

博士論文

東シナ海に生息するカンパチ *Seriola dumerili* の
回遊に関する研究

令和4年度

長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科

刀裨和樹

目次

第1章	緒言	1
第1節	ブリ属の分布と進化	2
第2節	東シナ海におけるブリ属	5
第3節	東シナ海におけるカンパチをめぐる諸問題	6
第4節	研究の目的	9
第2章	カンパチの水平方向の生息地利用と移動	14
第1節	背景	14
第2節	材料と方法	15
第1項	行動調査	15
第2項	データの回収・処理	18
第3項	水平位置の推定	19
第4項	生息地利用の解析	20
第5項	海洋データの取得と処理	20
第6項	PCR-RFLP 分析に基づく種判別	21
第3節	結果	23
第1項	データの回収状況	23
第2項	カンパチの水平位置	24
第3項	カンパチの季節移動と海洋環境の関係	26
第4項	外部形態と PCR-RFLP 分析に基づく種判別結果	28
第4節	考察	30
第1項	外部形態と PCR-RFLP 分析に基づく種判別結果	31
第2項	カンパチの移動と滞在	32
第3項	東シナ海におけるカンパチの生息地利用と水産学的な意義	36
第3章	カンパチの鉛直方向の生息地選択と移動	56
第1節	背景	56
第2節	材料と方法	58
第1項	深度と海洋構造の関係	58
第2項	鉛直移動の分類	60
第3項	熱収支モデル	62
第4項	ビデオロガーと3軸加速度ロガーを用いた遊泳行動観察	63
第3節	結果	66
第1項	標識個体の鉛直分布	66
第2項	標識個体の鉛直移動様式	66
第3項	鉛直移動の時空間的変動	68
第4項	鉛直移動に伴う体温変化	70

第5項	ビデオロガーと加速度ロガーによる遊泳行動観察	71
第4節	考察	72
第1項	移動目的に応じた鉛直移動の変化	73
第2項	行動的体温調節	78
第3項	東シナ海におけるカンパチの3次元的な生息地利用	82
第4章	カンパチの産卵行動と東シナ海における産卵場	109
第1節	背景	109
第2節	材料と方法	111
第1項	使用するデータ	111
第2項	月別の経験水温変化の解析	111
第3項	水温上昇刺激の抽出	112
第4項	連続ウェーブレット解析による鉛直移動の周期性の検出	114
第5項	相対エントロピーによる特異的鉛直移動の抽出	115
第3節	結果	116
第1項	経験水温の変化	116
第2項	SETR	116
第3項	鉛直移動の日周性	117
第4項	特異的鉛直遊泳の有無	118
第4節	考察	119
第1項	カンパチの産卵行動の抽出	119
第2項	東シナ海のカンパチの産卵場と産卵期	122
第5章	総合考察	136
第1節	カンパチの回遊環	138
第2節	東シナ海におけるブリ属の交雑	144
第3節	カンパチの回遊と世界的な分布	147
謝辞	155
参考文献	159

第1章 緒言

ブリ属 (*Seriola*) は全世界の熱帯から温帯域に生息する大型の肉食魚であり、それぞれ漁業や養殖で利用されている水産重要種である (Froese & Pauly 2009)。日本人にとっては、「ブリ属御三家」と呼ばれるブリ *S. quinqueradiata*, カンパチ *S. dumerili*, ヒラマサ *S. lalandi* の3種が古くから珍重されており、現在でも日本の海産魚類養殖生産量の57%を占める我が国の水産業にとって重要な魚である (虫明 2019)。また、ブリ属の特徴として非常に大型の種が多く、例えばカンパチは、アジ科の中でも最も大型になる種のひとつであり、最大で全長190 cm、体重80.6 kgの個体が報告されており (Froese & Pauly 2009)、高次捕食者であることから、海洋生態系における影響も大きい。

日本近海に生息するブリ属の生物学的な知識は、ブリについては、成魚の回遊 (井野ら 2008; Furukawa et al. 2020) や、繁殖生態 (山本ら 2007)、増養殖 (虫明 2019)、仔稚魚の生態 (Hasegawa et al. 2017a) など複数の既往知見がある。一方、カンパチについては、増養殖 (e.g. Nakada 2008) や生活史初期の生態 (e.g. Hasegawa et al. 2017a, 2020; 虫明 2019) に関する知見は多いのに対して、成魚の生息地利用を始めとする生活史後期の生態に関する情報はまだまだ少ない。そこで本論文では、カンパチの回遊を解明し、ブリ属の理解をより深める助けとしたい。

第1節 ブリ属の分布と進化

世界で現存するブリ属は9種 (*S. carpenteri*, *S. dumerili*, *S. fasciata*, *S. hippos*, *S. lalandi*, *S. peruana*, *S. quinquerradiata*, *S. rivoliana*, *S. zonata*: Swart et al. 2015) または11種 (前述の *S. lalandi* を *S. lalandi*, *S. aureovittata*, *S. dorsalis* の3種に再分類: Martinez-Takeshita et al. 2015) とされている。このうち、6種 (*S. carpenteri*, *S. dumerili*, *S. fasciata*, *S. peruana*, *S. rivoliana*, *S. zonata*) は熱帯域から亜熱帯域にかけて生息しているのに対して、3種 (*S. hippos*, *S. lalandi*, *S. quinquerradiata*) は高緯度の温帯域に生息している (Froese & Pauly 2009; Fig. 1-1)。現存するブリ属9種の mtDNA の Cytochrome *b* (Cyt*b*) 領域、核DNA の Recombination activating gene 1 (RAG1) 領域と Rhodopsin 領域の配列データを用いた分子系統解析の結果によれば、ブリ属の起源は現在の大西洋の熱帯域にあたるテチス海周辺にあり、その後インド太平洋の熱帯域から温帯種が種分化したと考えられている (Swart et al. 2015)。特に、ブリと、ヒラマサ *S. aureovittata* が日本周辺にのみ分布していることから、わが国周辺海域で過去に熱帯種からの温帯種への種分化が生じたと予想される。興味深いことに、東シナ海では、つい最近になってブリ属の自然種間交雑個体が報告されており、温帯種同士のブリとヒラマサ (Takahashi et al. 2020) や熱帯種同士のカンパチとヒ

レナガカンパチ *S. rivoliana* (刀祢ら 2023) だけでなく、温帯種であるブリと熱帯種であるカンパチの間でも交雑個体が確認されている (Takahashi et al. 2020)。

ブリ属の分布域の広さは種によって様々で、多くの種が限られた海域に分布しているのに対して、ヒラマサ、カンパチ、ヒレナガカンパチは世界的に分布している (Fig. 1-1)。興味深いことに、ヒラマサ、カンパチ、ヒレナガカンパチの分布域も違いが見られ、ヒラマサとヒレナガカンパチは太平洋の東岸に分布するのに対し、それらの海域にカンパチは分布しない (Fig. 1-1)。さらに、ヒラマサ、カンパチ、ヒレナガカンパチはそれぞれ遺伝的に単一の集団を形成しているのではなく、生息する海域間で遺伝的に異なる集団や亜種が存在する (Gold & Richardson 1998; Nugroho et al. 2000; Martinez-Takeshita et al. 2015; Šegvić-Bubić et al. 2016; Araki et al. 2018; Mendoza-Portillo et al. 2020)。例えば、太平洋に生息するヒラマサについて外部形態と mtDNA の制御領域および Cytochrome oxidase subunit I (COI) 領域、核 DNA の RAG2 領域、Enoyl-CoA Hydratase And 3-Hydroxyacyl CoA Dehydrogenase (EHHADH), Ubiquitin Protein Ligase E3A (UBE3A), Mixed Lineage Leukemia (MLL) 領域の塩基配列を比較したところ、太平洋北西部 (*S. aureovittata*), 太平洋北東部 (*S. dorsalis*), 南半球 (*S. lalandi*) の3種に分けられる可能性があると報告されている (Martinez-Takeshita et al.

2015)。ヒレナガカンパチにおいても、mtDNAのCOI領域の塩基配列と核DNAの一塩基多型の比較によって、太平洋東部に生息する個体は他の海域の集団と遺伝的な差が大きく、太平洋東部の集団は他の海域から孤立していることが示唆されている (Mendoza-Portillo et al. 2020)。カンパチも同様にいくつかの遺伝的に異なる集団が報告されていて、アメリカ東部沿岸とメキシコ湾に生息する集団は、mtDNAの制御領域の変異から異なる集団であることが報告されている (Gold & Richardson 1998)。同様に、地中海と東大西洋に生息する個体も、mtDNAのCytb領域と16S-mRNA、およびD-ループ領域の塩基配列からそれぞれ異なる集団であることが報告されている (Šegvić-Bubić et al. 2016)。これら先行研究から、広範囲に生息するカンパチやヒラマサでは遺伝的に差異のあるいくつかの集団が存在しており、集団間を隔離する物理的な障壁が存在すると考えられる。

魚類の種分化や集団間の隔離を理解するためには、回遊環 (Migration loop) と呼ばれる産卵場と生育場を結ぶ環状の回遊経路とその種の生活史を重ね合わせた概念モデル (Tsukamoto & Aoyama 1998; Fig. 1-2) が有用である。一般的に、回遊環は種や集団に特異的で、新しい回遊環が成立することで生殖隔離が起こり種や集団の分化が起きると考えられている (Block et al. 2005; Secor 2015)。そのため、はるか昔に種分化したとされる熱帯種と温帯種の自然種間交

雑個体が近年になって確認されたことは、過去に分離したブリ属の回遊環が近年になって再び重複している可能性を示しており、東シナ海におけるブリ属の現在の回遊環を理解することは自然種間交雑が生じた要因を考えるうえでも重要となるだろう。

第2節 東シナ海におけるブリ属

本研究の調査海域である東シナ海には、ブリ属のうち熱帯種2種(カンパチ、ヒレナガカンパチ)と温帯種2種(ブリ、ヒラマサ)が生息している。先述したように、東シナ海に生息しているブリ属の間ではそれぞれ自然種間交雑個体が確認されている(Takahashi et al. 2020; 刀祢ら 2023)。

特に、温帯種(ブリ)と熱帯種(カンパチ)の自然種間交雑個体がどのようにして出現したのかを知ることは、ブリ属の進化を考える上でも重要な知見となるはずである。なぜなら、東シナ海ではブリとカンパチの産卵場は、両種の仔稚魚の分布が南北に異なることから、それぞれ違う場所に存在してきた(Nakada 2008; Hasegawa et al. 2017a, b)。しかし、自然種間交雑個体が確認されたことから(Takahashi et al. 2020)、近年になって両種の産卵場および産卵期が変化している可能性が強く疑われる。ブリは、1月から6月にかけて東シナ海南部から九州西岸から薩南海域で産卵することが知られている(山本ら 2007;

Sassa et al. 2020; Fig. 1-3)。一方、カンパチは、仔稚魚の分布と耳石の日輪査定から2月から4月にかけて東シナ海南部の陸棚縁辺部に産卵場を形成する可能性が示唆されている (Hasegawa et al. 2020; Fig. 1-3)。しかし、Hasegawa et al. (2020) で示されている産卵場では、これまでに個体の採集等の調査が行われておらず、実データに基づいた検証が必要である。そこで本研究ではカンパチを対象種とし、本種の産卵場の特定を含めた回遊環を明らかにし、本種の回遊生態の理解を深めることを目的とした。

第3節 東シナ海におけるカンパチをめぐる諸問題

カンパチは長きにわたって東シナ海を囲む複数の国で利用されており、日本では近年、養殖での利用が急速に増えている (Nakada 2008)。また日本のカンパチ養殖には主に天然種苗が利用されているが、その天然種苗のほとんどは東シナ海と南シナ海で採捕されている (Nakada 2008)。

東シナ海は、日本、韓国、中国、そして台湾と、複数の国に囲まれている北西太平洋で最も重要な漁場のひとつであり、隣接する国々によって歴史的に利用されてきた (Coll et al. 2008)。そのため、東シナ海に生息する魚類の資源量と多様性は乱獲によって減少している懸念がある (Li & Zhang 2012)。東シナ海におけるカンパチの資源状態は不明かつ不確実であるが、世界的には漁獲量の増

加により乱獲状態にあると評価されている (Turner et al. 2000)。そのため、東シナ海においてもカンパチの保全や管理を行う必要性が高まってきており、日本では 2021 年度より資源評価対象魚種に追加された (水産庁 2022)。

資源評価を効果的に行うためには、資源の変動単位である対象種の集団構造を把握することが重要である (Harrison et al. 2018)。ブリ属は世界的に分布する種であっても、いくつかの集団に分かれることが報告されており (Martinez-Takeshita et al. 2015; Mendoza-Portillo et al. 2020)、カンパチも例外ではない (Gold & Richardson 1998; Šegvić-Bubić et al. 2016)。東シナ海では、東シナ海を南北に縦断する複数地点で採集された仔稚魚 (当歳魚) の mtDNA の D-ループ領域を調べたところ、サンプル間で遺伝的な差異が検出されなかったことから、遺伝的に単一な集団であることが示唆されている (Hasegawa et al. 2020)。一方、東アジア全体で見ると、カンパチには複数の集団が存在することが示唆されている (Nugroho et al. 2000; Araki et al. 2018)。例えば、Nugroho et al. (2000) は、日本で使用されている養殖種苗の mtDNA の D-ループ領域とマイクロサテライト DNA マーカーを調べたところ、ベトナム周辺で捕獲された個体と日本沿岸で捕獲された個体は少なくとも 2 つの遺伝的に異なる集団であることを示した。中国海南諸島沖合と高知県沖合で捕獲された個体間のリシークエンスしたゲノムデータの構造変異を調べた研究では、中国海南諸島沖合に生息

する個体と高知県沖合に生息する個体は遺伝的に異なる集団であると示唆されている (Araki et al. 2018)。これらの研究から、南シナ海と日本周辺では遺伝的に異なる集団が存在すると考えられている。このように、カンパチには近隣の海域間で複数の集団が存在すると考えられるが、集団間の交流がどのようにして阻害され、集団が分化してきたのかは分かっていない。

カンパチの集団隔離が生じる障壁や、ブリとの自然種間交雑個体が起こるメカニズムを解明するためには、本種の回遊環を理解することが重要である。本種の生活史については、稚魚が流れ藻などの浮遊物に付随することによって分散し (Yamasaki et al. 2014; Hasegawa et al. 2017a)、成長とともに流れ藻から離れ中層から底層に生息場所を移行し、人工漁礁や天然の岩礁域といった起伏のある海底構造物に蝟集すること (内田ら 1958; Manooch & Potts 1997) といった、生活史初期の情報はある程度報告されている。一方、成長したカンパチ成魚の生息場所や産卵場がどのような環境に形成されるのか、そもそも生育場と産卵場が異なる場所に存在するのか、そしてカンパチが産卵場所と生育場所の間をどのような経路を利用して、どれ程の時間をかけて移動しているのかといった回遊生態を含む生活史の後半部分における本種の生態は明らかとなっていない。カンパチの生活史の後半部分における生態の多くが未解明な理由は、海洋を広範囲に移動するカンパチを長期間にわたって観察し続けることが難しいこ

とが原因のひとつと考えられる。

近年になって、この問題を解決するために、バイオロギングやバイオテレメトリーを用いたカンパチの行動追跡が行われはじめている (Murie et al. 2011; Jackson et al. 2018)。メキシコ湾の北中部を調査地とする既往知見では、カンパチ成魚は海面には殆ど出現せず、主に人工漁礁や岩礁などに集まることが示されているが (Murie et al. 2011; Jackson et al. 2018), その蝟集メカニズムについては明らかにされていない。また、これまでの既往知見では、記録期間が最長でも1ヶ月程度と短く、本種の生息地が産卵期を含めてどのように季節的に変化するのかといった点は調べられておらず、本種の生息地の成立機構については未だに未解明な点が多い。

第4節 研究の目的

本研究では、世界中の熱帯域に生息するカンパチがどのようにして分布域を広げてきたのかを知るための基盤情報とするために、東シナ海に生息するカンパチの回遊環を含めた回遊生態の理解を深めることを目的とした。

しかし、カンパチの回遊環を理解する以前に、そもそも本種の産卵期を含めた回遊行動に関する情報が非常に不足しているのが現状である。そこで第2章では、東シナ海に生息するカンパチ成魚の冬から夏にかけての期間の水平方向

の移動を調べ、本種の生息地利用と生息地の成立機構の解明を試みた。加えて第3章では、水平方向の移動に伴って変化する海洋環境にあわせてカンパチ成魚の鉛直方向の遊泳行動がどのように変化するのかを調べることで、本種の生息地利用への理解を深めた。第4章では、行動記録計により得られたカンパチ成魚の遊泳行動と本種の生殖生理に関する既存知見を比較することで、産卵場を推定した。最後に第5章では、これら一連の研究成果をまとめて、(1) 東シナ海におけるカンパチの回遊環についてとカンパチの集団構造について、(2) 東シナ海におけるブリ属の交雑の原因について、そして(3) カンパチの回遊と分布域についてそれぞれ考察した。

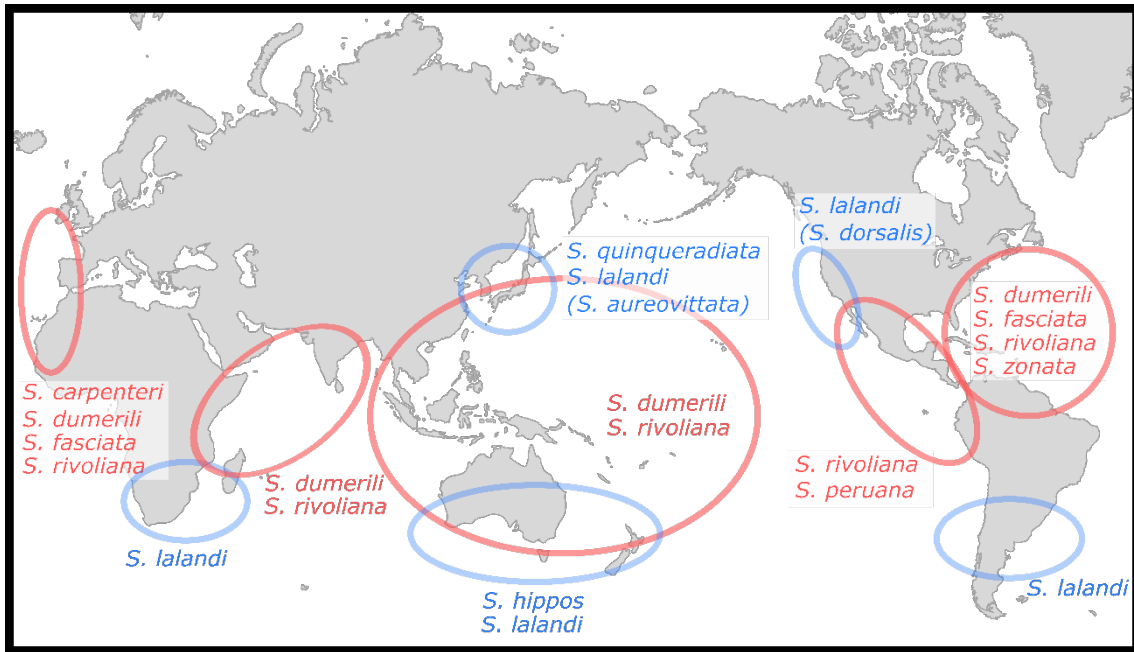


Fig. 1-1 Biogeography of genus *Seriola* based on Froese & Pauly (2009). Blue: temperate *Seriola*, red: tropical *Seriola*.

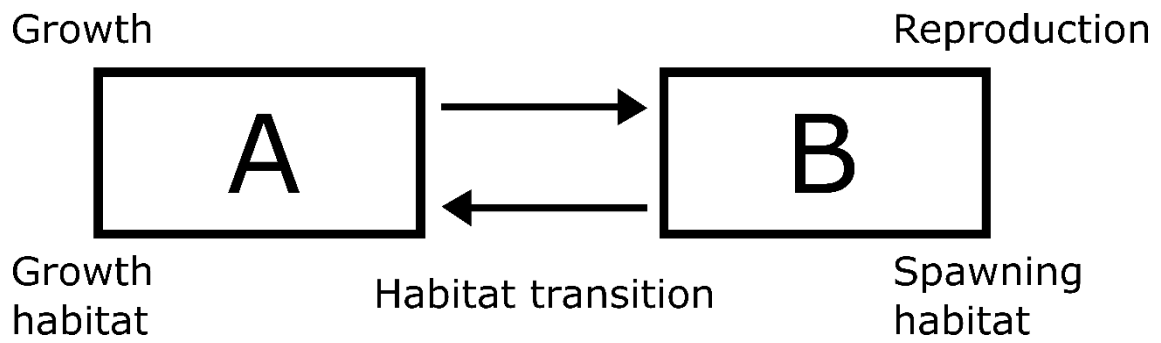


Fig. 1-2 Schematic diagram of Migration loop based on Tsukamoto & Aoyama (1998).

Migration is defined as regular movement between different habitats, and this can be conceptualized as a migration loop of a species or population.

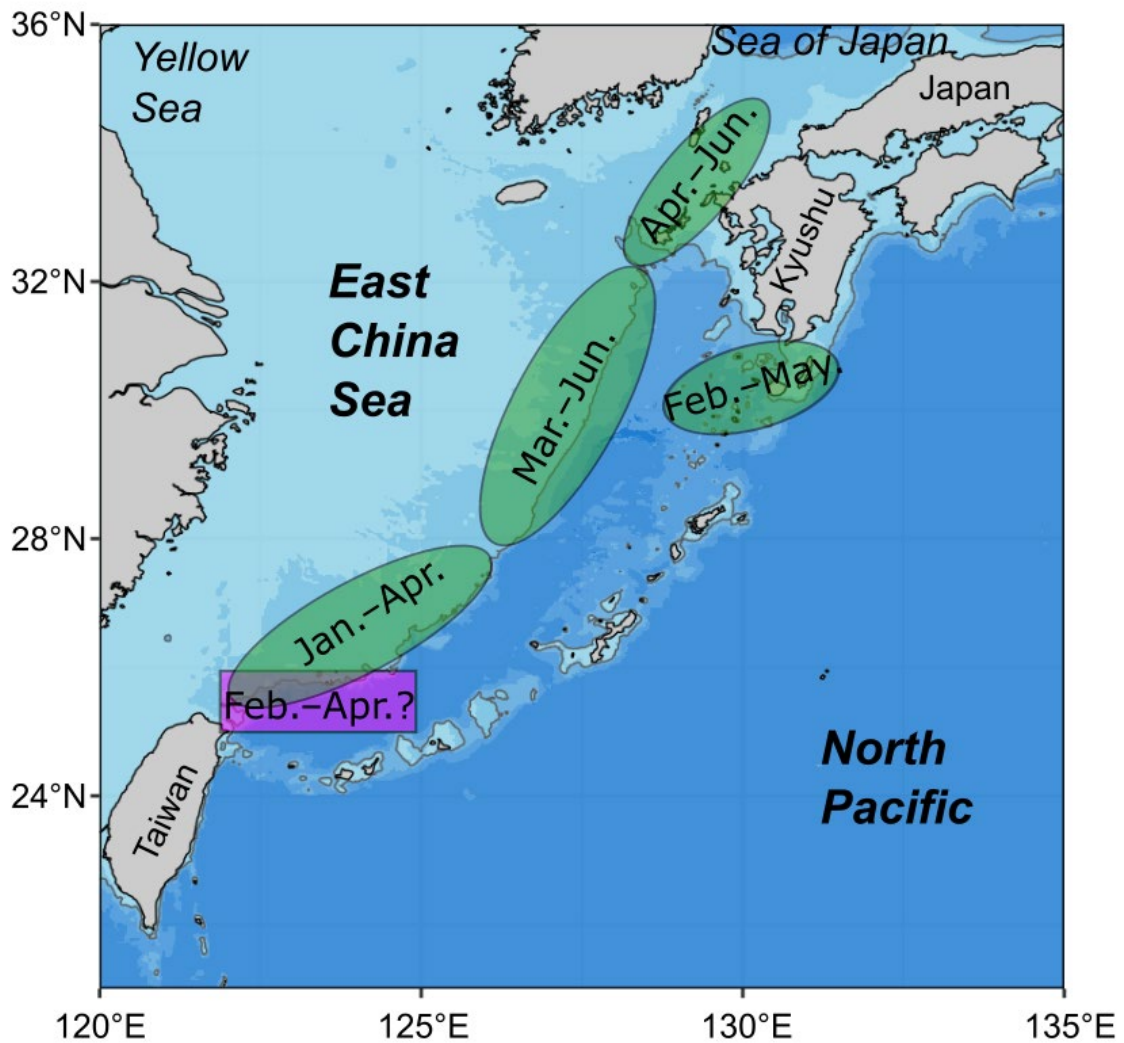


Fig. 1-3 Map of estimated spawning grounds of genus *Seriola* (*S. quinqueradiata* and *S. dumerili*) in the East China Sea. Green: estimated spawning ground of *S. quinqueradiata* based on Yamamoto et al. 2007. Pink: estimated spawning ground of *S. dumerili* based on Hasegawa et al. 2020.

第2章 カンパチの水平方向の生息地利用と移動

第1節 背景

動物は、摂餌や繁殖、捕食者からの逃避といった目的のために、様々な時間スケールで移動する (Nathan et al. 2008; Tsukamoto et al. 2009; Cooke et al. 2022)。海産魚類では、局所的に行われる小規模な移動や、大洋を横断するような広範囲の移動が知られている。また、摂餌の際に数秒単位で生じるような移動から季節変化や生活史の変遷に伴って生じる長期間の移動まで時間スケールの幅も大きい。

生物資源の利用という観点からも、種の移動生態を解明することは、集団構造の理解に必要なだけでなく、資源変動を予測することやそれぞれの集団の生活史を追跡すること、そして資源管理の方法を考える上で不可欠である (Harrison et al. 2018)。例えば、種の産卵場所や産卵回遊経路を理解することは、禁漁区と禁漁期間を定めるための基盤情報となり、産卵親魚の保護の視点からも重要である (Aglen et al. 1999; Roberts et al. 2005; Hunter et al. 2006; Olsen et al. 2012)。

本研究では、東シナ海の異なる国に属する南北の海域 (台湾東部と九州南部) からカンパチを放流し、東シナ海に生息するカンパチの生息地利用と移動を調べた。カンパチ成魚は、目視観察 (Manooch & Potts 1997) や超音波バイオテレ

メトリーによる行動測定 (Jackson et al. 2018) により、海底構造物に蝟集することが報告されている。台湾東部と九州南部はいずれも大陸棚から、各地に点在する海嶺帯や海山、沖合の海溝に至るまで海底地形が非常に複雑で起伏に富んでいる (Fig. 2-1)。さらに、台湾東部と九州南部の海洋環境は黒潮の影響を受けており、時空間的に多様な変化を示す (e.g. 中村 2017)。そのため、台湾東部と九州南部に生息するカンパチの遊泳行動を理解することは、本種の生息地成立機構を理解する上で重要な知見となると考えた。また、行動記録と海域の海洋構造を同時に解析して、カンパチ成魚の生息地選択に及ぼす海底構造ならびに海洋環境の影響について検討した。

第2節 材料と方法

第1項 行動調査

2016年と2017年のそれぞれ11月に台湾南東部沖合 (22.8–23.1°N, 121.4°E; Fig. 2-1B) で、合わせて22個体 (2016年11月: 2個体, 2017年11月: 20個体) のカンパチに行動記録計を装着し放流した。また、2020年9月に鹿児島県三島村竹島沖合 (30.7°N, 130.5°E; Fig. 2-1C) と、2021年9月および2021年11月に鹿児島県十島村口之島沖合 (30.1–30.2°N, 129.7–129.9°E; Fig. 2-1C) で合わせて11個体 (2020年9月: 5個体, 2021年9月: 1個体, 2021年11月: 5個体) に行

動記録計を取り付けて放流した。本研究では放流場所に基づいて、台湾南東部沖合から放流された個体を台湾放流個体、九州南岸から放流された個体を鹿児島放流個体とそれぞれ呼ぶ。

調査にはポップアップサテライトアーカイバルタグ (MiniPAT; 長さ 118mm, 直径 38 mm, 空中重量 61 g; Wildlife Computers Inc.製) またはアーカイバルタグ (TDR-Mk9; 長さ 70mm, 直径 15 mm, 空中重量 30 g; Wildlife Computers Inc.製) のいずれかの行動記録計を個体に装着した。MiniPAT は深度 (測定可能範囲: 0–1700 m; 分解能: 0.5 m; 精度: $\pm 1.0\%$), 経験水温 (測定可能範囲: -40°C から 60°C ; 分解能: 0.05; 精度: $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$), 照度 (測定可能範囲: $5 \times 10^{-12} \text{ W cm}^{-2}$ から $5 \times 10^{-2} \text{ W cm}^{-2}$) を 3 秒または 5 秒間隔で記録し、放流してから一定期間 (133 日から 270 日) を経過した後に魚体から切り離されて浮上するように設定した (Table 2-1)。MiniPAT を国内で使用するためには、無線局免許の申請を必要とする。そこで本研究を開始する前に、代行業者 ((株) キュービック・アイ) を通じて総務省九州総合通信局へ無線局免許申請を行い、無線局免許状を取得した。TDR-Mk9 は深度 (測定可能範囲: 0–1700 m; 分解能: 0.5 m; 精度: $\pm 1.0\%$) を 1 秒ごと、経験水温および腹腔内温度 (測定可能範囲: -40°C から 60°C ; 分解能: 0.05; 精度: $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$) を 5 秒ごと、照度 (測定可能範囲: $5 \times 10^{-12} \text{ W cm}^{-2}$ から $5 \times 10^{-2} \text{ W cm}^{-2}$) を 30 秒ごとに記録するように設定した。

個体への行動記録計の装着と放流を以下の手順で行った。まず、それぞれの調査地において、地元漁業者によって釣獲された漁獲物のうち、中坊 (2013) の記載に準じて外部形態からカンパチと種判別した個体の中から鰓や食道からの出血が認められず魚体の状態が良好であったものを選定した。本研究では、本種の東シナ海における産卵場所を解明することを目的とした。そのため、Harris et al. (2007) によって報告された 50%成熟体長 (雄: 64 cm, 雌: 75 cm) よりも大型の個体を供試魚とした。

供試魚の頭部を黒い布で軽く覆って遮光し、口から灌水することで呼吸を確保しながら記録計を装着した。MiniPAT については、Murie et al. (2011) に準じ、魚体左側の第 2 背鰭基部の体表からおよそ 5 cm の深さにタグのアンカー部分 (Wilton Anchors; 長さ 38 mm, 直径 11 mm, テザーの長さ 10 cm; Wildlife Computers Inc.製) を打ち込んだ (Fig. 2-2)。一方、TDR-Mk 9 については、Kitagawa et al. (2000) の方法を一部改変し、腹部の腹鰭と肛門の中間にあたる部位を 2–3 cm 切り開き、腹腔内にタグを挿入して生分解性縫合糸で切開部を縫合した (Fig. 2-2)。記録計を取り付けた後に、背鰭の基部左右に 1 本ずつ連絡先と ID が記載されたプラスチック製の簡易標識を打ち込んだ (Fig. 2-2)。最後に尾叉長を 0.5 cm 単位で測定し、魚体の状態に消耗や出血が認められないことを確認し海に放した。装着から放流までに要した時間はそれぞれ 5 分以内であ

った。

近年、東シナ海ではブリ属魚類の自然種間交雑が顕在化 (Takahashi et al. 2020) していることから、外部形態だけでは正確な種判別が行えない可能性がある。そこで 2020 年以降に放流した個体 (鹿児島放流個体) では、タグを装着した個体を外部形態に加えて遺伝子情報も利用して種判別を行った。まず、遺伝子解析用として、タグを装着した個体の尻鰭後端 1 cm を採取し、99.5%エタノール中に保存した。また、個体間での遺伝子情報のクロスコンタミネーションを防ぐため、鰭を切り取るのに使用したハサミとピンセットは、1 個体ごとに 80%エタノールを含ませたアルコール綿または紙ワイパー (キムワイプ; 日本製紙クレシア製) で表面を拭き取った。

第 2 項 データの回収・処理

放流した個体のデータを以下に示す方法で取得した。MiniPAT はあらかじめ設定した期間が経過する、もしくは個体が死亡した場合は魚体から MiniPAT が切り離されて海面へ浮上する。海面に浮上した MiniPAT は人工衛星に向けて通信を開始する。その後、ユーザーは人工衛星を利用したアルゴスシステム (<https://www.argos-system.org/>) によってタグの浮上位置を取得できる。さらに、MiniPAT は内部メモリに記録されたデータを人工衛星に向けて発信するため、ユーザーは MiniPAT 本体を回収せずにアルゴスシステムによってデータをダウ

ンロードすることができる。しかし、この方法で得られる各センサの時系列記録は測定間隔 75–600 秒ごとに集計された記録で、アルゴスシステム経由では MiniPAT の内部メモリに記録されたデータを全て取得できない。そこで、海面に浮上した MiniPAT が発する電波信号を頼りに、専用の電波受信機 (ADF-1; ノマドサイエンス製または CLS RGX-134; CLS America 製) を用いて、MiniPAT 本体の回収を試みた。物理的に回収できた MiniPAT は専用ソフトウェア (Tag Agent; Wildlife Computers Inc. 製) を介してデータを取得した。

TDR-Mk 9 については、漁業者によって再捕された個体から TDR-Mk 9 本体を取り出し、専用ソフトウェア (Tag Agent; Wildlife Computers Inc. 製) を介してデータを取得した。

得られたデータのうち、放流日と浮上日 (または再捕日) を除いた期間のデータを解析に使用した。

第 3 項 水平位置の推定

得られた照度記録から、各個体の 1 日ごとの水平位置を推定した。位置推定にはタグメーカーによる位置推定システム (WC-GPE3; Wildlife Computers Inc. 製) を使用した。WC-GPE3 は、記録計に記録された日出没時刻、水温、最大深度から、隠れマルコフモデルを用いて位置を推定する。ここでは、放流場所の緯度経度および予備実験により記録したカンパチの平均遊泳速度 (1 ms^{-1}) を位

位置推定システムによる推定に用いて、緯度経度 0.25° 以下の範囲で推定を行った。また、再捕場所が分かっている個体については、再捕場所の緯度経度も位置推定システムによる推定に用いた。推定された日ごとの緯度経度から大円距離を求め、1日あたりの水平移動距離および記録期間全体の総水平移動距離を個体ごとに計算した。また、1日あたりの水平移動距離の平均値と標準誤差を個体ごとに算出した。

第4項 生息地利用の解析

標識個体の生息地の利用状況を明らかにするために、カーネル密度推定 (Worton 1989) を行った。カーネル密度推定では、最小二乗法を用いて 1° の範囲ごとにカーネル密度を推定した (Sheather & Jones 1991)。推定されたカーネル密度のうち 95% 以下の範囲を標識個体が利用した範囲として行動圏と定義した。ここでは、カーネル密度の数値が低いほど、標識個体の分布がより集中する海域であることを示す。カーネル密度推定には R 4.1.0 (R Core Team 2021) の MASS パッケージ内の `kde2d` 関数を用い、台湾放流個体と鹿児島放流個体でそれぞれ推定を行った。

第5項 海洋データの取得と処理

標識個体の生息地利用と海洋構造の時空間的な変化の関係を調べるために、海洋観測データを解析に用いた。

まず、調査期間中の台湾東部海域 (20–26°N, 115–123°E) の海面水温 (sea surface temperature; 以下 SST) を把握するために、人工衛星から得られた 0.25° の範囲ごとの SST を米国海洋大気庁のデータベース (Optimum Interpolation SST: <https://www.ncdc.noaa.gov/oisst/>) から入手し、解析に使用した (Reynolds et al. 2002)。SST は月ごとの変化を見るために、標識個体の生息地利用に基づいて、台湾東部海域を南北方向に 3 区域 (台湾北東部: 25–26°N, 台湾中東部: 23–25°N, 台湾南東部: 20–23°N) に分け、月別・海域別に箱ひげ図を作成した。

また、台湾東部海域における冬季のモンスーンが海洋構造の季節変化に及ぼす影響を明らかにするために、The first Advanced Scatterometer (ASCAT: <http://www.remss.com/missions/ascats/>) により取得された海面表層風記録 (sea surface wind; 以下 SSW) を入手し解析に用いた。SSW は台湾東部海域全体 (20–26°N, 115–123°E) で 1 日ごとに平均化し、各月の風向・風速の頻度分布を作成して、月別の水塊構造と風向特性について検討した。

第 6 項 PCR-RFLP 分析に基づく種判別

塩基配列情報を利用したブリ属魚類の種判別法については、Iguchi et al. (2012) が mtDNA の *Cytb* 領域を用いた方法を報告している。しかし、種間交雑の可能性が懸念される生物の場合、mtDNA の情報に加えて核 DNA の情報も求められる。核 DNA 情報による種判別法開発において、Internal transcribed spacer

(ITS) 領域は比較的よく用いられる遺伝子座であるが、当該領域を利用したブリ属魚類種判別法の報告はない。そこで核 DNA の ITS 領域による種判別の可能性を検討した。試料には、まず Koyama et al. (2019) で使用した野生ブリ、野生ヒラマサ、野生カンパチ、それぞれ 8 個体に加え、2020 年 5 月 9 日に鹿児島県の養殖業者より譲り受けた野生のヒレナガカンパチ 8 個体を用いた。次に、今回行動記録を取得した個体を解析した。ゲノム DNA は、99.5%エタノール中に浸漬保存した鰭サンプルから DNA 抽出試薬 (DNeasy Tissue kit または Genra Puregene kit; QIAGEN 製) を用いて抽出した。PCR-制限酵素断片長多型 (以下 PCR-RFLP) 解析に用いるプライマー配列を得るため、Genbank に登録されたブリ、ヒラマサ、カンパチの ITS 配列 (AB375568.1, AB375625.1, AB375605.1) を取得して配列を比較し、3 種で相同な ITS 部分配列を増幅するプライマー (SlaITS1_f1: 5'-CGGGTACCCAACTCTCCTCT-3'および SlaITS1_r1: 5'-GAGGCCACAGGTTTCAGAGAC-3') を作製した。次にこれらのプライマーを用いた PCR を行い、増幅産物を HpaII 消化に供した。なお PCR 反応は、最初に 95°C で 3 分間 DNA を変性処理し、次に 95°C で 30 秒間、60°C で 30 秒間、72°C で 30 秒間の増幅反応を 35 サイクルおこない、その後 12°C に温度を下げ、反応を停止させた。制限消化によって得られた PCR 産物の断片化パターンは、マイクロチップ電気泳動装置 (MultiNA; 島津製作所製) を利用して解析し

た。

上記の核 DNA の ITS 領域による種判別情報に加えて、mtDNA の *Cytb* 領域による種判別情報を得るため、Iguchi et al. (2012) で報告されている Common-L プライマーと *Seriola*-H プライマーを用いた PCR を行った。得られた PCR 産物を *Hinf*I 消化に付した後、その断片化パターンを核 DNA の ITS 領域と同様の電気泳動に供して解析した。

第 3 節 結果

第 1 項 データの回収状況

放流された標識個体 33 個体 (台湾放流個体: 22 個体, 鹿児島放流個体: 11 個体) のうち, 25 個体から(台湾放流個体: 14 個体, 鹿児島放流個体: 11 個体) のデータ (回収率 75.8%) を得た (Table 2-1)。

個体に装着された MiniPAT のうち, 12 台 (台湾放流個体: 5 台, 鹿児島放流個体: 7 台) は切り離し以前に魚体から脱落し浮上し, 2 台 (どちらも台湾放流個体) は切り離し予定日より前に漁業者によって漁獲され記録計を回収できなかった。浮上した MiniPAT (16 台) のうち, 6 台 (台湾放流個体: 3 台, 鹿児島放流個体: 3 台) は電波受信機を用いて MiniPAT 本体の回収に成功し, 測定間隔 3 秒の高い時定数のデータを得たが, 残りの 10 台 (台湾放流個体: 2 台, 鹿児島放流

個体: 8 台) は回収作業時に海況が悪く、浮上した位置から沖合に流されて回収が不可能となったため、アルゴスシステムによって測定間隔 75–600 秒に集計された記録を得た。アルゴスシステムによってデータを得た MiniPAT のうち 8 台 (すべて鹿児島放流個体) は、記録計の記憶領域に格納されたすべてのデータが人工衛星に受信されなかったため、放流日から記録計が浮上した日までにサンプリングインターバルから期待された全データ数に対し、アルゴスシステムによって取得できたデータの回収率は 25.0–72.7%に留まった。

地元漁業者によって放流魚が漁獲されたことにより、個体に取り付けて放流した TDR-Mk 9 のうち 7 台の記録計が回収できた。回収した TDR-Mk 9 のうち 2 台は故障または記憶容量の限界により回収前に記録が終了していた (Table 2-1)。

また、これまでに放流された標識個体 33 個体中 14 個体 (台湾放流個体: 13 個体, 鹿児島放流個体: 1 個体) が漁業者によって漁獲されており、放流した個体の再捕率は全体で 42.4% (台湾放流個体: 59.1%, 鹿児島放流個体: 9.1%) となる (Table 2-1)。

第 2 項 カンパチの水平位置

台湾放流個体の移動距離は 62.6–947.6 km (1 日あたり平均 2.0–14.9 km/day) であった (Table 2-1)。台湾放流個体は、北は東シナ海南端の大陸棚斜面域、東

は台湾東部沖合の黒潮流域，南は台湾とフィリピン・ルソン島の間にあるバシー海峡で囲まれた海域に分布しており，その範囲は最大で緯度方向に 6.1° ，経度方向に 1.7° であった (Fig. 2-3A)。台湾放流個体の行動圏 (カーネル密度 95%未満) を調べたところ，台湾東部の南北方向に広がりを見せ(Fig. 2-4A)，北は東シナ海南端の大陸棚斜面域 (26.2°N) から南はバシー海峡に存在するフィリピン領バタン諸島周辺 (20.1°N) まで広がっていた。台湾放流個体は，放流場所に近い緑島周辺の海嶺帯 (以下，台湾南部行動圏: 22.5°N ， 121.3°E 付近) と大陸棚斜面域 (以下，台湾北部行動圏: 25.0°N ， 121.9°E 付近) の南北に異なる二か所のエリアを主に利用していた (カーネル密度 50%未満; Fig. 2-4A)。これら南北に異なる二か所のエリアはいずれも 200 mの等深線が複雑に入り組んだ場所に集中していた。また，台湾南部行動圏と台湾北部行動圏の周囲ならびに台湾南部行動圏と台湾北部行動圏を結ぶ海域，そしてバタン諸島周辺もカンパチは利用していた (カーネル密度 75%未満; Fig. 2-4A)。また，台湾放流個体が再捕された漁獲場所は，全て放流場所から 40 km (平均 8 km) 以内であった (Table 2-1; Fig. 2-5)。興味深いことに台湾放流個体には放流からの水平移動に変化が認められ，放流場所付近の台湾南部行動圏に留まり続ける個体と，台湾南部行動圏から台湾東部沿岸に沿って北上し台湾北部行動圏まで移動した後，黒潮内を南下する個体との 2 種類の移動様式が見られた (Fig. 2-5)。本研究ではこ

