

博士論文

野生下におけるスズキ *Lateolabrax japonicus* の
エネルギー収支に関する研究

2015

東京大学大学院 農学生命科学研究科 水圏生物科学専攻

森 友彦

指導教員 東京大学 教授

佐藤 克文

目次

第1章	序論	1
第2章	食性解析	7
2.1.	緒言	7
2.2.	材料と方法	8
2.2.1.	胃内容物分析	8
2.2.2.	餌生物のエネルギー価の測定	9
2.3.	結果	10
2.3.1.	胃内容物分析	10
2.3.2.	餌生物のエネルギー価	11
2.4.	考察	12
2.4.1.	スズキの食性	12
2.4.2.	餌生物のエネルギー価分析	14
2.4.3.	スズキの採餌戦略	15
2.4.4.	エネルギー獲得量の推定	17
図表		19
第3章	酸素消費速度の測定	38
3.1.	緒言	38
3.2.	材料と方法	39
3.2.1.	酸素消費速度の測定	39
3.2.2.	代謝速度および遊泳能力	41
3.2.3.	水温の影響	42
3.3.	データ解析	43
3.3.1.	加速度計と活動度の算出	43
3.4.	結果	44
3.4.1.	酸素消費速度の測定	44
3.5.	考察	46
3.5.1.	酸素消費速度の測定	46
3.5.2.	エネルギー要求量の推定	48
図表		51
第4章	野生下におけるスズキの行動解析	64
4.1.	緒言	64

4.2.	材料と方法	65
4.2.1.	野外放流調査	65
4.2.2.	動物搭載型記録計	65
4.2.3.	解析方法	66
4.3.	結果	69
4.3.1.	行動解析	69
4.3.2.	バースト行動	71
4.3.3.	エネルギー消費速度と獲得量	72
4.4.	考察	73
4.4.1.	行動解析	73
4.4.2.	エネルギー消費量と獲得量	74
4.4.3.	他の生物との関係	78
4.4.4.	生息環境との関係	79
	図表	82
	第5章 総合考察	116
	謝辞	124
	引用文献	126
	要旨	135

1 章 序論

海洋生態系において上位捕食者は、下位の生物を捕食することにより生態系内の構造のバランスを維持する役割を担っている(Estes *et al.* 2011). これらの個体群が崩壊すると、被食者だけでなくさらに下位の個体群にも影響を及ぼし、最終的に生態系全体に影響を与える栄養カスケードが起こる(Baum and Worm 2009). 例えば、大西洋の Scotian 大陸棚では、上位捕食者である底生魚の個体群が乱獲により崩壊した時、その餌生物である小型浮魚類や底生性無脊椎動物が増加し、それに伴い動物プランクトンが減少したと報告されている(Frank *et al.* 2005). また、北太平洋においてはシャチ *Orcinus orca* によるラッコ *Enhydra lutris* への捕食圧の増加が、ラッコの餌生物であるウニを増加させ、最終的にウニの餌であるケルプの森を消失させる要因となったと言われている(Estes *et al.* 1998). さらに、ミシガン湖において人為的にオオクチバス *Micropterus salmoides* を取り除いた実験では、餌となる小型魚類が増加し、オオクチバスの欠如が間接的に動物プランクトンの減少と植物プランクトンの増加を引き起こした(Carpenter *et al.* 2001). この様に、上位捕食者の資源量の変動や下位の餌生物への捕食行動が、最終的に生態系全体の均衡を左右することから、彼らのエネルギー収支に関する情報を得ることは生態系を理解する上で基礎的かつ重要な情報であると言える.

捕食者におけるエネルギー要求量は以下の式により記述することが出来る(Videler 1993):

$$C = R + E + P,$$

この時、 C は餌生物の捕食によって獲得したエネルギーの総量、 R は呼吸のために消費された総代謝量、 E は尿や糞などにより利用されなかった排泄量、 P は体重及び生殖腺の成長に充てられる余剰分を表す. 魚類のエネルギー収支においては、一般的に代謝によるエネルギー消費量 R が大きな割合を占めており(Niimi and Beamish 1974; Elliott 1976), その中でも特に運動によって消費されるエネルギーの割合が大きく、時間経過と共にその消費量は大きく変化する(Boisclair and Sirois 1993). また、魚類を含む変温動物では、エネルギー消費量は環境の温度によって大きく変動する(Claireaux *et al.* 2006). よって、野生下における魚類のエネルギー消費量を正確に推定するためには、水温など

の環境情報と活動量の時系列データを得ることが必要不可欠である。魚類の代謝速度に関しては、遊泳トンネルを用いて酸素消費速度 $\dot{V}O_2$ と遊泳速度 U や尾鰭振動周波数 (TBF: tail beat frequency) の関係を調べる研究が昔から数多く行われている (Brett 1964, 1965; Beamish 1978; Videler 1993; van den Thillart *et al.* 2004; Steinhausen *et al.* 2005; Claireaux *et al.* 2006)。近年では、動物搭載型記録計を用いて記録した遊泳速度や加速度データを用いて、野生下における魚類の活動度を測定した研究も報告されている (Tanaka *et al.* 2001; Kawabe *et al.* 2003)。また、動物の採餌に関連する行動は、上記の記録計から得られる加速度データから抽出することが可能である (Suzuki *et al.* 2009; Makiguchi *et al.* 2012)。よって、動物搭載型記録計を用いれば、野生下における動物の代謝速度、ひいてはエネルギー消費速度を推定することが可能であり、さらに、エネルギー獲得量に関する知見も得ることもできる。

本研究の調査海域である東京湾は、多くの河口湿地と干潟を有する多様性の高い海域であった (風呂田 1991)。このような干潟生態系は、スズキ *Lateolabrax japonicus*、カレイ類、タイ類、アサリ *Ruditapes philippinarum*、バカガイ *Macra chinensis* などの水産重要種の重要な生育地となっている。しかし、その後の開発により海岸が埋め立てられ、自然海岸域の約 90% が消失し、生物多様性が大幅に減少し、漁獲量も激減した (風呂田 1991)。東京湾の埋め立て事業は、治水や港湾整備を目的として江戸時代から行われてきたが、明治時代以降急速に進み、元の内湾の約 19% が埋め立てられた (河野 2006)。埋め立てによる干潟の消失により生物浄化能力が低下し、さらに、工場排水や家庭排水により栄養塩の供給量が増加した結果、現在の東京湾では、夏季に海底で貧酸素水塊が出現し、それに伴う生物の大量斃死が深刻化している (風呂田 1997)。現在、盤州干潟や三番瀬、富津干潟などの多様性を維持している干潟生態系も小数ながら存在する。東京湾において上位捕食者となる魚類は、ドチザメ *Triakis scyllium* やホシザメ *Mustelus manazo* などの底生性サメ類、スズキ、クロダイ *Acanthopagrus schlegelii*、キチヌ *A. latus*、メジナ *Girella punctata*、マダイ *Pagrus major* などが考えられる。これらの中でも、スズキは干潟生態系において優占することが知られており (加納・横尾 2011)、また、富津岬と観音崎より北の東京湾内湾で操業されている底引き網漁業において最も多く漁獲されており、重要な水産資源の一つでもある (Fig. 1-1, 水産庁 2007 を改訂)。以上のことからスズキは東京湾を代表する魚種の一つであると言える。よって、東京湾の上位捕食者の一種であるスズキが、野生下においてどのような環境に生息し、どの餌生物からどれくらいのエネルギーを獲得し、どれだけのエネルギーを消費しているかを把握する

ことは、東京湾の生態系を理解する上でも重要かつ基礎的な情報であると言える。

スズキは日本周辺の沿岸に生息しており、縄文時代の貝塚からもその骨が出土することから、先史時代から日本人にとって重要な食料資源であったことがわかる(赤沢 1969)。現在、スズキは、東京湾、有明海、瀬戸内海、三河湾などを中心にひき網、まき網、刺し網などによって年間 8000–10000 t が漁獲されており、2014 年にはスズキおよびヒラスズキ *L. latus* を含むスズキ類の漁獲量は 8518 t であった(田中・木下 2002; 農林水産省 漁獲量統計データベース)。スズキの全国における漁獲量は、1990 年代から増加傾向にあった(Fig.1-2, 海面漁業・養殖業生産統計年報 1953 - 2014)。これは、卓越年級群の加入とそれに伴う漁獲努力量の増加によるものと報告されている(加藤・池上 2004)。2006 年からは漁獲量が減少傾向にあるが、現在の資源量は高位横ばい状態であると考えられている(水産庁 2007)。スズキは、東京湾における漁獲が最も多く、年間漁獲量は、戦後は 1977 年の 2755 t をピークに、その後しばらく 1000 t 以下の漁獲量であった。しかし、近年再び漁獲量が急増し、2001 年には 2527 t の漁獲量が記録されている(加藤・池上 2004)。スズキは成長段階によって名前が変わる「出世魚」である。関東では、体長が 40 cm 未満を「セイゴ」、40 cm 以上 60 cm 未満を「フッコ」、60 cm 以上を「スズキ」と呼び、体長 1 m 以上に成長する個体もいる(田中・木下 2002)。スポーツフィッシングにおいても人気の魚種であり、海面から飛び出て頭を左右に激しく振る「エラ洗い」は多くの釣人を魅了している。このように漁業及び遊漁においても人と関わりの深い魚種であり(尾崎・庄司 2001)、生態系サービスによる価値が高い魚であると言える。生息域は、淡水、汽水、海水と幅広く、秋季から冬季にかけて海域で産卵する両側回遊魚でもある(田中・木下 2002)。スズキは、生後 2–3 年でほぼ成熟すると言われており、成熟時の生物学的最少形は、雄で体長 245–260 mm、雌で 340–370 mm と報告されている(林 1971; Hayashi 1972; 水産庁 2006)。産卵時期は地域によって多少異なり、東京湾では 10 月下旬から 2 月下旬までで、卵の分布や漁獲量の季節変化からスズキの産卵場は外洋水の流れこむ湾口や沖合域、東京湾では富津岬以南の海域が産卵場であると報告されている(渡部 1965)。孵化後、成長しながら沿岸域に接岸回遊し、河口域や浅海域、アマモ場を主要な生育場として利用されている(河野 2006)。仔稚魚期に河口域を中心に分布し、餌となる大型の汽水性カイアシ類 *Sinocalanus sinensis* を捕食するために河川を遡上すると言われていている(Hibino *et al.* 2006)。幼魚期から魚食性が強くなり、成魚は小型魚類を中心に、甲殻類、多毛類を捕食すると報告されている(宮原ら 1995; 水産庁 2006)。スズキ仔稚魚や幼魚の生態に関しては、2000 年代まで種苗放流が行われていたため、文献は比較的多く存在している(畑中・関野 1962a, 1962b, 1962c; Hibino *et al.* 2006; Shahidul Islam *et al.* 2010; Fuji *et al.* 2010, 2011)。しかし、

成魚に関する知見は少なく、特に東京湾に関しては、季節的な漁獲量の分布や卵の分布が限定的に報告されている程度である(加藤・池上 2004; 水産庁 2006). 特に、野生下の行動生態に関しては、ほとんど何も分かっていないのが現状である.

そこで、本研究では、東京湾に生息するスズキに動物搭載型記録計を装着し、野生下におけるスズキのエネルギー獲得量および消費量を推定し、その結果をふまえてスズキの行動生態を明らかにすることを目的に以下の実験および調査を実施した. 本章に続く2章では、東京湾で漁獲されたスズキから消化管を収集し、胃内容物分析により主要な餌生物を調べた. また、スズキの潜在的な餌生物を採集し、そのエネルギー価も測定した. 3章では、遊泳トンネルを用いて、動物搭載型記録計を装着したスズキの酸素消費速度 $\dot{V}O_2$ を測定し、加速度データから算出した活動量と酸素消費速度 $\dot{V}O_2$ の関係を調べた. 4章では、動物搭載型記録計によって、野生下におけるスズキの活動量を定量化し、海洋環境との関係を調べた. さらに2章で得られた結果からエネルギー獲得量を、そして3章で得られた活動量と $\dot{V}O_2$ の関係式からエネルギー消費量を推定し、得られた結果からスズキの採餌戦略について考察した. 最後に、5章において、本研究で得られた結果を元に、東京湾に生息するスズキの生態について考察した. また、東京湾におけるスズキの生態学的位置およびその資源変動による東京湾の生態系への影響について考察した.

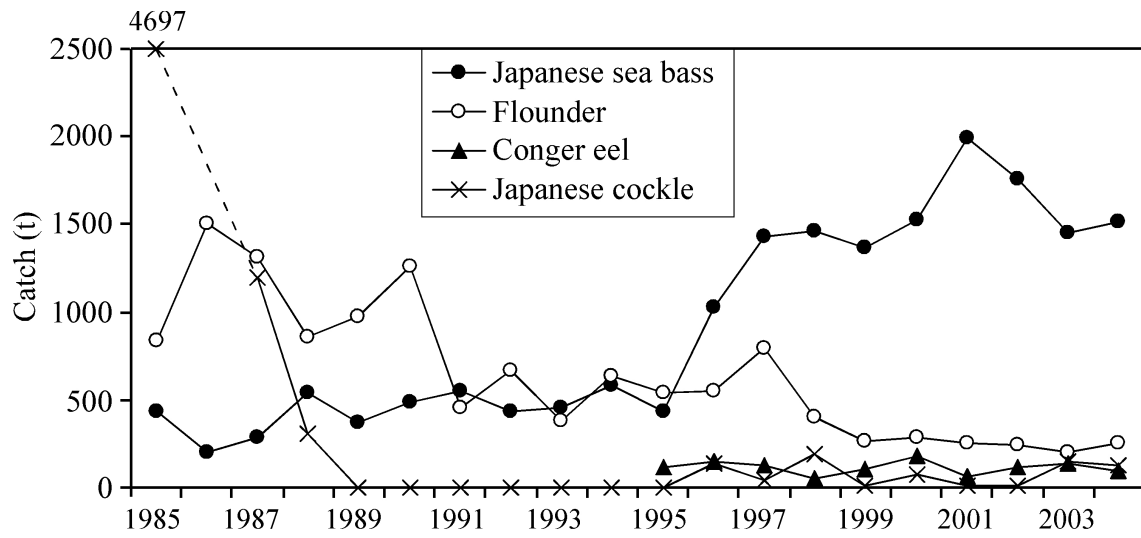


Fig. 1-1 The amount of bottom trawling catch for main targets in Tokyo Bay. The number above the plot of Japanese cockle in 1985 indicates the amount of catch, and there was lack of data in 1986. This figure was referenced and improved by the previous study (Japanese Fisheries Agency 2007)

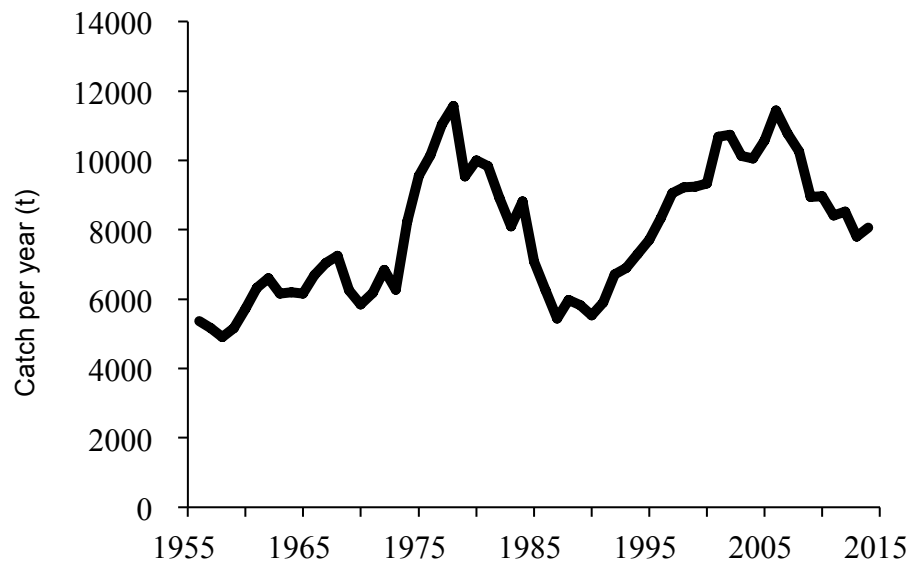


Fig. 1-2 Historical catches of Japanese sea bass in Japan. The catch data were obtained from the Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries of Japan

2 章 食性解析

2.1. 緒言

胃内容物分析は古くから用いられている食性分析方法の一つであり、対象動物の食性を直接的に把握することが可能である。ある動物が何を食べているかを明らかにすれば、他の動物との捕食被食の関係を把握することができるため、その生態系内における種間関係を知る手掛かりとなる。スズキの食性に関しては、これまでにいくつかの先行研究が報告されている。特に、河口域周辺の藻場に生息する仔稚魚期から1歳未満の当歳魚期については数多く報告されている。体長 10 mm 前後の仔稚魚期では主にカイアシ類や枝角類を捕食し(Nip *et al.* 2003; Hibino *et al.* 2006; Islam *et al.* 2011)、体長 20 mm 前後の稚魚期から当歳魚期かけてはアミ類、エビ類と徐々に小型甲殻類食へと移行し、体長 200 mm 前後の1歳魚期以降は成長と共に徐々に魚食性が強くなると言われている(畑中・関野 1962a; 水産庁 2006)。このように、仔稚魚期から未成魚期に関しては、これまでに松島湾および仙台湾(畑中・関野 1962a)、広島県太田川河口(岩本ら 2010)、京都府由良川(Fuji *et al.* 2011)、有明海(Hibino *et al.* 2006)など日本全国で網羅的に調べられている(Islam *et al.* 2011)。一方、成魚の食性に関しては知見が少なく、播磨灘において報告されている程度である(宮原ら 1995; 水産庁 2006)。本研究の調査海域である東京湾は、スズキの漁獲量が最も多いが、成魚に関する知見が少なく、特に食性に関してはほとんど何も分かっていない。魚類の食性は生息場所や成長段階によっても変化することが知られていることから(佐原 2010)、生息海域の食性を直接調べる必要がある。

播磨灘のスズキの食性を調べた先行研究によると、スズキの未成魚期から成魚期ではイワシやアジなどの浮魚類を多く捕食すると報告されている(宮原 1995; 水産庁 2006)。スズキが捕食する浮魚類の多くは水産重要種であるため、文部科学省による食品成分データベースにもこれらのエネルギー価が記載されている(<http://fooddb.mext.go.jp/>)。これらのエネルギー価から餌生物のエネルギー獲得量を推定することは可能である。しかし、食品成分データベースの値は、骨などの硬組織を除いた可食部のみを測定している。そのため、餌を丸呑みする動物のエネルギー獲得量を推定する場合には、過大評価してしまう可能性がある。また、漁獲量の少ない生物(例えばスズキの餌生物の一種と考えられるヒイラギ *Nuchequula nuchalis*、テナガエビ *Macrobrachium nipponense* など)について

は、食品成分データベースに載っておらず、そのエネルギー価に関する知見が乏しい。

よって、本章では、野生下におけるスズキのエネルギー獲得量を推定するために、まず、胃内容物分析によりスズキの食性を調べ、そして潜在的な餌生物のエネルギー価を測定した。

2.2. 材料と方法

2.2.1. 胃内容物分析

2011年5月、6月、11月および2012年6月に東京湾の盤州干潟周辺海域において、ルアーフィッシング船を備船し、日の出前後の午前5時から午前10時にかけてルアーフィッシングによりスズキを釣獲した(Fig. 2-1)。釣獲後、船尾の魚槽にスズキを入れ、帰港後に体長および体重をそれぞれ1 mm および 10 g 単位で測定した。その後、消化器官と生殖腺を摘出し、雌雄判別を行い、採集したサンプルをクーラーボックスに収納して冷蔵状態で研究室まで持ち帰った。また、2015年11月に、船橋漁業組合所属の大傳丸からまき網で捕獲したスズキを購入し、魚体を上記と同様の方法で研究室まで持ち帰り、その後、消化管内容物を採集した。まき網船の操業海域は上記と同様の盤州干潟周辺であり、午後8時から翌日の午前8時にかけて操業していた。

消化管サンプルは一度冷凍保存し、後日、胃内容物分析を行った。解凍後、まず幽門垂を除いて胃を摘出し、全体の湿重量を測定した。その後、胃を切り開いて形の残っている固定物をシャーレに取り出し、さらに網目 0.85 mm の金属製ザルの上で胃壁を流水で洗浄した。胃全体の湿重量から、切り開いた空胃の湿重量を差し引いて胃内容物重量を算出した。そして、餌生物ごとに全体の胃内容物重量に対する重量割合(W%)を百分率で算出した。また、出現率の高かった魚類については、消化状態により以下の段階毎に分類した。

耳石付き未消化魚類・・・脊柱に肉がついており、頭骨が脱落していない状態

耳石無し未消化魚類・・・上記のもので耳石が脱落した状態

半消化魚類・・・脊柱に肉がついているが、頭骨は脱落した状態

魚類由来物・・・肉の外れた脊柱、骨、肉片、ウロコ、耳石

胃内容物サンプルはソーティング後、99%エタノールで保存した。可能なものは未消化

状態の外部形態から種を同定し、耳石を採集したものは、渡邊ら(2004)、山木・椎名(2009)、福井県水産試験場ウェブサイト (<http://www.fklab.fukui.fukui.jp/ss/>) を参照し、耳石の外部形態から可能な限り種を同定した。また、魚類の耳石、甲殻類の眼玉、多毛類は顎のキチン質部の半数を、そして頭足類の下顎板の数をそれぞれの餌生物の個体数として計数し、餌生物ごとに出現した全個体数に対する割合(N%)を算出した。また、スズキ全個体の内、各餌生物が出現したスズキの個体数の割合(出現率：F%)も算出した。

漁獲方法や性別による違いを見るために、体サイズを考慮して体重に対する重量比として胃内容物重量指数(SCI: stomach contents index)および空胃率(VI: vacuity index)を計算した(Hajisamae *et al.* 2003; Shimose *et al.* 2006)。SCIは以下の式により表される:

$$SCI = \left(\frac{SC}{BM} \right) \times 100, \quad (2.1)$$

この時、*SC*は個体ごとの胃内容物湿重量、*BM*は個体ごとのスズキの湿重量を示す。VIは胃内容物を採集した全個体の内、胃内容物が採集できなかった個体(空胃)の割合を百分率で示す。

2.2.2. 潜在的な餌生物におけるエネルギー価の測定

2013年5月、6月、10月、11月に千葉県館山市の定置網および大分県別府湾周辺の河川域において、スズキの潜在的な餌生物7種(宮原ら1995; 水産庁2006)を、また、2015年7月に、同じ調査区の河川内に生息する3種の合計10種の餌生物を採集した。採集方法は餌生物により異なり、釣り、籠罟、またはまき網により採集した。採集後、餌サンプルを東京大学大気海洋研究所の研究室まで冷凍状態で移送した。解凍後、体長(1 mm 単位)及び湿重量(0.01g 単位)を計測し、定温乾燥機(DX302, ヤマト科学株式会社, 日本)により乾燥重量が0.01 g 単位で変化しない状態まで(約48 - 72時間)乾燥させた。その後、餌サンプルの乾燥重量を0.001 g 単位で測定し、ミキサーにより粉末状に粉碎し、カロリーメーター(C2000, IKA, USA)を用いて1 g 乾燥重量当たりのエネルギー価(J dry g⁻¹)を測定した。また、湿重量から乾燥重量を引くことにより、餌の水分含有量も計算した。

餌生物ごとに乾燥重量当り、湿重量当り、そして餌生物1個体当たりの平均エネルギー価を算出した。採集した餌生物の生息水域によって、海域、汽水域、淡水域の3つに分

類し、生息環境によるエネルギー価を比較した。餌生物の種間、または、生息環境間においてエネルギー価を比較する場合は、事前に Bartlett 検定を行って等分散が仮定できるか検討し、分散分析(ANOVA)を実施した後に、Tukey-Kramer 検定を行った。また、乾燥重量、湿重量、または1個体当りのエネルギー価を説明変数とし、一般化線形モデルを用いてそれぞれ応答変数(餌種、生息域、乾燥または湿重量)を含むモデルの内、どのモデルが尤もらしいかを判断するために、赤池情報量基準(Akaike's information criterion: AIC)を計算し、モデル比較を行った。これらの統計解析には、統計ソフトウェア R version 3.0.2 を用いて行った。

2.3. 結果

2.3.1. 胃内容物分析

計 43 個体から消化管を採集し、胃内容物のソーティングを行った。漁獲された個体内、メスが 31 個体、オスが 12 個体であった。捕獲個体の平均全長は 522 ± 91 mm、平均体重は 1.46 ± 0.79 kg であった(Table 2-1)。全個体中、胃内容物が入っていたのは 33 個体であり、空胃率(VI: vacuity index)は 23.3%であった。また、胃内容物重量指数(SCI: stomach contents index)は、全個体では $0.7 \pm 0.9\%$ 、最大で 3.8%に達した。

漁獲方法別で見た場合、22 個体はルアーフィッシング、21 個体はまき網により漁獲された。SCI を比較すると、ルアーフィッシングが $0.4 \pm 0.4\%$ であるのに対して、まき網が $0.9 \pm 1.1\%$ であった(Table 2-1)。また、ルアーフィッシングで捕獲した個体の VI が 31.8%であるのに対して、まき網で捕獲した個体では 14.3%となった(Table 2-1)。両者の間では、SCI で有意な差が見られたが、VI に差は見られなかった(Fig. 2-1a, SCI: Wilcoxon test, $p = 0.002154$; VI: Fisher's exact test, $p = 0.2806$)。また、性別で比較した結果、オスとメスでは SCI および VI に有意な差は見られなかった(Fig. 2-1b, SCI: Wilcoxon test, $p = 0.05825$; VI: Fisher's exact test, $p = 0.2366$)。

スズキの胃内からは魚類、頭足類、甲殻類、多毛類などが出現し、5 種 10 タイプの餌項目が判別された(Table 2-2)。餌項目ごとの胃内容物の個体数比 N%は魚類 58.8%、甲殻類 20.6%、頭足類 2.9%、多毛類 17.6%、湿重量比 W%は魚類 60.3%、甲殻類 0.6%、頭足類 0.1%、多毛類 0.8%であり、出現率 F%では魚類 62.8%、甲殻類 32.6%、頭足類

9.3%, 多毛類 9.3%であった(Fig. 2-2, Table 2-2). 出現した餌種の個体数比 N%, 湿重量比 W%, 出現率 F%においても魚類が最も優先し, 出現率 F%においては魚類が他の餌生物に比べて有意に高かった(Table 2-2, χ^2 test, $df=3$, $p=0.00000029$). 餌生物毎の個体数比 N%を見ると, カタクチイワシ *Engraulis japonicus* が 29.4%と最も多く, 次いでサッパ *Sardinella zunasi* が 23.5%であった. この他に, ヒイラギ *Nuchequula nuchalis* や トウゴロウイワシ *Hypoatherina valnciennei* などの浮魚類, ミミイカ属(*Euprymna* sp.)も出現したが, それぞれ 1 個体しか出現しなかった(Table 2-2). 甲殻類においては, サッパに寄生していたと考えられるサッパヤドリムシ *Anilocra clupei* が出現していた. また, 湿重量比 W%で見ると, サッパが 28.3%と最も多く, ついでカタクチイワシが 15.3%と優先した. 出現率 F%においてはカタクチイワシが 25.6%と高く, 次いでサッパが 23.3%であった. なお, カタクチイワシが出現した 11 個体の内 6 個体から同時にサッパも出現していた(54.5%). 比較的原型を留めている未消化状態のサッパとカタクチイワシの平均全長および平均体重は, それぞれ 78 ± 21 mm, 5.3 ± 3.3 g ($n=15$), 79 ± 11 mm, 3.6 ± 1.1 g ($n=13$)であった. スズキの体サイズと胃内容物との関係を分析した結果, スズキの体重と SCI (Fig. 2-3, $F=2.831$, $p=0.1025$), そしてスズキの全長と未消化状態の浮魚類の全長との間に相関関係は見られなかった(Fig. 2-4, $F=2.949$, $p=0.09623$).

2.3.2. 餌生物のエネルギー価

スズキの潜在的な餌生物計 10 種(魚類 9 種および甲殻類 1 種)のエネルギー価を測定した(Table 2-3). 乾燥重量当たりのエネルギー価において, 餌生物間で有意な差が見られ(ANOVA, $p=0.00000019$, $df=9$, Fig. 2-5a), 大型カタクチイワシとマイワシ *Sardinops melanostictus* がそれぞれ 21.8 ± 2.2 kJ dry g^{-1} と 21.6 ± 2.1 kJ dry g^{-1} と最も高く, ヒイラギ, コノシロ *Konosirus punctatus* と続き, テナガエビ *Macrobrachium nipponense* が 13.0 ± 0.3 kJ dry g^{-1} と最も低い値を示した. 湿重量当たりのエネルギー価においても, 餌生物間の方に有意な差が見られ(ANOVA, $p=0.00138$, $df=9$, Fig. 2-5b), マイワシが 6.8 ± 0.4 kJ wet g^{-1} と最も高く, 次いでコノシロ (5.7 ± 1.4 kJ wet g^{-1}), マアジ *Trachurus japonicus* (5.7 ± 0.5 kJ wet g^{-1}), 大型カタクチイワシ(5.5 ± 1.8 kJ wet g^{-1})と続き, 乾燥重量と同様にテナガエビが 3.9 ± 0.2 kJ wet g^{-1} と最も低い値を示した. また, 餌生物の種によって乾燥重量は大

大きく異なった(Fig. 2-6a, ANOVA, $p = 0.000001$). そのため、餌生物の1個体当りの平均エネルギー価を比較した結果、コノシロが 856.4 ± 134.4 kJ と最も高く、次いでアユ *Plecoglossus altivelis altivelis* が 487.0 ± 177.3 kJ, マアジが 218.9 ± 30.2 kJ, マイワシが 212.6 ± 34.2 kJ の順で、アユ以外は海域に生息する浮魚類で高い傾向が見られた(Fig. 2-6b).

生息水域によって乾燥重量および湿重量当りのエネルギー価を比較したところ、各生息水域間で有意な差が見られた(ANOVA, $df = 2$, 乾燥重量: $p = 0.00000004$, 湿重量: $p = 0.00215$). 乾燥重量当りのエネルギー価においては、海水域が最も高く、汽水域、淡水域に生息する餌生物の順にエネルギー価が低くなった(Tukey-Kramer test, $p < 0.05$, $df = 2$, Fig. 2-7a). 一方、湿重量当りのエネルギー価においても、各生息水域に有意な差が見られた(Kruskal-Wallis test, $p = 0.00362$, $df = 2$, Fig. 2-7b). AICによるモデル比較の結果、乾燥重量当りおよび1個体当りの平均エネルギー価では、乾燥重量と餌種を含むモデルの AIC が最も低い結果となった(Table 2-4 及び 2-5). また、湿重量当りの平均エネルギー価においても、同様の結果が得られた.

胃内容物分析で最も出現率F%の高いカタクチイワシから得られるエネルギー価を推定するために、湿重量と1尾当りの総熱量における関係式を得た(Fig. 2-8a). 本研究では、大分県と千葉県からカタクチイワシを採集したが、その体長範囲は約 70 - 130 mm であり、異なる個体群が含まれる可能性がある(Fig 2-8b). よって、体重とエネルギー価の回帰式を2つに分割した. この時、体サイズによって両群のサイズを3 - 6個体の間で変化させて最大対数尤度を計算し、どの組み合わせが最も高い予測力が得られるかを検討した. その結果、最大対数尤度の合計値は、体長 120 mm 前後を境に、体サイズが小さな群が6個体、大きな群が3個体の組み合わせの時に最も低くなった(Table 2-7).

2.4. 考察

2.4.1. スズキの食性

本研究の結果、スズキの胃内容物から魚類、頭足類、甲殻類、多毛類が出現し、特に浮魚類が多数出現した(Table 2-2). 本章で用いた個体の最少標準体長は、雄が 359 mm, 雌が 348 mm であった. このサイズは、先行研究によって報告されている成熟に達す

る生物学的最小サイズ(雄: 体長 245 mm, 雌: 体長 340 mm)より大きかったことから(水産庁 2006), 本章で用いた全個体が成魚であったと考えられる. 播磨灘のスズキ成魚の胃内容物を調べた先行研究でも, 本研究と同様に魚類が優占していた(Table 2-8). このことから, スズキ成魚は浮魚類を多く利用し, その傾向は地域によらず同じであると考えられる. また, これまでに頭足類を捕食したという報告はなく, 本研究が初めての報告であると考えられる. スズキの採餌は, 日の出および日没時にもっとも活発になると報告されている(畑中・関野 1962a; 水産庁 2006). 本章で用いた供試魚は, 午後 8 時から翌日の午前 8 時までの釣りやまき網操業によって捕獲されたことから, 夜間から日の出前後の食性を反映していると考えられる. よって, スズキは夜間から早朝にかけて浮魚類を中心に捕食していると考えられる.

漁獲方法別における SCI には, 有意な差が見られ, ルアーフィッシングで捕獲した個体のほうが低い値となった(Fig. 2-1). スズキは釣獲される時に胃内容物を吐き出すことがあり, 本調査においてもその光景が数回程度しか観察されなかった. また, VI に差が見られなかったことから, 空腹状態のスズキほどよりルアーに誘引された可能性が高い. また, 雌雄別における SCI では有意な差は見られなかった. 一般的に魚類における繁殖のコストは, 雄より雌のほうが高いと言われているが(Tytler and Calow 1985), スズキと比較的近縁な種であるヨーロッパシーバス *Dicentrarchus labrax* の胃内容物を調べた先行研究においても, TL 420 mm 以上の雌雄間では, 月毎の SCI に大きな差はなかったと報告されている(Pickett and Pawson 1994). 本研究では, 2 通りの漁獲方法で, サンプルングを行ったため, 結果に偏りが出た可能性が考えられ, さらに, 雌(n = 31)に比べて雄(n = 12)の個体数が少ないことから, 雌雄による食性の違いに関しては, これ以上議論するのは難しい.

餌種に関しては, カタクチイワシとサッパが優占していた. 表層引き稚魚ネット調査などによる先行研究により, 東京湾ではカタクチイワシ, サッパ, コノシロ, マハゼなどの稚魚が優占することが知られている(加納・横尾 2011). また, 播磨灘に生息する 1 歳以上のスズキの胃内容物においても, コノシロ, カタクチイワシ, マイワシ, イカナゴ *Ammodytes personatus* などが優先し, 通年で浮魚類が最も多い傾向があると報告されている(宮原ら 1995). 先行研究と本章における魚類の種構成を比較すると, カタク

チイワシ以外は重複する種が見られなかった(Table 2-9). このことから、成魚の主要な餌生物は浮魚類であるが、利用する餌種には地域によって差がある可能性が示された. また、季節によっては多毛類や甲殻類が優占することが報告されている(宮原ら 1995). 多毛類は、産卵のために活発に遊泳する生殖群泳が知られており(Izuka 1908; 佐藤 2004), 遊漁者や漁業関係者によると、東京湾では冬季から春季にスズキが頻繁に多毛類を利用すると逸話的に言われている. 本研究においても、少なからず多毛類が出現していたが、供試魚を夏季(5 - 6月)および秋季(10 - 11月)に採集したため、春季のデータが不足し、胃内から出現する多毛類の割合が減少した可能性も否定できない.

宮原ら(1995)は、未成魚および成魚の最大摂餌量は、体重の6 - 7%程度だとしている. 多いものだと尾叉長 627 mm のスズキが2尾のコノシロ計 236.4g (SCI: 9%), 同 398 mm のスズキが 116.7 g のマイワシ(SCI: 19%)を捕食したと報告している. 本研究におけるスズキの SCI は、平均 $0.7 \pm 0.9\%$ であり、最も高いものでも 3.8%と先行研究に比べて低い値であった. しかし、先行研究においても、SCI が 1%以下である個体が多く、1 歳以上のスズキでは空胃個体が 40%以上を占めていたと報告されている(畑中・関野 1962a). このことから、スズキは生態学的地位が近く、生息環境が重なっている他魚種(メバル、ソイなど)と餌をめぐる競争している可能性が示唆されている. よって SCI が低い東京湾のスズキも、魚食性の強い他魚種と餌生物を競争している可能性が考えられる.

2.4.2. 餌生物のエネルギー価分析

乾燥重量および湿重量当りのエネルギー価において、餌生物の種類および生息域の間に有意な差が見られた. 乾燥重量当りのエネルギー価は、餌種と乾燥重量を含むモデルの AIC が最も低かった(Table 2-4). また、乾燥重量を説明変数を含むモデルの変数が正であったことから、餌生物の重量が増加すると乾燥重量当りのエネルギー価も増加すると言える. これは湿重量でも同様の結果であった. 以上のことから、重量当りのエネルギー価に関しては、生息域よりも餌種や重量による違いのほうがより強く影響を与えると考えられる. 従って、重量当りのエネルギー価では、マイワシ、コノシロ、マアジ、アユなどが効率のよい餌生物であると考えられる.

一方、餌生物 1 個体当りのエネルギー価では、コノシロが最も高く、次いでアユ、マ

アジ、マイワシと続き、海域に生息する餌生物のエネルギー価が高い傾向が見られた (Fig. 2-6b, Table 2-3). AIC によるモデル選択の結果、乾燥重量と餌種を説明変数に持つモデルの AIC が最も低く、上位 5 位全てのモデルの内 3 つに乾燥重量が説明変数として含まれていた (Table 2-5). 餌生物 1 個体当りのエネルギー価に関しても、乾燥重量を説明変数に持つモデルの係数は正であった。また、湿重量を説明変数に含んだ場合も同様の結果であった。よって、1 個体当りのエネルギー価においても、体サイズによる影響が最も大きいと考えられる。以上のことから、餌生物の体サイズが同じ場合、淡水域より海水域に生息している餌生物を捕食した方がより多くのエネルギーを獲得することができると考えられる。また、生息地よりも餌種を含むモデルの AIC が低かったことから、野生下のスズキは生息域によらず、季節によって最も捕食しやすく比較的大きな餌生物を利用するのが最も効率的であると考えられる。

なお、餌生物のエネルギー価は地域や季節によって変化することが知られている (Hislop *et al.* 1991). 胃内容分析の結果から、東京湾に生息するスズキはカタクチイワシおよびサッパを主に捕食していると考えられる。本章では、冬季に東京湾南部の館山で漁獲されたカタクチイワシのエネルギー価を測定したが、サッパは東京湾では採集することができなかった。よって、4 章において野生下におけるスズキのエネルギー獲得量を推定する場合は、これらのことを考慮する必要がある。

2.4.3. スズキの採餌戦略

胃内容物による食性解析および潜在的な餌生物のエネルギー価を測定した結果、スズキは比較的体サイズの大きな浮魚類を捕食することで、効率よくエネルギーを獲得することができると考えられる。本研究において、生息域ごとのエネルギー価を比較した結果、海水域、汽水域、淡水域の順でエネルギー価が高い傾向が見られた (Fig 2- 7). 本研究では、海水域 5 種、汽水域 3 種、淡水域 2 種と淡水種が少なく、また体サイズも小さい傾向があった (Table 2-3). しかし、海水域 7 種、汽水域 3 種、淡水域 8 種の乾燥重量当りのエネルギー価を測定した先行研究では、海水域に生息する餌生物の乾燥重量当りのエネルギー価は、淡水域に比べて高く、脂質含有量も多かったと報告されている (Niizuma *et al.* 2014). この先行研究には、淡水種にはマナマズ *Silurus asotus* (湿重量: 832.2 ± 411.9 g),

オオクチバス *Micropterus salmoides*(77.3 ± 18.2 g)などの比較的大型の餌生物も含まれていた。以上のことから、少なくともスズキが利用可能な淡水域に生息する餌生物のエネルギー価は、海域より低い傾向があると考えられる。また、脂質含有量は、餌生物の体サイズに伴い増加すると言われている(Hislop *et al.* 1991)。本研究における AIC によるモデル選択の結果、乾燥および湿重量当り、または 1 個体当りにおける餌生物のエネルギー価には、餌種や体サイズ(乾燥重量および湿重量)がより強く影響を与えることが示唆された。先行研究においても、カタクチイワシ($27.4 \pm 5.9\%$)、アユ($25.2 \pm 4.9\%$)、コノシロ($17.4 \pm 12.0\%$)などの浮魚類の脂質含有率が高いことが報告されている(Niizuma *et al.* 2014)。従って、エネルギー価の点から見た場合、スズキは、生息環境によらず捕食できる範囲で大型のマイワシ、コノシロ、マアジ、カタクチイワシ、アユなどの浮魚類を狙うことが最適な採餌戦略であると考えられる。但し、捕食できる餌の最大サイズは、捕食者の体サイズに依存することが知られている(佐原 2010)。先行研究においては、稚魚の口幅と餌の体長において同様の結果が報告されており(Nip *et al.* 2003)、成長段階によって最適な餌生物は異なると考えられる。しかし、スズキと餌生物の体サイズの関係を調べた結果、両者の間に相関は見られなかった(Fig. 2-3 及び 2-4)。このことから、4 章において野生下においてスズキの獲得量を推定するときは、スズキの体サイズによらず、平均的な大きさの餌生物を捕食していると仮定した。

本研究において、東京湾の盤州干潟周辺海域に生息するスズキの胃内容物を調べた結果、サッパやカタクチイワシを含む浮魚類が最も多く出現した。一方、エネルギー価の低い甲殻類の出現率は、魚類と比べて低く、湿重量を占める割合も 0.6%とかなり低い値であった(Fig. 2-2, Table 2-2)。この結果は、上記の戦略と矛盾しておらず、先行研究の結果とも一致する。カタクチイワシのエネルギー価は、乾燥、湿重量当りの上位 5 位に入っており、比較的高い。また、先行研究によると、サッパの乾燥重量当りのエネルギー価も 22.3 ± 1.6 kJ dry g⁻¹ と比較的高いことが報告されている(Niizuma *et al.* 2014)。これら 2 種は、東京湾において豊富に生息していることが知られている(加納・横尾 2011)。よって、スズキは、比較的エネルギー価が高く、なおかつ大きな群れを作り、捕らえやすい餌生物を選択的に捕食していると考えられる。

スズキは、両側回遊魚の 1 種であり、河川に進入する理由は、餌生物を追いかけるた

めだと考えられているが(田中・木下 2002), 海域に比べてエネルギー価の低く, 体サイズの小さな河川の餌生物では, より多く食べる必要がある. しかしながら, アユのエネルギー価はコノシロについて高いことから, 河川域においてアユを捕食できるのであれば, 河川で採餌を行うことは海域と同様に効率の良い採餌戦略であると言える. 実際, アユはスズキの主要な餌生物の一つであるとされており(水産庁 2006), 大分県の河川に生息するスズキは産卵後の疲弊した落ちアユを狙って捕食していると言われている(景平私信). しかしながら, 東京湾における胃内容物調査ではアユ及び河川に生息する餌生物が全く出現しなかった. この理由として, 東京湾東部における大型河川の不在が挙げられる. 東京湾の西岸から湾奥にかけて多摩川, 隅田川, 荒川, 江戸川などの大型河川が存在するが, 調査海域である盤州干潟周辺には大型河川が存在しない(Fig. 2-9). また, スズキにとって効率のよい餌生物と考えられるアユの年間漁獲量は千葉県が0-1 t程度なのに対して, 多摩川がある神奈川は342-357 t, 荒川や江戸川がある東京都は19-21 tと報告されている(農林水産省内水面漁業生産統計 2011-2013). さらに野生下における行動調査においても, スズキが完全な淡水域に進入した明確な形跡は見られなかった(4章で後述). 以上のことから, 東京湾の千葉県側に位置する盤州干潟周辺に生息するスズキは, 河川に生息する餌生物への依存度が低い可能性が考えられる.

