になることが推定されている（本論文 3-1, 3-2）。このことから、早期大量放流を行った場合には、後に本来成育場に参加するべき天然マダイ稚魚が放流

種苗の先住効果により排除され、天然マダイ稚魚が利用できる成育場面積の縮小をもたらす、それらの成長および生残を脅かすことになる可能性が想定されるため、推奨できない (Fig. 25 (B) 参照)。また、先住者 (天然マダイ稚魚個体群) がすでにいる場合の種苗放流では、先住効果により放流種苗の多くが好適な餌場から排除され (本論文 3-1)、速やかななわばり獲得が困難になり、成長の低下を招き (工藤, 1999 参照)、ひいてはその後の生残に深刻な影響が及ぶ可能性が想定されるため、推奨できない。天然集団とのなわばりを巡る競争を減らし、しかも人工種苗が天然資源の上積みになることが期待できる放流のタイミングとしては、天然集団の成育場からの主要な移出時期に放流時期を合わせることが挙げられる (Fig. 25 (C) 参照)。その場合の放流サイズについては、沖合域に移出しても高い生残率が期待できる全長約 10cm (すなわち成育場移出サイズ) を採用することを提案する。さらには、国内における近年のマダイの平均放流サイズ (\pm SD) は全長 8.0 (\pm 1.2) cm (15 地方自治体中 14 自治体の放流サイズの単純平均: 水産研究・教育機構, 2019 のデータを分析) と大型化しており、上述の沖合域への移出サイズ (全長約 10 cm) に近づいている。これまでの栽培漁業に関連した基礎研究では、成育場の余剰生産力を想定した場合が多数を占めてきたが、近年におけるマダイの放流事業では沖合域における余剰生産力を想起させる実態になっている。なお、栽培漁業事業において、成育場移出サイズに該当する種苗放流サイズの大型化は、マダイのみならず、ヒラメでも明確に認められている (水産研究・教育機構, 2018 のデータを分析: 山田, 2019)。したがって、沖合域を含めたマダイの全年齢にわたる包括的な生活史を扱う研究が、本種種苗放流事業にとっての今後の重要テーマの 1 つであると考えられる。

人工種苗マダイ中間育成時の飼育条件は放流後の行動に大きな影響を与えることが明らかとなり、低照度育成は放流直後のなわばり獲得能力を高める種苗性付与技術の 1 つとして有効であると考えられた (本論文 3-2)。なお、本研究はマダイにおける種苗性付与の効果を海域においてその行動形質から定量的に明らかにした初めての報告である。本研究で採用した種苗性判定法は、他の中間育成手法や輸送手法など様々な種苗性付与効果について、なわばり行動を呈すると仮定できる単独型の行動形質を指標として浅海域やメソコスムなどを利用して比較的短期間で評価できる点でも優れた手法の 1 つであると考えられる。

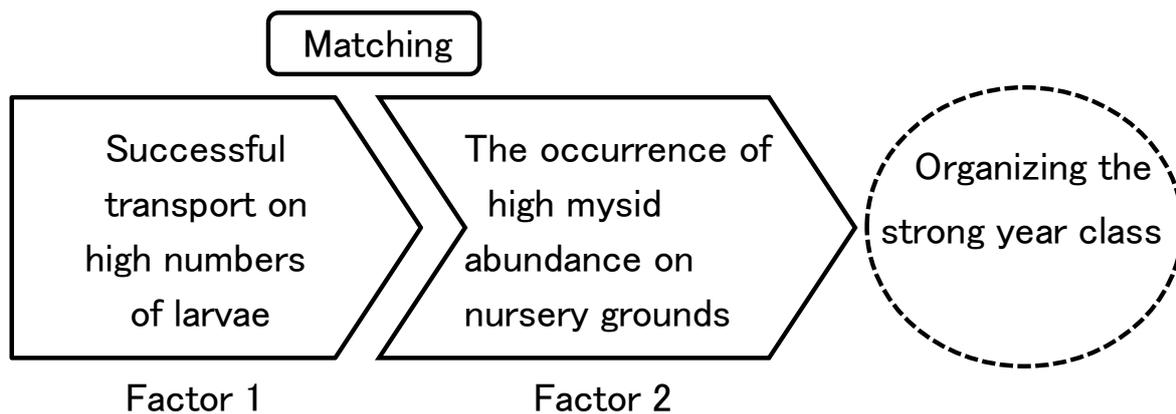


Fig. 24. Matched factors organizing the strong year class of Japanese flounder off Fukushima prefecture, northeastern Japan.

