



Title	スケトウダラ稚魚の捕食者としてのソウハチの生理・生態学的研究
Author(s)	西尾, 燦吾
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(水産科学)
Dissertation Number	甲第16206号
Issue Date	2025-03-25
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.k16206
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/97671
Type	doctoral thesis
File Information	Sango_Nishio.pdf



スケトウダラ稚魚の捕食者としてのソウハチの

生理・生態学的研究

(Ecophysiological study on pointhead flounder *Cleisthenes*
pinetorum as a predator of juvenile walleye pollock *Gadus*
chalcogrammus)

北海道大学大学院水産科学院

海洋生物資源科学専攻

Division of Marine Bioresource and Environmental Science

Graduate School of Fisheries Sciences,

Hokkaido University

西尾燦吾

NISHIO Sango

2025 年

目次

1 章 緒言	1
2 章 ソウハチの生物量と水温	7
はじめに	7
材料・方法	7
結果	9
考察	14
3 章 ソウハチの胃内容物排出速度と	17
食物要求速度に及ぼす水温の影響	18
はじめに	18
材料・方法	21
結果	28
考察	38
4 章 ソウハチの代謝速度に及ぼす水温の影響	46
はじめに	46
材料・方法	47
結果	50
考察	56
5 章 ソウハチによるスケトウダラ稚魚捕食生起に関わる要因	63
はじめに	63
材料・方法	64
結果	68
考察	69
6 章 カレイ科魚類の体密度と食性の関係	81
はじめに	81
材料・方法	81
結果	82
考察	87
7 章 総合考察	90
捕食圧の推定	90
遊泳行動の適応的意義	95
謝辞	99
参考文献	100

1 章 緒言

生物が獲得したエネルギーの同化、異化および転換効率などのエネルギー動態は種によって異なり、生息環境にも左右される (Brett & Groves, 1979)。変温動物である魚類の場合、消化速度はほぼ水温に依存するため、低水温による消化速度の低下は摂餌速度の低下をもたらす (Brett, 1971)。またエネルギーの獲得状態の変化はその生物種の捕食行動にも影響を及ぼし、例えばパイクパーチ *Sander lucioperca* は、飽食度合が増すとより小型の餌を選択しがちになる (Turesson *et al.*, 2006)。さらに飽食時には、それ以上餌を胃中に送り込めないため、捕食には至らない (Essington *et al.*, 2000)。

肉食性動物は代謝速度が増加すると、生命維持のためにその分のエネルギーを餌から多く獲得する必要があるため、餌探索により多くのコストが必要となる。具体的には攻撃回数や捕食回数が増加し、摂餌速度も増加する。タイセイヨウサケ *Salmo salar* は静止時の代謝速度が高くなるほど攻撃性が増し、摂餌速度および成長速度が高まる (Metcalf *et al.*, 1995; Cutts *et al.*, 1998)。

捕食圧は、捕食者が被食者を捕食するときの摂餌速度によって評価される (Weatherley & Gill, 1986)。摂餌速度の推定には、胃内容物排出速度と胃内容物分析から得られるその餌生物の重量割合から推定する方法がよく用いられる (Elliott & Persson, 1978)。この方法は、摂餌速度が胃内容物排出速度に依存することを仮定し、野外調査によって得られた時間ごとの胃内容物重量と組み合わせて摂餌速度を推定するが、時間毎に胃内容物を調べる調査は多大な努力量を要する。そのため実際には、ある時点で採集された胃内容物重量組成の日平均値に胃内容物排出速度を乗じて補正し、求めることが多い (Eggers, 1977; Smith *et al.*, 2024)。しかし、野生環境においてすべての魚種が常に飽食しているとは考えにくいことから、この方法は摂餌速度を過大評価しやすい難点がある一方で、摂餌速度の上限値の推定法としては頑健性が高いと考えられている (永田, 1989)。

捕食圧を推定するもう一つの方法として、魚のエネルギー動態を用いたものがある。すなわち、代謝量と成長量といったエネルギー消費に関わるパラメータを求め、その消費量から逆算して摂餌速度を推定する方法である。この方法は代謝や成長を飼育実験によって調べる必要があるが、胃内容物排出速度を用いた方法よりも精度の高い推定が行える場合がある (Heikinheimo & Korhonen, 1996)。この方法において、成長量を 0 としたエネルギーモデルを構築したとき、野生下の魚の成長が負値になることはあまりないことから、摂餌速度の下限値を推定するのに都合がよいと考えられる。

ソウハチ *Cleisthenes pinetorum* は北海道沿岸から東シナ海北部まで広く分布するカレイ目カレイ科の魚類であり、スケトウダラ *Gadus chalcogrammus* 稚魚の潜在的捕食者である (Park *et al.*, 2018; Yamamura & Kooka, 2023)。北海道南部 (道南) 太平洋海域における漁獲量は、1985–1995 年は 197–765 トンに留まっていたが以降増加し、2016 年には 4,649 トンに達して 1985 年以降最多となり、その後も同水準の漁獲が続いている (藤岡・安宅, 2023)。資源量も 1992–1999 年は 266–767 万個体の間で推移していたが、2000 年代に急激な増加がみられ、2008 年には 5,000 万個体を上回り、その後 2018 年まで高い資源量を維持している。仔魚 (全長 4–11 mm) は主に浮遊性のカイアシ類を摂餌し (永沢, 1990; 平岡ほか, 2009)、成魚の摂餌生態は限られているが (Hayase and Hamai, 1974; Yamamura *et al.*, submitted)、カレイ科の中では大型な口器や、無眼側からも観察できる左眼などの形態から、魚食性が強い捕食者であることが伺える。

ところで、スケトウダラは世界的に漁獲量が多い重要水産資源の一つであるが、本邦噴火湾を主産卵場とするスケトウダラ太平洋系群の資源量は 2012 年以降減少傾向にある。スケトウダラも多くの海産魚類と同様に、その初期生活期の生残率の年変動が資源量変動に大きな影響を及ぼすと考えられており、その初期減耗に影響を及ぼす要因の特定が求められている (Yokota *et al.*, 2016; 境ら, 2023)。Funamoto *et al.* (2013) は、本系群の加入量は、親魚量よりもむしろスケトウダラ成魚、マダラ *Gadus macrocephalus* やカラスガレイ *Reinhardtius hippoglossoides* の CPUE のほうが良く説明でき、これら底生魚類からの捕食が加入に重要な影響を及ぼしていると推定している。

ソウハチはカレイ科魚類の中では特異的に、海底を離れ、漂泳区を活発に遊泳することが知られ (Yan *et al.*, 2020)、春-夏にかけて、噴火湾における音響調査のエコーグラムには、群れをなして表-中層まで浮上する本種の魚探反応が記録されている (Fig. 1-1)。また浮上したソウハチは、着底前のスケトウダラ稚魚を含む漂泳性の餌を捕食すると考えられており (Yan *et al.*, 2018b)、その捕食が加入量を低下させているかもしれない (三原, 2002)。そのため、ソウハチのスケトウダラ稚魚への捕食圧の解明が急務となっている。

ソウハチの北海道太平洋沿岸における胃内容物重量組成は Yamamura *et al.* (submitted) によって、すでに明らかになっている。そのため、本種の分布水温、胃内容物排出速度および代謝量を明らかにできれば、摂餌速度の推定が可能となり、漂泳摂餌に特徴づけられる本種の摂餌生態への理解が深まるだろう。

ソウハチが表中層に分布するスケトウダラ稚魚を捕食するには、海底を離れなければならない。そのため、本種がなぜ海底より浮上するのかという問いに対して、いつ、どのような条件で浮くのか、本種の特異な生態の作動機構について調べることは、ソウハチ-スケトウダラ稚魚間の捕食-被食関係の理解を深めるだろう。

ソウハチが海底より浮上することは、鉛直移動の観点からも興味深い。鉛直移動は多くの魚種で観察される行動であり、その作動機構について多数の研究がなされてきた。例えば、ハダカイワシの一種 *Benthoosema glaciale* では、餌密度の鉛直的な変化に影響を受けて日周鉛直移動を行うことが知られる (Dypvik *et al.*, 2012)。また、カワメンタイの一種 *Lota lota* は日周鉛直移動に伴う水温差を利用することで、エネルギー収支、摂餌機会および捕食回避を有利にしているとの報告もある (Harrison *et al.*, 2013)。しかし、本種を含むカレイ科魚類の鉛直移動についての知見はほぼ皆無であり、その実態は未だ不明である。そのため、本種が浮上する作動機構の解明することは、鉛直移動に関する研究の進展に貢献できるかもしれない。

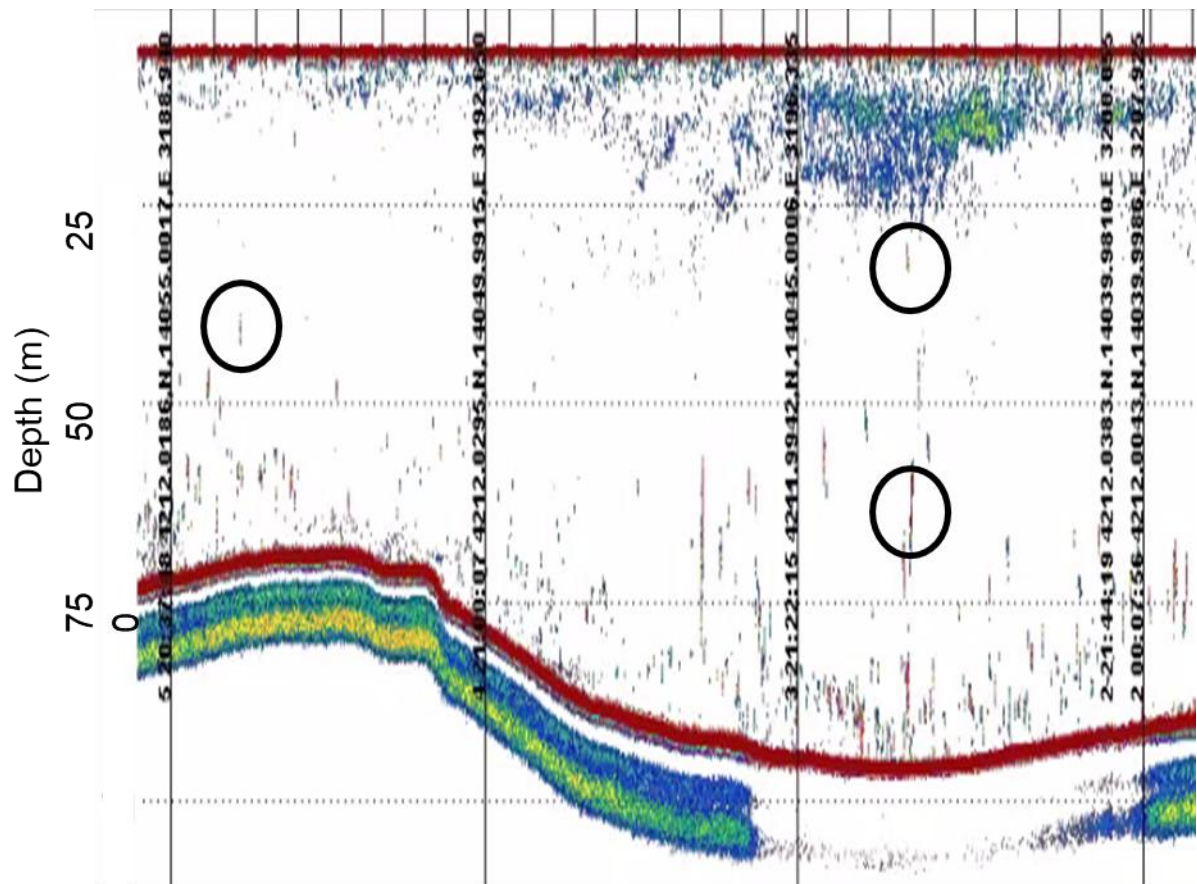


Figure 1–1. Echogram of a 70 kHz echo sounder recorded in Funka Bay during the daytime on May 12, 2021. The echoes surrounded by circles represent the schools of pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum*.

ソウハチが浮上する作動機構について、以下3つのエネルギー動態に関連した仮説を設定した。

まず1つ目に、暖かい表層で摂餌したほうが消化が速く、獲得エネルギーが多く有利だからという水温依存的なメカニズムである。消化は、消化酵素の活性に大きく依存するため、ほとんどの魚種の胃内容物排出速度は水温上昇とともに増加する (Andersen, 1999; Jobling, 1980)。ソウハチの摂餌速度が胃内容物排出速度に依存するとき、海底よりも水温の高い漂泳区で消化を行った方が摂餌速度が速くなり、成長や繁殖により多くのエネルギーを配分できるだろう。

2つ目として、摂餌に最適なサイズの餌が漂泳区に分布していることも要因となり得る。ソウハチの潜在的な餌生物であるスケトウダラの稚魚は、おおよそ全長 70 mm から 85 mm 前後で着底するため、漂泳区には海底よりも小さいサイズの個体が分布している(中谷 & 前田, 1987)。餌のサイズは、発見し易さ、捕獲し易さや飲み込み易さなどの、捕食成功率に関わる要因に影響を及ぼすことが知られ、多くの魚種がサイズ選択的な捕食を行うことが知られる (Hambright, 1991; Hauss *et al.*, 2023)。ソウハチにとって、着底前のスケトウダラ稚魚のサイズが最適餌サイズである可能性がある。このように、行動学的な要因が本種の浮上と関係しているかもしれない。

3つ目として、海底から漂泳区に移動するためのエネルギーコストも無視できない。海底よりも漂泳区のほうが成長・繁殖に有利な環境であったとしても、海底から漂泳区に移動するためのエネルギーコストが漂泳区で獲得あるいは節約できるエネルギーを上回っていれば、本種が浮上することは適応的とはいえない。本種は、他のカレイ科魚類よりも体密度が小さく、浮上のためのエネルギー消費を抑えているかもしれない。実際に、深海性板鰐類 *Etmopterus molleri*、*Etmopterus spinax* および *Isistius brasiliensis* は、巨大な肝臓に比重の低い脂質を蓄えることにより、自身の体密度を海水よりも小さくし、浮上にかかるエネルギーコストを抑制している可能性が指摘され

ている (Bone & Roberts, 1969; Pinte *et al.*, 2019)。このように、体密度が浮上し易さを説明するかもしれない。

本研究では、このような疑問に対して、スケトウダラ稚魚を捕食したソウハチの生理・行動を調べ、捕食に関する生理・生態学的な理解を深めることを目的とした。

本研究の構成

2 章では、エネルギー動態に及ぼす水温の影響を論じるために必要な、ソウハチの分布水温を明らかにするとともに、本種の分布規定要因について論じた。3 章では、獲得エネルギーの上限および下限値である、胃内容物排出速度および食物要求速度と水温の関係を調べた。4 章では、エネルギー動態と直接関連する、本種の代謝量を明らかにした。特に、代謝量の中で大きな割合を占める、基礎代謝および特異動的作用を推定し、水温との関係を考察した。5 章では、捕食の行動学的な側面に注目し、ソウハチのスケトウダラ稚魚への餌サイズ選択について調べた。6 章では、カレイ科魚類の体密度と食性の間の関係を調べ、本種の浮上に関わる浮力との関連を検討し、その適応的意義を考察した。7 章では、2 章で得られた分布水温に、3 章および 4 章で得られた摂餌速度モデルを適用し、ソウハチのスケトウダラ稚魚に対する捕食圧を推定するとともに、本種が行う浮上について、生理・生態学的な側面からその適応的意義を考察した。

2 章 ソウハチの生物量と水温

はじめに

ソウハチのエネルギー動態の水温依存性の解明にあたり、本種が着底および浮上しているとき、どのような水温に分布しているのか、またその分布水温が及ぼす影響を調べる必要がある。本章では、16 年間に亘るソウハチ生物量の地理的および時間的な変動を明らかにし、水温を含む分布規定要因について検討した。

材料・方法

試料採集

北海道太平洋岸沖合において、2007–2022 年の 6–7 月に水産教育研究機構水産資源研究所が調査船第五開洋丸を用いて実施した「スケトウダラ音響トロール調査」により収集されたトロール試験操業および海洋観測資料を用いた (Fig. 2-1)。曳網時間 (ワーブセットから曳網開始の間隔) および船速はそれぞれ 1–60 分および 2.4–4.3 ノット ($4.4\text{--}8.0\text{ km h}^{-1}$) の範囲にあった。曳網方法は魚探反応に対応した着底または離底 (中層) 曳きであった。採集された漁獲物は、船上で同定し、種毎に計数し重量を測定した。各曳網時における袖網上部の水温と袖網間隔を、それぞれに設置したセンサーにより計測した。

数値解析

ソウハチの出現した調査点について、曳網開始および終了時の位置情報から曳網距離 [km] を求め、袖網間隔 [m] を乗じて曳網面積を求めた。各調査点における本種の重量 [kg] を曳網面積で除すことで、生物量 [kg km^{-2}] を求めた。トロールネットの採集効率は 1 を仮定した。分布水温について、各調査点のソウハチの生物量によって加重平均した水温 (WMT) を着底試料および中層試料それぞれについて以下の (1) 式により求めた。

$$WMT = \frac{\sum_i (T_i \times D_i)}{\sum_i D_i} \quad \text{Eq. (1)}$$

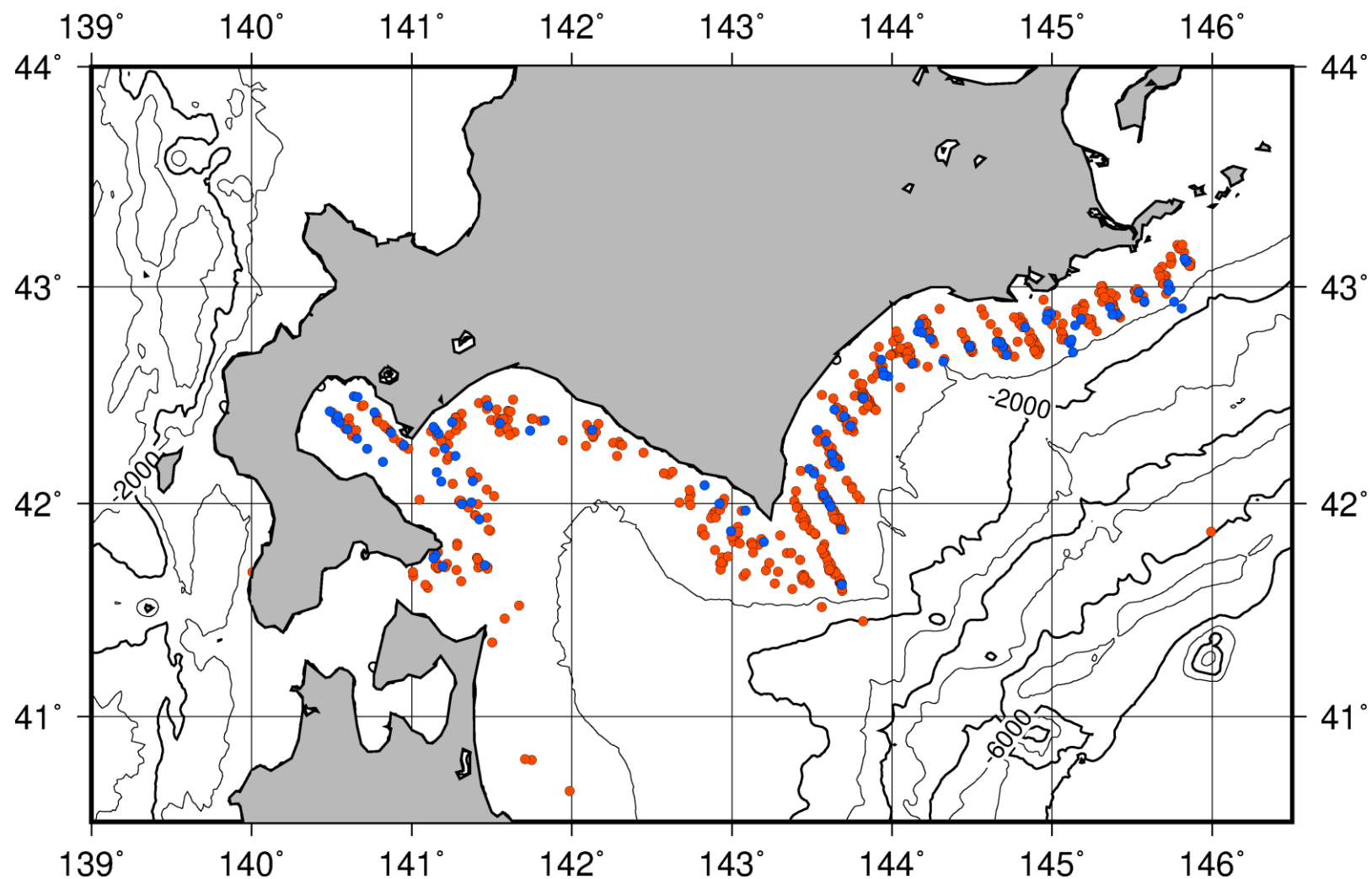


Figure 2–1. Map showing locations of bottom (red) and mid-water (blue) trawling stations along the Pacific coast of Hokkaido, Japan, from 2007 to 2022.

ここで、 T_i および D_i はそれぞれ調査点 i における袖網水温 [$^{\circ}\text{C}$] およびソウハチ生物量 [kg km^{-2}] を表す。また、ソウハチは群れで遊泳することがあり、トロール調査において、1 回の曳網で 1 トンを超えて漁獲されることがある。このような偶発的な大量漁獲により、データの分散が過大となることを避けるため、4 乗根変換した生物量を用いて解析を行った。

ソウハチの生物量に影響を及ぼす要因を調べるため、ソウハチの生物量 [kg km^{-2}] を目的変数、緯度、経度、袖網水温、スケトウダラ 0 歳魚の生物量 [kg km^{-2}] および年を説明変数とした一般化線形モデルを構築し、ステップワイズ法により AIC 最小のモデルを選択した。解析には、R 4.2.3 下の lme4 パッケージの lmer 関数を用いた。

結果

水温環境

初夏にあたる 6–7 月の底層水温は年と海域により変化し、噴火湾は他海域に比べ高い傾向を示した (Fig. 2–2)。海域全体の平均水温は 2007 年に最も高く ($5.7 \pm 3.23^{\circ}\text{C}$)、2011 年に最も低かった ($2.4 \pm 2.01^{\circ}\text{C}$; Table 2–1)。しかし、2007 年から 2022 年において年平均水温は各年で差はなく (分散分析、 $p > 0.05$)、通年平均水温は $4.7 \pm 1.76^{\circ}\text{C}$ だった。生物量と水温の関係を見ると、ソウハチは $1.3\text{--}13.7^{\circ}\text{C}$ で採集され、 $3\text{--}4^{\circ}\text{C}$ をピークに幅広い水温範囲に分布していた (Fig. 2–3; Fig. 2–4)。底層および中層における WMT はそれぞれ 3.2 ($n = 150$) および 5.5°C ($n = 15$) で、ソウハチの出現した底層および中層の平均水温はそれぞれ $4.1 \pm 2.08^{\circ}\text{C}$ および $6.0 \pm 2.23^{\circ}\text{C}$ であり、中層のほうが 1.9°C 高かった (スチューデントの t 検定、 $p < 0.01$; Fig. 2–3)。

生物量

ソウハチの生物量に対し、年、袖網水温、スケトウダラ 0 歳魚の生物量、緯度および経度を説明変数とした一般化線形モデルをステップワイズ法によりモデル選択したところ、年のみを説明変数としたモデルの AIC が最小となり、ベストモデルとして選

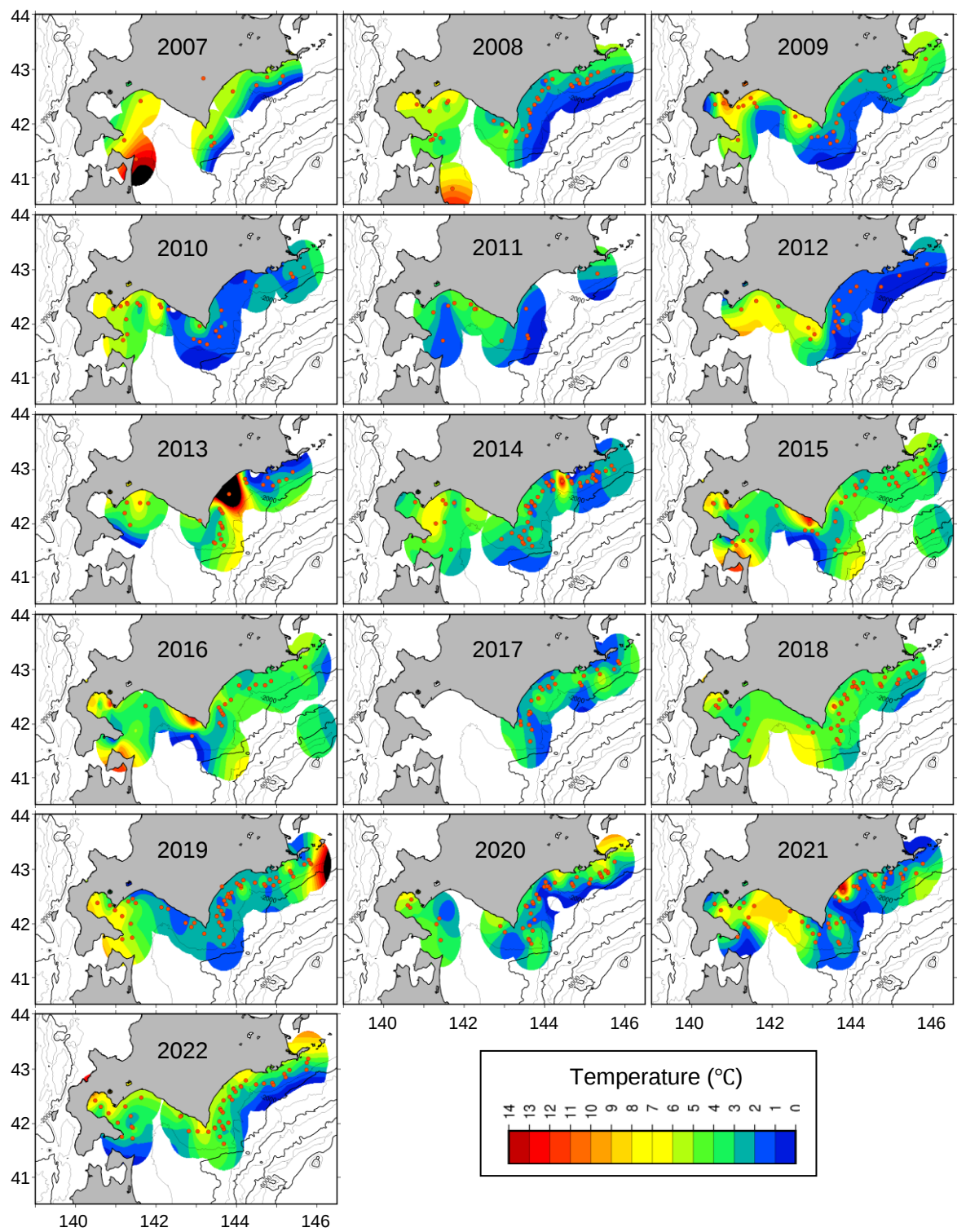


Figure 2-2. Bottom temperature distribution off the Pacific coast of Hokkaido during early summer, 2007-2022.

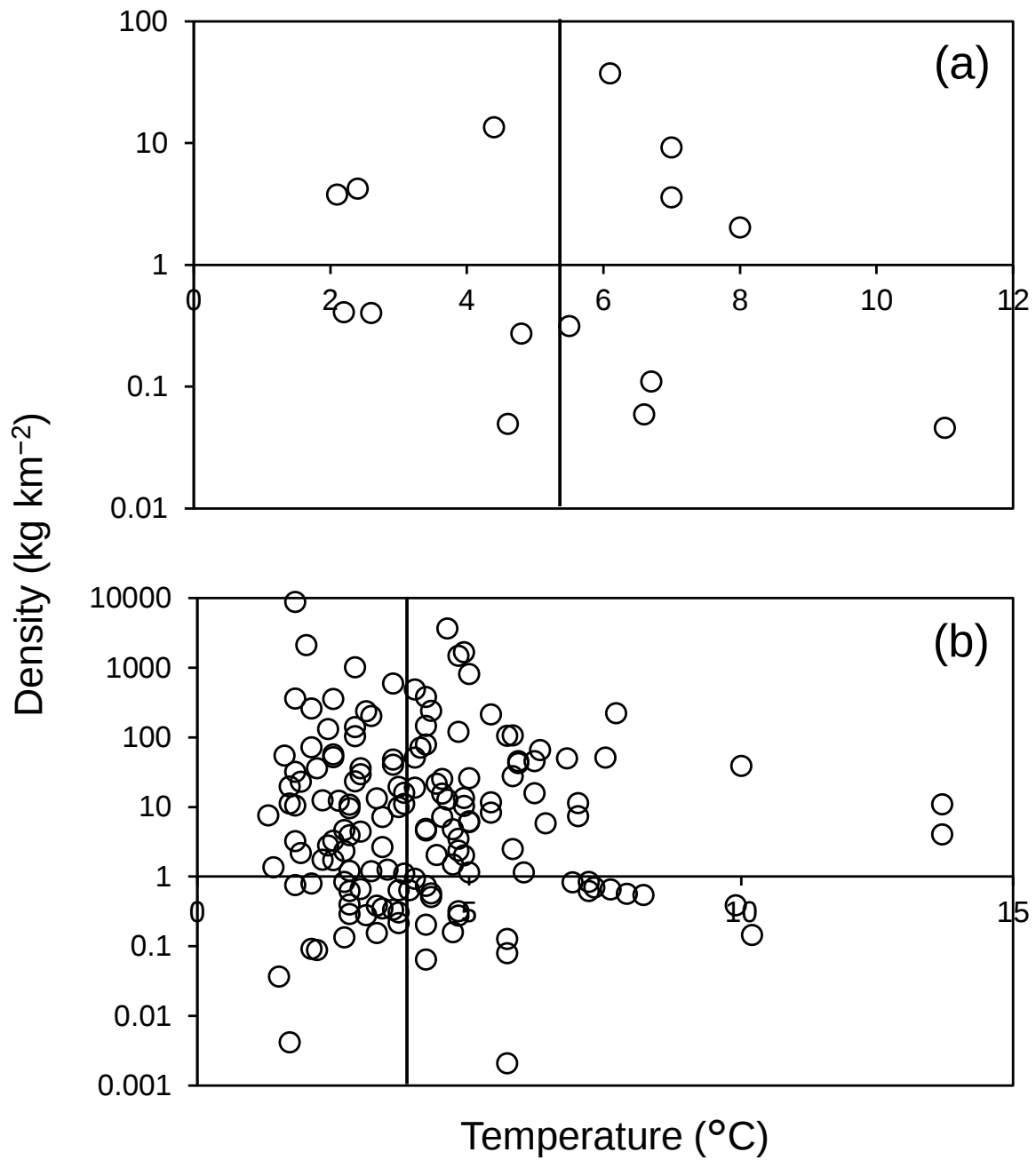


Figure 2–3. Relationship between water temperature and density of pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* collected by (a) mid-water trawl and (b) bottom trawl nets off the Pacific coast of Hokkaido, over the period 2007–2022. The vertical lines indicate weighted mean temperature for density of pointhead flounder.

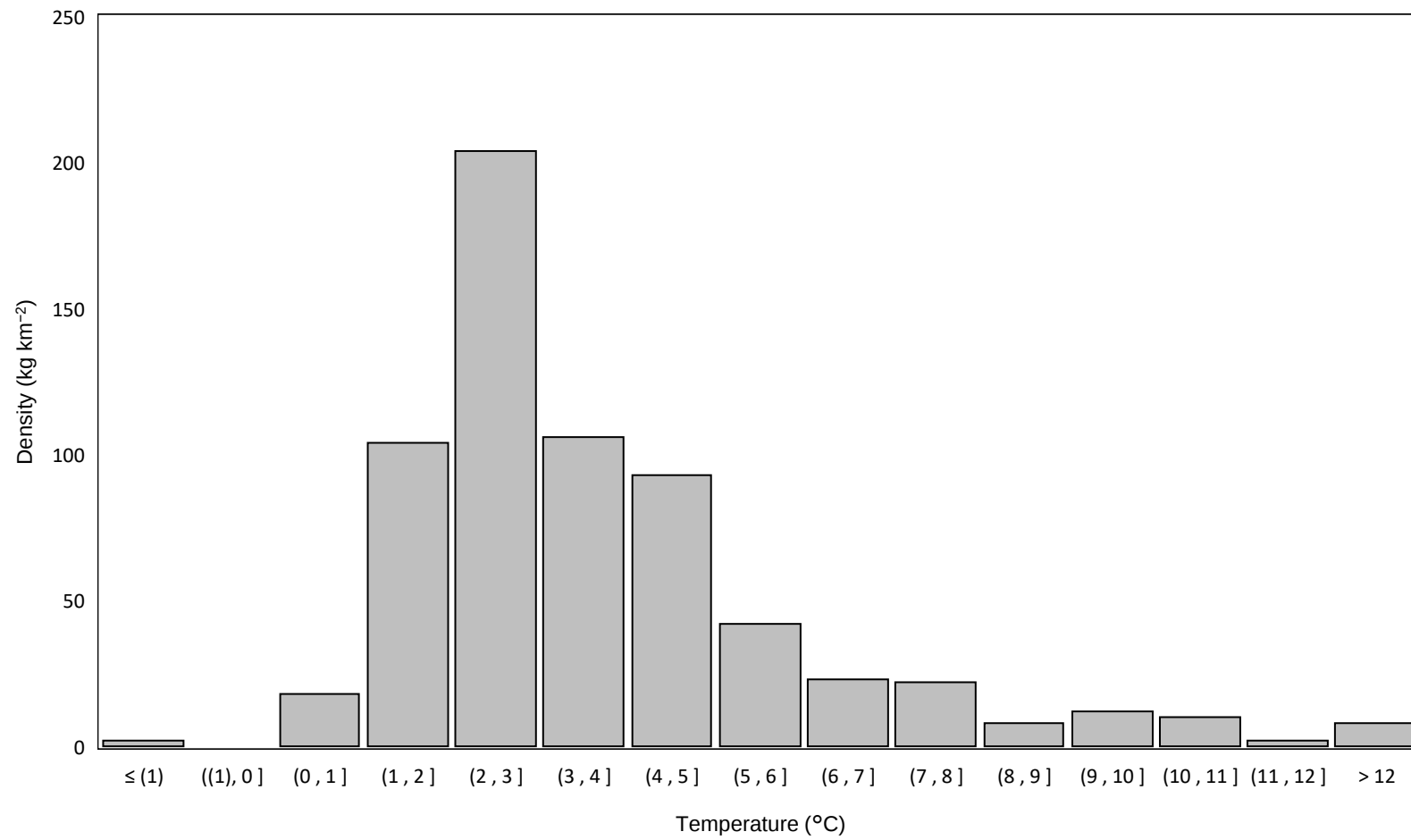


Figure 2–4. Thermal distribution of pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* based on the trawling tows made during 2007-2022 surveys.

Table 2–1. Summary of the trawl survey cruises made off the Pacific coast of Hokkaido, by Fisheries Research and Education Agency, Japan. Mean bottom water temperature [°C] for each cruise is also shown ($\pm$ standard deviation).