れ以降、放流場所付近の台湾南部行動圏から北上し台湾北部行動圏へ到達した個体を「台湾南北移動個体」、南部の放流場所周辺に滞在し台湾北部行動圏へ到達しなかった個体を「台湾南部滞在個体」として扱う (Table 2-1)。

鹿児島放流個体の移動距離は 1.6–938.2 km (1 日あたり平均 0.8–5.9 km/day) であった (Table 2-1)。

鹿児島放流個体は、北は九州南岸沖の大隅海峡、東は南西諸島海溝、南は吐噶喇海峡で囲まれた海域に分布しており、その範囲は最大で緯度方向に 1.7°、経度方向に 2.3°であった (Fig. 2-3B)。鹿児島放流個体の行動圏を調べたところ、鹿児島放流個体は台湾放流個体のような広い南北移動は行わず、放流場所周辺の等深線の入り組んだ水深 200 m から 500 m の海域に主に分布しており、カーネル密度 50%未満の鹿児島放流個体が主に利用していたエリアは 1 か所に限られた (以下、鹿児島行動圏: 30.5°N, 129.8°E 付近; Fig. 2-4B)。

第 3 項 カンパチの季節移動と海洋環境の関係

台湾放流個体の移動と海洋環境との関係を見てみると、台湾南北移動個体には以下に記述する移動と季節風との関係が確認された (Fig. 2-6)。まず、放流を行った 11 月には台湾放流個体のうち台湾南部滞在個体 4 個体 (GA02TW, GA13TW, GA14TW および GA15TW) は台湾南部行動圏に留まっていたが、残りの台湾南北移動個体 10 個体 (GA01TW, GA04TW, GA05TW, GA07TW,

GA09TW, GA10TW, GA11TW, GA20TW, GA23TW, GA24 W) は台湾東部沿岸を北上していた (Fig. 2-5)。12 月には観測期間の中でも最も強い北東風 ($> 12 \text{ ms}^{-1}$) が吹いており (Fig. 2-6), 台湾南北移動個体のうち 7 個体 (GA05TW, GA07TW, GA09TW, GA10TW, GA20TW, GA23TW, GA24TW) が東シナ海南端の台湾北部行動圏に到達し, そのまま同海域に 3 月まで留まっていた (Fig. 2-5)。1 月も 12 月と同じく強い北東風が吹き続けており, 大陸棚斜面域の SST (台湾北東部: 平均 18.7°C) が 11 月の SST (台湾北東部: 平均 23.5°C) よりも有意に低くなった (Tukey-Kramer test, $P < 0.01$; Fig. 2-6)。この時には, 台湾南北個体の多くは依然として東シナ海南端の台湾北部行動圏に滞在していたが, 台湾南北移動個体の一部は台湾北部行動圏から南方や沖合へ移動し始めた。一方で, 台湾南部滞在個体 (GA14TW と GA15TW) は 11 月と同様に台湾南部行動圏に留まっていた。2 月には大陸棚斜面域の SST (台湾北東部: 平均 17.1°C) が最も低下しており, 全ての台湾南北移動個体が台湾北部行動圏を離れて台湾南東部の沖合へ移動した。3 月に入って風速が低下 ($< 12 \text{ ms}^{-1}$) した後も (Fig. 2-6), 台湾南北移動個体は台湾南東部の沖合に見られた (Fig. 2-5)。また, 台湾南部滞在個体も沖合方向へ移動していた。

一方で, 鹿児島放流個体は台湾南北移動個体のような長距離の南北移動や沖合への移動は行わず, 記録期間を通じて放流場所周辺の鹿児島行動圏とその周

罎に留まっていた (Fig. 2-5)。

第 4 項 外部形態と PCR-RFLP 分析に基づく種判別結果

PCR-RFLP 分析に基づく種判別を行うため、その形態情報から非交雑個体と考えられるブリ、ヒラマサ、カンパチ、ヒレナガカンパチ、それぞれ 8 個体について mtDNA の *Cytb* 領域を利用した種判別 (Iguchi et al. 2012) を行った (Fig. 2-7A)。その結果、すべての個体において、*Cytb* 領域 (mtDNA) によって判別した種と形態から判別した種が一致した (Fig. 2-7A)。

続いて、核 DNA の ITS 領域を利用したブリ属魚類の種判別法開発の可能性を検討するため、上記で用いた試料について、ITS 領域の部分配列を PCR 増幅した後、電気泳動に供した (Fig. 2-7B)。その結果、既報 (Iguchi et al. 2012) の ITS 領域の塩基配列情報から予想されるように、ヒラマサからはブリやカンパチより短い PCR 産物が得られることが示された。また、ITS 領域の塩基配列情報が報告されていないヒレナガカンパチからは、ブリおよびカンパチと同様の長さの PCR 産物が得られることがわかった。従って、ITS 領域 (核 DNA) の PCR 産物長を調べることにより、ヒラマサと他の 3 種のブリ属魚類を識別できることが明らかとなった。

次に、ITS 領域 (核 DNA) の PCR 産物を *HpaII* で消化し、その断片化パターンを調べた (Fig. 2-7C)。その結果、カンパチとヒレナガカンパチは区別できな

いものの、両種とブリを区別できることが明らかとなった。なお、1 個体のカンパチ (Sdu G) は他の 7 個体のカンパチとは異なる HpaII 消化パターンを示した (Fig. 2-7C)。一見すると本個体における最長の PCR 産物はヒラマサの PCR 産物と類似しているように見えるが、その塩基長はヒラマサのそれより短く (Fig. 2-7C)、そもそも、HpaII 消化前の PCR 産物の塩基長が両種間で異なることも併せると (Fig. 2-7BC)、カンパチの種内変異が原因でこの HpaII 消化パターンの変異が生じたと考えられた。以上より、今回用いた ITS 領域 (核 DNA) の PCR 産物とその HpaII 消化産物を解析することで、ブリ属魚類 4 種の中で、カンパチとヒレナガカンパチは区別できないものの、2 種をまとめたカンパチ類をブリやヒラマサから識別できることが示された。また、この ITS 領域 (核 DNA) による判別結果 (Fig. 2-7BC) と、先の Cytb 領域 (mtDNA) による判別結果 (Fig. 2-7A) の間に矛盾はなかった。

次に、既報 (Iguchi et al. 2012) の Cytb 領域 (mtDNA) 法と、ここで開発した ITS 領域 (核 DNA) 法を併用して、今回、行動記録を取得した鹿児島放流個体について、種間交雑個体が存在する可能性を検討した (Fig. 2-8)。なお、全ての鹿児島放流個体の外部形態は、カンパチの特徴 (尾鰭下葉先端が白色であり、第 2 背鰭前部は鎌状に伸長しない; 中坊 2013) を有していた。PCR-RFLP 解析の結果、全 11 個体のうち 10 個体 (GA01KG 以外) については、形態情報、

mtDNA 情報, および核 DNA 情報の間に矛盾はなかった。すなわち, *Cytb* 領域 (mtDNA) の解析からはカンパチであることが (Fig. 2-8A), そして ITS 領域 (核 DNA) の解析からはカンパチ類 (カンパチまたはヒレナガカンパチ) であることが示された (Fig. 2-8B)。一方で 1 個体 (GA01KG) については, 形態による種判別と *Cytb* 領域 (mtDNA) による種判別の間に齟齬がみられた。すなわち, GA01KG は形態的にはカンパチと判定されたが, *Cytb* 領域 (mtDNA) の PCR-RFLP パターンはヒレナガカンパチのものであった (Fig. 2-8A)。なお, GA01KG における ITS 領域 (核 DNA) は, カンパチ類 (カンパチまたはヒレナガカンパチ) の PCR-RFLP パターンを示した (Fig. 2-8B)。

第 4 節 考察

本章では, 東シナ海に生息するカンパチの生息地利用を調べた。行動記録計を取り付けて放流された個体の水平方向の生息地利用には大きく分けて以下の 3 つのパターンが確認できた。まず, 等深線の入り組んだ起伏に富んだ海山, 島嶼周辺や大陸棚斜面に集まるパターンが台湾放流個体と鹿児島放流個体に共通して確認できた (Figs. 2-3, 2-4)。次に, 台湾放流個体では, 強い北東風が吹く冬期 (11 月から 1 月; Fig. 2-6) に東シナ海南端の大陸棚斜面域へと移動するパターン (台湾南北移動個体) が見られた (Fig. 2-5)。最後に, 2 月から 4 月に

は台湾放流個体は沖合の黒潮内へ移動し南下移動していた (Fig. 2-5)。黒潮内への移動が見られた時期は、東シナ海に生息するカンパチの産卵期 (2月から4月: Hasegawa et al. 2020; Hsiao et al. unpublished data) と一致しているため、産卵場への回遊と関連している可能性がある。そこで、黒潮内への移動については第4章で考察する。

第1項 外部形態と PCR-RFLP 分析に基づく種判別結果

本研究で放流し回収された放流個体は、船上で外部形態を確認したところ全ての個体がカンパチの特徴を有していた。近年の東シナ海ではブリ属内での自然種間交雑 (カンパチとブリ, ブリとヒラマサ) が確認されており (Takahashi et al. 2020), 今回用いた個体の中に種間交雑種が含まれている可能性を形態観察だけで除外できるかは不明であった。そこで本研究では外部形態に加えて, Takahashi et al. (2020) による情報によりカンパチとブリの交雑個体が存在する可能性をふまえて, 2020年以降の放流個体 (鹿児島放流個体) については *Cytb* 領域 (mtDNA) に加えて ITS 領域 (核 DNA) を対象とした PCR-RFLP 解析を行った。その結果, 解析に付した 11 個体中 10 個体の *Cytb* 領域 (mtDNA) はカンパチの PCR-RFLP パターンを示したものの, 残り 1 個体 (GA01KG) の *Cytb* 領域 (mtDNA) はヒレナガカンパチの PCR-RFLP パターンを示した (Fig. 2-8A)。一方で, すべての鹿児島放流個体の ITS 領域 (核 DNA) は, カンパチ類 (カン

パチまたはヒレナガカンパチ) の PCR-RFLP パターンを示した (Fig. 2-8B)。したがって、GA01KG は、カンパチとヒレナガカンパチの種間交雑個体またはその後代である可能性が考えられた。また、GA01KG の全ゲノムを解析したところ、ほとんどすべての遺伝子座がカンパチとヒレナガカンパチのヘテロ接合状態であったため、GA01KG はカンパチ雄とヒレナガカンパチ雌によって生じた雑種第 1 世代であることが示された (菊池 私信)。そのため、GA01KG の遊泳行動は純粋なカンパチとは異なる可能性がある。そこで、GA01KG と他の鹿児島放流個体の水平移動の様式を比較したが、個体差は見られずすべての鹿児島放流個体が移動を行わない個体であった。そのため、本研究では GA01KG を含めた 11 個体をまとめて鹿児島放流個体とし、台湾南北移動個体および台湾南部滞在個体と遊泳行動の比較を行った。

第 2 項 カンパチの移動と滞在

放流されたカンパチ成魚が主に利用していた海域の共通点として、(1) 海底に起伏のある海山や大陸斜面域であること、(2) 強い海流 (i.e. 黒潮) の影響を受けていることの 2 点があげられる。ここでは台湾南東部の緑島周辺海域 (台湾南部行動圏)、東シナ海南端の大陸棚斜面域 (台湾北部行動圏)、そして鹿児島放流個体が主に利用していた薩南海域 (鹿児島行動圏) に分けて、それぞれ標識個体の生息地利用について説明を行う。

まず、台湾南部行動圏への蝟集について考察していく。台湾南部行動圏は台湾本島から緑島と蘭嶼にかけて存在する海嶺帯の周辺に位置している (Fig. 2-4A)。海嶺帯のような海底構造は一般に湧昇が起きやすく、生物生産性が上昇しやすいため、植物プランクトン、動物プランクトン、マイクロネクトン、小型浮魚といった小型生物の量が多いことが知られている (e.g. Genin 2004)。また、黒潮の本流が台湾南東部にある海嶺帯の上層を通過する際には、Island-induced ocean vortex train (IOVT) と呼ばれるカルマン渦列とよく似た海洋渦が発生することが報告されている (Zheng & Zheng 2014)。IOVT は湧昇と乱流混合を引き起こすため (Zheng & Zheng 2014)、台湾南東部の海嶺帯付近では海底にある栄養塩が湧昇により表層へ供給されて生物生産量が上昇すると考えられる。実際、台湾南部行動圏周辺の海域は好漁場として知られていることからこれを裏付けている (Mok 2008; Hsu et al. 2015)。カンパチは硬骨魚類 (例えばアジ科やニシン科、タイ科の魚類) やイカ類、甲殻類などを餌とする日和見捕食者であることが中部太平洋のハワイ沖 (Humphreys 1980) や、地中海 (Andaloro & Pipitone 1997; Sley et al. 2016) で報告されている。東シナ海産カンパチの餌生物に関する知見はほとんどないが、標識個体が緑島周辺海域に集まっていたのは、生産性の高い海嶺帯付近に集まってくる餌生物を摂餌するためであると推察される。

しかしながら、台湾放流個体の多く (台湾南北移動個体) は冬季には東シナ海南端の大陸棚斜面域 (台湾北部行動圏) へと移動していた (Fig. 2-5)。冬季の季節的な北上は、北東風が卓越し陸棚上の SST が低下する季節と一致していた (Fig. 2-6)。この卓越した北東風は冬季東アジアモンスーンと呼ばれる冬季季節風で (Wang & Lu 2017), モンスーンが吹く時期には、緑島周辺海域では黒潮の流路が沖合方向へ移動し海嶺帯の上層を通過しなくなるため、IOVT の強度が弱まり生物生産性が低下する (Zheng & Zheng 2014)。一方、大陸棚斜面域では、冬季のモンスーンの勢力が強まると以下のメカニズムで表層での生物生産量が上昇する (Chen et al. 1995; Wu et al. 2014; Wang & Oey 2016)。まず、モンスーンが強化されると大陸棚斜面域で海面水温の低下が引き起こされる。モンスーンによって冷やされた陸棚水は密度が大きくなるため、陸棚上から陸棚斜面へと沈みこむ。陸棚水の沈降に合わせて、沖合を流れる黒潮支流が陸棚上の空いたスペースを埋めるように陸棚上へ貫入する (Wu et al. 2014)。黒潮支流の陸棚上への貫入によって、亜寒帯域で形成された低温・低塩分・高栄養塩の黒潮中間水 (Chen et al. 1995) が湧昇し陸棚上へ供給される (Wang & Oey 2016)。黒潮中間水の湧昇は、大陸棚斜面域の一次生産を支える主要な栄養源となっており (Chang et al. 2010), 食物連鎖を介して大陸棚斜面域にカンパチの餌となる小型浮魚を集める効果が予想される。実際に、冬季から春季にかけての季節の東

シナ海南端の大陸棚斜面域は、マアジ *Trachurus japonicus* (Sassa et al. 2006, 2008) やサバ類 (マサバ *Scomber japonicus* とゴマサバ *S. australasicus*: Sassa & Tsukamoto 2010) といった小型浮魚が集中する水域として知られている。また、カンパチ成魚は産卵期の初期には空胃指数が減少することが報告されており (Andaloro & Pipitone 1997; Sley et al. 2016), 配偶子形成とその後の繁殖関連行動に多くのエネルギーを必要とすることが示唆されている。本研究の調査海域におけるカンパチの産卵期は仔稚魚の出現 (Hasegawa et al. 2020) および生殖腺指数 (Hsiao et al. unpublished data) の結果から2月から4月だと推定されており、台湾南北移動個体が台湾北部行動圏へ移動していた時期は産卵期の直前にあたる。そのため、台湾南北移動個体は産卵に必要なエネルギー要求量を満たすために、より餌の多い大陸棚斜面域へ移動したと考えられる。

このように台湾放流個体の多くは季節的に南北の行動圏を移動していたのに対し、鹿児島放流個体は記録期間を通じてほとんど移動を行わなかった (Figs. 2-4B, 2-5)。薩南海域を流れる黒潮はトカラ海峡で大きく湾曲して太平洋側へ流出するが、その際に黒潮の周囲では渦流が形成される (中村 2017)。黒潮の周囲に発生した渦流の形成によって湧昇が発生し栄養塩が供給されるため、薩南海域は生物生産性が一年を通じて高い (杉本 1997)。また、鹿児島行動圏内にみられる起伏に富んだ地形は、霧島火山系海嶺と呼ばれる海底火山起因の海嶺

帯の一部である (佐藤 1981)。海底火山起因の海嶺帯は、火山ガス由来の無機物質が植物プランクトンの栄養となるため、一般的な海底構造よりも良い漁場を形成することが報告されている (佐藤 1981)。そのため、薩南海域は年間を通じて生物生産性が高く、カンパチの餌生物も豊富であることが予想され、事実、薩南海域はアジ、サバ、イワシ等の小型浮魚類の好漁場として知られている (佐藤 1981)。

以上の結果より、鹿児島放流個体が薩南海域に留まり他の水域への移動が観察されなかったのは、薩南海域の高い生物生産性が周年に亘るため、餌を求めて移動する必要がないことが要因のひとつであると推察される。

第3項 東シナ海におけるカンパチの生息地利用と水産学的な意義

本章の結果をまとめると、東シナ海に生息するカンパチ成魚は海嶺帯、海山や大陸棚斜面域といった海底の起伏に富んだ地形を主に生息場所として利用することが明らかとなった。しかし、台湾東部から放流された標識個体の多く (台湾南北移動個体) は常に同じ海域を生息場所とするのではなく、季節的に生息場所を南北に変えていた。この季節的な生息場所間の移動は、生息する海域の生物生産性の季節変化と関連していたことから、カンパチ成魚の移動には餌生物の資源量が影響すると推察される。一方で、全ての個体が生物生産性の季節変化に関連した移動を行うわけではなく、一部の個体 (台湾南部滞在個体)

は同じ海域に留まりほとんど移動しなかった。台湾東部から放流された標識個体が利用していた南北の行動圏間の距離は約 280 km あり、生息場所間の移動には 1 か所の生息場所を利用し続けるよりも多くの移動コストを要することが予想され、移動先の台湾北部行動圏で得られるエネルギーと移動コストのトレードオフが生じていると考えられる。そこで、台湾南部滞在個体はいわゆる地付き群として移動しないという移動戦略を行っているのかもしれない。例えば、コモンローチ *Rutilus rutilus* の移動パターンと肥満度の関係を調べた研究では、移動群と地付き群が分かれる要因に肥満度が関与していることが示唆されており、移動に必要なコストを支払うことのできない肥満度の低い個体は移動せずに地付き群になることが報告されている (Brodersen et al. 2014)。今回台湾放流個体で確認された 2 種類の移動パターンの間で尾叉長 (台湾南部滞在個体: 平均 87.0 ± 11.6 cm; 台湾南北移動個体: 平均 86.5 ± 10.1 cm; Table 2-1) に差は認められなかった (Mann-Whitney U test, $P = 1$)。しかし、船上でタグ付け調査を行ったため、魚体重の測定は行っておらず、肥満度の推定は実施していない。そのため、本研究で確認された 2 種類の移動パターンが個体のコンディションによって異なるのかは不明であるが、今後は放流個体の体サイズだけでなく肥満度の変化を記録することで解明できるかもしれない。

一方で、鹿児島放流個体 (平均 97.4 ± 9.4 cm; Table 2-1) は台湾放流個体より

も大型 (Mann–Whitney U test, $P < 0.01$) であったが、記録期間を通じてほとんど移動をしない地付き群であった。鹿児島放流個体が地付き群であったのは、台湾東部海域とは異なり、薩南海域 (鹿児島行動圏) が一年を通じて生物生産性が高いため、餌を求めて移動する必要がなかったことが要因であると考えられる。

一定の海域に集群する魚は、その海域で集中して行われる漁業活動によって乱獲に陥りやすい (e.g. Bond et al. 2012)。つまり、カンパチの地付き個体は行動圏である海底構造周辺で行われる漁業活動によって乱獲の危険性が高いことが示唆される。これまでに東シナに生息するカンパチの資源評価はほとんど行われていないため、本種の資源量や CPUE は不明である。しかし、本研究で放流された標識個体 33 個体のうち、すでに 14 個体が漁獲によって再捕獲されている (Table 2-1)。漁業による漁獲尾数が不明であるため、正確な資源尾数の推定を行うことはできないが、これまでに本研究での標識個体の再捕獲率を見ると、放流個体全体では 42.4%、台湾放流個体に限ると 59.1%となる。一般的に、バイオロギング調査で放流された魚の再捕獲率は魚種にもよるが数%から 20%程度であり、サケ *Oncorhynchus keta* のように母川回帰によって再捕獲率の高い魚でも 40–65%程度にとどまる (Arnold & Dewar 2001)。つまり、台湾放流個体の再捕獲率は一般的なバイオロギング調査の再捕獲率と比べて非常に高

い。加えて、台湾で再捕された個体はすべて放流場所から 40 km (平均 8 km) 以内で漁獲されている。このことから、台湾南東部 (具体的には台湾南部行動圏である緑島周辺海域) でのカンパチに対する漁獲圧は現時点で非常に高いことが懸念される。今後は台湾南東部においてカンパチの漁獲規制を含む資源管理を考えるために、少なくとも CPUE の算出を行う必要があるだろう。

Table 2-1 Summary of biological and data-logger deployment information of greater amberjack

Fish ID GA-	Tag type	Release location	Classified group	Fork length (cm)		Sex (M/F)	Period of analysis (days)	Sampling rate (s)	Ambient temp. mean; SD °C (range: °C)	Swimming depth, mean; SD m (range: m)	Tagging position		Recap. position or Pop-off Position		Track length (km)	Average movement (km d ⁻¹)
				Tagging	Recap.						Lat. (°N)	Long. (°E)	Lat. (°N)	Long. (°E)		
01TW	M	Taiwan	Taiwan north-south movements	80	N/A	N/A	26-Nov-2016 to 2-Dec-2016 (7)	3	21.6; 2.4 (15.7–26.5)	94.8; 18.9 (31.0–209.0)	23.1	121.4	24.6	121.9	104.5	14.9
02TW	M	Taiwan	Taiwan southern stays	68	70.5	M	26-Nov-2016 to 15-Feb-2017 (82)	3	21.3; 2.1 (12.8–26.5)	98.4; 14.9 (51.0–237.0)	23.1	121.4	22.9	121.4	393.7	4.7
04TW [†]	M	Taiwan	Taiwan north-south movements	88	90	F	3-Nov-2017 to 16-Nov-2017 (14)	600	21.3; 1.3 (17.2–27.3)	97.0; 7.9 (63.0–139.5)	22.9	121.4	24.5	122.3	157.9	10.5
05TW	M	Taiwan	Taiwan north-south movements	90.5	N/A	N/A	9-Nov-2017 to 1-Jan-2018 (54)	600	20.2; 1.4 (12.8–25.4)	101.1; 8.0 (59.5–250.0)	22.9	121.4	25.3	123.0	269.1	5.3
07TW	TD	Taiwan	Taiwan north-south movements	87	88	M	15-Nov-2017 to 8-Feb-2018 (86)	D:1, T:5, L:30	20.7; 2.3 (10.2–27.2)	106.1; 28.5 (28.0–405.5)	22.8	121.4	22.4	121.4	509.5	5.9

Table 2-1 Summary of biological and data-logger deployment information of greater amberjack (*continued*)

Fish ID GA-	Tag type	Release location	Classified group	Fork length (cm)		Sex (M/F)	Period of analysis (days)	Sampling rate (s)	Ambient temp. mean; SD °C (range: °C)	Swimming depth, mean; SD m (range: m)	Tagging position		Recap. position or Pop-off Position		Track length (km)	Average movement (km d ⁻¹)
				Tagging	Recap.						Lat. (°N)	Long. (°E)	Lat. (°N)	Long. (°E)		
09TW	TD	Taiwan	Taiwan north-south movements	72	76.5	M	15-Nov-2017 to 17-May-2018 (184)	D:1, T:5, L:30	20.6; 1.7 (11.9–27.4)	109.0; 20.6 (26.5–337.5)	22.9	121.4	22.9	121.4	848.6	6.2
10TW	TD	Taiwan	Taiwan north-south movements	70	81.5	F	15-Nov-2017 to 14-Aug-2018 (273)	D:1, T:5, L:30	20.0; 1.7 (11.7–28.1)	105.5; 20.4 (27.5–337.5)	22.9	121.4	22.9	121.4	947.6	6.9
11TW	TD	Taiwan	Taiwan north-south movements	82	82	M	15-Nov-2017 to 21-Dec-2017 (37)	D:1, T:5, L:30	20.6; 1.8 (12.7–27.2)	104.6; 13.7 (37.5–307.5)	22.9	121.4	22.9	121.4	244.4	6.4
13TW	M	Taiwan	Taiwan southern stays	96	98	F	15-Nov-2017 to 9-Dec-2017 (25)	5	20.3; 1.7 (14.0–27.2)	100.4; 12.6 (47.5–247.5)	22.9	121.4	22.9	121.6	62.6	2.4
14TW [†]	M	Taiwan	Taiwan southern stays	97	104.5	F	15-Nov-2017 to 13-May-2018 (180)	5	20.6; 1.7 (12.1–27.2)	105.7; 18.9 (31.5–321.0)	22.9	121.4	22.9	121.5	357.9	2.6

Table 2-1 Summary of biological and data-logger deployment information of greater amberjack (*continued*)

Fish ID GA-	Tag type	Release location	Classified group	Fork length (cm)		Sex (M/F)	Period of analysis (days)	Sampling rate (s)	Ambient temp. mean; SD °C (range: °C)	Swimming depth, mean; SD m (range: m)	Tagging position		Recap. position or Pop-off Position		Track length (km)	Average movement (km d ⁻¹)
				Tagging	Recap.						Lat. (°N)	Long. (°E)	Lat. (°N)	Long. (°E)		
15TW [†]	M	Taiwan	Taiwan southern stays	87	88.7	F	15-Nov-2017 to 22-Jan-2018 (69)	3	20.2; 1.4 (12.9–26.9)	106.6; 13.2 (48.0–295.0)	22.9	121.4	22.7	121.5	136.0	2.0
20TW	TD	Taiwan	Taiwan southern stays	86	88	M	23-Nov-2017 to 19-Apr-2018 (148)	D:1, T:5, L:30	21.4; 1.6 (9.5–27.0)	93.8; 18.8 (29.5–521.0)	22.9	121.4	22.8	121.4	761.7	5.9
23TW	TD	Taiwan	Taiwan north-south movements	98	102	F	23-Nov-2017 to 5-Apr-2018 (134)	D:1, T:5, L:30	20.7; 1.5 (10.9–26.3)	106.8; 16.0 (40.0–394.5)	22.9	121.4	22.9	121.4	715.1	5.5
24TW	TD	Taiwan	Taiwan north-south movements	101	106	M	23-Nov-2017 to 8-Mar-2018 (106)	D:1, T:5, L:30	22.0; 1.4 (12.7–26.2)	67.7; 20.1 (10–296.5)	22.9	121.4	23.0	121.4	732.3	6.5

Table 2-1 Summary of biological and data-logger deployment information of greater amberjack (*continued*)

Fish ID GA-	Tag type	Release location	Classified group	Fork length (cm)		Sex (M/F)	Period of analysis (days)	Sampling rate (s)	Ambient temp. mean; SD °C (range: °C)	Swimming depth, mean; SD m (range: m)	Tagging position		Recap. position or Pop-off Position		Track length (km)	Average movement (km d ⁻¹)
				Tagging	Recap.						Lat. (°N)	Long. (°E)	Lat. (°N)	Long. (°E)		
01KG	M	No. Satsunan	Satsunan	108	N/A	N/A	15-Sep-2020 to 10-Jan-2021 (118)	600	19.5; 2.6 (9.6–26.4)	135.9; 36.1 (61.0–337.0)	30.7	130.5	30.8	130.4	419.0	3.6
02KG	M	No. Satsunan	Satsunan	88	N/A	N/A	15-Sep-2020 to 27-Sep-2020 (13)	3	20.8; 2.0 (13.2–26.6)	104.4; 23.4 (50.5–220.5)	30.7	130.5	30.4	130.1	44.1	3.7
03KG	M	No. Satsunan	Satsunan	97	N/A	N/A	15-Sep-2020 to 26-Sep-2020 (12)	3	20.8; 2.0 (12.8–26.5)	102.7; 23.3 (50.5–216.0)	30.7	130.5	30.8	130.5	26.3	2.4
04KG	M	No. Satsunan	Satsunan	82	N/A	N/A	15-Sep-2020 to 17-Sep-2020 (3)	75	21.2; 1.5 (16.0–24.1)	84.0; 15.0 (58.5–148.5)	30.7	130.5	30.8	130.7	1.6	0.8
05KG	M	No. Satsunan	Satsunan	99	N/A	N/A	15-Sep-2020 to 30-Sep-2020 (16)	600	19.7; 2.4 (13.1–26.1)	115.5; 27.7 (55.5–219.5)	30.7	130.5	30.6	130.6	47.8	3.7

Table 2-1 Summary of biological and data-logger deployment information of greater amberjack (*continued*)

Fish ID GA-	Tag type	Release location	Classified group	Fork length (cm)		Sex (M/F)	Period of analysis (days)	Sampling rate (s)	Ambient temp. mean; SD °C (range: °C)	Swimming depth, mean; SD m (range: m)	Tagging position		Recap. position or Pop-off Position		Track length (km)	Average movement (km d ⁻¹)
				Tagging	Recap.						Lat. (°N)	Long. (°E)	Lat. (°N)	Long. (°E)		
06KG	M	Cen. Satsunan	Satsunan	84.5	N/A	F	8-Sep-2021 to 18-Sep-2021 (11)	300	22.7; 1.5 (18.2–27.5)	104.7; 11.5 (55.7–157.5)	30.2	129.9	29.8	130.3	64.8	5.9
07KG	M	Cen. Satsunan	Satsunan	90	N/A	M	15-Dec-2021 to 29-Mar-2022 (135)	600	20.5; 2.0 (15.2–25.3)	135.5; 21.0 (75.5–246.5)	30.1	129.7	29.9	129.9	501.9	3.7
08KG	M	Cen. Satsunan	Satsunan	102	N/A	F	15-Nov-2021 to 19-Jun-2022 (220)	600	20.3; 1.9 (13.8–25.8)	133.2; 26.6 (60.5–246.0)	30.1	129.7	30.3	129.9	777.4	3.6
09KG	M	Cen. Satsunan	Satsunan	107	N/A	F	15-Nov-2021 to 19-Jun-2022 (220)	600	20.3; 1.9 (14.5–25.9)	128.5; 22.3 (50.0–253.0)	30.1	129.7	30.1	129.7	694.3	3.2
10KG	M	Cen. Satsunan	Satsunan	104	N/A	M	15-Nov-2021 to 19-Jun-2022 (220)	3	20.4; 1.8 (11.7–26.3)	127.5; 20.5 (38.5–257.5)	30.1	129.7	30.3	129.9	596.3	2.8

Table 2-1 Summary of biological and data-logger deployment information of greater amberjack (*continued*)

Fish ID GA-	Tag type	Release location	Classified group	Fork length (cm)		Sex (M/F)	Period of analysis (days)	Sampling rate (s)	Ambient temp. mean; SD °C (range: °C)	Swimming depth, mean; SD m (range: m)	Tagging position		Recap. position or Pop-off Position		Track length (km)	Average movement (km d ⁻¹)
				Tagging	Recap.						Lat. (°N)	Long. (°E)	Lat. (°N)	Long. (°E)		
11KG	M	Cen. Satsunan	Satsunan	110	N/A	F	15-Nov-2021 to 19-Jun-2022 (220)	600	20.3; 1.9 (11.3–25.8)	137.4; 22.6 (50.0–263.0)	30.1	129.7	30.3	129.9	938.2	4.3

†Three fish were recaptured by local fishermen after the pop-up of the MiniPAT (GA04TW: 14-May-2018, 22.900°N, 121.415°E; GA14 TW: 9-Jul-2019, 22.900°N, 121.425°E; GA15TW: 3-Apr-2018, 22.887°N, 121.412°E). ††One fish was recaptured by local fishermen, but the tag was missing from the fish. Cen.: central, D: depth; FL: fork length, L: light, M: MiniPAT; No.: northern, Recap: recapture; T: temperature; Temp.: temperature; TD: TDR-Mk9.

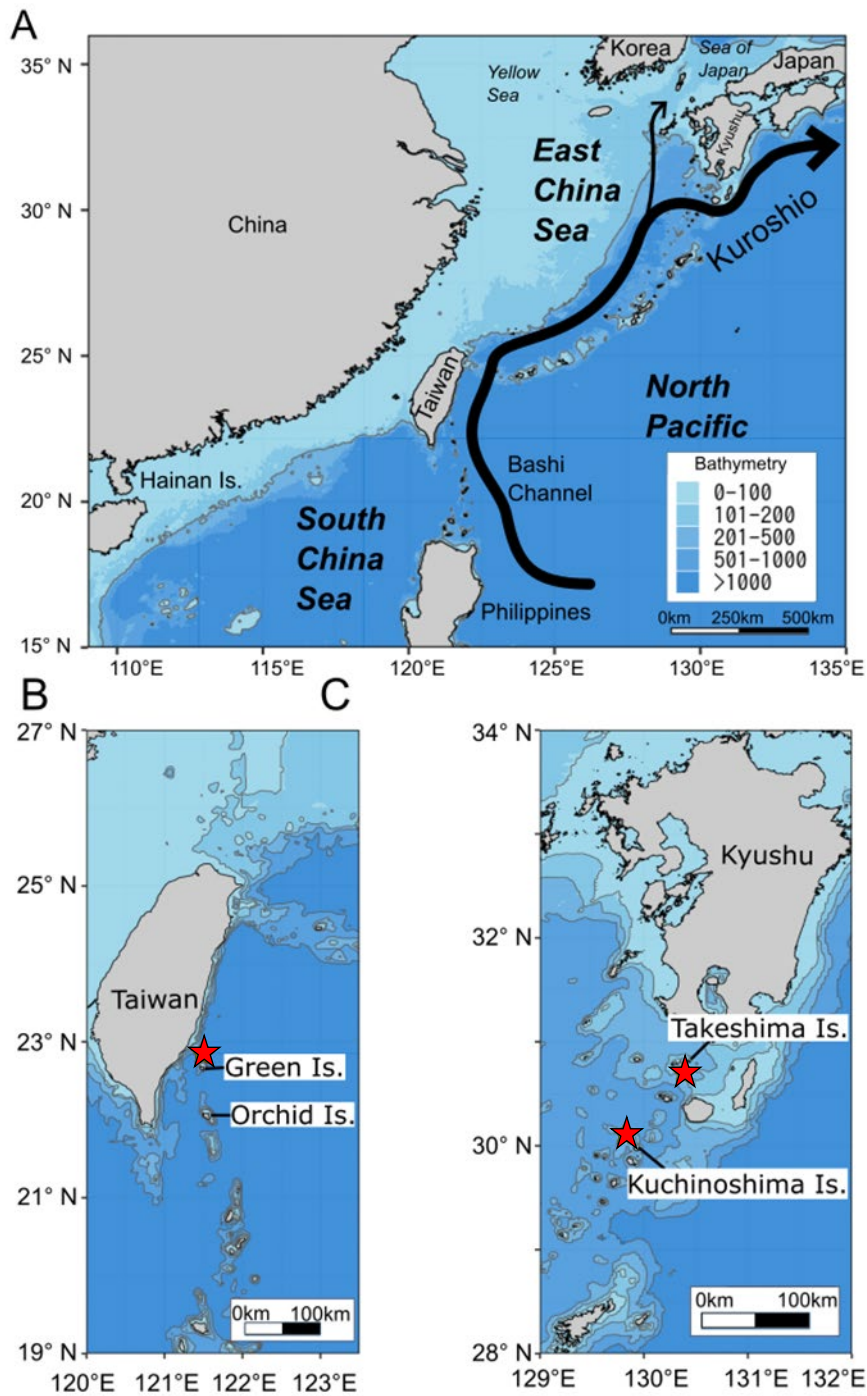


Fig. 2-1 The study area overlaid on its bathymetry. Black arrow: the path of main ocean currents. Red star: the release location of the tagged greater amberjack.

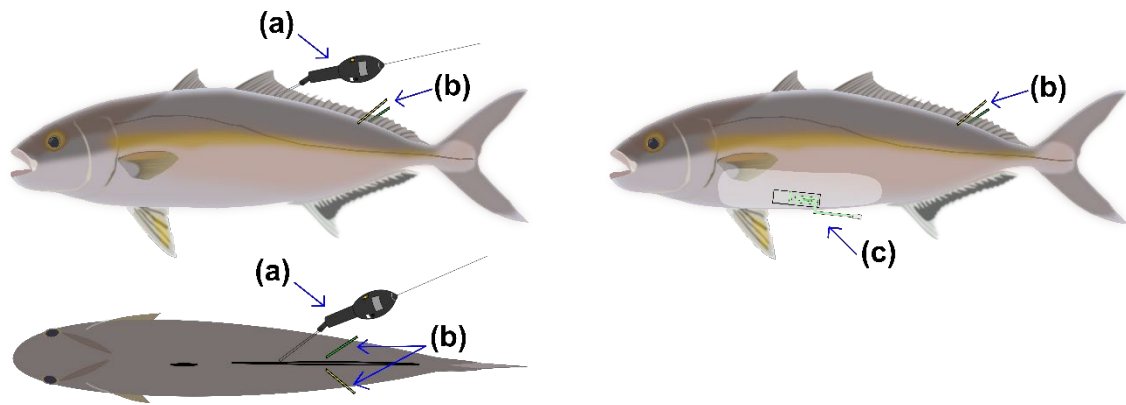


Fig. 2-2 Attachment positions of each tag. Blue arrows indicate tags: (a) the pop-up satellite archival tag (MiniPAT), (b) two conventional plastic dart tags, and (c) the depth-temperature recorder (TDR-Mk9). TDR-Mk9s was surgically implanted into the peritoneal cavity.

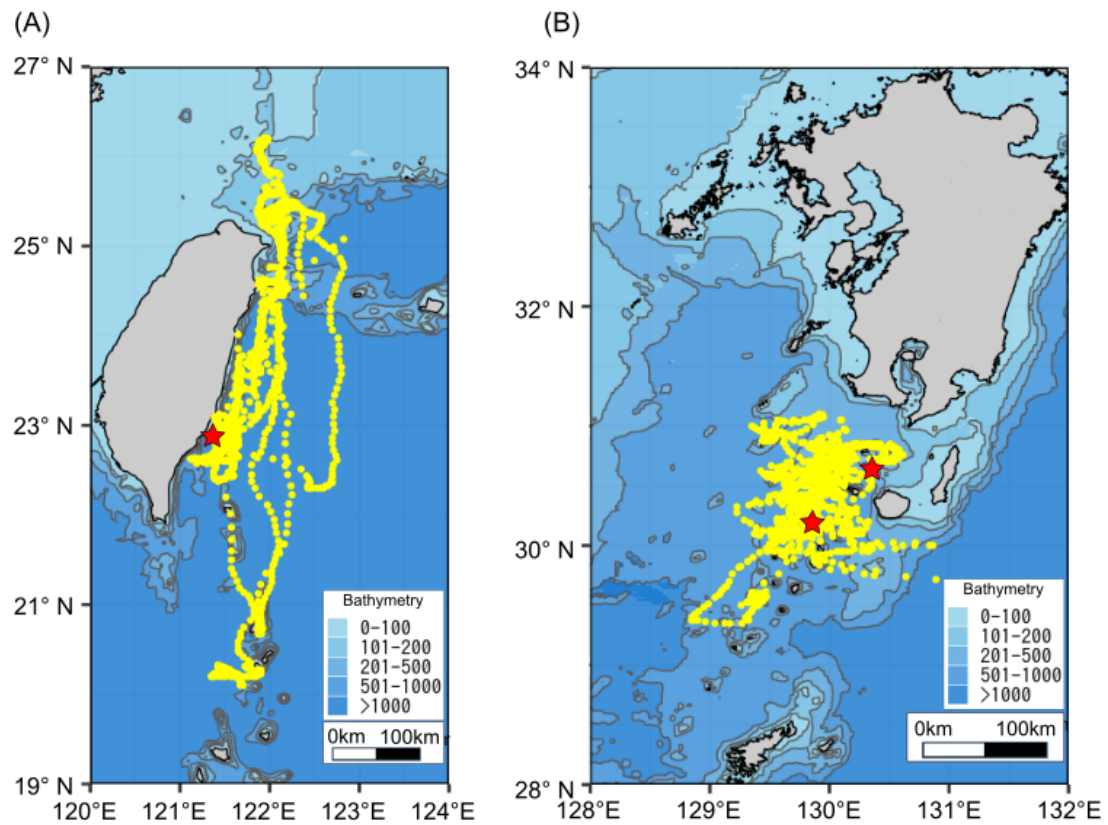


Fig. 2-3 Horizontal distribution of tagged greater amberjack released from eastern Taiwan (A) and Satsunan (B) plotted over bathymetry images. Circles indicate the most probable daily positions of each fish. Red stars indicate the release location of the tagged greater amberjack.

