

BULLETIN  
OF  
OITA PREFECTURAL AGRICULTURE, FORESTRY AND FISHERIES  
RESEARCH CENTER

No.8

MARCH 2023

---

---

大分県農林水産研究指導センター

研 究 報 告

第8号

---

---

令和5年3月

大分県農林水産研究指導センター

# 生息南限海域に分布するマコガレイの生態に関する研究\*

Ecological studies on marbled flounder *Pseudopleuronectes yokohamae* near the southern edge of their distribution

和田 宗一郎

Soichiro Wada

大分県農林水産研究指導センター  
水産研究部

Fisheries Research Division Oita Prefectural Agriculture, Forestry and Fisheries Research Center

キーワード： *Pseudopleuronectes yokohamae*、周防灘、別府湾、産卵場、産卵行動、  
高水温、離底行動、稚魚

\* 本報告は愛媛大学審査学位論文を基本とし、その一部を改変した。



# 目 次

---

---

第1章 緒 言	1
第2章 産卵場と成熟状況	3
材料および方法	
結 果	
考 察	
第3章 産卵場における滞留期間と行動	11
材料および方法	
結 果	
考 察	
第4章 夏季から冬季にかけての経験水温・深度および離底行動の観測	20
材料および方法	
結 果	
考 察	
第5章 稚魚の着底期、成長および生息環境	29
材料および方法	
結 果	
考 察	
第6章 総合考察	38
摘 要	40
謝 辞	42
引用文献	43
付 録	47

---

---



## 第1章 緒 言

マコガレイ *Pseudopleuronectes yokohamae* はカレイ目カレイ科ツノガレイ属に属し、黄海、渤海湾、東シナ海北部、国内では北海道南部～大分県の水深100mより浅い砂泥域に分布する(中坊<sup>44)</sup>、1993)。マコガレイの主な分布域は北海道の木古内湾、陸奥湾、仙台湾、東京湾、瀬戸内海等の内海であり、これらの海域では重要な漁獲対象魚種となっている。マコガレイの漁獲統計資料は整理されていないため、全国の漁獲量の推移については明確ではないが、本種の漁獲量・資源水準は全国的に減少傾向にある。例えば、仙台湾では2000年まで250t前後の水揚げがあったが、2001年以降は減少して2004年には140tまで落ち込んでいる(高橋ら<sup>74)</sup>、2006)。東京湾の漁獲量は1980年代後半まで400～800t程度であったが、1999年以降は100t以下へと減少している(一色・片山<sup>21)</sup>、2011)。瀬戸内海東部に位置する兵庫県の主要漁業協同組合のマコガレイ漁獲量は、1990年前後の水準から2000年代に4分の1程度に減少している(反田<sup>79)</sup>、2008)。大分県においてマコガレイは「城下カレイ」と呼ばれ珍重されているが、主な産地である周防灘・伊予灘海域の推定漁獲量も減少傾向にある。本県のマコガレイの漁獲量について、1995～2006年においては大分県農林統計協会の資料をもとに、2007年以降データについては大分県漁業協同組合の共同販売データをもとに整理したところ(図1)(大分県農林統計協会<sup>50-52)</sup>、2006;2007;2008)、本種の漁獲量は1995年から2006年にかけて290tから81tへと減少し、2020年の漁獲量は3.6tとなり、減少が著しいことがわかる。

これまでマコガレイ資源の維持や増大のため、1970年代から近年にかけて大分県を含む瀬戸内海に面した各府県では種苗放流、産卵魚および小型魚の保護等の資源管理の取り組みが行われてきた(辻野ら<sup>90)</sup>、

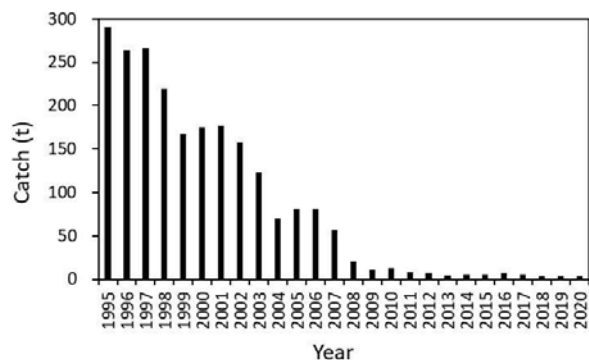


図1 大分県の周防灘・伊予灘海域におけるマコガレイ漁獲量の推移

1997;香川県水産試験場ほか<sup>25)</sup>、1975)。しかしながら、先に述べたとおり漁獲量の回復には至っていない。ここで、マコガレイの資源量減少の要因を調査するため、2013年から2018年にかけて国立研究開発法人水産研究・教育機構瀬戸内海区水産研究所、中央水産研究所、水産工学研究所、関係9府県(千葉県、神奈川県、大阪府、岡山県、香川県、山口県、愛媛県、福岡県、大分県)、国立大学法人広島大学、京都大学、東北大学により、東京湾と瀬戸内海における農林水産技術会議委託プロジェクト研究「水産業再生プロジェクト:生態系ネットワークの修復による持続的な沿岸漁業生産技術の開発」が行われた(農林水産省農林水産技術会議事務局・国立研究開発法人水産研究教育機構<sup>47)</sup>、2020)。このプロジェクトによるマコガレイの各生活史における生態調査により、マコガレイの再生産を阻害している要因は主に海水温上昇、低酸素水塊、底質悪化等の環境によるものであることが示された。さらに2017年にはマコガレイの資源回復を目的として周防灘・伊予灘において「水産環境整備マスタープラン」が新たに策定され、産卵場、稚魚の成育場等のマコガレイの生活史に対応した良好な生息環境の創出が推進されることになった(国立研究開発法人水産研究・教育機構水産工学研究所ほか<sup>31)</sup>、2019)。

瀬戸内海に生息するマコガレイの産卵期は12月から2月にかけてであり(香川県水産試験場ほか<sup>25)</sup>、1975;反田ら<sup>81)</sup>、2008)、雌は産卵期に1度、粘性沈着卵を砂地に産み落とす(Yusa<sup>100)</sup>、1960;佐藤<sup>61,62)</sup>、1971,1975;廣瀬<sup>8)</sup>、1990)。卵は約10日後にふ化し(山本<sup>96)</sup>、1939)、ふ化した仔魚は約30日間浮遊生活を経て底生生活へと移行する(南<sup>37)</sup>、1981;Fukuhara<sup>11)</sup>、1988)。瀬戸内海西部に位置する周防灘・伊予灘の沿岸では2月から6月にかけて沿岸の浅場で稚魚が確認されるようになる(香川県水産試験場ほか<sup>25)</sup>、1975;大分県浅海漁業試験場<sup>54)</sup>、1975;大分県浅海漁業試験場ほか<sup>55)</sup>、1985;田染ら<sup>83)</sup>、1987)。その後、稚魚は成長の良いものから沖合へ移動し幼魚・成魚へと成長する(香川県水産試験場ほか<sup>25)</sup>、1975)。過去に実施された標識放流の結果から、周防灘・伊予灘における成魚の移動範囲は概ね湾や灘スケールであり、定着性は強いことが示されている(富山・陣之内<sup>86)</sup>、1974;香川県水産試験場ほか<sup>25)</sup>、1975;宮城県水産試験場ほか<sup>41)</sup>、1982)。このため、各灘や各湾における資源管理や環境保全の取り組みはマコガレイ資源を維持・増大させる上で重要であると考えられる。

マコガレイの分布域の南限に近い周防灘および伊予灘西部に位置する別府湾では近年水温が上昇傾向にあり、周防灘では1972年から2003年にかけて表層水温が約0.7℃上昇しており、別府湾では1992年から2011年にかけて表層水温が約1.3℃上昇している（和西<sup>93)</sup>、2004;野田・行平<sup>45)</sup>、2013)。マコガレイ資源は分布域の南限に近い海域において他海域よりも水温上昇の影響を大きく受けると推測されるため、大分県沿岸でマコガレイの生息水温を把握することは将来の資源動態を予測する上で重要である。さらには現存する生息域の特徴を明らかにすることで生息域の保全や漁場造成に関する有用な知見を得ることができる。そこで本研究では大分県沿岸に生息するマコガレイの生態を明らかにすることを目的とした。第2章では周防灘南部海域において産卵場の環境特性を調査し、産卵場造成の知見を得た。第3章では産卵場に蟄集する成魚の行動を追跡し、実際に産卵場を利用する個体の割合や行動生態を明らかにした。第4章では夏季における成魚の経験水温・深度をモニタリングし、分布域の推定を行った。第5章ではマコガレイ稚魚の着底期、成長速度を調べるとともに高水温期における稚魚の生息環境の特徴を明らかにした。最終章では各章で明らかになったマコガレイの生態的知見をもとに、生息南限海域付近に生息する個体群の資源を維持・増大させる方法について考察した。

## 第2章 産卵場と成熟状況

マコガレイ資源を維持、増大させるために漁場整備による産卵場の造成等の対策が求められているが、このような取り組みを実施するには産卵場を特定し、本種の産卵生態や産卵場の環境特性を明らかにする必要がある。マコガレイの雌は部分同時発生型の産卵様式を持ち、産卵期に1度、沈性粘着卵を砂地に産み落とすことから (Yusa<sup>100</sup>, 1960; 佐藤<sup>61, 62</sup>, 1971, 1975; 廣瀬<sup>18</sup>, 1990; Minami and Tanaka<sup>39</sup>, 1992)、天然海域で卵を採集することができれば、産卵場を特定するための重要な情報となる。これまでマコガレイ卵はソリネットの底層曳きや採泥により、仙台湾 (高橋<sup>75</sup>, 2008)、東京湾 (石井<sup>20</sup>, 2014)、大阪湾 (鍋島ら<sup>43</sup>, 2000)、播磨灘 (反田・長井<sup>80</sup>, 2007; 山田・明石<sup>94</sup>, 2013)、燧灘 (清水ら<sup>67</sup>, 2016)、別府湾 (上城<sup>26</sup>, 1986) において採集され、各海域の産卵場の特定が進み、環境特性が明らかになりつつある。しかし、周防灘海域においてはこれまでに採集例がなく、本種の産卵生態に関する知見も乏しい。

そこで本章では、マコガレイの産卵場であると推測されている周防灘南部海域に位置する豊後高田市地先 (香川県水産試験場ほか<sup>25</sup>, 1975) において、採泥によるマコガレイ卵の採集を試みた。さらに産卵期に当該海域へ蟄集する成魚の年齢組成、性比等から産卵回遊について検討するとともに、成熟状況と底層水温の推移からマコガレイの産卵生態について考察した。

### 材料および方法

#### 調査海域

調査水域は周防灘豊前海海域に位置する大分県豊後高田市見目の長崎鼻と呼ばれる岩礁地帯である (図2)。当該海域で定置網漁業や刺網漁業を周年営んでいる漁業者から、毎年産卵時期の冬季に多くのマコガレイの成魚が漁獲される、という情報を得た。この情報から当該海域にマコガレイの産卵場が形成されている可能性が高いと判断し、調査海域とした。

#### 標本船日誌調査

成魚の蟄集状況を把握するため、長崎鼻地先に定置網を設置している漁業者1名に標本船日誌の記帳を依頼した。この漁業者は冬季にマコガレイの成魚が蟄集する長崎鼻地先と、長崎鼻地先から3.5kmほど南西に位置する松津地先の2カ所で定置網漁業を営んでいる

(図2・3)。標本船日誌の記帳期間は2016年4月から2017年3月までであり、日誌には出漁日と漁獲されたマコガレイの重量を記載した。なお、記帳者は松津地先と長崎鼻地先それぞれの定置網で得られた漁獲物の重量を区別せずに記載していたため、標本船日誌のデータは2カ所の定置網の合算値を示す。

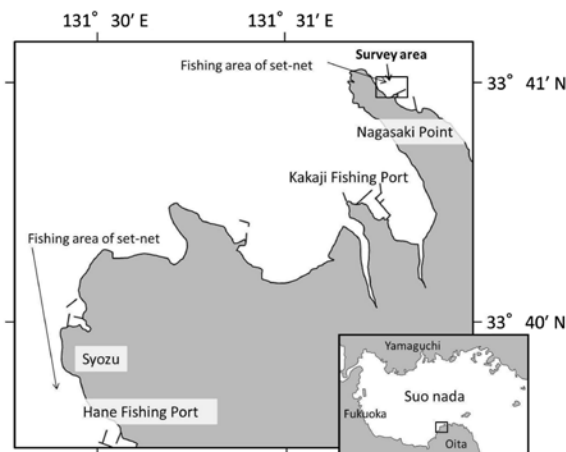


図2 産卵場調査の位置図

#### 産卵期間中の水温

産卵期間中の底層水温を把握するため、図3に示す長崎鼻地先に位置する定置網の支柱に水温ロガー (UA-001-08, Onset社) を取り付け海底近くに沈め (水深約7.5m)、3時間おきに測定したデータより、1日の平均水温を求めた。測定は2016年11月1日から2017年4月28日まで行った。

#### 成魚の年齢、成熟状況および性比

2016年11月中旬から2017年1月下旬にかけて、前述の長崎鼻地先の定置網で漁獲されたマコガレイ計213尾を入手した。漁獲物標本は実験室に持ち帰り、全長 (mm)、体重 (g)、生殖腺重量 (g) を測定し、耳石を摘出した。摘出した耳石は年齢査定を行うため、原則として無眼側を用い、無眼側の耳石を破損した場合は有眼側の耳石を用いた。耳石はポリエステル樹脂 (丸本ストラス社) に包埋後、コンパクト精密切断機 (マイクロカッター MC-201N, マルター社) を用いて、耳石中心部を通る厚さ約300 $\mu$ mの横断薄片を作製した。作製した薄片はスライドガラスにステッキワックス (マルター社) を用いて貼り付け、800-1500番耐水研磨紙を使って核が露出するまで研磨した。耳石の観察は表面にステッキワックスを薄く塗り、実体顕微鏡下の透過照明により行った。徳丸・福田<sup>85</sup> (2010) は大分県の周防灘、伊予灘で漁獲されたマコガレイの耳石観察を行い、耳石に形成される不透明帯は1歳



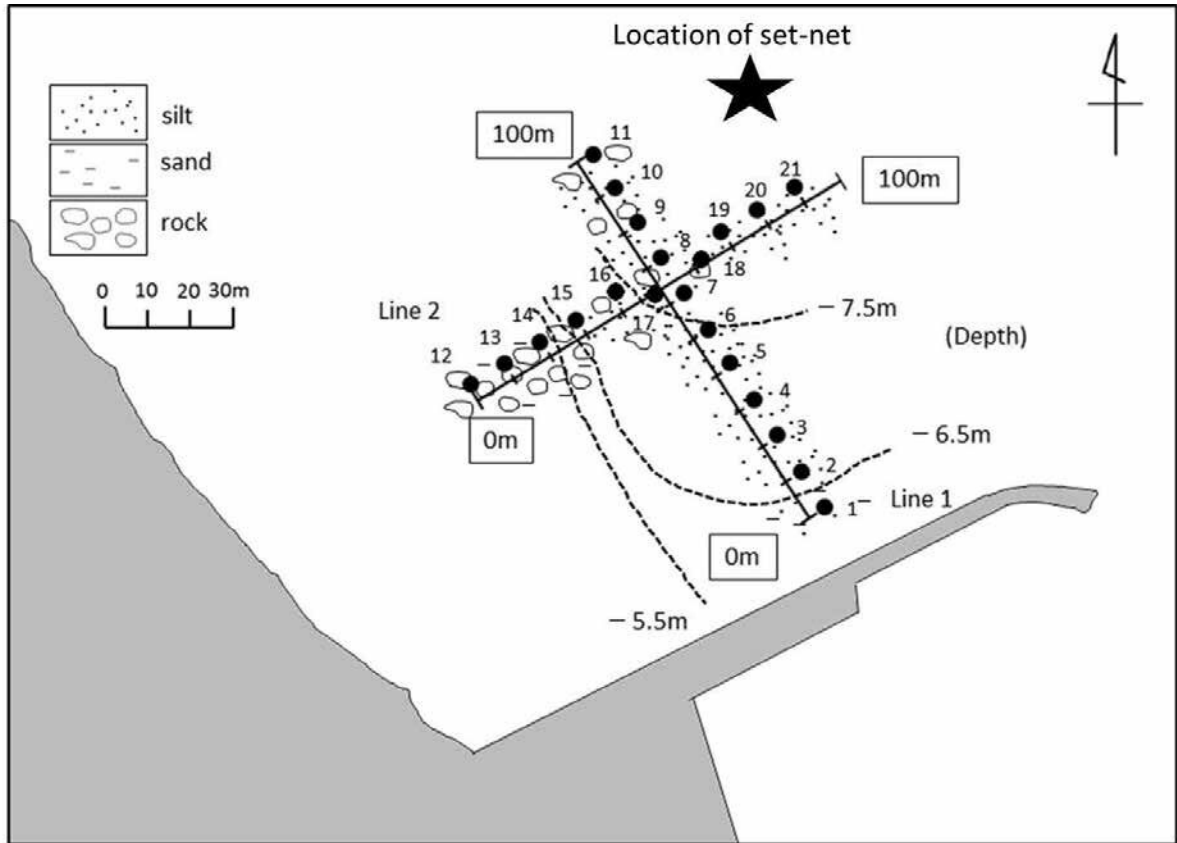


図3 産卵場調査の採泥定点 (Line1, 2上の数字は定点番号). 地図上部の星印はマコガレイ成魚をサンプリングした定置網の位置を示す.

以降、6月を中心に年に1回出現する年周輪であることを確認し、1月1日を誕生日として年齢査定を行った。この知見をもとに、本研究で扱う耳石についても、不透明帯の数を計数し年齢査定を行った。例えば図4の耳石は不透明帯が3本確認されるため、この耳石が6月から12月にかけて得られたものであれば満3歳の耳石であり、1月から5月にかけて得られたものであれば満4歳の耳石である。しかし、本論文では産卵期前の年齢を産卵期後にも適用し、1月以降に得られたマコガレイの耳石についても「3歳」と記載した。また、生殖腺重量 (g) と体重 (g) から式(1)に

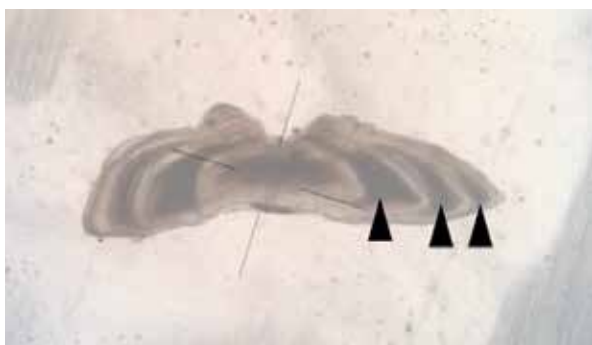


図4 マコガレイ耳石 (無眼側) の横断薄片の観察例. 不透明帯部分を黒矢印で示す.

より生殖腺体指数 (GSI) を求め、生殖腺の肉眼観察により、以下に示す熟度区分の判定を行った (反田ら<sup>81)</sup>, 2008)。また、性比を確認するために標本の雌 / (雌+雄) を算出した。ただし、産卵に関与する可能性が低いと判断された熟度区分「未熟」の個体は除外した。

$$\text{生殖腺体指数 (GSI)} = \text{生殖腺重量 (g)} / \text{体重 (g)} \times 100 \dots\dots(1)$$

雌の熟度区分

- 未熟：卵巣は小さくやや透明感がある。
- 成熟途中：卵巣は薄黄色-黄色-橙色を呈する。
- 成熟：卵巣内に透明卵が見られる。または腹部圧迫により完熟卵が流出する。
- 放卵後：卵巣は大きく白っぽい色を呈し、張りが無い。

雄の熟度区分

- 未熟：精巣は小さくて膨らみがなく、触れた感じはやや硬い。
- 成熟途中：精巣は膨らんでやや弾力があり、多少透

明感がある。

成熟：精液が確認できる。精巢は白くなり透明感はなくなる。

放精後：精巢は縮小し、やや硬くなる。外観上「未熟」との区分は難しくなる。

## 卵の採集

マコガレイの卵は沈性粘着卵であるため、スキューバ潜水により採泥器を用いて卵の採集を試みた。調査定点は長崎鼻から北東に伸びる堤防から垂直方向と平行方向に100mのロープを沈め、2つの定線を設定し(図3 Line 1 およびLine 2)、ロープに沿って10m毎に定点を設置した。

卵検出用の底質試料は2016年12月20日に1定点あたり0.05m<sup>3</sup>をグラブ式採泥器(スミスマッキンタイヤ型に似た形状のつかみ箱の部分に取っ手をつけたもの)を用いて水中で採取した。

試料は10%ホルマリンで固定し実験室へ持ち帰った。ローズベンガルで染色後、かきまぜ法(山西<sup>97)</sup>、1979)により比重の小さいものと大きいものに分離し、それぞれ0.5mm、1mm目のふるいを用いてある程度のサイズの均一化を行った後に、実体顕微鏡下で染色された卵を拾い出した。各調査定点における卵の出現数は単位面積(m<sup>2</sup>)当たりの卵数で表した。同定にあたっては、以下の条件を満たすものをマコガレイ卵とした(狩谷・白旗<sup>28)</sup>、1955; Yusa<sup>100)</sup>、1960; 松浦<sup>34)</sup>、1969)。①無脂球形卵である、②卵膜表面に特別な構造(亀甲模様、小棘、纏絡糸等)や突起はないが、卵膜の外側は粘着層により覆われている、③卵径が0.7mm前後である。

## 海底地形の観察と底質分析

2017年6月30日に図3に示す1-21定点において、スキューバ潜水による海底地形の観察、水深の記録と表層泥0-2cm層の採取を行った。採取した表層泥は粒度組成と強熱減量(IL)を測定した。粒度組成はBlott and Pye<sup>4)</sup>(2001)に従い、目合い2.0mmのふるいを通過しない粒子を礫、0.063mmを通過しない粒子を砂、0.063mmを通過する粒子を泥とし、乾燥重量比で求めた。強熱減量(IL)は550°C、6時間の強熱で減少した割合(%)とした。

## 結果

### 標本船日誌調査

2016年4月から2017年3月までのCPUE{漁獲重量(kg)/出漁日数}をみると(図5a)、2016年4月から10月にかけては1に満たない数値で推移しているが、11月から1月にかけては1.5以上の高い値を示し、12月には最大の6.1となった。また、CPUEの値が高い2016年11月から2017年1月までの期間を日ごとにみると(図5b)、とりわけ11月下旬から12月下旬に漁獲量が多かった。

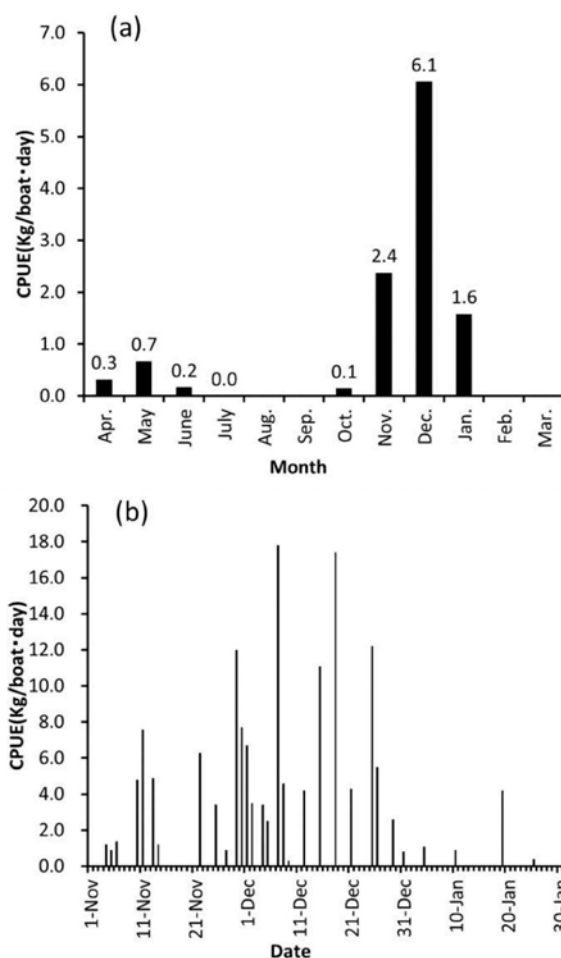


図5 松津地先と長崎鼻地先に位置する定置網のマコガレイCPUEの推移(a:月毎 b:日毎). それぞれの定置網の位置は図2に示す.

### 調査海域の水温

調査点である長崎鼻地先に位置する定置網の底層水温の推移を図6に示す。底層水温は、11月1日の21.6°Cから徐々に低下し、12月7日に16.0°C以下となった。その後、2月11日に最低水温7.7°Cを記録した。水温は1月14日から3月16日にかけて10.0°C以下の低水温で推移したが、それ以降、徐々に上昇した。



表1 マコガレイの成熟度および性比〔雌/雌+雄(未熟個体を除く)〕

Month	Ten days distinction	Sexratio (Except immature individual)	Female				Male			
			Immature	Maturing	Ripe	Spent	Immature	Maturing	Ripe	Spent
Nov.2016	Middle	1.00	1	4	0	0	0	0	0	0
	Late	0.74*	0	26	0	0	0	9	0	0
Dec.2016	Early	0.62	3	24	0	0	0	7	8	0
	Middle	0.28**	3	18	1	0	0	8	41	0
	Late	0.48	3	14	1	0	0	0	16	0
Jan.2017	Early	0.50	1	5	0	0	0	0	5	0
	Middle	0.43	5	2	0	1	0	0	4	0
	Late	0.00	2	0	0	0	0	0	1	0

$P < 0.05$ ,  $P < 0.01$  (Levels of significant differencess. Null hypothesis is 1:1 sex ratio).

