

ザリガニの資源生物学的研究

川井, 唯史

<https://doi.org/10.11501/3123203>

出版情報 : 九州大学, 1996, 博士 (農学), 論文博士
バージョン :
権利関係 :

ザリガニの資源生物学的研究

川井唯史

1997

ザリガニの資源生物学的研究

川井唯史

1997

本論文の内容は、以下の学術論文として既に発表済み、もしくは印刷中である。

1. ザリガニの交尾習性.
南紀生物, 31, 99-100 (1989).
2. 分布南限のザリガニ *Cambaroides japonicus* (De Haan, 1841) の個体数密度と再生産に関する研究.
甲殻類の研究, 19, 55-61 (1990).
[三宅貞祥・浜野龍夫と共著]
3. ザリガニ *Cambaroides japonicus* (De Haan, 1841) の巣穴.
甲殻類の研究, 21, 65-71 (1992).
4. 飼育下におけるザリガニ *Cambaroides japonicus* (De Haan, 1841) の脱皮に伴う体各部の変化.
甲殻類の研究, 21, 89-95 (1992).
5. ザリガニ *Cambaroides japonicus* の産卵生態.
釧路市立博物館紀要, 18, 49-52 (1994).
6. 北海道におけるニホンザリガニ, *Cambaroides japonicus* の鉗脚欠損状況.
水産増殖, 42, 215-220 (1994).
[浜野龍夫・松浦修平と共著]
7. 北海道の小川と小湖におけるザリガニ *Cambaroides japonicus* の脱皮時期と繁殖周期.
水産増殖, 42, 465-470 (1994).
[浜野龍夫・松浦修平と共著]

8. Feeding behaviour of the Japanese crayfish *Cambaroides japonicus* (Decapoda, Astacoidea) in a stream in Hokkaido, Japan.
Fisheries Science, 61, 720-721 (1995).
[Tatsuo HAMANO, Shuhei MATSUURAと共著]
9. Sex ratio of the Japanese crayfish *Cambaroides japonicus* (de Haan, 1841)(Crustacea, Decapoda, Astacoidea) in a stream and a small lake in Hokkaido.
Journal of National Fisheries University, 44, 21-23 (1995).
[Tatsuo HAMANO, Shuhei MATSUURAと共著]
10. Molting and growth of the Japanese Crayfish *Cambaroides japonicus* reared in the laboratory.
Crustacean Research, 24, 65-68 (1995).
[Tatsuo HAMANO, Shuhei MATSUURAと共著]
11. Growth and survival of the Japanese crayfish *Cambaroides japonicus*, in Hokkaido.
Bulletin of Marine Science, *in press*.
[Tatsuo HAMANO, Shuhei MATSUURAと共著]

また、本論文の一部については、以下の雑誌に既に発表済みである。

1. 分布南限のザリガニ.
淡水魚保護, 2, 116-117 (1989).
2. ザリガニ *Cambaroides japonicus* (De Haan) の越夏法.
飼育生物研究会誌, 1, 89-92 (1990).

3. ザリガニ *Cambaroides japonicus* (De Haan) の繁殖.
生物飼育研究会, 2, 12-14 (1990).
4. ザリガニ *Cambaroides japonicus* の輸送法.
生物飼育研究会, 2, 15-16 (1990).
5. ザリガニ *Cambaroides japonicus* における汚染耐性試験.
生物飼育研究会誌, 2, 66-67 (1990).
6. ザリガニ *Cambaroides japonicus* (De Haan) の体色変異.
南紀生物, 32, 20 (1990).
7. ザリガニ *Cambaroides japonicus* (De Haan) 分布南限地の現状.
南紀生物, 32, 127 (1990).
8. ザリガニ *Cambaroides japonicus* (de Haan, 1841) は, どの程度まで高水温に耐えられるのか?
生物飼育研究会, 3, 10-12 (1992).
9. 秋田・岩手県におけるザリガニ *Cambaroides japonicus* (De Haan, 1841) の生息環境.
ワイルドライフ・レポート, 14, 40-44 (1992).
10. 北海道浜益地区におけるザリガニ *Cambaroides japonicus* の個体数.
ワイルドライフ・レポート, 14, 45-47 (1992).
11. 北海道におけるザリガニ *Cambaroides japonicus* の青色変異個体出現状況.
ひがし大雪博物館研究報告, 15, 73-76 (1993).

12. 利尻島で初めて記録されたザリガニ *Cambaroides japonicus*.
利尻町博物館年報, 12, 9-10 (1993).
13. ザリガニ *Cambaroides japonicus* の自然誌と分布北限地の博物学的知見.
北海道の自然と生物, 7, 62-64 (1993).
14. 駒止湖におけるザリガニ *Cambaroides japonicus* の生息環境.
帯広百年記念館紀要, 11, 1-6 (1993).
15. 北海道におけるニホンザリガニ *Cambaroides japonicus* の分布状況と生息地の環境.
ひがし大雪博物館研究報告, 16, 21-24 (1994).
16. ザリガニ *Cambaroides japonicus* 生息地ピシャモン川の環境.
釧路市立博物館紀要, 18, 45-48 (1994).
17. 北海道におけるニホンザリガニ *Cambaroides japonicus* の隠れ家の特性と抱卵数.
ひがし大雪博物館研究報告, 17, 73-77 (1995).
18. 利尻, 礼文島におけるニホンザリガニ *Cambaroides japonicus* と人間の関係.
利尻研究, 14, 1-4 (1995).
[佐藤雅彦と共著]
19. ザリガニ. 日本の希少な野生水生生物に関する基礎資料(II). VII. 甲殻類.
(日本水産資源保護協会編) 620-624, pl.4 (1995).

ザリガニの資源生物学的研究

目 次

序論	1-7
本論	
第1章 体各部の名称および体測定基準	8-10
第2章 生息場	
緒言	11-12
第1節 小河川における巣穴の分布	12-14
第2節 小河川における巣穴の形状	15-20
第3節 分布南限の小河川における個体数密度と湧水量の関係	20-23
考察	23-26
第3章 繁殖	
緒言	27-28
第1節 飼育下における交接，産卵行動および繁殖周期	28-38
第2節 小河川における繁殖周期	38-40
第3節 湖における繁殖周期	41-42
第4節 分布南限の小河川における抱卵数と繁殖周期	43-45
考察	46-53

第4章 脱皮および成長

緒言	54-55
第1節 飼育個体の脱皮に伴う体各部の変化	55-61
第2節 飼育個体の成長	62-64
第3節 小河川における脱皮時期と成長	64-73
第4節 湖における脱皮時期	73-73
考察	73-79

第5章 個体群構造

緒言	80-80
第1節 小河川における性比	80-81
第2節 湖における性比	81-85
第3節 小河川における生命表	85-90
考察	90-91

第6章 鉗脚欠損

緒言	92-92
第1節 小河川における鉗脚欠損状況	93-94
第2節 湖における鉗脚欠損状況	94-102
考察	102-103

第7章 食性

緒言	104-105
第1節 小河川における胃内容物解析	105-106
第2節 小河川における摂餌量の季節変化	106-109
考察	109-110

第8章 水産増養殖・資源管理方法

要約.....116-119

謝辞.....120-122

文献.....123-144

序論

ザリガニ *Cambaroides japonicus* (de Haan, 1841) は、北海道、青森、秋田、岩手県に限産する日本固有種である。本種は水温が冷たく清澄な小川や湖に生息し(籠屋, 1978), その体長は7cmに達するが、通常は5~6cmまでが多い(三宅, 1982)。本種は、その背面が一様に濃い暗褐色で、胸脚は青色がかった暗褐色を呈し、下面から見ると脚は青色を帯び、鉗脚掌節の下面は暗いオレンジ色で、各歩脚の先端も同色である(上田, 1970)。雌雄別の形態的特徴としては、雄の第1腹肢に三角柱状の付属肢があり、その外側には毛があり、第2, 3胸脚の座節下面に内向する小指状突起を有するが、雌には第1腹肢や突起がない(上田, 1970)。

江戸時代、ザリガニの胃石 *gastrolith* は医薬品として利用されていたため高価に取引され(山口・馬場, 1993), 蝦夷松前藩を中心とした北海道地方から将軍家への献上品にもなっていた。現著者らが利尻、礼文島で年輩の方を対象とした聞き取り調査を行なったところ、胃石やザリガニを焼いた物は、40~60年前まで主に漆かぶれ、肺病等、の民間薬として用いられていた。なおザリガニ類には青白色を呈する個体 *blue color phase* (Dowell and Winter, 1969; Fitzpatrick Jr., 1987; Grier, 1991; Hund, 1954; Momot and Gall, 1971) が出現し、ザリガニでもこれが見られる。青白色個体は0.06%程度の頻度で得られ、これは特別に薬効が著しいと信じられていた(米内山, 私信)。本種は食用としても利用されていたことがあり、北海道の支笏湖産のザリガニが大正天皇即位の際、京都の御大典での料理の一品「ザリガニのクリームポタージュ」として出されて以来、陛下の御嗜好品となり何度も献上されたり(倉上, 1953), 然別湖産のものが甘露煮や佃煮等の名産品料理になる(黒萩, 1991)など、本種は高級料理の食材として利用されていた。このように本種は水産増養殖の対象種となるばかりでなく、最近はペットショップで観賞用の生物として極めて高価に取引されている。

本種の分布南限生息地である秋田県大館市八幡沢岱地区では個体数が激減している希少種として、国の地域指定の天然記念物に指定されている(鎗木, 19

32)。北海道においても生息数の減少は著しく、かつては阿寒湖，支笏湖，洞爺湖，然別湖や屈斜路湖等の北海道内の比較的大きな湖沼を中心として，ほとんどの水系で生息が認められていたが（岡田・木場，1938a・1938b；Niiyama，1934；上野，1936・1938a・1938b・1938c），農薬の使用（籠屋，1981）や北米産のザリガニが持ち込んだとみられる水カビで激減した（石田，1982）。1995年には絶滅危惧種としてリストアップされ，種の保存について危ぶまれるほどになった。

北海道十勝地方の鹿追町では，減少したザリガニの資源を回復させ食材としての利用の再現を計画している。そのためには，本種の資源生物学的な知見は不可欠であるものの，これまでそうした研究は乏しく，増養殖や資源管理に取り組むための資料が十分に用意されているとは言えなかった。

・日本におけるザリガニ類の分類

世界のザリガニ類 Astacoidea は3科3亜科29属16亜属402種42亜種が報告されており，ザリガニが属するアジアザリガニ属 *Cambaroides* の分類学上の位置は以下のとおりである（Hobbs Jr.，1988；三宅，1986）。

節足動物門	Phylum	Arthropoda
甲殻上綱	Subphylum	Crustacea
軟甲類	Class	Malacostraca
十脚目	Order	Decapoda
ザリガニ亜目	Infraorder	Astacidea
ザリガニ上科	Superfamily	Astacoidea
アメリカザリガニ科	Family	Cambaridae
アジアザリガニ亜科	Subfamily	Cambaroidinae
アジアザリガニ属	Genus	<i>Cambaroides</i>

Cambaroides 属の同属異種としてはアムール川下流，中国東北地方に分布するシュレンクザリガニ *C. schlenkii* (Kessler)，中国東北地方，朝鮮半島北部，アムール川流域にみられるマンシュウザリガニ *C. dauricus* (Pallas)，朝鮮半島，

中国東北地方南部のチョウセンザリガニ *C. similis* (Koelbel) の3種がある (Birshtein and Vinogradov, 1934; Kim, 1976・1977; Koba, 1939; 木場, 1941・1942; 宮地・木場, 1940; 三宅, 1986)。

なお、本論ではザリガニ類とはザリガニ上科の総称を指し、これには北半球に分布するザリガニ科 Astacidae, アメリカザリガニ科 Cambaridae, 南半球に分布するミナミザリガニ科 Parastacidae が含まれる。またザリガニとは *C. japonicus* のことを示すこととし、両者を使い分ける。現在、日本国内にはアメリカザリガニ *Procambarus clarkii*, タンカイザリガニ *Pacifastacus leniusculus leniusculus*, とその亜種であるウチダザリガニ *Pacifastacus leniusculus trowbridgii* の2種1亜種が北米から移植され分布している (三宅, 1982)。アメリカザリガニは北海道, 本州, 四国, 九州に広く分布し, 水田などで普通に見られるので, 分布域の限られたザリガニよりも一般的になっている。ただし, 北海道の生息地は温泉からの排水が流入し, 水温が周年高めに推移している水系に限られている。また, タンカイザリガニは滋賀県の淡海池だけに分布が限られているが (上田, 1970), ウチダザリガニは北海道東部で分布域を急速に拡大している。

・ザリガニの研究史

ザリガニ類は, 食用として利用されているばかりではなく, その頭胸甲部に含まれるカロチノプロテインがサケマス類等の魚類養殖用の色揚げ飼料として有効なため (Suprunovich *et al.*, 1983; Wolfe and Cornwell, 1965), 欧米では大量に利用されている (Garate *et al.*, 1986; Gomez *et al.*, 1986a; Gomez *et al.*, 1986b; Milicua *et al.*, 1985)。そのため北アメリカ, オーストラリア, ヨーロッパを中心とした世界各地で, 数多くの種類が増養殖に取り組み, その研究が行われている。また, ザリガニ類は淡水に住む身近な大型甲殻類であり, 室内水槽での飼育が容易なため, 生理学的な実験用の動物としても昔から使用されてきた。このため, 多岐に渡った分野で研究報告が行われている。また近年は, ますます増加するザリガニ研究者間の国際的な連絡機関として, 国際ザリガニ学会 (International Association of Astacology= IAA) が組織されている。本学会には, 210名以上 (1993年現在) の会員が所属し, 2年に一度, 国際シンポジウムを開会し論文集を出すなど, 世界中でザリガニの研究が

活発に行なわれていることがうかがえる。

ザリガニの研究は、シーボルトが日本からオランダに持ち帰った標本を de Haanが *Astacus japonicus* として記載したときから始まる (de Haan, 1841)。その後、Andrews (1909), Balss (1914), Faxson (1884・1885・1914), Okada (1933) による形態観察による分類学的検討を経て、現在の *C. japonicus* に位置づけられている。特に Andrews (1909) は、その交接器に注目して詳細な観察を行ない、同属の他種との比較、検討を行なっている。九州大学名誉教授の三宅貞祥も、ザリガニの分類学的な位置やアジアザリガニ属の種の検索表について、報文を残している (三宅, 1973a・1973b・1977・1982・1986)。

一方、系統については Huxley (1980) や Ortmann (1902) が東部アジアのアジアザリガニ属の雄の交接器や雌の精包受容器官を中心とした詳細な観察を行なった。彼らは、これらを他のグループと比較検討し、アジアザリガニ属は原始的な形質を数多く有しており、しかもヨーロッパに分布するグループと北アメリカに生息するグループの中間的な形態を示していることを発見し、アジアザリガニ属の生息域はザリガニ類の発祥の地であり、そこから世界各地へザリガニ類が拡散したとの説が提示されている。

以上のように、分類や系統の研究はおもに国外の研究者によって行なわれたが、1930年前後には、日本国内の本種の分布域に関する報告が日本人研究者によって相次いで発表された。岡田 (1929・1931) は太平洋側の分布南限である岩手県における生息地について、鎗木 (1932)、松田 (1939) は日本海側で最も南部に位置する生息地である大館市における分布状況について、それぞれ報告している。なお、かつてザリガニは薬用として利用されていたため、1930年前後に秋田県下の大館市とその近郊の生息地には、人為的に移植されたいい (松田, 1939; 籠屋, 1978)。青森県における本種の分布は和田 (1929) が詳細な調査を行なっており、日本海側ではザリガニの生息地が数多く見られているものの、太平洋側では生息地が乏しいことを報告している。また岡田 (1929)、Okada (1933) は、北海道全域において多くの生息地を記録しているが、これらの報告は、現在はザリガニが絶滅した場所での分布が記録されているため、当時の豊富な生息状況を知ることのできる貴重な資料となっている。ザリガニの国外での分布については、岡田 (1929)、Okada (1933) が、東京大学理学部

の飯島教授が保管した標本を根拠にした樺太大泊（現ロシア領サハリン，コルサコフ地区）における分布記録がある。しかし，Urita (1942) はコルサコフ地区を再調査したところ，本種はみあたらず，サハリン南部にはザリガニの分布はみられないとの見解が示されている。また，現著者は東京大学理学部に保管されているはずのサハリン産ザリガニの標本の精査を試みようとしたが，標本は消失していた。これらのことから，国外における本種の分布については疑問視せざるを得ない。

ザリガニに特異的に寄生するヒルミミズ類の研究も数多く報告されている（上野，1938a）。特に北海道大学理学部の山口英二は，ヒルミミズ類の分類体系を確立する優れた研究を行っている（Yamaguchi, 1932・1934；山口，1935a・1935b・1938・1954）。また，これらの研究報告は，当時の北海道のほとんどの湖にザリガニが生息していたことも示しており，貴重な情報である。その後は水産庁北海道区水産研究所の研究者による室内水槽での飼育実験による生理学的研究がみられる。榎並（1942）は眼柄除去による成長促進を試みており，倉田（1960），Kurata（1962）は脱皮に伴う成長を観察し，他の甲殻類の成長状況との比較を行なっている。またNiiyama（1934・1959）は様々な種類の甲殻類の染色体数を調べ，ザリガニについても染色体数と性を決定する染色体を明らかにして他の甲殻類と比較する等，当時としては極めて斬新的な研究を行なっている。

1970年代には本種の個体群生態学的な見地からの研究が始まる。島根大学の上田常一はザリガニの液浸標本を観察し，その繁殖期，抱卵数，卵の大きさを明らかにしている（上田，1970）。秋田県花輪市で高校の生物の教員を行っていた籠屋留太郎は，鹿角市を中心とした詳細な現地調査を実施し，ザリガニとそれに寄生するヒルミミズ類についての様々な生態学的知見を残している（籠屋，1978・1981・1984）。これら一連の研究は，のちのザリガニ研究者にとって参考となることが多いものであった。また，Sato（1990）は，河川に分布するザリガニがエゾサンショウウオ *Hynobius retardatus* を捕食する例を報告した。スエーデンの Unestam（1969・1972）は，米国産ザリガニが保菌する水カビ病についての室内実験を実施し，北米産ザリガニは水カビに対して強い耐制を持つ一方，ヨーロッパ，日本，オーストラリア産のザリガニは水カビに対しての

耐性に乏しいため、北米産ザリガニ類の輸出や輸入は伝染病の蔓延につながることを警告する論文を発表している。この病気との直接的な関係は論じられていないが、北海道のザリガニが激減した理由として、ウチダザリガニ *P. l. trowbridgii* が持ち込んだと思われる病気が関与することを示唆する報告もある(石田, 1982)。

本研究は将来においてザリガニの増養殖, 資源管理を展開するにあたって必要と考えられる生物学的知見の集積を目的として行なった。その過程で得られた, ポリエステル樹脂を利用した詳細な巣穴の形状, 湧水量と個体数密度の関係, 生息地における客観性のある繁殖周期, 成長, 性比, 寿命, 死亡率の解析, 鉗脚欠損状況の解明と欠損原因の究明, さらには胃内容物の観察だけにとどまらない実験的な手法による食性の解明を明らかにした研究等については, 前例がない。

なお, 本研究における野外調査は北海道札幌市, 同厚田村の小河川, 同鹿追町の湖, 秋田県大館市の小河川で行なったが, 生息地保護のため, これらの地区の詳細な地図は省略した(図1)。

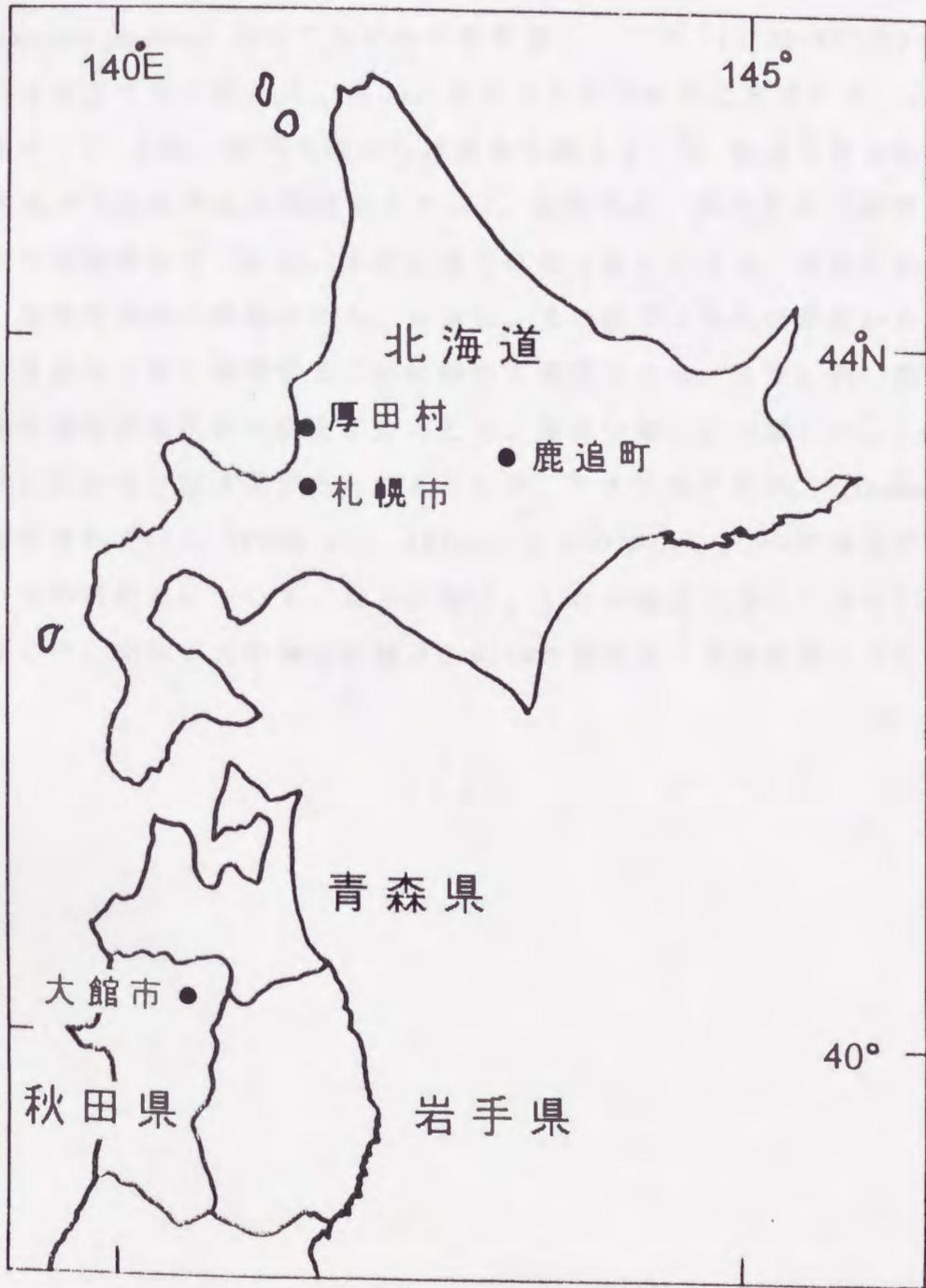


図1. 調査地区.

第 1 章

体各部の名称および体測定基準

ザリガニ類の体各部の名称は Huxley (1980), Hobbs III and Joan (1988) により提唱されたものが一般的に用いられている。本論文で扱うザリガニ *Cambaroides japonicus* おいてもそれらを尊重し、三宅 (1973a・1973b) を参考にし、日本語訳をあてはめた (図2)。ザリガニ類の体測定基準には、以下の3種類がある：1. 全長，額角先端から尾節の末端まで。2. 額角を含む頭胸甲長，額角先端から頭胸甲正中線後縁まで。3. 頭胸甲長，眼窩後縁頭胸甲上から頭胸甲正中線後縁まで (図3)。本研究は生体を対象としたが，生時の測定を試みると，腹部を活発に屈曲させる。しかも，その腹部は体節部が多いため，腹部を含む全長を正確に測定することは極めて困難である。また，鋭い額角を含んだ額角を含む頭胸甲長を測定することも，個体が動くので難しい。しかも額角の形状にはかなり個体差がみられることが，アメリカザリガニ *Procambarus clarkii* で報告されている (Penn Jr., 1943)。以上の理由で，3つの体長測定基準のうち，生時の個体について，最も正確に，しかも容易に測定できる「頭胸甲長」を採用した。頭胸甲長の測定は精度0.01mmの電子式ノギスを用いて行なった。

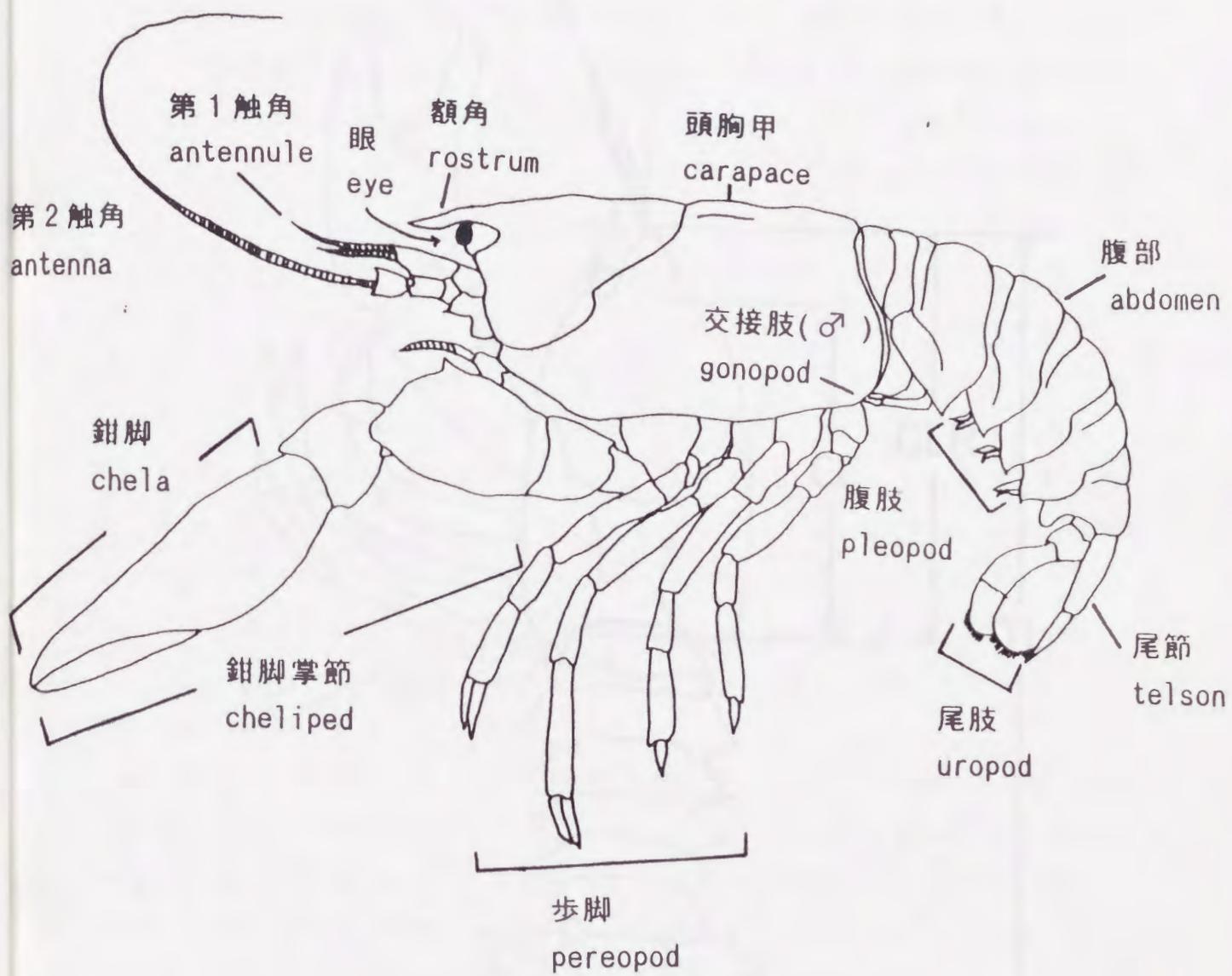


図2. ザリガニの体各部の名称.

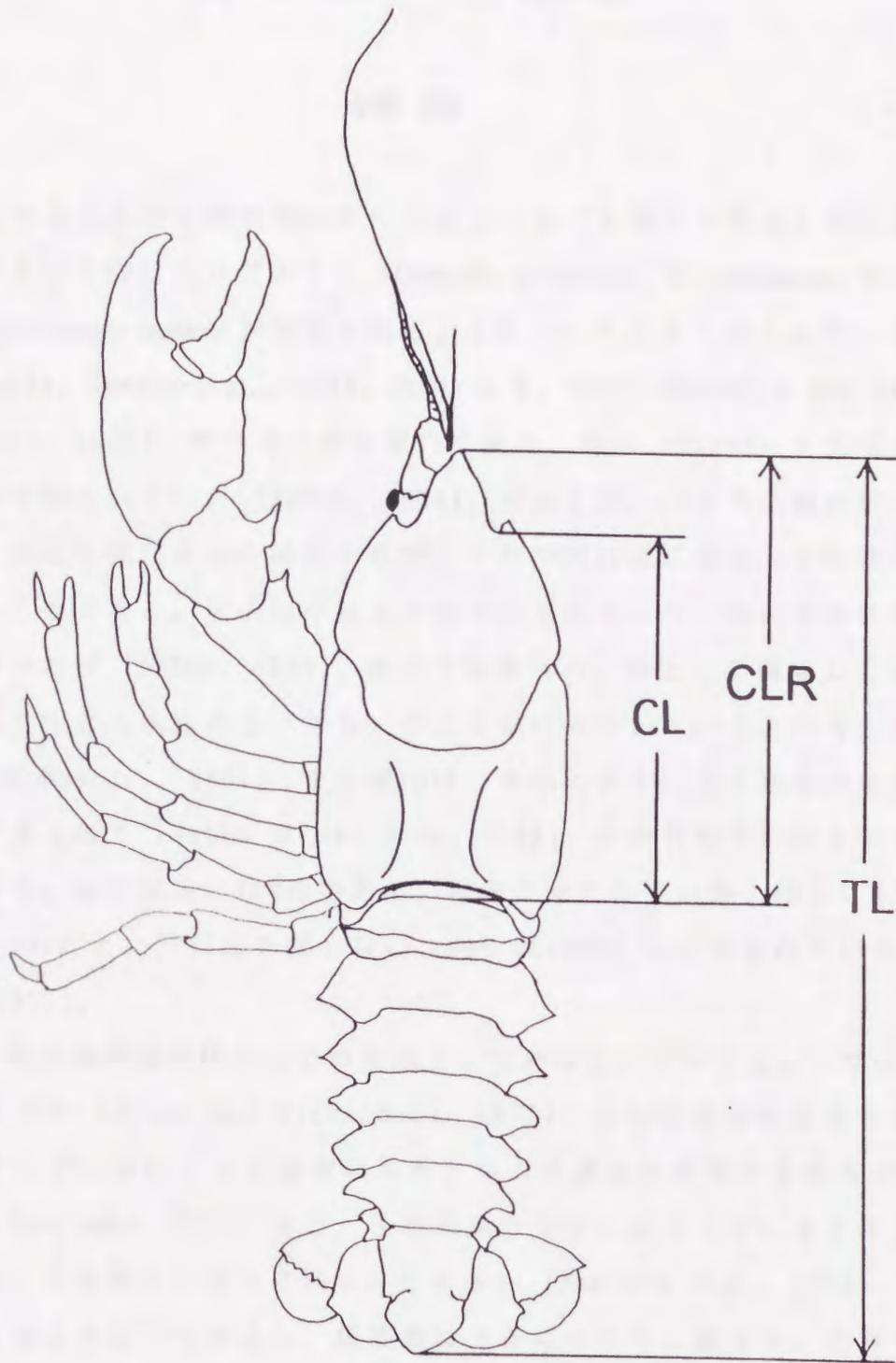


図3. ザリガニの体測定基準.

CL, 頭胸甲長; CLR, 額角を含む頭胸甲長; TL, 全長.

第2章 生息場

緒言

砂泥域に分布する底生甲殻類の多くは底土に巣穴を掘って生活していることが多い。例えば十脚目のロブスター *Hommarus gammarus*, *H. americanus* や口脚類のシャコ *Oratosquilla oratoria* が巣穴を掘ることについてはよく知られている (Berrill, 1974; Hamano *et al.*, 1994; 浜野・永井, 1989; Matsuura and Hamano, 1984; Whale, 1992)。ザリガニ類も巣穴を掘り、泥山 chimney を形成することは古くから知られていた (Abbot, 1884)。泥山とは、ザリガニ類が巣穴を掘削する際に底土を開口部から排出するが、それが開口部に溜まって山状に積もった部分のことである。泥山は単なる排出された泥であり、存在意義は無いとする説もあったが (Abbot, 1884)、現在では巣穴の一部として機能しており、高低差により生じる水圧の違いから、ガス交換に寄与しているとの考えが支配的である (Hobbs Jr., 1981)。また泥山は、その大きさにより地中の巣穴の容量が推定できるので (Hobbs III and Joan, 1988)、その有無や形状を知ることが重要である。なお泥山には2種類あり、泥山が巣穴の開口部を閉じてしまう closed chimney と、開口部を閉じない open chimney に分類されている (Pennak, 1953)。

ザリガニ類の巣穴は居住のための空間として利用されているばかりではなく、水温を安定させ (Suter and Richardson, 1977)、さらに溶存酸素量を増加させた上にザリガニ類にとって重要なカルシウムの濃度を調整する働きがある (Lake and Newcombe, 1975) など、生息環境の安定に役立っていると考えられている。また産卵場所となっていることも多い (Hazlett *et al.*, 1974)。

ザリガニもまた巣穴を構築し、成熟雌は冬季にその中に籠もり、産卵することが知られている (籠屋, 1984)。しかし本種の巣穴に関する知見は乏しく、特にその形状は明らかにされていない。また、ザリガニは、主に水系の最上流部に生息するが、そこでは豊富な湧水が周年にわたり供給されている (籠屋, 1984)。そのため本種は湧水との関係が密接であると考えられる。しかし、具体

的に湧水量と個体数密度の関係に注目した研究は行なわれていなかった。本章では小川における巣穴の分布と形状、および湧水量と個体数密度の関係について報告する。

第 1 節

小河川における巣穴の分布

[材料と方法]

調査は1991年5月12日に北海道札幌市厚別地区で行なった。当地区には湧水の起点部を有する100m程の小河川があり、その川幅は1.5m程である。小河川の両岸にはコンクリート護岸等の人工の工作物はない。生息地の土層が濃密な広葉樹の林冠に覆われるため生息地は暗くなっている。水面はその落葉等によりほとんどの部分が覆われていたが、川岸で落葉を手で除くと巣穴の開口部が認められた。しかし、小河川の流れの中では巣穴開口部はみられなかった。水中では、ザリガニが落葉の下に潜んでいるのが観察された。

そこで、方形枠(1m×1m)を流程の10m毎に川岸に置き、計10調査地点において開口部の様子を観察した。また、巣穴開口部が観察された川岸部の底土を採集し、粒径別重量組成を調べた。

[結果]

すべての調査地点で開口部が観察され、その密度は平均4.5(最小1~最大14)個/m²であった。開口部付近に、巣穴掘削時に排出された底土等は認められなかった。川岸部には、上方に樹木の根部が存在するものの、水際には植物や転石はみあたらなかった。そのため川岸の陸上部は底土が露出していた(図4)。この川岸部の粒土組成は、中粒砂(径0.25-0.50mm)と細粒砂(径0.125-0.250mm)の合計が、約50%を占めた(表1)。



図4. 巢穴開口部. スケールは2cm.