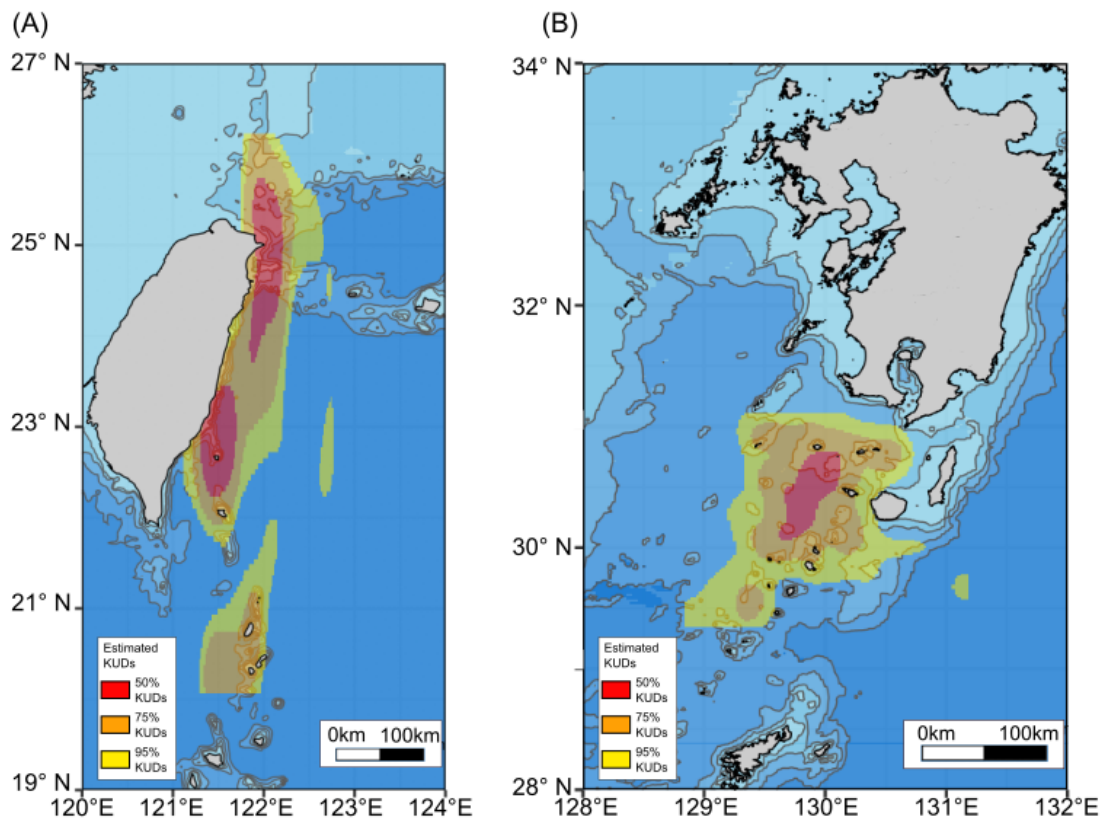


Fig. 2-4 Habitat distributions of the greater amberjack released from eastern Taiwan (A) and Satsunan (B). Each color shows the probability of a tagged fish occurring within a defined home range (kernel utilization distributions; KUD).

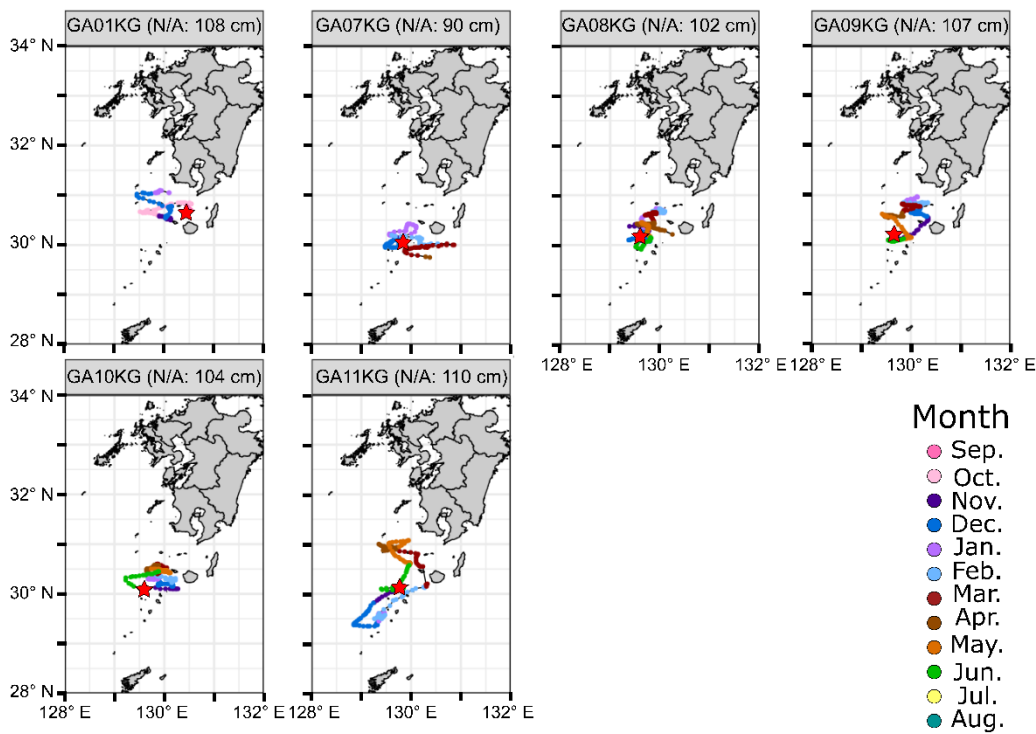
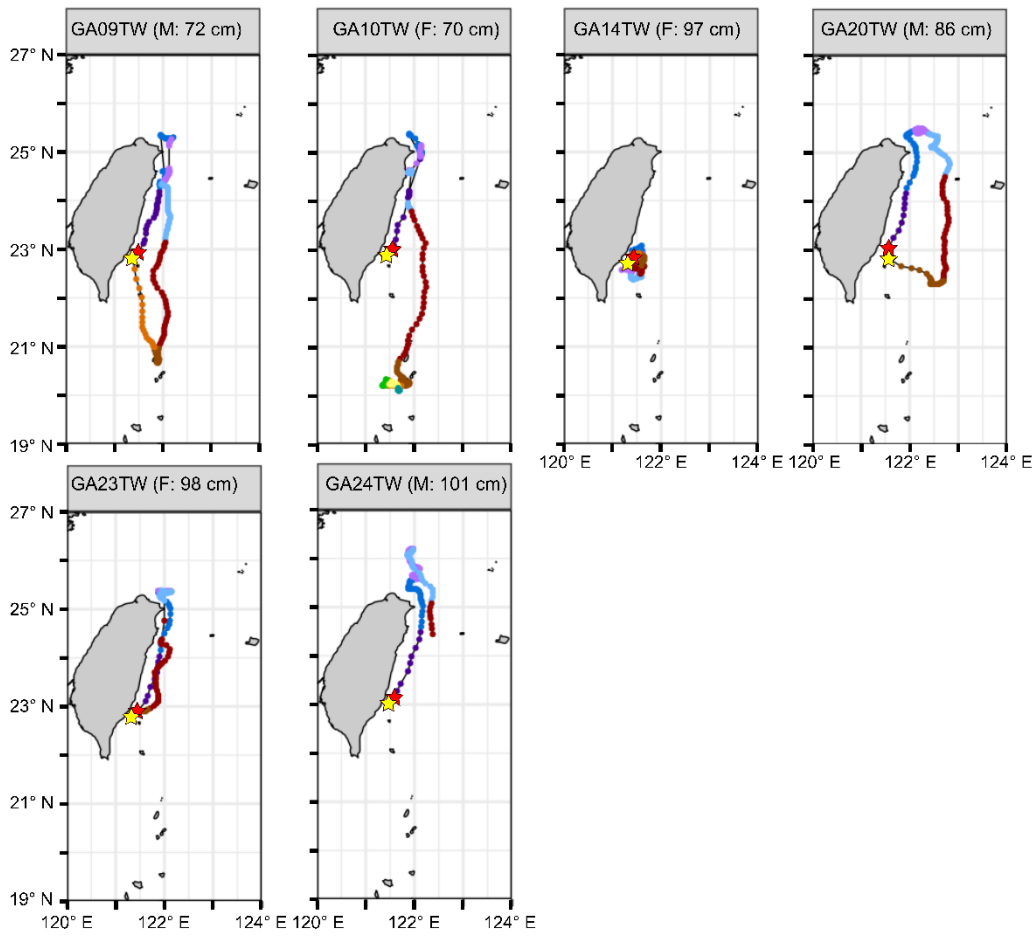


Fig. 2-5 Horizontal movement of individual greater amberjack (≥ 100 days at liberty: Sex and fork length). Circles indicate most probable daily positions from each fish. Red stars indicate the release location of the tagged greater amberjack. Yellow stars indicate the recapture location of the tagged greater amberjack. Details of tagged individual are listed in Table 2-1.

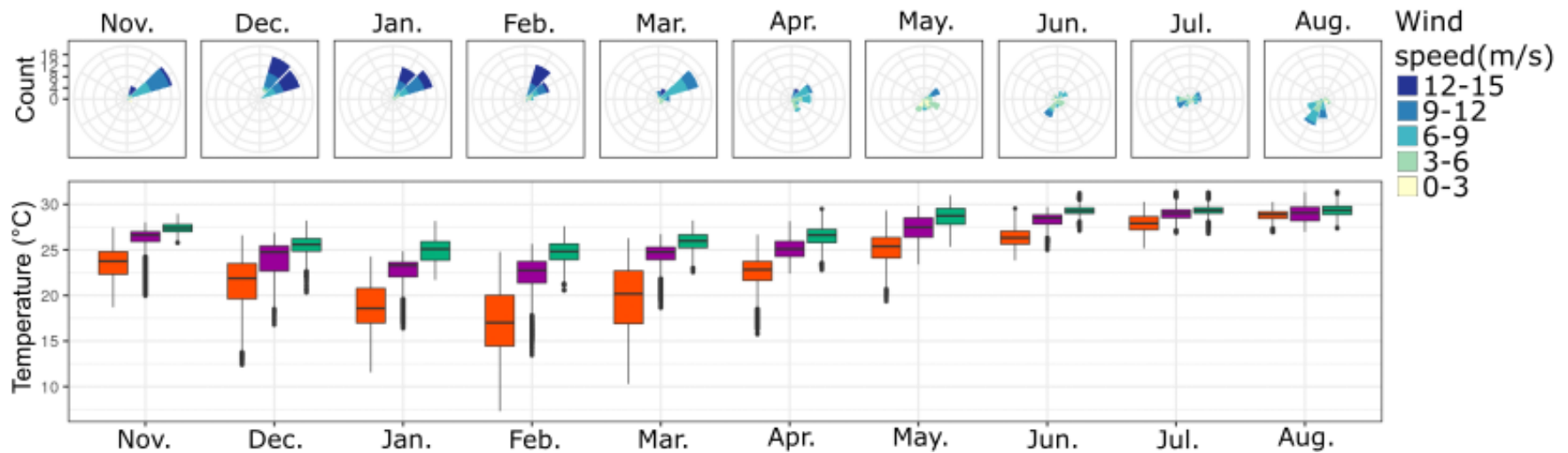
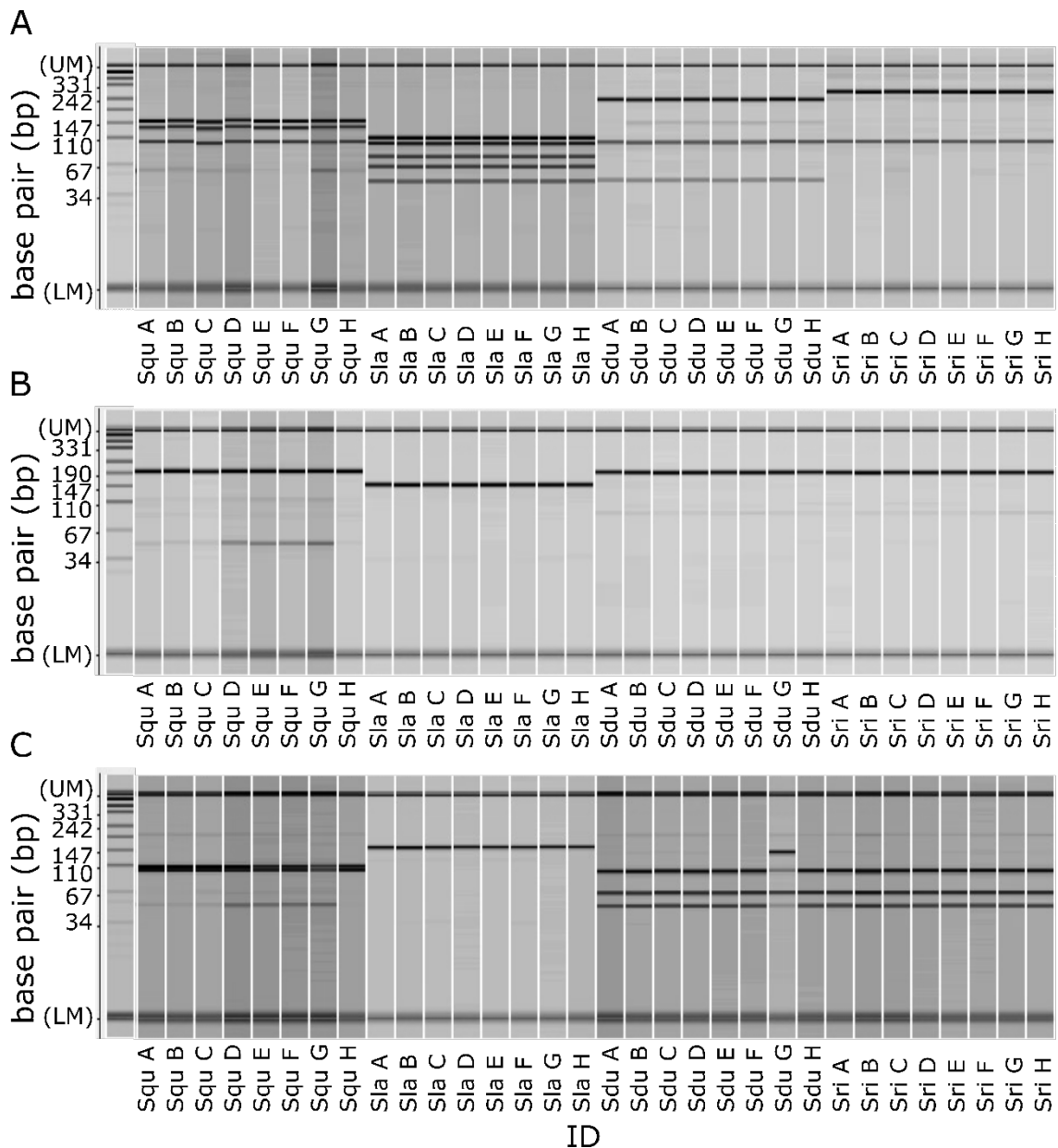


Fig. 2-6 Upper portion of each panel: Monthly changes in the sea surface wind (SSW) in east Taiwan within 20°–26°N, 121°–123°E.

The wind direction indicates the origin of the wind. Lower portion of each panel: monthly changes in the sea surface temperature (SST) in east Taiwan. Colored boxplots indicate the temperature in each region. Orange: North region (25°–26°N, 121°–123°E); purple: Central region (23°–25°N, 121°–123°E); green: South region (20°–23°N, 121°–123°E).



ID

Fig. 2-7 Comparison of electrophoresis patterns of the four *Seriola* spp. (*S. quinqueradiata* [Squ], *S. lalandi* [Sla], *S. dumerili* [Sdu], and *S. rivoliana* [Sri]). (A) RFLP patterns of the mitochondrial *Cytb* region from the four *Seriola* spp. following digestion of the PCR product with the restriction enzyme *Hinf*I. (B) PCR products of the nuclear ITS region from the four *Seriola* spp. with a combination of species-specific primers (SlaITS1_f1 and SlaITS1_r1). (C) RFLP patterns of the nuclear ITS PCR product from the four *Seriola* spp. following digestion with the restriction enzyme

HpaII. The lengths of the DNA size markers are shown in base pair (bp). UM: upper marker. LM: lower marker.

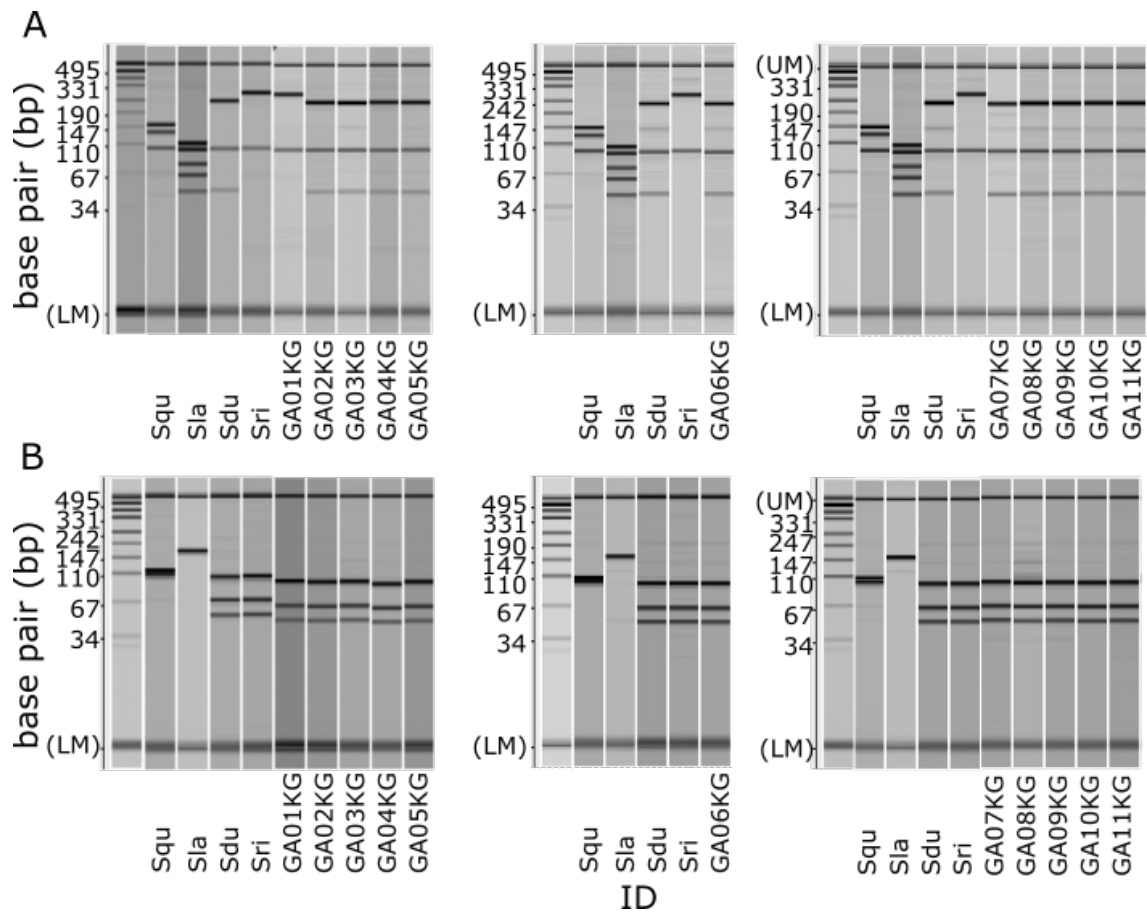


Fig. 2-8 Comparison of electrophoresis patterns of the tagged individuals GA01KG to GA11KG). (A) RFLP patterns of the mitochondrial *Cytb* region from the four *Seriola* spp. and tagged individuals. (B) RFLP patterns of the nuclear ITS region from the four *Seriola* spp. and tagged individuals. The lengths of the DNA size markers are shown in base pair (bp). UM: upper marker. LM: lower marker.

第3章 カンパチの鉛直方向の生息地選択と移動

第1節 背景

海洋は、緯度方向だけでなく表層から深層まで鉛直方向にも大きく物理環境 (例えば、温度、光量、酸素濃度) と生物環境 (例えば、一次生産量) が変化する3次元的な広がりと変動性をもつ。ここで、海産魚類は水平・鉛直の両方向に海洋環境と水温をはじめとした温度変化に応答しながら生息場所を選択すると考えられる (Secor 2015)。したがって、海産魚類の生息地利用を考えるうえで、水平方向の移動に加えて、鉛直方向にもその理解を広げることが重要である (Andrzejaczek et al. 2019)。

海産魚類の鉛直移動は、鉛直移動の様式が時空間的に変化することが報告されている (e.g. Jorgensen et al. 2012; Andrzejaczek et al. 2018; Furukawa et al. 2020)。これまでカンパチ成魚は目視観察により (Manooch & Potts 1997), 専ら海底地形が起伏に富んだ海域を生息場所にすると考えられてきた。しかし、本研究でバイオロギングを用いた行動記録を解析した結果、台湾東部に生息する個体は沿岸の海嶺帯や陸棚斜面域などの起伏に富んだ海底構造に蟄集することに加えて、起伏に富んだ海底構造間を移動する際には水深が 1000 m を超える

ような海域 (Fig. 2-4A) を利用することが明らかになった。このことから、本種が沿岸だけでなく沖合の生息地を利用する際に海底に達するほど深く潜行するのか、また、そうであるならば暖海種であるカンパチが冷水の深海に生息することが可能なのかなど、本種の鉛直移動には行動学的のみならず温度生理学的な興味を尽きない。

また、カンパチ成魚は日和見捕食者であると考えられているが、地中海中部の異なる2点間で採集された成魚の胃内容物を調べたところ、沖合で採集された個体は浮魚を主として摂餌しており (Sley et al. 2016)、海底構造の周りで採集された個体は浮魚だけでなく底魚も同等に摂餌していたことが示されており (Andaloro & Pipitone 1997)、摂餌様式が複数あることが示唆される。このことから、カンパチ成魚は主要な生息場所である海底構造の周りにいる時と沖合を移動している際には異なる摂餌様式をとり、それに伴い鉛直移動パターンも変化させている可能性がある。

他方、魚類は熱伝導率が高い水の中で暮らしているため、鉛直移動はその種の体温保持能力に影響される。例えば、外温性魚類であるセイラ *Coryphaena hippurus* のように体温保持能力が低い魚では、温度躍層を縦断し潜行する鉛直

移動を行った際に体温がすぐに低下するため、温度躍層を超えた表層に比べて低水温環境下での滞在時間は短時間に限られる (Furukawa et al. 2015)。一方、体温保持能力が高い部分内温性魚類のメバチ *Thunnus obesus* やメカジキ *Xiphias gladius* は、温度躍層を縦断し潜行しても体温を長時間維持できるため、低水温環境下に長く留まることが可能である (Holland et al. 1992; Stoehr et al. 2018)。このように、魚類の体温保持能力を理解することは、その種の鉛直移動を生理学的側面からも理解することに役立つ。

そこで、本章ではカンパチの回遊への理解を深めるために、沿岸と沖合の2種類の生息地を利用するカンパチ成魚が、水平移動にともなって変化する海洋環境にあわせてどのように遊泳行動を変化させているのかを調べた。また、鉛直移動中の体温 (ここでは腹腔内温度) の変化を解析することで、本種の鉛直移動を制限する温度生理学的な要因についても検討した。

第2節 材料と方法

第1項 深度と海洋構造の関係

鉛直方向の水温構造が標識個体の深度にどういった影響を与えるのかを調べるために、第2章で得た21個体 (台湾放流個体: 14個体, 鹿児島放流個体: 7個

体) の遊泳記録 (Table 2-1) と以下で示す海洋環境データを解析に用いた。

まず、台湾放流個体については遊泳深度の特性値と現場の海洋構造を比較するために、台湾水産試験所が台湾周辺海域漁場環境観測航海プロジェクトの一環として行った、同所の調査船水試 1 号および水試 2 号 (Taiwan Fishery Research Institute, Council of Agriculture, Taiwan) による電気伝導度・水温・水深センサーシステム (CTD) を用いた海洋観測の記録を解析に用いた。本研究には 2007 年から 2018 年までに実施された 30 地点 (20–26°N, 115–123°E; Fig. 3-1) の観測データを用いた。観測地点を緯度方向に 3 つの海域に区分し (北部: 25–26°N, 中部: 23–25°N, 南部: 20–23°N), 10 m ごとの水温の鉛直構造を月別・海域別に算出した。なお、12 月は悪天候によりすべての年で海洋観測が実施されていないため、解析は行っていない。一方、鹿児島放流個体の深度と海洋構造を比較するためには、気象庁の海洋データ同化システム (Usui et al. 2006) より得られた薩南海域 (29.5–31.5°N, 129–131°E) における 0–200 m の推定水温の記録 (以下、同化データ) を使用し、10 m ごとの水温の鉛直構造を月別に算出した。

上記の方法で得られた海洋データをもとに、表層混合層が標識個体の深度分

布に与える影響を調べた。まず、表層混合層の厚さの代替指標となる等温線深度 (isothermal layer depth; 以下 ILD) を海面から 5 m の深度の水温 (CTD データ または同化データを使用) から 0.8°C 変化した深度とし (Kara et al. 2000), ILD の深度と標識個体の深度を月別・放流場所別に比べた。次に、放流された海域によって遊泳行動に昼夜差が出現するかどうかを調べるために、鉛直分布 (10 m ごと) のヒストグラムを放流海域ごとに作成した。昼夜を決める日の出および日の入り時刻は照度記録をもとに推定した。

第 2 項 鉛直移動の分類

放流個体の鉛直移動の時空間変動を検討するために、1 日ごとの鉛直移動様式を階層クラスター分析によって分類した。階層クラスター分析はこれまでに複数の海産魚類で鉛直移動を分類する解析手法として用いられている (e.g. Jorgensen et al. 2012)。ここでは、詳細な鉛直遊泳様式の分類を行うために、行動記録計本体を物理的に回収した際に得られる測定間隔 75–600 秒ごとに集計されていない時定数の高い時系列データを持つ 12 個体 (すべて台湾放流個体) の深度記録 (7–273 日間) を解析に使用した。

解析にあたり、まず階層クラスター分析に用いる 1 日ごとの鉛直移動の特徴

量 (平均深度, 深度の標準偏差, 最大深度, 最小深度, 平均鉛直移動距離, 平均鉛直移動時間) をそれぞれ昼間 (太陽の高度が地平線よりも高い期間), 薄明時間 (市民薄明: 太陽の高度が地平線下から地平線下 -6° の間の期間), 夜間 (太陽の高度が地平線下 -6° 以下の期間) の3つの時間帯ごとに算出した。1回の鉛直移動は, 個別別に求めた昼夜ごとの平均深度から10 m以上深くまで潜った時を開始点とし, その後再び平均深度の10 m以内まで浮上してきた時を終了点とした (Fig. 3-2)。そして, 1回の鉛直移動中に経過した時間を鉛直移動時間とし, 鉛直移動の開始点から鉛直移動中に経験した最大深度までの2点間の深度差を鉛直移動距離とした。

階層クラスタ分析には, 解析に用いた12個体の1日ごとの特徴量をすべて使用した。本研究では, シティブロック距離とワード法を用いて1日ごとの鉛直移動の類似度を求めた (R 4.1.0 の `hclust` 関数を使用)。鉛直移動の種類 (クラスタ数) は, 階層クラスタ分析によって算出したデンドログラムの形状と実際の個体の深度変化を確認することで決定した。また, クラスタごとの鉛直方向の移動速度を調べるために, 5秒間の時間窓ごとに深度の差分値を求めた。

第3項 熱収支モデル

水温の変化が標識個体の鉛直移動と深度ごとの滞在時間にどのように影響するのかを調べるために、放流個体の腹腔内温度の変化と水温の変化の関係を熱収支モデル (Holland & Sibert 1994; Kitagawa et al. 2001) を用いて調べた。ここでは、腹腔内温度を記録している TDR-Mk 9 を装着した個体 (9 個体) のデータを使用した (Table 2-1)。

$$dT_b(t)/dt = k(T_a(t) - T_b(t)) + \dot{T}_m,$$

ここで、 $T_a(t)$ は時間 t (分) における経験水温 ($^{\circ}\text{C}$) を示し、 $T_b(t)$ は時間 t における供試魚の腹腔内温度 ($^{\circ}\text{C}$) を示す。 k は全身熱交換係数 ($^{\circ}\text{C min}^{-1} ^{\circ}\text{C}^{-1}$)、 \dot{T}_m は代謝熱による体温変化率 ($^{\circ}\text{C min}^{-1}$) をそれぞれ示す。 k は周囲の水温によって変化することが知られているため (Kitagawa & Kimura 2006), 以下の条件で推定を行った。

(A) $k =$ 常に一定,

$$(B) k = \begin{cases} k_1; T_a(t) < T_b(t) \\ k_2; T_a(t) \geq T_b(t) \end{cases},$$

条件 (A) は本種の k は常時一定であると仮定し、条件 (B) では腹腔内温度の上昇時と低下時に k が異なると仮定し、 k_1 は体温冷却時、 k_2 は体温加熱時の

値を示す。各パラメータは R 4.1.0 の optim 関数を用いて最尤法で推定をした。

どちらの条件が最適であるか判断するために、両方の条件のベイズ情報量規準 (BIC; Schwarz 1978) を求め、BIC が最も小さくなる条件を選択した。

また、標識個体の腹腔内温度に対する産熱の影響を調べるために、 T_m を含む条件と、 T_m を含まない条件で BIC をそれぞれ比較した。

第 4 項 ビデオロガーと 3 軸加速度ロガーを用いた遊泳行動観察

カンパチは海底構造の周りを遊泳することが予想されるが、実際にどのような海底環境を経験しているかは不明である。本種の経験環境ならびに海底付近を含めた遊泳行動を詳しく調べるために、ビデオロガー (DVL400M-VD3GT; 長さ 71 mm, 幅 21 mm, 高さ 23 mm, 空中重量 52 g; リトルレオナルド製) と 3 軸加速度ロガー (ORI1300-3MPD3GT; 長さ 83.5 mm, 直径 16.5 mm, 空中重量 42.4 g; リトルレオナルド製) を用いた行動調査を 2021 年 9 月に鹿児島県十島村口之島沖合 (30.1°N, 129.7°E; Fig. 2-1C) にて行った。調査海域において長崎大学水産学部附属練習船鶴洋丸にて釣獲したカンパチ 1 個体 (FL: 81 cm; TL: 85 cm; 以下、加速度ロガー放流個体とする) を用いた。頭部を黒い布で遮光した供試魚の口から灌水をしながら、供試魚の第一背鰭の前方およそ 3 cm のと

ころに千枚通しで穴を開け、プラスチックケーブルタイを用いてビデオロガー、3軸加速度ロガー、Argos発信器 (SPOT-363A; 長さ 55 mm, 直径 20 mm, 空中重量 42 g; Wildlife Computers Inc.製), 浮力体 (ガラスバブルズ; 3M 製), 自動切り離し装置を固定した装置一式を装着し (Fig. 3-3), 放流した。ビデオロガーによるビデオ動画は 30 fps, 加速度ロガーは 3 軸方向の加速度 (測定可能範囲: ± 3 G; 分解能: 0.01 G) を 20Hz, 深度 (測定可能範囲: 0–1300 m; 分解能: 0.4 m), 経験水温 (測定可能範囲: -10°C から 50°C ; 分解能: 0.1°C), 遊泳速度 (測定可能範囲: $0.2\text{--}10\text{ ms}^{-1}$; 分解能: 0.05 ms^{-1}) を 1 Hz でそれぞれ記録するように設定した。自動切り離し装置は、タイマー (RTD400; 長さ 67.5 mm, 直径 14 mm, 空中重量 20 g; リトルレオナルド製) と切り離しケーブル (RC-300TD-150; リトルレオナルド製) で構成され、予め設定した時間が経過するとケーブルの一部が切断される構造になっている (Watanabe et al. 2006)。タグが魚体から切り離され、海面まで浮上した後 Argos 発信器から発せられる電波信号を専用の電波受信機 (ADF-1; ノマドサイエンス製) を用いて長崎大学水産学部附属練習船鶴洋丸にて回収した。

回収されたロガーからダウンロードした記録は以下の解析を行った。加速度

ロガーは、動物の運動によって生じる動的加速度と、動物の体軸変化に伴う重力加速度成分を含む静的加速度の2種類の加速度を記録する (Sato et al. 2003; Watanabe et al. 2006)。加速度の低周波成分は重力加速度を示し高周波成分は運動を示すため、背腹方向の加速度の低周波成分は加速度ロガー放流個体の姿勢由来の静的加速度、左右方向の加速度の高周波成分は尾鰭の振動をそれぞれ示す (Tanaka et al. 2001; Kawabe et al. 2003; Tsuda et al. 2006)。そこで、それぞれの方向軸の加速度データから静的加速度を取り除くために、まず、2秒の時間窓を用いて加速度の生データの移動平均を算出した。2秒の時間窓で移動平均した加速度を静的加速度であると定義し、生の加速度データから静的加速度成分を差し引くことにより、動的加速度成分を抽出した (Qasem et al. 2012; Wright et al. 2014)。そして、左右方向の加速度データから分離した動的加速度に 0.3–10 Hz の範囲で連続ウェーブレット変換 IGOR Pro ver. 6.1 (WaveMetrics 製) の Ethographer パッケージ (Sakamoto et al. 2009) を用いて施し、加速度データの周期と振幅を毎秒算出した。その後、Ethographer パッケージ上の peak tracer 機能を使用して、変換された加速度の周期データから 1 秒毎の卓越振動周期 (秒) を取り出した。そして、卓越振動周期の逆数を尾びれ振動周波数 (tail beat

frequency; 以下 TBF) として算出した。

第3節 結果

第1項 標識個体の鉛直分布

行動記録計により得られた標識個体の深度分布と鉛直方向の水温構造を比べると、標識個体の深度は主に ILD よりも深部に限定されており、表層混合層内(約 40–80 m 以浅)へ移動することはほとんどなかった (Fig. 3-4)。

記録期間を通じて、経験水温は台湾放流個体が $20.7 \pm 1.7^{\circ}\text{C}$ 、鹿児島放流個体は、鹿児島県竹島沖合から放流された個体が $20.4 \pm 1.8^{\circ}\text{C}$ 、鹿児島県口之島沖合から放流された個体が $20.8 \pm 2.0^{\circ}\text{C}$ であった (Table 3-1)。

第2項 標識個体の鉛直移動様式

階層クラスター分析に用いた 12 個体 (7–273 日) の 1 日ごとの鉛直移動における特徴量 (合計 1331 日) を階層クラスター分析した結果、5 種類の鉛直移動パターンに分けることができた (Fig. 3-5)。ここで、鉛直移動パターンの違いを可視化するために、現地時間 (台湾標準時: UTC+8 時間) での 1 時間ごとの鉛直移動の特性値 (最大値, 中央値, 50%信頼度区間, 95%信頼度区間) を求めた (Fig. 3-6)。

クラスター1は昼間、薄明時間、夜間すべての時間帯で他のクラスターに比べて浅い深度を泳いでいた (Fig. 3-6A)。クラスター1の平均 (\pm 標準偏差) 深度は、それぞれ昼間が 64.2 ± 16.3 m、薄明時間が 60.7 ± 10.1 m、夜間が 61.2 ± 10.3 mであった。クラスター1は、全クラスターのなかで最も鉛直移動距離が短かった (昼間が 20.2 ± 27.0 m、薄明時間が 9.0 ± 7.0 m、夜間が 8.7 ± 8.1 m; Fig. 3-6B)。クラスター1の出現率は全期間の6.8%であった。

クラスター2は、約150 mの深さまでの鉛直移動をすべての時間帯で繰り返して行っていた (Fig. 3-6A)。クラスター2の平均深度は、昼間が 127.3 ± 24.6 m、薄明時間が 129.8 ± 30.6 m、夜間が 112.4 ± 24.1 mとなりクラスター1よりも深い深度に滞在していた。クラスター2の鉛直移動距離は、昼間が 44.9 ± 44.5 m、薄明時間が 40.5 ± 40.4 m、夜間が 40.8 ± 46.2 mであった (Fig. 3-6B)。またクラスター2では、すべてのクラスターの中で最も深い潜水 (最大521.0 m) が見られた (Table 2-2; Fig. 3-6A)。

クラスター3は、鉛直移動に顕著な日周性が見られ、昼間が深く、夜間に浅い深度に滞在する傾向が見られた (Fig. 3-6A)。クラスター3では、昼間の平均鉛直移動距離は 65.9 ± 44.4 mであり (Table 2-2)、約150–250 mの深度まで鉛

直移動していた (Fig. 3-6A)。一方、夜間の平均鉛直移動距離は 26.0 ± 33.2 m, 薄明時間の平均鉛直移動距離は 29.0 ± 34.6 m であった。クラスター3 の出現率は全期間の 24.1% であった。また、クラスター3 は他のクラスターと比べて、最も速い鉛直移動速度 (最大 0.47 ms^{-1}) を示した (Fig. 3-6C)。

クラスター4 は短距離の鉛直移動と日周鉛直移動という、クラスター1 とクラスター3 の両方の特徴を有していた (Fig. 3-6AB)。クラスター4 は全期間の鉛直移動パターンのうち、15% の出現であった。

クラスター5 はクラスター4 とよく似た鉛直移動パターンを示していたが、クラスター4 よりも深い深度 (昼間が 105.1 ± 15.0 m, 薄明時間が 101.6 ± 8.9 m, 夜間が 104.2 ± 11.3 m) を泳いでおり、鉛直移動距離もクラスター4 よりも長い距離 (昼間が 32.8 ± 31.4 m, 薄明時間が 15.4 ± 16.3 m, 夜間が 15.2 ± 18.7 m) であった (Table 2-2; Fig. 3-6B)。クラスター5 は全クラスターの中で最も多く、全期間の 49.2% を占めた。

第3項 鉛直移動の時空間的変動

標識個体の鉛直移動は時空間的に変化していた (Figs. 3-7, 3-8)。台湾南東部の緑島周辺の高嶺帯や東シナ海南端の大陸棚斜面域、あるいは台湾東部沿岸と

いった水深 500 m 未満の海域に滞在しているときは、11 月から 4 月にかけてクラスター 1 とクラスター 5 が頻出していた (Fig. 3-7)。また、クラスター 1 とクラスター 5 が見られた際には標識個体は主に季節躍層よりも深い深度 (20–22°C) を遊泳していたが、時折、鉛直移動を伴わずに低水温 (17–19°C) を経験していた (例えば、11 月中旬から 12 月中旬にかけての期間; Fig. 3-8)。水深 1000 m を超える沖合ではクラスター 3 がよく見られ (Fig. 3-7)、標識個体は成層した水柱内を広く鉛直移動していたため (Fig. 3-8)、クラスター 1 やクラスター 5 が見られた際に経験した水温 (12.7–27.4°C) よりもクラスター 3 が見られた際に経験した水温 (9.5–28.1°C) の方が広い範囲の水温を経験していた (Table 2-3)。また、クラスター 3 はクラスター 1 やクラスター 5 の出現が低下した 1 月以降に多く出現していた (Fig. 3-8)。クラスター 2 が見られた際にも成層した水柱内を広く鉛直移動していたため、クラスター 3 と同様に広い範囲の水温 (9.5–26.9°C) を経験していた (Table 2-3; Fig. 3-8)。

クラスター 4 は沿岸域と沖合の両方で観察された (Fig. 3-7)。さらに、クラスター 4 はクラスター 3 とクラスター 5 の合間に頻繁に確認された (Fig. 3-8)。特に GA20TW では、1 月中旬から 4 月中旬まで継続してクラスター 4 が観察され

た (Fig. 3-8)。

第4項 鉛直移動に伴う体温変化

体温変化の解析に用いた9個体は鉛直移動を繰り返し行っており、その際に幅広い水温範囲 (9.5–28.1°C) を経験していた (Table 3-3; Fig. 3-9)。また、鉛直移動を行っていた際の経験水温と腹腔内温度の変化の速度は異なっていた。経験水温は鉛直移動の際に深度変化に連動して変化していたが、腹腔内温度は経験水温の変化よりも緩やかに変化しており (Fig. 3-9)、16°C 未満になることはほとんどなかった (Fig. 3-10)。また、鉛直移動あたりの時間は1分から317分の間であった。鉛直移動時間の95%が21分未満であり、50分以上の長時間の鉛直移動はほとんど確認されなかった (全体の0.05%未満; Fig. 3-11)。さらに、1回の鉛直移動時間の中央値は3分であった。

体温変化の解析に用いた9個体すべてで、条件 (B) の k が変化するモデルが条件 (A) の k が一定のモデルよりも低い BIC を示していた (Table 3-3)。また、全ての解析個体で k_1 (体温冷却時) の方が k_2 (体温加熱時) よりも低い値であったことから (Table 3-3)、腹腔内温度は冷却時よりも加熱時に速く変化することがうかがえる。一方で、条件 (B) のモデルの中で、 \dot{T}_m を含む条件と \dot{T}_m を

含まない条件の BIC を比べたところ、 T_m を含む条件の方が BIC は低い値を示した。そこで本研究では、 T_m を含む条件 (B) のモデルが標識個体の腹腔内を推定するのに適したモデルであると考えた。 T_m を含む条件 (B) のモデルで推定された標識個体の k は k_1 が $3.65 \times 10^{-2} \text{ } ^\circ\text{C min}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$ から $6.32 \times 10^{-2} \text{ } ^\circ\text{C min}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$ 、 k_2 が $5.22 \times 10^{-2} \text{ } ^\circ\text{C min}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$ から $8.83 \times 10^{-2} \text{ } ^\circ\text{C min}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$ となっており、 T_m は $3.05 \times 10^{-3} \text{ } ^\circ\text{C min}^{-1}$ から $7.31 \times 10^{-3} \text{ } ^\circ\text{C min}^{-1}$ であった (Table 3-3)。各個体の k_2 と k_1 の比は 1.29 から 1.70 (平均 1.47) の範囲であった。また、推定された標識個体の k と体重の相関関係を調べたところ、 k_1 は $R^2 = 0.31$ 、 k_2 は $R^2 = 0.0059$ であった。

第 5 項 ビデオロガーと加速度ロガーによる遊泳行動観察

加速度ロガー放流個体からは 14 時間の記録 (動画記録は放流後 25 分間) を取得できた。加速度ロガー放流個体は放流後すぐに海底へ向かって潜行し (Fig. 3-13)、海底 (約 150 m) に到達後は動画が終了するまでの期間は海底に沿って遊泳していた (Fig. 3-14)。日没後は深度 140 m 付近を主に泳いでおり、時折深度 100 m 付近までの鉛直移動を行っていた。

加速度ロガー放流個体の遊泳速度を昼夜間で比較したところ、昼間 (平均

1.02 ± 0.12 ms⁻¹) は夜間 (平均 0.84 ± 0.12 ms⁻¹) よりも高速で遊泳していた (Mann–Whitney U test, P < 0.01; Fig. 3-15A)。同様に TBF を昼夜間で比較したところ、昼間 (平均 1.92 ± 0.35 Hz) は夜間 (平均 1.38 ± 0.73 Hz) よりも高い振動周波数で遊泳していた (Mann–Whitney U test, P < 0.01; Fig. 3-15B)。