いて表1に示す。調査期間中の性比は、雌雄ともに成熟個体の割合が低い11月下旬は0.74となり有意に雌が多かったが ( $\chi^2$ 検定、 $p < 0.05$ )、成熟個体の割合が高まる12月中旬は0.28となり有意に雄が多かった ( $\chi^2$ 検定、 $p < 0.01$ )。その後、性比は概ね0.5程度で推移した。

「未熟」個体を除く漁獲標本の年齢組成の推移と全長

「未熟」個体を除く漁獲標本の年齢組成の推移を図9に示す。雌は、11月中旬から下旬にかけて3歳魚以上が全体の61.5-100%を占めた。ところが、12月上旬から1月中旬にかけては1歳魚が出現し始め、2歳魚以下の割合が高まり66.7%以上を占めるようになった。雄も雌と同様の傾向を示し、11月下旬から1月上旬に

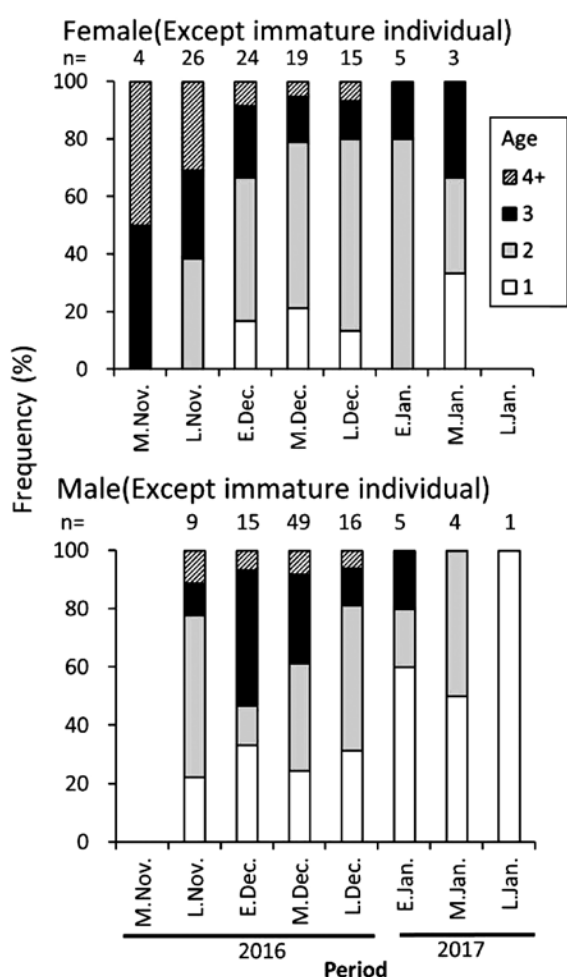


図9 月別のマコガレイの年齢組成の推移。横軸のE, M, Lはそれぞれ月の上旬, 中旬, 下旬を指す。

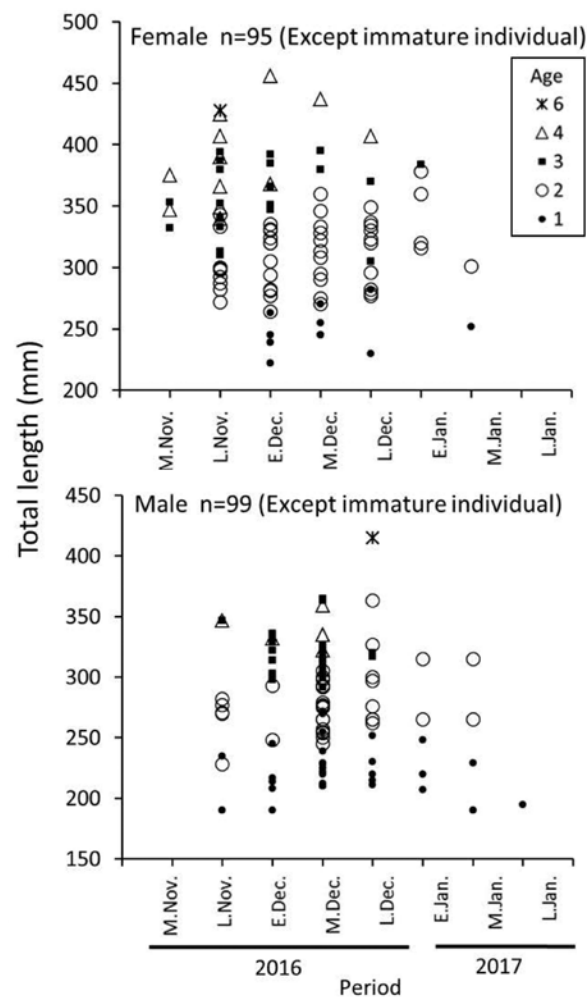


図10 月別のマコガレイの全長と年齢の推移。横軸のE, M, Lはそれぞれ月の上旬, 中旬, 下旬を指す。

かけて3歳魚以上の個体が19%以上を占めたが、1月中旬と下旬には2歳魚以下の個体が100%を占めるようになった。

年齢別の全長の分布をみると(図10)、雌雄共に11月から12月にかけて大型個体が現れるが、その数は徐々に減少し、1月以降は若齢かつ小型魚が多くなる傾向がみられた。

### 海底地形の観察

図3に調査海域とその周辺の海底状況を示す。Line1の海底は、全体的に砂泥底であった。St.1-7は単調な砂泥底であり、St.5-7は砂の中に直径5-20cm程度の石が埋没していた。St.8-10は直径0.5-1m大の転石が、St.11は直径2m大の転石が確認された。Line2はSt.12-14にかけて直径0.5-1.5m大の転石から成る岩場であり、岩と岩の間に小規模な砂地が見られた。St.15-17にかけて、直径0.5-1.5m大の転石の密度が徐々に小さくなり、砂地の占める面積が大きくなった。St.18-21は転石がさほど見られなくなり、砂の上を薄く泥が覆う単調な砂泥底となった。また調査海域の水深は5.0-7.7mであった。

### 卵の出現と底質

表2に定点毎の卵の出現数および底質分析の結果を示す。計28粒のマコガレイ卵が採集され、調査した21定点のうち、卵が出現したのは8定点であり、そのうちの5定点はSt.1-5に集中していた。最大の密度はSt.1の340粒/m<sup>2</sup>であり、St.1以外の密度は80粒/m<sup>2</sup>以下と低い値を示した。

粒度組成分析の結果、Line1はSt.1-3は砂分が94.4-97.8%の砂底であり、St.4-11は泥分が71.2-90.7%を

占める泥底であった。Line2はSt.17-19は泥分が81.4-96.2%の泥底であったが、その他の定点は砂分89.0-98.2%の砂底であった。

卵の密度が高かったSt.1-3の環境は類似しており、水深6.5-6.8m、中央粒径0.604-0.720mmの砂底であり、強熱減量は2.5-3.6%であった。St.1は卵が突出して多かったが、St.2-3とSt.4-5は卵数がほぼ同じであるが底質は異なった。また、St.1と同様に砂分が優占したSt.16でも卵が採集されたが、St.12-15、21では卵は認められなかった。

## 考 察

### 産卵場の環境

本研究の調査海域は長崎鼻と呼ばれる岩礁帯付近に位置し、海底には転石が多く確認され、水深は5.0-7.7mであった。調査海域の底質は21定点中10定点が砂質、10定点が泥質であり、強熱減量(IL)は1.9-5.4%の範囲にあり小さかった。卵はSt.1からSt.5の水深6.5m-7.2mの範囲で連続的に発見され、砂底のSt.1で最大340粒/m<sup>2</sup>となった。しかし、その他の定点では卵はごく少量しか発見できなかった。

反田・長井<sup>30)</sup>(2007)は兵庫県東ノ唐荷島の岩礁域の砂泥底において最大89,240粒/m<sup>2</sup>の卵を発見するとともに、他海域における既報の推定産卵場の報告(香川県水産試験場ほか<sup>25)</sup>、1975;南<sup>38)</sup>、1984;佐藤ら<sup>60)</sup>、1990;菊池ら<sup>30)</sup>、1990)から岩石や岩礁帯が産卵場の形成要因として重要であると考察した。さらに既報の各海域の推定産卵場の水深は5.6-40mと幅があるため、本種の産卵場が特定の水深帯に形成される傾向はみられないと報告した。

表2 各定点におけるマコガレイ卵の密度、底質粒径の組成および強熱減量

Sampling Station	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Number of Eggs/m <sup>2</sup>	340	20	80	20	60	0	0	20	0	0	20
Depth (m)	6.5	6.5	6.8	7.0	7.2	7.5	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7
Grain Size Composition	Silt・Clay	2.2	2.9	4.7	84.3	83.0	81.6	71.2	88.2	88.0	-
	Sand	97.8	96.6	94.4	15.7	17.0	18.4	28.8	11.8	12.0	-
	Gravel	0.0	0.5	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	-
Median Diameter (mm)	0.604	0.635	0.720	<0.063	<0.063	<0.063	<0.063	<0.063	<0.063	<0.063	<0.063
Ignition Loss (%)	2.7	3.6	2.5	2.9	3.0	3.5	4.3	4.8	5.4	-	4.6

Sampling Station	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Number of Eggs/m <sup>2</sup>	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0
Depth (m)	5.0	5.3	5.3	6.2	7.0	7.2	7.5	7.5	7.5	7.5
Grain Size Composition	Silt・Clay	0.0	0.0	10.9	0.0	0.0	81.4	96.2	82.4	1.5
	Sand	98.2	99.5	89.0	99.6	98.2	18.6	3.8	17.6	96.3
	Gravel	1.8	0.5	0.1	0.4	1.8	0.0	0.0	0.0	2.2
Median Diameter (mm)	0.670	0.763	0.777	0.867	1.177	<0.063	<0.063	<0.063	0.987	0.780
Ignition Loss (%)	3.4	1.9	2.2	2.0	3.5	5.3	4.9	5.1	3.5	2.9

山田・明石<sup>94)</sup> (2013) は香川県小豆島の沿岸の砂礫質の底質で最大25,020粒/m<sup>2</sup>の卵を発見した。そして、得られた調査結果と既報の産卵場の底質粒径に着目し、本種の卵は付着粘性卵であるため、付着基質である底質はある程度粒の大きいものが適していると推測した。また、調査海域の定点の強熱減量の範囲は1-2.7%と低かったことを記述している。

以上の報告から、本研究の調査海域は既報の推定産卵場やこれまでに卵が多量に発見された産卵場の環境と類似していると考えられる。しかしながら、本研究の調査結果は既報に比べ卵の発見個数が少なく、発見箇所も局所的であった。この要因として当該海域では比較的小規模な産卵が行われた可能性が考えられた。

## 産卵期

本研究におけるCPUEの変動は産卵場への移入状況を反映していると考えられる。CPUEは11月上旬から徐々に高まり、12月上旬から12月中旬にかけてピークを迎え、1月以降は急激に低下した。よってマコガレイの大半の個体は12月中旬に産卵場への移入を終えると推測された。

雌雄の成熟過程は異なり、雄のほうが早期に成熟し始め、遅くまで成熟状態を保つと報告されている(正木ら<sup>33)</sup>、1987;反田ら<sup>81)</sup>、2008)。本研究では、雌では12月中旬から下旬にかけてGSIのピークがみられ、成熟個体もこの期間に出現した。一方、雄は12月上旬から中旬にかけてGSIのピークがみられ、成熟個体は12月上旬に出現し、その割合は12月中旬以降高まり、12月下旬には100%となった。

このことを考慮すると、当海域では雌雄共にGSIのピークが認められ、成熟個体の割合が高まる12月中旬から下旬が産卵盛期であると考えられた。大分県浅海漁業試験場<sup>53)</sup> (1974) が周防灘南部海域で行った調査では、マコガレイは10月から11月にかけて生殖腺が発達し、12月には完熟卵個体を持つ個体が多く出現し始め、産卵盛期は12月中旬であり、大半の個体は12月中に産卵を行うと報告している。これは本研究結果とほぼ一致しており、当海域におけるマコガレイの産卵期は40年前とほぼ同じであることが示された。

## 産卵期における水温

マコガレイ卵のふ化適水温は6.0-16.0°Cであり、9.0°C前後が最適であると報告されている(山本<sup>96)</sup>、1939)。本研究の産卵場の底層水温は11月上旬から1月下旬にかけて低下し、12月7日に卵のふ化適水温の

上限である16.0°Cを下回った。また、雌雄の成熟率は12月中旬以降に高まったことから、当該海域のマコガレイは卵のふ化適水温の上限を下回る時期に産卵を開始するものと推察された。

本研究において、産卵盛期である12月中旬-12月下旬の底層水温は11.9°C-15.9°Cの範囲にあった。反田ら<sup>81)</sup> (2008) は日本国内の各海域におけるマコガレイの産卵期と沿岸水温の資料をとりまとめ、本種の産卵盛期の沿岸水温はおおむね7-11°Cの範囲にあると報告している。ところが、本研究の産卵盛期における底層水温はこの値と比較して明らかに高い結果となった。本研究の調査海域はマコガレイの生息南限に近い(中坊<sup>44)</sup>、1993)、産卵期における水温は他海域と比較して高温となることが推測される。そのため、本研究で認められた高水温下での成熟は生息南限海域付近に生息する本種の産卵期の特色を表していると考えられた。

近年、瀬戸内海では冬季水温の上昇が認められており(樽谷<sup>82)</sup>、2007)、本研究の調査海域を含む周防灘では1972年から2003年にかけて12-4月の表層海水温が約1°C上昇している(和西<sup>93)</sup>、2004)。水温は一般的に魚類の成熟と産卵に大きな影響を及ぼすことから(清水<sup>66)</sup>、2006)、マコガレイの産卵期を決定する要因の一つとなっていると考えられる。このため、今後さらに冬季水温が上昇すれば、マコガレイの生息南限海域付近に位置する周防灘南部海域では産卵開始時期や成熟状況に変化が起ることが予想される。よって、本調査海域における今後の水温と産卵期のモニタリングは重要である。

## 移入年齢

産卵場へ蟻集するマコガレイは雌雄ともに産卵初期には高齢魚(大型魚)の比率が高かったが、産卵後期になると若齢魚(小型魚)主体へとなる特徴が認められた。正木ら<sup>33)</sup> (1987) は、周防灘産マコガレイの季節毎、年齢毎の成熟状況から、雌は大型個体の方が小型個体より季節的に早く完熟に至る傾向を確認している。また、Higashitani et al.<sup>16)</sup>、(2007) は北海道函館湾において本種の産卵初期にみられる雌は大型であり、次第に小型化すると報告している。本研究の結果もこれらの報告と同様の傾向が確認された。

## 産卵場における性比

本研究ではマコガレイの産卵開始前の11月中旬から産卵後期の1月下旬にかけての約2カ月に渡り、

性比のモニタリングをおこなった。この結果、雌雄ともに成熟個体が出現しない11月下旬の性比は0.74となり有意に雌に偏っていたが、雄の成熟個体の割合が高まる12月中旬に性比は0.28となり優位に雄に偏った。その後、性比は概ね0.5程度で推移した。このような性比の変動や偏りは雌雄による回遊行動の違いに起因する可能性がある。本研究では、まず大型で高齢の雌を中心に成熟前に産卵場へ移動し、雄は成熟すると同時に一斉に産卵場へ移入、雌雄ともに産卵期の進行に従い若い個体と入れ替わるという産卵様式が推察された。

ところが、播磨灘北部で発見された本種の産卵場付近の漁獲物の性比は、産卵期間である12月中旬から1月中旬のいずれの時期においても雄に偏ることが確認されており（反田・長井<sup>80</sup>、2007）、本研究で認められた傾向とは明らかに異なっていた。本研究では、両海域の性比の変動が異なる要因については明らかにできなかつたため、今後さらなる検討が必要である。

### 第3章 産卵場における滞留期間と行動

第2章では周防灘においてマコガレイの産卵場を特定することができた。しかし、産卵場においてマコガレイの行動解析を実施した例はなく、産卵期における行動生態については不明な部分が多い。近年、超音波発信機と受信機を使ったバイオテレメトリー技術は、昼夜を問わない調査対象魚種の各個体の行動観察を可能とし (Thorstad et al.<sup>84</sup>, 2013)、マコガレイを含む異体類の行動生態の研究に用いられてきた (Fairchild et al.<sup>8</sup>, 2013; Wada et al.<sup>92</sup>, 2017; Mitamura et al.<sup>36</sup>, 2020)。従って、バイオテレメトリー技術を用いて産卵場に訪れたマコガレイの行動を観測すれば、産卵場での滞留期間、行動パターン、底質の嗜好性等の産卵生態を明らかにすることができ、資源管理や産卵場造成における重要な知見を得ることができる。

そこで本章ではマコガレイの産卵場における滞留期間・行動について解明することを目的とし、長崎鼻地先で産卵期に漁獲されたマコガレイ20尾に超音波コード化発信機を装着し設置型受信機により行動観測を行った。産卵盛期末期まで滞留していた個体が確認された場合、その個体の時間帯別の分布状況や底質の嗜

好性について明らかにした。

### 材料および方法

#### バイオテレメトリーによる追跡調査

調査海域は2016年12月20日にマコガレイの受精卵が海底から発見された周防灘南部海域に位置する豊後高田市見目長崎鼻地先とした (図11)。マコガレイの長期追跡のために、超音波コード化発信機V9-2H {直径9mm、長さ29mm、水中重量2.9g、空中重量4.7g、音圧158dB、周波数69kHz、発信間隔は平均90s (60-120s)、電池寿命は約200日、以下発信機} と設置型受信機VR2W (Vemco Ltd., Canada, 周波数69kHz、以下受信機) を使用した。長崎鼻東岸の堤防付近 (図11b斜線部分) は、第2章により受精卵が発見された場所であることから、この場所を中心として15台の受信機を設置した。受信機の範囲は事前調査により水深7m下で150m、水深20m下で400mであることが確認された。

供試魚は長崎鼻地先で2017年11月21日から11月27日にかけて定置網、または刺網によって採捕された20個体を用いた。これらの個体を調査海域から20kmほど離れた場所に位置する大分県農林水産研究指導センター水産研究部浅海・内水面グループ浅海チーム (現北部

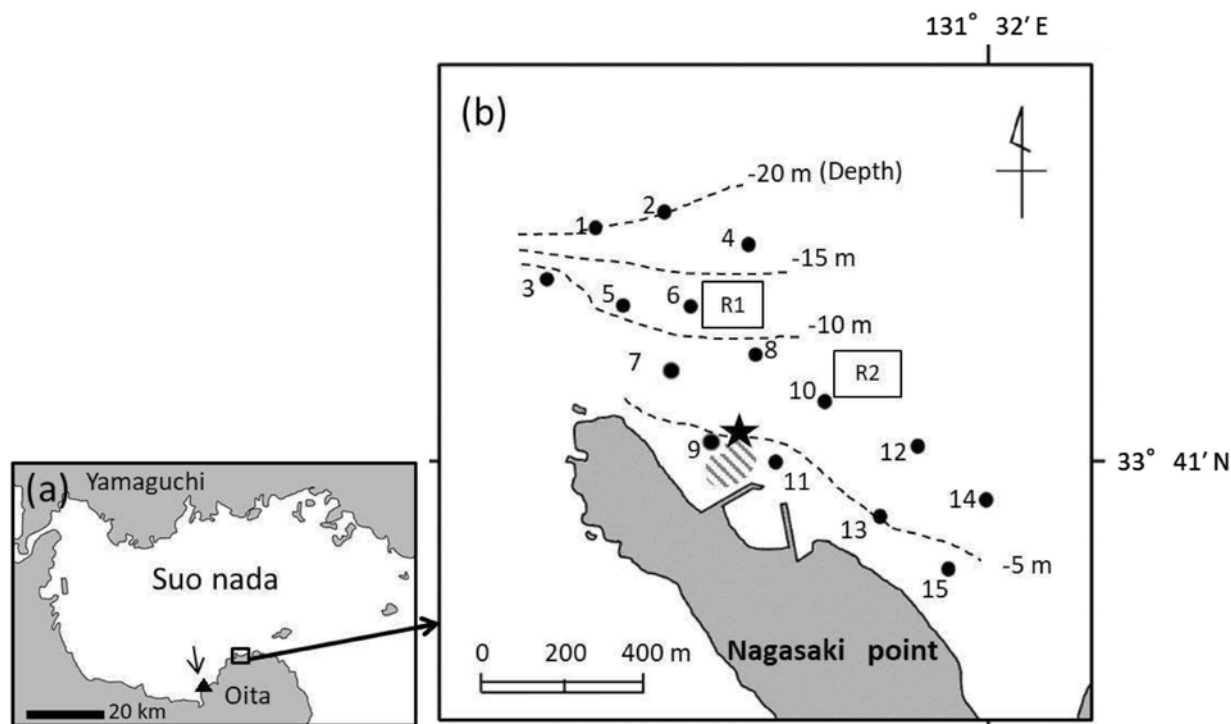


図11 (a) 調査海域の位置図。黒三角印は大分県農林水産研究指導センター水産研究部浅海・内水面グループ浅海チーム (現北部水産グループ) の位置を示す。(b) 調査海域の詳細図。斜線部は第2章によりマコガレイ卵が発見された範囲、黒丸印は設置型受信機の位置、R1とR2はマコガレイの放流場所、黒星印はID3875が再捕された定置網の位置を示す。



水産グループ)の生簀に移し(図11a)、放流日(2017年11月29日)まで蓄養した。これらの魚は2017年11月28日時点で生殖腺に張りが認められたが、放卵・放精していなかったため、成熟途中の個体であると判断された。また、雌雄は無眼側の触診により判断された(雌9尾、雄11尾;Tomiyama<sup>87)</sup>,2013)。この20尾のマコガレイの体側に発信機とダートタグを装着し、発信機はロックタイで固定した。この発信機の装着方法は他の異体類でも導入されており(Bégout Anras et al.<sup>3)</sup>,2003;Fairchild et al.<sup>8)</sup>,2013)、発信機の重量は魚体重の2-3%未満であったため、発信機装着によるマコガレイの行動に対する影響はないと判断された(表3、Cooke et al.<sup>6)</sup>,2012)。なお、ダートタグには再捕報告が得られるよう、電話番号を記載した。2017年11月29日に供試魚をエアレーション付きのクーラーボックスに入れ、車で調査海域付近の港まで輸送し、船で図11bに示す放流地点R1、R2に9:30-10:00に放流した。

受信機は超音波信号を発信した個体番号、信号を受信した時刻が内部のフラッシュメモリに記録されるため、データは現場で専用の磁気プローブとPCインタフェースを用いて2017年12月21日と2018年1月21日にパーソナルコンピューターに接続し回収した。マコガレイは産卵期の冬季において摂餌をほとんど行わ

ない(藤・多故<sup>9)</sup>,1972;高橋ら<sup>78)</sup>,1982;高橋ら<sup>76)</sup>,1983)。また、長崎鼻地先において産卵魚は2016年に冬季に集中して漁獲されていたことから(第2章)、本研究で観測されたマコガレイの行動データは摂餌行動ではなく産卵行動に関与していたと解釈された。

## 粒度組成の測定

調査海域の粒度組成を把握するため、2017年11月29日から2018年4月9日に船上から軽量簡易グラブ採泥器(東京久栄社製)による採泥を行い、図12に示す12地点において表層泥0-2cm層の採取を行った。採取した表層泥は、2mm以上の粒子を含む場合は底質サンプルを乾燥させ、4,000,2,000,1,400,1,000,0.710,0.500,0.355,0.250,0.180,0.125,0.090,0.063,0.044mmのふるいにより粒径の均一を行った後、重量を0.01mm単位で測定した。なお、底質中に2mm以上の粒子が含まれない場合はレーザ回折式粒度分布測定装置(SALD-3100,株式会社島津製作所製)により粒径を測定した。得られた底質サンプルの中央粒径をBlott and Pye<sup>4)</sup>(2001)に従い2,000-4,000mmを細礫分、1,000-2,000mmを極粗砂分、0.500-1,000mmを粗砂分、0.250-0.500mmを中砂分、0.125-0.250を細砂分、0.063-0.125mmを極細砂分、0.063mm未満をシルト・クレイとして分類した。

表3 追跡型調査の供試魚の概要

ID number	Sex	Total length (mm)	Body weight (g)	Release point	Type of movement	Last recorded date	Total detections	Detection receiver number
3864	M	372	650	R1	A	30-Nov-17	644	1-2, 4-8
3865	M	284	280	R2	B	5-Dec-17	904	7-15
3866	F	320	430	R2	D	21-Jan-18	141,377	2, 4-15
3867	F	441	1240	R1	B	5-Dec-17	975	1-15
3868	F	439	1260	R2	B	5-Dec-17	37	4, 6, 12-14
3869	F	408	1060	R1	A	29-Nov-17	186	1-6
3870	M	264	230	R2	C	15-Dec-17	22,520	1-2, 4-15
3871	M	302	360	R2	B	7-Dec-17	1189	1-15
3872	F	314	420	R2	A	29-Nov-17	583	6-15
3873	F	364	630	R2	C	5-Dec-17	7553	1, 3-15
3874	F	453	1180	R2	C	5-Dec-17	4180	4, 6, 8-15
3875	M	294	350	R1	C	20-Dec-17	12,706	1-15
3876	M	270	280	R2	C	11-Dec-17	18,594	4, 6-15
3877	F	316	420	R1	C	4-Dec-17	4852	1-7
3878	M	289	330	R1	C	5-Dec-17	5634	2-11
3879	M	265	250	R1	A	29-Nov-17	52	2-6
3880	M	280	260	R1	A	30-Nov-17	499	1-7
3881	M	254	200	R1	C	5-Dec-17	5383	1-8, 10
3882	F	356	580	R2	C	3-Dec-17	2135	1-8
3883	M	289	270	R1	D	14-Jan-18	192,585	1-15

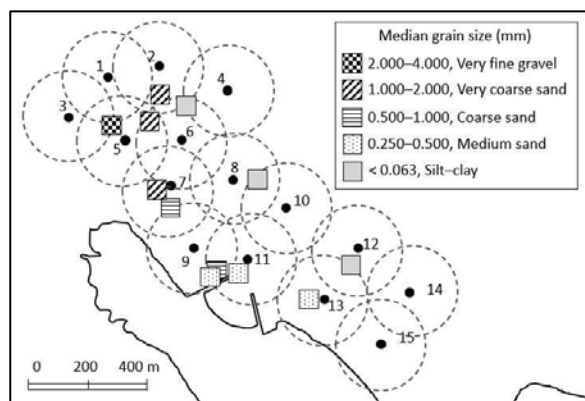


図12 調査海域の中央粒径。四角印は採泥定点および底質の中央粒径、黒丸印は設置型受信機の位置、灰色の点線の円は設置型受信機の150mの受信範囲を示す。

### 産卵盛期における1日の海域の利用状況

産卵盛期（12月中旬-下旬）における1日の時間帯別の生息場所の変化および滞留状況を把握するため、長期の追跡が出来たID3866（雌）とID3883（雄）を対象に、12月11日から31日にかけての6時間ごと（0:00-6:00、6:00-12:00、12:00-18:00、18:00-24:00）の各受信機における滞留時間を求めた。滞留時間は、1時間で区切られた時間帯の間で、ある個体の信号を1つ受信機で3回以上確認できた場合、その個体はその受信範囲内に1時間滞留したと推測した。例えば20:00-21:00の間に1つの受信機で3回以上、ある個体の信号を受信できた場合、その個体は20:00-21:00の1時間、受信機の受信範囲内に滞留したと判断した。

### 産卵盛期における底質の嗜好性

長期の追跡が出来たID3866（雌）とID3883（雄）について産卵盛期（12月中旬-下旬）における各個体の底質別滞留時間を推定した。底質別滞留時間は各受信機の滞留時間と受信範囲内の底質の中央粒径から求めた。本研究では水深10mから20mの海底勾配が大きい場所に位置する受信機（例えば受信機Nos. 1-4）の受信範囲を正確に把握することができなかった。受信機の受信範囲は水深によって異なるが、本研究では水深帯に関わらず底質定点が半径150m以内の受信範囲内にあった場合、底質粒径をその受信機に割り当てた。各底質に対応する受信機は以下の通りである。極細礫:受信機Nos. 1, 3, 5; 極粗砂:受信機Nos. 2, 5-7; 粗砂:受信機Nos. 7, 9, 11; 中砂:受信機Nos. 9, 11, 13; シルト・クレイ:受信機Nos. 2, 4, 6, 8, 10, 12, 13。底質粒径が2種類割り当てられた受信機については、滞留時間の2分の1をそれぞれの底質に割り当てた。例えば、ある

個体が極粗砂帯とシルト・クレイ帯を受信範囲に含む受信機No. 2で1時間滞留した場合、それぞれの底質帯に0.5時間滞留したとみなした。受信機Nos. 14と15については受信範囲内において底質を採取していないため、解析から除外した。

### 統計解析

調査海域内における日単位の滞留期間の雌雄差を比較するため、日別の放流個体数に占める滞留個体数の算出後（滞留尾数の割合）、カプランマイヤー法により生存曲線を作成した。その後、雌雄の滞留尾数の割合の差をログランク検定により求めた（Goel et al.<sup>14)</sup>, 2010)。ただし、調査海域から数日間移出するが、再度確認された個体に関しては再度存在が確認されるまでの期間、調査海域付近から完全に移出しなかったと解釈した（例えばID3871;表3、図14)。よって、このような個体については、最終受信日までの期間を滞留期間とした。また、調査期間中に調査海域内で再捕された個体については「打ち切り」としてデータを扱った。