本研究では, ルアーフィッシングおよびまき網船で捕獲したスズキの胃内容物を調査した. 先行研究では, コノシロ, マイワシ, マアジが, 比較的多く胃内容物から出現していた(宮原ら 1995). 東京湾のスズキ胃内容物からこれらのエネルギー価の高い餌生物が出現しなかった要因は, スズキがその時期に回遊してくる個体数の多い餌資源を利用しているためだと考えられる. しかし, 胃内容物重量が多く出現した個体の多くが, 2015年11月に1回のまき網漁船で捕獲されたものであることから, 本研究で得られた結果は, 季節的なスズキの食性の変動を十分反映していない可能性が考えられる.

2.4.4. エネルギー獲得量の推定

胃内容物分析では, まき網により釣獲されたスズキの胃内のほとんどが小型(TL < 100 mm)のカタクチイワシとサッパであった. サッパに関しては, エネルギー価に関する知見が得られなかったことから, 餌から得られるエネルギー獲得量に関しては, 本論文に

おいてはカタクチイワシについてのみ論じる。本章ではカタクチイワシの湿重量とエネルギー価の関係から2つの異なる関係式を得た(Fig. 2-8a)。この2つの関係式は、標準体長110 - 120 mm付近で分割された(Fig. 2-8b)。房総半島沖から遠州灘に生息するカタクチイワシは季節によって異なる時期に産卵を行い、春季では体長は120 mm以上、春から秋季では70 - 120 mmの産卵群があると報告されている(須原ら 2013)。このことから上記の2つに分けられた関係式は、異なる時期に産卵するカタクチイワシの個体群に起因すると考えられる。なお、未消化状態のカタクチイワシの体サイズは、消化により過小評価されていると考えられる。耳石を用いて体長を復元することは可能であるが(Campana 1990)、耳石長から重量を直接推定することは困難である。仮に復元体長から湿重量を推定した場合、さらに大きな誤差が生じる可能性がある。また、食品成分表からカタクチイワシのエネルギー価を推定することも可能である。食品成分データベースには、生のカタクチイワシ1 gのエネルギー価は8.03 kJ(1.92 kcal)と記載されている(日本食品標準成分表 2010)。しかし、食品成分表は可食部のみのエネルギー価しか計っていないため、餌を丸呑みする動物では過大評価する可能性がある。実際、食品成分表のエネルギー価から平均体重3.6 gのカタクチイワシの含有エネルギーを計算すると、1尾当たり29.0 kJと計算された。一方、本章で得られた関係式からは1尾当たりのエネルギー価は16.7 kJと算出された。このように食品成分表の値を用いると獲得量を大幅に過大評価すると考えられる。よって、4章では、本章で得られた湿重量とエネルギー価の関係式を用いて野生下におけるエネルギー獲得量を推定した。なお、本章において最も大量にカタクチイワシを捕食していた個体からは、8尾のカタクチイワシと2尾のサッパが出現した(SCI: 3.1%)。胃内容物から出現した未消化カタクチイワシの平均全長は 79 ± 11 mm、湿重量 3.6 ± 1.1 gであった。上記で得られた関係式から推定すると、少なくとも8尾のカタクチイワシからは計179.4 kJのエネルギーを獲得したと推定することが可能である (Table 2-4)。

Table 2-1 Details of Japanese sea bass investigated for stomach contents in Tokyo Bay. Mean \pm s.d.. SCI (stomach contents index) and VI (vacuity index) indicate the wet mass of stomach contents to fish body mass \times 100 and ratio of the number of individuals whose stomach was empty to the number of all individuals

	Total length (mm)	Body mass (kg)	SCI (%)	VI (%)
ALL individuals (n = 43)	522 \pm 91 (370 - 765)	1.46 \pm 0.79 (0.43 - 4.74)	0.7 \pm 0.9 (0 - 3.8)	23.3
Female (n = 31)	524 \pm 99 (370 - 765)	1.47 \pm 0.88 (0.43 - 4.74)	0.5 \pm 0.5 (0 - 1.8)	29.0
Male (n = 12)	514 \pm 72 (425 - 624)	1.43 \pm 0.54 (0.71 - 2.34)	1.1 \pm 1.3 (0 - 3.8)	8.3
Lure fishing (n = 22)	494 \pm 92 (395 - 765)	1.36 \pm 0.90 (0.54 - 4.74)	0.4 \pm 0.4 (0 - 1.5)	31.8
Purse seine fishing (n = 21)	550 \pm 83 (370 - 704)	1.57 \pm 0.67 (0.43 - 3.19)	0.9 \pm 1.1 (0 - 3.8)	14.3

Parentheses indicate the value ranges from minimum to maximum. SCI was calculated excluding Individuals whose stomach contents were empty

Table 2-2 Taxonomic composition of stomach contents of Japanese sea bass in Tokyo Bay

Taxonomic items	Number (No. of prey)	Wet mass (g)	Number (N%)	Wet mass (W%)	Frequency (F%)
Pisces	40	179.9	58.8	60.3	62.8*
<i>Engraulis japonicus</i>	20	45.8	29.4	15.3	25.6
<i>Hypoatherina valnciennei</i>	1	2.2	1.5	1.0	2.3
<i>Nuchequula nuchalis</i>	1	3.0	1.5	0.8	2.3
<i>Sardinella zunasi</i>	16	84.3	23.5	28.3	23.3
Unknown sp.	2	1.1	2.9	0.4	4.7
Cephalopod	2	0.4	2.9	0.1	9.3*
<i>Euprymna</i> sp.	1	NA	1.5	NA	2.3
Unknown sp.	1	NA	1.5	NA	2.3
Crustacean	14	1.9	20.6	0.6	32.6*
<i>Anilocra clupei</i>	4	0.5	5.9	0.2	23.3
Unknown spp.	10	1.4	14.7	0.5	9.3
Polychaeta	12	2.5	17.6	0.8	9.3*
Unidentified	-	4.1	-	1.4	9.3
Digestive remnants	-	111.0	-	37.2	-
Total	68	298.3	-	-	-

NA shows not available too light to measure the body mass. Asterisks indicates the group tested by χ^2 test ($df=3, p=0.0000023$)

Table 2-3 Details of possible prey items of Japanese sea bass. Mean \pm s.d.. The number in parenthesis indicates the total number of samples

Prey items	Wet mass (g)	Dry mass (g)	Water (g)	Energy density (kJ wet g ⁻¹)	Energy density (kJ dry g ⁻¹)	Total energy (kJ ind. ⁻¹)
<i>Acanthogobius flavimanus</i> ² (3)	15.20 \pm 8.16	3.66 \pm 1.95	11.54 \pm 6.22	4.1 \pm 0.2	17.2 \pm 0.9 ^{o,p}	64.1 \pm 37.4
<i>Engraulis japonicus</i> ¹ < TL 100 mm (3)	4.28 \pm 1.58	1.06 \pm 0.40	3.22 \pm 1.18	4.5 \pm 0.1	18.4 \pm 0.9 ^h	19.3 \pm 6.6
<i>Engraulis japonicus</i> ¹ > TL 100 mm (6)	13.84 \pm 4.61	3.59 \pm 1.88	10.25 \pm 2.79	5.5 \pm 1.8	21.8 \pm 2.2 ^{d,g,l,o}	60.7 \pm 50.8
<i>Konosirus punctatus</i> ¹ (3)	105.28 \pm 56.87	31.04 \pm 18.52	74.24 \pm 38.67	5.7 \pm 1.4	20.5 \pm 1.9 ^{b,c}	661.8 \pm 404.4
<i>Macrobrachium nipponense</i> ³ (3)	10.75 \pm 2.92	3.24 \pm 1.05	7.51 \pm 1.89	3.9 \pm 0.2	13.0 \pm 0.3 ^{a,c,g,h,i,j,k}	41.9 \pm 12.7
<i>Mugil cephalus cephalus</i> ² (3)	7.27 \pm 3.73	1.51 \pm 0.79	5.76 \pm 2.95	3.4 \pm 0.6	16.5 \pm 1.1 ^{l,m,n}	26.0 \pm 16.8
<i>Nuchequula nuchalis</i> ¹ (3)	16.39 \pm 4.11	3.55 \pm 1.15	12.84 \pm 2.99	4.5 \pm 0.6	21.2 \pm 0.7 ^{f,k,n}	75.8 \pm 26.2
<i>Plecoglossus altivelis altivelis</i> ² (3)	90.81 \pm 29.70	24.98 \pm 9.03	65.82 \pm 20.92	5.4 \pm 0.6	19.5 \pm 1.0 ^a	487.0 \pm 117.3
<i>Sardinops melanostictus</i> ¹ (5)	31.36 \pm 4.85	9.80 \pm 0.91	21.56 \pm 4.16	6.8 \pm 0.4	21.6 \pm 2.1 ^{e,j,m,p}	229.4 \pm 19.6
<i>Trachurus japonicus</i> ¹ (3)	38.11 \pm 2.35	10.68 \pm 1.06	27.42 \pm 1.29	5.7 \pm 0.5	20.4 \pm 0.9 ⁱ	218.9 \pm 30.2
<i>Zacco platypus</i> ³ (5)	8.09 \pm 3.25	2.07 \pm 0.96	6.02 \pm 2.39	4.3 \pm 1.0	16.6 \pm 1.1 ^{b,d,e,f}	35.12 \pm 18.82

The numbers belong the species name indicate **1**: marine, **2**: brackish species, and **3**: freshwater species

Each *alphabet* indicates the significant difference in Tukey-Kramer test ($p < 0.05$)

Table 2-4 Generalized linear models of factors (prey species, dry weight, and habitat) describing the mean energy density (J dry g⁻¹) and with Gaussian error distribution. Δ AIC indicates the difference in AIC value between each model and the best model

Model	<i>p</i> value	Intercept	Coefficient		AIC	Δ AIC
			β_1	β_2		
Energy density ~ dry mass + species	< 0.0001	16864 (<i>A</i>)	107	4548 (<i>JAI</i>) -4232 (<i>FP</i>)	726.8	-
~ habitat + species	< 0.0001	19539 (<i>A</i>)	NA NA	2072 (<i>JS</i>) -6561 (<i>FP</i>)	733.1	6.2
~ species	< 0.0001	19539 (<i>A</i>)	2072 (<i>JS</i>) -6561 (<i>FP</i>)	- -	733.0	6.2
~ dry mass + habitat	< 0.0001	17224 (<i>B</i>)	52	-2111 (<i>F</i>) 3129 (<i>S</i>)	741.1	14.3
~ habitats	< 0.0001	17746	3127 (<i>S</i>) -2502 (<i>F</i>)	- -	742.7	15.9
~ null model	-	19088	-	-	775.5	48.7

Picked up only five models having lower AIC value and null model. The coefficients in models having a factor of “species” were listed maximum and minimum values. Abbreviations in “habitat” model indicate: *F*: fresh, *B*: brackish, and *S*: sea water; and in “species” model indicate ; *A*: ayu sweetfish, *FP*: freshwater prawn, *JAI*: Japanese anchovy > TL 100 mm, *JA2*: Japanese anchovy < TL 100 mm, and *JS*: Japanese sardine

Table 2-5 Generalized linear models of factors (prey species, dry weight, and habitats) describing the mean total energy per individual (kJ) with Gaussian error distribution. Δ AIC indicates the difference in AIC value between each model and the best model

Model	<i>p</i> value	Intercept	Coefficient		AIC	Δ AIC
			β_1	β_2		
Total energy ~ dry mass + species	< 0.0001	-53 (<i>A</i>)	22	56 (<i>JAI</i>) 24 (<i>FP</i>)	334.1	-
~ dry mass + habitat	< 0.0001	-19 (<i>B</i>)	21	4 (<i>F</i>) 22 (<i>S</i>)	341.3	7.2
~ dry mass	< 0.0001	-6	21	-	355.1	21.0
~ species	< 0.0001	487 (<i>A</i>)	175 (<i>DGS</i>) -468 (<i>JA2</i>)	-	532.2	198.1
~ species + habitat	< 0.0001	487 (<i>A</i>)	175 (<i>DGS</i>) -468 (<i>JA2</i>)	NA NA	532.2	198.1
~ null model	-	175	-	-	567.6	233.5

Picked up only five models having lower AIC value and null model. The coefficients in models having a factor of “species” were listed maximum and minimum values. Abbreviations in “habitat” model indicate: *F*: fresh, *B*: brackish, and *S*: sea water; and in “species” model indicate; *A*: ayu sweetfish, *DGS*: dotted gizzard shad, *FP*: freshwater prawn, *JAI*: Japanese anchovy > TL 100 mm, and *JA2*: Japanese anchovy < TL 100 mm

Table 2-6 Details of prey species appeared from the stomach of one individual foraging most prey individuals (eight Japanese anchovy and two Sumatran silverside). Mean \pm s.d.. Calorific values were calculated by the equation between wet body mass and whole calorific values of Japanese anchovy (Fig. 2-8)

Prey species	Total length (mm)	Body mass (wet g)	Calorific value (kJ)
Japanese anchovy	85	3.58	16.9
	78	2.97	15.5
	88	3.77	17.3
	84	4.40	18.9
	87	4.62	19.5
	72	3.49	16.7
	74	2.80	15.2
	65	1.51	12.7
Sumatran silverside	86	0.4	NA
	74	0.7	NA
Total	-	-	179.4*

NA shows not available because of any data for calorific value of Sumatran silver side.

Asterisks indicates the total calorific value obtained from Japanese anchovy

Table 2-7 Detail of the comparison of regression models for total energy per individual of Japanese anchovy divided by each sample size

Sample size of small size anchovy	Sample size of large size anchovy	Total log-likelihood
3	6	29.1
4	5	48.7
5	4	28.8
6	3	25.4

Table 2-8 Taxonomic composition of stomach contents of Japanese sea bass in Harima-nada improved from the previous study (Miyahara *et al.* 1995)

Taxonomic items	Number (no. of prey)	Wet mass (g)	N% (%)	W% (%)
Pisces	1023	2723.1	16.6	66.8
Nemertinea	1	0.0	0.0	0.0
Aschelminthes				
Nematoda	184	0.0	3.0	0.0
Annelida				
Plychaeta	319	906.5	5.2	22.2
Arthropoda				
Acrothoracica	2	0.0	0.0	0.0
Mysidacea	18	0.0	0.3	0.0
Cumacea	84	0.0	1.4	0.0
Isopoda	4	0.0	0.1	0.0
Amphipoda	1481	5.2	24.1	0.1
Decapoda	2921	299.2	47.5	7.3
Echinodermata				
Ophiuroidea	1	0.0	0.0	0.0
Unidentified	107	142.4	1.7	3.5
Total	6145	4076.5	-	-

Table 2-9 Wet mass composition of Pisces in stomach contents of Japanese sea bass in Harima-nada improved from the previous study (Miyahara *et al.* 1995)

Taxonomic items	IM and M	Y	IM and M	IM and M
	Wet mass (g)	Wet mass (g)	W%	W%
Pisces	1847.1	36.1		
<i>Sardinops melanostictus</i>	282.9		10.4	
<i>Konosirus punctatus</i>	693.7		25.5	
<i>Engraulis japonicus</i>	655.6	17.3	24.1	27.9
<i>Trachurus japonicus</i>	29.9		1.1	
<i>Decapterus maruadsi</i>	38.1		1.4	
Carangidae sp.	2.7		0.1	
<i>Ammodytes personatus</i>	280.2		10.3	
<i>Acentrogobius pflaumi</i>	5.4	15.8	0.2	25.5
<i>Acentrogobius flavimanusi</i>	38.1		1.4	
Other gobies	21.8	2.9	0.8	4.7
Others	19.0		0.7	
Unidentified	658.3	25.9	24.2	41.9
Total	2720.4	62.0	-	-

IM and M, Y indicate Immature and mature (more than 1 year old) and young fish (below 1 year)

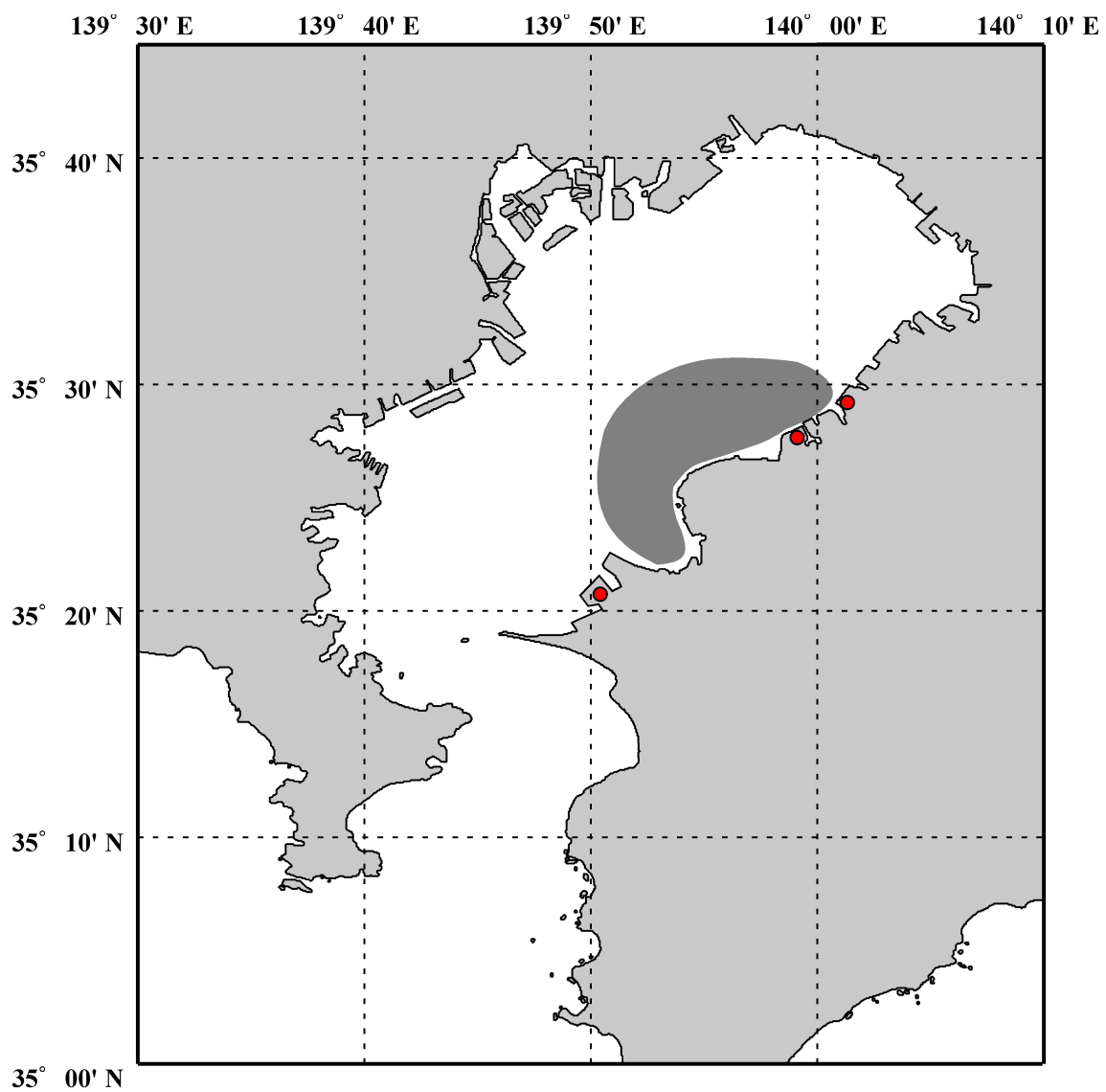


Fig. 2-1 The geography diagram of Tokyo Bay. *Red circle* and *Ash shade* indicate the thermal power stations and sampling area of Japanese sea bass, respectively

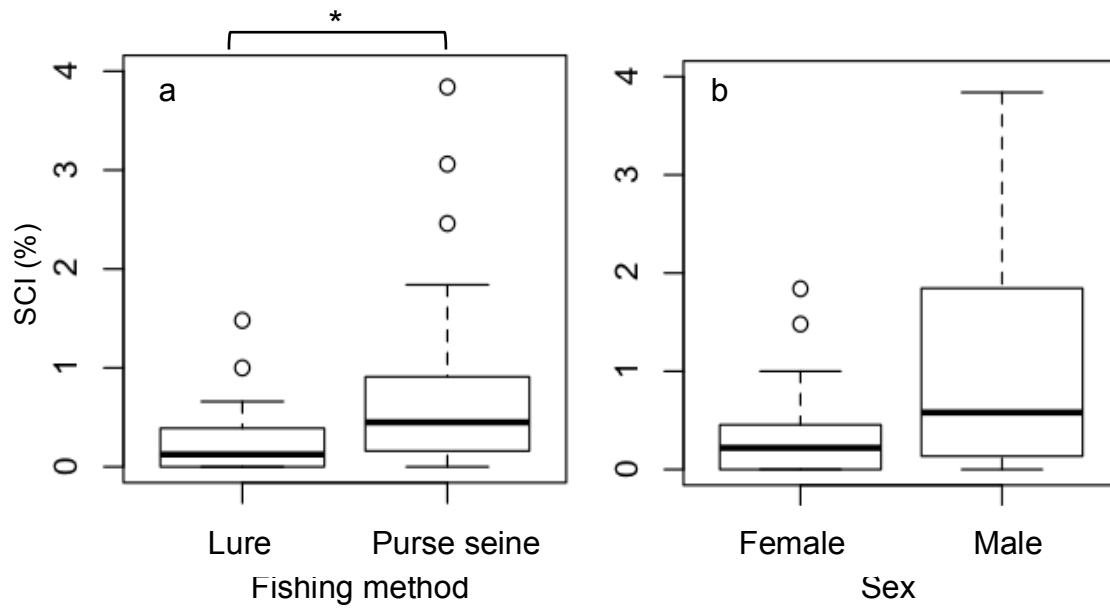


Fig. 2-1 Stomach contents index (SCI), relative wet mass of stomach contents to fish body mass, categorized by **a**: fishing method, and **b**: sex. *Asterisk* indicates the significant difference (Wilcoxon test; $df = 1$, $p = 0.002154$)

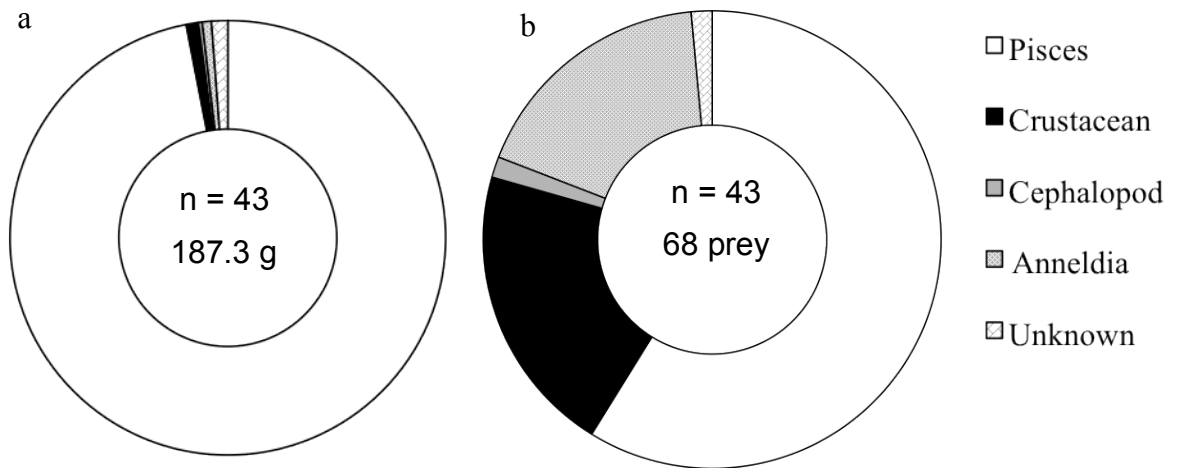


Fig. 2-2 Composition of stomach contents divided by taxonomic species for **a**: wet mass excluding the digestive remnants, and **b**: number of prey items. Each pattern indicates the prey items, respectively. Each number on the center of the figure indicates **a**: the total mass of stomach contents and **b**: total number of prey items

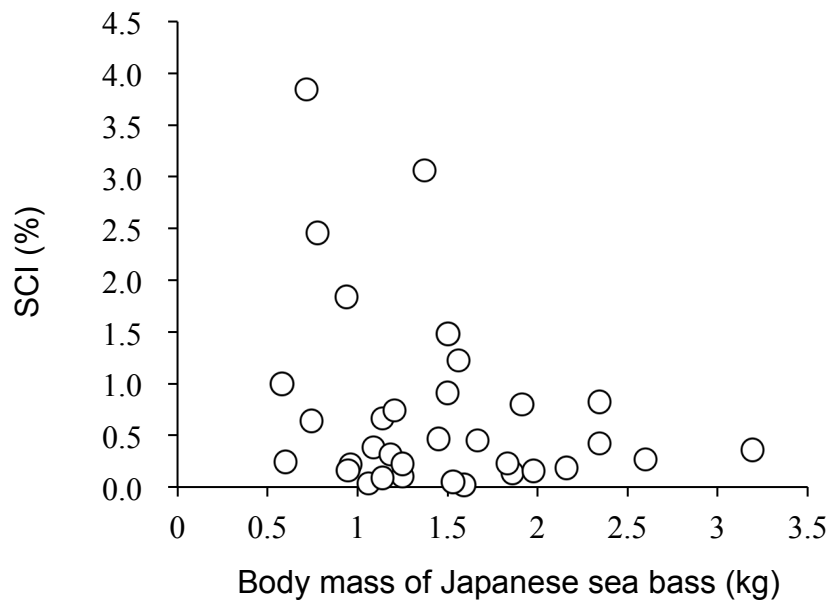


Fig. 2-3 Relationship between wet body mass of Japanese sea bass and index of stomach contents (SCI).

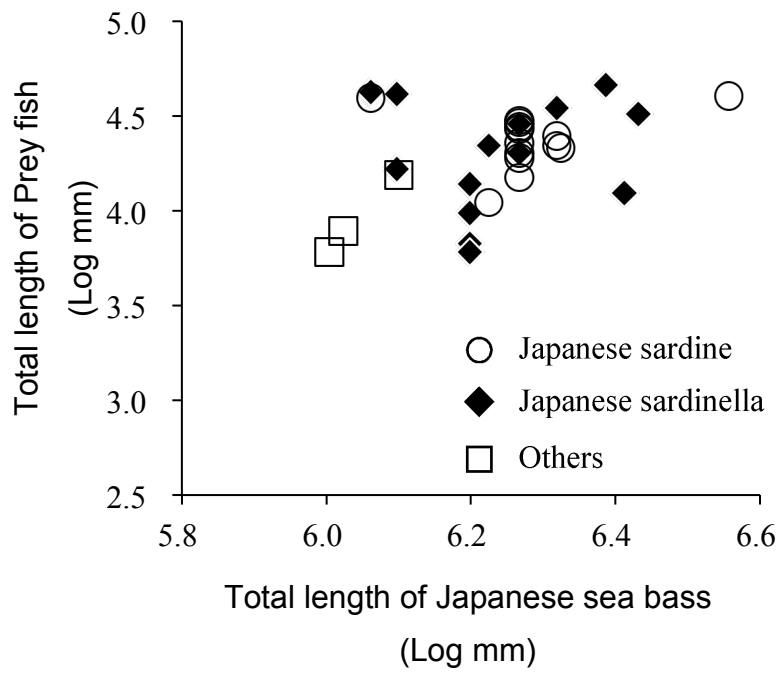


Fig. 2-4 Relationship of body size between Japanese sea bass and indigestive prey fish

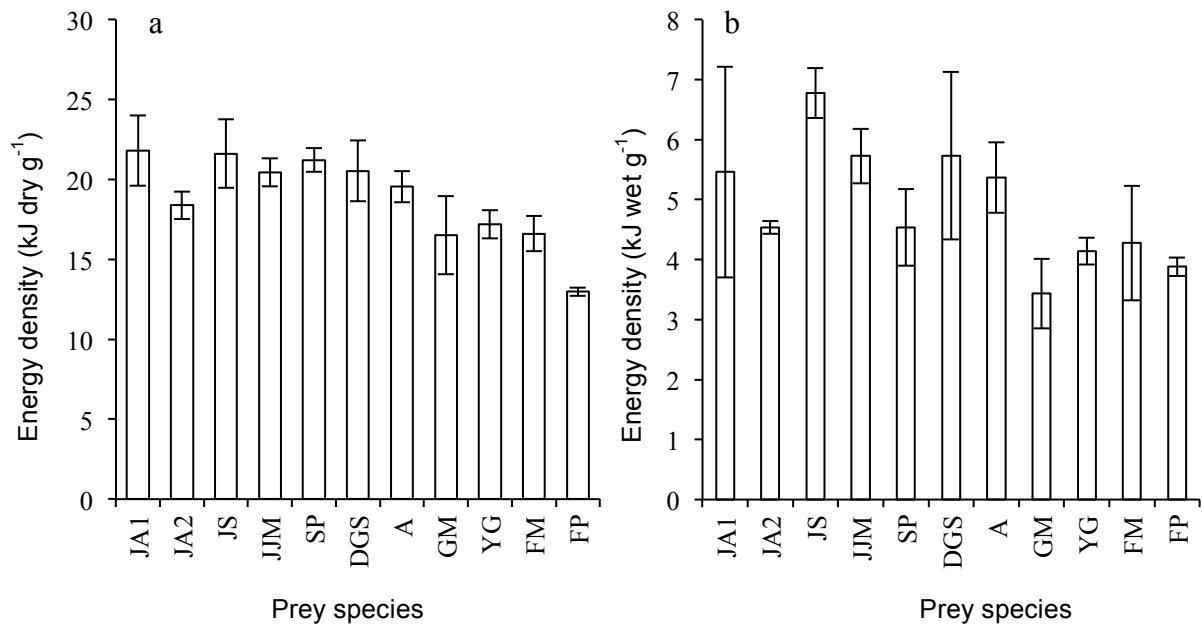


Fig. 2-5 Mean energy density of ten prey species per **a**: dry mass (kJ dry g⁻¹) and **b**: wet mass (kJ wet g⁻¹). Error bar indicates standard deviations. Each abbreviation indicate; **JA1**: Japanese anchovy > TL 100 mm, **JA2**: Japanese anchovy < TL 100 mm, **JS**: Japanese sardine, **JJM**: Japanese jack mackerel, **SP**: spotnape ponyfish, **DGS**: dotted gizzard shad, **A**: ayu sweetfish, **GM**: grey mullet, **YG**: yellow goby, **FM**: fresh minnow, and **FP**: freshwater prawn

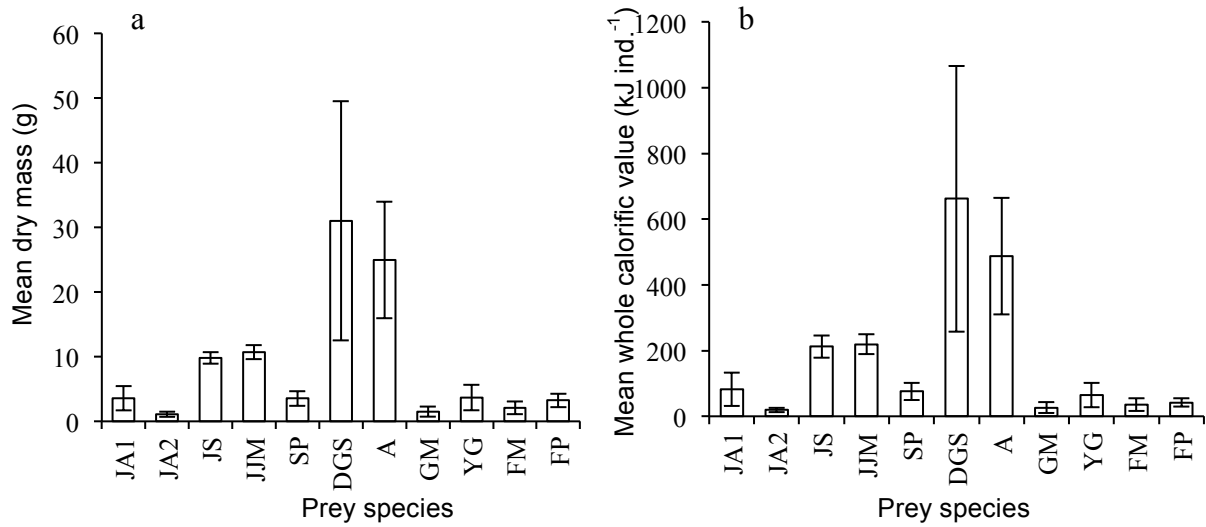


Fig. 2-6 a Mean dry mass, and **b** whole calorific value of ten prey species per individual. Error bar indicates standard deviation. Each abbreviation indicates; **JA1**: Japanese anchovy > TL 100 mm, **JA2**: Japanese anchovy < TL 100 mm, **JS**: Japanese sardine, **JJM**: Japanese jack mackerel, **SP**: spotnape ponyfish, **DGS**: dotted gizzard shad, **A**: ayu sweetfish, **GM**: grey mullet, **YG**: yellow goby, **FM**: fresh minnow, and **FP**: freshwater prawn

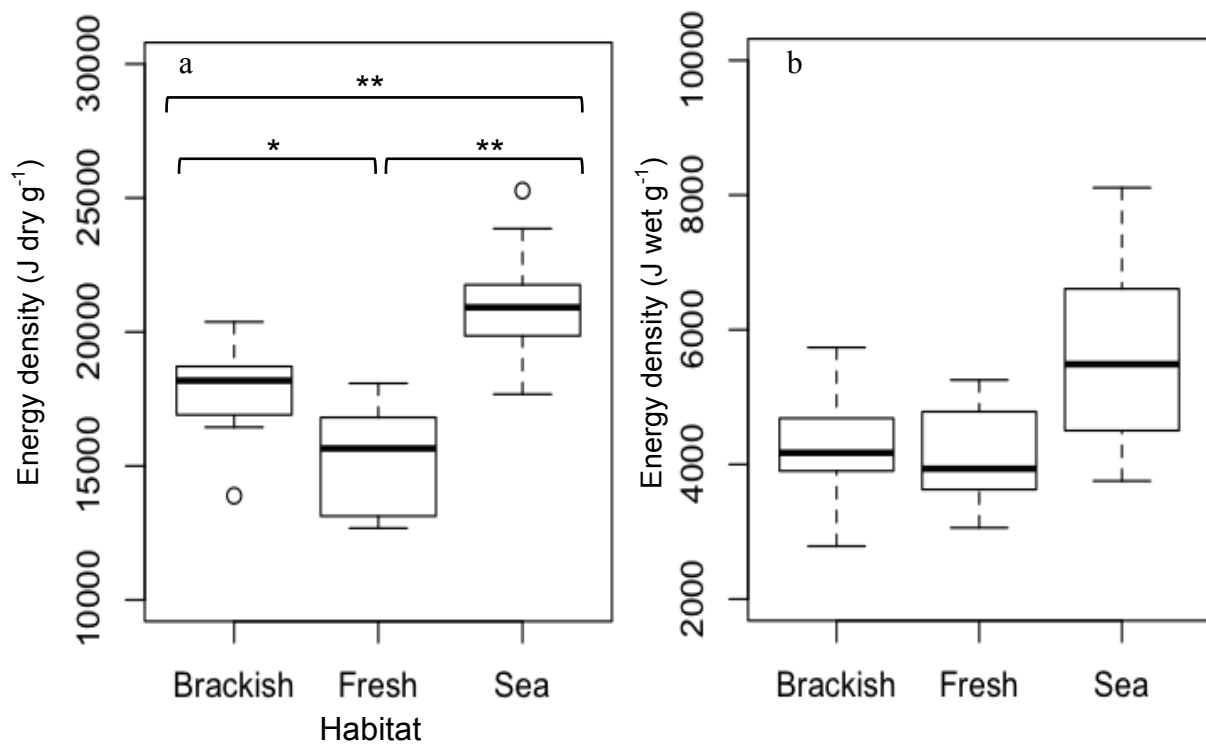


Fig. 2-7 Energy density, calorific value divided by **a** dry (J dry g⁻¹) and **b** wet mass (J wet g⁻¹), of prey species categorized by each habitat. Black bars and boxes indicate the medians and 1st and 3rd quartiles, respectively. Each symbol indicates the *p*-value in Tukey-Kramer test; (*df* = 2, * *p* < 0.05, and ** *p* < 0.001). There was significant difference in energy density per dry mass between habitats (Kruskal-Wallis test, *p* = 0.00362)

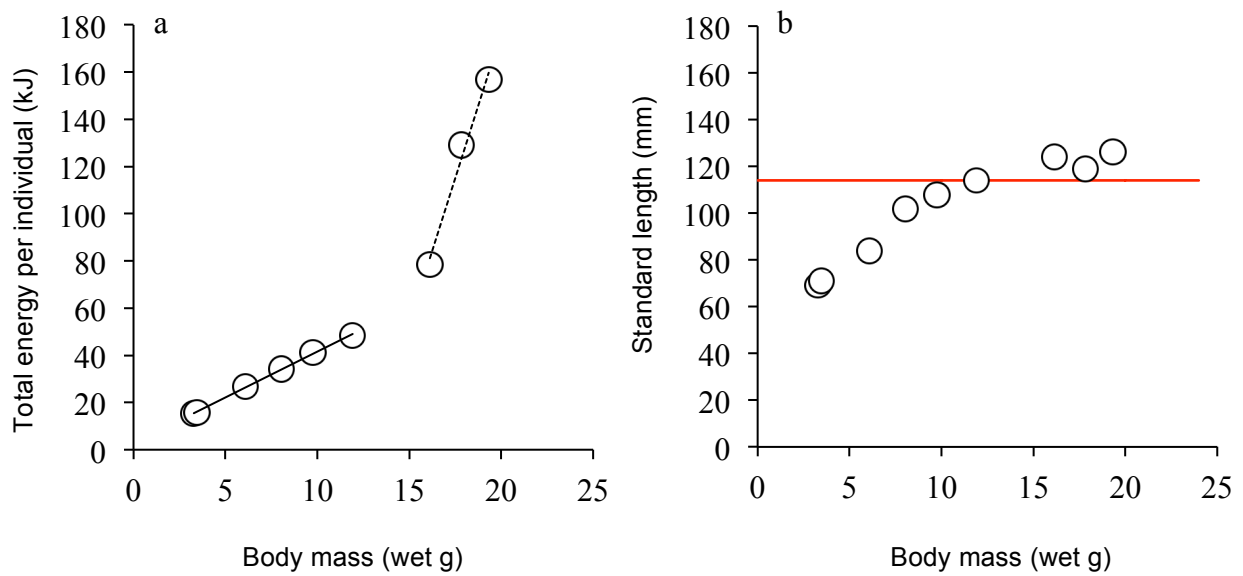


Fig. 2-8 Relationship between wet body mass and **a**: total energy per individual, and **b**: standard length of Japanese anchovy *Engraulis japonicus*, respectively. *Solid* and *dotted lines* indicate the regressions (*solid*: $y = 3.886x + 2.712$, $n = 6$, $R^2 = 0.9984$; *dotted*: $y = 24.562x - 314.82$, $n = 6$, $R^2 = 0.9846$), respectively. Each regression lines were divided by the threshold according to maximum log-likelihood in Table 2-7. *Red line* indicate the threshold value at standard length

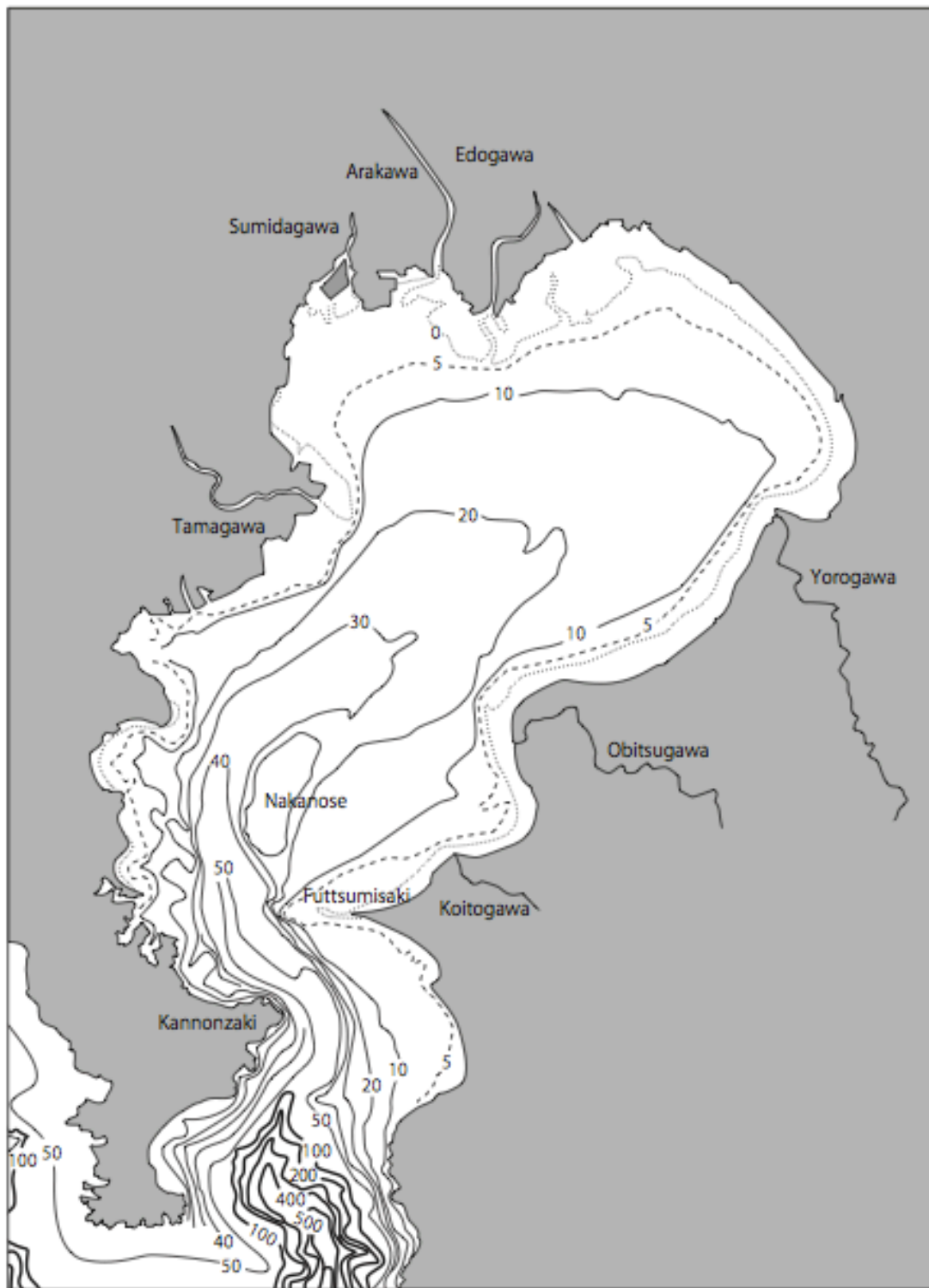


Fig. 2-9 The geography and isobathic diagram of Tokyo bay referenced by Kaizuka (1993) and improved by Kataoka (2011)

3章 酸素消費速度の測定

3.1. 緒言

動物がいつ、どこで、どのようなことにエネルギーを消費するかは、動物の適応度に影響を与える(Wilson *et al.* 2013). そのため、エネルギー消費量とその配分を把握することは、生理、行動、そして進化生態を理解する上で基礎的な情報であると言える。哺乳類や鳥類においては、二重標識水法や心拍数を測定して代謝速度からエネルギー消費速度を推定する方法が主流である(Butler *et al.* 2004). しかし、二重標識水法を魚類に使用する場合、体表や鰓を通じて標識水中の安定同位体が環境水中に希釈、消失してしまうため、50%近い誤差が生じる可能性が指摘されている(Nagy and Costa 1979). また、心拍や筋電位の測定は、装置が大きく、電極を体内に設置する必要があるため、外科手術により大きなストレスを与える可能性がある(Cooke *et al.* 2004).