Year	Survey start date	Survey end date	Number of stations	Mean temp.
2007	8-Jun-2007	6-Jul-2007	64	5.7 ± 3.17
2008	5-Jun-2008	6-Jul-2008	69	4.6 ± 2.91
2009	16-Jun-2009	7-Jul-2009	52	4.3 ± 2.95
2010	18-Jun-2010	7-Jul-2010	48	3.1 ± 1.98
2011	17-Jun-2011	7-Jul-2011	45	2.4 ± 2.00
2012	15-Jun-2012	8-Jul-2012	45	3.5 ± 2.98
2013	15-Jun-2013	7-Jul-2013	50	5.2 ± 6.19
2014	16-Jun-2014	8-Jul-2014	78	4.0 ± 4.02
2015	15-Jun-2015	7-Jul-2015	44	4.3 ± 1.95
2016	15-Jun-2016	7-Jul-2016	30	3.2 ± 1.50
2017	12-Jun-2017	8-Jul-2017	47	2.8 ± 0.90
2018	13-Jun-2018	8-Jul-2018	41	4.3 ± 0.86
2019	10-Jun-2019	9-Jul-2019	62	3.1 ± 1.42
2020	11-Jun-2020	7-Jul-2020	52	3.0 ± 1.48
2021	12-Jun-2021	5-Jul-2021	51	3.5 ± 2.27
2022	15-Jun-2022	9-Jul-2022	51	3.9 ± 1.20

択された。(Table 2-2)。本海域のソウハチ生物量は年変化が大きく、2018 年以降、生物量は増加傾向にあった (Fig. 2-5; Fig. 2-6)。

考察

浮上したソウハチの WMT は、底層群よりも 2.3℃高かった。噴火湾では、冬季に流入したオホーツク海を起源とする低温な沿岸親潮水が調査期間である 6 月まで滞留している (大谷, 1971)。そのため、この低温水が表層に張り出し、底-中層間の水温差が小さくなった可能性がある。沿岸親潮が高温な津軽暖流水に置き換わる秋季以降に調査を行うことで、より大きな水温差が検出できるかもしれない。また、ソウハチは噴火湾外から湾口部に集中して 6-9 月に産卵を行う (栗藤ら, 2005)。調査期間 (6-7 月) の本種の空間分布には、産卵に伴う移動が影響したかもしれない。

ソウハチの生物量を最も説明したのは、年であり、その他の水温を含む説明変数はソウハチの分布と関係しなかった。この結果から、本研究で想定した水温やスケトウダラ 0 歳魚の生物量以外の要因が、ソウハチの生物量の規定要因となっていることが示唆される。本種の再生産成功率は毎年大きく変動する (藤岡・安宅, 2023)。仔稚魚は環境の影響を受け、その生残が年級群強度に大きな影響を及ぼしている (平岡ほか, 2009)。このような加入変動や、移動・分散が、水温やスケトウダラ 0 歳魚の生物量といった環境要因よりもソウハチの豊度規定要因として強く作用しているものと考えられる。

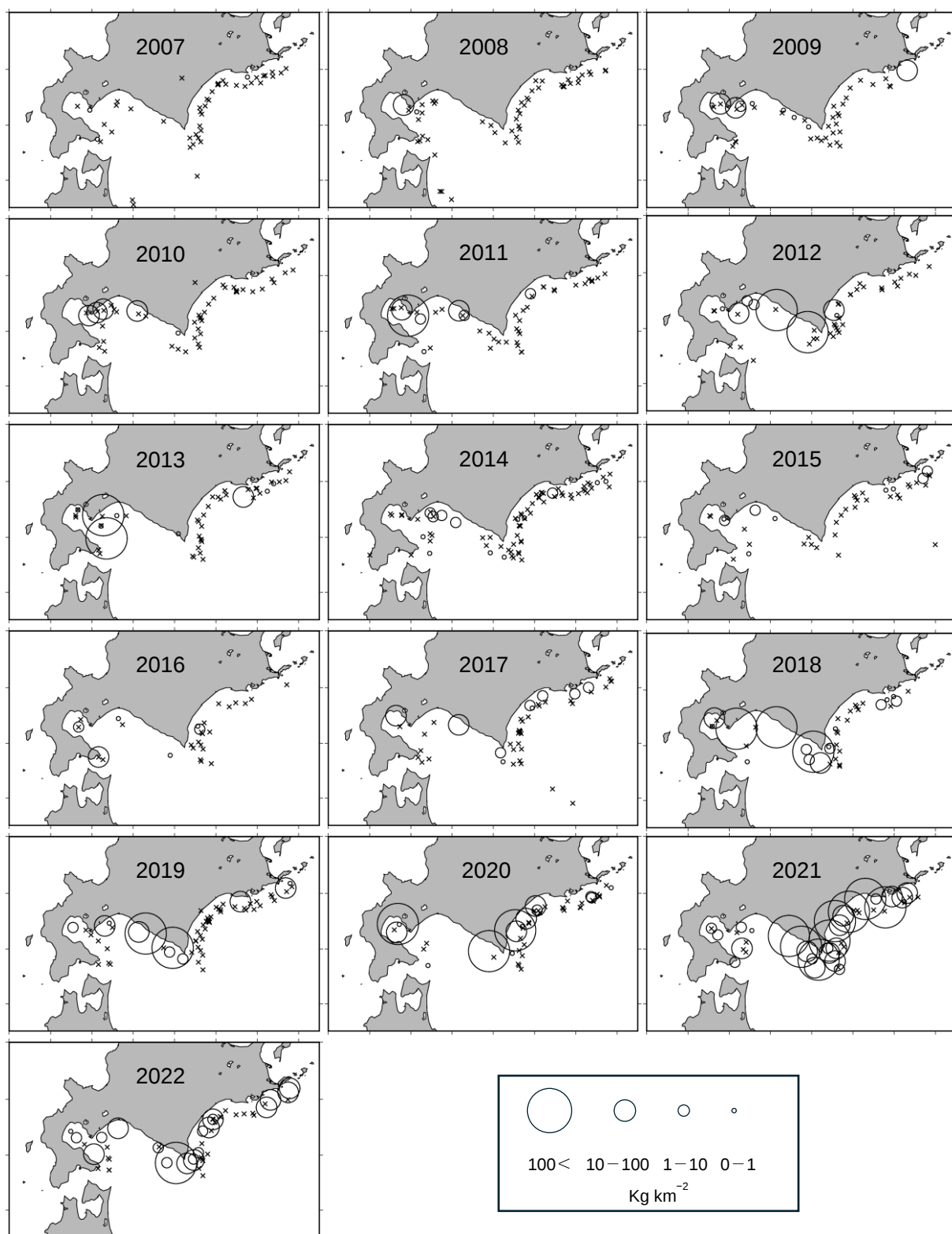


Figure 2-5. Density of pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* collected by the bottom and mid-water trawling nets over the period 2007-2022. Circle size indicates density. Crosses indicate negative sampling.

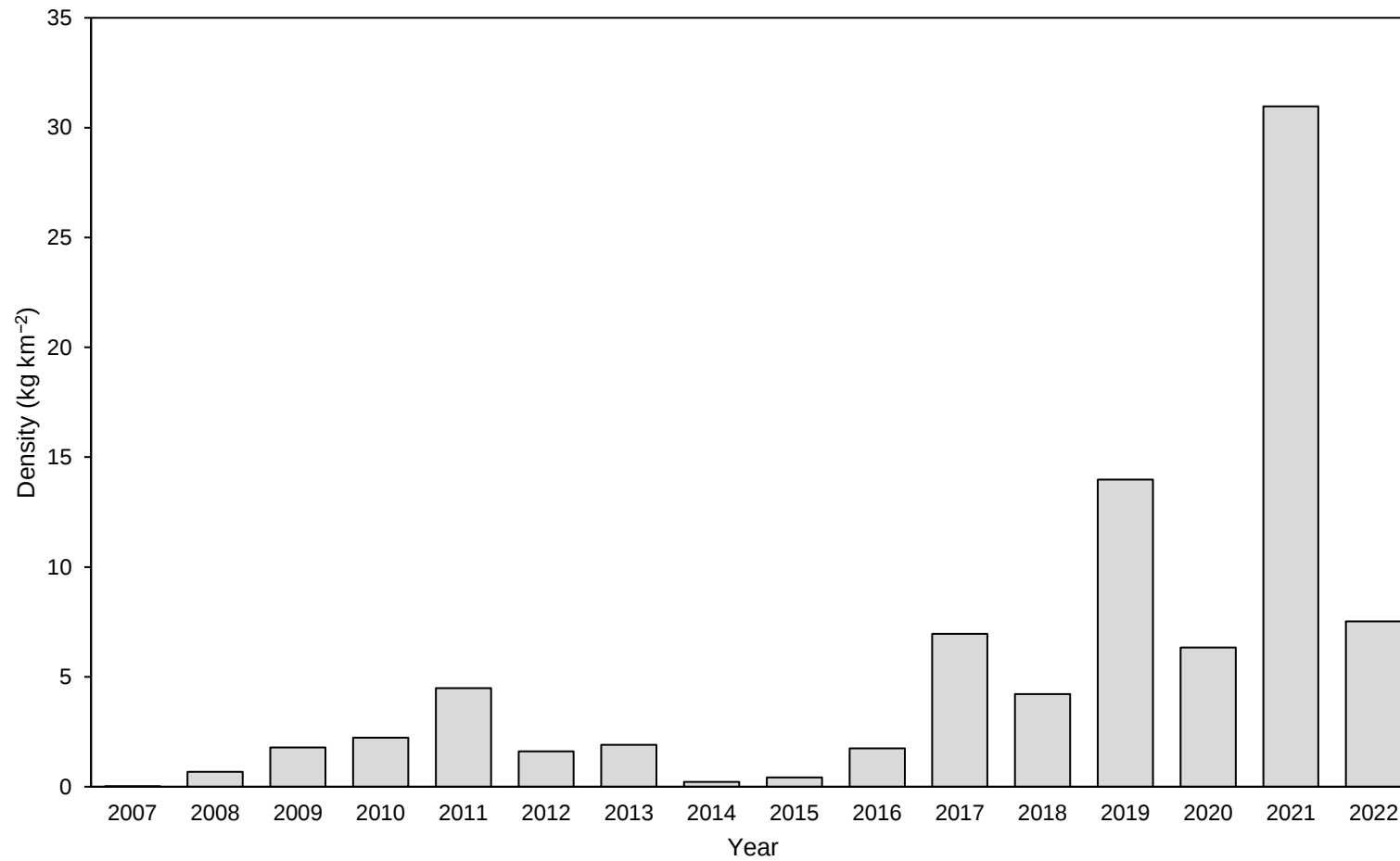


Figure 2–6. Annual changes in average density of pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* along the Pacific coast of Hokkaido based on area-swept method from 2007 to 2022.

Table 2–2. Generalized linear models examining the effects of year, age-0 walleye pollock *Gadus chalcogrammus* biomass (Pollock) [kg km^{-2}], water temperature (Temp) [$^{\circ}\text{C}$], latitude (Lat), and longitude (Long) on the biomass of pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* [kg km^{-2}] in the collections by bottom and mid-water trawl nets along the Pacific coast of Hokkaido, Japan, from 2007 to 2022.

Variable	R^2	AIC	ΔAIC
Year	0.0810	510.0	0.00
Year + Temp + Lat + Long	0.0889	514.8	4.83
Year + Pollock + Temp + Lat	0.0841	514.9	4.92
Year + Pollock + Temp + Long	0.0234	515.2	5.19
Year + Pllock + Lat + Long	0.0868	515.6	5.64
Year + Pollock + Temp + Lat + Long (full model)	0.0884	517.0	7.03
Pollock + Temp + Lat + Long	0.0883	525.6	15.58

3 章 ソウハチの胃内容物排出速度と 食物要求速度に及ぼす水温の影響

はじめに

胃内容物排出速度（Gastric Evacuation Rate：以下 GER とする）は、単位時間あたりに胃から腸へ押し出される胃内容物の重量として表される指標である。周りに利用できる餌が十分にあったとしても、胃から腸へ食物が押し出されない限り、胃へ餌を詰め込むことができないので、捕食者はそれ以上摂餌することができなくなる。そのため、GER は摂餌速度の上限と考えることができる。魚類の摂食速度は、一般に、野外調査によって得られた胃内容物重量組成と、室内実験で得られた GER を掛け合わせることで計算される（Elliott & Persson, 1978; Sorell *et al.*, 2017; Schmitt *et al.*, 2021）。そのため、GER は摂餌速度を推定するうえで欠かせない。しかし、GER が推定されている魚種は限られ、カレイ科魚類成魚では、ダブ *Limanda limanda*（Gwyther and Grove, 1981）、サマーフラウンダー *Paralichthys dentatus*（Stehlik *et al.*, 2021）、プレイス *Pleuronectes platessa*（Basimi & Grove, 1985）、ターボット *Scophthalmus maximus*（Krog & Andersen, 2009）が既知である。現状として、GER の不明な魚種の摂食量の推定には、その魚種の近縁種の GER を代わりに用いることが多い。実際には、サケ科魚類、カレイ科魚類、タラ科魚類といった科レベルの分類群内で、特定の魚種の値が用いられている（Bromley, 1994）。しかし、胃内容物排出に関わる研究が進むにつれて、近縁種でも GER が大きく異なることがわかってきた。例えば、アブラツノザメ *Squalus suckleyi* の GER（10°Cにおいて 0.024; Jones & Geen, 1977）は、同じく小型のサメ類である *Scyliorhinus canicular* のそれ（15°Cにおいて 0.009; Sims *et al.*, 1996; Stehlik *et al.*, 2021）よりも 2 倍以上高い。そのため、高精度な摂餌速度の推定には魚種ごとに GER を求める必要がある。

ソウハチの GER は他のカレイ科魚類と異なる可能性がある。なぜなら、ソウハチは冷たい海底を離れ、表中層まで浮上して摂餌する特異な生態を持っている。そのため、海底生活を送る他の冷水性のカレイ科魚類よりも最適な水温環境を選択できる能力

を有しているかもしれないからである。この仮説の下、ソウハチの GER を明らかにすることは、本種の摂餌速度、ひいてはスケトウダラ稚魚への捕食速度を推定するうえで重要な課題である。

変温動物である魚類の GER は水温に依存する (Jobling *et al.*, 1977 ; Khan, 2022)。胃内容物排出は、水温依存的な酵素活性を有する消化酵素による消化を伴うため、多くの魚種で水温の上昇とともに GER が高くなることが知られるが (Jobling, 1981)、いくつかの種では両者の関係は単峰型を示し (Khan & Seyhan, 2019 ; Khan, 2022)、高水温でむしろ低下する。このように、GER の水温応答は魚種や測定する水温幅によって異なる。

水温と GER の関係の解明を試みる研究が今まで多く行われ、GER の水温依存性 (10°C の水温上昇に伴う GER の変化倍率: 以下 Q_{10} とする) は魚種により大きく異なることが分かってきた。例えば、ティラピア *Oreochromis niloticus* の Q_{10} は 1.7 (Azaza & Dhraief, 2020) だが、パイクパーは 4.5 (Koed, 2001) と、2 倍以上高い。しかし、このような GER の水温依存性の違いを支配する要因はいまだ不明である。胃内容物排出はエネルギー消費を伴う活動であるため (Vahl, 1979)、魚種間のエネルギー活動の違いに関係している可能性がある。そのため、これらのエネルギー活動の水温依存性は、高水温耐性などの指標の差異に反映されるかもしれない。ここでの高水温耐性とは、魚が水平な体位を維持できる上限水温を示す (Kikuchi *et al.*, 2019)。一般に底生魚類よりも漂泳性魚類の方が水温耐性が低い。この理由として、仔稚魚期を漂泳区で過ごし、成長とともに海底生活に移行するといった、生活史を通して大きな水温環境を経験する底生魚類の方が、生涯漂泳区で生活する漂泳性魚類よりも水温変動に対する感受性が低いと考えられている (Kikuchi *et al.*, 2019)。水温耐性と同様に、エネルギー活動のひとつである GER の Q_{10} 値も、漂泳性魚類よりも底生性類の方が低い可能性がある。実際に、90 年代までの研究では、GER の Q_{10} 値は 2–3 の範囲であったと報告されている (Bromley, 1994) が、当該分野の研究が進むにつれ、タイセイヨウニシン *Clupea harengus* の $Q_{10}=10.3$ やタイセイヨウサバ *Scomber scombrus* の $Q_{10}=4.1$ (Temming,

2002) のような漂泳性の魚種では、より高い Q_{10} 値が報告されていることとも整合性がある。しかし、これら海産魚類成魚の GER の Q_{10} を包括的に比較した研究はない。

食物要求速度 (Maintenance ration: 以下 MR とする) は体重を維持するのに必要な単位時間あたりの餌の量として定義される指標であり (Wurtsbaugh & Davis, 1977)、MR を達成する代謝速度は基礎代謝に近似できる。そのため、魚が成長するためには MR 以上の摂餌速度を維持しなければならない。したがって、MR は摂餌速度の下限とみなすことができる。ソウハチの MR を明らかにすることで、ソウハチのスケトウダラ稚魚に対する捕食速度の下限値を求めることができる。そのため、MR はソウハチのスケトウダラに対する捕食インパクトを評価する重要な指標となるだろう。MR は魚種によって異なり、例えば、マダラ *Gadus macrocephalus* の MR は 6°C において 50 J g^{-1} (Paul *et al.*, 1990) であるのに対し、コガネガレイ *Limanda aspera* の MR は同じ水温で 15 J g^{-1} (Smith *et al.*, 1991) であり、これら冷水性魚種の MR の間には 3 倍以上の差がある。このように、MR の種間変動は大きいことが予想されるため、魚種ごとに推定する必要がある。

MR に及ぼす水温の影響に関しても様々な魚種で調べられており、その Q_{10} 値は種間で大きく変動する。例えば、タイセイヨウオヒョウ *Hippoglossus hippoglossus* およびスケトウダラの Q_{10} 値はそれぞれ 3.6 および 1.8 である (Johnston and Mathias, 1996 ; Jonassen *et al.*, 1999)。摂取した餌のうち、成長や成熟に利用できるのは基礎代謝量を差し引いた部分、すなわち GER と MR の差分であるため、MR の大きさもまた成長速度に大きく影響する。以上のように、水温変動は、GER と MR の変化を通じて成長速度を制限する可能性がある。

本章では、ソウハチが及ぼすスケトウダラ稚魚への捕食圧を推定する基礎的知見を得るため、ソウハチの摂餌速度のそれぞれ上限・下限である GER および MR を調べることで、摂餌速度に及ぼす水温の影響を明らかにすることを目的とする。

材料・方法

試料採集

本研究で用いたソウハチの生体を、2019 年 6 月に、北海道噴火湾（緯度 42.41°N、経度 140.82°E）において北海道大学附属練習船うしお丸（179 トン）を用いて釣獲した。採集個体を直ちに船内の 200L 水槽に入れ、函館市国際水産・海洋総合研究センター（以下、海洋センターとする）に移送した。また、2019 年 6 月に、函館市古部沿岸に設置された定置網のスケトウダラ稚魚をソウハチの餌生物として用いた。

飼育環境

採集、移送したソウハチとスケトウダラ稚魚を、函館市水産海洋研究センターの黒色 5 トン水槽と 200L 水槽にそれぞれ収容した。各水槽には施設に面する函館湾の海水をどちらも 0.5 L min^{-1} の流速で供給した。水温は、冷却装置（ZRW400、ゼンスイ株式会社）を用いて、6 月の函館湾の表層水温に近い $13 \pm 1.0^{\circ}\text{C}$ に維持した。日周期は 12L/12D とし、水槽上部に設置した蛍光灯（水面照度 148 lx）とタイマーにより設定した。ソウハチとスケトウダラには、共にツノナシオキアミ *Euphausia pacifica* またはオキアミ目チサノエッサ属の 1 種 *Thysanoessa inermis* および配合飼料（おとひめ C-1、日清丸紅飼料株式会社）を毎日給餌した。

消化実験

実験環境

消化実験を、初夏の噴火湾の表層、中層、底層の温度を反映した 3 つの温度条件（4、9 および 14°C ）で行った（渡野辺・奥村, 2020）。魚は実験前に 7 日間、これらの水温に馴化させた。目の欠損や体表の損傷などの異常が認められた個体は実験から除外した。まず、給餌に先立ち、ソウハチとスケトウダラ稚魚の体長と体重をそれぞれ精度 1 mm および 0.1 g で測定した。胃内容物排出時間を測定するため、ソウハチの各個体にスケトウダラ稚魚（平均体重 $\pm$ 標準偏差 = 5.6 ± 0.79 g）を 1 個体ずつ給餌した。各水温区において、給餌の 3–120 時間後に、各個体をフェノキシエタノールで麻酔した後、安楽死させて胃を摘出した。胃内容物を 10%ホルマリン溶液で固定し、2 日後に胃内

容物の湿重量を測定した。スケトウダラ稚魚はホルマリン溶液中で脱水されることが知られる (Theilacker & Porter, 1995)。そこで、脱水による湿重量の減少を補正するため、ホルマリン固定前後のスケトウダラ稚魚 ($n=216$) の湿重量を測定し、両者の関係を線形モデルにより推定し、(2) 式を求めた (Fig. 3-1)。(2) 式を用いて胃内容物中の稚魚の重量を補正した。

$$W_{wet} = 1.0233 W_{fix} + 0.0095 \quad \text{Eq. (2)}$$

ただし、 W_{wet} および W_{fix} はホルマリン固定前および後のスケトウダラ稚魚の湿重量[g]である。

数値解析

消化モデル

胃内容物排出速度は、一般モデル (Temming & Andersen, 1994) を用いて推定した。GER が胃内容物重量にのみ影響され変動すると仮定すると、排出前の胃内容物重量に対する t 時間後の胃内容物重量割合 (S) と時間 (t) の関係は：

$$\frac{dS_t}{dt} = -GER \cdot S_t^B \quad \text{Eq. (3)}$$

ここで、 S_t は時刻 t における胃内容物割合、GER は胃内容物排出速度 [h^{-1}]、 B は消化特性を決定するパラメータであり、以下の通りである。

- a) $B < 0$: 胃内容物重量が小さいほど胃内容物排出速度が速くなる (Fig. 3-2a)。
- b) $B = 0$: GER は排出時間に関わらず一定であり、 S と t の関係は線形となる。ホワイトニング *Merlangius merlangus* での適用例がある (Seyhan & Grove, 1998) (Fig. 3-2b)。
- c) $B = 0.5$: 平方根モデルと呼ばれ、胃内容物を円柱と仮定し、円柱の体積の減少を胃内容物排出と仮定するモデルである (Andersen & Beyer, 2005b)。

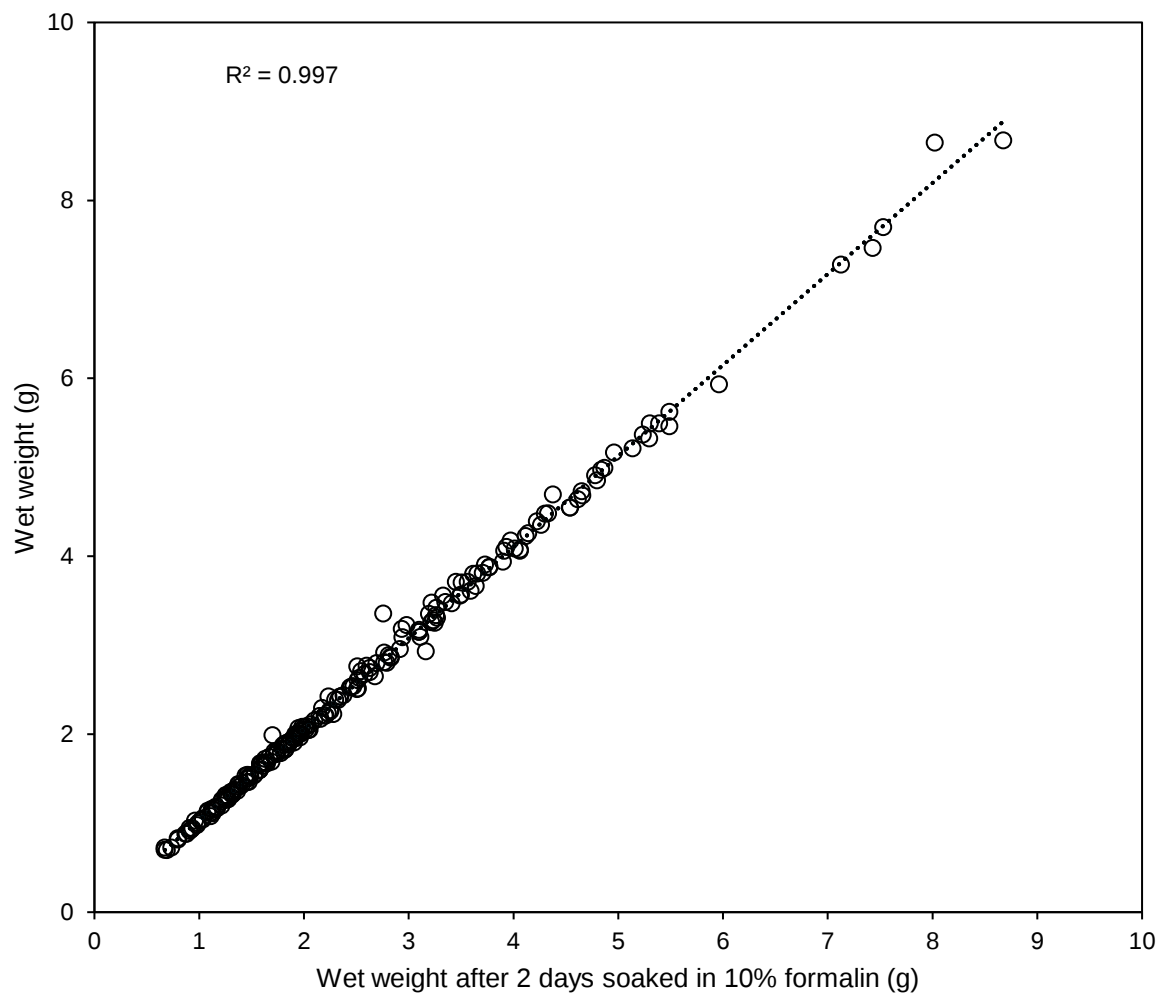


Figure 3–1. Body weight of walleye pollock *Gadus chalcogrammus* before and after fixation in 10% formalin solution for 2 d. The relationship between body weight of pollock before (W_{wet}) and after fixation (W_{fix}) $W_{wet} = 1.0233 W_{fix} + 0.0095$.

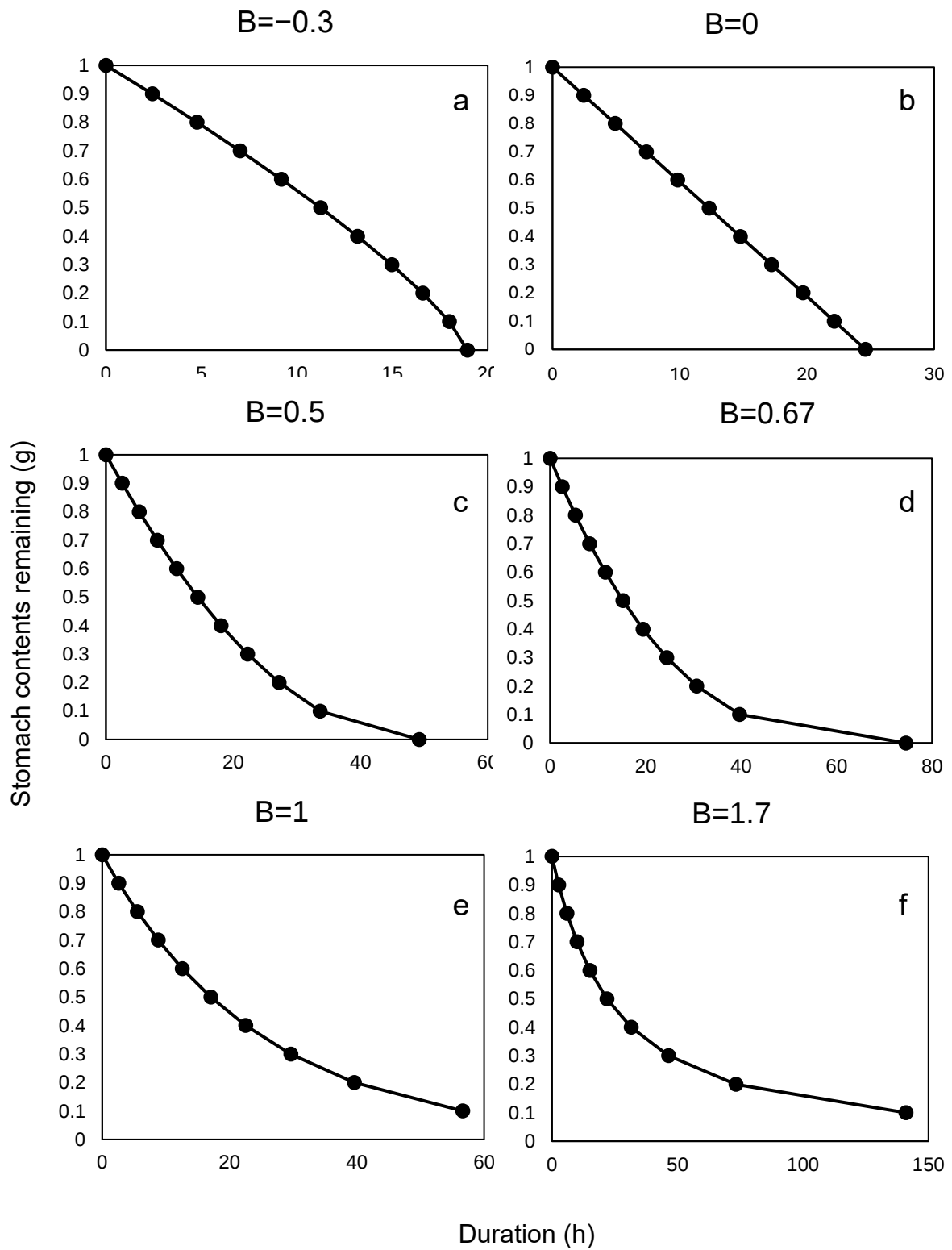


Figure 3–2. Relationship between stomach contents remaining and elapsed time with different values of the shape parameter B .

ニジマス *Oncorhynchus mykiss* やロシアチョウザメ *Acipenser gueldenstaedtii* の GER 推定に用いられてきた (Khan, 2022; Mazlum & Alabdullah, 2020; Fig. 3-2c)。

- d) $B = 0.67$: 表面積依存モデルと呼ばれる。胃内容物は表面から内側に向かって消化されるため、GER はある時間の胃内容物の表面積に依存するとしたモデルである (Salvanes *et al.*, 1995)。つまり、胃内容物排出が胃から腸への物理的な押し出しではなく、消化酵素による化学的な分解であるとき、このモデルに則り、多くの魚種がこの消化様式をとる (Bernreuther *et al.*, 2009; Fig. 3-2d)。
- e) $B = 1$: GER と胃内容物重量が比例する。 S と t は指数曲線で表される。オヒョウの消化はこの様式に従う (Hurst, 2004; Fig. 3-2e)。
- f) $1 < B$: S と t の関係は (e) と同様であるが、胃内容物重量の影響がより強く、曲線の凸度が大きくなる (Fig. 3-2f)。

(3) 式を積分して、

$$S_t = [1 - GER(1 - B)t]^{(1-B)^{-1}} \quad (\text{if } B \neq 1) \quad \text{Eq. (4)}$$

$$S_t = e^{-GERt} \quad (\text{if } B=1) \quad \text{Eq. (5)}$$

S_t に及ぼす水温および体重の影響がそれぞれ指数関数的およびべき乗関数的であるとき、(4) 式および (5) 式中の GER はそれぞれ、

$$GER = \rho M^\gamma e^{\delta T} \quad \text{Eq. (6)}$$

上式で、 M は体重 [g]、 T は水温 [°C]、 ρ は餌生物固有のパラメータ、 γ は体長パラメータ、 δ は水温係数である。(6) 式を (4) 式および (5) 式に適用すると、

$$S_t = [1 - \rho M^\gamma e^{\delta T}(1 - B)t]^{(1-B)^{-1}} \quad \text{Eq. (7)}$$

$$S_t = e^{-\rho M^\gamma e^{\delta T}t} \quad \text{Eq. (8)}$$

となる。パラメータ B 、 ρ 、 γ 、 ς は、異なる水温区 (T) [$^{\circ}\text{C}$] および体重 (M) [g] の個体を用いた消化実験から得られる、摂餌後の経過時間 (t) ごとの胃内容物重量割合 (S) を、(7) 式に代入して推定した。

GER の Q_{10} のレビュー

続いて、 Q_{10} を推定することで、GER の水温依存性を評価した。 Q_{10} は実験の水温区ごとの水温 (T_1 および T_2) とその時の GER 値を用いて求められる。また、 Q_{10} は GER と水温の間の指数関数的な関係を仮定しているため、(7) および (8) 式中の δ を用いて、以下のように求められる。

$$Q_{10} = \left(\frac{GER_1}{GER_2} \right)^{\frac{10}{(T_2 - T_1)}} \approx e^{10\delta} \quad \text{Eq. (9)}$$

各魚種の GER の Q_{10} は、各文献に記載された Q_{10} 値、あるいは文献中に記載された異なる水温区で求められた GER 値を用いて (9) 式より算出した Q_{10} 値を用いた。

摂餌実験

実験環境

自然環境下において、群れを成して摂餌を行うマアジ *Trachurus japonicus* は、少数の個体で給餌を行うと、十分な個体数を用いた時よりも摂食量が少なくなる (石渡, 1979)。ソウハチも群れで摂餌を行うと考えられているため (福島県, 2022)、限られた個体数で飼育した場合、摂餌量が過小評価される可能性がある。そこで、20 個体以上を同一の水槽で飼育して給餌実験を行った。水温を $0.5^{\circ}\text{C day}^{-1}$ ずつ増減させ、目標水温に到達してから 1 週間馴化させた (Handeland *et al.*, 2008; Fang *et al.*, 2010)。スケトウダラを飼料として入手することができなかったため、ナンキョクオキアミ *Euphausia superba* で代用した。オキアミを 1 日 1 回、21–25 個体のソウハチが入った 5 トン水槽に 1 個体ずつ投入し、ソウハチの ID と捕食されたオキアミの数を記録した。各給餌前にオキアミの総重量を測定し、個体数で割って個々のオキアミの重量を

推定した。4、9 および 14°Cで、それぞれ 21 個体 (BW 84–343 g、TL 225–378 mm)、21 個体 (BW 77–326 g、TL 223–373 mm) および 25 個体 (BW 122–421 g、TL 240–368 mm) のソウハチを 58 日、49 日および 62 日間に亘って給餌した (Table 3–1)。すべての魚の全長および体重を、実験の開始時および終了時に測定した。

解析

成長速度 (SGR) および摂食速度 (Ration) は以下の式で定義した。

$$SGR = [\ln(W_2) - \ln(W_1)] \times (t_2 - t_1)^{-1} \quad \text{Eq. (10)}$$

$$Ration = C_t(t_2 - t_1)^{-1} \quad \text{Eq. (11)}$$

W_1 および W_2 は給餌実験開始および終了時の体重 [g]、 t_1 および t_2 は実験開始日 [day] および終了日 [day] を表す。 C_t はその個体が摂餌した総摂餌量 [g] を示す。SGR に及ぼす摂餌速度の影響を、線形モデルを用いて推定した。モデルの傾きは転換効率 (NCE; Jones and Hislop, 1978; Temming and Herrmann, 2009)、x 切片は MR、y 切片は異化速度 (CR) を表わす (Jones and Hislop, 1978; Nakagawa *et al.*, 2011)。NCE は体重増加量 [g] を成長に配分される摂餌量 [g] で割って算出されるもので、これは摂取した餌の量から基礎代謝に利用された量、運動や特異動的作用などの活動に利用された量を差し引いたエネルギー量に等しい (Klaoudatos & Apostolopoulos, 1986)。線形モデルの傾きと y 切片に及ぼす水温の影響を、階層的重回帰分析によって調べた。

摂餌速度の上限値と下限値の差を調べるため、GER と MR を各温度で比較した。カロリーベースで GER と MR を比較するため、オキアミのエネルギー価は 4083 J g^{-1} (Davis, 2014)、スケトウダラ稚魚のエネルギー価は 4000 J g^{-1} (Kooka & Yamamura, 2012) とした。総転換効率 (GCE) は以下の (12) 式のように各個体の実験期間を通した体重増加量 [g] を総摂餌量 [g] により割ることで推定した (Pérez-Casanova *et al.*, 2009; Imsland *et al.*, 2006)。

$$GCE = \left[\frac{\text{Body weight increase}(g)}{\text{Food consumed}(g)} \right] \times 100 \quad \text{Eq. (12)}$$

結果

消化実験

実験環境

実験に使用したソウハチの体重は 116–280 g であった (Table 3–1)。ソウハチはスケトウダラの稚魚を自発的に摂餌した。摂餌後、ほとんどの個体は水槽の底で活動しないままじっとしていた。水温が高いほど、胃内容物が排出される時間が短かった。4°C で摂餌後 144 時間には胃内容物の 21.5% が残存していたが、14°C で摂餌後 24 時間での残存量は 0.2% であった (Fig. 3–3)。

消化モデル

胃内容物排出モデルの各パラメータを、式 5 に基づくモデルとして Table 3–2 に示した。胃内容物排出モデルは以下の (13) 式ように推定された：

$$S_t = \left[1 - 0.000199M^{0.581}e^{0.189T} (1 - 0.646) t \right]^{(1-0.646)^{-1}} \quad \text{Eq. (13)}$$

形状パラメータ B の 5900C でそれぞれ 208、81 および 32 時間となった (Table 3–3)。GER と水温の関係は、次式で表され、水温上昇とともに GER は指数関数的に増加した (Fig. 3–4)。

$$\text{GER} = 0.00417e^{0.189T} \quad \text{Eq. (14)}$$

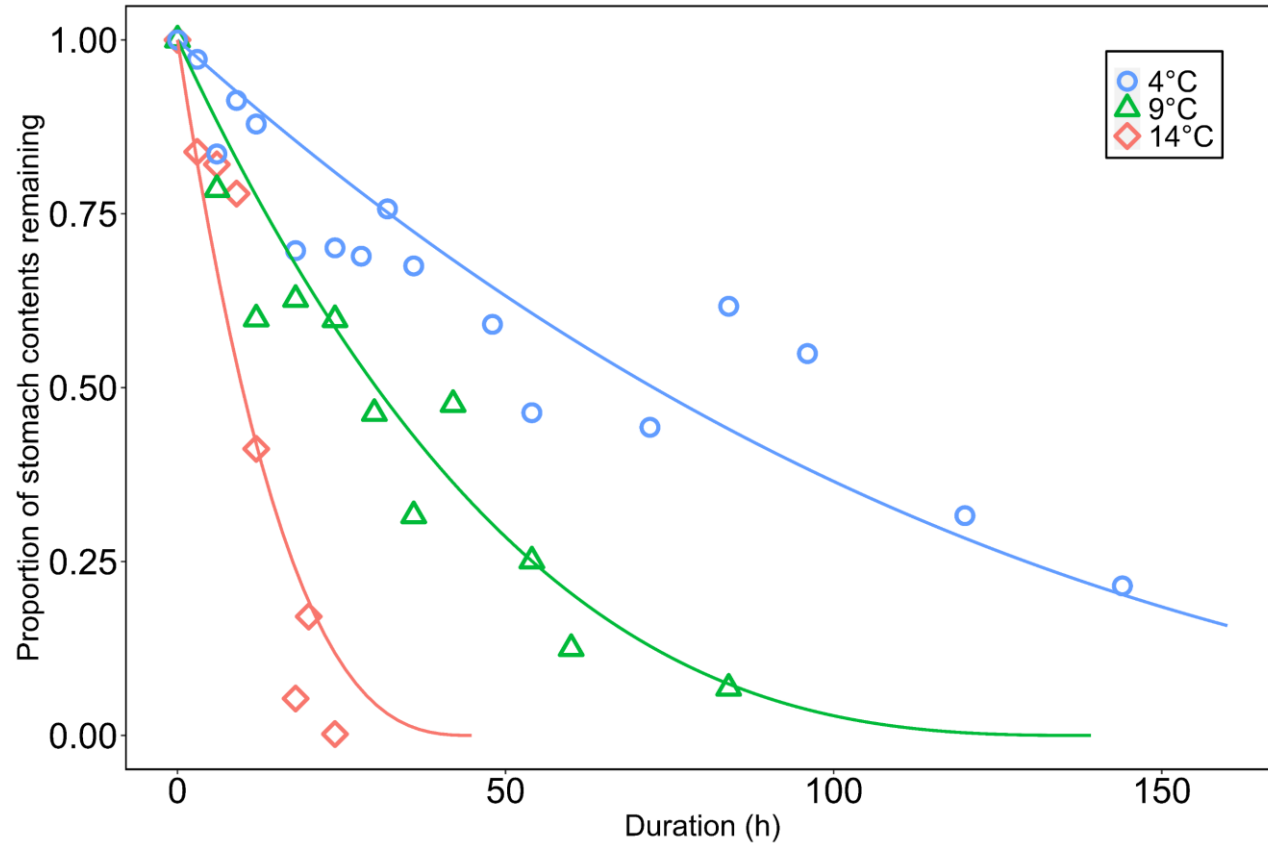


Figure 3–3. Gastric evacuation of the pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* fed juvenile walleye pollock *Gadus chalcogrammus* under different ambient temperatures: 4°C (circle), 9°C (triangle) and 14°C (diamond). The curves for each temperature were determined using a general model based on a body weight of 189.1 g: $S_t = [1 - 0.00000716M^{0.581} e^{0.189T} t]^{2.78}$, where S_t is the stomach content proportion, M is the body weight (g), and t is the time elapsed after feeding (h).