マコガレイの底質の嗜好性を確認するため、産卵盛期における1日あたりの底質別滞留時間の組成比について、実測値と理論値をフィッシャーの正確確率検定により比較した。理論値は、すべての受信機（受信機Nos. 14と15を除く）における底質粒径の組成比により求めた。以上のすべての統計解析にはEZRを使用した（Kanda<sup>27)</sup>, 2013)。EZRはRおよびRコマンドの機能を拡張した統計ソフトウェアである。統計検定の有意水準は0.05とした。

## 結果

### 調査海域の底質の中央粒径

各定点の中央粒径の範囲はシルト・クレイ（< 0.063mm）-極細礫（2.000m-4.000m）となった。中央粒径は長崎島の付け根かつ沖合ほど粒径が小さく、鼻の先端や岸に近づくほど大きい傾向にあった。受信機Nos. 14と15の受信範囲内の底質については、調査が行われなかったため明らかにできなかった。

### 雌雄の調査海域における滞留期間

図13に雌雄別の調査海域における滞留尾数の割合の変化を示す。雌は8尾（88.9%）が産卵盛期を迎える前の12月5日までに調査海域から移出し、1尾（11.1%）は実験終了時の1月21日まで滞留してい

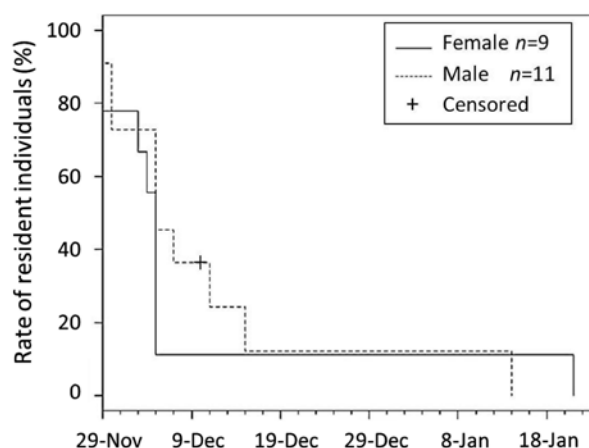


図13 調査海域における滞留個体の割合の推移

た。雄は7尾(63.6%)が産卵盛期を迎える前の12月7日までに移出し、2尾(18.2%)が12月中旬(12月11,15日)に移出した。1尾(9.1%)は1月14日まで滞留していた。1尾の雄は調査海域内で12月10日に再捕されたため、「打ち切り」とした。調査期間を通じて雌雄の滞留期間に有意差は認められなかった(ログランク検定、 $\chi^2=0.30$ ,  $df=1$ ,  $p=0.58$ 、図13)。

### マコガレイの行動パターン

マコガレイの行動パターンは滞留期間と受信状況から4つに分類することができた(A-D;表3)。各行動パターンの典型例を図14に示す。また、すべての行動パターンのデータは付録:図1に示す。

タイプA(放流から2日以内に調査海域から移出した個体、 $n=5$ , 25%) : 1-15時間、調査海域内で徘徊したが放流日からその翌日に移出した(IDs:3864, 3869, 3872, 3879, 3880)。

タイプB(調査海域内および調査海域外で徘徊したが、12月上旬までに調査海域から移出した個体、 $n=4$ , 20.0%) : 3-6日間、一時的に調査海域内で受信が確認されなくなったが、再び調査海域内で確認されるようになった。その後、12月上旬までに調査海域から移出した(IDs:3865, 3867, 3868, 3871)。

タイプC(調査海域内で数日から十数日徘徊したが、12月中旬までに移出した個体、 $n=9$ , 45.0%) : 4-16日間、調査海域内で徘徊したが、12月中旬までに移出した。または調査海域内で再捕された(IDs:3870, 3873, 3874, 3875, 3876, 3877, 3878, 3881, 3882)。ID3875は調査海域内で再捕された唯一の個体であり、12月10日に受信機No.9付近に位置する定置網で再捕され(図11b 星印部分)、12月20日に受信機No.6付近で再放流された。

タイプD(1月中旬まで調査海域内で徘徊し続けた個体、 $n=2$ , 10.0%) : 産卵盛期を含む1月中旬まで徘徊し続けた(IDs:3866, 3883)。

### 産卵盛期における時間帯別の海域利用状況

2017年11月29日から2018年1月14-21日まで行動を観測できた2尾(ID3866, 3883)について、図15に1日の時間帯別、受信機別の平均滞留時間を示す。2個体の12月11日-31日における行動範囲は異なる時間帯(0:00-6:00、6:00-12:00、12:00-18:00、18:00-24:00)によってほとんど変化がなかった。ところが、ID3883はID3866と比較して広範囲における滞留が確認された。さらに、2個体はシルト・クレイ帯を受信範囲に含む受信機No.8で各時間帯の全てで6時間の滞留を確認できた。

### 産卵盛期における底質別の滞留時間

ID3866とID3883の1日あたりの底質別の滞留時間の組成比について、実測値と理論値の間に有意差が認められた(IDs:3866と3883, フィッシャーの正確確率検定、 $p<0.01$ ) (図16)。全体に占める底質別滞留時間の割合について、両個体(ID3866とID3883)ともに実測値が理論値より比較的大きかった底質帯はシルト・クレイ帯(実測値:55.5, 45.1% 理論値:42.3%)、粗砂帯(実測値:17.8, 19.4% 理論値:11.5%)、極粗砂帯(実測値:17.6, 16.8% 理論値:15.4%)であり、理論値よりも比較的小きかった底質帯は細礫帯(実測値:0.0, 4.1% 理論値:19.2%)であった。

### 2尾の雌の長距離移動

放流個体のうち、2尾の雌は他海域で採捕された。ID3868(雌, TL:439mm)は12月7日に放流場所から20km以上離れた山口県の沖合で(図17)、ID3882(雌, TL:356mm)は12月24日に放流場所から40km以上離れた福岡県沿岸の推定産卵場付近で再捕された(香川県水産試験場ほか<sup>25)</sup>、1975)。後の採捕者の聞き取りにより、ID3868とID3882の成熟状況はそれぞれ成熟途中と放卵後の個体であったことが明らかになった。

## 考察

### マコガレイの滞留期間と行動パターン

本研究では超音波バイオテレメトリーにより、周防灘南部海域におけるマコガレイの産卵場での滞留期間および行動パターンを明らかにすることができた。当

該海域におけるマコガレイの産卵期のピークは12月中旬から12月下旬である (第2章)。ところが、本研究において18尾の雌雄は産卵盛期前および産卵盛期に調査海域から移出し、残りの雌雄1尾のみが産卵盛

期を含む1月中旬まで滞留した。従って、マコガレイは雌雄ともに大半が産卵行動を行わずに調査海域から移出したと考えられた。

本調査海域ではマコガレイの4つの異なる行動パ

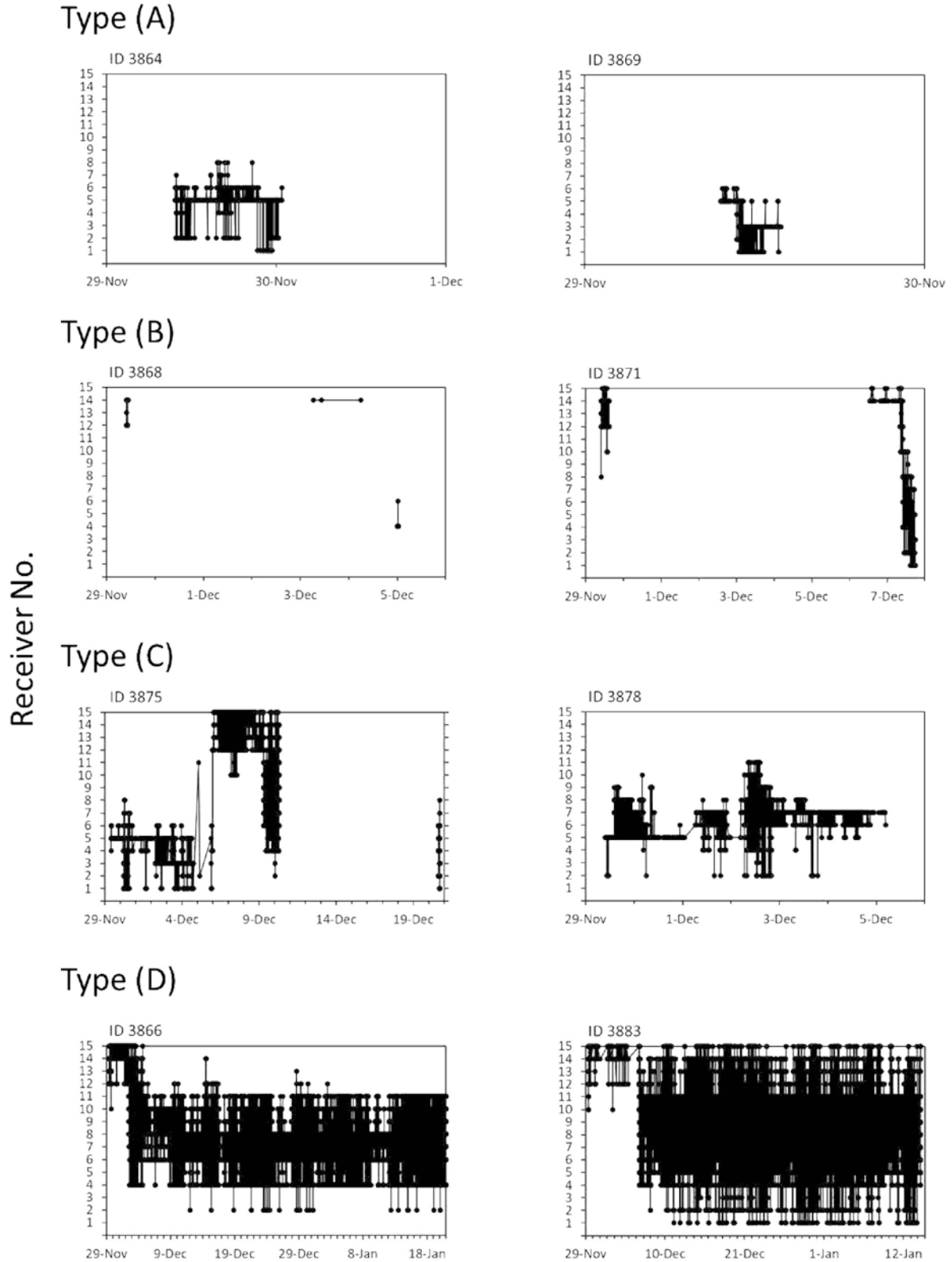


図14 マコガレイの行動パターンの例。黒点は受信が確認された受信機番号および日時を示す。受信機の番号および位置は図11bに対応する。調査個体の概要は表3に示す。

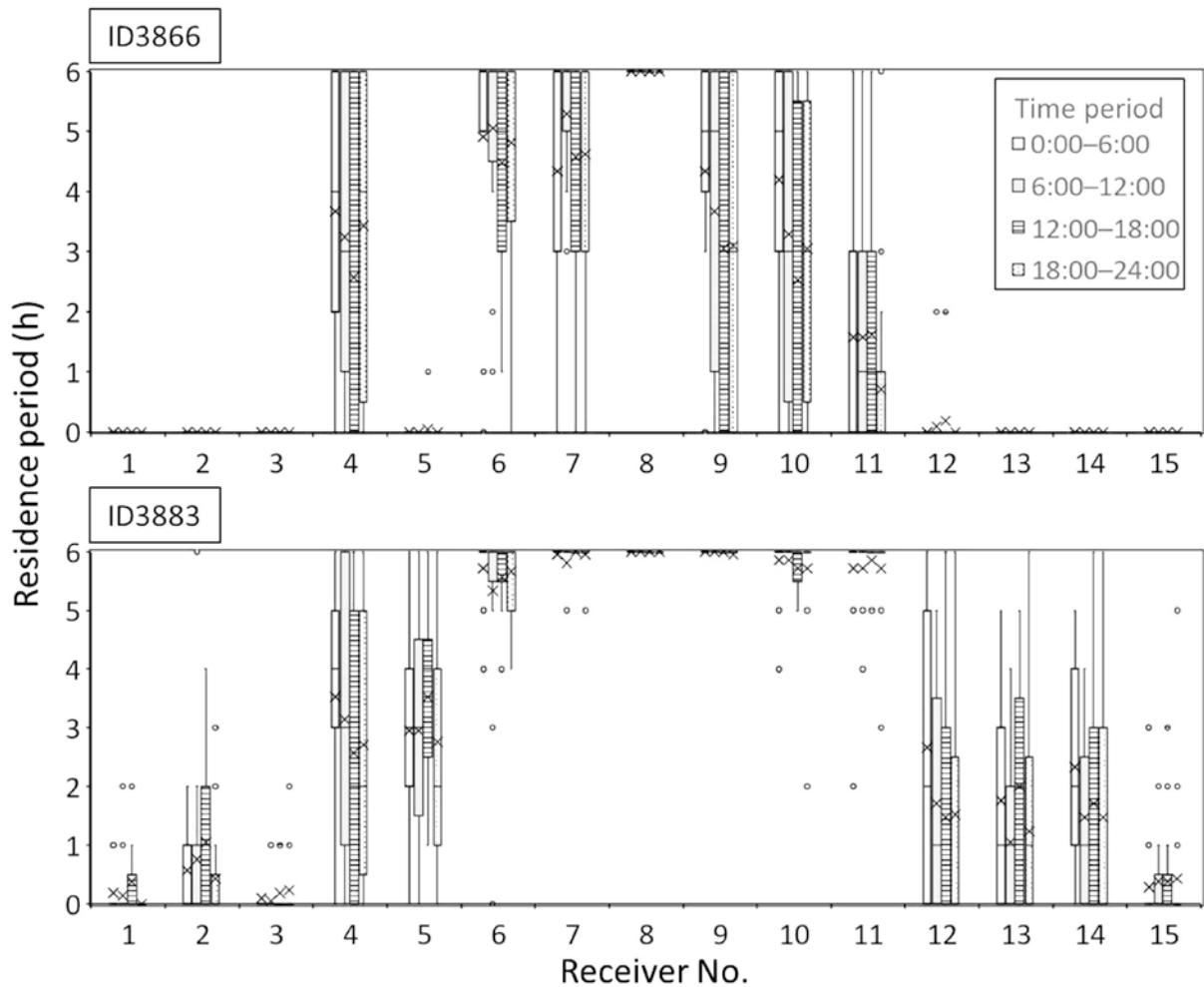


図15 12月11-31日におけるID3886とID3883の受信機別の推定滞留時間。箱ひげ図では、箱中の横線が中央値、箱の下端が第一四分位、上端が第三四分位、髭の両端が箱の長さの1.5倍内にある最大値および最小値を示す。バツ印が平均値、白丸印がはずれ値を示す。

ターン（タイプA-D）を観測することができた。タイプAに分類された個体（ $n=5$ , 25.0%）は調査海域を徘徊したが放流当日からその翌日に移出した。タイプAの個体は、他の産卵場へと移動することを早期に決定したと考えられた。タイプBに分類された個体（ $n=4$ , 20.0%）は3-6日間調査海域から移出したが、再び調査海域内で確認された。しかし、12月上旬までに完全に移出した。タイプBの個体は3-6日間の移出期間に受信範囲外の長崎鼻地先周辺で産卵・放精を行う場所を探したが、再び調査海域へ戻り産卵・放精するか否か検討したが、移出したと考えられた。タイプCに分類された個体（ $n=9$ , 45.0%）は4-16日間、調査海域を徘徊したが12月中旬までに移出した（1尾の雄は12月10日に調査海域内で再捕された）。タイプCの個体は移出までの期間に、調査海域内で産卵・放精するか検討していたと考えられた。3個体の雄は12月中旬付近（産卵盛期中、または付近）まで滞

留していたため、産卵行動を取っていた可能性が考えられた。タイプDに分類された雌雄のそれぞれ1個体（ $n=2$ , 10.0%）は産卵盛期を含む1月中旬まで調査海域内で徘徊していた。タイプDの個体は調査海域内で配偶者を探したり、自身が好む産卵場所を探したりする等の産卵行動を取っていたと推測された。特に、これらの2個体は産卵盛期が過ぎても調査海域内で滞留し続けた。この理由について、雌は産卵場を訪れてもすぐには産卵しないことや、産卵後は体力回復のために産卵場を利用し続けること等が考えられた。長崎鼻地先では1月中旬から下旬まで成熟した（放精可能な）雄が複数確認されている（第2章）。よって、タイプDの行動パターンを示した雄は産卵盛期が終わった後も産卵行動を取り続けていたと推察された。

本研究において、2尾の雌は周防灘内で12月中旬に20 km以上離れた地点で採捕された。福岡県の沿岸の推定産卵場（香川県水産試験場ほか<sup>25)</sup>、1975）で再捕され

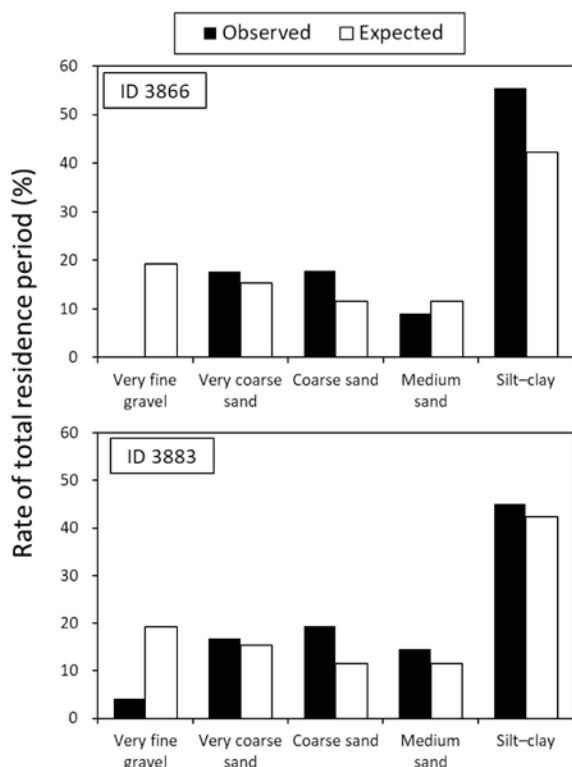


図16 調査海域における底質粒径別の滞留時間の組成。黒色のバーは実測値、白色のバーは理論値を示す。

た個体 (ID3882, TL:356mm) は、放卵後であった。一方、山口県沿岸で再捕されたもう1尾の雌 (ID3868)

は成熟途中であった。藤・多故<sup>9)</sup> (1972) によると、全長300mm前後の比較的大型の雌は福岡県海域において産卵期に主に漁獲される。従って、ID3882は福岡県沿岸で産卵した可能性が高く、ID3868は他の産卵場へと移動する途中であったと推測された。過去の標識放流試験によると、山口県沿岸および沖合の3定点で11月下旬に放流されたマコガレイのうち、6尾が約10日後に南や西方向へ約5km離れた場所で採捕されている(宮城県水産試験場ほか<sup>41)</sup>、1982)。また、福岡県沿岸で12月上旬に放流されたマコガレイは3-13日の間に10km以上、北方向に移動したことが明らかになっている(藤ら<sup>10)</sup>、1974)。これらの報告は本研究結果と同様の傾向を示しており、周防灘において一部のマコガレイは11月下旬から12月にかけて多方向かつ広域に分散すると推察される。

本研究では、大半のマコガレイは調査海域内を数時間から数日間徘徊したにも関わらず産卵・放精せずに移出したと考えられた。長崎県地先の卵の発見個数は最大340粒/m<sup>2</sup>であり(第2章)、瀬戸内海播磨灘北部に位置する兵庫県地ノ唐荷島地先や瀬戸内海播磨灘西部に位置する香川県小豆島地先で発見された個数よりも少ない(それぞれ最大89,240粒/m<sup>2</sup>、反田・長井<sup>80)</sup>、2007;最大25,020粒/m<sup>2</sup>、山田・明石<sup>94)</sup>、2013)。こ

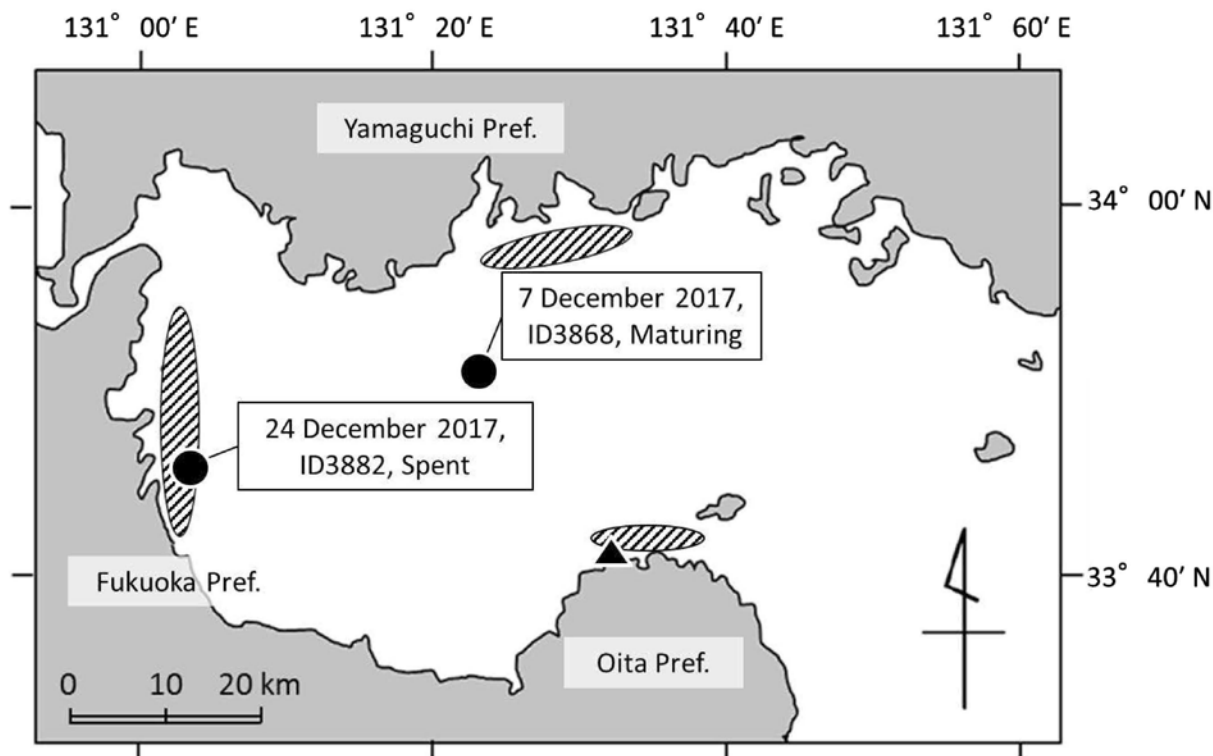


図17 マコガレイが再捕された位置。黒丸印はマコガレイが再捕された位置、黒丸印横の説明部分はマコガレイの再捕日、ID番号、成熟度を示す。黒三角印はマコガレイが放流された調査海域、斜線部は既往文献による推定産卵場の位置を示す(香川県水産試験場ほか<sup>25)</sup>、1975)。

これらの報告により、長崎鼻地先で産卵するマコガレイの個体数は他の産卵場と比較して少ないことが推測される。既報によると、周防灘におけるマコガレイの推定産卵場は沿岸部に沿って広域に分布する(香川県水産試験場ほか<sup>25)</sup>、1975、大分県・アジア航測(株)<sup>48)</sup>、1996)。このため、周防灘に生息するマコガレイは、長崎鼻地先等の1つの産卵場に固執せず、産卵期には自身の好む産卵場を探して広域な産卵回遊を行っている可能性が考えられた。

本研究では調査海域から移出する個体が大半を占め、一部は周防灘を広域に移動していた。Sato et al.<sup>59)</sup> (2018) は東京湾におけるマコガレイの仔魚-成魚の遺伝子解析により、同一の産卵場から発生した個体群であっても、成魚期には各々が地理的に異なる産卵場へと移動していることを推測している。このため、他海域においてもマコガレイの個体毎の異なる産卵場への移動は普遍的な産卵生態の一部であると考えられることができる。winter flounder *Pseudopleuronectes americanus*はマコガレイと同属であり、本種と同様に沈性卵を生む。過去には、winter flounderの産卵は主に河口域や水深5m以浅の浅海域で行われると考えられていた(Pereira et al.<sup>56)</sup>, 1999)。しかし、近年のメイン湾(アメリカ合衆国)における超音波発信機と受信機を使ったバイオテレメトリー研究の2報によると、産卵期を河口域で過ごす個体は調査個体(放流個体)の約20%であり、約80%は河口部ではない沿岸部で産卵期を過ごすことが明らかになった(調査個体数: $n=72$ , Decelles and Cadrin<sup>7)</sup>, 2010;  $n=40$ , Fairchild et al.<sup>8)</sup>, 2013)。なお、これらの個体の中には水深60m域で産卵期を過ごす個体も確認されている(Fairchild et al.<sup>8)</sup>, 2013)。Decelles and Cadrin<sup>7)</sup> (2010) はこのようなwinter flounderの産卵生態について、河口部と比較して沿岸部での産卵は仔魚の拡散に繋がり、各海域の個体群維持に寄与していると考察した。マコガレイの卵は沈性であり粘着性を持つことから(Yusa<sup>100)</sup>, 1960; 佐藤<sup>61, 62)</sup>, 1971, 1975; Minami and Tanaka<sup>39)</sup>, 1992)、卵の成長段階ではマコガレイの分布の拡大は制限されると考えられる。従って、マコガレイはwinter flounderと同様に同一の個体群であっても産卵期には各々が異なる産卵場へと移動すると推察されるが、このような産卵魚の移動の多様性は仔魚の拡散、あるいは1つの産卵場の環境が不適であった場合のリスク回避に寄与している可能性が考えられた。

## 産卵盛期における時間帯別、底質別の海域利用状況

マコガレイの産卵盛期である12月中旬から下旬にかけてのID3866とID3883の6時間ごと(0:00-6:00、6:00-12:00、12:00-18:00、18:00-24:00)の各受信機における滞留時間は各時間帯で大きく変化する傾向はみられなかった。佐藤<sup>61, 62)</sup> (1971; 1975) は人工飼育下で産卵期のマコガレイの雌雄を観察し、10:10, 11:20, 18:20-18:45, 20:10-20:20, 21:00-6:00の様々な時間帯で産卵行動や雄の追尾行動を観察した。よって、天然海域に生息するマコガレイについても産卵行動や追尾行動は昼夜を問わず行われるものと推察され、本研究において各時間帯で生息域に変化が見られなかった要因の一つであると考えられた。

本研究では、ID3866(雌)とID3883(雄)の海域の利用範囲が異なった。ID3866(雌)は受信機No.8を中心とした受信機No.4-10の周辺でのみ滞留していたことに対し、ID3883(雄)は全ての受信機で滞留が確認された。他の異体類であるwinter flounder(Solmundsson et al.<sup>70)</sup>, 2003) やplaice *Pleuronectes platessa* (Pravatiner<sup>57)</sup>, 2010) のバイオテレメトリー試験により、これらの種の雌は産卵期において産卵場の一定の場所に留まるが、雄は雌よりも活動的あるいは行動範囲が広いことが明らかとなっている。この理由について、雌は産卵適地で留まり雄の回遊を待つが(Pravatiner<sup>57)</sup>, 2010)、雄は雌を探して活発に回遊することに起因すると推測されている(Solmundsson et al.<sup>70)</sup>, 2003; Pravatiner<sup>57)</sup>, 2010)。従って、マコガレイはwinter flounderやplaiceと同様に、雌は産卵期において自身の好む産卵場所でも留まり、雄は雌を探して活動的に行動すると考えられた。