第 4 節 考察

本章では、東シナ海に生息するカンパチの生息地利用の理解を深めるために、鉛直遊泳行動を調べた。まず、放流個体は ILD よりも深い深度を泳いでおり ILD 以浅には現れなかった (Fig. 3-4)。メキシコ湾の北部と中西部沿岸からタグを装着し放流されたカンパチは、鉛直方向の混合が強く水温構造が鉛直方向でほとんど一定となる 3 月には (Poore et al. 2013)、海面付近まで遊泳することが報告されている (Murie et al. 2011) のに対して、成層が発達する 9 月 (Poore et al. 2013) には、温度躍層よりも深い深度に滞在し水深 20 m 以浅にほとんど出現しないことが報告されている (Jackson et al. 2018)。これらの結果から、カンパチは急激な水温変化が生じる温度躍層を縦断するような鉛直移動を避けていることが示唆される。

また、台湾東部から放流された個体は以下の 2 種類の鉛直移動パターンを主

に示し、その出現には時空間変動が見られた。まず、海底の起伏に富んだ海域では距離の短い鉛直移動 (平均 35 m 未満; クラスタ-1 およびクラスタ-5) を行っていた (Figs. 3-6, 3-7)。一方、沖合では日周性のある鉛直移動 (クラスタ-3) を行っていた (Figs. 3-6, 3-7)。

第 1 項 移動目的に応じた鉛直移動の変化

本研究では、クラスタ-3 とクラスタ-5 の 2 種類の鉛直移動パターンが最も多く確認され、全記録期間の 73.3% がクラスタ-3 (24.1%) とクラスタ-5 (49.2%) に分類された (Table 3-2)。クラスタ-3 とクラスタ-5 の鉛直移動様式が確認された場所の海底構造は大きく異なっていた (Fig. 3-7)。台湾東部海域の海洋構造は、沖合を北進する黒潮と、海嶺帯や海山、大陸棚斜面などの変化に富んだ海底地形によって特徴付けられる (Yu & Song 2000)。起伏に富んだ海底構造の周囲で、標識個体は短い鉛直移動 (クラスタ-1 およびクラスタ-5) を繰り返していた (Fig. 3-7)。第 2 章でも説明したが、こういった起伏に富んだ地形の周りは湧昇が発生し、植物プランクトンや動物プランクトン、小型浮魚といった小型生物の量が多いことが知られている (e.g. Genin 2004)。標識個体はクラスタ-1 やクラスタ-5 が出現した期間中、滞在深度をほとんど変えずに

低水温の環境 (17–19°C) を経験していたことから (Fig. 3-8), 湧昇を経験していたことが示唆される。このことは、標識個体が摂餌のために海嶺帯や ECS の南端の大陸棚斜面域といった海底構造の周辺に蟄集していると考えられる。実際、起伏に富んだ地形の周囲で採集された本種成魚の胃内容物からは浮魚だけでなく底魚も多く確認されていることから (Andaloro & Pipitone 1997), 標識個体が海底付近を摂餌場としている可能性が高い。台湾東部海域は沿岸から沖合にかけて水深が急激に深くなっており平均水深は 1000 m を超える (Yu & Song 2000) が、クラスター1 とクラスター5 が観測された水域は水深が相対的に浅く (50–200 m; Fig. 3-7), 標識個体は摂餌場となっている海底付近を泳いでいたと考えられる。実際、海底構造の周辺で泳いでいた加速度ロガー放流個体の深度記録と動画を確認してみると、海底付近を這うように遊泳しており (Fig. 3-14), 標識個体が海底構造にたどり着ける際には、海底付近で摂餌を行うと考えられる。

台湾放流個体が沿岸域から沖合域へ移動するにつれて、鉛直移動パターンはクラスター5 からクラスター3 へと変化していた。例をあげると、GA10TW は3 月に沖合の黒潮域へと移動しており (Fig. 3-8), この時にクラスター5 からク

クラスター3へと変化していた (Fig. 3-8)。台湾東部の沖合域の水深は 1000 m 以上であり (Fig. 3-7), 台湾放流個体の最大深度 (521.0 m) の 2 倍以上あるため, 台湾放流個体は沖合域では海底に到達することは不可能である。そのため, クラスター1 とクラスター5 のような海底構造を利用する鉛直移動は出現しなかったのであろう。クラスター3 が出現する時には, 夜間よりも昼間に深く潜る (Fig. 3-6A), このような昼の深い深度へ潜行を伴う日周的鉛直移動は, メカジキ (Carey & Robison 1981) やヨシキリザメ *Prionace glauca* (Carey & Scharold 1990), タイセイヨウクロマグロ *Thunnus thynnus* (Block et al. 2001) などの水深の深い外洋に生息する大型捕食魚で報告されている。外洋で高次捕食魚類は, 昼は深海音波散乱層 (Deep Scattering Layer; 以下 DSL) が存在する深度帯に滞在し, 夜は浅い表層混合層に移動する。DSL はハダカイワシ科魚類を中心に中深層性のマイクロネクトンが高密度で集積する (e.g. Irigoien et al. 2014) ことから, 高次捕食者は餌となる中深層性生物の日周的鉛直移動に合わせた採餌をする可能性が指摘されている。台湾東部では, 昼間の DSL は水深 180–280 m で確認されている (Chou et al. 1999)。台湾放流個体がクラスター3 で日中に滞在していた深度 (150–250 m; Fig. 3-6A) は, DSL が確認された深度とほぼ一致して

いることから、標識個体は海底にアプローチできない沖合では、海底構造ではなく DSL を代替の摂餌場として利用していると考えられる。またクラスター3は、東シナ海に生息するカンパチの産卵期にあたる3-4月 (Hasegawa et al. 2020) に特異的に見られていることから、摂餌行動だけでなく産卵に関連した行動を含んでいる可能性があるため、日周鉛直移動と産卵行動の関連については第4章で考察を加える。

クラスター2は、台湾放流個体がいた全ての海域と季節で確認された鉛直移動パターンであり、昼夜共に約150mまで頻繁に鉛直移動を行う特徴を有する (Fig. 3-6A)。クラスター2のように頻繁に繰り返される鉛直移動は、ナビゲーション機能や摂餌、行動的体温調節、捕食者回避といった機能が (Carey & Scharold 1990; Klimley 1993; Andrzejaczek et al. 2019) 単体あるいは複合的に発現して生じている可能性がある。例えば、外洋に生息するアカシユモクザメ *Sphyrna lewini* やミナミマグロ *Thunnus maccoyii* などの大型捕食魚は時折海底まで深く潜ることで水深と地磁気を把握し、位置情報を取得している可能性が指摘されている (Klimley 1993; Willis et al. 2009)。本研究で解析に用いた台湾放流個体も1000kmを超える南北移動を行った後に、放流場所の近傍 (放流・回帰

位置間の距離が 10 km 以内) に戻ってきていることから (Fig. 2-5), ナビゲーションのために鉛直移動を行っているかもしれない。しかし, 先行研究で確認されたナビゲーションに関連すると思われる鉛直移動は地磁気の強度が高まる薄明時間に頻繁であったのに対して (Klimley 1993; Willis et al. 2009), 本研究の個体は薄明時間に限らず頻繁に鉛直移動を行っていたことから, クラスタ-2 の主要な目的はナビゲーションである可能性は低い。別の可能性としては, 摂餌行動があげられる。クラスタ-2 はクラスタ-3 と交互に観察されることが多く, どちらの鉛直移動も成層化した複数の水塊を縦断することで幅広い水温を経験していた (Fig. 3-8)。餌生物の位置を特定するために有効な嗅覚や味覚への刺激物質は, 密度の異なる水の間では交換されないため鉛直方向よりも水平方向に広く分散される (Carey & Scharold 1990)。そのため, 成層化した複数の水塊を縦断して鉛直移動することは, 餌生物を探索するのに効率的な戦略である。興味深いことに, クラスタ-2 とクラスタ-3 の日中の深度は同様の深さであったが, 夜間の 150 m までの鉛直移動はクラスタ-2 でのみ確認された (Fig. 3-5A)。クラスタ-2 とクラスタ-3 に見られた夜間の行動の違いは, 台湾放流個体がクラスタ-2 とクラスタ-3 の間で餌探索の方様式を切り替えてい

る可能性を示す。例えば、標識個体が昼間に DSL のようなバイオマスの豊富な場所を見つけられない場合、夜間にも餌探索を継続する必要があるだろう。実際、いくつかの外洋性魚類は餌の分布に応じて鉛直移動パターンを変えることが報告されている (e.g. Queiroz et al. 2012; Stehfest et al. 2014)。カンパチは日間的捕食者で、その餌生物は多種多様であることから (Andaloro & Pipitone 1997; Sley et al. 2016)、クラスター2 とクラスター3 の間の鉛直移動パターンの変化は利用できる餌生物の種類や分布の変化に対する反応である可能性がある。

これらの結果から、クラスター3 とクラスター5 は海底近傍や DSL といった餌が鉛直方向に集中している海域での標識個体の摂餌行動を表しており、クラスター2 は餌資源の乏しい海域にいる時の標識個体の代替摂餌行動を示していると考えられる。つまり、カンパチの鉛直移動パターンは餌の豊富さや分布する深度によって変化すると考えらえる。

第2項 行動的体温調節

台湾放流個体で頻繁に繰り返された鉛直移動 (クラスター2 やクラスター3 の際の鉛直移動) は、外部環境のみならず個体の内的状態、例えば本種の温度生

理学的な制約の影響を受けている可能性が高い。前節で示したように、DSLはカンパチの沖合における重要な摂餌場となっていると考えられる。しかし、台湾放流個体はDSLに留まり続けるのではなく、DSLのある150–200 mと100 m付近の間を頻繁に鉛直移動していた (Fig. 3-9)。DSLのある深度の水温 (16°C以下) は、台湾放流個体が主に遊泳していた深度の水温 (20.0–22.0°C) よりも低い (Fig. 3-9)。養殖環境下ではカンパチを15°C以下で飼育した場合、成長率が低下し体重の減少が確認され、さらに低水温の13°C以下では死亡する個体が出現することが報告されており (大島 1969)、本種にとってDSLのある16°C以下の水温環境は冷たすぎると考えられる。

台湾放流個体の腹腔内温度を調べたところ、温度は周囲の水温変化に応じて変化していた (Fig. 3-9)。また、熱収支モデルを用いて腹腔内温度変化に関与するパラメータを推定したところ、標識個体の全身熱交換係数は腹腔内温度が冷される時よりも温度上昇時に大きくなることが示された (Table 3-3)。部分的内温性魚類のメバチでは、全身熱交換係数の値を冷却時と加熱時に2桁ほど変化させることで生理的に熱交換の調節を行う (Holland et al. 1992)。一方で、標識個体の全身熱交換係数の冷却時と加熱時の比は1桁以内であることから、標識

個体はメバチのような全身熱交換係数を変化させて行う体温調節は行えないと考えられる。さらに本研究では、代謝熱による体温変化率を考慮したモデルの方が代謝熱による体温変化率を考慮しないモデルよりも BIC が低かった (Table 3-3)。一方で、魚類が内温性を持つかどうかの判断基準として、周囲の水温よりも体温を 2.7°C 以上保つことが提案されているが (Dickson 1994), 本研究で経験水温が変化しない時の標識個体の腹腔内温度は経験水温と同程度であった (Fig. 3-9)。これらの結果から、カンパチは典型的な外温性の機構を有する魚類であることから、体温調節において生理的な産熱による影響は小さいといえる。また、魚類の全身熱交換係数は体重と相関がある (Nakamura et al. 2020; Watanabe et al. 2021)。本研究で確認された標識個体の全身熱交換係数は冷却時には体重とやや相関関係 ($R^2 = 0.31$) が見られたが、加熱時には体重とほとんど相関関係 ($R^2 = 0.0059$) は見られなかった。このことから、加熱時には心拍数の変化による血流量の変動などの生理的な要因によって全身熱交換係数を変化させている可能性が推察される。

外温性魚類であるカンパチが DSL のような深層の低水温環境に留まり続けた場合、生理的に体温調節のできないカンパチの体温は周囲の水温と同程度まで

低下することが予測される。そのため、カンパチは普段滞在する深度よりバイオマスが豊富な DSL に長時間滞在することは、著しい体温低下を避けるために不可能であり、十分に採餌を行うことが難しいと考えられる。そこで、標識個体は DSL で体温の低下を避けつつ滞在するために、行動的体温調節を行っていることが示唆される。サケのような熱交換係数の大きな魚は、1回の長時間の鉛直移動を行うのではなく短時間の鉛直移動を繰り返すことで、低水環境で体温を維持している (Azumaya & Ishida 2005)。本研究では、標識個体の鉛直移動はほとんどが3分未満であった (Fig. 3-11)。ここで、標識個体が1回の長時間の鉛直移動 (50分) を行った場合と短時間の鉛直移動 (3分) を繰り返す場合でどのように腹腔内温度が変化するかを、本研究で得られた腹腔内温度変化に関与するパラメータを用いて推定してみると (Fig. 3-12)、短時間の鉛直移動を繰り返した場合は推定腹腔内温度が 16°C を下回ることはなかったが (Fig. 3-12A)、長時間にわたり低水温の深度帯に留まるような鉛直移動を1回行った場合では推定腹腔内温度が 16°C を下回り、最終的には周囲の水温と同程度になっていた (Fig. 3-12B)。これらの結果から、標識個体が短時間の鉛直移動を繰り返すのは体温を維持したまま深く冷たい水に到達するための行動的体温調節

である可能性が高い。つまり、標識個体の鉛直移動の移動時間は体温維持という生理的な制約によって制限されているといえる。

第3項 東シナ海におけるカンパチの3次元的な生息地利用

本章の結果をまとめると、標識個体は、主な生息地である海底構造の周囲では海底付近を餌場とするのに対して、海底構造から離れて沖合を移動する際にはDSLを餌場としており、水平移動中に変動する鉛直方向のバイオマスに合わせて摂餌様式を変化させていた。しかしDSLでの摂餌行動の際には、DSLが低水温環境であるため、体温を維持するための頻繁な鉛直移動が必要となる。

そのため、沖合でDSLを餌場にしている際には、海底構造の周囲で海底付近を餌場としている時と同じ時間餌場に滞在しようとした場合、鉛直移動の回数が増加し、鉛直移動にかかる移動コストが海底構造の周囲にいる時よりも高くなると考えられる。それゆえカンパチは、海底構造の周りで餌を十分に入手できない時や産卵期といった限られた期間を除いて、鉛直移動にかかる移動コストが低い海底構造の周りに蛸集する生活を基本としていると推察される。産卵期に沖合へ移動する要因については第4章で考察を加える。

Table 3-1 Summary of swimming depth and ambient temperature of tagged greater amberjack in each tagging area

Horizontal movement pattern	Swimming depth, mean; SD: m (range: m)	Temperature mean; SD: °C (range: °C)
Northern Satsunan	104.1; 23.9 (50.5–337.0)	20.8; 2.0 (9.6–26.7)
Central Satsunan	127.6; 20.6 (38.5–263.0)	20.4; 1.8 (11.3–27.5)
Taiwan	101.0; 21.0 (10.0–521.0)	20.7; 1.7 (9.5–28.1)

Table 3-2 Frequency, overall swimming depth, dive step, vertical swimming speed, and ambient temperature for all behavioral clusters

Cluster	Frequency, %	Swimming depth, mean; SD: m (range)			Dive step, mean; SD: m (max.)			Vertical swimming speed, mean; SD: ms ⁻¹ (max.)			Ambient temperature, mean; SD: °C (range)
		Daytime	Twilight	Nighttime	Daytime	Twilight	Nighttime	Daytime	Twilight	Nighttime	
1	6.8	64.2; 16.3 (27.1–250.1)	60.7; 10.1 (27.6–110.9)	61.2; 10.3 (32.8–144.9)	20.2; 27.0 (149.4)	9.0; 7.0 (28.7)	8.7; 8.1 (60.3)	0.014; 0.015 (0.17)	0.023; 0.023 (0.13)	0.020; 0.021 (0.16)	22.2; 1.14 (13.8–26.2)
2	4.9	127.3; 24.6 (77.4–324.3)	129.8; 30.6 (69.9–351.4)	112.4; 24.1 (36.3–521.0)	44.9; 44.5 (174.9)	40.5; 40.4 (161.3)	40.8; 46.2 (335.6)	0.041; 0.035 (0.32)	0.062; 0.044 (0.32)	0.064; 0.055 (0.41)	20.4; 1.9 (9.5–26.9)
3	24.1	116.1; 31.5 (37.9–390.3)	104.3; 16.4 (45.5–268.1)	100.8; 19.1 (28.9–454.2)	65.9; 44.4 (258.4)	29.0; 34.6 (166.1)	26.0; 33.2 (273.4)	0.051; 0.040 (0.29)	0.047; 0.039 (0.29)	0.047; 0.039 (0.47)	20.3; 1.9 (9.5–28.1)
4	15.0	93.3; 18.4 (43.0–291.2)	87.2; 11.6 (47.8–222.2)	88.9; 12.9 (33.0–241.5)	32.8; 34.8 (176.2)	14.1; 17.5 (91.3)	13.1; 13.9 (128.4)	0.023; 0.024 (0.30)	0.033; 0.026 (0.15)	0.024; 0.026 (0.22)	21.4; 1.7 (13.0–27.1)
5	49.2	105.1; 15.0 (49.7–298.6)	101.6; 8.9 (62.0–212.7)	104.2; 11.3 (42.6–308.1)	32.8; 31.4 (173.4)	15.4; 16.3 (96.7)	15.2; 18.7 (179.8)	0.028; 0.030 (0.28)	0.032; 0.029 (0.17)	0.027; 0.032 (0.36)	20.5; 1.7 (12.7–27.4)

Table 3-3 Temperature information and result summary of parameters estimated using the heat-budget models

Fish ID	T_a , °C (range)	T_b , °C (range)	Model		k , °C min ⁻¹ °C ⁻¹	k_1 , °C min ⁻¹ °C ⁻¹	k_2 , °C min ⁻¹ °C ⁻¹	\dot{T}_m , °C min ⁻¹	BIC	ΔBIC	$k_2 k_1^{-1}$
			k	\dot{T}_m							
GA07A	20.7 ± 2.3 (10.2–27.2)	21.0 ± 1.9 (14.3–27.0)	A	+	5.45×10 ⁻²	N/A	N/A	1.41×10 ⁻²	-607734	12049	N/A
			A	-	5.25×10 ⁻²	N/A	N/A	N/A	-598153	21630	N/A
			B	+	N/A	4.43×10 ⁻²	7.51×10 ⁻²	3.05×10 ⁻³	-619783	0	1.70
			B	-	N/A	4.30×10 ⁻²	7.68×10 ⁻²	N/A	-619457	326	1.79
GA09A	20.6 ± 1.7 (11.9–27.4)	20.8 ± 1.5 (15.5–25.7)	A	+	6.64×10 ⁻²	N/A	N/A	1.25×10 ⁻²	-1223072	7497	N/A
			A	-	6.33×10 ⁻²	N/A	N/A	N/A	-1211827	18742	N/A
			B	+	N/A	5.69×10 ⁻²	8.83×10 ⁻²	5.56×10 ⁻³	-1230569	0	1.55
			B	-	N/A	5.35×10 ⁻²	9.31×10 ⁻²	N/A	-1229003	1566	1.74
GA10A	20.0 ± 1.7 (11.7–28.1)	20.1 ± 1.5 (13.7–25.6)	A	+	7.01×10 ⁻²	N/A	N/A	1.08×10 ⁻²	-2094525	6160	N/A
			A	-	6.70×10 ⁻²	N/A	N/A	N/A	-2069370	31314	N/A
			B	+	N/A	6.32×10 ⁻²	8.15×10 ⁻²	7.07×10 ⁻³	-2100685	0	1.29
			B	-	N/A	5.75×10 ⁻²	8.74×10 ⁻²	N/A	-2093347	7338	1.52
GA11A	20.6 ± 1.8 (12.7–27.2)	20.8 ± 1.6 (16.4–25.4)	A	+	4.50×10 ⁻²	N/A	N/A	7.32×10 ⁻³	-298444	788	N/A
			A	-	4.28×10 ⁻²	N/A	N/A	N/A	-295529	3702	N/A
			B	+	N/A	3.96×10 ⁻²	5.22×10 ⁻²	4.63×10 ⁻³	-299231	0	1.32
			B	-	N/A	3.55×10 ⁻²	5.55×10 ⁻²	N/A	-298436	795	1.56
GA20A	21.4 ± 1.6 (9.5–27.0)	21.6 ± 1.5 (15.25–25.8)	A	+	5.51×10 ⁻²	N/A	N/A	1.00×10 ⁻²	-1384634	6822	N/A
			A	-	4.97×10 ⁻²	N/A	N/A	N/A	-1348798	42657	N/A
			B	+	N/A	4.88×10 ⁻²	6.74×10 ⁻²	7.31×10 ⁻³	-1391455	0	1.38
			B	-	N/A	4.10×10 ⁻²	7.45×10 ⁻²	N/A	-1376956	14499	1.82
GA23A	20.7 ± 1.5 (10.9–26.3)	20.9 ± 1.3 (15.3–25.5)	A	+	4.33×10 ⁻²	N/A	N/A	9.24×10 ⁻³	-1216519	11724	N/A
			A	-	3.98×10 ⁻²	N/A	N/A	N/A	-1192654	35589	N/A
			B	+	N/A	3.65×10 ⁻²	5.91×10 ⁻²	5.00×10 ⁻³	-1228243	0	1.62
			B	-	N/A	3.26×10 ⁻²	6.38×10 ⁻²	N/A	-1222959	5284	1.96
GA24A	22.0 ± 1.4 (12.7–26.2)	22.2 ± 1.2 (15.0–25.8)	A	+	4.92×10 ⁻²	N/A	N/A	8.26×10 ⁻³	-1063585	6561	N/A
			A	-	4.38×10 ⁻²	N/A	N/A	N/A	-1034723	35424	N/A
			B	+	N/A	4.32×10 ⁻²	6.27×10 ⁻²	5.93×10 ⁻³	-1070147	0	1.45
			B	-	N/A	3.61×10 ⁻²	6.96×10 ⁻²	N/A	-1058369	11778	1.93

The column "Model k " indicates A: the fixed heat-transfer coefficient (k) model or B: the variable k model. The column "Model \dot{T}_m " indicates + including or – not including the rate of temperature change due to internal heat production (\dot{T}_m) in the model. k : in the fixed k model. k_1 : k at cooling in the variable k model. k_2 : k at warming in the variable k model. BIC: Bayesian information criteria, T_a : ambient water temperature, T_b : peritoneal cavity temperature, N/A: not applicable.

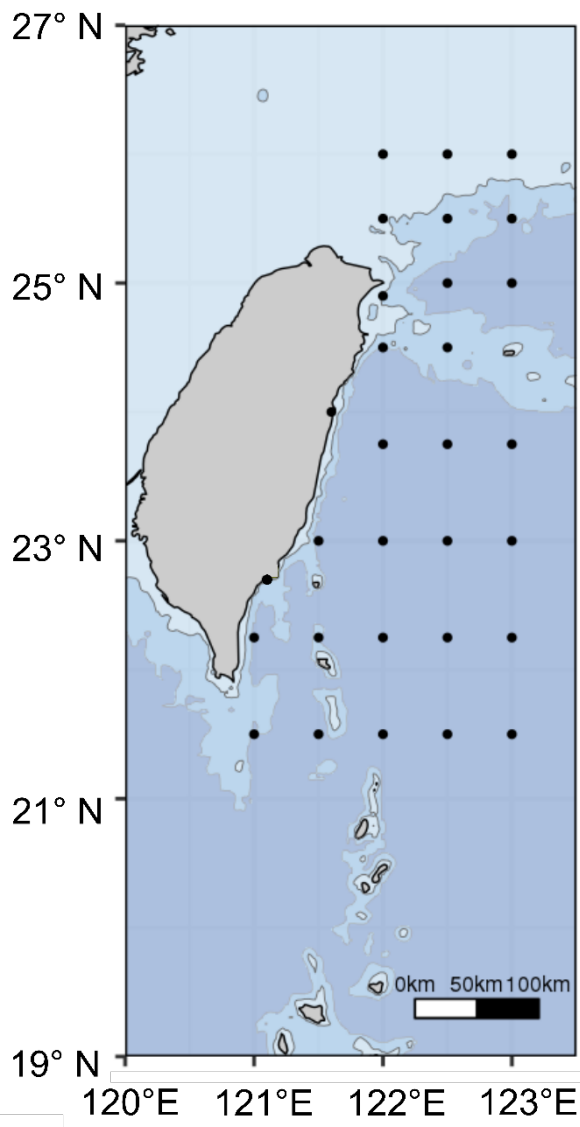


Fig. 3-1 The distribution of vertical conductivity–temperature–depth (CTD) observations (closed circles) conducted from 2007 to 2018.

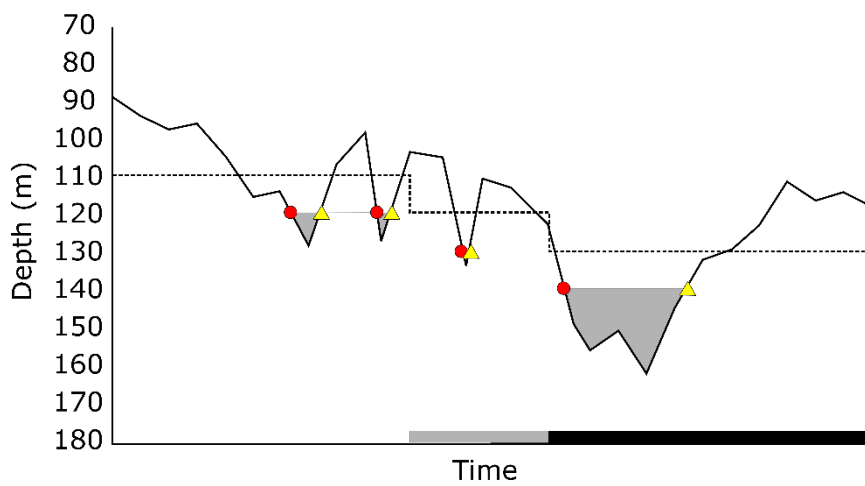


Fig. 3-2 Schematic diagram of each 'vertical movement'. The dashed line indicates the average depth of tagged greater amberjack. Red dots indicate the start of each dive, yellow triangles indicate the end of each dive, and the gray shaded area indicate each dive. The gray bar indicates twilight-time, and the black bar indicates night-time.

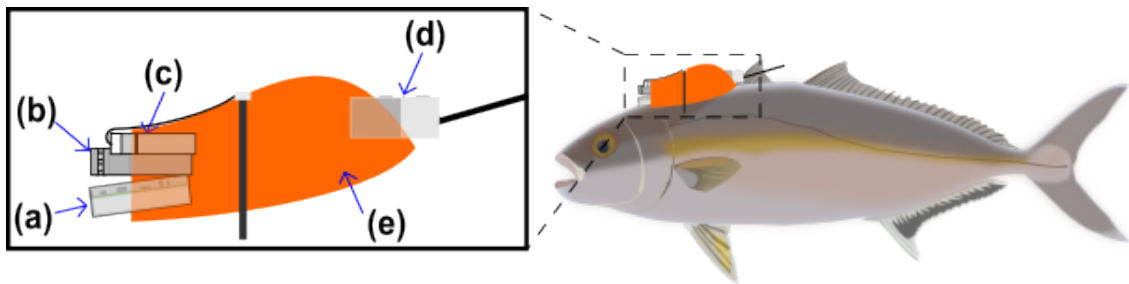


Fig. 3-3 Attachment positions of accelerometer package. Blue arrows indicate tags: (a) a video logger (DVL400M-VD3GT), (b) an accelerometer–magnetometer data logger (ORI1300-3MPD3GT), (c) a time-release mechanism, (d) a satellite transmitter (SPOT-363A), and (e) a single-unit foam buoy.

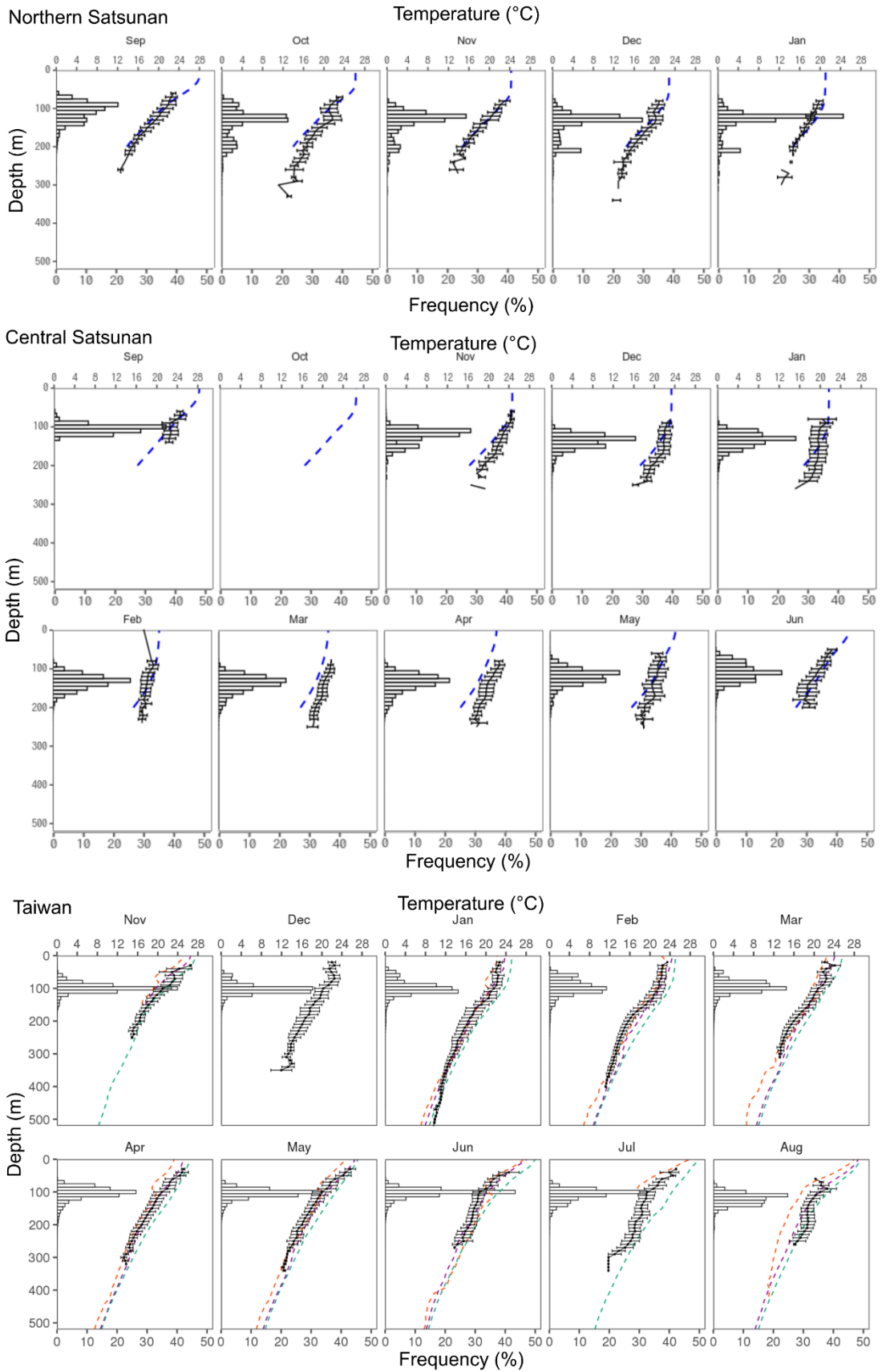


Fig. 3-4 Monthly changes in the frequency distribution (white bins) of the swimming depth of all greater amberjack in each tagging area with the vertical profile of mean ambient water temperature (black) and standard deviation in each bin. The blue dashed lines show the average water temperatures estimated by the meteorological research institute multivariate ocean variational estimation system. The dashed lines show the average water temperatures collected by the CTD in each region. Orange: North region (25°–26°N, 121°–123°E); purple: Central region (23°–25°N, 121°–123°E); green: South region (20°–23°N, 121°–123°E).

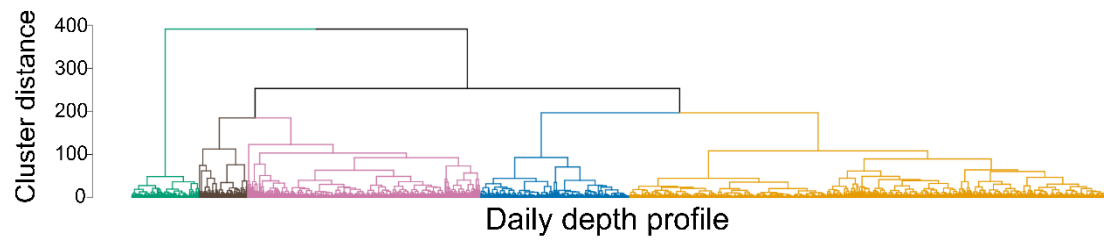


Fig. 3-5 Dendrogram of greater amberjack vertical behavior, determined from a hierarchical cluster analysis of diving patterns. The data were pooled from twelve tagged individuals (GA01TW, GA02TW, GA07TW, GA09TW, GA10TW, GA11TW, GA13TW, GA14TW, GA15TW, GA20TW, GA23TW, and GA24TW).

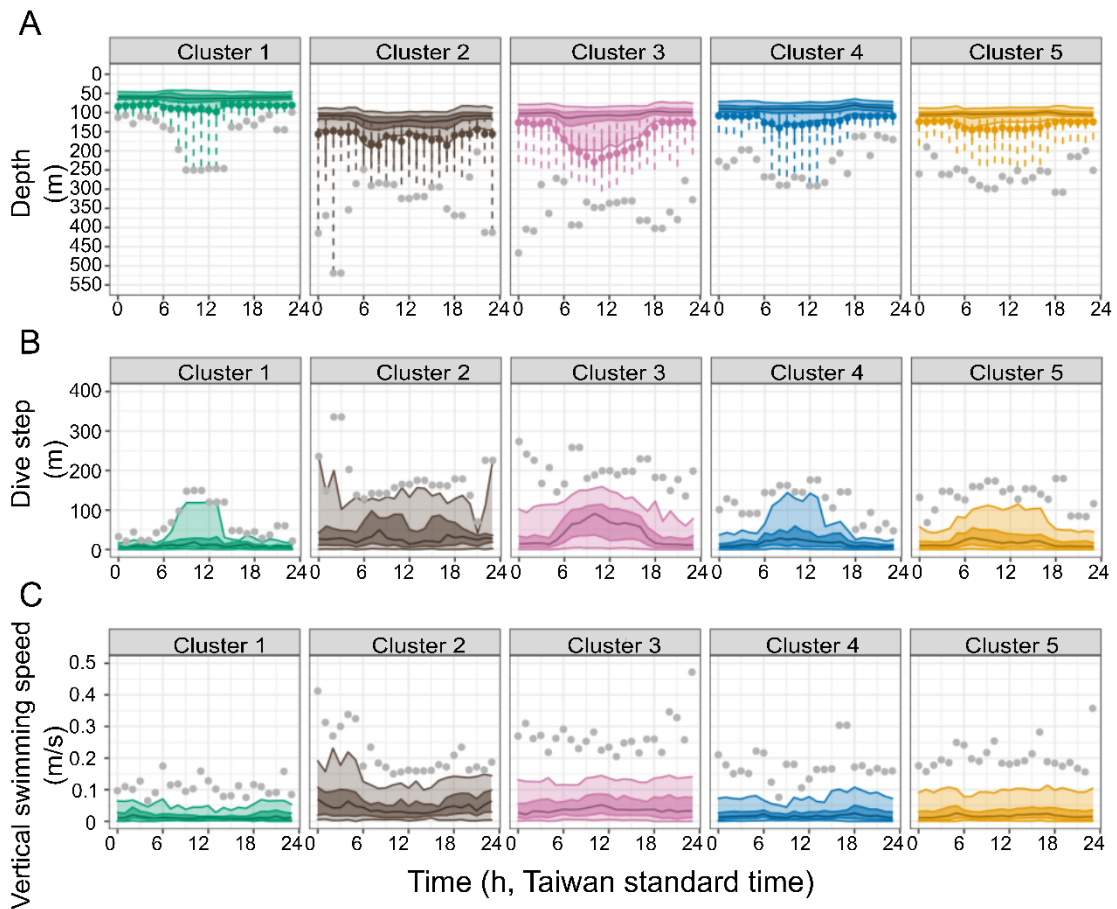


Fig. 3-6 (A) Hourly changes in the swimming depth; the median (solid line), 25th–75th percentile (darker shading) and 2.5th–97.5th percentile (lighter shading), and the dive depths as the median (circle), max. (gray circle), 25th–75th percentile (vertical solid line) and 2.5th–97.5th percentile (vertical dashed line) in each cluster from twelve tagged individuals (GA01TW, GA02TW, GA07TW, GA09TW, GA10TW, GA11TW, GA13TW, GA14TW, GA15TW, GA20TW, GA23TW, and GA24TW). (B) Hourly changes in dive step. (C) Hourly changes in vertical swimming speed. Taiwan standard time is UTC + 8 h

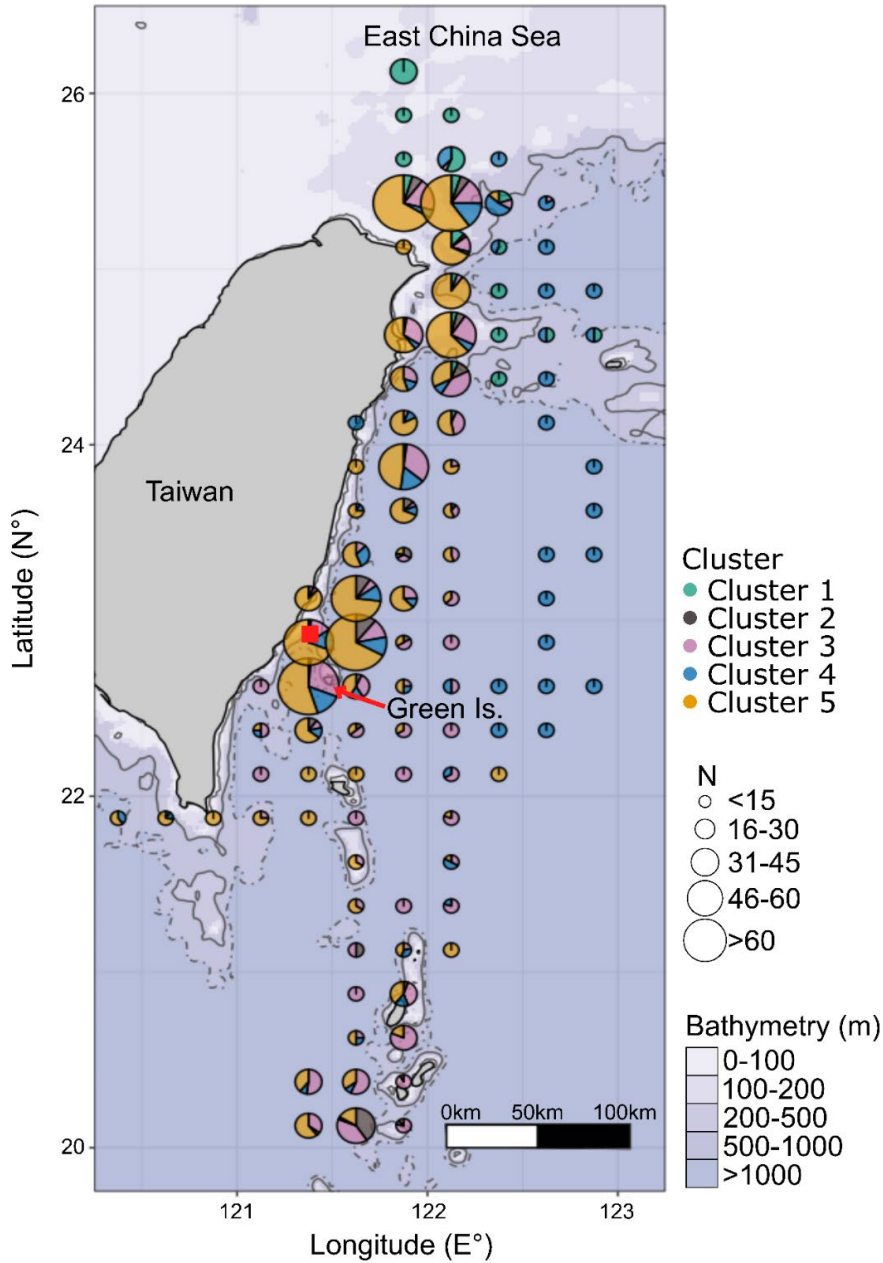


Fig. 3-7 The distribution of greater amberjack and the fractions of the behavioral clusters. The sizes of the circles indicate the cumulative total number of observed days in each $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ grid cell. The red square indicates the release location of the tagged greater amberjack.

