

山陰地方におけるタナゴ亜科魚類・
ミナミアカヒレタビラの生態と保全に関する研究

(Studies on the ecology and conservation of
Acheilognathus tabira jordani (Cyprinidae,
Acheilognathinae) in San-in region)

鴛海 智佳

2018年

山陰地方におけるタナゴ亜科魚類・
ミナミアカヒレタビラの生態と保全に関する研究

(Studies on the ecology and conservation of *Acheilognathus tabira jordani* (Cyprinidae, Acheilognathinae) in San-in region)

鴛海 智佳

専攻名：生物環境科学

連合講座名：環境科学

入学年度：2011 年

配属大学名：島根大学

目 次

第1章 序論.....	1
1-1 タナゴ亜科魚類の生態と先行研究	1
1-2 「タビラ類」の分類学的経緯.....	5
1-3 ミナミアカヒレタビラの分布域と各県での絶滅危惧ランク	6
1-4 山陰地方でのミナミアカヒレタビラの生息の現状.....	7
第2章 島根県西部の小河川におけるミナミアカヒレタビラの繁殖生態	9
2-1 はじめに	9
2-2 材料と方法.....	11
2-2-1 調査地の歴史的背景と現在の環境	11
2-2-2 調査方法	12
2-3 結果	16
2-3-1 体長分布の季節変化	16
2-3-2 繁殖期	16
2-3-3 雌の完熟卵保有時の産卵管長	17
2-3-4 卵形および一腹卵数, 卵体積	17
2-3-5 肥満度およびGSI値	18
2-3-6 個体群サイズと性比	18
2-3-7 本河川に生息するイシガイ科二枚貝類	19
2-4 考察	20
2-4-1 繁殖期	20
2-4-2 年齢の推定と成長	21
2-4-3 卵の特徴と卵体積, 産卵管長の季節変化	22
2-4-4 推定個体数と性比	24

第3章 島根県東部の河川におけるミナミアカヒレタビラの生活史と季節移動	26
3-1 はじめに	26
3-2 材料と方法	28
3-2-1 調査地	28
3-2-2 調査方法	28
3-3 結果	31
3-3-1 繁殖生態	31
3-3-2 体長分布の月別変化とコホート解析	31
3-3-3 標識個体の体長の推移と地点間移動	32
3-3-4 生息分布の季節変化	33
3-3-5 イシガイ科二枚貝類の生息状況	33
3-3-6 性比	33
3-4 考察	35
3-4-1 繁殖期	35
3-4-2 年級群の推定とその成長	35
3-4-3 イシガイ科二枚貝類の分布	37
3-4-4 水域内での季節移動	37
3-4-5 性比	38
3-4-6 保全	39
第4章 ミナミアカヒレタビラの稚魚の分布とその微生息環境	42
4-1 はじめに	42
4-2 材料と方法	44
4-2-1 調査地	44
4-2-2 調査方法	44
4-3 結果	47

4-3-1 稚魚およびイシガイ科二枚貝類の分布状況	47
4-3-2 調査地点の物理環境	47
4-3-3 稚魚の生息環境	48
4-4 考察	49
4-4-1 稚魚期における本種と他のタナゴ類との相互関係	49
4-4-2 タナゴ類稚魚の生息にとって重要な環境要素	51
4-4-3 微小生息空間内におけるタナゴ類稚魚と捕食者	53
4-4-4 本種の生息環境の特性と保全への提言	53
第5章 総括	56
5-1 本種の生態・生活史	56
5-2 本種の生息環境	60
5-3 本種の個体群の維持や縮小と環境変化との関係	64
5-4 保全のために重要な要因	65
謝 辞	68
引 用 文 献	71
図表	85
附図	122
Summary	124
摘 要	127
学位論文の基礎となる論文目録	130

第1章 序論

1-1 タナゴ亜科魚類の生態と先行研究

近年、地球規模での生物多様性の損失が指摘されている。その急速な損失を食い止めるため、生物多様性条約第6回締約国会議において2010年までの目標が掲げられたが、達成には至らなかった(Butchart, 2010)。その後名古屋で開催された生物多様性条約締約国会議では、新たに20項目の「愛知目標」が定められ、現在、各国は2020年までに生物多様性の損失を食い止めるための緊急かつ効果的な行動をとることが求められている(WWF, 2017)。このように「生物多様性の保全」が求められているが、これは、「多様度の高い自然の価値が高い」、「多様度が高くなるように自然を管理する」という意味とは異なる。生物多様性の保全とは、多様度の高い自然を作ることや守ることではなく、各地それぞれ特徴ある在来の自然を守ることであり、その自然を構成する在来の植物や動物を失わないことである(平川・樋口, 1997)。

地球上の水のうち、陸水はわずか0.01%であるが、その中に10000種以上(全魚類の40%)の魚類が生息している(Lundberg et al., 2000)。しかし、陸水域の動植物は、その生息環境において人間活動と環境変化の影響を大きく受け、絶滅の危機にさらされている(Dudgeon, 2006)。日本では、淡水河川・湖沼から汽水域に生息する魚類のうち、約400の種または亜種が絶滅危惧種に指定されている(環境省, 2013)。また、全国の湖沼に生息する純淡水魚の多様性を調査した研究では、2000年以降は、それ以前と比較して多様性が減少していることも明らかになっている(松崎ほか, 2016)。

コイ科タナゴ亜科魚類 Cyprinidae, Acheilognathinae(以下タナゴ類と記す)もまた近年急激に生息地および生息数が減少している種群である。タナゴ類はアジア大陸の日本、中国、韓国と中央ヨーロッパに主に分布し、日本、中国、韓国での生息種数が多く、現在は80種にのぼるとされている(上田ほか, 2018)。日

本国内には 3 属 9 種 9 亜種が生息し (北村, 2008), そのうちタイリクバラタナゴ *Rhodeus ocellatus ocellatus* とオオタナゴ *Acheilognathus macropterus* の 2 種は中国原産の外来魚である (萩原, 2011).

タナゴ類の名前である「タナゴ」や「タビラ」は、「田魚」、「田平」からきているとも考えられており, また, 地方名はベンテン, キンタイ, タバヤ, オカメ, ミョーブタ, ボテジャコ等, 各地方, 各種で様々存在する (亀井, 2002). このように, 昔から低平地の河川や水田周辺の用水路など, 人々の身近な場所にごく普通に生息する魚であったと考えられる. また, 現代では, タナゴ類は雄の婚姻色の美しさや特徴のある生態を持つことから, 観賞魚として, また釣りの対象魚として非常に人気が高い (長田・福原, 2000; 赤井ほか, 2008; 赤井ほか, 2011; 葛島・熊谷, 2011). しかし, 現在, 在来のタナゴ類 8 種 8 亜種のうち, カネヒラ *Acheilognathus rhombeus* を除く全てが絶滅危惧種に指定されている (環境省, 2013).

タナゴ類は, 生きたイシガイ科二枚貝類 Unionidae の鰓腔内に産卵するという特異な生態を持つ (長田, 1985; Aldridge, 1999; Smith, 2004). タナゴ類の雌には産卵管と呼ばれる器官があり, 体内の卵が完熟し, 産卵可能になると産卵管が伸長する. 雄は繁殖期には婚姻色を呈し, 産卵に適したイシガイ科二枚貝類の周辺に繩張りを持つ. 雌はイシガイ科二枚貝類のもとを訪れ, 伸長した産卵管を, 二枚貝の出水管に差し込み, 鰓内に卵を産み込む. 雄はその後二枚貝の入水管の手前で放精し, 卵は貝内で受精する. 卵はその後二枚貝類の鰓内で孵化し, 後期仔魚期まで成長し, その後二枚貝類の出水管を通じて浮上し, 表層にて遊泳生活を送る. タナゴ類の生活史のイメージを図 1-1 に示す. タナゴ類には, 春産卵型と秋産卵型が存在し, 春産卵型のタナゴ類は春から初夏にかけて産卵し, 仔魚は約 1 ヶ月後に貝から浮上するのに対し, 秋産卵型のタナゴ類は約半年間を貝内で過ごした後, 翌年の春に貝から浮上する (中村, 1964). このように, タナゴ類が生活史を完結させるためには, 生きたイシガイ科二枚貝類の生息が必要不可

欠である。

また、タナゴ類が繁殖に利用するイシガイ科二枚貝類も特異な繁殖生態を持つ。雄が水中に放出した精子球を雌が入水管から取り込み、雌の育囊内（外鰓内）で卵が受精し、その後グロキディウム幼生となる。幼生は雌の出水管から放出され、宿主魚類の鰓などに触れると付着して寄生する。寄生後、変態したのち宿主魚類から脱落し、稚貝として底生生活を送る（根岸ほか, 2008）。ドブガイ属貝類 *Sinanodonta* sp. の生活史のイメージを図 1-2 に示す。ドブガイ属貝類の主な宿主として、オイカワ *Opsariichthys platypus*、ドジョウ *Misgurnus anguillicaudatus*、スマチチブ *Tridentiger brevispinis* などが知られている（福原ほか, 1986；近藤, 1989）。また、同じイシガイ科二枚貝類であるイシガイ *Nodularia douglasiae* やカラスガイ *Cristaria plicate*においては、オオクチバス *Micropterus salmoides* やブルーギル *Lepomis macrochirus* などの外来魚は宿主として適さないことが報告されている（石田ほか, 2010；伊藤, 2013；宮本ほか, 2015）。このように、イシガイ科二枚貝の生活史を完結させるためには、同水域にタナゴ類以外の在来魚類が生息していることが必要であり、つまり、タナゴ類が生息するためには、他の在来の魚類やイシガイ科二枚貝類など、種の多様性が高く健全な生態系の維持が求められる。

近年、タナゴ類の生息数や生息地が全国的に激減している直接的な要因として、産卵母貝であるイシガイ科二枚貝類の減少、河川改修や干拓等による生息場の喪失、肉食性外来魚の移入、外来タナゴ類の移入、愛好家や業者による乱獲などが指摘されている（北村, 2008；河村, 2010）。また、イシガイ科二枚貝類の減少要因として、人間活動による水質環境の悪化、河川改修等による生息環境の悪化、外来生物のヌートリア *Myocastor coypus* による大量捕食、肉食性外来魚の増加による宿主魚類の減少などが考えられ（根岸ほか, 2008；石田ほか, 2010；久米ほか, 2012；伊藤, 2013；石田ほか, 2015），これらが間接的にタナゴ類の生息に影響を及ぼしている。

また、タナゴ類には止水性と流水性が知られており、生息する環境は、琵琶湖、霞ヶ浦などの広大な湖沼、利根川や木曽川などの大河川、それよりも規模の小さな2級河川、農業用水路などの小水路、小規模なため池など非常に幅が広い（平井、1970；長田、1985；Solomon et al., 1985；福原ほか、1998；諸澤・藤岡、2007；藤本ほか、2007；北村、2008；佐川ほか、2011；Terui et al., 2011；Onikura et al., 2012）。それぞれの種がそれぞれの生態的特性に合った水域を利用して生息していると考えられる。

タナゴ類を対象とした研究は、繁殖行動や生殖年周期、卵や仔魚の発生等、繁殖に関わる研究が数多く行われてきた（例えば国内では平井、1964；中村、1969；朝比奈ほか、1980；清水・羽生、1980；Shimizu and Hanyu, 1982；長田、1985a；長田、1985b；長田、1985c；Solomon et.al., 1985；Suzuki, 1985；Nagata and Nakata, 1988）。近年は、複数のタナゴ類が同所的に生息する河川における種間関係や、産卵に利用する二枚貝種の違い、タナゴ類と生息環境との関係など、保全に必要な生態学的情報なども明らかにされてきた。（例えば Kitamura et al., 2007；諸澤・藤岡、2007；北村・諸澤、2010；北村・西尾、2010；萩原、2011；西尾ほか、2012；Nishio et al., 2015；Morosawa 2017）。また、ヨーロッパでは、主にヨーロッパタナゴ *Rhodeus sericeus* について、生態や、繁殖行動に関する研究がさかんに行われ、タナゴ類の特異な生態学的特性についての解明がなされている（e.g. Aldridge et al., 1999; Suzanne et al., 2002; Reichard et al., 2004; Smith et al., 2004；Smith et al., 2006）。また、国内でのタナゴ類の生息域の減少や生息環境の悪化に伴い、その利用環境や影響する環境要因を明らかにするため、解析モデル等を利用した研究も行われている（Onikura et.al., 2012；佐藤ほか、2012）。さらに近年では、遺伝的な側面からの研究がさかんに行われている（e.g. Nagata et.al., 1996；Kawamura et al., 2001；Kubota and Watanabe 2001；Miyake et.al., 2010；山崎ほか、2010；Uemura et al., 2018）。また近年、中国や韓国などで新種のタナゴ類も複数種発見されており（Yang et al., 2010；Li and

Arai, 2014 ; Li et al., 2017 ; Kim et al., 2014), 今後はさらに生態学的知見が増えることが期待される。

このように、タナゴ類について国内外で様々な研究が行われ、生態学的知見の蓄積や、保全生態学的研究が行われてきているにも関わらず、タナゴ類の減少には歯止めがかかっていない。生物の保全にあたっては、産卵環境などの生態的知見を集積することは、対象とする種の保全・保護行為を行ううえで必須の条件である（片野・森, 2005）。そこで、本研究は、山陰地方に生息しているミナミアカヒレタビラ *Acheilognathus tabira jordani* を対象とし、野生下における生態的知見を得るため、分布の変化や成長、生息環境との関係などの生態を把握し、本種の保全に資することを目的とした。

1-2 「タビラ類」の分類学的経緯

日本産のタナゴ亜科魚類のうち、「タビラ類」は従来タビラ *Acheilognathus tabira* 1種として記録されていたが、中村（1969）は本種を3亜種に細分することを提唱した。雄成魚の臀鰭に現れる婚姻色が白色に発現し、幼期に背鰭に黒斑のないものがシロヒレタビラ *Acheilognathus. tabira tabira*、雄成魚の臀鰭に現れる婚姻色が赤紅色に発現し、幼期に背鰭に黒斑のないものがアカヒレタビラ *Acheilognathus. tabira* subsp. R、そして、臀鰭は白色であるが、背鰭に黒斑を有するもの（大型の雄を除く）がセボシタビラ *Acheilognathus. tabira* subsp. Sとされた。タビラ3亜種の分布は不連続で、シロヒレタビラは琵琶湖淀川水系、岡山県吉井川・旭川水系などに分布し、アカヒレタビラは関東地方の霞ヶ浦利根川水系、北上川・米代川以南の東北地方、北陸地方および山陰地方に広く分布し、セボシタビラは福岡県筑後川・矢部川水系、および壱岐ノ島の九州西北部に分布するとされていた（藤川, 1984）。

山陰地方では、1981年に鳥取県多鯰ヶ池でアカヒレタビラの生息が確認され（長田ほか, 1981），その後鳥取県日野川水系、島根県宍道湖、島根県大田市大原川に

て相次いでアカヒレタビラの生息地が発見された（斎藤ら, 1988; 越川, 1997; 安藤, 2002）。山陰地方のアカヒレタビラは、稚魚期の背鰭に黒斑が発現するなど、従来知られていたアカヒレタビラにはない形態的特徴を持ち、環境省レッドデータブックでは2003年当時、山陰地方のアカヒレタビラは「絶滅が危惧される地域個体群」として記述されていた（河村, 2003）。

さらに、2002年から2004年にかけて筆者が行った島根県西部に生息する個体群での研究（第2章に該当）において、卵形が既往文献での記載と異なっており、そのことが一つのきっかけとなり、分類の再検討が行われ、キタノアカヒレタビラ *Acheilognathus tabira tohokuensis*, ミナミアカヒレタビラ, アカヒレタビラ, シロヒレタビラ, セボシタビラの5亜種に分類された（Arai et al., 2007）。そのうち、山陰地方と北陸地方に生息するものが、ミナミアカヒレタビラとされた。タビラ類が5亜種に分けられた経緯については、藤川（2014）も詳しく記している。また、この分類に関しては、遺伝子の研究においても同様の結果が得られている（Kitamura et al., 2011）。

1-3 ミナミアカヒレタビラの分布域と各県での絶滅危惧ランク

ミナミアカヒレタビラ（以下「本種」と記す）は、山陰地方の島根県と鳥取県、北陸地方の福井県、石川県、富山県に不連続に分布しており、本種の生息が確認されている場所は各県あたり数ヶ所程度と非常に少ない（福井県, 2002; 石川県, 2009; 富山県, 2012; 鳥取県, 2012; 島根県, 2014）。

また、環境省レッドラリストでは、絶滅危惧IA類、「ごく近い将来における野生での絶滅の危険性が極めて高いもの」に指定され（環境省, 2018），分布しているすべての県のレッドデータブックにおいても絶滅危惧I類に指定されている（福井県, 2002; 石川県, 2009; 富山県, 2012; 鳥取県, 2012; 島根県, 2014）。さらに、鳥取県では2002年に、島根県では2012年に、富山県では2015年に県の希少野生動物の保護条例に指定され、許可なく採集や捕獲、飼育等が禁止されて

おり、条例上は保護されている（鳥取県、2002；島根県、2012）。

1-4 山陰地方でのミナミアカヒレタビラの生息の現状

山陰地方における本種の生息地のうち、鳥取県東部に位置する多鯰ヶ池ではオオクチバスやブルーギルなどの肉食性外来魚の移入により現在では絶滅したと考えられている（安藤、2002；河村、2003；福原ほか、2010）。島根県では、過去には県内に4-5ヶ所の生息地があったと考えられるが（例えば斎藤ほか、1988；越川、1997；山口、2004），近年本種の生息地の環境が悪化し、現在継続的に再生産が確認されている生息地は、著者の調べた限りでは2ヶ所のみとなった。このような現状において、本種を保全するためには、本種の野外での生態や生活史を明らかにすることが必要であると考えた。そこで、著者は、2002年から2017年の間に、現在残存している島根県内の2つの生息地（島根県西部の小河川と島根県東部の河川），および鳥取県西部の1つの生息地において、本種の生活史（分布・成長・移動・繁殖期・生息環境等）を明らかにすることを目的に研究を行ってきた。本研究は、そのうち島根県の2つの個体群に関する研究結果の一部をまとめたものである。

なお、島根県の2つの生息地において、研究期間中に以下のような大きな環境変化が見られた。島根県東部の河川（第3章、第4章）では、2013年に下流域において貧酸素等による影響と考えられるイシガイ科二枚貝類の大量死が発生した（鴫海、2016）。西部の河川（第2章）では、2014年に道路工事由来の水質汚濁の影響を受け、河川内のイシガイ科二枚貝類が激減した（鴫海、2016）。西部の河川では本種の繁殖に必要不可欠であると考えられるイシガイ科二枚貝類が失われたことで、本種の生息数も一時激減した。

本論文は、5章立ての構成となっており、第2章は、島根県西部の小河川における

る本種の繁殖生態について、第3章は、島根県東部の河川における、本種の主に成長と季節移動について、第4章は、3章と同河川におけるタナゴ亜科魚類の稚魚期の分布と、それらが要求する微生息環境についてそれぞれ論じた。そして、1章で述べた本種の生息地の現状と、2-4章の生態学的知見を踏まえ、5章では総括とともに本種の保全について記した。

なお、生息地の取り扱いについて、西部の大原川については、すでに過去に生息地情報が論文化されていること（斎藤ほか、1988）、また、著者らが実施してきた保全活動によって地元住民や小学校などに周知されているため、調査地の地図を掲載することとし、河川や周辺の環境についても具体的に記述した。一方、東部の河川については現在島根県内で生息状況が安定している唯一の個体群であること、過去に生息地が公表されていないこと、インターネット上で拡散されることで本種の生息に影響が及ぶおそれがあること、条例で採集禁止に指定されているものの、実際は見回り等の監視体制が整っていないこと等の状況から、本種の保護のため、地名や河川名、位置などの詳細な表記は控えた。

第2章 島根県西部の小河川における ミナミアカヒレタビラの繁殖生態

2-1 はじめに

タナゴ類は、第1章で述べたように、生きたイシガイ科二枚貝類の中に産卵し、貝内で初期発生が行われるという特殊な繁殖生態を持つ。イシガイ科二枚貝類もまた、グロキディウム幼生がハゼ科魚類 Gobiidae などの鰓や鰓に寄生し、変態したのち脱落して着底し、底生生活を送るという特殊な繁殖生態を持つ。このように、様々な生物が複雑に関係し合うことで各々の繁殖が成功している。

タナゴ類は、湖や1級河川などの開放的水域から、ため池などの閉鎖的水域や農業用水路等の小規模な水域に至る様々な環境に生息している（河村, 2010）。また、それぞれのタナゴ類が繁殖に利用するイシガイ科二枚貝類は、例えば「タビラ」の仲間（5亜種）では、マツカサガイ *Pronodularia japanensis*, カタハガイ *Obovalis omiensis*, イシガイ, ドブガイ属の1種 *Sinanodonta* sp. など、それぞれ異なることが報告されている（長田ほか, 1981; 中村, 1969; 平井, 1964; 福原ほか, 1984）。それゆえ、たとえ同亜種の魚類でも、他の地域の個体群の生息や生態の情報を、そのまま本県の個体群の保全に適用させることは困難である。

関東地方から東北地方にかけて分布するアカヒレタビラについては、発生や生殖年周期などが明らかにされているが（清水・羽生, 1981; 和田ほか, 1985; Suzuki, 1985），ミナミアカヒレタビラに関しては、大まかな生息分布情報以外のデータが乏しく、野外での生態についてはほとんど明らかにされていない。タナゴ類の生息地が全国的に減少し、各地での個体群の消滅が生じている中で、これらの個体群を保全するためには、分布の把握およびその生息地の環境の特徴をとらえ、その種の生活史や生態を把握することが必要であると考えられる。具体的には、その個体群の成長、寿命、繁殖期、成熟サイズ、産卵数、生息域と移動、繁殖に利用するイシガイ科二枚貝類の種や生息量の把握など、野生下での生態の解明が必

要である。

そこで本研究では、ミナミアカヒレタビラの野外での生態、特に、種の存続のカギとなる繁殖生態を明らかにすることを目的とし、島根県西部の小河川において1年3ヶ月に渡って調査を実施した。

2-2 材料と方法

2-2-1 調査地の歴史的背景と現在の環境

調査は、島根県大田市に位置する流程約 4km 大原川と江谷川の一部区間で行った（図 2-1）。大原川の下流側右岸一帯は、かつては波根湖と呼ばれる水域面積約 0.68km²、最大水深は約 1m の汽水湖であったが、1945 年に干拓によって消滅し、現在は主に水田として利用されている。波根湖が存在していた当時は、大原川は波根湖に流入しており、波根湖からの海への排水は掛戸水路によってなされていた。波根湖を干拓する際、波根湖への河川水の流入をなくすため、大原川を迂回させて掛戸水路に直接流出するようにした。その後、干拓地の農業用水を確保するために、上流域にため池が造られ、河川中に堰が数箇所設置された。また、その後も水害が度々起きたことから、水害を防ぐために河口に排水施設が設置され、ほぼ全域で河川改修がなされ、1983 年には江谷川上流に清滝防災ダムが完成した（島根大学汽水域センター、1997）。

このように、旧波根湖一帯は農業用地開拓と共に周辺の河川にも人間の手が加えられてきた。波根湖が存在していた当時の湖の魚類や貝類については、著者が西部の河川にて調査を実施した 2003 年当時は、過去にコイやフナ、ウナギなどが生息していたとされる情報は得ていたものの（島根大学汽水域研究センター、1997）詳細については不明であった。その後、旧波根湖についての聞き取り調査や史料調査が行われ、かつて波根湖に生息していた可能性が高いものは、コイ、フナ、ボラ、ウナギ、シラウオ、ワカサギ、スズキ、クロダイ、マハゼ、ウグイ、オイカワ、ナマズ、ドンコ、ドジョウ、メダカ、そして「タナゴ」とされている（長尾、2015）。「タナゴ」という標準和名を持つ種は、タナゴ *Acheilognathus melanogaster* であるが、関東以北に分布しているため当水域には生息しない可能性が高い。また、「タナゴ」が和名につく魚類は他にも海域に生息する「ウミタナゴ」等が存在するが、淡水域には生息しないため、ここで記載されている「タナゴ」は、タナゴ亜科魚類 *Acheilognathinae* を示していると考えられる。また、同

資料にタナゴ亜科魚類が繁殖に利用するドブガイやカラスガイが生息していた可能性についても記述されている。ここに記された魚種のうち、シラウオ、ワカサギ、ウグイ、ナマズ以外の魚種は、現在の大原川でも生息が確認されている。かつての波根湖の魚類相を見ると、現在の宍道湖に類似しており、波根湖は低塩分汽水湖であったと推測される。

現在、大原川の右岸側には水田が広がり、左岸側には住宅地が存在している。農地および住宅地からの排水は、ゴム堰の下流側に 1ヶ所流入口があるが、それ以外ではなく、排水路から大原川の河口付近に集積され、排水されている。

また、本河川の中流域には自動転倒ゴム堰が設置されている（図 2-2）。灌漑期に農業用水を確保するため、4月から9月には堰が起立し、上流側は水深が約 1m 以上となる。流量が多い時には、河川水は堰からオーバーフローするが、洪水等大幅に水量が増加した時には、一時的に堰が転倒し、数日後にまた堰が起立する。

2-2-2 調査方法

調査は、図 2-1 に示した範囲において実施した。当初は河川内での分布が不明であったため、2002 年 6 月 30 日から 10 月 10 日までの期間は St.1-St.5 の地点のうち数ヶ所で捕獲調査を行った。その結果、本種は St.2-St.5、特に St.3-St.5 での捕獲数が多かった。St.2 は両岸の斜面が急こう配で、河川付近に到達することが難しく、作業の利便性が悪かったことから、2002 年 11 月 22 日から 2003 年 10 月 24 日にかけての調査は St.3-St.5 の範囲で実施した。

捕獲は、プラスチック製の「セルビン」と、網製の「お魚キラー」を用いて行った（図 2-3）。仕掛けは岸寄りに設置し、餌として「みどり」と「さなぎ粉」（いずれもマルキュー製）を混合し、丸めたものを投入した。ゴム堰の稼働期である 4 月から 9 月は、St. 4 に約 10m おきに 4 つ、ゴム堰の非稼働期である 10 月から 3 月は、St. 3 と St. 5 に合わせて 5 つの「セルビン」または「お魚キラー」を設置した。設置時間帯は午前から正午過ぎ、設置時間は、夏期は約 30 分間、冬期は約

1–2 時間とした。調査は、繁殖期およびその前後と推定される時期である 3 月から 7 月（2003 年）にかけては 4–5 回／月、それ以外の季節は 1 回／1–2 ヶ月の頻度で行った。調査時には、各地点で棒状温度計にて表層の水温を測定した。

本種の体長分布、繁殖期、肥満度を明らかにするため、捕獲された全ての個体の標準体長と湿重量を 1 個体ずつ計測した。標準体長（Standard length、以下 SL と記す）はデバイダーと定規を用いて 0.1mm 単位で計測し（図 2-4 a）、湿重量は、「デジタルはかり AND HL-200」を用いて 0.1g 単位で計量した。湿重量の測定は、調査期間のうち 2002 年 12 月以降に実施した。タナゴ類の雌の産卵管は、普段は収縮しているが、体内の卵が完熟し、産卵可能な状態となると伸長し、産卵が終了すると再び収縮する。このことから、産卵管長の変化はその個体が産卵可能な状態であるかどうかの目安になる（Shirai, 1962：朝比奈ら、1980）。このため、雌個体については、標準体長と同様の方法で産卵管長を計測した。さらに、繁殖期には、産卵管が伸長している雌の腹部を軽く圧迫して卵を押し出し、完熟卵を保有しているかどうかを調査した（図 2-4 b）。確認のために押し出す卵は、2 ~3 個程度とした。

1 個体あたりの完熟卵保有数を明らかにするため、各日完熟卵を保有する雌のうち、一部の個体について、完熟卵を全て押し出したのち、10% ホルマリン溶液にて固定した。後日卵を計数し、一個体あたりの完熟卵保有数の平均を算出した。完熟卵の測定は、繁殖期間中に数個体ずつ、合計で 27 個体について行った。さらにその卵を用い、個々の卵の長径と短径を計測し、回転橍円体に近似して卵体積を計算した。なお、現地で測定を終えた個体は、標識を施す個体以外は、元の水域にすみやかに放流した。

本種の本河川での主要分布域での推定個体数を明らかにするため、イラストマーラー蛍光タグ（Visible Implant Elastomer）を使用して各個体に標識を施した（Choe and Yamazaki, 1996）。捕獲した本種をいったん研究室に持ち帰り、各個体の標準体長と産卵管長を計測したのち、魚を麻酔液に数分入れ、動きを鈍くした後に専

