アーカイバルタグによる西部北太平洋における
メバチおよびキハダの遊泳行動

２０１３年

松　本　隆　之

目次

1. 諸言 1
2. 材料と方法 6
2-1. 使用したアーカイバルタグ 6
2-2. 標識魚の漁獲および放流 9
2-3. データ読み出しおよび処理 15
2-4. 鉛直行動の分類 16
2-5. 月齢および照度と遊泳深度の関係 21
2-6. 水平移動および分布 21
3. 結果 23
3-1. 再捕およびデータ取得の概要 23
3-2. 鉛直行動の概要、鉛直行動パターンの分類結果および集計 24
3-3. 鉛直行動パターン出現の季節変化 40
3-4. 遊泳深度と DSL（深海散乱層）の関係 46
3-5. 遊泳深度と水温の関係 48
3-6. 遊泳深度および水温と体長との関係 55
3-7. 分布深度および水温の季節変化 60
3-8. 月齢および照度と遊泳深度の関係 67
3-9. 表層での滞在 73
3-10. 深層への潜行行動 76
3-11. 水平分布・移動 83
4. 考察 101
4-1. アーカイバルタグ装着による魚体への影響について 101
4-2. 魚礁等へ蝟集する行動のメカニズム 102
4-3. 海洋環境が鉛直分布に与える影響 108
4-4. 同一海域における他魚種の鉛直行動との比較 113
4-5. 餌生物の分布が遊泳深度に与える影響 114
4-6. 照度が遊泳深度に与える影響 116
4-7. 表層滞在行動メカニズム 119
4-8. 深層潜行の理由の考察 120
4-9. 鉛直ハビタット選択 122
4-10. 水平分布と移動に関する考察 125
4-11. 水平分布と鉛直行動パターンの関係の検討 126
5. まとめ 129
6. 謝辞 133
7. 引用文献 134

1. 諸言

マグロ属魚類であるメバチ（*Thunnus obesus*）、キハダ（*T. albacares*）は、「熱帯性まぐろ」と呼ばれ、各大洋の熱帯域を中心に、亜熱帯域、温帯域にかけて広く分布している。近年の全世界の漁獲量はキハダおよびメバチがマグロ属の中でそれぞれ1番目および2番目に多く（水産総合研究センター，2013）、2011年における全世界の漁獲量はキハダ122万トン、メバチ39万トン、そのうち我が国はそれぞれ7.2万トン、5.2万トンとなっている（FAO統計：FISHSTAT、http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstat/en）。従って、我が国を含む全世界的に商業上非常に重要である。メバチは主として刺身用、キハダは、刺身用および缶詰用として利用される。

生物学的特性の概要は次のとおりである。産卵は、両種ともに表面水温24℃以上の海域で広く行われると考えられている（西川ら，1985）。マグロ属の中では成長及び成熟が早く、中西部を含んだ太平洋においては、メバチは、Sun et al. (2001)に基づく成長式によると1歳で69 cm FL（尾叉長）、2歳で94 cm FL、3歳で123 cm FL、Zhu et al. (2010)によると雌の50%成熟体長は107.8 cm FL（前述成長式によると2.6歳）と推定されている。キハダは、Wankowski (1981)に基づく成長式によると1歳で46 cm FL、2歳で80 cm FL、3歳で106 cm FL、Itano (2000)によると雌の50%成熟体長は105 cm FL（前述成長式によると3.0歳）と推定されている。寿命は、メバチは15歳以上（Farley et al., 2004）キハダは7年から10年（水産総合研究センター, 2013）と考えられている。標識放流の結果から、大西洋（Hallier, 2005）およびインド洋（IOTC, 2012）においては両種ともに一部個体について大洋の横断も報告されているものの、多くは放流場所近辺での再捕である。太平洋（Schaefer and Fuller, 2010; Langley et al., 2011）においては、大洋を横断するような大きな移動は知られていない。また、いずれの大洋においても明瞭な回遊の方向性は認められていない。

２種の漁法として、メバチは主としてはえなわで漁獲されているが、太平洋においては近年まき網による漁獲比率も高くなっており、特に東部太平洋においてははえなわによる漁獲量を上回っている。また、一部は竿釣等の漁業でも漁獲される。フィリピン・インドネシアにおける沿岸漁業（小型まき網や曳縄等）によっても多く漁獲されている。漁法に対応した漁獲物のサイズは、中西部太平洋において、100

～180 cm FL のメバチ中大型魚は主としてはえなわで漁獲されるが、100 cm FL 以下の個体は主としてまき網等の表層漁業で漁獲されている。一方キハダは近年では主としてまき網により漁獲され（特に太平洋）、それ以外にははえなわ等によっても漁獲されている。50～170 cm FL の個体は、主としてまき網によって漁獲される。はえなわによる漁獲物は 90～170 cm FL の個体の一部を占め、50 cm FL 以下の大半はフィリピン・インドネシアにおける沿岸漁業により漁獲されている（Williams and Terawasi, 2011）。

まき網等の表層漁業においては、これら２種の特に小型個体が構造物に蝟集する習性を利用して、固定式あるいは漂流式の浮漁礁を設置・放流してそこで操業する漁法も行われている。ただし、まき網漁業においては、両種、特にメバチについて、小型個体が多く漁獲され、資源に与える影響も懸念されている。

日本近海を含む中西部太平洋はメバチおよびキハダの漁場のひとつであり、日本船（はえなわ、まき網、竿釣等）の主漁場のひとつでもある。日本近海においては、メバチは、主として秋から冬の時期に本州中部東沖および本州中部南方においてはえなわで、また、本州中部東沖において主として夏季にまき網および竿釣で漁獲される。キハダは、紀伊半島沖から南西諸島海域においてはえなわで、本州中部東沖において夏季にまき網および竿釣で漁獲される。南西諸島周辺海域（八重山～奄美海域）において、パヤオと呼ばれる魚礁（浮魚礁および中層魚礁）に蝟集しているメバチ、キハダが、カツオ（*Katsuwonus pelamis*）等とともに近海竿釣、および沿岸漁業（小型船）による竿釣、曳縄、手釣等で漁獲されており、当該海域において重要な漁獲対象種となっている。

2 種の資源状態について、大洋によっても異なるが、特にメバチについてはおおむね減少傾向もしくは低位ないし中位横ばいで推移しており、中西部太平洋においても、それら資源は近年減少もしくは低水準で推移している（水産総合研究センター, 2013）。持続的利用のために、より精度の高い資源評価、そして資源管理のより一層の強化が必要である。精度の高い資源評価、効率的な漁業管理を行うためには生物学的特性の解明も必要で、その一環として、各漁業の漁獲効率の評価、CPUE 標準化、および、海域間の魚の移動を考慮した資源解析モデルの適用のために、魚の遊泳行動、移動についての情報が必要である。その際、上述のように、漁法によって漁獲されるサイズが異なるため、各魚体サイズに応じた行動特性、特に鉛直行

動を解明することが重要と考えられる。

2 種の遊泳行動について、これまで、メバチでは中部北太平洋（Musyl et al., 2003 等）、東部熱帯太平洋（Schaefer and Fuller, 2002, 2005, 2010, 2013; Schaefer et al., 2009 等）を主体に、西部南太平洋（Evans et al., 2008 等）、大西洋（Arrizabalaga et al., 2008）において、キハダについては中部北太平洋（Holland et al., 1990 等）、東部熱帯太平洋（Schaefer et al., 2007, 2009, 2011, 2013）を主体に、西部熱帯太平洋（Mitsunaga et al., 2012 等）、インド洋（Cayré, 1991 等）、大西洋（Weng et al., 2009）おいては報告があるが、西部北太平洋、特に日本近海においては、Ohta et al. (2001)および Ohta and Kakuma (2005)により沖縄海域におけるメバチおよびキハダの主として浮魚礁蝟集の日周性についての報告はあるものの、鉛直行動を含んだ遊泳行動の詳細を取りまとめたものはなく、いまだ知見が乏しい。また、2 種の移動、回遊についても、いくつかの海域において断片的な報告はあるが（大西洋：Hallier, 2005; 太平洋：Matsumoto et al., 2003, 2007; Schaefer and Fuller, 2009; Leroy et al., 2008; インド洋：IOTC, 2012）、太平洋を含む各大洋における全体としての回遊経路についてはいまだ明らかではない。

まぐろ類の遊泳行動調査について、1970 年代頃から超音波発信機（ピンガー）を用いた計測が行われてきており（ビンナガ *T. alalunga*：Laurs et al., 1977、キハダ・タイセイヨウクロマグロ *T. thynnus* : Cayré and Olson, 1982、キハダ・メバチ : Holland et al., 1990）、通常は夜間よりも昼間に深く潜行すること等が知られていた。しかしながら、超音波発信機を装着した魚を船で追跡する方法では、微細な水平移動や海洋環境等の詳細な情報の収集が可能であるものの、発信機の電池寿命、船の運航の制約で通常追跡期間は数日に限られてしまう。さらに、一度に多くの個体を観察するのは困難である。また、受信機を浮魚礁等に固定する方法では、魚が近くにいる時しか追跡できない（Ohta et al. (2001)によると半径約 680 m 以内が探知範囲）。1990 年代後半以降には、ポップアップ・タグと呼ばれる、深度、水温等のデータを蓄積し、装着から一定期間後に自動的に切り離されて海面に浮上し、人工衛星にデータのみを送信するタグも用いられるようになった（例：タイセイヨウクロマグロ：Block et al., 1998、メバチ：Arrizabalaga et al., 2008）。しかし、再捕、回収が不要という利点があるが、タグが大型（例：米国 Wildlife Computers 社製 Mk10PAT では本体長さ約 17 cm）のため、小型個体（おおむね 80 cm FL 以下）には適さない、人工衛星へ

電送するため大容量のデータは得られない、設定した日付よりも早く浮上する（早期浮上）といった問題がある。これらとともに、1990 年代後半以降、まぐろ類の遊泳行動を調べる方法の一つとして、アーカイバルタグ（データ記録型標識）が広く使用されている（例：クロマグロ *T. orientalis*：Kitagawa et al., 2000、ミナミマグロ *T. maccoyii*：Bestley et al., 2009、ビンナガ：Childers et al., 2011）。アーカイバルタグは一定時間間隔で深度、温度、照度を記録し、照度にもとづく水平位置推定も可能にする。被装着魚の再捕およびタグの回収が必要であるものの、体内に装着した場合は脱落が少なく、まぐろ類幼魚等の比較的小型の魚にも装着可能で、データ取得において受信機等の特別な装置が不要で、タグを回収しさえすれば、同一個体から数か月ないし数年の長期間にわたるデータを取得可能である。従って、アーカイバルタグは小型個体も含めて調査する場合、および再捕とタグの回収が得られる場合においては有用であると考えられる。実際に、上述の報告のうちのいくつか（Musyl et al., 2003; Schaefer and Fuller, 2005, 2010; Schaefer et al., 2007, 2011）においては、アーカイバルタグにより尾叉長 50 cm 台もしくは 60 cm 台の小型個体を含めて、最大で 1 個体あたり 1000 日を越える観察を行っている。

このような状況のもと、水産庁は、メバチおよびキハダの成長、移動、自然死亡率等の生物学的情報の収集のため、平成 11～22 年度に、日本周辺国際魚類資源調査事業（平成 17 年度までは、熱帯性まぐろ資源対策調査委託事業）により南西諸島周辺におけるメバチ、キハダの標識放流（Matsumoto et al., 2003, 2007）、および、平成 20～22 年度に、新宮城丸標識放流調査委託事業として、本州中部海域（房総沖）にて、メバチを主体とした標識放流（Matsumoto and Okamoto, 2008）を実施し、それらの調査の一環としてメバチおよびキハダのアーカイバルタグ装着放流を行った（新宮城丸標識放流調査委託事業ではメバチのみ）。本研究では、これら事業の調査により収集されたメバチおよびキハダのアーカイバルタグ・データを用いて、これら 2 種の鉛直行動、水平移動・分布についての解析を行い、遊泳行動および分布の特徴を明らかにすること、および、回遊経路の一部を明らかにすることを試みた。さらには、魚体サイズ、季節、海域による変化も調べ、なおかつ、水温等の海洋環境、照度、餌生物の分布、魚礁等への蝟集といった、遊泳行動に影響を与えると考えられる要因を解析･考察し､遊泳行動のメカニズムを解明することを目的とした。また、2 種の比較により種間の違いを明らかにするとともに、既往の知見による他

海域の同一種の結果および同一・近隣海域における他のマグロ属魚類との比較を行うことにより、それぞれ、海洋環境、観察個体のサイズ等による遊泳行動の違いの検討、および、魚種による遊泳行動の違いの検討も行った。これらの情報は、CPUE標準化、生物の遊泳行動を入力パラメーターとして用いるハビタットモデルへの適用、各種漁具による漁獲効率の検討、といった資源解析において有用な情報となることが期待される。

2. 材料と方法

2-1. 使用したアーカイバルタグ

本研究で使用したアーカイバルタグは、米国 NMT（Northwest Marine Technologies）社製 Ver.1.0 および Ver.1.1（本体長さ 10 cm、直径 1.6 cm、アンテナ長 18.5 cm、空中重量 52 g、記録容量 256KB）、および、カナダ Lotek 社製 LTD-2310（本体長さ 7.5 cm、直径 1.6 cm、アンテナ長 22.5 cm、空中重量 40g、記録容量 8MB もしくは 16MB）である。タグの写真をFig. 1に、仕様をTable 1に示す。NMT 社製 Ver.1.1 は、Ver.1.0 と類似しているが、照度センサー等が改良されており（アンテナの照度センサーをより長くすることによるセンサー感度の増大、データ処理アルゴリズムの改良）、LTD-2310 は、NMT タグに比べて記録容量が大幅に増大していることが特徴である。NMT 社製 Ver.1.0 は 2000～2003 年に、Ver.1.1 は 2001～2002 年に、LTD-2310 は 2003～2010 年に使用された。

今回使用したタグはいずれも、タグ本体に圧力センサー、温度センサーおよび記録領域、アンテナ部分に温度センサーおよび照度センサーを有し、それらを一定時間間隔（ユーザーが設定可能）で記録する（時系列データ）。タグを体内に装着した場合は、タグ本体の温度センサーにより体温を測定できる。また、照度の変化より判定した日出・日没時刻に基づき、1 日ごとの緯度経度を推定する。ただしこの推定位置は誤差が大きい。誤差について、Welch and Eveson (1999)は約 140 km と報告している。また、タグを陸上もしくは海中（生簀内）に固定した実験（松本，未発表データ）においては、誤差は経度がおおむね±１度以内、緯度は通常±5 度以内であったが、秋分の日付近には推定不能もしくは±10 度以上であった。なお、本研究において、日出、日没時刻付近に標識装着魚が深く潜行した場合、日出・日没時刻が正しく推定されず、推定位置は異常値となっていた。

本研究では NMT Ver.1.0 および Ver.1.1 は、深度、温度、照度を 256 秒間隔で記録するように設定し、合計記録日数は 162 日である。LTD-2310 は、60 秒間隔で記録するように設定し、合計記録日数は 980 日（8MB メモリー）もしくは 1960 日（16MB メモリー）である。NMT タグはデータを消去するとすぐさまデータ記録を開始するが、LTD-2310 タグはあらかじめ設定した日時から記録開始することが可能である。

いずれのタグも、記録開始から一定日数分、メモリーが満杯になっても上書きされない部分（以後固定領域、Fixed part と呼ぶ）および、残りの部分の、メモリーが満杯になると上書きされる部分（以後 B 領域、B part と呼ぶ）に分けられ、それぞれの比率は任意に設定可能で、本研究ではTable 1のように設定した。それに加え、Day log と呼ばれる、推定日出・日没時刻、推定緯度経度、表面水温等のデータ（それぞれ 1 日 1 回）が得られ、これについては、タグが作動している全期間にわたって記録される。

Table 1 Specification of archival tags used for the present study.

	NMT Ver.1.0	NMT Ver.1.1	LTD-2310 (8MB)	LTD-2310 (16MB)
Memory size	256 KB	256 KB	8 MB	16 MB
Length (cm)	10	10	7	7
Diameter (cm)	1.6	1.6	1.6	1.6
Resolution of the sensors				
Depth (m)	1 (≤126 m depth), 3(≥127 m depth)	1 (≤126 m depth), 3(≥127 m depth)	1	1
Temperature (°C)	0.2	0.2	0.05	0.05
Accuracy of the sensors				
Depth (m)	N/A	N/A	±20	±20
Temperature (°C)	≈±0.2	≈±0.2	±0.1	±0.1
Mass in air (g)	52	52	40	40
Sampling interval (sec)	256	256	60	60
Days of data recorded*				
Fixed part	40	40	500	500
B part	122	122	480	1460

* Number of days for sampling interval used in the present study. “Fixed part”: the area in which time series data are first recorded and not overwritten, “B part”: the area in which time series data are overwritten when the memory gets full.

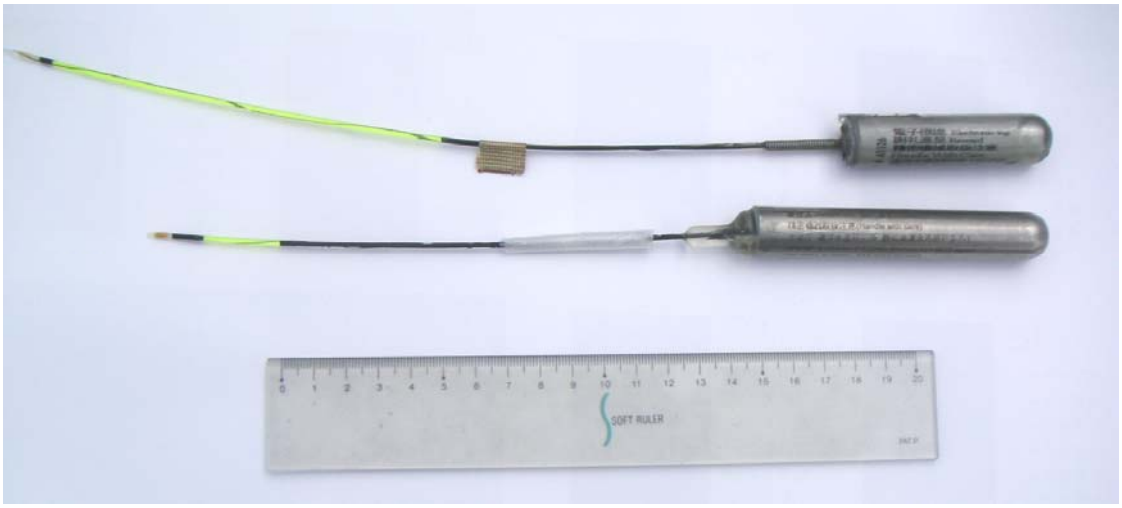

Fig. 1 Archival tags used in the present study. Upper: Lotek LTD-2310, lower: NMT ver.1.0.

2-2. 標識魚の漁獲および放流

南西諸島海域（与那国島、沖縄本島、南大東島、沖永良部島、奄美大島周辺、24-29°N, 123-130°E）および本州中部海域（房総沖、32-36°N, 142-148°E）で漁獲および放流を実施した（Fig. 2, Table 2）。

南西諸島海域においては、2000 年から 2010 年にかけて、水産庁委託の日本周辺国際魚類資源調査（2005 年度までは熱帯性まぐろ資源対策調査委託事業）の一環で、水産総合研究センターが沖縄県、鹿児島県、（株）日本 NUS に再委託して実施し、また、一部の調査は遠洋水産研究所（現：国際水産資源研究所）が実施した。調査船および用船により、大部分は南西諸島の与那国島から奄美大島にかけての海域において実施し、パヤオと呼ばれる浮魚礁もしくは中層魚礁周辺にて竿釣、手釣り、曳縄、ルアー釣りにより漁獲されたメバチとキハダに、また、一部には南大東島周辺ではえなわにより漁獲されたメバチにアーカイバルタグを装着して放流した。なお、メバチ、キハダともに、南西諸島海域放流の再捕個体は全て魚礁にて放流したものである。毎年数回、主として当該海域のメバチおよびキハダの主漁期である春から秋に調査を実施した。

本州中部海域においては、2008 年から 2010 年にかけて水産庁委託の新宮城丸標識放流調査委託事業として、水産総合研究センターが宮城県に再委託し、宮城県調査船新宮城丸により、房総沖にて、鳥付き、流れ物付き、クジラ付き、サメ付き等の群れを探索し、竿釣で漁獲したメバチの一部にアーカイバルタグを装着して放流した。調査は各年 1 回、当該海域のメバチの漁期である夏季（6～7 月）に実施した。

いずれの調査でも、アーカイバルタグは、釣獲された魚のうち状態がよく、なおかつ原則として体長 50 cm FL（尾叉長、以下同様）以上の個体を選び装着したが、釣獲状況によっては 50 cm FL 以下の個体にも装着した。南西諸島海域においてはメバチおよびキハダ、本州中部海域ではメバチにのみ装着した。釣獲された魚を船のデッキ上に揚げ、測定台の上で体長を 1 cm もしくは 0.1 cm 単位で測定した。肛門付近の腹壁をメスで 2 cm 程度切開し、アーカイバルタグの本体部分を腹腔内に挿入しアンテナは体外に出した状態とし（Fig. 3）、切開部を手術用糸（Coated vicryl suture J-569, ETHICON）で 1 針縫合した。さらに、再捕時における標識魚の発見確率を高

めるため、背鰭基部に通常標識（PDA タグ、Hallprint 社、豪州、長さ 15 cm、太さ 1.7 mm もしくは 2.0 mm、黄色）を 1 個体につき 2 本装着し放流した。装着、放流にかかる作業時間は 1 個体あたり 1 分間程度であった。

これらの調査で合計してメバチ 210 個体（南西諸島海域 146 個体、本州中部海域 64 個体）、キハダ 90 個体を放流した（Table 2）。放流個体の体長組成をFig. 4に示す。メバチは、南西諸島海域では、大部分が 45～70 cm FL で、50～60 cm FL（尾叉長）にモードが見られた。本州中部海域では、大部分は 50～85 cm FL で、55 cm FL および 75 cm FL の二つのモードが見られた。キハダは、40～70 cm FL が主体で、50 cm FL および 60 cm FL にモードが見られた。大部分は 95 cm FL 以下であるが、110 cm FL を越える個体もわずかながら含まれている。メバチは、Sun et al. (2001)による成長式に基づくと大部分が 0～2 歳に相当する。キハダも、薮田ら（1960）、Wankowski (1981)による成長式に基づくと大部分が 0～2 歳に相当する。前述の通り、Zhu et al. (2010)による太平洋（中部および東部）メバチ雌の 50%成熟体長は 107.8 cm FL、Itano (2000)による太平洋（西部およびハワイ周辺）キハダ雌の 50%成熟体長はおよそ 105 cm FL と報告されており、放流個体の大部分は若魚（体の各部位の相対比が成魚と異なる個体）、未成魚（形態的特徴は成魚に近いが成熟年齢に達しない個体）である。

Table 2 Summary of release and recapture for archival tagging of bigeye and yellowfin tunas.

	Bigeye tuna			Yellowfin tuna
Area released	Nansei Islands	Offshore central Honshu	Total	Nansei Islands
Release				
Location	24-29°N, 123-130°E	32-36°N, 142-148°E		24-28°N, 122-130°E
Period	Oct. 2000-Oct. 2010	Jun. 2008-Jul. 2010		Mar. 2000-Sep. 2009
Number of individuals	146	64	210	90
Fork length (cm) (mean±SD)	42-75 (56.7±6.4)	53-111 (68.4±12.0)	42-111 (60.3±10.0)	38-120 (56.8±14.5)
Recapture				
Number of individuals	34	2	36	7
Recapture rate	23.1%	3.1%	17.1%	7.8%
Number of individuals whose time series data are available	26	2	28	5
Number of days for time series data, range and total	3-503 (2668)	34-175 (209)	3-503 (2877)	27-280 (541)

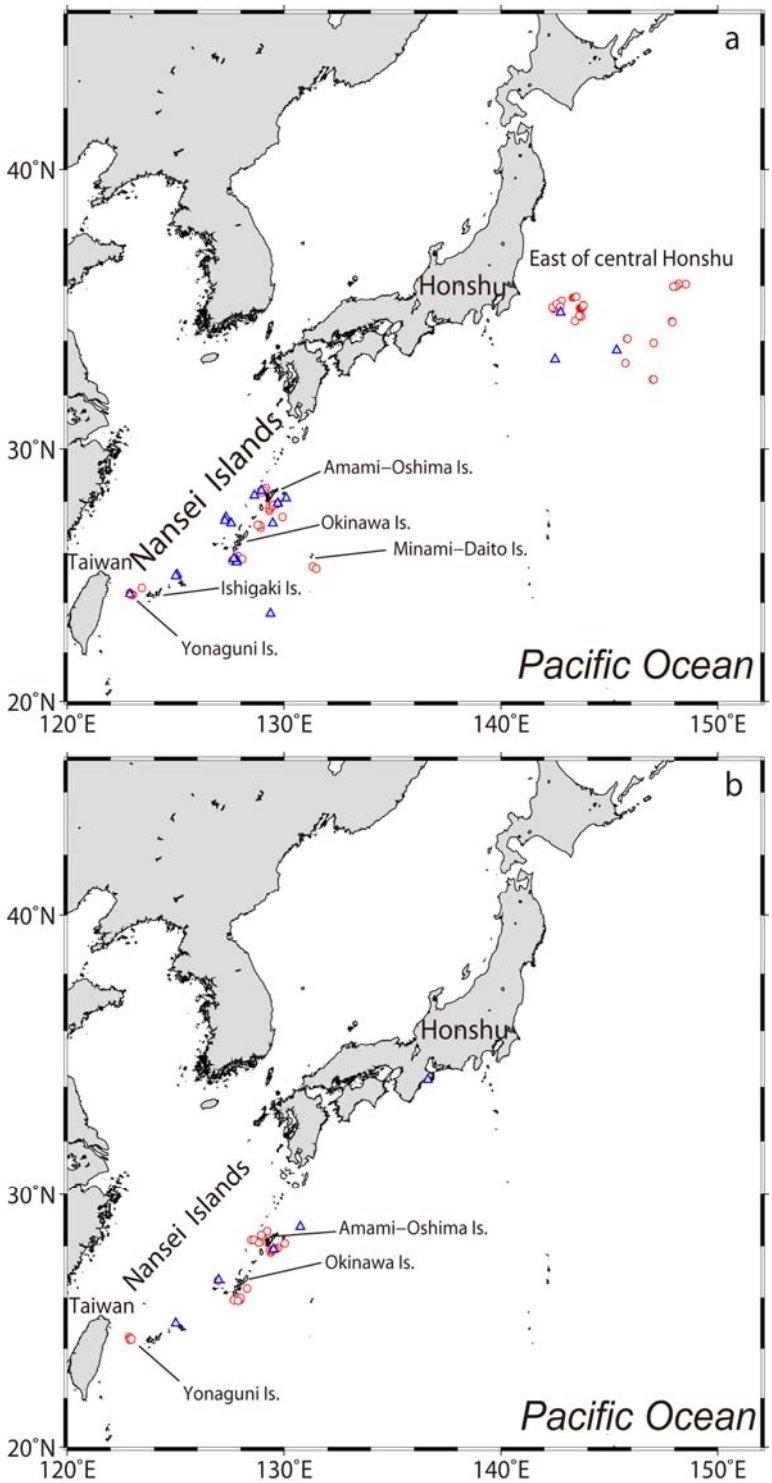

Fig. 2 Release (circles) and recapture (triangles) locations of fish attached with archival tag. (a) Bigeye tuna and (b) yellowfin tuna.

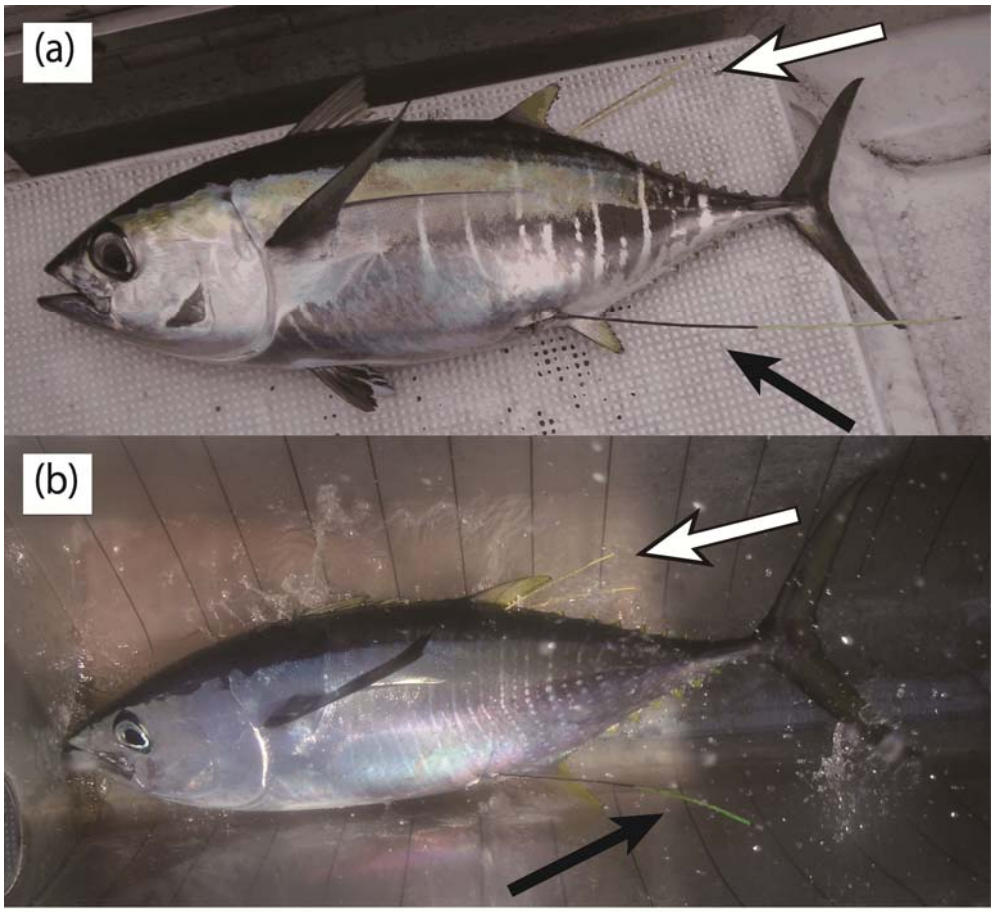

Fig. 3 Bigeye tuna (a) and yellowfin tuna (b) attached with conventional (open arrow) and archival (dark arrow) tags.

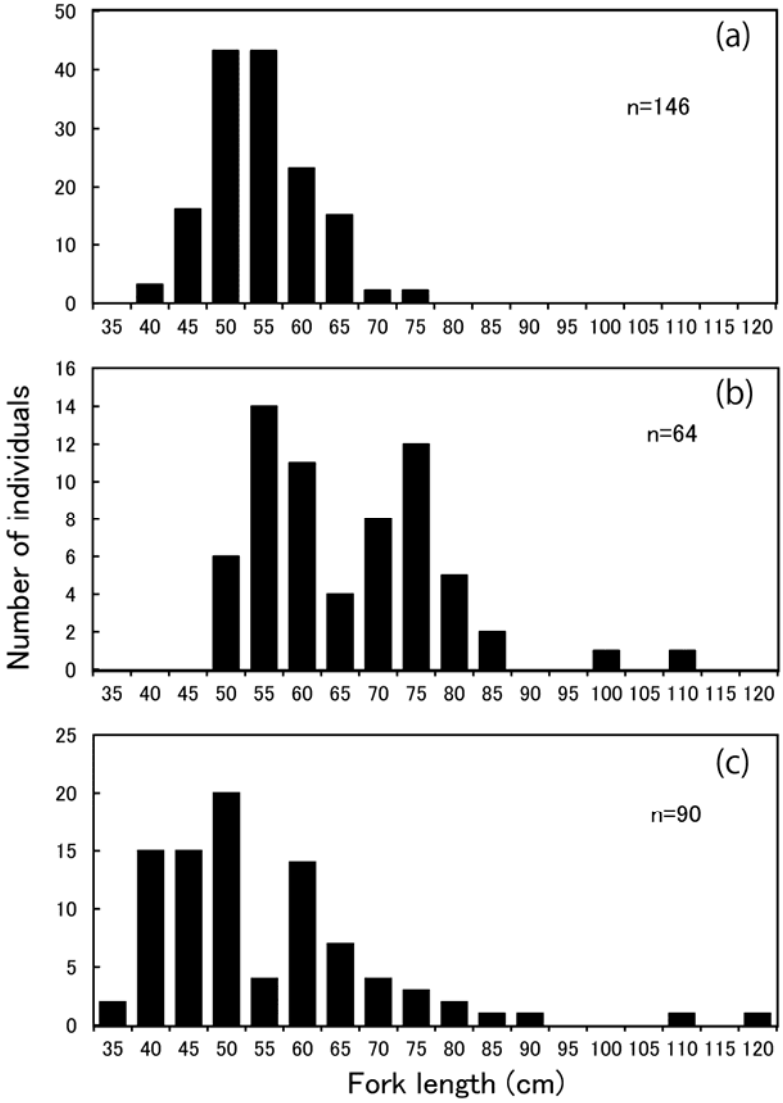

Fig. 4 Length frequency of fish attached with archival tag and released. (a) Bigeye tuna in the Nansei Islands area, (b) bigeye tuna in the east off central Honshu and (c) yellowfin tuna in the Nansei Islands area.

2-3. データ読み出しおよび処理

標識装着魚が再捕され、アーカイバルタグが回収されたら、専用の読み取り装置を用いてタグに記録されたデータをパーソナル・コンピューターにダウンロードした。ダウンロードされたデータは、タグメーカーのソフトウエア"Readable"（NMT タグ用、NMT、米国）もしくは"Viewer"（LTD-2310 タグ用、Lotek、カナダ）により一次処理して Day log および時系列データを出力し、解析に用いた。なお、時系列データのうち体温（腹腔内温度）は本研究では原則として解析には用いなかった。

時系列データにおいて、昼夜の区分は、タグの照度センサーおよび上記タグメーカーのソフトにより推定され Day log データに出力された日出・日没時刻に基づいた。ただし、これらの時刻が推定されない、もしくは異常値であった場合は、前日もしくは翌日（異常値が連続する場合は推定時刻が異常でない最も近い日）の時刻で代用、もしくはこれらの平均を用いた。時刻はすべて日本標準時（UT+9h）に調整した。

いくつかの解析においては、データ記録中（遊泳中）の体長も推定し、体長別の集計を行った。データ記録中の体長は、放流時および再捕時の間の直線的な成長を仮定して推定した。これは、メバチおよびキハダの既往の成長式（Sun et al., 2001; 薮田ら，1960; Wankowski, 1981）では 100 cm FL 以下の個体の成長速度は年齢にかかわらずほぼ一定で、なおかつ成長の季節性は成長式に組み込まれていないことによる。ただし、再捕時体長が不明もしくは疑問データの場合は、再捕時体重が利用可能であれば体長と体重の関係式（海外まき網の水揚調査により推定したもの、国際水産資源研究所，未発表）を用いて再捕時体長を推定した。再捕時体長、体重ともに不明もしくは疑問データの場合は、放流時期、場所、経過日数が類似していた他の再捕個体の成長速度を用いた。各個体の日間成長率はTable 3に示す通りで、平均ではメバチで 0.13 cm/day、キハダで 0.11 cm/day であった。

メバチについて、南西諸島海域と本州中部海域で放流を行い、なおかつ、タグの記録した位置データよりこれらの海域から大きく移動したと思われる個体も見られたため、いくつかの解析は海域別（南西諸島海域：20-30ºN, 120-132ºE および本州中部海域：30ºN 以北, 140ºE 以東）に実施した。キハダについては、放流場所はすべて南西諸島海域で、なおかつ移動範囲もおおむね南西諸島海域と考えられたが、1 個

体紀伊半島沿岸で再捕された個体があった。そのため、一部の解析は、メバチとの比較のため、もしくは海域の条件をそろえるため、南西諸島海域のみを抽出した。

2-4. 鉛直行動の分類

各魚種ともに、季節、体長および海域による遊泳行動の差異、および魚礁等に蝟集した行動の出現比率を推定するため、鉛直行動の分類およびそれに基づく集計を行った。

<u>メバチ</u>

本種は、既往の報告により魚礁等への蝟集の有無により鉛直行動を大きく変えることが知られており、実際に観察した蝟集行動に基づき分類した知見（Schaefer and Fuller, 2010）に従い、「典型的行動（Characteristic behavior）」（魚礁等に蝟集しない行動、昼間に深く潜行）、「蝟集行動（Associative behavior）」（魚礁等に蝟集した行動、昼も夜も主として浅層に滞在）、「その他の行動（Other）」（それら二つ以外）の 3 種類に分類した。分類規準は以下のとおりであり、定量的規準にもとづき機械的に分類した。

・「典型的行動」: 夜間は主に混合層に分布、日出から 1 時間以内に 150 m 以深に潜り、昼間は主として深層に分布し、水温 20℃以上の浅い層へは連続した 30 分以下の時間しか戻らない。
・「蝟集行動」: 初日は昼間の 84%以上、翌日以降は 74%以上の時間を水温 20℃以上の層に滞在。
・「その他の行動」: 上記二つ以外。昼間に、時間帯によって浅層（水温 20℃以上の層）もしくは深層（水温 20℃以下の層）に分布しているが、時刻は一定していない。

上記の規準は、東部太平洋熱帯域における観察に基づき定められたものであるが、主に水温を規準としており、海洋環境が異なる本研究の日本近海にも適用可能であると考え、これを使用した。

このような分類によって記述する行動様式を、以降「鉛直行動パターン」と呼ぶ。分類した鉛直行動パターンに基づき、体長別、月別、海域別の出現比率を集計した。

加えて、これらの行動と独立して、「表層滞在行動（Surface-oriented behavior）」および「深層への潜行（Deep diving）」の定義、検出も行った。「表層滞在行動」は、10 m 未満の浅層に連続して 10 分を越えて滞在する行動（Schaefer et al., 2007, 2009）と定義したが、60 秒間隔で時系列データを取得するよう設定された LTD-2310 タグ装着個体についてのみ検出し、時間帯別、体長別、月別、海域別の出現頻度の集計を行った。「深層への潜行」については 550 m 以上の潜行と定義した。なお、Schaefer and Fuller (2002, 2010)は本種において 500 m 以上と定義しているが、本研究においては、メバチは通常の日周鉛直行動（「典型的行動」等の場合）においても 500 m をわずかに越えることが非常に多く、そのため 550 m 以上とした。NMT タグにおいては最大観測深度が 510 m であるため、LTD-2310 タグ装着個体についてのみ解析した。本種の「深層への潜行」は数多く出現し、なおかついくつかの異なる行動が見られたため、「深層への潜行」行動を下記の 4 つのパターンに分類し、パターン別に到達深度、時間帯別出現比率、体長別出現頻度を集計、解析することで、深層へ潜行する行動の理由を検討した。それぞれのパターンの特徴をTable 4に示す。分類は、時系列の深度プロットにもとづき目視により判定した。

・パターン 1：浅層（おおむね 100 m 以浅）から潜行を開始して 550 m 以深の深層に達した後、再び浅層に戻る行動。「典型的行動」の夜間、「蝟集行動」および「その他の行動」に対応。
・パターン 2：深層（おおむね 300 m 以深）から潜行を開始して 550 m 以深の深層に達した後、再び深層（開始付近）に戻る行動。主として「典型的行動」および「その他の行動」のうち「午後に潜行する行動（Afternoon dive behavior）」（後述）の昼間に対応。
・パターン 3：浅層（おおむね 100 m 以浅）から潜行を開始して 550 m 以深の深層に達した後、潜行後はそのまま深層（通常 200 m以深）にとどまる行動。主として「その他の行動」のうち「午後に潜行する行動」に対応。
・パターン 4：上記以外の行動。

キハダ

本種については、メバチのように魚礁等への蝟集・非蝟集行動を定量的に判別して分類した報告はない。従って、独自の規準にて、下記のように分類した。分類は、メバチの鉛直行動パターンと同様、機械的に行った。

・「浅層行動（Shallow behavior）」：昼間の 50%以上の時間を 50 m 以浅に滞在。
・「深層行動（Deep behavior）」：昼間の 50%以上の時間を 100 m 以深に滞在。
・「中間的行動（Intermediate behavior）」：上記二つ以外。

分類した鉛直行動パターンに基づき、体長別、月別の出現比率を集計した。なお、キハダについては計測時期と体長の偏りが大きく、単純に体長別、月別に比較ができないと考えられたため、体長別、月別の集計の際にはもう一方の条件が同様になるようにデータを抽出した。

加えて、メバチと同様に、「表層滞在行動」および「深層への潜行」の定義、検出も行った。「表層滞在行動」はメバチと同様の定義、検出方法とし、時間帯別、体長別、月別の出現頻度の集計を行った。ただし、上述の理由により、体長別・月別込みの集計を行った。「深層への潜行」は 500 m 以上の潜行（Schaefer et al., 2009)と定義したが、観察例が少なかったため、メバチのような行動の分類は行わなかった。

Table 3 List of individuals monitored by archival tag.