表1. 北海道札幌市の小河川のザリガニが
巢穴を掘っていた川岸の粒土組成

底質	粒径 (mm)	湿重量 (%)
中 礫	4.0 -	4.0
砂 礫	2.0 -4.0	1.8
極粗粒砂	1.0 -2.0	5.2
粗粒砂	0.5 -1.0	12.6
中粒砂	0.25 -0.5	25.0
細粒砂	0.125-0.25	25.4
微粒砂	0.063-0.125	13.8
シルト	-0.063	12.2

第2節

小河川における巣穴の形状

[材料と方法]

第1節と同じ日時，調査場所で巣型の採取も行なった。巣穴の型をとる方法はポリエステル樹脂を用いる浜野（1990）の方法に準じた。各調査地点の開口部には直径・長さ10cmの塩化ビニール製の筒を軽く差し込み，ポリエステル樹脂を注入した。1回の注入にはポリエステル樹脂（三井東圧（株）のエスターK 2351）2ℓと硬化用触媒（日本油脂（株）のパーメック）100mlを使用した。注入4時間後，硬化した巣型を掘り返した。巣型は各部位（図5）を測定した。

巣穴を上面から見たとき右端から左端までの距離を幅（図5-a）とし，左右の開口部から最奥部までの距離の長い方を奥行き（図5-b）とした。巣穴を側面から見たとき最上部から下部までの距離を深さ（図5-c）とし，水面から開口部最近縁部までの高さ（図5-d）を，それぞれ測定した。

[結果]

調査日14時の水温は15.0℃，気温は16.2℃であった。合計6本の巣型を得ることができた。巣型の幅（図5-a）の平均は42.1cmで，これは生息する個体の体長の約8倍に相当する。奥行き（図5-b）の平均は23.6cmで幅の約半分であった。深さ（図5-c）の平均は4.5cmと小さく，ほぼ水平に展開する巣穴を掘っていることがわかる。容量は平均246.8mlであった（表2）。開口部数は陸上部の平均が1.3個，水中の平均が0.7個であった。6本の巣穴に共通していた特徴は，陸上に開口部を有している点であった。水中に開口部を有した巣型が4本認められた。また，巣型開口部の水面からの高さは平均（範囲）で，0.8（-1.0～5.0）cmで，いずれも水面レベルに近い所であった。巣型には，くぼみ，膨らみ，蛇行，横道，空洞部が認められ，複雑であり（図6・7），巣型の表面に現れている壁面部は滑らかである。巣型断面は下部が平坦で，上部が半円状を呈する「かまぼこ」型であった。断面のサイズは底部が幅4～5cm程で，中央部の幅が6～7cmであった。なお，巣型を掘り返す作業中，すべての巣穴に河川水が入っ

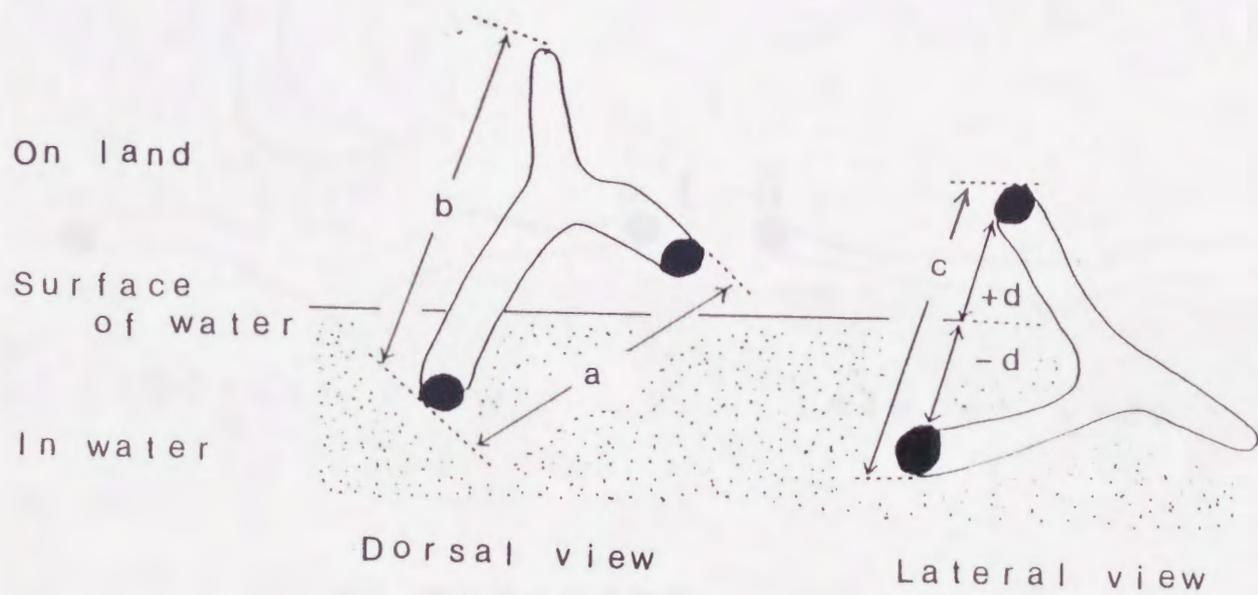


図5. 巣穴の測定部位.

a, 幅; b, 奥行き; c, 深さ; d, 水面から開口部までの高さ.

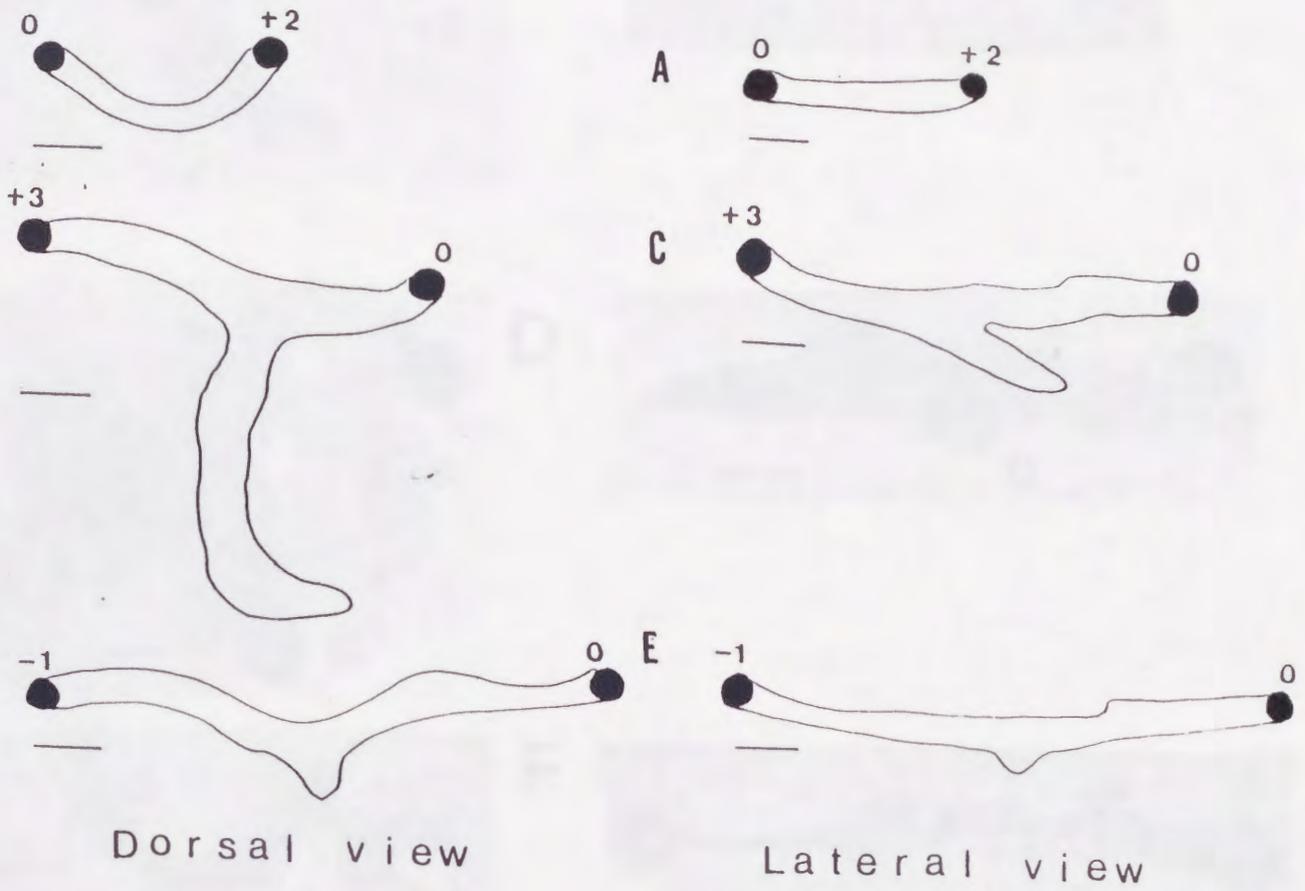


図6. ザリガニの巣型図。

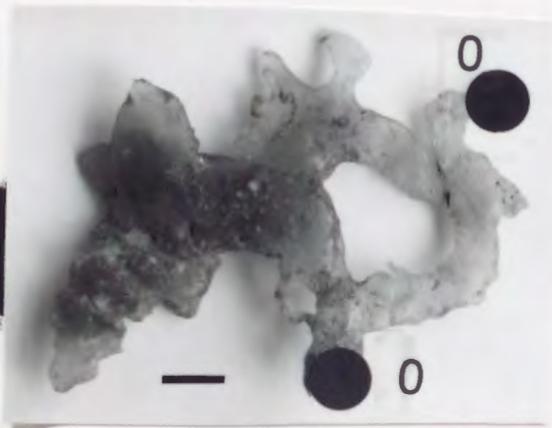
黒丸は開口部を示す。

数字は水面から開口部までの高さを示す。

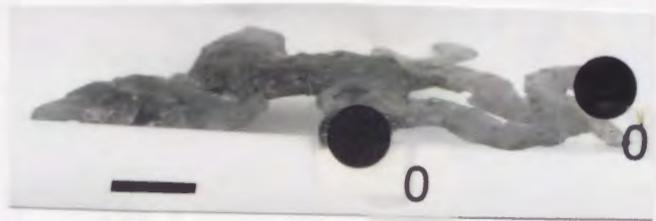
スケールは5cm。



B



D



F



Dorsal view

Lateral view

図7. ザリガニの巣型。

黒丸は開口部を示す。

数字は水面から開口部までの高さを示す。

スケールは5cm。

表2. 北海道札幌市の小河川におけるザリガニの巣穴
の形状と開口部

巣型	幅 (cm)	奥行き (cm)	深さ (cm)	容量 (ml)	開口部数	
					陸上	水中
A	19.5	11.6	3.0	185.0	1	1
B	30.7	19.4	2.7	102.6	2	0
C	35.6	37.7	6.1	464.9	1	1
D	39.8	28.8	4.9	340.6	2	0
E	56.8	17.4	4.4	109.8	1	1
F	69.9	26.7	5.7	277.9	1	1
平均	42.1	23.6	4.5	246.8	1.3	0.7
最小	19.5	11.6	2.7	102.6	1	0
最大	69.9	37.7	6.1	464.9	2	1

ていることを観察した。

第3節

分布南限の小河川における 個体数密度と湧水量の関係

[材料と方法]

調査は秋田県大館市の餅田地区にある小河川に設けた12定点で行なった。なお、小河川は流程110m程なので、10mおきに定点を設け計12定点とした。この小河川の川幅は0.5~2.0mで、同地区の湧水地から始まり下水への流入部で終わる。川の兩岸には黒色ローム層の壁があり、水面は杉の落枝などによって周年覆われている。また、川の上面は広葉樹等で覆われるため、付近と比較して、夏は遮光されて涼しく、冬はそれらの落葉が落ちて明るく暖かくなる。

1981~1989年にかけて、毎月上旬に1回、1m² (1×1m) の方形枠を各定点に置いて枠内にいたザリガニの個体数を計数した。毎回、これら12定点の平均値を算出し、この小河川におけるザリガニの個体数とみなした。また、水の流量の目安とするため、最も源流にある定点の水深を測定した。

[結果]

ザリガニの個体数密度と定点の水深の変動を図8に示した。個体数密度は、例年、4月頃より徐々に増加し、8月~10月に最高値を記録した後、激減する傾向があった。ただし、1989年には7月以降の個体数密度の増加は観察されなかった。

水深については、経年的に、浅くかつ不安定になる傾向が認められた。個体数密度についても、経年的に低くなった(図8)。水深の年平均値と個体数密度の年平均値との関係を図9に示した。1981, 1982年には水深は5cmで、ザリガニの生息密度も11~12個体/m²と高かったが、1989年には水深1cm, 密度は4個体/m²に低下した。水深と個体数密度の間の Kendall の順位相関係数は $\tau=0.824$ (N=9, P<0.01) であり、水深が浅くなるほどザリガニの個体数密度が低くな

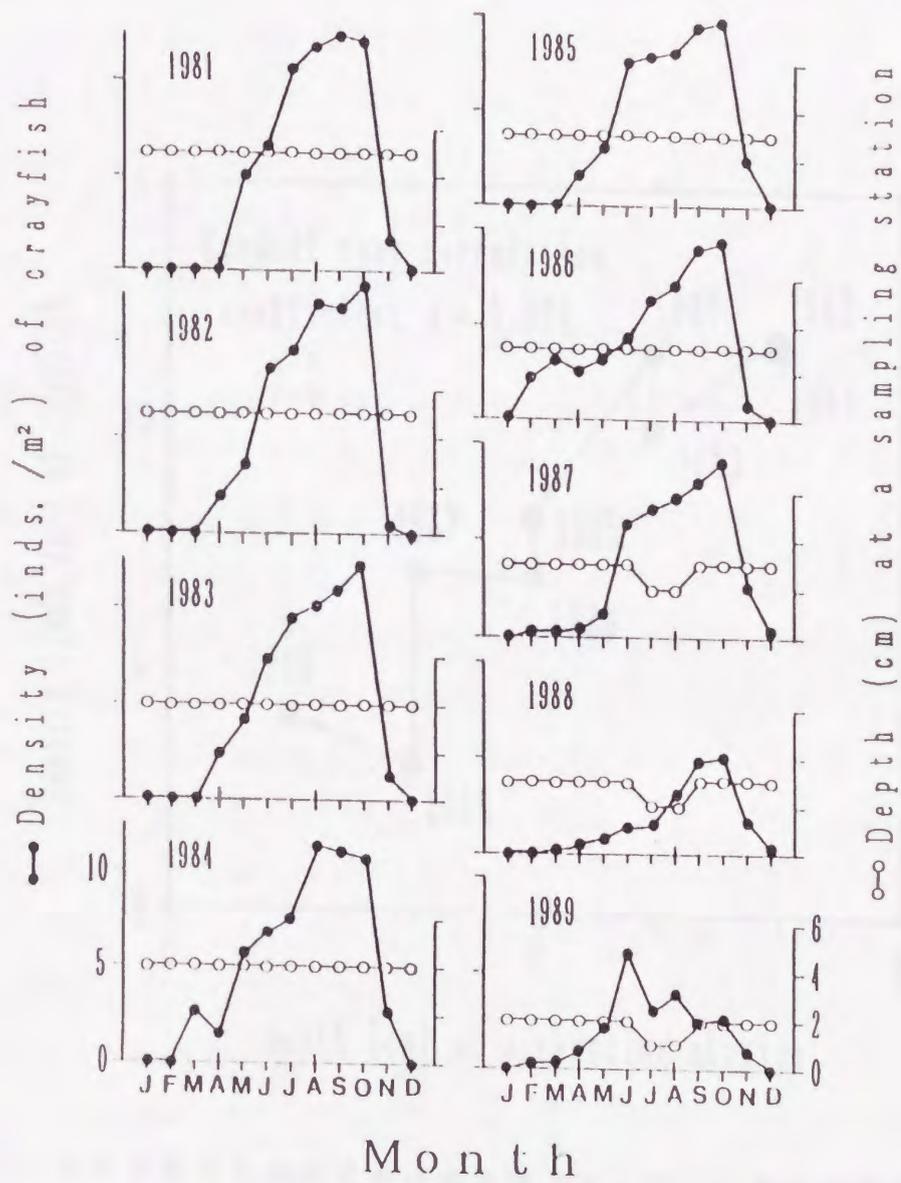


図8. 分布南限の小河川におけるザリガニの個体数密度と水深の経時変化.

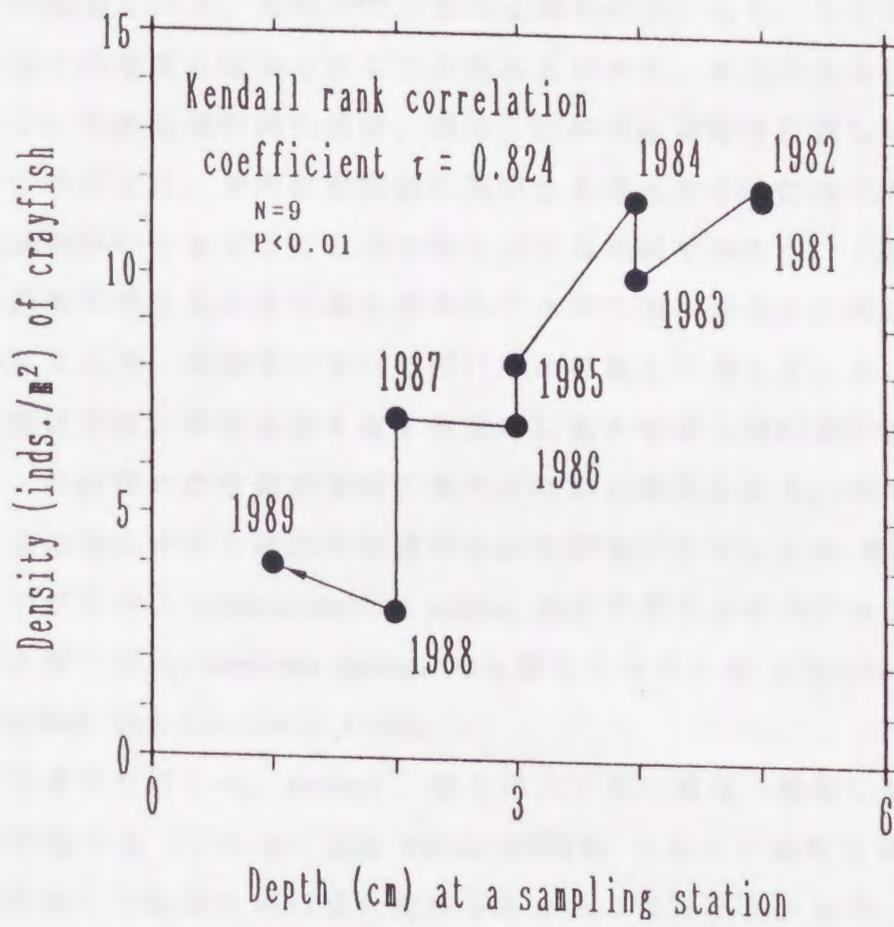


図9. 分布南限の小河川における水深とザリガニの個体数密度の関係。

ることが明らかになった。

考察

北海道札幌市の小河川において巣穴開口部は、すべての調査地点で認められたため、巣穴はこの川岸の全域に分布しているものと思われる。本研究で得られた巣型の開口部の位置は、水面から平均0.8cm上方にあり、川岸の水面際やや上に位置している。札幌市の生息地は湧水起点にあり、しかも生育する樹木からの多くの落葉も認められるため保水力があり、水位の変動は比較的少ない。よって、本生息地の開口部は、周年、川岸の水面際に位置していると考えられる。このことは、巣穴に安定的に河川水を導入するのに役立ち、ザリガニが河川と容易に行き来することができる点でも有利であろう。上田（1970）は秋田県大館地区ザリガニ生息地で認められた巣穴開口部が水面際に位置していたと報告しており、本調査における開口部の位置と共通している。なお、札幌市の調査地区では、巣型を掘り返す作業中に巣穴中から河川水の流失が認められたが、これは巣穴の位置が水際にあったためと考えられる。川岸に巣穴が観察され、この巣穴中から河川水が認められた例は、フランスの Morvan 地区のヨーロッパザリガニ *Austropotamobius pallipes* および北アメリカのオンタリオ州のオンタリオザリガニ *Cambarus fordines* でも報告されている（Crocker and Barr, 1968; Lachat and Laurent, 1988）。

オンタリオザリガニ *C. fordines* などのザリガニ類は一般的に巣穴の開口部に泥山を形成する（Crocker and Barr, 1968）。しかし、札幌市の小河川で行った調査においては巣穴開口部に泥山がみあたらなかった。なお、秋田県大館地区（上田, 1970）、および青森県恐山地区（籠屋, 1984）においても、巣穴開口部の存在は報告されているものの泥山の存在については記述されていない。札幌市の生息地で泥山が認められないのは、巣穴の開口部に運び出された土は、開口部が川岸の水面際に位置するため、川水で流されたためであろう。

本調査で得た巣型は横道等を有するため「Y」字状や「T」字状を呈する巣型が認められるものの、基本的には2つの開口部を結ぶトンネル状の構造になっている。巣穴の幅は、奥行きや深さを大きく上回っているため、巣型の構造は長い棒

状を呈しているものが多い。オンタリオザリガニ *C. fordines* の巣型の形状は基本的には棒状で、「Y」字状や「T」字状を呈する巣型も認められると報告されている (Grow, 1981; Williams *et al.*, 1974)。本研究で得た巣型の形状はそれらと同様であると考えられる。籠屋 (1984) は青森県恐山地区において、ザリガニの巣穴をみつけて掘削したところ径5~6cm程の小部屋が認められたと報告している。恐山地区で認められた小部屋とは、本研究で得られた巣型における横道や空洞部に相当するものであろう。札幌市の生息地で得られた巣穴の形状は基本的に2つの開口部を結ぶ棒状であり、しかも2つの巣型の開口部は、すべて川岸の水面際に位置している。よって、巣穴全体が川岸の水際に位置していると考えられる。ザリガニ類の巣穴の形状、形成される場所、水系との関係は、種の生活型を反映している。そのためオーストラリアのタスマニア島では、同じ水系に2種類のザリガニ類が混生していても、巣穴の構築場所が異なるので「住み分け」がみられる (Richardson and Horwitz, 1987; Richardson and Swain, 1980)。

巣穴の形状等は各分類群で共通点が多いため、「生態学的な分類」として分類体系を検討するための重要な情報となっている (Hobbs Jr., 1981; Horwitz and Richardson, 1986)。そこで、これまでに提唱された巣穴の形状等による分類をザリガニの巣穴に適用してみた。Hobbs Jr., (1981) は巣穴の構築される場所、形状、水系との関係、利用形態を基準にして、北アメリカのザリガニ類の巣穴を以下の3種類に分類している：1. primary burrow。居住者が1年のほとんどを巣穴の中で過ごし、1個体が1巣穴を占有する。巣穴の形状は極めて複雑であり開口部には泥山があり、巣穴は河川と離れた場所に構築されるため河川水と接することがなく、地下水と連絡する。居住者は地下水との接点で見られる。2. secondary burrow。巣穴は河川水と離れた場所に構築され居住者は、ほとんどの時期を巣穴の中で過ごす。しかし、河川水が増水する雨期には、居住者は河川に出る。巣穴の開口部には泥山があり巣穴は複雑な形状を呈する。3. territory burrow。巣穴は河川に隣接した川岸等に構築され河川水との関連が深く、通常、居住者は河川で生活し、抱卵、乾期だけ巣穴に籠もる。巣穴の形状は直線状であり、巣穴の開口部には泥山が形成されないこともある。ザリガニの巣穴をこの分類に適用すると、巣穴の形状が直線的で泥山がみられ

ない、巣穴の形成される場所が川岸である、巣穴が河川水との関連が深いという点から3に分類される。なお、3に属する種類としては ミシシッピーザリガニ *Cambarus longirostris*, イリノイザリガニ *C. latimanus*, ヒガシアメリカザリガニ *Procambarus acutus* などがある。Horwitz and Richardson (1986) はタスマニアのザリガニ類の巣穴を水系との関係により3種類に分類している。A. 巣穴が河川や湖の地表水と連絡している。B. 地下水とつながっている。C. 雨水等の一時的な地表水を求めて巣穴が形成される。ザリガニの巣穴はこれらの中では A. に当てはまる。これに該当する種類はタスマニアオオザリガニ *Astacopsis gouldi*, タスマニアザリガニ *Euastacus armatus*, マロンザリガニ *Cherax tenuimanus* 等である。室内水槽で飼育されたザリガニでは、巣穴が無くても脱皮、繁殖できることが確かめられている(第3,4章)。また、著者の観察では北海道釧路市のビシャモン川や同鹿追町の湖に分布するザリガニは巣穴を持たない。このようなことから、本種にとって巣穴は生息にとって必要不可欠なものではなく、底質の状況等によっては巣穴を形成しないまま生活が可能であると思われる。底土に巣穴を形成する甲殻類では底土の状況に応じて、棲み場を選んでいる種が多い。例えば、オーストラリアのタスマニア島に分布するタスマニアミナミザリガニ *Parastacoides tasmanicus* は、植物の生育する場所には根が多いため巣穴を構築できず、植物の生育しない場所を選んで巣穴を掘っている(Lake and Newcombe, 1975)。また、アメリカンロブスター *H. americanus* では底質の粒径が荒く転石の多い環境だと転石下に隠れて生活するが、底質の粒径が細かい生息地だと巣穴を構築する(Whale, 1992)。札幌市の小河川では、川岸に転石や植物がみられず(図4)、しかも底質は中粒砂と細粒砂主体で比較的細かく(表1) 巣穴の掘削が容易であったため、巣穴を持って生活していると考えられる。巣穴は居住空間として利用されるばかりでなく、水温を安定させたり(Suter and Richardson, 1977)、溶存酸素量を増大させる(Lake and Newcombe, 1975)等の生息環境を安定に寄与していると考えられる。そのため室内水槽等でザリガニを飼育する場合には、巣穴を構築できるような底土を与えてやる方がより好ましい飼育環境を形成できると考えられる。

ザリガニの個体数密度の季節変化は、温度と抱卵期間によって決定されてい

るものと思われる。秋田県大館市の小河川では例年12月～3月の間は個体数密度は0近くになるが、これは水温の低下に伴う越冬のため、巣穴に籠もるためであろう。なお青森県恐山産のザリガニについても、温度が低下する冬季に巣穴に籠もることが知られている（籠屋，1984）。一方，1988年までは，毎年10月に個体数密度が最高値に達した（図8）が，これは第3章でのべるように，初夏の繁殖期に抱稚雌から離れた，新規加入個体が多数存在したためである。1989年には7月以降の個体数密度は低い水準にあったが，これも，第3章で扱った体長と抱卵数の関係を求める調査のために6月に14個体の抱卵雌を採集したため，これらが有していた総計631個の卵からの孵化個体が加入できなかった影響が出ている可能性がある。

水深で表現されている湧水量が，ザリガニの年平均個体数密度の減少と密接に関係していることは明白である（図9）。湧水量の減少は，ザリガニの生息場の減少を引き起こすばかりか，その環境温度を不安定にし，水質を悪化させる。さらに，水深の減少によって，捕食者からの逃避行動が遅れたり，水中で行われる脱皮や交接などが困難になると考えられる。本調査を実施した秋田県大館市の小河川において湧水量の減少は著しく，このまま放置すればザリガニが絶滅することは必至である。以上の理由から今後，各地でザリガニの増殖を図る場合には，巣穴を形成できるような底土と合わせて十分な湧水量を確保することが極めて重要になろう。

第3章 繁殖

緒言

日本国内に分布するザリガニ類のうち、アメリカザリガニ *Procambarus clarkii*, ウチダザリガニ *Pacifastacus leniusculus trowbridgii*, タンカイザリガニ *P. l. leniusculus* に関しては繁殖の知見が多い (Suko, 1956; Suko, 1958; 上田, 1970) が, ザリガニについては詳細な調査に乏しい。本種の繁殖生態について初めて調査を行ったのは鎬木 (1932) で, 初春に交接が行なわれ, 雌が受精嚢に精包を貯蔵し, 雌は産卵してから卵が孵化するまで腹部で抱卵すると報告している。しかし, この報告には具体的な調査のデータが添付されていなかった。また上田 (1970) は抱卵個体を含む数個体の標本観察を行ない, 抱卵数, 卵の形状, 腹肢への卵の付着状況, 抱卵の時期, 期間, 年間の産卵回数について報告している。屋外での繁殖生態のデータを取ったのは籠屋 (1981・1984) が初めてで, 青森県の七戸町と大畑町で秋季に行なった調査をもとに, 両地区の生物学的最小形を推定している。しかし, これらの調査は, それぞれ各地区で一度しか行なわれていない。一方, 籠屋 (1978) は, 室内飼育により本種の交接姿勢を明らかにしている。しかしながら, これらの報告は, ごく少数の標本観察や単発的な調査結果による断片的な知見や室内水槽での飼育結果に基づいている。そのため必ずしも生息地における正確な繁殖サイクルや成熟サイズを報告していない恐れもある。本章では飼育下において交接, 産卵行動の観察を行なった。また, 北海道の小河川と湖および分布南限の生息地である秋田県大館市の小河川で連続的な採集を行ない, その繁殖周期, 生物学的最小形を求めた。なお, 秋田県の小河川では頭胸甲長と抱卵数の関係を求めた。

Mating は, 交接, 交尾と和訳されることが多い。2つの訳語を等しいと解釈する報文もあるが, 本稿では, 雄の生殖器が雌の体内に挿入される行動を交尾, 雄が精包等を雌の体外に付着させる行動を交接と, 両語を区別する考え方 (須甲, 私信) を採用した。なお本種では, 雌の第3歩脚の基部にある精包を貯蔵する器官である環状体 *annulus ventralis* に, 雄が精包を付着させることが

観察されたので（本章第1節），” 交接 ” の和訳語を用いた。

第 1 節

飼育下における交接， 産卵行動および繁殖周期

交接行動の観察は，1986年10月1日から1988年10月1日にかけて行なった。雄2個体（平均頭胸甲長22.6mm，範囲18.5～25.1mm），雌3個体（平均頭胸甲長22.4mm，範囲19.1～27.0mm）は，60×30×36cm（65ℓ）の水槽で混合飼育された。供試個体は秋田県大館市で採集した鉗脚等に欠損がみられない個体を用いた。供試個体を長期間にわたって人工飼育すると天然とは異なった繁殖生態を示す可能性があるため，毎年，新しい個体と交換し，計15個体を飼育した。性の判別は，Holdich and Reeve（1988）に従い，第1・2腹肢が変形して交尾肢となるものを雄，これを欠き第3胸脚の基部に生殖孔があるものを雌とした。飼育水の調温は行なわず，照明は直射日光を避けた自然光とした。水槽には循環式の濾過器を設置し，2週間毎に3分の1の換水を行なった。投餌は2日に1度，熱帯魚用飼料テトラミン（テトラ・ベルケ社製）を翌日に残餌が若干残る程度とした。飼育期間中は8:00，12:00，17:00，22:00，24:00に観察を行なった。そのときに交接行動が観察されたときは，観察を継続し，行動が終了後に雌雄の頭胸甲長を測定した。なお夜間の観察は照明を用いずに行なった。

本種の産卵時期は初春であるため（本章第2～4節），産卵行動の観察は1987年3月10日から4月30日にかけて行なった。供試個体は北海道釧路市桂恋のビシャモン川で採集した。本種は頭胸甲長18.0mm以上に成長すると抱卵個体が出現するので（本章第2～4節），それ以上の大きさの雌10個体（平均23.1mm，範囲18.0～28.3mm）を飼育した。なお，性の判別は Holdich and Reeve（1988）に従った。本観察では，交接行動の観察と同様の条件で飼育と観察を行なったが，飼育水温はユニット式クーラーを用いてビシャモン川と同様に推移させた。

[結果]

交接行動の観察の飼育期間中の水温は、平均15.0°C（範囲5.4~24.7°C）であった。飼育期間中に脱皮した個体はみられなかった。しかし、産卵は2例観察された（1987年3月21日、頭胸甲長24.7mm；1988年4月7日、頭胸甲長24.5mm）。交接行動が最初から最後まで観察できたのは計7例であった（表3）。これらに共通して観察された行動を以下に示した。なお、（）内の時間は、その行動が観察された平均時間と交接開始後の平均時間帯を示す（7例の平均）。

1. 雄は雌の背後から近づき、片方の鉗脚で雌の歩脚をはさむ。（16.8分間；交接開始後0~16.8分）。
2. 雄は自ら仰向けとなり、両方の鉗脚で雌の歩脚をはさむ。（19.0分間；交接開始後16.9~35.9分）。
3. 雄は歩脚で雌の腹部を抱え、交接肢を雌の環状体に接触させることのできる位置まで徐々に前進する（図10）。（11.0分間；交接開始後36.0~47.0分）。
4. 雄は鉗脚で雌の歩脚をはさむのをやめ、歩脚で雌の頭胸甲部を抱える。なお、雄が雌よりも小さい場合は、雄は交接中、鉗脚で雌の歩脚をはさんだままである。次に雄は交接肢を環状体に接触させて、精子の入った精包（Kossmann, 1972）を付着させる。そのとき雌は腹部を丸めているが、雄は通常腹部を伸ばし、尾扇を曲げて雌の腹部を包んでいる（図11）。雄はときどき腹肢を動かす。（84.0分間；交接開始後47.1~131.1分）。
5. 雄は交接肢を環状体に接触させる行動と、歩脚で雌の頭胸甲部を把握する行動をやめる。（11.0分間；交接開始後131.2~142.2分）。
6. 雄は反転し、通常の姿勢となる。（3.1分間；交接開始後142.3~145.4分）。

表3. ザリガニの交接

年月日	時間帯	水温 (°C)	交接時間 (分)	交接個体 頭胸甲長(mm)		備考
				♂	♀	
1986年 11月 25日	8:45~10:45	10.0	120	25.4	19.0	
11月 27日	11:35~13:20	8.2	105	25.4	27.0	
11月 29日	11:00~13:40	8.4	160	20.5	24.7	
11月 30日	12:00~12:10	8.5	10	25.4	27.0	交接途中で雌逃亡
12月 4日	12:00~12:15	8.1	15	20.5	25.4(♂)	雄同士で交接行動
1987年 12月 14日	12:00~14:00	9.2	120	24.0	22.0	
12月 21日	11:00~13:00	7.6	120	24.0	19.1	
1988年 1月 20日	20:50~21:20	6.9	30	18.5	24.5	交接途中で雌逃亡
1月 28日	18:30~23:30	10.2	300	18.5	19.1	
7月 12日	17:00~17:20	22.5	20	22.2	19.3	//
7月 13日	19:20~19:30	22.4	10	25.1	22.2	//
7月 14日	10:30~12:15	22.6	105	25.1	24.0	



図10. 交接行動. 雄 (下側) は雌 (上側) の下に潜り込む.