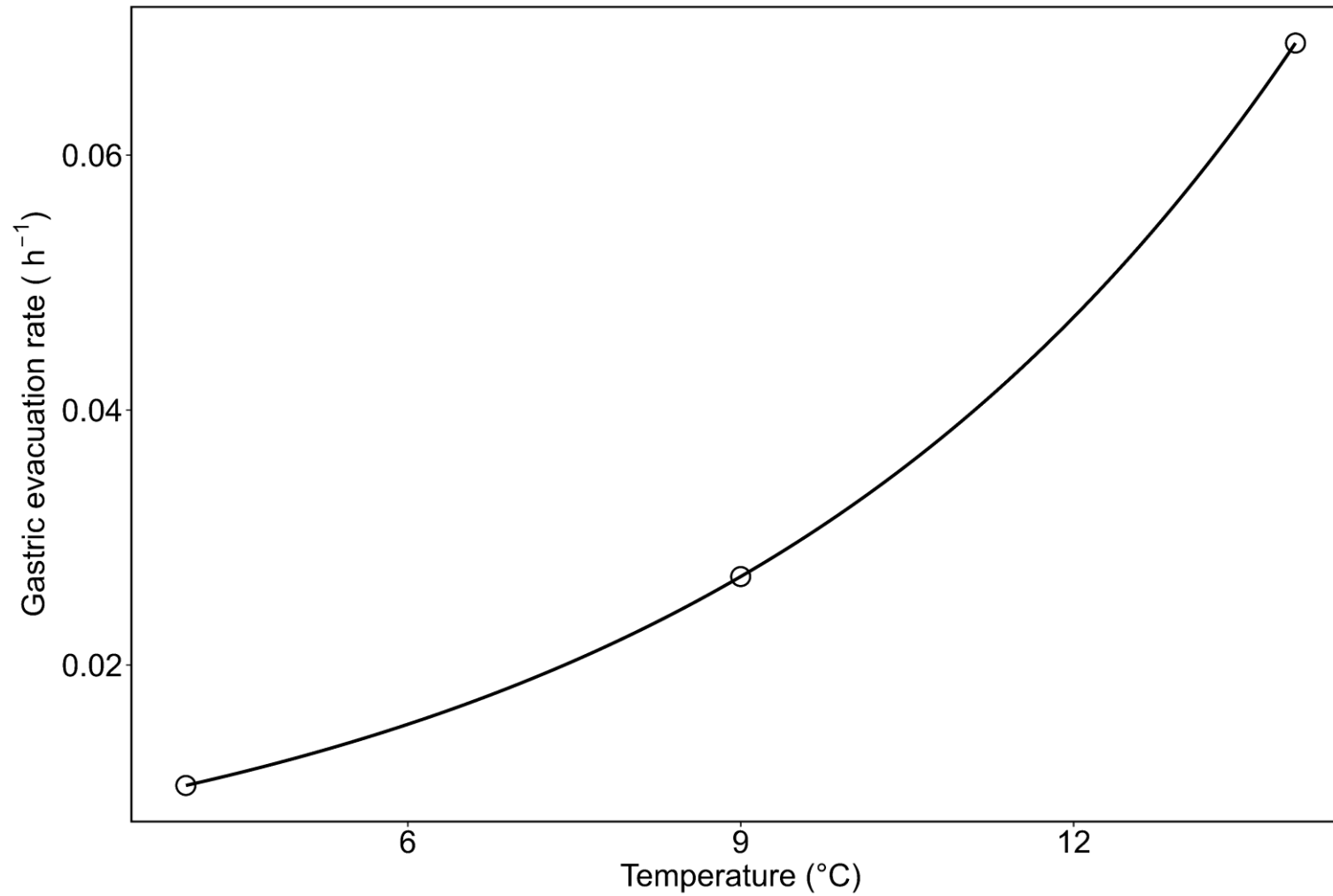


Figure 3–4. Relationship between the gastric evacuation rate (GER) and temperature (T) estimated using a general model. When body weight was 189.1 g, the relationship was estimated to be $GER = 0.00417e^{0.189T}$.

Table 3–2: Parameter estimates of the general model for pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum*; B : shape parameter, GER: gastric evacuation rate [h^{-1}], ρ : prey-specific parameter, δ : temperature coefficient, λ : body size parameter. The residual sum of squares (RSS) and adjusted r^2 are also shown. Values in parentheses were fixed in the estimates.

General model: $S_t = \left[1 - \rho M^\gamma e^{\delta T} (1 - B)t\right]^{(1-B)^{-1}}$							
	B	GER	ρ	δ	λ	RSS	$Adj. r^2$
All data	0.646	-	0.000199	0.189	【0.390】	0.274	0.87
4°C	【0.646】	0.0085	-	-	-	0.096	0.76
9°C	【0.646】	0.0203	-	-	-	0.097	0.79
14°C	【0.646】	0.0624	-	-	-	0.071	0.88

Table 3–3: The gastric evacuation times [h] for different stomach content proportions in pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* under different ambient temperatures (4°C, 9°C and 14°C) based on the parameters shown in Table 3–2.

Temperature	Proportion of evacuation			
	25%	50%	75%	95%
4°C	30.8	69.3	123.5	208.2
9°C	12.0	26.9	48.0	81.0
14°C	4.7	10.5	18.7	31.5

$\delta = 0.189$ を使用して計算した場合、ソウハチの Q_{10} は 6.55 と推定された。

胃内容物排出速度 (GER) の Q_{10} のレビュー

Fig. 3-5 と Table 3-4 は、Table 3-4 に示された 22 報の論文による温帯-亜寒帯に分布する 7 科 12 種成魚の GER の Q_{10} をまとめたものである。これらの種の GER の Q_{10} は 1.5-12.2 の範囲にあった。 Q_{10} 値は、漂泳魚類 (平均 $\pm$ 標準偏差 : 5.9 ± 1.71 , $p < 0.01$, スチューデントの t 検定 ; Fig. 3-5, Table 3-4) よりも、底生魚類 (2.4 ± 0.32) の方が低かった。底生魚類では、カレイ科魚類の Q_{10} 値は幅広い範囲に及んだ (1.7-6.6 ; Table 3-4)。ソウハチの Q_{10} (6.6) は、底生魚類の中では最も高かったが、漂泳魚であるタイセイヨウニシン *Clupea harengus* (12.2) やタイセイヨウサバ *Scomber scombrus* (7.4) よりも低かった (Table 3-4)。

摂餌実験

実験環境

ほとんどの個体は水槽の底にとどまり、投餌した際に、摂餌のため水面に浮上した。1 つの水槽で複数の魚が自発的に摂餌したため、実験期間中の摂餌量は個体によって異なった。4、9 および 14°C では、摂餌量は 0-1.86、0.02-2.91 および 0-3.02 g day⁻¹ であり、体重増加はそれぞれ -0.12~0.290.44、-0.15~0.610.44 および -0.32~0.44 g day⁻¹ であった。体長はどの温度でも有意な増加は見られなかった (スチューデントの t 検定、 $p > 0.05$)。

成長に関わる指標

摂餌量の増加とともに SGR は線形に増加した (Fig. 3-6; Table 3-5)。SGR を目的変数とし、飼料および温度を説明変数として階層的重回帰分析を行った結果、SGR と摂餌速度の関係の傾き (NCE) は温度によって有意な差はなかった ($p > 0.05$) が、y 切片には温度による有意な差が観察された ($p < 0.05$) (Table 3-5)。y 切片 (異化速度 : CR, %BW day⁻¹) は水温の上昇 (t , °C) とともに 0.072 から 0.172%BW day⁻¹ に増加した (4 から 14°C; $CR = 0.01t + 0.0337$, $R^2 = 0.99$) (Table 3-5)。x 切片 (MR, %BW day⁻¹) は水温の上昇とともに増加し、 Q_{10} 値は 2.04 ($MR = 0.0469t + 0.2259$, $R^2 = 0.99$) であっ

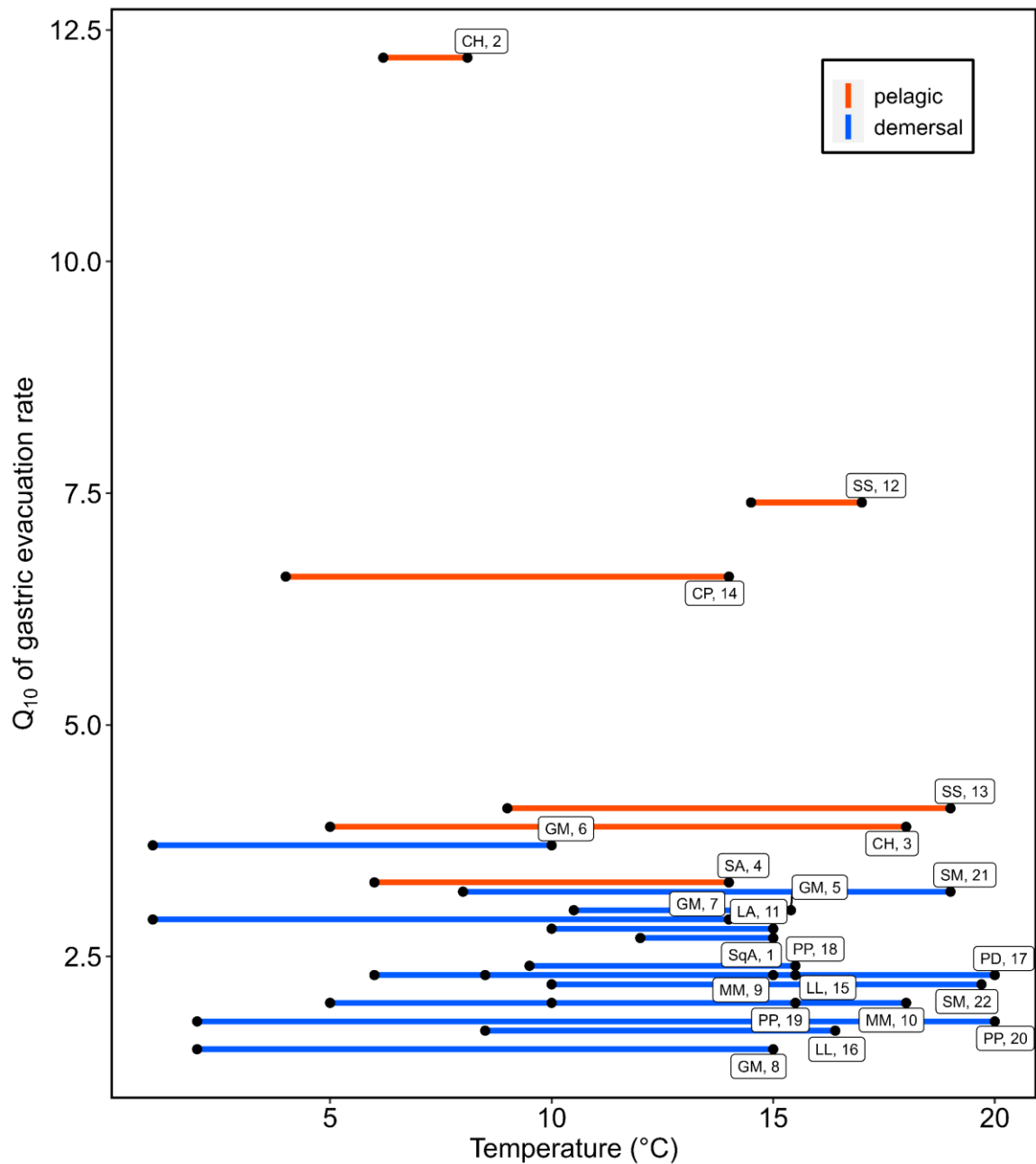


Figure 3–5. Relationship between the experimental temperature range and the effect of a 10 °C temperature increase on the gastric evacuation rate (Q_{10}) in adult temperate marine fishes. The red and blue lines represent pelagic-feeding and demersal-feeding fishes, respectively. The letters and numbers represent the scientific name and source number in Table 3–4, respectively. CP: *Cleisthenes pinetorum*, CH: *Clupea harengus*, SS: *Scomber scombrus*, GM: *Gadus morhua*, SA: *Salvelinus alpinus*, SM: *Scophthalmus maximus*, PP: *Pleuronectes platessa*, LA: *Lophius americanus*, SqA: *Squalus acanthias*, LL: *Limanda limanda*, MM: *Merlangius merlangus*, PD: *Paralichthys dentatus*.

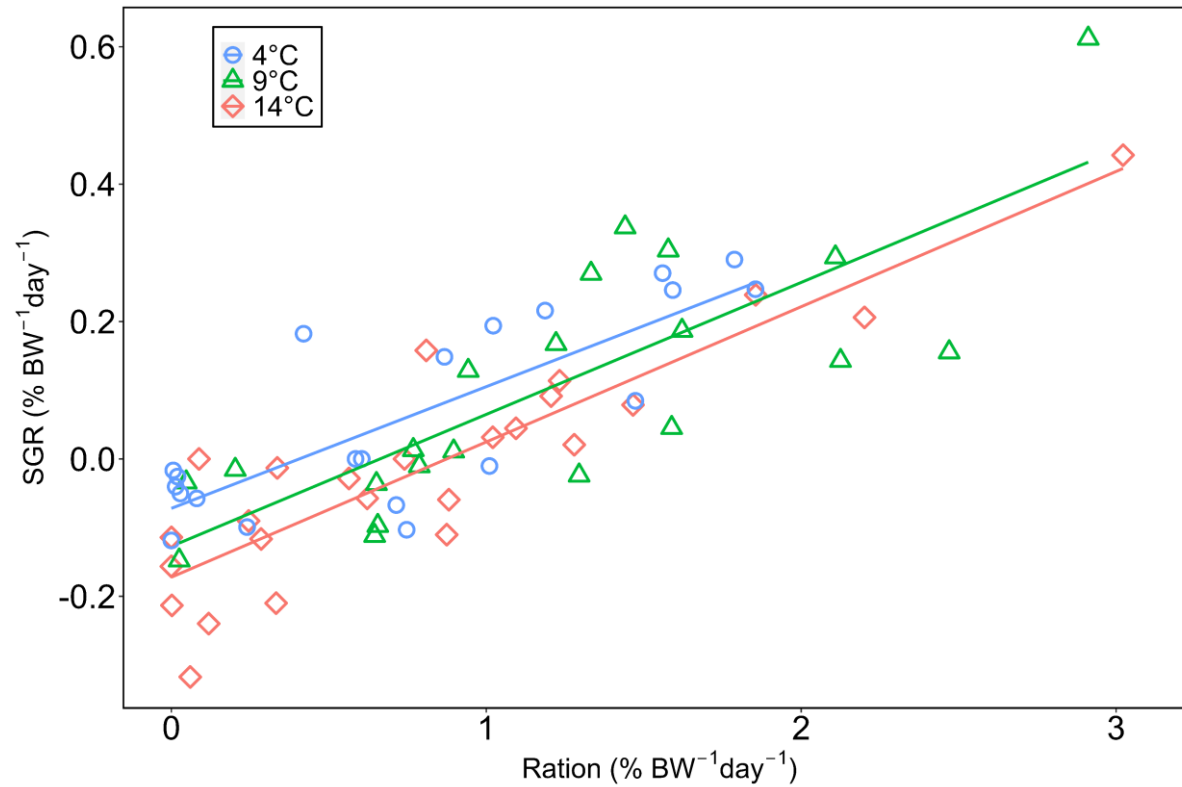


Figure 3–6. Relationship between the ration (%BW day⁻¹) and specific growth rate (SGR; %BW day⁻¹) for each individual at 4 °C (○), 9 °C (△), and 14 °C (◇). Lines were estimated by a linear model for each temperature (blue, 4°C; green, 9°C; red, 14 °C). The slopes, x-intercept, and y-intercept of each line indicate the net conversion efficiency, maintenance ration (%BW day⁻¹), and catabolic rate (%BW day⁻¹). Higher temperatures resulted in higher maintenance rations and catabolic rates, whereas net conversion efficiency did not differ significantly among temperatures.

Table 3–4: Review of the effect of a 10°C temperature increase (Q_{10}) on the gastric evacuation rate (GER) and B value (B) among adult temperate marine fishes. feeding habitat, body size range, and range of experimental temperature (temp) [°C].

Scientific name	Common name	Order	Feeding habitat	Body size	Q_{10}	temp	No.
<i>Squalus acanthias</i>	Spiny dogfish	Squaliformes	Demersal	2228–3950 g	2.7	12–15	[1]
<i>Clupea harengus</i>	Atlantic herring	Clupeiformes	Pelagic	310 ± 44.8 g	12.2	6.2–8.1	[2]
<i>Clupea harengus</i>	Atlantic herring	Clupeiformes	Pelagic	16–28 cm	3.9	5–18	[3]
<i>Salvelinus alpinus</i>	Arctic char	Salmoniformes	Pelagic	40–100 g	3.3	6–14	[4]
<i>Gadus morhua</i>	Atlantic cod	Gadiformes	Demersal	180–2330 g	3.7	1–10	[5]
<i>Gadus morhua</i>	Atlantic cod	Gadiformes	Demersal	1000–1500 g	3.0	10.5–15.4	[6]
<i>Gadus morhua</i>	Atlantic cod	Gadiformes	Demersal	262–2066 g	2.9	1–14	[7]
<i>Gadus morhua</i>	Atlantic cod	Gadiformes	Demersal	150–375 g	1.5	2–15	[8]
<i>Merlangius merlangus</i>	Whiting	Gadiformes	Demersal	57–606 g	2.3	6–15	[9]
<i>Merlangius merlangus</i>	Whiting	Gadiformes	Demersal	18–33 cm	2.0	10–18	[10]
<i>Lophius americanus</i>	Goosefish	Lophiiformes	Demersal	2627–6306 g	2.8	10–15	[11]
<i>Scomber scombrus</i>	Atlantic mackerel	Scombriformes	Pelagic	25–45 cm	7.4	14.5–17	[12]
<i>Scomber scombrus</i>	Atlantic mackerel	Scombriformes	Pelagic	120–420 g	4.1	9–19	[13]
<i>Cleisthenes pinetorum</i>	Pointhead flounder	Pleuronectiformes	Pelagic	117–281 g	6.6	4–14	[14]
<i>Limanda</i>	Dab	Pleuronectiformes	Demersal	35–225 g	2.3	8.5–15.5	[15]
<i>Limanda</i>	Dab	Pleuronectiformes	Demersal	10–200 g	1.7	8.5–16.4	[16]
<i>Paralichthys dentatus</i>	Summer flounder	Pleuronectiformes	Demersal	390–1259 g	2.3	15–20	[17]
<i>Pleuronectes platessa</i>	Plaice	Pleuronectiformes	Demersal	38–380 g	2.4	9.5–15.5	[18]
<i>Pleuronectes platessa</i>	Plaice	Pleuronectiformes	Demersal	15–200 g	2.0	5–15.5	[19]
<i>Pleuronectes platessa</i>	Plaice	Pleuronectiformes	Demersal	280–320 g	1.8	2–20	[20]
<i>Scophthalmus maximus</i>	Turbot	Pleuronectiformes	Demersal	60–700 g	3.2	8–19	[21]
<i>Scophthalmus maximus</i>	Turbot	Pleuronectiformes	Demersal	254 ± 63 g	2.2	10–19.7	[22]

[1]: Stehlik *et al.*, 2021, [2]: Årnes *et al.*, 2004, [3]: Temming 1995 (cited in Temming and Herrmann, 2001), [4]: Amundsen and Klemetsen, 1988, [5]: dos Santos and Jobling, 1995, [6]: Temming and Herrmann, 2003, [7]: dos Santos and Jobling, 1991, [8]: Tyler 1970, [9]: Andersen, 1999, [10]: Seyhan and Grove, 1998, [11]: Stehlik *et al.*, 2021, [12]: Mehl and Westgård, 1983, [13]: Temming, 2002, [14]: This study, [15]: Gwyther and Grove, 1981, [16]: Jobling *et al.*, 1977, [17]: Stehlik *et al.*, 2021, [18]: Basimi and Grove, 1985, [19]: Jobling, 1980, [20]: Edwards, 1971, [21]: Flowerdew and Grove, 1979, [22]: Krog and Andersen, 2009.

Table 3–5. Relationship between growth rate and ration of adult marine fishes. The slope, y-intercept and x-intercept of the growth equation (g: growth rate f: feeding rate) represent net conversion efficiency, catabolic rate and maintenance ration (MR).

Common name	Species	Property (BW or age)	Temp	Formula	MR (%BW /day)	Prey	No
Walleye pollock	<i>Gadus chalcogrammus</i>	210–780g	11	$g=0.4451f-0.3483$	0.7825	Squids, sandlance, pollock	[1]
		210–780g	4	$g=0.3901f-0.2102$	0.5388	Squids, sandlance, pollock	[1]
		210–780g	7	$g=0.5283f-0.3930$	0.7439	Squids, sandlance, pollock	[1]
Pacific cod	<i>Gadus macrocephals</i>	200–5000g	4.5	$g=0.966f-0.442$	0.466695	Herring pink shrimp	[2]
		200–5000g	6	$g=0.589f-0.307$	0.509122	Herring pink shrimp	[2]
Pointhead flounder	<i>Cleisthenes pinetorum</i>		14	$g=0.1969f-0.1722$	0.8746	Krill	[3]
			4	$g=0.1828f-0.0792$	0.4333	Krill	[3]
			9	$g=0.1921f-0.1273$	0.6627	Krill	[3]
Flathead sole	<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0–350g	4	$g=0.5019f-0.130$	0.259	Herring	[4]
Yellowfin sole	<i>Limanda aspera</i>	0->301g	10	$g=0.4802f-0.199$	1.458	Herring	[5]
		0->301g	3	$g=0.5403f-0.140$	0.259	Herring	[5]
		0->301g	6	$g=0.416f-0.201$	0.48	Pacific herring	[5]
		0->301g	6	$g=0.4002f-0.166$	0.415	Herring	[5]
		0->301g	6	$g=0.2552f-0.167$	0.654	Octopus	[5]
Japanese flounder	<i>Paralichthys olivaceus</i>	337g	20	$g=0.43f-0.28$	0.65	Squid	[6]
Rainbow trout	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	2-year classes	9.8	$g=1.45f-0.36$	0.25		[7]
Sockeye Salmon	<i>Oncorhynchus nerka</i>	46g	10	$g=0.4f-0.4$	1		[7]
Japanese sadine	<i>Sardinops melanostictus</i>	Age-3	7	$g=0.280f-0.304$	1.086g/day	Krill	[8]
		Age-2	7	$g=0.424f-0.442$	1.042g/day	Krill	[8]
		Age-1	20–22	$g=0.417f-0.462$	1.107g/day	Krill	[8]
		Age-1	16–20	$g=0.347f-0.508$	1.464g/day	Krill	[8]
Black scraper	<i>Navodon modestus</i>	100–200g	20	$g=0.166f-0.01$	0.06024	<i>Acetes japonicus</i>	[9]
		12–45g	20	$g=0.305f-0.16$	0.5245	<i>Acetes japonicus</i>	[9]
		100–200g	28	$g=0.159f-0.29$	1.8238	<i>Acetes japonicus</i>	[9]
		10.7–89.9g	18.5– 22.8	$g=0.281f-0.39$	1.388	<i>Acetes japonicus</i>	[9]

[1]: (吉田 & 櫻井, 1984), [2]: (Paul *et al.*, 1990), [3]: This study, [4]: (Paul *et al.*, 1992), [5]: (Smith *et al.*, 1991), [6]: (Fukuda *et al.*, 2002), [7]: (Kingham, 1983), [8]: (Noguchi *et al.*, 1990), [9]: (鈴木, 1976).

た (Table 3-5)。GCE は温度の上昇とともに減少した ($GCE = -1.245t + 16.605$ 、 $R^2 = 0.78$; Table 3-5)。

各指標の他魚種との比較

ソウハチの摂餌速度と SGR の関係における傾き (転換効率 : NCE) と切片 (異化速度 : CR) は他魚種よりも低い傾向にあった (Fig. 3-7 ; Table 3-5)。カレイ科内で比較しても転換効率と異化速度は低い傾向にあった (Fig. 3-7)。

魚種ごとの NCE と CR の関係を (Fig. 3-7) に示した。図中の数字は水温を表す。CR は魚種を通じて水温とともに増加する傾向がみられたが、NCE と水温の関係は魚種によって様々であり、水温とともに増加、あるいは減少するものが認められたほか、一貫した関係を示さない種 (マイワシ、スケトウダラ) も存在した。ソウハチの CR はいずれの実験水温に関してもウマヅラハギ *Thamnaconus modestus* に次いで低く、NCE も最大の魚種が 0.5 以上を達成しているのに対し、0.2 と低かった。

胃内容物排出速度 (GER) と食物要求速度 (MR) の差

カロリーベースで比較した、GER と MR の差は、水温上昇とともに急激に増加し、4°C では $11.7 \text{ J g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ となり、同水温下の MR ($17.6 \text{ J g}^{-1} \text{ day}^{-1}$) よりも小さい値をとった。対して、14°C では GER と MR の差は $128.4 \text{ J g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ に増加した (Fig. 3-8)。

考察

ソウハチのパラメータ B は 0.64 だった。本種の胃内容物排出様式は、パラメータ B が近値の表面積依存モデル ($B = 0.67$) が適合すると考えられる。また、ソウハチ (0.64) と同程度の B 値を持つ魚として、スプラット *Sprattus sprattus* (0.69 ; Bernreuther *et al.*, 2009) やレッドドラム *Sciaenops ocellatus* (0.68 ; Gillum *et al.*, 2012) がいる。Årnes *et al.*, (2004) と Temming, (2002) によると、プランクトン食性魚類 (タイセイヨウニシンやカタクチイワシ) は B 値が 1 に近いことが多いのに対して、魚食性魚類 (例えば、ホワイティング *Merlangius merlangus* (Andersen, 1999a)、タイセイヨウダラ *Gadus*

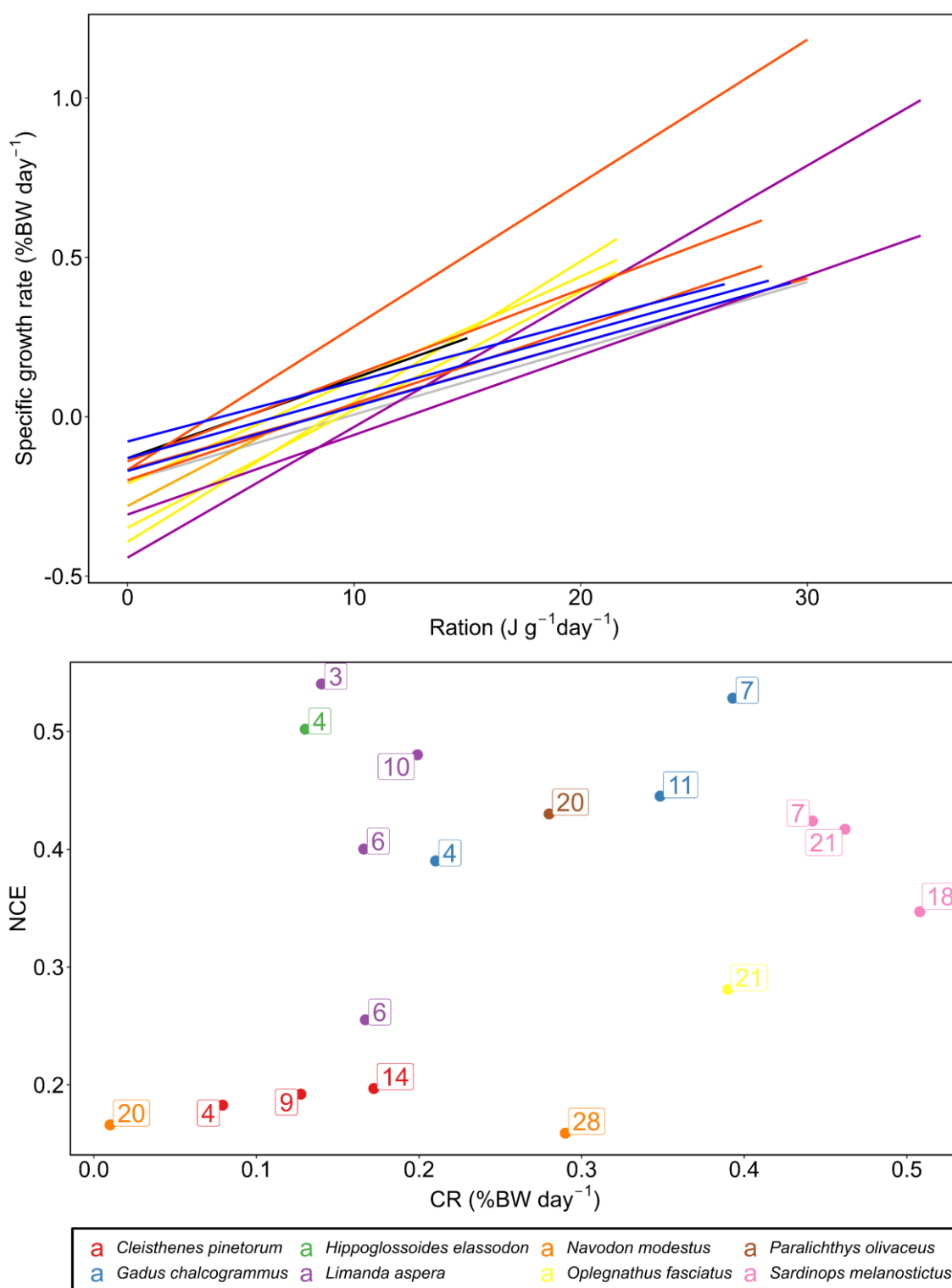


Figure 3–7 Inter-specific comparison of the relationship between daily ration and specific growth rate (SGR; upper) and the relationship between catabolic rate (CR) and net conversion efficiency (NCE; bottom). The fish species are coded by colors. The numerals in the boxes next to the data points on the lower plot indicate the temperature at which the data was obtained.