			Release				Recapture							
Species	Tag No.	Tag type	Date	Latitude	Longitude	Fork length (cm)	Date	Latitude	Longitude	Fork length (cm)	Fork length method[*1]	Elapsed days	Days of time series data	Growth rate (cm/day)
Bigeye tuna	1458	NMT ver.1.0	2000/10/11	24°22´N	122°53´E	55	2000/10/23	24°22´N	122°53´E	56	b	12	12	0.08
Bigeye tuna	1473	NMT ver.1.0	2000/10/11	24°22´N	122°53´E	57.8	2000/11/8	25°09´N	125°04´E	60.5	b	28	28	0.10
Bigeye tuna	1483	NMT ver.1.0	2000/10/28	25°48´N	127°51´E	57.8	2000/11/7	25°44´N	127°49´E	59.5	a	10	10	0.17
Bigeye tuna	1491	NMT ver.1.0	2000/10/28	25°48´N	127°51´E	59.5	2000/11/4	25°39´N	127°49´E	58	a	7	7	-0.21
Bigeye tuna	1527	NMT ver.1.0	2000/10/28	25°48´N	127°51´E	59	2000/11/5	25°47´N	127°41´E	59.5	a	8	8	0.06
Bigeye tuna	2005	NMT ver.1.1	2001/10/4	24°22´N	122°53´E	63	2001/10/28	24°22´N	122°53´E	65.4	b	24	24	0.10
Bigeye tuna	1088	NMT ver.1.0	2002/6/25	24°22´N	122°53´E	52.5	2003/6/9	33°40´N	145°20´E	77	a	349	157	0.07
Bigeye tuna	1669	NMT ver.1.0	2002/4/22	24°22´N	122°53´E	49.5	2002/9/12	25°06´N	125°00´E	67	a	143	143	0.12
Bigeye tuna	1676	NMT ver.1.0	2002/4/22	24°25´N	122°53´E	52	2002/5/10	27°10´N	127°34´E	56	a	18	18	0.22
Bigeye tuna	2042	NMT ver.1.1	2002/4/22	24°22´N	122°53´E	52	2002/7/22	25°06´N	125°00´E	63	b	91	91	0.12
Bigeye tuna	119	LTD-2310	2003/5/13	24°22´N	122°53´E	57.5	2003/6/24	27°24´N	127°19´E	61.5	b	42	42	0.10
Bigeye tuna	136	LTD-2310	2003/5/13	24°22´N	122°53´E	55.6	2004/11/27	23°34´N	129°22´E	103	a	564	454	0.08
Bigeye tuna	A1085	LTD-2310	2005/10/26	27°56´N	129°43´E	67	2005/11/25	27°56´N	129°43´E	69.9	b	30	30	0.10
Bigeye tuna	B3474	LTD-2310	2005/6/20	24°22´N	122°53´E	59	2010/6/15[*2]	8°00´N[*2]	151°00´E[*2]			1821[*2]	414	
Bigeye tuna	D0302	LTD-2310	2005/10/26	27°56´N	129°43´E	65	2005/12/15	27°56´N	129°43´E	70	b	50	50	0.10
Bigeye tuna	D0303	LTD-2310	2005/10/26	27°56´N	129°43´E	68	2005/11/8	27°56´N	129°42´E	77	a	13	13	0.69
Bigeye tuna	D0304	LTD-2310	2005/10/26	27°56´N	129°43´E	72	2005/11/25	27°56´N	129°43´E	75	b	30	30	0.10
Bigeye tuna	D0305	LTD-2310	2007/7/1	28°22´N	128°59´E	58	2007/7/19	28°26´N	128°57´E	64	a	18	18	0.33
Bigeye tuna	D1568	LTD-2310	2007/5/10	24°20´N	123°02´E	56	2008/6/10	25°06´N	125°00´E	104.1	b	397	117	0.12
Bigeye tuna	D2087	LTD-2310	2008/5/13	24°22´N	122°53´E	49.6	2009/9/28	26°40´N	126°40´E	91	a	503	503	0.08
Bigeye tuna	D3062	LTD-2310	2008/7/7	34°43´N	143°25´E	66.7	2008/8/10	35°01´N	142°45´E	69.3	a	34	34	0.08
Bigeye tuna	D3333	LTD-2310	2008/8/1	27°56´N	129°43´E	56.5	2008/8/5	28°08´N	130°06´E	56.5	b	4	4	0.00
Bigeye tuna	D5147	LTD-2310	2009/7/25	26°60´N	128°55´E	49	2009/8/2	27°16´N	127°16´E	50	b	8	8	0.13
Bigeye tuna	D5157	LTD-2310	2009/7/25	26°60´N	128°55´E	55	2009/9/9	27°10´N	129°29´E	59	b	46	46	0.09
Bigeye tuna	D5454	LTD-2310	2009/7/25	26°60´N	128°55´E	50	2009/7/28	27°16´N	127°16´E	50	a	3	3	0.00
Bigeye tuna	D5496	LTD-2310	2010/6/30	35°58´N	147°57´E	72	2010/12/22	33°20´N	142°30´E	95	a	175	175	0.13
Bigeye tuna	D6715	LTD-2310	2010/7/27	27°05´N	128°53´E	53.5	2011/9/25	23°30´N	125°30´E	81.5	a	425	425	0.07
Yellowfin tuna	1483	NMT ver.1.0	2001/10/10	26°40´N	126°57´E	85.2	2001/11/6	26°40´N	126°56´E	92	a	27	27	0.26
Yellowfin tuna	1718	NMT ver.1.0	2002/4/24	24°22´N	122°53´E	54.5	2002/8/1	34°16´N	136°38´E	63	b	99	99	0.08
Yellowfin tuna	748	LTD-2310	2003/10/17	27°54´N	129°36´E	68	2004/1/21	27°53´N	129°31´E	76	a	96	96	0.08
Yellowfin tuna	B3295	LTD-2310	2004/11/1	24°22´N	122°58´E	62	2004/12/10	24°59´N	125°00´E	64	a	39	39	0.05
Yellowfin tuna	D2073	LTD-2310	2008/5/13	24°22´N	122°58´E	52.5	2009/2/17	28°45´N	130°45´E	77	c	280	280	0.09

*1 a=Reported, b=estimated by length at release and growth rate, c=converted from reported body weight *2 Estimated

Table 4 Summary of deep diving behavior (diving exceeding 550 m in depth) of bigeye tuna classified into four patterns.

Deep diving pattern	Starting depth of the dive	Ending (return) depth of the dive	Corresponding vertical behavior type
Pattern 1	Shallow (usually <100 m)	Shallow (usually <100 m)	“Characteristic” (nighttime), “associative” and “other”
Pattern 2	Deep (usually >300 m)	Deep (usually >300 m)	“Characteristic” and “other (afternoon dive) ” (daytime)
Pattern 3	Shallow (usually <100 m)	Deep (usually >300 m)	“Other (afternoon dive)” (daytime)
Pattern 4	Varied	Varied	All behaviors

2-5. 月齢および照度と遊泳深度の関係

遊泳深度が月齢と関連しているかを確認するために、各個体の昼夜別の日間平均深度と月齢指標の相関を調べた。月齢の指標として、"lunar index"（月の明るい部分の比率、新月で 0、満月で 1）を、米国海軍のウエブサイト http://www.usno.navy.mil/USNO/astronomical-applications/data-services/frac-moon-ill から引用し、チャモロ標準時（UTC+10h）の 0 時の値を用いた。月齢の影響は主として夜間に生じると考えられたが、昼間についても主として既往の報告（Schaefer and Fuller, 2002）との比較のために解析を実施した。

さらに、実際の照度との関係も確認するため、アーカイバルタグが記録した海表面照度と遊泳深度（ともに昼夜別の日間平均値）の相関も調べた。ただし、NMT タグおよび LTD-2310 タグの一部では照度センサーの感度の関係で夜間の照度をとらえることができず、解析に用いることができなかった。

いずれの解析においても、メバチにおいては魚礁蝟集有無により昼間の遊泳深度が大きく変化し、その影響を除くため、昼間については鉛直行動パターン別（「典型的行動」および「蝟集行動」）に上記の相関を調べた。ただし、「その他の行動」については様々な行動パターンがあり、遊泳深度も様々であるので、解析から除外した。また、メバチ、キハダともに、放流から再捕まで 30 日以上経過した個体のみ解析に用いた。

2-6. 水平移動および分布

タグにより推定された水平位置（緯度経度）は、特に緯度方向に誤差が非常に大きく、そのままでは水平移動および分布の解析を行うのには適さない。そのため、タグにより推定された水平位置のデータを補正し、分布、移動の解析に用いた。

位置データの補正は以下のように行った。Day log データに記録された 1 日 1 レコードの推定位置および表面水温を用い、表面水温を考慮したカルマンフィルターによる位置補正ツール UKFSST（Lam et al., 2008）により補正した。

UKFSSTにおいては、人工衛星データに基づく表面水温（緯度経度1°区画、1週間ごとの平均値）を自動的にダウンロードし、それをアーカイバルタグによる表面水温と比較する。なお、推定位置が異常値の場合は、前日もしくは翌日の値で代用（異常値が連続する場合は推定値が異常でない最も近い日）、もしくは前後の日の平均として、それをUKFSSTに入力した。ただし、補正された水平位置もあくまで推定値であり、誤差を含んでいることに留意が必要である。

なお、入力する経緯度に関し、NMTタグおよび一部のLTD-2310タグでは、照度センサーの感度の関係で、メバチについて、明け方および夕方に深く潜行すると日出・日没時刻を全くとらえることができない場合があり、その場合の位置推定も異常値となっていた。この場合、次のようにして緯度経度を推定し、それをUKFSSTに入力した。メバチが「典型的行動」、もしくはそれに類似した鉛直行動を示す際、浅層から深層（水温20℃以下の層）、および深層から浅層に分布深度を変える時間帯はそれぞれほぼ日出、日没と一致していたことを利用し、朝および夕方の時間帯に魚が最初に200 mを越えて潜行、および200 m以浅へ浮上した時をそれぞれ日出、日没とみなした。それらの時刻をもとに”Longitude Finder ver.1.00（Lotek、カナダ）”により経度を計算した。緯度については、推定位置をそのまま、もしくは、異常値であった場合は前後の日の平均（直前、直後の日の場合）、もしくは前後の日の値を比例配分したもの（少なくとも一方が2日以上離れる場合）とした。

3. 結果

3-1.再捕およびデータ取得の概要

放流および再捕の概要をTable 2に、再捕位置をFig. 2に示す。アーカイバルタグ装着個体のうち、メバチ 36 個体（再捕率 17.1%）、キハダ 7 個体（再捕率 7.8%）が、主として手釣り、竿釣、曳縄で、一部ははえなわおよびまき網により再捕された。しかしながら、そのうち、メバチ 6 個体、キハダ 1 個体ではタグが回収されなかった。その理由について、聞き取り情報よりメバチ 1 個体は漁業者がタグのことを認識しておらず廃棄してしまったということであるが、それ以外の個体については不明である。また、メバチ 2 個体では、タグは回収されたものの故障によりデータの読み取りができなかった。さらに、キハダ 1 個体（NMT ver.1.0）では、再捕から回収までの間に日数を要し、なおかつ放流直前にデータクリアが行われていなかったため、遊泳中の時系列データが全て再捕後のデータにより上書きで消去されていた。従って、解析に用いることができたのはメバチ 28 個体、キハダ 5 個体であった。これらの個体の一覧をTable 3に示す。

海域別にみると、メバチは 28 個体のうち南西諸島放流は 26 個体（放流時体長 49～72 cm FL、時系列データ取得日数 3～503 日、合計 2668 日）、本州中部海域放流は 2 個体（放流時体長 66.7～72 cm FL、時系列データ取得日数 34～175 日、合計 209 日）であった。メバチのうち 3 個体（タグ No. 136、D1568、B3474）については、再捕される前にデータ取得が停止しており、また、メバチ 1 個体（No. 1088）は、記録容量の少ない NMT タグで、長期間経過した後の再捕（放流から再捕までの経過日数 349 日）であったため、途中の一部（放流前のデータクリアから 40 日以降、再捕後のデータダウンロードから 122 日前まで）の時系列データが上書き消去されており、取得された時系列データは 157 日分であった。この個体は唯一、南西諸島海域（与那国島）で放流し、本州中部海域（房総沖）で再捕された。キハダは、5 個体（放流時体長 52.5～85.2 cm FL、時系列データ取得日数 27～280 日、合計 541 日）すべて南西諸島で放流したものである。

3-2. 鉛直行動の概要、鉛直行動パターンの分類結果および集計

メバチ

鉛直行動の例をFig. 5a に示す。昼間の鉛直行動（遊泳深度）の日による差異が大きく、昼間に深く（おおむね 400～500 m）潜行して深層にとどまる明瞭な日周鉛直行動がみられる場合と、昼間も夜間も浅いところ（おおむね 200 m 以深）にとどまっている場合があった。南西諸島海域放流のうち再捕個体はすべて魚礁で放流したもので、2 個体を除いて全て放流直後（4～20 日、平均 8.3 日）は「蝟集行動」を示し、昼間も夜間も浅いところにとどまっていた（Fig. 6）。これは、放流後に同じもしくは付近の魚礁にしばらく蝟集していたためと考えられる。そのため、各行動の比率の集計においては、「蝟集行動」を過大評価することを避けるため、放流直後の行動パターン（鉛直行動パターンを最初に変更するまで）を除外した（Schaefer and Fuller, 2010 と同様の方法）。なお、Fig. 6 に示されるように、同じ魚礁で同じ日に放流した複数個体の鉛直行動の同調を示唆するような場合も見られた。

「典型的行動」および「蝟集行動」の例をFig. 7に示す。「典型的行動」においては、明瞭な日周鉛直移動を示し、夜間は浅い層（通常は 100 m 以浅）にとどまり、夜明け付近に潜行を開始し、昼間は深層（通常 200 m 以深）に滞在し、なおかつ時々一時的に浅い層に上昇する行動が見られた。日没付近になると上昇した。「蝟集行動」においては、時々潜行する場合を除いて、昼も夜も浅い層（通常 100 m 以浅）にとどまっていた。

各鉛直行動パターンの海域別の出現頻度をTable 5に示す。「典型的行動」および「蝟集行動」の全海域での出現比率はそれぞれ 56.9%および 13.4%であった。海域別にみると、「典型的行動」、「蝟集行動」ともに本州中部海域の方が南西諸島海域より比率が高くなっていた。なお、Table 5に示した”Afternoon dive”（「午後に潜行する行動」）、”Morning dive”（「午前に潜行する行動」）、”Near characteristic”（「準典型的行動」）、”Bounce diving”（「跳躍的潜行」）、”The others”について、「その他の行動」をさらに細分化したものであり、詳細は 3-3 で述べる。

海域別の各鉛直行動パターンの昼夜別遊泳深度頻度分布をアーカイバルタ

グ・データに基づく平均水温プロファイルと合わせたものをFig. 8に示す。南西諸島海域（Fig. 8a）では、「典型的行動」の場合、昼間は大部分が 200～500 m（水温 10～20℃）に、夜間は 200 m 以浅（水温 20～30℃）に分布した。「蝟集行動」の場合、昼夜ともに 200 m 以浅に分布した。「その他の行動」の場合、昼間の分布深度は双峰形で 200 m 以浅および以深の両方に分布し、夜間は 200 m 以浅であった。本州中部海域（Fig. 8b）では、「典型的行動」の場合、昼間は大部分が 150～500 m に、夜間には大部分は 100 m 以浅に分布した。「蝟集行動」の場合昼夜ともにおおむね 100 m 以浅に分布した。「その他の行動」では、昼間は分布の主体は 100 m 以浅で、100～500 m にも比較的均等に分布がみられ、夜間は大部分が 100 m 以浅であった。このように分布深度には海域による違いがみられたが、水温についてはいずれの海域でも、どの行動も夜間の分布の下限がいずれも 20℃付近であり、類似していた。

2 日ごとに区切った各行動（「典型的行動」、「蝟集行動」および「その他の行動」）の継続日数（Fig. 9）は、いずれも最短の 1～2 日の階級が最も多く（それぞれ 43%、61%、58%）、メディアンはそれぞれ 3、2、2 日で、期間が長くなるにつれて減少した。「蝟集行動」および「その他の行動」においてはほとんどすべてが 20 日以内で、平均値はそれぞれ 3.4、3.2 日であったが、「典型的行動」は 20 日以内が主体であったものの、それを越える場合も見られ、平均で 9.9 日、最長で 101 日であった。

各鉛直行動パターンの出現比率を体長別にみると（Fig. 10a）、3 つの行動パターンはそれぞれすべての体長階級（5 cm 刻み）で出現したが、「蝟集行動」は最小サイズの階級（50～55 cm FL）で最も比率が高く（38%）、体長とともに有意に減少し（ANOVA、P=0.0003）、60 cm FL 以上の階級では 15%未満であった。逆に、「典型的行動」の比率は体長とともに有意に増加し（ANOVA、P=0.0002）、50～55 cm FL においては 5%と非常に低いが、65～70 cm FL では 59%、それ以上の階級では 75～91%であった。この比率の増加に伴い、平均継続期間も増加した（Fig. 10b）。「典型的行動」においては、80～85 cm FL および 90～95 cm FL においておよそ 19 日と長く、「蝟集行動」および「その他の行動」の平均継続期間はおよそ 2～3 日で、体長による違いは明瞭ではないが、85 cm FL 以上の個体において「蝟集行動」の継続期間はそれ以下の個体よりも短

くなっていた。

キハダ

頻繁に上下動を行っており、日周鉛直移動を示す場合もあったがメバチほど明瞭ではなく、また、日周鉛直移動がほとんど見られない場合、およびその中間の場合も見られた（Fig. 11）。

鉛直行動パターンのそれぞれの例をFig. 12に示す。「浅層行動」の場合、昼夜ともに表層近くのごく浅い層（通常 50 m 以浅）に分布した。「中間的行動」の場合、夜間はおおむね 100 m 以浅、昼間は一部の時間帯は 100 m ないしそれ以深まで潜行することがあった。「深層行動」の場合は昼夜の深度差がやや明瞭となり、夜間はおおむね 100 m 以浅、昼間は 200 m ないしそれ以深まで潜行し、また、繰り返し上下動する行動がしばしば見られた。各鉛直行動パターンおよびすべてのパターンを合わせた場合のそれぞれの昼間の遊泳深度は夜間に比べて有意に深くなっていた（全ての比較において $P < 0.0001$, Wilcoxon rank sum test）。鉛直行動パターンの海域別の出現頻度をTable 6に示す。「浅層行動」、「中間的行動」および「深層行動」の出現日数比率はそれぞれ 29%、46%、25%であった。各鉛直行動パターンの昼夜別遊泳深度を平均水温プロファイルと合わせたものをFig. 13に示す。「浅層行動」の場合は、昼夜ともに 10 m 以浅のごく表層の比率が 40%近くと非常に高く、分布の大半（昼間：92%、夜間：74%）が 50 m 以浅であった。「中間的行動」の場合は、夜間は 10 m 以浅の比率が最も高く（27%）、10～100 m の分布は比較的均等で、大部分は 150 m 以浅であったのに対し、昼間は 70 m 台をモードに、大部分は表層から 200 m 付近に分布した。「深層行動」の場合、夜間の分布は「中間的行動」と類似し、昼間は、120 m 台をモードに表層から 300 m 付近まで分布した。2 日ごとに区切った各行動の継続日数（Fig. 14）は、いずれも最短の 1～2 日の階級が最も多く（「浅層行動」、「中間的行動」および「深層行動」それぞれ 72%、63%、71%）、メディアンはそれぞれ 1、2、2 日で、期間が長くなるにつれて減少し、大部分が 10 日未満であった。

観察個体数が多く広い体長範囲のデータが得られた 10～11 月について、鉛直

行動パターンの比率を体長別にみると、Fig. 15の通り、「浅層行動」の比率は体長とともにおおむね増加し、80 cm FL 以上の階級では 50%以上を占めた。「深層行動」は 70 cm FL 階級以下でのみ見られ、60 cm FL および 70 cm FL 階級でほぼ同じ比率であった。「中間的行動」は各体長階級で比較的均等に出現したが、60 cm FL 階級において最も高頻度で出現した。

Table 5 Frequency of occurrence of each vertical behavior type for bigeye tuna by region.

Region		Char-acter-istic	Asso-ciative	After-noon dive*1	Morn-ing dive*1	Near charac-teristic	Bounce diving	The others
All*2	Number of days*3	1487	349	363	13	152	80	168
	Proportion of days*3	56.9%	13.4%	13.9%	0.5%	5.8%	3.1%	6.4%
Nansei Islands	Number of days*3	671	285	302	12	118	79	158
	Proportion of days*3	41.3%	17.5%	18.6%	0.7%	7.3%	4.9%	9.7%
Offshore central Honshu	Number of days*3	157	58	7	0	7	0	1
	Proportion of days*3	68.3%	25.2%	3.0%	0.0%	3.0%	0.0%	0.4%

*1Excluding the day of associative behavior, *2includes areas other than "Nansei Islands" or "Offshore central Honshu", *3excluding the initial behavior type displayed just after release.

Table 6 Frequency of occurrence of each vertical behavior type for yellowfin tuna.

	Shallow	Intermediate	Deep
Number of days	155	249	137
Proportion of days	29%	46%	25%

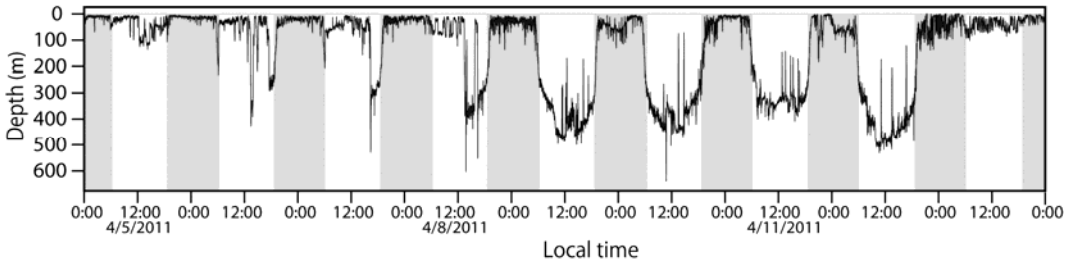

Fig. 5 Examples of vertical movement of bigeye tuna. Shaded zones show nighttime.

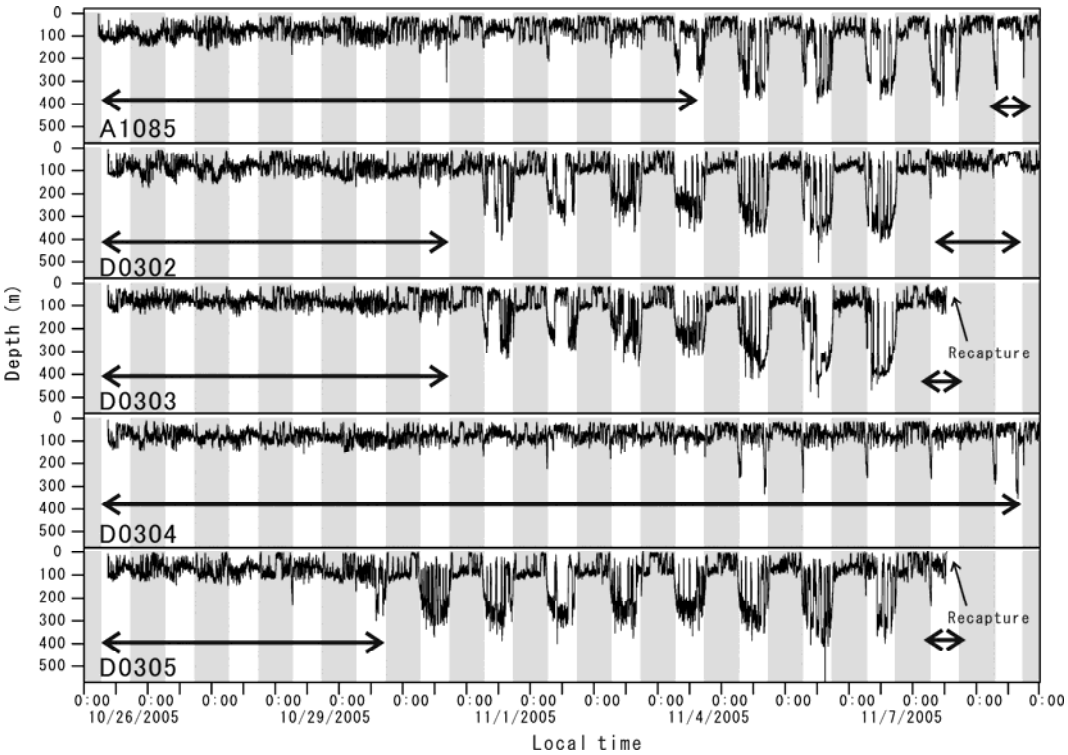

Fig. 6 Examples of bigeye tuna vertical behavior after release. Shaded zones show nighttime, and the numbers and arrows in the graph show tag number and duration of associative behavior, respectively.

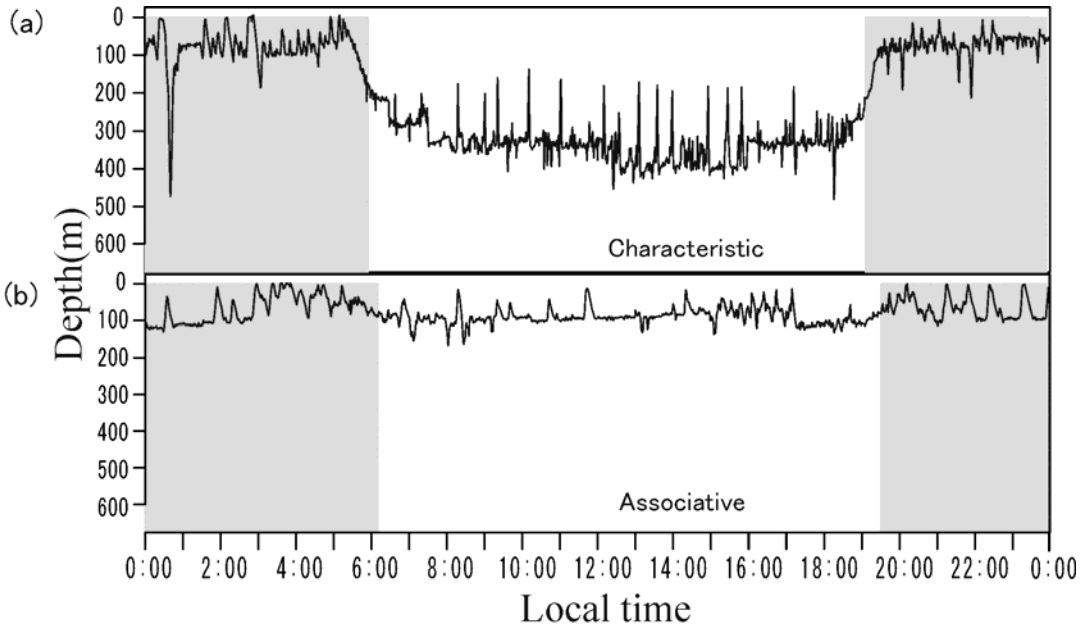

Fig. 7 Representative vertical behavior depth profiles for bigeye tuna. (a) Characteristic behavior (No. D1568, estimated 70 cm FL) and (b) associative behavior (No. D1568, estimated 56 cm FL). Shaded zones indicate nighttime.

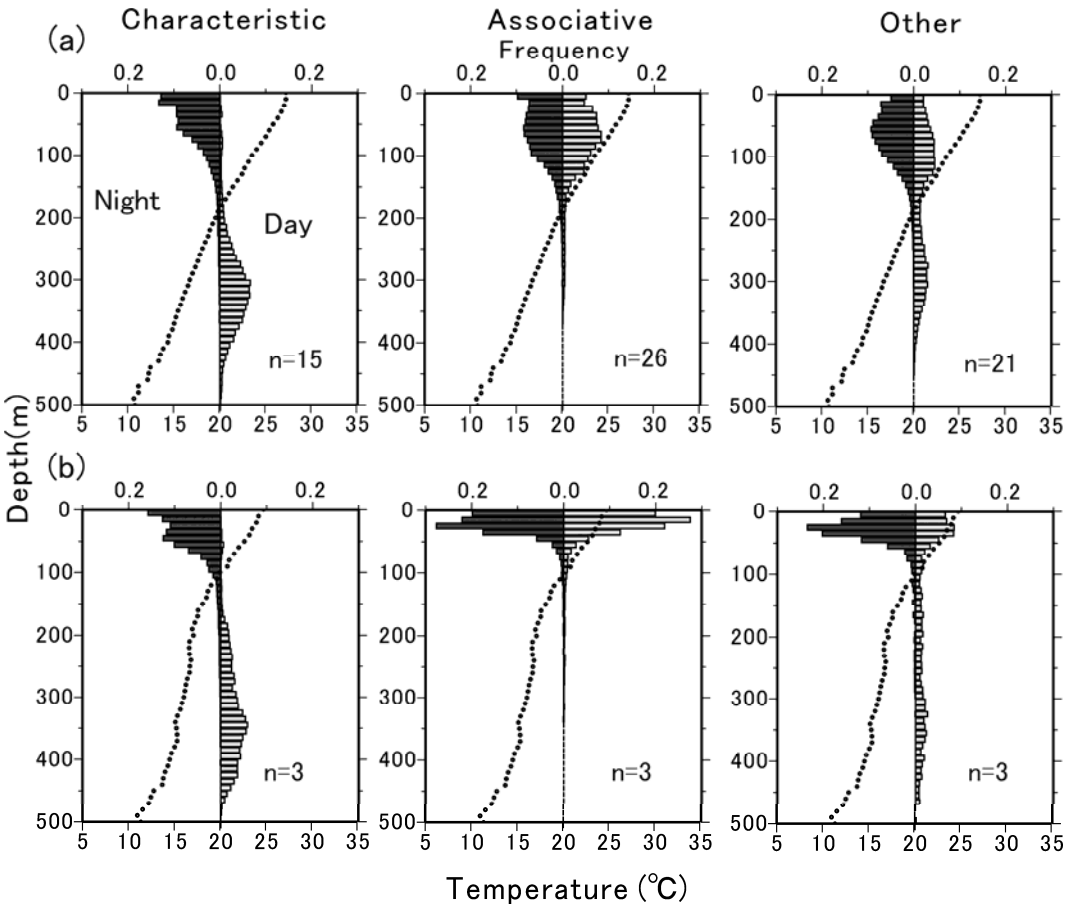

Fig. 8 Frequency distribution of swimming depth for each behavior type of bigeye tuna (aggregated data for all individuals) and water temperature profile for (a) Nansei Islands, (b) offshore central Honshu. “n” indicates the number of individuals.

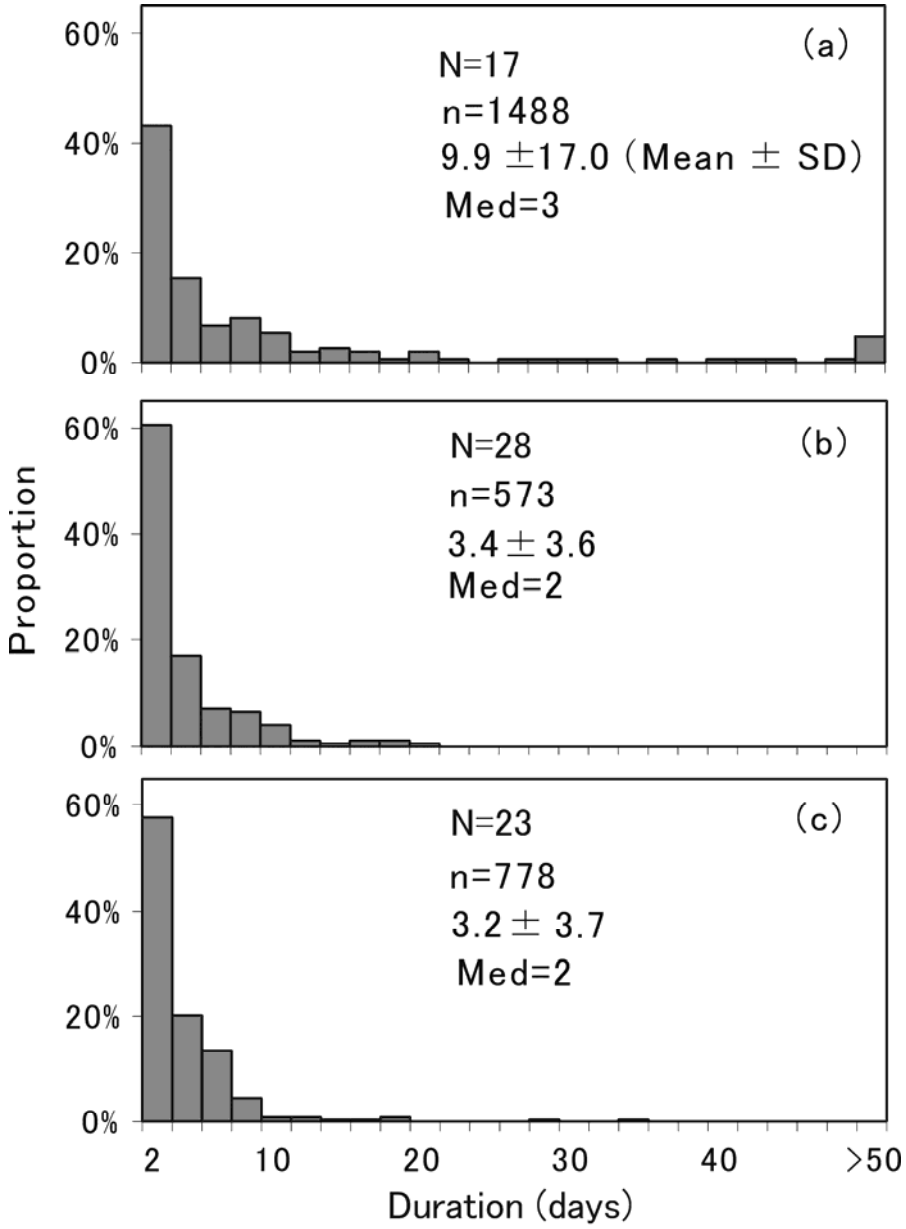

Fig. 9 Frequency distribution of duration of each vertical behavior type of bigeye tuna (number of consecutive days, upper limit) (a: characteristic, b: associative, c: other). "N", "n" and "Med" indicate the number of individuals, the number of days and median, respectively.

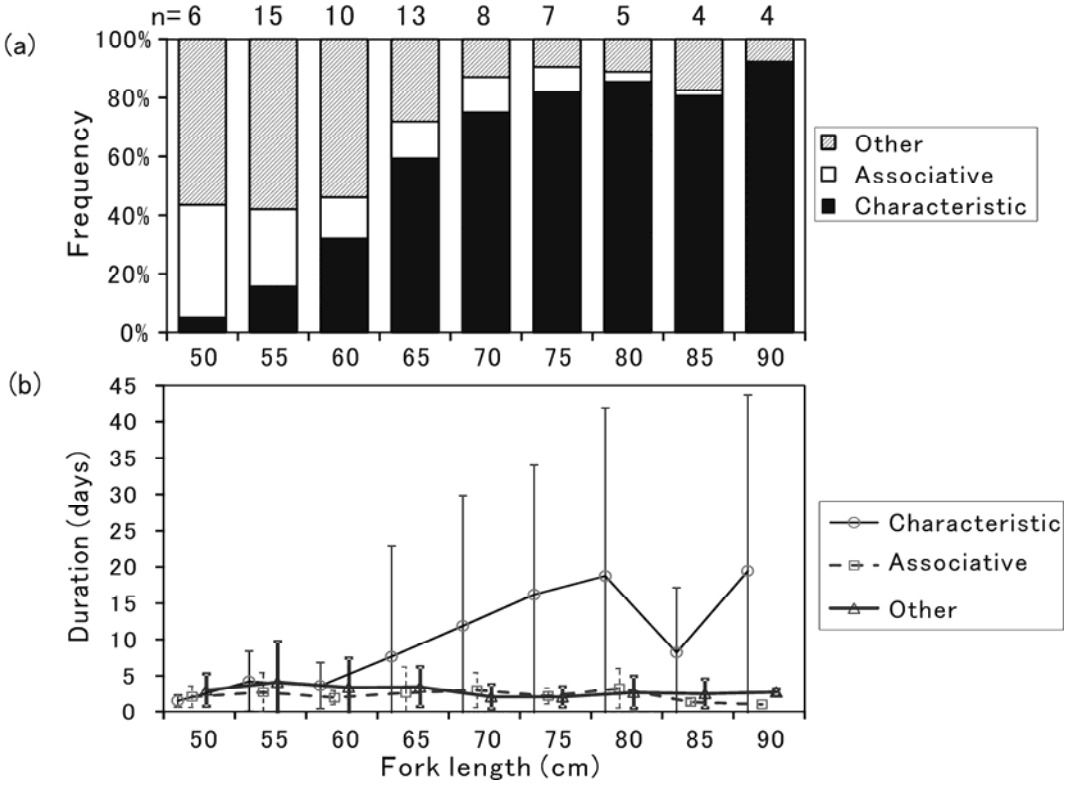

Fig. 10 Proportion and duration of each vertical behavior of bigeye tuna by size class. (a) Proportion by size class, (b) duration (number of consecutive days, mean±SD) for each vertical behavior by size class. "n" indicates the number of individuals.

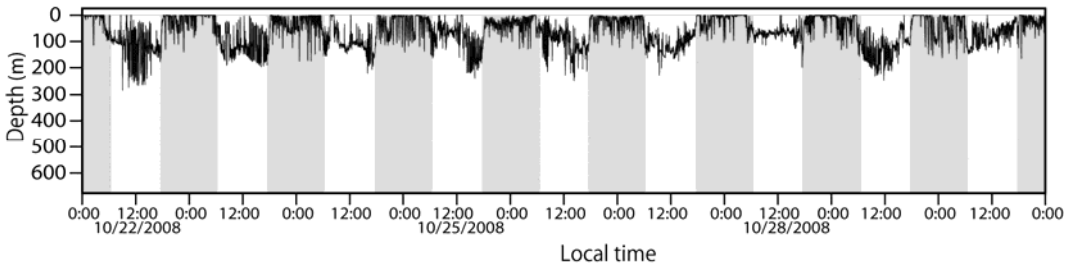

Fig. 11 Examples of vertical movement of yellowfin tuna. Shaded zones show nighttime.

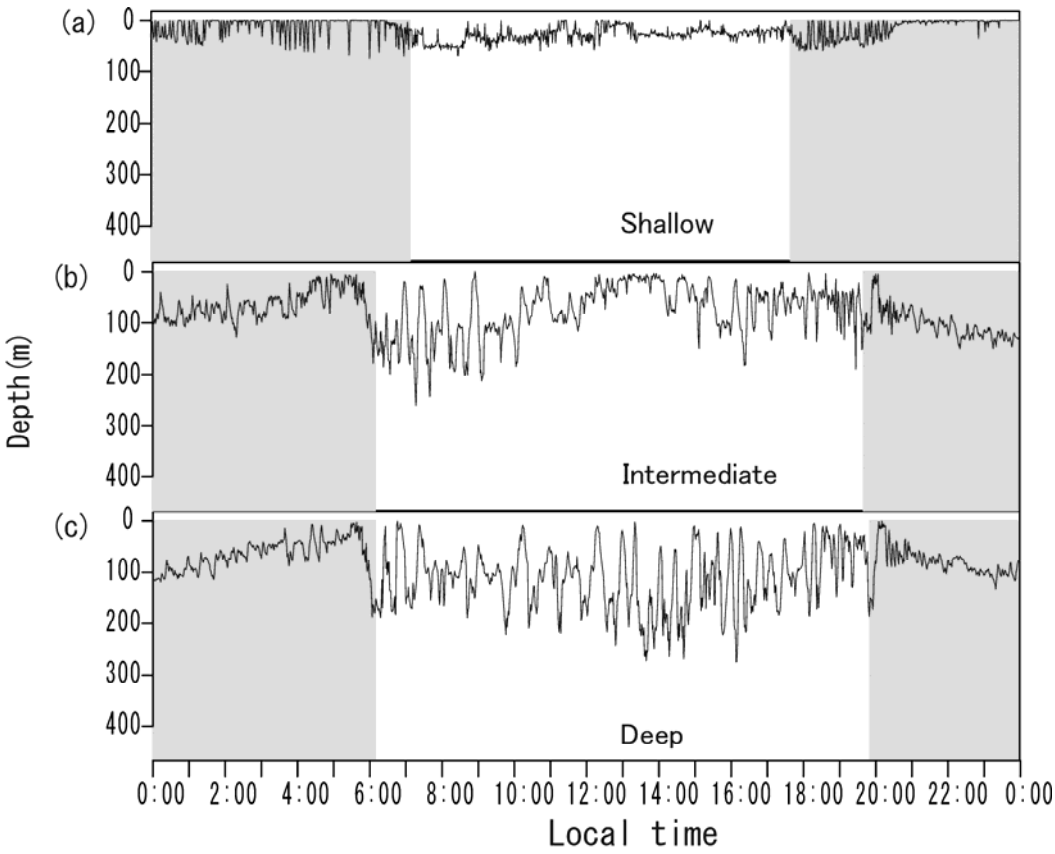

Fig. 12 Representative vertical behavior depth profiles for yellowfin tuna. (a) "Shallow" behavior (No. D2073, estimated 73 cm FL), (b) "intermediate" behavior (No. D2073, estimated 58 cm FL) and (c) "deep" behavior (No. D2073, estimated 59 cm FL). Shaded zones indicate nighttime.

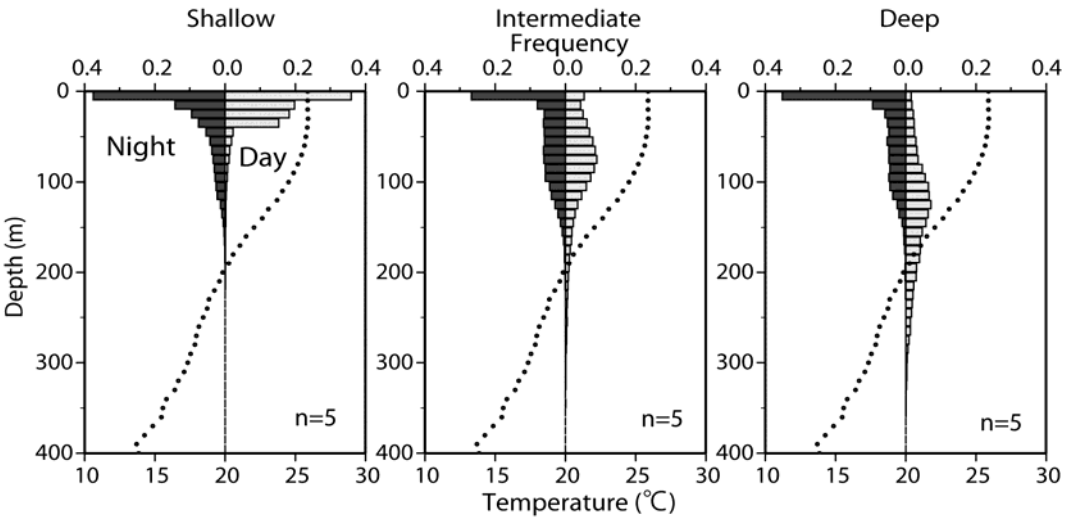

Fig. 13 Frequency distribution of swimming depth (bars) with water temperature profile (circles) for each behavior type of yellowfin tuna (data for all individuals aggregated). “n” indicates the number of individuals.

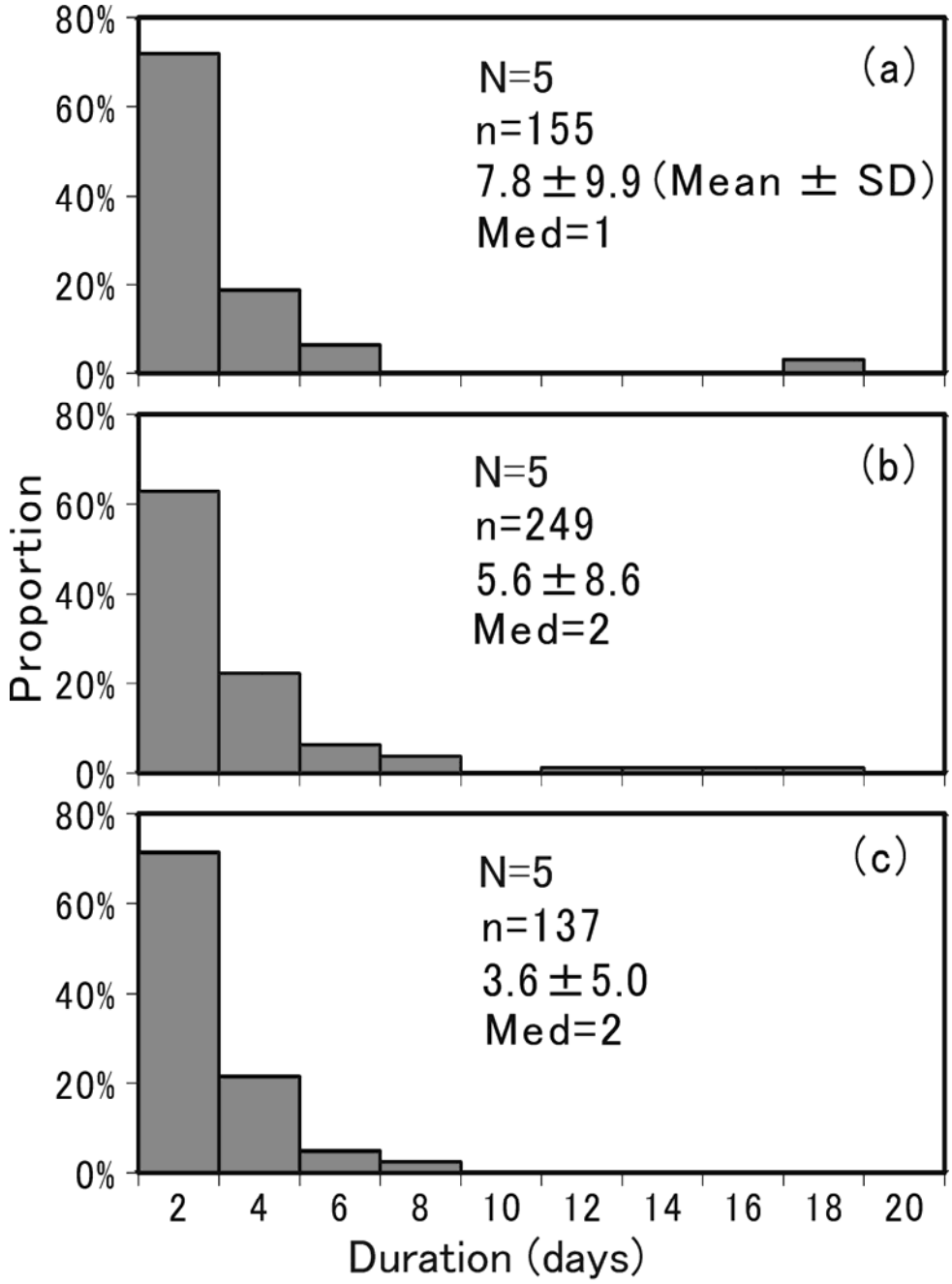

Fig. 14 Frequency distribution of duration of each vertical behavior type of yellow-fin tuna (number of consecutive days, upper limit) (a: “shallow”, b: “intermediate”, c: “deep”). “N”, “n” and “Med” indicate the number of individuals, the number of days and median, respectively.

