

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 :

3) 有明海奥部における成育生態

(1) ヤマノカミの生息河川

ヤマノカミの生息河川 調査河川を Fig.5 に、調査結果を Table 8 に示した。本種の若魚、未成魚は長崎県島原半島北部の神代川から諫早湾沿岸、佐賀、福岡両県の有明海に流入する 22 水系、28 河川で採集された。これらの河川は有明海の北部沿岸に河口があり、流域面積や規模には関係なく、一級、二級河川であった。同海域の南部に位置する熊本県の 7 河川と長崎県島原半島東部の 3 河川ではヤマノカミは採集されなかった。塚原(1952)は、ヤマノカミは日本では有明海流入河川、特に福岡県と佐賀県の河川に分布すると報告しており、また、田北・近本(1994)は諫早湾北岸、福岡、佐賀両県のほとんどの河川へ遡上し、島原半島には分布しないとしているが、今回の調査ではこれらの報告にはない島原半島北部の 3 河川で 1993 年と 1997 年に合計 11 尾が採集された。熊本県では緑川と白川で過去にヤマノカミが採集された記録がある(環境庁, 1987)。そして、1998 年にも緑川で本種の未成魚 1 尾が採集されている(永田, 私信)。しかし、今回の調査では熊本県内の 7 河川で 1 尾も採集されず、また、田北・近本(1994)も同河川に浮遊期の仔稚魚が出現しないことを報告しており、緑川で採集された個体は有明海奥部の沿岸から熊本県の河川へと浮遊期に潮流により輸送され、偶発的に遡上したと考えられ、本来定常的には生息していないと推察される。

本種は日本では有明海とその流入河川にしか分布しないが、国外では朝鮮半島の南西部の沿岸および流入河川、中国の渤海、黄海、東シナ海北部とその流入河川(Choi ら, 1983; Li, 1981; Liu ら, 1987; 池田, 1937)に生息する。韓国ではイムジ川、ハン川、ワム川などでの比較的新しい採集記録があるが、中国では揚子江流域とその河口付近での採集記録のみである(Choi ら, 1983; Liu ら, 1987)。このように日本では有明海のみに国外では中国大陸と朝鮮半島に

Table 8. Rivers where *T. fasciatus* were collected in Ariake Sound from 1993 to 1997

River System	River (no.) *	Collecting date	Number of individuals	TL (mm) (min-max)
Suwa	Suwa (8)	Jun. 1993	17	56.8~ 81.6
Domen	Domen (10)	May. 1993	1	48.4
Yabe	Hae (12)	May. 1993	3	35.4~ 35.8
Okinohata	Okinohata (14)	Jun. 1993	1	42.8
Chikugo	Chikugo (15)	Apr. 1993	2	31.2~ 35.6
	Baba (16)	Sep. 1995	3	86.9~ 95.8
	Tade (17)	Sep. 1995	2	97.8, 98.2
Kase	Kase (19)	Apr. 1993	40	19.5~ 30.5
Sakai	Sakai (20)	May 1993	1	34.8
Rokkaku	Rokkaku (21)	Mar. 1994	62	7.1~ 15.0
	Ushizu (22)	Jun. 1993	3	43.8~ 50.1
Megurie	Megurie (23)	May. 1993	3	39.1~ 42.5
Shiota	Shiota (24)	Oct. 1993	26	81.0~137.9
Kashima	Kashima (25)	1993~1998	>1000	7.1~189.0
	Kuro (26)	1993~1998	>50	38.1~50.2
	Naka (27)	1993~1998	>100	35.2~58.0
Tara	Tara (28)	Sep. 1993	1	about 100
Itoki	Itoki (29)	Sep. 1993	1	112.2
Tagosato	Tagosato (30)	Oct. 1997	2	80.9, 100.0
Kofukai	Kofukai (32)	Oct. 1997	3	113.3~120.5
Nagasato	Nagasato (33)	Oct. 1997	1	131.6
Sakai	Sakai (34)	Sep. 1993	3	95.4~111.8
Fukanoumi	Fukanoumi (35)	Sep. 1993	2	97.4, 161.2
Honmyo	Honmyo (36)	Sep. 1993	1	about 100
	Nagata (37)	Sep. 1993	15	85.1~110.9
Yamada	Yamada (39)	Oct. 1997	3	110.3~116.9
Saigo	Saigo (40)	Oct. 1997	6	115.3~144.3
Kojiro	Kojiro (41)	Oct. 1997	1	106.8

*Numbers following the names of rivers refer to the locations shown in Figure 5.

生息する魚類は多く、その例はムツゴロウ、*Boleophthalmus chinensis*、ハゼクチ、*Synechogobius hasta*、ワラスボ、*Odontamblyopus rubicundus*、デンベイシタビラメ、*Cunoglossus lighti* などである(田北, 1980)。このように有明海には大陸との関係が深い種類が多く、かつて有明海が東アジアと陸域または内湾的な海域でつながっていたことを示している。ヤマノカミはその生物地理学的指標種の1つであると考えられる。

本種の主要生息域のひとつである諫早湾では干拓と淡水化事業が進行し、1997年4月14日にこの湾のほぼ全域が水門により有明海から完全に分離された。日本では有明海にしか生息しない、そして、降河回遊といった特殊な生活史を持つ希少生物の生息域の一部が失われたことは、本種の生存に多大なる影響を及ぼすものと考えられる。

最下流堰より上流での生息状況 調査対象8河川における最下流の堰の種類は諏訪川、嘉瀬川、塩田川(Fig.17A)、中川(Fig.17B)では金属製可動式、牛津川(Fig.17C)では石組み固定式、鹿島川(Fig.17D)、境川、長田川ではコンクリート製固定式で、これらは河口から0.8~8.0kmの間に位置した(Table 9)。この堰の中で魚道が設置されていたのは嘉勢川、塩田川、中川だけであった。調査地点は河口から1.2~8.5kmの堰の上流域で、かぶせ網による採集を行ったが、ヤマノカミが採集されたのは牛津川の8.5km地点と鹿島川の6.5~7.0km地点だけであった(Table 9)。両採集地点はともに中流域であり、本種は中・上流域の魚とされてきたこれまでの考え(塚原, 1952)とは異なっていた。しかし、朝鮮半島のワム川では河口から100km以上に本種が遡上している(Choiら, 1983)。ワム川における堰の有無については明らかではないが、有明海に流入するほとんどの河川には河口から10km以内に堰が存在し、そのためその生息域はかなり下流部に限定されており、諏訪川のように河口から1km弱に堰があり、そ



A



B



C



D

Fig.17. The dams of the lowest point in the Shiota (A), Naka (B), Ushitsu (C) and Kashima River (D).

Table 9. Number of *T. fasciatus* collected with casting and cover nets at upper stations of the lowest dam points

River	Lowest dam point (km) *	Sampling station (km) *	Number of individuals
Suwa (8)	2.2	5.8	0
Kase (19)	5.9	7.5	0
Ushizu (22)	7.9	8.5	3
Shiota (24)	8.0	8.5	0
Kashima (25)	6.0	7.0	>100
Naka (27)	3.5	3.8	0
Sakai (34)	0.8	1.2	0
Nagata (37)	2.1	2.3	0

Parenthesis indicates numbers refer to the locations shown in Figure 5; * the upstream distances from the river mouth.

の下流域に成育している場合もあった。後述するように{4-1}、ヤマノカミの遡上実験ではわずか 8cm の隔壁を設置しただけで、その遡上率は 20%にまで低下することが分かっている。本調査で最下流の堰より上流域でヤマノカミの生息が確認されたのは牛津川と鹿島川だけであったが、これらの堰は低く、大潮の満潮時に水位が上昇し、堰が水没する。そのために本種が遡上できたと考えるのが適切で、潮汐による堰の水没や一時的な転倒堰の開放などの例外を除き、現在ではほとんどの河川の堰と魚道を遡上できない状況である。

日本でも河川の下流部から堰が連続せず、たとえ堰があってもヤマノカミが遡上できる簡素な構造の堰であった時代では、ヤマノカミは中・上流域の魚であったと推察される。その頃は農業用水として必要な季節だけ堰が設置されたり、鹿島川や牛津川のように堰高が低く、容易に魚類の移動が可能であったと考えられる。しかし、現在の堰は完全に水脈を遮断する構造に変わり、さらに九州北部の多くの河川では流量が安定せず、後述する鹿島川のように夏場に堰からほとんど水が流れないこともある{(3)-4}。このような人為的な原因によって、ヤマノカミの生息域が上流に及ばなくなったと結論される。

(2) 仔稚魚の分布

有明海北部における 1994 年 2~3 月の稚魚ネット採集結果を Table 10 に示した。本種の仔魚は沖の端川 (St.8-S)、六角川 (St.9-S, 10-S)、鹿島川の河口部 (St.11-S, 12-S) および諫早湾中央部 (St.1-S) で採集され、諫早湾中央部 (St.1-S) を除くと、いずれも岸から 2km 以内のごく沿岸で、干潮時には干潟となる水域であった。採集個体の全長は脊索上屈前の 7.1mm から脊索上屈中の 16.3mm であった。これらが出現した地点の塩分は 16~25 であった。

同年 3~5 月に鹿島川で行った稚魚ネット採集結果を Table 11 に示した。仔稚魚が出現した地点 (St.1-R, 2-R, 3-R) は、塩分 3~25 の感潮域であり、塩分 0 の

Table 10. Number of *T. fasciatus* larvae taken with a larva net, water temperature and salinity in the Ariake Sound on 22 February and 21 March, 1994.

Station	22 February				21 March			
	Number of larvae	TL (mm)	WT(°C)*	Salinity*	Number of larvae	TL (mm)	WT(°C)*	Salinity*
1-S	0	--	7.2	27	2	8.9~12.8	11.6	25
2-S	0	--	8.6	29	0	--	11.8	28
3-S	0	--	8.9	15	0	--	11.8	23
4-S	0	--	6.3	12	0	--	11.0	15
5-S	0	--	6.5	26				
6-S					0	--	12.2	26
7-S	0	--	9.7	9	0	--	15.1	2
8-S	0	--	9.2	4	7	7.1~16.3	11.8	19
9-S	6	7.2~10.1	6.0	16				
10-S					55	7.1~12.8	11.8	17
11-S					2	10.5~11.3	14.1	22
12-S					1	12.5	13.8	18

*,Temperature and salinity were measured at surface water. Blanks indicated not to survey.

--,No collected individuals; Blank, no investigation.

Table 11. Number and total length of *T. fasciatus* collected with a larva net, tide table, water temperature and salinity in the Kashima River from March to April in 1994

Station	Distance in km from the river mouth	Date	Tide table* ¹		Water* ² temperature (°C)	Salinity* ²	Number of fishes	Total length (mm)		
			-	High tide +				Range	Mean ± SD	
12-S (1-R)	0	Mar. 26	77 (3)	20:57	113 (4)	8.2	23	17	7.1~16.8	11.5 ± 2.8
		Apr. 8	84 (3)	20:04	126 (4)	14.8	23	3	16.7~21.7	19.1 ± 2.5
		Apr. 24	76 (3)	20:36	84 (3)	17.8	24	1	18.6	--
		May 11	90 (4)	9:00	70 (3)	21.0	24	0	--	--
		May 24	73 (3)	8:03	87 (4)	20.1	25	0	--	--
2-R	1	Mar. 27	47 (2)	9:03	127 (4)	8.9	18	59	8.1~17.7	13.8 ± 1.9
		Apr. 7	292 (5)	7:32	408 (7)	15.7	6	58	13.0~24.6	20.2 ± 2.4
		Apr. 27	81 (3)	22:51	71 (3)	16.2	13	2	27.2~28.6	--
		May 11	75 (3)	22:00	85 (3)	20.1	4	0	--	--
		May 25	69 (2)	8:49	89 (4)	20.4	15	0	--	--
3-R	3	Mar. 27	71 (3)	21:31	79 (3)	10.4	18	12	13.0~16.1	14.6 ± 1.1
		Apr. 9	80 (3)	20:40	90 (4)	14.9	7	46	16.4~25.0	21.0 ± 1.9
		Apr. 26	80 (3)	22:05	80 (3)	16.2	12	1	22.8	--
		May 10	87 (3)	21:27	73 (3)	21.0	14	2	34.1~40.3	--
		May 24	89 (3)	22:20	79 (3)	21.0	14	1	33.1	--
4-R	4	Apr. 13	76 (3)	22:46	74 (3)	12.8	0	0	--	--
		Apr. 25	78 (3)	21:18	82 (3)	15.6	0	0	--	--
		May 9	83 (3)	20:53	77 (3)	20.4	0	0	--	--
		May 23	88 (3)	20:18	72 (3)	20.4	0	0	--	--

*¹The parenthesis, minus and plus indicate the sampling times, the minutes before then and after.

*²Temperature and salinity were measured at surface water at high tide.

--No or few collected individual.

St.4-R では全く獲れなかった。出現個体の平均全長は 3 月 26, 27 日には St.1-R で $11.5 \pm 2.8\text{mm}$ (SD), St.2-R で $13.8 \pm 1.9\text{mm}$, St.3-R で $14.6 \pm 1.6\text{mm}$, 4 月 7~9 日には St.1-R で $19.1 \pm 2.5\text{mm}$, St.2-R で $20.2 \pm 2.4\text{mm}$, St.3-R で $21.0 \pm 1.9\text{mm}$ であり, 上流ほど大型になる傾向を示した。4 月後半以降の採集個体数は全地点で大幅に減少した。これらの採集は主に満潮をはさんだ前後 3 時間に行ったが, St.2-R における 12 時間の稚魚ネット採集では本種が出現した時間帯は満潮前後各々 2 時間であった (Table 12)。

同年 4~5 月, 鹿島川の投網による採集結果を Table 13 に示した。全ての調査地点で全長 24mm 以上の稚魚が出現したが, 河口部での採集個体数は他に比べて少なく, 全長も小さかった。St.4-R では前述したように稚魚ネットでは仔稚魚が全く獲れなかったにもかかわらず, 4 月 27 日から全長 29.9~40.3mm の成長した個体が投網で採集され始めた。そして, 上流の St.5-R では 4 月 29 日から, さらに上流の St.6-R でも 5 月 1 日からほぼ同大の個体が捕獲された。St.6-R では 5 月 1 日と 10 日の採集時には潜水観察も行ったが, そこで認めたヤマノカミは全て着底した個体であり, 浮遊個体は全く発見されなかった。

このように, 浮遊生活期のヤマノカミ仔稚魚の出現域は有明海北部では河口域を中心とした沿岸部 (塩分 16~25), 鹿島川では St.1-R~3-R のような潮汐の影響を受ける塩分 6~23 の水域だけであった。そして, 4 月 7 日に行った St.2-R での 12 時間調査において, 仔稚魚が採集された時間帯は満潮前後のそれぞれ 2 時間ずつに限られた。佐賀県塩田川感潮域で 1996 年 4 月に行われた 24 時間稚魚ネット採集では, 本種の浮遊期の仔稚魚は海水と河川水の混合する水塊に分布し, 河川感潮域では満潮をはさんだ約 3 時間にのみ出現している (淀, 1997)。これらの結果はヤマノカミの浮遊期の仔稚魚が潮の干満によって生息水塊 (塩分 6~25) の移動にともなって河川と海域の間を往復し, 河川内では満潮前後の塩分を含む水塊に, 海域では干潮時に河口域を中心とした沿岸部に出現すると推察

Table 12. Sampling and tidal time, water temperature, salinity and number of *T. fasciatus* collected at St.2-R in the Kashima River with a larva net on 7 April, 1994

Sampling time	Time lag from the high tide* ¹	Water Temperature (°C) * ²	Salinity* ²	Number of fishes
2:40~50	- 292	12.0	0	0
3:40~50	- 232	12.9	0	0
4:40~50	- 172	14.0	0	0
5:40~50	- 112	14.3	3.2	24
6:40~50	- 52	15.7	6.0	4
7:40~50	+ 8	15.7	5.5	6
8:10~20	+ 38	15.8	3.8	14
8:40~50	+ 68	16.0	2.0	1
9:40~50	+ 128	16.4	1.2	9
10:10~20	+ 158	16.5	0	0
12:10~20	+ 278	16.8	0	0
14:10~20	+ 398	17.5	0	0

*¹The time at the high tide on April 7th was at 7:32. This time lag indicated the minutes before then (-) and after (+).

*²Temperature and salinity were measured at surface water

Table 13. Number and total length of *T. fasciatus* juveniles collected with a casting net, water temperature and salinity in the Kashima River in April and May, 1994

Station	Distance in km from the river mouth	Sampling periods	Water temperature (°C)*	Salinity*	Number of fishes (Frequency of a casting net)	Total length (mm)	
						Range	Mean \pm SD
1-R	0	Apr. 16~30	16.5~16.8	15~17	5 (25)	16.7~18.6	17.7 \pm 1.3
		May 1~15	20.0~23.9	19~24	5 (85)	24.1~41.5	34.1 \pm 6.5
		May 16~31	20.0~20.8	15~24	0 (30)	--	--
2-R	1	Apr. 16~30	19.9~20.8	4~ 5	14 (10)	24.1~34.6	30.1 \pm 3.5
		May 1~15	20.4~21.0	0~ 3	165 (65)	24.0~43.7	32.9 \pm 3.9
		May 16~31	20.8~21.5	0~ 4	20 (40)	27.2~49.8	38.0 \pm 6.4
3-R	3	Apr. 16~30	15.7~17.8	0	8 (20)	24.6~31.7	29.2 \pm 2.3
		May 1~15	20.6~24.0	0	6 (55)	30.3~41.8	25.5 \pm 4.1
		May 16~31	20.4~21.2	0	14 (55)	31.5~40.3	37.2 \pm 2.7
4-R	4	Apr. 16~30	18.2	0	8 (15)	29.9~36.9	32.9 \pm 2.4
		May 1~15	20.0~22.0	0	44 (100)	30.0~45.1	36.9 \pm 3.9
		May 16~31	20.8~21.8	0	8 (65)	31.5~40.3	37.2 \pm 2.7
5-R	4.5	Apr. 16~30	20.6	0	8 (15)	31.9~39.8	35.0 \pm 4.2
		May 1~15	20.4~22.0	0	28 (80)	30.0~46.4	38.4 \pm 3.7
		May 16~31	21.1~22.0	0	15 (55)	31.2~52.7	43.0 \pm 5.6
6-R	6	Apr. 16~30	16.8	0	0 (20)	--	--
		May 1~15	20.1~23.9	0	12 (60)	33.0~42.8	39.2 \pm 2.9
		May 16~31	21.0~22.9	0	14 (60)	31.6~53.7	43.6 \pm 6.0

*Temperature and salinity were measured at surface water while the collections were carried out.
 --No collected individuals.