用の注射器を用いてグリーン、レッド、イエロー、オレンジの4色の蛍光塗料を、各個体の背鰭基部付近に、あらかじめ定めた色の配列のとおりに4ヶ所注入した（図2-4c）。色素の注入は1ヶ所あたりの長さ約3mmとし、注入後は1～2日間エルバージュ溶液にて薬浴し、その後捕獲した場所に放流した。標識は、雌は右側、雄は左側に施し外部形態から雌雄の判断がつきにくい季節にも判別できるようにした。4色を組み合わせ雌雄それぞれ256個体の識別が可能であり、それ以上は例えば左側に1色、右側に3色注入するなど、左右両側に標識を施すことで組み合わせのパターンを増やした。標識は、個体への負担を考慮し、約40mmSL以上の個体を対象とし、2002年12月～2003年5月の期間に、雄151個体、雌272個体、合計423個体に標識を施した。

繁殖期の推定は、雌は完熟卵保有時に産卵管が伸長することから、標準体長に対する産卵管長の割合（OPI値：北村・西尾、2010）と、完熟卵保有率（雌全個体に占める完熟卵を孕卵した雌の割合）を算出することにより行った。肥満度（K）は、{体重／（標準体長） 3×1000 }の式（水野・御勢、1980）を用いて算出した。性比は、雄の推定個体数に対する雌の推定個体数の割合で示した。主な繁殖場と推定される場所での繁殖期の個体数推定を行うため、再捕獲された標識個体の個体数データを用い、Jolly-Seber法（Krebs、1989）により解析した。2003年の3～7月の期間のSt.3およびSt.4での捕獲個体数（標識再捕個体を含む）を元に算出した。

生殖巣の発達度合いを明らかにするため、2003年4月、7月、10月に、捕獲された個体のうち、雌雄それぞれ4月に5個体、7月に8個体、10月に3個体、ランダムに選別した個体を10%ホルマリン溶液にて固定した。後日研究室にて解剖し、生殖腺の重量を測定し、生殖腺の経時的な変化について検討した。生殖腺の発達度合の指標として「GSI値」（GSI値：生殖腺重量×100／体重）を用いた。なお、用いた重量は湿重量とした。

また、同調査域において、タナゴ類が産卵に利用するイシガイ科二枚貝類の種

や分布を明らかにするために簡易的な調査を実施した。事前にイシガイ科二枚貝類のおおよその分布状況を調査した結果、イシガイ科二枚貝類の生息数は St.4 で多かった。そのため、St.4 にて見つけ採り（二枚貝の生体の殻部や入・出水管を水上から直接目で確認して採取するか、または泥に潜っている個体については、呼吸のために泥表面に穴が開いている場合が多かったため、その穴を見つけて掘り出す方法）で二枚貝を採取した。調査は、ゴム堰が稼働していない非灌漑期の水深が浅い時期とし、2002 年度は、2002 年 12 月 21 日、2003 年 1 月 10 日、2 月 3 日、2 月 19 日の合計 4 日間で延べ 6 時間の調査を行い、2003 年度は、2003 年 12 月 25 日に 2 時間半の調査を行った。捕獲したイシガイ科二枚貝類は、デジタルノギスを用いて各個体の殻長を計測したのち、元の場所に埋め戻した。二枚貝類の同定は近藤（2008）に従った。

2-3 結果

2-3-1 体長分布の季節変化

調査で捕獲された本種の体長分布の季節変化を示した（図 2-5）。体長分布の推移をより分かりやすくするため、2カ月間の捕獲個体数を合算してグラフに示した。なお、各グラフは、全調査地点で捕獲された個体数の合計とし、そのうち一部は複数回再捕された個体を含む。なお、季節によって調査頻度は異なる。

2002年6-7月には、約40-60 mm SLの1つのコホートが確認された。同年8-9月には、当歳魚と推測される12-19 mm SLのコホートと、40-58 mm SLの2つのコホートが確認された。10-11月は捕獲数が少なく、当歳魚と推測されるコホートは19-27 mm SLであった。2002年12月-2003年1月には、22-28 mm SL、約37-50 mm SL、約50-65 mm SLの3つのコホートが確認された。2003年2-3月にも、体長の小さい方から19-32 mm SL、36-44 mm SL、48-63 mm SLの3つのコホートが確認された。4-5月には40 mm SL以下の個体が僅かと、約40-45 mm SL、約50-65 mm SLの3つのコホートが確認された。6-7月には約35-49 mm SL、約50-70 mm SLの2つの大きなコホートが確認された。8-9月には50 mm SL以下と約53-70 mm SLのコホートが確認され、10月には45-65 mm SLの1つのコホートが確認された。

2-3-2 繁殖期

2002年6月から2003年11月にかけての、各調査日の雌の標準体長に対する産卵管長の割合の平均値、2003年3月から同年11月にかけての雌の全捕獲個体に対する完熟卵を保有していた雌の割合および調査時の水温を示した（図 2-6）。標準体長に対する産卵管長の割合は、2002年は7月から8月にかけて低下し、8月半ばに最小値を示した。その後8月から2003年3月にかけては値が徐々に上昇し、3月下旬から4月上旬にかけて急激に上昇し、7月下旬から8月にかけて徐々に低下した。両年とも8月にかけて産卵管長の割合が低下する傾向があったが、2002

年8月初旬には4%と極めて低くなっていたのに対し、2003年は8月中旬でも10%程度の値で、2002年よりも高かった。雌の完熟卵保有率は、2003年の3月下旬から4月にかけて急激に上昇し、8月以降に0を示した。雌の完熟卵保有率が30%を超えるピークは、4月初旬、5月中旬、7月初旬の3回見られた。

また、雌の産卵管長は、冬季には概して3–5 mm程度であり、4月以降に産卵管が伸長し、40 mmの長さに達した個体も見られた。

調査時における水温は、2002年の8–9月には約27°C、その後低下し12–2月には8–10°Cであった。2003年の4月初旬に約15°C、5月中旬には約18°C、6月に23°C前後、7月は25°C以下であった。8月は約29°Cに上昇していた。

2–3–3 雌の完熟卵保有時の産卵管長

完熟卵を保有していた雌の産卵管長は、平均 27.2 ± 5.2 mm (16.8–42.0 mm, n=154) であった。産卵管長は季節変化を示し(図2-7)，産卵期初期に長く、その後は徐々に短くなる傾向が見られた(Tukey-Kramer test $P<0.05$)。識別個体のうち10個体が完熟卵を保有した状態で2回採捕された(図2-7)。その2回の日数間隔は17–70日であり、35日前後の間隔で2度目の完熟卵を持つ個体が3個体見られた。その標識個体の採捕日間の標準体長に対する産卵管長の変化は、3月または4月に完熟卵を持っていた個体は、次回再捕時の産卵管長は短く、5月および6月に完熟卵を持っていた個体は、次回再捕時の産卵管長は長い傾向が見られた。

また、完熟卵を保有していた雌は、産卵管長と標準体長に相関関係がみられたが(図2-8)，完熟卵を保有していた雌の標準体長の季節変化はみられなかった(図2-9)。

2–3–4 卵形および一腹卵数、卵体積

本河川の本種の卵形は長楕円形であった(図2-10)。完熟卵を保有していた雌の一腹あたりの完熟卵保有数の平均は43個であり、11–80個と個体により大きな差

が見られた。一腹完熟卵数が 11 個と最も少なかった個体は、38 mm SL と小型の個体であった。また、雌の一腹卵数に繁殖期の初期と後期での違いは見られなかつた（図 2-11, ANOVA N.S.）。

各個体の完熟卵の卵径の平均は、長径 3.1 mm (2.7 mm–3.7 mm, n = 27), 短径 1.3 mm (1.1 mm–1.6 mm, n = 27), 平均卵体積は $2.79 \pm 0.52 \text{ mm}^3$ (1.66 mm^3 – 6.90 mm^3 , n = 27) であった。一個体、一粒あたりの平均卵体積には季節変化が認められ、4 月は、6–7 月と比較して大きかつた（図 2-12, Tukey-Kramer test $P < 0.05$ ）。一腹卵数に平均卵体積を乗じた一腹卵体積にも季節変化が認められ、4 月は 6–7 月と比較して大きかつた（図 2-13, Tukey-Kramer test $P < 0.05$ ）。

2-3-5 肥満度および GSI 値

肥満度は、雄雌共に 2003 年の 3 月中旬から徐々に増加し、7 月下旬から 8 月にかけて減少した（図 2-14）。その間何度かのピークが見られ、これらの推移は雌雄で類似していた。8 月以降は、雌雄共に 10 月にかけて肥満度は再び上昇し、11 月にかけて再び低下した。

生殖腺の発達度合いを示す GSI 値の季節による差異を 4 月、7 月、10 月の間で検討した（表 2-1, 2-2）。なお、体長分布（図 2-5）から 1 歳魚と推測された体長 45 mm 以下の個体は区別した。その結果、雄では 4 月と 7 月の差は認められず（ANOVA N.S.），4 月および 7 月は、10 月よりも高かつた（Tukey-Kramer test $P < 0.05$ ）（表 2-1）。雌では、4 月、7 月、10 月でそれぞれ差異が認められ、4 月が最も高く、10 月の値が最も低かつた（Tukey-Kramer test $P < 0.05$ ）（表 2-2）。7 月に捕獲され、体長分布から 1 歳魚と推定された雌個体は、同時期の 2 歳魚以上と推定される個体と比較すると GSI 値が低かつた。

2-3-6 個体群サイズと性比

本河川における本種の捕獲個体数および推定された個体数の推移を図 2-15 に示

した。雄の推定個体数は、3月下旬から7月下旬まで約200–300個体前後で推移しており、雌の推定個体数は約2000個体から約500個体と日によって変動幅が大きかった。

次に、上記の推定個体数から性比の割合を算出した。図2-16に雄の推定個体数に対する雌の推定個体数の割合で示した。3月15日および5月17日には雌比が約55%と低下していたものの、期間中はおよそ70–80%を示しており、性比は大きく雌に偏っていた。

2-3-7 本河川に生息するイシガイ科二枚貝類

本河川では、フネドブガイ *Anemina arcaeformis*, ヌマガイ *Sinanodonta lauta* が捕獲された（図2-17）。2002年度の調査では、フネドブガイが62個体、ヌマガイが48個体捕獲され、2003年度の調査ではフネドブガイが30個体、ヌマガイが17個体捕獲された。2002年度調査での一時間あたりの捕獲個体数は18.3個、2003年度調査での一時間あたりの捕獲個体数は18.8個であった。両種とも殻長50mm以下の個体は捕獲されなかった。特にヌマガイは殻長120mm前後の大型の個体が多く捕獲された。

2-4 考察

2-4-1 繁殖期

タナゴ類は、生きた二枚貝類の中に産卵するという特殊な生態を持つことから、産卵において雌の産卵管が重要な要素になっている。産卵管は通常は収縮しているが、産卵が可能な生理状態になる（完熟卵を保有する）と伸長し、産卵が終了すると再び収縮する。よって、産卵管の状態を観察することで産卵可能な状態であるかを判断する目安とすることができます（Shirai, 1962；朝比奈ほか, 1980）。本河川におけるミナミアカヒレタビラ（以下本種と記す）の繁殖期は、2002年の開始時は不明であるが、終了時期は雌の標準体長に対する産卵管長の割合の変化から、7月初旬もしくは中旬であったと考えられる。同様に産卵管長の割合の変化から、2003年の繁殖期は3月下旬から7月下旬であったと考えられる。

本種の亜種にあたる、茨城県霞ヶ浦に生息するアカヒレタビラでは、繁殖盛期は4月下旬から6月上旬だが、4月上旬や6月下旬にも一部の個体は産卵可能であり、通常は7月初旬に繁殖期が終了するとされている（清水ほか, 1981）。2003年の繁殖期の終了は2002年よりも遅く、また、前述のアカヒレタビラよりも遅かった。夏期の水温が低い年には終わりが長引く傾向や（清水ほか, 1981）、初秋の生殖腺退縮には日長の短縮が主因として働き、その「短日的抑制」は水温が高いほど強くあらわれる（朝比奈ほか, 1980）。2003年7月の大田市は、日平均気温が2002年と比較すると3.7°C低く、日照時間は69.3時間少なかった。また、近年30年間（1981–2010年）の平均値と比較しても、日平均気温は2.3°C低く、日照時間は97.7時間少なかった（気象庁, 2018）。気温の影響を受け7月は水温の上昇も抑えられたと考えられ、このことが、繁殖期の終了が遅くなった要因であると示唆された。

雌の産卵管長の推移や完熟卵保有率の推移から、繁殖期間中に繁殖盛期が数回あったと考えられる。これは、アカヒレタビラが多回産卵をする（清水ほか, 1981）ことを表しているのであろう。本河川では、繁殖期間中に2回完熟卵を保有する

個体が確認され（図 2-7），その 2 回の日数間隔は，17–70 日と個体差が大きかつたが，35 日前後の間隔で 2 度目の完熟卵を持つ個体が 3 個体見られたことから，少なくともその程度の間隔で再び完熟卵を保有できる個体が存在すると考えられた。

肥満度は，雌雄共に繁殖期の開始直前から増加しはじめ，繁殖期間中に盛期が見られ，雌の完熟卵保有率と同調していたことから，主に生殖巣重量の変化によるものと考えられた。雌の肥満度の増加は主に卵巣の成熟に起因していることがタナゴ亜科魚類において明らかにされている（Smith et al., 2004）。繁殖期間中，雌の肥満度が雄よりも高かったのは，体全体に占める生殖腺の割合が雄よりも雌が高いことと関連していると考えられた（表 2-1, 2-2）。

また，雌雄で肥満度の推移のパターンは類似していた。雄は，二枚貝類の周辺に縄張りを形成し，他の雄への攻撃や訪れた雌との繁殖を行うなど，繁殖期間中の多くの時間を繁殖に使用しているのに対し，雌は孕卵するまでの間は，主に雌で群を形成し，遊泳しながら採餌するなど，多くの時間，直接的な繁殖行動を行っていないと考えられ，このように，繁殖期間中の雌雄の行動差があるにも関わらず，雌雄で同様のピークを示すという現象は興味深い。同タナゴ亜科魚類の外来種であるオオタナゴ *Acheilognathus macropterus* においても雌雄で肥満度の動きがおよそ同調している（萩原，2011）。雌の成熟に合わせ，雄は縄張り維持や雌への繁殖アピールなどの繁殖行動に要する時間と共にエネルギーを消費し，その結果，雌と同じようなパターンを示したのかもしれない。

2-4-2 年齢の推定と成長

本調査の結果，本種の繁殖期はおよそ 4 月から 7 月と推定され，さらに，タビラ 3 亜種の稚魚の貝からの浮上までの日数や成長に関する報告から（中村，1969；和田・小林，1985），2002 年 9 月に確認された 12–19 mm SL のコホートは，当歳魚であると推測された。その後当歳魚のコホートは 19–27 mm SL, 22–28 mm

SL と成長した。2003 年 2–3 月には 19–32 mm SL, 36–44 mm SL の 2 つのコホートがみられ、2003 年 6–7 月には 2 つのコホートが合流したようであった。このような当歳魚と推測されるコホートが 2 つ確認される現象については、のちに実施した東部河川に生息する個体群においても確認された。3 章ではコホート解析を実施し、発生時期の差や産まれる季節の違いにより当歳魚の体長に差が生じるこの現象について詳しく論ずる。本個体群においても同じ理由により、当歳魚に体長の差が生じたと考えられた。当歳魚のコホートは、8–9 月から 10–11 月にかけてよく成長し、その後 2–3 月までは成長のスピードが緩やかになると考えられた（図 2-5）。1 歳魚以上と推測されるコホートについては、基本的に一つの正規分布を示しており、1 歳魚と 2 歳魚以上を分離することができなかった。このことから、本個体群の寿命は大部分の個体が 2 年であると推測された。

2-4-3 卵の特徴と卵体積、産卵管長の季節変化

本個体群の本種（ミナミアカヒレタビラ）の完熟卵の卵形は、長楕円形であった。2003 年当時、「タビラ」の仲間は、アカヒレタビラ、シロヒレタビラ、セボシタビラの 3 亜種とされており、山陰地方の個体群は「アカヒレタビラ」であった。「アカヒレタビラ」の完熟卵の卵形については、Suzuki (1985) は、鶏卵型で長径 2.2mm, 短径 1.2mm, 中村 (1969) でも同じく鶏卵型で 2.3mm×1.35mm と記述されていた。シロヒレタビラの完熟卵は鶏卵型、セボシタビラは長楕円形とされ（中村, 1969），本個体群の完熟卵の卵形は、既往文献に記載されているアカヒレタビラのものとは大きく異なり、セボシタビラの卵形に近かった。

繁殖期間中、一粒あたりの平均卵サイズおよび一腹卵体積には季節変化が見られた。どちらも繁殖期初期に大きく、後半には小さかった。卵体積の大きさは仔稚魚の大きさに直結し、卵サイズが大きいとすなわち幼体の摂餌開始時の体サイズも大きくなり、餌をめぐる競争、捕食者の回避など、稚魚期の生存に有利となる。しかし、卵サイズが大きいと、摂餌開始に至るまでの発生時間が相対的に長

くなるため、その結果無防備な状態でいる時間が増加し、生存率を下げるにともなりかねない（星野ら、2001）。しかしタナゴ類は、その無防備で捕食される危険性が高まる時期に、貝の鰓内で保護してもらうという繁殖戦略をとっている。よって、卵サイズの拡大は、仔魚サイズの拡大につながり、タナゴ類の稚魚にとっては有利にはたらくと考えられる。平均卵サイズは産卵期の初期である4月に有意に大きかった。雌は、繁殖期が開始するまでに長い時間かけてエネルギーを蓄積し、繁殖期の初期に卵に最大限の投資をすることが可能である。しかしその後2度目、3度目の性成熟時までは産卵にかけるエネルギーを蓄積する期間が短く、卵体積が減少したのではないかと考えられる。生殖腺の発達度合を示すGSI値においても、雌は産卵期後半よりも産卵期初期のGSI値が有意に高いことが確認されている。BALON（1962）によれば、タナゴ類は一般的に産卵期の最初に卵を多く産み、その時が「生産的」であり、産卵期の後半のものは産卵個体数も少なく、補充的な意義を持っているにすぎないという。このことを本河川のミナミアカヒレタビラに当てはめると、「生産的」な繁殖盛期は4月にあたり、その後の数回の産卵のピークは「補充的」ということになる。

また、完熟卵を保有する雌の産卵管長についても、繁殖期の初期に長く後半に短くなる傾向がみられた。生きたイシガイ科二枚貝類に繁殖を依存するタナゴ亜科魚類にとって、それらの貝類に産み込む手段である産卵管は、重要な形質と言える。標準体長に対する産卵管の長さは種によって異なっており、それは、繁殖に使用する貝種や、貝への産卵方法の違いにより生じていると考えられる。例えば、霞ヶ浦に生息する大型種のオオタナゴは、繁殖に大型の真珠養殖用のヒレイケチョウガイ *Hyriopsis cumingi* を主に利用し、完熟卵を保有した時の産卵管長は長く、80mm以上となる個体も見られる（萩原、2013）。一方、大型種のイタセンパラ *Acheilognathus longipinnis*においては、産卵管長は平均16mmと他のタナゴ類と比較して大変短く、主にイシガイなどの小型のイシガイ科二枚貝類を繁殖に利用し、ドブガイ属を利用する場合も小型の個体を好むことが明らかになつ

ている（北村・西尾, 2010；上原, 2011）。タナゴ類は通常、1回の産卵で数個の卵を産み、卵を鰓のどの位置の水路に産み込むかは産卵管の長さによって決定される（Kitamura, 2006）。よって、大型の貝類を繁殖に利用するオオタナゴでは、出水管の入り口から鰓上腔までの距離が長いため、産卵管長を長くする必要が生じる。一方、イタセンバラは、1回の産卵で鰓上腔に数十個の粘着卵を産み込み、孵化後の仔魚は自力で鰓の水路に移動するため（渡辺ほか, 2011），雌は産卵管長を長くする必要がないと考えられる。産卵管長が変化することの適応的意義については、Kitamura (2006) のニッポンバラタナゴ *Rhodeus ocellatus kurumeus* の研究において、繁殖期の初期よりも後半にかけて完熟卵を保有したときの産卵管長が長くなることが報告されている。これは、産卵管を長くすることによって、二枚貝の鰓の奥深くの位置を利用でき、卵の酸素をめぐる競争を最小化できるためとされている。Kitamura は小規模なため池で調査を実施しており、ニッポンバラタナゴの個体数に対して繁殖に利用できる二枚貝類が少なく、貝資源が不足している環境において、産卵期の後期には貝内の奥の未利用の空間を利用するため産卵管を長くする必要があったと考えられる。一方、本個体群は河川という開放的空间に生息し、二枚貝類の生息数も多かったことから、繁殖期の後半に産卵管長を長くする必然性は低かったと考えられる。また産卵期の初期に産卵管長が長い傾向がみられたのは（図 2-7），完熟卵を保有していた雌の標準体長には季節変化が見られなかったことから（図 2-9），繁殖期の初期に大型の雌のみが繁殖活動を行ったという可能性は否定された。繁殖期の後半に産卵管長が短くなる現象については、本種は複数回産卵を行うため、産卵期の前半と比較して 2 度目、3 度目の孕卵までの期間が短く、エネルギーを、産卵管を伸長させることではなく、卵や繁殖行動に投資したのではないかと考えられる。

2-4-4 推定個体数と性比

本河川における中流域（St.3 および St.4）での 2003 年 3-7 月までの本種の推

定生息個体数は、雄は 200–300、雌は 500–2000 個体であった。この時期は本種の繁殖期にあたるため、繁殖期には中流域に多くの個体が集中していたと考えられる。なお、標識は約 40mm SL 以上の個体に限定したため、2002 年に産まれた大部分の当歳魚はこの推定値に反映されていない。

また、性比は、繁殖期間中の雌の比率が 70–80% と高い値を示した。雄の性比が低いことについては、機械的・物理的なストレスに対して魚類の雄は雌よりも抵抗力が弱く、発育が進むにつれて雄の割合が減少する事例があるが (Aronson, 1957)，本結果の雄の性比率の低さはその理由のみでは説明できない。性比の大きな偏りはなぜ生じたのだろうか。繁殖期の開始直前と思われる 3 月 25 日は、堰がまだ稼働していなかったため、St. 3 と St. 5 で採集を行った。その日の推定個体数は、雌雄間での差があまり認められなかった。繁殖期には、雄が二枚貝の生息数の多い場所に移動することによって、その結果、場所によって性比が異なることがバラタナゴ *Rhodeus ocellatus* において報告されている (長田, 1985)。本種の性比の偏りも、繁殖期の前後で違いが見られたため、繁殖行動との関係が考えられた。性比の偏りについては、東部河川においても認められ (第 3 章)，おおよそ同様の理由により生じたと考えられる (第 3 章 3–4–5 参照)。

第3章 島根県東部の河川における ミナミアカヒレタビラの生活史と季節移動

3-1 はじめに

淡水魚は、その生活環から純淡水魚、通し回遊魚、周縁性淡水魚の大きく3つに分類される（水野・後藤、1999）。通し回遊魚についてはその生活史の中で川と海の行き来が必須であり、ハゼ類やカジカ類、アユ *Plecoglossus altivelis altivelis* など、その詳細な回遊生態については多くの報告がある（塚本、1988；後藤、1994；水野・後藤、1999；海野ほか、2015）。一方、純淡水魚は一生を淡水域で生活し、回遊は行わず（水野・後藤、1999；川那部ほか、2001），河川や湖沼、農業用水路等の淡水域で一生を送る。しかし、通し回遊魚のように川と海の行き来はしないものの、フナ類やドジョウ類、アユモドキ *Parabotia curta* などは、成長や繁殖、越冬などのイベントに応じて、河川間や、水路と水田間を移動することが近年の研究で明らかになってきており、水域間のつながりやネットワークの重要性が再認識されている（斎藤ほか、1998；西田ほか、2006；阿部、2007；皆川ほか、2010）。

タナゴ類は純淡水魚とされ、ため池や河川の中・下流域、農業用水路などの様々な場所に生息し（北村、2008），生きたイシガイ科二枚貝類の鰓腔内に産卵するという特異な産卵生態をもつ（長田、1985；Aldridge, 1999）。タナゴ類については、古くからため池や河川の一部区間などにおいて、主に繁殖生態を解明するための生態学的研究が多くなされてきた（朝比奈ほか、1980；長田、1985；Solomon et al., 1985；Kitamura, 2007；北村・西尾、2010；萩原、2011）。一方、開放的空间である河川や湖沼に生息する種については、例えばカネヒラ *Acheilognathus rhombeus* が季節移動を行うことが報告されており（平井、1964；Nagata and Nakata, 1998；福原ほか、1998），ヤリタナゴ *Tanakia lanceolata* やセボシタビラ *Acheilognathus tabira nakamurae* においても季節による水域内移動が示唆されている（Nagata and Nakata, 1988；佐藤ほか、2012）。しかし、このような開

放的空間に生息する種の詳細な生態についてはいまだ不明な点も多く、今後、Nagata and Nakata (1998) が実施したような、河川での時空間的な変動をとらえた研究が増えることで、河川生息種の水域内移動を含めた生活史の解明につながっていくと考えられる。

島根県では、在来のタナゴ類ではミナミアカヒレタビラ（以下本種と記す）、ヤリタナゴ、アブラボテ *Tanakia limbata* が生息しており、いずれも河川に生息している（建設省、2000；島根県、2014）。本種が生息している島根県西部の河川では（第2章）、本種の推測される分布域が流程約 1.5 km であったのに対し、東部の河川においては推測される分布域が流程約 6 km であり、加えて河川の周辺約 12 km² の範囲に水系ネットワークが存在するなど（鴛海、未発表）、西部と東部の生息地では陸水域の規模とともに、周辺環境や同所的に生息する他の生物種の生息状況が異なる。また、東部の河川では、事前調査において主要な分布域が水域内で季節により異なる可能性が示唆された。

そこで本章では、島根県東部の河川に生息している本種の保全に資するため、産卵期や成長といった生態学的知見に加えて、季節による分布の変化や個体の移動、その影響要因と推測されるイシガイ科二枚貝類の生息状況との関係を明らかにすることを目的とし、調査を実施した。

3-2 材料と方法

3-2-1 調査地

調査は島根県東部に位置する一河川で実施した（生息地保護の観点から、調査河川の位置については省略する）。本河川の中流域周辺は市街地であり、下流域周辺は農地が広がっている。市街地や農地からの排水が河川に流入している。中流から下流にかけては河川勾配が極めて緩やかで、底質は砂泥から泥質である。本河川ではタナゴ亜科魚類として本種、ヤリタナゴ、タイリクバラタナゴ *Rhodeus ocellatus ocellatus*, カネヒラの4種が生息し、特定外来魚であるオオクチバス *Micropterus salmoides* やブルーギル *Lepomis macrochirus* も生息している。そのほか、純淡水魚ではコイ *Cyprinus carpio*, フナ属 *Carassius* spp., タモロコ属 *Gnathopogon* spp., コウライモロコ *Squalidus chankaensis tsuchigae*, オイカワ *Opsariichthys platypus*, カワヒガイ *Sarcocheilichthys variegatus variegatus*, カマツカ *Pseudogobio esocinus*, サンインコガタスジシマドジョウ *Cobitis minamorii saninensis* など、汽水魚ではスズキ *Lateolabrax japonicus* やマハゼ *Acanthogobius flavimanus*, クルメサヨリ *Hyporhamphus intermedius*, ボラ *Mugil cephalus* など、通し回遊魚ではウキゴリ *Gymnogobius urotaenia* やヌマチチブ *Tridentiger brevispinis*, ゴクラクハゼ *Rhinogobius giurinus* など、様々な生活型を持つ魚類が約30種確認されている（鴨海、未発表）。

3-2-2 調査方法

本種の産卵期と体長分布の推移を明らかにするため、河川内の主要分布域と推測されるSt. 1からSt. 6の範囲内（図3-1）で、2011年4月から2012年11月にかけて、セルビン（トヨゼン製「大型筒もんどり」）を各地点に2個ないし3個ずつ設置し、採集を行った。仕掛けは岸寄りに設置し、餌として「みどり」と「さなぎ粉」（いずれもマルキュー製）を混合し、丸めたものを投入した。調査頻度は、本種の繁殖期と推定される4月から7月にかけては月に2-5回、それ以外の時期

は月に 1–2 回の頻度で実施した。2011 年は主に St. 2, 3, 5 において魚類を採集し、2012 年は、本種の分布の季節変化を把握するために、各日、全 6 地点で調査を実施した（4 月 14 日、21 日の St. 1, 4 を除く）。繁殖期の推定方法は本県西部の生息地における報告（Oshiumi and Kitamura, 2009）に従った。採集された個体は、性的二型である婚姻色と産卵管の有無により雌雄の判別をし、現地で定期を用いて標準体長（SL）と、採集された全ての雌について産卵管長を 0.5 mm 単位で計測した。性的二型による雌雄の判別が不可能であった個体は未成魚とした。産卵管が伸長した個体については腹部を軽く圧迫することにより、完熟卵を孕卵しているかを調べた。

