

エチゼンクラゲ *Nemopilema nomurai* の鉛直移動に関する研究^{*1}

本多 直人^{*2}

Studies on vertical migration of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*

Naoto HONDA^{*2}

Abstract: The giant jellyfish *Nemopilema nomurai* is a type of large Rhizostomeae outbreaking mainly in the coastal waters of China. So far, it was rare for this species to appear in the waters around Japan. But it has been frequent to appear in large quantities after 2002. Mass appeared *N. nomurai* in the fishing grounds of Japan caused serious damage to various local fisheries, such as damaging fishing nets and impeding fishing operations. To reduce the damage of fishery, countermeasures such as prediction of the migration path of *N. nomurai* and avoiding by-catch of the jellyfish have been studied. As basic knowledge for these studies, information on swimming behavior and distribution depth of *N. nomurai* is important. However, there was less historical findings about the distribution and behavioral ecology of *N. nomurai*. And furthermore, no method for investigating behavior and distribution of *N. nomurai* was established. Therefore, I worked on development of various methods to investigate behavioral ecology and elucidation of swimming behavior and distribution characteristics of *N. nomurai* using these methods in this study. First, the situation and countermeasures of fishery damage by *N. nomurai* were summarized, and clarified the problems in the survey to obtain the knowledge necessary for countermeasures in Chapter 1. In the conventional method, water tank experiments were commonly used to investigate behaviors of jellyfishes, and capture by plankton-net was common to investigate the distribution of jellyfishes. However, it was difficult to adapt such conventional research methods to the giant jellyfish. Therefore, newly devised methods to investigate the behavior and distribution of *N. nomurai* and the results of the investigations using these methods were described in this study.

Since the basic swimming ability of *N. nomurai* was not clear so far, the swimming speed of *N. nomurai* which submerge in the sea were measured directly chasing by scuba diving in Chapter 2. The speed of the individual with a bell size of 0.6 to 1.6 m was 0.03 to 0.1 ms⁻¹. So that relational expression, swimming speed (ms⁻¹) = bell size (m) × 0.1/s, was obtained. The swimming speed of individual with a large bell size of 1 to 1.5 m appearing in the autumn season in the Japan Sea is about 0.1 to 0.15 ms⁻¹. Therefore, although their swimming ability can proceed sufficiently against the weak flow in the sea, it is not enough to immigrate against the ocean current.

A towed upward-looking underwater video camera system (TULCam) was developed for quantitative survey to investigate giant jellyfish distribution in Chapter 3. TULCam is able to observe jellyfish continuously and real-time with a video monitor on the boat connected through an optical fiber cable. Sea trials for the giant jellyfish observation by TULCam were carried

2018年1月23日受理 (Received on January 23, 2018)

^{*1} 東京海洋大学審査学位論文 (掲載に際し, 投稿規定に沿って一部修正した。東京海洋大学学術機関リポジトリ TUMSAT-OACIS より公表済 URL : <http://id.nii.ac.jp/1342/00001324/>)

^{*2} 国立研究開発法人 水産研究・教育機構 日本海区水産研究所 〒951-8121 新潟市中央区水道町1丁目5939-22 (Japan Sea National Fisheries Research Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, 1-5939-22, Suido-cho, Chuou-ku, Niigata, Niigata 951-8121, JAPAN)

out on the Tsushima Strait in the Japan Sea. Area density of *N. nomurai* which were observed by TULCam towed at a speed of 7 knots in a depth of 20 m were approximately 15 times more than visual counting on board. The depth and bell size of the jellyfish was estimated on the base of the towing speed and time duration in jellyfish image passing through the video monitor frame. Average in bell size of jellyfishes estimated by TULCam were almost the same as that of the jellyfishes caught by midwater trawl that was towed at the same area.

In Chapter 4, the vertical distribution of *N. nomurai* was investigated using a midwater trawl net with an underwater video camera and depth loggers. The cod end of this midwater trawl net was opened not to capture the giant jellyfish, because the giant jellyfish is too huge to capture and their body is easy to choke in the mesh of the net. Operations of the midwater trawl net made at approximately 100 km off the west coast of the Noto peninsula, in the Japan Sea. Almost all *N. nomurai* were in the surface water shallower than approximately 40 m-depth, and the vertical distribution was depending on the time zone in the daytime.

In Chapter 5, the swimming depth of 12 individuals *N. nomurai* with bell diameters of 0.8 to 1.6 m were investigated using the electronic tags (pop-up archival transmitting tags and ultrasonic pingers), and the validity of the research method was evaluated. The *N. nomurai* frequently showed vertical migration, with the swimming depth ranging from 0 to 176 m, the mean swimming depth of most individuals were less than 40 m. The swimming depths of *N. nomurai* in the northern Japan Sea in the winter were mostly deeper than those of this species in the southern Japan Sea in the autumn. This result suggests that the range of the depths almost depends on the vertical structure of the ocean. Swimming depths during the nighttime were significantly deeper than those during the daytime. More specifically, during the daytime, the swimming depths in the afternoon tended to be shallower than those in the morning, while during the nighttime, the swimming depth after midnight was deeper than those before midnight. Most individuals were present at a water temperature of 14 °C or more at 95% time.

In Chapter 6, an acoustic camera DIDSON that can be observed independently of illuminance and transparency in water was devised to investigate the distribution of *N. nomurai*. At acoustic frequency of 1.8 MHz, it was possible to distinguish *N. nomurai* in the shape up to a distance with 12 m, and the bell size of jellyfish could be measured from the acoustic images. At acoustic frequency of 1.1 MHz, it was possible to distinguish *N. nomurai* as individuals up to a distance with 25 m. Frequency of 1.1 MHz, 20 m-visibility and vertically downward observation from boat towing was effective setting for *N. nomurai* that was distributed in the Tsushima Strait in summer season. As a result of the survey, the same pattern as the diurnal vertical migration obtained by the electronic tags survey was confirmed.

In Chapter 7, the effect of the oceanic structure on the vertical migration and distribution characteristics of *N. nomurai* clarified in the above studies was investigated. The vertical distribution of *N. nomurai* tended to depend on the vertical density and temperature structure of the seawater basically. In addition, by taking account of the factors of the diel vertical migration and swimming ability of the jellyfish, a model for estimating the distribution depth of *N. nomurai* from the vertical water temperature, time and bell size of the jellyfish was devised. By this model, seasonal change of the vertical distribution of *N. nomurai* in the offshore area of the Japan Sea could be reproduced almost exactly. And in Chapter 8, the survey methods developed in this study were compared with the other survey methods to summarize merits and demerits and clarify future issues.

Key words: Acoustic camera, Diel vertical migration, Pop-up archival transmitting tag, Ultrasonic pinger, Underwater video camera

目次

- 第1章 はじめに
 - 1.1 研究の背景
 - 1.1.1 エチゼンクラゲとは
 - 1.1.2 日本海域におけるエチゼンクラゲの大量出現
 - 1.1.3 エチゼンクラゲによる漁業被害
 - 1.1.4 漁業被害の軽減対策
 - 1.2 研究の目的
 - 1.2.1 効果的な被害軽減対策のための課題
 - 1.2.2 遊泳行動および分布特性把握の重要性
 - 1.3 研究の概要
- 第2章 水中観察によるエチゼンクラゲの遊泳速度計測
 - 2.1 緒言
 - 2.2 材料および方法
 - 2.2.1 遊泳速度の計測方法
 - 2.2.2 実海域における計測実験
 - 2.3 結果
 - 2.4 考察
- 第3章 曳航式上向きビデオカメラシステムを用いたエチゼンクラゲの分布調査
 - 3.1 緒言
 - 3.2 材料および方法
 - 3.2.1 上向き曳航カメラ (TULCam)
 - 3.2.2 TULCam による個体数密度の計測
 - 3.2.3 TULCam によるクラゲ類の深度および傘径計測
 - 3.2.4 海上における TULCam の実験
 - 3.2.5 目視観察による計数と TULCam との比較
 - 3.2.6 複数手法間の傘径計測結果の比較
 - 3.3 結果
 - 3.3.1 TULCam の曳航および観察性能の評価
 - 3.3.2 TULCam と目視観察の比較
 - 3.3.3 計測されたクラゲ類の深度分布
 - 3.3.4 計測されたクラゲ類の傘径
 - 3.4 考察
 - 3.4.1 TULCam による分布調査の適用範囲
 - 3.4.2 傘径計測の精度
 - 3.4.3 TULCam の技術的課題と将来性
- 第4章 水中ビデオカメラを装着した表中層トロール網によるエチゼンクラゲの鉛直分布調査
 - 4.1 緒言
 - 4.2 材料および方法
 - 4.2.1 トロール網およびビデオカメラ
 - 4.2.2 実海域における評価試験
 - 4.3 結果
 - 4.3.1 観察されたエチゼンクラゲの映像
 - 4.3.2 エチゼンクラゲの鉛直分布
 - 4.3.3 エチゼンクラゲが分布した水温および塩分
 - 4.4 考察
 - 4.4.1 手法の有効性
 - 4.4.2 時間帯による鉛直分布の変化の把握
 - 4.4.3 個体数密度の推定
 - 4.4.4 曳網深度の検討
 - 4.4.5 鉛直分布調査への活用
- 第5章 電子標識を用いたエチゼンクラゲの遊泳行動調査
 - 5.1 緒言
 - 5.2 材料および方法
 - 5.2.1 遊泳深度の調査手法の検討
 - 5.2.2 電子標識の仕様
 - 5.2.3 電子標識の装着方法
 - 5.2.4 エチゼンクラゲへの PAT および Pinger の装着
 - 5.2.5 Pinger の追跡方法
 - 5.3 結果
 - 5.3.1 PAT データの回収率
 - 5.3.2 PAT の浮上位置と移動方向
 - 5.3.3 Pinger の追跡時間および移動軌跡
 - 5.3.4 遊泳深度および遊泳時の水温
 - 5.3.5 遊泳深度の日周期性
 - 5.4 考察
 - 5.4.1 調査手法に関する評価
 - 5.4.2 水平移動および遊泳深度と海洋の鉛直構造の関係
 - 5.4.3 遊泳深度の日周期性
- 第6章 水中音響カメラを用いた大型クラゲ類の観察および鉛直分布調査
 - 6.1 緒言
 - 6.2 材料および方法
 - 6.2.1 音響カメラによるエチゼンクラゲの判別
 - 6.2.2 対馬海峡海域におけるエチゼンクラゲの分布調査
 - 6.3 結果
 - 6.3.1 エチゼンクラゲの分布調査結果
 - 6.4 考察
 - 6.4.1 観察手法の有効性

6.4.2	分布調査手法の有効性
6.4.3	分布調査手法の改善点および課題
6.4.4	エチゼンクラゲの鉛直分布特性
第7章	エチゼンクラゲの鉛直移動と深度分布および海洋環境の関係
7.1	緒言
7.1.1	エチゼンクラゲの深度分布と海洋鉛直構造
7.2	材料および方法
7.2.1	深度分布の季節的变化と海洋環境の関係
7.2.2	時刻と深度の関係
7.2.3	遊泳深度範囲と深度および個体の大きさの関係
7.2.4	鉛直分布モデル
7.3	エチゼンクラゲの鉛直分布モデルの検証
7.3.1	日本海の平均水温場における鉛直分布推定
7.3.2	エチゼンクラゲの水平分布から鉛直分布推定
7.3.3	分布調査結果と推定値の比較
7.4	考察
第8章	結論
8.1	研究成果の概要
8.2	本研究で適用した調査手法に関する考察
8.3	鉛直分布および遊泳行動に関する知見の被害対策への活用
8.3.1	漁業対策への活用
8.3.2	駆除対策への活用
8.3.3	輸送経路の予測および調査への活用
8.4	今後の課題
8.4.1	海流による輸送と遊泳速度
8.4.2	日周鉛直移動の理由
8.4.3	衰弱した個体の挙動
8.4.4	エチゼンクラゲの分布調査および行動調査の現況
謝辞	
参考文献	

第1章 はじめに

1.1 研究の背景

1.1.1 エチゼンクラゲとは

エチゼンクラゲ *Nemopilema nomurai* は刺胞動物門鉢虫綱根口クラゲ目ビゼンクラゲ科エチゼンクラゲ属に属する大型のクラゲ類である。エチゼンクラゲの寿命は約1年であるが、成熟個体は大きなもので傘径が約2mにも達する世界最大級のクラゲである(下村, 1959; 安田, 2003)。

エチゼンクラゲは主に中国沿岸海域や韓国沿岸海域で発生しているとされてきたものの、その証拠については長年見つかっていなかった。しかしながら、2011年に日本と中国の共同調査により中国沿岸の長江河口付近の海域でエチゼンクラゲの幼生であるエフィラが発見され、中国沿岸海域付近で発生している個体群が存在することが確実となった (Toyokawa *et al.*, 2012)。韓国沿岸海域でエチゼンクラゲが発生しているという証拠はまだ見つかっていないものの、小型個体が頻繁に採集されることから (Iguchi *et al.*, 2010)、近辺に発生域があるものと推測されている。

実験室における飼育環境下でのエチゼンクラゲの繁殖生態に関する研究は進んでおり、発生のメカニズムおよび生活環は解明されている (Kawahara *et al.*, 2006; Ohtsu *et al.*, 2007; Ikeda *et al.*, 2011)。Fig. 1 に表したように、エチゼンクラゲの生活環は卵から、シスト、ポリプまで着底生活を送る無性世代と、エフィラ、幼クラゲ、成体のクラゲへと変化して浮遊生活を送る有性世代に二分される。9～12月頃に成体の個体から放卵、放精され受精した受精卵は、遊泳力の非常に弱いプラヌラ期を経て沈降し、海底に着底するとされる。着底後のポリプ期においては、海底の岩盤等に定着していればそのまま数ヶ月間は移動しない。エチゼンクラゲは主に5～6月までにストロビラからエフィラに分裂し、エフィラとして浮遊した後は成長しながら終生にわたりクラゲ (Medusa) として浮遊生活を送る。

エチゼンクラゲは、通常は発生海域周辺のみで生涯を終える。ただし、海流によって初夏から秋にかけて対馬海峡を通過し、日本海に流入する場合がある (安田, 2004)。これまでにエチゼンクラゲが日本海域で再生産している証拠はまったく確認されていないことから、エチゼンクラゲの生活環は発生海域周辺で完結していると考えられる。このことから、日本海域に出

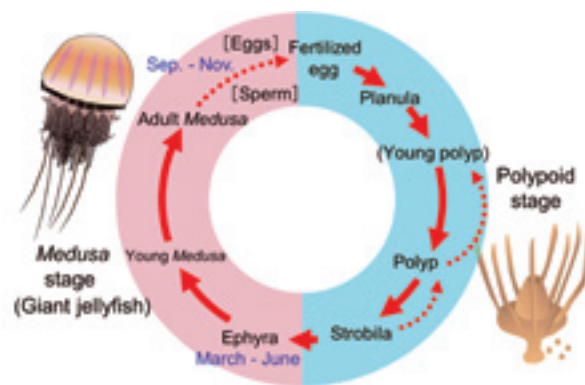


Fig.1. Life cycle of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*.

現するすべてのエチゼンクラゲは、死滅回遊、すなわち無効分散として輸送される成体のみである。

1.1.2 日本海域におけるエチゼンクラゲの大量出現

日本海にエチゼンクラゲが出現する場合、年によって最大1ヵ月ほどの差はあるものの、ほとんどにおいてその先端群は7月初旬に対馬海峡より日本海に流入して(本多, 2009; 西村, 1959; 西村, 1961), 対馬暖流により北上しながら各地の沿岸域に押し寄せる(Uye, 2008)。大量出現による目撃情報が比較的多い山陰地方から東北地方までの沿岸における出現量のピークは9~10月の場合が多い(下村, 1959)。エチゼンクラゲが日本海に大量に出現する年には、津軽海峡を通過して太平洋にまで出現し、さらに三陸沿岸を經由して11月下旬頃には銚子沖にまで大群が南下してくる。また、日本海では冬季まで若狭湾や能登半島沖、男鹿半島沖などに滞留し、2月頃まで定置網や底びき網に長らく入網が確認される場合もある(日本海区水産研究所大型クラゲ情報 web site: http://jsnfri.fra.affrc.go.jp/Kurage/kurage_top.html, accessed 2016-6-1)。

これまでの記録によると(下村, 1959; 安田, 2003; 西村, 1959; 西村, 1961), 日本周辺海域に大量のエチゼンクラゲが確認された年は、20世紀中では1958年と1995年のみであった。しかしながら、21世紀に入ると、2002~2007年、2009年と日本周辺海域に大量にエチゼンクラゲが出現することが頻繁となり(農林水産技術会議事務局, 2003; 日本海区水産研究所, 2007; 水産総合研究センター, 2010), その度に水産業に甚大な被害を与えてきた。近年は、全国的にミズクラゲ *Aurelia* sp. やアカクラゲ *Chrysaora melanoaster* などのクラゲ類が大量に出現することによる漁業被害も常態化していることから(上, 2005), エチゼンクラゲの大量出現が常態化することを懸念する漁業関係者も多かった。

1.1.3 エチゼンクラゲによる漁業被害

エチゼンクラゲは他のクラゲ類と比較して圧倒的に巨大な体を有するため、本種の大量出現が漁業活動に与える悪影響は大きい。日本海域におけるエチゼンクラゲによる漁業被害の実態と防止対策に関する情報は、本多・渡部による調査報告にまとめられている(本多, 2004; 本多・渡部, 2005; 本多ら, 2005)。報告では、全国の漁業協同組合等を対象に漁業被害とその対策に関するアンケート調査が実施された。その調査結

果について、大量出現が問題となり始めた2003年における漁業被害の有無と被害漁業種、被害状況、対策例などについてまとめられた。その中で、エチゼンクラゲによる被害が特に大きかった漁業種は順に、定置網、曳網類、刺網、まき網であった。いずれの漁業種にも共通な被害は、漁具等の破損、水揚対象生物の入網阻害、圧迫や刺胞毒等による漁獲物の鮮度低下、選別処理等に要する作業時間の増大、作業者の身体への刺胞毒や過重労働の影響、水揚げ遅延による流通への悪影響などであった。エチゼンクラゲの大量出現による影響で水揚額が減少し、不足分を補うために作業時間や操業回数が増加する。それによって作業者の身体疲労を引き起こす。また、作業時間の増加により漁獲物の鮮度が低下し魚価もさらに低下するという悪循環に陥る。これらのことから、エチゼンクラゲが特に大量に来遊した地域では、しばらく漁業活動を休止せざるを得ない状況となる経営体が多くあったことが報告された。

1.1.4 漁業被害の軽減対策

前述した被害を軽減するために、以下に解説するような対策が検討および実施されてきた。

1) 漁業現場における対策 特に被害が大きかった定置網漁業や曳網漁業においては、揚網間隔や曳網時間を短縮することで操業1回あたりのエチゼンクラゲの入網量を減少させる対策が行われた。しかし、操業時間の短縮により必然的に漁獲量は減少し、それを補うために揚網あるいは曳網回数を増加すると結果的に作業量が著しく増加してしまう。そこで定置網漁業や曳網漁業では、主に漁具の改良によりできるだけ労なく水揚対象生物とエチゼンクラゲを分離することを目的とした混獲防除対策が多く実施された(本多, 2004; 本多・渡部, 2005)。なお、漁具の改良方法に関しては、種々の事例を漁業者向けにまとめられたマニュアルも発行された(水産総合研究センター, 2005a; 水産総合研究センター, 2005b; 水産総合研究センター, 2006; 水産総合研究センター, 2009)。

定置網漁業では、網内に入網したエチゼンクラゲを仕切網等で分離し、揚網作業時にエチゼンクラゲだけを網外に排除するなど、網の種類や操業形態に合わせた工夫により混獲の軽減を目指す対策が多くみられた(本多・渡部, 2005; 上野, 2003)。ただし、根本的に被害を軽減するためには、定置網内へのエチゼンクラゲの入網量を減らすことが重要である。定置網は受動的な漁法であるため、エチゼンクラゲが通過できるように垣網の網目を大目化したり、一部をすだれ状にし

たり、網に切れ目を入れたりすることで、エチゼンクラゲの入網量自体を減少させる工夫が試行された。

曳網漁業は能動的な漁法であるため、漁業者自身によりエチゼンクラゲが多いと判断した時間帯や場所を避けて操業する工夫が見られた。加えて、底びき網や船びき網では、漁具の改良が多く実施された。漁具改良は基本的に、網内に仕切網と排出口を設けて、大きさや遊泳速度の異なるエチゼンクラゲと水揚対象生物を網内で物理的に分離選別する方法が主であった（松下, 2005; 松下・本多, 2006）。

まき網漁業、刺網漁業、釣り漁業は定置網漁業と同じく受動的な漁法であるが、漁具の改良による対策事例は少なく（本多, 2004）、ほとんどの場合において、漁業者自身が経験的にエチゼンクラゲが少ないと推測した海域や時間帯を選択して操業をすることで対処するにとどまった。

2) エチゼンクラゲの駆除 漁具や漁法による対策に加えて、沿岸の漁場に来遊するエチゼンクラゲをあらかじめ沖合で駆除して個体数を減らすことが可能であれば、被害を軽減する効果が一層高まる。そこで、沖合域においてエチゼンクラゲを駆除するために、表中層トロール網のコッドエンド部分に格子状に張ったワイヤーを複数配列したエチゼンクラゲ駆除用の漁網も開発され、実際の操業によりエチゼンクラゲを容易に切断できる性能が確認された（渡部・本多, 2005）。さらに、同様の構造をした2艘びき漁船用の大型駆除トロール網も開発され（渡部, 2009）、対馬海峡周辺海域においてエチゼンクラゲの駆除操業が行われた。また、定置漁場の周辺など沿岸域において使用できる小型の駆除漁具も開発されてきた（渡部・本多, 2007）。一方で駆除後に切断されて海底に沈んだエチゼンクラゲが海底の環境へ悪影響を及ぼすのではないかと懸念も生じたものの、実海域における実験により、エチゼンクラゲの破片は1~2週間程度で分解消失することが確認されたことから、自然界への悪影響は少ないと考えられる（水産総合研究センター, 2006）。

3) エチゼンクラゲの回遊経路予測 前述した対策や駆除を、適切な時期および場所において実施するため、我が国の研究機関においては、各海域での分布調査とともに、リモートセンシングによる状況分析や、海流シミュレーションにより各地へのエチゼンクラゲの到達時期を予測する研究も進められている。国立研究開発法人水産研究・教育機構では、東シナ海と太平洋側を中心とした海域においては2007年からFRA-JCOPEおよび2012年からFRA-ROMSを（水産研究・教育機構 web site: <http://fm.dc.affrc.go.jp/fra-roms/index.html>, accessed 2016-6-1）、日本海を中心とした

海域においては2008年からJADEおよび2014年からJADE2（水産研究・教育機構 web site: <http://jade2.dc.affrc.go.jp/jade2/>, accessed 2016-6-1）といった海況予測システムを用いて流況を予測し、中国海域および対馬海峡におけるエチゼンクラゲの目視観測による調査（Ikeda and Uye, 2015; Baba *et al.*, 2015）や、東シナ海や日本海におけるエチゼンクラゲの採集調査の結果などを基に、エチゼンクラゲが日本沿岸各地にいつ到達するのか予測を実施している。その効果を検証するには、日本沿岸各地におけるエチゼンクラゲの出現情報（漁業情報サービスセンター web site: <http://www.jafic.or.jp/kurage/index.html>, accessed 2016-6-1）と、予測の初期値として精度の高いエチゼンクラゲの分布状況の把握が求められる。

1.2 研究の目的

1.2.1 効果的な被害軽減対策のための課題

前述した各種の漁業被害を軽減するための対策を実施するにあたって問題となった事項を以下で述べる。

漁業における対策では、特に定置網や底びき網において漁具の改良が主体であったものの、昨今の厳しい経営状況の中で、漁具改良のように新たな出費を伴う対策の導入が可能な漁業者は限られる。また、エチゼンクラゲの混獲量を軽減する目的で漁具改良を実施しても、通常よりも操業時の手間が増加したり、適切な改良を施さないと水揚対象生物の漁獲量も減少したりする懸念があった。例えば定置網で垣網に対策を施す場合、対策を施す箇所や目合の大きさが適切でなければ、水揚対象生物も逃避しやすくなり、漁獲量が大きく減少する懸念もある。それゆえに、漁業者は漁具を改良するにあたって慎重にならざるを得ない（本多, 2004）。曳網漁業では、漁具改良を施さない場合、漁業者同士の情報交換によりエチゼンクラゲが多い海域を回避して操業するといった対策がとられた場合もあったものの、エチゼンクラゲの分布や生態に関する科学的な知見もまだ乏しかったため、漁業者自身の経験的な勘に頼らざるを得ない状況が続いた（本多, 2004）。

エチゼンクラゲの駆除に関しては、効果的なエチゼンクラゲの駆除作業の実施にあたって、エチゼンクラゲの分布に関する情報が必須であった。特に、駆除用の表中層トロール網を用いて曳網する場合、効果的な曳網深度を検討する必要がある。ただし、エチゼンクラゲの鉛直分布に関する知見が不足していた。

エチゼンクラゲの回遊経路の予測に関しては、当初

は任意の深度のみにエチゼンクラゲが流れる設定で水平方向の輸送経路を予測していた（日本海区水産研究所, 2007; Moon *et al.*, 2010）。ただし、海流の速度は深度によって大きく変化することから、より正確な回遊経路を予測するためには本種の正しい鉛直分布および鉛直移動特性を把握しておく必要があった。また、エチゼンクラゲは動物プランクトンに区分される生物であるとはいえ、活発な拍動により遊泳していることも知られていたため、回遊経路および漁場への出現予測には、エチゼンクラゲが能動的に移動する可能性も検討する必要があった。それゆえに、精度良く水平移動経路を予測するためには、遊泳速度を把握することも必要であった。さらに、エチゼンクラゲの回遊経路の予測には、常に現時点におけるエチゼンクラゲの分布状況に関する情報が初期値として必須であり、精度の高い予測結果を求めるためには正確な分布調査結果が必要となる。そのための分布調査を行う場合にも、エチゼンクラゲの行動特性や日周期性等を考慮して調査方法を検討しないと、偏った分布結果を評価してしまう懸念もあった。

1.2.2 遊泳行動および分布特性把握の重要性

前述したように、漁業被害の軽減対策を講ずるうえで、エチゼンクラゲの鉛直分布に関わる情報および移動特性の把握は重要である。遊泳深度や分布に関する情報は、混獲防除や駆除対策を講じる際に、回遊経路の予測を実施する際に重要な知見となる。また、クラゲ類の多くは、行動に24時間周期で繰り返される日周期性を持つことが知られている。例えば日本各地で一般的に見られるミズクラゲは、日没前と日出時に浮上する日周鉛直移動することが知られている（安田, 2003; 安田, 1975）。日本海域以外に生息するクラゲ類においても、*Cyanea capillata* (Moriarty *et al.*, 2012) や *Periphylla periphylla* (Youngbluth *et al.*, 2001; Bámstedt *et al.*, 2003; Kaartvedt *et al.*, 2007; Dupont *et al.*, 2009) などが日周鉛直移動を行うことが知られている。ただし、種によってそのパターンは一定ではなく、エチゼンクラゲも独自の日周鉛直移動様式を有する可能性があった。前述した被害に関わるアンケート調査報告でも（本多, 2004; 本多・渡部, 2005）、多くの漁業者からエチゼンクラゲの遊泳行動には日周期性がある可能性を示唆する旨の目撃情報などが寄せられていた。実際に現場でエチゼンクラゲを観察している漁業者からの報告は大変参考になる。しかしながら、必ずしもすべての報告における日周期性のパターンが一致していたわけではなく、科学的な見解が

示されていたわけでもなかった。エチゼンクラゲの鉛直分布に日周行動があるのであれば、水深帯や時間帯など時空間的にエチゼンクラゲが少ないところを選択して操業することによって被害を軽減できる可能性がある。特に定置網では、エチゼンクラゲを素通りさせるために垣網に改良を加える部位の深度や、端口等に設置する遮断網の深度や設置に有効な時間帯を検討するために、エチゼンクラゲが分布しやすい深度を時間帯別に把握することが極めて大切となる。

駆除においても、エチゼンクラゲの鉛直分布特性に合わせて操業することで効率のよい作業を実施できる。エチゼンクラゲの回遊経路予測システムに本種の行動特性情報を反映できれば、より正確に日本各地の出現予測が可能となる。また、日周鉛直移動に関わる情報は、適切な分布調査計画を講じるうえでも役立つことから、本種の分布および行動特性を詳細に把握しておく必要がある。しかしながら、これまでに分布および行動特性に関する知見はほとんど無かっただけでなく、エチゼンクラゲは他のクラゲ類とは比較にならないほどの大きな体を有することと、エチゼンクラゲの大量出現は近年まで稀であったこともあり、本種の正確な鉛直分布や行動を調べるための方法は確立されていないかった。

1.3 研究の概要

前述したようにエチゼンクラゲは巨大な体を有するため、比較的小型のクラゲ類の調査例のように（安田, 1975; Brodeur *et al.*, 1999）通常のプランクトンネットにより定量的な採集を行うことが困難である。大型のトロール網を用いて採集する場合でも、大量に入網すると破網や揚網不可能な事態に陥る。そのようなことから、クラゲ類の空間分布を調べる方法としては、手軽さや迅速さから目視による調査法が一般的であり、エチゼンクラゲに関しても調査船やフェリーボートを用いた目視観察が多く実施されている（Baba *et al.*, 2015; Randriarilala *et al.*, 2014）。しかしながら、天候、海況、海面反射や観測者の視力などの違いにより見え方に差が生じ、視認可能な深度も明確でないため定量性に乏しい。さらに、海面付近のみにクラゲ類が浮遊しているとも限らないため、目視だけで分布を定量的に把握することは極めて困難である。

海面からの目視では観察不可能な深度に分布する小型のクラゲ類を、魚群探知機を用いて調査した報告はあったものの（Bámstedt *et al.*, 2003; 稲垣・豊川, 1991）、あらかじめ採集や観察等によりその海域に分布するクラゲ類が単一種で構成されていることを確認

したうえで調査が実施されたものであり、エチゼンクラゲに関しては定量的に分布を調べる技術はなかった。エチゼンクラゲの分布を把握するためには、場所や深度毎に個体数密度を定量的に求めることができる観察方法を確立することが必要であった。そこで本研究では、主に光学的手法と音響的手法によりエチゼンクラゲを個体毎に観察することで分布を調べる方法を検討し、それらを用いて調査を実施した。

一方、クラゲ類の行動を個体毎に調べる場合については、小型のクラゲ類であれば実験室の水槽で飼育して観察することが可能である (Dabiri and Gharib, 2003; McHenry and Jed, 2003; Shorten *et al.*, 2005; Masuda, 2007; Katija and Jiang, 2013)。ただし、エチゼンクラゲはその大きさおよび重量から、海中から水槽までの移動ならびに水槽での飼育ともに困難を極める。そこで本研究では、実海域において自然状況下にあるエチゼンクラゲの行動を個体毎に調べる方法を検討し、それらを用いて調査を実施した。

次章からは、エチゼンクラゲの遊泳行動や実海域における分布、大きさを調べるために新たな開発した調査手法と、それらの手法を用いて得られた調査の結果について主に記述した。第2章では、エチゼンクラゲが遊泳する速度を調べる方法として、スキューバ潜水を用いた海中における直接的な観察手法と、それによる調査結果について解説する。第3章では、海面付近を浮遊するエチゼンクラゲの水平分布と大きさを効果的に調べるために開発した、上向き曳航ビデオカメラによる観察手法とその有効性の検証、およびそれを用いた調査結果について解説する。第4章では、エチゼンクラゲの水平分布に加えて鉛直分布を定量的に調べるために考案した、表中層トロール網内を通過するエチゼンクラゲを水中ビデオカメラで観察する手法と、それを用いた調査結果について解説する。第5章では、電子標識 (ポップアップアーカイバルタグおよび超音波発信器) をエチゼンクラゲに装着して実海域で追跡することでエチゼンクラゲの遊泳行動を調べる方法と、それらの手法を用いた調査結果について解説する。第6章では、昼夜にわたってエチゼンクラゲの鉛直分布を調べるために、夜間や濁水中でも観察が可能な水中音響カメラを用いたエチゼンクラゲの観察手法と、その手法によるエチゼンクラゲの分布調査結果について解説する。第7章では、前章までで説明した調査により解明されたエチゼンクラゲの鉛直移動および分布特性と海洋環境の関係について考察する。また、海洋環境とエチゼンクラゲの分布の関係性を調べた結果を利用して、海洋環境と時間情報から日本海沖合海域におけるエチゼンクラゲの鉛直分布を推定する方法を検討

した結果について解説する。第8章では、本研究の総合考察として、本研究でエチゼンクラゲの分布や行動を調べるために適用した調査手法について、他の調査手法との比較などによりその利点や今後の課題等について考察する。さらに、本研究で得られたエチゼンクラゲの分布や行動生態の調査結果についてまとめ、エチゼンクラゲによる被害を軽減するためにどのように役立てられるか、期待される応用面について考察する。

第2章 水中観察によるエチゼンクラゲの遊泳速度測定

2.1 緒言

エチゼンクラゲの行動特性などの生態的な知見が明かにされれば、被害を軽減するための対策をより効果的に行うことが可能である。例えば、エチゼンクラゲは単に浮遊しているのではなく傘部を拍動させながら自発的に遊泳していることが知られている (安田, 2003)。そのため、エチゼンクラゲの遊泳速度を正確に把握することができれば、エチゼンクラゲの生態的な知見が蓄積されるだけでなく、水揚対象とする生物とエチゼンクラゲの遊泳速度の違いを利用した混獲防除方法の検討や、エチゼンクラゲの遊泳速度をシミュレーションモデルに反映させた、より高度な来遊予測技術の開発などに役立つ可能性がある。そこで本研究は、エチゼンクラゲの遊泳速度を把握することを目的とした。

2.2 材料および方法

2.2.1 遊泳速度の計測方法

これまでの研究では、小型のクラゲ類の遊泳速度は主に水槽実験によって計測されてきた (Dabiri and Gharib, 2003; McHenry and Jed, 2003; Shorten *et al.*, 2005; Masuda, 2007)。しかしながら、第1章で述べたように、エチゼンクラゲの成体は巨大なうえに、大部分が脆弱なゼラチン質で構成されているため、無傷のまま捕獲して陸上の水槽で遊泳速度を計測することは極めて困難であった。そこで、実際の海域において自然状態で遊泳するエチゼンクラゲの遊泳速度を直接計測する方法を検討した。

通常、海洋では水平方向の流速が卓越するため、クラゲ類のように遊泳力が弱い生物が水平方向に移動する場合には流れの影響を受けやすく、遊泳速度の計測が困難であると考えられた。一方で、海洋では鉛直方向の流速は極めて小さいため (友定ら, 1995)、クラ

ゲ類が自力で鉛直方向に移動する時に速度を計測すれば、正確な遊泳速度が把握できると考えた。

遊泳中のエチゼンクラゲは、外部から刺激を与えられると、逃避するように鉛直下向きに潜行する 경우가多く（本多・松下，2009），同様の行動はエチゼンクラゲの近縁種であるビゼンクラゲ類の一種 *Rhopilema esculentum* においても確認されている（Borodin and Osipov, 2004）。そこで、威嚇された後に鉛直下向きに潜行するエチゼンクラゲをスキューバ潜水によりダイバーが追跡して、エチゼンクラゲと同じ深度を保ちながら潜行して、ダイバーが身に着けた深度記録計（アレック電子社製 MDS-MkV/D, 測定レンジ:100m, 記録間隔:1s）でエチゼンクラゲの深度変化を計測することで遊泳速度を求める方法を考案した。

2.2.2 実海域における計測実験

エチゼンクラゲの遊泳速度を計測するための実験は、2005年および2006年の秋季から冬季にかけて、日本海の隠岐諸島沖、若狭湾、能登半島沖、佐渡島沖で実施した（Fig. 2）。これらの海域において、スキューバ潜水により深度3～33 mで発見した、触手の脱落や傘部の傷が少ない計20個体のエチゼンクラゲを対象に遊泳速度を計測した（Table 1）。これらの個体の傘部や口腕部の表面を手やプラスチック製の棒で軽く接触して刺激を与えた後に、エチゼンクラゲと同深度を保ちながら潜行し（Fig. 3），1個体ずつそれぞれ深度14～42 mまで追跡した。水中でメジャーにより測定した各個体の傘径は、0.6～1.6 m（平均1.1 m）であっ



Fig.2. Research areas and date in the Sea of Japan.

