

Studies on the life histories of catadromous fishes, *Trachidermus fasciatus* and *Cottus kazika* (Family: Cottidae)

鬼倉, 徳雄
Graduate School of Agriculture, Kyushu University

<https://doi.org/10.11501/3150853>

出版情報 : 九州大学, 1998, 博士 (農学), 課程博士
バージョン :
権利関係 :



降河回遊型カジカ科魚類、ヤマノカミとカマキリの
生活史に関する研究

魚 食 誌 雑

1989

①

降河回遊型カジカ科魚類，ヤマノカミとカマキリの
生活史に関する研究

Studies on the life histories of catadromous fishes,
Trachidermus fasciatus and *Cottus kazika* (Family: Cottidae)

鬼倉 徳雄

1999

目次

緒言	1
1. ヤマノカミの生活史	5
1. 研究方法	5
1) 飼育実験	5
2) 野外調査	12
(1) 調査場所	12
(2) 調査方法	14
2. 結果と考察	22
1) 卵内発生と水温、塩分の関係	22
(1) 卵内発生	22
(2) 水温と孵化日数	24
(3) 卵内発生に及ぼす塩分の影響	24
(4) 孵化時刻、孵化期間	27
2) 飼育仔稚魚の発育様式	32
(1) 発育に伴う形態変化	32
(2) 発育に伴う遊泳層と走光性の変化	37
(3) 飼育魚の耳石に出現する輪紋の日周性の検証	39
(4) 仔稚魚の生残と成長に及ぼす塩分の影響	41
(5) 幼魚の成長、生残率に及ぼす水温の影響	44
3) 有明海奥部における成育生態	48
(1) ヤマノカミの生息河川	48
(2) 仔稚魚の分布	53
(2) 仔稚魚の成長、孵化日、浮遊期間	59
(4) 移動生態	63
(5) 年齢と成長	75
(6) 食性	80
4) 成熟と繁殖生態	84
(1) 二次性徴、生殖腺指数、成熟ステージの季節的推移	84
(2) 卵巣中の卵径分布と体内卵数、産卵回数の推定	90
(3) 鹿島川沖合における産卵場	95
(4) 繁殖行動と配偶者選択	104
3. ヤマノカミの生活様式	115

4. 保護と増殖対策	119
1) 堰による遡上阻害とその対策	119
2) 産卵環境の改善策としての人工産卵基盤の利用	125
II. カマキリの生活史	131
1. 方法	131
1) 飼育実験	131
2) 野外調査	136
(1) 調査場所	136
(2) 調査方法	138
2. 結果と考察	144
1) 卵内発生と水温、塩分の関係	144
(1) 卵内発生	144
(2) 水温と孵化日数	146
(3) 卵内発生に及ぼす塩分の影響	146
(4) 孵化時刻、孵化期間	149
2) 飼育仔稚魚の発育様式	152
(1) 発育に伴う形態変化	152
(2) 発育に伴う遊泳層と走光性の変化	157
(3) 飼育魚の耳石に出現する輪紋の日周性の検証	161
(4) 仔稚魚の生残と成長に及ぼす塩分の影響	161
(5) 幼魚の成長、生残率に及ぼす水温の影響	165
3) 江の川における成育生態	167
(1) カマキリの生息河川	167
(2) 仔稚魚の分布	170
(3) 仔稚魚の成長、孵化日、浮遊期間の推定	175
(4) 移動生態	180
(5) 年齢と成長	193
(6) 食性	205
4) 成熟と繁殖生態	211
(1) 二次性徴、生殖腺指数、成熟ステージの季節的推移	211
(2) 卵巣中の卵径分布と体内卵数、産卵回数の推定	217
(3) 江津漁港内における産卵場	221
(4) 繁殖行動と配偶者選択	227
3. カマキリの生活様式	234

4. 保護と増殖対策 -----	238
1) 堰による遡上阻害とその対策 -----	238
2) 産卵環境の改善策としての人工産卵基盤の利用 -----	243
III. 総合考察 -----	244
(1) ヤマノカミとカマキリの生活史の比較	244
(2) 淡水カジカ類との生態的比較	248
IV. 要約 -----	256
V. 謝辞 -----	260
VI. 引用文献 -----	261
VII. Summary -----	268

・本論文の内容の一部は下記の学術雑誌で発表済みおよび発表予定である。

Takeshita N., S. Matsui, N. Onikura and S. Kimura. 1995. The effect of salinity on the viability of eggs of the roughskin sculpin *Trachidermus fasciatus*. Fisheries Science, **61**: 888-889.

Takeshita N., N. Onikura, S. Matsui and S. Kimura. 1997. Embryonic, larval and juvenile development of the roughskin sculpin, *Trachidermus fasciatus* (Scorpaeniformes: Cottidae). Ichthyological Research, **44**: 257-266.

鬼倉徳雄・松井誠一・竹下直彦・古市政幸. 1998. カマキリ, ヤマノカミの成長および生残率に及ぼす水温の影響. 水産増殖, **46**: 367-370.

鬼倉徳雄・竹下直彦・松井誠一・木村清朗. 1999. ヤマノカミ仔稚魚の分布域および生残率と成長に及ぼす塩分の影響. 日本水産学会誌, **65**(1)掲載予定

鬼倉徳雄・竹下直彦・松井誠一・木村清朗. 1999. 鹿島川におけるヤマノカミの成長と回遊. 魚類学会誌, **46**(1)掲載予定

緒言

カジカ科魚類は舌顎骨に側方突起を、尾舌骨と第3下鰓骨を結ぶ筋肉を持つことなどの形態的特徴によって他科と区別される(矢部, 1988)。本科は北太平洋の東岸を中心とする寒帯と温帯の海域と淡水域に分布し、現在まで70属約300種が知られている(四宮, 1988)。これらは北米西岸の海産種がその起源で、その多くは洪積世(200~1万年前)のある温暖期に北太平洋から西方への分散によりアジア側に進出し、氷期の海水準の低下に伴う地理的隔離によって分化したといわれている(西村, 1974)。日本国内に分布する種類の大半は東北、北海道地方に生息する北方性海産種である。

カジカ科魚類には海域から淡水域への適応を遂げたカジカ属 *Cottus* やヤマノカミ属 *Trachidermus* (後藤, 1988)、体外受精から交尾による体内受精型へと適応したアナハゼ属 *Pseudobleminius* やサラサカジカ属 *Furcina* など(四宮, 1988)、特異的な進化を遂げたものが認められる。カジカ *C. pollux* に河川陸封種の大卵型と、両側回遊をする小卵型の2型が存在することが発見されて以来(水野・丹波, 1961)、淡水カジカ科魚類の生態的分化・適応について盛んな研究が行われてきた。そして、ハナカジカ *C. nozawae* にもカジカと同様に陸封種(現ハナカジカ *C. nozawae*)と両側回遊種(現エゾハナカジカ *C. amblystomopsis*)の2型が存在することが明らかとなり(後藤, 1975)、海産種から淡水カジカ類が分化し、これらの回遊種は海域から淡水域へと種分化する上での中間的種として位置づけられるようになった(後藤, 1977, 1988)。

淡水カジカ科魚類は4属40種以上を数え、日本にはカジカ属 *Cottus* とヤマノカミ属 *Trachidermus* の2属が生息する(後藤, 1988)。そして、現在までの知見ではこれらはカジカ *C. Pollux* 大卵型、日本海降海型、太平洋降海型、ハナカジカ *C. nozawae*、エゾハナカジカ *C. amblystomopsis*、カンキョウカジカ *C.*

hangiongensis, ウツセミカジカ *C. reinii*, カマキリ *C. kazika*, ヤマノカミ *T. fasciatus* の 8 種, 9 型に分類されている(後藤, 1988; 岡崎・小林, 1992; 岡崎ら, 1994; 岡崎, 1997). 両属は鰓膜が峡部と幅広く癒合し, 峡部を横切る皮褶を形成しない点で, 他のカジカ科魚類と区別できる(中坊, 1993). そして, これらはその生活様式から河川陸封型(ハナカジカ; カジカ大卵型), 湖沼陸封型(ウツセミカジカ), 両側回遊型(カジカ日本海降海型; カジカ太平洋降海型; エゾハナカジカ; カンキョウカジカ), 降河回遊型(ヤマノカミ; カマキリ)の 4 型に大別できる(後藤, 1988).

これらの中で降河回遊型の 2 種, ヤマノカミとカマキリについては黒田(1947), 塚原(1952), 田北・近本(1994)がその生態の一部について報告しているが, 他の淡水カジカ類に比べて知見に乏しい.

ヤマノカミ (Fig.1A) は 1 年で全長 11~19cm に達するヤマノカミ属の魚で, 河川で成育し, 海域で産卵する(塚原, 1952; 田北・近本, 1995). 鰓膜がオレンジ色で前鰓蓋骨と頭部に鋭い棘を持ち, その不気味な面立ちから魔力を持った妖怪的な呼び名が付いたといわれている(塚原, 1991). ヤマンカミ, ヤマンカミドンコ, カンカンジョなどとも呼ばれ, 古くは習慣上, 神に供えるオコゼの代用品のようなものであった(内田, 1966). 国外では朝鮮半島から中国東南部にかけての沿岸およびその流入河川(池田, 1937; Choi ら, 1983; Li, 1981)に, 日本では九州の有明海沿岸とその流入河川にのみ生息する(塚原, 1952; 田北・近本, 1995). 中国では松江鱸魚という呼び名で 3 千年来知られており, 降河期の卵を持ち始めた時が最高に美味とされ, 珍重されている(原田, 1980). しかし, わが国ではまとまった漁獲がないことから食習慣がない.

一方, カマキリ (Fig.1B) はカジカ属に属する日本固有種で, 神奈川, 秋田両県以南の本州, 四国, 九州に分布する(環境庁, 1987, 1994). ヤマノカミと同様に降河回遊型の生活史をもつ(黒田, 1947). 前鰓蓋骨に 4 本の棘を持ち, こ



Fig.1. *Trachidermus fasciatus* in 178 mm TL from the Kashima River (A) and *Cottus kazika* in 188 mm TL from the Gonokawa R. (B). The individuals identifications were carried out with a dorsal fin cutting in mark-recapture methods of both species (A) and with a ribbon tag in the observations of spawning behavior of both species in aquaria (B).

の棘でアユ *Plecoglossus altivelis* を引っかけて食うという伝説から一部地域ではアユカケと呼ばれる(塚原, 1991)。また, 冬のあられが降る時期に白い腹を打たせて流れ下るという伝説から, アラレガコ, カクブツなどとも呼ばれている(内田, 1966)。福井県の九頭竜川の流域ではこのアラレガコが成熟し, 川を下る時期に成魚を食べる習慣があったが(杉本, 1993; 福井県, 1994), 現在では漁獲量も減りこの地域では天然記念物に指定されている。

両種とも河口域の開発や河口堰の建設などでその生息域が狭められ資源数が急減しているといわれ, ヤマノカミは危急種, カマキリは減少種にランクされており(竹下・木村, 1995; 杉田, 1995), 生態の解明とその保護対策が急務である。そこで, 本研究は降河回遊型カジカ科魚類のヤマノカミとカマキリの生態および生活史を解明し, また保護・増殖対策について提案した。

I. ヤマノカミの生活史

1. 研究方法

本種の生活史を解明する手法として、基本的には生息河川における野外観察と採集、そして得られた標本の観察と解析によったが、これらの方法では解決できない部分については九州大学農学部附属水産実験所の飼育実験施設を使い、水槽内での飼育観察、実験によった。これらの方法の詳細については飼育実験と野外調査に区別して下記した。

1) 飼育実験

卵内発生と水温、塩分の関係 1990年7月~1998年2月に佐賀県嘉勢川と鹿島川で採集した未成魚と成魚を、約4cmの厚さに砂を敷いた水槽(60×30×35cm)に収容し、冷凍オキアミ、スジエビ *Palaemon paucidens* やイソゴカイ *Gnорimosphaeroma rayi* などを餌として飼育し、タイラギ *Atrina pectinata* の空殻やコンクリートブロックなどを産卵基盤として、雌雄1尾ずつのペアを組ませて自然産卵させた。そして、得られた卵および1997年と1998年の1~3月に鹿島川沖合で採集された天然卵を供試卵とし、卵内発生過程の観察を行い、水温と孵化所要日数の関係を調べた。水温と孵化日数の関係についてはウォーターバスを用いて7水温区(7, 11, 13, 15, 16, 17, 18℃)に設定し、1/ビーカーに30~50粒ずつ収容して調べられた。本種の孵化は長期にわたるため、その半数が孵化した日を孵化日とした。受精卵は数千粒の卵塊で産み出され、親魚が卵の清掃を行うが、卵内発生の観察、水温と孵化日数の関係を調べる実験は、卵塊内部へ十分な酸素が供給されないことが考えられたため、卵塊を一粒一粒分離して行われた。