图 11. 交接姿势.

7. 雌は前進し，雄と離れる。(1.6分間；交接開始後145.5～147.1分)。

交接行動7が観察された日の平均水温は10.6℃であった。交接は雌雄とも殻の硬い状態で行なわれた。また，交接行動7が観察された雌雄の頭胸甲長を比較すると，雄の方が大きいのが7例中6例で，雌の頭胸甲長が雄よりも大きかった例は一度だけ観察された(表3)。また，1カ月以内に2回以上の交接を行なった個体は，雄で3個体認められたが，雌では観察されなかった(表3)。交接は終始，雄主体で行なわれ，雌の自発的な行動は7だけであった。また，交接は日中に行なわれる場合が多かったが，夜間でも観察された(表3)。

雄が交接を試み，1～3の行動を示すが3以降に進展しなかった例や，雄が他の雄に対して1～3の行動を示した例も観察された(表3)。これらの例では雌や精包を付着されそうになった雄が，最初に前方に歩いて逃避しようと試みる。それでも逃れられないときは，腹部を激しく数回，屈曲させて，水中を遊泳して逃走した。

産卵行動観察のための飼育期間中，水温は平均6.5℃(範囲3.9～9.9℃)であった。産卵は計6個体で観察され，供試個体の60.0%を占めた。それらの個体はすべて夜間に産卵し，昼間に産卵した個体はみられなかった(表4)。また，産卵した全ての個体は生み出した卵を受精させ抱卵し，産卵個体における抱卵個体の出現率は100.0%であった。それらの個体では正確な抱卵数の計数は行なっていないが，目視観察によると，秋田県の小河川における抱卵個体(第3章第4節)と卵量がほぼ同様であった。なお，飼育期間中に脱皮は観察されなかった。Mason(1970)はザリガニ類が産卵する行動を以下に示す3通りに区分した：1. 産卵前行動。産卵個体が水槽の角等に留まり，歩脚で腹肢をしごく行動，グルーミング grooming を行う。2. 産卵行動。グルーミングが停止してから卵の排出が終わるまで。3. 産卵後行動。体を一定のリズムで反転させる行動 turning が終了するまで。この定義に従い，各産卵個体で共通して観察された行動を次に示した。

1. 産卵前行動

表4. ザリガニの産卵

年月日	時間帯	水温 (°C)	頭胸甲長
1987年3月20日	21:30~4:20	8.0	27.3mm
3月28日	22:00~5:30	5.0	28.3
3月30日	23:00~7:10	4.1	24.5
4月9日	19:40~1:30	7.0	19.1
4月10日	21:30~5:30	7.5	18.0
4月14日	0:30~5:40	9.9	21.2

雌は産卵の1週間程前から水槽の角等に留まり、他の個体が近寄ると激しく追いやった。また、その個体は鉗脚を体の正面に突き出し、やや内側に曲げて「ハの字」型を形成し、留まった場所の礫を前方に押し出す。そのため、水槽の角は窪んだ状態になる（図12）。

産卵4～5日前になると雌は主に鉗脚と第1・2歩脚で立ち、頭胸甲部が底礫から完全に離れる程度に体を持ち上げ、第3・4歩脚を用いて腹肢をしごくグルーミングが観察された。その行動の観察される頻度は、産卵の4～5日前までは、毎日行っていた5回の観察中で1～3回であった。頻度は産卵の1～3日前になると高まり、1日に4～5回観察された。供試個体は採集された時、体各部に泥等が付着して汚れていたが、産卵の1～2日前には腹肢の汚れだけが落ちていた。

2. 産卵行動

a. グルーミングの停止

断続的に行なわれていたグルーミング行動が停止する。そして産卵開始が開始される。

b. ゼラチン状物質の分泌

雌は仰向けとなり、腹部を伸ばし尾扇部を曲げた状態で、腹部全体で「バスケット型」を形成し、その姿勢を保つ。その時、鉗脚や歩脚は頭胸甲部の外側に向かって放射線状に投げ出され、「万歳」を行うような姿勢となっている。その後ゼラチン状物質が腹部に分泌され、その物質は第2歩脚付近から尾扇にかけて分布した。これらの行動は平均21.3分間続き、観察された時間帯は産卵開始後平均0～21.3分である。

c. 産卵

ゼラチン状物質の中に卵が排出される（図13）。行動が継続した時間は平均23.2分間。行動が観察された時間帯は産卵開始後平均21.4～44.5分。

3. 産卵後行動

卵の排出後、雌は頭胸甲部の側面が底礫に付くように横たわり、このとき鉗脚と歩脚は、やや曲げられた状態で、腹面の方向へ伸ばされている。しばらくすると、雌は腹面が底礫に接触するような通常の姿勢となる。その後、産卵個



図12. 産卵前のザリガニ.



図13. 産卵中のザリガニ.

体は逆の方向の頭胸甲側部を底礫につけて横たわる。これらの反転行動は、一定のリズムで反復された。右を向いて横たわる行動と、通常の姿勢を保っていた行動、次に左を向いて横たわる行動を1回の反転行動とすると、その回数は6個体の平均で10.1回であった。反転行動の時間の長さは平均313.1（範囲、240～395）分であった。なお、1例だけ（1987年4月9日、頭胸甲長19.1mm）ではあるが反転行動の時間を正確に記録できたので時間配分を示すと、反転行動は10回繰り返され、右側を向いて横たわっていた時間は平均12分（範囲10～18分）。左側を向いていた時間は、平均10分（範囲6～18分）。通常の姿勢を保っていた時間は、平均9分（範囲5～14分）であった。

第2節

小河川における繁殖周期

[材料と方法]

調査は、1991年1月から1992年12月にかけてほぼ毎月1回、北海道の厚田村にあり日本海に注ぐ小河川で実施した（図1）。この小河川は長さ約1kmで、川幅は最大でも1m程、水深は最も深いところでも5cmである。調査地区には流程40mおきに調査定点を設け計25地点とし、各定点には調査毎に1m×1mの方形枠を設置してザリガニを採取した。水温は、小河川の上流部と下流部の水温がほぼ同様であったため、流程の中間地点を定点として測った。採捕した個体は、現場で頭胸甲長の測定と以下の諸観察を行ったのち、近郊の小河川に放流した。性の判別は、Holdich and Reeve (1988) に従った。ただし、頭胸甲長10mm未満の個体については交接肢が未発達であり (Kurata, 1962)、肉眼での性判別が困難であるため、雌雄を判別せずに稚エビとして扱った。雌については、抱卵・抱稚の有無、精包の付着状況 (Kossmann, 1972)、セメント腺の状況 (Stephens, 1952) について観察した。なお、セメント腺とは成熟機能を有するサイズに達した雌の尾肢の腹側に特異的に見られる白斑である。アメリカザリガニ *P. clarkii* では卵巣の季節的な消長に伴い発達と消失を繰り返す、白斑が多いほど卵巣が発達していると推定できる (三宅・松下, 1954)。また精包と

は、交接時に雄が雌の腹部に付着させる精子の入った袋であり、交接の有無の指標となる（第3章第1節）。抱卵中の卵については未発眼卵と発眼卵を区別した。セメント腺は三宅・松下（1954）の観察に従い、尾肢の腹側に白斑が点した状況を前期（stage A）、白斑の数が増加して相互に接して尾肢の腹側全体に広がった状態を後期（stage C）、両者の中間を中期（stage B）とした。

[結果]

計23回の調査により、総計で雄599個体、雌621個体、稚エビ431個体を観察することができた。

精包が認められたのは頭胸甲長18.1mm以上の雌であった。同様にセメント腺は頭胸甲長18.1mm、抱卵は18.0mm、抱稚は18.1mm以上の個体で観察された。よって成熟は頭胸甲長18.0mm以上の個体でみられると考え、これ以上のサイズの個体で抱卵個体などの出現率を計算した（表5）。精包付着個体の割合は、5月、6月には28.6～66.7%であったが7月と8月には0～18.5%に激減し、9月と10月には増加し20.0～44.4%になったのち、そのままの頻度で推移した。セメント腺の出現のモードは、stage A が9月（1991年が86.7%；1992年が14.3%）、stage B が10月（1991年が33.3%；1992年が44.0%）、stage C が11月以降（1991年が33.3～44.4%；1992年が0.0～41.7%）と、1カ月ずつ遅れた。抱卵する甲殻類では一般的に、産卵後しばらくは未発眼卵として発生が進行し、その後時間が経過して孵化近くなると発眼卵となる。産卵後あまり時間が経過していないとみられる未発眼卵を抱卵していた個体が得られたのは、1991年は5月（33.3%）と6月（4.8%）、1992年は6月（57.1%）であった。産卵後、ある程度の時間が経過し孵化が近いと考えられる発眼卵抱卵個体が出現したのは、1991年は6月（95.2%）だけであったが、1992年は6月（42.9%）と7月（20.0%）で、両年において6月がモードであった。抱稚個体の出現は両調査年において7月に限られ、1991年は8.8%、1992年は20.0%であった。未発眼卵・発眼卵・抱稚個体のピークは、それぞれ1カ月ずつ遅れて出現した（表5）。

表5. 北海道の小河川におけるザリガニの繁殖雌個体数と出現頻度 (%)

年月日	水温	雌 ^{**} 個体数	精包付着 個体数	セメント腺 ^{**}			未発眼 卵抱加 個体数	発眼卵 抱卵 個体数	抱卵 個体数
				A	B	C			
1991年 1月 6日	5.4	0	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)
3月31日	4.7	0	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)
4月20日	6.5	0	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)
5月11日	11.8	3	1(33.3)	0(0)	0(0)	0(0)	1(33.3)	0(0)	0(0)
6月15日	14.2	21	14(66.7)	0(0)	0(0)	0(0)	1(4.8)	20(95.2)	0(0)
7月14日	16.7	34	3(8.8)	2(5.9)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	3(8.8)
8月25日	17.8	27	5(18.5)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
9月22日	13.4	15	3(20.0)	13(86.7)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
10月16日	14.4	18	8(44.4)	1(5.6)	6(33.3)	6(33.3)	0(0)	0(0)	0(0)
11月23日	7.1	9	3(33.3)	0(0)	0(0)	3(33.3)	0(0)	0(0)	0(0)
12月 1日	5.1	18	5(27.8)	0(0)	0(0)	8(44.4)	0(0)	0(0)	0(0)
1992年 1月12日	1.5	0	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)
2月16日	0.7	0	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)
3月14日	2.9	0	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)
4月11日	5.2	0	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)
5月17日	15.2	14	8(57.1)	0(0)	0(0)	0(0)	8(57.1)	0(0)	0(0)
6月21日	15.6	14	4(28.6)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	6(42.9)	0(0)
7月 7日	16.7	10	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	2(20.0)	2(20.0)
8月 5日	18.5	15	1(6.7)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
9月 8日	17.2	14	3(21.4)	2(14.3)	1(7.1)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
10月10日	11.1	25	10(40.0)	0(0)	11(44.0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
11月 4日	9.2	24	5(20.8)	0(0)	0(0)	10(41.7)	0(0)	0(0)	0(0)
12月 2日	8.5	7	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)

^{**} 成熟サイズに達した頭胸甲長18mm以上の個体。

^{**} 三宅・松下 (1954) の定義に従い, Aは白色の顆粒が尾肢の腹側に点在する状態, BはAとCの間, Cは白色の顆粒が多数となり相互に接触する状態。

第3節

湖における繁殖周期

[材料と方法]

調査は1991年1月から1992年12月にかけて毎月1回、北海道の鹿追町にある周囲800mの湖で行なった(図1)。この湖は標高855mに位置し、ほぼ円形で、最大水深5.0m、平均水深1.6mで流入、流出河川はない。湖岸20mおきに計40定点を設け、各定点には調査毎に1m×1mの方形枠を設置してザリガニを採取した。各定点の水温に大差が見られなかったため、南に位置した1定点で水温を測定した。採捕した個体は第1節と同様な観察を行なった後に、近郊の小河川へ放流した。

[結果]

計24回の観察により雄549個体、雌595個体、稚エビ169個体が得られた。精包は頭胸甲長18.0mm以上で観察され、同様にセメント腺は18.1mm、抱卵は18.1mm、抱稚は18.1mm以上の大きさの個体において出現した。よって、頭胸甲長18.0mm以上の雌は成熟サイズに達していると考え、これ以上の体サイズの雌で抱卵個体などの出現率を計算した(表6)。精包付着個体の割合は、5月まで100%近くの高い頻度で推移したが、6月～8月に0近くになった。9月と10月に増加して100%に近づき、それ以降は高い頻度を保った。セメント腺出現のピークは1カ月ずつ遅れて出現し、stage Aが9月(1991年、47.2%; 1992年、75.0%)で、stage Bが10月(1991年、80.0%; 1992年、35.3%)、stage Cが11月以降(1991年、71.4～80.0%; 1992年、66.7%)であった。未発眼卵を抱卵する雌は4月～6月にかけて観察された。発眼卵は1992年の6月(6.7%)だけに認められ、抱稚個体は採集されなかった(表6)。なお、未発眼卵抱卵個体の割合は1991年が100%(4, 5月)～38.1%(6月)で、1992年が100%(4月)～77.3%(5月)で2年間を通じて4～5月にピークがある。抱卵・抱稚個体の出現状況はセメント腺のピークのように規則的に出現しなかった。

表6. 北海道の湖におけるザリガニの繁殖雌個体数と出現頻度 (%)

年月日	水温	雌 ^{*1} 個体数	精包付着 個体数	セメント腺 ^{*2}			未発眼 卵抱卵 個体数	発眼卵 抱卵 個体数	抱稚 個体数
				A	B	C			
1991年 1月12日	0.8	1	1(100.0)	0(0)	0(0)	1(100.0)	0(0)	0(0)	0(0)
2月10日	0.7	0	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)
3月23日	0.8	3	3(100.0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
4月27日	3.0	10	10(100.0)	0(0)	0(0)	0(0)	10(100.0)	0(0)	0(0)
5月25日	15.5	1	1(100.0)	0(0)	0(0)	0(0)	1(100.0)	0(0)	0(0)
6月 8日	16.2	21	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	8(38.1)	0(0)	0(0)
7月28日	21.4	30	1(3.3)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
8月17日	20.4	72	2(2.8)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
9月15日	16.7	36	18(50.0)	17(47.2)	10(27.8)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
10月12日	11.7	45	17(37.8)	4(8.9)	36(80.0)	2(4.4)	0(0)	0(0)	0(0)
11月 3日	4.0	7	4(57.1)	0(0)	1(14.3)	5(71.4)	0(0)	0(0)	0(0)
12月 9日	1.3	5	5(100.0)	0(0)	1(20.0)	4(80.0)	0(0)	0(0)	0(0)
1992年 1月13日	0.8	0	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)
2月 7日	0.8	0	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)
3月15日	0.8	2	2(100.0)	0(0)	0(0)	2(100.0)	0(0)	0(0)	0(0)
4月25日	1.3	1	1(100.0)	0(0)	0(0)	0(0)	1(100.0)	0(0)	0(0)
5月23日	10.5	22	17(77.3)	0(0)	0(0)	0(0)	17(77.3)	0(0)	0(0)
6月27日	20.4	15	2(13.3)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	1(6.7)	0(0)
7月25日	18.9	18	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
8月10日	19.6	21	2(9.5)	1(4.8)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
9月19日	14.8	28	27(96.4)	21(75.0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
10月 3日	13.1	34	19(55.9)	8(23.5)	12(35.3)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
11月 6日	2.1	6	6(100.0)	0(0)	2(33.3)	4(66.7)	0(0)	0(0)	0(0)
12月 8日	1.5	0	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	-(-)	0(0)	0(0)

*1 成熟サイズに達した頭胸甲長18mm以上の個体。

*2 三宅・松下(1954)の定義に従い、Aは白色の顆粒が尾肢の腹側に点在する状態、BはAとCの中間、Cは白色の顆粒が多数となり相互に接触する状態。

第4節

分布南限の小河川における 抱卵数と繁殖周期

[材料と方法]

調査場所，採集方法は第2章の第3節と同様とした。ただし，調査期間は1986～1989年にかけて行なった。本採集は定点を設定したが，最も上流に位置して湧水の影響が強い定点で，調査毎に水温を測定した。得られた個体は第1節と同じ内容を記録した後に小河川に戻した。また1989年6月4日に採集された抱卵個体については持ち帰り，抱卵数を計数した。

[結果]

39回の観察により雄450個体，雌439個体，稚エビ210個体が得られた。なお，本生息地では湧水の影響が強く環境が安定しているため，個体数密度に大きな年変動がみられなかった（第2章第3節）。また本調査では1回の採集で得られた個体数が10数個体前後と少なかったため，各年のデータを月別にまとめた。採集したザリガニの抱卵雌の最小個体の頭胸甲長は18.0mmであった。この個体より大型の雌は繁殖能力を有し，成熟サイズに達している個体と仮定して，18.0mm以上の雌に占める抱卵雌や抱稚雌の割合を表7に示した。未発眼卵を抱卵していた雌は3月～6月に出現し，そのピークである4月には96.4%の個体に抱卵が認められた。5月，6月には繁殖能力を有する個体の約半数が発眼卵を抱卵していたが，7月になると抱卵個体は7.7%に激減し，8月以降は観察されなかった。抱稚個体は6月，7月にのみ得られ，そのピークは7月で38.5%の個体に認められた。それぞれのピークは未発眼卵抱卵個体・発眼卵抱卵個体・抱稚個体の順序で規則的に出現した。

抱卵数は1個体当たり33～69粒であった。抱卵個体の頭胸甲長（ X ，mm）の伸長に従って抱卵数（ Y ）は増大する傾向が認められ両者の間には， $Y = -50.69 + 4.704X$ の関係があった（最小二乗法， $N=14$ ， $r=0.85$ ， $P < 0.001$ ）（図14）。

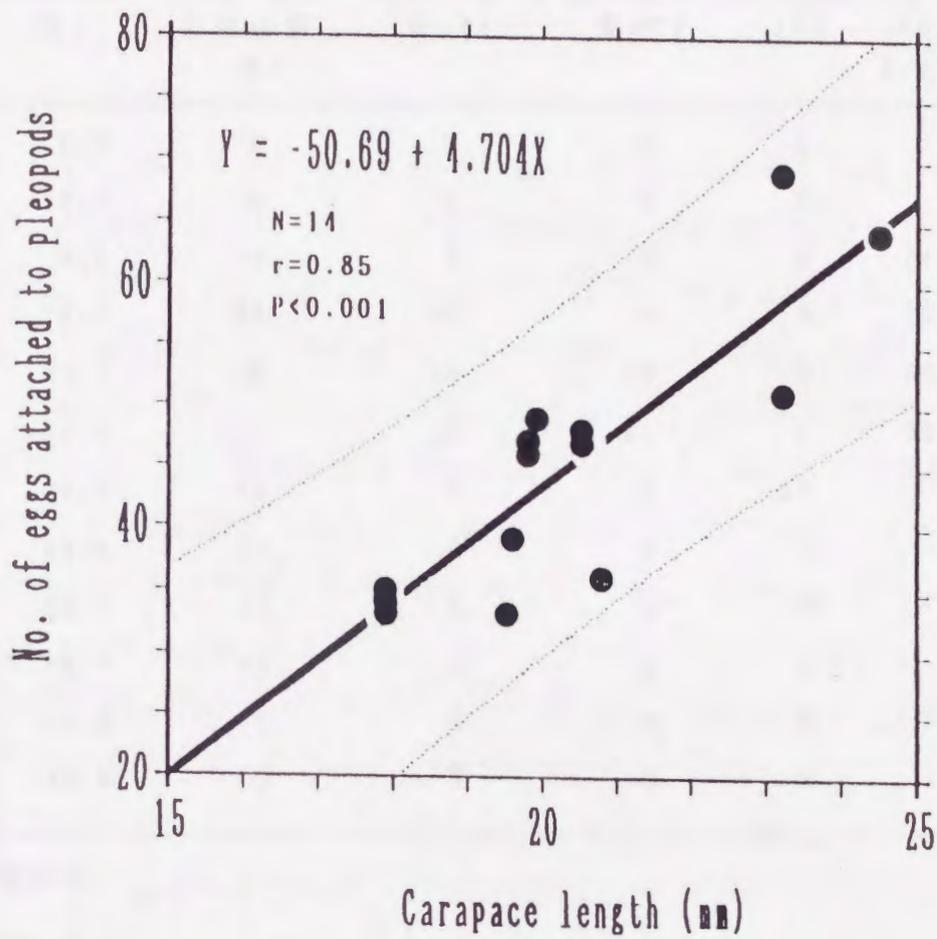


図14. 分布南限の小河川のザリガニにおける頭胸甲長と抱卵数の関係。
点線は期待値の95%信頼区間を示す。

表7. 分布南限の小河川に生息するザリガニの雌における繁殖周期.

調査は1986年から1989年にかけて行われ, 各状態の雌の個体数は月別に計算された

月	観察回数	平均水温 (°C)	頭胸甲長 18mm*以上の 個体数 (A)	未発眼卵 抱卵個体 数(B)	発眼卵 抱卵個体 数(C)	抱稚 個体数 (D)	出現頻度 (%)		
							100× B/A	100× C/A	100× D/A
1月	3	9.5	0	0	0	0	-	-	-
2月	4	9.1	5	0	0	0	0	0	0
3月	4	9.4	14	3	0	0	21.4	0	0
4月	4	10.2	28	27	0	0	96.4	0	0
5月	2	11.7	30	15	15	0	50.0	50.0	0
6月	4	11.0	41	13	21	2	31.7	51.2	4.9
7月	4	12.1	39	0	3	15	0	7.7	38.5
8月	3	13.4	31	0	0	0	0	0	0
9月	2	12.7	11	0	0	0	0	0	0
10月	2	12.7	15	0	0	0	0	0	0
11月	3	11.9	5	0	0	0	0	0	0
12月	4	10.0	0	0	0	0	-	-	-

* 生物学的最小形.

考察

交接行動は、7月、11～1月に観察され（表3）、天然における交接の時期（表5・6）と多少の違いが認められた。これは飼育水温を天然と同様に推移させなかったことが原因と思われる。また、交接の時間は昼夜を通じて観察され、特定の時間帯に集中することはなかったが（表3）、河川水と同様な水温で飼育実験を行った籠屋（1978）も同様な観察結果を報告している。よって、生息地においても、交接は昼夜を問わず行なわれていることが示唆された。

Skurdal *et al.*, (1986) は、天然の生息地で産卵期のヨーロッパザリガニ *Astacus astacus* の雌は1カ所に留まり、不活発となり行動範囲が狭くなることを報告しており、これは本結果で得られた産卵前行動と同様である。ザリガニの交接時間、交接回数、交接姿勢を国内に生息する他種と比較した（表8）ところ、ザリガニの交接時間は他種と比べて長く、アメリカザリガニ *P. clarkii* の約6倍、ウチダザリガニ *P. l. trowbridgii* の約11倍であった。ザリガニの交接姿勢は他種と比較して雌雄の位置と鉗脚の使用の有無が特異的であった。なお、ザリガニ類で雄が下側となり、雄が鉗脚を用いるのは、交接行動の最初に雌を把握するためだけである種はザリガニだけである（Huner, 私信）。よって、本種の交接姿勢は極めて希であると考えられる。

本種の産卵は夜間だけで観察され（表4）、野外においてもこの時間帯に産卵が行われていると考えられる。Suko (1958) は室内水槽で飼育したアメリカザリガニ *P. clarkii* が夜間に産卵したと報告している。北アメリカに生息するアメリカシロアシザリガニ *Orconectes limosus* でも産卵は夜間に行われ（Andrews, 1904）、ザリガニと同様である。

ウチダザリガニ *P. l. trowbridgii* やアメリカシロアシザリガニ *O. limosus* では室内水槽での観察により産卵行動が詳しく記載されており、これらの行動を本種と比較したところ、ザリガニの産卵前後、産卵行動は他種とほぼ同様であった（表9）。なお観察例に乏しいため明確な結論は出せないが、産卵後行動におけるザリガニの反転の早さは、他種と比べて遅かった。またアメリカシロアシザリガニ *O. limosus* では反転行動により左右の腹肢に均等に卵が付着すると報

告されている (Andrews, 1904)。ザリガニにおける反転行動の意義も、左右の腹肢にバランス良く卵を付着させるためかもしれない。

甲殻類において、交接や産卵の方法、抱卵するグループでは卵の腹肢への付着方法には、いくつかのタイプがあり、それぞれのタイプは分類群ごとに共通している部分が多い。そのため、ザリガニの繁殖方法がどのタイプに属するかを明らかにすることは生態学的な特性やそれと関係した分類的な位置を認識するためにも重要である。甲殻類の交接、産卵行動は大きく分けて2通りある。一つはスジエビ *Palaemon paucidens* などのように雌がまず産卵前脱皮 pre-spawning molting を行ない、性フェロモンを放出し、これに誘因された雄と交接した直後に産卵する型である (Kamiguchi, 1972)。他の一つはモクスガニ *Eriocheir japonica* のように非脱皮時期に交接する型である。これにはフェロモンが関与しておらず、雌は交接後しばらくしてから産卵を行なう。さらに後者は2型に分けられる。モクスガニ等は雄主導的に交接行動が行なわれ、雄が雌と強制的に交接が行なう強姦型 force mating であり、雄は交接相手の性の認識が十分ではなく、接触した相手と交接することを試み、交接に伴う複雑な行動を示さないのが特徴である (Kobayashi and Matsuura, 1994)。一方、シャコ *Oratosquilla oratoria* は交接の前に複雑な行動を示し、これによって相手の性の認識を行なう (Hamano, 1988)。ザリガニの交接行動は、産卵、脱皮時期以外に行なわれ、雄主導的であり、交接前に複雑な行動を示さなかったのが強姦型に属する。なお、Pippitt (1977) はザリガニ類の多くは強姦型の交接行動を行なうと報告しており、この知見は本結果を支持している。また、本種では雄同士で交接を試みた組み合わせも観察されているが (表3)、この行動はウチダザリガニでも報告されている (Mason, 1970)。雄同士で交接を試みるのは、ザリガニの交接行動にフェロモンや複雑な行動が存在せず、交接相手の性の認識が十分ではないことが原因していると思われる。産卵期のアメリカシロアシザリガニ *O. limosus* は産卵前脱皮を行なわないため体各部が汚れているが、産卵行動でグルーミングを行なうため腹肢の汚れが取れ、これにより卵が確実に付着する (Andrews, 1904)。グルーミングによって汚れが落ちるのは、その歩脚に櫛状の剛毛が生えており、これにより腹肢を擦るためである (Andrews, 1904)。なお、小河川において採集される本種の非脱皮期の個体も通常、体

各部が汚れている（第4章第1節）が、産卵雌はグルーミングによって腹肢がきれいになる。よってザリガニにおけるグルーミングの意義は、雌が産卵前脱皮を行わないため、汚れたままになっている腹肢を歩脚の剛毛できれいにし、卵の付着を助けていると考えられる。抱卵する甲殻類十脚目の卵が腹肢に付着する方法は大きく分けて2つある（Aiken and Waddy, 1980）。1つは付着物質 adhesive substance が産卵と同時に雌の体内から分泌され、その物質によって卵が腹肢に付着する方法である。他の1つは、卵自体の分泌する物質によって付着する方法である。ザリガニは産卵に先立ち、付着物質とみられるゼラチン状の物質が腹部で観察された。よって、卵の付着方法としては前者の付着物質による方法であると考えられる。

小河川（北海道厚田村，秋田県大館市）と湖（北海道鹿追町）において雌はほぼ頭胸甲長18mm以上に成長すると精包付着，セメント腺の発達，抱卵・抱稚といった繁殖機能がみられ成熟するので，これが生物学的最小形と考えられる。これら3地区では生息空間や水温などの環境が異なっているにもかかわらず生物学的最小形が等しい。本種の最小形は遺伝的に固定されていて，多少の環境の違いでは差が生じないのかもしれない。

北海道の2地区では，夏季に精包が付着していた雌の出現頻度が低下したが，この時期は抱卵・抱稚個体出現のモードが過ぎ，脱皮個体が認められた時期でもあるので（第4章第3・4節），稚エビの放出を終えた雌の脱皮に伴って精包が消失したものと考えられる。9月と10月は精包を有する個体の頻度が増加していることから，交接時期であろう（表5・6）。セメント腺については，stage Aのモードが9月，stage Bが10月，stage Cが11月以降にみられ（表5・6），両地区で，当部位が発達を始めてから十分に発達するまでの期間は9月から11月までが中心になるものと考えられる。抱卵・抱稚個体出現の推移からみると，小河川では5月，湖では4月に産卵した個体が6月～7月までの2・3カ月間にわたり，抱卵・抱稚しているのではないかと思われる。小河川では発眼卵抱卵個体と抱稚個体が観察されたが（表5），湖ではそれらは観察されなかった（表6）。小河川と湖の水温を抱卵・抱稚が観察された期間である4月～7月だけに注目して比較すると，湖の方が高めに推移している（表5・6）。そのため湖では卵発生の期間が比較的短くなり，調査時に発眼卵抱卵・抱稚個体が観察されなかった

のではなかろうか。以上のことを考えあわせると北海道の両地区での繁殖は年に1回であろう。また、両地区の繁殖周期は同様であり、繁殖機能を有した雌が雄と9月～10月に交接を行ない、9月から11月にセメント腺を発達させ、翌年の4月～5月に産卵した後、6月～7月まで抱卵・抱稚し、8月には卵の孵化と腹部の稚エビの放出を終えるものと考えられる。

秋田県大館市の小河川では、未発眼卵の出現状況から考えると、産卵期は3月～4月であろう（表7）。抱稚個体は6月、7月に出現したので、これらの月に孵化が生じるものと思われる。抱卵・抱稚個体の出現頻度のピークは年1回であり、その出現頻度も高いことから、当地区のザリガニの産卵も個体当たり年1回しか行なわず、春に産卵した個体の抱卵・抱稚期間は3～4カ月であると考えられる。よって分布南限の生息地である小河川における繁殖時期や回数は、北海道の生息地とほぼ同様と結論される。しかし、大館市における産卵時期は3月であり北海道の生息地よりも若干早く、抱卵期間も1カ月ほど長い（表7）。これは北海道の2調査地区と比べて大館市の生息地は、冬季も水温が比較的高く推移する一方、抱卵が認められた4月～7月では水温が比較的低めに推移するため（表7）、産卵期は早まり、抱卵期間は長引いたものと思われる。鑄木（1932）は、大館市八幡沢（現在の相染沢地区）のザリガニの孵化が5月～6月に行われると報告しており、本結果とは一致していない。鑄木（1932）の調査した当時の八幡沢は、冬季の水温が現在よりも高めに推移していたと思われる。このため孵化が現在の大館市餅田地区よりも早く生じていたのであろう。また、上田（1970）は、北海道や秋田県産のザリガニの産卵期は、産卵期には早期群と後期群の年2回あるとみなした。この理由として抱卵個体が4～7月と長期間に渡って採集されていること、北海道で採集したザリガニの稚エビの頭胸甲長組成に2つのモード（全長10mm、全長15mm）があったことに根拠を置いている。また、室内飼育した個体が7月上旬に産卵したことも理由になっている（上田，1970）。しかし籠屋（1984）は、青森県恐山産の稚エビの体長が、年間に最大で5割程度しか成長しないと結論している。また小河川における成長を求めた第4章第3節の結果でも平均頭胸甲長5mm（全長約10mmに相当）の年級群と頭胸甲長7mm前後（全長15mm程度に相当）の個体群は別のコホートに属していることが確かめられている。この見解に従えば、上田（1970）の観察した2つ稚エビの

モードは異なる年級群ということになる。また、生息地と同様な水温で飼育した試験では、飼育した計10個体のうち産卵は6個体に見られ、それらの産卵期は3月下旬から4月中旬に集中していた。よって、以前に実施された上田(1970)の飼育については環境条件の詳細が不明であるため明言はできないが、そのとき観察された7月上旬の産卵が天然の産卵と同時期に起きたとは考えがたい。よって、ザリガニの産卵期は年1回であると推察するべきであろう。また、各調査地区の繁殖期で頭胸甲長18mm以上の雌に占める抱卵個体の割合の出現頻度はほぼ50%以上を占めており、ピーク時には100%近くになっている月が多い(表5~7)。そのため、成熟サイズに達した18mm以上の個体の多くは年間に1回産卵すると考える。以上の結果から、一般的にザリガニの雌は頭胸甲長18mm以上で成熟し、交接が9月~10月、セメント腺の発達が9~11月、産卵が4月、抱卵が4~6月、抱稚が7月で、1個体が1年に1回産卵すると言えよう。

北海道の小河川と湖で精包付着個体の出現頻度を比較すると、湖では1991年、1992年ともにピーク時には成熟雌の100%の個体に精包が認められた。しかし、小河川では1991年に66.7%、1992年に57.1%と低めに推移している(表5・6)。一方、成熟雌に占める抱卵・抱稚個体の出現状況に注目すると、秋田県的小河川と北海道の湖と1991年における北海道の小河川は、抱卵・抱稚個体がピーク時には100%近くを占めた(表5・7)。しかし、1992年における北海道の小河川での抱卵・抱稚個体の出現率はピーク時でも57.1%と低めである(表5)。このように北海道の小河川で精包付着個体や抱卵・抱稚個体の出現頻度が低いのは、生息地間における生息空間の違いにも起因しているのであろう。ザリガニの交接の型は、成熟した雄が主導的に行ない、雌と強制的に交接する強姦型 force mating であり、性フェロモンが介在しないと考えられる。よって、交接の頻度は成熟した雌雄が遭遇する確率に依存することになる。湖では生活空間が広いので、隠れ家である転石の下から出て活発に行動しやすく、成熟した雌雄が接触する機会が多いとみられる。一方、小河川では成熟した雌は毎年1回は繁殖する機能を持っているが、水深が浅いため生息空間が狭くなりザリガニが転石の下から出にくく、流れもあるため広範囲に行動できないのであろう。そのため、交接の機会が十分に確保できず小河川では精包付着個体の出現頻度が比較的低くなり、有精卵を抱卵できない成熟雌が出現するのではなかろうか。秋