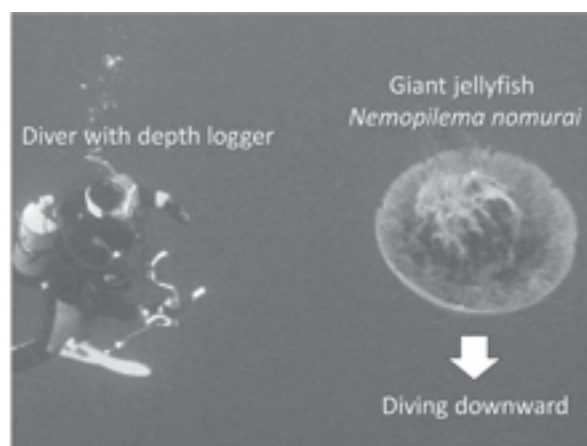


Fig.3. Swimming speed measurement of the jellyfish by chasing with scuba diving in the sea.

Table 1. Bell diameter, pulsation interval, swimming speed and other information of *N. nomurai*

No.	Observation date	Surface temperature (°C)	Horizontal velocity (knot)	Bell diameter (m)	Observation depth		Swimming direction after touch	Pulsation interval before or after touch		Swimming speed (m/s)	Distance per pulsation (m)
					Start (m)	End (m)		Before (s)	After (s)		
1	2005/10/4	22.5	0.3	1.4	9.6	36.2	Down	-	-	0.12	-
2	2005/10/4	22.5	0.3	1.0	11.6	19.8	Down	-	-	0.10	-
3	2005/10/4	22.5	0.1	1.5	12.3	33.2	Down	-	-	0.16	-
4	2005/10/4	22.5	0.1	1.3	14.8	34.0	Down	-	-	0.17	-
5	2005/11/25	18.3	-	1.3	14.9	37.8	Down	-	2.2	0.12	0.26
6	2005/11/27	16.2	-	1.6	15.1	35.1	Down	-	2.2	0.12	0.27
7	2006/9/15	23.4	0.5	0.6	8.3	28.7	Down	-	2.2	0.09	0.21
8	2006/9/15	23.4	0.5	1.2	33.7	42.2	Oblique down	3.3	2.6	-	-
9	2006/9/15	23.4	0.5	0.7	11.4	34.7	Down	-	2.2	0.07	0.16
10	2006/9/15	23.4	0.7	0.9	16.8	-	Up	2.9	2.2	-	-
11	2006/9/15	23.4	0.7	0.6	9.3	13.8	Down	2.4	2.3	0.03	0.08
12	2006/9/15	23.4	0.7	0.7	9.3	19.0	Down	2.6	2.2	0.06	0.13
13	2006/9/15	23.4	0.7	1.2	22.2	36.7	Down	-	2.6	0.13	0.34
14	2006/9/22	21.2	0.3	1.5	8.2	25.2	Down	-	3.0	0.16	0.47
15	2006/10/1	21.8	0.1	0.9	10.0	-	Down	2.8	2.3	-	-
16	2006/10/1	21.8	0.1	1.3	5.0	-	Horizontal	3.7	2.8	-	-
17	2006/11/16	19.5	-	1.2	21.1	34.6	Down	3.4	3.2	0.13	0.40
18	2006/11/17	19.3	-	1.1	3.0	-	Horizontal	3.5	3.4	-	-
19	2006/11/17	19.3	-	0.8	3.0	-	Horizontal	3.0	2.7	-	-
20	2006/12/1	16.8	-	1.2	5.7	38.3	Down	3.5	3.2	0.11	0.33

た。2005年10月以外の調査時には、エチゼンクラゲの行動を水中ビデオカメラで撮影することで、遊泳中の拍動間隔を計測した。

2.3 結 果

追跡した20個体のうち、15個体が棒による接触刺激を与えられた後に鉛直下向きに潜行した。それらのうち、深度記録計の不調により深度の記録が不完全であった1個体を除く14個体の遊泳速度を計測した(Table 1)。計測された遊泳速度は、個体毎に $0.03 \sim 0.17 \text{ ms}^{-1}$ (平均 0.11 ms^{-1})であった。拍動間隔は、接触前で $2.4 \sim 3.7 \text{ s}$ (平均 3.1 s)、接触後で $2.2 \sim 3.4 \text{ s}$ (平均 2.6 s)となり、接触前後の拍動間隔を比較できたすべての個体において、接触後の方が短くなった。拍動間隔と遊泳速度が共に計測できた10個体について、一拍動あたりの推進距離を求めたところ、 $0.08 \sim 0.47 \text{ m}$ (平均 0.26 m)であった。

傘径と一拍動あたりの推進距離および傘径と遊泳速度の対応を散布図としてFig. 4に示し、原点を通る一次回帰式としてそれぞれの関係を解析することで、以下の2式が求められた。

$$D = 0.25B \quad (1)$$

(相関係数 $R = 0.76$)

$$V = 0.1Bs^{-1} \quad (2)$$

(相関係数 $R = 0.82$)

ここで、 B : 傘径 (m)、 D : 拍動1回あたりの遊泳距離 (m)、 V : 遊泳速度 (ms^{-1})、である。

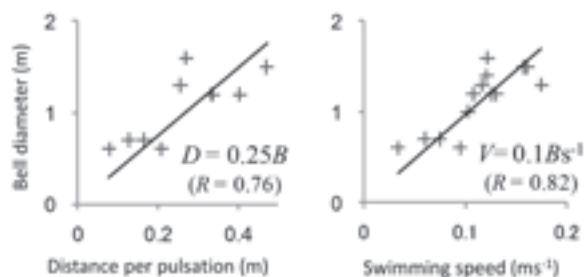


Fig.4. Results from swimming speed measurement: Left, the relationship between bell diameter and moving distance per pulsation. Right, the relationship between bell diameter and swimming speed. B : Bell diameter, D : moving distance per pulsation, V : swimming speed.

2.4 考 察

前述した傘径と遊泳速度の関係式より、エチゼンクラゲが日本海域へ流入する初期に見られる傘径 0.3 m 程度の小型個体の遊泳速度は約 0.03 ms^{-1} 程度となる。したがって、傘径約 0.3 m 以下の小型個体は流れに逆らって遊泳するほどの能力はなく、水平移動はほぼ潮流や海流によると推測される。発生直後の小型個体は、ほぼ流れに乗って輸送されて日本海域に到達していると推察される。一方、秋季に日本海で見られるような大型個体の場合、例えば各地の漁業に特に被害を与えている傘径 $1 \sim 1.5 \text{ m}$ 程度の大型のエチゼンクラゲの遊泳速度はおよそ $0.1 \sim 0.15 \text{ ms}^{-1}$ と導かれ、弱い流れであれば十分に逆らって進むことができる遊泳能力を有すると推測される。ただし、流速が 0.5 ms^{-1} 以上ある対馬暖流の流軸上や(和達, 1969)、日本海各地の定置網周辺で頻繁に観測される強い沿岸流(熊木ら, 2005)の中では、大型の個体でも流向と逆方向に移動することはできないと推測される。一方、エチゼンクラゲの遊泳速度より小さい流速の海域では、自由な方向へ移動することが可能であるといえる。

拍動間隔の計測結果では、遊泳速度を計測した時よりも、接触刺激を与える前の拍動間隔の方が優位に長かった(有意水準 $\alpha < 0.001$)。これは、逃避時には拍動が早くなり遊泳速度が増加することを意味する。したがって、接触刺激により威嚇されていない通常の遊泳時には、今回測定された遊泳速度を上回らないと推測される。一般的に、遊泳速度が比較的大きい紡錘形状の魚類の場合では、通常の遊泳時で1秒間に体長の約 $2 \sim 3$ 倍、逃避時で1秒間に体長の約 10 倍の距離を遊泳できる(井上, 1978)。漁場において水揚対象とする魚類は種類も大きさも多岐に及ぶので、魚類とエチゼンクラゲの遊泳速度を単純には比較できないと考えられるものの、水揚対象とする魚類の体長が約 10 cm 以上あるのであれば、エチゼンクラゲより素早く遊泳できると考えられる。したがって、定置網の中やまき網の操業中など、漁場において魚類とエチゼンクラゲの能動的な行動の違いを利用して混獲を防除する方法を検討する場合には、エチゼンクラゲの行動を制御するよりも、追い込みや誘引などの手法により魚類の行動を制御する方が、むしろ効果的と考えられる。

第3章 曳航式上向きビデオカメラシステムを用いたエチゼンクラゲの分布調査

3.1 緒言

第1章で述べた通り、エチゼンクラゲの分布を把握することは、漁場への出現予測に必要な情報となり、漁業被害の軽減のために重要である。

比較的大型のクラゲ類の分布を沖合で調べる方法としては、どのような船舶でも調査できる手軽さや迅速さなどから目視による分布調査が一般的に行われており、エチゼンクラゲに関しても調査船やフェリーボートを用いた目視観察によるモニタリング調査が多く実施されている (Ikeda and Uye, 2015; Baba *et al.*, 2015; Randriarilala *et al.*, 2014)。しかしながら、天候、海況、海面反射や観測者の視力などの違いによりクラゲ類の見え方に差が生じ、視認可能な限界深度も変動すると考えられる。また、第2章で述べた通りエチゼンクラゲは鉛直移動を行うため、目視で視認可能な海面付近のみにエチゼンクラゲが存在するとも限らない。これらのことから、目視だけで分布を正確に把握できているとは言い難い。

そこで、本研究では前述のような目視観察の欠点を補って、海洋表層に分布するエチゼンクラゲの個体数密度を連続的かつ容易に調べられる手法の開発を目的として、水中から上向きに海面方向を観察しながら個体を計数、計測する曳航式のカメラシステムを考案した。水中カメラで観察する手法を用いれば、船上から目視をする場合のように海面における太陽光の乱反射や波浪による泡立ち等が視界に及ぼす悪影響がなく、安定した観察が期待できる。また、水中で上向きに海

面方向を観察すると海面からの入射光で視界が全体的に明るくなり、浮遊するクラゲが入射光を遮り影状になることで、輪郭のコントラストが明瞭に際立ち、クラゲ類を視認しやすくなることも期待できる。これは、カツオ等の大型回遊魚が下から見上げるような視点で海面付近の餌魚を発見しやすくなるのと同じである (田村, 1977)。この場合に餌魚はできるだけ視認されにくくなるよう腹側を白く保護色にしている場合が多いものの (Cott, 1940)、エチゼンクラゲの体表は褐色で保護色となっていないことも、下から見上げた視点で視認しやすさが期待される理由である。さらに、海面までの視程を確保できる深度で水中カメラを曳航すれば、カメラ位置から海面直下までの深度範囲のクラゲ類の個体数密度を連続的に定量化することができる。本章ではこのカメラシステムを製作して、日本海沖合海域でクラゲ類を観察することで、本手法の有効性を検証した。

3.2 材料および方法

3.2.1 上向き曳航カメラ (TULCam)

開発された上向き曳航カメラシステム (Towed Upward-Looking Camera system, 以後は TULCam とする) の概略図を Fig. 5 に示す。カメラを任意の深度で水平に曳航することにより、カメラより上を浮遊するクラゲ類を観察する。TULCam は、ステンレス鋼製の曳航フレーム (空中重量 13 kg, 先端から尾翼までの長さ 150 cm, 幅 30 cm, 高さ 45 cm) の内側に、ビデオカメラ (ソニー社製 HC-7, 記録形式: HDV1080i, 撮像素子: 1/2.9CMOS センサ, 有効画素

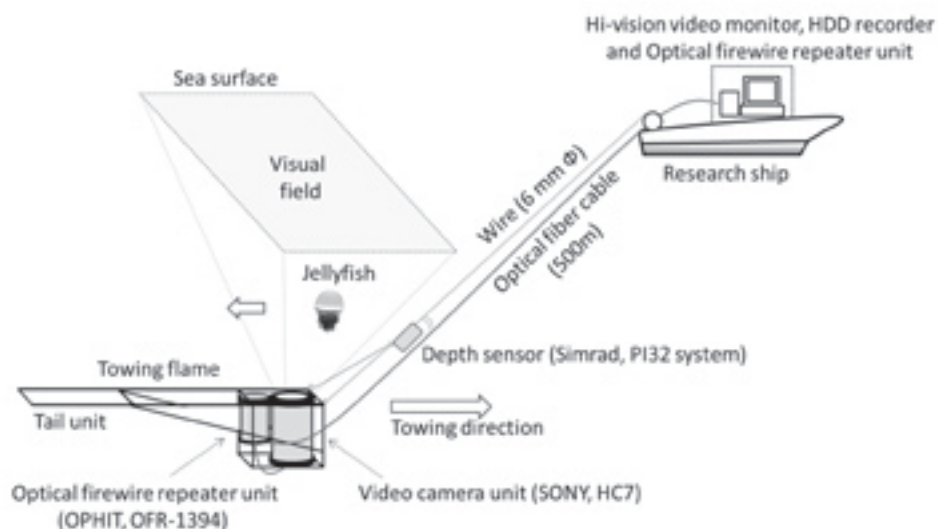


Fig.5. Schematic drawing of TULCam (Towed Upward-Looking Camera system).

数: 228 万画素, 最低被写体照度: 5 lx, フレームレート 60 fps) を内蔵したステンレス製耐圧容器 (空中重量 13 kg, 耐水深 200 m 仕様) を搭載している (fps: frame per second; 1 秒あたりの撮影コマ数)。できるだけ広い範囲を観察できるように, ビデオカメラには広角レンズ (0.6 倍) を装着した。初期の TULCam では, ビデオカメラ内のカセットテープに約 85 分間連続して映像を記録できるものの, 曳航後に TULCam を引き上げるまで映像を確認できなかった。そこで, 船上で映像を確認しながら曳航できるように, さらに光伝送リピーター (OPHIT 社製 OFR-1394) およびバッテリーを内蔵したステンレス製耐圧容器 (空中重量 6 kg, 耐水 200 m 仕様) を曳航フレーム内に装着して, ビデオカメラから出力されるデジタル映像信号を光信号に変換して, 耐水強化した光ファイバーケーブル (2 芯, 長さ約 500 m, 直径 8 mm) により船上に送信した。船上で受信した光信号は, 船内に設置したもう 1 台の光伝送リピーターを介してデジタル映像信号に戻し, ハードディスク録画機 (ソニー社製 BDZ-X90) およびハイビジョンビデオモニター (モニターサイズ 20 インチ) に接続した。これにより, ビデオカメラのバッテリーが持続する限り 8 時間ほど船上で映像を記録することが可能となった。光ファイバーケーブルには, 丈夫なダイニーマ製のロープ (直径 6 mm) を添わせながら束ねて, 曳航時に過剰な張力がかかることによる断線を防ぐこととした。TULCam の曳航に用いるワイヤーと 2 本の曳航索 (スチール製, 長さ 1.5 m, 直径 6mm) との接続部付近には, 超音波通信式の深度計 (SIMRAD 社製 Depth sensor for PI32 Systems, 分解能: 0.1 m, 精度: ± 5 m) を取り付けて, 曳航中の TULCam のおおよその深度も船上でリアルタイムに把握できるようにした。

3. 2. 2 TULCam による個体数密度の計測

水中で TULCam が静止している時に観察している海水の体積は, カメラのレンズを頂点として, 視程を高さとした四角錐の体積に近似できる。この静止時の観察体積に, 曳航方向に直交する横方向のカメラの画角を頂点角として視程を高さとする三角形の面積を曳航距離で積分した値を足した値が, TULCam を曳航して観察された海水の総体積となるので (Fig. 6), 以下の式によって観察体積あたりのクラゲ類の個体数密度を求めることができる。

$$P = \frac{N}{h^2 \tan \frac{\beta}{2} \left(L + \frac{h}{3} \tan \frac{\alpha}{2} \right)} \quad (3)$$

ここで, P : クラゲ類の個体数体積密度 (個体数 / m^3), α : TULCam の曳航方向の画角, β : 曳航方向に直交する横方向の画角, h : TULCam の視程 (m), L : TULCam の曳航距離 (m), N : TULCam で計数されたクラゲ類の個体数である。

3. 2. 3 TULCam によるクラゲ類の深度および傘径計測

TULCam に内蔵したビデオカメラは単眼であり立体撮影はできない。ただし, 常に一定方向を一定の画角で撮影しているため, 曳航速度および TULCam の深度を把握しておけば, カメラの撮影範囲の通過時間, すなわち記録されたモニター映像上で画面の上下方向 (曳航方向) を個体が通過する時間を計測することで, 以下の式により浮遊するクラゲ類の深度を個体毎に求めることができる。

$$D = C - \frac{VT}{2 \tan \frac{\alpha}{2}} \quad (4)$$

ここで, D : 個体の深度 (m), C : TULCam の深度 (m), V : 観察時の曳航速度 (ms^{-1}), α : TULCam の曳航方向の画角, T : 個体の中心がモニター画面を通過する時間 (s) である。なお, エチゼンクラゲはクラゲ類としては比較的高い遊泳能力を有するものの, 第 2 章で明らかにしたように, 遊泳速度は傘径約 1 m 以上の大型個体でも最大 $0.2 ms^{-1}$ 程度である (本多・松下, 2009)。この速度は曳航速度よりも十分に小さいため, 本研究の映像解析手法により個体の深度を求める際に, クラゲ類の遊泳速度はほとんど無視できると考えた。

また, モニター画面上における個体の大きさを計測することで, 以下の式により実際のクラゲ類の大きさを個体毎に求めることができる。この場合も個体の遊泳速度はほとんど無視できると考えた。

$$S = \frac{VTM}{Y} \quad (5)$$

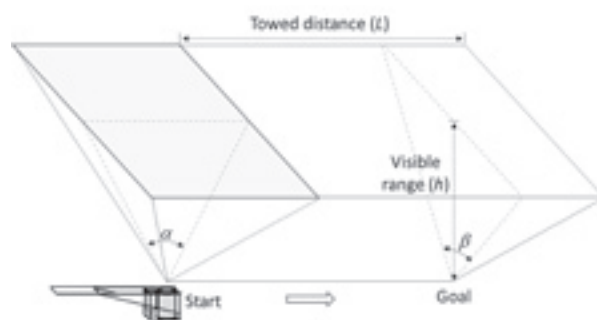


Fig. 6. Schematic drawing of observed water volume by TULCam observation.

ここで, S : 個体の実際の大きさ (m), M : 個体のモニター画面上での大きさ (m), Y : モニター画面の曳航方向の長さ (m) である。以上の式を用いて, TULCam で記録された映像から個体の大きさを計測した。クラゲ類の大きさは, 平面上に傘部を広げた時の最大径 (傘部表面の最大径) を傘径として表記することが標準である (Kramp, 1961)。自然の遊泳状態でエチゼンクラゲは常に傘部を拍動させており, 映像中で外見上の形状が一定しない。そこで, 本実験では遊泳中でも外見上の大きさが変わらない口腕部の直径を, 画面から計測した値をもとに上の式で推定し, さらに, 以下の本多・渡部が求めた関係式 (本多・渡部, 2007a) により傘径に換算した。

$$B_d = 1.74 A_d \quad (6)$$

ここで, B_d : 傘径 (m), A_d : 口腕部の直径 (m) である。

3.2.4 海上における TULCam の実験

実際の海上で曳航してクラゲ類を観察することで TULCam の性能を評価した。実験は 2007 年 7 月および 2008 年 7 月に日本海の対馬海峡西水道で実施した (Table 2, Fig. 7)。すべての実験は日中に実施した。各回とも天候は晴れまたは曇りで風は弱く海況は安定しており, 目視に好適な条件であった。実験の直前にセッキ板を用いて計測した調査海域の透明度は, 約 16 ~ 19 m であった。実験には, 海洋エンジニアリング株式会社所属の調査船第七開洋丸 (499 トン, 主機関馬力 1176.8 kW, 当時日本海洋株式会社所属) を用いた。TULCam は, 船に装備されている調査用ウインチのワイヤー (直径 6mm) により船尾から曳航した。曳航時の TULCam の姿勢を安定させる目的で, 曳航フレームにプラスチック製の浮きや鉛の錘を適宜取り付けて調整しながら実験を行った (Fig. 8)。

2007 年の実験は, TULCam に光伝送リピーター装置を装着せずに, 映像をビデオカメラ内のカセットテープに記録する方法で行った。曳航速度は約 4 ~ 8

Table 2. Time, location and condition of TULCam experiments in the Western Channel of the Tsushima Strait

Date	Start			End			Video record	Weather	Winds (m)	Wave (m)	Transparency (m)
	Time (GST)	Position Latitude (N) Longitude (E)		Time (GST)	Position Latitude (N) Longitude (E)						
22-Jul 2007	15:02	34-51.89	129-14.03	16:11	34-57.61	129-20.58	Internal	Fine but Cloudy	4	1	18
29-Jul 2007	14:38	34-20.40	129-07.18	15:49	34-28.29	129-01.12	Internal	Fine but Cloudy	1	0.5	19
30-Jul 2008	13:55	34-49.20	129-13.23	16:57	34-57.59	129-23.93	Output	Cloudy	5	1	16
31-Jul 2008	7:45	34-57.68	129-23.84	12:11	34-47.57	129-10.95	Output	Cloudy	2	1	16



Fig. 7. Experimental area and survey lines in the Western Channel of the Tsushima Strait in the Sea of Japan. Arrows directions indicate towing directions in TULCam surveys.

ノットの範囲内で、ワイヤーの長さを任意に調整することで TULCam を深度約 20 m または 30 m に保つように曳航した。TULCam の姿勢角を計測するため、曳航フレームには 2 軸傾斜角記録計 (Starr-Oddi 社製 DST pitch & roll logger) を取り付けた。2007 年の夏季は実験海域に大量のエチゼンクラゲが出現していたことから (水産総合研究センター, 2008), エチゼンクラゲを観察対象として TULCam への映り方を検証した。

2008 年の実験では、TULCam に光伝送リピーター装置および光ファイバーケーブルを接続して、船上のビデオモニターで映像をリアルタイムで観察しながら曳航した。曳航速度は約 2~10 ノットの範囲内で、ワイヤーの長さを任意に調整することで TULCam の深度を約 15 m から 100 m 以上まで変化させながら曳航して、観察深度とクラゲ類の映り方の関係について検証した。2008 年は日本周辺海域でエチゼンクラゲの出現量が極めて少なく、7 月の実験海域にはエチゼンクラゲがまったく出現しなかった。ただし、エチゼンクラゲより少し小さいながら同様な大型のクラゲ類であるユウレイクラゲ *Cyanea nozakii* が若干量出現していた。そこで、ユウレイクラゲを観察対象として実験を行った。

2007 年と 2008 年の実験とも、撮影時は TULCam 内のビデオカメラのレンズはズームを最広角に、焦点距離を無限遠に設定した。この設定のカメラの撮影画角を本実験前に海水を満したプール (水産研究・教育機構水産工学研究所の魚群行動実験水槽, 長さ: 17 m, 幅: 7.5 m, 水深: 2 m) で計測したところ、TULCam の曳航方向 (撮影映像の上下方向) の画角

α は 38° , 曳航方向に直交する横方向 (撮影映像の左右方向) の画角 β は 64° であった。実験時には、リアルタイムで深度を把握する深度計に加えて、TULCam の詳細な深度をより正確に記録するために、曳航フレームに深度記録計 (アレック電子社製 MDS-MkV/D, 分解能: 0.05 m, 精度: ± 1 m) を取り付けて、得られたデータを後の解析用に供した。TULCam の曳航時には、船底付近 (深度約 7 m) で計測された船の対水速度を時間 15 s 毎に記録して、その値を基準にして曳航距離および観察した体積を求めた。

3.2.5 目視観察による計数と TULCam との比較

TULCam の曳航と同時に、船上からの目視観察により海面を浮遊するクラゲ類を計数した。観察者は船の上部甲板に立ち、太陽光の反射による海面のぎらつきが観察に与える悪影響を少なくするために、太陽光を背から受ける方向となる舷側から海面を観察した。発見率を高めるために、クラゲ類の目視に熟練した 2~4 名の観測者が同時に探索をした。舷側から個体までの水平距離を把握するために、観測場所の手摺り部分 (水面からの高さ約 9 m) には、30 cm 間隔に目印を設けた鉄パイプ (直径 28 mm) 製の物差しを水平に設置した (Fig. 9)。観察者の目の高さを物差しから一定の位置に置くことにより、舷側からの水平距離を定めて海面を観察できる。これまでに行われてきたエチゼンクラゲの目視調査では経験的に 15~20 m の水平距離内の個体を計数していることから (Ikeda and Uye, 2015; Baba *et al.*, 2015), 本調査では舷側から約 20 m までの海面範囲内で観察された個体を計数して、

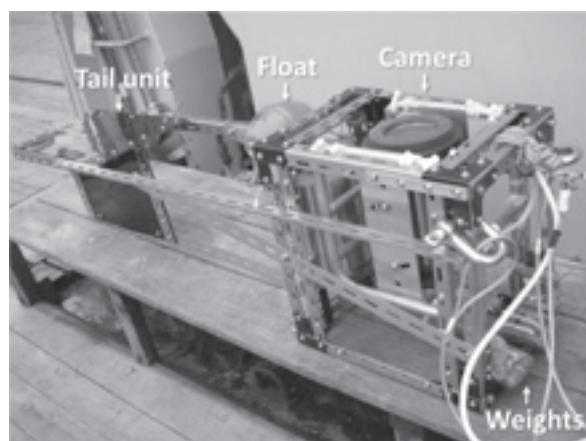


Fig. 8. TULCam that was used in the experiments (150 cm long \times 30 cm width \times 45 cm height). A plastic float and lead weights were installed in the stainless-steel frame of TULCam for keeping the visual axis vertical.

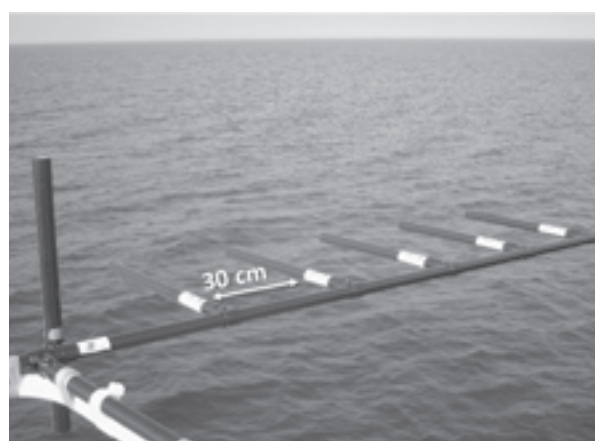


Fig. 9. A scale for measuring horizontal distance from observer's eye point to jellyfish on the sea surface. This scale was set up on the upper deck of a research ship, and be used at line transect survey by visual observation.

TULCam で観察した個体数と比較した。

3.2.6 複数手法間の傘径計測結果の比較

計測した値の妥当性を検証するために、本実験と同時期にほぼ同じ海域で実施した (Fig. 7), 表中層トロール網 (ニチモウ社製 LC-10net, 網口: 10 m × 10 m) による採集により得られたエチゼンクラゲの傘径と、本実験の計測値を比較した。表中層トロール網は深度約 80 m から海面までを傾斜曳方式で曳網して、2007 年 7 月 20 日に 1 回と、2008 年 7 月 21 日から 8 月 5 日までに 8 回の操業で採集されたクラゲ類の傘径を計測した。傘部の破損や作業時間の都合で傘径を直接計測できなかったエチゼンクラゲは重量と個体数を計測して、以下の Zhang らが求めた関係式 (Zhang *et al.*, 2012) より傘径推定値を導いた。

$$B_w = 0.0837 B_d^{2.7608} \quad (7)$$

ここで、 B_w : 体重 (kg), B_d : 傘径 (m) である。

3.3 結果

3.3.1 TULCam の曳航および観察性能の評価

2007 年の実験で、フレームの上部に浮きを、下部に計 8 ~ 16 kg の鉛製の錘を付加することで、安定した曳航ができることを確認した。TULCam の深度は、

曳航するワイヤーの長さを約 150 m に設定した時に、対水速力を平均約 7 ノット (最大 8.4 ノット) にすることでほぼ 20 m に、対水速力を平均約 5 ノット (最大 5.7 ノット) にすることでほぼ 30 m に保ちながら曳航できた (Fig. 10, Fig. 11)。映像と傾斜角センサの計測結果から、TULCam の姿勢角については、ピッチ角は 0° 付近で安定し、ロール角は対水速力 7 ノットの場合、平均はほぼ 0° 、揺れ幅は最大で $\pm 15^\circ$ の範囲であった (Fig. 12)。深度 20 m から撮影された映像では、海面まで見渡せる良好な視程の中で、特徴的な半球状の傘部と大きな口腕部を有するエチゼンクラゲの形状が明瞭に視認できた (Fig. 13)。深度 30 m から撮影された映像では、海面がはっきりと確認できない場合もあったものの、浮遊する多くのクラゲ類が視認でき、深度 20 m から観察した場合と同様に個体毎にエチゼンクラゲと識別可能であった。

2008 年の実験では、ワイヤーの長さが 150 m で速力 10 ノット以上の曳航時に横方向の揺れが大きくなったものの、深度 15 m 程度までしか TULCam が沈降しなかったため、海面までの範囲で視程は保てた。また、ワイヤーの長さが 300 m の時に速力 3 ノット以下で航行すると、深度 100 m 以深で TULCam を曳航できた (Fig. 14, Fig. 15)。深度約 30 m 以深では海面までの視程を常時確保することができなかったものの、Fig. 16 のように傘径約 20 cm のユウレイクラゲを観察することができた。さらに深度約 80 m 以深においても、ユウレイクラゲを個体毎に視認することが可能であった (Fig. 14, Fig. 15)。

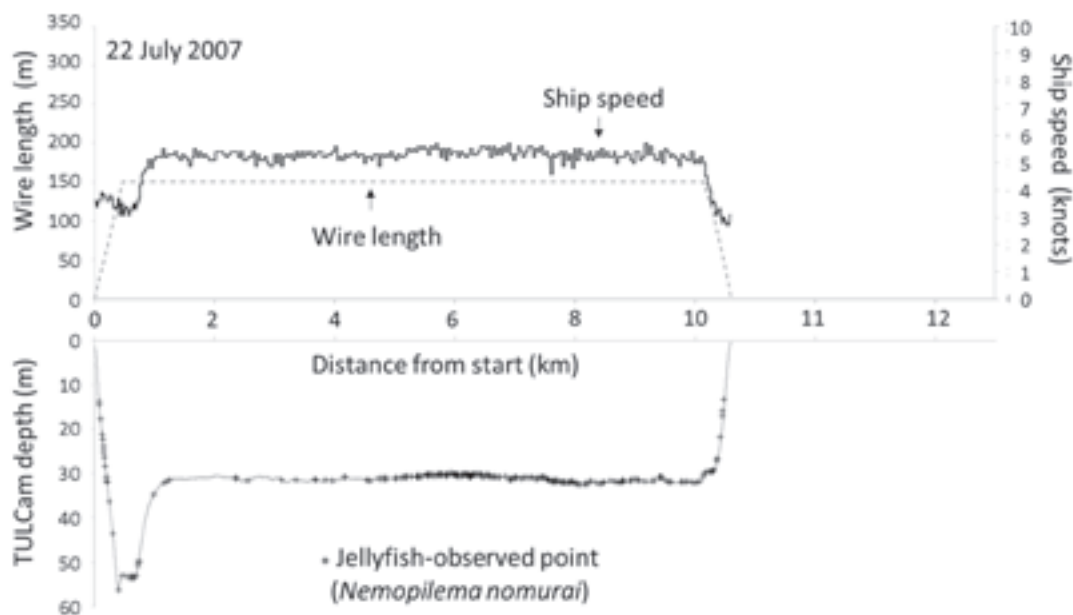


Fig. 10. Wire length, ship speed and TULCam depth in 22th July 2007 experiment. Small crosses plotted on the depth line indicate jellyfish-observed points.

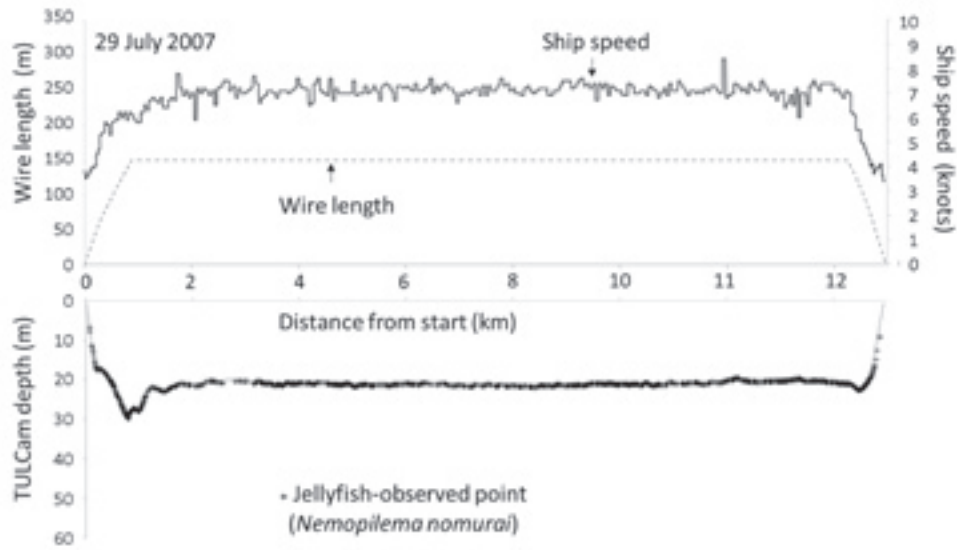


Fig. 11. Wire length, ship speed and TULCam depth in 29th July 2007 experiment. *Small crosses* plotted on the depth line indicate jellyfish-observed points.

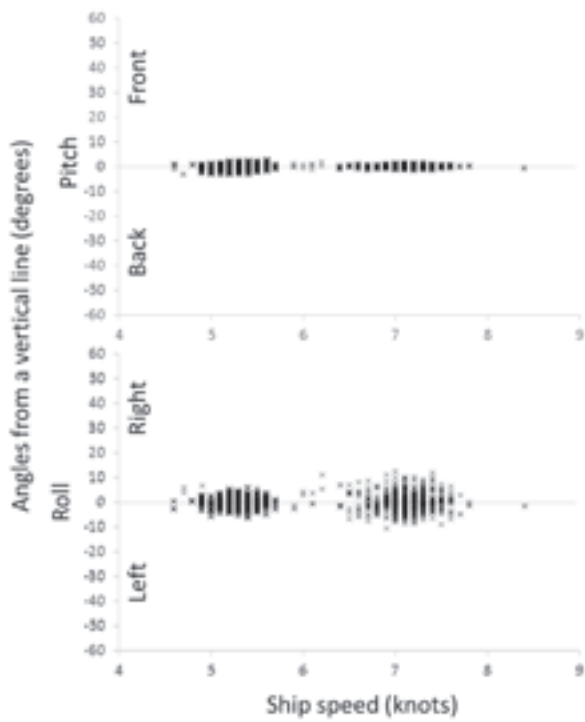


Fig. 12. Pitch and roll angles of TULCam plotted versus ship speed in experiments of July 2007.



Fig. 13. An example picture of *N. nomurai* observed by TULCam at the depth of approximately 20 m. The white dots above the jellyfishes on the picture are the sunshine-glare on the sea surface. Arrow direction indicates towing direction of TULCam.