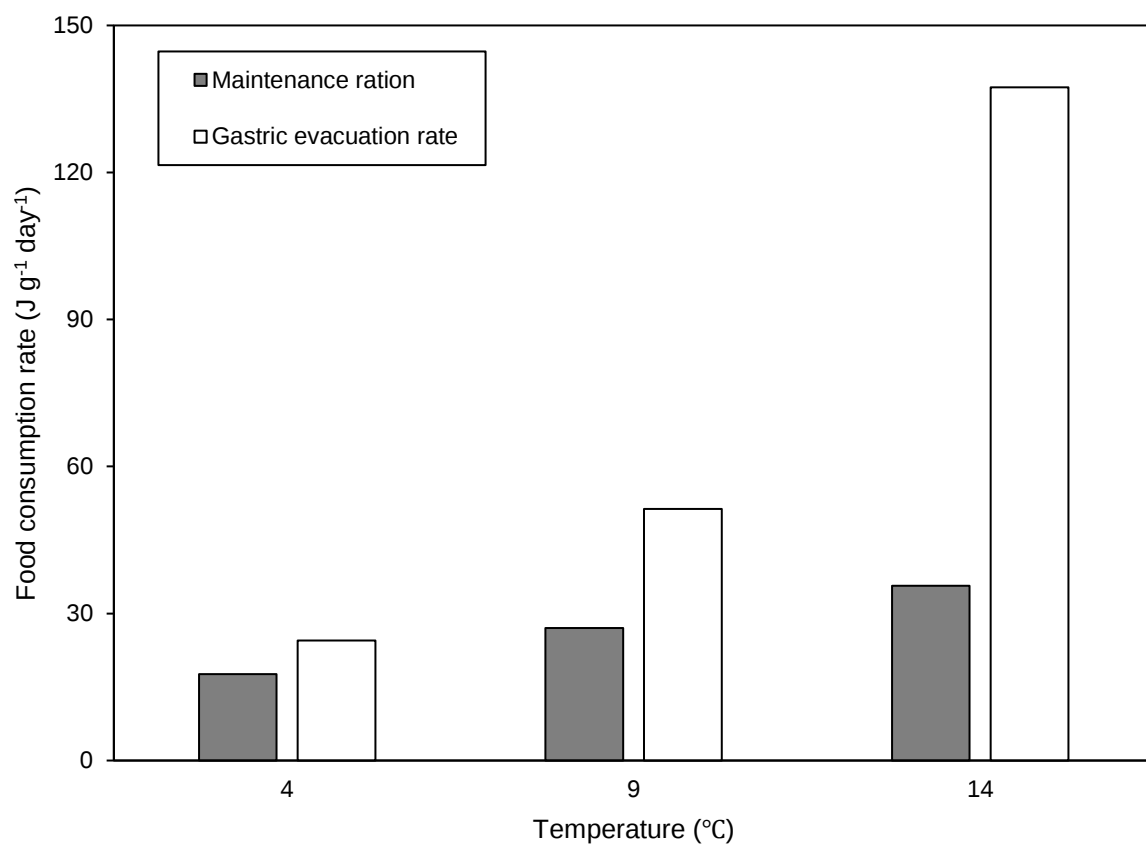


Figure 3–8. Differences between the maintenance ration ($\text{J g}^{-1} \text{ day}^{-1}$; grey bars) and gastric evacuation rate ($\text{J g}^{-1} \text{ day}^{-1}$; white bars) on a caloric basis at different temperatures.

morhua (Temming & Herrmann, 2003)、ターボット (Krog & Andersen, 2009) など) は、 B 値が 0.5 近くになる傾向がある。さらに、両者の中間的な食性を示す中間種 (mesophagous species) ; タイセイヨウサバ (Temming, 2002) やマアジ (Temming & Herrmann, 2001) は B 値が 0.5 から 1 の間である。この分類によれば、ソウハチは動物プランクトンや小魚を捕食することから (Yamamura *et al.*, submitted)、中食性魚類と考えられ、本研究で推定された B 値 (0.64) はこの分類と一致した。

ソウハチの Q_{10} は、レビューした底生魚の中で最も高かった。これを説明するために、まずレビューした魚の生息環境と食性の間の関係を検討する。 Q_{10} は漂泳魚類よりも底生魚類の方が低かった。(Kikuchi *et al.*, 2019) は砂浜域における仔稚魚の水温耐性 (ここでは、その魚種が水平の体位を維持可能な上限の水温を、分布水温の重心で割った値 (Claussen, 1977)) を調べた結果、漂泳魚類の方が底生魚類よりも低かったことを報告している (Kikuchi *et al.*, 2019)。そして、漂泳性魚類と浅海性魚類の水温耐性の違いは、生活史を通じて経験する温度勾配の違いを反映すると考察している (Madeira *et al.*, 2012)。つまり、生活史を通じて漂泳区に生息する漂泳魚類に比べ、発生初期には温暖な漂泳区に生息し、成長するにつれて冷たい海底生活に移行する底生魚類は、このような大きな水温勾配に対応する必要があるだろう。そのため、漂泳性魚類は底生性魚類に比べて水温変動に弱く、水温耐性が低いと考えられている (Kikuchi *et al.*, 2019)。

胃内容物排出は、エネルギー活動に依存する生理的プロセスである。例えば、*Austrolycus depressiceps* の SDA (すなわち消化活動) に必要なエネルギーは、摂餌した総エネルギーの最大 64% にもなることが報告されている (Vanella *et al.*, 2010)。したがって、GER の Q_{10} はエネルギー活動の水温依存性、および水温耐性の指標とみなすことができるかもしれない。 Q_{10} は水温に対する熱可塑性と似た性質を示す可能性がある。GER は消化活動の指標であるため、摂餌環境は特に重要である。漂泳性魚類は生涯を通じて漂泳区で摂餌するのに対し、底生性魚類は稚魚期に暖かい漂泳区で摂餌することが多く、成長するにつれて寒い底生層での摂餌に移行する (Andrews *et al.*,

2009)。このように、底生魚はその生活史において、漂泳性魚類とはまったく異なる摂餌環境を経験する。GER の点から見て、より温暖な条件に対する耐性（つまり Q_{10} が低い）があることは、成長にとって有利であろう。なぜなら、それは、変化しやすい摂餌環境において、生活史を通じて比較的安定した摂餌速度を維持することを可能にするからである。

摂餌生態の違いに加え、他の要因（生息域や成長段階など）も GER の温度感受性に影響を及ぼす可能性がある。例えば、 Q_{10} は温帯と亜熱帯で異なり、漂泳性の魚種でも異なる。亜熱帯の漂泳魚であるマアジ (Temming & Herrmann, 2001) とレッドドラム *Sciaenops ocellatus* (Gillum *et al.*, 2012) の GER の Q_{10} はそれぞれ 1.38 および 1.99 と異なる。さらに、GER の Q_{10} は成長段階によっても異なる。タイセイヨウサバの Q_{10} は、稚魚期後期（体長 7–14 mm）の 1.38 (Dunbrack *et al.*, 2009) から、稚魚期および成魚期（体重 120–420 g）の 4.1 まで増加する (Temming, 2002)。また、分類学的に類似した種は、一般的に Q_{10} の値が似ていることが知られる。例えば、熱帯の淡水域に分布するスズキ科の魚類は Q_{10} 値が類似しており、パイクパーチは 4.5 (Koed, 2001)、パーチ *Perca fluviatilis* は 4.1–4.3 (Persson, 1979; Persson, 1981) の値をとる。しかし本研究でレビューした 7 科の魚種における GER の Q_{10} については、分類学的に類似した科間の GER の Q_{10} に有意差がみられなかった ($p = 0.09$, スチューデントの t 検定)。4 科の魚種の属する底生魚類の Q_{10} 値の科ごとの平均値は 1.7 から 3.7 で、最小値も最大値も板鰐類に見られた。この結果から、温帯の海産魚成魚の Q_{10} は、分類学的な類似性よりも、種特異的な差異に影響を受け変動することが示唆された。摂餌環境以外の様々な要因が GER の水温依存性に影響を及ぼしており、単一の要因のみで GER の変動を説明することは困難であると考えられる。

ソウハチの GER の Q_{10} は、検討した底生魚種の中で最も高い値をとった。本種の稚魚は動物プランクトンを食べるが (Hiraoka *et al.*, 2005)、成長に伴い、次第に大型のネクトンも食べるようになる (Yamamura *et al.* submitted)。このように、本種は生活史を通じて漂泳摂餌が可能である。そのため、この種は、他の底生魚とは異なり、摂餌時

に水温の低い海底にとどまる必要がない。このユニークな摂餌行動が、漂泳性魚類（タイセイヨウニシンやタイセイヨウサバなど）と同程度の高い Q_{10} を説明する一因となるかもしれない。本種の GER は水温の低下とともに急速に低下し（Fig. 3-4）、摂餌速度は低温環境において著しく制限される（ $< 0.85\% \text{ h}^{-1}$ ）。したがって、底層にとどまる限り、非常に限られた成長しか達成できない。噴火湾ではソウハチは周年水深 80 m 以浅に生息し、底層水温が 4°C を下回る水域にはほとんど出現しない（高津ら, 2024）。このような低水温環境では成長が期待できないため、水深 80m 以深にはソウハチが生息しない理由の一つだろう。

飼育実験期間を通じて、ソウハチの体重は増加したが、体長は増加しなかった。このことについて、成熟したスケトウダラ（吉田・櫻井, 1984）、ハドック *Melanogrammus aeglefinus*（Jones & Hislop, 1972）やホワイティング *Merlangius merlangus*（Jones & Hislop, 1972）などの冷水性魚種は、MR 以上の給餌を行った場合、体重のみが増加することが報告されている。本研究で用いたソウハチの体長（240–368 mm）は、石狩湾のソウハチを用いて推定された成長曲線（城ほか, 2024）を適用すると 6–14 歳と推定され、本研究で用いた個体はおおむね成熟していたと考えられる。そのため、体重のみが増加し体長が増加しなかったのは、実験に用いた個体が成熟しており、獲得したエネルギーを成長に配分しなかったためであると考えられる。

ソウハチの NCE および CR は他魚種よりも低い傾向にあった。基本的に、NCE が高いほど、餌として獲得したエネルギーを体重増加に反映させる能力が高くなる。しかし、GCE はカレイ科魚類の中では高かった。この理由について、本種の低い CR が作用していると考えられる。つまり、本種は NCE が低い、CR もまた他魚種より低いので、CR が緩衝的に働き、NCE と CR の和である GCR がさほど低くならなかったのだろう。このように、本種は低い NCE を低い CR で補完しているのかもしれない。

成長速度に及ぼす摂餌速度の影響についての線形モデルの傾きは、水温にはほとんど左右されず、ソウハチの NCE の水温依存性は低いことが示唆された。ヒラメ

Paralichthys olivaceus (Iwata *et al.*, 1994)、ホワイティング (Andersen & Riis-Vestergaard, 2003) およびヨーロッパミノー *Phoxinus phoxinus* (Cui & Wootton, 1988) などの冷水性魚種においても、本研究の結果と似通った関係が報告されている。これらの魚種はいずれも冷水性でありながら比較的幅広い水温帯に生息し、その水温の範囲において多くの魚種の NCE は水温の影響を受けないことが示唆されている (Fonds *et al.*, 1992; Elliott, 1976)。ソウハチの餌を自身の体重に変換する生理的機構は、水温に対して頑健であることが考えられる。

対して、線形モデルの切片、つまり異化速度は水温上昇に伴い小さくなった。同様の結果は、スケトウダラ (吉田・櫻井, 1984) およびコガネガレイ (Smith *et al.*, 1991) でも知られる。

GCE は、冷水性魚種の先行研究と同様に、水温の上昇とともに減少した (Brown *et al.*, 1989; Peck *et al.*, 2003)。GCE は NCE と CR の合計であると考えられることから、水温の上昇に伴う GCE の減少は NCE ではなく、CR の増加によるものと考えられた。ある温度範囲において摂餌速度が一定であれば、水温が低いほどソウハチの成長効率は高くなる。しかし、消費される餌の量は GER を含む他の水温依存的な要因によって制限されるため、GCE が高ければ低い水温での成長に有利というわけではないだろう。

GER の Q_{10} は MR の 3.2 倍であり、GER の Q_{10} は本研究で検討した底生魚類の中で最も高かった。また、本研究において、ソウハチの GER の Q_{10} (6.55) は、本種を含む底生魚類の平均値 (2.6) よりも 2.5 倍高いと推定された。MR はタイセイヨウオヒョウのそれよりも 1.7 倍低かった (Jonassen *et al.*, 1999)。これらの結果は、低温におけるソウハチの GER と MR の差の急激な減少が、GER の水温に対する感受性を反映していることを示している。

ソウハチの 14°Cにおける GER と MR の差は $128.4 \text{ J g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ であったが、4°Cではわずか $11.7 \text{ J g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ まで減少した。このことから、低い GER は摂餌速度のボトルネックとなるので、4°Cの環境下では周りに利用できる餌が十分にあっても、獲得エネルギーの大半が体重維持に使われてしまい、ほとんど成長できないことが示唆された。本研究におけるソウハチの移動は水槽内で制限されたが、野生の生息環境では移動と繁殖のためにさらなるエネルギーが必要となる。そのため、成長に割り当てられる実際のエネルギーは、本研究で得られた GER と MR の差よりも小さくなり、野生魚の成長は本実験環境よりも制限されるだろう。本種が海底付近に留まると、上記のような生理的な制約から、ほとんど成長できない可能性がある。一方、表-中層の水温は 4°Cを超え（渡野辺・奥村, 2020）、餌の供給が十分であれば、成長することができるかもしれない。このような生理的制約が、ソウハチのカレイ科魚類に特異な漂泳摂餌をうまく説明しているようにみえる。本種は水柱内に長時間とどまることが報告されているが（Yan *et al.*, 2020）、彼らはより水温の高い漂泳区で摂餌および消化を行っているのかもしれない。

4 章 ソウハチの代謝速度に及ぼす水温の影響

はじめに

魚類の捕食－被食関係と密接に関連する魚類のエネルギー動態は（緒言参照）、摂取したエネルギー量と消費および排出したエネルギー量が等しいというエネルギー動態論に基づき、以下の（15）式に単純化される（Warren & Davis, 1967）。

$$C = G + R + F \quad \text{Eq. (15)}$$

ここで、C は摂取量 [J]、G は成長量 [J]、R は代謝量 [J]、F は排出量 [J] を表わす。ここで、代謝量は以下のように細分できる（Warren & Davis, 1967）。

$$R = R_S + R_{SDA} + R_A \quad \text{Eq. (16)}$$

ここで、 R_S は基礎代謝量 [J]、 R_{SDA} は特異動的作用 [J]（Specific Dynamic Action：以下 SDA とする）、 R_A は活動代謝量 [J] を表す。基礎代謝量とは、生命を維持するのに必要な最低限度のエネルギー量のことであり、長時間静止している安静状態の酸素消費量として求められることが多い（Brett & Groves, 1979）。SDA とは、摂餌後、急激に代謝速度が増加する現象のことであり、餌の捕獲、ハンドリング、取り込み、消化、吸収、同化および成長に伴うタンパク質と脂質の合成に費やされたエネルギーの総和であると考えられている（Jobling, 1985）。ゲンゲ科に属する *Austrolycus depressiceps* は、摂餌したエネルギーの 64% を SDA に費やすことが知られている（Vanella *et al.*, 2010）。このように、SDA は動物のエネルギー収支を論ずるうえで欠くことのできない事項である。活動代謝量とは、筋肉運動を伴う遊泳活動に使われるエネルギー量のことであり、スタミナトンネルを用いて、酸素消費速度と遊泳速度の関係から推定するのが一般的である（Couturier *et al.*, 2007）。

変温動物である魚類のエネルギー動態は、水温に強く依存する。そして、最適水温、酵素の水温活性は、魚種により異なる。ゲンゲの 1 種 *Austrolycus depressiceps* では、2°C から 10°C の水温上昇で安静時の酸素消費速度が 9.6 倍にも増加することが知られる (Vanella & Calvo, 2005)。また、エネルギー動態の水温依存性を利用して、エネルギー消費量を節約している魚種もいる。例えば、トラザメ科の一種 *Scyliorhinus canicula* は、夜間に暖かい表層で摂餌し、日中に夜間よりも 2°C 低温な深層で休息することにより 1 日当たりの消費エネルギーを 4% 節約している (Sims *et al.*, 2006)。

このように、変温動物である魚類のエネルギー動態は水温に大きく依存的である。温帯-亜寒帯域において、底層と表層では冬季を除き、時には 10°C 以上に至る水温差があるため、エネルギー動態も生息水深により変化する。同海域に分布するソウハチも、トラザメのようなエネルギー動態的戦略をとっている可能性がある。ソウハチのエネルギー動態を明らかにすることで、本種が海底から浮上することのエネルギー戦略的な意義を明らかにできるかもしれない。同時に、代謝速度を明らかにすることにより、1 日当たりのエネルギー要求量を推定することができる。その量に食性情報を合わせることにより、ソウハチがスケトウダラ稚魚に及ぼす捕食圧を推定することが期待される。

本研究は、ソウハチの酸素消費速度を測定し、代謝速度（基礎代謝速度および SDA）を推定することで、本種のエネルギー動態を明らかにすることを目的とした。

材料・方法

試料採集と飼育

飼育実験に用いるソウハチ 32 個体（体重範囲 129–282 g、平均体重 $\pm$ 標準偏差：216 $\pm$ 454 g）を 2021 年 4 月に、3 章と同様の方法で採集・収容した。黒色の円柱型 5 トン水槽に収容し、3 章と同様の方法で飼育した。

酸素消費速度測定

実験は 2021 年 6 月から 2022 年 1 月に実施した。酸素消費速度を流水式 (Jobling, 1982; Liu *et al.*, 1997) により測定した。200L 水槽内で海水をエアーストーンで曝気しつつポンプで循環させ、温度制御装置 (E5ED、オムロン株式会社) によりヒーターとクーラーを用いて $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$ で制御した (Fig. 4-1)。溶存酸素濃度は水槽内と出水管に取り付けられた溶存酸素センサー (YUSB-01, 山形東亜 DKK 株式会社) により 1 分間隔で測定し、USB インターフェースを通じてコンピューターに保存した。代謝に及ぼす水温の影響を調べるため、ソウハチの生息域である噴火湾の春-夏の海底、中層および表層水温に近い、4、9 および 14°C (渡野邊・奥村, 2020) でそれぞれ酸素消費速度を測定した。測定は 14°C 区より開始し、1 日あたり 0.5°C ずつ水温を下げ、順次 9°C 区および 4°C 区で行った。測定に先立ち、実験魚を各水温区で 1 週間飼育し、馴致させた (Khan, 2022 ; Kim *et al.*, 2005)。

供試魚を水槽に投入した直後は、ストレスにより酸素消費速度が急激に増加する (Dash *et al.*, 2021)。また、代謝に及ぼす消化活動の影響をのぞくため、測定に先立ち絶食期間を設けた。3 章で求めた胃内容物排出速度と水温の関係から、4、9 および 14°C でそれぞれ消化管内容物が当初量の 10% 未満まで減少する 208、81 および 31 時間絶食させた。遊泳などの活動が代謝速度に及ぼす影響を調べるため、ビデオカメラで酸素消費速度測定時の個体を撮影した。なお、実験魚を驚かせずに活動が観察できるよう、夜間には赤外線モードで撮影を行った (Carazo *et al.*, 2013)。また、代謝速度に及ぼす摂餌の影響 (SDA) を調べるため、 $7.2 \pm 0.61 \text{ g}$ の生きたスケトウダラ稚魚をソウハチに捕食させたのち、チャンバーに投入し、溶存酸素濃度を測定した。この実験には、4、9 および 14°C でそれぞれ 2、5 および 5 個体用いた。

数値解析

恒温水槽内とソウハチを投入した酸素チャンバーの出水管の溶存酸素濃度の差から、ソウハチが消費した酸素量を求め、流水速度を掛け合わせることで酸素消費速度を求めた。SMR は、24 時間分の酸素消費速度を用いて、Chabot *et al.* (2016) の MLND 法に基づき推定した。MLND 法とは、24 時間分の酸素消費速度のヒストグラムにつ

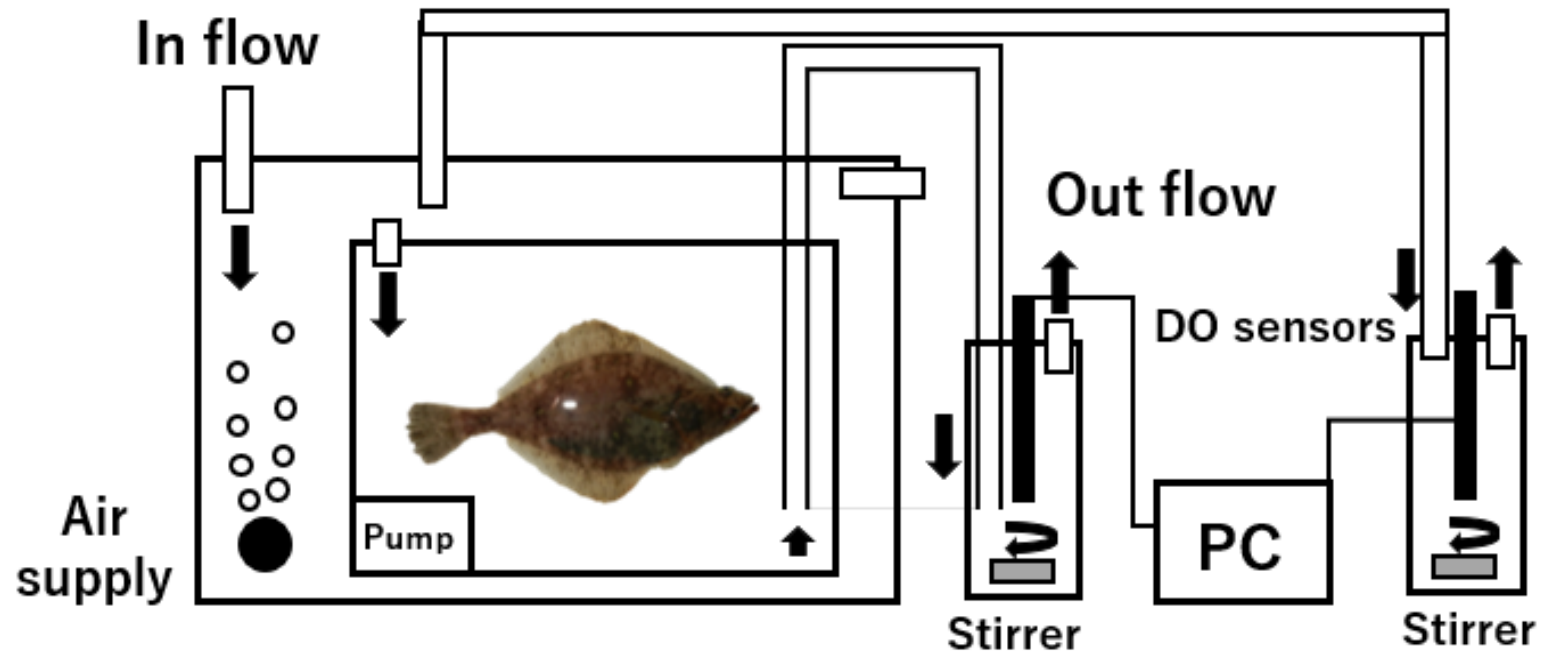


Figure 4–1. Schematic diagram of measurement of oxygen consumption rate.

いて、混合正規分布を用いて複数のピークを持つ曲線として推定し、ボトム値を SMR とする方法である。解析には R パッケージの *mclust* を用いた (Fraley & Raftery, 2002; Scrucca *et al.*, 2023)。SDA に関わる 3 つの指標について、以下のように推定した。

SDA ピーク：摂餌後の酸素消費速度の最高値。

エアロビック・スコープ：SDA ピークと SMR との差のことで、その魚種の代謝特性を評価する指標 (Fry, 1947)。

SDA 時間：摂餌後、酸素消費速度が摂餌前の値に戻るまでの時間。

SDA 総量：SDA 時間までの酸素消費量の累積量 (Fig. 4-2)。

SDA 係数：摂取した餌の熱量あたりの SDA 総量のことで、SDA に配分されるエネルギーの割合の指標。

求めた酸素消費速度を $14.77 \text{ J mgO}_2^{-1}$ としてカロリーに変換し (Brett & Groves, 1979)、SMR、SMR の Q_{10} および SDA 係数について文献情報に基づき種間比較してソウハチのエネルギー動態特性を明らかにした。

結果

実験環境

ビデオカメラによりチャンバー内のソウハチの活動を観察したところ、1 日に数回波打つような行動が数秒間続く活動が見られたが、その活動に周期性はなく、多くの時間をチャンバーの底面で静穏に過ごし、昼夜を通して顕著な活動は観察されなかった。

基礎代謝速度 (SMR)

4, 9 および 14 °C においてそれぞれ、29, 19 および 17 個体で測定を行った (Table 4-1)。基礎代謝速度 (SMR) の平均値は、前記の各水温区でそれぞれ 2.63 ± 1.353 , 6.22 ± 1.776 および $7.62 \pm 1.862 \text{ J gBW}^{-1} \text{ day}^{-1}$ であり 3 章で求めた各水温の異化速度 (CR) と似通った値をとった (Table 4-1)。水温による変化から、本種の SMR の Q_{10} は 2.36 と推定された。SMR ($\text{mgO}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gBW}^{-1}$) に及ぼす水温の影響は有意だった (一般化線形モデル: $p < 0.001$, Table 4-2, Fig. 4-3)。また、SMR ($\text{mgO}_2 \text{ h}^{-1}$) と体重は、有意な関係を持たなかった ($p = 0.07$, Table 4-2, Fig. 4-4)。

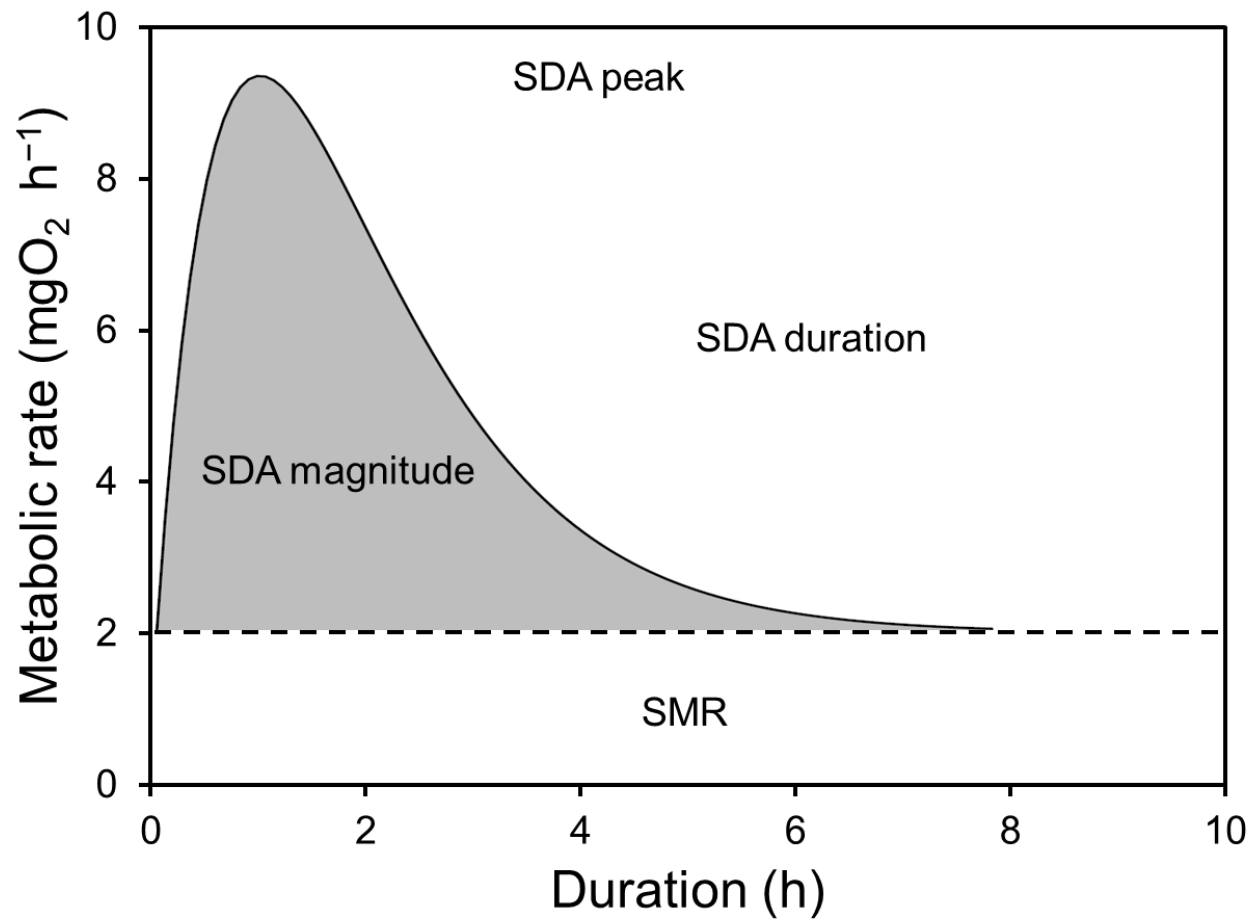


Figure 4–2. Conceptual diagram of specific dynamic action (SDA). The SDA peak occurs shortly (generally < 1 h) after food ingestion. The metabolic rate of a given animal is shown as the sum of SDA and the standard metabolic rate (SMR) which is constant over time. The SDA continues for hours after the SDA peak, and the SDA magnitude is shown as the integration of SDA over time.

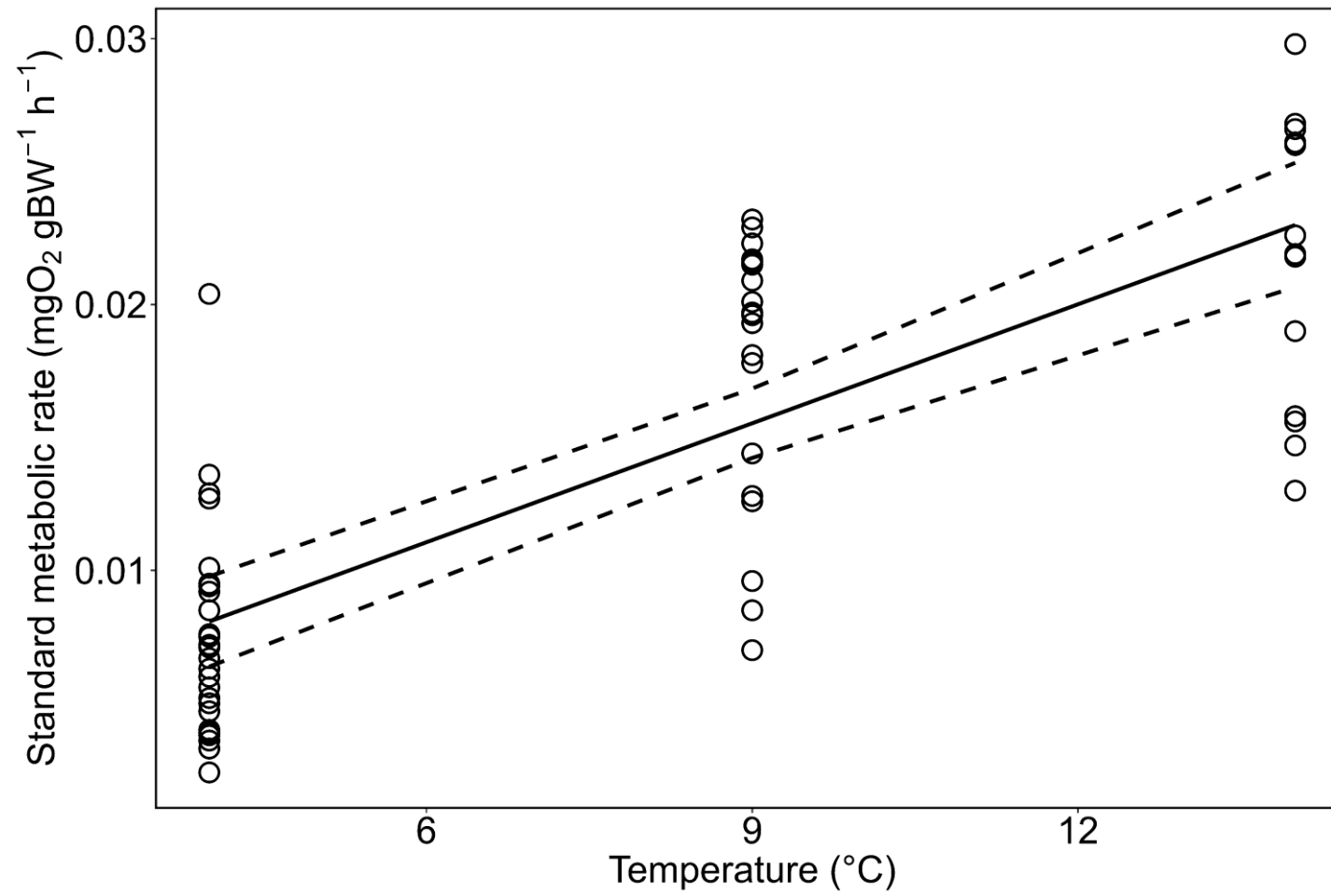


Figure 4–3. Relationship between standard metabolic rate and temperature for pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum*. The line was fitted by linear model. Doted lines indicate 95% confidence intervals.

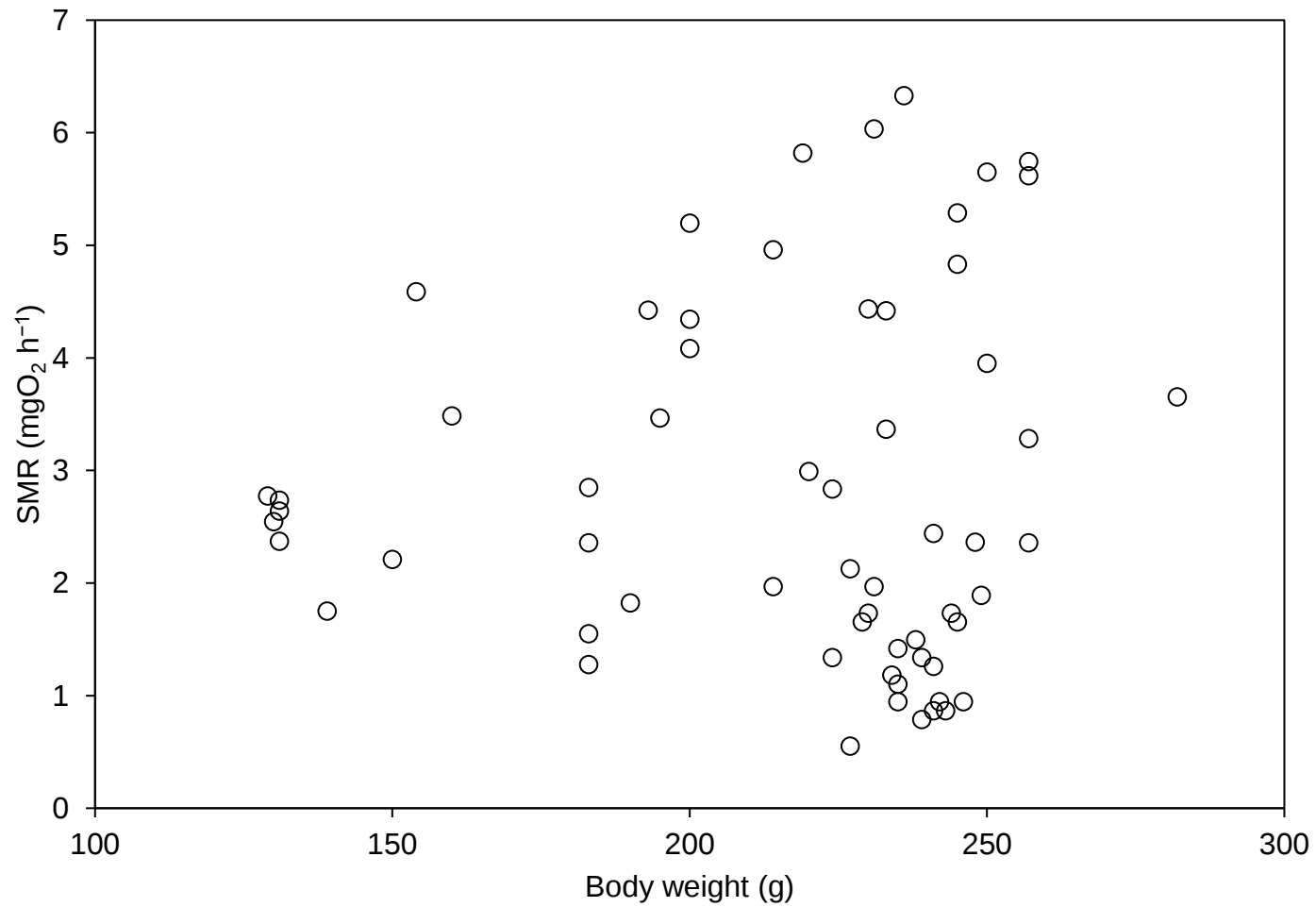


Figure 4-4. The relationship between standard metabolic rate and body weight of the pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum*.

Table 4–1. Summary of standard metabolic rate (SMR) experiments for pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum*.

Temperature [°C]	<i>N</i>	<i>BW</i> [g]	SMR [J gBW ⁻¹ day ⁻¹]
4	29	233 ± 14.8	2.63 ± 1.353
9	19	190 ± 45.7	6.22 ± 1.776
14	17	216 ± 41.1	7.62 ± 1.862

Table 4–2. Summary of generalized linear models for standard metabolic rate: SMR [mgO₂ h⁻¹ gBW⁻¹], explanatory variable as body weight: BW [g], temperature: temp [°C].

variable	<i>p</i>	<i>R</i> ²	<i>AIC</i>
BW	0.07	0.13	−425.63
temp	< 0.001	0.60	−473.55
BW + temp	< 0.001	0.62	−475.55

ソウハチの SMR と水温依存性の特徴を明らかにするために、他のカレイ科魚類の結果を引用し、比較した (Table 4-3)。本研究の結果を含む、9 種の SMR の Q_{10} の最大および最小はそれぞれターボット (2.7) およびコモンソール *Solea solea* (1.68) にみられ、カレイ科魚類の SMR の Q_{10} は 1-3 の範囲に収まった。SMR での比較では、10°C においてソウハチ ($0.017 \text{ mgO}_2 \text{ gBW}^{-1} \text{ h}^{-1}$) は、ヒラメ ($0.0095 \text{ mgO}_2 \text{ gBW}^{-1} \text{ h}^{-1}$) に次いで低い値を示した (Fig. 4-5)。また、3 章で求めた異化速度 ($\text{mgO}_2 \text{ gBW}^{-1} \text{ h}^{-1}$) に対する SMR ($\text{mgO}_2 \text{ gBW}^{-1} \text{ h}^{-1}$) の割合を計算したところ、4、9 および 14°C でそれぞれ 111、82 および 92% となった。

SDA

SDA 総量は水温が高くなるほど低下する傾向にあった (Table 4-3)。これに伴い、SDA 総量を餌の熱量で除した SDA 係数 (SDA 総量/餌の熱量、%) も、水温上昇とともに減少した (Table 4-4)。一方、SDA ピークは、4 から 14°C にかけて増加した (Table 4-4)。SDA 係数について魚種間でレビューしたところ、多くの魚種で水温上昇とともに SDA 係数が増加したが、オオニベ *Argyrosomus japonicus* およびボラの一種 *Mugil sdiens* の SDA 係数は本種と同様に水温上昇とともに減少した (Table 4-5)。

考察

各水温の SMR と 3 章で推定した異化速度との比率は各水温区で 82-111% と両者の値は類似していた。異化速度は、代謝速度と排出速度 (時間当たりの、摂餌量のうち吸収されずに排出される餌の重量) の合計値である (Suzuki, 1976)。同じカレイ目のヒラメの排出速度は 10% 程度であること (劉, 1997)、実験期間を通してソウハチは底面で静穏に過ごしていたことを考慮すると、上記の比率は、両手法により代謝速度が適切に測定されたことを示すと考えられる。

ソウハチの SMR は体重と関係を持たなかった (Table 4-2)。一般に、体重が増加すると、体組織の代謝総量が多くなるので、SMR も体重とともに増加することが考えられる。実際に、多くの冷水性魚種で、SMR と体重はアロメトリー関係にあることが報告

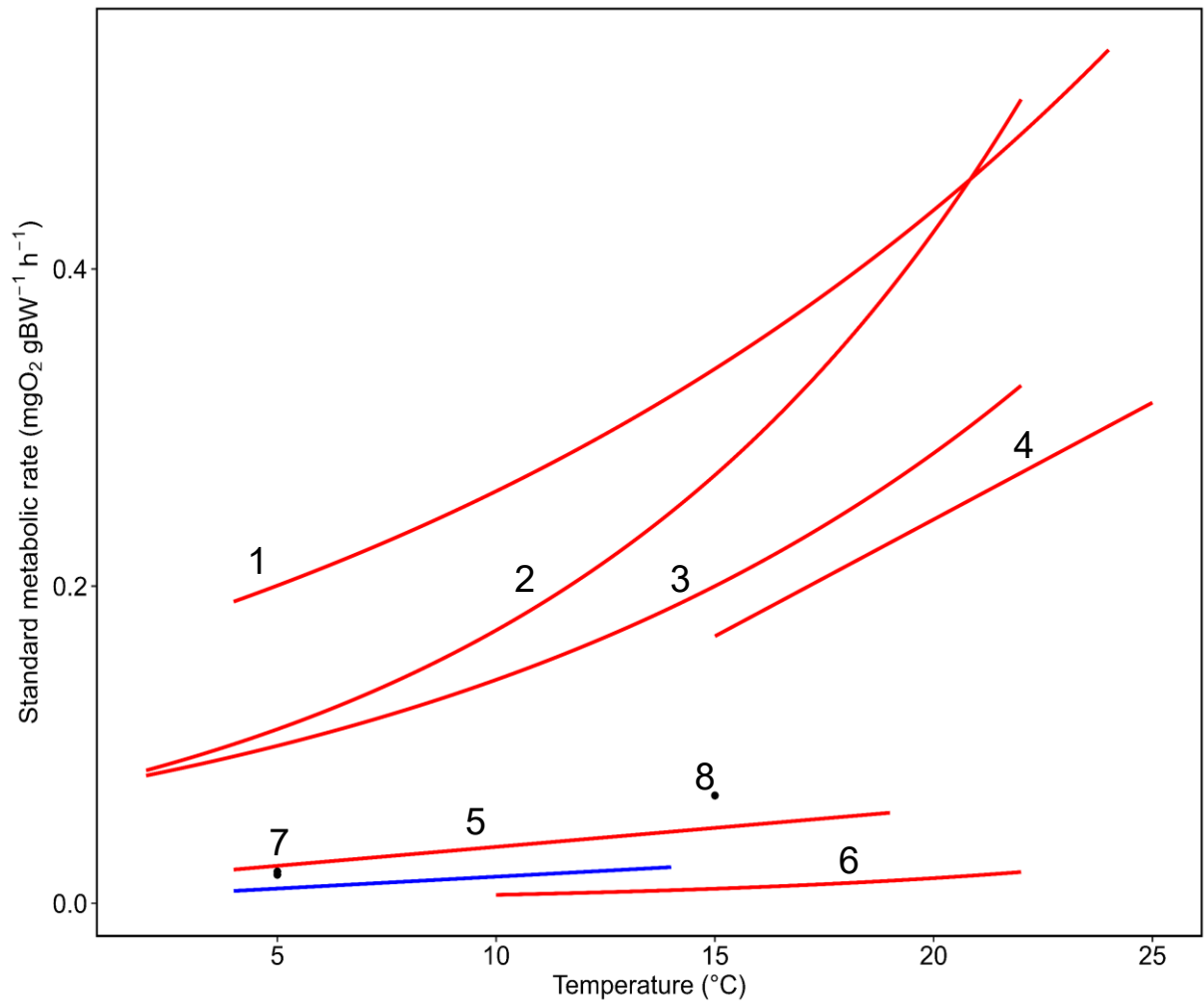


Figure 4–5. Relationship between standard metabolic rate and water temperature in flatfishes. Blue line represents pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum*. 1: *Solea solea* (Lefrançois & Claireaux, 2003), 2: *Platichthys flesus* (Fonds *et al.*, 1992), 3: *Pleuronectes platessa* (Fonds *et al.*, 1992), 4: *Paralichthys olivaceus* (Oh *et al.*, 2012), 5: *Platichthys stellatus* (Oh *et al.*, 2009), 6: *Scophthalmus maximus* (Mallekh, 2002), 7: *Reinhardtius hippoglossoides* (Dupont-Prinet *et al.*, 2013), 8: *Platichthys flesus* (Duthie & Houlihan, 1982).