田県の小河川では、水深が最も浅い場所である源流部においても水深が4cm程度あり(図8・9)、最大水深が5cmである北海道の小河川よりも生息空間が広いことは明らかである。そのため、2河川間において抱卵雌の出現頻度に差が生じたのであろう。本種の繁殖に水温条件が大きく影響していることは確かであり、生活空間が狭くなると繁殖活動に悪影響を与えることも懸念される。

本種の抱卵数は1個体当たり39~69粒であった(図14)。日本に生息する他のザリガニ類の1個体当たりの抱卵数は、アメリカザリガニ *P. clarkii* が200~1000粒(三宅, 1977)、ウチダザリガニ *P. l. trowbridgii* が150~800粒(上田, 1970)、タンカイザリガニ *P. l. leniusculus* では9~350粒(上田, 1970)と報告されている。これらに比較すると、本種の抱卵数は少ない。また、これら4種の卵径を比較すると、ザリガニは2~3mm、アメリカザリガニ *P. clarkii* は2mm、ウチダザリガニ *P. l. trowbridgii* とタンカイザリガニ *P. l. leniusculus* は2.5~3mmで、ほぼ同様である(三宅, 1973a)。またアメリカザリガニ *P. clarkii*、ウチダザリガニ *P. l. trowbridgii*、タンカイザリガニ *P. l. leniusculus* は1個体が1年に1回だけ産卵を行なう(三宅, 1973a)点もザリガニと同じである。よって、ザリガニが国内に生息する他のザリガニ類と比較して繁殖力が弱いことは明らかであり、ひとたび減少した資源を回復させることは容易ではない。

表8. 日本に分布するザリガニ類の交接行動

種	交接時間	交接回数	交接姿勢	出典
アメリカザリガニ <i>Procambarus clarkii</i>	20～25分	1日に数回	雄が上になり、 鉗脚で雌を固定。	三宅 (1973a)
ウチダザリガニ <i>Pacifastacus leniusculus</i>	8～20	1日に1回	雄が上になり、 鉗脚で雌を固定。	Mason (1970)
ザリガニ <i>Cambaroides japonicus</i>	147	1日に1回	雄が下になり、 歩脚で雌を固定。	本研究

表9. ザリガニ類の産卵行動

種	産卵前行動	産卵行動	産卵後行動	出典
アメリカシロアシザリガニ <i>Orconectes limosus</i>	不活発になる 近づく個体攻撃 グルーミング	1.「万歳」型姿勢 2.セメント状物質の出現 3.卵の排出	反転行動 左 2～8分 右 3～4分 中間 0～11分	Andrews (1904)
ウチダザリガニ <i>Pacifastacus leniusculus</i>	水槽角に留まる 近づく個体攻撃 グルーミング	1.「万歳」型姿勢 2.セメント状物質の出現 3.卵の排出	反転行動 左 6分(平均) 右 8分(平均) 中間 3分(平均)	Mason (1970)
ザリガニ <i>Cambaroides japonicus</i>	水槽角に留まる 近づく個体攻撃 グルーミング	1.「万歳」型姿勢 2.セメント状物質の出現 3.卵の排出	反転行動 左 12分(平均) 右 10分(平均) 中間 9分(平均)	本研究

第4章 脱皮および成長

緒言

甲殻類は脱皮に伴い成長するため年齢形質がみあたらず、体長と年齢の関係をすることが難しい。そのため、甲殻類で成長式を求めるためには大量の個体を採集し、その体長を測定し、その体長組成をコホートに分解することが行なわれる。通常は各コホートには正規分布が適用されるが、この適用が妥当であるか否かを客観的に確認するため調査を経時的に行なうことが必要である。現在のところ、甲殻類における年齢と体長の関係を求めるには、この手法を採用するのが一般的になっている (Hamano and Morrissy, 1992)。しかし、ザリガニのような冷水域に生息する種では成長が遅く、しかも寿命がかなり長いことが予想される。そのような種では、高齢化した個体の体サイズの分散が大きくなり、かつ、前後のコホートのサイズが近接することが想定され、年齢の解析が困難であろう。よって、本種では、飼育を併用し、各体サイズの個体が1年間でどの程度成長するのかを予め調べておき、この結果を参考にして、体長組成頻度分布の各峰に年齢を当てはめるのが適切と考えられる。また雌では性成熟に伴って、雄や未成熟な個体より、成長が遅れることも考えられる。よって、成長速度は雌雄別、体サイズ別に求める必要があり、成長式も性別に計算しなければならない。なお、成長速度を求める方法としては、ウチダザリガニ *Pacifastacus leniusculus trowbridgii* やノーブルザリガニ *Astacus astacus* ではプラスチック製の外部標識を付けた個体を生息地に放流し、再捕する方法が用いられている (McGriff, 1983; Skurdal and Quvenild, 1986)。しかし、全長が10cm以上に成長するウチダザリガニ *P. l. trowbridgii* やノーブルザリガニ *A. astacus* (Lowery, 1988) と比べて、本種の体長は成長しても7cm程 (三宅, 1982) と、前述の2種と比較して小さく、外部標識付けは難しい。そのため飼育下で成長速度を求めざるを得ない。

一般的に甲殻類では脱皮に伴って体長の増大が見られ、それ以外の時期は体サイズは変化しない。なお、本種の分布域では水温の季節変動があり (第3章

第1～3節), 脱皮の時期が比較的水温が高めに推移する時期に限られることが予想される。脱皮時期を把握することは、体長が増大する成長期を知ることになり、成長式を適用する上で役に立つ。このために、各個体群の脱皮時期を判別する方法を確立しておく必要がある。アメリカザリガニ *Procambarus clarkii* では脱皮が起こる時期に体各部で著しい変化が起こることが知られており(須甲, 1982), こうした特徴を把握することによって生息地における脱皮の時期を明確にできるものと思われる。本章ではザリガニの脱皮時期を求めるため、室内水槽において脱皮に伴う体各部の変化を明らかにした。また成長式を求めるため、1回の脱皮に伴う体長の増大と脱皮頻度から成長速度を求めた。また、これらの知見を根拠として、生息地での連続採集によって作成された体長ヒストグラムの解析を行なった。

第 1 節

飼育個体の脱皮に伴う体各部の変化

[材料と方法]

飼育は、1987年4月11日～1988年12月31日の間に行なった。供試個体は釧路市のビシャモン川および秋田県大館市の小河川で採集した32個体である。供試個体は頭胸甲長(図3)を測定し、第3章第1節の方法に従い性の判別を行なった。ザリガニを、小孔のあるプラスチック製の箱(9×6×5cm)に個別に收容し、それらの飼育箱を60×30×36cmのガラス水槽中に置いた(表10)。餌としてテトラミン(テトラ社製熱帯魚飼料)だけを2日に一度、翌日に残餌が少量残る程度に与えた。ガラス水槽の飼育水は2週間毎に1/3を換水した。照明は特に行なわず、直射日光を避けた自然光下に置いた。また、ガラス水槽には循環式濾過を行ない通気した。さらに、ユニット式水槽用クーラーを付設して、飼育水槽の水温をビシャモン川ザリガニ生息地の水温と同様に推移させた(図15)。アメリカザリガニ *P. clarkii* では脱皮時期に背甲側部(鰓蓋部)が最も顕著に軟化し、指で押すと容易にへこむことが知られている(須甲, 1982)。これに従い、本供試個体についても7日毎に1回、鶏卵をつかむ程度の強さで背甲側部

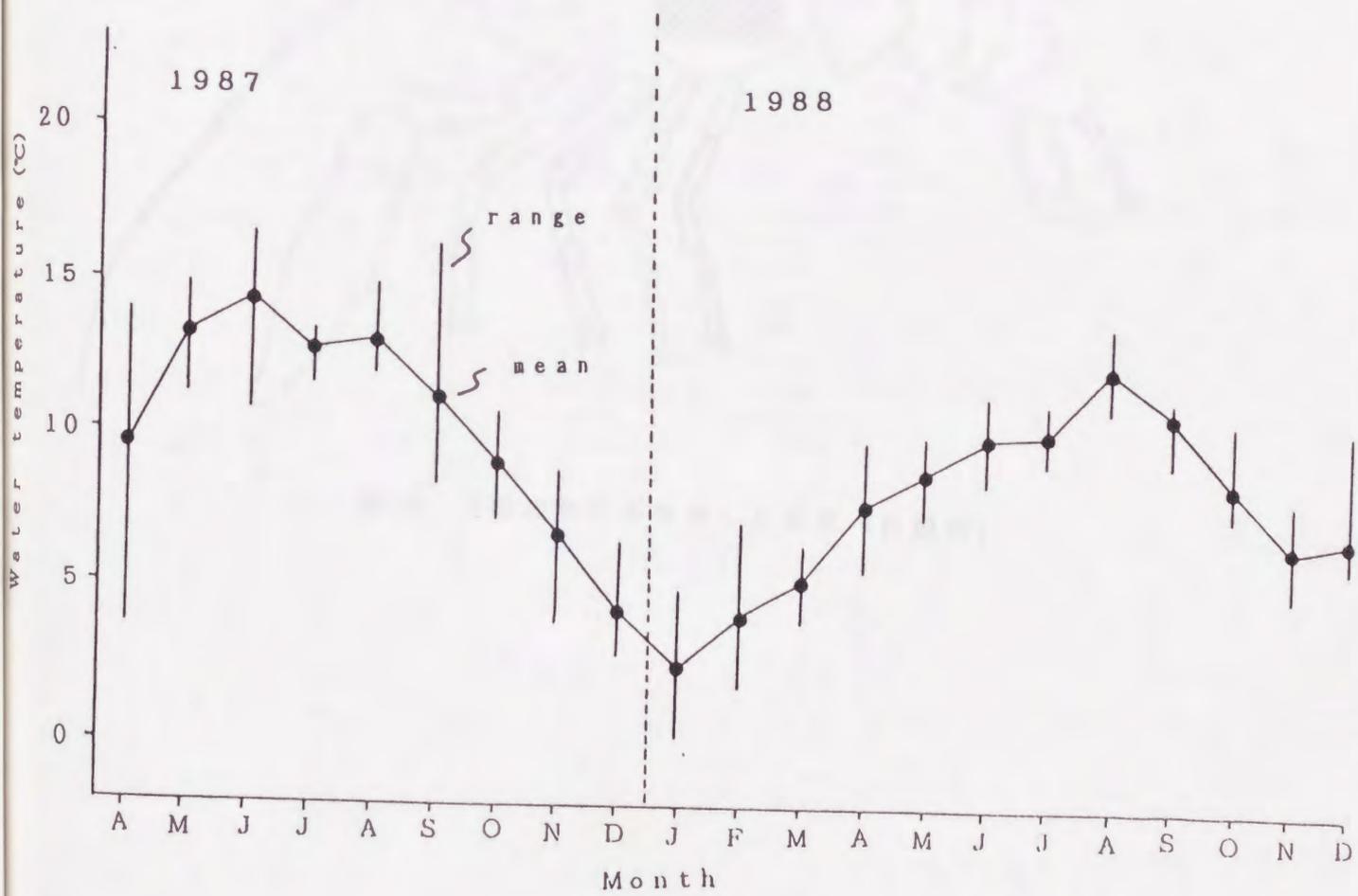


図15. 飼育水温の変化.

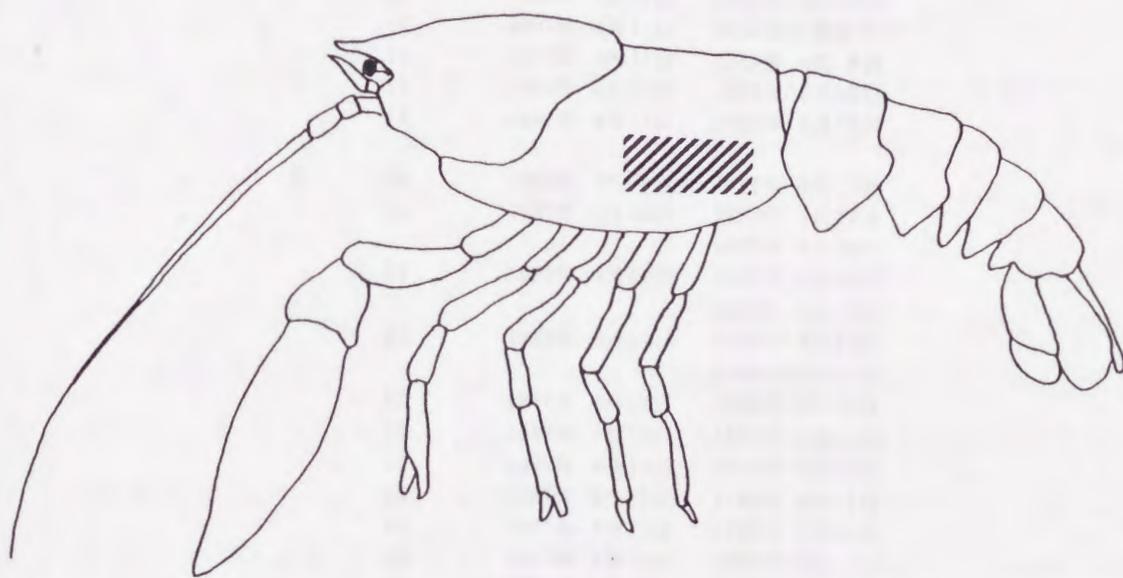


図16. 甲殻の軟化を観察した部位 (斜線部).

表10. ザリガニの飼育状況

性	飼育開始時の 頭胸甲長	飼育開始日	脱皮日	
♂	26mm	1987年 4月11日	1987年10月 6日 1988年 9月19日	
	23	1987年 4月11日	期間中に脱皮せず	
	23	1987年 4月11日	1988年 8月28日	
	23	1987年 4月11日	期間中に脱皮せず	
	22	1987年 4月11日	〃	
	22	1987年 4年11日	1987年 5月 4日	
	20	1987年 4月11日	期間中に脱皮せず	
	19	1987年 9月20日	1987年 4月23日 1988年 5月10日	
	18	1987年 4月11日	期間中に脱皮せず	
	18	1987年 4月11日	1988年 6月20日	
	16	1987年 4月11日	期間中に脱皮せず	
	15	1987年 4月11日	1988年 9月15日	
	14	1987年 4月11日	期間中に脱皮せず	
	13	1987年 4年11日	1988年 6月 6日	
	11	1987年 4月11日	1988年 5月15日	
	11	1987年 4月11日	1988年 5月17日	
	♀	26	1987年 7月 1日	1988年 7月 7日
		24	1987年 4月11日	1987年 7月27日 1988年 6月16日
		24	1987年 4月11日	1988年 5月30日 1988年 5月13日
		23	1987年 4月11日	1988年 8月19日 1988年10月17日
22		1987年 4月11日	1988年 8月20日	
22		1987年 4月11日	1987年 5月 3日	
20		1987年 4月11日	1988年 5月30日	
19		1987年 4月11日	1988年 6月 1日	
16		1987年 4月11日	1988年 7月10日	
16		1987年 4月11日	1988年 9月 4日	
15		1987年 4月11日	期間中に脱皮せず	
15		1987年 9月20日	〃	
14		1987年 4月11日	〃	
13		1987年 4月11日	1988年 5月11日	
13		1987年 4月11日	1988年 6月 2日	
11		1987年 4月11日	1988年 5月19日	

(図16)を親指と人差し指でつまみ、へこむものを軟化しているとみなした。また、体色、体表等の状況も記録した。なお、頭胸甲長10mm未満の個体は、常に甲殻が軟らかく軟化状況の判別がつきにくいので本実験には使用しなかった。脱皮が初めて記録された日および脱皮が行なわれた日以降は、毎日、背甲等の軟化状況や体色、体表の変化等を記録した。

[結果]

飼育中の最高水温は1987年6月17日の16.6℃で最低水温は1988年1月28日の0.2℃であった(図15)。脱皮当日と脱皮前後の硬化状況が観察できたのは27個体であった(表10)。これらの個体が脱皮した時期は、1987年は4月23日から10月6日の間であり、1988年は5月10日から10月17日の間であった。脱皮が観察できた日の水温は、最高が1987年4月23日の14.0℃、最低が1988年5月13日の7.9℃であった。

脱皮に伴い、甲殻の透明化、軟化、体表全体におけるゼラチン状物質の付着等の変化が認められた。これらの変化は脱皮の時期(脱皮前、脱皮直前、脱皮直後、脱皮後)に対応している。そこで脱皮相を段階別に4相に区別し(表11)、その経時的变化を示した(表12)。

脱皮の6日前までは、すべての個体の脱皮相はⅢであった。脱皮相Ⅳを示す個体は、脱皮の5日前から認められ、脱皮が近づくにつれ、その脱皮相の個体数の出現頻度は増加し、脱皮2日前には50%以上の個体が相Ⅳになった。なお、脱皮相ⅢからⅣへと変化した個体が再びⅢへ戻ることはなかった。

脱皮後すべての個体は脱皮相Ⅰとなり、Ⅰは脱皮当日から2日後にかけて観察された。脱皮相Ⅱは脱皮後1~12日にかけて観察され、脱皮3日後にはすべての個体が相Ⅱとなり、その後、相Ⅱの個体の割合は減少した。脱皮相Ⅲは脱皮4日後から出現し、その割合は徐々に増加して、脱皮の13日後にはすべての個体が相Ⅲとなった。

表 11. 体各部の特徴を基にした脱皮相 I ~ IV
の定義

脱皮相	観察された体各部の特徴
I	<p>体表の汚れがない</p> <p>ゼラチン状物質が甲般に付着</p> <p>背甲側部を含む甲般全体が軟化</p> <p>頭胸甲部の甲般が透明化する</p>
II	<p>体表の汚れがない</p> <p>背甲側部のみが軟化</p>
III	<p>体表が汚れている</p> <p>背甲側部が硬化</p>
IV	<p>体色が黒化</p> <p>体表が汚れている</p> <p>背甲部のみが軟化</p>

表12. 各脱皮相を呈する個体数(%)

経過日数*	観察 個体数	脱皮相 I	脱皮相 II	脱皮相 III	脱皮相 IV
-20	27	0 (0)	0 (0)	27(100.0)	0 (0)
-10	27	0 (0)	0 (0)	27(100.0)	0 (0)
-6	27	0 (0)	0 (0)	27(100.0)	0 (0)
-5	27	0 (0)	0 (0)	26(96.3)	1(3.7)
-4	27	0 (0)	0 (0)	24(88.9)	3(11.1)
-3	27	0 (0)	0 (0)	21(77.8)	6(22.2)
-2	27	0 (0)	0 (0)	12(44.4)	15(55.6)
-1	27	0 (0)	0 (0)	2(7.4)	25(92.6)
0	27	27(100.0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
+1	27	10(37.7)	17(63.0)	0 (0)	0 (0)
+2	27	1 (3.7)	26(96.3)	0 (0)	0 (0)
+3	27	0 (0)	27(100.0)	0 (0)	0 (0)
+4	27	0 (0)	24(88.9)	3(11.1)	0 (0)
+5	27	0 (0)	23(85.2)	4(14.8)	0 (0)
+6	27	0 (0)	21(77.8)	6(22.2)	0 (0)
+7	27	0 (0)	19(70.4)	8(29.6)	0 (0)
+8	27	0 (0)	15(55.6)	12(44.4)	0 (0)
+9	27	0 (0)	11(40.7)	16(59.3)	0 (0)
+10	27	0 (0)	10(37.0)	17(63.0)	0 (0)
+11	27	0 (0)	5(18.5)	22(81.5)	0 (0)
+12	27	0 (0)	2(7.4)	25(92.6)	0 (0)
+13	27	0 (0)	0 (0)	27(100.0)	0 (0)
+20	27	0 (0)	0 (0)	27(100.0)	0 (0)

* -, 脱皮前; 0, 脱皮日; +, 脱皮後.

第2節

飼育個体の成長

[材料と方法]

1回の脱皮に伴う頭胸甲長の増大を明らかにするためザリガニを室内水槽で飼育した。小河川や湖で本種の脱皮が観察できるのは6月から10月に限られるため(第4章第3・4節), 飼育期間は1992年の6月1日から10月31日とした。供試個体は北海道厚田村の小河川で採集し, 頭胸甲長(図3)の測定と, 性の判別を行なった。性の判別は第3章第1節と同様にして行なった。飼育の方法は前節と同様にし, 水温を供試個体の採集地と同様に推移させた(表13)。飼育環境による影響を少なくするため供試個体は14日に一度、新しく採集した個体と交換し、飼育期間中に雄60個体、雌60個体の計120個体を飼育した。供試個体は平均頭胸甲長は雄16.2mm(最小5.2mm, 最大29.0mm)雌16.4mm(最小6.4mm, 最大29.0mm)であった。本種は脱皮から2日以内に体長の増大が終了することが予備実験により確かめられているので, 脱皮から3日後に頭胸甲長の測定を行なった。

ザリガニが1年間に脱皮する回数を知るため, 上記の飼育実験と同様な方法で雌雄各30個体が飼育された。各個体は天然での脱皮時期である(第4章第3・4節)1994年6月1日から10月31日にかけて継続して飼育された。本種は頭胸甲長18mm以上に成長すると繁殖機能がみられるので(第3章第2~4節), 供試個体は体サイズにより未成年(頭胸甲長10mm以上18mm未満)と成体(頭胸甲長18mm以上)に区分した。また第3章第2節と同じ理由で, 頭胸甲長10mm以下の個体は稚エビとし, 各体サイズで雌雄別に10個体ずつ飼育を行なった。なお, 性の判別は第3章第1節と同じ方法で行なったが, 稚エビでは肉眼での性の判別が難しいため(第3章第2節), 顕微鏡下で交接肢や生殖孔の観察を行ない, 性を区別した。

[結果]

飼育期間中に雄, 雌各29個体、計58個体が脱皮した。脱皮前の頭胸甲長(X_N 、

表13. 室内水槽の飼育水温の経月変化

月	水温(°C)	
	平均	範囲
6月	10.0	8.5-11.4
7月	10.2	9.2-11.2
8月	12.4	11.0-13.8
9月	10.8	9.2-11.4
10月	10.6	7.5-10.7

mm) と脱皮後の頭胸甲長 (X_{N+1} , mm) には雌雄とも特別な変曲点等がみられず、以下の直線関係が認められた。

$$\text{雄: } X_{N+1} = 0.428 + 1.082X_N \quad (n=29, r=0.996, P < 0.001) \dots \dots \dots (1)$$

$$\text{雌: } X_{N+1} = 1.124 + 1.032X_N \quad (n=29, r=0.997, P < 0.001) \dots \dots \dots (2)$$

また、両式間には有意な差は無かった (共分散分析、 $P_s > 0.05$)。よって雌雄のデータをひとまとめにして回帰式を再計算したところ以下のようなになった (図17)。

$$X_{N+1} = 0.7512 + 1.059X_N \quad (n=58, r=0.996, P < 0.001) \dots \dots \dots (3)$$

脱皮前の頭胸甲長 (X_N , mm) と $100 \times$ 脱皮後の頭胸甲長/脱皮前の頭胸甲長で求められる成長係数 (Y , %) (Mauchline, 1977) の関係についても、変曲点は認められず、雌雄とも直線回帰式が得られた。

$$\text{雄: } Y = 116.0 - 0.264X_N \quad (n=29, r=-0.454, P < 0.05) \dots \dots \dots (4)$$

$$\text{雌: } Y = 120.5 - 0.550X_N \quad (n=29, r=-0.705, P < 0.001) \dots \dots \dots (5)$$

両式に有意差は認められなかった (共分散分析、 $P_s > 0.05$)、雌雄をひとまとめにして再計算したところ次のようになった

$$Y = 118.1 - 0.3993X_N \quad (n=58, r=-0.584, P < 0.001) \dots \dots \dots (6)$$

成長係数は頭胸甲長の増大に従い徐々に減少していた (図18)。

各体サイズにおける1年間の脱皮回数を表14に示した。天然での脱皮期間である6月から10月において稚エビは2~3回 (平均雄2.4回, 雌2.5回), 未成体は1~2回 (平均雄1.5回, 雌1.3回), すべての成体は1回の脱皮が認められた。脱皮回数は雌雄で大差がみられず、体長の増大に従って減少する傾向が認められた。

第3節

小河川における脱皮時期と成長

[材料と方法]

脱皮時期を求めるための調査は1991年から1992年にかけて毎月1回程度行な

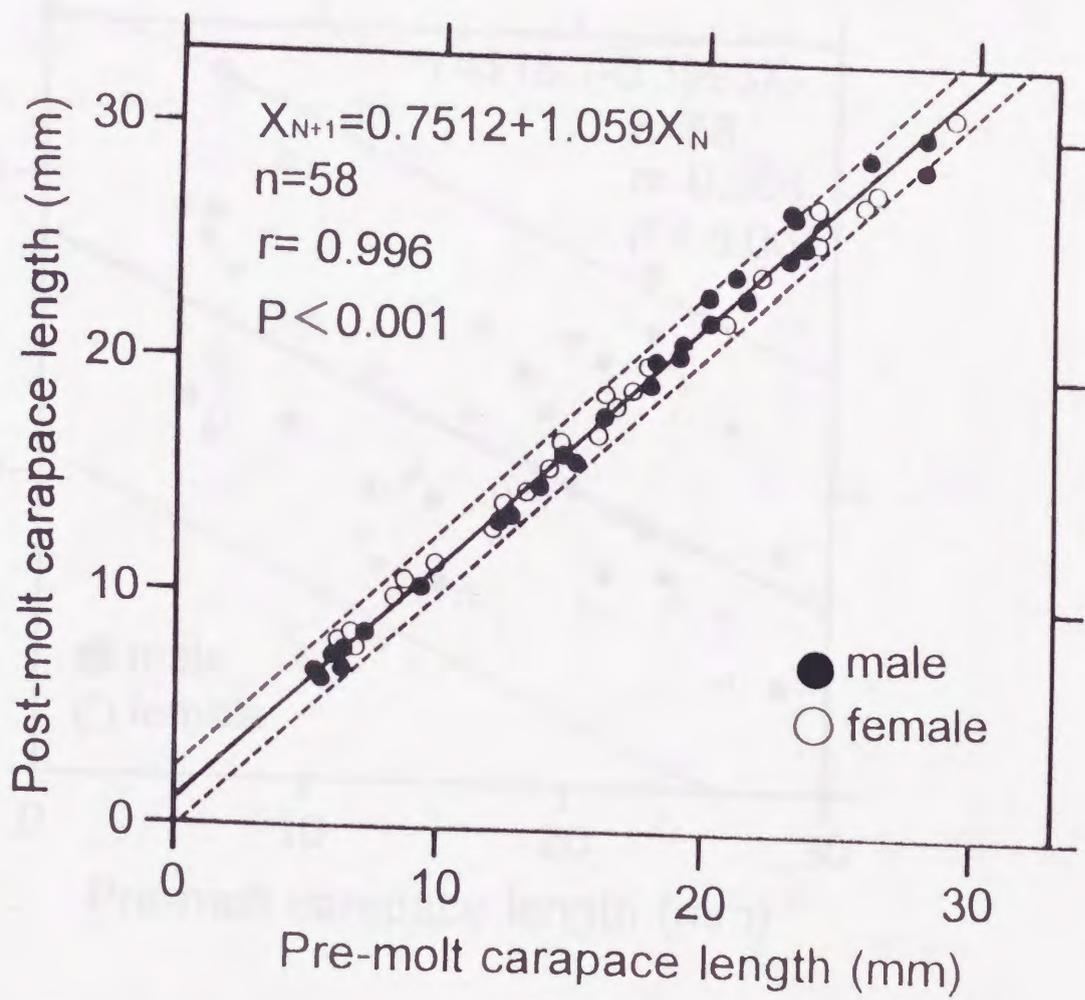


図17. ザリガニにおける脱皮前の頭胸甲長 (Pre-molt carapace length, X_N) と脱皮後の頭胸甲長 (Post-molt carapace length, X_{N+1}) の関係. 点線は期待値の95%信頼限界を示す.

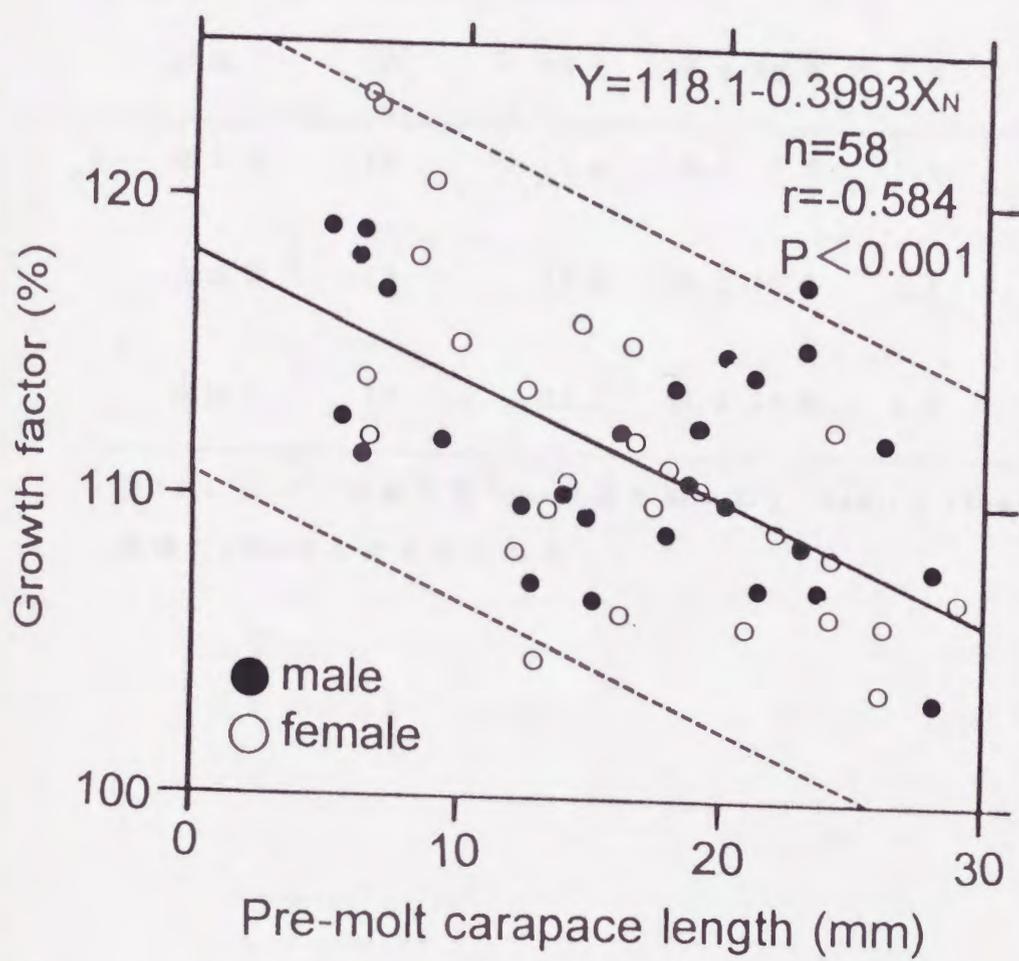


図18. 脱皮前の頭胸甲長 (Pre-molt carapace length, X_N) と成長係数 (Growth factor, Y) の関係.

成長係数は、 $100 \times$ 脱皮前の頭胸甲長 / 脱皮後の頭胸甲長、で計算した。
点線は期待値の95%信頼限界を示した。

表14. 室内水槽で飼育したザリガニの脱皮頻度.

飼育は天然で脱皮が行なわれる6月~10月の間に行なった

性	区分*	個体数	頭胸甲長(mm)		脱皮回数	
			平均	範囲	平均	範囲
♂	稚エビ	10	5.8	4.0-7.8	2.4	2-3
	未成体	10	12.7	10.3-15.6	1.5	1-2
	成体	10	23.5	18.4-30.8	1.0	1
♀	稚エビ	10	5.9	4.0-7.7	2.5	2-3
	未成体	10	13.1	10.2-15.4	1.3	1-2
	成体	10	23.2	18.2-30.9	1.0	1

* 第3章に従い, 頭胸甲長10mm未満を稚エビ, 10mm以上18mm未満を未成体, 18mm以上を成体とした.