本研究では、2個体(ID3866, 3883)ともにシルト・クレイ帯を受信範囲に含む受信機No.8において、全ての時間帯で6時間の滞留が確認された。さらに、これらの個体の底質別の滞留時間の実測値はシルト・クレイ帯、粗砂帯、極粗砂帯において理論値よりも大きく、細礫帯では理論値よりも小さかった。長崎鼻地先で刺網漁業を営む漁業者の情報によると、産卵期ではシルト・クレイ-極粗砂帯を受信範囲に含む受信機No.7-9で多くのマコガレイが漁獲されるという。また、仙台湾では産卵期にシルト帯と粗砂帯の境界域で多くのマコガレイが漁獲される(高橋ら<sup>74)</sup>, 2006)。このため、シルト・クレイ-極粗砂帯はマコガレイの産卵期における重要な生息域であると推測された。今後は、各受信機の受信時間の差を双曲線

測位に当てはめた位置推定等を行うことでマコガレイのより詳細な行動を明らかにできると考えられる (e.g. Smith<sup>69)</sup>, 2013; Shoji et al.<sup>68)</sup>, 2017; Takagi et al.<sup>73)</sup>, 2018)。



## 第4章 夏季から冬季にかけての経験 水温・深度および離底行動の観測

マコガレイ資源の減少は高水温が一因であると考えられているため（農林水産省農林水産技術会議事務局・国立研究開発法人水産研究教育機構<sup>47)</sup>、2020)、本種の生息水温の把握は今後の資源動向を予測する上で重要となる。マコガレイの生息水温の範囲は5-27°C、適水温は9-22°Cであり（社団法人全国豊かな海づくり推進協会<sup>64)</sup>、2006)、生息限界水温は28-30°Cであるとされている（平嶋ら<sup>17)</sup>、1973;高橋ら<sup>77)</sup>、1987)。周防灘は水深50m以浅の海域が広く分布し、水深10-20mの平坦面がよく発達しており、水深の浅い灘奥部の表層では夏季に28°C以上の高温水が形成される（日本海洋学会沿岸海洋研究部会<sup>46)</sup>、1985)。このため、周防灘における夏季のマコガレイ成魚の経験水温を連続的に観測することは天然海域における実際の生息可能な水温の上限を把握する上で重要である。ヒラメ*Paralichthys olivaceus* (Kawabe et al.<sup>29)</sup>, 2004; 柴田ら<sup>65)</sup>、2009; Yasuda et al.<sup>99)</sup>、2010) やplaice (Metcalf et al.<sup>35)</sup>, 1990; Hunter et al.<sup>19)</sup>, 2003) では超音波発信機や深度ロガーの装着・放流試験により、天然海域における移動に伴う離底行動が観測されている。このような離底行動を行う理由として、中層まで浮上（離底）することで移動に伴うエネルギーを低減させる目的があると考えられている (Metcalf et al.<sup>35)</sup>, 1990; Kawabe et al.<sup>29)</sup>, 2004)。一方、マコガレイの離底行動については水槽内で産卵行動に伴う離底が（佐藤<sup>61, 62)</sup>、1971; 1975)、天然海域では貧酸素水塊からの忌避行動に伴う離底が目視により確認されているもの（関根ら<sup>63)</sup>、1997)、ヒラメやplaiceで認められるような移動に伴う離底行動は観測されていない。ここで、周防灘に生息するマコガレイは12月頃に産卵回遊を行うことから（藤ら<sup>10)</sup>、1974; 宮城県水産試験場ほか<sup>41)</sup>、1982; 第3章)、その行動を長期的にモニタリングできれば、ヒラメやplaiceで認められるような移動に伴う離底行動の観測が期待される。

そこで本研究では、周防灘に生息するマコガレイの夏季の生息環境の把握および移動に伴う離底行動の観測を目的とし、水温・深度ロガーを装着したマコガレイを放流し、その経験水温・深度データを取得した。ロガーから得られたデータと対象海域での深度別の実測水温との比較を行い、その個体が滞在したであろう局所海域とその移動経路の推定を行うとともに、同じくロガーデータから離底行動の有無について解析を実

施した。

### 材料および方法

#### マコガレイへの水温・深度ロガーの装着と放流試験

2017年7月3日に大分県漁業協同組合姫島支店の荷捌き所で蓄養されていたマコガレイ30個体 {ID:1-30, 全長:283.5±36.3mm, 体重:322.3±149.9g (平均±SD)} を供試魚として用い、水温と深度が記録されるデータロガーを装着した。本研究の供試魚は産卵期ではない7月に得られたため（香川県水産試験場ほか<sup>25)</sup>、1975)、供試魚の雌雄は触診によって判別できなかった (Tomiyama<sup>87)</sup>, 2013)。

調査に用いたデータロガーはBiologging Solutions社製（京都）で、本体部は縦11mm、横10mm、長さ30mm、空中重量6g、電池寿命は244日、温度精度は0.5°C、深度精度は20cmである。測定間隔は温度と深度を5秒毎に記録する設定とした。2017年7月3日に大分県漁業協同組合姫島支店の荷捌き所にて、マコガレイの尻ビレの体側にデータロガーを取り付ける手術を行った。まず、マコガレイの体側部にキリを使って直径2-3mm程度の2つの穴を開け、データロガーに取り付けた2本のロックタイを2つの穴に通した。その後、無眼側でロックタイのヘッド部分を取り付けることでデータロガーを固定した。装着後すぐにマコガレイを姫島地先へ船で輸送し船上からタモ網で放流した (図18)。

例えば柴田ら<sup>65)</sup> (2009) やSolmundsson et al.<sup>70)</sup> (2003) はヒラメやplaiceの経験深度のデータを解析し、一定期間 (512秒間や30分間) に2-3m以上の深度変化があった場合は離底行動があったと判断している。本研究ではこれらの報告を参考にセンサー精度や波浪の影響を考慮した上で、10分間で区切られた時間帯 (例えば0:00:00-0:09:55) の中で最大深度と最小深度の差が上昇、下降問わず2m以上の場合は離底行動があったと判断した。また、10分間に2m以上の深度変化が2回以上あった場合においても離底行動の回数は1回とした。

本研究では経験水温・深度の頻度および離底行動の回数を取りまとめたが、これらのデータはデータロガー装着によるマコガレイの行動に及ぼす影響を考慮して、放流後3日間のデータは除外した。また、再捕日のデータについても漁獲時に生じる深度変化の影響を考慮して解析から除外した。

### 周防灘の底層水温・水深分布

マコガレイは底生魚であることから、経験水温・深度は個体が利用している海域の底層水温・水深と概ね一致すると予想される。そこで、マコガレイの生息域を推定するため、周防灘の2017年7月から2018年1月の周防灘の底層水温の水平分布図および水深分布図を作成した。底層水温の分布図は2017年に周防灘(52定点)および伊予灘(4定点)で実施された浅海定線観測の計56定点のB-1m層データを用い(山口県水産研究センター<sup>95)</sup>、2019;福岡県水産海洋技術センター<sup>13)</sup>、2019;大分県農林水産研究指導センター水産研究部<sup>49)</sup>、2019)、コンター図をフリーソフトのOcean Data Viewにより作成した(Schlitzer R. 2005;https://odv.awi.de/.)。水深分布図はMarine explorer Ver. 4(株式会社環境シミュレーション研究所)を用いて作成した。

### 結 果

#### データロガーの回収

回収されたデータロガーは3台で、そのうち2台からは5ヵ月以上の長期的な記録を得ることができた(表4)。ID17はデータロガーと魚体を回収できたが、

ID21とID24はデータロガーのみの回収となった。データの取得期間は、ID17は212日間(再捕日:2018年1月31日)、ID21は164日間(再捕日:2017年12月14日)、ID24は32日間(再捕日:2017年8月4日)であり、3個体とも周防灘で再捕された(図18)。ID17は再捕後の解剖により放卵後の雌であることが明らかになった。

表4 再捕された供試魚の概要

ID	Total length (mm)	Weight (g)	Recaptured date	Days of data	Sex
17	300	400	31 January 2018	212	Female
21	333	460	14 December 2017	164	-
24	275	300	04 August 2017	32	-

#### 夏季の経験水温・深度

各月の経験水温・深度の階級別頻度は表5, 6にとりまとめた。2017年の夏季の周防灘および伊予灘の平均底層水温は、8月が24.4℃、9月が25.1℃となり、9月が最も高かった(山口県水産研究センター<sup>95)</sup>、2019;福岡県水産海洋技術センター<sup>13)</sup>、2019;大分県農林水産研究指導センター水産研究部<sup>49)</sup>、2019)。9月のID17とID21の経験水温・深度の階級別の頻度をみると、水温階級は両個体ともに24-25℃が最も高く、ID17では全体の57.6%、ID21では全体の53.9%を占めていた(表5)。深度階級は両個体ともに0-5mが最

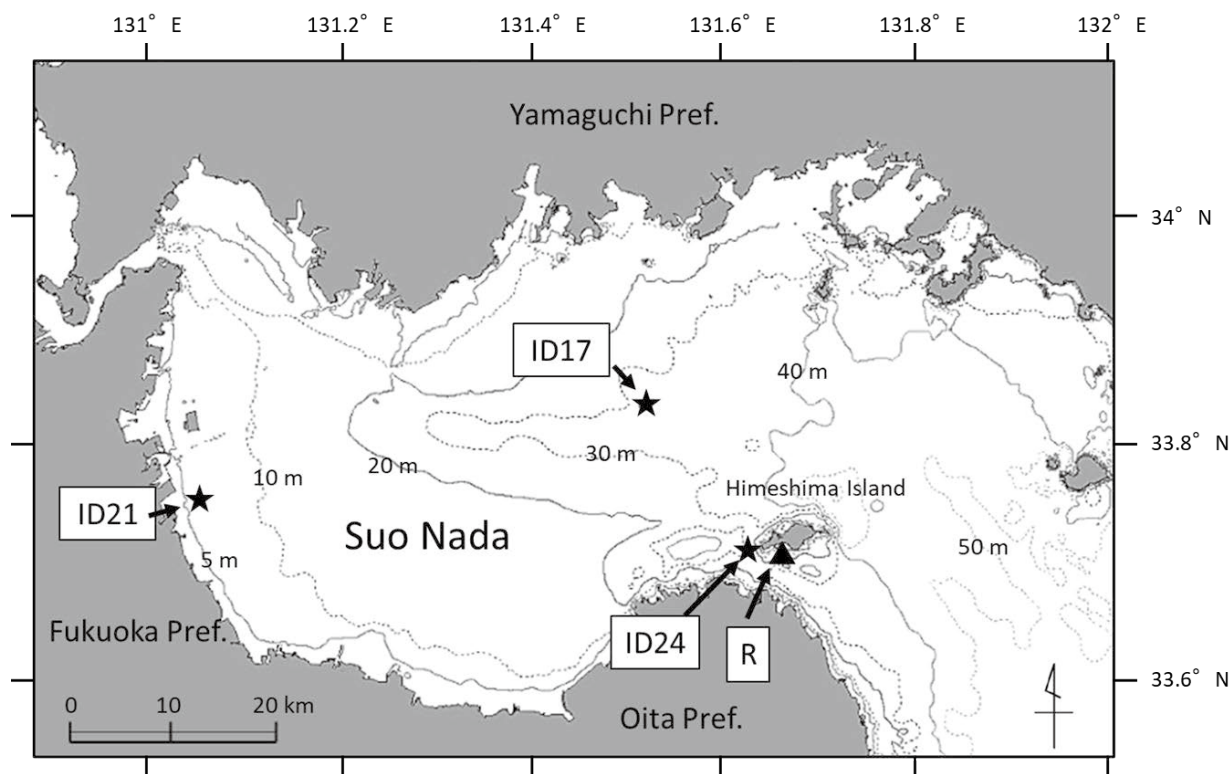


図18 調査海域。黒三角印(R)は放流場所、黒星印(ID)はマコガレイが再捕された場所を示す。

表5 ID17, 21, 24の経験水温の概要

Month	ID	Water temperature (°C)											
		Percentage of data of experienced water temperature (%)											
		18-19°C	19-20°C	20-21°C	21-22°C	22-23°C	23-24°C	24-25°C	25-26°C	26-27°C			
Jul.	17	6.5	33.0	38.4	15.5	3.5	1.8	1.0	0.3	0.0			
	21	7.8	39.6	27.9	17.1	6.4	1.2	0.1	0.0	0.0			
	24	15.4	33.3	36.5	11.5	2.5	0.8	0.0	0.0	0.0			
		20-21°C	21-22°C	22-23°C	23-24°C	24-25°C	25-26°C	26-27°C	27-28°C				
Aug.	17	6.2	13.0	5.3	28.9	32.3	11.9	1.8	0.5				
	21	1.5	13.2	26.9	37.4	18.1	2.2	0.5	0.2				
	24	47.3	27.0	8.4	5.1	6.0	4.6	1.7	0.0				
		23-24°C	24-25°C	25-26°C	26-27°C	27-28°C							
Sep.	17	22.3	57.6	15.6	3.9	0.6							
	21	28.1	53.9	14.2	3.7	0.2							
		19-20°C	20-21°C	21-22°C	22-23°C	23-24°C	24-25°C						
Oct.	17	3.1	19.3	22.2	15.1	36.3	4.0						
	21	0.1	14.9	21.6	17.1	45.9	0.2						
		10-11°C	11-12°C	12-13°C	13-14°C	14-15°C	15-16°C	16-17°C	17-18°C	18-19°C	19-20°C	20-21°C	21-22°C
Nov.	17	0.0	0.0	0.0	0.3	1.8	12.8	20.7	8.6	16.6	19.9	19.3	0.1
	21	0.0	0.3	5.3	14.1	19.0	1.1	1.7	1.8	8.1	20.8	27.9	0.0
		9-10°C	10-11°C	11-12°C	12-13°C	13-14°C	14-15°C	15-16°C	16-17°C				
Dec.	17	0.0	9.8	13.1	43.7	7.5	8.0	11.8	6.1				
	21	8.1	8.6	17.9	57.1	8.3	0.0	0.0	0.0				
		9-10°C	10-11°C	11-12°C	12-13°C								
Jan.	17	20.7	38.9	34.0	6.4								

表6 ID17, 21, 24の経験深度の概要

Month	ID	Percentage of data of experienced water depth (%)					
		0-5 m	5-10 m	10-20 m	20-30 m	30-40 m	40-m
Jul.	17	0.0	30.9	33.0	36.0	0.0	0.0
	21	0.0	10.2	89.8	0.0	0.0	0.0
	24	0.8	31.8	39.9	13.7	13.9	0.0
Aug.	17	0.0	14.9	77.9	7.2	0.0	0.0
	21	0.1	0.1	51.6	46.2	2.1	0.0
	24	0.0	13.7	33.6	52.7	0.0	0.0
Sep.	17	73.9	4.4	21.7	0.0	0.0	0.0
	21	44.3	42.8	12.9	0.0	0.0	0.0
Oct.	17	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	21	40.7	59.3	0.0	0.0	0.0	0.0
Nov.	17	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	21	4.7	80.2	9.0	1.1	4.9	0.0
Dec.	17	51.0	2.4	15.6	19.0	10.7	1.4
	21	0.3	47.5	52.2	0.0	0.0	0.0
Jan.	17	0.1	0.0	52.4	29.2	17.5	0.7

も高くID17では全体の73.9%、ID21では全体の44.3%を占めていた（表6）。両個体ともに最高経験水温は27°Cに達したが、全体に占める26-27°Cと27-28°Cの頻度はID17では各々3.9%、0.6%、ID21では各々3.7%、0.2%と小さかった。

### 離底行動の観測

本研究では、深度データから離底行動を観測するこ

とができた。図19に離底行動の例としてID17の2017年12月19日の経験深度の変化を示す。2017年12月19日の深度の波形から、ID17は大半の時間を水深約30mの海底で過ごしていたが、4:30-9:00と18:30-20:30に中層-表層へと浮上していたことが分かる（図19a）。図19aでスパイク状の波形を描いていた4:30-9:00部分を拡大すると（図19b）、マコガレイは5:30-5:50に水深約30mの海底から水深5m以下の水深帯へ浮上した後、

7:20までの約1時間半水深10m以浅を遊泳し、7:30に再び海底に着底したことが読み取れる。また、4:50-5:20と7:30-8:00においても離底行動を伴った小規模な深度変化が観測され、この期間は海底から水深約25mの水深帯まで浮上し10-20分程この水深帯を遊泳した後に着底している様子が認められた。なお、本研究の離底行動の定義により、4:30-9:00における離底行動は計16回であったと判断した。

### 月別の分布・移動経路の推定および離底行動との関係性

月別の各個体の経験水温・経験深度から分布・移動経路を推定した。さらに、離底行動の回数および1日の深度変化（最大経験深度と最小経験深度の差）を調べ、移動との関係性について明らかにした。

7月:各個体の経験深度について、ID17は7月3日から21日にかけては20m以下であったが、22日に20m以

上を経験した後、23日以降は概ね20-25mで推移した（図20a）。ID21は終始20m以下であった。ID24は7月3日から24日にかけては20m以下であったが、25日以降は30m前後で推移した。姫島は水深20mの等深線で囲われているため、ID17は21日まで姫島周辺の沿岸部に分布していたが、23日以降は姫島周辺の沿岸部から沖合へと移動したと推定された。ID21は終始姫島周辺の沿岸部に分布していたと推定された。ID24は24日まで姫島周辺の沿岸部に分布し、25日以降は姫島の沖合へと移動したと推定された。

8月:ID17の経験深度は、8月3日までは20m以上であったが、4日以降は20m以下となり、7日から31日にかけては概ね8-15mで推移した（図20b）。ID21の経験深度は8月11日までは20m以下であったが、8月12-29日は21日と22日を除いて20-25m前後で推移し、30-31日は15m以下となった。なお、8月21、22日は深度30m以上（最大38.5m）を経験していた。過去の

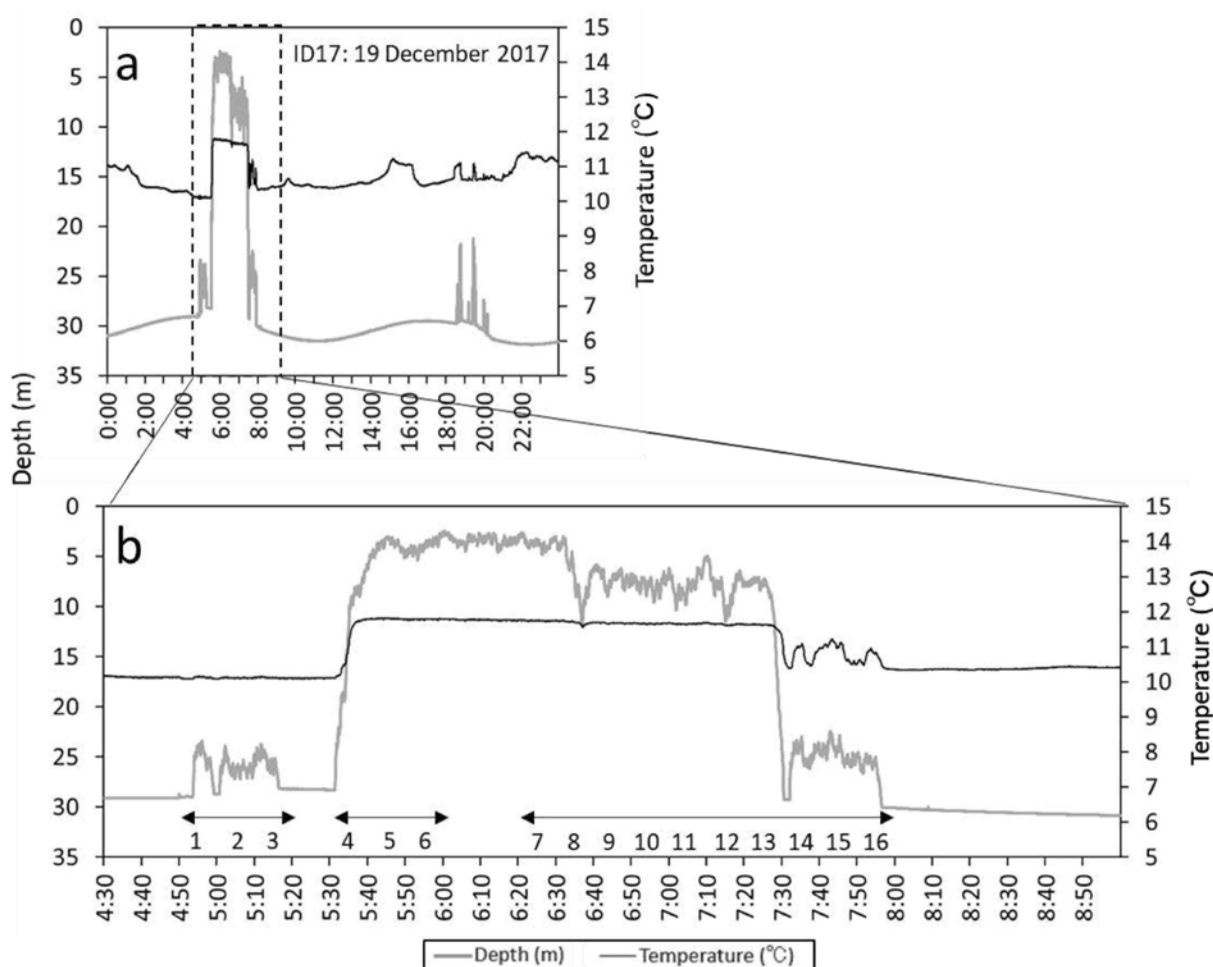


図19 (a) ID17のデータロガーにより得られた2017年12月19日における経験深度および経験水温。(b) 離底行動の観測例。両矢印は離底行動が観測された期間、両矢印下の数字は4:30-9:00における累積の離底行動の回数を示す。(a)と(b)の深度および温度は5秒毎のプロット。

マコガレイの標識放流調査では、7-8月に放流された個体は大半が放流地点から10km以内の海域で再捕されている（香川県水産試験場ほか<sup>25)</sup>、1975; 富山・陣之内<sup>86)</sup>、1974)。このため、マコガレイが8月時点で放流地点から20km以上離れた山口県沿岸や福岡県沿岸に移動していた可能性は低い。よって、ID17は8月3日から8月7日にかけて、ID21は8月12日から8月30日にかけて姫島周辺の水深20-30mの海域から姫島あるいは国東半島の沿岸部へ移動したと推定された。ID21は8月20-23日において4日間連続で計33回の離底行動が観測された。この期間の1日あたりの深度変化は $17.9 \pm 14.9$  m (平均 $\pm$ SD)、最大で38.1 mとなり、深度の波形は急激な深度変化を示唆する鋭いスパイク状となっていた。よって、ID21は連日の離底行動や急激な深度変化が確認された期間に分布域を変化させていたことが明らかになった。ID24の経験深度は、8月1日は終日25m以上であったが、2日の15時以降

は15m以下となった。また、4日に姫島の西岸で再捕された。よって、ID24は8月1日から8月2日にかけて姫島の沖合から姫島の沿岸部へ移動したと推定された。

9月: 周防灘の底層水温は9月4-7日に観測された(図20c)。この期間のID17の経験水温は23.4-26.5°C (平均24.5°C)、経験深度は8.6-14.1 m (平均11.7 m)であり、ID21の経験水温は23.6-26.5°C (平均24.5°C)、経験深度は0.8-13.1 m (平均5.8 m)であった。国東半島北岸には底層水温25°C前後となる20m以浅の海域が存在する。この結果から2個体の8-9月の移動経路を逆推定すると、ID17は8月3-7日に姫島周辺の水深20m海域から国東半島北岸へ移動し、8月7日以降は国東半島北岸に分布していた可能性が高い。また、ID21は8月12-30日にかけて水深20-30mの海域から国東半島北岸移動し、8月30日以降は国東半島北岸

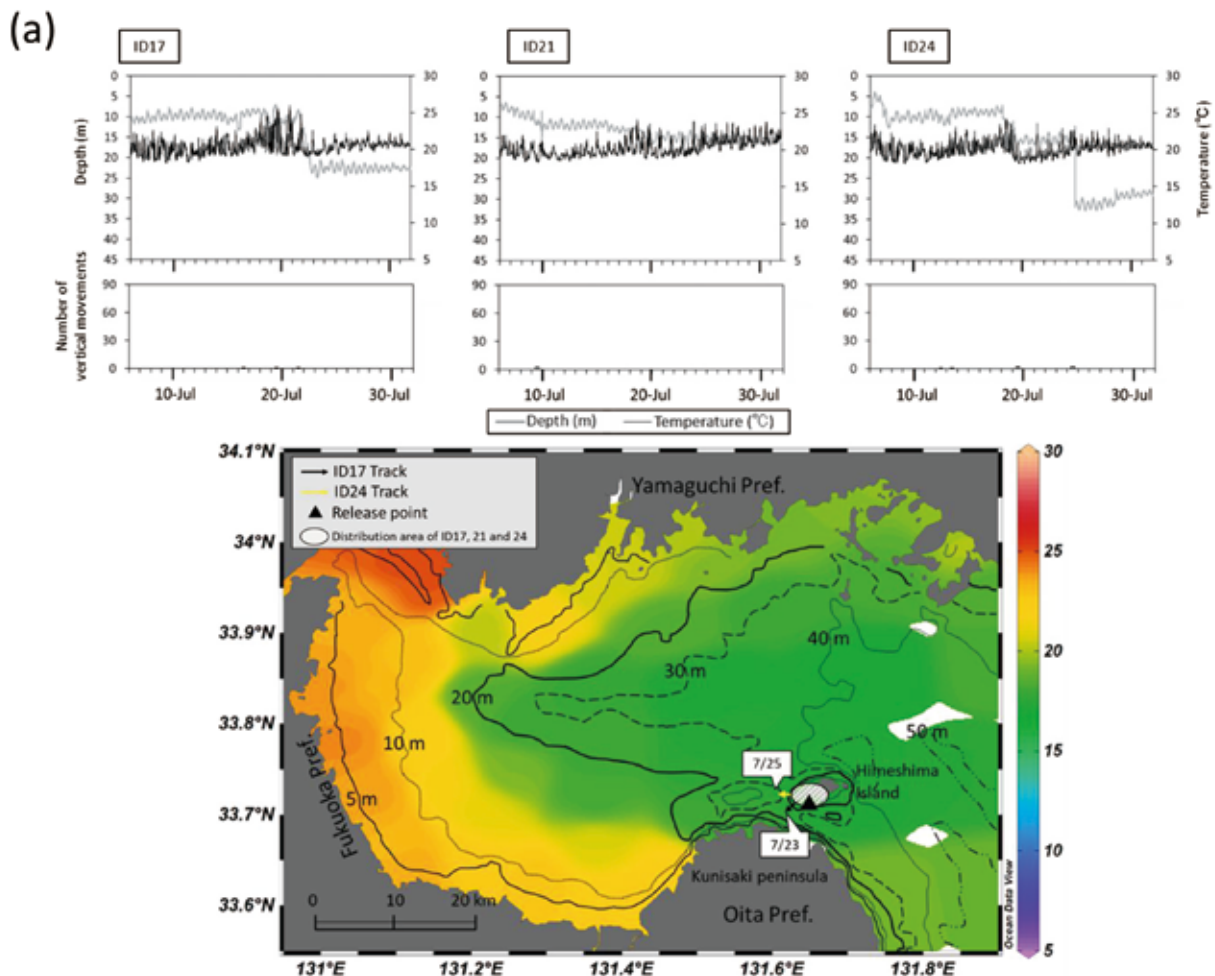


図20 上図: データロガーにより得られたマコガレイの経験深度、水温および離底行動の回数 (a-g: 2017年7月-2018年1月)、深度および温度は5秒毎のプロット、下図: 底層水温のコンター図およびマコガレイの推定分布域および移動経路。底層水温の観測期間は (a): 2017年7月3-6日, (b): 2017年8月1-22日, (c): 2017年9月4-7日, (d): 2017年10月2-11日, (e): 2017年11月2-8日, (f): 2017年12月4-16日, (g): 2018年1月4-15日。