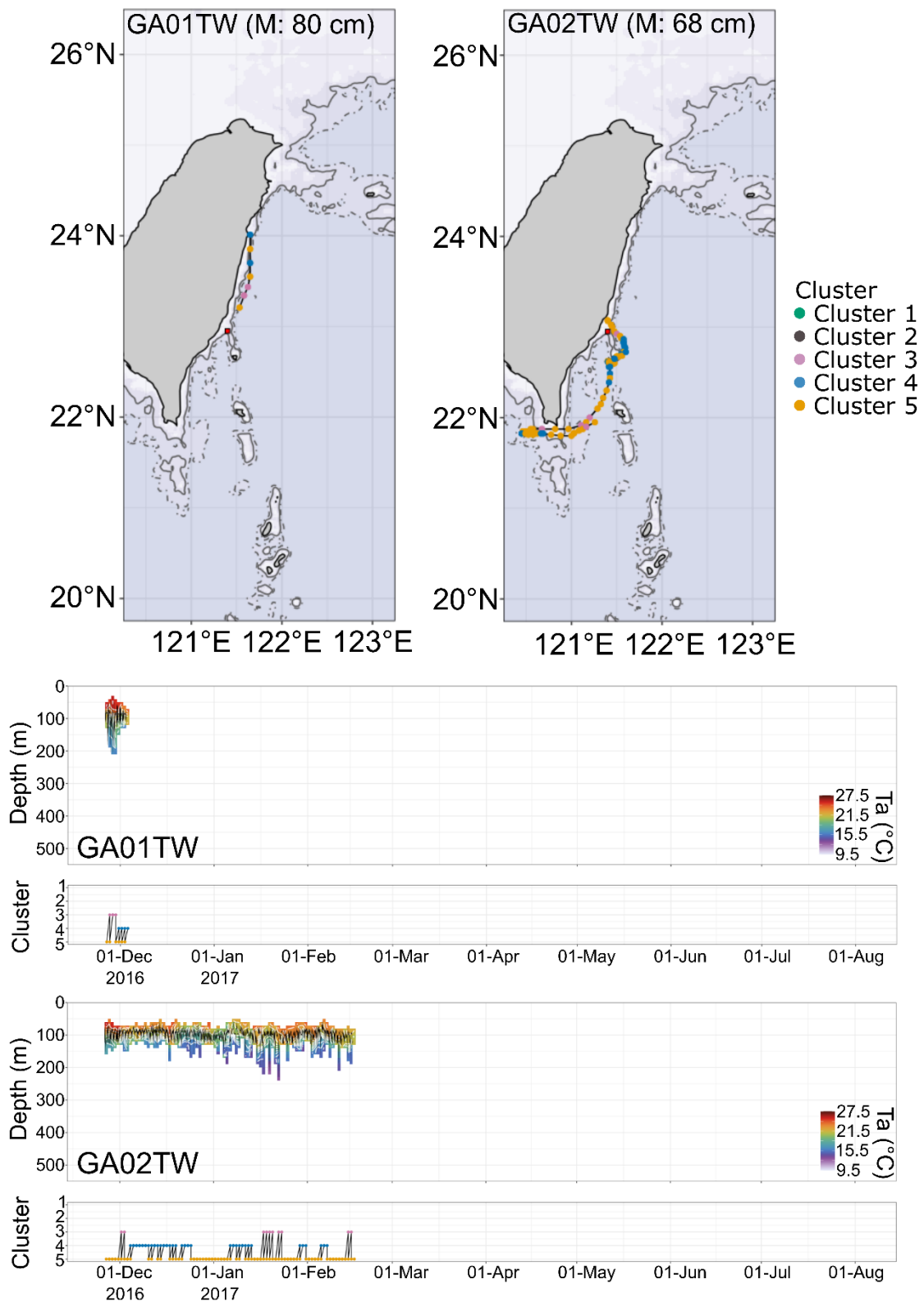


Fig. 3-8 (continued)

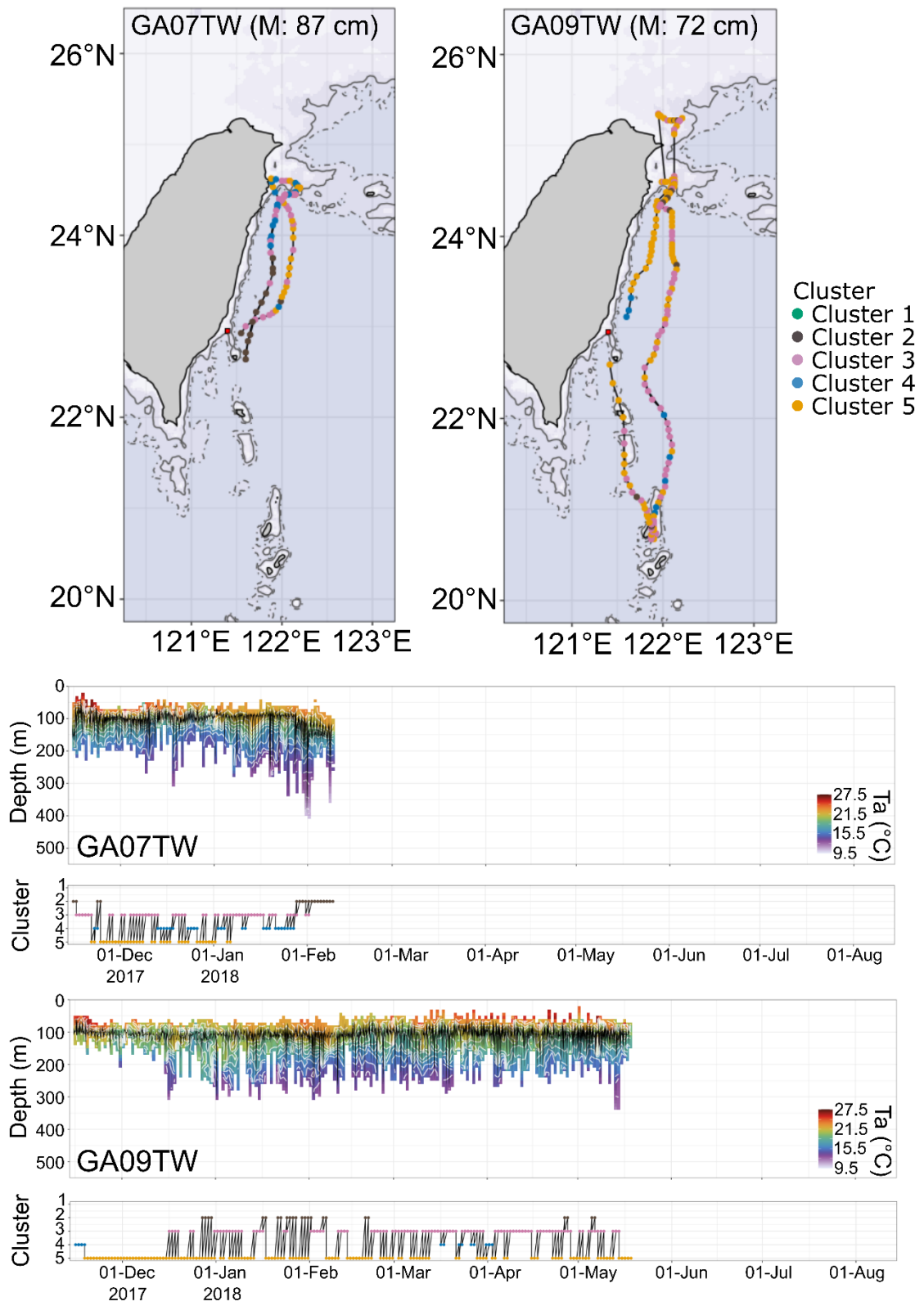


Fig. 3-8 (continued)

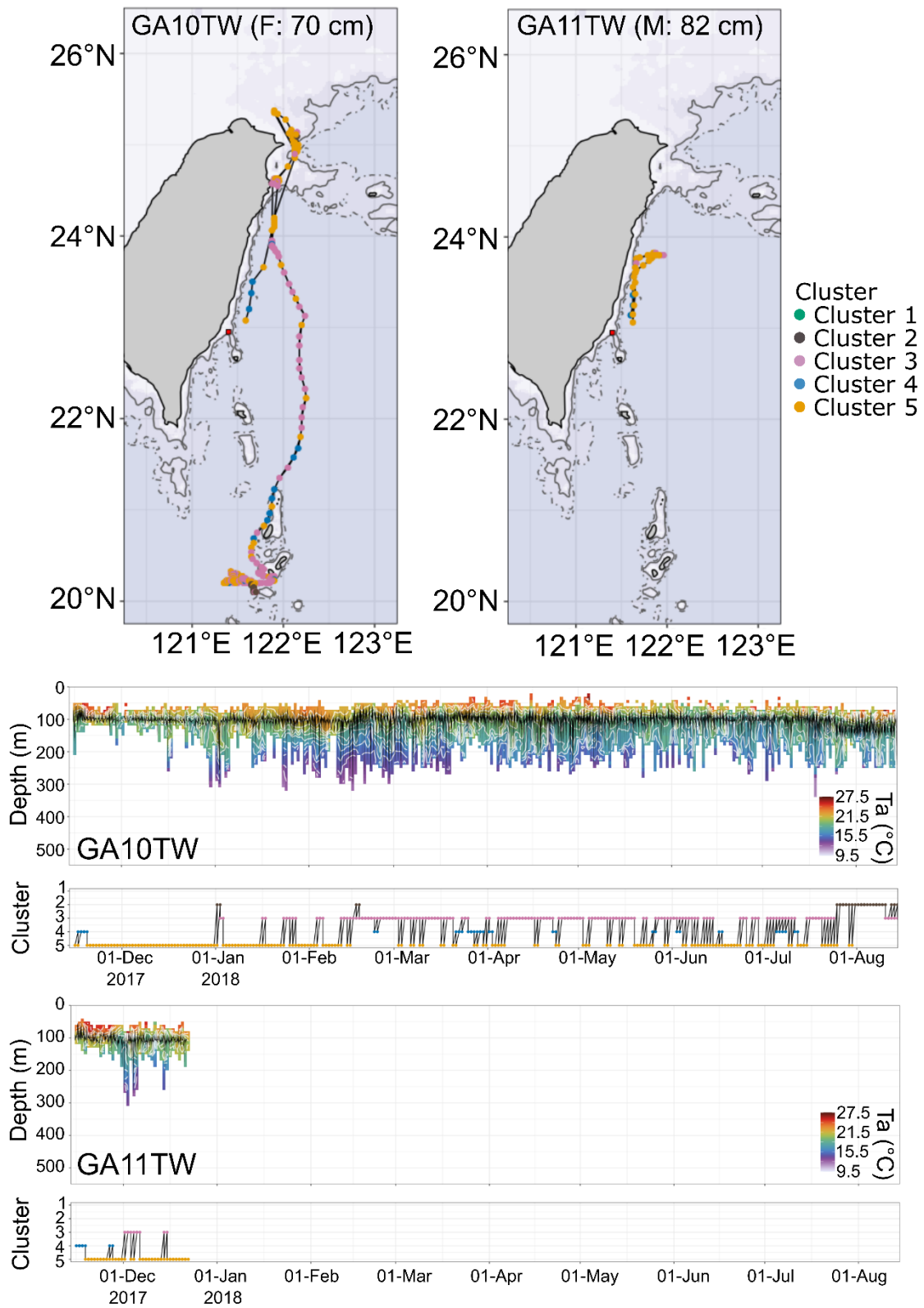


Fig. 3-8 (continued)

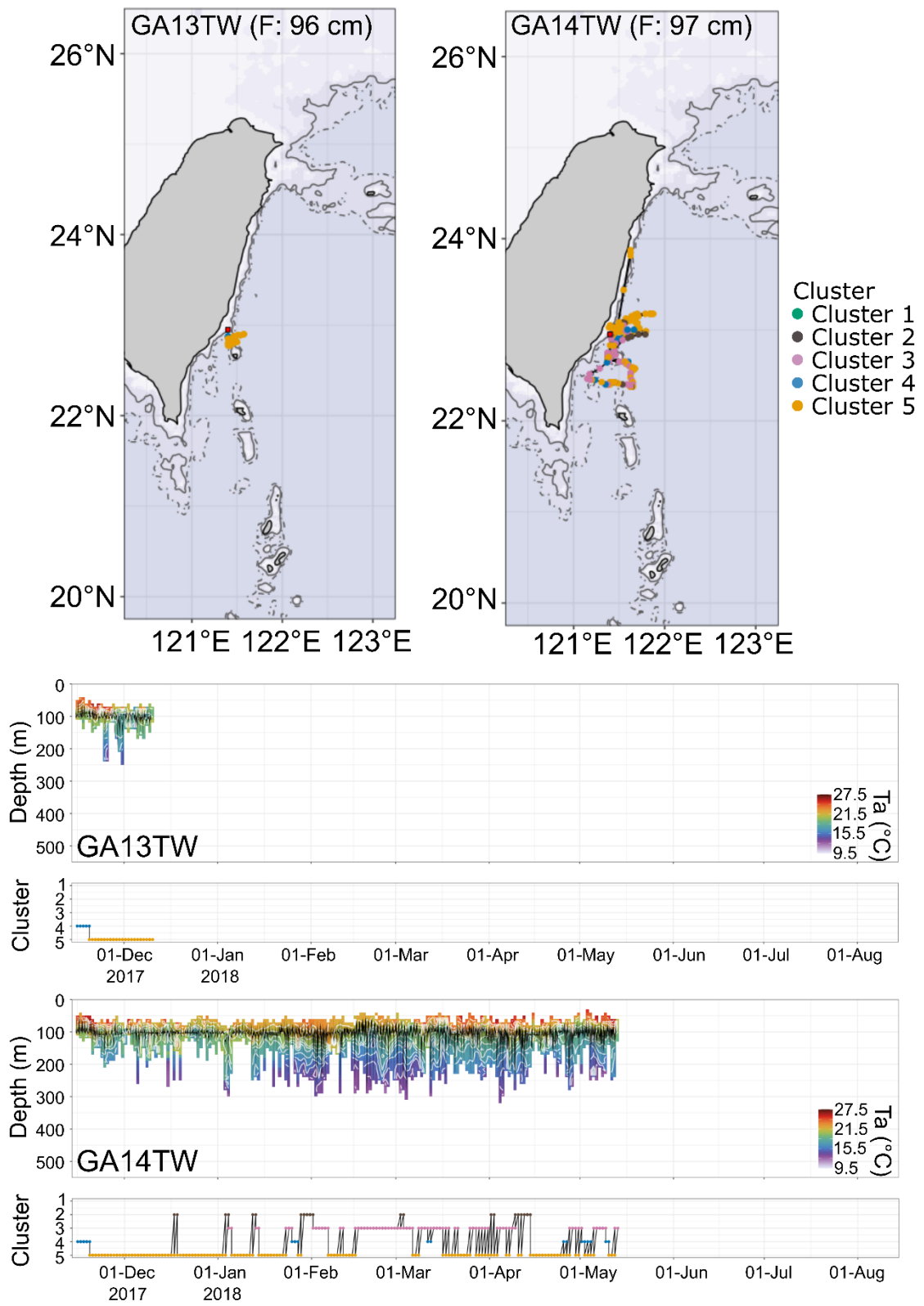


Fig. 3-8 (continued)

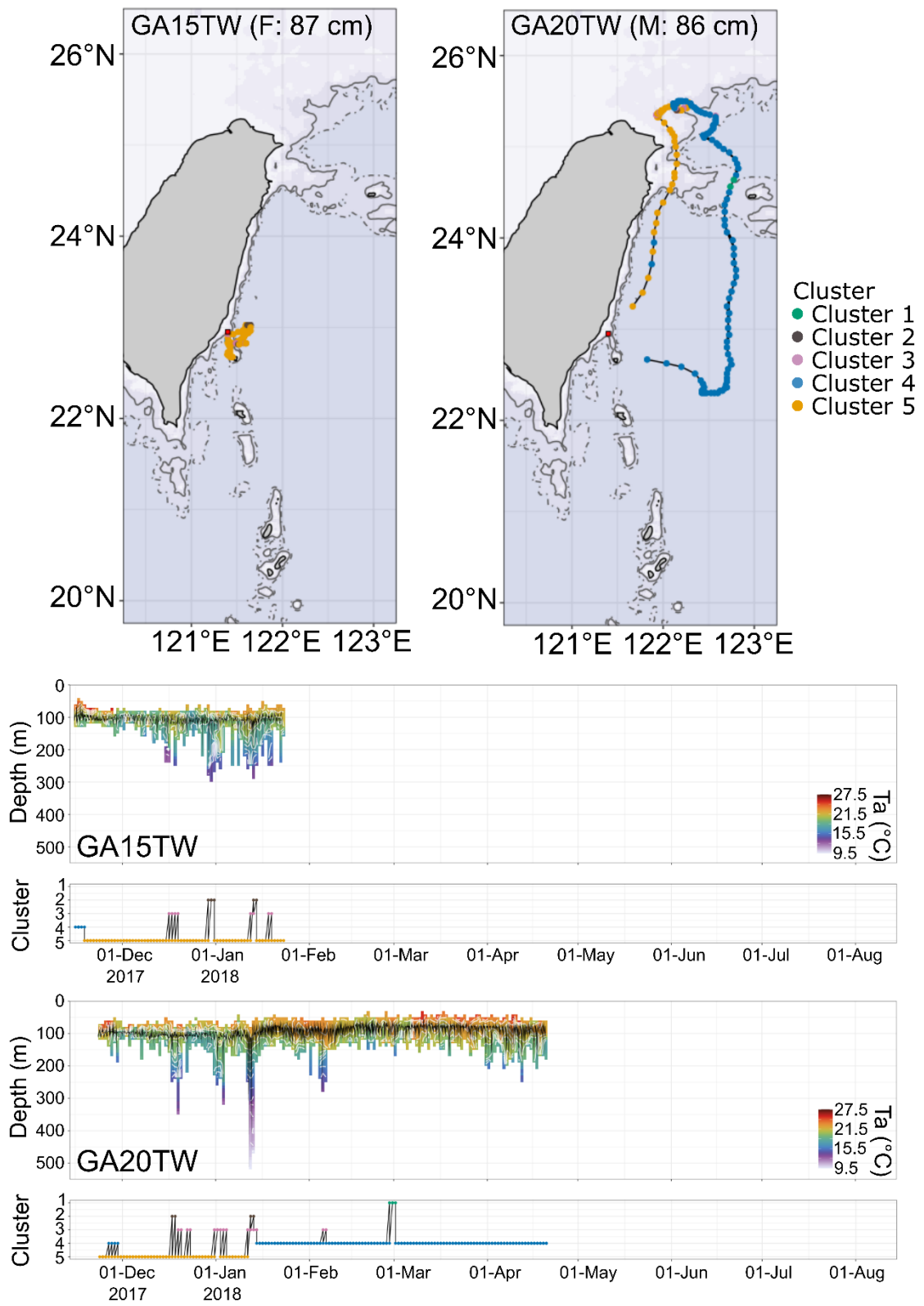


Fig. 3-8 (continued)

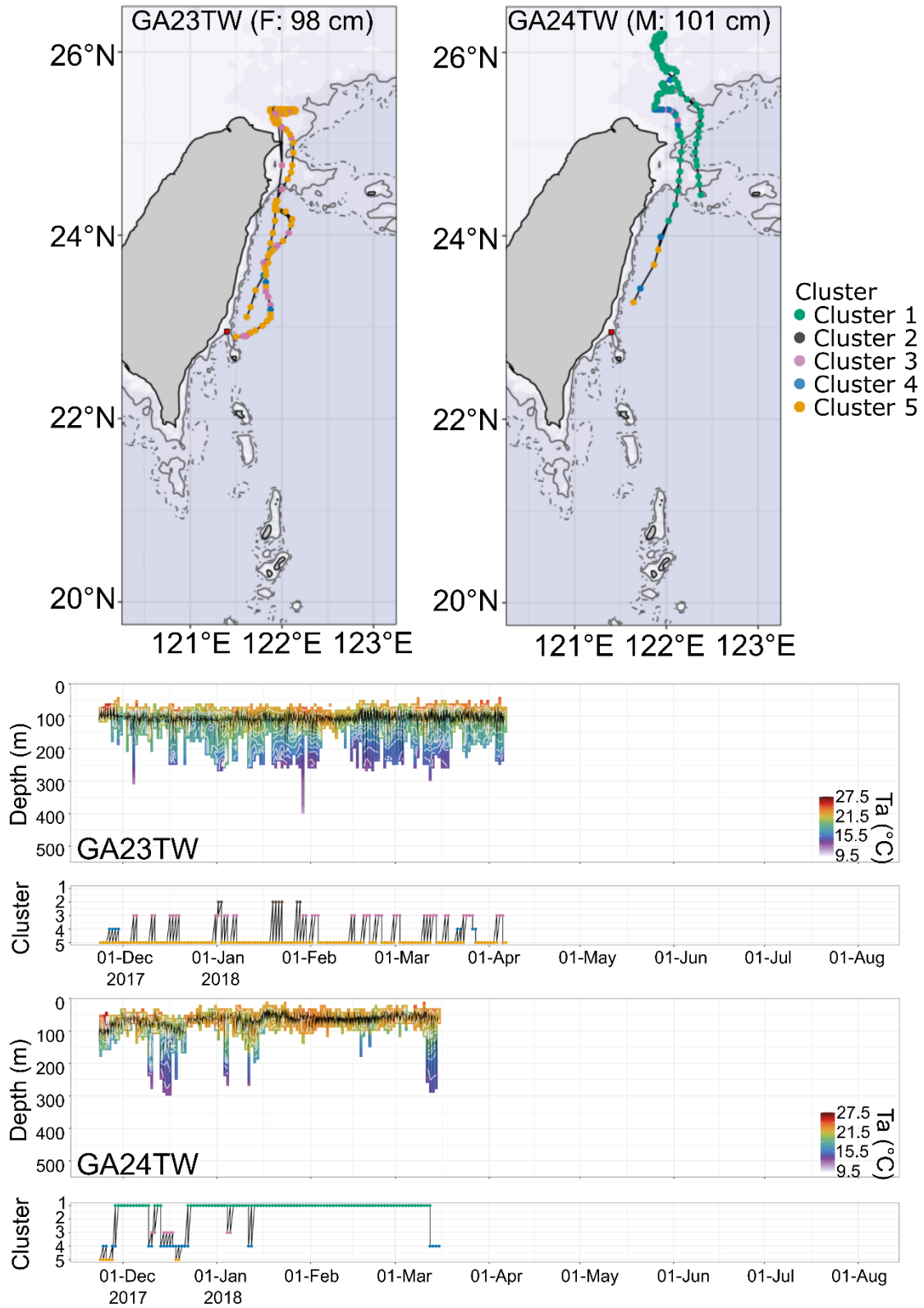


Fig. 3-8 Upper portion of each panel: Horizontal distribution of greater amberjack (sex and fork length) plotted over bathymetry images. Circles: The most probable daily

positions of each fish. Solid line: The 500 m bathymetric contour. Dashed line: The 1000 m bathymetric contour. Lower portion of each panel: Time-series data for swimming depth with the vertical thermal structure, and the vertical behavioral clusters obtained from each greater amberjack. Details of tagged individual are listed in Table 2-1.

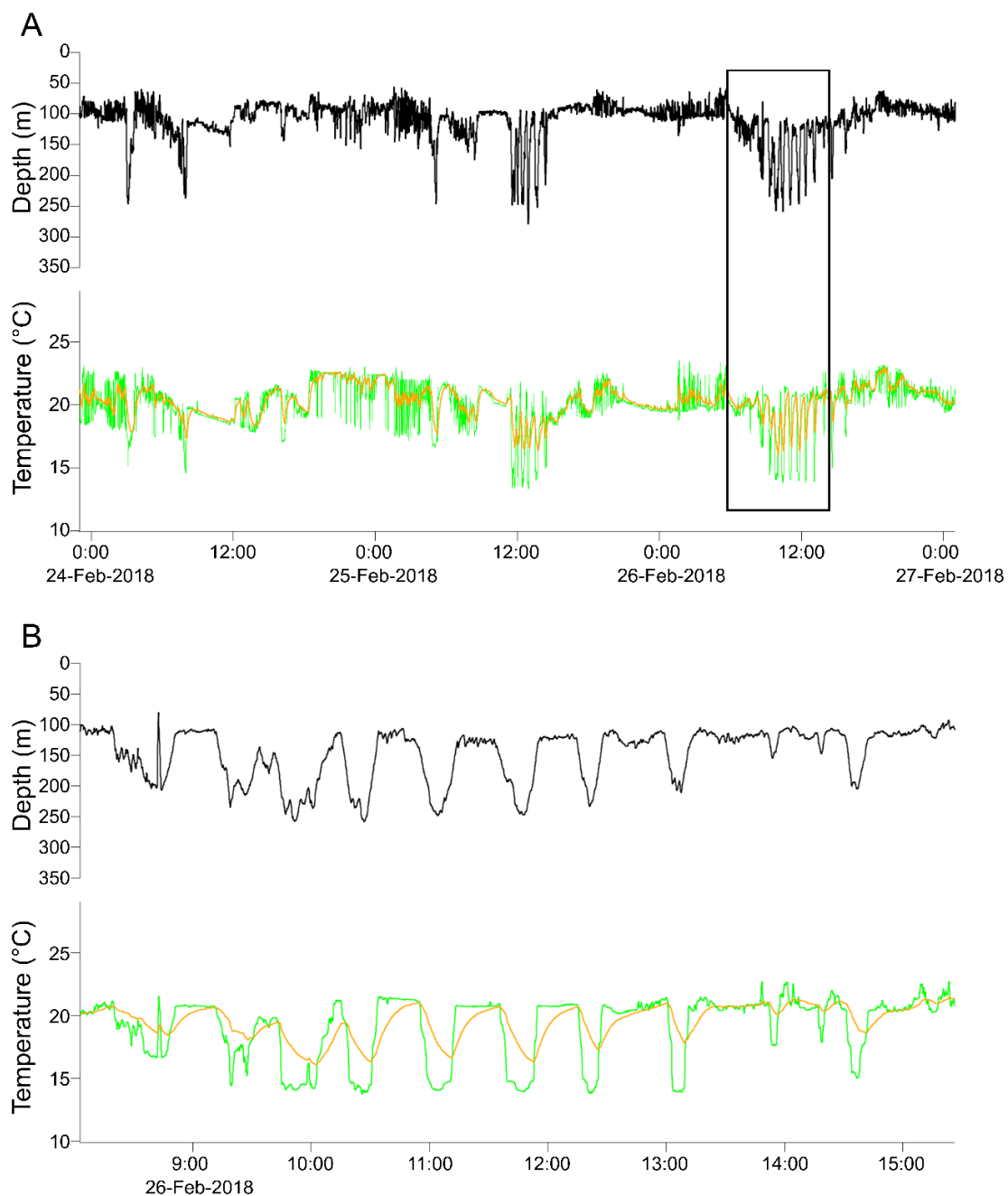


Fig. 3-9 (A) Example of time-series data of swimming depth (upper), ambient temperature (light green) and peritoneal cavity temperature (orange) obtained from an individual tagged greater amberjack (GA10TW; Female; FL: 70 cm). (B) The portions in panel (A), expanded.

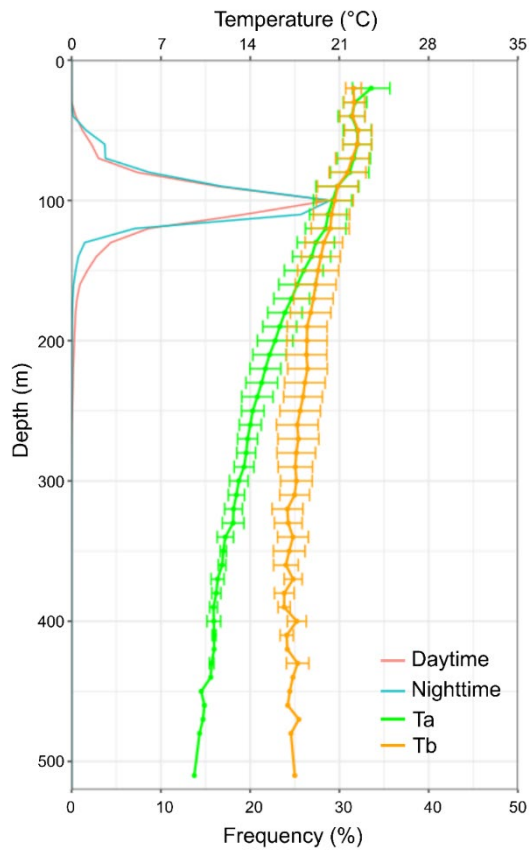


Fig. 3-10 The frequency distribution of the swimming depth from seven individuals (GA07TW, GA09TW, GA10TW, GA11TWGA20TW, GA23TW, and GA24TW) during the daytime (red) and nighttime (blue) with the vertical profile of mean temperature and standard deviation in each bin. Light green: Ambient water temperature (T_a). Orange: Peritoneal cavity temperature (T_b).

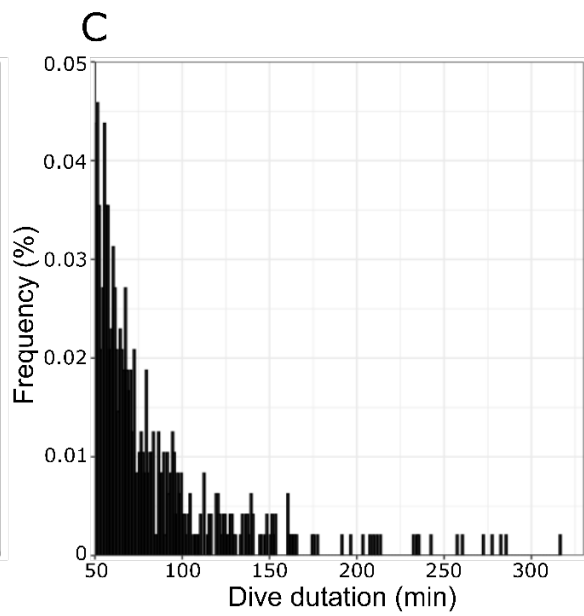
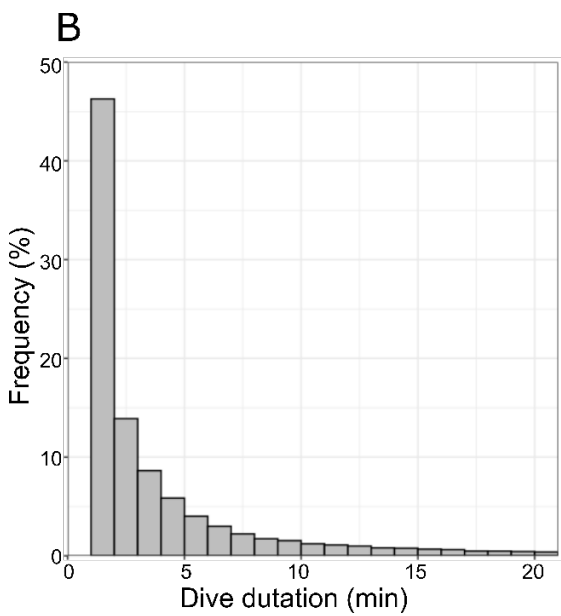
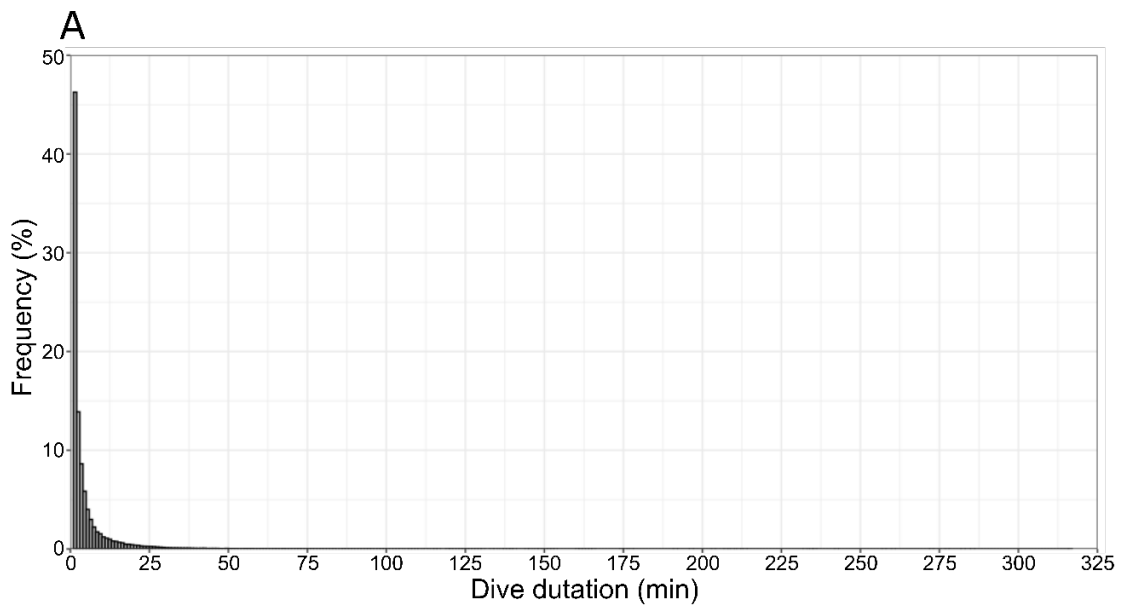


Fig. 3-11 Duration frequency of each dive obtained from all individual greater amberjack. The maximum dive time was 317 min. (B) is an enlarged view of the 0- to 21-min portion of (A), and (C) is an enlarged view of the 50- to 317-min portion of (A).

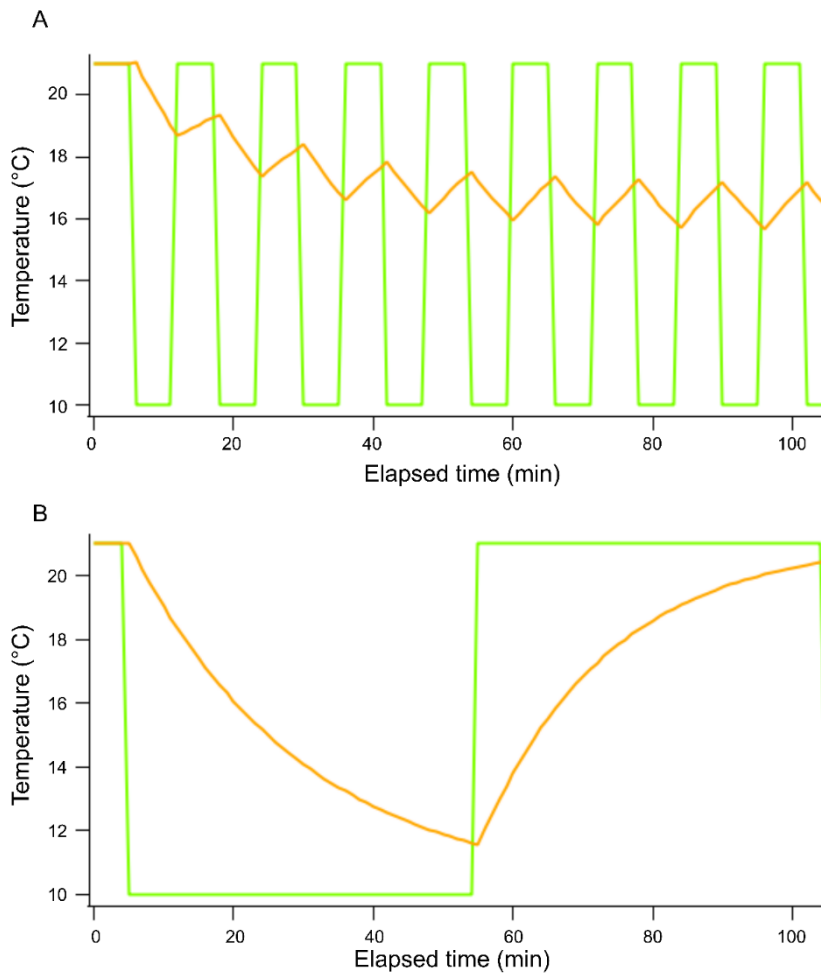


Fig. 3-12 Estimated peritoneal cavity temperature changes of a single greater amberjack (GA10TW; Female; FL: 70 cm) when it showed (A) periodical short-duration (3 min) dives and (B) a single long-duration (50 min) dive. Light green line: The ambient water temperature. Orange line: The estimated peritoneal cavity temperature, which was calculated using values of k_1 (heat-transfer coefficient; cooling) = $6.32 \times 10^{-2} \text{ }^\circ\text{C min}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$, k_2 (heat-transfer coefficient; warming) = $8.15 \times 10^{-2} \text{ }^\circ\text{C min}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$, and \dot{T}_m (the rate of temperature change due to internal heat production) = $7.07 \times 10^{-3} \text{ }^\circ\text{C min}^{-1}$ from the archival tag attached to the fish (GA10TW; Female; FL: 70 cm).

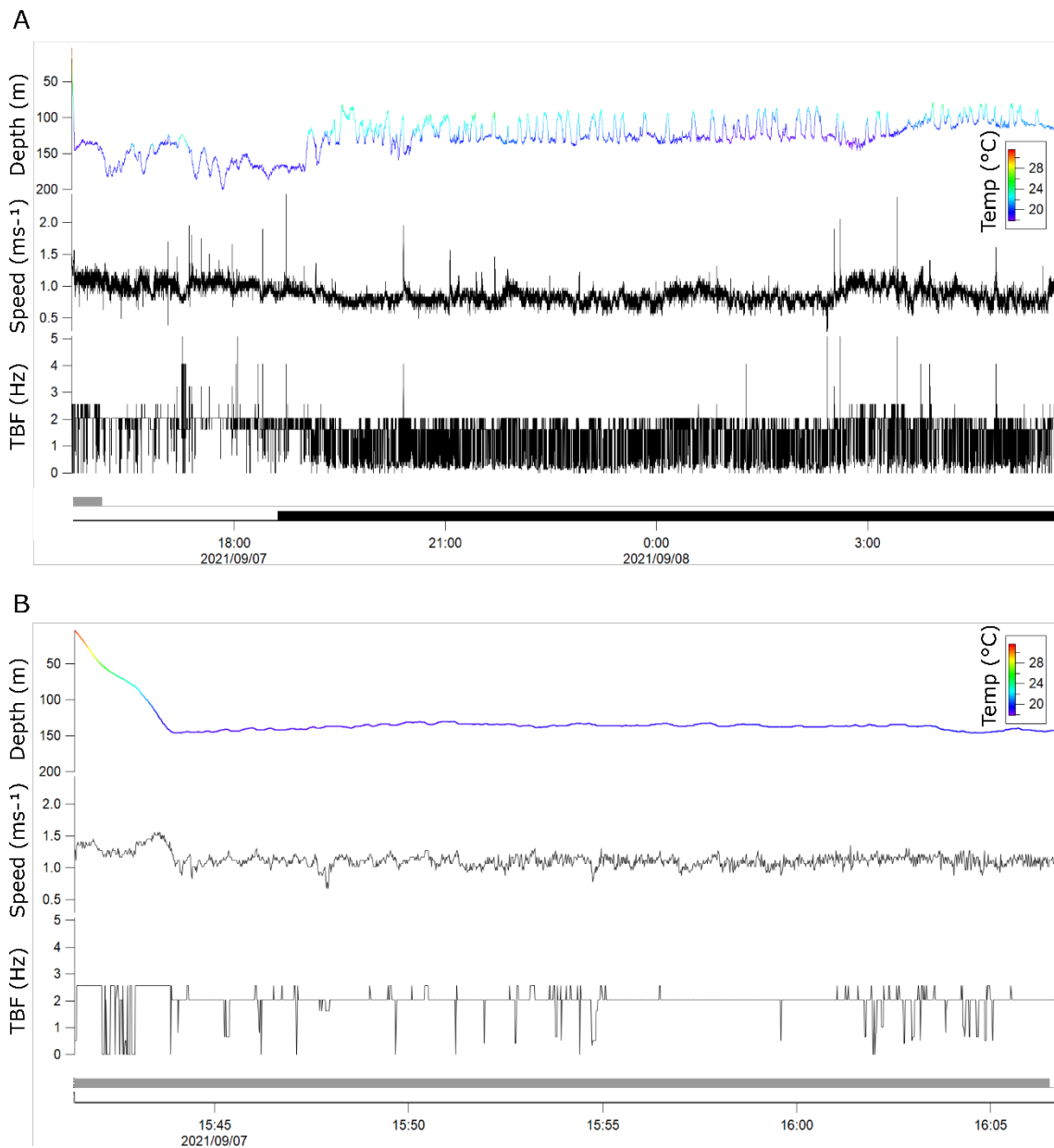


Fig. 3-13 Time series record of depth, swimming speed, and TBF recorded by tagged greater amberjack (FL: 81 cm) with the video logger and the accelerometer logger. Depth color indicates ambient water temperature. Gray bars indicate video logger recording time; black bars indicate nighttime. (B) is the expanded recording time of video logger in (A).

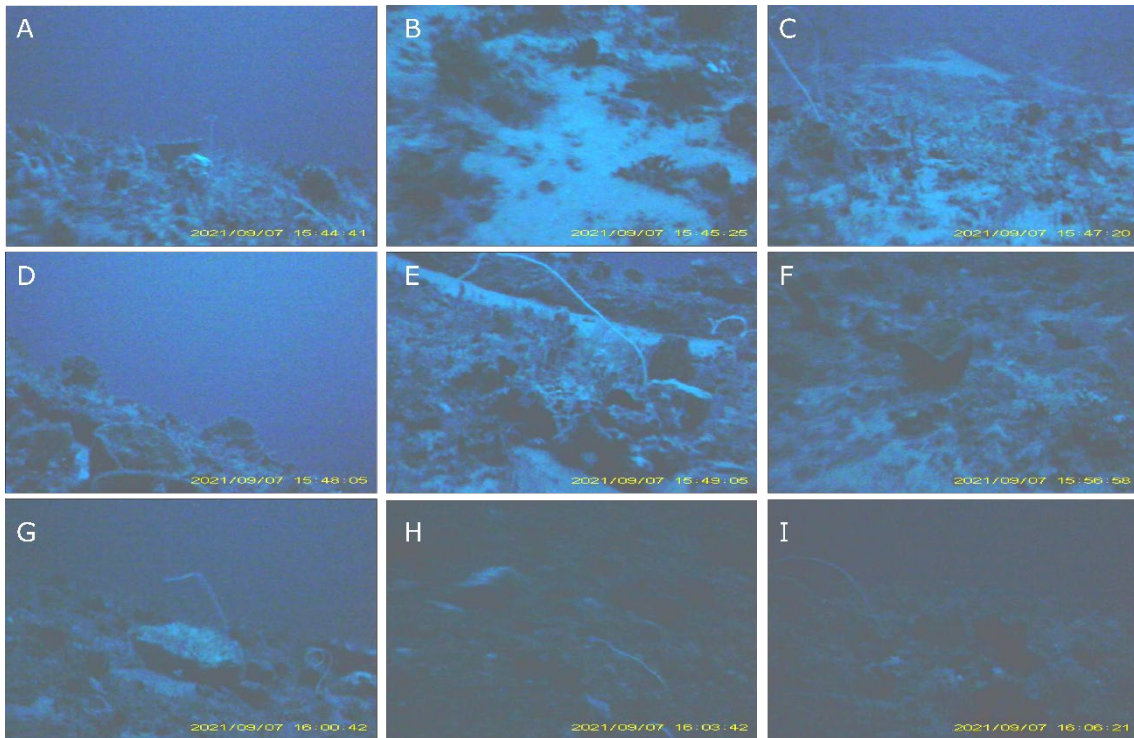


Fig. 3-14 An example of a video taken by a tagged greater amberjack (FL: 81 cm) with the video logger and the accelerometer logger. The time at the lower right side indicates the date and time each image was cropped.