各個体の体長の変化および地点間の移動を明らかにするため、35 mm SL 以上の個体は研究室に持ち帰り、エチレングリコールモノフェニルエーテルで麻酔した後、4 色（ピンク、ブルー、グリーン、イエロー）のイラストマー蛍光色素を用いて背鰭基部の 4 カ所に皮下注射し、個体識別をした。色の配列と雌雄の判別、SL を記録した後、エルバージュ水溶液で薬浴し、数日後それぞれ採集された元の地点に放流した。個体識別は、2011 年 4 月 30 日から 7 月 23 日の間および 10 月 7 日に採集した雌 555 個体、雄 150 個体の合計 705 個体について実施した。それ以外の月に標識個体が捕獲された場合には、体長を記録し再放流した。

本種が産卵資源として利用するイシガイ科二枚貝類の生息密度を明らかにするため、本種の調査地点 6 地点のうち 5 地点（図 3-1 : St. 1–3, St. 5–6）において調査を実施した。St. 1 および St. 2 においては、2012 年 6 月 5 日に潜水士 2 名がそれぞれ $1.5 \text{ m} \times 10 \text{ m}$ の総面積 30 m^2 範囲内を、潜水目視または手探りでイシガイ科二枚貝類を全て採取し、陸上にて同定と計数を実施した。St. 3, 5–6 においては調査員 1 人が水上からの目視で採取し、同様に同定と計数を実施した。St. 3 においては、2012 年 3 月 10 日に 40 m^2 ($2 \text{ m} \times 20 \text{ m}$) の範囲内、St. 5 においては 2012 年 1 月 8 日に 150 m^2 ($5 \text{ m} \times 30 \text{ m}$) の範囲内、St. 6 においては 2012 年 3 月 10 日に 100 m^2 ($5 \text{ m} \times 20 \text{ m}$) の範囲内を調査した。

調査時には各調査地点において棒状温度計を用いて表層（水面下約 10 cm）の水温を測定した。

体長分布については、2011 年および 2012 年に調査で捕獲された、全調査地点の本種の全個体数を月毎に集計し、MS-Excel の solver を用いた相澤・滝口（1999）の手法に基づいてコホート解析を行った。各コホートの平均体長と標準偏差は、MS-Excel の solver を用いた最小二乗法により算出されたデータを用いた。産卵期の推定は、雌は完熟卵保有時に産卵管が伸長することから、標準体長に対する産卵管長の割合（OPI 値：北村・西尾、2010）と、完熟卵保有率（雌全個体に占める完熟卵を孕卵した雌の割合）を算出することにより行った。性比については、2012 年の 5–7 月、8–9 月、10–11 月のそれぞれの地点での雄捕獲数に対する雌捕獲数の割合を用い、性比の偏りの検定は χ^2 検定を用いた。

3-3 結果

3-3-1 繁殖生態

本種の OPI 値は、2011 年は 4 月 30 日から 5 月 15 日（24.33 %）にかけて上昇し、7 月 10 日（29.04 %）まで高く、その後徐々に減少し、8 月 6 日（0.88 %）に最小値を示した（図 3-2）。その後翌年 1 月までは 7 %未満で推移した。2012 年は、4 月 14 日から 5 月 1 日（28.42 %）にかけて上昇し、6 月 30 日（31.14 %）まで高く、その後減少し 8 月 18 日（2.0 %）に最小値を示した。2011 年と 2012 年で、OPI 値が上昇する時期にずれが認められた。

雌の完熟卵孕卵の初確認日は、2011 年は 5 月 15 日、2012 年は 4 月 21 日であった。採集された全雌個体のうち、完熟卵を孕卵した雌の割合は、2011 年の 5 月 7 日以前は 0 %、5 月 15 日から 7 月 23 日にかけては 3.2–11.1 %、7 月 30 日以降は 0 %であった。2012 年は、4 月 14 日以前は 0 %、4 月 21 日から 6 月 17 日にかけては 1.6–15.6 %、6 月 30 日以降は 0 %であった（図 3-2）。

各調査地点の平均水温は、2011 年 4 月 23 日は 15.9°C、5 月 13 日は 19.0°C であった（図 3-2）。対して、2012 年 4 月 21 日は 20.0°C であった。2011 年は 2012 年よりも水温の上昇が遅かった。

完熟卵を孕卵したときの産卵管長の平均は 26.8 ± 5.1 mm（範囲 14–39 mm, n=45）、平均 SL は 53.3 ± 7.4 mm（範囲 39.5–67.5 mm, n=45）であった。1 個体あたりの孕卵数は平均 38.0 ± 27.4 （4–115）粒であった。

3-3-2 体長分布の月別変化とコホート解析

調査では 18 mm SL 以上の個体が捕獲された。2011 年 4 月は 2 つのコホート、5 月から 7 月にかけては 3 つのコホートが確認され、そのうち最も体長の小さなコホートは徐々に成長していた（図 3-3）。2011 年 8 月には 28–42 mm SL の当歳魚と推測されるコホートが確認され、2011 年 9 月と 11 月にも当歳魚と推測されるコホートが出現し、徐々に成長していた。また、このコホートとは異なる 22–40

mm SL の当歳魚と推測されるコホートが、2011年12月から2012年1月に確認された。2012年は、4月から5月にかけて3つのコホートが確認された。6月(24–36 mm SL) と7月(18–36 mm SL) には当歳魚と推測されるコホートが確認された。

各月の体長分布(図3-3)から算出された平均体長の推移を図3-4に示した。2011年5月から7月にかけて確認された3つのコホートを、便宜上体長の小さい順にそれぞれa, b, cとすると、aとbのコホートは2011年の8月以降に合流した。2012年も2011年と同様の傾向を示し、aとbのコホートは7月に合流した。どちらの年も5月から7月にかけては、平均体長が小さいコホートaの成長率が高かった。

3-3-3 標識個体の体長の推移と地点間移動

2011年4月から7月にかけて標識放流した613個体のうち53個体が再捕され、うち48個体が7月までに、5個体が8月以降に得られた。2011年10月7日に標識放流した92個体のうち2012年1月に3個体が再捕された。本調査において標識放流後、再捕された個体は合計56個体であった。

2011年5月25日に放流し、2012年4月21日に再捕された2個体は、322日間でそれぞれ23.3 mm SLと23.5 mm SL増加していた(図3-5)。2011年の4–7月、7–9月、10–1月にそれぞれ採捕された個体の1日あたりの成長率は、2011年4月から7月は平均0.10 mm SL($n=48$)、7月から9月は平均0.18 mm SL($n=2$)、10月から2012年1月は平均0.01 mm SL ($n=3$)であった。

再捕された56個体のうち、2012年1月8日までに捕獲された54個体について、その放流地点と再捕地点を月ごとに集計し、模式図に示した(図3-6)。44個体は同地点で再捕され、10個体が放流場所と別の地点で再捕された。4月と5月にSt. 5で放流された雌4個体は、7月までにSt. 3にて再捕された(図3-6)。6月と7月にSt. 2とSt. 3にて放流した個体のうち、雌雄それぞれ1個体ずつが7月以降にSt. 5で捕獲された。放流地点と異なる地点で再捕された個体のうち、最も離れ

ていたのは St. 1–St. 5 間であり、距離は約 5.3 km であった。

3-3-4 生息分布の季節変化

2011 年 4 月から 2012 年 11 月までの各地点の雌雄別の捕獲個体数の推移を図 3-7 に示した。2011 年は St. 1, 6 のデータが少ないため詳細は不明であるが、全体を通して 7 月までは雌雄共に下流、中流域の St. 2, 3 に集中し、10 月以降は上流域 (St. 5, 6) に集中している傾向がみられた。2012 年は、4 月から 7 月にかけては下流域と中流域 (St. 1–3) で多く捕獲され、8 月と 9 月は、雌は St. 1, 2 では捕獲されず、雄も少数であった。10 月と 11 月は雌雄共に上流域での捕獲数が非常に多かった。未成魚は、成魚のように明瞭な季節的な分布の偏りは見られなかった。主に中–上流域 (St. 3–5) で確認された。

3-3-5 イシガイ科二枚貝類の生息状況

イシガイ科二枚貝類は、St. 1–3, 5, 6 のうち、St. 6 を除く地点にて生息が確認され（表 3-1）、イシガイ *Nodularia douglasiae*, カラスガイ *Cristaria plicate*, ドブガイ属 *Sinanodonta* sp. の少なくとも 3 種の生息が確認された。イシガイとカラスガイは St. 1 と St. 2 のみで確認され、St. 1 での生息密度が高かった。ドブガイ属は St. 1 から St. 5 の広範囲で確認され、St. 2 での生息密度が最も高かった。

3-3-6 性比

2012 年における、地点ごとの雄に対する雌の比率を図 3-8 に示した。2011 年は、St. 1 と St. 6 において調査未実施の月が多いため除いた。繁殖期にあたる 4 月から 7 月にかけて、St. 1–3 において 2.89–4.75 と値が高く、雌に偏っていた ($P < 0.001$) が、St. 4–5 では 0.83–1.62 と雌への偏りは認められなかった ($P > 0.05$)。非繁殖期にあたる 8 月から 11 月にかけては、どの地点においても雌への偏りは認められなかった ($P > 0.05$)。また、完熟卵を孕卵した雌は St. 1–St. 3 において

捕獲され、St. 5 と St. 6 では未捕獲であった。

3-4 考察

3-4-1 繁殖期

OPI 値および完熟卵を孕卵した雌の割合の季節変化の結果から、島根県東部河川における本種の繁殖期は、2011 年は少なくとも 5 月 15 日頃から 7 月 20 日頃、2012 年は 4 月 20 日頃から 7 月頃であり、その盛期は 5 月から 6 月であったと考えられる（図 3-2）。2012 年については島根県西部河川に生息する個体群の繁殖期と同様の傾向であった（Oshiumi and Kitamura, 2009）。2011 年は 2012 年と比較して水温上昇が遅かった。2011 年は平年よりも 1 月から 4 月の気温が低かった（図 3-9）。さらに、3 月から 5 月の降水量が平年よりも非常に多かったため（島根県・松江地方気象台, 2011），本河川の水温も平年より低かったと推測される。2012 年は、2 月の気温は平年よりも低かったが、3 月から 4 月は平年並みであった（図 3-9）。春産卵型のタナゴ類の繁殖期の開始は水温の上昇に依存するため（清水, 2010），2011 年は低水温により生理活性が遅れ、これにより繁殖期の開始が 2012 年と比べて遅くなった可能性が高い。

3-4-2 年級群の推定とその成長

タビラ 3 亜種における、浮上までの日数、浮上直後の仔魚のサイズ及び成長率に関する報告から（中村, 1969；Suzuki, 1985；和田・小林, 1985），2011 年 8 月に確認された 28–40 mm SL のコホートと、2011 年 12 月から 2012 年 1 月にかけて確認された 22–40 mm SL のコホートはどちらも当歳魚群であったと推測された。標識個体の体長の変化から、4 月から 7 月、および 7 月から 9 月は成長率が高かったが、10 月から 12 月の期間はほぼ成長が認められなかった（図 3-5）。島根県西部で調査された本種個体群においても、4 月から 6 月にかけての成長率が最も高く、次に 7 月から 9 月が高く、10 月から 12 月にかけてはほぼ停滞することが報告されている（Oshiumi and Kitamura, 2009）。本種の 2011 年の繁殖期が 5 月半ばから開始されていたとすると、浮上時期は 6 月以降であったと考えら

れる。6月に浮上した稚魚は、成長に適していると考えられる時期が6月から9月までの約4ヶ月間あるのに対し、繁殖期の後半に産卵されたものは8月頃に浮上するため、成長に適したと考えられる時期が8月から9月の2ヶ月程度と短かったと考えられる。これらの状況から、繁殖期の前半と後半に産まれた群の体長の差が生じたと推測される。バラタナゴにおいても、繁殖期の2つの盛期に起因して当年魚にサイズの異なる2群が存在するという報告がある（長田、1985）。

次に、1歳以上と推測されたa, b, cの3つコホートについて、それぞれのコホートの平均体長の推移に、標識再捕個体の体長の変化（図3-5）を照合すると、2011年5月25日に標識放流した2個体は、標識を施した時点ではaのコホートに該当し、2012年4月21日に再捕された時点ではcの群に該当したことから（図3-4）、a,とbが1歳魚に相当し、cが2歳魚以上に相当すると推測された。よって、本種個体群は、当歳魚、1歳魚（早生まれと遅生まれの2群）、2歳以上で構成されていたと考えられる。産卵時期の差から生じた当歳魚群の体長の差は、翌年の繁殖期前まで継続したと考えられる。2つのコホートの平均体長の推移から、体長が小さなコホートは成長率が高いこと、またその後2012年の7月にはコホートが区別できなくなったことから、遅生まれの群の体長が早生まれの群の体長に追いついたと推測される。4月から7月にかけては本種の繁殖期に該当することから、それぞれの群で成長への投資が異なったのではないかと考えられた。繁殖のためには成熟が必要で、加えて繁殖行動にもコストがかかる。成熟と成長はトレードオフの関係にある（赤川、2014）。体長の小さな群は、繁殖を行わないか、あるいは繁殖行動を積極的に行わず、繁殖よりも成長にエネルギーを投資したと考えられる。

また、三浦ほか（2012）は、産卵期には成長が停滞することを示しており、タナゴ亜科魚類のオオタナゴにおいても、産卵期である5月から7月は成長しないことが知られている（萩原、2011）。しかし本個体群においては、標識放流の結果から、個体により差異はみられるものの繁殖期にも成長していることが明らかになった。

繁殖期終了後は 2 歳魚以上の捕獲数が少なかったことから、その多くが死亡すると推測された。野外でのタナゴ類の寿命は、イタセンパラは 2 年（北村・西尾, 2010），オオタナゴは 3 年程度（萩原, 2011）であり、タイリクバラタナゴは 3 歳以上の個体も存在するが、個体群は主に 2 歳以下で構成されている（Solomon, 1985）。したがって、これらのことから、本調査地での本種の寿命もおよそ 2 年であると考えられる。

3-4-3 イシガイ科二枚貝類の分布

本河川では、イシガイ科二枚貝類は種によって主な分布域が異なり、イシガイとカラスガイは最下流部の St. 1 において、ドブガイ属貝類は St. 2 での生息密度が最も高かった。St. 1 と St. 2 は、川幅や底質に大きな相違はみられないが、St. 1 は石積み護岸であるのに対し、St. 2 はコンクリート護岸である。本河川の下流域には、二枚貝類の幼生の潜在的な宿主と推測されるヌマチチヅラやシモフリシマハゼ *Tridentiger bifasciatus*, ヨシノボリ類などの多くのハゼ科の生息が確認されており（鶴海, 未発表），これらの種は石積み護岸などの基質を好んで生息，繁殖をする（川那部ほか, 2001）。本水域でのイシガイ科二枚貝類の宿主に関する報告はなく，それぞれの貝類に対する宿主魚類は明らかではないが，イシガイ科群集組成の違いは物理環境の違いよりも魚類群集構造および寄生戦略の違いによるとも言われており（Haag and Warren, 1998），ハゼ科などの宿主魚類の生息種または生息密度の違いが貝種の密度差に影響している可能性も考えられる。

3-4-4 水域内での季節移動

標識個体の再捕結果から、本種は、雌雄共に繁殖期は二枚貝類の生息密度が高い下流域に集中し，非繁殖期には上流域に主に生息する，水域内での季節移動が示唆された。また，その移動の最長距離は約 5 km と，潜在的に長距離を移動可能であることが示された。本河川では，繁殖期の終了後に下流域に残存する個体は

僅かで、秋季には下流域ではほとんど確認されなかった。二枚貝類に産卵する特性ゆえ繁殖期は貝の分布に大きく左右されるが、その制限が解除されると、分散するのではなく、下流域から上流域に生息場をシフトしているようにみえた。

フナ類、ナマズ *Silurus asotus*、アユモドキやホトケドジョウ *Lefua echigonia*においても、産卵を目的とした水域内移動が報告されており、これらの種は、出水などにより出現した一時的水域を産卵に利用しており、産卵回遊を制御する要因は、水位変動などの環境変化とテストステロンや甲状腺ホルモンの上昇であることが明らかにされている（西田ほか、2006；守山ほか、2007；阿部、2012；舟尾・沢田、2013）。本河川にはワンドのような氾濫原は存在せず、イシガイ科二枚貝類は年間を通じて干上がるることのない恒久的水域に生息している。年間の水位変動も少なく、本種の繁殖期の開始時期にも大きな水位変動は確認されていない。本種の上流部から下流部への移動は、性成熟に伴う産卵母貝を求めての河川内回遊であろうと推測される。

本河川の環境は、下流域は二枚貝類の生息密度は高いものの、川幅が広く水深が深く、瀬や淵が存在しない単調な環境である。また、魚食性外来魚のオオクチバスやブルーギルが生息し、夏から秋にかけては汽水域からスズキも遡上する（鶴海、未発表）。一方、上流域は、川幅が狭く瀬や淵が存在するうえ、オオカナダモ *Egeria densa*、ヤナギモ *Potamogeton oxyphyllus* などが適度に繁茂していた。上流部の St. 6 では、調査期間中にオオクチバスやブルーギルの生体は一度も確認されなかった。これらの河川環境と、繁殖期以外の長い期間を上流域で過ごしている点から、本種が好む生息環境は上流部のような環境であると考えられるが、繁殖期には、捕食リスクは上昇するものの、よりイシガイ科二枚貝の資源が多い下流部に移動している可能性が考えられる。

3-4-5 性比

本河川では、繁殖期間中は、繁殖場となる下流域では、雄 1 に対し雌が 2.89–4.75

と雌に偏っていた。繁殖期における下流域での雌への偏りは、雌雄の行動の違いにより生じたと示唆された。繁殖期における性比は、ため池においては約 1:1 であるが（長田, 1985 ; 北村・西尾, 2010），小規模な河川においては、貝の生息密度が高い場所では雄に対する雌の比率はカネヒラで 1–2, ミナミアカヒレタビラで 2.3, ヨーロッパタナゴで 2.5 と雌の割合が高い（長田, 1985 ; Oshiumi and Kitamura, 2009 ; Konečná and Reichard, 2011）。本河川の下流域における性比は、雌が約 3–4.7 とこれらの生息地と比較しても非常に高かった。タナゴ類の雄は縄張りを形成し、維持するために生息地で均等に分散するのに対し、完熟卵を持たない雌は群れで生息する（Smith et al., 2004）。本調査ではセルビンを複数設置した際に、本種が均等に捕獲されることはほとんどなく、そのうちの一つにまとまって捕獲されることが多かった。また、本河川の下流域での投網を用いた別の調査では、繁殖期は婚姻色の発現した雄と産卵管がよく伸長した雌が 1 対で捕獲されている（鴛海, 未発表）。これらのことから、本河川の下流域では、繁殖期は、雄は二枚貝の周辺に縄張りを形成し、基本的に産卵は雌雄が 1 対 1 で行い、産卵管が十分には伸長していない雌は繁殖場の周縁部などにおいて群れで生息していたと考えられる。雄は繁殖期間中、縄張り保持のために移動性が低く、その結果捕獲数に偏りが生じたと推測された。

また、非繁殖期における性比はおよそ 1:1 と、どの地点でも雌への偏りは認められなかった。非繁殖期は雌雄の行動に大きな差異がなかったと考えられる。よって、本河川に生息する本種個体群の雌雄の性比はおよそ 1:1 であると推測された。バラタナゴやヨーロッパタナゴにおいても、非繁殖期における性比はほぼ 1:1 であると報告されている（長田, 1985 ; Smith et al., 2004）。

3-4-6 保全

国内に生息するタナゴ類においては各地で個体群の縮小が生じているが、閉鎖的な水域であるため池などの一部を除き、陸水域が広く開放的な湖沼や河川にお

いては、水域規模が大きく有効な保全対策が取られにくい状況である（北村, 2008）。タナゴ類は低平地の氾濫原水域依存種であり（中島ほか, 2010），本種も、山陰地方では從来氾濫原であった場所に生息している。西部の生息地は、1940年頃までは潟湖であった場所が干拓された地域であり、東部の生息地の大部分は中世には潟湖であり、17世紀後半以降の新田開発により現在のような陸地になった地域である（島根県古代文化センター, 2015）。低平地の氾濫原は生物多様性や生物生産が非常に高い空間であり（Tockner and Stanford, 2002），魚類にとっても重要な生態学的機能をもっている（山下, 2008）。

日本の淡水魚の多くは氾濫原に適応して進化してきたと考えられているが、近年、洪水によるかく乱頻度の減少や、圃場整備や開発行為などによる氾濫原の消失、河川・水路間の連続性が消失が起こり、例えばアユモドキやイタセンパラなどの元々生息域が限られている種のみならず、かつてはどこにでも見られたタナゴ類やモロコ類、ミナミメダカ *Oryzias latipes* などの氾濫原水域依存種についても存続が危ぶまれている（中島ほか, 2010；今西, 2011；小川, 2011；久米・森, 2012）。

島根県西部の河川では、脆弱化した河川ネットワークの中で起きた水質や底質などの大きな環境変化によりイシガイ科二枚貝類が消滅し、その後ミナミアカヒレタビラも激減した。本研究を実施した東部の河川では、現在、主要な越冬場の一つである上流域の St.6において、拡幅・掘削工事が実施されており、生息地が大幅に改変されている。しかし、現在山陰両県において、河川改修の際に実施されている本種に対する保全策は、工事中の配慮および「個体」の保護が主となつておらず（鴛海, 未発表），本種を保全するための現生息環境の保全といった根本的な解決には至っていない。本研究により、本種は、本生息地では少なくとも 5 km 以上を主要分布域とし、季節移動を行い、季節によって環境要求が異なることが示唆された。よって、本種を保全するためには、繁殖場や稚魚の成育場である下流域と、非繁殖期の生息場所である中流域にかけての広域スケールでの生息環境の

保全が必要であると考えられる。

霞ヶ浦の流入水路でタナゴ類の移動について種間比較を行った研究においても、本種と近縁のアカヒレタビラに最大約 3 km の移動が確認されており、またその潜在的な理由として在来種のアカヒレタビラやタナゴは、外来種のタイリクバラタナゴよりも貧酸素耐性などが弱く環境変動に敏感であることが示唆されている (Morosawa, 2016)。本種を含む在来種のタナゴ類はその生活史の中で広範囲を移動し、多様な環境を必要すると考えられることから、在来種の保全には、生活史全般を網羅する生息場の保全が必要不可欠である。

第4章 ミナミアカヒレタビラの稚魚の分布とその微生息環境

4-1 はじめに

潟湖や低湿地帯などの氾濫原は、生物多様性が高く保全上の価値が高い場所である (Tockner and Stanford, 2002). しかしこのような低湿地帯は、多くが干拓などの人間の利用によって失われてきた (鷺谷, 2007). このため、低湿地帯に生息する多くの種が絶滅危惧種となっている。そのような低湿地帯に生息する魚類の中でも、タナゴ類は、生きたイシガイ科二枚貝類の鰓内に卵を産み込むという独特な繁殖生態を持つが (長田, 1985 ; Aldridge, 1999), 近年、共生関係にあるイシガイ科二枚貝類も多くの種が生息地や生息数を減らしており (根岸ほか, 2008) , 近年タナゴ類の生息地や生息数は激減している。

島根県に生息する在来のタナゴ類であるミナミアカヒレタビラ（以下本種と記す）は、2004年頃まで島根県内の4-5地域に存在していたが（島根県, 2004），現在は2地域となっている（鴎海ほか, 2018）. そのうちの1地域の河川では、1943年までは潟湖やその周辺の湿地帯に生息していたと考えられており（島根県古代文化センター, 2015），その後潟湖が農地転用のために干拓され（島根大学汽水域研究センター, 1997），生息域が縮小し，現在は河川の一部の区間で生息が確認されている。また，残り1地域（本研究の調査地）は、17世紀後半までは汽水湖や低湿地であったが（島根県古代文化センター, 2015），その後新田開発により大部分が陸地化され，現在本種はその地域を流れる河川に生息している。

このように、生息地が2地域と極めて少なく、島根県内の地域個体群の存続が危ぶまれている本種を保全するためには、まず野外での生活史の解明と生息環境の把握が必要であり、それらに基づいて保全策を検討する必要がある。本種の生活史で要求される生息場所は、成魚が生息する場所、卵や仔魚が生息する場所、稚魚や幼魚が生息する場所の成長段階ごとに3つに分けられる。そのうち、本種の成魚は、季節によって主要分布域が異なり、繁殖期には下流域に集中、その後

上流方向へ分散し、流程約 6km の広範囲を利用することが分かっている（鴛海ほか, 2018）。一方で、本種の卵・仔魚期と稚・幼魚期の生態や生息環境については知見が得られていない。魚類は一般的に生活史の初期段階に死亡率が高いが（高木, 2007），タナゴ類は二枚貝類に産卵する繁殖戦略を採っているため、卵や仔魚期は貝内で守られている。しかし、二枚貝から浮上後の遊泳力が十分に備わっていない稚魚期においては、他の魚種からの捕食などによる個体群の減耗が最も大きいと考えられる。そこで本研究では、本種の個体群、特に稚魚期における保全策へつなげる情報を得るため、本種の稚魚の河川内の分布を調査するとともに、稚魚期の確認個体数と環境要因（物理環境、他種のタナゴ類の個体数、産卵母貝であるイシガイ科二枚貝類の生息密度）との関係を解析した。なお、「他種のタナゴ類の個体数」については、本河川では成魚において本種とタイリクバラタナゴの分布域が重複し、その生息や繁殖において競合が示唆されること（鴛海、未発表）、また、稚魚期においても分布や時期などに重複が見られ、本種との関わりが考えられるため、タイリクバラタナゴを解析の対象とした。

4-2 材料と方法

4-2-1 調査地

島根県東部に位置する、第3章での調査河川と同一とした。第3章で述べたように、本河川は勾配の緩やかな感潮河川で、純淡水魚、通し回遊魚に加え、下流域では汽水に生息する魚類の生息も確認されている。タナゴ類では、在来種では本種およびヤリタナゴ、外来種ではタイリクバラタナゴおよびカネヒラの計4種が生息している（鴛海ほか、2018）。

4-2-2 調査方法

稚魚の分布調査

二枚貝から浮上後のタナゴ類の稚魚の種および個体数を調査した。本河川では、事前に春産卵型のタナゴ類の稚魚が5月中旬から7月初旬まで確認されていたことから（鴛海、個人観察）、調査時期はその中間にあたる2017年6月15日および16日とした。調査地点は、本河川の下流域から中流域に合計27地点設定し（図4-1）、各地点の調査範囲は、河川縦断方向に10m、岸（抽水植物が河岸に繁茂する場合は植物帶の水際側）から1.5m（約15m²）とした。タナゴ類の稚魚を陸上から目視で探し、稚魚が確認された場合はその個体数を記録した。群れの規模が大きい場合は、個体数は概数とした。抽水植物が繁茂し、その陰で稚魚が陸上から目視観察できない調査地点においては、胴長を着用して河川内に入り、観察と記録を行った。いずれの調査地点においても、種の同定および種ごとの個体数を計数するために稚魚の群れの一部を金魚網（目合0.5mm, 13cm×10cm）で捕獲し、透明プラスチックケースに河川水とともに移した後、横から観察し、種ごとに個体数を計数した。計数は、個体数の誤差が無くなるまで複数回繰り返し行った。捕獲個体のうち、最大および最小個体の全長を計測し、捕獲地点にて放流した。タナゴ類稚魚の陸上からの目視概数と、捕獲個体の割合から、各調査地点における種ごとの推定個体数を算出した。稚魚の同定は、背鰭に出現する黒斑の有無とその

位置により行った（ヤリタナゴには背鰭に黒斑がなく、ミナミアカヒレタビラとタイリクバラタナゴ、カネヒラの稚魚には背鰭に黒斑が発現するが、その位置が異なる、中村、1969；川那部ほか、2001；Arai et al., 2007）。

イシガイ科二枚貝類の分布と生息密度調査

イシガイ科二枚貝類の生息状況を明らかにするため、潜水による二枚貝類の捕獲調査を行った。調査は2017年7月3日および4日に、本河川の下流域から中流域の14地点（図4-1:A–N）で実施した。捕獲には、0.5 m×1 mの長方形枠と0.5 mm目合のネットが張られたサーバーネットを用いた。まず、潜水士が調査地点の任意の場所に長方形枠を置き、徒手にて枠内の大型の貝類を捕獲した。その後、枠内の表層から約5 cmまでの底質を全てサーバーネットで採取し、水上で細かい土砂をふるい落とし、サーバーネット上の残渣から貝類を拾い出した。その作業を1地点あたり4カ所で行い、計2 m²の範囲の貝類を採取した。捕獲されたイシガイ科二枚貝類は、陸上にて種の同定を行い、各個体の殻長を1 mm単位で計測後、捕獲地点において放流した。イシガイ科二枚貝類の種の同定は、近藤（2008）の分類に基づくこととした。