後述するように本種の産卵場は河口沖合の海域に形成される。この水域は潮の干満や河川流量の変化により塩分が変動し、産卵時の塩分が場所や日によっ

て大きく異なることが予想される。このような塩分の違いが卵内発生や孵化に及ぼす影響を調べるために、次の方法で塩分と孵化率の関係を調べた。この実験は産卵以前から塩分を調整した場合(実験 1)と産卵後に塩分を調整した場合(実験 2)の 2 つの方法で行われた。すなわち、実験 1 では塩分 0, 5, 10, 15, 20, 25 および 32 区に調整した水槽内で自然産卵させ、そのまま孵化させた。実験 2 では塩分 34 の海水で自然産卵させ、6 時間後に淡水注入により各区(塩分 0, 5, 10, 15, 20 の 5 区)の塩分に 1~2 時間かけて調整して孵化させた。いずれの実験も雄の卵保護習性を利用し、卵塊を自然水温下でそのまま孵化まで雄に保護させた。水槽のサイズは 60 × 30 × 35cm で、底に砂を敷き、タイラギ殻とコンクリート製の U 字溝を産卵基盤とした。雄親魚には 1~2 日に 1 回冷凍オキアミを与え、1 日おきに 1/3 ずつ換水した。実験 1 は産卵前から同じ塩分に馴致され、各塩分が産卵、受精、その後の卵内発生と孵化に及ぼす影響を、実験 2 は海水で受精後に異なった塩分に馴致され、受精後の塩分低下が卵内発生と孵化に及ぼす影響を検証した。

仔稚魚の発育に伴う形態変化 前述の実験と同様の方法で自然産卵させ、雄の卵保護のもとで孵化させた仔魚、および 1997 年と 1998 年の 1~3 月に鹿島川沖合で採集した天然卵を孵化させて得た仔魚を、30l ポリカーボネイト水槽に移して飼育し、仔稚魚の発育様式を調べた。発育様式の区分は鰭条が定数化する稚魚期までは A. W. Kendall ら(1984)に従い、親魚と同様の体色を呈した以降を若魚期とした。水槽は止水式とし、2~3 日おきに 1/3 ずつ換水し、アルテミア *Artemia salina* 幼生、冷凍マルミジンコ *Chydorus sphaericus*、冷凍ユスリカ *Ortholadus akamusi* 幼生を成長に応じて与えた。ヤマノカミは海域で孵化し、浮遊生活後、河川遡上することが知られており(田北・近本, 1994)、飼育水は孵化後約 2 週間を海水(塩分 33~34)とし、その後徐々に塩分を低下させ、約 4

週間後までに淡水とした。また、水槽壁にぶつかることが原因と考えられる顎骨異常が予備実験で認められたため、通気により一定方向への水流を起こし、常に水槽内を回転するように仔稚魚を遊泳させた。このような方法で1つの卵塊から孵化した仔稚魚の中から、定期的に5%中性ホルマリンで10尾前後を固定し、実体顕微鏡下で外部形態変化の観察とスケッチを行った。また、同固定標本の各部位(Fig.2)を実体顕微鏡下で計測し、標準体長比を求め、その変化を調べた。さらに、同標本をDingerkus and Uhler(1977)の方法により透明化し、アルシャンブルーとアリザリンレッドで二重染色を施した後、実体顕微鏡で観察し、成長に伴う化骨過程を調べた。また、上述の飼育したヤマノカミは以下の飼育実験の供試魚ともされた。

仔稚魚の発育に伴う遊泳層、走光性の変化 仔稚魚の昼夜における遊泳層を調べるために、透明アクリル製水槽(5×15×150cm)に飼育した仔稚魚を収容し、日中と夜間に仔稚魚の位置を調べ、成長に伴う遊泳層の変化を検証した(Fig.3A)。また、暗室に設置した5×180×5cmの木製水槽に仔稚魚を収容し、15V150Wの落射照明装置(MHF-150S, MORITEX)を使って水槽の1カ所に光を照射し続け、30分後に仔稚魚の位置を調べ、発育に伴う走光性の変化を検証した(Fig.3B)。これらの実験は日齢0(平均体長7.6mm)、1(7.8mm)、3(8.0mm)、5(8.2mm)、7(8.9mm)、10(9.8mm)、14(10.3mm)、21(12.3mm)、28(14.5mm)、35(18.2mm)、42(22.4mm)および49(26.3mm)の12成長段階で各1回ずつ行われ、水槽への仔稚魚の収容数は20~30尾とした。

飼育魚の耳石に出現する輪紋の日周性の検証 孵化直後(日齢0)から飼育された孵化日の明瞭な日齢0、1、2、4および13の99%エタノール固定標本各10個体から耳石を摘出して、日齢(孵化後日数)と耳石に刻まれた輪紋数との関係

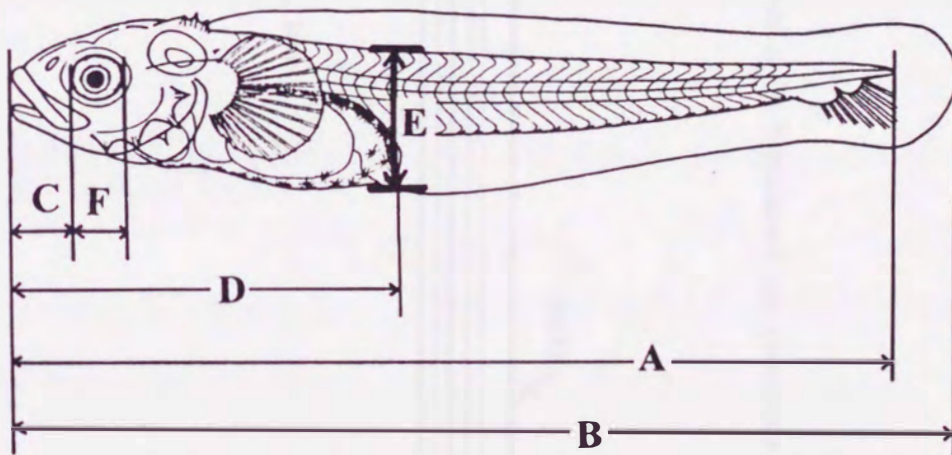


Fig.2. The illustrations of the measured parts on *T. fasciatus*. A) body length; B) total length; C) snout length; D) preanal length; E) body depth; F) eye diameter.

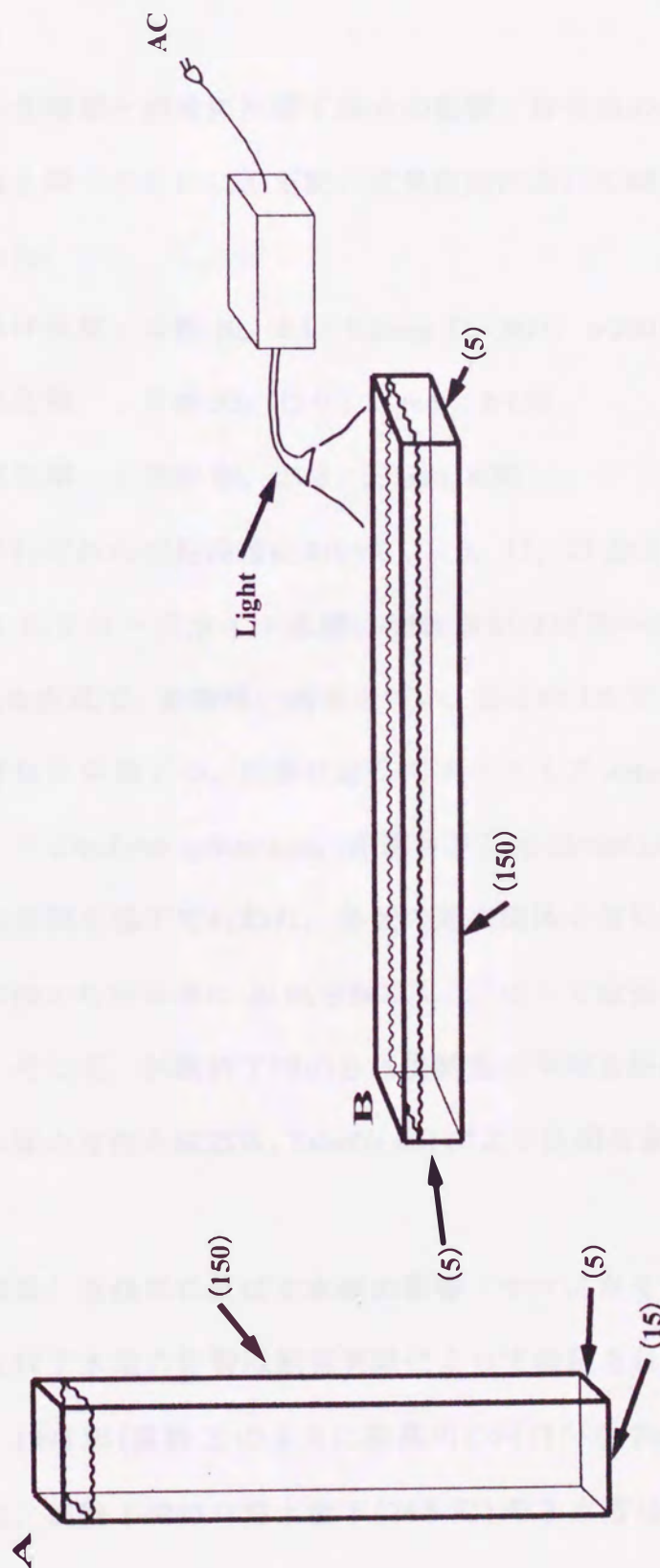


Fig.3 The illustrations of the two tanks which examined the swimming layer and phototactic of larval and juveniles *T. fasciatus*. Parentheses indicate the length in mm.

を調べた。耳石は水洗後、瞬間接着剤を使ってスライドグラス上に包埋され、耐水サンドペーパー (No.1500, 2000) で研磨後、0.05N HCL で脱灰された。そして、光学顕微鏡 (200~400 倍) 下で輪紋数を計数した。

仔稚魚の生残率と成長に及ぼす塩分の影響 仔稚魚の生残率と成長に及ぼす塩分の影響を調べるために、下記の成長段階における飼育仔稚魚を用いて飼育実験を行った。

前屈曲仔魚期：日齢 10, $8.1 \pm 0.2\text{mm TL (SD)}$, $n=200$ (/1 区)

浮遊稚魚期：日齢 35, $15.0 \pm 1.0\text{mm}$, $n=150$

着底稚魚期：日齢 80, $21.8 \pm 2.0\text{mm}$, $n=80$

実験魚はそれぞれの成長段階において、0, 11, 23 および 34 の 4 塩分区に調整した 30l ポリカーボネイト水槽に個体数がほぼ均一になるように収容された。各区は止水式で、常時弱い通気を行い、毎日約 1/3 ずつ換水した。給餌は、1 日 3~5 回各区に等量ずつ、成長に応じてアルテミア *Artemia salina* 幼生、冷凍マルミジンコ *Chydorus sphaericus*、冷凍ユスリカ *Ortholadius akamusi* の順に与えた。実験は自然水温下で行われ、各区の死亡個体を毎日数えて除去し、1~2 日おきに各水槽から無作為に 20 尾を採取し、ノギスで全長を測定後、再び水槽内に戻した。そして、試験終了時の各区供試魚の平均全長は一元配置分散分析で平均値間の差の存在を確認後、Scheffe test により区間有意差の有無を検定した。

幼魚の成長、生残率に及ぼす水温の影響 ヤマノカミ当歳魚における成長、生残率に及ぼす水温の影響は飼育実験によって検証された。実験魚は 1997 年 (実験 1) と 1998 年 (実験 2) の 8 月に鹿島川の河口から 7km 上流で採集されたものを用いた。実験 1 では自然水温下 (24.5°C) の 3 水槽 ($60 \times 30 \times 35\text{cm}$) に 25 尾 (全長 $57.2\sim 106.0\text{mm}$) ずつ収容し、1 日かけて各々水温 20, 24 および 27°C に調

整した。実験 2 では自然水温下(22.0℃)の 8 水槽(60×30×35cm)に 10 尾(全長 50.5~105.7mm)ずつ収容し、1 日かけて各区 2 水槽の水温を 6, 10, 15 および 20℃に調整した。最低水温区の 6 および 20℃区は実験室温の調整により、それ以外の区はサーモスタット(THERMO Z 500S)と 100V300W の水中用観賞魚用ヒーターを使って水温の調整が行われた。飼育水は止水式で弱いエアレーションを施し、毎日 1/3 ずつ換水した。そして、10 日間各区等量のメダカ *Oryzias latipes*(全長 15~30mm)を給餌しながら飼育し、生残率と成長(平均全長, 平均全長の伸び率, 平均日間成長率)を求めた。

繁殖行動と配偶者選択 ヤマノカミの繁殖行動, 婚姻形態の解析は 1993 年 10 月と 1995 年 1 月に鹿島川の河口から 3km 上流で採集した親魚を持ち帰り, 水槽内で自然産卵させて行った。海水(塩分 33~34)を入れた 9 個の水槽(60×30×35cm)に砂を敷き, 産卵基盤としてタイラギ殻やコンクリートブロックを入れた。その中に雌雄各 1 尾ずつ(雄: 全長 133.4~171.6mm; 雌: 同 136.0~161.1mm)を収容し, 合計 9 組のペアを作製した。そして, 収容直後から繁殖, 孵化に至るまでの行動をビデオで録画し, 解析した。また, 1994 年 1 月には背部にリボンタグをつけて個体識別した雄 32 尾(全長 118~182mm), 雌 18 尾(同 122~180mm)を, 海水(塩分 33~34)で水深を約 60cm にした 7×2×1m の屋外のコンクリート水槽に収容した。産卵基盤として所定の位置にタイラギ殻 47 個, コンクリートブロック 5 個を並べた。そして, 1 日 5~10 回, 雌雄の居場所とペアの組み合わせ, および産卵の有無の確認を行い, 婚姻形態を解析した。この際雄の占有する巢内に卵塊が確認された場合, その雄が放精したものとみなした。これらの産卵実験の飼育水は止水式でエアレーションを施し, 2~3 日おきに 1/3 換水した。親魚の餌は冷凍オキアミ, スジエビ *Palaemon paucidens*, イソゴカイ *Gnorimosphaeroma rayi* とし, それらを 1 日 1~2 回与えた。