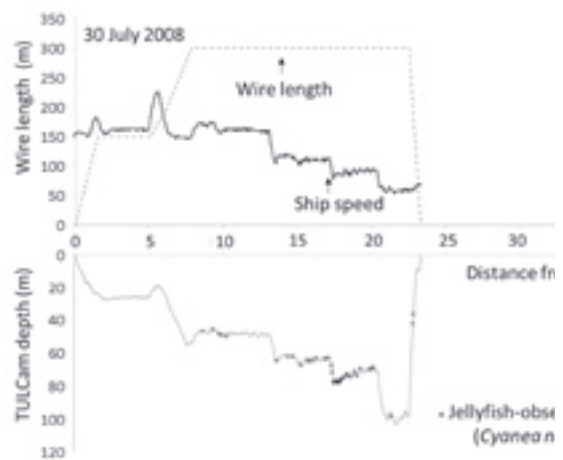


Fig. 14. Wire length, ship speed and TULCam depth in 30th July 2008 experiment. *Small crosses* plotted on the depth line indicate jellyfish-observed points.

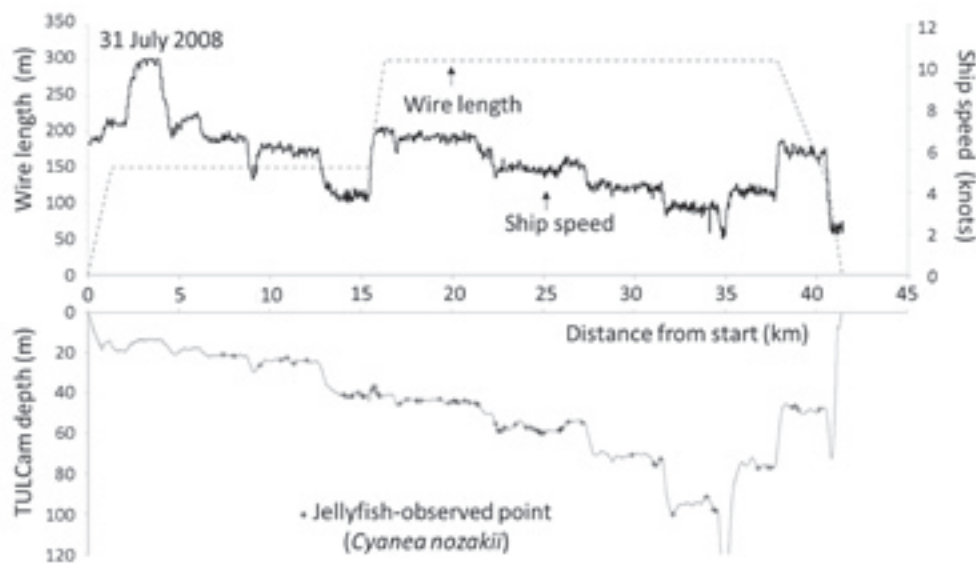


Fig. 15. Wire length, ship speed and TULCam depth in 31th July 2008 experiment. Small crosses plotted on the depth line indicate jellyfish-observed points.



Fig. 16. An example picture of *Cyanea nozakii* observed by TULCam at the depth of approximately 50 m.

3.3.2 TULCam と目視観察の比較

TULCam の曳航で観察した体積と目視観察を行った面積、およびそれぞれの観察で計数されたクラゲ類の個体数と密度を Table 3 に示す。2007 年 7 月 22 日の実験では、平均深度約 30 m に位置した TULCam から海面までのすべての範囲を視認できていなかった区間があったため、TULCam から 20 m 上方までのみが見通せる有効な視程と仮定した。深度約 30 m で TULCam を 55 分間で約 9 km 曳航した時の観察体積は約 $2.6 \times 10^6 \text{ m}^3$ となった。この間に TULCam で観察されたエチゼンクラゲは 251 個体であり、個体数体積密度は $113 \text{ 個体} / 10^6 \text{ m}^3$ となった。同時に船上から目視で観察されたエチゼンクラゲの個体数は TULCam と比べて $1/3$ 以下の 74 個体であり、個体数面積密度は $4 \text{ 個体} / 10^4 \text{ m}^2$ となった。

2007 年 7 月 29 日の実験では、平均深度約 20 m に位置する TULCam から海面までを全観察区間で視認できており、深度約 20 m で TULCam を 1 時間で約 13 km 曳航した時の観察体積は約 $3.6 \times 10^6 \text{ m}^3$ となった。この間に TULCam で観察されたエチゼンクラゲ

Table 3. Counted numbers and population density of jellyfish, which were observed by TULCam and visual observations

Date	TULCam observation								On-board visual observation		
	Camera depth (m)	Time duration (min)	Distance (m)	Volume (m ³)	Number of jellyfish		Volume density (inds/10 ⁶ m ³)	Area (m ²)	Number of jellyfish		Area density (inds/10 ⁴ m ²)
					<i>N. nomurai</i>	<i>C. nozakii</i>			<i>N. nomurai</i>	<i>C. nozakii</i>	
22-Jul 2007	30	55	8,886	2,220,932	251	0	113	177,711	74	0	4
29-Jul 2007	20	60	18,294	3,562,041	1964	0	551	295,027	194	0	7
30-Jul 2008	0-100	182	23,365	5,598,022	0	46	8.2	467,305	0	0	0
31-Jul 2008	0-100	265	41,409	9,740,979	0	67	6.9	828,192	0	0	0

は1964個体であり、個体数体積密度は551個体/10⁶m³となった。この観測ではTULCamの曳航深度から海面までの視程を約20mで一定に保てたことから、得られた個体数体積密度の値をTULCamの視程20mで乗じた値を観測域の平均個体数面積密度とみなせる。TULCamによる平均個体数面積密度は110個体/104m²となった。同時に船上から目視で観察されたエチゼンクラゲの個体数は、TULCamと比較して1/10以下の194個体であった。目視による個体数面積密度は7個体/104m²となり、TULCamで求めた個体数面積密度の1/15以下であった。

2008年7月の実験では、ほとんどの区間において海面が視認できない深度でTULCamを曳航したため、TULCamから20m上方までのみを有効な視程と仮定した。2008年7月30日にTULCamを約3時間で約23km曳航した時の観察体積は、約5.6×10⁶m³となった。この間にTULCamで観察されたユウレイクラゲは46個体であり、個体数体積密度は8.2個体/106m³となった。2008年7月31日にTULCamを約4時間で約41km曳航した時の観察体積は、約9.7×10⁶m³となった。この間にTULCamで観察されたユウレイクラゲは67個体であり、個体数体積密度は6.9個体/106m³となった。すべてのユウレイクラゲはTULCamを深度20m以深で曳航している時に観察された(Fig. 14, Fig. 15)。TULCamの曳航中に船上から目視でユウレイクラゲはまったく観察されなかった。

3.3.3 計測されたクラゲ類の深度分布

2007年にTULCamで観察されたエチゼンクラゲの個体数は約2000個体と非常に多くなったので、標本試料として、7月22日に記録された映像から任意に抽出した連続10分間に観察された62個体と、7月29日に記録された映像から任意に抽出した連続2分間

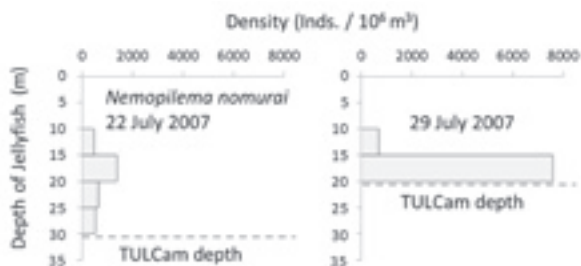


Fig. 17. Vertical distribution of depth of *N. nomurai* estimated by TULCam surveys of 2007. Left: 15:40 to 15:50 22th July ($N = 62$). Right: 15:00 to 15:02 29th July ($N = 56$)

に観察された56個体のみを解析した。2008年の実験では、7月31日にTULCamで観察された映像が船上の録画機の不具合により記録できなかったため、7月30日の結果のみを解析した。2007年に計測されたエチゼンクラゲの深度分布をFig. 17に示す。エチゼンクラゲは深度10m以浅に分布せず、この観測区間においてエチゼンクラゲは船上から目視でも観察されなかった。2008年に計測されたユウレイクラゲの深度分布をFig. 18に示す。TULCamの曳航深度が約60~80mと比較的深い場合でも約20mの視程内でクラゲが観察できており、特に深度40~60mに多くの個体が分布していたことがわかった。

3.3.4 計測されたクラゲ類の傘径

深度推定と同じく、標本試料として2007年7月22日の62個体と7月29日の56個体、および2008年7月30日の記録映像のみを解析した。2007年に計測されたエチゼンクラゲの傘径組成をFig. 19に示す。傘径の平均値は7月22日に50.2cm (S.D. = 14.9cm), 7月29日に53.3cm (S.D. = 13.0cm)となった。比較対象として7月20日に実施した表中層トロール網では212個体のエチゼンクラゲが採集されたものの、傘部が破損していた個体が多かったうえに作業時間が限られていたために、実際に傘径を直接計測できた個体は3個体のみであった。傘径の平均値は51.7cm (S.D. = 22.4cm)となり、TULCamで計測された傘径の平均値とほとんど差はなかった。残りの全個体の平均重量から(7)式により傘径推定値を導いたところ44

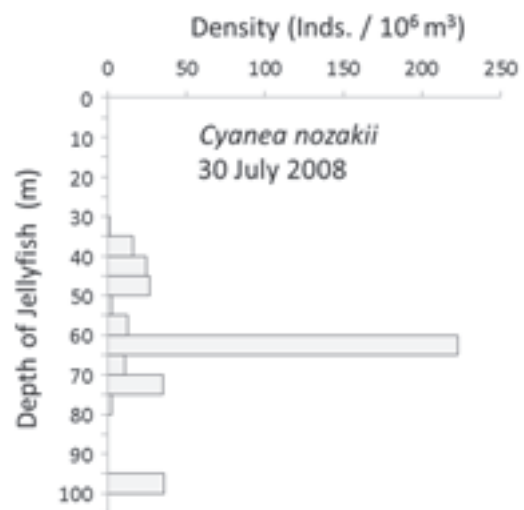


Fig. 18. Vertical distribution of depth of *C. nozakii* estimated by TULCam survey on 30th July 2008 ($N = 46$).

cm となり、TULCam で計測された傘径の平均値より若干小さかったものの、有意差は認められなかった (t -test, $P > 0.1$)。

2008 年に TULCam で計測されたユウレイクラゲのサイズ組成を Fig. 20 に示す。ユウレイクラゲの外見上の大きさと体各部位の大きさの関係については知見がなく、傘径を導くことができなかつたため、画面上で外見上の傘部の最大径を計測し、標本の傘径と比較した。傘部の最大径の平均値は 18.7 cm (S.D. = 7.1 cm, $N = 46$) であり、エチゼンクラゲより有意に小さかった (t -test, $P < 0.05$)。同時期に表中層トロール網で採集されたユウレイクラゲ全個体の傘径の平均値は 22.1 cm (S.D. = 7.1, $N = 25$) となり (Fig. 20), TULCam で計測されたユウレイクラゲの傘部の最大径の平均値よりも若干大きかったものの、有意差は認められなかった (t -test, $P > 0.05$)。

3.4 考 察

3.4.1 TULCam による分布調査の適用範囲

本研究で実験海域とした対馬海峡は、対馬暖流により日本海に輸送されるエチゼンクラゲが最初に確認される重要な海域であり (本多, 2009; Baba *et al.*, 2015), 初夏に出現する個体はまだ成長しきっておらず比較的小型である。そのような小型の個体でも TULCam で視認することは十分可能であり、観察できた個体数が同時に目視で観察された個体数の約 3~10 倍、目視と個体数面積密度を比較できた場合に限り密度は約 15 倍となったように、TULCam では多くの個体を発見できた。また、船上からの目視観察で海面付近にまったくクラゲ類を発見できない場合にも、TULCam ではクラゲ類を観察できており、目視で観察できるエチゼンクラゲおよびユウレイクラゲの分布範囲および数量はかなり限定されていることが確認された。これは、クラゲ類が海面直下のみにいる

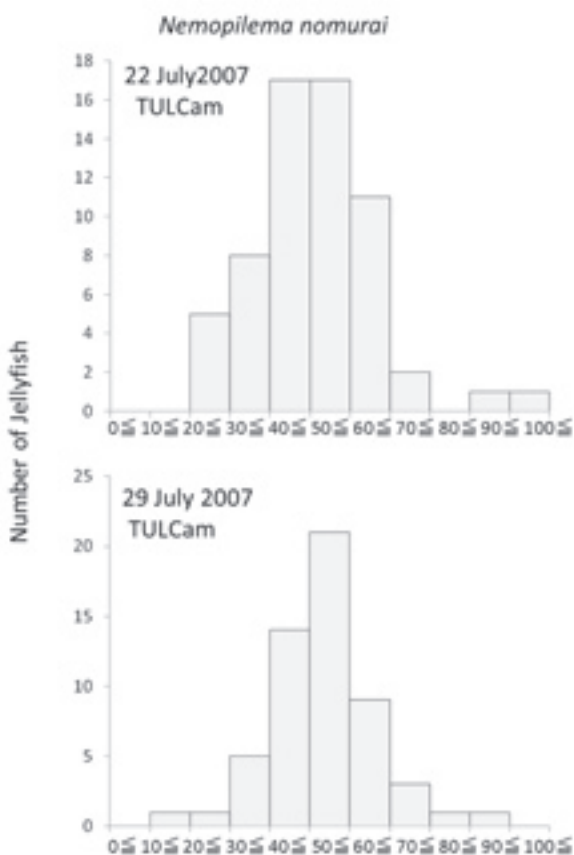


Fig. 19. Bell size composition of *N. nomurai*. Above: TULCam, 22th July 2007 (Mean; 50.2 cm, S.D. = 14.9 cm, $N = 62$). Middle: TULCam, 29th July 2007 (Mean; 53.3 cm, S.D. = 13.0 cm, $N = 56$)

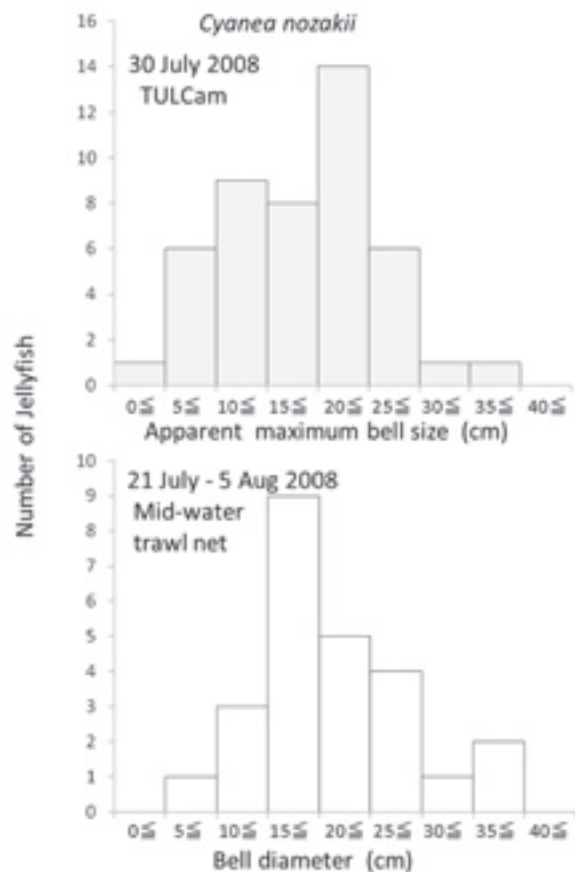


Fig. 20. Bell size composition of *C. nozakii*. Above: TULCam, 30th July 2008 (Mean; 18.7 cm, S.D. = 7.1 cm, $N = 46$). Below: Mid-water trawl net, 21th July to 5th August 2008 (Mean; 22.1 cm, S.D. = 7.1 cm, $N = 25$)

とは限らないという鉛直分布特性があることに加えて、TULCamによるクラゲ類の発見しやすさによるものと考えられる。このことから、TULCamによる調査手法は分布を定量化する用途のみならず、クラゲ類がその海域に出現しているかどうかを探索的に調べる用途にも適している。探索的な調査においては、より広い範囲を効率よく観察する必要があるため、実験結果より、TULCamでエチゼンクラゲの分布を調べる場合には深度約 20 m、速力 7 ノット程度で曳航することが最適と考えられる。なお、このような方法で比較的浅い水深帯だけを TULCam で調査する場合には、観察深度以深のクラゲ類の分布を把握するために中層トロール網（本多・渡部，2007b）や超音波手法（Bämstedt *et al.*, 2003；稲垣・豊川，1991；Hirose *et al.*, 2009；松裏ら，2014；本多，2007）による観測も併用することが望ましい。また、目視によるクラゲ類の観察も手軽であることから、TULCam と併用することが望ましい。この場合、TULCam では海面付近に分布するクラゲ類の個体数体積密度を把握できるため、今後は様々な条件下で TULCam と目視の観察結果を比較することで、目視によりクラゲ類を観察できている深度を推定して、定量的な目視調査ができるようになることも期待される。

個体が大型化すればより視認しやすくなるため、秋以降に日本海の各地に出現する成長したエチゼンクラゲの分布を調べる場合にも、TULCam による観察は十分に有効な調査方法だと考えられる。TULCam では海面が視程に入らない深度で曳航する場合でも個体までの距離を求められるので、TULCam の有効視程を限定して計算することで、実験結果（Table 3）のように比較的深い層でも個体数密度を定量的に求めることが可能である。また、本実験で TULCam により観察されたユウレイクラゲのほとんどが比較的小型の個体であった。これらは日本各地で大量出現して様々な被害を引き起こしているミズクラゲ *Aurelia sp.*（上，2005；上・上田，2004）と同様の傘径と考えられることから、TULCam による観察はミズクラゲの分布を調べる方法としても応用できる可能性がある。

3.4.2 傘径計測の精度

単眼カメラでありながら個体までの距離および傘径を推定できることも、TULCam による調査手法の長所である。本実験により TULCam で求めた傘径と実測値に若干の差は見られたものの有意差はなく、その差はそれぞれの計測値を傘径に換算する際の誤差範囲と考えられる。表中層トロール網により採集され

た個体重量より換算したエチゼンクラゲの推定傘径が TULCam で求めた傘径よりも若干小さかったことも、入網後に体の一部が崩壊して網から流出したために実際よりも軽い体重から過小に傘径が推定された可能性もある。実測されたユウレイクラゲの傘径が TULCam で求めた傘部の最大径よりも若干大きかったことは、平面上に傘部を広げて最大径を実測する傘径の方が実際に大きな値になるため、妥当な結果と考えられる。したがって、TULCam で求めるサイズと実際の大きさの間に大差はなく、個体群の体長組成を非接触で把握する方法として、TULCam による計測法は十分な精度を有するといえる。

3.4.3 TULCam の技術的課題と将来性

TULCam には、2007 年当時に発売された比較的安価な民生用ビデオカメラを内蔵して使用したが、明瞭にクラゲ類を判別可能であった。現在では、さらに高画質、高感度かつ高フレームレートの小型ビデオカメラや、高精細な大画面モニターが安価に入手できるようになっている。このような最新の機器を用いることによって、さらに個体の深度や傘径の推定精度を向上させることが可能である。また、実験では試験用の曳航フレームを制作して調整しながら用いたが、水中での振動を軽減できる形状の専用フレームを新たに開発できれば、より高速で安定した曳航も期待できる。適切な潜航板の付加等によって、高速曳航時でもより短いワイヤーで必要な深度まで TULCam を降ろすこともできるかもしれない。

また、TULCam では少なくとも透明度と同じ深度以上の視程でクラゲ類を観察でき、曇天時においても照明光を用いずに深度 80 m 以上においてクラゲ類を視認することが可能であった。このように上向き観察による視認のしやすさが確認できたため、将来的には水中グライダー等の無人観測機（Stephen, 2008）に上向きカメラを搭載してクラゲ類の分布を調査するなどの応用も期待される。またクラゲ類のみならず、表層に分布する浮魚類や漂流しているゴミ等の浮遊物の観察にも本手法を応用すれば定量的な分布調査ができる可能性がある。

2008 年の実験のように TULCam を有線式にすれば、目視のように船上で観察者が風雨に晒されることがなく船内のモニターで観察できることも、TULCam による観察方法の利点である。一方で、TULCam の投入および巻上時にケーブルを手作業で取り扱う際には労力を要している。本実験の後も、毎年初夏に対馬海峡で TULCam を用いたエチゼンクラゲの分布調査

が継続的に実施されており (Takao *et al.*, 2013), 調査結果は日本沿岸域への輸送予測に役立てられていた。ただし, 作業時の扱いやすさを優先して有線式で TULCam を曳航しない場合がほとんどであった。今後は専用の巻き出し装置を用意することや, 調査船に装備されたアーマードケーブル等を利用できるように改良することで, 利便性を高めることも大切である。

第4章 水中ビデオカメラを装着した表中層トロール網によるエチゼンクラゲの鉛直分布調査

4.1 緒言

第3章で解説した上向き曳航カメラによる分布調査方法は, 主に海面付近のクラゲ類の分布を調べることに適している。さらに深層のクラゲ類の分布を調べる方法としては, プラクトンネット等によりクラゲを採集する方法が一般的である (安田, 1975)。しかし, クラゲ類の体は脆弱であるため, 網の中で体が碎けて網目から抜けたり, 網目に詰まったりするため, 定量的な採集が困難である。さらに, エチゼンクラゲの体重は大きなもので 150~200 kg にもなるため (下村, 1959; 安田, 2003), 大量に入網した時に破網や漁労装置の破損を引き起こし, 揚網自体が不可能になる場合もあることから, ネット等でエチゼンクラゲを採集して分布を調べることは必ずしも有効な方法であるとはいえない。また, 遊泳するクラゲ類の深度を調べるために, 水中カメラを用いてクラゲ類を深度別に観察する方法も考えられるが, 深度により照度や濁度の異なる海域でカメラだけによる観察では観察可能な範囲を定量化することができず, 鉛直分布を正確に把握することは困難である。

そこで本研究では, クラゲ類が網内で保持されることで破網や目詰まりを起こすことが無いように, コッドエンドを常時開放した表中層トロール網に水中ビデオカメラを装着して, 網内を通過する個体を水中ビデオカメラの映像から計数する方法を考案した。この方法の有効性を, エチゼンクラゲが大量に出現した日本海沖合海域において実操業試験で確認するとともに, 本種の鉛直分布を調べた。

4.2 材料および方法

4.2.1 トロール網およびビデオカメラ

1) 調査に用いた表中層トロール網 実験には, 大型表中層トロール網 (ニチモウ社製 NST-99, 網口設計

寸法: 30 m × 30 m, 袖網の最大目合 15.2 m, コッドエンドの目合 100 mm) および, 小型表中層トロール網 (ニチモウ社製 LC-V, 網口設計寸法: 7 m × 7 m, 袖網の最大目合 0.6 m, コッドエンドの目合 28 mm) を用いた。水平方向の拡網装置としては, 大型表中層トロール網では複葉型オッターボード (面積 4.8 m²) を用い, 小型表中層トロール網では布製パラカイト (面積 1 m²) を用いた。どちらの表中層トロール網も, 網口から入網したエチゼンクラゲがコッドエンドから排出されるように, コッドエンドは閉じずに常時開放した。

2) 表中層トロール網に装着した水中ビデオカメラ 網内を通過するエチゼンクラゲの観察には, ステンレス鋼製の円筒筐体に小型デジタルビデオカメラ (ソニー社製 TRV-30) が内蔵された水中ビデオカメラパック (後藤アクアティックス社製, 直径 14 cm × 長さ 30 cm, 耐圧深度 100 m) を用いた。ビデオカメラには, 広角 0.45 倍のワイドコンバージョンレンズ (ソニー社製 VCL-0437) を装着して, ズームを最広角, フォーカスを無限遠に設定した。大型表中層トロール網では, 網口方向を観察するように, 水中ビデオカメラをコッドエンド後端部に設けた円形の鉄製フレーム (直径 2 m) の中央に前向きに取り付けた (Fig. 21)。小型表中層トロール網では, コッドエンド方向を観察するように, 水中ビデオカメラを網口のヘッドロープに取り付けた (Fig. 22)。また, エチゼンクラゲが観察された深度を把握するために, 大型表中層トロール網では水中ビデオカメラを取り付けた部分に深度記録計 (アレック電子社製 Compact-TD, 測定可能深度 200 m, 設定記録間隔 1 s) を取り付けて (Fig. 21), 網深度およびエチゼンクラゲが観察された深度

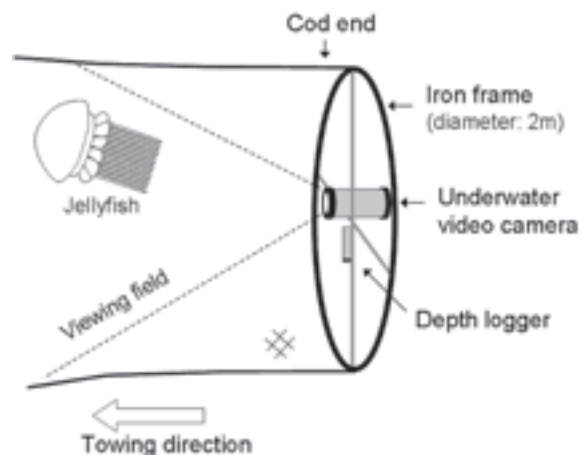


Fig. 21. Sectioned diagram of an underwater video camera and a depth logger mounted in NST-99 large trawl net.

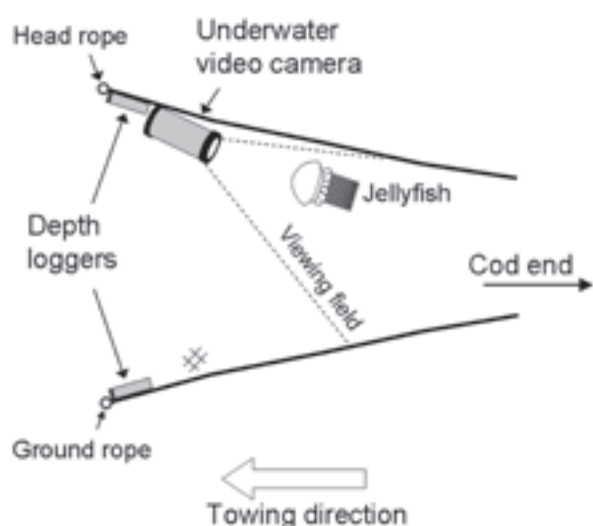


Fig. 22. Sectioned diagram of an underwater video camera and depth loggers mounted in LC-V small trawl net.

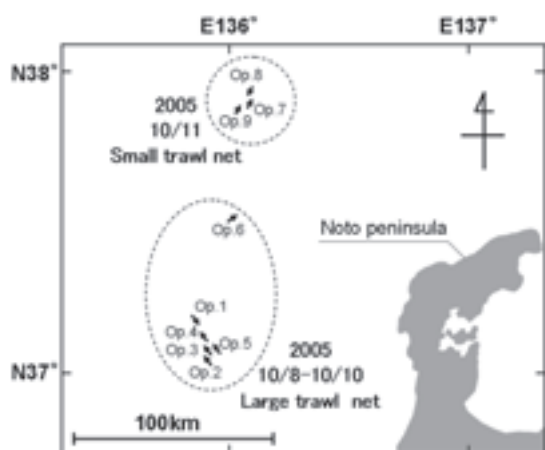


Fig. 23. Map showing the distribution survey of *N. nomurai*. Directions of arrows are towing direction.

とした。小型表中層トロール網では網口のヘッドロープ中央とグランドロープ中央に、それぞれ大型表中層トロール網の場合と同型の深度記録計を取り付けて (Fig. 22), それぞれの深度記録計で同時刻に得られた深度の平均値を網深度およびエチゼンクラゲが観察された深度とした。

4. 2. 2 実海域における評価試験

2005年10月8日から10月11日にかけて、エチゼンクラゲが多く出現していた能登半島西方約70~100 km沖、水深約1000 m以上の海域で (Fig. 23), 漁業調査船第七開洋丸を用いてエチゼンクラゲの鉛直分布調査を行った。調査期間中の天候は晴れまたは曇りで、海水の透明度は約15 mであった。曳網時は船底付近における対水速力を約4ノットで一定とし、ワープの長さを約100~400 mまでの範囲で適当に変えながら海表面付近から最大で深度約79 mまでの範囲を曳網した (Table 4)。曳網はすべて日中に実施し、大型表中層トロール網で6回、小型表中層トロール網で3回の曳網を行った。水中ビデオカメラで一回に録画できる時間は最大2時間であるので、一回あたりの曳網時間も2時間を越えないようにした。水中ビデオカメラで撮影された映像は揚網後に確認して、エチゼンクラゲが観察された時刻と深度記録計で得られた深度からエチゼンクラゲが分布していた深度を個体毎に求めた。

また、エチゼンクラゲが多く分布していた深度帯の海洋環境を把握するために、メモリ式STD (アレック電子社製 AST-100) を用いて、曳網海域付近の深度約200 mまでの水温と塩分を、調査期間中の朝夕1日2回、計8回観測した (Table 5)。

Table 4. Operation date, observation time, position, warp length and net depth of observation

Operation no.	Net type	Operation date (2005year)	Observation time	Operation position		Warp length (m)	Minimum net depth (m)	Maximum net depth (m)
				Latitude (N)	Longitude (E)			
Op.1	NST-99	October 8	12:56 ~ 13:56	37°-10.0°	135°-51.0°	200~500	14	78
Op.2	NST-99	October 8	14:53 ~ 15:33	37°-07.5°	135°-54.8°	200~350	14	29
Op.3	NST-99	October 9	8:26 ~ 10:02	37°-08.7°	135°-56.9°	100~400	13	45
Op.4	NST-99	October 9	11:22 ~ 12:58	37°-14.5°	135°-53.7°	200~450	21	67
Op.5	NST-99	October 9	13:43 ~ 15:24	37°-09.0°	135°-58.8°	200~400	11	43
Op.6	NST-99	October 10	8:20 ~ 9:46	37°-28.4°	136°-01.6°	200~400	12	36
Op.7	LC-V	October 11	11:21 ~ 11:40	37°-52.4°	136°-05.8°	100~250	3	79
Op.8	LC-V	October 11	13:33 ~ 14:56	37°-54.0°	136°-06.1°	100~250	4	43
Op.9	LC-V	October 11	15:21 ~ 16:03	37°-51.2°	136°-01.7°	100~250	4	47

Table 5. Date, time and positions of STD (Salinity, Temperature, Depth) observations

Observation no.	Date (2005year)	Time	Position	
			Latitude (N)	Longitude (E)
No.1	October 8	7:52	37°-07.2'	135°-54.0'
No.2	October 8	16:18	37°-10.6'	135°-52.4'
No.3	October 9	7:48	37°-07.9'	135°-57.5'
No.4	October 9	15:43	37°-15.6'	135°-54.9'
No.5	October 10	7:48	37°-27.5'	136°-01.4'
No.6	October 10	14:30	37°-31.5'	135°-59.1'
No.7	October 11	10:58	37°-57.8'	136°-05.6'
No.8	October 11	16:11	37°-53.9'	136°-03.2'

4.3 結果

4.3.1 観察されたエチゼンクラゲの映像

大型表中層トロール網と小型表中層トロール網のどちらの網においても、深度 70 m 以深でも自然光のまま網内の観察が可能であった。大型表中層トロール網の曳網では水中ビデオカメラを前向きに取り付けていたため、Op.4 で入網したエチゼンクラゲのうち 1 個体が水中ビデオカメラのレンズ部に引っ掛かって 1 時間以上にわたり観察が不可能であった一例を除き、Fig. 24 に示したようにいずれの観察においても網内の断面が常に観察でき、網内を通過するエチゼンクラゲを個体毎に観察可能な鮮明な映像が得られた。

大型表中層トロール網では計 419 分間の曳網で計 442 個体、小型表中層トロール網では計 146 分間の曳網で計 103 個体のエチゼンクラゲを観察できた。観察されたエチゼンクラゲの傘径は、映像上における網目合の大きさとの比較から、ほとんどの個体でおよそ 1 m 程度と推測した。

4.3.2 エチゼンクラゲの鉛直分布

それぞれの曳網毎に観察時刻と深度記録計の値からエチゼンクラゲがいた深度を個体毎に求め、深度 10 m 間隔の階級幅でエチゼンクラゲの観察個体数を整理した (Table 6)。大型表中層トロール網では網口の高さが約 30 m と大きく、深度 10 m 以浅のエチゼンクラゲの深度を判別できなかったため、深度 10 m 以浅の値を欠測とした。Op.4 では、エチゼンクラゲがカメラに引っ掛かって視認不可能であった深度 10 ~ 20 m が欠測となった。曳網毎にエチゼンクラゲの相対的な鉛直分布を把握するために、観察時間 1 分あたりの観察個体数を求めた (Fig. 25)。各曳網において最大網深度がそれぞれ異なり、深度 70 m 以深まで観測で

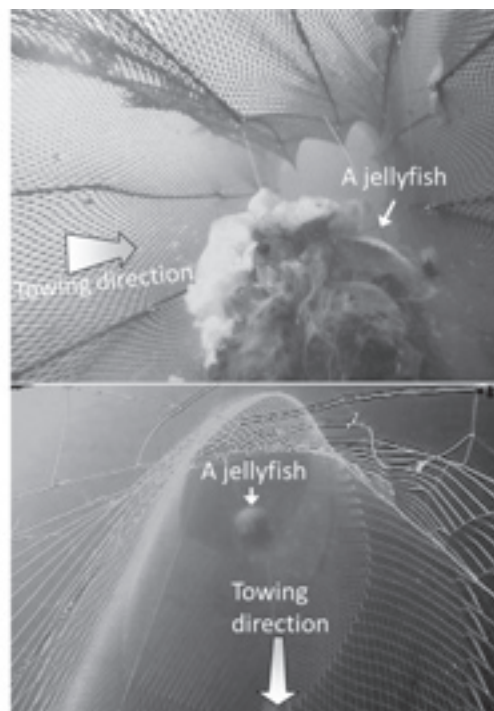


Fig. 24. Video image of *N. nomurai* passed through in the net. Above: NST-99 large trawl net. Below: LC-V small trawl net.