った。調査場所と採集方法は第3章第1節と同様にした。得られた個体は殻硬度の観察，頭胸甲長（図3）の測定，性の判別を行なった後，近郊の小河川に放流した。殻硬度の記録は第4章第1節で述べた基準に従い，鶏卵をつかむ程度の強さで頭胸甲側部を人差し指と親指でつまむと甲殻がへこみ，しかも頭胸甲部の甲殻が透明化していた個体を軟甲個体とした。頭胸甲長10mm未満の個体は，通常の状態でも殻が軟らかく軟化状況の判別がつきにくいため，こうした殻硬度の観察から除外した。性の判別は第3章第1節の方法に従った。

成長式を求めるための調査は1990年から1992年にかけて毎月1~2回程度の頻度で行ない，合計で36回の採集を実施した。得られたサンプルは性別に頭胸甲長を測定した。なお採集方法や性の判別方法は第3章第2節と同様にした。本生息地は湧水の影響を強く受けるため，環境が安定しており，個体数密度や繁殖時期の年変動も少ないため（第3章第2節），毎年の成長状況も同様であると考え，データは採集年を区別せず月別にまとめ，解析した。本章で後述するが，当生息地では12月から5月にかけては脱皮がみられず頭胸甲長が変化しないので，これらの期間のデータは5月にまとめた。体長組成のヒストグラムは階級幅を色々変えて検討した結果，最もコホートを判別しやすかった0.4mmを採用し，誤差を考慮して3項移動平均により月別の体長ヒストグラムを雌雄で作成した。なお，本種の性比は各体サイズで1:1で季節変化がないため（第5章第1節），稚エビは性の区別をしないまま頭胸甲長10mm以上の個体と同様にしてヒストグラムを作成した後，各クラスの個体数を1:1の割合で雌雄に分配し加算した。体長組成の正規分布分解は，マルカールの間接法（最尤法）（赤嶺，1985）に基本をおいた方法で行ない，コホートを分解した。成長曲線として，通常のベルタランフィー式と周期関数によって拡張されたベルタランフィー式（Pauly and Gashutz, 1975）を採用し，マルカールの間接法を用いて適用し，あてはまりの良さをAIC（Akaike, 1973）で表現し，両者を比較した。

[結果]

脱皮時期の調査は合計23回行ない，総計599個体の雄と，雌621個体，頭胸甲長10mm未満の稚エビ431個体が得られた。軟甲個体が認められたのは，雌雄とも6月から10月であった（表15）。

表15. 北海道の小河川におけるザリガニの軟甲個体の出現状況

年月日	水温 (°C)	採捕数(a)*		軟甲個体(b)*		100×b/a(%)	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀
1991年 1月 6日	5.4	0	0	-	-	-	-
3月 31日	4.7	4	4	0	0	0.0	0.0
4月 20日	6.5	5	6	0	0	0.0	0.0
5月 11日	11.8	8	9	0	0	0.0	0.0
6月 15日	14.2	43	40	1	3	2.3	7.5
7月 14日	16.7	45	63	2	1	4.4	1.6
8月 25日	17.8	55	59	1	2	1.8	3.4
9月 22日	13.4	33	31	1	1	3.0	3.2
10月 16日	14.4	36	32	6	4	16.7	12.5
11月 23日	7.1	22	13	0	0	0.0	0.0
12月 1日	5.1	42	28	0	0	0.0	0.0
1992年 1月 12日	1.5	0	0	-	-	-	-
2月 16日	0.7	0	0	-	-	-	-
3月 14日	2.9	0	0	-	-	-	-
4月 11日	5.2	0	0	-	-	-	-
5月 17日	15.2	29	25	0	0	0.0	0.0
6月 21日	15.6	36	38	4	1	11.1	2.6
7月 7日	16.7	14	21	1	3	7.1	14.3
8月 5日	18.5	48	46	1	1	2.1	2.2
9月 8日	17.2	47	46	1	1	2.1	2.2
10月 10日	11.1	61	44	3	1	4.9	2.3
11月 4日	9.2	35	59	0	0	0.0	0.0
12月 2日	8.5	36	57	0	0	0.0	0.0

* 頭胸甲長10mm以下の個体数。

定期的な採集により，雄1454個体，雌1453個体，稚エビ318個体が得られ，その個体数密度は3.6個体/m³であった。最大個体の頭胸甲長は雄34.2mm，雌31.6mmであった。毎月，雄では9～11個，雌では9～10個のコホートが認められ，7月には個体数が多くて分散が少なく中央値が小さい群がみられた（図19）。本種の繁殖時期は夏季で年に1回であり（第3章第2章），明らかに7月に加入の山が認められる（図19）ことから本種の孵化月（t=0）を7月とした。また，室内水槽での飼育実験の結果，本種の1年間の脱皮回数は，頭胸甲長10mm未満の個体で2～3回，頭胸甲長10mm以上18mm未満の個体で1～2回，頭胸甲長18mm以上の個体で1回であり（第4章第2節），その成長係数は110程度である（Kurata, 1962）。これらの知見を組み合わせて計算すると，1年間で各個体の頭胸甲長は10～30%程成長しているものと判断できる。正規分布群において，ある正規分布の平均値を1.1～1.3倍すると次の正規分布の平均値に一致するため（図19），各正規分布が1年級群によって構成されていると判断し，Pauly and Gaschutz（1975）の成長曲線（以下の式7および9）と通常のベルタランフィー式（以下の式8および10）をあてはめた（図20）。なお，本章の採集において，稚エビより若干大きいサイズであり稚エビと同様の成長と推定される頭胸甲長10-15mmの個体では成長状況が雌雄同様であった。また第5章第3節で行なわれた精度の高い採集において得られた稚エビでも成長の状況が雌雄で同様であった。そのため，本調査で採集された稚エビも雌雄で同じような成長をしていると考え，各成長式に加えた。

$$\text{雄: } L_t = 106.6(1 - \exp(-0.02987(0.08333t + 0.9444 + 0.3279 \sin(0.5236t - 0.6947)))) \quad (n=69, \text{AIC}=-62.45) \dots (7)$$

$$L_t = 55.47(1 - \exp(-0.005782(t + 7.594))) \quad (n=69, \text{AIC}=9.626) \dots (8)$$

$$\text{雌: } L_t = 126.2(1 - \exp(-0.02413(0.08333t + 1.213 + 0.2768 \sin(0.5236t - 1.548)))) \quad (n=70, \text{AIC}=-17.16) \dots (9)$$

$$L_t = 54.46(1 - \exp(-0.005844(t + 8.059))) \quad (n=70, \text{AIC}=35.64) \dots (10)$$

ここで， L_t は孵化後 t 月日の頭胸甲長（mm）である。なお，両式におけるあてはまりの良さをAICで比較すると，雌雄とも Pauly and Gaschutz の成長式の方が良く適合した。これらの式では雌雄における差はわずかで，極限頭胸甲長は，雌が106.6mm，雄が126.2mmであった。また，最高齢のコホートは雄が11

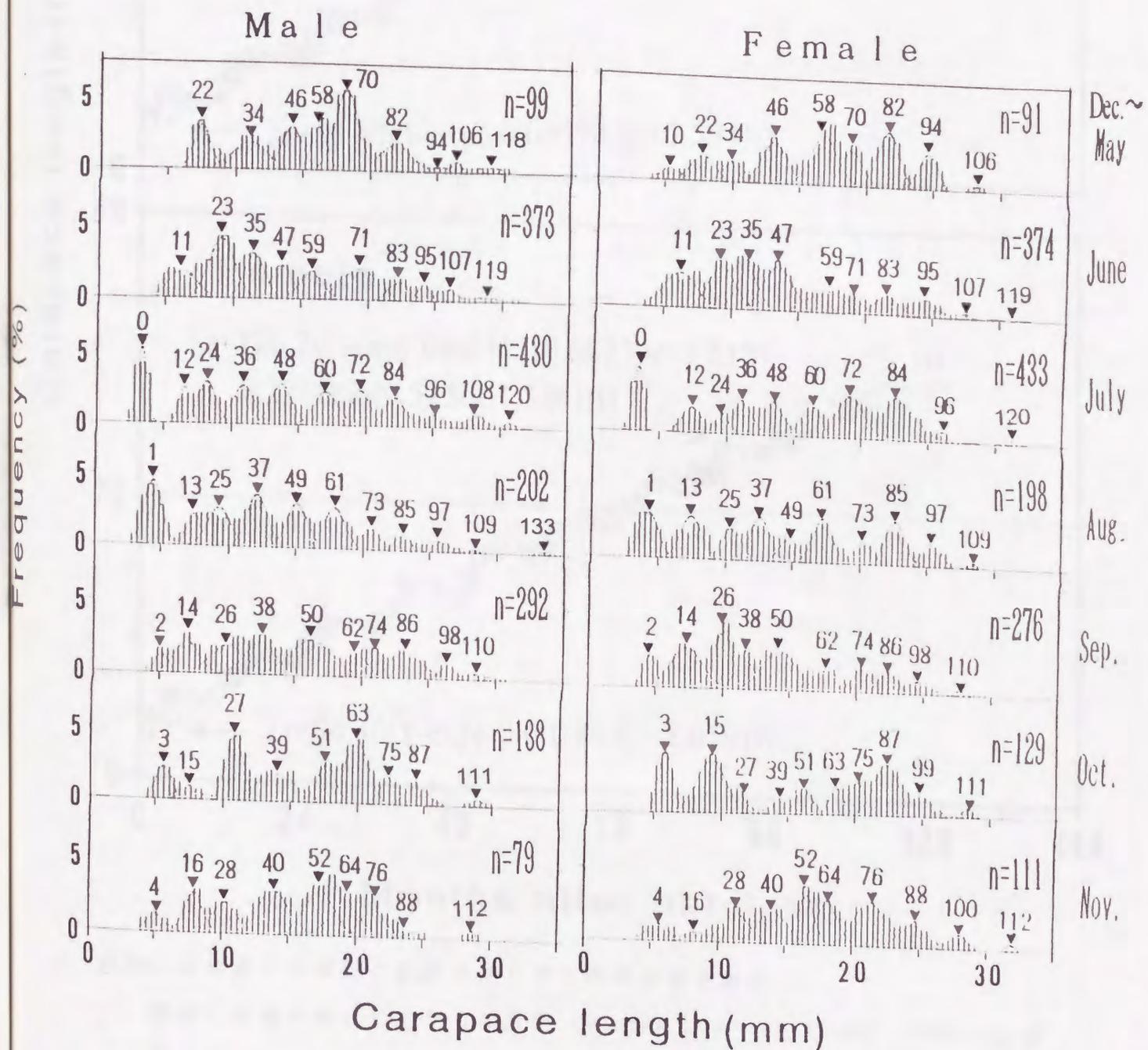


図19. 北海道の小河川におけるザリガニの頭胸甲長 (carapace length) の頻度分布.

点線は適用された正規分布を示し、三角はその平均値を示している。

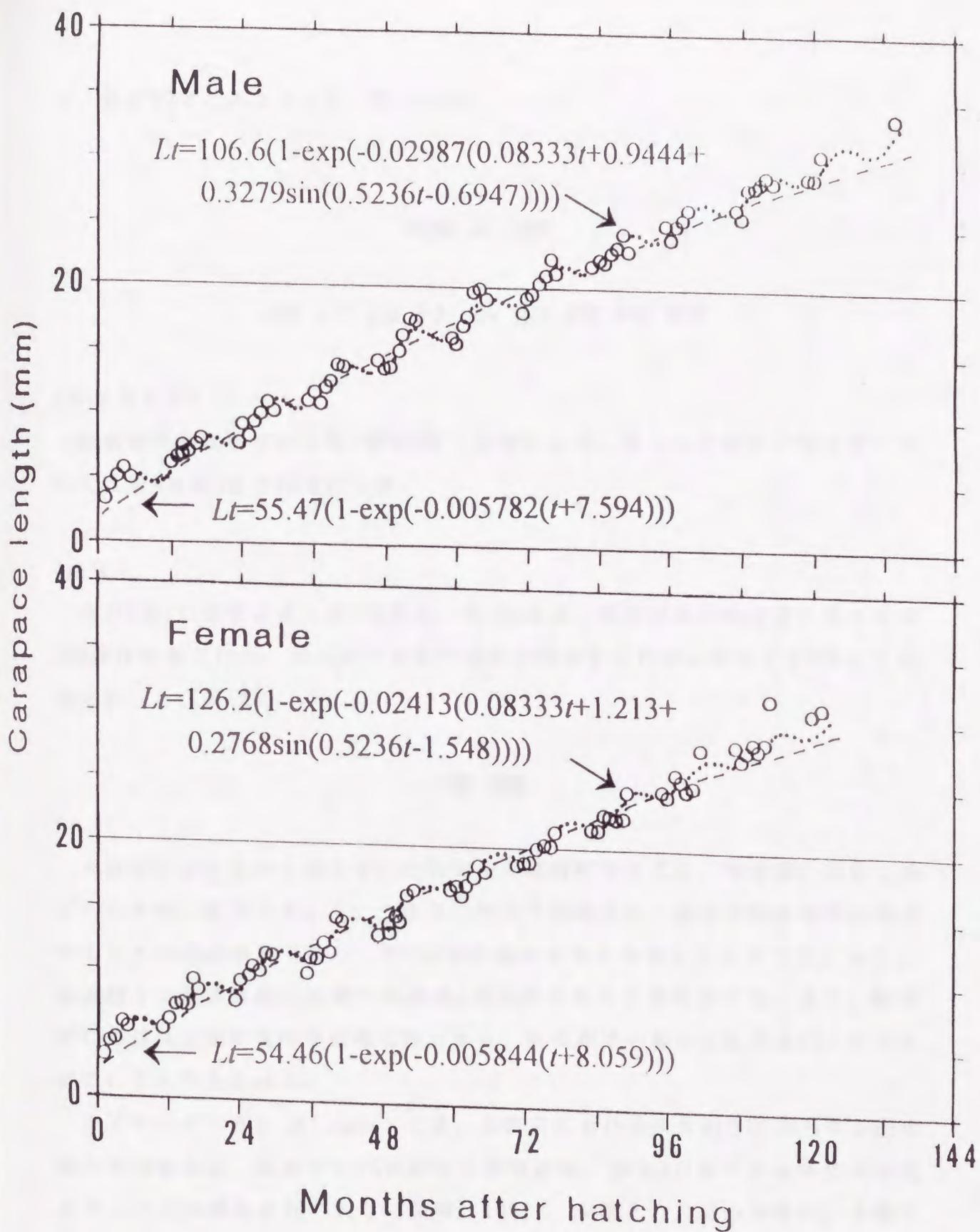


図20. 北海道の小河川におけるザリガニの理論成長曲線。

横軸には卵が孵化してからの月数 (months after hatching), 縦軸には頭胸甲長 (carapace length) をとっている。

成長曲線は通常のベルタランフィー式と Pauly and Gashutz (1975) により拡張されたベルタランフィー式の2種類を適用した。

才，雌が10才とみなされた（図19・20）。

第4節

湖における脱皮時期

[材料と方法]

調査場所と採集方法は第3章第2節と同様にした。得られた個体の測定等については第4章第3節と同様にした。

[結果]

合計24回の観察により雄549個体，雌595個体，頭胸甲長10mm未満の稚エビが169個体採集された。湖において軟甲個体が認められたのは雌雄とも6月から10月であった（表16）。

考察

本研究により室内で観察された脱皮相の経時的な変化は，生息地の観察においても十分に適用できよう。つまり，野外で採集された個体が脱皮相IVに相当するときは脱皮直前であり，6日以内に脱皮するとみなしてよかろう。また，脱皮相Iの個体は脱皮直後で脱皮後2日以内であると推定できる。また，脱皮相IIの個体は脱皮後の甲殻軟化期であり，脱皮相IIIの個体は脱皮後13日以上を経ていると考えられる。

アメリカザリガニ *P. clarkii* では，本研究における脱皮相IVに相当する脱皮前の甲殻軟化は，脱皮の2～5日前から観察され，脱皮2日前からは体色の黒化を伴うことが報告されており（須甲，1982），本種との共通点が多い。本種における脱皮に伴う体各部の変化やカルシウム吸収等はアメリカザリガニ *P. clarkii* とほぼ同様な速度で，同様な過程を経て進行するのであろう。また，アメリカザリガニ *P. clarkii* では脱皮後，甲殻を硬化させる作用のある胃石等か

表16. 北海道の湖におけるザリガニの軟甲個体の出現状況

年月日	水温 (%)	採捕数(a)*		軟甲個体(b)*		100 × b/a(%)	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀
1991年 1月12日	0.8	0	1	-	0	-	0.0
2月10日	0.7	0	0	-	-	-	-
3月23日	0.8	2	7	0	0	0.0	0.0
4月27日	3.0	29	10	0	0	0.0	0.0
5月25日	15.5	6	1	0	0	0.0	0.0
6月 8日	16.2	83	60	16	2	19.3	3.3
7月28日	21.4	38	46	3	8	7.9	17.4
8月17日	20.4	49	100	3	4	6.1	4.0
9月15日	16.7	72	50	4	1	5.6	2.0
10月12日	11.7	80	59	1	2	1.3	3.4
11月 3日	4.0	7	10	0	0	0.0	0.0
12月 9日	1.3	13	5	0	0	0.0	0.0
1992年 1月13日	0.8	0	0	-	-	-	-
2月 7日	0.8	0	0	-	-	-	-
3月15日	0.8	2	3	0	0	0.0	0.0
4月25日	1.3	0	1	-	0	-	0.0
5月23日	10.5	18	45	0	0	0.0	0.0
6月27日	20.4	45	33	2	1	4.4	3.0
7月25日	18.9	19	26	2	2	10.5	7.7
8月10日	19.6	40	53	1	1	2.5	1.9
9月19日	14.8	23	35	1	1	4.3	2.9
10月 3日	13.1	18	41	2	3	11.1	7.3
11月 6日	2.1	5	9	0	0	0.0	0.0
12月 8日	1.5	0	0	-	-	-	-

* 頭胸甲長10mm以下の個体数.

らのカルシウム吸収は72時間以内とみなされている (Culley, 1990)。また、同種の脱皮に伴う体各部の変化の速度に影響を与える要因として、水温と水中のカルシウム濃度があるが、これらが低いと脱皮後の変化速度が遅くなることが知られている (Culley, 1990)。本種における脱皮に伴う体各部の変化やカルシウム吸収も、アメリカザリガニ *P. clarkii* と同様に進行していると仮定すると、本飼育実験下と大きく生息環境が異なる場所では、脱皮相の経時的变化が今回の結果と多少ずれる可能性があり、本結果を適用するには、生息場の水温とカルシウム濃度などについて注意が必要であろう。

Kurata (1962) は甲殻類における脱皮前の体長 (Y) と脱皮後の体長 (Y) の関係は一般的に回帰直線式 ($Y=aX+b$) で表すことができ、その式を常数 a の違いにより以下に示す3通りに区分できると考えた。

- 1) $a > 1$ となる進化的等比成長
- 2) $a < 1$ となる退行的等比成長
- 3) $a = 1$ となる等比成長

本種の脱皮前後の頭胸甲長の関係は回帰式で示され、常数 a に相当する数値は1.059であった (図17)。この値を1.00と比較したところ有為差は認められなかった (t 検定, $P > 0.05$)。よって、本種は等比成長をしているものとみなされる。

多くの甲殻類において脱皮前後の頭胸甲長、頭胸甲長と成長係数の関係には2つまたはそれ以上の回帰直線がデータに適用できることが多い

(Mauchline, 1977)。2つの回帰直線が交差する点に変曲点と名付けられており、性成熟との関連が示唆されている (Kurata, 1962)。成熟した雌は再生産に多くのエネルギーを費やしたり (Ennis, 1972)、成長を伴わない産卵脱皮を行なうため、一回の脱皮あたりの成長量が雄や未成熟個体に比べて低くなるので、これが変曲点の原因になっている (Templeman, 1948)。ザリガニは頭胸甲長18 mm以上に成長すると抱卵個体が出現しているが (第3章第2~4節)、本研究で得られた結果では未成体と成体の成長の状況は同様であり、変曲点は認められなかった (図17・18)。また、関係式に雌雄差もみられなかった。その原因の1つとしては本種の雌は産卵脱皮を行なわないこと (第3章第1節) が考えられる。また、本種の成熟雌が産卵に費やすエネルギー量は、成長を鈍らせる程大きくはないのかもしれない。脱皮前後の頭胸甲長の関係式において、同様の結果はウ

チダザリガニ *P. l. trowbridgii* (Mcgriff, 1983), ノーブルザリガニ *A. astacus* (Skuldal & Qvenild, 1986) でも報告されている。

本種は体長の増大に伴って成長係数や脱皮頻度が減少するため、成体の成長速度は比較的遅くなる。しかし大型に成長した成体でも成長係数は0になっておらず、しかも成体は毎年一度は脱皮するため、成長が頭打ちにはならないのであろう。もし、生息地において自然死亡が減少して生き残る個体が多くなれば、本種は実際に捕獲された最大のサイズよりも大型化することが予想される。生息地において、老成した個体でも毎年一度は脱皮して成長が頭打ちにならないのは、ウチダザリガニ *P. l. trowbridgii* でも報告されており (Shimizu and Goldman, 1981), 本結果と同様である。

小河川と湖における脱皮時期は軟甲個体が認められた6月~10月であると考えられる。両地区における脱皮時期は一致しており、いずれも水温が高めに推移する時期に限られている (表15・16)。また成長時期が高水温期だけに限られる種は、温帯に分布する多くのザリガニ類において報告されており (Corey, 1988; Momot, 1984; Tach, 1941 など), 本報告を支持している。

本種の成長時期は水温が高く推移する時期に限られるため、成長式は階段状になっている (図20)。ザリガニが分布する亜寒帯や温帯に生息するザリガニ類の多くは冬季に成長しないため、多くの種でこのような階段状の成長状況を行なう (Boyd and Page, 1978; Brewis and Bowler, 1982 など)。本種は雄が頭胸甲長19mm以上になると交接行動を始め (Kurata, 1962), 雌は頭胸甲長18mm以上になると抱卵がみられるので (第3章第1~3節), これらのサイズで繁殖機能が十分に発達して成熟に達すると思われるが、この大きさに成長するまで5~6年を要すると計算できる (図20)。採集できた最大個体の頭胸甲長は雄が34.2mm, 雌が31.6mmで計算により導かれた極限頭胸甲長 (雄, 106.2mm; 雌, 126.6mm) とは大きく異なっていた。本種はすでに述べたように、自然死亡さえ起こらなければ、ここで採集された最大サイズに達しても成長が頭打ちにならず、本種はより大型化できるものと考えられる。実際に分布する大型個体の大きさと比較して、計算された極限長がかなり大きくなる現象は、北海道に分布する同じザリガニ類のウチダザリガニ *P. l. trowbridgii* でも報告されている (浜野ら, 1992)。

生命表作成のため、1994年により精度の高い採集法（第5章第3節）で得た個体から作成したヒストグラムは、若齢の個体程偏差が小さく、個体数も多くなっている（図21）。しかし、定期的な採捕によって得られた個体から作成したヒストグラムを正規分布に分解した年級群は、体サイズの偏差や個体数が不規則で、それは特に観察個体数が少ない月で顕著である（図19）。定期的な調査で得られた個体の単位面積当たりの出現数は3.6個体/m²であるのに対し、1994年に採捕したときの個体数密度は16.2個体/m²（第5章第3節）と約4.5倍の差がある。したがって定期的な採集では、いわゆるサンプリングエラーが発生したものもあると考えられ、これが原因となって、体サイズの偏差や個体数が不規則になったのであろう。

ここで求めた成長式(7)および(9)は冬季にサイズが減少することを示しているが（図20）、これは同様な周期関数を利用した成長式をシャコ *Otatosquilla oratoria* に適用した Hamano (1990) が指摘したように、個体が脱皮して縮むことによるのではなく、水温の低下にともなって体サイズの大きい個体から死亡し、その結果コホートの体サイズの平均値が小さくなるため、マイナス成長として表現されてしまうものと思われる。また、本種ではコホートにおける比較的大型の個体が冬季には転石下に深く潜り込み、採捕率を低くしているため成長式がマイナス成長を示すことも考えられる。

ザリガニ類は世界各地で増養殖が行なわれているが、代表的なものは北アメリカのアメリカザリガニ *P. clarkii*、ウチダザリガニ *P. l. trowbridgii*、ヤビー *Cherax destructor*、マロンザリガニ *C. tenuimanus*、ノーブルザリガニ *A. astacus*、ヨーロッパザリガニ *Austropotamobius pallipes* であろう (Cukerzis, 1988; Huner, 1985;

Morrissy, 1979; Shimizu and Goldman, 1981; Sokol, 1988)。比較的低緯度に分布するアメリカザリガニ *P. clarkii*、ヤビー *C. destructor* やマロンザリガニ *C. tenuimanus* は1~2年で成熟し、成長が早いため集約的な池中養殖が行われている (Huner, 1985; Morrissy, 1979; Sokol, 1988)。しかし、高緯度に分布するウチダザリガニ *P. l. trowbridgii*、ヨーロッパザリガニ *A. astacus*、ヨーロッパザリガニ *A. pallipes* は成熟するまでに2年以上かかり、成長が比較的遅いため（表17）、天然資源の漁業管理による粗放的な増殖方法が施されている (Laurent,

1980)。ここで明らかになったザリガニの成長は、低緯度に分布する増殖対象種と比べても成長が遅いため（表17）、アメリカザリガニ *P. clarkii* 等で行われているスタイルでの養殖は明らかに無理であろう。ノーブルザリガニ *A. astacus* とヨーロッパザリガニ *A. pallipes* は成長が遅いものの（表17）、ヨーロッパでは特別に高価に取引されている。しかも、これらの増殖対象種は十分な資源管理が行なわれている上に、人工的に増殖用の生息地を造成して一定量の生産量を確保しているため、産業として成立しているらしい（Laurent, 1980）。ザリガニを水産対象種とするためには、ヨーロッパに分布する増殖対象種と同様に、生息地の資源を十分に管理するだけでなく、新しい生息地の造成が必要である。

表17. 高緯度域に分布するザリガニ類の雌における成長と成熟

種	成熟サイズ* ¹ (mm)* ²	孵化から成熟 までの年数	出典
ノーブルザリガニ <i>Astacus astacus</i>	TL 80	4-5	Cukerzis (1988)
ヨーロッパザリガニ <i>Austropotamobius pallipes</i>	CL 25	3	Lowery (1988)
ウチダザリガニ <i>Pacifastacus leniusculus</i>	CL 25	2	Simizu and Goldman (1981)
ザリガニ <i>Cambaroides japonicus</i>	CL 18	5-6	本研究

*¹ 雌が成熟に達する平均的な大きさ。

*² CLは頭胸甲長，TLは全長を示す。

第5章 個体群構造

緒言

ある種の資源を効率的に培養するためには、その個体群構造を正しく理解することが重要であろう。とりわけザリガニは雌が大型卵を少数抱卵する繁殖形態であるため（第3章第4節）、個体群に占める雌の割合を知ることが資源管理の上で大切な問題である。ただしザリガニ類は一般的に繁殖時期になると抱卵雌が不活発となり巣穴や転石下に籠もるため、十分に採集されず、雌の個体数が過小評価されてしまう傾向がある（Skurdal *et al.*, 1986）。よって個体群の正確な性比を把握するためには、採集方法に工夫が必要である。大型甲殻類の中にはホッカイエビ *Pandalus kessleri* やホッコクアカエビ *P. eous* のように季節や体サイズによって性比が変化する種類も存在する（Charnov, 1978・1979; Squires, 1992）。湖に生息するザリガニ類の中にはアラバマザリガニ *Orconectes virilis* のように雌が季節的に深淺移動する種類も知られている（Momot and Gowing, 1972）。これらのことから、ザリガニの個体群全体の性比を算出するには、生息域全域にわたる季節別の枠取りを実施する方法が有効であると思われる。本章では北海道の小河川と湖におけるザリガニの性比を明らかにした。また、本種の寿命や自然死亡速度を把握することは、適正な資源管理を行なうために不可欠な知見であるが、そのためには、小型個体も含めて高い精度で定量的な採集をする必要がある。そこで、本章では北海道の小河川において、底土ごと小型個体を採集し、それらを明らかにした。

第1節

小河川における性比

[材料と方法]

調査場所，採集方法，得られた個体の測定や記録の方法等は第3章第2節と同様にした。ただし頭胸甲長10mm未満の稚エビは顕微鏡下で，交接肢の発達状況や生殖孔の位置に根拠を置いた性の判別 (Holdich and Reeve, 1988) を行なった後に，近くの小河川へ放流した。これらのデータは未成体に加えた。また，雌については抱卵，抱稚の状況だけを記録した。

[結果]

小河川は樹木に囲まれており，秋季には川底が大量の落葉により覆われる。本生息地には巣穴はみられず，ザリガニは落葉や転石の下から得られ，抱卵・抱稚個体は5月～7月に出現した (表18)。調査により小河川では533個体の雄と551個体の雌が採集された。各体サイズ，各採集月における雄と雌の採捕数は，1992年11月4日を除き有意差は認められなかった (表18) (二項検定， $P_s > 0.05$)。以上の結果から，本調査地区のザリガニの性比は1:1であることが確かめられた。

第2節

湖における性比

[材料と方法]

調査場所や採集方法は第3章第3節と同様にした。また採取個体は，前節と同様な測定と記録を行なった後に，近隣の湖へ放流した。これらの採集に加えて水深別の性比を調べるために，1990年10月24日，水深0-1.9m，2.0-3.9m，4.0-5.0mの各水深帯で1m×1mの方形枠を用いた潜水採集を行なった。各水深帯では任意に20地点を設定し，調査面積は合計60m²とした。

[結果]

湖では巣穴がみあたらず，ザリガニは周年にわたり，転石下や落葉の下で採集された。湖では抱卵・抱稚雌が5月と6月に得られ，合計で318個体の雄と370個体の雌が得られた (表19)。各体サイズ，各採集月での雄と雌の採捕数には

表 18. 北海道の小河川におけるザリガニの性比 (♂/♀) と繁殖時期

年月日	性比(雄個体数/雌個体数)			抱卵雌個 体数/成体 雌個体数
	未成年*	成体*	合計	
1991年4月29日	2.00(4/2)	1.00(3/3)	1.40(7/5)	(0/3)
5月11日	0.67(4/6)	1.33(4/3)	0.89(8/9)	(1/3)
6月29日	0.72(42/58)	1.20(18/15)	0.82(60/73)	(6/15)
7月7日	1.17(28/24)	0.75(27/36)	0.92(55/60)	(16/36)
8月25日	1.13(36/32)	0.70(19/27)	0.93(55/59)	(0/27)
9月22日	1.31(21/16)	0.80(12/15)	1.06(33/31)	(0/15)
10月6日	2.50(10/4)	0.67(8/12)	1.13(18/16)	(0/12)
11月23日	2.50(10/4)	1.33(12/9)	1.69(22/13)	(0/9)
1992年4月20日	3.00(3/1)	0.40(2/5)	0.83(5/6)	(0/5)
5月17日	1.64(18/11)	0.79(11/14)	1.16(29/25)	(8/14)
6月21日	0.92(22/24)	1.00(14/14)	0.95(36/38)	(6/14)
7月7日	0.64(7/11)	0.70(7/10)	0.67(14/21)	(4/10)
8月5日	0.94(29/31)	1.27(19/15)	1.04(48/46)	(0/15)
9月8日	0.91(29/32)	1.29(18/14)	1.02(47/46)	(0/14)
10月10日	1.37(26/19)	1.40(35/25)	1.39(61/44)	(0/25)
11月4日	0.60(21/35)	0.58(14/24)	0.59(35/59)	(0/24)
計	1.00(310/310)	0.93(223/241)	0.97(533/551)	(41/241)

* 第3章に従い, 未成年は頭胸甲長18mm未満, 成体は頭胸甲長18mm以上とした。

表19. 北海道の湖におけるザリガニの性比 (♂/♀) と繁殖時期

年月日	性比(雄個体数/雌個体数)			抱卵雌個 体数/成体 雌個体数
	未成年*	成体*	合計	
1991年5月25日	0.00(1/ 0)	6.00(6/ 1)	7.00(7/ 1)	(1/ 1)
6月29日	1.11(10/ 9)	1.42(17/12)	1.29(27/21)	(1/12)
7月28日	0.00(0/ 0)	1.88(15/ 8)	1.88(15/ 8)	(0/ 8)
8月10日	0.75(24/32)	0.76(16/21)	0.75(40/53)	(0/21)
9月16日	0.78(7/ 9)	0.75(38/51)	0.75(45/60)	(0/51)
10月31日	0.63(5/ 8)	0.80(4/ 5)	0.69(9/13)	(0/ 5)
11月 3日	0.67(2/ 3)	0.71(5/ 7)	0.70(7/10)	(0/ 7)
1992年5月24日	0.00(0/ 0)	0.67(4/ 6)	0.67(4/ 6)	(6/ 6)
6月27日	1.06(19/18)	1.73(26/15)	1.36(45/33)	(1/15)
7月25日	1.23(16/13)	0.74(17/23)	0.92(33/36)	(0/23)
8月30日	0.29(2/ 7)	0.84(37/44)	0.76(39/51)	(0/44)
9月20日	0.50(2/ 4)	0.63(15/24)	0.61(17/28)	(0/24)
10月 3日	0.43(3/ 7)	0.65(22/34)	0.61(25/41)	(0/34)
11月 6日	0.00(0/ 3)	0.83(5/ 6)	0.56(5/ 9)	(0/ 6)
計	0.81(91/113)	0.88(227/257)	0.86(318/370)	(9/257)

* 第3章に従い, 未成年は頭胸甲長18mm未満, 成体は頭胸甲長18mm以上とした.