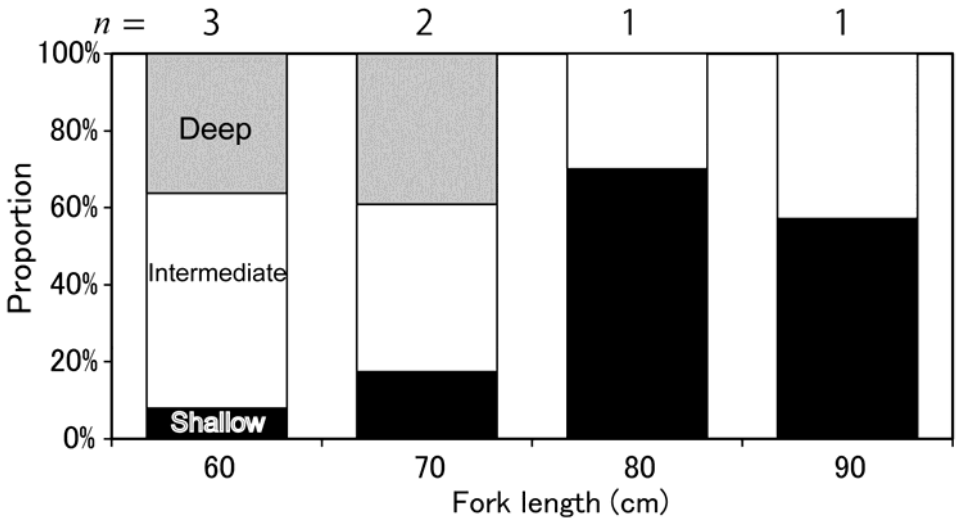

Fig. 15 Proportion of each vertical behavior of yellowfin tuna by size class (only the data for October and November). “n” indicates the number of individuals.

3-3. 鉛直行動パターン出現の季節変化

<u>メバチ</u>

前述のように、鉛直行動パターンの出現比率は体長によって大きく変化した。その変化は特に 60～70 cm FL で顕著であったため、65 cm FL 以上・未満に分けて鉛直行動パターンの月別比率を集計した。ただし、本州中部海域においては観察個体がすべて 65 cm FL 以上であったため、体長による区別は行わなかった。なお、「その他の行動」について、体長階級によっては高い比率で出現することがあった。そのため、魚礁との関連をより詳細に検討するため、「その他の行動」を以下のようにさらに細分化して（以降、「細分化した鉛直行動パターン」と呼ぶ）、これらと「典型的行動」、「蝟集行動」に基づく出現比率を集計した。

・「午後に潜行する行動（Afternoon dive behavior）」: 午前中は浅層に滞在し、昼前後ないし夕方（おおむね 10～17 時、ピーク 15 時台）から日没にかけて深く潜行する行動。昼間において、11 時以前の 90%以上の時間を 20℃以上の浅層に、11 時以降の 20%以上の時間を 20℃以下の深層に滞在と定義した。
・「午前に潜行する行動（Morning dive behavior）」: 午前中の一部は深く潜行し、それ以降の昼間は浅層にとどまる行動。昼間において、11 時以前の 30%以上の時間を 20℃以下の深層に、11 時以降の 90%以上の時間を 20℃以上の浅層に滞在と定義した。
・「準典型的行動（Near characteristic behavior）」: 昼間の時間のうち 20℃以上の浅層に 40%以下の時間しか滞在せず、なおかつ「典型的行動」でない場合。
・「跳躍的潜行（Bounce diving behavior）」: 昼間に頻繁な上下動を行う行動で、深度 200 m を越える潜行を 1 日に 10 回以上行う行動（Schaefer et al., 2009 によるキハダおよびカツオの鉛直行動分類規準を改変）。

上記の行動の例をFig. 16に示す。なお、上記規準に当てはまらなかったものは「それ以外（The others）」とした。これらの行動の全体および海域別の出現比率はTable 5に、また、海域別にはFig. 17に示す通りで、「午後に潜行する行動」

がやや高い比率（全体で 14%）で出現したのを除けば、全て 10%以下と低い比率であった。

月別の各行動の出現比率をFig. 18に示す。南西諸島海域では、65 cm FL 以上の個体は 12～9 月（特に 1～3 月）においては「典型的行動」の比率が、10 月には「午後に潜行する行動」の比率が高くなり、11 月には「蝟集行動」、「典型的行動」、「準典型的行動」が類似した比率で出現した。65 cm FL 未満では、「典型的行動」の比率は 12～4 月（ただし 2～3 月は欠測）に高く、この期間には「準典型的行動」の比率も比較的高くなっていた。一方、「蝟集行動」および「午後に潜行する行動」の比率は 5～10 月に高くなっていた。本州中部海域は、データが得られたのが 5～12 月のみであるが、6～8 月には「蝟集行動」の比率が、9～12 月には「典型的行動」の比率が高くなっており、季節による違いは南西諸島海域より明瞭であった。これら以外の行動パターンはどの季節にも低い比率であった。65 cm FL 以上の個体で共通してデータが存在する 5～12 月について海域間で比較すると、「典型的行動」の比率は本州中部海域（68.3%）においては南西諸島海域（58.8%）と比べて有意に高かった（Pearson’s chi-squared test, $P = 0.014$）。

キハダ

各鉛直行動パターンの月別出現比率をFig. 19に示す。なお、この集計において、他の条件をそろえるため、80 cm FL 未満の個体に絞り、なおかつ南西諸島海域外（紀伊半島）で再捕された 1 個体（No. 1718）は除外した。鉛直行動パターンの変化にはっきりした傾向は見られなかったが、「浅層行動」の比率は 1 月に最も高く、9 月および 12 月がそれに続いた。逆に、5～6 月にはほとんど出現しなかった。「深層行動」の比率は 11～12 月に高くなって、9 月に最も低くなっていた。「中間的行動」は、1 月、12 月には低く、11 月にもやや低くなっていたが、それ以外の月は比較的同様な比率であった。

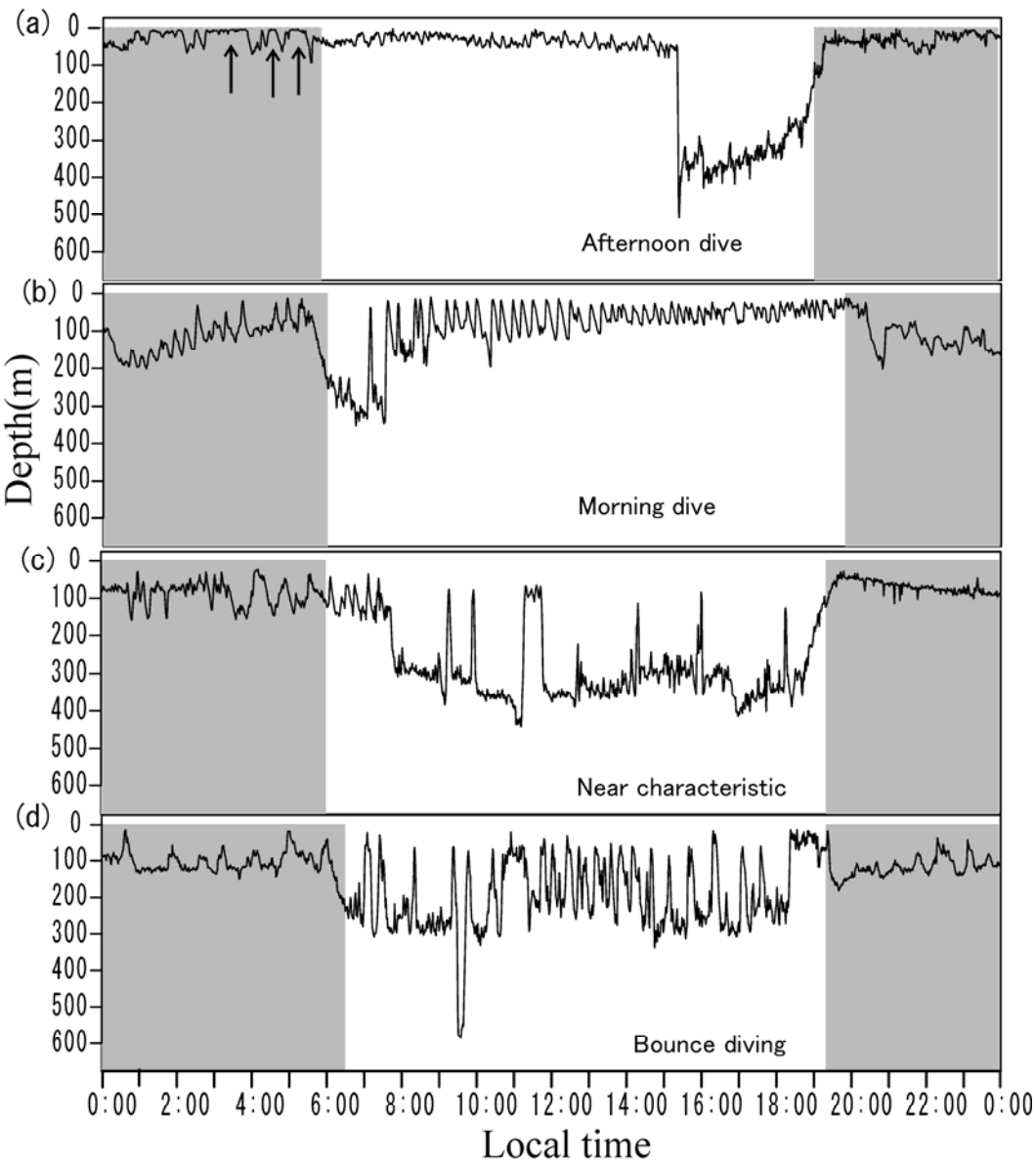

Fig. 16 Typical depth profiles of bigeye tuna for additionally classified vertical behavior types (a) "afternoon dive behavior" (No. D6715, estimated 71 cm FL, arrows indicate "surface-oriented behavior"), (b) "morning dive behavior" (No. B3474, estimated 60 cm FL), (c) "near characteristic behavior" (No. B3474, estimated 87 cm FL), (d) "bounce diving" behavior (No. B3474, estimated 66 cm FL). Shaded zones indicate nighttime.

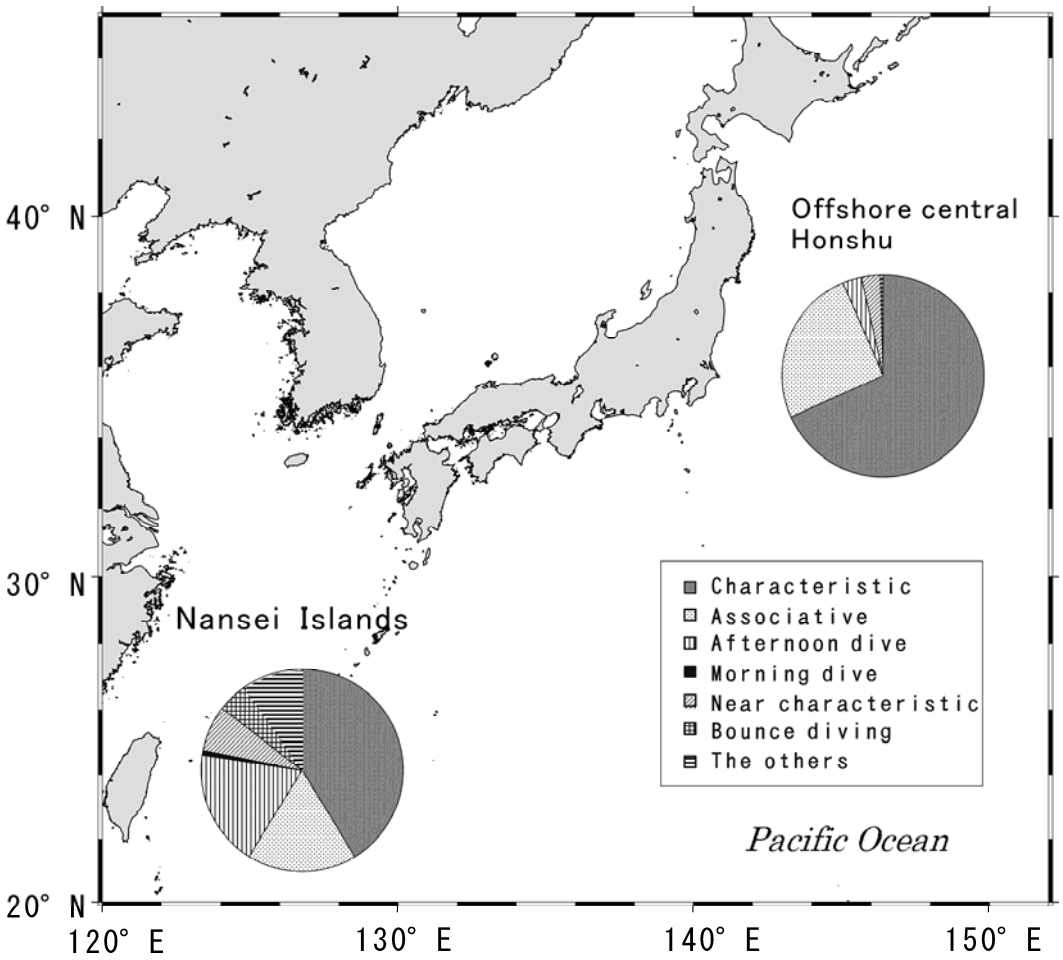

Fig. 17 Proportion of each behavior type for bigeye tuna in each area.

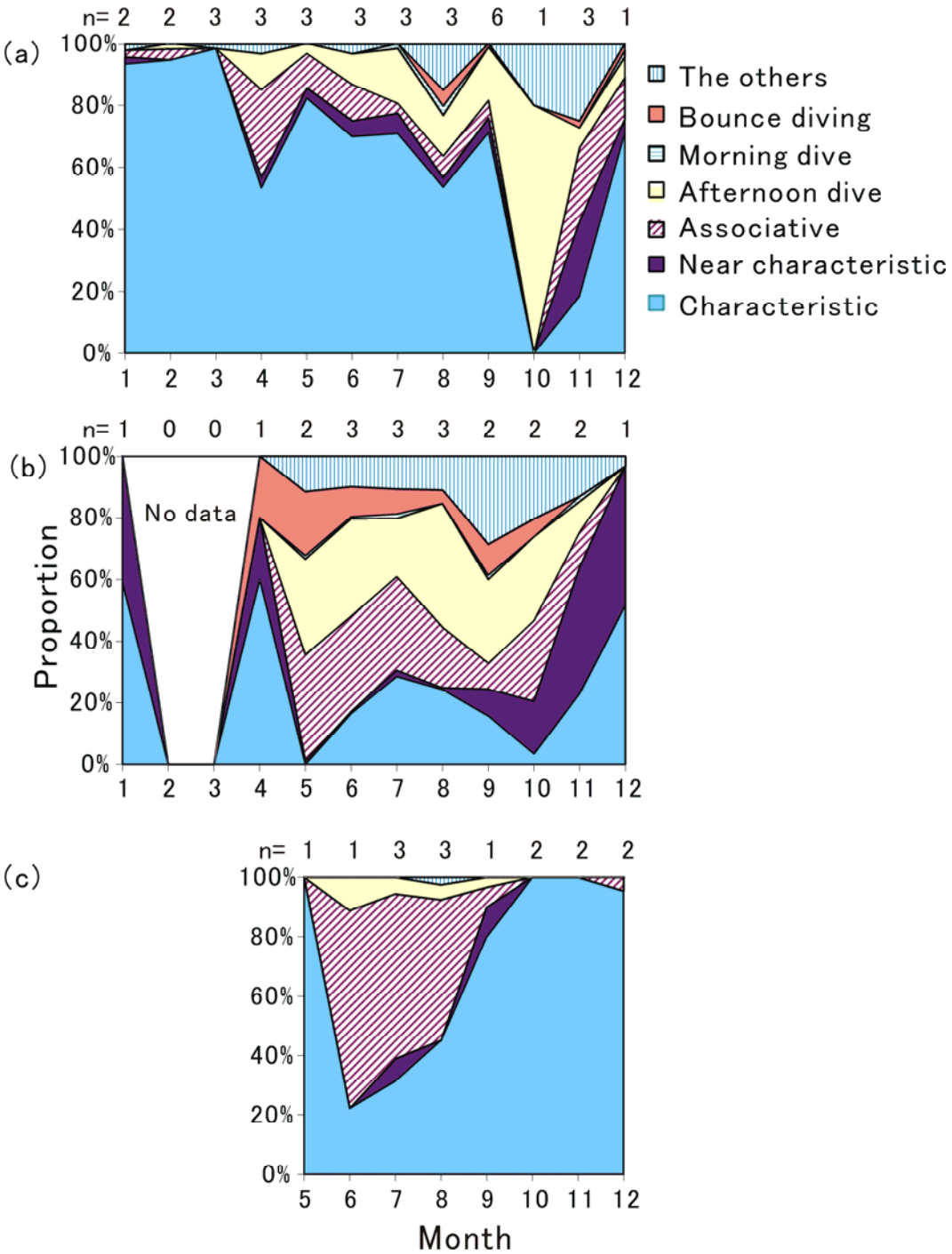

Fig. 18 Proportion of each type of vertical behavior of bigeye tuna by region and month. (a) Around the Nansei Islands (≥ 65 cm FL), (b) around the Nansei Islands (< 65 cm FL), (c) offshore central Honshu. "n" indicates the number of individuals.

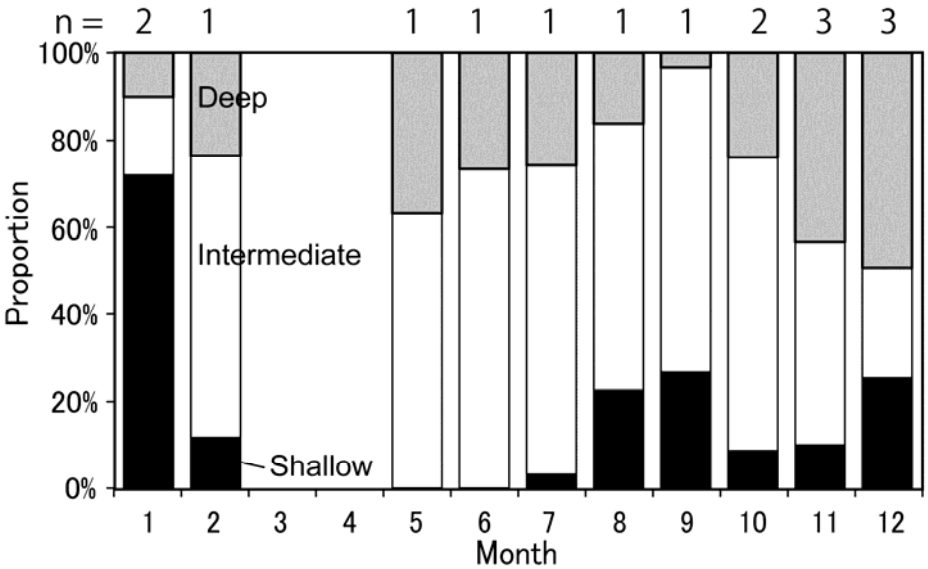

Fig. 19 Proportion of days for each vertical behavior type by season for yellowfin tuna (only the fish < 80 cm FL and recaptured in the Nansei Islands area). "n" indicates the number of individuals.

3-4. 遊泳深度と DSL（深海散乱層）の関係

メバチ

南西諸島海域の一つ、与那国島（24°22′N, 122°53′E）付近で観察されたメバチの 1 日分の時系列遊泳深度（「典型的行動」および「午後に潜行する行動」を示した場合）および、同様な時期・海域にて観察された DSL（深海散乱層）（近藤, 2007）の比較、遊泳行動観察時の水温プロファイルをFig. 20に示す。なお、DSL は 2 本観察されており、それぞれについて示されている。メバチの遊泳深度は、「典型的行動」を示した場合（Fig. 20a）の夜間、薄明時の下降、薄暮時の上昇について、DSL の分布とほぼ一致している。ただし、昼間の遊泳深度（おおむね 300～400 m）は DSL（およそ 450～500 m）よりもやや浅くなっており、一時的により深く潜行した場合（Fig. 20a 矢印）には DSL の深度との一致が見られた。なお、昼間に DSL が分布した深度 450～500 m における水温はおよそ 10℃であった（Fig. 20c）。メバチが「午後に潜行する行動」を示した際（Fig. 20b）にも、昼間の潜行時および薄暮時の上昇の際には DSL の分布深度と類似し、なおかつ、一時的に DSL 層に進入したと考えられる行動（Fig. 20b 矢印）が見られた。

キハダ

メバチのように DSL と同調するような行動は見られなかったものの、近藤（2008, 2009a, 2009b）は、沖縄本島南方の浮魚礁において実施した観測において、昼間に 400～500 m 付近に加え、200 m 以浅に分布する DSL も観察されたと報告しており、本研究における昼間のキハダの遊泳深度とも重複する。また、夜間の遊泳深度は、メバチと同様に DSL の分布深度とほぼ一致している。

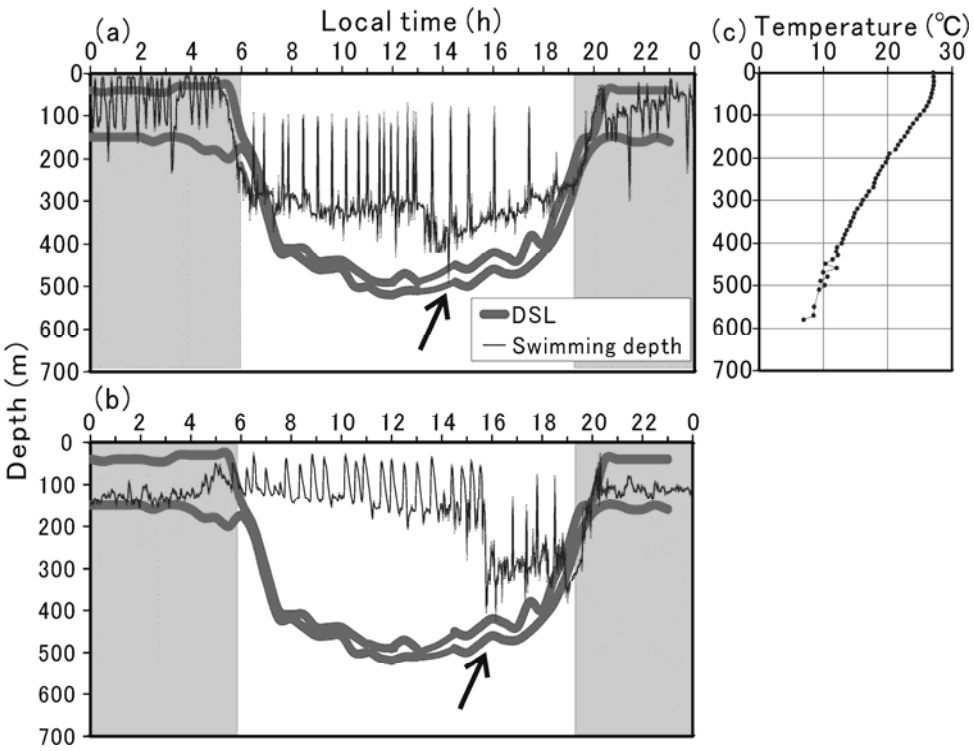

Fig. 20 Representative bigeye tuna swimming trajectory and DSL depth monitored in the same area (around Yonaguni Island) and season. (a) Trajectories of DSL observed on 5/31/2006 (Kondo, 2007) and swimming depth of the fish No. 119 (estimated FL, 60 cm) observed on 6/2/2003. (b) Trajectories of DSL observed on 5/31/2006 (Kondo, 2007) and swimming depth of the fish No. 136 (estimated FL, 56 cm) observed on 6/3/2003. Shaded zones show nighttime and arrows show excursions of the fish into the DSL layer. (c) Water temperature profile obtained by tag No. 119 between 5/31 and 6/8/2003.

3-5.遊泳深度と水温の関係

メバチ

時系列深度と水温断面図の例をFig. 21に、「典型的行動」の際の昼夜別の水温および日間最低水温の頻度分布をFig. 22a,b に、日間最高・最低水温の差の頻度分布をFig. 23a に、分布層の水温と表面水温（それぞれ瞬間値および 1 日ごとの値）の差の頻度分布をFig. 24a に示す。昼間の分布層水温は大部分 10～20℃（モード 16～17℃）に分布し（Fig. 22a)、日間最低水温は多くは 10～15℃（モード 13～14℃）であった（Fig. 22b)。また、10℃未満の比率は低く、なおかつ10℃未満の層への滞在は一時的（Fig. 21）であることから、分布層水温の下限はおおむね 10℃付近であると考えられる。10℃等水温線深度の変化に伴い潜行深度が変化している現象も見られる（Fig. 21b)。すなわち、8 月 16 日頃までは10℃等水温線が 500～550 m であったのが、急激に 100 m 付近に上昇し、それに伴いメバチの最大潜行深度も 100 m 前後となった。9 月上旬には 10℃等水温線が急激に下降し、9 月 16 日頃には 600 m 付近となり、メバチの最大潜行深度も 500～600 m となった。日間最高・最低水温の差の分布はおおむね 6～22℃と幅広く、モードは 16℃付近であった (Fig. 23a)。分布水温と表面水温の差は 1℃未満が最も多かったものの、14℃付近まで約 3%ないしそれ以上観察された(Fig. 24a)。

キハダ

時系列深度と水温断面図の例をFig. 25に、「深層行動」の際の昼夜別の水温および日間最低水温の頻度分布をFig. 22c,d に、日間最高・最低水温の差の頻度分布をFig. 23b に、分布層の水温と表面水温（それぞれ瞬間値および 1 日ごとの値）の差の頻度分布をFig. 24b に示す。昼間の分布層水温は大部分 15～30℃でモードは 25℃台 (Fig. 22c)、日間最低水温は多くは 12～21℃であり (Fig. 22d)、いずれもメバチより高かった。日間最高・最低水温の差は大半が 2～16℃で、メバチよりも狭い範囲でなおかつ水温差は小さかった（Fig. 23 b)。分布層水温と表面水温の差の頻度分布を見ると、56%は表面水温から 1℃差未満であり、

水温差が上昇するにつれて分布頻度が減少し、5℃未満で全体の 88%、8℃未満で 97%と大半を占めた（Fig. 24b）。

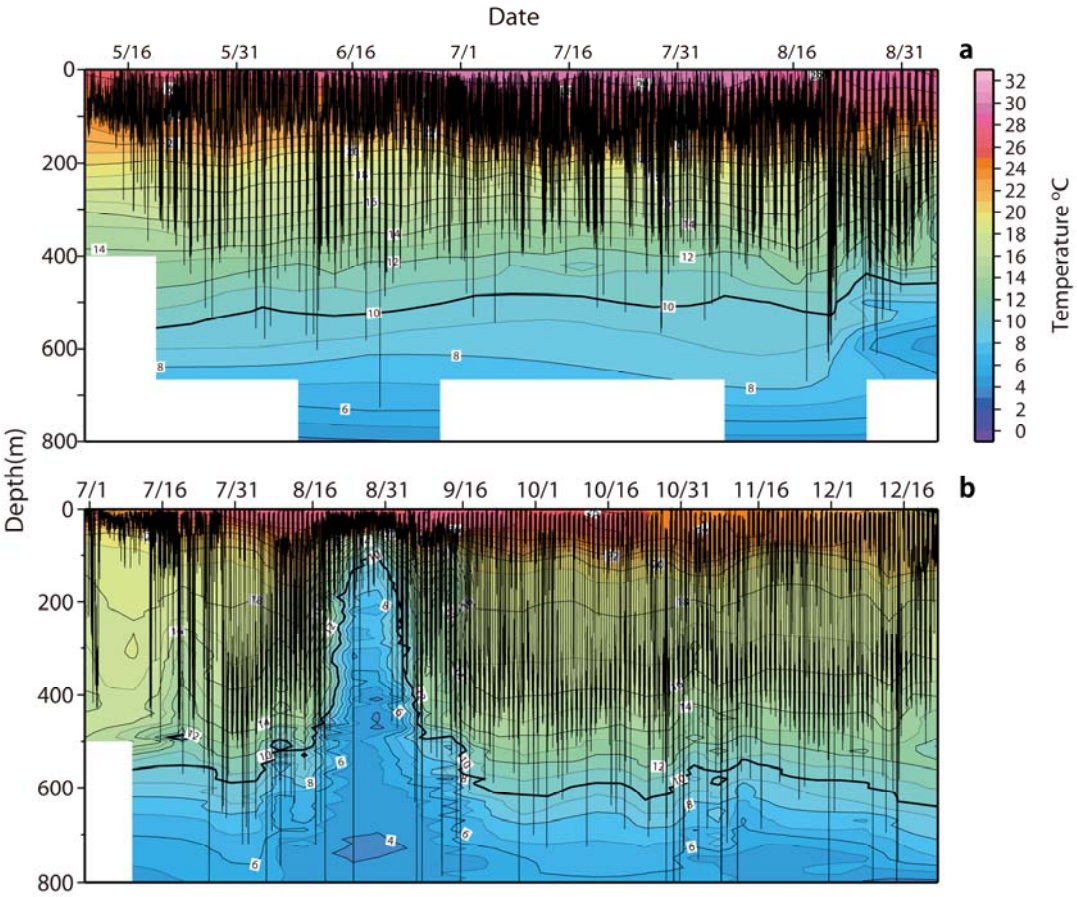

Fig. 21 Examples of swimming depth trajectory and water temperature for bigeye tuna. (a) Fish No. D1568 (released in the Nansei Islands area), (b) fish No. D5496 (released in the Offshore central Honshu).

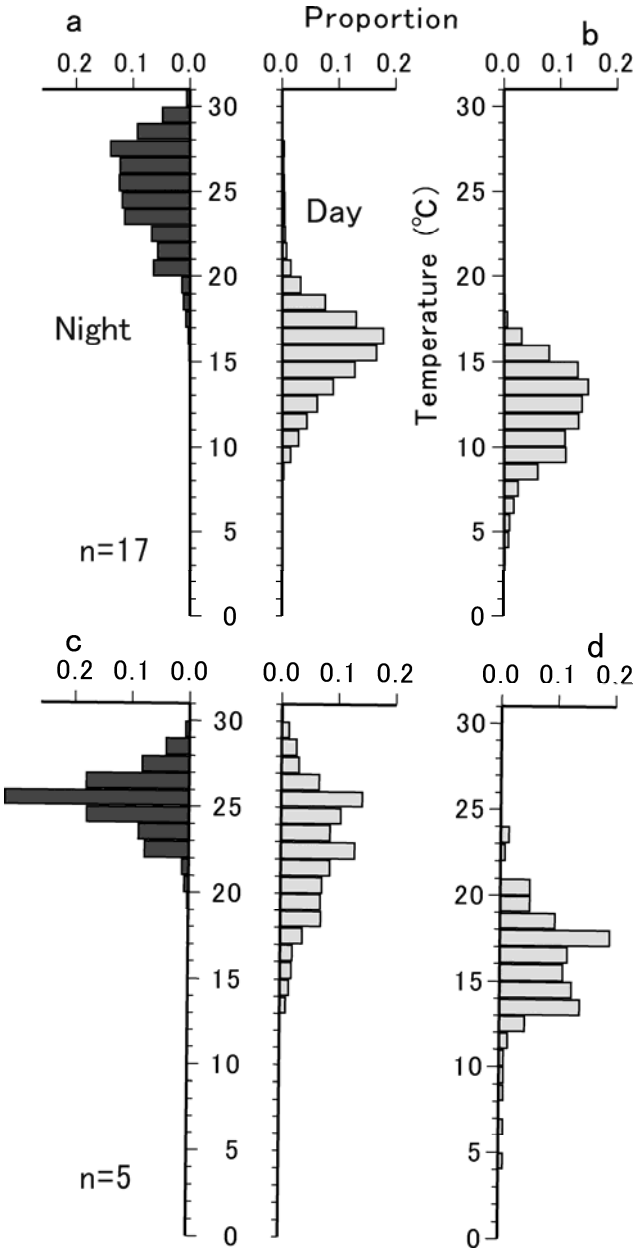

Fig. 22 Frequency distribution of ambient (a), and daily lowest (b) temperature of bigeye tuna for all the individuals aggregated when the fish demonstrated "characteristic" behavior, and ambient (c), and daily lowest (d) temperature of yellowfin tuna for all the individuals aggregated when the fish demonstrated "deep" behavior. "n" indicates the number of individuals.

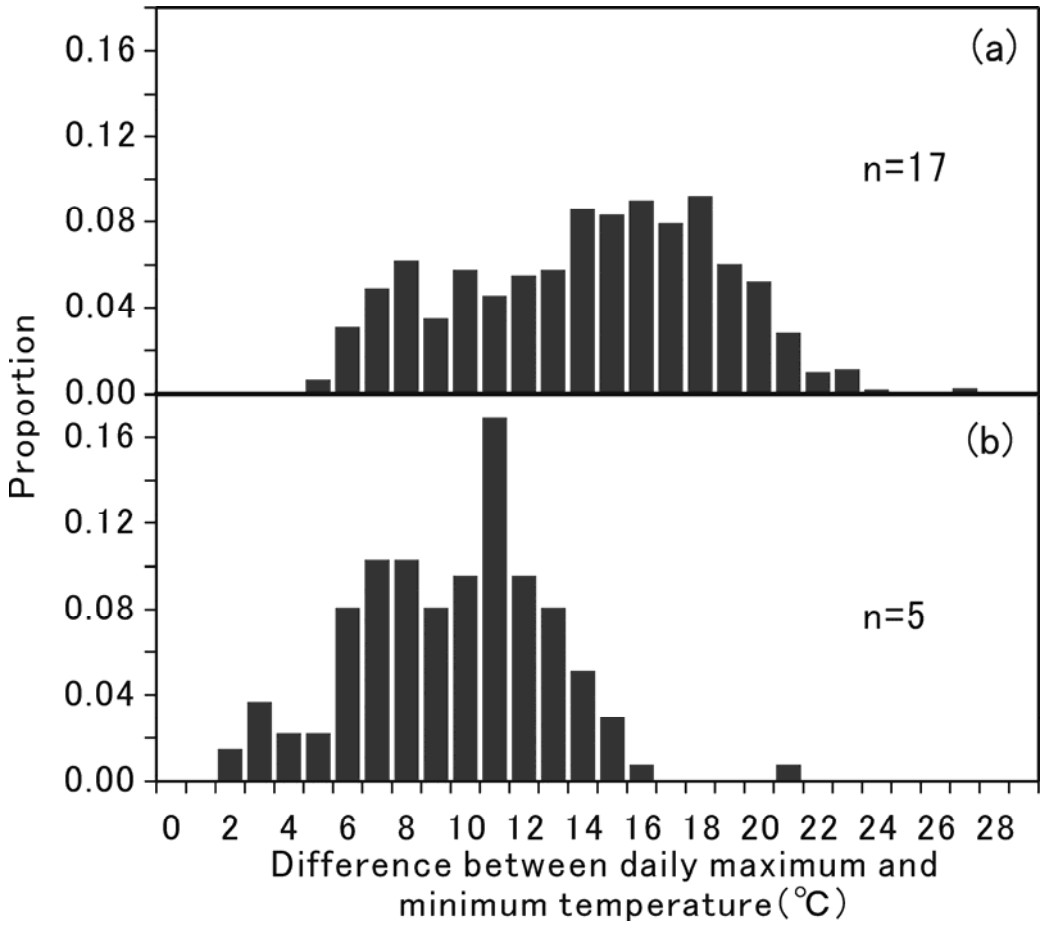

Fig. 23 Frequency distribution of the difference between daily maximum and minumin ambient temperature for bigeye tuna at "characteristic" behavior (a) and for yellowfin tuna at "deep" behavior (b). "n" indicates the number of individuals.

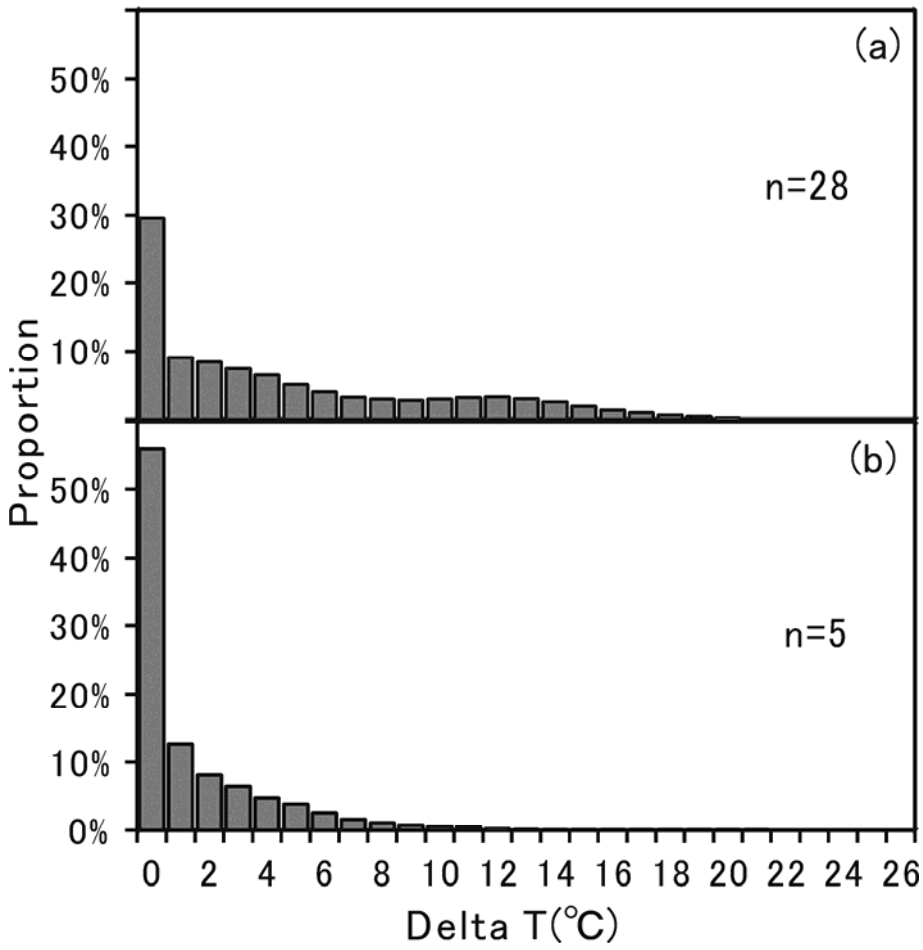

Fig. 24 Frequency distribution of delta T (the difference between sea surface temperature and ambient temperature) for bigeye (a) and yellowfin tuna (b). "n" indicates the number of individuals.

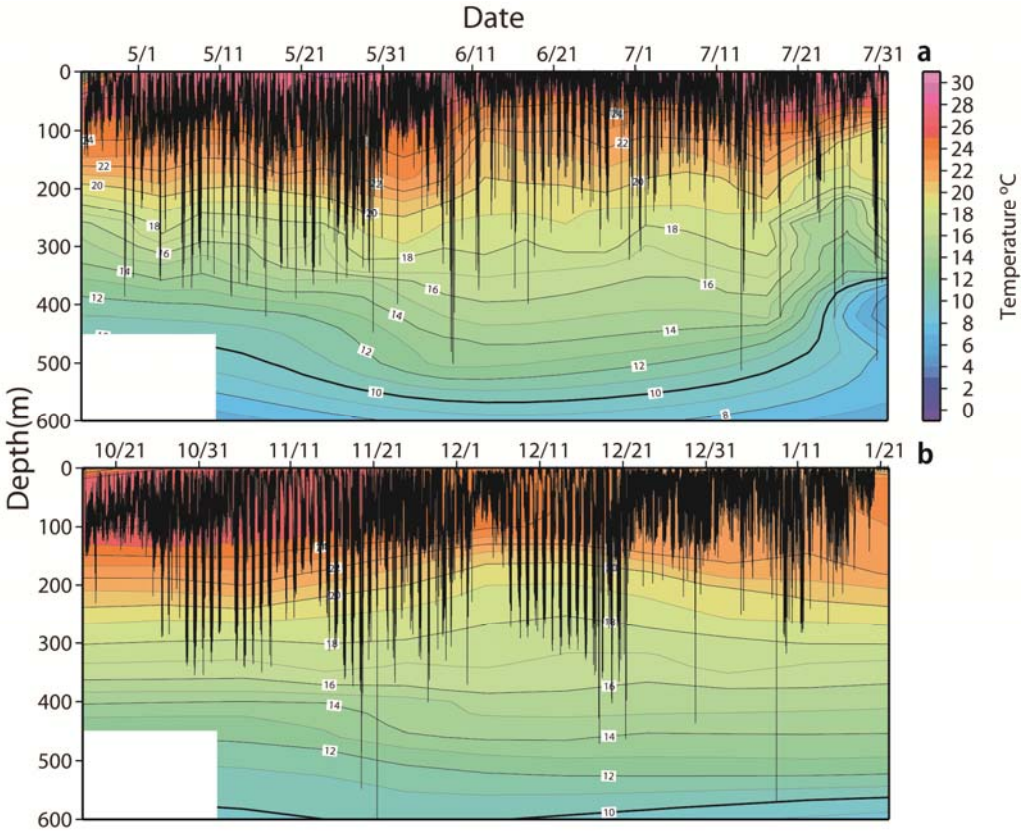

Fig. 25 Examples of swimming depth trajectory and water temperature for yellowfin tuna. (a) Fish No. 1718, (b) fish No. 748.