魚類では遊泳トンネルを使って、酸素消費速度($\dot{V}O_2$)と遊泳速度の関係式を求め、その式を用いて代謝速度を推定する研究が昔から盛んに行われている(Brett 1964, 1965; Beamish 1978; van den Thillart *et al.* 2004; Claireaux *et al.* 2006). また、遊泳速度以外にも尾鰭振動周波数(*TBF*: tail beat frequency)や心拍数、そして近年では動物の加速度データから算出した動的加速度成分(*DBA*: Dynamic body acceleration)も $\dot{V}O_2$ とよく相関することが知られている(Steinhausen *et al.* 2005; Wilson *et al.* 2006; Clark *et al.* 2010). *DBA* は、動物の動きによって生じる動的加速度成分から算出され、近年では、*ODBA*(overall dynamic body acceleration)や *vector of the DBA*(*VeDBA*)が活動度および代謝速度を推定するための良い指標であると報告されている(Halsey *et al.* 2009a; Gleiss *et al.* 2010; Qasem *et al.* 2012; Wright *et al.* 2014). 特に最近では、動物搭載型記録計や音響発信器により、自由遊泳する動物の遊泳速度や *DBA* などの活動度を環境情報と同時に計測することが可能となってきた(Tanaka *et al.* 2001; Kawabe *et al.* 2003; Clark *et al.* 2010). しかし、遊泳速度が記録できる記録計は、比較的大型であるため装着できる魚類は限られている。また、*TBF* は野生下で観測することが困難である。*DBA* にはこれらの問題点はないが、加速度のサンプリング間隔によって値が変化するため(Halsey *et al.* 2009a; Mori *et al.* 2015)、先行研究と値を比較するのが難しいという側面がある。これらのことから野生下における魚類の代謝速度を推定するためにもこれらの問題点を改善した活動度の指

標が必要である.

魚類の捕食者におけるエネルギー獲得量 C とエネルギー消費量の関係は以下の式により記述することができる(Elliott 1976; Tytler and Calow 1985; Videler 1993):

$$C = (R_S + R_A + R_F) + E + P,$$

総代謝量の内, R_S は休止または標準代謝量, R_A は遊泳などの活動で要求される運動コスト, そして R_F は餌を消化・吸収するために利用される消化代謝量(SDA: Specific dynamic action)を表す. E は排泄量, P は成長量を表す. R_S は魚類を含む外温動物における生理コストであり, その大部分を占める休止または標準代謝速度は, 環境温度によって大きく変化することが知られている(Claireaux *et al.* 2006; Halsey *et al.* 2014). 但し, 最適水温を過ぎると代謝率は低下する. また運動コスト R_A は動物の運動量に依存しているため, 生理コストより変動が激しく, 時間経過と共に大きく変化する(Boisclair and Sirois 1993). そのため, 前述の動物搭載型記録計や超音波発信器を用いて, 活動度と環境温度を連続して記録することができれば, 野生下における魚類のエネルギー消費速度を正確に推定することが可能である(Lowe 2002; Murchie *et al.* 2011; Wright *et al.* 2014).

そこで本章では, 野生下におけるスズキのエネルギー消費速度をより正確に推定するために, この加速度データを用いた活動量の指標を得ることを目的とする. また, 酸素消費速度から 1 日当りのエネルギー消費速度を算出した. さらに, 先行研究により報告されているエネルギー獲得量, 排泄量, エネルギー消費量の知見から, スズキが 1 日に必要とするエネルギー要求量を概算した.

3.2. 材料と方法

3.2.1. 酸素消費速度の測定

東京湾の千葉県木更津市周辺に位置する盤州干潟(35°26'N, 139°53'E), または東京都江戸川区の旧江戸川河口域(35°38'N, 139°40'E)において計 11 個体(平均全長 430±40 mm, 平均体重 0.62±0.16 kg, Table 3-1)を釣獲し, 500-liter 活魚水槽を用いて東京大学大気海洋研究所まで車で移送した. なお, 供試個体は先行研究で報告されている成熟に達する生物学的最小形より大きかったことから(林 1971; Hayashi 1972), 全て成熟個体であると判断した. 移送後, 供試個体を循環式の 500-liter または 1000-liter 円形海水水槽で

飼育し、備え付けのクーラーシステム及びエアコンディショナーにより、水温をそれぞれ 15, 20, 25°C に保った状態で数週間馴致した。馴致期間中はカタクチイワシの切り身を 1 週間に 3 - 5 回の頻度で与え、1 回当たりの給餌量は体重の約 2 - 3%とした。2012 年 9, 11 月, 2013 年 4, 10 月, 2014 年 11, 12 月, 2015 年 7 月に酸素消費速度 $\dot{V}O_2$ を測定した。なお、 $\dot{V}O_2$ の測定 2 日前から給餌を中止した。

測定日前日に供試魚を 0.1 - 0.5% の 2-フェノキシエタノールで麻酔し、全長(TL: Total length)および体重をそれぞれ 1 mm, 10 g の単位で測定した。麻酔後、供試魚の魚体(第一背鰭基部)の 2 カ所に千枚通しで穴を開け、プラスチックケーブルを用いて小型加速度計(ORI400-D3GT, 全長 45 mm, 直径 12 mm, 空中重量 10 g, リトルレオナルド社, 日本)を取り付けた。加速度計を装着した後、供試魚を麻酔から覚醒させ、127-liter Blazka 型遊泳トンネル(van den Thillart *et al.* 2004)に封入した。この遊泳トンネルは二重の円柱アクリル構造になっており、後部整流筒の後ろに装着されたプロペラにより流速を調節することができる(Fig. 3-1)。遊泳トンネルは、PVC パイプおよび塩化ビニールのホースにより貯水タンクと接続されており、貯水タンクは常にエアレーションにより酸素飽和状態を維持した。流速はトンネル後部に取り付けられたプロペラの回転速度により調節した。トンネル下部から伸びている PVC パイプの途中に設置されている酸素センサー(InPro6050 series, Mettler Toledo 社, スイス)により、1-liter 当たりの溶存酸素濃度($\text{mg O}_2 \text{ l}^{-1}$)を測定した。酸素消費速度($\dot{V}O_2$, $\text{mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ min}^{-1}$)は、遊泳トンネル全体の溶存酸素の平均低下率から算出され、ソフトウェア Labview(日本ナショナルインスツルメント株式会社, 日本)により PC 内に保存された。計測中の溶存酸素濃度を 100% から 60% の間に保ち、濃度が 60% 未満になった時点で測定を中止した。測定中は貯水タンクに繋がるパイプの弁を閉じ、遊泳トンネル内を閉鎖状態にして溶存酸素の測定を行った。トンネル内の溶存酸素は封入したスズキにより徐々に消費されるため、以下の式により $\dot{V}O_2$ を算出した;

$$\dot{V}O_2 = (127\Delta[O_2] \Delta t^{-1})(BM^{-1}) \quad (3.1)$$

この時、 $\Delta O_2 \Delta t^{-1}$ は単位時間(1 分間)当りにおける溶存酸素($\text{mg O}_2 \text{ l}^{-1}$)の平均減少率を、 BM はスズキの湿重量(kg)を表す。

$\dot{V}O_2$ 測定の前に、遊泳トンネル内に封入した供試魚は、流速 $0.1 - 0.2 \text{ m s}^{-1}$ において最

低 24 時間遊泳させてトンネル内の環境に馴致させた。この時、供試魚は胸鰭および尾鰭を振って断続的に遊泳し、一定の場所で定位していた。そのため、野生下のスズキが速度 $0.1 - 0.2 \text{ m s}^{-1}$ で遊泳している状態は、ほとんど動かず定位している定常状態であると判断した。遊泳トンネルへの馴致後、 0.1 m s^{-1} または 0.2 m s^{-1} から $\dot{V}O_2$ 測定を開始し、30-60 分間の溶存酸素低下率を記録した。測定毎に流速を 0.1 m s^{-1} または 0.2 m s^{-1} ずつ増加させ、供試魚 1 尾に対して流速 0.9 m s^{-1} まで連続で複数回の測定を行った。また、各測定の間 30-60 分間の休息期間を設け、貯水タンクに繋がるパイプの弁を解放し、貯水タンクと遊泳トンネル内の水を循環させて溶存酸素の供給を行った。測定中は、デジタル HD ビデオカメラ(HDR-CX700, ソニー株式会社, 日本)により供試魚の行動をトンネル下部から撮影した。供試魚が疲弊し、流速におされて遊泳区間の後部整流筒に押しやられた場合やトンネル内の壁面に何度も衝突する、もしくは魚体が横倒しになる等の異常な状態が観察された場合は、解析から除外した。また、ビデオの映像から測定開始 5 分間の尾鰭振動周波数(*TBF*: Tail beat frequency)を測定し、活動量の指標の一つとした。遊泳トンネル内の水温は、貯水タンクのクーラーシステムおよび実験室内のエアコンディショナーにより維持された。なお、本研究では供試魚の体長の違いを考慮するために、遊泳速度(m s^{-1})の代わりに体長倍速度(U , BL s^{-1})を使用する。

3.2.2. 代謝速度および遊泳能力

酸素消費速度($\dot{V}O_2$)と遊泳速度 U 、尾鰭振動周波数 TBF 、そして後述する体軸振動周波数 BBF (3.3.1 を参照)との関係を、先行研究に従って以下の式により回帰した(Wright *et al.* 2014);

$$\dot{V}O_2 = \exp(a + b \cdot X), \quad (3.2)$$

この時、 X (U , TBF , もしくは BBF)が変数で、 a と b は定数である。これら 2 つのパラメーターは一般化線形混合モデル(GLMM: Generalized linear mixed model)により推定した。解析には統計ソフトウェア R(R project, version 3.0.2)の中の *glmer* パッケージを使用し、誤差分布にガンマ分布を、ランダム効果にはそれぞれの個体 ID を指定した。また、先行研究と比較するために、 DBA ($ODBA$ と $VeDBA$)を計算し(計算方法は 3.3.1 を参照)、以下の式により回帰した(Halsey *et al.* 2009a; Qasem *et al.* 2012; Wright *et al.* 2014);

$$\dot{V}O_2 = c + d*Z, \quad (3.3)$$

この時、 Z ($ODBA$ または $VeDBA$)が変数で、 c と d は定数である。これら変数の内(U , TBF , BBF , $ODBA$, $VeDBA$), どの変数を含むモデルの予測力が高いかを判断するために、赤池情報量基準(Akaike's information criterion: AIC)を計算し、モデル間比較を行った。

動物の休止状態における代謝率(RMR : resting metabolic rate)は、水が静止状態だと遊泳トンネル全体の溶存酸素の減少量を計測することが出来ない。そこで、上記(3.2)の回帰式において遊泳速度が 0 の時、つまり切片 a の値を休止代謝率の代わりに標準代謝率(SMR : standard metabolic rate)として用いた(Videler 1993)。また、スズキの遊泳能力を表す指標として最適遊泳速度(U_{opt})を算出した。 U_{opt} は移動距離当たりのコスト(COT : cost of transport)が最も低い速度である。 COT は、酸素熱量計数 $14.1 \text{ J mg O}_2^{-1}$ を用いて単位時間あたりの移動コスト($\text{J kg}^{-1} \text{ km}^{-1}$)に変換した(Videler 1993)。 COT は(3.1)式の定数 a および b を用いて以下の式から計算した(Videler 1993):

$$COT = \frac{\exp(a + bU)}{U}. \quad (3.4)$$

また、最適遊泳速度 U_{opt} で遊泳する時の酸素消費速度を活動代謝速度(AMR_{opt} : active metabolic rate)とした。酸素熱量計数 $14.1 \text{ J mg O}_2^{-1}$ を用いて、前述の SMR と AMR_{opt} から標準代謝状態(非遊泳状態)および活動状態(U_{opt} で遊泳状態)における 1 日当りの代謝速度(DMR : daily metabolic rate)を計算した。

3.2.3. 水温の影響

酸素消費速度 $\dot{V}O_2$ に対する水温の影響を調べるために上記の式(3.2)及び(3.3)に水温の項目を追加し、以下の 2 つの式によってそれぞれ回帰した;

$$\dot{V}O_2 = \exp(a + b*X + t_1*Temp), \quad (3.5)$$

$$\dot{V}O_2 = c + d*Z + t_2*Temp, \quad (3.6)$$

この時、変数 X は U , TBF または BBF , 変数 Z は $ODBA$ 及び $VeDBA$, 変数 $Temp$ は水温を表す。なお a , b , c , d , t_1 , t_2 はそれぞれ定数を示す。これらのパラメーターも上記と同様に GLMM により推定し、AIC を算出した。式(3.2)および(3.3)の AIC と比較することにより、水温を考慮した結果、予測力がどの程度向上するかを検討した。

また、代謝速度への水温の効果を定量的に把握するために以下の式に従って温度係数 Q_{10} を算出した(Clarke and Johnston 1999);

$$Q_{10} = \left(\frac{V_1}{V_2} \right)^{\left(\frac{10}{T_1 - T_2} \right)} \quad (3.7)$$

この時、変数 V_1 および V_2 は、それぞれの平均水温 T_1 および T_2 の時の $\dot{V}O_2$ を表す。

3.3. データ解析

3.3.1. 加速度計と活動度(*BBF*, *ODBA*, *VeDBA*)の算出

野生下では、動物の尾鰭振動周波数 *TBF* を直接計測することが困難である。また、魚類の遊泳速度を記録できる動物搭載型記録計も存在するが(Tanaka *et al.* 2001), 遊泳速度を算出するプロペラが流速 0.2 m s^{-1} 以下では回転しないため、泳ぎの遅い魚類では、遊泳速度を記録することが出来ない。そこで本研究では、野生下におけるスズキの代謝速度を推定するために、小型加速度計が記録した左右方向の加速度データから体軸振動周波数(*BBF*: body beat frequency)を算出した。解析にはデータ解析ソフトウェア *IGOR Pro version 6.2.2*(WaveMetrics 社, USA)を使用した。

まず、加速度計からパソコンに取り込んだ左右方向の加速度データに $0.3 - 10 \text{ Hz}$ の範囲で連続ウェーブレット変換を施し、加速度データの周期と振幅を毎秒算出した。その後、*IGOR* 上で稼働する解析ソフトウェア *Ethographer* (Sakamoto *et al.* 2009)の *peak tracer* 機能を使用して、変換された加速度の周期データから 1 秒毎の卓越振動周期を取り出した。この時、ノイズデータを取り除くために *peak tracer* のエントロピーを $0.90 - 0.96$ に設定した。そして、*peak tracer* により取り出された加速度の卓越振動周期(秒)の逆数を体軸振動周波数 *BBF* (Hz)として算出した。なお、酸素消費速度の解析には、1 分間当たりの平均 *BBF* を用いた。

また、先行研究で報告されている方法に従って(Qasem *et al.* 2012; Wright *et al.* 2014), 加速度データから *ODBA* と *VeDBA* を算出した。水平に置いた加速度計の長軸は、重力加速度の値(9.8 m s^{-2})を記録せず 0 となる。重力加速度ベクトルと加速度計の長軸が交わる角度が変化する時、記録計の長軸加速度成分(動物の体軸成分)は、重力加速度ベクトルの $\sin\theta$ の値として記録される(Sato *et al.* 2003)。よって、生の加速度データには、動物

の体軸変化に伴う重力加速度成分を含む静的加速度と、動物の運動によって生じる動的加速度が含まれている(Sato *et al.* 2003; Watanabe *et al.* 2006). 加速度の生データから静的加速度を取り除くために、まず、2秒の窓を用いて、加速度の生データの移動平均を算出した。この2秒窓で移動平均した加速度を静的加速度であると定義し、生の加速度データから静的加速度成分を差し引くことにより、動的加速度成分を抽出した(Qasem *et al.* 2012; Wright *et al.* 2014). その後、以下の式に従って、各軸から抽出した動的加速度成分から *ODBA* および *VeDBA* を算出した(Qasem *et al.* 2012; Wright *et al.* 2014);

$$ODBA = |Ax| + |Ay| + |Az|, \quad (3.8)$$

$$VeDBA = \sqrt{Ax^2 + Ay^2 + Az^2}, \quad (3.9)$$

この時、 Ax , Ay , Az , はそれぞれ左右方向、長軸方向、背腹方向の動的加速度成分を表す。*ODBA* および *VeDBA* は、2秒毎に平均値を算出した。 $\dot{V}O_2$ との関係を調べる際は、上記の2秒平均の *ODBA* および *VeDBA* の平均値から、さらに $\dot{V}O_2$ を計測した時間(30分から60分)の間の平均値として算出した(Wilson *et al.* 2006; Qasem *et al.* 2012; Wright *et al.* 2014). また、先行研究と比較するために、 U と *VeDBA*を以下の式により回帰した(Wright *et al.* 2014):

$$VeDBA = \alpha * \exp(\beta * U), \quad (3.10)$$

この時 α と β は定数を示す。

3.4. 結果

3.4.1. 酸素消費速度の測定

計11尾のスズキを用いて、水温15, 20°Cにおいて計56回の酸素消費速度 $\dot{V}O_2$ の測定を行った(Table 3-1). この内、測定中に魚体が横倒しになる、トンネル後部の整流板に絶えず尾鰭が接触している、遊泳状態を維持できなくなる、など正常に遊泳していなかった計8回の測定を除き、水温15°Cでは3個体22回(ID. 6 - 8), 20°Cでは5個体26回(ID. 1 - 5)の計48回の $\dot{V}O_2$ 測定の分析に用いた。水温25°Cで用いた個体は、加速度計を装着し、遊泳トンネル内に封入した後、 $\dot{V}O_2$ を測定する前に全て死亡した。

$\dot{V}O_2$ 測定中のビデオ映像による行動観察の結果、8尾中6尾が遊泳速度 2.1 BL s^{-1} 以上

(尾鰭振動周波数 TBF : 2.7 - 3.0 Hz)になると疲弊して遊泳行動を中断した(内 1 尾は 1.7 $BL s^{-1}$ で疲弊した). 疲弊時の平均遊泳速度は $2.1 \pm 0.2 BL s^{-1}$, 平均 TBF は $2.7 \pm 0.3 Hz$ であった. スズキは遊泳速度に応じて 3 つの異なる遊泳状態を示した. $0.5 BL s^{-1}$ 未満の時(TBF は 1.3 Hz 未満), スズキは胸鰭を頻繁に波打たせ, 尾鰭をあまり使わない断続的な遊泳(断続遊泳: Unsteady swimming, Table 3-2 の「U」)を行った. また, 8 個体中 6 個体が遊泳速度 $0.7 BL s^{-1}$ の時(TBF が 1.3 Hz 以上), 尾鰭を連続的に振動させる連続遊泳(Steady swimming, Table 3-2 の「S」)を開始した. また, 遊泳速度が $1.5 - 1.7 BL s^{-1}$ 以上の時 (TBF : 2.4 - 2.7 Hz 以上), 尾鰭を連続的に振りながらも頻繁に突進遊泳(Burst-and-glide swimming, Table 3-2 の「B」)を行うようになった.

活動度(U , TBF , BBF)と $\dot{V}O_2$ の関係は, 式(3.2)によって水温 $20^\circ C$ 及び水温 $15^\circ C$ で回帰され, それぞれ有意な相関関係が得られた(Table 3-3, Fig. 3-2). TBF と U , BBF と U , または BBF 及び TBF の間にも同様に有意な相関が見られた(Table 3-4, Fig. 3-3). 加えて, 式(3.3)により回帰された $ODBA$ 及び $VeDBA$ と $\dot{V}O_2$ の間にも有意な相関関係が見られた(Table 3-3, Fig. 3-4). 先行研究と比較するために式(3.10)により回帰した $VeDBA$ と U の間には, 以下の式が得られた(Fig. 3-5):

$$VeDBA = 0.0045 * \exp(1.0099 * U). \quad (3.11)$$

U と $\dot{V}O_2$ の関係から, 非遊泳状態の標準代謝速度 SMR は, 水温 $20^\circ C$ で $45.9 kJ kg^{-1} day^{-1}$, 水温 $15^\circ C$ で $25.7 kJ kg^{-1} day^{-1}$ と算出された(Fig. 3-7). 移動距離当りのコスト(COT: cost of transport)と U の関係から, 最も移動コストの少ない最適遊泳速度 U_{opt} は, 水温 $20^\circ C$ で $1.5 BL s^{-1}$, そして水温 $15^\circ C$ で $1.1 BL s^{-1}$ と算出された(Table 3-1, Fig. 3-6). U_{opt} の速度で遊泳している時の活動代謝率 AMR_{opt} は, 水温 $20^\circ C$ で $124.0 kJ kg^{-1} day^{-1}$, 水温 $15^\circ C$ で $71.0 kJ kg^{-1}$ と算出された. U_{opt} における遊泳中の最も効率の良い移動距離当りのコスト(COT_{min})は, 水温 $20^\circ C$ で $2360 J kg^{-1} km^{-1}$, そして水温 $15^\circ C$ で $1773 J kg^{-1} km^{-1}$ であった(Table 3-1, Fig. 3-6). なお, 水温 $15 - 20^\circ C$ の $\dot{V}O_2$ の値から算出した Q_{10} は, SMR では 2.92, AMR_{opt} では 3.05 となった.

各活動度による $\dot{V}O_2$ モデルを比較した結果, TBF を説明変数に持つモデルの AIC が最も低く, 低い順に U , BBF , $VeDBA$, $ODBA$ となった (Table 3-5). また, 水温を含むモデル比較でも, 上記と同様の順番であった. なお, 各活動度のモデルにおいてパラメ

ーターに水温を追加しても AIC の差はほとんど変化せず、差が 2 以上になったモデルは、*BBF*、*ODBA* のみであった。また、水温のパラメーターで有意に差が出たものは *U* を説明変数に持つモデルのみであった(Table 3-5)。

3.5. 考察

3.5.1 酸素消費速度の測定

本研究により、スズキが遊泳速度によって使用する鰭や泳ぎ方を変えて、遊泳行動を調節していることが明らかになった(Table 3-2)。観察された 3 つの遊泳行動(断続遊泳、連続遊泳、そして突進遊泳)は、休息、回遊、餌の追跡、そして逃避などの様々な状況に応じて使い分けられていると考えられる。野生下において魚類の行動を直接観察することは困難であるが、動物搭載型記録計を用いれば、時系列に沿った動物の行動を分類することが可能である。遊泳速度やビデオの映像から計数した *TBF*、そして加速度データから算出した *BBF* の間で直線関係が見られた(Table 3-5, Fig. 3-3)。よって、加速度データから *BBF* を算出すれば、野生下におけるスズキの行動を上記 3 つに分類することが可能である。加えて、スズキが連続的に尾鰭を振って遊泳を開始した時の *TBF* が 1.3 Hz 以上であったことから、*TBF* がこの値以下の時、ほぼ休止状態であると仮定すれば、1 日当りの活動時間割合も算出することができる。

本研究では、平均全長 424 ± 38 mm のスズキの第一背鰭基部に加速度計を装着した。ヨーロッパシーバス *Dicentrarchus labrax*(全長 523 ± 21 mm)の *VeDBA* と $\dot{V}O_2$ の関係を報告した先行研究では、加速度計は腹腔に挿入されていた(Wright *et al.* 2014)。この先行研究により報告されている *U* と *VeDBA* の関係と、本研究で得られた回帰式を比較したところ、両者の間に大きな差が見られた(Fig. 3-5)。一方、記録計を装着していないヨーロッパシーバス(全長 288 ± 4 mm) から得られた *TBF* と *U* の関係(Herskin and Steffensen 1998)と、本研究の結果を比較したところ、両者の間にはほとんど差が見られなかった(Fig. 3-3a)。この要因として、記録計の装着部位の違いにより、加速度計が記録する加速度の値に差が生じたため、加速度変化の振幅の違いが影響する *VeDBA* では値が異なったものと思われる。一方、加速度変化の周波数成分のみに左右される *TBF* では、影響が現れなかった。以上のことから、動物のエネルギー消費速度を推定する際に、先行研究で

報告されている $\dot{V}O_2$ と *DBA* の関係式をそのまま用いると誤差が生じる可能性が示された。一方、*TBF* ではこのような問題点が発生しなかったが、*TBF* と *BBF* は完全には一致せず、遊泳速度が遅い時に *BBF* の値が *TBF* より低くなる傾向が見られた(Fig. 3-3c)。これは、低速時(特に *TBF* が 1.3 Hz 以下の時)、スズキが胸鰭を使って遊泳する場合には、魚体をあまり左右に振動させないことから加速度データの振幅が弱く、*BBF* を抽出するのが困難であることに起因していると考えられる。よって、エネルギー消費速度を推定する場合は、この点を留意しなければならない。しかしながら、各活動度における $\dot{V}O_2$ のモデル比較においても、*TBF* や *BBF* を説明変数に持つモデルの AIC の値のほうが低かったことから(Table 3-5)、上記の問題点に留意すれば、エネルギー消費速度を推定する場合においても *BBF* の方が *DBA* より良い指標であると言える。本研究では、水温 15°C および 20°C において各活動度および水温を説明変数に持つ $\dot{V}O_2$ モデルを比較した。しかし、水温を説明変数に加えても予測力があまり向上せず、*U* を説明変数に持つモデルでのみ唯一水温のパラメーターに有意な差が見られた (Table 3-5)。また、*BBF* においては水温を考慮しないモデルとの AIC の差が 2 以下であったことから、野生下においてエネルギー消費速度を推定する時は、水温 15 - 20°C の範囲においては水温を考慮しない *BBF* のモデルを使用する。

U と $\dot{V}O_2$ の回帰式(3.2)から、スズキの標準代謝速度 *SMR* は水温 20°C で 2.26 mg O₂ kg⁻¹ min⁻¹、水温 15°C では 1.27 mg O₂ kg⁻¹ min⁻¹ であると推定された。遊泳速度が 0 の時の *TBF* および *BBF* を用いて算出した *SMR*_{*TBF*} と *SMR*_{*BBF*} は、それぞれ水温 20°C で 2.16 mg O₂ kg⁻¹ min⁻¹ および 2.04 mg O₂ kg⁻¹ min⁻¹、水温 15°C において 1.13 mg O₂ kg⁻¹ min⁻¹ および 1.18 mg O₂ kg⁻¹ min⁻¹ と上記の *U* とから算出した *SMR* とほぼ同等であった。この時、1 日当りのエネルギー消費速度 *DMR* (Daily metabolic rate) は、水温 20°C で 45.9 kJ kg⁻¹ day⁻¹、水温 15°C では 25.7 kJ kg⁻¹ day⁻¹ と推定される。この値は、他の魚種で報告されている代謝速度と近い値を示している。加速度計を外部装着したマダイ *Pagrus major* では、水温 20°C における *SMR* は 46.7 kJ kg⁻¹ day⁻¹ であったと報告されている(Yasuda *et al.* 2012)。また、記録計を装着していないヨーロッパシーバス *Dicentrarchus labrax* の幼魚の *SMR* は、水温 18°C で 30.4 ± 7.2、22°C で 38.7 ± 9.1 kJ kg⁻¹ day⁻¹ であったと報告されている(Claireaux *et al.* 2006)。これらの結果は、本研究による報告と比較的近い値であっ

た.

また、スズキの最適遊泳速度 U_{opt} は水温 15°C - 20°C で 1.1 - 1.5 BL s⁻¹ であった (Table 3-1, Fig. 3-6). この値は、魚体と尾鰭を振動させて遊泳する 9 種の硬骨魚類で報告されている U_{opt} (0.7 - 2.8 BL s⁻¹) の範囲内である (Videler 1993). また、最も移動効率が良い U_{opt} で遊泳している時のスズキの移動コスト COT_{min} は、水温 15 - 20°C において 1773 - 2390 J kg⁻¹ km⁻¹ であった. この値は、スズキと体型がよく似ている sub-carangiform の魚種と近い値を示した (Lindsey 1978). 水温 15°C におけるストライプドバス *Morone saxatilis* の U_{opt} は 1.7 BL s⁻¹ であり、その時の COT_{min} は 3136 J kg⁻¹ km⁻¹ であったと報告されている (Videler 1993). また、水温 15°C におけるオオクチバスの *Micropterus salmoides* の U_{opt} は 1.9 BL s⁻¹ であり、その時の COT_{min} は 2058 J kg⁻¹ km⁻¹ であったと報告されている (Beamish 1970). 一方で、体型の全く異なるヨーロッパウナギ *Anguilla anguilla* (anguiliform) では、水温 18 - 19°C において、 U_{opt} が 0.7 - 1.0 BL s⁻¹ であり、 COT_{min} は 522 - 705 J kg⁻¹ km⁻¹ と、上記 3 種と比較してもかなり低い値であった (Palstra *et al.* 2008). 成魚のヨーロッパウナギは産卵回遊のためにサルガッソー海まで数千 km も回遊をすることが知られており、最も効率の良い速度で数ヶ月間回遊すると言われている. 一方、スズキは沿岸性の魚類であり、体型およびその遊泳能力は、タイなどの他の沿岸性魚類と近いものであった. 以上のことから、スズキは長距離回遊には向いておらず、沿岸海域に適応していると言える.

また、スズキの水温 15 - 20°C の $\dot{V}O_2$ の値から算出した Q_{10} は、SMR および AMR_{opt} ともに 3.0 に近い値となった. これの値は、先行研究によって報告されている水温 0 - 30°C までの硬骨魚類 69 種の Q_{10} の平均値 1.83 より高い値であったが (Clarke and Johnston 1999), 報告されている先行研究の値の範囲内 (0.45 - 3.41) であった.

3.5.2 エネルギー要求量の推定

宮原ら (1995) は、播磨灘に生息するスズキの胃内容物を調査し、その食性について報告している. スズキは成長するにつれて、魚食性が強くなることが知られており、播磨灘においては、コノシロ *Konosirus punctatus*, マアジ *Sardinops melanostictus*, カタクチイワシ *Engraulis japonicus*, マアジ *Trachurus japonicus* などが主要な餌生物であった. 2 章

において記述した東京湾に生息するスズキの食性調査でも、魚類が最も多く出現し、カタクチイワシおよびサッパ *Sardinella zunasi* が主要な餌生物であった。

生物は餌から得られるエネルギーの全てを吸収、および利用することが出来ない。そのため、エネルギー消費量からエネルギー要求量を推定するためには排泄率や同化効率、そして消化に必要なエネルギー(SDA: Specific dynamic action)を考慮しなければならない。スズキの SDA を推定するために、畑中と関野(1962c)によって報告されているスズキの湿重量当りの平均給餌率と平均成長率の回帰式を用いた。この回帰式により、成長量が 0 の時の湿重量当りにおける給餌率は水温 18 - 22°C において 2.45 - 2.97%、また、水温 14 - 17°C では 1.44 - 1.58%と算出された。また、この時餌としてカタクチイワシが用いられ、そこから得られる給餌熱量は水温 18 - 22°C では 1 日当り 83.3 - 100.9 kJ kg⁻¹、水温 14 - 17°C では 48.9 - 53.7 kJ kg⁻¹と算出された。先行研究によると、総代謝量 R は以下の構成要素に分解される。休止または標準代謝速度である R_S 、遊泳などの活動で要求される運動コスト R_A 、そして餌を消化、吸収するために利用される R_F (見かけ上の SDA) (Elliott 1976; Tytler and Calow 1985; Videler 1993)。よって、仮に成長量 P を 0 と仮定した時のエネルギー収支の構成要素は以下のように記述される；

$$C = (R_S + R_A + R_F) + E. \quad (3.12)$$

また、エネルギー獲得量 C を 100%とした時、排泄量 E は 30%となる(同化効率が 70%) (Elliott and Davison 1975; Tytler and Calow 1985)。畑中・関野(1962c)による給餌実験の時、スズキはほぼ休止状態であったと考えられるため、遊泳などの運動に利用されるエネルギー R_A はほぼ 0 であると仮定することができる。よって、最終的にエネルギー収支の構成要素中に占める SDA (R_F) は以下の式により推定することが可能となる：

$$C = (R_S + R_F) + 0.3C. \quad (3.13)$$

上記の式(3.12)において、標準代謝率 R_S はすでに本研究によって推定されている。そのため、スズキが標準代謝速度の状態の時(ほぼ遊泳していない時)、SDA は水温 20°C では 12.1 - 24.7 kJ kg⁻¹ day⁻¹、水温 15°C で 8.5 - 11.9 kJ kg⁻¹ day⁻¹と推定される(Table 3-6)。この時、見かけ上の SDA はエネルギー獲得量 C に対して 15 - 25%の割合になると報告されている(Tytler and Calow 1985)。Beamish (1974) によると、オオクチバス *Micropterus salmoides* の SDA は、遊泳速度が 1.4 - 2.5 BL s⁻¹ (最大遊泳速度に達するまで)の間の時は

変化しなかったとしている。この時のオオクチバスの見かけ上の平均 SDA は、エネルギー獲得量に対して $14.19 \pm 4.19\%$ であったと報告している。加えて、その他の魚種でも、一般的に SDA は 5 - 20% の範囲に収まるとされている (Elliott 1976)。以上のことから、標準代謝速度 SMR から活動代謝速度 AMR_{opt} (遊泳速度 1.5 BL s^{-1}) の範囲内において、SDA の割合は全体の 15 - 25% であると考えられる。そのため、スズキのエネルギー獲得量を推定する最終的な式は以下の通りとなる:

$$C = R_S + \gamma C + 0.3C, \quad (3.14)$$

この時、 γ は上記の SDA の割合に従い、0.15 - 0.25 の範囲で推定した。この時、スズキの 1 日当りのエネルギー要求量 (DER: daily energy requirement) は、水温 20°C においては $83.3 (SMR) - 275.6 (AMR_{opt}) \text{ kJ kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$ 、水温 15°C では $48.9 (SMR) - 151.0 (AMR_{opt})$ の範囲と推定された (Table 3-6, Fig. 3-7)。上記のエネルギー要求量を補填するためには、2 章で最も頻繁に出現したカタクチイワシ (平均全長 $79 \pm 11 \text{ mm}$, 平均湿重量 $3.6 \pm 1.1 \text{ g}$) を例にすると、活動状態が SMR から AMR_{opt} の間において、水温 20°C では 4.9 - 16.3 尾、水温 15°C では 2.9 - 8.9 尾にそれぞれ相当する。

本研究によって、標準代謝率 (SMR) から活動時代謝率 (AMR_{opt}) の間のスズキのエネルギー要求量を推定した。しかしながら、 AMR_{opt} と SMR は 2.7 - 2.8 倍の差があった。 SMR に対する AMR_{opt} の割合は種によって異なるが、一般的に 0 から 4 倍 (大体は 3 倍) になると言われている (Boisclair and Leggett 1989; Ney 1993)。このように、動物の活動度によって代謝速度が大幅に変化することから、野生下において代謝速度を推定するためには、時系列に沿ったスズキの活動度を測定する必要がある。

Table 3-1 Details of Japanese sea bass used in respirometry measurements. Parenthesis in the number of measurements indicates number of measurement excluded from the analysis due to fish fatigue

ID No.	Total length (mm)	Body mass (kg)	Acclimated temperature (°C)	<i>SMR</i> (mg O ₂ kg ⁻¹ min ⁻¹)	<i>U</i> _{opt} (BLs ⁻¹)	<i>COT</i> _{min} (J kg ⁻¹ km ⁻¹)	Number of measurements
1 (T20)	344	0.35	20.8	2.26	1.7	2514	3 (1)
2 (T20)	454	0.65	20.7	1.54	0.9	2538	4 (1)
3 (T20)	428	0.53	20.7	1.96	1.1	2158	4 (1)
4 (T20)	382	0.49	20.6	2.46	1.8	2722	9
5 (T20)	461	0.83	20.9	1.86	1.3	2374	6
6 (T15)	434	0.59	15.6	2.34	1.0	1559	8 (1)
7 (T15)	408	0.47	15.6	1.03	1.0	1263	7 (2)
8 (T15)	482	0.89	14.8	1.81	1.0	990	7 (2)
9 (T25)	460	0.64	25.0	NA	NA	NA	0
10 (T25)	424	0.62	25.0	NA	NA	NA	0
11 (T25)	457	0.75	25.0	NA	NA	NA	0
T20	414	0.57	20.7	2.26	1.5	2390	-
T15	441	0.65	15.3	1.27	1.1	1773	-
Mean	430	0.62	-	-	-	-	-