Table 4–3. Review of SMR among flatfishes. Q_{10} represent the increase rate of SMR when the temperature increases by 10°C.

Species	Common name	Temperature [°C]	BW	SMR [mgO ₂ gBW ⁻¹ h ⁻¹]	Q_{10}	Source
<i>Platichthys stellatus</i>	starry flounder	4–19	37.4 g	function(x)0.00239*x+0.0117	2.12	(Oh <i>et al.</i> , 2009)
<i>Platichthys flesus</i>	European flounder	5–15	243 g	0.068	—	(Duthie & Houlihan, 1982)
<i>Solea solea</i>	common sole	4–24		function(x)0.1545*exp(0.052*x)	1.68	(Lefrançois & Claireaux, 2003)
<i>Paralichthys olivaceus</i>	Japanese flounder	15–25	Immature	function(x)0.01473*x–0.05252	2.28	(Oh <i>et al.</i> , 2012)
<i>Pleuronectes platessa</i>	plaice	2–22		function(x)0.07*exp(0.07*x)	2.01	(Fonds <i>et al.</i> , 1992)
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	flounder	2–22		function(x)0.07*exp(0.09*x)	2.46	(Fonds <i>et al.</i> , 1992)
<i>Scophthalmus maximus</i>	turbot	10–22	400–600 g	function(x)0.001794*exp(0.109*x)	2.7	(Mallekh, 2002)
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	Greenland halibut	5	1465 g	0.01802	—	(Dupont-Prinet <i>et al.</i> , 2013)
<i>Clesthenes pinetorum</i>	pointhead flounder	4–14	256 g	function(x)0.0015*x+0.0018	2.36	This study

Table 4–4. Summary of experiment for specific dynamic action (SDA) at different ambient temperatures in pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum*.

Temp	<i>N</i>	SDA peak [mgO ₂ gBW ⁻¹ h ⁻¹]	SDA duration [min]	SDA magnitude [J gBW ⁻¹]	SDA coefficient [%]	Aerobic scope [mgO ₂ gBW ⁻¹ h ⁻¹]
4°C	2	0.068 ± 0.0061	3236 ± 347.0	2347 ± 308.1	8.68 ± 1.695	0.0606
9°C	5	0.074 ± 0.0134	2818 ± 288.0	1758 ± 392.0	6.10 ± 1.154	0.0567
14°C	5	0.127 ± 0.0541	1536 ± 387.3	1691 ± 531.5	5.67 ± 1.736	0.1051

Table 4–5. Review on SDA coefficient of fish species from various habitats.

Species	Temp [°C]	BW	Q ₁₀ of SDA peak	SDA coefficient [SDA/meal energy, %]	Source
<i>Harpagifer bispinis</i> (A)	10	5.68g	8.78	16.1 ± 5.23	(Vanella <i>et al.</i> , 2010)
<i>Harpagifer bispinis</i> (A)	4	5.68g	8.78	4.1 ± 1.41	(Vanella <i>et al.</i> , 2010)
<i>Harpagifer bispinis</i> (A)	2	5.68g	8.78	2.8 ± 0.99	(Vanella <i>et al.</i> , 2010)
<i>Austrolycus depressiceps</i>	10	4.43g	13.62	64.2 ± 63.94	(Vanella <i>et al.</i> , 2010)
<i>Austrolycus depressiceps</i>	4	4.43g	13.62	6.1 ± 6.80	(Vanella <i>et al.</i> , 2010)
<i>Austrolycus depressiceps</i>	2	4.43g	13.62	8.0 ± 8.24	(Vanella <i>et al.</i> , 2010)
<i>Silurus meridionalis</i>	27.5	55.5g		112 ± 0.5	(Fu <i>et al.</i> , 2005)
<i>Paranotothenia magellanica</i>	10	120.17g	1.97	20.0 ± 12.09	(Vanella <i>et al.</i> , 2010)
<i>Paranotothenia magellanica</i>	4	120.17g	1.97	13.0 ± 2.18	(Vanella <i>et al.</i> , 2010)
<i>Paranotothenia magellanica</i>	2	120.17g	1.97	11.6 ± 2.31	(Vanella <i>et al.</i> , 2010)
<i>Lates calcarifer</i>	29	15.5+1.9		10.2 ± 0.71	(Goodrich <i>et al.</i> , 2022)
<i>Harpagifer bispinis</i> (I)	10	6.32g	2.43	44.7 ± 5.32	(Vanella <i>et al.</i> , 2010)
<i>Harpagifer bispinis</i> (I)	4	6.32g	2.43	19.0 ± 5.65	(Vanella <i>et al.</i> , 2010)
<i>Harpagifer bispinis</i> (I)	2	6.32g	2.43	22.0 ± 10.53	(Vanella <i>et al.</i> , 2010)
<i>Patagonotothen sima</i>	10	31.55g	2.14	21.2 ± 12.76	(Vanella <i>et al.</i> , 2010)
<i>Patagonotothen sima</i>	4	31.56g	2.14	3.6 ± 1.86	(Vanella <i>et al.</i> , 2010)
<i>Patagonotothen sima</i>	2	31.57g	2.14	11.6 ± 5.71	(Vanella <i>et al.</i> , 2010)
<i>Silurus meridionalis</i>	17.5	22g	1.68	7.7	(Luo & Xie, 2008)
<i>Silurus meridionalis</i>	22.5	23g	1.68	9.4	(Luo & Xie, 2008)
<i>Silurus meridionalis</i>	27.5	24g	1.68	10.4	(Luo & Xie, 2008)
<i>Silurus meridionalis</i>	32.5	25g	1.68	11.1	(Luo & Xie, 2008)
<i>Amphiprion percula</i>	28.5	4g	2.26	10 ± 1.3	(McLeod & Clark, 2016)
<i>Amphiprion percula</i>	32.5	4g	2.26	13 ± 1.7	(McLeod & Clark, 2016)
<i>Anoplopoma fimbria</i>	5–11			16.3	(Harvey, 2009)
<i>Squalus acanthias</i>	5–11			10	(Harvey, 2009)
<i>Cyprinus carpio</i>	15	6g		7.8	(Pang <i>et al.</i> , 2011)
<i>Cyprinus carpio</i>	25	6g		8.4	(Pang <i>et al.</i> , 2011)
<i>Carassius auratus</i>	15	9g	2.42	5.22	(Pang <i>et al.</i> , 2011)
<i>Carassius auratus</i>	25	9g	2.42	7.67	(Pang <i>et al.</i> , 2011)
<i>Spinibarbus sinensis</i>	15	7g		5.04	(Pang <i>et al.</i> , 2011)
<i>Spinibarbus sinensis</i>	25	7g		5.26	(Pang <i>et al.</i> , 2011)
<i>Argyrosomus japonicus</i>	14	60– 1000g		13 ± 0.6	(Pirozzi & Booth, 2009)
<i>Argyrosomus japonicus</i>	20	60– 1000g		9 ± 0.8	(Pirozzi & Booth, 2009)
<i>Argyrosomus japonicus</i>	26	60– 1000g		9 ± 0.5	(Pirozzi & Booth, 2009)
<i>Mugil diens</i>	5–33	50g	6.21	SDA=633.3–18.06T	(Guinea & Ferná'ndez, 1991)

されている (Hunt von Herbing, 2002)。本研究で用いたソウハチは、いずれの個体も成熟しており (5 章参照)、その体重範囲は 129–282 g と狭かったため、SMR に及ぼす体重の影響を検出するには不十分だった可能性がある。

SMR について、他魚種と比較したところ、ソウハチの SMR は他のカレイ科魚種よりも小さい傾向にあった。この理由の一つとして考えられるのは、体密度である。6 章で求められるソウハチの体密度は、本章で比較したカレイ科魚類と同じ様に底生食性であるカレイ科魚類よりも小さい傾向にあった。体密度が小さければ、体重当たりの組織量も小さくなり、その分組織が消費する代謝量も小さくなるだろう。体密度が変化する背景には、脂肪含量が関係する可能性が高く (Tsuchimoto *et al.*, 1992)、今後 SMR と脂肪含量の関係を調べることで、本種の代謝機構の理解が深まるだろう。

ソウハチの SMR の Q_{10} は 2.36 であり、他魚種と比較したところ、本種の SMR の Q_{10} は冷水性魚種の中で中間的な値をとった。2 章で求めた GER の Q_{10} が 6 以上であったことを考慮すると、代謝速度や消化速度などの酵素化学的プロセスの水温依存性はプロセスごとに異なるものと推察される。そのため、生理的指標と水温の関係を調べる際は、各指標について独立して関係を求める必要がある。

SDA 係数は、取り込んだエネルギーに占める消化活動に消費されたエネルギーの割合を示しており、ソウハチでは水温上昇とともに減少した。この理由として、水温上昇に伴い SDA 時間が極端に短くなったが、SDA ピークの増加が緩やかだったため、その積分値である SDA 総量が減少したためと考えられる。エアロビック・スコープが大きいことは、エネルギー代謝活動に必要な酸素供給の増大幅が大きいことを意味する (Fry, 1947)。そのため、エアロビック・スコープが小さいと、摂餌や繁殖などの活動が制限される可能性がある (Brett, 1964)。水温依存的な SDA ピークと SMR から導出されるエアロビック・スコープもまた、水温の影響を受けるので、環境変動に対する対応能力の指標としても用いられている (Farrell *et al.*, 2009)。本種のエアロビック・スコープを SDA と SMR から計算すると、4、9 および 14°C でそれぞれ 0.061, 0.057

および $0.105 \text{ mgO}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gBW}^{-1}$ となり、4 および 9°C でほぼ同値をとり、 14°C で最大となることが明らかとなった (Table 4-4)。エアロビック・スコープの水温に伴う増加は他の魚種でも見られる (Johnston & Battram, 1993 ; Luo & Xie, 2008)。このように、本種は $4\text{--}14^\circ\text{C}$ の水温範囲においては、より高水温下で、摂餌や繁殖などに関わる活動の温度変化に対する感度が低下し、環境変動に対する対応能力が向上すると考えられる。

SDA 係数の水温変化に対する応答は種により様々であった (Table 4-5)。したがって、SDA 係数は水温と一意的な関係を持つわけではなく、魚種により異なる水温で最適化されることが考えられる。SDA 係数の値が低いほど消化に必要なエネルギー消費が低いことを意味するので、エネルギー収支の観点から効率のよい消化であるといえる。そのため、ソウハチでは高水温区であった 14°C のほうが 4°C よりも消化に適しているといえ、このような消化特性は、海底よりも水温の高い漂泳区へ上浮することの意義を部分的に説明するだろう。

5 章 ソウハチによるスケトウダラ稚魚捕食生起に関わる要因

はじめに

餌サイズ選択を調べる意義

捕食－被食関係の生起に関わる代表的な要因として、餌サイズ選択が挙げられる。捕食者の餌選択機構についてこれまで多くの研究が行われ、サイズ選択性は餌決定の最大要因であることが指摘されてきた (Griffiths, 2020; Reglero *et al.*, 2015; Ribeiro & Qin, 2015)。捕食魚の餌サイズ選択は、口器の大きさによる制限 (Gape limitation; Sogard, 1997) と、そのサイズの餌を捕食することで得られる利益とコストのトレードオフによる最適採餌理論に則る (Turesson *et al.*, 2002)。つまり、大型の餌ほど、得られるエネルギーが多いが、処理時間 (Hanache *et al.*, 2020; Scharf *et al.*, 2003; Staudinger & Juanes, 2010) や捕食成功率 (捕食回数/攻撃回数) (Staudinger & Juanes, 2010) などのコストが増大するだろう。実際に、パイクパーチは体長比で 0.4 のローチ *Rutilus rutilus* を好んで捕食するが、その餌サイズは 1 回の捕食で得られる餌重量 (利益) と餌を飲み込むのにかかる時間 (コスト) の間の差引きが最大となるサイズであった (Turesson *et al.*, 2002)。スケトウダラ稚魚は、孵化してから着底する -80 mmFL 前後までの体長範囲で、漂泳区に分布することから (Sasaki & Natsume, 1990)、ソウハチとスケトウダラの間での捕食－被食関係においても、こうした最適採餌理論にもとづいた餌サイズ選択がなされる可能性がある。

逃避開始距離 (FID)

餌サイズ選択に影響を及ぼす要因のひとつに、逃避開始距離 (Flight initiation distance: FID) がある。FID は餌生物が捕食者から逃げ始めるときの、捕食者と被食者の間の距離で表される (Gotanda *et al.*, 2009)。魚の捕食成功－失敗を決定する要因として、口器サイズ (Detmer *et al.*, 2018 ; Holmes & McCormick, 2010; 片野・青沼, 2001) や体サイズ比 (Turesson *et al.*, 2002) が検討されてきた。FID は被食者の知覚や逃避能力と関連し、ダイバーやデコイを用いた研究により、FID は餌の体サイズの増加とともに増大することが示されてきた (Benevides *et al.*, 2016 ; Gotanda *et al.*, 2009)。捕食者が一

定の距離まで近づかないと捕食は起こらないため、FID が魚類の捕食成功／失敗や餌サイズ選択に影響を及ぼす主要因である可能性がある。一方、FID は餌の体サイズと無関係であった事例もあり (Burghart *et al.*, 2023)、FID が餌サイズ選択に影響を及ぼすかどうかは、捕食者－被食者の組み合わせによって異なる。

ソウハチがスケトウダラを捕食する際の餌サイズ選択性、およびそれに FID が及ぼす影響は不明である。ソウハチが海底を離れ漂泳区でスケトウダラ稚魚を捕食するのは、漂泳生活を送るより体サイズの小さい稚魚の方が、利益率 (餌重量 (g) / 処理時間 (s) / 捕食成功率) の高い餌であるという (Staudinger & Juanes, 2010)、最適採餌理論に基づいた餌サイズ選択の結果である可能性がある。そこで、本研究ではソウハチ成魚によるスケトウダラ稚魚の捕食が後者の初期減耗に及ぼす影響を明らかにするために、ソウハチ成魚スケトウダラ稚魚の捕食-被食関係を室内実験で調べることで、1) 最適採餌理論に基づいた両者のサイズ選択性の解明、2) FID が捕食－被食関係に及ぼす影響の解明を試みる。

材料・方法

試料採集

実験に用いたソウハチを 2022 年 6 月に北海道大学附属練習船うしお丸を用いて噴火湾の 1 地点 (42.41°N, 140.82°E) で釣獲した。各個体は直ちに船上に設置した海水かけ流しの 200L 水槽に収容し、海洋センターに輸送した。スケトウダラ稚魚は同年同月に函館市古部で定置網に入網した個体を採集し、同センターに輸送した。

飼育環境

ソウハチおよびスケトウダラ稚魚をそれぞれ海洋センターの 5 トンおよび 200L 水槽で飼育した。両水槽に 0.5L min^{-1} の海水をかけ流し、水温は、クーラー (ZRW400、ゼンスイ株式会社) を用いて $11 \pm 1.0^{\circ}\text{C}$ に保った。照明は水槽の上部に設置された蛍光灯 (水面照度: 148 lx) で明暗 12h/12 h に保った。ソウハチには各個体一日当たり 1.5 g のオキアミ類の 2 種 (ツノナシオキアミ *E. pacifica* またはチサノエッサ属の 1 種

T. inermis) を、スケトウダラ稚魚にはおとひめ (C3 日清丸紅飼料株式会社) を給餌した。

飼育実験

実験水槽

実験は、上部に LED ライト (水面で 148 lx) を設置した 90×45×45 cm のアクリル水槽内で行った (Fig. 5-1)。試供魚を驚かせないように、水槽の側面には青色のウレタンボードを貼った。水温はクーラー (ZR-130E、ゼンスイ株式会社) により、飼育水槽と同様に $11 \pm 1.0^{\circ}\text{C}$ に保った。

実験条件

実験に用いたソウハチ成魚の体長範囲およびその平均値 ($\pm$ 標準偏差) は全長 (TL) で 223–322 mm および 276 ± 28.1 mm、スケトウダラ稚魚の体長範囲およびその平均値は尾叉長 (FL) で 42.1–135.1 mm および 75 ± 19.7 mm であった。全長を測定したソウハチ 1 個体を実験水槽に入れ、24 時間馴致させた。飽食度合が捕食者の餌サイズ選択性に影響することが知られており (Turesson *et al.*, 2006)、また、体重 200 g のソウハチは、 11°C で胃の中の 1.5 g のスケトウダラ稚魚を排出するのに 10.3 時間かかる と推定されているため (3 章)、実験前に供試魚への給餌を 12 時間停止した個体を用いた。

実験デザイン

あらかじめ尾叉長を測定したスケトウダラ稚魚 1 個体を 10×15×8 cm の小型水槽に入れ、小型水槽ごと、全長を測定したソウハチ 1 個体を 24 時間馴致させた実験水槽に投入した。その 1 時間後、稚魚を実験水槽に放ち、水槽上部および側面に設置したビデオカメラ (GZ-R470, JVC、30 フレーム/秒) および肉眼で両者の行動を観察した。各試行は稚魚が捕食された場合、あるいは 30 分以内に捕食が起らなかった場合に終了した。

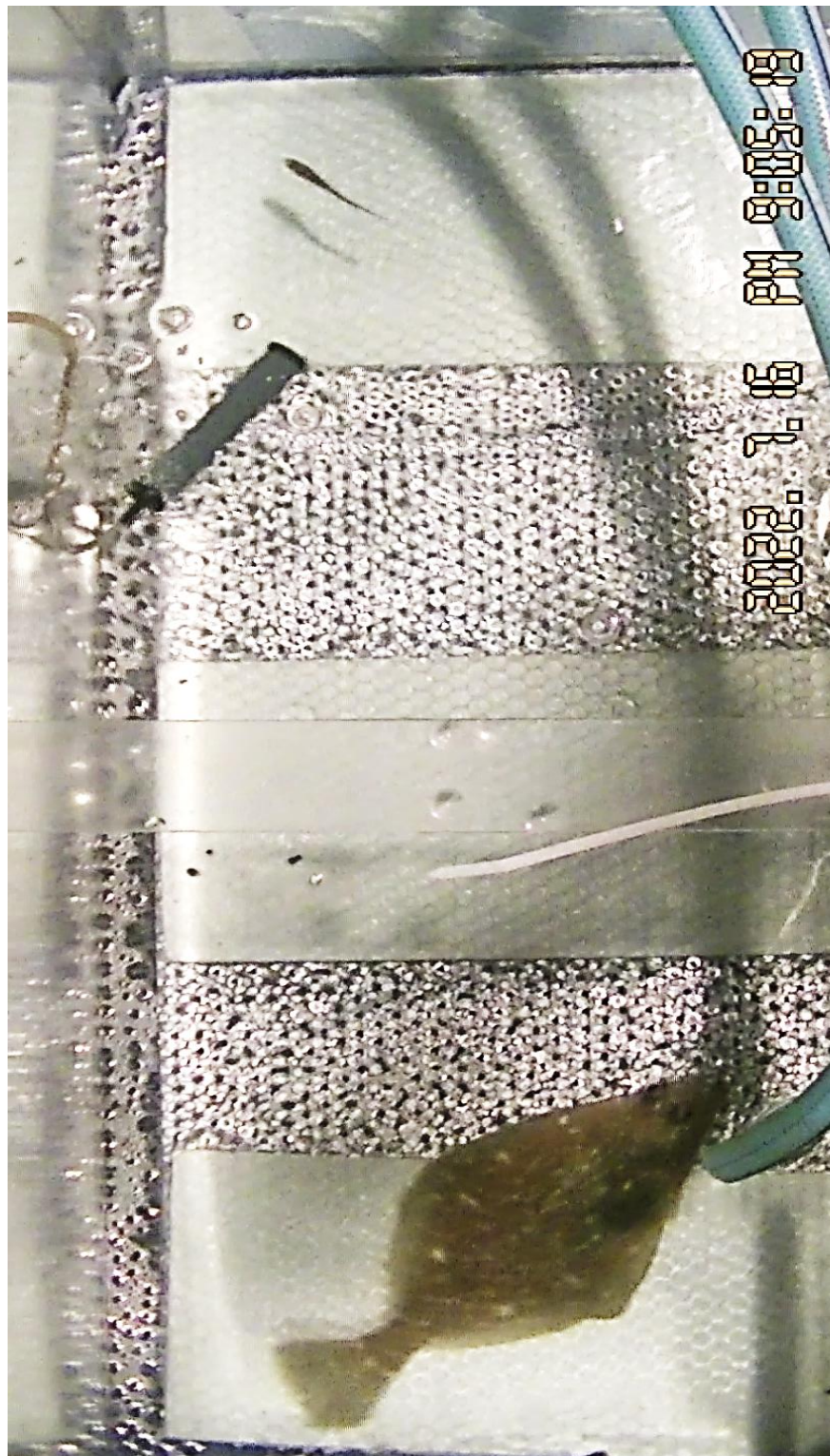


Figure 5–1. Photograph of the experimental aquarium for prey size selection (view from above). At each trial, one individual of pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* was fed one individual of juvenile walleye pollock *Gadus chalcogrammus*.

捕食－被食行動

捕食が起こった場合、飲み込んだ方向（頭または尾から）と逃避開始距離（FID）を記録した。接近、は稚魚に対してゆっくりと遊泳して近づく（速度）行動であり（Turesson *et al.*, 2002）、攻撃は素早く遊泳すると同時に開口する行動である（Turesson *et al.*, 2002）。スケトウダラ稚魚は「C スタート」によって逃避を開始することが知られている（Sugisaki *et al.*, 2001）。C スタートとは fast start の一つであり、強力な片側性筋収縮により、側筋の最初の収縮が終わり魚体が C 字型に曲がる行動を表したものである（Domenici & Blake, 1997）。本章では、C スタートが生じた際のソウハチ吻端とスケトウダラ稚魚尾部の間の距離を、FID と定義した。また逃避速度は C スタートの開始から 0.1 秒間にスケトウダラが泳いだ距離を測定して 0.1 秒で除して求め、追跡速度は C スタートから 0.1 秒間にソウハチがスケトウダラに向けて移動する距離を 0.1 秒で除して求めた。

解析

捕食者が最初に被食者に接触してから、被食者が捕食者の口外に見えなくなり、口の開閉運動が止まるまでの時間を処理時間として定義した。攻撃率は、攻撃回数/接近回数として求めた。捕食成功率は 1 イベント中の攻撃回数の逆数とした。利益率（*profitability*）は、利益を餌重量（*prey weight*）、コストを捕食成功率（*capture success rate*）および処理時間（*handling time*）として、(17) 式により定義した（Hartman, 2000 ; Scharf *et al.*, 2003 ; Staudinger & Juanes, 2010）。

$$Profitability = prey\ weight \times capture\ success\ rate \times handling\ time^{-1}$$

Eq. (17)

餌料重量は、スケトウダラ稚魚の体長と乾燥体重の関係から推定した乾燥体重を用いた。稚魚の体長（*FL*）と乾燥体重（*DW*）は、実験に用いた個体と同じ時期・場所で採集した個体を用いて、 $DW = 0.08FL + 3.98$ （47.4-81.2 mm *FL*, $n = 138$, $R^2 = 0.80$ ）と推定した。

ソウハチ、スケトウダラ稚魚双方の入手に限りがあったため、いくつかの試験で捕食者と餌を重複して用いた。そのため、捕食成功率と体長比との間に、学習や馴化などのバイアスがサイズ選択性に影響する可能性があった。そこで、各指標に及ぼす体長比および FID の影響を調べるために、捕食者および被食者の個体差を変量効果として組み込んだ、一般化線形混合モデルを用いた。また、同じスケトウダラ稚魚を 1 から 5 回再利用して実験を行ったため、学習による利用回数が捕食成功率に及ぼす影響を、捕食成功率を目的変数、利用回数を説明変数、捕食者および被食者の個体差を変量効果とした一般化線形混合モデルによって調べた。

結果

捕食者と被食者の行動

捕食者の行動

はじめ、水槽の底部で静止していたソウハチは、水槽上部にいるスケトウダラ稚魚を発見すると、底部を離れ上部に浮上し、稚魚を追跡し始めた。稚魚の接近を待って攻撃し始めるような、待ち伏せ型の攻撃行動は観察されなかった。攻撃の際には、大きく開口するとともに体をくねらせ素早く前進した。1 回の攻撃の後、連続して攻撃する個体はほとんど見られなかった。すべての捕食は尾側からの飲み込みであった。大型の稚魚（被食者体長/捕食者体長：体長比 >0.4 ）を捕食した 1 事例では、捕食行動の終了後に尾の一部が捕食者の口から露出していることがあった。

被食者の行動

ソウハチが接近したとき、スケトウダラ稚魚は C スタートにより逃避行動を開始した。C スタートの後、稚魚は急激に遊泳速度を上げ（平均値 $\pm$ 標準偏差 $1064 \pm 290.3 \text{ mm s}^{-1}$ ）、多くの稚魚は捕食者の進行方向に直線的に逃避した。

各指標と体長比の関係

体長比の増加に伴い攻撃率が減少し、体長比が 0.41 以上の場合は接近するものの攻撃することがなかった (Fig. 5-2a)。一般化線形混合モデルによる推定の結果、処理時間は体長比の増加とともに増大した一方 (Fig. 5-2b)、捕食成功率および利益率は体長比とともに低下した (Fig. 5-2c、d ; Table 5-1)。

各指標と逃避開始距離 (FID) の関係

FID の増大に伴い、捕食成功率が低下した (Fig. 5-3)。FID が 20 mm 以上になると、捕食成功率は著しく低下した (FID < 20 mm: 50.8%、FID > 20 mm: 21.6%)。FID を接近イベントと攻撃イベント間で比較したところ、後者の FID が有意に小さく、その平均値はそれぞれ 133 ± 44.7 および 76 ± 41.1 mm でありその差は 57 mm となった (スチューデントの t 検定、 $p < 0.001$) (Fig. 5-4)。また、体長比の増大に伴って FID も増加した (Fig. 5-5)。体長比は逃避速度および追跡速度と関係を持たなかった (Fig. 5-6)。捕食成功率に及ぼす FID、逃避速度および追跡速度の影響を一般化線形混合モデルで調べたところ、FID、逃避速度および追跡速度すべての説明変数を含んだモデル (フルモデル) の AIC が最小となり、FID を除いたときのフルモデルとの AIC の差が最も大きかった (Table 5-1)。また、捕食成功率とスケトウダラ稚魚の利用回数は有意な関係を持たなかった ($p > 0.05$)。

考察

攻撃率は体長比と有意に関連したことから、ソウハチは最適採餌理論に基づいた餌サイズ選択を能動的に行っていることが示唆された。さらに、攻撃率と利益率がともに体長比の低いペアで最大になったことから、小型スケトウダラ稚魚 (250 mm TL の捕食者に対して 40 mm FL) がソウハチにとって最適サイズの餌であると考えられた。一般に、魚類の餌サイズ選択において、餌サイズと利益率の関係はあるサイズ範囲をピークとした単峰型になる (Turesson *et al.*, 2002)。獲物のサイズが小さいほど、1回の摂餌で得られるエネルギーは低下し、捕食のコストに見合わなくなるはずだからだ。本研究では供試魚の体長範囲の制限から体長比が 0.2–0.4 の範囲で実験を行ったが、より小さいサイズでピークを持つ単峰型となる可能性がある。そこで、ソウハチの野外採集個体に基づいた食性研究による、胃中より出現したスケトウダラ稚魚との体長

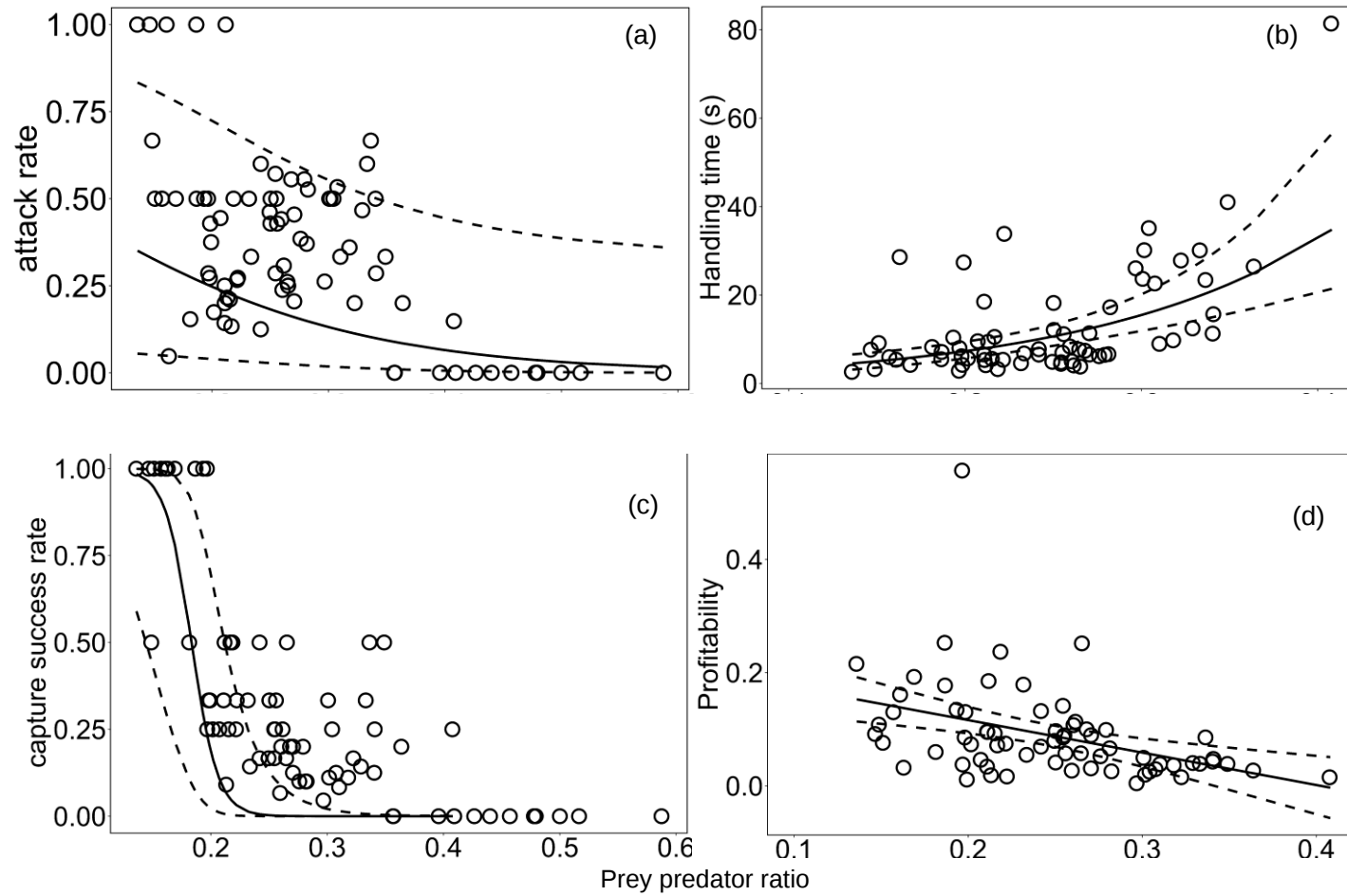


Figure 5–2. Relationships between predator-prey size ratio (PP ratio; FL/TL) and (a): attack rate, (b): handling time standardized by prey body weight, (c): capture success rate, and (d) profitability in the feeding experiment on pointed flounder fed juvenile walleye pollock *Gadus chalcogrammus*. The lines were fitted by generalized linear mixed model; (a)(d) and (c)(d) used the binomial and normal distributions as probability distributions. Dotted lines indicate 95% confidence intervals.

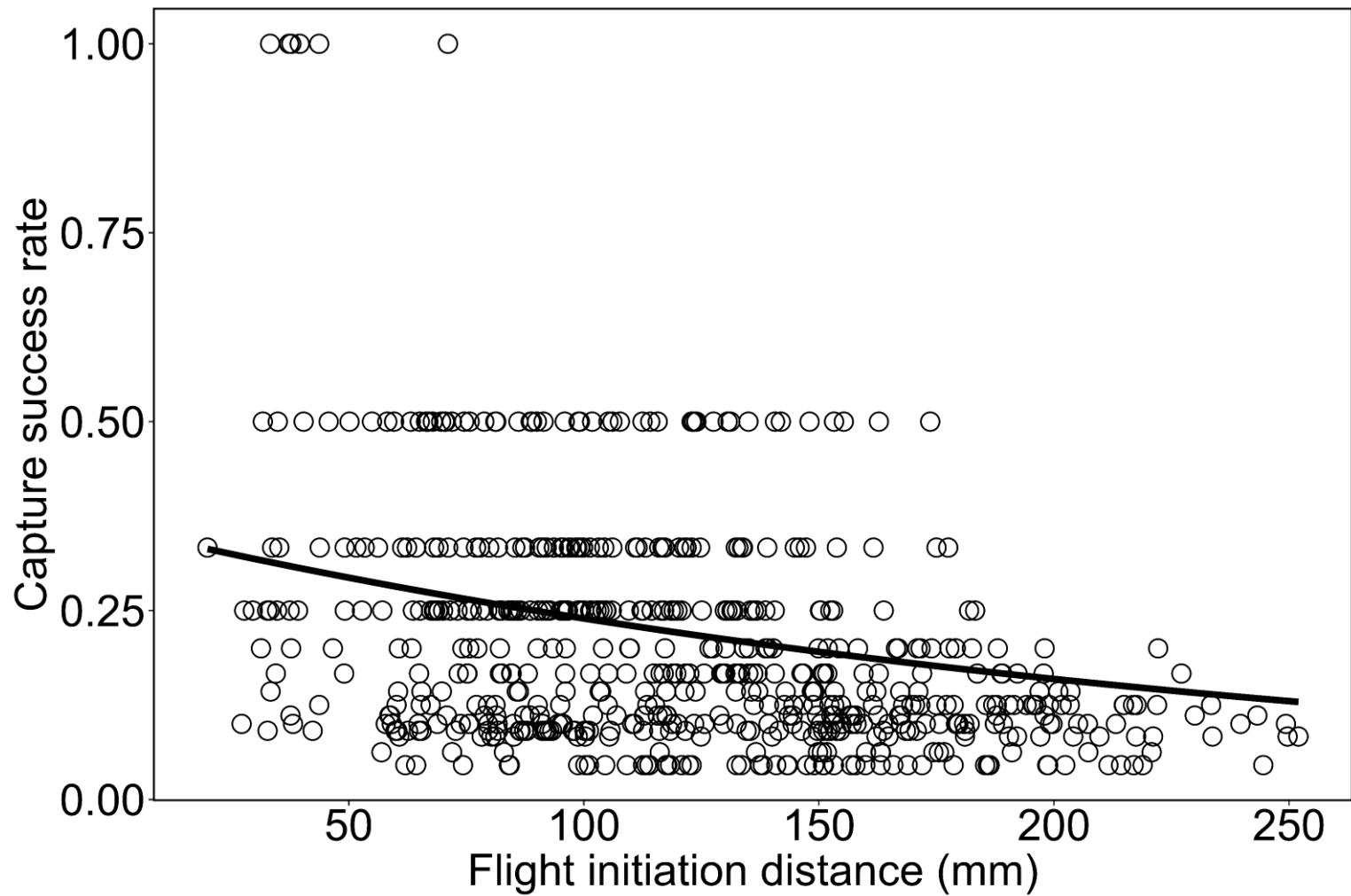


Figure 5–3. Relationship between flight initiation distance (FID) and capture success rate in juvenile walleye pollock *Gadus chalcogrammus* fed to pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum*. The line was fitted by generalized linear mixed model (see text).