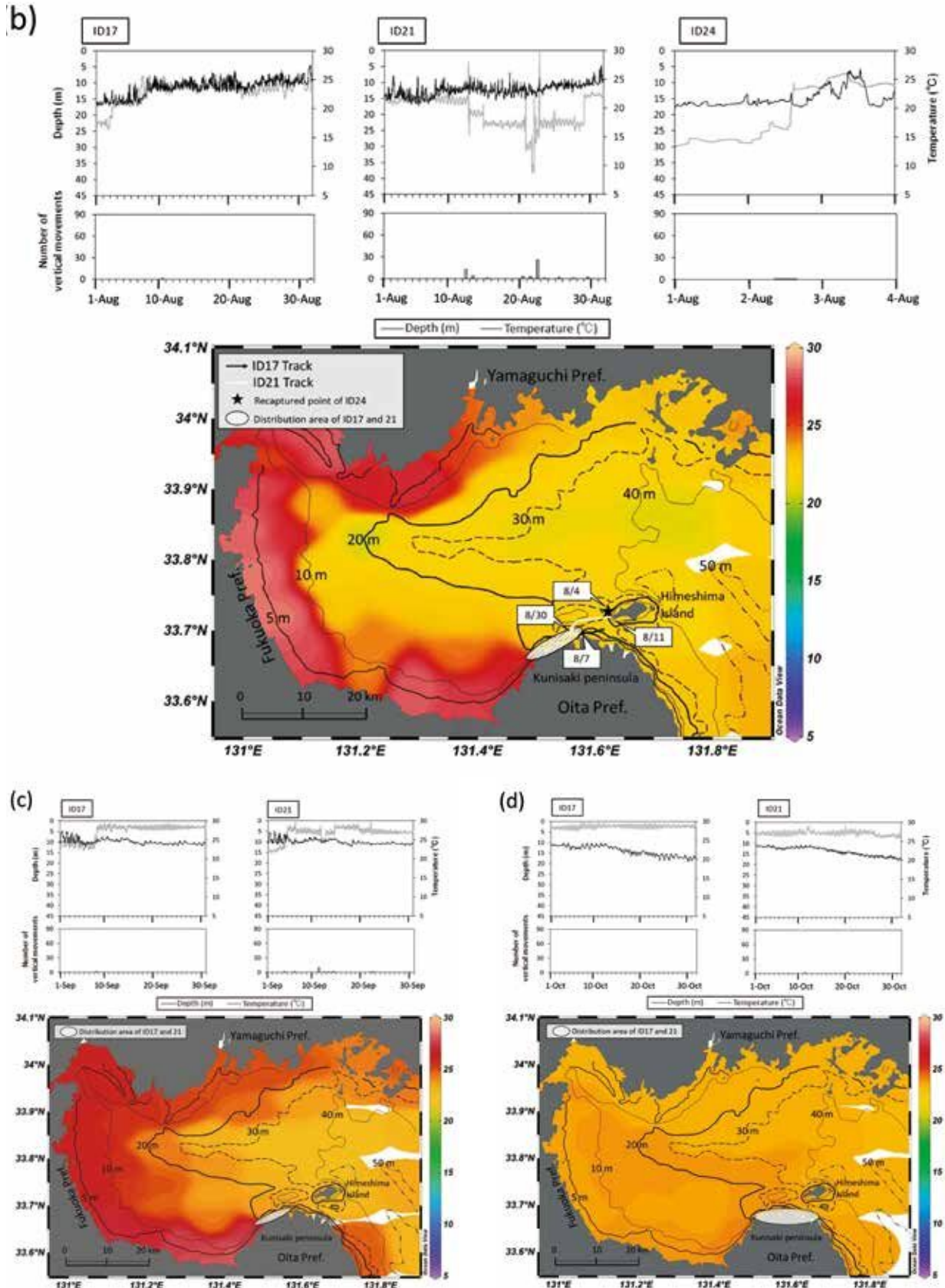


図20 (続き)

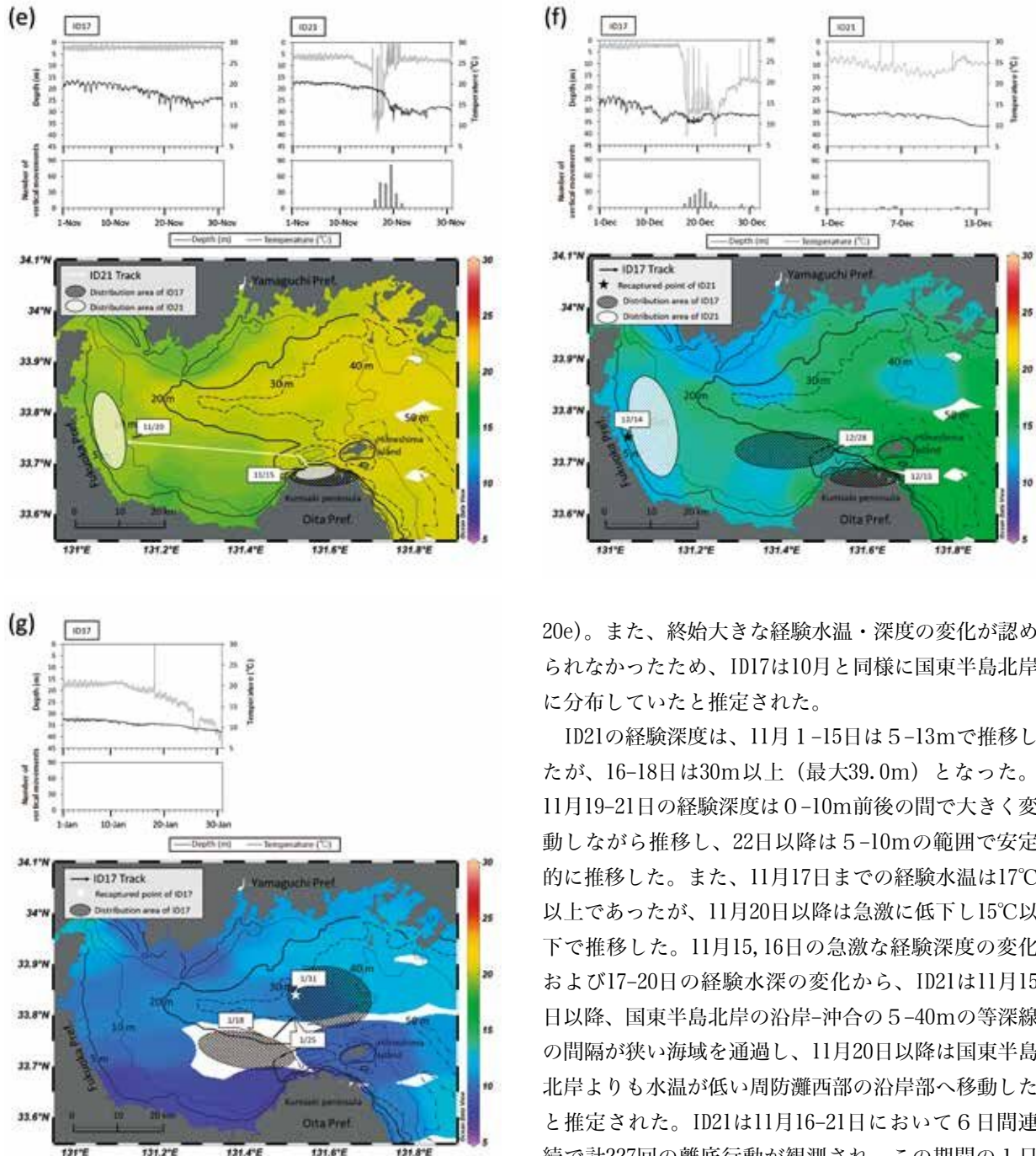


図20 (続き)

に分布していたと推定された。

10月: ID17の経験深度は終始0-5 mの範囲で、ID21の経験深度は終始5 m前後で推移した (図20d)。2個体ともに経験水温・深度の大きな変化は認められなかったため、9月と同様に国東半島北岸に分布していたと推定された。

11月: ID17の経験深度は終始0-5 mで推移した (図

20e)。また、終始大きな経験水温・深度の変化が認められなかったため、ID17は10月と同様に国東半島北岸に分布していたと推定された。

ID21の経験深度は、11月1-15日は5-13mで推移したが、16-18日は30m以上 (最大39.0m) となった。11月19-21日の経験深度は0-10m前後の間で大きく変動しながら推移し、22日以降は5-10mの範囲で安定的に推移した。また、11月17日までの経験水温は17°C以上であったが、11月20日以降は急激に低下し15°C以下で推移した。11月15, 16日の急激な経験深度の変化および17-20日の経験水深の変化から、ID21は11月15日以降、国東半島北岸の沿岸-沖合の5-40mの等深線の間隔が狭い海域を通過し、11月20日以降は国東半島北岸よりも水温が低い周防灘西部の沿岸部へ移動したと推定された。ID21は11月16-21日において6日間連続で計227回の離底行動が観測され、この期間の1日あたりの深度変化は $16.0 \pm 15.0$ m、最大で38.3mとなった。よって、ID21は、連日の離底行動や急激な深度変化が確認された期間に分布域と生息水温を変化させていたことが明らかになった。

12月: ID17の経験深度は12月15日までは5 m以下であったが、17日は最大41.1mの深度を経験していた (図20f)。12月17-23日の経験深度は3-40m前後の間で大きく変動しながら推移し、12月25-27日の経験深度は20-30m前後で、28日以降は15-20m前後で推移した。12月15-17日の急激な深度変化から、ID17は

この期間に国東半島北岸の沿岸-沖合の5-40mの等深線の間隔が狭い海域を通過し、12月28日以降は15-20mの水深帯に分布していたと推定された。また、12月17-23日において7日間連続で計131回の離底行動が観測され、この期間の1日あたりの深度変化は23.1±11.0m、最大で37.6mとなった。12月15日までの経験深度は5m以下であったが、12月25-27日の経験深度は20-30mとなったことから、ID17は連日の離底行動や急激な深度変化が確認された期間に生息水深を変化させたことが明らかになった。

ID21の経験深度は5-15m前後、経験水温は概ね10-14°C前後で推移し、12月14日に福岡県沿岸で再捕された。この結果からID21の11-12月の移動経路を逆推定すると、11月15-18日に国東半島北岸の沿岸-沖合の水深5-40mの海域を通過し、11月20日以降は福岡県沿岸あるいは沖合域で分布していた可能性が高い。

1月:この月は底層水温欠測の定点が多く、底層水温分布の全体像を把握することができなかった(図20g)(山口県水産研究センター<sup>95)</sup>、2019;福岡県水産海洋技術センター<sup>13)</sup>、2019;大分県農林水産研究指導センター水産研究部<sup>49)</sup>、2019)。ID17の1月1-18日の経験深度は概ね15-20mで推移していたが、19日以降は20m以上となり、25日以降は30m以上で推移した。1月30日に最大深度41.5mを経験し、1月31日に周防灘の中央部(131.50°E, 33.85°N付近)で再捕された。1月19-25日において経験深度が15-20mから30m以上となるまで約6日間と比較的長い日数を要しており、この期間の経験深度の変化は緩やかであった。よって、ID17は1月1-18日は水深15-20mの海域に分布していたが、19-25日は20mと30m等深線の間隔が広い海域を通過し、25日以降は水深30m以上となるID17が再捕された海域付近に分布していたと推定された。この結果から12-1月の移動経路・分布域を逆推定すると、ID17は12月15日以降に国東半島沿岸から5-40mの等深線の間隔が狭い海域を通過し、12月28日-1月18日は国東半島沖合の33.70-33.80°E, 131.30-131.50°N付近に分布していた可能性が高い。

## 考察

### 夏期の経験水温・深度および推定分布域

水温が最も高まる9月の経験水温・深度の階級別頻度について、両個体ともに水温階級頻度は24-25°Cが最も高く全体の53.9-57.6%を占め、深度階級頻度は

0-5mが最も高く全体の44.3-73.2%を占めていた。両個体の最高経験水温は27°Cに達したが、26°C以上の経験水温の頻度は全体の3.9-4.5%と小さかった。また、ID17とID21はともに9月は国東半島北岸に分布していたと推定された。

マコガレイの生息水温の範囲は5-27°C、適水温は9-22°Cであると報告されているため(社団法人全国豊かな海づくり推進協会<sup>64)</sup>、2006)、本研究におけるマコガレイの最高経験水温は既報の生息水温の最高値と概ね一致し、最も頻度が高かった水温階級は適水温を上回っていたことが示された。また、26°C以上の経験水温の頻度は小さかったことから、マコガレイは26°C未満の水温帯で生息可能であると考えられた。

Mitamura et al.<sup>36)</sup>(2020)は超音波発信機と同受信機を用いた調査により東京湾における夏季のマコガレイ成魚の経験水温を明らかにした。著者らは、一部の個体が9月に比較的高水温(水温約23°C)となる水深30m未満の湾内に留まっていたことを報告し、その理由について湾内の豊富な餌環境を挙げている(Mitamura et al.<sup>36)</sup>、2020)。ここで、本研究において2尾の9月の推定分布域であった国東半島北岸は、年間を通してマクロベントスの生息密度・現存量が高いことが報告されている(辻野<sup>91)</sup>、2018)。また、干潟等の浅海域は生物生産性が高いことが知られている(多田<sup>71)</sup>、2008)。従って、本研究のマコガレイも東京湾の個体と同様に摂餌目的で国東半島北岸の浅海域に滞留していたと考えられる。

マコガレイ成魚の水温と摂餌率の関係については、生息北限海域に近い北海道南部の知内沖で漁獲された個体においては摂餌率が24°C前後で最高となり、25°Cを上回ると低下することが報告されている(高橋ら<sup>77)</sup>、1987)。一方、大分県の別府湾で漁獲された成魚においては26°Cを上回ると摂餌量が低下するとの報告もある(平嶋ら<sup>17)</sup>、1973)。本研究の調査個体は、水温24-26°Cの海域での滞留が確認されたことから、周防灘に生息するマコガレイは、地理的に近い別府湾での報告と酷似した摂餌生態を有しているものと考えられる。また、摂餌率が低下する26°C以上の水温帯に生息するメリットは少ないと推測され、このような理由により26°C以上の経験水温の頻度は小さかったと考えられる。

### 離底行動の要因

本研究においてID17は12月17-23日に、ID21は8月20-23日と11月16-21日に離底行動が連日33-227回観測



され、この期間に2尾は生息水温、生息水深、推定分布域等を変化させていた。よってマコガレイは離底行動を繰り返しながら移動を行っていたと推測された。また、これらの期間に観測された経験深度の波形から、マコガレイは離底行動時に海底から中層-表層まで浮上した後に10-20分程、あるいは1時間半程遊泳し再び海底に着底するといった一連の行動を取ることや、一日の経験深度の変動は最大35m前後となり、波形が鋭いスパイク状となることが明らかになった。ヒラメやplaiceは移動に伴い離底行動を取ることが報告されており、離底行動時は中層で一定時間遊泳することや、経験深度の波形が鋭いスパイク状になることが確認されている(柴田ら<sup>65)</sup>、2009; Hunter et al.<sup>19)</sup>、2003)。よって、経験深度の波形からもマコガレイの離底行動は移動に関連していた可能性が高い。以上のことから、マコガレイは急激な深度変化を伴う連続した離底行動により海域間を移動すると考えられる。

マコガレイは産卵期直前-産卵期に該当する11月下旬-12月に産卵回遊を行うことが報告されている(香川県水産試験場ほか<sup>25)</sup>、1975; 藤ら<sup>10)</sup>、1974; 宮城県水産試験場ほか<sup>41)</sup>、1982; 第3章)。例えば、山口県秋穂湾で12月10日に放流された個体は17日間で南東に30 km移動している(香川県水産試験場ほか<sup>25)</sup>、1975)。また、周防灘南部に位置する大分県豊後高田市長崎鼻地先で11月29日に放流されたマコガレイの雌は25日後の12月24日に40 km以上西に離れた福岡県沿岸の推定産卵場(香川県水産試験場ほか<sup>25)</sup>、1975)で再捕されている(第3章)。従って、本研究における2個体の11-12月に観測された離底行動は主に産卵回遊に伴う移動に関連していたと考えられる。

マコガレイの離底行動は産卵行動時や貧酸素水塊を忌避する際にも認められる(佐藤<sup>61,62)</sup>、1971; 1975, 関根ら<sup>63)</sup>、1997)。水槽内(水深2.5 m)でマコガレイの産卵行動を観察した佐藤<sup>61,62)</sup>(1971; 1975)の報告から、放卵は底付近で行われるが、放精や追尾行動は底付近だけではなく、底から1-2 m程離れた中層でも行われることが読み取れる。本研究では移動に伴う離底行動と産卵行動に伴う離底行動の分離はできなかったが、仮に産卵期に産卵場で海底から1-2 m程浮上する離底行動が確認された場合、その離底行動は産卵行動に伴うものであったと推測できるかもしれない。また、周防灘における2017年7月から2018年1月にかけての底層のD0は3.0以上であり(山口県水産研究センター<sup>95)</sup>、2019; 福岡県水産海洋技術センター<sup>13)</sup>、2019; 大分県農林水産研究指導センター<sup>49)</sup>、2019)、マ

コガレイにとっての貧酸素状態ではなかったことから(矢持ら<sup>98)</sup>、1998)、本研究で観測された離底行動は貧酸素水塊の忌避によるものではなかったと考えられる。

## 第5章 稚魚の着底期、成長および生息環境

第4章により、マコガレイ成魚は夏季に適水温9-22°C（社団法人全国豊かな海づくり推進協会<sup>64)</sup>、2006)を越える環境下で生息していることを確認できた。しかし、大分県沿岸に分布する稚魚の夏季の生息環境については不明な部分が多い。一般に体長30-50mmのマコガレイ稚魚は水温20°C前後で成長率・摂餌量・餌料転換効率が高まることが知られており（Kusakabe et al.<sup>32)</sup>、2017; Tomiyama et al.<sup>89)</sup>、2018)、天然海域では20°Cを超える水温帯では稚魚がほとんど採捕されなくなる（Tomiyama et al.<sup>89)</sup>、2018; 農林水産省農林水産技術会議事務局・国立研究開発法人水産研究教育機構<sup>47)</sup>、2020)。このため、体長30-50mmのマコガレイ稚魚の至適水温は20°Cと考えられている（富山<sup>88)</sup>、2021)。近年、瀬戸内海では沿

岸域において水温が20°Cを超える時期が早まりつつあり、このような水温上昇は稚魚の生残に悪影響を与えていると考えられている（農林水産省農林水産技術会議事務局・国立研究開発法人水産研究教育機構<sup>47)</sup>、2020)。特にマコガレイの生息南限に近い大分県沿岸では、沿岸水温の温暖化の影響を他の海域よりも大きく受けると考えられるため、当該県沿岸におけるマコガレイ稚魚の生態を把握することは将来の稚魚の分布域の変化を予測する上で重要である。

マコガレイの仔稚魚の耳石には1日に1本の輪紋が形成され、浮遊生活から底生生活への移行に伴って着底マークが現れることが確認されている（Joh et al.<sup>24)</sup>、2005)。このような耳石の微細構造の解析により、北海道函館湾（Joh et al.<sup>23)</sup>、2013)、岩手県大槌湾（阿部・後藤<sup>1)</sup>、2020)、広島県沿岸（Tomiyama et al.<sup>89)</sup>、2018)では稚魚の着底時期や成長速度が明らか

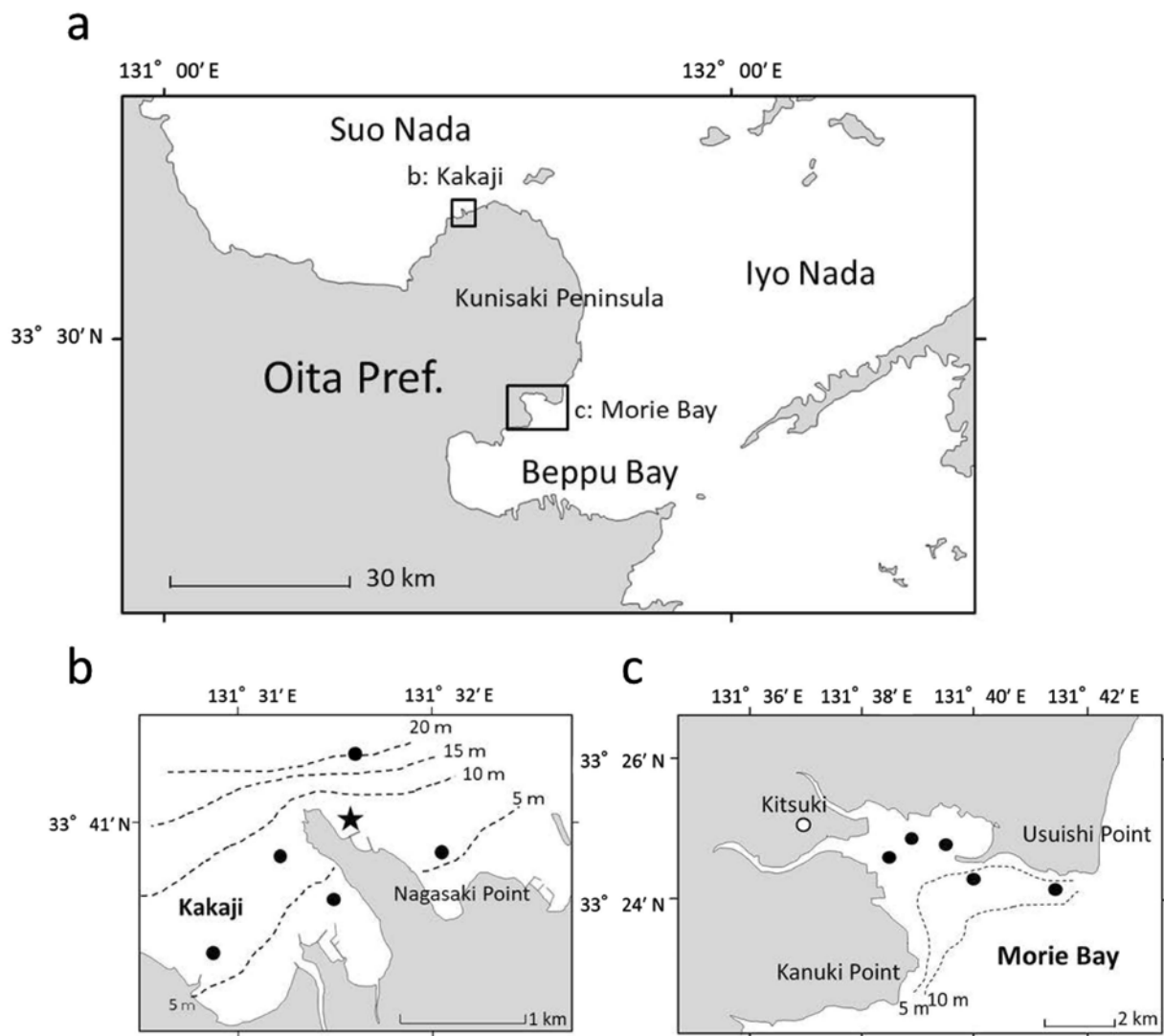


図21 (a):周防灘および別府湾における調査海域の位置。(b):香々地地先の調査海域の詳細図。(c):守江湾の調査海域の詳細図。(b)、(c)の黒丸印はマコガレイ稚魚の採集定点、点線は等深線、(b)の黒星印は底層水温を測定した定置網の位置を示す。

表7 採集された稚魚の概要

Sea area	Sampling date	Body length class (mm)	Number of juveniles			
			Collected	Otolith increment analysis	Used for biological intercept method of back-calculation	Used for detrended increment width analysis
Kakaji	9-Apr	10-15	1	1	0	0
		15-20	36	35	0	24
		20-25	2	2	0	2
		25-30	1	1	0	0
	7-May	15-20	1	1	0	1
		20-25	10	9	3	5
		25-30	22	21	15	15
		30-35	4	2	2	2
		35-40	4	4	3	3
	19-Jun	35-40	2	2	1	1
		40-45	5	5	5	5
		45-50	3	3	3	3
		50-55	6	6	5	5
55-60		1	1	1	1	
	60-65	1	1	1	1	
Kakaji Total			99	94	39	68
Morie Bay	10-Apr	10-15	5	4	0	-
		15-20	43	40	0	-
		20-25	13	10	0	-
		25-30	3	3	0	-
	9-May	15-20	3	3	0	-
		20-25	12	12	9	-
		25-30	13	9	8	-
		30-35	3	3	3	-
		35-40	1	1	1	-
	18-Jun	40-45	1	1	0	-
		30-35	1	1	1	-
		35-40	1	1	1	-
		40-45	2	2	2	-
		45-50	3	2	2	-
		50-55	3	2	1	-
		55-60	1	1	0	-
		60-65	2	1	0	-
	65-70	2	2	2	-	
Morie Bay Total			112	98	30	-

にされている。しかし、生息南限に近い大分県海域においてはマコガレイ稚魚の食性等の生態の一部が明らかにされているものの（大分県浅海漁業試験場ほか<sup>50)</sup>、1985)、耳石の微細構造の観察による着底期や成長速度の解析は行われていない。

そこで本研究では大分県海域に生息するマコガレイの初期生態の一端を解明するために、国東半島沿岸の周防灘に面した香々地地先および別府湾に面した守江湾の2海域において4月から6月にかけて月に1度マコガレイ稚魚を採集した。採集されたマコガレイ稚魚の耳石微細構造の解析により着底期および成長速度を明らかにした。また、6月は両海域で至適水温(20℃)を上回る定点において稚魚が確認された。この要因を明らかにするために、餌料環境の指標となる底生生物の現存量とマコガレイ稚魚密度との関係について分析した。

## 材料および方法

### 調査海域とサンプル採集

調査海域は過去に稚魚の生息が確認されている周防灘南部の豊後高田市香々地地先(図21b)と別府湾北部の杵築市守江湾(図21c)を選定した(大分県浅海漁業試験場<sup>54)</sup>、1975;田染ら<sup>83)</sup>、1987)。着底後の稚魚を採集するために、2018年4月から6月にかけて月に1度、各定点にてソリネット(幅130cm、高さ40cm、目合5mm)を用いて、2ノットで約2分間の曳網採集を2回行った。曳網水深は香々地地先では5.0-22.7m、守江湾では2.0-9.5mの範囲であった。採集された標本は採集後実験室に持ち帰り、冷凍保存した(表7)。

## 各海域の水温および餌料環境

マコガレイ稚魚の成長速度は水温に影響を受ける(陸谷<sup>42)</sup>, 1988; Kusakabe et al.<sup>32)</sup>, 2017; Tomiyama et al.<sup>89)</sup>, 2018)。両海域における水温環境と稚魚の成長との関係性を検討するため、2018年1-6月の底層水温を求めた。4-6月は、稚魚の採集時にCTD (Conductivity Temperature Depth profiler) で各定点(図21b香々地地先、図21c守江湾)の底層水温を測定し、海域別に各定点の平均値を求めた。1-3月については調査定点の底層水温を測定できなかった。よって、この期間のデータは大分県農林水産研究指導センター水産研究部の浅海定線調査で測定された周防灘大分県海域および別府湾の調査定点のB-1m層の平均水温を用いた(大分県農林水産研究指導センター水産研究部<sup>49)</sup>, 2019)。また、調査海域のうち香々地地先には稚魚の採集地点の比較的近傍に定置網(図21b)が設置されていた。当該海域におけるマコガレイ稚魚の日別経験水温を明らかにするため、この定置網の支柱の海底近く(水深約7.5m)に水温ロガー(UA-001-08, Onset社)を取り付けた。水温は2017年12月1日から2018年4月30日まで3時間おきに測定し、1日毎の平均水温を求めた。