された。

浮遊期の仔稚魚は鹿島川において3月後半から4月前半に採集された。そして、4月後半になると河川内では塩分0の比較的上流の水域で着底前後の全長24.1~39.8mmの個体が採集されたが、同時期に海域と河口域で行った稚魚ネット採集では浮遊期の個体が急減しており、この時期に本種は着底あるいは底層へ生活空間を移行したと考えられる。実際に1994年5月初旬にSt.6-Rで行った潜水観察でもほぼ同サイズの着底した稚・若魚を潜水下で確認した。

前述した飼育実験では浮遊個体は淡水で死滅し、それ以外の塩分では成育したが、逆に着底後の個体では塩分0~11の方が生残率、成長ともに優れていた。これは本種の浸透圧調節機能が着底期を境に変化することを示唆した。このように天然での発育に伴う仔稚魚の分布や塩分環境の変化と、飼育実験による塩分と生残、成長との関係は一致しており、本種は発育に伴い浸透圧調節機能が変化して淡水適応能が発現し、それにより海域(塩分16~25)から汽水域(塩分6~23)、そして淡水域へと移動すると推定された。

以上をとりまとめると、本種の仔稚魚は有明海北部沿岸とそこに流入する主要な河川の感潮域に分布し、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していることが明らかとなった。そして、その潮の干満による塩分の変化に対して、特定の場所にとどまることなく潮流による水塊の移動とともに漂うことにより、塩分変動による影響を結果的には最小限に抑えていると推察された。そして、成魚とほぼ同じ体型に変わり着底する頃、浸透圧調節機能の発達に伴う淡水適応能の発現により、海域から汽水域へ、さらに淡水域へと徐々に適応し、生息場所を変化させていくと考えられる。

(3) 仔稚魚の成長、孵化日、浮遊期間

仔稚魚の成長、孵化日 1993年の嘉勢川産(n=75)、1994年の鹿島川、六角

川，諫早湾産 (n=75)，1995 年の鹿島川産 (n=40) の仔稚魚から扁平石を取り出し，輪紋数を数えて前述の輪紋数と日齢の関係式から，日齢を査定した．1993 年嘉勢川産の最小個体は全長 15.5mm，日齢 19 であった．そして，最大は全長 30.1mm，日齢 36 であった．1994 年採集個体の全長は 7.1~23.7mm，日齢は 2~31，1995 年の鹿島川における個体の全長は 10.4~22.5mm，日齢は 14~39 であった．これらの全長 (TL, mm) と日齢 (D) の関係を Fig.18 に示した．各年の成長式は次式となった．

$$1993 : TL = 11.63 \times 10^{0.0094 \cdot D} \quad (r=0.752)$$

$$1994 : TL = 7.19 \times 10^{0.0150 \cdot D} \quad (r=0.875)$$

$$1995 : TL = 8.10 \times 10^{0.0127 \cdot D} \quad (r=0.838)$$

これらの成長式において，日齢 0 の全長は年によって 7.19~11.63mm と大きな幅を持っている．この相違は各年の成長の差によるものではなく，使用した標本のサイズの偏りにより，特に 1993 年では全長 15mm 以下の卵黄吸収前仔魚と屈曲前仔魚のデータがなく，他の年の成長式との間に相違が出現したと考えられる．1994 年の標本は全長 24mm を越える着底稚・若魚が，1995 年の標本は全長 10mm 未満の仔魚が欠落しているものの，両成長式は比較的近似しており，ヤマノカミの初期生活史における成長をほぼ的確に表していると考え，両年の平均した成長式を算出し，これを本種の仔稚魚期における成長式とした．すなわち，得られた式は $TL = 7.34 \times 10^{0.0143 \cdot D}$ ($r=0.915$) となった．

次に，天然で採集された仔稚魚の日齢別の成長段階を Fig.19 に示した．日齢 5 未満の個体は 70%以上が卵黄吸収前仔魚で，日齢 5~19 のほとんどが上屈前後の仔魚であった．成長の早い個体では日齢 20 から稚魚期に移行し，日齢 30 からは半数以上が，日齢 40 以降は全個体が稚魚期に移行した．前述したように，飼育条件下では日齢 27 で稚魚期に移行していること，天然個体では日齢 30 で半数以上が稚魚期に移行していることから，本種の稚魚期に移行するまでの期

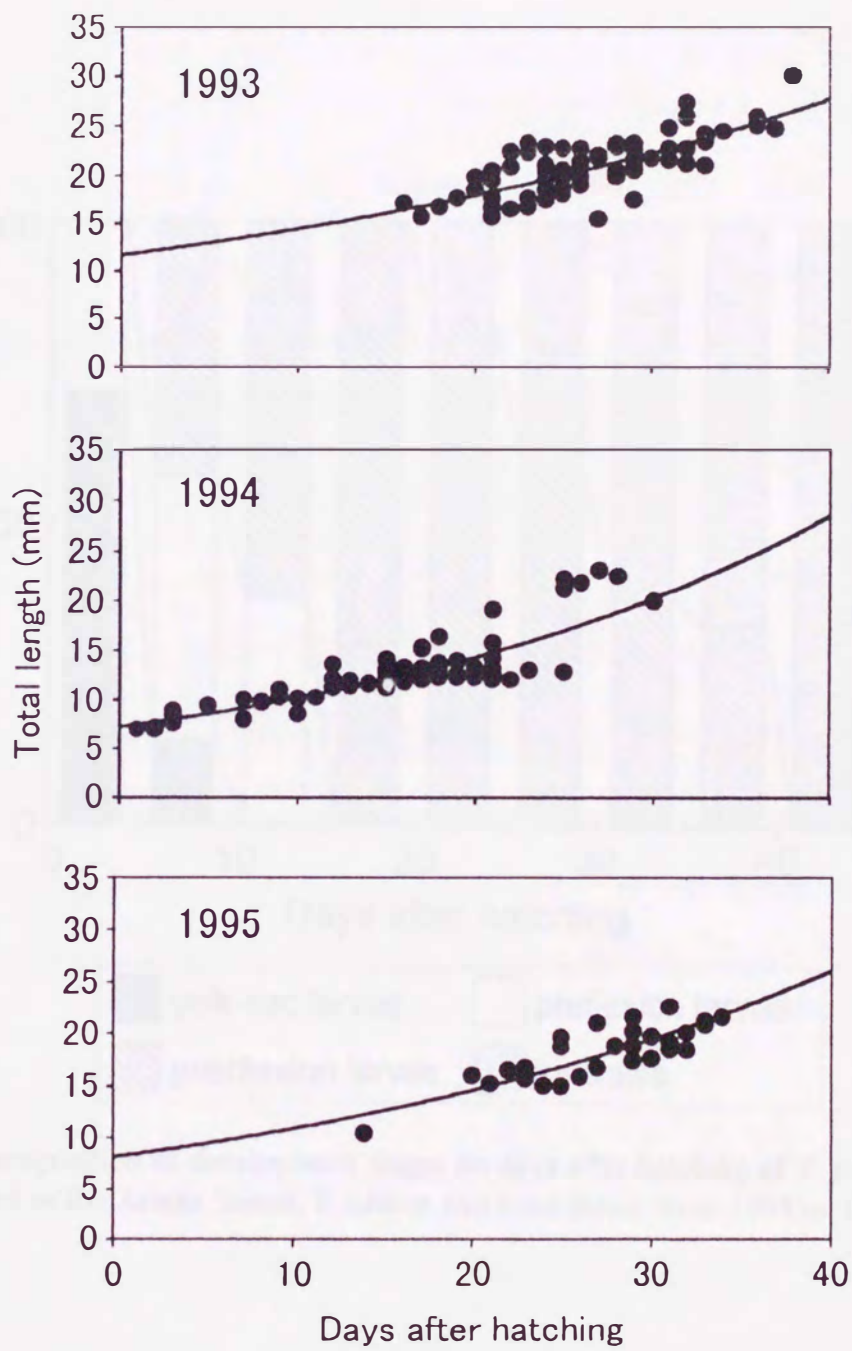


Fig.18. Relationship between total length and days after hatching of *T. fasciatus* collected in the Kase and Kashima River during 1993 to 1995.

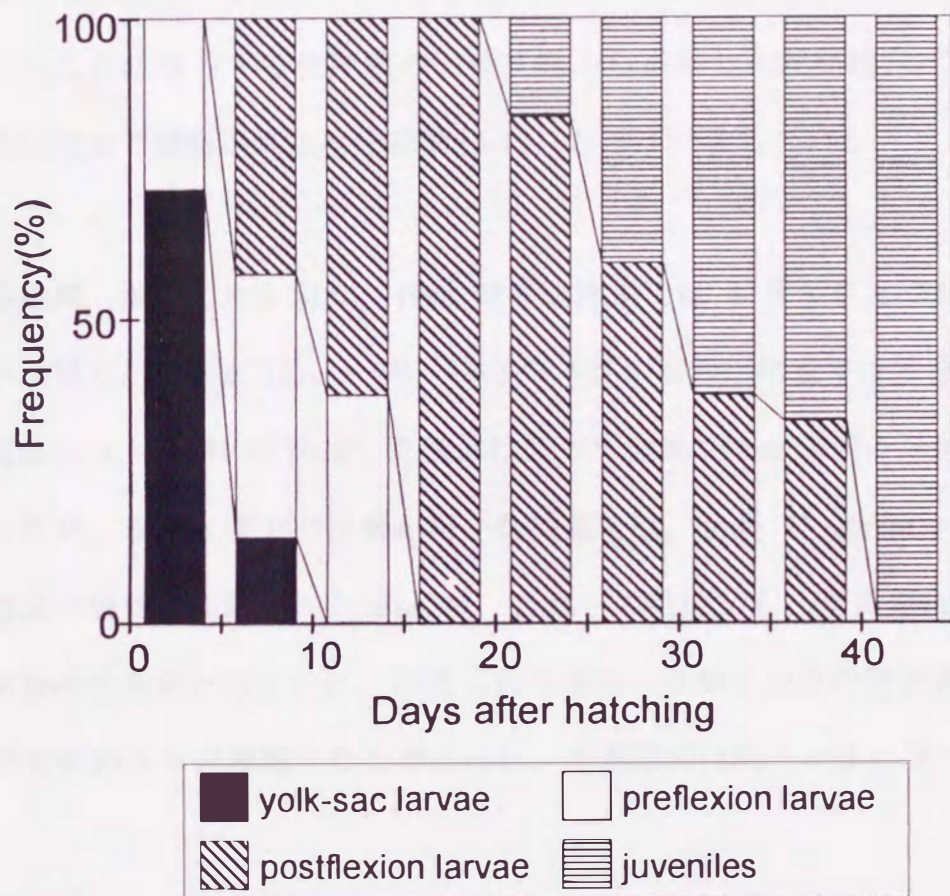


Fig.19. Composition of development stages on days after hatching of *T. fasciatus* collected in the Ariake Sound, Kashima and Kase River from 1993 to 1995.

間はほぼ 30 日と推察された。天然個体の日齢と全長の関係から日齢 30 時の全長を推定すると 19.7mm となった。

一方、これらの個体の日齢と採集月日から推定した孵化日を Fig.20 に示した。1993 年は 3 月 4 日~4 月 1 日、1994 年は 2 月 19 日~3 月 24 日、1995 年は 3 月 7 日~4 月 1 日であり、いずれの年もおよそ 30 日間であった。飼育条件下ではヤマノカミは約 30 日で孵化しており、逆算すると産卵期は 1 月末から 3 月初旬となる。これは後述する生殖腺の発達状態から推察した産卵期 {4-(2)}、および実際に天然で確認された産卵期間 {4-(3)} とほぼ一致している。

浮遊期間 前述したとおり、1994 年の鹿島川では 4 月から上流地点で着底個体が出現した (Table 13)。一方、1993 年 4 月の嘉勢川調査では沖合 1km の海域で稚魚ネットを用いて採集した個体はすべて全長 24mm 未満の浮遊期の個体であったが、嘉勢大堰下で投網を用いた採集では、全長 17~30mm の浮遊個体と着底後の個体が採集された (Fig.21)。これらの結果から、全長 24mm 付近が着底開始時の全長と考えられ、前述した仔稚魚の日齢と全長の関係式から、稚魚は孵化後 35.9 日で着底すると考えられ、浮遊期間は約 1 ヶ月となった。

(4) 移動生態

1993 年 8 月~1996 年 1 月の間に採集・標識放流した個体は計 1,029 尾にのぼり、うち 74 尾が延べ 105 回再捕された。採集個体の全長は最小 24.0mm、最大 185.2mm であった (Fig.22)。1994 年は西日本全般で夏季に大洪水に見舞われ、鹿島川もその影響を受け、8 月以降調査区域内で採集された個体は 16 尾のみであった。標識個体の再捕位置の推移を Fig.23 に示した。これをみると、上流への移動は 5~7 月に、同一地点での再捕は 7~10 月に、下流への移動は 10~翌 1 月に多くみられた。

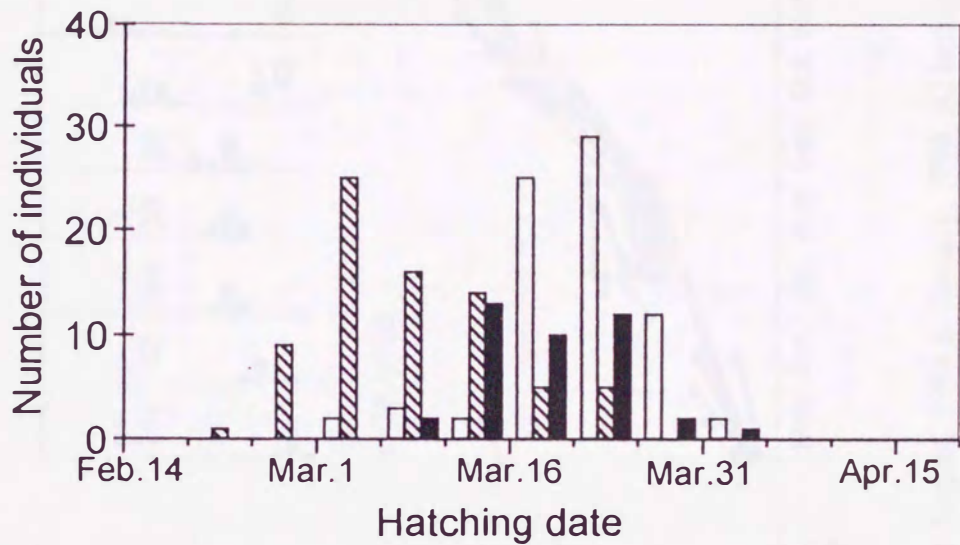


Fig.20. Number of individuals at the hatching dates estimated with daily increments in *T. fasciatus* otoliths in 1993 (□), 1994 (▨) and 1995 (■).

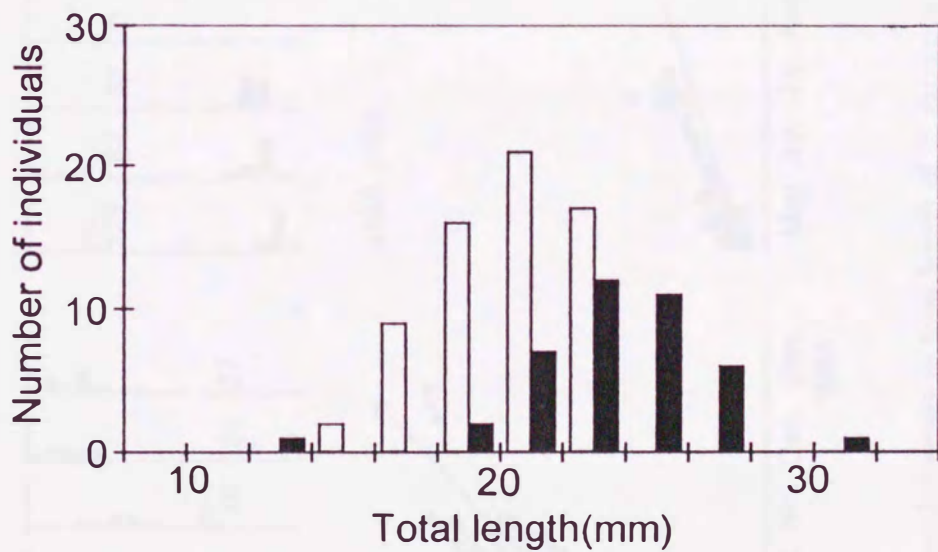


Fig.21. Number of individuals by total length of *T. fasciatus* collected in the Ariake Sound (□) and Kase River (■) in 1993.

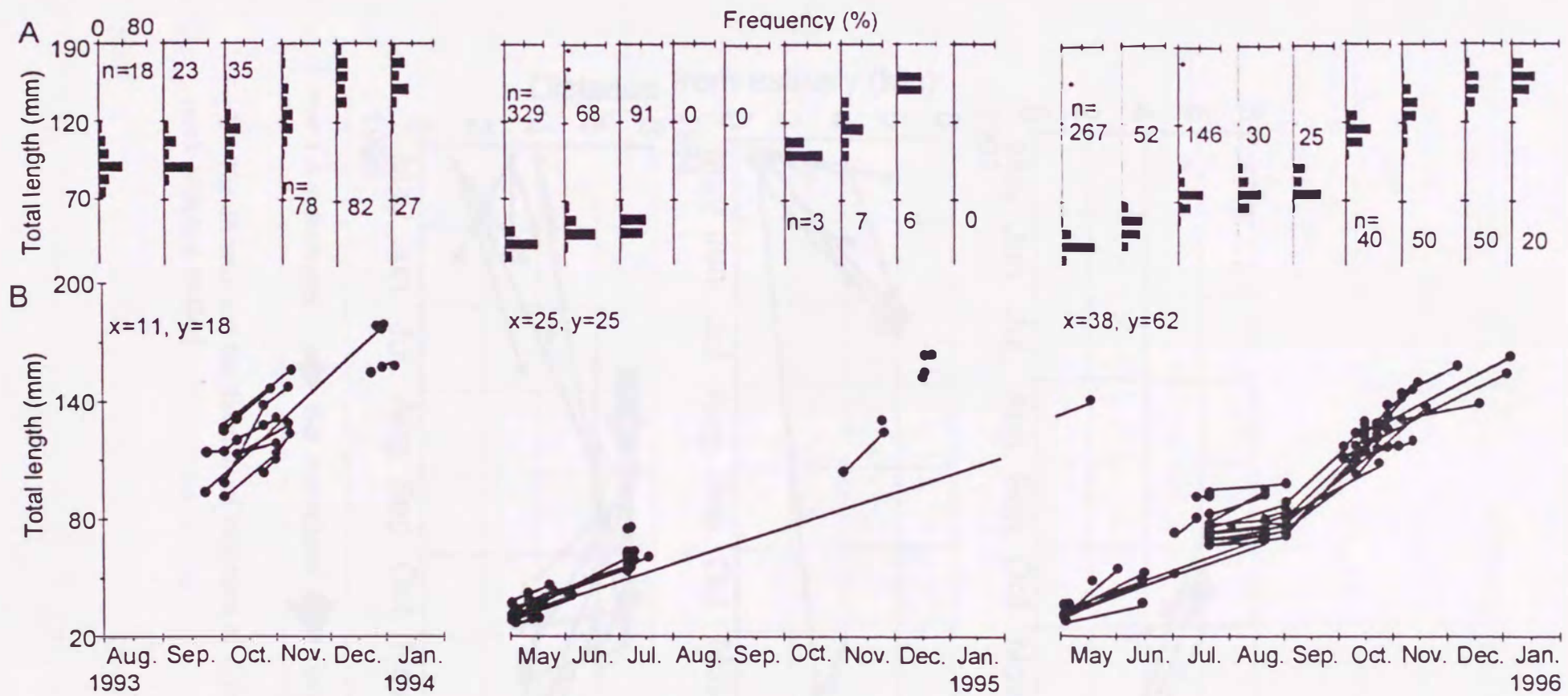


Fig.22. Seasonal changes in total length of *T. fasciatus* in the Kashima River from August, 1993 to January, 1996. A) histogram of total length of all captured individuals; *: 1-year-fish; B) total length in the released and recaptured days; x: number of recaptured individuals; y: number of recaptured times.