きた曳網は 2 回のみであったが、調査海域におけるほとんどの曳網において、エチゼンクラゲは特に 40 m より浅い深度帯に相対的に多く分布しており、深度 40 m より深い深度帯に分布する個体は少ないことがわかった。

4.3.3 エチゼンクラゲが分布した水温および塩分

STD 観測を行った全 8 観測点における水温と塩分の平均値を Fig. 26 に示した。いずれの観測点においても海面付近から深度約 40 m までの水温が約 21 ~ 22 °C、塩分は約 33.3 ~ 33.4 psu の範囲内でほぼ均一であった。一方、深度約 40 m 以深では深度の増加に伴い水温は低下し、塩分は深度約 80 m までは上昇しており、水温および塩分躍層が形成されていたことがわかった。このことから、ほとんどのエチゼンクラゲは、躍層より上層の高水温かつ低塩分の表層水域内に分布していたことが確認された。

4.4 考察

4.4.1 手法の有効性

本研究では、水中ビデオカメラと深度記録計を装着

Table 6. Observation depth, time and number of counted jellyfish observed by underwater video camera

Net type	Large trawl net (NST-99)						Small trawl net (LC-V)											
	Op. no.	Op.1		Op.2		Op.3		Op.4		Op.5		Op.6		Op.7		Op.8		Op.9
Net Depth (m)	Time (s)	Jellyfish	Time (s)	Jellyfish	Time (s)	Jellyfish	Time (s)	Jellyfish	Time (s)	Jellyfish	Time (s)	Jellyfish	Time (s)	Jellyfish	Time (s)	Jellyfish	Time (s)	Jellyfish
0~10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	49	1	1225	16	552	12
10~20	1263	63	1379	81	2248	54	0	0	4087	41	3557	74	147	2	1269	27	123	1
20~30	1196	4	1021	12	1873	47	508	19	166	1	1237	26	165	8	1366	22	1026	6
30~40	60	0	0	0	1451	5	182	2	1727	2	366	5	136	4	296	0	317	3
40~50	61	0	0	0	158	0	206	3	80	0	0	0	85	0	825	1	562	0
50~60	276	0	0	0	0	0	750	2	0	0	0	0	86	0	0	0	0	0
60~70	368	0	0	0	0	0	536	1	0	0	0	0	124	0	0	0	0	0
70~80	376	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	408	0	0	0	0	0
Total	3600	67	2400	93	5730	106	2182	27	6060	44	5160	105	1200	15	4981	66	2580	22

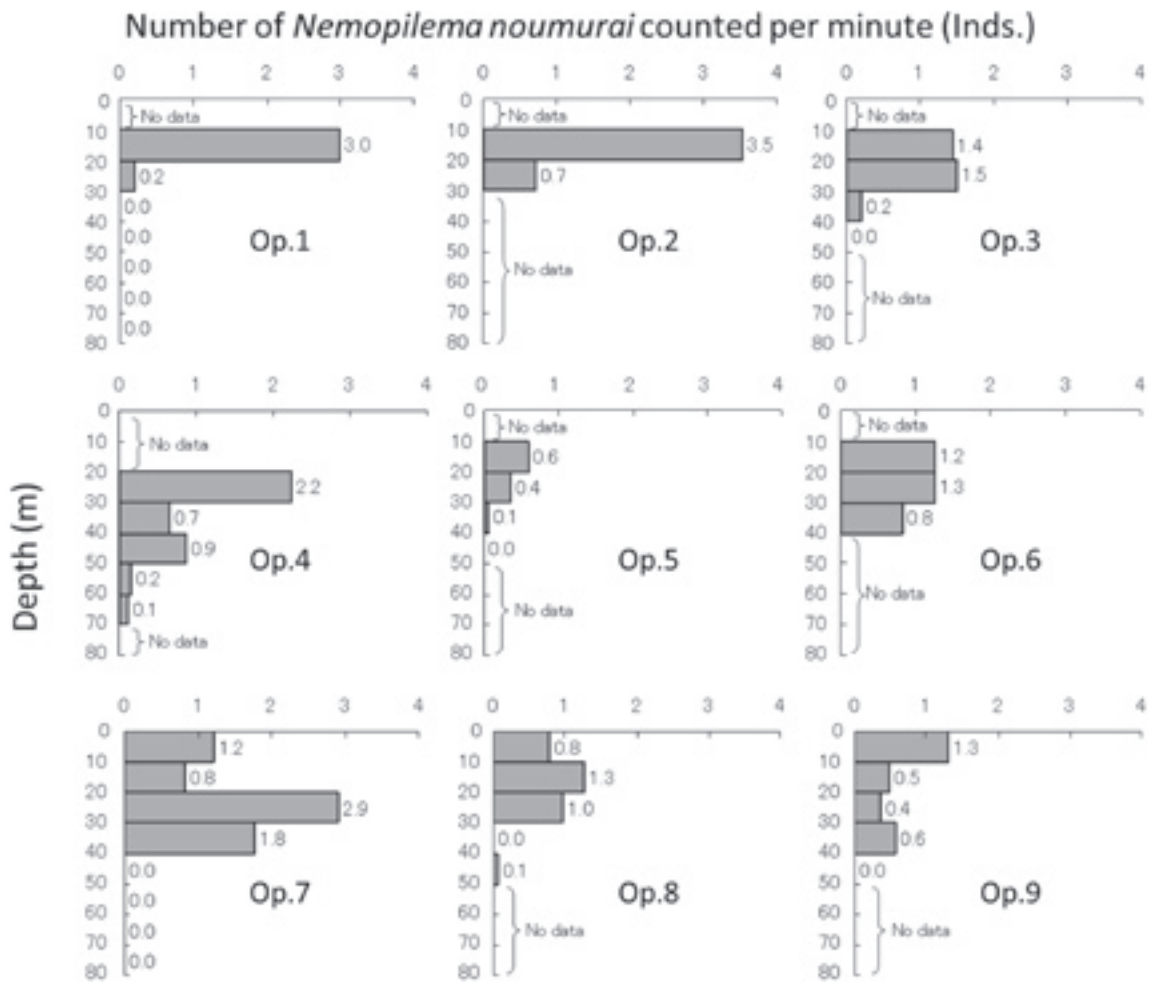


Fig. 25. Vertical distribution of *N. nomurai* observed with the underwater video camera attached to the NST-99 large trawl net and LC-V small trawl net.

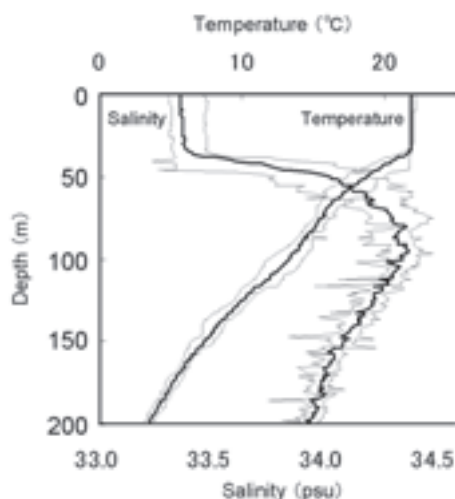


Fig. 26. Vertical distribution of water temperature and salinity of experimental area. Thick lines are mean value; thin lines are minimum and maximum value of No.1 to No.8 STD observations.

した表中層トロール網を用いてエチゼンクラゲの鉛直分布を個体毎に調べられることを実証した。第2章で述べたように、傘径1 m程度のエチゼンクラゲの遊泳速度は約0.2~0.3ノットと小さいことから(本多・松下, 2009), 速度約4ノットで曳網されるトロール網に対して、エチゼンクラゲが網口を回避する可能性はほとんどないと考える。ただし、水中ビデオカメラの観察方向が前向きであると、入網した個体が水中ビデオカメラのレンズ部に被さって視界を妨げる場合があったため、水中ビデオカメラの観察方向は後ろ向きに設定することが望ましい。また、観察方向を後ろ向きに設定しても、個体が引っ掛かることによって観察数に誤差が生じる可能性もあるので、できるだけクラゲ類が水中カメラに引っ掛かりにくくする工夫も必要と考えられる。

大型表中層トロール網は網口面積が比較的大きいことから、エチゼンクラゲが通過できないような小さい目合の網目を用いれば一度に観察できる個体数が多くなり、個体数密度が比較的低い海域において広い範囲で分布を調べられる利点がある。しかし、本実験で用いた漁具のように袖網の目合が大きければ、網目を通過してしまう個体が多くなるので、正確に入網個体数を計数することができず、個体数密度を定量的に調べることが困難である。また、大型表中層トロール網では海面から深度10 mまでのエチゼンクラゲが計数されていないが(Table 6), これは網口の高さが約30 mと大きいため、最も海面近くを曳網した時でも網口中心が深度10 mよりも深くなり、海面付近にいるエチゼンクラゲの深度を判別できなかったためであ

る。また、網口付近の目合はエチゼンクラゲの直径よりもはるかに大きかったため、入網した多くの個体はコッドエンドに運ばれる前に網目を通過しており、実際に水中ビデオカメラで観察された個体は、網口の中心部分で入網してそのままコッドエンドを通過した個体が大部分を占めたと推測される。大型表中層トロール網の単位時間あたりのエチゼンクラゲ観察数が、網口直径で1/4以下と小さい小型表中層トロール網の単位時間あたりのエチゼンクラゲ観察数と大差ないことから(Fig. 25), 入網した個体の多くが網目を通過していたと考えられる。ただし、有効な網口面積が小さくなったことで、今回の調査に限っては結果的にエチゼンクラゲの大まかな鉛直分布の把握が小型表中層トロール網と同様に可能であったと考える。

4.4.2 時間帯による鉛直分布の変化の把握

小型表中層トロール網であるLC-Vネットは、一回の曳網で観察できるエチゼンクラゲの個体数が少ないものの、網口の高さが約7 mと比較的小さいため、海面付近まで鉛直分布を詳細に求めることができた。また、この小型表中層トロール網では、時間帯毎に変化するエチゼンクラゲの深度分布を把握できた。Fig. 25によると、午前中1回目の曳網時(Op.7)には深度20~30 mで単位時間あたりの観察個体数が最も大きかった。しかし、午後になると最もエチゼンクラゲが多く観察された深度帯は徐々に上昇し(Op.8), 15:00以降の曳網では(Op.9), 深度0~10 mで単位時間あたり観察個体数が最も大きくなった。クラゲ類は日周鉛直移動を行う可能性があるため(安田, 2003; Moriarty *et al.*, 2012; Dupont *et al.*, 2009), このように時間帯によって変動するエチゼンクラゲの鉛直分布も、比較的小さな網口を有する小型表中層トロール網を用いると詳細に把握することができる。ただし、夜間に分布を調査する場合は、網内に照明光が必要となるので、音響調査手法などの他手法との併用が効果的と考えられる。

4.4.3 個体数密度の推定

2005年の調査で使用した小型表中層トロール網は、袖網の目合がエチゼンクラゲの大きさと比較して小さかったため、個体が網目を通過しなかったと仮定すれば、エチゼンクラゲの分布密度の推定が可能であった。小型表中層トロール網の網口形状を直径7 mの円形に近似すると、有効網口面積は約38.5 m²となる。曳網速度は4ノットで常に一定で、入網した個体をすべ

て計数できたとすると、最も多くエチゼンクラゲが観察された深度 10 ~ 20 m 層におけるエチゼンクラゲの分布密度は、1000 m³ 中に約 0.25 個体と推定できた。ただし、より正確な密度や、時空間的に広い範囲における水平分布を把握するためには、漁具形状ならびに漁具の採集効率の詳細な把握や、網口形状が一定である大型フレームトロール網等の採用についても検討すべき事項である。また、個体数密度が比較的低い場合や、曳網時間が短い場合は、大量入網による破網の懸念が低いので、コッドエンドを閉じた曳網により採集を行い、実際の入網個体数の確認や傘径計測等を行うことで調査の現実性を高めることも大切と考える。

4.4.4 曳網深度の検討

調査では、水温躍層より上層である深度約 40 m 以浅の高水温かつ低塩分の層で、特に多くのエチゼンクラゲが観察された。エチゼンクラゲは中国沿岸で発生し、対馬暖流により日本周辺海域に輸送される (Toyokawa *et al.*, 2012)。対馬暖流は主に日本海の表層付近を流れていることから (気象庁, 2015)、今回の調査で深度約 40 m 以浅で観測された比較的高水温かつ低塩分の海水は、中国沿岸より対馬海峡を経て日本海に流入した表層水であると推測する。したがって、今回調査をした能登半島西方海域に秋季に出現するエチゼンクラゲの多くは、深層より比較的高水温かつ低塩分の水塊に多く分布していたと考えられる。このため、この海域で秋季の日中にエチゼンクラゲの分布を詳細に調べるためには、エチゼンクラゲが通過できない目合の網目で構成され、網口の高さが比較的小さい小型表中層トロール網に水中ビデオカメラを装着して、少なくとも海面付近から深度 40 m 以深までの範囲内で曳網深度を変えながら観察する方法が適すると考える。ただし、海域や時季が今回の調査海域と異なれば海洋環境も異なるので、エチゼンクラゲの鉛直分布も今回の調査結果と異なる可能性がある。また、鉛直分布は夜間と日中とで異なる可能性もある。海域や時期、時間帯毎にエチゼンクラゲの正確な分布を調べるためには、曳網中の網口形状や袖網部分における個体入網率を詳細に把握すること、また、本手法により異なる調査船等で広域に調査が実施できるように、漁具や調査手法を標準化することも大切である。

4.4.5 鉛直分布調査への活用

本調査手法の実用化として、2006 年および 2007 年にエチゼンクラゲが日本海に大量出現した際に、本調

査手法を用いてエチゼンクラゲの鉛直分布を調べた。調査船は、2005 年の調査と同じく第七開洋丸を用いた。漁具はエチゼンクラゲ採集調査用に作成された表中層トロールネット (ニチモウ社製 LC-10 net, 網口: 10 m × 10 m, 身網の目合: 30 mm) を用いた。目合が十分小さく網目をエチゼンクラゲが通過することはない。一方、袖網部分は大目のロープで構成され、その部分で個体が捕捉されることはない。網口の上下に装着した深度計 (アレック電子社製 Compact-TD) により曳網中の網口が設計通りに開いていることを確認したうえで、身網の網口の形状を円形と近似して面積を 78.5 m² とし、曳網距離を積することで体積を求めたうえで、体積あたりの個体数密度を深度 10 m 毎に算出した。調査海域および日時情報と分布調査結果を Fig. 27 に示す。いずれの観測においてもエチゼンクラゲの分布深度を計測することができ、日中に複数回調査を実施することにより午前よりも午後の方が浅くなる鉛直分布の変化も把握できた。これらの結果は、後述する第 7 章において、エチゼンクラゲの鉛直分布と海洋環境の関係を検討するための解析に用いた。

第 5 章 電子標識を用いたエチゼンクラゲの遊泳行動調査

5.1 緒言

第 2 章で述べたスキューバ潜水によるエチゼンクラゲの直接観察では、最大深度約 45 m まで追跡したときに、エチゼンクラゲがさらに深く潜行していくことが確認された。ただし直接観察では追跡できる深度が限られ、それ以深および長期の個体の追跡は不可能である。第 4 章では、水中ビデオカメラを装着したトロール網により最大深度約 80 m までエチゼンクラゲの分布を調査したが、それ以深の分布は不明であった。また、日中のみの観測でも時間帯により鉛直分布が変動する傾向が確認され、エチゼンクラゲは日周鉛直移動をする可能性も示された。

エチゼンクラゲの行動特性については、不明な点が多かった。例えば、エチゼンクラゲの遊泳深度に関する知見はこれまでほとんど無かった。エチゼンクラゲの遊泳深度に関する情報は、エチゼンクラゲによる漁業被害軽減対策を検討するための基礎資料となる。例えば、エチゼンクラゲと水揚対象生物の遊泳深度や日周性が異なる場合には、時空間的な獲り分けをしたり、エチゼンクラゲが分布しやすい深度帯だけに防除対策を集中したりするなど、効果的な対策を講じることが可能となる。また、洋上駆除においては、効果的な操

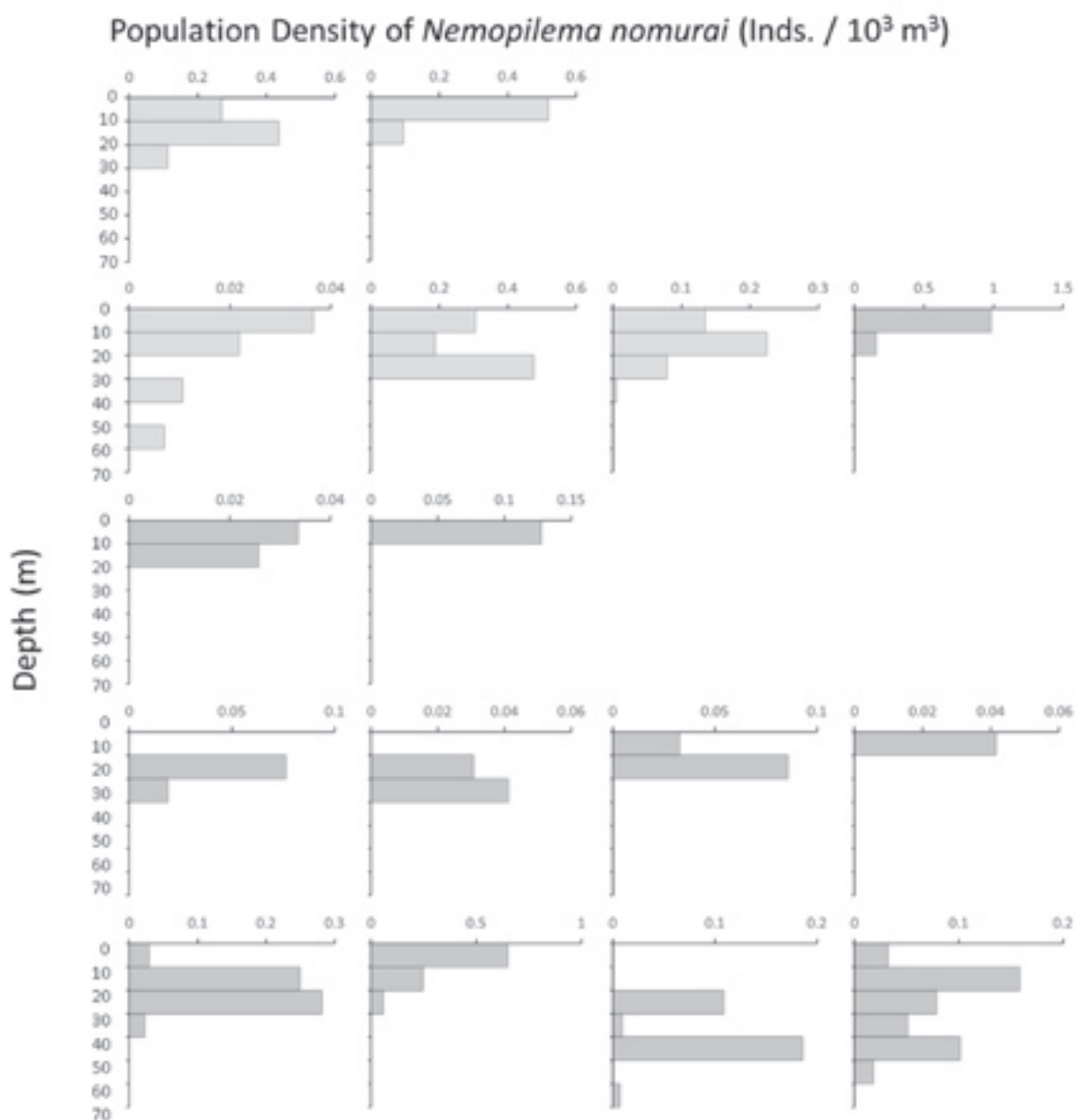


Fig. 27. Vertical distribution of population density of *N. nomurai* observed with the underwater video camera attached to the LC-10 trawl net in the Sea of Japan in 2006 to 2007.

業深度を決定するための情報として役立つ。さらには、第1章で述べたようにエチゼンクラゲの回遊経路や各地における出現時期を予測するために、様々な輸送予測モデル等の研究が進められており、この場合においてもエチゼンクラゲが最も分布する深度帯を把握できれば、その深度帯における海流の速度から、日本各地の漁場へエチゼンクラゲが到達する時期を予測することが可能になる。このように、エチゼンクラゲの遊泳深度を知ることは、エチゼンクラゲによる漁業被害の軽減や、エチゼンクラゲの輸送予測に役立つと考えられる。ただし、エチゼンクラゲのように大型のクラゲ類の行動を把握する手法はこれまでなかった。そこで

本章では、エチゼンクラゲの行動を個体毎に調べるための方法を考案し、主に鉛直移動特性に関して調べた。

5.2 材料および方法

5.2.1 遊泳深度の調査手法の検討

エチゼンクラゲの鉛直分布を調べる方法としては、第3章で解説した表中層トロール網と水中ビデオカメラを組み合わせることで大型のクラゲ類の鉛直分布を定量的に調べる方法があった(本多・渡部, 2007b)。しかし、その手法では集団としての分布を調べることは可

能であっても、個体の行動を連続的に観測することはできない。一方、近年は深度センサとデータ記録用メモリが内蔵されたデータロガーやアーカイバルタグといった小型の電子標識を、調査対象とする水中動物に装着して放流し、一定期間経過後に再び捕獲することでデータを回収して対象動物の遊泳深度を調べる手法が用いられていた(内藤, 1997; 南川, 2001)。しかし、エチゼンクラゲは水揚対象種ではないため、このような電子標識を再回収できる可能性は非常に低い。以上のことを考慮して、本調査ではデータ回収にエチゼンクラゲの再捕獲を必要としないポップアップアーカイバルタグ (Pop-up Archival transmitting Tag, 以下では PAT) および超音波発信器 (Ultrasonic pinger, 以下では Pinger) を電子標識としてエチゼンクラゲに装着することで、エチゼンクラゲの遊泳深度を調べた。

5.2.2 電子標識の仕様

PAT は、Microwave telemetry 社製 PTT-100 あるいは Wildlife computers 社製 Mk10-PAT を用いた。どちらの PAT も同様な形状をしており、長さ約 16 cm, 最大径約 4 cm の本体に約 16 cm のアンテナが付いている。重さは約 65 g である。PAT には深度、温度、照度センサが装備されており、これらのセンサにより水中で計測されたデータは、PAT に内蔵されたメモリに記録される。データの測定および記録の方式は各機種により異なるので、PTT-100 は 5 分間隔でデータが記録されるように設定し、Mk10-PAT は 1 分間隔で測定されたデータが 1 時間毎の頻度分布として記録されるように設定した。また、PAT に装備された照度センサに記録されたデータにより求められた日出没時刻からは、PAT の大まかな位置座標を推定することが可能である(経緯度の誤差: 約 1°)。

PAT はあらかじめ設定された時間を経過するか、測定される深度に変化がなくなるかした後に対象動物から切り離されて、メモリに蓄積されたデータをアルゴス衛星に送信する。したがって、対象動物の再捕獲および PAT の再回収は必要ない。ただし、PAT の電池残量や送信中の海況および気象状態により、送信されたデータのすべてがアルゴス衛星に受信されるとは限らない。アルゴス衛星とは、フランス航空宇宙センター (CNES)、米国海洋大気局 (NOAA)、宇宙航空研究開発機構 (JAXA) が中心となり運営しているデータ収集用の衛星である (CLS, 2008)。

Pinger は、VEMCO 社製 V13P (長さ 4 cm, 直径 1.3 cm, 重量 6 g) あるいは V16P (長さ 6 cm, 直径

1.6 cm, 重量 10 g) を用いた。Pinger には深度センサが装備されており (精度 0.5 m), 測定された深度データは超音波信号として発信され、その信号を受信器 (VEMCO 社製 VR28 システム) で受信しながら船で追跡することで対象動物の移動深度をリアルタイムに把握することができる。使用した Pinger の信号発信間隔は約 30 秒であり、PAT よりも短い間隔で深度を計測することが可能である。

5.2.3 電子標識の装着方法

PAT および Pinger を大型のクラゲ類に装着した前例はなかったので、最初にこれらの電子標識の装着方法を検討した。PAT は主にマグロ類やカジキ類などの大型魚類の行動を調べるために用いられており、対象魚類を釣獲して船上で体内に埋め込むか、鉗により突き刺して体表に装着することが一般的である(高橋・齊藤, 2003)。しかし、巨大なエチゼンクラゲを無傷のまま捕獲して船上まで持ち上げることは極めて困難である。また、エチゼンクラゲの体表面は魚類と比較して非常に柔らかいため、鉗などで突き刺して装着しても極めて外れやすい。そこで、スキューバ潜水により、水中を遊泳するエチゼンクラゲに電子標識を取り付けたプラスチック製バンド (以下ではバンド) をエチゼンクラゲに巻き付ける方法を考案した。バンドには工業用インシュロックタイ (HellermannTyton 社製 対候性スモールエンドレスタイ SEL-R1 幅 7.6 mm, およびロッキングヘッド SEL-H2) を用いた。エチゼンクラゲは触手に強い刺胞毒を有するため(本多, 2004; 本多・渡部, 2005), できるだけ水中で触手がダイバーに触れないようにする必要がある。そこで、市販のピックアップツールと塩化ビニール管を組み合わせることで製作した装着器 (長さ 60 cm) の先端にあらかじめバンドを取り付けて (Fig. 28), バンドの輪の中にエチゼンクラゲの傘部をくぐらせてから傘部の下に位置する肩板部と口腕部の間に巻き付ける方法で装着した (Fig. 29)。バンドは一度締め付けると緩まない構造となっている。エチゼンクラゲは肩板部と口腕部の間がくびれた形状をしているので、電子標識が付いたバンドを巻き付けても脱落しにくい。

5.2.4 エチゼンクラゲへの PAT および Pinger の装着

PAT および Pinger は、2004 ~ 2006 年の 9 ~ 12 月に、島根県浜田市沖から新潟県佐渡島沖までの海域で傘径 0.8 ~ 1.6 m (平均 1.2 m) のエチゼンクラゲの成体計 12 個体にスキューバ潜水で装着した。エチゼン

クラゲの傘径、PAT および Pinger を装着した年月日、位置および海域を **Table 7** に示す。ここでは、それぞれの電子標識およびそれを装着した個体を PAT1 ~ 10, Pinger1 ~ 2 として個体識別する。PAT がエチゼンクラゲから切り離されて浮上するまでの期間は、3 週間に設定した。PAT1 と PAT2 は船上から目視で海面付近において発見した個体であり、PAT3 ~ 10 および Pinger1 ~ 2 は船上からの目視が不可能であった深度約 15 ~ 35 m においてスキューバ潜水で発見した個体であった。個体への電子標識の装着に要した時間は、いずれの個体でも 5 分未満であった。なお、海水の比重よりも PAT の比重は小さく、Pinger の比重は

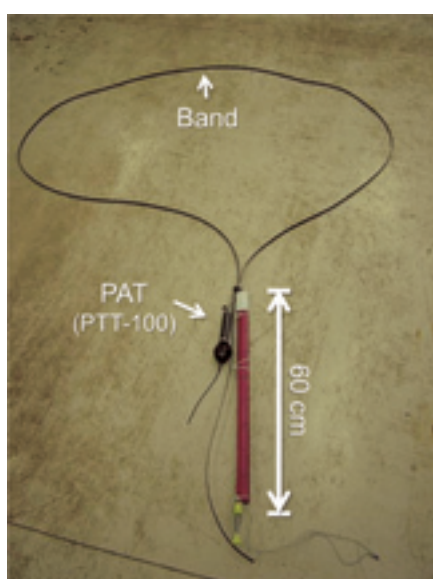


Fig. 28. Tool for attaching the pop-up archival transmitting tags (PATs) and pingers to the giant jellyfish *N. nomurai*.

大きいため、海中で中性浮力を保つよう若干の浮きやおもりを付加して比重を調整した。また、PAT および Pinger を装着した後、スキューバ潜水で約 5 ~ 20 分間かけてそれぞれの個体を追跡しながら遊泳行動を観察したところ、PAT や Pinger およびバンドがエチゼンクラゲの拍動を邪魔することはなく、正常な遊泳行動を妨げないことを確認した。

5. 2. 5 Pinger の追跡方法

Pinger1 はみずほ丸 (156 トン、日本海区水産研究所所属) を、Pinger2 は第七開洋丸を用いて追跡した。どちらの船舶も、右舷側の深度約 5 ~ 10 m に曳航用の受信機 (VR28 システム) を吊り下げ、受信機は通信ケーブルを介して船橋に設置したノート型 PC に接

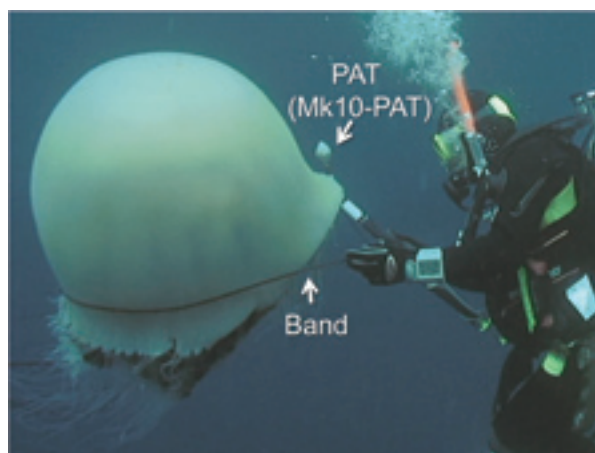


Fig. 29. Attachment of a PAT to a *N. nomurai* in the water.

Table 7. Tag identification, model type, bell diameter of the jellyfishes, deployment date, position and areas of the sea investigated

ID of tags	Model type	Bell diameter (m)	Deployed date		Position		Area of the Sea
			(year)	(month/day)	(N)	(E)	
PAT 1	PTT-100	0.8	2004	10/25	34.984	132.128	Off Hamada
PAT 3	PTT-100	1.4	2005	10/4	36.552	136.390	Off Kanazawa
PAT 4	PTT-100	1.0	2005	10/4	36.549	136.388	Off Kanazawa
PAT 5	PTT-100	1.5	2005	10/4	36.557	136.391	Off Kanazawa
PAT 6	PTT-100	1.3	2005	10/4	36.557	136.390	Off Kanazawa
PAT 7	Mk10-PAT	1.2	2006	9/15	36.098	132.903	Off Oki isle
PAT 8	Mk10-PAT	0.9	2006	9/15	36.106	132.909	Off Oki isle
PAT 9	Mk10-PAT	1.2	2006	9/15	36.106	132.909	Off Oki isle
PAT 10	Mk10-PAT	1.2	2006	12/1	38.272	138.527	Off Sado isle
Pinger1	V13P	1.6	2005	11/27	38.111	138.473	Off Sado isle
Pinger2	V16P	1.5	2006	9/22	36.191	133.155	Off Oki isle

続した。Pinger からの超音波信号を受信すると、PC のモニター上に Pinger の相対的な方向と深度が表示されるので、その方向に船舶を航行させることによりエチゼンクラゲを追跡しながら遊泳深度データを取得した。航行中は船舶に装備された ADCP (Acoustic Doppler Current Profiler) によりエチゼンクラゲが遊泳する深度の流向を観測しながら追跡した。また、追跡の直前と直後には、STD (アレック電子社製 AST-100) により水温および塩分の鉛直値を計測した。

5.3 結果

5.3.1 PAT データの回収率

アルゴス衛星による PAT データ回収率 (= 衛星のデータ受信量 / PAT のデータ測定量) は、海岸に漂着した PAT 本体から 100% のデータを回収できた PAT2 を除いては、12 ~ 84% であった (Table 8)。ほとんどの PAT において、欠測したデータが測定期間中の特定の時間帯に偏ることはなかったため、以後の解析でエチゼンクラゲの遊泳深度範囲を把握するためには十分なデータの量であった。

5.3.2 PAT の浮上位置と移動方向

今回の実験ではエチゼンクラゲの水平移動距離が比較的短かったため、移動中の位置座標を正確に推定できるほどの照度データは PAT に記録されなかった。ただし、アルゴス衛星の測位システムから (CLS, 2008), PAT が浮上した位置の推定が可能であった。

それぞれの PAT の浮上位置と移動方向を Fig. 30 に、深度データを記録できた期間を Table 8 に示した。PAT の装着位置と浮上位置の関係から、ほとんどの PAT 装着個体は海流に乗って北東方向に移動していたことが確認された。PAT3 のみ北西方向に移動しており、この移動距離は 21 日間で約 240 km であった。

5.3.3 Pinger の追跡時間および移動軌跡

Pinger1 を装着した個体は約 29 時間、Pinger2 を装着した個体は約 23 時間の連続した追跡を行った。それぞれの個体の水平移動軌跡を Fig. 31 に示した。いずれの個体の移動方向も、追跡中に記録された個体の遊泳層の流向とほぼ一致していた。

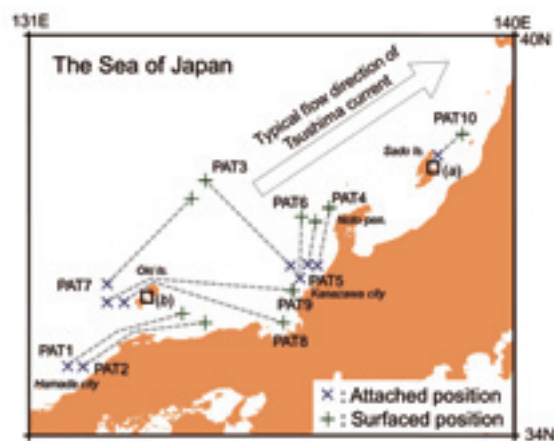


Fig. 30. Horizontal movements of the tagged *N. nomurai* as estimated by surfaced positions of PATs in the Sea of Japan. Squares: (a) and (b) on map are investigation areas for pingers.

Table 8. Retrieve rate of the data by the Argos satellites, observation terms, the maximum, minimum, mean value of swimming depths and ambient water temperatures

ID of tags	Data retrieve rate by Argos satellites (%)	Observation term (day)	Swimming depth (m)			Ambient water temperature (°C)		
			min.	mean	max.	min.	mean	max.
PAT 1	21	3	0	8	16	20.5	21.0	21.5
PAT 2	100	2	0	6	46	19.2	20.6	21.5
PAT 3	62	21	0	21	78	10.4	19.9	23.0
PAT 4	28	5	0	28	59	18.7	21.5	22.9
PAT 5	47	15	0	25	71	14.2	20.2	22.9
PAT 6	17	5	1	25	50	18.6	20.8	22.9
PAT 7	28	6	0	37	144	11.3	20.3	23.2
PAT 8	84	10	0	58	152	11.0	18.9	23.4
PAT 9	72	15	0	28	136	12.4	20.7	23.4
PAT 10	12	8	0	76	176	8.8	15.0	16.6
Pinger1	-	1	0	20	152	7.5	16.3	16.8
Pinger2	-	1	0	21	106	15.5	21.1	21.7

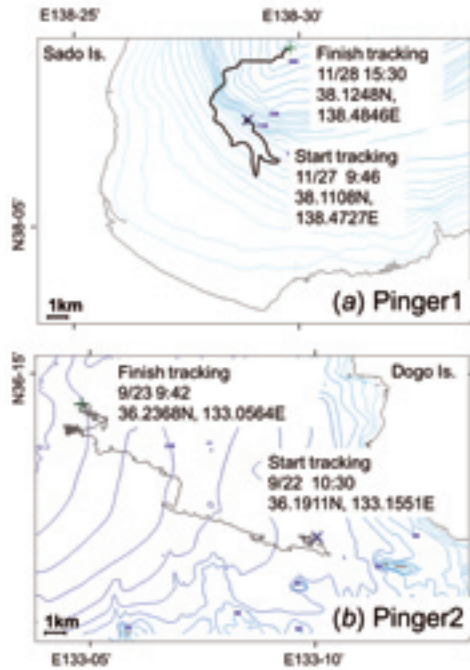


Fig. 31. Horizontal movements of *N. nomurai* as indicated by tracking the pingers. (a) Pinger1 (off Sado Island), (b) Pinger2 (off Oki Islands). Locations of the investigated areas are indicated on Fig. 5-3.