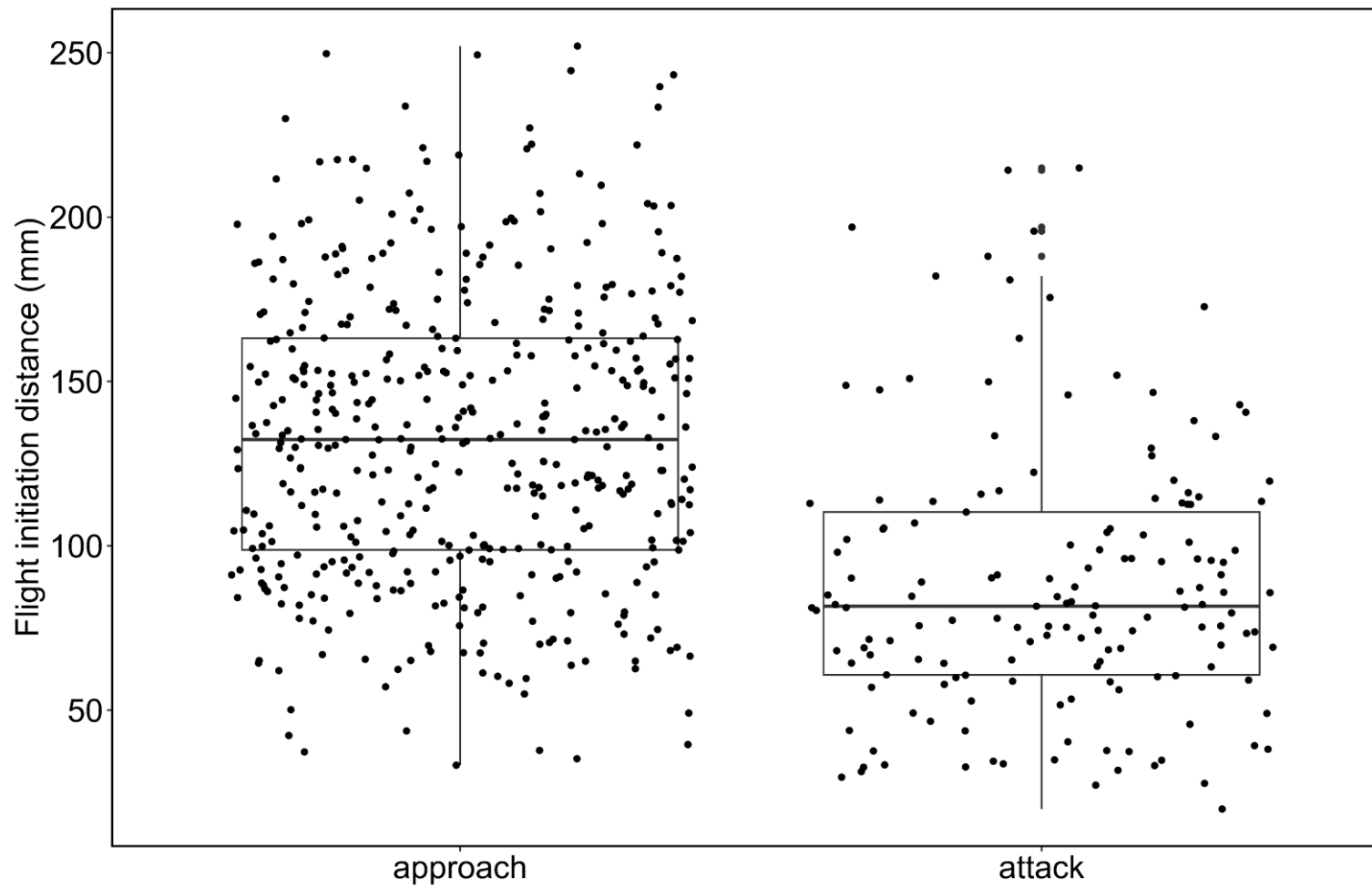


Figure 5–4. Flight initiation distance (FID) in juvenile walleye pollock *Gadus chalcogrammus* fed to pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum*, on "approach" and "attack".

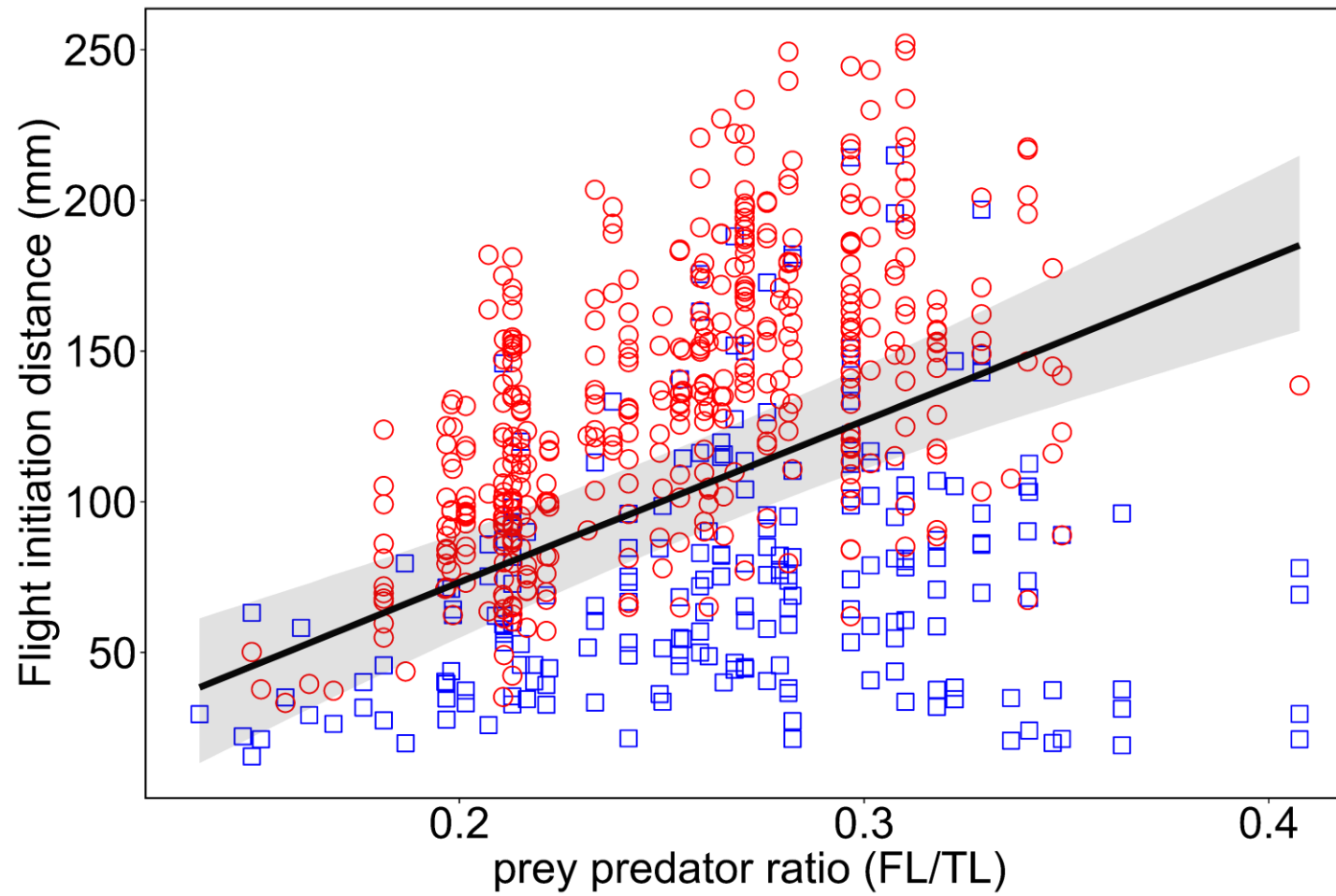


Figure 5–5. Relationship between predator-prey body size ratio (PP ratio) and flight initiation distance (FID) in walleye pollock *Gadus chalcogrammus* juvenile fed by pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum*. The line was fitted by generalized linear mixed model (see text). Ribbons indicate 95% confidence intervals..

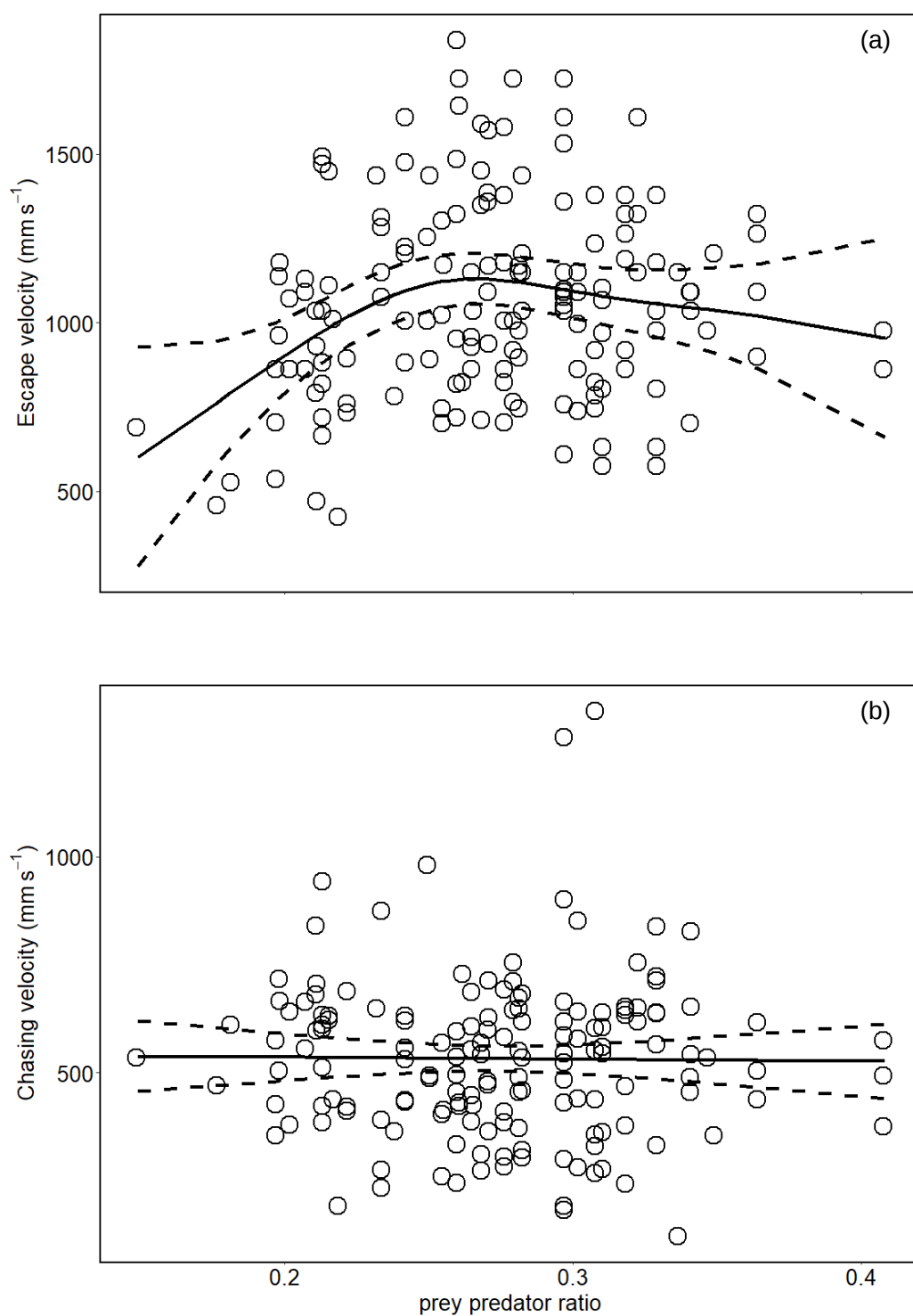


Figure 5–6. Relationship between predator-prey body size ratio (PP ratio; FL/TL) and a) escape velocity of pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* and b) chasing velocity of walleye pollock *Gadus chalcogrammus* in the feeding experiment. Both lines in (a) and (b) were fitted by generalized additive model. Doted lines indicate 95% confidence intervals.

Table 5–1: Summary of general linear mixed model (GLMM) for the effects of flight initiation distance (FID), escape velocity (EV) and chasing velocity (CV) on capture success rate with individual differences of predator and prey as a random effect.

Fixed variables	Pseud- R^2	AIC	ΔAIC
FID + EV + CV	0.87	45.4	0.00
FID + EV	0.82	47.2	1.76
FID + CV	0.84	47.3	1.82
FID	0.81	49.1	3.63
null	0.00	71.2	25.72
EV	0.07	71.8	26.34
CV	0.03	72.7	27.22
EV + CV	0.08	73.7	28.21

比 ($n = 522$) を参照した。野外での両種間の体長比は 0.04–0.35 の範囲にあり、その最頻値は 0.18–0.20 階級にあった (Yamamura *et al.*, submitted) (Fig. 5–7)。このように本研究で得られた最適餌サイズと野外での最頻値は一致しており、本章での実験が適切に行われたことを示す。一方最大値側では、体長比が 10% 程度過大推定されており、これは狭隘な水槽で実験が行われたためであろう。

本研究で推定された最適な餌生物サイズは着底前のスケトウダラ稚魚のサイズであり、これらは漂泳性餌生物とみなされる (Miyake *et al.*, 1996)。ソウハチは水柱内に長時間留まり (Yan *et al.*, 2020)、スケトウダラ稚魚を含む漂泳性の餌を捕食することが報告されている (Yamamura *et al.* submitted)。また、本種の胃排出や成長に基づく水温依存的なエネルギー収支は、表層や中層を浮遊する本種の特異な生態とも整合的である (3 章)。以上に加え、本章の結果からは、餌へのサイズ選択性という側面からもソウハチの浮遊を説明することができる。

学習と馴化は魚の行動に影響する (Kelley & Magurran, 2011)。しかし、本実験で使用したスケトウダラの稚魚はすべて 40 mm FL より小さいサイズから飼育し、成長させたものを用いた。そのため、実験に用いた稚魚の体サイズ間の捕食者への学習効果に差はない。したがって、成長に伴う捕食者との遭遇回数の増加による学習効果で FID が増加したと考えるのは妥当ではない。さらに、捕食成功率とスケトウダラ稚魚の利用回数は有意な関係を持たなかったことから、当実験では学習と馴化によるバイアスは生じなかったと結論づけられた。

本研究では、大型のスケトウダラ稚魚の逃避速度は体長比 0.3 を上限に頭打ちになった (Fig. 5–6)。魚の遊泳速度は、以下の 4 つに分類される (Beamish, 1978)。

- 1) 維持速度 (Sustained speed) : 魚が筋肉疲労なしに長時間維持 (> 200 min) できる遊泳速度 (Beamish, 1978)。
- 2) 延長速度 (Prolonged speed) : 20 秒から 200 分維持することができ筋肉疲労により終了する遊泳 (Beamish, 1978)。

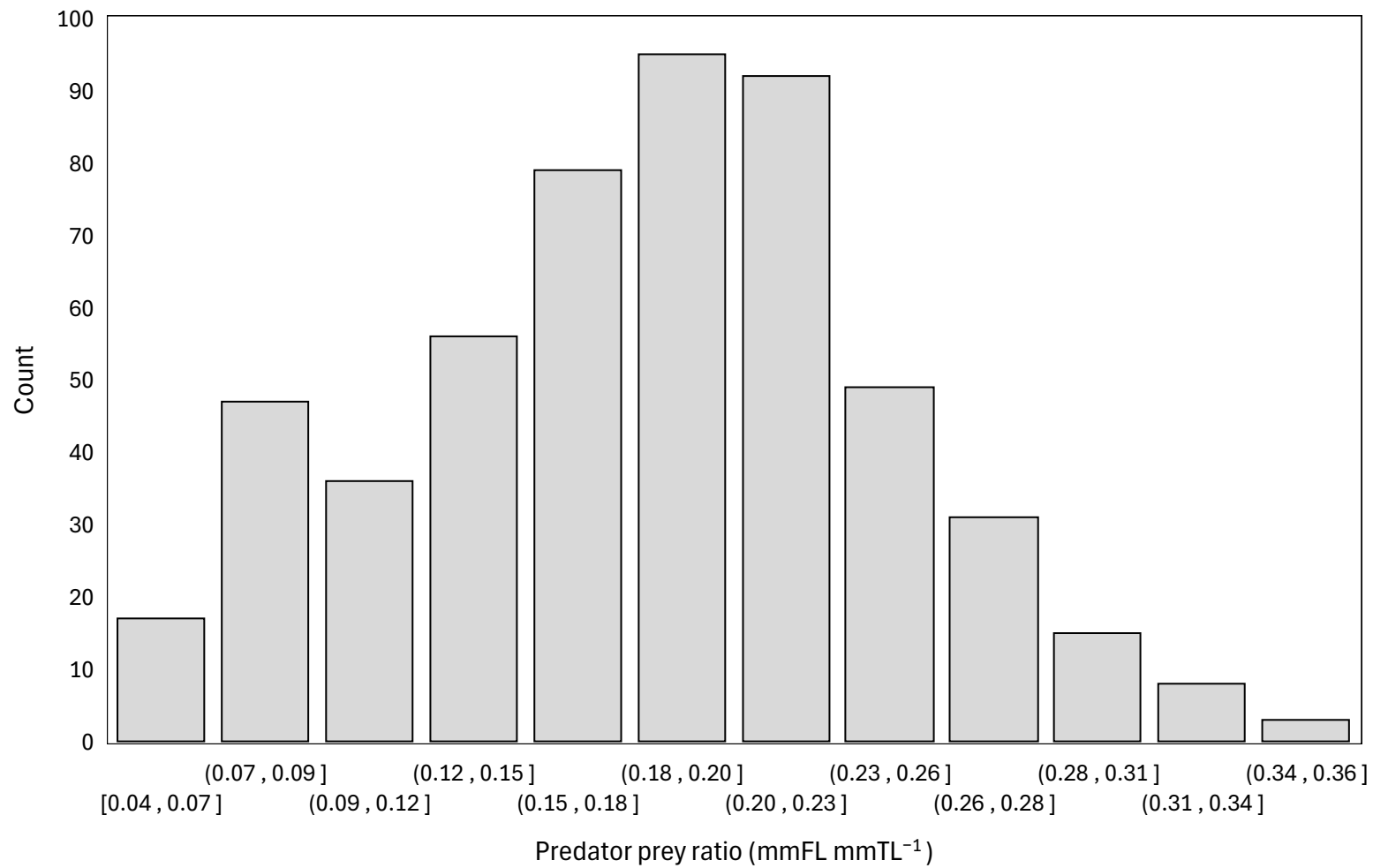


Figure 5–7. Histograms of predator-prey length ratios of juvenile walleye pollock *Gadus chalcogrammus* in the stomach contents of pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* and its stomach contents collected during a bottom trawl off the Pacific coast of Hokkaido, Japan.

3) 危機速度 (Critical speed) : 一定時間維持できる最大遊泳速度 (Brett, 1964)。

4) バースト速度 (Burst speed) : 魚が遊泳する最高速度のことであり、通常短時間 (< 20 秒) しか維持することができない (Beamish, 1978)。

本研究でスケトウダラ稚魚が行った逃避は、瞬間的かつ急激な加速を伴う、バースト速度であると考えられる。本種の危機速度については、体長の増加とともに速くなることが知られている (Arimoto *et al.*, 1991 ; Hurst, 2007)。また、多くの魚種で成長とともにバースト速度と危機速度ともに速くなることが知られる (Yanase *et al.*, 2007)。本種のバースト速度も危機速度と同様に体長とともに早くなるのであれば、本章でスケトウダラ稚魚の逃避速度が頭打ちになったことは、スケトウダラ稚魚は本実験で観察された逃避速度以上の遊泳速度を達成できるが、ソウハチの攻撃に対して、遊泳速度を能動的に調節している可能性がある。本研究の結果は、ニシアブラツノザメ *Squalus acanthias* が逃避速度を能動的に調節するという先行研究とも矛盾しない (Seamone *et al.*, 2014)。

餌の逃避速度は、餌サイズ選択に影響を及ぼすが (Caparroy *et al.*, 2000)、ソウハチから逃げるスケトウダラ稚魚は体長比 > 0.3 の領域では逃避速度が頭打ちになった。それにも関わらず、捕食成功率が減少していたことから、この体長比の領域においては逃避速度以外に捕食成功の規定要因が存在した可能性がある。スケトウダラ稚魚の逃避速度は、 $378 \pm 187.3 \text{ mm s}^{-1}$ であった。これは、ソウハチの追跡速度の平均値の 2 倍以上高かった。逃避速度を上げると、その分逃避に費やすエネルギーが増加するので、捕食回避可能速度に到達すれば、それ以上逃避速度を上げるのはエネルギー収支の観点から合理的ではない、という説明は、スケトウダラ稚魚の逃避速度が頭打ちになったことと整合性がある。

逃避速度や追跡速度よりもむしろ、FID がソウハチのスケトウダラ稚魚に対する捕食成功率を説明し、FID は体長比とも有意な関係を持った。従来、サイズ選択が生じるのは、口の幅の制限 (Detmer *et al.*, 2018) や、逃避速度 (Caparroy *et al.*, 2000) など

が挙げられてきたが、本章の結果は FID がサイズ選択を生じさせている主要因である可能性を示す。

FID はサイズ依存的、すなわち小型餌ほど FID が小さかった。その作動機構は、捕食者側からと被食者側からの影響の二つの作用方向が考えられる。まず、捕食者からの影響として、一般にトカゲでは、捕食者の体サイズが大きくなるほど、被食者の FID が大きくなるという報告がある (Samia *et al.*, 2016)。これは、一般に、捕食者が大きいほど、捕食する能力が高くなるためと考えられている (Samia *et al.*, 2016)。しかし、本研究では捕食者の体サイズと FID は関係しなかった。そのため、こうした影響は作用していないと考えられる。

次に、被食者側の影響について以下の二つの要因が考えられる。一つ目に、捕食者からの攻撃察知能力の向上が考えられる。Gotanda *et al.* (2009) は、成長に伴い視力が向上し察知能力が高くなるためと考察している。二つ目に、餌生物の体サイズ増加に伴う逃避行動へのエネルギー配分の増加が考えられる。捕食者から距離をとって逃避すると、捕食されにくくなる利益があるものの、逃避により採餌機会が損失する (Gotanda *et al.*, 2009)。被食リスクが判然としない捕食者から常に遠距離を保つのは、エネルギー消費が大きいうえに、採餌と成長の機会も損失する。体サイズが小さい生活史初期の個体は、いわゆるクリティカルピリオドをいち早く脱するために、より早く成長する必要がある (Campana, 1996)。そのため、小さい個体のほうが逃避に要するエネルギーを節約する傾向があるかもしれない。小型個体の FID が小さい要因として、以上のような説明が可能である。

FID が小さいときに、攻撃が多く起こった。これは、ソウハチの接近から攻撃への判断には FID が関与することを示唆する。捕食行動に関わるコストを考えると、手あたり次第攻撃する戦略よりもむしろ、捕食成功率が低いときはやり過ぎして、捕食成功率の高いときに攻撃する戦略の方が有利なのかもしれない。さらに、

攻撃イベントのうち捕食成功したイベントの FID は有意に小さかった。なぜ、FID が近いと捕食成功率が高くなるのだろうか。ソウハチの追跡速度よりもスケトウダラ稚魚の逃避速度の方が 2 倍以上速いので、いったんスケトウダラ稚魚が逃避行動を開始してしまうと、追跡して追いついて捕食するのは困難になる。そのため、捕食が成功するためには、餌の逃避速度よりも、ソウハチがより近くの獲物を捕らえられる距離へ接近するまで、スケトウダラ稚魚が逃避を開始しないことが重要であると考えられる。以上のような餌選択機構が両者の捕食－被食の有無に影響を及ぼした結果、FID が近いほど捕食成功率が高くなったものと考えられる。

本章では、ソウハチのスケトウダラ稚魚への餌選択性を調べ、ソウハチは最適採餌理論に則り、スケトウダラ稚魚を能動的にサイズ選択して捕食しており、体長比 0.4 以上の稚魚はほとんど捕食されないことを明らかにした。また餌サイズの大型化に伴い、FID が大きくなることがわかり、接近から攻撃への移行に、捕食成功率に、それぞれ FID が影響を及ぼしていることを解明した。水産重要種の被食メカニズムのひとつが解明されたことで、魚類の捕食－被食関係への理解が深まるだろう。

6 章 カレイ科魚類の体密度と食性の関係

はじめに

多くの魚種は、鰾で浮力を調整することで遊泳に関わるエネルギー消費量を節約している (Brix, 2008)。しかし、鰾を持たないカレイ科魚類が、どのようにして浮力を調節しているのかは不明である。鰾を持たない魚の中には、鰾以外の方法で浮力を調節しているものもある。例えば、板鰓類は鰾を持たないが、海水よりも比重の軽い体内のアンモニアや肝臓の脂質によって浮力を調節していることが示唆されている (Bone & Roberts, 1969 ; Pinte *et al.*, 2019)。カレイ科魚類の扁平な体や、上部にある両眼は、底生生活に適応していることを示唆するが、一部の魚種は海底を離れ漂泳性の餌を捕食するものもある (例えば、カラスガレイ (Tremblay-Gagnon *et al.*, 2023)、オヒョウ *Atheresthes stomias* やアブラガレイ *A. evermanni* (Yamaguchi *et al.*, 2008)。これらの種は、漂泳区における摂餌生活に適した生理学的特徴を持つことが知られる。例えば、ソウハチ *Cleisthenes pinetorum* は、水柱内を活発に泳ぐことが知られている (Yan *et al.*, 2020) が、この種は、水温の低い海底 (-4°C) において胃内容物排出速度が極端に低くなる。そのため、本種が漂泳区で摂餌するのは、水温の高い漂泳区で消化速度を速めることで、成長が促進されることで部分的に説明される (3 章)。浮力の調節により、漂泳性のカレイ科魚類は、鰾を持たない代わりに、より低い体密度を獲得することで漂泳区での摂餌に適応したのかもしれない。このように、彼らの体密度は食性を反映している可能性がある。(Davenport, 1999) は、さまざまな生息域の魚類の体密度を比較し、プレイスを含む底生性魚類の体密度は、漂泳性魚類と潮間帯底性魚類の中間に位置することを明らかにした。しかし、カレイ科魚類の体密度を比較した研究はない。本章ではソウハチを含むカレイ科魚類成魚の体密度を調べ、食性との関係を明らかにし、ソウハチの遊泳浮上行動との関連を検討することを目的とした。

材料・方法

2024 年 5 月から 7 月にかけて、北海道釧路沖における調査船調査 (第五開洋丸) による試料および北海道沿岸 (函館市砂原および南茅部) で水揚げされた市場試料の、合

計 16 種のカレイ科魚類を用いた (Table 6-1)。採集された個体は直ちにビニール袋に入れ、 -20°C で凍結保存した。その後、室温で解凍後、体長と体重を測定した。消化管内容物や生殖腺の成熟状態による体密度の偏りを軽減するため、内臓除去重量を用いた。深海性のサメ類 (*Isistius brasiliensis* および *Etmopterus spinax*) では、大きな肝臓に (肝臓重量指数: $his > 18$)、海水よりも比重の小さい脂質を蓄積することで、浮力を調節していることが示唆されている (Pinte *et al.*, 2019)。しかし、本研究で対象とした 16 種のカレイ科魚類の HSI の平均値 $\pm$ 標準偏差は 1.39 ± 0.801 と比較的低い値であった (Fig. 6-1)。したがって、肝臓が体密度に及ぼす影響はカレイ科魚類では限定的であると考えられ、本研究では考慮しなかった。体密度は、アルキメデスの法則に基づき、空中重量と水中重量の差から次のように推定した: $\text{体密度} = W_{\text{air}} / (W_{\text{air}} - W_{\text{water}})$ 。ここで、 W_{air} と W_{water} はそれぞれ空気中と水中での体重 [g] を表す (Davenport, 1999)。水中体重は $10 \pm 1.0^{\circ}\text{C}$ の淡水中で Fig. 6-2 に示した装置を用いて測定した。冷凍試料と生鮮試料で体密度に差がないことを確認するため、マガレイ *Pseudopleuronectes herzensteini* ($n=11$) を生の状態で測定し、その後冷凍して再測定したところ、両者間に差は認められなかった ($p > 0.05$ 、スチューデントの t 検定)。カレイ科魚類 16 種を文献情報に基づいて以下の 3 つの食性グループに分類し、Table 6-1 に示した。1) 多毛類、二枚貝、棘皮動物、甲殻類など、主に底生動物を捕食する底生食者、2) 主にプランクトンやネクトンを捕食する漂泳食者、3) 底生、プランクトン性、ネクトン性の餌を混合して摂取する混合食者である。オヒョウ *Hippoglossus stenolepis* は混合摂餌に分類した。本種は最大体長 1 m を超す大型種であるが、本研究で測定対象とした試料は小型個体 (体長範囲 318–381 mmSL) に偏っており、当該体長群はアラスカ海域で主にヤドカリやフナクイムシを含む底生性甲殻類に依存していたからである (Barnes *et al.*, 2018)

結果

Fig. 6-3 にカレイ科魚類 16 種の体密度を示した。平均体密度は種によって異なり、最大値および最低値は、それぞれムシガレイ *Eopsetta grigorjewi* (1.070 ± 0.0027) およびカラスガレイ ($1.022 \pm 0.0052 \text{ g cm}^{-3}$) より得られた (Table 6-1 ; Fig. 6-3)。摂餌群の

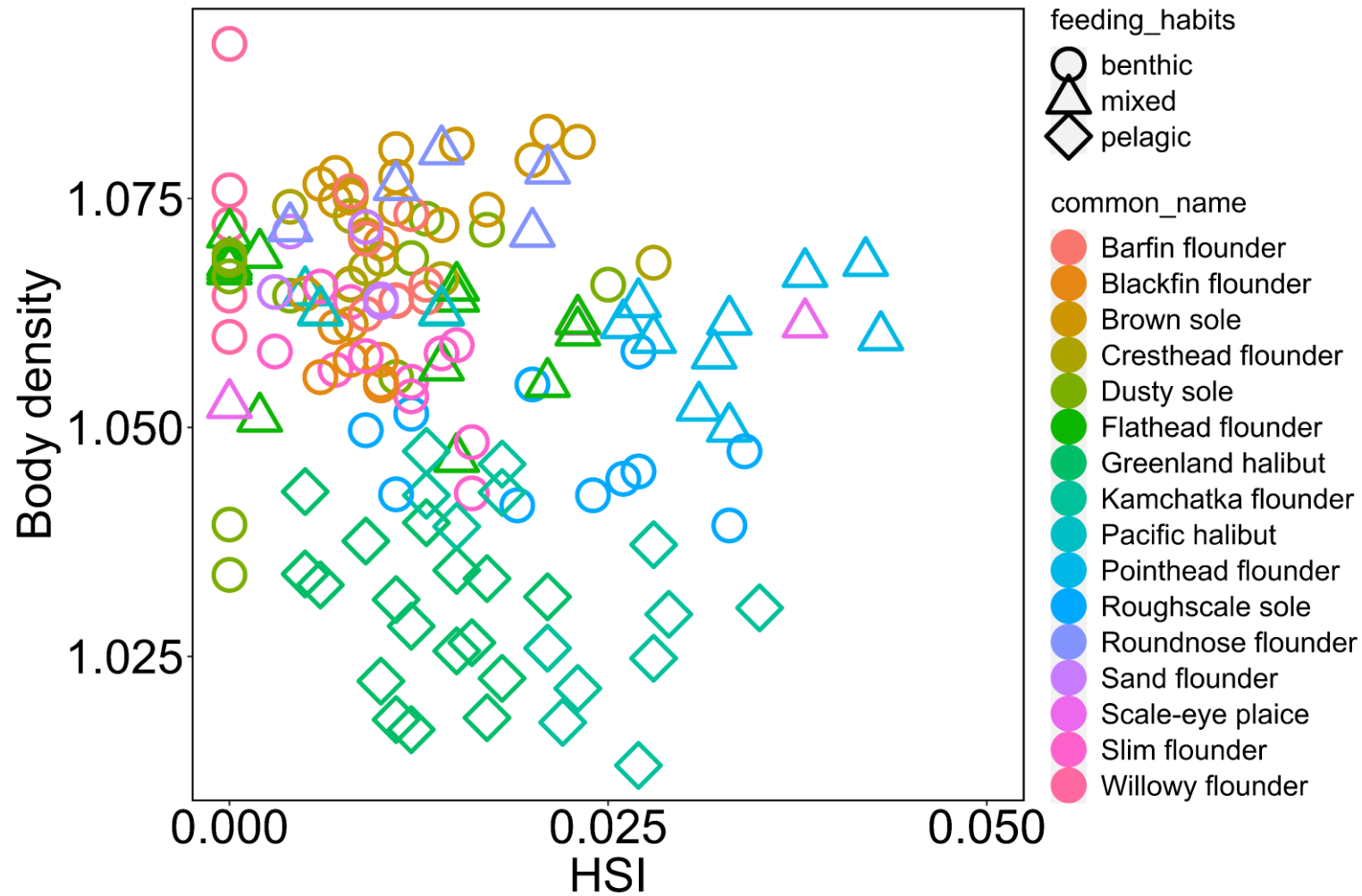


Figure 6–1. Relationship between body density and hepatosomatic index (HSI) in 16 species of flatfish. Colors and shapes indicate species and feeding group.



Figure 6–2. Photograph of the body density measuring device. A flounder (*Myxopsetta punctatissima*) is placed on the measuring board suspended in the air, and its weight is measured in water as well.

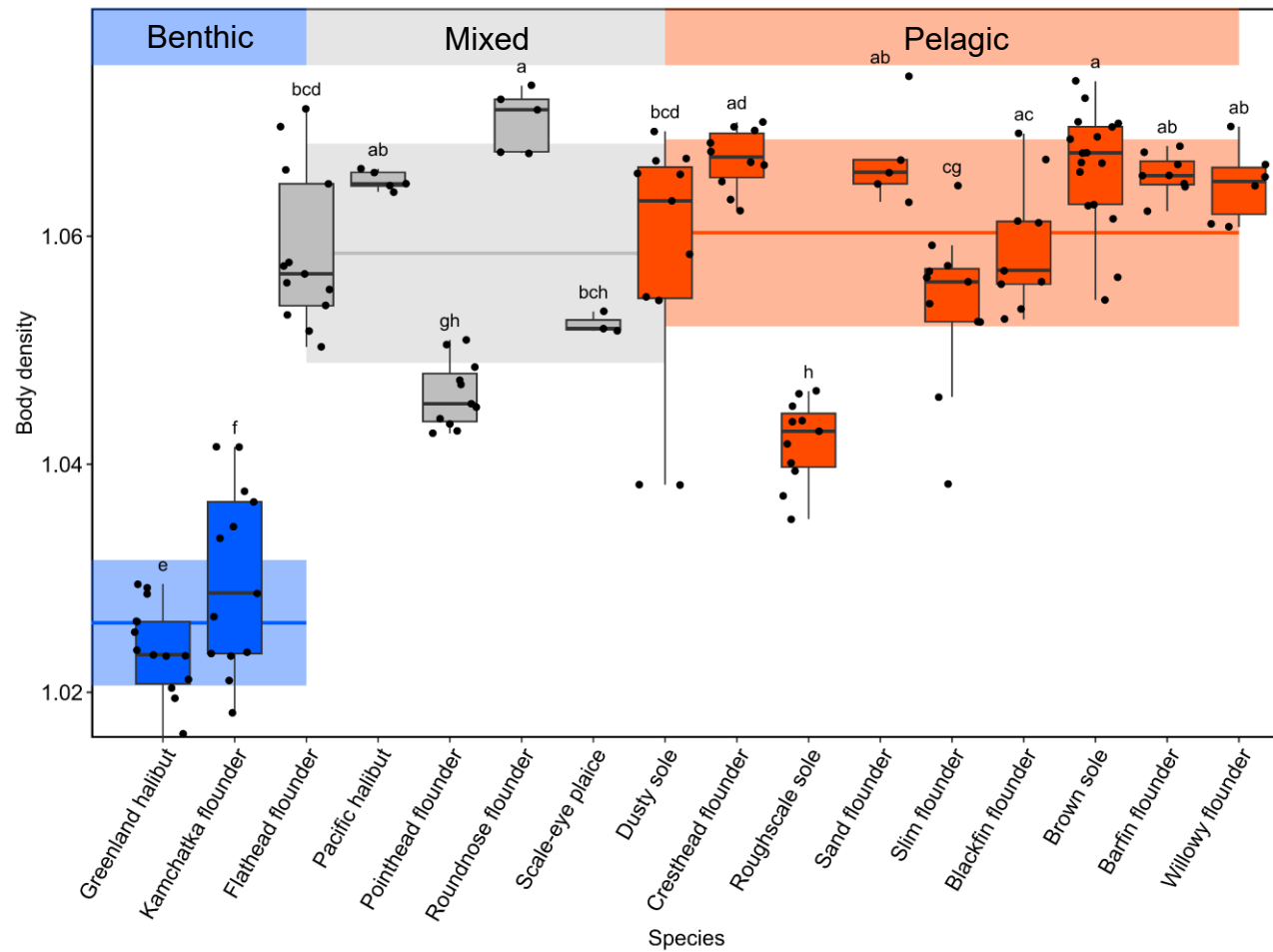


Figure 6–3. Boxplots showing body density of flatfishes [g cm^{-3}]. Black dots indicate individual values. Fish species are represented with different colours by dietary group; blue: benthic feeders, grey: mixed feeders, red: pelagic feeders. Horizontal lines and ribbons show the average and standard deviation for the diet group encoded by each colour. Alphabets above each boxplot represent the difference in means as tested by the *Tukey-test* ($p < 0.05$). Scientific names of flatfish species were shown in Table 6–1.