表20. 北海道の湖におけるザリガニの水深帯別の性比 (♂/♀)

水深	性比(雄個体数/雌個体数)		合計
	成体*	未成年*	
0-1.9m	1.00(5/ 5)	1.04(27/26)	1.03(32/31)
2.0-3.9m	3.00(6/ 2)	1.25(30/24)	1.38(36/26)
4.0-5.0m	0.57(4/ 7)	0.64(9/14)	0.62(13/21)
計	1.07(15/14)	1.03(66/64)	1.04(81/78)

* 第3章に従い，未成年は頭胸甲長18mm未満，成体は頭胸甲長18mm以上とした。

有意差が無かった (表19) (二項検定, $P_s > 0.05$)。また, 水深別の調査では66個体の雄と64個体の雌が得られた。各水深帯における雄と雌の採捕数も各体サイズで有意差が認められなかった (表20) (二項検定, $P_s > 0.05$)。よって本生息地の性比も1:1であることが明らかになった。

第3節

小河川における生命表

[材料と方法]

1994年9月15日に北海道の日本海に注ぐ小河川において (第3章第2節), 流程20mおきに1 m^2 の枠取り (合計50 m^2) を行なった。スコップにより1 m^2 内の土砂を深さ約5cmまで掘り返して陸上まで運び, これをホルマリンで固定して実験室に持ち帰った。土砂中からザリガニを探し出し, その頭胸甲長 (図3) の測定と性の判別を行なった。なお, 性の判別は第3章第1節に従ったが, 頭胸甲長10mm未満の個体は顕微鏡下で性の判別を行なった。得られたデータは成長状況の解析 (第4章第3節) と同様に雌雄別にヒストグラムを作成して各モードを分解した後, 前章の成長式の解析に根拠を置き, 各モードに年級群を割り当てた。また, 各年級群の面積の比率から生命表を作成した。

[結果]

小河川にはヨコエビ類等が出現するものの, 魚類などのザリガニを捕食する大型動物は水中にみあたらず, 鳥類やほ乳類がザリガニを捕食した形跡もみられなかった。雄405個体, 雌405個体の計810個体が採集され, 単位面積から計算した個体数密度は16.2個体/ m^2 であった。これによってヒストグラムを作成し, 各モードを正規分布に分解したところ, 雌雄とも9個のピークが認められ, それぞれに年級群を当てはめた (図21)。また, 本種の雌は卵が孵化するまで腹部で保護し (第3章第4節), さらに卵から孵化した個体が親と同様の形態を示す直接発生型であるため (Hamr, 1992), その新規加入個体数の年変動は少ないと考えられる。しかも本生息地は湧水の影響が強いため環境は毎年一定し

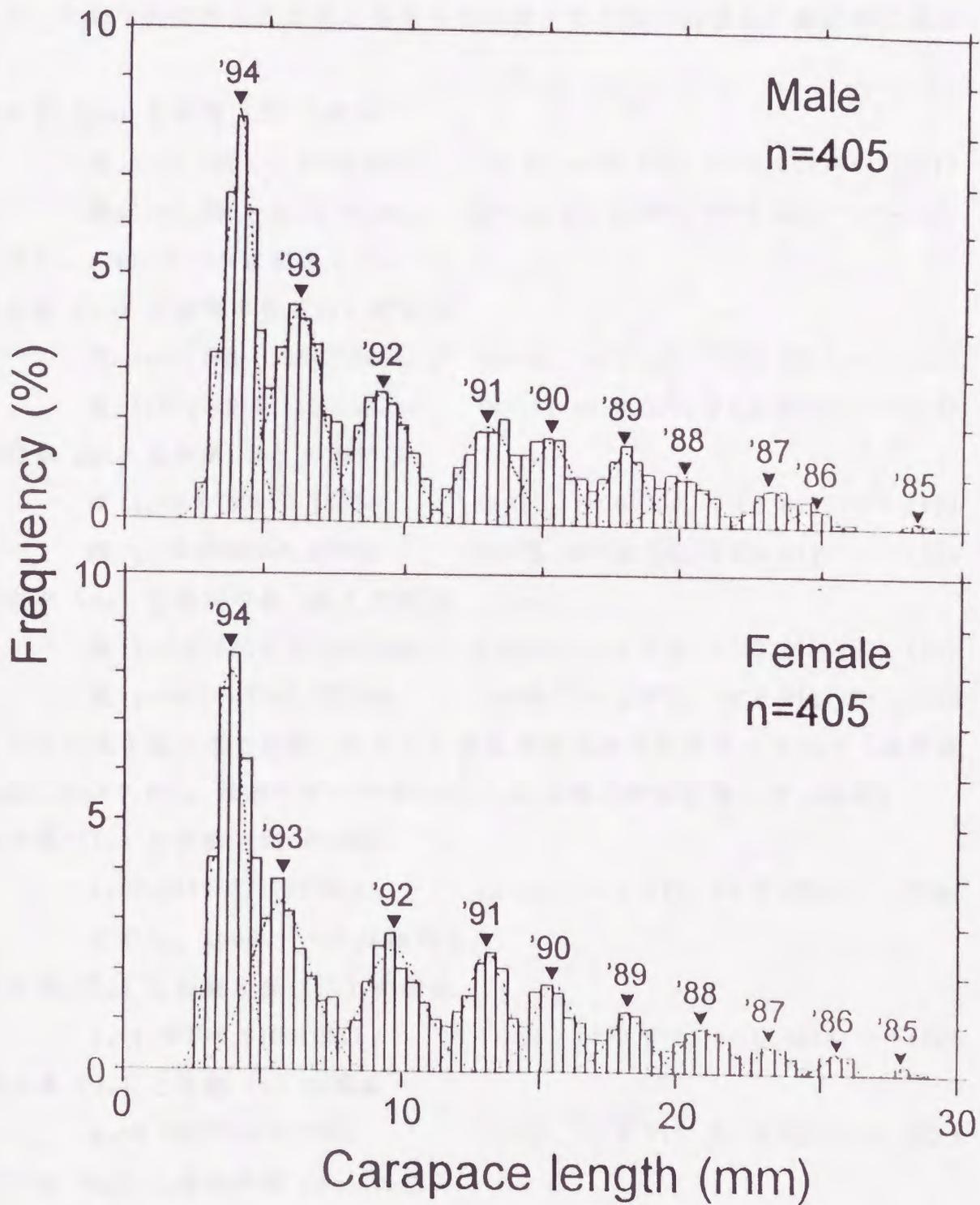


図21. 北海道の小河川において1994年9月15日に採集されたザリガニの頭胸甲長 (carapace length) の頻度分布。

点線は適用された正規分布を示し、三角はその平均値を示している。

ており、稚仔の添加も毎年一定であると仮定できる。そこで当才群の個体数 (=正規分布の面積) を1としたときに、各年級群の個体数が減少する比率として、生存率 l_x を求めた(表21)。この生存率を基に死亡個体数 d_x (ある年の生存率-翌年の生存率)と死亡率 q_x (死亡個体数/生存率)を計算した(表21)。また、年齢や頭胸甲長の変化に対する生存率と死亡率の回帰式を雌雄別に求めた:

生存率(l_x)と年齢(X)の関係

$$\text{雄: } l_x = 0.8269 - 0.3718 \text{LOG}eX \quad (n=9, r=-0.997, P<0.001) \cdots \cdots (11)$$

$$\text{雌: } l_x = 0.8569 - 0.3876 \text{LOG}eX \quad (n=9, r=-0.997, P<0.001) \cdots \cdots (12)$$

ただし、 $x=0$ のデータは除外した。

生存率(l_x)と頭胸甲長(b_x)の関係

$$\text{雄: } l_x = 1.748 - 0.5242 \text{LOG}e.b_x \quad (n=10, r=-0.997, P<0.001) \cdots \cdots (13)$$

$$\text{雌: } l_x = 1.729 - 0.5154 \text{LOG}e.b_x \quad (n=10, r=-0.997, P<0.001) \cdots \cdots (14)$$

死亡率(q_x)と年齢(x)の関係

$$\text{雄: } q_x = 0.07596 + 0.7563x \quad (n=10, r=0.788, P<0.01) \cdots \cdots (15)$$

$$\text{雌: } q_x = 0.09589 + 0.6749x \quad (n=10, r=0.762, P<0.01) \cdots \cdots (16)$$

死亡率(q_x)と頭胸甲長(b_x)の関係

$$\text{雄: } q_x = -0.02545 + 0.02722b_x \quad (n=10, r=0.762, P<0.01) \cdots \cdots (17)$$

$$\text{雌: } q_x = 0.01233 + 0.02379b_x \quad (n=10, r=0.733, P<0.01) \cdots \cdots (18)$$

これらの式を雄と雌で比較したところ有意差は認められなかった(共分散分析, $P_s > 0.05$)、雌雄のデータを1つにして回帰式を再計算した(図22):

生存率(l_x)と年齢(X)の関係

$$l_x = 0.8419 - 0.3797 \text{LOG}eX \quad (n=18, r=-0.997, P<0.001) \cdots \cdots (19)$$

ただし、 $x=0$ のデータは除外した。

生存率(l_x)と頭胸甲長(b_x)の関係

$$l_x = 1.738 - 0.5196 \text{LOG}e.b_x \quad (n=20, r=-0.997, P<0.001) \cdots \cdots (20)$$

死亡率(q_x)と年齢(x)の関係

$$q_x = 0.08593 + 0.07156x \quad (n=20, r=0.775, P<0.001) \cdots \cdots (21)$$

死亡率(q_x)と頭胸甲長(b_x)の関係

$$q_x = -0.006145 + 0.02547b_x \quad (n=20, r=0.747, P<0.001) \cdots \cdots (22)$$

○, male ●, female

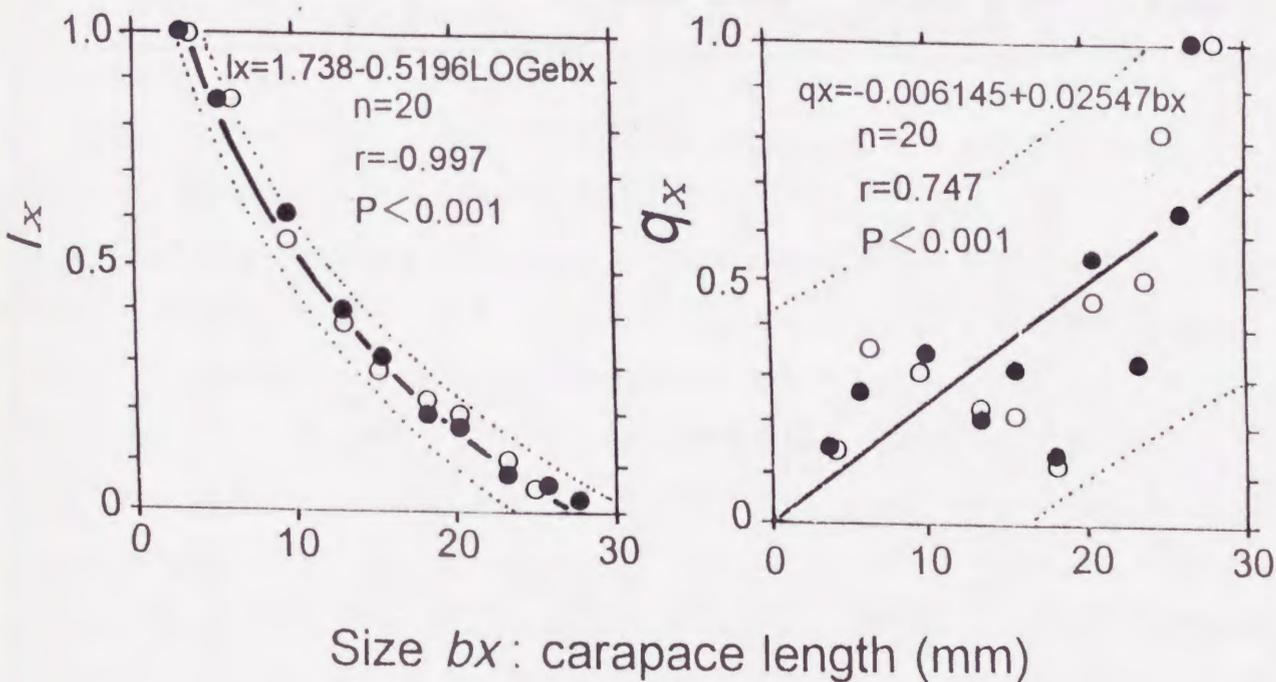
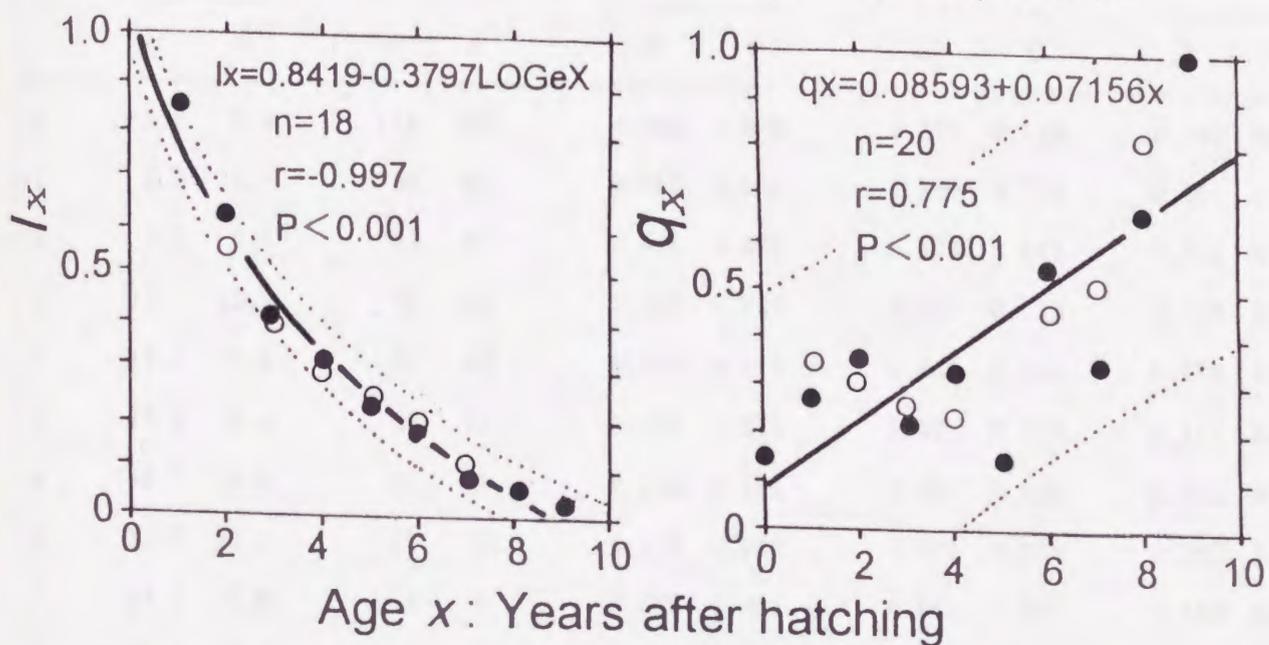


図22. 北海道の小河川におけるザリガニの生存率と年齢，体長の関係および死亡率と年齢，体長の関係。

点線は期待値の95%信頼限界を示している。

表21. 北海道の小河川におけるニホンザリガニの生命表.

調査面積は50m²で, 平均頭胸甲長は図21, の各正規分布の平均値を用いた

年齢 X	平均頭胸甲長 (mm) b_x		採捕数 a_x		生存率(当才個体 数/各年個体数) l_x		死亡個体数 ($x - x+1$) d_x		死亡率 (l_x / d_x) q_x	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
	0	4.0	3.8	110	108	1.000	1.000	0.145	0.148	0.145
1	6.2	5.7	94	92	0.855	0.852	0.300	0.231	0.351	0.271
2	9.3	9.7	61	67	0.555	0.620	0.173	0.213	0.312	0.344
3	13.1	13.0	42	44	0.382	0.407	0.091	0.093	0.238	0.229
4	15.3	15.4	32	34	0.291	0.315	0.064	0.102	0.220	0.324
5	17.9	18.1	25	23	0.227	0.213	0.027	0.028	0.119	0.131
6	20.2	20.3	22	20	0.200	0.185	0.091	0.102	0.455	0.551
7	23.2	23.3	12	9	0.109	0.083	0.055	0.028	0.505	0.337
8	24.7	25.6	6	6	0.055	0.056	0.045	0.037	0.818	0.661
9	28.4	27.9	1	2	0.009	0.019	0.009	0.019	1.000	1.000

以上の式からは、生残率は頭胸甲長、年齢に従い徐々に低下し、死亡率は体長や年齢とともに上昇する傾向が認められた。

考察

北アメリカのルイジアナ州のアメリカザリガニ *Procambarus clarkii* を定量的に採集した結果その性比も1.00であり (Penn Jr., 1943), 本結果と同様である。

しかし日本に分布するアメリカザリガニ *P. clarkii* の雌は繁殖期に巣孔に籠もるため、夏季の雌採捕数は少なくなる (Suko, 1956)。ノーブルザリガニ *Astacus astacus* の雌も繁殖期になるとシェルターの下に籠もり不活発になるため、夏季に出現する雌は雄に比べて少なくなる。(Westin and Gydemo, 1987b)。ザリガニでも、繁殖時期には抱卵雌が不活発になり転石の下等へ籠もる傾向が強まっていたことが推定される。しかし、本調査では方形枠を用いた採集を行ない、枠内の転石をめくり、そこに隠れていた個体も含めて採捕を行なったので、高い採捕効率で雌を得ることができたものと考えられる。そのため、両地区における各季節の性比は1:1として表現されたと考えられる。

本生息地における生存曲線は、体サイズおよび年齢に従い徐々に低下している (図22・表21)。しかしオハイオザリガニ *Orconectes neglectus chaenodactylus* の生存曲線は当才群に対する捕食圧がとりわけ高いために最初に急激に減少した後、徐々に低下しており (Price and Payne, 1984), 本種とは異なっている。本生息地ではザリガニを捕食する生物がみられないため、当才群等の小型個体の生き残りが良いのであろう。よって、ザリガニの生息地に捕食者が侵入した場合は、捕食圧のかかりやすい小型個体が激減する恐れがある。実際に北アメリカでアメリカザリガニ *P. clarkii* の増殖池を新しく造成するときには、この種の強力な捕食者である魚類の侵入を防止するため、消毒液等により予め魚類を殺しておき、それを中和した後に、アメリカザリガニ *P. clarkii* を導入する対策が講じられている (Chein and Avault, 1979)。今後ザリガニの増殖を図るためには、小型個体の高い生存率を確保するため、生息地における外敵生物の侵入防止には十分な注意を払う必要がある。

ザリガニは雌雄で寿命が同様であったが (図20, 第4章第3節), ザリガニ類

において寿命が雌雄同様であるための条件は2つであり、これが本種でも適用できるか検討してみた。第1の条件は脱皮頻度が雌雄で同じであること、及び雄による雌の配偶者選択が行われていないことである (Price and Payne, 1984)。脱皮は死亡の主要因であり (Momot, 1984)、より大型化した、より高齢と考えられる個体程、配偶者選択で優位で、交接する確率が高くなるため、寿命の長い雄の遺伝子が個体群に拡散して寿命に性差が生じると考えられている (Andersson, 1962; Price and Payne, 1984)。ザリガニには、脱皮頻度には性差がみられない (第4章第2節)。また、配偶者選択があると、その種の雄は繁殖期に雌との交接の機会をめぐって雄同士の鉗脚を用いる闘争が激化する (Ameyaw-Akumfi, 1976; Ingle and Thomas, 1974)。このため、繁殖期における雄の鉗脚欠損個体の出現頻度の増加は、その種における配偶者選択のための闘争の存在を示していると考えられる (Bobjerg, 1956・1970)。しかしながら本種において、繁殖期における雄の鉗脚欠損率は増加していない (第6章第1・2節) ことから、本種の配偶者選択闘争は活発でないのであろう。これらの事実は上記の2つの条件を満たしており、ザリガニの寿命には性差がないことを裏付けている。

第6章 鉗脚欠損

緒言

甲殻類の十脚目では鉗脚 (図2) が長大化する種類が多く、この有無は交接の成功を左右したり成長に影響する等の重要な問題である (Abello *et al.*, 1994; Skinner and Graham, 1970)。ザリガニ類においても、鉗脚は生態学的役割は大きく、交接時に雄が雌を把握するため (第3章第1節)、捕食者からの防衛や巣穴を掘るため (Grow, 1981) 等に利用されている。また、水産学的な見地から見てもザリガニ類の鉗脚が体重に占める割合は15%前後と大きく (Morrissy *et al.*, 1990)、しかも鉗脚が欠損していると外見的にも見劣りして商品価値を著しく損ねるため、鉗脚の有無は無視できない問題である。しかし、これまでの研究でザリガニ類における鉗脚欠損に関する知見は乏しい。

Skurdal *et al.*, (1987) は、ノーブルザリガニ *Astacus astacus* における個体数密度と鉗脚欠損頻度の関係を明らかにした。また、鉗脚欠損は脱皮の間隔を短縮化させ、失われた鉗脚は3~4回の脱皮で再生されるが、欠損した鉗脚の再生に多くのエネルギーを消費するため、その個体の成長は遅れることも明らかになっている (Bittner and Kopanda, 1973)。これらの研究は産業が既に成立しているアメリカザリガニ *Procambarus clarkii*、ノーブルザリガニ *A. astacus*、ヨーロッパザリガニ *Austopotamobius pallipes* を対象として行なわれており、本種において、鉗脚欠損状況が調査された例はない。これは、鉗脚欠損状況を数学的に解析するためには、ある程度の個体数を確保する必要があるものの、ザリガニは生息域が限られ、しかも個体数が豊富な規模の大きい生息地が分かっていたためであろう。

本研究では小河川 (北海道厚田村) と湖 (北海道鹿追町) において、それぞれ鉗脚欠損状況を性別、体サイズ別、時期別、生息地別に解析した。これらの結果から両生息地における鉗脚欠損状況を明らかにし、欠損の発生原因について検討した。

第 1 節

小河川における鉗脚欠損状況

[材料と方法]

調査場所や採集方法は第3章第2節と同様にした。ただし、採捕個体数を数多く確保するため調査回数は1カ月に1回以上とし、計36回とした。採取個体は、頭胸甲長(図3)の測定、性の判別、鉗脚欠損状況の観察を行なったのちに、近隣の小河川へ放流した。鉗脚の欠損状況は、全く鉗脚を失っている個体および再生芽(Bliss, 1960)が見られる個体を鉗脚欠損個体として記録した。また生息地では、抱卵個体の頭胸甲長は18 mm以上であり(第3章第2節)、雄も頭胸甲長18 mm程度になると交接行動を始めるので(Kurata, 1962)、雌雄の頭胸甲長18 mm以上の個体を成体(adult)、18 mm未満の個体を未成年体(young)として記録した。ただし、頭胸甲長10mm未満の稚エビは肉眼での性判別が難しいため(第3章第2節)、本章では記録や解析の対象外とした。

採捕した個体は越冬期(11月~5月)、繁殖期(6月~7月)、交接期(8月~10月)に分けて比較した。本生息地のザリガニは、水温が11℃以上に昇温する6月~10月にかけて脱皮を行ない、11℃未満の11月~5月には脱皮しない(第4章第3節)。したがって、11月~5月を越冬期とした。本生息地では5月~7月に抱卵雌が出現し、8月~10月には交接が行なわれる(第3章第2節)。6月~7月は抱卵がみられ、しかも単位面積当たりの個体数密度も比較的高くなる時期なので6月~7月を繁殖期とした。また、交接行動が行われる8月~10月は交接期とした。

[結果]

小河川にはヨコエビ類、ヤゴ類などが生息するものの、魚類などザリガニを捕食すると考えられる大型動物は水中にはみあたらず、鳥類やほ乳類がザリガニを捕食した形跡も湖岸にはみあたらなかった。また、ザリガニの巣穴もみられず、本種はもっぱら転石の下に隠れていた。

調査の結果、雄の成体527個体、雌の成体529個体、雄未成年体691個体、雌未

成体642個体が得られた(表22)。小河川において、時期(繁殖期, 交接期, 越冬期), 性(雄, 雌), サイズ(成体, 未成体)を区別した計12のデータ一群について、それぞれの左右の鉗脚欠損数を比較したところ、有意差がなく(二項検定, $P_s > 0.05$), とくにどちらの鉗脚が欠損しやすいとは考えられなかった。したがって、以降は左あるいは右鉗脚や両鉗脚の欠損を区別せず、いずれも単に欠損個体として扱い解析した。また、各季節における小河川と次節で述べる湖の個体数密度を比較すると、成体では同様であったものの、未成体では小河川における個体数密度が湖を上回った(図23・表23)。鉗脚欠損の頻度を雄と雌で比較したところ(図23・表24)、成体の越冬期を除き有意差は認められなかった(表25)。つぎに、欠損頻度を成体、未成体間で比較したところ、雄では有意差があり、雌でも繁殖期には有意差があった(図23・表26)。欠損頻度を小河川と湖で比較したところ、成体では交接期の雄と越冬期の雌を除けば、有意差があった。しかし、未成体では有意差はなかった(図23・表27)。

第2節

湖における鉗脚欠損状況

[材料と方法]

調査場所や採集方法は第3章第3節と同様にした。ただし、採捕個体数を多く確保するため調査の回数は1カ月に1回以上とし、合計で19回とした。採取個体は、前節と同様な測定と記録を行なった後に、近隣の湖へ放流した。

湖は11月~5月にかけて水面に結氷がみられ、水温の低下に伴いザリガニは転石の下に深く潜り込むためか単位面積当たりの個体数も比較的少なくなる。また本生息地のザリガニは前節と同様な脱皮、繁殖サイクルを示すので(第3章第3節, 第4章第4節)、採捕した個体は越冬期(11月~5月)、繁殖期(6月~7月)、交接期(8月~10月)に分けて比較した。

[結果]

湖沼にはエゾサンショウウオ *Hynobius retardatus* が生息するが、魚類はみあた

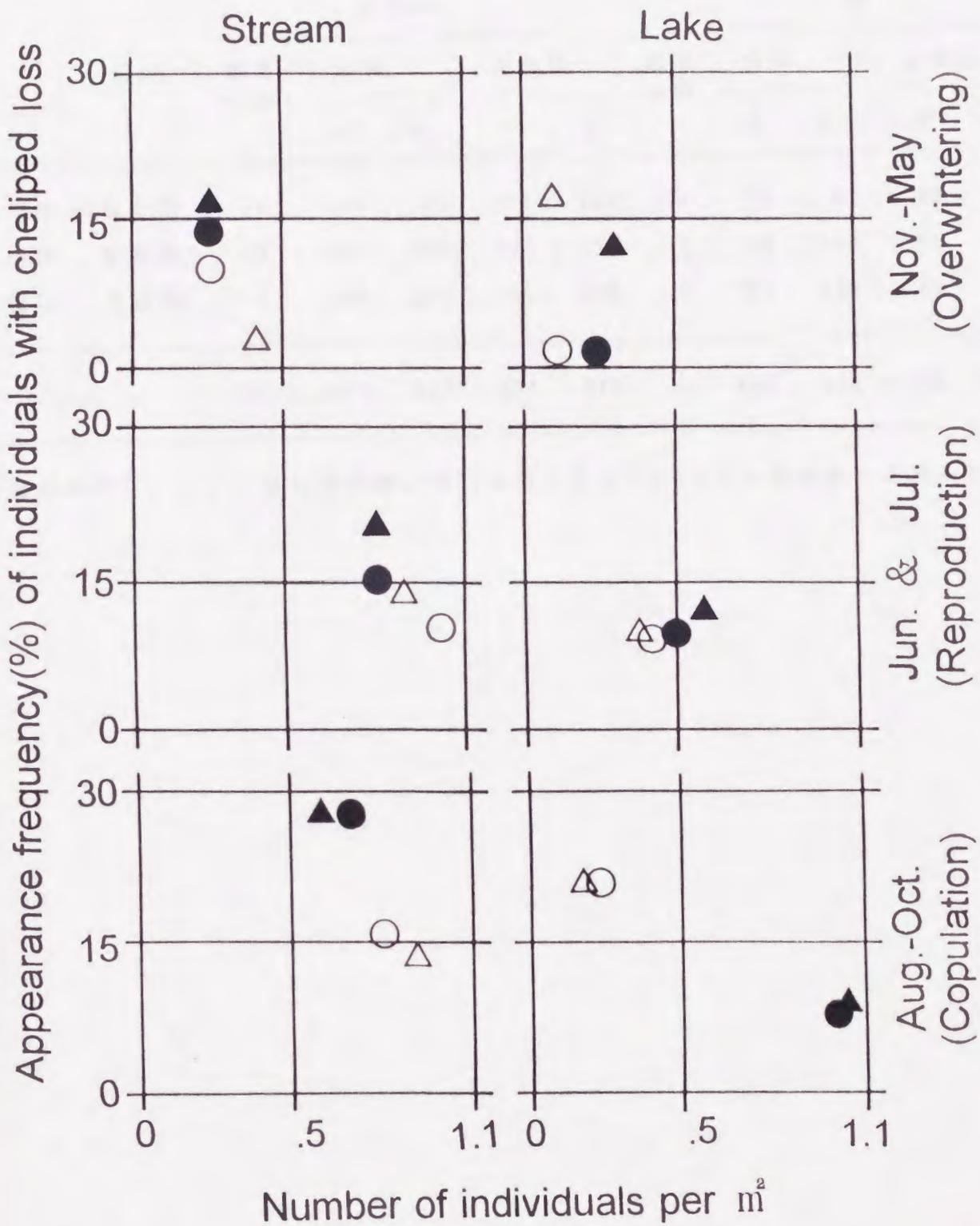


図23. 北海道の小河川と湖沼におけるザリガニの片方または両方の鉗脚が欠損した個体の出現頻度と個体数密度の関係。

▲, 成体♂; ●, 成体♀; △, 未成体♂; ○, 未成体♀.

表22. 北海道の小河川と湖におけるザリガニの性別採捕数

月	区分	小河川					湖				
		調査回数	成体		未成年体		調査回数	成体		未成年体	
			♂	♀	♂	♀		♂	♀	♂	♀
11月～5月	越冬期	14	104	97	171	102	10	72	61	12	29
6月～7月	繁殖期*	13	267	257	293	330	7	154	119	91	103
8月～10月	交接期	9	156	175	227	210	2	377	375	65	93
合計		36	527	529	691	642	19	603	555	168	225

* 抱卵雌が出現し、しかも個体数密度が高い時期である6月～7月を繁殖期と定義した。

表23. 北海道の小河川と湖における単位面積(m²)当たりのザリガニ個体数密度

月	区分	小河川				湖			
		成体		未成年体		成体		未成年体	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
11月～5月	越冬期	0.25	0.24	0.42	0.25	0.28	0.24	0.05	0.11
6月～7月	繁殖期*	0.82	0.79	0.90	1.02	0.62	0.48	0.36	0.41
8月～10月	交接期	0.63	0.70	0.91	0.84	1.05	1.04	0.18	0.26

*抱卵雌が出現し、しかも個体数密度が高い時期である6月～7月を繁殖期と定義した。

表24. 北海道の小河川と湖における片鉗脚または両鉗脚が欠損したザリガニの出現率(%)

月	区分	小河川				湖			
		成体		未成年体		成体		未成年体	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
11月～5月	越冬期	16.3	14.4	4.1	9.8	12.5	1.6	16.7	3.4
6月～7月	繁殖期*	21.7	15.2	14.3	10.9	13.0	10.1	9.9	8.7
8月～10月	交接期	28.2	28.0	14.1	16.2	8.2	8.0	23.1	22.6

*抱卵雌が出現し、しかも個体数密度が高い時期である6月～7月を繁殖期と定義した。

表25. 北海道の小河川と湖における鉗脚の欠損したザリガニの出現個体数を雌雄で比較した検定結果.

値は, Fisher の正確確率検定による確率を示す

月	区分	小河川		湖	
		成体	未成年体	成体	未成年体
11月～5月	越冬期	.0343	.1214	.2930	.4871
6月～7月	繁殖期*	.5654	.3164	.5086	.6069
8月～10月	交接期	.4293	.0535	.0169	.2001

*抱卵雌が出現し, しかも個体数密度が高い時期である6月～7月を繁殖期と定義した.

表26. 北海道の小河川と湖における鉗脚の欠損したザリガニ出現個体数を成体(頭胸甲長18mm以上)と未成体(頭胸甲長18mm未満)で比較した検定結果.
 値は, Fisher の正確確率検定による確率を示す

月	区分	小河川		湖	
		♂	♀	♂	♀
11月～5月	越冬期	.0149	.0794	.3052	.4574
6月～7月	繁殖期*	.0005	.0036	.9997	.9999
8月～10月	交接期	.0006	.2164	.8115	.8986

* 抱卵雌が出現し, しかも個体数密度が高い時期である6月～7月を繁殖期と定義した.

表27. 北海道の小河川と湖での鉗脚の欠損したザリガニの出現個体数の検定結果.
 値は, Fisher の正確確率検定による確率を示す

月	区分	成体		未成年体	
		♂	♀	♂	♀
11月～5月	越冬期	.0168	.1178	.1812	.3359
6月～7月	繁殖期*	.0000	.0000	.9698	.9304
8月～10月	交接期	.3146	.0050	.9853	.2508

* 抱卵雌が出現し, しかも個体数密度が高い時期である6月～7月を繁殖期と定義した.

らなかった。湖岸にはザリガニの巣穴はみられず、本種は点在する転石や落葉の下に潜んでいた。調査の結果、湖では雄成体603個体、雌成体555個体、雄未成年体168個体、雌未成年体225個体が得られた（表22）。湖において、時期（繁殖期、交接期、越冬期）、性（雄、雌）、サイズ（成体、未成年体）を区別した計12のデータ一群について、それぞれの左右の鉗脚欠損数を比較したところ、有意差があったのは交接期の雌の成体のみ（二項検定、 $P_s < 0.001$ ）で、ほかの11群については有意差がなく（二項検定、 $P_s > 0.05$ ）、とくにどちらの鉗脚が欠損しやすいとは考えられなかった。したがって、以降は左あるいは右鉗脚や両鉗脚の欠損を区別せず、いずれも単に欠損個体として扱い解析した。

湖での鉗脚欠損の頻度を雄と雌で比較したところ、成体の交接期を除き有意差は認められなかった（図23・表25）。つぎに、欠損頻度を成体、未成年体間で比較したところ、有意差が認められなかった（図23・表26）。

考察

ザリガニ類における鉗脚欠損原因には同種の個体間の闘争によるもの、交接に伴うもの、捕食者によるものが知られている（Bobjerg, 1956; Ingle and Thomas, 1974; Stein, 1976）。両調査地区にはザリガニを活発に捕食する動物がみあたらなかったため、欠損個体の出現する原因は個体間闘争や交接行動と考えられる。ザリガニ類の個体間闘争の行動様式は鉗脚をつかみ合い、相手の鉗脚に攻撃を加えると報告されており（Ameyaw-Akumfi, 1976）、ザリガニにおいても個体間闘争が鉗脚欠損の原因になっていると思われる。

成体と未成年体における鉗脚欠損頻度には、湖では違いがなかったものの、小河川では成体の欠損が未成年体の欠損を上回っていた（図23・表26）。これには次のような2つの理由が考えられる。まず、ザリガニは成長に伴い脱皮頻度が低下するので（第4章第2節）、一度鉗脚が欠損すると回復するまでの時間は成熟した比較的大型の個体の方が、未成熟の比較的小型の個体よりも長くかかる。そこで、仮に鉗脚欠損の起こる頻度が同じであっても、成体の方が欠損個体のみつかる頻度は高くなるだろう。もう1つの理由として、成体のほうが何らかの理由で実際に鉗脚を失う頻度が高いことが考えられる。交接の行なわれる時

期に注目してみると、交接期（8月～10月）では雌雄とも明らかに成体の欠損が未成体の欠損を上回っている（図23・表24）。このことは鉗脚欠損が成体の交接期の行動と密接に関係していることを示唆している。本種の交接行動において鉗脚を用いて相手を把握しようとする行動を示す（第3章第1節）。この行動様式が交接期の成体に鉗脚欠損個体が多くみられる原因であろう。

一方、両生息地間で鉗脚欠損の頻度を比較すると未成体では差がないものの成体では違いが認められ、小河川における欠損が多いと考えられる（図23・表27）。小河川と湖の生息空間を比較すると明らかに湖の方が広い。湖でのこうした「生息空間の広さ」は、個体間の干渉を少なくし、鉗脚を失うほどの闘争の激化を防いでいると思われる。さらに、成体と未成体の欠損を比較したとき、小河川では両者の欠損に差があるものの湖では差がない（図23・表26）。このような両生息地間での鉗脚欠損状況の違いも生息空間の広さの違いによるものであろう。

第7章 食性

緒言

ザリガニ類の食性は、様々な方面から研究が進められてきた。天然での餌料を知る最初の試みとして、水槽飼育した個体に各種の餌を与え、摂餌したものを天然の餌と考える実験が行なわれた (Abrahamsson, 1966; Goddard, 1980; Mason, 1974; Seroll and Coler, 1975; Westin and Gydemo, 1987a)。その後、胃内容物の検鏡によりザリガニ類の食性を把握する試みが行なわれ、その餌料は、巻貝、昆虫、甲殻類、オタマジャクシ等の動物質 (Abrahamsson, 1966)、植物繊維 (Lake and Newcombe, 1975; Suter and Richardson, 1977) や藻類 (Flint and Goldman, 1975; Hessen and Skurdal, 1984) の植物質、デトライタス (Momot, 1984) であり、主な餌料はデトライタス (Hessen and Skurdal, 1984) であることが解明された。それからは、胃内容物組成の季節変化 (Capelli, 1980) や、ザリガニの摂餌圧が他の生物の成長に与える影響など個体群生態学としての研究が行なわれている。Flint and Goldman (1975) は、北アメリカのカリフォルニア州のタオエ湖に生息するウチダザリガニ *Pacifastacus leniusculus trowbridgii* が付着藻類を摂食することにより藻類の増殖率が向上し、ザリガニの摂餌活動は湖の窒素循環に重要な役割を占めると報告している。また Cambers *et al.*, (1990) と Hanson *et al.*, (1990) は北アメリカに分布するアラバマザリガニ *Orconectes virilis* が巻貝に与える捕食圧により、巻貝の成長速度が上昇する観察結果を示している。このように資源管理による増殖対象種であるウチダザリガニ *P. l. trowbridgii* 等では天然における食性と生態系における役割の研究が進んでおり、給餌養殖の対象種であるアメリカザリガニ *Procambarus clarkii* 等では人工餌料の研究が取り組まれている。

