

沿岸砂浜域における  
ニホンハマアミ *Orientomysis japonica* の個体群動態に関する研究

2016年

秋山 諭



## 目次

第1章 緒言	1
第2章 個体群動態と環境要因	5
2-1 丹後海浅海域の環境とアミ類の分布	5
2-2 水温変化に伴う繁殖形質の変化	19
2-3 水温の成長・脱皮に対する影響	32
2-4 低塩分耐性	38
第3章 摂餌生態の季節変化	43
3-1 摂餌リズムと鉛直分布	44
3-2 高密度期の食性	56
3-3 丹後海における低次食物網構造	68
第4章 生産量および年間世代数の推定	72
4-1 個体群動態	73
4-2 生産量推定	82
4-3 世代数および世代時間推定	91
第5章 総合考察	100
要約	107
謝辞	111
引用文献	113



## 第1章 緒言

アミ類は、節足動物門軟甲綱アミ目に属する生物の総称で、世界中の沿岸域から沖合域および海跡湖沼、また浅所から深所まで広く分布する小型甲殻類である。日本の沿岸域にも広く分布し（広田ら 1989, 山田ら 1994 など）、日本では約 200 種（千原・村野 1997）、世界では 1,100 種以上が報告され（村野 2013）、現在でも新種記載、分類体系の改変が相次いでいる（福岡 2006, Meland & Willassen 2007, Sawamoto 2015）。本研究で対象としたニホンハマアミ *Orientomysis japonica* が属する *Orientomysis* 属も、近年の分類の再検討により *Acanthomysis* 属から分離されて新設された属である（Fukuoka & Murano 2005）。関東以西に分布する（千原・村野 1997）とされていたニホンハマアミ *A. japonica* は *Orientomysis* 属として整理され、*O. japonica* として扱われている。さらにナカザトハマアミ *A. nakazatoi* と *O. japonica* の相違は種内変異の範囲内で、明瞭な違いが見られなかったことから、*A. nakazatoi* は *O. japonica* の新参異名（シノニム）であるとされた（Fukuoka & Murano 2005）。アミ類の成熟した雌個体は保育嚢を持ち、直達発生を行うため、分散能力は低いと考えられるが、季節的な移動を行う種も知られている（Morioka & Takahashi 1980, Lesutiené et al. 2008）。

アミ類は沿岸域に高密度で分布している場合が多く、沿岸域を成育場・生息場とする魚類の重要な餌生物となっており、ヒラメ *Paralichthys olivaceus*（山田ら 1998, 広田ら 1990, 田中ら 2006）、イシガレイ *Kareius bicoloratus*（南 1984）、ニベ *Nibea mitsukurii*（Okata et al. 1978）、ワカサギ *Hypomesus nipponensis*（村野 1963）、シロギス *Sillago japonica*（荒山・河野 2004）、クロソイ *Sebastes schlegelii*（Takahashi et al. 1999）、スズキ *Lateolabrax japonicus*（Fuji et al. 2010）、ハタハタ *Arctoscopus japonicus*（甲本ら 2011）など多くの有用魚種とその稚魚がアミ類を主要な餌料源としている。特に多くの海域でヒラメ稚魚胃内容物の 50% 以上を占める（田中ら 2006）。ヒラメは、日本沿岸に広く分布する水産重要魚種であり、資源管理型漁業のモデル的魚種に位置づけられる。栽培漁業の主要対象種として全国で年

間 2,000 万個体以上の種苗が放流されており (Yamashita & Aritaki 2010), 京都府でも年間約 50 万個体のヒラメ人工種苗が放流されている。主餌料源であるアミ類の分布量は, 沿岸砂浜域におけるヒラメ稚魚の生残・成長に重大な影響を及ぼすことが推察される。アミ類の生態, 分布密度, 生産力とその季節変化は, ヒラメをはじめとする各海域の魚類の生産構造と環境収容力を把握し, 各海域が有する生物生産機構の特性に適した資源管理・資源培養計画を策定するうえで, 基本的な知見となる。

本研究で主な対象としたニホンハマアミは, 日本近海に広く分布する表在性のアミ類である。その分布域は, 日本海および東シナ海側では北海道から鹿児島および韓国東部沿岸, 太平洋側では岩手県から宮崎県の比較的開放的な砂浜海岸から報告されている (Fig. 1-1, Table 1-1)。分布が確認されているすべての海岸で優占するわけではないが, 本論文の対象海域である丹後海や鳥取県沖合では本種が優占し, 食物網の中で重要な位置を占めていることが知られる (西田ら 1978, Antonio et al. 2010, Fuji et al. 2010)。

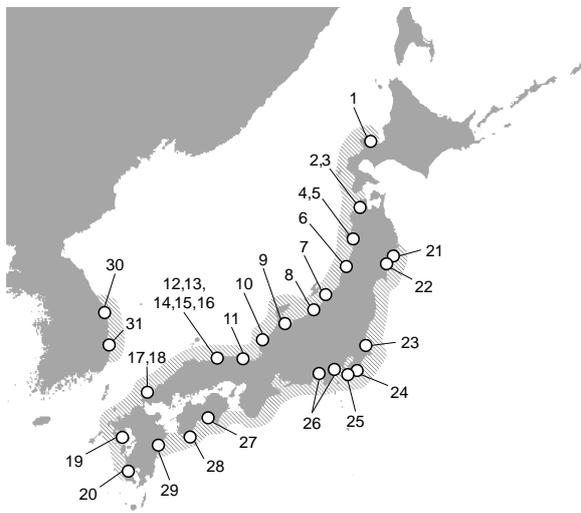


Fig. 1-1 Distributional areas of *Orientomysis japonica*. For numbers, see Table 1-1.

丹後海が位置する若狭湾は海岸線が典型的なリアス式海岸であり, 多数の枝湾が発達している。若狭湾西部に位置する丹後海は, 若狭湾最大の枝湾であり, その奥部には北近畿最大の一級河川である由良川が流入する。由良川河口付近の浅海域は, 魚類稚仔の成育場として知られ, ヒラメ, イシガレイ, スズキ, クロダイ *Acanthopagrus schlegelii* などの重

Table 1-1 Distributional areas of *Orientomysis japonica*. No. 1-20: the Japanese coast of the Sea of Japan, No. 21-29: the Pacific coast, No. 30-31: the Korean coast of the Sea of Japan.

No.	Location	Prefecture/Province	Reference
1	Yoichi	Hokkaido	Tanaka et al. (2006)
2	Tsutsukizaka, Tsugaru	Aomori	Hirota et al. (1989)
3	between mouth of Jusan-ko and Ajigasawa	Aomori	Fukuoka & Murano (2005)
4	Akita	Akita	Fukuoka & Murano (2005)
5	Kitaura	Akita	Komoto et al. (2011)
6	Yunohama, Tsuruoka	Yamagata	Fukuoka & Murano (2005)
7	Igarashihama, Niigata	Niigata	Hirota et al. (1989), Tanaka et al. (2006)
8	Naoetsu, Joetsu	Niigata	Tanaka et al. (2006)
9	Kokubu, Takaoka	Toyama	Tanaka et al. (2006)
10	Mikuni, Sakai	Fukui	Tanaka et al. (2006)
11	Tango Bay	Kyoto	Hirota et al. (1989), Antonio et al. (2010)
12	Sakyu, Tottori	Tottori	Nishida et al. (1978), Kajikawa et al. (1978)
13	Karo, Tottori	Tottori	Nishida et al. (1978)
14	Nikko, Tottori	Tottori	Nishida et al. (1978)
15	Funaiso, Tottori	Tottori	Tanaka et al. (2006)
16	Tottori	Tottori	Fukuoka & Murano (2005)
17	Hagi	Yamaguchi	Tanaka et al. (2006)
18	Kawajiri, Nagato	Yamaguchi	Hirota et al. (1989)
19	Kazusa, Shimabara	Nagasaki	Tanaka et al. (2006)
20	Fukiagehama	Kagoshima	Nakane et al. (2011)
21	Yoshihama Bay	Iwate	Yamada et al. (1998)
22	Ohno Bay	Iwate	Fukuoka & Murano (2005)
23	Kashima	Ibaraki	Fukuoka & Murano (2005)
24	Uchiura Bay	Chiba	Fukuoka & Murano (2005)
25	Tateyama Bay	Chiba	Fukuoka & Murano (2005), Yamada et al. (2011)
26	Sagami and Suruga Bay	Kanagawa, Shizuoka	Murano (1971)
27	Tei, Konan	Kochi	Ohkawa (2009)
28	Shimonokae, Tosashimizu	Kochi	Ohkawa (2009)
29	Todoro, Nobeoka	Miyazaki	Fukuoka & Murano (2005)
30	Jangho	Gangwon (Korea)	Jo & Joen (2007)
31	Youngil Bay	Gyeongsangbuk (Korea)	Jo et al. (2012)

要魚種を始め、多くの仔稚魚が生息している。特に、3月から6月にかけてはヒラメ仔稚魚が高密度で出現し、数多くの生態研究が行われてきた（浜中・清野 1978, 南 1982, 前田 2002, 竹野 2010）。砂浜域に生息するヒラメ稚魚は、日本沿岸各地でアミ類を専食することが知られ、アミ類の分布密度がヒラメの摂餌量（今林 1980, 田中ら 2006）や成長速度（Fujii & Noguchi 1996）に影響を与えることが報告されている。しかし、丹後海においては、仔稚魚の育成場となる浅海域に生息するアミ類に関して詳細な研究は行われていない。

本論文では、若狭湾西部に位置する丹後海浅海域をフィールドとして、ニホンハマアミの生産生態とそれに影響を与える要因を解明し、将来予想される気候変動が、アミ類の個体群動態や捕食者である魚類の生産に与える影響について、評価・検討するための基礎的な知見を整備することを目的とした。第2章では、特に水温と塩分のアミ類個体群への影

響を明らかにするために、フィールド調査により丹後海浅海域におけるアミ類の分布密度、種組成の時空間的な変化を把握し、主要種の分布と出現の特性を明らかにした。さらに、ニホンハマアミについては個体群動態を詳細に調べ、水温と体長組成および繁殖形質との関係を解析した。また、飼育実験により、本種の成長と水温の関係および低塩分耐性を明らかにした。第3章では、ニホンハマアミの摂餌生態を明らかにするために、ニホンハマアミの行動日周性および食性の季節変化を調べ、食性と再生産力との関係について検討した。また、炭素と窒素の安定同位体比を調べることで、アミ類と他生物との餌料の競合関係、捕食-被食関係について考察した。第4章では、高頻度のフィールド調査と第2章で得られた結果から、ニホンハマアミの丹後海における世代交代と生産量の季節変化を推定した。第5章では、第2章から第4章で得られた成果をまとめ、地球温暖化をはじめとする気候変動がアミ類および沿岸生態系に与える影響について考察した。

## 第2章 個体群動態と環境要因

ヒラメ *Paralichthys olivaceus*, スズキ *Lateolabrax japonicus* をはじめとする重要魚類の天然稚魚や放流種苗の多くはアミ類を主食とすることから(広田ら 1990, 山田ら 1998, 片山ら 2005, Fuji et al. 2010), これらの魚類成育場の環境収容力を推定するために, アミ類の生産量は不可欠のパラメータである. そのため, 沿岸海域では, アミ類を含めた小型餌料生物を対象とした採集調査が各地で実施されてきたが(広田ら 1989, 広田 1991, 木元ら 1996, 山田ら 1994, 山田ら 1998), 種組成や現存量の把握に止まる研究が多く, アミ類の生産生態に関する知見の収集は遅れている.

温帯域では, 水温, 塩分, 日射量などの非生物環境が四季を通して季節変化し, 沿岸域に生息するアミ類においても, 環境の季節変化に対応してその生活と個体群の構造が変化する. ニホンハマアミ *Orientomysis japonica* と同属のオオトゲハマアミ *O. robusta* やミツクリハマアミ *O. mitsukurii* では, 水温が成長や再生産に影響することが飼育実験により確認されている(Sudo 2003, Yamada & Yamashita 2000). また, バルト海に生息する *Neomysis integer* では水温だけではなく塩分も複合的に作用することが報告されている(Fockedey et al. 2005). 多くのアミ類で大型の越冬世代と, 小型の春-夏世代の存在が確認されており(Mauchline 1980), 越冬世代は, 冬季にゆっくりと大型に成長し, 多数の卵を出産する世代, 春-夏世代は早い成長速度により次々と世代交代を行う世代と考えられている.

このように, 寿命が1年に満たないアミ類の生活史は, 同種であっても環境の季節変化に対応する形で変化している. そこで本章では, 水温, 塩分といった非生物環境がニホンハマアミの分布様式, 繁殖形質, 成長などに与える影響について調べた.

### 2-1 丹後海浅海域の環境とアミ類の分布

アミ類の分布構造は, アミ類の生産生態研究, アミ類を摂餌する稚魚の成育場造成や種苗放流技術開発などにおいて非常に重要な知見である(山田ら 1998). そこで本節では, 丹後海奥

部に位置する3つの砂浜海岸の沖合水深5~20 m域においてアミ類の種組成を調べ、そのうちの1カ所（由良川河口神崎浜沖合5~20 m域）においてアミ類の時空間的な分布の変化を把握し、丹後海浅海砂浜域におけるアミ類の分布特性と環境の関係について検討した。

## 【方法】

### 試料採集

丹後海におけるアミ類の空間分布を把握するために、丹後海奥部の由良川河口を挟む京都府舞鶴市神崎浜と宮津市由良浜の沖合（由良川河口沖合；Y）、宮津市栗田の沖合（栗田湾；K）、宮津市越浜の沖合（O）の水深5~20 mの海域（Fig. 2-1 (A, B, C), Fig. 2-2 (A)）において、2010年5月に採集調査を行った。アミ類の採集具には小型ソリネット（網口；高さ40 cm, 幅30 cm, 目合500  $\mu\text{m}$ ）を用い、調査船白浪丸（4.4 t）にて約2ノット、1分間曳網した。GPSプロッター（HE-61GPII：本多電子株式会社）による位置情報により曳網距離を算出した。採集したサンプルは、船上にて10%ホルマリンにより固定し、実験室へ持ち帰った。CTD（Compact-CTD ASTD687：JFEアドバンテック株式会社）により底層の水温、塩分を測定した。さらに、同日、同地点において6Lバンドン採水器により海底上1 mの水を採取した。また、同採集時にスミス・マッキンタイヤ型採泥器により海底堆積物を採取し、直径7 mmのステンレス管で表面2 cm深までくり抜いたものをクロロフィル分析用、表面から3 cmまでを粒度分析および強熱減量測定用標本として実験室へ持ち帰った。

また、アミ類の分布の季節変化を把握するために、由良川河口神崎浜の沖合（Fig. 2-1 (D)）において、2008年1月から2009年4月にかけて原則月に1回の頻度で計15回調査を行った。採集具には小型ソリネット（網口；高さ40 cm, 幅30 cm, 目合500  $\mu\text{m}$ ）を用いた。採集は、調査船白浪丸（4.4 t）にて約2ノット、1分間の曳網により行い、水深5, 10, 20 m域でそれぞれ3反復ずつ実施した。採集したサンプルは、船上にて10%ホルマリンにより固定し、実験室へ持ち帰った。上記の海域と同様にGPSプロッターによる曳網距離算出、CTDによる環境測定を行った。

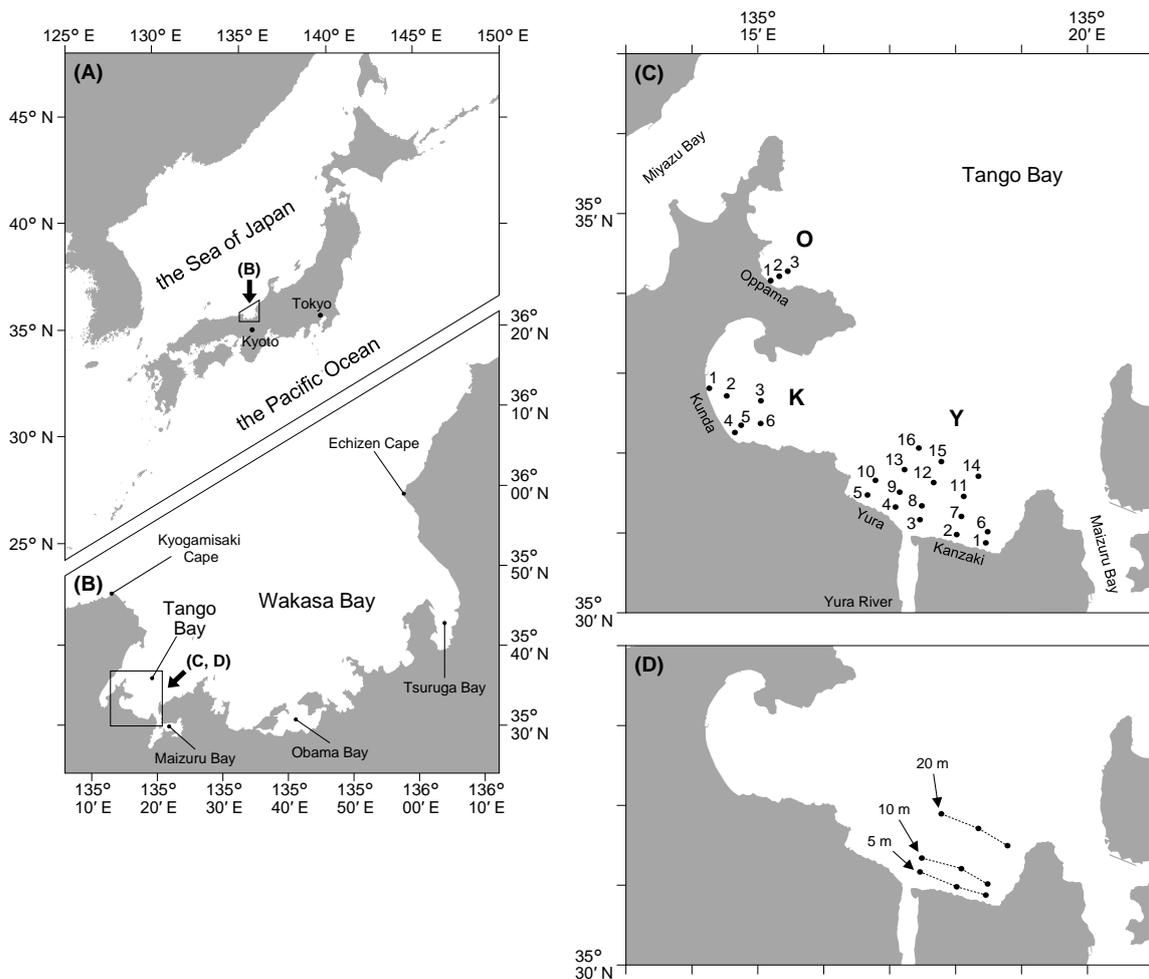


Fig. 2-1 (A, B) Location of Tango Bay. (C) Sampling sites for the spatial and (D) the temporal distribution surveys of mysids.

### 標本処理

両採集ともにソリネットにより採集した標本からアミ類を抽出した後、得られた全個体について種同定を行い、種・属ごとに計数、重量測定を行い、分布密度、生物量へ換算した。

バンドン採水器で採取した底層水は、実験室で燃焼（450°C，2時間）済みガラスフィルター（Whatman GF/F，0.7 μm）により濾過した。ガラスフィルター上に残った粒状物質はフィルターとともに-30°Cで凍結保存した。採集後1週間以内に、粒状物質を濾過したガラスフィルターを抽出瓶（5 mL，90%アセトン）へ収容し、12時間暗条件下で保管し、蛍光光度計（Turber designs, Inc.）によりクロロフィル *a* 量（POM-Chl. *a*）を測定した。また、ステンレス管で採取した底質

も抽出瓶に収容し、凍結保存した後、採集後 1 週間以内に 90%アセトンを添加し、クロロフィル *a* (SOM-Chl.*a*) を抽出、分析した。

採泥器で採取した堆積物の一部は、Dean (1974) に従い、60°Cで 12 時間以上乾燥した後、試料を 550°Cで加熱し、強熱減量を測定した。残りの堆積物については、60°Cで 12 時間以上乾燥させた後、目合 63, 125, 250, 500, 2000 μm の篩を用いて篩い分け法により、粒度組成を調べた。さらに、粒度組成は対数正規分布であると仮定し、積算分布に対しロジスティック回帰を行い、中央粒径 ( $\phi_{50}$ ) および  $\phi_5$ ,  $\phi_{16}$ ,  $\phi_{84}$ ,  $\phi_{95}$  を求めた。Folk & Ward (1957) に従い、以下の式により淘汰度  $\sigma_I$  を算出した：

$$\sigma_I = \frac{\phi_{84} - \phi_{16}}{4} + \frac{\phi_{95} - \phi_5}{6.6} \quad (2.1)$$

## 【結果】

### 3 調査地の底質

由良川河口沖合の海底堆積物は主に砂により形成されており、淘汰度は良い~中程度 (Fig. 2-2 (C)) であり、水深が増加するにつれて泥分が増加し (Fig. 2-2 (D)), 中央粒径が小さくなった (Fig. 2-2 (B))。栗田湾の底質は、採集地点により大きく異なるものの、由良川河口沖合と比べると泥分率が高かった。K1, K2, K3 ではさらに礫も含み淘汰度は不良となった。越浜の底質は、中央粒径、淘汰度、粒度組成で判断すると由良川河口沖の水深 5~10m 域に類似しており、水深の違いによる底質の変化は不明瞭であった。POM-Chl.*a* は由良川河口沖でやや高い傾向にあり (0.92~3.22 μg L<sup>-1</sup>), 越浜で低かった (0.55~0.98 μg L<sup>-1</sup>) (Fig. 2-3 (C))。一方、SOM-Chl.*a* は由良川河口沖で低めとなり (0.39~2.18 μg cm<sup>-2</sup>), 越浜で最も高くなった (2.00~3.53 μg cm<sup>-2</sup>) (Fig. 2-3 (D))。強熱減量は栗田湾で最も高くなり (1.14~6.21%) (Fig. 2-3 (E)), 光合成色素を含まない有機物が堆積していることが明らかとなった。

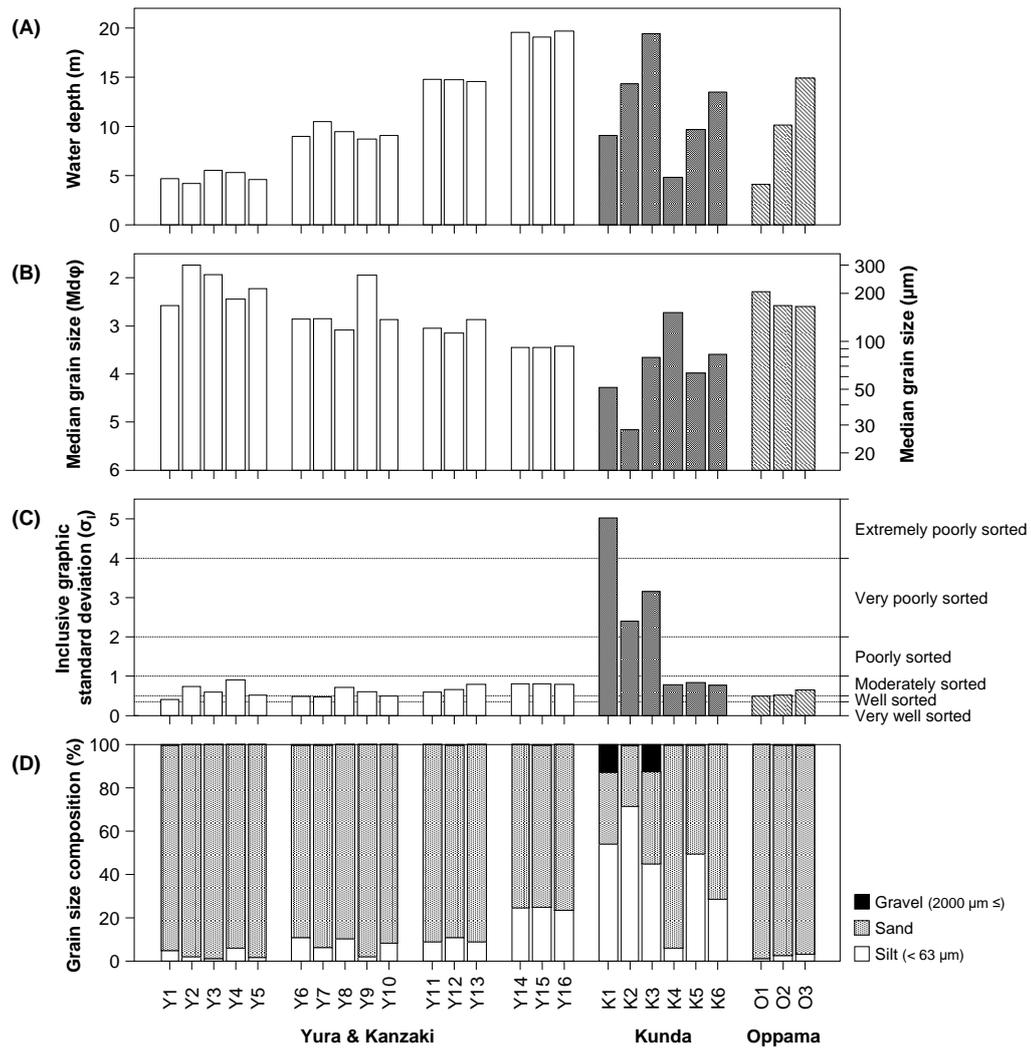


Fig. 2-2 Sediment conditions in the shallow area of Tango Bay. (A) Water depth of sampling sites, (B) median grain size, (C) inclusive graphic standard deviation and (D) grain size composition. For site names, see Fig. 2-1 (C).

### アミ類分布の調査地間比較

2010年5月に3調査地で行った採集では、アミ類の分布密度は由良川河口沖の水深5~10m域(Y1~10)で最も高く(106.7±27.7, 108.2±39.6 個体 m<sup>-2</sup>;以降データは全て平均値±標準偏差とする)、同水深15~20m域(Y11~16)ではその10%程度(7.3±4.3, 9.4±4.9 個体 m<sup>-2</sup>)であった(Fig.2-4 (A))。水深5~10m域ではニホンハマアミが優占しており、全体の約80%を占めていた(Fig.2-4 (B))。その他の主な構成種として *Nipponomysis* spp., ナミフクロアミ

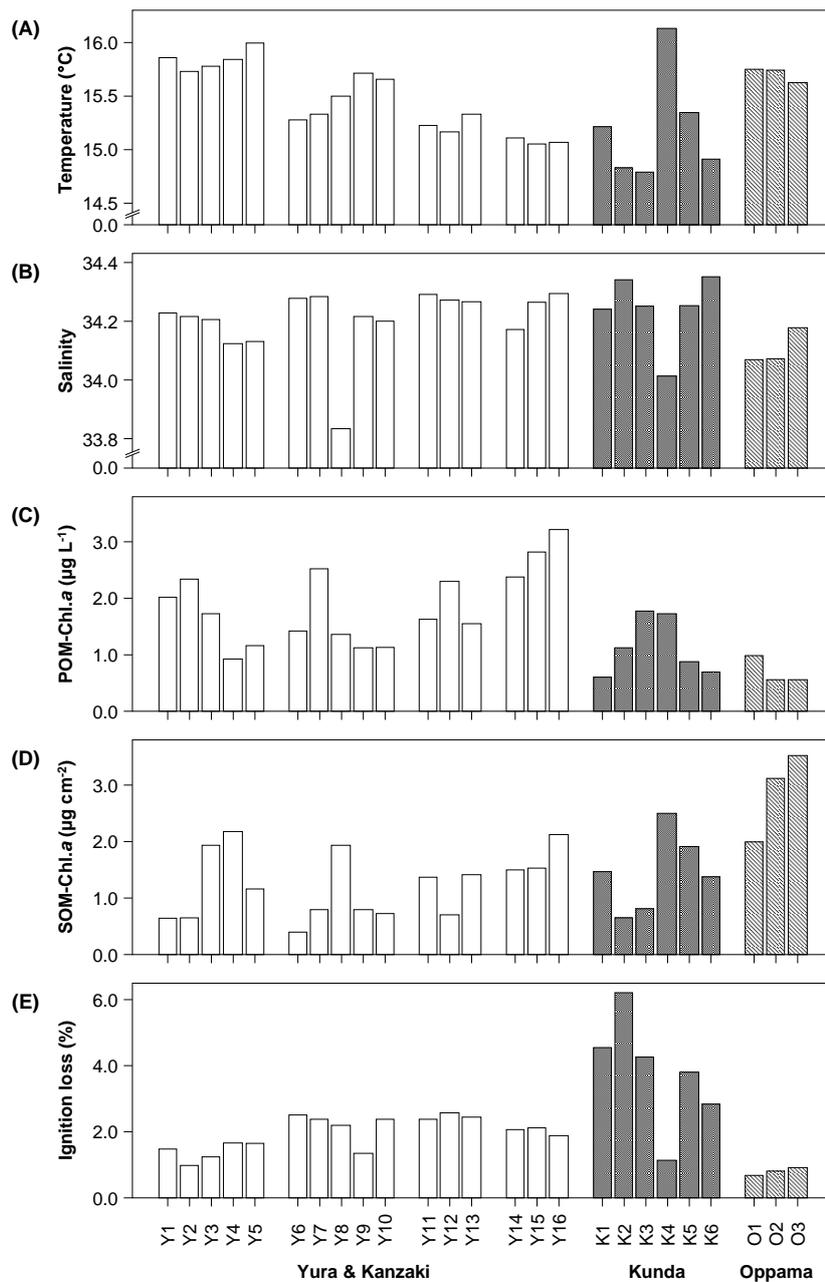


Fig. 2-3 Environmental factors in the shallow area of Tango Bay. (A) Water temperature, (B) salinity, (C) POM-Chl.*a* in the benthic layer, (D) SOM-Chl.*a* and (E) ignition loss of sediments.

*Archaeomysis japonica* が出現した。水深が深くなるにつれて、種組成が変化し、水深 15~20 m 域ではナガオトゲハマアミ *Orientomysis rotundicauda* や *Mysidopsis japonica* が優占した。越浜の水深 5~10 m 域 (O1~2) では、出現したほとんどの個体が *Nipponomysis* spp.であった。また、アミ類は越浜の水深 15 m 域 (O3) と栗田湾 (K1~6) では 1 個体も採集されなかった。

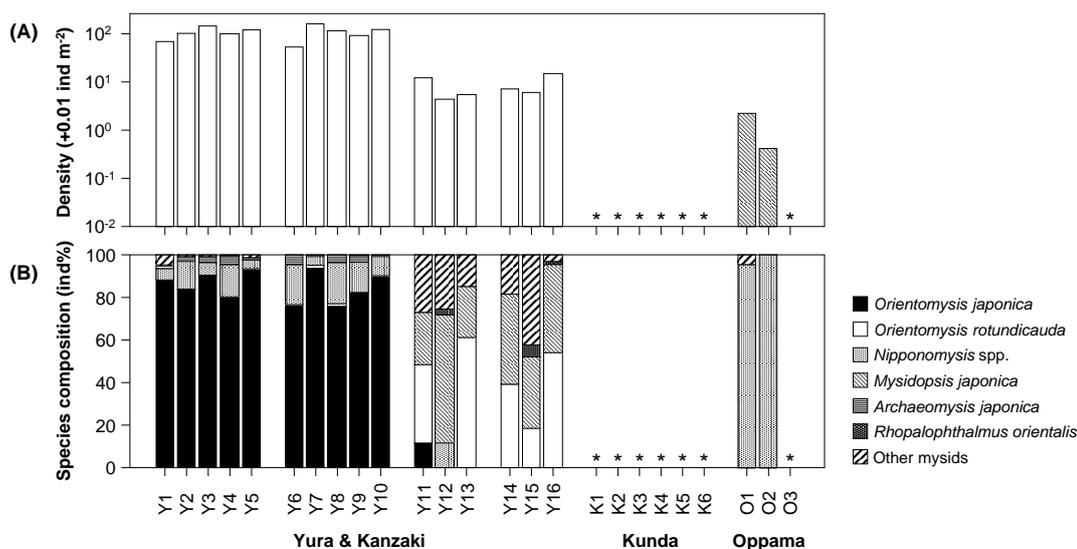


Fig. 2-4 Density and species composition of mysids in the shallow area of Tango Bay. (A) Total density of mysids, (B) species composition. \*, no mysids.

#### アミ類分布の季節変化

調査期間中の水温および塩分の測定結果を Fig. 2-5 に示す. Fig. 2-5 は 2-2 節の結果も兼ねるため、水深 5 m は本調査以前の 2007 年 4 月以降のデータを含む. 2008 年 1 月~2009 年 4 月にかけての由良川神崎沖水深 5 m の底層では、水温は 2008 年 8 月において最高 (27.6°C)、2008 年 2 月と 2009 年 3 月に最低 (11.1°C, 11.4°C) であった. 2008 年 1 月~2009 年 4 月における水深間での水温の季節変化に統計的に有意な差は見られなかった (1-way repeated measures ANOVA,  $p > 0.05$ ). 一方、底層の塩分も緩やかな季節変化を示した. 水深 5 m 域においては、2007 年、2008 年ともに 6 月に最高塩分を記録し (それぞれ 34.3, 34.3)、その後 8~9 月にかけて急激に低下した. その後緩やかに増加した. 水深 10 m 域、20 m 域でも同様に、2008 年 6 月 19 日に最高塩分 (34.3, 34.3)、2008 年 8 月 27 日に最低塩分 (32.9, 32.9) を示した.

調査期間内の由良川河口神崎沖合におけるアミ類の分布密度は、水深 5 m 域で 3.7~221.0 個体  $m^{-2}$  (平均 45.9 個体  $m^{-2}$ )、水深 10 m 域で 3.7~337.7 個体  $m^{-2}$  (平均 68.8 個体  $m^{-2}$ )、水深 20 m 域で 0.02~99.6 個体  $m^{-2}$  (平均 11.2 個体  $m^{-2}$ ) であった. 水深 5 m 域、10 m 域ではともに 2008 年 6 月まで比較的高密度 ( $97.2 \pm 70.1$  個体  $m^{-2}$ ,  $113.6 \pm 111.5$  個体  $m^{-2}$ ) で推移したが、7 月以降低密度となった ( $11.7 \pm 8.6$  個体  $m^{-2}$ ,  $38.8 \pm 29.8$  個体  $m^{-2}$ ) (Fig. 2-6 (A)). 水深 20 m 域では、

2008年、2009年ともに3月に分布密度のピークを迎えた (99.6 個体 m<sup>-2</sup>, 35.1 個体 m<sup>-2</sup>)。3月から7月まで減少傾向が続き、7月に最低 0.02 m<sup>-2</sup>となった。その後、翌3月までは増加傾向となった。

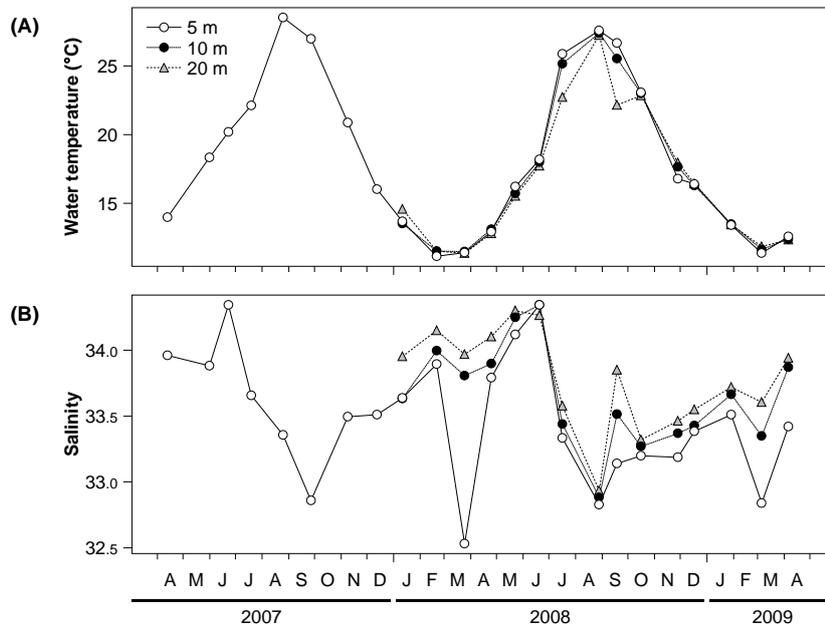


Fig. 2-5 Monthly changes in hydrographic conditions in Kanzaki, Tango Bay during the study period from April 2007 to April 2009. (A) Water temperature and (B) salinity in the benthic layer at the sampling sites.

由良川河口 (神崎浜) 沖合の水深 5, 10, 20 m 域において、本調査期間中に *Orientomysis* 属, *Paracanthomysis* 属, *Nipponomysis* 属, *Lycomysis* 属, *Neomysis* 属, *Parastilomysis* 属, *Mysidopsis* 属, *Hypererythrops* 属, *Iiella* 属, *Archaeomysis* 属, *Rhopalophthalmus* 属, *Siriella* 属の 12 属のアミ類が出現し、出現したアミ類の種組成は採集を行った水深間で明確に異なった (Fig. 2-7)。水深 5 m 域においては、年平均密度の 76.4% をニホンハマアミが占め、優占種となっていた。水深 10m 域ではニホンハマアミは 30.7% で第 2 優占種となっていたが、これは 2008 年 1 月にナガオトゲハマアミが極端に増加し、優占したためである。この 1 月のデータを除去して考えると、ニホンハマアミは 38.4% を占め、第 1 優占種となる。水深 20 m 域では、ニホンハマアミは 2009 年 4 月にわずかに出現したのみであった。水深 5, 10 m 域では、*Nipponomysis* spp. やナミクロアミがニホンハマアミに続いて優占した。水深 20 m 域では *Mysidopsis japonica* や

*Rhopalophthalmus orientalis* が優占した.

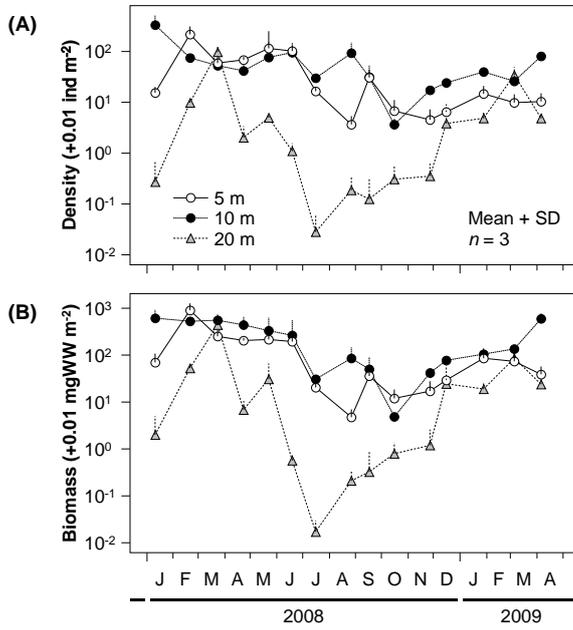


Fig. 2-6 (A) Density and (B) biomass of mysids in Kanzaki, Tango Bay: means of three tows at each depth from January 2008 to April 2009 (Vertical bars indicate SD).

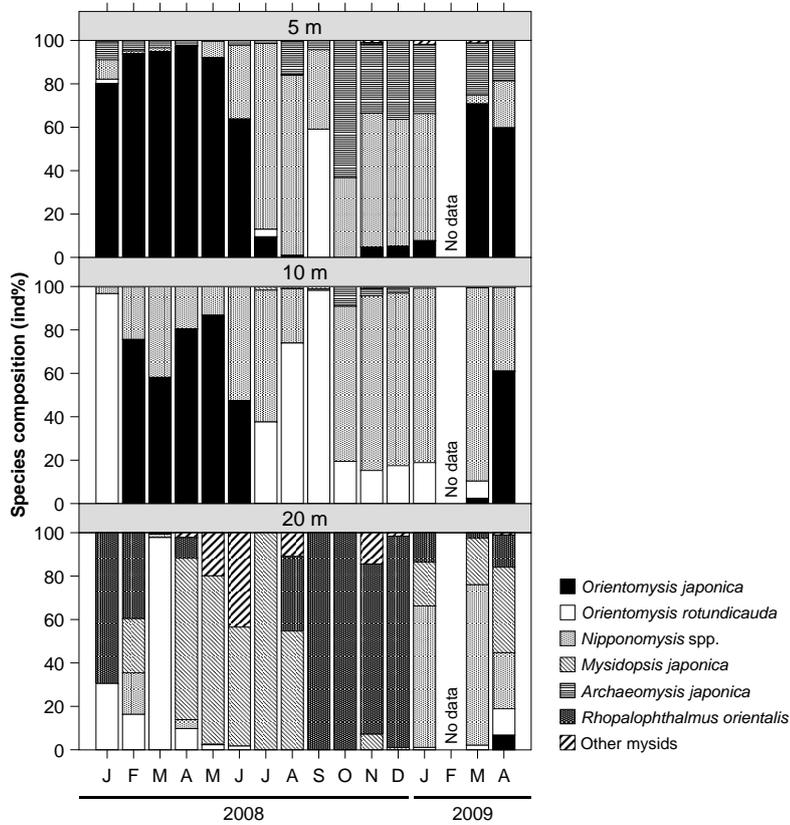


Fig. 2-7 Species composition of mysids in Kanzaki, Tango Bay during the study period from January 2008 to April 2009.

種別の分布密度では、ニホンハマアミは分布中心である水深 5, 10 m 域で 2~6 月に高密度で分布 (5 m :  $100.7 \pm 62.8$  個体  $m^{-2}$ , 10 m :  $46.8 \pm 15.3$  個体  $m^{-2}$ ) し, 7 月以降低密度 (5 m :  $0.5 \pm 0.6$  個体  $m^{-2}$ , 10 m :  $0.005 \pm 0.012$  個体  $m^{-2}$ ) になるという大きな季節変化をした (Fig. 2-8 (A)). ナガオトゲハマアミは, 分布の中心が水深 10 m 域であり, 水深 10 m 域で密度が低かった (0 個体  $m^{-2}$ ) 2008 年 2~5 月には水深 20 m 域で増加していた ( $24.9 \pm 48.4$  個体  $m^{-2}$ ) (Fig. 2-8 (B)). *Nipponomysis* spp. とナミフクロアミの分布密度は年間を通して比較的安定しており, 前者は水深 5, 10 m 域を中心に, 後者は水深 5 m 域を中心に分布していた (Fig. 2-8 (C, E)). *M. japonica* と *R. orientalis* は水深 20 m 域を中心に分布し, 前者は水深 20 m 域の分布密度が低くなる夏季に水深 10 m 域での密度が高くなった (2008 年 6~9 月 :  $0.3 \pm 0.1$  個体  $m^{-2}$ ) (Fig. 2-8 (D)). 一方, *R. orientalis* は密度の高い冬季に水深 10 m 域の密度も高くなった (2008 年 1~2 月, 2008 年 11 月~2009 年 1 月 :  $0.2 \pm 0.1$  個体  $m^{-2}$ ) (Fig. 2-8 (F)).

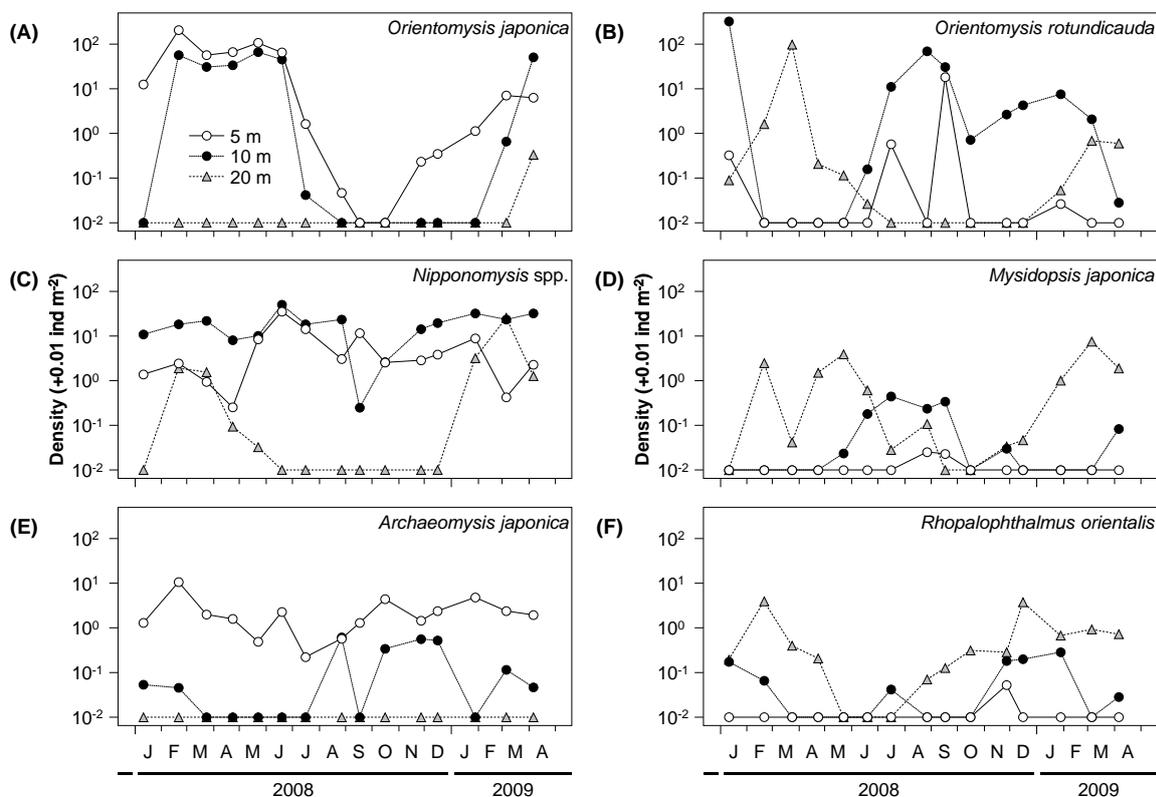


Fig. 2-8 Seasonal change in density of major mysid species in Kanzaki, Tango Bay. (A) *Orientomysis japonica*, (B) *O. rotundicauda*, (C) *Nipponomysis* spp., (D) *Mysidopsis japonica*, (E) *Archaeomysis japonica*, (F) *Rhopalophthalmus orientalis*.