Table 6–1. Body density of flatfishes. Number of specimens (N), ranges of body length (L s) and body weight (BW) are given. Dietary groups are coded as P: pelagic, M: mixed, and B: benthic. Slope, Adjusted R-squared values (R^2 -adj) and p -values for linear models between standard length and body density are also shown. Work represents the amount of work required to move 20 m vertically upward.

Species	Common name	N	Bodydensity	SL [mm]	BW [g]	Food habits	Slope	R^2 -adj	P	Work [J]
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	Scale-eye plaice	3	1.0523 ± 0.0010	194 ± 47.8	161 ± 118.7	M ^[1]	1.20E-05	0.980	0.060	1.34
<i>Atheresthes evermanni</i>	Kamchatka flounder	13	1.0300 ± 0.0080	399 ± 82.1	1182 ± 771.5	P ^[2]	-7.62E-05	0.570	0.002	10.31
<i>Cleisthenes pinetorum</i>	Pointhead flounder	11	1.0462 ± 0.0029	253 ± 20.4	313 ± 99.4	M ^[3]	-1.28E-05	-0.102	0.788	2.27
<i>Clidoderma asperrimum</i>	Roughscale sole	11	1.0420 ± 0.0037	299 ± 41.1	779 ± 342.9	B ^[4]	-1.71E-05	0.036	0.576	6.54
<i>Eopsetta grigorjewi</i>	Roundnose flounder	5	1.0702 ± 0.0027	276 ± 47.0	373 ± 155.5	M ^[5]	4.69E-05	0.478	0.120	3.18
<i>Glyptocephalus kitaharai</i>	Willow flounder	6	1.0646 ± 0.0033	179 ± 47.6	99 ± 77.2	B ^[6]	4.33E-05	0.212	0.201	0.85
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	Blackfin flounder	9	1.0593 ± 0.0057	297 ± 34.0	408 ± 123.3	B ^[7]	-7.81E-05	0.328	0.024	3.48
<i>Hippoglossoides dubius</i>	Flathead flounder	13	1.0587 ± 0.0068	276 ± 54.9	438 ± 377.4	M ^[8]	5.63E-05	0.081	0.250	3.49
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	Pacific halibut	5	1.0649 ± 0.0008	369 ± 56.1	950 ± 465.9	M ^[9]	-4.53E-06	-0.247	0.680	8.04
<i>Lepidopsetta mochigarei</i>	Dusky soke	11	1.0582 ± 0.0111	257 ± 64.8	447 ± 325.6	B ^[10]	-3.43E-05	-0.067	0.556	3.46
<i>Myzopsetta punctatissima</i>	Sand flounder	5	1.0668 ± 0.0043	219 ± 8.0	299 ± 53.6	B ^[11]	-4.56E-05	0.652	0.062	2.21
<i>Microstomus achne</i>	Slim flounder	11	1.0540 ± 0.0069	324 ± 66.3	733 ± 375.7	B ^[12]	-5.34E-05	0.183	0.105	6.19
<i>Pseudopleuronectes schrenki</i>	Cresthead flounder	10	1.0667 ± 0.0027	263 ± 68.2	518 ± 291.1	B ^[13]	7.22E-06	-0.089	0.621	4.44
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	Brown sole	17	1.0661 ± 0.0051	254 ± 46.4	351 ± 170.3	B ^[14]	2.19E-05	-0.027	0.458	2.84
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	Greenland halibut	17	1.0223 ± 0.0052	355 ± 114.5	746 ± 619.5	P ^[15]	-2.56E-05	0.272	0.018	6.80
<i>Verasper moseri</i>	Barfin flounder	8	1.0654 ± 0.0018	241 ± 15.0	351 ± 70.4	B ^[16]	5.63E-05	0.081	0.250	3.05

[1] (Minami, 1999) [2] (Yamaguchi *et al.*, 2008), [3] Yamamura *et al.* submitted., [4] (Sole & Tomiyama, 2013), [5] (Choi *et al.*, 2024), [6] (Igarashi & Shimamura, 2000), [7] (Hayase & Hamai, 1974a), [8] (Iwata *et al.*, 1994), [9] (Barnes *et al.*, 2018), [10] (Suyehiro, 1934), [11] (Sawamura, 1999) [12] (Igarashi & Sohtome, 2013), [13] (Sakurai & Yanai, 2006) [14] (Shuozeng, 1995), [15] (Orr & Bowering, 1997), [16] (Watanabe & Minami, 2003).

間では、底生食者の密度が最も低く (1.060 ± 0.008)、混合食者 (1.059 ± 0.010)、漂泳食者 ($1.026 \pm 0.006 \text{ g cm}^{-3}$) がそれに続いた。体密度の平均値は、漂泳食者と混合食者の間に有意差はなかったが (Tukey HSD, $p > 0.05$)、漂泳食者と他の 2 つの摂餌群の平均値には有意差があった (Tukey HSD, $p < 0.001$)。底生食者の中では、マガレイ (1.067 ± 0.003) およびサメガレイ ($1.042 \pm 0.004 \text{ g cm}^{-3}$) がそれぞれ最大値および最小値を示し、サメガレイは混合食者の平均値を下回った。混合食者は、ムシガレイ ($1.070 \pm 0.003 \text{ g cm}^{-3}$) を除き、底生食者の平均値よりも小さかった。オヒョウについては、本種の平均比重 ($1.022 \pm 0.005 \text{ g cm}^{-3}$) は海水の比重 1.027 g cm^{-3} (10°C、塩分濃度 34.0) よりも低く、これは本種が常に浮力を受けていることを意味する。体長が体密度に及ぼす影響を種ごとに線形モデルで解析したところ、アブラガレイとカラスガレイでは、体長が大きくなるにつれて体密度が有意に減少したが、他の魚種では体長と体密度の間に有意な関係は見られなかった。(Fig. 6-4 ; Table 6-1)。

考察

仮説通り、カレイ科魚類の体密度は多くの種で食性を反映していた。漂泳食者であるカラスガレイとアブラガレイは、いずれも体密度が海水より低いか、海水に同程度であった。体密度が低いことは、海底から漂泳区に泳ぐためのエネルギーを節約できるため、漂泳区における摂餌に有利である。対照的に、底生食者は常に海底に接し、時には身を隠すために海底に潜り込むこともある (Arnold, 1969; Olla *et al.*, 1969)。このように、海水よりも重い体は海底での生活に役立っているのだろう。混合食者は漂泳食者と底生食者の中間的な摂餌生態をもつので、体密度が両者の中間に位置づけられたのは妥当であった。体密度が食性で説明できなかったカレイ科魚類のひとつに、サメガレイがいる。本種は底生食者に分類されるが、混合食者よりも体密度が低かった。この矛盾についての説得力のある説明をすることは現時点で困難であるが、本種が他のカレイ科魚類よりも深海性であることが部分的な説明にはなり得る (Hattori *et al.*, 2010)。深海性魚類は脂質含量が高い傾向があり (Bakes *et al.*, 1995; Økland *et al.*, 2005)、それは餌が少ない環境下で飢餓を防ぐために脂質を蓄えていると考えられている (Priode, 2017)。また、アブラガレイやカラスガレイの体長増加に伴う体密度の低下

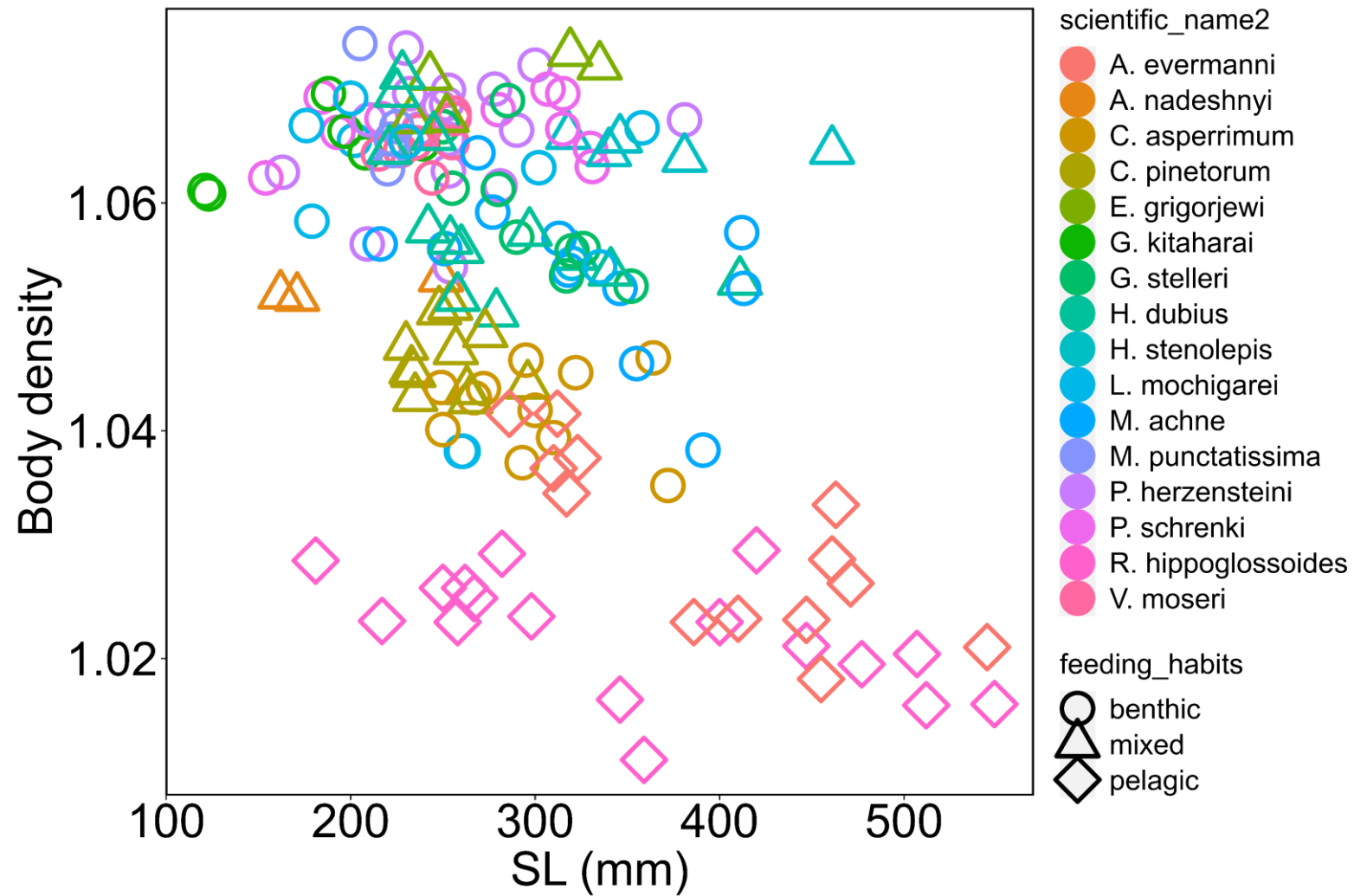


Figure 6–4. Relationship between body length and body density in 16 species of flatfish. Colors and shape indicate species and feeding groups.

は、成長に伴う食性の変化により、底生生物への依存度が低下し、より魚食性になったことで説明できるかもしれない (Tremblay-Gagnon *et al.*, 2023 ; Yamaguchi *et al.*, 2008)。

系統学的な観点からは、漂泳食者であるアブラガレイやカラスガレイは比較的近縁種である (Cooper & Chapleau, 1998)。魚体の脂質含量は体密度の違いを引き起こし (Kobayashi, 2003)、アブラガレイやカラスガレイはともに脂質含量が高い (Karl *et al.*, 2018 ; Krzynowek & Murphy, 1987)。したがって、彼らの体密度の特徴は、適応の過程で獲得した脂質生成や脂質代謝経路の特徴と関連している。今後、カレイ科魚類の脂質含量やその他の体組成の研究が進むことで、その進化的特徴の理解が深まることが期待される。

7 章 総合考察

本章では、これまでの各章で求めた生理的指標を用いて、ソウハチのスケトウダラに対する摂餌速度の上限および下限値を推定するとともに、ソウハチが離底して浮上することの適応的意義を生理・行動学的側面から考察する。

捕食圧の推定

ソウハチのスケトウダラ稚魚への捕食量は以下の式によって推定した。

$$C = B \times W \times R \quad \text{Eq. (18)}$$

ここで、 C はソウハチのスケトウダラ稚魚の捕食量 [kg]、 B はソウハチの豊度 [ind.]、 W はソウハチの胃内容物重量に占めるスケトウダラ稚魚の割合、 R はソウハチの個体あたりの摂餌量 [kg] を表す。ソウハチの生物量については、北海道立総合研究機構 (2023) の提供するソウハチ道南太平洋の VPA 推定値を用いた。胃内容物重量に占めるスケトウダラ稚魚の割合は、Yamamura *et al.* (submitted) による、2016–2023 年に亘る、噴火湾–襟裳岬にかけての北海道太平洋沿岸で採集されたソウハチの胃内容物分析結果を用いた。胃内容物重量に占めるスケトウダラ稚魚の割合は、いずれの体サイズクラスにおいても似通っていた (16.5–32.7%) (Yamamura *et al.*, submitted)。そのため、本研究では、ソウハチの胃内容物重量に占めるスケトウダラ稚魚の割合を、Yamamura *et al.* (submitted) に従いソウハチ体サイズクラスごとの平均値 (24.3%) として用いた。ソウハチの個体あたりの摂餌量は、3 章で推定した GER および MR をそれぞれ上限および下限値として用いた。

GER および MR は水温依存的な指標である。そのため、2 章で推定した水温ごとのソウハチの生物量の割合に正規分布 (平均値 5.23、分散 2) を当てはめ (Fig. 7-1)、本種の生物量を水温ごとに割り振り、各水温の生物量それぞれに対して捕食量を概算した (Table 7-1)。それらの合計値として、全体の捕食量を推定した。捕食圧を推定する

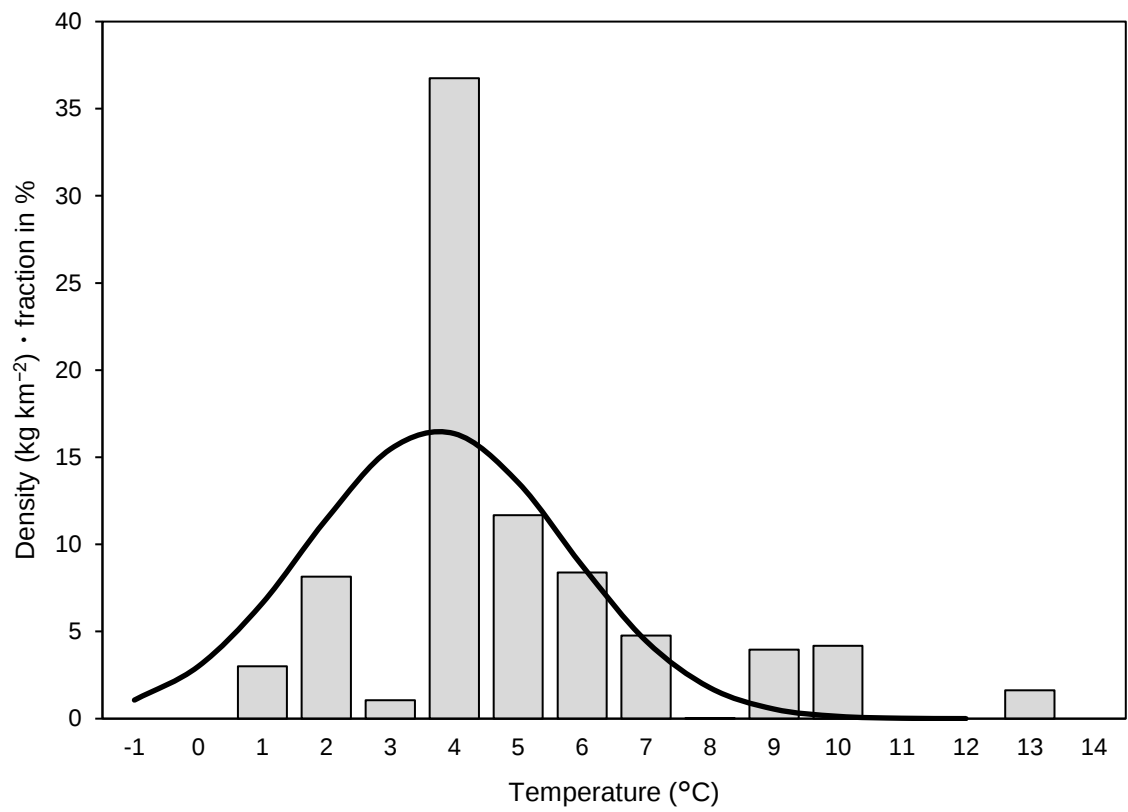


Figure 7–1. Density of pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* for each water temperature bin (bar) and applied percent thermal distribution based on a normal distribution (Yamamura *et al.*, submitted).

Table 7–1. Estimation of predation impact on juvenile walleye pollock on the Pacific coast of Hokkaido during June. The estimated biomass of age ≥ 3 pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* in this area (15,000 ton; Anon., 2023) was allocated into separate 1°C bins assuming a normal distribution with 5°C bin as the center of gravity of their thermal distribution (Yamamura *et al.*, submitted). Maintenance ration (MR) and gastric evacuation rate (GER) were used as lower and upper limits of consumption rate.

Temperature [°C]	Proportion [%]	Biomass [ton]	MR [g day ⁻¹]	GER [g day ⁻¹]	%	Lower limit [kg day ⁻¹]	Upper limit [kg day ⁻¹]
0	1.28	191.3	0.66	0.86	24.3	3.9	51.1
1	3.59	539.1	0.78	1.02	24.3	36.6	482.0
2	7.93	1189.0	0.89	1.22	24.3	204.0	2786.1
3	13.69	2052.8	1.00	1.45	24.3	685.2	9867.4
4	18.49	2774.2	1.12	1.72	24.3	1392.4	21414.2
5	19.57	2934.9	1.23	2.04	24.3	1716.1	28479.4
6	16.20	2430.6	1.34	2.43	24.3	1285.2	23211.0
7	10.51	1575.8	1.46	2.88	24.3	585.6	11592.4
8	5.33	799.7	1.57	3.42	24.3	162.5	3547.5
9	2.12	317.6	1.68	4.07	24.3	27.5	665.1
10	0.66	98.7	1.79	4.84	24.3	2.8	76.4
11	0.16	24.0	1.91	5.75	24.3	0.2	5.4
12	0.03	4.6	2.02	6.83	24.3	0.0	0.2
13	0.00	0.7	2.13	8.11	24.3	0.0	0.0
14	0.00	0.0	2.25	9.64	24.3	0.0	0.0

ため、スケトウダラ稚魚の捕食量をスケトウダラ稚魚 1 個体あたりの体重で除すことで捕食個体数を求め、スケトウダラ 0 歳魚の資源個体数で割ることで、捕食圧を求めた。

その結果、ソウハチ道南太平洋（資源量 15000 トン）のスケトウダラ稚魚に対する日間捕食量は、 $6102\text{--}10217\text{ kg day}^{-1}$ と推定された。得られた日間捕食量の 30 日間の積算値から、6 月の捕食量は 1.83–3.07 万トンと求められ、この値を 6 月に同海域で捕食されていたスケトウダラ稚魚の平均体長にもとづく体重（1.59 g ; Yamamura *et al.*, submitted）で割ることで、捕食個体数は 11513–19278 万個体と推定された。捕食個体数をスケトウダラ太平洋系群 0 歳魚の 2009–2018 年の平均値（134700 万個体 ; 境ら, 2023）で割ることで、捕食圧は 13.6–22.8% と推定された（Table 7–2）。

スケトウダラ太平洋系群 0 歳魚の資源量の少なくとも 13.6% が、6 月中のソウハチからの捕食によって減耗することが示唆された。本研究では初夏の捕食圧について推定したが、スケトウダラ稚魚は冬–秋にかけて漂泳生活を送り、順次着底していく（佐々木 & 夏目, 1990）。特に、晩春から初夏におけるスケトウダラ稚魚はソウハチにとっての最適餌サイズであるため（5 章）、本研究で推定した捕食圧は、1 年の中でも捕食が起きやすい時期のものであると考えられる。したがって、スケトウダラ稚魚は、周年にわたって同程度の捕食圧を受け続けるわけではないだろう。

また、捕食圧の推定に用いたソウハチの分布水温は、その多くが着底時の水温であり、浮いている個体の情報がほとんど含まれていない。本種が漂泳区のスケトウダラ稚魚を捕食した後、漂泳区にある程度の時間を持って滞在していた場合、彼らの消化などのエネルギー動態は海底と漂泳区の水温差を反映して変動し、摂餌速度に影響を及ぼすだろう（3 章、4 章）。そのため、一般に、海底よりも水温の高い漂泳区では、捕食圧は高くなる可能性がある。ソウハチがどの水深帯に、どれくらい滞在するのか、を明らかにし、捕食モデルに組み込むことで、より高精度に捕食圧が推定できるだろう。

lower limits of predation weight, number and their proportion to the average estimate of pollock Japan Pacific population during 2009–2018 (境ら, 2023).

	Daily consumption rate [kg day ⁻¹]	July consumption [ton]	July consumption [ind.]	Proportion to average recruitment [%]
Lower limit	6102	183.062	115,133,361	13.59
Upper limit	10218	306.534	192,788,809	22.76

以上のように、ソウハチのスケトウダラ稚魚に対する潜在的な捕食者としての捕食インパクトの定量化および捕食生態を明らかにすることができた。

遊泳行動の適応的意義

スケトウダラ稚魚への捕食を引き起こす重要なプロセスである、ソウハチの浮上について、その作動機構を以下の4つの生理・生態学的側面から考察する。

ソウハチは野外において、1.3–13.7°Cと、幅広い水温帯に分布し、顕著な水温依存性は見られなかったが、底層にいるよりも、中層において平均で2°C高い水温を利用していた。この2°Cの差で、GERとMRの差は $6.57 \text{ J gBW}^{-1} \text{ day}^{-1}$ となり、最大で1日1644 J（体重250 gのとき）のエネルギーを節約することができる。今回資料を産出した中層トロールは、ソウハチを狙って曳網したわけではなく、比較的近底層を曳網することが多かった。そのため、本種がさらに浅い深度層にも分布していることもあり得る。音響調査におけるエコーグラムから、本種の遊泳群をある程度識別可能であることから（Yan *et al.*, 2018）、浮上中の本種の鉛直的な分布状況を調べることで、水温に依存した本種のエネルギー戦略への理解が深まるだろう。

また、食物要求速度（MR）の Q_{10} が胃内容物排出速度（GER）の Q_{10} ほど大きくならなかったことについて、そのメカニズムを考察することは重要である。GERの Q_{10} は一般的に漂泳食者で大きく、ソウハチの大きな値はその繁栄と考えられた（3章）。成長と摂餌の関係におけるx切片に相当するMRは、異化速度（y切片）および転換効率（NCE；傾き）の大きさによって決定される。そして、本種のNCEは各水温区でほぼ一定値を示した。したがって、ソウハチにおいては水温変化に伴う異化速度の変化が、MRの Q_{10} を決定していると考えられる。

異化速度は、4章で求めた基礎代謝速度（SMR）、SDAおよび排出速度の総和であることから、この3つの指標の水温依存性が、本種の異化速度の水温依存性を特徴づけている。本種の排出速度については不明だが、SMRおよびSDAについて、その Q_{10}

値はそれぞれ 2 程度であり、GER のそれよりも小さかった。また、排出速度については、ヒラメにおいて、摂餌したエネルギーの 1 割程度であったことから、異化速度に影響を及ぼす主要因とはなりえないだろう（劉, 1997）。これらのことから、SMR と SDA の低い水温依存性が、MR の Q_{10} を特徴づけ、GER と MR の Q_{10} の違いをもたらし、最終的に、ソウハチが高水温下で成長に余剰エネルギーの配分を可能にしていると考えられる。

以上のエネルギー動態についての議論は、餌利用可能性についての影響を考慮していないが、餌豊度は鉛直的にも大きく異なるだろう。漂泳区に分布するスケトウダラ稚魚のエネルギー価は 4000 J gDW^{-1} であり（Kooka & Yamamura, 2012）、底生生物の例えばゴカイの一種 *Ophiura* spp. (1799 J g^{-1} ; 岩川ら, 2013) よりも高い。これらを考慮すると、浮上するメリットはさらに大きくなるだろう。さらに、着底トロールで採集された本種は他の冷水性魚類と比較して、空胃個体の割合が多い（Yamamura *et al.*, submitted）。エネルギー収支モデルで示されたように、摂餌・消化を水温の高い漂泳区で行い、消化が終わった後、海底に戻るのであれば、空胃率が高いことが説明可能である。

獲得されたエネルギーは、消化に伴うエネルギー消費を表わす SDA に 6–10% 程配分されることが明らかとなった（4 章）。SDA 総量はむしろ水温上昇に伴い減少する傾向にあり、これは胃内容物排出速度（GER）が水温上昇とともに増加したのと対照的であった。この理由は、高水温下では GER が増加した場合でも、SDA の瞬間の最大値である SDA ピークの増加率が小さかったので、その積分値である SDA 総量は小さくなったと考えられた（4 章参照）。SDA 総量が小さいほうが、餌の消化に関わる消費エネルギーが小さく、消化によって効率的にエネルギーを獲得できる（Lefevre *et al.*, 2012）。そのため、高水温下、つまり海底よりも漂泳区で消化活動を行った方が、消化のため消費するエネルギーを節約できると考えられる。このように、SDA と水温の関係により本種の浮上を部分的に説明できるかもしれない。

本種の消化に関わるエネルギー動態を特徴づけるため、種間で SDA 係数と水温の関係について比較した (Table 4-5)。その結果、多くの魚種で、水温の上昇とともに SDA 係数が上昇したが、水温上昇とともに SDA 係数が減少する魚種も存在した。また、水温の関係が線形でなく、単峰型の関係を持つ魚種もいた (Table 4-5)。以上のように、効率よく消化が行われる水温は、魚種によって異なり、適水温を持つものと考えられる。ソウハチについては、4-14°C の範囲で単調増加したことから消化の最適水温は 14°C 以上と推察されるが、これは本種の通常の分布水温を上回っていることから、生息適水温とは必ずしも一致しない。

最適採餌理論に則った、ソウハチにとって利益率の高い餌として、ソウハチとスケトウダラ稚魚の体長比が 0.2 (ソウハチが 250 mm TL のとき、40 mm FL) より小さいサイズが選択された。そして、体長比が 0.4 (ソウハチが 250 mm TL のとき 80 mm FL) よりも大きい稚魚は、ソウハチからの捕食をほとんど受けないことが明らかとなった。スケトウダラは全長 70-85 mm でそのほとんどが着底することから (佐々木 & 夏目, 1990)、着底後のスケトウダラ稚魚が海底に分布していたとしても、ソウハチ成魚にとって捕食するには大きすぎるため、それらを餌として利用できないことが考えられる。一方、それ以下の体サイズの、ソウハチにとって利益率の高いスケトウダラ稚魚は表層付近に分布していることになる。ソウハチの餌生物として、スケトウダラ稚魚のみに注目したとき、利益率の高い餌を捕食するために漂泳区まで浮上することは、エネルギー獲得の観点から適応的にみえる。

また、ソウハチは、他の底生食性のカレイ科魚類よりも他密度が小さい傾向にあった (6 章)。そのため、浮上にかかるコストは他のカレイ科魚類よりも小さいものとなるだろう。ここで、鉛直上向きに浮上するのに必要なエネルギーを、彼らの比重に注目して概算し、他の底生食性魚類との比較を試みる。まず、彼らが水中にいるときに働く鉛直下向きの力 (重量と浮力の差) を求める。これは、比重測定時の水中重量を用いた。次に、その力が 20 m 働くときの熱量に換算する。その仕事量は、以下の式で求められる。

$$Work(J) = (W_{air}(g) - W_{water}(g)) \times 9.8(m/s^2) \times 20(m) \quad Eq. \quad (19)$$

ここで、Work (J) は仕事量、W_{air} および W_{water} はそれぞれ空中および水中重量 (g) を表す。その結果を Table 6-1 に示した。ソウハチの鉛直移動に最低限必要な消費エネルギーは、カレイ科魚類 16 種の中で、ムシガレイ、ウロコメガレイ、スナガレイに次いで少なく、比較的浮上にかかるエネルギーは小さいものと考えられた。ただし、浮上には浮力から求められる仕事量以外にも、遊泳運動に関わる活動代謝量が影響を及ぼす可能性がある (Trancart *et al.*, 2015)。本研究では仕事量のみ注目して鉛直移動に必要なエネルギーを概算したが、より正確な鉛直移動に関わるエネルギー動態を明らかにするためには、スタミナトンネルを用いて、遊泳時の酸素消費速度から活動代謝速度を推定する必要があるだろう。ただ、カレイ目はスタミナトンネル内の底部で静止して遊泳しなくなることも課題である。

以上のように、ソウハチが海底を離れ、漂泳区まで浮上することは、複数の生理・行動学的側面から、適応的であった。ソウハチの浮上はスケトウダラ稚魚への捕食が起こる前提条件であるため、本種の浮上条件についての理解が深まったことは、どのような環境下で捕食が起こりやすいのかといった、生理的メカニズムに基づいた捕食作動機構の解明に役立つだろう。また、本研究により、スケトウダラに及ぼすソウハチの捕食インパクトが定量化された。この成果は、スケトウダラ資源の変動要因の解明および資源量推定精度の向上のための基礎的知見となることが期待される。

謝辞

本研究を進めるにあたり、北海道大学大学院水産科学研究院の山村織生准教授には研究計画、試料採集から原稿執筆に至るまで懇切なる指導を頂きました。同院の高津哲也教授、向井徹教授ならびに JB ティエボ助教授には、博士論文をまとめるにあたってご丁寧なご指導、ご助言をいただきました。水産研究・教育機構水産資源研究所釧路庁舎の境麿博士、濱邊昂平氏、佐藤陵太氏、同横浜庁舎の岩原由佳博士、同機構開発調査センターの原考宏氏、薄光憲氏、北海道大学大学院水産科学研究院資源生物学講座資源生態学領域の阿部七海氏、岡本一穂氏ならびに番匠俊司郎氏をはじめとした海洋エンジニアリングの皆様、小出利明氏をはじめとした海洋生物環境研究所の調査船第五開洋丸の乗組員の皆様には、スケトウダラ音響トロール調査における生物試料および海洋観測資料を採集・提供にご協力いただきました。北海道大学大学院水産科学研究院の向井徹教授、長谷川浩平助教、閻乃箏特任助教、音響計測研究室の学生の皆様ならびに北海道大学附属練習船うしお丸の亀井佳彦船長（当時）をはじめとした乗組員の皆様には、ソウハチの生体試料の採集・提供にご協力していただきました。同院の中屋光裕准教授ならびに函館市国際水産・海洋総合研究センターの職員の皆様には、飼育実験器の借用および実験方法についての貴重なご緒言をいただきました。同院の山本潤助教には、スケトウダラ稚魚の採集にご協力いただくとともに実験方法についてのご助言、そして励ましをいただきました。同院資源生物学講座資源生態学領域の伊藤和希氏には、カレイ科魚類の体密度測定にご助力いただきました。同院の綿貫豊教授、同院資源生物学講座資源生態学領域の大門純平博士（当時）、永谷奈央博士（当時）をはじめとした皆様とは日頃から研究の議論を行って頂くとともに、多くの励ましのお言葉を頂きました。本研究の一部は、JST 次世代研究者挑戦的研究プログラム JPMJSP2119 の支援を受けたものです。本研究は、以上に述べた方々のご協力なくして成し遂げられませんでした。ここに深く感謝の意を申し上げます。

参考文献

- Amundsen, P. A., & Klemetsen, A. (1988). Diet, gastric evacuation rates and food consumption in a stunted population of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., in Takvatn, northern Norway. *Journal of Fish Biology*, 33, 697–709.
- Andersen, N. G. (1999a). The effects of predator size, temperature, and prey characteristics on gastric evacuation in whiting. *Journal of Fish Biology*, 54, 287–301.
- Andersen, N. G. (1999b). The effects of predator size, temperature, and prey characteristics on gastric evacuation in whiting. *Journal of Fish Biology*, 54, 287–301.
- Andersen, N. G., & Beyer, J. E. (2005). Mechanistic modelling of gastric evacuation in predatory gadoids applying the square root model to describe surface-dependent evacuation. *Journal of Fish Biology*, 67, 1392–1412.
- Andersen, N. G., & Riis-Vestergaard, J. (2003). The effects of food consumption rate, body size and temperature on net food conversion efficiency in saithe and whiting. *Journal of Fish Biology*, 62, 395–412.
- Andrews, K. S., Williams, G. D., Farrer, D., Tolimieri, N., Harvey, C. J., Bargmann, G., & Levin, P. S. (2009). Diel activity patterns of sixgill sharks, *Hexanchus griseus*: the ups and downs of an apex predator. *Animal Behaviour*, 78, 525–536.
- Arimoto, T., Gang, X., & Matsushita, Y. (1991). Muscle Contraction Time of Captured Walleye Pollock *Theragra chalcogramma*. *Nippon Suisan Gakkaishi (Japanese Edition)*, 57, 1225–1228.
- Årnes, C. B. T., Melle, W., & Thorsen, A. (2004). Prey-specific gastric evacuation of Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus*). *ICES, POSTER*, 22–25.
- Arnold, G. P. (1969). The Reactions of the Plaice (*Pleuronectes Platessa* L.) to Water Currents. *Journal of Experimental Biology*, 51, 681–697.
- Azaza, M. S., & Dhraief, M. N. (2020). Modeling the Effects of Water Temperature on Growth Rates, Gastric Evacuation and the Return of Appetite in Juvenile Nile Tilapia, *Oreochromis niloticus* L. *Journal of Agricultural Science*, 12, 191.
- Bakes, M. J., Elliott, N. G., Green, G. J., & Nichols, P. D. (1995). Variation in lipid composition of some deep-sea fish (Teleostei: Oreosomatidae and Trachichthyidae). *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part B: Biochemistry and*, 111, 633–642.

- Barnes, C. L., Beaudreau, A. H., Hunsicker, M. E., & Ciannelli, L. (2018). Assessing the potential for competition between Pacific Halibut (*Hippoglossus stenolepis*) and Arrowtooth Flounder (*Atheresthes stomias*) in the Gulf of Alaska. *PLoS ONE*, 13, 1–26.
- Basimi, R. A., & Grove, D. J. (1985). Gastric emptying rate in *Pleuronectes platessa* L. *Journal of Fish Biology*, 26, 545–552.
- Beamish, F. W. H. (1978). Swimming Capacity. *Fisheries Research* (pp. 101–187). Elsevier B.V.
- Benevides, L. J., Nunes, J. de A. C. C., Costa, T. L. A., & Sampaio, C. L. S. (2016). Flight response of the barber surgeonfish, *Acanthurus bahianus* Castelnau, 1855 (Teleostei: Acanthuridae), to spearfisher presence. *Neotropical Ichthyology*, 14.
- Bernreuther, M., Temming, A., & Herrmann, J.-P. (2009). Effect of temperature on the gastric evacuation in sprat *Sprattus sprattus*. *Journal of Fish Biology*, 75, 1525–1541.
- Bone, Q., & Roberts, B. L. (1969). The density of elasmobranchs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 49, 913–937.
- Brett, J. R. (1964). The Respiratory Metabolism and Swimming Performance of Young Sockeye Salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 21, 1183–1226.
- Brett, J. R. (1971). Satiation Time, Appetite, and Maximum Food Intake of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 28, 409–415.
- Brett, J. R., & Groves, T. D. D. (1979). Physiological energetics. *Fish Physiology* (pp. 603–676).
- Brix, O. (2008). The Physiology of Living in Water. *Handbook of Fish Biology and Fisheries, Volume 1*, 71–96.
- Bromley, P. J. (1994). The role of gastric evacuation experiments in quantifying the feeding rates of predatory fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 4, 36–66.
- Brown, J. A., Pepin, P., Methven, D. A., & Somerton, D. C. (1989). The feeding, growth and behaviour of juvenile cod, *Gadus morhua* L., in cold environments. *Journal of Fish Biology*, 35, 373–380.
- Burghart, E., Mar, M., Rivera, S. G., Zepecki, C., & Blumstein, D. T. (2023). How does damselfish risk assessment vary with increased predator and shoal size? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 561, 151871.