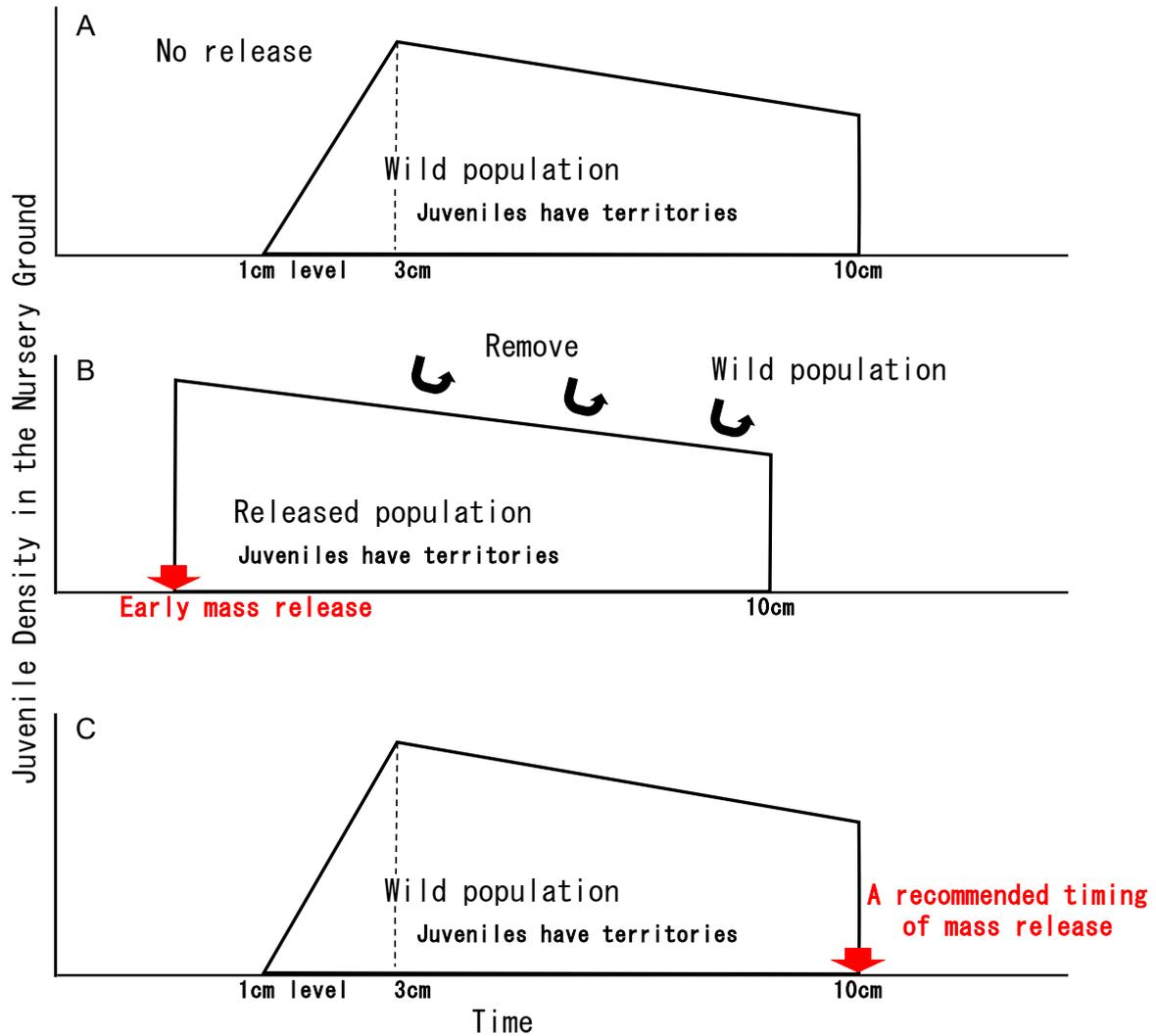


Fig. 25. Density of wild juvenile red sea bream population without release (A). Replacement of wild populations by stocking due to early mass release of juvenile red sea bream (B). A recommended timing of mass release with consideration for effect of prior residence of juvenile red sea bream (C). Data referred from Abe and Yamaoka (2005), Kudoh (1999), Ochiai and Tanaka (1986), Shimamoto (1998) and Yamada et al. (1992, 2004).

Summary

An understanding of mechanisms of recruitment dynamics of commercial marine fish is important not only for the promotion of resource management but also for the advancement of seed release strategies. To ensure successful stock enhancement, the release of hatchery-reared juveniles should be implemented without reducing wild resources; however, seed release strategies that reduce the negative impacts on the existing wild resources have not yet been implemented for the release of red sea bream (*Pagrus major*) and Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*).

In Chapter 2-1, previous studies that investigated factors affecting the early life history of flatfishes, and their survival processes at each developmental stage are reviewed to reveal the ecological factors that affect Japanese flounder recruitment levels. In northeastern Japan, a significant positive correlation was observed between the abundances of mysid and juvenile Japanese flounder. In addition, previously published data suggests that year-class abundances of juvenile Japanese flounder are positively correlated with their catch recruitment in northeastern Japan. Based on these data, the number of larval and juvenile Japanese flounder individuals that survive during settlement is hypothesized to be regulated by mysid abundance. A strong year-class abundance is also hypothesized to occur when successful transport of high numbers of larval Japanese flounder occurs simultaneously with high mysid abundance in nursery grounds in northeastern Japan.

In Chapter 2-2, juvenile Japanese flounder prey utilization pattern in the nursery grounds in southwestern Hiuchi-Nada, Seto Inland Sea, where the main preys are non-mysids, is discussed. In these waters, larval anchovies were found to be mostly consumed by juvenile flounder in 1995 and 1999, while small crangonid shrimp (*Crangon uritai*) were the main prey in 1998, 2003, and 2004. It is suggested that juvenile Japanese flounder prefer larval anchovies; however, abundant small crangonid shrimp function as an alternative prey when larval anchovies and mysids are not available in the study area.

In Chapter 3-1, the behavioral characteristics of juvenile red sea bream that form the basis for selecting an appropriate stocking method are discussed. The behavior, distribution, and population size changes of hatchery-reared juvenile red sea bream were studied following two releases in a small fishing port on Tosa Bay. Three types of behavior were distinguished in the released fish: 1) school, 2) aggregation, and 3) solitary. The number of solitary individuals in the first released group increased according to a logistic curve, which suggests the existence of a carrying capacity for the released red sea bream in

the small fishing port. In contrast, the number of solitary individuals in the second released group did not show a distinct increase. Differences in the recruitment patterns to the nursery ground between the first and second released groups suggest an effect of prior residence mediated by the territorial behavior of solitary individuals from the first released group.

In Chapter 3-2, two groups of juvenile red sea bream were reared under either low or high light intensities, and subsequently released into a small inlet in the Seto Inland Sea to evaluate their behavioral and population size changes. The low light intensity group showed predominance over the high light intensity group, both in the number of solitary individuals and their area of spatial distribution in the small inlet. Between the two rearing groups, differences in these characteristics led to differences in the number of individuals able to acquire their own territories during the behavioral shift from aggregative to solitary living that occurred 4 to 5 days after release.

In Chapter 4, an outline of the future perspectives of the study; namely, continuous monitoring of prey availability for newly-settled juveniles, is provided. It was found that year-class abundances are necessary to understand the fluctuations of Japanese flounder recruitment in the Seto Inland Sea. Specifically, the match–mismatch hypothesis explaining the prey availability of mysids or small crangonid shrimp and the feeding preferences of newly-settled juveniles should be tested over a period of multiple years. When stocking red sea bream, an early mass release is not recommended as it would threaten the growth and survival of the wild population.

謝 辞

本研究の遂行にあたり、終始懇切なご指導とご鞭撻を賜り、かつ本論文のご校閲をしていただいた広島大学大学院生物圏科学研究科の富山 毅准教授に衷心より深謝の意を表す。審査員をお引き受けいただき、博士学位審査・公聴会において有益な助言をいただいた同研究科の河合幸一郎教授、坂井陽一教授、海野徹也教授、齊藤英俊准教授にお礼申し上げます。また、公聴会において有益な助言をいただいた同研究科の上真一特任教授にお礼申し上げます。

