

## ヒラメの生活史初期の生き残りとその加入機構に関する研究について

山田 徹生 \*

### Early survival on Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* and their recruitment mechanism: A review

Tetsuo YAMADA \*

**Abstract:** To reveal some ecological factors determining the recruitment levels of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*, previous studies on factors affecting the early life history of flatfishes, such as quantitative fluctuations, developmental stages, and ecological conditions were reviewed. Many studies focused on the determining the effects of the timing of final settling of larvae and presence of settled first juvenile stages on year class abundances of juveniles after settlement associated with the drastic ecological changes of the metamorphic transition to the benthic stage. However, little quantitative information was available on the early survival of eggs and larvae of flatfishes that were present offshore and transported to the coast. Estimates from European plaice indicated that year class abundances of juveniles and yearly recruitment could be strongly affected by various factors, such as food availabilities on nursery grounds. Similar inferences to those described above have been found for Japanese flounder on the coasts of western Kyushu. Further, some studies suggested that mortality during the period of settlement would have a large impact on the total mortality in the early life stages of Japanese flounder. As results those analyzed by previously published data in the Northern Pacific, a significant positive correlation was found between mysid abundances and abundances of juvenile Japanese flounder. In addition, previously published data suggested that the yearly abundances of juvenile Japanese flounder were significant positively correlated to their recruitment in the Northern Pacific. Then it has been hypothesized that the number of larval and juvenile Japanese flounder individuals surviving during settlement is regulated by the mysid abundances. In the Northern Pacific, it has also been hypothesized that the strong year class strength is organized when successful transport on some great numbers of larvae Japanese flounder will be matched the occurrence of enormous mysid abundance on nursery grounds. Based on the integration of these knowledges, to examine survival strategies associated with the quantitative fluctuations of Japanese flounder in all over Japan, inspecting the significance of mysid abundance at settlement on the coast of western Kyushu was proposed.

**Key words:** Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*, early survival strategy, successful recruitment, settlement, flatfishes

## 目次

第1章	はじめに
第2章	発育段階をもとにした年級群の豊度など数量変動に関わるレビュー
1.	浮遊期
(1)	卵期
(2)	沖合域での仔魚期
(3)	接岸輸送期の仔魚期
2.	着底過程期から成育場稚魚期へ
(1)	着底過程における仔・稚魚期
(2)	成育場における稚魚期
(3)	アミ類の豊度の重要性について
(4)	ヒラメ放流事業に関連して
第3章	加入量水準の決定要因に関わるレビュー
1.	プレイスとヒラメの初期生活史の比較
2.	プレイスにおける加入量水準の決定要因
(1)	加入量水準に繋がる年級群の豊度の決定時期
(2)	プレイスの着底過程における密度依存的な個体数調節機構
3.	ヒラメにおける加入量水準の決定要因
(1)	ヒラメの着底過程における密度依存的な個体数調節機構
(2)	ヒラメの着底過程における生残と死亡に関わる個体数調節の様態
(3)	成育場でのヒラメの生き残りに関連して
第4章	レビューのまとめと今後の研究
1.	レビューのまとめ
2.	ヒラメの加入機構に関する新たな視点
3.	研究提案
	謝辞
	文献

## 第1章 はじめに

ヒラメ *Paralichthys olivaceus* は、カレイ目 Pleuronectiformes カレイ亜目 Pleuronectoidei ヒラメ科 Paralichthyidae に属し、日本、朝鮮半島及び東シナ海沿岸にわたって広く分布する異体類の一種で(落合・田中, 1986), その広い範囲に及ぶ分布域の環境の違いを反映するように生活史特性には海域間で顕著な差が認められるとされている(南, 1997; Tanaka *et al.*, 1997; 山田ら, 1998b; 田中ら, 2006; Tomiyama *et al.*, 2009)。系群構造では北海道西部・本州日本海・太平洋及び瀬戸内海にわたる7海域と九州西部2海域の間で遺伝的に異なることなどが示されている(Shigenobu *et al.*, 2007)。日本海では0, 1歳

魚の鱗条数組成に地理的変異があるが、その移動生態との関係などから資源構造や加入機構の解明に有効な情報になるとされている(田中, 1996; 竹野ら, 1997)。

ヒラメは我が国の重要な漁獲対象種の1つであるが、2017年の資源水準とその動向は、太平洋北部系群が高位・増加、瀬戸内海系群が中位・減少、日本海北・中部系群が低位・増加、及び日本海西部・東シナ海系群が中位・横ばいと判断されている(水産庁, 水産研究・教育機構, 2018)。太平洋北部系群では10年に1, 2度程度の卓越年級群の発生が知られているが(渡邊・藤田, 2000), この機構や要因はまだよく分かっていない。なお本種は、国内各地において大規模な人工種苗放流事業が展開されている(水産庁, 水産研究・教育機構, 2018) 極めて重要な増殖対象種でもある。

多くの海産魚で、成長するにつれて死亡率が低下する現象が報告されている(e.g. Hewitt *et al.*, 1985; Folkvord and Hunter, 1986; Van der Veer, 1986)。魚類の加入までの生残要因として、飢餓や被食に関連した様々な仮説が提案されてきた(Leggett and Kenneth, 2008)。一般に、体サイズの増大や発育に伴う行動の変化が、環境変化や捕食圧に対する個体の脆弱さを弱め生存能力が高まり、高い生残率に結びつくものと考えられている(Anderson, 1988; Litvak and Leggett, 1992; Leggett and DeBlois, 1994)。

加入前においては、発育段階に固有の生物・物理環境によって成長や生存が様々な影響を受け、個々の発育段階における生き残りが大きく変動する場合があると考えられている。卵期、卵黄嚢を持つ仔魚期、摂餌を開始した仔魚期、初回摂餌を経た後の仔魚期、変態後の稚魚期及び未成魚期などが発育段階として想定されている(Anderson, 1988)。発育初期の減耗は急激であり、減少率も極めて大きく(能勢ら, 1988), この時期(卵~仔・稚魚期)の減少の程度によって、以後の個体数は大きく変化する。この時期の減少、すなわち初期減耗は個体数変動研究の1つの分野を形づくっている。

ヒラメの資源管理を適正に行い、本種漁業を安定的で持続的なものにしていくためには、加入量水準を予測して適正な漁獲量を決めることが不可欠である。その加入量水準を予測するために、どのような機構によりその時期の年級群の豊度(year class abundance)が決まるのかを明らかにすることが必要である。このため第2章では、発育段階をもとにした各年級群の豊度に影響を与えている生態学的な現象を整理し、加入量水準に最も影響を与えていると思われる発育段階や発育の過程について、ヒラメを含む異体類の既往研究をレビューした。特に、国内全域において、アミ類

の豊度とヒラメ稚魚期の年級群の豊度、ヒラメ稚魚期の年級群の豊度と漁獲加入尾数との関係をそれぞれ分析したところ、太平洋北部海区において特定の関係が見出された。これらのことと関係して第3章ではプレイス *Pleuronectes platessa* やヒラメの研究から、着底過程を経て底生期に移行するまでの生態学的な過程や現象との関係についても詳細に分析し、加入量水準を決める発育段階やその要因などについての推測を試みた。なお、プレイスはカレイ目カレイ科 *Pleuronectidae* に属し、北海やワッデン海などに生息する異体類であり、これまでに多くの知見が蓄積されていることから、本レビューの重点対象種とした。また、これまで未解明であったヒラメ卓越年級群の発生要因についても考察した。さらに、第4章では、第2章、第3章のレビュー結果をまとめ、新視点を示すとともに、レビュー結果から得られた仮説を提案し、その仮説を検証するために必要と思われる研究テーマを示した。

本論を始めるにあたり、用語の整理を以下のように行った。魚類の加入量は性成熟まで生き残るかまたは産卵親魚量に加わる特定の年級群の個体数と定義される (Van der Veer *et al.*, 1994)。一方、国内でヒラメ加入量と呼ぶ場合には、性成熟前の未成魚を含む同一年齢と想定される特定の年級群の資源量のことを指す場合が多い。ヒラメ稚魚を指して成育場への加入などと呼ぶ場合も見られる。また本論で引用した文献からは、ヒラメでは繁殖に加入した個体群だけを特定したデータはほとんど表示されていない。このことから、ヒラメ漁獲加入データを用いた。ただし、他の異体類では、繁殖への加入について述べられている場合も多いことからこれを加入 (recruitment) と呼称し、漁獲加入 (catch recruitment) とは区別した。魚類において、仔魚期を経た変態完了後から加入前までの発育段階は、一般に稚魚期や若魚期などと呼ばれるが、ここでは、ヒラメの加入前を未成魚期 (未成魚 immature fish) とした。未成魚期のうち、成育場生活期前を卵期 (卵 eggs)・仔魚期 (仔魚 larvae)、成育場生活期を稚魚期 (稚魚 juvenile) 及び成育場移出後から加入前までを若魚期 (若魚 young fish) と呼ぶこととした。

ヒラメ仔・稚魚の形態の発育ステージは沖山 (1967, 1974)、南 (1982) に従った。ヒラメ稚魚期の大きさについては論文間の比較を容易にするために、換算式 (Kwak and Park, 2016) により体長を全長に換算して統一し、換算値の後の括弧内に論文中の体長を示した。なお、プレイスの全長-体長関係についてはこれまで報告されていないため、形態的特徴が比較的類似した

カレイ目の一種であるマコガレイ *Pseudopleuronectes yokohamae* における換算式 (Kwak and Park, 2016) を用いて換算し、論文中の体長はヒラメと同様に示した。

年級群の豊度については、卵期、仔魚期、稚魚期及び着底過程などで変動し得る指標として、例えば仔魚期の年級群の豊度、稚魚期の年級群の豊度などと呼ぶこととした。ヒラメを含む異体類において、着底を完了した稚魚期以降の生活期を浮遊期とは区別して底生期とした。また着底場では、着底中の仔魚と着底と変態を完了した直後の稚魚が混在する現象が予想されるため、「着底中にある期間から着底と変態を完了した直後までの仔・稚魚期」を包括して「着底過程期」または単に「着底過程」とした。

本論で主に扱うヒラメ・プレイスは、後述するように、沖合域で産卵されて仔魚期を過ごし、沿岸域に接岸輸送され着底し変態を行う初期生活史を有している。一方、異体類の中には沖合域だけで生活史を完結する種も見られる。本論では、前者のような生活史を有する種を主対象としてレビューと考察を行った。

## 第2章 発育段階をもとにした年級群の豊度など数量変動に関わるレビュー

異体類の場合、その数量変動の機構を単純に卵期・仔魚期・稚魚期などの発育段階ごとに括って示すことは適切ではない。すなわち、その生態学的特徴から、浮遊期、沿岸域への接岸輸送期及び着底過程から成育場生活期のように浮遊生活から変態を完了して稚魚となり底生生活を営むようになるそれぞれの段階で、量的変動を支配する要因が異なると考えられる。このことから、それらの特徴に応じた節を設け既往研究の結果を分析した。

各節では、その時期の数量変動に影響を与える現象を扱ったもの、水温や流れなど密度独立的な個体数調節機構に触れたもの、餌料生物の豊度や捕食圧などの密度依存的な個体数調節機構に触れたもの、そして加入量との関係に触れたものに注目して順に論じた。

「1. 浮遊期」「2. 着底過程期から成育場稚魚期へ」の節では発育段階と生態学的現象の組み合わせにおいて、プレイスとヒラメを除いた異体類 (以下、他の異体類)、プレイス、ヒラメの順に既往研究を分析した。分析する中で得られたヒラメにおける新知見については「2. 着底過程期から成育場稚魚期へ」の節のうち、「(3) アミ類の重要性について」の中で詳述した。また、近年の本種放流事業について初期生活史的な側面から整理・考察しつつ、ヒラメ放流稚苗にとっての余剰生

産力に関わる既往研究を「(4) ヒラメ放流事業に関連して」で紹介した。

ヒラメ以外の異体類に関する既往研究を Table 1 に、ヒラメに関する既往研究を Table 2 に示した。

### 1. 浮遊期

ここでは、発育段階の卵期、仔魚期のうち、沖合域で生まれ、浮遊している状態の時期に注目し、卵期と沖合域における仔魚期、沖合域から沿岸域への接岸輸送期の仔魚期に分けて、既往知見の現状把握を行った。

#### (1) 卵期

ヒラメ以外の異体類について、年級群の豊度などに触れた研究を各発育段階や生態学的な現象毎に Table 1 に整理し、卵期については i 項に示した。

卵期の年級群の豊度は親魚の量や質によって変動する。さらに被食や水温など密度独立的な要因によって死亡量の多寡が決まると思われる。研究の内容として、卵の生き残りに影響する輸送や流れなどの関係の評価の重要性は提起されているが (Van der Veer and Nash, 2001)、個体数への影響についてはほとんど示されていない。カラスガレイ *Reinhardtius hippoglossoides* では産卵親魚量と総卵数との関連が示唆されているが (Gundersen *et al.*, 2000)、加入量水準との関係は示されていない。ウィンターフラウンダー *Pseudopleuronectes americanus* では年間の総卵数とその後漁獲された加入量水準 (漁獲加入と思われる 1 歳魚 CPUE) に正の相関を認めている (Wilber *et al.*, 2013)。

ブレイスにおいて、北部アイリッシュ海では産卵量と稚魚期の年級群の豊度に正の相関があることが示されている (Geffen *et al.*, 2011)。また、北海では卵期に密度独立的な個体数調節機構が働き、この時期の年級群の豊度が加入量と相関するものと主張されてきた (Van der Veer *et al.*, 1990)。

ヒラメでも Table 1 と同様の視点で各発育段階や生態学的現象に注目して整理し、年級群の豊度などに触れた論文を Table 2 に示した。ヒラメでは、卵期の量的変動に関する研究は行われておらず、加入量との関係は分かっていない。資源の維持にとって卵の量や質は重要であるが、仔魚期以降の生残の影響が大きいためか、卵期の定量的な研究はあまり進んでいないと思われる (Table 2 の i 項)。

#### (2) 沖合域での仔魚期

沖合域での仔魚期について、年級群の豊度などに触

れた論文は Table 1 の ii 項に整理した。この時期の年級群の豊度は、被食、摂餌できないか摂餌開始時期が遅れたことによる飢餓及び物理環境などにより、主に死亡量の多寡が密度独立的に決まると思われる。ワッデン海では、ヨーロッパヌマガレイ *Platichthys flesus* でクラゲ類の捕食による仔魚期の大きな死亡が引き起こされることがあるとの研究例がある (Van der Veer, 1985)。北海では、水温と一定の水流及びプランクトンの発生に関連した産卵のタイミングが餌料生物との遭遇に関わり、仔魚の生残要因になっていることが指摘されている (Rijnsdorp *et al.*, 1995)。噴火湾の摂餌開始期のアカガレイ *Hippoglossoides dubius* 仔魚では、水温の高さが生残を左右しており、主要な餌料生物の豊度はその主要因ではないことが考察されている (Nakatani *et al.*, 2002)。しかしながら、これらの研究において、沖合域での死亡量とその後の加入量との関連までは示されていない。