## 【考察】

### 分布密度，種組成の空間変化

由良川河口沖合では，水深帯により種組成が大きく異なり，水深 15~20 m 域では浅所と比較して分布密度も低下した (Fig. 2-4 (A), Fig. 2-6). 水深ごとに特徴的な種を見ると，ナミフクロアミ，ニホンハマアミ，*Nipponomysis* spp.，ナガオトゲハマアミ，*Mysidopsis japonica*，*Rhopalophthalmus orientalis* の順に浅所（水深 5 m 域）から深所（水深 20 m 域）へと分布した (Fig. 2-4, 2-7). このように，同じ海域の中で水深間により種組成と分布密度が変化することは，各地の沿岸域で知られており (宇野ら 1989, 山田ら 1994, Borzone et al. 2007), 汀線付近の浅所にしか生息できない種や深所に適応した種，広範囲の深度帯に分布する種が存在する. *Archaeomysis* 属は，汀線付近から沿岸砂浜域に生息する潜砂性のアミ類であり，潮間帯に極めて高密度に分布し (Takahashi & Kawaguchi 1997), 優占することが多い (Hanamura 1997). 他海域では *A. articulata* (石狩湾 : Hanamura 1999) やコクボフクロアミ *A. kokuboi* (大槌湾 : Takahashi & Kawaguchi 1997), シキシマフクロアミ *A. vulgaris* (吹上浜 : Nonomura et al. 2007) について 1,000 個体  $m^{-2}$  以上の高密度が報告されているが，本調査では約 5 個体  $m^{-2}$  と極めて低密度でしか採集されなかった. これはおそらく，本調査における最も浅い水深である 5 m が，ナミフクロアミの分布水深の沖側周縁部に当たったためと考えられる. アメリカ西海岸に分布する *Mysidopsis californica* の分布の中心は水深 < 4 m 域にあり (Clutter 1967), またフロリダ州では *M. almyra* が河口域の低塩分環境下 (塩分 1) で採集されたことが報告されている (Price & Vodopich 1979). また，神奈川県駿河湾では，*M. surugae* は水深 80 m の泥底に分布している (Murano 1970) ことから，*Mysidopsis* 属のアミ類は，種によって分布域が大きく異なることが分かる. 本研究では，*M. japonica* のほとんどの個体が水深 20 m 域で採集されていることから，本種は比較的沖合性が強い種である可能性が高い. また，*M. japonica* は水深 20 m 域の分布密度が低くなる夏季に水深 10 m 域で増加していた (Fig. 2-8 (D)) ことから，季節的な水平・鉛直移動を行っていることが示唆される. *R. orientalis* は，本調査では主に水深 20 m 域で採集された. *Rhopalophthalmus* 属のアミ類は多くの種で広塩性であり，南アフリカに生息する *R.*

*terranatalis*, ギニア湾沿岸に生息する *R. africana*, 有明海筑後川の *R. orientalis* などで、河口から河川内での分布が確認されている (Wooldridge 1986, Kouassi et al. 2006, Suzuki et al. 2009).

しかし、本種が丹後海においてより河口に近い浅海域で採集されなかった理由は不明である。

丹後海の3つの浅海砂浜域(由良川河口沖合、栗田湾、越浜)では、同水深帯であってもアミ類相は大きく異なっていた (Fig. 2-4 (B)). 今回アミ類が1個体も採集されなかった栗田湾の底質は、由良川河口沖合や越浜と比較すると、泥から礫までを含み淘汰度が悪いこと (Fig. 2-2 (C)), 有機物が豊富に堆積していること (Fig. 2-3 (E)) が特徴であった。北海道の開放性海岸、内湾、海跡湖で行われたアミ類の分布調査では、泥・シルト分を多く含み、有機物の堆積も多いと考えられる閉鎖性内湾や海跡湖では遊泳性アミ類 (*Neomysis* spp. など) が出現し、表在性のアミ類はほとんど出現しないことが報告されている (遊佐・千葉 2014)。これらの知見から、底質の淘汰度 (もしくは泥分率) や有機物堆積量が表在性アミ類の分布に影響を与えると考えられる。また、由良川河口沖合においては、水深 10~15 m 間でアミ類相が大きく変化した (Fig. 2-4 (B)). この海域では、水深が増加するにつれて底質の中央粒径が低下し、泥・シルト分が増加した (Fig. 2-2 (B, D)). さらに、水深 20 m 以深では泥底になることが知られており (志岐・林 1985)、この海域のアミ類の分布は、水深増加に伴う水圧上昇や底質の細粒化の影響を受けたと考えられる。Webb et al. (1997) は、南アフリカの河口域に生息するアミ類3種 *Mesopodopsis wooldridgei*, *Rhopalophthalmus terranatalis*, *Gastrosaccus brevifissura* と砂浜海岸に生息する *G. psammodytes* の分布には、塩分よりも水深や餌料環境、底質が重要な要因となっていることを示唆している。また、西日本および韓国に生息する沿岸性のアミ類も底質、海底の植生によって分布様式が異なることが報告されている (Ohtsuka et al. 1995) ことから、堆積物上を匍匐する表在性アミ類の分布は、遊泳性アミ類と比較して、底質依存性が強いことが示唆される。

由良川河口沖合と越浜の水深 5, 10 m 域では、粒度組成や淘汰度といった物理的な底質はほとんど変わらないのにもかかわらず、分布するアミ類の密度と種組成は大きく異なった (Fig. 2-4)。越浜は、3地点の中では最も開放性が高い海岸であり、SOM-Chl.a は高いにもかかわらず堆積有機物量は少ないという特徴を示した (Fig. 2-3 (D, E)). このことは、由良川河口沖合と越

浜では水柱中から沈降してくる有機物量や堆積物の受ける物理的攪乱の程度が異なっていることを示唆している。すなわち、由良川河口沖合では底生微細藻類だけではなく、由良川由来の栄養塩によって増殖した植物プランクトンやその捕食者である動物プランクトン等の遺骸が堆積するのに対し、比較的波当たりが強く、流入河川のない越浜では植物プランクトン量 (POM-Chl.a) が少ない (Fig. 2-3 (C)) 上に、物理的な攪乱により定期的に堆積物が洗われていると考えられる。3 地点で由良川河口沖合にのみ出現する *Orientomysis* 属のアミ類は、日本国内で広域に出現するものの、海岸ごとに出現の有無が顕著である。丹後海の約 35 km 東に位置し、開放性の高い福井県和田浜でも *Orientomysis* 属アミ類ほとんど出現せず、*Nipponomysis* spp. が優占することが知られる (山口 2000)。 *Orientomysis* 属のアミ類は局所的に非常に高密度になるのに対し、*Nipponomysis* 属は *Orientomysis* 属ほど高密度にはならないものの広範囲に分布していることから、*Orientomysis* 属よりも *Nipponomysis* 属が広環境性であることが示唆される。一方、*Orientomysis* 属のアミ類は餌料源 (有機物源) や底質、海岸の開放性といった環境への適応性を限定することで、適した環境では爆発的に増殖できる r 戦略的な生存戦略をとっている可能性がある。

#### 分布密度、種組成の季節変化

調査期間内の由良川河口 (神崎浜) 沖合におけるアミ類の分布密度は、水深 5 m 域、10 m 域では冬季から初夏までは比較的高く (平均 : 97.2 個体  $m^{-2}$ , 113.6 個体  $m^{-2}$ , 最高 : 221.0 個体  $m^{-2}$ , 337.7 個体  $m^{-2}$ ), 6~7 月に急激に減少し、以後低密度となった。新潟県五十嵐浜水深 2~10 m 域でも、アミ類の最大分布密度は 300 個体  $m^{-2}$  程度と報告されている (広田 1990) が、最大密度となるのは、由良川河口沖合でアミ類密度減少期に当たる 6~7 月であった。しかし、日本海沿岸域の多くの海域では、アミ類の年間最大密度は 100 個体  $m^{-2}$  程度もしくはそれ以下であると報告されており (広田ら 1989, 宇野ら 1990, 広田 1998), 由良川河口沖合は日本海沿岸においてアミ類が比較的豊富な海域であると言える。一方、東北太平洋沿岸の大野湾や仙台湾ではミツクリハマアミが優占し、アミ類の最大分布密度は 500 個体  $m^{-2}$  を超え、密度の高い年

には 2,000 個体  $\text{m}^2$  以上になることが知られている (山田ら 1994, 山田 2000). *Orientomysis* 属は, 新潟県五十嵐浜 (広田 1990), 石川県加賀 (宇野ら 1989, 宇野ら 1990), 鳥取県砂丘, 賀露 (西田ら 1978, 西田ら 1982), 岩手県から福島県までの東北太平洋 (山田ら 1994, 山田 2000, 渡邊ら 2001) など日本各地で優占することが知られ, 底生魚類の重要な餌生物となっている (広田 1990, 片山ら 2008).

我が国沿岸域に生息するアミ類の分布密度には, 明瞭な季節変化が認められ, とくに一定の高密度期を経た後急激に減少する例が多数報告されていることが特徴的である (西田ら 1982, Toda et al. 1982, 広田 1990, Takahashi & Kawaguchi 2004). アミ類が増加する要因としては, 1) 餌料源の増加, 2) 代謝活性の低下に伴う再生産速度の増加などが考えられる. 多くのアミ類では植物プランクトンや底生微細藻類, それらを餌とする動物プランクトンを摂食している (高橋 2004). 丹後海では, 由良川の流量が増加する冬季~初春に植物プランクトンのブルームが起きる. これは, 流量増加により河川下流域での栄養塩消費が抑えられ, 沿岸域に栄養塩が直接輸送されるためである (Watanabe et al. 2014). 由良川河口沖合では同時期にアミ類が高密度となった (Fig. 2-6) ことから, 餌料源, もしくは食物網の基盤となる基礎生産量の増加がアミ類の増加につながったと考えられる. Kotta et al. (2004) はバルト海における 20 年以上にわたる調査データから, アミ類の分布密度には餌となるワムシ類やカイアシ類の分布密度が影響し, 増加の程度も餌料源量に影響を受けることを示唆している. 一方, アミ類がある時期から激減する要因として, 1) 捕食圧の増加, 2) 餌不足, 3) 環境変化に伴う移動, 4) 代謝活性の増加に伴う再生産速度の減少などが考えられる (広田 1990). 丹後海において, アミ類の強力な捕食者であるヒラメやスズキはやや沖合域で冬・春季に産卵し, 浮遊期仔魚は発育に伴って浅海域に輸送され, 着底稚魚は由良川河口域を中心に 3 月頃から出現し夏頃まで分布する (南 1982, Fuji et al. 2010). この間, 成長とともに稚魚の胃内容物重量が増加し (田中ら 2006, Fuji 2014), 捕食されるアミのサイズ範囲も広がる (山田ら 1998, Fuji 2014) ことから, 初夏のアミ類の減少には, 魚類, 特にヒラメやスズキによる捕食圧の増加が影響している可能性がある. しかし, ヒラメやスズキ稚魚の多寡に関わらず, 多くの海域でアミ類の分布量に大きな

季節変化が見られることから、アミ類の餌料の量や水温などの季節変化に対応した、種固有の生活史の年周期も個体群の季節変化の重要な要因と考えられる (Yamada et al. 2007)。そこで、本調査海域で優占していたニホンハマアミの繁殖特性の季節変化が個体群動態に与える影響について、2-2 節で検討を行った。

分布密度および種組成の季節変化から、由良川河口沖合に生息する主なアミ類において、種間で出現時期が明確に異なることが示され (Fig. 2-7, 2-8)、年間を通して出現するグループ (*Archaeomysis* spp., *Nipponomysis* spp.) と、ある特定の季節に高密度で出現するグループ (ニホンハマアミ, ナガオトゲハマアミ) に分けられた。新潟県五十嵐浜に分布するニホンハマアミとオオトゲハマアミでも分布密度に明確な季節変化が報告されており (広田 1990), *Orientomysis* 属は個体数の季節変化が大きなグループであると言える。一方、本海域に分布するヒメモアミ *Nipponomysis perminuta* とトリウミモアミ *N. toriumii* は、五十嵐浜では3月から増加して夏季に高密度で出現, 8~9月に急激に減少するという明瞭な季節変化を見せており (広田 1990, 1991), 本研究における *Nipponomysis* spp.とは異なる傾向を示した。

## 2-2 水温変化に伴う繁殖形質の変化

温帯域に生息するアミ類は、大きな水温の季節変化に晒されることから、水温に対応した個体群動態を示すものと考えられる。約 10~30°Cと年間約 20°Cの水温変化がある丹後海浅海域をフィールドとして、ニホンハマアミの個体群動態および繁殖形質の季節変化を明らかにし、水温との関係を解析した。

### 【方法】

#### 試料採集

ニホンハマアミの採集は、丹後海湾奥部に位置する京都府舞鶴市神崎浜の沖合 (Fig. 2-9) にて、2007年4月から2009年4月にかけて原則月に1回の頻度で計23回行った。採集具には小型ソリネット (~2007年11月, 高さ20 cm, 幅30 cm, 目合500  $\mu$ m ; 2007年12月~, 高さ40

cm, 幅 30 cm, 目合 500  $\mu\text{m}$ ) を用いた. ニホンハマアミの鉛直分布特性 (3-1 節) から, この 2 種の採集具による採集効率同等として扱った. 採集は, 調査船白浪丸 (4.4 t) にて約 2 ノット, 1 分間の曳網により行い, 2007 年 4~12 月には水深 5 m 域で, 2008 年 1 月~2009 年 4 月には水深 5, 10, 20 m 域でそれぞれ 3 反復ずつ実施した. GPS プロッター (HE-61GPII: 本多電子株式会社) による位置情報により曳網距離を算出した. 採集したサンプルは, 船上にて 10% ホルマリンにより固定し, 実験室へ持ち帰った. CTD (Compact-CTD ASTD687: JFE アドバンテック株式会社) により底層の水温, 塩分を測定した.

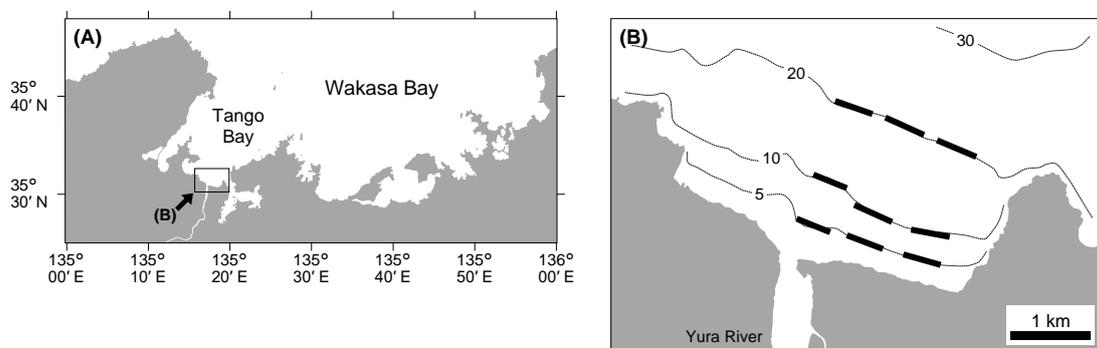


Fig. 2-9 Location of sampling sites (bold lines: trawl tow positions along the 5, 10 and 20 m depth contours).

## 標本処理

採集した標本からニホンハマアミを抽出した後, 計数, 重量測定を行い, 密度, 生物量へ換算した. 各月に採集されたニホンハマアミから無作為に抽出した約 100 個体について, Mauchline (1980) に則り 4 つの性別・発育段階 (抱卵雌, 成熟雌, 成熟雄, 未成熟) に分類した後, 生物顕微鏡下で頭胸甲長 ( $CL$ : mm) を測定した. 保育嚢が十分に発達した雌個体のうち, 保育嚢内に卵・幼生を抱えていない個体を成熟雌, 抱えていた個体を抱卵雌とした.

各標本からすべての抱卵雌を抽出, 計数した後, 各個体について生物顕微鏡下で頭胸甲長を測定し, 抱卵数 (保育嚢内の卵・幼生数) を計数した. ここで, 「卵」とは卵膜から孵化していない個体を指し, 「幼生」とは保育嚢内で孵化が完了した個体を指す. 保育嚢内での卵・幼生の発育段階については, その形態に基づき 3 つのステージに分類した (Fig. 2-10, Mauchline 1980).

ステージ I： 球状の卵および卵膜内で腹部が形成され始めた個体。

ステージ II： 孵化して付属肢が発達してきた勾玉状の幼生。

ステージ III： 脱皮後に眼および眼柄が形成された幼生。

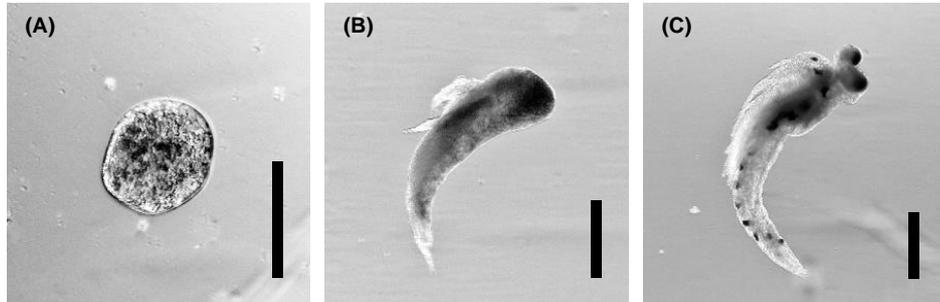


Fig. 2-10 The larval development of *Orientomysis japonica* in the marsupium. (A) An egg-shaped embryo (stage I), (B) a larva at a successive stage of development (stage II) and (C) a larva after the first larval moult and with eye stalked (stage III). Black bars indicate 500µm.

各抱卵雌から無作為に 5 個体の卵・幼生を取り出し、サイズを測定した。保育囊内幼生（ステージ II, III）の体形は屈曲しているため、その体長は眼部を除いた体の前端から最屈曲部までの距離と最屈曲部から体の後端までの距離の和とした。卵径（ステージ I）と体長（ステージ II, III）を生物顕微鏡下で測定し、5 個体の平均値を卵・幼生サイズとした。アミ類のいくつかの種では、脱落した幼生の雌親による取り込み行動が確認されている（Wittmann 1978, 佐藤・村野 1994, Wortham-Neal & Price 2002, 福岡 2004）。本研究でも、1 個体の抱卵雌においてステージ I の卵で満たされた保育囊内にステージ III 幼生 1 個体が混在していることがあったが、取り込み行動が行われたと判断し、この抱卵雌についてはステージ I を抱える個体として扱った。抱卵雌と抱卵数からフィールドにおける卵・幼生密度を算出した。

### 相対成長

2008 年 4 月に採集したニホンハマアミのうち無作為に抽出した 150 個体に関して、生物顕微鏡下で頭胸甲長（CL: mm）、尾節長（TL: mm）、尾肢外肢長（ExL: mm）、尾肢内肢長（EnL: mm）（Fig. 2-11）を、万能投影機（V-12：株式会社ニコン）により体長（BL: mm）を測定することで、相対成長を調べた（Table 2-1）。本研究で扱うニホンハマアミの体長（BL）は、額角基

部から尾節末端までの長さとした。また、同じ個体を用いて、紙タオルで吸湿して（2 分間）湿重量（*WW*: mg）を測定した後、オーブンで乾燥させ（60℃，48 時間）乾重量（*DW*: mg）を測定した。

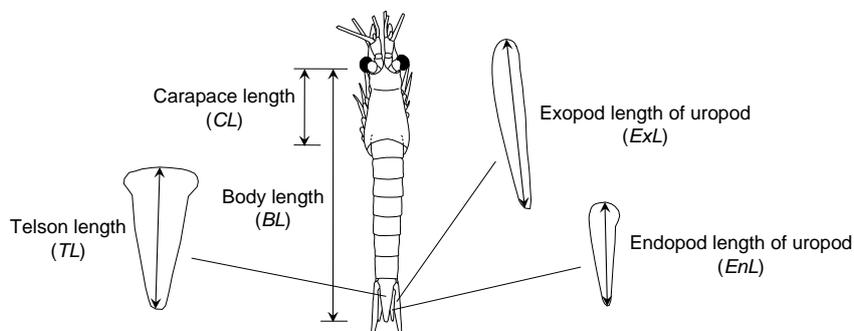


Fig. 2-11 Body parts measured for allometry. *BL*: body length (mm), *CL*: carapace length (mm), *TL*: telson length (mm), *ExL*: exopod length of uropod (mm), *EnL*: endopod length of uropod (mm).

Table 2-1 Allometric equations used to estimate body length and weight of *Orientomysis japonica* using linear and power regressions.

Parameters		Constants		Regression equation	<i>n</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>	<i>p</i>
<i>x</i>	<i>y</i>	<i>a</i>	<i>b</i>				
<i>CL</i>	<i>BL</i>	1.35	2.95	$y=a+b\cdot x$	150	0.94	<0.001
<i>TL</i>	<i>BL</i>	1.52	5.25	$y=a+b\cdot x$	150	0.93	<0.001
<i>ExL</i>	<i>BL</i>	1.54	4.40	$y=a+b\cdot x$	150	0.93	<0.001
<i>EnL</i>	<i>BL</i>	0.95	6.55	$y=a+b\cdot x$	150	0.94	<0.001
<i>BL</i>	<i>WW</i>	0.0087	2.97	$y=a\cdot x^b$	150	0.95	
<i>BL</i>	<i>DW</i>	0.0018	2.89	$y=a\cdot x^b$	150	0.95	
<i>WW</i>	<i>DW</i>	17.12		$y=a\cdot x/100$	150	0.98	<0.001

## 【結果】

### 環境

調査期間中、海底の水温は 11.1~28.5℃で推移し、水深による温度の違いは認められなかった (one-way repeated measure ANOVA,  $p>0.05$ ) (Fig. 2-5 (A), 2-1 節)。海底の塩分も季節変化を示し、6 月に最大値 (34.3)，3 月と 8 月に最小値 (32.5~32.8) が見られた (Fig. 2-5 (B))。

分布, サイズの季節変化

2008年のニホンハマアミの年平均密度と生物量は、水深5m域では  $43.2 \pm 72.3$  個体  $m^{-2}$ ,  $135.9 \pm 246.0$  mgWW  $m^{-2}$  であり、水深10m域では  $19.5 \pm 36.9$  個体  $m^{-2}$ ,  $138.3 \pm 213.1$  mgWW  $m^{-2}$  であった (Fig. 2-12). 水深20m域では、2009年4月にのみわずかに出現が確認された ( $0.3 \pm 0.6$  個体  $m^{-2}$ ). 水深5m域及び10m域の分布密度と生物量は春季に最も大きくなり (約100個体  $m^{-2}$ , 300 mgWW  $m^{-2}$ ; 2~5月), 初夏 (6, 7月) に急激に減少し, 9, 10月にはほぼ0になったが, 11頃から再び増加し始めた。

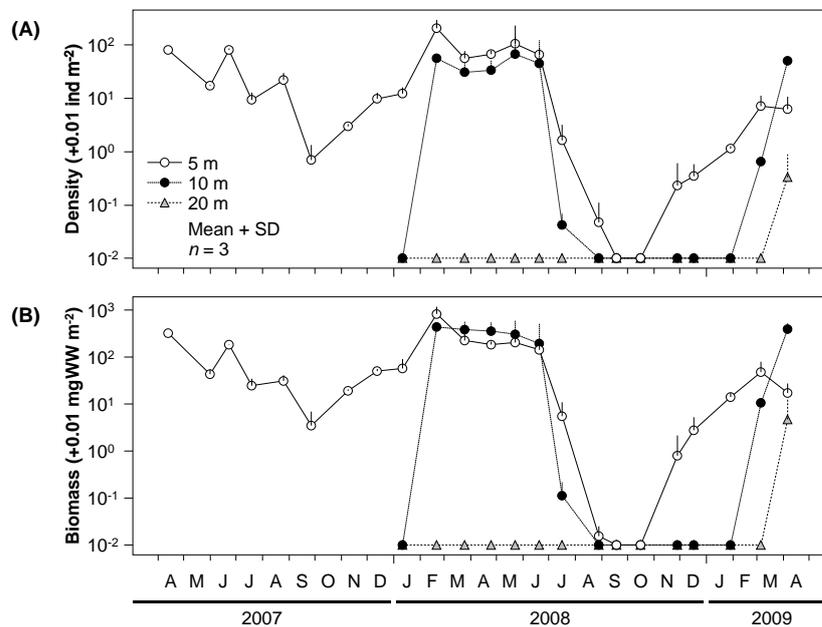


Fig. 2-12 (A) Density and (B) biomass of *Orientomysis japonica*: means of three tows at each depth from April 2007 to April 2009 (Vertical bars indicate SD).

成熟雄と抱卵雌を含めた成熟雌の体長には有意差は見られなかった (two-way repeated measures ANOVA with sex and sampling date,  $p = 0.19$ ) が, 採集日および性別と採集日の交互作用は有意であった ( $p < 0.001$ ;  $\eta^2 = 0.003$ ). ただし, 採集個体数が雌雄いずれかで10個体未満の採集日のデータ比較に含めていない. 成熟個体の体長は1~5月に大きく (8~16 mm), 6月に急激に小型化した (6~11 mm). さらにその後10月まで小型で推移し, 11~12月に緩やかに大型化した (Fig. 2-13).

水深5m域における未成熟個体の割合は, 21.8~92.3%で変動し, 明確な季節性を示した (Fig.

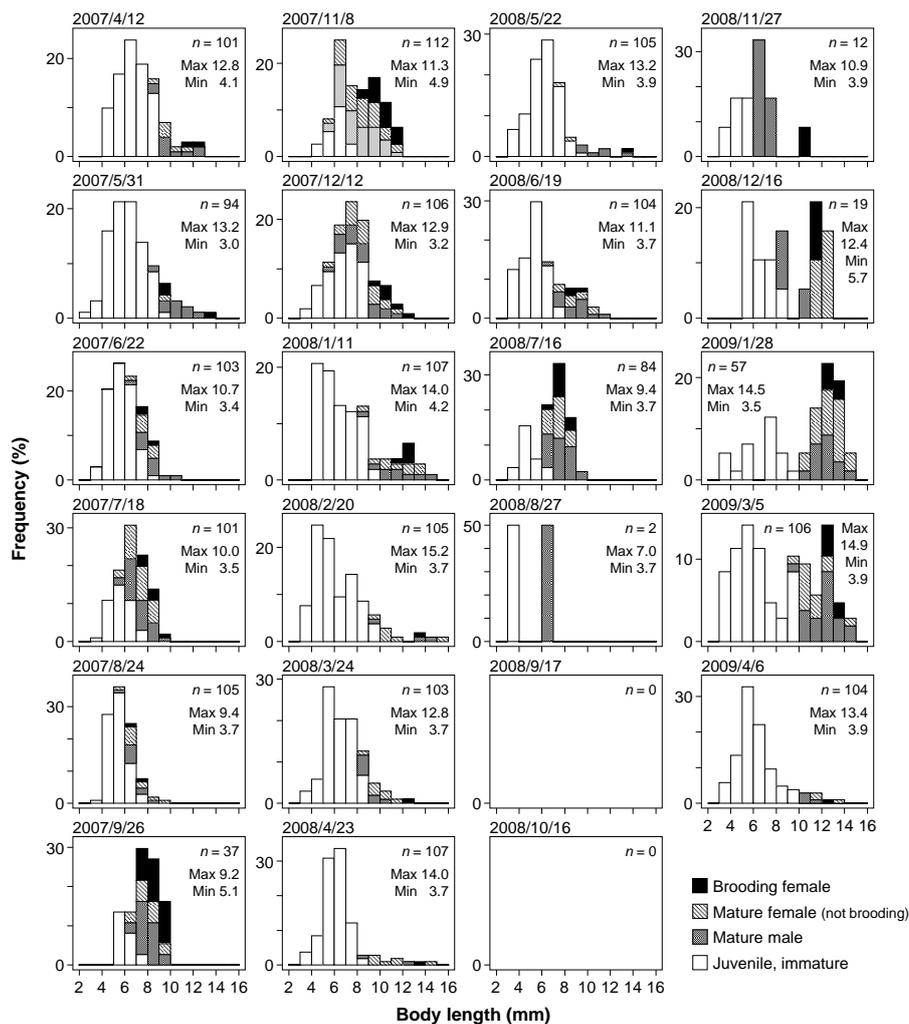


Fig. 2-13 Size frequency distributions of *Orientomysis japonica* from April 2007 to April 2009 at a depth of 5 m.  $n$  indicates the number of individuals measured; when  $n < 90$ , the carapace lengths of all collected individuals were measured.

2-13, 2-14). 春季には未成熟個体が個体群内で優占した (>80%) が、夏季に減少した (<30%) (Fig. 2-13, 2-14). 水深 10 m 域でも同様の傾向を示したが、5 m 域と比較して成熟個体の割合が大きかった (Fig. 2-14). 雌雄比 (雄/雌) は、0.0~4.0 (中央値: 1.18) で変動したが、雌雄比 1:1 からの統計的有意差は見られず (各月について binominal test,  $p > 0.05$ ), 目立った季節性も見られなかった. 23 回の採集のうち 4 回で雌雄比が 2.0 を超えるかあるいは 0.5 を下回ったが、いずれの月も分布密度が小さく、解析に供した個体数が少なかった.

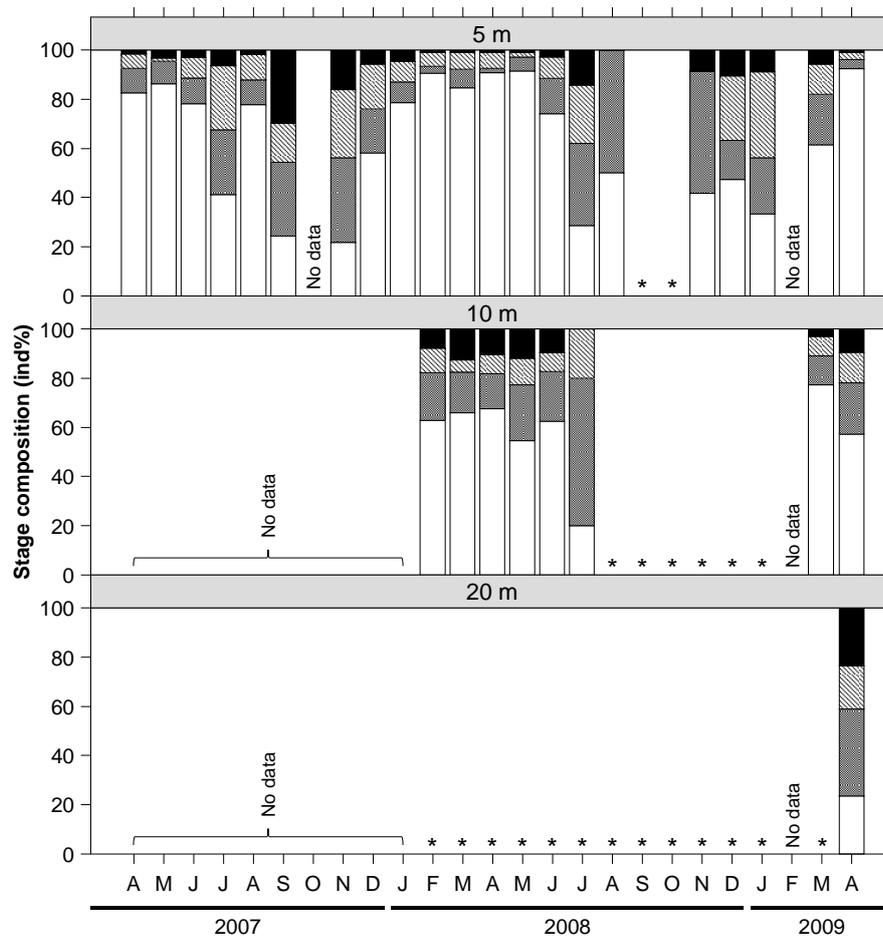


Fig. 2-14 Life stage composition of *Orientomysis japonica* from April 2007 to April 2009. \*, no mysids. For key, see legend of Fig. 2-13.

### 繁殖形質

抱卵雌の分布密度は、個体群全体の分布密度と同様の季節変動を示し、2007年6月と2008年4月に最も多く ( $2.1 \pm 1.0$  個体  $m^{-2}$ ,  $1.7 \pm 1.2$  個体  $m^{-2}$ )、夏季に最も少なかった (約0 個体  $m^{-2}$ ) (Fig. 2-15). 一方で、全体に占める抱卵雌の割合は、春季に低く (約5%)、夏季に増加し ( $20.5 \pm 18.6\%$  : 2007年9月,  $47.6 \pm 45.9\%$  : 2008年7月)、秋から冬季にかけて減少した.

抱卵雌の体長は秋から晩春にかけて緩やかに増加し、夏季に急速に小型化した (Fig. 2-16). 平均体長は2008年2月に最大 ( $13.12 \pm 0.66$  mm) となり、2007年8月に最小となった ( $6.94 \pm 0.42$  mm). 抱卵雌体長と水温には明確な負の関係が見られ、その関係は以下の式で表された (Fig.

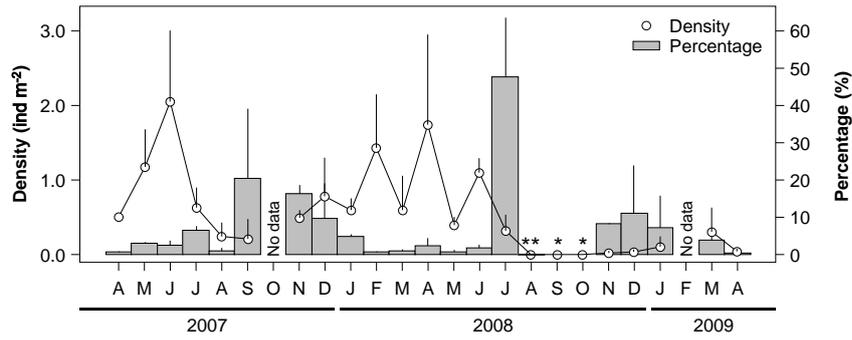


Fig. 2-15 Density and percentage of brooding females of *Orientomysis japonica* at a depth of 5 m from April 2007 to April 2009 (Vertical bars indicate SD). \*, no mysids; \*\*, no brooding females.

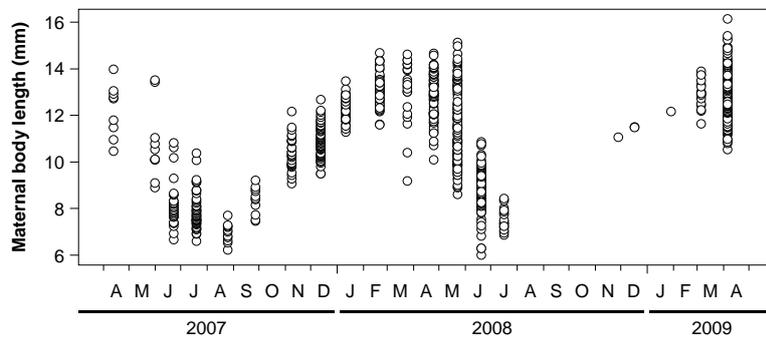


Fig. 2-16 Seasonal change in maternal body length in *Orientomysis japonica*.

2-17) :

$$MBL = \frac{244.45}{T + 6.64} \quad (n = 859, r^2 = 0.67, \text{全パラメータ } p < 0.001) \quad (2.2)$$

ここで、 $MBL$  は抱卵雌（母親個体）体長（mm）、 $T$  は採集時の水温（ $^{\circ}\text{C}$ ）である。全パラメータ  $p < 0.001$  とは、回帰式のすべての係数、定数の  $p$  値が 0.001 未満であることを示している。抱卵雌は水温上昇にともなって小型化した。保育嚢内の卵・幼生サイズと母親個体体長との関係は以下の式で表された（Fig. 2-18 (A)）：

$$LS_{\text{I}} = 0.015 \cdot MBL + 0.35 \quad (n = 218, r^2 = 0.50, p < 0.001) \quad (2.3)$$

$$LS_{\text{II}} = 0.047 \cdot MBL + 0.70 \quad (n = 303, r^2 = 0.53, p < 0.001) \quad (2.4)$$

$$LS_{\text{III}} = 0.071 \cdot MBL + 0.80 \quad (n = 130, r^2 = 0.57, p < 0.001) \quad (2.5)$$

ここで  $LS_k$  はステージ  $k$  における卵・幼生サイズ（mm）である。一方、卵・幼生サイズと採集時の水温との関係は以下の式で表された（Fig. 2-18 (B)）：

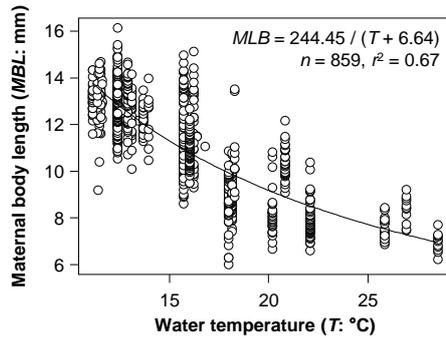


Fig. 2-17 Relationships between water temperature and maternal body length in *Orientomysis japonica*.

$$LS_I = \frac{27.07}{T + 37.49} \quad (n = 218, r^2 = 0.54, \text{全パラメータ } p < 0.001) \quad (2.6)$$

$$LS_{II} = \frac{39.42}{T + 17.10} \quad (n = 303, r^2 = 0.65, \text{全パラメータ } p < 0.001) \quad (2.7)$$

$$LS_{III} = \frac{52.60}{T + 17.75} \quad (n = 130, r^2 = 0.67, \text{全パラメータ } p < 0.001) \quad (2.8)$$

すなわち、低水温時に大型の抱卵雌は大型の卵・幼生を抱えていた。

フクロエビ上目甲殻類の卵・幼生は、採集時や実験室での処理中に保育囊から逸失することが多いため、精確な抱卵数を推定することは困難である。そのため、以下の関係式により、平均抱卵数、最大抱卵数と母親個体体長の関係を表した (Fig. 2-19) :

$$BS = 0.07 \cdot MBL^{2.33} \quad (n = 651, r^2 = 0.28, \text{係数 } p = 0.06, \text{指数 } p < 0.001) \quad (2.9)$$

$$BS_{\max} = 0.06 \cdot MBL^{2.72} \quad (n = 26, r^2 = 0.91, \text{全パラメータ } p < 0.001) \quad (2.10)$$

ここで、 $BS$  は平均抱卵数 (個 個体<sup>-1</sup>)、 $BS_{\max}$  は最大抱卵数 (個 個体<sup>-1</sup>) である。大型個体ほど抱卵数は大きくなる傾向にあり、標本の中では体長 15.3 mm の抱卵雌の 102 個 個体<sup>-1</sup> が最大の抱卵数であった。水深 5 m 域における天然環境下の保育囊内の卵・幼生密度は、 $BS_{\max}$  を使用して算出した。保育囊内の卵・幼生密度は秋季に増加し、全体の個体群密度が急増する直前の 11~1 月には、成体及び未成体の密度を上まわった (Fig. 2-20)。

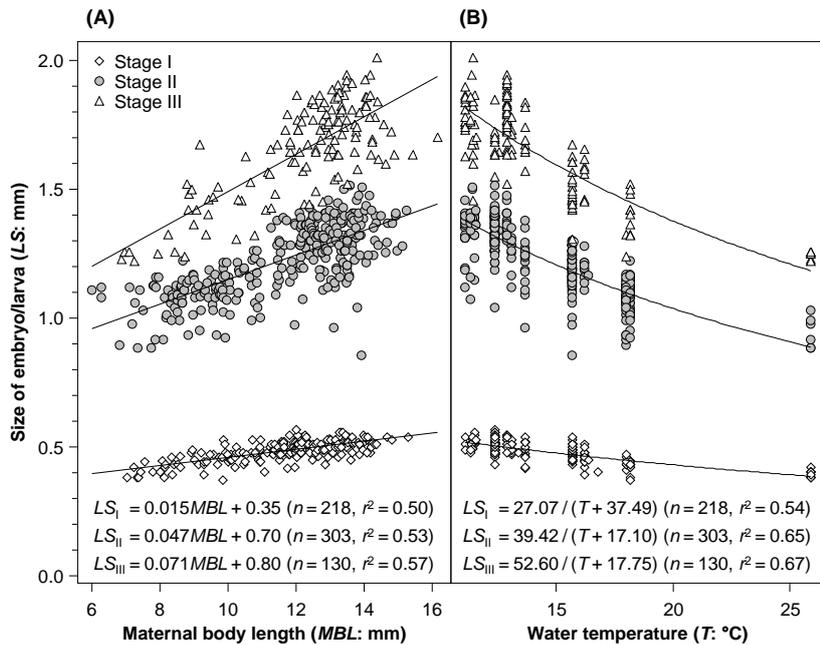


Fig. 2-18 Relationships between (A) maternal body length and the larval size of each stage; and between (B) water temperature and larval size in *Orientomysis japonica*.

## 【考察】

### 個体群構造の季節変化

本節の結果は、水温がニホンハマアミの繁殖形質や個体群動態に影響を与える重要な要因であることを示した。ニホンハマアミにおいて、体長や成熟サイズは低水温ほど大きくなり、特に抱卵雌体長は冬季から春季にかけて最大、夏季に最小になり (Fig. 2-16)、水温との間に明瞭な関係が見られた (Fig. 2-17)。水温管理下で飼育された同属種ミツクリハマアミ、オオトゲハマアミでは、脱皮間隔、寿命、体長および成熟サイズが水温と負の相関関係にあることが報告されている (Yamada & Yamashita 2000, Sudo 2003)。中緯度地域に生息するアミ類では、秋に生まれて翌春まで生残する越冬世代と、小型の夏季世代が存在することが知られており (Mauchline 1980)、ニホンハマアミにおける大型の越冬世代と小型の夏世代の存在は、中緯度地域のアミ類に見られる一般的な特徴と一致した。

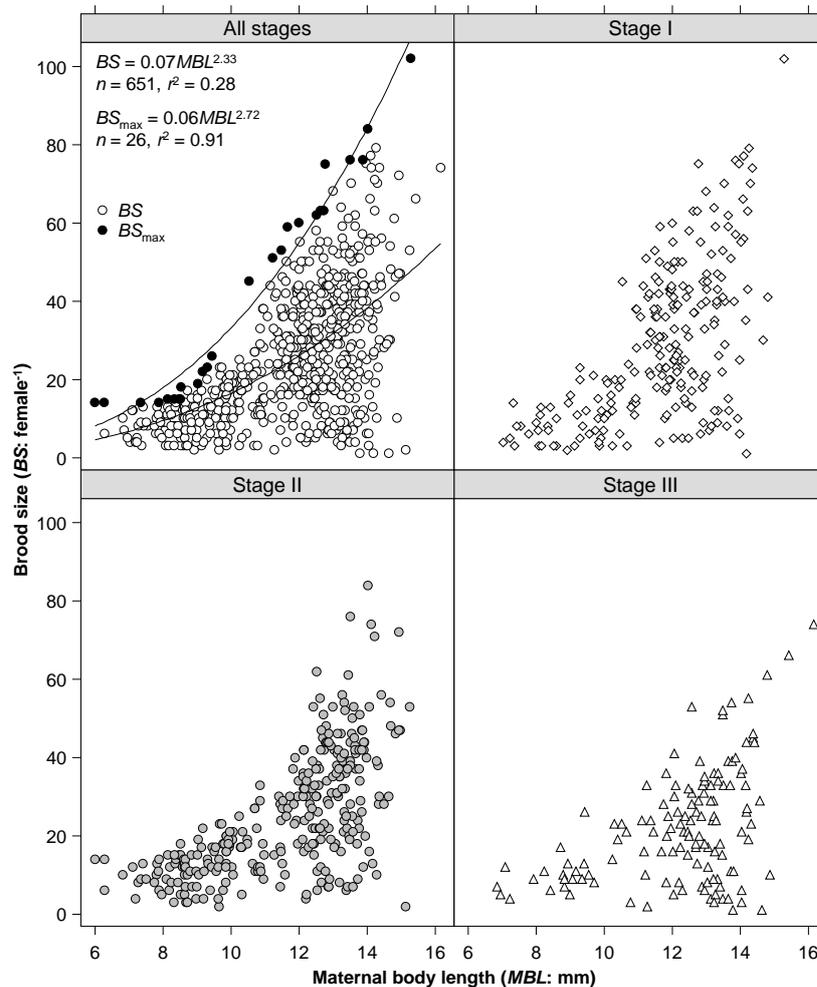


Fig. 2-19 Relationships between maternal body length and brood size, and maternal body length and the maximum brood size in *Orientomysis japonica*.