各定点の餌料環境を把握するため、餌料環境の指標となる底生生物の現存量を調べた。稚魚の採集定点で軽量簡易グラブ採泥器(東京久栄社製)による採泥を各定点で1度行った。表層泥をすくい1mmのふるいにかけた後、マコガレイ稚魚の主な餌料生物とされる多毛類、二枚貝、端脚類、等脚類、十脚甲殻類(大分県浅海漁業試験場ほか<sup>55)</sup>1985; 福岡<sup>12)</sup>, 1987; 反田<sup>79)</sup>, 2008; Hata et al.<sup>15)</sup>, 2016)をソーティングし、種類毎に湿重量を0.01g単位で測定した。測定データより各定点における上記の底生生物の現存量(g/m<sup>3</sup>)を月毎に求めた。さらに、各定点の底生生物の現存量との稚魚密度との関係性を月毎に調べた。

## 稚魚の測定及び日周輪解析

冷凍保存された稚魚は解凍後、標準体長(以下体長)を電子ノギスで0.01mm単位で測定した。さらに、これらの標本の着底期および成長速度を推定するため、以下の要領で礫石の微細構造を観察した。体長測定後の稚魚を90%のエタノールで固定し礫石を採取した。礫石は原則として有眼側のものを用い、これが破損した場合は無眼側のものを用いた。礫石はスライドガラスにエポキシ樹脂で包埋した後、ラッピングフィルム(9μm粒子)で耳石中心部を観察しやすくなる

まで表面を研磨し、光学顕微鏡(対物レンズ40倍、あるいは100倍)で観察した。マコガレイの耳石には1日に1本の輪紋が形成されること、底生生活に移行する時期に耳石の核を中心とした直径40μm前後に明瞭で太い輪紋(着底輪)が形成されることが報告されている(Joh et al.<sup>24)</sup>, 2005)。そこで、本研究では観察した耳石の核を中心とした直径40μm付近に見える最も明瞭な輪紋を着底輪とみなし、採集日と着底後の日齢から着底日を求めた(図22)。有眼側の耳石については、核と着底輪との距離が最大になる位置に計測軸(図22 Line1)を定め、着底輪以降の輪紋の

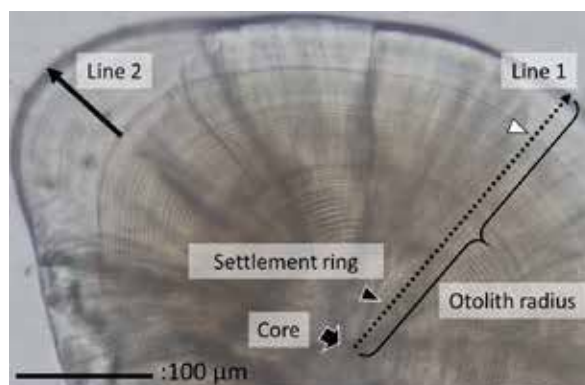


図22 2018年5月9日に香々地地先で採集された体長23.94mmのマコガレイ稚魚の礫石。太い黒矢印は礫石の中心部、黒矢頭は着底輪の位置を示す。礫石中心部から礫石縁辺部まで伸びる点線矢印のLine1は礫石中心部から着底輪までの距離が最大となる位置にある。輪紋の計数および輪紋幅の測定はLine1上で輪紋が明瞭に見える範囲までとした(白矢頭までの範囲)。Line1の白矢頭より外側の輪紋は、輪紋が明瞭に見える実線黒矢印のLine2上で計数した。

計数および輪紋幅の測定を行った。また、このラインに沿って核と耳石縁辺部の距離を耳石径とした。しかし、Line1付近の耳石の汚れなどによって輪紋の観察が困難な場合があった。さらに、輪紋数が70-80本を超えるとLine1上では輪紋幅が狭くなり、観察が困難となった。このため、輪紋の計数と輪紋幅の測定はLine1上で輪紋が明瞭に観察できた着底輪から約60本目までとした。それ以降の輪紋については耳石縁辺部が明瞭に観察できるLine2を新たに定め、Line1とは測定部位が異なるため輪紋数のみを測定した。輪紋数の計数と輪紋幅の測定は城<sup>22)</sup>(2019)の方法に従い画像解析ソフトImageJおよび樹木の年輪の計数・計測を行うためのプラグイン(ObjectJ)を用いて行った。有眼側の耳石が破損などにより観察できなかった場合は無眼側の耳石を用い、輪紋数の計数のみを行った。

## 過去体長および成長速度の推定

マコガレイ稚魚の耳石半径と体長の関係は自然対数で変換した数値で線形回帰できることが報告されている (Tomiyama et al.<sup>89)</sup>, 2018)。本研究においても香々地地先と守江湾で得られた稚魚の自然対数で変換した耳石径-体長関係は線形回帰することが確認された。

香々地地先:  $\ln SL_i = 1.701 \ln OR_i - 4.98$  ( $n=88, r^2=0.94$ )

守江湾:  $\ln SL_i = 1.701 \ln OR_i - 4.96$  ( $n=84, r^2=0.92$ )

このため、Biological intercept法 (Campana<sup>5)</sup>, 1990) によって体長を逆算した。すなわち、以下のアロメトリ式により各個体の*i*日齢時の体長を求めた。ただし、 $SL_i$ は着底から*i*日後の体長、 $OR_i$ は着底から*i*日後の耳石径、 $SL_c$ は採捕時の体長、 $OR_c$ は採捕時の耳石径を示す。切片は採捕時の体長が最も小さい16mm未満の個体の平均体長 (香々地地先:  $15.59 \pm 0.38$ mm,  $n=4$ ; 守江湾:  $14.91 \pm 0.70$ mm,  $n=7$ ) および平均耳石径 (香々地地先:  $95.30 \pm 2.19$ μm,  $n=4$ ; 守江湾:  $88.29 \pm 4.74$ μm,  $n=7$ ) を用いた。

香々地地先:  $\ln SL_i = \ln SL_c + (\ln OR_i - \ln OR_c) (\ln SL_c - \ln 15.59) (\ln OR_c - \ln 95.30)^{-1}$

守江湾:  $\ln SL_i = \ln SL_c + (\ln OR_i - \ln OR_c) (\ln SL_c - \ln 14.91) (\ln OR_c - \ln 88.29)^{-1}$

上記の式により着底日から51-60日齢にかけての過去体長を推定し、成長速度 (mm/day) は $SL_i - SL_{i-1}$ により求めた。Biological intercept法による過去体長の推定が困難であった着底から50日齢以前の成長速度についてはJoh et al.<sup>23)</sup> (2013) の報告を参考に耳石の輪紋幅を成長速度の指標として解析に用いた。

## 経験水温と成長速度の関係

日毎の水温情報が得られている香々地地先の稚魚を用いて、水温と成長速度の関係を検討した。一般的に耳石日周輪紋幅は仔稚魚の日齢や発育段階によって変動する傾向にあるため、輪紋幅の測定では異なる日齢における耳石成長を直接比較できない。Robert et al.<sup>58)</sup> (2009) は、以下のDetrended Growth (以下、DG) を用いて日齢依存の耳石成長の傾向を標準化した耳石成長を算出している。本研究でも、同様にこの値を算出し成長速度の指標とした。

$$DG_{ij} = (G_{ij} - G_j) SD_{j-1}$$

ここで $DG_{ij}$ は個体*i*における着底から*j*日目の標準化された日間成長量 (輪紋幅)、 $G_{ij}$ は個体*i*における着底から*j*日目の日間成長量の平均値、 $G_j$ は全個体の着底から*j*日目の日間成長量の平均値、 $SD_j$ は全個体の着底から*j*日目の日間成長量の標準偏差を示す。次に、日別水温を計測した香々地地先で採捕された稚魚について、耳石日周輪紋解析から個体毎の着底日を推定し、この日付から採集日までの日別平均水温を個体毎に抽出し、着底日から採集日までの経験水温を算出した。経験水温の算出は耳石日周輪紋幅が計測可能であった個体に限定し、輪紋幅の測定と同様に着底日から最長60日間とした。稚魚の経験水温は0.5°C毎の階級に分け、各階級におけるデータを箱ひげ図で示した。

## データ解析

海域間の着底日の比較においては、各個体の着底日を1月1日から数えた日数データとして扱い、マンホイットニーの*U*検定を行った。逆算された着底後51-60日齢の体長および成長速度の海域間の差は反復測定分散分析により検定した。着底後1-50日齢の輪紋幅の海域間の比較については、成長に伴う日齢間の輪紋幅の変動を考慮して、1-10日齢、11-20日齢、21-30日齢、31-40日齢、41-50日齢の10日間で区切り、反復測定分散分析を行った。反復測定分散分析で有意差が認められた場合、その区間における日別の海域間の輪紋幅をマンホイットニーの*U*検定により比較した。月間の底生生物の現存量の比較においてはクラスカル・ウォリス検定を行った。これらの統計解析にはEZRを使用し (Kanda<sup>27)</sup>, 2013)、統計検定の有意水準は0.05とした。定点別の底生生物の現存量と稚魚密度との関係についてはMS-EXCEL (マイクロソフト社) によりピアソンの積率相関係数 (*r*) を求めた。

## 結果

### 水温の季節変化

1-3月の底層水温は周防灘よりも別府湾で高い傾向にあったが、4月以降は両海域の水温差は小さくなった (図23a)。1-3月の底層水温は、周防灘では7.2-8.8°C、別府湾では9.6-12.8°Cで推移し、別府湾で0.8-4.9°C高かった。4-6月の底層水温は、周防灘 (香々地地先) で12.7-20.5°C、別府湾 (守江湾) で11.6-20.4°Cで推移し、この時期の水温差は0.0-1.2°C



となった。香々地地先における稚魚の採集地点近傍の水温について、12月上旬は約15°Cであったが、その後徐々に低下し2月13日に最低となる6.2°Cとなった。その後水温は徐々に上昇し、4月25日には最高の15.9°Cに達した (図23b)。

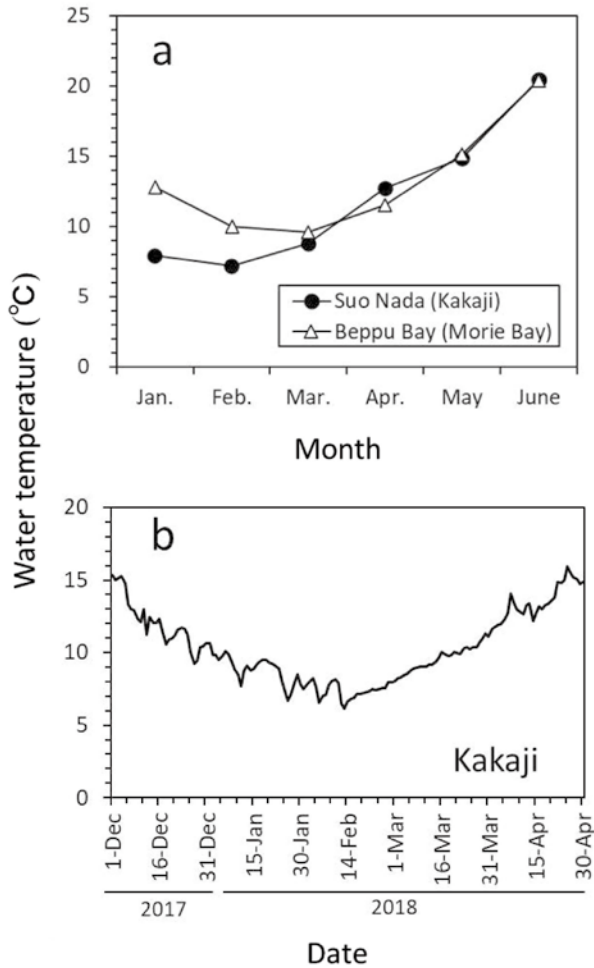


図23 (a)周防灘および別府湾の底層水温の月ごとの推移。1-3月は浅海定線調査で(大分県農林水産研究指導センター水産研究部<sup>49)</sup>, 2019), 4-6月は稚魚の採集地点で測定されたデータ(図21b, c)。 (b)香々地地先の定置網(図21b)で測定された底層水温の日毎の推移。

### 稚魚の着底期

香々地地先と守江湾で採捕された稚魚の着底日の範囲はそれぞれ1月13日-3月19日、1月26日-3月19日であった(図24)。着底日の中央値は香々地地先で2月19日(平均値は2月19日)、守江湾で2月21日(平均値は2月21日)となり海域で有意差は認められなかった(マンホイットニーのU検定,  $U=5096.5, p=0.20$ )。また、着底期を旬別にみると最頻値(ピーク)は2海域ともに2月中旬となった。

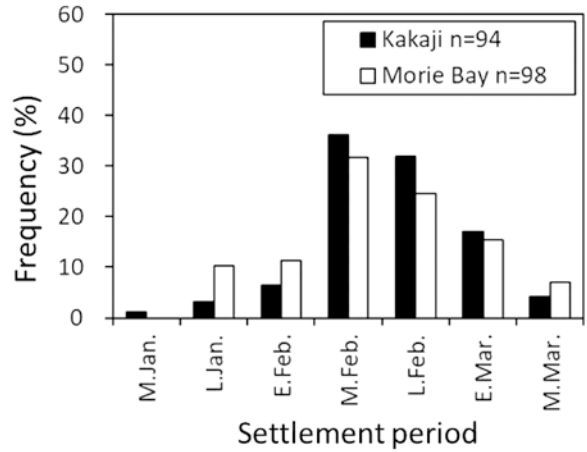


図24 香々地地先および守江湾で得られた稚魚の着底日の組成

### 稚魚の過去体長および成長

着底後1-50日齢の輪紋幅は、1-10日齢の期間においては香々地地先より守江湾で有意に大きかったが(図25, 反復測定分散分析, 調査海域:  $F=5.87, p<0.05$ )、11-50日齢の期間では有意差が認められなかった(反復測定分散分析, 調査海域:  $F=0.01-0.40, p=0.53-0.92$ )。1-10日齢の期間内では4-10日齢において輪紋幅は守江湾で有意に大きかった(マンホイットニーのU検定,  $U=308-342, p<0.05$ )。

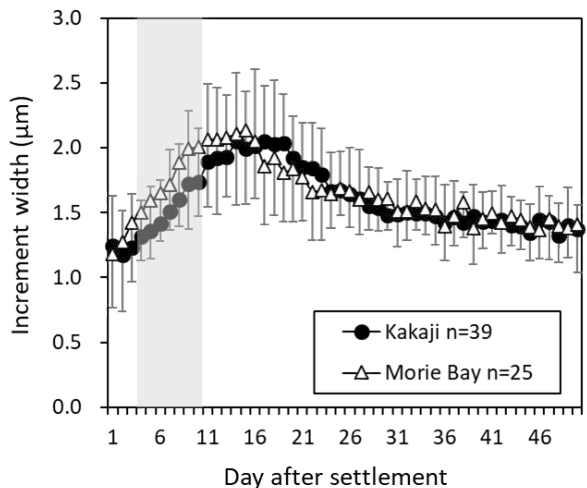


図25 稚魚の着底日以降の輪紋幅(平均値)の推移。網掛け部分は、香々地よりも守江湾で輪紋幅が有意に大きかった範囲を示す( $p<0.05$ )。エラーバーは標準偏差を示す。

着底から51-60日齢にかけて稚魚の体長は、香々地地先では $17.6 \pm 1.9\text{mm}$ (平均 $\pm$ SD)から $21.4 \pm 2.28\text{mm}$ へ、守江湾では $18.9 \pm 2.2\text{mm}$ から $22.3 \pm 2.7\text{mm}$ へと変化した(図26a)。この10日間の体長は守江湾で有意に大きかった(反復測定分散分析, 調査海域:  $F=4.32, p<0.05$ )。日齢別に体長差を比較すると、

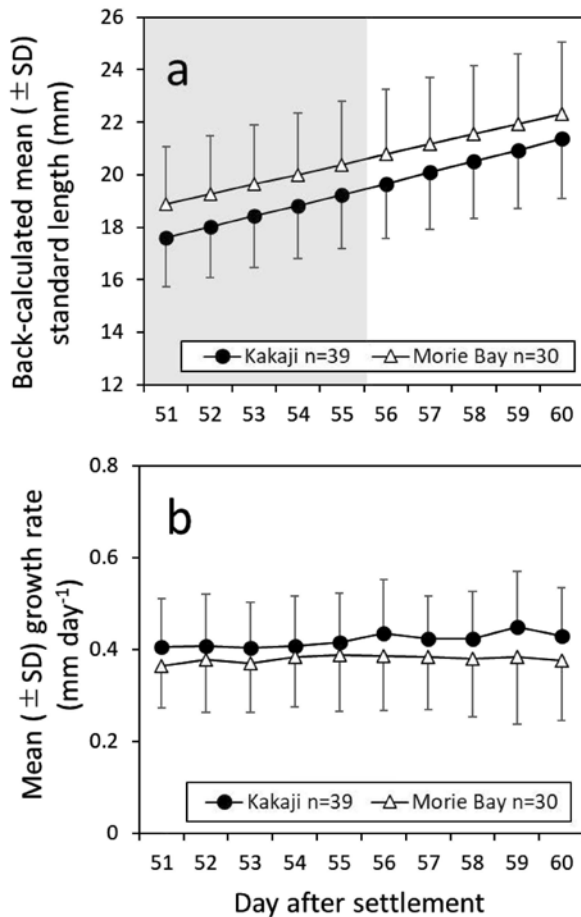


図26 香々地地先と守江湾で得られた稚魚の着底日から51-60日齢の逆算体長(a)および逆算日間成長量(b)の推移。網掛け部分は、香々地地先よりも守江湾で逆算体長が有意に大きかった範囲を示す( $p < 0.05$ )。エラーバーは標準偏差を示す。

51-55日齢においては守江湾で有意に大きかったが(マンホイットニーのU検定,  $U=379-422, p < 0.05$ )、56-60日齢では有意差が認められなかった(マンホイットニーのU検定,  $U=429-472, p=0.06-0.17$ )。

着底から51-60日齢における成長速度は、香々地地先で $0.42 \pm 0.11 \text{ mm/day}$ (平均 $\pm$ SD)、守江湾で $0.38 \pm 0.12 \text{ mm/day}$ となり(図26b)、両海域で顕著な差は認められなかった(反復測定分散分析, 調査海域: $F=3.03, p=0.09$ )。

### 稚魚の経験水温と成長速度の関係

香々地地先で採捕された稚魚について、着底日から60日までの経験水温は $6.2^\circ\text{C}-15.9^\circ\text{C}$ の範囲にあった。水温 $6.0^\circ\text{C}-16.0^\circ\text{C}$ を $0.5^\circ\text{C}$ 毎に区分した水温階級毎のDGを図27に示す。DGの中央値および平均値は、 $6.0-8.5^\circ\text{C}$ ではいずれの水温階級において $0.0$ 未満であったが、 $8.5-16.0^\circ\text{C}$ では $0.0$ を上回る水温階級が認められた。

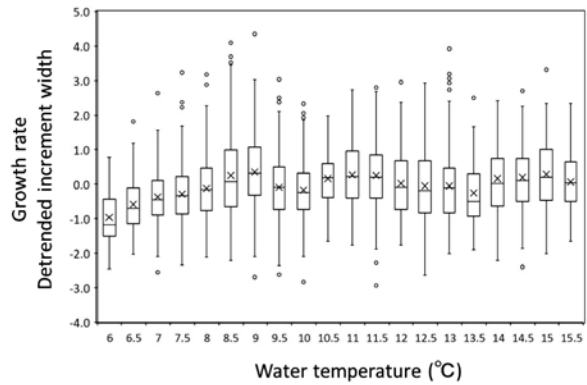


図27 稚魚の経験水温( $0.5^\circ\text{C}$ の階級別:  $6.0^\circ\text{C}=6.0-6.5$ )と標準化された耳石成長の関係。箱ひげ図では、箱中の横線が中央値、箱の下端が第一四分位、上端が第三四分位、髭の両端が箱の長さの1.5倍内にある最大値および最小値を示す。バツ印が平均値、白丸印がはずれ値を示す。

### 水温、餌料環境、稚魚密度の関係

香々地地先および守江湾の各定点の水温と稚魚密度との関係を図28に示す。底層水温が $16^\circ\text{C}$ 以下である4、5月の稚魚密度は、香々地地先でそれぞれ $2.7 \pm 2.5$ 、 $2.5 \pm 3.6$ 個体/ $100 \text{ m}^2$ (平均 $\pm$ SD)、守江湾でそれぞれ $4.8 \pm 6.7$ 、 $2.5 \pm 3.8$ 個体/ $100 \text{ m}^2$ となった。6月の稚魚密度は香々地地先で $1.4 \pm 0.9$ 個体/ $100 \text{ m}^2$ 、守江湾で $0.9 \pm 1.0/100 \text{ m}^2$ となり4-5月に比べて減少したが、両海域で水温 $20^\circ\text{C}$ を超える定点で稚魚の分布が確認された。なお6月の香々地地先では最高水温の $21.7^\circ\text{C}$ が観測され、この定点では $2.3$ 個体/ $100 \text{ m}^2$ の稚魚が確認された。

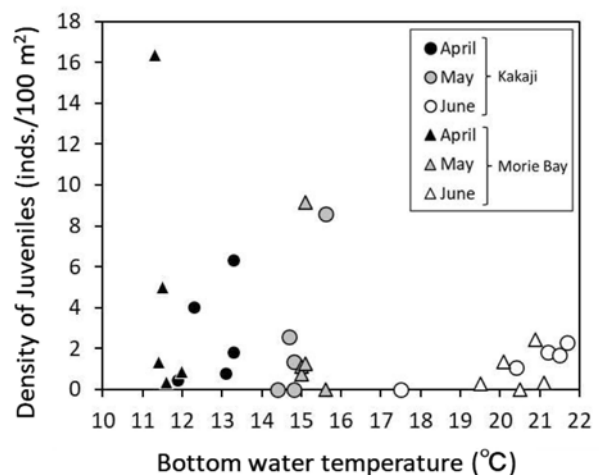


図28 底層水温と稚魚密度の関係

また、香々地地先で採捕された稚魚の体長は4月が $17.7 \pm 2.1 \text{ mm}$ (平均 $\pm$ SD)、5月が $27.3 \pm 4.6 \text{ mm}$ 、6月が $48.4 \pm 6.6 \text{ mm}$ であり、守江湾で採捕された稚魚の体長は4月が $18.7 \pm 3.1 \text{ mm}$ 、5月が $26.1 \pm 5.2 \text{ mm}$ 、6月が

51.3±9.9mmであった (表7)。

月別の底生生物の現存量をみると、香々地地先では、4月は23.6±14.1 g/m<sup>2</sup> (平均±SD)、5月は165.8±266.6 g/m<sup>2</sup>、6月は34.9±26.0 g/m<sup>2</sup>となり、月間で有意差は認められなかった (図29a, クラスカル・ウォリス検定:chi-square=1.72, df=2, p=0.42)。守江湾では、4月は73.8±47.7 g/m<sup>2</sup>、5月は48.0±57.4 g/m<sup>2</sup>、6月は107.8±97.3 g/m<sup>2</sup>となり、こちらも月間で有意差は認められなかった (図29b, クラスカル・ウォリス検定:chi-square=6.21, df=2, p=0.20)。

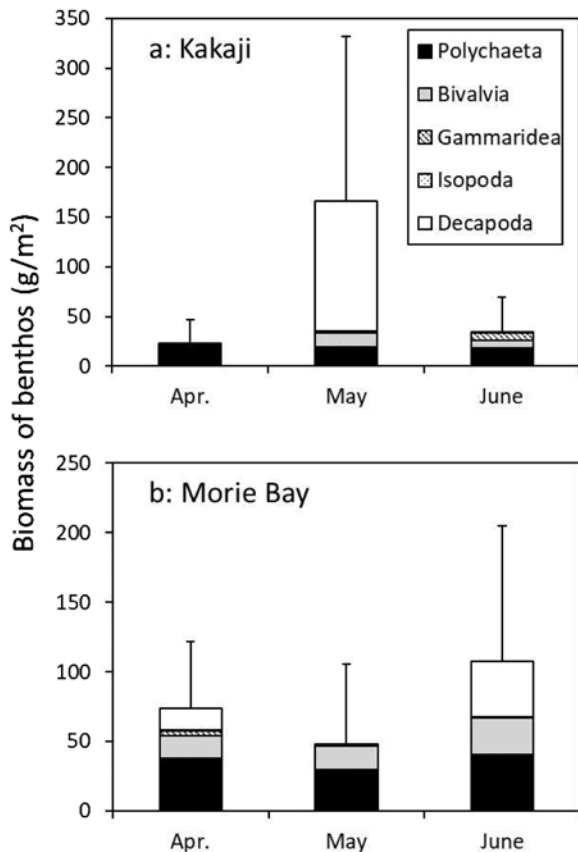


図29 香々地地先 (a) および守江湾 (b) の月別ベントス量 (平均値)。エラーバーは標準偏差を示す。

月別の各定点の底生生物の現存量と稚魚密度の関係をみると、4月は香々地地先では弱い負の相関が、守江湾では正の相関が認められた (図30a, kakaji:  $r=-0.28$ ; Morie Bay:  $r=0.53$ )。5月と6月は両海域ともに強い正の相関が認められた (図30b, kakaji:  $r=0.91$ ; Morie Bay:  $r=0.97$ ; 図30c, kakaji:  $r=0.85$ ; Morie Bay:  $r=0.99$ )。

## 考察

### 稚魚の着底期

周防灘でのマコガレイの産卵期は概ね12月-1月の範囲であり (香川県水産試験場ほか<sup>25)</sup>、1975; 有江・

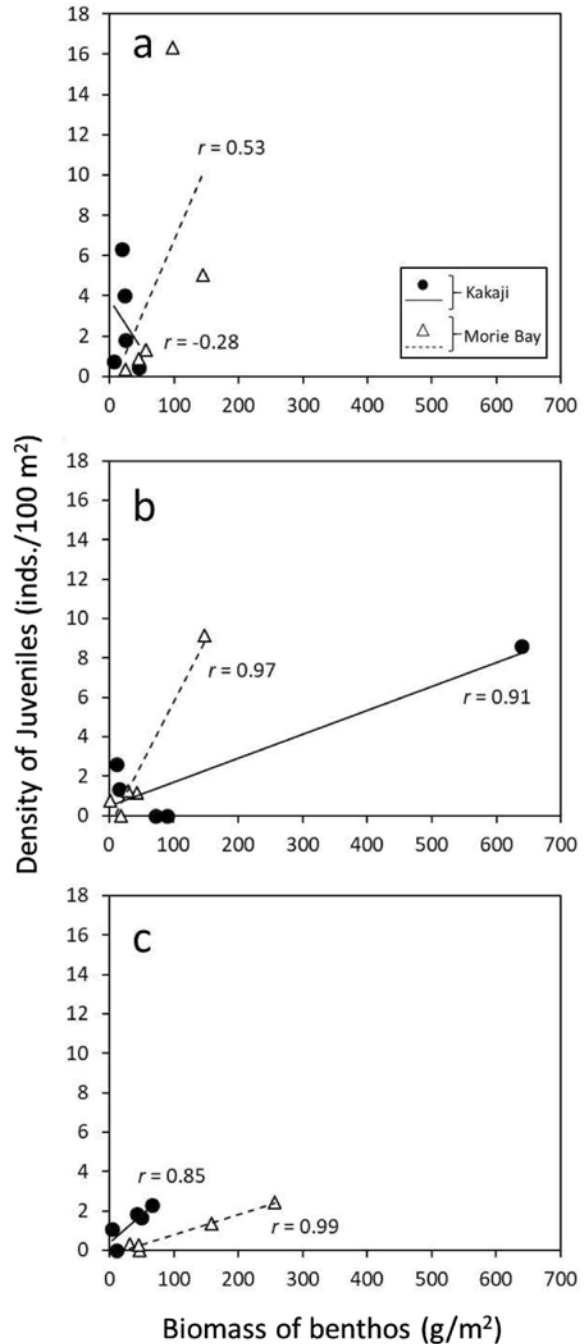


図30 ベントス量と稚魚密度の関係 (a: 4月, b: 5月, c: 6月)