物理環境調査

各調査地点の物理的な環境要素を把握するため、水深、水質（水温、塩分、溶存酸素濃度）、流速を測定した。水深は、稚魚の観察を行った調査範囲の最も深い場所で測定し、水質は、多項目水質計（Hydrolabo社、Quonta）を用い、流速は、流速・風速温度計（FUSO, FS-HG9000）を用いて、どちらも調査範囲内の表層（水面から約10 cm下）において測定した。また、各調査地点においてヨシ、ガマ等の抽水植物または水没した陸上植物の有無、ヒシ等の浮葉植物の有無、観察面積の25%以上を占める樹木等日陰（樹木または橋梁などによる水上カバー）の有無、護岸のうち、河川水に接している水際部分の形状（素掘り、植生、石積み、袋詰玉石工、コンクリート）を記録した。さらに後日、汽水湖と接続する河口からの距離、川幅、河床の標高を地図上で計測した。河口からの距離および川幅について

では google map を用い、河床の標高については国土地理院の地図を用いた。

統計解析

タナゴ類の稚魚の個体数と環境要因との関係を明らかにするため、確認されたタナゴ類のうち、捕獲個体数の多かった本種とタイリクバラタナゴについて一般化線形混合モデル（GLMM）を用いて解析した。目的変数にタナゴ類稚魚の推定個体数、説明変数として、イシガイ科二枚貝類の生息密度、溶存酸素濃度 (mg/l)、護岸の形状、抽水植物または水没した陸上植物の有無、浮葉植物の有無、樹木もしくは人工物による日陰の有無を使用した。護岸の形状については素掘り、植生、石積み、袋詰玉石工、コンクリートの 5 タイプを、抽水植物または水没した陸上植物、浮葉植物、樹木等日陰（カバー）については、それぞれの有無をカテゴリカルデータとして解析に使用した。その他の環境要因については、調査の結果、調査地点間のばらつきが少なく、本種との関係において、どのような生物学的な意味があるのかについての考察が難しいと考えられたため、解析には使用しなかった。解析においては、目的変数にポアソン分布、リンク関数に log リンク関数、ランダム効果に二枚貝調査地点を使用した。構築したモデルについて、 ΔAIC に基づきモデル選択を行い、 ΔAIC が 2 以下のモデルについて、妥当性が高いモデルとし、採用した。解析には統計環境 R ver.3.3.2 (R Core Team, 2016) を用い、GLMM 解析には Package (lme4)，モデル選択には、Package (MuMIn) を用いた。

4-3 結果

4-3-1 稚魚およびイシガイ科二枚貝類の分布状況

稚魚調査では、本種、タイリクバラタナゴ、ヤリタナゴ、カネヒラの4種が確認された。そのうち前3種の稚魚は表層で遊泳しており、カネヒラは底層付近で観察された。捕獲された稚魚の全長は、本種では約8–14 mm、タイリクバラタナゴでは6–13 mm、ヤリタナゴでは9 mm（2個体のみが捕獲され、共に同じ大きさ）であった。カネヒラは地点24のみで約100個体確認され、全長は約3 cmであった。調査地点27地点のうち、本種は13地点、タイリクバラタナゴは17地点、ヤリタナゴは地点26の1地点のみで捕獲された（表4-1）。タナゴ類の稚魚の目視個体数は、最も多い地点（地点10）で約2000個体であった。複数種が捕獲された調査地点では、稚魚は数十から数百個体の規模の群れを形成し、混泳していた。群れの一部を捕獲し観察した結果、本種よりもタイリクバラタナゴの個体数が多かった（Mann-Whitney U-test, $P < 0.05$ ）。また、各地点における目視個体数に対する捕獲された個体数から推定した個体数は、本種は最も多い地点で約1000個体、タイリクバラタナゴは最も多い地点で約1900個体であった（表4-1）。個体数は両種とともに、地点4–12の下流側に多い傾向がみられた（図4-2）。

二枚貝類調査では、イシガイ科二枚貝類としてイシガイ、ドブガイ属の一種、カラスガイ、フネドブガイの4種が採取された（表4-2）。イシガイ科二枚貝類は、14地点のうち、A–K（11ヶ所）、河口からの距離が835–5530 mまでの区間にて採取され、そのうちA–E（河口からの距離835–4090 m）での密度が高かった（5個体/m²以上）。カラスガイはA–E（河口からの距離835–4090 m）、フネドブガイはA–D（河口からの距離835–3350 m）の下流寄りで採取され、イシガイとドブガイ属の一種はそれらよりも広い範囲で採取された。

4-3-2 調査地点の物理環境

稚魚調査を実施した地点の物理環境は、河口からの距離は835–6190 m、川幅は

4–104 m, 標高は-0.2–1.4 m, 水深 30–170 cm, 水温は 22.9–27.7°C, 塩分は 0.06–0.12, 溶存酸素量は 6.60–13.34 mg/l であった（表 4-3）。なお、流速は全ての地点で 10 cm/秒以下であった。底質は大部分が泥で、一部粘土と泥、砂泥の地点があった。護岸の形状は、全 27 地点のうち、10 地点がコンクリート、6 地点が植生、5 地点が素掘り、石積みと袋詰玉石工がそれぞれ 3 地点であった。下流側はコンクリート護岸が多く、調査範囲の上流側は、素掘りまたは植生の地点が多かつた。抽水植物または水没した陸上植物がみられたのは 7 地点で、上流側に多く、浮葉植物（ヒシ等）が見られたのは下流側の 3 地点、樹木等日陰（カバー）が観察面積の 25%以上であった地点は 6 地点であった。

4–3–3 稚魚の生息環境

GLMM によるモデル選択の結果、本種およびタイリクバラタナゴの両種で ΔAIC が 2 以下のモデルはひとつのみであった。選択された説明変数は、本種の稚魚の推定個体数においては、抽水植物の有無、樹木等日陰（カバー）の有無、タイリクバラタナゴ個体数であった。タイリクバラタナゴの稚魚の推定個体数においては、溶存酸素濃度、護岸の水際の形状、浮葉植物および樹木等日陰（カバー）の有無が重要な要因として選択された（表 4-4）。推定個体数と各要因との関係については、本種は抽水植物・水没した陸上植物がありの地点で相対的に個体数が少なく、樹木等日陰（カバー）がありの地点で個体数が多く、タイリクバラタナゴとは正の関係を示した。タイリクバラタナゴについては、溶存酸素と負の関係を示し、護岸の水際の形状では、コンクリートおよび素掘りで相対的に少なく、浮葉植物および樹木等日陰（カバー）があるの地点で多い傾向がみられた。また両種ともに、イシガイ科二枚貝類の生息密度は選択されなかった。

4-4 考察

4-4-1 稚魚期における本種と他のタナゴ類との相互関係

本河川において、ヤリタナゴの稚魚は上流側の1地点で2個体のみ捕獲され、その地点では本種の稚魚は捕獲されなかった。ヤリタナゴは、比較的小規模な河川や農業用水路などでの生息が報告されており（福原ほか, 1998 ; Terui et al., 2011 ; 佐藤ほか, 2012），本河川においても、ヤリタナゴの成魚は上流域や周辺の農業用水路での生息が確認されている（鶴海, 未発表）。また、ヤリタナゴが繁殖に利用するイシガイ科二枚貝種は、マツカサガイ *Pronodularia japonensis* やヨコハマシジラガイ *Inversiunio jokohamensis*, オバエボシガイ *Inversidens brandti*, カタハガイ *Obovalis omiensis* (Kitamura, 2007 ; 佐藤ほか, 2012) などの小型の種であり、本水系の農業用水路でも、小型のイシガイ科二枚貝類であるイシガイの鰓内でヤリタナゴの卵が確認されている（鶴海, 未発表）。一方、本種は繁殖にドブガイ属貝種を利用するすることが知られており（Oshiumi and Kitamura, 2009），ヤリタナゴとは選好する貝種が異なると考えられる。ヤリタナゴと本種はどちらも在来種であり、古くからこの地に生息していたと考えられ、その中で主要な生息場所や利用貝種の重複を避け、すみ分けを行うことで共存しているのかもしれない。しかし、地域によってはヤリタナゴがドブガイ属の一種を利用するという事例もあることから（Terui et al., 2011），本水域において、繁殖に利用するイシガイ科二枚貝類が両種で重複するかどうかについては、今後詳細な調査が必要である。

一方タイリクバラタナゴの稚魚は、本種が捕獲された全ての地点で同時に捕獲され、分布が重複していた。さらに、分布域は本種よりタイリクバラタナゴの方が広く、確認個体数も本種よりタイリクバラタナゴの方が多かった（Mann - Whitney U - test, $P < 0.05$ ）。タイリクバラタナゴは1940年代に中国から日本に移入してきた外来種で、その後全国に分布域を拡げ、在来のタナゴ類との種間競争や近縁種との交雑により、在来タナゴ類の個体群の縮小を引き起こしている可

能性が指摘されている（勝呂, 1995 ; Onikura et al., 2012 ; 河村, 2010 ; 河村, 2014）。タイリクバラタナゴは、繁殖にドブガイ亜科、イシガイ亜科を広く利用している（北村, 2008）。例えば霞ヶ浦流入水路では、アカヒレタビラがイシガイ、タイリクバラタナゴがドブガイ属を繁殖に利用しており、産卵する貝種が異なることで共存している可能性が指摘されている（北村・諸澤, 2010）。一方で、島根県に生息する本種は、前述したようにドブガイ属貝種を繁殖に利用すると考えられるため、タイリクバラタナゴと利用貝種をめぐる競合が懸念される。しかし、本河川の下流域に生息するイシガイ科二枚貝類は、 1 m^2 あたり 7–11 個と（図 4-2）、霞ヶ浦の水路におけるイシガイ科二枚貝類の密度（0.95 個/ m^2 ）（北村・諸澤, 2010）と比較すると非常に多かった。また、霞ヶ浦の水路では、捕獲されたイシガイ科二枚貝のうち 63% にタナゴ類の卵が産み込まれていたが、2012 年 6 月に、本河川においてイシガイ科二枚貝類の生息密度と、タナゴ類の産卵母貝利用が調査された結果では、地点 A および D 付近のイシガイ科二枚貝類の密度は 4.66 個/ m^2 （合計 120 m^2 に 556 個体）であり、556 個体のうちタナゴ類の卵が産み込まれていた二枚貝類の個体数は 12 個であり、0.1% にも満たなかった（鶴海, 未発表）。これらのことから、本河川の下流域には、タナゴ類の産卵資源としての二枚貝類の生息量は現時点では豊富にあり、本種の再生産の制限要因となっていないと推測される。

GLMM による解析の結果、本種の稚魚の個体数と、タイリクバラタナゴ稚魚の個体数には正の関係が見られた。本種とタイリクバラタナゴの 2 種が捕獲された調査地点では、調査時の目視観察では両種は混泳していた。両種は稚魚期には貝をめぐる競争はなく、また、河川などの開放的空間においては、閉鎖性水域であるため池などと比較して生息場所や餌をめぐる競争は大きくないと考えられる。一方で、貝から浮上直後の遊泳力の十分でない稚魚にとっては、他の魚類による捕食が大きな脅威であるため、捕食回避の観点から両種の微小生息空間利用が一致していた可能性もある。さらに、両種の稚魚が混泳することにより、本種の稚

魚の捕食リスクが低下する効果も考えられる。

4-4-2 タナゴ類稚魚の生息にとって重要な環境要素

GLMMによる解析結果、本種とタイリクバラタナゴの稚魚の個体数に共に重要な要因として抽出されたのは、樹木等日陰（カバー）であった。調査範囲内に日陰のある調査地点では、タナゴ類の稚魚の群れは日陰の部分で観察された。水上カバーによる日影については、農業用水路において、淡水魚類の生息量が樹木等の日影が存在している区間で多いことや（渡辺ら、2008），海域においても、アジ科の幼魚が、高照度を避け遮光物による日陰部分に誘引されて集合し群れを形成することなどが報告されている（小金ら、1996）。また、日陰には魚類の隠れ場の提供や、水温上昇を防止する効果も指摘されている（長谷川ほか、2002）。しかし水温については、調査時は22.9–27.7°Cと、過去の6月の水温と比較しても逸脱した値ではないため（鴛海ほか、2018）日陰を選好する大きな理由として考えにくい。本調査では、多くの場合、稚魚は日陰の中でも日向との境目に近い部分で観察された。このように、稚魚の生息に重要な要因として日陰が抽出されたのは、魚類が潜在的に有する日陰への選好の可能性や、日陰と日向の境目付近には他の魚類からの捕食を回避するための目くらましの効果があるためかもしれない。

本種との明瞭な関係が見られず、タイリクバラタナゴの稚魚との関係がみられた環境要因は、護岸の水際が植生であることと、浮葉植物があることであった。また、タイリクバラタナゴの稚魚のみ、溶存酸素濃度と負の相関を示した。水際の植物は、タナゴ類の稚魚の寄り付きや、捕食者からの逃避場所としての機能を有するともも考えられる。溶存酸素濃度については、最も低い地点でも6 mg/l台であり、貧酸素状態とされる3 mg/l以下ではなかった。しかし、タイリクバラタナゴが溶存酸素濃度の低い場所に移動するという報告もあり（Morosawa, 2017），今回の結果もそれを支持する可能性がある。また、本調査で溶存酸素濃度が低かった場所は、抽水植物が繁茂し、河川水が停滞しやすく、底質は植物片などの有

機堆積物が多かった。タイリクバラタナゴは植物帶や止水環境を好むため、そのような性質が、見かけ上、溶存酸素濃度が低い場所に多いという現象をもたらしているのかもしれない。琵琶湖において、タナゴ類の稚魚は水生植物帶の付近に多いが、カネヒラやシロヒレタビラなどの稚魚が必ずしも植物帶に依存していないのに対し、バラタナゴは水生植物帶と結びつきがあることが示唆されている（平井、1970）。タイリクバラタナゴは止水性であり、本種は止水と流水のどちらの環境にも生息する（北村、2008）。抽水植物などの植物帶付近は流速が極めて遅くなることから（鈴木、1998；皆川ほか、2014），このような種の特性が、稚魚の生息場所の選好の違いとして現れたと考えられる。

また、GLMMによる解析結果では、両種の稚魚の個体数と二枚貝類密度との関係は、樹木等日陰（カバー）などに比べると重要性が低かった。タナゴ類とイシガイ科二枚貝は共生関係にあるが、貝から浮上した稚魚は表層で生活し、二枚貝類の付近に留まる必要はないため、解析結果では他の環境要因の方の重要性が高くなつたのかもしれない。タナゴ類の稚魚とその生息環境を評価した研究事例では、タナゴ類の稚魚の個体数とイシガイ科二枚貝類の個体数との関係が認められている（綱川ほか、2012）。この研究は、小規模なハビタットである農業用水路において調査されており、稚魚が移動できる範囲が限られ、貝から浮上後の稚魚も必然的に貝との距離が近く、両者に関係が認められたと考えられる。一方、本研究の調査地は、河川幅が下流域では100 m以上あり、農業用水路とは環境が大きく異なる。イシガイ科二枚貝類は河川の横断方向全域に生息しているのに対し、タナゴ類の稚魚は、その場に留まることなく稚魚の成育に適した岸側に移動し、その結果、貝類と稚魚との距離が相対的に遠くなる。そのため、稚魚にとって二枚貝類の相対的重要性は高くなかったと考えられる。

一方、河川縦断方向にみると、下流から地点F（地点12, 13）までの区間において、イシガイ科二枚貝類の密度とタナゴ類稚魚の推定個体数が多い傾向がみられた（図4-2）。本河川は、地点G（14）を境に、現在は上流方向に2つに分岐し

ているが（図4-1），以前は地点K，L，M，Lをつなぐ河川部分のみであった（旧河川部分）。2001–2004年に，この地域の洪水対策のため地点GからH，I，Jにかけて河川が新たに建設された。河川建設後，数年間は旧河川部分においてイシガイ科二枚貝類が多数観察されていたため（鴛海，個人観察），河川改修前は旧河川部分にはイシガイ科二枚貝類が多数生息していたと考えられる。しかし，河川建設後，旧河川部分の流量の減少から底泥の堆積物量が増加し，LからKの区間ではイシガイ科二枚貝類の生息数が減少し，加えて地点LからJの区間では河川水の停滞を解消するために覆砂や埋め立てがなされ，それらによりイシガイ科二枚貝類の生息数が減少したと考えられる。よって，現在地点G（地点14）より上流部は，旧河川・新河川部分共に貝類の生息密度は低く，イシガイ科二枚貝類の生息に適している環境は，近年の人為的な環境改変が少ない，下流部であると考えられる。

4-4-3 微小生息空間内におけるタナゴ類稚魚と捕食者

本河川では，下流域において貝密度が高かったにも関わらず，最下流地点である1，2では，タナゴ類の稚魚の捕獲数が少なかった。地点1，2は石積み護岸で，石積みの上や隙間に，ヌマチチブやシモフリシマハゼなどのハゼ科魚類が生息していた。これらのハゼ科魚類は雑食性のため（川那部ほか, 2001；百成ほか, 2016），タナゴ類の稚魚の捕食者となりえる。これらの捕食者の生息状況が，タナゴ類の稚魚の生息数に関連している可能性も考えられる。

4-4-4 本種の生息環境の特性と保全への提言

本研究の結果，本種が繁殖を利用するイシガイ科二枚貝類は，河川下流域の勾配の緩やかな，汽水域との移行帯に多く生息しており，本種の稚魚も同様な場所を主に利用していることが明らかになった。本種の個体群を維持する上では，第一に本種の主な再生産と稚魚の生息場である，イシガイ科二枚貝類が多く生息す

る下流域の環境を維持することが必要である。具体的には、イシガイ科二枚貝類の宿主と推測されるヌマチチブ、ウキゴリなどのハゼ科魚類は両側回遊性で河川と汽水域を行き来しているため、その移動を人工構造物等により阻害しないこと、宿主魚類となり得る在来魚の生息を阻害する外来魚を増加させさせないこと、何らかの環境変化によりイシガイ科二枚貝類や魚類の斃死が発生した場合に備え、河川ネットワークを維持しておくことなどが、本種の個体群を存続させるために、間接的に必要であると考えられる。

さらに、本種の稚魚は樹木等日陰（カバー）のある場所を選好する可能性が高いことが判明した。しかし、本河川の下流域は2面コンクリート護岸が大部分を占めており、樹木等の日陰が存在する場所は少ない。今後、本河川における河川改修や下流域周辺での都市開発が実施される際には、残された樹木等を維持することが、本種の個体群の維持につながる可能性がある。

本種は島根県のほかに鳥取県や北陸地方に分布している（長田、1981；福井県、2002；石川県、2009；富山県）。鳥取県ではかつて、鳥取砂丘に近い多鯰ヶ池に本種が生息していたが近年は確認されていない（安藤、2002）。富山県では、下流域に潟が存在する万尾川など、海に近い平地の河川（富山県、2012），石川県では能登半島や木場潟周辺の河川など、どの生息場所も比較的海に近く、河川勾配が緩やかな場所であること、また分布が局所的である（平井・田中、1975；平井、1980）。

このように本種は、山陰地方から北陸地方にかけての汽水湖や汽水域の周辺、汽水域が干拓された場所など、海に近く勾配が緩やかな低平地に不連続に分布し、かつ生息している地域は各県に数ヶ所程度と極めて少ないので現状である。汽水域やその周辺は、開発とともに人工改変が最も進んだ水域でもあり、第二次世界大戦後の食糧確保や高度成長時代の工業化により、多くの汽水域が貴重な動植物とともに消滅していった（高安、2001）。近年、本種の生息場所の減少や個体群

が縮小している要因として、本種が低平地の汽水域の周辺や河川感潮域などを選好するという特性が影響していると考えられるため、本種の個体群の存続のためには、このような水域の保全が必要であると考えられる。

第5章 総括

本研究は、絶滅が危惧されるコイ科タナゴ亜科魚類のうち、山陰地方において特に絶滅の危機に瀕しているミナミアカヒレタビラの保全に資するべく、島根県の主な生息地である2つの河川において生息状況を調査し、繁殖期、成長、季節移動などの生態や生息環境（2章、3章に該当）、稚魚の成育場として要求される河川環境（第4章に該当）を明らかにした。なお、第2章は2002年から2003年にかけて、第3章は2011年から2012年にかけて、第4章は2017年に実施された研究結果をまとめたものであるが、これらの調査研究に加え、西部河川に生息する個体群については2002年から、東部河川に生息する個体群については2009年から保全活動として、個体群の動向や生息環境の変化について観察をそれぞれ行っている。その結果、第1章でも述べたように、現在までに各個体群の生息地の環境変化や個体群の縮小がみられている。

本章ではまず、第2章、3章、4章での研究により明らかになった、島根県での本種の生態について総括し、さらに、山陰地方に生息する各個体群の現状や個体群縮小の原因について、研究で得られた結果（2章、3章、4章）、筆者の観察（未発表）および既往文献を元に考察し、本種の保全のために重要な要因について記した。

5-1 本種の生態・生活史

繁殖期

西部の河川での本種の繁殖期は（第2章）、2002年の終了時期は7月初旬または中旬、2003年の繁殖期は3月下旬から開始し、7月下旬に終了したと推測された。夏期の水温が低い年には繁殖期の終わりが長引くことから（清水ほか、1981）、2003年の繁殖期の終了時期がやや遅かったのは、7月の低水温が影響したと考えられた。

東部の河川での本種の繁殖期は(第3章), 2011年は5月中旬から7月中旬頃, 2012年は4月中旬頃から7月中旬頃であり, その盛期は5月から6月であったと考えられた. 2011年は繁殖期の開始が遅かったようである. 春産卵型のタナゴ類の繁殖期の開始は, 水温の上昇に依存するため(清水, 2010), 2011年は4月以前の低気温や, 3月~5月の降水量の増加の影響で河川水の水温上昇が遅れ, 繁殖期の開始が遅くなったと考えられた.

これらのことから, 島根県での本種の繁殖期は, 通常は4月初旬から7月中旬頃であり, 降雨や低温などの影響により水温の上昇が抑えられると, 繁殖期の開始時期や終了時期に遅れが生じると考えられる.

体長分布の推移から推定される年齢と成長

西部の河川では(第2章), 2003年3月には1歳魚(2002年産まれ)と推測される2つのコホートと, 2歳魚以上と推測されるコホートの合計3つのコホートが見られ, 2003年6月には1歳魚, 2歳魚以上と推測されるコホートがそれぞれ1つ, 合計2つのコホートが見られた.

東部の河川では(第3章), 2011年の4~7月にかけて, 1歳魚と推測される2つのコホートと, 2歳以上と推測されるコホートの合計3つのコホートが見られた. 2012年も同様に4~6月の期間は3つのコホートが見られた.

どちらの河川の個体群も, 4~7月頃には1歳魚と推定されるコホートが2つ存在していた. この1歳魚の体長の差は, 産卵時期の差から生じたと考えられる. 本種の繁殖期は4~7月であり, タビラ類の産卵から浮上までの日数と(Suzuki, 1985; 和田・小林, 1985)と東部河川での稚魚の観察結果から(鴛海, 未発表), 本種の二枚貝からの浮上時期は, 5月中旬~8月頃であると推測される. 3章で述べたように, 稚魚の成長に最も適した時期は水温が低下する11月頃までであり, 8月に浮上した稚魚は, 5月に浮上した稚魚と比較して成長に好適な期間が短く, 体長の差が生じたと推測される. 翌年, 西部河川では6月に, 東部河川

では 7 月または 8 月にコホートが区別できなくなったことから、遅生まれの群の体長が早生まれの群の体長に追いついたと推測された。体長が小さなコホートは繁殖期間にあたる季節の成長率が高かった。これらの体長の小さな個体は、繁殖期前半には繁殖に参加していなかったか、あるいは繁殖行動を積極的に行わず、繁殖よりも成長にエネルギーを投資したと考えられる。

また、両河川での体長分布の変化と標識個体の体長の変化から、成長率は 4–6 月に最も高く、次に 7–9 月が高く、10–12 月は成長が停滞すると考えられた。

繁殖期終了後は 2 歳魚以上の捕獲数が少なくその多くが死亡したと推測された。よって、本種の野性下での寿命はおよそ 2 年であると考えられる。

保有卵数と成熟サイズ

西部の河川では（第 2 章）、雌が保有していた完熟卵数は、1 個体あたり平均 43 個（11–80, $n=27$ ），完熟卵を保有した雌の最小体長は 38mm であった。

東部河川では（第 3 章）、雌が保有していた完熟卵数は、1 個体あたり平均 38 個（4–115, $n=45$ ），完熟卵を保有した雌の最小体長は 39.5 mm であった。

一腹卵数については、西部個体群と東部個体群での差異は見られなかった（*U* 検定, $p = 0.16$ ）。これらのことから、野生下での本種の雌 1 個体あたりの完熟卵保有数は約 40 個（西部と東部の生息地の平均値）であると推測された。なお、採集時にすでに卵の一部を二枚貝に産卵した後の個体も含まれると考えられることから、実際に保有できる完熟卵数はさらに多いと考えられる。

成熟した雌の最小サイズである体長 38–39 mm は、コホート解析により 1 歳魚であると推定された。よって、本種は、一部の個体は 1 歳から繁殖に参加可能であると考えられる。しかし、1 歳魚と推定される個体の完熟卵保有数は 1 個体あたり平均 20 個と、2 歳魚以上の平均 45 個と比較して少ないと（西部河川）、また、完熟卵を保有した 1 歳魚の個体数が絶対的に少ないと（西部河川）、再生産には主に 2 歳以上の個体が寄与しているものと考えられる。

季節移動

西部の河川では（第2章），標識個体の調査地点間の移動が確認され，繁殖期にイシガイ科二枚貝類が多く生息している区間（St.4）に集合し，繁殖期終了後に上流域（St.5）や下流域（St.3）に移動，分散しているようであった。しかし，秋季にはゴム堰が転倒することにより水深がごく浅くなるため，この移動が，季節に伴う移動なのか，水深が低下するなどの物理的な理由による移動なのか明確な判断がつかなかった。

東部の河川では（第3章），2年間の分布調査の結果，成魚は，繁殖期にはイシガイ科二枚貝類の密度の高い下流域に分布が集中し，繁殖期が終了すると上流方向へ広く分散し，繁殖期と非繁殖期で主要分布域が異なることが明らかになった。また，標識個体の再捕56個体のうち10個体が放流した地点と別の地点で再捕され，そのうちの1個体は，その移動距離が約5kmであり，潜在的に長距離を移動可能であることも明らかになった。

これらのことから，本種は，繁殖可能な成魚は繁殖期にはイシガイ科二枚貝類の生息密度の高い水域に集中して生息し，繁殖期が終了するとほとんどの個体はその場所にとどまらず，上流域などに分散し，移動する習性を持つと考えられた。生活史の中で河川と海域の行き来が必須である回遊魚などと異なり，本種の移動は，性成熟に伴う産卵母貝を求めての河川内回遊であろうと推測された。タナゴ亜科魚類の中で，カネヒラについては季節移動が報告されていたが（平井，1964；福原ほか，1998），タビラの仲間においては，これまで Nagata and Nakata (1998) がセボシタビラについて，完熟卵を持たない雌は貝の密度の少ない水域に集合し，雌比が高くなっていることから，繁殖行動が分布に影響することが示唆されたという報告のみであった。本研究ではタナゴ類が繁殖に伴い季節移動することを明らかにした数少ない報告であり，河川に生息するタナゴ類が季節によって要求する環境が異なることや，潜在的に長距離を移動できることが明らかになったことから，この知見が今後，河川性のタナゴ亜科魚類の生息場の保全や生息場の創出

などに活用されることを期待したい。

性比

西部の河川では（第2章），繁殖期にあたる4月から7月にかけて，イシガイ科二枚貝類の生息密度の多い調査地点の性比は，雄1に対して雌が約2.3～4と，雌の比率が非常に高かった。

東部の河川では（第3章），繁殖期にあたる4月から7月にかけて，イシガイ科二枚貝類の生息密度の多い調査地点での捕獲個体の性比は，雄1に対して雌が約2.9～4.7と非常に高く，雌に偏っていた（ $P < 0.001$ ）。イシガイ科二枚貝類の生息密度の低い地点では0.8～1.6と雌への偏りは認められなかった（ $P > 0.05$ ）。また，非繁殖期にあたる8月から11月にかけては，どの地点においても雌への偏りは認められなかった（ $P > 0.05$ ）。