ニホンハマアミでは、大型の雌個体が多く卵/幼生を抱え (Fig. 2-19)、大型の雌個体は低水温時に大型の卵/幼生を産出した。大型の雌個体が大型の卵をより多く産出することは、アミ類ではよく知られている (Mauchline 1980, Saltzman 1996)。すなわち、低水温下で抱卵雌体長が大型化することで冬季に抱卵数が増加し、算出される卵サイズも大きくなる (Murano 1964, Toda et al. 1982, Yamada & Yamashita 2000)。本研究では、ニホンハマアミの抱卵数は1個体あたり1~102個であったが、この数値はオオトゲハマアミの抱卵数(6~122個 個体<sup>-1</sup>, Sudo et al. 2011)と類似した。同一個体による複数回産卵は、アミ類では一般的に観察されている (Murano 1964, Clutter 1969, Mauchline 1980, Toda et al. 1984, Yamada & Yamashita 2000, Sudo 2003)。

飼育環境下ではオオトゲハマアミの産卵回数は最大で 4 回であると報告されており (Sudo 2003), ニホンハマアミでも同程度であると推察される。

ニホンハマアミでは, 冬-春世代は, 体長が大きく, 生物量も多く, 保育嚢内の卵/幼生密度, さらに未成熟個体, 成熟個体ともに分布密度が高かった. 一方, 夏-秋世代は, 低密度, 小型成熟サイズ, 少数の卵/幼生により特徴づけられた. 大型の個体は個体数が増加し始める 11 月頃から見られるようになった (Fig. 2-13). 10~17°Cでの飼育環境下のニホンハマアミの寿命は約 107~180 日と推定されたこと (2-3 節) から, 越冬個体は 11 月以降に産出された個体と考えられた. 秋の終わりから冬にかけて卵/幼生密度が増加し, その後未成熟個体, 成熟個体の増加が続いた (Fig. 2-20). 低水温下では大型抱卵雌が多数の大型幼生を産出し, さらに大型稚アミは生残率が高いと考えられることから, ニホンハマアミの個体ごとの再生産能力は冬季から春季にかけて最大になり, この時期に生物量が増加するというメカニズムが推察された. 加えて, 2 月から 5 月は丹後海において植物プランクトンバイオマスが最も高い時期であり (Watanabe et al. 投稿中), これによりアミ類の高い生産力が維持されることが考えられる.

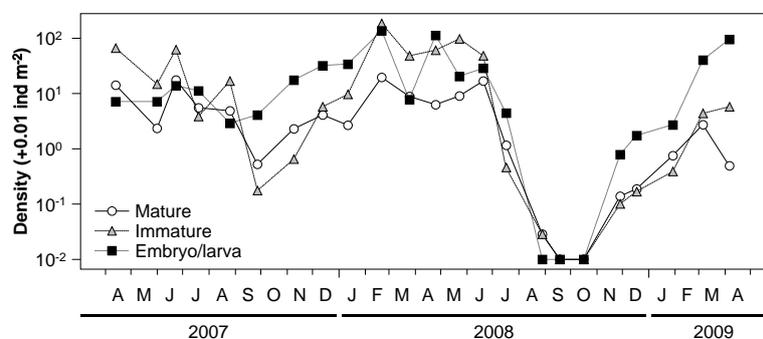


Fig. 2-20 Abundance (density) of different size classes of *Orientomysis japonica* at a depth of 5 m.

ニホンハマアミの分布密度は水温が約 20°Cとなる 6~7 月に急激に減少した. 水温上昇に伴う抱卵雌の小型化による再生産能力の低下は, 夏-秋世代を特徴付ける重要な要因と考えられる. また, イサザアミでは稚アミの死亡率が高水温時に上昇すると報告されており (Toda & Takahashi 1985), 高水温期にはサイズの小型化の影響も受けて稚アミの生残率が低下することが推測される. ニホンハマアミの生残と水温の関係に関する知見はないが, 丹後海の夏季~初

秋の高水温はニホンハマアミにとって好適とは言えないようである。夏-秋個体群はきわめて低密度で生息しているものの、高水温、低基礎生産量の環境下でも生残していた。24~30°Cでのニホンハマアミの寿命は約26~60日と推定された(2-3節)。オオトゲハマアミでは成熟日齢が水温上昇に伴い早まること(Sudo 2003)から、ニホンハマアミの夏-秋個体群は短寿命による短期間での世代交代を繰り返していると考えられる。

*Xenacanthomysis pseudomacropsis* は沿岸域と深海域(水深250~300m)の間で季節的な水平移動を行うことが知られている(Morioka & Takahashi 1980)。しかし、年間を通じた調査により丹後海の水深20m以深ではほとんど採集されていないこと(Fig. 2-7, 2-12, Antonio et al. 2010, Antonio et al. 2012)、青木ら(2014)が神崎浜の水深1mで毎月実施した小型ソリネットによる周年調査において、ニホンハマアミは採集されていない(青木 私信)ことから、本節で見られたニホンハマアミの分布密度の季節変化は、沿岸-沖合の水平移動によるものではないと考えられた。

#### アミ類個体群動態の生態学的な重要性

スズキやヒラメの稚魚は4月から秋季にかけて丹後海浅海域を成育場として利用し、その間にアミ類を摂餌する(前田 2002, Fuji et al. 2010, Fuji et al. 2011, Islam et al. 2010, 竹野 2010)。両魚種の稚魚は餌生物として潜砂性のアミ類よりも表在性のアミ類を好むことが知られていること(広田ら 1990, Fuji et al. 2010, 竹野 2010)から、本海域ではニホンハマアミが重要な餌料源となっていると考えられる。しかし、本海域におけるニホンハマアミの最大分布密度は100-200個体 $m^{-2}$ 程度であり(Fig. 2-12(A))、東北太平洋岸のミツクリハマアミ(1,000~2,500個体 $m^{-2}$ , 山田ら 1994)や新潟県五十嵐浜のオオトゲハマアミ(約1,000個体 $m^{-2}$ , Sudo et al. 2011)と比較すると、量的に少ない。Fujii & Noguchi (1996)によると、天然のヒラメの成長速度はアミ類の密度増加に伴い増加し、アミ類密度100-150個体 $m^{-2}$ 以上で一定(最大)になる。丹後海浅海域のニホンハマアミ最大分布密度は、ヒラメ稚魚の成長速度が最大となるぎりぎりの密度であり、また初夏のアミ類密度の急激な減少時期はヒラメやスズキ稚魚が成長して餌料要

求量が増加する時期と一致する。このことから、はるかに高いアミ類密度が長期間続く日本海北部や東北太平洋岸と比較すると、アミ類の生物量とその減少開始時期の両方が、ヒラメやスズキ稚魚の生残に対して強く影響することが考えられた。

ヒラメ放流種苗の回収率は、他海域と比べて東部日本海や東北太平洋沿岸域で高く (Yamashita & Aritaki 2010)、これらの海域では放流ヒラメ個体群の成長と生残を長期間十分に維持できる、高いアミ類の生産力があることが示唆されている。これらの海域と比較すると、丹後海では天然魚類稚魚の生産ですら十分に支えられない可能性が示唆されており、実効ある種苗放流が可能なのか、再検討する必要がある。

### 2-3 水温の成長・脱皮に対する影響

甲殻類は成長に伴って脱皮を行う。そのため、体長と脱皮間隔および脱皮前後の体長変化との関係により、成長速度や脱皮殻の生産速度を推定することができる。2-2 節の結果および近似種における知見 (Yamada & Yamashita 2000, Sudo 2003) から、ニホンハマアミの成長は水温への依存度が高いと考えられた。本節では、成長に十分な量の餌料条件下において飼育実験を行い、ニホンハマアミの成長、脱皮間隔に及ぼす水温の影響を調べる。

#### 【方法】

##### 飼育実験

飼育実験に供する稚アミを産む親個体は、神崎浜沖合水深 5 m, 10 m 域で 2011 年 2~3 月にかけてソリ付き桁網 (水産工学研究所 II 型桁網, 高さ 0.2 m, 幅 2 m, 網長 6.5 m, 目合 2 mm) を調査船緑洋丸 (18 t) で曳くことで採集した。採集したニホンハマアミをエアレーションした 75 L 容器で持ち帰った後、500 L タンクに収容した。

500 L タンクで 1 週間以上飼育し、成熟雌雄個体を 30 L タンクに移した。2 週間以上かけて実験水温 (10, 17, 24, 30°C) にまで水温を変化させた後、抱卵が確認された雌個体を 500 mL の容器に移し放仔された稚アミを 1 個体ずつ 500 mL カップに移植した。抱卵雌個体、稚アミ

を収容した容器は、ウォーターバス内で 10, 17, 24, 30°C の条件下で 1 日に 1 回半量を換水した。成熟雌雄、抱卵雌個体、稚アミには市販浮遊珪藻 *Chaetoceros gracilis* (有限会社アイエスシー) およびアルテミア *Artemia* sp. ノープリウス幼生の混合物を給餌した。

稚アミの脱皮の有無を毎朝確認し、脱皮殻が確認された場合には、脱皮殻を回収した。回収した脱皮殻の頭胸甲長 ( $CL$ : mm) もしくは尾節長 ( $TL$ : mm) を生物顕微鏡下で測定した。サイズにばらつきがないように選択した 50 個の脱皮殻に関して、頭胸甲長もしくは尾節長を測定した後、1 個ずつオーブンで乾燥し (60°C, 24 時間)、乾重量を測定して、体長による脱皮殻重量の換算式を作成した。

#### 脱皮間隔, 脱皮間成長のモデル化

脱皮から次の脱皮までの期間を脱皮間隔 ( $IP$ : 日), 2 回の脱皮間の成長率を脱皮間成長 ( $MI$ : %) とした。

$$IP_n = t_{n+1} - t_n \quad (2.11)$$

$$MI_n = \frac{BL_{n+1} - BL_n}{BL_n} \times 100 \quad (2.12)$$

ここで,  $t_n$ ,  $t_{n+1}$  は  $n$  回目と  $n+1$  回目の脱皮を行なった日であり,  $BL_n$ ,  $BL_{n+1}$  はその日の体長 (mm) を表す。体長は Table 2-1 の換算式を用い, 頭胸甲長もしくは尾節長から推定した。水温および体長と脱皮間隔, 脱皮間成長の関係について Sudo (2003), Yamada & Yamashita (2000) に従い, 以下の式で近似した。

$$IP \approx f_{IP}(BL, T) = a + \frac{\exp(b + c \cdot BL)}{T + d} \quad (2.13)$$

$$IP \approx f_{IP}(BL, T) = \exp(a \cdot BL + b \cdot T + c \cdot BL \cdot T + d) \quad (2.14)$$

$$MI \approx f_{MI}(BL, T) = a + \frac{\exp(b + c \cdot BL)}{T + d} \quad (2.15)$$

$$MI \approx f_{MI}(BL) = a + \exp(b + c \cdot BL) \quad (2.16)$$

$$MI \approx f_{MI}(BL, T) = a \cdot BL + b \cdot T + c \cdot BL \cdot T + d \quad (2.17)$$

ここで、 $BL$  は脱皮前の体長 (mm)、 $T$  は水温 (°C)、 $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $d$  は定数である。生産量推定 (4-2 節) に際し、脱皮間隔、脱皮間成長を表すモデル式として、式 (2.13) ~ (2.14) および式 (2.15) ~ (2.17) から AIC が最小となるモデルを選択した。

### 【結果】

飼育実験の結果、低水温で飼育するほどニホンハマアミの寿命は長くなり、最も長く生残した個体の飼育日数は 10°C で 180 日、17°C で 107 日、24°C で 60 日、30°C で 26 日となった。また、脱皮前の体長が大きいと脱皮間隔は長くなり (Fig. 2-21 (A))、脱皮間成長率は減少した (Fig. 2-21 (B))。その関係は、AIC によるモデル選択 (Table 2-2) により以下の式で表された。

$$IP = \exp(0.09 \cdot BL - 0.07 \cdot T + 0.003 \cdot BL \cdot T + 1.81) \quad (n = 638, r^2 = 0.93) \quad (2.18)$$

$$MI = 3.57 + \frac{\exp(8.08 - 0.27 \cdot BL)}{T + 75.51} \quad (n = 638, r^2 = 0.86) \quad (2.19)$$

この関係式から、今回実験水温とした 10~30°C および飼育サイズの 1~15 mm の範囲では、脱皮間隔、脱皮間成長ともに水温よりも体長の寄与が大きかった (Fig. 2-22)。脱皮間隔は体長の増加とともに増加し、水温 10°C において体長 2 mm で 3.9 日、体長 15 mm で 18.4 日となった。一方、脱皮間成長率は成長に伴って減少し、水温 10°C において体長 2 mm で 48.8%、体長 15 mm で 4.9% となった。水温の影響をみると、脱皮間隔、脱皮間成長率ともに水温上昇に伴って減少し、体長 8 mm においてそれぞれ、水温 10°C で 7.9 日、12.5%、水温 30°C で 3.2 日、10.8% であった。

モデル式で得られた脱皮間隔、脱皮間成長率を用いて、放出直後の稚アミサイズを起点とする成長曲線を描画すると Fig. 2-23 のとおりである。成長曲線の終点は最長飼育日数とした。脱皮間の成長速度 (mm 日<sup>-1</sup>) は体長が小さいときに大きく、いずれの水温でも 2 回目の脱皮時の成長速度が最大になった。さらに、30°C の寿命末期の成長速度は、10°C の最大成長速度よりも大きかった。

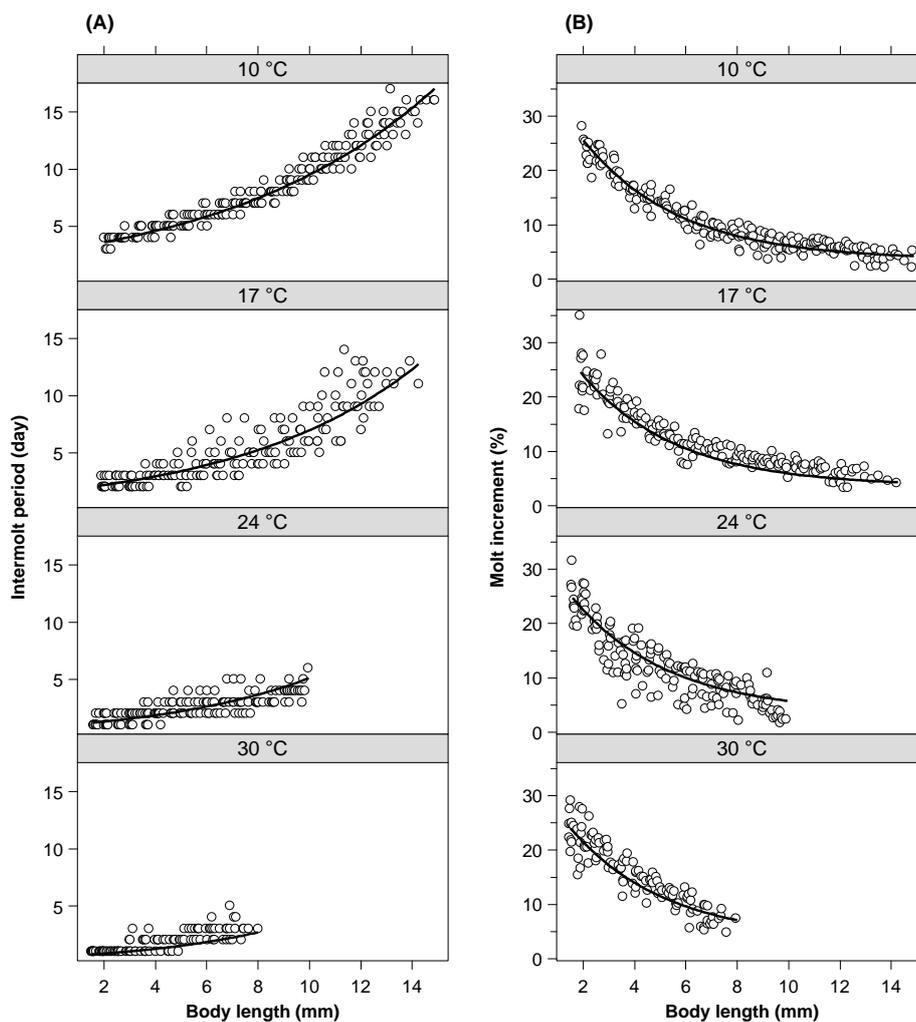


Fig. 2-21 Relationships (A) between body length and intermolt period, and (B) between body length and molt increment in *Orientomysis japonica* reared at four temperatures.

Table 2-2 Statistical model selection for intermolt period and molt increment in *Orientomysis japonica*.  $\Delta$ AIC indicates differences from the minimum AIC.

Objective variable	Formula	Constants				n	AIC	$\Delta$ AIC	$r^2$	Reference
		a	b	c	d					
IP	$a + \exp(b + c \cdot BL) / (T + d)$	-1.87	4.57	0.10	12.33	638	1780	+23	0.93	Sudo (2003)
	$\exp(a \cdot BL + b \cdot T + c \cdot BL \cdot T + d)$	0.09	-0.07	0.003	1.81	638	1757	-	0.93	Yamada & Yamashita (2000)
MI	$a + \exp(b + c \cdot BL) / (T + d)$	3.57	8.08	-0.27	75.51	638	2916	-	0.86	
	$a + \exp(b + c \cdot BL)$	3.56	3.48	-0.26	-	638	2977	+61	0.85	Sudo (2003)
	$a \cdot BL + b \cdot T + c \cdot BL \cdot T + d$	-0.92	0.15	-0.05	20.79	638	3223	+107	0.78	Yamada & Yamashita (2000)

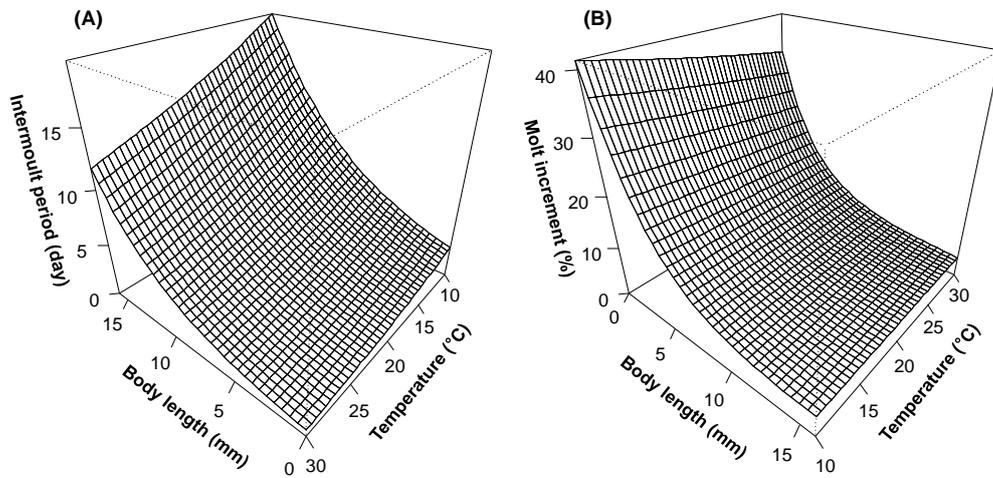


Fig. 2-22 Relationships among water temperature, body length and (A) intermolt period and (B) molt increment in *Orientomysis japonica*.

脱皮時に回収した脱皮殻乾重量 ( $SW$ : mgDW) と尾節長から換算した体長 ( $BL$ : mm, Table 2-1) との関係は以下の式で表された。

$$SW = 0.00012 \cdot BL^{3.19} \quad (n = 50, r^2 = 0.97) \quad (2.20)$$

### 【考察】

#### 脱皮間隔と脱皮間成長

ニホンハマアミの脱皮間隔と体長には正の関係、水温とは負の関係が見られた (Fig. 2-21)。本種で認められた体長及び水温と脱皮間隔との関係は、甲殻類では広く知られている (Fowler et al. 1971, Poleck & Denys 1982, Astthorsson & Ralph 1984, Minagawa 1990, Matsuda & Yamakawa 1997 など)。脱皮間成長率も水温の上昇とともに減少したが、甲殻類では水温に対して独立している場合が多く (Iguchi & Ikeda 1995, Li & Hong 2007)、アミ類でもその傾向が知られている (Berrill & Lasenby 1983, Ma et al. 2001, Sudo 2003)。しかし、ニホンハマアミと同属のミツクリハマアミでは、脱皮間成長率は同様に水温の上昇に伴って減少することが報告されており (Yamada & Yamashita 2000)、本属に特異な現象の可能性も考えられる。しかし、相対的には水温よりも体長の影響が大きく、水温が  $10^{\circ}\text{C}$  から  $30^{\circ}\text{C}$  まで変化しても、脱皮間成長率 ( $MI$ ) の

差は体長の数%であった (Fig. 2-22 (B)).

### 成長速度

脱皮間隔と脱皮前後の体長から算出される日間成長速度は、水温の上昇に伴い増加し、また体長が大きくなるほど低下した (Fig. 2-23). 山田 (2000) は、水温による成長速度の違いは主として脱皮間隔の違いによるものであり、高水温では脱皮間隔が短いために成長速度が増加すると結論付けているが、本節でも同様の結果が得られた (Fig. 2-23). また、多くのアミ類 (Mees et al. 1994, San Vicente & Sorbe 2003) やヨコエビ類 (Panov & McQueen 1998), カイアシ類 (Breteler & Gonzalez 1988, Riccardi & Mariotto 2000) といった小型の甲殻類において、最大体長は水温が低いほど大きくなる現象が確認されている. イサザアミ *Neomysis awatschensis* では、水温が高いほど、二次性徴発現までの脱皮回数が少なく、その結果、二次性徴発現体長は小型化した (Toda et al. 1984).

アミの保育期間は、脱皮間隔と同様に水温が高くなるほど短くなるのが飼育実験により報告されている (Johnston et al. 1997, Sudo 2003). 今回の飼育実験では、ニホンハマアミは抱

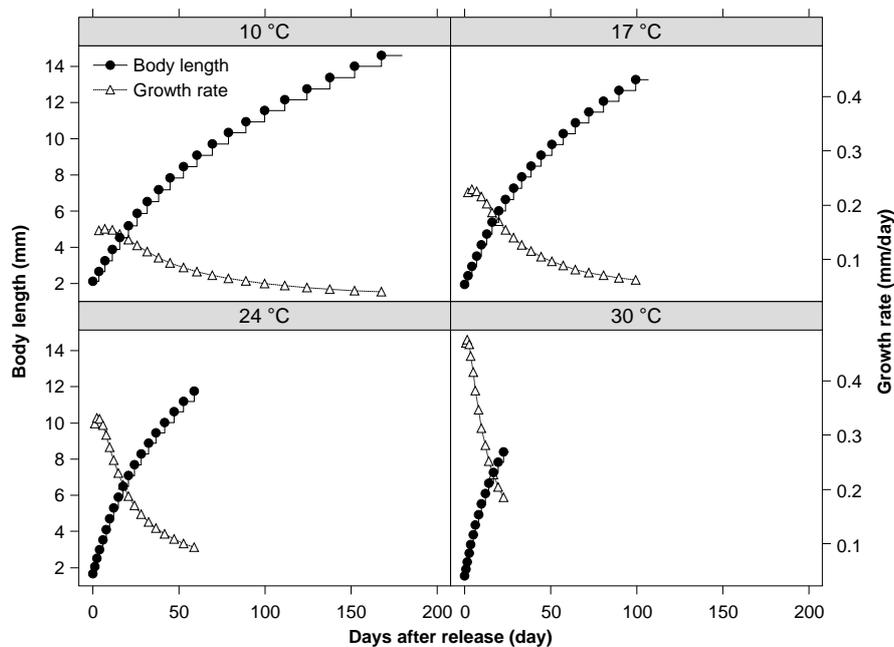


Fig. 2-23 Stepwise growth curves and growth rates of *Orientomysis japonica* calculated from molt increment and intermolt period data at four temperature.

卵することはなく再生産には至らなかったが、おそらく同様の傾向を示すものと思われる。

## 2-4 低塩分耐性

汽水域に生息するアミ類は、大きな塩分変動に対応するため広塩性である (Roast et al. 1998, Vilas et al. 2009)。一方、沿岸性のアミ類の塩分耐性に関する知見は、一部の種 (例えばミツクリハマアミ : Yamada & Yamashita 1995) を除いてほとんど無い。丹後海神崎浜沖は若狭湾に流入する最大河川である由良川の河口東部に位置するため、少なからず淡水流入の影響を受ける。本海域の底層では、年間で 1.5 程度の塩分差が認められた (2-2 節, Fig. 2-5 (B))。そこで、異なる塩分条件下で飼育実験を行い、ニホンハマアミの低塩分耐性を調べた。

### 【方法】

#### 急勾配変化実験

実験には、京都府舞鶴市神崎浜沖合の水深 5~10 m 域でソリ付き桁網 (水産工学研究所 II 型桁網, 高さ 0.2 m, 幅 2 m, 網長 6.5 m, 目合 2 mm) を調査船緑洋丸 (18 t) で曳くことで採集し、京都大学舞鶴水産実験所にて 1 週間程度蓄養したニホンハマアミ (体長 7~11 mm) を供した。蓄養中の塩分は、塩分 34 の人工海水 (MARINE ART SF-1 : 富田製薬) 中で 1 時間馴致後、塩分を調整した水 300 mL を入れた 500 mL 容器に移し、一定時間後に死亡個体を計数・除去した。試験区として塩分 0, 10, 20, 25, 30, 32 および対照区の塩分 34 の計 7 塩分区にて、各塩分区 6 反復の実験を実施した。容器を水温 15°C のウォーターバスに収容し、2 時間おきに全容器に十分なエアレーションを行った。各容器には 6-19 個体のニホンハマアミを収容し、死亡個体の確認を試験開始後 12 時間までは 1 時間おきに、12~48 時間には 12 時間おきに行った。収容個体数の違いによる生残率への影響は見られなかった。

#### 緩勾配変化実験

ニホンハマアミを塩分 34 の人工海水 300 mL が入った 500 mL 容器で 1 時間馴致した後、2

時間おきに死亡個体を計数・除去するとともに試験区に蒸留水 20 mL, 対照区に塩分 34 の人工海水 20 mL を添加した. この作業を 36 時間目まで繰り返した. 実験はすべての容器を 12.5°C のウォーターバスに収容して行い, 2 時間おきに十分にエアレーションした. 容器には 14-31 個体のニホンハマアミを入れ, 試験区, 対照区ともに 6 反復で実施した.

### 半数致死塩分の算出

急勾配変化実験および緩勾配変化実験の結果を利用して, 塩分変化 2 時間後の半数致死塩分を算出した. 急勾配実験の結果については, 実験開始 2 時間後の各塩分区における生残率を使用した. 緩勾配実験では, ある塩分で死亡した個体はそれ以下の塩分でも死亡すると仮定し, 蒸留水添加間の 2 時間で死亡した個体数を累積した生残率を見かけの生残率として算出し, 対照区が生残率との比により真の生残率を推定した. 塩分と生残率の関係について, 以下のロジスティック関数により近似し, 生残率 50% となる塩分を求めた:

$$SR \approx \frac{1}{1 + \exp\{a \cdot (S - LS_{50})\}} \times 100 \quad (2.21)$$

ここで,  $S$  は塩分,  $LS_{50}$  は半致死塩分,  $SR$  は生残率 (%) を指す.

## 【結果】

### 急勾配変化実験

塩分 32, 34 区では実験開始後 12 時間までは生残率 100% であり, 48 時間後の実験終了時でも 80% 以上となった ( $86.9 \pm 11.7\%$ ,  $82.9 \pm 5.4\%$ ) (Fig. 2-24). 塩分 30 区では 6 時間後に初めて死亡個体が確認されたものの, 実験終了時まで比較的高い生残率であった ( $76.6 \pm 10.0\%$ ). 塩分 25 区では, 実験開始 1 時間後に少数の死亡個体が確認され, 以後は高塩分区と同程度の減少を示した ( $69.8 \pm 20.8\%$ ). 塩分 20 区では実験開始 1 時間後に生残個体数が大幅に減少したものの, 以後 12 時間まではほとんど死亡個体が確認されなかった ( $2.4 \pm 5.8\%$ ). 塩分 0, 10 区では実験開始 1 時間後には全個体が死亡した. ロジスティック回帰による 2 時間後の半致死

塩分  $LS_{50}$  は 21.7 ( $n = 7$ ,  $r^2 = 1.00$ ) となった (Fig. 2-25).

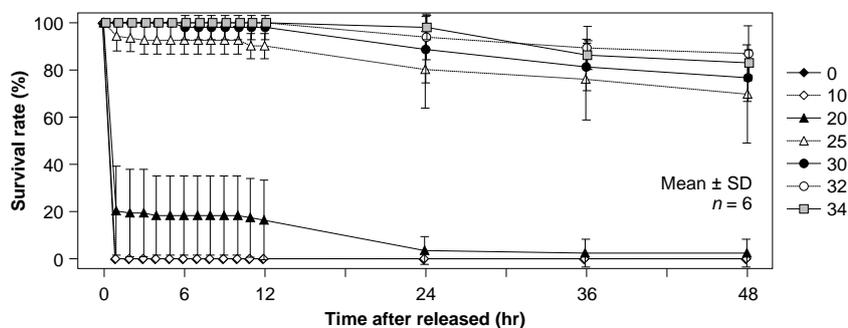


Fig. 2-24 Temporal changes in survival rates in *Orientomysis japonica* after precipitous declines in salinity.

#### 緩勾配変化実験

実験中の塩分の変化は Fig. 2-26 (A)に示すとおりであり、試験区では 36 時間後に 16.5 となった。実験期間を通して、対照区ではほとんど死亡個体は見られず、36 時間後の生残率は  $90.1 \pm 8.3\%$ であった (Fig. 2-26 (B))。一方、試験区での死亡率は、24 時間後 (塩分 20.0) まで対照区と差があるとはいえなかった (Mann-Whitney  $U$ -test,  $p > 0.05$ ) が、26 時間後以降 (塩分  $\leq 19.4$ ) で対照区と有意な差が見られ、36 時間後の生残率は  $23.1 \pm 17.4\%$ となった。ロジスティック回帰による 2 時間後の半致死塩分  $LS_{50}$  は 17.0 ( $n = 18$ ,  $r^2 = 0.99$ ) となり、急勾配変化実験の結果よりも 4.7 低下した (Fig. 2-25)。

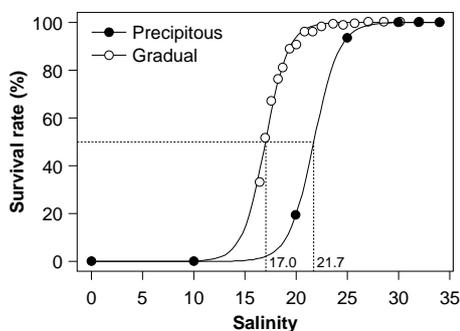


Fig. 2-25 Relationships between salinity and survival rate in *Orientomysis japonica* with precipitous and gradual declines in salinity.

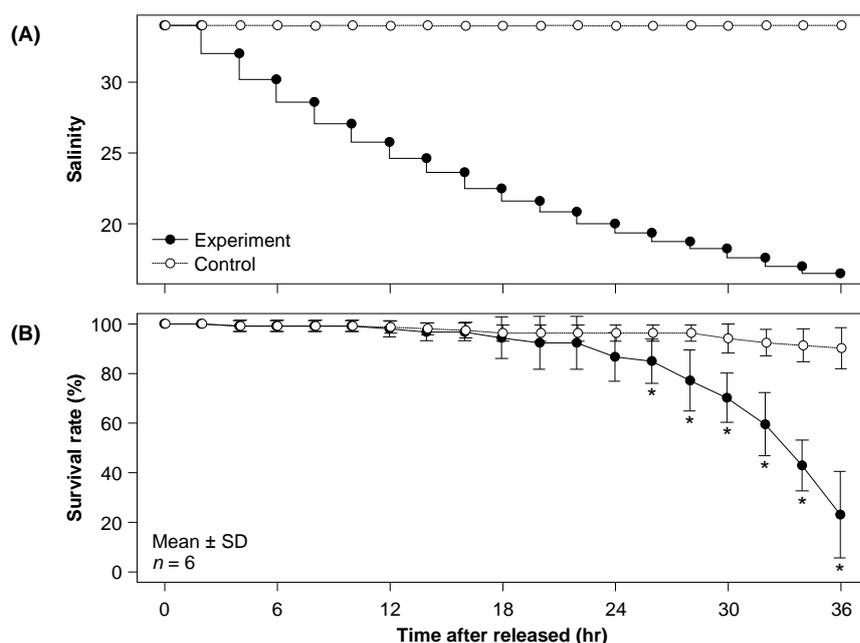


Fig. 2-26 Temporal changes in survival rates in *Orientomysis japonica* with a gradual decline in salinity. (A) Salinity and (B) survival rates. \*: Mann-Whitney *U*-test,  $p < 0.05$ .

### 【考察】

塩分を急勾配および緩勾配で低下させた場合の生残実験を行った結果、急勾配で塩分を低下させた場合にはニホンハマアミの半致死塩分は 21.7，一方 2 時間ごとに段階的に塩分を低下させた緩勾配実験では半致死塩分は 17.0 となり (Fig. 2-25)，馴致期間の長い緩勾配の塩分低下の方が低い塩分まで生残できることがわかった。馴致期間に応じて、致死塩分や致死水温，致死酸素濃度が増加することは多くの生物で知られている (Bradley 1978, McGraw et al. 2002, 鈴木ら 2012)。河川流入のある多くの沿岸域では河川流量の変化や潮位変化によって急激，もしくは数時間単位での塩分変化が生じると考えられる。多くのアミ類は遊泳力が弱く，突発的・急激な塩分変化からは逃避できないと考えられ，低塩分水に曝される。一方，汽水域に生息するイサザアミでは半致死塩分は 0.03 程度であり (村野 1966)，高い低塩分耐性が知られている。近年各地で発生している突発的・局地的豪雨 (ゲリラ豪雨) や，下流域の河床管理を目的としたダムのフラッシュ放流は河川水量を急激に増加させるため，本種をはじめ，河口・沿岸

域に生息する小型動物へ影響は大きいと考えられる。

本論文で調査海域としている丹後海浅海域には若狭湾最大の流入河川である由良川が流れ込む。しかし、由良川下流域の河床勾配が緩やかなために海水が河床から塩水楔を形成しながら河川内に進入すること、また日本海に面することで干満差が小さく水の上下混合が起こりにくいことから、河川から丹後海に流入した淡水による塩分希釈の影響は底層までは及びにくい。そのため、本論文での観測期間中には水深 5 m 域の底層塩分は最低でも約 30 程度であった (2-2 節, 4-1 節)。観測期間中の由良川流量 (国土交通省 2015) と水深 5 m 域の底層塩分を比較しても (Fig. 2-27 (A)), 明瞭な関係性は見られず (Fig. 2-27 (B)), 夏季に塩分が低下する季節変動の寄与が大きい。夏季の底層塩分の低下は、長江希積水の動態と密接に関係することが示唆されている (Ito et al. 投稿中)。また、ニホンハマアミは鉛直移動を行わず、昼夜を問わず海底付近に分布している (3-1 節) ことから、表層付近へ浮上して低塩分水に晒される機会もほとんどないと考えられる。由良川からの淡水の流出が丹後海浅海域底層の塩分環境に与える影響は小さく、大出水などの場合を除いて低塩分がニホンハマアミ個体群の維持に影響することはほとんどないと推察された。

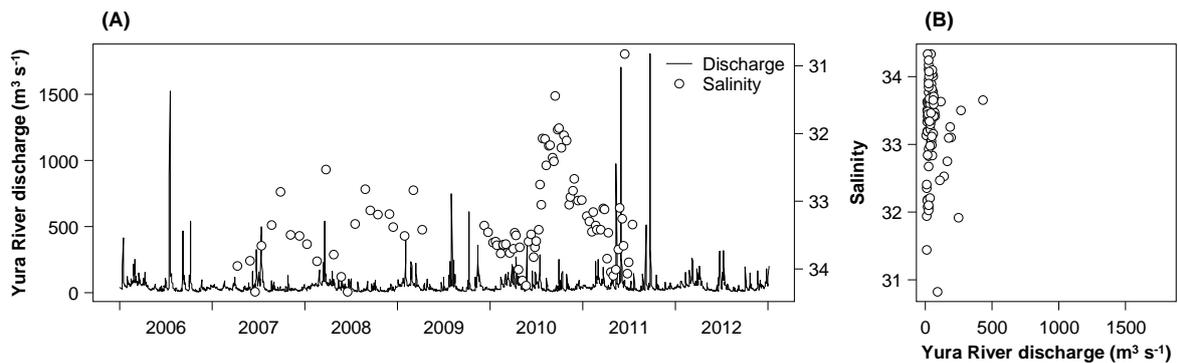


Fig. 2-27. Yura River discharge and salinity in the bottom layer at 5 m depth. (A) Temporal changes and (B) their relationship.

### 第3章 摂餌生態の季節変化

生物を取り巻く環境中には周期的に変化する環境因子があり、生物はこれら周期的変化に適応しながら生活している。海洋では、昼夜リズム、潮汐リズム、月周・半月周リズムなどの活動パターンが知られており、動物プランクトンや渦鞭毛藻類、頭足類、甲殻類、魚類などがこれらのリズムを利用している (Duval & Geen 1976, Haney 1988, Blasco 1978, Quintela & Andrade 2002, Lipcius & Herrnkind 1982, Reeb 2002 など)。

アミ類においても日周期的な行動パターンが報告されている。汀線付近に生息する *Archaeomysis* 属のkokubofukuroアミ *A. kokuboi* とやや沖寄りに生息するナミフクロアミ *A. japonica* という2種の潜砂性のアミ類は、発育段階ごとに昼夜の分布が異なることが知られている (Takahashi & Kawaguchi 1997)。kokubofukuroアミは夜間に沖合上方に分布域を拡大し、小型の個体ほど沖合に分布する。一方、ナミフクロアミは夜間に分布域を鉛直方向に広げ、小型の個体ほど海底からの浮上距離が大きい。このように、砂浜域に生息するアミ類では夜間に分布域を海底から水柱に拡大し (Wooldridge 1981)、この間に活発な摂餌を行う (Brown & Talbot 1972, Takahashi & Kawaguchi 1998)。また、アメリカ五大湖に生息する漂泳性の *Mysis diluviana* も日中は水深 200 m 以深に分布するが、夜間に分布域を上方へ拡大し (Bowers 1988)、日没後約 3.5 時間後に摂餌が活発になることが報告されている (Grossnickle 1979)。これらの日周期的な行動パターンは、捕食の回避や新しい索餌場所への移動を兼ねており、消費エネルギーの節約や生残戦略の一つと考えられているものの、同所的に分布するアミ類であっても種によって日周期的な行動パターンや分布は異なる (Fenton 1992)。

砂浜浅海域を成育場とするヒラメ *Paralichthys olivaceus* 稚魚の餌料として重要と考えられているのは、*Archaeomysis* 属のような潜砂性のアミ類ではなく表在性のアミ類である (広田ら 1990) が、表在性のアミ類の日周期性に関する知見はほとんど無い。また、種により日周期性が異なるため、種ごとのアミ類の日周期性の把握は、分布生態や食物網内での役割、捕食者からの逃避戦略などを解明する上で重要である。

また、アミ類の食性については高橋（2004）の総説によりまとめられているが、引用されている多くの論文は消化管内容物分析の結果である。消化管内容物は食性調査におけるスナックショットであり、また摂餌に日周性が見られる場合には主要な摂餌時間帯に採集できていない可能性があり、食性を十分に評価できているとは言いにくい。そこで、本章では中～長期的な食性を反映する炭素・窒素安定同位体比を用いてニホンハマアミ *Orientomysis japonica* 高密度期の食性を明らかにし、低次捕食者を中心とした競合関係、捕食-被食関係について考察した。さらに、珪藻類や渦鞭毛藻類、陸上植物等に特異的に含まれる脂肪酸をマーカーとして利用し、食性解析の補足を行った。

### 3-1 ニホンハマアミの摂餌リズムと鉛直分布

24 時間採集により、表在性種ニホンハマアミの分布と行動の日周性を調べ、日周的な行動特性と摂餌生態との関係を明らかにする。

#### 【方法】

##### 標本採集

神崎浜沖の水深 8 m 域において 2008 年 6 月 4 日から翌 5 日にかけて、水深 5 m および 10 m 域において 2009 年 6 月 2 日から翌 3 日にかけてアミ類の 24 時間採集調査を行った。採集および環境観測は白浪丸により行い、1 日目の 10:00 に開始、3 時間ごとに翌日 10:00 までの計 9 回（10:00, 13:00, 16:00, 19:00, 22:00, 1:00, 4:00, 7:00, 10:00）実施した。

2008 年の調査では、光量子計（MDS-MkV/L, JFE ALEC CO., LTD）を装着した小型ソリネット（高さ 40 cm, 幅 30 cm, 目合 500  $\mu\text{m}$ ）により海底のアミ類を、深度計（MDS-MkV/D, JFE ALEC CO., LTD）を装着したボンゴネット（直径 60 cm, 目合 330  $\mu\text{m}$ ）の水平曳きにより水中のアミ類を採集した。深度計の測定データから、ボンゴネットは水深約 5 m（海底上 3 m）を曳網していた。2009 年の調査では光量子計を装着した小型ソリネット（高さ 40 cm, 幅 30 cm, 目合 500  $\mu\text{m}$ ）を上下 2 段に分割し（高さ 20 cm, 幅 30 cm, 目合 500  $\mu\text{m}$ ×2 段）,

海底直上および海底上 20~40 cm に分布するアミ類を採集した。

各回の採集において 3 回の曳網を行い、曳網開始時と終了時に GPS (HE-61GPII : 本多電子株式会社) で位置を測定し、曳網距離を算出することで採集量を定量化した。アミ類の採集と同時に、Compact-CTD (ASTD687 : JFE アドバンテック株式会社) を用いて表層から海底までの環境 (水温, 塩分, 蛍光強度, 濁度) データを記録した。

### 消化管内色素

ニホンハマアミと同属種であるミツクリハマアミ *O. mitsukurii* では消化管内から珪藻類や渦鞭毛藻類が出現しており、また多くのアミ類の消化管内からもこれらの微細藻類が確認されている (高橋 2004) ことから、ニホンハマアミも微細藻類を餌料源として利用している可能性が高い。そこで、本種の消化管内光合成色素量の日周変化を調べた。2008 年の調査でソリネットによって採集されたニホンハマアミのうち、各回 20 個体を蛍光光度法 (Mackas & Bohrer 1976) による消化管内色素量の測定に供した。測定用のニホンハマアミはランダムに選択し、採集した日に蒸留水で洗浄、 $-30^{\circ}\text{C}$  で凍結保存した。採集後 1 週間以内に、アミ 1 個体ずつを抽出瓶 (5 mL, 90% アセトン) へ収容し、12 時間暗条件下で保管し、蛍光光度計 (TD-700 Turner designs : 株式会社アムコ) により光合成色素量を測定した。測定されたクロロフィル *a* 量およびフェオフィチン量の合計を消化管内色素量 ( $\text{ng 個体}^{-1}$ ) とした。

また、環境中の植物プランクトン量の指標として、水中の懸濁態有機物 (POM) の光合成色素量を測定した。ニホンハマアミ採集時に、バンドン採水器により海底上 1 m の海水を採取し、200  $\mu\text{m}$  メッシュで濾した濾液を持ち帰った。実験室では濾液を燃焼 ( $450^{\circ}\text{C}$ , 2 時間) 済みガラスフィルター (Whatman GF/F, 0.7  $\mu\text{m}$ ) により濾過した後、フィルター上の残存物を凍結保存した。濾過後 1 週間以内に抽出瓶 (7 mL, 90% アセトン) へ収容し、12 時間暗条件下で保管し、蛍光光度計により光合成色素量を測定した。

個体の湿重量 ( $WW : \text{mg}$ ) および海底の光量子束密度 ( $L : \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) と消化管内色素量 ( $GP : \text{ng 個体}^{-1}$ ) の関係について、以下の式で近似した :

$$GP \approx f_{GP}(WW, L) = a \cdot WW + b \cdot \log(L) + c \quad (3.1)$$

$$GP \approx f_{GP}(WW, L) = a \cdot WW + b \cdot \log(L) + c \cdot WW \cdot \log(L) + d \quad (3.2)$$

$$GP \approx f_{GP}(WW, L) = \frac{a \cdot WW}{\log(L) + b} + c \quad (3.3)$$

ここで、 $a$ 、 $b$ 、 $c$ 、 $d$ は定数である。消化管内色素量を表す式として、式 3.1~3.3 から AIC が最小となるモデルを選択した。また、ニホンハマアミの個体湿重量と消化管内色素量に線形関係を仮定すると、環境中に存在するニホンハマアミの単位海水体積当たりの消化管内色素総量 ( $GP_{env}$  :  $\mu\text{g m}^{-3}$ ) を求めることができる：

$$\begin{aligned} GP_{env} &= \sum_i^m GP_{indi} \times \frac{D}{m} \times \frac{1}{1000} \\ &= \sum_i^m (a \cdot WW_i + b) \times \frac{D}{m} \times \frac{1}{1000} \\ &= \left( \frac{a \cdot \sum_i^m WW_i}{m} \times D + b \cdot D \right) \times \frac{1}{1000} \\ &= (a \cdot B + b \cdot D) \times \frac{1}{1000} \end{aligned} \quad (3.4)$$

ここで、 $GP_{indi}$ は個体  $i$  の消化管内色素量 ( $\text{ng 個体}^{-1}$ )、 $D$ は分布密度 ( $\text{個体 m}^{-3}$ )、 $B$ は生物量 ( $\text{mgWW m}^{-3}$ )、 $m$ は測定個体数 (=20) を表している。また、 $a$ 、 $b$ は関係式の係数、定数であり、 $D/m$ を乗することで単位体積当たりに換算した。この式 (3.5) に、個体湿重量と消化管内色素量の関係式、分布密度、生物量を代入することで環境中の消化管内色素総量を推定した。

## 【結果】

### 環境要因

調査日の京都府舞鶴市における日の入り、日の出時刻はそれぞれ 2008 年 6 月 4 日 19:10、5 日 4:44 であった。2008 年 6 月 4 日は新月であり、月齢は 0.3 であった。天候は、4 日の日中は晴れていたが、夜間に雨が降り出し、5 日は小雨であった。海底の光量子束密度は 4 日

10:00 に最大  $510.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  となり、夜間の 4 日 19:00~5 日 4:00 は  $<1.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  であった (Fig. 3-1 (A)). 6 月 4~5 日の水深 8 m 域の海底における水温は  $17.6 \pm 0.1^\circ\text{C}$  (mean  $\pm$  SD,  $n = 9$ ), 塩分は  $34.3 \pm 0.0$  とほぼ一定であり、日周的な変化は認められなかった (Fig. 3-2).