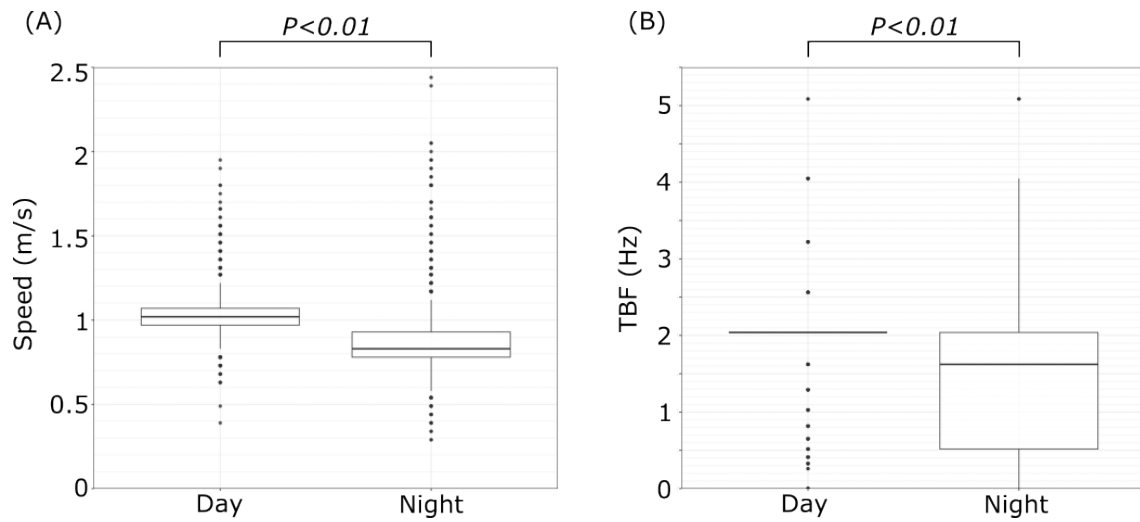


Fig. 3-15 Boxplots showing the changes of swimming speed (A) and tail beat frequency (B) during daytime and nighttime recorded by tagged greater amberjack (FL: 81 cm) with the video logger and the accelerometer logger. Boxes are the interquartile range (IQR). Whiskers are $1.5 * IQR$; points beyond the whiskers represent outliers. The horizontal line within each box represents the median.

第4章 カンパチの産卵行動と東シナ海における産卵場

第1節 背景

東シナ海に生息するカンパチの集団構造をより深く理解するためには、産卵場への移動を含む回遊環についての情報が重要となる。回遊環を明らかにするには、これまで第2章と第3章で明らかにした生息環境に関する情報に加えて、産卵場の解明と産卵場へ至るまでの回遊を理解することが必要である。そこで本章では、東シナ海におけるカンパチの産卵場の解明を試みた。

魚類の産卵場を推定する方法には、従来、様々な手法が用いられてきた。漁業に依存した手法として、自然環境下から個体を採集して解剖を施し最終成熟期を開始した卵母細胞や排卵後濾胞を持つ個体の単位努力当たり漁獲量 (CPUE) を調べることで産卵の前後の個体の分布から産卵場所を推定する方法などがある (e.g. Tomiyama et al. 2021)。しかし、東シナ海に生息するカンパチにおいては、これまで資源評価がなされていないために CPUE データは存在しない。また漁業に依存しない手法として、卵や孵化直後の仔魚を採集する方法がある (e.g. Schaefer 2001; Tsukamoto et al. 2011)。仔魚を採集する手法を用いた東シナ海における本種の仔稚魚の分布を調べた研究から、東シナ海南部の大陸

棚周辺に産卵場が存在する可能性が示唆されている (Hasegawa et al. 2020)。しかし、Hasegawa et al. (2020) が推測する産卵場で、これまでに卵が出現したという報告や卵を採集する試みもいまだないため、東シナ海南部の大陸棚周辺もしくは東シナ海南部の大陸棚周辺を含めた海域に産卵場が存在する可能性は高いが、産卵場の範囲がどのくらいの広がりを持つかは不明なままである。

そこで本章では、卵・仔稚魚といった生活史の初期から産卵場を推定するのではなく、産卵親魚の回遊データから繁殖関連行動の抽出を目指す。さらに、繁殖関連行動が見られた水平位置を本海域のカンパチの産卵に関わる既存知見と比較することで産卵場の推定を試みた。第2章と第3章の結果から、台湾東部に生息するカンパチは、産卵期である2月から4月 (Hasegawa et al. 2020; Hsiao et al. unpublished data) にそれまで摂餌場としていた台湾北東部沿岸の大陸棚斜面域を離脱し、沖合へ移動し日周鉛直移動を行う。魚類の鉛直移動は回遊の際に繁殖と関連して大きく変化することが報告されている (e.g. Tanaka et al. 2000; Aarestrup et al. 2009; Jellyman & Tsukamoto 2010; Jorgensen et al. 2012) ことから、本種の沖合での日周鉛直移動は個体が産卵を開始するあるいはその契機となっている可能性がある。また、沖合への移動の際には高速な鉛直移動を行

っていた (Fig. 3-6C)。本種の親魚を飼育環境下で産卵誘導する実験では、雌雄が繁殖行動を開始する契機として雄が雌の追尾をはじめ、その最終段階で雄が水槽の底から海面方向に雌個体が高速で鉛直移動し複数の雄個体が追尾して放卵・放精に至ることが知られている(立原ら 1993)。したがって、本研究で得た深度記録を用いて鉛直移動の日周性と鉛直移動速度を再解析し、どのような時空間で日周性と高速遊泳が発現しているか検討した。

第2節 材料と方法

第1項 使用するデータ

解析には、第2章の調査で得られた21個体(台湾放流個体14個体、鹿児島放流個体7個体)の行動時系列記録を使用した (Table 2-1)。

第2項 月別の経験水温変化の解析

本研究の調査海域におけるカンパチの産卵期は仔稚魚の出現 (Hasegawa et al. 2020) および生殖腺指数 (Hsiao et al. unpublished data) の結果から2月から4月だと推定されている。そこで、産卵期前の9月から1月の間と産卵期である2月から4月の間で放流個体が経験した水温がどのように変化するのかを調べるために、各個体から得られた経験水温データから月別の箱ひげ図(範囲と四分

位) を台湾放流個体と鹿児島放流個体に分けて作成した。月別の経験水温は Mann–Whitney U test を用いて比較した。

第3項 水温上昇刺激の抽出

魚類の生殖腺の発達過程は、日長と水温の季節変化に影響される (Lam 1983; Bye 1984; Van Der Kraak & Pankhurst 1996)。一般的に春産卵魚の場合、産卵開始要因は水温上昇で、産卵停止は適水温を超える高温抑制によって制限される (会田 2008)。また、再び産卵適水温となる秋には産卵を行うことは少ないが、この要因には日長の長さが不足しているためと考えられている (会田 2008)。例えば、春から夏にかけて産卵するタイリクバラタナゴ *Rhodeus ocellatus* では、産卵開始要因は水温が 10°C を超えることであり、産卵停止は日長が 13–14 時間未満になる短日抑制によって行われることが知られており (会田 2008)、魚類の生殖腺の発達と産卵には日長と水温の季節変化が重要である。

特に、卵黄蓄積を完了した個体が 1 ヶ月ほどの間をかけて 1–2°C の緩やかな水温上昇 (slowly-elevated water temperature regime; 以下 SETR) を経験することが、卵母細胞の最終成熟を誘導するのに必要なトリガーであることがマツカワ *Verasper moseri* (萱場 2005; Kawabe et al. 2017) やサザンフラウンダー

Paralichthys lethostigma (Smith et al. 1999) 等の種で確認されている。飼育下で卵黄蓄積を完了したカンパチ雌親魚に SETR を経験させると、最終成熟が誘導されることが飼育実験によって示されている (濱田 2009; Nyuji et al. 2018)。具体的には、光周期が短日から長日に変化することで、前卵黄形成期における卵母細胞の発達が促進される (Nyuji et al. 2018)。続いて、卵成熟能獲得後に SETR (4月下旬に 20°C を経験した後に、5月下旬までに 22°C までの緩やかな水温上昇を経験) を経験することで最終成熟が誘導されて排卵に至る (濱田 2009)。

したがって、光周期の変化とその後の SETR の経験がカンパチの卵黄形成と最終成熟を誘発する環境因子であると考えられる。

そこで、行動記録計を取りつけたカンパチ成魚が卵黄蓄積期から産卵期の期間に SETR を経験するかどうかを調べた。ここでは、Kawabe et al. (2017) の手順に従って、産卵期前の卵黄蓄積期 (11 月から 1 月) と産卵期 (2 月から 4 月: Hasegawa et al. 2020; Hsiao et al. unpublished data) の間に経験水温が上昇するかどうかをまず調べ、水温上昇が認められた場合はその特性も検討した。具体的には SETR の経験期間中の経験水温の最低値と最大値を記録した日 (すなわち SETR の開始日と終了日) を、経験水温の時系列データを 30 日間の時間窓で移

動平均を求めることで特定した。

第4項 連続ウェーブレット解析による鉛直移動の周期性の検出

次に、第3章で確認されたクラスター3と産卵期の関係を調べるために、第3章で階層クラスター分析に用いた12個体（すべて台湾放流個体）を解析に使用した。

鉛直移動の日周的变化すなわち周期性を調べるために、深度の時系列データを連続ウェーブレット変換した (Percival & Walden 2000; Cazelles et al. 2008)。連続ウェーブレット変換は IGOR Pro ver. 6.1 (WaveMetrics 製) の Ethographer (Sakamoto et al. 2009) を用いて行った。連続ウェーブレット変換を行うにあたり、記録間隔を15秒ごとになるようにリサンプリングし、個体ごとの記録間隔のばらつきを排除した。深度の時系列データから卓越周期を抽出するために Morlet マザーウェーブレット関数を用いた連続ウェーブレット変換を行った (最小周期 = 2 時間, 最大周期 = 50 時間, Morlet マザーウェーブレットの係数 = 10)。連続ウェーブレット変換により抽出された卓越周期のうち、24時間の周期のものを日周鉛直移動と定義した (Hunter et al. 2004)。最後に、日周鉛直移動が1日以上連続する場合を連続日周鉛直移動とし、各個体の深度を記録した日

数に対する連続日周鉛直移動が出現した日数の割合をそれぞれの月ごとに求め、日周鉛直移動の出現頻度とした。

第5項 相対エントロピーによる特異的鉛直移動の抽出

分離浮遊卵を産卵する魚種は、産卵時に高速な鉛直移動を行うことが知られている (e.g. Seitz et al. 2005; Yasuda et al. 2013; Fisher et al. 2017)。カンパチでは、飼育実験において産卵の際に雄が雌を追尾しながら高速で泳ぎあがる行動が観察されている (立原ら 1993)。標識個体の高速の遊泳すなわち深さ方向の高速の鉛直移動を調べるために、深度変化のカルバック・ライブラー情報量 (相対エントロピー) を求めた。ここでは、第3章の階層クラスター分析に用いた12個体 (すべて台湾放流個体) を解析に使用した。相対エントロピーは、2つの確率分布間 (ここでは記録期間全体の鉛直移動速度の分布と時間窓内の鉛直移動速度の分布) の距離を測定し、個体の行動変化を定量化することができる (Kadota et al. 2011)。MATLAB 2019b (MathWorks Inc.製) を用いて各個体の深度の時系列記録の相対エントロピーを求めた。深度の時系列記録は30秒の時間窓ごとに区分し、各区分の深度の微分値である鉛直移動速度を求め、鉛直移動速度の確率密度分布を算出した。そして、全ての記録期間の鉛直移動速度の

確率密度分布の確率密度分布との差異を求めた。

第3節 結果

第1項 経験水温の変化

経験水温の月別の変化は放流場所によって異なっていた (Fig. 4-1)。台湾放流個体は11月 ($21.0 \pm 2.0^{\circ}\text{C}$) から12月 ($20.3 \pm 1.8^{\circ}\text{C}$) にかけて水温の低下 (Mann–Whitney U test, $P < 0.01$) を経験しており、その後1月 ($21.2 \pm 1.6^{\circ}\text{C}$) から2月 ($21.2 \pm 1.8^{\circ}\text{C}$) には12月よりも高水温 (Mann–Whitney U test, $P < 0.01$) を経験した。一方で、鹿児島放流個体は9月 ($20.4 \pm 2.1^{\circ}\text{C}$) から2月 ($18.2 \pm 1.1^{\circ}\text{C}$) にかけて経験水温が徐々に低下しており、台湾放流個体のような経験水温の上昇は3月 ($20.5 \pm 2.0^{\circ}\text{C}$) まで見られなかった。

第2項 SETR

産卵期を含んだデータを持つ雌個体 (GA10TW, GA14TW, GA23TW) は、全ての個体が産卵期の直前 (1月から2月) にSETRを経験していた (Fig. 4-2)。SETR 経験中の個体ごとの最低水温は $19.5\text{--}21.5^{\circ}\text{C}$ 、最高水温は $20.2\text{--}22.6^{\circ}\text{C}$ であった。

第3項 鉛直移動の日周期性

周期解析に用いた12個体全てで複数日にわたって連続する日周鉛直移動(連続日周鉛直移動)が確認された。連続日周鉛直移動は、放流直後にはほとんど確認されなかったが(平均出現頻度は11月が15.3%、12月は21.5%)、2月(58.6%)と3月(54.6%)には頻出した(Table 4-1)。また、産卵期を含んだデータを持つ雌個体では、連続日周鉛直移動は1日から最長で40日間連続して見られた(Table 4-2; Fig. 4-2)。産卵期を含んだデータを持つ3個体の連続日周鉛直移動の出現頻度を、SETRを経験する前の期間(11月から2月)とSETRを経験した後の期間(2月から4月)で比べたところ、出現頻度に有意差(Fisher's exact test, $P < 0.01$)が認められた。また、SETRを経験した後に確認された雌個体の連続日周鉛直移動のうち最も長期間連続したものは、GA10TWが40日間、GA14TWが34日間、GA23TWが9日間であった(Table 4-2)。

カンパチの産卵場を推定するために、雌個体の連続日周鉛直移動の出現の有無を第2章で推定した位置情報と共に示した(Fig. 4-2)。GA10TWとGA23TWの連続日周鉛直移動のうち最も長期間連続したものは、2月から3月にかけて個体が南下している時に確認された。一方、GA14TWの連続日周鉛直移動のう

ち最も長期間連続したものは、2月から3月にかけて台湾南東部の沿岸域で確認された。SETRを経験した後の雌個体で確認された連続日周鉛直移動のうち最も長期間連続したものは台湾沖合の南北に広い範囲で確認され、その距離はおよそ400 kmであった(最北端: 2018年2月21日, 25.3°N, 121.9°E, GA23TW, 最南端: 2018年3月20日, 21.7°N, 122.2°E, GA10TW; Fig. 4-2)。

第4項 特異的鉛直遊泳の有無

SETRを経験した後には相対エントロピーも高い値が確認された (Fig. 4-2)。特に、連続日周鉛直移動が出現する期間中の雌個体の相対エントロピー値は、SETRを経験する前よりも経験した後の方が有意に高い値であった (Tukey-Kramer test, $P < 0.01$)。一部の雄個体 (GA09TW) でも、SETRを経験した後に高い相対エントロピーが確認された (Fig. 4-2)。相対エントロピー値が高いときの雌個体の遊泳を見てみると、高速で泳ぎあがる行動 (最大 5.23 ms^{-1}) が見られた (Fig. 4-3)。雌個体がSETRを経験した後に高速な鉛直移動を含む連続日周鉛直移動を行う結果は、個体が卵巣卵の最終成熟を経て繁殖行動に移行していることを示唆している。

第4節 考察

本章では、産卵に関連する行動を深度記録から抽出し、産卵場を推定した。まず、放流場所ごとに月別の経験水温を比較したところ、台湾放流個体と鹿児島放流個体の間では水温上昇を経験する月に差が見られ、台湾放流個体(1月から2月)よりも鹿児島放流個体(3月)の方が遅れて水温上昇を経験していた(Fig. 4-1)。台湾放流個体と鹿児島放流個体が経験した水温上昇はカンパチ雌親魚の卵巣卵の最終成熟の誘導に必要な SETR の可能性があると考え、連続した時系列記録を持つ台湾放流個体 12 個体の水温変化を調べたところ、SETR と思われる緩やかな水温上昇を経験していた (Fig. 4-2)。

第1項 カンパチの産卵行動の抽出

魚の繁殖には適正な水温 (Van Der Kraak & Pankhurst 1996) と光周期 (Lam 1983; Bye 1984) を経験することが重要であることが知られている。カンパチでは、卵黄蓄積の完了と最終成熟を誘発する因子として、光周期が短日から長日へと変化することに加えて卵黄蓄積の完了後に緩やかな水温上昇を経験することが必要と考えられている (濱田 2009; Nyuji et al. 2018)。自然環境下では、カンパチは冬至を過ぎることで場所にかかわらず短日から長日への日長変化を経

験することができるが、水温はカンパチの生息場所や季節によって激しく変化するため、野生のカンパチ個体が最終成熟を完了し、産卵を開始しているかどうかを判断するには、SETRを経験していることが重要な指標となる。台湾放流個体のうち、台湾南北移動個体と台湾南部滞在個体はともにSETRが強く疑われる緩やかな水温上昇を経験していた (Fig. 4-2)。緩やかな水温上昇を経験した時の水温上昇の温度範囲 (19.5–21.5°C から 20.2–22.6°C への上昇) は、既往知見の親魚養成下で確認されているSETR (20°C から 22°C への上昇) と酷似している (濱田 2009)。また、SETRと思われる緩やかな水温上昇の経験後は、日周的鉛直移動が続く個体が多かったが、最も長期間連続した日周鉛直移動の日数は、飼育環境下で水温を 22°C に維持した際の最終成熟期の期間 (40 日以上; 濱田 2009) と同様であった。以上から本研究で確認された緩やかな水温上昇はカンパチの最終成熟の誘導に関与するSETRであると考えられる。一方で、仔魚の分布 (Hasegawa et al. 2020) や成魚の生殖腺の組織学的観察 (Hsiao et al. unpublished data) の結果から、東シナ海、特に台湾周辺に生息するカンパチの産卵期は2月から4月であると示されている。本研究で台湾東部から放流された個体は2月から4月に日周鉛直移動を高頻度で行っていた (Fig. 4-2)。特

に、SETR を経験した後の雌個体の日周鉛直移動中でも最も長期間連続したものは、2月から3月にかけて黒潮の南北に広い範囲で確認された (Fig. 4-2)。日周鉛直移動と繁殖との関連は、これまでタイセイヨウクロマグロ (Block et al. 2001), サケ (Tanaka et al. 2000), ヨーロッパウナギ *Anguilla anguilla* (Aarestrup et al. 2009) とニュージーランドオオウナギ *A. dieffenbachii* (Jellyman & Tsukamoto 2010) などの複数種の海産魚類で観察されている。本研究では、さらに相対エントロピーを指標とすることで、雌の標識個体は SETR 経験後に高速な泳ぎあがる行動を示すことが明らかとなった (Figs. 4-2, 4-3)。飼育環境下のカンパチでは、産卵の際に高速で泳ぎあがる行動が観察されており (立原ら 1993), 本研究で確認された高速な鉛直移動も SETR 経験後に特異的に見られていることから産卵関連の遊泳行動である可能性が高い。ところで、本研究では雄個体 (例えば GA09TW) でも雌個体と同様に SETR を経験した後に長期間連続した日周鉛直移動を行っていた (Fig. 4-2)。これらの連続日周鉛直移動が確認された場所や時期は雌雄で類似しており、雄の連続日周鉛直移動も雌と同様に繁殖に関連した行動の可能性はある。しかし、カンパチの雄の成熟と水温との関係については明らかになっていないため、今後は東シナ海に生息するカンパ

チの雄の繁殖生理に関する研究が必要だろう。

第2項 東シナ海のカンパチの産卵場と産卵期

前節の結果より、雌個体が SETR を経験した後に連続日周鉛直移動を示した海域は本種の産卵場を含んでいるはずである。SETR を経験した後に連続日周鉛直移動が出現した海域は黒潮の内部に位置していた (Fig. 4-2)。また、本種の産卵期後半にあたる4月に、体サイズと日輪の異なるカンパチ仔稚魚 (孵化後9日から82日) が台湾東部から北部の複数の場所で採集されている (Hasegawa et al. 2020)。このことから、台湾東部沖合の黒潮内で産みだされた卵や仔稚魚が黒潮によって東シナ海の中中部や北部へ輸送されていると考えられる。

仔魚期における餌の入手と生息水温は初期生活史において重要であり、その後の成長と生残に大きく影響する (Robert et al. 2009)。黒潮はこれまで低栄養の環境であると考えられていたが、近年になって、黒潮内のメソプランクトン群集の分布量と生産性は大陸棚上と同程度であることが報告されていることから (Kobari et al. 2018)、黒潮内は仔稚魚の成長を支えるのに十分な餌量があると考えられる (眞子ら 2022)。また、カンパチ仔魚の成長速度は高水温 (26–28°C) において増加することが報告されている (平田ら 2009)。つまり、黒潮はカン

パチの初期生活史における成長と生残を向上させる可能性がある。

一方で、本研究の結果からは鹿児島放流個体は産卵期を迎えても台湾東部沖合の産卵場へ移動することはなかった (Fig. 2-5)。鹿児島放流個体が移動しなかった理由に、薩南海域に生息する本種の産卵期が台湾東部沿岸域の産卵期よりも遅い可能性、そして東シナ海には産卵場が複数存在する可能性がある。

月別の経験水温を鹿児島放流個体と湾放流個体で比較したところ、鹿児島放流個体の平均経験水温は9月から2月にかけて低下した後に3月に上昇していた (Fig. 4-1)。これに対して、台湾放流個体は、11月から12月にかけて平均経験水温が低下した後に1月から2月にかけて上昇しており (Fig. 4-1)、鹿児島放流個体と台湾放流個体の間で経験水温の上昇を経験する時期に差が生じていた。鹿児島放流個体は台湾放流個体よりも水温上昇を経験した月に1ヶ月程度の遅れが見られた (Fig. 4-1)。このことから、鹿児島放流個体は SETR を経験する時期が台湾放流個体よりも遅いと予想される。

また、鹿児島放流個体が台湾東部沖合に存在する産卵場へ移動しなかった要因には産卵期の季節的な差異の他に、産卵場の地理的な変化も考えられる。同属種のブリは産卵期の初めには産卵場の南東部で産卵を開始し、その後水温の

季節的な上昇に伴って産卵場が北上していくことが知られている (山本ら 2007)。カンパチもブリのように産卵場が季節的に黒潮の上流側である台湾北東部から下流側である薩南海域へと移り変わっている可能性がある。もしカンパチの産卵場が季節的に移り替わっている場合、鹿児島放流個体が滞在していた海域 (Fig. 2-5) は黒潮の流路内に位置していることから、台湾放流個体のように黒潮内への移動を行う必要がないと予想される。今後は東シナ海の南北に渡って、カンパチの産卵期を含む期間の詳細な遊泳行動を記録し、SETR の検出や相対エントロピーの算出を行うことで、東シナ海に生息するカンパチの産卵場を調べる必要があるだろう。

Table 4-1 Summary of continuous DVM occurrence of greater amberjack.

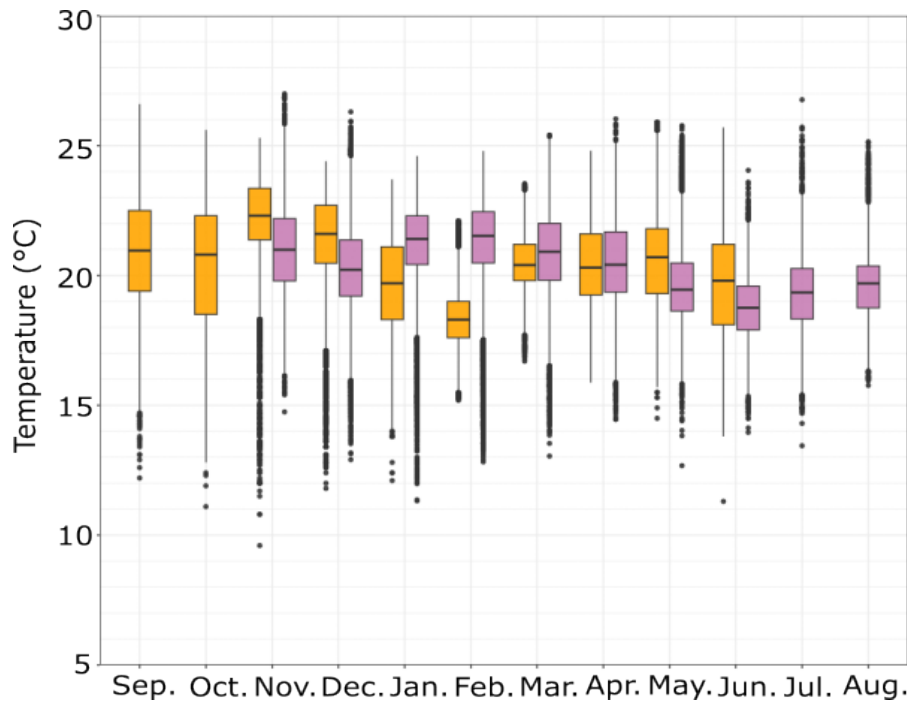
ID	Duration of continuous DVMs: days (Occurrence ratio: %)									
	November	December	January	February	March	April	May	June	July	August
GA01TW	1 (20.0)	0 (0)								
GA02TW	0 (0)	12 (38.7)	11 (35.5)	9 (60.0)						
GA07TW	0 (0)	14 (45.2)	19 (61.3)	7 (87.5)						
GA09TW	0 (0)	0 (0)	12 (38.7)	20 (71.4)	23 (74.2)	18 (60.0)	2 (11.8)			
GA10TW	0 (0)	1 (3.2)	0 (0)	22 (78.6)	20 (64.5)	1 (3.3)	1 (3.2)	13 (43.3)	18 (58.1)	13 (100)
GA11TW	4 (25.0)	3 (14.3)								
GA13TW	5 (31.3)	3 (33.3)								
GA14TW	4 (25.0)	2 (6.5)	5 (16.1)	22 (78.6)	20 (64.5)	13 (43.3)	5 (38.5)			
GA15TW	3 (21.4)	16 (51.6)	8 (36.4)							
GA20TW	3 (37.5)	4 (12.9)	13 (41.9)	17 (60.7)	16 (51.6)	15 (78.9)				
GA23TW	0 (0)	1 (3.2)	12 (38.7)	14 (50.0)	9 (29.0)	0 (0)				
GA24TW	2 (25.0)	11 (35.5)	12 (38.7)	1 (3.6)	1 (12.5)					
ALL	22 (15.3)	67 (21.5)	92 (34.1)	112 (58.6)	89 (54.6)	47 (41.2)	8 (13.1)	13 (43.3)	18 (58.1)	13 (100)

Table 4-2 Summary of continuous DVMs observation of greater amberjack.

Fish ID	Period of confirmed continuous DVMs (Duration of continuous DVMs, days)														
2016/17															
GA01TW	11-Nov (1)														
GA02TW	3-Dec (1)	17-Dec to 20-Dec (4)	23-Dec to 29-Dec (7)	14-Jan to 20-Jan (7)	24-Jan to 27-Jan (4)	1-Feb to 4-Feb (4)	6-Feb (1)	8-Feb (1)	10-Feb to 12-Feb (3)						
2017/18															
GA07TW	3-Dec (1)	10-Dec to 13-Dec (4)	16-Dec to 21-dec (6)	28-Dec to 2-Jan (14)	5-Jan to 11-Jan (7)	14-Jan (1)	18-Jan to 22-Jan (5)	25-Jan (1)	27-Jan to 29-Jan (3)	1-Feb (1)	3-Feb to 8-Feb (6)				
GA09TW	1-Jan to 4-Jan (4)	9-Jan (1)	12-Jan to 15-Jan (4)	27-Jan to 29-Jan (3)	1-Feb to 4-Feb (4)	10-Feb to 11-Feb (6)	15-Feb to 21-Mar (35)	25-Mar (1)	27-Mar (1)	2-Apr to 6-Apr (5)	11-Apr to 14-Apr (4)	16-Apr to 22-Apr (7)	26-Apr to 27-Apr (2)	16-May to 17-May (2)	
GA10TW	29-Dec (1)	3-Feb to 4-Feb (2)	9-Feb to 20-Mar (40)	21-Apr (1)	26-May (1)	5-Jun to 12-Jun (8)	24-Jun to 28-Jun (5)	1-Jul (1)	10-Jul (1)	14-Jul to 22-Jul (9)	25-Jul to 13-Aug (20)				
GA11TW	15-Nov to 17-Nov (3)	30-Nov to 3-Dec (4)													
GA13TW	24-Nov (1)	26-Nov to 27-Nov (2)	29-Nov to 2-Dec (4)	9-Dec (1)											
GA14TW	24-Nov to 27-Nov (4)	5-Dec (1)	15-Dec (1)	3-Jan to 4-Jan (2)	13-Jan (1)	27-Jan (1)	29-Jan (1)	1-Feb to 5-Feb (5)	10-Feb to 11-Feb (2)	14-Feb to 19-Mar (34)	30-Mar (1)	1-Apr to 13-Apr (13)	5-May to 8-May (4)		
GA15TW	17-Nov to 19-Nov (3)	6-Dec to 19-Dec (14)	27-Dec (1)	14-Jan (1)	16-Jan to 22-Jan (7)										

Table 4-2 Summary of continuous DVMs observation of greater amberjack. (*continued*)

Fish ID	Period of confirmed continuous DVMs (Duration of continuous DVMs, days)													
2017/18														
GA20TW	23-Nov to 25-Nov (3)	19-Dec to 20-Dec (2)	30-Dec to 5-Jan (7)	10-Jan to 11-Jan (2)	15-Jan (1)	22-Jan (1)	26-Jan to 28-Jan (3)	31-Jan to 8-Feb (9)	15-Feb to 18-Feb (3)	22-Feb to 25-Feb (4)	27-Feb (1)	1-Mar (1)	22-Jan (1)	10-Mar to 12-Mar (3)
	15-Mar to 19-Mar (5)	21-Mar to 23-Mar (3)	26-Mar (1)	29-Mar to 3-Apr (6)	5-Apr to 6-Apr (2)	9-Apr to 18-Apr (10)								
GA23TW	25-Dec (1)	1-Jan to 3-Jan (3)	6-Jan (1)	9-Jan (1)	11-Jan to 13-Jan (3)	28-Jan to 2-Feb (6)	16-Feb to 24-Feb (9)	26-Feb to 3-Mar (6)	14-Mar to 19-Mar (6)					
GA24TW	23-Nov to 24-Nov (2)	10-Dec to 19-Dec (10)	21-Dec (1)	1-Jan to 6-Jan (6)	10-Jan to 14-Jan (5)	31-Jan to 1-Feb (2)	8-Mar (1)							



Sep. Oct. Nov. Dec. Jan. Feb. Mar. Apr. May. Jun. Jul. Aug.
 Fig. 4-1 Boxplots showing the monthly changes of the ambient temperature recorded by the greater amberjack released from eastern Taiwan (purple) and Satsunan (orange). Boxes are the interquartile range (IQR). Whiskers are 1.5 * IQR; points beyond the whiskers represent outliers. The horizontal line within each box represents the median.

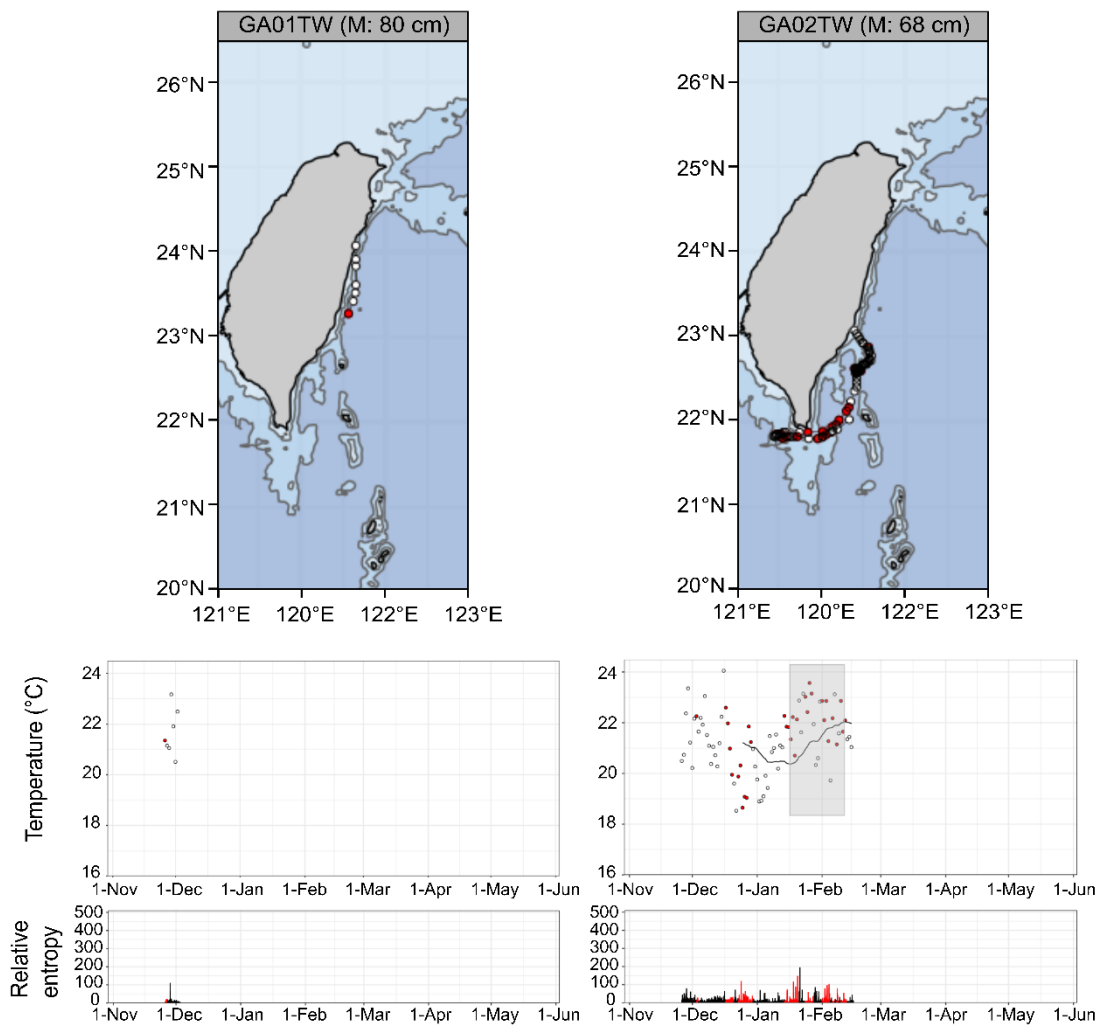


Fig. 4-2 (continued)

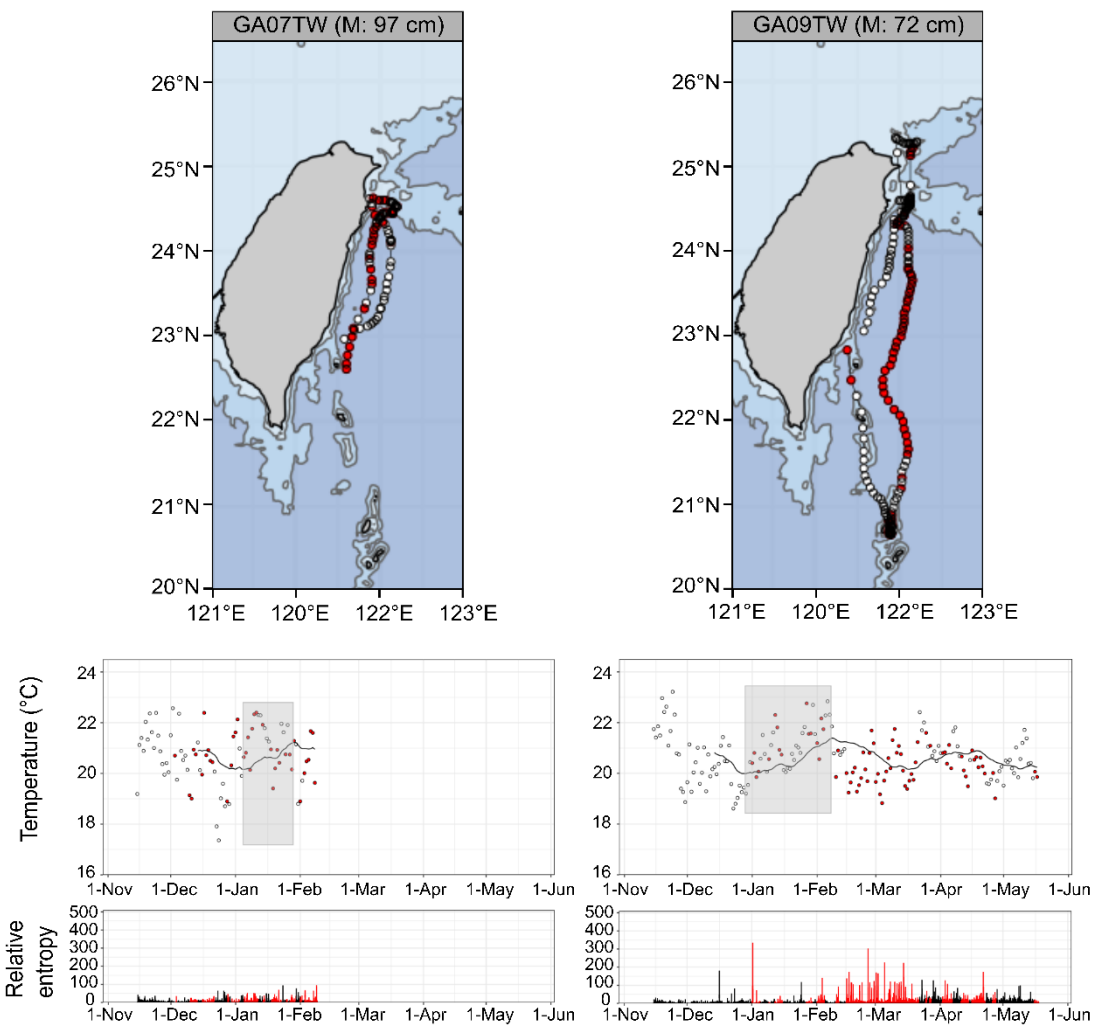


Fig. 4-2 (continued)

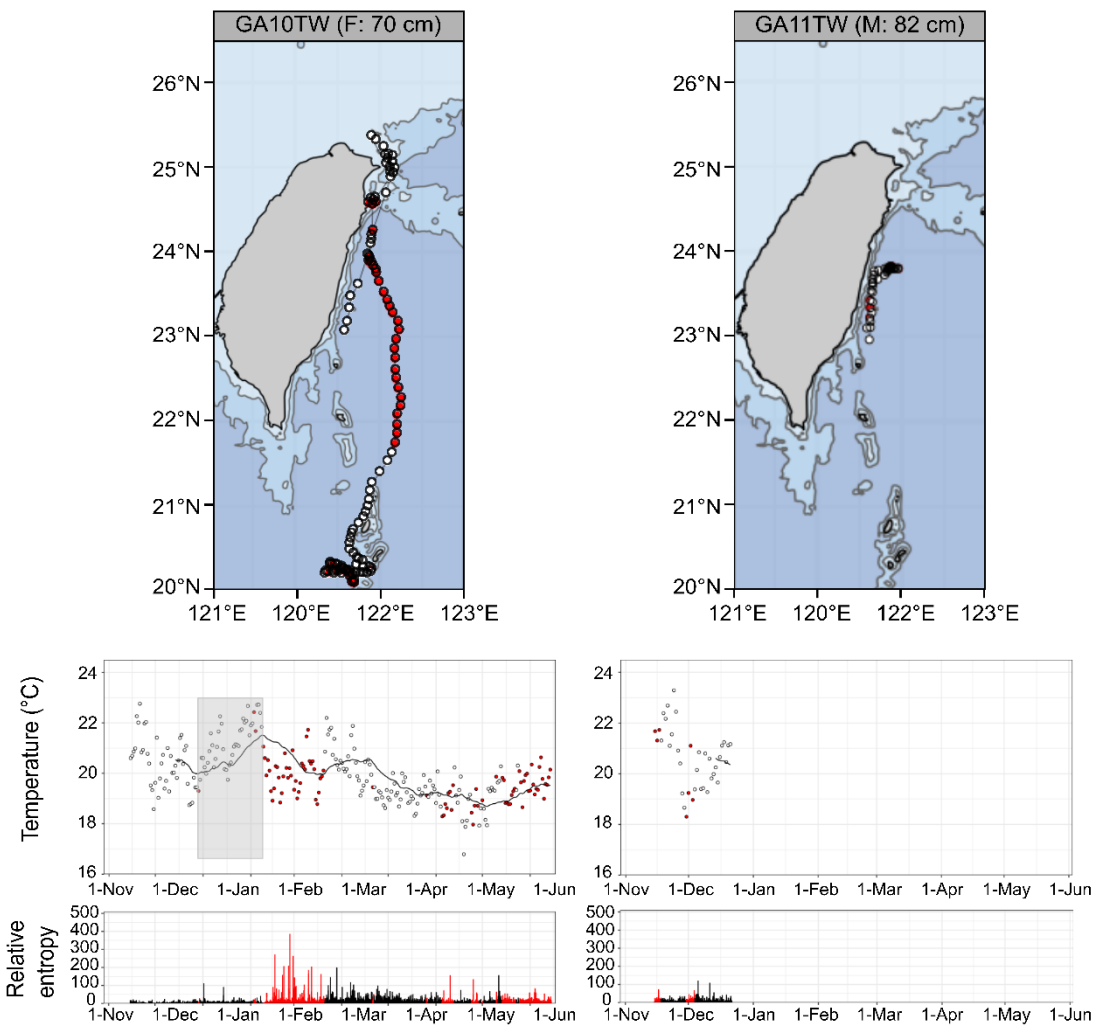


Fig. 4-2 (continued)

