

学 位 論 文 題 名

Ecology of immature octopus, *Enteroctopus dofleini*:
Growth, Movement and Behaviour

（ミズダコ亜成体の成長，移動および行動に関する生態学的研究）

学位論文内容の要旨

目 的

ミズダコ, *Enteroctopus dofleini* (Wülker, 1910)は、北日本周辺、オホーツク海、アリューシャン列島、アラスカ湾からカリフォルニア州の沿岸に至る亜寒帯陸棚域（水深 200m）から水深 1m の潮間帯まで広く生息している。本種は、タコ類の中でも最大 30kg まで成長し、その寿命も 4-5 年と長い。特に、成長期に相当するミズダコ亜成体と成体（約 5-20kg）は、北日本では主要な漁業対象種となっている。本種のふ化後の幼生は、浮遊生活後に着底し、その後は若体期、亜成体期、成体期を通して季節的な深淺移動や陸棚に沿った回遊が報告されている。

本研究の対象海域とした南茅部町臼尻沿岸の平均的な年間水温は、1~21℃で、ミズダコ亜成体は 5~12℃の水温の春と晩秋に出現し、タコ箱漁などで漁獲されている。しかし、高水温の夏と低水温の冬には、より深層の陸棚域へと移動すると考えられている。このような沿岸へのミズダコの出現時期の季節変化も、夏季の沿岸水温の上昇と津軽暖流水の湾内への流入、冬季の季節風による冷却と低温・低塩分な親潮の接岸と関連する可能性がある。つまり、沿岸水温の季節変化が、ミズダコの半年毎の沿岸—陸棚深層間の移動パターンを促している可能性が高い。しかしながら、環境水温の変化に応答した沿岸生活期のミズダコ亜成体の成長や、移動・行動特性は不明である。

一般に、タコ類では、適水温範囲の中でより高温ほど成長率が上がり、早期成熟、短寿命となることが知られている。しかしながら、ミズダコのように、半年毎の深淺移動に対する水温の役割を調べるためには、最も効率良く成長できて、索餌活動などが活発となる水温条件などを明らかにする必要がある。

そこで本研究では、北海道南部におけるミズダコ亜成体の水温と代謝、成長、行動との関係を、飼育実験とフィールド調査により調べ、最も適した成長と行動が可能な

水温環境などを明らかにすることを目的とした。具体的には、亜成体期における形態的变化、水温変化に伴う摂餌・成長関係と酸素消費量の変化、長期飼育による幼体期からの成長過程と、それに基づく最大成長と寿命の推定、異なる水温条件下で亜成体期の複数個体を同時飼育した場合の行動、さらに、南茅部町臼尻沿岸において、発信器を装着したミズダコ亜成体の日周行動を追跡して、解析した。

なお、各研究項目の材料と方法は多岐にわたるため、研究課題ごとに概要を記した。飼育実験は、2001-2003 年の 3 年間、北大フィールド科学センター臼尻水産実験所内の各種水槽などを用いて行った。

結 果 と 考 察

1. 亜成体期のミズダコの形態的特徴

本研究の前提として、道南沿岸で漁獲されるタコが、ミズダコ亜成体であることを確認する必要がある。そこで、沿岸で採集された 0.1-15kg のタコの形態を精査し、成熟個体との比較を行った。その結果、成体と亜成体に共通する特徴は、外套膜背面のいぼ状の縦じま、第 1, 2 腕が第 3, 4 腕より短くオスでは交接腕が短いこと、漏斗器に幅広い W 字形の模様があること、第 1-2 腕と第 3-4 腕の傘膜 (web) は第 2-3 腕より短いことであった。また、亜成体固有の特徴として、体表面が明るく、頭部と外套背面に斑点があること、体サイズに対する眼球の大きさが成体よりも大きいことが明らかとなった。