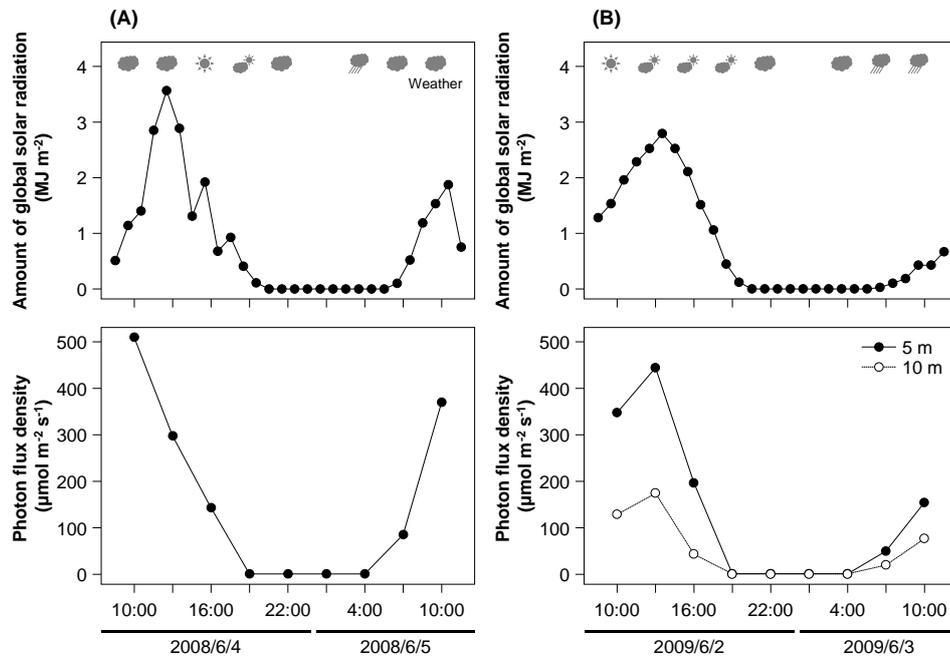


Fig. 3-1 Temporal changes in amount of global solar radiation observed at Maizuru Weather Station and photon flux density in the bottom layer. (A) In 2008 and (B) 2009.

2009 年の調査日の日の入り、日の出時刻はそれぞれ 6 月 2 日 19:09, 3 日 4:44 であった。6 月 2 日は月齢 8.6 であった。天候は、2 日は晴れていたが、夜間に小雨が降り、3 日は曇りであった。海底の光量子束密度は、水深 5 m 域では 2 日 13:00 に最大  $444.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  となり、夜間の 2 日 19:00~3 日 4:00 は  $<1.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で推移した (Fig. 3-1 (B)). 一方、水深 10 m 域では、全体的に水深 5 m 域よりも光量子束密度は小さく、2 日 13:00 に最大  $174.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  となった。6 月 2~3 日の水深 5 m 域の海底における水温は  $18.4 \pm 0.1^\circ\text{C}$  ( $n = 9$ ), 塩分は  $34.3 \pm 0.0$  ( $n = 9$ ), 同日水深 10 m 域の海底の水温は  $18.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$  ( $n = 9$ ), 塩分は  $34.3 \pm 0.0$  ( $n = 9$ ) となり、ともに日周的な変化は認められなかった (Fig. 3-3).

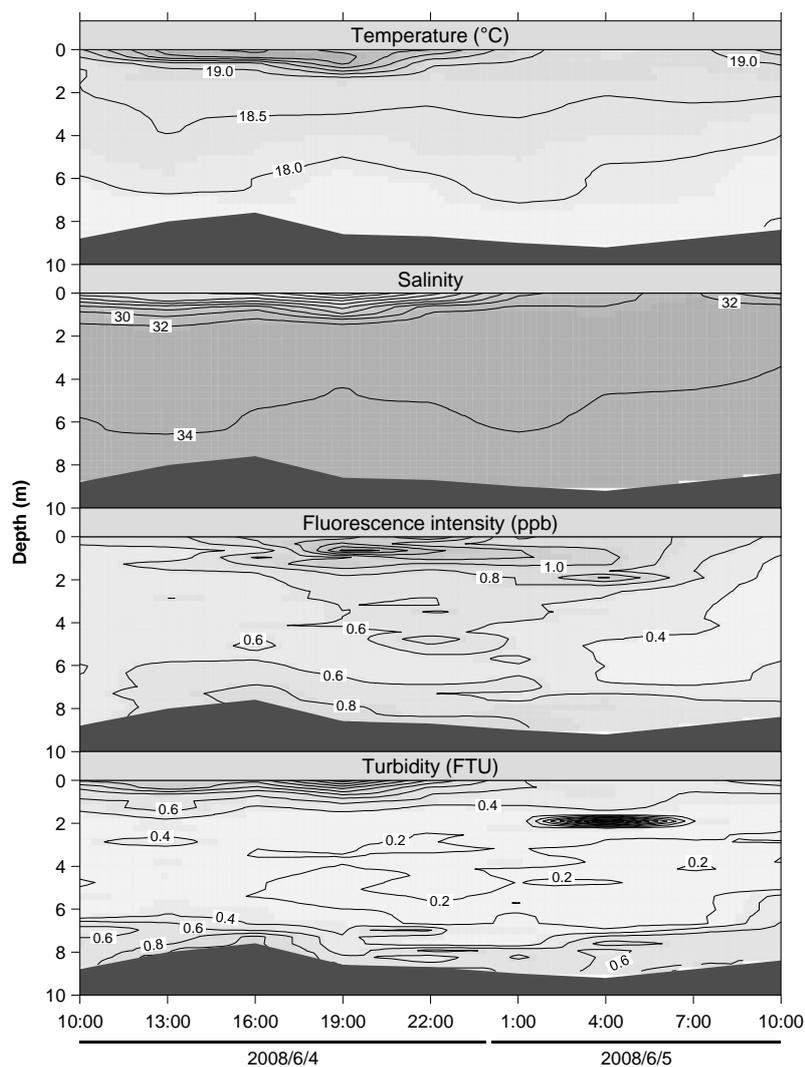


Fig. 3-2 Vertical profiles of environmental factors in 2008.

### 分布密度の時間変化

2008年の水深8m域において小型ソリネットにより採集された海底直上のニホンハマアミの分布密度は、日中には約200個体 $\text{m}^{-3}$ （以下に示すとおり、本種は海底から20cmより上層にはほとんど分布しないので、80個体 $\text{m}^{-2}$ に相当）で推移していたが、日の入り直前の4日19:00から増加し始め、4日22:00に最大 $614.3 \pm 29.4$ 個体 $\text{m}^{-3}$ （mean  $\pm$  SD,  $n = 3$ ）となり、日の出前に減少した（Fig. 3-4(A)）。バイオマスも、同様に、日の入り後に急激に増加し日の出前に減少するという傾向が見られ、日中は約900 $\text{mg m}^{-3}$ であったものが4日22:00に

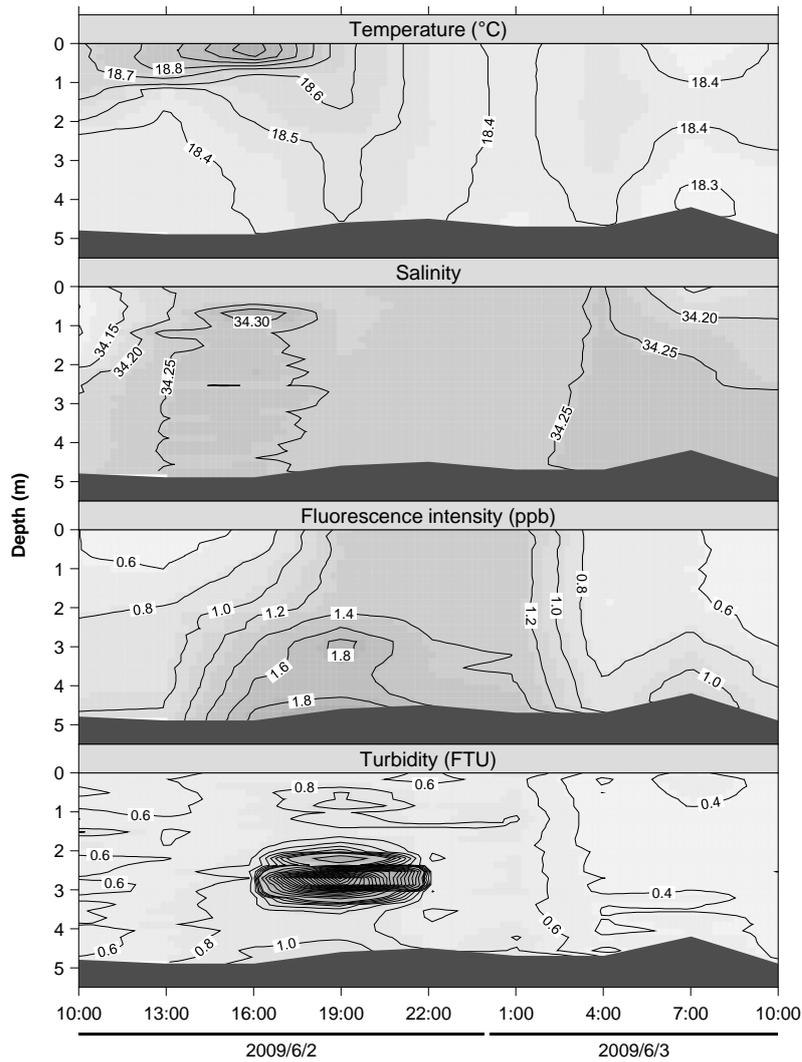


Fig. 3-3 Vertical profiles of environmental factors in 2009 (at 5 m depth).

最大  $2,799.7 \pm 183.7 \text{ mg m}^{-3}$  となった (Fig. 3-4 (B)). また、海底上 3 m の水柱では、ニホンハマアミは日中にはほとんど採集されなかったが、日の入り後に分布密度が増加し、4 日 22:00 に最大  $0.7 \pm 0.1 \text{ 個体 m}^{-3}$  を示した。しかし、海底直上の分布密度に対する水柱の分布密度の比 (水柱中密度/海底直上密度) は、4 日 19:00 に最大 0.0024 であり、水柱に出現する個体は、海底直上と比較するとごく僅かであった。水柱のバイオマスも夜間にやや増加し、4 日 22:00 に最大  $1.5 \pm 0.4 \text{ mg m}^{-3}$  となった。

2008 年の結果を受けて、2009 年には小型ソリネットを上下 2 分割することで、海底直上でのニホンハマアミの夜間の浮上を調査した。2009 年の水深 5 m 域においてソリネットで採

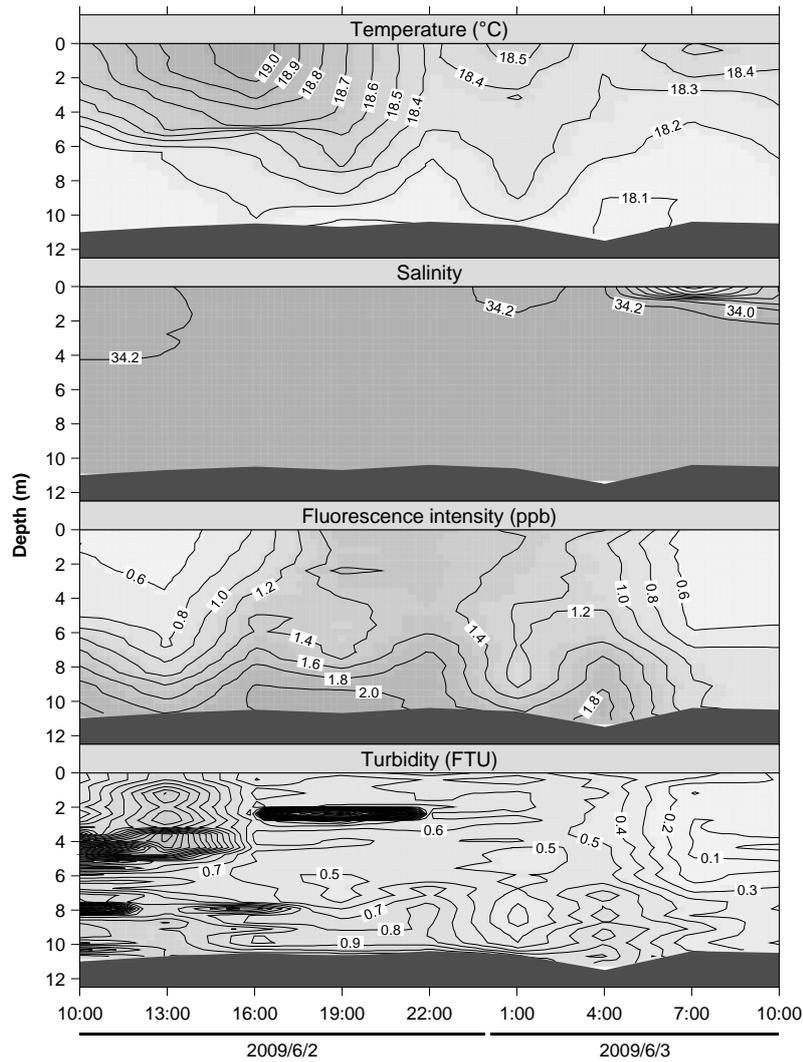


Fig. 3-3 (continued) (at 10 m depth).

集されたニホンハマアミの密度は、ばらつきはあるものの日中約  $300 \text{ 個体 m}^{-3}$  ( $120 \text{ 個体 m}^{-2}$ に相当) で推移していたが、2日 22:00 に急激に増加し、最大密度  $989.5 \pm 297.0 \text{ 個体 m}^{-3}$  ( $n=3$ ) となった (Fig. 3-4 (A)). このうち、ソリネット下段により採集されたニホンハマアミの分布密度は、日中約  $650 \text{ 個体 m}^{-3}$  ( $130 \text{ 個体 m}^{-2}$ に相当)、夜間には2日 22:00 に最大  $1,976.5 \pm 594.7 \text{ 個体 m}^{-3}$  となった. 一方、ソリネット上段では、日中はほとんど採集されず、夜間は3日 1:00 に最大  $9.9 \pm 1.3 \text{ 個体 m}^{-3}$  となった. ソリネット下段で採集されたニホンハマアミの分布密度に対するソリネット上段の密度の比 (ソリネット上段密度/下段密度) は、3日 1:00 に最大 0.012 であり、ほとんどの個体は昼夜を通して海底直上 20 cm 以内に分布していた.

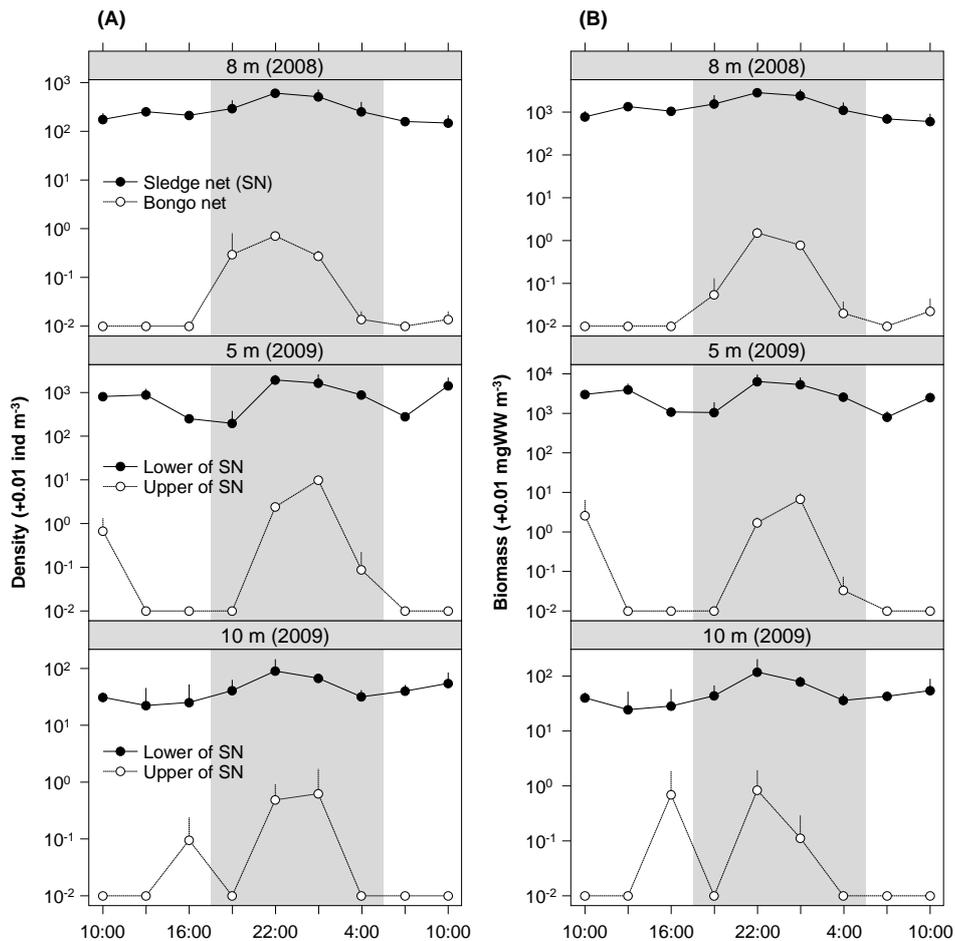


Fig. 3-4 Diel changes in (A) density and (B) biomass of *Orientomysis japonica*.

また、2009年の水深10 m域においては、小型ソリネットにより採集されたニホンハマアミの24時間の平均分布密度は  $22.6 \pm 15.5$  個体  $m^{-3}$  ( $n = 27$ ) で、夜間に増加したものの水深5 m域と比較して極めて低かった (Fig. 3-4 (A)). ソリネット下段では、日中約  $35$  個体  $m^{-3}$  (7個体  $m^{-2}$ に相当) で推移し、夜間の2日22:00に最大  $90.3 \pm 57.6$  個体  $m^{-3}$  ( $n = 3$ ) となった。ソリネット上段では、夜間にやや増加するものの、24時間平均分布密度は  $0.1 \pm 0.4$  個体  $m^{-3}$  ( $n = 27$ ) と小さく、ソリネット上段密度/下段密度は、3日1:00に最大0.032であり、水深5 m域と同様にほとんどの個体が海底直上20 cm以内に分布していた。

### 消化管内色素量

消化管内色素分析に供した個体の体長は  $8.7 \pm 2.4$  mm (mean  $\pm$  SD,  $n = 180$ ; 3.5~14.6 mm)

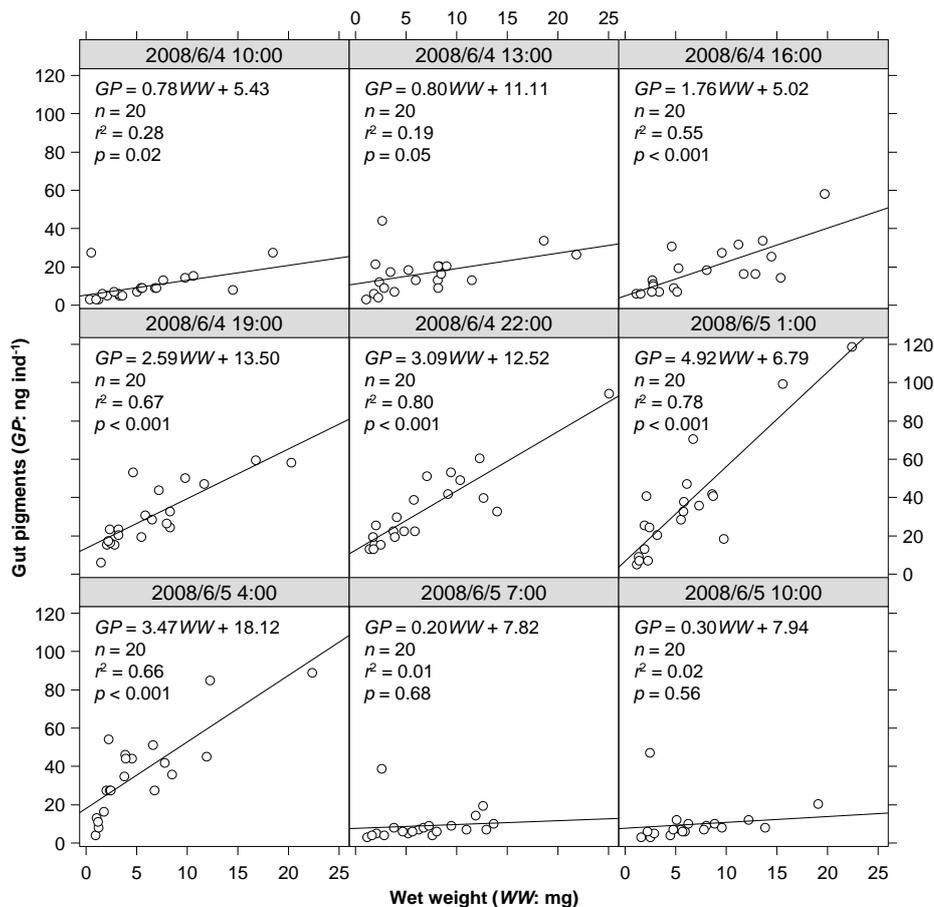


Fig. 3-5 Diel changes in relationships between wet weight and gut pigments of *Orientomysis japonica*.

であり、消化管内色素は調査を行った全時間帯でニホンハマアミから検出された。ニホンハマアミの湿重量と消化管内色素量の関係は Fig. 3-5 のように一次関数で表された。16:00~4:00 の夕方から早朝にかけて関係式の傾きが有意 ( $p < 0.05$ ) となり、消化管内色素量は 22:00~4:00 に顕著に高く、この間関係式の傾きも大きく大型個体ほど消化管内色素量が多くなった。一方で、7:00~13:00 の日中には傾きは有意ではなく ( $p > 0.05$ )、体サイズによって消化管内色素量に変化しているとは言えなかった。消化管内色素量が最小となったのは 2008 年 6 月 4 日 10:00~13:00 および 5 日 7:00~10:00 に採集されたうちの 7 個体 (体長 3.5~6.7 mm) が同量で  $3.1 \text{ ng 個体}^{-1}$  であった。一方、5 日 1:00 の体長 14.1 mm の個体で最大  $118.7 \text{ ng 個体}^{-1}$  となった。

AIC によるモデル選択の結果、最も当てはまりのよかった近似式は以下の形で表された

(Table 3-1) :

$$GP = \frac{1.24 \cdot WW}{\log(L) + 0.38} + 10.43 \quad (n=180, r^2=0.69) \quad (3.5)$$

この式を三次元上に表すと Fig. 3-6 のとおりである。光量子束密度  $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  付近で消化管内色素量が急激に増加しており、暗条件化でニホンハマアミが活発な摂餌を行っていたことが示唆された。

Table 3-1 Statistical model selection for gut pigments of *Orientomysis japonica*.  $\Delta\text{AIC}$  indicates differences from the minimum AIC.

Objective variable	Formula	Constants				n	AIC	$\Delta\text{AIC}$	$r^2$
		a	b	c	d				
GP	$a \cdot WW + b \cdot \log(L) + c$	2.13	-9.04	20.28	-	180	1439	+54	0.58
	$a \cdot WW + b \cdot \log(L) + c \cdot WW \cdot \log(L) + d$	3.38	-2.45	-1.04	12.63	180	1389	+5	0.68
	$a \cdot WW / (\log(L) + b) + c$	1.24	0.38	10.43	-	180	1384	-	0.69

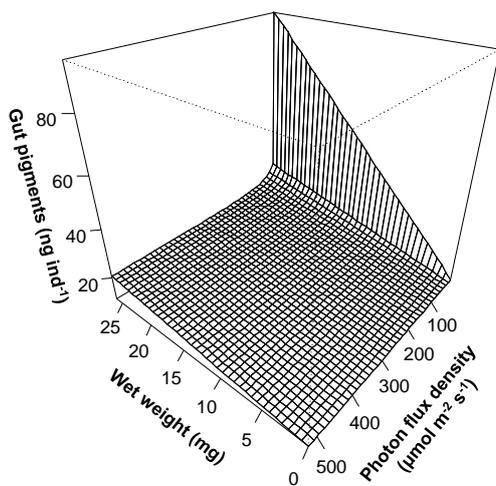


Fig. 3-6 Relationship among photon flux density in the bottom layer, wet weight and gut pigments of *Orientomysis japonica*.

環境中のニホンハマアミの消化管内色素量は、摂餌活性が低いと考えられる昼間に約  $2 \mu\text{g m}^{-3}$  となった (Fig. 3-7). 一方、個体の消化管内色素量が増加し、分布密度も高くなる 22:00~1:00 に消化管内色素総量も高くなり、 $15.4\text{--}16.3 \mu\text{g m}^{-3}$  となった。海底直上付近の環境中の光合成色素量は昼夜を問わずほぼ一定の値で推移し (Fig.3-2),  $1576.7 \pm 192.7 \mu\text{g m}^{-3}$  ( $1.58 \pm 0.19 \mu\text{g L}^{-1}$ ) であったことから、摂餌活性の高まる夜間でも、消化管内色素総量は環境中の光合成色素量の約 1% であることが明らかとなった (Fig.3-7).

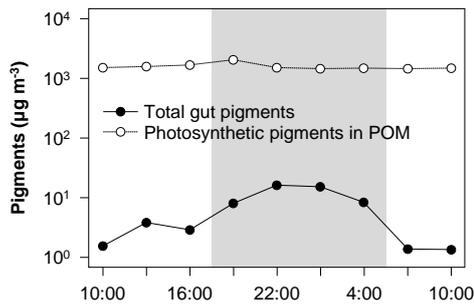


Fig. 3-7 Diel changes in total gut pigments of *Orientomysis japonica* and photosynthetic pigments in POM.

## 【考察】

### 鉛直分布の日周期性

ボンゴネットの中層曳きやソリネット上段において、昼間にはニホンハマアミはほとんど採集されなかった (Fig. 3-4) ことから、ニホンハマアミは昼間には海底直上に分布しているものと考えられる。一方、夜間にはボンゴネットやソリネット上段で採集される個体数が増加することから、ニホンハマアミの一部は夜間に分布域を海底から水柱に拡大することが示唆された。しかし、海底直上 (ソリネット下段) と比較して、海底上 20~40 cm のソリネット上段で <5%、海底上約 3 m を曳いたボンゴネットで <0.5% の個体数しか採集されなかったことから、ニホンハマアミは積極的な鉛直移動を行っているとは言えない。また、夜間に海底直上でも採集個体数が増加する傾向が見られたことから、ニホンハマアミは夜間に活動が活発になること、もしくは、視覚が制限される夜間には採集具に対する逃避能力が低下し、採集効率が上昇した可能性が示唆される。大型水槽を用いた曳網実験では、*Metamysidopsis elongata* は、昼間と比較して夜間にはネットに対する逃避行動が見られなかったことが報告されている (Fleminger & Clutter 1965)。また、光強度はアミ類の群れ形成にも影響を与え (Mauchline 1980)、*Leptomysis* spp. では、夜間にはスウォームが分散し、個体間距離が大きくなることが知られている (Wittmann 1977)。

アメリカ五大湖スペリオール湖の深所に分布する *Mysis diluviana* は、日中は主に湖底直上に分布し、夜間になると小型の個体が水温躍層直下にまで上昇することが知られる。この日周鉛直移動により、プランクトン食魚類や底生カジカ類による捕食を回避しているとされてい

る (Bowers 1988). オンタリオ湖の *M. diluviana* の夜間分布は、捕食者や餌料生物の存在、月齢の変化に伴う光強度変化や水温によって決まることが、飼育実験やフィールド調査によって確認されている (Boscarino et al. 2007, Boscarino et al. 2009). 本研究の 2 回の採集では月齢は異なっていたものの、採集方法が 2008 年と 2009 年で異なり、また、夜間に雨が降り月明の影響を受けにくかったことから、夜間のニホンハマアミの分布に対する月明の影響の違いを捉えることはできなかった.

### 摂餌日周性

本研究において 24 時間連続して採集したニホンハマアミの消化管内色素量は、日没後に急速に上昇した. このことから、本種は夜間に植物プランクトンあるいは底生微細藻類を摂餌することが示唆された. アミ類では、昼夜間で摂餌に対する活性や餌料源が変化することが知られており、その多くで夜間に摂餌活動が活発になることが報告されている (高橋 2004). ミシガン湖の *M. diluviana* は、夏季の夜間にクロロフィル極大層にまで浮上し、植物プランクトンを摂餌する (Grossnickle 1979). また、三陸海岸の砂浜域砕波帯に生息するコクボフクロアミは、昼間汀線付近の海底に潜砂して摂餌活動を行わないが、夜間に沖側に遊泳してカイアシ類などを捕食する (Takahashi & Kawaguchi 1998). このように、アミ類の摂餌活性の日周変化には多くの場合、鉛直・水平的な移動を伴う. しかし、本研究では、同所・同水深で採集された個体でも、夜間に採集された個体の方が摂餌を活発に行うことが示された (Fig. 3-5). アミ類は利用できる餌料範囲が広く、周辺の餌料環境の変化に影響を受けやすいと考えられており (高橋 2004)、分布域を変化させるアミ類は、分布域に対応した餌料を摂餌している. 一般的に、沖合の海底付近は光が十分に届かないため一次生産量が少なく、アミ類にとっての餌料は不足していると考えられる. しかし、本研究の対象海域である丹後海浅海域は、水深が浅く、日中には海底まで十分な光が届く. 採集したニホンハマアミの生物量 (Fig. 3-4) と湿重量当たりの消化管内色素量 (Fig. 3-5) から算出した  $1 \text{ m}^3$  当たりの消化管内色素量 (クロロフィル *a* + フェオフィチン) は、各採集時刻の環境中の POM 中のクロロフィル *a*

量およびフェオフィチン量と比較して極めて小さいことから (Fig. 3-7), 餌料は十分に存在していたと考えられる. また, 本海域では, 海底砂 1 cm<sup>2</sup> から抽出される光合成色素量は, 海水 1 L 中の POM に含まれる光合成色素量に匹敵することから (3-2 節), 海底においても餌料となる微細藻類やデトリタスが十分に存在していたと考えられる. そのため, ニホンハマアミは, 摂餌が活発になる夜間であっても水柱に移動することなく海底付近で植物プランクトンや底生微細藻類を摂餌していると考えられる.

### 3-2 高密度期の食性

本種が高密度に出現する 2~6 月の食物源を明らかにすることは, 本種の生産構造を検討するうえで不可欠である. しかし, 3-1 節の結果から, ニホンハマアミは昼間にほとんど摂餌を行っておらず, 昼間に採集された個体の消化管内容物では, 本種の食性を分析することは困難である. そこで, 中~長期的な食性を反映すると考えられる炭素・窒素安定同位体比と脂肪酸バイオマーカーを用いて, ニホンハマアミの食性を推定した.

#### 【方法】

##### 試料採集

ニホンハマアミの高密度期である 2011 年 2~6 月の高頻度調査 (4-1 節) において採集されたニホンハマアミの試料を用いて分析を行った. 京都府舞鶴市神崎浜の沖合水深 5, 10 m 域にて, 原則週に 1 回の頻度で採集を行い, 採集具には小型ソリネット (高さ 40 cm, 幅 30 cm, 目合 500 μm) を用いた. 試料は冷蔵で実験室へ持ち帰り, 直ちにソーティングした後, ニホンハマアミを -30°C で凍結保存した.

安定同位体比分析に供する潜在的餌料源として水中の懸濁態有機物 (POM), 底生微細藻類 (BMA), 大型藻類片, 陸上植物, スギ花粉, 動物プランクトンを採集した. POM は, ニホンハマアミ採集時に, バンドン採水器により海底上 1 m の水を採取し, 200 μm メッシュで濾した濾液を持ち帰った. 実験室では濾液を燃焼 (450°C, 2 時間) 済みガラスフィルター

(Whatman GF/F, 0.7  $\mu\text{m}$ ) により濾過した後、フィルター上の残存物を凍結保存した。また、200  $\mu\text{m}$  メッシュ上の残存物を動物プランクトンとして、凍結保存した。

BMA は同採集時にスミス・マッキンタイヤ型採泥器により底質を採取し、その表面 3 cm 深までの底質を実験室へ持ち帰った。持ち帰った底質をトレー上に薄く敷き、63  $\mu\text{m}$  ナイロンメッシュで表面を覆った後、上から燃焼 (450°C, 2 時間) 済みガラスビーズを薄く敷いた (約 5 mm 厚)。その上から濾過海水を、ガラスビーズの上面が湿る程度までゆっくりと流し入れた。その後、暗条件にて真上から照明をあて (15 時間)、BMA をガラスビーズ上に移動させた。ガラスビーズを回収し、新たな濾過海水内で攪拌した後、懸濁液を POM と同様にガラスフィルターで濾過し、フィルター上残存物を凍結保存した。濾過海水には、栄養塩の濃度や同位体比を採集海域と同一にするために、POM 採集時のガラスフィルター (0.7  $\mu\text{m}$ ) 濾液を使用した。

大型海藻片は、ニホンハマアミ採集時にソリネットに混入したもの、および神崎浜にて採集したものを蒸留水で十分に洗浄した後、凍結保存した。陸上植物は、2011 年 3 月に由良川河口から八雲橋 (河口から約 5.5 km 上流) までの間の由良川沿いに自生しているススキ (C4 植物) とヨシ (C3 植物) を採取し、蒸留水で洗浄した後、植物体を凍結保存した。スギ花粉は、2011 年 3 月に神崎浜の南に位置する槇山にて雄花ごと採集した。実験室にて、雄花から花粉を採取し、凍結保存した。

植物プランクトンと BMA の現存量の指標として、POM 中および堆積有機物 (SOM) 中のクロロフィル量を測定した。船上で採集した 200  $\mu\text{m}$  濾液を実験室へ持ち帰り、燃焼 (450°C, 2 時間) 済みガラスフィルター (Whatman GF/F, 0.7  $\mu\text{m}$ ) により濾過した。ガラスフィルター上に残った粒状物質はフィルターとともに -30°C で凍結保存した。採集後 1 週間以内に、粒状物質を濾過したガラスフィルターを抽出瓶 (5 mL, 90% アセトン) へ収容し、12 時間暗条件下で保管し、蛍光光度計 (Turber designs, Inc.) によりクロロフィル *a* 量 (POM-Chl.*a*) を測定した。SOM-Chl.*a* は 2-1 節の方法に則り、採泥器で採集した底質をステンレス管でくり抜いた後、抽出瓶に収容し、凍結保存した。採集後 1 週間以内に 90% アセトンを添加し、クロ

ロフィル  $a$  を抽出、分析した。POM 試料採集時の 200  $\mu\text{m}$  メッシュ残存物を検鏡し、カイアシ類の個体数を計数した。POM 中の珪藻類および渦鞭毛藻類の密度として、同期間に同地点で実施された調査の検鏡結果（渡辺 未発表）を用いた。

### 安定同位体比分析

凍結保存したニホンハマアミを少量の蒸留水により解凍した。解凍したニホンハマアミを蒸留水で洗浄し、発育段階を区別せずに約 5~10 個体を小型チューブに入れ、60°C の恒温乾燥器で 12 時間以上乾燥させた。また、動物プランクトンも同様に蒸留水で洗浄し、小型チューブに入れ、乾燥させた。アミおよび動物プランクトン乾燥物を小型ホモジナイザーにより磨り潰し、 $\text{CaCO}_3$  除去のために得られた粉末を気化 HCl に曝気した後、再び 60°C で 12 時間以上乾燥させた。粉末から約 0.5 mg を秤量し、スズ箔に包んだ。大型藻類、陸上植物、スギ花粉についても、同様に 60°C の恒温乾燥器で 12 時間以上乾燥し、ホモジナイザーにより粉末状にした後、秤量し、スズ箔に包んだ。POM と BMA については、フィルターごと 60°C で乾燥し、HCl に曝気した後、再び乾燥させ、フィルターとともにスズ箔に包んだ。

スズ箔に封入したサンプルは、京都大学生態学研究センターにて元素分析計（EA1108, Fisons Instrument 社）と質量分析計（Delta S, Finnigan Mat 社）を組み合わせた自動分析システムに導入して、窒素・炭素安定同位体比を測定した。試料の窒素・炭素安定同位体比は定法に倣い、標準物質の安定同位体比との差を千分率（‰）により表した：

$$\delta^m X = \left( R_{\text{sample}} / R_{\text{ref}} - 1 \right) \cdot 1000 \quad (3.6)$$

ここで、 $R_{\text{sample}}$  と  $R_{\text{ref}}$  はそれぞれ試料と標準物質の安定同位体比（ $^m X / ^n X$ ）を表し、標準物質は窒素では大気中の  $\text{N}_2$  ガス、炭素では Vienna Pee-Dee Belemnite (VPDB) という化石炭酸塩鉱物である。測定精度を知るために試料数点につき 1 点の割合で測定した DL-アラニンの標準偏差は  $\delta^{15}\text{N}$  で 0.14‰ 以下、 $\delta^{13}\text{C}$  で 0.12‰ 以下であった。

ニホンハマアミの餌料源について、相対的寄与率を推定するためにミキシングモデル（SIAR モデル, Parnell et al. 2010）による解析を行った。解析には、R version 3.2.2

(R Development Core Team 2015) のパッケージ SIAR (Stable Isotope Analysis in R) を用い、変数として  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  を用いた。ニホンハマアミおよび餌料源のデータについては、月ごとに集約し、月内の値のばらつきを不確実性として計算に組み込んだ。ニホンハマアミの濃縮計数は、 $\delta^{15}\text{N}$  で  $3.2 \pm 1.1\text{‰}$  (Toda & Wada 1990),  $\delta^{13}\text{C}$  で  $0.8 \pm 1.1\text{‰}$  (DeNiro & Epstein 1978) として計算した。マルコフ連鎖モンテカルロ法 (MCMC) により、各餌料源の寄与率の推定値を繰り返しサンプリングし、寄与率の確率分布を推定した。

### 脂肪酸分析

脂肪酸分析を行うに際し、Folch 法 (Folch et al. 1957) による総脂質の抽出を行った。解凍したニホンハマアミ約 1~5 個体を蒸留水で洗浄した後、湿重量を測定した。アミ重量の 99 倍の生理食塩水 (0.9% NaCl aq) を加え、ホモジナイザーで磨り潰した (1% ホモジネート)。ホモジネート 0.9 mL をねじ口試験管に移し、メタノール 1 mL, クロロホルム 2 mL を加え 1 分間混和した後、遠心分離した (2,800 rpm, 10 分, 4°C)。遠心分離後の下層 (クロロホルム層) をパストゥールピペットで回収後、残った上層に再びクロロホルム 2 mL を加え、混和~遠心分離~下層回収の操作をさらに 3 回繰り返した。回収したクロロホルム層を窒素乾固し、クロロホルム/メタノール (2:1) 1~2 mL に溶解 (脂質抽出液) し、-30°C で保存した。

脂質抽出液を窒素乾固し、5% 塩酸-メタノール溶液 0.5 mL を加え、ブロックヒーターで 95°C, 3 時間加熱した (脂肪酸のメチルエステル化)。室温で放冷後、超純水 2 mL, ヘキサン 4 mL を加えて激しく混和し、遠心分離した (1000 g, 5 分, 4°C)。遠心分離後の上層 (ヘキサン層) をパストゥールピペットで回収後、残った下層に再びヘキサン 4 mL を加え、混和~遠心分離~上層回収の操作をさらに 2 回繰り返した。回収したヘキサン層を窒素乾固し、適量のヘキサン (1~100  $\mu\text{L}$ ) に溶解した。得られた溶液 1  $\mu\text{L}$  をガスクロマトグラフィー (GC-14B, 株式会社島津製作所) に供し、脂肪酸メチルエステルを分析した。

## 【結果】

### ニホンハマアミの安定同位体比

2011年2~6月において、ニホンハマアミの $\delta^{13}\text{C}$ は-19.8~-18.0で推移したものの、期間を通してほぼ一定の値を示した (Fig. 3-8). 一方、 $\delta^{15}\text{N}$ は6.5~9.4で推移し、期間中に増加傾向を示した. 同期間においてPOMの $\delta^{13}\text{C}$ は-25.5~-20.8の減少傾向、 $\delta^{15}\text{N}$ は4.0~6.2でほぼ一定の傾向を示した. その結果、ニホンハマアミとPOMの $\delta^{13}\text{C}$ 差、 $\delta^{15}\text{N}$ 差 ( $\Delta\delta^{13}\text{C}$ ,  $\Delta\delta^{15}\text{N}$ )は、調査期間後半になるほど大きくなる傾向を示した (Fig. 3-8).

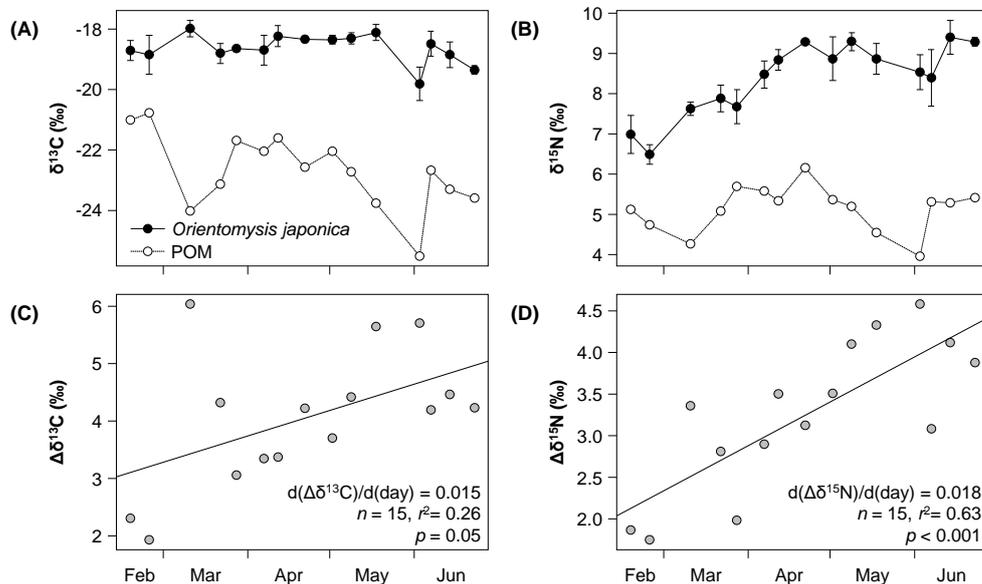


Fig. 3-8 (A, B) Temporal changes in stable isotope ratios of *Orientomysis japonica* and particulate organic matter (POM) and (C, D) their difference.  $\Delta\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_{\text{mysid}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{POM}}$ ,  $\Delta\delta^{15}\text{N} = \delta^{15}\text{N}_{\text{mysid}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{POM}}$ .

### ミキシングモデルによる寄与率推定

ニホンハマアミおよびPOM, BMA, 大型藻類, 陸上植物, スギ花粉, 動物プランクトンの安定同位体比を Fig. 3-9 に示した. ただし, BMA については, 測定値が一般的に言われる BMA の値や過去の結果 (Antonio 2010) から大きく逸脱していたこと, POM の値にきわめて近かったことから, 期間中に大増殖した植物プランクトンが海底に堆積し, BMA サンプルに混入したものと判断した. そのため, 解析には同海域で 2006~2007 年に季節別実施された

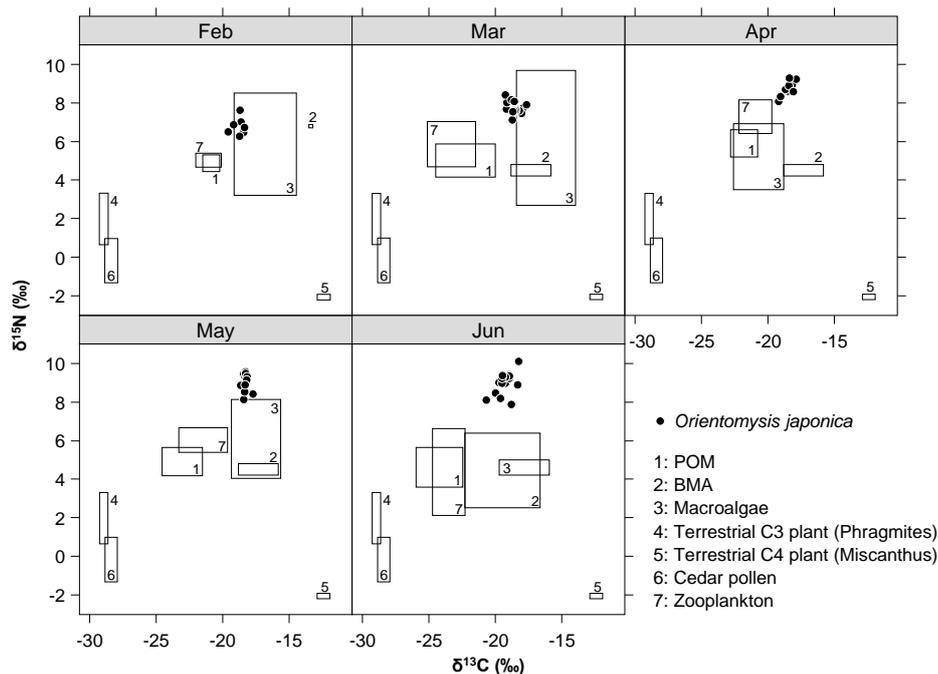


Fig. 3-9 Stable isotope ratios of *Orientomysis japonica* and the potential food sources.