Parentheses in ID No. indicate the water temperature for acclimation, T20: 20 °C, T15: 15 °C, and T25: 25 °C, respectively. Mean indicate the average value of all individuals

Table 3-2 Swimming patterns of Japanese sea bass used in respirometry measurements at each swimming speed in fifteen and 20-degree water temperature. **U**: Unsteady swimming with pectoral fin, **S**: Steady swimming with caudal fin and **B**: Burst-and-glide swimming. Each swimming pattern was determined by observation of the first 5 minutes of video recordings in respirometry measurements. Ranges in parenthesis indicate mean tail beat frequency observed by video recording at each swimming speed

ID No.	Water temperature (°C)	< 0.5 BLs (< 1.3 Hz)	0.7 - 1.0 BLs (1.3 - 1.7 Hz)	1.1 - 1.5 BLs (1.7 - 2.4 Hz)	1.5 - 1.7 BLs (2.4 - 2.7 Hz)	1.7 - 2.4 BL (2.7 - 3.0 Hz)
1	20.8	NA	S	S	B	B
2	20.7	U	S	S	B	B
3	20.7	U	S	S	B	B
4	20.6	U	S	S	B	B
5	20.9	S	NA	S	S	B
6	15.6	U	S	S	S	B
7	15.6	U	U	S	B	B
8	14.8	U	S	S	B	B

NA shows not available because fish did not swim or to measure the tail beat frequency by video records

Table 3-3 Details of regression formula in relationship between $\dot{V}O_2$ and each fish activity (U , TBF , BBF , $ODBA$, and $VeDBA$) when water temperature at 20°C and 15°C in Fig. 3-2 and 3-3

Variable	Regression formula	<i>p</i> -value	No. of measurements
U at 20°C	$\dot{V}O_2 = \exp(0.815 + 0.686 U)$	< 0.0001	26
at 15°C	$\dot{V}O_2 = \exp(0.236 + 0.967 U)$	< 0.0001	22
TBF at 20°C	$\dot{V}O_2 = \exp(0.292 + 0.632 TBF)$	< 0.0001	26
at 15°C	$\dot{V}O_2 = \exp(-0.053 + 0.757 TBF)$	< 0.0001	21
BBF at 20°C	$\dot{V}O_2 = \exp(0.467 + 0.518 BBF)$	< 0.0001	26
at 15°C	$\dot{V}O_2 = \exp(0.023 + 0.756 BBF)$	< 0.0001	22
$ODBA$ at 20°C	$\dot{V}O_2 = 1.794 + 115.30 ODBA$	< 0.0001	26
at 15°C	$\dot{V}O_2 = 0.955 + 167.80 ODBA$	< 0.0001	22
$VeDBA$ at 20°C	$\dot{V}O_2 = 1.880 + 158.90 VeDBA$	< 0.0001	26
at 15°C	$\dot{V}O_2 = 0.881 + 236.86 VeDBA$	< 0.0001	22

Table 3-4 Details of regression lines in relationships between U and tail beat frequency (TBF) observed by video record and body beat frequency (BBF) calculated by lateral raw acceleration, or between TBF and BBF when water temperature at 20°C and 15°C in Fig. 3-3

Variable	Regression formula	F value	p -value	R^2	No. of measurements
TBF at 20°C	$U = 0.884 TBF - 0.667$	157.15	< 0.0001	0.932	26
at 15°C	$U = 0.739 TBF - 0.169$	87.35	< 0.0001	0.907	21
BBF at 20°C	$U = 0.706 BBF - 0.336$	66.89	< 0.0001	0.853	26
at 15°C	$U = 0.730 BBF - 0.136$	48.36	< 0.0001	0.836	22
BBF at 20°C	$TBF = 0.815 BBF + 0.339$	239.59	< 0.0001	0.954	26
at 15°C	$TBF = 0.986 BBF + 0.054$	113.84	< 0.0001	0.927	21

Table 3-5 Details of generalized linear mixed models of fish activity (*U*, *TBF*, *BBF*, *ODBA*, and *VeDBA*) and water temperature (*Temp*) describing $\dot{V}O_2$ (Gamma error distribution) using equation 3.2, 3.3, 3.5, and 3.6. In all models, ID number of fish as random effects. Δ AIC indicates the difference in AIC value between each model and the best model

Variable	<i>a</i> or <i>c</i>	<i>b</i> or <i>d</i>	<i>t</i> ₁ or <i>t</i> ₂	Link	AIC	Δ AIC
<i>TBF</i>	0.139	0.693 ^{***}	-	Log	108.7	-
<i>U</i>	0.579 ^{***}	0.804 ^{***}	-	Log	121.2	12.5
<i>BBF</i>	0.278 ^{**}	0.609 ^{***}	-	Log	127.9	19.2
<i>VeDBA</i>	1.381 ^{***}	189.91 ^{***}	-	Identity	130.3	21.6
<i>ODBA</i>	1.378 ^{***}	134.70 ^{***}	-	Identity	134.4	25.7
<i>TBF + Temp</i>	-0.073	0.692 ^{***}	0.001	Log	110.5	1.8
<i>U + Temp</i>	-0.414	0.800 ^{***}	0.055 [*]	Log	120.6	11.9
<i>BBF + Temp</i>	-0.149	0.608 ^{***}	0.007	Log	129.9	21.2
<i>VeDBA + Temp</i>	0.781	189.27 ^{***}	0.033	Identity	132.2	23.5
<i>ODBA + Temp</i>	1.254	1.346 ^{***}	0.068	Identity	136.4	27.7

a, *b*, *c*, *d*, *t*₁, and *t*₂ were constant. Asterisks indicate the significant *p*-value; ^{**} and ^{***} indicate “*p* < 0.001” and “*p* < 0.0001”, respectively

Table 3-6 The components of energy budget of Japanese sea bass assuming growth rate of zero. Each component ($\text{kJ kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$) indicates R_S : standard metabolic rate, R_A : energy required for swimming and activity, R_F : specific dynamic action, E : excretory products (feces and urine), and C : the total quantity of prey energy consumed by Japanese sea bass, respectively. The feeding rate in each daily energy requirement (DER) was assumed at 2.45% ($DER1$), 2.97% ($DER2$), 1.44% ($DER3$), and 1.58% ($DER4$) per body mass in the wet tissue, respectively, followed by Hatanaka and Hibino (1964c). Numbers in parenthesis indicate the percentage of each component to C .

Fish condition	R_S	R_A	R_F	E	C
$DER1_{T20}$ at SMR	45.9	0	12.4	25.0	83.3
	(55)	(0)	(15)	(30)	-
$DER1_{T20}$ at AMR_{opt}	45.9	78.1	33.8	67.6	225.5
	(20)	(35)	(15)	(30)	-
$DER2_{T20}$ at SMR	45.9	0	24.7	30.3	100.9
	(45)	(0)	(25)	(30)	-
$DER2_{T20}$ at AMR_{opt}	45.9	78.1	68.9	82.7	275.6
	(17)	(28)	(25)	(30)	-
$DER3_{T15}$ at SMR	25.7	0	8.5	14.7	48.9
	(53)	(0)	(17)	(30)	-
$DER3_{T15}$ at AMR_{opt}	25.7	45.3	23.4	40.5	134.9
	(19)	(34)	(17)	(30)	-
$DER4_{T15}$ at SMR	25.7	0	11.9	16.1	53.7
	(48)	(0)	(22)	(30)	-
$DER4_{T15}$ at AMR_{opt}	25.7	45.3	33.4	46.2	151.0
	(17)	(30)	(22)	(30)	-

Ratio of R_F and E were referenced by the previous studies (Elliott 1976; Elliott and Davison 1975; Tytler and Calow 1985)

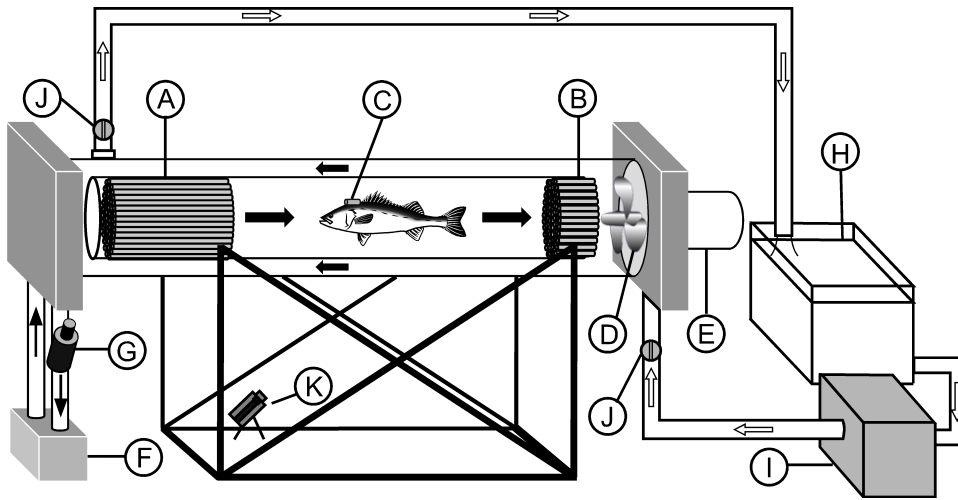


Fig. 3-1 Schematic diagram of a Blazka-type swim tunnel. A and B: PVC stream tube, C: accelerometer, D: propeller, E: electromotor, F: pump, G: dissolved oxygen sensor, H: 240-liter flush tank, I: temperature control systems with pump, J: valves, K: digital high-vision video camera with infrared light. *Closed* and *open arrows* show the directions of water flow during measurement of oxygen consumption rate and flushing, respectively. At the end of the swim tunnel, water flows down through the dissolved oxygen sensor and goes back again to the swim tunnel via a pump

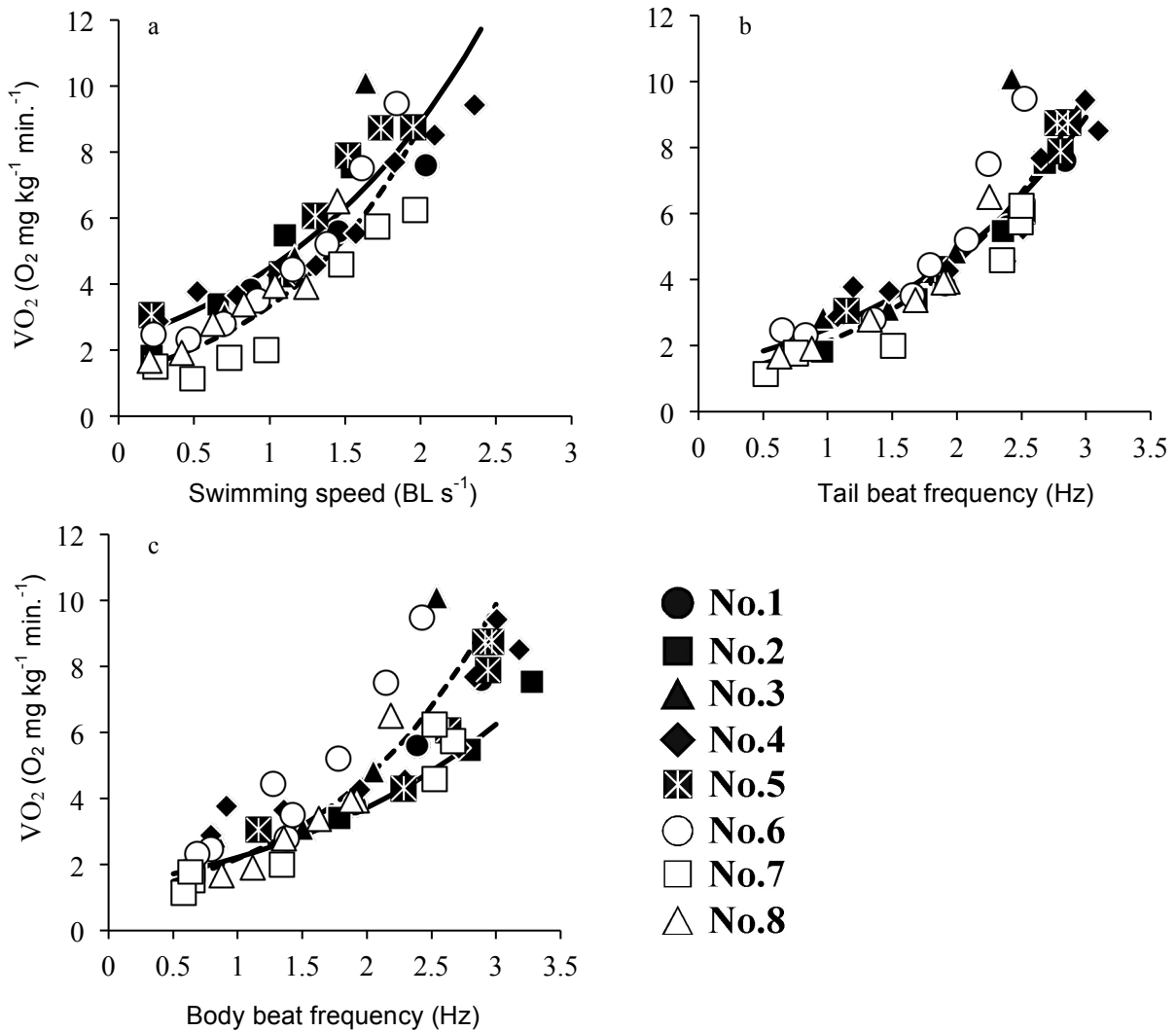


Fig. 3-2 Relationship between oxygen consumption rate ($\dot{V}O_2$) and **a:** swimming speed (U), **b:** tail beat frequency (TBF) observed by video recordings, and **c:** body beat frequency (BBF) calculated by lateral acceleration. *Solid and dotted curves* indicate the relationship between $\dot{V}O_2$ and **a:** U , **b:** TBF , and **c:** BBF , when water temperature at 20°C and 15°C, respectively. Each regression curve was described in Table 3-3. Each symbol and colour of plot indicates each fish and water temperature at 20°C (*black*) and 15°C (*white*), respectively

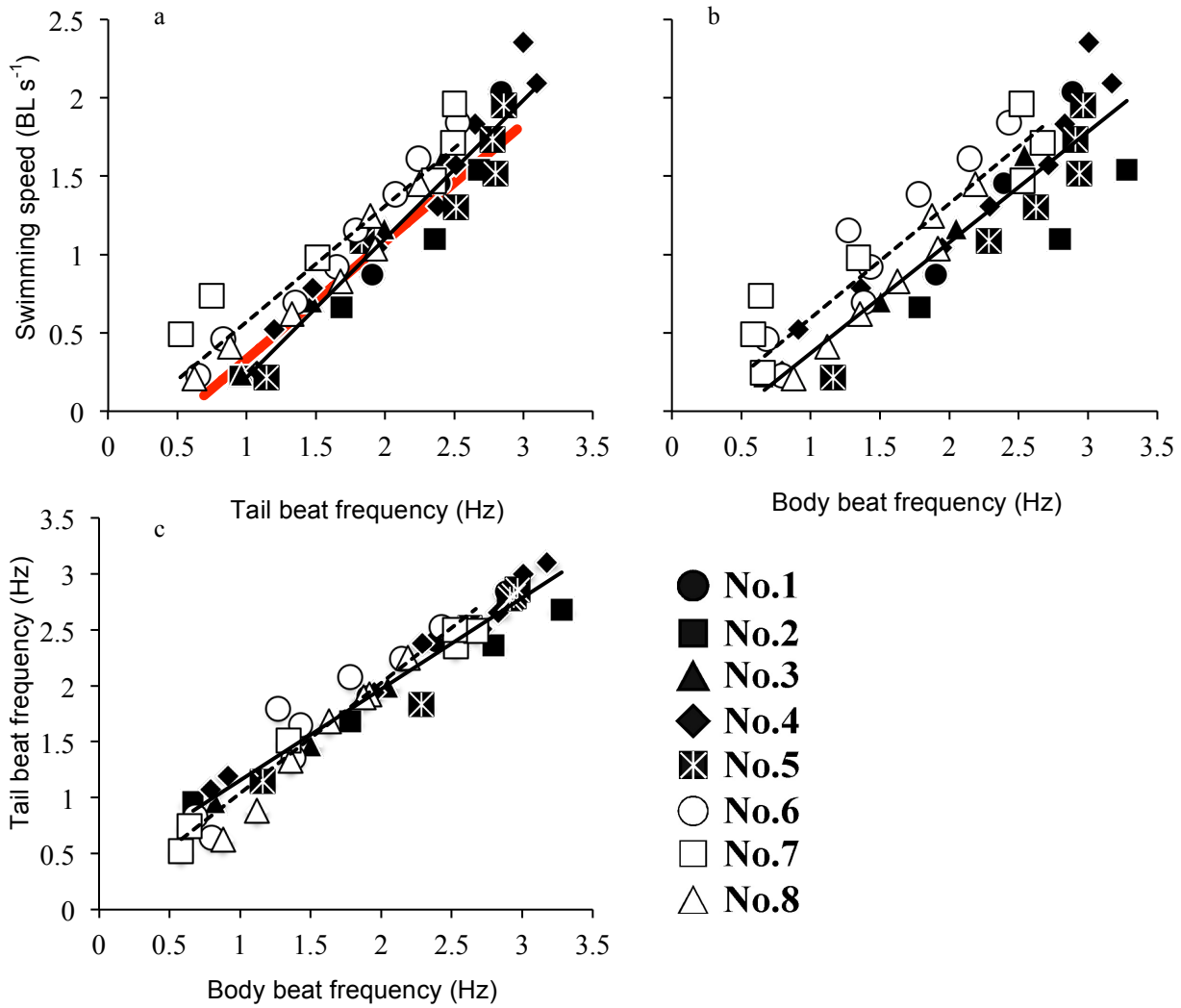


Fig. 3-3 Relationship between **a**: swimming speed (U) and tail beat frequency (TBF) observed by video recordings, **b**: U and body beat frequency (BBF) calculated by lateral acceleration, and **c**: TBF and BBF , respectively. *Solid* and *dotted lines* indicate the best-fitting regression between U and **a**: TBF , **b**: BBF , and between **c**: TBF and BBF when water temperature at 20°C and 15°C, respectively. Each regression line was described in Table 3-4. A *red solid line* (**a**) indicates the regression ($TBF = 0.56 + 1.33U$, $R^2 = 0.91$) of European sea bass *Dicentrarchus labrax* reported by the previous study (Herskin and Steffensen 1998). Each symbol and colour of plot indicates each fish and water temperature at 20°C (*black*) and 15°C (*white*), respectively

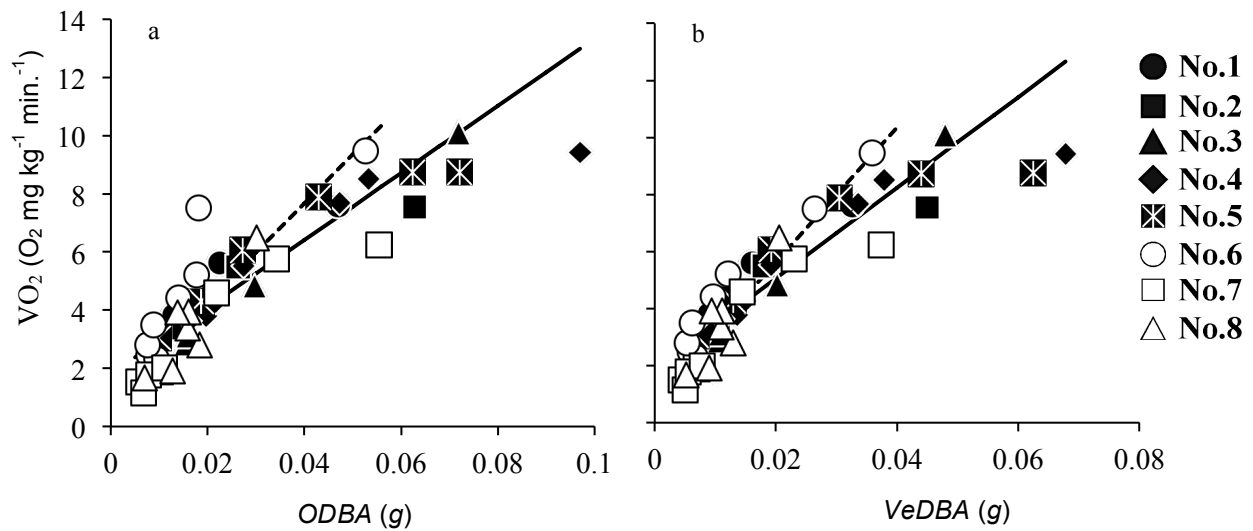


Fig. 3-4 Relationship between oxygen consumption rate ($\dot{V}O_2$) and **a**: overall dynamic body acceleration (*ODBA*) and **b**: vectorial dynamic body acceleration (*VeDBA*) calculated by tri-axial acceleration. *Solid* and *dotted lines* indicate the relationship between $\dot{V}O_2$ and **a** *ODBA* and **b** *VeDBA* when water temperature at 20°C and 15°C, respectively. Each regression line shows in Table 3-3. Each symbol and colour of plot indicates each fish and water temperature at 20°C (*black*) and 15°C (*white*), respectively

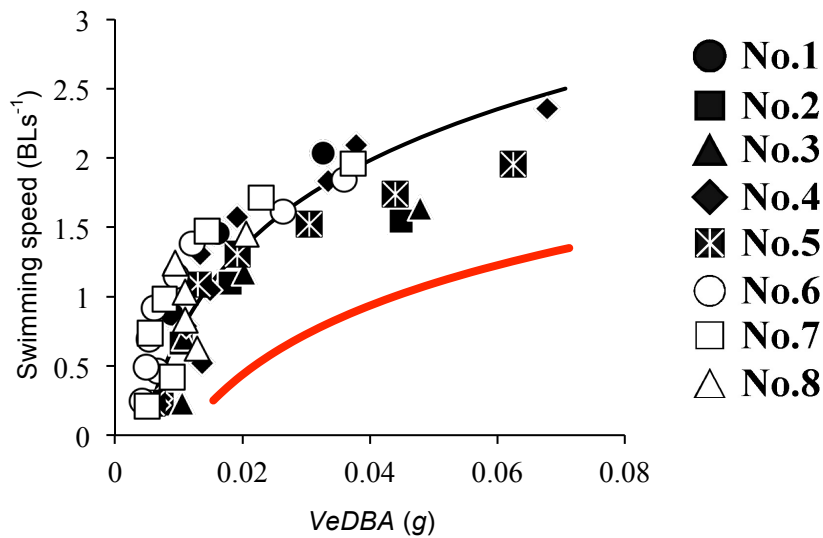


Fig. 3-5 Relationship between swimming speed (U) and vectorial dynamic body acceleration ($VeDBA$). A *black solid curve* indicates the best-fitting regression [$VeDBA = 0.0045\exp(1.0099U)$, $n = 48$] using GLMM model with random effect (fish ID). A *red curve* indicates the regression [$VeDBA = 0.0109\exp(1.3911U)$, $R^2 = 0.870$] of European sea bass *Dicentrarchus labrax* reported by the previous study (Wright *et al.* 2014). Each symbol and colour of plot indicates each fish and water temperature at 20°C (*black*) and 15°C (*white*), respectively

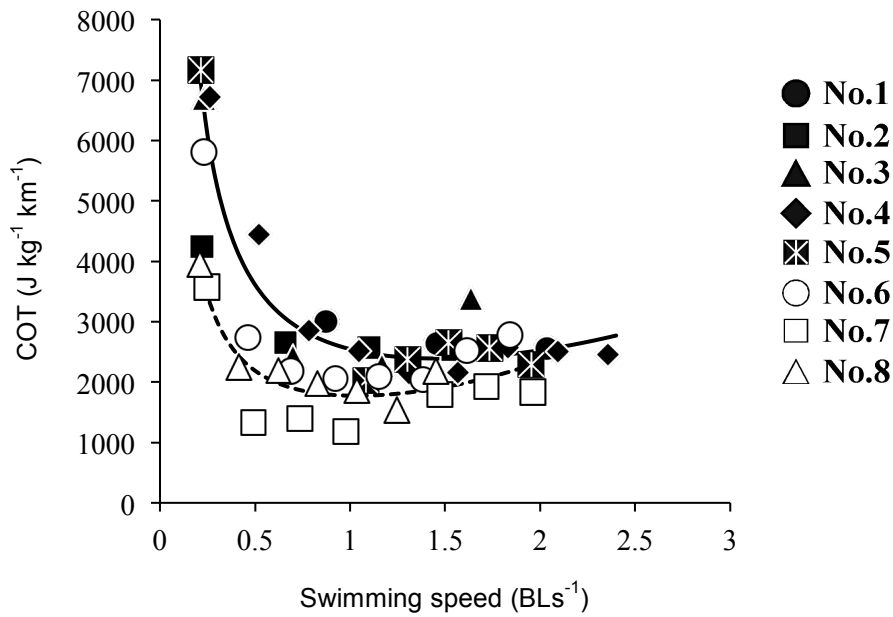


Fig. 3-6 Relationship between cost of transport (COT ; $J\ kg^{-1}\ km^{-1}$) and swimming speed (U). *Solid* (at $20^{\circ}C$) and *dotted curve* (at $15^{\circ}C$) were calculated by equation 3.4. COT was minimized when swimming speed at $1.5\ BL\ s^{-1}$ (COT_{min} : $2390\ J\ kg^{-1}\ km^{-1}$) and at $1.1\ BL\ s^{-1}$ (COT_{min} : $1773\ J\ kg^{-1}\ km^{-1}$) in $20^{\circ}C$ and $15^{\circ}C$ water temperature, respectively. Each symbol and colour of plot indicates each fish and water temperature at $20^{\circ}C$ (*black*) and $15^{\circ}C$ (*white*), respectively

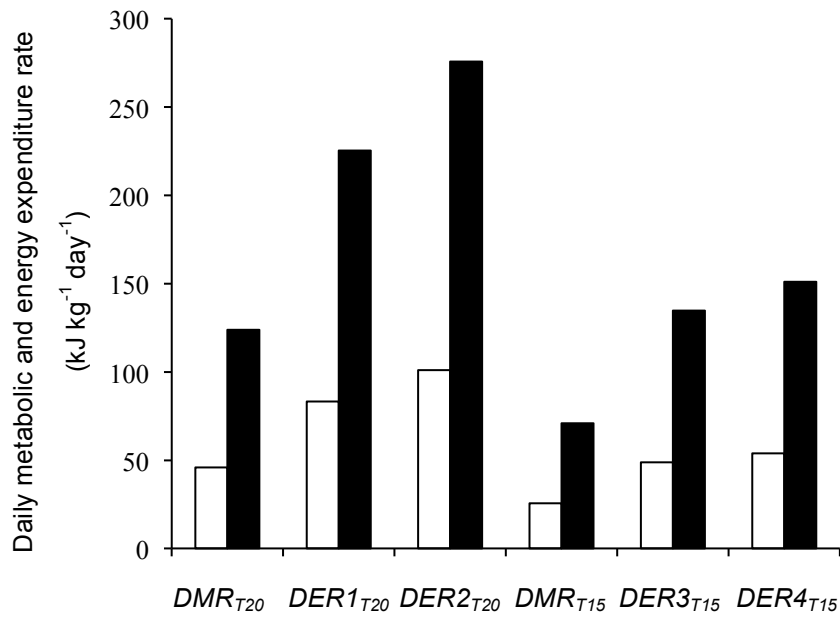


Fig. 3-7 Daily metabolic rate (*DMR*) and daily energy requirement (*DER*) of Japanese sea bass estimated by respirometry measurements. The colors of columns indicate *DMR* and *DER* at standard metabolic rate (*white*) and active metabolic rate (*black*), respectively. *Labels* belong to the *DMR* and *DER*, “*T20*” and “*T15*”, indicate the water temperature at 20°C and 15°C, respectively. *DER1*, *DER2*, *DER3*, and *DER4* were calculated by combining the component ratio of energy budget estimated in Table 3-6, respectively

4章 野生下におけるスズキの行動解析

4.1. 緒言

近年、観察することが困難な水中に生息する動物の行動生態を、動物搭載型記録計を用いて調べた研究が数多く報告されている。その中でも、加速度データを用いて動物の行動を定量的に把握する研究例が数多く報告されている(Tanaka *et al.* 2001; Kawabe *et al.* 2003; Sato *et al.* 2003; Watanabe *et al.* 2006; Whitney *et al.* 2007; Aoki *et al.* 2012). また、動物の運動に伴う体の運動を、加速度時系列データとして測定し、その加速度から算出される動的加速度成分(*DBA*: dynamic body acceleration)と酸素消費速度の関係式を調べて代謝速度を推定する研究も数多く存在する(Halsey *et al.* 2009a, 2009b; Qasem *et al.* 2012; Wright *et al.* 2014). これらの手法を用いて、自然条件下の魚類のエネルギー消費量を推定した研究も小数ながら報告されている(Lowe 2002; Murchie *et al.* 2011). 3章では、左右方向の加速度データから算出した *BBF* は、魚類の推進力を生み出す尾鰭の振動周波数(*TBF*: tail beat frequency)と直線関係にあるために、*DBA* より高い精度で酸素消費速度 $\dot{V}O_2$ を推定することができることが示された(3.5.1 を参照). よって野生下において魚類のエネルギー消費速度を推定する場合は、*BBF* と酸素消費速度の関係式を用いるのが最も望ましい。また、動物搭載型記録計から得られた加速度データから採餌行動を分類することもでき(Suzuki *et al.* 2009), この手法は魚類にも応用することが可能である(Makiguchi *et al.* 2012; Tanoue *et al.* 2012). よって、野生下においてスズキから加速度データを取得することができれば、エネルギー消費量および獲得量を推定することができる。

動物の行動パターンやエネルギー要求量に関する知見は、資源管理や生態系モデリングを行うにあたって、その重要性が増しつつある(Lowe 2002). 特に、沿岸域は外洋域と比較して生産性が高く(Pinet 2006), 人間活動の影響を受けやすいため、沿岸域に生息する上位捕食者の行動生態やエネルギー収支に関する知見の重要性は高い。

そこで、本章では、動物搭載型記録計を野生下のスズキに装着し、得られた加速度データを用いて、野生下においてスズキが1日の内でどのくらい活動し、どのくらいのエネルギーを消費し、どのくらいの餌を必要としているのかを調べた。また、その行動と環境要因との関係についても考察した。

4.2. 材料と方法

4.2.1. 野外放流調査

2011年5月, 6月, 11月, 12月, そして2012年6月, 7月, 10月, 12月に東京湾の千葉県木更津市周辺に広がる盤州干潟において計33個体(平均±SD: 全長 570 ± 84 mm, 体重 1.78 ± 0.85 kg, Table 4-1)を釣獲した。釣獲後, 0.1 - 0.5%の2-フェノキシエタノールにより麻酔を施し, 体長および体重をそれぞれ1 mm および10 gの単位で測定した。麻酔後, 供試魚の第一背鰭基部の2カ所に千枚通しで穴を開け, プラスチックケーブルタイを用いて加速度計, 浮力体, 電波発信器(MM130B, 長さ60 mm, 直径15 mm, 空中重量16 g, Advanced Telemetry Systems 社, USA), 自動切り離し装置を固定したタグを装着した(Fig. 4-1)。自動切り離し装置は, タイマー, 電池, 切り離しケーブルで構成され, 一定時間が経過するとケーブルの一部が切断される構造になっている(Watanabe *et al.* 2006)。装着後, 可能な限りスズキを釣獲場所付近で放流した。予め自動切り離し装置のタイマーで設定した時間(4 - 168 時間)が経過すると, タグが魚体から切り離され, 海面まで浮上する。その後, 電波受信器および八木アンテナを用いて海面に浮上したタグから発信される電波を受信し, 最も強く受信される方位を求めつつ船で現地に向かい, タグを回収した。GPS (GPSmap 62s, GARMIN International Inc., USA)により釣獲場所, 放流地点, 回収地点の位置情報を記録した。その後, PCにGPSデータを移し, ソフトウェア Google Earth (Google Inc., USA)を使用して, 放流地点から回収地点までの直線距離を算出した。

使用した記録計は2軸加速度計(M380L-D2GT), 3軸加速度計(ORI400-D3GT), 及びプロペラ付き加速度計(W190-PD3GT または W380-PD3GT), 塩分計(W380-DTC), そしてビデオロガー(DVL400)である。

4.2.2. 動物搭載型記録計

本研究では, 3種類の大きさの異なる加速度計を使用した(Fig. 4-1): 2軸加速度計(M380L-D2GT, 全長53 mm, 直径15 mm, 空中重量18 g, リトルレオナルド社), 3軸小型加速度計(ORI400-D3GT, 全長45 mm, 直径12 mm, 空中重量9 g, リトルレオナルド社), プロペラ付き3軸加速度計(W190-PD3GT または W380-PD3GT, 全長116 mm,

直径 21 mm, 空中重量 60 g, リトルレオナルド社). それぞれの加速度計は, 2 軸もしくは 3 軸の加速度・水温・深度を, プロペラ付き加速度計はそれに加えて遊泳速度を記録することができる. また, 3 軸小型加速度計を装着した個体には, ビデオロガー (DVL400, 全長 80 mm, 直径 22 mm, 空中重量 40 g, リトルレオナルド社), もしくは塩分計(W380-DTC, 全長 85 mm, 直径 20 mm, 空中重量 45 g, リトルレオナルド社)を同時装着した(Fig. 4-2). それぞれのサンプリング周波数は, 加速度が 16, 20, 32 Hz, 水温・深度・塩分・遊泳速度が 1 Hz, ビデオ動画が 25 ないし 30 Hz であった(Table 4-2).

4.2.3. 解析方法

スズキの行動解析及びエネルギー消費速度と獲得量の推定

スズキの活動度の指標として, 3 章と同様の方法で左右方向の加速度データから *BBF*(Body beat frequency)を算出した. また, 3 章で得られた回帰式(Fig. 3-3c, Table 3-4)を用いて, *BBF* から *TBF* を算出して活動割合を計算した. 3 章の遊泳行動の観察から, スズキが持続的に遊泳を開始した時の *TBF* を基準とし, 野生下において *TBF* が 1.3 Hz 以上の時にスズキが持続遊泳によって活動していると定義した(Table 3-2). 1 秒毎の *TBF* データに基づいてスズキが持続遊泳しているかどうかを判定し, 個体ごとに 1 日当りの活動時間割合を算出した.

採餌イベントの抽出に関しては背腹方向の加速度データを用いた. スズキに比較的近縁な種であるアカメ *Lates japonicus* の採餌行動が 3 Hz 以上の背腹方向の高周波成分を含むことが報告されている(Tanoue *et al.* 2012). 加えて, 飼育時における行動観察から, スズキが生きた餌生物を捕食する際に, 餌に向かって突進し, 素早く口を開閉する吸い込みによって捕食している場面が観察されている. そのため, 野生下においてスズキが行う採餌は, 背腹方向加速度の 3 Hz 以上の急激な変化(バースト行動)として記録されると仮定し, 以下の手法により採餌イベントを抽出した. 加速度計の長軸と水平面がなす角度 θ が変化する際, 長軸方向の加速度センサーには, 重力加速度($= 9.8 \text{ m s}^{-2}$)に $\sin \theta$ を乗じた値が記録される. つまり, 加速度計に記録されている生の加速度データには, 動物の体軸変化に伴う重力加速度成分に相当する静的加速度と, 動物の運動によって生じる動的加速度が含まれている(Sato *et al.* 2003; Watanabe *et al.* 2006). よって, 動的加速

度と静的加速度を分類するために、まず 3 Hz の採餌行動よりも低周波の加速度変動成分を抽出した。その後、この低周波の変動成分を生の加速度データから差し引くことにより、採餌行動に関連する 3 Hz 以上の高周波の変動成分を算出した(Sato *et al.* 2003; Watanabe *et al.* 2006; Aoki *et al.* 2012)。さらに、背腹方向加速度の変動成分のうち、3 Hz 以上の高周波変動の振幅が 1 G (9.8 m s⁻²)以上のものを採餌行動に関連するバーストイベントと見なし、1 秒毎にバーストイベントを抽出して、1 時間当りの合計バーストイベント数を算出した。なお、2 軸加速度計を装着した個体(ID: JSB_02, 06, 07, Table 4-1)は、背腹方向の加速度データが取得できないため、バースト行動の解析からは除外した。

3 章で得られた *BBF* と酸素消費速度($\dot{V}O_2$)の回帰式を用いて(Fig. 3-2c, Table 3-3), 個体ごとに野外におけるエネルギー消費速度を推定した。なお、各個体の平均経験水温が 13°C 以上 18°C 未満の時は 15°C の、18°C 以上 22°C 未満の時は 20°C における *BBF* と $\dot{V}O_2$ の関係式を用いた。左右方向の加速度データから 1 分当りの平均 *BBF* を算出し、1 分ごとに $\dot{V}O_2$ を推定した。酸素熱量計数 14.1 J mg O₂⁻¹ (Videler 1993) を用いて、得られた $\dot{V}O_2$ を 1 日当りのエネルギー消費速度(*DMR*: daily metabolic rate, kJ kg⁻¹ day⁻¹)に変換した。なお、先行研究により、硬骨魚類 69 種では、代謝速度が体重の 0.8 乗に比例すると報告されていることから(Clarke and Johnston 1999), スズキが 1 日当りに消費するエネルギー量(*DEE*: daily energy expenditure, kJ day⁻¹)を推定する際は、以下の式により計算した;

$$DEE = DMR \times \left(\frac{BM_R}{BM_{ST}} \right)^{0.8}, \quad (4.1)$$

この時、 BM_R は野外に放流した各スズキの体重、 BM_{ST} は 3 章の $\dot{V}O_2$ 測定に使用したスズキの平均体重(0.62 kg, Table 3-1)を表す。*BBF* やバーストイベントの行動解析、そしてエネルギー消費速度を推定する際は、ハンドリングによる影響を考慮するために放流後 24 時間以内のデータを取り除いた。なお、これらの解析にはソフトウェア IGOR Pro version. 6.2.2.を使用した。

また、エネルギー獲得量に関しては、2 章の食性分析の結果を元に、出現頻度が高かったカタクチイワシ(全長 79 mm, 湿重量 3.6 g, 熱量 16.9 kJ と想定)をバースト行動により捕食していたと仮定して推定した。

行動と生息環境との関係

スズキの行動に影響を与える環境要因として、季節(「夏季」および「秋-冬季」)、日照(「昼間」および「夜間」)、潮汐(「満潮」、「干潮」、「下げ潮」、「上げ潮」)を想定し、各個体から得られた1時間毎の時系列データに沿った名義変数として定義した。なお、スズキの活動量として、1日当りの活動時間割合、1時間当りの平均 *TBF*、1時間当たりのバースト回数を算出した。また、潮汐パターンは放流期間の違いや季節ごとの日長の違いにより、上記4つの名義変数のデータ長が異なっていた。そのため、バースト回数が潮汐分類のデータ長の比率と相関しているかどうか適合度検定を行って判断した。

季節による影響を調べるために、各個体の放流時期から、6-7月を「夏季」、10-12月を「秋-冬季」に分類した。日周期は、日出以後日没までを「昼間」、日没以後日出までを「夜間」と分類し、1時間毎の時系列データが日出時刻または日没時刻にまたがる場合は、1時間の内に占める時間が長いほうのカテゴリーに分類した。また、潮汐周期では、干潮および満潮時の前後1時間30分の間を、それぞれ「低潮」および「高潮」のカテゴリーに分類し、1時間毎の時系列データが干潮および満潮時刻をまたぐ場合は、日周期と同様に1時間の内で占める時間割合が長いカテゴリーに分類した。「上げ潮」は、干潮から満潮の間を、「下げ潮」は満潮から干潮の間をそれぞれのカテゴリーに分類した。

一般的に日本では、潮位差(潮位の振幅)を月齢の小さい順から、「小潮」、「長潮」、「若潮」、「中潮」、「大潮」の5つの潮名に分類している。この潮位差の大小が1時間当たりのバースト回数に与える影響を調べるために、潮名ごとにバーストイベント数を計数し、潮名を以下の3カテゴリーに再分類した:

「小潮」・・・潮位差の最も小さな小潮のみ

「若-長潮」・・・潮位の変動が比較的緩やかな長潮と若潮を含む

「中-大潮」・・・比較的变化の大きな中潮と大潮を含む

これら3つの潮名において1時間当たりのバースト頻度を比較し、潮位差の大小がバースト行動の発生頻度に与える影響を調べた。

河川域の利用状況

塩分計(W380-DTC)を取り付けたスズキから電気伝導度データを取得した。測定した電気伝導度は、専用のソフトウェア(Salinity Logger Tools, リトルレオナルド社)を使って、1978年の実用塩分単位から経験塩分データに変換された(Lewis and Perkin 1981)。経験塩分が体液と等張である12未満を下回った場合は、スズキが河口域へ進入したと判断した。また、解析には放流後24時間のデータは除外した。

なお、個体ごとに算出した統計量(活動時間割合、1日当たりの直線移動距離、1日当たりのエネルギー消費速度、1日当たりのエネルギー消費量、1時間当たりまたは1日当たりのバースト頻度)は平均±SDで、それ以外の記録計から得られた時系列データ(経験水温、滞在深度、経験塩分、遊泳速度、1分当たりのTBF)は平均±SEM(standard error of mean)で表記する。

4.3. 結果

4.3.1. 行動解析

放流した33個体内、回収できなかった5個体を除く、計28個体から記録計を回収した(Table 4-1, Fig. 4-3 および 4-4)。この内、切り離し予定日に記録計を回収し、かつ放流期間が1日以上個体は17個体であり、平均放流期間は 2.4 ± 0.8 日(最大3.9日)、放流地点から回収地点までの平均距離は、 1.9 ± 2.2 km(最大7.2 km)、1日当たりの平均直線移動距離は 1.2 ± 1.8 km day⁻¹であった(Table 4-3)。釣獲場所以外の場所へ移送して放流した9個体内、5個体は釣獲場所付近に移動する傾向が見られた。移送した個体内、放流期間が1日以上かつ、当日に記録計を回収した個体(n=3)の平均放流期間は 2.7 ± 1.6 日(最大4.1日)、平均直線距離は、 5.6 ± 3.3 km(最大9.3 km)、1日当たりの平均直線移動距離は 2.5 ± 1.6 km day⁻¹と、1日当たりの平均直線移動距離が長い傾向が見られたが、両者の間に有意な差は見られなかった(Mann-Whitney test, $U = 10$, $p = 0.1102$)。なお、最も遠くで回収された個体(JSB_24)のタグは、切り離し予定日から14日後に、放流場所から35.2 km離れた東京湾の奥部にある三番瀬で回収された(Fig. 4-4)、放流期間が1日以上で、釣獲場所で放流し、切り離し当日にタグが回収された個体(n = 17)の内、12個体の放流場所から回収場所までの移動距離は1 km以内であり、回収地点のほ

とんどが水深 10 m 以浅の沿岸域であった。

行動解析では、放流後の影響を排除するために放流時間が 24 時間より短い個体のデータを除いた。また、放流時間が 24 時間より長い個体では、放流後 24 時間以内のデータを除外した。その結果、21 個体から 716 時間の加速度データを取得した(Fig. 4-5a)。放流したスズキは、調査を行った 6–12 月の間に 12.0–29.2°C の幅広い水温を経験していたが、大半の時間(62.7%)を 18–21°C の水温帯に滞在していた(Fig. 4-6)。全期間の平均経験水温(平均±SEM)は 19.6 ± 2.7°C、「夏季」が 21.5 ± 2.4°C、「秋-冬季」が 18.5 ± 2.3°C であり(Table 4-4)、季節の間に有意な差が見られた(Mann-Whitney test, $U = 68326$, $p < 0.00001$)。平均経験深度は、全期間を通して、3.8 ± 2.5 m であり、ほとんどの時間(76.6%)を 5 m 以浅で過ごしていた(Fig. 4-7)。季節ごとの平均深度は、「夏季」が 3.8 ± 1.9 m(最大 20.2 m)、「秋-冬季」が 3.8 ± 2.9(最大 29.5 m)であり、季節の間に有意な差は見られなかった(Mann-Whitney test, $U = 99559$, $p = 0.0512$)。個体毎の最大深度は 2.7–29.5 m とばらついたが、20 m 以深を経験していた個体は 21 個体中 3 個体であった。1 時間当りの平均 TBF は、全期間で 0.93 ± 0.18 Hz、「夏季」が 1.01 ± 0.20 Hz、「秋-冬季」が 0.90 ± 0.15 Hz と「夏季」に高い傾向が見られ(Fig. 4-8)、季節別の平均 TBF には有意な差が見られた(Mann-Whitney test, $U = 78815$, $p < 0.000001$)。なお、時刻別の平均 TBF を比較すると、特に顕著な傾向は見られず(Fig. 4-9)、「夏季」および「秋-冬季」のどちらにおいても有意な差は見られなかった(Kruskal-Wallis test, $df = 23$, 「夏季」: $X^2 = 8.5304$, $p = 0.9973$, 「秋-冬季」: $X^2 = 11.1531$, $p = 0.9816$)。

スズキの 1 秒毎の TBF に基づいて算出した活動時間割合は、全体では 9.0 ± 12.9% と、放流期間中の 9 割以上が不活発状態であった。「昼間」および「夜間」における活動時間割合は、それぞれ 10.3 ± 14.1% および 8.2 ± 13.0% と、「昼間」のほうが高くなったが、両者の時間割合には有意な差は見られなかった(Wilcoxon test, $W = 239$, $p = 0.6505$, Fig. 4-10a)。また、季節別で比較すると、「夏季」が 16.2 ± 18.1%、「秋-冬季」が 4.6 ± 5.6% と「夏季」の活動時間割合が高くなったが(Fig. 4-10b)、両者の間に有意な差はなかった(Mann-Whitney test, $U = 33.5$, $p = 0.1921$)。

プロペラを備えた 3 軸加速度計(W190-もしくは W380L-PD3GT)を装着した計 4 個体から 153 時間の遊泳速度データを取得した(Fig. 4-5b)。放流期間中の平均遊泳速度は、

$0.16 \pm 0.01 \text{ BL s}^{-1}$ (平均 \pm SEM), 平均最大遊泳速度は, $1.62 \pm 0.15 \text{ BL s}^{-1}$ ($1.04 - 2.21 \text{ BL s}^{-1}$)であった(Table 4-5). 3章の遊泳行動の観察結果(Table 3-2)から, 0.5 BL s^{-1} 以上の時を活動状態と仮定すると, 放流期間中の活動時間割合は $0.4 - 2.5\%$ となり(Fig. 4-11a), *TBF*によって算出した活動時間割合($0.4 - 1.8\%$)と同様に低い値を示したが, 完全には一致しなかった(Fig. 4-11b).