5.3.4 遊泳深度および遊泳時の水温

PAT および Pinger で観測されたそれぞれの個体の遊泳深度の時系列値を Fig. 32 および Fig. 33 に示した。各 PAT のデータ記録方式が異なったため、ここでは PAT1 ~ 6, Pinger1 ~ 2 は連続値を示し、PAT7 ~ 10 は1時間毎の平均値を示している。いずれの個体も鉛直移動を繰り返しながら遊泳することが確認された。特に、PAT3 はリズムカルな鉛直移動が記録されていた。いくつかの個体（特に PAT5, PAT9）は数日周期で浅い層と深い層の移動を繰り返した。

Pinger では、昼夜を問わず短時間に 100 m 以上の深度差の潜行と浮上を繰り返す活発な行動も確認された (Fig. 33)。それぞれの個体の遊泳深度の最大値、最小値、平均値、および遊泳深度の水温の最高値、最低値、平均値を Table 8 に示した。全個体の遊泳深度の頻度分布を平均した値を Fig. 34 に示した。エチゼンクラゲは深度 0 ~ 176 m の範囲を遊泳しており、全個体の遊泳深度の頻度は深度 40 m 以浅にいるときが 68% であった (Fig. 34)。各個体の遊泳深度の平均値は 6 ~ 76 m であり、12 個体中 10 個体は 40 m 以浅であった (Table 8)。各個体の分布水温範囲は 7.5 ~ 23.4 °C であり (Table 8)、95% 以上の頻度で水温 14

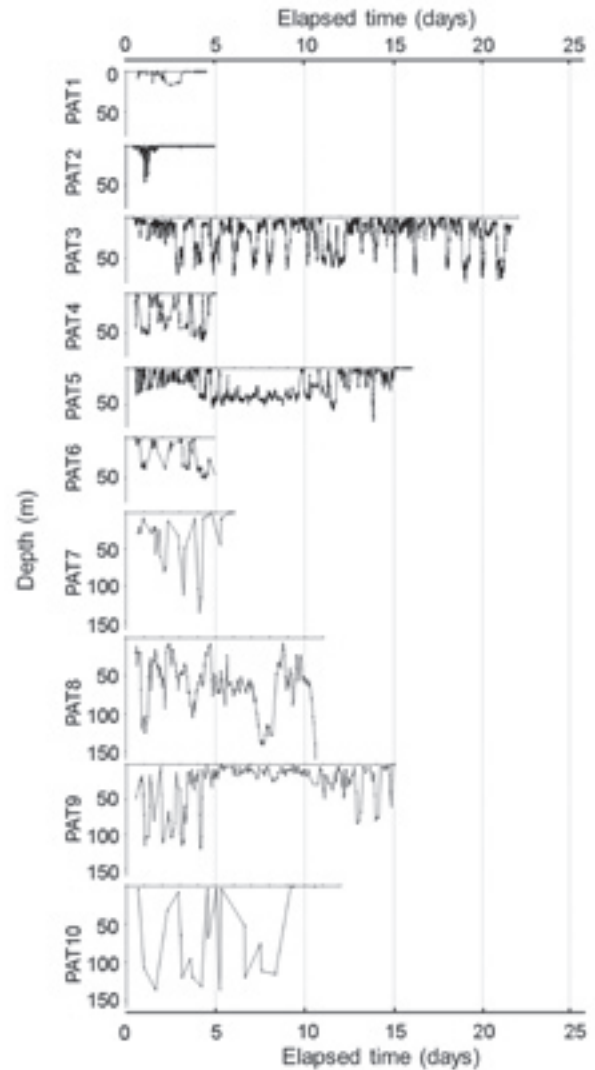


Fig. 32. Time-series data of swimming depths of *N. nomurai* investigated using PATs. The origin of the x-axis is 0 hour of the first date. The data of PAT1 to PAT6 were recorded at 5-min intervals, and the data of PAT7 to PAT10 were recorded at 1-h intervals.

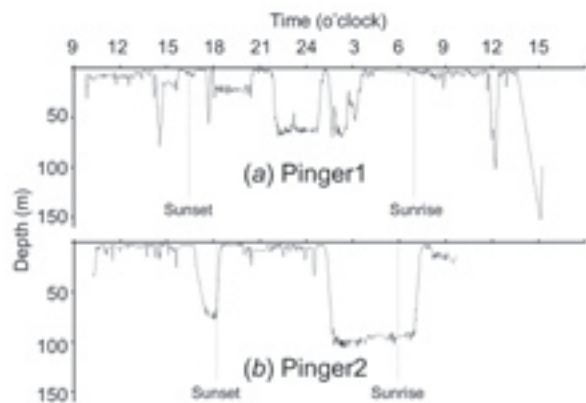


Fig. 33. Time-series data of swimming depths of *N. nomurai* investigated using pingers.

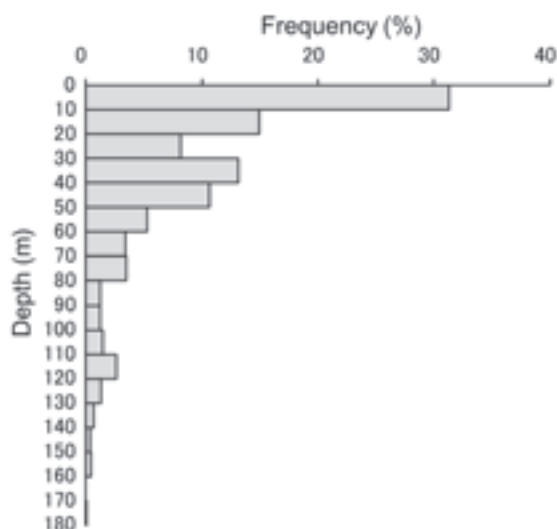


Fig. 34. Mean frequency of depths for all observed *N. nomurai*.

°C以上の海域に分布していた。

Fig. 35 に、PAT および Pinger で測定された全データから遊泳深度と水温の対応をプロットした。遊泳していた水温範囲には兩年でほとんど差がないものの、2006年に観測した個体は2004年と2005年に観測した個体と比較して深層まで潜行しており、すべての個体で遊泳深度の最大値は100 mを超えていた (Fig. 35, Table 8)。また、2005年の10月に金沢沖で観測されたPAT3~6よりも11月に佐渡沖で観測されたPinger1の方が、2006年の9月に隠岐沖で観測されたPAT7~9, Pinger2よりも12月に佐渡沖で観測されたPAT10の方が、より深層まで潜行していた (Fig. 35)。

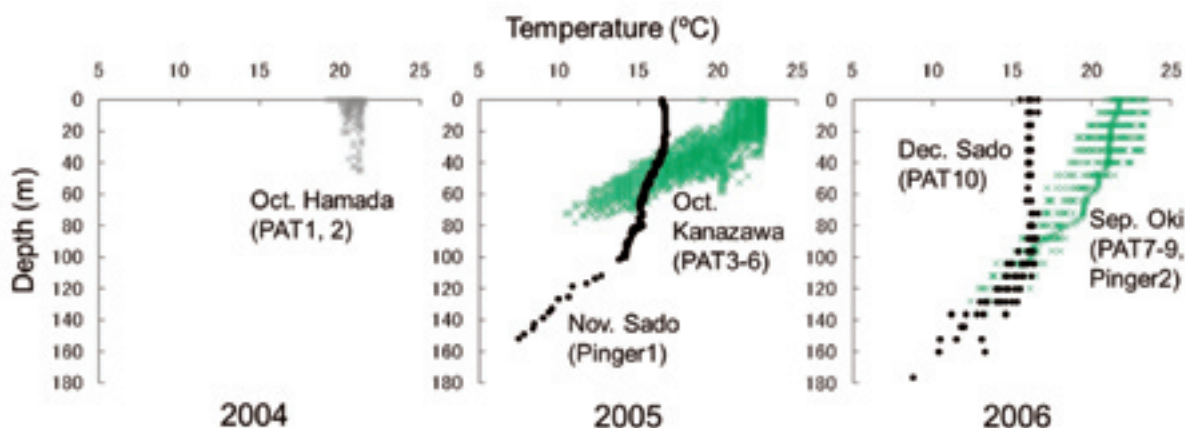


Fig. 35. The relationship between swimming depths and ambient water temperatures of *N. nomurai* as recorded by PATs and pingers.

5.3.5 遊泳深度の日周期性

Fig. 36 に、PAT および Pinger で測定されたデータから求めた遊泳深度の時間帯別頻度を個体毎に表した。グラフ中の円の大きさは、3時間毎の相対頻度を表す。PAT1では、遊泳深度に日周期性があるかどうかを明確に確認できなかったものの、その他のすべての個体の遊泳深度は、日中よりも夜間の方が深くなる傾向が確認された (Fig. 36)。特に、Fig. 35にてリズムカルな遊泳行動が記録されたPAT3では、明確な日周期性が確認された。また、時期や場所、個体の違いにより多少の差はあるものの、日中には午前より午後の方が浅くなり (PAT1,10, Pinger1以外)、夜間には午後よりも午前の方が深くなる (全個体) 傾向も確認された (Table 9)。

5.4 考察

5.4.1 調査手法に関する評価

エチゼンクラゲの行動をPAT等の電子標識によるバイオテレメトリー手法で観測する試みは過去になかった。今回の実験により、これらの電子標識がクラゲ類の行動観測に有効であることを確認した。ただし、ほとんどのPATは、設定した期日より前にエチゼンクラゲから外れて浮上した。この原因については特定できなかったものの、PATの脱落や装着個体の死亡が考えられる。短期的にはPATの装着により行動に影響を与えないことは装着直後の観察から確認できたものの、長期的には何らかの影響を与える可能性も考えられるため、装着方法ならびにPATのサイズにはまだ検討の余地がある。今後、より小型のPATが開

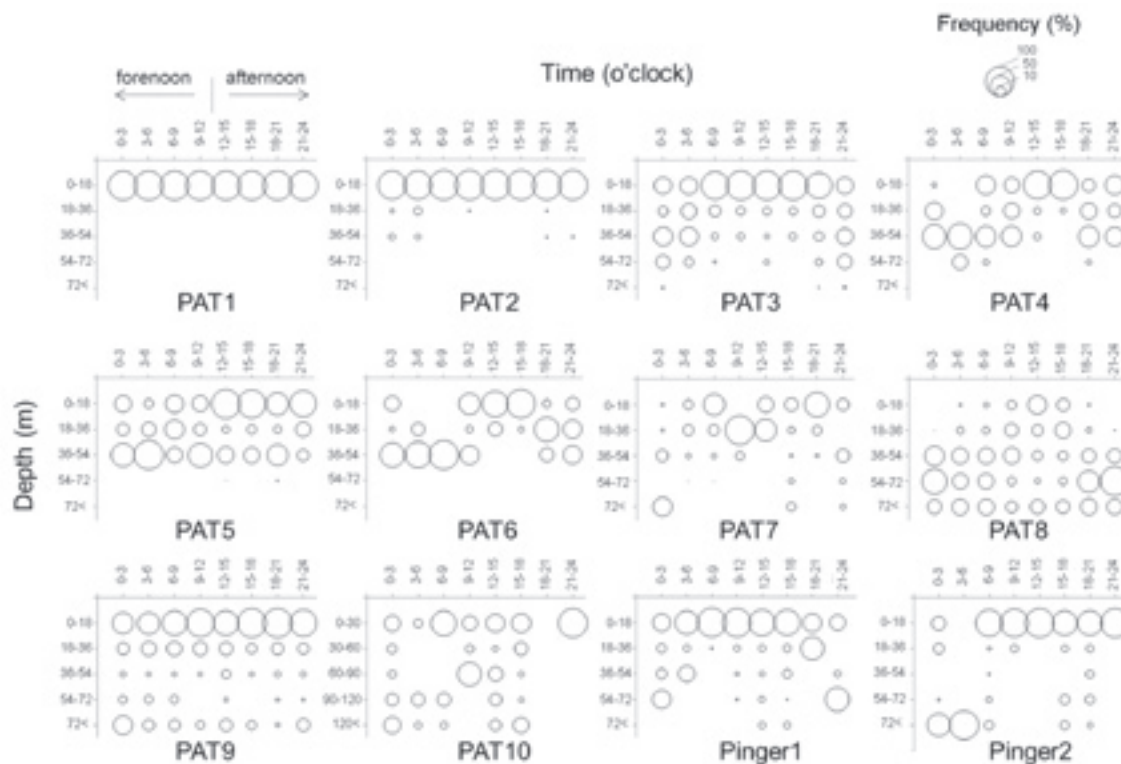


Fig. 36. Diurnal rhythms of swimming depths of *N. nomurai* analyzed using all of the data recorded by the PATs and pingers. Circles relative frequencies (as indicated by size of the circle) of the swimming depth at 3-h intervals during one 24-h (day) period.

Table 9. Mean swimming depths of *N. nomurai* according to time of the day or night

ID of tags	Mean swimming depth (m)					
	Daytime (sunrise to sunset)			Nighttime (sunset to sunrise)		
	All	A.M.	P.M.	All	P.M.	A.M.
PAT1	8	4	9	7	5	14
PAT2	3	3	2	12	5	19
PAT3	12	13	11	29	24	33
PAT4	19	30	8	39	31	45
PAT5	24	27	21	25	22	28
PAT6	23	28	10	29	25	34
PAT7	20	24	17	58	24	93
PAT8	56	56	55	66	62	70
PAT9	18	19	17	24	15	34
PAT10	54	37	71	67	8	82
Pinger1	10	7	17	29	28	30
Pinger2	15	17	11	24	9	76

発されればクラゲ類に与える影響や脱落率の軽減が期待できる。また、今回のPAT調査では、エチゼンクラゲの遊泳深度を把握するためには十分な量のデータがほぼ得られたものの、より詳細に連続的な行動を把握する場合を考えると、アルゴス衛星によるデータの受信率は決して高いものでなかった。データ受信率をより高めるためには、装置の小型化に加えて、電波出力およびバッテリー容量が強化されたPATの開発が

望まれる。

Pinger調査では海況の悪化や調査日程の制限により連続追跡時間は約1日間にとどまった。ただし、今回使用したPingerのバッテリーは約2週間の持続時間を有する。PingerはPATと比較しても機器自体のサイズが十分に小さいので、個体の行動に与える影響も少ない。したがって、海況や調査日程次第では、今回の実験よりも長期にわたってエチゼンクラゲを追跡

することも可能と考えられる。

5.4.2 水平移動および遊泳深度と海洋の鉛直構造の関係

今回観測したほとんどのエチゼンクラゲの遊泳深度の平均値は40 mより小さく、主に比較的高温の表層を遊泳していた。この結果は、第4章において表中層トロール網に装着した水中ビデオカメラにより調査した結果(本多・渡部, 2007b)とほぼ同様であった。日本海に出現するエチゼンクラゲは、主に中国沿岸海域で発生して(Toyokawa *et al.*, 2012)、対馬暖流系の表層水とともに対馬海峡から日本海に流入する。対馬海峡は周辺海域と比較して浅いため、流入する海水は主に日本海の表層付近を流れている(気象庁, 2015)。したがって、エチゼンクラゲが遊泳していた比較的高水温の表層水は、海流により中国または朝鮮半島沿岸から輸送された海水であったと考えられる。

PAT調査により、ほとんどのエチゼンクラゲは海流に乗って日本海を北東方向に移動することが確認された。しかしながら、ミズクラゲ *A. aurita* で知られているような、太陽の方向を基準に水平移動するような動き(Hamner *et al.*, 1994)は確認されなかった。唯一北西方向に移動したPAT3は、当時その海域に形成されていた冷水塊辺縁の北西向きの海流に取り込まれていたと推測される(Ocean surface water temperatures by data date in the Sea of Japan. Available at: <http://www.maizuru-jma.go.jp/>, accessed February 2006)。

また、秋から冬にかけてエチゼンクラゲが日本海を北上するにつれて、遊泳深度の範囲も徐々に大きくなる傾向があった。この理由として、エチゼンクラゲの分布する比較的温暖な表層水が日本海を北東に移動しながら、海面冷却と季節風による攪拌により徐々に鉛直方向に一樣に混合されるのに従い、海流とともに日本海を移動するエチゼンクラゲの遊泳深度範囲も同様に鉛直方向に広がっていったことが考えられる。一方で、成長に伴い遊泳能力が増加することでより深層まで潜行可能になる、もしくは冬に活力が弱まることで比重の大きいクラゲ類の体は沈降しやすくなり、結果として遊泳深度範囲が大きくなる、というように生態的な理由による仮説も可能性がある。

ただし、エチゼンクラゲが遊泳していた水温範囲には2006年と2005年でほとんど差がなかったにも関わらず、2006年の方が2005年よりも深層までエチゼンクラゲが潜行していた。この時の水温の鉛直分布を見ても、例えば水温約15 °Cの等温深度を比較する

と、2005年は水温約15 °Cの等温深度が約40 ~ 90 mであったのに対して、2006年は約100 ~ 130 mであり、2006年の水温の方が深層まで高かった(Fig. 35)。このことから、基本的にエチゼンクラゲの遊泳深度範囲は海洋の鉛直構造に依存している推測される。一方で、活発な個体は海面よりも10 °C以上水温が低い深度150 m以深までの往復移動をする個体もあった。このことから、エチゼンクラゲの鉛直分布は海洋の鉛直構造だけに制限される訳ではなく、能動的な行動も大きく影響すると考えられる。2004年の遊泳深度範囲が比較的小さかった理由は、2004年は日本海でのエチゼンクラゲ出現量が2005年および2006年よりも少なく(日本海区水産研究所大型クラゲ情報 web site: http://jsnfri.fra.affrc.go.jp/Kurage/kurage_top.html, accessed 2016-6-1), そのような状況下において海面付近で発見したPAT1とPAT2は、単に2005 ~ 2006年にPATを装着した個体よりも活力が弱かったためと推察される。

5.4.3 遊泳深度の日周期性

エチゼンクラゲの遊泳深度は基本的に日中よりも夜間の方が平均的に深くなり、日中は昼頃から夕方頃にかけて浅く、夜間は深夜から未明頃に深くなるという日周期性が確認された。第4章において表中層トロール網に装着した水中ビデオカメラで7月の対馬海峡と10月の能登半島沖で日中にエチゼンクラゲの群れの鉛直分布を調べた結果でも(本多・渡部, 2007b)、今回の調査と同様に分布の中心となる層が午前よりも午後になる傾向が確認されている。このように、7 ~ 12月までの期間に対馬海峡から佐渡沖までの海域において同様な日周期性が確認されたことから、日本海域においては季節や海域の違いにより鉛直分布の日周期性に大きな違いはないと推測される。

なお、PAT1の遊泳深度に明確な日周期性が確認できなかった理由としては、PAT1が比較的活力の弱い個体だったことと、得られたデータの量が日周期性の解析に十分ではなかったことが推察される。

エチゼンクラゲの鉛直移動には日周期性があることが確認されたものの、時間帯に関わらず深層までの潜行と浮上を頻繁に繰り返す場合も確認されたことから、単なる日周期性だけで遊泳パターンが決定されるわけではないと推察される。PAT5およびPAT9は、数日周期で遊泳深度が大きく変化していた。例えばエチゼンクラゲの近縁種である *Rhoilema esculentum* では、海況の変化に伴い遊泳深度が変化することが知られている(Borodin and Osipov, 2004)。エチゼンクラゲの場

合は、行動を制御している理由に関しては未解明であるので、今後の研究課題と考える。

また、本研究では、日本海域に出現する成体の行動に関する調査結果を報告した。しかし、日本海域に出現する以前の小型個体の遊泳深度に関しては未確認である。エチゼンクラゲの鉛直分布を全生活史において把握するためには、活発な成体だけではなく、発生海域における小型個体の行動についても把握する必要がある、さらに詳細な調査が望まれる。

第6章 水中音響カメラを用いたエチゼンクラゲの観察および鉛直分布調査

6.1 緒言

前章までにも述べてきたように、エチゼンクラゲなど有害なクラゲ類に関しては、大量出現による被害軽減対策を検討するための基礎的知見として、これらのクラゲ類の空間分布を詳細に把握する必要がある。クラゲ類の分布を調べる方法としては、手軽さや迅速さから目視観察による調査法が一般的であり、エチゼンクラゲに関しても調査船やフェリーを用いた目視観察によるモニタリング調査が多く実施されている (Ikeda and Uye, 2015; Baba *et al.*, 2015; Randriarilala *et al.*, 2014)。しかしながら、前述してきたように天候、海況、海面反射や観測者の視力の違いなどにより見え方に差が生じるうえ、視認が可能な深度も明確ではないため、観測結果の定量性に乏しい。さらに、エチゼンクラゲは活発な鉛直移動もすることから、観測時には海面付近のみに浮遊しているとも限らず、海面の目視観察だけで分布を正確に把握できない。そこで、第3章で解説した曳航式ビデオカメラによる定量的な観察方法が開発された (本多, 2015)。さらに深い中層にいるクラゲ類に関しては、ネットで採集することで個体数を計数して分布を調べる方法がある。しかし、広範囲に調査する場合は多大な労力を必要とする上、クラゲ類の大きさによっては網目に詰まることで採集の定量性が低くなり、大量に入網した時には破網のリスクも高まることで、連続的かつ定量的な調査ができない欠点がある。また、曳網深度範囲内の鉛直分布を把握できない。そこで、第4章で解説したように、コッドエンドを開放した中層トロール網内を通過する個体を水中ビデオカメラで観察することで分布を把握する方法が開発された (本多・渡部, 2007b)。ただし、曳航式ビデオカメラによる観察ならびに水中ビデオカメラで網内を観察する方法も、夜間や濁った海域での観察は困難である。第5章で解説した電子標識による追跡調査

で解明した通り (Honda *et al.*, 2009a), エチゼンクラゲは活発な鉛直移動を行い時間帯により遊泳深度が変化するため、日中のみならず夜間の分布を把握することが重要である。特に、日本海への流入口にあたる対馬海峡におけるエチゼンクラゲの鉛直分布を把握することは、その後の日本海各地への出現予測のために大変重要となる。初夏に対馬海峡で初見される個体はまだ平均傘径 50 cm 程度と比較的小型であり、個体に電子標識を装着して遊泳深度を調べる方法 (Honda *et al.*, 2009a) が困難と考えられるため、観察手法によるエチゼンクラゲの深度分布の把握が望ましい。

エチゼンクラゲは日本海において比較的透明度の高い海域にも多く生息するものの、光学的手法による夜間の調査は困難であるので、光環境に依存しない超音波を用いた観察手法が有効である。近年は水中の照度や透明度に関係なく超音波を用いて対象物を観察できる音響カメラと呼ばれる高周波のソナーが開発され (Belcher *et al.*, 2001), 魚類の計数 (Maxwell and Gove, 2004; 本多ら, 2010) や魚体長の計測 (Rose *et al.*, 2005; Phillips *et al.*, 2008; Honda *et al.*, 2008; Han *et al.*, 2009) などの手段として、水産分野の研究に利用され始めており、エチゼンクラゲの分布調査への適用も期待されていた (本多, 2007)。しかしながら、クラゲ類の様にほぼ水分で体が構成された生物を超音波で判別することは困難と考えられていた。そこで本章では、日本海に出現したエチゼンクラゲを対象として、音響カメラを用いて個体数密度および傘径を計測する手法を検討するとともに、対馬海峡周辺海域における鉛直分布調査の観測結果について報告する。

6.2 材料および方法

6.2.1 音響カメラによるエチゼンクラゲの判別

1) 水中音響カメラの仕様 本研究に用いた音響カメラは、Sound Metric corp. 製の DIDSON (Dual-frequency Identification SONAR, Standard type, 幅 20 cm × 高さ 17 cm × 奥行 30 cm) である (Fig. 37) (Sound Metrics corp. web site, <http://www.soundmetrics.com/Products/DIDSON-Sonars>, accessed 2016-6-1)。DIDSON は、機雷除去やテロ対策など港湾施設等における保安用途を目的として開発された機器であり、水中の照度や透明度に依存することなく対象物を観察できる特徴を持つ。使用する超音波は近距離 (< 14 m) 用の 1.8 MHz と遠距離 (< 40 m) 用の 1.1 MHz の周波数を使い分けることができ、1.1 MHz では幅 0.6° の超音波ビームを 48 本、1.8 MHz

では幅 0.3° の超音波ビームを水平に 96 本並列に送渡し、水平方向で 29° の視野角を有する。表示画像の解像度は横方向に 96 pixel, 奥行方向に 512 pixel であり、分解能は DIDSON からの距離 5 m で約 3 cm である。映像表示も 29° の扇形の画像として表される。この表示面に対し垂直方向の視野角は約 14° であるが、この方向に分解能はない。記録可能なフレームレートは最大で 21 fps である。また、光学カメラのように複数の音響レンズで超音波ビームの焦点を合わせて鮮明な画像を得られ、撮影された対象物の反射強度は、1 ~ 90 dB の範囲内において、1 dB 毎に映像上で階調の違いとして映像上に表示できる。映像は、データが出力されたモニター画面に扇形の平面上で表示され、画面上の任意の 2 点間の長さを計測することで、対象物の大きさや本体から容易に距離の計測ができる。観察可能な最大距離は周波数 1.1 MHz で約 40 m, 1.8 MHz で約 14 m である。音響レンズから約 1 m 以内の距離はノイズが多く観察ができない設計であるので、観察距離は約 1 ~ 40m の範囲内を任意の間隔で設定できる。同じ周波数でも、観察する距離の範囲を小さく設定した方が相対的に解像度は高くなり、より小さな物体を視認しやすくなる。DIDSON はノート型 PC および電源ユニットで構成される船上局とケーブルで接続することで、リアルタイムに映像を確認しながら記録や設定の変更が可能となる。通常はケーブルを介して船上局から本体に電源を供給し、データも船上局に記録するが、外付の水中バッテリーを直接本体に接続すれば、船上局と接続しなくても DIDSON 内部のメモリに映像データを記録することが可能である。

2) エチゼンクラゲの観察実験 まず、音響カメラでエチゼンクラゲの観察が可能かどうか実海域において確認実験を行った。実験は、2005 年 10 月 6 日 13 時から 19 時にかけて京都府宮津市沖 (N $35^\circ 38.28'$, E $135^\circ 16.96'$, 水深約 55 m) に漁業調査船第七開洋丸



Fig. 37. Acoustic camera "DIDSON".

を錨泊して行った。音響カメラは、船舶の観測機器用ウインチを用いて右舷側の深度約 2 m の海中から水平方向を向くように吊り下げた (Fig. 38)。観察方向の角度は、船首方向に対して 90° 横向きとした。実験では、音響カメラの観察範囲内を通過するエチゼンクラゲを船上から目視観察しながら、音響カメラに接続したノート型 PC の画面上で同時にエチゼンクラゲの映像を視認できるかどうかを調べた。周波数は対象とする個体までの距離により切り替えて使用した。1.8 MHz での最大表示距離は 12 m に制限されているので、音響カメラからの距離が約 12 m 以内の観察には 1.8 MHz を用いて、約 12 m 以上離れた個体の観察には 1.1MHz を用いた。実験中は、観察範囲を横切るように船首から船尾方向に平均 0.17 ms^{-1} の表層流が観測され、海面水温は 24.5°C であった。

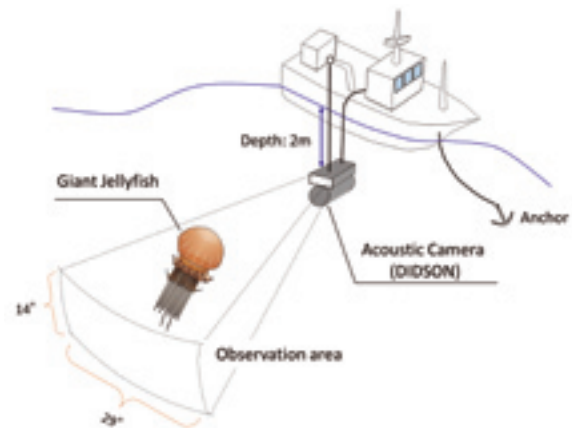


Fig. 38. Schematic of the method of the observation for *N. nomurai* using an acoustic camera.

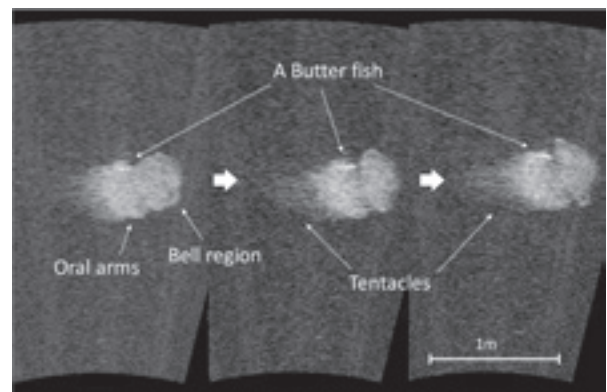


Fig. 39. Sequence images of *N. nomurai* and a Butter fish *Psenopsis anomala* taken with an acoustic camera operated by 1.8 MHz (about 4 m distance from DIDSON). A bell of the jellyfish was opening gradually in these pictures. A remarkably white shadow is a Butter fish.

3) エチゼンクラゲの観察実験結果 1.8 MHz による観察では、計 44 個体のエチゼンクラゲを観察した。Fig. 39 に示したように、1.8 MHz で撮影した映像では、ほとんどの個体で傘部と口腕部の形状が明瞭に識別できた。観測された全個体のうち、傘部と口腕部の形状が明瞭に識別できた 33 個体の傘部と口腕部の反射強度の違いを、得られた映像上の階調値から比較したところ差がなかった（両側 t 検定, $p > 0.05$ ）。したがって、エチゼンクラゲは体表の全面でほぼ一様に超音波を反射していると推測した。1.8 MHz では、最大距離 12 m までエチゼンクラゲの形状を認識可能であった。音響カメラからの距離が約 10 m 以内であれば傘部が拍動する様子も観察でき、波浪による音響カメラの揺れが少ない場合は、約 5 m 以内であれば口腕部に付随する触手までもが視認できた (Fig. 39)。また、エチゼンクラゲに付随して遊泳する全長約 20 cm のイボダイ *Psenopsis anomala* も観察できた (Fig. 39)。エチゼンクラゲとイボダイの個体同士が画面上で重なって表示された場合でも、イボダイはエチゼンクラゲと比べて反射強度が大きかったため、映像の階調の違いで識別できた。また、イボダイはエチゼンクラゲよりも素早く動いたため、比較的動きが遅いエチゼンクラゲとの識別が容易であった。

音響カメラからの距離が 12 m 以上においては、1.1 MHz を用いて計 3 個体のエチゼンクラゲを観察した。1.1 MHz で撮影したエチゼンクラゲは、Fig. 40 に示したように輪郭が不明瞭な楕円形状の映像として表示されたものの、その大きさや浮遊する動き方からエチゼンクラゲの個体として認識できた。したがって、1.1 MHz を用いて調査海域に分布する個体を計数することが可能と考えられた。このような映像は、同時に行った目視観察で個体を確認できた音響カメラから約 25 m 離れた地点までにおいて視認できた。

1.8 MHz ではエチゼンクラゲの形状を明瞭に撮影できたので、記録された映像を画面上でトレースするこ

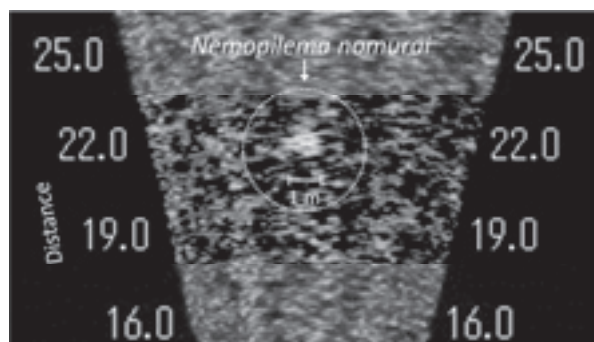


Fig. 40. An image of *N. nomurai* taken with an acoustic camera operated by 1.1 MHz (about 22 m distance from DIDSON).

とで体各部の大きさを計測できた。計測したエチゼンクラゲの傘径は平均 98 cm ($N=33$, $S.D.=16$) であった。実験当日は採集等による実測は行っていないものの、周辺海域で 2 日前に比較的大きめの個体を選んでスキューバ潜水により実測した傘径は平均 130 cm ($N=4$, $S.D.=18$)、前後 2 日間に表層トロール網で採集した個体の傘径は平均 88 cm ($N=13$, $S.D.=17$) であり、音響カメラの計測値と大差なかったことから、計測値はほぼ妥当な値と考える。また、1.1 MHz による観察では傘部の形状を識別できなかったが、撮影された楕円状の映像は直径約 0.8 ~ 1.1 m となり、1.8 MHz で計測したエチゼンクラゲの傘径とほぼ一致した。

6. 2. 2 対馬海峡海域におけるエチゼンクラゲの分布調査

前述した観察実験の結果を基に、エチゼンクラゲの分布を把握するための調査手法を検討して、本種の日本海海域への流入口に位置する対馬海峡海域において分布調査を実施した。

音響カメラの観察によるクラゲ類の空間分布の把握には、一定時間内に音響カメラの観察画面内で計数されたクラゲ類の個体数を、同時時間内に音響カメラの位置変化または水中の流れによって画角 29° の観察画面を直行する方向に通過した海水の体積により除して得た商を、個体数密度として求める方法を基本とした。例えば観察距離 10 m の設定で曳航する場合は、観察画面に表示される面積が約 30 m² あり、連続した曳航観察により観測できる空間の体積は一般に用いられるプランクトンネットと比較しても十分に大きくなる。

2006 ~ 2008 年の各 7 月に対馬海峡の西水道でエチゼンクラゲの鉛直分布調査を実施した (Fig. 41)。調査には第七開洋丸を用いた。観察方法の概略を Fig. 42 に示す。下方向を観察するように鉄製のフレーム (幅 45 cm × 高さ 45 cm × 長さ 45 cm) 内に装着された音響カメラを、調査船の舷側より観測用ウインチに巻かれたワイヤー (直径 4 mm) で垂下してエチゼンクラゲの分布を調べる方法とした。フレームには、観察方向が水流に対して一定となるように潮受けの垂直尾翼を備えた。観測用ウインチに巻かれたワイヤー長を調整してフレームの吊り下げ深度を変更することで、観察深度を調節した。フレームには深度記録計 (アレック電子製 MDS-MarkV) を装着して観察中の音響カメラの深度を 1 s 毎に記録した。対馬海峡は中国海域で発生したエチゼンクラゲが初夏から日本海に流入する入口に位置しており、この時期のエチゼンクラゲは傘径 60 cm 程度まで成長しているため (本多, 2015),

前述の観察実験の結果より周波数 1.1 MHz でも十分個体を計数できると考え、周波数 1.1 MHz、観察距離 20 m に設定した。

第 4 章で説明したように日本海のエチゼンクラゲは深度 40 m 以浅にいる場合が多いものの (本多・渡部, 2007b), 第 5 章で説明したように海面から深度 100 m 以深まで鉛直的に移動することも知られている (Honda *et al.*, 2009a)。そこで、観察時の吊り下げ深度を 20 m 間隔で 1 ~ 2 時間毎に変更することで、観測可能な深度範囲を広げることとした。この実験で船上局と音響カメラを接続したケーブルの長さは 60 m であったので、船上における必要な繰り出し長さ約 15 m を差し引いた約 45 m のケーブルを水面下に投入す

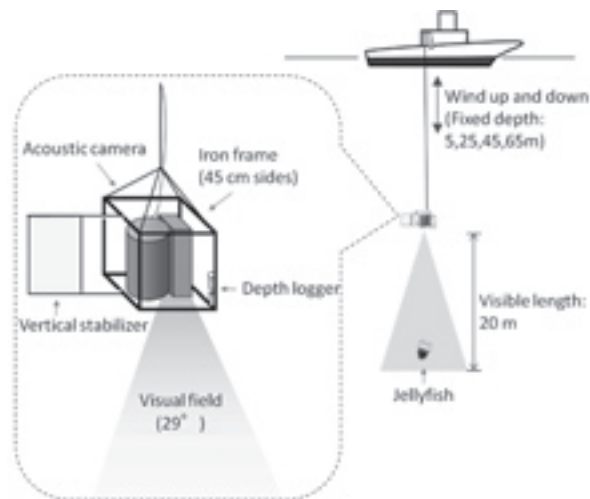


Fig. 42. Schematic drawing of observation method for *N. nomurai* by the acoustic camera. An acoustic camera was winding up and down, and fixed each 20 m-depth.