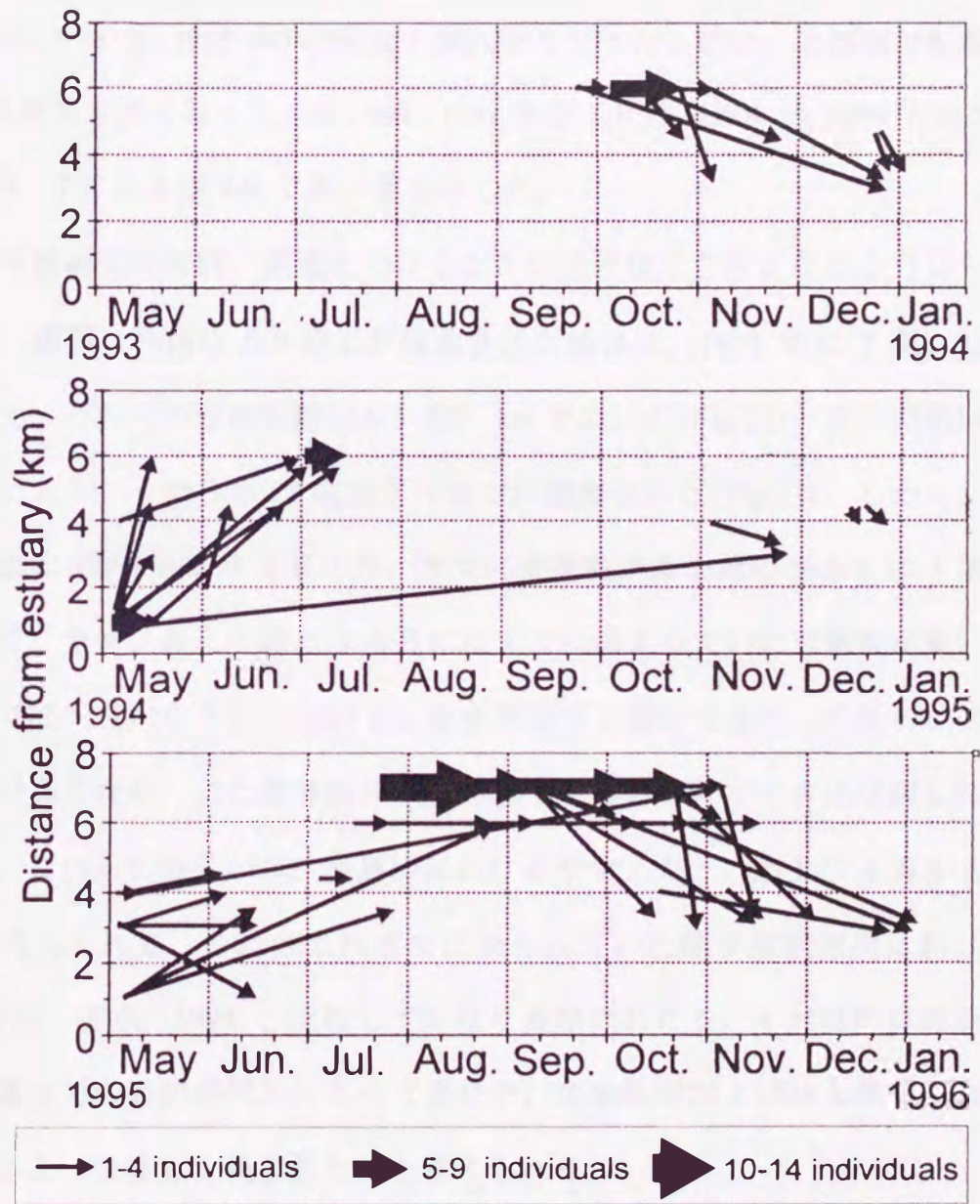


Fig. 23. The distance and the direction of migration of *T. fasciatus* with mark-recapture method.

遡上生態 1994年と1995年の5~8月に鹿島川の各地点で採集したヤマノカミ当歳魚の個体数の推移を Table 14 に、その生息密度(採集個体数/採集面積)の変化を Fig.24 に示した。両年とも5月には河口近くの St.2-R で150尾以上が採集され、生息密度も他の地点より明らかに大きかった。しかし、6月以降は下流部で採集個体数、生息密度ともに減少し、St.1-R では6月、St.2-R では7月(1994年)と8月(1995年)以降全く捕れなくなった。逆に、上流側で採集個体数、生息密度が高くなっており、特に1994年の7月は St.6-R で、1995年の7、8月は St.6-R、7-R および9-R で高い値を示した。

標識・再捕調査は背鰭に標識をつけることが可能な大きさとなる5月から開始された。標識・再捕により遡上が確認された個体は、1994年に7尾、1995年に7尾で、それらの移動距離は0.5~5.0 kmであった(Fig.23)。その時期は主に5~8月にあり、そのうち11尾は7月までに採集された(Fig.23)。しかし、調査開始直後の1994年5月1日には、すでに当歳魚が最上流の St.6-R に1尾出現したので、ヤマノカミの遡上は4月にはすでに始まっていた可能性が高い。

鹿島川では5月から7月にかけて、生息密度が下流側で高かったものが次第に上流側で高くなり、また標識個体により遡上が確認されたのもほぼ同じ時期であった。これらの結果から、鹿島川におけるヤマノカミの遡上は4月から7月までと考えられる。これはこれまでに知られていた諫早湾数河川における4~5月(田北・近本, 1994)と比較してかなり長期にわたる。それは河口部から最下流の堰までの距離が河川によって異なり、生息範囲および遡上期間についても河川によって著しく異なるためと考えられる。

1998年6月3~5日、16~18日、7月1~3日および16~17日に St.5-R と St.6-R の間に遡上トラップを仕掛け、4時間毎に採集し、遡上時間帯を検討したところ、2~6時および14~18時の間に多く遡上する傾向が認められた(Table 15)。同期間中の満潮の時刻は6月3~5日は5:30と18:10、6月16~18日は2:30と

Table 14. The number of juveniles and young fish, *T. fasciatus* collected in the Kashima River from May to August in 1994 and 1995

Month	St.1-R (0)*	St.2-R (1)*	St.3-R (3)*	St.4-R (4)*	St.5-R (4.5)*	St.6-R (6)*	St.7-R (7)*	St.8-R (4.5)*	St.9-R (3.5)*	St.10-R (8)*
In 1994										
May	5	185	20	52	48	26	-	-	-	-
June	0	15	8	11	10	27	-	-	-	-
July	0	0	3	5	4	81	-	-	-	-
In 1995										
May	0	151	45	19	5	1	0	1	18	0
June	0	25	9	1	2	7	0	6	20	1
July	0	7	3	0	2	20	34	9	74	16
August	0	0	3	0	1	3	21	0	2	0

*, The distances upstream from the river mouth (km).

-, no investigation.

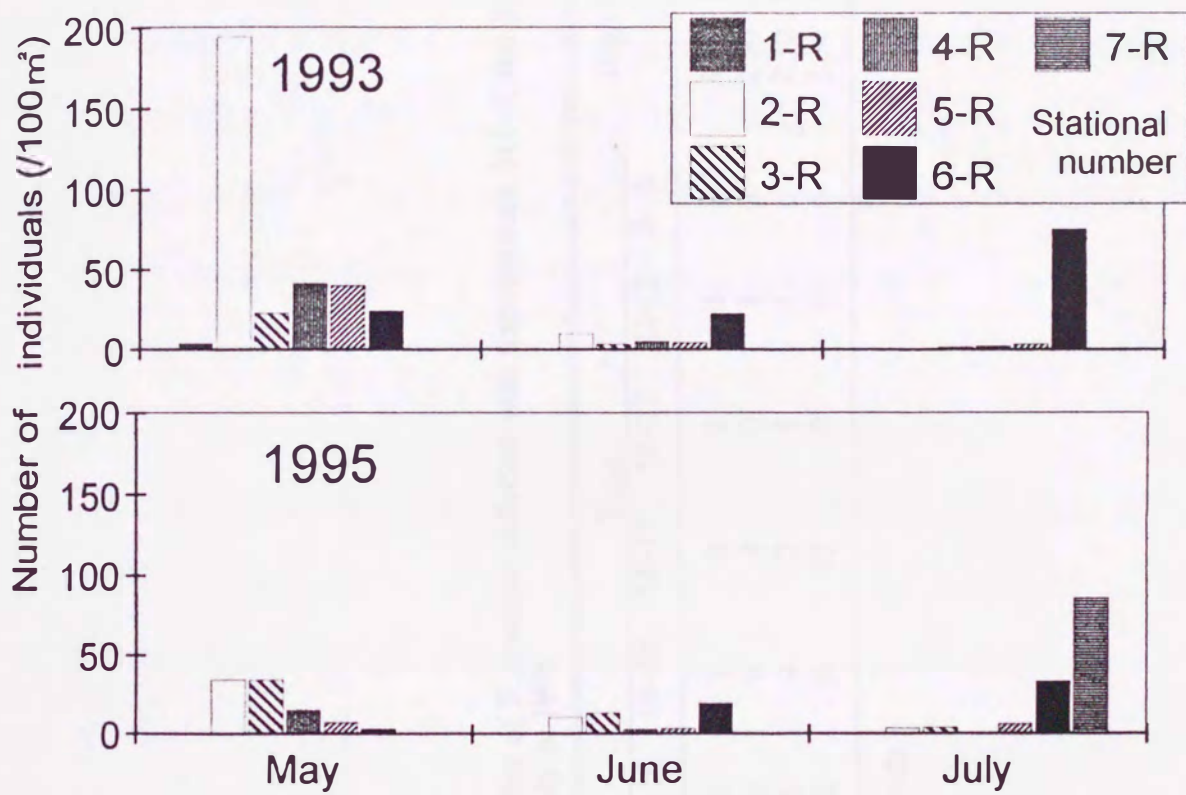


Fig.24. Monthly changes in densities of *T. fasciatus* in the Kashima River during ascending season from May to July in 1994 and 1995.

Table 15. Hourly changes in number of *T. fasciatus* collected with traps between St.5-R and St.6-R in the Kashima River from June to July in 1998

Sampling dates	Time						High tide*	
	6~10	10~14	14~18	18~22	22~ 2	2~ 6		
June 3~ 5	0	1	0	2	0	3	5:30	18:10
June 16~18	0	0	4	0	3	3	2:30	14:50
July 1~ 3	6	9	2	1	3	6	2:30	15:00
July 16~17	0	0	13	0	0	6	2:30	14:00

*, The averages of times at high tide.

14:50, 7月1~3日は2:30と15:00, 7月16~17日は2:30と14:00頃であり(Table 15), 本種の遡上が主に満潮の前後に行われることが示唆された。

標識・再捕調査で鹿島川本流と支流, および鹿島川と隣接する塩田川との間を移動した個体が3尾確認された。1994年には5月1日に鹿島川のSt.2-Rで標識放流した個体(全長31.0mm)が5月22日に塩田川のSt.10-Rで全長41.0mmとなり, 1995年には5月と7月に中川のSt.9-Rで標識放流した個体(全長48.2, 75.2mm)が, 8月に鹿島川のSt.7-Rで全長73.2, 78.0mmとなって再捕された。これらは夏に流量が低下して生息場所が干上がったため, 比較的流量のある他の河川へ移動したものであった。このように遡上の過程で一時的に降河し, 他の河川へ移動する現象は, 生息環境の悪化から逃避した場合にみられると推察された。

定住期の生態 標識放流した場所と同じ地点で再捕される定住性の高い個体は7月以降急激に増加した(Fig.23)。これらのほとんどは上流のSt.6-R, 7-Rで繰り返し再捕され, この傾向は10月まで継続した(Fig.23)。1995年9月1日に行ったSt.7-Rでの採集では, コンクリート護岸の隙間からしみ出す湧水に本種が集まり, わずか0.5×2mの範囲で21尾が採集された。そのうち再捕個体は9尾で, 全て定住個体であった。調査時のSt.7-Rの水温は約32℃であったが, 湧水部だけは約28℃であった。流心部の水温が28℃以下になり湧水部と変わらなくなった9月後半以降には, これらの定住個体はSt.7-Rの広範囲で再捕された。

田北・近本(1994)は遡上期以降に本種があまり移動しないことを述べている。著者らの調査でも同様の傾向が認められ, 特に8, 9月の定住傾向はかなり強いと考えられる。鹿島川のような小規模河川では降水量の少ない夏場は流量が低下し, 水温が急激に上昇することがある。このような場合, 1995年の

夏のように周囲よりも水温が低い湧水にヤマノカミが密集する状況がしばしば認められた。このように、遡上を終えて定住した個体は高水温期には水温の低い場所へと集まり、生息範囲が縮小する傾向が認められた。

降河生態 かぶせ網による St.6-R, 7-R における採集では、7月から10月後半まで常に10尾以上が採集されたが、その個体数は11月から減少し、11月下旬(1993年)と12月上旬(1995年)以降には1尾も採集されなかった(Table 16)。また、下流の St.3-R~5-R に設置した降河トラップでは翌1月前半まで10尾以上が捕獲されたが、1月後半には少数尾しか採集されなかった(Table 16)。一方、標識・再捕調査では、7月から10月まで、上流の St.6-R, 7-R において多くの定住個体が出現したが、10月下旬以降そこでの再捕個体数が減少し、逆に降河個体が St.3-R~5-R の降河トラップで翌1月前半までに16尾採集された(Fig.23)。

これらの結果から10~11月が河川内における本種の降河期と考えられる。しかし、ヤマノカミの産卵場所は海域であり(塚原, 1952; Shao ら, 1980), 今回の採集地点が河口から3km以上上流であるので、さらに河口までの降河と海域での移動を続けることが予想される。著者が行った採集個体の室内産卵実験結果によると、毎年1月後半から2月前半には産卵を始めており、1月後半には海域の産卵場への移動を終えると予想される。すなわち、本種の降河期は10~11月で、さらに約半月で海域の産卵場に到達すると結論される。

次に降河時期の雌雄差を検討するため、雌雄の降河個体数を時期別に比較した。河口から3km上流に設置された St.3-R の降河トラップでは、1993年には雄が57尾、雌が54尾、1995年には雄が69尾、雌が60尾採集された(Fig.25)。雌雄の採集個体数は10~12月の間はほぼ同数であるのに対し(1993年11月: $\chi^2=0.50$, $p>0.05$; 12月: $\chi^2=0.34$, $p>0.05$; 1995年10月: $\chi^2=0$, $p>0.05$; 11月:

Table 16. The number of individuals, *T. fasciatus* collected at St.3-R~5-R with traps and St.6-R, 7-R with cover nets in the Kashima River from August to January in 1993 and 1995

Seasons	Stational number			
	3-R, 4-R	6-R	3-R, 4-R	6-R, 7-R
	(In 1993)		(In 1995)	
Aug. 16-31	-	18	-	20
Sep. 1-15	-	12	-	24
Sep. 16-30	-	11	-	2
Oct. 1-15	-	18	2	13
Oct. 16-31	4	12	15	15
Nov. 1-15	19	3	24	5
Nov. 16-30	40	0	16	2
Des. 1-15	33	0	20	0
Des. 16-31	32	-	32	0
Jan. 1-15	37	-	19	-
Jan. 16-31	4	-	1	-

- , no investigation.

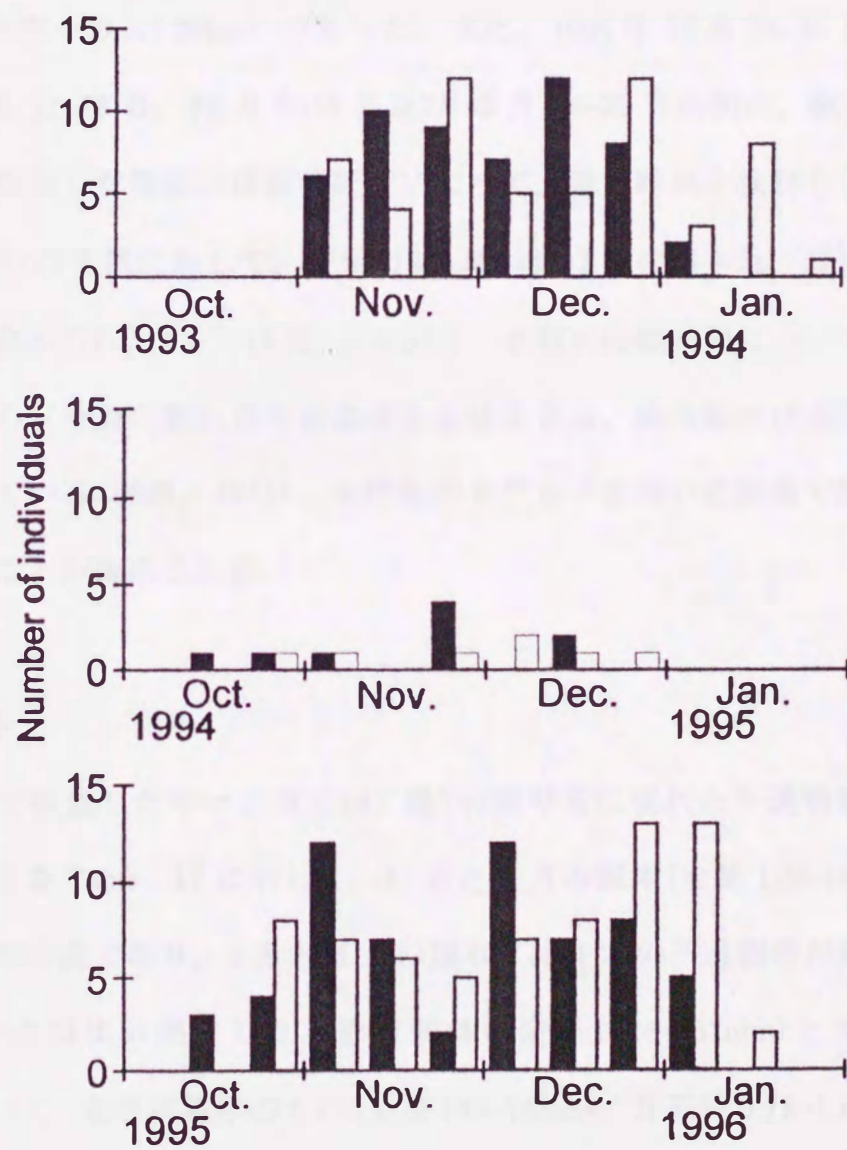


Fig.25. Seasonal changes in number of males(□) and females(■) of descending *T. fasciatus* caught with the trap from October to January at St.3-R in the Kashima River.

$\chi^2=0.10$, $p>0.05$; 12月: $\chi^2=0$, $p>0.05$), 両年とも1月の雄の個体数が有意に雌よりも少なかった(1993: $\chi^2=11.52$, $p<0.001$; 1995: $\chi^2=4.04$, $p<0.05$). これは雄の方が降河期間が短いか,あるいは雌雄の降河期間は同じだが雄の方が前半に多く降河することを示唆している.

異なった場所に設置した降河トラップで2回以上採集された個体は5尾いた. それらの降河距離と採集日から10日あたりの降河距離を計算したところ, 0.16~3.75 km (平均 1.59 ± 1.29 km) であった. また, 1995年10月24~30日, 11月8~14日, 11月22~28日, 12月9~15日及び12月24~30日の間に, St.3-Rの降河トラップで採集した個体の採集時間帯によって, 降河時刻を検討したところ, 日中(6~18時)の9尾に対して, 夜間(18~6時)は32尾採集され, 昼夜の個体数に有意差が認められた($\chi^2=18.82$, $p<0.001$). 本種の活動時間については, 昼間は河川の石の下や岩の割れ目で単独底生生活を営み, 降河期には夜間に河を下るといわれている(塚原, 1952). 本研究のトラップを用いた採集で降河期は夜間移動することが確認された.

(5) 年齢と成長

年齢 鹿島川で採集したヤマノカミ(47尾)の扁平石に現れた不透明帯の数と扁平石の大きさを Table 17 に示した. 12月と1月の個体(全長 110~148mm)では不透明帯は未形成であり, 2月と3月の標本には1本の不透明帯が形成された個体と未形成個体が混在した. 形成個体の全長(126~167mm)と耳石長(0.78~0.95)において, 未形成個体のもの(全長 140~165mm, 耳石長 0.75~1.10mm)との間に有意な差は認められなかった(Mann-Whitney, U-test, $p>0.05$). 産卵期を終えた4月以降の越年個体には全個体で年輪と考えられる不透明帯が1本観察された. したがって, 2~3月が本種の年輪形成期と考えられ, 耳石に不透明帯がある個体は1歳魚(越年魚)と判断された.