第2章第1節の研究にあたり、元神奈川県水産試験場の三谷 勇博士、元鳥取県水産試験場の古田晋平博士、福井県立大学の富永 修博士、香川県水産試験場の山本昌幸博士、愛媛県庁の前原 務氏、愛媛県農林水産研究所水産研究センターの渡邊昭生氏、元中央水産研究所の広田祐一博士、興石裕一氏、水産資源研究所の上原伸二博士、栗田 豊博士、阪地英男博士、高橋正知博士、水産技術研究所の米田道夫博士、首藤宏幸博士には様々な有益な情報提供をいただいた。京都大学大学院の山下 洋博士には貴重な助言を賜った。元水産工学研究所の日向野純也博士には投稿前の査読をしていただいた。元瀬戸内海区水産研究所の小谷祐一博士、生田和正博士、水産研究・教育機構本部の菅原勝則氏には温かい配慮をいただいた。元東北区水産研究所の山崎 誠博士には本研究機会を与えていただき懇切丁寧に長期間にわたりご指導いただいた。第2章第2節の研究にあたり、福島大学の和田敏裕博士には文献情報をご提供いただいた。水産技術研究所の阿保勝之博士には海洋環境データについて助言を賜った。上述の前原 務氏、渡邊昭生氏、並びに愛媛県農林水産研究所水産研究センター東予駐在の高島 景氏、塩田浩二氏には愛媛県燧灘沿岸におけるヒラメの野外調査および分析作業において並々ならぬ御協力をいただいた。第3章第1節の研究では、高知大学名誉教授の山岡耕作博士、東北大学名誉教授の谷口順彦博士におかれては研究の始まりから論文投稿まで懇切丁寧なご指導並びに種々の研究上の便宜はかっただけであった。放流用マダイの種苗生産・輸送および放流では元高知県栽培漁業センターの石田善久氏、桑原秀俊氏に御尽力いただいた。さらに、この研究は高知県中土佐町の矢井賀漁業協同組合長佐竹英一氏を始めとする同地区の方々の援助と協力なしでは遂行できなかった。特に佐竹氏には旧宅を無償で開放していただき、長期にわたる滞在調

査が実現した。なお、調査に先立ち、1989年2月に愛媛県御荘湾に隣接して当時開設されていた愛媛大学理学部生物学教室の臨海施設で一週間寝食を共にして同大学の院生達による熱心な潜水訓練を受けさせていただいた。この訓練なくしては、その後の潜水調査の安全は到底担保できなかった。愛媛大学の高木基裕博士（研究当時学生）には野外調査に御協力いただいた。高知大学の關 伸吾博士、NPO 法人黒潮実感センターの神田 優博士（研究当時学生）には温かい配慮をいただいた。鹿児島県庁の宍道弘敏博士、広島県水産海洋技術センターの工藤孝也博士、水産資源研究所の山本圭介博士、片町太輔氏には貴重な情報提供および助言をいただいた。第3章第2節の研究では、元日本栽培漁業協会の今泉圭之輔氏には適切な助言をいただいた。元水産研究・教育機構の加治俊二氏、渡辺 税氏、元日本栽培漁業協会の長谷川恵美子氏、村上速雄氏、織田 進氏には、マダイの種苗生産、放流場への網生簀設置・種苗輸送作業、および野外調査等において全面的に御協力いただいた。水産大学校の山本義久博士には低照度育成の実験設定について助言を賜った。当時上職であった元水産研究・教育機構の福永辰廣氏には野外での連日の潜水調査実施について深い理解をいただいた。この度の学位論文の作成・提出に際しては、広島大学大学院生物圏科学研究科学生支援室の中尾恵美氏、水産技術研究所の鎌上 正氏、並びに水産資源研究所の本田 聡博士には種々便宜をはかっていただいた。最後に両親、親族はこの度の学位取得を喜び、こと両親には高知大学大学院修士課程在学中に物心両面で支えていただいた。

この場を借りて、関わりのあったすべての方々に心よりお礼申し上げます。

引用文献

- 阿部文彦, 山岡耕作, 2005. マダイ稚魚の天然海域における個体数密度となわぼりサイズの関係. 日水誌, 71, 601–610.
- Amarullah M.H., Subiyanto, Noichi T., Shigemitsu K., Tamamoto Y., Senta T., 1991. Settlement of larval Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) along Yanagihama Beach, Nagasaki Prefecture. Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ., 70, 7–12.
- Anderson J. T., 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. J. Northw. Atl. Fish. Sci., 8, 55–66.
- 畔田正格, 池本麗子, 東 幹夫, 1980a. 志々岐湾におけるマダイ当歳魚の日周期活動. 西水研報, 54, 279–289.
- 畔田正格, 池本麗子, 東 幹夫, 1980b. 志々岐湾における底生生活期マダイ当歳魚の分布と成長. 西水研報, 54, 259–278.
- 東 幹夫, 畔田正格, 三丸和明, 1983. 志々岐湾におけるマダイ稚魚と共存魚種との食物をめぐる種間関係. 西水研報, 59, 101–118.
- Bailey K.M., Houde E.D., 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. Adv. Mar. Biol., 25, 1–83.
- Berghahn R., Ludemann K., Ruth M., 1995. Differences in individual growth of newly settled 0-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the intertidal of neighbouring Wadden Sea areas. Neth. J. Sea Res., 34, 131–138.
- Beverton R.J.H., 1995. Spatial limitation of population size; the concentration hypothesis. Neth. J. Sea Res., 34, 1–6.
- Beverton R.J.H., Iles T.C., 1992. Mortality rates of 0-group plaice (*Platessa platessa* L.), dab (*Limanda limanda* L.) and turbot (*Scophthalmus maximus* L.) in European waters: III. Density dependence of mortality rates of 0-group plaice and some demographic implications. Neth. J. Sea Res., 29, 61–79.
- Boehlert G.W., Mundy B.C., 1987. Recruitment dynamics of metamorphosing English sole, *Parophrys vetulus*, to Yaquina Bay, Oregon. Est. Coast. Shelf Sci., 25, 261–281.
- Breder Jr. C.M., 1959. Studies on social grouping in fishes. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 117, 393–482.
- Chesson J., 1978. Measuring preference in selective predation. Ecology, 59, 211–215.
- Cortes E., 1997. A critical review of method of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 54, 726–738.
- Cushing D.H., 1969. The regularity of the spawning season of some fishes. J. Cons. Int. Explor Mer., 33, 81–92.
- Daugherty D.J., Smith N.G., 2012. Frequency of strong year-classes: Implications on fishery dynamics for three life history strategies of fishes. N. Amer. J. Fish. Mgmt., 32, 1191–1200.
- Dou S., Masuda R., Tanaka M., Tsukamoto K., 2003. Identification of factors affecting the growth and survival of the settling Japanese flounder larvae, *Paralichthys olivaceus*. Aquaculture, 218, 309–327.
- Duffy-Anderson J.T., Doyle M.J., Mier K.L., Stabeno P.J., Wilderbuer T.K., 2010. Early life ecology of Alaska plaice (*Pleuronectes quadrituberculatus*) in the eastern Bering Sea: Seasonality, distribution, and dispersal. J. Sea Res., 64, 3–14.
- Durant J.M., Hjermmann D.Ø., Ottersen G., Stenseth N.C., 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. Clim. Res., 33, 271–283.
- Folkvord A., Hunter J.R., 1986. Size-specific vulnerability of northern anchovy *Eugraulis*