このように，繁殖期間中，主要な繁殖場で捕獲された個体の性比が雌に大きく偏っていたことについては，繁殖期における本種の雌雄の行動差が影響しているものと考えられた。雄は繁殖期には各々がイシガイ科二枚貝類の周辺に縄張りを持ち，貝の周辺にとどまる時間が多くのに対し，雌は産卵が可能な日が繁殖期間を通じて数日程度であるため，多くの時間は産卵行動を行っておらず，卵が完熟するまでの大部分の時間は，群れで辺縁部を遊泳しながら生息していると考えられる。そのため，調査では雌が群れで捕獲されやすく，結果として雌の性比が高くなつたと考えられた。

また，非繁殖期および非繁殖場では性比の偏りが見られなかったため，本種の本来の性比は雌雄がおよそ1：1であると推測された。

5-2 本種の生息環境

本種の生息範囲

西部の河川では（第2章），流程約3kmの小河川のうち，本種は約2kmの範囲

で生息が確認され、主な生息範囲は 1 km にも満たない区間であった。中流域にゴム堰があり、灌漑期には堰が稼働し水が堰き止められるため魚類の行き来は不可能となるが、非灌漑期には転倒し、魚類の行き来が可能となっていた。

東部の河川では（第 3 章）、流程約 6 km の河川のうち、本種は下流から中流域にかけての 5 km 程度の範囲で生息が確認された。下流域に堰があり、灌漑期には塩水遡上を防ぐ目的で堰が稼働し、非灌漑期には堰は転倒する。しかし、堰が稼働した際にも、魚道により魚介類の行き来は可能であった。

このように本種は、河川規模によって分布範囲は大きく異なるが、農地や市街地を流れる低平地の河川の主に下流域（低塩分汽水域を含む）から中流域にかけて生息し、季節移動の節で述べたように、成熟した個体は繁殖期にはイシガイ科二枚貝類の密度の高い水域に集合し、繁殖期が終わると分散して生息していると考えられる。また、本種の生息地ではどちらの河川にも堰が存在するが、年間を通じて水が堰き止められるわけではないので、魚類の行き来の大きな妨げとなっているとは考えにくい。西部の河川では、堰が定期的に起立と転倒を繰り返すことにより、堰より上流域の軟泥の堆積と底泥の嫌気化を防ぐ効果もあると考えられる。イシガイ科二枚貝類は氾濫原依存種であるため（中島ほか、2010），生息環境の適度な攪乱を必要とする。イシガイ科二枚貝類の生息環境の維持のため、定期的に池干しが行われている地域もある（加納、2002；北村、2008）。堰の稼働により、イシガイ科二枚貝類の生息にとって好適な環境が維持され、その結果、池干しと類似した効果が得られていた可能性も考えられる。

同所的に生息する他の在来魚

西部の河川において（第 2 章）、本種の主な生息域で同所的に生息している主な種は、コイ、フナ属の 1 種、オイカワ、カワムツ、モツゴ *Pseudorasbora parva*, ミナミメダカ、ウキゴリなどであった。

東部の河川において（第 3 章）、上記と同様、同所的に生息している主な種は、

フナ属の1種、オイカワ、コウライモロコ、タモロコ *Gnathopogon elongatus*, カワヒガイ、サンインコガタスジシマドジョウなどであった。

どちらの河川も主に中流域に生息する魚種と同所的に生息していた。しかし、東部の河川では、繁殖場が季節により低塩分汽水域となる河川感潮域であるため、スズキやマハゼ、ワカサギ、ヌマチチブ、クルメサヨリなどの汽水・海水魚とも時期によっては同所的に生息していた。

生息するイシガイ科二枚貝類と本種の産卵母貝

西部の河川では(第2章), 当時フネドブガイとヌマガイの2種が生息していた。本種はどちらの貝種も繁殖に利用していた(鴛海, 未発表)。

東部の河川では(第3章), フネドブガイ, ドブガイ属の1種(ヌマガイまたはタガイ, もしくは両種), カラスガイ, イシガイの少なくとも4種が生息していた。産卵母貝調査および飼育実験において, ドブガイ属の1種, カラスガイから本種の卵または仔魚が確認された(鴛海, 未発表)。野外調査においてイシガイへの産卵は確認されておらず, 飼育実験においても一度もイシガイには産卵されなかつたことから, 本種は産卵母貝としてイシガイを利用しないと考えられた。

よって, 本種は, ドブガイ属やカラスガイなど, イシガイ科二枚貝類の中でも大型種を産卵母貝として利用すると考えられる。

同所的に生息するタナゴ亜科魚類

西部の河川では(第2章), 本種のみが単独で生息していた。

東部の河川では(第3章), 本種の他に, ヤリタナゴ, カネヒラ, タイリクバラタナゴの生息を確認した。そのうち本種とヤリタナゴが在来種, タイリクバラタナゴは国外外来種, カネヒラは国内外来種とされている。東部の河川では, 在来種のヤリタナゴは河川の上流域や周辺の用水路などを主な生息場とし, 本種との分布の重複域は少ない(鴛海ほか, 2018)。一方タイリクバラタナゴとは主要な分

布域が重複しており、個体数ではタイリクバラタナゴが優占していると考えられる（鶴海ほか, 2018）。貝から泳出後間もない稚魚期には、本種とタイリクバラタナゴは同一の群れでの生息が確認されており、解析の結果、本種にとってタイリクバラタナゴの稚魚の負の影響は確認されなかった（第4章）。

タイリクバラタナゴは生態系被害防止外来種リストの中で、「総合対策外来種」に指定されており（環境省, 2018），各地で在来のタナゴ類の生息に影響を及ぼしていると考えられている。本河川では、タイリクバラタナゴはドブガイ属、カラスガイに加えてイシガイも繁殖に利用し、本種より幅広い貝種を繁殖に利用可能であることが明らかになっており（鶴海, 未発表），分布域や産卵母貝の重複の点からは両種になんらかの競合関係があると推測される。しかし、貝から泳出後の稚魚期においては競合関係がみられず、天敵からの回避などの点から稚魚期には両種が群れを形成することが利点になるのかもしれない（第4章）。

同所的に生息する外来種

西部の河川では（第2章），特定外来種であるオオクチバスが、過去に1個体捕獲された。その個体以外の外来種は未確認である。哺乳類のヌートリアは生息が確認されている。

東部の河川では（第3章），オオクチバス、ブルーギルが多く確認され、その他、カムルチーや、前述したタイリクバラタナゴ、カネヒラの生息が確認された。ヌートリアも多数生息し、河川内にヌートリアの食害を受けたイシガイ科二枚貝の貝殻が多数存在していた。

これらの外来種、特に大型の肉食性外来魚であるオオクチバスとブルーギル、本種と類似した生態を持つタイリクバラタナゴ、イシガイ科二枚貝類を捕食するヌートリアは、タナゴ亜科魚類の減少原因として指摘されており（北村, 2008；河村, 2010；久米ほか, 2012），山陰地方における本種の個体群への影響も示唆される。

例えば、閉鎖的水域であるため池などでは、外来魚は在来生物に対し多大な影響を及ぼし、水域の生態系が大きく変化する、一方で、開放的水域や河川ネットワークの発達した水域、また、瀬や淵、自然護岸など多様な環境が存在する水域では、影響の及ぶ範囲が部分的であると考えられる。東部の河川での調査は2011以降に実施したため、それ以前の本種の生息状況については不明である。外来魚の移入前と比較し、移入後は本種の個体群が縮小していた可能性はあるが、2011年からの本種の生息状況に大きな変化が認められないのは、外来魚は生息するものの、東部河川の流域ではその影響は全体には及んでおらず、長期の時間を経て両者が均衡状態に達しているのかもしれない。

5-3 本種の個体群の維持や縮小と環境変化との関係

本種の再生産に必要不可欠な要素である、イシガイ科二枚貝類について、島根県西部と東部の生息地では、2013年と2014年に大量斃死（第1章1-4参照）が起こったが、その後のイシガイ科二枚貝類の生息状況は2つの生息地で大きく異なっていた。東部の生息地では、大量斃死が確認された直後の潜水調査では、殻長の大きなカラスガイ以外の二枚貝の生息は確認されなかつたが（鴛海、未発表）、2017年に実施した調査では、大量死が起こった同場所において、複数種かつ多数のイシガイ科二枚貝類の生息が確認された（第4章）。本種の個体群についても生息数に大きな変化は認められなかつた。一方、西部の河川では、2018年現在、未だにイシガイ科二枚貝類の資源は回復しておらず、本種の個体群は域外保存個体の放流や、同水域の別の水路に生息するドブガイ類を移植するなど、人間の手助けにより維持されている状況である（鴛海、未発表）。

この2つの生息地の大きな違いは、河川ネットワークの違いであると考えられる。西部の河川のように、河川規模が小さく分布が限定されている個体群では、何らかの大きな環境変化が生じた際の影響が大きく、自力での修復が困難であるか、または修復に長期の時間が必要とされると考えられる。一方、東部河川のよ

うに河川規模が大きく、周辺の河川とのネットワークも存在し、かつ本種やイシガイ科二枚貝類の分布域が広い生息地では、影響が及んだ範囲の修復がすみやかに行われ、個体群が維持されていると考えられる。

これらのことからも、個体群が縮小する要因の多くは、単体ではなく、外来種の移入や河川改修による河川形態の変化など、複数の要因が重なって生じていると考えられる。

5-4 保全のために重要な要因

島根県での本種の生息環境については1章から4章で述べたが、北陸地方での本種の生息環境はどのような環境だろうか。富山県では、下流域に渦が存在する万尾川など、海に近い平地の河川に生息しており（富山県、2012）、石川県では、能登半島や木場渦周辺の河川の下流域など、どの生息場所も比較的海域に近く、河川勾配が緩やかな場所であること、また、分布は不連続で局所的であることが報告されている（平井・田中、1975；平井、1980）。他の、河川に生息している、例えばヤリタナゴやアブラボテなどの流水性のタナゴ類は、比較的小河川にも生息し、河川の中流域を主な生息地としているのに対し、本種は汽水域に近い、下流域の河川勾配が緩やかな環境を主な生息地としていることが特徴である。

このように、本種は、山陰地方から北陸地方にかけての汽水湖や汽水域の周辺、汽水域が干拓された場所など、海に近く勾配が緩やかな低平地に不連続に分布し、かつ生息している地域は各県に数ヶ所程度と極めて少ない。汽水域やその周辺は、開発とともに人工改変が最も進んだ水域でもあり、第二次世界大戦後の食糧確保や高度成長時代の工業化により、多くの汽水域が貴重な動植物とともに消滅していった（高安、2001）。このような汽水域の開発や減少と、本種が低平地の汽水域の周辺や河川感潮域などを選好するという特性が重なっているため、本種の生息場所の減少や個体群が縮小しているのではないかと考えられる。本種の個体群の存続のためには、このような、汽水域やそれに接続する河川勾配の緩やかな低

平地などの水域の保全が必要であると考えられる。

本種が本来生息していた氾濫原や低湿地などの環境を復元することは、治水などの面から現実的には困難な点が多いと考えられるが、現状で本種の保全のために最も有効な策は、現在ある河川ネットワーク（河川や水路網）を寸断させず維持していくことであると考えられる。同時に、現在、植生やカバー、自然護岸が存在し、底質や水深、流速などの環境が変化に富んだ水域は可能な限り残し、河川改修等により単調な環境に変化することは避けなければならない。反対に、現在の河川環境が単調な場合は、河川改修などの際に、護岸をコンクリートから植生や石積み等の自然護岸にすることや、河川内の多様な環境を創出するための施工が望まれる。

また、本研究で調査を行った河川は、いずれも季節的に運用される堰がある。堰の運用により、底質環境が好適な環境に維持される可能性も高く、また、タナゴ類だけでなく、イシガイ科二枚貝類の主な宿主魚類であるヌマチチブやウキゴリ等のハゼ科魚類は生活史の中で河川と海域・汽水域の行き来が必須であるため、このような魚類の移動にとっても、可動堰の適切な運用は重要であると考えられる。

今後は、本亜種の生息分布や移動に影響する詳細な物理的環境を明らかにし、生息域内での河川改修等の環境改変が必要になった場合には、本亜種およびイシガイ科二枚貝類やその他の在来魚の個体群にとっての好適環境を河川設計にも反映していくことが必要である。また、5-3で述べたように、本種の個体群の必要とする生息環境になんらかの環境変化が起こった場合、早急に個体群が回復されるかどうかは河川ネットワークの有無や規模の違いが最も影響すると考えられるため、本種の個体群の維持には河川ネットワークの維持が重要な要素であると考えられる。さらに、改修等による生息地の改変、二枚貝類の減少、外来生物の移入など、複数の環境変化が同時に起こると絶滅の恐れが深刻化すると考えられる

ため、個体群の存続を脅かす要因については 1 つずつでも取り除き、リスクを低減させていくことが重要である。

最後に、生物多様性の高い河川生態系を維持、継続させるためには、流域の住民の理解と協力が必要不可欠である。ハード面に加え、地域住民の理解や協力を得るための啓発活動など、ソフト面からの長期的な取り組みも重要である。

謝　辞

本研究を行うにあたり，終始懇親なるご指導ならびにご鞭撻をいただいた，島根大学生物資源科学部教授，山口啓子博士と，元島根大学汽水域研究センター教授，國井秀伸博士の両先生には感謝の意を申し上げます。また，同じく研究内容や博士論文作成にあたって，鳥取大学農学部，日置佳之博士，エスチュアリー研究センター准教授，堀之内正博博士，島根大学生物資源科学部助教，高原輝彦博士，元島根大学生物資源科学部助教，高畠育雄氏には有益なご助言をいただき，お札を申し上げます。また，博士課程入学に際し大変お世話になり，在籍期間の途中までご指導いただいた，元島根大学生物資源科学部教授，星川和夫博士にお札を申しあげます。

魚類や二枚貝類の採集については，ミナミアカヒレタビラ研究会の辻井要介氏と錦織慎司氏には魚類の採集を一部手伝っていただき，日本シジミ研究所の細澤豪志氏，尾島徹哉氏，櫻内颯一朗氏にはイシガイ科二枚貝類の潜水調査を手伝っていただきお札を申し上げます。

論文の作成にあたって，一般財団法人自然環境研究センター，諸澤崇裕博士，東北大学大学院農学研究科教授，片山知史博士，島根大学研究員新部一太郎博士，元日本シジミ研究所主任研究員細澤豪志氏には統計処理についてご助言を頂きました。中でも諸澤崇裕博士には，第4章の研究に関して，調査方法のご指導とデータの統計解析を担当していただいたおかげでこの論文が完成しました。ここにお札を申し上げます。

また，修士課程時代にタナゴ研究のきっかけを作って下さり，その後もご指導いただいた，元大阪教育大学教授長田芳和博士と，修士課程時代から現在に渡り，いく度もご指導ご鞭撻をいただきました，三重県総合博物館学芸員，北村淳一氏に感謝を申し上げます。

これまでに，山野ひとみ博士，Dr. Kim Eun-Jin，金尾滋史博士，萩原富司氏を

はじめとした淡水魚研究者の方々には資料のご提供や様々なアドバイスをいただきお礼を申し上げます。

また、博士課程在籍中、論文に対する助言や励ましの言葉を度々いただいた、島根大学特任助教、原口展子博士、元島根大學生物資源科学部准教授、宗村広昭博士・知加子夫妻にお礼を申し上げます。

日本シジミ研究所所長、中村幹雄博士には、研究の指導を頂くと共に、大学や家庭の事情を加味し、仕事に関して様々な便宜をはかつて頂き誠に感謝いたします。

また、本研究は本種の保全を大目的としています。自分で行った調査（論文化した部分）以外にも、長年に渡って行ってきた保全活動により得られた知見や経験がなければ研究の遂行が困難であったと思います。その保全活動に際して、大田の自然を守る会の伊藤宏会長、安原眞一氏には特に長年に渡り大変お世話になります、一緒に様々な試みを実施していただき心から感謝いたします。また同会の岡田氏や宮脇氏、三瓶自然館の井上雅仁博士、大阪教育大学名誉教授の近藤高貴博士、大田市環境生活部、島根県県土整備事務所、久手小学校、地元の改良区、自治会等の関係者には、大田市の個体群の保全に際しご協力頂き感謝致します。また、研究と保全活動に際して、島根県自然環境課の歴代の担当者の方々、特に錦織氏、大野氏、奥村氏には多大なる協力を得ました。また採集の許可に関しまして、宍道湖漁業協同組合の原前組合長、門脇組合長、高橋参事にはご理解とご協力をいただいたことに感謝を申し上げます。また、本論文には結果を記載できませんでしたが、鳥取県での調査の際には日野川水系漁業協同組合の佐藤組合長と、鳥取県生活環境部の当時の担当者にはご理解とご協力を頂きましたことに感謝を申し上げます。

最後に、研究生活の長きに渡って私生活で支えていただき、多大な迷惑をおかけした、夫と子ども、両親に感謝致します。また、保全を目的とした研究ではあります、研究を進めるにあたって、少なからず犠牲になったミナミアカヒレタ

ビラやイシガイ科二枚貝類に感謝と哀悼の意を申し上げます。

なお、第4章の研究は、増進会自然環境保全研究活動助成基金からの助成金によって遂行されました。

引 用 文 献

- 阿部 司 (2007) アユモドキ：存続のカギを握る繁殖場所の保全. 魚類学雑誌, 54: 234–238.
- 阿部 司 (2012) アユモドキ (*Parabotia curta*) の氾濫原環境への適応と繁殖場所の保全・復元. 応用生態工学, 15: 243–248.
- 相澤 康・滝口直之 (1999) MS-Excel を用いたサイズ度数分布から年齢組成を推定する方法の検討. 水産海洋研究, 63: 205–214.
- 赤川 泉 (2014) 産卵と子の保護. 塚本勝巳 (編), 魚類生態学の基礎. pp. 223–241. 恒星社厚生閣, 東京.
- 赤井 裕・秋山信彦・上野輝彌・葛島一美・鈴木伸洋・増田 修・薮本美孝 (2011) タナゴ大全. 2刷. エムピージェー, 191p.
- 赤井 裕・秋山信彦・鈴木伸洋・増田 修 (2008) タナゴのすべて. 5刷. エムピージェー, 159p.
- Aldridge, D. C. (1999) Development of European bitterling in the gills of freshwater mussels. J. Fish Biol., 54: 138–151.
- 安藤重敏 (2002) アカヒレタビラ. 鳥取県自然環境調査研究会 (編). レッドデータブックとつとり動物編, 90p.
- Arai,R., Fujikawa, H. and Nagata, Y. (2007) Four New Subspecies of Acheilognathus Bitterlings (Cyprinidae: Acheilognathinae) from Japan. Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. A, Suppl. 1: 1–28.
- Aronson, L. R. (1957) Reproductive and parental behavior. The physiology of fishes, 2: 271–304.
- 朝比奈 潔・岩下いくお・羽生 功・日比谷 京 (1980) タイリクバラタナゴ *Rhodeus ocellatus ocellatus* の生殖年周期. 日本国水産学会, 46: 299–305.
- Balon, E. K. (1962) Note of Number of Danubian Bitterlings Developmental

- Stages in Mussels. VESTNIK Cs. Zool. Spol., 26: 250-256.
- Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J. P. W., Almond, R. E. A., Baillie, J. E. M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K. E., Carr, G. M., Chanson, J., Chenery, A. M., Csirke, J., Davidson, N. C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J. N., Genovesi, P., Gregory, R. D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Morcillo, M. H., Oldfield, T. E. E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J. R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S. N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T. D., Vie, J-C., Watson, R. (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, 328: 1164–1168.
- Choe, M. and Yamazaki, F. (1996) An evaluation of fluorescent elastomer tagging method for juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*). *Fish Genetics and Breeding Science*, 23: 41–50 .
- David, D., Angela, H., Arthington, M., Gessner, O., Kawabata, Z., Knowler, D. J., Le've^que, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A., Soto, D., Stiassny, M. L. J. and Sullivan, C. A. (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol. Rev.*, 81: 163–182.
- 藤川博史 (1984) 日本産コイ科タナゴ亜科魚類タビラの分類学的研究. 水野寿彦教授退官記念誌, 215–220.
- 藤川博史 (2014) 複雑な分類を一刀両断？－多様なタビラ亜種の実態. 淡水魚研究入門. 長田芳和編著, pp112–122. 東海大学出版部, 神奈川.
- 藤本泰文・進東健太郎・北島淳也 (2007) ゼニタナゴ *Acheilognathus typus* と移入種であるタイリクバラタナゴ *Rhodeus ocellatus* の二枚貝からの浮上時期. 伊豆沼・内沼研究報告, 1: 11–19.
- 福原修一・前川涉・長田芳和 (1998) 九州北西部の3小河川におけるタナゴ類の産卵床利用の比較. 大阪教育大学紀要第III部門, 47: 27–37.

福原修一・長田芳和・山田卓三 (1986) 溜池におけるドブガイ *Anodonta woodiana* の幼生の寄生時期とその寄主および寄生部位. VENUS, 45: 43–52.

福原修一・前川渉・長田芳和 (1998) 九州北西部の3河川におけるタナゴ類の産卵床利用の比較. 大阪教育大学紀要, 47: 27–37.

福井県 (2002) 福井県の絶滅のおそれのある野生動物. 福井県レッドデータブック (動物編). 福井県安全環境部自然環境課, 119 p.

舟尾俊範・沢田裕一 (2013) 水田地帯の小河川へのナマズ *Silurus asotus* の侵入および繁殖について. 魚類学雑誌, 60: 43–48.

後藤 晃. (1994) カジカ属魚類の繁殖様式と生活史変異. 後藤 晃・塚本勝巳・前川光司 (編), 川と海を回遊する淡水魚—生活史と進化—. pp. 141–153. 東海大学出版会, 秦野.

Haag, W. R. and L. Jr. Warren. (1998) Role of ecological factors and reproductive strategies in structuring freshwater mussel communities. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 55: 297–306.

萩原富司 (2011) 霞ヶ浦における国外外来種オオタナゴ *Acheilognathus macropterus* の繁殖生態と生活史. 魚類学雑誌, 58: 41–48.

萩原富司 (2013) オオタナゴ *Acheilognathus macropterus* の排出完熟卵の卵形, 容積について. 魚類学雑誌, 60: 171–176.

長谷川金二・樋川 満・佐々木幹夫・木内勝司 (2002) 河川合流点における河川整備と河畔林の保全. 水工学論文集, 46: 959–964.

平川浩文・樋口広芳 (1997) 生物多様性の保全をどう理解するか. 岩波「科学」67: 725–731.

平井賢一・田中 晋 (1975) 能登半島における淡水魚の分布. 日本海域研究所報告, 7: 1–18.

平井賢一 (1964) びわ湖産タナゴ4種の産卵生態の比較. 生理生態, 12: 72–81.

平井賢一 (1970) びわ湖内湾の水生植物帶における仔稚魚の生態 I 仔稚魚の生活

- 場所について. 金沢大学教育学部紀要, 19: 93–105.
- 平井賢一 (1980) 石川県の淡水魚類 : 1. 大聖寺川・動橋川・梯川. 日本海域研究所報告, 12: 19–31.
- 星野昇・西村欣也 (2001) 水圏生物種に共通の一般原則 : モデルで考える. 水生生物の卵サイズ, pp103–128. 海遊舎.
- 百成渉・柴田真生・加納光樹・碓井星二・金子誠也・佐野光彦 (2016) 茨城県北浦の沖帯から沿岸帯におけるヌマチチブ仔稚魚の生息場所利用と植生. 日本水産学会誌, 82: 2–11.
- 上原一彦 (2011) 第3章秋産卵と二枚貝の中の進化適応. 絶体絶命のイタセンパラ. 日本魚類学会自然保護委員会 (編), pp48–66. 東海大学出版会, 秦野.
- 今西亜友美 (2011) 都市の生物多様性における氾濫原の重要性. 日本緑化工学会誌, 36: 383–384.
- 石川県 (2009) 改訂・石川県の絶滅のおそれのある野生生物いしかわレッドデータブック＜動物編＞. 石川県環境部自然環境課, 133p.
- 石田 惣・久加朋子・金山 敦・木邑聰美・内野 透・東 真喜子・波戸岡清峰 (2010) 外来魚の優占がイシガイ科二枚貝の繁殖に与える負の影響—淀川ワンド域におけるイシガイ *Unio douglasiae nipponensis* での事例. 保全生態学研究, 15: 265–280.
- 石田 惣・木邑聰美・唐澤恒夫・岡崎一成・星野利浩・長安菜穂子 (2015) 淀川のヌートリアによるイシガイ科貝類の捕食事例, および死殻から推定されるその特徴. Bulletin of the Osaka Museum of Natural History, 69: 29–40.
- 伊藤寿茂 (2013) 人為的に寄生処理を施した関東産イシガイ幼生の宿主としてのオオクチバスとウシガエルの不適合. VENUS, 71: 1–3.
- 亀井哲夫 (2002) タナゴ魚名考. タナゴの自然史, pp28–31. 島根県立宍道湖自然館ゴビウス・ホシザキグリーン財団, 島根県.
- 片野 修・森 誠一 (2005) 希少淡水魚の現在と未来 : 積極的保全のシナリオ. 信山社, 東京. 416p.

環境省（2018）環境省レッドリスト 2018, 汽水・淡水魚類. 環境省ホームページ：
https://www.env.go.jp/nature/kisho/hozen/redlist/RL2018_5_180604.pdf（参照
2018-9-10）

環境省（2013）第 4 次レッドリストの公表について（汽水・淡水魚類）.
<http://www.env.go.jp/press/press.php?serial=16264>（参照 2017-12-4）

加納義彦（2002）ドブガイの繁殖生態について—ニッポンバラタナゴの保護と環境
保全—. 森 誠一（監修・編），環境保全学の理論と実践Ⅱ，pp.65–81. 信山社，東
京.

Kawamura,K., Nagata,Y., Ohtaka, H., Kanoh, Y. and Kitamura, J. (2001) Genetic
diversity in the Japanese rosy bitterling, *Rhodeus ocellatus kurumeus*
(Cyprinidae). Ichthyol Res, 48: 369–378.

河村功一（2003）山陰地方のアカヒレタビラ. 改訂・日本の絶滅のおそれのある野
生生物（汽水魚類・淡水魚類），pp195–196. 環境省.

河村功一（2010）タナゴ類. 野生生物保護学会（編）「野生動物保護の辞典」. pp. 628–
633. 朝倉書店.

河村功一（2014）ニッポンバラタナゴ. 環境省（編）レッドデータブック4 汽水・
淡水魚. pp. 28 –29.

川那部浩哉・水野信彦・細谷和海（2001）日本の淡水魚. 山と渓谷社，東京. 719p.

建設省中国地方建設局出雲工事事務所（2000）斐伊川水系の魚介類. 建設省中国地
方建設局出雲工事事務所. 183p.

Kim, D., Jeon, HB. and Suk, H. Y. (2014) *Tanakia latimarginata*, a new species
of bitterling from the Nakdong River, South Korea (Teleostei: Cyprinidae).
Ichthyol. Explor. Freshwaters, 25: 59–68.

気象庁（2018）各種データ・資料，過去の気象データ検索，島根県，斐川. 気象庁
ホームページ：<http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>（参照
2018-4-10）

- Kitamura, J. (2006) Seasonal change in the spatial utilization of host mussels in relation to ovipositor length by female rosy bitterling, *Rhodeus ocellatus kurumeus*. Journal of Fish Biology, 68: 594–607.
- Kitamura, J. (2007) Reproductive ecology and host utilization of four sympatric bitterling (Acheilognathinae, Cyprinidae) in a lowland reach of the Harai River in Mie, Japan. Environ. Biol. Fish., 78: 37–55.
- Kitamura, J., Nagata, N., Nakajima, J. and Sota, T. (2012) Divergence of ovipositor length and egg shape in a brood parasitic bitterling fish through the use of different mussel hosts. Journal of Evol. Biol., 25: 566–573.
- 北村淳一 (2008) タナゴ亜科魚類：現状と保全. 魚類学雑誌, 55: 139–144.
- 北村淳一・西尾正輝 (2010) 富山県氷見市保存池におけるイタセンバラ *Acheilognathus longipinnis* の繁殖生態と生活史. 魚類学雑誌, 57: 35–42.
- 北村淳一・諸澤崇裕 (2010) 霞ヶ浦流入河川におけるタナゴ亜科魚類の産卵母貝利用. 魚類学雑誌, 57: 149–153.
- 小金隆之・塩澤聰・有元操・水田洋之介・塚本勝巳 (1996) 日陰に対するシマアジ幼魚の寄りつき行動. 日本水産学会誌, 62: 865–871.
- Konečná, M. and M. Reichard. (2011) Seasonal dynamics in population characteristics of European bitterling *Rhodeus amarus* in a small lowland river. J. Fish Biol., 78: 227–239.
- 越川敏樹 (1997) アカヒレタビラ. 島根県レッドデータブック, pp142–143. 島根県.
- 近藤高貴 (1989) 日本産イシガイ類の抱卵数と宿主選択性. VENUS, 48: 40–45.
- 近藤高貴 (2008) 日本産イシガイ目貝類図譜. 國際文献印刷社, 69p.
- Krebs, C. J. (1989). Ecological methodology (No. QH541. 15. S72. K74 1999.). New York: Harper & Row.
- Kubota, H., Watanabe, K., Suguro, N., Tabe, M., Umezawa, K. and Watanabe, S. (2010) Genetic population structure and management units of the endangered

Tokyo bitterling, *Tanakia tanago* (Cyprinidae). Conservation Genetics, 11: 2343–2355.