Antonio (2010) の結果 (2月：冬季, 3~5月：春季, 6月：夏季) を使用した. さらに, 一般的に言われる濃縮計数 ( $\delta^{13}\text{C}$ : 約 1‰,  $\delta^{15}\text{N}$ : 約 3‰) と比較して, ニホンハマアミに対して陸上植物 2 種 (ススキ, ヨシ) およびスギ花粉の安定同位体比が著しく離れていたため, また大型藻類はその形状からニホンハマアミには利用されにくいと考え, SIAR モデルによる寄与率推定には POM, BMA, 動物プランクトンのデータのみを使用した (Table 3-2).

SIAR モデルによる解析の結果, ニホンハマアミの食性は 2~6 月にかけて明瞭に変化し, 期間を通して雑食性であるものの, 中心となる餌料源は 2 月には POM と動物プランクトン, 3~4 月には BMA, 5~6 月には BMA と動物プランクトンへと移行した. POM の寄与率は 2 月に約 40% と最も高く, 以後低下し, 6 月には約 10% となった (Fig. 3-10 (A)). 一方, BMA の寄与率は 2 月には低かったものの, 3 月には約 65% とピークをむかえ, 以後 6 月まで 50% 程度で推移した. POM と BMA の寄与率の変化は, 環境中のクロロフィル *a* 量の変化にほぼ同調していた (Fig. 3-10 (B)). 動物プランクトンの寄与率は 2 月には約 40% であったものの, 3 月には約 15% に低下した. 以後 6 月にかけて増加傾向を示し, カイアシ類の密度が高くなった 6 月には約 45% となった. これらの結果から, ニホンハマアミはある特定の餌料源に依

存するのではなく，利用可能な餌生物を利用する雑食者であることが明らかとなった。

Table 3-2 Stable isotope ratios of *Orientomysis japonica* and the potential food sources. \*: data from Antonio (2010).

Month	Mysid/ potential food sources	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	n
		Mean $\pm$ SD	Mean $\pm$ SD	
Feb	<i>Orientomysis japonica</i>	-18.8 $\pm$ 0.4	6.8 $\pm$ 0.4	7
	POM	-20.8 $\pm$ 0.6	4.9 $\pm$ 0.4	4
	BMA	-13.3 $\pm$ 0.2	6.8 $\pm$ 0.1	*
	Zooplankton	-21.0 $\pm$ 0.8	5.1 $\pm$ 0.3	4
Mar	<i>Orientomysis japonica</i>	-18.5 $\pm$ 0.5	7.7 $\pm$ 0.3	15
	POM	-22.9 $\pm$ 1.6	5.0 $\pm$ 0.7	6
	BMA	-17.3 $\pm$ 1.5	4.5 $\pm$ 0.3	*
	Zooplankton	-23.2 $\pm$ 1.4	5.9 $\pm$ 0.8	6
Apr	<i>Orientomysis japonica</i>	-18.5 $\pm$ 0.4	8.7 $\pm$ 0.4	9
	POM	-22.1 $\pm$ 0.8	5.7 $\pm$ 0.5	5
	BMA	-17.3 $\pm$ 1.5	4.5 $\pm$ 0.3	*
	Zooplankton	-20.9 $\pm$ 0.8	7.2 $\pm$ 0.7	6
May	<i>Orientomysis japonica</i>	-18.3 $\pm$ 0.2	9.0 $\pm$ 0.4	15
	POM	-23.0 $\pm$ 0.9	5.1 $\pm$ 0.5	8
	BMA	-17.3 $\pm$ 1.5	4.5 $\pm$ 0.3	*
	Zooplankton	-21.3 $\pm$ 1.4	6.0 $\pm$ 0.6	6
Jun	<i>Orientomysis japonica</i>	-19.2 $\pm$ 0.6	9.0 $\pm$ 0.6	15
	POM	-23.8 $\pm$ 1.2	5.0 $\pm$ 0.7	8
	BMA	-18.2 $\pm$ 2.9	4.1 $\pm$ 1.9	*
	Zooplankton	-23.3 $\pm$ 0.8	6.1 $\pm$ 0.5	7

### ニホンハマアミの脂肪酸組成

ニホンハマアミの脂肪酸組成を Table 3-3 に示した。構成脂肪酸では 22:6（ドコサヘキサエン酸，DHA）が最も多く 24.0~28.4%（中央値）を占めた。次いで 16:0（パルミチン酸）（22.3~24.6%），20:5（エイコサペンタエン酸，EPA）（15.5~22.6%），18:1（オレイン酸，バクセン酸）（9.3~10.8%）となり，この 4 脂肪酸で 75.6~83.4%を占めた。これら以外では，14:0（ミリスチン酸）（0.9~1.9%），14:1（ミリストオレイン酸）（1.0~5.1%），16:1（パルミトオレイン酸）（1.3~2.6%），18:0（ステアリン酸）（2.1~4.1%），20:4（アラキドン酸）（1.3~1.7%）などが見られた。

5 月に採集された抱卵雌 3 個体について，親個体とその保育囊内の幼生の脂肪酸組成を比較した。親個体は上記と同様，22:6 が 27.8~30.5%，16:0 が 24.4~24.7%，20:5 が 19.4~19.9%で上位 3 脂肪酸を占めていた。一方，保育囊内幼生の脂肪酸では 22:6 は 10.8~12.7%（第 4 位），

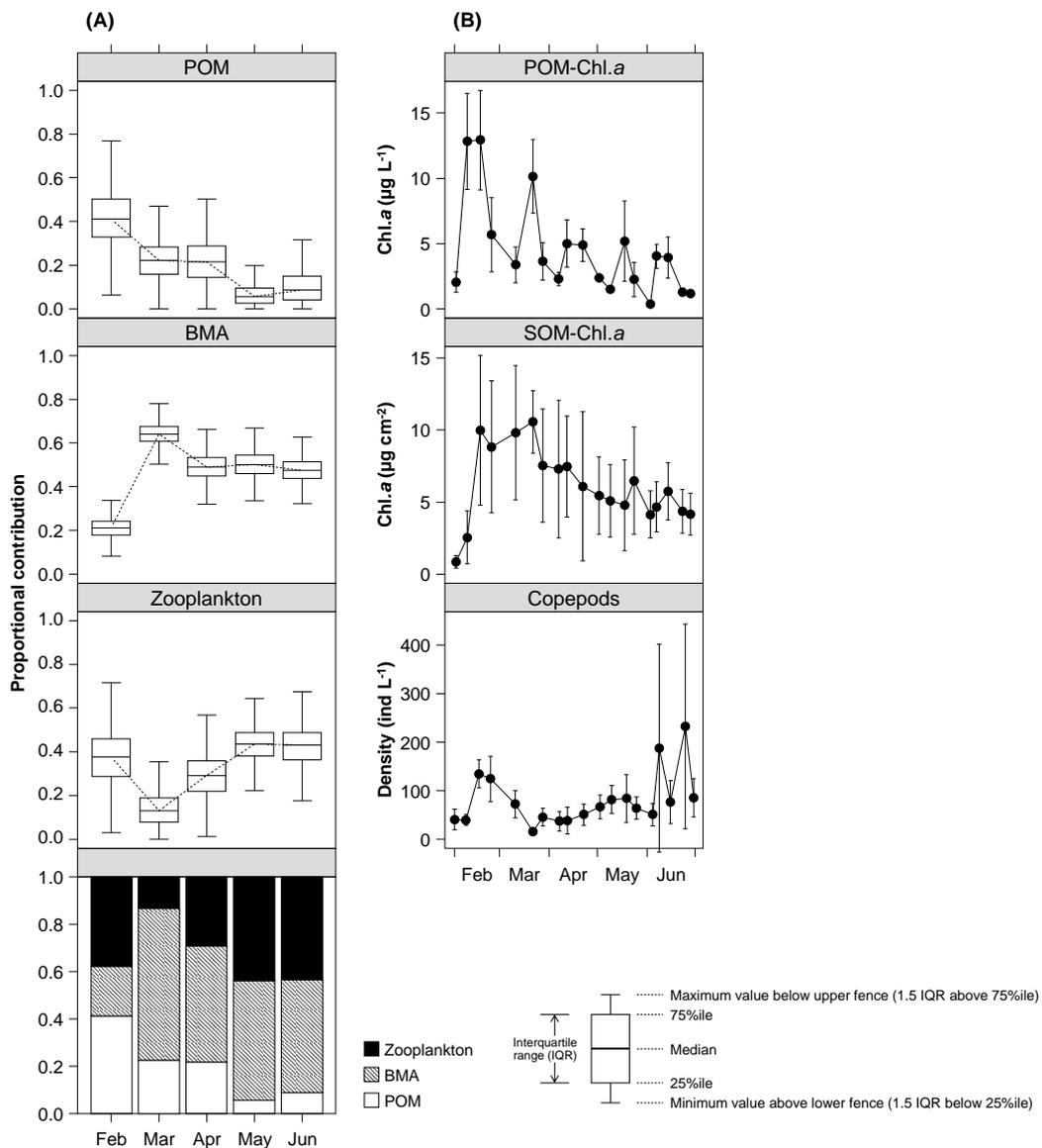


Fig. 3-10 (A) Contribution of food sources (POM, BMA and zooplankton) estimated by SIAR, and (B) the concentration of chl.a in particulate and sedimentary organic matters (POM, SOM) and the density of copepods in the sampling area.

16:0 は 19.7~20.9% (第 2 位), 20:5 は 12.0~13.6% (第 3 位) となり, 22:6 および 20:5 の割合は親個体と比較して大きく減少していた (Fig. 3-11). 幼生では 18:1 の割合が最も高く, 36.2~39.0%を占めていた (親個体では 11.3~12.9%で第 4 位).

#### 脂肪酸バイオマーカー

本研究では, 脂肪酸バイオマーカーとして以下の項目の月変化を見た. 珪藻類由来の脂肪

Table 3-3 Monthly changes in fatty acid composition of *Orientomysis japonica*. Different letters indicate statistically significant differences among months.

FA	Feb			Mar			Apr			May			June		
	Median	Range	SD	Median	Range	SD	Median	Range	SD	Median	Range	SD	Median	Range	SD
14:0	1.9	1.3- 3.0	bc	0.9	0.2- 1.3	a	1.5	1.3- 2.2	c	1.3	0.5- 2.3	bc	0.9	0.6- 1.7	a
14:1	1.0	0.7- 1.2	a	5.1	2.6- 7.0	c	1.2	1.1- 1.3	b	1.1	0.6- 1.3	ab	1.1	0.0- 1.7	ab
16:0	23.3	21.6- 24.1	-	24.6	19.3- 29.1	-	22.7	22.0- 24.3	-	22.3	20.9- 24.5	-	23.8	20.0- 28.9	-
16:1	2.6	2.2- 5.3	b	2.5	1.4- 4.7	b	2.3	2.0- 3.4	b	2.6	1.4- 4.0	b	1.3	0.5- 2.0	a
18:0	3.1	2.6- 4.0	b	3.7	2.9- 4.0	bc	2.1	2.1- 2.5	a	3.3	2.5- 3.6	b	4.1	3.6- 8.2	c
18:1	9.9	8.8- 12.4	-	10.8	8.8- 13.3	-	10.3	10.0- 11.1	-	10.8	9.1- 12.3	-	9.3	7.2- 16.7	-
18:2	1.0	0.7- 1.2	a	1.5	0.7- 2.1	abc	1.0	1.0- 1.3	a	1.8	1.4- 2.4	c	1.4	1.1- 1.7	b
18:3	1.0	0.7- 2.5	ab	1.3	0.0- 1.8	a	1.7	1.6- 1.8	b	1.5	0.5- 2.3	ab	1.0	0.4- 1.6	a
20:2	1.2	0.8- 1.6	ab	0.7	0.0- 1.5	a	1.5	1.4- 1.6	b	1.3	0.9- 1.5	ab	1.3	0.0- 1.5	a
20:4	1.5	1.1- 2.3	abc	1.3	0.0- 1.7	ab	1.7	1.6- 1.8	c	1.3	1.0- 1.5	a	1.6	1.2- 2.3	bc
20:5	22.6	21.1- 22.8	c	17.7	14.6- 21.5	b	22.0	21.1- 22.5	c	22.3	16.7- 22.9	bc	15.5	14.6- 17.2	a
22:6	25.5	21.3- 27.9	a	24.0	16.3- 27.6	a	28.4	26.4- 29.5	b	26.4	24.8- 29.7	ab	27.0	19.9- 29.7	ab
Others	4.7	3.9- 6.4	b	5.1	3.0- 14.2	bc	2.8	1.9- 3.8	a	3.6	3.1- 16.6	b	10.4	5.8- 22.6	c
<i>n</i>	6			10			10			9			10		

FA: fatty acid; SD: Steel-Dwass test,  $p < 0.05$

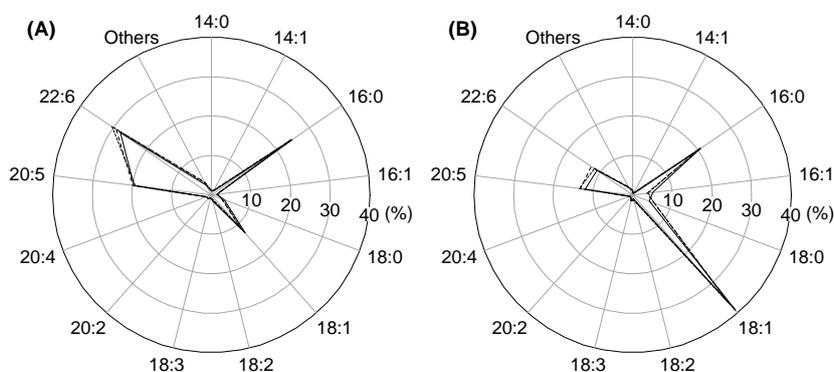


Fig. 3-11 (A) Maternal and (B) offspring fatty acid composition. Line type indicates mother-offspring relations.

酸として EPA (Alfaro et al. 2006, David et al. 2006) および EPA/DHA 比 (Xu & Yang 2007), 16:1/16:0 比 (Alfaro et al. 2006, Xu & Yang 2007), 渦鞭毛藻類由来として DHA (Alfaro et al. 2006, David et al. 2006, Xu & Yang 2007), 肉食性の強さを示す項目として 18:1n-9/18:1n-7 比 (David et al. 2006) を指標とした (Table 3-4). また, 陸上植物由来の脂肪酸として炭素数 24 以上の長鎖脂肪酸 (Alfaro et al. 2006, David et al. 2006), バクテリア由来として炭素数奇数および枝分かれ状の脂肪酸 (Alfaro et al. 2006, David et al. 2006, Xu & Yang 2007) も考慮したが, 本研究ではニホンハマアミからはどちらも検出されなかった.

珪藻類の指標とした脂肪酸バイオマーカー間には有意な正の相関がみられ (Fig. 3-12; EPA (20:5n-3) 含有率-16:1/16:0 比,  $r^2 = 0.26$ ,  $p < 0.001$ ; EPA/DHA (20:5n-3/22:6n-3) 比-16:1/16:0 比,  $r^2 = 0.55$ ,  $p < 0.001$ ), 一貫性のある結論が導き出されることが示唆された.

Table 3-4 Biomarker fatty acids and the ratios used to identify potential food sources for *Orientomysis japonica*.

Source	Biomarker	Reviewed in
Diatoms	20:5n-3 (EPA)	1), 2)
	20:5n-3/22:6n-3 (EPA/DHA)	3)
	16:1/16:0	1), 3)
Dinoflagellates	22:6n-3 (DHA)	1), 2), 3)
Carnivorous / herbivorous	18:1n-9/18:1n-7	2)
Terrestrial plants	Long-chain FAs (> 24)	1), 2)
Bacteria	Odd-chain and branched-chain FAs	1), 2), 3)

1) Alfaro et al. (2006); 2) David et al. (2006); 3) Xu & Yang (2007)

珪藻類バイオマーカーの3項目（EPA、EPA/DHA比、16:1/16:0比）では、2~5月には月間で有意差が見られないことが多かった（Steel-Dwass test,  $p > 0.05$ ）が、すべての項目で6月に値が低下した（Steel-Dwass test,  $p < 0.05$ ）（Fig. 3-13 (A, D, E)）。渦鞭毛藻類の指標としたDHAは、4月に割合が増加した（Steel-Dwass test,  $p < 0.05$ ）（Fig. 3-13 (B)）。肉食性の指標とした18:1n-9/18:1n-7比は、5月から数値が上昇傾向を示し、6月にはそれ以前と比較して有意に高かった（Steel-Dwass test,  $p < 0.05$ ）（Fig. 3-13 (F)）。この間の環境中の植物プランクトンの細胞数（Fig. 3-13 (C)）および動物プランクトン密度（Fig. 3-10 (B)）は、バイオマーカーと同様の傾向を示し、珪藻類は5~6月に大きく減少、渦鞭毛藻類は3~4月に大きく増加、カイアシ類は6月に増加した。

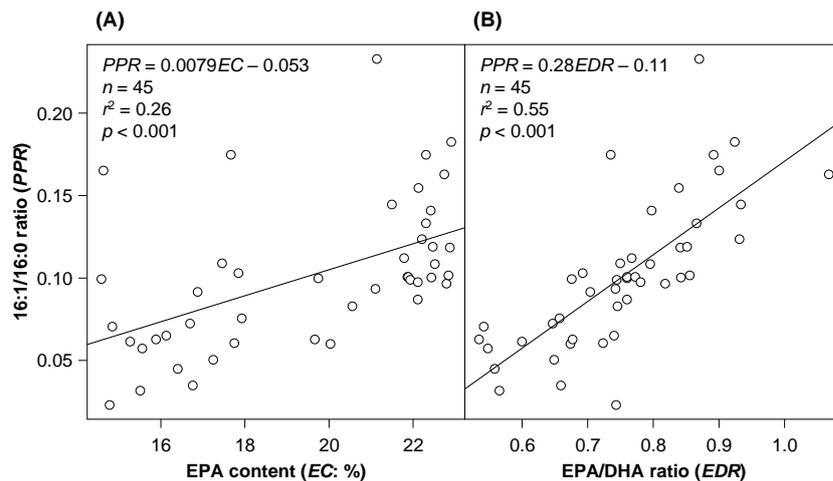


Fig. 3-12 Relationships among biomarkers for diatoms. (A) EPA content and 16:1/16:0 ratio, (B) EPA/DHA and 16:1/16:0 ratios.

【考察】

安定同位体比および脂肪酸バイオマーカーによる食性解析により、ニホンハマアミは雑食性が強いこと、2月から6月にかけて食性が変化したことが示唆された。SIARモデルから予想されたPOMやBMAの寄与率の変化は、環境中のPOMおよびSOMのクロロフィルa量の変動と類似していた (Fig. 3-10)。POMとSOMのクロロフィルa量では、前者が容積あたり、後者が面積あたりと単位が異なり、またPOMとBMAではアミ類による利用能が異なる可能性が考えられるために直接的な比較はできないが、両者ともに調査期間中のピークの時期に、ニホンハマアミの餌料源としての寄与率でも高くなる傾向が見られた。また、脂肪酸バイオマーカーによって6月に珪藻類食が弱まり、渦鞭毛藻類食が強まること示唆された (Fig. 3-13)。このとき、底層水中の珪藻類、渦鞭毛藻類の細胞密度も同様の変化を示した。また、春季ブルーム中には珪藻類の重要度が上がり (Fig. 3-13)、植物プランクトンが減少する夏季には動物プランクトンを中心とした動物性餌料の重要度が高くなった。これらの結果

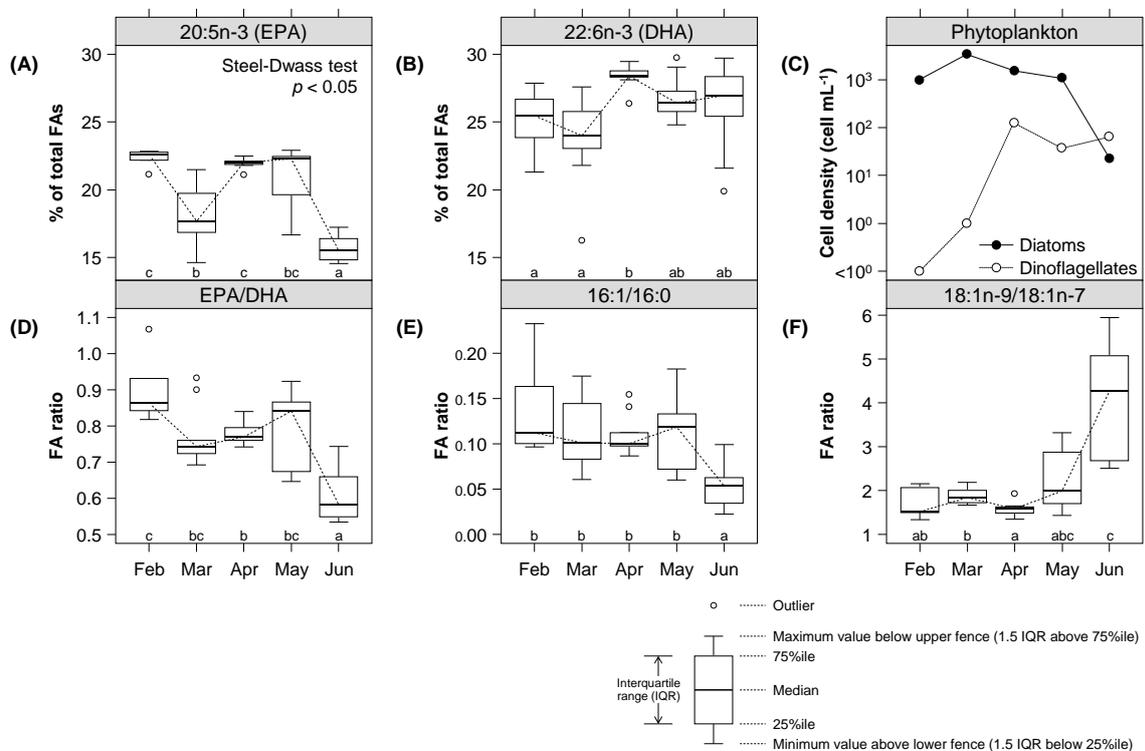


Fig. 3-13 (A, B, D, E, F) Biomarker composition for potential food sources in *Orientomysis japonica*, and (C) temporal changes in the cell density of phytoplankton in the sampling area. Different letters indicate statistically significant differences among months.

は、本種が環境中に豊富に存在し利用しやすい餌料種を積極的に摂食する日和見食者であることを示している。本種のように餌料の範囲が広く、周辺の餌料環境の変化に応じた食性の季節変化を示す例は、フィンランド湾の *Mysis mixta* や *M. relicta* (Viherluoto et al. 2000), *Neomysis integer*, *Praunus flexuosus*, *P. inermis* (Lehtiniemi & Nordström 2008), 南アフリカの *Mesopodopsis africana* (Carrasco & Perissinotto 2010) など多くのアミ類で報告されており、アミ類ではかなり一般的な性質であることが推察される。

本種の消化管内容物からは植物花粉様の物質が春季を中心に出現したが (秋山 未発表), 安定同位体比分析と脂肪酸分析によりニホンハマアミが陸上植物由来の有機物を栄養源にしている可能性は否定された。淡水から沿岸域に生息するアミ類では、花粉や孢子類が消化管の中から出現することが報告されている (Fenton 1996, Fockedey & Mees 1999) が、いずれも量的にはそれほど多くないとされる。 *Mysis stenolepis* や *Neomysis integer* において、消化管内からセルラーゼやキチナーゼが検出されており (Friesen et al. 1986, Zagursky & Feller 1985), 陸上植物や菌類の細胞を消化・吸収できる種も確認されている (*Limnomysis benedeni*: Aßmann et al. 2009)。

珪藻類や渦鞭毛藻類に多く含まれる *n-3* 系高度不飽和脂肪酸はアミ類の再生産に重要な働きをすることが知られており (Domingues et al. 2001), その中でも珪素類に豊富に含まれる EPA の役割は大きいとされる。五大湖に生息する *Mysis relicta* では、EPA を豊富に含む栄養剤を餌生物 *Artemia* sp. ノープリウス幼生に添加することで、再生産力が上昇することが報告されている (Kuhn et al. 1991)。脂肪酸分析の結果から、ニホンハマアミでは春~夏季にかけて EPA 含量が減少する傾向が見られ、餌料源中の珪藻の割合が低下することが示された (Fig. 3-13)。この EPA 含量の減少により、夏季にニホンハマアミ個体群の再生産力が低下したことが考えられ、これが夏季の密度減少の一因となっている可能性が示唆された。

### 3-3 丹後海における低次食物網構造

3-2 節により，ニホンハマアミの雑食性，日和見食性が明らかとなった．本節では，栄養段階がニホンハマアミと近いと推定される小型甲殻類や稚魚，多毛類について安定同位体比分析を行い，ニホンハマアミとの餌料源をめぐる競合関係について推定した．

#### 【方法】

3-2 節のニホンハマアミ採集時に同時に採集された生物について，乾燥，ホモジナイズ，HCl 曝気処理を施し，スズ箔に封入した後，元素分析計（EA1108，Fisons Instrument 社）と質量分析計（Delta S，Finnigan Mat 社）を組み合わせた自動分析システムにより窒素・炭素安定同位体比を測定した．なお，数種を除いては種の同定は行わずに，原則として目レベルでの分類群にまとめた．端脚類については 10~20 個体，等脚類については 2~5 個体，クーマ類については 10 個体をまとめて 1 サンプルに，十脚類，多毛類，魚類についてはそれぞれ 1 個体で 1 サンプルとした．

#### 【結果】

一次生産者（POM，BMA，大型藻類，陸上植物，スギ花粉）から，一般的な濃縮係数の目安である  $\Delta\delta^{15}\text{N}=3\text{‰}$ ， $\Delta\delta^{13}\text{C}=1\text{‰}$ を参考にした傾き  $\delta^{15}\text{N}/\delta^{13}\text{C}=3$  の直線を引くと，多くの生物の同位体比が POM および BMA を起源とする食物連鎖上にあることが示された（Fig. 3-14）．一方，貝虫類とヒラテコブシガニ *Philyra platycheira* については，BMA から伸ばした直線よりも  $4\sim 5\text{‰}\delta^{13}\text{C}$  が高い位置にあった．

POM および BMA を起源とする食物連鎖上にあると考えられる生物について，窒素同位体比を用いて栄養段階を推定した．POM と BMA の窒素同位体比の平均値を基礎生産者の同位体比（ $\delta^{15}\text{N}_{\text{PP}}$ ）とし，各生物の窒素同位体比（ $\delta^{15}\text{N}_{\text{Z}}$ ）と基礎生産者同位体比差  $\Delta\delta^{15}\text{N}_{\text{PP}} (= \delta^{15}\text{N}_{\text{Z}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{PP}})$  について  $3\text{‰}$ ごとに栄養段階が 1 つ上がると考えた．その結果， $\Delta\delta^{15}\text{N}_{\text{PP}}$  は動物プランクトンでは  $+0.9 \pm 1.1\text{‰}$ ，端脚類では  $+1.9 \pm 1.5\text{‰}$ となり，それぞれ 1/3 次，2/3 次消費者とな

った (Fig. 3-15). アミ類, ヤドカリ類, 等脚類はそれぞれ $+3.0 \pm 1.2\%$ ,  $+3.1 \pm 0.9\%$ ,  $+3.2 \pm 0.8\%$ となり, 1次消費者と考えられた. 着底直後と思われるヒラメ稚魚, スズキ稚魚は $+4.0 \pm 0.9\%$ ,  $+4.1 \pm 1.3\%$ , エビジャコ *Crangon* sp., 多毛類は $+4.9 \pm 0.9\%$ ,  $+5.1 \pm 0.9\%$ となり, それぞれ 4/3次, 5/3次消費者であると考えられた. アキアミ *Acetes japonicus* は $+5.8 \pm 0.4\%$ , キンセンガニ *Matuta victor* は $+6.9\%$ となった.

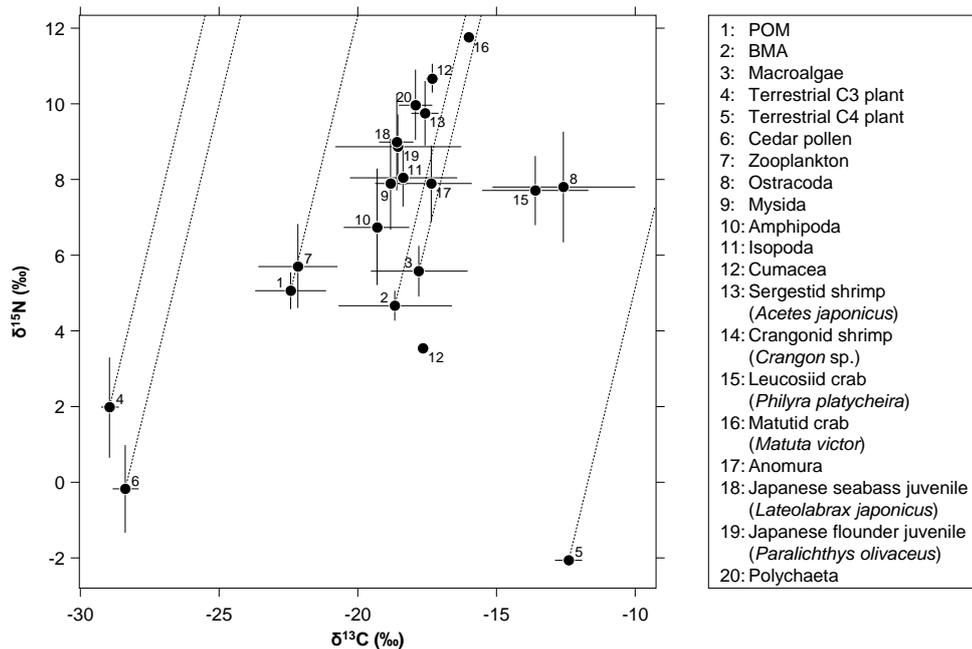


Fig. 3-14 Stable isotope ratios of organisms in the sampling area. Vertical and horizontal bars indicate SD. The slope of dashed lines ( $\delta^{15}\text{N}/\delta^{13}\text{C}$ ) is 3.

### 【考察】

アミ類, 等脚類, ヤドカリ類は  $\delta^{15}\text{N}$  値が近く, 栄養段階がほぼ同様であると考えられる (Fig. 3-15). しかし, アミ類と等脚類の  $\delta^{13}\text{C}$  値が, POM と BMA から濃縮係数を考慮して伸ばした直線の間位置するのに対し, ヤドカリ類では BMA からの線上に乗っている. そのため, ヤドカリ類は BMA を主食とすることが推察され, アミ類と餌料をめぐる競合関係は強くないと考えられた. 端脚類の  $\delta^{15}\text{N}$  値はアミ類よりも低く, 栄養段階も 2/3次消費者と推定された. 沿岸域に生息する端脚類には消化酵素としてセルラーゼ活性を持つ種もあり,

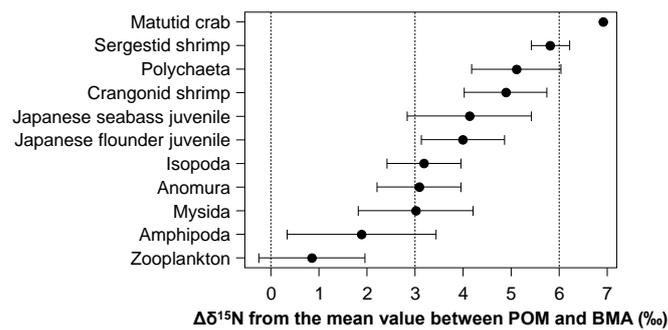


Fig. 3-15  $\Delta\delta^{15}\text{N}_{\text{PP}}$  ( $\delta^{15}\text{N}$  differences from the mean value between POM and BMA) of major organisms in the sampling area.

海底に堆積した陸上植物由来のリターを直接摂餌する種が知られている（トンガリキタヨコエビ *Anisogammarus pugettensis*：櫻井ら 2007，河内ら 2007）。 $\delta^{15}\text{N}$  値および  $\delta^{13}\text{C}$  値からみて，丹後海で採集されたヨコエビ類が主餌料源として陸上植物由来の有機物を利用しているとは考えにくい。

アキアミやエビジャコ類の  $\delta^{15}\text{N}$  値はアミ類よりも約 2% 高く，アミ類にとって餌料をめぐる競合相手および捕食者でもあると考えられる。アキアミの消化管内容物からは甲殻類片が確認されており，マレーシアに生息する同種個体の消化管内容物からはアミ類も出現している（Amani et al. 2011）。また，エビジャコ類もアミ類を捕食することが知られ，丹後海でもウリタエビジャコがニホンハマアミを捕食していることが報告されている（Antonio et al. 2011）。キンセンガニは貝類やヤドカリ類，それらの死骸などを摂食すると考えられている（Perez & Bellwood 1988）が，小型魚類の捕食も知られており（Hossain et al. 2002：文献中では *Matuta lunaris*（コモンガニ *Ashtoret lunaris* のシノニム）となっているが，分布域からキンセンガニであると考えられる）， $\delta^{15}\text{N}$  値はアミ類よりも約 4% 大きいことから，アミ類にとっては捕食者に位置づけることができる。

ヒラメ稚魚やスズキ稚魚は，一般的にはアミ類の捕食者だが（山田ら 1998，田中ら 2006，畑中・関野 1962，Fuji et al. 2010），着底直後の稚魚に関しては， $\delta^{15}\text{N}$  値はアミ類よりも約 1% しか高くなく，同じ餌料源をめぐる競合関係にあると考えられる。着底直後のヒラメは主にカイアシ類や尾虫類といった動物プランクトンを摂食し，成長に伴ってアミ類食となり競合

種から捕食者へと移行する.

## 第4章 生産量および年間世代数の推定

魚類の環境収容力は、餌生物の現存量よりもむしろ生産量によって決まることから、魚類による餌生物の捕食量や魚類の資源量を推定するためには餌生物の現存量だけでは不十分である (Crisp 1984). 多くの沿岸・河口域においてアミ類は魚類の重要な餌生物となっており、アミ類の季節的な消長が魚類の生産構造を左右するといわれている (片山ら 2008). また、生態系モデルの構築やその有効性の検証にも現存量とともに生産量の知見が不可欠である。アミ類などの小型動物が担う二次生産は基礎生産者から高次の消費者に至るエネルギーフローの重要な経路であり (Azeiteiro et al. 1999), 生態系における生物群間の定量的な関係解明にはこれらの生産量が重要となる。

生産量の推定には大きく分けて2つの方法がある。1つは個体群を構成する個体の成長や生残を時系列的に追跡する方法、もう1つは現存量などに係数を掛ける方法や捕食者の摂食量をもとに推定する方法などの便宜的な手法である。表在性甲殻類に対しては、便宜的な経験モデルが多数構築されている (Cartes et al. 2002) が、多種にわたる甲殻類を対象としているため精度が高くないなど問題点も多い。一方、時系列的に追跡する方法には成長量逐次計算法 (Crisp 1984) やサイズ頻度法 (Menzie 1980) があり、これまでにアミ類の生産量推定にも使用されてきた (Mee et al. 1994, Wooldridge 1986, Yamada et al. 2007). これらの方法は、主に同時出生集団 (コホート) の追跡をベースとした計算方法になっており、繁殖期が短い、寿命が長い、年間世代数が少ないといったコホート解析に適した冷水域のアミ類での適用例がほとんどである。

ニホンハマアミ *Orientomysis japonica* をはじめとして温帯域に生息するアミ類は、年中産卵すること、短命で世代交代を繰り返し、世代の重複が見られることから生産量の推定が困難であり、知見が少ないのが現状である。そこで、本研究では第3の方法として瞬間生産量による推定方法 (玉井 1988) を採用した。この方法はフィールドにおける成長解析もしくは飼育下で成長データが得られる場合に適用できる方法で、甲殻類の場合、成長量、脱皮殻生

産量，再生産量の和で生産量を表す手法である．これまでに，このような方法で生産量を求めた知見は少なく，タスマニア島南部ストーム湾に生息するオキアミ *Nyctiphanes australis* (Ritz & Hosie 1982, Hosie & Ritz 1983) と東北太平洋岸に生息するミツクリハマアミ *O. mitsukurii* (山田 2000) で試みられているのみである．この方法の利点は，生産量を成長，脱皮，再生産の3項目に分けて求めることができることで，それぞれの寄与率を推定できる．

本章では，高頻度で取得したフィールドデータと飼育実験の結果(2-3節)を用いて，瞬間生産量の算出による生産量推定を行った．

#### 4-1 個体群動態

飼育実験から，夏季の高水温期に放出された個体の寿命は1ヶ月未満である可能性が示唆されており(2-3節)，月1回の頻度での採集では生産量推定に供するデータとしては十分ではない．そこで，高頻度の採集を実施することで，年間を通じた個体群動態を詳しく把握し，生産量を推定するために必要な個体数増減にかかわる詳細なデータを取得する．

##### 【方法】

##### 試料採集

ニホンハマアミの採集は，京都府舞鶴市神崎浜の沖合 (Fig. 2-9) にて，2009年12月から2011年7月にかけて原則週に1回の頻度で計66回行った．採集は，調査船白浪丸(4.4t)にて約2ノット，1分間の小型ソリネット(高さ40cm，幅30cm，目合500 $\mu$ m)曳網により行い，2-2節の結果に基づき，分布の中心である水深5m，10m域でそれぞれ3反復ずつ実施した．GPSプロッター(HE-61GPⅡ：本多電子株式会社)による位置情報により曳網距離を算出した．採集したサンプルは，船上にて10%ホルマリンにより固定し，実験室へ持ち帰った．CTD (Compact-CTD ASTD687：JFEアドバンテック株式会社)により底層の水温，塩分を記録した．

採集した標本からニホンハマアミを抽出した後，計数，重量測定を行い，密度と生物量を

計算した。各月に採集されたニホンハマアミから無作為に抽出した約 100 個体について、抱卵雌、成熟雌とそれ以外に分類した後、生物顕微鏡下で頭胸甲長 ( $CL$ : mm) を測定した。

#### 再生産率、死亡率、生残率の推定

外部との移出入過程のない閉じた個体群を仮定すると、ある採集日から翌日までの分布密度の増減は、採集日の日間出生個体密度 ( $R_{(n)}$ : 個体  $m^{-2}$ ) と日間死亡個体密度 ( $M_{(n)}$ : 個体  $m^{-2}$ ) を用いて以下の形で表される:

$$\begin{aligned} D_{(n+1)} &= D_{(n)} + R_{(n)} - M_{(n)} \\ &= D_{(n)} \cdot \left( 1 + \frac{R_{(n)}}{D_{(n)}} - \frac{M_{(n)}}{D_{(n)}} \right) \end{aligned} \quad (4.1)$$

ここで、 $D_{(n)}$ は採集日  $n$  における分布密度 (個体  $m^{-2}$ )、 $D_{(n+1)}$ は翌日の分布密度を表す。このとき、 $R_{(n)}/D_{(n)}$ が出生率、 $M_{(n)}/D_{(n)}$ が死亡率となり、出生率と死亡率の差である増加率  $I_{(n)}$ は、

$$I_{(n)} = \frac{R_{(n)} - M_{(n)}}{D_{(n)}} \quad (4.2)$$

と表される。 $I_{(n)} = 0$  のとき分布密度は一定であり、 $I_{(n)} > 0$  で増加、 $I_{(n)} < 0$  で減少していることを表す。採集日間の出生率、死亡率が一定であると仮定すると、採集日間の分布密度の増減は式 (4.1) を拡張して以下の形で表される:

$$D_{(n+\Delta t)} = D_{(n)} \cdot \left( 1 + \frac{R_{(n)}}{D_{(n)}} - \frac{M_{(n)}}{D_{(n)}} \right)^{\Delta t} \quad (4.3)$$

ここで、 $D_{(n+\Delta t)}$ は次の採集日の分布密度を表し、 $\Delta t$ は採集日間隔 (日) である。 $D_{(n)}$ 、 $D_{(n+\Delta t)}$ は既知であり、 $R_{(n)}$ は最大抱卵数 ( $BS_{\max}$ : 個 個体 $^{-1}$ , 式 (2.10)), 保育期間 ( $IT$ : 日), 抱卵雌の分布密度 ( $D_{BF}$ : 個体  $m^{-2}$ ) を用いて以下の式で求められる。

$$R_{(n)} = \sum_i^m \frac{BS_{\max}}{IT} \times \frac{D_{BF}}{m} \quad (4.4)$$

ここで、 $m$ は測定個体数 (個体) である。 $IT$ については、本研究ではニホンハマアミの保育

期間を求めているため、同属種で体サイズもほぼ同程度のオオトゲハマアミ *O. robusta* の結果 (Sudo 2003) を利用した :

$$IT = \frac{112.04}{T - 5.23} \quad (n = 72, r^2 = 0.99) \quad (4.5)$$

ここで、 $T$  は水温 (°C) である。  $M_{(n)}$  は式 (4.3) を変形して、

$$M_{(n)} = D_{(n)} \cdot \left\{ 1 - \left( \frac{D_{(n+\Delta t)}}{D_{(n)}} \right)^{\frac{1}{\Delta t}} \right\} + R_{(n)} \quad (4.6)$$

の形で求められる。式 (4.1) から、死亡個体がなければ採集日翌日の最大可能分布密度は分布密度と出生個体密度の和  $D_{(n)}+R_{(n)}$  となるが、実際には死亡個体が存在し、その数を減じた  $D_{(n)}+R_{(n)}-M_{(n)}$  が翌日の分布密度となる。これらの関係から、採集日から翌日にかけての生残指数 ( $S_{(n)}$ ) を以下により定義した。

$$S_{(n)} = \frac{D_{(n)} + R_{(n)} - M_{(n)}}{D_{(n)} + R_{(n)}} \quad (4.7)$$

理論上  $S_{(n)}$  は  $0 \leq S_{(n)} \leq 1$  の範囲内で変動し、 $S_{(n)} = 1$  のときには新たな出生個体を含めて全個体が翌日まで生残すること、 $S_{(n)} = 0$  のときには全個体が死滅することを示している。

## 【結果】

### 個体数とサイズ組成の季節変化

調査期間中、底層の水温および塩分は 2-2 節 (Fig. 2-5) とほぼ同様の変化を示し、水温は 7 月後半~9 月にピークとなり、最高は 2010 年 8 月 26 日の水深 5 m 域の 28.9°C であった (Fig. 4-1 (A))。塩分は、秋~春季に緩やかに上昇し、夏季に急激に低下する季節変化がより顕著に現れた (Fig. 4-1 (B))。

分布密度は 2~5 月にかけてばらつきは大きいものの 150~200 個体  $m^{-2}$  で安定するが、2-2 節と同様に 6~7 月にかけて急激に減少した (Fig. 4-2 (A))。生物量も分布密度と同様に 2~5 月にかけてに多く (約 50~250 mgDW  $m^{-2}$ )、6~7 月に急減した (Fig. 4-2 (B))。2010 年 6 月、2011

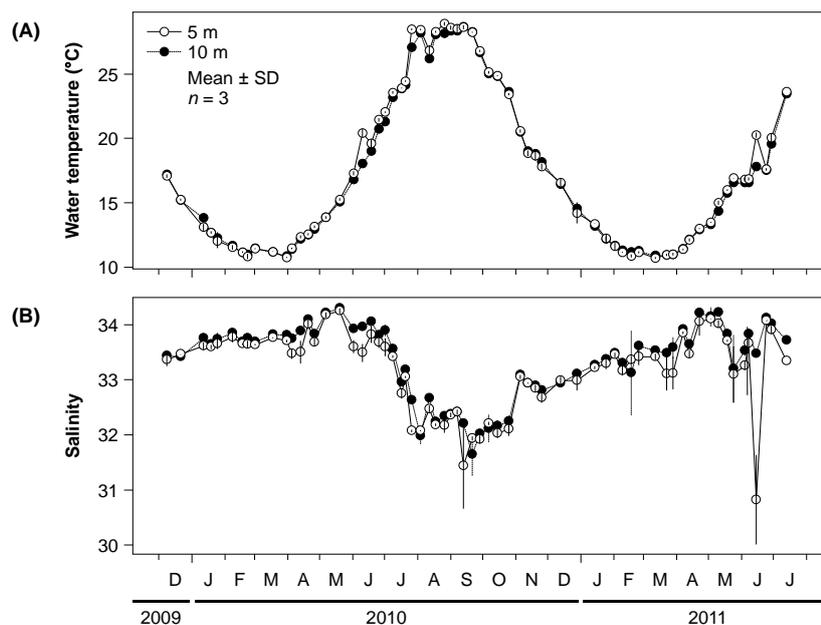


Fig. 4-1 Seasonal changes in hydrographic conditions in Kanzaki, Tango Bay during the study period from December 2009 to July 2011. (A) Water temperature and (B) salinity in the benthic layer at the sampling sites (Vertical bars indicate SD).