- mordax* larvae to predation by fishes. Fish. Bull. U.S., 84, 859–869.
- Fonds M., Tanaka M., Van der Veer H.W., 1995. Feeding and growth of juvenile Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* in relation to temperature and food supply. Neth. J. Sea Res., 34, 111–118.
- Fujii T., Noguchi M., 1996. Feeding and growth of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) in the nursery ground. in Survival Strategies in “Early Life Stages of Marine Resources” (ed. by Watanabe Y., Yamashita Y., Oozeki Y.), A.A. Balkema, Rotterdam, 141–151.
- 藤井徹生, 首藤宏幸, 畔田正格, 田中 克, 1989. 志々伎湾におけるヒラメ稚仔魚の着底過程. 日水誌, 55, 17–23.
- 福原 修, 1986. 種苗の健全性. 「マダイの資源培養技術」(田中 克, 松宮義晴編). 恒星社厚生閣, 東京, 26–36.
- 古田晋平, 1999. 鳥取県沿岸浅海域におけるヒラメ当歳魚の分布量, 全長組成, 摂餌状態および被食状態の季節的变化. 日水誌, 65, 167–174.
- Geffen A.J., Nash R.D.M., Dau K., Harwood A.J.P., 2011. Sub-cohort dynamics of 0-group plaice, *Pleuronectes platessa* L., in the Northern Irish Sea: Settlement, growth and mortality. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 400, 108–119.
- Gibson R.N., 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. Neth. J. Sea Res., 32, 191–206.
- Gibson R.N., 1999. The ecology of the early life stages of the plaice, *Pleuronectes platessa* L.: a review. Bull. Tohoku Natl. Fish. Res. Inst., Spec. Issue, 62, 17–50.
- 後藤常夫, 首藤宏幸, 富山 実, 田中 克, 1989. 志々伎湾におけるヒラメ稚仔魚の着底時期. 日水誌, 55, 9–16.
- Gundersen A.C., Nedreaas K.H., Kjesbu O.S., Albert O.T., 2000. Fecundity and recruitment variability of Northeast Arctic Greenland halibut during 1980-1998, with emphasis on 1996-1998. J. Sea Res., 44, 45–54.
- 花渕信夫, 1980. 油谷湾におけるマダイ幼魚の分布. 西水研報, 54, 79–91.
- Hewitt R.P., Theilacker G.H., Lo N.C.H., 1985. Causes of mortality in young jack mackerel. Mar. Ecol. Prog. Ser., 26, 1–10.
- 平岡優子, 高津哲也, 大野雄介, 奥村裕弥, 高橋英昭, 高橋豊美, 2009. 噴火湾におけるソウハチ *Cleisthenes pimetorum* 仔魚の摂餌強度と年級群強度. 水産海洋研究, 73, 90–101.
- 広田祐一, 輿石裕一, 長沼典子, 1990. ヒラメ稚魚が摂餌したアミの大きさと摂餌日周期性. 日水誌, 56, 201–206.
- Hyslop E.J., 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. J. Fish Biol., 17, 411–429.
- Ikewaki Y., Tanaka M., 1993. Feeding habits of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) larvae in the western part of Wakasa Bay, the Japan Sea. Nippon Suisan Gakkaishi, 59, 951–956.
- Iles T.C., 1994. A review of stock-recruitment relationships with reference to flatfish populations. Neth. J. Sea Res., 32, 399–420.
- 今林博道, 1980. 生物群集内における稚魚期および若魚期のヒラメの摂餌生態-I. 個体群の種内関係. 日水誌, 46, 427–435.
- 今林博道, 花岡 資, 高森茂樹, 1975. 生物群集内における稚魚期および若魚期のマダイの摂餌生態-I. 他魚種との関係. 南西水研報, 8, 101–111.
- 今林博道, 花岡 資, 矢野 実, 1977. 生物群集内における稚魚期および若魚期のマダイの摂餌生態-II. 底生動物群集と関連した底魚群集の変動. 南西水研報, 10, 73–86.

- 今泉圭之輔, 1987. 大分県入津湾におけるマダイ小型種苗の放流調査結果. 西海区ブロック浅海開発会議魚類研究会報, 5, 23–32.
- 伊藤嘉昭, 法橋信彦, 藤崎憲治, 1980. 動物の個体群と群集, 生態学教育講座 7, 東海大学出版会, 東京, 1–273.
- Iwata N., Kikuchi K., Honda H., Kiyono M., Kurokura H., 1994. Effects of temperature on the growth of Japanese flounder. *Fish. Sci.*, 60, 527–531.
- Joh M., Nakaya M., Yoshida N., Takatsu T., 2013. Interannual growth differences and growth-selective survival in larvae and juveniles of marbled sole *Pseudopleuronectes yokohamae*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 494, 267–279.
- Joh M., Takatsu T., Nakaya M., Yoshida N., Nakagami M., 2009. Comparison of the nutritional transition date distributions of marbled sole larvae and juveniles in Hakodate Bay, Hokkaido. *Fish. Sci.*, 75, 619–628.
- 加藤和範, 1989. 新潟県沿岸のヒラメ資源量推定方法と問題点. 水産庁日本海区水産研究所. 日本海ブロック試験研究集録, 16, 37–47.
- Kato K., 1996. Study on resources, ecology, management and aquaculture of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*, off the coast of Niigata Prefecture. *Bull. Natl. Res. Inst. Aquacult, Suppl.*, 2, 105–114.
- 加藤和範, 安沢 弥, 梨田一也, 1987. 新潟県北部沿岸域におけるヒラメの資源生物学的研究Ⅱ. 標識放流結果からみたヒラメ未成魚の移動およびヒラメの成熟と成長. 新潟水試研報, 12, 42–59.
- 木熊慶吾, 井上英彦, 後藤友明, 林崎健一, 2007. 岩手県におけるヒラメ着底稚魚の成長解析. 東北底魚研究, 27, 47–49.
- 清野精次, 坂野安正, 浜中雄一, 1977. 若狭湾西部海域におけるヒラメ資源の研究Ⅵ. 浮遊期ヒラメ仔魚の輸送機構. 昭和 50 年度京都水試報, 16–26.
- 興石裕一, 1994. 11. 九州西岸および日本海域におけるヒラメ. Ⅲ. 研究事例, 「水産学シリーズ 98 魚類の初期減耗研究」(田中 克, 渡邊良朗編). 恒星社厚生閣, 東京, 134–148.
- 興石裕一, 中西 孝, 赤嶺達郎, 田中邦三, 長沼典子, 1982. ヒラメ増殖上の諸問題に関する基礎的研究. Ⅲ. ヒラメ 0 歳魚の摂餌日周期性. 日水研報, 33, 67–80.
- 栗藤亜希子, 平岡優子, 高津哲也, 伊村一雄, 小林直人, 亀井佳彦, 2005. 噴火湾とその周辺海域におけるソウハチ *Cleisthenes pimetorum* 仔魚の輸送. 水産海洋研究, 69, 145–155.
- 栗田 豊, 玉手 剛, 伊藤正木, 2013. 平成 24 年度ヒラメ太平洋北部系群の資源評価. 我が国周辺水域の漁業資源評価. 水産庁・水産総合研究センター, 1346–1372.
- 桑原昭彦, 鈴木重喜, 1982. ヒラメ仔魚の鉛直分布と食性. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 48, 1375–1381.
- Kwak S.N., Park J.M., 2016. Length-weight and length-length relationships for six flounder species (Pleuronectiformes) from the eastern coast of Korea. *J. Appl. Ichthyol.*, 32, 160–162.
- 木曾克裕, 1980. 平戸島志々岐湾におけるマダイ当歳魚個体群の摂餌生態-I. 成長に伴う餌料の変化とその年変動. 西水研報, 54, 291–306.
- 木曾克裕, 1982. 平戸島志々岐湾におけるマダイ当歳魚個体群の摂餌生態-II. 食物を中心にみた生息場所の利用について. 西水研報, 57, 31–46.
- 木曾克裕, 松宮義晴, 1980. 平戸島志々岐湾における資源量推定のためのマダイ当歳魚の標識放流. 西水研報, 54, 307–314.