3-6.遊泳深度および水温と体長との関係

メバチ

「典型的行動」の場合の昼間の日間平均深度・分布層水温と体長との関係、全ての鉛直行動パターンにおける夜間の日間平均深度・水温と体長との関係をFig. 26に示す。昼間は体長が増大するにつれて平均深度が大きく、水温が低くなっており（Fig. 26a,b）、これらの間には有意な相関が見られた（ともに$P<0.0001$、ANOVA）。一方、夜間は、Fig. 8およびFig. 22a に示す通り、いずれの鉛直行動パターンの場合も水温は大部分が 20℃以上であり、体長と深度の間には有意な相関がなく（ANOVA、$P=0.1624$）、体長と水温には有意な相関が見られたものの（ANOVA、$P=0.0012$）、回帰直線の傾き（-0.0095）は 0 に近く、実際には体長にはほとんど依存していなかった（Fig. 26 c,d）。

「典型的行動」の場合の昼間の日間最大深度・最低分布層水温と体長との関係をFig. 27に示す。平均深度・分布層水温と同様に、体長とともにそれぞれ増大（ANOVA、$P<0.0001$）、低下（ANOVA、$P=0.0106$）する傾向が見られた。

追跡期間が長かった 2 個体（No.136 および D2087）について、「典型的行動」を示した際の昼間の日間平均深度の時系列変化をFig. 28に示す。両個体ともに、比率は一定ではないものの、日数の経過とともに平均遊泳深度は増大していく傾向が見られた。

キハダ

「深層行動」の場合の昼間の日間平均深度、水温と体長との関係、全ての鉛直行動パターンにおける夜間の日間平均深度、水温と体長との関係をFig. 29に示す。メバチと同様、昼間は体長が増大するにつれて平均深度が大きく、水温が低くなっており（Fig. 29a,c）、これらの間には有意な相関が見られた（それぞれ $P=0.0019$ および $P<0.0001$、ANOVA）。夜間には、体長が増大するにつれて平均深度が小さく、水温が低くなっており、いずれも $P<0.0001$（ANOVA）と有意な相関であったが、個体数が少ないことによる体長、水温の偏りもあり、はっきりした傾向はわからなかった。

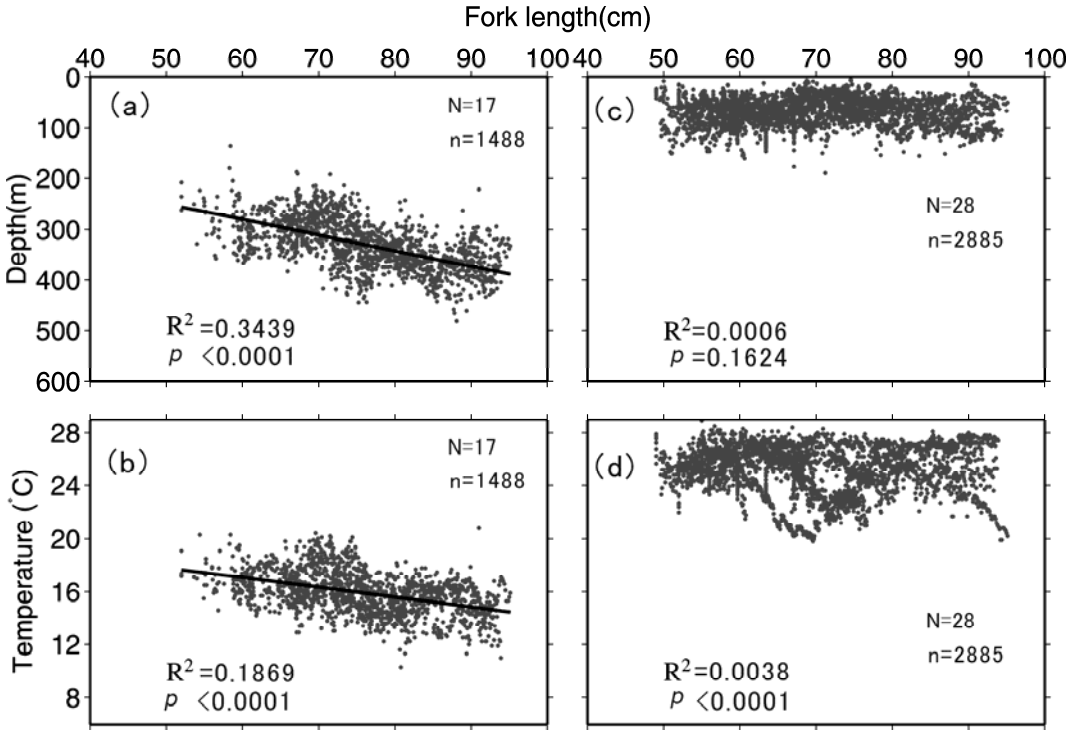

Fig. 26 Relationship between fork length and daily average swimming depth or ambient temperature of bigeye tuna in (a) daytime depth and (b) temperature for "characteristic" behavior, and (c) nighttime depth and (d) temperature for all the behavior types. "N" and "n" indicate the number of individuals and number of days of data, respectively.

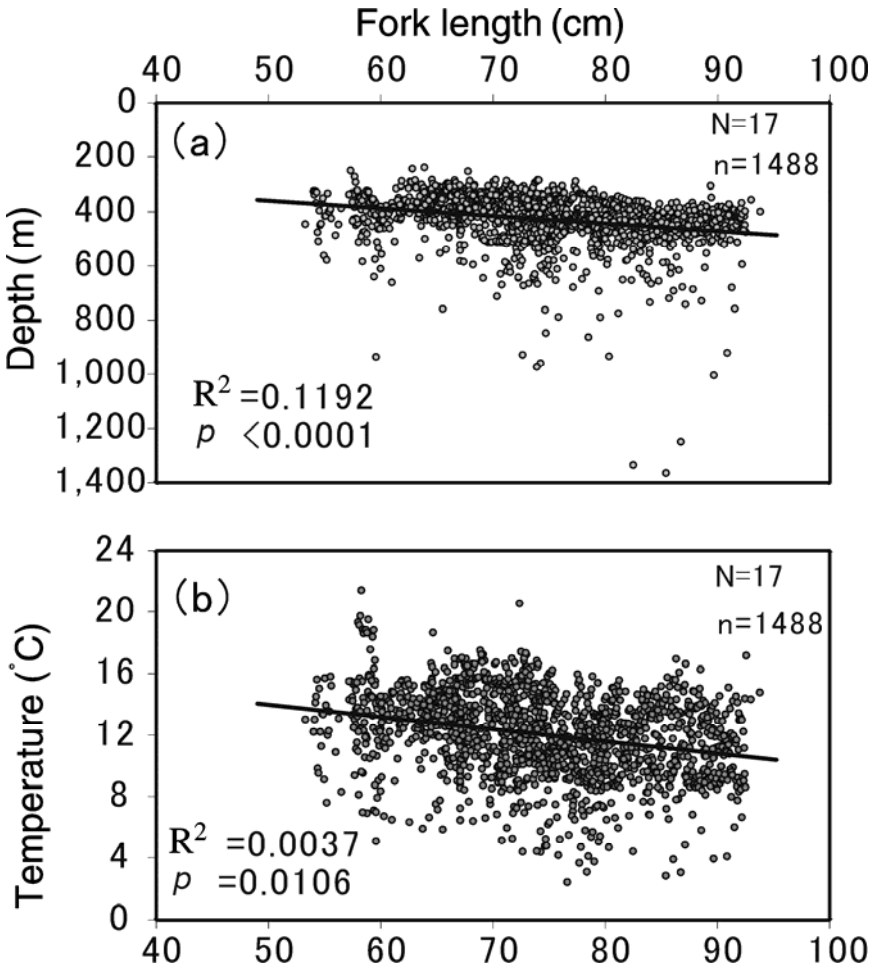

Fig. 27 Relationship between fork length and daily maximum swimming depth (a) or minimum ambient temperature (b) for "characteristic" behavior of bigeye tuna. "N" and "n" indicate the number of individuals and number of days of data, respectively.

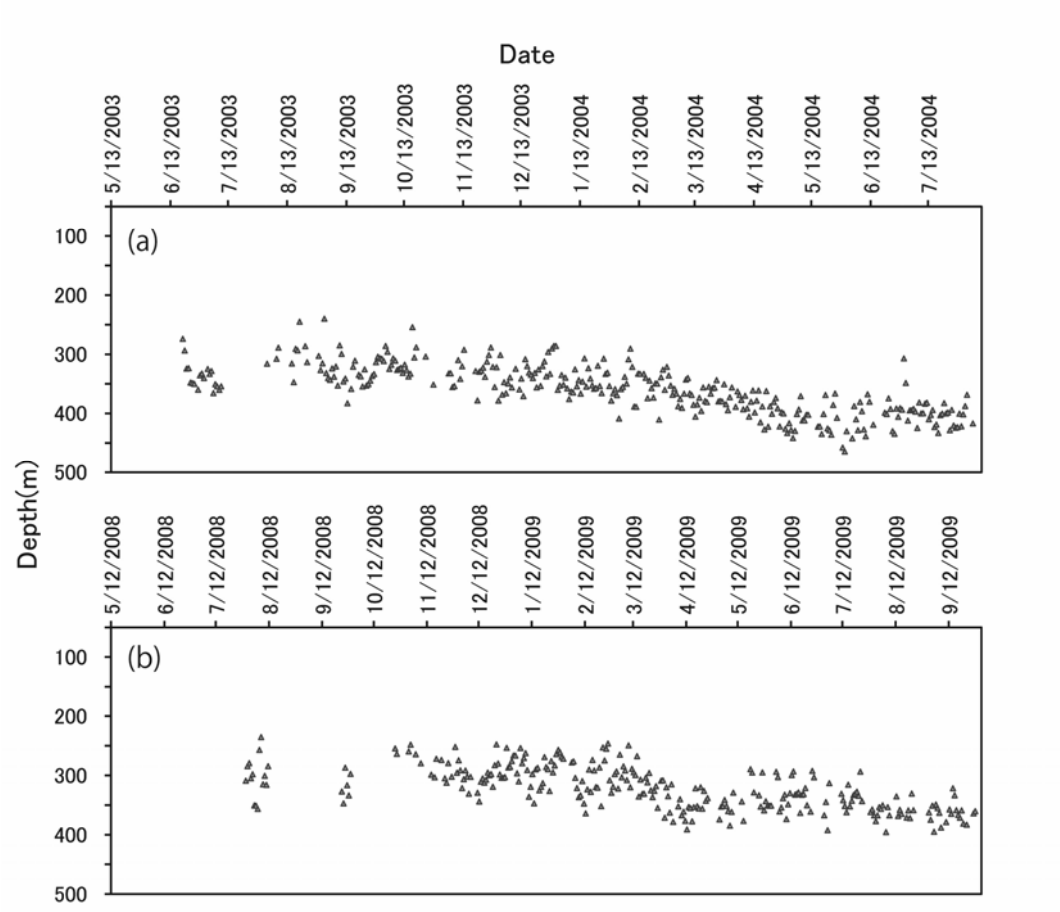

Fig. 28 Ontogenetic changes of daily daytime average swimming depth of bigeye tuna for "characteristic" behavior. (a) Fish No. 136, (b) fish No. D2087.

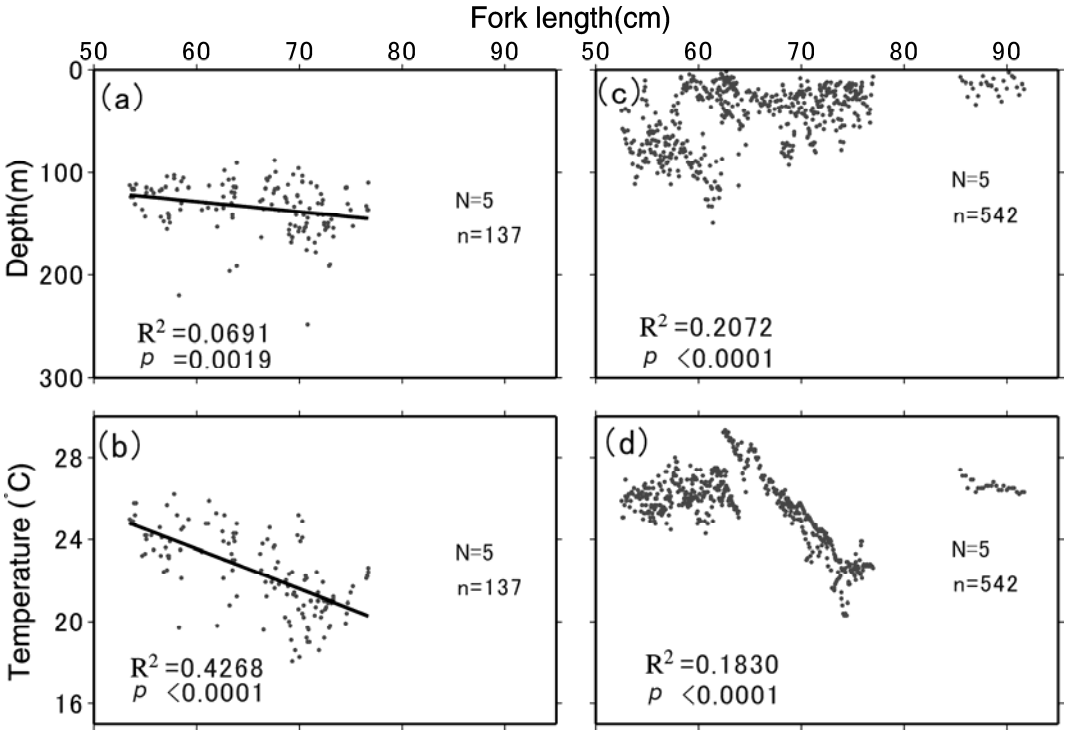

Fig. 29 Relationship between fork length and daily average swimming depth or ambient temperature of yellowfin tuna in (a) daytime depth and (b) temperature for "deep" behavior, and (c) nighttime depth and (d) temperature for all the behavior types. "N" and "n" indicate the number of individuals and number of days of data, respectively.

3-7.分布深度および水温の季節変化

メバチ

南西諸島海域において「典型的行動」の場合の月別の昼夜別遊泳深度の頻度分布をアーカイバルタグ・データに基づく平均水温プロファイル（該当個体の深度 10 m ごとの平均水温）と合わせてFig. 30に示す。12～3 月には表面水温が 22～24℃に低下し混合層深度がおよそ 150 m と深くなった。この期間のメバチの夜間分布は表層付近 30 m 以浅の比率が高くなった。一方、7～9 月には、表面水温が 27～29℃にまで上昇し、混合層がほぼ消滅した。この期間の夜間分布では表層付近の比率が低くなり主体は 50～70 m になった。なお、昼間は、大部分 200 m 以深に分布していたが、水温は、深度 200 m で約 20℃、500 m で約 10℃であり季節的な変化は少なく、また、遊泳深度の分布にも夜間ほどの明瞭な変化は見られなかった。

このように、季節によって表面水温および表層付近の水温勾配の両方が変化しており、そのうちどちらがメバチの表層付近への分布に影響を与えているかこれだけではわからない。そこで、Kitagawa et al. (2000)の方法に準じてこれら 3 つの変数（①深度 20～30 m の平均水温、②水温勾配：表面水温と 20～30 m 平均水温の差、③夜間のメバチの 30 m 以浅への分布比率、いずれも月別、各該当個体のアーカイバルタグ・データによる平均値）の間の偏相関（2 つの変数の間の相関について、もう 1 つの変数の影響を除いたもの）を計算し、表層付近の分布への影響を調べた。その結果をFig. 31に示す。なお、グラフにおいても、各個体のデータをまとめて、ひと月一点とした。夜間の表層（0～30 m）の分布割合は表層付近（20～30 m の平均）の水温とは有意な相関を示したが（P=0.004）、水温勾配とは有意な相関は見られなかった（P=0.067）。そのため、水温そのものがメバチの表層付近への分布比率に影響を与え、表面付近の水温が高いほど表層の分布比率が低くなることが示された。

キハダ

南西諸島海域における月別の昼夜別遊泳深度の頻度分布を平均水温プロファ

イルと合わせたものをFig. 32に示す。メバチと同様に、表面水温が 22～24℃になる 12～2 月には夜間の表層付近の分布比率が高くなり、28～29℃になる 7～9 月には表層付近の分布比率が低くなった。なお、キハダの場合、メバチに比べて個体数が少なく、季節や体長の偏りもあったため、個体別、月別にも検討を行った（Fig. 33）。その結果、10 m 以浅の表層に分布する頻度は、10 月から 1 月にかけて高く、5 月から 8 月にかけては低くなっていたが、紀伊半島において再捕された No.1718 の個体についてはその時期にも高い比率であった。3 ないし 4 個体を観察した 10～11 月で見ると、他の個体より大型であった No.1483 は夜間の表層付近の分布比率がより高くなっていた。メバチでの解析と同じく偏相関係数により水温および水温勾配が表層付近の分布比率に与える影響を調べたところ、Fig. 34のように、夜間の表層（0～30 m）の分布割合は水温勾配（表面水温と 20～30 m の平均水温の差）とは有意な負の相関を示したが（P=0.048）、表層付近（20～30 m の平均）の水温とは有意な相関は見られなかった（P=0.111）。

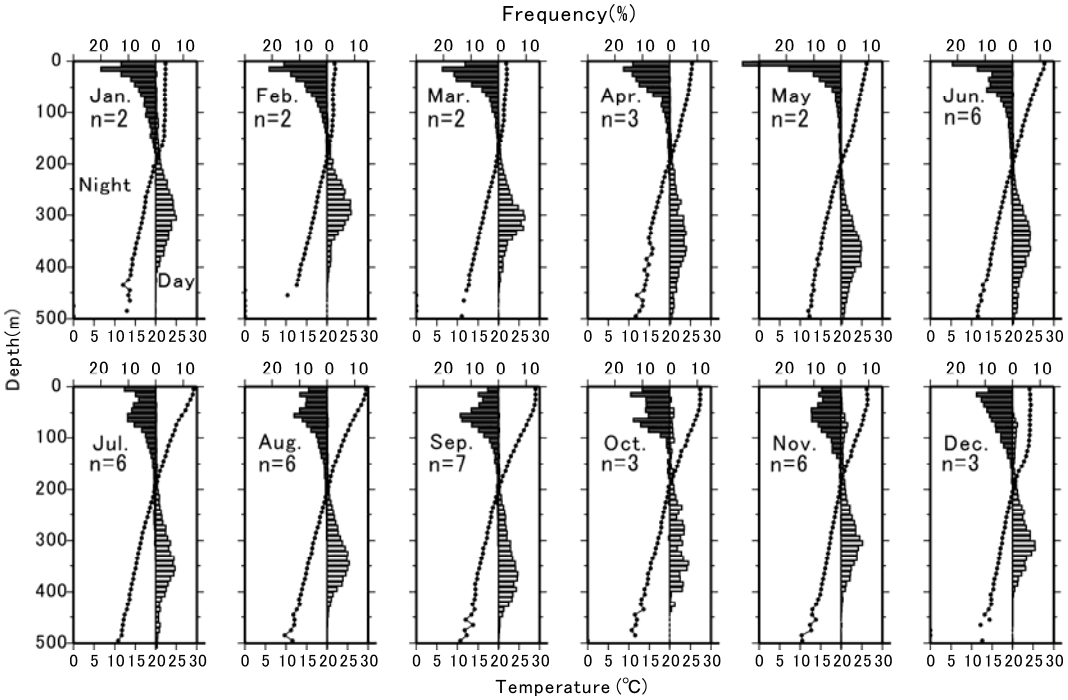

Fig. 30 Monthly frequency distribution of swimming depth and water temperature profile created form archival tag data for bigeye tuna monitored around Nansei Islands when the fish showed "characteristic" behavior. "n" indicates the number of individuals.

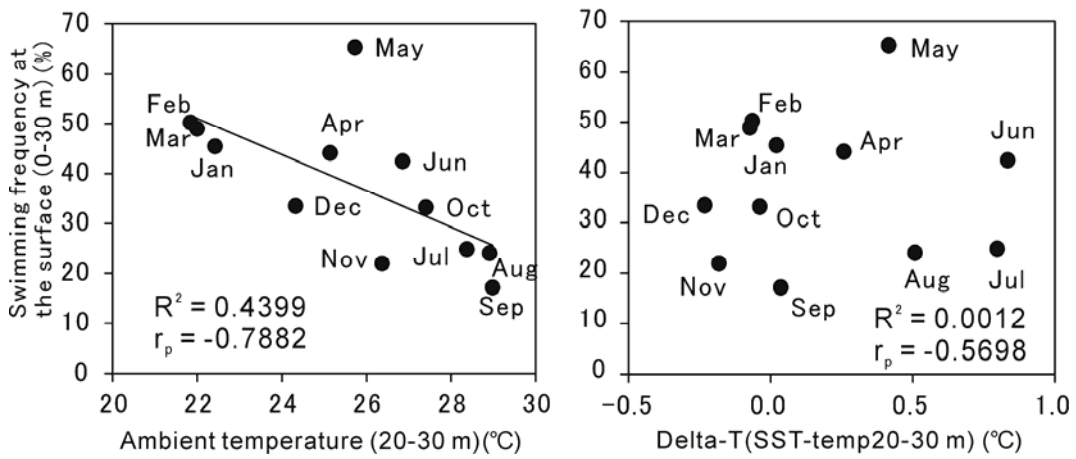

Fig. 31 Relationship of swimming frequency of bigeye tuna at the surface with oceanographic conditions. (a) Relationship between ambient temperature (20-30 m) and nighttime swimming frequency at the surface (0-30 m), (b) relationship between thermal gradient (delta-T, difference of temperature between sea surface and average at 20-30 m depth) and nighttime swimming frequency at the surface (0-30 m). R^2 and r_p represent coefficient of determination and partial correlation coefficient, respectively.

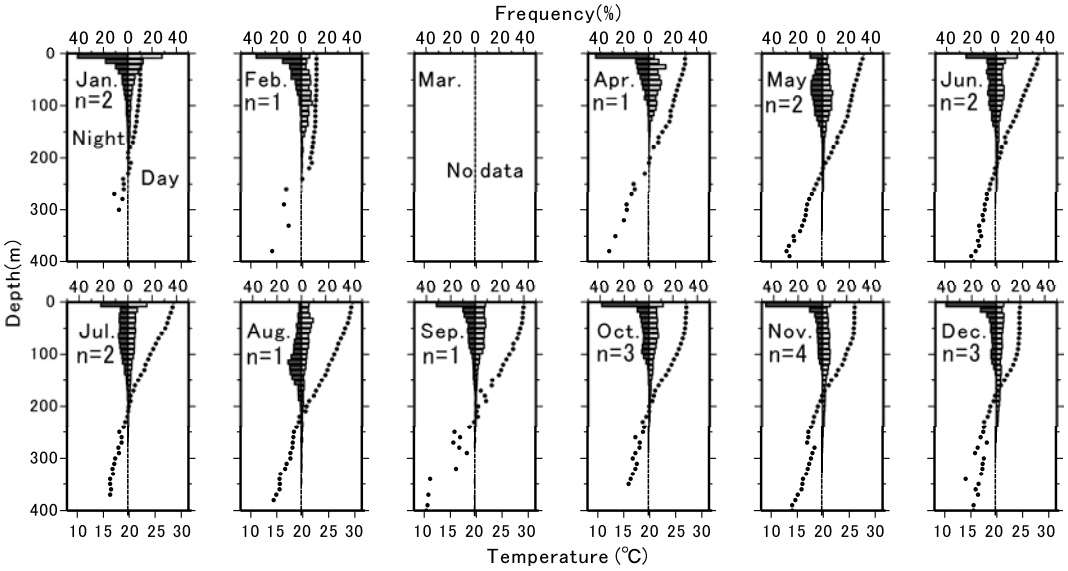

Fig. 32 Monthly frequency distribution of swimming depth and water temperature profile created form archival tag data for yellowfin tuna monitored around Nansei Islands. “n” indicates the number of individuals.

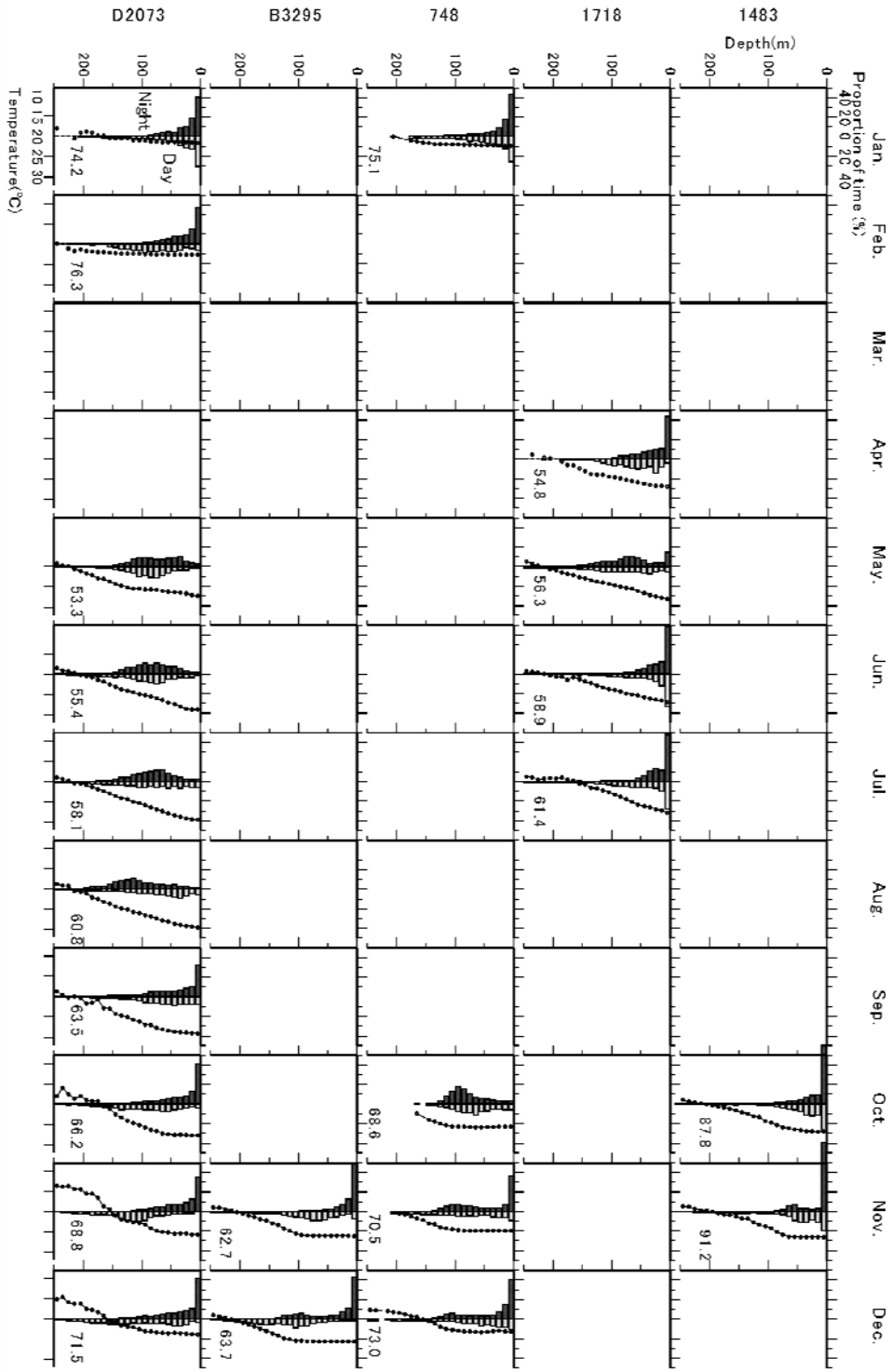

Fig. 33 Frequency distribution of swimming depth and water temperature profile for each individual by month for yellowfin tuna. Figures in the graph show average estimated fish length (cm FL).

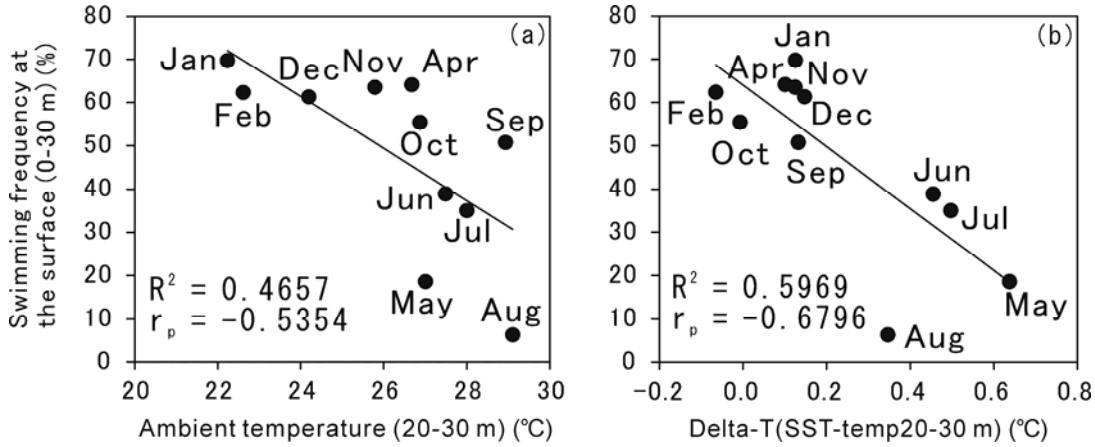

Fig. 34 Relationship of swimming frequency of yellowfin tuna at the surface with oceanographic conditions. (a) Relationship between ambient temperature (20-30 m) and nighttime swimming frequency at the surface (0-30 m), (b) relationship between thermal gradient (delta-T, difference of temperature between sea surface and average at 20-30 m depth) and nighttime swimming frequency at the surface (0-30 m). R^2 and r_p represent coefficient of determination and partial correlation coefficient, respectively.

3-8. 月齢および照度と遊泳深度の関係

メバチ

「典型的行動」の際の深度と遊泳層照度の時系列変化の例をFig. 35に示す。遊泳層照度は一般的にはFig. 35a のように昼夜で異なったものの、通常、昼間の照度は、遊泳深度が時間帯によって変化しているにもかかわらずほぼ一定であった。満月の日付近は、Fig. 35b に示すように、昼夜の遊泳層照度がほぼ等しいかあるいは夜の方が照度が大きいこともあり、なおかつ 1 日中ほぼ一定の値である場合がしばしば見られた。

日間遊泳深度（夜間）と lunar index の間の正の相関および負の相関の例をそれぞれFig. 36a およびFig. 36b に、遊泳深度と lunar index もしくは海表面照度の間の相関係数をTable 7に示す。15 個体中、lunar index と昼間の遊泳深度の間には 3 個体が有意（ANOVA、有意水準 5%、以下同様）な正の、1 個体が有意な負の相関が見られた。夜間の遊泳深度との間には 3 個体が有意に正の、6 個体が有意に負の相関が見られた。昼間の相関について鉛直行動パターン別にみると、「典型的行動」の場合は 6 個体中 2 個体が有意な正の相関を、「蝟集行動」の場合は 8 個体中 1 個体ずつ、それぞれ正と負の有意な相関を示した。

遊泳深度と海表面照度の間の相関を見ると（Table 7）、昼間は 15 個体中 2 個体が正の、7 個体が負の有意な相関を、夜間は 7 個体中 3 個体が正の、1 個体が負の有意な相関を示した。昼間の鉛直行動パターン別では、「典型的行動」の場合は 6 個体中 3 個体が正の、1 個体が負の有意な相関を示した。「蝟集行動」の場合は 8 個体中 3 個体が正の、1 個体が負の有意な相関を示した。

なお、夜間で見ると、同一個体における遊泳深度と lunar index および海表面照度との間の相関係数（有意ではい場合も含む）の正負はおおむね一致しており、相違していたのは 7 個体中 1 個体（No. D1568）のみであった。

キハダ

日間遊泳深度（夜間）と lunar index の間の関係の例（負の相関）をFig. 36c に、遊泳深度と lunar index もしくは海表面照度の間の相関係数をTable 8に示す。

なお、日間遊泳深度（夜間）と lunar index の間に有意な正の相関が見られた個体はなく、そのため、Fig. 36には示していない。4 個体中、lunar index と遊泳深度の間には、昼間は 1 個体が正の、夜間は 1 個体が負の有意な相関が見られた。遊泳深度と海表面照度の間には、昼間は 4 個体中 1 個体が正の、2 個体が負の有意な相関を、夜間は 2 個体中 1 個体が正の有意な相関を示した。

同一個体における夜間の遊泳深度と lunar index および海表面照度との間の相関（有意ではい場合も含む）の正負は、2 個体中 1 個体（No. D2073）は一致、もう 1 個体（No. B3295）は相違（ただし有意でない相関）していた。

Table 7 Results of correlation analyses for relationships between lunar index or light intensity at sea surface and average depth of bigeye tuna. Dark and light shades show significance at 1% and 5% level, respectively.

Tag No.	Number of days for each behavior			Correlation							
				Lunar index vs average depth				Light intensity at sea surface vs average depth			
				Daytime				Daytime			
	Total*	Characteristic	Associative	All*	Characteristic	Associative	Night	All*	Characteristic	Associative	Night
1669	143	27	45	-0.05		0.02	-0.46	0.28		0.36	
2042	91	0	33	-0.16		0.01	-0.25	0.64		0.49	
1088	157	112	32	0.03	0.10	0.09	0.19	-0.64	-0.15	0.57	
119	42	12	18	-0.41			-0.31	-0.18			
136	454	330	31	-0.04	0.00	-0.40	0.05	-0.28	-0.27	-0.40	
A1085	30			0.28			-0.28	-0.17			
D0302	50	6	22	0.06			-0.66	0.00			
D0304	30			0.65			-0.52	-0.29			-0.16
D1568	117	15	33	0.24		0.19	-0.20	-0.24		-0.12	0.44
D2087	503	275	80	-0.03	0.26	-0.08	0.05	-0.33	0.36	-0.06	0.36
D3062	34	11	21	0.49			0.36	-0.36			0.18
D5157	40	3	17	0.25			0.14	0.08			0.26
B3474	414	317	15	0.00	-0.09		-0.03	-0.05	0.18		
D5496	175	130	33	-0.05	0.18	0.40	-0.07	-0.39	0.20	0.18	-0.23
D6715	425	238	37	-0.11	-0.05	-0.13	0.08	-0.40	0.06	-0.17	0.27

*includes “other” behavior

Table 8 Results of correlation analyses for relationships between lunar index or light intensity at sea surface and average depth of yellowfin tuna. Dark and light shades show significance at 1% and 5% level, respectively.

Tag No.	Number of days for each behavior	Correlation			
		Lunar index vs average depth		Light intensity at sea surface vs average depth	
		Daytime	Night	Daytime	Night
1718	99	-0.04	-0.06	0.28	
748	96	0.23	-0.71	-0.30	
B3295	39	0.21	-0.16	-0.03	0.07
D2073	280	0.03	0.01	-0.18	0.47

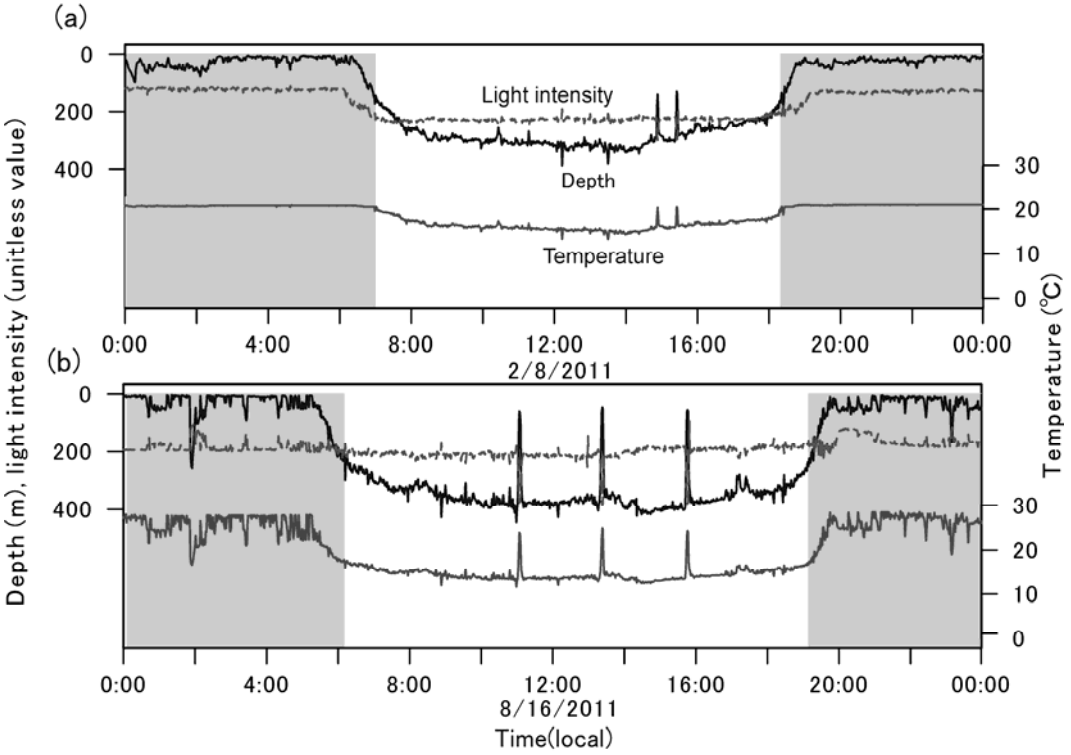

Fig. 35 Examples of one day time series swimming depth (dark solid line), light intensity at swimming depth (light dashed line), and ambient temperature (light solid line) of bigeye tuna in the case of "characteristic" behavior. Shaded zones show nighttime. (a) During the period other than around full moon (moon phase = 5.4) (Fish No. D6715, estimated FL, 66 cm), (b) around full moon (moon phase = 16.7) (Fish No. D6715, estimated FL, 79 cm).

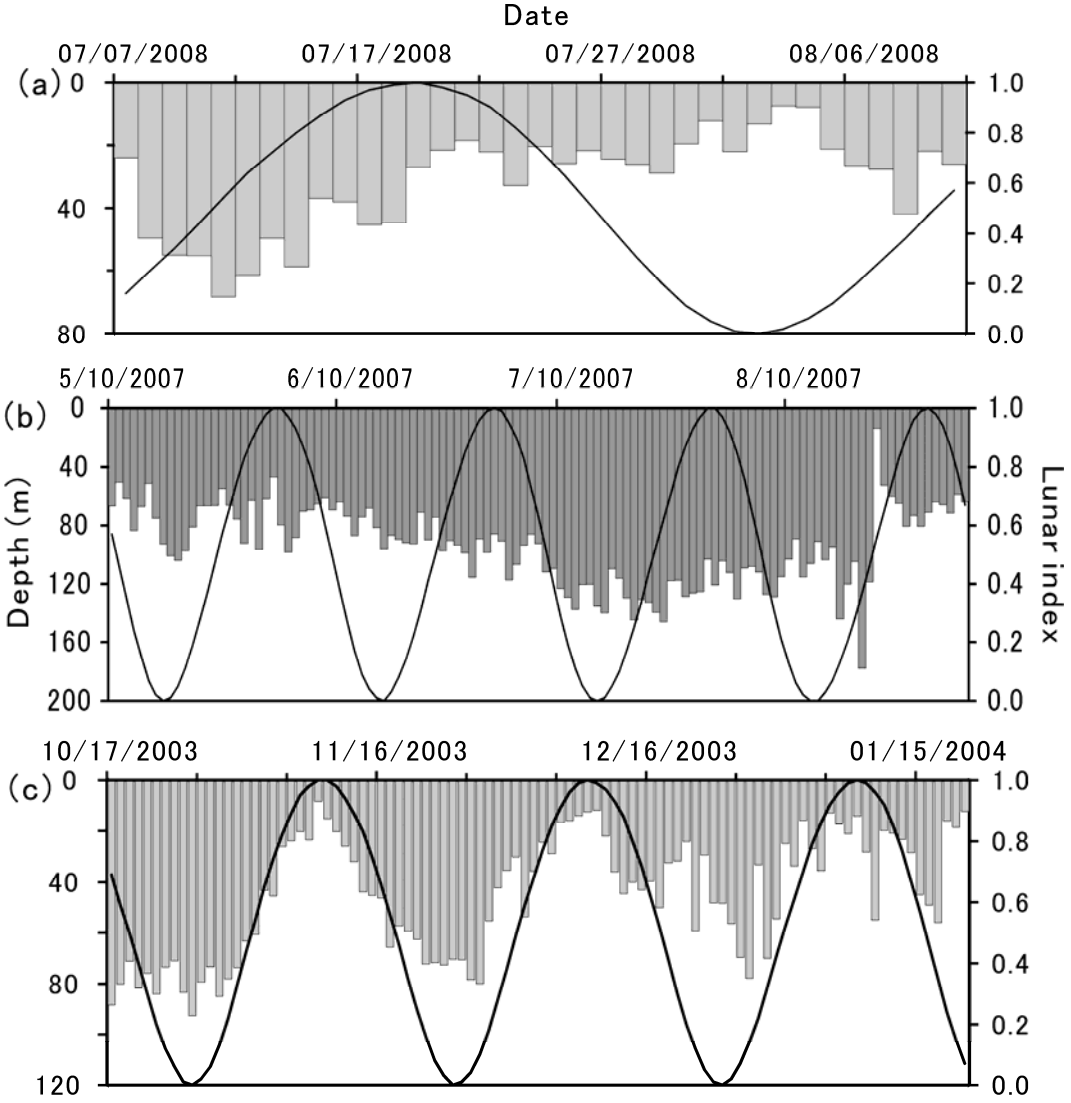

Fig. 36 Lunar index (curve) and average daily nighttime depth (bars) for bigeye tuna (a) No. D3062 (positive correlation), (b) No. D1568 (negative correlation) and yellowfin tuna (c) No. 748 (negative correlation).

3-9. 表層での滞在

メバチ

「表層滞在行動」（10 m 未満の浅層に連続して 10 分を越えて滞在する行動）の具体例をFig. 16a に示す。この行動は LTD-2310 タグにより調査した 18 個体中 11 個体、計 2549 回（平均 1.1 回/日）観察された。海域別では、本州中部海域（平均 2.4 回/日）が南西諸島海域（平均 0.9 回/日）を出現頻度で大きく上回っており、共通する月で見た場合でも、12 月を除き本州中部海域の方が高頻度であった（Fig. 37）。どの海域でも大部分が夜間に起こった（Fig. 37a）。また、継続時間が長くなるほど頻度が減少し、大部分は 30 分以内（平均 21.8 分）であった（Fig. 37b）。体長別にみると、65 cm FL 未満では、65 cm FL 以上と比べて頻度がおおむね半分以下と低くなっていた（Fig. 37c）。月別には、南西諸島海域では 12 月から 5 月にかけて頻度が高く（Fig. 37d）、本州中部海域では、1 月から 5 月までのデータがないものの、7～8 月に特に高頻度であった（Fig. 37e）。

キハダ

「表層滞在行動」は LTD-2310 タグにより調査した 3 個体全てで計 1967 回（平均 4.7 回/日）観察された。Fig. 38に集計結果を示す。本行動はメバチと同様、大部分が夜間に起こった（Fig. 38a）。継続時間が長くなるほど出現頻度が減少し、大部分は 30 分以内（平均 27.7 分）であったが、60 分を越えるものも一部には見られた（Fig. 38b）。月別にみると、11～1 月に非常に頻度が高く、2，9，10 月がそれに次ぎ、それ以外の月は非常に頻度が低かった（ただし、3～4 月はデータがない）。複数の体長階級が存在する月で見ると、体長による違いは小さかった（Fig. 38c）。

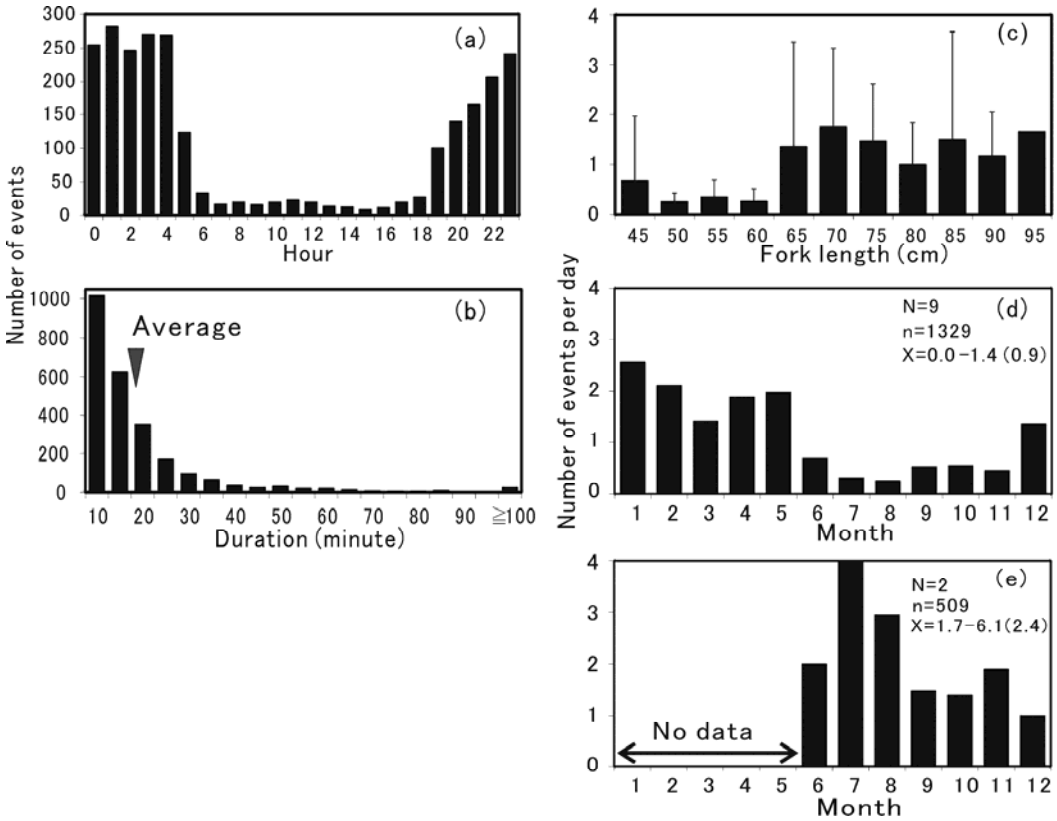

Fig. 37 Summary of surface oriented behavior event for bigeye tuna. (a) Frequency distribution of occurrence by time of day, (b) frequency distribution of duration of diving, (c) occurrence of events (events day^{-1}) by fish size (vertical bars show standard deviation by individuals), (d) frequency of occurrence per day in each month around Nansei Islands and (e) Offshore central Honshu, respectively. N, n and X show number of individuals, number of events and number of events per day (range and average), respectively.