久米 学・森 誠一 (2012) 水田・水路生態系における魚類研究の現状と課題：特集を企画するにあたって. 応用生態工学, 15: 269–271.

久米学・小野田幸生・根岸淳二郎・佐川志朗・永山滋也・萱場祐一 (2012) 木曽川氾濫原水域における特定外来生物ヌートリア (*Myocastor coypus*) によるイシガイ科二枚貝類の食害. 陸水生物学報, 27: 41–47.

葛島一美・熊谷正裕 (2011) 日本タナゴ釣り紀行. つり人社, 176p.

Li, F. and Arai, R. (2014) *Rhodeus albomarginatus*, a new bitterling (Teleostei: Cyprinidae: Acheilognathinae) from China. Zootaxa, 3790: 165–76.

Li, F., Liao, TY., Arai, R. and Zhao, L. (2017) *Sinorhodeus microlepis*, a new genus and species of bitterling from China (Teleostei: Cyprinidae: Acheilognathinae). Zootaxa, 4353: 69–88.

Lundberg, JG. Kottelat, M Smith, GR Stiassny, MLJ. Gill, AC (2000) So Many Fishes, So Little Time: An Overview of Recent Ichthyological Discovery in Continental Waters. Annals of the Missouri Botanical Garden, 87: 26–62.

松崎慎一郎・西廣淳・山ノ内崇志・森明寛・蛭名政仁・榎本昌宏・福田照美・福井利憲・福本一彦・後藤 裕康・萩原彩華・長谷川裕弥・五十嵐聖貴・井上栄壮・神谷宏・金子有子・小日向寿夫・紺野香織・松村 俊幸・三上英敏・森山充・永田貴丸・中川圭太・大内孝雄・尾辻裕一・小山信・榎原靖・佐藤晋一・佐藤 利幸・清水美登里・清水稔・勢村均・下中邦俊・戸井田伸一・吉澤一家・湯田達也・渡部正弘・中川恵・高村典子 (2016) 純淡水魚と水生植物を指標とした湖沼の生物多様性広域評価の試み. 保全生態学研究, 21: 155–165.

皆川明子・高木強治・樽屋啓之・後藤眞宏 (2010) 非灌漑期の農業水路における魚類の移動と越冬. 農業農村工学会論文集, 269: 77–84.

皆川明子・西田一也・西川弘美 (2014) 通水状況の違いが農業水路の魚類相に及ぼ

- す影響. 農業農村工学会論文集, 294: 93–99.
- 三浦 猛・三浦智恵美・岩井俊治 (2012) 生殖腺は魚の成長をコントロールする. 比較内分泌学, 38: 134–138.
- Miyake, T., Nakajima, J., Onikura, N., Ikemoto, S., Iguchi, K., Komaru, A. and Kawamura, K. (2010) The genetic status of two subspecies of *Rhodeus atremius*, an endangered bitterling in Japan. Conserv Genet, 12: 383–400.
- 宮本 康・福本一彦・畠山恵介・森 明寛・前田晃宏・近藤高貴 (2015) 鳥取県における特定希少野生動物カラスガイ *Cristaria plicata* 個体群の現状: 幼生と宿主魚類の関係に着目して. 保全生態学研究, 20: 59–69.
- 水野信彦・後藤 晃 (1999) 日本の淡水魚類. 東海大学出版会, 秦野. 244 p.
- 水野信彦・御勢久右衛門 (1980) 河川の生態学 (5刷). pp134–145. 築地書館.
- 守山拓弥・水谷正一・後藤 章 (2007) 栃木県西鬼怒川地区の湧水河川におけるホトケドジョウの季節移動. 魚類学雑誌, 54: 161–171.
- Morosawa, T. (2017) Interspecific comparison of movement patterns among bitterling species in an agricultural ditch system. Ichthyol. Res. 64: 169-178.
- 諸澤崇裕・藤岡正博 (2007) 霞ヶ浦における在来 4 種と外来 3 種のタナゴ類 (Acheilognathinae) の生息状況. 魚類学雑誌, 54: 129–137.
- 長尾 隼 (2015) 第 2 章 5 節 潟湖がうつした近代－干拓以前の波根湖をめぐる景観と生業の記憶. 日本海沿岸の潟湖における景観と生業の変遷の研究. 島根県古代文化センター研究論集, 15: 179–214. 報光社, 島根.
- 長田芳和 (1976) 世界のタナゴ類. 淡水魚, 2: 120–133.
- 長田芳和 (1985a) バラタナゴ産卵数および貝内産卵の生態学意義. 魚類学雑誌, 32: 324–334.
- 長田芳和 (1985b) 溝池におけるバラタナゴ *Rhodeus ocellatus* の繁殖期と移動. 魚類学雑誌, 32: 79–89.
- 長田芳和 (1985c) 産卵場におけるバラタナゴの個体関係やドブガイの状態が貝への

産卵数に及ぼす影響について. 大阪教育大学紀要第III部門, 34: 9–26.

長田芳和・藤川博史・福原修一 (1981) 鳥取県多鯰ヶ池で採集されたアカヒレタビラについて. 日生理学報, 36: 48–53.

長田芳和・福原修一 (2000) 貝に卵をうむ魚. トンボ出版, 79p.

Nagata, Y. and Nakata, Y. (1988) Distribution of six species of bitterlings in a creek in Fukuoka Prefecture, Japan. Japan. J. Ichthyol., 35: 320–331.

Nagata, Y., Tethukawa, T., Kobayashi, T. and Numachi, K. (1996) Genetic markers distinguishing between the two subspecies of the rosy bitterlong, *Rhodeus ocellatus* (Cyprinidae). Ichthyol. Res., 43: 117–124.

中島 淳・島谷幸宏・巖島 恵・鬼倉徳雄 (2010) 魚類の生物的指標を用いた河川環境の健全度評価法. 河川技術論文集, 16: 449–454.

中村守純 (1969) 日本のコイ科魚類. (財) 資源科学研究所, 306 p.

根岸淳二郎・萱場祐一・塙原幸治・三輪芳明 (2008) 指標・危急生物としてのイシガイ目二枚貝: 生息環境の劣化プロセスと再生へのアプローチ. 応用生態工学, 11: 195–211.

西田一也・藤井千晴・皆川明子・千賀裕太郎 (2006) 一時的水域で繁殖する魚類の移動・分散範囲に関する研究. 農業土木学会論文集, 244: 151–163.

Nishio, M., Kawamoto, T., Kawakami, R., Edo, K. and Yamazaki, Y. (2015) Life history and reproductive ecology of the endangered Itasenpara bitterling *Acheilognathus longipinnis* (Cyprinidae) in the Himi region, central Japan. Journal of fish Biology, 87: 616–633.

西尾正輝・タハ ソマリン・山崎裕治 (2012) 富山県氷見市万尾川に生息するイタセンパラの出現パターンと産卵場所. 魚類学雑誌, 59: 147–153.

小川力也 (2011) 沔濫原の季節変化に見事に適応した生態と生活史. 日本魚類学会自然保護委員会 (編), 絶対絶命の淡水魚イタセンパラ. pp. 20–47. 東海大学出版会, 秦野.

- Onikura, N., Nakajima, J., Miyake, T., Kawamura, K. and Fukuda, S. (2012) Predicting distribution of seven bitterling fishes in northern Kyushu, Japan. *Ichthyol, Res*, 59: 124-133.
- 鴎海智佳 (2016) 山陰に生息するミナミアカヒレタビラの生態と保全の現状. タナゴ亜科魚類の生態とそれらを象徴とした持続可能な流水生態系保全の理論と実践. 日本魚類学会年会シンポジウム講演要旨.
- 鴎海智佳・古林敏彦・國井秀伸 (2018) 島根県の河川におけるミナミアカヒレタビラの生活史と季節移動. *魚類学雑誌*, 65: 10–20.
- Oshiumi, C. and Kitamura, J. (2009) The reproductive ecology of the southern red tabira bitterling *Acheilognathus tabira jordani* in Japan. *J. Fish Biol.*, 75: 655–667.
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. Accessed 24 May 2018.
- Reichard, M., Jurajda, P. and Smith, C (2004) Male-male interference competition decreases spawning rate in the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Behav Ecol Sociobiol*, 56: 34–41.
- 佐川志郎・萱場祐一・久米 学・森 誠一 (2011) イタセンパラを育む木曽川氾濫原生態系の理解と再生への取り組み. *土木技術資料* 53, 11: 6–9.
- 斎藤憲治・片野 修・小泉顕雄 (1988) 淡水魚の水田周辺における一時的水域への侵入と産卵. *日本生態学会誌*, 38: 35–47.
- 斎藤憲治・藤川博史・長田芳和 (1988) 島根県大田市から採集されたアカヒレタビラ. *日生理学報*, 43: 57–60.
- 山崎裕・中村友美・西尾正輝・上原一 (2010) 富山県および大阪府に生息するイタセンパラ集団の遺伝的構造. *魚類学雑誌*, 57: 143–148.
- 佐藤美紀雄・熊谷雅之・東 信行 (2012) 青森県岩木川左岸地区の農業用水路網に

- におけるヤリタナゴの生活史. 農業農村工学会論文集, 279: 1–11.
- 島根大学汽水域研究センター (1997) 波根湖の研究. 島根大学汽水域研究センター特別報告第3号. 高浜印刷, 68p.
- 島根県 (2004) 改訂しまねレッドデータブック. ホシザキグリーン (財), 415 p.
- 島根県 (2012) 島根県希少野生動植物の保護に関する条例. 島根県ホームページ:
<https://www.pref.shimane.lg.jp/infra/nature/shizen/yasei/tayousei/sekoukisoku-data/22-195.pdf> (参照 2018-9-13)
- 島根県 (2014) 改訂しまねレッドデータブック 2014 動物編. 島根県環境生活部自然環境課, 島根. 83p.
- 島根県・松江気象台 (2011) 島根の気象. 2011年年報, pp. 1–2.
- 島根県古代文化センター (2015) 日本海沿岸の潟湖における景観と生業の変遷の研究. 報光社, 出雲. 296p.
- 清水昭男 (2010) 環境条件による魚類生殖周期の制御機構. 水産海洋研究, 74: 58–65.
- 清水昭男・羽生功 (1981) 春産卵魚アカヒレタビラの生殖年周期. 日本水産学会, 47: 333–339.
- Shimizu, A. and Hanyu, I. (1982) Environmental Regulation of Annual Reproductive Cycle in a Spring-Spawning Bitterling *Acheilognathus tabia*. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 48: 1563–1568.
- Shirai, K. (1962) Corelation between the growth of the ovipositor and ovarian condition in the bitterling, *Rhodeus ocellatus*. Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ., 13: 137–157.
- Smith, C., Reichard, M., Jurajda, P. and Przybylski, M. (2004) The reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). J. Zool., 262: 107–124.
- Smith, C., Reichard, M., Douglas, A. and Jurajda, P. (2006) Population consequences of behaviour in the European bitterling (*Rhodeus sericeus*

- Cyprinidae)*. Ecology of Freshwater Fish, 15: 139–145.
- Solomon, G., Matsushita, K., Shimizu, M. and Nose, Y (1985) Age and Growth of Rose Bitterling in Shin Tone River. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 51: 55–62.
- 勝呂尚之 (1995) 横浜市におけるゼニタナゴの生息. 神奈川淡水試報, 31: 60–64.
- Suzanne, C. M. and Reynold, J. D. (2002) Host species preferences by bitterling, *Rhodeus sericeus*, spawning in freshwater mussels and consequences for offspring survival. Animal Behaviour, 63: 1029–1036.
- Suzuki, N. (1985) Development of Three Subspecies of *Acheilognathus tabira* (Pisces, Cyprinidae), with a Note on Their Geographical Distribution. Bull. Biogeogr. Soc. Japan., 40: 63–73.
- 鈴木興道 (1998) 魚の住みやすい川づくりに資する魚類の生息分布とその場の流速. 土木学会論文集, 593: 21–29.
- 高木由臣 (2007) 変わる寿命・変わらない寿命. 物性研究, 88: 448–457.
- 高安克己編 (2001) 汽水域の科学. たたら書房, 183p.
- Terui, A., Matsuzaki, S., Kodama, K., Tada, M. and Washitani, I. (2011) Factors affecting the local occurrence of the near-threatened bitterling (*Tanakia lanceolata*) in agricultural canal networks: strong attachment to its potential host mussels. Hydrobiologia, 675: 19–28.
- 綱川孝俊・酒井忠幸・吉田 豊・久保田仁志・佐川志朗 (2012) 栃木県南東部の自然生息地におけるミヤコタナゴ保全への取り組み—ミヤコタナゴ稚魚の生息環境評価と環境改善. 応用生態工学, 15: 249–255.
- Tockner, K. and J. A. Stanford. (2002) Review of riverine flood plains: present state and future trends. Environ. Conserv., 29: 308–330.
- 鳥取県 (2002) 鳥取県希少野生動植物の保護に関する条例. 鳥取県ホームページ：
<https://www.pref.tottori.lg.jp/secure/307066/jyourei.pdf> (参照 2018-9-13)

- 鳥取県（2012）レッドデータブックとつとり. 鳥取県生活環境部公園自然課, 337p.
- 富山県（2012）富山県の絶滅のおそれのある野生生物. 富山県生活環境文化部自然保護課, 451p.
- 塚本勝巳（1988）アユの回遊メカニズムと行動特性. 上野輝彌・沖山宗雄（編），現代の魚類学. pp.100–133. 朝倉書店，東京.
- 上田高嘉（2014）バラタナゴ（タナゴ亜科魚類）における偏動原体逆位を伴った染色体多型. 宇都宮大学教育学部紀要, 64: 27–33.
- 上田高嘉・高橋保夫・新井良一（2018）トゲバラタナゴ（タナゴ亜科魚類）の染色体研究, 宇都宮大学教育学部研究紀要, 68: 391–394.
- Uemuera, Y., Yoshimi, S. and Hata, H. (2018) Hybridization between two bitterling fish species in their sympatric range and a river where one species is native and the other is introduced. PLOS ONE
<http://doi.org/10.1371/journal.pone.0203423>
- 海野徹也・山本雅樹・笛田直樹・木原健一（2015）江の川における通し回遊魚の耳石 Sr:Ca 比と回遊履歴. 応用生態工学会, 18: 147–154.
- WWF（2017）愛知目標（愛知ターゲット）について.
<https://www.wwf.or.jp/activities/2012/07/1076623.html> (参照2017-12-1)
- 和田照美・小林弘（1985）タナゴ亜科魚類数種の発生[III]. 日本女子大学紀要, 政学部 32: 125–132.
- 鷲谷いづみ（2007）氾濫原湿地の喪失と再生：水田を湿地として活かす取り組み. 地球環境, 12: 3–6.
- 渡辺亮一・山崎惟義・島谷幸宏・河口洋一・兼重俊介・神尾章記（2008）裂田水路における水際および水路内植生が魚類の生息量に与える影響. 水工学論文集, 52: 1153–1158.
- 山口勝秀（2004）改訂しまねレッドデータブック～島根県の絶滅の恐れのある野生動植物～, p76. (財) ホシザキグリーン財団.

山下慎吾 (2008) 沼澤原と魚の話. 四万十・流域圏学会誌, 8: 15–22.

Yang, G., Xiong, B., Tang, Q. and Liu, H . (2010) *Acheilognathus striatus* (Family: Cyprinidae), a new bitterling species from the lower Yangtze River, China. Environ. Biol. Fish., 88: 333–341.

义表

図表

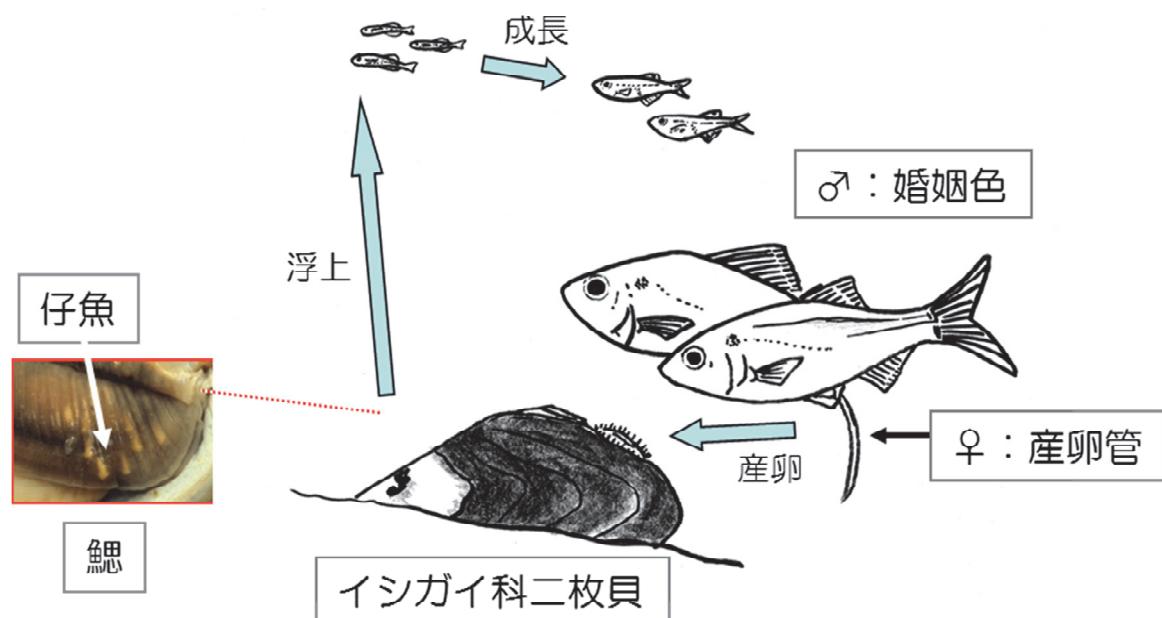
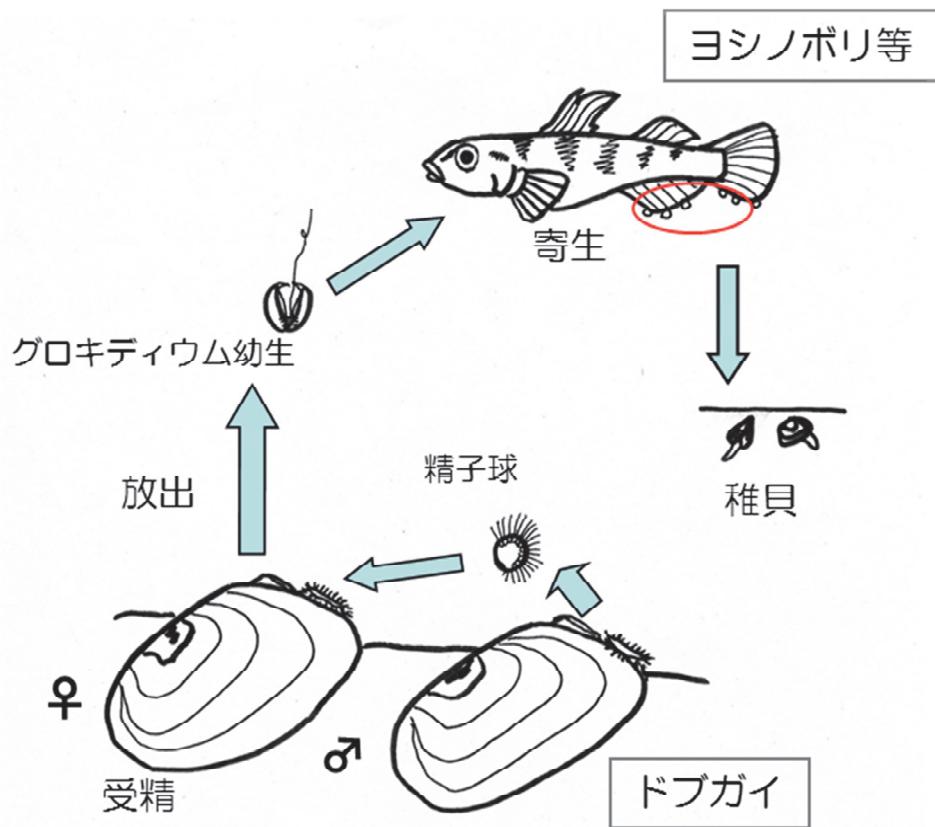


図 1-1 タナゴ亜科魚類の生活史(イメージ図)



近藤（2003）改変

図 1-2 イシガイ科二枚貝類(ドブガイ属)の生活史(イメージ図)

表 2-1 雄の GSI 値の季節による差異(2003 年)

日付	標準体長 (mm)	湿重量 (g)	生殖腺重量 (g)	GSI値
4月 18日	50.8	3.4	0.100	2.94
4月 18日	62.0	6.2	0.128	2.06
4月 18日	60.5	6.0	0.140	2.33
4月 18日	55.2	3.8	0.080	2.09
4月 18日	55.0	4.2	0.073	1.75
7月 5日	54.8	4.1	0.040	0.99
7月 5日	55.6	4.8	0.108	2.27
7月 5日	52.2	3.7	0.077	2.09
7月 5日	58.0	5.5	0.078	1.41
7月 5日	52.3	3.7	0.074	2.00
10月 20日	60.3	5.4	0.022	0.41
10月 20日	54.3	4.1	0.032	0.79
10月 20日	55.5	4.1	0.024	0.59
7月 5日	42.7	1.9	0.029	1.50
7月 5日	40.3	1.7	0.053	3.10
7月 5日	37.5	1.2	0.020	1.65

* 同じアルファベット間で有意差なし(Tukey-Kramer test P < 0.05)
GSI値=生殖腺指数

表 2-2 雌の GSI 値の季節による差異(2003 年)

日付	標準体長 (mm)	産卵管長 (mm)	湿重量 (g)	生殖腺重量 (g)	GSI値
4月 18日	54.5	12.0	4.0	0.301	7.53
4月 18日	58.0	25.0	5.2	0.513	9.86
4月 24日	51.3	14.2	3.5	0.246	7.03
4月 24日	48.5	5.5	3.0	0.224	7.47
4月 24日	47.9	6.2	3.0	0.207	6.91
7月 5日	58.5	28.2	5.5	0.325	5.95
7月 5日	56.8	8.9	5.0	0.244	4.87
7月 5日	56.0	10.0	4.3	0.244	5.68
7月 5日	51.5	9.5	3.7	0.158	4.26
7月 5日	55.5	8.8	4.6	0.232	5.04
10月 20日	58.0	4.2	4.2	0.146	3.46
10月 20日	54.6	3.3	3.9	0.079	2.02
10月 20日	64.0	5.8	6.4	0.246	3.85
7月 5日	42.2	12.5	2.0	0.074	3.72
7月 5日	36.8	5.8	1.4	0.055	3.91
7月 5日	43.0	4.3	1.9	0.053	2.81

* 同じアルファベット間で有意差なし(Tukey-Kramer test P < 0.05)

GSI値=生殖腺指数

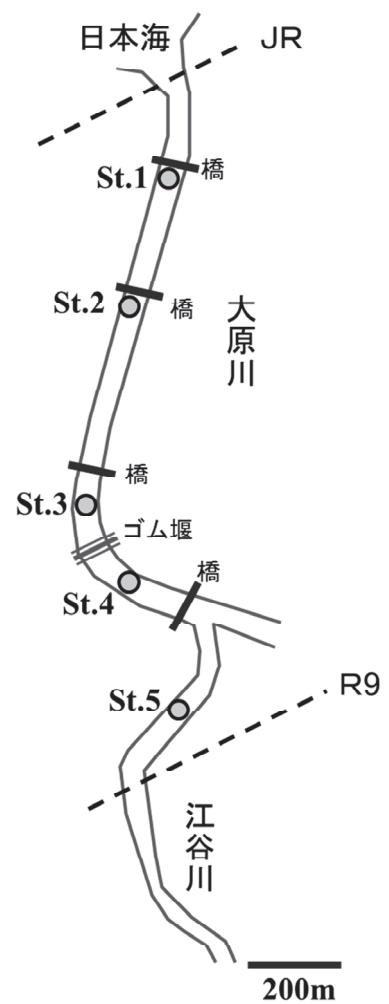


図 2-1 調査地および調査区間

a



b



図 2-2 自動転倒ゴム堰の写真

a. ゴム堰稼働期（4月～9月頃）

b. ゴム堰非稼働期（10月～3月頃）



図 2-3 調査に使用したセルビン(左)と「お魚キラー」(右)

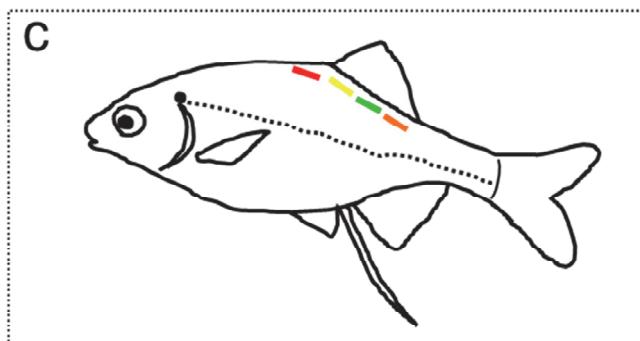


図 2-4 計測方法および標識位置

a : 標準体長の測定方法

b : 完熟卵の有無の確認後

c : イラストマー蛍光タグによる標識位置

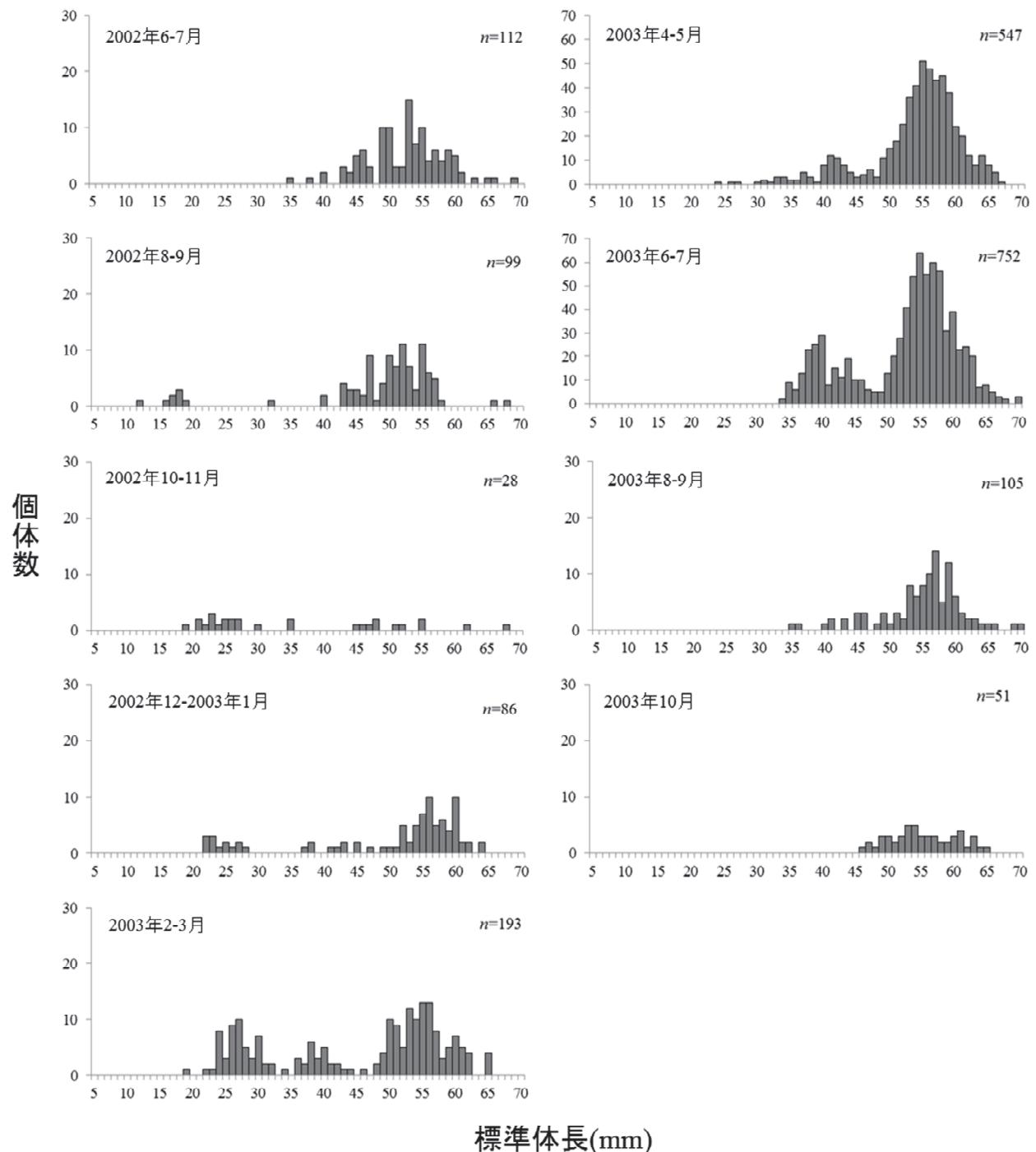


図 2-5 体長分布の季節変化

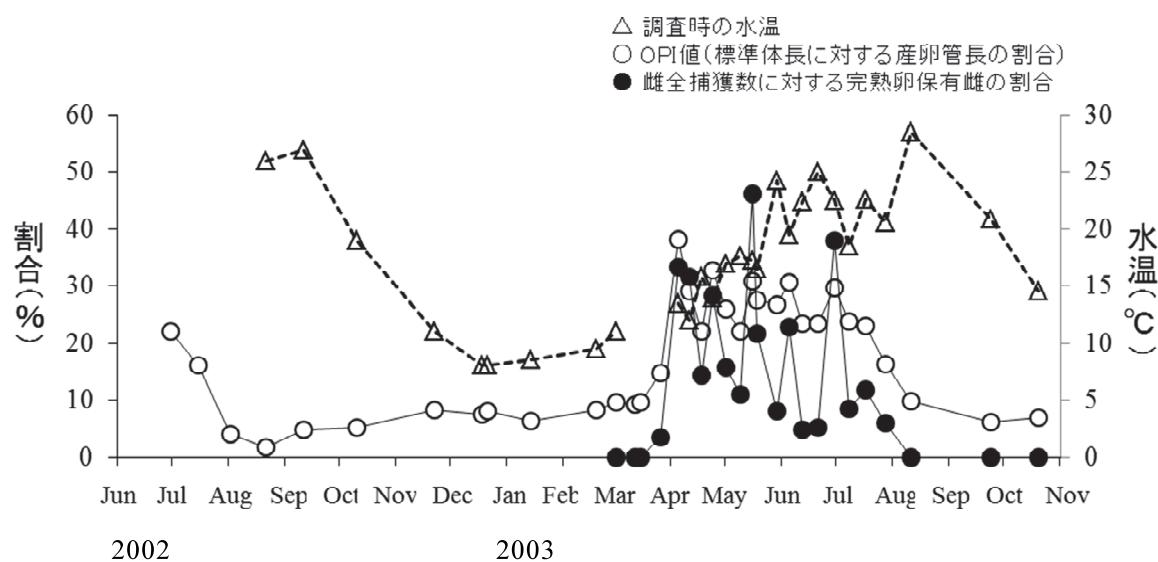


図 2-6 各調査日における雌の標準体長に対する産卵管長の割合(OPI)の平均値、雌の全捕獲個体数に対する完熟卵を保有していた雌の割合、および調査時の水温の季節変化