ることにより深度約 5 ~ 65 m までをリアルタイムに観察した。深度 65 m より深い水深帯を観察する場合は 60 m のケーブルを取り外して船上からの電源供給とリアルタイム観察を行わず、電源供給用に外付の水中バッテリー (DC 24 V) を本体に装着して、撮影データはオプションの内蔵メモリ (容量 8 GB) に記録させる方法に切り替えた。これにより、最大深度約 85 m までの観察を実施した。観察時のゲイン値は最高感度の 40 dB、フレームレートは 10 fps に設定した。

調査期間には、特に光学的な観察手法で調査が困難な夜間を中心に、連続で最長約 16 時間、延べ約 269 時間で計 28 回の観測を実施した。調査海域の水深は平均約 100 m で、調査海域の透明度は 16 ~ 19 m であった。調査期間中の天候は晴れまたは曇りで、波風とも穏やかであった。観測では、船を表層の流れや風に漂わせながら対地速力約 2 ノット未満の微速で音響カメラを曳航した。観測時には、船速や船の GPS による位置情報、船舶に搭載された超音波式潮流計 (古野電気社製 CI68) により計測された 3 層 (深度 20, 50, 100 m) の対水流速値を連続的に記録して、これらの値を基に音響カメラの観察面を通過する海水の量を観察体積として求めた。画面上で視認されたエチゼンクラゲについては、計数するとともに個体毎に音響カメラからの距離を計測し、その時の音響カメラの吊り下げ深度および観察体積の情報と合わせて解析することで、調査海域における深度毎のエチゼンクラゲの個体数密度を求めた。また、画像上から個体毎に外見上の傘幅を計測することで傘径を推定した。傘径の推定には、本多、渡部 (本多・渡部, 2007a) が求めた体各部位と傘径の換算式を用いた。これらの推定値と、同

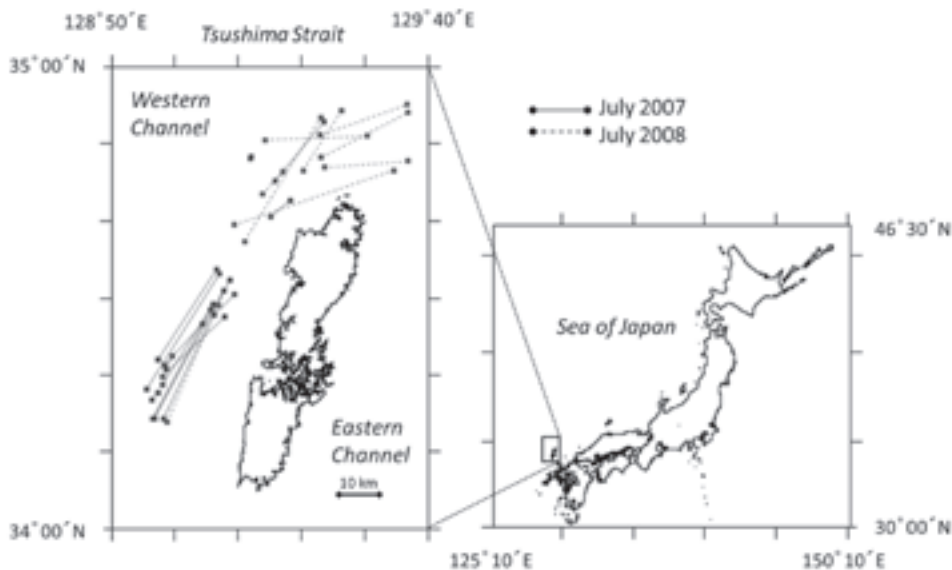


Fig. 41. A study area and survey lines in the Tsushima Strait for *N. nomurai*.

海域で同時期の日中に実施した採集調査および上向き曳航カメラ TULCam による観察 (Fig. 7, 第3章参照) における計測値と比較することで, 計測結果の妥当性を検討した。

6.3 結果

6.3.1 エチゼンクラゲの分布調査結果

対馬海峡における 2007 年の調査では, 音響カメラの周波数 1.1 MHz でエチゼンクラゲが Fig. 43 左図のように個体毎に視認できた。2008 年は日本海域におけるエチゼンクラゲの出現量が極めて少なく, 調査中にエチゼンクラゲはまったく観測されなかった。ただし, 少数ながらほぼ同じ大きさのユウレイクラゲ *C.nozakii* が対馬海峡に出現しており, エチゼンクラゲの場合と同様に Fig. 43 右図のように音響カメラで視認が可能であった。2007 年, 2008 年の調査とも, 全長約 20 cm のマアジ *Trachurus japonicus* などの魚類が音響カメラで観察されることはあったものの, 映像上では明らかにクラゲ類と異なる形状であったため, 区別が可能であった。また, 表中層トロール網および水中ビデオカメラの観察でエチゼンクラゲまたはユウレイクラゲと同等の形状および大きさの生物は他に確認されなかった。2007 年に測定されたエチゼンクラゲの個体毎の傘径の頻度分布を Fig. 44 に表す。傘径の平均値は 51.3 cm ($N=957$, S.D.=14.9 cm) であった。第3章で報告した通り, 同海域で同時期に採集された個体の傘径の実測値は平均 51.7 cm ($N=3$, S.D.=22.4 cm), TULCam による観察で推定された傘径は平均 50.2 cm ($N=62$, S.D.=14.9 cm) および平均 53.3 cm ($N=56$, S.D.=13.0 cm) であり (Fig. 19), これらの値の間に有意差は認められなかった (t -test, $P > 0.1$)。Fig. 45 に, 2007 年に深度毎, 時間帯毎に求

めたエチゼンクラゲの個体数密度を示す。観察を実施した夏季の対馬海峡においてエチゼンクラゲは概ね深度 45 m 以浅の表層水中に多く分布していた。また, 深度の平均値は, 午前より午後の方が小さくなる傾向が確認された。

6.4 考察

6.4.1 観察手法の有効性

本研究では, 音響カメラがエチゼンクラゲの観察や計数, 体長計測に有効であることを確認した。異なる漁場や時期毎に体長計測ができれば, エチゼンクラゲ

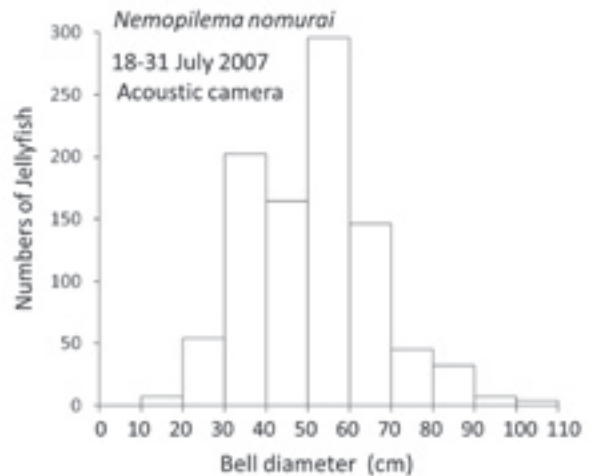


Fig. 44. Bell size composition of *N. nomurai* observed by acoustic camera (Mean; 51.3 cm, S.D. = 14.9 cm, $N = 957$). Schematic drawing of observation method for *N. nomurai* by the acoustic camera. An acoustic camera was winding up and down, and fixed each 20 m-depth.

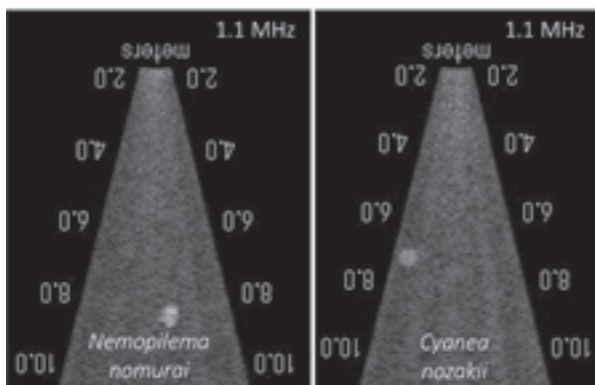


Fig. 43. Images of *N. nomurai* (left) and *C.nozakii* (right) observed by frequency of 1.1 MHz of acoustic camera.

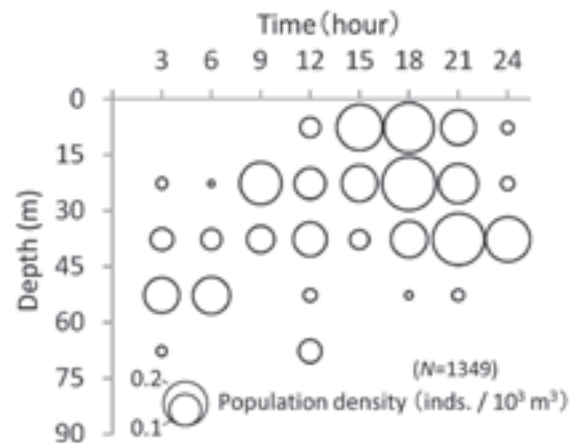


Fig. 45. Diel pattern of vertical distribution of *N. nomurai* observed by acoustic camera.

の混獲を防除する漁具の分離装置や網目合長の検討（上野，2003；松下ら，2005；松下・本多，2006）にも役立つ。従来のようにエチゼンクラゲを損傷させずに採集して船上で体長を計測する困難さと比較すると、水中における音響カメラによる体長計測は大変容易な方法であると考えられる。また、濁りの強い漁場や発電所等の取水口におけるクラゲ類監視装置としてなど、光学的手法による観察が困難であった様々な用途への音響カメラの応用が期待される。

6.4.2 分布調査手法の有効性

実海域における調査により、音響カメラを用いた観察手法はエチゼンクラゲやユウレイクラゲの分布調査および傘径計測に有効であることを確認した。特に、透明度が低く光学式の水の中カメラによる観察が困難な環境下で音響カメラの観測は極めて有効であった。

日本近海に出現する頃のエチゼンクラゲは既に大型個体に成長しているため、周波数 1.1 MHz、観察距離 20 m の設定でも十分に個体毎の計数および大きさの計測が可能であった。エチゼンクラゲやユウレイクラゲのように沖合域に比較的低い密度で分布している種を調査する場合には、本手法のように連続的に時間をかけた観察手法が適している。これらのクラゲ類がさらに低密度に分布している場合には、より高速で音響カメラを曳航することで観察体積を大きくする方法が望ましい。ただし、その場合には中層を安定した深度と姿勢で曳航する必要があるため、曳航方法にさらなる工夫が必要になると考えられる。

音響カメラによるクラゲ類のサイズ計測手法に関しては、実測値や光学式カメラによる観察手法と比較することによりその妥当性が確認された。音響カメラを用いれば、壊れやすいというえに刺胞毒を有するクラゲ類に素手で直接接触することなく計測できる利点もあることから、将来的に実海域における容易な傘径の計測手法として普及する可能性もある。

また、本研究ではクラゲ類以外にも多くの魚類も音響カメラにより確認できた。同じ海域に魚類とクラゲ類が混在する場合でも、ほとんどの場合は形状の違いで容易に両者を個体毎に区別できる。また、魚類はクラゲ類より超音波の反射強度が高いため、音響カメラから出力される画像中に表示される対象物の輝度によっても区別が可能である。小魚で構成される魚群が偶然にも大型のクラゲ類と同じ形状および大きさで映像上に現れた場合もあったが、動画で撮影されているため動き方や経時的な形状の変化でクラゲ類と区別できた。よって本手法はこれらの海域においてクラゲ類

のみならず魚類の分布調査にも応用可能である。

6.4.3 分布調査手法の改善点および課題

音響カメラによりクラゲ類の分布調査を実施するうえで、今後特に改善すべき点としては、音響カメラの曳航中の対水速度の把握が挙げられる。今回の観測では超音波式の潮流計を用いて流速を計測したが、さらに詳細な流速を計測できる ADCP 等の機器を用いて、観察している海水の体積を正確に把握できることが望ましい。

また、本研究では観測者が画像上で映像を確認しながら個体毎に手動で計数や計測を行ったことから、解析作業に多少の手間を要した。特定の魚種においては音響カメラを用いた計数および体長計測用の自動解析プログラムが開発されていることから（Han *et al.*, 2009）、労力の削減および時間短縮のために将来的にはクラゲ類専用の自動解析プログラムの開発も望まれる。

6.4.4 エチゼンクラゲの鉛直分布特性

本研究では、音響カメラを用いた観測を行うことで、昼夜にわたりエチゼンクラゲの分布や大きさに関する貴重なデータを得ることができた。特に、観察されたエチゼンクラゲの鉛直分布の日周変化は、第5章で解説した電子標識を用いた個体の行動追跡調査で明らかにした日周鉛直移動（Honda *et al.*, 2009a）と同様に、日中より夜間の方が平均的に深くなり、日中は午前浅く、夜間は午前より深くなる傾向が確認された。したがって、エチゼンクラゲは個体毎の遊泳行動としてのみならず、集群としての分布においても深度に日周変化があるといえる。また、本研究において夏季に音響カメラで調査した結果と、秋季から冬季にかけて電子標識を用いて調査した結果が同様の傾向であったことから、エチゼンクラゲは日本海に出現しているほとんどの時期を通して同様の日周鉛直移動特性を有すると考えられる。

また、本研究の調査では、鉛直分布と傘径に加えて、遊泳姿勢および方向についても個体毎にデータが得られている。今後も調査を継続することで新たなデータを蓄積できれば、海流や水中環境、同時に観察された魚類など他生物の分布との関係等について詳細に解析することが可能となり、エチゼンクラゲの分布や生態に関する新たな知見の解明が期待される。

第7章 エチゼンクラゲの鉛直移動特性と深度分布および海洋環境の関係

7.1 緒言

7.1.1 エチゼンクラゲの深度分布と海洋鉛直構造

第4章で解説した水中ビデオカメラを装着した表中層トロール網による鉛直分布調査により、7月の対馬海峡における観測では深度0～30 mに、10月の能登半島沖における観測では深度0～40 mに大部分のエチゼンクラゲが分布していた。この時の水温および塩分の鉛直構造は、水温および塩分の躍層が7月の対馬海峡における調査海域では深度約10～20 mに、10月の能登半島沖における調査海域では深度約40～50 mに形成されており、エチゼンクラゲは躍層より上層の高水温かつ低塩分の海水に多く分布していたことがわかった。このように、日本海に出現するエチゼンクラゲは、中国大陸または朝鮮半島沿岸から対馬海峡を経て流入した暖流系の表層水中に多く、季節が進み北上するにつれて海水の鉛直混合が進み、鉛直分布範囲が徐々に広がる傾向があった。

また、第5章で解説した電子タグを用いた遊泳行動調査により、2005年10月に能登沖で観測した個体よりも2005年11月に佐渡沖で観測された個体の方が、2006年9月に隠岐沖で観測された個体よりも2006年12月に佐渡沖で観測した個体の方が、より深層まで潜行していた。これらの結果から、エチゼンクラゲが秋から冬にかけて北上するにつれて、鉛直分布の範囲が徐々に広がる傾向が示されている。これらに関しても、基本的にエチゼンクラゲの鉛直分布が海洋の鉛直構造に依存しており、表層水が秋から冬にかけて日本海を北上しながら、海面冷却による混合と季節風による攪拌により徐々に鉛直方向に一様に広がるのに従

い、遊泳深度の範囲も同様に広がっていったことが理由として考えられる。また、2005年と2006年の遊泳深度を比較すると、エチゼンクラゲは2006年の方が全体的により深層まで潜行していたにも関わらず、遊泳水温の範囲には両年でほとんど差がないことが示された。このことから、遊泳深度範囲は基本的に海洋の鉛直構造に依存する傾向が確認できる。

Fig. 46に、日本海の水温の季節変化の典型例の概略を表す。日本海では夏から秋、冬へと季節が進むにつれ、混合層の発達により、水温躍層の深度が徐々に深くなっていく。エチゼンクラゲの深度分布の変化は、このような海洋の鉛直構造の変化による影響が大きいと考えられる。これは、エチゼンクラゲの比重と海水密度の物理的な関係または生息に適した水温の影響が主な要因と考えられる。例えばFig. 47は2009年の大量出現時に日本海沖合で調査されたゼンクラゲの鉛直分布と海水の等密度線を重ねた図であり、Fig. 48は同時期に日本海で調べられたエチゼンクラゲの体各部の体密度および海水密度と深度の関係を表している(Honda *et al.*, 2009b)。ここで、Fig. 47ではエチゼンクラゲが等密度線に追従している様な傾向が確認された。Fig. 48ではエチゼンクラゲの体の大部分を構成する傘部が中性浮力を保つ深度が約20～30 mとなるが、口腕部に付属する生殖腺や触手等の密度が比較的大きいので、個体全体として中性浮力を保つ深度はそれより若干深くなるのが考えられる。それゆえに、Fig. 47でエチゼンクラゲが分布している深度は、本種の体密度と海水密度がほぼ等しくなる深度であったとも考えられる。検証できる例は多くないが、このように、基本的に海水の密度とエチゼンクラゲの体密度が等しくなる深度にエチゼンクラゲは分布しやすい傾向が確認できる。

一方で、エチゼンクラゲの深度は海洋構造に依存す

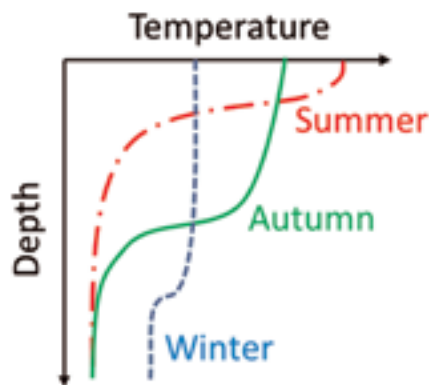


Fig. 46. Image of the seasonal change of vertical profile of temperature of the Sea of Japan.

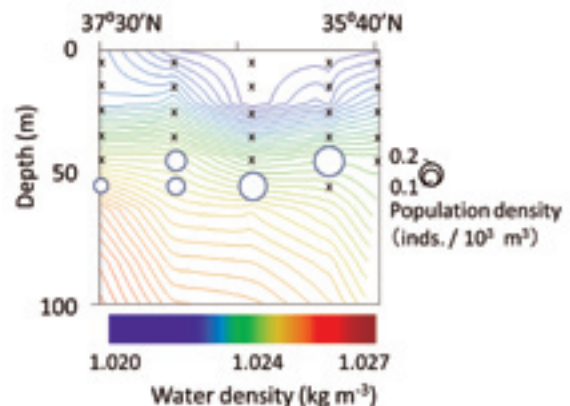


Fig. 47. Vertical distribution of *N. nomurai* with water density contour on 133° 30' East longitude (September 2009).

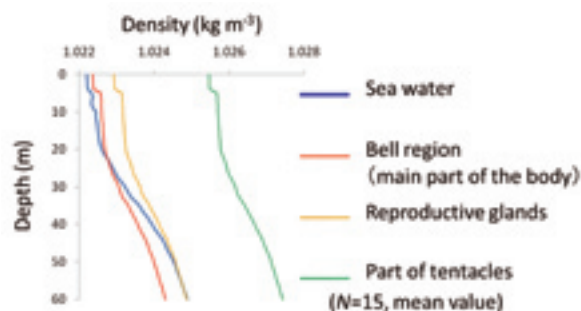


Fig.48. Density of the seawater and body parts of *N. nomurai* with depth (Mean value of 15 individuals, September 2009).

るだけでなく、能動的な遊泳によっても変化することも明らかになった。第2章において、エチゼンクラゲの遊泳速度を調べた結果では、エチゼンクラゲの遊泳速度は傘径と正の相関があった。このことから、成長に伴い遊泳力が増加することにより、遊泳できる深度の範囲も広がるとすると、季節的な成長に伴う遊泳能力の増大により、遊泳深度範囲すなわち鉛直分布の幅が大きくなるとの仮説も立てられる。また、第5章で述べたように、エチゼンクラゲは日周鉛直移動を行うこともわかったため、深度分布を検討するためには時間帯による変化も考慮する必要がある。

第1章で説明したように、エチゼンクラゲによる漁業被害を軽減するための対策を立てるうえで、シミュレーションによるエチゼンクラゲの回遊経路の予測は重要である。海流は水深によって大きく変化することから、海流によるエチゼンクラゲの輸送状況を精度良く予測するためには、本種の遊泳深度の変化をモデル化してシミュレーション計算に取り入れる必要がある。2016年現在、日本海においては数値シミュレーションモデルである日本海海況予測システム JADE2 (日本海区水産研究所 web site: <http://jade2.dc.affrc.go.jp/jade2/>, accessed 2016-6-1) が海流によるエチゼンクラゲの輸送予測に運用されている (Abe *et al.*, 2015)。この予測システムを用いて、より詳細にエチゼンクラゲの輸送予測を正確にするためには、エチゼンクラゲの鉛直移動特性をモデル化してシミュレーションに取り入れる必要がある。

これまでに、第5章で述べた PAT 調査により得られた1個体 (PAT3) の鉛直移動データを基に、輸送予測システムに組み込むためのエチゼンクラゲの鉛直移動モデルが Okuno *et al.* (2011) により試作された例はあった。ただし、この試作モデルでは、日周鉛直移動によるエチゼンクラゲの深度変化を日中と夜間のそれぞれの平均深度で単に二値化しただけであり、鉛直移動の連続的な時系列変化を滑らかに再現していな

かった。また、試作モデルは海面水温 15 °C 以下でエチゼンクラゲの個体数密度が急激に低くなるとの報告を基に (Kitajima *et al.*, 2011)、水温 15 °C となる深度以深へのエチゼンクラゲの移動を制限したモデルであったが、水温 15 °C 以下の水中でもエチゼンクラゲが活発に行動する場合も確認されたため (Honda *et al.*, 2009a)、鉛直分布の変化を正しく再現できていたとはいえなかった。

そこで本章では、第2章から第6章までに得られた知見を基に、エチゼンクラゲの鉛直移動特性および鉛直分布と海洋環境の関係について検討した。さらにその結果を基に、輸送予測に関わるエチゼンクラゲの鉛直移動特性をモデル化して、モデルによる鉛直分布の再現値の有効性を検討した。

7.2 材料および方法

7.2.1 深度分布の季節的变化と海洋環境の関係

まず、エチゼンクラゲの季節的な鉛直分布の変化と海洋環境の関係を検討した。海水密度は、水温および塩分と水圧の関係で決定される。ただし、日本海の海水密度の鉛直構造はほぼ水温と深度に依存しているため、Fig. 49 に例示したように基本的に鉛直方向の水温構造と密度構造は大変似た形となる。そこで本章では、エチゼンクラゲの遊泳深度や鉛直分布の調査データと、調査時の水温の鉛直分布データを用いて、エチゼンクラゲの鉛直分布と海洋環境の関係を解析した。解析に使用したエチゼンクラゲの深度に関わるデータは、第4章で2004～2007年の7～10月に水中ビデオカメラを装着した表中層トロール網を用いて調べた鉛直分布データと、第5章で2004～2006年の7～12月に電子標識を用いて調べた遊泳深度データと、

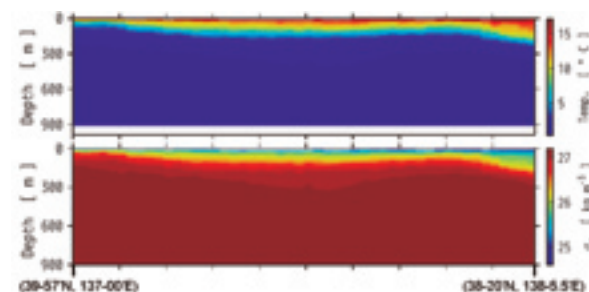


Fig.49. An example of vertical counter of water temperature and density of offshore of the Sea of Japan (May 2016, 38° 20' N, 138° 5.5' E ~ 39° 57' N, 137° 00' E). Data were obtained by the Sea-glider observation. Vertical structure of temperature and density are very similar.

第6章で2007年7月に音響カメラを用いて調べた鉛直分布データである。これらの深度に関わるデータと、それぞれの調査時および調査海域の水温の鉛直データの関係を解析した。

Fig. 46 に表したように、夏から秋、冬へと季節が進むにつれ、海面冷却に伴う混合層の発達により、水温躍層の深度が徐々に深くなっていく。それに伴いエチゼンクラゲの深度も深くなる傾向が、これまでの調査結果より確認されている。前述した Okuno *et al.* (2011) のモデルのように、任意の水温値となる深度を基準にエチゼンクラゲの深度が決定されると仮定した場合には、すべての深度においてその水温値未満となる季節にはエチゼンクラゲが存在しない推定結果となり不自然であるため、絶対的な水温値を基準とするのではなく、海中の鉛直方向に形成される躍層の深度を基準に深度分布が決定されると考えた。海洋の任意の深度範囲内に形成される水温躍層の深度は、その深度範囲の平均水温となる深度およびその深度範囲における水温範囲のばらつき程度、すなわち標準偏差の大きさにより表すことができる。そこで、躍層深度とエチゼンクラゲの深度に相関があるとして、以下の式を作成した。

$$J_m = \beta_0 + \beta_1 D_i + \beta_2 \sigma_i \quad (8)$$

ここで、 J_m : エチゼンクラゲの深度の平均値、 D_i : 深度 0 ~ 100m 範囲内で平均水温となる深度、 σ_i : 深度 0 ~ 100 m 範囲内における平均水温の標準偏差、 β_0 , β_1 , β_2 : 各パラメータ、を表す。

7.2.2 時刻と深度の関係

第4章、第5章および第6章で解説したように、エチゼンクラゲの深度分布は季節的に変化することに加えて、日周鉛直移動を行うことが確認されている。鉛直移動特性をモデル化するにあたり、エチゼンクラゲの鉛直方向の移動様式を滑らかな上下の往復運動である単振動とみなせば、時刻を変数とした三角関数で深度変化を表わすことができる。そこで、以下の式によりエチゼンクラゲの遊泳深度を表した。

$$J_y = J_m (1 + c \cdot \sin \{2(H+a) \pi/p\}) \quad (9)$$

ここで、 J_y : 任意の時刻におけるエチゼンクラゲの深度、 J_m : 1日(24時間)の平均深度、 H : 時刻、 c , a , p : 各パラメータ、を表す。

7.2.3 遊泳深度範囲と深度および個体の大きさの関係

第2章においてエチゼンクラゲの遊泳速度を調べた結果で、エチゼンクラゲの遊泳速度は傘径と正の相関が確認された(本多・松下, 2009)。エチゼンクラゲは常に鉛直移動を繰り返しているため、遊泳速度が増加すれば単位時間中に遊泳できる距離が増加し、遊泳深度の幅も大きくなると考えられる。したがって、季節が進むに従いエチゼンクラゲの深度が大きくなる理由としては、海洋の鉛直構造の変化に加えてエチゼンクラゲの成長の影響も検討する必要がある。2004 ~ 2009年に実施した、水中ビデオカメラを装着した表中層トロール網、TULCam および音響カメラによる調査でエチゼンクラゲの傘径と深度分布を把握できた全個体について、観測毎に深度に対する傘径の大きさを解析した。その結果、傘径の平均値と観測毎の深度の標準偏差に正の相関が確認された(Fig. 50)。また、第2章および第5章における行動調査で明らかにしたように、エチゼンクラゲは頻繁に海面から中層までの鉛直移動を繰り返しており、その幅が大きくなると平均深度も深くなる。それゆえに、遊泳深度の範囲、すなわち深度の平均値に対する標準偏差と平均深度の間にも正の相関があると考えられるので、以下の式によりエチゼンクラゲの深度の標準偏差を表した。

$$\sigma_d = a_0 + a_1 B + a_2 J_y \quad (10)$$

ここで、 σ_d : エチゼンクラゲの深度の標準偏差、 B : エチゼンクラゲの傘径、 J_y : エチゼンクラゲの深度の平均値、 a_0 , a_1 , a_2 : 各パラメータ、を表す。

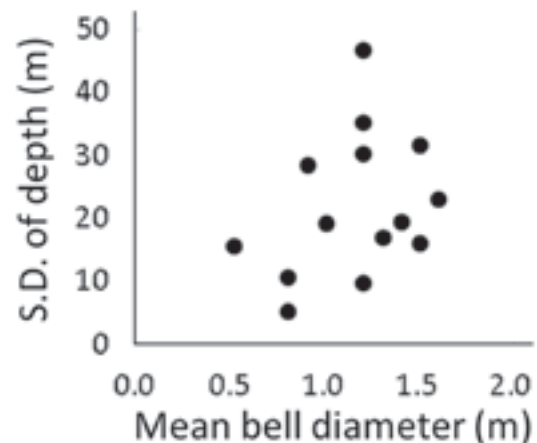


Fig. 50. Correlation between mean bell diameter and S.D. of the depth of *N. nomurai* with each observation.

7.2.4 鉛直分布モデル

前述した (8) 式から (10) 式までを統合することで、海洋の鉛直水温に関わる要素 ($Dt, \sigma t$), 時刻 (H) および傘径 (B) からエチゼンクラゲの深度分布を導く以下のモデル式を作成した。

$$J_e = J_y + \sigma_d | N(0,1) | \quad (11)$$

ここで, J_e : エチゼンクラゲの深度,

$$J_y = (\beta_0 + \beta_1 D_t + \beta_2 \sigma_t) (1 + c \cdot \sin\{2(H+a)\pi/p\}) \quad (12)$$

$$\sigma_d = a_0 + a_1 B + a_2 J_y \quad (13)$$

であり, 傘径の標準偏差に正規乱数 $N(0,1)$ を乗ずることにより深度分布のばらつきを表す。

上述した鉛直分布モデルの各パラメータを推定するために, 第4章, 第5章, 第6章で説明した調査方法を用いて得られた時間帯別および季節別のエチゼンクラゲの深度と水温の関係を解析した。解析に使用したデータが調べられた観測の情報を **Table 10** に示す。パラメータの最適値を推定する解析には, MS-Excel の Add-in プログラムである Solver (www.solver.com) を利用した。求めたパラメータを **Table 11** に示した。なお, 上式にこれらのパラメータの値を代入すると, エチゼンクラゲの深度は 14:30 頃に最小, 2:30 頃に最大となった。

7.3 エチゼンクラゲの鉛直分布モデルの検証

7.3.1 日本海の平均水温場における鉛直分布推定

Table 11 に示したパラメータ値を代入した鉛直分布モデルを用いて, 日本海の平均水温場におけるエチゼンクラゲの季節的な鉛直分布の変化の再現を試みた。日本海各地の水温値は, 日本海洋データセンターのデータベース J-DOSS (JODC web site, http://www.jodc.go.jp/jodcweb/JDOSS/index_j.html, accessed 2016-6-1) の 1906-2002 年の観測値から各海域別に平均値を算出した値を代表値として用いた。

エチゼンクラゲの傘径については, 日本海におけるこれまでの採集調査により蓄積された傘径の計測値より, 傘径と季節的な経過時間の関係式を求めることで推定した (**Fig. 51**)。対馬海峡でシーズン最初にエチゼンクラゲが発見される時期は, 7 月前半頃であるため (日本海区水産研究所 web site: http://jsnfrf.affrc.go.jp/Kurage/kurage_top.html, accessed 2016-6-1), ここでは 6 月 1 日を起算日に設定して, 経過日数を変数とする関数として傘径およびその組成を以下に表した。

$$B_e = (\gamma_0 + \gamma_1 T) (1 + f | N(0,1) |) \quad (14)$$

Table 11. Estimated parameters and coefficients for the functions of the vertical migration model

α_0	α_1	α_2	β_0	β_1	β_2	c	a	p
3.7	4.2	0.26	1.6	0.79	-2.2	0.42	3.5	24

Table 10. Information of observations for vertical distribution of *N. nomurai* for data analysis

Obsevation No.	Research methods	Time	Period (days)	Number of operation	Number of individuals
1	LC-net with camera	October 2005	3	6	442
2	LC-net with camera	October 2005	1	3	103
3	LC-net with camera	July 2006	2	6	589
4	LC-net with camera	September 2006	4	6	58
5	LC-net with camera	July 2007	10	6	535
8	LC-net with camera	September 2009	10	29	237
7	TULCam & Echosounder	July 2009	6	6	11520
6	Acoustic camera	July 2007	11	15	1340
9	Pop-up archival tag	October 2004	3	1	1
10	Pop-up archival tag	October 2004	2	1	1
11	Pop-up archival tag	October 2005	21	1	1
12	Pop-up archival tag	October 2005	5	1	1
13	Pop-up archival tag	October 2005	15	1	1
14	Pop-up archival tag	October 2005	5	1	1
15	Pop-up archival tag	September 2006	6	1	1
16	Pop-up archival tag	September 2006	10	1	1
17	Pop-up archival tag	September 2006	15	1	1
18	Pop-up archival tag	December 2006	8	1	1
19	Ultrasonic pinger	November 2005	1	1	1
20	Ultrasonic pinger	September 2006	1	1	1

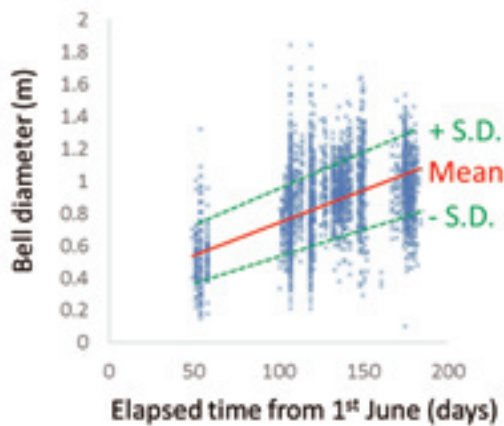


Fig. 51. Correlation between observed bell size of *N. nomurai* and time (from 1st June) in the Sea of Japan. Data were obtained by direct measurement (2004 to 2009) and DIDSON & TULCam (2007) observation ($N = 3913$, $R = 0.65$).

ここで、 B_e : 推定されたエチゼンクラゲの傘径、 T : 6月1日からの経過日数、 γ_0, γ_i : 各パラメタ、 f : 傘径の標準偏差に係る係数、であり、正規乱数 $N(0,1)$ を乗ずることにより、傘径のばらつきを表した。調査による傘径の計測値を当てはめて各パラメタの最適値を推定するための解析には、MS-ExcelのAdd-inプログラムであるSolverを用いた。解析の結果、パラメタの最適値は、 $\gamma_0 = 0.34$, $\gamma_i = 0.0040$, $f = 0.23$ となった。これらの値を(14)式に代入して推定した傘径を基に、日本海におけるエチゼンクラゲの深度を推定して、日本海における典型的な2つの出現パターンにおいて鉛直分布の季節的な変化の再現を試みた。

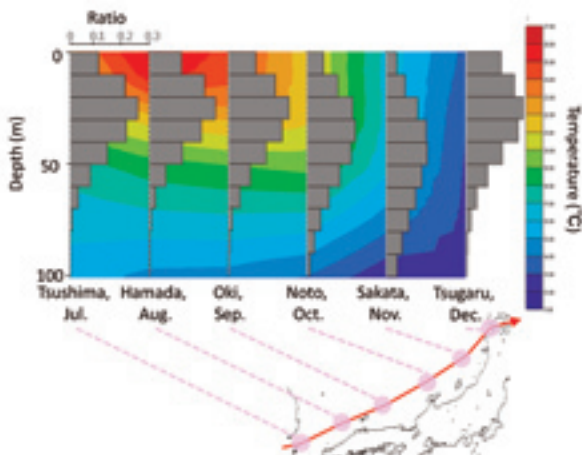


Fig. 52. Estimated vertical distributions of *N. nomurai* by the vertical migration model offshore of the Sea of Japan (example 1). 24,000 individuals were simulated at each point. Temperature data were obtained from J-Doss (1906 ~ 2002).

