

博士（水産科学） 城 幹 昌

学位論文題名

函館湾におけるマコガレイ仔稚魚の耳石日周輪を用いた
成長解析と初期生残仮説の検証

学位論文内容の要旨

マコガレイ *Pseudopleuronectes yokohamae* は、函館湾において底建網や刺網の重要な漁獲対象種であり、異体類の中ではヒラメに次いで種苗生産量の多い種である。しかし、本種の資源量変動機構は未詳のままとなっており、この解明には仔稚魚期の生残過程を明らかにする必要がある。函館湾では、これまでに本種の初期生態に関する研究が行われており、小型十脚類エビジャコ *Crangon uritai* によるマコガレイ仔稚魚の被食が確認されている。海産魚類の初期生残を説明する仮説は多数提唱されてきたが、それらのうち成長一被食仮説は、生残の可能性が高い仔稚魚は被食されやすい期間を短期間で切り抜ける個体で、主要な死亡原因は飢餓ではなく被食にあるという考え方に基づくものであり、有力な仮説の一つである。この「成長一被食仮説」を検証するためには、個体ごとの成長履歴の推定が不可欠である。耳石日周輪は、初期生活史研究において孵化日や成長履歴を推定できる有効なツールであるが、これまでにマコガレイ仔稚魚について日周輪解析を行った事例はない。そこで本研究では、「成長一被食仮説」などいくつかの初期生残仮説を検証し、本種の初期生残過程を解明することを目的として、飼育実験による耳石微細輪紋の日周性確認、および固定による体長収縮の程度の調査を行った上で、函館湾で採集されたマコガレイ仔稚魚の耳石日周輪を解析し、孵化日、仔稚魚の日間成長率とそれに影響を与える環境要因、生残したと考えられる個体とそうでない個体との間で成長履歴を比べた。

フォルマリンとエタノールで固定した時の体長収縮率を調べた。5% フォルマリン溶液でマコガレイ仔魚を固定した場合、すべての体長階級（脊索長 NL で $\leq 5\text{mm}$ 、

5.1–7.0mm, >7mm)において有意な体長の収縮がみられ、固定開始後 1.5 年では固定開始後 30 日よりもさらに体長が収縮していた(30 日:3.3–5.2%; 1.5 年: 3.8–6.3%)。一方、90%エタノール溶液では、5mm NL より大きい仔魚では体長収縮は認められず、固定期間による収縮率の違いもみられなかった。また、5mm NL 未満の仔魚の体長収縮もわずかであった(最大 0.3 mm)。従って、90%エタノール固定では、固定後に体長を補正する必要はほとんどないと判断された。

マコガレイ仔魚の耳石微細構造の観察と、輪紋形成の日周性の確認を行った。Sagitta と lapillus の両耳石上には、開口や卵黄吸收完了が起こるときに通常より太い輪紋(inner check)が観察され、飼育実験の結果、この輪紋は函館湾のマコガレイ産卵期の水温に近い 8 °C では孵化後 13 日目に形成された。Sagitta と lapillus ともに inner check より外側には明瞭な輪紋が形成され、この輪紋数と日齢の関係を表す回帰直線の傾きは 1 と有意に異ならないことから(*t* 検定: それぞれ $p=0.28$, $=0.07$)、輪紋は日周輪であることが確認された。従って、函館湾のマコガレイ仔稚魚の日齢は、inner check より外側の輪紋数に 13 を加えることでほぼ推定できる。Sagitta 上には、眼球移動完了前後に 2 次原基が形成され、稚魚期の sagitta は複雑な構造を呈した。一方、lapillus では仔稚魚期を通じて同心円状に輪紋が形成され、耳石の肥厚は sagitta よりも緩やかであり、日周輪解析に適していた。さらに、lapillus 上には眼球移動開始期に通常より太い輪紋(outer check)が形成され、1 本の輪紋幅計測軸上で浮遊期と底生期をわけて日周輪解析ができることがわかった。