(2002 年 6 月～2003 年 11 月)

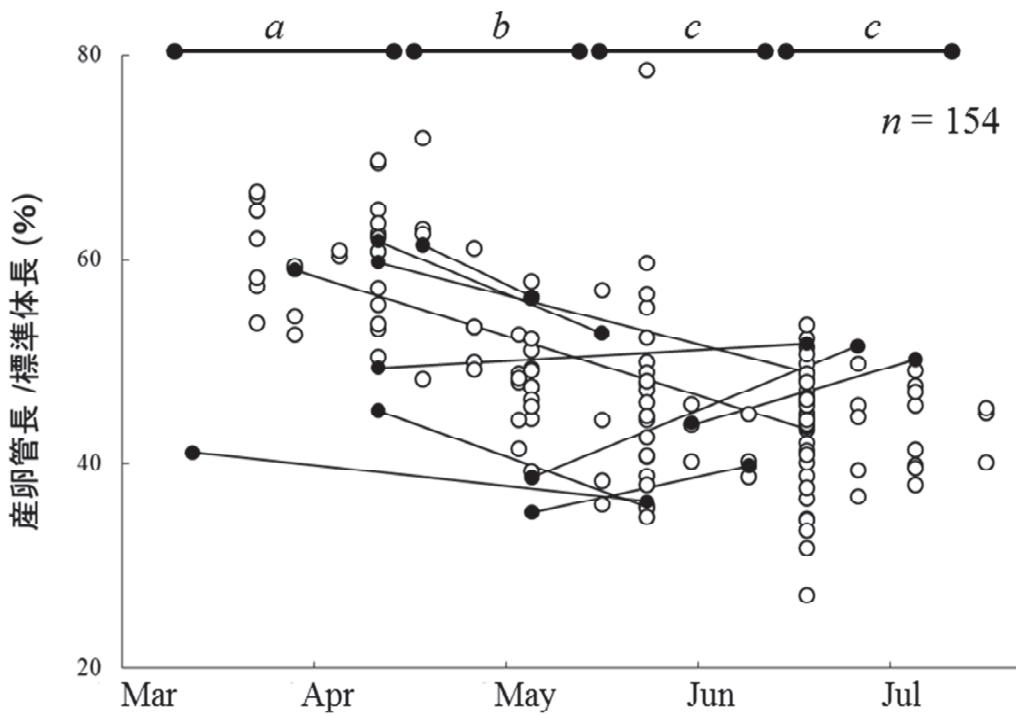


図 2-7 完熟卵を保有していた雌の産卵管長の季節変化

(2003 年 3 月～7 月)

* ●で結んだ線は同一個体の変化を示す。

* 同じアルファベット間で有意差なし (Turkey-Kramer test $P < 0.05$).

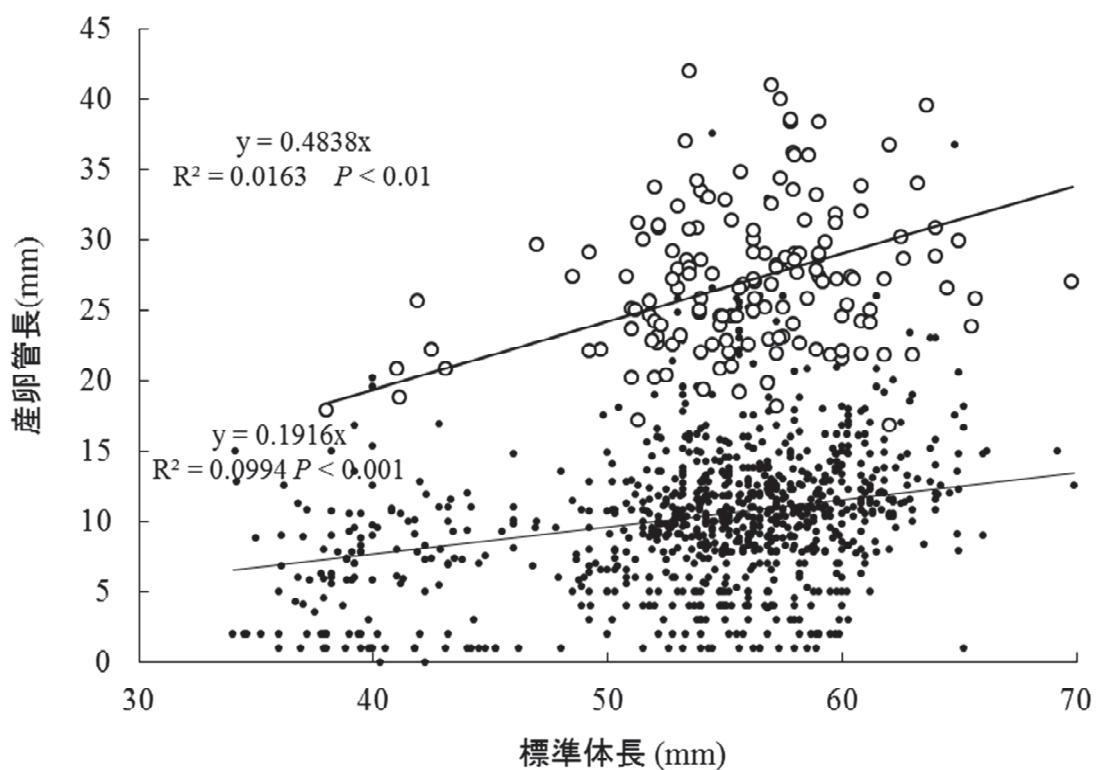


図 2-8 標準体長と産卵管長の相関

* ○ : 完熟卵を保有していたメス

● : 完熟卵を保有していなかったメス

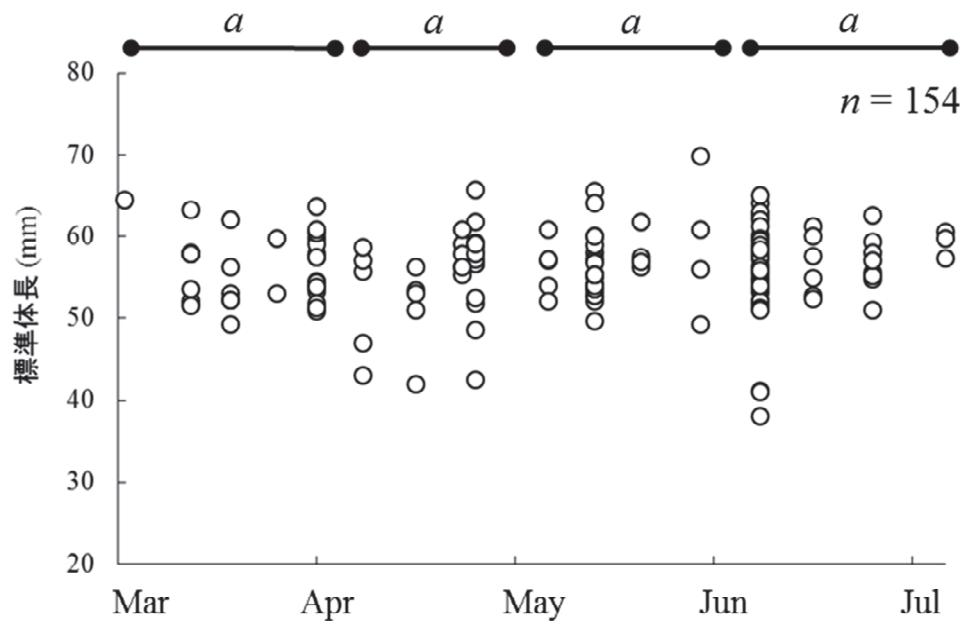


図 2-9 完熟卵を保有していた雌の標準体長の季節変化

* 同じアルファベット間で有意差なし (Turkey-Kramer test n.s.).



図 2-10 雌の腹から押し出した完熟卵

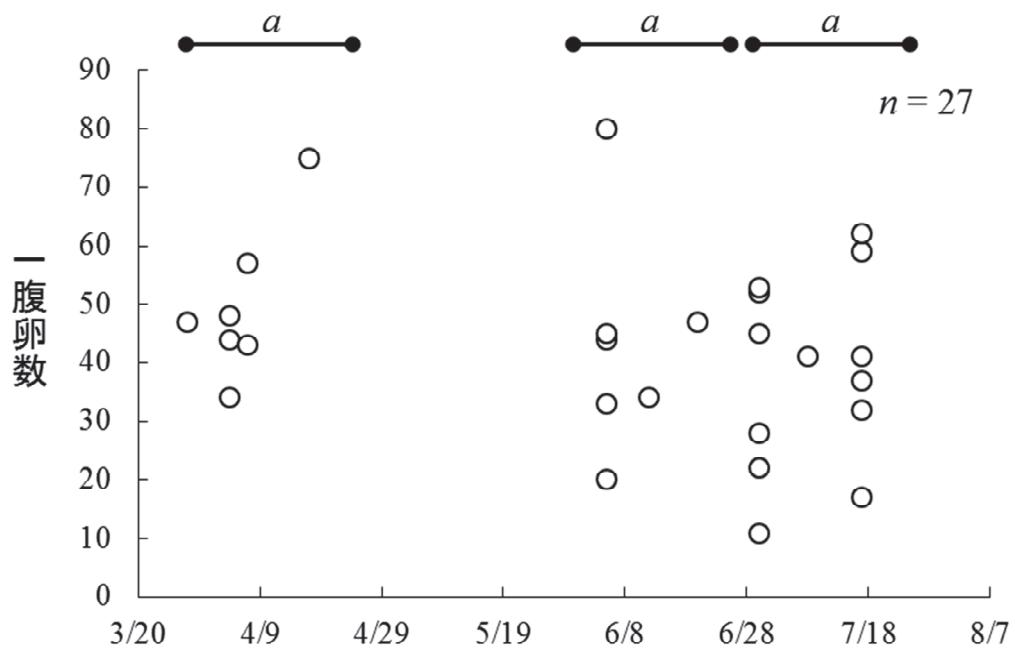


図 2-11 完熟卵を保有していた雌の一腹卵数の季節変化

* 同じアルファベット間で有意差なし (Turkey-Kramer test n.s.).

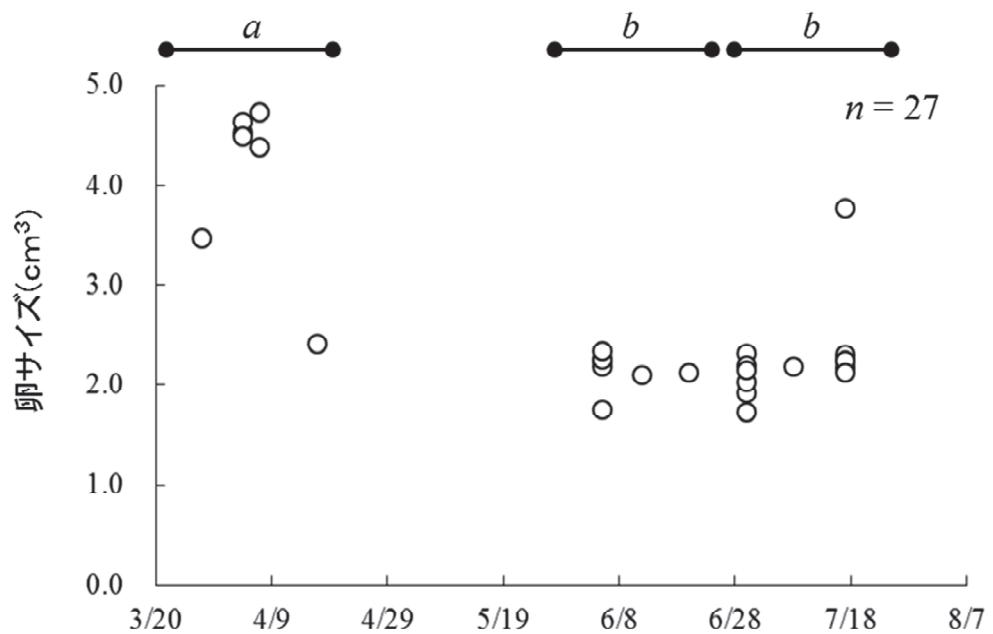


図 2-12 1 個体、1 粒あたりの平均卵サイズの季節変化

* 同じアルファベット間で有意差なし (Turkey-Kramer test $P < 0.05$).

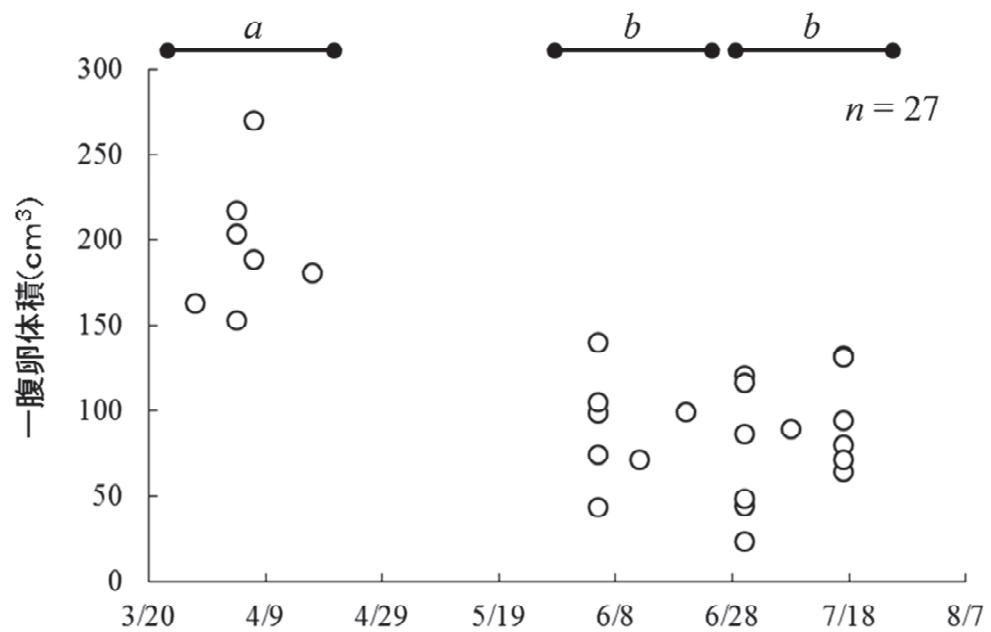


図 2-13 一腹卵体積の季節変化

* 同じアルファベット間で有意差なし (Turkey-Kramer test $P < 0.05$).

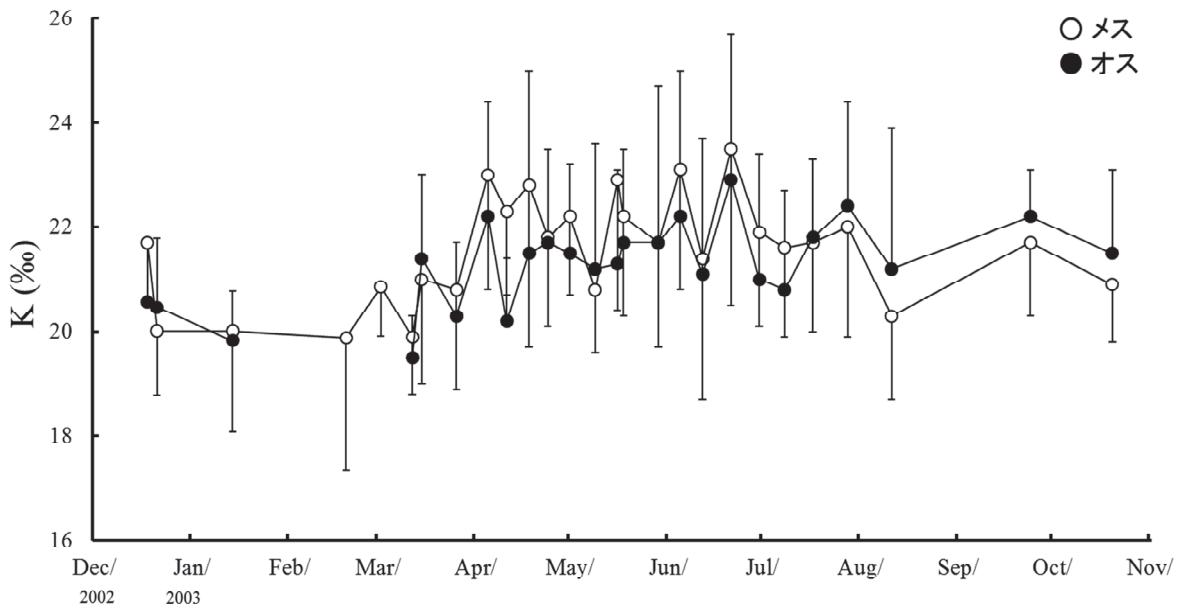


図 2-14 肥満度の季節変化

* 2002 年 12 月～2003 年 11 月, バーは SD を示す.

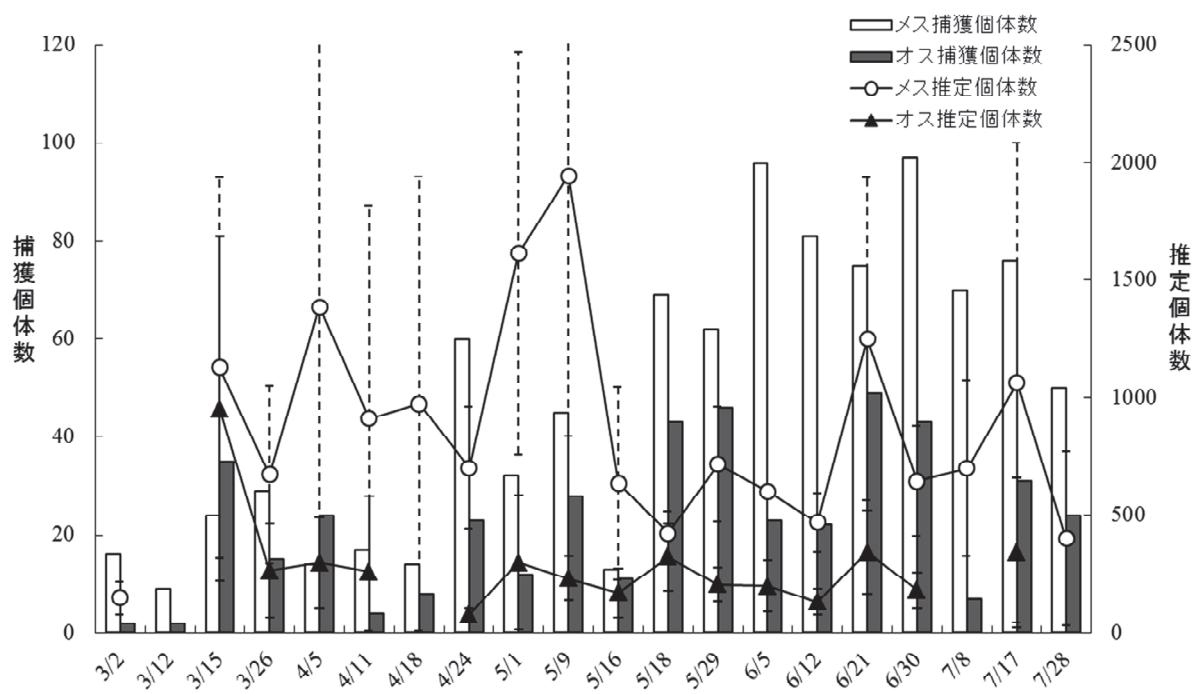


図 2-15 捕獲個体数および推定個体数の推移

* 2003 年 3 月～7 月, St. 4 と St. 3 において.

各バーは標準偏差値を示す.

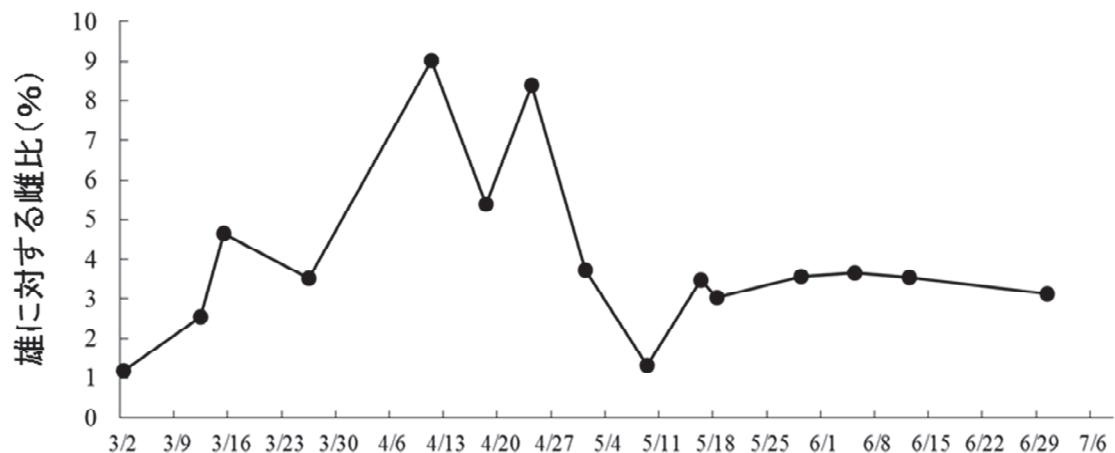


図 2-16 性比の推移(雄の個体数に対する雌の個体数の割合)

* 2003 年 3 月～7 月, St. 4 と St. 3 において.

推定個体数を元に算出.

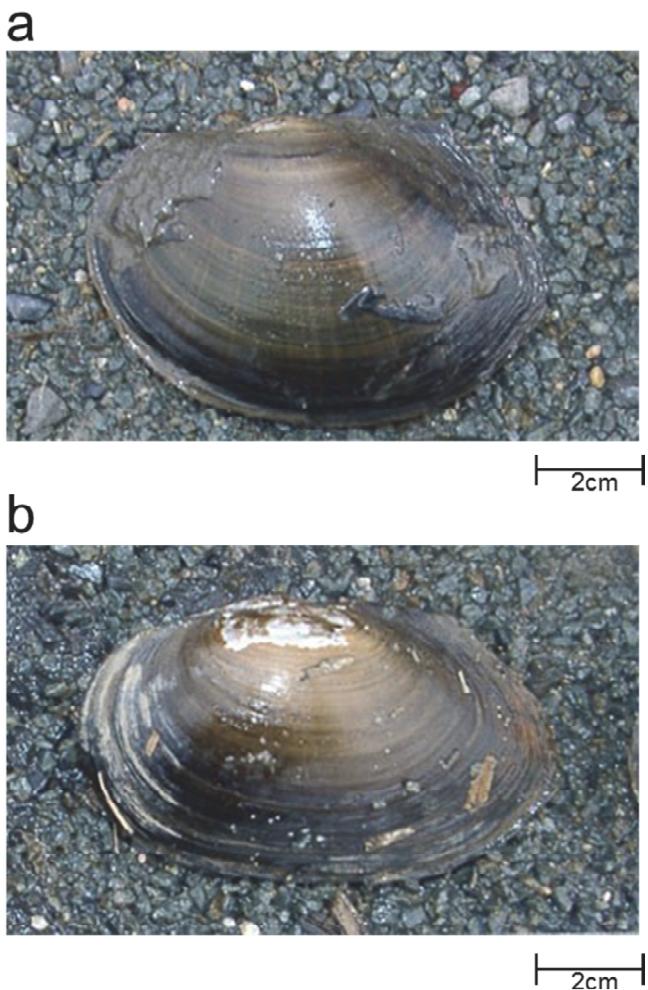


図 2-17 島根県西部の小河川に生息していたイシガイ科二枚貝類

a: ヌマガイ *Sinanodonta lauta*

b: フネドブガイ *Anemina arcaeformis*

表 3-1 各調査地点のイシガイ科二枚貝類の個体数密度

* 数値は個体数／m²を示す。

Species	St.1	St.2	St.3	St.5	St.6
	5-Jun	5-Jun	10-Mar	8-Jan	10-Mar
ドブガイ属 <i>Sinanodonta</i> spp.	0.53	1.26	0.12	0.10	0.00
カラスガイ <i>Cristaria plicata</i>	2.50	0.86	0.00	0.00	0.00
イシガイ <i>Nodularia douglasiae nipponensis</i>	11.76	0.06	0.00	0.00	0.00

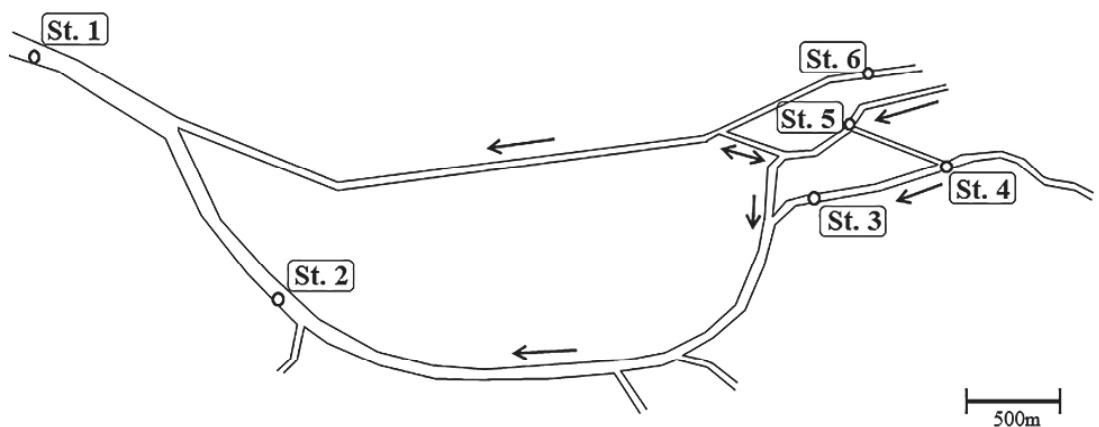


図 3-1 調査地点図

* ○は調査地点を、矢印は流向を示す。

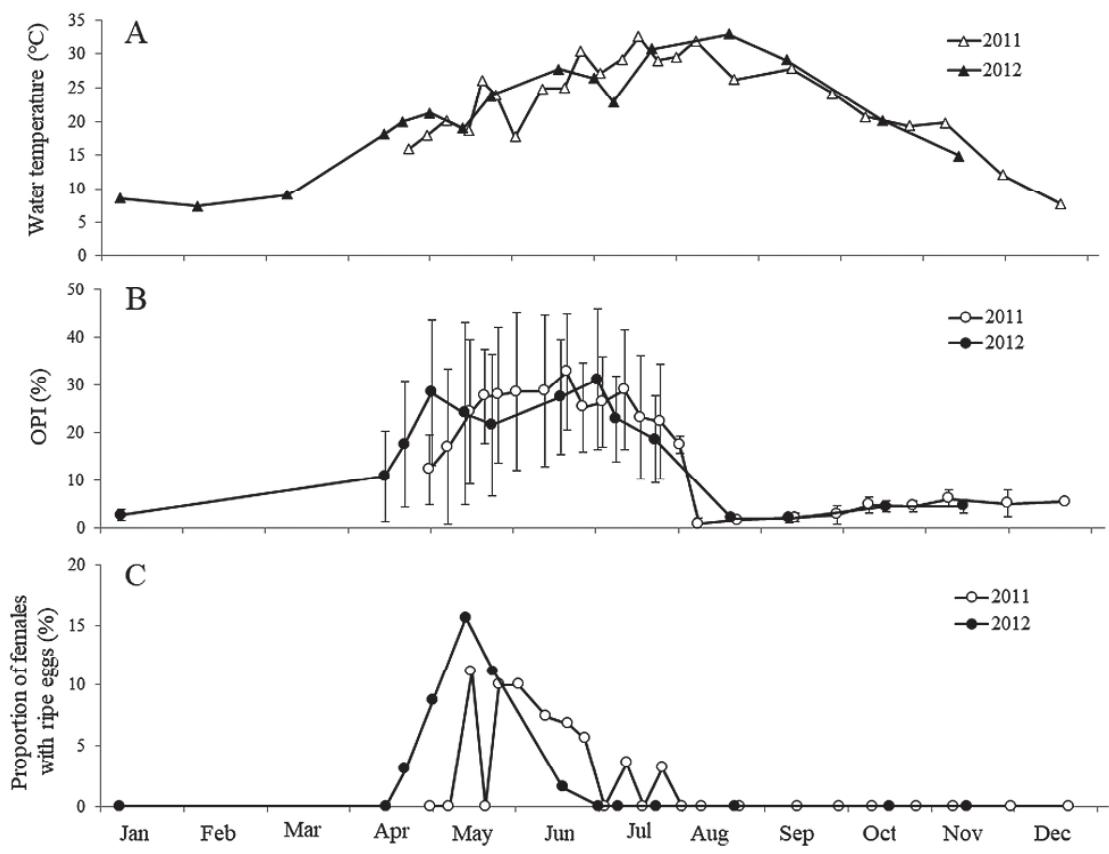


図 3-2 水温の季節変化(A), 平均 OPI 値(B)

および完熟卵保有雌の割合の季節変化(C)

* OPI 値 : 標準体長に対する産卵管長の割合

* Error bar = 1SD.