また, 塩分記録計を取り付けた 9 個体から合計 460 時間の経験塩分データを取得した(Table 4-6). 平均経験塩分は 30.8 ± 2.8 (平均 \pm SEM)であり, 9 個体中 7 個体では, 放流中に経験した塩分の最低値の範囲は $17.3 - 32.3$ であった. 放流期間中に経験塩分が 12 を下回った個体は 2 個体のみであり, その最低値はそれぞれ 11.0 と 5.9 であった(Fig. 4-12).

ビデオロガーは計 8 個体に装着し, 7 個体から記録計を回収した. なお, 1 個体は記録計の不具合のため, 動画データが記録されておらず, 6 個体から合計 16.5 時間の動画データを取得した. 記録された映像データ長は, 最短で 30 分, 最長 85 分であった. 動画データには, ドチザメ *Triakis scyllium*, メジナ *Girella punctata*, クロダイ *Acanthopagrus schlegelii*, ボラ *Mugil cephalus cephalus*, ベラ科魚類, 他個体のスズキなど多くの遊泳性魚類が写っていた(Fig. 4-13). 特にメジナ, クロダイ, ボラ, そしてスズキ他個体などが頻繁に撮影され(Fig. 4-13d 及び 4-13e), 火力発電所の熱水排出口周辺ではメジナの群と共に群遊していた. 夏季にビデオロガーを装着した個体(JSB_21)は, ビデオロガーの撮影中, 橋脚の下に待機し, ほとんど動いていなかった(Fig. 4-13b). また, 頻繁に海底付近の映像が画面に写り込んでいる個体もいた(Fig. 4-13a, 4-13c 及び 4-13h). 大型の魚類は多数撮影されたが, スズキの餌となるような餌生物は写っておらず, 採餌に関連する行動も撮影されなかった.

4.3.2. バースト行動

採餌行動の解析に用いた計 20 個体の内, 計 13 個体から合計 168 回のバーストイベントが検出された(Fig. 4-14). バーストイベント数は, 個体ごとに変動が大きく, 放流期間中に全く見られない個体もいた(Fig. 4-5b). バーストイベントが観察されなかった個体を除いた 1 日当たりのバーストイベント数(平均 \pm SD)は, 全期間で 9.3 ± 12.5 回/日, 「夏季」で 5.9 ± 6.5 回/日, 「秋-冬季」で 10.8 ± 14.6 回/日であった(Table 4-4, Fig. 4-15). ま

た、バースト行動には水柱の中層で見られるものや、浮上した直後の水面付近で見られるものもあった(Fig. 4-14). 1日当たりのバーストイベント数は、「夏季」より「秋-冬季」のほうが高くなったが、両者の間に有意な差は見られなかった (Fig. 4-15, Mann-Whitney test, $W = 52.5$, $p = 0.5986$). また、「昼間」および「夜間」における潮汐パターン別のバーストイベント回数を比較した. なお、「夏季」のバーストイベント回数が少なく、日周期および潮汐によって分類すると、期待値が5を下回るカテゴリーの割合が全体の20%以上であったため、適合度検定は行わなかった(コクランの規則, Cochran 1954). 一方、全期間および「秋-冬季」におけるバーストイベント回数は、適合度検定の結果、データ長から推定された期待値とは有意に異なっていた (Fig. 4-16, goodness-of-fit test, $df = 3$, 「全期間」: 「昼間」, $X^2 = 13.18$, $p < 0.005$, 「夜間」, $X^2 = 52.05$, $p < 0.001$; 「秋-冬季」: 「昼間」, $X^2 = 14.72$, $p < 0.005$, 「夜間」, $X^2 = 38.14$, $p < 0.0001$). なお、全期間および「秋-冬季」におけるバーストイベント回数は、「昼間」の「高潮」と「下げ潮」に、そして「夜間」では「下げ潮」時に集中する傾向が見られた. また、時刻別に1時間当たりの平均バースト回数を見てみたが(Fig. 4-17), 「夏季」および「秋-冬季」のどちらにおいても有意な差は見られなかった(Kruskal-Wallis test, $df = 23$, 「夏季」: $X^2 = 16.1813$, $p = 0.8474$, 「秋-冬季」: $X^2 = 25.6777$, $p = 0.3163$).

また、1日毎の潮汐の変動幅を表す潮名別における1日当たりのバーストイベント数を比較した結果、これらの中に有意な差は見られなかった(Fig. 4-18, Kruskal-Wallis test, $X^2 = 0.8164$, $df = 2$, $p = 0.6648$).

4.3.3. エネルギー消費速度と獲得量

全期間における個体ごとの平均エネルギー消費速度は、 $43.5 \pm 12.8 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$ であり、「夏季」では $50.1 \pm 7.9 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$ 、「秋-冬季」では $39.9 \pm 13.7 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$ であったが、両季節の間に有意な差は見られなかった(Fig. 4-15a, Mann-Whitney test, $U = 27.5$, $p = 0.1647$). また、1日当たりの潮汐振幅の大小を表す潮名間のエネルギー消費速度においても、有意な差は見られなかった(Fig. 4-19b, Kruskal Wallis-test, $X^2 = 3.2149$, $p = 0.2004$). 式(4.1)から算出した野生下におけるスズキのエネルギー消費量は、1日当たり $95.9 \pm 39.2 \text{ kJ day}^{-1}$ となり、「夏季」では $84.1 \pm 26.8 \text{ kJ day}^{-1}$ 、「秋-冬季」は $102.3 \pm 44.1 \text{ kJ day}^{-1}$ とな

った(Fig. 4-20a).

2章の食性分析の結果を元に、野生下におけるスズキが出現頻度の多かったカタクチイワシ(全長 79 mm, 湿重量 3.6 g, 熱量 16.9 kJ と想定)をバースト行動により捕食していたと仮定すると, バースト行動が観察された個体(n = 13)では, 全期間の平均は $155.6 \pm 209.5 \text{ kJ day}^{-1}$, 「夏季」は $99.4 \pm 105.1 \text{ kJ day}^{-1}$, 「秋-冬季」は $180.6 \pm 243.8 \text{ kJ day}^{-1}$ のエネルギーを獲得していたと推定された.

4.4. 考察

4.4.1. 行動解析

切り離し予定日にタグを回収した個体(n = 17)の放流地点から回収地点までの平均直線距離は, $1.9 \pm 2.2 \text{ km}$ と比較的短く, その内 12 個体の移動距離は 1 km 未満であった. また, *TBF* から算出された活動時間割合を見ても, スズキは 1 日のほとんどの時間において活動状態ではなかった(Fig. 4-10, Fig. 4-11). このことから, 1-4 日間程度の短期間ではスズキはあまり移動しないと考えられる. また, 約 8 割の時間を 5 m 以浅で過ごし(Fig. 4-7), 放流および回収地点のほとんどが沿岸域に集中していたことから(Fig. 4-3 及び 4-4), スズキの主な生息域は沿岸域の浅海域であると考えられる.

東京湾に生息するスズキは, 湾口から湾奥を季節的に回遊するとされており, 特に 10 月下旬から 2 月上旬にかけての秋季から冬季において富津岬沖で産卵すると言われている(加藤・池上 2004; 水産庁 2006). 冬季に富津岬より南の湾口部で産卵した個体群は, その後, 富津岬より南部に留まる個体群と北上する個体群に分かれると報告されている(加藤・池上 2004). また, 大阪湾において超音波発信器でスズキの移動を追跡した研究では, 1 週間以内に受信範囲内(数百 m)から離れていった「回遊型」とその場に長期間残り続けた「居着型」の 2 パターンが記録されている(平岡ら 2003). 本研究では, 記録計を回収した個体の最長放流期間が 4 日であったが, 7 日以上長期放流では記録計を回収することが出来なかった(Table 4-1). また一方で, 放流後 5 ヶ月が経過しても, 放流位置からほとんど離れていない場所で再捕獲された個体もいた(JSB_18, Fig. 4-3). このことから, 東京湾に生息するスズキにも, 東京湾内を長距離移動する「回遊型」とその生息場所に留まる「居着型」がいる可能性が考えられる.

4.4.2. エネルギー消費量と獲得量

3章の BBF と $\dot{V}O_2$ の回帰式を使って野生下におけるスズキの「夏季」および「秋-冬季」のエネルギー消費速度を推定した(Fig. 4-19). 野生下のスズキの1日当たりのエネルギー消費速度は、全期間(平均水温 \pm SD: $19.6 \pm 2.7^\circ\text{C}$)で $43.5 \pm 12.8 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$ であった. また、1日当たりの活動時間割合でも、9割以上が不活発な状態であった(Fig. 4-10). このことから野生下のスズキはあまり動き回らないと考えられる. なお、プロペラ付き加速度計を装着した個体では、遊泳速度と TBF により算出された活動時間割合は、完全には一致しなかった(Fig. 4-11). 遊泳速度より TBF の活動時間割合が低かった JSB_032 に関しては、海底に定位した状態で尾鰭をあまり振っていない時に、潮流によりプロペラが回転して差が生じたと考えられる.

スズキは1日の大半が不活発な状態であったことから、1日の内で活発に遊泳している時間が少なく、エネルギー消費速度の大半は標準代謝速度 SMR に由来していると考えられる. 野生下における他種の代謝速度と比較すると、ハワイのカネオヘ湾では、 $0.8 \pm 0.1 \text{ BL s}^{-1}$ で遊泳するアカシュモクザメ幼魚(TL $570 \pm 40 \text{ mm}$)のエネルギー消費速度は、水温 $22 - 28^\circ\text{C}$ の範囲内で $96 \pm 8 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$ と報告されている(Lowe 2002). 上記のアカシュモクザメは、主にスズキより高い水温($27 - 28^\circ\text{C}$)に生息していたが、ある個体は水温 22°C においてエネルギー消費速度が $80 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$ 以上であり(Lowe 2002), 水温 21°C における SMR は $54.5 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$ と報告されている(Lowe 2001). 本研究におけるスズキの平均遊泳速度は $0.16 \pm 0.01 \text{ BL s}^{-1}$ と、アカシュモクザメと比較してかなり遅かった. そのため、両者のエネルギー消費速度の差は、水温による SMR の違いではなく、主に運動による代謝速度の違いに起因していると考えられる. また、バハマのエルーセラ島沿岸域に生息するソトイワシ属魚類 *Albula vulpes* (TL $406 \pm 42 \text{ mm}$)の SMR は $45.1 \pm 15.9 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$, 運動後の最大代謝速度 MMR_R (maximum metabolic rate)は $98.2 \pm 15.3 \text{ kJ kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$ であった(Murchie *et al.* 2011). ソトイワシ属魚類は、両側回遊を行う沿岸性の底生魚であり、スズキと似たような環境に生息している. また、 SMR もスズキとほぼ同じ値を示していた. 上記の先行研究では、 SMR と MMR_R しか報告されておらず、野生下における1日当たりの代謝速度 FMR (field metabolic rate)が明確に報告されて

いない。しかし、放流期間中において遊泳行動が占める時間割合は 51.7%(Murchie *et al.* 2011)、また、準閉鎖型の水槽環境においても活発な行動(swim+coast)の時間割合が全体の 43%を占めていた(Brownscombe *et al.* 2014)。これらの活発な行動が占める時間割合がスズキより多いため、ソトイワシ属魚類の *FMR* も活動割合に比例してスズキより大きくなることが予想される。ソトイワシ属魚類は、主に底生性の多毛類、甲殻類などを捕食している(www.fishbase.org)。採餌行動に関連すると考えられる吻端を砂泥に差し込む行動の時間割合が 16.9%と高いことから、行動によって消費したエネルギーを補填するために、スズキより多くの時間を索餌行動にを配分しており、一方、スズキは探索コストをできるだけ削減する戦略を選択していると考えられる。

式(4.1)から推定したスズキの 1 日当たりのエネルギー消費量(*DEE*: daily energy expenditure)は、全期間では $95.9 \pm 39.2 \text{ kJ day}^{-1}$ 、「夏季」では $83.2 \pm 29.2 \text{ kJ day}^{-1}$ 、「秋-冬季」は $102.3 \pm 29.2 \text{ kJ day}^{-1}$ と算出された。しかし、この値には成長量が考慮されていない。そこで、先行研究で報告されている体サイズと成長量の関係から成長に必要なエネルギー量を推定した(畑中・関野 1962b, 1962c)。先行研究によって、松島湾に生息するスズキの各年齢時の平均標準体長と年齢の関係が報告されている(畑中・関野 1962b)。なお、この先行研究では、6 歳魚までの体長の増加分しか報告されていなかったため、年齢と標準体長の関係から成長率を算出して 7 歳魚以上の時の標準体長を外挿した(Fig. 4-21)。しかし、先行研究では、各年齢時の平均体重は報告されていないため、本研究で捕獲した東京湾のスズキの標準体長と体重の関係式を用いて (Fig. 4-22)、年齢毎の平均体重を推定した (Table 4-7)。その後、翌年の体重と各年齢の体重の差から 1 年の体重増加量を算出した。その後、カタクチイワシを餌とした時のスズキの生産効率の値 (10.1%)を利用し(畑中・関野 1962c)、翌年の体重に達するまでに必要な 1 日当たりのエネルギー量、つまり成長量を算出した。その結果、体重とカタクチイワシを給餌した時の成長量の関係式を得た(Fig. 4-23)。得られた関係式を用いて、放流したスズキの体重から 1 日当たりの成長量を推定した結果、成長量を加えた時のエネルギー消費量(*TDEE*: total daily energy expenditure)は、全期間では $104.5 \pm 39.9 \text{ kJ day}^{-1}$ 、「夏季」では $90.4 \pm 29.6 \text{ kJ day}^{-1}$ 、「秋-冬季」は $111.5 \pm 29.6 \text{ kJ day}^{-1}$ と算出された(Fig. 4-20)。なお、繁殖期には生殖腺を成熟させるためのコストが必要にある。本章で使用したスズキは全て生物学的

最小径よりも大型であったことから、全て繁殖に参加できる成熟段階であったと考えられる。東京湾におけるスズキの繁殖時期は主に 11 - 2 月であると言われており、放流した個体の一部も繁殖のためのエネルギーを必要としていた可能性があるが、本章で使用した個体のほとんどを 6 - 10 月に放流した。また、先行研究では、繁殖のために生殖腺を急速に発達させるのは 11 月以降であると報告されている(林 1971; Hayashi 1972)。加えて、オオクチバスやペルカ科魚類(perch)では体組織のエネルギーを性成熟の成長量に振り分けることが知られている(Tytler and Calow 1985)。以上のことから、本章で放流したスズキは、まだ本格的な繁殖準備に入っておらず、体組織の成長量を性成熟のコストに振り分けていると仮定して、体重増加による成長量のみを考慮してエネルギー消費量を推定した。本章で推定されたエネルギー収支の内訳を見ると、水温 15 - 20°C に生息するスズキでは、標準代謝速度 R_S が全体の 40%、運動コスト R_A は 8%、成長量 P は 7% の割合であった(Fig. 4-24)。なお、排泄量 E と消化に関する代謝速度 R_F は先行研究の割合からそれぞれ 30% 及び 15% と仮定した(Beamish 1974; Tytler and Calow 1985)。スズキと同じ sub-carangiform 体型のブラントラウト *Salmo trutta* のエネルギー収支と比較すると、水温 15°C で馴致した飼育下のブラントラウトでは、 E が 31%、 R_F と R_A の合計が 34%、 R_S が 15%、 P は 20% の割合であった(Elliott 1976)。なお、スズキの適水温は 20°C 付近であり(Fig. 4-4)、ブラントラウトの好適水温は 12.8°C であると報告されている(Elliott 1976)。スズキはブラントラウトと比べて標準代謝速度の割合が大きい傾向が見られた。また、仮にブラントラウトの R_F を 15% と仮定すると、運動コスト R_A の割合は 19% となった。ブラントラウトは成長のために降海回遊を行う個体もあり、スズキより遊泳能力が高いと考えられる。また、一般的にサケ科魚類は、筋肉中の遅筋の含有量が多く、高い持続遊泳能力を保持している。一方、スズキの筋肉のほとんどが速筋であり、持続遊泳に適していない。そのため、スズキはあまり移動にコストをかけていないと考えられる。以上のことから、スズキの成魚は、より多くの餌を捕食するために活発に遊泳するのではなく、移動および索餌コストに節約し、1 日の大半を不活発な状態で過ごして餌生物を待ち伏せすることにより、エネルギーの消費量を抑える戦略を選択していると考えられる。なお、ブラントラウトの成長量 P が大きいのは、先行研究のブラントラウトの体サイズが小さく成長途上であるからと考えられる。

バースト行動が観察された個体($n = 13$)では、全期間の平均は $155.6 \pm 209.5 \text{ kJ day}^{-1}$ 、
「夏季」は $99.4 \pm 105.1 \text{ kJ day}^{-1}$ 、「秋-冬季」は $180.6 \pm 243.8 \text{ kJ day}^{-1}$ のエネルギーを獲得していたと推定された。この内、消化に利用される SDA(specific dynamic action)が 15%、糞として利用されない排泄物が 30%とすると(Mori *et al.* 2015)、利用できるエネルギー(EI: energy intake)は、全期間では $85.6 \pm 115.2 \text{ kJ day}^{-1}$ 、「夏季」では $54.6 \pm 57.8 \text{ kJ day}^{-1}$ 、「秋-冬季」は $99.3 \pm 134.1 \text{ kJ day}^{-1}$ と算出された(Fig. 4-20)。

個体による変動が大きいものの、平均エネルギー消費量 $95.9 - 104.5 \text{ kJ day}^{-1}$ を補填するためには、1 日当たり 10.3 - 11.4 回の採餌イベントが必要であり、バースト行動が見られた個体の 1 日当たりの平均バースト回数 9.3 回を上回っていた。なお、成長量を考慮したエネルギー消費量と餌生物から利用できるエネルギー獲得量の間には、有意な差は見られなかった(Wilcoxon signed-rank test, $W = 62$, $p = 0.0756$)。このことから野生下におけるスズキは消費量分を賄える程度のエネルギーは獲得していると推察される。

本章では 1 回のバースト行動により 1 尾の全長約 8 cm のカタクチイワシを捕食していたと仮定した。しかし、水槽での行動観察では、バースト行動が見られても採餌に失敗する場面が確認されている。そのため、エネルギー獲得量を過大評価している可能性がある。一方で、エネルギー消費量がエネルギー獲得量を上回った要因として、主要な餌生物と仮定したカタクチイワシのサイズが過小評価であった可能性がある。本研究では、獲得量を推定するために、東京湾の館山湾で捕獲したカタクチイワシのエネルギー価とスズキの胃内容物から出現した未消化状態のカタクチイワシの湿重量の関係式を用いた。そのため、消化による体重減少によりカタクチイワシの体重を過小評価している可能性が挙げられる。また、2 章で算出した体重に対する胃内容物重量(SCI: stomach contents index)の値は 3.8%であった。一方、先行研究では、スズキの胃内容物から体重の 9%および 19%に達する大型のマイワシやコノシロが出現したと報告されており(宮原ら 1995)、2 章での食性解析に偏りがあった可能性もある。

または、記録計を装着したことによりバーストイベント頻度が減少した可能性も考えられる。本研究では、記録計装着の影響を考慮するために、放流後 24 時間までのデータを解析から除外したが、記録計を搭載したタグにより前面投影面積が増加し、遊泳時の抵抗が増大していると考えられる。その結果、スズキが餌生物に接近してバースト行

動を起こす前に餌生物に逃げられた可能性が考えられる。このように、記録計装着によるストレスが行動に影響を与えていた可能性も否定できないが、放流 24 時間以内にバースト行動を行う個体も複数個体見られた。また、記録計を装着したスズキがその日の内に釣り上げられたという報告例もある(田上私信)。以上のことから、少なくとも本章で放流したスズキも餌生物を捕らないほどストレスを受けてはいなかったと考えられる。本研究では、加速度計だけでなく、塩分計やビデオロガーを同時装着した個体が多かった。この結果、スズキに装着するタグが大きくなり、結果として、タグの前面投影面積も大きくなり、エネルギー消費速度が増加していた可能性もある。以上のことから、本章の結果は、全体的にはエネルギー獲得量を過小評価し、エネルギー消費量が過大評価していたと考えられる。よって、今後は行動への影響を少なくするために、より小型の加速度計のみを装着する必要があると考えられる。

4.4.3. 他の生物との関係

ビデオロガーで撮影された映像には、色々な生物が映り込んでおり、特にクロダイ、ボラ、メジナがよく出現した(Fig. 4-13)。クロダイはスズキと同じくらいの体サイズであり、河口などの汽水域にも侵入する周縁性淡水魚であり、スズキとよく似た生態を有している。餌生物は主に、魚類、多毛類、二枚貝類、甲殻類などである(Nip *et al.* 2003)。ボラも淡水や汽水域に侵入することが可能であり、底生生物や付着藻類を採餌している。また、メジナは淡水域には侵入できず、岩礁などで多毛類、甲殻類、海藻類を捕食する(水産庁 2006)。本研究における胃内容物調査の結果(2 章)、スズキは魚類、頭足類、多毛類、甲殻類を利用し、特にカタクチイワシやサッパなどの多獲性浮魚類を好んで捕食していることが分かった。メジナは雑食性と草食性の中間の食性を有している(Yagishita and Nakabo 2003)。また、クロダイは成長と共に底生性の餌を利用するようになり、餌の多様性が増加するのに対して、スズキは魚食性が強くなり、餌の多様性は低下すると報告されている(Nip *et al.* 2003)。以上のことから、生息環境が重複するこれらの魚種は、餌生物を食い分けることにより、競合を回避している可能性が考えられる。しかし、生息環境や餌生物がある程度重複していることから、仮にスズキの個体群が減少した場合、生息環境が重複している種がスズキの保有している生態学的な地位を埋め

る可能性は否定できない。よって、仮にスズキの個体数が減少しても、その他の魚種がスズキの生態学的地位を担保することにより、東京湾全体の生物多様性はあまり減少しない可能性が考えられる。

4.4.4. 生息環境との関係

スズキの平均滞在深度は 3.8 m とかなり浅く、全期間中 5 m 以浅に滞在している時間割合も 76.6%であった(Fig. 4-7)。また、ビデオロガーを装着した個体では、海底が写り込んでいる個体も多くいた(Fig. 4-13)。このことから、スズキは沿岸の浅海域に滞在している時間が長いと考えられる。また、滞在水温のピークが 20°C 付近に集中していたことから(Fig. 4-6)、この水温帯がスズキにとって適水温帯である可能性が考えられる。しかし、調査海域周辺には複数の火力発電所があり、2012 年 10 月下旬に捕獲した一部の個体(JSB.22, 27, 28, 30)の放流及び回収地点は火力発電所の温排水口近くであった(Fig. 4-26)。なお、24 時間以内のデータを除いた時の平均経験水温は $20.7 \pm 0.5^\circ\text{C}$ であった($n = 3$)。温排水による影響を調べるために、前年の同じ時期(2011 年 11 月上旬)に温排水口から離れていた場所で放流した個体(JSB.08, 09, 10, 11, 12, 13)と比較したところ、その平均経験水温は $19.3 \pm 0.7^\circ\text{C}$ ($n = 6$)と温排水口付近で放流した個体より低い傾向が見られた(Wilcoxon test, $W = 23136.5$, $p < 0.0000001$)。同じ時期に第三管区海上保安部の測量船「はましお」による水質調査でも、温排水口に近い場所(St.12)の水温のほうが高かった(Fig. 4-26)。以上のことから、本章で得られた経験水温に温排水の影響があったと考えられる。しかし、温排水口以外に生息している個体の経験水温が 19 – 20°C であったことから、本章で得られた結果もスズキの自然な状態での水温環境を反映していると考えられる。

本研究においてスズキを放流した地点のほとんどが 10 m 以浅であったが(Fig. 4-3 および 4-4)、最大経験深度が 29 m を超える個体(JSB_12)もいた。この個体の記録計は、切り離し予定日に記録計を回収することができず、その 2 日後に放流地点から 17.7 km 離れた場所で記録計が回収された(Fig. 4-3)。東京湾の中心部の水深が 30 m 以上になることから、この個体は東京湾を西に横断し、神奈川方面まで泳いで移動していたと考えられる。また、個体 JSB_12 を放流したのが 11 月であったことから(Table 4-1)、産卵回

遊のために湾口を目指して南下していた可能性も考えられる。

行動解析の結果、全期間と「秋-冬季」においては、スズキのバースト行動と日周または潮汐周期との間に相関関係が見られた(Fig. 4-16)。「昼間」では「高潮」と「下げ潮」に、「夜間」では「下げ潮」にバースト回数が増加する傾向が見られた。先行研究において、魚類の活動度と日周期や潮汐との間に相関関係があることが報告されている。河口域に生息するキチヌ *Acanthopagrus australis* は底生性捕食者であることが知られており、日中の高潮時に沿岸の浅海域で活動度が高くなることから、この時に彼らの餌生物である多毛類、二枚貝、腹足類を狙って採餌している可能性があることが報告されている(Taylor *et al.* 2013)。また、表層を泳ぐ魚類では、太陽の光がある日中の方が餌生物をよく視認することができるため、採餌効率が良いと考えられている(Brenner and Krumme 2007)。2章の食性解析により、スズキの胃内から多毛類が出現していたことから、日中の高潮から下げ潮時に採餌頻度が高くなる理由として、キチヌと同様に底生性の餌生物を捕食している可能性が考えられる。また、下げ潮時にバースト頻度が高くなる理由としては、高潮時に沿岸に生息する葦原や構造物に逃避していた餌生物が水面の低下により、避難場所を追い立てられてきた結果、スズキが餌生物を追い込み易くなるという利点が考えられる。東京湾は工場地帯が多く、夜間でも沿岸域に光源が数多く存在している。スズキの主要な餌である浮魚類であるカタクチイワシやサッパには、正の走光性があると言われている(井上 1972)。また、スズキの背面が黒いことから、スズキが餌生物の下方から接近する時保護色となると思われ、光源の多い東京湾においては、夜間でも餌を視認しやすく、下方から餌生物に接近しやすくなると考えられる。放流した個体においても、夜間に下方から浮上して海面近くでバースト行動を示す個体が確認されている(Fig. 4-14b)。なお、先行研究では、「日の出」および「日の入り」前後にスズキの活性が上がると報告されているが(水産庁 2006)、本研究では時刻別の平均 *TBF* およびバースト回数に有意な差は見られなかった(Fig. 4-9 および 4-17)。しかし、「日の出」直後の平均 *TBF* およびバースト回数がわずかに上昇していたことから、「日の出」前後に採餌行動を行う個体がいる可能性は捨てきれない。また、「潮汐名」別のバースト頻度においても有意な差が見られなかったことから(Fig. 4-16)、潮汐による潮位変化の大きさがバースト行動に有意な影響を与えているとは言えなかった。

「夏季」および「秋-冬季」の間では、経験水温および平均 *TBF* において有意な差が見られた。先行研究においても、水温の上昇によって代謝速度や筋肉の収縮速度が速くなることから、遊泳能力が向上すると報告されている(Carey and Teal 1966)。よって、「夏季」の *TBF* が高い理由は経験水温の差によるものであると考えられる。一方、季節別のエネルギー消費速度には有意な差が出なかった。これは、1日当たりの活動時間割合に有意な差がなく、また、スズキの1日の内、9割以上が非遊泳状態であったことが要因であると考えられる。

本章の成果により、東京湾に生息する野生下のスズキのエネルギー収支に関する知見を得ることができた。また、それによりこれまでよく分からなかったスズキの採餌戦略や物理環境との関係などの新たな生態を明らかにした。これらの知見は、従来の手法では把握することが困難であり、動物搭載型の記録計を用いて初めて野生下における動物の詳細な行動を定量的に把握することが可能となった。現在の記録計の大きさが制限となり、野生下の魚類に装着するのは最低でも 40–50 cm 以上の比較的大型の魚類に限定されている。しかし、今後、記録計がより小型化されれば、様々な生態系内に生息する多様な魚類の行動生態や相互関係を把握できることが期待される。

Table 4-1 Details of individuals released in Tokyo Bay

Fish ID	Release date	Total length (mm)	Body mass (kg)	Sensor type	Timer duration (hr.)
JSB_01*	2011.6.8	490	1.20	3A	6 (6)
JSB_02*	2011.6.8	610	2.40	2A	6 (4)
JSB_03*	2011.6.15	508	1.28	3A	24 (23)
JSB_04*	2011.6.23	566	1.96	3A + C	6 (2 + 2)
JSB_05	2011.6.23	596	1.82	3A	48 (47)
JSB_06*	2011.6.30	480	1.15	2A + C	72 (29 + 29)
JSB_07*	2011.6.30	516	1.50	2A + C	72 (54 + 54)
JSB_08	2011.11.2	520	1.36	3A + C	48 (44 + 47)
JSB_09	2011.11.2	516	1.15	3A + C	48 (44 + 46)
JSB_10	2011.11.4	552	1.50	3A + C	72 (50 + 68)
JSB_11	2011.11.4	580	1.66	3A + C	72 (50 + 69)
JSB_12*	2011.11.7	653	2.92	3A + C	96 (50 + 94)
JSB_13*	2011.11.7	697	2.34	3A + C	96 (50 + 94)
JSB_14	2011.11.22	638	2.02	3A + V	168 (NA)
JSB_15	2011.11.29	765	4.19	3A + V	48 (44 + 1.3)
JSB_16	2011.11.29	734	4.30	3A + V	48 (46 + 1.4)
JSB_17	2011.12.22	576	1.86	3A + V	24 (23 + 1.2)
JSB_18	2011.12.22	716	3.04	3AS	24 (22)
JSB_19	2012.6.1	478	1.10	3A + V	72 (50 + 1.4)
JSB_20*	2012.6.1	463	1.11	3A + C	72 (50 + 69)
JSB_21	2012.6.15	467	0.97	3A + V	72 (47 + 1.2)
JSB_22	2012.6.15	462	0.95	3AS	72 (65)
JSB_23	2012.7.6	468	0.89	3AS	96 (71)
JSB_24	2012.7.6	490	1.11	3A + C	96 (27 + 134)
JSB_25	2012.7.10	583	1.90	3A + C	168 (NA)
JSB_26	2012.7.10	663	2.55	3AS	168 (NA)
JSB_27	2012.10.22	511	1.15	3A + V	96 (50 + 0.5)
JSB_28	2012.10.26	530	1.35	3A + V	72 (47 + NA)
JSB_29	2012.10.26	528	1.28	3AS	72 (NA)

Table 4-1 Continued

Fish ID	Release date	Total length (mm)	Body mass (kg)	Logger type	Timer duration (hr.)
JSB_30	2012.10.29	642	2.05	3A + V	48 (45 + 1.4)
JSB_31	2012.10.29	567	1.11	3AS	48 (NA)
JSB_32	2012.12.5	635	2.10	3AS	48 (44)
JSB_33	2012.12.5	562	1.50	3AS	48 (41)

Asterisks indicate the individuals transported from the catch point to other point when fish were released. Parenthesis in the column of timer duration indicates the record duration in each data loggers. Each abbreviation in the column of logger type indicates each sensor; 2A and 3A: two-axes and three-axes acceleration, C: conductivity (salinity), S: swim speed, and V: video

Table 4-2 Details of data logger used for field study

Type of data logger	Sensor type	Sampling rate (Hz)	Size (mm)	Weight in air (g)
M380L-D2GT	D, T	1	15 x 53	18
	2A	16 or 32		
ORI400-D3GT	D, T	1	12 x 45	9
	3A	20		
W190-PD3GT	D, T, S	1	21 x 116	60
W380L-PD3GT	3A	16 or 32		
W380-DTC	D, T, C	1	19 x 90	45
DVL400	V	25 or 30	22 x 80	40

Each abbreviation in the column of the sensor type indicates each sensor; D: depth, T: water temperature, 2A and 3A: two-axes and three-axes acceleration, C: conductivity (salinity), S: swim speed, and V: video, respectively

Table 4-3 Details of individuals whose tag were retrieved in Tokyo Bay

	All individuals (n = 28)	No transported* (n = 17)	Transported* (n = 3)
Release duration (day)	2.3 ± 1.1 (0.0 – 4.1)	2.4 ± 0.8 (1.0 – 3.9)	2.7 ± 1.6 (1.0 – 4.1)
Distance (km) (Retrieve to release point)	2.2 ± 2.6 (0.0 – 9.3)	1.9 ± 2.2 (0.0 - 7.2)	5.6 ± 3.3 (3.4 – 9.3)
Distance (km) (Retrieve to capture point)	2.8 ± 3.3 (0.0 – 12.9)	-	5.3 ± 3.7 (1.7 – 9.1)
Horizontal speed (km day ⁻¹)	1.4 ± 1.8 (0.0 – 7.2)	1.2 ± 1.8 (0.0 - 7.2)	2.5 ± 1.6 (0.4 – 4.2)

Parenthesis indicates the value of minimums and maximums. No transported and transported indicate the individuals that were released around the capture point and transported from capture point to other position. Asterisks indicate that the group was excluded the individuals whose release period were less than 24 hours and tag were not retrieved with in 24 hours after releasing fish

Table 4-4 Details of individuals divided by capture seasons

	All (n = 21)	Summer (n = 8)	Autumn/ Winter (n = 13)
Total length (mm)	566 ± 92 (462 - 765)	498 ± 51 (462 - 574)	608 ± 87 (511 - 765)
Body Mass (kg)	1.76 ± 0.97 (0.89 - 4.19)	1.18 ± 0.32 (0.89 - 1.82)	2.12 ± 1.07 (1.11 - 4.19)
Depth (m)	3.8 ± 2.5 (0.0 - 29.5)	3.8 ± 1.9 (0.0 - 20.2)	3.8 ± 2.9 (0.0 - 20.2)
Temperature (°C)	19.6 ± 2.7 (13.8 - 27.1)	21.5 ± 2.4 (19.7 - 27.1)	18.5 ± 2.3 (13.8 - 20.5)
Daily burst rate (no. of burst events day ⁻¹)	9.3 ± 12.5 (0.6 - 37.9)	5.9 ± 6.5* (0.6 - 13.4)	10.8 ± 14.6 (0.6 - 37.9)
Daily metabolic rate (kJ kg ⁻¹ day ⁻¹)	43.5 ± 12.8 (20.3 - 63.9)	50.1 ± 7.9* (42.8 - 63.9)	39.9 ± 13.7 (20.3 - 62.3)

Asterisks indicate the data from seven individuals excluding one individual that attached by two-axis accelerometer. Parenthesis indicates the value of minimums and maximums. Depth and temperature indicate mean and standard error of mean. Daily burst rate were calculated without individuals which did not behave burst events

Table 4-5 Swimming speed recorded by accelerometer with speed sensor in Tokyo Bay

Fish ID	Record duration (hr.)	Mean \pm SD	Minimum – maximum speed
JSB_22	65	0.17 \pm 0.07	0.16 – 1.84
JSB_23	72	0.16 \pm 0.03	0.16 – 1.34
JSB_32	44	0.14 \pm 0.06	0.12 – 1.05
JSB_33	41	0.16 \pm 0.03	0.15 – 2.21