2. ミズダコ幼体・亜成体の水温と酸素消費量、摂餌・成長関係

成長効率に最適な水温条件を明らかにする目的で、南茅部町沿岸で潜水およびタコ箱漁で採捕されたミズダコ亜成体を飼育して、異なる水温下での酸素消費量、摂餌・成長関係を調べた。酸素消費量の測定は、3-13℃の範囲で、絶食させた 5g から 5kg のミズダコを円柱形チャンバーに収容し、暗条件・流水式で行った。餌の量と種類を変えた成長効率の比較実験は、2-4kg の亜成体を用いて、平均水温 9.5℃で、給餌は 3 日間隔（毎日摂餌しないため）とし、1 回あたりの摂餌量を体重当たり 3%（正常）と 4.5%（過剰）として複合の餌（サンマ+スルメイカ+イソガニの肉）を与える実験、および 1 回の摂餌量を 3%として、餌の種類をスルメイカ外套とサンマ切り身のみを与える 4 通りの実験を行った。次に、異なる水温（7, 9.5, 12℃）下で、1 回 3%/体重の前述と同じ複合餌を与える実験を行った。なお、餌と体重増加の関係解析には、乾燥試料のカロリー価を熱量計により計測して比較を行った。

以上の実験結果から、100g 体重を境に、それ以下では体重当たりの酸素消費量が有意に高いこと、1kg 以上の亜成体では 12℃で酸素消費量が有意に低下することが明らかとなった。さらに、餌の量と種類を変えた実験、および異なる水温での摂餌・成長実験から、それぞれの条件における餌料転換効率、成長量などを比較した。その結果、3 日に 1 回の摂餌であっても、3%/体重の摂餌量、低脂肪の餌（イカ外套）、および 9.5℃の水温の時に最も効率的な成長をすることが明らかとなった。

次に、5g - 5kg のミズダコの幼体と亜成体を長期飼育し、これらの個体の成長を外挿して、着底幼体から成熟個体までの成長様式を推定した。幼体期には指数関数的に、亜成体期には直線的に成長すると仮定して飼育データをあてはめた結果、幼体の着底生活から成熟まで 2-3 年を要すると推定された。

3. 水槽内での個体ごと、および個体間の行動

異なる水温条件（2, 5, 7℃）下で、1 グループ 4-5 個体（1-5kg）の亜成体を同時飼育して、個体ごとと個体間の行動、空間の利用（個体間距離、縄張りなど）を観察した。これには、前述のレースウェイ水槽を使用し、光周期は 12L:12D、3 日に 1 回の給餌条件で行った。行動観察には、10 日間継続してビデオ録画した映像と直接観察の結果を用いた。

各個体の行動は、体全体を丸めた休息姿勢から、腕と傘膜を広げて相手をその中に包み込む行動など、16 通りの行動パターンに区分できた。水槽内では、各個体がテリトリーを形成し、より大型個体ほど水槽底の大きな空間を占拠した。また、水温が高いほど（特に、5℃から 7℃）、個体ごとの占有空間が広がり、その結果個体間の攻撃行動などの接触回数が増加した。特に、より大型個体ほど、高い水温で縄張り行動（攻撃と空間占有）が増加した。これらのことから、適水温範囲内であっても、水温の上昇は各個体の餌の探索範囲や縄張り行動などを活発化させるため、大型個体ほど順位が高いという階級性が、より強くなると推定された。

4. 沿岸域におけるミズダコ亜成体の日周行動

本研究では、2003 年の 4 月から 6 月の間、臼尻水産実験所近くの沿岸域に、3 つのラジオ・ブイ（Vemco 社）を正三角形（一辺：300m）に、岸から 500m 以内になるように配置し、ロガーを装着した 8 個体のミズダコ亜成体（以下、標識個体と略、体重 3-4kg）の日周行動を追跡した。行動解析は、3 つの受信ブイから送信される発信を実験棟屋上のアンテナで受信し、室内の PC 上で各個体の行動の 2 次元、3 次元解析を行った。

その結果、標識個体は、個体当たりで平均約 250m²のホームレンジ（他個体を排除

して防衛しうる範囲、または索餌などで移動可能な範囲)で活動し、この行動範囲で過ごす時間の42%は、狭い特定の範囲(core area, 平均46m²)にとどまっていた。