ブレイス仔魚ではワッデン海でクラゲ類の捕食による死亡が引き起こされたとの結果があるが (Van der Veer, 1985)、ここでもそれらの死亡量と加入量との関連までは示されていない。

ヒラメでは沖合域における仔魚期の死亡を定量的に把握した研究は見られず、加入量との関係は示されていない (Table 2 の ii 項)。

#### (3) 接岸輸送期の仔魚期

沖合域から沿岸域への接岸輸送期の仔魚期の年級群の豊度などに触れた論文は Table 1 の iii 項に整理した。仔魚は遊泳力がほとんどない状態で海水の流れによって運ばれることから、この接岸輸送期の仔魚期の年級群の豊度は、物理的要因である水温・流れ、生物的要因である被食・飢餓などによって密度独立的に死亡量の多寡が決まると思われるが、仔魚期の個体の沿岸域への輸送や生き残りに影響する流れなどの定量的評価の重要性が指摘されている (Van der Veer and Nash, 2001)。

他の異体類 (*e.g.* イシガレイ *Kareius bicoloratus*: Tsuruta, 1978; Yamashita *et al.*, 1996a; マコガレイ: 高橋ら, 1986; イングリッシュソール *Parophrys vetulus*: Boehlert and Mundy, 1987; マガレイ *Pleuronectes herzensteini*: 末永ら, 1998; Nakata *et al.*, 2000; アラスカブレイス *Pleuronectes quadrituberculatus*: Duffy-Anderson *et al.*, 2010; ノーザンロックソール *Lepidopsetta polyxystra* 及びウマガレイ *Hippoglossoides elassodon*: Wilderbuer *et al.*, 2013) では、仔魚期において、吹送流及び潮汐などを利用した沖合域から沿岸域への受動的及び選択的 (能動的) な輸送機構の存在

**Table 1.** Studies on the relationships of specific and/or multiple developmental stages and environmental effects for early life history to year class abundance of flatfish in chapter 1

Section	Ecological process and/or conditions determining year class abundance			
Pelagical eggs period in offshore waters				
	Targeted species for studies: below the same	Environmental effect	Study area	Authors, Published year
i	Flatfishes	Transport and flow	(A comment)	Van der Veer and Nash, 2001
	<i>Pleuronectes platessa</i>		North Sea	Van der Veer <i>et al.</i> , 1990
	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	Unknown	Northeast Arctic	Gundersen <i>et al.</i> , 2000
	<i>P. platessa</i>		Northern Irish Sea	Geffen <i>et al.</i> , 2011
	<i>Pseudopleuronectes americanus</i>		New York and New Jersey Harbor	Wilber <i>et al.</i> , 2013
Pelagic first larval period in offshore waters				
ii	<i>P. platessa</i>	Density independent mortality by jellyfish predation	Wadden Sea	Van der Veer, 1985
	<i>Platichthys flesus</i> L.			
	the other flatfish species	Water temperature, flow and timing of spawning	North Sea	Rijnsdorp <i>et al.</i> , 1995
	<i>Hippoglossoides dubius</i>	Higher water temperature during the first feeding period	Funka Bay (Japan)	Nakatani <i>et al.</i> , 2002
Transport process on pelagic larval period from offshore to the coast				
iii	<i>Kareius bicoloratus</i>	Flow and/or selective tidal transport to the coast	Northern Pacific	Tsuruta, 1978
	<i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>			Takahashi <i>et al.</i> , 1986
	<i>Parophrys vetulus</i>	Selective tidal transport	North-west of America	Yamashita <i>et al.</i> , 1996a
	<i>P. platessa</i>			Boehlert and Mundy, 1987
	<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>		Wind speed on insufflated flow	North Sea
		Flow and/or selective tidal transport to the coast	Sado channel (Japan)	Suenaga <i>et al.</i> , 1998
		Successful both the transport to the coast and the future recruitment by insufflated flow	Sea of Japan	Nakata <i>et al.</i> , 2000
		Eastern Bering Sea	Duffy-Anderson <i>et al.</i> , 2010	
			Wilderbuer <i>et al.</i> , 2013	
Determination of year class abundance				
iv	<i>P. platessa</i>	Food availability of settling and/or settled fish	Clyde Sea	Poxton <i>et al.</i> , 1983
	the other flatfish species		Portugal coasts	Wouters and Cabral, 2009
	<i>P. platessa</i>	Predation of settling and/or settled fish	North Sea	Van der Veer and Bergmann, 1987
				Pihl, 1989
			Van der Veer <i>et al.</i> , 1990	
	<i>P. americanus</i>		Swedish west coast	Beverton and Iles, 1992
	Flatfishes		(Laboratory observations)	Beverton, 1995
				Wennhage, 2002
				Wennhage, 2000
				Witting and Able, 1995
			Minami, 1995	
	<i>Cleisthenes pinetorum</i>	Successful transport to the coast to settle	Funka Bay and its vicinity (Japan)	Kurifuji <i>et al.</i> , 2005
	<i>C. pinetorum</i>	Successful both the first feeding under best temperature and the transport into the bay	Funka Bay (Japan)	Hiraoka <i>et al.</i> , 2009
	Flatfishes	Density-dependent during settling phase mainly	(A comment)	Van der Veer <i>et al.</i> , 2015
	<i>P. platessa</i>		Western Wadden Sea	Zijlstra <i>et al.</i> , 1982
			(A comment)	Van der Veer and Bergmann, 1986
				Nash and Geffen, 2012
Organizing the strong year class strength				
v	<i>Hippoglossoides elassodon</i>	Matched factors of both the successful transport on some great numbers of larvae and the occurrence of enormous prey abundance on nursery grounds	Eastern Bering Sea	Wilderbuer <i>et al.</i> , 2002, 2013
	<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>		Mutsu Bay (Japan)	Takatsu, 2003
Determination of year class abundance on nursery ground juvenile only				
vi	<i>Atheresthes stomias</i>	Unknown	Eastern Bering Sea	Livingston, 1991
	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>			
	<i>Lepidopsetta bilineata</i>		North Sea	Iles, 1994
	<i>R. hippoglossoides</i>			
	<i>Solea solea</i>			

**Table 2.** Studies on the relationships of specific and/or multiple developmental stages and environmental effects on the early life history to year class abundance of Japanese flounder in chapter 1

Section Ecological process and/or conditions determining year class abundance				
Pelagical eggs periods offshore waters				
i	Targeted species for studies: below the same	Environmental effect	Study area	Authors, Published year
	<i>Paralichthys olivaceus</i>	Unknown	Absent	Absent
Pelagic first larval period offshore waters				
ii	<i>P. olivaceus</i>	Unknown	Absent	Absent
Transort process on pelagic larval period from offshore to the coast				
iii	<i>P. olivaceus</i>	Successful transport to the coast to settle	Sea of Japan	Kiyono <i>et al.</i> , 1977 Tanaka, 1988 Tanaka <i>et al.</i> , 1989a Tanaka <i>et al.</i> , 1989b Oshima <i>et al.</i> , 2010
			Northern Pacific	
Determination of year class abundance on nursery ground				
iv	<i>P. olivaceus</i>	Food availability of settling and/or settled fish	Western coasts of Kyushu	Fujii <i>et al.</i> , 1989 Tanaka <i>et al.</i> , 1989a Amrullah <i>et al.</i> 1991 Subiyanto <i>et al.</i> 1993 Koshiishi, 1994
Organizing the strong year class strength				
v	<i>P. olivaceus</i>	Matched factors of both the successful transport on some great numbers of larvae and the occurrence of enormous mysid abundance on nursery grounds	Northern Pacific	Absent without this review
Determination of year class abundance on nursery ground juvenile only				
vi	<i>P. olivaceus</i>	Unknown	Off Niigata coast, Sea of Japan	Kato, 1989 Kato, 1996 Maeda, 2002 Takechi and Maehara, 2001
			Wakasa Bay, Sea of Japan	
			Hiuchi-Nada, Seto Inland Sea	

が推定されている。例えば、マガレイでは、沖合の産卵場からの仔魚輸送期に選択的な鉛直移動を行うことも考慮した数値モデルによりシミュレーションした結果、ちょうど浮遊期が終わる30日後に着底場付近まで輸送されることが推測され、風速が影響する吹送流の強弱が加入量の変動要因になる可能性が示唆されている(末永ら, 1998)。また、ベーリング海のアラスカブレイス(Duffy-Anderson *et al.*, 2010)、ノーザンロックソール及びウマガレイ(Wilderbuer *et al.*, 2013)では、吹送流の強弱が仔魚の沿岸域への輸送に強く影響し、最終的な加入量水準と関係する可能性が推測されている。

ブレイスでは、北海で(Rijnsdorp *et al.*, 1985)、吹送流及び潮汐などを利用した沖合域から沿岸域への選択的な輸送機構の存在が推測されている。

ヒラメでも仔魚期に吹送流及び潮汐などを利用した沖合域から沿岸域への受動的及び選択的な輸送機構が推定されている(清野ら, 1977; 田中, 1988; Tanaka *et al.*, 1989a, 1989b)(Table 2のiii項)。しかし、輸送中の仔魚の生残過程は明らかにされていない。

一方、常磐海域において、2005年のヒラメ卓越年級群と2006年の弱小年級群の形成要因について、産卵親魚量は2005年が2006年よりも多かったが、沖合域での仔魚期の年級群の豊度には両年で差がなく、稚魚密度では2005年が2006年より多くなった。この結果より、輸送期の仔魚が沿岸域に向かう最適な流れにうまく乗れるか乗れないかによって浮遊期の累積死亡率に年級群間で大きな差が生ずると推測されたが(Oshima *et al.*, 2010)、輸送過程における生残過程の定量的検討はなされていない。

以上より、異体類では、接岸輸送期の仔魚は着底場では密度独立的に餌料生物が確保できるという仮定に基づいて、浮遊期の仔魚が着底場に到達できるかどうか重要だとする主張が多数を占めている。しかしながら、ヒラメを含む異体類全般において、浮遊期(卵・仔魚)の死亡に関する量的な評価や加入量水準との関連までは説明されていない。このことから、次節で述べる着底過程における死亡が加入量の決定に重要であることを推論する余地を残している。

## 2. 着底過程期から成育場稚魚期へ

ここでは、仔魚期から稚魚期に相当する発育段階のうち、沿岸域への着底から変態を通じて稚魚に至る時期を着底過程とし、次に成育場における稚魚期にそれぞれ分けた。また、栄養摂取という観点からヒラメは稚魚期初期にアミ類を専食することが広く知られていること (e.g. 今林, 1980; 南, 1982; Subiyanto *et al.*, 1993; 山田ら, 1998b), 発育段階毎に特定の餌料生物に比較的強く依存する狭食性の魚種と見なされていること (山田ら, 1998b) にも注目して、特に成育場において主要な餌料生物となるアミ類の豊度の重要性について分析・記述した。また、ヒラメ放流事業において現在主流となっている放流サイズに焦点を当て、初期生活史の側面から整理・考察するとともに、本種稚魚放流と余剰生産力との関わりについての既往研究を紹介した。

### (1) 着底過程における仔・稚魚期

底生期への変態を伴う形態及び生態の劇的変化、着底場もしくは成育場における餌料生物の高い生産性と利用可能度 (availability) 及び被食が、密度依存的な個体数調節機構として働き、年級群の豊度の変動に強く影響する可能性がある。これらに関する論文は **Table 1** (ヒラメを除いた異体類) と **Table 2** (ヒラメ) のiv項でそれぞれ整理した。ただし、被食による影響に触れた論文はヒラメを除いた異体類 (**Table 1**) のみ整理された。

この観点による研究としては、ポルトガル沿岸の他の異体類についての研究があり、成育場と非成育場との比較により、主要な餌料生物は成育場で多く、餌料生物の高い生産性と利用可能度が着底過程と底生期に有利であると結論づけられた (Wouters and Cabral, 2009)。噴火湾のソウハチガレイ *Cleisthenes pinetorum* では適水温下における仔魚が摂餌開始期に摂餌成功すること (平岡ら, 2009) とその後に餌料生物の分布量が有意に高い湾内の着底場へ仔魚が輸送されることとの組み合わせが、着底完了後の稚魚期の年級群の豊度の形成に重要であると考えられている (栗藤ら, 2005; 平岡ら, 2009)。ここでは、餌料生物の利用可能度が高い着底場への、着底のタイミングに関与する流れの重要性が示唆されている。

着底過程が、加入量の決定に重要であると主張する研究も見られる (ウィンターフラウンダー: Witting and Able, 1995) ほか、異体類特有の着底過程の大きな形態変化にともなう摂餌の一時的休止が被食を増加させることなどにより、生残率に影響する可能性も推

測されている (南, 1995)。

プレイスでは、英国西岸のクライド湾 (Poxton *et al.*, 1983) において、成育場における餌料生物の高い生産性と利用可能度が、稚魚期の年級群の豊度や加入量の決定に強く影響する可能性が推測されている。他の異体類と同様に、プレイスでも着底過程がその後の稚魚期の年級群の豊度の決定に重要であると主張されて、この時期の死亡率、年級群の豊度の変化及び捕食圧に対する脆弱性に注目した多くの研究が見られる (Zijlstra *et al.*, 1982; Van der Veer and Bergmann, 1986, 1987; Beverton and Iles, 1992; Beverton, 1995; Wennhage, 2000, 2002; Nash and Geffen, 2012)。中でも、Beverton and Iles (1992) と Beverton (1995) は、北海では、ふ化時の年級群の豊度の変異が3倍以内だったものが着底過程の変異は200倍に増加した後に急激に低下したことを報告し、着底過程の密度依存的な個体数調節機構が加入量の決定に強く影響し得る機構として無視できないことを主張した。これらの研究により、着底過程に、被食を始めたとした密度依存的な大きな減耗が広く異体類において共通して起こり得る可能性が示唆された。