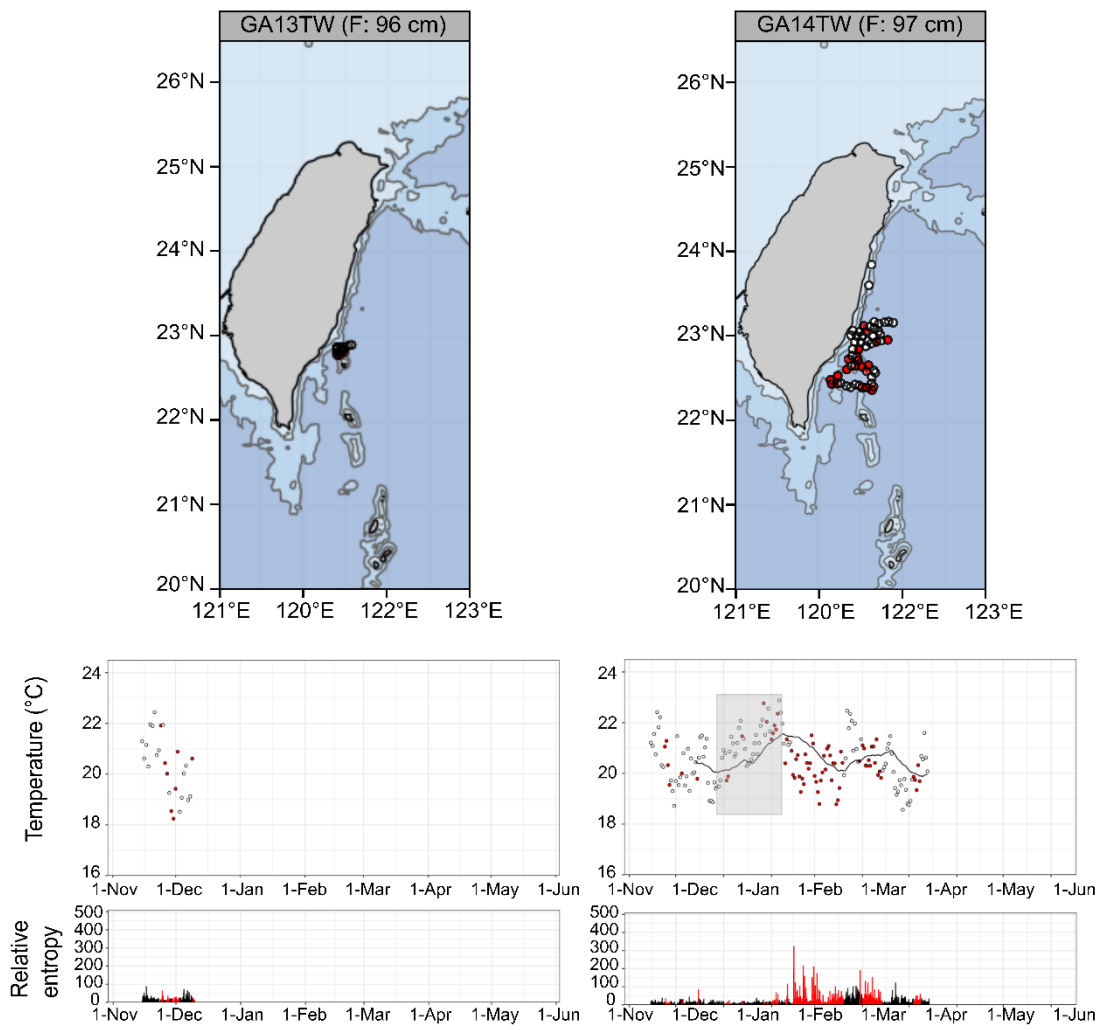


Fig. 4-2 (continued)

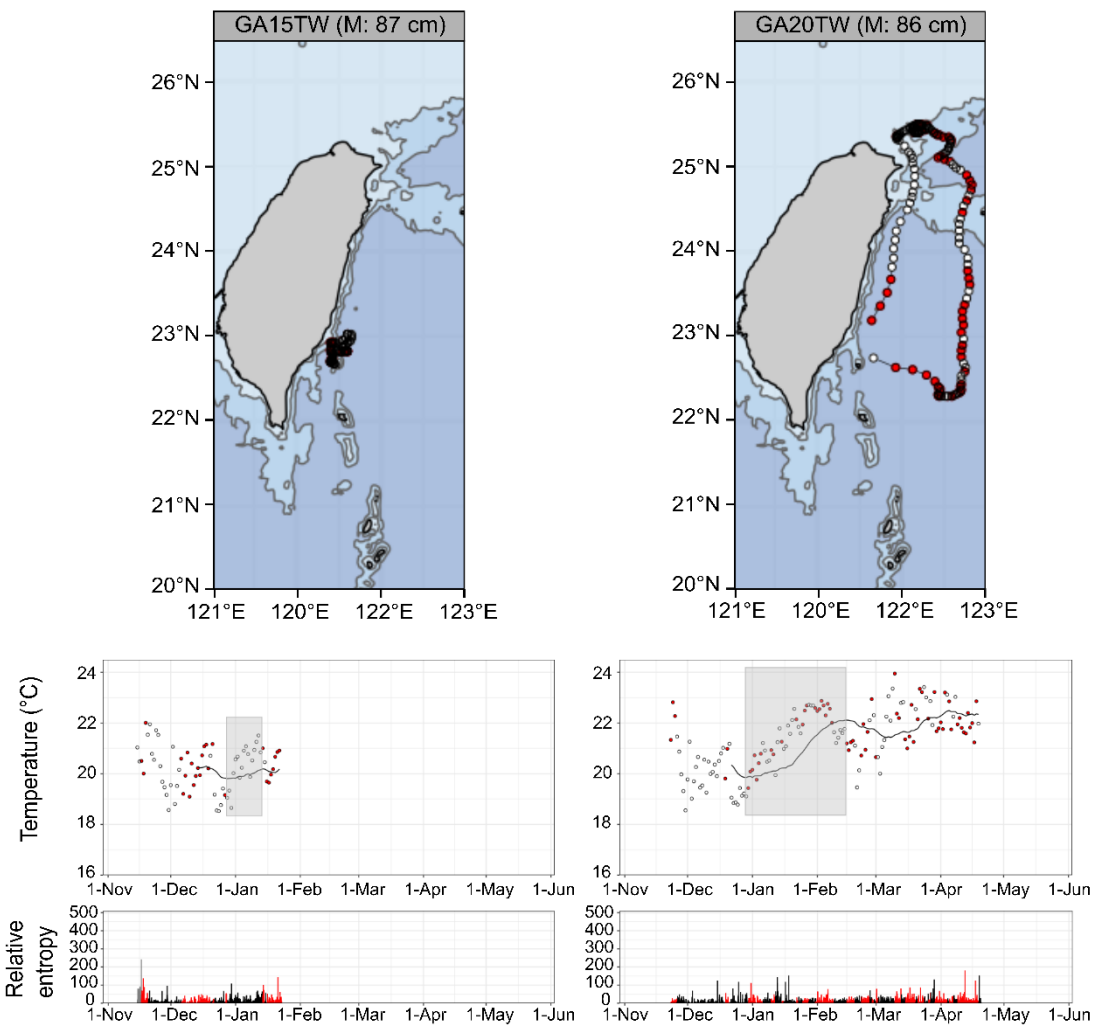


Fig. 4-2 (continued)

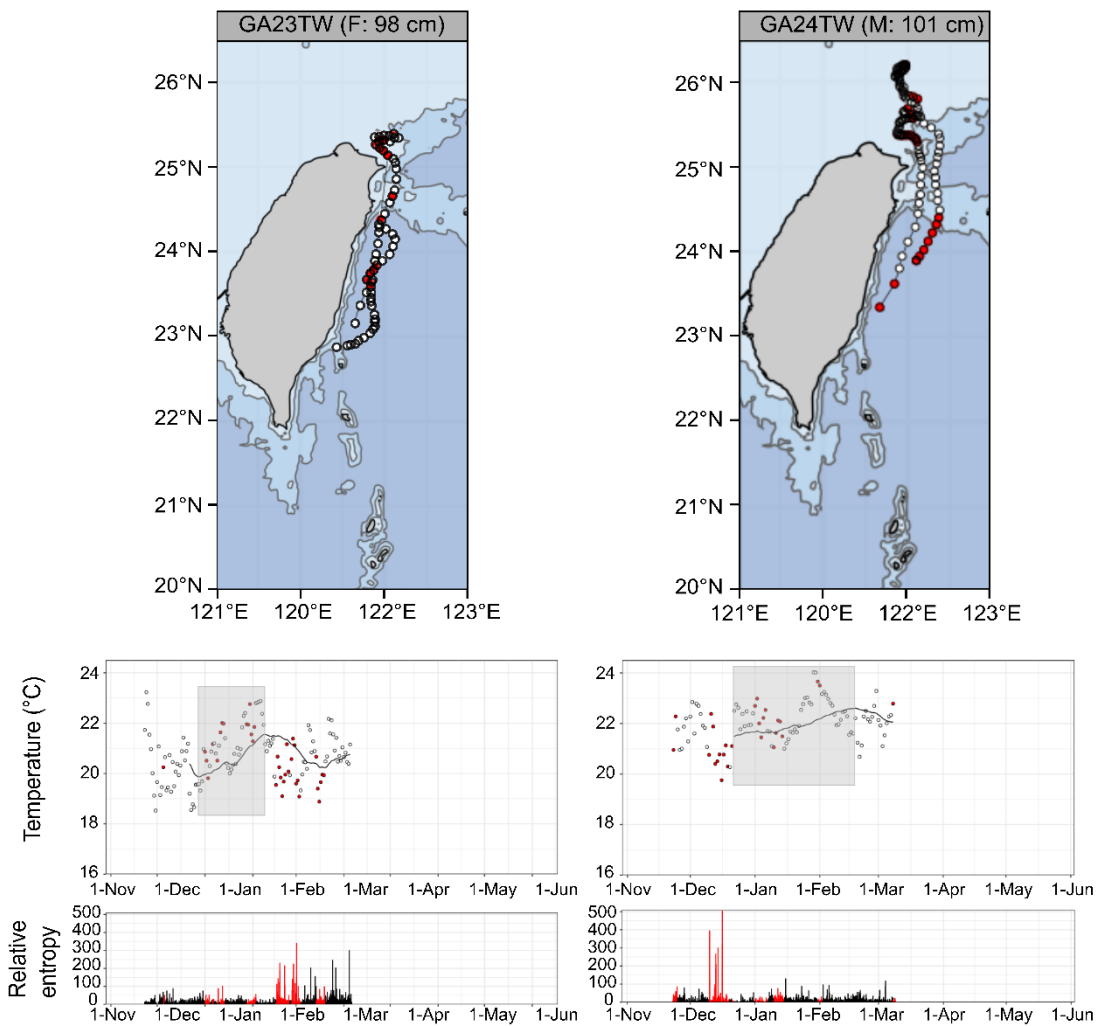


Fig. 4-2 Upper portion of each panel: Colored circles indicate daily positions where continuous DVMs occurred in each greater amberjack (red indicates DVMs occurred; white indicates DVMs did not occur). Central portion of each panel: Time series showing the smoothed ambient temperature with continuous occurrence of DVMs during the recording period. Colored circles indicate daily ambient temperature when continuous DVMs. The solid line indicates the smoothed ambient temperature. Dark gray shaded regions indicate a slowly elevated water temperature regime (SETR). Lower portion of each panel: time series showing the relative entropy with DVMs occurrence during the recording period. Details of tagged individual are listed in Table 2-1.

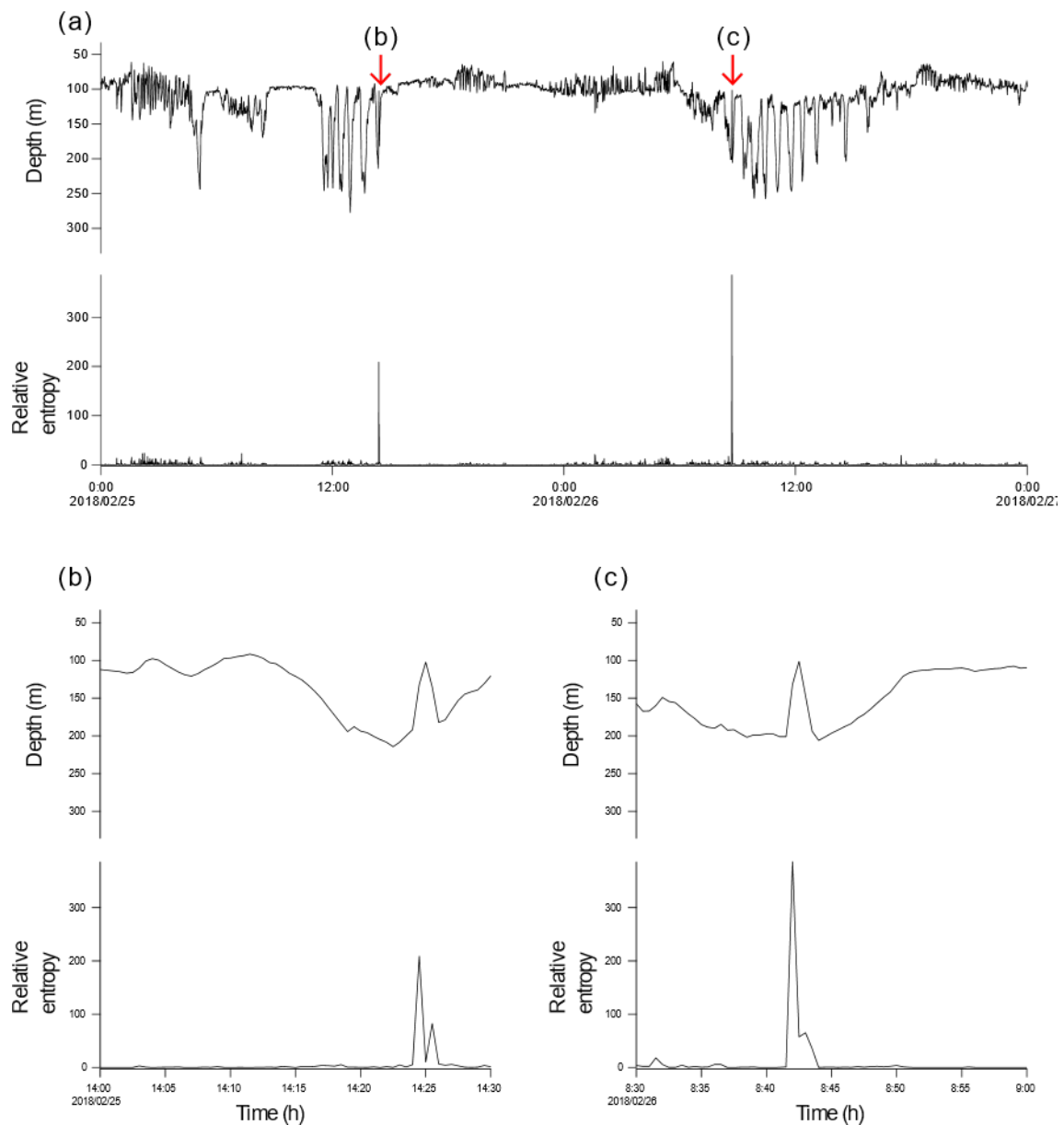


Fig. 4-3 Typical specific rapid vertical swimming after experiencing a SETR. (a) The time-series depth and relative entropy during the appearance of continuous DVMs obtained from GA10TW (Female; FL: 70 cm) after experiencing a SETR. (b, c) Enlargements of the area around the red arrow in (a). The greater amberjack exhibited rapid ascent swimming when the relative entropy was increased.

第5章 総合考察

本研究では、バイオロギング手法を用いて東シナ海に生息するカンパチの生息地利用と移動、そして産卵場を調べた。東シナ海に生息するカンパチの成魚は、主に海底構造物の周りに集まることが分かった。海底構造物の周りに集まる行動は、海底構造物の周囲の生産性が高く、餌との遭遇確率が高いことが要因だと考えられる (第2章)。他の海域に生息するカンパチも、目視観察の結果から海底構造物の周りに集まることが知られており (Manooch & Potts 1997)、海底構造の周囲に集まるという行動は生息する海域にかかわらず本種に共通した特性であるといえる。しかし、本研究の結果から、東シナ海のカンパチはいつも海底構造物の周りに集まるのではなく、季節的な沖合への移動を行っていた (第2章)。季節的な沖合移動は、東シナ海におけるカンパチの産卵期 (2月から4月: Hasegawa et al. 2020; Hsiao et al. unpublished data) の直前から産卵期間中に見られた。カンパチは、卵黄形成を開始する卵母細胞が産卵期中にも認められ、成熟した卵巣内にはほとんどすべての発達段階の卵母細胞が同時に出現する卵群非同期発達型の魚種である (Corriero et al. 2021)。卵群非同期発達型の魚種は産卵期中に摂取したエネルギーが卵巣に転換されるので、産卵期間中の

摂餌量が卵数の多寡に影響する (栗田 2010)。実際、卵黄蓄積を完了したカンパチは、産卵期の初期には空胃指数が減少することが報告されており、配偶子形成とその後の産卵行動に多くのエネルギーを必要とすることが示唆されている (Andalaro & Pipitone 1997; Sley et al. 2016)。加えて、台湾南北移動個体の沖合移動が見られた 11 月から 1 月にかけての時期は、それまで滞在していた海域 (台湾南部行動圏) の生物生産性が低下する (Zheng & Zheng 2014)。そのため標識個体は、産卵初期のエネルギー要求を満たすために季節的な移動を行った結果、南北移動をしていたと考えられる。さらに、台湾東部から放流した個体は、沖合の黒潮内 (台湾東部沖合) で繁殖行動と思われる行動をしていた (第 4 章)。黒潮内で産卵を行うことで、黒潮の強い流れによって卵や遊泳能力の乏しい仔魚は広範囲に分散されると考えられる。一般的には、脆弱な仔魚は初期減耗が大きく (Critical Period 仮説: Hjort 1926), 好適な餌環境と時空間的に遭遇できるかどうかが生残に強く影響するとされている (Match-Mismatch 仮説: Cushing 1990)。これらの学説に則れば、カンパチは沖合の黒潮内で産卵し卵と仔魚を広範囲に分散させることで仔魚にとって好適な餌環境に遭遇できる確率を高めているのかもしれない。また、黒潮内部は周囲の海域よりも高水温であ

ることから、カンパチ成魚が黒潮内へ移動することで、最終成熟の誘導に関与する SETR を、環境水温の季節的な上昇よりも早い時期に経験することが可能になると考えられる。また、成魚が沖合を遊泳している際には、海底構造の周りではなく DSL を摂餌場としている可能性が高いが、DSL を利用する際には体温維持という生理的な制限のために餌探索の時間が限られることが示唆された (第3章)。そのため、標識個体は常に沖合の DSL や産卵場に滞在し続けるのではなく、餌の入手効率の高い海底構造物の周りを基本的な生息場所とし、沖合は産卵期などの限られた時期にのみ利用するといった回遊様式をとると考えられる。

第1節 カンパチの回遊環

種の集団構造や種分化を知るうえで、その種がどのような回遊環を持っているのかを理解することが重要である (Tsukamoto & Aoyama 1998)。そこで本節では、本研究の発見とこれまでの仔稚魚の生態にかかわる知見 (Hasegawa et al. 2017a, b) とを総合的に考察してカンパチの回遊環について考えてみた。

まず、東シナ海に生息するカンパチの産卵場は、仔稚魚の分布から推定されていた範囲 (Hasegawa et al. 2020) よりも南北に広いことが示された。具体的に

は、これまで産卵場だと考えられていた台湾北東部の陸棚縁辺部周辺に加えて、台湾東部沖合を流れる黒潮内部の広い範囲が産卵場であると考えられる (Fig. 4-2)。カンパチは分離浮遊卵を産卵し、孵化後成長して発育段階が稚魚に達すると流れ藻などの浮遊物に付随した生活を行う (Yamasaki et al. 2014; Hasegawa et al. 2017a)。そのため、黒潮内でカンパチが産卵された場合、遊泳力の乏しい卵や仔魚だけでなく、稚魚までもが黒潮によって上流である台湾東部の産卵場から下流に位置する九州南部に向かって広範囲に分散すると考えられる。これに対し、成魚は海底構造の周囲を生息場所としており、ほとんど移動しないことが分かった (Fig. 2-4)。これは、海底構造の周りに集まることで外洋を泳ぐよりも効率よく餌を入手するためであると考えられる。このように、カンパチの移動様式は生活史の中で発育段階により大きく変わる。卵や仔稚魚が広範囲に分散した後、成魚が輸送先からほとんど移動しない場合、台湾東部沖合で産卵されたカンパチは黒潮によって下流に輸送され産卵場所に戻ってくることができず、環状の回遊経路である回遊環が形成されない。では、台湾東部のカンパチはどのようにして台湾南部の産卵場へ移動し、回遊環を形成しているのだろうか。

ここでは、黒潮の分枝流に注目して考えたい。黒潮は北太平洋における亜熱帯循環の西岸境界流であり、フィリピン東部沿岸を流れた後、台湾東部を北上し、日本南岸に沿って流れる (中村 2017)。黒潮には複数の分枝流が生じることや、黒潮の周囲に多くの中規模渦が存在することがこれまで報告されている (中村 2017)。例えば台湾北東部では、台湾東部沿岸を北上した黒潮が陸棚縁辺部に沿って東方向へ流れを変えるが、この時に陸棚上へ流入した後、反時計回りで台湾北東部の沿岸方向 (例えば、宜蘭湾) へ流れる分枝流が存在する (Tang et al. 1999; Takahashi et al. 2009; Hsu et al. 2018)。反時計回りで沿岸方向へ流れる分枝流は通年を通じて生じるが、特に夏季に強度が高まることが報告されている (Hsu et al. 2018)。他にも、陸棚の縁に沿って北東方向へ流れる黒潮と琉球列島の間を南西方向に奄美大島から石垣島へ流れる黒潮反流が報告されている (Qiu & Imasato 1990)。流れ藻に付随した初期生活を行うカンパチ稚魚は、黒潮本流から分離した分枝流によって分散されることで、産卵場の近くにとどまり続けているのかもしれない (Fig. 5-1)。例えば、台湾北東部を流れる分枝流によって移動してきた稚魚が成長し、流れ藻から離れ中層から底層に生息場所を移した場合、成長したカンパチは陸棚縁辺部に生息すると予想される。陸棚

縁辺部周辺は、本研究で標識個体が利用していた台湾北部行動圏 (Fig. 2-4) の位置と一致しており、カンパチの成長に適していると推察される。その後は、本研究で明らかにした成魚の移動と同様に、台湾東部の南北に存在する海底構造間を移動しながら成長し、再生産に加入することで台湾東部での小規模な回遊環を形成していると考えられる (Fig. 5-1)。

また、東シナ海内に生息するカンパチが遺伝的に単一の集団 (Hasegawa et al. 2020) であることを踏まえると、台湾東部沖合を流れる黒潮内部で産卵された仔魚の一部が、黒潮によってより下流 (例えば薩南海域) へと移送されることで、東シナ海の南北に生息する集団間での交流が生じていると考えられる。同属のブリは、産卵期の初期は産卵場の南西部で産卵を行い、その後水温の季節的な上昇とともに産卵場が北東方向へ移行していくことが知られている (山本ら 2007; Sassa et al. 2020; Fig. 1-3)。カンパチも同様に、産卵期の初期には台湾東部沖合の黒潮内が産卵場となっており、その後水温の季節的な上昇とともに黒潮の下流側へと産卵場が移行していく可能性がある。実際、台湾放流個体と鹿児島放流個体の間では、最終成熟に重要な水温上昇を経験した季節に差が生じており (Fig. 4-1)、台湾南東部に生息する個体よりも薩南海域に生息する個体

の方が産卵期が遅いことが示唆された。また、本研究で放流した台湾放流個体と鹿児島放流個体の分布はそれぞれ重なることはなく (Fig. 2-4), 鹿児島放流個体は台湾東部の産卵場へ移動することはなかった (Fig. 2-5)。そのため、産卵場が東シナ海の内部で複数存在している可能性は高い (Fig. 5-2A)。このような複数の産卵場で産卵された卵や仔稚魚は、黒潮およびその分枝流によって輸送され、それぞれ小規模な回遊環を形成していると考えられる (Fig. 5-2B)。さらに、ここで小規模な回遊環から外れ黒潮本流によって輸送された稚魚はそのままさらに黒潮の下流へと輸送されるだろう。輸送された仔稚魚が成長し底層に生息場所を移した場合、黒潮の上流側に生息する個体が輸送先の黒潮の下流側に定着し、その個体が定着した先の海域で再生産を行うことで、それぞれの産卵場間で遺伝的な交流が生じるだろう (Fig. 5-2B)。

さらに、黒潮は北部太平洋に形成されている北太平洋環流の一部となっている (Fig. 5-3A)。北太平洋環流は台湾から日本、日本からハワイ、ハワイからフィリピン、そしてフィリピンから台湾へと太平洋北部を大きく一周する暖流の循環が生じている (Fig. 5-3A)。太平洋北部を大きく一周する暖流の循環がひとつの遺伝的に単一な集団を形成しており、各産卵場とその周囲に形成される小

さな回遊環がそれぞれメタ個体群となることで太平洋北部でのカンパチの遺伝的に単一な集団を維持していると推察される。

海流と集団間の交流の関係は、東アジアにおけるカンパチの集団構造の理解を助けるかもしれない。フィリピン東部を北上する黒潮の一部は、バシー海峡を超えて南シナ海に流入する (Nan et al. 2015)。黒潮の南シナ海への流入には季節性があり、冬季に強く夏季に弱まる (Nan et al. 2015)。さらに流入経路にも種類があり、冬季にはバシー海峡から大きく南シナ海側へ流入するが、夏季にはほとんど南シナ海側へ流入せずに台湾東部沿岸を流れる (Nan et al. 2015; Fig. 5-3B)。そのため、カンパチの産卵期である春季 (2月から4月: Hasegawa et al. 2020; Hsiao et al. unpublished data) からその後の夏季にかけては黒潮の南シナ海への流入量は少なく、黒潮内で産卵された卵や孵化した仔稚魚が南シナ海へ輸送される可能性は低い。加えて、同時期の南シナ海では南シナ海南部から反時計回りにフィリピン西岸から海南島へ向かって流れる渦流があるため (Qu 2000; Fig. 5-3B)、南シナ海から東シナ海側へ卵や孵化した仔稚魚が輸送される可能性も低い。さらに、太平洋と南シナ海の境界にあたるバシー海峡の西部に存在するマニラ海溝は非常に深いため (4000–5000 m; Fig. 5-3B)、海底構造間を

移動するカンパチ成魚の移動を阻む障壁となることが推察される。このことから、東シナ海に生息する個体と南シナ海に生息する個体は、海流の分断とマニラ海溝によって、両海域間での交流が仔稚魚・成魚ともに阻害されていることから異なる集団を形成しており、東シナ海に生息する個体は日本の太平洋側個体 (例えば、高知沿岸に生息する個体) と同じ集団である可能性が高い (Fig. 5-3B)。つまり、カンパチにとって黒潮のような海流は仔稚魚を分散させる海流の上流域と下流域の間の交流を促進するベルトコンベアーのような働きを持つと同時に、他の海域との交流を阻む障壁にもなっているといえる。

第2節 東シナ海におけるブリ属の交雑

現存するブリ属9種の遺伝子情報を用いた分子系統解析により、ブリ属は現在の大西洋の熱帯域周辺であるテチス海に起源を持ち、インド太平洋の熱帯域から温帯域で種分化が生じたと考えられている (Swart et al. 2015)。東シナ海では温帯種と熱帯種が同所的に存在しており、近年になって温帯種のブリと熱帯種のカンパチの自然交雑個体が確認されている (Takahashi et al. 2020)。

本研究では、台湾放流個体は2月に東シナ海南端の大陸棚斜面域で産卵を開始し、それから黒潮内を南下しながら産卵行動を行っていた (Fig. 4-2)。一方、

ブリは1月に東シナ海の南端付近で産卵を開始することが知られている (山本ら 2007; Sassa et al. 2020)。そのため、両種の産卵場が1月から2月にかけて東シナ海南端の大陸棚斜面域周辺で重複することから、東シナ海南端の大陸棚斜面域周辺で自然交雑が発生している可能性が強く疑われる (Fig. 5-4)。ブリの資源動向には気候のレジームシフトが関与していると指摘されており (久野 2004; Tian et al. 2012), 1990年代以降継続した温暖レジームの影響によりブリの漁獲量・資源量は過去最高レベルで推移しており, 20年前と比較して現在の資源量は倍増している (Sassa et al. 2020)。加えて, ブリの漁獲量重心は温暖レジーム下で北上し, 寒冷レジーム下において南下する (宍道ら 2016) ことが報告されているが, 近年は再び寒冷レジームに移行しつつある可能性が示唆されていることから (水産庁 2018), ブリの生息域は現在南下していると考えられる。実際, 仔稚魚の分布・資源量を計測したところ, 近年ブリの産卵場がより南方へ拡大していることが報告されている (Sassa et al. 2020)。このことから, これまで東シナ海の南北で分かれていたブリとカンパチの産卵場が (Fig. 5-4A), ブリの産卵場の南方拡大によって東シナ海南端の大陸棚斜面域周辺で重複するようになったことで (Fig. 5-4B), 近年になってカンパチとブリの自然交

雑個体が確認されるようになったと考えられる。また、このままブリの資源量がさらに増加し産卵場が南方域へと拡大し続けた場合、今後は大陸棚斜面域のさらに広範囲で両種の産卵場が重複し (Fig. 5-4C)、自然交雑個体が増加していくかもしれない。

さらに、本研究で PCR-RFLP 解析を用いた標識個体の種判別を行った結果、1 個体 (GA01KG) は形態的にはカンパチの特徴を有しているにも関わらずヒレナガカンパチと同じ *Cytb* 領域 (mtDNA) の PCR-RFLP パターンを示すことが判明し、種間交雑個体またはその後代である可能性が示された。この GA01KG の全ゲノムを解析したところ、ほとんどすべての遺伝子座がカンパチとヒレナガカンパチのヘテロ接合状態であったため、GA01KG はカンパチ雄とヒレナガカンパチ雌によって生じた雑種第 1 世代であることが示された (菊池 私信)。

このように、東シナ海では温帯種と熱帯種のカンパチとブリの間だけでなく、熱帯種間での自然種間交雑も生じている。カンパチ類の自然種間交雑がどれだけの頻度で生じているのかを理解することは、今後の東シナ海でのブリ属魚類の資源や種分化を考えるうえで重要な知見となる。そのため、東シナ海でのカンパチ類をはじめとしたブリ属 4 種の繁殖生態に関する情報を蓄積することが

必要である。

第3節 カンパチの回遊と世界的な分布

本研究では、カンパチの回遊環を含めた回遊について明らかにした。カンパチの回遊環と集団構造には北太平洋環流のような環流が影響していることが示唆された。環流による卵と仔魚の分散によって、カンパチは世界的な分布域を確保したのかもしれない。世界的なカンパチの分布域 (Fig. 5-5A) と、環流の暖流域とは重複している (Fig. 5-5B)。このことから、それぞれの環流がカンパチの遺伝的に単一な集団を形成しており、カンパチは環流による輸送によって分布域を世界中に広げたのではないかと推察される。また、北部太平洋の東岸域にはカンパチは分布していないが (Fig. 5-5A)、これも北太平洋環流の影響が考えられる。北太平洋環流は太平洋東部では、カリフォルニア海流としてアメリカ北西部から南西部に向かって流れるが (Fig. 5-5B)、高緯度から低緯度方向へ流れる寒流であるため、アメリカ西部沿岸の水温は太平洋西部に位置する台湾東部などと比較すると非常に低く、Optimum Interpolation SST (<https://www.ncdc.noaa.gov/oisst/>) による推定 SST は夏季であっても 16°C を下回る。本研究で放流したカンパチは腹腔内温度が 16°C を下回ることがないよう

に行動的体温調節を行っており、アメリカ西部沿岸はカンパチの生存可能な水温よりも低く、カンパチは太平洋東部では生息できないと予想される。

さらに、カンパチは海域間でいくつかの遺伝的に異なる集団が存在するが (Gold & Richardson 1998; Nugroho et al. 2000; Šegvić-Bubić et al. 2016; Araki et al. 2018), 環流が他の海域との交流を阻む障壁となることでそれぞれ遺伝的に異なる集団を形成しているのではないかと考えられる。今後はそれぞれの環流にそって分布する個体間の遺伝的な差異を調べることで、カンパチの回遊環が実際に環流によって成立しているかを明らかにできるだろう。

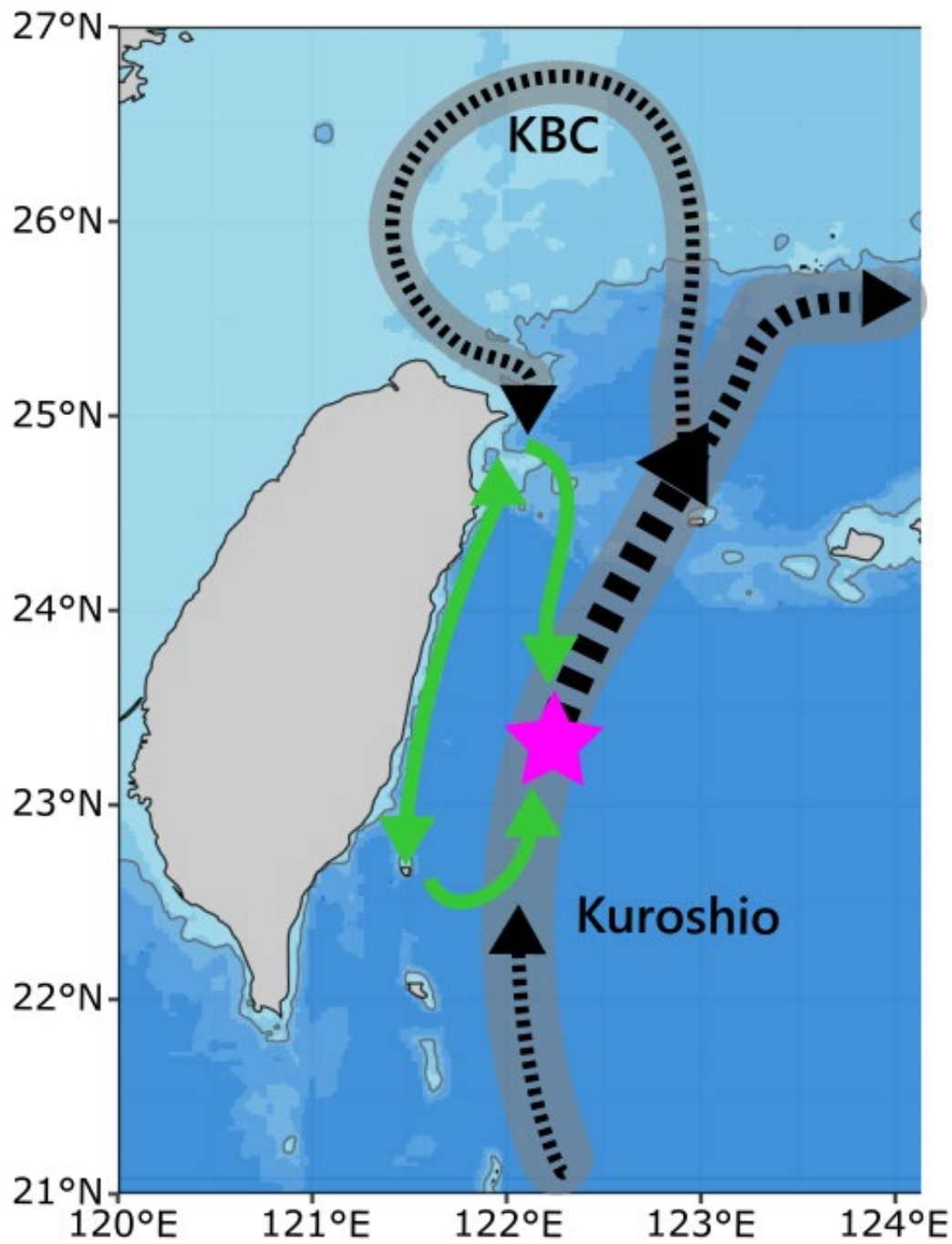


Fig. 5-1 Schematic diagram of greater amberjack's migration loop in eastern Taiwan. Dashed black line indicates transport of eggs and larvae. Solid green line indicates migration of adult fish. Pink star: estimated spawning ground from this study. Gray shade: the flow pattern of the Kuroshio (KBC: Kuroshio branch current).

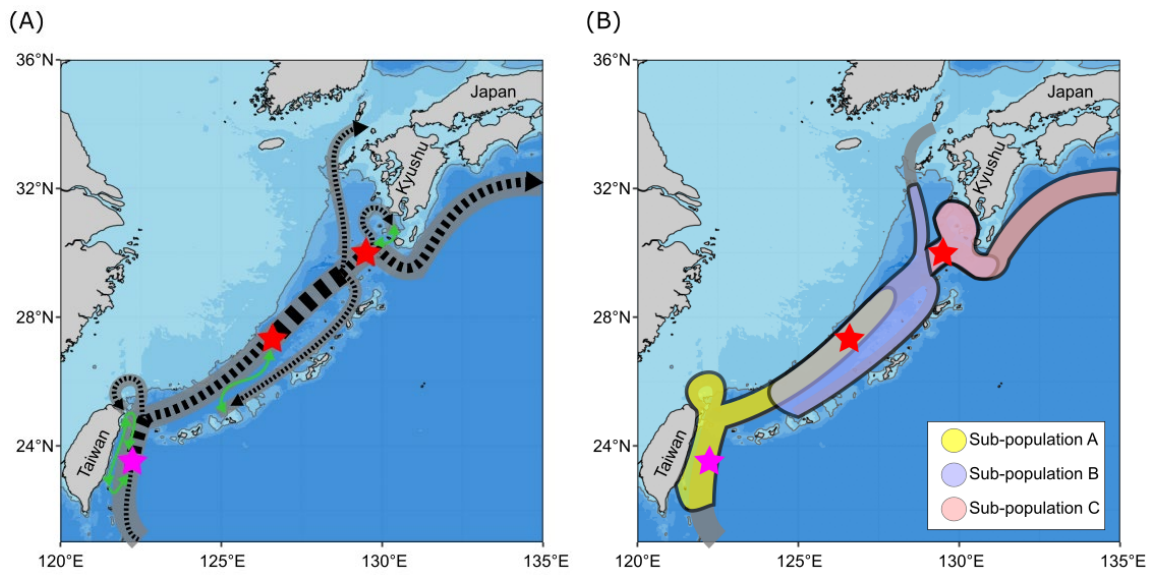


Fig. 5-2 Schematic diagram of greater amberjack's migration loop (A) and the population structure(B) in the ECS. Dashed black line indicates transport of eggs and larvae. Solid green line indicates migration of adult fish. Pink star: estimated spawning ground from this study. Red star: potential spawning grounds. Gray shade: the flow pattern of the Kuroshio. Colored shades: a sub-population of greater amberjack consisting of each migratory loop. Each sub-population loosely overlaps and forms one population in the East China Sea.

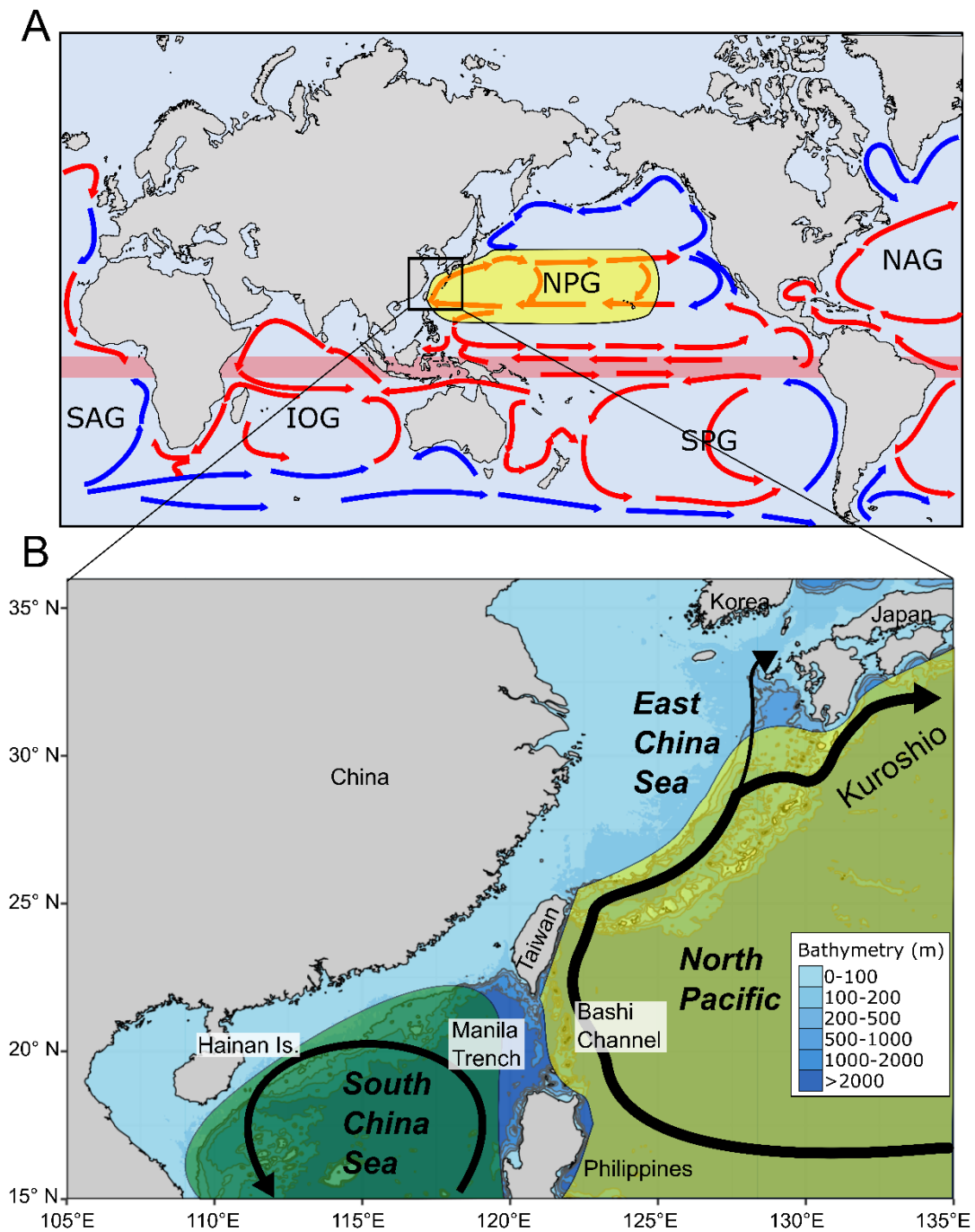


Fig. 5-3 Schematic diagram of the population structure of greater amberjack in the East Asia. Arrow: the flow pattern in the world (A) and in South China Sea and East China Sea (B) in summer based on Qu (2000). Yellow: estimated population structure in the East China Sea. Green: estimated population structure in the South China Sea. NPG: North Pacific Subtropical Gyre. SPG: South Pacific Subtropical Gyre. IOG: Indian

Ocean Subtropical Gyre. NAG: North Atlantic Subtropical Gyre. SAG: South Atlantic Subtropical Gyre.