まず、7月から12月にかけてエチゼンクラゲが日本海を北東に回遊する状況を想定した時に、それぞれの時期および海域におけるエチゼンクラゲの深度変化を鉛直分布モデルにより推定した (Fig. 52)。ここでは、鉛直分布組成を再現するために必要十分な個体数として各海域につき24,000個体の深度を推定して、深度10 m階級毎の頻度分布図にまとめた。夏から秋にかけて徐々にエチゼンクラゲの深度の平均値が大きくなり、深度範囲の幅も次第に広がる様子が再現された。

次に、エチゼンクラゲが7月から2月にかけてほぼ若狭湾周辺で滞留する状況を想定して、それぞれの時期のエチゼンクラゲの深度変化を鉛直分布モデルにより推定した (Fig. 53)。ここでも各時期につき24,000個体の深度分布を推定した。前述した日本海を北東に移動する例と同様に、徐々に深度の平均値が大きくなり、深度分布の範囲も広がる様子が再現された。

7.3.2 エチゼンクラゲの水平分布から鉛直分布推定

水産研究・教育機構日本海区水産研究所では、2006年から毎年秋季に日本海沖合の広域においてエチゼンクラゲの分布を把握するためのモニタリング調査を実施している。調査では、主に日中の時間帯に表中層トロール網 (LC-10net, 網口10 m × 10 m) の傾斜曳により最大深度60 m (2008年以前は深度50 m) から海面までを曳網することで、エチゼンクラゲを採集している。2009年以降の調査では、第4章で説明した水中ビデオカメラにより網内を観察する方法によりエチゼンクラゲの入網深度を把握しているが、2008年以前の調査では水中ビデオカメラを用いていなかった

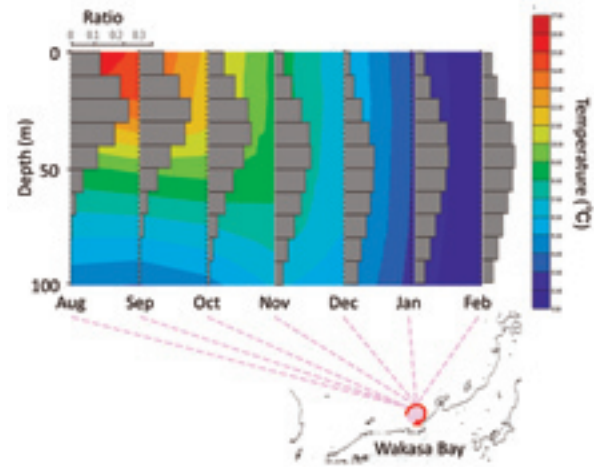


Fig. 53. Estimated vertical distributions of *N. nomurai* by the vertical migration model in the Wakasa Bay (example 2). 24,000 individuals were simulated at each terms. Temperature data were obtained from J-Doss (1906 ~ 2002).

ため、各観測点におけるエチゼンクラゲの鉛直分布を把握できていなかった。Fig. 54 に、エチゼンクラゲが大量に出現した 2006 年 9 月の分布調査結果から求めた日本海におけるエチゼンクラゲの水平分布を表す。鉛直分布モデルを用いることで、この時の観測点毎の水溫情報からエチゼンクラゲの鉛直分布の推定を試みた。水溫値は各観測点において CTD による鉛直観測で得られた値を用い、傘径データは各観測点において採集した個体毎の傘径の実測値を用いた。

鉛直分布モデルにより、まずそれぞれの観測点毎に 24,000 個体の深度 0 ~ 100 m における鉛直分布を推定した。さらに、これら各観測点で推定した鉛直分布をすべて平均した値を深度 10 m 階級毎の頻度分布図として Fig. 55 に表した。左図が調査を実施した日中の時間帯で推定された鉛直分布を表し、右図が調査を実施しなかった夜間も含んだ全ての時間帯で推定された鉛直分布を表す。これらの推定結果より、調査時は表中層トロール網の最大曳網深度よりも深い深度までエチゼンクラゲが分布していたと推測される。ただし、

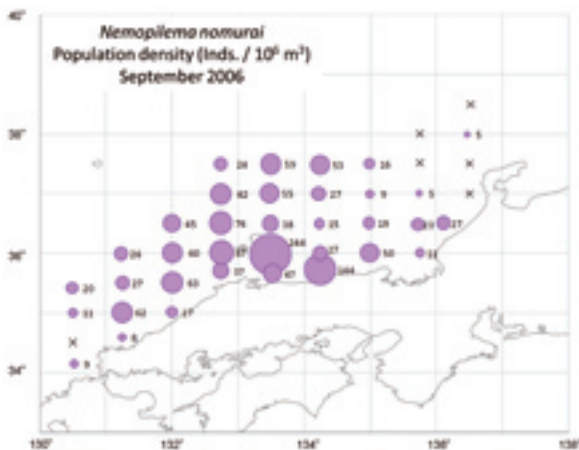


Fig. 54. Horizontal population density of *N. nomurai* investigated by midwater trawl net (0 ~ 50 m-depth) in September 2006.

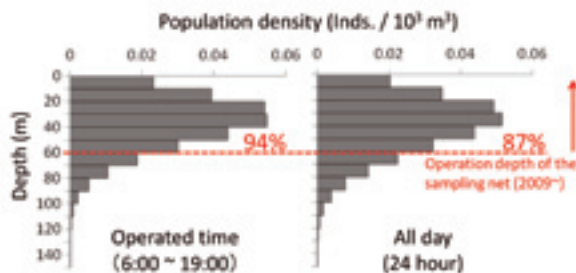


Fig. 55. Estimated vertical distributions of *N. nomurai* at September 2006. 24,000 individuals were simulated by the vertical migration model at each points.

網の採集効率を 100%とした場合、深度 60 m までの曳網により、日中のみの曳網で 94%、全日の平均でも全体の 87%のエチゼンクラゲを採集することが可能といえる。

7.3.3 分布調査結果と推定値の比較

過去に実際の観測で調べられたエチゼンクラゲの鉛直分布調査結果と、鉛直分布モデルにより推定されたクラゲの深度を比較して、モデルの妥当性を検証した。検証には、2005 ~ 2009 年の夏から秋にかけて日本海各地において水中ビデオカメラを装着した表中層トロール網により調べたエチゼンクラゲの鉛直分布データを用いた。Fig. 56 に、それぞれの調査時のエチゼンクラゲの鉛直分布を深度 10 m 階級毎のヒストグラムとして表した。これら各調査時の鉛直分布に対応させて、各調査時の鉛直水溫値を基に鉛直分布モデルを用いてそれぞれ 24,000 個体の鉛直分布を推定して、推定値を鉛直分布の実測値のヒストグラムに重ねて示した。その結果、実測値と推定結果は概ね一致した。ただし、2009 年 9 月の推定値に関しては、鉛直分布のモードが実測値と比較して 30 m 程浅くなる結果となった。

7.4 考 察

本章では、日本海の海洋環境を条件としてエチゼンクラゲの鉛直分布を変化させるモデルを検討した。ここで作成した鉛直移動モデルによりエチゼンクラゲの回遊予測がより正確になることが期待される。

日本海の平均水溫場からエチゼンクラゲの鉛直分布を検証した結果において、日本海を北上しながら回遊するパターンでの推定では、7 ~ 11 月にかけて徐々に鉛直分布の範囲が広がり、平均深度は深くなる傾向が再現されたが、12 月の津軽沖ではまた上昇する傾向となった。津軽沖海域において 12 月にエチゼンクラゲの鉛直分布が調べられた報告はまだなく、実際の分布が確認できないので、検証については今後の課題である。また、若狭湾に滞留した場合、12 月以降にも深度分布が広がる傾向が示されたものの、深度 0 ~ 100 m の範囲内がすべて水溫 14 °C 以下に低下するので、エチゼンクラゲの個体数密度も相当低下すると考えられる。低水溫によるエチゼンクラゲの衰退を考慮したシミュレーションについては、Okuno *et al.* (2011) によって報告されているので、分布量の減少傾向までの予測を検討する場合は、そのようなモデルを組み合わせればより高度な予測が可能になると考えられる。

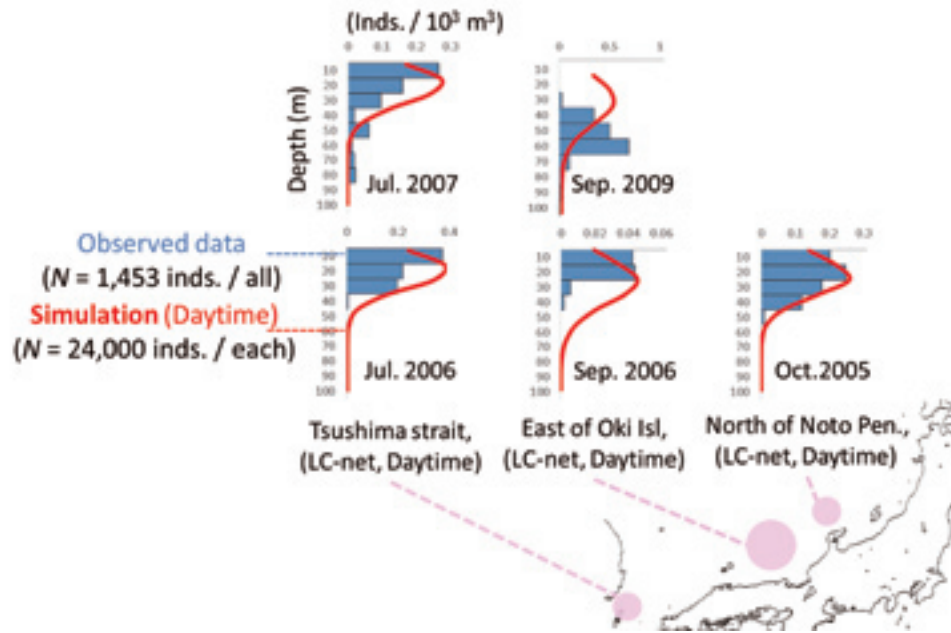


Fig. 56. Observed value (blue histograms) and estimated value (red curves) of vertical distributions of *N. nomurai* in the Sea of Japan (2005 ~ 2007, 2009).

今回解析に用いた鉛直分布モデルは、これまでに日本海で実施された分布調査の結果を反映しているため、推定された鉛直分布は当然妥当な結果になったと考えられる。ただし、過去の分布調査結果と鉛直分布モデルによる再現値の比較の結果では、ほとんどの場合において調査結果と再現値は概ね一致したものの、一部で対応が良くない場合もあった。その主要因としては、鉛直分布モデルのパラメタの決定に必要なデータがまだ不足していることと、水温以外の要素がエチゼンクラゲの鉛直分布に影響した可能性が考えられる。

エチゼンクラゲの鉛直分布を調べた結果は本研究で報告した調査例以外にはほとんどないうえに、2010年以降にエチゼンクラゲが日本周辺海域にほとんど出現していないことから、現段階においては検証のための観測値や鉛直分布モデルのパラメタの推定に必要なデータが十分に揃っているわけではない。それゆえに、本研究で提示した鉛直分布モデルが常に正確な値を推定できるとはまだ言い難い。推定精度の向上には、今後も検証のための観測値やパラメタ推定に必要な調査データの蓄積および解析を進めることが大切と考えられる。

また、今回は海洋の鉛直構造の指標として水温情報を利用した。エチゼンクラゲの基本的な深度分布は海水密度に依存する可能性があるが、一方で日本海の海水密度構造はほぼ水温と深度の関係に依存している。また、生物一般に該当するようにエチゼンクラゲも

一定水温への適応性があると考えられるため、水温に関わる情報は鉛直分布モデルを構成する妥当な要素であると考えられる。日本海では鉛直方向の水温と密度は似た構造となるので、鉛直分布が密度構造に依存すると考えた場合に、水温値を変数とするモデルを用いても基本的に問題ないと考えられる。ただし、塩分が大きく変化した場合は鉛直方向の水温構造と密度構造に乖離が生じる可能性もある。そのような場合を考慮すると、鉛直分布モデルの変数に塩分値の要素も導入する方が望ましいが、本研究でモデルの検討に扱ったデータにはエチゼンクラゲの分布深度と対応する海水の塩分値が得られなかった場合も多かったため、その検討が十分にはできなかった。

一方で、その他の要因がエチゼンクラゲの鉛直分布に影響する可能性も否定できない。Fig. 57は、2009年9月にエチゼンクラゲの鉛直分布を調べた結果と、その時のクロロフィル濃度の鉛直分布の相関を表している。図示したように両者には良い相関が確認された。このように、高濃度にクロロフィルが分布している層の存在がエチゼンクラゲの鉛直分布にも影響している可能性もある。エチゼンクラゲは主に小型の動物プランクトンや有機物を餌として利用しており(安田, 2003)、高クロロフィル層には動物プランクトンや有機物が多く含まれると推測される。Fig. 58は、第5章でPingerを用いて追跡した1個体の遊泳深度の時系列値と、その個体の追跡中に調査船の計量魚群探知機(SIMRAD社製ER60)で得られたエコーグラム映

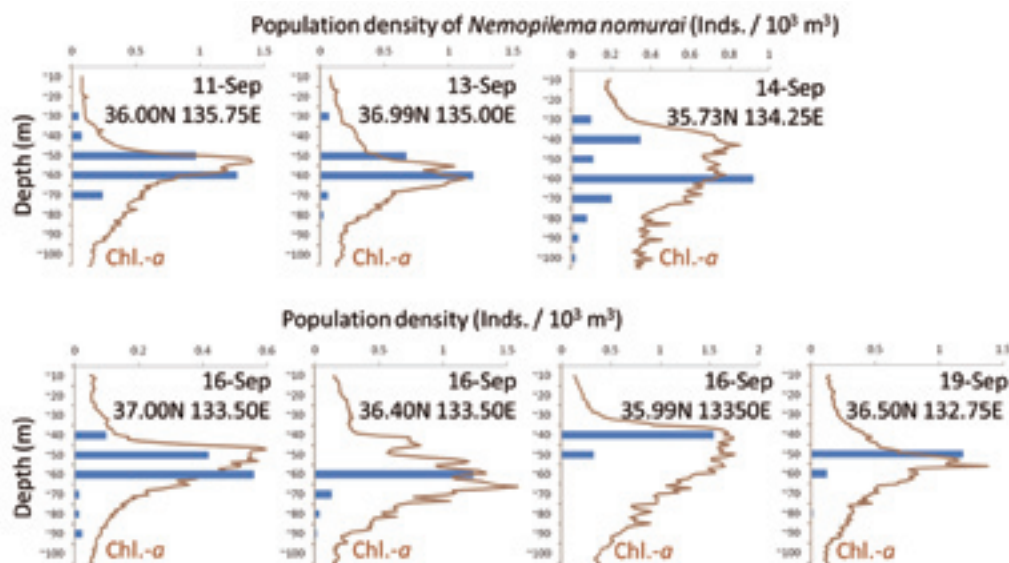


Fig. 57. Relationships between vertical distributions of *N. nomurai* (blue bars) and vertical profiles of chlorophyll-a concentrations (brown lines) in the research areas. Volume of each chlorophyll-a is relative value. Vertical distributions of *N. nomurai* were investigated with LC-net with camera and fish-finder (September 2009 in offshore of the Sea of Japan).

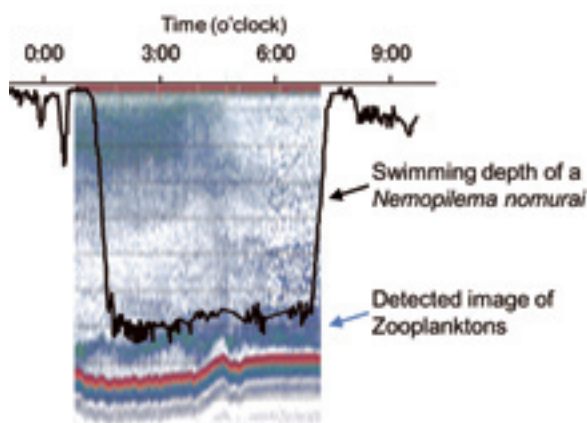


Fig. 58. Relationship between swimming depth of a *N. nomurai* and distribution depth of zooplanktons. Time series data of the swimming depth of a *N. nomurai* was investigated by ultrasonic pinger on 23th September 2006. Overlapped image of zooplanktons was recorded using a scientific echosounder (38 kHz).

像を重ね合わせた一例 (本多, 2009) である。エコーグラム上で動物プランクトン群と推定される帯状の反応が現れた層の上方に、数時間にわたりエチゼンクラゲが追随する行動が確認できた。これが餌に対する嗜好性を理由とする行動であれば、エチゼンクラゲの鉛直分布は餌生物の分布層によっても変化する可能性も否定できない。

また、Fig. 59 に、第 5 章で PAT により調べたエ

チゼンクラゲの遊泳深度と波高の関係の一例 (本多, 2009) を表す。波高が高くなると遊泳深度が深くなる傾向が確認できた。この例に関して両者の因果関係は解明されていないものの、エチゼンクラゲの近縁種である *R. esculentum* についても、海面の波浪を回避して潜行する行動特性が報告されている (Borodin and Osipov, 2004)。これは波から生じる音や低周波を回避して潜行するとされるが、エチゼンクラゲについても接触刺激に反応して潜行する行動や (本多・松下, 2009)、まとわり付く小型魚類から逃避するように遊泳する行動も確認されていることから (本多, 2009)、同様な理由で遊泳深度が外部からの刺激によっても変化する可能性も考えられる。

以上を考慮すると、水温に関わる情報以外でも鉛直分布に関わる可能性がある要素により鉛直分布モデルを構成することも将来的な課題である。ただし、クロロフィル濃度やプランクトンの分布自体も水温の影響に大きく影響するため、エチゼンクラゲの深度分布を規定する独立した要素というわけではない。また、モデルを複雑にすると誤差や不確実性も大きくなる懸念が生じる。一方、水温に関わる情報は、海洋観測および数値モデルによる予測で比較的容易に入手が可能である。現時点では、水温値を用いたシンプルなモデル構成にとどめて、より適切なパラメタを決定できるように精度の高い調査データを多く蓄積することが重要と考えられる。

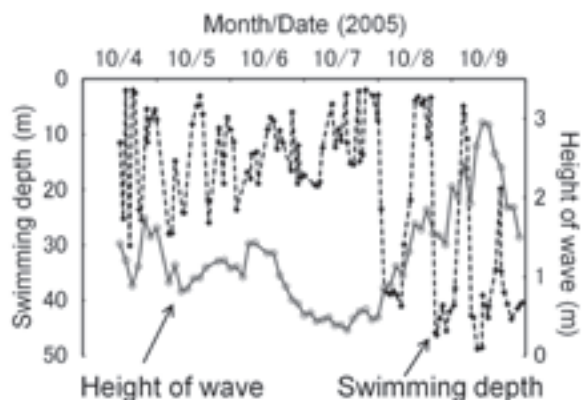


Fig. 59. Time series data of wave height and swimming depth of a *N. nomurai*. Swimming depth was investigated by Pop-up archival tag (PAT5, Bell diameter: 1.5 m).

第8章 結 論

8.1 研究成果の概要

第1章では、本研究の背景としてエチゼンクラゲの大量出現による漁業被害とその軽減対策についてまとめ、漁業における混獲回避、駆除、輸送予測等には本種の遊泳行動や深度分布等の情報が重要であることを示した。ただし、エチゼンクラゲの分布および行動生態に関する既存知見はほとんどなく、本種の行動や分布を調べる手法すら確立されていなかったことから、次章以降においてエチゼンクラゲの行動や分布を調べるために考案した手法と、それらを用いた調査結果について解説した。

第2章では、海中を潜行する個体をスキューバ潜水により追跡して遊泳速度を計測する手法とその調査結果について解説した。計測されたエチゼンクラゲの速度は、 $0.03 \sim 0.17 \text{ ms}^{-1}$ で、遊泳速度 (ms^{-1}) = 傘径 (m) $\times 0.1 / \text{s}$ の関係が導かれた。傘径 $1 \sim 1.5 \text{ m}$ の個体の遊泳速度は約 $0.1 \sim 0.15 \text{ ms}^{-1}$ となり、弱い流れであれば十分に逆らって進むことができる遊泳能力を有するものの、強い海流に逆らって移動できないことを明らかにした。

第3章では、表層付近に分布するエチゼンクラゲの個体数密度を定量的・連続的かつ容易に調べる手法として、水中から海面方向を観察しながらクラゲ類を計数する曳航式のカメラシステム (TULCam) について解説した。日本海における実験の結果、深度 20 m における速力 7 ノット での曳航観察によって、エチゼンクラゲの個体数密度を定量的に得られることを確認した。曳航速度、深度およびカメラの画角情報から、観

察された個体の深度および個体の大きさも計測することができ、それによって得られた深度分布と傘径組成は実測値と同様の結果となった。

第4章では、エチゼンクラゲの水平分布に加えて鉛直分布を定量的に調べるために、コッドエンドを開放した表中層トロール網に装着した水中ビデオカメラにより網内を通過する個体を観察する方法を開発し、深度別の分布の把握に取り組んだ。日本海沖合において本手法により撮影した映像からエチゼンクラゲの個体計数を試みた結果、日中は深度約 70 m でも自然光で観察可能であり、日本海沖合域ではエチゼンクラゲは日中に深度 40 m 以浅に大部分が分布することが分布することがわかった。また、時間帯によって深度分布が変動する可能性も示唆された。

第5章では、より詳細に個体の遊泳深度の経時変化を捉えるために、データの取得に再捕獲を必要としない電子標識 (PAT および Pinger) を個体に装着して調べた。その結果、エチゼンクラゲは活発に鉛直移動を繰り返し、遊泳深度は昼から夕方浅く、深夜から未明にかけて深くなる日周性が確認された。秋季～冬季の日本海沖合域においてエチゼンクラゲは最大深度 176 m までを潜行して遊泳していた。深度 40 m 以浅に分布する時間が 68% を占め、 95% の時間で水温 $14 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 以上に存在した。また、秋から冬にかけて日本海を東北に移動するに従い、遊泳深度は徐々に深くなる傾向があった。

第6章では、照度や透明度に依存せずに水中を観察可能な音響カメラを用いたエチゼンクラゲの分布調査手法を考案し、それを用いて鉛直分布を調べた。周波数 1.8 MHz では距離約 12 m までエチゼンクラゲを形状で判別でき、映像から傘径を測定できた。周波数 1.1 MHz では距離約 25 m までエチゼンクラゲを個体として視認できた。夏季の対馬海峡海域において、周波数 1.1 MHz 、観察範囲下向きに設定して船から吊り下げ、深度を一定間隔に調節しながら個体を計数する方法により、海面付近から深度約 85 m までの範囲で個体数密度と傘径を把握できた。昼夜を通して鉛直分布を調べた結果、秋季～冬季に電子標識調査により得られた日周鉛直移動と同様の日周性を確認した。

第7章では、上述した研究の結果を基に明らかにしたエチゼンクラゲの鉛直移動および分布特性に及ぼす海洋環境の影響について検討して、基本となる深度分布は海洋の鉛直密度および水温構造に依存する傾向を明らかとして、さらに能動的な日周鉛直移動と成長に伴う遊泳力の増大の要素を加味することで、鉛直水温、時間および傘径の情報からエチゼンクラゲの鉛直分布を推定するモデルを考案した。このモデルにより日本

海沖合海域におけるエチゼンクラゲの季節的な鉛直分布変化を再現できた。ただし、過去のエチゼンクラゲの分布観測結果と比較検証すると一致しない場合もあり、この原因としては、海況や餌生物の深度分布などの環境条件が影響している可能性や、モデル検討のためのデータがまだ不足している可能性が考えられた。

8.2 本研究で適用した調査手法に関する考察

これまでに述べたように、本研究では調査方法がほとんど確立されていなかったエチゼンクラゲの鉛直分布や遊泳行動を調べるために新たな手法を開発して、実際の調査に適用した。一方では、現時点において本研究とは異なるアプローチにより分布を把握する試みも進みつつある。例えば、海面におけるエチゼンクラゲの水平分布を迅速に調べるために船上からの目視調査が広く行われてきたが、目視で推定する個体数密度の定量化を目的として、目視可能な水平距離と発見率の関係からエチゼンクラゲの面積あたりの個体数密度を推定する手法も研究されている (Randriarilala *et al.* 2014)。さらに、この手法を鉛直方向にも応用して目視による水面下のエチゼンクラゲの発見率から体積あたりの個体数密度を推定する試みも行われている (本多ら, 2015)。ただし、これらの方法において目視によりエチゼンクラゲの個体数密度を推定する場合においても、表層における個体数密度の正確な値との比較で整合性を確認する必要があるため、TULCam や水中ビデオカメラを装着した表中層トロールネットを用いた観測による調査で正確なデータを得て比較することが望ましい。TULCam では海面近くに分布するクラゲ類の個体数体積密度を求められるため、同時に目視観察と比較することで、目視でクラゲ類を視認できた深さを理論上推測できる。様々な条件下で本手法により目視可能な深度を推定することで、目視調査の定量化への貢献が期待される。

また、本研究では超音波を用いた観測による分布調査手法として、音響カメラの観察映像からエチゼンクラゲを計数する方法により体積あたりの個体数密度を求めることができた。これまでも超音波を用いた手法として魚群探知機による観測でクラゲ類の分布を把握した例はあったものの、同時に採集や光学カメラ等の観察により対象生物種の確認を必要としていた。音響カメラを用いれば、クラゲ類を形状で識別できるため、他の観察手法により確認する必要もなくエチゼンクラゲを計数できる。ただし、魚群探知機は広く船舶に普及されており、音響カメラよりも観測できる距離が大きくなうえ、高速で航行しながらの観測も可能であ

ることから、広範囲の分布を迅速に調べられる手法としてエチゼンクラゲの分布調査への適用が期待されている。最近になって、計量魚群探知機によるエチゼンクラゲの調査方法も進歩しつつあり、エチゼンクラゲの音響特性に関する調査結果も報告されている (広瀬ら, 2005)。超音波の発信間隔およびパルス長を可能な限り短く設定して、できるだけ遅い船速で航走しながら観測することで、個体毎にエチゼンクラゲを検出できるようになり、個体群の傘径組成の推定も試みられている (松裏ら, 2014)。また、マルチビームソナーと呼ばれる広範囲を探索できる音響機器を用いたエチゼンクラゲの分布調査手法も開発されつつある (Matsuura *et al.* 2015)。ただし、解像度の理由によりこれらの音響機器の映像のみから同様の大きさの物体とエチゼンクラゲを区別することは困難であるうえ、夜間の観測の場合は表層付近まで浮上してくる動物プランクトン類の群れの映像中からクラゲ類の単体影像を抽出するのが困難となる。そのため、調査にあたってはまず対象とする種の判別が必要であり、網による採集や本研究で開発した光学カメラあるいは音響カメラによる観察手法との併用が役立つと考えられる。

なお、本研究による光学カメラおよび音響カメラを用いた手法は、いずれの方法も個体毎にエチゼンクラゲを観察するため、個体数の計数や傘径の計測に労力と時間を要する。それを補うため、エチゼンクラゲを個体毎に計数および計測する自動解析および作業支援プログラムの開発も進められており (Seino *et al.* 2016; 清野ら, 2016)、今後の研究の進展が期待される。

エチゼンクラゲの行動を調べる手法として、本研究では PAT と Pinger を用いた追跡調査を実施した。本研究ではそれらの電子標識を水中で遊泳する個体に直接装着する方法により柔らかい体表に傷を付けることなく調査を行うことができた。かつてはクラゲ類に標識等を装着して移動を追跡する手法は一般的ではなかったものの、最近になってクラゲ類に標識を装着して行動を調査する例が徐々に増えつつある。Cyanea capillata の追跡調査 (Bastian *et al.* 2012) では、短期間であるが本研究と同様に水中で大型個体に超音波 Pinger を装着することにより、移動追跡に成功している。Rhizostoma octopus の追跡調査 (Hays *et al.* 2012; Fossette *et al.* 2015) でも、本研究と同様に水中で大型個体に深度ロガーを装着することにより、数日間の遊泳行動の調査に成功している。

また、エチゼンクラゲにおいても、韓国海域で本研究と同じく PAT を水中で個体に装着する方法で調査が始められている (Han and Lee, 2015)。これらの例のように、本研究に倣って水中でクラゲ類にバンド等

を用いて標識を装着する方法はクラゲ類の行動への負担が少なく、装着方法の主流となった。一方で、特殊な吸盤を用いて頭足類やクラゲ類に標識を装着する方法も開発され (Mooney *et al.*, 2015), 現段階では水槽内の実験例にとどまるものの、今後の発展が期待される。近年は電子標識に内蔵されるセンサも高度化してきており, Fossette *et al.* (2015) や Mooney *et al.* (2015) の研究で用いたデータロガーは方位や加速度も計測できることで、より詳細にクラゲ類の行動を計測できるようになっている。また、将来的には技術の進歩により電子標識自体も小型化していくと考えられる。Matsushita *et al.* (2011) は超小型データロガーを用いたミズクラゲ *A. aurita* の追跡調査を実施したが、まだ数時間の追跡にとどまっている。さらに小型化が進めばクラゲ類への負担がより少ない調査が可能になると期待される。本研究において分布調査に適用した音響カメラによる観察手法は、エチゼンクラゲのみならず、ビゼンクラゲやミズクラゲを対象にしても遊泳姿勢や遊泳方向、拍動の様子など行動観察に有効であることが確認されているため (本多ら, 2016), これらの観察手法を併用することによって、クラゲ類の遊泳行動がより詳細な調査できると期待される。

8.3 鉛直分布および遊泳行動に関する知見の被害対策への活用

前述した調査手法を用いることで、本研究ではこれまでほとんど解明されていなかったエチゼンクラゲの分布や移動特性に関して新しい知見が得られた。それらの知見は、以下に説明する様々な被害軽減対策に役立つと考えられる。

8.3.1 漁業対策への活用

漁業における対策では、水揚対象生物とエチゼンクラゲを獲り分ける方法において本研究で得られた生態知見の活用が期待される。例えば、まき網や刺網、曳網漁業においては、エチゼンクラゲが少ない深度帯や時間帯など時空間的にエチゼンクラゲが少ない場所を選択して操業することにより、エチゼンクラゲの混獲量を減少できる。定置網漁業においては、第1章で述べたように垣網において目合拡大等により個体を素通りさせることを目的として対策を施す部位の位置を検討する際に、エチゼンクラゲの鉛直分布特性にあわせて深度約 40 m 以浅の位置に対策を施すことが望ましい。また、定置網やまき網の網揚げ作業時に水揚対象生物とエチゼンクラゲの行動の違いを利用して混獲を

防除する方法を検討する場合、エチゼンクラゲの遊泳速度はほとんどの魚類よりも遅いため、エチゼンクラゲではなく魚類等の行動を追い込みや誘引などの手法により制御する方が効果的と考えられる。底びき網漁業においては、時空間的にエチゼンクラゲが少ない場所を選択して操業することは困難であるが、エチゼンクラゲの遊泳速度は曳網速度より十分に遅いため、曳網速度の調整や漁具改良により水揚対象生物のみを獲り分ける場合には、エチゼンクラゲの遊泳速度は無視して水揚対象生物の行動特性のみを考慮して混獲防除対策を検討することが効果的と考えられる。

8.3.2 駆除対策への活用

本研究で解明されたエチゼンクラゲの日周鉛直移動特性より、日中はエチゼンクラゲの深度分布が相対的に浅くなるため、駆除用の表中層トロール網による曳網は日中に行うことが効果的である。日中に操業を行うことは、駆除用漁具を操業するうえで安全性を考慮した場合も望ましいため、理に適っているといえる。大量出現による漁業被害が最も増加する秋季の日本海沖合域においては、日中に海面から深度約 40 m までの深度帯を曳網することが効果的と考えられる。これまでに実際に各地で実施された駆除操業においても、本研究で提示した深度で曳網することが推奨され (水産総合研究センター, 2005b), 駆除対策に貢献してきた。ただし、これまでと異なる時期に駆除を実施しなければいけない場合は、その時期のエチゼンクラゲの鉛直分布に合わせて適切な曳網深度に調節して操業すべきと考えられる。

8.3.3 輸送経路の予測および調査への活用

第7章において、エチゼンクラゲの深度分布を水温の鉛直構造、傘径、時刻の要素によりモデル化した。海流の速度は深度によって大きく変化するため、これまでに運用されてきたエチゼンクラゲの輸送予測システムにこの鉛直移動モデルを反映できれば、より正確に日本各地における出現予測が可能となる。また、本種の回遊経路を推定するための初期分布の把握や、各種生態調査を目的として効率的に採集または観察するためには、本種の深度分布が比較的浅くなる日中の時間帯に調査を実施する方が望ましい。また、より正確に鉛直分布組成を把握するためには、エチゼンクラゲを採集あるいは観察した時刻を基に鉛直分布データを標準化したうえで整理する必要があるといえる。

8.4 今後の課題

8.4.1 海流による輸送と遊泳速度

第2章ではエチゼンクラゲの遊泳速度を計測し、傘径約1 mの個体で約 0.1 ms^{-1} の速度で遊泳することがわかった。海流によるエチゼンクラゲの輸送経路を検討する際に、本種の遊泳速度は無視できるほど小さいものと考えられる。ただし、海中の流向と個体の遊泳方向に一定の関係があるのであれば、小規模な渦や漁具周辺の流れに対する移動方向等を検討するための要素にもなる。水中カメラや音響カメラを用いて実海域においてエチゼンクラゲの遊泳方向とその時の水中の流れの方向の関係を調べた予備的な研究では(本多, 2009; 本多ら, 2006), 遊泳方向が流向と一致しやすいことが確認されている。いずれも観測例がまだ多くなく、これらの結果に普遍的な傾向があるとは言い難いものの、遊泳方向と流向に一定の相関が認められる場合、*Aurelia sp.*や*R. octopus*で知られている特性の様に(Rakow and Graham, 2006; Fossette *et al.*, 2015), 潮汐流, 流速シアや水圧に対する反応といった生態的要因が影響する可能性がある。一方で、エチゼンクラゲの場合は体の形状や各部の比重バランスといった物理的要因から流向に対する姿勢が決定される可能性も考えられる。水中の微細な水流構造とクラゲ類の行動に関する研究も近年は進んでいることから(Katija and Jiang, 2013), 漁場におけるエチゼンクラゲの移動様式を詳細に検討する場合には、これらのように水流に対する行動の研究も今後の課題と考えられる。

8.4.2 日周鉛直移動の理由

本研究では、エチゼンクラゲが日本海において日周鉛直移動を行うことが解明された。一方、本種の発生域である中国沿岸の海域におけるエチゼンクラゲの鉛直移動および鉛直分布に関する研究例は皆無である。ただし、韓国沿岸海域において本種の鉛直移動および鉛直分布に関する研究は徐々に進みつつある(Han and Lee, 2015; Lee *et al.*, 2007)。これらの調査が行われている韓国沿岸海域は比較的浅く、潮汐流が卓越しているなど本研究で実施した日本海の調査海域とは条件が異なるものの、概ね本研究で調べられた結果と同様の移動および分布特性が確認されている。他のクラゲ類においても、第1章で述べたようにミズクラゲ*A. aurita*や*C. capillata*, *P. periphylla*などが日周鉛直移動をすることが知られている。このうち、*C. capillata*, *P. periphylla*の遊泳深度は日中に

深く夜間に浅くなることから、エチゼンクラゲと明らかに異なる日周鉛直移動パターンとなる。これらはほとんどの小型動物プランクトンの日周鉛直移動パターン(Lampert, 1989)と同様である。一般に生物の行動の日周性を制御する要因としては、内因的な概日リズム, 光周期, 餌生物の日周性などが知られており(羽生・田畑, 1988), 動物プランクトン類やクラゲ類に関しても, 光周期, 索餌行動, 逃避行動(Lampert, 1989), 潮汐流, 水平方向の移動または定位, 繁殖行動(Albert, 2007)等を理由として能動的な鉛直移動を行う種も知られている。エチゼンクラゲは光を感じる感覚器を有することから(安田, 2003), 光周期が行動に主に影響している可能性が高いと考えられるが、本種の日周鉛直移動が何に起因する行動なのかはまだ特定できていない。また、単なる概日リズムだけではなく、動物プランクトンの分布層に追従するような動きも観測されたことから(Fig. 58), 夜間に海底付近から浮上してくる餌生物の日周鉛直移動に遭遇するための行動とする仮説も考えられ得るが、これらの解明は今後の研究課題である。

8.4.3 衰弱した個体の挙動

本研究においては、自然環境下で活発に活動しているエチゼンクラゲを対象として分布や行動を調べた。しかし、実際の海域には衰弱してほぼ漂流しているだけの個体も少なくない。クラゲ類は衰弱したまましばらく漂流し、潮目付近などに衰弱個体のみで構成される大群を形成する場合がある。これらは能動的な遊泳力をほとんど持たないため、単なる漂流物として扱うことになる。完全に活力を失った死亡個体は水中で約1~2週間ほどかけて分解・消失することが確認されているものの(水産総合研究センター, 2006), 衰弱し始めてから死亡に至るまでに要する期間は不明である。さらに、海面を漂流して沿岸に打ち上げられる個体や、海底に沈降して底びき網に大量入網する個体など、浮沈状態も一定ではない。このような場合は分布深度が正常個体と異なるため、海流による輸送経路も異なる可能性がある。また、定置網等で混獲防除対策を施す効果的な位置も変更する必要があるかもしれない。エチゼンクラゲの回遊経路の全体像の把握や、漁業被害の軽減対策には、エチゼンクラゲが活力を失う条件やその後の浮沈状態、死亡するまでに要する期間等の把握も大切である。