ヒラメでは、長崎県や熊本県の沿岸では過剰な仔魚の接岸、着底面積の限定、アミ類現存量の少なさなどにより着底過程にある仔・稚魚の飢餓が進行し、着底初期の全長2.4 cm (体長1.5 cm) までに急激な減耗が生ずる海域があることも報告されている (藤井ら, 1989; Tanaka *et al.*, 1989a; Amarullah *et al.*, 1991; Subiyanto *et al.*, 1993; 興石, 1994) (**Table 2** のiv項)。このため、着底過程の捕食圧を始めとする密度依存的な個体数調節機構の強度の年比較を行って、どのような着底が生残に有利かを解明する研究の重要性が提起されている (田中, 1988)。このこととの関連で、興石 (1994) は着底過程の減耗がヒラメの初期減耗全体に対して大きな比重を占める可能性を推測した。アミ類の豊度とヒラメ稚魚期の年級群の豊度に関して、長崎県南部前浜の成育場では、稚魚と前月のアミ類のそれぞれの密度の間に有意な正の相関を認めている。また、アミ類の密度が高かった1991年は着底完了直後のヒラメ稚魚の摂餌個体率が77%であったが、アミ類の密度が低かった1992年には稚魚の摂餌個体率はわずか12%であり、両年の利用可能なアミ類の密度には約10倍の差があったと報告している。ただし、1991, 1992年における南部前浜の成育場のヒラメ稚魚密度と加入量の多寡との関係までは明らかにされなかった。

Cushing (1969) は、「魚類の加入量の変動原因について、各魚種の産卵はだいたい決まった時期に行わ

れるが、ふ化仔魚の餌料生物になる動物プランクトン幼生の餌料生物となる植物プランクトンが生産される時期が年変動することにより、産卵期が一次生産の始まる時期にマッチすれば大きな年級群が生じ、この2つの時期がすれ違えば（ミスマッチ）小さな年級群となる。」というマッチ-ミスマッチ仮説を初めて提唱した。この仮説は、海産魚類のみならず鳥類における雛鳥とその餌料生物となる昆虫の幼虫の相互の発生量の関係に関する知見もあるなど（*e.g.* Visser *et al.*, 1998; Stenseth and Mysterud, 2002）、気候などの環境の季節変動や年変動に起因して様々な動物群の個体群の大きさと餌料生物の量とのマッチ-ミスマッチ関係（Durant *et al.*, 2007）を論ずることができる生態学的な概念である。

この仮説により説明された結果として、異体類では卓越年級群の発生要因に仔・稚魚期のそれぞれの要因の合一（マッチ）が重視されている（Wilderbuer *et al.*, 2002, 2013；高津, 2003）（Table 1 のv項）。すなわち、東部ベーリング海に生息するフラットヘッドソール *Hippoglossoides elassodon* について、産卵親魚から卵期、仔・稚魚期を経て、加入期に至る各発育段階における個体群サイズの1978年～2005年にわたる年変動が解析された。その結果、産卵親魚量が大規模な年に餌料生物の利用可能性が高い成育場に着底した新規発生群（仔・稚魚）は、その後平均以上の規模の加入量になったことが見出された（Wilderbuer *et al.*, 2002, 2013）。青森県陸奥湾のマガレイでは、産卵期である2月下旬～3月が平年より低水温の場合に卵サイズの大型化に伴うふ化仔魚サイズと口器の大型化により捕食能力が高まること、及び6月の着底期に餌料生物となる尾虫類とコペポダイトの豊度が高いこと、これらの2要因の合一（マッチ）が卓越年級群の発生要因になると考えられている（高津, 2003）。

## (2) 成育場における稚魚期

異体類の稚魚期と加入量に関する研究を検索したが（Table 1 のvi項）、ヒラメを含む異体類全般を俯瞰しても多くはなかった。

例えば、魚類捕食者による莫大な被食例として、東部ベーリング海では19億個体のアラスカアブラガレイ *Atheresthes stomias*, 817億個体のカラスガレイ、及び276億個体のシムシムガレイ *Lepidopsetta bilineata* の各稚魚が、コガネガレイ *Limanda aspera* に捕食されたことが推定されている（Livingston,

1991）。しかし、そのような莫大な被食死亡と年級群の形成や加入量との関係がどのようになっているのかまでは示されなかった。

異体類稚魚期の年級群の豊度と加入量の間において、カラスガレイとヨーロッパソール *Solea solea* で有意な正の相関が、またブレイスでは有意な関係が、それぞれ見られたという報告もあるが（Iles, 1994）、いずれも稚魚期の年級群の豊度が決まる要因までは言及されなかった（Table 1 のvi項）。

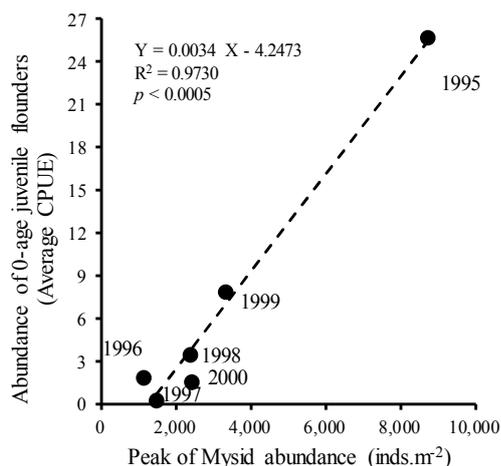
ヒラメの同一年級群に属する稚魚期の年級群の豊度と漁獲加入量との正の比例関係は、日本海沿岸（新潟県沿岸域：加藤, 1989；Kato, 1996；京都府若狭湾：前田, 2002）、瀬戸内海沿岸（愛媛県燧灘西部：武智・前原, 2001）などで見られているが、ヒラメ稚魚期の年級群の豊度が決まる要因はこれまで示されて来なかった（Table 2 のvi項）。

## (3) アミ類の豊度の重要性について

これまで、ヒラメの加入量変動機構の解明にアプローチした研究はあまり多くなかった。このような中、Oshima *et al.* (2010) は、福島県沿岸域に位置する太平洋北部の常磐海域沿岸では、アミ類の豊度が常に安定して高いと仮定できるので、ヒラメ仔魚が接岸輸送に成功して大量に接岸できることが稚魚期の年級群の豊度の高さに直接繋がると考えた。しかし、本論における分析で、常磐海域沿岸においても年毎にアミ類の豊度が大きく変動し、このことと連動してヒラメ稚魚の豊度も大きく変動している関係が示された。これらの関係について以下に詳述する。

太平洋北部沿岸域の主要成育場の一つである福島県沿岸域（常磐海域）で過去に実施された浅海定線調査における複数の公表データ（渡邊ら, 2001；Tomiyama *et al.*, 2008, 2013）を組み合わせ分析したところ、1995年から2000年までのヒラメ稚魚期の年級群の豊度と水深5mのアミ類（卓越種：ミツクリハマアミ *Acanthomysis mitsukurii*: 山田ら, 1994）の豊度の間に、有意な高い正の相関（ $n=6$ ,  $R^2 = 0.9730$ ,  $p < 0.0005$ ）が認められた（Fig.1：渡邊ら, 2001；Tomiyama *et al.*, 2008のデータを引用）。また、当該海域において、アミ類の豊度は水深が浅いほど高かったことが報告されている（渡邊ら, 2001）。2006年の弱小年級群（Oshima *et al.*, 2010）発生時のアミ類の豊度データは存在しないものの、着底が著しく遅れた2003年のデータ（Uehara *et al.* \*<sup>1</sup>）を除いて、2001,

\* 1: Uehara S., Kurita T., Tomiyama T., Yamada T., Fujinami Y. and Yamashita Y., 2005: Growth variation of juvenile Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* on nursery grounds along the Pacific Coast of Tohoku, Northern Japan. In: *Book of Abstracts, Sixth International Symposium on Flatfish Ecology*. Kyoto Univ. Maizuru, Japan, Session 3-O-09.

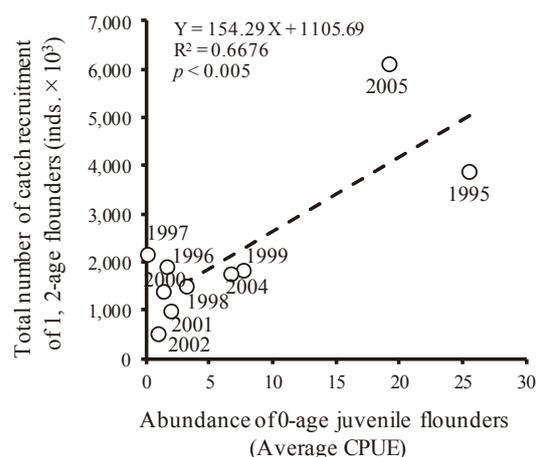


**Fig. 1.** Relationship between peaks of mysid abundance at a depth of 5 m and abundances (average catch per unit effort (CPUE)) of 0-age wild juvenile Japanese flounders (>5 cm total length (TL)) on shallow nursery grounds off Fukushima Prefecture from 1995 to 2000. Data from Watanabe *et al.*, 2001 and Tomiyama *et al.*, 2008.

2002, 2004年及び2005年の4か年でヒラメ稚魚期の年級群の豊度と水深10 m未満のアミ類の豊度との間には高い正の相関が認められた ( $n = 4$ ,  $R^2 = 0.8474$ ,  $p = 0.0795$ )。特にこの4か年において卓越年級群となった2005年 (Oshima *et al.*, 2010; 栗田ら, 2013) のヒラメ稚魚期の年級群の豊度 (19.3 個体 CPUE) 及びアミ類の豊度 (1,826 個体  $m^{-2}$ ) は、いずれも他の3か年と較べて最高値であった (Tomiyama *et al.*, 2008, 2013)。

また、例えばヒラメ稚魚期の年級群の豊度と水深5mのアミ類の豊度の2変量間に有意な高い正の相関が認められた1995年～2000年の間について検討したところ、卓越年級群が発生した1995年のアミ類の豊度は8,720 個体  $m^{-2}$  であったのに対して (Fig. 1: 渡邊ら, 2001; Tomiyama *et al.*, 2008 のデータを引用), ヒラメ稚魚期の年級群の豊度が低かった1996年のアミ類の豊度は1,114 個体  $m^{-2}$  となり、1995年との間で7.8倍もの差が認められた。アミ類の豊度が低かった1996年のヒラメ稚魚期の年級群の豊度 (1.8 個体 CPUE) は1995年のわずか0.07倍 (<1/14) の低さとなった。

したがって、当該海域において、卓越年級群の発生のためには、「ある一定の大量のヒラメ仔魚の接岸の成功」 (Oshima *et al.*, 2010) に加えて、それらの仔魚の次の餌となる「卓越したアミ類の豊度の高さ」の2要因の合一 (マッチ) が必要な条件であると考えられた (Table 2 の  $v$  項)。ヒラメ卓越年級群の発生要



**Fig. 2.** Relationship between abundances (average catch per unit effort (CPUE)) of 0-age wild juvenile Japanese flounders (>5 cm total length (TL)) on shallow nursery ground off Fukushima Prefecture in each year class population and total number of catch recruitment of 1, 2-age Japanese flounders in the Northern Pacific from 1995 to 2005. Data from Tomiyama *et al.*, 2008 and Kurita *et al.*, 2013.

因は、「(1) 着底過程における仔・稚魚期」の項で紹介したCushing (1969) のマッチ-ミスマッチ仮説によって説明できるものと判断されるほか、このマッチ-ミスマッチ仮説によって説明できる他の異体類の研究 (Wilderbuer *et al.*, 2002, 2013; 高津, 2003) との類似性がうかがえた。

ヒラメの加入量については、先述のとおり、着底が著しく遅れた2003年データ (Uehara *et al.* \*<sup>1</sup>) を除き、福島県沿岸の浅海域における1995年～2005年のうち10か年のヒラメ稚魚期の年級群の豊度 (Tomiyama *et al.*, 2008 のデータを引用) と太平洋北部系群において漁獲の主体となる1, 2歳漁獲加入尾数 (栗田ら, 2013: 福島県の漁獲物体長組成を海域全体に引き延ばし雌雄・年齢分解されたデータを引用) との関係から、両者の間にも有意な高い正の相関が認められた (Fig. 2,  $n=10$ ,  $R^2=0.6676$ ,  $p < 0.005$ )。

以上より、複数のヒラメ年級群において「アミ類の豊度とヒラメ稚魚期の年級群の豊度」「ヒラメ稚魚期の年級群の豊度と漁獲加入尾数」がそれぞれ有意な正の比例関係にあること (Figs. 1, 2) を同一の海域において示すことができた。つまり、アミ類の豊度により規定されたヒラメ稚魚期の年級群の豊度 (すなわち、環境収容力) が、その後の加入量水準をも規定することになる関係を明確に見出すことができたものと考えられる。

以上のように、国内において常磐海域でのみ「アミ類の豊度-ヒラメ稚魚期の年級群の豊度-漁獲加入尾

数」間で正の比例関係が見られるデータが示された背景を以下のように考察した。まず、常磐海域では、成育場を含む陸棚域が広く、また成育場となる海岸線が長く直線的で比較的単調な地理的特徴であり（相賀, 1990）、ここにヒラメ稚魚の主要な餌料生物となるミツクリハマアミ1種が優占種として広範囲に長期間分布すると言われていた（山田ら, 1994）。また、常磐海域は黒潮と親潮の混合域を沖合域に有し漁場生産力が高く、10年に1、2度程度のヒラメ卓越年級群の発生が見られること（渡邊・藤田, 2000）など、ヒラメの漁獲量が国内でも卓越した漁場と言われ、本種の生活環も常磐海域内で完結しているようである（栗田ら, 2013）。しかも常磐海域では、福島県による組織的なアミ類・ヒラメ稚魚調査や魚市場調査などが経年、長期にわたって行われてきたこと（Tomiyama *et al.*, 2008）、及び国立研究開発法人水産研究・教育機構によるヒラメ太平洋北部系群の資源評価事業が福島県と連携して行われ、そこでは福島県沖のデータの活用度が特に高かったこと（栗田ら, 2013）などが挙げられる。以上のことから、総じて調査・研究のためのデータサンプリングの精度が高かったことが、先述の「アミ類の豊度－ヒラメ稚魚期の年級群の豊度－漁獲加入尾数」間の正の比例関係が見られたことと深く関係しているのではなからうか。先述のとおり、日本海沿岸（新潟沖：加藤, 1989；Kato, 1996；京都府若狭湾：前田, 2002）や瀬戸内海沿岸（愛媛県燧灘西部：武智・前原, 2001）において、ヒラメ稚魚期の年級群の豊度と漁獲加入量との間に正の比例関係が認められたことは、ここで説明したアミ類等の主要な餌料生物の豊度によりヒラメ稚魚期の年級群の豊度が決まることと同じ機構が国内各地で働いていることと推察される。

#### (4) ヒラメ放流事業に関連して

国内各地において大規模なヒラメ放流事業が展開されている（水産庁, 水産研究・教育機構, 2018）。人工種苗放流も資源の維持のためのツールの一つとして位置づけられ、人工種苗放流魚の添加効率や混入率が試算されている。