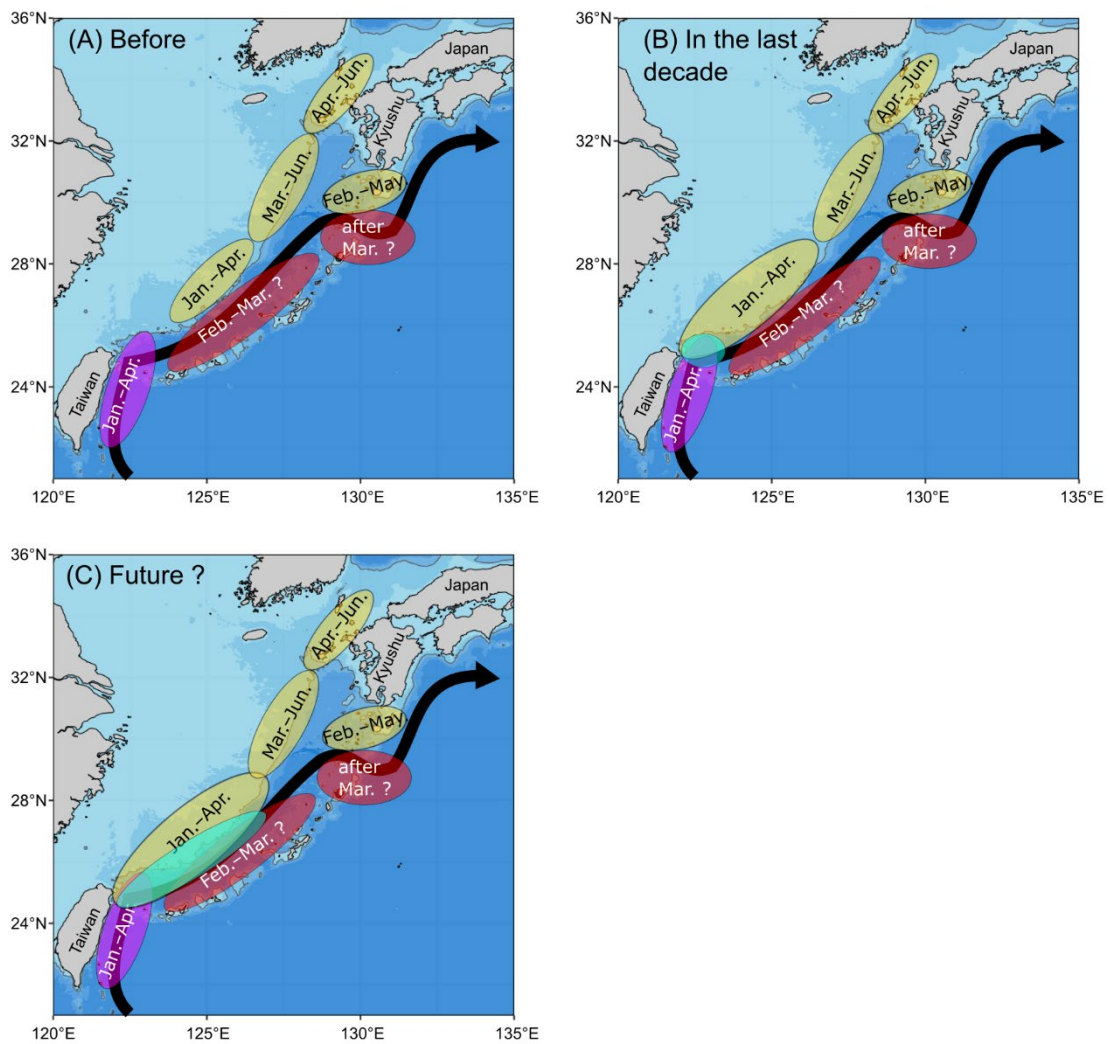


Fig. 5-4 Schematic diagram of spawning grounds in the genus *Seriola*. Yellow: estimated spawning grounds of *S. quinquerradiata* based on Yamamoto et al. (2007). Pink: estimated spawning grounds of *S. dumerili* from this study. Red: potential spawning grounds of *S. dumerili*. light green: estimated areas where natural hybridization occurs.

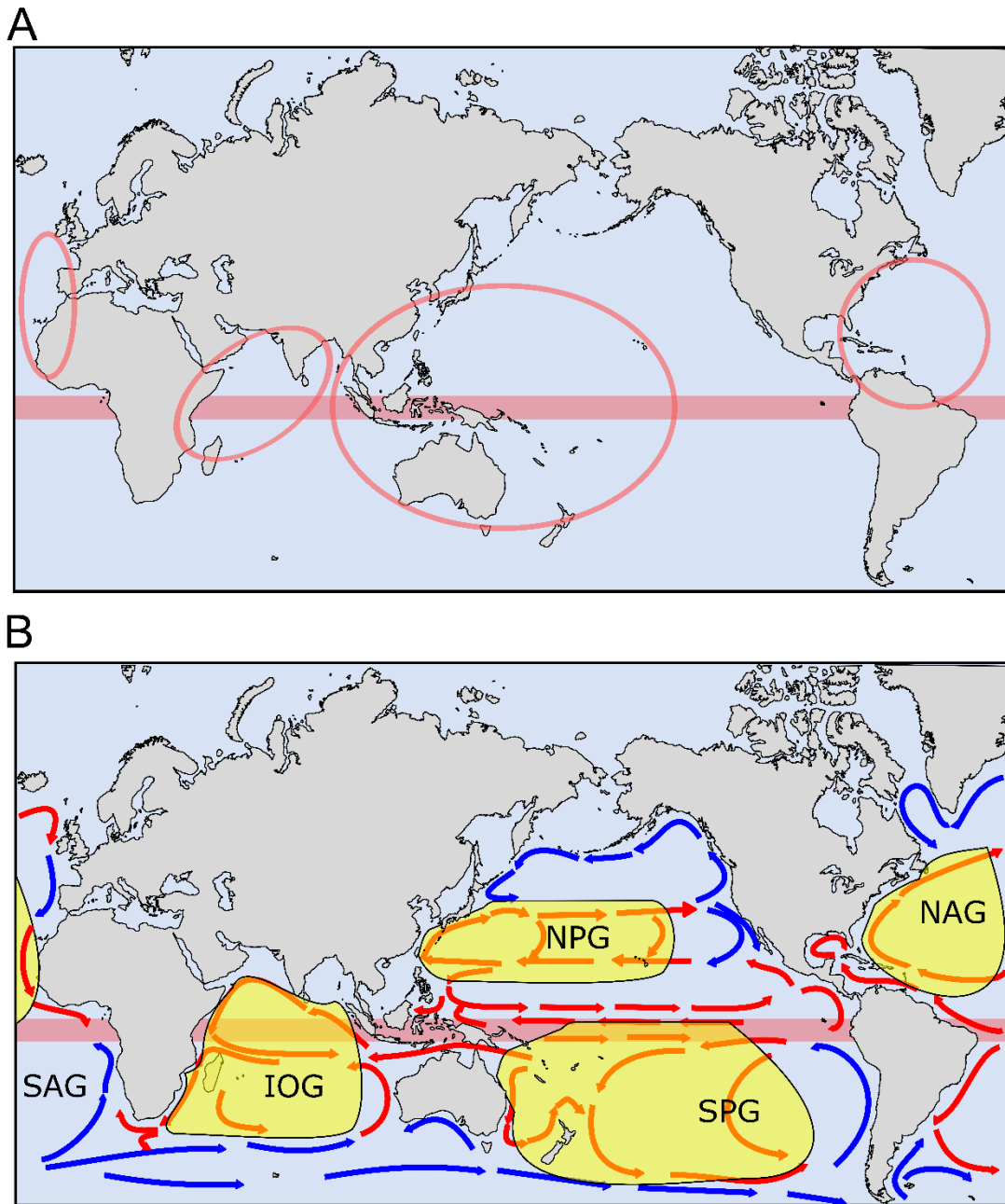


Fig. 5-5 (A) Biogeography of greater amberjack. Red shade indicates the equator. (B) The flow pattern of current (NPG: North Pacific Subtropical Gyre, SPG: South Pacific Subtropical Gyre, IOG: Indian Ocean Subtropical Gyre, NAG: North Atlantic Subtropical Gyre, SAG: South Atlantic Subtropical Gyre). Yellow: estimated population structure of greater amberjack.

謝辞

本研究を行うにあたり、研究計画の立案から、フィールド調査並びに解析手法についてご教授いただき、論文の作成に関して終始御懇篤な御指導と御鞭撻を賜り、常に研究者としての道を説いていただいた長崎大学海洋未来イノベーション機構環東シナ海環境資源研究センター河邊玲教授に深謝致します。本稿の校閲に労をとられ、有益かつ貴重な御助言を賜った長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科阪倉良孝教授ならびに同海洋未来イノベーション機構環東シナ海環境資源研究センター征矢野清教授、中村乙水助教に謹んで深謝の意を表します。

フィールド調査を行うにあたり多大なご協力をいただき、常に研究上の有益なご助言をいただいた台湾行政院農業委員会水産試験所東部海洋生物研究センターWei-Chuan Chiang 博士および台湾行政院農業委員会水産試験所 Hsin-Ming Yeh 博士に深謝します。台湾周辺海域におけるカンパチの生殖腺指数に関する資料を快く提供していただいた同所 Sheng-Tai Hsiao 博士と、海洋観測情報に関する資料を快く提供していただいた同所 Chun-Huei Li 博士に感謝の意を示します。研究遂行にあたり、様々なご協力と多岐にわたる研究上のアドバイスをい

ただいた北海道大学大学院水産科学研究院海洋資源科学科部門水産工学分野米山和良准教授に謹んで感謝の意を表します。カンパチの遺伝子解析と資源構造について有益な御助言をいただいた東京海洋大学海洋生命科学部海洋生物資源学科の坂本崇教授ならびに東京大学大学院農学生命科学研究科附属水産実験所の菊池潔教授に厚くお礼申し上げます。またカンパチの初期生活史に関して御助言いただいた長崎県庁壱岐振興局農林水産部壱岐水産業普及指導センター長谷川隆真博士に謝意を表します。

フィールド調査を行うにあたり多大なご協力，ならびに多岐にわたる研究上の支援をしていただいた国立台湾海洋大学 Sheng-Ping Wang 教授， Ching-Ping Lu 博士， Shian-Jhong Lin 博士に謹んで感謝の意を示します。また，フィールド調査におけるご協力，調査中の筆者の支えとなっていた台湾行政院農業委員会水産試験所東部海洋生物研究センターの皆様には厚く御礼申し上げます。F/V Jian-Fa No. 66. 船長 Zai-Ci Chang 氏ならびに乗組員の方には台湾東部での放流調査が確実に行えるようにご協力いただきました。種子島漁業協同組合横林伸英氏，平原大成氏ならびに屋久島漁業協同組合上山一利氏には鹿児島県での標本個体の採集，備船，およびタグの回収作業において多大な御協力をい

いただきました。ここに深く御礼申し上げます。また、長崎大学水産学部附属練習船鶴洋丸の青島隆船長をはじめ乗組員の方々には鹿児島県十島村口之島沖でのカンパチの放流調査に際してご支援を受け賜りました。心よりお礼申し上げます。

日常的に本研究の進捗状況に対してお気遣いいただいた長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科萩原篤志名誉教授に謝意を表します。解析手法に関するご教示と、常に筆者を励ましていただいた長崎大学海洋未来イノベーション機構環東シナ海環境資源研究センターGregory N Nishihara 教授に感謝の意を表します。カンパチの行動データを解析するのにあたって多くのご協力をしてくださいました。北海道大学大学院水産科学院海洋生物資源科学専攻卒業生中村暢佑氏ならびに長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科水産学専攻工藤謙輔氏にお礼申し上げます。長崎大学海洋未来イノベーション機構環東シナ海環境資源研究センター事務員、大学院生、4年生諸氏ならびに卒業生には、研究の遂行にあたりご協力していただき、またいつも励ましのお言葉をかけていただき大きな支えとなりました。ここに謝意を表します。

本研究は上記の方々、他大勢の皆様の協力や理解に支えられ完成しました。

特に、研究生生活の全てを支援してくれた両親には、ここに謹んで感謝の意を表
します。

本研究の成果の一部は、JSPS 科研費 16H05794, 16H05795, 17K07913,
19H00952, 21H02270 の助成を受けたものです。関係各位に深謝します。

参考文献

- Aarestrup K, Okland F, Hansen MM, Righton D, Gargan P, Castonguay M, Bernatchez L, Howey P, Sparholt H, Pedersen MI, McKinley RS (2009) Oceanic spawning migration of the European eel (*Anguilla anguilla*). *Science* 325: 1660
- Aglen A, Engås A, Huse I, Michalsen K, Stensholt BK (1999) How vertical fish distribution may affect survey results. *ICES J Mar Sci* 56: 345-360
- 会田勝美 (2008) 魚類生理学の基礎. 恒星社厚生閣, 東京
- Andaloro F, Pipitone C (1997) Food and feeding habits of the amberjack, *Seriola dumerili* in the Central Mediterranean Sea during the spawning season. *Cahiers de Biologie Mari* 38: 91-96
- Andrzejaczek S, Gleiss AC, Jordan LK, Pattiaratchi CB, Howey LA, Brooks EJ, Meekan MG (2018) Temperature and the vertical movements of oceanic whitetip sharks, *Carcharhinus longimanus*. *Sci Rep* 8: 1-12
- Andrzejaczek S, Gleiss AC, Pattiaratchi CB, Meekan MG (2019) Patterns and drivers of vertical movements of the large fishes of the epipelagic. *Rev Fish Biol Fish* 29: 335-354
- Araki K, Aokic JY, Kawase J, Hamada K, Ozaki A, Fujimoto H, Yamamoto I, Usuki H (2018) Whole genome sequencing of greater amberjack (*Seriola dumerili*) for SNP identification on aligned scaffolds and genome structural variation analysis using parallel resequencing. *Int J Genomics* 2018: 1-12
- Arnold G, Dewar H (2001) Electronic tags in marine fisheries research: a 30-year perspective. In: Seibert J, Nielsen J (eds) *Electronic Tagging and Tracking in Marine Fisheries*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p 7-64

- Azumaya T, Ishida Y (2005) Mechanism of body cavity temperature regulation of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) during homing migration in the North Pacific Ocean. *Fish Oceanogr* 14: 81-96
- Block BA, Dewar H, Blackwell SB, Williams TD, Prince ED, Farwell CJ, Boustany A, Teo SLH, Seitz A, Walli A, Fudge D (2001) Migratory movements, depth preferences, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna. *Science* 293: 1310-1314
- Block BA, Teo SL, Walli A, Boustany A, Stokesbury MJ, Farwell CJ, Weng KC, Dewar H, Williams TD (2005) Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. *Nature* 434: 1121-1127
- Bond ME, Babcock EA, Pikitch EK, Abercrombie DL, Lamb NF, Chapman DD (2012) Reef sharks exhibit site-fidelity and higher relative abundance in marine reserves on the Mesoamerican Barrier Reef. *PLOS ONE* 7: e32983
- Brodersen (2014) Brodersen J, Chapman BB, Nilsson PA, Skov C, Hansson LA, Brönmark C (2014) Fixed and flexible: coexistence of obligate and facultative migratory strategies in a freshwater fish. *PLOS ONE* 9: e90294
- Bye VJ (1984) The role of environmental factors in the timing of reproductive cycles. In: Potts GW, Wootton RJ (eds) *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press, New York, pp. 187-205
- Carey FG, Robison BH (1981) Daily patterns in the activities of swordfish *Xiphias gladius*, observed by acoustic telemetry. *Fish Bull* 79: 277-292
- Carey FG, Scharold JV (1990) Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Mar Biol* 106: 329-342
- Cazelles B, Chavez M, Berteaux D, Ménard F, Vik JO, Jenouvrier S, Stenseth NC (2008) Wavelet analysis of ecological time series. *Oecologia* 156: 287-304

- Chang YL, Oey LY, Wu CR, Lu HF (2010) Why are there upwellings on the northern shelf of Taiwan under northeasterly winds? *J Phys Oceanogr* 40: 1405-1417
- Chen CTA, Ruo R, Paid SC, Liu CT, Wong GTF (1995) Exchange of water masses between the East China Sea and the Kuroshio off northeastern Taiwan. *Cont Shelf Res* 15: 19-39
- Chou SC, Lee MA, Lee KT (1999) Diel vertical movement of the deep scattering layer on the continental slope of I-Lan Bay, Taiwan. *Fish Sci* 65: 694-699
- 中坊徹次 (2013) 日本産魚類検索—全種の同定 第三版. 東海大学出版会, 東京
- Coll M, Libralato S, Tudela S, Palomera I, Pranovi F (2008) Ecosystem overfishing in the ocean. *PLOS ONE* 3: e3881
- Cooke SJ, Bergman JN, Twardek WM, Piczak ML, Casselberry GA, Lutek K, Dahlmo LS, Birnie-Gauvin K, Griffin LP, Brownscombe JW, Raby GD, Standen EM, Horodysky AZ, Johnsen S, Danylchuk AJ, Furey NB, Gallagher AJ, Lédée EJI, Midwood JD, Gutowsky LFG, Jacoby DMP, Matley JK, Lennox RJ (2022) The movement ecology of fishes. *J Fish Biol* 101: 756-779
- Corriero A, Wylie MJ, Nyuji M, Zupa R, Mylonas CC (2021) Reproduction of greater amberjack (*Seriola dumerili*) and other members of the family Carangidae. *Reviews in Aquaculture* 13: 1781-1815
- Cushing DH (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: An update of the match/mismatch hypothesis. *Adv Mar Biol* 26: 249-293
- Dickson K (1994) Tunas as small as 207 mm fork length can elevate muscle temperatures significantly above ambient water temperature. *J Exp Biol* 190: 79-93
- Fisher J A, Robert D, Le Bris A, Loher T (2017) Pop-up satellite archival tag (PSAT)

temporal data resolution affects interpretations of spawning behaviour of a commercially important teleost. *Animal Biotelemetry* 5: 1-10

Froese F, Pauly D (2009) FishBase. www.fishbase.org (2022 年 2 月 22 日)

Furukawa S, Chiang WC, Watanabe S, Hung HM, Lin HC, Yeh HM, Wang SP, Tone K, Kawabe R (2015) The first record of peritoneal cavity temperature recording in free-swimming dolphinfish *Coryphaena hippurus* by using archival tags, on the east coast of Taiwan. *J Aquacult Mar Biol* 2: 1-7

Furukawa S, Kozuka A, Tsuji T, Kubota H (2020) Horizontal and vertical movement of yellowtails *Seriola quinqueradiata* during summer to early winter recorded by archival tags in the northeastern Japan Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 636: 139-156

Genin A (2004) Bio-physical coupling in the formation of zooplankton and fish aggregations over abrupt topographies. *J Mar Syst* 50: 3-20

Gold JR, Richardson LR (1998) Population structure in greater amberjack, *Seriola dumerili*, from the Gulf of Mexico and the western Atlantic Ocean. *Fish Bull* 96: 767-778

濱田和久 (2009) ブリ類 2 種の性成熟過程の解明と人為的成熟調節に関する研究. 博士論文, 長崎大学

Harris PJ, Wyanski DM, White DB, Mikell PP, Eyo PB (2007) Age, growth, and reproduction of greater amberjack off the southeastern US Atlantic coast. *Trans Am Fish Soc* 136: 1534-1545

Harrison AL, Costa DP, Winship AJ, Benson SR, Bograd SJ, Antolos M, Carlisle AB, Dewar H, Dutton PH, Jorgensen SJ, Kohin S, Mate BR, Robinson PW, Schaefer

- KM, Shaffer SA, Shillinger GL, Simmons SE, Weng KC, Gjerde KM, Block BA (2018) The political biogeography of migratory marine predators. *Nat Ecol Evol* 2: 1571-1578
- Hasegawa T, Takatsuki N, Kawabata Y, Kawabe R, Gregory NN, Ishimatsu A, Soyano K, Okamura K, Furukawa S, Yamada M, Shimoda M, Kinoshita T, Yamawaki N, Morii Y, Sakakura Y (2017a) Continuous behavioral observation reveals the function of drifting seaweeds for *Seriola* spp. juveniles. *Mar Ecol Prog Ser* 573: 101-115
- Hasegawa T, Yeh HM, Chen JR, Kuo CL, Kawabe R, Sakakura Y (2017b) Collection and aging of greater amberjack *Seriola dumerili* larvae and juveniles around the Penghu Islands, Taiwan. *Ichthyol Res* 64: 145-150
- Hasegawa T, Lu CP, Hsiao ST, Uchino T, Yeh HM, Chiang WC, Chen JR, Sassa C, Komeyama K, Kawabe R, Sakamoto T, Masumi S, Uchida J, Aoshima T, Sakakura Y (2020) Distribution and genetic variability of young-of-the-year greater amberjack (*Seriola dumerili*) in the East China Sea. *Environ Biol Fish* 103: 833-846
- 久野正博 (2004) ブリ資源の長期変動特性と気候のレジームシフト. *黒潮の資源海洋研究* 5: 29-37
- Hjort J (1926) Fluctuations in the year classes of important food fishes. *J Cons Int Explor Mer* 1: 5-38
- 平田喜郎, 浜崎活幸, 今井彰彦, 照屋和久, 岩崎隆志, 浜田和久, 虫明敬一 (2009) カンパチ仔魚の生残, 成長, 摂餌および鰾の開腔に及ぼす光周期と

水温の影響. *日本水産学会誌* 75: 995-1003

Holland KN, Brill RW, Chang RKC, Sibert JR, Fournier DA (1992) Physiological and behavioural thermoregulation in bigeye tuna (*Thunnus obesus*). *Nature* 358: 410-412

Holland KN, Sibert JR (1994) Physiological thermoregulation in bigeye tuna, *Thunnus obesus*. *Environ Biol Fishes* 40: 319-327

Hsu TW, Liao JM, Liang SJ, Tzang SY, Doong DJ (2015) Assessment of Kuroshio current power test site of Green Island, Taiwan. *Renew Energ* 81: 853-863

Hsu PC, Zheng Q, Lu CY, Cheng KH, Lee HJ, Ho CR (2018) Interaction of coastal countercurrent in I-Lan Bay with the Kuroshio northeast of Taiwan. *Cont Shelf Res* 171: 30-41

Humphreys RL (1980) Feeding habits of the Kahala, *Seriola dumerili*, in the Hawaiian Archipelago. *Proceedings of the Symposium on Status of Resource Investigations in the Northwestern Hawaiian Islands* November: 233-240

Hunter E, Metcalfe JD, O'Brien CM, Arnold GP, Reynolds JD (2004) Vertical activity patterns of free-swimming adult plaice in the southern North Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 279: 261-273

Hunter E, Berry F, Buckley AA, Stewart C, Metcalfe JD (2006) Seasonal migration of thornback rays and implications for closure management. *J Appl Ecol* 43: 710-720

Iguchi J, Takashima Y, Namikoshi A, Yamashita M (2012) Species identification method for marine products of *Seriola* and related species. *Fish Sci* 78: 197-206

井野慎吾, 新田朗, 河野展久, 辻俊宏, 奥野充一, 山本敏博 (2008) 記録型標識に

よって推定された対馬暖流域におけるブリ成魚の回遊. *水産海洋研究* 72:

92-100

- Irigoien X, Klevjer TA, Røstad A, Martinez U, Boyra G, Acuña JL, Bode A, Echevarria F, Gonzalez-Gordillo JI, Hernandez-Leon S, Agusti S, Aksnes DL, Duarte CM, Kaartvedt S (2014) Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. *Nat Commun* 5: 3271
- Jackson LS, Drymon JM, Nelson TR, Powers SP (2018) Biotelemetry based estimates of greater amberjack (*Seriola dumerili*) post-release mortality in the northern Gulf of Mexico. *Fish Res* 208: 239-246
- Jellyman D, Tsukamoto K (2010) Vertical migrations may control maturation in migrating female *Anguilla dieffenbachii*. *Mar Ecol Prog Ser* 404: 241-247
- Jorgensen SJ, Arnoldi NS, Estess EE, Chapple TK, Rückert M, Anderson SD, Block BA (2012) Eating or meeting? Cluster analysis reveals intricacies of white shark (*Carcharodon carcharias*) migration and offshore behavior. *PLOS ONE* 7: e47819
- Kadota M, White EJ, Torisawa S, Komeyama K, Takagi T (2011) Employing relative entropy techniques for assessing modifications in animal behavior. *PLOS ONE* 6: e28241
- Kara AB, Rochford PA, Hurlburt HE (2000) An optimal definition for ocean mixed layer depth. *J Geophys Res Oceans* 105: 16803-16821
- Kawabe R, Nashimoto K, Hiraishi T, Naito Y, Sato K (2003) A new device for monitoring the activity of freely swimming flatfish, Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. *Fish Sci* 69: 3-10
- Kawabe R, Nakatsuka N, Wada T, Sawaguchi S, Murakami O, Kamiyama K, Kito K,

- Furukawa S, Kayaba T (2017) Behaviourally mediated thermal experience in relation to final oocyte maturation by free-swimming barfin flounder (*Verasper moseri*). *Fish Res* 186: 544-564
- 萱場隆昭 (2005) マツカワの種苗生産技術に関する研究. 北海道立水産試験場研究報告 69: 1-116
- Kitagawa T, Nakata H, Kimura S, Itoh T, Tsuji S, Nitta A (2000) Effect of ambient temperature on the vertical distribution and movement of Pacific bluefin tuna *Thunnus thynnus orientalis*. *Mar Ecol Prog Ser* 206: 251-260
- Kitagawa T, Nakata H, Kimura S, Tsuji S (2001) Thermoconservation mechanisms inferred from peritoneal cavity temperature in free-swimming Pacific bluefin tuna *Thunnus thynnus orientalis*. *Mar Ecol Prog Ser* 220: 253-263
- Kitagawa T, Kimura S (2006) An alternative heat-budget model relevant to heat transfer in fishes and its practical use for detecting their physiological thermoregulation. *Zoolog Sci* 23: 1065-1071
- Klimley AP (1993) Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field. *Mar Biol* 117: 1-22
- Kobari T, Makihara W, Kawafuchi T, Sato K, Kume G (2018) Geographic variability in taxonomic composition, standing stock, and productivity of the mesozooplankton community around the Kuroshio Current in the East China Sea. *Fish Oceanogr* 27: 336-350
- Koyama T, Nakamoto M, Morishima K, Yamashita R, Yamashita T, Sasaki K, Kimura Y, Mizuno N, Suzuki M, Okada Y, Ieda R, Uchino T, Tasumi S, Hosoya S, Uno S,

- Kayama J, Toyoda A, Kikuchi K, Sakamoto T (2019) A SNP in a steroidogenic enzyme is associated with phenotypic sex in *Seriola* fishes. *Current Biology* 29: 1901-1909
- 栗田豊 (2010) 産卵親魚個体群の繁殖能力の時空間的变化が加入量に及ぼす影響. *水産海洋研究* 74: 4-18
- Lam TJ (1983) Environmental influences on gonadal activity in fish. In: Hoar WS, Randall DJ, Donaldson EM (eds) *Fish Physiology*. Academic Press, New York, pp. 65-116
- Li Y, Zhang Y (2012) Fisheries impact on the East China Sea shelf ecosystem for 1969–2000. *Helgol Mar Res* 66: 371-383
- 眞子裕友, 小針統, 一宮睦雄, 小森田智大, 幅野明正, 東隆文, 久米元 (2022) 黒潮およびその周辺海域における仔稚魚の成長活性. *日本プランクトン学会報* 69: 93-101
- Manooch CS, Potts JC (1997) Age, growth and mortality of greater amberjack from the southeastern United States. *Fish Res* 30: 229-240
- Martinez-Takeshita N, Purcell CM, Chabot CL, Craig MT, Paterson CN, Hyde JR, Allen LG (2015) A Tale of Three Tails: Cryptic speciation in a globally distributed marine fish of the genus *Seriola*. *Copeia* 103: 357-368
- Mendoza-Portillo V, Galván-Tirado C, Portnoy DS, Valenzuela-Quñonez F, Domínguez-Domínguez O, Durand JD, Pérez-Urbiola JC, García-De León FJ (2020) Genetic diversity and structure of circumtropical almaco jack, *Seriola*

- rivoliana*: tool for conservation and management. *J Fish Biol* 97: 882-894
- Mok HK (2008) Ecological environment in the area along the Kuroshio in Taiwan. *Kuroshio Science* 2: 21-27
- 虫明敬一 (2019) *ブリ類の科学*. 朝倉書店, 東京
- Murie D, Parkyn D, Austin J (2011) Seasonal movement and mixing rates of greater amberjack in the Gulf of Mexico and assessment of exchange with the South Atlantic spawning stock. *Southeast Data Assess and Rev* 33-DW12: 1-45
- Nakada M (2008) Capture-based aquaculture of yellowtail. In: Lovatelli A, Holthus PF (eds) *Capture-based aquaculture*. Global overview. FAO Fish Tech Pap 508, FAO, Rome, pp. 199–215
- 中村啓彦 (2017) 黒潮の流路・流量変動の研究—源流域から九州東岸まで—. *海の研究* 26: 113-147
- Nakamura I, Matsumoto R, Sato K (2020) Body temperature stability in the whale shark, the world's largest fish. *J Exp Biol* 223: jeb210286
- Nan F, Xue H, Yu F (2015) Kuroshio intrusion into the South China Sea: A review. *Prog Oceanogr* 137: 314-333
- Nathan R, Getz WM, Revilla E, Holyoak M, Kadmon R, Saltz D, Smouse PE (2008) A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proc Natl Acad Sci USA* 105: 19052-19059
- Nyuji M, Hamada K, Kazeto Y, Mekuchi M, Gen K, Soyano K, Okuzawa K (2018) Photoperiodic regulation of plasma gonadotropin levels in previtellogenic greater amberjack (*Seriola dumerili*). *Gen Comp Endocrinol* 26: 149-155

- Nugroho E, Taniguchi N, Kato K, Miyashita S (2000) Genetic difference among seed populations of greater amberjack used in aquaculture farm of Japan. *Suisanzoshoku* 48: 665-674
- 大島泰雄 (1969) 養魚講座 4 ハマチ・カンパチ. 緑書房, 東京
- Olsen EM, Heupel MR, Simpfendorfer CA, Moland E (2012) Harvest selection on Atlantic cod behavioral traits: implications for spatial management. *Ecol Evol* 2: 1549-1562
- Percival DB, Walden AT (2000) *Wavelet methods for time series analysis*. Cambridge University Press, Cambridge pp. 1-19
- Poore RZ, Tedesco KA, Spear JW (2013) Seasonal flux and assemblage composition of planktic foraminifers from a sediment-trap study in the northern Gulf of Mexico. *J Coast Res* 63: 6-19
- Qasem L, Cardew A, Wilson A, Griffiths I, Halsey LG, Shepard ELC, Gleiss AC, Wilson R (2012) Tri-axial dynamic acceleration as a proxy for animal energy expenditure; should we be summing values or calculating the vector? *PLOS ONE* 7: e31187
- Qiu B, Imasato N (1990) A numerical study on the formation of the Kuroshio counter current and the Kuroshio branch current in the East China Sea. *Cont Shelf Res* 10: 165-184
- Qu T (2000) Upper-layer circulation in the South China Sea. *J Phys Oceanogr* 30: 1450-1460
- Queiroz N, Humphries NE, Noble LR, Santos AM, Sims DW (2012) Spatial dynamics and expanded vertical niche of blue sharks in oceanographic fronts reveal habitat

- targets for conservation. *PLOS ONE* 7: e32374
- R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Reynolds RW, Rayner NA, Smith TM, Stokes DC, Wang W (2002) An improved in situ and satellite SST analysis for climate. *J Clim* 15: 1609-1625
- Robert D, Castonguay M, Fortier L (2009) 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* 377: 227-237
- Roberts CM, Hawkins JP, Gell FR (2005) The role of marine reserves in achieving sustainable fisheries. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 360: 123-132
- Sakamoto KQ, Sato K, Ishizuka M, Watanuki Y, Takahashi A, Daunt F, Wanless S (2009) Can ethograms be automatically generated using body acceleration data from free-ranging birds? *PLOS ONE* 4: 1-12
- Sassa C, Konishi Y, Mori K (2006) Distribution of jack mackerel (*Trachurus japonicus*) larvae and juveniles in the East China Sea, with special reference to the larval transport by the Kuroshio Current. *Fish Oceanogr* 15: 508-518
- Sassa C, Tsukamoto Y, Nishiuchi K, Konishi Y (2008) Spawning ground and larval transport processes of jack mackerel *Trachurus japonicus* in the shelf-break region of the southern East China Sea. *Cont Shelf Res* 28: 2574-2583
- Sassa C, Tsukamoto Y (2010) Distribution and growth of *Scomber japonicus* and *S. australasicus* larvae in the southern East China Sea in response to oceanographic conditions. *Mar Ecol Prog Ser* 419: 185-199
- Sassa C, Takahashi M, Konishi Y, Yoshimasa A, Tsukamoto Y (2020) The rapid expansion of yellowtail (*Seriola quinqueradiata*) spawning ground in the East

- China Sea is linked to increasing recruitment and spawning stock biomass. *ICES J Mar Sci* 77: 581-592
- 佐藤孫七 (1981) 南西諸島海域漁場の魚礁とその発見. *東海大学紀要海洋学部* 14: 379-397
- Sato K, Yoko M, Cameron MF, Siniff DB, Naito Y (2003) Factors affecting stroking patterns and body angle in diving Weddell seals under natural conditions. *J Exp Biol* 206; 1461-1470
- Schaefer KM (2001) Reproductive biology of tunas. *Fish Physiol* 19: 225-270
- Schwarz G (1978) Estimating the dimension of a model. *Ann Stat* 6: 461-464
- Secor DH (2015) *Migration Ecology of Marine Fishes*. Johns Hopkins University Press, Baltimore
- Šegvić-Bubić T, Marrone F, Grubišić L, Izquierdo-Gomez D, Katavić I, Arculeo M, Brutto SL (2016) Two seas, two lineages: How genetic diversity is structured in Atlantic and Mediterranean greater amberjack *Seriola dumerili* Risso, 1810 (Perciformes, Carangidae). *Fish Res* 179: 271-279
- Seitz AC, Norcross BL, Wilson D, Nielsen JL (2005) Identifying spawning behavior in Pacific halibut, *Hippoglossus stenolepis*, using electronic tags. *Environmental Biology of Fishes* 73: 445-451
- Sheather SJ, Jones MC (1991) A reliable data-based bandwidth selection method for kernel density estimation. *J R Stat Soc, B* 53: 683-690
- 宍道弘敏, 阪地英男, 田永軍 (2016) 漁獲量重心の変動からみたブリ類の漁獲量変動. *水産海洋研究* 80: 27-34

- Sley A, Taieb AH, Jarboui O, Ghorbel M, Bouain A (2016) Feeding behaviour of greater amberjack *Seriola dumerili* (Risso, 1810) from Central Mediterranean (gulf of Gabes, Tunisia). *J Mar Biol Assoc UK* 96: 1229-1234
- Smith TI, McVey DC, Jenkins WE, Denson MR, Heyward LD, Sullivan CV, Berlinsky DL (1999) Broodstock management and spawning of southern flounder, *Paralichthys lethostigma*. *Aquaculture* 176: 87-99
- Stehfest KM, Patterson TA, Barnett A, Semmens JM (2014) Intraspecific differences in movement, dive behavior and vertical habitat preferences of a key marine apex predator. *Mar Ecol Prog Ser* 495: 249-262
- Stoehr A, St. Martin J, Aalbers S, Sepulveda C, Bernal D (2018) Free-swimming swordfish, *Xiphias gladius*, alter the rate of whole body heat transfer: Morphological and physiological specializations for thermoregulation. *ICES J Mar Sci* 75: 858-870
- 水産庁 (2018) 平成 29 年度水産白書. https://www.jfa.maff.go.jp/j/kikaku/wpaper/h29_h/index.html (2023 年 3 月 6 日)
- 水産庁 (2022) 令和 3 年度水産白書.
<https://www.jfa.maff.go.jp/j/kikaku/wpaper/R3/220603.html> (2022 年 5 月 12 日)
- 杉本隆成 (1997) 黒潮流域の渦による混合と生物生産. *ながれ* 16: 15-21
- Swart BL, Von der Heyden S, Bester-van der Merwe A, Roodt-Wilding R (2015) Molecular systematics and biogeography of the circumglobally distributed genus *Seriola* (Pisces: Carangidae). *Mol Phylogenet Evol* 93: 274-280

- 立原一憲, 蛭子亮制, 塚島康生 (1993) カンパチの産卵, 卵内発生および仔稚魚の形態変化. *日本水産学会誌* 59: 1479-1488
- Takahashi D, Guo X, Morimoto A, Kojima S (2009) Biweekly periodic variation of the Kuroshio axis northeast of Taiwan as revealed by ocean high-frequency radar. *Cont Shelf Res* 29: 1896-1907
- Takahashi H, Kurogoushi T, Shimoyama R, Yoshikawa H (2020) First report of natural hybridization between two yellowtails, *Seriola quinqueradiata* and *S. lalandi*. *Ichthyol Res* 68: 139-144
- Tanaka H, Takagi Y, Naito Y (2000) Behavioural thermoregulation of chum salmon during homing migration in coastal waters. *J Exp Biol* 203: 1825-1833
- Tanaka H, Takagi Y, Naito Y (2001) Swimming speeds and buoyancy compensation of migrating chum salmon *Oncorhynchus keta* revealed by speed/depth/acceleration data logger. *J Exp Biol* 204: 3895-3904
- Tang TY, Hsueh Y, Yang YJ, Ma JC (1999) Continental Slope Flow Northeast of Taiwan. *J Phys Oceanogr* 29: 1353-1362
- Tian Y, Kidokoro H, Watanabe T, Igeta Y, Sakaji H, Ino S (2012) Response of yellowtail, *Seriola quinqueradiata*, a key large predatory fish in the Japan Sea, to sea water temperature over the last century and potential effects of global warming. *J Mar Syst* 91: 1-10
- 刀祢和樹, 都澤拓, 工藤謙介, 佐々木幾星, Chiang WC, Yeh HM, 中村乙水, 米山和良, 坂本崇, 阪倉良孝, 菊池潔, 河邊玲 (2023) 九州南岸と台湾東部におけるカンパチ *Seriola dumerili* 成魚の遊泳行動の比較. *日本水産学会誌* 89:

22-33

- Tomiyama T, Yamada M, Yamanobe A, Kurita Y (2021) Seasonal bathymetric distributions of three coastal flatfishes: Estimation from logbook data for trawl and gillnet fisheries. *Fish Res* 233: 105733
- Tsuda Y, Kawabe R, Mitsunaga Y, Hiraishi Y, Yamamoto K, Nashimoto K (2006) Monitoring the spawning behavior of chum salmon with an acceleration data logger. *Ecol Freshw Fish* 15: 264-274
- Tsukamoto K, Aoyama J (1998) Evolution of freshwater eels of the genus *Anguilla*: a probable scenario. *Environ Biol Fishes* 52: 139-148
- Tsukamoto K, Miller MJ, Kotake A, Aoyama J, Uchida K (2009) The origin of fish migration: the random escapement hypothesis. *Am Fish Soc Symp* 69: 45-61
- Tsukamoto K, Chow S, Otake T, Kurogi H, Mochioka N, Miller MJ, Aoyama J, Kimura S, Watanabe S, Yoshinaga T, Shinoda A, Kuroki M, Oya M, Watanabe T, Hata K, Ijiri S, Kazeto Y, Nomura K, Tanaka H (2011) Oceanic spawning ecology of freshwater eels in the western North Pacific. *Nat Commun* 2: 1-9
- Turner SC, Cummings NJ, Porch CP (2000) Stock assessments of Gulf of Mexico greater amberjack using data through 1998. *Southeast Data Assess and Rev* S9RD06: 1-27
- 内田恵太郎, 今井貞彦, 水戸敏, 藤田矢郎, 上野雅正, 庄島洋一, 千田哲資, 田福正治, 道津喜衛 (1958) *日本産魚類の稚魚期の研究第1集*. 九州大学農学部水産学第二教室, 福岡
- Usui N, Ishizaki S, Fujii Y, Tsujino H, Yasuda T, Kamachi M (2006) Meteorological

- Research Institute multivariate ocean variational estimation (MOVE) system: some early results. *Adv Space Res* 37: 806-822
- Van Der Kraak G, Pankhurst NW (1996) Temperature effects on the reproductive performance of fish. In: Wood CM, McDonald DG (eds) *Global Warming: Implications for Freshwater and Marine Fish*. Cambridge University Press, Cambridge, p 159-176
- Wang J, Oey LY (2016) Seasonal exchanges of the Kuroshio and shelf waters and their impacts on the shelf currents of the East China Sea. *J Phys Oceanogr* 46: 1615-1632
- Wang L, Lu MM (2017) The East Asian Winter monsoon. *World Scientific Series on Asia-Pacific Weather and Climate* 9: 51-61
- Watanabe YY, Baranov EA, Sato K, Naito Y, Miyazaki N (2006) Body density affects stroke patterns in Baikal seals. *J Exp Biol* 209: 3269-3280
- Watanabe YY, Nakamura I, Chiang WC (2021) Behavioural thermoregulation linked to foraging in blue sharks. *Mar Biol* 168: 1-10
- Worton BJ (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70: 164-168
- Willis J, Phillips J, Muheim R, Diego-Rasilla FJ, Hobday AJ (2009) Spike dives of juvenile southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*): A navigational role? *Behav Ecol Sociobiol* 64: 57-68
- Wright S, Metcalfe J, Hetherington S, Wilson R (2014) Estimating activity-specific energy expenditure in a teleost fish, using accelerometer loggers. *Mar Ecol Prog Ser* 496: 19-32
- Wu CR, Hsin YC, Chiang TL, Lin YF, Tsui IF (2014) Seasonal and interannual changes

of the Kuroshio intrusion onto the East China Sea Shelf. *J Geophys Res Oceans*
119: 5039-5051

山本敏博, 井野慎吾, 久野正博, 阪地英男, 檜山義明, 岸田 達, 石田行正 (2007)

ブリ (*Seriola quinqueradiata*) の産卵, 回遊生態及びその研究課題・手法
について. *水研センター研報* 21: 1-29

Yamasaki M, Aono M, Ogawa N, Tanaka K, Imoto Z, Nakamura Y (2014) Drifting
algae and fish: Implications of tropical *Sargassum invasion* due to ocean warming
in western Japan. *Estuar Coast Shelf Sci* 147: 32-41

Yasuda T, Katsumata H, Kawabe R, Nakatsuka N, Kurita Y (2013) Identifying
spawning events in the Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* from depth time-
series data. *J Sea Res* 75: 33-40

Yu HS, Song GS (2000) Submarine physiographic features in Taiwan region and their
geological significance. *J Geol Soc China* 43: 267-286

Zheng ZW, Zheng Q (2014) Variability of island-induced ocean vortex trains, in the
Kuroshio region southeast of Taiwan Island. *Cont Shelf Res* 81: 1-6