Table 17. Monthly changes of ring number and major axis of sagittae in *T. fasciatus* collected or fixed before and after spawning season from 1997 to 1998

Month	Number of fishes	Total length (mm)	Characteristic of sagittae	
			Ring number	Major axis
Dec.	1	131.0	0	0.70
Jan.	5	110.0~147.9 (130.8 ± 14.8)	0	0.75~1.00 (0.84 ± 0.10)
Feb.	1	165.0	0	0.90
	2	159.8~167.2 (161.5 ± 7.8)	1	0.93~0.95 (0.94 ± 0.03)
Mar.	4	140.2~157.8 (152.5 ± 8.5)	0	0.78~0.95 (0.89 ± 0.08)
	18	126.0~162.0 (143.2 ± 12.1)	1	0.75~1.10 (0.87 ± 0.09)
Apr.	13	132.1~187.9 (151.2 ± 15.9)	1	0.80~1.30 (0.99 ± 0.12)
May	2	135.2~145.6	1	1.00~1.30
Jul.	1	144.0	1	1.00

Parenthesis, average ± SD.

従来ヤマノカミは満2歳で産卵し、一部成長の早い満1歳魚が産卵に加わると考えられてきた(塚原, 1952)。しかし、田北・近本(1994)は採集魚の全長組成によって本種は1歳で産卵すること、一部越年魚が存在することを報告している。本研究でも耳石による年齢査定、後述する採集魚の全長組成、標識魚の再捕によって、本種の産卵期の1~3月の個体は全て満1歳魚であり、一部産卵後も生存する個体がいることが確認された。また、産卵親魚に2歳魚が存在しないことから、本種の寿命はほとんどの個体で約1年であると結論される。しかし、水槽内で繁殖させた個体を水温管理下(25℃以下)で継続して飼育した場合、少数ではあるが翌年再び繁殖している(竹下・木村, 1994)。この結果は天然では夏の高水温がヤマノカミの越年個体の生存と翌年の産卵に大きく影響し、結局は1歳の寿命となることを示唆している。

成長 1993年8月から1998年3月の間に採集されたヤマノカミ1647個体の孵化後日数と全長の関係から、ヤマノカミの成長を検討した。前述したようにヤマノカミの浮遊期仔魚は3月中旬に多く出現したため、3月15日を日齢0と仮定して、各個体の孵化後日数を採集日と年齢から逆算し、日齢(孵化後日数)と全長の関係を調べた(Fig.26)。その結果、日齢約360までは直線的に成長し、1年で120~190mmに達した後、成長が停滞し、個体数は急減した。これらの結果から、ヤマノカミは1年で120~190mmに達することが分かった。また、採集個体の月別全長組成と標識・再捕個体の全長の推移をすでにFig.22に示したが、これをみると、3月に全長20~50mmであったものが、10月には90~130mm、翌1月の産卵直前には120~190mmとなり、直線的な成長を示した。さらに、各時期の全長ヒストグラムは1つのモードだけを示し、明らかに異なった年級と推定される個体は5個体を除いて出現せず、ヤマノカミは満1歳で産卵し、寿命を終えると結論される。

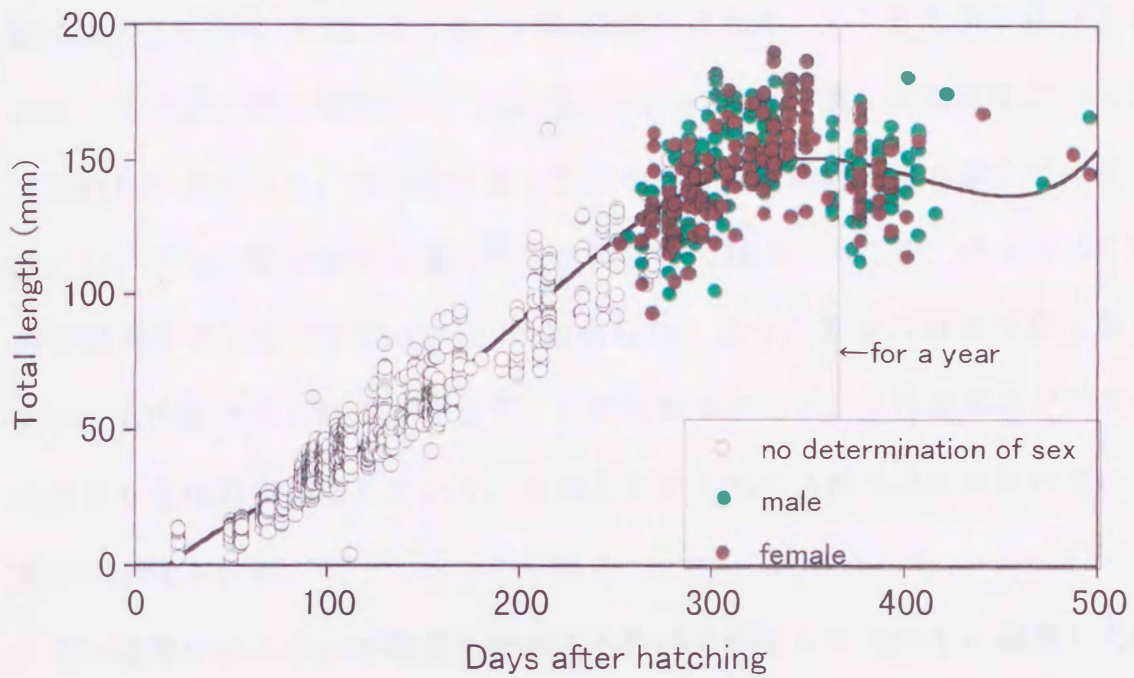


Fig.26. The growth curve of *T. fasciatus* (n=1647) collected in the Kashima River and the Ariake Sound from 1993 to 1998.

再捕個体が多かった 1995 年について、Fig.22 をもとにヤマノカミの成長をさらに検討した。放流時と再捕時における全長の直線傾斜によって時期別の成長をみると、1 日当たりの全長の増加量は 5~7 月では平均 $0.35 \pm 0.24\text{mm}$ 、7~9 月では $0.16 \pm 0.20\text{mm}$ 、9~1 月では $0.78 \pm 0.18\text{mm}$ であった。その日間成長率は順に $1.03 \pm 0.74\%$ 、 $0.22 \pm 0.27\%$ 、 $0.74 \pm 0.24\%$ となり、5~7 月と 9~1 月が 7~9 月に対して有意に優れ (ANOVA, Scheffé test, $p < 0.05$)、夏に成長停滞期があることが明らかとなった。前述したようにヤマノカミ当歳魚の高水温下での飼育実験においても、生残や摂餌量はあまり影響を受けないものの、成長は 28°C で減少傾向を示しており {2-(5)}、今回明らかとなった夏場の成長停滞は高水温によるものと考えられる。そして、この時期のヤマノカミは湧水などに高密度に集まり定住傾向が増しており、水温上昇が本種の活動や成長を妨げている可能性が示唆された。

次に雌雄による成長の差異を検討する目的で前述した St.3-R に設置した降河トラップで採集された個体 (Fig.25 参照) の雌雄の全長を比較した。これらの全長は 1993 年の雄では $142 \pm 18\text{mm}$ ($n=57$)、雌では $148 \pm 22\text{mm}$ ($n=54$)、1995 年の雄では $148 \pm 20\text{mm}$ ($n=69$)、雌では $145 \pm 17\text{mm}$ ($n=60$) であり、両年とも有意な雌雄差は認められなかった (Mann-Whitney, U-test, $p > 0.05$)。成長でも雌雄の全長変化は重複しており (Fig.27)、ヤマノカミには雌雄の成長や大きさに差が出現しないことが明らかとなった。一般に淡水カジカ科魚類は雌雄の大きさに違いがあり、雌の成長速度が遅く成熟年齢も異なることが知られており (Goto, 1984; Natsumeda ら, 1997)、本種の雌雄の全長に有意な差がないことは、他のカジカ類との特徴的な相違点である。

採集魚の全長組成の中で、1994 年 6 月の 3 尾 (全長 140~170 mm)、1995 年 5 月の 1 尾 (141 mm) および同年 7 月の 1 尾 (152 mm) は同時期の他の個体群に比べて明らかに大きかった (Fig.22)。これらは前述した扁平石の観察から越年個

体であることが確認され、そのうち1尾は再捕個体で、1994年5月に全長43.6mmだったものが、翌年5月に141.3mmに成長したものであった。田北・近本(1994)はヤマノカミの越冬魚を有明海で2尾採集している。著者の標識・再捕調査では、再捕個体全74尾中、越冬個体は1尾のみで、越冬個体と推察された大型個体は計5尾(雌3尾、雄2尾)であり、それらは夏以降には採集されなかった。したがって、前述した年齢査定によって確認された結果と同様に、本種の繁殖は満1歳時のみで、ごく稀に採集される越冬個体も大半は翌年の繁殖に寄与せずに弊死するものと結論される。

(6) 食性

胃内容物の種類別個体数%の月別変化と供試魚の生息域をFig.27に示した。4月は仔稚魚が海域と汽水域に多く出現したため、カラヌス目 Calanoida とアミ目 Mysidacea を主食とし、全体の87%を占めた。5、6月はヤマノカミが河川に入り、汽水と淡水域に生息していたため、アミ目以外に半翅目 Diptera が多く出現し、7、8月には完全に淡水域に移行したため、胃内容物は水生昆虫類とコイ目、スジエビ *Palaemon pausidens* などの淡水性動物で占められた。9~1月にかけては全長の大型化に伴い、胃内容物も大きくなり、テナガエビ *Macrobrachium nipponense*、バラタナゴ *Rodeus* 類などが丸飲みされていた。産卵期の2~3月は海産性のエビ類や魚卵などが観察された。空胃率は4~12月は4.8~50%で特に傾向は認められなかったが、産卵期の1~3月は58.3~80.0%と高い値を示した。

次に胃内容物の種類別個体数%の全長別変化をFig.28に示した。全長40mm未満の個体では胃内容物組成の70%以上がカラヌス目 Calanoida で占められた。全長40~60mmではカラヌス目 Calanoida の組成比が減少し、半数以上がアミ目 Mysidacea であった。全長60~80mmではカラヌス目 Calanoida、アミ目 Mysidacea

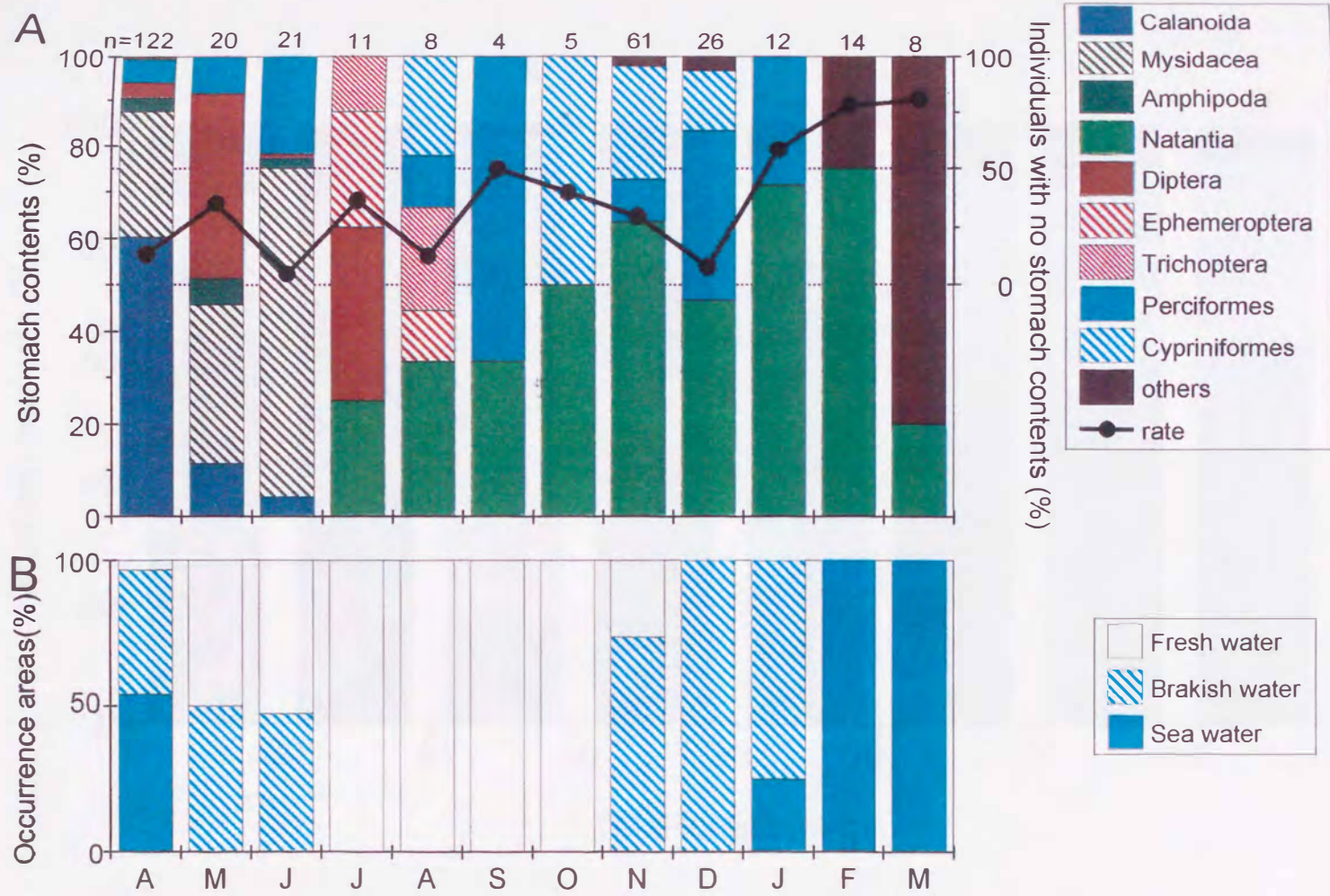


Fig.27. Monthly changes of stomach contents (A) and occurrence area (B) in *T. fasciatus* (n=318).

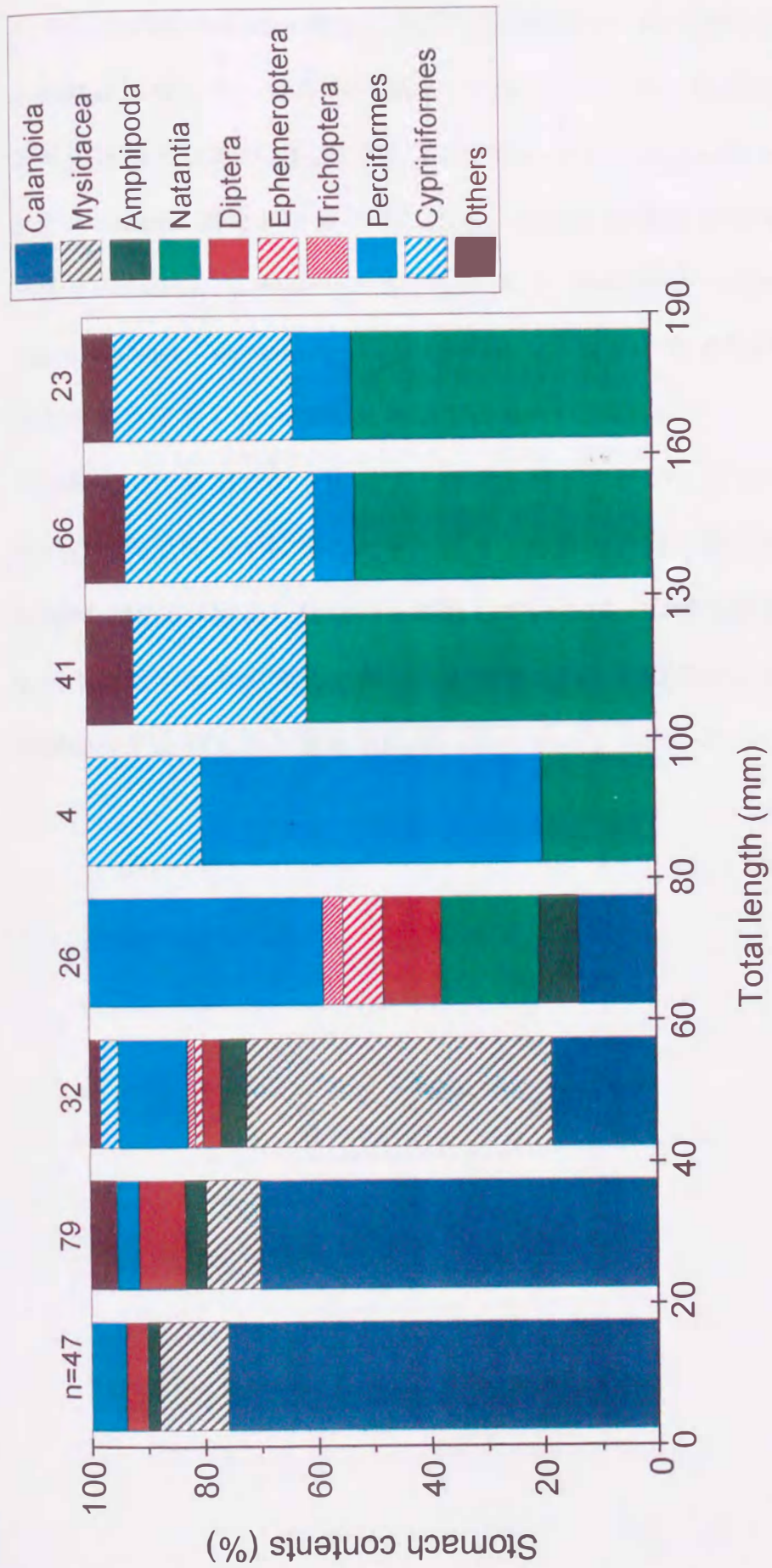


Fig.28. Stomach contents by total length in *T. fasciatus* (n=318).

などの海産性フランクトン類が 20%と減少し、半翅目 Diptera 幼生、ヨシノボリ *Rhinogobius brunneus* 稚魚、スジエビ *Palaemon pausidens* などの様々な淡水性小動物が出現した。全長 80~100mm ではヨシノボリ *Gobius similis* 稚魚などのスズキ目魚類の幼魚が 60%以上を占め、他にスジエビ *Palaemon pausidens* やバラタナゴ *Rodeus* 類などが多くみられた。100mm を越える個体では約 60%がスジエビ *Palaemon pausidens*、シラタエビ *Palaemon orientis*、テナガエビ *Macrobrachium nipponense* などの十脚目で、残りの約 40%がバラタナゴ *Rodeus* 類などのコイ目 Cypriniformes 魚類で占められた。

本研究では摂餌時間を検討する標本を得ることができなかった。田北・近本(1994)は天然河川で採集したヤマノカミの胃内容物の消化状態から、本種の摂餌時間に傾向が認められないと報告しているが、本種は餌生物を丸飲みするため消化にはかなりの時間を要すると推察され、そのために胃内容物からは摂餌時間の推定は難しいと考えられる。

4) 成熟と繁殖生態

(1) 二次性徴，生殖腺指数，成熟ステージの季節的推移

二次性徴 本種の未成魚は外観において雌雄の差異は認められなかった。二次性徴は12月後半から始まり，雄の腹面は黄変し，臀鰭基部と鰓膜全体が濃黄色となる(Fig.29)。また，雄の背鰭，胸鰭の縁辺部は雌に比べると丸みを帯び，肥厚する。一方，雌の腹部は膨大し，白いものが多い(Fig.29)。

生殖腺指数の変化 生殖腺重量指数(GSI)の季節的变化を Fig.30 に示した。雄は11月から12月にかけて急激に増加し，12~1月に体重の1.5%以上の高い値を示した。その後，徐々に減少し，3月以降は0.5以下となった。一方，雌のGSIは12月後半から上昇し始め，1~3月は体重の20%以上の値となり，特に2月には体重の45%にまで上昇した。そして，3月後半は5以下に低下した。

これらの結果から，産卵が1月後半から3月上旬に行われることが推察された。また，雄のGSIの増加は11月から12月にかけて起こり，雌の増加時期である12月後半よりもやや早い傾向が認められた。前章で雄の降河時期が雌の時期よりもやや早い傾向があることを述べたが，成熟においても雄の先行性が認められた。

成熟ステージの季節的变化 成熟のステージ区分は，生殖腺の組織像によって，雄については Matsuura ら(1987)を，雌については山本・山崎(1961)を参考に，各々以下の6および5ステージに区分した(Fig.31)。

雄，ステージⅠ：組織中に精原細胞，精母細胞，精細胞が認められるが，輸精管がまだ十分に発達していない。

ステージⅡ：組織中に精原細胞，精母細胞，精細胞，精子が認められ，管状組織の発達が始まったが，管とその他の組織が区別さ



Fig.29. A male(upper, 178mm TL) and a female(lower, 165mm TL) of *T. fasciatus* captured in Kashima River in December, 1995.