年6月ともに、わずか約1~2週間で分布密度が5~10%以下まで減少する様子が見られた。その後、翌年1月中旬まで低密度で推移した。体長組成のヒストグラムでは、一部追跡可能なピークが見られるものの、年間を通じて安定的にピークを追跡することは困難であった (Fig. 4-3)。個体数増減の傾向としては、冬~春季に小型の個体（大部分が未成熟個体）が多数出現し、分布密度が高くなるが、初夏には小型個体の割合が低下し、分布密度が急激に減少した。その後翌冬に再び小型個体が増加し始め、分布密度が回復した。

#### 出生率，死亡率，生残指数の季節変化

分布密度の季節変化および抱卵雌の密度に基づいて算出した出生個体密度  $R_{(n)}$  (Fig. 4-4 (A))，死亡個体密度  $M_{(n)}$  (Fig. 4-4 (C)) は、ともに分布密度に依存する形で冬~初夏に値が大きくなった。しかし、出生率  $R_{(n)}/D_{(n)}$  (Fig. 4-4 (B))，死亡率  $M_{(n)}/D_{(n)}$  (Fig. 4-4 (D)) は、夏~初冬にかけて増加した。すなわち、冬~初夏には個体群は安定しているが、夏~初冬には活発に再生産が行われるものの、死亡個体も多く、個体群内の個体の出入りが大きいことを示して

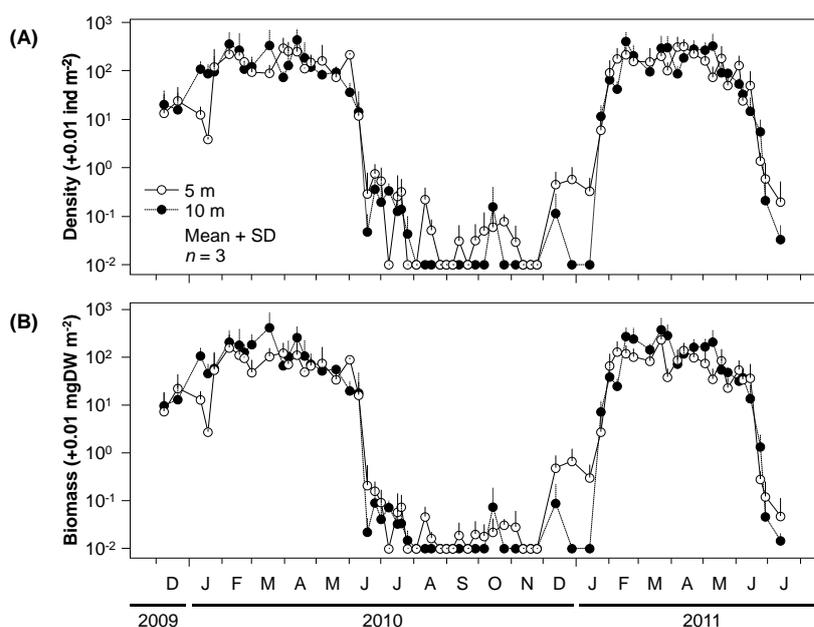


Fig. 4-2 (A) Density and (B) biomass of *Orientomysis japonica*: means of three tows at each depth from December 2009 to July 2011 (Vertical bars indicate SD).

いる。分布密度の増減を表す増加率  $I_{(n)}$  は、1~6月にかけて0付近で推移したが、7~12月には大きく減少し、-1になることもたびたびあった (Fig. 4-5 (A))。  $I_{(n)}$  は、採集された個体の分布密度による影響を受けるため0付近で値がばらつきやすく、一定の年間変化傾向が見えにくいことから、連続5採集による移動平均 (5回の連続採集で1回も分布密度が0個体  $m^{-2}$  ならなかった場合のみを採用) で表現したところ、明確な季節変化が見られた。1月には  $I_{(n)} > 0.1$  と10%以上の増加率となるが、徐々に減少を続け3~4月に0となり、以後減少傾向に転じた (Fig 4-5 (B))。移動平均で見ると、水温  $T_{RM}$  (水温の移動平均) との関係も明瞭で、12°Cまでは  $I_{RM}$  ( $I_{(n)}$ の移動平均) は上昇し、12°C以上では水温が高いほど  $I_{RM}$  は減少し、水温13.7°Cで正負が転じた (Fig. 4-6)。式 (4.7) によって算出される生残指数  $S_{(n)}$  は、1~2月から6~7月にかけて0.7~1.0程度で安定していた (Fig. 4-7)。しかし、7月中旬以降急激に減少し、12月まではほぼ0で推移した。理論的には  $S_{(n)}$  が1を超えることはないが、 $D_{(n)}$  と  $R_{(n)}$  から推定される最大可能分布密度 (死亡が無いことを意味する)

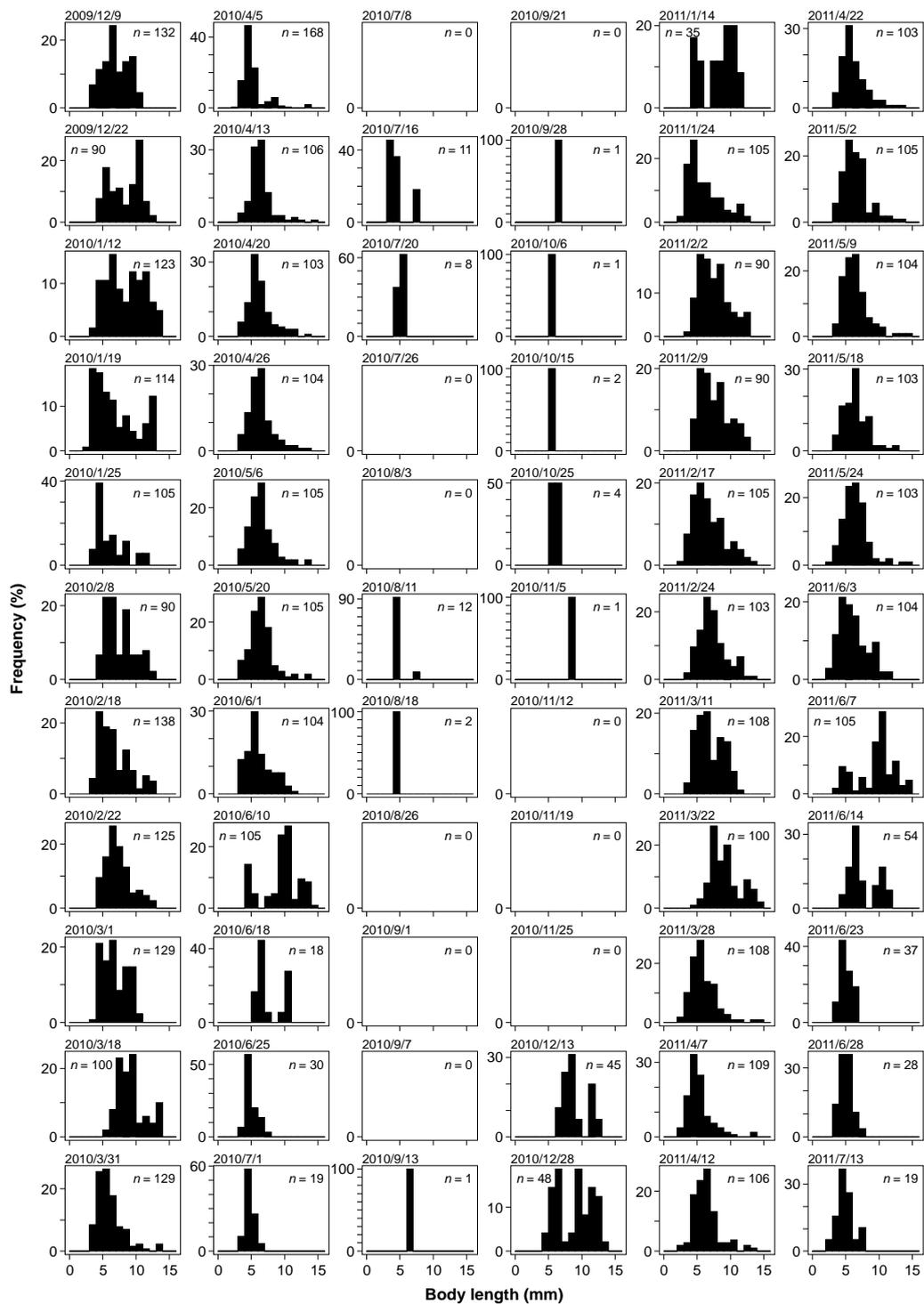


Fig. 4-3 Size frequency distributions of *Orientomysis japonica* from December 2009 to July 2011 at a depth of 5 m. *n* indicates the number of individuals measured; when *n* < 90, the carapace lengths of all collected individuals were measured.

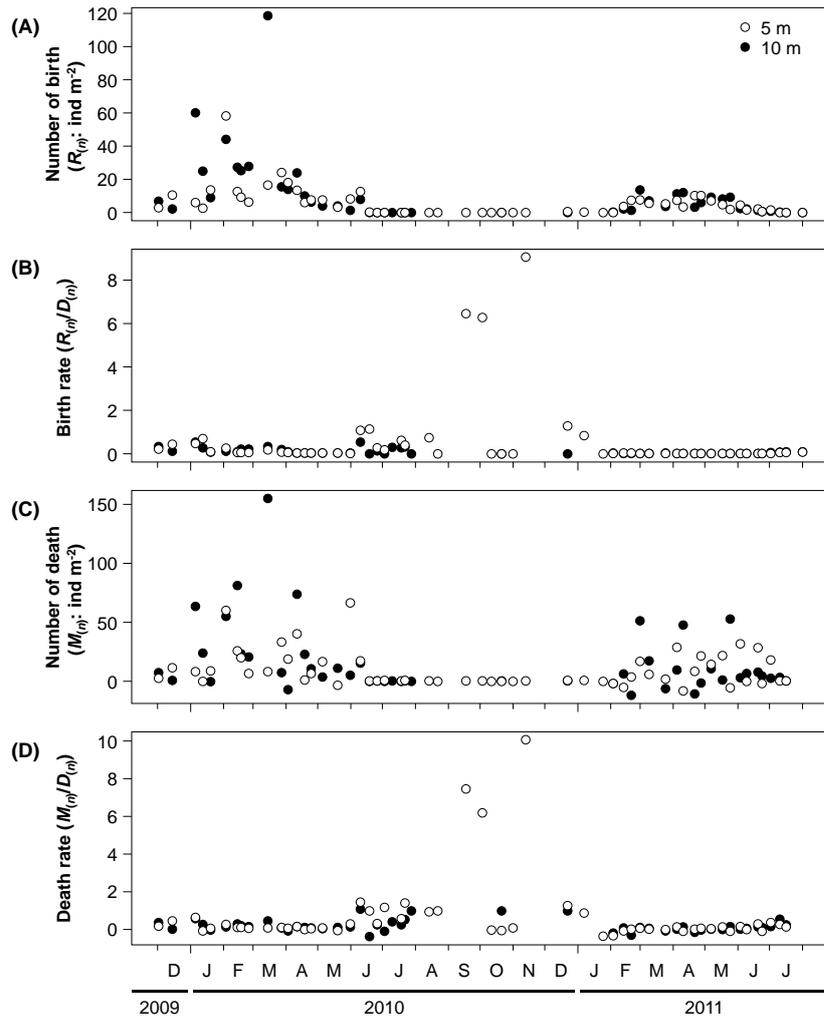


Fig. 4-4 Seasonal changes in (A) birth and (C) death numbers per unit area, (B) birth rate and (D) death rate of *Orientomysis japonica* from December 2009 to July 2011.

$$D_{(n)} \cdot \left( 1 + \frac{R_{(n)}}{D_{(n)}} \right)^{\Delta t}$$

を  $D_{(n+\Delta t)}$  が上回る場合に  $M_{(n)}$  が負の値をとり、その結果  $S_{(n)} > 1$  となることがある (Fig. 4-7).

そこで  $S_{(n)}$  を  $0 \leq S_{(n)} \leq 1$  の範囲内に収めるために、以下の条件で  $S_{(n)}$  を  $S'_{(n)}$  に変換した：

$$S'_{(n)} = \begin{cases} S_{(n)} & (S_{(n)} \leq 1) \\ 1 & (S_{(n)} > 1) \end{cases} \quad (4.8)$$

生残指数  $S'_{(n)}$  と水温の関係をロジスティック関数により近似したところ、以下の関係が得られた (Fig. 4-8)：

$$S'_{(n)} = \frac{1}{1 + \exp\{0.20 \cdot (T - 22.83)\}} \quad (n = 104, r^2 = 0.43) \quad (4.9)$$

すなわち、水温が高くなるほど生残指数が低くなり、水温 22.8°C程度を超えると 0.5 を下回り、生残可能な個体の割合が分布密度と出生個体密度から推定される最大可能分布密度の 50%以下になることを示している。しかし、この関係は安定的ではなく、15~25°Cでは生残率が 0~100%とばらつき、特に 20°C以上で顕著にばらついた (Fig.4-8)。

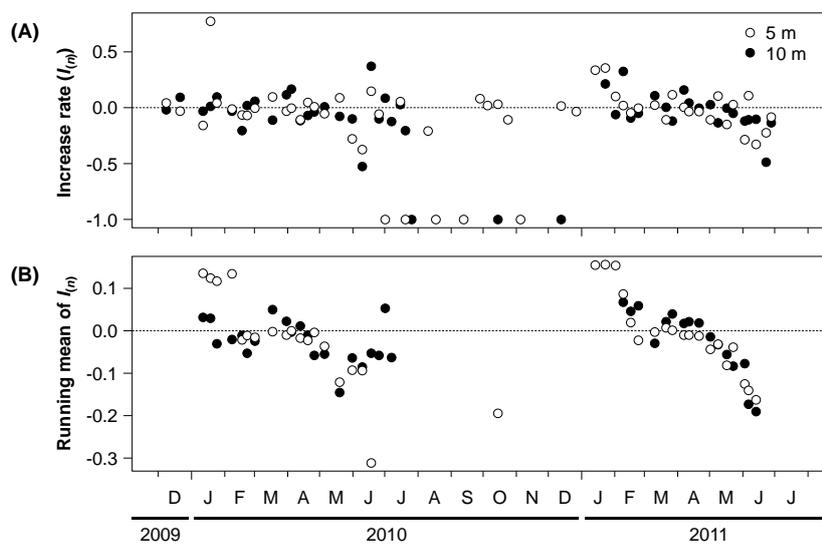


Fig. 4-5 Seasonal changes in (A) the increase rate of *Orientomysis japonica* and (B) its running mean in five successive sampling dates from December 2009 to July 2011.

### 【考察】

本節の結果から、分布密度増加期から高密度期にあたる冬~初夏には再生産率、死亡率ともに低く、どちらかが多少増減しても個体群の規模を大きく変動させることはなく安定して推移した。一方、低密度期にあたる夏~初冬にかけては、出生個体密度、死亡個体密度が分布個体数に対して相対的に多く、ともに分布密度を上回ること（再生産率、死亡率ともに 1 を上回る）がたびたびあった。この原因として、低密度期には抱卵雌及び全採集個体数の小さな変化が、割合（再生産率、死亡率）にすると大きな変化になることが考えられる。すなわち、個体群は低水温・高密度期には安定しているが、高水温・低密度期には不安定であることが

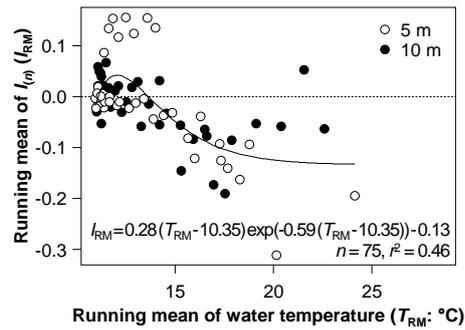


Fig. 4-6 The relationship between the running means of water temperature and the increase rate of *Orientomysis japonica* in five successive sampling dates from December 2009 to July 2011.

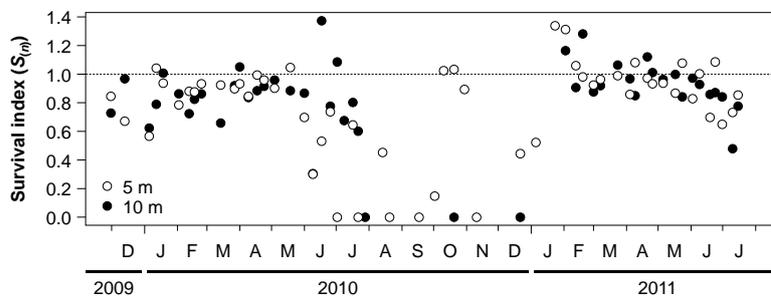


Fig. 4-7 Seasonal changes in the survival index of *Orientomysis japonica* from December 2009 to July 2011.

示された。また、個体群の増減を示す増加率は、1月に最高となり、以後初夏まで減少傾向を示した。このことから、由良川河口沖合のニホンハマアミ個体群の年間変化は以下のように考えられる。水温が最低値に近づく1月頃に出生率が死亡率を上回り、分布密度に対する相対増加率が年間で最大となり (Fig. 4-5)、急激に密度上昇を始める。2月頃には密度が約100個体  $m^{-2}$ に達し、以後相対増加率は減少するものの、増加傾向は変わらない。3~4月にかけて水温が13.7°Cを上回ると、増加率は負に転じ、分布密度の減少が始まるが、出生率、死亡率ともに低く (Fig. 4-4 (B, D))、個体群は比較的安定している。水温が20°Cを上回る6月に入ると死亡率が増加し、急激に分布密度が減少する。この後の高温期には、個体群が非常に不安定になり (Fig. 4-7)、低密度のまま推移する。水温が低下すると、分布密度は緩やかに増加し、1月頃に再び急増する。

高水温はニホンハマアミの成長速度を速めるものの、短命化に繋がり (2-3節) その結果日

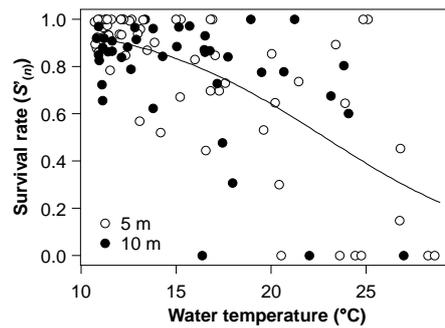


Fig. 4-8 The relationship between water temperature and the survival index of *Orientomysis japonica*.

間生残率は高水温期に低下した。イサザアミ *Neomysis awatschensis* においても高水温期に稚仔の死亡率が高くなることが報告されている (Toda & Takahashi 1985)。気候変動に伴って水温が上昇し高水温期間が長くなると、ニホンハマアミ個体群の低密度期間が延長し、個体群がより不安定になる可能性があり、捕食者である魚類の生産にも悪影響を及ぼすことが考えられる。

#### 4-2 生産量推定

既存の研究ではアミ類の生産量は成長量逐次計算法やサイズ頻度法により算出されることが多い (Mees et al. 1994, Sudo et al. 2011)。これらの方法では、いずれも個体群を同時出生集団 (コホート) に分けて追跡し、調査日間の体重増加、密度変化から生産量を求めている。しかし、丹後海において、ニホンハマアミは1年を通して抱卵雌が確認され、連続的な放仔が推定されることから (4-1 節)、コホート分解は困難である。そこで、本節では瞬間生産量の算出とその積分により、本海域におけるニホンハマアミの生産量を算出した。

##### 【方法】

甲殻類による生物生産は、個体の成長、脱皮殻の生産、再生産の3要素からなる。2-3 節の結果にもあるとおり、甲殻類の成長は脱皮の際に進行し、連続的ではない。ここでは、ニホンハマアミの脱皮は個体間で同期していないと仮定し、脱皮間の体重増加量、脱皮殻重量を脱皮間隔で除することで、1日後までの1個体当たりの平均体重増加量、平均脱皮殻生産量

を求め、その積分により個体群の生産量を求めた。また、放仔のタイミングも同期していないと仮定することで、保育期間を用いて再生産量を算出した。

個体群の成長量 ( $P_{\text{growth}} : \text{mgDW m}^{-2} \text{ 日}^{-1}$ ) は殻を除いた重量の増加量と考え、以下の式により算出した：

$$P_{\text{growth}} = \sum_i^m \frac{(DW_{n+1} - SW_{n+1}) - (DW_n - SW_n)}{IP} \times \frac{D}{m} \quad (4.10)$$

ここで、 $DW$  は乾重量 (mgDW)、 $SW$  は殻重量 (mgDW)、 $IP$  は脱皮間隔 (日、式 (2.18)) である。 $n$  は採集当日、 $n+1$  は採集日以後の最初の脱皮後を表しており、脱皮前後の体重増加量を脱皮間隔で除することで1日当たりの平均増加量を表す。また、 $m$  は測定個体数 (個体)、 $D$  は分布密度 (個体  $\text{m}^{-2}$ ) であり、 $D/m$  を乗することで単位面積当たりに換算している。次回脱皮後 ( $n+1$ ) の乾重量、殻重量は体長 ( $BL : \text{mm}$ ) による以下の式と脱皮間成長率 ( $MI : \%$ 、式 (2.19))、体長-乾重量換算式 (Table 2-1)、体長-殻重量換算式 (式 (2.20)) を用いて算出した。

$$BL_{n+1} = BL_n \cdot \left(1 + \frac{MI}{100}\right) \quad (4.11)$$

また、脱皮殻生産量 ( $P_{\text{exuviation}} : \text{mgDW m}^{-2} \text{ 日}^{-1}$ ) は成長量と同様の考え方により、以下の式で算出した。

$$P_{\text{exuviation}} = \sum_i^m \frac{SW_{n+1}}{IP} \times \frac{D}{m} \quad (4.12)$$

再生産量 ( $P_{\text{reproduction}} : \text{mgDW m}^{-2} \text{ 日}^{-1}$ ) は、保育囊からの放仔時の稚アミ体重 ( $DW_0 : \text{mgDW}$ )、最大抱卵数 ( $BS_{\text{max}} : \text{個体 個体}^{-1}$ )、保育期間 ( $IT : \text{日}$ )、抱卵雌分布密度 ( $D_{\text{BF}} : \text{個体 m}^{-2}$ ) により、以下の式で算出した。

$$P_{\text{reproduction}} = \sum_i^m \frac{DW_0 \cdot BS_{\text{max}}}{IT} \times \frac{D_{\text{BF}}}{m} \quad (4.13)$$

放仔時の稚アミはステージ III 幼生の1回脱皮後であると考え、

$$BL_0 = LS_{III} \cdot \left(1 + \frac{MI}{100}\right) \quad (4.14)$$

とした。  $BL_0$  は放仔時の体長 (mm),  $LS_{III}$  はステージ III 幼生の体長 (mm) で, 式 (2.8) により算出した。  $IT$  にはオオトゲハマアミの保育期間 (Sudo 2003, 式 (4.5)) を,  $BS_{max}$  には式 (2.10) の結果を採用した。

これらの和により, 採集日から翌日までの 1 日間の純生産量  $P_{net}$  ( $\text{mgDW m}^{-2} \text{日}^{-1}$ ) が算出される。

$$P_{net} = P_{growth} + P_{exuviation} + P_{reproduction} \quad (4.15)$$

このとき, ある日の生残率はニホンハマアミの体サイズにかかわらず一定であると仮定すると, 生残率で補正した真の生産量  $P_{true}$  ( $\text{mgDW m}^{-2} \text{日}^{-1}$ ) は以下の式で表すことができる:

$$P_{true} = P_{net} \cdot S'_{(n)} \quad (4.16)$$

各採集日の  $P_{net}$  および  $P_{true}$ , 生物量 ( $B$ :  $\text{mgDW m}^{-2}$ ) は, 連続する調査日間で直線的に変化すると仮定して (線形補間), それらの 1 年間の積算値 (年間生産量) および平均値 (年間平均生物量) を求めた。本節での調査期間が 2009 年 12 月 9 日~2011 年 7 月 13 日であることから, 線形補間を含めた連続した 365 日間のデータは, 2009 年 12 月 9 日~2010 年 12 月 8 日から 2010 年 7 月 14 日~2011 年 7 月 13 日までの計 218 個存在することになる。この 218 個の 365 日データについてそれぞれ年間生産量, 年間平均現存量の平均値を求め, その平均値を本海域の代表値とした。

## 【結果】

ニホンハマアミの純生産量  $P_{net}$ , 真の生産量  $P_{true}$  の季節変化はともに, 生物量の季節変化に大きく依存しており (Fig. 4-9), 高密度期にあたる 2~5 月では,  $P_{net}$  は水深 5 m 域で  $5.58 \text{ mgDW m}^{-2} \text{日}^{-1}$ , 水深 10 m 域で  $7.70 \text{ mgDW m}^{-2} \text{日}^{-1}$ ,  $P_{true}$  は  $5.14 \text{ mgDW m}^{-2} \text{日}^{-1}$ ,  $6.84 \text{ mgDW m}^{-2} \text{日}^{-1}$  となった (Fig. 4-10)。

$P_{net}$  および  $P_{true}$  中の各生産量の割合の季節変化は, Fig. 4-11 のようになり, 成長量の割合

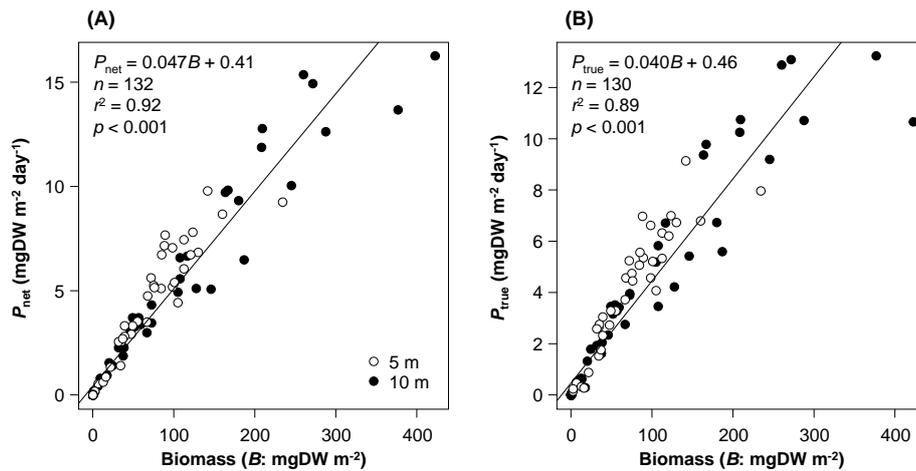


Fig. 4-9 The relationships between biomass and (A)  $P_{\text{net}}$ , and (B)  $P_{\text{true}}$ .

は冬~夏季にかけて増加傾向にあり、一方、再生産量はやや減少傾向にあった。 $P_{\text{true}}$ をベースとした年間積算生産量は水深5 m域で  $652.0 \text{ mgDW m}^{-2} \text{ 年}^{-1}$ 、水深10 m域で  $810.2 \text{ mgDW m}^{-2} \text{ 年}^{-1}$ で、そのうち成長量が50.7%、脱皮殻生産量が40.6%、再生産量が8.7%を占めた (Table 4-1)。年間平均生物量は、5 m, 10 mそれぞれ  $32.5 \text{ mgDW m}^{-2}$ ,  $53.0 \text{ mgDW m}^{-2}$ であり、年間の  $P_{\text{true}}/B$  は  $20.1 \text{ 年}^{-1}$ ,  $15.3 \text{ 年}^{-1}$ となった。

生産量は、生物量が小さくなる高水温期、特に水温  $20^\circ\text{C}$ 以上では  $P_{\text{net}}$ ,  $P_{\text{true}}$ ともに極めて

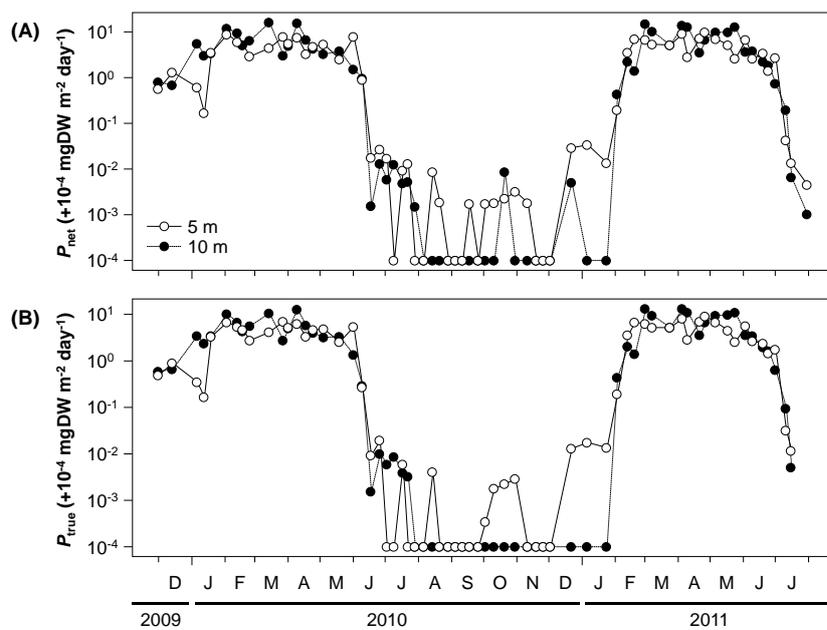


Fig. 4-10 Daily (A) net and (B) true productions of *Orientomysis japonica* from December 2009 to July 2011.

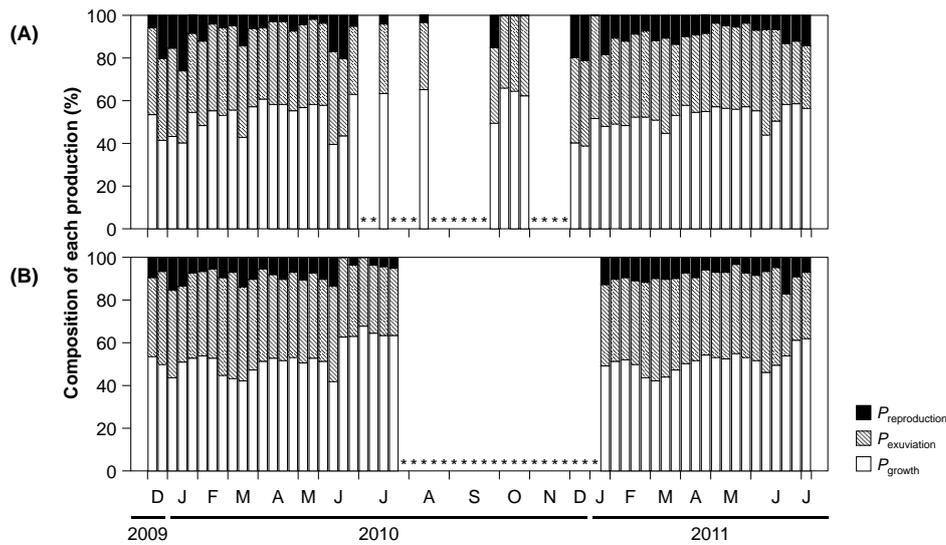


Fig. 4-11 Composition of daily productions of *Orientomysis japonica* for growth, exuviation and reproduction from December 2009 to July 2011. (A) 5 m and (B) 10 m at depth. \* indicates that no *O. japonica* was caught or production of the mysid was estimated at zero.

小さくなった (Fig. 4-12 (A, C) ). 一方,  $P/B$  は水温に対する依存度が高く, 特に  $P_{net}/B$  は高水温時に高くなる傾向を示した (Fig. 4-12 (B)).  $P_{net}/B$  と水温 ( $T : ^\circ\text{C}$ ) の関係は指数近似により, 以下の式で表された :

$$P_{net}/B = 0.018 \cdot \exp(0.094 \cdot T) \quad (n = 105, r^2 = 0.80) \quad (4.17)$$

さらに,  $P_{true}/B$  と水温の関係については, 指数関数およびロジスティック関数を組み合わせた以下の式で表された (Fig. 4-12 (D)) :

$$P_{true}/B = \frac{0.023 \cdot \exp(0.062 \cdot T)}{1 + \exp\{10.64 \cdot (T - 26.81)\}} \quad (n = 104, r^2 = 0.25) \quad (4.18)$$

$P_{net}/B$  と比較すると,  $P_{true}/B$  は水温との関係が明瞭ではなく, 決定係数も小さくなった. 関係式について,  $f(T) = P_{true}/B$  とすると  $df(T)/dT = 0$  となり  $f(T)$  が極大値をとるのは  $T=26.3$  ( $^\circ\text{C}$ )

Table 4-1 Composition of annual productions and  $P_{true}/B$  ratio of *Orientomysis japonica*.

	5 m		10 m		Mean	(%)	
Growth ( $P_{growth}$ )	389.08 ± 12.94		452.75 ± 40.95		420.92 ± 44.00	(50.7)	mgDW m <sup>2</sup> yr <sup>-1</sup>
Exuviation ( $P_{exuviation}$ )	282.13 ± 10.47		392.22 ± 32.49		337.18 ± 60.15	(40.6)	
Reproduction ( $P_{reproduction}$ )	55.88 ± 7.37		88.31 ± 6.89		72.09 ± 17.73	(8.7)	
Net production ( $P_{net}$ )	727.09 ± 29.13		933.29 ± 78.60		830.19 ± 118.99	(100.0)	mgDW m <sup>2</sup> yr <sup>-1</sup>
True production ( $P_{true}$ )	652.03 ± 35.19		810.24 ± 75.88		731.13 ± 98.81		
Annual mean Biomass ( $B$ )	32.52 ± 1.36		53.04 ± 3.95		42.78 ± 10.69		mgDW m <sup>2</sup>
$P_{net}/B$	22.36 ± 0.16		17.58 ± 0.22		19.97 ± 2.40		yr <sup>-1</sup>
$P_{true}/B$	20.10 ± 0.52		15.34 ± 1.10		17.72 ± 2.53		

のときであるが、実際には  $S'_m$  の値のばらつきにより、約 17°C を上回ると  $P_{\text{true}}/B$  が極めて不安定な値をとり、25°C を越えると減少した。

## 【考察】

### 生産量推定法

計算によって推定される生産量は、その手法により結果が多少異なる。Fenton (1996) は、タスマニア島沿岸に生息する 3 種のアミ類について、サイズ頻度法と Petrovich 法 (Petrovich et al. 1964) により生産量を求め、いずれの種においても Petrovich 法でわずかに生産量が大きくなることを示した。Petrovich 法とは、サイズ群ごとの成長速度と各群の年間平均分布密度から生産量を推定する方法である。Mees et al. (1994) は *Neomysis integer* の生産量について 3 手法 (成長量逐次計算法、死亡量累計法 (Crisp 1984)、サイズ頻度法) で比較を行い、サイズ頻度法による生産量が他の 2 手法よりも大きく評価されやすいことを示した。死亡量累計法とは、成長過程は考慮せず、期間内の現存量の変化量と死亡量の和を生産量とする方法である。これらの比較検討では、手法による生産量の違いが指摘されているが、種間差ほどは大きくなく、誤差の範囲として考えることができる。本節で採用した瞬間生産量に基づく生産量推定は研究事例が少なく、成長量逐次計算法やサイズ頻度法といった一般的な手法と結果を比較検討した例はない。Sudo et al. (2011) は、ニホンハマアミと同属で体長もほぼ同等であるオオトゲハマアミの生産量を、サイズ頻度法により求めている。対象は、新潟県五十嵐浜の個体群であり、生息海域が日本海であることも一致している。五十嵐浜のオオトゲハマアミと丹後海のニホンハマアミでは分布密度が大きく異なるため、生産量の直接比較はできないが、生産活性を示す指標となる  $P/B$  を見ると、オオトゲハマアミは 21.3 年<sup>-1</sup>であり、本研究で得られたニホンハマアミの 15.3~20.1 年<sup>-1</sup> と近い値をとっている。この結果から、瞬間生産量に基づく生産量推定は、従来法と比較しても、ある程度妥当であると考えられる。

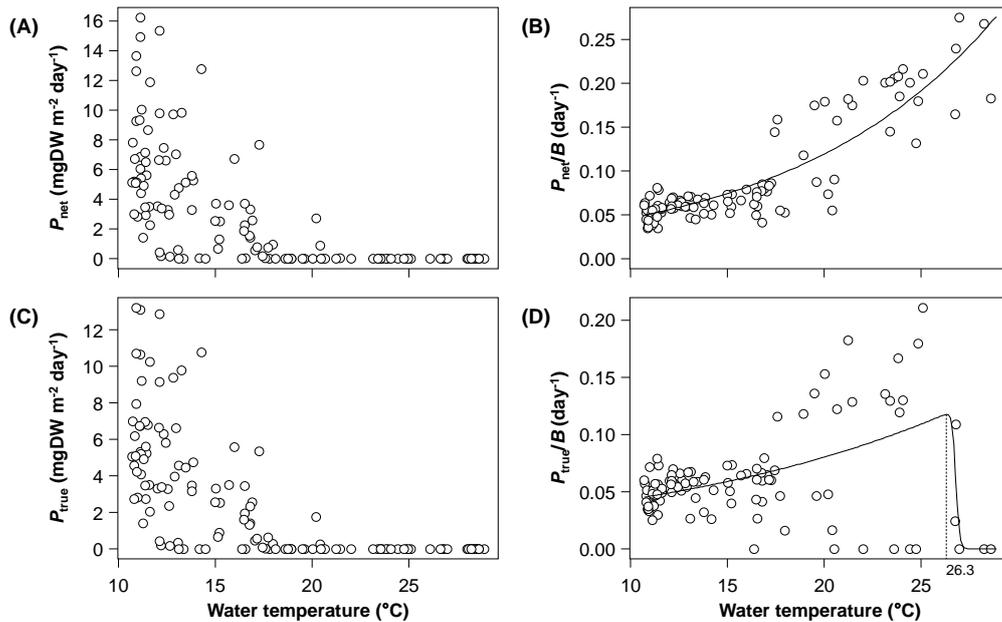


Fig. 4-12 The relationships between water temperature and (A)  $P_{net}$ , (B)  $P_{net}/B$ , (C)  $P_{true}$  and (D)  $P_{true}/B$  of *Orientomysis japonica*.

### 水温と $P/B$

本研究では  $P_{net}/B$  は高水温ほど高くなる傾向を示した (Fig. 4-12 (B)). これは、由良川河口沖合域における年間水温幅 (約 10~30°C) 内では高水温ほど成長速度が速く (Fig. 2-23), また成長速度によって直接影響を受ける成長と脱皮殻生産量が生産量の 90%以上を占めている (Table 4-1) ことによる. 一方,  $P_{true}/B$  は 26.3°Cまでは高水温ほど高くなったが, 26.3°Cを超えると急激に低下し, 27°C以上ではほぼ 0 となった. これは, その日に出生した個体を含めた個体群全体の生残の指標である生残指数  $S_{(n)}$  が高水温で低下するためである (Fig. 4-8). すなわち, ニホンハマアミ個体群の生産においては, 水温について成長には正の影響が, 生残には負の影響が働き, その結果として 26.3°C付近で  $P_{true}/B$  が最大になるものと考えられる.

高水温において生残率が低下する原因の 1 つは, 寿命が短くなることである. また, 成熟体長が小型化し抱卵数も低下することから, 高水温では再生産速度も低下する. 保育嚢放出時の稚アミサイズも小型化するので, 魚類の初期減耗においてよく知られているサイズ依存的な生残率の低下 (Miller et al. 1988) も要因の 1 つと考えられる. 水温の上昇とともに肉食性動物プランクトンや小型魚類などの捕食者の活性も高まることが考えられるが, 本海域に

おいてはこれらに関する知見は無い。

## 他種との比較

さまざまな種、水域、手法により算出された  $P/B$  について、Table 4-2 に取りまとめた。  $P/B$  は属内では概ね同じような値をとり、その中でも *Orientomysis* 属は飛び抜けて高い値を示している (15.3~27.6)。海洋生物全般において短命・小型種の  $P/B$  は高いとされ (Cartes et al. 2002)、アミ類でも短命種ほど  $P/B$  が高くなる傾向が示されている (Sudo et al. 2011)。

各研究が行われた水域の緯度に着目し、緯度と  $P/B$  の関係についてプロットすると、高緯

Table 4-2 Estimates of annual  $P/B$  ratio for mysid species.

Mysid species	P/B	Geographical area	Source
<i>Anchialina agilis</i>	1.7	Ebro Delta, Catalan Sea, NW Mediterranean	N40-45 Cartes et al. (2009)
	3.6-4.1	Balearic Islands, W Mediterranean	N35-40 Cartes et al. (2011)
<i>Anisomysis mixta australis</i>	7.5-7.7	One Tree Point, Bruny Island, SE Tasmania	S40-45 Fenton (1996)
<i>Boreomysis arctica</i>	5.3	Bay of Biscay, NE Atlantic	N40-45 Cartes & Sorbe (1999)
	7.9	Catalan Sea, NW Mediterranean	N35-40 Cartes & Sorbe (1999)
	3.3-3.6	NW Mediterranean	N40-45 Cartes et al. (2001)
	6.3-7.1	Balearic Islands, W Mediterranean	N35-40 Cartes et al. (2011)
<i>B. megalops</i>	3.7-3.9	Bay of Biscay, NE Atlantic	N40-45 Elizalde (1994)
	4.8	Balearic Islands, W Mediterranean	N35-40 Cartes et al. (2011)
<i>Erythrops neapolitana</i>	4.6-4.9	Balearic Islands, W Mediterranean	N35-40 Cartes et al. (2011)
<i>Leptomysis gracilis</i>	6.0	Ebro Delta, Catalan Sea, NW Mediterranean	N40-45 Cartes et al. (2009)
	6.0-6.6	Balearic Islands, W Mediterranean	N35-40 Cartes et al. (2011)
<i>Lophogaster typicus</i>	3.3-5.4	Balearic Islands, W Mediterranean	N35-40 Cartes et al. (2011)
<i>Mesopodopsis slabberi</i>	9.3	Mondego estuary, NE Atlantic	N40-45 Azeiteiro et al. (2001)
<i>Mysideis parva</i>	4.7-4.9	Balearic Islands, W Mediterranean	N35-40 Cartes et al. (2011)
<i>Mysis mixta</i>	1.2-1.6	Conception Bay, NW Atlantic	N45-50 Richoux et al. (2004)
<i>M. relicta</i>	1.6-1.8	Lake Ontario, Great Lakes	N40-45 Shea & Makarewicz (1989)
	2.2-3.3	Lake Michigan, Great lakes	N40-45 reviewed in Sell (1982)
	3.4-3.5	Lake Pääjärvi, S Finland	N60-65 Hakala (1978)
<i>Neomysis awatschensis</i>	5.2-6.4	Akkeshi-ko estuary, Hokkaido Island, NW Pacific	N40-45 Yamada et al. (2007)
<i>N. czerniawskii</i>	4.1	Akkeshi-ko estuary, Hokkaido Island, NW Pacific	N40-45 Yamada et al. (2007)
<i>N. integer</i>	4.0	Slotermeer, Frisian Lakes, N Netherlands	N50-55 Bremer & Vijverberg (1982)
	6.0-6.5	Westerschelde estuary, SW Netherlands	N50-55 Mees et al. (1994)
<i>N. mercedis</i>	9.4-13.1	Muriel Lake and Kennedy Lake, Vancouver Island, British Columbia	N45-50 Cooper et al. (1992)
<i>N. mirabilis</i>	3.5-6.1	Akkeshi-ko estuary, Hokkaido Island, NW Pacific	N40-45 Yamada et al. (2007)
<i>Orientomysis japonica</i>	15.3-20.1	Tango Bay, Sea of Japan	N30-35 This study
<i>O. mitsukurii</i>	27.6	Sendai Bay, NW Pacific	N35-40 Yamada (2000)
<i>O. robusta</i>	21.3	Igarashi-hama, Sea of Japan	N35-40 Sudo et al. (2011)
<i>Paramesopodopsis rufa</i>	5.3-5.4	One Tree Point, Bruny Island, SE Tasmania	S40-45 Fenton (1996)
<i>Parapseudomma calloplura</i>	4.1-5.2	Bay of Biscay, NE Atlantic	N40-45 Cartes et al. (2001)
	4.4-6.7	Catalan Sea, NW Mediterranean	N40-45 Cartes et al. (2001)
<i>Rhopalophthalmus terranatalis</i>	7.8-7.9	Sundays River estuary, South Africa	S30-35 Wooldridge (1986)
<i>Schistomysis kervillei</i>	9.4	Arcachon Bay, NE Atlantic	N40-45 San Vicente & Sorbe (1990)
<i>S. parkeri</i>	9.7-10.3	Hendaya beach, NE Atlantic	N40-45 San Vicente & Sorbe (1993)
<i>S. ornata</i>	6.1	Bay of Biscay, NE Atlantic	N40-45 Sorbe (1991)
<i>S. spiritus</i>	4.5-6.8	Bay of Biscay, NE Atlantic	N40-45 San Vicente & Sorbe (1995)
<i>Siriella clausii</i>	4.7-13.7	SE Iberian Peninsula, W Mediterranean	N35-40 Barberá et al. (2013)
<i>Tenagomysis tasmaniae</i>	5.4-5.5	One Tree Point, Bruny Island, SE Tasmania	S40-45 Fenton (1996)

度ほど  $P/B$  は小さくなる傾向が見られ、低緯度ほど  $P/B$  が高くなる要因となっているのが *Orientomysis* 属 3 種であった (Fig. 4-13). 先述の通り、アミ類の生産量に関するこれまでの知見の多くは、コホート追跡によるものが多く、コホート解析が困難な低~中緯度域での研究があまり行われてこなかった。そのため、中緯度温帯域で実施された *Orientomysis* 属 3 種の  $P/B$  が顕著に高くなっており、今後低~中緯度域での研究が進めば、同様に高いアミ類の  $P/B$  が報告されるものと考えられる。

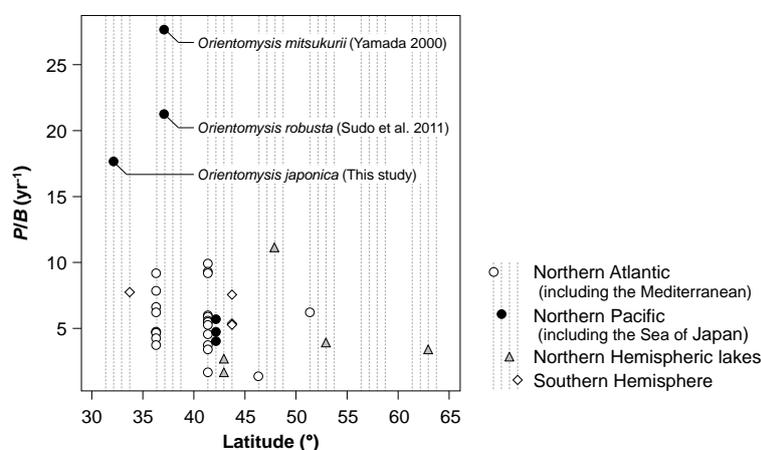


Fig. 4-13 The relationship between latitude and  $P/B$  ratio for mysid species, based on table 4-2.