アメリカザリガニ *P. clarkii* やマロンザリガニ *Cherax tenuimanus* では人工餌料の転換効率の研究が行なわれている (Huner and Meyers, 1979; Nose, 1964)。また人工餌料における必須栄養の研究も行なわれており、ステロール (D'Abamo *et al.*, 1985)、タンパク質 (Tarshis, 1978; Willibrordus *et al.*, 1

975; Zandee, 1966a), 脂肪 (Tarshis, 1978; Willibrordus *et al.*, 1975; Zandee, 1966b; Zandee, 1966c), ビタミンとミネラル (D' Abramo *et al.*, 1985), カロチン (Wolfe and Cornwell, 1965) 等が人工餌料に不可欠であることがつきとめられている。さらに, 餌料における各要素の至適含量の研究が, タンパク質 (D' Abramo *et al.*, 1985; Huner and Lindqvist, 1984; Huner and Meyers, 1979), 脂肪 (D' Abramo *et al.*, 1985) についても取り組まれている。またザリガニ類の成長を促進する栄養バランスを究明する試みも行なわれている (D' Abramo *et al.*, 1985; Huner, 1984)。養殖対象種では孵化稚エビの放流も行なわれているので, 稚エビのための専用人工餌料の開発も試みられている (Westman, 1973)。

ザリガニの食性に関する研究は乏しく, 籠屋 (1978) が秋田県鹿角市の小河川で採集した数個体の胃内容物を検鏡した例があるにすぎない。しかも, その研究では本種の食性を十分に解明することができなかった。観察した個体数が少ないうえ, ザリガニ類は一般的に食物を砕きながら食べるので, 単なる胃内容物の検鏡では餌生物の種類が不明である場合が多いためである。そこで本研究では天然での摂餌行動と胃内容物観察を併せて行ない, その食性を解明した。また, 胃内容物の充満度の状況と, その季節変化についても観察した。

第 1 節

小河川における胃内容物解析

[材料と方法]

調査は1990年から1992年にかけて, 3カ月毎に1度行なった。調査地区, 採集方法は第3章第2節と同様にした。生息地は樹木に囲まれており, 秋季には大量の落葉が小河川の川底を覆う。また, 落葉や落枝は周年に渡り小河川の川底で見られた。生息地には水生植物がみられず, 大型の同居生物としてヤゴとヨコエビ類だけが生息していた。ザリガニ類は一般的に夜間, 摂餌を行なうので (Crocker and Barr, 1968), 採集は午前7:00から9:00の間に行なった。また採集した個体は, すみやかに15%ホルマリンで固定した。ノーブルザリガニ

Astacus astacus は、脱皮する個体は食欲が減退し、空胃になることが知られている (Hessen and Skurdal, 1984)。そこで脱皮時期の個体 (第4章第1節の脱皮相分類による相 I II) は測定から除外した。採集個体は頭胸甲長 (図3) の測定と性の判別、雌については抱卵の状況観察を行なった。性の判別は第3章第2節の方法と同様にした。また、頭胸甲長10mm未満の稚エビは性判別の基準となる交接肢の発達が不十分であり、肉眼で性を区別することが難しいため (第3章第2節)、顕微鏡を利用して性を識別した。

1992年8月10日に採集された13個体の雄と12個体の雌 (平均頭胸甲長 15.8mm, 範囲 9.4-21.3mm) は20°Cに調温した室内水槽で、投餌せずに7日間飼育した。これら空胃にした個体を8月16日に小河川へ放流し、その後1時間、彼らの摂餌行動を観察した。観察後、放流個体を再捕し、胃内容物を検鏡するため速やかに15%ホルマリンで固定した。

[結果]

小河川の平均水温は3~5月が6.5°C, 6~8月が17.2°C, 9~11月が12.8°C, 12~2月が2.6°Cで、その表面は12月から3月にかけて結氷した。計12回の採集により92個体の雄と116個体の雌が採集され、そのうち16個体の雌は抱卵していた (表28)。採集された個体の胃内容物は砕かれた植物繊維 (図24-f) と粒状物質 (図24-g) であった。これらの物質は性、抱卵の有無、体サイズ、季節にかかわらず認められた。室内水槽にて空胃にされた個体は小河川へ放流された直後、すぐに腐食した落葉や落枝を食べた。これらの個体の胃内容物も粒状物質と植物の繊維状物質で、定期的な採集により得られた個体の胃内容物と一致していた (図24)。

第2節

小河川における摂餌量の季節変化

[材料と方法]

第1節で採集した個体の胃充満度を記録した。充満度 (胃内容物量/胃の容量)

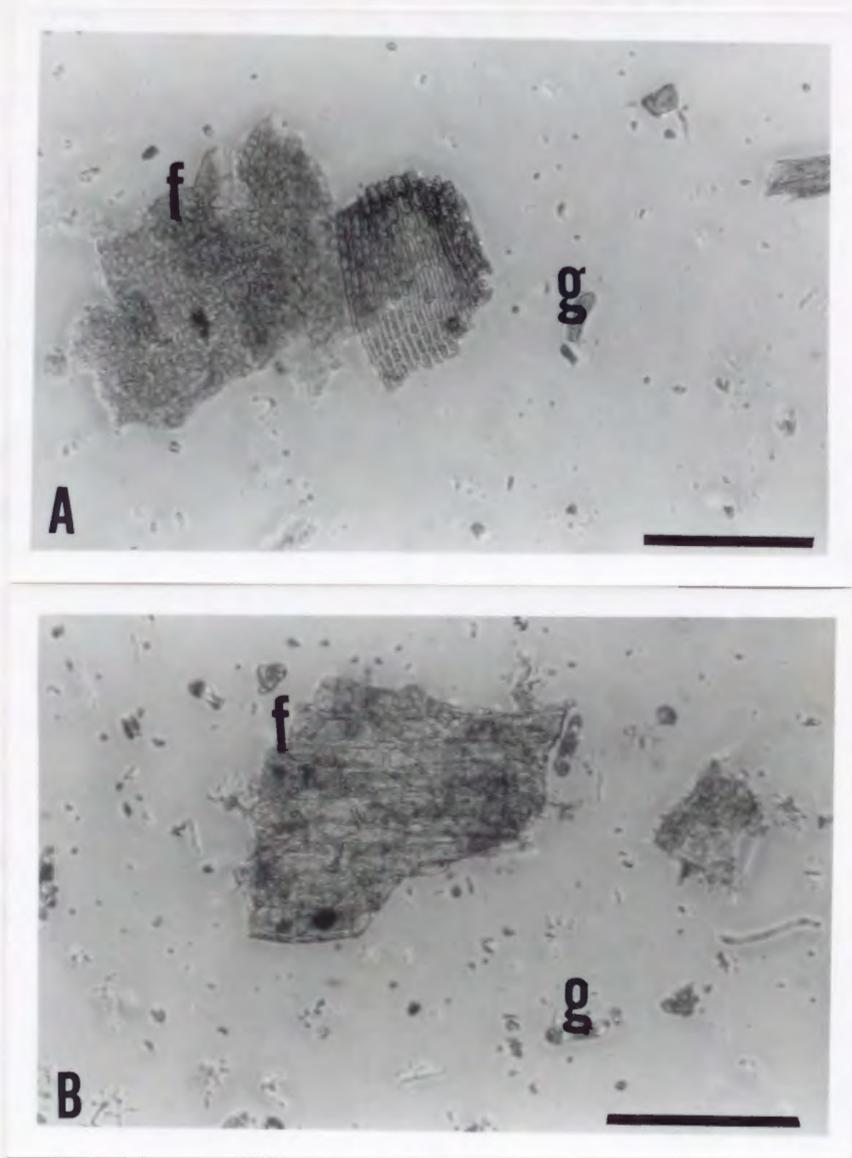


図24. ザリガニの胃内容物。

Aは小河川で採集された個体で，Bは室内水槽で絶食させ空胃した後，小河川に放流して1時間後に再捕した個体。

gは顆粒，fは繊維状物質を示す。

スケールは0.05mm。

表28. 北海道の小河川に生息するザリガニの各季節における胃充満度

性	季節* ¹	採捕 個体数	頭胸甲長(mm)		個体数				平均 充満度
			平均	範囲	胃充満度* ²				
					0	0.3	0.6	1.0	
♂	春	25	21.0	14.1-30.2	0	0	0	25	1.00
	夏	36	21.2	9.2-26.5	0	0	0	36	1.00
	秋	22	18.1	4.6-26.7	0	0	1	21	0.98
	冬	9	26.2	20.6-30.3	1	8	0	0	0.27
♀	春(未抱卵雌)	26	24.5	19.5-30.1	0	0	0	26	1.00
	春(抱卵雌)	16	24.8	20.5-30.1	0	0	0	16	1.00
	夏	54	23.7	11.8-31.5	0	0	1	53	0.99
	秋	26	21.0	6.5-32.4	0	0	4	22	0.94
	冬	10	26.3	22.5-29.6	1	9	0	0	0.27

*¹ 春, 3月~5月; 夏, 6月~8月; 秋, 9月~11月; 冬, 12月~2月.

*² 「内容物の容量/胃の容量」を目視観察により, 0, 0.3, 0.6, 1.0の4段階に区分した.

は4段階 (0, 0.3, 0.6, 1) に区分し, 目視により評価した。

[結果]

胃充満度の季節変化を表28に示した。各季節における充満度は, 雌雄で明らかな差異は認められなかった。しかも抱卵個体と通常の雌においても胃充満度には大差がなかった。春, 夏, 秋季は胃充満度が100%近くであったが, 最も水温が低下する冬季はこれを下回り, 0.27%になった。なお, 雌雄の体サイズは各季節において有意差がなかった (Mann-WhitneyのU 検定, $P_s > 0.05$)。

考察

落葉と落枝は小河川に落下してから, それ自体の栄養素が時間の経過とともに減少してゆくが, その後の腐食に伴い, 落葉には栄養価の高い微生物類が増殖するため, その栄養素の総量が再び豊富になる (Odum, 1962)。したがって, ザリガニは, それら腐食した落葉や落枝を食べ, 同時に, 微生物も食べていると考えられる。Fenchel (1970) は腐食した落葉には粒状物質が認められ, これは微生物の塊であることをつきとめている。よって, 本研究で観察された粒状物質は微生物群であると考えられる。これらの結果から, 本調査地区におけるザリガニはデトライタス食者であり, 彼らの主な餌料は微生物により栄養素が豊富になった落葉や落枝であると考えられる。Hessen and Skurdal (1984) もザリガニ類の主な餌料はデトライタスであると報告している。Sato (1990) は, 小河川の湧水域においてザリガニがエゾサンショウウオ *Hynobius retardatus* を捕食していたと報告している。そのため, 調査地区の同居生物であるヨコエビ類も捕食されている可能性がある。しかし Groves (1985) は, ザリガニ類は一般的に巻貝のような動きの鈍い生物なら捕食できるが, ヨコエビ類のようなすばやい動きをする生物は捕らえられないと報告されている。よって, 本種にとっても, ヨコエビ類は動きが早く, 捕食することは希であろうと考えられる。

本調査によりザリガニは冬季には活発に摂餌していないことが明らかとなった。これは水温の低下に伴い, 活性が低下していることを示している。なお通

常は胃が充満していて、冬季にはこれが減少する傾向は Lake Steinsfjorden のヨーロッパザリガニ *A. astacus* でも報告されている (Hessen and Skurdal, 1984)。

北アメリカでは、水田でアメリカザリガニ *P. clarkii* を養殖している場所があり、そこでは一度枯れた稲が起源のデトライタスが良好な餌料となっている (Garces and Avault Jr., 1985; Momot *et al.*, 1978)。水田で養殖した個体の成長速度は、通常の植生の沼での成長 (Chien and Avault, 1979) や、素掘りの池でペレットを投餌して飼育した個体の成長 (Cange *et al.*, 1982) よりも良好である。そのため北アメリカでは水田でアメリカザリガニ *P. clarkii* を飼育し、付加的に人工餌料を投餌する養殖スタイルが一般的である (Goyert *et al.*, 1975-6; Mills and McCloud, 1983)。ただし、これらの増養殖スタイルは成長が特別に速く、単位面積当たりの生産性が高い種での例であり、比較的成長の遅い (第4章第3節) 本種に上記の手法を導入することは難しい。

第 8 章

水産増養殖・資源管理方法

ザリガニは、もともと日本ではクルマエビ *Penaeus japonicus*, ガザミ *Portunus trituberculatus*, シャコ *Oratosquilla oratoria* のように一般的な食用種として利用されてきた商業資源ではないので、一般化するためには、利用方法や販売方法を確立する必要があるが、可能性は十分にある。そこで最初に、これらの利用形態や販売戦略を提言し、次にこれらを踏まえた増養殖、資源管理手法を検討する。

ザリガニの利用について

国際化や日本国民の生活水準向上に伴い、海外の特産料理を日本に導入することが活発に行われている。欧米ではザリガニ類が一般的な料理となっているため、近い将来、わが国にもザリガニ料理のブームが起こる可能性は高い。実際、東京等の高級料理店ではザリガニ料理が出されている所もあり、ザリガニを、その食材として利用することは可能である。ただし、この場合は日本国内にも分布し、本種よりも大型化するアメリカザリガニ *Procambarus clarkii* との競争が予想される。また、北海道、東北で本種を生産し、これを都市部へ出荷し消費することは難しいのではなかろうか。むしろ流通形態としては、ザリガニの生息地が限られていることに着目し、地元の名産品料理にすることが適当であると思われる。また、意外なことに本種は観賞生物としても人気が高く、東京、大阪のペットショップを中心として高価に取引されている。そこで本種を食材として利用することに拘らず、希少な観賞生物として流通させることも可能であろう。

ザリガニの販売戦略について

それまで一般的ではなかった種類、いわゆる新魚種を流通させるためには、販売戦略を十分に構築する必要がある。著者はザリガニが地方の名産品や観賞用の生物として利用できる可能性が高いことに注目し、北海道の厚田地区にて採集したサンプルを試験的に2通りの方法で流通させてみた。それらの結果を

報告し、ザリガニを水産業として捉えた場合の経済性について検討した。また検討結果から最も合理的と思われる流通方法を提案してみる。

・地方名産料理としての販売

北海道十勝の鹿追町のホテルの料理担当者に依頼して、1992年7月に試験的にザリガニ料理を作成してもらい、この単価を計算してもらった（ホテルの名称や正確な単価等は営業上の都合により明らかできない。なお、当ホテルではかつて本種をホテルの食事として出していたこともある）。その結果、本種はウチダザリガニ *Pacifastacus leniusculus trowbridgii* やアメリカザリガニ *P. clarkii* と比べて泥臭くないため美味であり、フランス料理の食材として十分に通用することが確かめられた。また観光客の多い5月から10月であれば、ホテル側としては体長5cm以上のザリガニを1個体あたり500～1000円で購入できることが計算された。また、フランス料理では脱皮直後で体各部が軟化した状態の個体 soft-shell が特別に珍重されるため、この状態の個体を継続的に供給できるのならば1個体あたり750～1500円で買い取れると算出された。

・ペットショップでの販売

東京の日本産淡水魚を中心に扱う熱帯魚店に依頼して、全長5～7cmのザリガニ50個体を試験的に販売してもらった（店主の希望により店名は明らかにしていない）。小売りの単価は体長に応じて3000～5000円/個体とし、販売期間は1992年の5月中旬～6月中旬としたところ、1カ月以内に完売された。また、当店舗ではアメリカザリガニ *P. clarkii*、ウチダザリガニ *P. l. trowbridgii*、タンカイザリガニ *P. l. leniusculus* も販売しているが、ザリガニの売れ行きが最も好調だったそうである。また、単価計算上、1000円/個体で卸をしてくれれば、小売店の採算が取れることも確認された。

・合理的な流通方法

ザリガニは特産品料理や観賞用の生物として販売可能であり、しかも個体当たりの単価が高いため経済的にも採算が合うことは明らかである。よって1つの方法としては北海道の山間部のホテルと提携して、夏季の観光シーズンに合

わせ、本種を特産品料理として供給するのが合理的であろう。これは通常、産業の機会に乏しい山間部における地域振興にも寄与できるものと思われる。また、ザリガニをペットショップで販売することも可能であろう。なお、最近では本種が高価で取引されることに目を付け、ザリガニを非合法的に採集する業者が目立っている。彼らは資源の乏しい小規模な生息地ばかりか、採集が禁止されている国立公園等においても破壊的な採集行為を行ない資源を枯渇させることが多いらしい（山中，私信）。このことは本種の需要が強いことを間接的に証明している。よって、ザリガニを安定的に生産できれば、産業として成立する期待は大きいものと考えられる。

増養殖対策

以上のザリガニについての流通面での現実を踏まえて、増養殖・資源管理対策を検討してみた。

・養殖

養殖池を利用した集約的な養殖は、 $0.7-21.4^{\circ}\text{C}$ と低めに推移する水温条件下では本種の成長が極めて緩やかなため（第4章第3節）、経済的な収支が合わないだろう。また、本種は鉗脚が欠損するほどの同種間闘争を行い（第6章）、しかも脱皮時期には体各部が軟化するため（第4章第1節）、この時期に共食いや鉗脚欠損が頻発する恐れが強く、集約的な養殖をますます厳しいものにしていく。これらのことを考え合わせると集約的な養殖は、極めて非合理的であると考えなければならない。なお、本種は地上から供給される落葉に由来するデトライタスが主な餌である（第7章）。そのため、養殖池に枯れた植物を導入することや特別な給餌を考えることは不要であろう。むしろ本種の主食がデトライタスであるため、周囲の林等から適度の落葉があり、生息地の水系で腐食することが餌料確保のために有効であろう。なお、特別な給餌が不必要な点は、餌料の経費を削減することになるので養殖をすすめる上で有利となる。これらのことに注目すると、ザリガニ資源の有効な利用方法は、広い面積の生息域を造成し、給餌等を行なわない粗放的な養殖や後述する適正な資源管理の実施が好ましい。また、本種は将来的には生きた状態での活魚輸送や、単価の高い時

期を選んで出荷するため水槽での蓄養が行なわれることも予想される。そのときには、本種が冬季に盛んに摂餌しない性質（第7章）を利用し、水温を低めに設定することが好ましいであろう。低水温により摂食が抑制されるので輸送や蓄養用の水が比較的汚れないと考えられるためである。

・増殖

ザリガニを人工飼育下で繁殖させたところ、孵化率は極めて悪く、1個体当たりの抱卵数が33～69粒と少なく、しかも繁殖の回数は1年に1回だけであるため（第3章）、例え人工孵化技術が向上しても大量の稚エビを生産することは困難である。よって人工種苗を生産し、これを添加する増殖手法は適切ではないと思われる。そのため好ましい増殖手法は生息地の環境自体に働きかけ、その収容力を底上げするような方法であろう。なお、本種は河川において巣穴を構築して、そこに隠れているが（第2章第2節）、巣穴は不可欠なものではなく湖等で巣穴が掘れない生息地では礫の下等で生活している。このような生息地では、環境収容力が礫の量に依存していると考えられる。よって、湖等で隠れ家が不足しがちな場所では、シェルターとなる礫の設置が有効な増殖手段となろう。また、小河川では湧水量の減少に伴って個体数密度の減少が認められたので（第2章第3節）、小規模な生息地ではポンプ等で湧水の汲み上げを行なえば、水量とともに生息空間も広がり個体数密度を増加させることが可能であろう。さらに、生息空間を広げることは、狭い生息地が原因となって発生する鉗脚欠損（第6章第1・2節）を減少させることにもなる。

・資源管理

ある資源を有効に利用するための手法としては、禁漁期の設定や漁獲対象の制限がある。

本種の繁殖期は春季から夏季にかけてである（第3章）。そのため、もし、成体の雌を漁獲するのであれば稚エビの放出が終了する、9月以降が好ましい。また、本種は脱皮直後で体全体が軟化していると（第4章第1節の脱皮相Iに相当する状態）、商品価値が向上するため、脱皮時期である6月～10月（第4章第3、4節）に漁期を設定するのが合理的であろう。これらのことを考え合わせると、

9, 10月に漁獲を行なうことは資源管理上, 最も好ましく, それ以外の時期は禁漁にすべきである。

ザリガニは頭胸甲長18mm以上で成熟するため(第3章), これ以上のサイズに成長した個体を漁獲対象サイズにする必要がある。また, より厳しい措置を講ずるならば, 本種の繁殖力が弱いことを根拠として, 雌は全面禁漁にするべきである。

・今後の方向性

ザリガニは漁獲が容易であり, ある程度の水分さえあれば数カ月間の蓄養に耐えられる。よって, 生息地に近い場所で食材として利用するための採集, 蓄養, 輸送技術等には, 特別な工夫は必要ないと思われる。ただし, 観賞用の生物として都市部へ出荷するための長期間の輸送技術については, 知見が乏しいため, 今後は適正な輸送技術の開発が課題となろう。

要約

北海道と東北の北部の小河川や湖に分布する日本固有種であるザリガニ *Cambaroides japonicus* (de Haan, 1841) について資源生物学的研究を行ない、それらを8章に分けて記述した。

第1章 体各部の名称および体測定基準

ザリガニの体各部名称について言及し、また、測定基準としては頭胸甲長を採用することを定めた。

第2章 生息場

ザリガニは、北海道札幌市の小河川では川岸部の水際に2つの開口部を持ち、水平に展開する巣穴を掘っていた。ポリエステル樹脂で巣穴の型を取り観察したところ、その形状は窪みや横道等が認められ複雑であったが基本的には「Y」字型または「U」字型を呈していた。また、巣穴の断面は下側が直線状で上面が半円型で、いわゆる「かまぼこ」型であった。その大きさは、幅が平均で42.1cm、長さが平均23.6cm、深さが平均4.5cm、容量が平均246.8mlであった。

秋田県大館市の分布南限生息地の小河川ではザリガニの個体数密度と湧水の関係を調べた。各年において湧水量は周年を通じてほぼ一定していたが、各年の個体数密度は繁殖時期が終了する夏季(第3章)に増大し、低水温期である冬季には密度が低下した。湧水量は経年的に減少し、これに伴い個体数密度も低下した。よって、湧水量は本種の生存に重大な影響を及ぼしていることが確かめられた。

第3章 繁殖

北海道の小河川と湖の繁殖周期は同様であった。9、10月に交接した雌は9月～11月にかけてセメント腺が発達し、翌年の4、5月に産卵が行われる。成体雌は2～3カ月間にわたり卵や孵化した稚エビを腹部に抱いて保護し、8月に稚エビを放出し、繁殖期が終了する。両地区での生物学的最小型は、ともに18mmで

あった。また、秋田県大館市の分布南限生息地の小河川においても同様な繁殖のサイクルが認められ、抱卵数 (Y) と頭胸甲長 (X, mm) の関係を求めたところ $Y = -50.69 + 4.704X$ の式が得られた。秋田県の小川においても生物学的最小形は 18mm であった。これら 3 地区の繁殖周期や生物学的最小形が共通していたのは、水温条件が同様であったためと考えられた。

第4章 脱皮および成長

ザリガニを室内水槽で飼育し、脱皮に伴う体各部の変化を観察し、その特徴を明らかにした。その結果、脱皮直後の個体は、体表に汚れがない、ゼラチン状の物質が甲殻に付着する、背甲側部の甲殻が透明化する、背甲側部を含む甲殻全体が軟化する、の特徴がみられた。この特徴を根拠として、北海道の小河川と湖沼における脱皮時期を調べた。両地区の脱皮時期は同じであり、雌雄とも水温が高めに推移する期間である 6 月～10 月に脱皮が観察された。両地区の脱皮時期が同じであったのは水温の季節変動が同様であったためと考えられた。

室内水槽において、1 回の脱皮に伴う頭胸甲長の成長と 1 年間の脱皮頻度を観察した。脱皮前の頭胸甲長 (X_N , mm) と脱皮後の頭胸甲長 (X_{N+1} , mm) には雌雄とも直線回帰式が得られ、性差がないため数値をまとめて以下の式を得た。 $X_{N+1} = 0.7512 + 1.059X_N$ 、また、脱皮前の頭胸甲長と成長係数 (Y, $100 \times$ 脱皮後の頭胸甲長/脱皮前の頭胸甲長, %) の関係式も雌雄差が認められないため、まとめて計算し $Y = 118.1 - 0.3993X_N$ となった。1 年間の脱皮頻度も雄と雌で同様であり、稚エビ (頭胸甲長 10mm 未満) が 2～3 回 (平均雄 2.4 回, 雌 2.5 回), 未成体 (頭胸甲長 18mm 未満) が 1～2 回 (平均雄 1.5 回, 雌 1.3 回), すべての成体 (頭胸甲長 18mm 以上) が 1 回であった。これらの結果から本種の頭胸甲長は 1 年間で 10～30% 程度成長しており、老成個体でも成長が頭打ちにならないことが分かった。

北海道の小河川における成長を解明するため 1990 年～1992 年にかけて毎月数回の採集を行なった。得られた個体の頭胸甲長組成から年齢と大きさの関係を解析し、以下の成長式を計算した。雄, $L_t = 106.6(1 - \exp(-0.02987(0.08333t + 0.9444 + 0.3279\sin(0.5236t - 0.6947))))$, 雌, $L_t = 126.2(1 - \exp(-0.02413(0.08333t + 1.213 + 0.2768\sin(0.5236t - 1.548))))$ で、 L_t は孵化後 t カ月目の頭胸甲長 (mm)。

また、その寿命は雄11才、雌10才であった。

第5章 個体群構造

北海道の小河川および湖におけるザリガニの性比を求めた。両地区において性比は、各体サイズ、各月において1:1であり、繁殖時期である春季から夏季においても(第3章)性比が変化することはなかった。湖沼では水深帯別の性比も調べたが、これも各水深帯で1:1であった。また、北海道の小河川において生命表を作成した。年齢(x)や頭胸甲長(b_x , mm)に対応した死亡率(q_x)や生存率(l_x)の関係式を求めたところ性差はみられず、これらを合わせ、以下の関係式を得た。 $l_x=0.8419-0.3797\text{LOG}_e X$, $l_x=1.738-0.5196\text{LOG}_e b_x$, $q_x=0.08593+0.07156x$, $q_x=-0.006145+0.02547b_x$ 。生存率は年齢や成長に従って徐々に減少する傾向が認められ、死亡率は年齢や成長に比例して増加した。

第6章 鉗脚欠損

北海道の小河川と湖においてザリガニの鉗脚欠損状況を明らかにした。両生息地には捕食者がみられず、左右鉗脚の欠損数に差がみられなかった。また両地区の個体数密度を比較すると小河川が湖を上回った。小河川において、鉗脚の欠損頻度には雌雄差が無かったものの、成体(頭胸甲長18mm以上)は未成体(頭胸甲長18mm未満)の欠損頻度を上回った。湖では鉗脚の欠損頻度に性差がみられず、成体と未成体でも有意差がなかった。また小河川と湖の鉗脚欠損頻度を比較すると未成体では差がないものの、成体では小河川の欠損率が湖を上回った。鉗脚欠損原因は同種間の闘争や雄が雌の鉗脚を把握することによって行われる交接行動が原因であると考えられた。また、鉗脚欠損頻度は生息空間の広さに左右されていることが示唆された。

第7章 食性

北海道の小河川においてザリガニの胃内容物の検鏡と摂餌行動観察を行なったところ、その主な餌料は雌雄ともに、陸上の樹木の落葉に由来するデトライタスであった。また、生息地には餌料が周年にわたって豊富に存在するため、本種は水温の低下する冬季を除き、飽食していた。これらの飽食状態は雌雄で

同様であり、抱卵個体においても飽食していることが確認された。

第8章 水産増養殖・資源管理方法

本種の流通形態としては、北海道や東北の北部における名産品料理の食材として利用するか、都市部のペットショップで観賞用生物として販売することが適切であると結論された。これらの流通形態とザリガニの生物学的特性を踏まえて増養殖、資源管理の方法を検討したところ、本種は集約的な給餌養殖には不向きであると考えられた。また、人工種苗を生息地に添加する増殖も現実的ではなく、生息地の環境収容力を底上げする手法が合理的であると判断された。すなわち、人工的に湧水を増大させたり、生息地に隠れ家を供給することである。また、資源管理方法としては、雌の保護や、商品価値が上昇する6月～10月以外は漁獲時期を制限することが有効と思われた。

謝辞

本研究の遂行に対して丁寧に御指導下さり、かつ原稿校閲の労をいただいた九州大学農学部水産学第一教室 松浦修平教授に、心から御礼申し上げます。本論文の作成にあたり、校閲の労をとられ、有益な助言を賜った九州大学農学部中園明信教授並びに松山倫也助教授に深謝します。

本研究の多くは北海道厚田村の小河川と同鹿追町の湖で行なったが、現場での調査にあたり多大なる協力をいただいた然別湖ネイチャーセンター 崎野隆一郎代表、同センターの職員の方々、NHK帯広放送局（当時）の池田信浩氏、檜山南部地区水産技術普及指導所の林 浩之氏に厚く感謝の意を表す。また、秋田県大館市の小河川での調査にあたっては七戸町役場の米内山秀雄氏、秋田県立大館少年自然の家 笹木政美氏の並々ならぬ御協力を賜った。心より御礼申し上げます。

本論の展開に関して、甲殻類研究者の立場から有益な助言や教示を与えて下さり、本稿の一部を査読して下さった九州大学名誉教授 三宅貞祥博士、水産大学校教授 林 健一博士、京都大学理学部助教授 今福道夫博士、帝京大学医学部助教授 益子計夫博士、北里大学水産学部講師 加戸隆介博士、水産庁西海区水産研究所（当時）C. Norman 博士に深く謝意を表す。

日本国内の研究者からは数多くの有益な情報をいただき、特に北海道大学理学部生物研究科の馬渡俊輔教授、同農学部の阿部 永教授、同学部助手の綿貫豊博士、同学演習林長の石城謙吉博士、北海道教育大学釧路校の山代昭三名誉教授、同校教授の蛭田眞一博士、北海道教育大学旭川校教授の矢沢洋一博士、弘前大学助教授の大高明史博士、東京大学総合研究資料館の（故）富永義昭博士、坂本一男博士、同大学大槌臨海研究所助手の竹内一郎博士、福井県立大学助手の富永 修博士、熊本大学教育学部教授 馬場敬次博士、熊本大学理学部合津臨海実験所助教授 山口隆男博士、鹿児島大学水産学部助教授 鈴木広志博士、同学部の大富 潤博士、東京理科大学総合研究所の橘高二郎教授、東京農業大

学生物産業学部講師の山中 薫先生，東洋大学の 大野正男教授，日本大学短期大学部助教授の室伏 誠博士，天理大学おやさと研究所助教授の佐藤孝則博士，元水産庁北海道さけますふ化場の石田昭夫博士，水産庁養殖研究所室長の小西光一博士，水産庁北海道区水産研究所室長の飯泉 仁博士，町口祐二主任研究官，安藤 忠研究官，宇田川 徹研究官，千葉県立中央博物館の駒井智幸博士，北海道立中央水産試験場海洋部の八木宏樹博士，同資源管理部の吉田英雄博士，同水産工学室の瀬戸雅文博士，同資源増殖部の斎藤節雄博士，釧路市立博物館の針生 勤博士，農林水産省 小樽農林水産消費技術センターの渡辺 宏氏，社団法人 日本栽培漁業協会玉野事業場（当時）の浜崎活幸氏，札幌市豊平川さけ科学館の高山 肇氏，上士幌町ひがし大雪博物館の川辺百樹氏，利尻町立博物館の佐藤雅彦氏，八雲町郷土資料館の三浦孝一氏，滝川市美術自然史館の河野敏昭氏，青森県営浅虫水族館の神 正人氏，甲殻類学会の小田原利光博士，同学会の岩田雄治博士，神戸市立萁合高校の丹羽信彰博士，大阪教育大学（当時）の横山達也氏には貴重な資料をいただいた。また，東京大学総合研究資料館の浦野貴士氏には，ザリガニ類の分類に関する多く資料を提供していただき，（故）籠屋留太郎氏は未発表の現地調査の資料をみせてくださった。

海外では，本論の一部について校閲していただいた米国の Univ. South Alabama の Prof. J. F. Fitzpatrick Jr.，ニュージーランドの Univ. Canterbury の Dr. C. L. McLay，Dunstaffnage Mar. Res. Labs. の Dr. J. Mauchline，オーストラリアの West. Aust. Mar. Res. Labs. の Dr. N. M. Morrissy，国外のザリガニ類についての貴重な情報を賜ったスイス Tolochenaz の Dr. Jean-Francois Rubin，ドイツ Humboldt Univ. Berlin の Prof. G. Scholtz，英国 Univ. Nottingham の Dr. D. M. Holdich，仏国 I. N. R. A. の Prof. P. J. Laurent，Univ. Grenoble の Dr. Y. Machino，スペイン Univ. de Leon の Dr. J. R. Perez，Univ. Autonoma Madrid の Dr. P. J. G. Yorrita，ノルウェー Eastern Norway Research Institute の Dr. J. Skurdal，カナダ Fisheries and Oceans の Dr. J. C. Mason，Lake head Univ. の Dr. T. Momot，Windsor Univ. の Dr. L. D. Corkum，米国 Univ. Rhode Island の Prof. J. B. Cobb，Old Dominate Univ. の Dr. L. T. Butler，Univ. Southwestern Louisiana の Dr. J. V. Huner，The Academy

of Natural Sciences の Dr. R. Bouchard, Univ. Maine at Presque Isle の Prof. S. T. Gelder, Bowling Green State Univ. の Dr. P. Moore, SE Louisiana Univ. の Dr. W. F. Font, ニュージーランドの N. I. W. A. の Dr. J. D. Booth, チリの Univ. de Los Lagos の Dr. E. Rudolph の諸氏に心からの謝意を表す。

本研究は、著者の職場である北海道立中央水産試験場の皆様の多大なる御理解と協力なしには遂行しえなかった。心より御礼申し上げます。

最後に農林水産省水産大学校助教授の浜野龍夫博士には、研究の展開、内容の検討を含め終始、親身になって御指導御激励下さった。特に厚く謝意を表したい。

文献

Abbot, C. (1884) Are the "chimneys" of burrowing crayfish designed.
Amer. Nat., 18, 1157-1158.

Abello, P., Warman, C. G., Reid, D. G., and Naylor, E. (1994) Chela
loss in the shore crab *Carcinus maenas* (Crustacea: Brachyura) and its
effect on mating success. Mar. Biol., 121, 247-252.

Abrahamsson, S. A. (1966) Dynamics of an isolated population of the
crayfish *Astacus astacus* Linne. Oikos, 17, 96-107.

Aiken, D. E. and Wasddy, S. L. (1980) Reproductive biology. in "The
management of the lobster" (ed. Cobbs, S. and Phillips, B.), I.
Academic Press, London, pp. 215-276.

Akaike, H. (1973) Information theory and an extension of the maximum
likelihood principle, in" 2nd International Symposium on
Information Theory (ed. Petrov, B. N. and Csaki, F.), Akdeminai
Kiado, Budapest, 267-281.

赤嶺 達郎 (1985) Polymodal な度数分布を正規分布へ分解する BASIC プログ
ラムの検討. 日水研報告, 35, 129-160.