Table 4-6 Ambient salinity recorded by conductivity data logger in Tokyo Bay

Fish ID	Record duration (hr.)	Mean temperature \pm SD (Minimum – Maximum)	Mean salinity \pm SD (Minimum – Maximum)
JSB_07 (S)	30	27.1 \pm 1.1 (21.0 – 29.2)	25.6 \pm 1.7 (11.1 – 30.8)
JSB_08 (W)	23	19.8 \pm 0.3 (18.7 – 20.5)	33.7 \pm 0.4 (32.3 – 32.3)
JSB_09 (W)	22	18.9 \pm 0.4 (18.2 – 20.1)	34.7 \pm 1.4 (30.5 – 36.9)
JSB_10 (W)	44	20.3 \pm 0.3 (19.5 – 21.0)	29.5 \pm 0.8 (27.6 – 31.2)
JSB_11 (W)	45	19.6 \pm 0.3 (18.9 – 20.2)	31.1 \pm 1.5 (27.8 – 34.9)
JSB_12 (W)	70	19.1 \pm 0.7 (17.8 – 21.4)	28.0 \pm 2.8 (17.3 – 34.9)
JSB_13 (W)	70	18.3 \pm 0.6 (16.5 – 19.6)	31.8 \pm 0.7 (27.8 – 33.2)
JSB_20 (S)	45	20.7 \pm 0.9 (17.9 – 23.2)	31.3 \pm 2.9 (5.9 - 48.4)
JSB_24 (S)	110	20.8 \pm 1.1 (17.7 – 23.2)	31.8 \pm 1.2 (26.8 – 34.0)

Parenthesis in Fish ID indicates the seasons fish were released in: **S**: summer and **W**: autumn/winter

Table 4-7 Somatic growth rate of Japanese sea bass and prey calories at each age

Age	SL (mm)	BM (g)	G _M (g)	Prey mass for G _M (g)	Prey calories for G _M (kJ)
1	203	61	139.3	1379	2.7
2	298	200	208.7	2066	4.1
3	375	409	253.8	2512	5.0
4	438	662	306.8	3037	6.0
5	495	969	265.0	2624	5.2
6	535	1234	448.8	4443	8.8
7	591	1683	429.0	4248	8.4
8	636	2112	468.4	4637	9.1
9	678	2580	-	-	-

SL, BM, and G_M indicate standard length, body mass, and annual somatic growth rate, respectively. Standard length more than 7 years old and body mass were estimated using the regression in Fig. 4-21 and 4-22, respectively. Prey mass and calories for G_M were recalculated using the growth efficiency and energy density per wet mass of Japanese anchovy improved by the previous study (Hatanaka and Sekino 1962b,1962c)



Fig. 4-1 Five different types of data-logger attached to Japanese sea bass in field study. Accelerometers (**a**: two-axis, **b**: three-axis, and **c**: three-axis acceleration with speed sensor), **d**: conductivity (salinity), and **e**: video recorder, respectively



Fig. 4-2 Japanese sea bass attached the tag package composed with three-axis accelerometer, video logger, VHF transmitter, and float

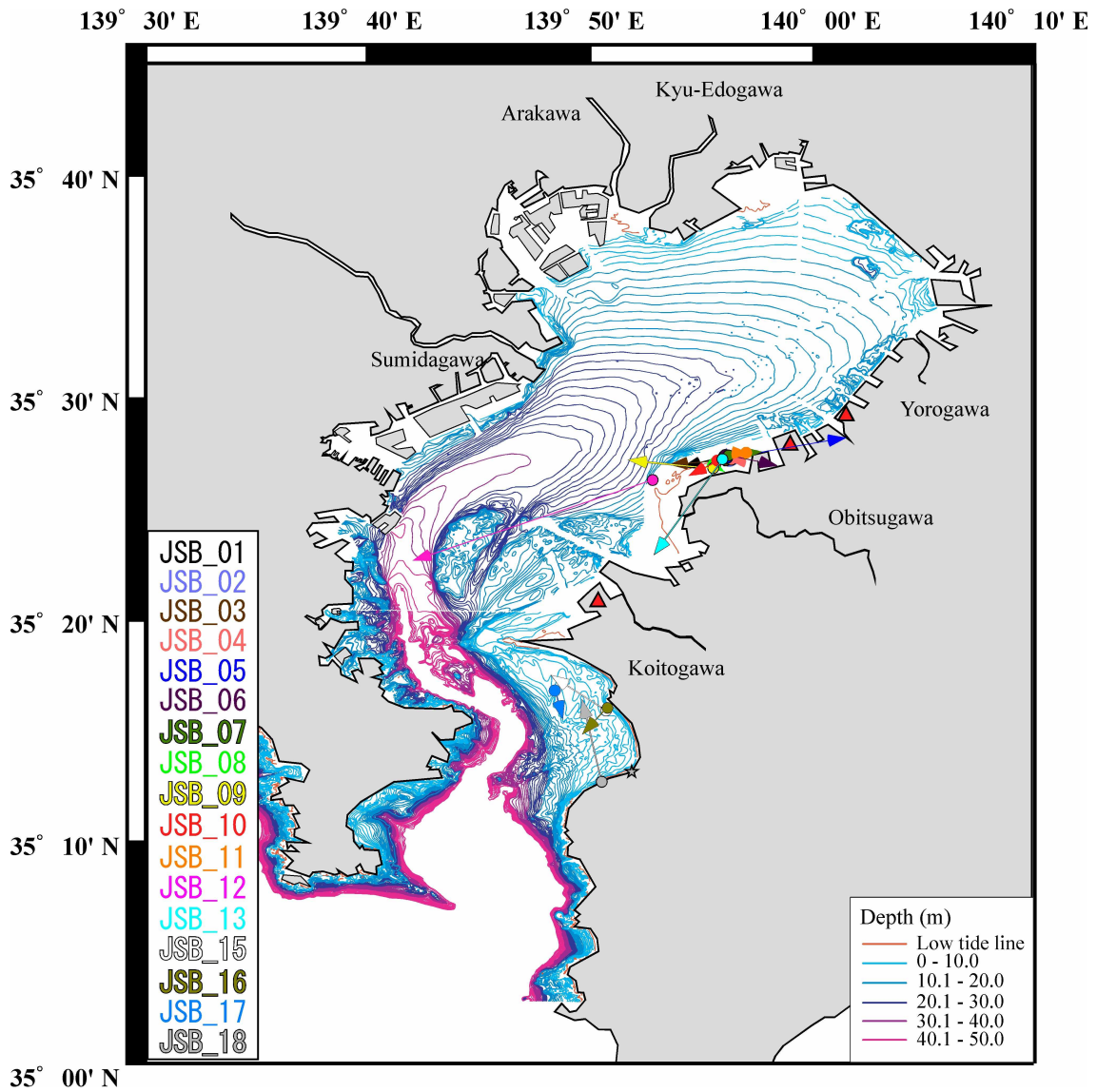


Fig. 4-3 The position that fish released (*circle*) in 2011. Each *colour* of plot indicates each individual. Each *Arrow* from each circle indicates the direction and distance where tags were retrieved. Red triangle indicated the thermal power plant. Star plot shows the recapture position of Fish ID: JSB_18 about five months later from the date fish released

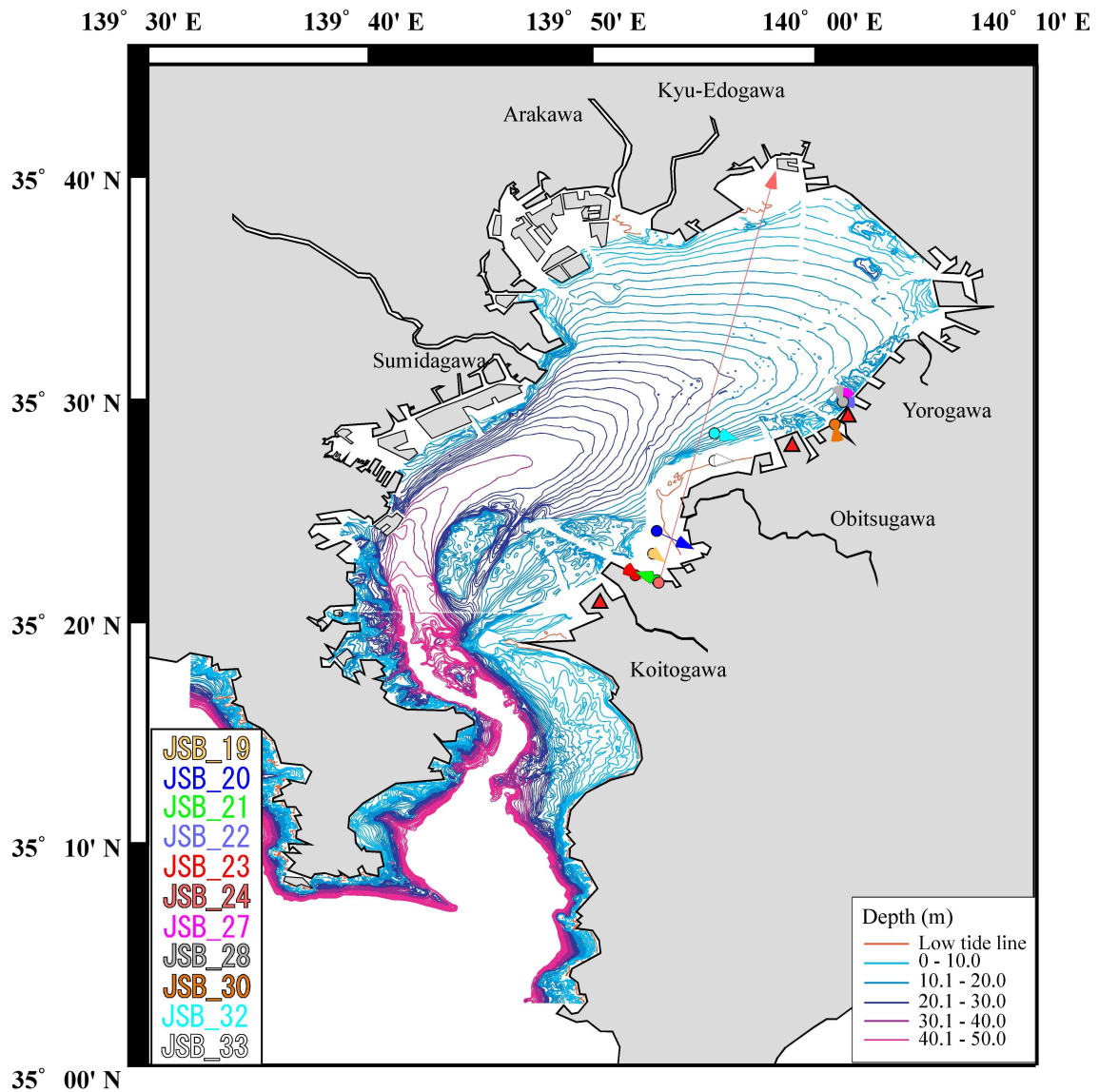


Fig. 4-4 The position that fish released (*circle*) in 2012. Each *colour* of plot indicates each individual in each year. Each *Arrow* from each circle indicates the direction and distance where tags were retrieved. Red triangle indicated the thermal power plant

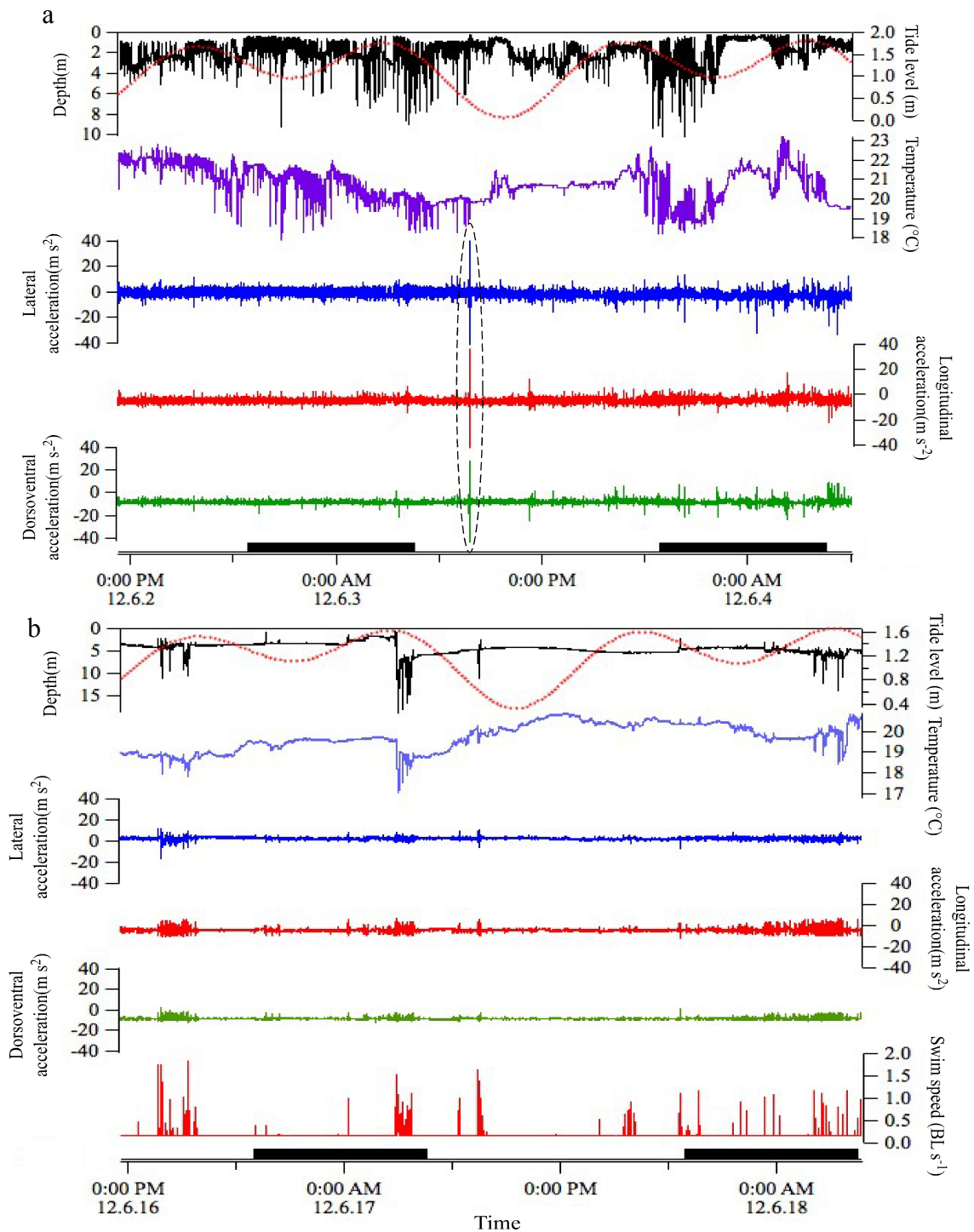


Fig. 4-5 Time series data of ambient depth, tide level, water temperature, three-axes acceleration, and swim speed recorded by **a**: three-axes acceleration data logger, and **b**: with speed sensor, attached to Japanese sea bass in Tokyo Bay. Black bar shows the nighttime between sunset and sunrise. *Black dotted* cycle indicates a burst event that was assumed to be correlated to a feeding behaviour. *Red dotted lines* indicate tidal level

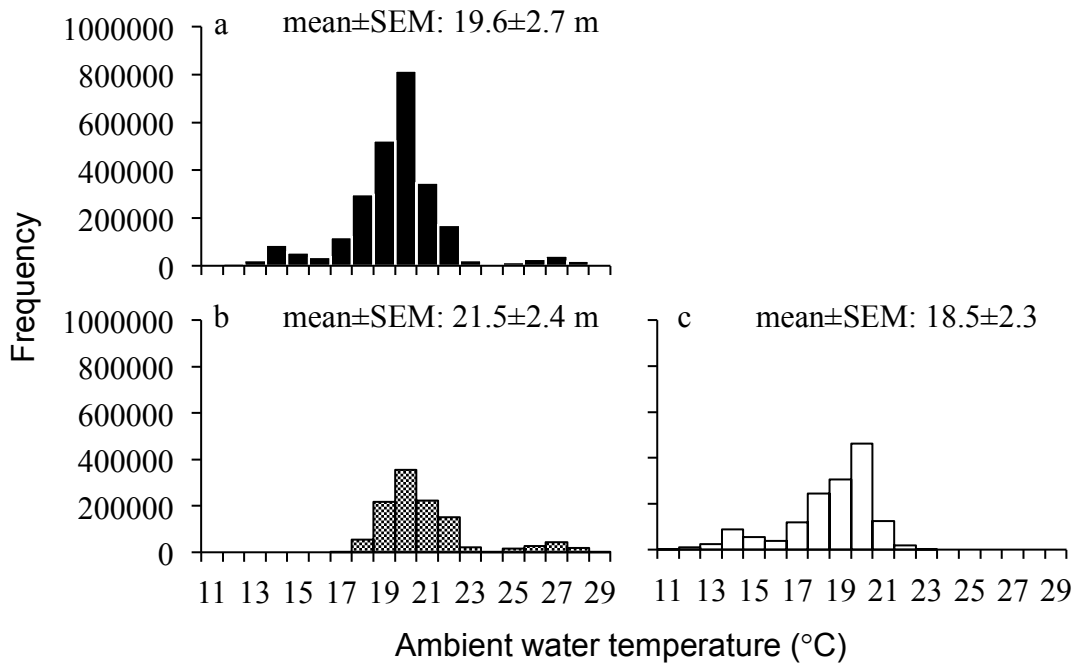


Fig. 4-6 Histogram of ambient water temperature Japanese sea bass experimented in Tokyo Bay. The panels **a**, **b**, and **c** indicate whole, summer (from June to July), and autumn/winter (from October to December) seasons, respectively

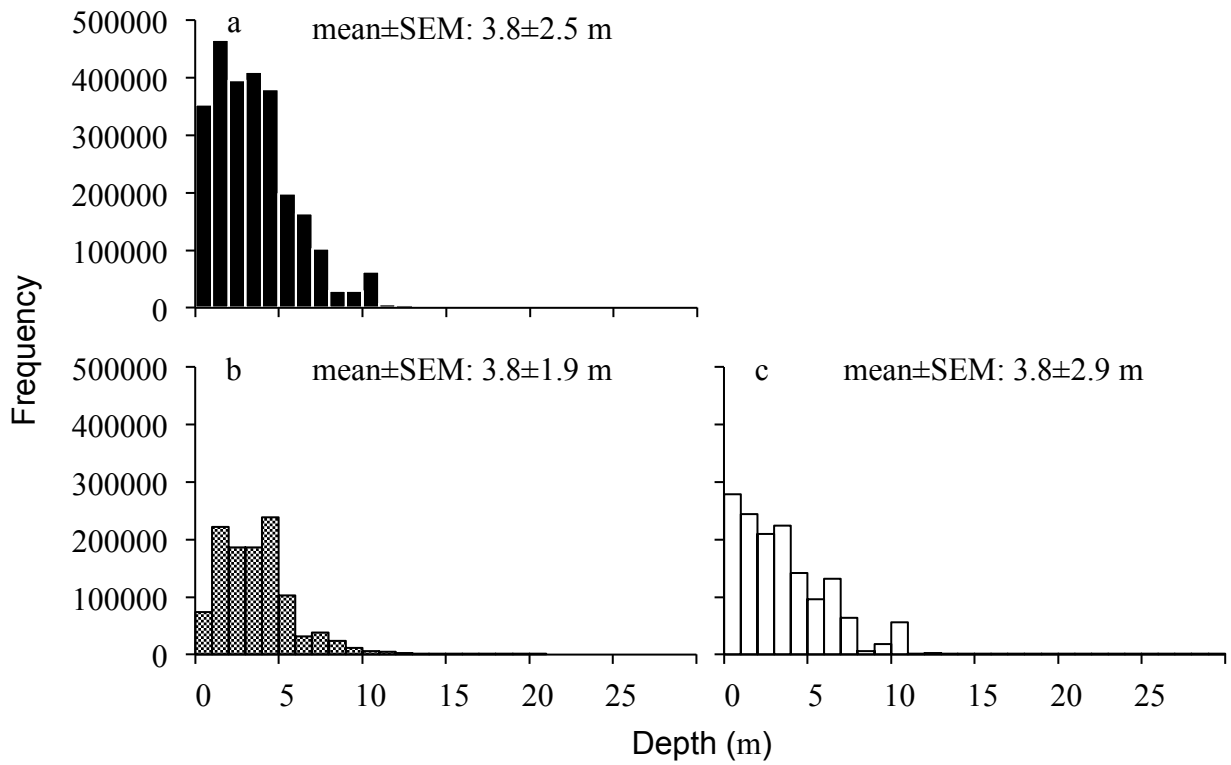


Fig. 4-7 Histogram of water depth Japanese sea bass experimented in Tokyo Bay. The panels **a**, **b**, and **c** indicate whole, summer (from June to July), and autumn/winter (from October to December) seasons, respectively

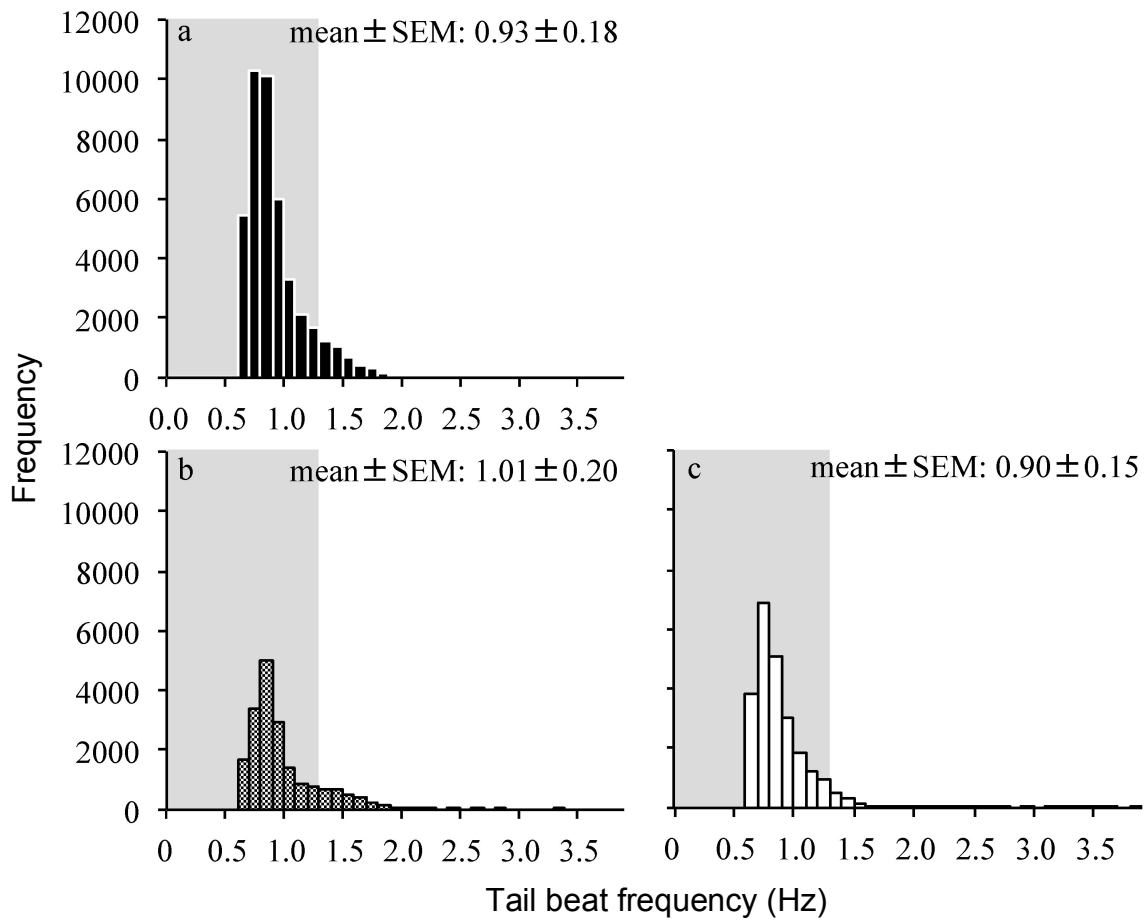


Fig. 4-8 Histograms of mean tail beat frequency (*TBF*) per min. of Japanese sea bass estimated using regression formula between *TBF* and *BBF*. The panels **a**, **b**, and **c** indicate whole, summer (from June to July), and autumn/winter (from October to December) seasons, respectively. *Ash shadows* indicate inactive condition when fish swam at *TBF* less than 1.3 Hz

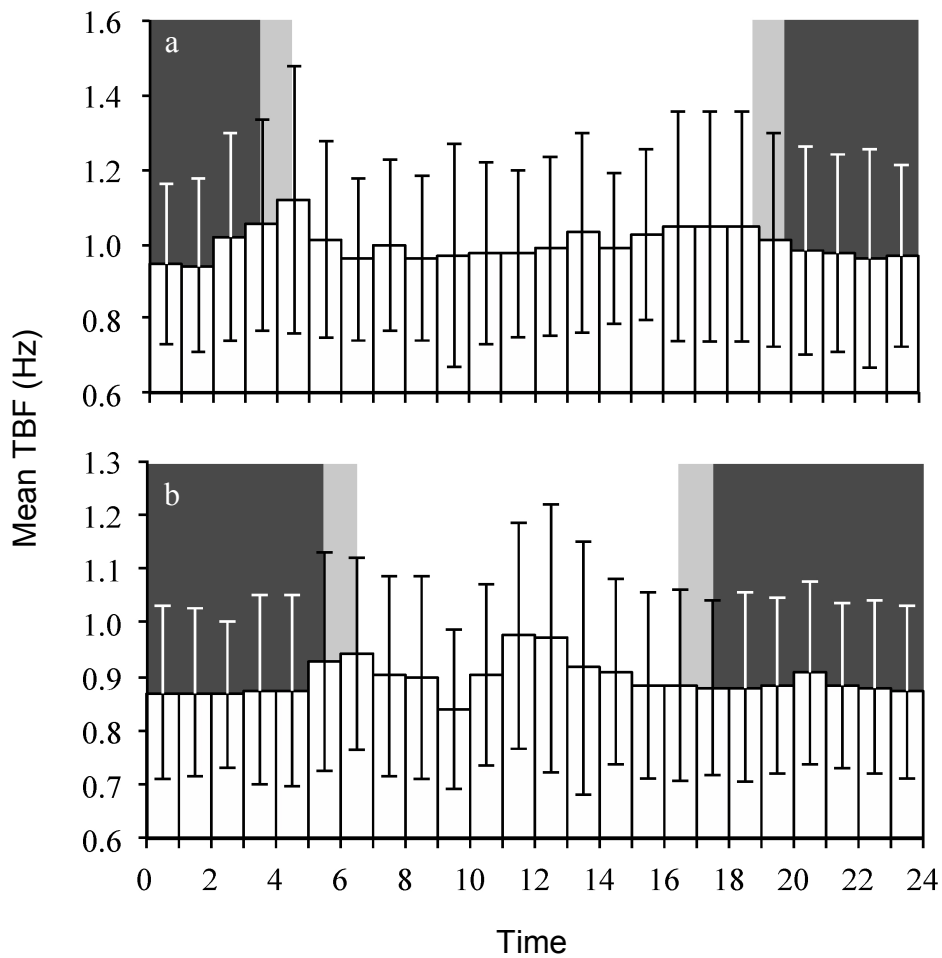


Fig. 4-9 Mean tail beat frequency (*TBF*) per hr. of Japanese sea bass estimated using regression formula between *TBF* and *BBF*. The value indicate mean \pm S.E.M.. The panels **a** and **b** indicate summer (from June to July) and autumn/winter (from October to December) seasons, respectively. *Black* and *Ash shadows* indicate the period in night and crepuscular time, respectively.

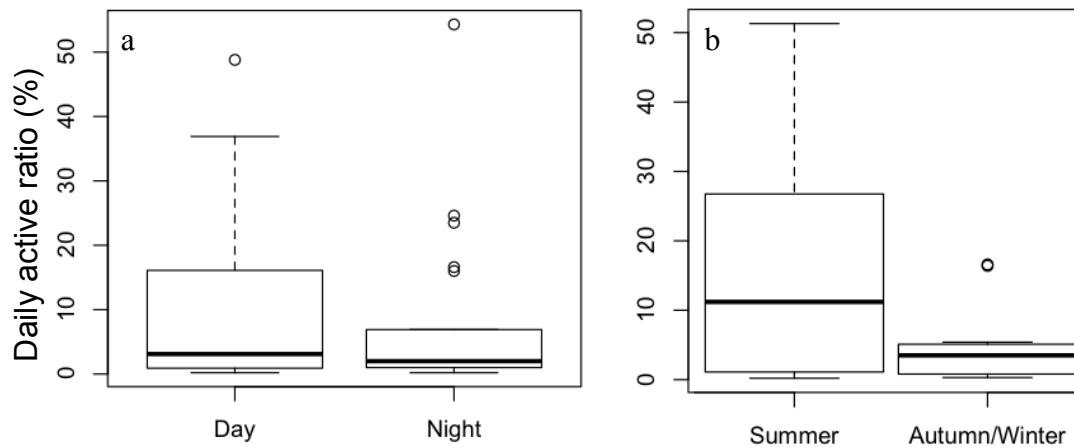


Fig. 4-10 Daily active ratio, ratio of time duration when Japanese sea bass swam by *TBF* more than 1.3 Hz, categorized by **a**: diel pattern (Wilcoxon test, $W = 239$, $p = 0.6505$) and **b**: season (Mann-Whitney test, $U = 33.5$, $p = 0.1921$). Each season was during summer (from June to July) and autumn/winter (from October to December) months. Black bars and boxes indicate the medians, and 1st and 3rd quartiles, respectively

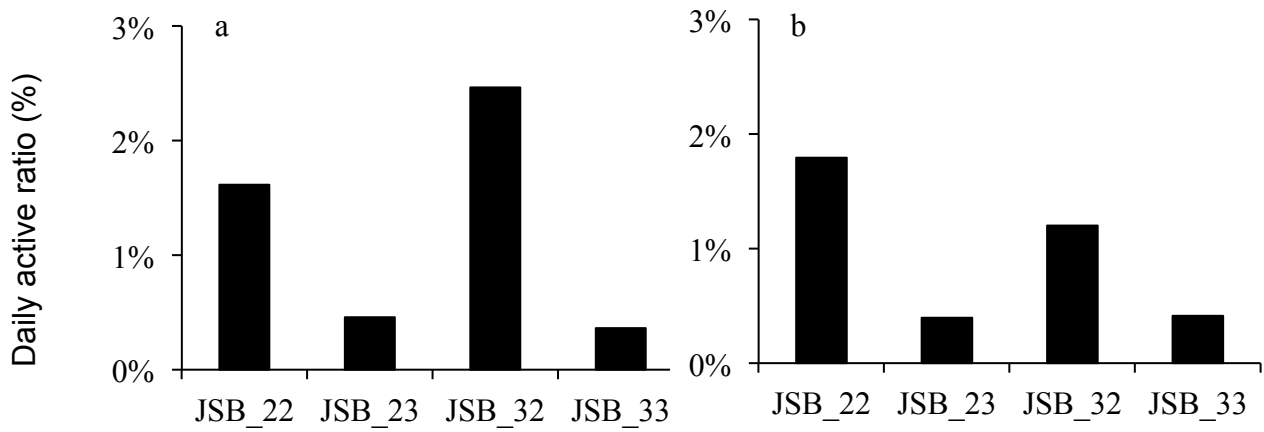


Fig. 4-11 Daily active ratio of each individual attached accelerometer with speed sensor estimated by **a**: swim speed at more than 0.5 BL s⁻¹ and **b**: *TBF* more than 1.3 Hz

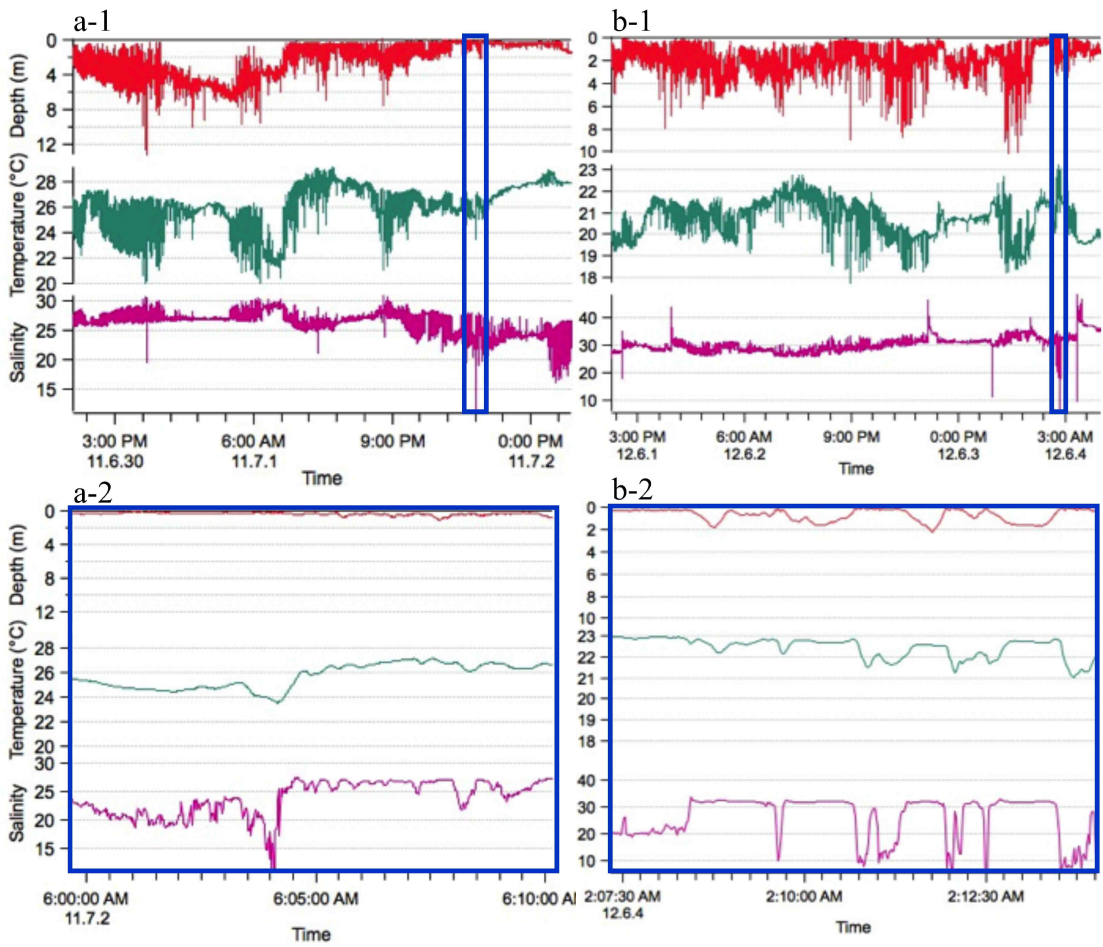


Fig. 4-12 Time series data of ambient depth, temperature, and salinity recorded by conductivity data logger attached to **a:** JSB_07 and **b:** JSB_20. The regions surrounded by *blue boxes* in **a-1** and **b-1** were expanded to the below figures: **a-2** and **b-2**, respectively

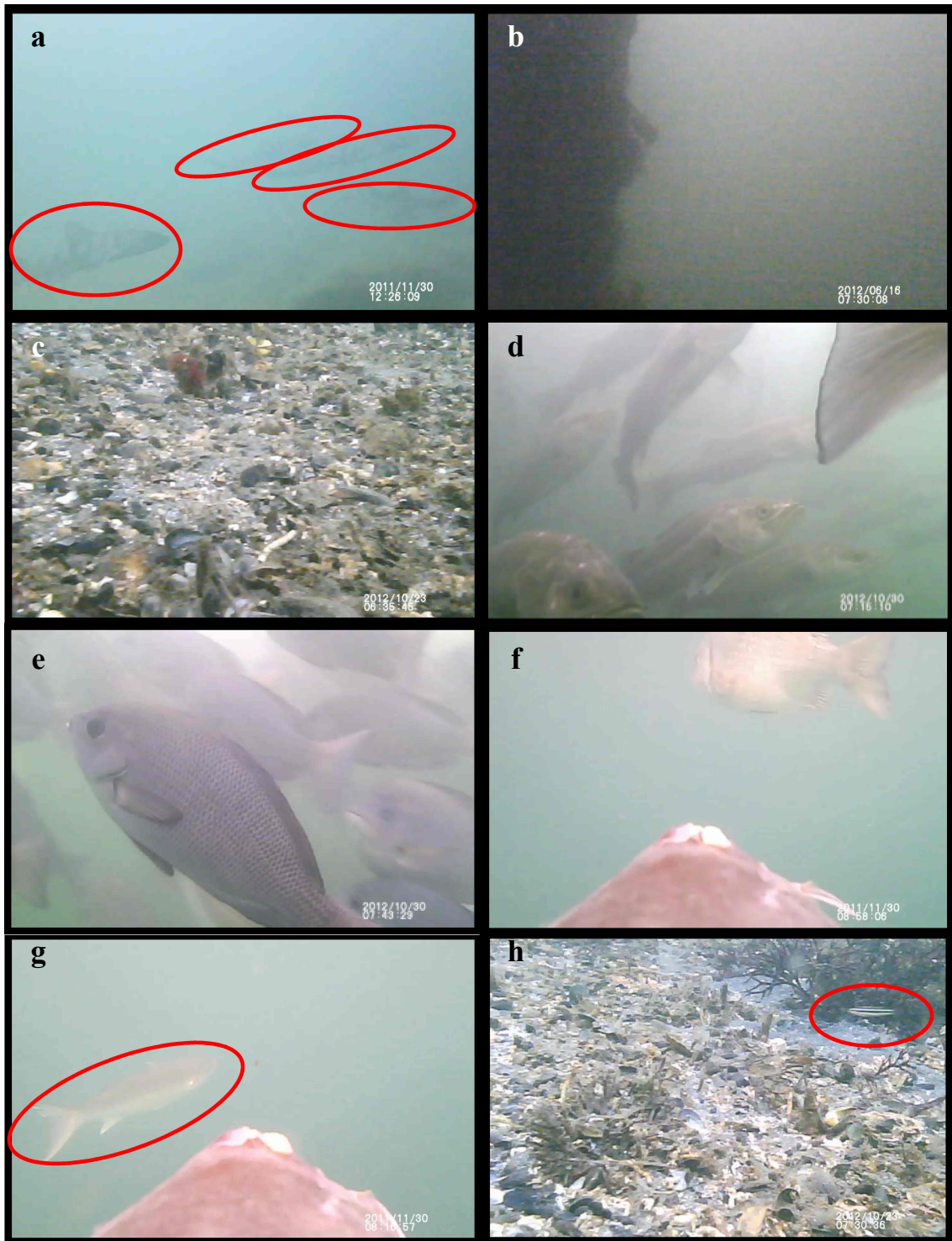


Fig. 4-13 Images from video camera logger attached to Japanese sea bass. **a**: four banded dogfishes (*Triakis scyllium*), **b**: bridge column, **c**: sea bed, **d**: school of Japanese sea basses, **e**: largescale blackfish (*Girella punctata*), **f**: black sea bream (*Acanthopagrus schlegelii*), **g**: grey mullet (*Mugil cephalus cephalus*), and **h**: wrasse (Labridae sp.). Red circles indicate the position of each fish species

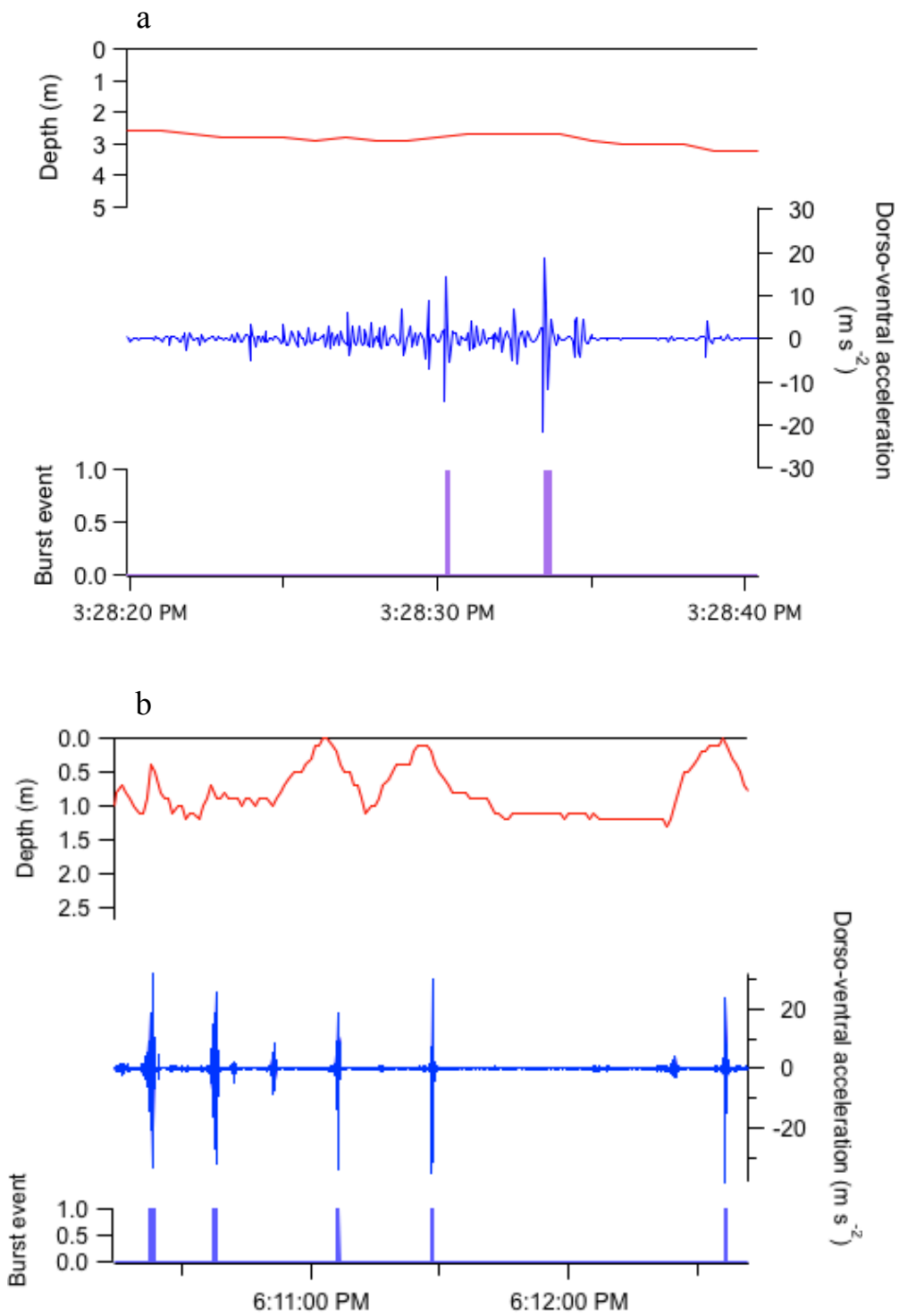


Fig. 4-14 Time series data of ambient depth, dorso-ventral acceleration, and burst event recorded by acceleration data logger in **a**: daytime and **b**: nighttime. Burst event indicates the timing when Japanese sea bass behaved a burst event per one second