一方、ヒラメ人工種苗の放流サイズの変遷をみると、かつての小型の放流サイズから、やがて大型の放流サイズへと変わってきた。そこで、放流サイズに注目した場合の近年のヒラメ種苗放流の現状を以下に示した。2016年に37道府県沿岸の延べ1,412ヵ所で合計2,090万尾のヒラメ種苗放流が実施されたが、同年

における総放流尾数に占める放流サイズ別の尾数割合では、全長8 cm以上10 cm未満が40%、10 cm以上が41%を占めた（水産研究・教育機構, 2018のデータを分析）。このように、全長8 cm以上、10 cm以上などの大型の放流サイズは、本論でも後述するが、ヒラメの初期生活史に照らすと、国内の多くの海域（瀬戸内海燧灘西部：前原, 1992；武智・前原, 2001；日本海西部鳥取沖：古田, 1999；太平洋北部宮古湾：Yamada *et al.* \*<sup>2</sup>）において成育場から移出するサイズ（全長約10 cm）に該当するか、このサイズに近い。したがって現状のヒラメ人工種苗放流は国内の多くの海域において、沖合域への移出サイズを放流していることになり、沖合域にある一定の余剰生産力があるとすれば、我が国における現状のヒラメ放流事業の多くは、沖合域の余剰生産力を利用して種苗放流を行っているといっても過言ではないと思われる。とはいえ、ヒラメ人工種苗の放流サイズの大型化に関して、沖合域におけるヒラメの余剰生産力に関する研究はまだ極めて不足している。このことにも関係して、Yamashita *et al.* (2017) はヒラメにおける密度依存的な個体数調節機構について、稚魚期以降の全年齢にわたる包括的な生活史を扱う研究の必要性を提言している。

なお、ヒラメにおいて少なくとも成育場移出サイズ（全長約10 cm）以下の放流サイズを採用した場合には、本論で得られた仮説であるアミ類などの主要な餌料生物の豊度が天然ヒラメ稚魚の豊度（すなわち、環境収容力）を既定している関係（Fig.1）により、過剰な人工種苗放流数にとっての成育場における余剰生産力が低いことによる放流後の大きな密度依存的な死亡が起き得る可能性が推測された。このことに関係して、放流場の余剰生産力について、最近Tomiyama *et al.* (2017) は、福島県沿岸域で卓越年級群が発生した2005年において天然ヒラメに成長速度の低下が生じたが、同所においてさらに44.7万尾のヒラメ種苗放流（放流時の全長：約10 cm）を行った影響を受け、本来よりもさらに天然ヒラメの成長速度の低下が助長された可能性をモデルシミュレーションにより示し、卓越年級群発生時の最適放流密度はゼロになると結論づけた。また、卓越年級群の発生年に該当しない年においても、過剰な人工種苗放流数により放流後に大きな密度依存的な死亡が起きた可能性が報告されている（後藤, 2006, 2007）。すなわち岩手県沿岸域において、事業化後を含めた人工種苗放流魚（全長：約8 cm）

\* 2: Yamada T., Kurita Y., and Yamashita Y., 2005: Utilization of shallow nursery grounds by juvenile wild and released Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus* in Miyako Bay, northeastern Japan. In: *Book of Abstracts, Sixth International Symposium on Flatfish Ecology*. Kyoto Univ. Maizuru, Japan, Session 4-P-23.

の添加効率は、放流数に伴って大きく変動し、放流数の増加に伴って有意に低下したことが推定されている。このような添加効率の低下要因として、種苗の質や放流技術の低下だけでなく、内湾域への過剰な集中放流に伴う密度依存的な死亡が生じた可能性などが推定されている（後藤, 2006, 2007）。

### 第3章 加入量水準の決定要因に関わるレビュー

本章では、第2章で新知見として見出された、主要餌料生物（アミ類）の豊度により規定されたヒラメ稚魚期の年級群の豊度が、その後の加入量水準を規定することになる関係（Figs.1, 2）に注目し、ヒラメ稚魚期の年級群の豊度が、具体的にどのように決まるのかについて推測した。その手法として北西ヨーロッパ沿岸で最も重要な魚類資源であるプレイスをベースとし、両種の初期生活史を中心とした生態学的知見を整理・比較し、各発育段階、生態学的な特徴の異なる発育段階（ecological process）や現象から推測されるヒラメにおける稚魚期の年級群の豊度の決定要因及び卓

越年級群の発生要因について整理した。プレイスは、その生物学の研究の歴史が19世紀末から100年以上にも及び、数量変動に関する成果が卓越した魚種である（Gibson, 1999）。さらに、ヒラメや他の異体類の稚魚期の動態（Table 2のiv項）に注目しながら、加入成功するヒラメ個体群の形成要因の推測を行い、第4章の研究テーマの提案に繋がる知見を整理した。

#### 1. プレイスとヒラメの初期生活史の比較

異体類研究の代表種であるプレイスに関する研究はヒラメと較べて圧倒的に多いが、ヒラメと初期生活史の類似点が多いと言われており、我が国のヒラメ研究はプレイス研究を参考にして取り組まれてきた側面が強い。本論でもプレイスの研究を多く引用した。そこで、ヒラメとプレイス両種における浮遊期・着底過程期・成育場生活期及び成育場移出後の分布、食性などの比較結果をTable 3に整理した。

両種における発育段階ごとの分布、食性や成育場の利用様式を見てみると、沖合域での卵・仔魚期及

Table 3. Comparisons between ecological characteristics of Japanese flounder and European plaice before recruitment

	English name	Japanese flounder	European plaice
Early life stage / Ecological aspects	Order (Suborder)	Pleuronectiformes (Pleuronectoidei)	Pleuronectiformes
	Family name	Paralichthyidae	Pleuronectidae
	Species name	<i>Paralichthys olivaceus</i>	<i>Pleuronectes platessa</i>
	Difference		
Pelagic stage	Spawned eggs	similar	Separating
	Food items of larval fish	similar comparatively	Small copepod nauplii and invertebrate eggs on the first and Appendicularia ( <i>Oikopleura</i> spp.) and adult copepod ( <i>Paracalanus</i> sp.) on the posterior stage <sup>*1</sup>
	Transportion	similar	Larvae were transported by flow and tidal from offshore to the coasts <sup>*3</sup>
Pelagic and/or benthic stages	Settling	similar	Settled final stage larvae ( <i>P. olivaceus</i> : 1.0-1.3 mmSL <sup>*4</sup> ; <i>P. platessa</i> : 1.0-2.0 mmSL <sup>*5</sup> ) on the shallow nursery ground complete metamorphosing
	Main food items of juvenile fish	dissimilar	Mysids <sup>*6</sup> Benthic animals <sup>*7</sup> (small Polychaeta, syphon of clams and copepod)
Benthic stage	Conversing food items on juvenile fish		Food items of juveniles <i>P. olivaceus</i> <sup>*8</sup> are conversed with growth from mysid to small fish and those of juveniles <i>P. platessa</i> <sup>*7</sup> are consistently fed on the benthic animals, respectively
	Migration of juvenile fish	similar	Larger juveniles ( <i>P. olivaceus</i> <sup>*9</sup> and <i>P. platessa</i> <sup>*10</sup> : approximately 5-10 cmTL) begin to migrate from the shallow nursery ground to the deeper waters
	Main food items of young fish	dissimilar	Fish <sup>*11</sup> (also Decapoda) Benthic animals <sup>*12</sup> (Polychaeta mostly, clams secondly, also Echinodermata and Crustacea)

\* 1: Minami(1982); Kuwahara and Suzuki(1982); Ikewaki and Tanaka(1993), \* 2: Shelbourne(1962); Ryland(1964), ; \* 3: Kiyono *et al.*(1977); Rijnsdorp *et al.*(1985); Tanaka(1988); Tanaka *et al.*(1989a); Tanaka *et al.*(1989b), \* 4: Minami(1982); Fujii *et al.*(1989); Tanaka *et al.* (1989b); Amarullah *et al.*(1991), \* 5: Van der Veer *et al.*(1990), \* 6: Koshiishi *et al.*(1982); Hirota *et al.*(1990); Fujii and Noguchi(1996); Yamada *et al.*(1998a, 1998b); Furuta(1999); Noguchi *et al.*(1999); Tanaka *et al.*(2006), \* 7: Poxton *et al.*(1983); Le Mao(1986), \* 8: Kato(1987); Shibata(1995), \* 9: Maehara(1992); Takechi and Maehara(2001); Furuta(1999); Yamamoto(2006); Yamada *et al.*, \* 2, \* 10: Macer(1967), \* 11: Shibata(1995), \* 12: Rijnsdorp and Vingerhoed(2001)

び接岸輸送期の仔魚期は類似性が高い。また、成育場への着底サイズも同様に類似性が高い (Table 3)。沖合域での卵・仔魚期 (ヒラメ: 南, 1982; 桑原・鈴木, 1982; Ikewaki and Tanaka, 1993, プレイス: Shelbourne, 1962; Ryland, 1964), 沖合域から沿岸域への仔魚期の接岸輸送 (ヒラメ: 清野ら, 1977; 田中, 1988; Tanaka *et al.*, 1989a, 1989b, プレイス: Rijnsdorp *et al.*, 1985), 成育場への着底サイズ (ヒラメ: 南, 1982; 藤井ら, 1989; Tanaka *et al.*, 1989b; Amarullah *et al.*, 1991, プレイス: Van der Veer *et al.*, 1990) は両種で類似性が高い。両種間で顕著に異なる生態学的特性は、ヒラメが着底直後から遊泳性アミ類や小型魚類を始めとした動物プランクトンやネクトン食性を示す (*e.g.* 輿石ら, 1982; 広田ら, 1990; Fujii and Noguchi, 1996; 山田ら, 1998a, 1998b; 古田, 1999; 野口ら, 1999; 田中ら, 2006; 加藤, 1987; 柴田, 1995) のに対し、プレイスは終生ベントス食性となることである (Poxton *et al.*, 1983; Le Mao, 1986; Rijnsdorp and Vingerhoed, 2001)。成育場を移出するサイズはヒラメでは多くの海域で全長約 10 cm であるが (前原, 1992; 武智・前原, 2001; 古田, 1999; Yamada *et al.* \*<sup>2</sup>), 5 cm と推定される海域も一部には見られる (瀬戸内海澁灘東部: Yamamoto, 2006)。プレイスでは全長 6 ~ 12 cm (体長約 5 ~ 10 cm) に成育場から沖合域への移出が起こる (Macer, 1967)。成育場から移出後のヒラメは沖合域を広範移動 (*e.g.* 富永ら, 1994; 加藤ら, 1987; 竹野ら, 2001; 柴田ら, 2009) する高次捕食者となる (柴田, 1995; Tomiyama and Kurita, 2011) (Table 3)。

以上より、ヒラメとプレイスは、仔魚期の食性、沖合域から沿岸域への輸送機構や着底開始サイズなどの、浮遊期から底生期までの生態の類似性が高いことが分かる (Table 3)。

## 2. プレイスにおける加入量水準の決定要因

プレイスでは、卵・仔魚期から加入または漁獲加入までの各発育段階の年級群の豊度やその年変異の追跡により、加入量水準が決まる要因が検討されてきた (*e.g.* Zijlstra *et al.*, 1982; Van der Veer, 1986; Van der Veer *et al.*, 1990; Beverton and Iles, 1992; Beverton, 1995)。これら 5 論文に注目し、生態学的な特徴の異なる発育段階を区分して、年級群の豊度の決定要因を整理した。さらに、プレイスの着底過程を軸に死亡率が最大となる時期やその要因について整理した。

### (1) 加入量水準に繋がる年級群の豊度の決定時期

プレイスにおいて、生態学的な特徴の異なる発育段階は A ~ G 期までの 7 期に分けられた (Table 4)。すなわち、A 期は「沖合域での卵・仔魚期」、B 期は「接岸輸送期の仔魚期」、C 期は「着底過程: 着底中と着底完了直後の仔・稚魚期」、D 期は「年級群の主群が着底完了してから全長 4.5 cm (体長 3.5 cm) に到達するまでの稚魚期」、E 期は「全長 4.5 cm (体長 3.5 cm) よりも大きいサイズの稚魚期」、F 期は「晩夏の 0-1 歳稚・若魚期」及び G 期は「1-2 歳漁獲加入期」である (Table 4)。D 期と E 期における全長 4.5 cm (体長 3.5 cm) の意味するところは、西部ワッデン海におけるエビジャコ類 Crangonidae による稚魚の被食死亡が、成長とともにこのサイズを境に低下することである (Van der Veer and Bergman, 1987)。

5 論文それぞれで検討された期数は 2 ~ 5 の範囲であったが (Table 4), Zijlstra *et al.* (1982) は、西部ワッデン海において A・C・E・F 及び G 期の 5 期について成長率を比較し、盛夏には餌料生物の豊度や稚魚期の年級群の豊度に関わらず成長速度が速く摂餌条件が良いが、晩夏の成長速度はプレイス 0-1 歳稚・若魚期 (F 期) の年級群の豊度に対して密度依存的に反

Table 4. Quantitative studies on the year class abundance of European plaice

Literatures			Each ecological process specific period on plaice from eggs to catch recruitment							
Authors	published year	Sea area	Period	A	B	C	D	E	F	G
			Number of periods investigated	Offshore pelagic eggs and first larval periods	Transport on pelagic larval period from offshore to the coast	Immediately during, after the settlement	Primary population organizing the year class completed settlement until length 3.5cm (maximum)	Larger size than the length 3.5cm	Late summer for 0-1-age plaice	Starting period of catch recruitment for 1-2-age plaice
Zijlstra <i>et al.</i>	1982	Western Wadden Sea	5				A <sup>*2</sup>		P <sup>*1</sup>	P <sup>*1</sup>
Van der Veer	1986		4			P <sup>*1</sup>		P <sup>*1</sup>		
Van der Veer <i>et al.</i>	1990	North Sea	2	P <sup>*1</sup>	A <sup>*2</sup>	A <sup>*2</sup>	P <sup>*1</sup>		A <sup>*2</sup>	
Beverton and Iles	1992		4			P <sup>*1</sup>		A <sup>*2</sup>	P <sup>*1</sup>	A <sup>*2</sup>
Beverton	1995	North- and Irish Seas	2		P <sup>*1</sup>	A <sup>*2</sup>	A <sup>*2</sup>		A <sup>*2</sup>	

\*1 P indicates that there is data. ; \*2 A indicates that there is not data.