- Campana, S. (1996). Year-class strength and growth rate in young Atlantic cod *Gadus morhua*. *Marine Ecology Progress Series*, 135, 21–26.
- Caparroy, P., Thygesen, U. H., & Visser, A. W. (2000). Modelling the attack success of planktonic predators: Patterns and mechanisms of prey size selectivity. *Journal of Plankton Research*, 22, 1871–1900.
- Carazo, I., Norambuena, F., Oliveira, C., Sánchez-Vázquez, F. J., & Duncan, N. J. (2013). The effect of night illumination, red and infrared light, on locomotor activity, behaviour and melatonin of Senegalese sole (*Solea senegalensis*) broodstock. *Physiology and Behavior*, 118, 201–207.
- Chabot, D., Steffensen, J. F., & Farrell, A. P. (2016). The determination of standard metabolic rate in fishes. *Journal of Fish Biology*, 88, 81–121.
- Choi, D., Youn, B., Lee, S., Han, K.-H., & Kwon, D. (2024). Feeding Habits of the Shotted Halibut, *Eopsetta grigorjewi* in the West Sea from Korea. *Korean Journal of Ichthyology*, 36, 77–83.
- Cooper, J. A., & Chapleau, F. (1998). Monophyly and intrarelationships of the family Pleuronectidae (Pleuronectiformes), with a revised classification. *Fishery Bulletin*. 1998, pp. 686–726.
- Couturier, C. S., Rouault, A., McKenzie, D., Galois, R., Robert, S., Joassard, L., & Claireaux, G. (2007). Effects of water viscosity upon ventilation and metabolism of a flatfish, the common sole *Solea solea* (L.). *Marine Biology*, 152, 803–814.
- Cui, Y., & Wootton, R. J. (1988). Bioenergetics of growth of a cyprinid, *Phoxinus phoxinus* (L.): the effect of ration and temperature on growth rate and efficiency. *Journal of Fish Biology*, 33, 763–773.
- Cutts, C. J., Metcalfe, N. B., & Taylor, A. C. (1998). Aggression and growth depression in juvenile Atlantic salmon: The consequences of individual variation in standard metabolic rate. *Journal of Fish Biology*, 52, 1026–1037.
- Dash, P., Tandel, R. S., Pandey, N., Sawant, P. B., Sarma, D., Rawat, K. D., & Chadha, N. K. (2021). Effects of rearing temperature on egg incubation, growth, standard metabolic rate, and thermal tolerance of chocolate mahseer, *Neolissochilus hexagonolepis*. *Journal of Thermal Biology*, 98, 102942.

- Davenport, J. (1999). Swimbladder volume and body density in an armoured benthic fish, the streaked gurnard. *Journal of Fish Biology*, 55, 527–534.
- Davis, K. L. (2014). *Zoo and Aquarium Species Directory*. MacRoberts Sales Co., Inc.
- Detmer, T. M., Einfalt, L. M., Parkos, J. J., & Wahl, D. H. (2018). Comparison of mouth morphology and prey size selection among three esocid taxa. *Environmental Biology of Fishes*, 101, 449–458.
- Domenici, P., & Blake, R. W. (1997). The kinematics and performance of fish fast-start swimming. *Journal of Experimental Biology*, 200, 1165–1178.
- Dunbrack, R., Giguère, L. A., & St-Pierre, J. F. (2009). A comparison of gut evacuation models for larval mackerel (*scomber scombrus*) using serial photography. *Journal of Fish Biology*, 74, 906–920.
- Dupont-Prinet, A., Vagner, M., Chabot, D., & Audet, C. (2013). Impact of hypoxia on the metabolism of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70, 461–469.
- Duthie, G. G., & Houlihan, D. F. (1982). The effect of single step and fluctuating temperature changes on the oxygen consumption of flounders, *Platichthys flesus* (L.): Lack of temperature adaptation. *Journal of Fish Biology*, 21, 215–226.
- Dypvik, E., Klevjer, T. A., & Kaartvedt, S. (2012). Inverse vertical migration and feeding in glacier lanternfish (*Benthosema glaciale*). *Marine Biology*, 159, 443–453.
- Edwards, D. J. (1971). Effect of temperature on rate of passage of food through the alimentary canal of the plaice *Pleuronectes platessa* L. *Journal of Fish Biology*, 3, 433–439.
- Eggers, D. M. (1977). Factors in Interpreting Data Obtained by Diel Sampling of Fish Stomachs. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34, 290–294.
- Elliott, J. M. (1976). The Energetics of Feeding, Metabolism and Growth of Brown Trout (*Salmo trutta* L.) in Relation to Body Weight, Water Temperature and Ration Size. *The Journal of Animal Ecology*, 45, 923.
- Elliott, J. M., & Persson, L. (1978). The Estimation of Daily Rates of Food Consumption for Fish. *The Journal of Animal Ecology*, 47, 977.
- Essington, T. E., Hodgson, J. R., & Kitchell, J. F. (2000). Role of satiation in the functional response of a piscivore, largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57, 548–556.

- Fang, J., Tian, X., & Dong, S. (2010). The influence of water temperature and ration on the growth, body composition and energy budget of tongue sole (*Cynoglossus semilaevis*). *Aquaculture*, 299, 106–114.
- Farrell, A. P., Eliason, E. J., Sandblom, E., & Clark, T. D. (2009). Fish cardiorespiratory physiology in an era of climate change. *Canadian Journal of Zoology*, 87, 835–851.
- Flowerdew, M. W., & Grove, D. J. (1979). Some observations of the effects of body weight, temperature, meal size and quality on gastric emptying time in the turbot, *Scophthalmus maximus* (L.) using radiography. *Journal of Fish Biology*, 14, 229–238.
- Fonds, M., Cronie, R., Vethaak, A. D., & Van Der Puyl, P. (1992). Metabolism, food consumption and growth of plaice (*Pleuronectes platessa*) and flounder (*Platichthys flesus*) in relation to fish size and temperature. *Netherlands Journal of Sea Research*, 29, 127–143.
- Fraley, C., & Raftery, A. E. (2002). Model-based clustering, discriminant analysis, and density estimation. *Journal of the American Statistical Association*, 97, 611–631.
- Fry, F. E. J. (1947). Effects of the Environment on Animal Activity. *Publications of the Ontario Fisheries Research Laboratory*, 55, 1–62.
- Fu, S. J., Xie, X. J., & Cao, Z. D. (2005). Effect of meal size on postprandial metabolic response in southern catfish (*Silurus meridionalis*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 140, 445–451.
- 藤岡崇, & 安宅淳樹. (2023). 2023 年度北海道周辺海域における主要魚種の資源評価書 (ソウハチ道南太平洋) . 1–17 p.
- Fukuda, M., Sako, H., Shigeta, T., & Shibata, R. (2002). Effects of body size and temperature on the relationship between growth and ration of young Japanese flounder, based on laboratory experiments. *Bull. Fish. Res. Agen.*, 11–18.
- 福島県. (2022). ソウハチというカレイ. 漁海況速報.
- Funamoto, T., Yamamura, O., Kono, T., Hamatsu, T., & Nishimura, A. (2013). Abiotic and biotic factors affecting recruitment variability of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) off the Pacific coast of Hokkaido, Japan. *Fisheries Oceanography*, 22, 193–206.
- Gillum, Z. D., Facendola, J. J., & Scharf, F. S. (2012). Consumption and gastric evacuation in juvenile red drum *Sciaenops ocellatus* (Linnaeus): Estimation of prey type effects and

- validation of field-based daily ration estimates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 413, 21–29.
- Goodrich, H. R., Wilson, R. W., Smullen, R., Barnes, A. C., & Franklin, C. E. (2022). Acidified fish feeds reduce the energetic and physiological costs of digestion in juvenile barramundi (*Lates calcarifer*). *Aquaculture*, 546, 737400.
- Gotanda, K. M., Turgeon, K., & Kramer, D. L. (2009). Body size and reserve protection affect flight initiation distance in parrotfishes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 1563–1572.
- Griffiths, D. (2020). Foraging habitat determines predator–prey size relationships in marine fishes. *Journal of Fish Biology*, 97, 964–973.
- Guinea, J., & Ferná'ndez, F. (1991). The effect of SDA, temperature and daily rhythm on the energy metabolism of the mullet *Mugil saliens*. *Aquaculture*, 97, 353–364.
- Gwyther, D., & Grove, D. J. (1981). Gastric emptying in *Limanda limanda* (L.) and the return of appetite. *Journal of Fish Biology*, 18, 245–259.
- Hambright, K. D. (1991). Experimental Analysis of Prey Selection by Largemouth Bass: Role of Predator Mouth Width and Prey Body Depth. *Transactions of the American Fisheries Society*, 120, 500–508.
- Hanache, P., Spataro, T., Firmat, C., Boyer, N., Fonseca, P., & Médoc, V. (2020). Noise-induced reduction in the attack rate of a planktivorous freshwater fish revealed by functional response analysis. *Freshwater Biology*, 65, 75–85.
- Handeland, S. O., Imsland, A. K., & Stefansson, S. O. (2008). The effect of temperature and fish size on growth, feed intake, food conversion efficiency and stomach evacuation rate of Atlantic salmon post-smolts. *Aquaculture*, 283, 36–42.
- Harrison, P. M., Gutowsky, L. F. G., Martins, E. G., Patterson, D. A., Leake, A., Cooke, S. J., & Power, M. (2013). Diel vertical migration of adult burbot: A dynamic trade-off among feeding opportunity, predation avoidance, and bioenergetic gain. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70, 1765–1774.
- Hartman, K. (2000). The influence of size on striped bass foraging. *Marine Ecology Progress Series*, 194, 263–268.

- Harvey, C. J. (2009). Effects of temperature change on demersal fishes in the California Current: A bioenergetics approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66, 1449–1461.
- Hattori, T., Okuda, T., Narimatsu, Y., & Ito, M. (2010). Distribution patterns of five pleuronectid species on the continental slope off the Pacific coast of northern Honshu, Japan. *Fisheries Science*, 76, 747–754.
- Hauss, H., Schwabe, L., & Peck, M. A. (2023). The costs and trade-offs of optimal foraging in marine fish larvae. *Journal of Animal Ecology*, 92, 1016–1028.
- Hayase, S., & Hamai, I. (1974a). Studies on Feeding Habits of Three Flatfishes, *Cleisthenes pinetorum herzensteini* (Schmidt), *Hippoglossoides dubius* (Schmidt) and *Glyptocephalus stelleri* (Schmidt). *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 25, 82–99.
- Heikinheimo, O., & Korhonen, A. P. (1996). Food consumption of northern pike (*Esox lucius* L.), estimated with a bioenergetics model. *Ecology of Freshwater Fish*, 5, 37–47.
- Hiraoka, Y., Takatsu, T., Kurifuji, A., Imura, K., & Takahashi, T. (2005). Feeding habits of pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* larvae in and near Funka Bay, Hokkaido, Japan. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography*, 69, 156.
- Hiraoka, Y., Takatsu, T., Ohno, Yusuke, Okumura, H., Takahashi, H., & Takahashi, T. (2009). Larval feeding intensity and year class strength of pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* in Funka Bay. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography*, 73, 90–101.
- Holmes, T., & McCormick, M. (2010). Size-selectivity of predatory reef fish on juvenile prey. *Marine Ecology Progress Series*, 399, 273–283.
- Hunt von Herbing, I. (2002). The effects of body mass and feeding on metabolic rate in small juvenile Atlantic cod. *Journal of Fish Biology*, 61, 945–958.
- Hurst, T. P. (2004). Temperature and state-dependence of feeding and gastric evacuation in juvenile Pacific halibut. *Journal of Fish Biology*, 65, 157–169.
- Hurst, T. P. (2007). Thermal effects on behavior of juvenile walleye pollock (*Theragra chalcogramma*): Implications for energetics and food web models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64, 449–457.
- Igarashi, S., & Shimamura, S. (2000). Feeding Habits of Flatfish, *Tanakius kitaharai* (Jordan et Starks), in Fukushima. *Bull. Fukushima Pref. Fish. Exp. Stat.*, 9, 53–58.

- Igarashi, S., & Sohtome, T. (2013). Feeding Habits of Slime Flounder *Microstomus achne* off Fukushima Prefecture. *Bull. Fukushima Pref. Fish. Exp. Stat.*, 16, 1–7.
- Imsland, A. K., Foss, A., Stefansson, S. O., Mayer, I., Norberg, B., Roth, B., & Jenssen, M. D. (2006). Growth, feed conversion efficiency and growth heterogeneity in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) reared at three different photoperiods. *Aquaculture Research*, 37, 1099–1106.
- 石渡直則. (1979). 魚の摂餌に関する生態学的研究—XI. 日本水産学会誌, 45, 1275–1276.
- 岩川浩大, 高橋豊美, 高津哲也, 稲垣裕太, 中谷敏邦, & 前田辰昭. (2013). 北海道噴火湾におけるアカガレイ *Hippoglossoides dubius* の成長様式. 日本水産学会誌, 79, 10–19.
- Iwata, N., Kikuchi, K., Honda, H., Kiyono, M., & Kurokura, H. (1994). Effects of Temperature on the Growth of Japanese Flounder. *Fisheries science*, 60, 527–531.
- Jobling, M. (1980). Gastric evacuation in plaice, *Pleuronectes platessa* L.: effects of temperature and fish size. *Journal of Fish Biology*, 17, 547–551.
- Jobling, M. (1981). Mathematical models of gastric emptying and the estimation of daily rates of food consumption for fish. *Journal of Fish Biology*, 19, 245–257.
- Jobling, M. (1982). A study of some factors affecting rates of oxygen consumption of plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Journal of Fish Biology*, 20, 501–516.
- Jobling, M. (1985). *Fish Energetics*. P. Tytler & P. Calow (Eds.). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Jobling, M., Gwyther, D., & Grove, D. J. (1977). Some effects of temperature, meal size and body weight on gastric evacuation time in the dab *Limanda limanda* (L). *Journal of Fish Biology*, 10, 291–298.
- 城幹昌, 片山知史, 高嶋孝寛, & 村上修. (2024). 耳石薄片を用いたソウハチ年齢査定法の検討, および 北海道えりも以西太平洋における年齢と体長の関係. 日本水産学会誌, 90, 313–322.
- Johnston, I. A., & Battram, J. (1993). Feeding energetics and metabolism in demersal fish species from Antarctic, temperate and tropical environments. *Marine Biology*, 115, 7–14.
- Jonassen, T. M., Imsland, A. K., & Stefansson, S. O. (1999). The interaction of temperature and fish size on growth of juvenile halibut. *Journal of Fish Biology*, 54, 556–572.

- Jones, B. C., & Geen, G. H. (1977). Food and Feeding of Spiny Dogfish (*Squalus acanthias*) in British Columbia Waters . *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34, 2056–2066.
- Jones, R., & Hislop, J. R. G. (1972). Investigations into the growth of haddock, *melanogrammus aeglefinus* (l) and whiting, *merlangius merlangus* (l) in aquaria. *ICES Journal of Marine Science*, 34, 174–186.
- Jones, R., & Hislop, J. R. G. (1978). Further observations on the relation between food intake and growth of gadoids in captivity. *ICES Journal of Marine Science*, 38, 244–251.
- Karl, H., Numata, J., & Lahrssen-Wiederholt, M. (2018). Variability of fat, water and protein content in the flesh of beaked redbfish (*Sebastes mentella*) and Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from arctic fishing grounds. *Journal für Verbraucherschutz und Lebensmittelsicherheit*, 13, 383–389.
- 片野修, & 青沼佳方. (2001). コクチバスによって捕食されるウグイの最大体長. *日本水産学会誌*, 67, 866–873.
- Kelley, J. L., & Magurran, A. E. (2011). Learned Defences and Counterdefences in Predator-Prey Interactions. *Fish Cognition and Behavior*, 36–58.
- Khan, U. (2022). Temperature, meal size and body size effects on the gastric evacuation of rainbow trout: modelling optimum and upper thermal limits. *Journal of Fish Biology*.
- Khan, U., & Seyhan, K. (2019). Gastric evacuation rates in farmed brook trout subjected to a range of feeding conditions fed commercial pellets. *Aquaculture*, 513, 734390.
- Kikuchi, E., De Grande, F. R., Duarte, R. M., & Vaske-Júnior, T. (2019). Thermal response of demersal and pelagic juvenile fishes from the surf zone during a heat-wave simulation. *Journal of Applied Ichthyology*, 35, 1209–1217.
- Kim, W. S., Yoon, S. J., Kim, J. M., Gil, J. W., & Lee, T. W. (2005). Effects of temperature changes on the endogenous rhythm of oxygen consumption in the Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. *Fisheries Science*, 71, 471–478.
- Kinghorn, B. (1983). Genetic variation in food conversion efficiency and growth in rainbow trout. *Aquaculture*, 32, 141–155.
- Klaoudatos, S., & Apostolopoulos, J. (1986). Food intake, growth, maintenance and food conversion efficiency in the gilthead sea bream (*Sparus auratus*). *Aquaculture*, 51, 217–224.

- 小林正三. (2003). 海産5魚種における比重と脂肪含量の関係. 千葉水研研報, 2, 47–50.
- Koed, A. (2001). The effects of meal size, body size and temperature on gastric evacuation in pikeperch. *Journal of Fish Biology*, 58, 281–290.
- Kooka, K., & Yamamura, O. (2012). Winter energy allocation and deficit of juvenile walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the Doto area, northern Japan. *Environmental Biology of Fishes*, 94, 389–402.
- Krog, C., & Andersen, N. G. (2009). Are the dynamics of gastric evacuation of natural prey in a piscivorous flatfish different from what is going on in a gadoid? *Journal of Fish Biology*, 75, 1831–1844.
- Krzynowek, J., & Murphy, J. (1987). Proximate composition, energy, fatty acid, sodium, and cholesterol content of finfish, shellfish, and their products. *NOAA Technical Report NMFS*, 55, 53.
- 栗藤亜希子, 平岡優子, 高津哲也, 伊村一雄, 小林直人, & 亀井佳彦. (2005). 噴火湾とその周辺海域におけるソウハチ *Cleisthenes pinetorum* 仔魚の輸送. 水産海洋研究, 69, 145–155.
- L.Claussen, D. (1977). Thermal acclimation in ambystomatid salamanders. *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology*, 58, 333–340.
- Lefevre, S., Huong, D. T. T., Phuong, N. T., Wang, T., & Bayley, M. (2012). Effects of hypoxia on the partitioning of oxygen uptake and the rise in metabolism during digestion in the air-breathing fish *Channa striata*. *Aquaculture*, 364–365, 137–142.
- Lefrançois, C., & Claireaux, G. (2003). Influence of ambient oxygenation and temperature on metabolic scope and scope for heart rate in the common sole *Solea solea*. *Marine Ecology Progress Series*, 259, 273–284.
- Liu, H., Sakurai, Y., Munehara, H., & Shimazaki, K. (1997). Diel Rhythms of Oxygen Consumption and Activity Level of Juvenile Flounder *Paralichthys olivaceus*. *Fisheries science*, 63, 655–658.
- 劉海金. (1997). ヒラメ幼魚のエネルギー代謝に関する実験的研究. 北海道大学 博士 (水産学) .
- Luo, Y., & Xie, X. (2008). Effects of temperature on the specific dynamic action of the southern catfish, *Silurus meridionalis*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 149, 150–156.

- Madeira, D., Narciso, L., Cabral, H. N., & Vinagre, C. (2012). Thermal tolerance and potential impacts of climate change on coastal and estuarine organisms. *Journal of Sea Research*, 70, 32–41.
- Mallekh, R. (2002). Effect of temperature and dissolved oxygen concentration on the metabolic rate of the turbot and the relationship between metabolic scope and feeding demand. *Journal of Fish Biology*, 60, 1105–1115.
- Mazlum, R. E., & Alabdullah, A. (2020). Gastric evacuation in endangered Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*): Effects of body and meal sizes. *Journal of Applied Ichthyology*, 36, 39–45.
- McLeod, I. M., & Clark, T. D. (2016). Limited capacity for faster digestion in larval coral reef fish at an elevated temperature. *PLoS ONE*, 11, 1–13.
- Mehl, S., & Westgård, T. (1983). Gastric evacuation rate in mackerel (*Scomber scombrus* L.). *ICES CM*, 10.
- Metcalfe, N. B., Taylor, A. C., & Thorpe, J. E. (1995). Metabolic rate, social status and life history strategies in Atlantic salmon. *Animal Behaviour*, 49, 431–436.
- 三原行雄. (2002). 北海道えりも以西太平洋海域に分布するソウハチの年齢と成長. 北水試研報, 63, 21–32.
- Minami, T. (1999). Studies on the Accumulation Process of Toxic Chemicals Deposited on Bottom Sediments in Demersal Fishes by Food Chain over Sediments: Study of the Structure of Food Chain Network in the Offshore Benthic Area. *Japan Sea National Fisheries Research Institute*, 69–78.
- Miyake, H., Yoshida, H., & Ueda, Y. (1996). Distribution and abundance of age-0 juvenile walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, along the Pacific coast of southeastern Hokkaido, Japan. *NOAA Technical Report NMFS*, 126, 3–10.
- 永沢亨. (1990). 北部日本海域におけるソウハチの浮遊生活期. 日水研報告, 40, 15–25.
- Nagata, M. (1989). Satiation and Gastric Evacuation in Juvenile Masu Salmon. *Nippon Suisan Gakkaishi (Japanese Edition)*, 55, 1523–1528.
- Nakagawa, M., Hotta, T., Yoshida, K., & Hattori, K. (2011). Effects of Amount of Feeding on Growth and Survival Rates of Longtooth Grouper *Epinephelus bruneus* Juveniles. *Aquaculture Science*, 59, 579–584.

- 中谷敏邦, & 前田辰昭. (1987). 噴火湾およびその周辺海域におけるスケトウダラ稚魚の分布と移動. *Nippon Suisan Gakkaishi* 53(9), 1987, pp. 1585–1591.
- Noguchi, M., Takahashi, Y., & Hirota, Y. (1990). The Relationship between Food Consumption and Growth of Sardine *Sardinops melanostictus* by the Feeding Experiment. *Bull. Japan Sea Natl. Fish. Res.*, 40, 1–14.
- Oh, S.-Y., Jang, Y.-S., Noh, C. H., Choi, H. J., Myoung, J.-G., & Kim, C.-K. (2009). Effect of Water Temperature and Body Weight on Oxygen Consumption Rate of Starry Flounder *Platichthys stellatus*. *KOREAN JOURNAL OF ICHTHYOLOGY*, 21, 7–14.
- Oh, S.-Y., Jang, Y.-S., Park, H.-S., Choi, Y.-U., & Kim, C.-K. (2012). The Influence of Water Temperature and Body Weight on Metabolic Rate of Olive Flounder *Paralichthys olivaceus*. *Ocean and Polar Research*, 34, 93–99.
- 大谷清隆. (1971). 噴火湾の海況変動の研究：II. 噴火湾に流入・滞留する水の特徴. 北海道大学水産学部研究彙報, 22, 58–66.
- Økland, H. M. W., Stoknes, I. S., Remme, J. F., Kjerstad, M., & Synnes, M. (2005). Proximate composition, fatty acid and lipid class composition of the muscle from deep-sea teleosts and elasmobranchs. *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology*, 140, 437–443.
- Olla, B. L., Samet, C., & Studholme, A. L. (1969). Activity and feeding behavior of the summer flounder (*Paralichthys dentatus*) under controlled laboratory conditions. *Fishery Bulletin*, 98, 717–720.
- Orr, D. C., & Bowering, W. R. (1997). A multivariate analysis of food and feeding trends among Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) sampled in Davis Strait, during 1986. *ICES Journal of Marine Science*, 54, 819–829.
- Pang, X., Cao, Z. D., & Fu, S. J. (2011). The effects of temperature on metabolic interaction between digestion and locomotion in juveniles of three cyprinid fish (*Carassius auratus*, *Cyprinus carpio* and *Spinibarbus sinensis*). *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 159, 253–260.
- Park, J. M., Jung, H. K., & Lee, C. Il. (2018). Weight–length relations for ten demersal fishes (Actinopterygii) from eastern Korean waters. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 48, 209–211.

- Paul, A. J., Paul, J. M., & Smith, R. L. (1990). Consumption, growth and evacuation in the Pacific cod, *Gadus macrocephalus*. *Journal of Fish Biology*, 37, 117–124.
- Paul, A. J., Paul, J. M., & Smith, R. L. (1992). Energy and ration requirements of flathead sole (*Hippoglossoides elassodon* Jordan and Gilbert 1880) based on energy consumption and growth. *ICES Journal of Marine Science*, 49, 413–416.
- Peck, M. A., Buckley, L. J., Caldarone, E. M., & Bengtson, D. A. (2003). Effects of food consumption and temperature on growth rate and biochemical-based indicators of growth in early juvenile Atlantic cod *Gadus morhua* and haddock *Melanogrammus aeglefinus*. *Marine Ecology Progress Series*, 251, 233–243.
- Pérez-Casanova, J. C., Lall, S. P., & Gamperl, A. K. (2009). Effect of feed composition and temperature on food consumption, growth and gastric evacuation of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus* L.). *Aquaculture*, 294, 228–235.
- Persson, L. (1979). The effects of temperature and different food organisms on the rate of gastric evacuation in perch (*Perca fluviatilis*). *Freshwater Biology*, 9, 99–104.
- Persson, L. (1981). The effects of temperature and meal size on the rate of gastric evacuation in perch (*Perca fluviatilis*) fed on fish larvae. *Freshwater Biology*, 11, 131–138.
- Pinte, N., Godefroid, M., Abbas, O., Baeten, V., & Mallefet, J. (2019). Deep-sea sharks: Relation between the liver's buoyancy and red aerobic muscle volumes, a new approach. *Comparative Biochemistry and Physiology -Part A : Molecular and Integrative Physiology*, 236, 110520.
- Pirozzi, I., & Booth, M. A. (2009). The effect of temperature and body weight on the routine metabolic rate and postprandial metabolic response in mullet, *Argyrosomus japonicus*. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 154, 110–118.
- Priede, I. G. (2017). *Deep-Sea Fishes*. Cambridge University Press. Vol. 42.
- Reglero, P., Blanco, E., Ortega, A., Fiksen, O., De La Gándara, F., Seoka, M., ... Folkvord, A. (2015). Prey selectivity in piscivorous bluefin tuna larvae reared in the laboratory. *Journal of Plankton Research*, 37, 2–5.
- Ribeiro, F. F., & Qin, J. G. (2015). Prey size selection and cannibalistic behaviour of juvenile barramundi *Lates calcarifer*. *Journal of Fish Biology*, 86, 1549–1566.

- 境麿, 千村昌之, 千葉悟, 濱邊昂平, 佐藤陵太, 伊藤正木, ... 岩原由佳. (2023). 令和 5 (2023) 年度スケトウダラ太平洋系群の資源評価. 1–77 pp.
- Sakurai, I., & Yanai, S. (2006). Ecological significance of leaf litter that accumulates in a river mouth as a feeding spot for young cresthead flounder (*Pleuronectes schrenki*). *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography*, 70, 105–113.
- Salvanes, A. G. V., Aksnes, D. L., & Giske, J. (1995). A surface-dependent gastric evacuation model for fish. *Journal of Fish Biology*, 47, 679–695.
- Samia, D. S. M., Blumstein, D. T., Stankowich, T., & Cooper, W. E. (2016). Fifty years of chasing lizards: New insights advance optimal escape theory. *Biological Reviews*, 91, 349–366.
- dos Santos, J., & Jobling, M. (1991). Factors affecting gastric evacuation in cod, *Gadus morhua* L., fed single-meals of natural prey. *Journal of Fish Biology*, 38, 697–713.
- dos Santos, J., & Jobling, M. (1995). Test of a food consumption model for the Atlantic cod. *ICES Journal of Marine Science*, 52, 209–219.
- 佐々木正義, & 夏目雅史. (1990). 武蔵堆およびその周辺水域におけるスケトウダラ若年魚の分布. 日本水産学会誌, 56, 1063–1068.
- Sawamura, M. (1999). One-year Comparison of Stomach Contents among Demersal Fishes off the Coast of Usujiri, Hokkaido. *Japanese journal of benthology*, 54, 14–23.
- Scharf, F. S., Buckel, J. A., McGinn, P. A., & Juanes, F. (2003). Vulnerability of marine forage fishes to piscivory: Effects of prey behavior on susceptibility to attack and capture. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 294, 41–59.
- Schmitt, J. D., Hilling, C. D., & Orth, D. J. (2021). Estimates of Food Consumption Rates for Invasive Blue Catfish. *Transactions of the American Fisheries Society*, 150, 465–476.
- Scrucca, L., Fraley, C., Murphy, T. B., & Adrian E., R. (2023). *Model-Based Clustering, Classification, and Density Estimation Using mclust in R*. Boca Raton: Chapman and Hall/CRC.
- Seamone, S., Blaine, T., & Higham, T. E. (2014). Sharks modulate their escape behavior in response to predator size, speed and approach orientation. *Zoology*, 117, 377–382.
- Seyhan, K., & Grove, D. J. (1998). Food consumption of whiting, *Merlangius merlangus*, in the Eastern Irish Sea. *Fisheries Research*, 38, 233–245.

- Shuozen, D. (1995). Food utilization of adult flatfishes co-occurring in the Bohai Sea of China. *Netherlands Journal of Sea Research*, 34, 183–193.
- Sims, D. W., Wearmouth, V. J., Southall, E. J., Hill, J. M., Moore, P., Rawlinson, K., ... Morritt, D. (2006). Hunt warm, rest cool: bioenergetic strategy underlying diel vertical migration of a benthic shark. *Journal of Animal Ecology*, 75, 176–190.
- Smith, B. E., Ragnarsson, S., & Collie, J. S. (2024). Quantifying predation on benthos and its overlap with bottom fishing in the NW Atlantic. *Fisheries Oceanography*, 1–15.
- Smith, R. L., Paul, A. J., & Paul, J. M. (1991). Daily ration estimates for yellowfin sole, *Limanda aspera* (Pallas), based on laboratory consumption and growth. *Journal of Fish Biology*, 38, 243–250.
- Sole, R., & Tomiyama, A. (2013). Stomach Contents of the Stone Flounder, *Kareius bicoloratus* and Roughscale Flounder, *Clidoderma asperrimum* in the Coastal Waters off Tongyeong, Korea. *Korean Journal of Ichthyology*, 25, 163–168.
- Sorell, J. M., Varela, J. L., Goñi, N., Macías, D., Arrizabalaga, H., & Medina, A. (2017). Diet and consumption rate of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Strait of Gibraltar. *Fisheries Research*, 188, 112–120.
- Staudinger, M. D., & Juanes, F. (2010). Size-dependent susceptibility of longfin inshore squid (*Loligo pealeii*) to attack and capture by two predators. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 393, 106–113.
- Stehlik, L. L., Rosendale, J., Phelan, B. A., & Hare, J. A. (2021). Gastric Evacuation Rates of Spiny Dogfish, Goosefish, and Summer Flounder: Implications for Multispecies Models. *Marine and Coastal Fisheries*, 13, 496–508.
- Sugisaki, H., Bailey, K. M., & Brodeur, R. D. (2001). Development of the escape response in larval walleye pollock (*Theragra chalcogramma*). *Marine Biology*, 139, 19–24.
- Suyehiro, Y. (1934). Studies on the Digestive System and the Feeding Habit of the Important Fishes of the North Pacific. *Nippon Suisan Gakkaishi (Japanese Edition)*, 3, 65–72.
- 鈴木智之. (1976). ウマズラハギの摂餌率と成長率との関係. 日水研報告, 27, 51–57.
- 高津哲也, 中屋光裕, 坂岡桂一郎, 小林直人, 飯田高大, 石川智也, & 松本淳太郎. (2024). 噴火湾における底生生物資源と漁場環境に関する研究. 公益財団法人北水協会 水産研究助成事業報告(令和5年度), 35–47.

- Temming, A. (2002). Gastric evacuation in mackerel: the effects of meal size, prey type and temperature. *Journal of Fish Biology*, 61, 50–70.
- Temming, A., & Andersen, N. G. (1994). Modelling gastric evacuation without meal size as a variable. A model applicable for the estimation of daily ration of cod (*Gadus morhua* L.) in the field. *ICES Journal of Marine Science*, 51, 429–438.
- Temming, A., & Herrmann, J. P. (2001). Gastric evacuation in horse mackerel. I. The effects of meal size, temperature and predator weight. *Journal of Fish Biology*, 58, 1230–1245.
- Temming, A., & Herrmann, J. P. (2003). Gastric evacuation in cod. Prey-specific evacuation rates for use in North Sea, Baltic Sea and Barents Sea multi-species models. *Fisheries Research*, 63, 21–41.
- Temming, A., & Herrmann, J. P. (2009). A generic model to estimate food consumption: Linking von Bertalanffy's growth model with Beverton and Holt's and Ivlev's concepts of net conversion efficiency. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66, 683–700.
- Trancart, T., Tudorache, C., van den Thillart, G. E. E. J. M., Acou, A., Carpentier, A., Boinet, C., ... Feunteun, E. (2015). The effect of thermal shock during diel vertical migration on the energy required for oceanic migration of the European silver eel. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 463, 168–172.
- Tremblay-Gagnon, F., Brown-Vuillemin, S., Skanes, K., Polaczek, H., Walkusz, W., Robert, D., & Deslauriers, D. (2023). Spatiotemporal variability in diet composition of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from the eastern Canadian Arctic. *Journal of Fish Biology*, 103, 1430–1444.
- 槌本六良, 宮田克也, 松尾重己, 大里進子, 高良治江, 三嶋敏雄, & 橘勝康. (1992). 養殖マダイの体脂肪量と魚体密度の関係. 日本水産学会誌, 58, 301–306.
- Turesson, H., Persson, A., & Brönmark, C. (2002). Prey size selection in piscivorous pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) includes active prey choice. *Ecology of Freshwater Fish*, 11, 223–233.
- Turesson, H., Brönmark, C., & Wolf, A. (2006). Satiation effects in piscivore prey size selection. *Ecology of Freshwater Fish*, 15, 78–85.
- Vahl, O. (1979). An hypothesis on the control of food intake in fish. *Aquaculture*, 17, 221–229.

- Vanella, F. A., & Calvo, J. (2005). Influence of temperature, habitat and body mass on routine metabolic rates of Subantarctic teleosts. *Scientia Marina*, 69, 317–323.
- Vanella, F. A., Boy, C. C., Lattuca, M. E., & Calvo, J. (2010). Temperature influence on post-prandial metabolic rate of sub-Antarctic teleost fish. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 156, 247–254.
- Warren, C. E., & Davis, G. E. (1967). Laboratory studies on the feeding, bioenergetics, and growth of fish. *The Biological Basis of Freshwater Fish Production*, 175–214.
- 渡野邊正道, & 大隈祐也. (2020). 噴火湾環境情報 NO.1.
- Watanabe, K., & Minami, T. (2003). Feeding habits of released barfin flounder *Verasper moseri* reared in a hatchery in Akkeshi Bay, eastern Hokkaido, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi (Japanese Edition)*, 69, 3–9.
- Weatherley, A. H., & Gill, H. S. (1986). *The Biology of Fish Growth*.
- Wurtsbaugh, W. A., & Davis, G. E. (1977). Effects of temperature and ration level on the growth and food conversion efficiency of *Salmo gairdneri*, Richardson. *Journal of Fish Biology*, 11, 87–98.
- 山内務巨, 濱津友紀, 大村敏昭, 高津哲也, & 高橋豊美. (2008). 北海道東部沖太平洋大陸斜面における底魚類の分布パターンと優占種の食性. 北海道大學水産學部研究彙報, 58, 11–19.
- Yamamura, O., & Kooka, K. (2023). Community structure of demersal fish over the continental shelf off the southeastern coast of Hokkaido Island : The effect of eurythermy in dominant species. *Journal of Sea Research*, 195, 102418.
- Yan, N., Mukai, T., Yamamoto, J., & Hasegawa, K. (2018a). Study on acoustic characteristics of pointhead flounder *Cleisthenes pinetorum* and juvenile walleye pollock *Gadus chalcogrammus*. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 144, 1924–1924.
- Yan, N., Mukai, T., Yamamoto, J., & Hasegawa, K. (2020). Acoustic discrimination between juvenile walleye pollock and pointhead flounder. *Fisheries Research*, 224, 105434.
- Yan, N., Mukai, T., & Yamamoto, J. (2018b). Acoustic Distinction Between Pointhead Flounder and Juvenile Walleye Pollock by Echo Shape and Frequency Characteristics. *2018 OCEANS - MTS/IEEE Kobe Techno-Oceans (OTO)* (pp. 1–5). IEEE.

Yanase, K., Eayrs, S., & Arimoto, T. (2007). Influence of water temperature and fish length on the maximum swimming speed of sand flathead, *Platycephalus bassensis*: Implications for trawl selectivity. *Fisheries Research*, 84, 180–188.

吉田英雄, & 櫻井泰憲. (1984). 飼育下におけるスケトウダラ成魚の摂食量と成長. 日本水産学会誌, 50, 763–769.

Yokota, T., Nakagawa, T., Murakami, N., Chimura, M., Tanaka, H., Yamashita, Y., & Funamoto, T. (2016). Effects of starvation at the first feeding stage on the survival and growth of walleye pollock *Gadus chalcogrammus* larvae. *Fisheries Science*, 82, 73–83.