2) 野外調査

(1) 調査場所

ヤマノカミの生息する有明海は、最大潮位差が約 6.5m に達し、河口域では干潮時に沖合数 km まで干潟が広がる(管野, 1981)。そして、河川内には潮流の影響で上げ潮により運ばれた粒子の細かい泥土が堆積し、有明海沿岸域で呼ばれるいわゆる“潟”を形成する。本種の調査はその有明海のほぼ全域と流入河川において行われた。

生態解明のための野外調査は、流入河川における分布調査時にヤマノカミが比較的多く生息していることが確認された佐賀県鹿島川を中心に行われた(Fig.4B)。この川は佐賀県南西部の経ヶ岳(標高 1076m)を源にして、藤津郡内の田園地帯を流れ、鹿島市常弘地先で有明海の奥部に注ぐ、流路延長 20km 弱の二級河川である。鹿島川河口部(Fig.4A)は満潮時には水面幅約 30m、干潮時は水深 1m 弱、水面幅約 5m となり、両岸から流心に向かって潟が発達する。そして、その満潮線から両岸のコンクリート護岸部までの陸上部をアシが覆っている。本流部では河口から 6km 上流に最下流のコンクリート製小堰(落差: 30cm)があり、さらに 7 km 上には金属製可動堰(落差約 50cm)が、7.5 km 上にはコンクリート製小堰(落差約 30cm)がある。上流 7km に設置されている金属製可動堰から下流部は感潮域で、河口から 3km までが汽水域である。7km 上流の可動堰は倒されていることが多く、この時の堰下の水深は約 10cm 程であった。この付近の両岸もまたコンクリートで護岸され、川底には数カ所の湧水部があった。本研究ではそこまでの区間(河口から 0~7km)と支流 2 河川を主要な調査区域とした。

一方、海域での産卵場調査は鹿島川の沖合 0~3km の範囲で行った。鹿島川沖合に干潮時に形成されるいわゆる滞筋は、河口から 1km と 2km 沖合の 2 カ所で隣の塩田川と合流する。これらの海域の干潮時には広大な干潟が出現して



Fig.4. Sampling sites in the Kashima River. A) The river mouth of the Kashima R.; B) 4km upstream from the river mouth.

おり、主に最干潮時の前後に水際の汀線付近を調査した。

仔稚魚期の調査は有明海全域と諫早湾および鹿島川を中心に、一部は同県内の嘉勢川でも行った。嘉勢川も二級河川で、河口から約 5km 上流部に嘉勢大堰が設置されており、ここまでが感潮域であった。この上流の徳万堰下ではヤマノカミは採集されず、嘉勢大堰直下と嘉勢川沖合 1km を調査場所とした。

(2) 調査方法

ヤマノカミの生息河川 有明海沿岸における本種の分布河川を明らかにするために、1993 年～1997 年に有明海に流入する 42 河川で(Fig.5)，投網(目合：12mm)，潜水下でのかぶせ網採集および潜水観察を行った。かぶせ網は長さ約 40cm の投網型をしたもので、潜水時にヤマノカミにかぶせて網ごと手づかみで捕獲する手法で、本研究用に考案したものである。本種の遡上個体は堰により遡上を阻止されて最下流の堰下に高密度に生息することが多かったため、採集と観察は各河川の主に最下流の堰下で行った。また、生息河川の一部では最下流の堰を遡上しているかを明らかにするために、堰上での採集も試みた。

仔稚魚の分布 海域における浮遊期の仔稚魚の分布域を知るために、1994 年 2 月 22 日と 3 月 21 日に有明海北部海域 11 地点と諫早湾中央部 1 地点で(Fig.6A)，稚魚ネット(目合:0.3mm，口径:0.8m)採集を行った。各地点 10 分間ずつ、約 1kt で走行する船から曳いた。

河川における浮遊仔稚魚の分布調査では、1994 年 3 月 26 日から 5 月 25 日まで、佐賀県鹿島川の河口およびその 1km，3km，4km 上流の感潮域 4 地点で(Fig.6B)，稚魚ネットを橋からロープで降ろして固定し、潮流と河川流によって漂う仔稚魚を採集した。浮遊期仔稚魚は海域と河川感潮域の間を潮流に乗り往復するため(田北・近本，1994)，大潮の満潮時が最も採集効率が高いと予測

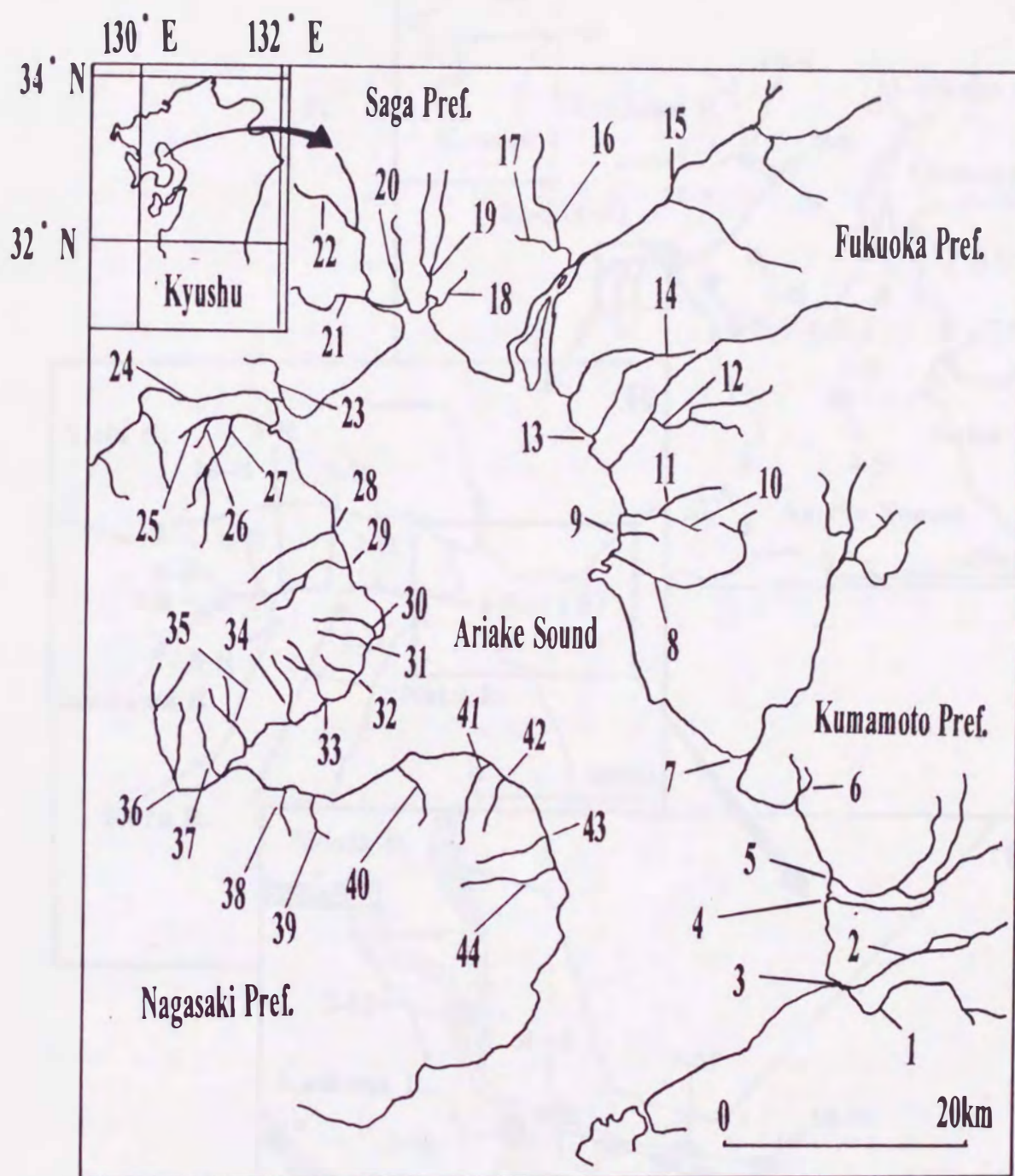


Fig.5. Map showing the rivers where *T. fasciatus* were collected with a casting net and a cover net. 1) Hamado River; 2) Kase R.; 3) Midori R.; 4) Shira R.; 5) Tsuboi R.; 6) Tojin R.; 7) Kikuchi R.; 8) Suwa R.; 9) Omuta R.; 10) Domen R.; 11) Shirogane R.; 12) Hae R.; 13) Shiotsuka R.; 14) Okinohata R.; 15) Chikugo R.; 16) Baba R.; 17) Tade R.; 18) Honjyo R.; 19) Kase R.; 20) Sakai R.; 21) Rokkaku R.; 22) Ushizu R.; 23) Megurie R.; 24) Shiota R.; 25) Kashima R.; 26) Kuro R.; 27) Naka R.; 28) Tara R.; 29) Itoki R.; 30) Tagosato R.; 31) Imasato R.; 32) Kofukai R.; 33) Nagasato R.; 34) Sakai R.; 35) Fukanoumi R.; 36) Honmyo R.; 37) Nagata R.; 38) Imakoba R.; 39) Yamada R.; 40) Saigo R.; 41) Kojiro R.; 42) Hijikuro R.; 43) Yue R.; 44) Nakao R..

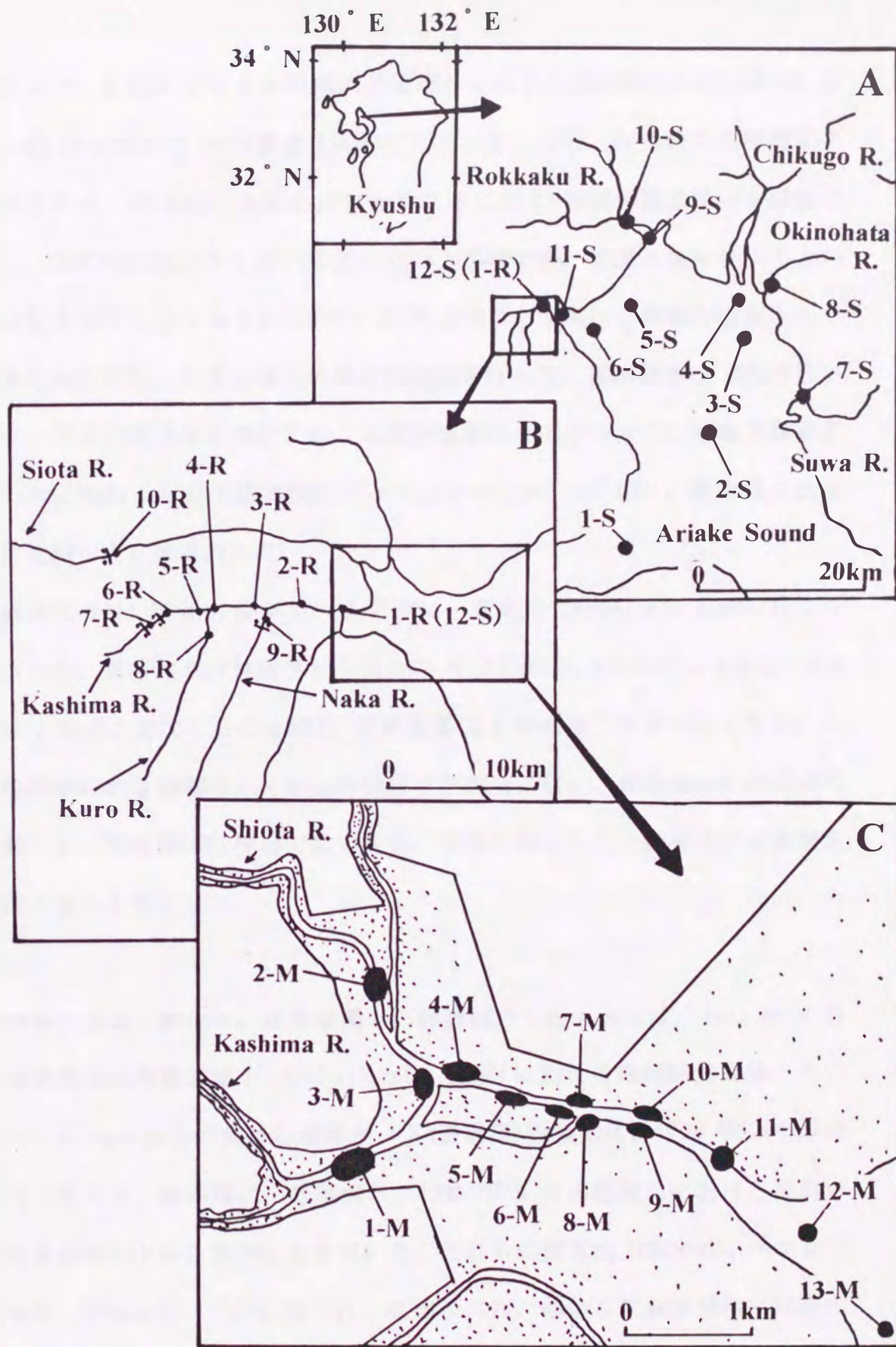


Fig.6. Maps showing stations where *T. fasciatus* were collected in the Ariake Sound (A), the Kashima River(B), and the river mouth of the Kashima R. (C).