比例したとした。同じく西部ワッデン海におけるプレイスについて、Van der Veer (1986) は4期 (A・C・D及びE期) の生態学的な過程を取り上げ、沖合域での浮遊卵・仔魚期 (A期) と全長4.5 cm (体長3.5 cm) よりも大きいサイズ (E期) 間において、E期に年級群の豊度の変動係数が1/2まで低下した事実から、沖合域の浮遊期に加入量水準が決まるという密度独立的な調節仮説を提唱した。さらにVan der Veer *et al.* (1990) は、北海では着底完了後から全長4.5 cm (体長3.5 cm) まで (D期) のエビジャコ類の捕食による密度依存的な死亡は、加入量の多寡にはほとんど影響せず、初期減耗の大半が浮遊期に起こるという密度独立的な個体数調節機構によって加入量水準が決まるものと再び推測した。但しこれら2論文の最大の問題は、C期「着底過程」の密度依存的な個体数調節機構への言及がなされなかったことである。

このことに関連し、Macer (1967), Nash and Geffen (2012) は、C期における成育場の環境収容力に規定される稚魚期の年級群の豊度の密度依存的な決定や個体数調節機構が働き得る概念を提起した。このように幅広く研究されてきたプレイスにおいても、着底過程の密度依存的な個体数調節機構に関する緻密な研究はまだ充分行われていないと指摘されている (Nash and Geffen 2012)。この指摘に関連して、Beverton and Iles (1992) と Beverton (1995) が、北海のプレイスにおいてA・C・D及びF期までを調べ、ある時期からある時期への転換もしくは変化時の仔・稚魚期の年級群の豊度における経年変異の程度は大きく異なり、先述したとおり、特にふ化時 (A期) の年級群の豊度の変異がわずか3倍以内だったものが、着底過程 (C期) には200倍に増加後に急激に低下したことを報告している。

## (2) プレイスの着底過程における密度依存的な個体数調節機構

ヨーロッパを中心とした異体類の研究では、着底過程の密度依存的な個体数調節機構に関連し、どのような要因により死亡率が高くなるのかについて、多くの研究が行われてきた (*e.g.* Lockwood, 1980; Zijlstra *et al.*, 1982; Van der Veer, 1986; Van der Veer and Bergman, 1986, 1987; Beverton and Iles, 1992; Beverton, 1995; Witting and Able, 1995; Wennhage, 2000, 2002; Nash and Geffen, 2012)。中でもプレイスでは、各発育段階の死亡率、個体群サイズの変化及び捕食圧に対する脆弱性などに注目した研究が見られる (Lockwood, 1980; Zijlstra *et al.*, 1982; Van der Veer, 1986; Van der Veer and Bergmann, 1986, 1987;

Beverton and Iles, 1992; Beverton, 1995; Wennhage, 2000, 2002; Nash and Geffen, 2012)。

そこで、ここに挙げた10論文を代表的な論文と見なして、プレイスの着底過程を軸に死亡率が最大となる時期やその要因について **Table 5** に整理した。**Table 5** の作成にあたっては以下に留意した。プレイスにおいて先述のとおりC期「着底過程」 (**Table 4**) の密度依存的な個体数調節機構が、それらの加入量水準の決定に影響し得ると考えられた。このことから、接岸輸送中のプレイス仔魚が着底を完了して稚魚になる生態学的な特定の段階に注目した。ここでは、「b期: 接岸輸送期の仔魚期」、「c期: 着底過程: 着底中と着底完了直後の仔・稚魚期」及び「d期: 年級群の主群が着底完了した直後の稚魚期」の3期 (先述のB~D期と近いが、厳密には一致していないのでb~d期とした) を取り上げ、どの時期に死亡や死亡に繋がる要因が高くなるのかを、論文の表現をできるだけ忠実に **Table 5** に示した。

その結果、変態後期の密度依存的な死亡は、沖合域の浮遊期と成育場生活期の間起こり (Van der Veer, 1986)、また変態後期に最大となった年級群の豊度が稚魚期に入るとそれぞれ激減したこと (Beverton and Iles, 1992; Beverton, 1995) が示されていた (**Table 5**)。プレイスに変態後期に捕食されやすいことが実験的にも示されており (Wennhage, 2000)、野外においてもこの時期に最大の死亡率になることも推定されている (Nash and Geffen, 2012)。

なお、変態完了直後の稚魚の密度依存的な死亡を推定した研究では、稚魚期の年級群の豊度がピークに達した直後に死亡率が最大になるとされる研究 (Lockwood, 1980) や、エビジャコ類による捕食により稚魚期の日間死亡率が最大になると推定した研究 (Van der Veer and Bergman, 1986, 1987) も見られる (**Table 5**)。

以上、**Table 4** と **Table 5** より得られた結果をまとめると、沿岸域に到達した変態後期 (着底開始時) から稚魚期 (変態完了直後) の間、すなわち着底過程の仔・稚魚期に、プレイスでは加入量に最も影響するような密度依存的な個体数調節機構の働きに伴う死亡が集中して起き得ると要約できる。

## 3. ヒラメにおける加入量水準の決定要因

上述したプレイスの知見をベースに、ヒラメにおける稚魚期の年級群の豊度の決定要因について整理した。また、ヒラメや他の異体類の稚魚期の動態に注目しながら、加入成功するヒラメ個体群の形成要因の推

**Table 5.** Mortality rate, year class abundance change, and/or vulnerability during larval and juvenile stages of European plaice

Literatures			Each ecological process specific stage on plaice from transporting pelagial larvae to juveniles that have been completed settlement			
Authors	Year	Survey site, Sea area and/or laboratory experiment	Period	b	c	d
			Number of periods that have been investigated	Transport period from offshore to the coast on pelagial larvae satage	During, immediately after the settlement	Primary population generating the year class completed settlement
					Most abundant in June	
Lookwood	1980	Port Erin Bay	2		Maximum numbers of larvae and juveniles during early July	<b>Maximum density-dependent mortality rate immediately following maximum numbers</b>
Zijlstra <i>et al.</i>	1982	Western Wadden Sea	2		Mortality rate : <b>0.03-0.04 d<sup>-1</sup></b>	0.01d <sup>-1</sup>
Van der Veer	1986	Wadden Sea	2	Variations in year class abundances: 62%	<b>Maximum density-dependent mortality</b>	Variations in year-class abundances: 30%
Van der Veer and Bergman	1986, 1987	Western Wadden Sea	1			<b>Maximum density-dependent mortality rate up to 0.04 d<sup>-1</sup> by shrimp predation during a short period after the settle</b>
Beverton and Iles Beverton	1992 1995	North Sea	2		Variations in year-class abundances : <b>Highest→</b>	Rapid convergence
Wennhage	2000	Laboratory experiments	3		<b>Vulnerability to predation: During- &gt;</b>	After- metamorphose
Wennhage	2002	Field survey and laboratory experiments	1			<b>Density-dependent mortality by shrimp predation could have a stabilising effect on juvenile population size</b>
Nash and Geffen	2012	North Sea	2		<b>Highest mortality rate during the settlement</b>	

\*: Bolds on the gray color indicate the possibilities of maximum density-dependent mortality rates during each ecological event specific stage

測を行った。

#### (1) ヒラメの着底過程における密度依存的な個体数調節機構

密度依存的な個体数調節機構において、種内や種間の被食-捕食関係の強度の変動の背景には、まず被食者と捕食者の量的関係がある。また、そこでは餌料生物の豊度や物理環境などが複雑に絡み合っていると考えられる。

着底過程における餌料生物の利用可能度に注目すると、プレイスでは、着底量がピークに達する時期と餌料生物の豊度が高くなる時期が一致するという成果がある (Berghahn *et al.*, 1995)。同様にヒラメにおいても着底が盛んな時期と利用可能なアミ類の豊度がピークに達する時期が一致することが示されている (野沢, 1974; Fujii and Noguchi, 1996; Furuta, 1996; 山田ら, 1998b) (Table 2 の iv 項)。このように、プレイス (Table 1 の iv 項) もヒラメも共通して、着底量は餌料生物の利用可能度の急激な高まりと同期して顕著に増加するようである。

密度依存的な個体数調節機構の働きが強くなる可能性に関連し、Daugherty and Smith (2012) は寿命の

異なる 3 魚種において、卓越年級群は密度依存的な個体数調節機構により常に成長が遅れることを示した。他の異体類でも卓越年級群には広く成長遅滞が認められている (Macer, 1967; Steele and Edwards, 1970; Nash *et al.*, 1994a; Nash *et al.*, 1994b; Geffen *et al.*, 2011)。

成長遅滞により成育場で越冬した多数のプレイス卓越年級群 1 歳魚が翌年の新規発生群を大量に捕食する密度依存的な個体数調節機構が、0 歳の稚魚期の年級群の豊度の決定に大きな影響を及ぼす可能性が推測されている (Geffen *et al.*, 2011)。1995 年に太平洋北部に位置する福島県沿岸で卓越年級群となったヒラメ個体群でも大規模な成長遅滞が起きたこと (渡邊・藤田, 2000; Tomiyama *et al.*, 2008; Table 6) から、本種においても多数の卓越年級群個体が浅海域で越冬し捕食者となり、翌年の稚魚期の年級群の豊度の決定に影響を及ぼす可能性などが想定される。このことと関係して、興石 (1994) は、1981 年~1988 年に新潟県五十嵐浜では成育場のヒラメ稚魚密度に 200 倍を超える年変動が見られたが、稚魚密度は特に 1982 年と 1984 年に高くなり (それぞれ, 14.47 及び 30.64 個体 CPUE), 一方 1983 年と 1985 年に低くなった (同, 0.34

**Table 6.** Comparisons between ecological characteristics of density-dependent regulation on newly settled and/or settling fish of Japanese flounder and other flatfishes in the field and under experimental conditions

Predator of newly settled and/or settling fish		Higher intensity of density-dependent regulation		Lower intensity of density-dependent regulation	
Japanese flounder	the other flatfishes	Japanese flounder	the other flatfishes	Japanese flounder	the other flatfishes
0 and 1-age larger same fish species*1 and crangonid shrimp*2	1-age larger same fish species*3 and crangonid shrimp*4	Growth retardation on strong year class strength*7	Growth retardation on strong year class strength*8	Lower intensity on predation by 0-age larger same fish species on higher prey density*9	Lower intensity on predation by lower density of crangonid shrimp decreased significantly during cold winter*10
Different fish species*5	Different fish species*6			Rapid development on settler fish reached appropriate nursery ground*11	Rapid development on settler fish reached appropriate nursery ground*12

\* 1: Minami(1986), Fujii *et al.*(1989), Goto *et al.*(1989), Tanaka *et al.*(1989a), Noichi *et al.*(1993), Oshima *et al.*(2010), \* 2: Seikai *et al.*(1993), \* 3: Nash *et al.*(1994a, 1994b), Geffen *et al.*(2011), \* 4: Van der Veer and Bergmann(1987), Pihl(1989), Van der Veer *et al.*(1990), Yamashita *et al.*(1996b), Wennhage(2002), Nakaya *et al.*(2004), \* 5: Noichi *et al.*(1993), \* 6: Steele and Edwards(1970), Lockwood(1980), \* 7: Watanabe and Fujita(2000), Tomiyama *et al.*(2008), \* 8: Macer(1967), Steele and Edwards(1970), Nash *et al.*(1994a, 1994b), Geffen *et al.*(2011), \* 9: Dou *et al.*(2003), \* 10: Van der Veer and Bergmann(1987), Pihl(1989), Van der Veer *et al.*(1990), \* 11: Koshiishi(1994), \* 12: Tsuruta(1991), Wennhage(2000)

及び0.15個体CPUE)ことから、稚魚密度が高かった年の翌年にヒラメ1歳魚が着底過程にある仔・稚魚を激しく捕食した結果、成育場の稚魚密度が著しく低くなった可能性を推測した。

先述のとおり、着底過程にあるヒラメ仔・稚魚における密度依存的な個体数調節機構の主な要因は、アミ類などの餌料生物の量的不足による飢餓の進行に伴う活力の低下や逃避能力の鈍化(藤井ら, 1989; Tanaka *et al.*, 1989a; Amarullah *et al.*, 1991; Subiyanto *et al.*, 1993; 輿石, 1994)なども含め、包括的には被食によるものと考えられている。そこで、ヒラメと他の異体類との間の着底過程の密度依存的な個体数調節機構が働く生態学的現象について、捕食者の種類、密度依存的な個体数調節機構の強・弱時に生ずる現象を比較した(Table 6)。

稚魚期の年級群の豊度の決定に影響し得る捕食者の種類の研究では、他の異体類において、前年に発生した同種1歳魚(Nash *et al.*, 1994a, 1994b; Geffen *et al.*, 2011), エビジャコ類(Van der Veer and Bergmann, 1987; Pihl, 1989; Van der Veer *et al.*, 1990; Yamashita *et al.*, 1996b; Wennhage, 2002; Nakaya *et al.*, 2004), 及び他魚種(Steele and Edwards, 1970; Lockwood, 1980)などが、またヒラメでも早期に着底したヒラメ0・1歳魚(南, 1986; 藤井ら, 1989; 後藤ら, 1989; Tanaka *et al.*, 1989a; Noichi *et al.*, 1993; Oshima *et al.*, 2010), エビジャコ類(Seikai *et al.*, 1993), 及びアサヒアナハゼ *Pseudoblennius cottoides* やホウボウ *Chelidonichthys spinosus* などの他魚種(Noichi *et al.*, 1993)が、それぞれ捕食者として報告されていた。長崎県志々岐湾ではアミ類の豊度が低い場所にヒラメの

着底が集中する要素が重なることにより、大型のヒラメに激しく捕食されたことなども推定されている(Tanaka *et al.*, 1989a; Noichi *et al.*, 1993)。

以上より、密度依存的な個体数調節機構が作用している時の被食パターンは他の異体類とヒラメの間で一致する現象が多かった(Table 6)。このことにより、ヒラメにおいてもプレイスと同じく、着底過程において加入量水準を決定し得る密度依存的な個体数調節機構が働いているものと推測された。したがって、その後の成育場における減耗は二次的なものであり、初期死亡全体に占める比重はそれほど大きくないとした輿石(1994)の主張を、本論によってもある程度は支持できるものと判断した。

## (2) ヒラメの着底過程における生残と死亡に関わる個体数調節の様態

ヒラメ稚魚期の個体群動態やアミ類の利用可能度などの餌料生物環境に対する稚魚の応答に注目し、他の異体類との比較を行いながら、ヒラメにおいてどのような要因や機構により成育場において加入成功に繋がる個体群の形成が行われるのかについて整理した。

密度依存的な個体数調節機構の強度が変動する現象について、北海では冬季に低水温だった年に捕食者となるエビジャコ類が死亡して激減すると、翌年新規に発生したプレイスに対する密度依存的な個体数調節機構の強度が弱くなることにより、それらの稚魚が成育場で大量に生き残り、時に卓越年級群の形成に繋がる可能性が推測されている(Van der Veer and Bergmann, 1987; Pihl, 1989; Van der Veer *et al.*, 1990)(Table 6)。