- 北田修一, 1996. 栽培漁業の資源論. さいばい叢書, 日本栽培漁業協会, 1-112.
- 北田修一, 2001. 栽培漁業と統計モデル分析. 共立出版, 東京, 1-354.
- 北田修一, 2016. 種苗放流の効果と野生集団への影響. 日水誌, 83, 241-250.
- 小嶋喜久雄, 1981. 油谷湾における若齢期マダイの成長. 西水研報, 56, 55-70.
- 工藤孝也, 山岡耕作, 1998. 天然マダイおよびチダイ稚魚のなわばり形成場所と摂食行動. 日水誌, 64, 16-25.
- 工藤孝也, 末友浩一, 山岡耕作, 1999. 愛媛県室手湾における天然マダイ稚魚と人工種苗マダイの分布と行動. 日水誌, 65, 230-240.
- 工藤孝也, 1999. 天然マダイ稚魚のなわばり行動と生息場所の特性に基づいた適正放流法の検討. 博士論文. 愛媛大学連合農学研究科. 1-243.
- 工藤孝也, 澤一雅, 山岡耕作, 2002. 2種の網状構造物で作成した人工生息場所に対する天然マダイ稚魚の蝟集. 日水誌, 68, 874-880.
- Leggett W.C., DeBlois E., 1994. Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Neth. J. Sea Res.*, 32, 119-134.
- Leggett W.C., Kennen T.R., 2008. Paradigms in fisheries oceanography.: An annual review. *Oceanography and Mar. Biol.*, 46, 331-363.
- Le Mao P., 1986. Feeding relationships between the benthic infauna and the dominant benthic fish of the France estuary (France). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 66, 391-401.
- Litvak M.K., Leggett W.C., 1992. Age and size-selective predation on larval fishes: the bigger is better hypothesis revisited. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 81, 13-24.
- Livingston P.A., 1991. Total groundfish consumption of commercially important prey, in "Groundfish food habits and predation on commercially important prey species in the eastern Bering Sea from 1984 to 1986" (ed. by Livingston P.A.), NOAA Techn. Mem, NMFS F/NWC-207, Alaska Fisheries Science Center, Seattle, WA, 211-238.
- Lockwood S.J., 1980. Density-dependent mortality in 0-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) populations. *J. Cons. perm. Int. Explor. Mer.*, 39, 148-153.
- Macer C.T., 1967. The food web in Red Wharf Bay (North Wales) with particular reference to young plaice (*Pleuronectes platessa*). *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 15, 560-573.
- 前田経雄, 2002. 若狭湾西部海域におけるヒラメ仔稚魚の加入機構に関する研究. 博士論文 (京都大学), 1-89.
- 前原 務, 1992. 愛媛県瀬戸内海域におけるヒラメの年齢および成長. 愛媛水試研報, 5, 13-29.
- 丸山敬悟, 津村誠一, 森岡泰三, 1986. マダイ種苗の健全性に関する試験-I. 粗放的生産魚と集約的生産魚の比較. 栽培技研, 15, 157-167.
- 松宮義晴, 遠藤義文, 畔田正格, 1980. 志々岐湾におけるマダイ当歳魚の資源量推定. 西水研報, 54, 315-320.
- 南 卓志, 1982. ヒラメの初期生活史. 日水誌, 48, 1581-1588.
- 南 卓志, 1986. 日本海産カレイ目魚類幼稚仔魚の被食事例. 日水研報告, 36, 39-47.
- 南 卓志, 1987. XI 成育場 (1), 異体類の初期生活史. 海洋と生物, 9, 408-414.
- 南 卓志, 1995. カレイ類にとって変態期は critical period か? 月刊海洋, 306, 761-765.
- 森 慶一郎, 1980. 油谷湾における浮遊期, 底生生活初期のマダイの生態. 西水研報, 54, 59-78.
- 森 勇人, 谷口順彦, 關 伸吾, 山岡耕作, 1993. 生態形質によるマダイ種苗標識法の検討. 水産増殖, 41, 141-147.