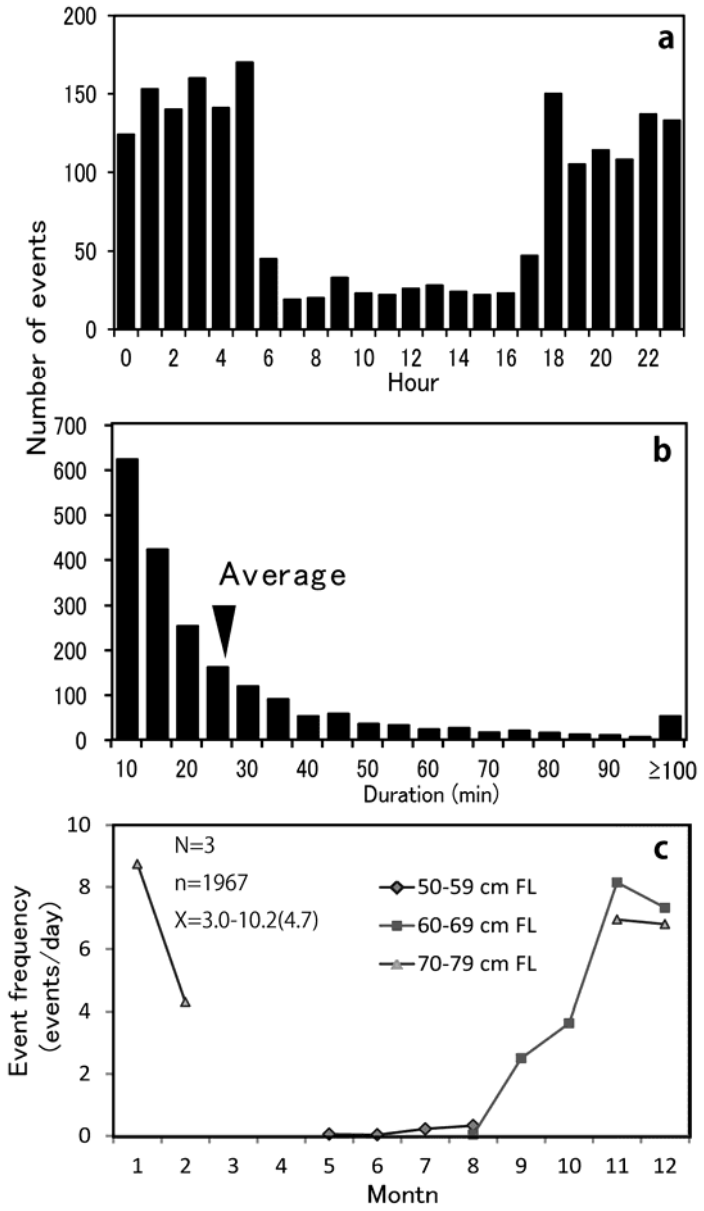

Fig. 38 Distribution of occurrence by time of day (a), frequency distribution of duration (b) and daily dive frequency in each month by fish size (c) for surface-oriented behavior for yellowfin tuna. N, n and X show number of individuals, number of events and number of events per day (range and average), respectively.

3-10.　深層への潜行行動

<u>メバチ</u>

550 m を越える潜行は、LTD-2310 タグを装着した 18 個体中 10 個体、計 733 回観察された。1 日 1 個体あたりでは 0.00～0.70（平均 0.31）回、所要時間（降下開始から浮上終了まで）は 2～142 分（平均 14 分）であった。1000 m を越える非常に深い潜行も計 16 回観察された。最も深い潜行はタグ No.136 の個体が 2003 年 11 月 10 日 5 時 42 分に記録した 1616 m（水温 2.6℃、腹腔内温度 15.9℃）であり、この時には同じ個体により 9 日間にこれを含めて 1000 m を越える潜行が合計 3 回観察された（Fig. 39）。鉛直行動パターン別にみると（Fig. 40）、「典型的行動」の時が最も頻度が高く（0.43 回/日）、「蝟集行動」の時が最も低かった（0.05 回/日）。

「深層への潜行」の分類した各パターンの例をFig. 41に示す。パターン 1（Fig. 41a）は各鉛直行動パターンの夜間、および「蝟集行動」の昼間等に見られた。パターン 2（Fig. 41b）は主として「典型的行動」の昼間に、パターン 3（Fig. 41c）は「午後に潜行する行動」開始時に見られた。パターン 4（Fig. 41d）には様々な行動が含まれたが、一部には台風接近の際に生じた繰り返しの上下動が見られた。Fig. 41に見られるように、潜行した際には一時的に 10℃以下の層に到達することもあった。パターン分類後の集計結果をFig. 42に示す。各パターン中、パターン 2 の比率が最も高く、全体の 75%を占める（Fig. 42a）。到達深度は、各パターンともに 700 m 未満が大部分を占め、深度とともに比率は減少した。ただし、パターン 1 では、深度 700～900 m の比較的深い潜行の比率が他のパターンよりも高くなっていた（Fig. 42b）。時間帯別にみると、パターン 2 および 3 は主として昼間に、パターン 1 は夜間に起こった（Fig. 42c）。体長別にみると、パターン 2 は 70 cm FL 以上の個体での頻度（1 日あたり約 0.3～0.6 回）が 70 cm FL 未満（1 日あたり約 0.2 回未満）と比べて非常に高くなり、特に 75～80 cm FL では 0.62 回/日と高い頻度であった。一方、他のパターンはいずれの体長階級でも頻度は低いが、パターン 1 については体長とともに減少する傾向が見られた（Fig. 42d）。

キハダ

500 m を越える潜行は 5 個体中 4 個体、計 12 回観察された。潜行行動の例を Fig. 43に示す。潜行時の推定体長は 58～76（平均 67.8）cm FL であった。1 日 1 個体あたりでは 0.00～0.05（平均 0.02）回、所要時間は 8～85 分（平均 24 分）であった。4 回の潜行は前の潜行から 48 時間以内に同じ個体により観察されている。12 回中 9 回は 200 m 以浅（うち 5 回は 100 m 以浅）から潜行を開始している。1 例、最大深度 1230 m（水温 4.6℃、腹腔内温度 18.7℃）という非常に深い潜行が観察された（Fig. 43b）。この時は、比較的短時間のうちに潜行、浮上した（所要時間 41 分）。このケースを除いては、最大深度は 633 m 以下（平均 557 m）であった。1 例を除き、潜行はすべて昼間に起こっていた。

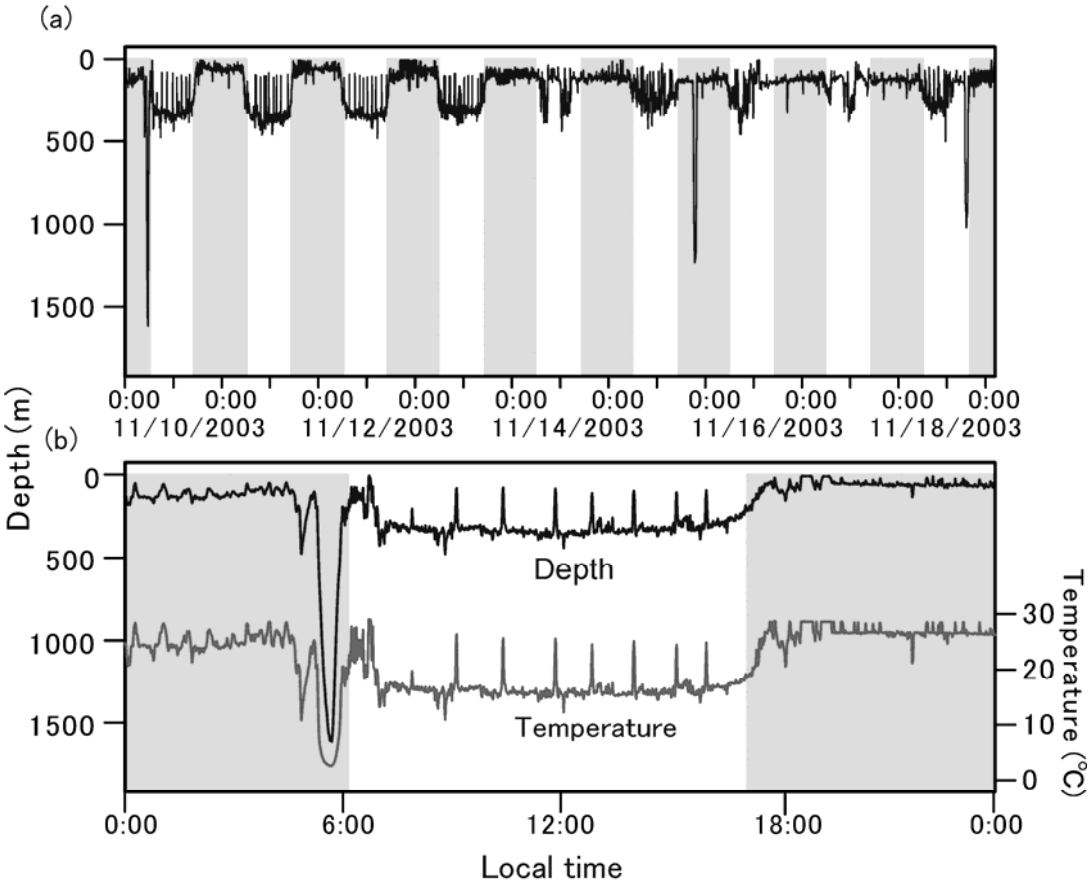

Fig. 39 Time series depth and ambient temperature of an example of a representative deep dive of a bigeye tuna (fish No. 136, estimated FL, 71 cm). (a) Time-series data for 9 days (depth only) and (b) enlargement of time-series data for 1 day (11/10/2003, including the deepest dive in this study). Shaded zones show nighttime.

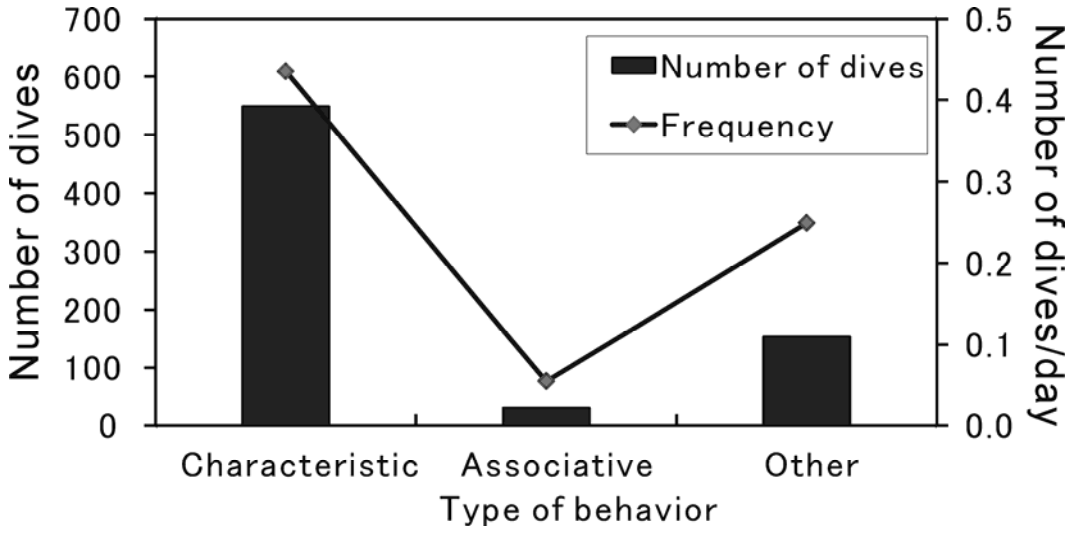

Fig. 40 Number and frequency of deep diving of bigeye tuna for each vertical behavior type.

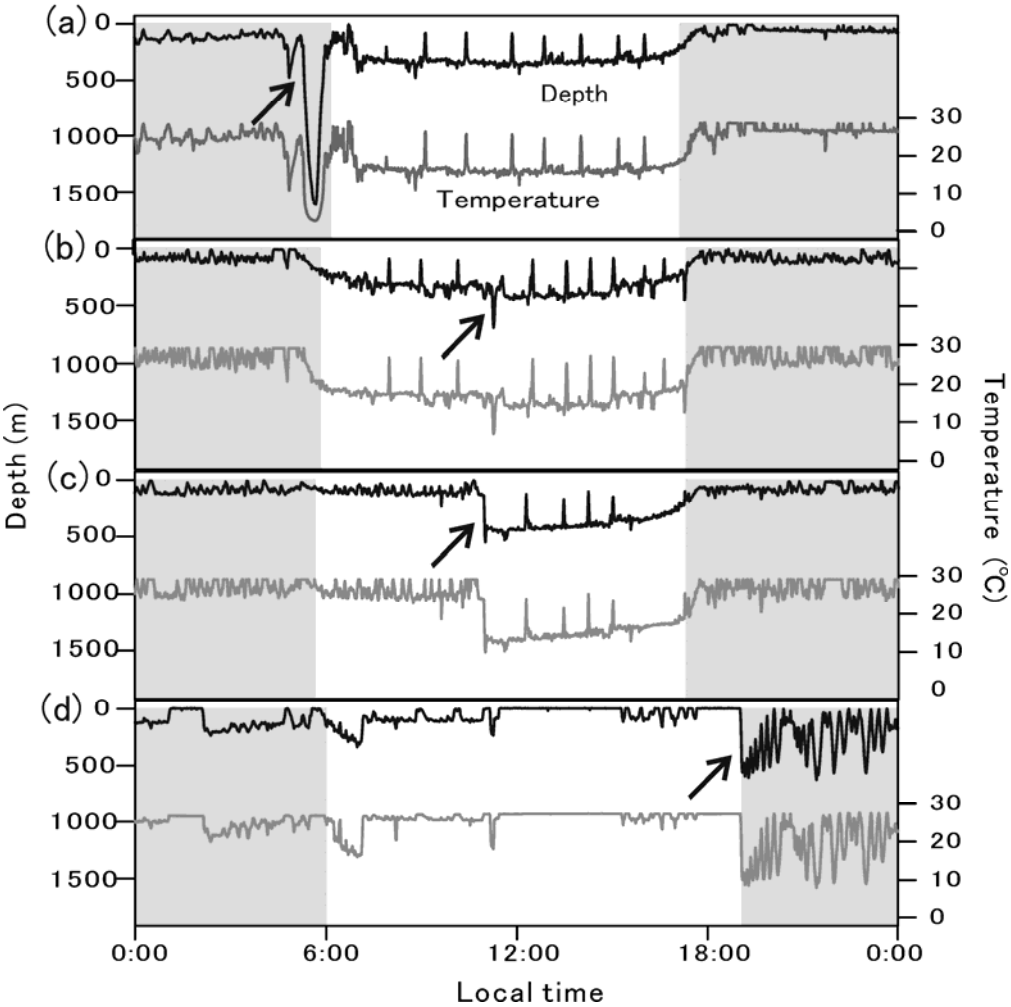

Fig. 41 Representative swimming trajectory (upper plot) and water temperature (lower plot) with each deep diving pattern (arrows) of bigeye tuna where shaded zones are nighttime: (a) Pattern 1 (fish No. D1568, 6/11/2007, estimated FL, 60 cm), (b) Pattern 2 (fish No. 136, 11/5/2003, estimated FL, 70 cm), (c) Pattern 3 (fish No. 136, 11/3/2003, estimated FL, 70 cm), (d) Pattern 4 (fish No. D1568, 8/20/2007, estimated FL, 67 cm, coincided with approach of a typhoon).

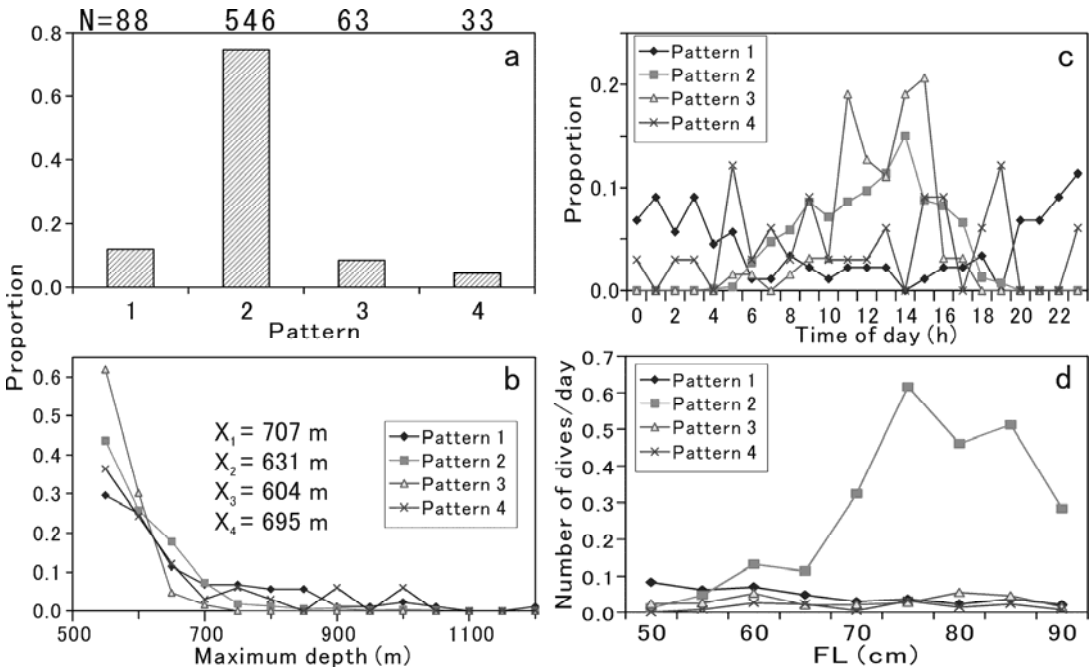

Fig. 42 Analyses of deep diving events of bigeye tuna based on classification of behavior into four patterns: (a) Proportion of deep diving events (N indicates number of events) classified to each pattern, (b) frequency distribution of maximum depth by pattern (average depth for each pattern shown by X_1-X_4), (c) proportion of time of day at the start of descent by pattern, (d) frequency distribution of diving by body size and pattern.

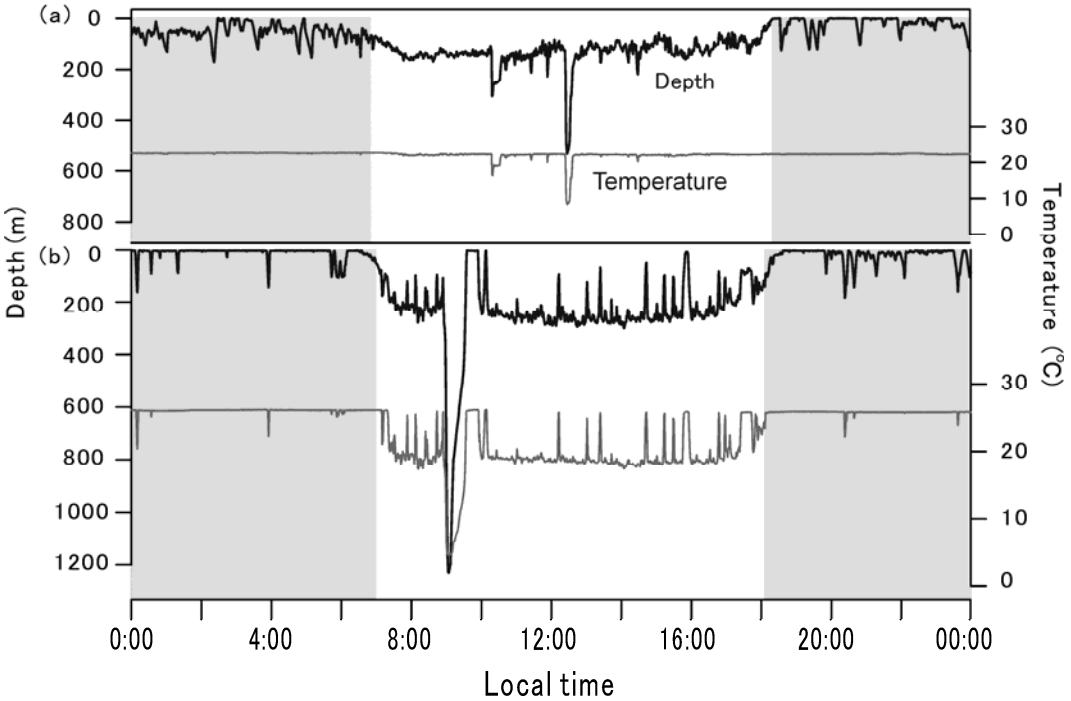

Fig. 43 Example of swimming trajectory (upper plot) and water temperature (lower plot) for deep diving of yellowfin tuna (a) fish No. D2073, 2/11/2009, estimated FL, 76 cm, (b) fish B3295, 11/25/2004, estimated FL, 63 cm, maximum depth 1230 m, which is the deepest in the present study. Shaded zones are nighttime.

3-11.　水平分布・移動

メバチ

観察個体が分布した場所の表面水温（1 日ごとの値）の頻度分布をFig. 44a（南西諸島海域）およびFig. 44b（本州中部海域）に、推定された水平分布（2 か月ごとに色分け）を放流海域（南西諸島、本州中部）別にFig. 45に、鉛直行動パターン別に区別したものをFig. 46に、鉛直行動パターン、体長、時期別に見たものをFig. 47（65 cm FL 以上）およびFig. 48（65 cm FL 未満）に示す。水辺分布図はいずれも 1 日 1 点の推定位置を示している（以下同様）。

分布場所の表面水温（Fig. 44）は、南西諸島海域では 20～30℃の範囲で、モードは 29℃であった。本州中部海域では 20～28℃の範囲で、モードは 26℃であった。南西諸島放流個体は、南西諸島付近を主体に、フィリピン東部、伊豆諸島周辺、房総沖にかけて分布した。本州中部海域放流個体は、個体数が少なく（2 個体）、合計追跡日数は 209 日、追跡時期は 5～12 月のみであった。これらは、放流海域付近で、黒潮続流域に該当する房総・常磐沖にとどまっていた（Fig. 45）。水平分布と鉛直行動パターンの関係（Fig. 46）を見ると、「典型的行動」は各分布域で広く観察されるが、「蝟集行動」は主として南西諸島海域の沿岸域、および、一部では本州中部海域でも見られ、それ以外の海域では極めて少ないことがわかった。

月別の水平分布（Fig. 45、Fig. 47、Fig. 48）を見ると、分布に季節性はほとんど見られず、南西諸島海域、フィリピン東部、伊豆諸島周辺の各海域にほぼ周年分布しており、本州中部海域にも 5～12 月にかけて分布していた。2 か月ごとの水平分布および鉛直行動パターンを見ると、65 cm 以上の個体については（Fig. 47）、ほぼ周年南西諸島周辺、フィリピン東方、伊豆諸島周辺の各海域、および 5 月以降は本州中部海域にも分布し、1～2 月にはいずれの海域においても「典型的行動」の割合が非常に高く、「蝟集行動」は沖縄本島周辺でわずかに見られたに過ぎない。3～4 月には、南西諸島周辺においては各行動パターンが見られ、それ以外の海域では「典型的行動」の比率が高かった。5～6 月も傾向は類似していたが、房総沖において「蝟集行動」がある程度見られた。7～8 月

には南西諸島周辺では「典型的行動」の比率が高く、一方本州中部海域では「蝟集行動」の比率が高くなった。9～10 月には、南西諸島周辺で「蝟集行動」の比率が増加したが、本州中部海域では大部分が「典型的行動」となった。11～12 月には南西諸島周辺においては各行動パターンが見られたが、本州中部海域ではほとんどが「典型的行動」であった。65 cm 未満の個体は分布範囲が南西諸島周辺からフィリピン周辺のみであった（Fig. 48）。1～2 月には「典型的行動」および「その他の行動」のみで、3～4 月には「蝟集行動」も出現し、5～10 月には蝟集行動を含む各行動パターンが見られたが、11～12 月には分布範囲は南西諸島付近で大きな変化は見られなかったにもかかわらず、大部分が「典型的行動」および「その他の行動」であった。

長期間にわたってデータが取得された個体（D5496 を除いていずれも南西諸島放流）の水平移動と鉛直行動パターンをFig. 49に示す。No.1088 はおよそ 1 年かけて与那国島から房総沖へ移動した。No.136 は与那国島から小笠原諸島に移動し、その後沖縄本島南東沖で再捕されたが、データ取得は途中（推定場所：小笠原諸島付近）で停止していた。No.B3474 は与那国島から南下し、データ取得が停止するまでの 1 年余りフィリピン東部に滞在していた。No.D2087 および D6715 は、いずれも 1 年以上経過して南西諸島付近で再捕されているが、追跡期間中南西諸島海域から大きく離れることはなかった。鉛直行動パターンの変化を見ると、No.1088、136 および B3474 は、放流直後、南西諸島付近に分布した時には「蝟集行動」の比率が高く、南西諸島海域を離れてからは一部の時期を除いて「典型的行動」の比率が高くなっている。D6715 については、奄美大島および沖縄本島付近に滞在していた時に蝟集行動の比率が高くなっていることがわかる。D2087 については、傾向はあまりはっきりしないが、放流当初、八重山海域～台湾沖に滞在していた際に蝟集行動の比率が高くなっている。従って、各個体ともおおむね、南西諸島周辺沿岸域に滞在していた際に蝟集行動が高い比率で見られたことがわかる。

本研究で分類した「午後に潜行する行動（Afternoon dive behavior）」および「準典型的行動（Near characteristic behavior）」が観察された地点の分布をFig. 50に示す。「午後に潜行する行動」は南西諸島海域周辺を中心に、フィリピン東方、伊豆諸島周辺、本州中部海域でも若干見られた。「蝟集行動」の分布（Fig. 46）

ともやや類似している。「準典型的行動」は、奄美大島周辺でやや多く、それ以外では南西諸島海域南方、フィリピン東方、伊豆諸島周辺、本州中部海域にかけて、少ないながら広い範囲で見られる。

台風の接近により水平分布に変化をもたらしたと思われる例がいくつか見られた。そのうちの一つをFig. 51に示す。この個体（No.D1568）は、2007 年 5 月 10 日に与那国島付近にて放流され、放流後しばらくは付近の海域に滞留していたと推定された（Fig. 51b）。2007 年 8 月 18 日に台風 8 号が台湾を通過し（Fig. 51c）、その際、台風に伴う波で上下層の海水が攪乱されることによる水温の急激な低下（鹿熊，1997）が見られる（Fig. 51a）。8 月 18 日付近を境に緯度、経度ともに増加が見られ、魚が北東に移動していったことがわかる（Fig. 51b）。鉛直行動パターンは、8 月 20 日までは蝟集行動もしくは「その他の行動」であったが、それ以降は「典型的行動」となっている（Fig. 51c）。台風接近時には 500 m 以深への潜行を伴う繰り返しの上下動も見られ（Fig. 41d）、台風の接近による環境の変化により魚の異常行動および水平移動の変化を引き起こした可能性が考えられる。

キハダ

観察個体が分布した場所の表面水温（1 日ごとの値）の頻度分布をFig. 44c に、アーカイバルタグ・データおよび UKFSST により推定された水平分布をFig. 52（月別）およびFig. 53（鉛直行動パターン別）に示す。分布場所の表面水温は、南西諸島海域では 20～30℃の範囲で、モードは 29℃であったが、22℃および 26℃にも小さなモードが見られた。全体的に同じ海域のメバチと類似していた。分布の季節変化について、あまり明瞭ではないものの、3～8 月には南西諸島海域のより沿岸域に分布する傾向が見られた。鉛直行動パターン別では、「浅層行動（Shallow behavior）」は南西諸島海域の沿岸域、特に沖縄本島、奄美大島周辺で比較的高い比率で見られたが、沖合域（南西諸島南東沖）では少なかった。「中間的行動（Intermediate behavior）」および「深層行動（Deep behavior）」は沿岸域と沖合域の両方で見られた。

長期間にわたってデータが取得され、なおかつ比較的長距離移動した個体の水平移動と鉛直行動パターンをFig. 54に示す。No.1718 は、2002 年 4 月 24 日に

与那国島で放流され、5 月下旬まで八重山海域に滞留し、それから北東方向に移動し、6 月中旬から 7 月中旬にかけて沖永良部島付近に滞留した。その後再び北東方向に移動し、屋久島付近、四国沖を経由し、2002 年 8 月 1 日に三重県の定置網で再捕された。八重山海域に滞留しているときには 3 つの鉛直行動パターンが出現し、沖永良部島付近に移動する際には「中間的行動」もしくは「浅層行動」が主体で、沖永良部島付近から三重県沿岸に移動する際には「浅層行動」が主体であった。No.D2073 は、2008 年 5 月 13 日に与那国島で放流され、9 月初頭までは八重山海域もしくはその南部に滞留し、それから南西諸島沖合を東もしくは北向きに移動し、10 月中旬には奄美周辺海域に到達し、付近の海域に滞留し、翌 2009 年 2 月 17 日に奄美大島北東部で再捕された。鉛直行動パターンは、八重山海域に滞留しているときには 3 つのパターンが出現し、奄美海域へ向けて移動しているときには「中間的行動」が主体で「浅層行動」も一部出現し、奄美海域に滞留しているときには 3 つのパターンが出現した。

台風の接近による水平分布・移動の変化について、メバチのように明瞭なものは見られなかったが、1 個体（No. 1718）、Fig. 55に見られるように、台風 9 号が接近した際に表面水温の低下が生じ（Fig. 55a）、それまで大隅半島沖付近にいたと推定されたのが、台風 9 号を境に北東に進む動きが加速するような変化が生じた。

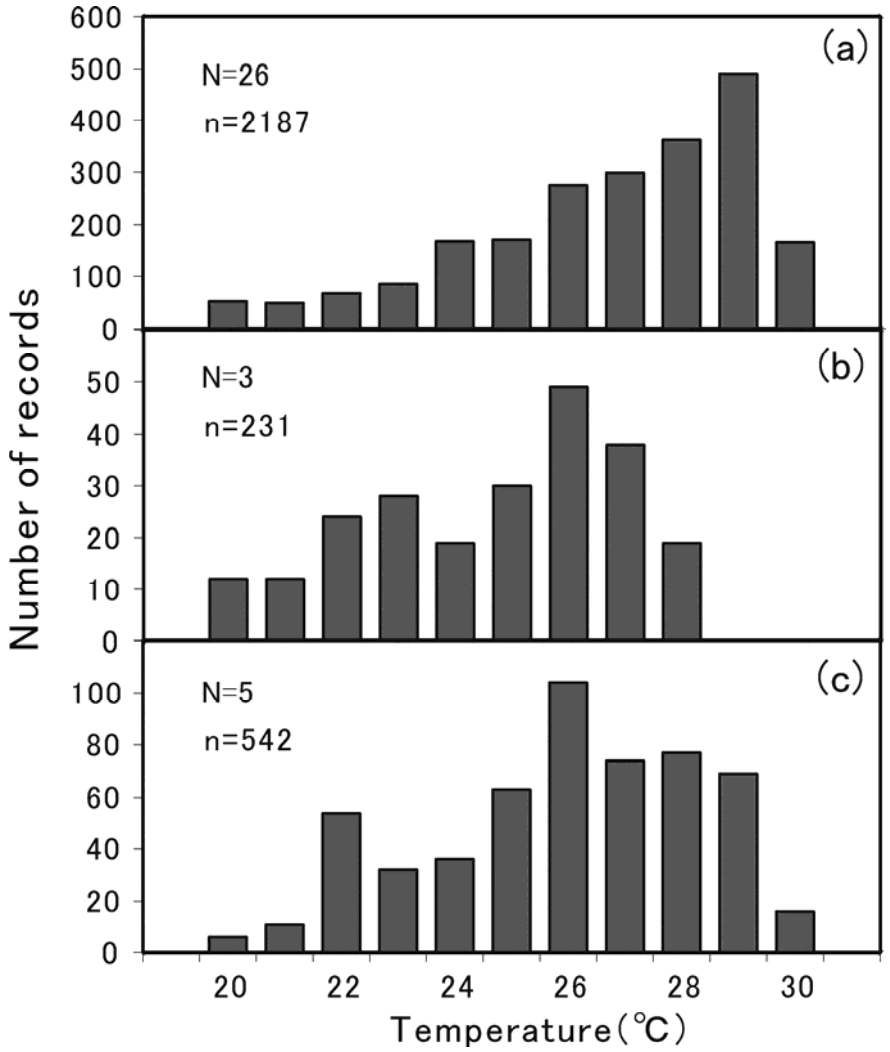

Fig. 44 Frequency distribution of daily sea surface temperature experienced by bigeye tuna in the Nansei Islands (a) and offshore central Honshu (b), and yellowfin tuna (c). "N" and "n" indicate the number of individuals and days of data, respectively.

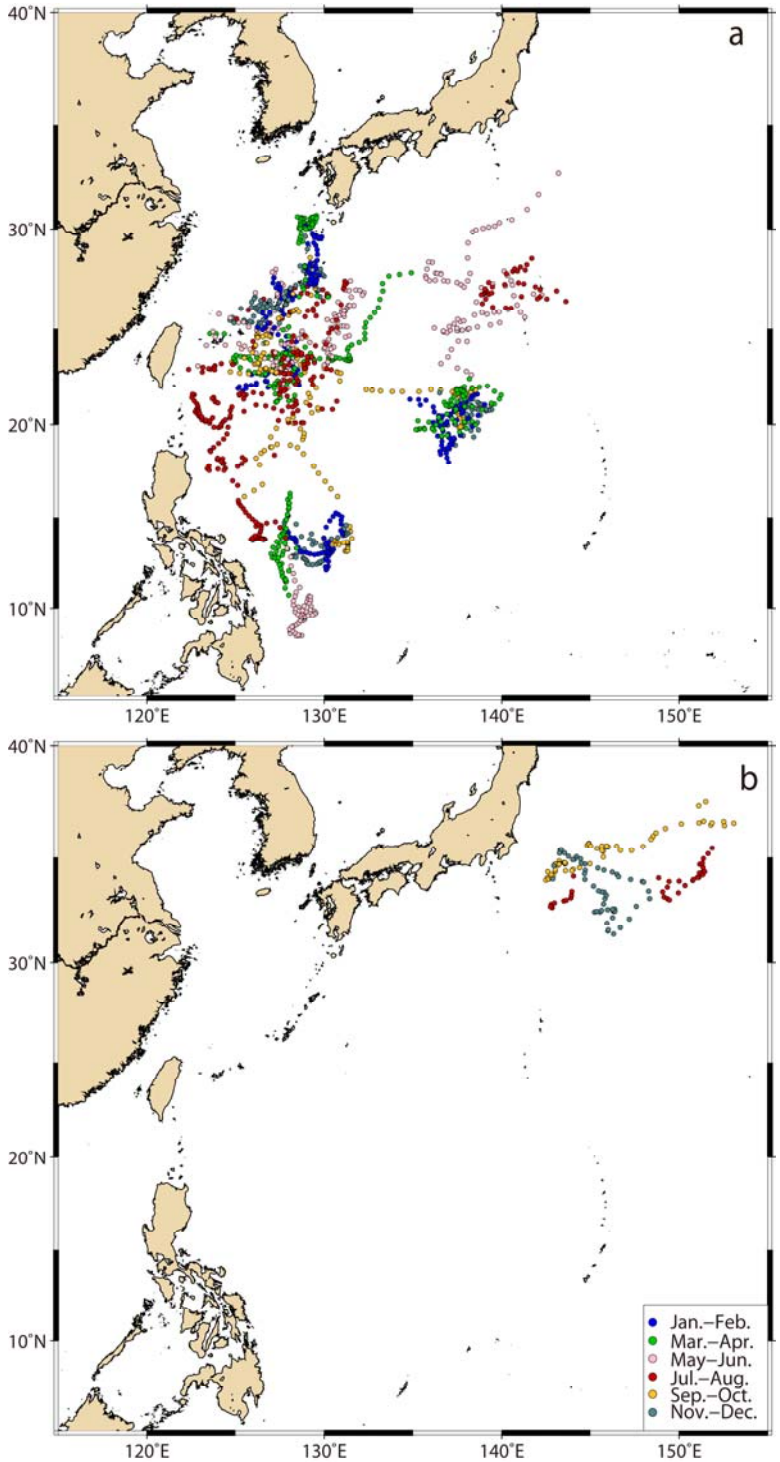

Fig. 45 Horizontal daily distribution of bigeye tuna by bi-monthly periods. (a) Fish released around Nansei Islands, (b) fish released in the east off central Honshu.

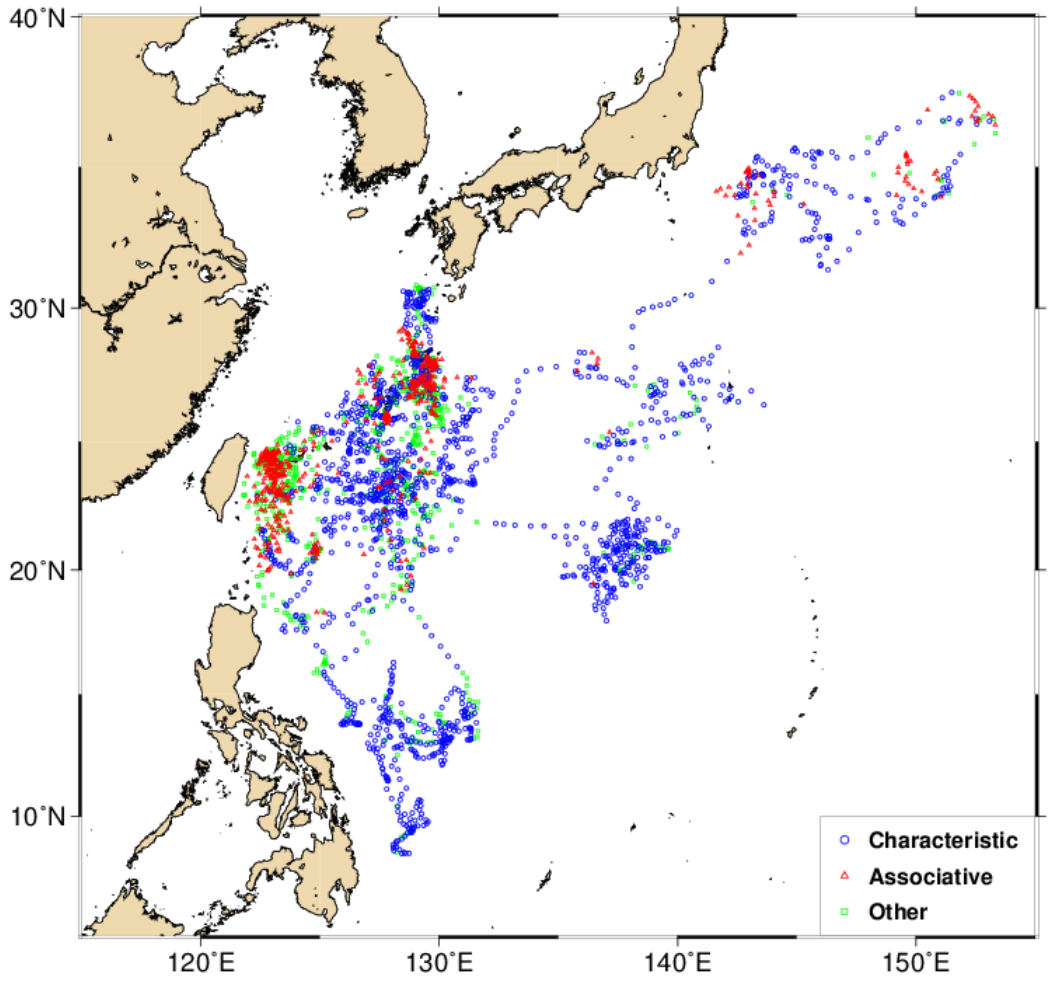

Fig. 46 Horizontal daily distribution of bigeye tuna by vertical behavior types classified in the present study.

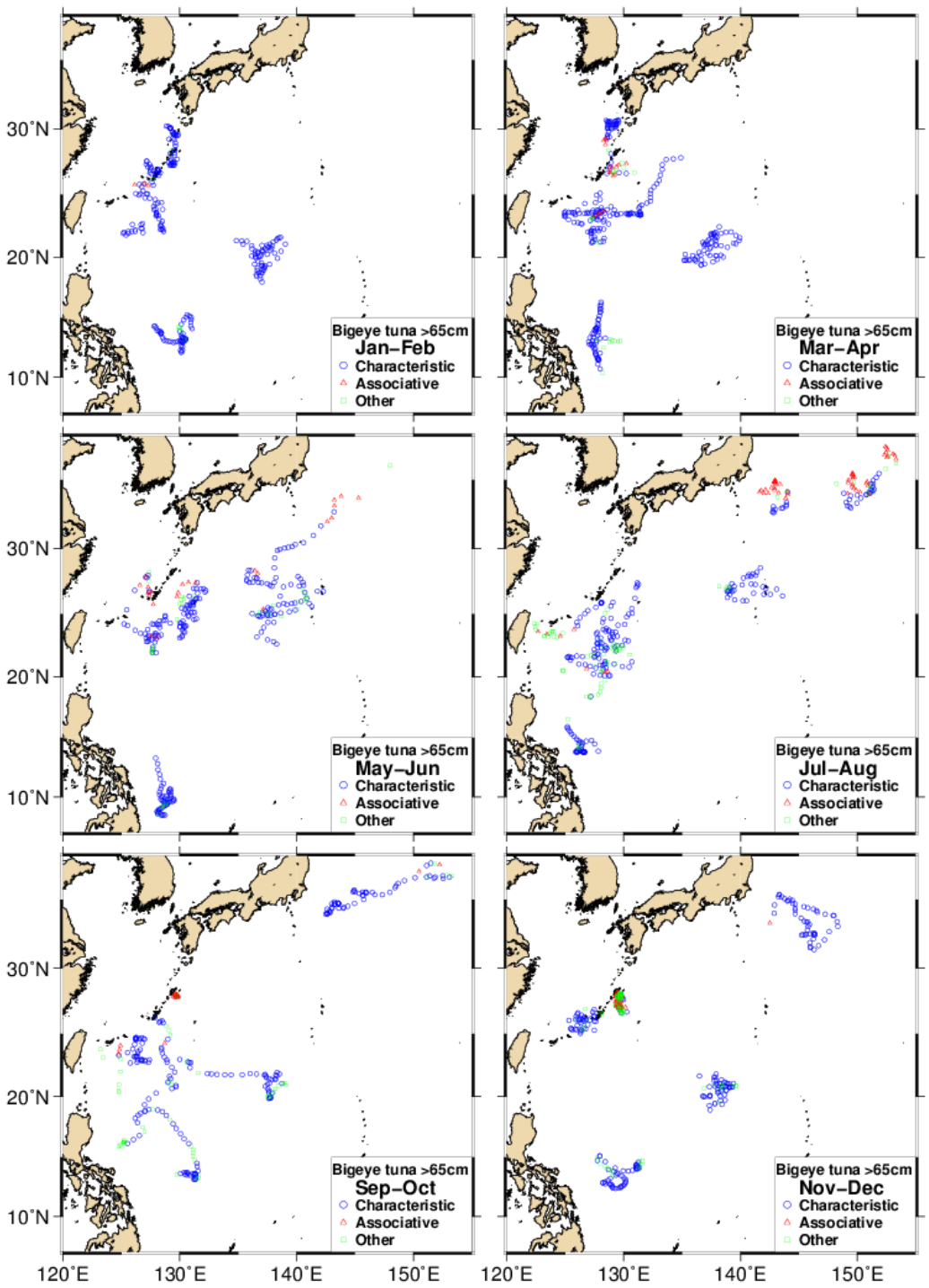

Fig. 47 Horizontal daily distribution of bigeye tuna (≥65 cm FL) by vertical behavior types classified in the present study in each bi-monthly period.