Ameyaw-Akumfi, C. (1976) Appeasement displays in Cambarid crayfish
(Decapoda, Astacoidea). Crustaceana, Suppl. 5, 135-141.

Andersson, M. (1982) Female choice selects for extreme tail length in

a widowbird. *Nature*, 299, 818-820.

Andrews, E. A. (1904) Breeding habitat of crayfish. *Amer. Nat.*, 38, 165-206.

Andrews, E. A. (1909) Sperm-transfer organs in *Cambaroides*. *Biol. Bull.*, 17, 257-270.

*Balss, H. (1914) Ostasiatische Decapoden I, II. Beitrage zur Naturgeschichte Ostasiens. Herausgegeben von Dr. F. Doflein. *Abh. d. math.-phys. Klassed. K, Bayer. Akad. Wiss.*, Munchen. II. Suppl. -Bd. 9, 10.

Berrill, M. (1974) The burrowing behaviour of newly-settled Lobster, *Homarus vulgaris* (Crustacea-Decapoda). *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 54, 797-801.

Birshtein, J. A. and Vinogradov, L. G. (1934) Freshwater Decapoda of the U. S. S. R. and their geographical distribution. *Zool. J.*, 13, 1-4. 39-68 (Russian with German summary, translated by Fitzpatrick Jr., J. F.).

Bittner, G. D. and Kopanda, R. (1973) Factors influencing moulting in the crayfish *Procambarus clarkii*. *J. Exp. Zool.*, 186, 7-16.

Bliss, D. E. (1960) Autotomy and regeneration. in "The physiology of Crustacea" (ed. Waterman, T. H.), I. Academic Press, London, pp. 561-589.

Bobjerg, R. V. (1956) Some factors affecting aggressive behavior in

crayfish. *Physiol. Zool.*, 29, 127-136.

Bovjerg, R. V. (1970) Ecological isolation and competitive exclusion in two crayfish (*Orconectes virilis* and *Orconectes immunis*). *Ecology*, 51, 225-236.

Boyd, J. A. and Page, L. M. (1978) The life history of the crayfish *Orconectes kentuckiensis* in Big Creek, Illinois. *Amer. Midl. Nat.*, 99, 398-414.

Brewis, J. M. and Bowler, K. (1982) Growth of the freshwater crayfish *A. pallipes* in Northumbria. *Freshwat. Biol.*, 12, 187-200.

Cange, S. W., Miltner, M., and Avault Jr, J. W. (1982) Range pellets as supplemental crayfish feed. *Prog. Fish-cult.*, 44, 23-24.

Capelli, G. M. (1980) Seasonal variation in the food habits of the crayfish *Orconectes propinquus* (Girard) in Trout lake, Vilas county, Wisconsin, U. S. A. (Decapoda, Astacidea, Cambaridae). *Crustaceana*, 38, 82-86.

Chambers, P. A., Hanson, J. M., and Burke, J. M. (1990) The impact of the crayfish *Orconectes virilis* on aquatic macrophytes. *Freshwat. Biol.* 24, 81-91.

Charnov, E. L. (1978) Sex ratio: Adaptive response to population fluctuations in Pandalid shrimp. *Science*, 200, 204-206.

Charnov, E. L. (1979) Natural selection and sex change in Pandalid shrimp: Test of a life history theory. *Amer. Nat.*, 113, 715-734.

- Chein, Y. H. and Avault Jr, J. W. (1979) Double cropping rice, *Oryza sativa* and the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard). in "Freshwater crayfish IV" (ed. Laurent, P. J.), Internat. Assoc. Astacol., Thonon, pp. 262-272.
- Corey, S. (1988) Comparative life histories of four populations of *Orconectes propinquus* (Girard, 1852) in southwestern Ontario, Canada (Decapoda, Astacidea). *Crustaceana*, 54, 129-138.
- Crocker, D. W. and Barr, D. W. (1968) Handbook of the crayfish of Ontario. University of Toronto Press, Canada, pp. 32-33.
- Cukerzis, J. M. (1988) *Astacus astacus* in Europe. in "Freshwater crayfish" (ed. Holdich, D. M. and Lowery, R. S.), Croom Helm, London, pp. 309-340.
- Culley, D. D. (1990) 軟甲ザリガニの生産. in "世界のエビ類養殖", (クラウディオ・チャベス・フスト編), 緑書房, 東京, pp. 291-301.
- D'Abramo, L. R., Wright, J. S., Wright, K. H., Bordner, C. E., and Conklin, D. E. (1985) Sterol requirements of cultured juvenile crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *Aquaculture*, 49, 245-255.
- Dowell, V. E. and Winter, L. P. (1969) A bilateral color anatomy in the crayfish *Orconectes virilis* (Hagen). *Proc. Iowa Acad. Sci.*, 76, 487-492.
- 榎並 仁 (1942) 高等甲殻類の人為的成長促進に関する研究, 1. 眼柄腺傷害に

よるザリガニ (*Cambaroides japonicus* (de Haan)) の脱皮促進. 北海道水産試験場事業旬報, 549, 6-10.

Ennis, G. P. (1972) Growth per molt of tagged lobster (*Homarus americanus*) in Bonavista Bay, Newfoundland. J. Fish. Res. Board Can., 29, 143-148.

*Faxon, W. (1884) Descriptions of new species of *Cambarus*; to which is added a synonymical list of the known species of *Cambarus* and *Astacus*. Proc. Amer. Acad. Arts Sci., 20, 107-158.

*Faxon, W. (1885) A revision of the Astacidae. Part 1. The genera *Cambarus* and *Astacus*. Mem. Mus. Comp. Zool., 10, 1-186.

*Faxon, W. (1914) Notes on the Crayfishes in the United States national museum and the museum of comparative zoology with descriptions of new species and subspecies to which is appended a catalogue of the known species and subspecies. Mem. Mus., Comp. Zool., 40, 351-427.

Fenchel, T. (1970) Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass *Thalassia testudinum*. Limnol. Oceanogr., 15, 14-20.

Fitzpatrick Jr., J. F. (1987) Note on the "Blue color phase" in North American crayfish *Cambarid* crayfish (Decapoda, Astacoidea). Crustaceana, 52, 316-319.

Flint, R. W. and Goldman, C. R. (1975) The effects of a benthic grazer

on the primary productivity of the littoral zone of lake Tahoe.
Limnol. Oceanogr., 20, 935-944.

Garate, A. M., Milicua, J. C. G., Gomez, R., Macarulla, J. M., and Britton, G. (1986) Purification and characterization of the blue carotenoprotein from the carapace of the *Procambarus clarkii* (Girard). *Biochem. Biophysiol. Acta*, 881, 446-445.

Garces, C. A. and Avault Jr., J. W. (1985) Evaluation of rice (*Oryza sativa*), volunteer vegetation and alligator weed (*Alternanthera phyloxeroides*) in various combinations as crawfish forages. *Aquaculture*, 44, 177-186.

Goddard, J. S. (1980) Crayfish culture. *Proc. Inst. Fish. Manag.* 11th Ann. Stu. Course, Univ. Sussex, UK, 123-130.

Gomez, G. J. M., Macarulla, A. M., Garate, Barbon, P. G., and Millicua, J. C. G. (1986a) Studies on the reconstitution of *P. clarkii* blue carotenoprotein from its isolated subunits. *Experimentia*, 42, 1063-1064.

Gomez, R., de las Rivas, J., Garate, A. M., Barbon, P. G., and Millicua, C. G. (1986b) characterization of a blue astaxanthin protein from the carapace of the crayfish *Astacus leptodactylus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 83B, 855-859.

Goyert, J. C., Avault Jr, J. W., Rutledge, J. E., and Hernandez, T. P. (1975-6) Agricultural byproducts as supplemental food for crayfish. *Louisiana Agriculture*, 19, 10-11.

Grier, H. (1991) Electric blue. *Freshwat. Mar. Aquarium*, 14(7), 16-19.

Grow, L. (1981) Burrowing behavior in the crayfish, *Cambarus diogenes diogenes* Girard. *Anim. Behav.*, 29, 351-356.

Groves, R. E. (1985) The crayfish. Fishing News Books, Surrey, pp. 131-135.

de Haan, W. (1833-1850) Crustacea. in "P. F. de Siebold, Fauna japonica sive descriptio animalium, quae in itinere per Japoniam, jussu et auspiciis superiorum, qui summum in India Batavia Imperium tenent, suscepto, annis 1823-1830 collegit, notis, observationibus et adumbrationibus illustravit" X-X, 1-XXXI, W-XVI, 1-243, pls. A-Q, 1-55.

Hamano, T. (1988) Mating behavior of *Oratosquilla oratoria* (de Haan, 1844) (Crustacea: Stomatopoda). *J. Crust. Biol.*, 8, 239-244.

Hamano, T. (1990) Growth of the Stomatopod Crustacean *Oratosquilla oratoria* in Hakata Bay. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56, 1529.

浜野 龍夫 (1990) ポリエステル樹脂を使用して底生動物の巢型をとる方法. *日本ベントス学会誌*, 39, 15-19.

浜野 龍夫・林 健一・川井 唯史・林 浩之 (1992) 摩周湖に分布するザリガニについて. *甲殻類の研究*, 21, 73-87.

Hamano, T. and Morrisy, N. M. (1992) Growth of *Oratosquilla oratoria* (de Haan, 1844) (Stomatopoda) in the Sea of Suo-Nada, Japan. *Crustaceana*, 63, 263-276.

浜野 龍夫・永井 幸雄 (1989) 石狩湾におけるシャコの巣穴と幼生, および個体群動態に関する予察. 水産増殖, 37, 157-161.

Hamano, T., Torisawa, M., Mitsuhasi, M., and Hayashi, K.-I. (1994) Burrows of a Stomatopod Crustacean *Oratosquilla oratoria* (de Haan, 1884) in Ishikari Bay, Japan. Crust. Res., 23, 5-11.

Hamr, P. (1992) Embryonic and postembryonic development in the Tasmanian freshwater crayfish *Astacopsis gouldi*, *Astacopsis franklinii*, and *Parastacoides tasmanicus tasmanicus* (Decapoda: Parastacidae). Aust. J. Mar. Freshwat. Res., 43, 861-878.

Hanson, J. M., Chambers, P. A., and Prepas, E. E. (1990) Feeding by the crayfish *Orconectes virilis* and its impact on macroinvertebrates. Freshwat. Biol., 24, 69-80.

Hazlett, B., Rittschof, D., and Rubenstein, D. (1974) Behavioral biology of the crayfish *Orconectes virilis* I. Home range. Amer. Midl. Nat., 92, 301-319.

Hessen, D. O. and Skurdal, J. (1984) Analysis of food utilized by the crayfish *Astacus astacus* in lake Steinsfjorden, S. E. Norway. in "Freshwater crayfish VI" (ed. Brinck P.), Internat. Assoc. Astacol., Lund, pp. 187-193.

Hobbs Jr., H. H. (1981) The crayfish of Georgia. Smith. Cont. Zool., 318, 1-549.

Hobbs Jr., H. H. (1988) Crayfish distribution, adaptive radiation and

evolution. in "Freshwater crayfish" (ed. Holdich, D. M. and Lowery, R. S.), Croom Helm, London, pp. 52-82.

Hobbs III., H. H. and Joan, P. J. (1988) The crayfishes and shrimp of Wisconsin (Cambaridae, Palaemonidae). Milwaukee Public Museum, pp. 1-177.

Holdich, D. M. and Reeve, I. D. (1988) Functional morphology and anatomy. in "Freshwater crayfish" (ed. Holdich, D. M. and Lowery, R. S.), Croom Helm, London, pp. 11-51.

Horwitz, P. H. J. and Richardson, A. M. M. (1986) An ecological classification of the burrows of Australian freshwater crayfish. Aust. J. Mar. Freshwat. Res., 37, 237-242.

Hund, C. (1954) A blue crayfish from California. Calif. Fish and Game, 40, 437-438.

Huner, J. V. (1984) A look at crawfish culture in the central US. Farm Pond Harvest, 18, 20-23.

Huner, J. V. (1985) An update on crawfish aquaculture. Aquacult. Mag., 11(4), 33-38.

Huner, J. V. and Lindqvist, O. V. (1984) Effects of temperature and diet on reproductively active male noble crayfish (*Astacus astacus*) subjected to bilateral eyestalk ablation. J. World Maric. Soc., 15, 138-141.

Huner, J. V. and Meyers, S. P. (1979) Dietary protein requirements of

the red crayfish, *Procambarus clarkii*, grown in a closed system.
Proc. World Maric. Soc., 10, 751-760.

Huxley, T. H. (1980) The crayfish, An introduction to the study of
zoology. MIT Press, Massachusetts, 371pp.

Ingle, R. and Thomas, W. (1974) Mating and spawning of the crayfish
Austropotamobius pallipes (Crustacea; Astacidae). J. Zool., 173, 525-538.

石田 昭夫 (1982) ヒメマス・ザリガニ・プランクトン. 北方林業, 34, 10-14.

鎗木 外岐雄 (1932) ザリガニ棲息地. 天然記念物調査報告, 動物之部第二輯,
文部省, 91-93.

Kamiguchi, Y. (1972) Mating behavior in the freshwater prawn *Palaemon*
paucidens. A study of the sex pheromone and its effect on males.
J. fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. VI, Zool., 18, 347-355.

上田 常一 (1970) 日本淡水エビ類の研究 (改訂増補版). 園山書店, 松江,
pp. 130-140.

Kim, H. S. (1976) A checklist of Macrura (Crustacea, Decapoda) of Korea.
Proc. Coll. Nat. Sci. SNU, 1, 131-152.

Kim, H. S. (1977) Illustrated flora and fauna of Korea. 19, Samhwa
Publishing, Seoul, 452 pp. (Korean with English summary).

Koba, K. (1939) Preliminary notes on the crayfishes of Manchoukuo.
Bull. Biograph. Japan, 9, 291-295.

木場 一夫 (1941) 満州におけるザリガニ新産地(1) 奏天付近産貝類小記. 満州生物学会報, 4, 41-42.

木場 一夫 (1942) 満州国産ザリガニに就いて(第1報). 満州帝國國立中央博物館論叢, 3, 53-66, pl. XX.

Kobayashi, S. and Matsuura, S. (1994) Occurrence pattern and behavior of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* de Haan in the marine environment. Bentos Res., 46, 49-58.

籠屋 留太郎 (1978) 尾去沢産ザリガニの保護について. 上津野, (4), 24-36.

籠屋 留太郎 (1981) 青森県七戸町産のザリガニとアオモリザリガニミミズ. 南紀生物, 23, 5-8.

籠屋 留太郎 (1984) 本州北端部におけるザリガニの生息状況とそれに付着するヒルミミズ類. I. 青森県恐山産ザリガニの調査(遺稿). 南紀生物, 26, 14-18.

Kossman, H. (1972) Haltungs- und Vermehrungsversuche von Susswasser-Krebsen im Haus. in "Freshwater crayfish I" (ed. Abrahamsson, S.), Internat. Assoc. Astacol., Lund, pp. 222-232.

倉上 (1953) 支笏湖及び千歳川水系のザリガニ *Cambaroides japonicus* (de Haan) 絶滅か. 魚と卵, (5), 18. [原著には名字だけが記述されている]

倉田 博 (1960) 甲殻類の脱皮時における長さの増大について. 北水研報告, 22, 1-48.

Kurata, H. (1962) Studies on the age and growth of Crustacea. Bull.,
Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab. 24, 1-115.

黒萩 尚 (1991) 然別湖は今, 「ミヤベイワナ」を通して見る然別湖の現状.
Rise((株)財研), 3, 35-39.

Lachat, G. and Laurent, P. J. (1988) The habitat of *Astacus astacus* L.
Austropotamobius pallipes Lere. in Morvan. in "Freshwater crayfish VII"
(ed. de Tiefenau, P. G.), Internat. Assoc. Astacol., Lausanne, pp.
61-68.

Lake, P. S. and Newcombe, K. J. (1975) Observations on the ecology of
the crayfish *Parastacoides tasmanicus* (Decapoda; Parastacidae)
from South-Western Tasmania. Aust. Zool. 18, 197-214.

Laurent, P. J. (1980) Stocking of lakes with the American signal
crayfish. The two lakes twelfth management training course report.
Janssen Services, Kent, pp. 139-149.

Lowery, R. S. (1988) Growth, moulting and reproduction. in "Freshwater
crayfish" (ed. Holdich, D. M. and Lowery, R. S.), Croom Helm,
London, pp. 83-113.

Mason, J. C. (1970) Copulatory behavior of the crayfish, *Pacifastacus*
leniusculus (Stimpson). Can. J. Zool., 48, 969-976.

Mason, J. C. (1974) Aquaculture potential of the freshwater crayfish
Pacifastacus leniusculus. Tech. Rep., Fish. Res. Board Can., pp.
1-440.

松田 孫治 (1939) 秋田県下のザリガニ生棲地. 植物及動物, 7, 104.

Matsuura, S. and Hamano, T. (1984) Selection for artificial burrows by the Japanese mantis shrimp with some notes on natural burrows. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 50, 1963-1968.

Mauchline, J. (1977) Growth of shrimp, crabs, and lobsters-an assessment. ICES (International Council for the Exploration of the Sea) J. Mar. Sci., 37, 162-169.

McGriff, D. (1983) Growth, maturity, and fecundity of the crayfish, *Pacifastacus leniusculus* from Sacramento-San Joaquin Delta. Calif. Fish and Game, 69, 227-242.

Milicua, J. C. G., Barandiaran, A., Macarulla, J. M., Garate, A. M., and Gomez, R. (1985) Structural characteristics of the carotenoids binding to the blue carotenoprotein from *Procambarus clarkii*. Experimentia, 41, 1485-1486.

Mills, B. J. and McCloud, P. I. (1983) Effects of stocking and feeding rates on experimental pond production of the crayfish *Cherax destructor*. Aquaculture, 34, 51-72.

宮地 傳三郎・木場 一夫 (1940) 満州産ザリガニ. 関東州及満州国陸水生物調査書, 279-280.

三宅 貞祥 (1973a) ザリガニ類(歩行亜目 Reptantia). 川村日本淡水生物学 (上野益三編), 北隆館, 東京, pp. 496-501.

三宅 貞祥 (1973b) わが国にすむザリガニ5種. 動物と自然, 3, 5-10, pls.

1-9.

三宅 貞祥 (1977) わが国の淡水産エビ・カニ類. 遺伝, 31, 39-45.

三宅 貞祥 (1982) 原色日本大型甲殻類図鑑 I. 保育社, 大阪, 74, pl. 25.

三宅 貞祥 (1986) 世界と日本とのザリガニ類, -分類と分布, および日本への移植. 採集と飼育, 48, 238-240, 261-262.

三宅 貞祥・松下 愛子 (1954) アメリカザリガニの交尾後における cement gland の発育. 生活科学, 2, 1-8.

Momot, W. T. (1984) Crayfish production: a reflection of a community energetics. J. Crust. Biol., 4, 35-54.

Momot, W. T. and Gall, J. E. (1971) Some ecological notes on the blue color phase of the crayfish, *Orconectes virilis*, in two lakes. Ohio J. Sci., 71, 367-370.

Momot, W. T. and Gowing, H. (1972) Differential seasonal migration of the crayfish, *Orconectes virilis* (Hagen), in Marl lakes. Ecology, 53, 479-483

Momot, W. T., Gowing, H., and Jones, P. D. (1978) The dynamics of crayfish and their role in the ecosystem. Amer. Midl. Nat., 99, 10-35.

Morrissy, N. M. (1979) Experimental pond production of Marron *Cherax tenuimanus* (Smith) (Decapoda: Parastacidae). Aquaculture, 16, 319-344.

- Morrissy, N. M., Evans, L. E., and Huner, J. V. (1990) Australian freshwater crayfish: Aquaculture species. *World Aquacult.*, 21, 113-122.
- Niiyama, H. (1934) The chromosomes of the crayfish, *Cambaroides japonicus* (de Haan). *J. Fac. Sci., Hokkaido Imp. Univ. Ser. VI, Zool.*, 3, 41-53.
- Niiyama, H. (1959) A comparative study of the chromosomes in Decapods, Isopods and Amphipods, with some remarks cytotaxonomy and sex-determination in the Crustacea. *Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, 7, 1-60, pl. XN.
- Nose, T. (1964) Protein digestibility of several test diets on crawfish and prawn. *Bull. Freshwat. Fish. Res. Lab.*, 14, 24-28.
- Odum, E. P. (1962) Relationships between structure and function in the ecosystem. *Japan. J. Ecol.*, 12, 108-118.
- 岡田 弥一郎 (1929) ザリガニの分布. *博物学雑誌*, 38, 18-19. pls. D1-S2.
- 岡田 弥一郎 (1931) 岩手県下ザリガニの南限地点は何処か. *アメーバ*, 3, 96.
- Okada, Y. (1933) Some observations of Japanese crayfishes. *Sci. Rep., Tokyo Bunrika Daigaku, Sec. B*, 1, 155-158. pl. 14.
- 岡田 弥一郎・木場 一夫 (1938a) 北海道の陸水系散見 [I]. *植物及動物*, 4, 53-62.

- 岡田 弥一郎・木場 一夫 (1938b) 北海道の陸水系散見[II]. 植物及動物, 4, 377-382.
- *Ortmann, A. E. (1902) The geographical distribution of freshwater Decapods and its bearing upon ancient geography. Proc. Amer. Phil. Soc., 41, 267-400.
- Pauly, D. and Gashutz, G. (1975) A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculators. I. C. E. S. CM. 1979/G:24 Demersal Fish Committee, 35, 1-26.
- Penn Jr., G. H. (1943) A study of the life history of the Louisiana Red-crawfish, *Cambarus clarkii* Girard. Ecology, 1, 1-18.
- Pennak, R. W. (1953) Freshwater invertebrates of the United States, 2nd ed. Ronald Press, New York, pp. 464-487.
- Pippitt, M. R. (1977) Mating behavior of the crayfish *Orconectes nais* (Faxon, 1885)(Decapoda, Astacoidea). Crustaceana, 32, 265-271.
- Price, J. O. and Payne, J. F. (1984) Size, age, and population dynamics in an r-selected population of *Orconectes neglectus chaenodactylus* Williams (Decapoda, Cambaridae). Crustaceana, 46, 29-38.
- Richardson, A. M. M. and Horwitz, P. H. J. (1987) Habitat partitioning by Australian burrowing crayfish. in "Freshwater crayfish VII" (ed. de Tiefenau, P. G.), Internat. Assoc. Astacol., Lausanne, pp.

- Richardson, A. M. M. and Swain, R. (1980) Habitat requirements and distribution of *Engaeus cisternarius* and three subspecies of *Parastacoides tasmanicus* (Decapoda: Parastacidae), burrowing crayfish from an area of south-western Tasmania. Aust. J. Mar. Freshwat. Res., 31, 475-484.
- Sato, T. (1990) Temperature and velocity of water at breeding sites of *Hynobius retardatus*. Japan. J. Herpetol. 13, 131-135.
- Seroll, A. and Coler, R. A. (1975) Demonstrated food preferences of *Orconectes immunis* (Hagen) (Decapoda, Astacidae). Crustaceana, 29, 319-320.
- Shimizu, S. J. and Goldman, C. R. (1981) *Pacifastacus leniusculus* (Dana) production in the Sacramento River. in "Freshwater crayfish V" (ed. Goldman, C. R.), Internat. Assoc. Astacol., Connecticut, pp. 210-228.
- Skinner, D. E. and Graham, D. M. (1970) Molting in land crab: Stimulation by leg removal. Science, 169, 383-384.
- Skurdal, J. and Quvenild, T. (1986) Growth, maturity and fecundity of *Asatacus astacus* in lake Steinsfjorden, S. E. Norway. in "Freshwater crayfish VI" (ed. Brink, P.), Internat. Assoc. Astacol., Lund, pp. 182-186.
- Skurdal, J., Quvenild, T., and Hessen, D. O. (1986) *Astacus astacus* in Lake Steinsfjorden, S. E. Norway. in "Freshwater crayfish VI" (ed.

- Brinck, P.), Internat. Assoc. Astacol., Lund, pp. 178-181.
- Skurdal, J., Taugbol, T., Fjeld, E., and Quvenid, T. (1987) Cheliped loss in *Astacus astacus*. in "Freshwater crayfish VII" (ed. de Tiefenau, P. G.), Internat. Assoc. Astacol., Lausanne, pp. 165-170.
- Sokol, A. (1988) The Australian Yabby. in "Freshwater crayfish" (ed. Holdich, D. M. and Lowery, R. S.), Croom Helm, London, pp. 401-425.
- Squires, H. J. (1992) Recognition of *Pandalus eous* Makarov, 1935, as a Pacific species not a variety of the Atlantic *Pandalus borealis* Kroyer, 1838 (Decapoda, Caridea). *Crustaceana*, 63, 257-262.
- Stein, R. A. (1976) Sexual dimorphism in crayfish chela: Functional significance linked to reproductive activities. *Can. J. Zool.*, 54, 220-227.
- Stephens, G. C. (1952) The control of cement gland development in the crayfish, *Cambarus*. *Biol. Bull.*, 103, 242-258.
- Suko, T. (1956) Studies on the development of the crayfish IV. The development of winter eggs. *Sci. Rep., Saitama Univ., Ser. B, IV*, 213-219.
- Suko, T. (1958) Studies on the development of the crayfish VI. The reproductive cycle. *Sci. Rep., Saitama Univ., Ser. B, VI*, 79-91.
- 須甲 鉄也 (1982) ザリガニの脱皮に関する研究. 大村教官退官記念論文集, 吾妻書店, 東京, pp. 359-372.

Suprunovich, A. W., Kadriuk, R. P., Petkevich, T. A., Stepaniuk, I. A., Lisovskaya, W. L., and Antsupova, L. V. (1983) Biochemical characteristics of the dniester long-clawed crayfish of Astacidae family. in "Freshwater crayfish VII" (ed. Goldman, C. R.), Internat. Assoc. Astacol., Connecticut, pp. 490-533.

Suter, P. J. and Richardson, A. M. M. (1977) The biology of two species of *Engaeus* (Decapoda: Parastacidae) in Tasmania III. Habitat, food, associated fauna and distribution. Aust. J. Mar. Freshwat. Res., 28, 95-103.

Tach, P. I. (1941) The life history and ecology of the crayfish *Cambarus immunis* Hagen. Amer. Midl. Nat., 25, 420-446.

Tarshis, I. B. (1978) Diets, equipment and techniques for maintaining crawfish in the laboratory. Proc. World Mariculti. Soc., 9, 259-269.

Templeman, W. (1948) Growth per moult in the American lobster. Bull. Newfoundland Government Lab., 18, 26-48.

上野 益三 (1936) 雄阿寒嶽を繞る湖沼の生物 (北海道の陸水とその生物群集予報の1). 植物及動物, 4, 383-394.

上野 益三 (1938a) 然別湖のザリガニミミズ. 動物学雑誌, 50, 407-411.

上野 益三 (1938b) 十勝國然別湖 (北海道の陸水とその生物群集予報の7). 植物及動物, 6, 1691-1695.

上野 益三 (1938c) 十勝國然別湖 [II] (北海道の陸水とその生物群集 予報の
7). 植物及動物, 6, 1835-1840.

Unestam, T. (1969) Resistance to the crayfish plague in some American,
Japanese and European Crayfishes. Rep. Inst. Freshwat. Res.
Drottningholm, 49, 202-209.

Unestam, T. (1972) On the host rang and origin of the crayfish plague
fungus. Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm, 52, 192-198.

Urita, T. (1942) Decapod crustaceans from Saghalien, Japan. Bull.
Biogeograph. Japan, 12, 1-78.

和田 千蔵 (1929) 青森県に於ける *Cambaroides* の分布状況. 動物学雑誌, 41
484, 105-106.

Westin, L. and Gydemo, R. (1987a) Influence of light and temperature
on reproduction and moulting frequency in the crayfish, *Astacus*
astacus. Aquaculture, 52, 43-50.

Westin, L. and Gydemo, R. (1987b) Variation in sex ratio in the noble
crayfish *Astacus astacus*: A reflection of yearly activity changes.
in "Freshwater Crayfish VII" (ed. de Tiefenau, P. G.),
Internat. Assoc. Astacol., Lund, pp. 115-120.

Westman, K. (1973) Cultivation of the American crayfish *Pacifastacus*
leniusculus. in "Freshwater crayfish I" (ed. Abrahamson, S.),
Internat. Assoc. Astacol., Lund, pp. 211-220.

Whale, R. A. (1992) Substratum constraints on body size and the

behavioral scope of shelter use in the American lobster. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 159, 59-75.

Williams, D. D., Williams, N. E., and Hynes, H. B. N. (1974)

Observations of the life history and burrow construction of the crayfish *Cambarus fordians* (Cottle) in a temporary stream in southern Ontario. Can. J. Zool., 52, 365-370.

Willibrordus, J., Marreewijk, A., and Zandee, D. I. (1975) Amino acid metabolism of *Astacus leptodactylus* (Esch). II. Biosynthesis of the non-essential amino acids. Comp. Biochem. Physiol., 50B, 449-455.

Wolfe, D. A. and Cornwell, D. G. (1965) Composition and tissue distribution of carotenoides in crayfish. Comp. Biochem. Physiol., 16B, 205-213.

Yamaguchi, H. (1932) Description of a new Branchiobdellid,

Carcinodrilus nipponicus n. g. et n. sp. J. Fac. Sci., Hokkaido Imp. Univ. Ser. W, Zool., 2, 61-67, pl. III.

Yamaguchi, H. (1934) Studies on Japanese Branchiobdellidae with some revisions on the classification. J. Sci. Rep., Hokkaido Imp. Univ. Ser. W, Zool., 3, 177-219, pls. VI, VII.

山口 英二 (1935a) 日本動物分類, 有帶綱, ヒルミミズ類 (岡田弥一郎ら編). 三省堂, 東京, pp. 1-37.

山口 英二 (1935b) 特種貧毛類ヒルミミズ類. 植物及動物, 3, 552-560.

山口 英二 (1938) 本邦産水棲貧毛環虫 (水棲みみず) に就て [III]. 植物及植

物, 6, 1203-1207.

山口 英二 (1954) 本邦産水棲貧毛環虫の目録. 北海道学芸大学紀要, 5,
93-120.

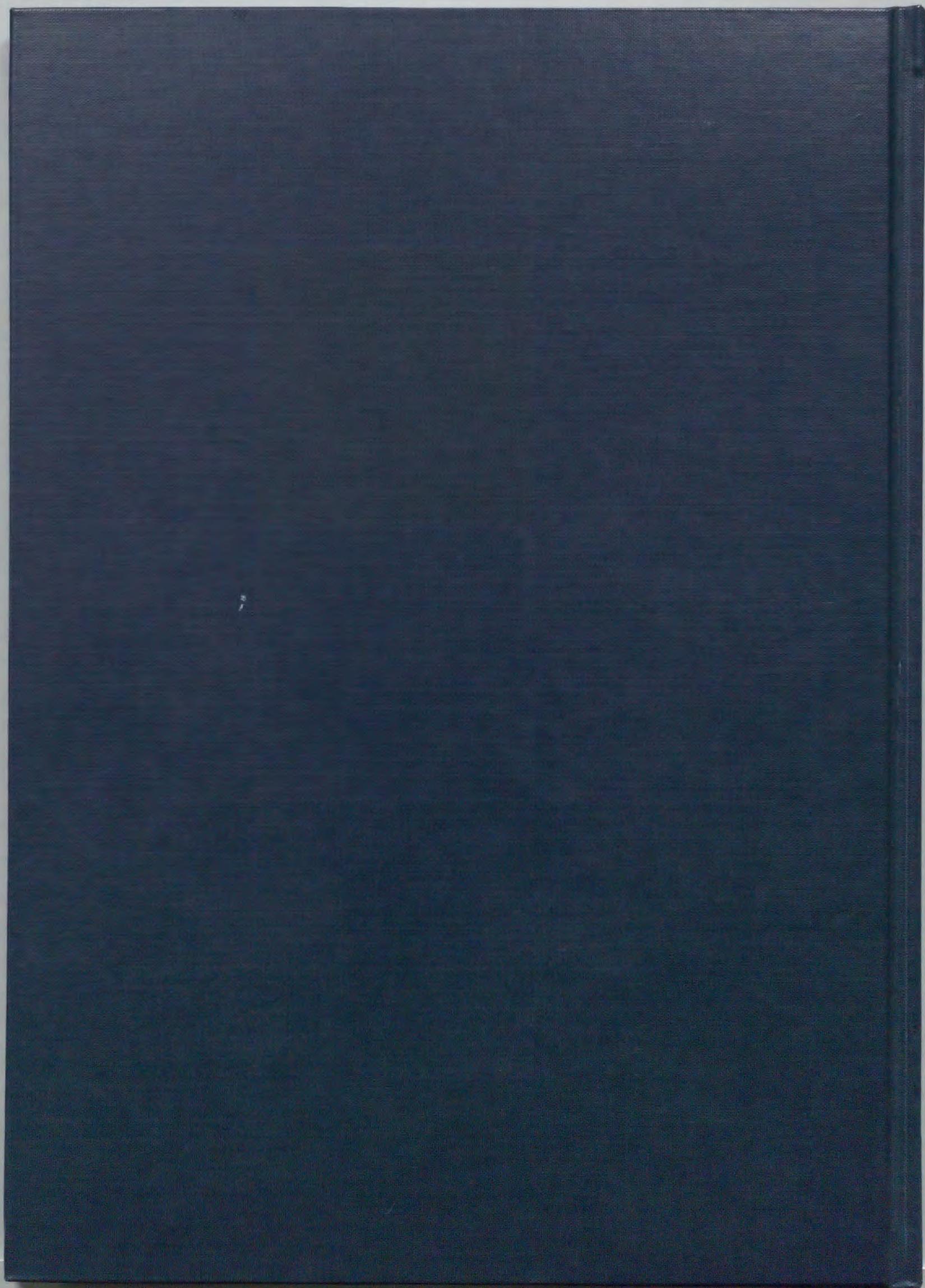
山口 隆男・馬場 敬次 (1993) シーボルト (及びピュルゲル) 収集の甲殻類標
本. シーボルトと日本の博物学 甲殻類 (山口隆男編), 日本甲殻類学会,
東京, pp. 154-570.

Zandee, D. I. (1966a) Metabolism in the crayfish *Astacus astacus* (L) I.
Biosynthesis of amino acids. Arch. Int. Physiol. Biochim., 74, 35-
44.

Zandee, D. I. (1966b) Metabolism in the crayfish *Astacus astacus* (L) IV.
The fatty acid composition and the biosynthesis of the fatty acids.
Arch. Int. Physiol. Biochim., 74, 614-626.

Zandee, D. I. (1966c) Metabolism in the crayfish *Astacus astacus* (L) III.
Absence of cholesterol synthesis. Arch. Int. Physiol. Biochim., 74,
435-441.

* 印の文献は直接見る機会を得なかった。



inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak



Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black

Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19