- 中野 広, 1993. 種苗の評価基準. 「放流魚の健苗性と育成技術」(北島力編), 恒星社厚生閣, 東京, 9-18.
- Nakata H., Fujihara M., Suenaga Y., Nagasawa T., Fujii T., 2000. Effect of wind blows on the transport and settlement of brown sole (*Pleuronectes herzensteini*) larvae in a shelf region of the Sea of Japan: numerical experiments with an Euler-Lagrangian model. *J. Sea Res.*, 44, 91-100.
- Nakatani T., Maeda T., Sugimoto K., Takatsu T., Takahashi T., 2002. Possible causes of annual change in the year class strength of flathead flounder *Hippoglossoides dubius* (Pisces, Pleuronectiformes) in Funka Bay, Hokkaido. *Bull. Jpn. Fish. Oceanogr.*, 66, 216-233.
- Nakaya M., Takatsu T., Nakagami M., Joh M., Takahashi T., 2004. Spatial distribution and feeding habits of the shrimp *Crangon uritai* as a predator on larval and juvenile marbled sole *Pleuronectes yokohamae*. *Fish. Sci.*, 70, 445-455.
- Nash R.D.M., Geffen A.J., 2012. Mortality through the early life-history of fish: What can we learn from European plaice (*Pleuronectes platessa* L.)? *J. Marine Systems*, 93, 58-68.
- Nash R.D.M., Geffen A.J., Hughes G., 1994a. Individual growth of juvenile plaice (*Pleuronectes platessa* L.) on small Irish Sea nursery ground (Port Erin Bay, Isle of Man, UK). *Neth. J. Sea Res.*, 32, 369-378.
- Nash R.D.M., Santos R.S., Geffen A.J., Hughes G., Ellis T.R., 1994b. Diel variability in catch rate of juvenile flatfish on two small nursery grounds (Port Erin Bay, Isle of Man and Porto Pim Bay, Faial, Azores). *J. Fish Biol.*, 44, 35-45.
- 野口昌之, 木元克則, 藤田 薫, 輿石裕一, 1999. 日本海区水産研究所型桁網による底生稚魚の採集と採集効率. ヒラメ・カレイ類幼稚魚最終調査指針. 増殖関係生態調査標準化作業部会報告書, 61-64.
- Noichi T., Kusano M., Kanbara T., Senta T., 1993. Predation by fishes on larval and juvenile Japanese flounder at Yanagihama Beach, Nagasaki, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 59, 1851-1855.
- 能勢幸雄, 石井丈夫, 清水 誠, 1988. 水産資源学, 東京大学出版会, 東京, 1-217.
- 野沢正俊, 1974. ヒラメ稚魚前期の分布. 鳥取水試報告, 15, 6-15.
- 日本栽培漁業協会, 1996. 放流用マダイの種苗性と強化技術開発. 生産力応用技術開発 (V), 日本栽培漁業協会, 東京, 1-130.
- 落合 昭, 田中 克, 1986. 新版 魚類学 (下). 恒星社厚生閣, 東京, 736-750.
- 沖山宗雄, 1967. ヒラメの初期生活史に関する研究 I. 後期仔魚の形態. *日水研報*, 17, 1-12.
- 沖山宗雄, 1974. ヒラメの初期生活史に関する研究 II. 稚魚期の形態および近縁種との関係. *日水研報*, 25, 39-61.
- 大森迪夫, 1974. 仙台湾における底魚の生産構造に関する研究-1-マコガレイの食性と分布について(北方冷水海域における生物群集の生産に関する総合的研究). *日水誌*, 40, 1115-1126.
- 大森迪夫, 1980. 油谷湾におけるマダイ当歳魚の食性. *西水研報*, 54, 93-109.
- 大森迪夫, 1984. 油谷湾におけるマダイ稚幼魚と他魚種との間の食物および棲息場をめぐる関係. *西水研報*, 61, 245-256.
- Oshima M., Dominique R., Kurita Y., Yoneda M., Tominaga O., Tomiyama T., Yamashita Y., Uehara S., 2010. Do early growth dynamics explain recruitment success in Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* off the Pacific coast of northern Japan? *J. Sea Res.*, 64, 94-101.
- Pihl L., 1989. Abundance, biomass and production of juvenile flatfish in southeastern Kattegat. *Neth. J. Sea Res.*, 24, 69-81.

- Poxton M.G., Eleftheriou A., McIntyre A.D., 1983. The food and growth of 0-group flatfish on nursery grounds in the Clyde sea area. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 17, 319–337.
- Rijnsdorp A.D., Berghahn R., Miller J.M., Van der Veer H.W., 1995. Recruitment mechanisms in flatfish: What did we learn and where do we go? *Neth. J. Sea Res.*, 34, 237–242.
- Rijnsdorp A.D., Van Starlen M., Van der Veer H.W., 1985. Selective tidal transport of North Sea plaice larvae *Pleuronectes platessa* in coastal nursery areas. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 114, 461–470.
- Rijnsdorp A.D., Vingerhoed B., 2001. Feeding of plaice *Pleuronectes platessa* L. and sole *Solea solea* (L.) in relation to the effects of bottom trawling. *J. Sea Res.*, 45, 219–229.
- Ryland J.S., 1964. The feeding of plaice and sand-eel larvae in the southern North Sea. *J. Mar. Biol. Ass., U. K.*, 44, 343–364.
- 澤 一雅, 工藤孝也, 山岡耕作, 2000. 2種の網状構造物による人工生息場所に対する放流種苗マダいの蝟集. *日水誌*, 66, 999–1005.
- Seikai T., Kinoshita I., Tanaka M., 1993. Predation by crangonid shrimp on juvenile Japanese flounder under laboratory conditions. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 59, 321–326.
- Shelbourne J.E., 1962. A predator-prey size relationship for plaice larvae feeding on *Oikopleura*. *J. Mar. Biol. Ass., U. K.*, 42, 243–252.
- 柴田玲奈, 1995. 5. ヒラメの食性について (総説). 第27回南西海ブロック内海漁業研究会報告, 21–42.
- 柴田玲奈, 武智昭彦, 福永辰廣, 新田 朗, 2009. 瀬戸内海中西部におけるヒラメ成魚の周年の行動特性. *水産海洋研究*, 73, 67–79.
- 相賀徹夫編, 1990. 日本列島大地図館. 小学館, 東京, 1–375.
- Steele J.H., Edwards R.R.C., 1970. The ecology of 0-group plaice and common dabs in loch ewe. IV. Dynamics of the plaice and dab populations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 4, 174–187.
- Stenseth N.C., Mysterud A., 2002. Climate, changing phenology, and other life history traits: Nonlinearity and match-mismatch to environment. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99, 13379–13381.
- Subiyanto, Hirata I., Senta T., 1993. Larval settlement of the Japanese flounder on sandy beaches of the Yatsushiro Sea, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 59, 1121–1128.
- 末永慶寛, 藤原正幸, 中田英昭, 1998. マガレイ卵・仔魚の沿岸海域への滞留に対する風および鉛直移動の影響. *海岸工学論文集*, 45, 1151–1155.
- 水産研究・教育機構, 2018. 平成28年度栽培漁業・海面養殖用種苗の生産・入手・放流実績 (全国) 資料編, 162–221.
- 水産研究・教育機構, 2019. 平成29年度栽培漁業・海面養殖用種苗の生産・入手・放流実績 (全国) 資料編, 1–396.
- 島本信夫, 1998. 瀬戸内海東部海域におけるマダいの資源変動および栽培漁業に関する研究. 博士論文, 東京水産大学. 1–161.
- 宍道弘敏, 2010. 鹿児島湾におけるマダイ *Pagrus major* の栽培漁業と資源管理に関する研究 (2004), 博士論文, 東京水産大学大学院. 鹿児島水技研報, 1, 19–73.
- 宍道弘敏, 滝本鮎子, 小畑泰弘, 浜崎活幸, 北田修一, 2010. 鹿児島湾におけるマダいの資源評価と放流計画. *日水誌*, 78, 161–170.
- 傍島直樹, 宗清正広, 船田秀之助, 1986. 阿蘇海におけるマダイ小型種苗放流の試みー I. 放流後の分布移動. *栽培技研*, 15, 169–175.
- 首藤宏幸, 池本麗子, 畔田正格, 1983. 志々岐湾における若魚期マダいの生息場所の評価. *西水研報*, 59, 71–84.