されたので、大潮前後の 2~6 日間、最満潮時をはさんだ前後それぞれ約 90 分間に、約 30 分間隔で 10 分曳を 3~4 回ずつ行った。また、仔稚魚の出現時間帯を調べるため、河口から 1km 上流で 4 月 7 日に約 12 時間の同じネット採集を行った。有明海に流入する河川の感潮域は大潮時に表、底層の塩分差が小さい強混合型を示すことで知られ(代田・田中, 1981), 鹿島川も同様の性質をもつと考えられたため、水温と塩分の測定は表層を行った。採集個体は 10%中性ホルマリンで固定後全長を測定した。本種仔稚魚は 10%ホルマリン固定後数時間で 97.1%に縮むことが予備実験によって分かっており ($n>100$), 標本はこれをもとに生時全長に換算された。

着底魚は 1994 年 4 月後半から 5 月末に、鹿島川で投網(目合:12mm)により採集された。採集地点は稚魚ネット調査の 4 点に加え、河口から 4.5km, 6km 上流の 2 地点を追加した(Fig.6B)。投網採集は 1 地点当たり半月に 2~5 回、河口部は満潮の約 3 時間後、それ以外はほぼ干潮時に行い、地点毎に何回投げたか記録した。採集個体は現場で数を数え、全長を測定した。調査時には表層水の水温と塩分を測定した。

仔稚魚の成長, 孵化日, 浮遊期間 天然個体の日齢査定には, 1993 年 4 月の佐賀県嘉勢川嘉勢大堰下(河口から 6km 上流)における投網採集個体, その河口から約 1km 沖合における稚魚ネット(表層曳)採集個体, 1994 年 2~4 月の六角川, 鹿島川, 沖の端川, 諫早湾と, 1995 年 4 月の鹿島川における稚魚ネット採集個体の中から計 190 尾を用いた。これらの標本は 10%中性ホルマリンで固定後, 99%エタノールに移され, 保存された。前述した飼育個体と同様の方法で耳石を処理し, 光学顕微鏡(200~400 倍)下で輪紋数を計数した。そして, 飼育個体の観察結果によって得られた日齢と輪紋数の関係式により各個体の日齢を査定し, 天然個体における仔稚魚の成長, 孵化日と浮遊期間を推定した。

移動生態 ヤマノマミの遡上、定住、降河などの移動生態を明らかにするため、1993年8月~翌年1月には毎月4回、1994年と1995年の5月~翌年1月には毎月4~8回、主に鹿島川本流に約1km間隔で調査地点を設置して採集を行った(Fig.6B)。また、支流への遡上状況や隣接河川への移動の有無を確認するため、本流との合流部に堰や水門がない支流の黒川、中川の最下流堰下、および河口部が隣接する塩田川の最下流堰下でも採集を行った(Fig.6B)。St.1-R~5-Rと8-Rの川底は軟泥および砂質からなり障害物がなかったため、投網(目合:12mm)を使用し、その際、投網の広がる平均面積(12.56m^2)とその投数により 100m^2 当たりの採集個体数を算出した。一方、St.6-R、7-R、9-Rおよび10-Rは砂礫底で巨礫が多く投網の使用が困難であったため、潜水して前述のかぶせ網で採集した。これらの潜水観察の面積はSt.6-Rで 120m^2 、St.7-Rで 200m^2 、St.9-Rで 380m^2 、St.10-Rで $1,000\text{m}^2$ であり、 100m^2 当たりの採集個体数を算出した。採集個体は、全長を測定後、Goto(1985)に従い、第一背鰭棘条および第二背鰭軟条を1~数本切除し、切り取った位置と本数の組み合わせにより個体識別を可能にして、採集地点に放流した。そして、再捕個体の放流された位置と再捕位置から移動距離を計算した。

本種は秋から冬にかけて降河するので、1993年から1995年の各年10月~翌1月には鹿島川に降河トラップ(Fig.7A)を設置し、降河個体を採集した。これはモクズガニ漁に用いられる通称“かに釜”と呼ばれるもので、目合を16mmに作り替えたものであり、St.3-R~5-Rの川幅を横断する形で網の開口部を上流に向けて設置し、毎日入網したヤマノカミを採集した。

1998年6~7月にはSt.5-RとSt.6-Rの間に遡上トラップ(Fig.7B)を3カ所設置し、4時間毎に捕獲個体を計数し、遡上時間帯を推定した。このトラップは降河トラップの目合いを6mmにしたもので、網の開口部を河口に向けて設置したものである。



Fig.7. The traps which were set at St.3-R (A) and between St.5-R and St.6-R (B). A) mesh size: 16 mm, arm length: 7 m; B) mesh size: 5 mm, arm length: 4 m.

年齢と成長 ヤマノカミの産卵群の年齢を求めるために、1997 年 10~12 月に鹿島川の河口から 3km 上流で採集し、水槽内飼育後、同年 12 月~翌年 4 月に 10%中性ホルマリンで固定した親魚 45 尾の扁平石を取り出した。そして、スライドガラス上で瞬間接着剤中に包埋し、砥石と耐水サンドペーパー (No.1500) で研磨、横断面を作製し、実体顕微鏡下で不透明帯の有無と数を観察した。鹿島川で採集された越年魚と考えられる標本 4 尾についても同様に観察した。

ヤマノカミの成長を解明するため、1993~1996 年に鹿島川で採集した全個体の日齢と全長の関係を調べた。ヤマノカミの孵化は各年 3 月中旬に集中するため、孵化日を 3 月 15 日と仮定して、採集月日と年齢から日齢を算出した。また、これらの個体の月別全長組成のモードの変化を調べ、前に述べた標識再捕調査で追跡した個体の成長と比較した。さらに、標識再捕調査で捕獲した個体の標識時と再捕時の大きさから日間全長増加量、そして次式を用いて日間成長率 (GL) を調べた。

$$GL=100 \times (L_2-L_1)/L_1/T$$

(L_1 : 放流時の全長, L_2 : 再捕時の全長, T : 放流から再捕までの間隔日数)

食性 食性の観察には 1993~1996 年に嘉勢川、鹿島川、塩田川、長田川で採集した全長 10~190mm の 10%中性ホルマリン標本 (246 尾) を用いて、それらの胃内容物の種類組成と各々の捕食個体数を測定し、これらを時期別、全長別に比較した。

成熟 1993 年 10 月~1994 年 1 月に鹿島川の St.3-R に設置した降河トラップで採集した個体、1997 年 1~3 月に鹿島川沖合およそ 1~2km で採集した個体の 10%中性ホルマリン標本 (雄: 60 尾, 雌: 69 尾) を用いて、本種の成熟過程に

について検討した。まず、生殖腺重量指数 ($GSI = \text{生殖腺重量 g} \times 100 / \text{体重 g}$) を算出し、あらかじめ生殖腺中の部位によって成熟状態に差がないことを下記のパラフィン切片による組織観察により確認したので、試料の採取が容易な腹面から見て左側の生殖腺の先端を取り出した。それをエタノール、テルピネオールで脱水後、パラフィン包埋法を用いて組織切片とし、ヘマトキシリン・エオシンによる二重染色を施して成熟ステージを観察した。さらに、1993 年 12 月以降に採集された個体の卵巢は重量法を用いて孕卵数を、また卵巢の卵径分布を求めてその季節的变化を調べた。

産卵場所の特定 ヤマノカミの産卵場所を特定するために、1996~1998 年の 1~3 月に鹿島川河口域およびその沖合で調査を行った。1996 年には滞筋の流心部、1997 年と 1998 年には最干潮時の汀線際に人工産卵床としてコンクリートブロック (ブロックサイズ : $390 \times 165 \times 91\text{mm}$; 穴のサイズ : $85 \times 51 \times 165\text{mm}$; 穴の数 : 3) を投入し (Fig.6C)、一部はその利用率を調べた。また、1997 および 1998 年には最干潮時に干出した干潟に上がり、徒歩で産卵場所を探索した (Fig.6C)。さらに、1998 年の調査では St.2-M, 7-M, 8-M および 11-M に $10 \times 10\text{m}$ の調査域を定め、その中の産卵可能なカキ殻および産卵等を行っているカキ殻の個数を計数した。

2. 結果と考察

1) 卵内発生と水温、塩分の関係

(1) 卵内発生

受精卵は卵径 1.98~2.21mm の沈着卵で、受精直後 60~90 個の油球(直径 0.05~0.18mm)があった。卵は雌から産出されると、長径 7cm, 短径 3cm, 厚さ 2cm のほぼ半楕円球をした 1 つの塊となって産卵基盤の上部に張り付いた。卵塊によってその色彩は黄、橙色などの変異があったが、卵内発生の進行に伴う色彩の変化は観察されなかった。これらの卵を自然水温 ($8.1 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$) 下で飼育、観察したところ、27 時間で桑実胚、34 時間で胞胚、49 時間でのう胚に達し、5 日目で胚体が観察された (Table 1)。その後、7 日目で眼胞、クッパー氏胞と 4 筋節が形成され、10 日目で耳胞の形成とクッパー氏胞の消失が、19 日目で胸鰭の出現と心臓の拍動が開始した。23 日目で卵黄背部の腹腔壁と卵黄上に 6~7 個の黒色素胞が観察され、受精後 30 日目で孵化に至った (Table 1)。

このように嘉勢川産のヤマノカミの受精卵は卵径 1.98~2.21mm の沈性粘着卵であったが、中国大陸産のものは卵径 1.48~1.58mm で (Shao ら, 1980 ; Zhang ら, 1985), 嘉勢川産のものよりも小さい。一般に大型の親魚は比較的大型の卵を産み出すことが知られており (岩井・柏木, 1989), 両者の卵径の相違は親魚の大きさに違いがあったためである可能性が示唆された。そして、両者の孵化所要日数を比較したところ、嘉勢川産で 30 日 (水温 $4.3\sim 12.7^{\circ}\text{C}$), 大陸産で 26 日 (水温 $4\sim 14^{\circ}\text{C}$) と嘉瀬川産の方がやや遅いが、水温は嘉瀬川産のものの方がやや低かった。卵の色彩については大陸産のものは淡黄、橙黄色であり (Shao ら, 1980 ; Zhang ら, 1985), 嘉勢川のものとはほぼ同じであった。後述するように {4-(3)}, 鹿島川沖合で採集された天然卵は淡黄、黄褐色で、水槽内で自然産卵させたものよりもやや薄い色彩を示した。これらの色の違いは雌親魚の餌料生物を反映していると考えられ、水槽内で飼育を行う場合の餌料生物の多く

Table 1. Egg development of *T. fasciatus*

Time elapsed after spawning	Development stages	Water temperature (°C)
0 hrs	Newly-spawning eggs	7.4
5 hrs	Blastocyst stage	7.1
8 hrs	2-cell stage	7.5
11 hrs	4-cell stage	7.1
14 hrs	8-cell stage	7.3
18 hrs	16-cell stage	7.8
27 hrs	Morula stage	8.7
34 hrs	Blastula stage	9.4
49 hrs	Early gastrula stage	9.3
4 days	Late gastrula stage	8.3
5 days	Appearance of embryo	8.2
7 days	Formation of optic vesicles and 3 myomeres	9.3
	Appearance of Kupffer's vesicle	
8 days	Formation of lenses and notochord. 8 myomeres	7.1
10 days	Formation of otocysts and differentiation of brain	6.6
	Disappearance of Kupffer's vesicle. 26 myomeres	
19 days	Appearance of melanophores on optic cup	4.3
	Formation of rudimentary pectoral fins	
	Beginning of heart pulse. 34 myomeres	
23 days	Appearance of 7 melanophores on embryo	10.2
	Formation of branchial mantles and nares	
	Differentiation of lower jaw	
30 days	Beginning of hatching	12.7

がオキアミであったため、卵塊が赤味を帯びたのであろう。

(2) 水温と孵化日数

水温(X)と受精後の孵化所要日数(Y)の関係を Fig.8 に示した。両者には以下の関係式が高い相関で求められた。

$$Y=51.06 \times 10^{-0.04136 \times X} \quad (r=0.986)$$

この関係式により、孵化所要日数は水温 5 °C で 31.7 日、10 °C で 19.7 日、15 °C で 12.2 日となった。一般に魚卵は水温が高くなるほど孵化所要日数が指数関数的に縮まることが知られており(岩井, 1990 ; 川辺ら, 1991), 本種の場合も孵化日数の指数関数的短縮が認められた。しかし、水温 17 および 18 °C では発生途中で全て死滅し、17 °C 付近に本種の孵化限界水温があり、これ以上は卵の生存にとって不適水温と考えられる。

後述するように {4-(3)}, ヤマノカミの産卵期は 1~3 月であったが、同時期の有明海沿岸域の水温は 7.3~9.7 °C で(佐賀県, 1998), 本研究で明らかとなった孵化所要日数と水温の関係式から、天然での孵化所要日数は 20.3~25.5 日と計算される。

(3) 卵内発生に及ぼす塩分の影響

実験 1 (Table 2)。試験は塩分 0, 5, 10, 15, 20, 25 および 32 の 7 区で各 3~5 回行われた。全ての実験区で自然産卵が行われた。その中で本種の受精卵が孵化に至ったのは塩分 20 以上の区であり、卵塊が産卵床に付着したまま雄が保護した場合 90%以上の孵化率を示し、産卵床に付着しなかった場合はエアレーション下で 1l ビーカー内に收容したがその孵化率は 40~70%であった。塩分 0~15 では産卵後の卵塊が産卵床に付着しないケースが多く、1l ビーカー内で培養した結果、塩分 0~5 では胚盤隆起直後に、塩分 10~15 では胞胚期から胚体

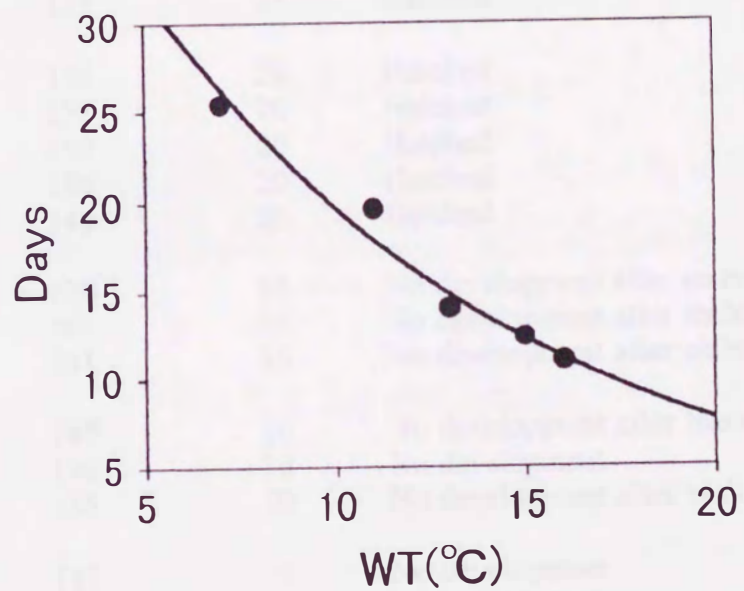


Fig.8. Relationship between days to hatching and water temperature in *T. fasciatus* eggs.