また、観察期間全体の17%の時間は、ホームレンジ外であった。これは、ロガー装着後にホームレンジを見つけて定着するまでの時間や、一つ以上のホームレンジを獲得しようとしたためと推定される。しかし、各標識個体ともcore areaを占有し、個体間で空間的に明瞭に離れていた。このことから、core areaが厳密な意味での縄張りとも想定され、他個体との接触を避けている可能性がある。また、潜水観察した標識3個体は、観察範囲内に設置された底刺し網に羅網した魚(ホッケ、カレイなど)を摂餌するという特異な行動を示した。この行動は、非標識個体でも観察されており、ミズダコが漁具に羅網する魚介類を餌として利用する可能性が高いと判断された。

5. まとめ

以上の飼育実験および野外行動観察から、ミズダコ亜成体の年2回の季節的深淺移動は、行動と成長に適した水温範囲(約5-12℃と推定)が沿岸にある場合には、各個体がホームレンジと縄張りを占有して活発な索餌・成長を行うこと、範囲外の高・低水温では、索餌などの活動と成長に効率的な代謝レベルが維持されないために深層へと移動するためと推定された。また、適水温範囲内でも、特定的水温(9.5℃)で成長効率が良いこと、縄張り占有などの行動も5℃よりも7℃で活発であったことから、最も成長と行動に適した水温条件は、さらに限定される可能性がある。

過去数十年間の北海道周辺のミズダコ漁獲量とCUPEは、他の魚介類に比べて比較的安定している。この要因の一つとして、漁具に羅網する魚介類を摂餌できるというミズダコの柔軟で適応性の高い索餌方法を含めた生活史戦略が考えられる。今後、より詳細かつ広範囲な海域でのミズダコの行動研究へと展開して行きたい。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 桜 井 泰 憲
副 査 教 授 高 橋 豊 美
副 査 助 教 授 綿 貫 豊

学 位 論 文 題 名

Ecology of immature octopus, *Enteroctopus dofleini*: Growth, Movement and Behaviour

(ミズダコ亜成体の成長、移動および行動に関する生態学的研究)

ミズダコは、環太平洋の亜寒帯陸棚域（水深 200m）から水深 1m の潮間帯まで広く生息している。本種は、タコ類の中でも最大 30kg まで成長し、その寿命も 4-5 年と長い。特に、成長期に相当するミズダコ亜成体と成体（約 5-20kg）は、北日本では主要な漁業対象種である。本研究の対象海域とした北海道南茅部町臼尻沿岸の平均的な年間水温は、1~21℃で、ミズダコ亜成体は 5~12℃の水温の春と晩秋に出現し、タコ箱漁などで漁獲されている。しかし、高水温の夏と低水温の冬には、より深層の陸棚域へと移動することから、沿岸水温の季節変化がミズダコの半年毎の沿岸—陸棚深層間の移動パターンを促している可能性が高い。しかし、環境水温の変化に応答した沿岸生活期のミズダコ亜成体の成長や、移動・行動特性は不明である。ミズダコの季節的深淺移動に対する水温の影響を調べるためには、効率的な成長と索餌活動などが活発となる水温条件などを明らかにする必要がある。

そこで本研究では、北海道南部におけるミズダコ亜成体の水温と代謝、成長、行動との関係を飼育実験とフィールド調査により調べ、最も適した成長と行動が可能な水温環境などを明らかにすることを目的とした。飼育実験と野外実験は、2001-2003 年の 3 年間、北大フィールド科学センター臼尻水産実験所内の各種飼育水槽、および臼尻沿岸で行った。

1. 亜成体期のミズダコの形態的特徴

本研究で対象としたタコが、ミズダコ亜成体であることを確認するため、沿岸で採集された 0.1-15kg のタコの形態を精査し、成熟個体と比較した。その結果、成体と

亜成体に共通する特徴を特定するとともに、亜成体固有の特徴として、体表面が明るく、頭部と外套背面に斑点があること、体サイズに対する眼球の大きさが成体よりも大きいことが明らかとなった。