ヒラメ成育場での被食・捕食関係に注目すると、変態完了期には、活動性の低下・潜砂習性の未熟さ、及び飢餓と連動した行動変化に伴い被食が生じ易い状態になる可能性が推測されている(田中, 1988)。長崎県南部の前浜では、着底場のアミ類の豊度に約10倍の差がある対照的な2か年において、変態後期のヒラメ仔魚では共通して空胃個体が多くなった(興石, 1994)。一方、アミ類の豊度が高く餌料生物の利用可能性が高い年には、速やかに変態を完了して稚魚になるとともに飢餓状態から脱することができることにより、被食などの密度依存的な個体数調節機構の強度が弱くなるものと考えられている(興石, 1994)(Table 6)。このようなヒラメ成育場での被食・捕食関係が成立する条件に関連する水槽実験から、早期に着底した稚魚が着底中のヒラメ仔魚を捕食する頻度は、餌料生物(アルテミア)の密度によって大きく変動することが示された(Dou *et al.*, 2003)。すなわち、他の条件を一定にして餌料生物の密度を高くした場合(3,000及び5,000個体 $L^{-1}$ )には、密度が低い場合(1,500個体 $L^{-1}$ )よりも着底中の仔魚が捕食されにくく、有意に多く生残した(Table 6)。

以上のことから、卓越したアミ類の発生がある場合には、早期に着底したヒラメ稚魚による着底過程の仔・稚魚に対する共食いなどの密度依存的な個体数調節機構の強度が弱くなる可能性が考えられる(興石, 1994; Dou *et al.*, 2003)。ヒラメ新規発生群が着底して速やかに稚魚に変態し底生期に移行し摂餌を開始することにより、他の異体類(Wennhage, 2000)と同じく、捕食圧に対する脆弱性も短期間で弱まり生存能力が高まると考えられる。

### (3) 成育場でのヒラメの生き残りに関連して

ヒラメや他の異体類の成育場における稚魚個体群の動態(Table 2のiv項)にも注目してみた。マコガレイでは、耳石日周輪解析により、前期発生群が仔魚期に消失し、後期発生群がより多く生残する現象(Joh *et al.*, 2009)や、稚魚期以降では年によって成長速度の速い個体が生残する現象(Joh *et al.*, 2013)が確認されている。プレイス稚魚の生き残りと言及されたGeffen *et al.* (2011)は、ポートエリン湾において、同一年級群の漁獲加入魚に着底時期の異なる2群を検出し、前期の着底群は、餌料生物の利用可能性が低いこと及び低水温の影響で成長速度が遅いことに起因する高い密度依存的な死亡(平均日間死亡率0.1269:1996年~2000年)を示した。これに対して、後期の着底群は、高水温により高い成長速度が得られることで、早期に

捕食者から逃れることができ低い死亡率(同0.0724)となり、年級群の主群の形成に寄与したと推定した。ヒラメでは、木熊ら(2007)が稚魚の礫石輪紋解析及び摂餌状態を分析した結果、岩手県の野田湾と大野湾に共通して成長速度の速い個体と遅い個体が存在し、この理由としてアミ類の豊度のピーク時に着底した稚魚の成長速度が、アミ類の豊度のピーク時以外に着底した稚魚よりも優れていることを明らかにした。

このように、ヒラメの成熟親魚は多回産卵することから発育段階やサイズの異なる仔魚がある一定の期間にわたって沿岸域に現れ、変態後期仔魚が順次着底して変態を完了し稚魚になることを繰り返しているものと思われるものの、年毎にアミ類の豊度は季節的に変動し、その豊度が高くなる時期に着底したヒラメ個体群の生き残りが高くなる結果、それらの個体群がその年級群の主群を形成することになるのではないかと推測される。またこの機構は、ヒラメに限らず、着底後にベントス食になるプレイスやマコガレイなどを含む多くの異体類において、普遍的な現象ではないかと思われる。

## 第4章 レビューのまとめと今後の研究

本章ではまず、第2章、第3章で述べたように、異体類の発育段階や生態学的特徴から、浮遊期、沿岸域への接岸輸送期及び着底過程から成育場生活期のそれぞれの段階で、量的変動の要因に触れた知見を整理した。また、太平洋北部海区の事例を元に卓越年級群の発生要因についても整理した。次に我が国のヒラメの加入機構に関するこれまでの認識を紹介した上で、本論より導かれた新たな仮説を述べ、今後取り組むべき研究を提案した。

### 1. レビューのまとめ

異体類において、浮遊期では、卵期の生き残りに影響する輸送などとの関係の重要性が提起されているが、個体数への影響についてはほとんど明らかにされていない。プレイスで産卵量と稚魚期の年級群の豊度に正の相関があり、また卵期に密度独立的な個体数調節機構が働き、この時期の年級群の豊度が加入量と相関するとの主張もあったが、ヒラメでは卵期の量的変動に関する知見は見られない。沖合域での仔魚期においても死亡に関する知見があるが、死亡率と加入量との関連までは言及されていない。接岸輸送期では、仔魚期の死亡率に関する研究例があり、沖合域から沿岸域への輸送機構の存在が推定されている。しかしこの

時期の量的な生残過程は明らかにされていない。

着底過程における仔・稚魚期において、変態を伴う底生期への劇的な生態学的変化に伴い、着底完了後の年級群の豊度を安定させる機構の存在が推測されている。プレイスでは、成育場における餌料生物の高い利用可能度などが、稚魚期の年級群の豊度や加入量の決定に強く影響する可能性が推測されており、ヒラメでは、九州西岸域で同様な結果が得られているとともに、着底過程における減耗が初期減耗全体に対して大きな比重を占める可能性が推測されている。

成育場における稚魚期と漁獲加入量または加入量の関係に関する定量研究は、多くはなかったものの、ヒラメや他の異体類で正の相関が認められた。

本レビューにおいて種々の研究結果を整理し考察を加えた結果、太平洋北部沿岸域において、卓越年級群の発生には接岸輸送期の仔魚が成育場に多く運ばれる量、すなわち物理的過程が最も重要である、ということが従来主張されていた説である。それに対して、本レビューにおいて既往知見を整理し考察した結果から、接岸輸送期の仔魚が成育場に多く運ばれることと、次の餌となるアミ類の豊度が莫大であるという2要因が合一（マッチ）して、着底過程にあるヒラメ仔・稚魚期の生き残りを規定しているとの仮説を提起した。また、同じ海域において稚魚期の量が加入量と正の相関にあるとするデータ整理結果により、その他の海域でも着底過程から加入まで同様の関係が想定されるとの仮説を立てた。

この仮説との関係で、プレイスとヒラメの着底過程における知見を分析し、ヒラメでは着底過程においてアミ類の豊度により稚魚期の年級群の豊度が決定づけられ、この稚魚期の年級群の豊度がその後の加入量に大きな影響を与えるとの傍証 (Figs. 1, 2 参照) を得た。

なお、以上の取りまとめにおいて、国内ではあまり注目されてこなかったが、ヨーロッパなど海外では着底過程が大きくクローズアップされていることをベースに、これまでの知見 (例えば Table 6 参照) からヒラメでも着底過程に焦点を置いた。

## 2. ヒラメの加入機構に関する新たな視点

これまで、我が国のヒラメの加入機構に関する研究 (e.g. Oshima *et al.*, 2010) では、ヨーロッパの異体類についてかつて言われていた「産卵から着底までに大きな密度独立的な減耗が生じ、この期間の減耗の大きさによって基本的な加入量水準が決まり (e.g. Van der Veer, 1986; Bailey and Houde, 1989; Van der Veer *et al.*, 1990, 2000), 着底後の稚魚期の成長と生

き残りは成育場の生産力によって密度依存的 (e.g. Bailey and Houde, 1989; Gibson, 1994; Van der Veer *et al.*, 2000) に決まる」という仮説に従ってきたようである。しかしその後、Gibson (1999) が、また最近になって Van der Veer *et al.* (2015) が、異体類において「着底過程における密度依存的な年級群の豊度の個体数調節機構の方が、浮遊期の個体数調節機構よりも強く、加入量水準の決定に関与する可能性がある」との認識を示した。浮遊期から底生期への劇的な生態学的変化に伴う限られた沿岸成育場への種特異的な個体数集中期 (e.g. 南, 1987) において、特に Van der Veer *et al.* (2015) は、着底過程における年級群の豊度は大きな年変動を示すが、着底完了後の稚魚期には密度依存的な個体数調節機構が作用し、年級群の豊度を安定させることを主張した。上述の通り、今回の解析によって得られた解釈である「アミ類の豊度により規定されたヒラメ稚魚期の年級群の豊度が、その後の加入量水準をも規定することになる」場合があるとした著者の新仮説とあわせ、我が国においてもヒラメの加入機構に関するこれまでの仮説を見直す必要があると思われる。

## 3. 研究提案

これまでに述べたとおり、北日本の太平洋北部系群において、卓越年級群の発生のためには、「ある一定の大量のヒラメ仔魚の接岸の成功」に加えて、それらの仔魚が着底し、主に変態完了直後からの次の餌となる「卓越したアミ類の豊度の高さ」の2要因の合一（マッチ）が必要な条件であると考えられた (Fig.3)。

さらに、ヒラメでは、アミ類の豊度が着底過程にあるヒラメ仔・稚魚期の生き残りを規定し、同じ海域において稚魚期の量が加入量と正の相関にあるという関係が示された。すなわち、太平洋北部系群において、密度依存的な個体数調節機構により、アミ類の豊度が着底過程にあるヒラメ仔・稚魚期の生残数を規定するとするデータ整理結果により、残された海域として南日本の「九州西岸域などでも着底過程において同様の

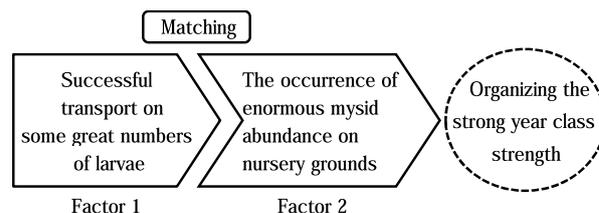


Fig. 3. Matched factors organizing the strong year class strength of Japanese flounder in the Northern Pacific.

関係がある」との、「仮説1」が想定された。また同様に、太平洋北部沿岸域において、稚魚期の年級群の豊度はその後の漁獲加入尾数と正の相関にあることを見出すことができた。加えて、日本海沿岸域、瀬戸内海沿岸域などにおいても稚魚期の量が加入量と正の相関にあるとするデータ整理結果が得られたが、九州西岸域においてはこのような関係はこれまで報告されていない。稚魚期の年級群の豊度がその後の漁獲加入尾数と正の相関にある関係は、太平洋北部沿岸域で説明したように、アミ類等の主要な餌料生物の豊度によりヒラメ稚魚期の年級群の豊度が決まることと同じ機構が国内各地で働いていることと推察される。そこで、九州西岸域でも着底過程から加入まで同様の関係があるとの仮定により、ヒラメの生存戦略を俯瞰し国内全域において共通して「稚魚期の量が加入尾数の増減に最も影響する」との、「仮説2」が想定された。これらの研究の目標としては、ヒラメ稚魚期の年級群の豊度がその後の加入尾数と正の相関にあることを九州西岸域でも実証することが重要と思われる。そこでここではまず仮説1を実証する研究手法を提案する。次に仮説2を実証するために必要と思われる研究を提案する。

まず、仮説1を実証するため、耳石礫石（以下、礫石）の日周輪解析が可能と思われる越冬開始の前まで（ヒラメの越冬期は海域によって異なるが、例えば瀬戸内海燧灘では2～4月と特定されている：前原，1992）に漁獲加入した0歳若魚を、耳石扁平石を用いた年齢査定により特定する。次にそれらの個体の礫石の分析によって着底マークを検出し着底月日を推定する。さらに、これらの漁獲加入した0歳若魚の着底月日データと、成育場における底生期全般にわたる採集によって得られた稚魚の着底月日データ、アミ類発生量、及びアミ類利用可能度データを照合することにより、将来、漁獲加入まで生残する稚魚個体群がいつ、どのような餌料環境において着底に成功し、礫石の日周輪を用いた成長履歴解析等によりどのような成長を経たのかなどを検証する。現場への展開として、資源減少が生じている海域において、浮遊期と稚魚期について仮説1を前提とした調査を実施することにより、迅速な原因の特定が可能になることが期待される。

次に仮説2を実証するためには、仮説1に関わる研究を複数年にわたってモデル海域を設定して行う必要がある。これにより、稚魚期の豊度と越冬期前の0歳若魚の漁獲加入魚C P U Eの関係を解析することにより実証できることが期待される。

## 謝辞

本論文の作成にあたり、様々な貴重な情報を提供して下さった愛媛県庁の前原 勉氏、愛媛県農林水産研究所水産研究センターの渡邊昭生氏、元鳥取県水産試験場の古田晋平博士、元神奈川県水産試験場の三谷勇博士、香川県水産試験場の山本昌幸博士、広島大学大学院の富山 毅博士、元中央水産研究所の広田祐一博士、興石裕一氏、中央水産研究所の上原伸二博士、阪地英男博士、東北区水産研究所の栗田 豊博士、瀬戸内海区水産研究所の首藤宏幸博士、米田道夫博士、耳石解析法についてご教示頂いた瀬戸内海区水産研究所の高橋正知博士及び投稿前の査読をしてくださった水産工学研究所の日向野純也博士に感謝します。また、レビュー作成に関わる過程で温かい配慮をいただいた元瀬戸内海区水産研究所の小谷祐一博士、国立研究開発法人水産研究・教育機構本部の菅原勝則氏及び瀬戸内海区水産研究所の生田和正博士に深く感謝いたします。

最後に、平成18年度運営費交付金プロ研（地域連携分野）「内湾域の水産業に対する適正栄養塩レベルの現状把握と適正資源管理手法の開発（FS）」（山崎 誠リーダー）において本研究レビュー作成の機会を与えてくださり、温かい配慮と粘り強い終始の励まし、適切な助言及び校閲の労を惜しまれず、常に誠実かつ懇切丁寧にご指導いただいた元東北区水産研究所の山崎 誠博士に対し、衷心より感謝とお礼を申し上げます。

## 文献

- Amarullah M. H., Subiyanto, Noichi T., Shigemitsu K., Tamamoto Y. and Senta T., 1991: Settlement of larval Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) along Yanagihama Beach, Nagasaki Prefecture. *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.*, **70**, 7-12.
- Anderson J. T., 1988: A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, **8**, 55-66.
- Bailey K.M. and Houde E.D., 1989: Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Adv. Mar. Biol.*, **25**, 1-83.
- Berghahn R., Ludemann K. and Ruth M., 1995: Differences in individual growth of newly settled 0-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the intertidal of neighbouring Wadden Sea areas.