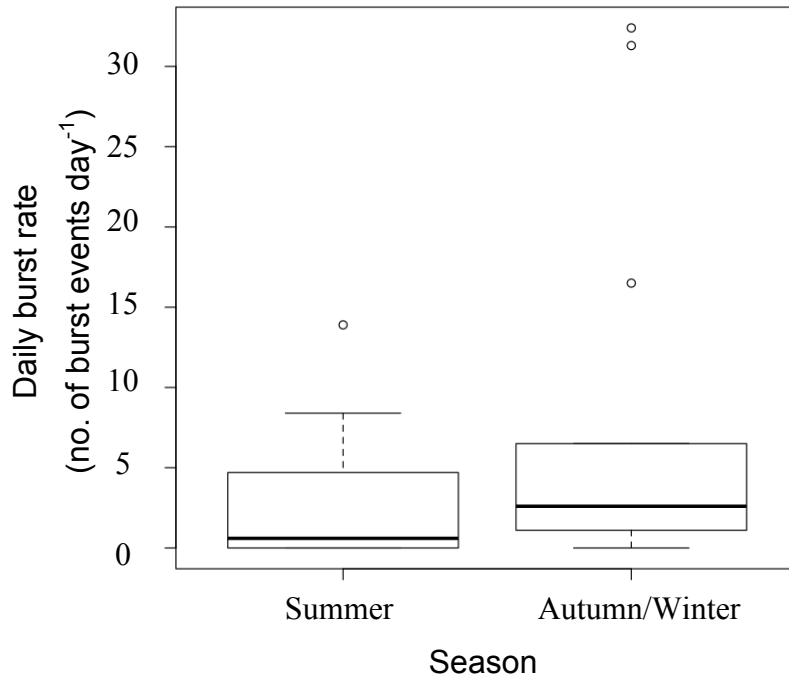


Fig. 4-15 Daily burst rate of Japanese sea bass calculated by dorso-ventral acceleration through the 3 Hz high-pass filter. Each season was during summer (from June to July) and autumn/winter (from October to December) months (Mann-Whitney U test, $W = 0.5986$, $p = 0.5986$). Black bars and boxes indicate the medians, and 1st and 3rd quartiles, respectively

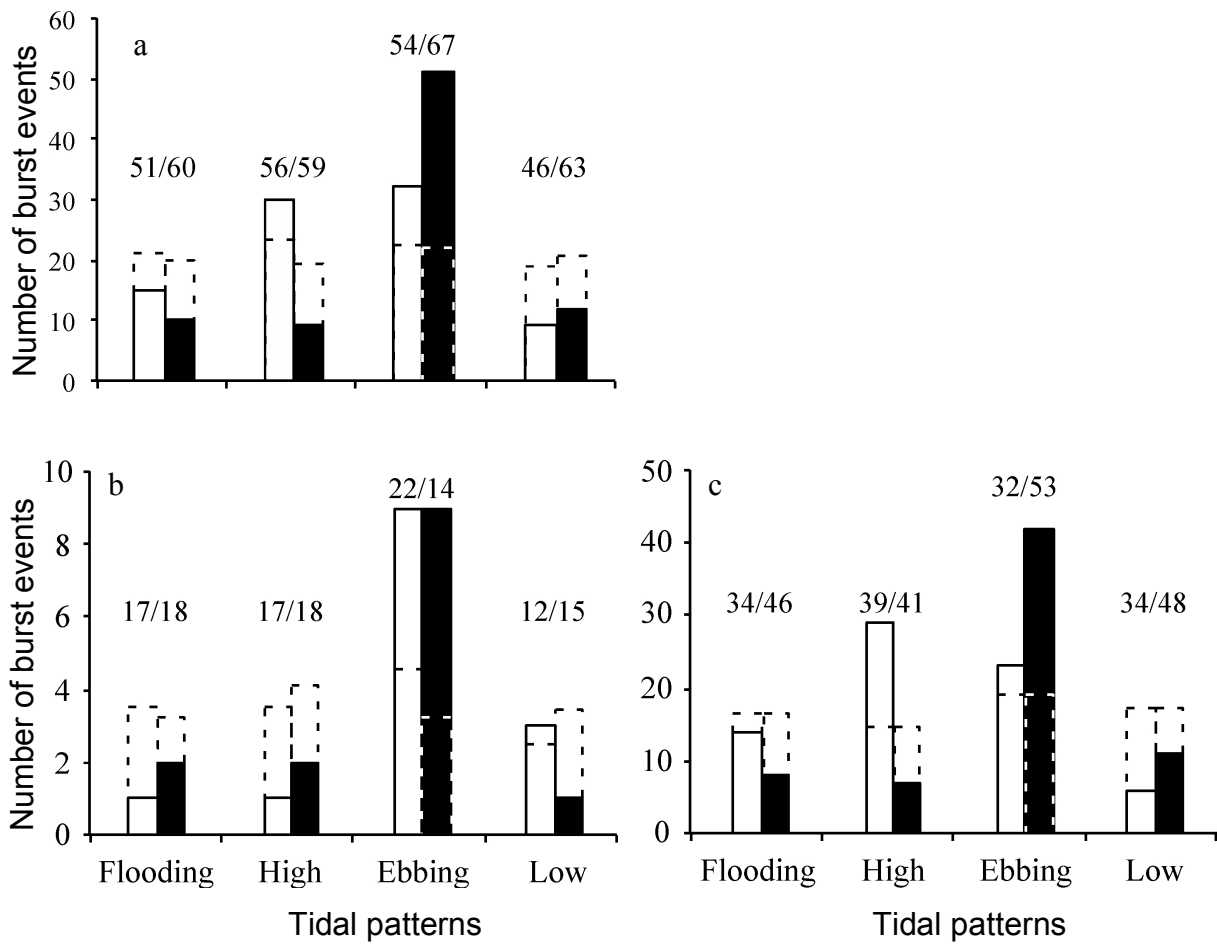


Fig. 4-16 Number of burst events divided by tidal patterns in a: whole, b: summer, and c: autumn/winter seasons, respectively. The colours of columns indicate daytime (*white*) and nighttime(*black*), respectively. The numbers above columns show each sampling durations (hr.) Dotted columns indicates the expected value of burst events calculated from ratio of each sampling durations

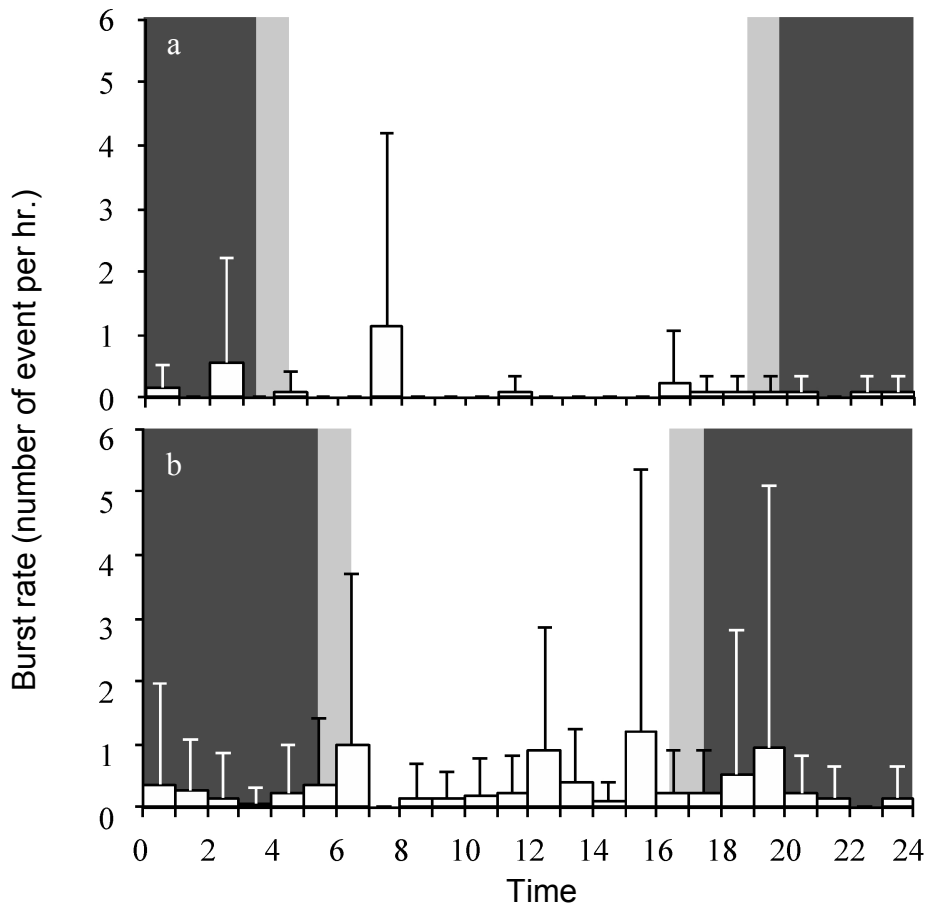


Fig. 4-17 Mean burst event per hr. of Japanese sea bass. The value indicate mean \pm SD. The panels **a** and **b** indicate summer (from June to July) and autumn/winter (from October to December) seasons, respectively. *Black* and *Ash shadows* indicate the period in night and crepuscular, respectively.

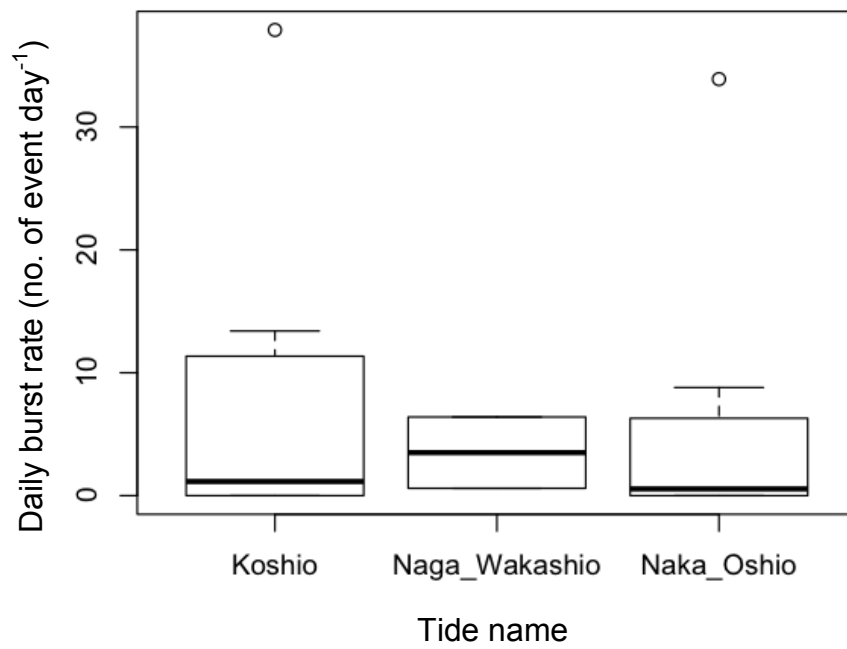


Fig. 4-18 Daily burst rate of Japanese sea bass per individuals divided by tide name (Kruskal-Wallis test, $df = 2$, $p = 0.4869$). Black bars and boxes indicate the medians, and 1st and 3rd quartiles, respectively

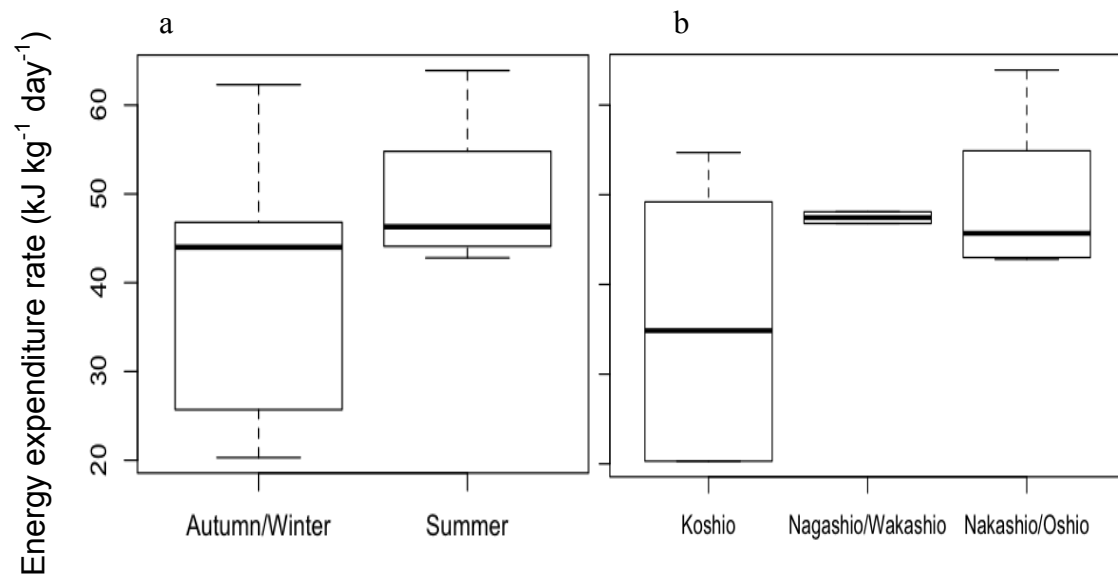


Fig. 4-19 Estimated energy expenditure rate of Japanese sea bass released in Tokyo bay divided by **a**: season (summer: June to July, and autumn/winter: October to December, Wilcoxon test, $W = 27.5$, $p = 0.1647$) and **b**: tide name (Kruskal-Wallis test, $\chi^2 = 3.2149$, $p = 0.2004$). Black bars and boxes indicate the medians, and 1st and 3rd quartiles, respectively

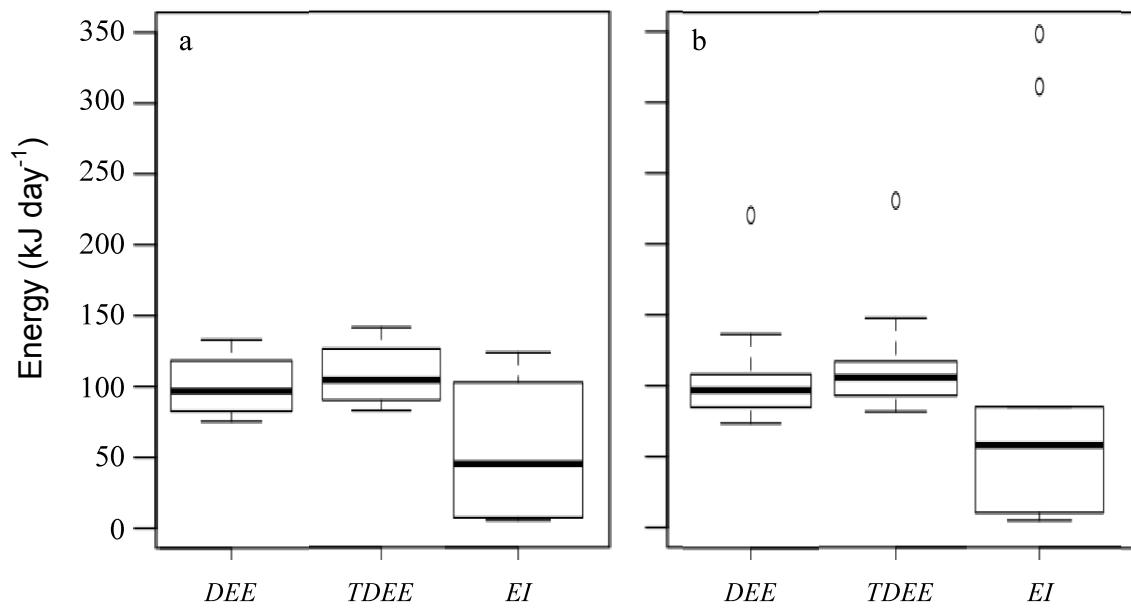


Fig. 4-20 Daily energy expenditure and energy intake of Japanese sea bass behaved burst events during release duration (n = 13). Each category indicates, **DEE**: daily energy expenditure, **TDEE**: total daily energy expenditure with somatic growth, and **EI**: energy intake subtracted by energy of SDA and excrete. The panels **a** and **b** indicate each season **a**: summer (from June to July), **b**: and autumn/winter (from October to December). Black bars and boxes indicate the medians, and 1st and 3rd quartiles, respectively

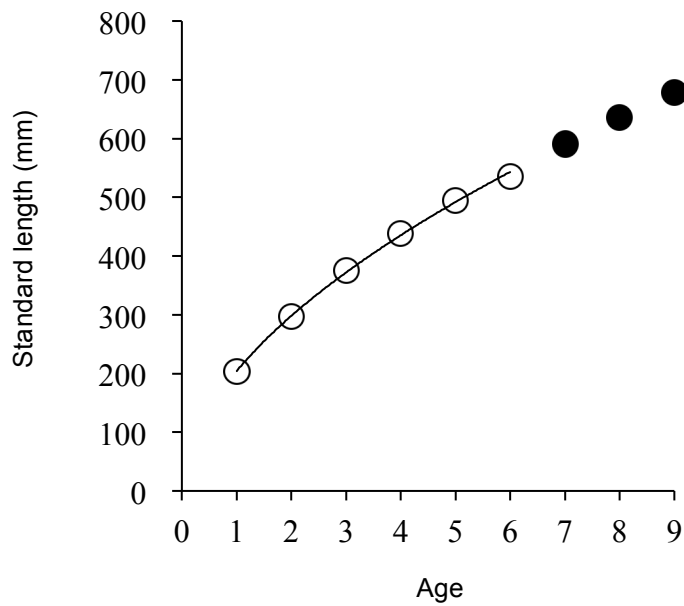


Fig. 4-21 Relationship between standard length (*SL*) and age of Japanese sea bass followed by the previous study (Hatanaka and Sekino 1962c). *Solid curves* indicate the regression ($SL = 204.04 * Age^{0.5466}$, $R^2 = 0.999$). The colours of plot indicate the reference by previous study (*white*) and extrapolated data (*black*), respectively. Extrapolated dataset were obtained from Table 4-7

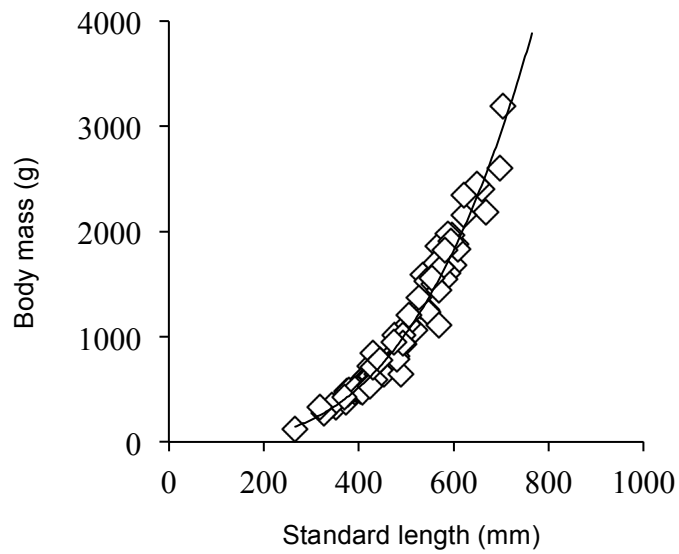


Fig. 4-22 Relationship between body mass (BM) and standard length (SL) of Japanese sea bass. *Solid curve* indicate the regression ($BM = 0.00004 * SL^{3.115}$, $R^2 = 0.968$, $n = 107$)

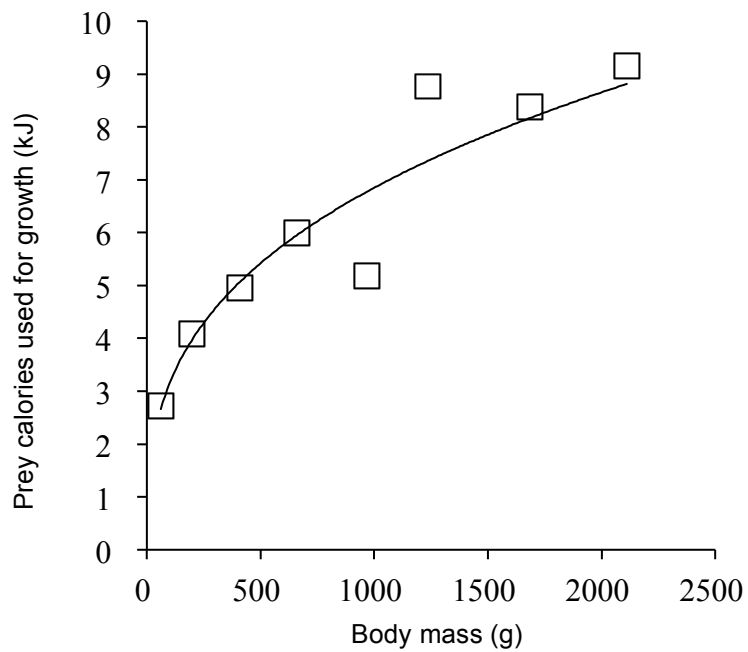


Fig. 4-23 Relationship between anchovy calories used for daily body mass increment (G_M) and body mass (BM) of Japanese sea bass. *Solid curve* indicates the regression ($G_M = 0.6658 * BM^{0.3375}$, $R^2 = 0.914$). These values were obtained from Table 4-7

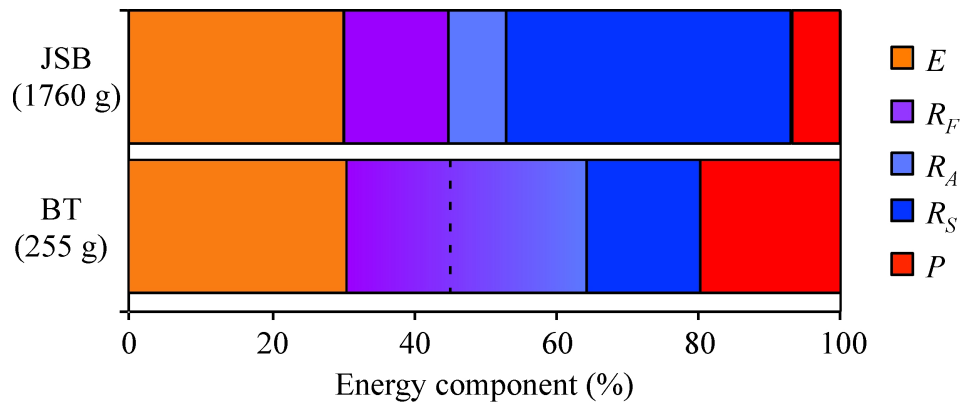


Fig. 4-24 Component of energy budget of JSB: Japanese sea bass at 15 - 20°C, BT: brown trout at 15°C. Parenthesis indicate the body mass of species. Each legend indicate the energy component, E: excrete, R_F : specific dynamic action, R_A : locomotion cost, R_F : standard metabolic rate, and P: somatic growth, respectively. The data of brown trout were referenced by the previous study (Elliott 1976), and the ratio of R_F and R_A were not divided. The ratio of E and R_F of JSB were assumed to 30% and 15% referenced by previous studies (Tytler and Calow 1985; Beamish 1974). *Dotted line* indicates the ratio when R_F for brown trout was assumed to 15%

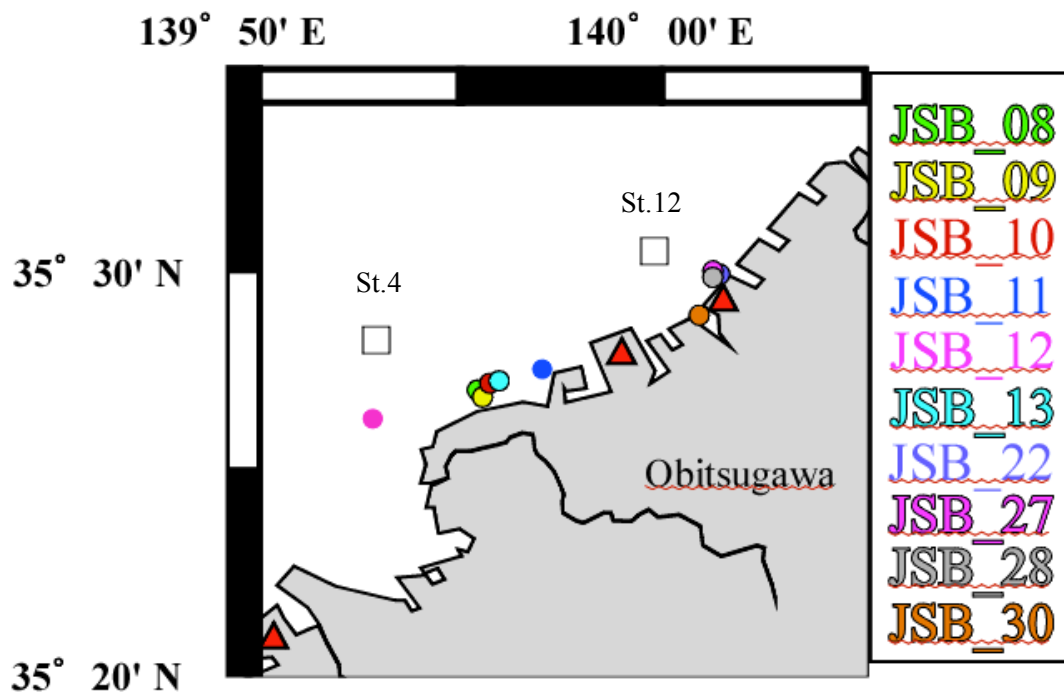


Fig. 4-25 The position that fish released (*circle*) near the thermal power plants (*red triangle*). Each *colour* indicates each individual. White squares indicate the position CTD data was obtained by research vessel “Hamashio”, belonged to Japanese coastal guard, at each station

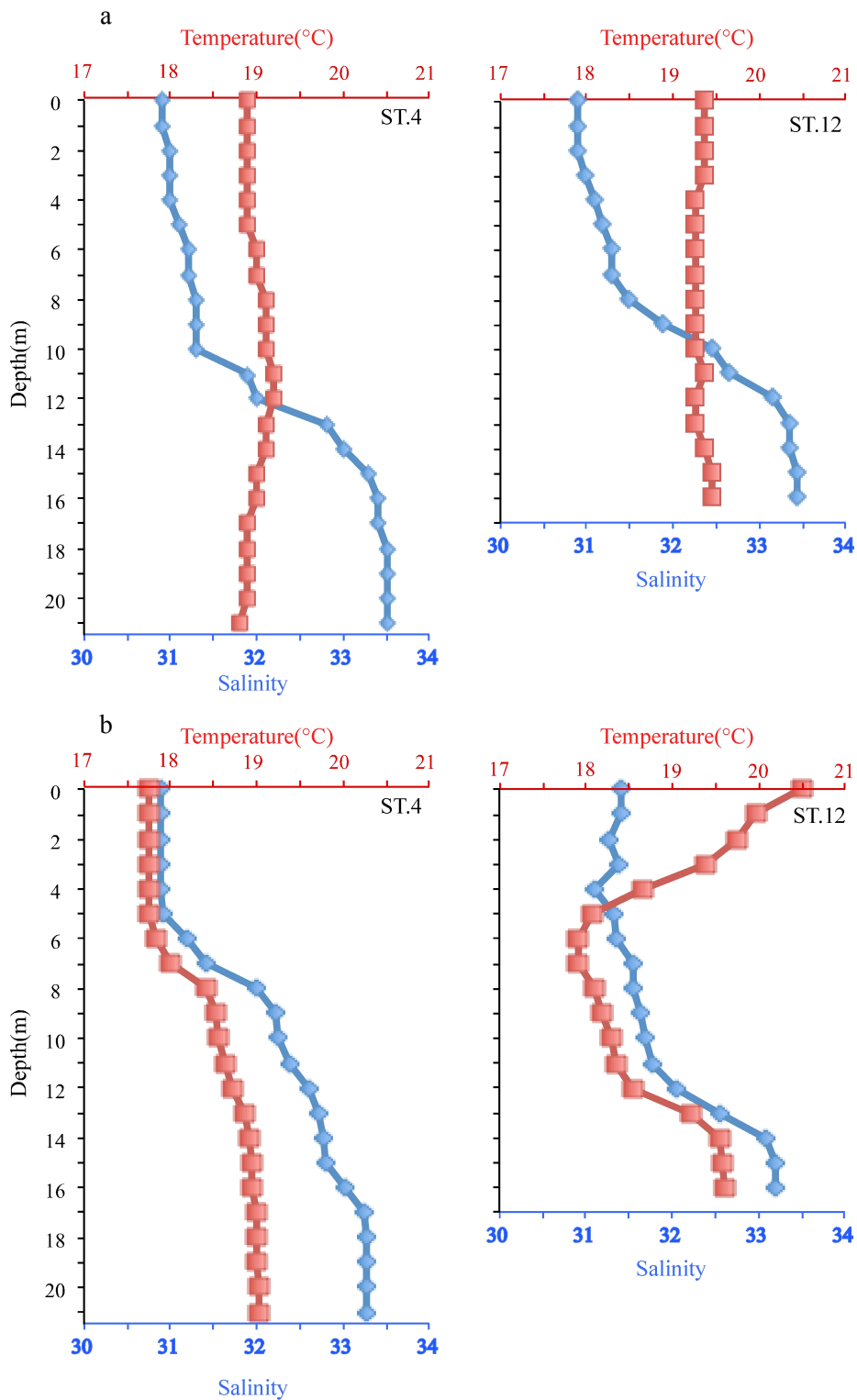


Fig. 4-26 Vertical profile of ambient water temperature and salinity obtained by research vessel “Hamashio”, belonged to Japanese coastal guard, on **a:** 2nd November in 2011 and **b:** 9th November in 2012 at each research station in Fig. 4-25, respectively

5章 総合考察

本研究により、東京湾に生息するスズキの食性、採餌生態、エネルギー収支について新たな知見を得ることができた。これらの知見を元に、先行研究の結果を交えて、以下に東京湾に生息するスズキの生態について考察する。

東京湾におけるスズキ成魚の生息環境

6月から12月に東京湾に放流したスズキの経験水温は12 - 29°Cの範囲であった(4章)。先行研究では、スズキの生息水温は7 - 30°Cの範囲とされている(水産庁 2006)。本研究における最低経験水温が先行研究ほど下がらなかったのは、水温が最も下がる冬季から春季(1 - 4月)に調査を実施しなかったことが要因だと考えられる。本研究では、野生下のスズキが経験した最高水温は29.2°Cであったが、経験水温が25°Cを超えていた時間割合は全体の4.0%、夏季では9.2%であった。3章において遊泳トンネルを用いた酸素消費速度の測定前に水温25°Cで馴致を行ったが、馴致期間中からスズキは水槽の上部を常に遊泳して落ち着かず、完全に馴致するには至らなかった。その後、25°Cで飼育した全ての個体(n=3)は記録計を取り付けたが、実験開始前に死亡してしまった。また、4章において東京湾に放流した21個体の内、25°Cを超える水温を経験したのは1個体(JSB_07)のみであった(Table 4-6)。以上のことから、水温が25°C以上の環境は東京湾のスズキにとって好適ではない可能性が考えられる。なお、スズキの経験水温の分布が19 - 20°C付近に集中していたことから(Fig. 4-6)、この水温帯がスズキにとっての適水温であると考えられる。一般的に水温が低下すると遊泳能力が低下することが知られており、スズキにおいても水温20°Cより15°Cの遊泳能力が低下する傾向が見られた(Fig. 3-6)。また、4章では、12月以降の経験水温が15°Cを下回った個体があった。なお、水温が低下してくる10 - 12月に火力発電所などの温排水口に周辺にスズキが蟄集することが知られており、他の海域においては冬季に発電所の温排水口付近に漁場が形成されることが報告されている(海洋生物環境研究所 2002)。以上のことから、スズキは、水温が低下する冬季から春季にかけて温排水口周辺に蟄集する要因は、体温の低下に伴う運動能力の低下を防ぎ、そこに集まっている餌生物を利用している可能性が示唆された。

スズキが生息する塩分環境については仔稚魚および幼魚に関しては比較的よく報告されている。スズキの卵は、産卵場である沖合域から潮汐により輸送され、孵化後、徐々に成長しながら沿岸域まで移動し、主に河口域の藻場で仔稚魚期を過ごす(田中・木下 2002; Secor *et al.* 1998)。幼魚になると、河口に留まる個体群と淡水域に侵入する個体群に分かれ、河口域から淡水の上流域まで広く分布する(Fuji *et al.* 2010, 2011)。一方、成魚は、主に海域に生息しているが、河口域も利用しており、東京湾においても河川の数十 km 上流、利根川水系では 154 km 上流で捕獲された記録がある(田中・木下 2002)。しかし、スズキ成魚が実際にどの程度河川域を利用しているのかはよく分かっていなかった。塩分計を装着した 9 個体中 7 個体が 30 未満の塩分を経験していた(Table 4-8)。河口域を含む汽水域の定義を塩分 30 以下だとすると(Battaglia 1959)、これらの個体は汽水域を利用していたことになる。なお、夏季の河川および河口域は、海域より水温が上昇することが知られており、7-8 月には 30°C を超えることがある(加納ら 2000)。先行研究によると、調査海域から最も近い小櫃川の 6-7 月の平均水温は 28.7°C であったと報告されている(加納ら 2000)。そのため、夏季に河口内に滞在し、河口域に侵入した個体は、経験塩分が 12 未満であり、かつ経験水温が 25°C 以上になると推測される。上記の条件を満たした個体は 1 尾(JSB07, 最高水温 29.2°C, 最低塩分 11.1)のみであった。また、2 章において、胃内容物から淡水に生息する餌生物が出現しなかったことから、本研究で使用した東京湾のスズキはあまり河口域を利用していなかったと推察される。一方で、大分県の大分川および大野川の河川域に生息するスズキ成魚(n = 5)は、6-7 月に河川の 10 km 上流まで遡上しており、その平均経験水温 20.7 ± 0.2 °C であった(宮田私信)。また、最高経験水温の範囲も 21.6-23.9°C であり、経験水温が 25°C を超えることはなかった。以上のことから、東京湾の盤州干潟に生息する個体は、河口周辺の汽水域を積極的に利用するものの、水温が 25°C 以上に上昇する夏季に汽水域をあまり利用していないと考えられる。また、水温の低下する秋季以降では、6 個体中 4 個体の最低経験塩分が 30 未満であったが、淡水域を経験した個体はいなかった(Table 4-6)。一方、前述の大分県の河川域に生息するスズキでは、秋季の胃内容物からもアユ *Plecoglossus altivelis altivelis* が頻繁に出現していた(宮田私信)。このことから、東京湾でもアユの遡上数の多い多摩川などの生息域によっては、秋季以降に産卵を終えて疲弊したアユを狙

って、積極的に河川域を利用している可能性も考えられる。

採餌生態

スズキの仔稚魚は、カイアシ類、アミ類、エビ類などの甲殻類を主に捕食しており、体長 180 - 200 mm 以上になると胃内容物から魚類が出現し始める。成長とともに徐々に魚食性が強くなり、成魚では、主に魚類を捕食するようになるが、季節や場所によっては多毛類、甲殻類も捕食すると報告されている(畑中・関野 1962a; 宮原ら 1995)。2章の結果から、東京湾の盤州干潟周辺海域に生息するスズキ成魚の主要な餌生物は浮魚類であり、特にサッパ *Sardinella zunasi* およびカタクチイワシ *Engraulis japonicus* が主要な餌生物であると考えられる。先行研究においても、東京湾の 3 箇所の干潟(江戸川放水路、多摩川河口、平潟湾)において曳網により魚類相を調べた結果、サッパ、ボラ *Mugil cephalus cephalus*、マハゼ *Acanthogobius flavimanus* などが優占していたと報告されている(片岡 2011)。また、東京湾にある 7 箇所の干潟において魚類群集の多様性を調べた研究では、小櫃川及び江戸川の河口域周辺の生物多様性が最も高く、ハゼ科魚類(特にマハゼ)が最も多く、スズキ、ボラなどが優占しており、コノシロ *Konosirus punctatus* やサッパの出現数も多かったと報告されている(加納ら 2000)。このことから東京湾の中でも小櫃川の河口域周辺は、生物多様性が高く、スズキの餌となる生物が豊富な生息地であると言える。

本研究では、スズキの餌生物となり得る 10 種(魚類 9 種、甲殻類 1 種)のエネルギー価を測定し、生息域間で比較した。乾燥重量当りのエネルギー価では、海域、汽水域、淡水域の順に乾燥重量当りのエネルギー価が下がり、マイワシ *Sardinops melanostictus*、大型カタクチイワシが最も高かった(Fig 2-3a)。また、1 個体当りのエネルギー価ではコノシロとアユが最も高く、AIC によるモデル選択の結果、餌生物の単位重量当たりのエネルギー価は、生息域よりも餌サイズが最も大きく左右すると考えられた。よって、生息域によらず大型の餌生物を捕食すれば、より効率的にエネルギーを獲得することが可能である。

アユやコノシロは一般的にスズキの餌生物とされているが、本研究で採集した胃内容物からは出現しなかった。一方で、前述した大分県の河川域に生息するスズキからはア

ユやハゼ科魚類が出現した(宮田私信). 東京湾のスズキからアユが出現しなかった理由としては, 千葉県沿岸には大型河川が存在しないため, スズキの河川域の利用頻度が低い可能性が考えられる. 実際, 塩分 12 未満の河口域を経験していた個体は 2 個体のみであった(Table 4-6). 東京湾には複数の河川が流れ込んでおり, 特に神奈川県から東京湾奥部の沿岸にかけては, 多摩川, 荒川, 江戸川などの大型河川が複数存在している(Fig. 4-3). 多摩川では, アユの遡上が年間数百万尾に及ぶとされている(小泉 2011; 前田・藤原 2011). 一方, 千葉県側にも, 北から養老川, 小櫃川, 小糸川などが存在するが, 東京湾奥部の河川に比べるとその規模は小さい. 2011, 2012 年のアユ漁獲量は, 千葉県が 0 - 1 t, 東京都が 23 - 29, および大分県 147 - 151 t と報告されていることから(農林水産省, 内水面漁業生産統計調査データベース), 千葉県のアユ資源量は, 東京都や大分県と比べて少ないと考えられる. 以上のことから, 本調査海域である盤州干潟周辺や湾口付近ではアユの豊度が低い可能性が考えられる. よって, 東京湾盤州干潟周辺に生息するスズキ成魚は, 利用できるアユの個体数が少ないことから, 結果的に河川域への依存度が低くなっていると考えられる. これまで, 両側回遊魚であるスズキは, 主にアユを追いかけて河川を遡上し, アユの繁殖期が終わると海域に戻ると逸話的に言われていた. しかし, 生息環境によってはほとんど河川を利用しない個体群がいる可能性が示唆された.

活動量及びエネルギー収支

3 章で得られた左右体軸方向の加速度から算出した BBF と酸素消費速度 $\dot{V}O_2$ の回帰式を用いて野生下におけるスズキのエネルギー消費速度を, そして背腹方向の加速度データを用いて野生下におけるスズキのバースト回数を算出した. さらに, 2 章の食性解析の結果を踏まえて, バースト行動による捕食で得たエネルギー獲得量を推定した(4 章).