石田<sup>2)</sup>、1989)、特に香々地地先では成熟状況や漁獲状況等から12月中旬あるいは12月中旬-下旬が産卵盛期であることが明らかになっている (大分県浅海漁業試験場<sup>53)</sup>、1974; 第2章)。一方、別府湾北部海域では、雌は12月下旬にGSIが20を超える個体が現れるが、12月下旬から1月上旬の時点では完全に成熟した個体はみられず、聞き取り調査や魚市場での観察結果などから、マコガレイの産卵盛期は1月中旬-1月下旬であると報告されている (大分県浅海漁業試験場ほか<sup>55)</sup>、1985)。また佐藤<sup>61,62)</sup> (1971;1975) によると、



別府湾北部に位置する日出町で水揚げされるマコガレイの成熟個体は1月上旬から2月上旬にかけて認められる。これらの報告から、別府湾に生息するマコガレイの産卵期は香々地地先よりも1ヶ月ほど遅い時期に偏っていると考えられる。しかしながら、本研究において両海域の稚魚の着底日の範囲は、香々地地先で1月中旬-3月中旬、守江湾で1月下旬-3月中旬とほぼ一致しており、着底期のピークは2月中旬であり顕著な差は認められなかった。従って、稚魚の着底期はそれぞれの海域に分布する成魚の産卵期に直接影響を受けていないと考えられた。周防灘と伊予灘で行われた海洋物理モデルを用いた仔魚の輸送機構の解析では、各産卵場から分散した仔魚は異なる海域にも供給されることが示されている(国立研究開発法人水産研究・教育機構水産工学研究所ほか<sup>31)</sup>、2019)。このため、香々地地先と守江湾の稚魚の着底期の違いが顕著でなかった要因の1つとして、産卵期が異なる他海域から浮遊仔魚が供給されたことが挙げられる。

## 稚魚の成長

香々地地先で採捕された稚魚の着底後1-60日齢までの水温階級別DGの中央値および平均値は、6.0-8.5°Cではいずれの水温階級において0.0未満であったが、8.5-16.0°Cでは0.0を上回る水温階級が認められた。従って、マコガレイ稚魚の初期成長は水温8.5°C以上で良くなることが示された。香々地地先と守江湾の稚魚の成長について、着底後4-10日齢では守江湾の方が良好であったが、11日齢以降は両海域で有意差が認められなかった。着底期に該当する1月から3月にかけての底層水温は周防灘で7.2-8.8°C、別府湾で9.6-12.8°Cで推移し、別府湾で0.8-4.9°C高かったため、着底初期は水温の影響を受け別府湾で成長が良かったものと推測される。また、着底から51-55日齢における推定体長は香々地地先よりも守江湾で大きかったが、56-60日齢では有意差が認められなかった。この理由について、着底初期に成長が良好であった別府湾の個体は51-55日齢時点では香々地地先の個体よりも大きく成長していたが、着底後11日齢以降は成長差が顕著でなくなったため、56-60日齢では両海域間の体長差が縮まったと考えられる。

着底から51-60日齢にかけて稚魚の体長は、香々地地先においては17.6±1.9mm(平均±SD)から21.4±2.3mmへと変化し、守江湾においては18.9±2.2mmから22.3±2.7mmへと変化した。またこの期間の成長速度は、香々地地先で0.42±0.11mm/day(平均±SD)、守

江湾で0.38±0.12mm/dayであった。飽食条件での飼育実験では、体長約21mmのマコガレイ稚魚は8-20°Cの範囲において8-14°Cで成長が良く、14°Cでの成長速度は平均0.30mm/dayであることが明らかにされている(Tomiyama et al.<sup>89)</sup>、2018)。このため、香々地地先および守江湾に生息する稚魚の成長は良好であったと考えられる。

## 高水温期における稚魚の生息環境

香々地地先および守江湾において6月の稚魚密度は4-5月に比べて減少したが、両海域では水温20°Cを超える定点においても稚魚の分布が確認された。4月の底生生物の現存量と稚魚密度の関係について、香々地地先では弱い負の相関が、守江湾では正の相関が認められ両海域で一貫した傾向が認められなかったが、5-6月は両海域ともに強い正の相関が認められた。体長19mm以下の稚魚はカイアシ類を専食するが、体長20mm以上になると多毛類や端脚類も餌料として利用する(反田<sup>79)</sup>、2008)。本研究では底質サンプルからカイアシ類を抽出することができなかったため、採集個体の平均体長が20mm未満であった4月は底生生物の現存量と稚魚密度との間に強い正の相関が認められなかったと考えられる。一方で体長20mm以上となる5-6月は、多毛類や端脚類等の餌料生物が多い場所を好むようになると考えられた。

一般にマコガレイ稚魚は20°C以上の水温は好まない傾向にある。例えば広島県沿岸の賀茂川と二河川に生息するマコガレイ稚魚は、適水温の水温20°Cを超える6月上旬にはマコガレイ稚魚が採捕されなくなることが確認されており、この理由について稚魚は適水温を超える前に水温の低い海域へと移出するものと考えられている(Tomiyama et al.<sup>89)</sup>、2018)。同様に、東京湾においても水温20°C前後となる7月には稚魚密度が激減することが報告されている(農林水産省農林水産技術会議事務局・国立研究開発法人水産研究教育機構<sup>47)</sup>、2020)。ところが、マコガレイ成魚や稚魚が適水温を上回る海域で生息が確認される例も複数ある(Mitamura et al.<sup>36)</sup>、2020;阿部・後藤<sup>1)</sup>、2020)。例えば東京湾では、成魚の一部が夏季に適水温である5-22°C(社団法人全国豊かな海づくり推進協会<sup>64)</sup>、2006)を上回る湾内(23°C)で生息していたことがバイオテレメトリーにより明らかにされ、この理由について湾内の豊富な餌料環境が関係していると考えられている(Mitamura et al.<sup>36)</sup>、2020)。また、岩手県大槌湾では水温15.9-24.0°Cの環境下で稚魚が採捕され

ている(阿部・後藤<sup>1)</sup>、2020)。体長約30-50mmの稚魚の成長速度は水温20℃で最も高まるが、摂餌量は20-24℃で最も高まる(Kusakabe et al.<sup>32)</sup>、2017)。本研究で6月に採捕されたマコガレイ稚魚の体長は両海域ともに50mm前後であった。また、香々地地先および守江湾で4-6月における底生生物の現存量は月間で有意差がなく、6月でも4、5月と同程度の底生生物が現存していた。以上により、香々地地先および守江湾の稚魚の一部は、適水温を上回る6月であっても摂餌目的で生育場に留まっていた可能性が高い。

周防灘および別府湾の水温は近年上昇傾向にある(和西<sup>33)</sup>、2004;野田・行平<sup>45)</sup>、2013)。今後1-2月の水温が上昇すれば、香々地地先では着底初期の成長が良くなると予想されるが、6月以降の水温上昇は、両海域で稚魚の成長速度低下や生息域の縮小をもたらすと考えられる。

本研究では大分県沿岸における稚魚期から漁獲加入までのボトルネックの要因については明らかにできなかった。今後は成育場から移出した後の稚魚の生態や生息環境等も調査し、漁獲加入までの減耗要因について検討する必要があると考えられる。

## 第6章 総合考察

本研究では、マコガレイの生息南限海域付近に位置する大分県沿岸において本種の生態について調査した。第2章では周防灘南部海域に位置する長崎鼻地先においてマコガレイの産卵場を特定し、その環境の特性と成魚の成熟について明らかにした。第3章では長崎鼻地先の産卵場に蟄集する成魚の行動をモニタリングし、当該海域を産卵場として利用する個体の割合、底質の嗜好性等を明らかにした。第4章では周防灘に生息するマコガレイの経験水温・深度をモニタリングすることにより、夏季の生息環境を把握し、分布域を推定した。第5章では周防灘南部に位置する香々地地先と別府湾北部に位置する守江湾にて稚魚の初期生態および生息環境を明らかにした。本章ではこれまでに得られた生態的知見に基づき、漁場保全・造成および資源管理の方法について検討する。

周防灘においてマコガレイの産卵は16°Cを下回る時期に開始されることが明らかになった。受精卵のふ化適水温は6-16°Cであることから(山本<sup>96)</sup>、1939)、マコガレイ卵は適水温の上限付近の環境に置かれていることが示された。周防灘と別府湾に生息するマコガレイ稚魚は6月に至適水温の20°C(富山<sup>88)</sup>、2021)を上回る海域で生息していることが明らかになった。また、周防灘に生息する成魚は9月に適水温である9-22°C(社団法人全国豊かな海づくり推進協会<sup>64)</sup>、2006)を超える水温帯(24-25°C)で主に生息していることが明らかになった。以上のことから、大分県沿岸では卵、稚魚、成魚の各生活史において適水温の上限付近の環境に置かれていることが示された。近年の海水温上昇はマコガレイの資源の減少要因の1つであると考えられているため(農林水産省農林水産技術会議事務局・国立研究開発法人水産研究教育機構<sup>47)</sup>、2020)、大分県沿岸では高水温に耐えうる生息域の保全・造成は極めて重要な課題である。

本研究により、周防灘南部海域の長崎鼻地先では他海域と比較して小規模な産卵場が形成されていたと推測された。2018年に周防灘で実施された広域漁場整備事業では山口県、福岡県、大分県地先で産卵場調査が行われた(国立研究開発法人水産研究・教育機構水産工学研究所ほか<sup>31)</sup>、2019)。この調査ではマコガレイ卵が山口県宇部市東岐波地先、福岡県行橋市地先、大分県宇佐市地先で発見された(宇部市東岐波では潰れた受精卵と思わしきものが1粒確認されている)。ところが、卵密度はいずれの地先においても0.17-20粒/m<sup>2</sup>

と小さかった。このため、周防灘では大規模な産卵場は形成されにくいと考えられ、将来多くの産卵場が未特定のまま埋め立て等により失われる可能性がある。このような状況を解決するためには、卵の採集調査による産卵場の特定のみならず、漁業者への聞き取りや標本船日誌の情報から産卵期に成魚が蟄集する海域を特定し、保全していく必要があると考えられる。

長崎鼻地先ではマコガレイ卵が粒径0.604mmの粗砂帯で最大340粒/m<sup>2</sup>が発見された。また、潜水による目視観察により周囲に点在する岩石の存在を確認することができた。さらにマコガレイの成魚は産卵期にシルト・クレイ帯-極粗砂帯で長く滞留することが明らかになった。このため、産卵場造成では産卵に適した粗砂帯、成魚の滞留場所となるシルト・クレイ-極粗砂帯を形成し、岩石を点在させる必要があると考えられた。

また、産卵期に長崎鼻地先に蟄集した成魚は大半が当該地先で産卵を行わずに移出し、一部は広域に移動することが明らかになった。このため、周防灘ではマコガレイの産卵場の保全・造成および産卵親魚の保護については広域での取り組みが必要である。例えば、大分県姫島村ではカレイ類の産卵親魚の保護を目的として冬季の刺網漁業の禁漁が実施されている(宮澤<sup>40)</sup>、2005)。このように、周防灘に面する各地先においても徹底した産卵親魚の保護を行うことが望ましいと考えられる。

周防灘と別府湾に生息する稚魚は6月に至適水温を上回る定点で確認された。各定点の稚魚密度とベントス量の調査を行った結果、5月と6月はベントス量と稚魚密度に強い正の相関が認められた。また、周防灘に生息する成魚2個体は高水期の9月に26°C以下の浅海域で生息していた。さらにこの2個体の9月の分布域はベントス量が多いと報告されている国東半島北岸(辻野<sup>91)</sup>、2018)であると推測された。これらの研究結果により、国東半島沿岸は餌料環境が良好で、高水温に耐えうる稚魚と成魚の生息域となっていることが示された。したがって、国東半島沿岸を保全することは夏季の稚魚と成魚の生息域を確保する上で重要であると考えられ、夏季の成魚の漁場造成では26°C以下の浅場で良質な餌場を造ることが重要であると考えられた。また、マコガレイの種苗放流は一般的に水温の低い時期における放流が推奨されているが(農林水産省農林水産技術会議事務局・国立研究開発法人水産研究教育機構<sup>47)</sup>、2020)、実際の種苗放流は高水温期の6-8月に行われることがある(水産庁増殖推進部<sup>72)</sup>、

2021)。本研究結果により、適水温を若干上回る海域であっても餌料環境が良好であれば稚魚は生息可能であると推測されたため、高水温期における種苗放流はベントス量が豊富な海域で行うことが望ましいと考えられる。

本研究では生息南限海域付近に分布するマコガレイの生態および生息環境を調査し、生態的特徴に基づく環境保全や資源管理の方法を提示した。本調査海域においてマコガレイは各生活史段階において適水温の上限付近の環境下に置かれていることが示されたことから、今後は長期的なモニタリングを行い、将来の水温変化がマコガレイの生態に与える影響について評価していく必要があると考えられる。

## 摘要

### 第1章 緒言

マコガレイは北海道南部から大分県まで広く分布する重要な漁業資源であるが、近年、全国的に漁獲量の減少が著しい。そこで本研究では生息南限海域付近に位置する大分県沿岸海域において本種の生態を把握し、資源回復を目指すための知見を得ることを目的とした。本研究では周防灘において産卵場を特定し環境特性を把握するとともに、産卵場に蝟集した成魚の行動をモニタリングした。さらに周防灘に生息する成魚の夏季-冬季の経験水温および深度を観測した。また、周防灘と別府湾に生息する稚魚の初期生態の一部を明らかにした。本研究で明らかになった生態的特性をもとに、生息域の保全や造成、資源管理の手法を提示した。

### 第2章 産卵場と成熟状況

周防灘南部海域におけるマコガレイの産卵場の特定と当海域に蝟集する成魚の成熟過程の把握を目的として、調査海域においてスキューバ潜水による卵の採集を試み、定置網で漁獲された成魚の生物測定を行った。当該海域では調査定点21定点のうち8定点で卵が確認され、最大340粒/m<sup>3</sup>であったことから、マコガレイが産卵場を形成していたと判断した。当海域における成魚の成熟は底層水温約16℃以下で認められ、雌雄共に大型魚かつ高齢魚から順に移入していた。未熟個体を除く成魚の性比(雌/雌+雄)は産卵期前では0.5以上となり有意に雌が多かったが( $p < 0.05$ )、成熟個体の割合が高まる産卵期前期では0.5以下となり有意に雄に偏り( $p < 0.01$ )、産卵期中期から後期にかけては0.5程度の値で推移した。この結果は産卵期における雌雄の回遊行動の違いを表していると考えられた。

### 第3章 産卵場における滞留期間と行動

周防灘南部海域における産卵場にて、マコガレイ20尾(雌9尾,雄11尾)に超音波発信機を装着し、産卵盛期(12月中-下旬)前の11月29日に放流し、設置型受信機により追跡した。18尾は調査海域内を徘徊したり、一時的な移出後に再び現れたりし、12月中旬までに完全に移出した。2尾は1月中旬まで滞留し、産卵盛期にシルト・クレイ帯を中心としたシルト・クレイ帯-極粗砂帯で昼夜問わず徘徊していた。よって、18尾のほとんどは調査海域および周辺で産卵場所を探していたが調査海域では産卵・放精せずに移出し、2尾

は調査海域内で産卵・放精していたと考えられた。

### 第4章 夏季から冬季にかけての経験水温・深度および離底行動の観測

マコガレイ成魚30個体に水温・深度ロガーを装着し、2017年7月3日に周防灘姫島地先で放流して2個体から12-1月までのデータを得た。高水温となる9月の2個体の経験水温の最頻値は24-25℃(53.9-57.6%)、経験深度の最頻値は0-5m(44.3-73.9%)であった。最高経験水温は27℃に達したが26℃以上の頻度は3.9-4.5%と低かった。よって、天然海域では26℃未満の水温帯で生息可能であると考えられた。また、深度データからは離底行動が観測され、連続した離底行動後に生息水深、生息水温、分布域等が変化したことから、離底行動は移動に関連していたと考えられた。

### 第5章 稚魚の着底期、成長および生息環境

国東半島沿岸の周防灘および別府湾海域において、2018年4月から6月にかけてマコガレイ稚魚を月に1度採集し、着底期、成長、生息環境を調査した。耳石の微細構造の解析により、両海域ともに着底期の範囲は1月から3月にかけてであり、ピークは2月中旬であり、着底から51-60日齢の成長速度は周防灘で $0.42 \pm 0.11$ mm/day、守江湾で $0.38 \pm 0.11$ mm/dayと推測された。経験水温と耳石輪紋幅の関係から、着底から60日齢までの成長は8.5℃以上で良くなると推定された。両海域では4月から6月にかけて稚魚密度が低下したが、6月は稚魚の至適水温の20℃を上回る定点においても分布が確認された。5-6月の底生生物の現存量と稚魚密度には強い正の相関が認められた。よって、稚魚の一部は高水温下においても摂餌目的で生育場に留まっていたと考えられた。

### 第6章 総合考察

マコガレイは産卵期に岩石が点在するシルト・クレイ帯-極粗砂帯に滞留し、粗砂帯に卵を産み落とすことから、産卵場造成にはこのような海底構造が必要である。周防灘では産卵期に成魚が広域に移動することから、漁獲情報をもとに推定産卵場をマッピングし、産卵場の保全・造成および産卵魚の保護を広域に行う必要がある。成魚および稚魚は国東半島沿岸で適水温を上回る海域で生息していたことから(成魚は推定分布域)、国東半島沿岸を保全することは夏季の稚魚と成魚の生息域を確保する上で重要であり、夏季の成

魚の漁場造成では26℃以下の浅場で良質な餌場を造ることが重要であると考えられた。稚魚は適水温を上回る海域において底生生物が多い環境で生息していたため、高水温期における種苗放流は餌料環境が良好な海域で行うことが望ましいと考えられた。

## 謝 辞

本研究をまとめるにあたり、主体的にご指導、ご鞭撻を賜りました香川大学農学研究科教授 一見和彦博士、同・多田邦尚博士、愛媛大学農学研究科教授 三浦猛博士に深く感謝の意を表します。また本論文を完成させるにあたりご指導、ご鞭撻を賜りました愛媛大学農学研究科教授 高木基裕博士、高知大学総合人間科学研究科教授 深田陽久博士に厚くお礼申し上げます。

本論文に有益なご助言を下された京都大学フィールド科学教育研究センター特任教授の山下洋博士、同教授の三田村啓理博士、広島大学大学院統合生命科学研究科 准教授の富山毅博士、国立研究開発法人 水産研究・教育機構水産工学研究所の佐藤允昭博士、同機構水産資源研究所グループ長 堀正和博士、同機構水産大学校代表 荒井修亮博士、同機構水産技術研究所の佐藤琢博士、福岡県水産海洋技術センター豊前海研究所の黒川皓平氏、山口県水産研究センター内海研究部の國森拓也氏に心から感謝申し上げます。

当時の大分県農林水産研究指導センター水産研究部の伊藤龍星博士、木村聡一郎氏、日高悦久氏、徳丸泰久氏、畔地和久氏、金澤健氏、白樫真氏、中尾拓貴氏、前田真梨子氏、濱田真悠子氏、福田穰博士、研究補助員の土谷園子氏、本田留美氏、木村なほみ氏は本研究の多くの野外調査や様々なサポートに携わってくださりました。また、大分県農林水産研究指導センターの東馬場大氏は博士課程進学にあたり、様々なサポートをしてくださいました。これらの方々に深くお礼申し上げます。

香川県水産試験場の山本昌幸博士は調査で使用する採泥器を貸してくださいました。株式会社東京久栄の帯津直彦氏、深瀬一之氏、株式会社シャトー海洋調査の青木智也氏、大分県漁業協同組合香々地支店の松原伸一氏、小串則夫氏をはじめとする組合員の皆様、同杵築支店の中根哲哉氏をはじめとする組合員の皆様は野外調査に携わってくださいました。大分県、福岡県、山口県の漁業協同組合の職員の方々には様々な調査の事務手続きにご協力頂きました。大分県、福岡県、山口県の漁業者の方々にはマコガレイの再捕にご協力頂きました。福岡県水産海洋技術センター豊前海研究所、山口県水産研究センター内海研究部の職員の方々には浅海定線調査のデータを提供してくださいました。北海道立総合研究機構水産研究本部栽培試験場の城幹昌博士と職員の皆様は長期に渡る研修を受け入れ

てくださいました。本研究は水産業再生プロジェクト「生態系ネットワークの修復による持続的な沿岸漁業生産技術の開発」および水産基盤整備調査委託事業「広域漁場整備実証調査」の成果の一部であり、国立研究開発法人 水産研究・教育機構水産工学研究所の桑原久実博士、南部亮元博士をはじめとする関係者のご協力がなければ研究を遂行することができませんでした。これらの方々に厚くお礼申し上げます。

最後に、私の論文執筆を応援してくださいました家族に心から感謝申し上げます。

## 引用文献

- 1) 阿部 孝佑, 後藤 友明. 2017年と2018年におけるマコガレイ当歳魚の分布と成長. 東北底魚研究 2020;40:23-29.
- 2) 有江康章, 石田雅俊. 福岡県豊前海産マコガレイの資源生物学的研究—II 成熟について. 福岡県豊前水産試験場研究業務報告 1989;2:39-44.
- 3) Bégout Anras ML, Cove's D, Dutto G, Laffargue P, Lagarde`re F. Tagging juvenile seabass and sole with telemetry transmitters: medium-term effects on growth. *ICES J.Mar.Sci.* 2003;60:1328-1334.
- 4) Blott SJ, Pye K. Gradistat: A grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surf Process* 2001;26:1237-1248.
- 5) Campana SE. How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Can.J.Fish.Aquat. Sci.* 1990;47:2219-2227.
- 6) Cooke SJ, Hinch S, Lucas MC, Lutcavage M. Biotelemetry and biologging. In: Fisheries Techniques Third Edition (eds. A. Zale, D. Parrish & T. Sutton). *Am.Fish.S.* 2012;819-881.
- 7) DeCelles GR, Cadrin SX. Movement patterns of winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) in the southern Gulf of Maine: observations with the use of passive acoustic telemetry. *Fish. Bull.* 2010;108:408-419.
- 8) Fairchild EA, Siceloff L, Howell WH, Hoffman B, Armstrong MP. Coastal spawning by winter flounder and a reassessment of Essential Fish Habitat in the Gulf of Maine. *Fish. Res.* 2013;141:118-129.
- 9) 藤 紘和, 多故信良. カレイ類の漁場資源生態調査研究 対称魚種イシガレイ, マコガレイ. 豊前水産試験場研究業務報告 1972;29-50.
- 10) 藤 紘和, 多故信良, 林 功. カレイ類の漁場資源生態調査研究(第II報) 対称魚種: イシガレイ, マコガレイ, 豊前水産試験場研究業務報告 1974;81-108.
- 11) Fukuhara O. Morphological and functional development of larval and juvenile *Limanda yokohamae* (Pisces: *Pleuronectidae*) reared in the laboratory. *Mar.Biol.* 1988;99:271-281.
- 12) 福岡和光. 別府湾北部海域におけるマコガレイの生態に関する研究—II. 大分県浅海漁業試験場調査研究報告 1987;8:12-20.
- 13) 福岡県水産海洋技術センター. 平成29年度福岡県水産海洋技術センター事業報告 2019;6-364.
- 14) Goel M, Khanna P, Kishore J. Understanding survival analysis: Kaplan-Meier estimate. *Int. J.Ayurveda Res.* 2010;1:274-278.
- 15) Hata M, Sugimoto R, Hori M, Tomiyama T, Shoji J. Occurrence, distribution and prey items of juvenile marbled sole *Pseudopleuronectes yokohamae* around a submarine groundwater seepage on a tidal flat in southwestern Japan. *J.Sea. Res.* 2016;111:47-53.
- 16) Higashitani T, Takatsu T, Nakaya M, Joh M, Takahashi T. Maternal effects and larval survival of marbled sole *Pseudopleuronectes yokohamae*. *J.Sea Res.* 2007;58:78-89.
- 17) 平嶋 裕, 福岡和光, 能津純治. マコガレイ *Limanda yokohamae* Guntherの高水温における生息限界について. 大分県水産試験場調査研究報告 1973;8:23-29.
- 18) 廣瀬慶二. 海産魚の成熟と制御. 日本海ブロック試験研究集録, 水産庁日本海区水産研究所 1990;7-11.
- 19) Hunter E, Metcalfe JD, Reynolds JD. Migration route and spawning area fidelity by North Sea plaice. *Proc.R.Soc.London, Ser B.* 2003;270:2097-2103.
- 20) 石井光廣. 東京湾産マコガレイの産卵場の解明 2014. <https://agriknowledge.affrc.go.jp/RN/3010027618>.
- 21) 一色竜也, 片山知史. 東京湾におけるマコガレイの資源状況. 黒潮の資源海洋研究 2011;12:53-55.
- 22) 城 幹昌. フリーウェアを用いた耳石日周輪解析手法の検討(技術報告). 北海道水産試験場研究報告 2019;95:25-32.
- 23) Joh M, Nakaya M, Yoshida N, Takatsu T. Interannual growth differences and growth-selective survival in larvae and juveniles of marbled sole *Pseudopleuronectes yokohamae*. *Mar.Ecol.Prog. Ser.* 2013;494:267-279.
- 24) Joh M, Takatsu T, Nakaya M, Higashitani T, Takahashi T. Otolith microstructure and daily increment validation of marbled sole (*Pseudopleuronectes yokohamae*). *Mar. Biol.* 2005;147:59-69.
- 25) 香川県水産試験場, 岡山県水産試験場, 福岡県豊前