- Neth. J. Sea Res.*, **34**, 131-138.
- Beverton R. J. H., 1995: Spatial limitation of population size; the concentration hypothesis. *Neth. J. Sea Res.*, **34**, 1-6.
- Beverton R.J.H. and Iles T.C., 1992: Mortality rates of 0-group plaice (*Platessa platessa* L.), dab (*Limanda limanda* L.) and turbot (*Scophthalmus maximus* L.) in European waters: III. Density dependence of mortality rates of 0-group plaice and some demographic implications. *Neth. J. Sea Res.*, **29**, 61-79.
- Boehlert G.W. and Mundy B.C., 1987: Recruitment dynamics of metamorphosing English sole, *Parophrys vetulus*, to Yaquina Bay, Oregon. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **25**, 261-281.
- Cushing D.H., 1969: The regularity of the spawning season of some fishes. *J. Cons. Int. Explor Mer.*, **33**, 81-92.
- Daugherty D.J. and Smith N.G., 2012: Frequency of strong year-classes: Implications on fishery dynamics for three life history strategies of fishes. *N.Amer.J.Fish.Mgmt.*, **32**, 1191-1200.
- Dou S., Masuda R., Tanaka M. and Tsukamoto K., 2003: Identification of factors affecting the growth and survival of the settling Japanese flounder larvae, *Paralichthys olivaceus*. *Aquaculture*, **218**, 309-327.
- Duffy-Anderson J.T., Doyle M.J., Mier K.L., Stabeno P.J. and Wilderbuer T.K., 2010: Early life ecology of Alaska plaice (*Pleuronectes quadrituberculatus*) in the eastern Bering Sea: Seasonality, distribution, and dispersal. *J. Sea Res.*, **64**, 3-14.
- Durant J.M., Hjermmann D.Ø., Ottersen G. and Stenseth N.C., 2007: Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Clim. Res.*, **33**, 271-283.
- Folkvord A. and Hunter J.R., 1986: Size-specific vulnerability of northern anchovy *Eugraulis mordax* larvae to predation by fishes. *Fish. Bull. U.S.*, **84**, 859-869.
- Fujii T. and Noguchi M., 1996: Feeding and growth of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) in the nursery ground, in "Survival Strategies in Early Life Stages of Marine Resources" (ed. by Watanabe Y., Yamashita Y., Oozeki Y.), A.A. Balkema, Rotterdam, pp.141-151.
- 藤井徹生, 首藤宏幸, 畔田正格, 田中 克, 1989: 志々伎湾におけるヒラメ稚仔魚の着底過程. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 17-23.
- Furuta S., 1996: Predation on juvenile Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) by diurnal piscivorous fish: Field observations and laboratory experiments, in "Survival Strategies in Early Life Stages of Marine Resources" (ed. by Watanabe Y., Yamashita Y., Oozeki Y.), A.A. Balkema, Rotterdam, pp.285-294.
- 古田晋平, 1999: 鳥取県沿岸浅海域におけるヒラメ当歳魚の分布量, 全長組成, 摂餌状態および被食状態の季節的变化. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **65**, 167-174.
- Geffen A.J., Nash R.D.M., Dau K. and Harwood A.J.P., 2011: Sub-cohort dynamics of 0-group plaice, *Pleuronectes platessa* L., in the Northern Irish Sea: Settlement, growth and mortality. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **400**, 108-119.
- Gibson R.N., 1994: Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Neth. J. Sea Res.*, **32**, 191-206.
- Gibson R.N., 1999: The ecology of the early life stages of the plaice, *Pleuronectes platessa* L.: a review. *Bull. Tohoku Natl. Fish. Res. Inst., Spec. Issue*, **62**, 17-50.
- 後藤友明, 2006: VPA によって推定された岩手県沿岸に生息するヒラメ *Paralichthys olivaceus* の資源変動とう加入特性. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **72**, 839-849.
- 後藤友明, 2007: 岩手県におけるヒラメの資源変動特性の評価に基づく資源管理とう栽培漁業の再考. *月刊海洋*, **39**, 261-267.
- 後藤常夫, 首藤宏幸, 富山 実, 田中 克, 1989: 志々伎湾におけるヒラメ稚仔魚の着底時期. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 9-16.
- Gundersen A.C., Nedreaas K.H., Kjesbu O.S. and Albert O.T., 2000: Fecundity and recruitment variability of Northeast Arctic Greenland halibut during 1980-1998, with emphasis on 1996-1998. *J. Sea Res.*, **44**, 45-54.
- Hewitt R.P., Theilacker G.H. and Lo N.C.H., 1985: Causes of mortality in young jack mackerel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **26**, 1-10.
- 平岡優子, 高津哲也, 大野雄介, 奥村裕弥, 高橋英昭, 高橋豊美, 2009: 噴火湾におけるソウハチ *Cleisthenes pimetorum* 仔魚の摂餌強度とう年級群強度. *水産海洋研究*, **73**, 90-101.

- 広田祐一, 輿石裕一, 長沼典子, 1990: ヒラメ稚魚が摂餌したアミの大きさと摂餌日周期性. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **56**, 201-206.
- Ikewaki Y. and Tanaka M., 1993: Feeding habits of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) larvae in the western part of Wakasa Bay, the Japan Sea. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **59**, 951-956.
- Iles T.C., 1994: A review of stock-recruitment relationships with reference to flatfish populations. *Neth. J. Sea Res.*, **32**, 399-420.
- 今林博道, 1980: 生物群集内における稚魚期および若魚期のヒラメの摂餌生態 - I. 個体群の種内関係. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **46**, 427-435.
- Joh M., Nakaya M., Yoshida N. and Takatsu T., 2013: Interannual growth differences and growth-selective survival in larvae and juveniles of marbled sole *Pseudopleuronectes yokohamae*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **494**, 267-279.
- Joh M., Takatsu T., Nakaya M., Yoshida N. and Nakagami M., 2009: Comparison of the nutritional transition date distributions of marbled sole larvae and juveniles in Hakodate Bay, Hokkaido. *Fish. Sci.*, **75**, 619-628.
- 加藤和範, 1987: 新潟県北部沿岸域におけるヒラメの資源生物学的研究 I. ヒラメ幼稚魚期の分布と食性. *新潟水試研報*, **12**, 27-41.
- 加藤和範, 1989: 新潟県沿岸のヒラメ資源量推定方法と問題点. *水産庁日本海区水産研究所. 日本海ブロック試験研究集録*, **16**, 37-47.
- Kato K., 1996: Study on resources, ecology, management and aquaculture of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*, off the coast of Niigata Prefecture. *Bull. Natl. Res. Inst. Aquacult. Suppl.*, **2**, 105-114.
- 加藤和範, 安沢 弥, 梨田一也, 1987: 新潟県北部沿岸域におけるヒラメの資源生物学的研究 II. 標識放流結果からみたヒラメ未成魚の移動およびヒラメの成熟と成長. *新潟水試研報*, **12**, 42-59.
- 木熊慶吾, 井上英彦, 後藤友明, 林崎健一, 2007: 岩手県におけるヒラメ着底稚魚の成長解析. *東北底魚研究*, **27**, 47-49.
- 清野精次, 坂野安正, 浜中雄一, 1977: 若狭湾西部海域におけるヒラメ資源の研究 VI. 浮遊期ヒラメ仔魚の輸送機構. *昭和 50 年度京都水試報*, 16-26.
- 輿石裕一, 1994: 11. 九州西岸および日本海域におけるヒラメ. III. 研究事例, 「水産学シリーズ 98 魚類の初期減耗研究」(田中 克, 渡邊良朗編), 恒星社厚生閣, 東京, pp.134-148.
- 輿石裕一, 中西 孝, 赤嶺達郎, 田中邦三, 長沼典子, 1982: ヒラメ増殖上の諸問題に関する基礎的研究. III. ヒラメ 0 歳魚の摂餌日周期性. *日水研報告*, **33**, 67-80.
- 栗藤亜希子, 平岡優子, 高津哲也, 伊村一雄, 小林直人, 亀井佳彦, 2005: 噴火湾とその周辺海域におけるソウハチ *Cleisthenes pimetorum* 仔魚の輸送. *水産海洋研究*, **69**, 145-155.
- 栗田 豊, 玉手 剛, 伊藤正木, 2013: 平成 24 年度ヒラメ太平洋北部系群の資源評価. 我が国周辺水域の漁業資源評価. *水産庁・水産総合研究センター*, 1346-1372.
- 桑原昭彦, 鈴木重喜, 1982: ヒラメ仔魚の鉛直分布と食性. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **48**, 1375-1381.
- Kwak S.N. and Park J.M., 2016: Length-weight and length-length relationships for six flounder species (Pleuronectiformes) from the eastern coast of Korea. *J. Appl. Ichthyol.*, **32**, 160-162.
- Leggett W.C. and DeBlois E., 1994: Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Neth. J. Sea Res.*, **32**, 119-134.
- Leggett W.C. and Kenneth T.R., 2008: Paradigms in fisheries oceanography.: An annual review. *Oceanography and marine biology*, **46**, 331-363.
- Le Mao P., 1986: Feeding relationships between the benthic infauna and the dominant benthic fish of the France estuary (France). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **66**, 391-401.
- Litvak M.K., and Leggett W.C., 1992: Age and size-selective predation on larval fishes: the bigger is better hypothesis revisited. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **81**, 13-24.
- Livingston P.A., 1991: Total groundfish consumption of commercially important prey, in "Groundfish food habits and predation on commercially important prey species in the eastern Bering Sea from 1984 to 1986" (ed. by Livingston P.A.), NOAA Techn.Mem, NMFS F/NWC-207, Alaska Fisheries Science Center, Seattle, WA, pp.211-238.
- Lockwood S.J., 1980: Density-dependent mortality in 0-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) populations. *J. Cons. perm. Int. Explor. Mer.*, **39**, 148-153.
- Macer C.T., 1967: The food web in Red Wharf Bay

- (North Wales) with particular reference to young plaice (*Pleuronectes platessa*). *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **15**, 560-573.
- 前田経雄, 2002: 若狭湾西部海域におけるヒラメ仔稚魚の加入機構に関する研究. 博士論文(京都大学), 1-89.
- 前原 務, 1992: 愛媛県瀬戸内海域におけるヒラメの年齢および成長. *愛媛水試研報*, **5**, 13-29.
- 南 卓志, 1982: ヒラメの初期生活史. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **48**, 1581-1588.
- 南 卓志, 1986: 日本海産カレイ目魚類幼稚仔魚の被食事例. *日水研報告*, **36**, 39-47.
- 南 卓志, 1987: XI成育場 (1), 異体類の初期生活史. *海洋と生物*, **9**, 408-414.
- 南 卓志, 1995: カレイ類にとって変態期は critical period か?. *月刊海洋*, **27**, 761-765.
- 南 卓志, 1997: I. 資源生態 1. 生活史特性, 「水産学シリーズ 112 ヒラメの生物学と資源培養」(南卓志, 田中 克編), 恒星社厚生閣, 東京, pp.9-24.
- Nakata H., Fujihara M., Suenaga Y., Nagasawa T. and Fujii T., 2000: Effect of wind blows on the transport and settlement of brown sole (*Pleuronectes herzensteini*) larvae in a shelf region of the Sea of Japan: numerical experiments with an Euler-Lagrangian model. *J. Sea Res.*, **44**, 91-100.
- Nakatani T., Maeda T., Sugimoto K., Takatsu T. and Takahashi T., 2002: Possible causes of annual change in the year class strength of flathead flounder *Hippoglossoides dubius* (Pisces, Pleuronectiformes) in Funka Bay, Hokkaido. *Bull. Jpn. Fish. Oceanogr.*, **66**, 216-233.
- Nakaya M., Takatsu T., Nakagami M., Joh M. and Takahashi T., 2004: Spatial distribution and feeding habits of the shrimp *Crangon uritai* as a predator on larval and juvenile marbled sole *Pleuronectes yokohamae*. *Fish. Sci.*, **70**, 445-455.
- Nash R.D.M. and Geffen A.J., 2012: Mortality through the early life-history of fish: What can we learn from European plaice (*Pleuronectes platessa* L.)?. *J. Marine Systems*, **93**, 58-68.
- Nash, R.D.M., Geffen, A.J. and Hughes, G., 1994a: Individual growth of juvenile plaice (*Pleuronectes platessa* L.) on small Irish Sea nursery ground (Port Erin Bay, Isle of Man, UK). *Neth. J. Sea Res.*, **32**, 369-378.
- Nash, R.D.M., Santos R.S., Geffen, A.J., Hughes, G. and Ellis, T.R., 1994b: Diel variability in catch rate of juvenile flatfish on two small nursery grounds (Port Erin Bay, Isle of Man and Porto Pim Bay, Faial, Azores). *J. Fish Biol.*, **44**, 35-45.
- 野口昌之, 木元克則, 藤田 薫, 興石裕一, 1999: 日本海区水産研究所型桁網による底生稚魚の採集と採集効率. ヒラメ・カレイ類幼稚魚最終調査指針. 増殖関係生態調査標準化作業部会報告書, 61-64.
- Noichi T., Kusano M., Kanbara T. and Senta T., 1993: Predation by fishes on larval and juvenile Japanese flounder at Yanagihama Beach, Nagasaki, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **59**, 1851-1855.
- 能勢幸雄, 石井丈夫, 清水 誠, 1988: 水産資源学, 東京大学出版会, 東京, 217pp.
- 野沢正俊, 1974: ヒラメ稚魚前期の分布. *鳥取水試報告*, **15**, 6-15.
- 落合 明, 田中 克, 1986: 71. ヒラメ・カレイ類, 71・3 ヒラメ, 「新版魚類学(下)」(落合 明, 田中 克編), 恒星社厚生閣, 東京, pp.1075-1080.
- 沖山宗雄, 1967: ヒラメの初期生活史に関する研究 I. 後期仔魚の形態. *日水研報*, **17**, 1-12.
- 沖山宗雄, 1974: ヒラメの初期生活史に関する研究 II. 稚魚期の形態および近縁種との関係. *日水研報*, **25**, 39-61.
- Oshima M., Dominique R., Kurita Y., Yoneda M., Tominaga O., Tomiyama T., Yamashita Y. and Uehara S., 2010: Do early growth dynamics explain recruitment success in Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* off the Pacific coast of northern Japan?. *J. Sea Res.*, **64**, 94-101.
- Pihl L., 1989: Abundance, biomass and production of juvenile flatfish in southeastern Kattegat. *Neth. J. Sea Res.*, **24**, 69-81.
- Poxton M.G., Eleftheriou A. and McIntyre A.D., 1983: The food and growth of 0-group flatfish on nursery grounds in the Clyde sea area. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **17**, 319-337.
- Rijnsdorp A.D., Berghahn R., Miller J.M. and Van der Veer H.W., 1995: Recruitment mechanisms in flatfish: What did we learn and where do we go?. *Neth. J. Sea Res.*, **34**, 237-242.
- Rijnsdorp A.D., van Starlen M. and van der Veer H.W., 1985: Selective tidal transport of North Sea plaice larvae *Pleuronectes platessa* in coastal