2001–2003 年において、推定されたマコガレイ仔稚魚の浮遊期間は最短 27 日間(2002 年)、最長 46 日間(2003 年)であった。また、2001–2003 年のマコガレイ仔稚魚の孵化日中央値には有意差がみられ(クラスカル・ウォリス検定 $p<0.001$)、2002 年は他の年より孵化が早期に偏っていた(2001 年:3 月 21 日, 2002 年:3 月 14 日, 2003 年:3 月 24 日)。2003 年には 3 月下旬に過去 7 年間の最低水温(4.9 °C)を記録したが、これは沿岸親潮系水の流入によるものと判断された。この年 6–8 月に採集された標準体長(SL)15.4 mm より大型の稚魚と 3–5 月に採集された 15.4 mm SL 以下の仔稚魚の間で孵化日組成を比較した結果、2003 年にはこの低水温を経験した仔魚はほとんど死亡していたと判断された。マコガレイ仔魚は水温が 7.5 °C 以下では餌をほとんど捕食できないことから、2003 年の産卵期の前半に生まれた仔魚は、「低水

「温攝餌障害」によってほとんど死亡していたものと判断された。

マコガレイ仔魚期・稚魚期の日間成長率の年変動と環境要因(水温と餌豊度)との関係を調べた。マコガレイ仔魚の日齢と体長の関係は、上に凸の2次曲線で表され、眼球移動期における脊索末端の屈曲・退縮によって、仔魚期末期の日間成長率は負の値となった。体長増加が停止するまでの仔魚期の平均日間成長率は0.20–0.24mm/dであり、高水温年であった2002年において最も高く、変態開始も早かった。着底直後の稚魚(約40–60日齢)の日間成長率は0.04mm/dと低かったが、徐々に増加して102–113日齢では0.45–0.54mm/dと最も高い値を示した。2002年の稚魚期の日間成長率は他の年より低く、仔魚期とは逆の傾向を示したが、その原因是特定できなかった。稚魚の平均逆算体長を時系列にそって並べた結果、2002年では早期の着底開始が主要因となって、他の年より早くにエビジャコによる被食期間を切り抜けていたと考えられた。

浮遊仔魚期において、より体長が大型であった個体、より成長が速かった個体が生残していたのかを検証するために、6–8月に採集された15.4mm SLより大型の稚魚(survivor: SVと略す)と3–5月に採集されたそれらの元個体群(population: PLと略す)との間で、輪紋幅から推定した浮遊仔魚期の逆算体長・日間成長率を比較した。浮遊仔魚期については、SVの逆算体長は2001年のinner check形成後15日と、2003年のinner check形成後5日において、PLの逆算体長よりも有意に大きかった(クラスカル・ウォリス検定: それぞれ、 $p=0.03$, $=0.002$)。また、2003年のinner check形成後5日において、大型の個体のみが生残すると考えられた(bigger-is-better仮説)。また、高齢の雌親が産む大型卵に由来する仔魚は大型であることから(東谷2004)、低水温年には「母系効果仮説」も仔魚の生残に寄与するのかもしれない。

底生期における体長選択的・成長率依存的生残過程の有無を検証するために、SVとPLとの間で輪紋幅から求められた着底以降の逆算体長・日間成長率を比較した。2001–2003年すべての年で、眼球移動期にあたるouter check形成後10日においてはSVの逆算体長はPLよりも有意に小さく、日間成長率はSVの方が体長の退縮率が高く、変態が早く進行していた。従って、outer check形成後10日では「bigger-is-better仮説」は適用されず、成長の速い(退縮が速く進行する)個体が選択的に生残する「成長–被食仮説」が適用されると判断された。Outer check形成後

20日以降では、2002年のouter check形成後20日を除くすべての日齢においてSVの逆算体長はPLよりも大きく、日間成長率はPLよりも高かったことから、稚魚期には成長率に依存した生残過程に加え、大型の個体が選択的に生残していることが考えられた。

以上の結果から、函館湾のマコガレイでは、孵化日選択的な生残過程は低水温の年に限ってみられ、浮遊仔魚期には体長選択的・成長率依存的生残過程は生じにくくと判断された。一方で、底生期の体長選択的・成長率依存的生残過程は浮遊仔魚期とは異なりいずれの年でも観察され、底生期の体長と成長率は、累積生残率を大きく左右する要素であると考えられた。飼育環境下における仔稚魚の行動的特徴からマコガレイにとっては変態期も死亡しやすい時期であることが報告されているが、本研究は成長履歴解析によりこれを野外において実証した。また、マコガレイについて生活段階に応じて生ずる様々な生残・死亡過程の存在が明らかとなった。さらに、本種の成長様式は水温に強く影響を受けることから、生息北限域にあたる函館湾周辺海域では、津軽暖流による熱輸送が本種の再生産を支える重要な要素であると推察された。今後は、天然で採集されたエビジャコの胃から採取されたマコガレイ仔稚魚の耳石と、同時・同所的に生息するマコガレイ仔稚魚の耳石との間で成長履歴を比較することにより、成長率依存的な被食を直接的に実証することが必要である。