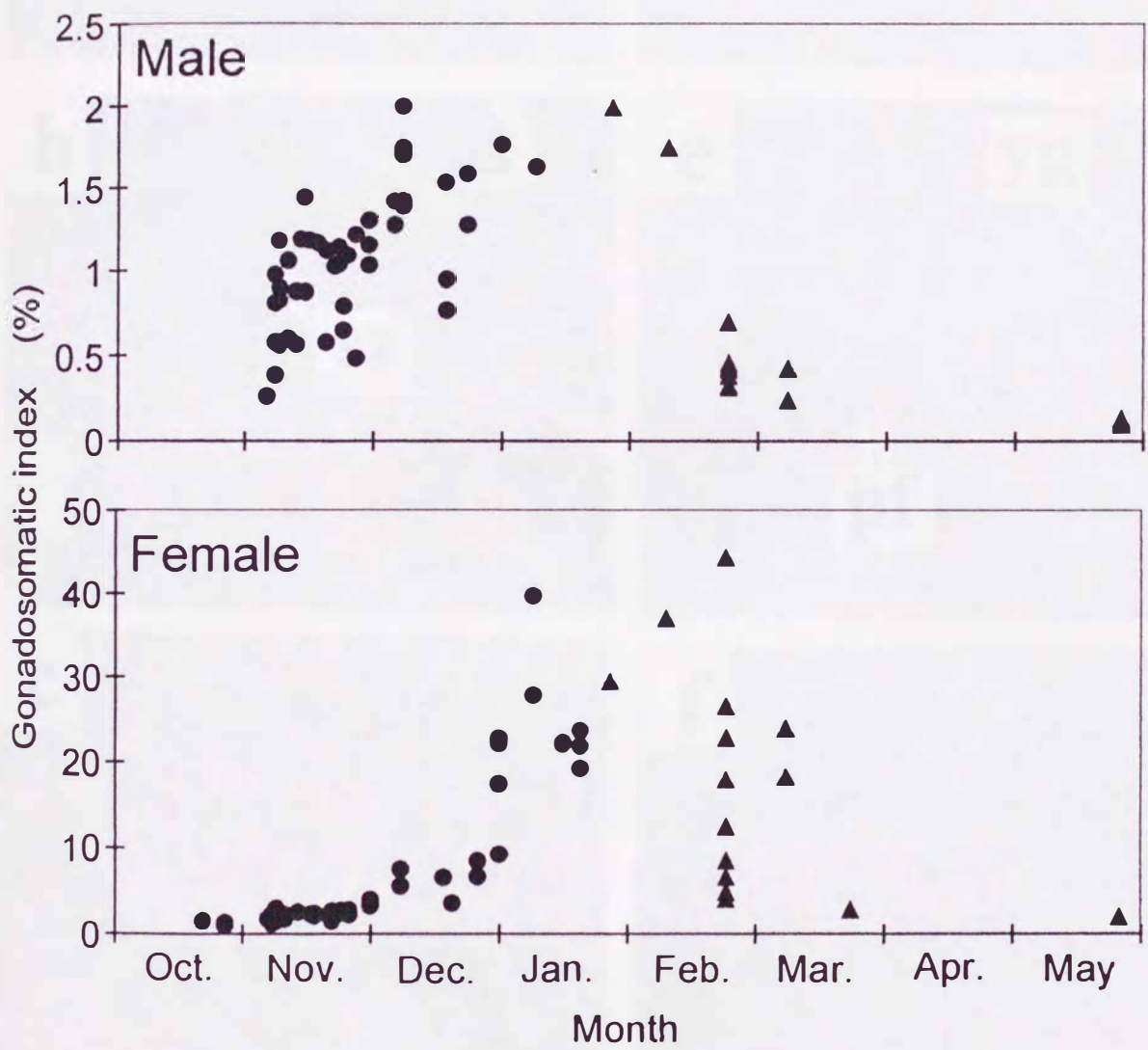


Fig.30. Seasonal changes in the gonadosomatic index [(ovary and testis weight: g) × 100/(body weight: g)]. The specimen were collected in the Kashima River to the early in January, 1994, and in Ariake Sound from the late in January to March.

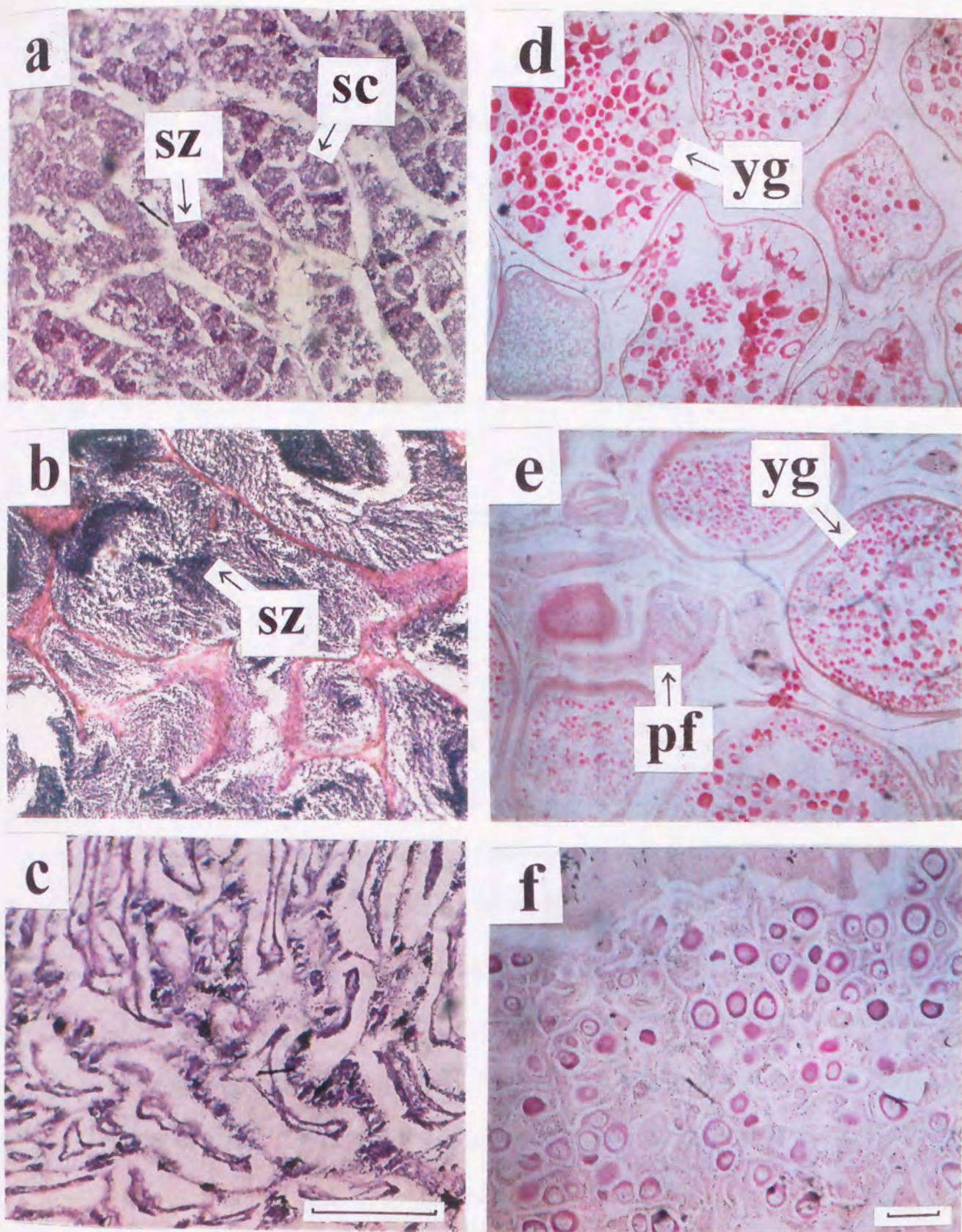


Fig.31. Photomicrographs of ovaries and testes in various maturity stages. a) testis at stage II, 128.2 mmSL, collected on November 20 in 1993; b) testis at stage III, 130.0 mmSL, collected on December 22 in 1993; c) testis at stage V, 122.1 mmSL, collected on March 8 in 1996; d) ovary at stage II, 152.5 mmSL, collected on December 9 in 1993; e) ovary at stage IV, 104.6 mmSL, collected on February 8 in 1996; f) ovary at stage V, 112.1 mmSL, collected on May 25 in 1996; yg, yolk globule stage oocyte; pf, postovulatory follicle; sc, spermatocytes; sz, spermatozoa. The bars indicate 0.20 mm.

れる。

ステージⅢ：管状組織が十分に発達し、精子が存在するが、輸精管の中に精子が存在しない。

ステージⅣ：輸精管中に十分な精子が存在する。

ステージⅤ：精子はまだ存在するが、広い範囲に精原細胞が出現する。

ステージⅥ：精子が完全に消失し、精原細胞で占められる。

雌、ステージⅠ：卵黄の蓄積がまだ始まっていない(染色仁期、周辺仁期、卵黄胞期)。

ステージⅡ：卵黄蓄積が開始した第一次~第三次卵黄球期および核移動期のもの。

ステージⅢ：産卵直前の前成熟および成熟期のもの。

ステージⅣ：排卵痕と発達卵をもつ経産卵期のもの。

ステージⅤ：卵黄が吸収され始めたもの。

ヤマノカミの成熟ステージの季節的变化を Fig.32 に示した。雄の場合、GSIの上昇が開始した11月では未発達なステージⅠと発達が始まったステージⅡの精巣が80%以上を占めた。12月には放精直前のステージⅢが63.3%を、そして1月から輸精管の中に十分な精子が存在しているステージⅣが観察され始めた。2~3月はステージⅣ、Ⅴで占められたが、5月はステージⅥだけであった。一方、雌の場合はGSIの上昇が開始した12月から産卵直前と考えられるステージⅢが観察され、1月は同ステージが100%であった。経産卵期であるステージⅣは2~3月に、そしてステージⅤは5月に観察された。

ヤマノカミ雄において、管状組織が十分に発達し、その中に十分な量の精子が満たされている状態の精巣組織(ステージⅣ)が観察されたのは、1~3月であった。そして、雌では産卵盛期と推察される経産卵期の組織(ステージⅣ)が観察されたのは2~3月であった。したがって、これらの生殖腺の発達状況から本

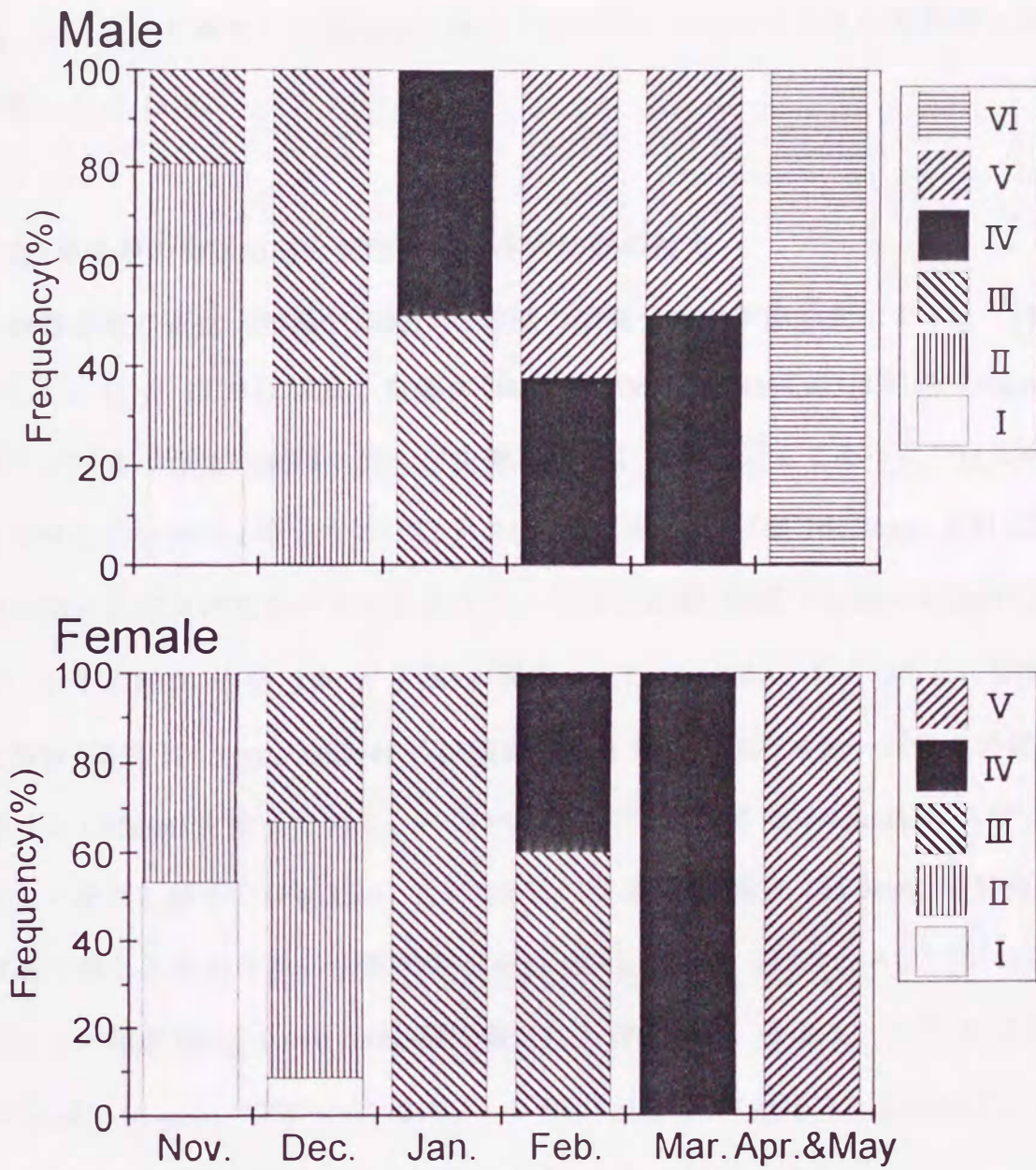


Fig.32. Monthly changes in maturity stages of ovaries and testes. The specimen were collected in the Kashima River to early in January, 1994, and in Ariake Sound from late in January to March.

種の産卵期は1-3月と推察され、前述した採集仔稚魚の日齢から逆算した産卵期、GSIにより推定した産卵期、後述する天然でのヤマノカミの産卵期とほぼ一致した(4-(3))。

(2) 卵巢中の卵径分布と産卵回数、体内卵数の推定

卵径分布の変化 卵巢中における卵径の頻度分布の季節的变化を Fig. 33 に示した。11月17日に採集した個体(体長125.0mm, GSI=4.92)は卵径0.6mm未満で、前述の卵巢の成熟ステージを適用するとステージIであった(Fig.33a)。その後その分布は2群となり、12月31日の採集個体(体長161.3mm, GSI=22.9)では第三次卵黄球期を中心としたステージIIの卵群(卵径0.85mm~1.3mm)とステージIの卵群(卵径0.8mm未満)が観察された(Fig.33b)。1月26日に採集した個体(体長111.5mm, GSI=41.1)は産卵直前と考えられるステージIIIの卵群(卵径1.6~1.95mm)を持っており、一方の小型の卵群(卵径0.6~0.8mm)はステージIIへと移行し始めた(Fig.33c)。2月22日の採集個体(体長125.9mm, GSI=9.22)は産み残しと推察される少数の大型卵群(卵径2.0mm前後)とステージIIを中心とした卵群(卵径0.4~0.9mm)が観察された(Fig.33d)。そして、3月8日の個体(体長110.4mm, GSI=9.08)はステージIIIの大型卵群(卵径1.7~2.15mm)と少数の小型卵群(卵径0.8~0.95mm, ステージII)であった(Fig.33e)。

このようにヤマノカミの卵巢中の卵径分布は2峰型を示し、前述したように排卵痕と発達卵あるいは排卵痕と成熟卵が同時に観察されたことから、ヤマノカミは多回産卵魚であることが明らかとなった。

孕卵数、産卵数および産卵回数 1993年12月以降に採集した雌の卵巢を用いて算出した孕卵数を Table 18 に示した。前述したように本種の卵巢卵の卵径組成は2つのモードを示した。したがって、ここでは大型卵群と小型卵群に分

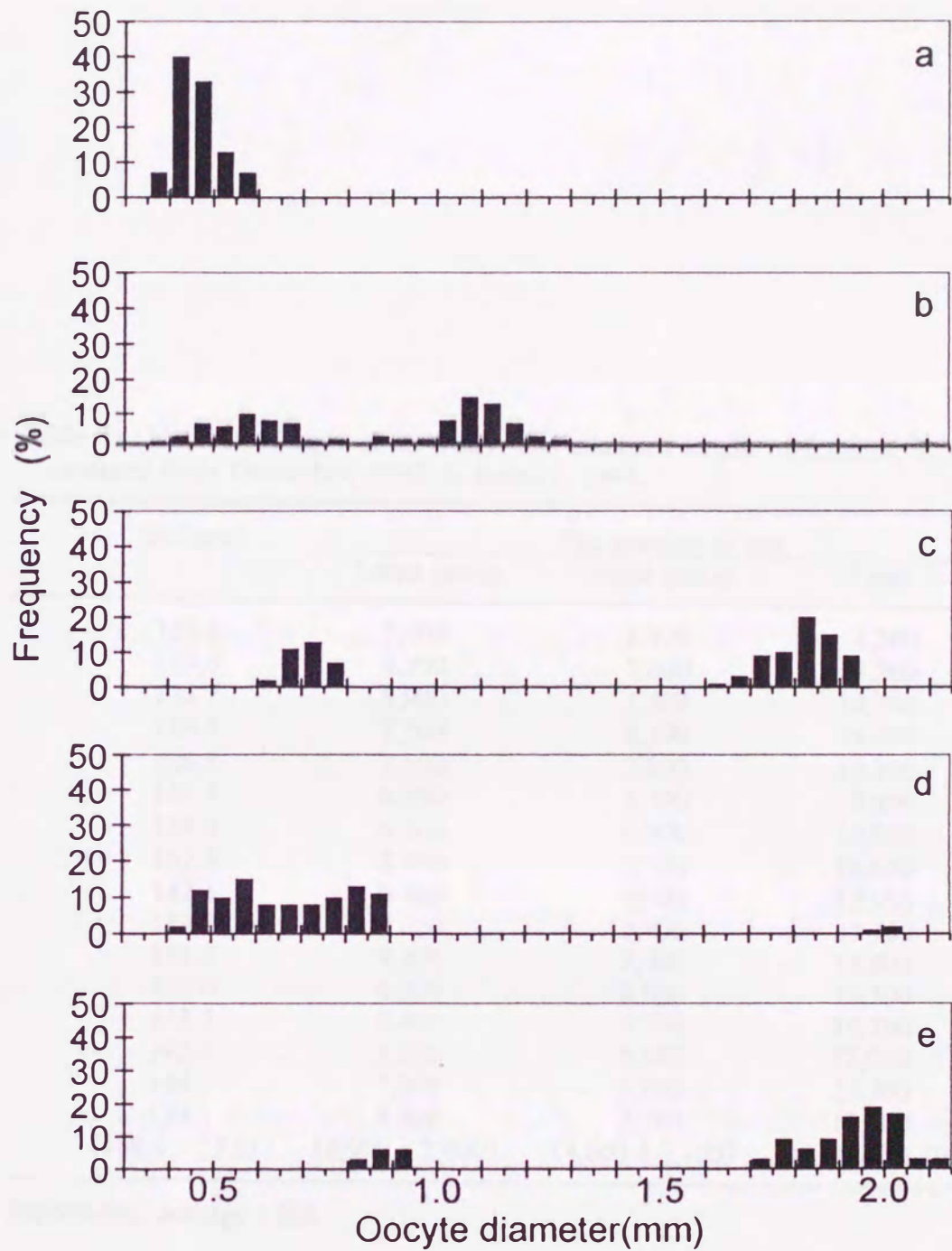


Fig.33. Seasonal changes in composition of oocyte diameters. a) GSI=4.92, 125.0mmSL, collected on November 17, 1993 ; b) GSI=22.9, 161.3mmSL, collected on December 31, 1993; c) GSI= 41.1, 111.5mmSL, collected on January 26, 1997; d) GSI=9.22, 125.9mmSL, collected on February 22, 1997; e) GSI=38.3, 109.5mmSL, collected on March 8, 1997.