変温動物の代謝速度は, 水温の影響を受ける. よって, 野生下におけるスズキのエネルギー消費速度を推定する場合, $\dot{V}O_2$ を測定した水温範囲内ではしか正しくエネルギー消費速度を推定することができない. 3 章では水温 15 - 20 °C の範囲で $\dot{V}O_2$ を測定した. 一方, 4 章で放流したスズキの平均経験水温は, $19.6 \pm 2.7^\circ\text{C}$ (平均 \pm SEM) であった. 個体ごとの平均経験水温の範囲は 13.8 - 27.1 °C と季節によっては幅があり, $\dot{V}O_2$ を測定し

た水温範囲を超えていた。しかし、平均経験水温が 27.1°C であった 1 個体を除くと、3 章で求めた BBF と $\dot{V}O_2$ の回帰式は、野生下においても適用範囲であると判断した。3 章の遊泳開始時の TBF を閾値として、1 日当たりの活動時間割合を算出した結果、野生下のスズキは 1 日の内で約 10% に相当する時間において尾鰭を連続的に振り、活発に遊泳していたと考えられる。4 章において推定した 1 日当たりのエネルギー消費速度 (DMR) は、3 章で推定した標準代謝速度 SMR より多少高い程度であった。また、エネルギー消費量の内訳では、スズキが運動に充てる割合は全体の 8% であった。これらの結果は、野生下のスズキは 1 日の内ほとんど動いていないことを意味する。よって、スズキ成魚は、移動および索餌コストに節約し、餌生物を待ち伏せすることにより、エネルギーの消費量を抑える採餌戦略を選択していると考えられる。

4 章において推定したエネルギー消費量とエネルギー獲得量の関係を見ると、両者の間に有意な差は見られなかった。そのため、野生下においてはある程度の割合で消費量分を充填できていると考えられる。しかし、個体によって獲得量にバラつきがあり、エネルギー消費量を補填できていない個体も多く見られた。なお、1 日当りのエネルギー消費量を賄うためには、1 日当り約 2 - 3 % の餌生物を捕食する必要がある。2 章において、胃内容物が多く出現したまき網漁で捕獲した個体でも、体重当りの平均胃内容物重量 SCI は 1% 程度と少なく、最大でも 3.8% であった。また、仙台湾においてスズキの胃内容物を調べた先行研究においても SCI が 1% 以下、もしくは空胃状態のスズキが圧倒的に多かったと報告されている(畑中・関野 1962a)。以上のことから、野生下におけるスズキは、個体によっては 1 日で十分な餌生物を捕食できていない可能性が考えられる。ただし、胃内容物重量は消化により過小評価されている傾向があり、捕獲した瞬間の餌の獲得量を反映しているに過ぎない。また、4 章の野外放流調査の放流期間も約 2 日間であったことから、これより長い期間で見た場合、消費量を補填するだけのエネルギーを獲得できると考えられる。なお、エネルギー獲得量に関しては、2 章の胃内容物で出現した 80 mm のカタクチイワシを捕食したとして算出したが、先行研究では、より大型の餌生物が出現することが報告されている(宮原ら 1995; 宮田私信)。そのため、野生下のスズキも実際にはカタクチイワシより大型の餌を捕食している可能性が示唆された。また、記録計装着による前面投影面積の増大により、スズキの採餌行動が阻害

されている可能性も考えられる。

「夏季」および「秋-冬季」のバースト回数およびエネルギー消費速度に有意な差が出なかったため、議論するのは難しいが、11-2月の産卵時期を過ぎて、疲弊状態から回復しつつある6-7月の「夏季」と、産卵直前から産卵期を含む10-12月の「秋-冬季」では、エネルギー消費速度では、「夏季」が高く、バースト頻度では「秋-冬季」が多い傾向が見られた。また、スズキの鱗の年輪は12-1月に形成されると報告されており、10-12月にかけて体サイズの成長曲線も鈍化する(畑中・関野 1962b)。以上のように、エネルギー収支の季節的な変化に着目すると、スズキが「秋-冬季」を繁殖時期としている利点が見えてくる。エネルギー消費速度のほとんどがSMRに依存するスズキは、SMRの増大する「夏季」より、水温の低下に伴い消費速度が低下する「秋-冬季」に、体サイズの成長を抑えて余剰分を生殖腺の成長に当てることで、急速に繁殖の準備を整えることができる可能性が示唆された。

東京湾の生態系への影響

生態系によっては、北太平洋のシャチやミシガン湖のオオクチバスのような上位捕食者の1種が生態系のバランスを左右する構造になっている(Carpenter *et al.* 2001; Frank *et al.* 2005)。このような生態系では、上記のシャチやオオクチバスといったキーストーン種の存在が、下位の栄養段階の生物相だけでなく、生態系全体に多大な影響を与えることが知られている(Baum and Worm 2009)。スズキは東京湾における上位捕食者の一種であるが、スズキ以外にも4章のビデオロガーに撮影されたクロダイ、メジナ、ドチザメやその他にアカエイなどが東京湾における上位捕食者であると考えられる。このように上位捕食者が多く存在する「重複」型の生態系では、1種の捕食者の個体数が変動しても、生態系全体に与える影響は小さいと考えられる(嶋田ら 1992)。クロダイは、その食性や生息環境においてスズキと重複する部分が多く、スズキと比較的近い生態学的地位を有していると考えられる。よって、仮にスズキの個体群が減少した場合、スズキの生態学的地位を埋めるようにクロダイが侵入してくる可能性が高いと考えられる。よって、スズキの個体数が減少しても、クロダイなどのその他の魚種がスズキの生態学的地位を担保することにより、東京湾全体の生物多様性はあまり減少しないと考えられる。

今後の課題

2章で記述した食性解析では、サンプル採集の約半数をルアーフィッシングで行ったが、これらの個体の体重に対する胃内容物重量比 SCI は、まき網漁船で漁獲された個体より低い傾向が見られた。また、まき網漁船で採集したサンプルは 2015 年 11 月に漁獲された個体群から得たため、スズキの一時期の食性を反映しているに過ぎず、食性の一般性を説明するには不十分かもしれない。加えて、本研究では、海域で釣獲したスズキの胃内容物のみを収集したため、河川域に生息するスズキの食性に関する情報が欠落している。よって、スズキの食性をより詳細に把握するためにも、季節毎により多くの胃内容物サンプルを集める必要がある。また、餌生物の脂肪含有量は、季節や成長段階によって変化することが知られている(Hislop *et al.* 1991)。そのため、餌生物から得られるエネルギー価をより正確に推定するためにも、様々な時期に餌生物を採集し、重量当りのエネルギー価を測定するのが望ましい。代謝速度に関しては、東京湾に放流した個体の経験水温の多くが 15 - 20°C の範囲に収まっていたが、中にはこれらを下回る、もしくは上回る水温を経験している個体もいた。1年を通じてスズキの代謝速度を推定するためには、少なくとも 7 - 23°C の水温で BBF と $\dot{V}O_2$ の関係を調べる必要があると考えられる。また、野外調査においては、6 - 7月および 10 - 12月の行動データしか取得していない。アユを追いかけて河川を遡上すると言われる 8 - 9月、産卵期のピークを含む 1 - 2月、そして、産卵後の疲弊期である 3 - 5月のデータが欠落している。今後、これらの時期でも野外放流調査を実施すれば、東京湾における 1年間のスズキの生活環を把握できるだろう。さらに、本研究では、4日以下の短期間しか行動データを取得していない。東京湾のスズキは産卵期に長距離移動する可能性がある。1週間以上の放流を行い、スズキの長期間の回遊生態に関する情報を得ることができるようになれば、より包括的なスズキの回遊生態が明らかになるだろう。また、記録計装着がスズキの採餌行動に阻害している可能性も示唆されている。よって今後、より小型で多くのパラメータを測定できる装置が開発されることを期待したい。

本研究にはまだ課題点が残されているが、本手法を用いれば、これまで観察することが困難であった魚類の新たな生態やエネルギー収支を把握することが可能である。この

動物搭載型記録計を用いたバイオリギング手法と酸素消費速度の測定，胃内容物分析，そして水槽による行動観察などの手法を組み合わせることにより，野生下に生息する魚類のエネルギー収支を把握することができ，他の研究では把握することのできないエネルギー収支の観点から見える生態を明らかにすることが可能である．本手法はスズキ以外にも動物搭載型記録計を装着できる様々な魚種に適用可能である．今後，記録計がより小型化し，各生態系に生息する様々な魚類に本手法を適用することができれば，資源管理や生態系モデリングを行う上で必要となる各動物間の相互関係や生態系全体のエネルギーの流れを定量的に把握することが可能となる．

謝辞

本研究を遂行するにあたり、東京大学大気海洋研究所の佐藤克文教授には研究の機会および研究環境をご用意頂き、誠に多くの御指導、御鞭撻を賜った。ここに厚く感謝申し上げる。東京大学農学生命科学研究科の大竹二雄教授、名城大学農学部生物環境科学科の新妻靖章教授、東京大学大学院農学生命科学研究科の山川卓准教授、東京大学大気海洋研究所国際沿岸海洋研究センターの北川貴士准教授には、論文審査に際して多くの御助言を賜った。ここに深くお礼申し上げます。

また、宮崎信之東京大学名誉教授には、東京湾における野外調査を実施する機会を頂いた。東京大学大気海洋研究所国際沿岸海洋研究センターの青山潤教授には、遊泳トンネルによる酸素消費速度実験を実施する機会を頂いた。三洋テクノマリン株式会社(故)新沢丘氏および水島康一郎氏には東京湾野外調査において、現場での補助および日程の調整を、そして貴重な御助言も頂き、心より感謝申し上げます。また、賀久基紀氏には、東京湾野外調査における資料採集においてひとかたならぬご支援を頂いた。木更津市のボートシーバス船 OASIS の篠原弘幸氏および東京都のもんじゃ焼き五平店長の高津利広氏には、試料採集および用船において快良く協力して頂き、懇切丁寧にスズキ釣りを御指導いただいた。また、千葉県水産総合研究センター(現 千葉県館山水産事務所上級指導員)の庄司紀彦氏ならびに池上直也氏には、スズキの飼育について貴重な御意見および御助力を頂いた。国立科学博物館の窪寺恒己博士には、頭足類の下顎板による種査定においては、貴重な御助言を頂いた。大分県農林水産研究指導センターの景平真明氏には、スズキの食性とアユの関係について貴重なご意見を頂いた。

東京大学大気海洋研究所行動生態計測分野の宮田直幸氏とは、2年にわたり東京湾における調査で共に協力し、特にスズキの両側回遊に関して様々な意見を頂いた。ここに厚くお礼申し上げます。同研究室の Anthony A. Robson 氏には、論文作成にあたり英語の添削および様々な御助言を賜った。また、同研究室の青木かがり氏、吉田誠氏、米原善成氏には野外調査で御協力頂き、諸先輩、朋輩、後輩の皆様には、研究面および私生活においても数多くのご支援を頂いた。心より感謝申し上げます。

本研究は、東京大学バイオリギングプロジェクト、海洋政策研究財団、並びに公益財団法人日本科学協会の笹川研究助成を受けて実施した。

本博士論文は上記の方々，他大勢の皆様の協力や努力，理解に支えられ完成した次第である．特に，研究生生活の全てを支援してくれた両親には，ここに謹んで感謝の意を表す．

引用文献

- 赤沢 威 (1969). 縄文具塚産魚類の体調組成並びにその先史漁撈学的意味 -縄文具塚民の漁撈活動の復元に関する一試論-. 人類學雑誌 **4**, 154-178.
- Aoki, K., Amano, M., Mori, K., Kourogi, A., Kubodera, T. and Miyazaki, N. (2012) Active hunting by deep-diving sperm whales: 3D dive profiles and maneuvers during bursts of speed. *Marine Ecology Progress Series* **444**, 289-301.
- 青木 雄二 (2011). 多摩川とアユ -特集 江戸前アユの復活を目指して-. 海洋と生物 **197** (33), 495-496.
- Baum, J.K. and Worm, B. (2009) Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *The Journal of Animal Ecology* **78**, 699-714.
- Battaglia, B. (1959) The final resolution of the symposium on the classification of brackish waters. *Archo Oceanography Limnology* **11**, 243-248.
- Beamish, F.W.H. (1970) Oxygen consumption of largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in relation to swimming speed and temperature. *Canadian Journal of Zoology* **48**, 1221-1228.
- Beamish, F.W.H. (1974) Apparent specific dynamic action of largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **31**, 1763-1769.
- Beamish, F.W.H. (1978) Swimming Capacity. In: *Fish Physiology VII, Locomotion*. (eds W. Hoar and D. Randall). Academic Press, London, pp 101-187.
- Brenner, M. and Krumme, U. (2007) Tidal migration and patterns in feeding of the four-eyed fish *Anableps anableps* L. in a north Brazilian mangrove. *Journal of Fish Biology* **70**, 406-427.
- Boisclair, D. and Leggett, W.C. (1989) The importance of activity in bioenergetics models applied to actively foraging fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **46**, 1859-1867.
- Boisclair, D. and Sirois, P. (1993) Testing assumptions of fish bioenergetics models by direct estimation of growth, consumption, and activity rates. *Transactions of the American Fisheries Society* **122**, 784-796.
- Brett, J.R. (1964) The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **21**, 1183-1226.
- Brett, J.R. (1965) The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **22**, 1491-1501.

- Brownscombe, J., Gutowsky, L., Danylchuk, A. and Cooke, S. (2014) Foraging behaviour and activity of a marine benthivorous fish estimated using tri-axial accelerometer biologgers. *Marine Ecology Progress Series* **505**, 241–251.
- Butler, P.J., Green, J.A., Boyd, I.L. and Speakman, J.R. (2004) Measuring metabolic rate in the field: The pros and cons of the doubly labelled water and heart rate methods. *Functional Ecology* **18**, 168–183.
- Campana, S.E. (1990) How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**, 2219–2227.
- Carey, F.G. and Teal, J.M. (1966) Heat conservation in tuna fish muscle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **56**, 1464–1469.
- Carpenter, S.R., Cole, J.J., Hodgson, J.R., Kitchell, J.F., Pace, M.L., Bade, D., Cottingham, K.L., Essington, T.E., Houser, J.N., and Schindler, D.E. (2001) Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecological Monographs* **71**, 163–186.
- Claireaux, G., Couturier, C. and Groison, A.L. (2006) Effect of temperature on maximum swimming speed and cost of transport in juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *The Journal of Experimental Biology* **209**, 3420–3428.
- Clark, T.D., Sandblom, E., Hinch, S.G., Patterson, D.A., Frappell, P.B. and Farrell, A.P. (2010) Simultaneous biologging of heart rate and acceleration, and their relationships with energy expenditure in free-swimming sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Journal of Comparative Physiology. B, Biochemical, systemic, and environmental physiology* **180**, 673–684.
- Clarke, A. and Johnston, N.M. (1999) Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish. *Journal of Animal Ecology* **68**, 893–905.
- Cooke, S.J., Hinch, S.G., Wikelski, M., Andrews, R.D., Kuchel, L.J., Wolcott, T.G. and Butler, P.J. (2004) Biotelemetry: a mechanistic approach to ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **19**, 334–343.
- Cochran, W.G. (1954) Some methods for strengthening the common χ^2 tests. *Biometrics* **10**, 417–451.
- Elliott, J.M. and Davison, W. (1975) Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. *Oecologia* **19**, 195–201.
- Elliott, J.M. (1976) The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta L.*) in relation to body weight, water temperature and ration size. *Journal of Animal Ecology* **45**, 923–948.

- Estes, J.A., Tinker, M.T., Williams, T.M. and Doak, D.F. (1998) Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science (New York, N.Y.)* **282**, 473–476.
- Estes, J.A., Terborgh, J., Brashares, J.S., et al. (2011) Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science* **333**, 301–306.
- Frank, K.T., Petrie, B., Choi, J.S. and Leggett, W.C. (2005) Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science (New York, N.Y.)* **308**, 1621–1623.
- Fuji, T., Kasai, A., Suzuki, K.W., Ueno, M. and Yamashita, Y. (2010) Freshwater migration and feeding habits of juvenile temperate seabass *Lateolabrax japonicus* in the stratified Yura River estuary, the Sea of Japan. *Fisheries Science* **76**, 643–652.
- Fuji, T., Kasai, A., Suzuki, K.W., Ueno, M. and Yamashita, Y. (2011) Migration ecology of juvenile temperate seabass *Lateolabrax japonicus*: a carbon stable-isotope approach. *Journal of fish biology* **78**, 2010–2025.
- 風呂田 利夫 (1997). 東京湾の生態系と環境の現状. 東京湾の生物誌. 沼田 眞, 風呂田 利夫 編. 築地書館, 2–23.
- 風呂田 利夫 (1991). 東京湾内湾底生動物の生き残りと繁栄. 沿岸海洋研究ノート **28**(2), 160–169.
- Gleiss, A.C., Dale, J.J., Holland, K.N. and Wilson, R.P. (2010) Accelerating estimates of activity-specific metabolic rate in fishes: Testing the applicability of acceleration data-loggers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **385**, 85–91.
- Hajisamae, S., Chou, L.M. and Ibrahim, S. (2003) Feeding habits and trophic organization of the fish community in shallow waters of an impacted tropical habitat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **58**, 89–98.
- Halsey, L.G., Green, J.A., Wilson, R.P. and Frappell, P.B. (2009a) Accelerometry to estimate energy expenditure during activity: best practice with data loggers. *Physiological and Biochemical Zoology* **82**, 396–404.
- Halsey, L.G., Shepard, E.L.C., Quintana, F., Laich, G.A., Green, J. A. and Wilson, R.P. (2009b) The relationship between oxygen consumption and body acceleration in a range of species. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **152**, 197–202.
- Halsey, L.G., Matthews, P.G.D., Rezende, E.L., Chauvaud, L. and Robson, A.A. (2014) The interactions between temperature and activity levels in driving metabolic rate: theory, with empirical validation from contrasting ectotherms. *Oecologia*.

DOI: 10.1007/s00442-014-3190-5

- 畑中 正吉, 関野 清成 (1962a). スズキの生態学的研究 I スズキの食生活. 日本水産学会誌 **28**(9), 851–856.
- 畑中 正吉, 関野 清成 (1962b). スズキの生態学的研究 II スズキの成長. 日本水産学会誌 **28**(9), 857–861.
- 畑中 正吉, 関野 清成 (1962c). スズキの生態学的研究 III スズキの生産効率. 日本水産学会誌 **28**(10), 949–954.
- 林 勇夫 (1971). スズキ精巣の成熟過程について. 日本魚類学会誌 **18**(1), 39–50.
- Hayashi, I. (1972) On the ovarian maturation of the Japanese sea bass, *Lateolabrax japonicus*. *Japanese Journal of Ichthyology* **19**, 243–254.
- Herskin, J. and Steffensen, J.F. (1998) Energy savings in sea bass swimming in a school: measurements of tail beat frequency and oxygen consumption at different swimming speeds. *Journal of Fish Biology* **53**, 366–376.
- Hibino, M., Ohta, T., Isoda, T., Nakayama, K. and Tanaka, M. (2006) Diel and tidal changes in the distribution and feeding habits of Japanese temperate bass *Lateolabrax japonicus* juveniles in the surf zone of Ariake Bay. *Ichthyological Research* **53**, 129–136.
- Hislop, J.R.G., Harris, M.P. and Smith, J.G.M. (1991) Variation in the calorific value and total energy content of the lesser sandeel (*Ammodytes marinus*) and other fish preyed on by seabirds. *Journal of Zoology* **224**, 501–517.
- 井上 実 (1972). 魚類の対光行動とその生理. 日本水産学会誌 **38**(8), 907–912.
- Islam, M.S., Yamashita, Y. and Tanaka, M. (2011) A review on the early life history and ecology of Japanese sea bass and implication for recruitment. *Environmental Biology of Fishes* **91**, 389–405.
- Izuka A (1908) On the breeding habit and development of *Nereis japonica* n. sp.. *The Zoological Society of Japan* 295-305.
- 平岡 修宜, 荒井 修亮, 中村 憲司, 坂本 亘, 三田村 啓理, 光永 靖, 米田 佳弘 (2003). 超音波バイオテレメトリーを用いたスズキの移動と回遊の記録. 日本水産学会誌 **69**(6), 910–916.
- 片岡 一成 (2011). 東京湾 人と自然のかかわりの再生. 東京湾海洋環境研究委員会 編. 恒星社厚生閣.

- 岩本 有司, 森田 拓真, 少路 淳 (2010). 太田川河口域周辺におけるスズキ仔稚魚の出現と食性. 日本水産学会誌 **76**(5), 841–848.
- 海洋生物環境研究所 (2002). 温排水と漁場形成. 創立25周年記念研究成果報告会研究報告. 海洋研ニュース **74**, 4-6.
- 加納 光樹, 小池 哲, 河野 博 (2000). 東京湾内湾の干潟域の魚類相とその多様性. 日本魚類学会誌 **47**(2), 115–129.
- 加納 光樹, 横尾 俊博 (2011). 東京湾の魚類. 平凡社.
- 加藤 正人, 池上 直也 (2004). 東京湾の小型底ひき網漁業から見たスズキの資源動向と分布. 千葉県水産研究センター研究報告 **3**, 17–30.
- Kawabe, R., Kawano, T., Nakano, N., Yamashita, N., Hiraishi, T. and Naito, Y. (2003) Simultaneous measurement of swimming speed and tail beat activity of free-swimming rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* using an acceleration data-logger. *Fisheries Science* **69**, 959–965.
- 小泉 正行 (2011). 東京湾奥におけるアユ仔稚魚の分布と遡上 –特集 江戸前アユの復活を目指して–. 海洋と生物 **197** (33), 523-529.
- 河野 博 (2006). 東京湾 魚の自然史. 平凡社.
- Lewis, E.L. and Perkin, R.G. (1981) The practical salinity scale 1978: conversion of existing data. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* **28**, 307–328.
- Lindsey, C.C. (1978) Form, function, and locomotory habits in fish. In: *Fish Physiology VII, Locomotion*. (eds S. Hoar W and J. Randall D). Academic Press, pp 1–100.
- Lowe, C.G. (2001) Metabolic rates of juvenile scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*). *Marine Biology* **139**, 447–453.
- Lowe, C.G. (2002) Bioenergetics of free-ranging juvenile scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) in Kāne’ohe Bay, Ō’ahu, HI. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **278**, 141–156.
- 前田 洋志, 藤原 直 (2011). 多摩川におけるアユの遡上生態 –特集 江戸前アユの復活を目指して–. 海洋と生物 **197** (33), 530–537.
- Makiguchi, Y., Sugie, Y., Kojima, T. and Naito, Y. (2012) Detection of feeding behaviour in common carp *Cyprinus carpio* by using an acceleration data logger to identify mandibular movement. *Journal of Fish Biology* **80**, 2345–2356.
- 宮原 一隆, 大谷 徹也, 島本 信夫. (1995) 播磨灘におけるスズキ *Lateolabrax japonicus*

- の食性. 兵庫県立農林水産技術総合センター研究報告 **32**, 1–8.
- Mori, T., Miyata, N., Aoyama, J., Niizuma, Y. and Sato, K. (2015) Estimation of metabolic rate from activity measured by recorders deployed on Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus*. *Fisheries Science* **81**(5), 871–882.
- Murchie, K.J., Cooke, S.J., Danylchuk, A.J. and Suski, C.D. (2011) Estimates of field activity and metabolic rates of bonefish (*Albula vulpes*) in coastal marine habitats using acoustic tri-axial accelerometer transmitters and intermittent-flow respirometry. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **396**, 147–155.
- Nagy, A., K. and Costa, D. (1979) Water flux in animals: analysis of potential errors in the tritiated water method. *American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* **238**, R454–R465.
- Ney, J.J. (1993) Bioenergetics modeling today: growing pains on the cutting edge. *Transactions of the American Fisheries Society* **122**, 736–748.
- Niimi, A.J. and Beamish, F.W.H. (1974) Bioenergetics and growth of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in relation to body weight and temperature. *Canadian Journal of Zoology* **52**, 447–456.
- Niizuma, Y., Tsuchiya, K., Kume, H., Bessyo T. and Kazama K. (2014) Nutritional composition and energetic values of prey species in great cormorant. *Yamashina Institute for Ornithology* **45**, 93–97.
- Nip, T.H.M., Ho, W.Y. and Wong, C.K. (2003) Feeding ecology of larval and juvenile black seabream (*Acanthopagrus schlegeli*) and Japanese seaperch (*Lateolabrax japonicus*) in Tolo Harbour, Hong Kong. *Environmental Biology of Fishes* **66**, 197–209.
- 尾崎 真澄, 庄司 紀彦 (2001). 東京湾における遊漁船によるスズキ釣獲量の推定. 千葉県水産試験場研究報告 **57**, 173–179.
- 水産庁 (2006). 主要な対象生物の発育段階の生態的知見の収集・整理 報告 平成 18 年度水産基盤整備調査委託事業報告書. 社会法人全国豊かな海づくり推進協会. 35–40.
- 水産庁 (2007). 千葉県東京湾小型底びき網漁業包括的資源回復計画. 1–6.
- Palstra, A., van Ginneken, V. and van den Thillart, G. (2008) Cost of transport and optimal swimming speed in farmed and wild European silver eels (*Anguilla anguilla*). *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology* **151**, 37–44.
- Pickett, G.D. and Pawson, M.G. (1994) *Sea Bass*. Chapman and Hall, London.

- Pinet, P.R. (2006) *Invitation to Oceanography, Forth Edition*. Jones and Bartlett Publishers, Inc.
- Qasem, L., Cardew, A., Wilson, A., Griffiths, I., Halsey, L.G., Shepard, E.L.C., Gleiss, A.C. and Wilson, R. (2012) Tri-axial dynamic acceleration as a proxy for animal energy expenditure; should we be summing values or calculating the vector? *PLoS ONE* **7**(2). e31187
- 佐原 雄二 (2010) 採餌生態. 魚類生態学の基礎. 塚本 勝巳 編. 恒星社厚生閣. 204–213.
- Sakamoto, K.Q., Sato, K., Ishizuka, M., Watanuki, Y., Takahashi, A., Daunt, F. and Wanless, S. (2009) Can ethograms be automatically generated using body acceleration data from free-ranging birds? *PLoS ONE* **4**, e5379.
- Sato, K., Yoko, M., Cameron, M.F., Siniff, D.B. and Naito, Y. (2003) Factors affecting stroking patterns and body angle in diving Weddell seals under natural conditions. *Journal of Experimental Biology* **206**, 1461–1470.
- 佐藤 正典 (2004) 多毛類の多様性と干潟環境 カワゴカイ同胞種群の研究. 化石 **76**, 122-133.
- Secor, D.H., Ohta, T., Nakayama, K. and Tanaka, M. (1998) Use of otolith microanalysis to determine estuarine migrations of Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus* distributed in Ariake sea. *Fisheries Science* **64**, 740–743.
- Shahidul Islam, M.D., Ueno, M. and Yamashita, Y. (2010) Growth-dependent survival mechanisms during the early life of a temperate seabass (*Lateolabrax japonicus*): Field test of the “growth-mortality” hypothesis. *Fisheries Oceanography* **19**, 230–242.
- 嶋田 正和, 山村 則男, 粕谷 英一, 伊藤 喜昭 (1992) 動物生態学 新版. 海游舎.
- Shimose, T., Shono, H. and Yokawa, K. (2006) Food and feeding habits of blue marlin, *Makaira nigricans*, around Yonaguni Island, southwestern Japan. *Bulletin of Marine Science* **79**, 761–775.
- Steinhausen, M.F., Steffensen, J.F. and Andersen, N.G. (2005) Tail beat frequency as a predictor of swimming speed and oxygen consumption of saithe (*Pollachius virens*) and whiting (*Merlangius merlangus*) during forced swimming. *Marine Biology* **148**, 197–204.
- 須原 三加, 森 泰雄, 三原 行雄, 山本 昌幸, 川端 淳, 高橋 素光, 勝川 木綿, 片山 知史, 山下 洋, 河村 知彦, 渡邊 良郎 (2013). カタクチイワシの繁殖特性の海域間比較. 日本水産学会誌 **79**(5), 813–822.
- Suzuki, I., Naito, Y., Folkow, L.P., Miyazaki, N. and Blix, A.S. (2009) Validation of a device

- for accurate timing of feeding events in marine animals. *Polar Biology* **32**, 667–671.
- Tanaka, H., Takagi, Y. and Naito, Y. (2001) Swimming speeds and buoyancy compensation of migrating adult chum salmon *Oncorhynchus keta* revealed by speed/depth/acceleration data logger. *The Journal of Experimental Biology* **204**, 3895–3904.
- 田中 克, 木下 泉 (2002). スズキと生物多様性 –水産資源生物学の新展開–. 恒星社厚生閣.
- Tanoue, H., Komatsu, T., Tsujino, T., Suzuki, I., Watanabe, M., Goto, H. and Miyazaki, N. (2012) Feeding events of Japanese lates *Lates japonicus* detected by a high-speed video camera and three-axis micro-acceleration data-logger. *Fisheries Science* **78**, 533–538.
- Taylor, M.D., McPhan, L., van der Meulen, D.E., Gray, C. A. and Payne, N.L. (2013) Interactive drivers of activity in a free-ranging estuarine predator. *PLoS ONE* **8**, e80962.
- van den Thillart, G., van Ginneken, V., Körner, F., Heijmans, R., van der Linden, R. and Gluvers, A. (2004) Endurance swimming of European eel. *Journal of Fish Biology* **65**, 312–318.
- Tytler, P. and Calow, P. (1985) *Fish energetics: new perspectives*. Johns Hopkins University Press.
- Videler J, J. (1993) *Fish Swimming*. Chapman and Hall, London.
- 渡邊 光, 大泉 宏, 川原 重幸 (2004). 日本近海に生息する魚類の耳石による種類同定マニュアル. CD-ROM Version 1.1J. 独立行政法人水産総合研究センター遠洋水産研究所.
- Watanabe, Y.Y., Baranov, E. A, Sato, K., Naito, Y. and Miyazaki, N. (2006) Body density affects stroke patterns in Baikal seals. *The Journal of Experimental Biology* **209**, 3269–3280.
- 渡部 泰輔 (1965). 東京湾におけるスズキ卵の分布生態について. 日本水産学会誌 **31**(8), 585–590.
- Whitney, N.M., Papastamatiou, Y.P., Holland, K.N. and Lowe, C.G. (2007) Use of an acceleration data logger to measure diel activity patterns in captive whitetip reef sharks, *Triaenodon obesus*. *Aquatic Living Resources* **20**, 299–305.
- Wilson, R.P., White, C.R., Quintana, F., Halsey, L.G., Liebsch, N., Martin, G.R. and Butler, P.J. (2006) Moving towards acceleration for estimates of activity-specific metabolic rate in

- free-living animals: The case of the cormorant. *Journal of Animal Ecology* **75**, 1081–1090.
- Wilson, S.M., Hinch, S.G., Eliason, E.J., Farrell, A.P. and Cooke, S.J. (2013) Calibrating acoustic acceleration transmitters for estimating energy use by wild adult Pacific salmon. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **164**, 491–498.
- Wright, S., Metcalfe, J., Hetherington, S. and Wilson, R. (2014) Estimating activity-specific energy expenditure in a teleost fish, using accelerometer loggers. *Marine Ecology Progress Series* **496**, 19–32.
- Yagishita, N. and Nakabo, T. (2003) Evolutionary trend in feeding habits of Girella (Perciformes: Girellidae). *Ichthyological Research* **50**, 358–366.
- 山木 勝, 椎名 雅人 (2009). 日本産魚類耳石大図鑑. HP Version 3.0J. 愛媛県立宇和島水産高等学校専攻科水産増殖科.
- Yasuda, T., Komeyama, K., Kato, K. and Mitsunaga, Y. (2012) Use of acceleration loggers in aquaculture to determine net-cage use and field metabolic rates in red sea bream *Pagrus major*. *Fisheries Science* **78**, 229–235.

要旨

海洋生態系において上位捕食者は、下位の生物を捕食することにより生態系内の構造のバランスを維持する役割を担っている。そのため、上位捕食者のエネルギー収支の知見を得ることは生態系を理解する上で基礎的かつ重要である。スズキ *Lateolabrax japonicus* は日本の沿岸生態系において上位捕食者であり、また先史時代から人々の食料として利用されてきた日本人にとって馴染みの深い水産重要種である。しかし、一方で成魚に関する知見は少ない。そこで、本研究では、野生下におけるスズキの行動生態の解明、及びエネルギー獲得量及び消費量を推定することを目的に以下の研究を行った。

胃内容物分析及び餌生物のエネルギー価測定

2011年5月、6月、11月及び2012年6月に、東京湾の盤州干潟周辺海域において、ルアーフィッシングにより、そして2015年11月にまき網船によって釣獲されたスズキ計43個体から胃内容物を採集した。胃内容物を冷凍状態で研究室まで持ち帰り、解凍後、湿重量を測定し、出現した餌生物種を可能な限り同定した。また、2013年5月、6月、10月、11月及び2015年7月において、千葉県館山市の定置網及び大分県別府湾周辺の河川域に生息するスズキの潜在的な餌生物10種を採集した。定温乾燥機で餌生物を約48-72時間乾燥させ、カロリーメーターで重量1g当たりのエネルギー価を測定した。体重に対する胃内容物重量の割合(SCI: stomach contents index)を漁獲方法別で比較すると、ルアーフィッシングより、まき網で捕獲された個体の方が高い傾向が見られた。スズキの胃内からは魚類、頭足類、甲殻類、多毛類など、様々な餌生物が出現した。魚類の出現頻度は、魚類以外の餌生物に比べて高い値となった(chi² test, $p < 0.01$)。餌生物種の中では、サッパ *Sardinella zunasi* 及びカタクチイワシ *Engraulis japonicus* が最も多く出現した。このことから、東京湾の盤州干潟周辺に生息するスズキの主要な餌生物は、サッパ及びカタクチイワシを初めとした魚類であると考えられる。スズキの潜在的な餌生物10種(魚類9種及び甲殻類1種)のエネルギー価を測定した結果、乾燥重量当たりのエネルギー価において、餌生物間で有意な差が見られ、大型カタクチイワシ(Total length: TL100 mm 以上)及びマイワシ *Sardinops melanostictus* が最も高く、テナガエビ *Macrobrachium nipponense* が最も低い値を示した(Tukey-Kramer test, $p < 0.05$)。種によって体サイズは

大きく異なっていたが、餌生物の 1 個体当りの平均エネルギー価では、コノシロ *Konosirus punctatus* (乾燥重量: 31.0 ± 18.5 g), アユ *Plecoglossus altivelis altivelis* (25.0 ± 9.0 g), マアジ *Trachurus japonicus* (10.7 ± 1.1 g) といった浮魚類で高くなる傾向が見られた。また、生息水域によって乾燥重量当りのエネルギー価を比較したところ、海水域に生息する餌生物の値が高く、淡水域に生息する餌生物の値が低い傾向が見られた (Tukey-Kramer test, $p < 0.001$)。スズキの主要な餌生物と考えられる未消化状態のカタクチイワシは、平均全長 79 ± 11 mm, 平均湿重量は 3.6 g であった。

酸素消費速度の測定

千葉県木更津市周辺の盤州干潟及び東京都江戸川区の旧江戸川河口域において計 11 個体を釣獲し、東京大学大気海洋研究所に移送した。水温 15, 20, 25°C に保った水槽で数週間馴致し、2012 年 9, 11 月, 2013 年 4, 10 月, 2014 年 11, 12 月, 2015 年 7 月にそれぞれの温度帯で酸素消費速度 $\dot{V}O_2$ を測定した。麻酔後に供試魚に加速度計 (ORI400-D3GT) を取り付け、Blazka 型遊泳トンネルでさらに 24 時間間馴致した。 $\dot{V}O_2$ 測定は、流速 $0.1 - 0.9$ m s⁻¹ の範囲で行い、測定中はデジタル HD ビデオカメラで供試魚の行動を観察した。左右加速度から算出した *BBF* (body beat frequency) や 3 軸加速度の動物の動きに由来する動的成分 (*DBA*: dynamic body acceleration) を算出し、 $\dot{V}O_2$ 推定において最も予測力の高いモデルを AIC で選出した。水温 20°C では 5 個体 26 回, 15°C では 3 個体 22 回の計 48 回 $\dot{V}O_2$ を測定した。水温 25°C で馴致した個体は、遊泳トンネル内に封入後、 $\dot{V}O_2$ を測定する前に全て死亡した。ビデオ映像による行動観察の結果、スズキは、断続遊泳、連続遊泳、突進遊泳の 3 つの遊泳方法をそれぞれの遊泳速度 U 及び尾鰭振動周波数 (*TBF*: tail beat frequency) に合わせて選択していた。なお、 0.5 BL s⁻¹ 以上の時 (*TBF* は 1.3 Hz 以上) には尾鰭を連続的に振動させて遊泳していたことから、野生下で得られたデータを解析する際、*TBF* が 1.3 Hz 以上の時には尾鰭を連続的に振って遊泳していたとみなした。活動度 (U , *TBF*, *BBF*, *DBA*) と $\dot{V}O_2$ の間には、それぞれ有意な相関関係が得られた。また、 U と *TBF*, U と *BBF*, そして *TBF* と *BBF* の間にも同様に有意な相関が見られた。非遊泳状態の標準代謝速度 *SMR* (standard metabolic rate) を U と $\dot{V}O_2$ の関係から求めたところ、水温 20°C で 45.9 kJ kg⁻¹ day⁻¹, 水温 15°C で 25.7 kJ kg⁻¹ day⁻¹ と算出された。この値は、他の沿岸性の魚種で報告されている標準代謝速度 *SMR*

と近い値を示していた。最も移動コストの少ない最適遊泳速度 U_{opt} は、水温 20°C で 1.5 BL s⁻¹、そして水温 15°C で 1.1 BL s⁻¹ と算出された。また、 U_{opt} の速度で遊泳している時の活動代謝速度 AMR_{opt} は、水温 20°C で 124.0 kJ kg⁻¹ day⁻¹、水温 15°C で 71.0 kJ kg⁻¹ と算出された。なお、各活動度による $\dot{V}O_2$ モデルを比較した結果、 TBF を説明変数に持つモデルの AIC が最も低く、 U 、 BBF 、 DBA の順で高くなった。スズキの TBF を野生下で直接測定することは困難で、 U を測定する装置は大型個体にしか装着できないため、野生下におけるエネルギー消費速度を推定する場合は、左右加速度から算出した BBF を用いることにした。

野生下におけるスズキのエネルギー収支及び行動生態

2011 年 6, 11, 12 月および 2012 年 6, 7, 10, 12 月に東京湾の千葉県木更津市周辺海域で計 33 個体を釣獲した。麻酔後、供試魚の第一背鰭基部に加速度計、浮力体、電波発信器、自動切り離し装置を固定したタグを装着し、放流した。予め設定した時間(4 - 168 時間)が経過した後、海面に浮上したタグから発信される電波を電波受信器及び八木アンテナを用いて受信し、最も強く受信される方位を求めつつ船で現地に向かい、タグを回収した。左右方向の加速度データから BBF を算出し、3 章で得られた経験式を元に TBF に変換した。また、3 章で得られた結果から、野生下におけるスズキのエネルギー消費速度を推定する際は、各個体の平均経験水温が 13°C 以上 18°C 未満の時は 15°C の、18°C 以上 22°C 未満の時は 20°C における $\dot{V}O_2$ と BBF の関係式を用いた。また、瞬間的に口を大きく開閉して吸い込み採餌を行う動きは、背腹方向の加速度データに現れると判断し、3 Hz 以上のバーストイベントを抽出した。野生下において、スズキの 1 日当りの活動時間割合($TBF \geq 1.3$ Hz)は 9.0±12.9%(平均±SD)であった。加速度計で測定した BBF を用いて推定した全期間におけるエネルギー消費速度は、43.5±12.8 kJ kg⁻¹ day⁻¹ であった。なお、放流期間中の平均経験水温(平均±SEM)は 19.6±2.7°C、滞在深度は 3.8 ±2.5 m であった。3 章において推定した水温 20°C での 1 日当たりの SMR が 45.9 kJ kg⁻¹ day⁻¹ であったことから、野生下におけるエネルギー消費速度のほとんどが、 SMR に由来していると考えられる。なお、スズキが体重を維持するのに必要な 1 日当りのエネルギー量は、95.9±39.2 kJ day⁻¹、成長量を加味すると 104.5±39.9 kJ day⁻¹ と推定され、そ

れぞれ全長 8 cm のカタクチイワシ約 10 - 12 尾分に相当した。個体によっては、バースト回数にはかなりばらつき(0-64 回)があり、バースト行動が見られたスズキの 1 日当りの平均バースト回数は 9.3 ± 12.5 回であった。また、バースト行動は、潮汐の影響を受けており、昼間の満潮から下げ潮時、そして夜間の下げ潮時に集中する傾向が見られた。仮にスズキが、2 章で出現率の高かったカタクチイワシ(平均全長約 80 mm)をバーストにより捕食していたとすると、バースト回数から推定される 1 日当たりの餌総量のエネルギー価は $155.6 \pm 209.5 \text{ kJ day}^{-1}$ となる。排泄量が餌のエネルギー価に占める割合(30%)や消化のために必要なエネルギー(specific dynamic action: 15%)を考慮すると、上記の餌から獲得できるエネルギー価は $85.6 \pm 115.2 \text{ kJ day}^{-1}$ と推定された。なお、獲得量と消費量との間に有意な差は見られなかった(Wilcoxon signed-rank test, $p > 0.05$)。以上のことから、東京湾における野生下のスズキは、探索にコストをかけない採餌戦略を選択し、また、その採餌行動も潮汐の影響を受けていると考えられる。