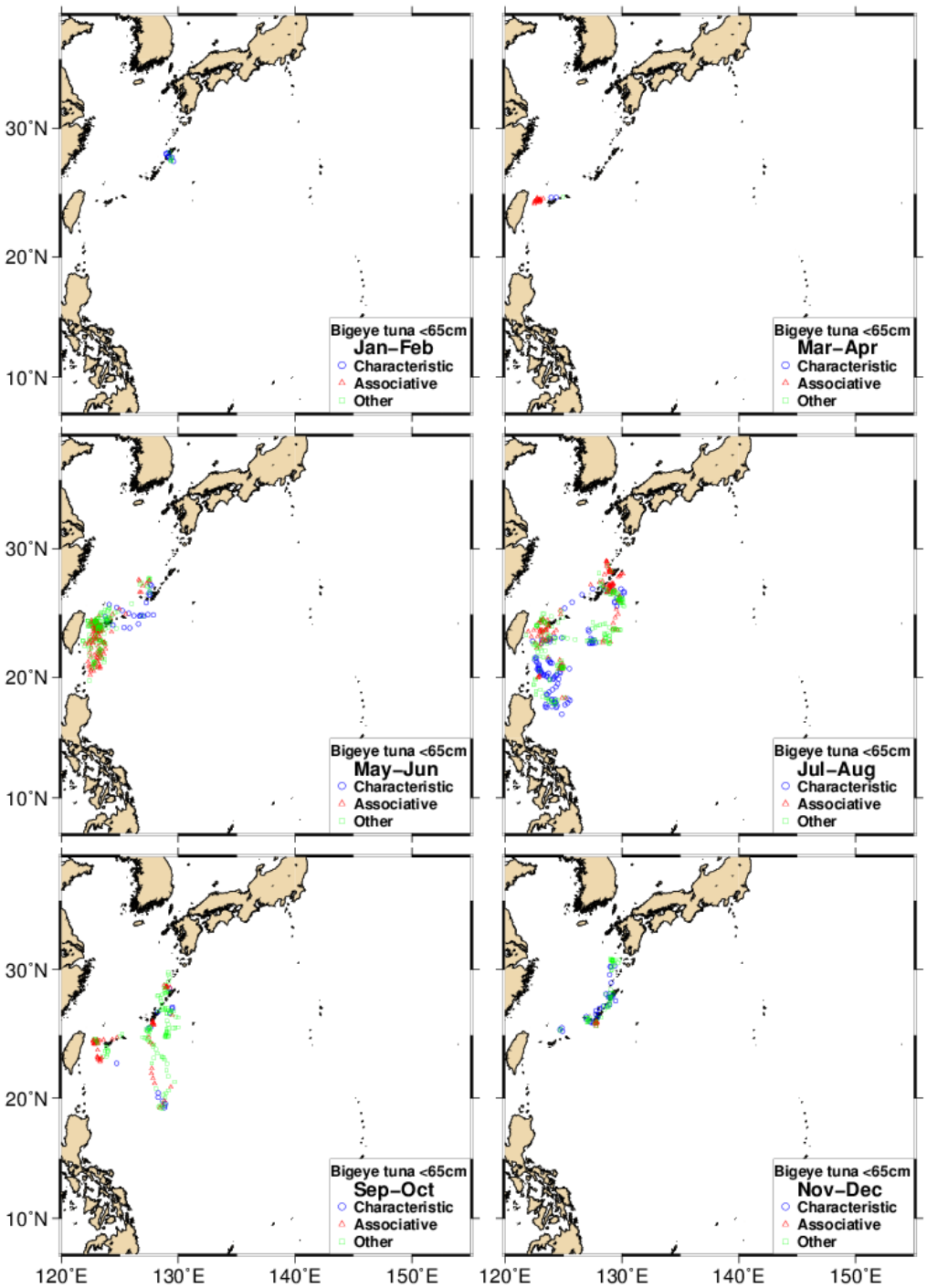

Fig. 48 Horizontal daily distribution of bigeye tuna (<65 cm FL) by vertical behavior types classified in the present study in each bi-monthly period.

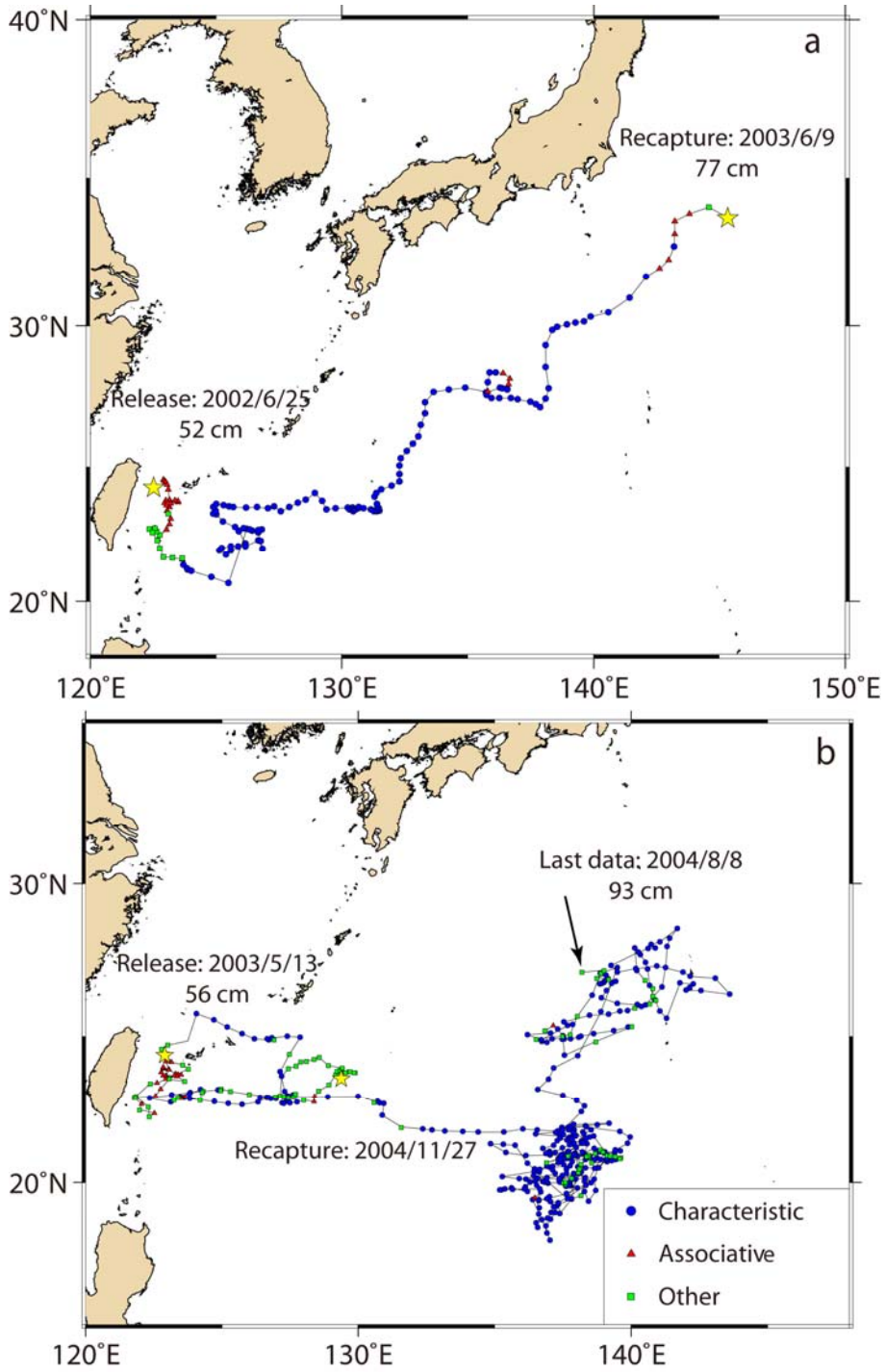

Fig. 49 Examples of horizontal movement of bigeye tuna with vertical behavior types classified in the present study. (a) Tag No. 1088, (b) No. 136. Each point indicates daily location.

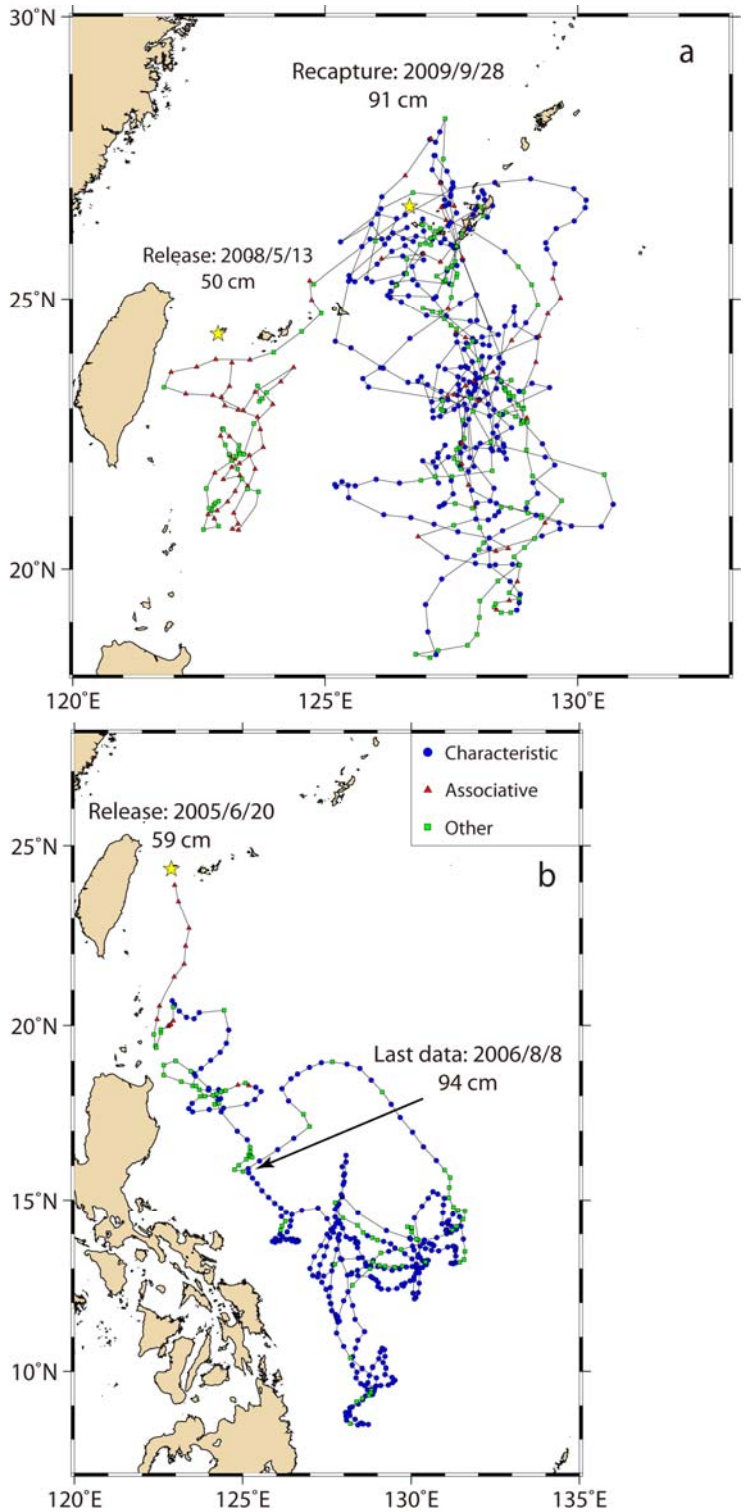

Fig. 49(continued) (a) Tag No. D2087, (b) No. B3474.

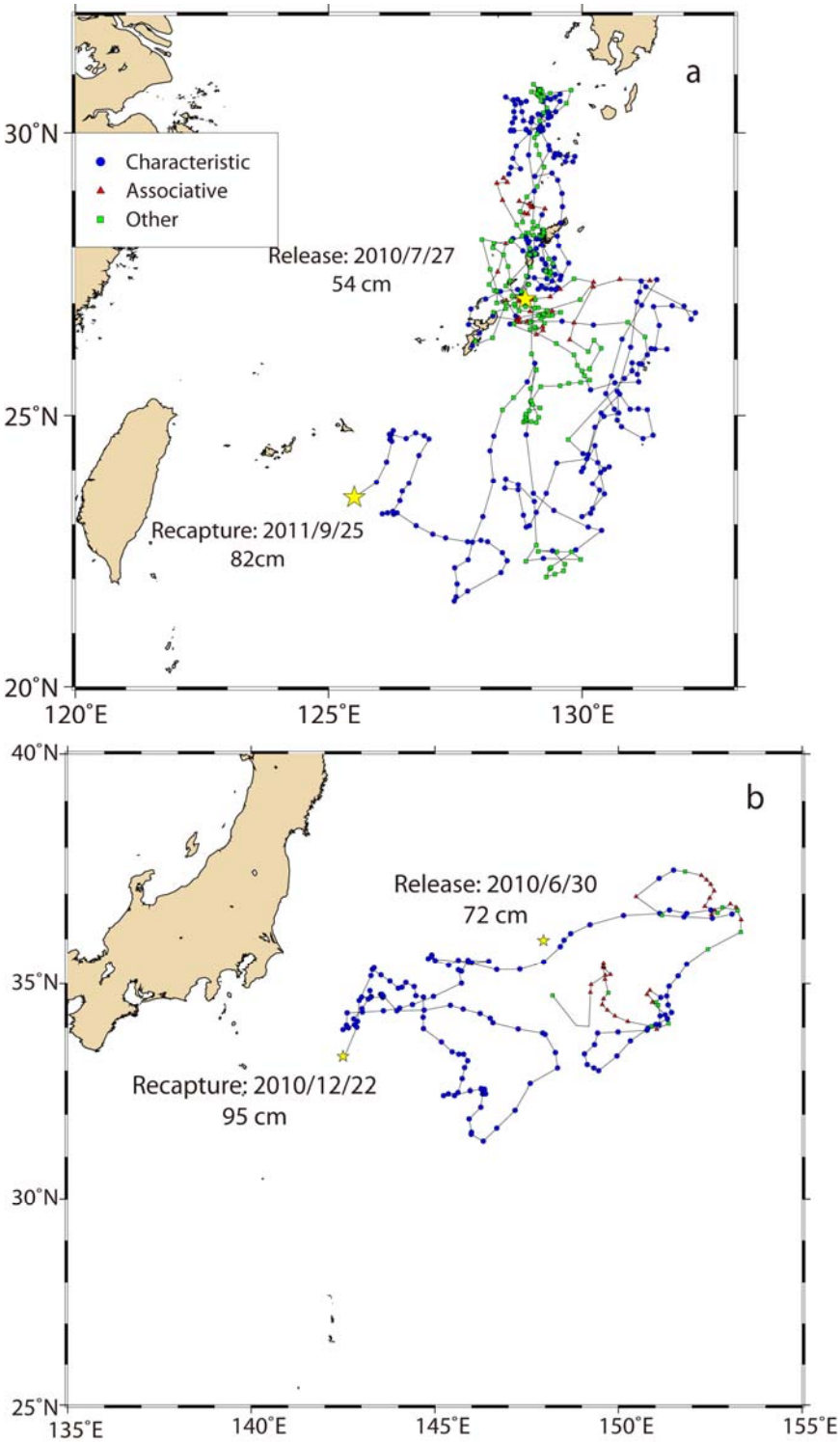

Fig. 49 (continued) (a) Tag No. D6715, (b) No. D5496.

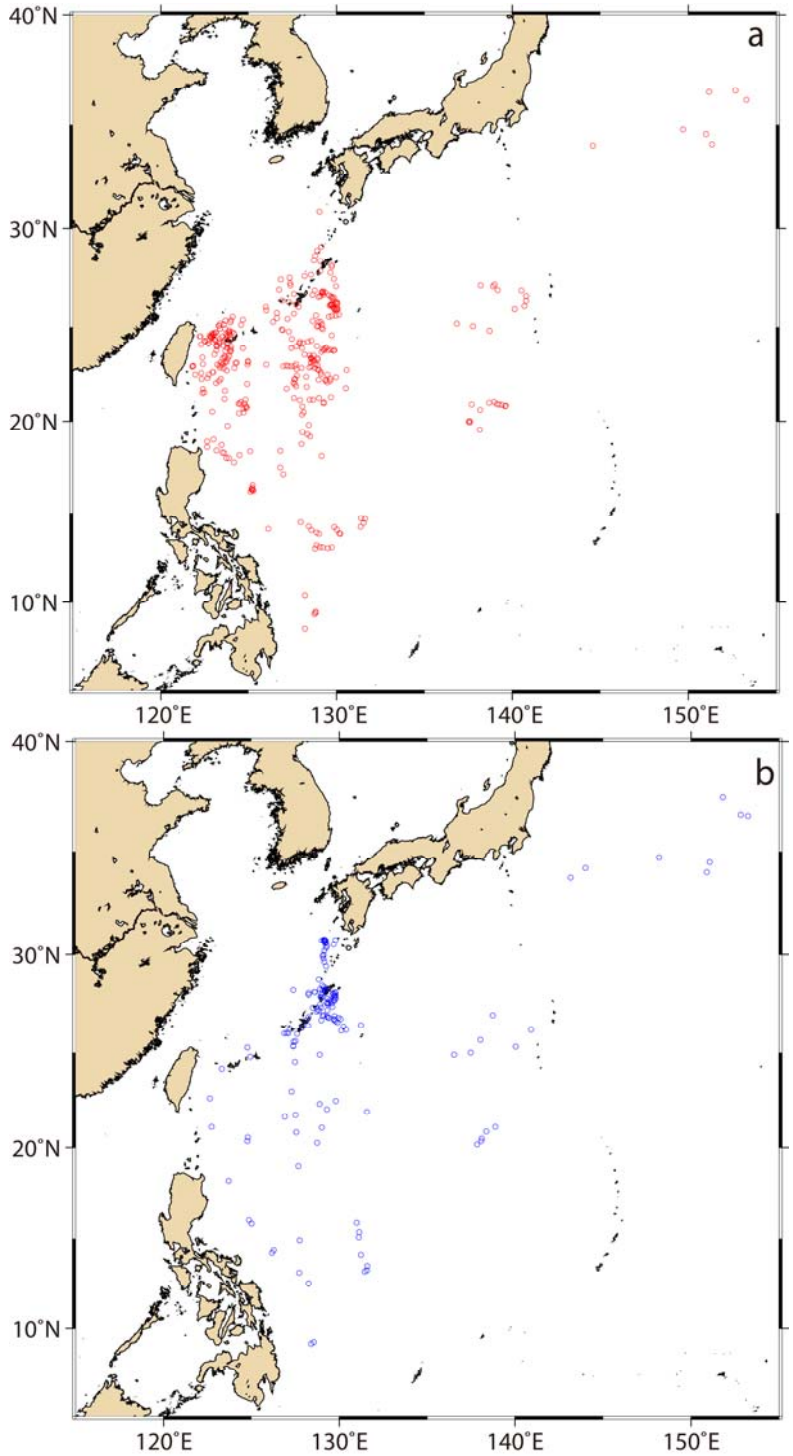

Fig. 50 Horizontal raily distribution of bigeye tuna for (a) “afternoon dive” and (b) “near characteristic” behaviors classified in the present study.

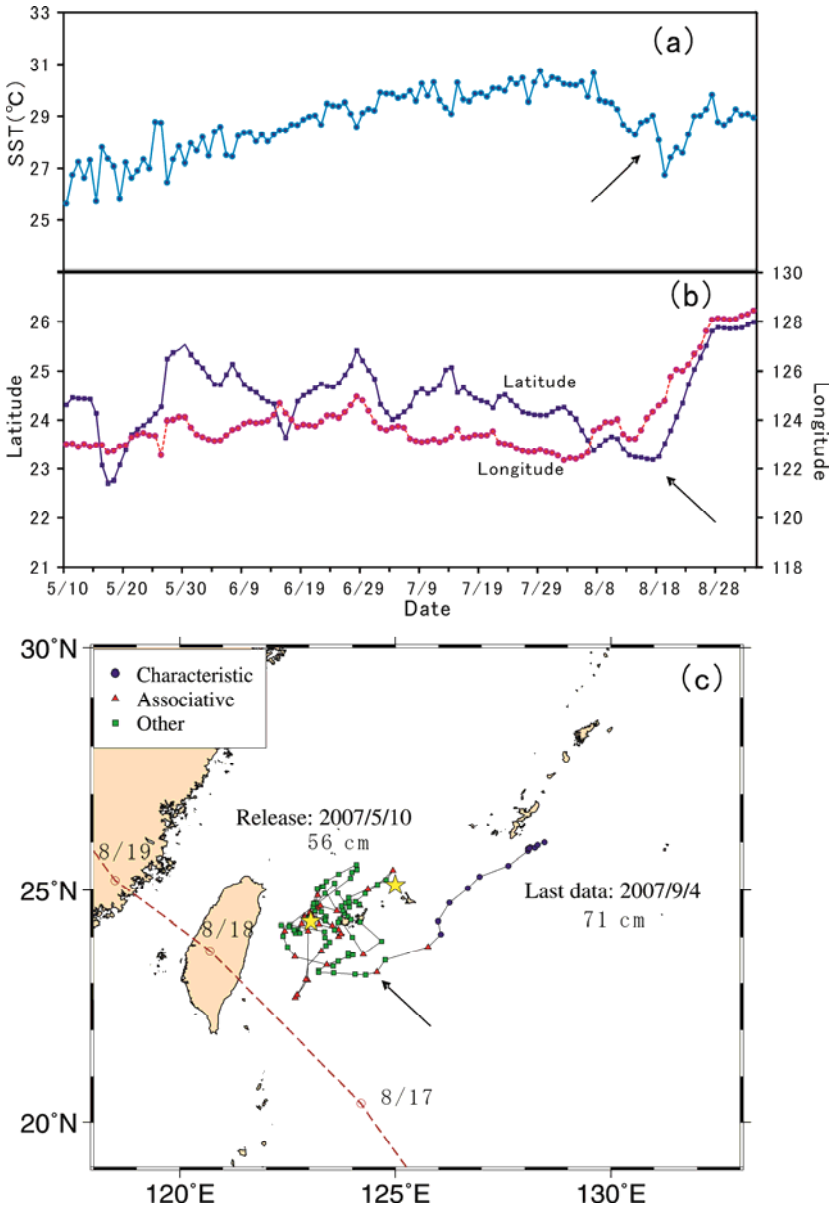

Fig. 51 An example of change in horizontal distribution of bigeye tuna (fish No. D1568) with the change in SST (sea surface temperature) which is considered to be induced by approach of a typhoon. (a) Daily change of SST, (b) daily change of estimated latitude and longitude, (c) daily horizontal position of the fish with vertical behavior type (solid line), and the route of typhoon No. 8 (dashed line). Arrows in the figure indicate approach of a tyhoon.

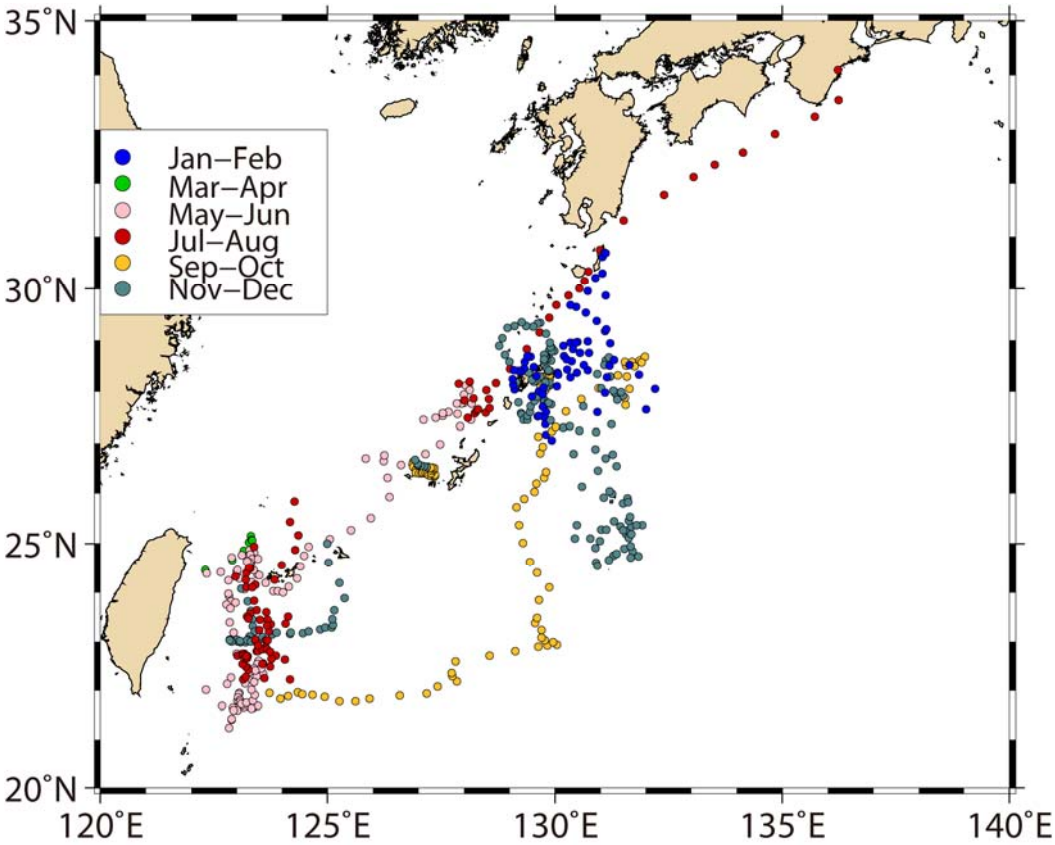

Fig. 52 Horizontal daily distribution of yellowfin tuna by bi-monthly periods.

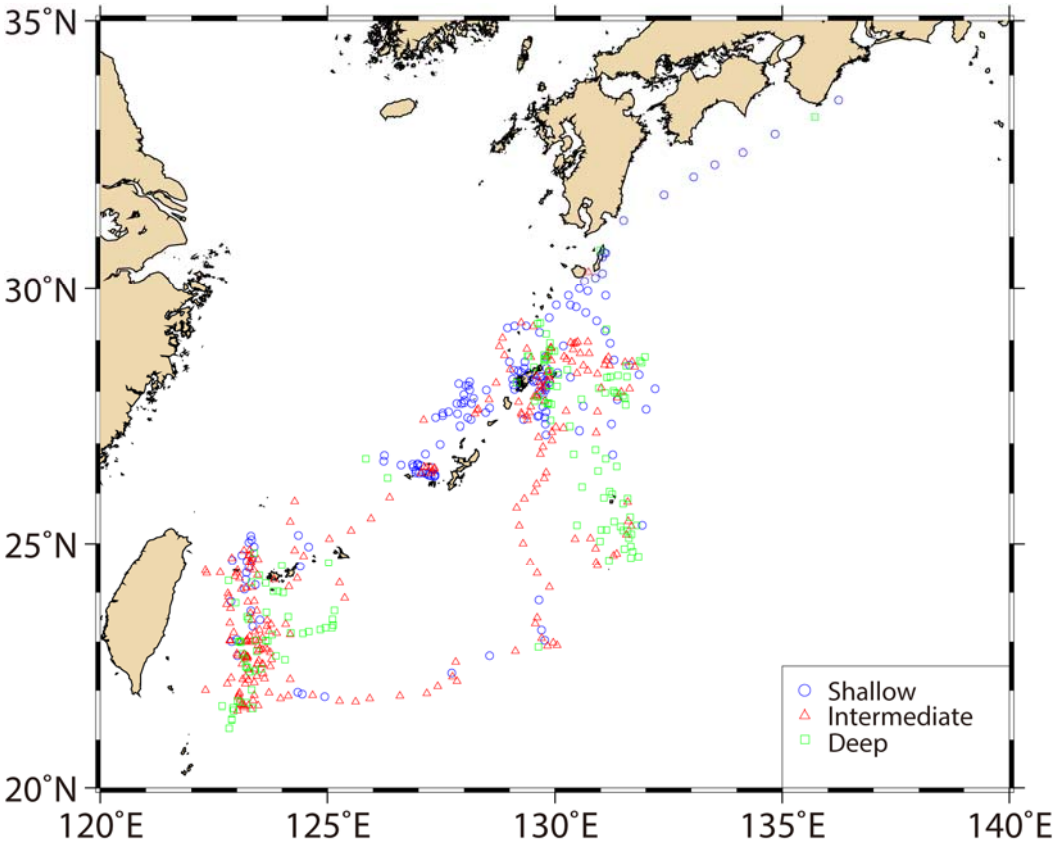

Fig. 53 Horizontal daily distribution of yellowfin tuna by vertical behavior types classified in the present study.

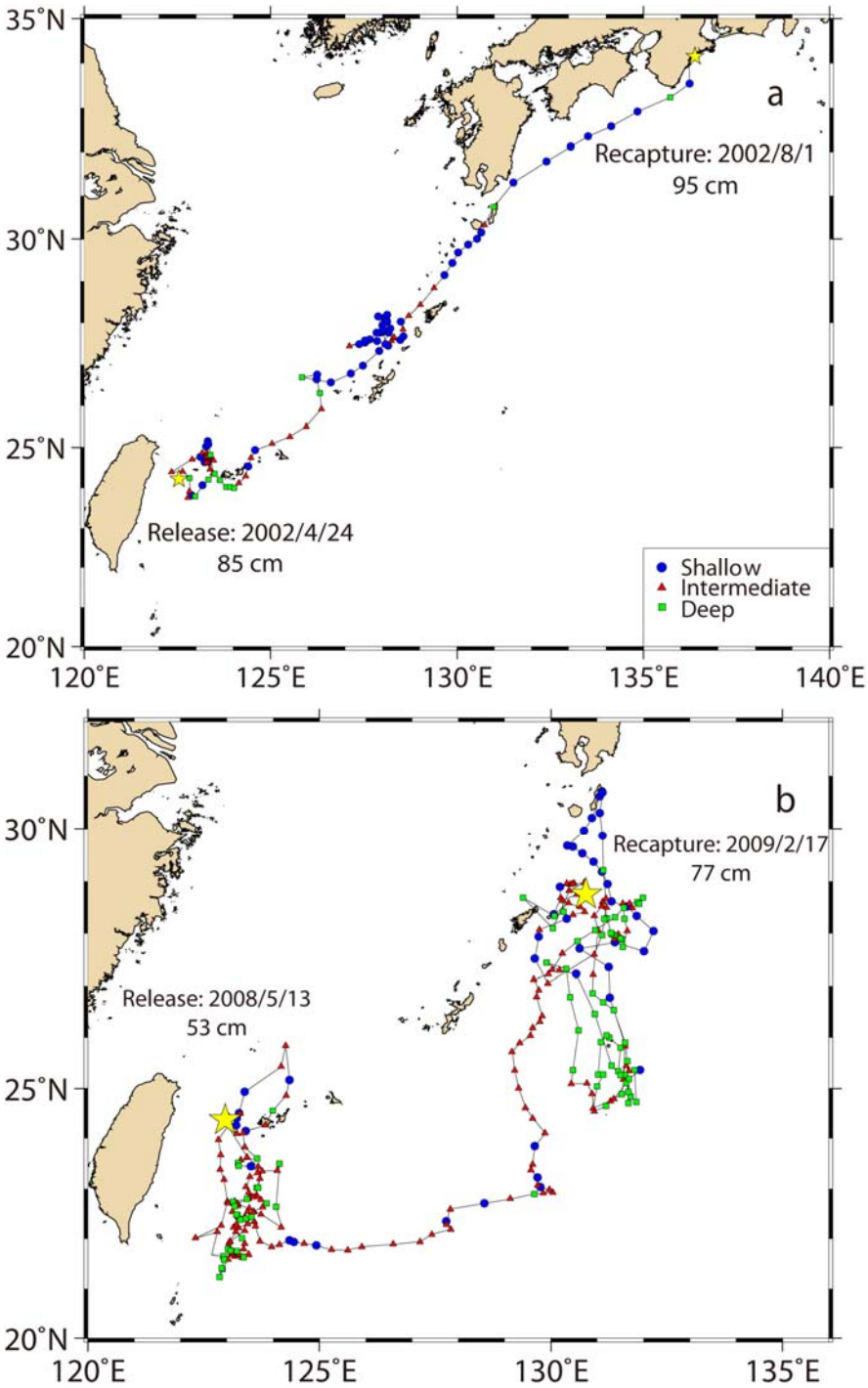

Fig. 54 Examples of horizontal movement of yellowfin tuna with vertical behavior types classified in the present study. (a) Tag No. 1718, (b) No. D2073. Each point indicates daily location.

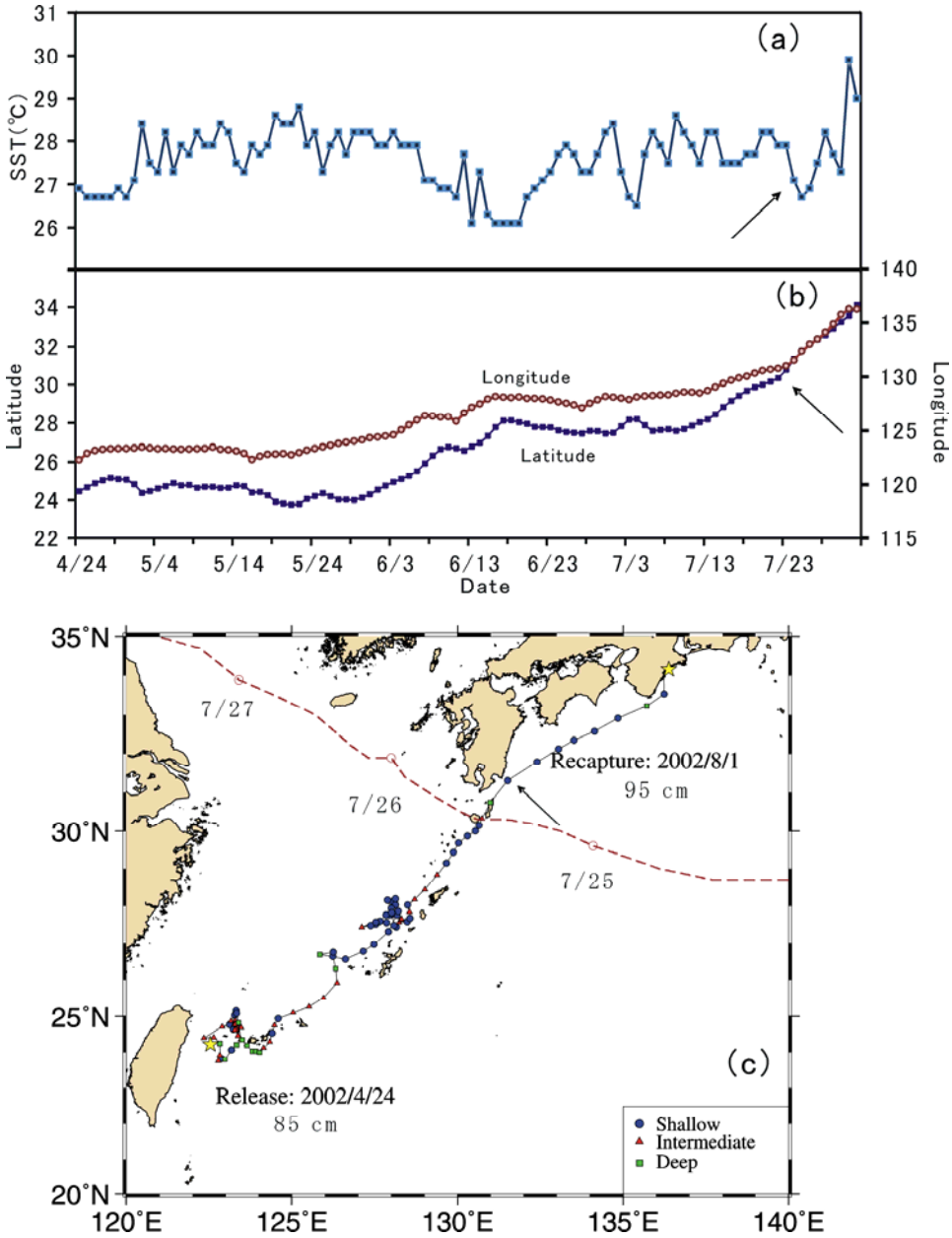

Fig. 55 An example of change in horizontal movement of yellowfin tuna (fish No. 1718) with the change in SST (sea surface temperature) which is considered to be induced by approach of a typhoon. (a) Daily change of SST, (b) daily change of estimated latitude and longitude, (c) daily horizontal position of the fish with vertical behavior type (solid line), and the route of typhoon No. 9 (dashed line). Arrows in the figure indicate approach of a tyhoon.

4. 考察

本研究は、これまで知見が乏しかった日本近海を含む西部北太平洋におけるメバチおよびキハダの遊泳行動を、多くのアーカイバルタグ再捕データにもとづき詳細に解析したものである。その結果、これら 2 種の鉛直および水平行動・分布、それらの海域、季節、体長による違い、海洋環境との関係、ハビタット選択に関する知見を得ることができた。これら知見に基づき、2 種間の比較、既往の研究による他海域での報告との比較、および、同じ海域における近縁種との比較も可能となった。従って、異なる海洋環境下における遊泳行動の違い、各種漁具による漁獲効率を検討するためにも有用な情報が得られたと考えられる。

4-1. アーカイバルタグ装着による魚体への影響について

本研究により得られたアーカイバルタグ装着魚の再捕率はメバチ 17.1%、キハダ 7.8%であり、これは同じ事業の調査において得られた通常標識装着個体の再捕率（メバチ 11.3%、キハダ 7.9%、国際水産資源研究所、未発表）と同水準ないしそれを上回っている。メバチにおいては放流から 3 日後（No. D5454）および 4 日後（No. D3333）という非常に短期間での再捕が竿釣漁業により得られており、短期間のうちに摂餌をするまでに回復していたことがわかる。また、メバチについて、同じ日・魚礁にて放流した複数個体の鉛直行動が放流直後から同調していたことを示唆する場合が数例見られ（Fig. 6）、放流当初より群れで行動していた可能性が考えられる（Musyl et al., 2003）。いくつかの再捕個体は放流に携わった研究者により直接確認されたが、目立った傷は見られなかった。これらの結果から、アーカイバルタグ装着は、放流当初を含めて、魚の行動に異常が生じるような、もしくは致命的なダメージは与えていないと考えられる。キハダについては、メバチのような短期再捕、同じ日・魚礁にて放流した複数個体の再捕はなく、遊泳行動への影響の詳細は不明である。ただし、本研究で観察した個体の体長はメバチとほぼ同様であり、時系列遊泳深度より、放流当初においても異常行動と思われるようなものは見られなかった。また、

本研究と同様のサイズの個体を含んだキハダで、本研究と同じ型のタグ（LTD-2310）を腹腔内に装着した Schaefer et al. (2007)の報告においても全期間のデータを用いていることから、本研究の結果を既往の報告と比較するため、放流当初を含めて得られた時系列データを全て用いての遊泳行動の解析を行った。

4-2. 魚礁等へ蝟集する行動のメカニズム

本研究ではメバチの鉛直行動の分類（「典型的行動」、「蝟集行動」、「その他の行動」の３パターン）について、超音波発信機装着個体および同じ魚礁にて放流・再捕されたアーカイバルタグ装着個体に基づく知見（Schaefer and Fuller, 2010）に準拠した。この研究は東部太平洋におけるものであるが、主として水温を用いて分類しているため汎用性があると考えられ、なおかつ本研究で分類された各行動パターンの時系列遊泳深度グラフの形状も上記知見のものと類似しており、本研究でも蝟集・非蝟集（典型的）行動は検出・分類できていると考えられる。「蝟集行動」の水平分布が、浮魚礁が多く設置されている南西諸島周辺で多く見られたこと（Fig. 46）、および、浮魚礁にて放流したメバチの放流当初における鉛直行動もおおむね「蝟集行動」と分類されたことも魚礁等へ蝟集した行動の適切な検出を支持する。既往の報告における他の海域での行動と同様に、日本近海を主体とした北西太平洋においても、メバチが魚礁等へ蝟集した際には遊泳深度が非常に浅くなっていたことがわかる。

本研究では、メバチにおいて、体長の増加による「蝟集行動」の急激な減少、それに伴う「典型的行動」の急激な増加が 60～70 cm FL（Sun et al. (2001)による成長式によると 1 歳魚）において生じており、80 cm FL 以上では「蝟集行動」の比率が極めて低くなり、成長とともに魚礁等への依存度が低下することが示された（Fig. 10a）。これは、上述の中西部太平洋におけるまき網漁業の付き物操業による漁獲物が主として 50～70 cm FL で 90 cm FL を越える個体は非常に少ないこと（Williams and Terawasi, 2011）と整合する。Schaefer and Fuller (2010)も東部熱帯太平洋のメバチについて同様の結果を報告しているが、本研究と同じ体長階級（55-95 cm FL）で比較した場合、「典型的行動」の比率が本研究よ

り低く、「蝟集行動」の比率が高くなっている。この理由について、東部熱帯太平洋においてはまき網による FAD（Fish Aggregating Device、漂流式の人工浮魚礁）操業が広く行われており、FAD は広い範囲に存在すると考えられるが、本研究により調査した日本近海は南西諸島沿岸域等の一部の海域にしか浮魚礁（固定式）は設置されておらず、漂流式 FAD を用いた漁業も一般には行われていないと考えられ、魚礁に蝟集する機会が東部熱帯太平洋よりも低かったことが考えられる。実際に、本研究では、65 cm FL 以上の個体はそれ以下の個体に比べて沖合に分布することが多かったと推定され（Fig. 47、Fig. 48）、そのことが「蝟集行動」の比率が低い理由の一つになっていると考えられる。ただし、65 cm FL 以上の個体は南西諸島沿岸域に分布していても「典型的行動」を示すことが多く見られ（Fig. 47）、同じ海域であっても魚礁等への依存度は成長とともに減少すると考えられる。

南西諸島海域において、メバチの「蝟集行動」の出現比率は、魚体サイズにより異なったものの、おおむね水温が低い時期（12～3 月）には低く、夏から秋にかけての 5～11 月に高くなっていた（Fig. 18）。沖縄県におけるパヤオ漁業によるメバチ漁獲量は、年により若干異なるものの 7～11 月に高くなることが多い（沖縄県水産海洋技術センターホームページ、http://www.pref.okinawa.jp/fish/jyouhou/jouhouindexold.html による各年・月の水揚げ量より）。これは本研究による南西諸島海域における本種の「蝟集行動」の出現比率ともある程度整合している。本州中部海域において、メバチの「蝟集行動」の比率は夏季（6～8 月）に非常に高くなっており、10～12 月には、ほぼ同じ海域にとどまっていたと推定されたにもかかわらず（Fig. 45）「蝟集行動」はほとんど出現しなかった（Fig. 18）。この海域では固定式の浮魚礁は設置されておらず、メバチは竿釣およびまき網にてサメ付き、クジラ付き、流れ物付き等の操業により夏季に漁獲されるが、それ以外の時期にはこれら漁業ではほとんど漁獲されない。このことは、本研究による当該海域におけるメバチの「蝟集行動」の出現時期とも一致する。従って、さめ類、クジラ類の出現がメバチの蝟集行動の季節性に関係している可能性も考えられる。なお、本研究による夏季の本州中部海域における「蝟集行動」の出現比率は、南西諸島海域における同様な（65 cm FL 以上の）魚体サイズ、あるいは時期によっては 65 cm FL