Table 18. Number of eggs in an ovary, and standard length of females, *T. fasciatus* captured from December, 1993 to January, 1994.

SL (mm)	The number of egg		
	Large group	Small group	Total
130.1	2,400	1,800	4,200
119.0	4,700	3,600	8,300
138.2	8,900	1,800	10,700
149.5	7,500	8,100	15,600
126.1	7,500	2,800	10,300
131.7	6,500	3,300	9,800
159.6	6,900	6,900	13,800
162.3	8,700	7,900	16,600
142.4	9,400	3,500	12,900
119.5	4,800	2,900	7,700
153.0	9,400	5,400	14,800
130.0	6,200	6,000	12,200
133.5	5,400	4,700	10,100
142.1	5,200	6,800	12,000
144.1	7,800	5,900	13,700
134.1	8,800	2,700	11,500
(138.4 ± 13.0)	(6,900 ± 2,000)	(4,600 ± 2,100)	(11,500 ± 3,200)

Parenthesis, average ± SD.

けて計数した。まず、大型卵群は 2,400~9,400 粒で、平均 $6,900 \pm 2,000$ 粒であった。一方、小型卵群は 1,800~8,100 粒で、平均が $4,600 \pm 2,100$ 粒であり、大型卵群に比べて有意に小さな値を示した (Mann-Whitney, U-test, $p < 0.01$)。両卵群を合計すると平均 $11,500 \pm 3,200$ 粒であった。孕卵数と体長 (SL, mm) の間には次の関係が成立した。

大型卵群 卵数 = $-831 + 84.5SL$ ($r = 0.546$)

小型卵群 卵数 = $-11250 + 114.7SL$ ($r = 0.706$)

合計 卵数 = $-16080 + 199.2SL$ ($r = 0.816$)

次に、1993~1998 年に水槽内で産卵させた個体の産卵数を Table 19 に示した。本種の雌の多くは 2 回産卵したため、ここでは 1 回目と 2 回目の産卵数を示した。1 回目の産卵数は 2,500~7,500 粒で、平均 $4,500 \pm 1,500$ 粒であった。そして、2 回目は 460~5,100 粒で、平均 $2,200 \pm 1,200$ 粒であり、合計すると平均 $6,700 \pm 2,100$ 粒であった。1 回目と 2 回目の産卵数には有意な差が認められ (Mann-Whitney, U-test, $p < 0.005$)、1 回目の産卵数が多いことが分かった。前述した孕卵数と体長 (SL, mm) の関係式から、産卵個体の孕卵数を見積もったところ、大型卵群は 2,300~6,400 粒、平均 $4,510 \pm 1,059$ 粒、小型卵群は 900~3,400 粒、平均 $2,233 \pm 662$ 粒、合計は 3,300~9,800 粒、平均 $6,752 \pm 1,722$ 粒であり、大型卵群と 1 回目の産卵数、小型卵群と 2 回目の産卵数およびそれぞれの合計の孕卵数と産卵数に有意な差は認められず (Mann-Whitney, U-test; $p > 0.05$)、孕卵数と産卵数がほぼ一致していることが確認された。

1 尾当たりの孕卵数、産卵数ともに 1 回目は 2 回目の 2 倍近い値を示しており、本種の産卵数は 1 回目が多いことが明らかとなった。1 回目と 2 回目の各々の孕卵数、産卵数の体長に対する相関性は低く、1 回で産出される卵数は親魚の大きさに強い相関性はないものの、総産卵数では比較的高い相関性を示すものと考えられた。全長 60~100mm のカンキョウカジカ (*Cottus hangiongensis*) の

Table 19. Number of spawned eggs and standard length of females *T. fasciatus* spawned in aquariums in 1991~1993

No.	SL (mm)	Number of spawned eggs		
		1st	2nd	total
1	139.6	6,600 (6,382)	5,100 (3,403)	11,700 (9,795)
2	135.8	7,500 (5,934)	1,500 (3,123)	9,000 (9,066)
3	128.5	3,900 (5,073)	3,100 (2,584)	7,000 (7,666)
4	127.8	4,900 (4,990)	2,400 (2,533)	7,300 (7,532)
5	126.0	4,800 (4,778)	2,700 (2,400)	7,500 (7,186)
6	123.1	2,500 (4,435)	2,200 (2,186)	4,700 (6,630)
7	122.7	2,900 (4,388)	1,500 (2,156)	4,400 (6,553)
8	122.6	4,900 (4,376)	2,800 (2,149)	7,700 (6,534)
9	119.7	5,400 (4,034)	450 (1,935)	5,900 (5,978)
10	117.1	3,600 (3,727)	1,000 (1,743)	4,600 (5,479)
11	116.2	4,800 (3,621)	2,600 (1,677)	7,400 (5,307)
12	105.7	2,600 (2,382)	1,700 (902)	4,300 (3,293)
average \pm SD	123.7 \pm 8.6	4,500 \pm 1,500 (4,510 \pm 1,059)	2,200 \pm 1,200 (2,233 \pm 662)	6,700 \pm 2,100 (6,752 \pm 1,722)

The values in parentheses were calculated with the expression formulated by regressions between the number of the ovary and SL of females (shown in Table 18).

孕卵数 432~1678 粒で体長に一次回帰し, 34.0SL-1673 で表され(後藤, 1981), ヨーロッパに広く生息する *Cottus gobio* でも産出卵数は 6.4TL-183 ($n=43$; $r=0.85$) で表されている(Marconato and Bisazza, 1988). ヤマノカミの場合も同様に総孕卵数は体長に一次回帰し, カンキョウカジカや *Cottus gobio* に比べて孕卵数は多かった. 一方, ヤマノカミの産卵直後の受精卵の卵径 1.98~2.21mm, カンキョウカジカの受精卵の卵径は 2.0~2.4mm, *Cottus gobio* では 2.2~2.7mm であり, ヤマノカミよりも他の 2 種の方が大きい傾向を示している. このような孕卵数と卵径における種間の相違はカジカ科魚類全般でみられ, 淡水カジカ類の種の分化, 適応を考察する上での重要な鍵の 1 つである. カジカ科魚類の種分化については総合考察で述べる.

(3) 鹿島川沖合における産卵場

産卵場と産卵期の特定 鹿島川河口からその沖合域にかけて 1996~1998 年に行った産卵場の調査結果を Table 20 に示した. 1996 年は滞筋の流心部に人工産卵床としてコンクリートブロックを設置したが, ヤマノカミの産卵は確認されなかった. しかし, 1997 年と 1998 年には St.7-M, 8-M および 11-M において最干潮時の汀線際に設置した人工産卵床への, St.4-M, 6-M, 7-M および 8-M において天然産卵床への産卵が確認された. 産卵が確認された地点は河口からの距離が 1.1~3.0km の沖合で, 干潮時の塩分が 8~26, 満潮時の塩分が 28~33 であった. 河口に近い St.1-M, 2-M, 3-M(河口からの距離: 0~1.0km) では繁殖が行われておらず, それらの塩分は干潮時には 10, 満潮時には 10~30 であった.

これらの結果からヤマノカミは流心部よりも汀線際で産卵することが明らかとなった. 有明海は潮の干満が激しく, 最大 6.5m に及ぶ潮位差によって(管野, 1981), 汀線際に産卵される本種の卵塊は大潮の最干潮時には干出する危険性を伴っている. 水槽内で自然産卵させた卵塊を室温 4.5~11.6 °C で 6 時間空气中

Table 20. Environments of the research stations and existence of nest of *T. fasciatus*

Year	Station	Distance from* ¹ the river mouth (km)	Salinity* ²		Sampling places	Researched methods* ¹	Existence* ¹ of nests
			low tide	high tide			
1996	1-M	0.0	-	10~24	Center of water route	A	×
	2-M	-	-	19~25	Center of water route	A	×
	3-M	1.0	-	21~30	Center of water route	A	×
	8-M	2.3	-	28~30	Center of water route	A	×
	11-M	3.0	-	30~31	Center of water route	A	×
	12-M	4.0	-	30~32	Center of water route	A	×
	13-M	5.0	-	32~33	Center of water route	A	×
1997	1-M	0.0	-	24 (32)	Lowest tidal line	N	×
	2-M	-	10	28 (32)	Lowest tidal line	A	×
			N	×			
	3-M	1.0	10	31 (33)	Lowest tidal line	N	×
	4-M	1.1	15	-	Lowest tidal line	N	○
	5-M	1.5	12~15	32 (33)	Lowest tidal line	A	×
						N	×
	6-M	1.9	15	-	Lowest tidal line	N	○
	7-M	1.9	18	-	Lowest tidal line	A	○
						N	○
	8-M	2.3	17~21	32 (33)	Lowest tidal line	A	○
9-M	2.5	22	32 (33)	Lowest tidal line	N	×	
					N	×	
10-M	2.5	23	-	Lowest tidal line	N	×	
11-M	3.0	24~26	-	Lowest tidal line	A	×	
					N	×	
1998	2-M	-	5~10	-	Lowest tidal line	A	×
						N	×
	7-M	1.9	8~16	-	Lowest tidal line	A	×
						N	○
8-M	2.3	12~14	-	Lowest tidal line	A	○	
					N	○	
11-M	3.0	13~26	-	Lowest tidal line	A	○	
					N	×	

*¹, river mouth of the Kashima River. St.2-M located near the river mouth of the Shiota River; *², the bars indicates that the salinities were not measured; *¹, A: artificial nests, N: natural nests; ○: nesting; ×: no nesting.

に干出させた場合、受精後 1 日目の胚盤隆起直後、受精後 2 日目の桑実胚、受精後 14 日目の胚体形成後の各卵塊においてもその生残率は 90%以上であった。また、雄親魚を同様に空気中に干出した場合、室温 8.5~9.5 °C で 6 時間以上耐え、ヤマノカミの卵塊と親魚が比較的干出に強いことが明らかとなった。しかし、冬期の有明海の気温が特に夜間氷点下になる可能性も考えられ、多くの子孫を残し、種を維持するためには決して有利な条件とはいえない。著者はヤマノカミの産卵場所が最干潮時の汀線際に形成される理由として、遊泳力に乏しい孵化仔魚が沖合に流されないための適応であると考察している。前述したヤマノカミの孵化仔魚の出現域は沿岸域と河口域であり、沖合には出現しない。産卵場の位置する沖合数 km の沿岸域では干潮前後の時間帯は下げ潮と河川流により河川から沖合への流れが生じ、この時間帯に卵塊が孵化した場合孵化仔魚が沖合へ拡散される可能性が高い。着底後河川に遡上する本種の場合、沖合への孵化仔魚の拡散はその後の成長と生残に極めて不利であり、干潮時に干出することによって沖合への孵化仔魚の流出を最小限に食い止め、そして上げ潮時に孵化することによって、遊泳力の乏しい仔魚がより沿岸域や河口域に近づくことと推察される。

前述した異なる塩分での孵化実験によれば、産卵前から孵化まで同じ塩分に収容した場合は塩分 20 以上が、海水で自然産卵させた後に塩分を変えた場合は塩分 10 以上が孵化限界塩分であった。したがって、鹿島川沖合の産卵場の塩分が満潮時 28~33、干潮時 8~26 であることは、この孵化実験結果を反映している。また、干潮時の一時的な低塩分水との遭遇であれば、孵化への影響は小さいものと推察される。中国のヤマノカミの産卵場所は塩分 30~32 で (Shao ら, 1980)、鹿島川の方がかなり広い範囲を示した。しかし、Shao らの報告の中ではその塩分がいつどのような環境状態で測られたかが記載されておらず、有明海と同様に黄海もまた潮の干満が激しい海域であり、中国産ヤマノカミの

産卵場所も塩分変動が激しい場所にあると予想される。

次に 1998 年 1 月 29 日~3 月 28 日に産卵可能な基盤の密度とその利用数および人工産卵床の利用率を定点 (St.2-M, 7-M, 8-M および 11-M) 別に調査した。その結果を Fig.34 に示した。St.2-M では産卵可能な基盤密度は 100m^2 当たり 10 個以上と高かったにもかかわらず産卵は行われず、人工産卵床も期間を通して利用されなかった。次に、St.7-M では産卵基盤密度が低く、2 月 12 日に発見された鉄パイプへの産卵の 1 回だけで、人工産卵床利用率は期間中 0%であった。一方、St.8-M では基盤密度が 7~16 個と高く、それらのうちの 1~5 個が利用されていた。また、人工産卵床も利用されており、その利用率は 17~50%であった。St.11-M では産卵可能な基盤は全く見当たらなかった。しかし、人工産卵床は利用され、利用率は最大 42%を示した。期間中の塩分は産卵が行われなかった St.2-M では 4.7~10.0、産卵が行われた St.7-M, 8-M, 11-M では塩分は 8.0~26.0 であった。

このように、産卵基盤密度が高いのは St.2-M と St.8-M であったが、St.2-M では産卵は行われず、St.8-M では多くの産卵が確認された。これは前述した本種の産卵における塩分条件を St.2-M が満たしていないためと考えられる。逆に天然の産卵基盤密度が低い St.11-M における人工産卵床の高い利用率は、産卵基盤密度も本種の産卵の条件であることを示している。すなわち、本種の産卵場は順調な卵内発生が可能な塩分を満たし、基盤密度が高い場所に形成されると結論される。

後述するが、本調査では 1 月末から雌雄のペア個体が採集され始め、3 月中旬には卵保護中の雄しか採集されなかった。この結果は本種の産卵期が 1 月末から 3 月初旬であることを示し、水槽内繁殖実験結果や仔稚魚の日齢から算出した産卵期とほとんど一致した。

1998 年 2 月 12 日には St.11-M に設置した人工産卵床から全長 160mm の標識

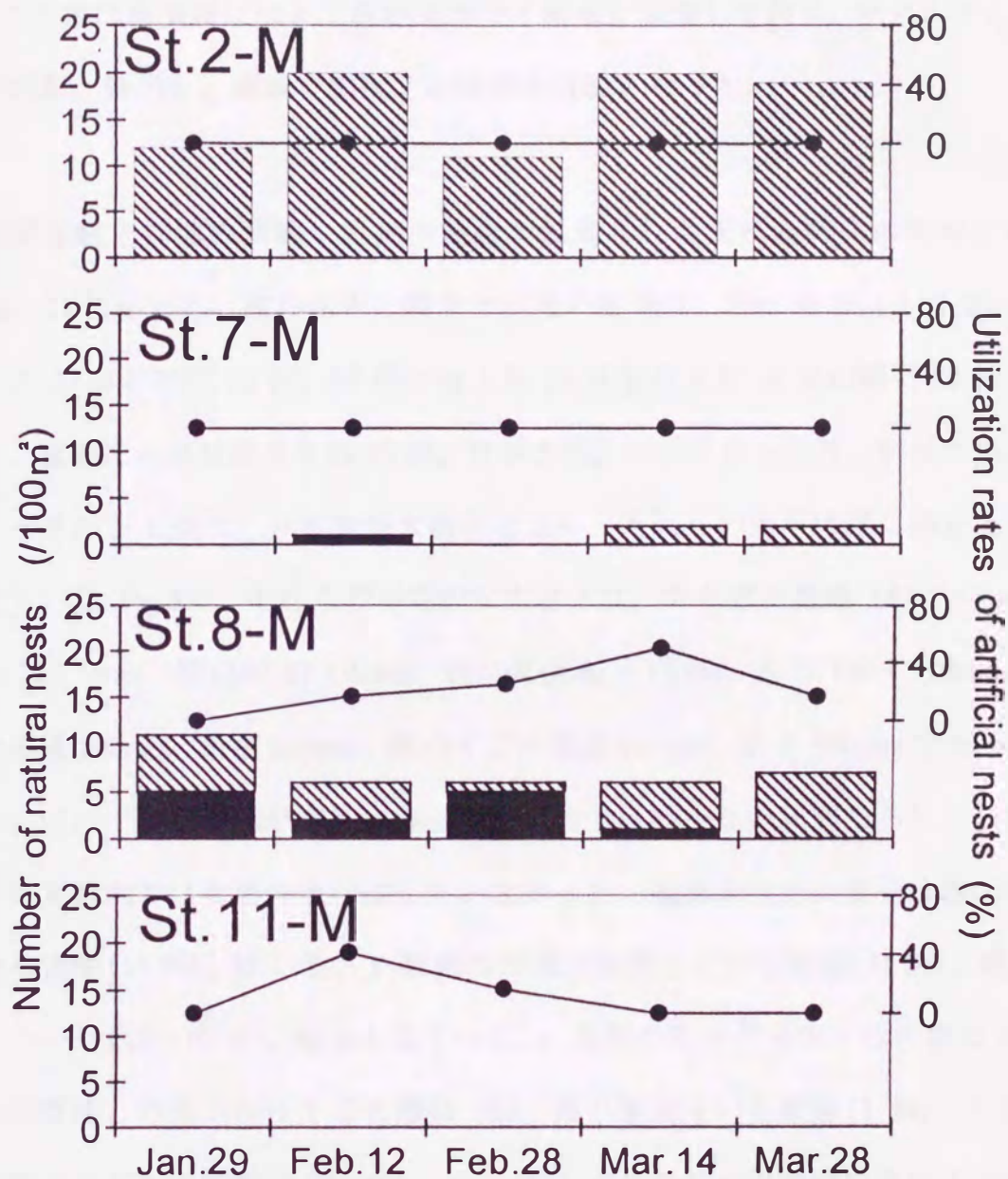


Fig.34. Number of natural nests which will be able to use in spawning (▨) and which were actually spawned by *T. fasciatus* (■), and utilization rates of artificial nests (●) at St.2-M, 7-M, 8-M and 11-M.