2. ミズダコ幼体・亜成体の水温と酸素消費量、摂餌・成長関係

成長効率に最適な水温条件を明らかにする目的で、ミズダコ亜成体を飼育して以下の実験を行った。酸素消費量の測定は、3-13℃の範囲で、絶食させた 5g から 5kg のミズダコを円柱形チャンバーに収容し、暗条件・流水式で行った。餌の量と種類を変えた成長効率の比較実験は、2-4kg の亜成体を用いて、平均水温 9.5℃で、給餌は 3 日間隔とし、複合の餌（サンマ+スルメイカ+イソガニの肉）を 3%/体重（正常）と 4.5%/体重（過剰）、およびスルメイカ外套とサンマ切り身を 3%/体重を与える 4 通りの実験を行った。次に、異なる水温（7, 9.5, 12℃）下で、1 回 3%/体重の複合餌を与える実験を行った。なお、餌と体重増加の関係解析には、乾燥試料のカロリー価を熱量計により計測して比較を行った。

その結果、100g 体重を境に、それ以下では体重当たりの酸素消費量が有意に高く、1kg 以上の亜成体では 12℃で酸素消費量が有意に低下すること、3 日に 1 回の摂餌でも、3%/体重の摂餌量、低脂肪の餌（イカ外套）、および 9.5℃の水温の時に最も効率的な成長をすることが明らかとなった。また、5g - 5kg のミズダコの幼体と亜成体を長期飼育し、着底幼体から成熟個体までの成長様式を推定した結果、成熟までに 2-3 年を要すると推定した。

3. 水槽内での個体ごと、および個体間の行動

異なる水温条件（2, 5, 7℃）下で、1 グループ 4-5 個体（1-5kg）の亜成体を同時飼育して、行動と縄張りなどを観察した。これには、約 15 トン容量のレースウェイ水槽を使用し、光周期は 12L:12D、3 日に 1 回の給餌条件で、10 日間の連続観察を行った。

各個体の行動は、体全体を丸めた休息姿勢から、腕と傘膜を広げて相手をその中に包み込む行動など、16 通りの行動パターンに区分できた。また、水温が高いほど個体間の攻撃などの接触回数が増加した。特に、より大型個体ほど、高い水温で縄張り行動が増加した。これらのことから、適水温範囲内での水温の上昇は各個体の餌の探索範囲や縄張り行動などを活発化させると推定した。

4. 沿岸域におけるミズダコ亜成体の日周行動

2003 年の 4 月から 6 月の間、臼尻水産実験所近くの沿岸域に、3 つのラジオ・ブイ

(Vemco 社) を正三角形状 (一辺: 300m) に配置し, ロガーを装着した 8 個体のミズダコ亜成体 (体重 3-4kg) の日周行動を追跡した。行動解析は, 3 つの受信ブイから送信される発信を実験棟屋上のアンテナで受信し, 室内の PC 上で各個体の行動解析を行った。

その結果, 標識個体は, 個体当たりで平均約 250m² のホームレンジ (索餌などで移動可能な範囲) で活動し, この行動範囲で過ごす時間の 42% は狭い特定の範囲 (core area, 平均 46m²) にとどまり, この範囲は個体間で明瞭に離れていた。このことから, core area が厳密な意味での縄張りとは推定した。また, 潜水観察した標識 3 個体は, 観察範囲内の底刺し網に羅網した魚を摂餌するという特異な行動を示した。この行動は, 非標識個体でも観察されており, ミズダコが漁具に羅網する魚介類を餌として利用する可能性が高いと判断された。

5. まとめ

以上の飼育実験および野外行動観察から, ミズダコ亜成体は, 行動と成長に適した水温範囲 (約 5-12℃ と推定) が沿岸にある場合には, 各個体がホームレンジと縄張りを占有して活発な索餌・成長を行い, 範囲外の高・低水温では, 索餌などの活動と成長に効率的な代謝レベルが維持されないために深層へと移動すると推定した。また, 適水温範囲内でも, 特定的水温 (9.5℃) で成長効率が良く, 縄張り占有などの行動も 5℃ よりも 7℃ で活発なことから, 最も成長と行動に適した水温条件は, さらに限定される可能性がある。北海道周辺のミズダコ漁獲量と CUPE は, 他の魚介類に比べて比較的安定している。この要因の一つとして, 漁具に羅網する魚介類を摂餌できるというミズダコの柔軟で適応性の高い索餌方法を含めた生活史戦略が考えられた。