以下の個体と比べても高くなっている（Fig. 18）。このことから、海域および群れの形態により魚体サイズに応じた行動特性が異なっている可能性があり、興味深い。

本研究によるメバチの「蝟集行動」の平均継続期間は 3.4 日と短く（Fig. 9）、これは東部太平洋熱帯域で観察された Schaefer and Fuller (2002)（3.1 日）、Schaefer et al. (2009)（3.7 日）、Schaefer and Fuller (2010)（魚体サイズおよび四半期別のグループで集計、1.0～3.2 日）による結果とも類似している。また、Ohta and Kakuma (2005)は沖縄本島周辺の浮魚礁に受信機を固定してコード化ピンガー（個体識別可能な超音波発信機）で魚の行動を観察した結果、魚礁における連続滞在期間（24 時間以上の離脱なしに滞在する期間）の中央値はキハダとメバチでそれぞれ 7.9 日、7.0 日、同様な手法でハワイ周辺の魚礁で調査した Dagorn et al. (2007)によるとキハダとメバチでそれぞれ 8.0 日、4.8 日と報告されている。これらの結果から、両種ともに浮魚礁への滞在はあまり長期間ではなく、頻繁に魚礁を離れていると考えられる。なお、Ohta and Kakuma (2005)が調査を行った海域は本研究の調査海域に含まれるが、メバチの滞在期間は本研究による「蝟集行動」の平均継続期間を大きく上回っていた。これは、本研究において、「その他の行動」でも一部魚礁に蝟集していたためと考えられる。

メバチについて、「午後に潜行する行動（Afternoon dive behavior）」が比較的高い比率で観察され、特に南西諸島海域においては「蝟集行動」（全体の 18%）を上回る 19%の比率であった。この行動は、魚が潜行を始めるまでは昼間でも非常に浅い層にとどまっており、その間は「蝟集行動」と同様のパターンを示している。そのため、少なくとも昼間の一部の時間は魚礁等に蝟集した行動と考えられる。この行動の水平分布が「蝟集行動」と同様に南西諸島周辺で多く観察されたこと（Fig. 50）もこれを支持する。Ohta and Kakuma (2005)は、メバチ（50.2～76.5 cm FL）の行動について、観察日のうちの 57%は魚礁に蝟集し、正午ないし夕方（開始時刻の 74%は 12～17 時、モード 14 時台）から数時間魚礁を離れて再び戻る（回帰時刻の 82%は 19～0 時、モード 21 時台）パターンであったことを報告しており、この行動は魚礁における餌環境が悪いためと推察している。この行動パターンは本研究における「午後に潜行する行動」とも一致している。また、「午後に潜行する行動」において昼間に深く潜行した際の

遊泳深度は過去の報告に基づく DSL（近藤, 2007）の分布深度とも近い（Fig. 20b）。このことから、「午後に潜行する行動」は、魚礁等に蝟集した個体が摂餌のために午後に一時的にそこから離れて潜行する行動であると推測される。Holland et al. (1990)はハワイ周辺の FAD に蝟集したメバチおよびキハダが最大約 10 マイル離れても元の FAD に戻ったことを報告しており、これら 2 種の帰巣能力がうかがえ、それに基づき同じ FAD 蝟集、離脱を繰り返していると推測される。

Ménard et al. (2000a, 2000b)は大西洋赤道域において FAD に蝟集した小型のメバチおよびキハダが中深層性魚類であるヤベウキエソ *Vinciguerria nimbaria* および頭足類を主として摂餌していたことを報告している。清水ら（1999）および近藤（2008）は沖縄海域において浮魚礁付近にて釣獲されたキハダが魚礁に蝟集しない魚類、甲殻類、頭足類を主に摂餌していたと報告している。また、Graham et al. (2007)はハワイ周辺おいて FAD に蝟集したキハダは、50 cm FL 未満では主として口脚類幼生を、50 cm FL 以上では主として魚類および中深層性のオキヒメヒオドシエビを摂餌していたと報告している。これらの研究結果より、魚礁に蝟集しているメバチおよびキハダは、一部の小型個体を除いては、主として魚礁を離れて摂餌している可能性が考えられる。

カツオ、まぐろ類が浮魚礁等の構造物に蝟集する理由についてはまだ解明されていないが、摂餌、捕食者からの逃避、休憩場所等のいくつかの説がある中で、「集合場所説」（”Meeting point hypothesis”）を提唱する報告がある（Fréon and Dagorn, 2000）。上述のように、魚礁に蝟集したメバチおよびキハダは主として魚礁に蝟集していない生物を摂餌していると報告されており、魚礁を離れて摂餌していることが推測されることから、魚礁蝟集の目的は摂餌のためではないという点では「集合場所説」を否定しない。Fréon and Dagorn (2000)はまた、群れを形成することで食害のリスクを減少させることができるとしているが、本研究ではメバチについて小型個体の方が「蝟集行動」を行う割合が高いことが示されている（Fig. 10a）。キハダについて、Robert et al. (2012)は、ハワイにおける FAD のネットワーク内（海域内に複数の FAD が存在）で調査し、小型魚（30～39 cm FL）は大型魚（63～83 cm FL）より FAD に蝟集している時間の比率が高い（それぞれ 67%および 52%）ことを報告している。従って、両種ともに、小型個体の方が食害に遭う可能性が高いため FAD に蝟集（集合）し群れ

を形成して食害を回避すると考えると、この説に整合する。なお、Dagorn et al. (2007)は、複数個体が同時に浮魚礁を離れる行動も報告している。従って、浮魚礁に蝟集しても短期間のうちに、なおかつ複数個体で同時に離れていくことが確認されており、会合するという役割を終えたら魚礁から群れで離れていくことが示唆され、「集合場所説」は既往の研究結果と整合し、本研究の結果もこれを支持すると考えられる。なお、浮漁礁だけでなくサメ類、クジラ類、自然漂流物に蝟集した場合も、それを対象として行われる漁業では小型個体が主体で漁獲されることから、蝟集の理由は同様であると考えられる。

本研究で示された、メバチで 65 cm FL 前後にて「蝟集行動」および「典型的行動」の比率がそれぞれ大きく減少、増加する傾向（Fig. 10a）について、上述のように、魚礁に集合して群れを形成して食害のリスクを回避するため、より食害に遭いやすい小型個体において魚礁等への蝟集の比率が高くなったためと考えられる。また、65 cm FL 以上の個体が浮漁礁が存在しない海域にも多く分布していること（Fig. 47）も、行動パターン比率変化に寄与している可能性が考えられる。なお、「典型的行動」の際には、体長により昼間の平均遊泳深度が増大する傾向は見られるものの（Fig. 26a)、急激な変化ではなく、なおかつ、50 cm FL 台の小型個体でも平均約 300 m である。つまり、少なくとも本研究で観察したサイズの個体であれば 300 m ないしそれ以上の潜水能力は有することが示されており、「蝟集行動」の際には大部分は 200 m 以浅にとどまっていることと合わせると、成長に伴う潜水能力の向上は行動パターン比率変化の主たる理由ではないと考えられる。

メバチにおいて観察された「午前に潜行する行動（Morning dive behavior)」について、その理由は不明である。鉛直行動が、午前中に潜行する際は「典型的行動」、昼間の残りの時間は「蝟集行動」に類似する場合も見られることから（Fig. 16b)、日中に漁礁等に到達して蝟集した際の行動である可能性が考えられる。

キハダについて、本研究においてメバチの「典型的行動」、「蝟集行動」のような明瞭な鉛直行動の変化は見られなかった。既往の報告では、Holland et al. (1990)は、ハワイ周辺で観察した 5 個体のうち、魚礁蝟集により昼間の遊泳深度は 3 個体では浅く、1 個体は深くなり、1 個体は変化が見られなかったと報告

している。Marsac and Cayré (1998)は、レユニオン島周辺での観察において、魚礁に蝟集した個体は魚礁を離れた個体に比べて遊泳深度は同様もしくはやや浅くなっていたと報告している。Cayré and Marsac (1993)はキハダの魚礁への蝟集行動による鉛直分布を水温および溶存酸素量を用いてモデル化したが、蝟集および非蝟集行動の際の分布深度は類似していた。太田・渡辺（2004）は沖縄本島近くの浮魚礁に蝟集したキハダ 1 個体（放流時 58 cm FL）の遊泳深度が、夜間は約 50%の時間を深度 20 m 以浅、昼間は約 50%の時間を深度 50 m 以浅で過ごしたが、表層から深度 150～250 m 付近までの潜行・浮上を繰り返したと報告している。これらの結果からも、キハダが魚礁等へ蝟集した際の鉛直行動の明瞭な変化、鉛直行動に基づく定量的な分類規準は示されておらず、なおかつ、魚礁に蝟集していた際にもある程度深く潜行していることもわかる。従って、蝟集行動を検出するための定量的な指標を得ることはできなかった。今後、超音波発信機を装着して船で追跡、受信機を魚礁に固定して超音波発信機とアーカイバルタグの同時装着放流等によりさらに詳細に調べる必要があるであろう。なお、本研究において 3 通りに分類した鉛直行動パターンの空間分布では、南西諸島の沿岸域で「浅層行動（Shallow behavior）」が多く出現しており、この行動は沖合域では少ないことから（Fig. 53）、魚礁等に蝟集した際に遊泳深度が浅くなる可能性が考えられる。

本研究において主要な放流場所である南西諸島海域には、多くの魚礁が設置されており、メバチ、キハダ、カツオ等の効率的な漁獲に寄与しており、これら魚種を対象とした当該海域の操業の大半を占めていると考えられる。しかしながら、魚礁がこれら魚種の資源および回遊に与える影響についてはわかっていない。本研究の結果から、鉛直移動から魚礁等蝟集が推定されたメバチについては、上述の通り「蝟集行動」の継続期間は短く、また、メバチ、キハダともに、水平移動を見ると、南西諸島海域に滞留する場合でも魚礁の存在する沿岸域と存在しない沖合域の両方に分布し、なおかつその範囲を頻繁に移動していると推定された。従って、これらの結果を見る限り、魚礁で魚の動きがしばらく止まってしまう、あるいは魚礁により回遊に影響を与える兆候は認められなかった。

本研究において、メバチのように大型になるほど深く潜る行動に変化する傾

向はキハダには見られず、むしろ浅くなる傾向が見られた（Fig. 15）。中西部太平洋におけるまき網漁業では、付き物操業では小型個体（およそ 30 cm FL）から大型個体（およそ 120 cm FL）まで、素群れ操業では中大型個体（およそ 70～150 cm FL）が漁獲されており（Williams and Terawasi, 2011）、中大型個体でも比較的魚礁への依存および表層への親和性があると考えられ、本研究の結果とも相反しない。ただし、本研究においては、キハダの観察個体数（5 個体）は少なく、なおかつ季節の偏りもあるため、魚体サイズと鉛直行動パターンの関係を詳細に解明することはできなかった。今後、個体数を増やし、魚体サイズと季節の範囲を増して検証する必要がある。

魚礁等に蝟集した際の行動として、本研究においてメバチ複数個体の鉛直行動が同調していたと考えられる例が見られ（Fig. 6）、複数個体が同じ群れで行動していた可能性が考えられる。ただし、同じ日に同じ魚礁で放流した個体でも同調しない場合も見られた。また、同調している場合でも途中から一部個体が異なる行動を取る例も見られた。従って、魚礁周辺においては、一つの群れとしてまとまって行動しているのではなく、いくつかの小グループで行動し、なおかつ一部の個体が小グループから離れることも頻繁にあると推察される。

4-3. 海洋環境が鉛直分布に与える影響

メバチの分布層水温について、Schaefer and Fuller (2002)は東部熱帯太平洋における観察個体（放流時 88～126 cm FL）について夜間は 20℃等水温線より浅いところに分布していたと報告している。また、Holland et al. (1990)によるとハワイ周辺における観察個体（57-75 cm FL）は、夜間は 20℃等水温線より浅いところ、昼間は 14～17℃の層に分布したと報告しており、いずれも本研究の結果と同様であった。本研究において昼間、魚礁等に蝟集しない場合の分布層の最低水温はおおむね 10℃ないしそれをやや上回っており、10℃を下回ることは少なかった。Evans et al. (2008)は、サンゴ海においてメバチ（放流時 77～91 cm FL、再捕時 91～141 cm FL）の昼間における分布層水温は大部分が 10℃もしくはそれ以上、Musyl et al. (2003)はハワイ周辺において、メバチの分布最低水温は 80.0±6.9 cm FL の個体でおおむね 10℃、131 cm FL の個体で 7℃、Matsumoto et al.

(2005)は中部大西洋においてメバチ成魚（放流時 121.1～170 cm FL）の分布最低水温はおおむね 8～12℃と報告している。これらは、一部 10℃より低い水温帯に分布した大型個体を除いては本研究の結果ともほぼ一致する。また、本研究において、海域（南西諸島海域および本州中部海域）間で水温の鉛直プロファイルに違いが見られたが（Fig. 8）、全ての行動パターンの夜間および「蝟集行動」の場合の昼間においては分布の大半は 20℃の層より上部であった。従って、海域が異なってもメバチの分布深度における水温は同様で、また、100 cm FL 以下の個体においては最低分布層水温は 10℃付近であることがわかる。さらに、本研究の結果よりメバチの昼間の遊泳層水温は体長とともに低くなる傾向が見られ、同様な結果は Musyl et al. (2003)も報告しており、大型個体ほどより低水温へ適応できることが示されている。これは、本種の水温の変化に基づく赤筋の温度変化が魚体サイズと負の相関を示す（Brill et al., 2005）ことによるものと考えられる。なお、最低分布層水温が 10℃付近である理由について、Brill et al. (2005)は、本種が表面水温から最大 20℃差の層にまで分布可能としている。ただし、本研究において、表面水温がおよそ 22℃となる時期もあり（Fig. 31）、その場合でも最低分布層水温はおよそ 10℃であり、これだけでは説明できないと思われる。体温保持等の生理学的要因が関係している可能性が考えられ、今後さらなる検証が必要であろう。

本研究において、メバチの表層付近への分布比率は水温勾配ではなく水温そのものが関係していることが示されており、表層付近が高水温（29℃前後）になる時期には表層付近への分布が減少するという結果が得られたが（Fig. 30、Fig. 31）、Boye et al. (2009)によると、メバチの体温が最も高くなる部分は産熱にかかわる赤筋であり、水温 20℃のときに赤筋の温度は 32℃であるとしている。従って、水温があまりにも高いとメバチの赤筋が損傷するほどに高温になる可能性があり（メバチについてはわかっていないが、カツオでは Neill et al. (1976)により 35℃と報告されている）、そのため、夏季には表層付近の高水温のところは避けていると考えられる。

キハダの分布層水温について、Holland et al. (1990)はハワイ周辺における観察（44～72 cm FL）により通常は混合層水温に近いこと（分布層水温はおよそ 20～25℃）を報告している。Mitsunaga et al. (2012)もフィリピン海域の固定式 FAD

に蝟集したキハダ幼魚（25 cm FL）は主として表層混合層に滞在した（分布層水温 28～29℃）と報告している。Weng et al. (2009)によるとメキシコ湾において観察した個体（推定 136～155 cm FL）は大部分が夜間は 22～28℃（およそ 60 m 以浅）、昼間は 16～28℃の層（およそ 200 m 以浅）に分布していた。Brill et al. (1999)によると、ハワイ周辺で観察した個体（推定 64～93 kg）は昼夜ともに大部分が 20℃以上の層に分布していた。Block et al. (1997)によると、カリフォルニア沿岸にて観察した個体（8～16 kg）の分布範囲は大部分が 15～20℃（20℃は表面付近の水温）であった。これらの報告より、キハダの分布層水温下限は 15℃ないしそれ以上で、本研究の結果と同様もしくはそれよりも高くなっていた。相対的な（表層と比較した）分布層水温について、上記 Holland et al. (1990)（混合層とそこから 1℃差の水温層に 68%の時間分布）、Mitsunaga et al. (2012)に加え、Brill et al. (1999)および Block et al. (1997)（Brill et al., 1999 が引用して再解析）ともに大部分は表面水温から 8℃以内であった。Hoolian et al. (2012)は、およそ 90%の時間を夜間は表面水温から 6℃以内、昼間は 8℃以内の層で過ごしていたと報告している。Weng et al. (2009)は表面水温から 6 度以上低い水温を避けていると報告している。これらの結果についても本研究のものと類似している。キハダの分布する日間最高（表面）水温と最低水温の差については、上述の Schaefer et al. (2007)に基づく東部太平洋での観察によると、”Type II behavior”と命名した鉛直行動パターン（2 パターンに分類したうち魚が潜行する場合の行動、深度 150 m 以上の潜行を 1 日に 10 回以上と定義）の場合最大 18.8℃、モード 8.2℃で、本研究の結果と類似していた。なお、その場合の各潜行時の最低水温の頻度分布は、大部分が 11～14℃、モード 12.3℃で、本研究の「深層行動」の場合よりも低水温であった。なお、Schaefer et al. (2007)の観察個体が分布した場所の表面水温はモードが 20℃付近と本研究のものより低めであった。これらのことから、キハダの鉛直分布は主として水温差によって規定されていると考えられ、そのため表面水温が低い場合はさらに低水温層まで潜行できると考えられる。本研究における月別の表層付近の分布比率（Fig. 34）からも、キハダの鉛直分布は水温勾配が関係していることがわかる。ただし、表層付近の水温と分布比率の間にも有意ではないものの負の相関が見られ、29℃以上の高水温層への分布はメバチと同様に極めて低かった。月によっては

1～2 個体分のデータしかなく、推定の偏りも考えると、水温勾配だけでなく高い水温も避けている可能性が考えられる。本研究において、キハダでは、メバチで多く出現した「午後に潜行する行動」が見られなかった。これは、キハダの場合は上述のように遊泳深度が水温差によって規定され、そのため昼間に低水温の DSL 層までは到達できないためと考えられる。

鉛直行動と水温との関係について、生理学的な面から検討するため、既往の報告に基づく体温変化との関係を調べた。まぐろ類の体温変化はHolland et al. (1992)等により以下の関係式が示されており、外部水温と体温の差から生じる温度変化、および体内での熱の産出（産熱）から成り立っている。

$$\frac{dT_b}{dt} = k_c(T_b - T_a) + \dot{T}_m \quad \text{：低温（体温低下）時（}T_b > T_a\text{）}$$

$$\frac{dT_b}{dt} = k_w(T_b - T_a) + \dot{T}_m \quad \text{：高温（体温上昇）時（}T_b < T_a\text{）}$$

ここで、T_a は水温(ºC)、T_b は体温(ºC)、k_c およびk_wはそれぞれ低温（体温低下）時及び高温（体温上昇）時の全熱交換係数（熱伝導率の指標）（s^{-1}）、$\dot{T}_m$ は産熱速度（$ºCs^{-1}$）を表す。

超音波発信機を背中側の体表に装着して測定した体温に基づく Holland et al. (1992)によると、79 cm FL のメバチにおける産熱速度は 1.12×10^{-4} $°Cs^{-1}$、全熱交換係数 k_c および k_w はそれぞれ 5.22×10^{-4} s^{-1} および 4.01×10^{-2} s^{-1} と報告されている。本研究と同様にアーカイバルタグを腹腔に装着して体温を測定した日野ら（2013）および日野（私信）によると、50～95 cm FL のメバチにおいて、全熱交換係数 k_c および k_w はそれぞれ $2.5\text{-}7.5 \times 10^{-4}$ s^{-1} および $3.5\text{-}4.5 \times 10^{-3}$ s^{-1} であり、それぞれ、体長とともに有意な減少傾向、および有意でないものの増加傾向と報告されている。Dewar et al. (1994)（温度センサーを体内の赤筋に挿入して測定）によると、キハダ幼魚（体重 0.97-2.18 kg）の全熱交換係数 k_c および k_w はそれぞれ 1.25×10^{-3} s^{-1}（標準偏差 $3.6\text{-}5.0 \times 10^{-4}$ s^{-1}）および 1.59×10^{-3} s^{-1}（標準偏差 $3.2\text{-}8.3 \times 10^{-4}$ s^{-1}）であったと報告されている。また、青木ら（2013）（アーカイバルタグを腹腔に装着）によるとキハダ未成魚（放流時 35～51 cm FL）における産熱速度は潜行時と浮上時でそれぞれ 1.0×10^{-3} および 2.0×10^{-3} $°Cs^{-1}$ である。これらの知見より、キハダはメバチのおよそ 10 倍の産熱速度

であり、低温時で比較するとメバチの全熱交換係数はキハダの半分以下であり、なおかつ同じメバチで比較すると体温上昇時のものは低下時のものに比べ約10倍（腹腔内）ないし100倍（体表付近）になる。従って、メバチは産熱能力が劣るものの、低い全熱交換係数により深層の低温下において体温の低下を抑え、浅層に上昇した際にはそのおよそ10倍ないし100倍の速度で熱を取り入れることで体温を上昇させる。一方、キハダはメバチに比べて産熱能力はあるものの、体温を保持する能力は劣り、そのため低水温の深層には一時的にしか滞在できないと考えられる。以上のことから、メバチとキハダは適応できる水温および水温差に違いがあり、そのため、広い水温および水温差に適応できるメバチは幅広い深度帯（100 cm FL以下の個体においてはおおむね10～30℃、西部北太平洋においては表層から500 m付近まで）に分布でき、一方限られた水温および水温差にしか適応できないキハダは分布できる深度帯も限定されていることがわかる。メバチの眼は、他のまぐろ類にはないタペタム（光反射組織）を有している（Somiya et al., 2000）。そのことによっても、深海を含む薄明かりの中でも餌を見つけることができるため、深層への分布に適応していると考えられる。

本研究では溶存酸素濃度は測定していないが、花本（1975）、Hanamoto (1987)は、メバチにとっての最小必要値は1 ml/lであり、日本近海を含む西部太平洋ではこの濃度に減少するのは深度1000 m以深であると報告している。Josse et al. (1998)は東部太平洋において観察したメバチ1個体（77 cm FL）が1 ml/lの溶存酸素躍層（oxycline)により規定されたと報告している。そのため、本研究では溶存酸素濃度はメバチ分布深度の制限要因にはならなかったと考えられる。キハダについて、Sharp (1978)によると溶存酸素濃度の最小許容値は尾叉長50 cmおよび70 cmにおいて1.49 ml/lおよび2.32 ml/lと推定されている。本研究で主としてキハダの遊泳行動が観察された南西諸島海域では、沖縄本島からその南東（26°N, 127.5°E-23°N, 132°E）のライン上において、1.49～2.32 ml/lの等溶存酸素線は深度およそ800 mであり（気象庁ホームページ、http://www.data.kishou.go.jp/kaiyou/db/vessel_obs/nagasaki/index.php）、本研究におけるキハダの分布深度が大部分300 m以浅であったことから、ほとんど分布深度の制限要因ならなかったと考えられる。

4-4. 同一海域における他魚種の鉛直行動との比較

アーカイバルタグにより観察された、日本近海におけるマグロ属魚類および近縁種であるカツオの鉛直行動の報告がいくつかあり、本研究のメバチおよびキハダの結果との比較が可能である。

Kitagawa et al. (2000)は東シナ海におけるクロマグロ（放流時 45～78 cm FL）の季節別の鉛直分布を解析し、水温が約 21℃で表層付近の水温勾配が大きくなった 6 月には主として表層付近に分布し、表層から深度 120 m まで水温がほぼ一定の 17℃であった 12 月にはその範囲にほぼ均等に分布したこと、および、表層付近の分布は水温勾配に依存していることを報告している。これは、冬季に表層付近の分布比率が高くなった本研究による南西諸島海域のメバチおよびキハダ（Fig. 31、Fig. 34）とは逆の傾向であるが、鉛直分布に水温そのものではなく水温勾配が影響しているという点においては本研究のキハダと共通する。また、12 月における分布深度は本研究による南西諸島海域のキハダ（Fig. 32）のものと類似しているが、それ以外はメバチおよびキハダ（特にメバチ）より浅くなっていた。表面水温は、本研究のメバチおよびキハダと比較するとクロマグロの方が低くなっていた。Kitagawa et al. (2001)によるとクロマグロ（放流時 45～78 cm FL、アーカイバルタグを腹腔内に装着）の産熱係数は 2.2×10^{-3} °Cs^{-1}、全熱交換係数は 3.65×10^{-4} s^{-1} と報告されており、産熱速度は上述のキハダと同レベル、メバチより高く、全熱交換係数はキハダより低く、体温低下時のメバチと類似している。従って、クロマグロは高い産熱能力及び体温保持能力により低水温に適応し、逆に高水温下ではオーバーヒートになる可能性があると考えられる。

Ogura (2003)および小倉（2012）は房総沖から東北沖にかけての 6～7 月のカツオ（放流時 41～50 cm FL）の鉛直行動を解析し、分布域の表面水温はおよそ 20～25℃、分布深度は大部分が 50 m 以浅で、昼間は時々100～200 m まで潜行したと報告した。これは、本研究の本州中部海域におけるメバチ（Fig. 8）とは、表面水温については重複しており、分布深度は、「蝟集行動」の際には類似しているが、「典型的行動」の際にはメバチの方がはるかに深く潜行していた。

Uosaki (2004)は我が国北部沖のビンナガ（放流時 78 cm FL）の鉛直行動について、6～9 月には昼夜ともに大部分 40 m 以浅（水温 14～18℃）に、12～4 月には、昼間は大部分 100～350 m（水温 18～20℃）、夜間は 0～200 m（18～21℃）に分布したと報告した。これは、本研究の本州中部海域におけるメバチ（Fig. 8）と比べて、ビンナガは 6～11 月において 100 m 以深への層への分布がほとんど見られなかったこと、昼間深く潜る場合でもメバチより浅いこと、といった違いが見られた。このように、同属もしくは近縁種で、同じ漁場、漁期、漁法で漁獲される魚種であっても鉛直分布にはかなりの違いが見られ、なおかつ、同じ種でも季節によって異なることがわかる。

4-5. 餌生物の分布が遊泳深度に与える影響

メバチの鉛直行動について、「典型的行動」のすべての時間帯、および「午後に潜行する行動」の夜間および昼間に潜行した際には既往の報告に基づく同じ時期・海域の DSL の分布深度に同調もしくは近くなっていた（Fig. 20）。これらはいずれも両者を同時に観察したものではないが、DSL の分布について、Fig. 20で示した与那国島付近の 5 月のみならず、与那国島付近における 6 月（近藤、2008）、10 月（近藤、2007）、沖縄本島南部における 1、3、5、7、8、10 月（近藤、2008, 2009a）、沖縄本島東部および南東部における 12 月（近藤、2009b）および台湾北東部（25° N、123° E 付近）における 8 月（Lee et al., 2011）においても、DSL の日周鉛直移動および昼間における 400～500 m 付近での分布が見られており、少なくとも南西諸島周辺および付近の海域では類似していると考えられる。また、上記報告は観察年が 2006～2008 年の各年にわたっており、年によらず DSL の分布深度が一様であることを示唆する。そのため、既往の知見による DSL の分布深度と比較することはメバチおよびキハダの遊泳行動を検討するための有用な情報になると思われる。特にメバチに関しては、昼夜ともに DSL 層の近くに分布することで、餌生物への遭遇確率を高めていると考えられる。

本研究での比較において、通常は、日中はメバチの遊泳深度は DSL よりもやや浅くなっていた。この理由について、DSL が最も下降した際の深度は約 500 m

で、そこでの水温はアーカイバルタグ・データに基づき約 10℃であった。一方、本研究によるメバチの最低分布層水温は 10℃付近ないしそれ以上であり、DSL 観察時に同様な海洋環境であったと仮定した場合、水温が低かったために一時的な場合を除いては DSL の深度まで到達できなかったためと考えられる。ただし、より詳細な解析のためには、両者を同時に観察する必要があると考えられる。

Bertrand et al. (1999)は音響散乱層（SSL）は主としてハダカイワシ科、頭足類、甲殻類により構成され、それらの生物はメバチ、キハダ、ビンナガの胃内容物からも見つかったと報告している。古橋（1987）は、ハダカイワシ科魚類を含むマイクロネクトンは DSL を形成する主要な生物としている。Watanabe et al. (1999)は、西部北太平洋において多くのハダカイワシ科魚類は夜間には深度 100～150 m、昼間には 400～500 m に分布する日周鉛直移動を行い、また、いくつかの種は日周鉛直移動は行わずに昼夜ともに深層（200～700 m）に分布することを報告している。Moteki et al. (2001)は東部熱帯太平洋においてはえなわで漁獲された大型浮魚類の胃内容物のうち魚類について分析し、メバチは主としてムネエソ科、クロタチカマス科、ハダカエソ科、ハダカイワシ科魚類を摂餌していたと報告している。Bertrand et al. (2002)はフレンチポリネシア周辺においてはえなわで漁獲されたメバチは主としてハダカイワシ科、ハダカエソ科、クロタチカマス科魚類および頭足類を摂餌していたと報告している。従って、DSL もしくは SSL は主としてメバチの餌となる生物で構成されており、メバチの日周鉛直移動、鉛直行動の DSL との同調は摂餌のためであると考えられる。Josse et al. (1998)および Dagorn et al. (2000)は、フレンチポリネシアにおいてメバチ（それぞれ 77~100 cm FL および 25~50 kg）の遊泳行動と SSL を同時に観察し、メバチの遊泳深度と SSL は、夜間に 100 m 以浅に滞在、および早朝に下降する際の深度が一致しており、深度 350 m（水温 15℃）に達した後は SSL のみ下降したと報告している。これは、本研究と同様、水温が低過ぎる場合を除いては遊泳深度が餌生物の分布深度と一致することを示している。

キハダについて、Moteki et al. (2001)は東部熱帯太平洋のはえなわ漁獲物は主としてムネエソ科魚類を摂餌していたと報告している。また、上述のように、浮魚礁に蝟集した個体も中深層性の魚類、甲殻類、頭足類を主として摂餌して

いたことが報告されている。Schaefer et al. (2007)は、キハダが昼間に深層（150 m 以深）に頻繁に潜行する行動は、100 m 以浅に餌生物がいない場合に DSL 中の餌を狙って索餌する行動であると推測している。本研究において、「深層行動」の際には昼間に深度 200 m 前後まで頻繁に潜行する行動が見られ、これは南西諸島海域における DSL の一部分の分布（近藤，2008, 2009a, 2009b）と一致しており、Schaefer et al. (2007)による推測を支持する。なお、近藤（2008, 2009a, 2009b）による、昼間に 200 m 以浅に分布する DSL は、海域、時期、時間帯によって若干異なっており、そのことがキハダの昼間の遊泳深度の違いをもたらしている可能性も考えられる。Josse et al. (1998)はフレンチポリネシアにおける観察で、昼夜ともに一部の時間帯においてキハダ（60 cm FL）の遊泳深度が SSL と一致していたことを報告しており、本研究における比較と同様な結果である。これらの結果、報告に基づき、本研究で分類したキハダの行動（「浅層行動」、「中間的行動」、「深層行動」）の変化をもたらす要因の一つとしては餌生物の鉛直分布が考えられる。

4-6. 照度が遊泳深度に与える影響

本研究では、メバチについて、月の明るい部分の比率（lunar index）と夜間の遊泳深度の間には負の相関が優占した（Table 7）。これは、両者の間に正の相関が見られている、もしくは満月のときには深く潜行する比率が高くなるとしている報告（Schaefer and Fuller, 2002; Musyl et al., 2003; Matsumoto et al., 2005; Evans et al., 2008）とは相反するものである。ただし、本研究において、アーカイバルタグにより推定された海表面の照度と夜間の遊泳深度の間には正の相関が優占、すなわち、照度が高いほど遊泳深度が深くなっていた（Table 7）。これは上記の報告、およびクロマグロ（Kitagawa et al., 2007）、ミナミマグロ（Bestley et al., 2009）、メカジキ *Xiphias gladius*（Abascal et al., 2010; Dewar et al., 2011）における報告とも同じ傾向である。本研究において明るさの指標として lunar index と海表面照度を用いた場合で傾向が一致しなかった理由の一つについて、天候（雲量）等により実際の照度は月光と完全には相関しないことがあると考えられる。なお、本研究による観察個体は主として日本近海に分布していたと

推定されたが（Fig. 45）、日本近海は湿潤性の気候であるため晴天の日が他の海域より少なく、そのため月光の影響が東部太平洋を含む他海域ほどは及ばなかったことが考えられる。ただし、本研究において、同一個体については相関の正負が 7 個体中 1 個体を除いて一致しており、相関の正負の傾向の違いは主として遊泳深度と lunar index の関係のみを解析した個体で生じている。そのため個体差も影響していると考えられる。

昼間についても表面照度と遊泳深度の間には正の相関が優占しており、表面照度で見た場合は夜間と同じ傾向であり、照度が高くなるにつれて深くまで潜行していることになる。昼間の解析について、既往の報告（Schaefer and Fuller, 2002; Musyl et al., 2003; Matsumoto et al., 2005）では月齢もしくは月光（暦より得られたもの）を用いているが、昼間には月光は実際の照度にほとんど影響を与えないと考えられ、そのため、本研究で用いたような実際に観測された照度を用いるのがより好ましいと考えられる。また、魚礁等への蝟集有無により遊泳深度が大きく変化することが示されているので、その影響を除くため、鉛直行動パターン別に解析するのが妥当であろう。これらの解析方法は、既往の報告では考慮されていなかった。

月光によりまぐろ類およびその他の魚類の遊泳深度が変化する理由として、照度による餌生物の分布深度の変化が考えられる。Isaacs et al. (1974)および Tont (1976)は DSL の深度が照度および海水の透明度と正の相関を示したことを報告している。Dewar et al. (2011)は光減衰係数が大きくなるほどメカジキの遊泳深度および DSL の分布深度が浅くなったことを報告している。ただし、本研究におけるメバチの遊泳深度と lunar index もしくは海表面照度の間の関係には個体差が見られた（Table 7）。遊泳深度と lunar index の関係については天候（雲量）による影響があるということである程度説明がつくと思われるが、遊泳深度と海表面照度の関係が一貫していない理由についてはこれでは説明ができない。考えられる理由としては、月光もしくは照度に応じた餌生物の鉛直行動の種もしくは成長段階による違いが挙げられる。Clarke (1973)は、ハワイ周辺において多くのハダカイワシ科魚類の遊泳深度は満月の時には新月の時より深くなったが、そのうちの 1 種ツマリドングリハダカ *Hygophum proximum* について、小型個体は新月のときにより深く、成魚は満月の時により浅く分布していたこ

とを報告している。Linkowski (1996)は北大西洋において何種かのハダカイワシ科魚類の夜間の分布深度は満月時の方が新月時より浅かったことを報告している。本研究において、夜間のメバチの遊泳層照度は月齢によって異なり、従って、等照度の層に分布しているわけではないことがわかり（Fig. 35）、夜間も餌生物の分布が遊泳深度に影響を与えており、餌生物の種間および体長別の照度に応じた鉛直分布の違いが関係している可能性が考えられる。なお、Kitagawa et al. (2007)はクロマグロの夜間の遊泳深度と照度の正の相関について、本種が夜間には摂餌は活発でないと考えられることから、逃避のためと推察している。

キハダについて、観察個体数が少なく、さらに、解析した 4 個体中 2 個体はタグによる夜間の表面照度を観測できなかったため、遊泳深度と照度の関係ははっきりしなかった（Table 8）。ただし、夜間の遊泳深度については、月光との間には負の相関が優占したが、海表面照度との間には、1 個体は有意ではないものの、観察した 2 個体とも正の相関であった。これはメバチと同様な傾向である。

なお、昼間における遊泳深度との関係について、Schaefer and Fuller (2002)では、満月を挟んだ 3 日間とそれ以外の遊泳深度について、メバチ 22 個体中 8 個体に有意差が見られ、うち 5 個体は満月付近で遊泳深度が浅かったと報告している。これは、遊泳深度と lunar index との間に有意相関が見られたのが 15 個体中 4 個体、うち 3 個体について正の相関（月が明るいほど遊泳深度が大きい）が見られた本研究の結果とは逆である。ただし、いずれの研究でも有意相関が見られた個体は半数を下回り、昼間は月光の影響はほとんどないと考えられることから、別の要因によるものである可能性が考えられる。

メバチ、キハダともに、本研究で示された遊泳深度と lunar index との間の関係について、lunar index は時間に対して正弦曲線の周期的な変動をすることから（Fig. 36参照）、遊泳行動の自己相関が寄与している可能性も考えられる。ただし、月光の影響が及んでいると考えられる夜間の方が昼間よりも両者に有意相関が見られた個体の比率が高かったこと、および、lunar index の変化とほぼ同調した遊泳深度を示している個体も見られることから（Fig. 36c）、照度も遊泳深度の変化に関係している可能性が考えられる。

4-7.表層滞在行動メカニズム

「表層滞在行動」の出現頻度について、本研究（メバチ：平均 2.4 回/日、キハダ：平均 4.7 回/日）では東部太平洋熱帯域における結果（メバチ：平均 7.9 回/日、Schaefer et al., 2009、キハダ：平均 14.3 回/日、Schaefer et al., 2007）よりもかなり頻度が低くなっていた。なお、平均継続時間は東部太平洋熱帯域におけるメバチおよびキハダではそれぞれ 22.5 分および 28.5 分と報告されており、本研究のもの（それぞれ 21.8 分、27.7 分）よりやや長い。従って、西部太平洋で実施した本研究においては、メバチ、キハダともに、東部太平洋熱帯域に比べて表層に滞在する比率が低かったことになる。この理由について、以下のことが考えられる。本研究で観察した海域では東部太平洋熱帯域よりも表面水温が高く水温勾配が小さい。3-7 で示したようにメバチとキハダはそれぞれ表層が高水温および水温勾配が大きい場合には表層滞在率が低くなり、そのため本研究の観察個体は表層にとどまる比率が低かったと考えられる。両種ともに季節による変化も見られ、南西諸島海域のメバチ、およびキハダ（大部分が南西諸島海域における観察）ともに夏季には頻度が低くなっていたが（Fig. 37d、Fig. 38c）、これも同様の理由であると考えられる。ただし、本州中部海域のメバチについては夏季に頻度が高くなっていた（Fig. 37e）。この海域では夏季でも表面水温が 28℃以下であることがほとんどであったため、本研究においてメバチが避けていると考えられる 29℃よりも低く、そのため表層付近にも滞在可能であり、同じ時期の南西諸島海域より頻度が高くなっていた理由と考えられる。冬季よりも夏季に頻度が高い理由については不明であるが、夏季に比率が高くなる「蝟集行動」と関連している可能性が考えられる。キハダにおいて、8 月から 9 月にかけて、海洋環境（水温勾配）の変化に伴い表層付近への分布比率が急増し（Fig. 34）、それに「表層滞在行動」の出現頻度の増加（Fig. 38c）が連動していることは興味深い。

魚種による比較ではキハダの方がメバチよりも「表層滞在行動」出現頻度が高く、なおかつ平均継続時間もキハダの方が長くなっており、キハダの鉛直分布が表面水温と近い層が主体であることによると考えられる。これらの結果は、竿釣や曳縄等の表層漁業の漁獲効率を検討する際に参考となる情報である。

メバチおよびキハダが「表層滞在行動」を行う理由は明らかではない。Schaefer et al. (2007)はキハダについて、摂餌行動、構造物・他の生物（イルカ類、クジラ類、さめ類）への蝟集、産卵行動と関連していると述べている。産卵行動について、メバチ（二階堂ら，1991）およびキハダ（Schaefer, 1996）ともに夜間に産卵すること、本研究において「表層滞在行動」の比率が夜間および大型個体（メバチのみ）で高くなっていることと整合する。産卵期について、冒頭で述べたとおり、両種ともに表面水温 24℃以上の海域で行われると考えられている。本研究によるアーカイバルタグに基づく水温ではおおむね 4～12 月が該当する（Fig. 31、Fig. 34）。これは冬季に「表層滞在行動」の出現頻度が高くなることとは相反するが、その時期には両種ともに表層付近（0～30 m）への滞在比率が高くなることが示されており（Fig. 31、Fig. 34）これが「表層滞在行動」の出現頻度の季節性にもつながっていると考えられる。

なお、本研究において、メバチ解析対象個体 18 のうち 7 個体（全て南西諸島海域放流）は「表層滞在行動」が一度も観察されなかった。この理由について、これらの個体は観察期間が短いこと、南西諸島海域において全体的に出現頻度が低い夏から秋（Fig. 37）にかけて観察されているためと考えられる。

4-8. 深層潜行の理由の考察

メバチおよびキハダが 500 m 以深の深層へ潜行する行動について、過去にも報告されており（Schaefer and Fuller, 2002, 2010; Musyl et al., 2003; Dagorn et al., 2006; Evans et al., 2008; Schaefer et al., 2007, 2009）、その理由について、摂餌、逃避行動、好適環境の探索、寄生虫除去といった説が提唱されているが、詳細は分かっていない。

本研究ではメバチについては多くの「深層への潜行」（550 m 以深）の事例が観察され、それらを分類して解析したことでいくつかの傾向が見られ（Fig. 41）、そのメカニズムについて推察することが可能になった。分類したパターンで圧倒的に多かったのは昼間にある程度深いところから潜行を開始しさらに深く潜るパターン 2 で、本研究で観察したうちでは大型（70 cm FL 以上の）個体、特に 75～80 cm FL では 0.62 回/日と 1 日 1 回に迫る高頻度であり（Fig. 42d）、異

常行動ではなく通常行われる行動の一つであると考えられる。潜行深度の大部分が 700 m 未満であり（Fig. 42b）、これは、昼間に主として深度 400～500 m に加え、600 m 内外（近藤，2007）もしくは 600～700 m（Lee et al., 2011）にも分布すると報告されている DSL の深度ともほぼ一致することから、この場合の潜行行動の目的は主として摂餌であると考えられる。本研究において、昼間の遊泳深度は体長とともに増大する傾向が見られ（Fig. 26a）、大型個体は潜行能力がより発達し、それを生かして摂餌していることが推測される。パターン 3（浅いところから潜行を開始し、潜行後はそのまま深いところにとどまる）については、「午後に潜行する行動」の際に見られることが多く、潜行後の滞在深度は「典型的行動」の場合と同様に DSL の分布深度に近くなることから、好適環境の探索、あるいは摂餌のためと考えられる。一方、パターン 1（浅いところから潜行を開始し再び浅いところに戻る）は、鉛直移動距離が大きく、最大到達深度は他のパターンより深く、小型個体ほど高い頻度で出現していることが特徴である。まぐろ類の捕食者はさめ類、歯鯨類のシャチ *Orcinus orca* およびオキゴンドウ *Pseudorca crassidens* と報告されている（Nishida and Shiba, 2005）。また、西部北太平洋においてオキゴンドウが 600 m を越える潜行を行い、潜行中に捕食を行っていた可能性があることが報告されている（Minamikawa et al., 2011）。本研究におけるメバチの潜行深度もこれに整合し（Fig. 42b）、小型のメバチほど捕食される可能性が高いであろうことから、パターン 1 においては捕食者からの逃避行動を含んでいる可能性が考えられる。パターン 4 は様々な鉛直行動が見られたが、台風の接近に伴う異常行動もいくつか見られ、その際には水温等の環境の変化により遊泳行動が影響を受けた可能性が考えられる。

キハダについては「深層への潜行」（500 m 以深）の観察例が 12 と少なく、そのためメバチのように行動を分類して詳細に検討することはできなかったが、メバチに比べて頻度が非常に低く（0.02 回/日）稀な行動であり、2 日以内に再度の潜行を行っている場合も多く見られたことから、摂餌のためではなく、主として捕食者が多く存在する場所で生じた逃避行動の可能性が考えられる。

本研究において、メバチ、キハダともに、1000 m を越える非常に深い潜行が観察された。メバチにおいては、同じ個体が 9 日間で 1000 m を越える潜行を 3 回記録した例が見られたが（Fig. 39）、Schaefer and Fuller (2010)も、同じ個体に

より 4 日間で 1000 m を越える潜行を 3 回記録した事例を報告しており、なおかつ、この行動を示した際は推定 77 cm FL と、本研究（推定 71 cm FL）と近いサイズであることも興味深い。本研究で観察された最大深度 1616 m は、Schaefer and Fuller (2010)による 1902 m には及ばないものの、これまでに報告されたメバチの遊泳深度としては最大級の一つである。Leroy et al. (2009)もメバチで 1498 m の潜行を報告しているが、いずれにしてもこのような深い潜行はごく稀にしか見られず、短期間の間に続けて起こることもあることを考えると、Schaefer and Fuller (2002)も指摘している通り逃避行動の可能性が考えられる。なお、Schaefer and Fuller (2010)はメバチの 500 m 以深への潜行の頻度を 0.12 回/日と報告しており、基準深度が本研究のものより 50 m 浅いにもかかわらず、本研究の結果（0.31 回/日）より頻度は低い。これは、この研究が調査した東部太平洋は同じ深度において水温および溶存酸素濃度が本研究による観察が行われた西部太平洋よりずっと低く（Hanamoto, 1987）、そのことが潜行の制限要因になっていたためと考えられる。キハダについても、本研究で見られたきわめて深い潜行（1230 m）に匹敵もしくはそれを上回るものが Schaefer et al. (2011)（最大 1423 m）、Leroy et al. (2009)（最大 1315 m）、Dagorn et al. (2006)（最大 1160 m）により報告されている。これらの潜行の目的について、メバチと同様の逃避行動も考えられるが、長い潜行時間（Dagorn et al., 2006：1 時間 57 分、Schaefer et al., 2011：1 時間 30 分）の報告があることを考慮すると、摂餌行動の可能性も考えられる。これらの結果は、2 種ともに、一時的には非常に低い水温、溶存酸素濃度への耐性があることを示していると言えよう。

4-9. 鉛直ハビタット選択

本研究により得られた結果、および既往の知見を合わせて検討することにより、メバチは、幅広い（10～30℃）水温帯、日間水温差（最大約 20℃）、低溶存酸素濃度（最小でおよそ 1 ml/l）に適応することができ、なおかつタペタムを有することで視覚も発達し、鉛直的に幅広い範囲に生息可能であると考えられる。遊泳深度と DSL の分布の同調は、本種の鉛直行動が餌生物の分布に強く影響されていることを示している。従って、メバチは、魚礁等の構造物に蝟

集している場合を除いては、海洋環境への広い適応性および視覚能力を生かして、餌環境がよい深度を選択しており、それが頻繁な鉛直移動となって現われていると考えられる。

キハダは、鉛直分布範囲が表面水温との差により規定され、分布の主体は表面水温に近い層であることが示された。そのため、主として表層付近に分布し、メバチのように昼間に深度 400～500 m 付近（本研究で調査した海域）の DSL 層に滞在して摂餌することはできないと考えられるが、頻繁に上下動することで、亜表層（深度 200 m 前後）に分布する餌生物を主として摂餌する戦略を取っていると考えられる。

これらのハビタット選択を模式的に表したものをFig. 56に示す。

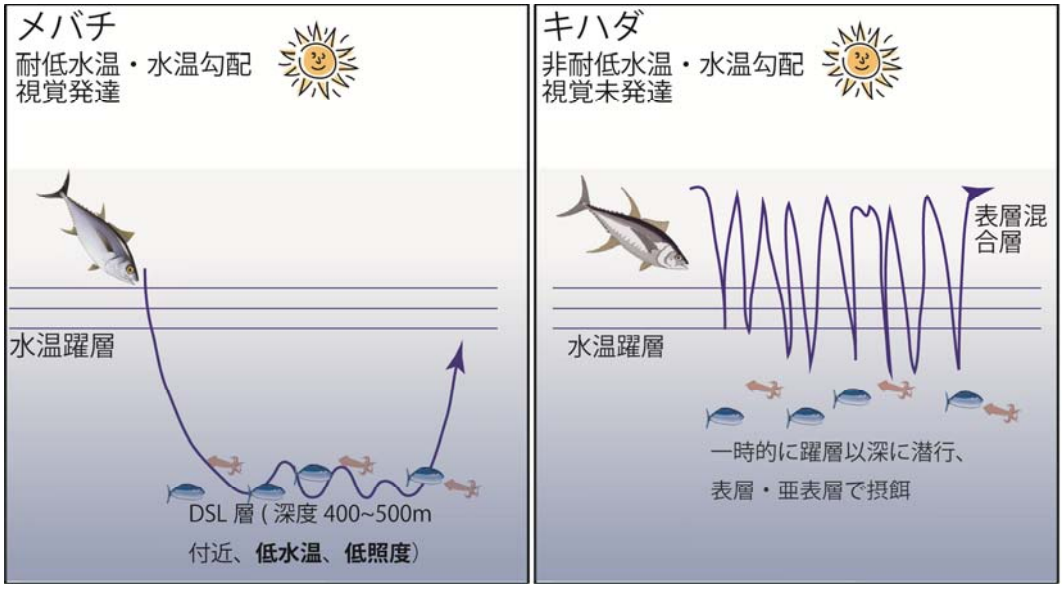

Fig. 56 Diagrams for vertical habitat selection of bigeye and yellowfin tunas.