のついた雄が捕獲された。この個体は鹿島川支流中川の最下流の堰下 (St.9-R) で1997年6月30日に標識した26尾(全長53.7~79.6mm)のうちの1個体であった。この雄は再捕時には人工産卵床内で1卵塊を保護しており、ヤマノカミが1年で成熟、降河し、海域で繁殖する明瞭な証拠となった。

産卵基盤と卵塊の状態 鹿島川沖合で採集された天然産卵床の利用状態をTable 21に示した。産卵床中の親魚や卵塊の発見は、1997年では1月26日から3月23日の間に53例、98年では1月29日から3月14日の間に50例であった。産卵床の巣材はカキ殻95例、竹が5例、コンクリート片、割れた酒瓶、鉄パイプが各1例で、カキ殻が大部分を占め、それらの大半は開口部を上方に向けていた (Fig.35)。それらの平均的な大きさは、カキ殻が殻幅 $147 \pm 14\text{mm}$ 、殻長 $70 \pm 9\text{mm}$ 、開口部 $27 \pm 8\text{mm}$ 、竹が直径 $62 \pm 14\text{mm}$ 、長さ $710 \pm 710\text{mm}$ 、酒瓶が直径 100mm 、高さ 161mm 、鉄パイプが直径 100mm 、長さ 580mm であった。これらはいずれも一部が海底に埋没し、潮流では動かない状態であり、安定感のない基盤内では営巣や産卵はしていなかった。産卵床内部の様子は雄が単独でいる状態 (15例)、雄1尾が1~数個の卵塊を保護している状態 (71例)、雌雄1尾ずついる状態 (10例)、雌雄1尾ずつと、1~数個の卵塊が混在する状態 (3例)、複数の雌雄と卵塊が存在する状態 (1例)、雌が単独でいる状態 (1例)、1~数個の卵塊のみがある状態 (2例) であった。雄1尾当たりの保護卵塊数は人工産卵床では 1.6 ± 0.7 、天然産卵床ではカキ殻で 1.3 ± 0.5 、竹では 3.1 ± 1.2 であった。

塚原 (1952) は福岡県筑後川沖合の海域でタイラギ殻に付着した2卵塊とその保護雄を採集した。それ以来、ヤマノカミの産卵基盤はタイラギ殻であるとされ、今回、45年ぶりに鹿島川沖合の調査で100個を超える本種の産卵床を確認し、産卵基盤の大半がカキ殻であることが分かった。この結果は中国で発見されたヤマノカミの産卵床と同様であった (Shao ら, 1980)。また、ヤマノカ

Table 21. The conditions of natural nests used by *T. fasciatus*

Season	Date	Station	Materials of nest	Conditions in a nest	Number of nests
1997	Jan. 26	4-M	C	A male and a female stayed.	1
	Feb. 8	6-M	O	A male and a female stayed.	1
		7-M	Bo	A male stayed and three egg masses adhered.	1
	Feb. 22	8-M	O	A male stayed and a egg mass adhered.	3
		8-M	Ba	Four males and four females stayed and twelve egg mass adhered.	1
	Mar. 8	8-M	O	A male and a female stayed.	1
				A male and a female stayed and a egg mass adhered.	1
			Ba	A male stayed and two egg masses adhered.	2
				A male stayed and a egg masses adhered.	2
				A male stayed and a few egg masses adhered.	15
			O	A male stayed and three egg masses adhered.	1
				A male and a female stayed and a egg mass adhered.	1
				A male stayed and two egg masses adhered.	5
				A male stayed and a egg masses adhered.	11
				A male stayed.	5
Mar. 23	8-M	O	A male and a female stayed.	1	
			A male stayed and a egg masses adhered.	1	
1998	Jan. 29	8-M	O	A male stayed and a egg masses adhered.	5
				A male stayed and two egg masses adhered.	1
				A male stayed.	4
				A egg mass adhered.	1
	Feb. 12	7-M	I	A male stayed and two egg masses adhered.	1
		8-M	O	A male stayed and a egg masses adhered.	5
	Feb. 28	8-M	O	A male stayed and two egg masses adhered.	2
				A male stayed.	1
			Ba	A male and a female stayed.	5
				A egg mass adhered.	1
				A male and a female stayed and a egg mass adhered.	1
			O	A female stayed.	1
				A male stayed and two egg masses adhered.	1
				A male stayed and a egg masses adhered.	10
				A male stayed and two egg masses adhered.	5
				A male stayed.	3
	Mar. 14	8-M	Ba	A male and a female stayed.	1
			O	A male stayed.	1
			A male stayed.	1	

*, C: a piece of the concrete block; O: an oyster shell; Bo: a broken bottle; Ba: a bamboo pole; I: an iron pipe.

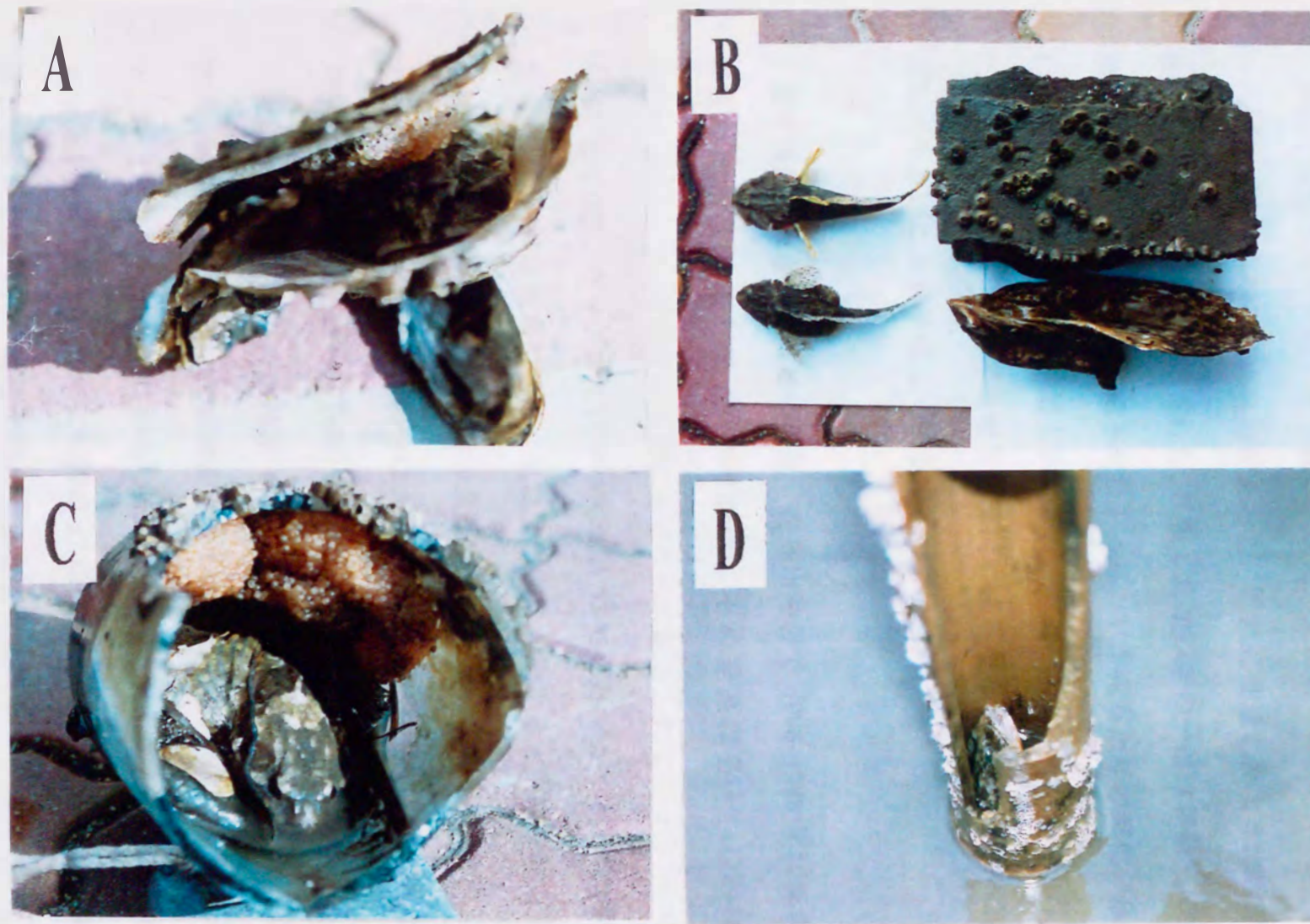


Fig.35. Nest, egg mass and *T. fasciatus* collected around the river mouth of Kashima River on 26 January and 8 February in 1995. A) one oyster shell, one egg masses and one male (127.8 mm TL); B) one broken concrete block, one male (146.0 mm TL) and one female (136.8 mm TL); C) one broken bottle, three egg masses and one male (146.8 mm TL); D) one bamboo and one male (140 mm TL).

ミの雄が複数の卵塊を保護していたことから、後述の水槽内繁殖で証明された Polygamy の婚姻形態が天然海域でも行われているものと考えられた。

天然で採集された卵塊の色は黄白、淡黄、黄褐色であり、水槽内で自然産卵させたものよりもやや薄い色彩であった。これは前述したように雌親魚の餌生物の違いによるものと推察された。採集した産卵床の一部は実験室に持ち帰り、雄にそのまま保護させて孵化させたところ、1卵塊当たりの孵化仔魚数は 3793 ± 2285 尾 ($n=9$) であった。前述したとおり、ヤマノカミの産卵数は1回目が $4,500 \pm 1,500$ 粒であり、孵化仔魚数とほぼ同じ値となった。この結果は孵化までの減耗が小さいことを示唆している。

産卵親魚の大きさと雌雄の性比 鹿島川沖合で 1996~1998 年に採集された産卵親魚は雄 125 尾と雌 37 尾であり、その全長は各々 112.0~180.6mm と 113.0~169.0mm で、雌雄間の全長に有意な差は認められなかった (Mann-Whitney, U-test, $p>0.05$)。ヤマノカミはすべて満 1 年で成熟することがすでに明らかであり、これらは 1 歳魚である。また、繁殖に参加すると推察される St.3-R の降河トラップで採集された雌雄間の全長にも、有意な差が認められないことをすでに述べた。ヤマノカミの場合は大卵型カジカなどでみられる雌雄間の年齢や大きさの差 (Natsumeda ら, 1997) は認められないものと考えられる。

産卵期のヤマノカミの雄はカキ殻中で営巣および卵保護するが、雌はしないため、産卵基盤の採集による調査方法では性比に差が現れる可能性が考えられた。そこで、前述した河口から 3km 上流の降河トラップで捕獲された雌雄の個体数を比較した。1993 年には雄が 57 尾、雌が 54 尾、1995 年には雄が 69 尾、雌が 60 尾採集され、雌雄の個体数に有意な差は認められなかった (1993: $\chi^2=0.02$, $p>0.05$; 1995: $\chi^2=0.48$, $p>0.05$)。降河個体はそのまま海域まで下り産卵すると考えられ、ヤマノカミの産卵親魚の性比は約 1:1 と結論される。

(4) 繁殖行動と配偶者選択

水槽内における繁殖生態 天然水域におけるヤマノカミの繁殖行動を観察できなかったため、水槽内の自然産卵の過程を目視観察とビデオ映像によって記録、追跡し、営巣から求愛、産卵、卵保護に至る繁殖行動を解析した。その繁殖行動のパターンを Fig.36 に示した。雄は水槽に収容後すぐに産卵床のタイラギ殻(以下、巣と称す)に入り、腹部を上あるいは横にして、産卵巣材のサイズの確認を行い(Fig.36a)、胸鰭、尾部を使って砂をかき出したり、尾部を動かして巣材を清掃する(Fig.36a)などの行動を繰り返した。これらの行動が観察され始めると、2~3 日うちに同じ水槽内に成熟した雌を収容した。雄は巣の周辺部を見回り、雌を見つけると、口を大きく開き、全ての鰭を広げ、徐々に雌に接近し、雌の頭部にかみつきのまま雌をくわえ込んで巣内に引き入れた(Fig.36b)。このかみつきの行動は大半が雌の頭部めがけて行われ、他の場所へのかみつきの行動は尾部への 1 例だけであった。その後巣内に導かれた雌に対して数回の雄のかみつきの行動が観察された後、雌は腹部を巣の上壁につけて、密着姿勢をとった。すると、雄も雌と隣り合うように体を密着させ、雌の呼吸が速まると、雄も腹部を上にした放精姿勢をとり(Fig.36c)、尾部を使って雌を何度もさすった。その後すぐに雌に続いて、雄が体を痙攣させ放卵放精に至った。卵は長径約 7cm、短径約 3cm、高さ約 2cm の半楕円球をした 1 つの塊として巣に産み付けられた。1 卵塊を得た雄は 30 分から 1 時間経過した後、尾部や体側にかみついて雌を巣から追い出し、前述した巣内の清掃行動を 3~5 日間繰り返した。この期間中に次の成熟した雌を水槽に入れると、前述した求愛行動を繰り返し、再び放卵放精に至った。このようにして最大 5 回放卵放精を行い、放精後数日たつと成熟した雌が近づいた場合は追い払い、胸鰭、尾鰭を使ったファンニング等の卵保護行動を行い(Fig.36d)、孵化が近づくと全身で卵塊を揺するバイブレーションを行った(Fig.36e)。約 30 日間の卵保護行動の後、卵が孵化

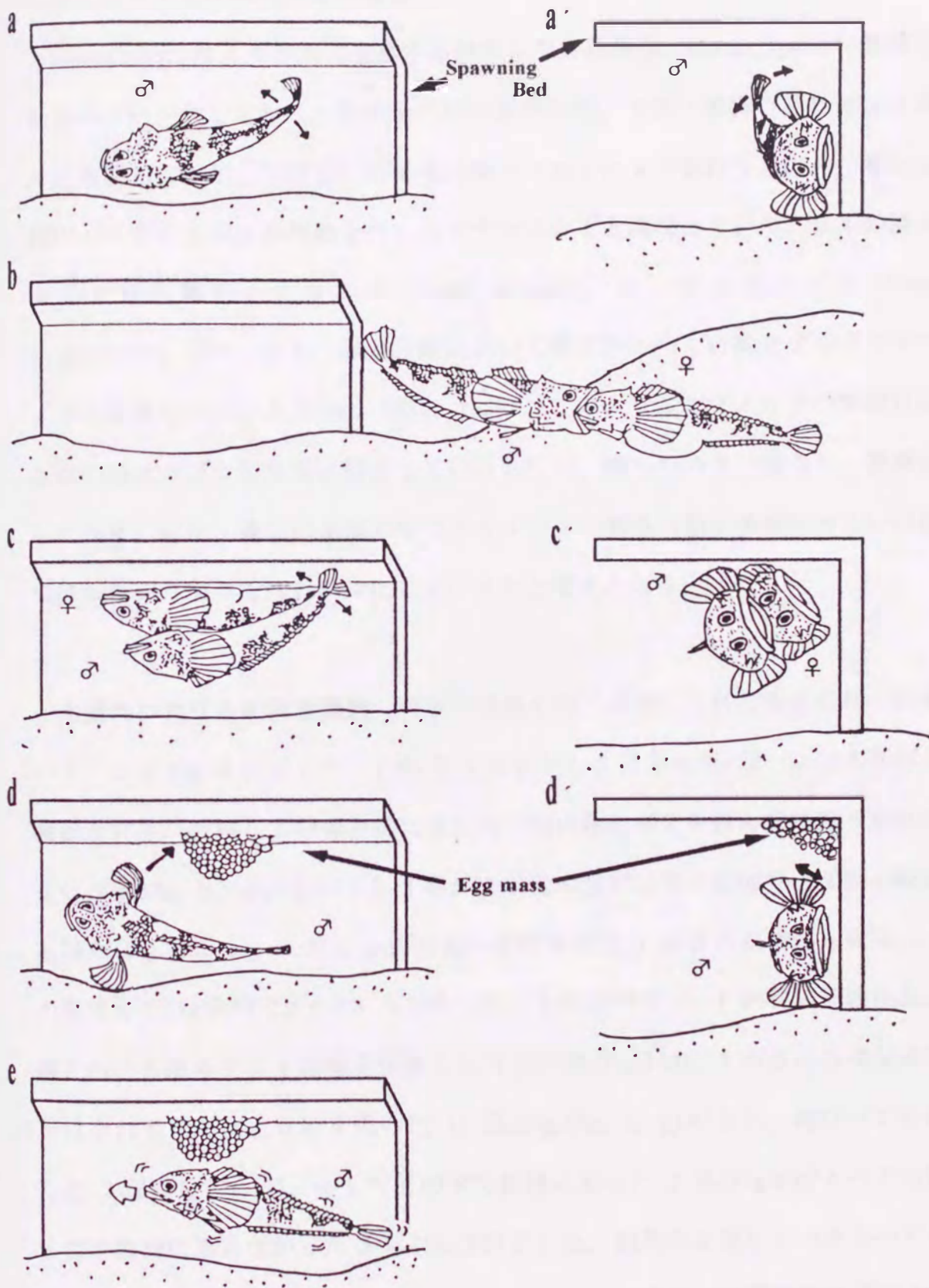


Fig.36. Illustrations of spawning behavior of *T. fasciatus*. Left and right sketches are front and side views, respectively. a) cleaning with anal fin; b) courtship by a bite; c) spawning; d) fanning; e) vibration for egg mass.

し終わるとすぐに雄は巣を放棄した。

Morris (1955) はイギリスに生息する淡水カジカ科魚類, *Cottus gobio* の繁殖行動をハターン化しており, その産卵前の営巣行動, 求愛・産卵行動はヤマノカミと類似していた。しかし, 卵保護行動でファンニングを行うものの, 孵化直前のバイブレーション行動を欠く点でヤマノカミと異なっていた。日本の淡水カジカ科魚類のハナカジカ *Cottus nozawae*, カンキョウカジカ *Cottus hangiongensis* では, とくに求愛行動において雌にかみつく行動を欠く点でヤマノカミと異なっていた (Goto, 1982, 1988)。このようにヤマノカミの繁殖行動は他の淡水カジカ科魚類と類似しているものの, 幾つかの点で異なり, 複雑化しており, 分化・適応の過程の中でヤマノカミの繁殖行動が多様化あるいは他の淡水カジカ類のそれが単純化していったと考えられる。

水槽内における配偶者選択 複数の雌雄を同じ水槽に入れた場合の雄の行動ハターンを Fig.37 に示した。1994 年 1 月末から 3 月末までに計 32 回の産卵が確認された。放精し 1 卵塊を得た後に再び別の雌とペアを組んだ雄は 5 個体存在し (Fig.37a, b, c), そのうち 3 尾が 2~3 回の産卵に至り全部で 2~3 個の卵塊を得た (Fig.37a, b)。それらの放精後の雌誘導期間 (1 回目の放精から最後のペア形成まで) は平均 2.3 ± 1.8 日であった。それ以外では, 1 回目の放精後次の雌とペアを組めずに 1 卵塊を保護した 6 尾の雄 (Fig.37d), 1 回目の放精後卵塊がはがれるなどにより卵を失った 11 尾 (Fig.37e, f, g) のうち, 再びペアを組んだ 7 尾 (Fig.37e, f), そしてその中で放精に至った 2 尾 (Fig.37e) とペアを組んだが放精に至らなかった 5 尾 (Fig.37f) がいた。期間中を通して一度もペアを組めなかった個体は 6 尾 (Fig.37i) いた。卵保護個体 13 尾の保護期間は平均 21.8 日だった。

ペア産卵させた雄 2 個体における産卵後の各卵保護行動パターンの頻度を

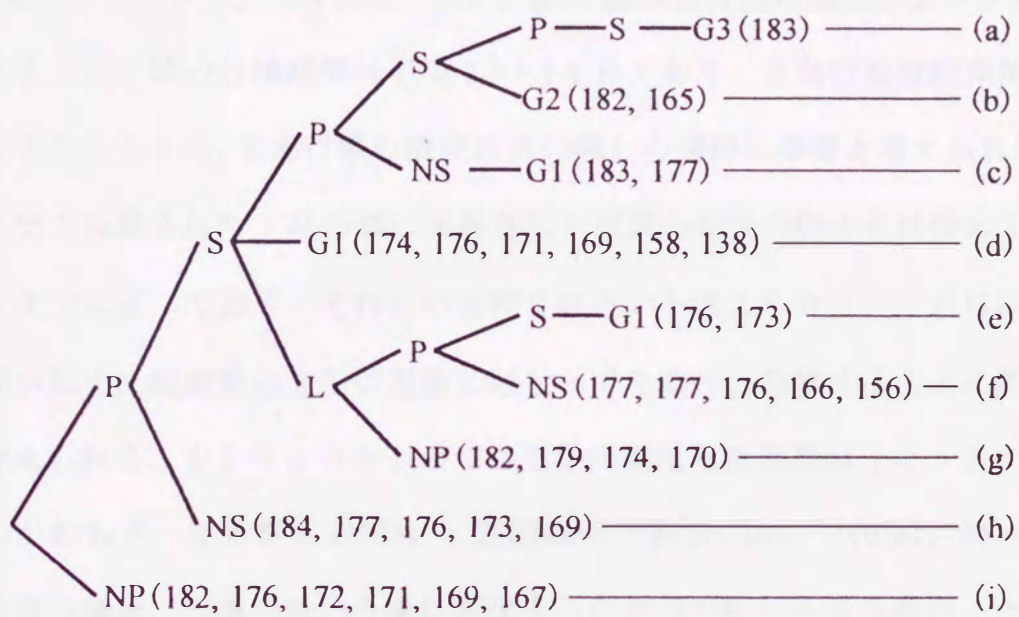


Fig.37. Process of spawning behavior in males, *T. fasciatus* in an aquarium. P) pair with a female; NP) not pair with a female; S) spawning with a female; NS) spawning with a female; G1) guard an egg mass; G2) guard two egg masses; G3) guard three egg masses; L) lost an egg mass. The parentheses indicates total length (mm) in males.