- 高場 稔, 北田修一, 中野 広, 森岡泰三, 1995. マダイ放流種苗の生残, 体成分変化と種苗性. 日水誌, 61, 574–579.
- 高橋清孝, 星合愿一, 阿部洋士, 1986. 石巻湾および万石浦におけるマコガレイ浮遊期仔魚の分布と移動. 水産増殖, 34, 1–8.
- 高津哲也, 2003. 底生魚類仔稚魚の時空間分布と餌料環境に関する研究. 日水誌, 69, 543–546.
- 武智昭彦, 前原 務, 2001. 3. 愛媛県燧灘海域における浅海域の生態特性. 漁場生産力モデル開発基礎調査総括報告書 (燧灘・備後芸予灘海域), 広島水試, 香川水試, 愛媛水試, 瀬戸内水研, 水産庁, 26–50.
- 竹野功璽, 葭矢 護, 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. 日水誌, 67, 807–813.
- Tanaka M., 1985. Factors affecting the inshore migration of pelagic larval and demersal juvenile red sea bream *Pagrus major* to a nursery ground. Trans. Amer. Fish. Soc., 114, 471–477.
- 田中 克, 1980. 志々伎湾におけるマダイ仔稚魚の生態に関する研究—I. 浮遊生活期仔稚魚の水平分布. 西水研報, 54, 231–258.
- 田中 克, 1988. 志々伎湾におけるヒラメ稚仔魚の分布, 加入, 着底および減耗について. 水産土木, 24, 33–44.
- Tanaka M., Goto T., Tomiyama M., Sudo H., 1989a. Immigration, settlement and mortality of flounder (*Paralichthys olivaceus*) larvae and juveniles in a nursery ground, Shijiki bay, Japan. Neth. J. Sea Res., 24, 57–67.
- Tanaka M., Goto T., Tomiyama M., Sudo H., Azuma M., 1989b. Lunar-phased immigration and settlement of metamorphosing Japanese flounder larvae into the nearshore nursery ground. Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer., 191, 303–310.
- 田中 克, 杉山昌穂, 玉井一寿, 宮地邦明, 1983. 志々伎湾におけるマダイ仔稚魚の生態に関する研究—II. 浮遊生活期仔稚魚の垂直分布の一例. 西水研報, 59, 33–46.
- 田中庸介, 大河俊之, 山下 洋, 田中 克, 2006. ヒラメ *Paralichthys olivaceus* 稚魚の食物組成と摂餌強度にみられる地域性. 日水誌, 72, 50–57.
- 谷口順彦, 溝渕勝宜, 1978. 幼稚魚期マダイのイカ墨汁による標識法について. 栽培技研, 7, 47–50.
- Taylor D.L., 2005. Predation on post-settlement winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* by sand shrimp *Crangon septemspinosa* in NW Atlantic estuaries. Mar. Ecol. Prog. Ser., 289, 245–262.
- 富永 修, 馬渕正裕, 石黒 等, 1994. 北海道北部日本海で標識放流された天然ヒラメと人工種苗ヒラメの移動と成長. 水産増殖, 42, 593–600.
- Tomiyama T., Kurita Y., 2011. Seasonal and spatial variations in prey utilization and condition of a piscivorous flatfish *Paralichthys olivaceus*. Aquat. Biol., 11, 279–288.
- Tomiyama T., Kurita Y., Uehara S., Yamashita Y., 2017. Inter-annual variation in the surplus prey production for stocking of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. Fish. Res., 186, 579–585.
- Tomiyama T., Uehara S., Kurita Y., 2013. Feeding relationships among fishes in shallow sandy areas in relation to stocking of Japanese flounder. Mar. Ecol. Prog. Ser., 479, 163–175.
- Tomiyama T., Watanabe M., Fujita T., 2008. Community-based stock enhancement and fisheries management of the Japanese flounder in Fukushima, Japan. Rev. Fish. Sci., 16, 146–153.

- Tsakamoto K., Kuwada H., Hirokawa M., Oya M., Sekiya S., Fujimoto H., Imaizumi K., 1989. Size dependent mortality of red sea bream, *Pagrus major*, juveniles released with fluorescent otolith-tags in News Bay, Japan. *J. Fish. Biol.*, 35, 59–69.
- 津村誠一, 山本義久, 1993. 飼育方法と健苗性. 「放流魚の健苗性と育成技術」(北島力編) 恒星社厚生閣, 東京, 84–93.
- Tsuruta Y., 1978. Field observation on the immigration of larval stone flounder into the nursery ground. *Tohoku J. Agr. Res.*, 29, 136–145.
- 内田和男, 桑田 博, 塚本勝巳, 1993. マダイの種苗性と横臥行動. *日水誌*, 59, 991–999.
- Uehara S., Kurita T., Tomiyama T., Yamada T., Fujinami Y., Yamashita Y., 2005. Growth variation of juvenile Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* on nursery grounds along the Pacific Coast of Tohoku, Northern Japan. In: Book of Abstracts, Sixth International Symposium on Flatfish Ecology. Kyoto Univ. Maizuru, Japan, Session 3–O–09.
- Van der Veer H.W., 1985. Impact of coelenterate predation on larval plaice *Pleuronectes platessa* and flounder *Platichthys flesus* stock in the western Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 25, 229–238.
- Van der Veer H.W., 1986. Immigration, settlement and density-dependent mortality of a larval and early post-larval plaice (*Pleuronectes platessa*) population in the western Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 29, 223–236.
- Van der Veer H.W., Berghahn R., Miller J.M., Rijnsdorp A.D., 2000. Recruitment in flatfish, with special emphasis on North Atlantic species: progress made by the flatfish symposia. *ICES J. Mar. Sci.*, 57, 202–215.
- Van der Veer H.W., Berghahn R., Rijnsdorp A.D., 1994. Impact of juvenile growth on recruitment in flatfish. *Neth. J. Sea Res.*, 32, 153–173.
- Van der Veer H.W., Bergman M.J.N., 1987. Predation by crustaceans on a newly settled 0-group plaice *Pleuronectes platessa* population in the western Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 35, 203–215.
- Van der Veer H.W., Bergman M.J.N., 1986. Development of tidally related behavior of a newly settled 0-group plaice (*Pleuronectes platessa*) population in the western Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 31, 121–129.
- Van der Veer H.W., Freitas V., Leggett C., 2015. Recruitment level and variability, in “Flatfishes: Biology and Exploitation, second edition, Fish and Aquatic Resources Series 16” (ed. by Gibson R.N., Nash R.D.M., Geffen A.J. and Van der Veer H.W.). Wiley-Blackwell, Hoboken, 185–206.
- Van der Veer H.W., Nash R.D.M., 2001. The 1999 Flatfish Symposium: where to go from now? *J. Sea Res.*, 45, 325–328.
- Van der Veer H.W., Pihl L., Bergman M.J.N., 1990. Recruitment mechanisms in North Sea plaice *Pleuronectes platessa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 64, 1–12.
- Visser M.E., Van Noordwijk A.J., Tinbergen J.M., Lessells C.M., 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 265, 1867–1870.
- 渡邊昌人, 藤田恒雄, 2000. 1994年, 1995年に発生したヒラメの卓越年級群. 福島水試研報, 9, 59–63.
- 渡邊昌人, 藤田恒雄, 五十嵐敏, 2001. 福島県双葉海域で採集されたアミ類. 福島水試研報, 10, 51–55.
- Wennhage H., 2000. Vulnerability of settling plaice *Pleuronectes platessa* to predation: effects of developmental stage and alternative prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 203, 289–299.
- Wennhage H., 2002. Vulnerability of newly settled plaice (*Pleuronectes platessa* L.) to predation: effects of habitat structure and predator functional response. *J. Exp. Mar. Biol.*