- nursery areas. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **114**, 461-470.
- Rijnsdorp A.D. and Vingerhoed B., 2001: Feeding of plaice *Pleuronectes platessa* L. and sole *Solea solea* (L.) in relation to the effects of bottom trawling. *J. Sea Res.*, **45**, 219-229.
- Ryland J.S., 1964: The feeding of plaice and sand-eel larvae in the southern North Sea. *J. Mar. Biol. Ass., U. K.*, **44**, 343-364.
- Seikai T., Kinoshita I. and Tanaka M., 1993: Predation by crangonid shrimp on juvenile Japanese flounder under laboratory conditions. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **59**, 321-326.
- Shelbourne J.E., 1962: A predator-prey size relationship for plaice larvae feeding on *Oikopleura*. *J. Mar. Biol. Ass., U. K.*, **42**, 243-252.
- 柴田玲奈, 1995: 5. ヒラメの食性について (総説). 第27回南西海ブロック内海漁業研究会報告, 21-42.
- 柴田玲奈, 武智昭彦, 福永辰廣, 新田 朗, 2009: 瀬戸内海中西部におけるヒラメ成魚の周年の行動特性. *水産海洋研究*, **73**, 67-79.
- Shigenobu Y., Hayashizaki K., Asahida T., Ida H. and Saitoh K., 2007: Stock structure of Japanese flounder inferred from morphological and genetic analyses. *Fish. Sci.*, **73**, 1104-1112.
- 相賀徹夫編, 1990: 日本列島大地図館, 小学館, 東京, 375pp.
- Steele J.H. and Edwards R.R.C., 1970: The ecology of 0-group plaice and common dabs in loch ewe. IV. Dynamics of the plaice and dab populations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **4**, 174-187.
- Stenseth N.C. and Myrsetrud A., 2002: Climate, changing phenology, and other life history traits: Nonlinearity and match-mismatch to environment. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99**, 13379-13381.
- Subiyanto, Hirata I. and Senta T., 1993: Larval settlement of the Japanese flounder on sandy beaches of the Yatsushiro Sea, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **59**, 1121-1128.
- 末永慶寛, 藤原正幸, 中田英昭, 1998: マガレイ卵・仔魚の沿岸海域への滞留に対する風および鉛直移動の影響. *海岸工学論文集*, **45**, 1151-1155.
- 水産庁, 水産研究・教育機構, 2018: 平成29年度我が国周辺水域の漁業資源評価第3分冊, pp.1672-1792.
- 水産研究・教育機構, 2018: 平成28年度栽培漁業・海面養殖用種苗の生産・入手・放流実績 (全国) 資料編, pp.162-221.
- 高橋清孝, 星合愿一, 阿部洋士, 1986: 石巻湾および万石浦におけるマコガレイ浮遊期仔魚の分布と移動. *水産増殖*, **34**, 1-8.
- 高津哲也, 2003: 底生魚類仔稚魚の時空間分布と餌料環境に関する研究. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **69**, 543-546.
- 武智昭彦, 前原 務, 2001: 3. 愛媛県燧灘海域における浅海域の生態特性. 漁場生産力モデル開発基礎調査総括報告書 (燧灘・備後芸予灘海域), 広島水試, 香川水試, 愛媛水試, 瀬戸内水研, 水産庁, 26-50.
- 竹野功壘, 浜中雄一, 宮嶋俊明, 1997: 日本海沿岸におけるヒラメ 1 歳魚の背鰭・臀鰭条数と耳石初輪径の地理的変異. *京都府立海洋センター研報*, **19**, 65-72.
- 竹野功壘, 葭矢 護, 宮嶋俊明, 2001: 標識放流結果からみた若狭湾西部海域産ヒラメの分布・移動. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **67**, 807-813.
- 田中 克, 1988: 志々伎湾におけるヒラメ稚仔魚の分布, 加入, 着底および減耗について. *水産土木*, **24**, 33-44.
- 田中 克, 1996: 日本海におけるヒラメの再生産構造. 栽培漁業に未来はあるのか. *日水研連絡ニュース*, **374**, 10-15.
- Tanaka M., Goto T., Tomiyama M. and Sudo H., 1989a: Immigration, settlement and mortality of flounder (*Paralichthys olivaceus*) larvae and juveniles in a nursery ground, Shijiki bay, Japan. *Neth. J. Sea Res.*, **24**, 57-67.
- Tanaka M., Goto T., Tomiyama M., Sudo H. and Azuma M., 1989b: Lunar-phased immigration and settlement of metamorphosing Japanese flounder larvae into the nearshore nursery ground. *Rapp. P. -v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.*, **191**, 303-310.
- Tanaka M., Ohkawa T., Maeda T., Kinoshita I., Seikai T. and Nishida M., 1997: Ecological diversities and stock structure of the flounder in the Sea of Japan in relation to stock enhancement. *Bull. Nat. Res. Ins. Aquacult., Suppl.*, **3**, 77-85.
- 田中庸介, 大河俊之, 山下 洋, 田中 克, 2006: ヒラメ *Paralichthys olivaceus* 稚魚の食物組成と摂餌強度にみられる地域性. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **72**, 50-57.

- 富永 修, 馬淵正裕, 石黒 等, 1994: 北海道北部日本海で標識放流された天然ヒラメと人工種苗ヒラメの移動と成長. 水産増殖, **42**, 593-600.
- Tomiyama T. and Kurita Y., 2011: Seasonal and spatial variations in prey utilization and condition of a piscivorous flatfish *Paralichthys olivaceus*. *Aquat. Biol.*, **11**, 279-288.
- Tomiyama T., Kurita Y., Uehara S., and Yamashita Y., 2017: Inter-annual variation in the surplus prey production for stocking of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. *Fish. Res.*, **186**, 579-585.
- Tomiyama T., Uehara S. and Kurita Y., 2013: Feeding relationships among fishes in shallow sandy areas in relation to stocking of Japanese flounder. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **479**, 163-175.
- Tomiyama T., Watanabe M. and Fujita T., 2008: Community-based stock enhancement and fisheries management of the Japanese flounder in Fukushima, Japan. *Reviews in Fish. Sci.*, **16**, 146-153.
- Tomiyama T., Yamashita Y. and Tanaka M., 2009: Occurrence of juvenile Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* in brackish estuaries. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **85**, 661-665.
- Tsuruta Y., 1978: Field observation on the immigration of larval stone flounder into the nursery ground. *Tohoku J. Agr. Res.*, **29**, 136-145.
- 鶴田義成, 1991: イシガレイ仔魚の成育場への集合機構. *Bull. Tohoku Natl. Fish. Res. Inst.*, **53**, 49-58.
- Van der Veer H.W., 1985: Impact of coelenterate predation on larval plaice *Pleuronectes platessa* and flounder *Platichthys flesus* stock in the western Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **25**, 229-238.
- Van der Veer H.W., 1986: Immigration, settlement and density-dependent mortality of a larval and early post-larval plaice (*Pleuronectes platessa*) population in the western Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **29**, 223-236.
- Van der Veer H.W., Berghahn R., Miller J.M. and Rijnsdorp A.D., 2000: Recruitment in flatfish, with special emphasis on North Atlantic species: progress made by the flatfish symposia. *ICES J. Mar. Sci.*, **57**, 202-215.
- Van der Veer H.W., Berghahn R. and Rijnsdorp A.D., 1994: Impact of juvenile growth on recruitment in flatfish. *Neth. J. Sea Res.*, **32**, 153-173.
- Van der Veer H.W. and Bergman M.J.N., 1986: Development of tidally related behavior of a newly settled 0-group plaice (*Pleuronectes platessa*) population in the western Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **31**, 121-129.
- Van der Veer H.W. and Bergman M.J.N., 1987: Predation by crustaceans on a newly settled 0-group plaice *Pleuronectes platessa* population in the western Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **35**, 203-215.
- Van der Veer H.W., Freitas V. and Leggett C., 2015: Recruitment level and variability, in "Flatfishes: Biology and Exploitation, second edition, Fish and Aquatic Resources Series 16" (ed. by Gibson R.N., Nash R.D.M., Geffen A.J. and Van der Veer H.W.). Wiley-Blackwell, Hoboken, pp. 185-206.
- Van der Veer H.W. and Nash R.D.M., 2001: The 1999 Flatfish Symposium: where to go from now?. *J. Sea Res.*, **45**, 325-328.
- Van der Veer H.W., Pihl L. and Bergman M.J.N., 1990: Recruitment mechanisms in North Sea plaice *Pleuronectes platessa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **64**, 1-12.
- Visser M.E., van Noordwijk A.J., Tinbergen J.M. and Lessells C.M., 1998: Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proc. R. Soc. Lond. B.*, **265**, 1867-1870.
- 渡邊昌人, 藤田恒雄, 2000: 1994年, 1995年に発生したヒラメの卓越年級群. 福島水試研報, **9**, 59-63.
- 渡邊昌人, 藤田恒雄, 五十嵐敏, 2001: 福島県双葉海域で採集されたアミ類. 福島水試研報, **10**, 51-55.
- Wennhage H., 2000: Vulnerability of settling plaice *Pleuronectes platessa* to predation: effects of developmental stage and alternative prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **203**, 289-299.
- Wennhage H., 2002: Vulnerability of newly settled plaice (*Pleuronectes platessa* L.) to predation: effects of habitat structure and predator functional response. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **269**, 129-145.
- Wilber D.H., Davis D., Clarke D.G., Alcoba C.J. and Gallo J., 2013: Winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) estuarine habitat use and the association between spring

- temperature and subsequent year class strength. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **133**, 251-259.
- Wilderbuer T. K., Hollowed A.B., Ingraham Jr. W.J., Spencer P.D., Conners M.E., Bond N.A. and Walters G.E., 2002: Flatfish recruitment response to decadal climatic variability and ocean conditions in the eastern Bering Sea. *Prog. Oceanogr.*, **55**, 235-247.
- Wilderbuer T.K., Stockhausen W. and Bond N., 2013: Updated analysis of flatfish recruitment response to climate variability and ocean conditions in the Eastern Bering Sea. *Deep-Sea Research II*, **94**, 157-164.
- Witting D.A. and Able K.W., 1995: Predation by sevenspine bay shrimp *Crangon septemspinosa* on winter flounder *Pleuronectes americanus* during settlement: laboratory observations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **123**, 23-31.
- Wouters N. and Cabral H.N., 2009: Are flatfish nursery grounds richer in benthic prey?. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **83**, 613-620.
- 山田秀秋, 遠藤裕樹, 武蔵達也, 山下 洋, 1998a: ヒラメ幼稚魚育成礁周辺のアミ類とカタクチイワシシラスの分布特性. 水産増殖, **46**, 487-494.
- 山田秀秋, 長洞幸夫, 佐藤啓一, 武蔵達也, 藤田恒雄, 二平 章, 影山佳之, 熊谷厚志, 北川大二, 広田祐一, 山下 洋, 1994: 太平洋沿岸域におけるアミ類の種組成と分布特性. 東北水研報, **56**, 57-67.
- 山田秀秋, 佐藤啓一, 長洞幸夫, 熊谷厚志, 山下 洋, 1998b: 東北太平洋沿岸域におけるヒラメの摂餌生態. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **64**, 249-258.
- Yamamoto M., 2006: Feeding ecology of settled Japanese flounder in nursery grounds in Eastern Hiuchi-Nada, the Seto Inland Sea, Japan. 博士学位論文(福井県立大学), 1-132.
- Yamashita Y., Kurita Y., Yamada H., Miller JD, and Tomiyama T., 2017: A simulation model for estimating optimum stocking density of cultured juvenile flounder *Paralichthys olivaceus* in relation to prey productivity. *Fish. Res.*, **186**, 572-578.
- Yamashita Y., Tsuruta Y. and Yamada H., 1996a: Transport and settlement mechanisms of larval stone flounder, *Kareius bicoloratus*, into nursery grounds. *Fish. Oceanogr.*, **5**, 194-204.
- Yamashita Y., Yamada H., Malloy K.D., Targett T.E. and Tsuruta Y., 1996b: Sand shrimp predation on settling and newly-settled stone flounder and its relationship to optimal nursery habitat selection in Sendai Bay, Japan, in "Survival strategies in early life stages of marine resources" (ed. by Watanabe Y., Yamashita Y., Oozeki Y.), A.A. Balkema, Rotterdam, pp.271- 283.
- Zijlstra J.R., Dapper R. and White J., 1982: Settlement, growth and mortality of post-larval plaice (*Pleuronectes platessa*) in the western Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, **15**, 250-272.

### 和文要旨

ヒラメの加入量水準を決める生態学的な要因を明らかにするために、異体類の初期生活史における、量的変動要因と発育段階や生態学的特徴に関する既往研究をレビューした。着底過程にある仔・稚魚期においては、底生期への変態を伴う劇的な生態学的変化に関連して着底完了後の年級群の豊度が決定される機構に関する研究は多かった。しかしながら、異体類における浮遊期と接岸輸送期における卵・仔魚の量的な生残過程はほとんど明らかにされていなかった。ブレイスでは成育場における餌料生物の利用可能度などが、稚魚期の年級群の豊度や加入量の決定に強く影響する可能性が推測されていた。ヒラメでも九州西岸域で同様な推論がなされていた。また、着底過程における減耗が初期減耗全体に対して大きな比重を占める可能性が推測されていた。実際に、太平洋北部沿岸域における既往のデータを解析した結果、アミ類の豊度とヒラメ稚魚の豊度との間に有意な正の相関が見られた。また、同じ海域においてヒラメ稚魚期の量と加入量との間にも有意な正の相関関係が見出された。以上より、着底過程にあるヒラメ仔・稚魚期の生き残りをアミ類の豊度が規定しているとの仮説を立てた。また、太平洋北部沿岸域におけるヒラメの卓越年級群の発生には、ある一定の規模の仔魚の接岸輸送の成功と成育場における莫大なアミ類の出現とが合一(マッチ)することであると仮説を立てた。これらの知見の整理に基づき、国内全域におけるヒラメの量的変動に関わる生存戦略を明らかにするために、九州西岸域におけるヒラメ着底過程におけるアミ類の量的重要性を検証することを提案した。