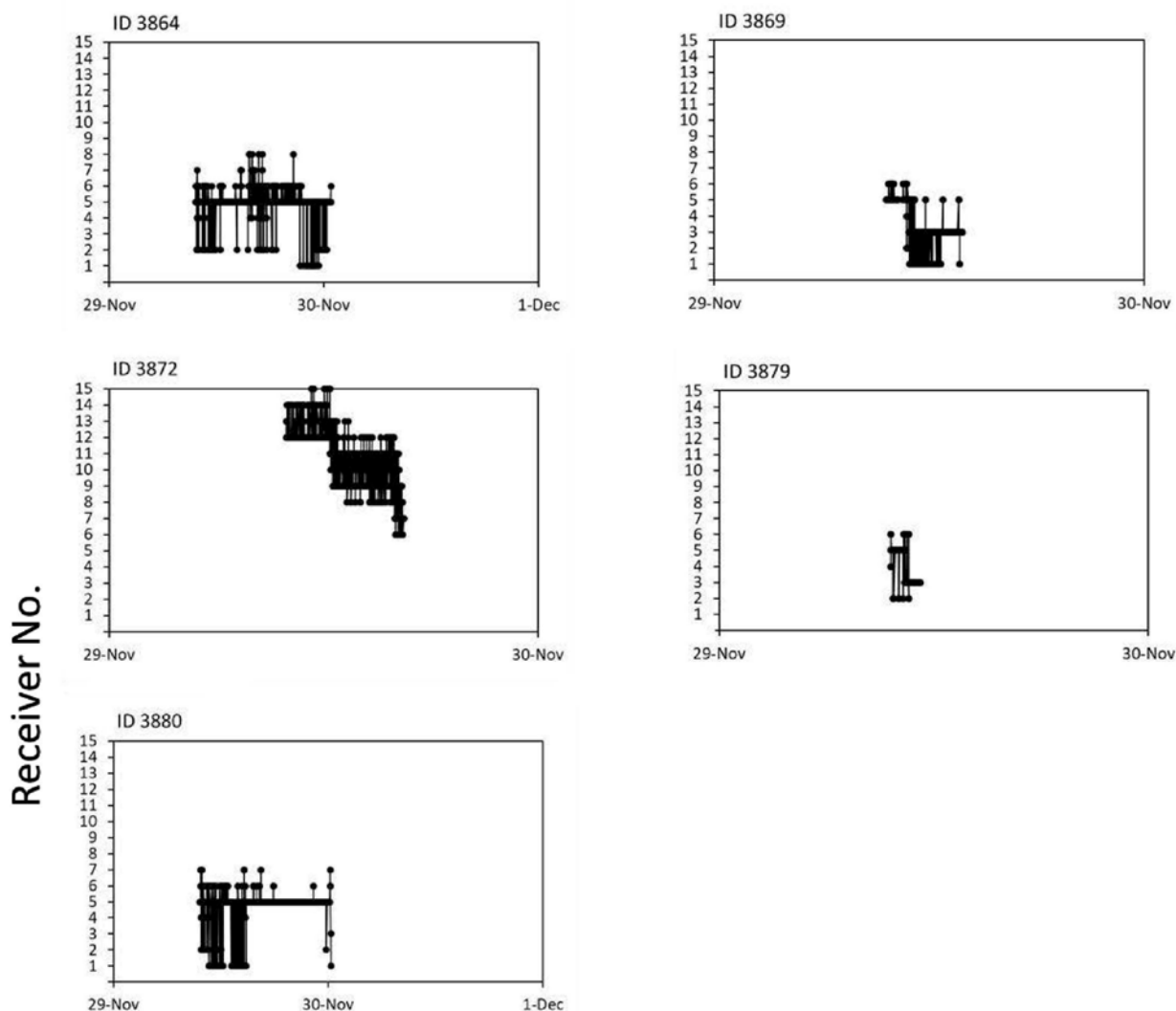
- 水産試験場, 大分県浅海漁業試験場, 山口県内海水産試験場. 昭和46-49年度 瀬戸内海栽培漁業事業魚類放流技術開発調査. カレイ類総括報告書 1975;1-51.
- 26) 上城義信. 別府湾北部海域におけるマコガレイ卵・稚仔とその他の生物種組成. 第18回南西海区ブロック内海漁業研究会報告. 南西海区水産研究所 1986;59-81.
- 27) Kanda Y. Investigation of the freely available easy-to-use software 'EZR' for medical statistics. *Bone Marrow Transplantation* 2013;48:452-458.
- 28) 狩谷貞二, 白旗総一郎. マコガレイ卵巣卵の成熟過程について. 日水誌 1955;21:476-482.
- 29) Kawabe R, Naito Y, Sato K, Miyashita K, Yamashita N. Direct measurement of the swimming speed, tailbeat, and body angle of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *ICES J. Mar. Sci.* 2004;61:1080-1087.
- 30) 菊池喜彦, 小林徳光, 永島 宏, 小林一郎, 児玉純一, 佐藤孝三. 仙台湾におけるマコガレイの分布について. 宮城水試研報 1990;13:30-42.
- 31) 国立研究開発法人水産研究・教育機構 水産工学研究所, 国立研究開発法人水産研究・教育機構 西海区水産研究所, 愛知県, 三重県, 福岡県, 大分県, 山口県, 愛媛県, 株式会社東京久栄, 株式会社日本海洋生物研究所. 平成30年度水産庁水産基盤整備調査委託事業「広域漁場整備実証調査」成果報告書 2019;1-50.
- 32) Kusakabe K, Hata M, Shoji J, Hori M, Tomiyama T. Effects of water temperature on feeding and growth of juvenile marbled flounder *Pseudopleuronectes yokohamae* under laboratory conditions: evaluation by group- and individual-based methods. *Fish. Sci.* 2017;83:215-219.
- 33) 正木康昭, 伊東 弘, 上城義信, 横松芳治, 小川 浩, 山口義昭, 東海 正. 周防灘産マコガレイの成熟と産卵期. 日水誌 1987;53:1181-1190.
- 34) 松浦修平. イシガレイおよびマコガレイの産卵に関する実験的研究. 文部省特定研究, 内海性海域における生物群集の生産の動態に関する研究-43年度研究実績報告 1969;38-45.
- 35) Metcalfe JD, Arnold GP, Webb PW. The energetics of selective tidal stream transport: an analysis for plaice tracked in the southern North Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 1990;70:149-162.
- 36) Mitamura H, Arai N, Hori M, Uchida K, Kajiyama M, Ishii M. Occurrence of a temperate coastal flatfish, the marbled flounder *Pseudopleuronectes yokohamae*, at high water temperatures in a shallow bay in summer detected by acoustic telemetry. *Fish. Sci.* 2020;86:77-85.
- 37) 南 卓志. マコガレイの初期生活史. 日水誌 1981;47:1411-1419.
- 38) 南 卓志. 異体類の初期生活史III 卵の形質. 海洋と生物 1984;30:46-49.
- 39) Minami T, Tanaka M. Life history cycles in flatfish from the Northwestern Pacific, with particular reference to their early life histories. *Neth. J. Sea. Res.* 1992;29:35-48.
- 40) 宮澤博久. 大分県姫島の沿岸漁業における共同体基盤型管理 - 沖建網漁業の漁場規制を事例として -. 人文地理 2005;57:64-79
- 41) 宮城県水産試験場, 山口県内海水産試験場, 大分県浅海漁業試験場. 昭和56年度放流技術開発事業(マコガレイ)総合報告書 1982;山20-22.
- 42) 睦谷一馬. 人工飼育におけるマコガレイ仔稚魚の成長と変態について. 水産増殖 1988;36:27-32.
- 43) 鍋島靖信, 日下部敬之, 大美博昭. 複数漁業種共同管理調査 2) マコガレイ産卵場調査 3) マコガレイ卵の被泥影響実験(予備調査). 平成10年度大阪府立水産試験場事業報告 2000;132-138.
- 44) 中坊徹次. 日本産魚類検索-全種の同定-. 東海大学出版会, 東京 1993; p. 1183.
- 45) 野田 誠, 行平真也. 別府湾における表層水温と塩分の長期変動. 大分県農林水産研究指導センター研究報告 2013;3:7-11.
- 46) 日本海洋学会沿岸海洋研究部会. 日本全国沿岸海洋誌. 東海大学出版会, 東京 1985;607-722.
- 47) 農林水産省農林水産技術会議事務局, 国立研究開発法人水産研究教育機構. カレイ類の生態系ネットワーク修復による資源回復に向けたガイドライン 2020;1-31.
- 48) 大分県, アジア航測株式会社. 平成5年度 委託第5号 豊前海地区広域型増殖場造成事業調査委託報告書 1996;64-69.
- 49) 大分県農林水産研究指導センター水産研究部. 平成29年度大分県農林水産研究指導センター水産研究部事業報告 2019;1-336.
- 50) 大分県農林統計協会. 平成17年大分県漁業の動き. 大分 2007;1-128.

- 51) 大分農林統計協会. 平成18年大分県漁業の動き. 大分 2008;1-162.
- 52) 大分農林統計協会. おさかなWATCHおおいだー大分県の海面漁業地域別累年統計書—(平成6年-16年). 大分 2006;1-135.
- 53) 大分県浅海漁業試験場. 昭和46・47年度大分県浅海漁業試験場事業報告 1974;37-59.
- 54) 大分県浅海漁業試験場. 昭和49年度瀬戸内海栽培漁業事業魚類放流技術開発調査報告書(カレイ・マガイ) 1975;1-17.
- 55) 大分県浅海漁業試験場, 山口県内海水産試験場, 山口県内海栽培漁業センター. 放流技術開発事業(マコガレイ)総合報告書 1985;総4-9.
- 56) Pereira JJ, Goldberg R, Ziskowski J, Berrien PL, Morse WW, Johnson DL. Essential Fish Habitat Source Document: Winter Flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, Life History and Habitat Characteristics. NOAA Technical Memorandum NMFS-NE-138 1999;1-39.
- 57) Pravatiner JH. Estuarine habitat and behavior of winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*): an approach using acoustic telemetry in Barnegat Bay, NJ, USA. *The State University of New Jersey* 2010;1-83.  
<https://rucore.libraries.rutgers.edu/rutgers-lib/30379/PDF/1/play/>
- 58) Robert D, Castonguay M, Fortier L. Effects of preferred prey density and temperature on feeding success and recent growth in larval mackerel of the southern Gulf of St. Lawrence. *Mar.Ecol.Prog.Ser.*2009;377:227-237.
- 59) Sato M, Kitanishi S, Ishii M, Hamaguchi M, Kikuchi K, Hori M. Genetic structure and demographic connectivity of marbled flounder (*Pseudopleuronectes yokohamae*) populations of Tokyo Bay. *J.Sea.Res.*2018;142:79-90.
- 60) 佐藤孝三, 小林一郎, 菊池喜彦. 礁近傍におけるカレイ類の蝸集機構. 宮城水試研報 1990;13:21-29.
- 61) 佐藤羊三郎. マコガレイ (日出シロシタガレイ) の水槽内自然産卵について. 水産増殖 1971;19:183-186.
- 62) 佐藤羊三郎. マコガレイ (日出シロシタガレイ) の水槽内自然産卵生態について—II. 水産増殖 1975;23:33-35.
- 63) 関根雅彦, 上浦慎太郎, 山本義男, 濱田悦之, 浮田正夫. 沿岸開発にともなう貧酸素水塊発生がマコガレイの挙動に与える影響の実験的研究. 環境工学研究論文集 1997;34:239-247.
- 64) 社団法人全国豊かな海づくり推進協会. 主要対象生物の発育段階の生態的知見の収集・整理 (平成18年度水産基盤整備調査委託事業報告書). 水産庁, 東京 2006.
- 65) 柴田玲奈, 武智昭彦, 福永辰廣, 新田 朗. 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 2009;73:67-79.
- 66) 清水昭男. 魚類の生殖周期と水温等環境条件との関係. 水産総合研究センター研究報告 2006;別冊4:1-12.
- 67) 清水孝昭, 成田公義, 渡辺昭生, 平田伸治. 干潟浅海域再生技術開発事業 (生態系ネットワーク修復による持続的な沿岸漁業生産技術の開発)—I カレイ類生態系修復試験. 平成26年度愛媛県農林水産研究所水産研究センター事業報告 2016;114-116.
- 68) Shoji J, Mitamura H, Ichikawa K, Kinoshita H, Arai N. Increase in predation risk and trophic level induced by nocturnal visits of piscivorous fishes in a temperate seagrass bed. *Scientific Reports* 7 2017; Article number:3895
- 69) Smith F. Understanding HPE in the VEMCO Positioning System (VPS). Director of Data Analysis, VEMCO 2013;1-31.  
<http://www.oceans-research.com/wp-content/uploads/2016/09/understanding-hpe-vps.pdf>
- 70) Solmundsson J, Karlsson H, Palsson J. Sexual differences in spawning behaviour and catchability of plaice (*Pleuronectes platessa*) west of Iceland. *Fish.Res.*2003;61:57-71.
- 71) 多田邦尚. 浅海域の生物生産環境. 学術の動向, 公益財団法人 日本学術協力財団, 東京 2008;24-29.
- 72) 水産庁 増殖推進部, 国立研究開発法人 水産研究・教育機構, 公益社団法人 全国豊かな海づくり推進協会. 令和元年度栽培漁業用種苗等生産・入手・放流実績(全国)—資料編—2021;1-391.
- 73) Takagi J, Ichikawa K, Arai N, Miyamoto Y, Uchida K, Shoji J, Mitamura H. Simultaneous observation of intermittent locomotion of multiple fish by fine-scale spatiotemporal three-dimensional positioning. *PLOS ONE*13: e0201029
- 74) 高橋清孝, 尾形政美, 雁部聡明, 佐伯光広. 仙台湾におけるマコガレイの親魚の保護による資源管理.

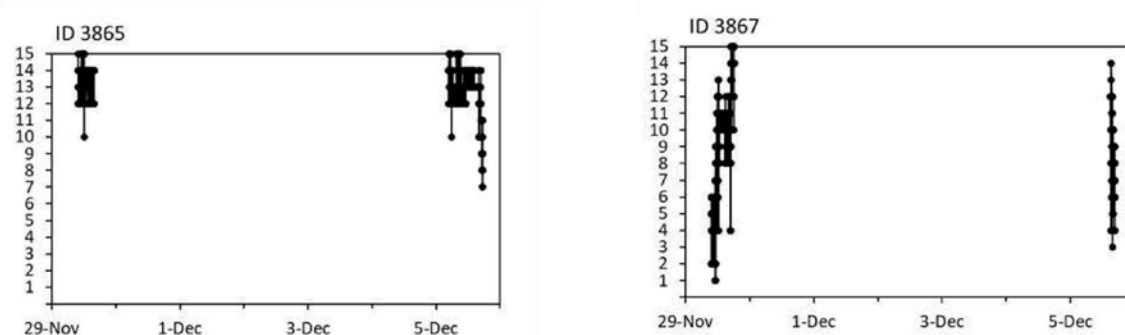
- 宮城県水産試験場研究報告 2006;6:21-26.
- 75) 高橋清孝. マコガレイの資源管理調査から. 水産海洋研究 2008;72:62-66.
- 76) 高橋豊美, 齊藤重男, 前田辰昭, 木村 大. 陸奥湾におけるマガレイとマコガレイ成魚の生活年周期. 日水誌 1983;49:663-670.
- 77) 高橋豊美, 富永 修, 前田辰昭. マガレイおよびマコガレイの摂餌と生存に及ぼす水温の影響. 日水誌 1987;53:1905-1911.
- 78) 高橋豊美, 富永武治, 前田辰昭, 上野元一. マガレイおよびマコガレイの摂餌日周期について. 日水誌 1982;48:1257-1264.
- 79) 反田 實. 兵庫県瀬戸内海におけるマコガレイの生態と漁業に関する研究. 兵庫県立農林水産技術総合センター研究報告 2008;40:1-96.
- 80) 反田 實, 長井隆一. 播磨灘北部海域におけるマコガレイの産卵場. 水産海洋研究 2007;71:29-37.
- 81) 反田 實, 中村行延, 岡本繁好. 播磨灘・大阪湾産マコガレイの成熟と産卵期およびそれら繁殖特性の調査年代間における比較. 水産海洋研究 2008;72:273-281.
- 82) 樽谷賢治. 瀬戸内海の環境30年間の変化—水産の環境モニタリング” 浅海定線観測調査” のとりまとめ—. 日本ベントス学会誌 2007;62:52-56.
- 83) 田染博章, 福岡和光, 石川佑司. 別府湾北部海域におけるマコガレイの生態に関する研究—I 幼稚魚期の分布域と成長. 大分県浅海漁業試験場調査研究報告 1987;8:2-11.
- 84) Thorstad EB, Rikardsen AH, Alp A, Økland F. The Use of Electronic Tags in Fish Research—An Overview of Fish Telemetry Methods. *Turk.J.Fish. Aquat.Sci.* 2013;13:881-896.
- 85) 徳丸泰久, 福田祐一. 広域栽培漁業推進事業(マコガレイ). 平成20年度大分県農林水産研究センター水産試験場事業報告 2010;191-203.
- 86) 富山 昭, 陣之内征龍. カレイ類の標識放流試験. 栽培技研 1974;3:23-30.
- 87) Tomiyama T. Sexual dimorphism in scales of marbled flounder *Pseudopleuronectes yokohamae* (Pleuronectiformes: Pleuronectidae), with comments on the relevance to their spawning behavior. *J.Fish.Biol.* 2013;83:1334-1343.
- 88) 富山 毅. 沿岸性魚類の摂食と成長: ヒラメ・カレイ類を例に. 日水誌 2021;87:221-224.
- 89) Tomiyama T, Kusakabe K, Otsuki N, Yoshida Y, Takahashi S, Hata M, Shoji J, Hori M. Ontogenetic changes in the optimal temperature for growth of juvenile marbled flounder *Pseudopleuronectes yokohamae*. *J.Sea Res.* 2018;141:14-20.
- 90) 辻野耕實, 安部恒之, 日下部敬之. 大阪湾におけるマコガレイの漁業生物学的研究. 大阪府立水産試験場研究報告 1997;10:29-50.
- 91) 辻野 陸. 瀬戸内海におけるマクロベントスの現存量と生産量. 日水誌 2018;84:211-220.
- 92) Wada T, Kamiyama K, Mitamura H, Arai N. Horizontal movement and emigration of juvenile spotted halibut *Verasper variegatus* released in a shallow brackish lagoon: Matsukawa-ura, northeastern Japan, revealed by acoustic telemetry. *Fish. Sci.* 2017;83:573-585.
- 93) 和西昭仁. 山口県周防灘海域における最近30年間の水温変動. 山口県水産研究センター研究報告 2004;2:1-6.
- 94) 山田達夫, 明石英幹. 小豆島北東部海域におけるマコガレイの産卵場. 香川県水産試験場研究報告 2013;14:59-65.
- 95) 山口県水産研究センター. 平成29年度山口県水産研究センター事業報告 2019;1-149.
- 96) 山本孝治. マコガレイの発生に及ぼす水温及塩分の影響に就て. 日水誌 1939;8:102-106.
- 97) 山西良平. かきまぜ法によるメイオベントス抽出の効率. ベントス研連誌 1979;17/18:52-58.
- 98) 矢持 進, 有山啓之, 佐野雅基. 大阪湾奥沿岸域の環境修復—堺泉北港干潟造成予定地周辺の水質・底質ならびに底生動物相とマコガレイの貧酸素に対する応答—. 海の研究 1998;7:293-303.
- 99) Yasuda T, Kawabe R, Takahashi T, Murata H, Kurita Y, Nakatsuka N, Arai N. Habitat shifts in relation to the reproduction of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* revealed by a depth-temperature data logger. *J.Exp.Mar.Biol. Ecol.* 2010;385:50-58.
- 100) Yusa T. Eggs and larvae of flatfishes in the coastal water of Hokkaido—IV Embryonic development of mud dab *Limanda yokohamae* Günther. *Bull.Tohoku Reg.Fish.Res.Lab.* 1960;17:15-30.

付 録

Type (A)

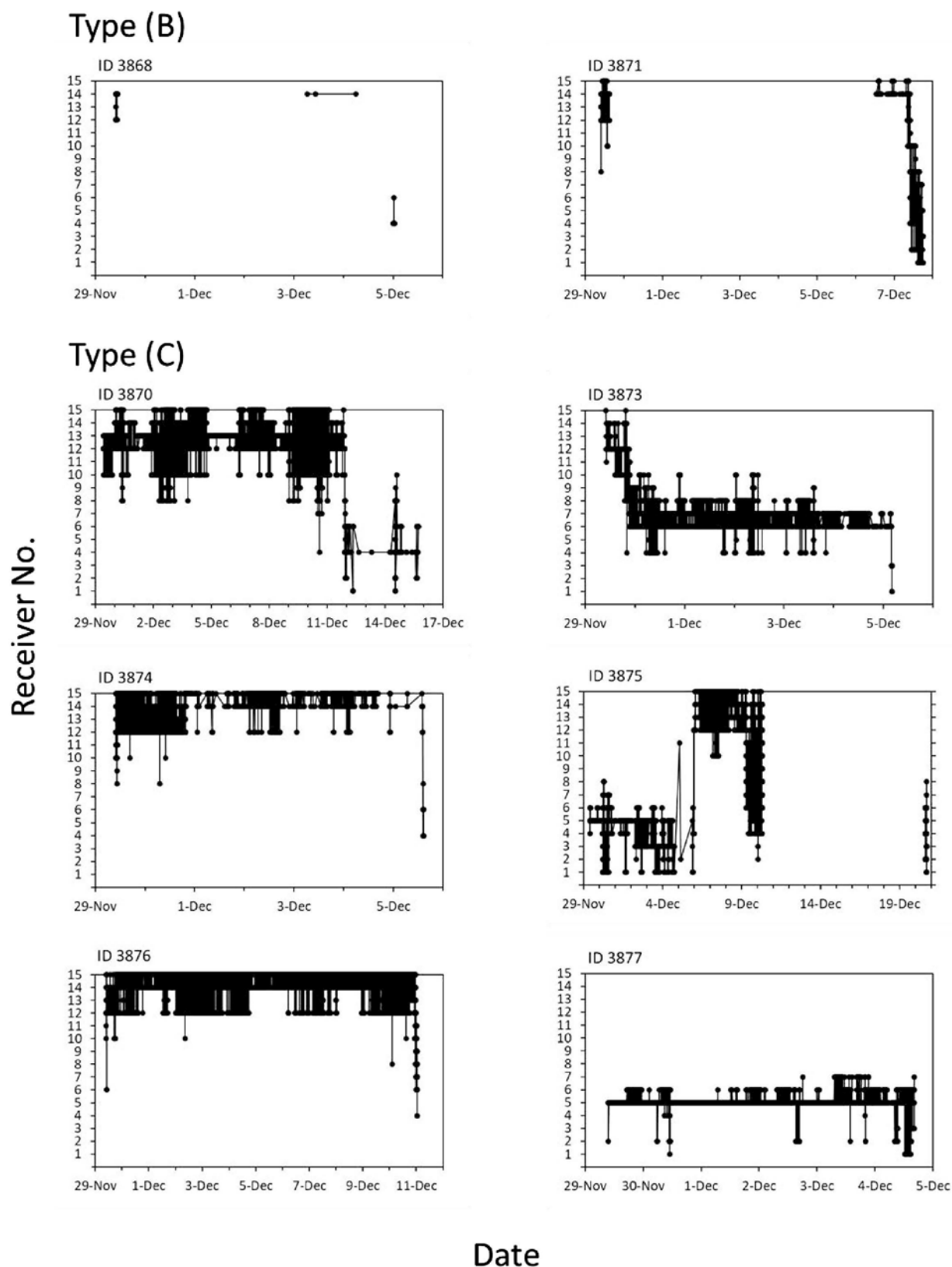


Type (B)



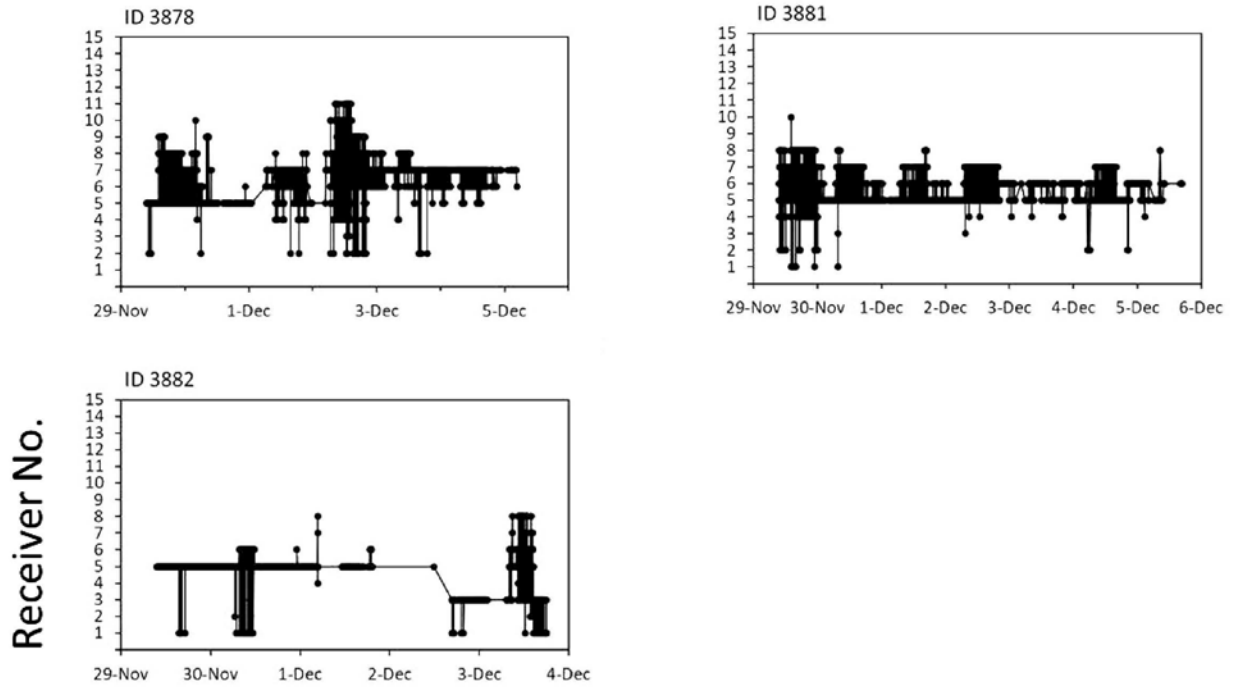
Date

付録図1 マコガレイ全個体の行動パターン。黒点は受信が確認された受信機番号および日時を示す。受信機番号および位置は図11bに対応する。調査個体の概要は表3に示す。

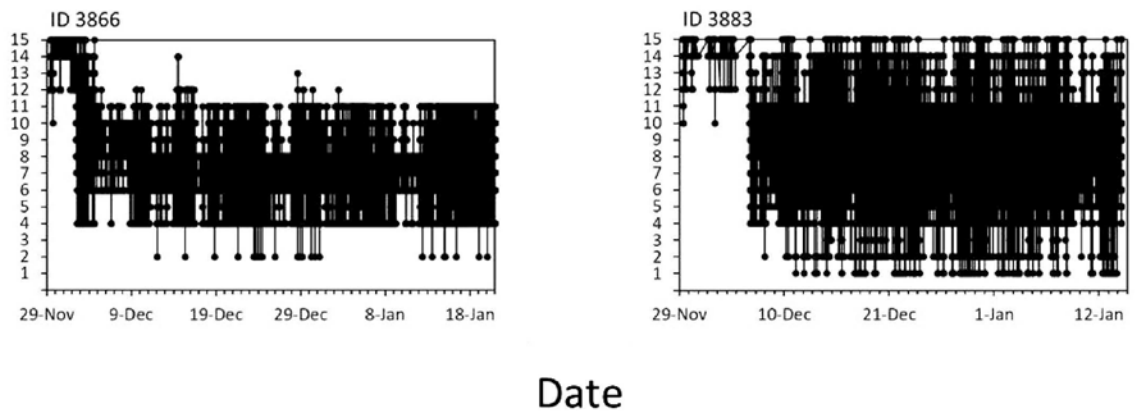


付録図1 (続き)

### Type (C)



### Type (D)



付録図1 (続き)

---

書名 大分県農林水産研究指導センター研究報告 第8号  
出版者名 大分県農林水産研究指導センター  
編集者 編集委員長 加藤典臣  
編集委員 上田顕秀、甲斐伸一郎、檜原稔、松成茂、安高康幸  
亀井淳介、有馬忍、伊藤龍星、木村聡一郎  
発行年月日 令和5年3月27日  
住所 〒879-7111 大分県豊後大野市三重町赤嶺2328-8  
連絡先 TEL 0974-28-2074 FAX 0974-28-2052  
e-mail : a15082@pref.oita.lg.jp  
印刷所 いづみ印刷株式会社

---