学位論文審査の要旨

主査 教授 高橋 豊美

副査 教授 桜井 泰憲

副査 助教授 中谷 敏邦

学位論文題名

函館湾におけるマコガレイ仔稚魚の耳石日周輪を用いた 成長解析と初期生残仮説の検証

函館湾およびその周辺海域においてマコガレイは重要な漁業資源である。しかし、これまで本種仔稚魚について耳石日周輪解析が行われた事例はない。本研究は、飼育実験によりフォルマリン・エタノール固定による体長収縮、および耳石微細輪紋の日周性について調べ、2001年から2003年に函館湾で採集されたマコガレイ仔稚魚の孵化日組成、仔魚期・稚魚期の成長様式、個体ごとの成長履歴（過去の体長と日間成長率）を明らかにした。その上で、本種の初期生残過程を総合的に考察したものである。

本論文において評価される点は次の通りである。

- 1) 仔魚を5%フォルマリン溶液で固定した場合には、体長の収縮が大きい。一方、90%エタノール溶液で固定した場合、脊索長5mm未満の仔魚の体長収縮はわずかであり（最大0.3mm）、脊索長5mmを超える仔魚では体長の収縮は認められなかった。このことから、90%エタノール固定標本については、体長を補正する必要がほとんどないと判断した。
- 2) 飼育実験を行った結果、*sagitta*と*lapillus*両耳石には開口や卵黄吸収完了の時期に通常より太い輪紋（inner check）が形成され、inner checkの外側には日周輪が形成されることを明らかにした。また、函館湾のマコガレイ仔稚魚の日齢は輪紋数に13を加えることで推定できることを示した。さらに、*lapillus*には眼球移動開始期に通常より太い輪紋（outer check）が形成されることから、1本の輪紋幅計測軸上で浮遊生活期と底生生活期に分けて成長履歴解析ができるることを明らかにした。
- 3) 2003年3月下旬に過去7年間の最低水温（4.9°C）が記録されたのは、沿岸親潮系水の流入のためであることを指摘した。野外採集された仔稚魚の孵化日組成を調べた結果、上記の低温な水塊に遭遇した仔魚はほとんど全て死亡していたことを指摘した。マコガレイ仔魚は水温7.5°C以下ではほとんど摂餌できないことが知られており、2003年の産卵期の前半に生まれた仔魚の死亡要因は、「低水温摂餌障害」による飢餓であると推察した。
- 4) 仔魚期の日間成長率には餌密度よりも水温が影響し、高水温で推移した2002年では、2001・2003年と比べて仔魚期の日間成長率が高く、変態の開始も早いことを示

した。また、2001・2003年の稚魚期日間成長率は2002年と比べて高く、両年の稚魚は比較的短期間でエビジャコに被食されにくいサイズに達し、仔稚魚期の累積的な生残率が高くなつた可能性を示唆した。

- 5) 同じ日齢でも成長の良い個体・大型の個体は生残に有利であるとする「成長(-被食)仮説」・「bigger-is-better 仮説」を検証した。浮遊仔魚期の体長選択的・成長率依存的生残過程は2002年においては認められず、浮遊仔魚期において両仮説は年によつては適用されないことを示した。また、眼球移動期では「成長-被食仮説」が、稚魚期では両仮説がいずれの調査年でも適用された。このように、浮遊仔魚期の体長・成長率と生残の関係は生じにくい一方で、底生仔稚魚期の成長(体長・成長率)は本種の初期生残過程において重要な要素であることを指摘した。
- 6) 本種の初期成長様式は水温に強く影響され、低水温は仔稚魚期を通じてその生残に強い影響を与えることが明らかとなつた。生息北限域にあたる函館湾周辺海域では、津軽暖流による熱輸送は本種の再生産を支える重要な要素であることを推察した。

以上の結果は、マコガレイ仔稚魚について初めて耳石日周輪解析を行い、初期生残過程を検討し、本種の加入量変動機構を解明する上で、重要な新知見を提供した点が評価される。よつて審査員一同は、本論文が博士(水産科学)の学位を授与される資格のあるものと判定した。

なお、平成17年2月16日の研究科教授会最終審査において、投票数32票、可とするもの32票で研究科委員全員が合格と判定した。