Table 2. Viability of eggs of *T. fasciatus* for salinities in case of same salinity from pre-spawning to hatching

No.	TL (mm) of parents		Salinity	Viability
	males	females		
1	153	144	32	Hatched
2	143	135	32	Hatched
3	143	135	32	Hatched
4	163	144	25	Hatched
5	156	153	25	Hatched
6	156	131	25	Hatched
7	134	137	25	Hatched
8	158	158	20	Hatched
9	158	158	20	Hatched
10	136	159	20	Hatched
11	161	159	20	Hatched
12	172	148	20	Hatched
13	141	136	15	No development after embryo stage
14	137	161	15	No development after embryo stage
15	137	161	15	No development after embryo stage
16	162	145	10	No development after blastula stage
17	150	136	10	No development
18	150	136	10	No development after blastula stage
19	150	147	5	No development
20	150	147	5	No development
21	147	140	5	No development
22	147	140	5	No development
23	160	150	0	No development
24	160	150	0	No development
25	155	158	0	No development
26	155	158	0	No development
	(151 ± 10)	(147 ± 10)		

Parentheses indicate average ± standard deviation.

出現にかけて発生が停止し全て死滅した。

実験 2 (Table 3). 産卵後に塩分を 34 から 0, 5, 10 および 15 の 4 区に変えた試験は各 1~2 回行われた。そのうち、孵化に至ったのは塩分 10 と、塩分 15 の 2 区で、それぞれの孵化率は 7~20 % および 29~95% であり、塩分 15 で高い値を得た。淡水および塩分 5 の両区は途中で発生が停止し、全て死滅した。

このように産卵前から同一塩分の場合 (実験 1) では塩分 20 以上で、産卵後に塩分を変えた場合 (実験 2) では塩分 10 以上で孵化に至り、両実験で適正塩分に差異が生じた。これまで著者は 100 例以上のヤマノカミを水槽内で自然産卵させたが、産卵床へ卵塊が付着しなかった場合、付着が弱かった場合や雄が自ら卵塊をはぎ取った場合において、いずれも正常な場合に比べて受精率の低いケースが多く出現した。実験 1 では塩分 0~15 で産卵した 14 卵塊の全てが産卵床へ付着せず、受精率自体が低かったと推察される。一方、実験 2 では塩分 34 下で産卵させたため、卵塊の付着は良く、受精率が高かったと考えられる。そして、その後低塩分 (塩分 10~20) に馴致しても正常に孵化に至ったことから、本種の受精卵は塩分変動に比較的強いことが示唆された。有明海は潮の干満の影響で塩分変動が大きく、本実験結果は本種の繁殖場所と産卵時刻を限定する重要な要素と推察される。後述する鹿島川沖合に観察された産卵場所では潮時によってその塩分は 8~33 を変動していた {4-(3)}。すなわち、ヤマノカミの繁殖において塩分の高い満潮時の産卵が、受精と孵化に有利になると推察される。

(4) 孵化時刻, 孵化期間

鹿島川沖合で雄が保護する卵塊を産卵巣ごと採集して孵化まで水槽内に収容し、その孵化仔魚数の日変化を調べた。後述するように {4-(3)}、1 尾の雄は 1 卵塊を保護する場合の他に、同じ巣の中に互に重なり合った複数の卵塊を保護している場合がある。本種の孵化開始から終了までの日数は、1 尾の雄が 1 卵

Table 3. Viability of eggs of *T. fasciatus* for salinity in case of different salinity from fertilization to hatching

No.	TL (mm) of parents males	females	Salinity at fertilization	Salinity during the experiments	Viability (hatching rate)
1	135	176	34	15	Hatched (>95%)
2	132	161	34	15	Hatched (>30%)
3	131	135	34	10	Hatched (>20%)
4	163	165	34	10	Hatched (> 7%)
5	150	131	34	5	No development (0%)
6	130	129	34	5	No development (0%)
7	130	136	34	0	No development (0%)

塊を保護する場合で 7~10 日間を要した (Table 4). これは同一卵群でも孵化日数にかなりの幅が生じることを意味しており, 本種の卵が数千の塊で産み出されるため, 卵塊の内外部間で親魚の保護作用に差が生じるためと考えられる. しかし, 孵化が集中したのは最初の孵化日から 5~7 日目で, その数は全体の 9 割以上を占めており (Table 4), 極端に早くあるいは遅く孵化し, 孵化日数を長期化している少数の卵は異常卵と推察された. 2 卵塊を保護している場合では最初の孵化日から 5, 6 日目にその大半が孵化し, 7 日間で全てが孵化に至った (Table 4). 3 卵塊を保護している場合では最初の孵化から最後の孵化まで 15 日を要したが, その場合でも 7~10 日目にその大半が孵化した (Table 4). これは後述する雄の実効繁殖期間が短期間であるため, 孵化も比較的短期間に集中すると考えられる.

次に孵化時刻と孵化仔魚数の日変化を調べたところ, 孵化は 12 時から 24 時の間に比較的多く (Table 5), 特に 18~24 時に集中する傾向が強かった. 後述するように {4-(4)}, 孵化が近づくと保護雄が卵塊を揺らすバイブレーション行動を行い, この行動が一定の時刻に集中した孵化を促していることが示唆された. バイブレーションによって卵内発生が急速に孵化段階まで進行するという仮説も考えられるが, 親魚の保護のない場合でも孵化所要日数は変わらず, 正常に孵化に至ることからこの仮説は否定される. 事前に親魚が大部分の卵が孵化に近づいていることを察知し, バイブレーションを与えることによって昼行性の捕食者の少ない夜間の特定の時刻に集中した孵化を促すものと考えられる. すなわち, 18~24 時の集中した孵化は捕食者に対する内在的な適応と考えられる.

Table 4. Daily changes in numbers of just hatched larvae *T. fasciatus* from the first hatching day

TL (mm) of guarding males (no.)	Number of egg masses	Number of just hatched larvae on the days from the first hatching													
		1st	2nd	3rd	4th	5th	6th	7th	8th	9th	10th	11th	12th	13th	14-15th
128 (1)	1	2	57	18	66	28	79	1272	3	0	0	0	0	0	0
152 (2)	1	4	35	17	44	55	115	3887	2	0	0	0	0	0	0
134 (3)	1	2	26	57	158	3007	256	9	3	2	2	0	0	0	0
131 (4)	1	1	3	11	280	2158	12	24	4	3	0	0	0	0	0
117 (5)	1	2	1	1	4	13	2558	110	20	46	0	0	0	0	0
147 (6)	2	15	21	31	492	1688	2170	15	0	0	0	0	0	0	0
147 (7)	3	14	37	116	52	85	15850	89	163	572	12	12	17	24	47

Table 5. Changes in numbers of just hatched larvae *T. fasciatus* at intervals of 6 hours from egg guarding by males

Male no.*	Time				Male no.	Time			
	0~ 6	6~12	12~18	18~24		0~ 6	6~12	12~18	18~24
4	1	0	0	0	6	3	0	4	8
	1	0	0	2		4	2	3	12
	0	5	0	6		16	0	12	3
	10	12	29	229		39	18	0	435
	195	134	1928	21		1273	238	58	119
	4	0	2	6		215	73	576	1306
	2	2	8	8		15	0	0	0
	2	0	2	3					
(Total)	(215)	(153)	(1969)	(275)	(Total)	(1565)	(331)	(653)	(1883)
5	2	0	0	0	7	0	5	3	6
	0	0	0	1		5	3	15	14
	0	0	0	1		10	14	74	18
	0	3	0	1		11	10	15	16
	1	0	6	6		11	23	26	25
	7	5	6	2540		45	385	8455	6965
	38	19	50	3		28	19	29	13
	11	0	3	6		1	39	16	107
	44	4	0	0		25	23	10	514
						7	1	3	1
						2	2	3	5
(Total)	(103)	(31)	(65)	(2558)		4	0	10	3
						1	2	11	11
						11	2	10	5
						8	2	9	0
					(Total)	(169)	(530)	(8689)	(7703)

*Male numbers refer to the same ones shown in Table 3.

2) 飼育仔稚魚の発育様式

(1) 発育に伴う形態変化

外部形態の変化 水槽内で自然産卵後、飼育したヤマノカミ仔稚魚の形態変化を Fig.9 に示した。孵化直後の仔魚は体長 6.9~7.3mm ですでに開口し、筋節数は $9+10+25+26=34+36$ であった。そして、卵黄背部の腹腔壁に 7 個と卵黄上に 6~7 個の黑色素胞を、卵黄前方に直径約 0.4mm の 1 個の油球を持っていた (Fig.9A)。これらの仔魚は孵化すると同時に水槽の明所側の表層を、頭を上にして浮遊していた。日齢 1 (体長 7.3~7.8mm) で尾部の筋節腹面に 4~7 個の黑色素が点列し (Fig.9B)、日齢 4 (体長 7.7~8.2mm) で尾鰭、胸鰭、前鰓蓋棘、後頭部棘の形成が開始し、尾部腹面の黑色素は約 20 個に増加した (Fig.9C)。孵化後 5 日目 (体長 8.2~8.4mm) には後頭部の 3 棘、前鰓蓋の 4 棘が明瞭になり、胸鰭の鰭条数が定数に達し、卵黄が吸収され、卵黄吸収前仔魚期から前屈曲仔魚期に移行した。この頃からアルテミア幼生を摂食し始めた (Fig.9D)。11 日 (体長 8.9~9.5mm) では油球がなくなり (Fig.9E)、孵化後 15 日目 (体長 9.7~10.3mm) に脊索の上屈が始まった (Fig.9F)。20 日 (体長 10.7~10.9mm) で完全に脊索が上屈し、後屈曲仔魚期に移行するとともに、第 2 背鰭と臀鰭の基底と鰭条原基の形成が始まった (Fig.9G)。23 日 (体長 12.0~13.7mm) では体表に黑色素胞が疎らにみられ (Fig.9H)、第 1 背鰭、第 2 背鰭、臀鰭が定数に達し、腹鰭の形成が始まった。27 日 (13.8~15.8mm) では黑色素胞が密になり 4 本の体表の斑紋となり、全ての鰭条と鰭棘の定数となり、稚魚期に移行するとともに側線が形成された (Fig.9I)。この頃、遊泳層は底層に移行し、水底で静止する個体が多数観察された。そして、34 日 (体長 17.5~18.9mm) で鰭膜が全て消失し、第 2 背鰭と臀鰭から尾鰭が分離され、親魚と同様の体色を呈し、若魚期に移行した (Fig.9J)。

ヤマノカミの発育に伴う各測定部位の体長比の推移を Fig.10 に示した。全長は体長 7~10mm までは体長比で平均 1.03 であったが、体長約 12mm には 1.15