4-10.　水平分布と移動に関する考察

本研究の結果にもとづき、メバチ、キハダともに、観察個体は表面水温 20～30℃の海域に分布していることが示された（Fig. 44）。両種ともにしばしば便宜的に「熱帯性まぐろ類（Tropical tunas）」と称されるが、実際には温帯域も含めて広く分布できることがわかる。なお、東部太平洋において、メバチ（Schaefer and Fuller, 2010）およびキハダ（Schaefer et al., 2011）ともにアーカイバルタグにより観察された最低表面水温は約 17℃であった。また、Schaefer et al. (2011) は東部太平洋（バハカリフォルニア沖）で放流したキハダは 95％の日数を表面水温 17.5℃以上の海域に分布したと報告している。従って、本研究で調査した中西部太平洋において東部太平洋とほぼ同様の表面水温の場所に分布していたことになる。

本研究において、メバチ、キハダともに水平分布範囲は放流場所から近い範囲、すなわち、メバチは南西諸島海域、フィリピン東部、伊豆諸島周辺、房総沖海域（Fig. 45）、キハダは南西諸島周辺から紀伊半島にかけてであった（Fig. 52）。ただし、両種ともに観察個体数および期間（最長で、1 個体あたりメバチ約 1.5 年、キハダ 1 年弱）が限られており、当該海域付近における分布・移動範囲をすべてカバーしていない可能性も考えられる。そこで、本研究と同じ調査において通常標識を装着して放流したメバチおよびキハダの再捕情報（松本ら，2013；国際水産資源研究所，未発表）を見ると、メバチは、南西諸島放流個体は放流海域付近から九州、四国、本州南沖、本州中部沖（40°N 以南、160°E 以西）およびフィリピン東方において、本州中部海域放流個体は放流海域付近を中心に、東進（おおむね 170°E 付近もしくはそれ以西まで）、南下（最大で 10°N 付近まで）したものが見られる。また、2 個体、経度 180°を越えたもの（それぞれ 163°W および 175°W）も見られた。キハダは、南西諸島放流個体は放流海域付近から九州、四国沿岸、伊豆諸島周辺、本州中部沖（大部分は 150°E 以西）、フィリピン東方、インドネシア周辺、パプアニューギニア北方において、本州中部海域放流個体（再捕は 3 個体のみ）は放流海域付近および伊豆諸島周辺において再捕されている。従って、メバチ、キハダともに、一部個体を除い

て放流した海域からあまり大きくは移動しておらず、北西太平洋にとどまっていたことがわかる。また、移動には個体差が大きいこともうかがえる。Schaefer and Fuller (2010)は、東部熱帯太平洋（2°N～2°S、95～97°W）で放流したメバチは 95%の期間を放流場所付近の限られた範囲（5°N～5°S、85～110°W）で過ごし、1 個体を例外として、放流場所付近から 2 回大きく西に（それぞれ 151°W、162°W 付近）移動して再び元の場所付近に戻った個体があったと報告している。Schaefer and Fuller (2009)は、東部熱帯太平洋に加え、中西部太平洋熱帯域およびハワイ周辺で放流したメバチも水平移動は限られており、太平洋の東西にまたがる移動はほとんどないと報告している。Schaefer et al. (2011)は、東部太平洋のバハカリフォルニア沖（23～32°N、111～119°W）で放流したキハダについて、1 個体あたり最大で 3 年余り追跡したが、移動範囲は 6～35°N、134°W 以東で、126 個体中 120 個体（95%）は放流地点から 1358 km 以内にとどまっていたと報告している。従って、本研究において調査した西部太平洋のみならず中部および東部太平洋においても、メバチおよびキハダは通常はあまり大きな移動は行わず、太平洋において渡洋回遊が報告されているクロマグロ（Itoh et al., 2003）、ビンナガ（Childers et al., 2011）とは対照的であることがわかる。

4-11. 水平分布と鉛直行動パターンの関係の検討

メバチでは、本研究では既往の知見および鉛直行動に基づき「蝟集行動」等の行動パターンを分類しているが、水平分布と合わせて見た場合、メバチの「蝟集行動」は主として南西諸島周辺の沿岸域および本州中部海域で観察されており（Fig. 46）、南西諸島海域では浮魚礁、本州中部海域ではさめ類、クジラ類の存在に依存する比率が高いと考えられる。一方、南西諸島の沖合域、伊豆諸島周辺等、浮魚礁が存在しないと考えられる海域においては「蝟集行動」はほとんど観察されていない。これらの結果からも、本研究における鉛直行動パターンの分類が妥当であったことがうかがえる。メバチの「蝟集行動」の出現には季節性が見られ、冬季には出現比率が極めて低くなっていたが（Fig. 18）、水平分布にはそれほど明瞭な季節性は見られず、特に南西諸島海域においては冬季にも浮魚礁が存在する沿岸域にも分布していたと推定され（Fig. 45）、そのため、

「蝟集行動」の比率が低くなった理由について、水平分布の変化によるものではないと考えられる。その理由の詳細については明らかでないが、海洋環境の違いによるもの、個体群密度が低い時期には群れが形成されづらい等が考えられ、今後の検討課題である。

本研究で分類したメバチの「午後に潜行する行動」について、比較的広い範囲で観察されたが、南西諸島沿岸域においても多く観察されている（Fig. 50a）。「蝟集行動」と同様に、浮魚礁が存在する海域で多く出現したことから、魚礁等に蝟集した際の行動であるという推測を支持する。なお、「午後に潜行する行動」は南西諸島南方からフィリピン東部、および小笠原諸島周辺でもある程度出現しており、これらの海域には固定式の浮魚礁は存在しないと考えられるので、大型動物（クジラ類、さめ類）、自然流木等に蝟集した際に生じている可能性が考えられる。「準典型的行動」について、分布の主体は南西諸島海域、特に沖縄本島、奄美大島周辺であった（Fig. 50b）。これは「蝟集行動」の分布とも類似する。ただし、出現時期は「蝟集行動」の比率が低くなる 11 月～翌年 4 月が主体で、「典型的行動」もほぼ同様な海域で出現していることから、魚礁等に蝟集していない行動であると考えるのがより妥当であろう。

キハダについて、鉛直行動からは魚礁等への蝟集を判別することはできなかったが、月別の水平分布を見ると、不明瞭ながらも 3～8 月に南西諸島海域の沿岸に分布している比率がやや高くなっており、また、「浅層行動」は主として南西諸島沿岸にて観察されている（Fig. 53）。沖縄県のパヤオ漁業によるキハダの漁獲量は、通常は冬季には少なくなっており（鹿熊、2000；沖縄県水産海洋技術センターホームページ、http://www.pref.okinawa.jp/fish/jyouhou/jouhouindexold.html）、本研究による分布の季節性と整合し、また、魚礁に蝟集した際には遊泳深度が浅いと仮定すれば鉛直行動パターンの水平分布とも整合する。ただし、八重山諸島周辺においては「中間的行動」および「深層行動」の比率が高く（Fig. 53）、また、No.1718 の個体においては移動中と思われる場合にも「浅層行動」を示している場合が多（Fig. 54a）く、本研究で分類した鉛直行動パターンと魚礁等への蝟集の関係も明らかでない。

本研究において、少なくともメバチについて、台風の接近によりメバチが水

平移動を開始したと思われる場合が見られ（Fig. 51）、鉛直行動パターンの変化から、魚礁に蝟集していた個体がそこから離れたと考えられる。Ohta and Kakuma (2005)は、沖縄本島付近の浮魚礁に蝟集したメバチおよびキハダが魚礁を離れるタイミングは一般的には物理的環境（潮流、水温、波浪）の変化との関連はないとしている。これは、本研究による推測とは整合しないが、個体および環境の変化の程度による違いが生じている可能性が考えられる。

5. まとめ

本研究では、日本近海（南西諸島周辺および房総沖）で放流し、再捕されたメバチ 28 個体（放流時体長 49～72 cm FL、時系列データ合計 2877 日）、キハダ 5 個体（放流時体長 52.5～85.2 cm FL、時系列データ合計 541 日）のアーカイバルタグ・データに基づき両種の遊泳行動（鉛直および水平行動）の解析を行った。当該海域において 2 種の遊泳行動を詳細に取りまとめたのはこれまでに例がない。

メバチについては昼間の分布深度が日により大きな変化が見られ、既往の知見に基づき鉛直行動の分類を行った。その結果、「蝟集行動」（魚礁等に蝟集して、昼も夜も主として浅い層にとどまる行動）は体長、季節、海域により出現比率が変化し、体長では 60～70 cm FL（1 歳魚）でその変化が大きくそれを境に大型個体では「蝟集行動」の比率が低くなった。季節でみると、南西諸島海域では春から秋にかけて、本州中部海域では夏に「蝟集行動」の比率が高く、冬季には低くなった。一方、キハダについては鉛直行動の日による変化は明瞭ではなく、分布深度から魚礁等への蝟集を判別することはできなかった。ただし、昼間の平均深度により分類した各鉛直行動パターンの出現比率には一部不明瞭ながらも魚体サイズおよび季節による変化が見られ、最も浅い行動パターンは大型個体および冬季に比率が高かった。

メバチが魚礁等に蝟集していない「典型的行動」（明瞭な日周鉛直移動を行い、昼間は深層に分布）の際には昼間の分布最低水温はおよそ 10℃ないしそれを若干上回っており、10℃未満になることは少なく、また、昼間の平均分布層水温は体長とともに低下した。キハダは昼間の分布最低水温はおよそ 15℃であり、深く潜る行動パターン（昼間の 50%以上の時間を 100 m 以深に滞在）の際はメバチと同様に昼間の平均分布層水温は体長とともに低下した。日間最高・最低水温の差は、メバチはおおむね 6～22℃と幅広かったが、キハダは大部分が 2～16℃とメバチより範囲が狭かった。分布層水温と表面水温との差は、メバチは 1℃未満が最も多かったものの、14℃付近まで約 3%ないしそれ以上の比較的均等な比率で分布した。キハダは 1℃未満が 56%、8℃未満で 97%を占めており、メバチよりも小さかった。メバチの夜間の表層付近（30 m 以浅）の分

布比率は、表層付近が高水温（27～29℃）になる 7～9 月には低く、低水温（22～24℃）になる 12～3 月には高くなり、分布比率は水温勾配ではなく水温そのものに依存していた。キハダは夜間の表層付近の分布比率はメバチと同様に夏季に低くなったが､分布比率は水温そのものではなく水温勾配に依存していた。

メバチにおいて、深層（550 m 以深）への潜行が計 733 回（平均 0.31 回/日）観察された。行動様式は、おおむね 300 m 以深から潜行を開始し再び同様な深度に戻る行動が最も多く、特に 70 cm FL 以上の個体では各体長階級において 0.3～0.6 回/日と高頻度であった。到達深度は報告されている DSL（深海散乱層）の分布深度とも部分的に一致することから摂餌行動が主な理由と考えられる。キハダについては、500 m 以深への潜行は計 12 回（平均 0.02 回/日）とメバチに比べて少なかった。

メバチおよびキハダの一部の個体は遊泳深度（昼夜別、日間平均）と月齢（lunar index、月の明るい部分の比率）もしくは海表面照度の間に有意な相関が見られ、比較的個体数の多かったメバチでは正の相関（照度が高いほど遊泳深度が深くなる）が優占した。

メバチは上述のように水温および水温差の適応範囲が広いことから、また、低溶存酸素濃度への適応および視覚の発達も知られており、それらにより深層に適応しているため、鉛直分布は主として餌生物の分布に依存し、それが明瞭な日周鉛直移動をももたらしていると考えられる。一方キハダは比較的限られた水温差の範囲にしか分布できず、そのため、分布の主体は表層付近で、一時的に亜表層（深度 200 m 前後）に潜行することで摂餌をする戦略を取っていると考えられる。

水平分布について、メバチは、南西諸島海域放流個体は、南西諸島付近を主体にフィリピン東部、伊豆諸島周辺、房総・常磐沖にかけて分布し、季節変化はあまり見られなかった。鉛直行動との関連では、「蝟集行動」は南西諸島沿岸域で多く見られた。キハダは、分布範囲は大部分が南西諸島海域で、季節変化はあまり明瞭ではないものの、3～8 月には沿岸域に分布する傾向があった。両種ともに、分布範囲は北西太平洋に限られ、特にキハダは南西諸島周辺から紀伊半島にかけてのみであった。

これらの解析および考察により、これまでほとんど報告のなかった、日本近

海を含んだ西部北太平洋におけるメバチおよびキハダの鉛直行動の特徴、体長・季節・海域による行動の違い、それらの海洋環境との関係についての詳細が明らかになった。これらにより、魚種による海洋環境への適応の違い、それに基づく索餌戦略も推察された。特にメバチについては、幅広い季節、体長をカバーし、複数の海域にわたる多くの量のデータが得られ、既往の知見も合わせることで魚礁等の構造物に蝟集した遊泳行動の出現頻度についての情報も得られた。また、2 種の水平移動および分布についても、その一端ではあるが、クロマグロやビンナガに比べると比較的限られた範囲を移動している等の情報が得られた。得られた情報のいくつか、具体的には、メバチ鉛直行動パターン細分化に基づく出現頻度の海域別比較および季節性の解析、メバチおよびキハダにおける表層分布比率と表層の水温もしくは水温勾配との関係の解析、メバチ深層潜行行動をパターン別に分類した解析および深層潜行の理由の考察、日本近海で放流したメバチおよびキハダの水平移動範囲、鉛直行動から判定したメバチ「蝟集行動」と浮魚礁分布との関係、台風による行動の変化については新たな知見であると考えられる。当該海域において 2 種の遊泳行動に関する初めての詳細な報告であることに加え、これらの新知見が得られたことが本研究の成果と言えよう。

メバチとキハダは、近縁種で分布域も類似しているが、遊泳行動、特に鉛直行動には違いがあることが示された。得られた知見については、今後、2 種の資源解析、資源管理、漁業の効率化への活用が期待される。すなわち、

① アーカイバルタグにより明らかとなった鉛直分布と各種漁具の到達深度・操業海域・操業時間帯の情報を合わせることによる漁獲効率の検討。
② CPUE 標準化において、海洋環境や漁具等、標準化モデルへの入力に使用する効果を選定するための情報を提供、および標準化モデルにより得られた効果（例えば漁具仕立てごとの CPUE 相対値）が実際の生物の遊泳行動と整合しているかどうかの検証。
③ ハビタットモデル等、対象種の鉛直分布を考慮したモデルへの入力データ（分布深度、分布層水温等）。
④ 漁業においてこれら 2 種が効率的に漁獲される、もしくは非対象種の混獲

を回避するような漁具仕立て・操業方法を検討するための情報の提供。

⑤ 海域間の移動を考慮した資源解析モデルにおける移動率としての入力データ、モデルにより推定された移動率の検証。

といったことが挙げられる。今後、水平移動・分布も合わせたより詳細な遊泳行動の解析、大型の個体も含めることにより各成長段階における遊泳行動の比較、近縁の他魚種との比較検討も行っていきたい。

6. 謝辞

本研究を行うにあたり、東京大学大学院新領域創成科学研究科/大気海洋研究所の木村伸吾教授、東京大学大気海洋研究所の北川貴士准教授には、データ解析から取りまとめ、論文作成に至るまで終始温かいご指導を頂いた。ここに感謝の意を表する。また、同研究所の職員及び学生の方々には共同研究における外来研究での滞在においてサポートを頂いた。本研究の調査事業の実施主体である水産庁漁場資源課の担当者各位、事業実施の手配をしていただいた水産総合研究センター本部の担当者各位には事務手続きその他ご支援に対して感謝する。日本周辺国際魚類資源調査事業における標識放流調査に携わっていただいた、沖縄県水産海洋研究センター（現：沖縄県水産海洋技術センター）の太田格氏、近藤忍氏、元沖縄県水産海洋研究センターの前田訓次氏、鹿児島県水産技術開発センターの奥原誠氏（現：鹿児島県大島支庁)、榊純一郎氏（同)、標識放流調査の技術的サポートをしていただいた（株）日本 NUS の新田朗氏、溝口雅彦氏、新宮城丸標識放流調査委託事業実施にあたりご尽力いただいた宮城県農林水産部水産業振興課の方々、調査船新宮城丸の乗組員各位には感謝の意を表する。標識放流調査実施にあたりご協力いただいた瀬戸内、沖永良部島（以上鹿児島県)、与那国町、糸満、沖縄市、港川、八重山（以上沖縄県）各漁業協同組合職員および所属船乗組員の方々、標識再捕、回収にご協力いただいた漁業者、漁協職員、水産試験場等の方々には感謝の意を表する。また、国際水産資源研究所の小倉未基氏、岡本浩明氏には調査及び研究全般にわたりアドバイスを頂き、庄野宏氏（現：鹿児島大学水産学部准教授)、仙波靖子氏には日本周辺国際魚類資源調査事業実施にあたりご協力を頂き、感謝の意を表する。

7. 引用文献

Abascal, F. J., Mejuto, J., Quintans, M. and Ramos-Cartelle, A. (2010) Horizontal and vertical movements of swordfish in the Southeast Pacific. *ICES J. Mar. Sci.* 67:466–474.

青木良徳・北川貴士・木村伸吾 （2013） 体温調節を伴うキハダ（*Thunnus albacares*）未成魚の鉛直遊泳行動．月刊海洋，45:103–109.

Arrizabalaga, H., Pereira, J. G.., Royer, F., Galuardi, B., Goñi, N., Artetxe, I., Arregi, I. and Lutcavage, M. (2008) Bigeye tuna (*Thunnus obesus*) vertical movements in the Azores Islands determined with pop-up satellite archival tags. *Fish. Oceanogr.,* 17:74–83.

Bertrand, A., Le Borgne, R. and Josse, E. (1999) Acoustic characterization of micronekton distribution in French Polynesia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.,* 191:127–140.

Bertrand, A., Bard, F.-X. and Josse, E. (2002) Tuna food habits related to the micronekton distribution in French Polynesia. *Mar. Biol.,* 140:1023–1037.

Bestley, S., Gunn, J. S. and Hindell, M. A. (2009) Plasticity in vertical behaviour of migrating juvenile southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*) in relation to oceanography of the south Indian Ocean. *Fish. Oceanogr.,* 18:237–254.

Block, B. A., Keen, K. E., Castillo, B., Dewar, H., Freund, E. V., Marcinek, D. J., Brill, R. W. and Farwell, C. (1997) Environmental preferences of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) at the northern extent of its range. *Mar. Biol.,* 130:119–132.

Block, B. A., Dewar, H., Farwell, C. and Prince, E. D. (1998) A new satellite technology for tracking the movements of Atlantic bluefin tuna. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95:9384–9389.

Boye, J., Musyl, M., Brill, R. and Malte, H. (2009) Transectional heat transfer in

thermoregulating bigeye tuna (*Thunnus obesus*) - a 2D heat flux model. *J. Exp. Biol.,* 212:3708–3718.

Brill, R. W., Block, B. A., Boggs, C. H., Bigelow, K. A., Freund, E. V. and Marcinek, D. J. (1999) Horizontal movements and depth distribution of large adult yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) near the Hawaiian Islands, recorded using ultrasonic telemetry: implications for the physiological ecology of pelagic fishes. *Mar. Biol.,* 133:395–408.

Brill, R. W., Bigelow, K. A., Musyl, M. K., Fritsches, K. A. and Warrant, E. J. (2005) Bigeye tuna (*Thunnus obesus*) behavior and physiology and their relevance to stock assessments and fishery biology. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT,* 17:142–161.

Carey, F. G. and Olson, R. J. (1982) Sonic tracking experiments with tunas. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT,* 17:458–466.

Cayré, P. (1991) Behavior of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) around fish aggregating devices (FADs) in the Comoros Islands as determined by ultrasonic tagging. *Aquat. Living Res.,* 4:1–12.

Cayré, P. and Marsac, F. (1993) Modeling the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) vertical distribution using sonic tagging results and local environmental parameters. *Aquat. Living Res.,* 6: 1–14.

Childers, J., Snyder, S. and Kohin, S. (2011) Migration and behavior of juvenile North Pacific albacore (*Thunnus alalunga*). *Fish. Oceanogr.,* 20:157–173.

Clarke, T. A. (1973) Some aspects of the ecology of lanternfishes (Myctophidae) in the Pacific Ocean near Hawaii. *Fish. Bull.,* 71:401–434.

Dagorn, L., Bach, P. and Josse, E. (2000) Movement patterns of large bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the open ocean, determined using ultrasonic telemetry. *Mar. Biol.,* 136:361–371.

Dagorn, L., Holland, K. N., Hallier, J. P., Taquet, M., Moreno, G., Sancho, G., Itano, D. G., Aumeeruddy, R., Girard, C., Million, J. and Fonteneau, A.

(2006) Deep diving behavior observed in yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Aquat. Living Res.,* 19:85–88.

Dagorn, L., Holland, K. and Itano, D. (2007) Behavior of yellowfin (*Thunnus albacares*) and bigeye (*T. obesus*) tuna in a network of fish aggregating devices (FADs). *Mar. Biol.,* 151:595–606.

Dewar, H., Graham, J. B. and Brill, R. W. (1994) Studies of tropical tuna swimming performance in a large 337 water tunnel. II. Thermoregulation. *J. Exp. Biol.,* 192:33–44.

Dewar, H., Prince, E. D., Musyl, M. K., Brill, R. W., Sepulveda, C., Luo, J. G., Foley, D., Orbesen, E. S., Domeier, M. L., Nasby-Lucas, N., Snodgrass, D., Laurs, R. M., Hoolihan, J. P., Block, B. A. and McNaughton, L. M. (2011) Movements and behaviors of swordfish in the Atlantic and Pacific Oceans examined using pop-up satellite archival tags. *Fish. Oceanogr.,* 20:219–241.

Evans, K., Langley, A., Clear, N. P., Williams, P., Patterson, T., Sibert, J., Hampton, J. and Gunn, J. S. (2008) Behaviour and habitat preferences of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) and their influence on longline fishery catches in the western Coral Sea. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.,* 65:2427–2443.

Farley, J. H., Clear, N. P. and Leroy, B. (2004) Age and growth of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the eastern and western AFZ (IOTC-2004-WPTT-INF04) Indian Ocean Tuna Commission, Victoria, Seychelles, pp 1–3.

Fréon, P. and Dagorn, L. (2000) Review of fish associative behaviour: toward a generalisation of the meeting point hypothesis. *Rev. Fish Biol. Fish.,* 10:183–207.

古橋正祐 （1987） ハダカイワシ科魚類の分布と食性．水産海洋研究会報，51:334–339.

Graham, B., Grubbs, R. D., Holland, K. and Popp, B. (2007) A rapid ontogenetic shift in the diet of juvenile yellowfin tuna from Hawaii. *Mar. Biol.,* 150: 647–658.

Hallier, J. P. (2005) Movements of tropical tunas from the tuna associated baitboat fishery of Dakar and from BETYP and historical tagging operations in the Atlantic Ocean. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT,* 57: 76–99.

花本栄二 （1975） メバチに関する水産海洋学的研究-2：東部熱帯太平洋におけるマグロはえなわ漁業と水温躍層および溶存酸素量との関係．うみ，13: 6–19.

Hanamoto, E. (1987) Effect of oceanographic environment on bigeye tuna distribution. *Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr.,* 51:203–216.

日野晴彦・北川貴士・松本隆之・木村伸吾 （2013） アーカイバルタグ・データを用いたメバチ(*Thunnus obesus*)未成魚の体温調節機構の解明．2013 年度水産海洋学会研究発表大会講演要旨集．P43.

Holland, K. N., Brill, R. W. and Chang, R. K. C. (1990) Horizontal and vertical movements of yellowfin and bigeye tuna associated with fish aggregating devices. *Fish. Bull.,* 88: 493–507.

Holland, K. N., Brill, R. W., Chang, R. K. C, Sibert, J. R. and Fournier, D. A. (1992) Physiological and behavioral thermoregulation in bigeye tuna (*Thunnus obesus*). *Nature,* 358:410–412.

Hoolihan, J. P., Wells, R. J. D., Luo, J., Rooker, J. R. and Prince, E. D. (2012) Preliminary analysis of time spent at temperature relative to the surface temperature for yellowfin tuna monitored with pop-up satellite archival tags in the Gulf of Mexico. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT,* 68: 979–983.

IOTC (2012) Report of the Fourteenth Session of the IOTC Working Party on Tropical Tunas, Mauritius, 24–29 October 2012, 88pp.

Isaacs, J. D., Tont, S. A. and Wick, G. L. (1974) Deep scattering layers: vertical migration as a tactic for finding food. *Deep Sea Res.,* 21:651–656.

Itano, D. G. (2000) The reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus alalunga*) in Hawaiian waters and the western tropical Pacific Ocean: project summary. SOEST 00-01 JIMAR Contribution 00-328. Pelagic Fisheries Research Program, JIMAR, University of Hawaii. 69 pp.

Itoh, T., Tsuji, S. and Nitta, A. (2003) Migration patterns of young Pacific bluefin

tuna (*Thunnus orientalis*) determined with archival tags. *Fish. Bull.*, 101:514–534.

Josse E., Bach, P. and Dagorn, L. (1998) Simultaneous observations of tuna movements and their prey by sonic tracking and acoustic surveys. *Hydrobiologia,* 371/372:61–69.

鹿熊信一郎 （1997） 耐久性浮魚礁周辺の流況と漁況．平成 7 年度沖縄県水産試験場事業報告書，99–102.

鹿熊信一郎 （2000） 糸満地区パヤオ漁場におけるキハダ体重組成２．平成 10 年度沖縄県水産試験場事業報告書，53–57.

Kitagawa, T., Nakata, H., Kimura, S., Itoh, T., Tsuji, S. and Nitta, A. (2000) Effect of ambient temperature on the vertical distribution and movement of Pacific bluefin tuna (*Thunnus thynnus orientalis*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 206:251–260.

Kitagawa, T., Nakata, H., Kimura, S. and Tsuji, S. (2001) Thermoconservation mechanism inferred from peritoneal cavity temperature recorded in free swimming Pacific bluefin tuna (*Thunnus thynnus orientalis*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 220:253–263

Kitagawa, T., Boustany, A. M., Farwell, C. J., Williams, T. D., Castleton, M, and Block, B. A. (2007) Horizontal and vertical movements of juvenile bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) in relation to seasons and oceanographic conditions in the eastern Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.*, 16:409–421.

近藤 忍 （2007） 与那国島パヤオ周辺の DSL（深海散乱層）の分布特性（パヤオ周辺でのマグロ類の餌料環境調査）．平成 18 年度沖縄県水産試験場事業報告書，28–30.

近藤 忍 （2008） パヤオ周辺の音波散乱層の分布特性（パヤオ周辺でのマグロ類の餌料環境調査）．平成 19 年度沖縄県水産試験場事業報告書，31–34.

近藤 忍（2009a）沖縄パヤオ周辺で新たに確認された音波散乱層の分布特性．平成 20 年度沖縄県水産試験場事業報告書，110–111.

近藤 忍 （2009b） 沖縄海域で採集されたイカ類の消化管から出現したハダカイワシ科魚類の耳石の種同定．平成 20 年度沖縄県水産試験場事業報告書，112–115.

Lam, C. H., Nielsen, A. and Sibert, J. R. (2008) Improving light and temperature based geolocation by unscented Kalman filtering. *Fish. Res.,* 91:15–25.

Langley, A., Hoyle, S. and Hampton, J. (2011) Stock assessment of yellowfin tuna in the western and central Pacific Ocean. Working paper SA WP-03, presented to the 7th Meeting of the Scientific Committee of the WCPFC. Pohnpei, Federated States of Micronesia. 9-17 August 2011. 132 pp.

Laurs, R. M., Yuen, H. S. H. and Johnson, J. H. (1977) Small-scale movements of albacore, *Thunnus alalunga*, in relation to ocean features as indicated by ultrasonic tracking and oceanographic sampling. *Fish. Bull.,* 75:347–355.

Lee, M. A., Chao, M. H., Weng, J. S., Lan, Y. C. and Lu, H. J. (2011) Diel distribution and movement of sound scattering layer in Kuroshio waters, northeastern Taiwan. *J. Mar. Sci. Technol.,* 19:253–258.

Leroy B., Kumasi, B., Lewis, A., Itano, D., Usu, T., Hampton, J., Nicol, S. and Allain, V. (2008) PTTP Summary Report: Review Phase 1. In: Working paper GN-IP-3, 4th Regular Session of the Scientific Committee of the Western and Central Pacific Fisheries Commission, Port Moresby, Papua New Guinea, pp 1–25.

Linkowski, T. B. (1996) Lunar rhythms of vertical migrations coded in otolith microstructure of North Atlantic lanternfishes, genus *Hygophum* (Myctophidae). *Mar. Biol.,* 124:495–508.

Marsac, F. and Cayré, P. (1998) Telemetry applied to behaviour analysis of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*, Bonnaterre, 1788) movements in a network of fish aggregating devices. *Hydrobiologia,* 371/372:155–171.

Matsumoto, T., Ohta, I., Okuhara, M., Mizoguchi, M. and Miyabe, N. (2003) Report of the ongoing tagging project on tropical tunas around Japan. In: Working

paper RG-4, Sixteenth meeting of the standing committee on tuna and billfish. Secretariat of the Pacific Community, Noumea, New Caledonia, pp 1–12.

Matsumoto, T., Saito, H. and Miyabe, N. (2005) Swimming behavior of adult bigeye tuna using pop-up tags in the central Atlantic Ocean. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT,* 57:151–170.

Matsumoto, T., Semba, Y., Okamoto, H., Sakaki, J., Kondo, S., Okuhara, M., Ohta, I. and Mizoguchi, M. (2007) Report of the ongoing tagging project on tropical tunas in the southern part of Japan. In: Working paper BI-WP-5, 3rd Regular Session of the Scientific Committee of the Western and Central Pacific Fisheries Commission, Honolulu, Hawaii, pp 1–13.

Matsumoto, T. and Okamoto, H. (2008) Overview of Japanese tagging project on tropical tunas in the temperate area of Japanese water. In: Working paper BI-WP-5, 4th Regular Session of the Scientific Committee of the Western and Central Pacific Fisheries Commission, Port Moresby, Papua New Guinea, pp 1–8.

松本隆之・北川貴士・木村伸吾・仙波靖子・岡本浩明・庄野宏・奥原誠・榊純一郎・近藤忍・太田格・前田訓次・新田朗・溝口雅彦 （2013） 南西諸島海域における浮魚礁とカツオ・マグロ類の移動. 水産工学, 50:43–49.

Ménard, F., Fonteneau, A., Gaertner, D., Nordstrom, V., Stéquert, B. and Marchai, E. (2000a) Exploitation of small tunas by a purse-seine fishery with fish aggregating devices and their feeding ecology in an eastern tropical Atlantic ecosystem. *ICES J. Mar. Sci.,* 57:525–530.

Ménard, F., Stéquert, B., Rubin, A., Herrera, M. and Marchal, E. (2000b) Food consumption of tuna in the Equatorial Atlantic Ocean: FADs associated versus unassociated schools. *Aquat. Living Res.,* 13:233–240.

Minamikawa, S., Watanabe, H. and Iwasaki, T. (2013) Diving behavior of a false killer whale, Pseudorca crassidens, in the Kuroshio–Oyashio transition region and the Kuroshio front region of the western North Pacific. *Mar.*

Mamm. Sci., 29:177-185.

Mitsunaga, Y., Endo, C., Anraku, K., Selorio, C. M. and Babaran, R. P. (2012) Association of early juvenile yellowfin tuna *Thunnus albacares* with a network of payaos in the Philippines. *Fish. Sci.,* 78:15–22.

Moteki, M., Arai, M., Tsuchiya, K. and Okamoto, H. (2001) Composition of piscine prey in the diet of large pelagic fish in the eastern tropical Pacific Ocean. *Fish. Sci.,* 67:1063–1074.

Musyl, M. K., Brill, R. W., Boggs, C. H., Curran, D. S., Kazama, T. K. and Seki, M. P. (2003) Vertical movements of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) associated with islands, buoys, and seamounts near the main Hawaiian Islands from archival tagging data. *Fish. Oceanogr.,* 12:152–169.

Neill, W. H., Chang, R. K. C. and Dizon, A. E. (1976) Magnitude and ecological implications of thermal inertia in skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus). *Env. Biol. Fish.,* 1:61–80.

二階堂英城・宮部尚純・上柳昭治 （1991） メバチ *Thunnus obesus* の産卵時刻と産卵多回性．遠洋水産研究所研究報告，28:47–73.

Nishida, T. and Shiba, Y. (2005) Report of the predation survey by the Japanese commercial tuna longline fisheries (September 2000–December 2004) (IOTC-WPTT-2005-28). Indian Ocean Tuna Commission, Victoria, Seychelles, pp 1–25.

西川康夫・本間 操・上柳昭治・木川昭二 （1985） 遠洋性サバ型魚類稚仔の平均分布, 1956-1981．遠洋水産研究所 S シリーズ，12:1–99.

Ogura, M. (2003) Swimming behavior of skipjack, *Katsuwonus pelamis*, observed by the data storage tag at the northwestern Pacific, off northern Japan, in summer of 2001 and 2002. In: Working paper SKJ-7, Sixteenth meeting of the standing committee on tuna and billfish. Secretariat of the Pacific Community, Noumea, New Caledonia, pp 1–10.

小倉未基 （2012）中西部太平洋におけるカツオの生態と資源 データ記録標識による常磐沖でのカツオの遊泳行動観察．月刊海洋，44:146–154.

太田 格・渡辺敏明 （2004） パヤオ周辺でのマグロ類の遊泳行動Ⅱ．平成 14

年度沖縄県水産試験場事業報告書，24–34.

Ohta, I. and Kakuma, S. (2005) Periodic behavior and residence time of yellowfin and bigeye tuna associated with fish aggregating devices around Okinawa Islands, as identified with automated listening stations. *Mar. Biol.,* 146:581–594.

Ohta, I., Kakuma, S. and Kanashiro, K. (2001) Aggregating behavior of yellowfin and bigeye tuna tagged with coded ultrasonic transmitters around FADs in Okinawa, Japan. In: Electronic Tagging and Tracking in Marine Fisheries Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries. J.R. Sibert & J.L. Nielsen (eds) Dordrecht: Kluwer Academic Press, pp. 131–145.

Robert, M., Dagorn, L., Deneubourg, J. L., Itano, D. and Holland, K. (2012) Size-dependent behavior of tuna in an array of fish aggregating devices (FADs). *Mar. Biol.,* 159:907–914.

Schaefer, K. M. (1996) Spawning time, frequency and batch fecundity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, from Clipperton atoll in the eastern Pacific Ocean. *Fish. Bull.,* 94: 98–112.

Schaefer, K. M. and Fuller, D. W. (2002) Movements, behavior and habitat selection of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the eastern equatorial Pacific, ascertained through archival tags. *Fish. Bull.,* 100: 765–788.

Schaefer, K. M. and Fuller, D. W. (2005) Behavior of bigeye (*Thunnus obesus*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) tunas within aggregations associated with floating objects in the equatorial eastern Pacific. *Mar. Biol.* 146:81–792.

Schaefer, K. M., Fuller, D. W. and Block, B. A. (2007) Movements, behavior, and habitat utilization of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the northeastern Pacific Ocean, ascertained through archival tag data. *Mar. Biol.,* 152:503–525.

Schaefer, K. M. and Fuller, D. W. (2009) Horizontal movements of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the eastern Pacific Ocean, as determined from

conventional and archival tagging experiments initiated during 2000-2005. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. Bull.,* 24:191–248.

Schaefer, K. M., Fuller, D. W. and Block, B. A. (2009) Vertical movements and habitat utilization of skipjack (*Katsuwonus pelamis*), yellowfin (*Thunnus albacares*), and bigeye (*Thunnus obesus*) tunas in the equatorial eastern Pacific Ocean, ascertained through archival tag data. In: Tagging and Tracking of Marine Animals with Electronic Devices. Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries. J.L. Nielsen, N. Fragoso, M. Lutcavage, H. Arrizabalaga, A. Hobday & J. Sibert (eds.) Netherlands: Springer, pp. 121–144.

Schaefer, K. M. and Fuller, D. W. (2010) Vertical movements, behavior, and habitat of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the equatorial eastern Pacific Ocean, ascertained from archival tag data. *Mar. Biol.* 157:2625–2642.

Schaefer, K. M. and Fuller, D. W. (2013) Simultaneous behavior of skipjack (*Katsuwonus pelamis*), bigeye (*Thunnus obsesus*), and yellowfin (*T. albacares*) tunas, within large multi-species aggregations associated with drifting fish aggregating devices (FADs) in the equatorial eastern Pacific Ocean. *Mar. Biol.* DOI 10.1007/s00227-013-2290-9

Schaefer, K. M., Fuller, D. W. and Block, B. A. (2011) Movements, behavior, and habitat utilization of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the Pacific Ocean off Baja California, Mexico, determined from archival tag data analyses, including unscented Kalman filtering. *Fish. Res.,* 112:22–37.

Sharp, G. D. (1978) Behavioral and physiological properties of tunas and their effects on vulnerability to fishing gear. In: The physiological ecology of tunas. Sharp, G.D. and Dizon, A. E. (eds.) New York, Academic Press, pp. 397–449.

清水弘文・水戸啓一・小林正裕・矢野和成・小菅丈治 （1999） 大型浮魚礁周辺の魚類相．西海区水産研究所主要研究成果集第２号，14–15.

Somiya, H., Takei, S. and Mitani, I. (2000) Guanine and its retinal distribution in the tapetum of the bigeye tuna, *Thunnus obesus*. *Ichthyol. Res.,*

47:367–372.

水産総合研究センター（2013） 国際漁業資源の現況 03 まぐろ・かつお類の漁業と資源調査（総説）, http://kokushi.job.affrc.go.jp/H23/H23_03.html

Sun, C. L., Huang, C. L. and Yeh, S. Z. (2001) Age and growth of the bigeye tuna, *Thunnus obesus*, in the western Pacific Ocean. *Fish. Bull.,* 99:502–509.

Tont, S. A. (1976) Deep scattering layers: patterns in the Pacific. *Rep. Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest.,* 18:112–117.

Uosaki, K. (2004) Preliminary results obtained from tagging of North Pacific albacore with archival tag. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT,* 56:1496–1503.

Wankowski, J. W. J. (1981) Estimated growth of surface-schooling skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, and yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, from the Papua New Guinea region. *Fish. Bull.,* 79:517–545.

Watanabe, H., Moku, M., Kawaguchi, K., Ishimaru, K. and Ohno, A. (1999) Diel vertical migration of myctophid fishes (Family Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific. *Fish. Oceanogr.,* 8:115–127.

Welch, D. W. and Eveson, J. P. (1999) An assessment of light-based geoposition estimates from archival tags. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56:1317–1327.

Weng, K. C., Stokesbury, M. J., Boustany, A. M., Seitz, A. C., Teo, S. L., Miller, S. K. and Block, B. A. (2009) Habitat and behaviour of yellowfin tuna *Thunnus albacares* in the Gulf of Mexico determined using pop-up satellite archival tags. *J. Fish. Biol.* 74:1434–1449.

Williams, P. and Terawasi, P. (2011) Overview of tuna fisheries in the western and central Pacific Ocean, including economic conditions – 2010. In: Working paper GN-WP-1, 7th Regular Session of the Scientific Committee of the Western and Central Pacific Fisheries Commission, Pohnpei, Federated States of Micronesia. pp 1–47.

薮田洋一・行縄茂理・藁科侑生 （1960） キハダの成長と年令．Ⅱ鱗にみられる輪紋からの検討．南海区水産研究所報告，12: 63–74.

Zhu, G., Dai, X., Xu, L. and Zhou, Y. (2010) Reproductive biology of bigeye tuna, *Thunnus obesus* (Scrombridae) in the eastern and central tropical Pacific Ocean. *Env. Biol. Fish.*, 88:253–260.