8.4.4 エチゼンクラゲの分布調査および行動調査の現況

第1章でも述べた通り、2016年現在まで、日本の周辺海域でエチゼンクラゲが再生産しているという証拠はまったく見つかっておらず、日本海域へ出現するエチゼンクラゲはすべて無効分散の結果といえる。2010年以降にエチゼンクラゲは日本周辺海域に大量出現していないため、(日本海区水産研究所 web site: http://jsnfri.fra.affrc.go.jp/Kurage/kurage_top.html, accessed 2016-6-1)、漁業被害が少ない一方で、日本海域においてエチゼンクラゲの分布や行動に関する新しい情報はほとんど得られていない。しかしながら、来るべきエチゼンクラゲの大量出現に備えて、分布状況の定量的な把握および生息環境に関する情報を調べるために水産研究・教育機構により毎年夏から秋に日本海沖合の広域において分布調査が継続的に実施されている (Honda *et al.*, 2009; Kitajima *et al.*, 2015)。調査では、本報で解説した水中ビデオカメラを装着した表中層トロールネットによる分布調査手法に加え、船上からの目視や魚群探知機による観測を併用することにより、クラゲ類の発見率を高めている。

エチゼンクラゲの出現量が少ない場合は、日本周辺海域で個体を発見することが稀となるため、個体毎の行動調査の実施は困難となる。一方で、韓国海域では、2010年以降もまとまった量のエチゼンクラゲが度々出現しているため (韓国国立水産科学院 web site: <http://www.nifs.go.kr/bbs?id=jellynews>, accessed 2016-6-1)、本研究の手法を踏襲して電子標識を用いた個体毎の行動調査が実施されている (Han and Lee, 2015)。朝鮮半島沿岸海域は日本周辺海域よりも小型の個体が多く存在するため、今後は小型個体にも行動調査が適用されることで研究が発展すれば、エチゼンクラゲの分布および生態に関するデータの蓄積が進められると期待される。

また、本研究で適用した各種調査方法は、エチゼンクラゲが日本海域に大量に出現していた2009年までに開発してきた手法がほとんどである。技術は年々進歩しているため、調査に使用されていた機器類も現在は当時より高度化している。例えば、PATはより小型化され、(Wildlife computers Inc. web site: <http://wildlifecomputers.com/our-tags/mark-report-pat/>, accessed 2016-6-1. Microwave Telemetry Inc. web site: <http://microwavetelemetry.com/fish/Xtag.cfmURL>, accessed 2016-6-1)、Pingerは内蔵できるセンサが多様化してさらに詳細な行動を調べられるようになった (Vemco web site: <http://vemco.com/>

[products/v9ap-v13ap-accelerometer/](http://vemco.com/products/v9ap-v13ap-accelerometer/), accessed 2016-6-1)。電子標識の小型化は、クラゲ類の行動に与える影響をさらに小さくできると期待される。本研究では日本海域に出現する比較的大型の個体を対象として調査を行ったが、日本海域に出現する以前の小型個体に関する研究は進んでいない。小型化された機器により小型個体の調査への適用が可能となれば、発生後間もない時期からのエチゼンクラゲの行動を調べることもできる。また、装着による個体への負担が小さくなれば、より長期の連続調査が可能になることも期待される。さらに、高感度かつ高画質な水中ビデオカメラも当時より安価に入手できるようになっており、音響カメラも本研究で使用した機器よりもさらに高い周波数の超音波を用いることで高精細な映像を得ることが可能な機器が開発されている (Sound metrics corp. web site: <http://www.soundmetrics.com/Products/ARIS-Sonars>, accessed 2016-6-1)。今後はこれらの新しい観測機器類が本研究で用いた調査手法に適用されることで、エチゼンクラゲの小型個体や、他の小型クラゲ類の観察にも適応できるなど、さらなる研究の発展が期待される。

謝 辞

本研究に関して終始ご指導ご鞭撻を頂いた東京海洋大学の東海正教授に心より感謝の意を表す。また、本論文をご精読頂き有用なコメントを頂いた東京海洋大学の胡夫祥教授、宮本佳則教授、秋山清二准教授に深謝の意を表す。また、本研究を博士論文としてまとめる機会を与えて頂いた、水産研究・教育機構日本海区水産研究所の関係各位に深く謝意を表す。

本論文を構成する各学術論文等の執筆にあたり、共著者として実験および調査への多大なるご協力とご助言を頂いた、西海区水産研究所の渡部俊広博士 (当時水産工学研究所所属)、長崎大学の松下吉樹教授 (当時水産工学研究所所属)、一般社団法人漁業情報サービスセンターの飯泉仁博士 (当時日本海区水産研究所所属)、水産工学研究所の藤田薫博士、西海区水産研究所の豊川雅哉博士、水産研究・教育機構本部の清水学博士 (当時中央水産研究所所属)、佐賀大学の藤井直紀博士には深く感謝の意を表す。

エチゼンクラゲによる被害状況を把握するためのアンケート調査の実施にあたり、全国各地の250の漁業協同組合等から貴重な情報を頂いた。ご対応頂いた281名の漁業関係者各位に深く謝意を表す。

海洋エンジニアリング株式会社所属の第七開洋丸 (当時日本海洋株式会社所属) の船長を始めとする乗

組員各位には、エチゼンクラゲの遊泳速度計測実験、電子標識を用いたエチゼンクラゲの遊泳行動調査、表中層トロール網に装着した水中ビデオカメラによる観察、TULCamの曳航実験および音響カメラを用いた実験の実施にあたり船舶の運航にご協力頂いた。日本海区水産研究所所属のみずほ丸の船長を始めとする乗組員各位には、エチゼンクラゲの遊泳速度計測実験および電子標識を用いたエチゼンクラゲの遊泳行動調査の実施にあたり船舶の運航にご協力頂いた。島根県水産技術センター所属の秋風の船長を始めとする乗組員各位には、電子標識を用いたエチゼンクラゲの遊泳行動調査の実施にあたり船舶の運航にご協力頂いた。これらの関係者全てに深く感謝の意を表す。

海洋エンジニアリング株式会社の福永卓司氏（当時日本海洋株式会社所属）、コムサンの小又一聡氏、佐渡ダイビングセンターの本間了氏、山田彰宏氏、有限会社ダイビングサプライの栗原伸悟氏、島根県水産技術センターの沖野晃博士、松下吉樹教授（再掲）には、エチゼンクラゲの遊泳速度計測実験および電子標識を用いたエチゼンクラゲの遊泳行動調査において潜水作業の補助や水中撮影にご協力頂いた。水産工学研究所の山崎慎太郎博士には、冬季の日本海において電子標識の回収作業にご協力頂いた。深く感謝の意を表す。

TULCamに関する実験では、長谷川誠三氏（当時水産工学研究所所属）、水産研究・教育機構開発調査センターの貞安一廣博士（当時水産工学研究所所属）、補助調査員としてご協力頂いた岡本和浩氏、近藤誠氏、鈴木秀規氏、坪井健太郎氏、目視調査法に助言を頂いた東京海洋大学の内田圭一助教、実験機器の製作においてご協力頂いた（株）後藤アクアティックスの五島正哲氏、渡部俊広博士（再掲）、データ解析にご尽力頂いた水産工学研究所の宮内一子氏、本報の調査手法をエチゼンクラゲ分布調査に継続して適用頂いた水産工学研究所の高尾芳三氏、松裏知彦博士、日本海区水産研究所の松倉隆一博士（当時水産工学研究所所属）、函館国際水産・海洋都市推進機構の高原英生博士（当時水産工学研究所所属）に深く感謝の意を表す。

音響カメラを用いた調査において、当初より準備および計画立案等にご協力およびご助言を頂いた渡部俊広博士（再掲）、観測準備および作業にご協力頂いた長谷川誠三氏（再掲）、貞安一廣博士（再掲）、映像データの解析にご尽力頂いた宮内一子氏（再掲）、機材の準備および取扱い等にご協力を頂いた株式会社東陽テクニカの社員一同に深く感謝の意を表す。

鉛直移動モデルの検討を進めるにあたりご協力およびご助言を頂いた奥野章博士（当時日本海区水産研究所所属）の他、関係各位に深く感謝の意を表す。

本研究は、多くの政府補助金、資金等により実施された。以下に記して感謝の意を表す。第1章において漁業被害状況を把握するために実施したアンケート調査は、平成15年度行政対応特別研究緊急調査エチゼンクラゲの大量発生に関する緊急実態調査事業の一環として行った。第2章、第3章、第4章、第5章、第6章における実験および調査は、農林水産省の先端技術を活用した農林水産研究高度化事業「エチゼンクラゲの大量出現予測、漁業被害防除技術及び有効利用技術の開発」の一環として行った。第7章におけるエチゼンクラゲの鉛直移動と海洋環境に関わる研究のとりまとめは、水産庁補助事業「大型クラゲ国際共同調査事業」の一環として行った。

参考文献

- Abe S., Kuga M. and Watanabe T., 2015: Improvement of simulation system of jellyfish distribution in the Japan Sea for a new ocean model. The 12th Japan-China-Korea International Jellyfish Workshop. Sendai, 22.
- Albert D.J., 2007: Aurelia labiata medusae (Scyphozoa) in Roscoe Bay avoid tidal dispersion by vertical migration. *J. Sea Res.*, **57**, 281-287.
- Baba T., Kodama T., Honda N. and Iguchi N., 2015: Distribution of *Nemopilema nomurai* in the Tsushima Strait by sighting survey from a ferry "New Camellia" in 2015. The 12th Japan-China-Korea International Jellyfish Workshop, Sendai, 17-18.
- Bämstedt U., Kaartvedt S. and Youngbluth M., 2003: An evaluation of acoustic and video methods to estimate the abundance and vertical distribution of jellyfish. *J. Plankton Res.*, **25**, 1307-1318.
- Bastian T., Haberlin D., Gallagher M.C., Rooney S., Hays G.C. and Doyle T.K., 2012: Tracking the lion's mane jellyfish: horizontal and vertical movements of *Cyanea capillata* (Scyphozoa) in a shallow coastal environment. Poster Presented at PISCES 2012 Annual Meeting, POSTER.
- Belcher E.O., Matsuyama B. and Trimble G.M., 2001: Object Identification with Acoustic Lenses. Conference Proceedings MTS/IEEE Ocean '01. 6-11.
- Borodin P.A. and Osipov E.V., 2004: Modeling the processes of harvesting jellyfish *Rhopilema esculentum*: Monography, TINRO-Centre,

- Vladivostok. 1-67.
- Brodeur R.D., Mills C.E., Overland J.E. and Walters G.E., Schumacher J.D., 1999: Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change. *Fish. Oceanogr.*, **8**:4, 296-306.
- CLS, 2008: Argos User's Manual Worldwide tracking and environmental monitoring by satellite. *CLS*, 1-58.
- Cott H.B., 1940: Adaptive Coloration in Animals. Oxford University Press, London, 508pp.
- Dabiri J.O. and Gharib M., 2003: Sensitivity analysis of kinematic approximations in dynamic medusan swimming models. *J. Exp. Biol.*, **206**, 3675-3680.
- Dupont N., Klevjer T., Kaartvedt S. and Aksnes D., 2009: Diel vertical migration of the deep-water jellyfish *Periphylla periphylla* simulated as individual responses to absolute light intensity. *Limnol. Oceanogr.*, **54**, 1765-1775.
- Fossette S., Gleiss A.C., Chalumeau J. and Bastian T., Armstrong C.D., Vandenabeele S., Karpytche M., Hays G.C., 2015: Current-Oriented Swimming by Jellyfish and Its Role in Bloom Maintenance. *Current Biology*, **25**, 342-347.
- Hamner W.M., Hamner P.P. and Strand S.W., 1994: Sun-compass migration of *Aurelia aurita* (Scyphozoa): population retention and reproduction in Saanich Inlet, British Columbia. *Mar. Biol.*, **119**, 347-356.
- Han J., Honda N., Asada A. and Shibata K., 2009: Automated acoustic method for counting and sizing farmed fish during transfer using DIDSON. *Fish Sci.*, **75**, 1359-1367.
- Han C. and Lee H., 2015: Swimming depth of *Nemopilema nomurai* in Korean coastal water investigated using pop-up archival transmitting tag. The 12th Japan-China-Korea International Jellyfish Workshop. Sendai, 37.
- 羽生 功, 田畑満生, 1988: 水産動物の日周行動. 恒星社厚生閣. 東京, 200pp.
- Hays G.C., Bastian T., Doyle T.K., Fossette S., Gleiss A.C., Gravenor M.B., Hobson V.J., Humphries N.E., Lilley M.K.S., Pade N.G. and Sims D.W., 2012: High activity and Lévy searches: jellyfish can search the water column like fish. *Proc Biol Sci.*, **279**, 465-473.
- 広瀬美由紀, 向井 徹, 黄 斗湊, 飯田浩二, 2005: 懸垂法によるエチゼンクラゲ *Nemopilema nomurai* のターゲットストレングス測定. 日水誌, **71**, 571-577.
- Hirose M., Mukai T., Hwang D. and Iida K., 2009: The acoustic characteristics of three jellyfish species: *Nemopilema nomurai*, *Cyanea nozakii*, and *Aurelia aurita*. *ICES J Mar Sci.*, **66**, 1233-1237.
- 本多直人, 2004: 大型クラゲによる漁業被害と防止対策の現状. 海洋水産エンジニアリング, **36**, 57-63.
- 本多直人, 渡部俊広, 2005: 定置網漁業における大型クラゲ漁業被害防除対策の現状. ていち, **107**, 58-71.
- 本多直人, 松下吉樹, 渡部俊広, 飯泉 仁, 2005: エチゼンクラゲによる漁業被害に対する取り組み. クラゲ類の大量発生とそれらをめぐる生態学・生化学・利用学. 日水誌, **71**, 975-976.
- 本多直人, 渡部俊広, 松下吉樹, 2006: 大型クラゲの漁場における行動特性の解明. 先端技術を活用した農林水産研究高度化事業 大型クラゲの大量出現予測, 漁業被害防除及び有効利用技術の開発 (H16~18) 平成 17 年度成果報告集. 日本海区水産研究所, 新潟, 19-20.
- 本多直人, 2007: 水産研究における水中超音波カメラの活用. 超音波 TECHNO, **19**, 6-9.
- 本多直人, 渡部俊広, 2007a: 音響カメラによるエチゼンクラゲの観察. 日水誌, **73**, 919-921.
- 本多直人, 渡部俊広, 2007b: 水中ビデオカメラを装着した表中層トロール網によるエチゼンクラゲの分布調査. 日水誌, **73**, 1042-1048.
- Honda N., Shibata K., Hotta T. and Asada A., 2008: Advance technique for measuring the length of fish during transfer by the acoustic camera (DIDSON) system. *CCSBT-ESC*. **0809/46**, 1-16.
- 本多直人, 2009: エチゼンクラゲの輸送に関わる生態特性. 沿岸海洋研究, **46**, 101-108.
- 本多直人, 松下吉樹, 2009: エチゼンクラゲの遊泳速度計測. 日水誌, **75**, 701-703.
- Honda N., Watanabe T. and Matsushita Y., 2009a: Swimming depth of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* investigated using popup archival transmitting tags and ultrasonic pingers. *Fish Sci.*, **75**, 947-956.
- Honda N., Iguchi N., Okuno A., Kitajima S., Watanabe T. and Katoh O., 2009b: Distribution of *Nemopilema nomurai* in the offshore waters of the Japan Sea in the autumn of 2009. The 6th Japan-China-Korea International Jellyfish Workshop. Fukuoka, 17-18.

- 本多直人, 藤田 薫, 秋山清二, 2010: 音響カメラ DIDSON による水槽内でのアイゴの日周行動の観察. 水産工学, **47**, 47-51.
- 本多直人, 2015: 上向き曳航カメラによる大型クラゲの計数および傘径計測システムの開発. 日水誌, **81**, 946-957.
- 本多直人, 井口直樹, 馬場 孝, 松裏知彦, 2015: 目視による大型クラゲの個体数体積密度の推定方法の検討. 日本水産工学会学術講演会講演論文集, **H27**, 119-120.
- 本多直人, 豊川雅哉, 清水 学, 藤井直紀, 藤田 薫, 2016: 音響カメラを用いた大型クラゲ類 (エチゼンクラゲ, ビゼンクラゲ, ミズクラゲ) の分布および傘径計測手法. 水産工学, **53**, 87-97.
- Iguchi N., Lee H.E., Yoon W.D. and Kim S., 2010: Reproduction of the giant jellyfish, *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae), in 2006-2008 as peripherally-transported population. *Ocean Sci. j.*, **45**, 129-138.
- Ikeda H., Ohtsu K. and Uye S., 2011: Fine structure, Histochemistry, and Morphogenesis During Excystment of the Podocysts of the Giant Jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa, Rhizostomeae). *Biol. Bull.*, **221**, 248-260.
- Ikeda H. and Uye S., 2015: Spatio-temporal distribution of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* in the East Asian waters by sighting survey from ferries: in 2015. The 12th Japan-China-Korea International Jellyfish Workshop, Sendai. 14-16.
- 稲垣 正, 豊川雅哉, 1991: 超音波によるクラゲ探知に関する研究. 水産海洋研究, **55**, 25-34.
- 井上 実, 1978: 遊泳行動. 「魚の行動と漁法」恒星社厚生閣, 東京, pp.148-174.
- Kaartvedt S., Klevjer A., Torgersen T., Sørnes T. and Røstad A., 2007: Diel vertical migration of individual jellyfish (*Periphylla periphylla*). *Limnol. Oceanogr.*, **52**, 975-983.
- Katija K. and Jiang H., 2013: Swimming by medusa *Sarsia tubulosa* in the viscous vortex limit. *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments*, **4**, 103-118.
- Kawahara M., Uye S. and Ohtsu K., 2006: Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in East Asian waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **307**, 161-173.
- 気象庁, 2015: 対馬暖流. 海洋の健康診断表 総合診断表 第2版. 東京, 180-186.
- Kitajima S., Okuno A., Honda N., Iguchi N., Watanabe T. and Katoh O., 2011: Low temperature excludes medusae of *Nemopilema nomurai* in the Japan Sea in winter. The 8th China-Japan-Korea International Jellyfish Workshop. Sanya, 35-36.
- Kitajima S., Iguchi N., Honda N., Watanabe T. and Katoh O., 2015: Distribution of *Nemopilema nomurai* in the southwestern Sea of Japan related to meandering of the Tsushima Warm Current. *Journal of Oceanography*, **71**, 287-296.
- 熊木 豊, 上野陽一郎, 傍島直樹, 松山優治, 2005: 台風 0406 号通過に伴い発生した京都府沿岸の急潮. 海の研究, **14**, 653-664.
- Kramp P.L., 1961: Synopsis of the Medusae of the World. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **40**, 1-469.
- Lampert W., 1989: The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Funct Ecol.*, **3**, 21-27.
- Lee K.H., Kim I.O., Yoon W.D., Shin J.K. and An H.C., 2007: A study on vertical distribution observation of jellyfish (*Nemopilema nomurai*) using acoustical and optical methods. *J Kor Soc Fish Tech.* **43**, 355-361.
- Masuda R., 2007: Ontogeny of anti-predator behavior in hatchery-reared jack mackerel *Trachurus japonicus* larvae and juveniles: patchiness formation, swimming capability, and interaction with jellyfish. *Fis. Sci.*, **72**, 1225-1235.
- 松下吉樹, 本多直人, 河村智志, 2005: 曳網漁具に装着するエチゼンクラゲ混獲防除装置 JET (Jellyfish Excluder for Towed fishing gear) の試作と操業実験. 日水誌, **71**, 965-967.
- 松下吉樹, 本多直人, 2006: 曳網漁具に装着するエチゼンクラゲ混獲防除装置 JET (Jellyfish Excluder for Towed fishing gear) の設計・製作方法について. 研報, **16**, 19-27.
- Matsushita Y., Suzuki H. and Kajikawa Y., 2011: Tracking vertical movement of the Moon Jelly *Aurelia aurita* using micro data logger. *Fisheries Engineering*, **47**, 197-206.
- 松裏知彦, 貞安一廣, 松倉隆一, 高尾芳三, 2014: エチゼンクラゲのエコー自動抽出とエコートレースによる傘径推定. 日水誌, **80**, 702-712.
- Matsuura T., Abe K., Kiyomoto Y., Yamada H. and

- Sasaki H., 2015: Comparison of the distribution densities of Nomura's jellyfish *Nemopilema nomurai* estimated with a multibeam echo sounder and a quantitative echosounder in the East China Sea. The 12th Japan-China-Korea International Jellyfish Workshop. Sendai, 28-29.
- Maxwell S.L. and Gove N.E., 2004: The feasibility of estimating migrating passage rate in turbid rivers using a Dual Frequency Identification Sonar (DIDSON). *Regional Information Report. ADF & G.*, **2A04-05**, 1-78.
- McHenry M.J. and Jed J., 2003: The nontogenetic scaling of hydrodynamics and swimming performance in jellyfish (*Aureloia aurita*). *J. Exp. Biol.*, **206**, 4125-4137.
- 南川真吾, 2001: データロガーによる動物の潜水行動の研究と鯨類研究への応用. *遠洋*, **108**, 6-8.
- Moon J.E., Pang I.C., Yang J.Y. and Yoon W.D., 2010: Behavior of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* in the East China Sea and East/Japan Sea during the summer of 2005: A numerical model approach using a particle-tracking experiment. *J Mar Syst.*, **80**, 101-114.
- Mooney T.A., Katija K., Shorter K.A., Hurst T., Fontes J. and Afonso P., 2015: ITAG: an eco-sensor for fine-scale behavioral measurements of soft-bodied marine invertebrates. *Anim Biotelemetry*, **3:31**, 1-14.
- Moriarty P.E., Andrews K.S., Harvey C.J. and Kawase M., 2012: Vertical and horizontal movement patterns of scyphozoan jellyfish in a fjord-like estuary. *Mar Ecol Prog Ser.*, **455**, 1-12.
- 内藤靖彦, 1997: マイクロデータロガーの現状. *月刊海洋*, **29**, 137-141.
- 日本海区水産研究所, 2007: 先端技術を活用した農林水産研究高度化事業 大型クラゲの大量出現予測, 漁業被害防除及び有効利用技術の開発 (H16 ~ 18) 平成 18 年度成果報告集, 1-58.
- 西村三郎, 1959: エチゼンクラゲの大発生. 採集と飼育, **21**, 194-196.
- 西村三郎, 1961: エチゼンクラゲの大発生: 補遺. 採集と飼育, **23**, 194-197.
- 農林水産技術会議事務局, 水産総合研究センター. 2003: 平成 15 年度行政対応特別研究緊急調査 エチゼンクラゲの大量発生に関する緊急実態調査報告書, 1-54.
- Ohtsu K., Kawahara M., Ikeda H. and Uye S., 2007: Experimental induction of gonadal maturation and spawning in the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Mar Biol.*, **152**, 667-676.
- Okuno A., Kitajima S., Honda N. and Watanabe T., 2011: Numerical simulation of *Nemopilema nomurai* migration in the Japan Sea with temperature-based controls. The 8th China-Japan-Korea International Jellyfish Workshop. Sanya, 30-31.
- Pillips K., Boero R.V., Harvey E., Ellis D., Seager J., Begg G., Honda N., Shibata K. and Hender J., 2008: Assessing the accuracy and precision of stereo-video and sonar length measurements of southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*). *CCSBT-ESC.* **0809/12**, 1-45.
- Rakow K.C. and Graham W.M., 2006: Orientation and swimming mechanics by the scyphomedusa *Aurelia* sp. in shear flow. *Limnol. Oceanogr.*, **51**, 1097-1106.
- Randriarilala F., Kitakado T., Shiode D., Sakaguchi M., Hayashi T. and Tokai T., 2014: Density estimation of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* around Japan using an alternative modified detection function for left truncation in a line transect survey. *Fish Sci.*, **80**, 261-271.
- Rose C.S., Stoner A.W. and Matteson K., 2005: Use of high-frequency imaging sonar to observe fish behavior near baited fishing gears. *Fis. Res.*, **76**, 292-304.
- Seino Y., Enomoto K., Toda M. and Honda N., 2016: Study on the Auto Extraction System for the Giant Jellyfish *Nemopilema nomurai* from Underwater Video. Japan-Korea Joint Workshop on Frontiers of Computer Vision (FCV2016). Takayama, 374-377.
- 清野吉男, 榎本洗一郎, 戸田真志, 本多直人, 2016: 二値化処理による水中動画からのエチゼンクラゲ抽出手法の検討. 動的画像処理実利用化ワークショップ (DIA2016). 盛岡市. 4(in CD-ROM).
- Shorten M., Davenport J., Seymour J.E., Cross M.C., Carrette T.J., Woodward G. and Cross T.F., 2005: Kinematic analysis of swimming in Australian box jellyfish, *Chiropsalmus* sp. And *Chironex fleckeri* (Cubozoa, Cnidaria: Chirodropidae). *J. Zool. Lond.*, **267**, 371-380.
- 下村敏正, 1959: 1958 年秋, 対馬暖流系水におけるエ

- チゼンクラゲの大発生について. 日水研報, **7**, 85-107.
- Stephen W., 2008: Autonomous Underwater Gliders, Underwater vehicles. *Florida Institute of Technology*, 504-530.
- 水産総合研究センター, 2005a: 漁具改良マニュアル - 大型クラゲ対策のために - 横浜, 1-28.
- 水産総合研究センター, 2005b: 漁具改良マニュアル - 大型クラゲ対策のために - 第2版. 横浜, 1-19.
- 水産総合研究センター, 2006: 漁具改良マニュアル - 大型クラゲ対策のために - 第3版. 横浜, 1-48.
- 水産総合研究センター, 2008: 平成19年度エチゼンクラゲ発生源水域における国際共同調査委託事業報告書. 横浜, 1-102.
- 水産総合研究センター, 2009: 漁具改良マニュアル - 大型クラゲ対策のために - 第4版. 横浜, 1-58.
- 水産総合研究センター, 2010: 平成21年度大型クラゲ国際共同調査事業報告書, 横浜, 1-87.
- 高橋未緒, 齊藤宏和, 2003: ポップアップ式衛星通信型タグによるまぐろ・かじき類調査の現況. 遠洋, **112**, 18-23.
- Takao Y., Matsuura T. and Takahara H., 2013: Distribution of *Nemopilema nomurai* around the Tsushima Strait in July 2013. Proceeding of The Tenth Korea-China-Japan Jellyfish International Workshop, Seoul, 16-17.
- 田村 保, 1977: 視覚. 「魚類生理学概論」(田村 保編), 恒星社厚生閣, 東京, pp.219-237.
- 友定 彰, 松尾 豊, 横内克己, 杉崎宏哉, 1995: ADCPを用いた箱型観測から水平フラックスと鉛直流を求める試み. 東北水研報, **57**, 7-13.
- Toyokawa M., Shibata M., Cheng J.H., Li H.Y., Ling J.Z., Lin N., Liu Z.L., Zhang Y., Shimizu M. and Akiyama H., 2012: First record of wild ephyrae of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*. *Fish Sci.*, **78**, 1213-1218.
- 上野陽一郎, 2003: エチゼンクラゲの大量出現と定置網. ていち, **104**, 9-19.
- 上 真一, 上田有香, 2004: 瀬戸内海におけるクラゲ類の出現動向と漁業被害の実態. 水産海洋研究, **68**, 9-19.
- 上 真一, 2005: 近年の東アジア沿岸域におけるクラゲ類の大量出現: その原因と結果. 沿岸海洋研究, **43**, 13-17.
- Uye S., 2008: Bloom of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*: a threat to the fisheries sustainability of the East Asian Marginal Seas. *Plankton Benthos Res.*, **3** (Suppl.), 125-131.
- 渡部俊広, 本多直人, 2005: 洋上における大型クラゲの駆除. 漁具改良マニュアル - 大型クラゲ対策のために -. 水産総合研究センター, **2**, 16-19.
- 渡部俊広, 本多直人, 2007: 大型クラゲの洋上駆除について. 平成18年度水産工学研究開発推進特別部会 漁業技術シンポジウム報告書 大型クラゲ (*Nemopilema nomurai*) による漁業被害軽減対策技術の開発. 水産工学研究所, 39-52.
- 渡部俊広, 洋上における大型クラゲの駆除. 2009: 漁具改良マニュアル - 大型クラゲ対策のために -. 水産総合研究センター, **4**, 49-52.
- 和達清夫, 1969: 対馬暖流. 「海洋の辞典」東京堂出版, 東京, pp.400-401.
- 安田 徹, 1975: 福井県浦底湾におけるミズクラゲの生態 -XII. 1972年夏季における成体型の昼夜移動と傘径の関係について. 水産増殖, **22**, 128-134.
- 安田 徹, 2003: エチゼンクラゲ「海のUFOクラゲ - 発生・生態・対策」(安田徹編), 恒星社厚生閣, 東京, pp.116-123.
- 安田 徹, 2004: 2002年晩夏から冬にかけて日本近海に以上出現したエチゼンクラゲ *Nemopilema nomurai* Kishinouye について (短報). 日本プランクトン学会報, **51**, 34-37.
- Youngbluth M.J. and Båmstedt U., 2001: Distribution, abundance, behavior and metabolism of Periphylla, a mesopelagic coronate medusa in a Norwegian fjord. *Hydrobiologia*, **451**, 321-333.
- Zhang F., Sun S., Jin X. and Li C., 2012: Association of large jellyfish distributions with temperature and salinity in the Yellow Sea and East China Sea. *Hydrobiologia*, **690**, 81-96.

要 旨

エチゼンクラゲ *Nemopilema nomurai* は主に中国沿岸海域において発生する大型の根口クラゲ目の一種である。従来, 本種が日本近海に出現することは稀であったものの, 2002年以降に大量に出現することが頻繁となっていた。大量に漁場に出現したエチゼンクラゲは, 漁網を損壊したり操業を休止させたりと, 各種漁業に甚大な被害を与えてきた。被害を軽減するために, エチゼンクラゲの回遊経路の予測や漁場における混獲回避等の対策が検討されてきたが, そのための基礎的な知見として, 本種の遊泳行動や分布深度等の情報は重要である。しかしながら, エチゼンクラゲの分布および行動生態に関する既往知見はほとんどなく, 特に

本種の行動や分布を調べる手法も確立されていなかった。そこで本研究は、行動生態を調査する各種手法の開発とそれら手法を用いたエチゼンクラゲの遊泳行動および分布特性の解明に取り組んだ。

本研究では、まずエチゼンクラゲによる漁業被害の状況と対策についてまとめ、その対策に必要な知見を得るための調査における課題を明らかにした。従来の調査手法は、クラゲ類の行動を調べるためには水槽実験が、分布を調べるためには網による採集が一般的であった。しかし、巨大なエチゼンクラゲにそのような手法を適応することは困難であったため、本研究では、エチゼンクラゲの行動および分布を調べるため新たに考案した手法と、それらを用いた調査結果について述べ、それらの結果をもとに海洋環境とエチゼンクラゲクラゲの鉛直移動特性の関係について考察し、最後に本研究を総括した。

これまでエチゼンクラゲの基本的な遊泳能力が明らかでなかったことから、海中を潜行するエチゼンクラゲをスキューバダイビングにより直接追跡して遊泳速度を計測したところ、傘径 0.6 ~ 1.6 m の個体の速度は $0.03 \sim 0.17 \text{ m s}^{-1}$ で、遊泳速度 (ms^{-1}) = 傘径 (m) $\times 0.1 / \text{s}$ の関係を得た。日本海に秋季に大量出現する傘径 1 ~ 1.5 m の大型個体の遊泳速度は約 $0.1 \sim 0.15 \text{ ms}^{-1}$ であり、弱い流れであれば十分に逆らって進むことができる遊泳能力を有するものの、海流に逆らって移動できるほどではないことを明らかにした。

次に、エチゼンクラゲの調査は主に船上からの目視で観測されてきたが、鉛直的な分布については考慮されてきたとは言えなかった。そこで、表層から一定深度までに分布するエチゼンクラゲの個体数密度を定量的、連続的かつ容易に調べるために、水中から海面方向を観察しながらクラゲ類を計数する曳航式のカメラシステム (TULCam) を開発した。日本海における実験の結果、深度 20 m における速力約 7 ノットでの曳航観察によってエチゼンクラゲの個体数密度を定量化できた。面積あたりの個体数密度を船上からの目視観測の結果と比較すると、TULCam は約 15 倍のエチゼンクラゲを計数できた。また、曳航速度、深度およびカメラの画角情報から、観察された個体の深度および傘径も推定することができ、それによって得られた深度分布と傘径組成はネット採集された実測値と同様の結果を得ることができた。

このようにエチゼンクラゲの密度推定には鉛直分布特性が重要であることが明らかとなったことから、エチゼンクラゲの水平分布に加えて鉛直分布を定量的に調べるために、コッドエンドを開放した表中層トロール網に装着した水中ビデオカメラにより網内を通過す

る個体を計数する方法を開発し、深度別の分布の把握に取り組んだ。日本海沖合において本手法により撮影した映像からエチゼンクラゲの個体計数を試みた結果、日中は深度約 70 m でも自然光で観察可能であり、日本海沖合域ではエチゼンクラゲは日中に深度 40 m 以浅に大部分が分布することがわかり、また時間帯によって深度分布が変動する可能性も示唆された。

より詳細に個体の遊泳深度を経時的に捉えるために、データの取得に再捕獲を必要としない電子標識 (ポップアップアーカイバルタグおよび超音波ピンガー) をエチゼンクラゲに装着して調べた。その結果、エチゼンクラゲは活発に鉛直移動を繰り返し、遊泳深度は昼から夕方にかけて浅く、深夜から未明にかけて深くなる日周期性が確認された。秋季~冬季の日本海沖合域においてエチゼンクラゲは最大深度 176 m までを潜行して遊泳していた。深度 40 m 以浅に分布する時間が 68% を占め、95% の時間で水温 $14 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 以上に存在した。また、秋から冬にかけて日本海を東北に移動するに従い、遊泳深度は徐々に深くなる傾向があった。

水中の照度や透明度に依存せずに観察できる音響カメラを用いたエチゼンクラゲの分布調査手法を考案し、それを用いて鉛直分布を調べた。周波数 1.8 MHz では距離約 12 m までエチゼンクラゲを形状で判別でき、映像から傘径を測定できた。周波数 1.1 MHz では距離約 25 m までエチゼンクラゲを個体として視認できた。夏季の対馬海峡海域において、周波数 1.1 MHz で観察範囲を下方向に設定して船から吊り下げ、深度を一定間隔に調節しながら個体を計数する方法により、海面付近から深度約 85 m までの範囲で個体数密度と傘径を把握できた。昼夜を通して鉛直分布を調べた結果、秋季~冬季に電子標識調査により得た日周鉛直移動と同様の日周期性を確認した。

上述した研究の結果をもとに明らかにしたエチゼンクラゲの鉛直移動および分布特性に及ぼす海洋環境の影響について検討したところ、基本となる深度分布は海洋の鉛直密度および水温構造に依存する傾向が明らかとなり、さらに能動的な日周鉛直移動と成長に伴う遊泳力の増大の要素を加味することで、鉛直水温、時間および傘径の情報からエチゼンクラゲの鉛直分布を推定するモデルを考案した。そしてこのモデルにより、日本海沖合海域におけるエチゼンクラゲの季節的な鉛直分布変化を再現することができた。

以上の結果をまとめ、本研究で開発した調査手法とその結果について、他の調査手法と比較することでその長短を総括するとともに、今後の課題を明らかにした。