- Ecol., 269, 129–145.
- Wilber D.H., Davis D., Clarke D.G., Alcoba C.J., Gallo J., 2013. Winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) estuarine habitat use and the association between spring temperature and subsequent year class strength. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 133, 251–259.
- Wilderbuer T.K., Hollowed A.B., Ingraham Jr. W.J., Spencer P.D., Connors M.E., Bond N.A., Walters G.E., 2002. Flatfish recruitment response to decadal climatic variability and ocean conditions in the eastern Bering Sea. *Prog. Oceanogr.*, 55, 235–247.
- Wilderbuer T.K., Stockhausen W., Bond N., 2013. Updated analysis of flatfish recruitment response to climate variability and ocean conditions in the Eastern Bering Sea. *Deep-Sea Res. II*, 94, 157–164.
- Witting D.A., Able K.W., 1995. Predation by sevenspine bay shrimp *Crangon septemspinosa* on winter flounder *Pleuronectes americanus* during settlement: laboratory observations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 123, 23–31.
- Wouters N., Cabral H.N., 2009. Are flatfish nursery grounds richer in benthic prey? *Est. Coast. Shelf Sci.*, 83, 613–620.
- 山田秀秋, 遠藤裕樹, 武蔵達也, 山下 洋, 1998a. ヒラメ幼稚魚育成礁周辺のアミ類とカタクチイワシシラスの分布特性. *水産増殖*, 46, 487–494.
- 山田秀秋, 長洞幸夫, 佐藤啓一, 武蔵達也, 藤田恒雄, 二平 章, 影山佳之, 熊谷厚志, 北川大二, 広田祐一, 山下 洋, 1994. 太平洋沿岸域におけるアミ類の種組成と分布特性. *東北水研報*, 56, 57–67.
- 山田秀秋, 佐藤啓一, 長洞幸夫, 熊谷厚志, 山下 洋, 1998b. 東北太平洋沿岸域におけるヒラメの摂餌生態. *日水誌*, 64, 249–258.
- 山田徹生, 2019. ヒラメの生活期初期の生き残りとその加入機構に関する研究について. *水産研究・教育機構研究報告*, 48, 61–84.
- 山田徹生, 加治俊二, 渡辺 税, 長谷川恵美子, 福永辰廣, 2004. 飼育照度の異なる人工マダイ稚魚の放流直後の行動. *日水誌*, 70, 152–158.
- Yamada T., Kurita Y., Yamashita Y., 2005. Utilization of shallow nursery grounds by juvenile wild and released Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus* in Miyako Bay, northeastern Japan. In: *Book of Abstracts, Sixth International Symposium on Flatfish Ecology*. Kyoto Univ. Maizuru, Japan, Session 4–P–23.
- Yamada T., Maehara T., Watanabe A., Takashima K., Tomiyama T., 2020. Annual variation in the prey utilization of juvenile Japanese flounder in southwestern Hiuchi-Nada, Seto Inland Sea, Japan. *Reg. Stud. Mar. Sci.*, 39, 101453.
- 山田徹生, 山岡耕作, 谷口順彦, 1992. 小漁港内における人工種苗マダイ幼稚魚放流後の行動, 分布および個体数変化. *日水誌*, 58, 611–617.
- 山田悦正, 内木幸次, 1977. 造成漁場における魚類の分布と行動について. *石川水試研報*, 2, 21–32.
- Yamamoto M., 2006. Feeding ecology of settled Japanese flounder in nursery grounds in Eastern Hiuchi-Nada, the Seto Inland Sea, Japan. 博士学位論文 (福井県立大学), 1–132.
- Yamamoto M., Makino H., Kobayashi J., Tominaga O., 2004. Food organisms and feeding habits of larval and juvenile Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* at Ohama Beach in Hiuchi-Nada, the central Seto Inland Sea, Japan. *Fish. Sci.*, 70, 1098–1105.
- Yamamoto M., Tominaga O., 2014. Prey availability and daily growth rate of juvenile Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* at a sandy beach in the central Seto Inland Sea, Japan. *Fish. Sci.*, 80, 1285–1292.
- 山岡耕作, 1993. マダイ種苗の放流後の行動. *水産工学*, 30, 145–150.

- 山岡耕作, 井上憲一郎, 谷口順彦, 1994. 人工種苗マダイのなわばり行動と密度および奇形との関係. 高知大学黒潮圏研究所紀要くろしお特別号, 8, 21–25.
- 山岡耕作, 前川賢夫, 谷口順彦, 1991a. マダイ種苗の漁港内放流実験. 水産増殖, 39, 55–60.
- 山岡耕作, 岡田賢治, 谷口順彦, 桑原秀俊, 石田善久, 1992. 幼稚仔保育場における人工種苗マダイのなわばり様行動. 日水誌, 58, 175–180.
- 山岡耕作, 高木基裕, 山田徹生, 谷口順彦, 1991b. 人工種苗放流マダイに見られるなわばり行動. 日水誌, 57, 1–5.
- 山岡耕作, 岡田賢治, 山田徹生, 小原邦俊, 谷口順彦, 1991c. 人工種苗マダイに対する被捕食圧学習効果. 日水誌, 57, 1805.
- Yamashita Y., Kurita Y., Yamada H., Miller J.D., Tomiyama T., 2017. A simulation model for estimating optimum stocking density of cultured juvenile flounder *Paralichthys olivaceus* in relation to prey productivity. Fish. Res., 186, 572–578.
- Yamashita Y., Tsuruta Y., Yamada H., 1996a. Transport and settlement mechanisms of larval stone flounder, *Kareius bicoloratus*, into nursery grounds. Fish. Oceanogr., 5, 194–204.
- Yamashita Y., Yamada H., Malloy K.D., Targett T.E., Tsuruta Y., 1996b. Sand shrimp predation on settling and newly-settled stone flounder and its relationship to optimal nursery habitat selection in Sendai Bay, Japan, in “Survival strategies in early life stages of marine resources” (ed. by Watanabe Y., Yamashita Y., Oozeki Y.), A.A. Balkema, Rotterdam, 271–283.
- Zijlstra J.R., Dapper R., White J., 1982. Settlement, growth and mortality of post-larval plaice (*Pleuronectes platessa*) in the western Wadden Sea. Neth. J. Sea Res., 15, 250–272.