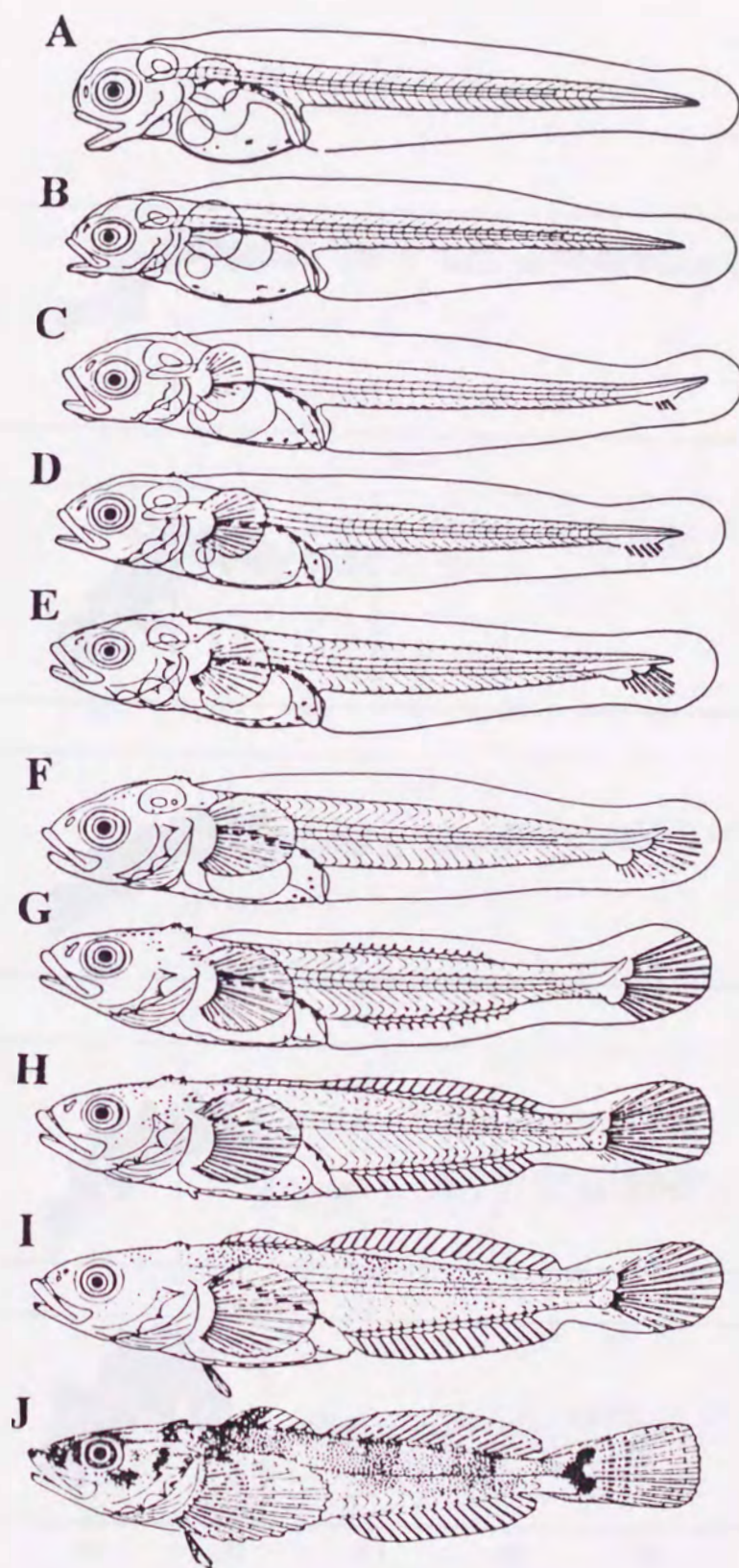


Fig.9. Larvae and juveniles of *T. fasciatus*. A) yolk-sac larva just after hatching, 7.3mm BL; B) yolk-sac larva, 1 days, 7.8mm BL; C) yolk-sac larva, 4 days, 8.2mm BL; D) preflexion larva, 5 days, 8.3mm BL; E) preflexion larva, 11 days, 9.5mm BL; F) flexion larva, 15 days, 10.3mm BL; G) postflexion larva, 20 days, 10.7mm BL; H) postflexion larva, 23 days, 13.7mm BL; I) juvenile, 27 days, 15.2mm BL; J) young, 34 days, 18.0mm BL.

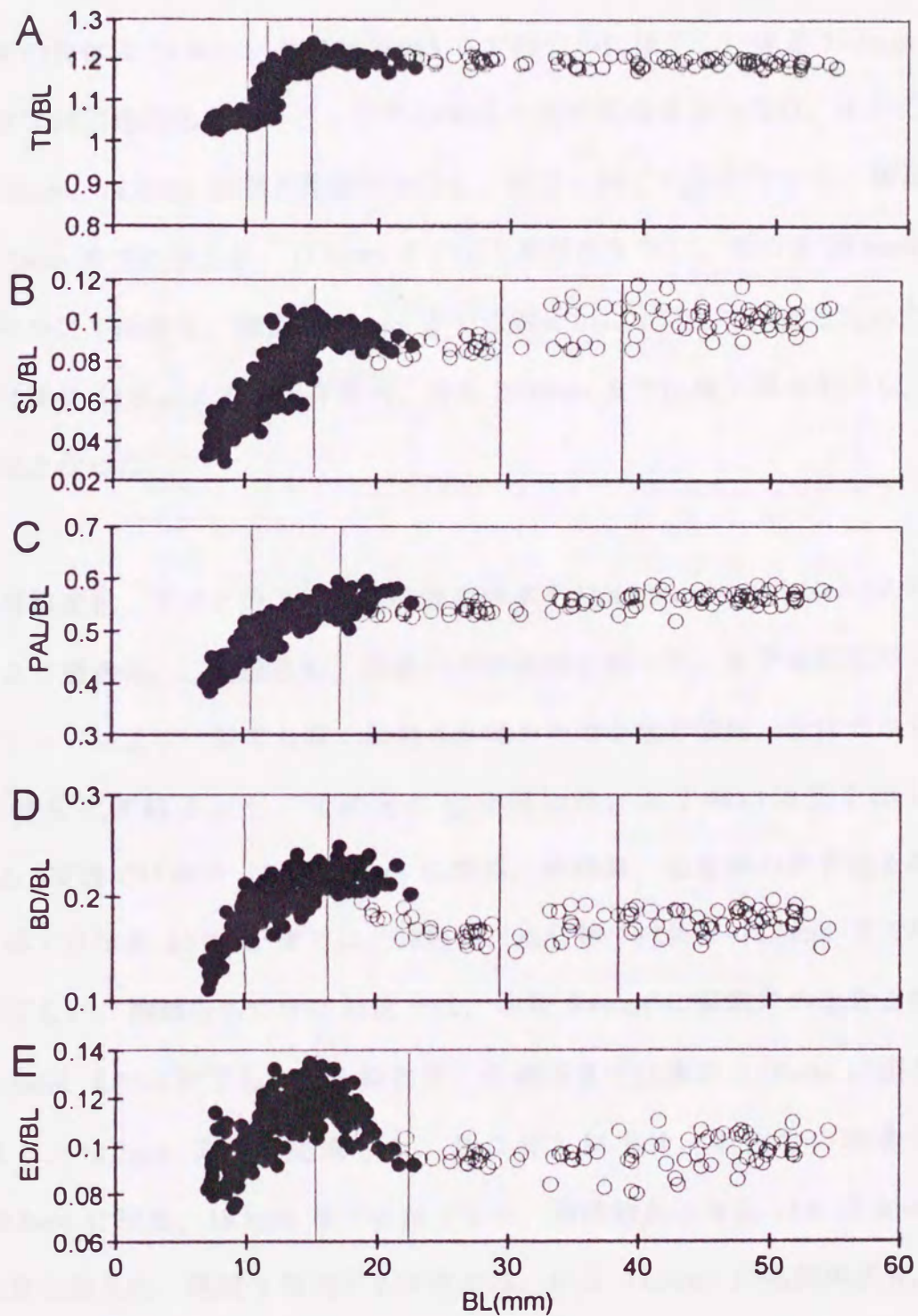
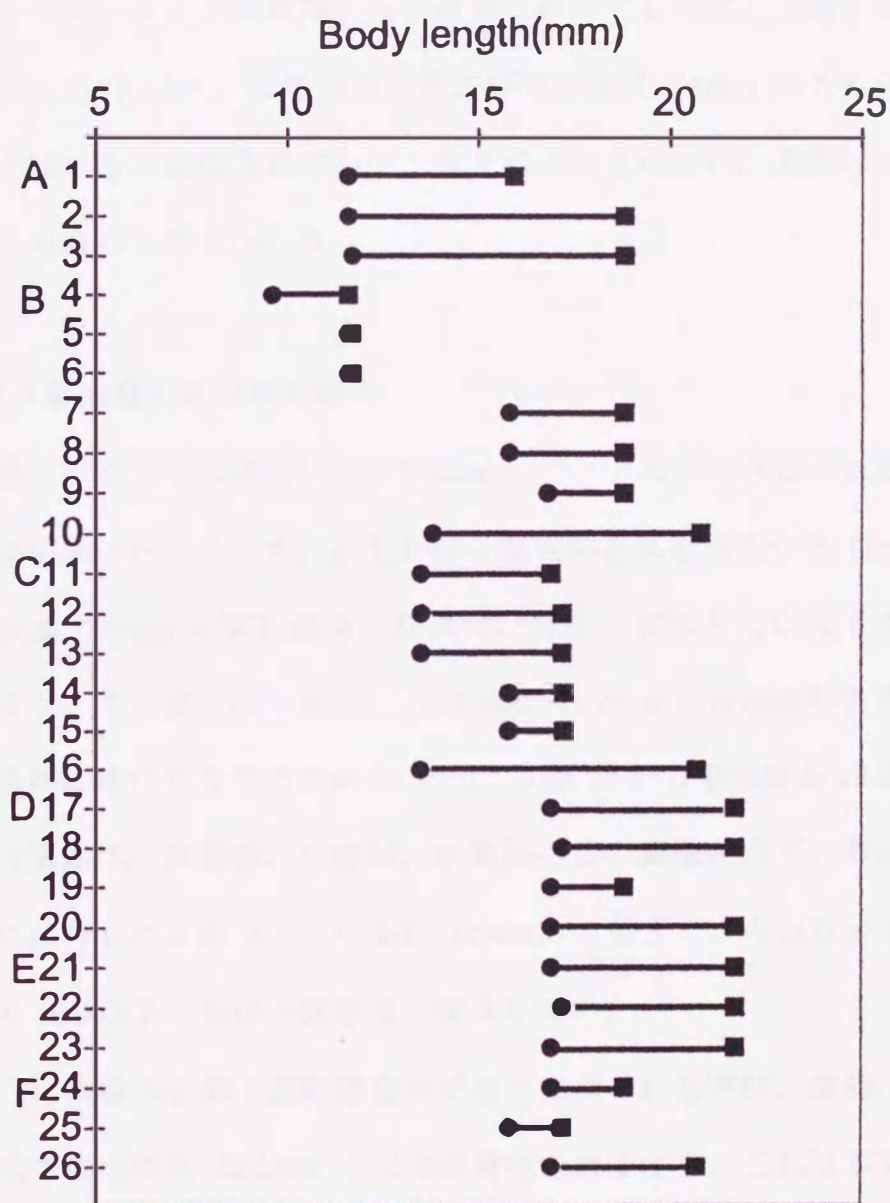


Fig.10. Allometry of each body parts of *T. fasciatus* reared in aquaria (solid circle, n=277) and captured in the Kashima River (open circle, n=94). A) relationship between the ratio of total length (TL) to body length (BL) and body length; B) relationship between the ratio of snout length (SL) to body length (BL) and body length; C) relationship between the ratio of preanal length (PAL) to body length (BL) and body length; D) relationship between the ratio of body depth (BD) to body length (BL) and body length; E) relationship between the ratio of eye diameter (ED) to body length (BL) and body length

まで急上昇し、その後体長 15.5mm までは緩やかに上昇して、親魚とほぼ同じ約 1.17 付近となった。変曲点は体長 10.0, 11.9, 15.5mm に認められた。吻長の体長比は孵化仔魚の 0.03 から体長 15.6mm の 0.09 までほぼ一定の割合で上昇した。その後体長 29.9mm, 体長比 0.085 まで緩やかに低下し、体長 39.0mm で親魚とほぼ同じ体長比となった。肛門前長は 2 回の変曲点がみられ、それぞれ体長 10.8mm, 18.0mm まで上昇傾向を示し、親魚と同じ比率となった。体高は体長 10.0mm までは急上昇、17.5mm までは上昇傾向を示し、その後 29.9mm までは緩やかに下降線を、体長 39.2mm までは緩やかに上昇して一定となった。眼径では体長 15.8 mm までは上昇傾向、体長 22.0mm までは減少傾向を示し、その後一定となった。

内部形態変化 ヤマノカミ仔稚魚の固定標本を Dingerkus and Uhler(1977)の方法により透明化、二重染色し、骨格の形成過程を調べた。各骨格部位がアリザリンレッドにより一部でも赤く染色され始めた時を化骨開始、全体が赤く染まった時を化骨終了とし、それぞれ化骨開始時、終了時の体長を示した (Fig.11)。脊柱では体長 11.6~11.7mm に椎体、神経棘、血管棘の硬骨化を開始し、椎体では体長 15.9mm までに、神経棘、血管棘では体長 18.8mm までに化骨を終了した。胸鰭を形成する部位では、体長 9.6mm に擬鎖骨の化骨を開始し、11.6mm までに終了した。上擬鎖骨、後側頭骨では体長 11.6mm に硬骨化が始まり、11.7mm までに完成した。烏口骨、肩甲骨、射出骨の硬骨化は 15.8~16.8mm に開始、18.8mm までに終了した。胸鰭軟条は体長 13.8~20.8mm の間に化骨を終えた。尾鰭を形成する部位では、体長 13.5mm に尾部棒状骨、下尾骨、準下尾骨、体長 15.8mm に上尾骨、尾神経骨の硬骨化を開始し、16.9~17.2mm までに化骨を終了した。尾鰭軟条では体長 13.5~20.7mm の間に化骨を終えた。背鰭、臀鰭、腹鰭を形成する部位では、各鰭とも体長 15.8~17.2mm に近位担鰭



Bone No.

Fig. 11. Development process of several bones of *T. fasciatus* larvae, juvenile, and young. Solid circles and squares indicate beginning and finishing ossifications, respectively. Bone No. A) vertebral column; 1) centrum; 2) neural spine; 3) heamal spine; B) pectoral fin; 4) cleithrum; 5) supercleithrum; 6) postcleithrum; 7) coracoid; 8) scapula; 9) actinost; 10) ray; C) caudal fin; 11) urostyle; 12) hypural; 13) parhypural; 14) epural; 15) uroneural; 16) ray; D) dorsal fin; 17) proximal pterygiophore; 18) distal pterygiophore; 19) spine; 20) ray; E) anal fin; 21) proximal pterygiophore; 22) distal pterygiophore; 23) ray; F) pelvic fin; 24) distal pterygiophore; 25) spine; 26) ray.