#### 丹後海浅海域での生産量

丹後海の水深 5, 10 m 域における年間生産量の平均値は  $731.1 \text{ mgDW m}^{-2} \text{ 年}^{-1}$  であった (Table 4-1). 由良川河口沖合に広がる砂浜域の水深 5~10 m 域の面積はおよそ 280 ha であり、ニホンハマアミが均質に分布していると仮定すると海域全体での年間生産量は  $2.0 \text{ tonDW 年}^{-1}$  となる。ニホンハマアミの含水率は 82.9% であることから (Table 2-1), 湿重量ベースにすると  $12.0 \text{ tonWW 年}^{-1}$  となる。

また、ニホンハマアミの高密度期の日間生産量は海域全体で約  $80 \text{ kgWW 日}^{-1}$  と推定され、そのうち脱皮殻生産量を除くと約  $48 \text{ kgWW 日}^{-1}$  となる。0~1 歳魚のヒラメの日間摂餌量を体重の 4.6% (4.51~4.66%, 梨田ら 1984, 梨田・富永 1987) とすると、体長 50 mm (湿重量約

1.1 gWW, 竹野ら 1999) のヒラメ 1 個体当たりの日間摂餌量は約 0.05 gWW となる。ヒラメ *Paralichthys olivaceus* 稚魚がアミ類のみを摂餌すると仮定すると, 脱皮殻生産量を除いたニホンハマアミの生産量約 48 kgWW 日<sup>-1</sup> はヒラメ約 950,000 個体分の摂餌量に相当した。

### 4-3 世代数および世代時間推定

すでに述べた通り, 丹後海浅海域に生息するニホンハマアミではコホート解析が困難であり (2-2 節, 4-1 節), 年間を通じた世代数や各世代の寿命をコホートから分析することができなかった。そこで, 水温に応じた成長速度および水温と最大体長の関係をモデル化することで, 保育囊放出時から繁殖開始時, さらに寿命による死亡までの成長を再現し, ニホンハマアミの本海域における世代数, 世代時間を推定した。

#### 【方法】

##### 水温のモデル化

本研究では約 4 年半 (2007 年 4 月~2011 年 7 月), 由良川河口沖合 (神崎浜沖合) でニホンハマアミを採集し海底水温を測定した。一方, 京都府農林水産技術センター海洋センター (京都府宮津市) が, 由良川河口域につながる栗田湾の水深 12 m において毎日水温を測定 (以後, 「海洋センター水温」) している。そこで, 採集実施日の神崎浜沖合水深 5, 10 m 域の平均水温 (以後, 「神崎浜水温」) と海洋センター水温を比較し, 海洋センター水温により神崎浜水温の推定式を作成した。この関係式から推定された 2000 年 1 月 1 日~2014 年 12 月 31 日の 15 年間の神崎浜水温を用いて, 神崎浜沖合における平年水温をモデル化した。神崎浜水温を季節変化 (平年水温) と誤差の和であると考え、

$$T_{\text{Kanzaki}}(x) = S(x) + \varepsilon(x) \quad (4.19)$$

とおける。ここで,  $T_{\text{Kanzaki}}(x)$  は日付  $x$  における神崎浜水温,  $S(x)$  は季節成分,  $\varepsilon(x)$  は誤差成分である。この  $S(x)$  について, 海洋センター水温は 2 月 29 日を除いて 1 年間 365 日取得されているため, 各年 1 月 1 日を基準日 ( $x=0$ ) とした 365 日周期の周期関数として考え, フーリエ

級数により以下の式で表した：

$$S(x) = a_0 + \sum_{n=1}^m (a_n \cos \omega_n x + b_n \sin \omega_n x) \quad (4.20)$$

$$\omega_n = \frac{2\pi n}{365} \quad (4.21)$$

ここで、 $a_0$ 、 $a_n$ 、 $b_n$ は定数であり、式(4.20)は1年周期、1/2年周期、1/3年周期、…、1/m年周期の三角関数の和であることを示している。平年値の算出は、季節成分  $S(x)$ を神崎浜水温  $T_{\text{Kanzaki}}(x)$ に近似する形で行った。

$$T_{\text{Kanzaki}}(x) \approx S(x) \quad (4.22)$$

$S(x)$ は、 $m$ を1~20の間で変化させる有限フーリエ級数とし、モデルの当てはまりのよさの評価には赤池情報量基準 (AIC) を利用した。

#### 年間世代数の推定

2007年4月から2009年4月の採集標本を用いた2-2節の抱卵雌体長 (Fig. 2-17) において、採集日ごとの最大個体と最小個体について水温との関係式を作成し、前者を死亡体長、後者を繁殖開始体長 (放仔体長) とした。さらに、式(4.14)により放仔時の稚アミ体長を求め、 $S(x)$ を用いて1年間のそれぞれの体長を算出した。1月1日の稚アミ体長をスタートとし、水温および体長をベースとした  $MI/IP$  (% 日<sup>-1</sup>) を日間成長率とした成長曲線を描き、繁殖開始体長との交点で新たな世代を産出し、死亡体長との交点で死亡するとした (Fig. 4-14)。成長曲線と繁殖開始体長が交差した日の稚アミから新たな世代の成長曲線を描き、以後同様に繰り返した。なお、1月1日を起算日とした個体の年間世代数を推定することが目的なので、繁殖開始時の1回目の産仔後の産仔は考慮しない。

得られた各世代について、放仔された日から繁殖開始体長と交差する日までを未成熟期間、そこから死亡体長と交差する日までを成熟期間とし、それらの合計を寿命と考えた。

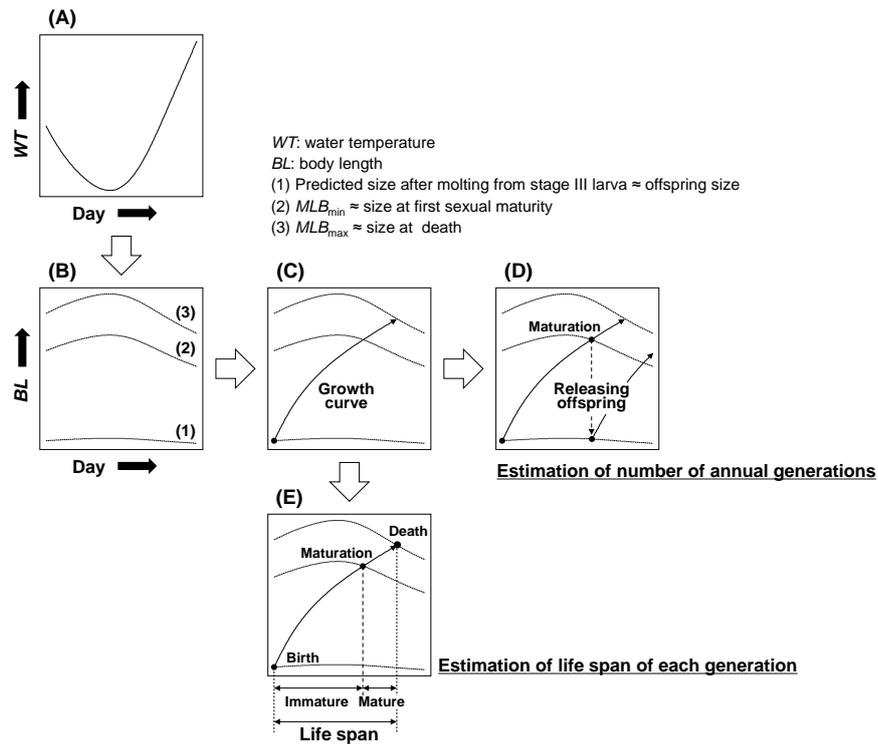


Fig. 4-14 Estimation methods of number of annual generations and life span of each generation of *Orientomysis japonica*. (A) Seasonal change in water temperature, (B-1) predicted sizes at releasing from marsupium, (B-2) first sexual maturity and (B-3) death, based on water temperature, (C) a growth curve based on daily growth rate. (D, E) Estimation of number of annual generations; (D) maternal individuals release offspring on the day at the intersection of a growth curve with predicted size at first maturity, and on the same day a new growth curve starts. (E) Estimation of life span of each generation; life span was defined as the period from the start of a growth curve to the day at the intersection of the curve with predicted size at death.

## 【結果】

### 水温のモデル化

神崎浜水温 ( $T_{Kanzaki}$ ; °C) と海洋センター水温 ( $T_{Kunda}$ ; °C) を比較すると、以下の関係式が得られた (Fig. 4-15 (A)) :

$$T_{Kanzaki} = 0.99 \cdot T_{Kunda} + 0.27 \quad (n = 87, r^2 = 0.99) \quad (4.23)$$

この関係式から、神崎浜水温と海洋センター水温はほぼ変わらない、もしくは神崎浜水温がわずかに高いことがわかった (Fig. 4-16 (A, B)). 15年分の海洋センター水温をもとに神崎浜水温を日付ごとにプロットしたところ、日ごとの温度幅 (15年間の最大値と最小値の差) の

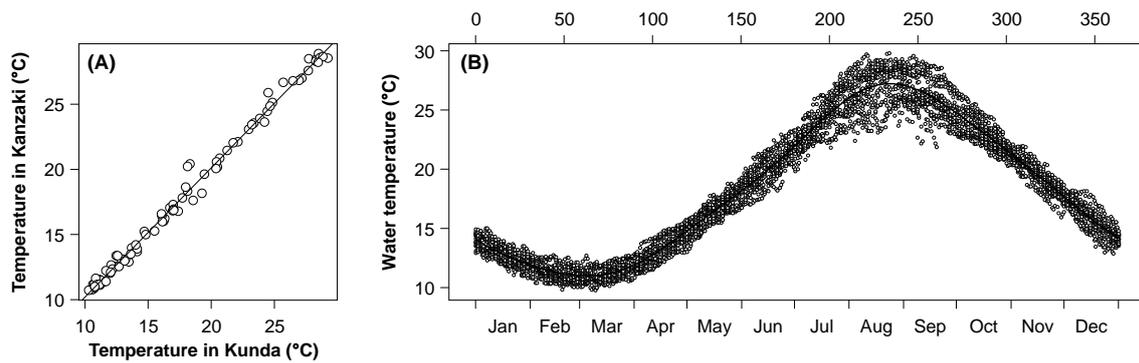


Fig. 4-15 Estimation of the normal water temperature in the sampling area. (A) The relationship between water temperatures in Kunda (Fisheries Technology Department, Kyoto Prefecture) and Kanzaki (the sampling area). (B) Seasonal change in the predicted temperature in the sampling area and the normal temperature estimated by Fourier curve fitting.

月内平均値は、1~5月および11~12月の値が1.9~2.6°Cであったのに対し、8月には5.3°C、9月には5.0°Cとなり、年による水温変動は夏季に大きくなることが明らかになった (Fig. 4-15 (B)).

神崎浜水温について季節成分  $S(x)$  を求めたところ、 $m = 4$  で AIC が最小となり、平年水温のモデル式は以下の形で表された (Fig. 4-15 (B), Fig. 4-16 (C)) :

$$\begin{aligned}
 S(x) = & 18.41 \\
 & - 4.35 \cos \omega_1 x - 6.41 \sin \omega_1 x \\
 & - 0.07 \cos \omega_2 x - 0.60 \sin \omega_2 x \\
 & + 0.28 \cos \omega_3 x - 0.13 \sin \omega_3 x \\
 & - 0.19 \cos \omega_4 x + 0.06 \sin \omega_4 x
 \end{aligned} \tag{4.24}$$

$T_{\text{Kanzaki}}(x)$  から  $S(x)$  を減じた  $\varepsilon(x)$  を見る限り、2000年以降の15年間では神崎浜沖合および栗田湾では水温上昇等一定の傾向は見られなかった (Fig. 4-16 (D)).

#### 年間世代数の推定

抱卵雌の最大個体体長 ( $MBL_{\text{max}}$  : mm) および最小個体体長 ( $MBL_{\text{min}}$  : mm) によって推定した死亡体長と繁殖開始体長と水温の関係は以下の式であらわされた (Fig. 4-17) :

$$MBL_{\text{max}} = \frac{359.19}{T + 12.51} \quad (n = 20, r^2 = 0.75) \tag{4.25}$$

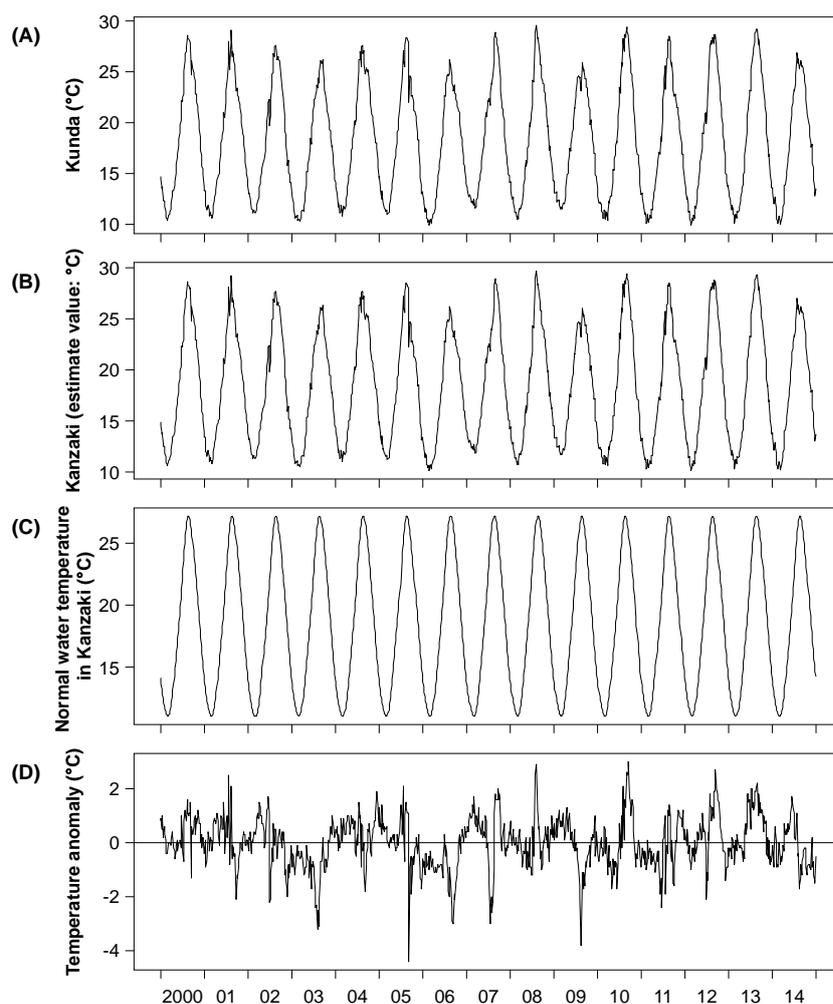


Fig. 4-16 Interannual changes in water temperatures in (A) Kunda (Source: Fisheries Technology Department, Kyoto Prefectural Agriculture, Forestry and Fisheries Technology Center) and (B) Kanzaki, and in (C) the normal water temperature and (D) anomalies in Kanzaki.

$$MBL_{\min} = \frac{255.76}{T + 11.09} \quad (n = 20, r^2 = 0.58) \quad (4.26)$$

神崎浜の平年水温環境下  $S(x)$  では、推定された 1 月 1 日 (0 日目) の稚アミ体長は 2.1 mm となり、成長曲線を描くと 3 月 31 日 (89 日目) に繁殖開始体長と交差した (Fig. 4-18 (B)). その後、5 月 3 日 (122 日目) に死亡体長と交差した。冬季から夏季にかけては未成熟期間、成熟期間ともに減少し、第 6 世代 (8 月 6 日放出) では寿命は約 30 日と推定された (Fig. 4-18 (C), 4-19). 以後水温の低下とともに寿命が延び、特に成熟期間が顕著に増加した。第 10 世代 (10 月 25 日放出) では、寿命は約 150 日となり、うち成熟期間が 108 日と推定された。

年間世代数は 10~11 程度と見積もられた。

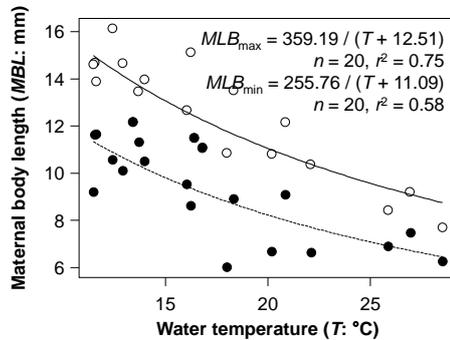


Fig. 4-17 The relationships between water temperature and the maximum/minimum maternal body lengths of *Orientomysis japonica*. Open circles: the maximum body length, closed circles: the minimum body length of maternal individuals on each sampling date.

### 【考察】

#### 越冬世代の形成と動態

越冬個体消失期に当たると考えられる 3~4 月の丹後海浅海域の水温は 13°C 前後であり，越冬個体は 13°C 以下の水温下で成長してきたと考えられる． 2-3 節の結果，飼育環境下では水温 10°C でニホンハマアミの最長寿命は 180 日であった．本節で推定された最長寿命は第 10 世代の約 150 日であり，飼育実験の結果よりも短い，これはこの第 10 世代が 10°C 以上の水温を経験するからである．天然環境下でのニホンハマアミの寿命も同等であると仮定し，秋季の水温も考慮すると，前年 10~11 月（水温 20-25°C）以降に産出された個体が越冬個体になることが考えられる．

秋~初冬に再生産力の低い春~夏世代によって産出された稚アミは，水温低下期に当たることから，後から生まれた個体ほど成長速度が遅く成熟開始日齢が伸びる（Fig. 4-18 (C), Sudo 2003）ため，この時期には，新たに成熟する個体の割合は減少することが示唆される．ただし，この世代の成熟個体は大型であり，個体としての再生産力は高い．また，秋~初冬生まれの個体は成熟期間が長く，生まれた時期が異なる個体であっても多くの世代が成熟に加入するので，これらの世代が成熟期を迎える 12~2 月には繁殖可能世代数が多くなると考えられる．さらに，低水温期には生残率も上昇すると考えられることから，この時期に多世代から同時に放出された稚アミにより分布密度が急上昇を開始する．さらに，越冬個体は寿命が長

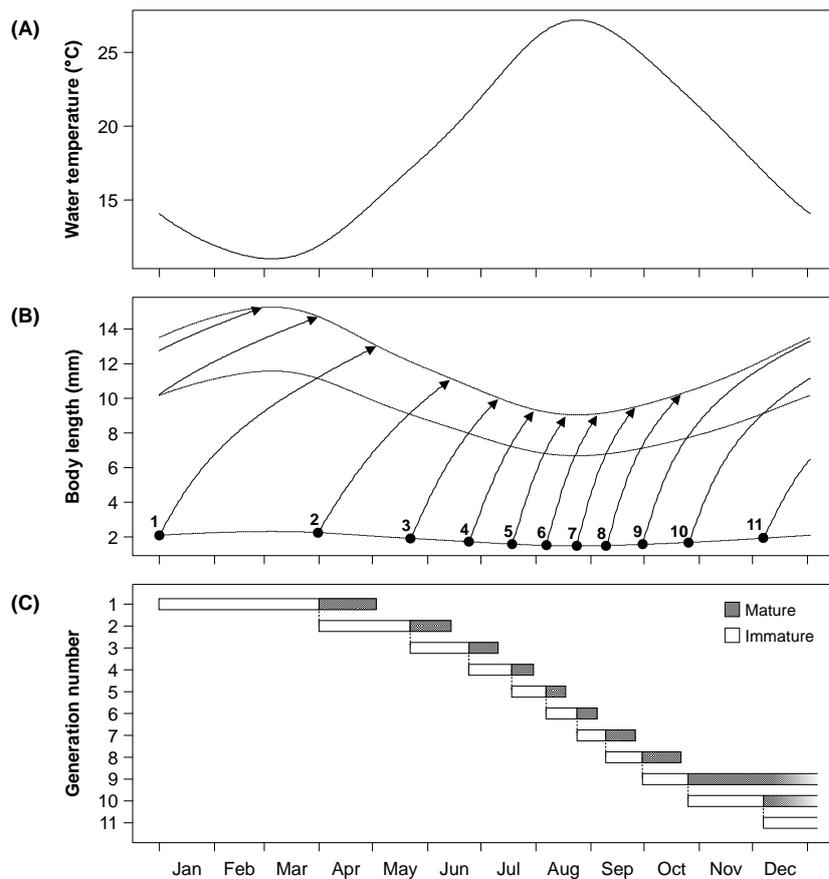


Fig. 4-18 Estimation of number of annual generations of *Orientomysis japonica*. (A) The normal water temperature in Kanzaki, the same curve as in Fig. 4-15 (B). (B) Growth curve of each generation. For the way of understanding this figure, see Fig. 4-14. (C) Predicted annual generational shifts of *Orientomysis japonica* in the sampling area. Open bars: immature period, shaded bars: mature period.

く複数回産卵する個体も存在する (Mauchline 1980, Sudo 2003) ことから、継続的に稚アミが供給される。3~4 月になり、低水温期から上昇期へと転換すると、水温上昇に反応して小型個体の成長速度が増加し、中間的なサイズの個体の割合が増加すると考えられる。その後、水温上昇につれて成長速度が相対的に速くなり、成熟サイズも小型化するため、秋~初冬生まれ世代によって放出された多くの個体が成熟し、本種の高密度を維持するものと考えられる。すなわち、秋~初冬生まれの複数世代による同調的な繁殖により、晩冬に本種の分布密度が増加し、その後それらの多数の子世代の繁殖により高密度が維持されるものと考えられる。

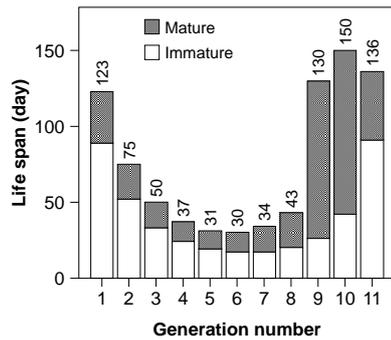


Fig. 4-19 Life span of each generation. For generation number, see Fig. 4-18 (B). Open bars: immature period, shaded bars: mature period.

### 春~夏世代

越冬個体により産出された大量の稚アミは、春季には水温上昇時に当たることから、後から生まれた個体ほど、初期の成長速度が速いと考えられる。さらに、水温の上昇に伴い、成熟開始サイズが減少し、小型の抱卵雌個体は小型で少数の稚アミを産出する。また、水温上昇により、寿命は短くなり、大型個体は出現しない。そのため、成熟個体は短期間で死滅していくものと考えられる (Fig. 4-15)。本種の飼育下での 24~30℃における最長寿命は 26~60 日程度である (Fig. 2-23) ことから、世代時間の短い春~夏世代の個体は、繰り返し世代交代を行うと考えられる。4 月頃から成熟個体分布密度は高いにも関わらず、保育嚢内幼生密度が減少し始め (Fig. 2-20)、再生産力は低下する。水温上昇に伴う高成長により (Fig. 2-23)、各個体の生産力は増加するものの、前述の通り生残率の低下 (Fig. 4-8) により個体群としての生産力は低下した (Fig. 4-10)。この結果、4 月以降増殖率  $I_{(n)}$  が負となり 6~7 月に分布密度が急激に減少した。さらに、4 月下旬から由良川河口域にヒラメ稚魚が加入し (前田 2002, 竹野 2010)、初夏にかけて捕食圧が高まることから、被食も個体群密度低下の原因の一つとなることが示唆された。また、最高水温となる 8~9 月には、高水温による保育嚢内幼生および稚アミの死亡率上昇 (Toda & Takahashi 1985, Fockedey et al. 2005, Fockedey et al. 2006) が示唆される。10 月に入り水温が低下し始めると、稚アミの割合が増加するが、依然高い水温による高死亡率や親個体が低密度・低再生産力であることから、分布密度上昇には時間を要することが推察される。また、水温低下期は、他の季節と比較して、個体間の成熟のタイミングが重複しにくいと考えられる (Fig. 4-18 (B))。その後、生残率が高く寿命の長い 10 月以

降に産出された稚アミが，越冬世代を構成していくものと考えられた.

## 第5章 総合考察

本研究で推定した過去 15 年という短い期間では、丹後海由良川河口沖合域の水温に明瞭な上昇傾向は見られなかった (Fig. 4-16 (D)). しかし、IPCC 第 5 次評価報告書第 1 作業部会報告書 (Intergovernmental Panel on Climate Change 2014) によると、地球温暖化は間違いなく進行しており、日本近海の水温はアジア内陸部の気温上昇の影響を受け、他海域よりも上昇勾配が大きいと予想されている。気象庁の観測によると、過去約 100 年間では日本海の海面水温上昇率は世界全体や北太平洋全体の平均値の約 2~3 倍であり、日本近海では日本海中部の水温上昇率が最も高い (1.72°C/100 年)。また、若狭湾の沖合にあたる日本海南西部でも 100 年間で 1.27°C の水温上昇が見られている (Fig. 5-1)。陸域に近く、水深も浅い若狭湾や丹後海ではさらに水温が上昇していると考えられ、今後も上昇傾向が継続すると思われる。

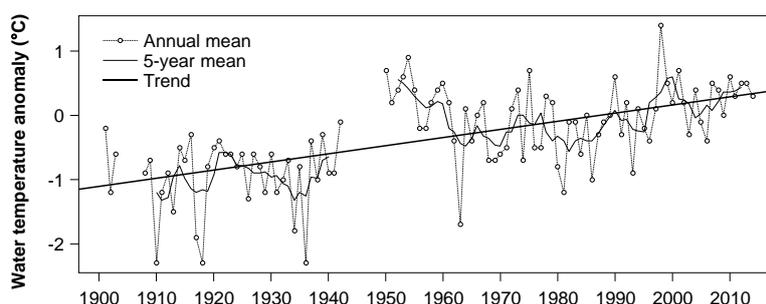


Fig. 5-1 Annual mean sea surface temperature change for the period 1900 to 2014 (deviation from the normal period 1981-2010) in the Southwestern part of the Sea of Japan. (Source: Japan Meteorological Agency).

丹後海に隣接する舞鶴湾では、1970~72 年から 2002~06 年にかけて出現する魚種に変化が見られており、北方系種が減少し、南方系種が増加していることが報告されている (Masuda 2008)。また、日本海西部海域では、従来死滅回遊生物だと考えられていた種が定着していることが、瀬戸内海でも近年熱帯・亜熱帯性生物の越冬、繁殖・再生産が指摘されている (重田 2007, 重田 2008, 武田ら 2011)。このように、日本沿岸域では水温上昇により熱帯性、亜熱帯性種の出現と定着が増加している。

水温上昇による影響は、新規種の加入だけではなく、在来生物の生態にも大きく影響する。ニホンハマアミは北海道から九州にまで分布が確認されており (Fig. 1-1, Table 1-1)、丹後海は分布域のほぼ中央に位置することから、多少の水温上昇により丹後海が本種の分布域から外れることはないと考えられる。しかし、第4章までの結果により、本種の成長、生残、繁殖形質には水温が大きく影響していることが明らかになった。すなわち、丹後海において、水温上昇によりニホンハマアミが分布しなくなることはないが、その個体群動態や生産量は大きく変化することが推察される。そこで、本章では水温上昇に焦点を当て、ニホンハマアミの生産生態および丹後海生態系への影響について議論する。

#### 水温上昇によるニホンハマアミ個体群への影響

第2章および第4章の結果から、ニホンハマアミの生産量や繁殖形質、成長速度などは水温に強く依存することが明らかになっている。気象庁によると若狭湾の沖合に当たる日本海南西部の海面水温は、この100年間で冬季(1~3月)に1.55°C、春季(4~6月)1.33°C、夏季(7~9月)0.73°C、秋季(10~12月)1.61°C上昇した。水温の高い夏季よりも、低水温期にあたる秋~春季に水温の上昇幅が大きい。

本研究では、水温が13.7°Cを越えるとニホンハマアミの個体群増加率 $I(n)$ が負に転じ、17°C以上で再生産率、死亡率が上昇するとともにその変動が大きくなり、低分布密度で不安定な個体群となった。個体群の不安定さは $P_{true}/B$ と水温の関係に明瞭に認められ、水温17°C付近までは0.05日<sup>-1</sup>で安定しているが、それを越えると大きくばらついた (Fig. 4-12)。現在1年間のうちで水温が17°Cを超えるのは約半年であるが、今後低水温期の水温上昇により、個体群が不安定化し分布密度が急激に減少する時期が早まることが危惧される。

そこで、現在の水温から、0.1°C刻みで年間を通して一律に2.0°Cまで上昇した場合 (Fig. 5-2(A)) の増加率 $I(n)$ 、相対密度、 $P_{true}/B$ の変動を推定した (Fig. 5-2では、0.5°C刻みで図示)。  $I(n)$ 、 $P_{true}/B$ については、それぞれ Fig. 4-6中の式および式(4.18)を用いて水温から算出した。相対密度は、初期値(1月1日)を10とし、水温から求められる $I(n)$ を用いて12月31日ま

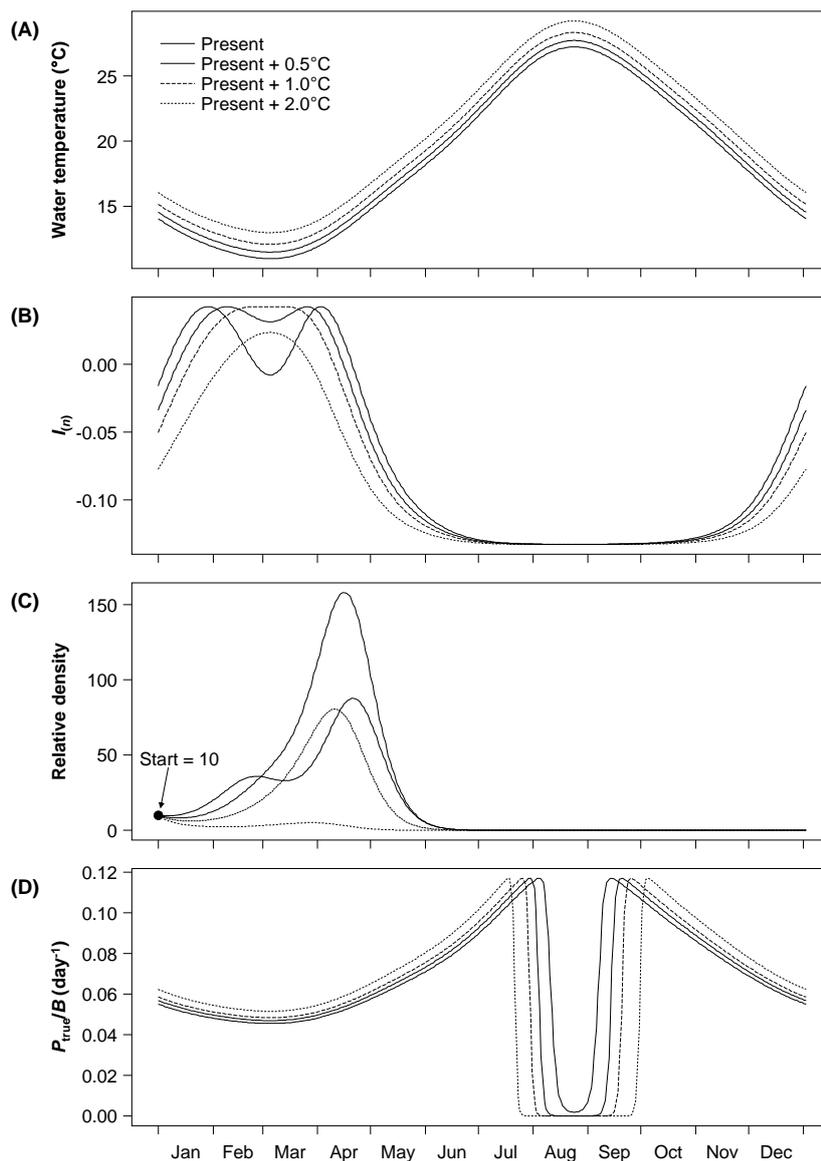


Fig. 5-2 Predicted seasonal changes in (A) water temperature, (B)  $I_{(n)}$ , (C) relative density and (D)  $P_{true}/B$  of *Orientomysis japonica* in response to water temperature warming. Shades indicate water temperature and  $P_{true}/B$  ranges in which  $P_{true}/B$  is higher than 50 and 80% of the maximum  $P_{true}/B$ .

で変化させた。

現在の水温と  $I_{(n)}$  を用いて推定した相対密度の季節変化では、1月後半から2月前半にかけて増加し、一旦停滞するものの3月後半から再び増加し、4月に最大となった後、5月に急激に減少した (Fig. 5-2 (C))。密度増加の度合いや減少時期が現実とずれている点、翌年1月1日時点で初期値の10を下回るなど、現実の密度変化と完全には一致していないが、大まかな季節変化は再現できていると考えられた。 $I_{(n)}$  は  $12^{\circ}\text{C}$  付近で最大となるため、現在の水温では

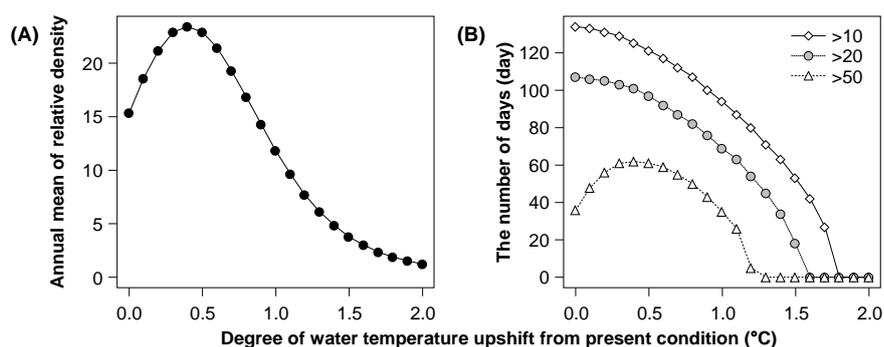


Fig. 5-3 The relationships between degree of water temperature upshift from present condition and (A) annual mean of relative density and (B) the number of days in which the relative density is higher than 10, 20 and 50.

2~3月に一度低下が見られるが、水温が上昇するにつれて、低温期に $12^{\circ}\text{C}$ を下回る期間が短くなり、この時期の $I_m$ の低下が見られなくなった (Fig. 5-2 (B)). ただし、 $12^{\circ}\text{C}$ 以下になる期間が短縮され、密度の増加時期が遅くなり、減少時期が早まった (Fig. 5-2 (C)). 最大相対密度は、現在の水温から $+0.4^{\circ}\text{C}$ まで増加し、以後減少した. その影響を受けて、年間平均密度は $+0.4^{\circ}\text{C}$ のときに最大となり、 $+0.9^{\circ}\text{C}$ 以上で現状を下回る結果となった (Fig. 5-3 (A)). 相対密度が初期値の10、その2倍である20を上回る日数は水温が上昇するにつれて減少し、前者では $+1.8^{\circ}\text{C}$ 以上、後者では $+1.6^{\circ}\text{C}$ 以上で0日となった (Fig. 5-3 (B)). 相対密度50を上回る日数は、最大相対密度が最大となる $+0.4^{\circ}\text{C}$ で最長となった. 以上のことから、水温上昇が現在から $+1.0^{\circ}\text{C}$ 以内であれば、最大分布密度は現在よりも大きくなる可能性はあるものの、高密度期間は短くなることが示唆される. さらに、 $1.0^{\circ}\text{C}$ 以上上昇すると、最大分布密度、高密度期間ともに現在を下回り、個体群が大幅に縮小すると推察された.

$P_{\text{true}}/B$ については、水温の上昇に伴い $P_{\text{true}}/B$ が最大値から激減する $26.3^{\circ}\text{C}$  (Fig. 4-12(D))以上の期間が長くなるため、高水温期(夏季)の $P_{\text{true}}/B$ の急激な減少期の早期化とそれに続く低い期間の増加が顕著であった (Fig. 5-2 (D)).  $P_{\text{true}}/B$ がその最大値の50%以上となる日数は、 $+0.8^{\circ}\text{C}$ までは減少を続けるが、 $+1.4^{\circ}\text{C}$ 以上で再び増加した. 最大値の80%以上となる日数は、 $+2.0^{\circ}\text{C}$ まで継続して減少した.  $P_{\text{true}}/B$ は $26.3^{\circ}\text{C}$ で最大となるものの、 $17^{\circ}\text{C}$ 以上では非常に不安定になるため (Fig. 4-12 (D)), 水温上昇により $17^{\circ}\text{C}$ 以上の期間が延長すると、低密度

かつ生産が不安定な時期が長くなり、夏季の個体群維持に不利に働くと考えられる。

### 植物プランクトン組成の変化による影響

気候変動と植物プランクトン組成や有害プランクトンブルームの関係について議論した研究は多く、とくに北半球では南方系の有害プランクトンの北進が示唆されている (Moore et al. 2008, Hallegraeff 2010, 近藤ら 2012)。第3章の結果から、ニホンハマアミは珪藻類及び渦鞭毛藻類の両方を摂食しており、その割合は環境中のプランクトン組成に影響を受けることが示唆された (Fig. 3-13)。また、珪藻類に豊富に含まれる EPA は、アミ類の再生産力を高めることが報告されており (Leger et al. 1985, Kuhn et al. 1991)、食物源の珪藻類から渦鞭毛藻類への転換は、ニホンハマアミの再生産力低下につながる可能性が考えられる。季節的な水温上昇に伴う光合成活性の上昇および雪解け水等による河川からの栄養塩供給により、春季には多くの海域で植物プランクトンブルームが観察される (Obata et al. 1996, Irigoien et al. 2000)。このブルームを形成するのは多くの場合、増殖速度の高い珪藻類である。珪藻類の増殖過多による栄養塩消費により、珪藻類ブルームが一旦終息すると、珪藻類は休眠胞子を形成し、この間に降雨等による栄養塩供給があると渦鞭毛藻類やラフィド藻類が増加しやすい (今井 1995, 松山 2003)。また、ダムや水田といった停滞性水域において淡水珪藻により珪酸塩が消費され、沿岸域に十分な珪酸塩が供給されない場合にも、渦鞭毛藻類が増殖しやすい環境となる (山下 2011)。丹後海沿岸域における基礎生産は由良川の流量の影響を受けやすく、河川流量の多い冬季~初春には沿岸域に栄養塩が十分供給されるが、河川流量が少くなる春~夏季には、河川水の下流域での滞留時間が長くなり、沿岸域に供給される前に栄養塩の大部分が消費される (Watanabe et al. 2014)。水温上昇は、珪藻類増殖期の早期化とそれに続く高水温期の延長により、渦鞭毛藻類に好適な増殖環境の形成を招く可能性があり、結果的にニホンハマアミに不適な環境につながることを考えられる。

## 上位捕食者への影響

水温の上昇はアミ類の個体群動態に止まらず、生態系そのものに影響を与える (Petchey et al. 1999, Walther et al. 2002, Harley et al. 2006). 丹後海において、ニホンハマアミは多種多様な生物に利用されている。現在、丹後海浅海域におけるニホンハマアミの高密度期は、スズキおよびヒラメ稚魚の着底期と一致しており、ニホンハマアミは両魚種稚魚期の重要な餌料源となっている (Fuji et al. 2010, 南 1982). 温暖化による水温上昇に伴い、高密度期が短縮されると (Fig. 5-3 (B)), 両魚種資源量にも大きく影響すると考えられる。温暖化に伴い捕食者である魚類の産卵期や着底期も変化することが十分考えられるが、アミ類の高密度期とヒラメやスズキの着底期がずれると、魚類生産にも大きな影響が出るであろう。現在、丹後海に着底するヒラメには、西方の鳥取県・兵庫県沿岸などで産卵され 3, 4 月に若狭湾内に移入する前期群稚魚と若狭湾内で産卵され 5, 6 月に着底する後期群稚魚の存在が認められている (前田 2002, 竹野 2010). 水温上昇により現在 6 月後半前後に見られているアミ類の急激な減少期が早まることになると、ヒラメ後期群稚魚の成長・生残に大きく負の影響を与えることが示唆される。このように、地球温暖化がアミ類個体群動態の変化と生産力の減少を通して、沿岸魚類資源に大きな悪影響を与えることが危惧される。

上記のように、気候変動による水温の上昇は、成長や繁殖といった生理学的側面と、餌料源となる植物プランクトンの組成の変化による栄養学的側面からアミ類の生産生態に負の影響を与えることが考えられる。さらに、気候変動はアミ類を含む生態系、生物群集の構造そのものを変化させる可能性がある。極めて複雑な構造を有する生態系に対する水温上昇の影響を評価するためには、食物網や群集構造全体の把握が必要であり、これを可能にする次のステップとして、アミ類を鍵種の一つとする ECOPATH with ECOSIM (Walters et al. 1997) や ATLANTIS (Fulton et al. 2004) などの生態系モデルの構築が求められる。



## 要約

### 1. 緒言

アミ類は、世界中の沿岸域から沖合域および海跡湖沼、また、浅所から深所まで広く分布する小型甲殻類であり、特に沿岸域を成育場・生息場とする魚類の重要な餌生物となっている。そのため、アミ類の消長が海域の生産構造に大きく影響することが示唆されているものの、生産生態に関する知見はきわめて限られている。本研究で対象としたニホンハマアミは、日本近海に広く分布し、京都府北部丹後海や鳥取県沿岸域で優占することが知られ、ヒラメやスズキ稚魚の重要な餌生物であるが、その生活史と個体群動態に関する知見は皆無である。本研究では、ニホンハマアミの個体群動態と環境要因との関係の解明を通して本種の生産生態を明らかにすることにより、将来予測される気候変動が、アミ類やその捕食者である魚類の生産に与える影響について、評価・検討するための基礎的知見を整備することを目的とした。

### 2. 個体群動態と環境要因の関係

温帯域では、水温、塩分、日射量などの環境要因が季節的に変化し、沿岸域に生息するアミ類においても、環境の季節的变化に対応して生態や個体群の構造が変化する。そこで、水温、塩分がニホンハマアミの個体群動態に与える影響を明らかにするために、フィールド調査と飼育実験を行った。フィールド調査では、丹後海浅海域を調査海域とし、2007年4月から2009年4月にかけて定期的に本種を採集し、分布密度、体長組成、保育嚢内抱卵数、幼生サイズを調べた。その結果、本種は晩冬から春季にかけて高密度に出現するが、初夏に急激に減少して次の初冬まで低密度で推移し、その後再び増加するという季節変化が明らかになった。また、未成熟個体の割合は高密度期に増加し、低密度期に減少した。成熟個体の体長、保育嚢内の幼生サイズは水温に強い影響を受け、高温ほど小型化することが分かった。水温を4段階に設定した成長実験では、高水温ほど成長速度が速く短寿命となった。これらの結果から、本種の個体群動態には水温が大きく影響しており、個体群密度の季節変化と密接に関係することが示された。また、低塩分耐性実験として、塩分の低下勾配が異なる塩分条件下で生残実験を行った結果、急激に塩分を低下させた場合の2時間後半致死塩分が21.7であったのに対し、徐々に塩分を変化させた場合の2時間後半致死塩分は17.0であった。丹後海浅海域は、由良川下流の河床勾配が緩いこと、湾内の干満差が小さいために鉛直混合が起こりにくいことから、河川水流入による淡水の影響が海底まで及びにくい。しかし、近年頻発するゲリラ豪雨や台風による突発的な大規模出水は、本種個体群に大きな影響を与えることが示唆された。

### 3. 摂餌生態の季節変化

ニホンハマアミの摂餌生態を明らかにするために、本種の行動と摂餌の日周性および食性の季節変化を調べ、食性と再生産との関係について検討した。丹後海浅海域において2008年6月と2009年6月に24時間連続で採集調査を行い、鉛直分布および消化管内色素量を調べた。その結果、本種は昼間

には海底直上に分布していること、夜間はごく一部の個体が水柱に分布域を拡大するものの、大部分は昼間と同じく海底直上に分布することが明らかとなった。また、消化管内色素量は海底の光量子束密度が $<1.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ となる夜間に急激に増加し、夜間に活発に摂餌を行っていた。2011年2月から6月に採集した個体について、炭素・窒素安定同位体比および脂肪酸マーカーにより食性解析を行った。安定同位体比の測定結果をミキシングモデル SIAR で解析したところ、2月から6月にかけて餌料中の寄与率が植物プランクトン主体の懸濁態有機物 (POM)、動物プランクトン、底生微細藻類 (BMA) の間で大きく変化した。この期間の餌料寄与率の変化は、環境中の餌料生物現存量の変化とほぼ一致した。脂肪酸マーカーによる餌料推定によっても、消化管内容物中の珪藻類、渦鞭毛藻類のマーカー脂肪酸の含有率と環境中の細胞数の変化がよく一致した。これらのことから、本種は日和見食性であり、餌料環境の変化に柔軟に対応して摂餌を行っていることが明らかとなった。また、アミ類の再生産力を高めるとされる EPA の消化管内容物中含有率が6月に低下しており、夏季の密度減少との関係が示唆された。

#### 4. 生産量および年間世代数の推定

従来、アミ類の生産量に関する研究のほとんどは冷水域で行われており、手法としてはコホート追跡法によるものが多い。一方、温帯域に生息するアミ類は、成長が速く、寿命が短く、さらに1年中産卵することから、コホート追跡法の適用は困難であり、生産量に関する知見はごく限られていた。そこで本研究では、ニホンハマアミの生産量を体成長量、脱皮殻生産量、再生産量の3要素に分けて、上記の水温別飼育実験結果および週1回の高頻度調査(2009年12月~2011年7月)結果を用いて、丹後海における本種の日間生産量を推定した。調査日ごとの日間生産量を台形積分したところ、本種の年間生産量は $731.1 \text{ mgDW m}^{-2}$ と推定され、そのうち成長が50.7%、脱皮殻生産が40.6%、再生産が8.7%を占めていた。また、生産活性を表す生産量/現存量比は、水温が上昇するにつれて緩やかに上昇するものの、 $17^{\circ}\text{C}$ 以上で値がばらつき、 $26.3^{\circ}\text{C}$ で最大値となった後急激に低下した。これは、水温上昇に伴い成長速度が増加するものの、生残率が低下するためと考えられた。