Fig.38 に示した。産卵直後から 2~3 日の間は砂のかき出しや臀鰭を使った清掃などの営巣行動を継続したが、5 日目以降それらの行動がみられなくなった。そして、産卵直後は少なかったファンニング回数が 5 日目には 2 時間当たり約 8000 回にのぼり、孵化まで継続した。バイブレーション回数は 10 日目から増加し、孵化直前に最大数に達した。

このように初期には卵への直接的な保護行動は少なく、産卵前にも多くみられる巣の清掃などの営巣行動を継続した。この営巣行動継続期間は 2~3 日と短く、その後ファンニング、バイブレーション等の卵保護行動の頻度が上昇する。前述したように、雄の放精期間は平均 2.3 ± 1.8 日であり、営巣行動継続期間とほぼ一致することから、営巣行動の継続は次の雌との産卵の準備と考えられる。一方、天然で採集された 1 尾の雄に保護された複数の卵塊の孵化日は極めて近いことをすでに述べており、それらの産卵日は近いと考えられた。これは雄の放精期間が短く、短期間のうちに複数の雌とペアを組み、放精することに起因すると考えられる。カンキョウカジカでは生理的繁殖可能期間が 1~2 ヶ月であるにもかかわらず、実効繁殖期間は 1 週間以内である (Goto, 1993a)。淡水カジカ科魚類の場合、水温の低い冬場に繁殖するため卵の孵化所要日数が 1 ヶ月以上と長く、そのために実効繁殖期間が短期化すると考えられる。

次に雌の行動を上述した 1994 年の複数の雌雄で行った産卵実験によって解析した。その雌の放卵回数とその周期、ペア形成時間について Table 22 に示した。大半の雌が 2 回以上放卵し (平均 1.8 ± 0.9)、その 1~2 回目と 2~3 回目の間隔は 351 ± 76 時間と 454 ± 17 時間であった。全ての雌は放卵に至るまでの間にしばしば雄を替え、1 回目の放卵までに平均 2.0 ± 1.4 尾、2, 3 回目の放卵までにそれぞれ 2.6 ± 0.9 尾、 3.0 ± 2.2 尾の雄とペアを組んだ。産卵に至った雄とのペア時間は 1 回目では平均 24 ± 31 時間、2, 3 回目ではそれぞれ平均 49 ± 41 時間と 50 ± 52 時間、最初にペアを組んで雄が替わった場合は放卵に至るまでは 1

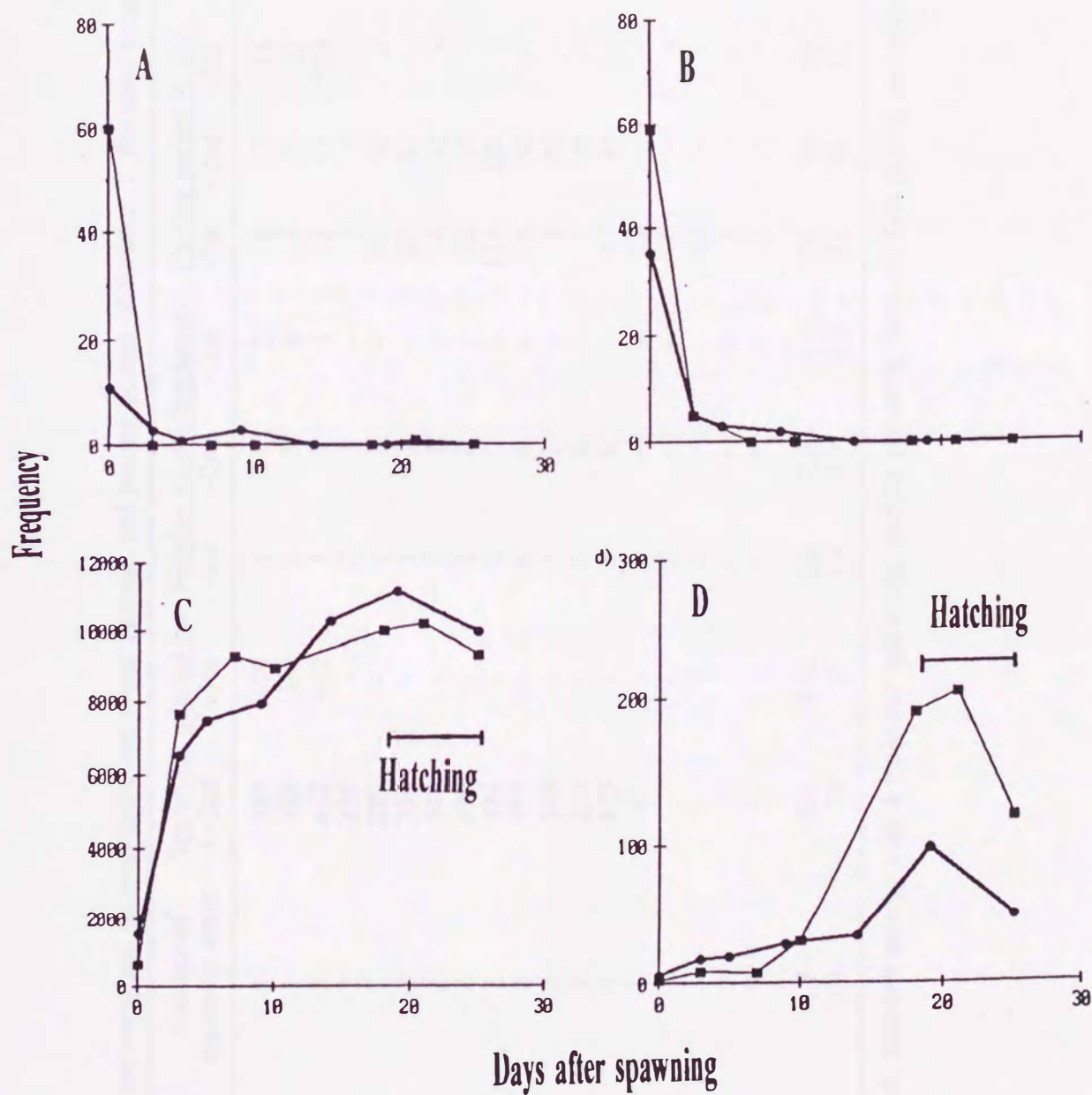


Fig.38. Daily changes of the frequency of nesting and parental behavior of male *T. fasciatus* from spawning to hatching in 12 hour a day. A) mouth digging; B) nest cleaning with anal fin; C) fanning; D) vibration. Solid circle and square indicate two males, 159 mm TL and 151 mm TL, respectively.

Table 22. The spawning and pairing times, spawning interval, and pairing period of females, *T. fuscatus* in an aquarium

No.	TL (mm)	Number of spawning times	Spawning interval (h)		Number of pairing times			Pairing period A (h)			Pairing period B (h)		
			1~2nd	2~3rd	~1st	~2nd	~3rd	~1st	~2nd	~3rd	~1st	~2nd	~3rd
1	166	3	357	470	1	3	2	4	17	14	-	68	97
2	131	3	385	430	3	3	6	7	35	13	30	64	95
3	166	3	452	462	1	2	1	3	43	123	-	173	-
4	154	2	336	-	2	3	-	5	4	-	24	140	-
5	165	2	289	-	1	1	-	42	68	-	-	-	-
6	180	2	334	-	1	2	-	82	87	-	-	124	-
7	161	2	348	-	2	2	-	4	11	-	24	84	-
8	154	2	399	-	1	2	-	32	14	-	-	67	-
9	169	2	374	-	2	2	-	113	158	-	138	189	-
10	157	2	317	-	6	4	-	6	68	-	87	153	-
11	160	2	345	-	1	2	-	3	43	-	-	173	-
12	172	2	251	-	1	4	-	5	76	-	-	200	-
13	156	2	375	-	4	4	-	31	14	-	199	90	-
14	165	1	-	-	1	-	-	32	-	-	-	-	-
15	162	1	-	-	2	-	-	6	-	-	78	-	-
16	166	1	-	-	3	-	-	10	-	-	97	-	-
17	122	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	168	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
AVG.	160	1.8	351	454	2.0	2.6	3.0	24	49	50	85	127	96
SD	13	0.9	76	17	1.4	0.9	2.2	31	41	52	58	49	-

Pairing period A, between pairing with a male and spawning; pairing period B, between first pairing and spawning.

回目では平均 85 ± 57.5 時間, 2, 3 回目ではそれぞれ平均 127 ± 49 時間と 96 時間を要した. また, 各回の産卵において雄の全長を調べたところ, 1 回目は平均 $174 \pm 8\text{mm}$, 2, 3 回目が $171 \pm 13\text{mm}$ で有意差は認められなかった (ANOVA, Scheffe test : $p > 0.05$).

淡水カジカ科魚類の多くは雄主導型のペア産卵, Polygyny の繁殖スタイルを持つ (Goto, 1987; Brown, 1973). ヤマノカミも雄主導型でペア産卵を行う点は一一致したが, 雌雄とも 1 産卵期に複数回の繁殖を行う点が異なっており, ヤマノカミの婚姻形態は Polygamy と推察された.

Cottus bairdi の雌はより大型の雄を選択することによって高い孵化率を残すとされる (Downhower and Brown, 1980). Goto (1987) はカンキョウカジカの雄のサイズと巣のサイズに相関性が認められないこと, 雄のサイズと繁殖成功数に相関性が認められたことから, 雌が選択的に大型の雄と繁殖することを示唆している. ヨーロッパに生息する *Cottus gobio* の雌も水槽内実験ではより大型の雄を選択した (Bisazza and Marconato, 1988). 上述した複数の雌雄のヤマノカミを同じ水槽に収容して自然産卵させた場合, 各回の雌の産卵において雄の全長を調べたところ, 1 回目と 2, 3 回目の間に差がなかった. 雌が選択的に大型の雄と産卵したならば, 1 回目の産卵時の雄が 2, 3 回目よりも大きいと推察され, 本種の雌において雄のサイズの選択性は低いことが示唆される.

天然における配偶者選択 鹿島川沖合の産卵床において, 雄 1 尾が営巣していた場合について, 巣内の卵塊数と雌の尾数の合計を繁殖成功数として, 繁殖成功数 1 ($n=41$) および 2 ($n=24$) の雄の全長を調べた (Fig. 39A). 繁殖成功数 1 の雄の全長は平均 $140 \pm 12\text{mm}$, 成功数 2 は平均 $146 \pm 13\text{mm}$ で, 有意差は認められなかった (ANOVA, t-test: $p > 0.05$). 産卵床として利用されたカキ殻の長径, 短径, 高さの積から求めた仮の容積 (cm^3) と繁殖成功数についても検討を行っ

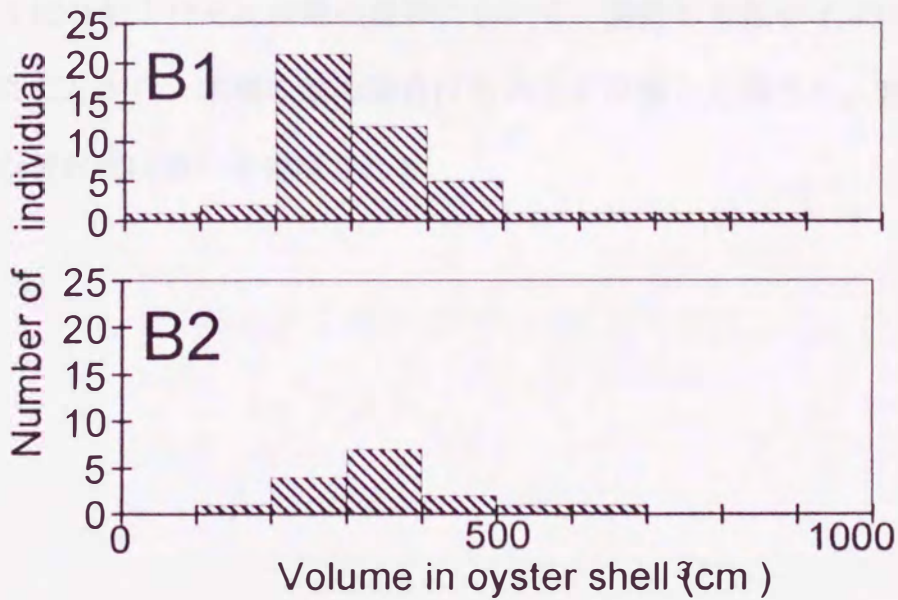
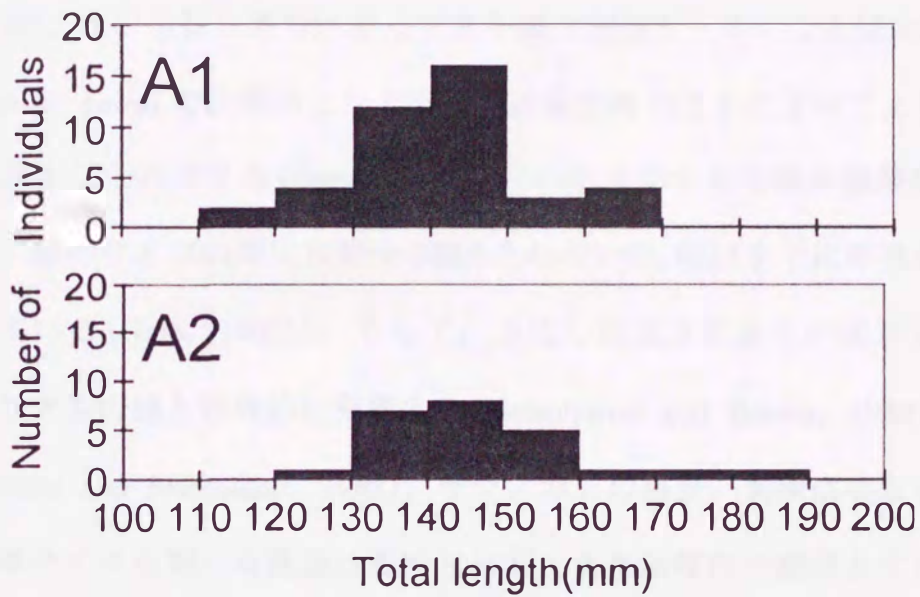


Fig.39. Difference of composition of total length in males (A) and volume in oyster shell (B) by mating success. A1, B1) one time of mating success; A2, B2) more than two times of mating success. Volume in oyster shell indicates the tentative volume estimated by the product of length, width and height in shell.

たところ (Fig. 39B), 繁殖成功数 1 (n=45) のカキ殻の平均容量は $327 \pm 143\text{cm}^3$, 成功数 2 (n=16) の容量は $353 \pm 121\text{cm}^3$ で, 有意差は認められなかった (ANOVA, t-test: $p > 0.05$). 一方, カキ殻の容量と雄 (n=32) の全長の関係を調べたところ (Fig. 40), 雄の全長の増加に伴ってカキ殻の容積も大きくなる傾向がみられた.

Cottus bairdi では雄がより大型の石に巣を持つことによってより高い繁殖成功を残すことができる (Brown, 1973). ハナカジカでは雄の繁殖成功と巣のサイズ, 雄のサイズの間に関連性は認められないが, 雌はすでに卵塊を持つ雄を選択している (Goto, 1993b). そして, 上述したように多くの淡水カジカ類の雌はより大型の雄と選択的に繁殖する (Downhower and Brown, 1980; Goto, 1987; Bisazza and Marconato, 1988). ヤマノカミの場合, 繁殖成功数と雄サイズおよび巣サイズの間に関連性は認められず, また水槽内で産卵させた場合でも, その 1 回目およびそれ以降の産卵において, 選択した雄サイズに差はみられなかったことから, 本種の雌の場合は他のカジカ類とは異なり, 繁殖における巣や雄の選択性は低いと推察される.

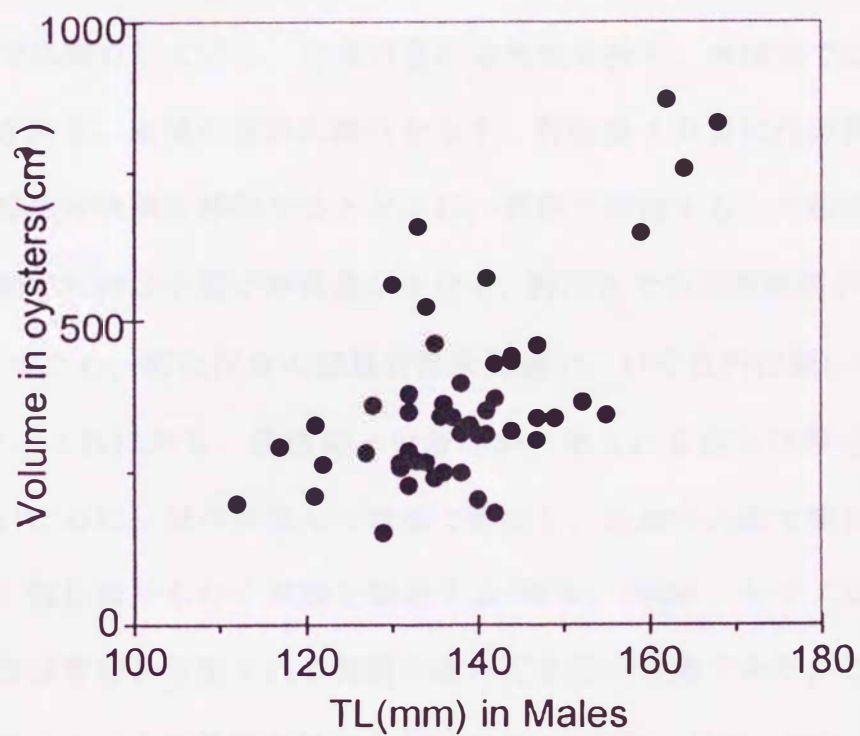


Fig.40. Relationships between total length in males and volumes in oysters used as nests.