骨，遠位担鰭骨，軟条，棘条の硬骨化が始まり，体長 21.8mm までにすべての部位で化骨が終了した。

このようにヤマノカミの仔稚魚では，尾鰭を形成する部位が体長 17.2mm までに，脊柱と胸鰭を形成する部位が 18.8mm までに化骨を終えており，これは前述したようにヤマノカミが稚魚期から若魚期に移行する時期と一致する。また，後述するように {3-(2)}，天然個体の着底時期は全長 24mm 頃でその後淡水域への遡上を始めると推察されており，全骨格の化骨に伴い，遊泳層を底層に移し，遡上を始めると考えられる。

(2) 発育に伴う遊泳層と走光性の変化

遊泳層の推移 アクリル水槽 (15 × 5 × 150cm) にヤマノカミ仔稚魚を収容し，昼夜間の遊泳層を調べた。そして，成長に伴う昼夜別遊泳層の変化を Fig.12 に示した。平均体長 7.6mm の孵化直後の仔魚では日中，夜間ともに全ての個体が表層部に集まり，その傾向は日齢 21，平均体長 12.3mm の後屈曲仔魚期まで継続した。稚魚期に移行する平均体長 14.5mm，日齢 28 から平均体長 18.2mm，日齢 35 までの個体は，表層部，中層部，底層部の広い範囲を上下に遊泳していた。若魚期に移行した日齢 42 (平均体長 22.4mm) を過ぎてからは日中は全個体が，夜間でも 50%以上の個体が底層部で着底していた。

前述したように本種の主要な遊泳器官を司ると推察される脊柱，胸鰭，尾鰭を形成する骨格部位は体長 18.8mm までに硬骨化を終了する。これは本実験において水槽内で表層部，中層部，底層部の広い範囲を上下に活発に遊泳する時期であり，これらの骨格の形成によって遊泳能力が向上したと考えられる。そして，全ての骨格の化骨を終えた全長 22mm では若魚期に移行し，遊泳層も底層に移行している。

本種の仔稚魚は春季に有明海北部沿岸とそこに流入する主要な河川の感潮域

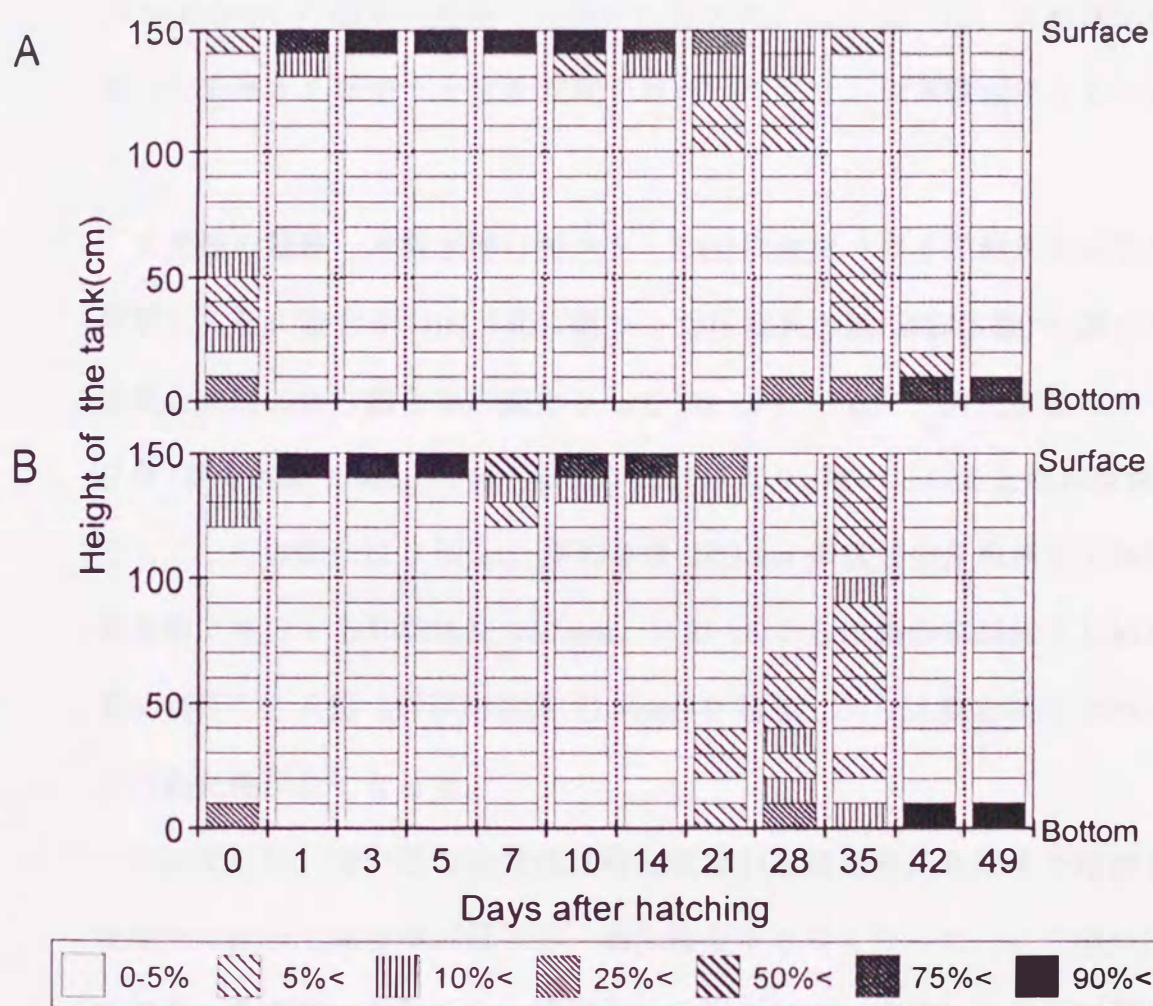


Fig.12. Changes of the swimming layers of *T. fasciatus* reared in aquarium.
A) day; B) night.

に出現し、有明海の最大 6.5m におよぶ潮位差に従って河川と海域を往復する(塚原, 1952; 田北・近本, 1994; 管野, 1981)。後述するように {3-(2)}, 浮遊期の仔稚魚は鹿島川において 3 月後半から 4 月前半に昼夜を問わず採集された。そして、浮遊期の個体は 4 月後半になると急減し、着底前後の全長 24.1~39.8mm の個体が投網で採集され始めた。このように、天然個体は成長に伴って表層から底層へと生活空間を移行しており、本実験結果とも一致した。

走光性の推移 木製水槽(180 × 5 × 5cm)にヤマノカミ仔稚魚を収容し、光を照射してその集合率(100 × 光に集まった仔稚魚の数/全個体数)を調べた。その結果を成長に伴う集合率の変化として Fig.13 に示した。孵化直後のヤマノカミ仔魚(平均体長 7.6mm)は 90%以上が光に集まり、強い正の走光性が観察された。そして、その傾向は日齢 21、平均体長 12.3mm の後屈曲仔魚期まで続いた。稚魚期に移行する平均体長 14.5mm、日齢 28 からは集合率が低下し始め、若魚期に移行した日齢 42(平均体長 22.4mm)を過ぎてからは集合率は 20%以下で、正の走光性がなくなった。

このように、強い正の走光性は孵化直後から後屈曲仔魚期まで続き、その後成長に伴って集合率が低下し、走光性を示さなくなった。この傾向は遊泳層が表層から底層へと移行した時期と一致しており、前述した表層に集まる傾向と正の走光性との間には関連性があると考えられる。

(3) 飼育魚の耳石に出現する輪紋の日周性の検証

ヤマノカミの孵化直後の仔魚の耳石には扁平石(sagitta)と礫石(lapillus)が観察され、星状石(asteriscus)は観察されなかった。それらには孵化直後すでに 2~3 本の輪紋が確認され、その最も外側の輪紋が他よりも明瞭であり、孵化マークであると考えられた。そして、孵化後の日数(日齢)別に、孵化マーク以降に出

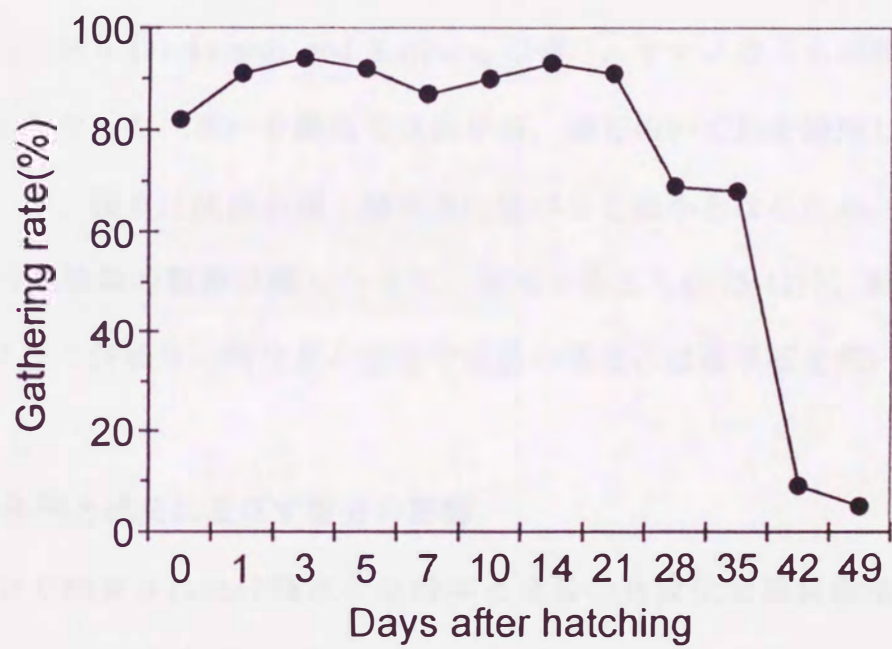


Fig. 13. Changes of the gathering rates under the light of *T. fasciatus* reared in aquarium.

現した輪紋数を計数し、それらの日齢、輪紋数別の出現個体数を図示した (Fig.14)。これらの輪紋数 (R) と日齢 (D) の関係は次式で示された。

$$\text{扁平石} : D=0.99R+0.01 \quad (r=0.998)$$

$$\text{礫石} : D=0.98R-0.04 \quad (r=0.991)$$

扁平石、礫石とも輪紋数と日齢は高い相関性を示しており、直線の傾きは 0.99, 0.98 といずれも 1 に近似し、孵化マーク以降の輪紋は 1 日に 1 本形成される日周輪であることが確認された。また、いずれの耳石においても切片が 0.01, 0.04 とほとんど 0 であることが分かり、孵化マーク以降に輪紋が出現していない個体を日齢 0 とすることができる。一般に魚類の耳石には日周輪が形成されることが知られており (Tsukamoto and Kajihara, 1987)、ヤマノカミも同様であることが明らかとなった。若い日齢魚では扁平石、礫石のいずれを使用しても問題は生じないが、礫石は成長が遅く扁平石に比べると微小となるため、成長した稚・若魚の輪紋数の観察は難しかった。後述するように {3-(2)}、野外で採集したヤマノカミ仔稚魚の孵化日の推定や成長の推定には扁平石を用いた。

(4) 仔稚魚の生残と成長に及ぼす塩分の影響

異なった塩分で飼育された仔稚魚の生残率と全長の日変化を発育段階別に Fig.15 に示した。前屈曲仔魚期 (日齢 10) の場合、試験開始後 2 日目で塩分 0 区の生残率が急に低下し、15 日目で死滅した (Fig.15A)。しかし、他の 3 区の生残率は 53~61% で (Fig.15A)、全長の平均日間成長は塩分 11 区で 0.21mm、塩分 23 区で 0.21mm、塩分 34 区 0.19mm であり (Fig.15B)、成長に有意な差は認められなかった (ANOVA, $p>0.05$)。

浮遊期稚魚 (日齢 35) では、試験開始後 10 日目で塩分 0 区の生残率が 28% となり、20 日で全て死滅した (Fig.15C)。他の 3 区は塩分 11 区で 57%、塩分 23 区で 34%、塩分 34 区で 28% となり (Fig.15C)、塩分 11~34 では高い生残率を示

Days after hatching	13	3 5									
	4	2									
	2	2									
	1	1	3	1							
	0	4									
		0	1	2	3	4	12 13				

Number of increments in sagittae

13	1 2									
4	1 3 1									
2	1 7									
1	2 10 1									
0	4									
	0	1	2	3	4	5	12 13			

Number of increments in lapilli

Fig.14. Relationship between days after hatching and daily increments of sagittae and lapilli of rearing *T. fasciatus*.