また、本研究で得られたニホンハマアミの繁殖形質、成長速度と水温の関係を数値モデル化し、丹後海の平年水温下での本種の年間世代数および寿命の季節変化を推定した。その結果、1月1日生まれの個体の寿命は約120日、うち後半の約30日間が成熟期であった。以後、水温が上昇するにつれて新たに生まれた個体の寿命は短くなり、7~8月に産出された個体の寿命は約30日と推定された。また、秋季に生まれた個体は、低水温期に成熟個体として緩やかに成長するため、寿命が長くなり越冬個体となることが示唆された。

#### 5. 総合考察

本研究により、ニホンハマアミの生活史と生産生態が明らかとなり、その動態は水温の影響を強く受けることが分かった。気象庁の観測結果によると、日本海の表層水温は他海域と比較して、この100

年間で大きく上昇しており、地球温暖化により水温上昇が継続すると、成長や繁殖といった生理生態学的側面と、餌料源となる植物プランクトンの組成の変化による栄養学的側面から、本種の生産に負の影響を与えることが考えられる。また、温暖化により本種の増減時期、高密度期間・規模の変化が、アミ類を捕食する沿岸魚類資源の状態に大きな影響を与えることが危惧される。きわめて複雑な構造と機能を有する生態系に対する水温上昇の影響を評価するためには、食物網構造や群集構造全体の把握が必要であり、これを可能にする次のステップとして、アミ類を鍵種の一つとする生態系モデルの構築が求められる。



## 謝辞

研究計画から乗船調査の実施まで多岐にわたるご指導をたまわった京都大学フィールド科学教育研究センター 上野正博 助教（当時）に厚くお礼申し上げます。

総合地球環境学研究所 陀安一郎 教授（元 京都大学生態学研究センター）をはじめとする生態学研究センターの皆様には、安定同位体比の測定に際し施設を提供いただきました。京都大学農学研究科海洋生物生産利用学分野 平田孝 名誉教授、菅原達也 教授をはじめとする皆様には、脂肪酸の測定に際し測定機器を提供していただきました。また、元 同分野の村角幸樹氏には、脂質の抽出・測定にご協力いただきました。ここに謝意を表します。

栗田湾の水温データをご提供いただきました京都府農林水産技術センター海洋センター 尾崎仁 氏、谷本尚史 氏に深く感謝いたします。

北海道大学水産科学研究院海洋環境科学分野 笠井亮秀 教授（元 京都大学農学研究科海洋生物環境学分野）、福井県立大学生物資源学研究科水産資源生物学的研究室 富永修 教授、京都大学フィールド科学教育研究センター 益田玲爾 准教授、甲斐嘉晃 助教、鈴木啓太 助教、同大学農学研究科海洋生物増殖学分野 田川正朋 准教授、中山耕至 助教には研究を遂行するうえで貴重な助言やご指導をいただきました。当時、京都大学の学生であった横田高士 博士（情報学研究科生物資源情報学分野、現 水産総合研究センター北海道区水産研究所）、鈴木健太郎 氏（農学研究科里海生態保全学分野、現 電力中央研究所）、松井彰子 博士（農学研究科里海生態保全学分野、現 京都大学理学研究科）、渡辺謙太 氏（農学研究科里海生態保全学分野、現 港湾空港技術研究所）、佐久間啓 博士（農学部海洋生物増殖学分野、現 水産総合研究センター国際水産資源研究所）、富士泰期 博士（農学研究科海洋生物環境学分野、現 京都府水産課）、舟橋達宏 氏（農学研究科海洋生物環境学分野、現 東京都島しょ農林水産総合センター大島事業所）、福崎康司 博士（農学研究科森林情報学分野、現 日立製作所インフラシステム社）をはじめとする皆様には観測・採集調査にご尽力いただき、研究について有意義なご助言、ご意見をいただきました。厚く感謝申し上げます。

本研究をとりまとめるにあたり，数々のご配慮とご鞭撻をいただきました大阪府立環境農  
林水産総合研究所水産技術センター日下部敬之博士，中嶋昌紀氏および同センターの構成員  
の皆様に深く感謝いたします。

最後に，本研究を遂行するにあたり，終始懇切なご指導とご鞭撻を賜り，本論文のご校閲  
いただいた京都大学フィールド科学教育研究センター 山下洋 教授に深い感謝の意を表しま  
す。

## 引用文献

- Alfaro AC, Thomas F, Sergent L, Duxbury M (2006) Identification of trophic interactions within an estuarine food web (northern New Zealand) using fatty acid biomarkers and stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 70: 271–286.
- Amani AA, Amin SMN, Arshad A (2011) Stomach contents of sergestid shrimp *Acetes japonicus* from the Estuary of Tanjung Dawai Peninsular Malaysia. *Journal of Fisheries and Aquatic Science* 6: 771–779.
- Antonio ES, Kasai A, Ueno M, Ishihi Y, Yokoyama H, Yamashita Y (2011) Diet shift in the sand shrimp *Crangon uritai* along the estuary-marine gradient. *Journal of Crustacean Biology* 31: 635–646.
- Antonio ES, Kasai A, Ueno M, Ishihi Y, Yokoyama H, Yamashita Y (2012) Spatial-temporal feeding dynamics of benthic communities in an estuary-marine gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 112: 86–97.
- Antonio ES, Kasai A, Ueno M, Won NI, Ishihi Y, Yokoyama H, Yamashita Y (2010) Spatial variation in organic matter utilization by benthic communities from Yura River–Estuary to offshore of Tango Sea, Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86, 107–117.
- 青木貴志, 笠井亮秀, 富士泰期, 上野正博, 山下洋 (2014) 由良川河口域における魚類群集と餌生物の季節変動. *水産海洋研究* 78: 1–12.
- 荒山和則, 河野博 (2004) 館山湾の砂浜海岸におけるシロギス仔稚魚と餌生物の鉛直分布. *水産増殖* 52: 167–170.
- Aßmann C, von Elert E, Gergs R (2009) Effects of leaf litter and its fungal colonization on the diet of *Limnomysis benedeni* (Crustacea: Mysida). *Hydrobiologia* 636: 439–447.
- Astthorsson OS, Ralph R (1984) Growth and moulting of *Neomysis integer* (Crustacea: Mysidacea). *Marine Biology* 79: 55–61.
- Azeiteiro UM, Fonseca J, Marques JCS (2001) Biometry, estimates of production and seasonal variation in the biochemical composition of *Mesopodopsis slabberi* (Van Beneden, 1861) (Crustacea: Mysidacea). *Boletín-Instituto Español de Oceanografía* 17: 15–26.
- Azeiteiro UMM, Jesus L, Marques JC (1999) Distribution, population dynamics, and production of the suprabenthic mysid *Mesopodopsis slabberi* in the Mondego Estuary, Portugal. *Journal of Crustacean Biology* 19: 498–509.
- Barberá C, Sanchez-Jerez P, Sorbe JC (2013) Population structure and secondary production of *Siriella clausii*, a dominant detritus feeding mysid in *Posidonia oceanica* meadows (W Mediterranean Sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 131: 103–116.
- Berrill M, Lasenby DC (1983) Life cycles of the freshwater mysid shrimp *Mysis relicta* reared at two temperatures. *Transactions of the American Fisheries Society* 112: 551–553.
- Blasco D (1978) Observations on the diel migration of marine dinoflagellates off the Baja California coast. *Marine Biology* 46: 41–47.
- Borzone CA, Lorenzi L, Calil P (2007) Cross-shore Mysidacea (Crustacea) distribution in two sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 943–949.
- Boscarino BT, Rudstam LG, Eillenberger JL, O’Gorman R (2009) Importance of light, temperature, zooplankton and fish in predicting the nighttime vertical distribution of *Mysis diluviana*. *Aquatic Biology* 5: 263–279.
- Boscarino BT, Rudstam LG, Mata S, Gal G, Johannsson OE, Mills EL (2007) The effects of temperature and predator-prey interactions on the migration behavior and vertical distribution of *Mysis relicta*. *Limnology*

- and *Oceanography* 52: 1599–1613.
- Bowers JA (1988) Diel vertical migration of the opossum shrimp *Mysis relicta* in Lake Superior: Observations and sampling from the Johnson-Sea-Link II submersible. *Bulletin of Marine Science* 43: 730–738.
- Bradley BP (1978) Increase in range of temperature tolerance by acclimation in the copepod *Eurytemora affinis*. *The Biological Bulletin* 154: 177–187.
- Bremer P, Vijverberg J (1982) Production, population biology and diet of *Neomysis integer* (Leach) in a shallow Frisian lake (The Netherlands). In: *Ecology of Mysidacea* (ed Morgan MD). Springer: 41–51.
- Breteler WK, Gonzalez SR (1988) Influence of temperature and food concentration on body size, weight and lipid content of two calanoid copepod species. *Hydrobiologia* 167: 201–210.
- Brown AC, Talbot MS (1972) The ecology of the sandy beaches of the Cape Peninsula, South Africa. Part 3: A study of *Gastrosaccus psammodytes* Tattersall (Crustacea: Mysidacea). *Transactions of the Royal Society of South Africa* 40: 309–333.
- Carrasco NK, Perissinotto R (2010) Spatial and temporal variations in the diet of the mysid *Mesopodopsis africana* in the St. Lucia Estuary (South Africa). *Marine Ecology Progress Series* 417: 127–138.
- Cartes JE, Brey T, Sorbe JC, Maynou F (2002) Comparing production biomass ratios of benthos and suprabenthos in macrofaunal marine crustaceans. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1616–1625.
- Cartes JE, Elizalde M, Sorbe JC (2001) Contrasting life-histories, secondary production, and trophic structure of Peracarid assemblages of the bathyal suprabenthos from the Bay of Biscay (NE Atlantic) and the Catalan Sea (NW Mediterranean). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 48: 2209–2232.
- Cartes JE, Ligas A, De Biasi AM, Pacciardi L, Sartor P (2009) Small-spatial scale changes in productivity of suprabenthic and infaunal crustaceans at the continental shelf of Ebro Delta (western Mediterranean). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 378: 40–49.
- Cartes JE, Mamouridis V, Fanelli E (2011) Deep-sea suprabenthos assemblages (Crustacea) off the Balearic Islands (western Mediterranean): Mesoscale variability in diversity and production. *Journal of Sea Research* 65: 340–354.
- Cartes JE, Sorbe JC (1999) Estimating secondary production in bathyal suprabenthic peracarid crustaceans from the Catalan Sea slope (western Mediterranean; 391–1255 m). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 239: 195–210.
- 千原光雄, 村野正昭 編 (1997) 日本産海洋プランクトン検索図説. 東海大学出版会.
- Clutter RI (1967) Zonation of nearshore mysids. *Ecology* 48: 200–208.
- Clutter RI (1969) The microdistribution and social behavior of some pelagic mysid shrimps. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 3: 125–155.
- Cooper KL, Hyatt KD, Rankin DP (1992) Life history and production of *Neomysis mercedis* in two British Columbia coastal lakes. *Hydrobiologia* 230: 9–30.
- Crisp DJ (1984) Chapter 9: Energy flow measurements. In: *Methods for the Study of Marine Benthos Second Edition* (eds Holme NA, McIntyre AD). Blackwell Scientific Publications: 284–372.
- David V, Sautour B, Galois R, Chardy P (2006) The paradox high zooplankton biomass–low vegetal particulate organic matter in high turbidity zones: What way for energy transfer? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 333: 202–218.
- Dean WE (1974) Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition: comparison with other methods. *Journal of Sedimentary Research* 44: 242–248.

- DeNiro MJ, Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42: 495–506.
- Domingues PM, Turk PE, Andrade JP, Lee PG (2001) Effects of enriched *Artemia* nauplii on production, survival and growth of the mysid shrimp *Mysidopsis almyra* Bowman 1964 (Crustacea: Mysidacea). *Aquaculture Research* 32: 599–603.
- Duval WS, Geen GH (1976) Diel feeding and respiration rhythms in zooplankton. *Limnology and Oceanography* 21: 823–829.
- Elizalde AM (1994) Les communautés suprabenthiques bathyales de la marge sud du canyon du Cap-Ferret (Golfe de Gascogne) Ph. D. thesis, Université de Bordeaux.
- Fenton GE (1992) Population dynamics of *Tenagomysis tasmaniae* Fenton, *Anisomysis mixta australis* (Zimmer) and *Paramesopodopsis rufa* Fenton from south-eastern Tasmania (Crustacea: Mysidacea). *Hydrobiologia* 246: 173–193.
- Fenton GE (1996) Diet and predators of *Tenagomysis tasmaniae* Fenton, *Anisomysis mixta australis* (Zimmer) and *Paramesopodopsis rufa* Fenton from south-eastern Tasmania (Crustacea: Mysidacea). *Hydrobiologia* 323: 31–44.
- Fleminger A, Clutter RI (1965) Avoidance of towed nets by zooplankton. *Limnology and Oceanography* 10: 96–104.
- Fockedeij N, Ghekiere A, Bruwier S, Janssen CR, Vincx M (2006) Effect of salinity and temperature on the intramarsupial development of the brackish water mysid *Neomysis integer* (Crustacea: Mysidacea). *Marine Biology* 148: 1339–1356.
- Fockedeij N, Mees J (1999) Feeding of the hyperbenthic mysid *Neomysis integer* in the maximum turbidity zone of the Elbe, Westerschelde and Gironde estuaries. *Journal of Marine Systems* 22: 207–228.
- Fockedeij N, Mees J, Vangheluwe M, Verslycke T, Janssen CR, Vincx M (2005) Temperature and salinity effects on post-marsupial growth of *Neomysis integer* (Crustacea: Mysidacea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 326: 27–47.
- Folch J, Lees M, Sloane-Stanley GH (1957) A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *Journal of Biological Chemistry* 226: 497–509.
- Folk RL, Ward WC (1957) Brazos River bar: a study in the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentary Research* 27: 3–26.
- Fowler SW, Small LF, Kečkeš S (1971) Effects of temperature and size on molting of euphausiid crustaceans. *Marine Biology* 11: 45–51.
- Friesen JA, Mann KH, Novitsky JA (1986) Mysis digests cellulose in the absence of a gut microflora. *Canadian Journal of Zoology* 64: 442–446.
- Fuji T (2014) Importance of estuaries and rivers for the coastal fish, temperate seabass *Lateolabrax japonicus*. 京都大学博士論文.
- Fuji T, Kasai A, Suzuki KW, Ueno M, Yamashita Y (2010) Freshwater migration and feeding habits of juvenile temperate seabass *Lateolabrax japonicus* in the stratified Yura River estuary, the Sea of Japan. *Fisheries Science* 76: 643–652.
- Fuji T, Kasai A, Suzuki KW, Ueno M, Yamashita Y (2011) Migration ecology of juvenile temperate seabass *Lateolabrax japonicus*: a carbon stable-isotope approach. *Journal of Fish Biology* 78: 2010–2025.
- Fujii T, Noguchi M (1996) Feeding and growth of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) in the nursery ground.

- In: *Survival Strategies in Early Life Stages of Marine Resources* (eds Watanabe Y, Yamashita Y, Oozeki Y). A. A. Balkema: 141–151.
- 福岡弘紀 (2004) アミ類の保育と取り込み行動. *海洋と生物* 152: 221–224.
- 福岡弘紀 (2006) アミ族アミ類 (甲殻上綱, アミ目) の分類と地理分布. *タクサ* 21: 13–18.
- Fukuoka K, Murano M (2005) A revision of East Asian *Acanthomysis* (Crustacea: Mysida: Mysidae) and redefinition of *Orientomysis*, with description of a new species. *Journal of Natural History* 39: 657–708.
- Fulton EA, Smith AD, Johnson CR (2004) Biogeochemical marine ecosystem models I: IGBEM—a model of marine bay ecosystems. *Ecological Modelling* 174: 267–307.
- Grossnickle NE (1979) Nocturnal feeding patterns of *Mysis relicta* in Lake Michigan, based on gut content fluorescence. *Limnology and Oceanography* 24: 777–780.
- Hakala I (1978) Distribution, population dynamics and production of *Mysis relicta* (Lovén) in southern Finland. *Annales Zoologici Fennici* 15: 243–258.
- Hallegraeff GM (2010) Ocean climate change, phytoplankton community responses, and harmful algal blooms: a formidable predictive challenge. *Journal of Phycology* 46: 220–235.
- 浜中雄一, 清野精次 (1978) 由良川沖魚類の日周期活動と食性の関係. *京都府立海洋センター研究報告* 2: 117–128.
- Hanamura Y (1997) Review of the taxonomy and biogeography of shallow-water mysids of the genus *Archaeomysis* (Crustacea: Mysidacea) in the North Pacific Ocean. *Journal of Natural History* 31: 669–711.
- Hanamura Y (1999) Seasonal abundance and life cycle of *Archaeomysis articulata* (Crustacea: Mysidacea) on a sandy beach of western Hokkaido, Japan. *Journal of Natural History* 33: 1811–1830.
- Haney JF (1988) Diel patterns of zooplankton behavior. *Bulletin of Marine Science* 43: 583–603.
- Harley CD, Randall HA, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJ, Thornber CS, Rodriguez LF, Tomanek L, Williams SL (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9: 228–241.
- 畑中正吉, 関野清成 (1962) スズキの生態学的研究—I. スズキの食生活. *日本水産学会誌* 28: 851–856.
- 広田祐一 (1990) 新潟五十嵐浜におけるアミ類の季節変動とヒラメ稚魚に捕食されるサイズ. *日本海ブロック試験研究集録* 19: 73–88.
- 広田祐一 (1991) 新潟五十嵐浜におけるあみ類の鉛直分布および環境収容力. *日本海ブロック試験研究集録* 23: 21–36.
- 広田祐一 (1998) 餌料としてのかいあし類・アミ類の生態. *砂浜海岸における仔稚魚の生物学* (千田哲資, 木下泉 編). 恒星社厚生閣: 78–88.
- 広田祐一, 輿石裕一, 長沼典子 (1990) ヒラメ稚魚が摂餌したアミの大きさと摂餌日周期性. *日本水産学会誌* 56: 201–206.
- 広田祐一, 富永修, 上原子次男, 児玉公成, 貞方勉, 田中克, 古田晋平, 小嶋喜久雄, 輿石裕一 (1989) 日本海浅海域におけるアミ類の地理分布. *日本海ブロック試験研究集録* 15: 43–57.
- Hosie GW, Ritz DA (1983) Contribution of moulting and eggs to secondary production in *Nyctiphanes australis* (Crustacea: Euphausiacea). *Marine Biology* 77: 215–220.
- Hossain MA, Tanaka M, Masuda R (2002) Predator-prey interaction between hatchery-reared Japanese flounder juvenile, *Paralichthys olivaceus*, and sandy shore crab, *Matuta lunaris*: daily rhythms, anti-predator conditioning and starvation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 267: 1–14.
- Iguchi N, Ikeda T (1995) Growth, metabolism and growth efficiency of a euphausiid crustacean *Euphausia pacifica* in the southern Japan Sea, as influenced by temperature. *Journal of Plankton Research* 17: 1757–1769.

- 今林博道 (1980) 生物群集内における稚魚期および若魚期のヒラメの摂餌生態-1, 個体群内の種内関係. *日本水産学会誌* 46: 427-435.
- 今井一郎 (1995) 珪藻類を用いたシャットネラ赤潮の生態学的防除の可能性. *月刊海洋* 27: 603-612.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (2014) *Climate Change 2013: The physical science basis: Working group I contribution to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- Irigoien X, Harris RP, Head RN, Harbour D (2000) North Atlantic Oscillation and spring bloom phytoplankton composition in the English Channel. *Journal of Plankton Research* 22: 2367-2371.
- Islam MS, Ueno M, Yamashita Y (2010) Growth-dependent survival mechanisms during the early life of a temperate seabass (*Lateolabrax japonicus*): field test of the 'growth-mortality' hypothesis. *Fisheries Oceanography* 19: 230-242.
- Jo SG, Jeon MK (2007) Mysidacea (Crustacea) from the sandy beaches of the eastern coast of Korea with four new records in the Korean waters. *Ocean Science Journal*: 42: 171-178.
- Jo SG, Kim CA, Suh HL (2012) Diel and tidal distributions of the sand-burrowing mysids *Archaeomysis kokuboi* and *Acanthomysis nakazatoi* on a sandy shore surf zone of Yongil Bay, eastern Korea, in relation to growth stages. *The Sea (Journal of the Korean Society of Oceanography)* 17: 112-119.
- Johnston NM, Ritz DA, Fenton GE (1997) Larval development in the Tasmanian mysids *Anisomysis mixta australis*, *Tenagomysis tasmaniae* and *Paramesopodopsis rufa* (Crustacea: Mysidacea). *Marine Biology* 130: 93-99.
- 梶川晃 (1978) 鳥取砂丘沖に出現するアミについて 主に *Acanthomysis nakazatoi* n. sp.の生態. *鳥取県水産試験場報告* 19: 53-70.
- 片山知史, 一色竜也, 渡部諭史, 福田雅明, 工藤孝浩, 山田敦 (2005) 相模湾砂浜浅海域におけるヒラメ0歳魚とアミ類の種間関係. *黒潮の資源海洋研究* 6: 49-56.
- 片山知史, 渡部諭史, 福田雅明 (2008) 相模湾砂質浅海域における底魚群集の生物生産構造. *日本水産学会誌* 74: 36-44.
- 木元克則, 日向野純也, 足立久美子 (1996) 潜水式囲い網による底生性小型魚類とアミ類の定量的採集法-日本海沿岸の砂浜域における採集例. *水産工学研究所技報* 18: 45-57.
- Kochi K, Sakurai I, Yanai S (2007) Role of forest-origin coarse particulate organic matter for the brackish water amphipod *Anisogammarus pugettensis*. *水産海洋研究* 71: 255-262.
- 国土交通省 (2015) 水文水質データベース 水文水質観測所情報 (福知山). <http://www1.river.go.jp/cgi-bin/SiteInfo.exe?ID=306091286605030>. (参照 2015-08-01)
- 甲本亮太, 工藤裕紀, 高津哲也 (2011) 秋田県沿岸におけるハタハタ仔稚魚の水深別分布と食性. *水産増殖* 59: 615-630.
- 近藤伸一, 中尾令子, 岩滝光儀, 坂本節子, 板倉茂, 松山幸彦, 長崎慶三(2012) 有害赤潮藻ヘテロカプサの分布域北上現象: 佐渡島加茂湖での赤潮によるマガキの大量死. *日本水産学会誌* 78: 719-725.
- Kotta J, Simm M, Kotta I, Kanošina I, Kallaste K, Raid T (2004) Factors controlling long-term changes of the eutrophicated ecosystem of Pärnu Bay, Gulf of Riga. *Hydrobiologia* 514: 259-268.
- Kouassi E, Pagano M, Saint-Jean L, Sorbe JC (2006) Diel vertical migrations and feeding behavior of the mysid *Rhopalophthalmus africana* (Crustacea: Mysidacea) in a tropical lagoon (Ebrié, Côte d'Ivoire). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67: 355-368.

- Kuhn AH, Bengtson DA, Simpson KL (1991) Increased reproduction by mysids (*Mysidopsis bahia*) fed with enriched *Artemia* spp. nauplii. In: *Mysids in Fisheries: Hard Lessons from Headlong Introductions (American Fisheries Society Symposium 9)* (eds Nesler TP, Bergersen EP). American Fisheries Society: 192–199.
- Léger P, Sorgeloos P, Millamena OM, Simpson KL (1985) International study on *Artemia*. XXV. Factors determining the nutritional effectiveness of *Artemia*: The relative impact of chlorinated hydrocarbons and essential fatty acids in San Francisco Bay and San Pablo Bay *Artemia*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 93: 71–82.
- Lehtiniemi M, Nordström H (2008) Feeding differences among common littoral mysids, *Neomysis integer*, *Praunus flexuosus* and *P. inermis*. *Hydrobiologia* 614: 309–320.
- Lesutienė J, Gorokhova E, Gasiūnaitė ZR, Razinkovas A (2008) Role of mysid seasonal migrations in the organic matter transfer in the Curonian Lagoon, south-eastern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 80: 225–234.
- Li HY, Hong SY (2007) The effect of temperature and salinity on survival and growth of *Crangon uritai* (Decapoda: Crangonidae) larvae reared in the laboratory. *Marine Ecology* 28: 288–295.
- Lipcius RN, Herrnkind WF (1982) Molt cycle alterations in behavior, feeding and diel rhythms of a decapod crustacean, the spiny lobster *Panulirus argus*. *Marine Biology* 68: 241–252.
- Ma CW, Hong SY, Oh C-W, Hartnoll RG (2001) Post-embryonic growth and survival of *Archaeomysis kokuboi* Ii, 1964 (Mysidacea) reared in the laboratory. *Crustaceana* 74: 347–362.
- Mackas D, Bohrer R (1976) Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 25: 77–85.
- 前田経雄 (2002) 若狭湾西部海域におけるヒラメ仔稚魚の加入機構に関する研究. 京都大学博士論文.
- Masuda R (2008) Seasonal and interannual variation of subtidal fish assemblages in Wakasa Bay with reference to the warming trend in the Sea of Japan. *Environmental Biology of Fishes* 82: 387–399.
- Matsuda H, Yamakawa T (1997) Effects of temperature on growth of the Japanese spiny lobster, *Panulirus japonicus* (V. Siebold) phyllosomas under laboratory conditions. *Marine and Freshwater Research* 48: 791–796.
- 松山幸彦 (2003) 有害渦鞭毛藻 *Heterocapsa circularisquama* に関する生理生態学的研究—I *H. circularisquama* 赤潮の発生および分布拡大機構に影響する環境要因等の解明. 水産総合研究センター研究報告 7: 24–105.
- Mauchline J (1980) The biology of mysids and euphausiids. In: *Advances in Marine Biology* 18 (eds Blaxter JHS, Russell FS, Yonge M). Academic Press: 1–369.
- McGraw WJ, Davis DA, Teichert-Coddington D, Rouse DB (2002) Acclimation of *Litopenaeus vannamei* postlarvae to low salinity: Influence of age, salinity endpoint, and rate of salinity reduction. *Journal of the World Aquaculture Society* 33: 78–84.
- Mees J, Abdulkerim Z, Hamerlynck O (1994) Life history, growth and production of *Neomysis integer* in the Westerschelde estuary (SW Netherlands). *Marine Ecology Progress Series* 109: 43–57.
- Meland K, Willassen E (2007) The disunity of “Mysidacea” (Crustacea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 1083–1104.
- Menzie CA (1980) A note on the Hynes method of estimating secondary production. *Limnology and Oceanography* 25: 770–773.

- Miller TJ, Crowder LB, Rice JA, Marschall EA (1988) Larval size and recruitment mechanisms in fishes: Toward a conceptual framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1657–1670.
- Minagawa M (1990) Influence of temperature on survival, feeding and development of larvae of the red frog crab, *Ranina ranina* (Crustacea, Decapoda, Raninidae). *Nippon Suisan Gakkaishi* 56: 755–760.
- 南卓志 (1982) ヒラメの初期生活史. *日本水産学会誌* 48: 1581–1588.
- 南卓志 (1984) 若狭湾におけるカレイ目魚類の初期生活史の研究 X イシガレイの初期生活史. *日本水産学会誌* 50: 551–560.
- Moore SK, Trainer VL, Mantua NJ, Parker MS, Laws EA, Backer LC, Fleming LE (2008) Impacts of climate variability and future climate change on harmful algal blooms and human health. *Environmental Health* 7: S4.
- Morioka Y, Takahashi Y (1980) Ontogenetic vertical and horizontal migration of an opossum shrimp, *Acanthomysis pseudomacropsis* (Crustacea: Mysidacea) in the Japan Sea. *日本海区水産研究所研究報告* 31: 153–159.
- 村野正昭 (1963) イサザアミ, *Neomysis intermedia* CZERNIAWSKY の漁業生物学的研究 I. 湖沼生産に演ずる役割. *水産増殖* 11: 149–158.
- 村野正昭 (1964) イサザアミ, *Neomysis intermedia* CZERNIAWSKY の漁業生物学的研究 III. 生活史, 特に生殖について. *水産増殖* 12: 19–30.
- 村野正昭 (1966) イサザアミ, *Neomysis intermedia* CZERNIAWSKY の漁業生物学的研究 V. 環境要因に対する適応性. *水産増殖* 13: 233–245.
- Murano M (1970) A small collection of benthic Mysidacea from coastal waters in Suruga Bay, Japan. *Crustaceana* 18: 251–268.
- 村野正昭 (1971) 相模湾, 駿河湾産のアミ類種名リスト. *動物分類学会誌* 7: 45–48.
- 村野正昭 (2013) アミ類の分類の話. *みどりいし* 24: 9–13.
- Nakane Y, Suda Y, Sano M (2011) Food habits of fishes on an exposed sandy beach at Fukiagehama, South-West Kyushu Island, Japan. *Helgoland Marine Research* 65: 123–131.
- Nashida K, Tominaga O (1987) Studies on groundfish communities in the coastal waters of northern Niigata Prefecture II. Seasonal changes of feeding habits and daily rations of young flounder, *Paralichthys olivaceus*. *日本海区水産研究所研究報告* 37: 39–56.
- 梨田一也, 富永修, 宮島英雄, 伊藤光郎 (1984) 新潟県北部沿岸域における底生魚類の群集構造 I. ヒラメ若令魚の日間摂餌量の推定. *日本海区水産研究所研究報告* 34: 1–17.
- 西田輝己, 野沢正俊, 網尾勝 (1978) 鳥取砂丘沿岸域におけるアミについて—I. *鳥取県水産試験場報告* 19: 1–52.
- 西田輝己, 野沢正俊, 網尾勝 (1982) 鳥取砂丘沿岸域におけるアミについて—II. *鳥取県水産試験場報告* 24: 1–12.
- Nonomura T, Hayakawa Y, Suda Y, Ohtomi J (2007) Habitat zonation of the sand-burrowing mysids (*Archaeomysis vulgaris*, *Archaeomysis japonica* and *liella ohshimai*), and diel and tidal distribution of dominant *Archaeomysis vulgaris*, in an intermediate sandy beach at Fukiagehama, Kagoshima Prefecture, southern Japan. *Plankton and Benthos Research* 2: 38–48.
- Obata A, Ishizaka J, Endoh M (1996) Global verification of critical depth theory for phytoplankton bloom with climatological in situ temperature and satellite ocean color data. *Journal of Geophysical Research* 101, 20657–20667.
- 大河俊之, 須賀悠, 関伸吾 (2009) 高知県浅海砂浜域におけるヒラメ *Paralichthys olivaceus* 稚魚の摂餌

- 生態. 黒潮の資源海洋研究 10: 71–78.
- Ohtsuka S, Inagaki H, Onbe T, Gushima K, Yoon YH (1995) Direct observations of groups of mysids in shallow coastal waters of western Japan and southern Korea. *Marine Ecology Progress Series* 123: 33–44.
- Okata A, Ishikawa K, Kosai K (1978) On the predator-prey relationships around larval and juvenile-fishes in shallow sea community. 茨城県水産試験場研究報告 22: 7–17.
- Panov VE, McQueen DJ (1998) Effects of temperature on individual growth rate and body size of a freshwater amphipod. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1107–1116.
- Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2010) Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation. *PLoS ONE* 5: e9672.
- Perez OS, Bellwood DR (1988) Ontogenetic changes in the natural diet of the sandy shore crab, *Matuta lunaris* (Forskål) (Brachyura: Calappidae). *Marine and Freshwater Research* 39: 193–199.
- Petchey OL, McPhearson PT, Casey TM, Morin PJ (1999) Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function. *Nature* 402, 69–72.
- Petrovich PG, Shushkina EA, Pechen GA (1964) Raschet produktivnosti zooplanktona. *Doklady Akademii Nauk SSSR* 139: 1235–1238.
- Poleck TP, Denys CJ (1982) Effect of temperature on the molting, growth and maturation of the Antarctic krill *Euphausia superba* (Crustacea: Euphausiacea) under laboratory conditions. *Marine Biology* 70: 255–265.
- Price WW, Vodopich DS (1979) Occurrence of *Mysidopsis almyra* (Mysidacea, Mysidae) on the east coast of Florida, U. S. A. *Crustaceana* 36: 194–196.
- Quintela J, Andrade JP (2002) Diel feeding rhythms, daily ration and gastric evacuation rates of *Sepia officinalis* in the Ria Formosa lagoon (South Portugal). *Bulletin of Marine Science* 71: 665–680.
- R Development Core Team (2015) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/>.
- Reebs SG (2002) Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12: 349–371.
- Riccardi N, Mariotto L (2000) Seasonal variations in copepod body length: A comparison between different species in the Lagoon of Venice. *Aquatic Ecology* 34: 243–252.
- Richoux NB, Deibel D, Thompson RJ (2004) Population biology of hyperbenthic crustaceans in a cold water environment (Conception Bay, Newfoundland). I. *Mysis mixta* (Mysidacea). *Marine Biology* 144: 881–894.
- Ritz DA, Hosie GW (1982) Production of the euphausiid *Nyctiphanes australis* in Storm Bay, south-eastern Tasmania. *Marine Biology* 68: 103–108.
- Roast SD, Thompson RS, Jones MB (1998) Mysids and environmental monitoring: a case for their use in estuaries. *Marine and Freshwater Research* 49: 827–832.
- 櫻井泉, 柳井清治, 伊藤絹子, 金田友紀 (2007) 河口域に堆積する落ち葉を起点とした食物連鎖の定量評価. 北海道水産試験場研究報告 72: 37–45.
- Saltzman J (1996) Ecology and life history traits of the benthopelagic mysid *Boreomysis oparva* from the eastern tropical Pacific oxygen minimum zone. *Marine Ecology Progress Series* 139: 95–103.
- San Vicente C, Sorbe JC (1990) Biología del misidáceo suprabentónico *Schistomysis kervillei* (Sars, 1885) en la plataforma continental aquitana (suroeste de Francia). In: *Actas VI Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino*: 245–267.
- San Vicente C, Sorbe JC (1993) Biologie du mysidacé suprabenthique *Schistomysis parkeri* Norman, 1892 dans la

- zone sud du Golfe de Gascogne (Plage d'Hendaye). *Crustaceana* 65: 222–252.
- San Vicente C, Sorbe JC (1995) Biology of the suprabenthic mysid *Schistomysis spiritus* (Norman, 1860) in the southeastern part of the Bay of Biscay. *Scientia Marina* 59: 71–86.
- San Vicente C, Sorbe JC (2003) Biology of the suprabenthic mysid *Schistomysis assimilis* (Sars, 1877) on Creixell beach, Tarragona (northwestern Mediterranean). *Boletín Instituto Espanol de Oceanografía* 19: 391–406.
- 佐藤弘康, 村野正昭 (1994) アミ類 4 種に見られた保育囊から脱落した幼生の取り込み. *うみ* 32: 71–74.
- Sawamoto S (2015) Current status of mysid taxonomy in southeast Asia. *Marine Research in Indonesia* 39: 1–14.
- Sell DW (1982) Size-frequency estimates of secondary production by *Mysis relicta* in Lakes Michigan and Huron. *Hydrobiologia* 93: 69–78.
- Shea MA, Makarewicz JC (1989) Production, biomass, and trophic interactions of *Mysis relicta* in Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research* 15: 223–232.
- 重田利拓 (2007) 瀬戸内海の魚類に見られる異変—熱帯・暖海性魚類の出現と人的被害. *瀬戸内通信* 6: 8–9.
- 重田利拓 (2008) 瀬戸内海の魚類に見られる異変と諸問題. *日本水産学会誌* 74: 868–872.
- 志岐常正, 林勇夫 (1985) 第 24 章 若狭湾 I 地質. *日本全国沿岸海洋誌* (日本海洋学会・沿岸海洋研究部会・「沿岸海洋誌」編集委員会 編). 東海大学出版会: 947–957.
- Sorbe JC (1991) Biología del misidáceo suprabentónico *Schistomysis ornata* (Sars, 1864) en la plataforma continental aquitana (suroeste de Francia). In: *Actas V Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino*: 273–298.
- Sudo H (2003) Effect of temperature on growth, sexual maturity and reproduction of *Acanthomysis robusta* (Crustacea: Mysidacea) reared in the laboratory. *Marine Biology* 143: 1095–1107.
- Sudo H, Kajihara N, Noguchi M (2011) Life history and production of the mysid *Orientalomysis robusta*: High P/B ratio in a shallow warm-temperate habitat of the Sea of Japan. *Marine Biology* 158: 1537–1549.
- Suzuki KW, Nakayama K, Tanaka M (2009) Horizontal distribution and population dynamics of the dominant mysid *Hyperacanthomysis longirostris* along a temperature macrotidal estuary (Chikugo River estuary, Japan). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 83: 516–528.
- 鈴木健吾, 清本節夫, 興石裕一 (2012) 断続的な貧酸素曝露がアサリの栄養状態および貧酸素耐性に与える影響. *水産技術* 5: 39–47.
- 高橋一生 (2004) 淡水・沿岸域におけるアミ類の摂餌生態 (総説). *日本プランクトン学会報* 51: 46–72.
- Takahashi K, Hirose T, Kawaguchi K (1999) The importance of intertidal sand-burrowing Peracarid crustaceans as prey for fish in the surf-zone of a sandy beach in Otsuchi Bay, northeastern Japan. *Fisheries Science* 65: 856–864.
- Takahashi K, Kawaguchi K (1997) Diel and tidal migrations of the sand-burrowing mysids, *Archaeomysis kokuboi*, *A. japonica* and *Liella ohshimai*, in Otsuchi Bay, northeastern Japan. *Marine Ecology Progress Series* 148: 95–107.
- Takahashi K, Kawaguchi K (1998) Diet and feeding rhythm of the sand-burrowing mysids *Archaeomysis kokuboi* and *A. japonica* in Otsuchi Bay, northeastern Japan. *Marine Ecology Progress Series* 162: 191–199.
- Takahashi K, Kawaguchi K (2004) Reproductive biology of the intertidal and infralittoral mysids *Archaeomysis kokuboi* and *A. japonica* on a sandy beach in NE Japan. *Marine Ecology Progress Series* 283: 219–231.
- 武田正倫, 古田晋平, 宮永貴幸, 田村昭夫, 和田年史 (2011) 日本海南西部鳥取県沿岸およびその周辺

- に生息するカニ類. 鳥取県立博物館研究報告 48: 29–94.
- 竹野功璽, 浜中雄一, 宮嶋俊明 (1999) 京都府沿岸海域におけるヒラメの資源構造に関する研究—IV ヒラメの年齢と成長. 京都府立海洋センター研究報告 21: 65–71.
- 竹野功璽 (2010) 若狭湾西部海域におけるヒラメの漁業生物学的研究. 京都大学博士論文.
- 玉井恭一 (1989) ベントスの生産量とその推定法. ②生産量の推定法 <その 2>. 海洋と生物 10: 452–455.
- 田中庸介, 大河俊之, 山下洋, 田中克 (2006) ヒラメ *Paralichthys olivaceus* 稚魚の食物組成と摂餌強度にみられる地域性. 日本水産学会誌 72: 50–57.
- Toda H, Takahashi M (1985) High mortality of juveniles during the summer decline of the mysid (*Neomysis intermedia*) population in Lake Kasumigaura. *Bulletin of the Plankton Society of Japan* 32: 141–148.
- Toda H, Takahashi M, Ichimura S (1982) Abundance and life history of *Neomysis intermedia* Czerniawsky in Lake Kasumigaura. *Hydrobiologia* 93: 31–39.
- Toda H, Takahashi M, Ichimura S (1984) The effect of temperature on the post-embryonic growth of *Neomysis intermedia* Czerniawsky (Crustacea, Mysidacea) under laboratory conditions. *Journal of Plankton Research* 6: 647–662.
- Toda H, Wada E (1990) Use of  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  ratios to evaluate the food source of the mysid, *Neomysis intermedia* Czerniawsky, in a eutrophic lake in Japan. *Hydrobiologia* 194: 85–90.
- 宇野勝利, 貞方勉, 早瀬進治, 津田茂美, 柴田敏, 杉本洋 (1989) 加賀砂泥域におけるヒラメ幼稚魚の分布特性に関する調査. 大規模砂泥域開発調査事業 (日本海海域) 昭和 63 年度調査報告書 1–25.
- 宇野勝利, 貞方勉, 大橋洋一, 柴田敏, 杉本洋 (1990) 加賀砂泥域におけるヒラメ幼稚魚の分布特性に関する調査. 大規模砂泥域開発調査事業 (日本海海域) 平成元年度調査報告書 17–43.
- Viherluoto M, Kuosa H, Flinkman J, Viitasalo M (2000) Food utilisation of pelagic mysids, *Mysis mixta* and *M. relicta*, during their growing season in the northern Baltic Sea. *Marine Biology* 136: 553–559.
- Vilas C, Drake P, Pascual E (2009) Inter- and intra-specific differences in euryhalinity determine the spatial distribution of mysids in a temperate European estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 369: 165–176.
- Walters C, Christensen V, Pauly D (1997) Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7: 139–172.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJ, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395.
- Watanabe K, Kasai A, Antonio ES, Suzuki K, Ueno M, Yamashita Y (2014) Influence of salt-wedge intrusion on ecological processes at lower trophic levels in the Yura Estuary, Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 139: 67–77.
- 渡邊昌人, 藤田恒雄, 五十嵐敏 (2001) 福島県双葉海域で採集されたアミ類. 福島県水産試験場研究報告 10: 51–55.
- Webb P, Wooldridge T, Schlacher T (1997) Osmoregulation and spatial distribution in four species of mysid shrimp. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 117: 427–431.
- Wittmann KJ (1977) Modification of association and swarming in North Adriatic Mysidacea in relation to habitat and interacting species. In: *Biology of benthic organisms: 11th European Symposium on Marine Biology* (eds Keegan BF, Ceidigh PO, Boaden PJS). Pergamon Press: 605–612.

- Wittmann KJ (1978) Adoption, replacement, and identification of young in marine Mysidacea (Crustacea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 32: 259–274.
- Wooldridge TH (1981) Zonation and distribution of the beach mysid, *Gastrosaccus psammodytes* (Crustacea, Mysidacea). *Journal of Zoology* 193: 183–189.
- Wooldridge TH (1986) Distribution, population dynamics and estimates of production for the estuarine mysid, *Rhopalophthalmus terranatalis*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 23: 205–223.
- Wortham-Neal JL, Price WW (2002) Marsupial developmental stages in *Americamysis bahia* (Mysida: Mysidae). *Journal of Crustacean Biology* 22: 98–112.
- Xu Q, Yang H (2007) Food sources of three bivalves living in two habitats of Jiaozhou Bay (Qingdao, China): Indicated by lipid biomarkers and stable isotope analysis. *Journal of Shellfish Research* 26: 561–567.
- 山田秀秋 (2000) ヒラメ幼稚魚の主要餌料生物ミツクリハマアミの生産生態学的研究. 東京大学博士論文.
- 山田秀秋, 遠藤裕樹, 武蔵達也, 山下洋 (1998) ヒラメ幼稚魚育成礁周辺のアミ類とカタクチイワシシラスの分布特性. *水産増殖* 46: 487–494.
- 山田秀秋, 長洞幸夫, 佐藤啓一, 武蔵達也, 藤田恒雄, 二平章, 影山佳之, 熊谷厚志, 北川大二, 広田祐一, 山下洋 (1994) 太平洋沿岸域におけるアミ類の種組成と分布特性. *東北区水産研究所研究報告* 56: 57–67.
- 山田秀秋, 佐藤啓一, 長洞幸夫, 熊谷厚志, 山下洋 (1998) 東北太平洋沿岸域におけるヒラメの摂餌生態. *日本水産学会誌* 64: 249–258.
- Yamada H, Yamashita Y (1995) Effects of low salinity on survival, growth and reproduction of *Acanthomysis mitsukurii* (Crustacea: Mysidacea). *Bulletin of Plankton Society of Japan* 42: 141–146.
- Yamada H, Yamashita Y (2000) Effects of temperature on intermolt period, growth rate and reproduction rate in *Acanthomysis mitsukurii* (Crustacea: Mysidacea). *Crustacean Research* 29: 160–169.
- Yamada K, Hori M, Nakaoka M, Hamaguchi M (2011) Temporal and spatial variations in functional-trait composition (functional diversity) of macrocrustacean communities in seagrass meadows. In: *New Frontiers in Crustacean Biology: Proceedings of the TCS Summer Meeting, Tokyo, 20–24 September 2009* (ed Asakura A). Brill: 325–339.
- Yamada K, Takahashi K, Vallet C, Taguchi S, Toda T (2007) Distribution, life history, and production of three species of *Neomysis* in Akkeshi-ko estuary, northern Japan. *Marine Biology* 150: 905–917.
- 山口浩志 (2000) 若狭湾和田浜におけるアミ類個体群の生態学的研究—砂浜域ベントス群集の食物網での役割を中心に—. 京都大学修士論文.
- 山下洋 (2011) 森・里・海とつながる生態系. *沿岸海洋研究* 48: 131–138.
- Yamashita Y, Aritaki M (2010) Stock enhancement of Japanese flounder in Japan. In: *Practical Flatfish Culture and Stock Enhancement* (eds Daniels HV, Watanabe WO). Wiley-Blackwell: 237–255.
- 遊佐貴志, 千葉晋 (2014) 北海道東部の藻場におけるアミ類種組成の空間変異. *日本ベントス学会誌* 69: 18–22.
- Zagursky G, Feller RJ (1985) Macrophyte detritus in the winter diet of the estuarine mysid, *Neomysis americana*. *Estuaries* 8: 355–362.