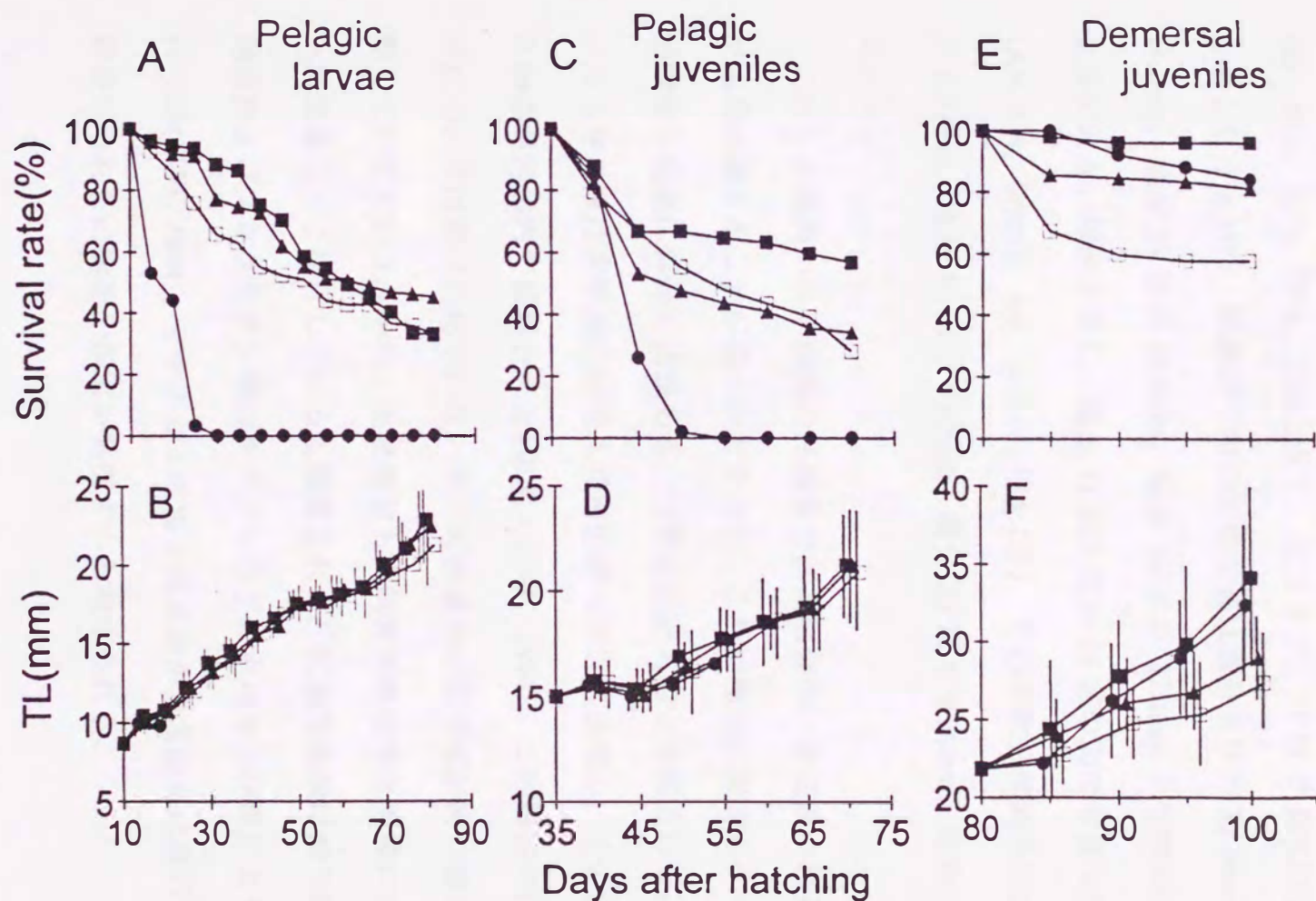


Fig. 15. Survival rates (upper) and growth (lower) of reared *T. fasciatus* larvae and juveniles on various salinity conditions. Rearing experiments were conducted for 3 different growth stages: larvae (daily age 10~90), pelagic juveniles (daily age 35~75) and demersal juveniles (daily age 80~100). Solid circles, squares, triangles, and open squares indicate salinity 0, 11, 23, 34 ppt, respectively.

したが、成長に差は認められず (ANGVA, $p>0.05$) (Fig.15D), 全長の平均日間成長は塩分 11 区で 0.17mm, 塩分 23 区で 0.18mm, 塩分 34 区で 0.17mm であった。

着底期稚魚 (日齢 80) の場合, 試験終了時 (日齢 100) の生残率は塩分 0 区から順に 86%, 96%, 76%, 58% となり, 塩分 0 区, 11 区で 86% 以上の高い生残率を示した (Fig.15E). 試験終了時の平均全長は塩分 0 区が 32.3mm, 塩分 11 区で 34.1mm, 塩分 23 区が 28.9mm, 塩分 34 区が 27.4mm と生残率の高さに応じて全長が大きい傾向を示し, 塩分 11 区と塩分 34 区の間で有意な差が認められた (ANOVA, Scheffe test, $p<0.05$) (Fig.15F). その平均日間成長は塩分 0 区から順に 0.53mm, 塩分 11 区で 0.62mm, 塩分 23 区で 0.36mm, 塩分 34 区で 0.28mm であった。

これらの結果から浮遊期の仔稚魚では高塩分が, 着底後の稚若魚では低塩分が生息に適することが明らかとなった。これは塩分に対するヤマノカミの生理的機能が成長に伴って拡張あるいは変化したものと推察される。浮遊期のヤマノカミ仔稚魚は有明海北部流入河川の河口付近に出現し, その後着底し成長した個体が河川内で採集される (田北・近本, 1994)。この報告では採集地点の塩分については述べられていないが, 天然個体の出現域が河口域から河川内へ移動しているという点から, 生息塩分も本飼育実験結果と同様に成長に伴って徐々に低塩分へと移行していると推察される。広塩性魚類は鰓や腸, 腎臓の機能調節およびプロラクチンやコルチソールなどのホルモン作用により浸透圧調節を行うが (平野, 1994), ヤマノカミの場合浮遊期から着底期に移行する全長 24mm 前後にそれらの機能や作用が発現すると考えられる。

(5) 幼魚の成長, 生残率に及ぼす水温の影響

飼育実験下の各水温区における成長を Table 6, 7 に生残率を Fig.16 に示した。実験 1 (Table 6) は平均全長 57.2~106.0mm の若魚を供試魚として, 水温 20~28 °C

Table 6. Growth and feed intake of *T. fasciatus* on the rearing test (20, 24, 28 °C)

Water temperature (°C)	20	24	28
Total diet intake (g)	71.8	72.8	71.8
Total length (mm)			
Initial	78.0 ± 9.7	77.1 ± 9.2	77.4 ± 10.4
Final	79.7 ± 9.0	78.3 ± 9.6	78.0 ± 10.8
Gain *	1.6 ± 1.4 ^a	1.4 ± 0.81 ^a	0.55 ± 0.70 ^b
Growth rate (%) *	0.22 ± 0.14 ^a	0.18 ± 0.11 ^{ab}	0.10 ± 0.17 ^b

*Gain and growth rate (=100 × gain / initial total length) were calculated by initial and final total length of the survival individuals. The rearing tests at 20~28 °C were designated by a-b for ANOVA. Superscripts shows those treatments in which the mean values are significantly different (p<0.05).

Table 7. Growth and feed intake of *T. fasciatus* on the rearing test (6, 10, 15, 20 °C)

Water temperature (°C)	6	10	15	20
Total diet intake (g)	1.7	3.0	9.4	22.8
Total length (mm)				
Initial	69.9 ± 7.9	66.0 ± 12.3	68.2 ± 9.8	68.6 ± 12.0
Final	69.9 ± 7.9	66.6 ± 12.4	69.3 ± 9.7	71.4 ± 11.6
Gain *	-0.06 ± 0.70 ^b	0.63 ± 0.66 ^b	1.12 ± 1.09 ^b	2.77 ± 1.23 ^a
Growth rate (%) *	-0.01 ± 0.01 ^b	0.10 ± 0.10 ^b	0.17 ± 0.18 ^b	0.42 ± 0.22 ^a

*Gain and growth rate (=100 × gain / initial total length) were calculated by initial and final total length of the survival individuals. The rearing tests at 6~20 °C were designated by a-b for ANOVA. Superscripts shows those treatments in which the mean values are significantly different (p<0.05).

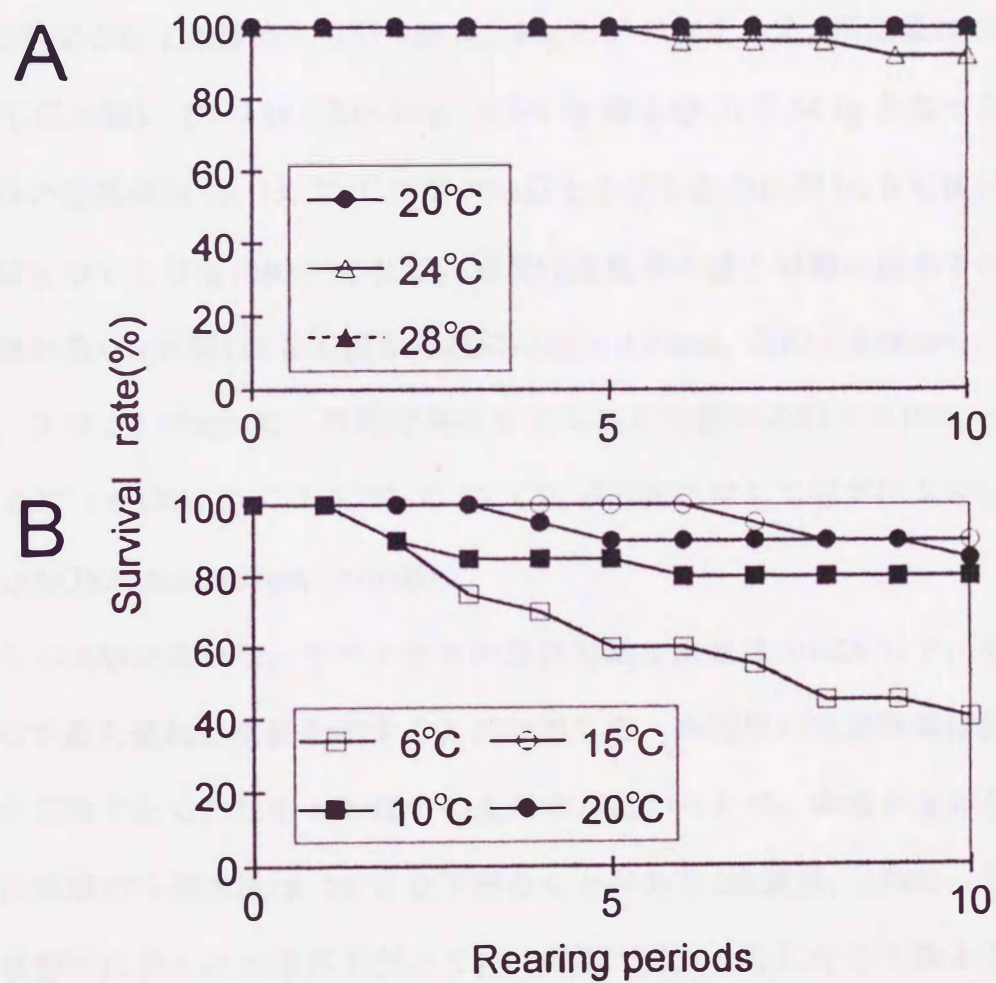


Fig.16. Survival rates in different temperature in *T. fasciatus*.

で10日間行われた。同期間中に1水槽当たり計700尾、75gのメダカを与え、その摂餌量は20、24、28℃区の順に71.8g、72.8gおよび71.8gとなった。生残率は全ての区において90%以上の値を維持した(Fig.16A)。全長の10日間の増加量は20℃区から順に 1.60 ± 1.40 、 1.40 ± 0.81 、 0.55 ± 0.70 mmを示し、20℃区と24℃区が28℃区よりも有意に高かった(ANOVA, Scheffe test, $p < 0.05$)。日間成長率も、20℃区が $0.22 \pm 0.14\%$ 、24℃区が $0.18 \pm 0.11\%$ 、28℃区が $0.10 \pm 0.17\%$ で、20℃区が28℃区に比べ有意に高かった(ANOVA, Scheffe test, $p < 0.05$)。実験2(Table 7)は平均全長50.5~105.7mmの個体を用いて、10日間行われた。同期間中に1水槽当たり計330尾、41gのメダカを与え、摂餌量は6、10、15、20℃区の順に1.3~2.1g、2.6~3.4g、9.2~9.5gおよび21.5~24.1gとなった。試験期間中の生残率は10、15、20℃区が70%以上を示したのに対し、6℃区は50%以下の値を示した(Fig.16B)。そして、成長は生残率の値と同様の傾向を示し、全長の増加量(10日間)は6℃区から順に -0.06 ± 0.70 mm、 0.63 ± 0.66 mm、 1.12 ± 1.09 mm、 2.77 ± 1.23 mmで、日間成長率も6℃区から順に $-0.01 \pm 0.10\%$ 、 $0.10 \pm 0.10\%$ 、 $0.17 \pm 0.18\%$ 、 $0.42 \pm 0.22\%$ で20℃区が全区に対して有意に大きい値を示した(ANOVA, Scheffe test, $p < 0.05$)。

これらの実験結果から、ヤマノカミの生存可能な水温は10~28℃で、その中で20℃が最も優れた成長を示すことが判明した。今回用いた実験魚は夏に採集された若魚であったため6℃区での生残率が低かったが、本種が産卵を行う有明海沿岸域の冬期水温は10℃を下回ることがあり(佐賀県, 1998)、天然のように長期的に徐々に水温が下がっていく環境では、さらに生息可能水温は広がるものと考えられる。一方、後述する鹿島川におけるヤマノカミの成長には夏場に停滞期があり{(3)-5}、この飼育実験結果から天然河川における本種の夏期の成長停滞は水温の上昇が原因である可能性が示唆された。