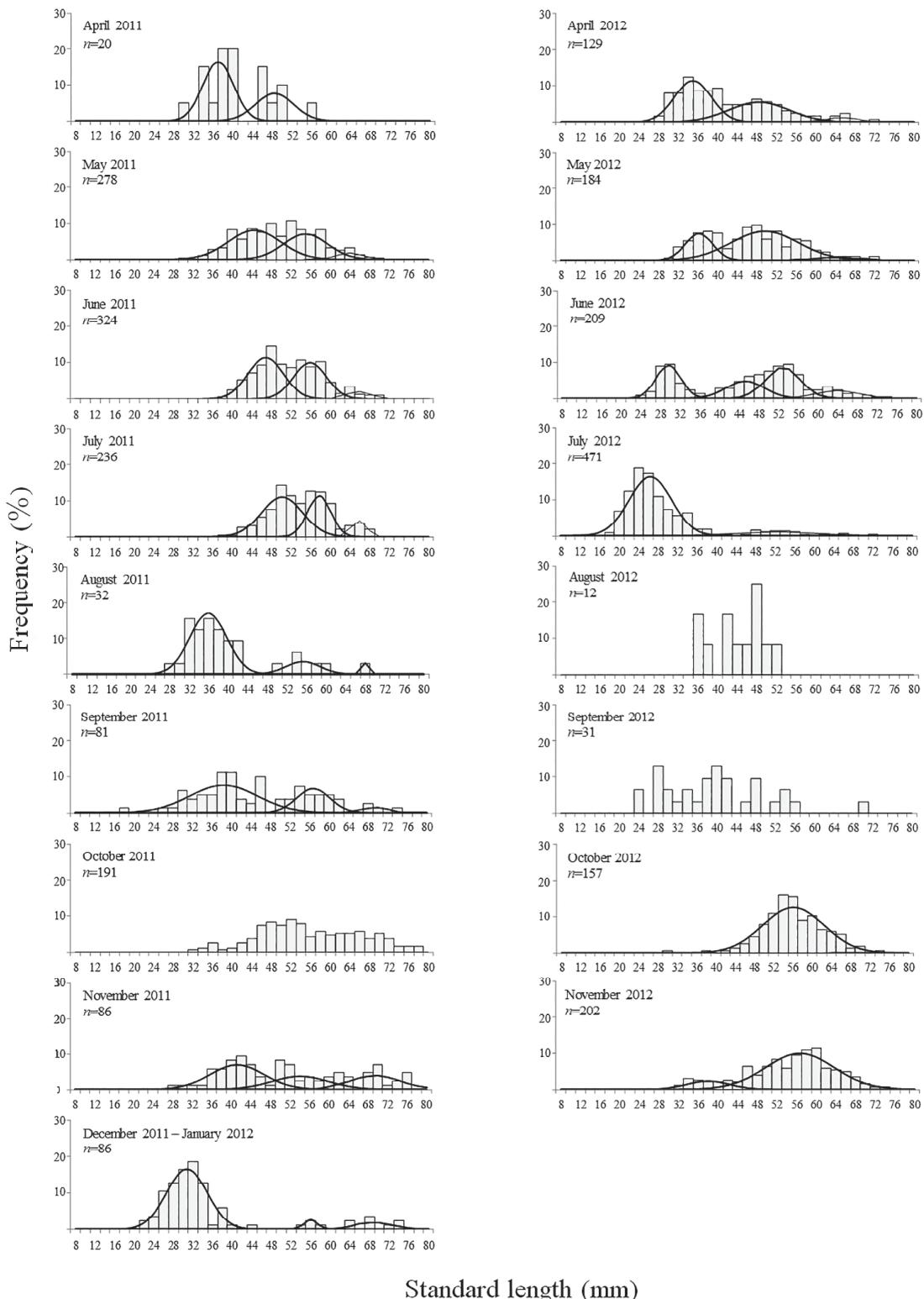


図 3-3 ミナミアカヒレタビラの体長分布の月別変化

* 図中の曲線は、MS Excel Solver (Aizawa *et al.*, 1999)により推定されたコホートを示す。

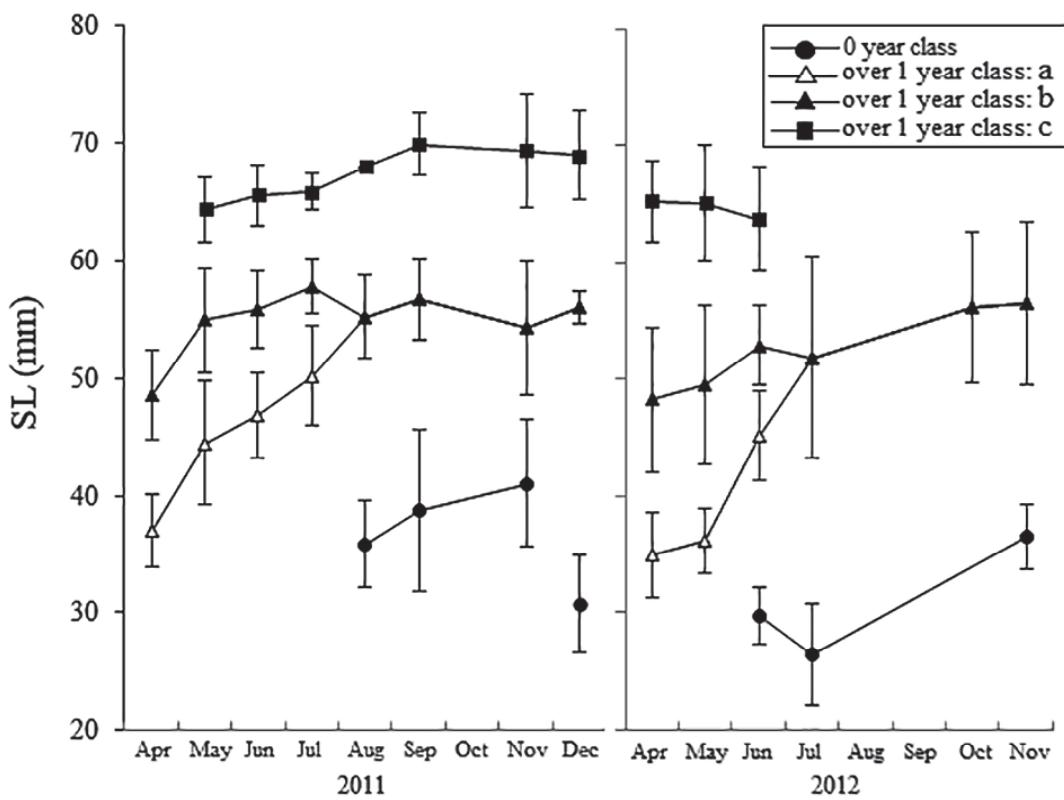


図 3-4 0歳および1歳のコホートの平均標準体長の季節変化

* Error bar = 1SD.

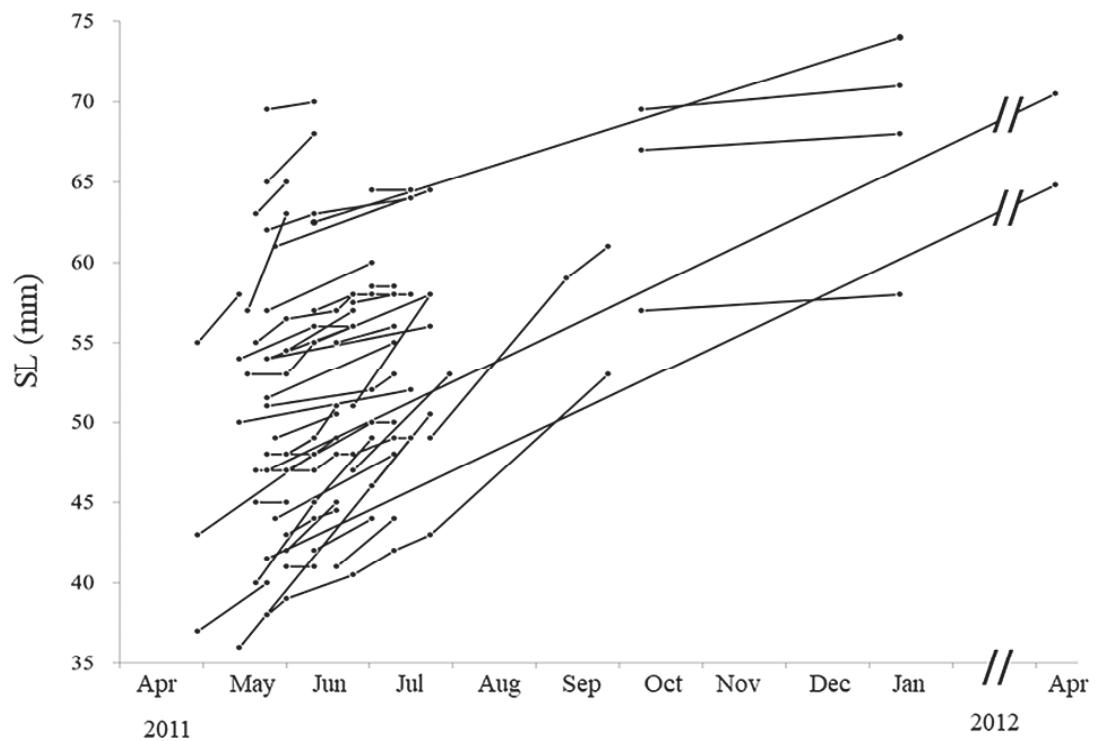


図 3-5 標識採捕された個体の標準体長(SL)の変化

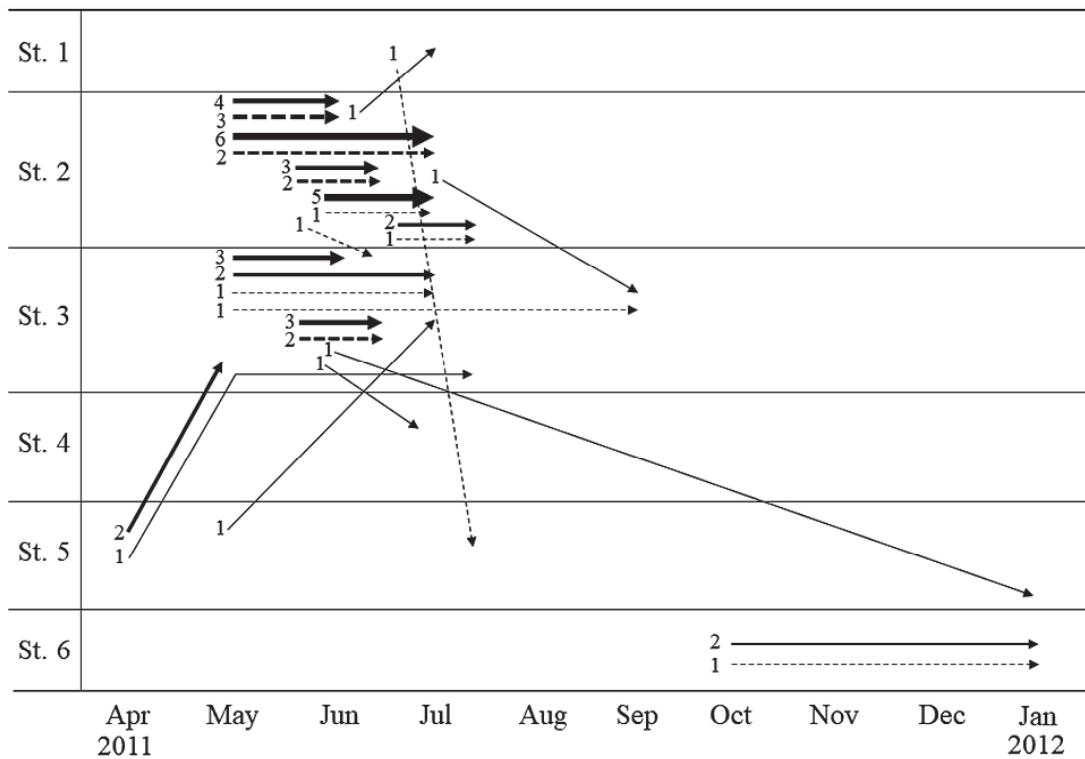


図 3-6 標識放流を行った時期および地点と、再捕された時期および地点

* 図中の数値は個体数、実線は雌、点線は雄の動きを示す。

* 線で結ばれた個体は同一個体の動きを示す。

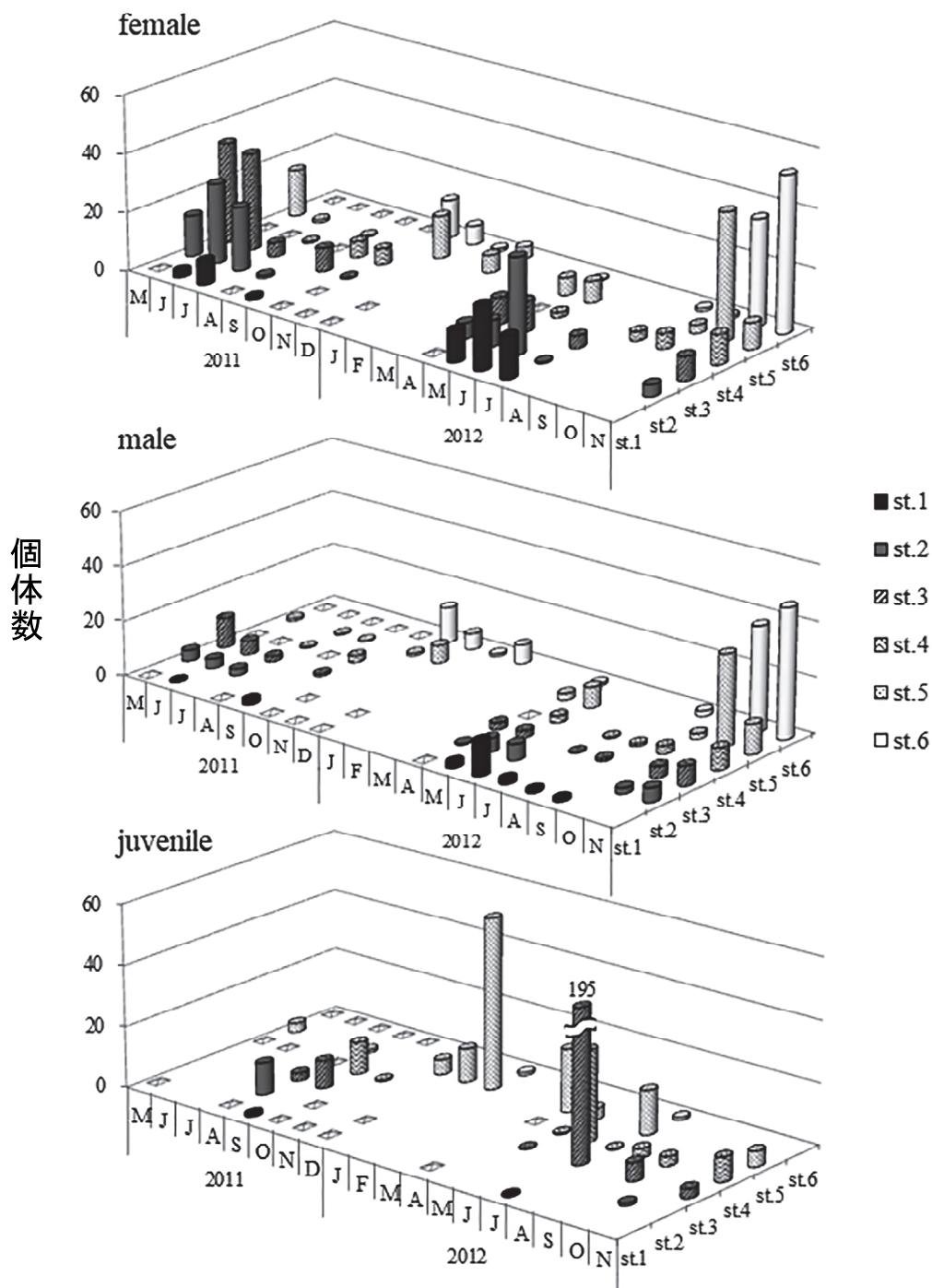


図 3-7 本種の時空間分布の変化(2011 年 5 月 25–2012 年 11 月 10 日)

* 四角は調査未実施、ブランクは本種が採捕されなかつことを示す。

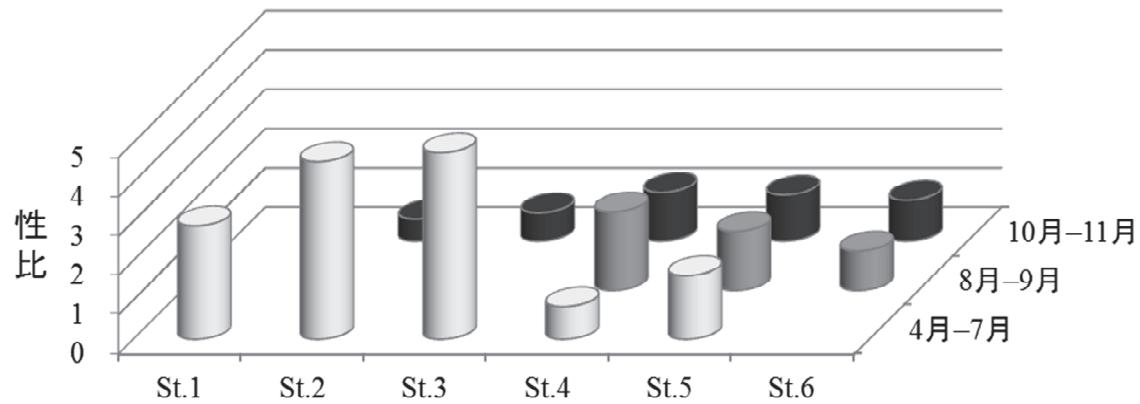


図 3-8 地点間および季節による性比(雌／雄)の変化

(2012年4月～2012年11月)

* ブランクは本種が採捕されなかったことを示す。

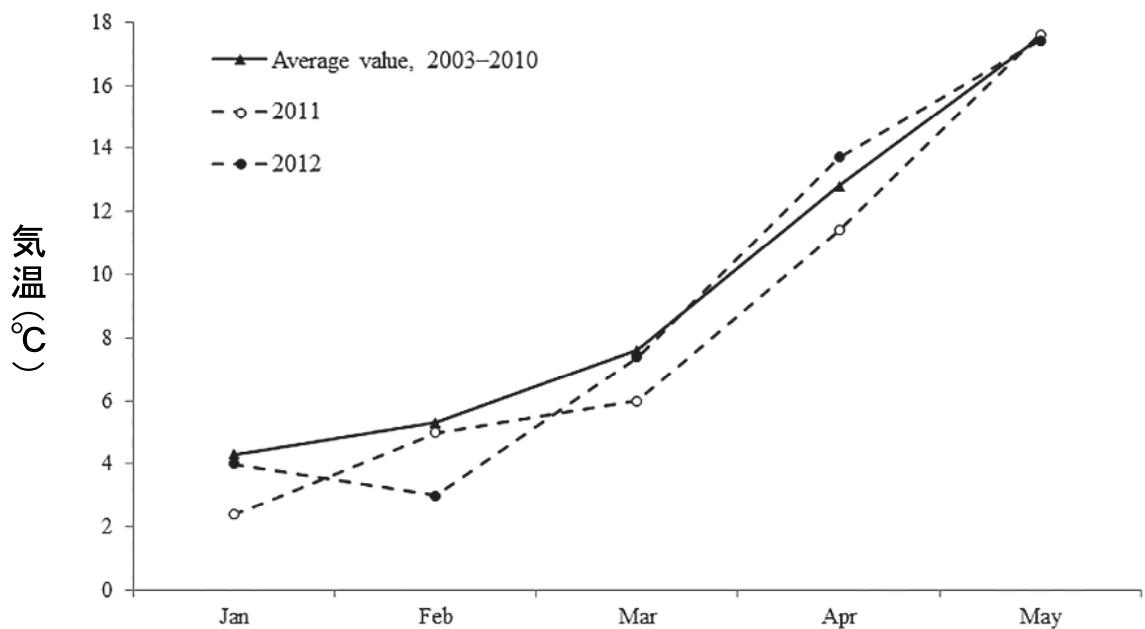


図 3-9 島根県出雲市斐川地域における平均気温の月変化

(2011 年および 2012 年, 1 月–5 月)

* 気象庁 HP を参照. Average values は 2003–2010 年の平均値を示す.

表 4-1 タナゴ類 3 種の稚魚の捕獲個体数および全長(最大個体と最少個体)

稚魚 調査地、点	稚魚の 目視概数	採集個体数				採集個体のうち最小全長と最大全長(mm)				推定個体数				
		ミナミアカ ヒレタビラ <i>A. tabira jordani</i>	タイリク バラタナゴ <i>R. ocellatus</i>	ミナミアカ ヒレタビラ <i>T. lanceolata</i>	ヤリタナゴ <i>T. lanceolata</i> <i>ocellatus</i>	ミナミアカ ヒレタビラ <i>A. tabira jordani</i>	タイリク バラタナゴ <i>R. ocellatus</i>	ヤリタナゴ <i>T. lanceolata</i>	ミナミアカ ヒレタビラ <i>A. tabira jordani</i>	タイリク バラタナゴ <i>R. ocellatus</i>	ヤリタナゴ <i>T. lanceolata</i>	ミナミアカ ヒレタビラ <i>A. tabira jordani</i>	タイリク バラタナゴ <i>R. ocellatus</i>	ヤリタナゴ <i>T. lanceolata</i>
1	16	2	10	-	9-10	6-9	-	-	3	13	-	-	-	-
2	1	-	1	-	-	7	-	-	-	1	-	-	-	-
3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	800	15	70	-	9-12	7-10	-	-	141	659	-	-	-	-
5	1130	45	5	-	8-12	7-9	-	-	1017	113	-	-	-	-
6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	780	13	80	-	8-13	6-10	-	-	109	671	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	2037	4	55	-	9-11	7-10	-	-	138	1899	-	-	-	-
11	780	10	40	-	9-14	7-13	-	-	156	624	-	-	-	-
12	350	15	15	-	9-12	7-9	-	-	175	175	-	-	-	-
13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14	38	3	15	-	11-13	7-11	-	-	-	-	32	-	-	-
15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16	20	2	18	-	9-10	6-13	-	-	2	18	-	-	-	-
17	10	-	10	-	-	6-12	-	-	-	-	10	-	-	-
18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	48	1	45	-	-	-	-	-	-	-	-	47	-	-
20	65	-	50	-	10	6-9	-	-	-	-	65	-	-	-
21	82	9	25	-	-	6-9	-	-	-	-	22	60	-	-
22	-	-	-	-	-	9-11	-	-	-	-	-	-	-	-
23	58	1	12	-	9	7-11	-	-	4	54	-	-	-	-
24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	32	1	30	-	9	7-11	-	-	1	31	-	-	-	-
26	5	-	1	2	7	7	-	-	2	3	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

表 4-2 各調査地点のイシガイ科二枚貝類の捕獲個体数(2m²あたり)

イシガイ科 二枚貝類 調査地点	稚魚 調査地点	イシガイ科 二枚貝類 合計	採集個体数			
			イシガイ	<i>N. douglasiae</i> <i>nipponensis</i>	カラスガイ	フネドブガイ
			<i>C. plicata</i>		<i>A. arcaeformis</i>	<i>Sinanodonta</i> sp.
A	1,2	14	5	4	3	2
B	3,4	18	3	12	1	2
C	5,6,7	16	11	4	-	1
D	8,9	21	15	-	2	4
E	10,11	10	3	2	-	5
F	12,13	6	5	-	-	1
G	14	1	1	-	-	-
H	15,16	4	3	-	-	1
I	17,18	2	2	-	-	-
J	19,20	2	1	-	-	1
K	21,22	2	1	-	-	1
L	23,24	-	-	-	-	-
M	25	-	-	-	-	-
N	26,27	-	-	-	-	-

表 4-3 各調査地点の物理環境と植生の有無

調査 地点	河口から 距離(km)	川幅 (m)	標高 (m)	水深 (cm)	水質			護岸の形状	抽水植物また は水没した陸 上植物の有無	浮葉植物 (ヒシ)の有無	樹木等日陰 (カバ一)の 有無※1
					水温 (°C)	塩分 (PSU)	DO (mg/l)				
1	835	104	0.2	170	25.3	0.08	7.96	泥	石積み 植生	○	○
2	850	102	0.2	170	24.9	0.07	8.47	泥	コンクリート 植生	○	○
3	1360	85	0.3	140	24.4	0.10	8.37	泥	コンクリート 植生	○	○
4	1390	87	0.3	110	24.6	0.10	8.31	泥	コンクリート 植生	○	○
5	2180	85	0.2	95	24.5	0.10	9.82	泥	コンクリート 植生	○	○
6	2210	85	0.2	95	24.6	0.10	9.64	泥	コンクリート 植生	○	○
7	2260	85	0.2	95	24.5	0.10	9.18	泥	コンクリート 袋詰玉石工 植生	○	○
8	3320	63	0.1	60	25.4	0.10	8.73	泥	コンクリート 袋詰玉石工 植生	○	○
9	3350	64	0.1	70	25.3	0.11	9.17	泥	コンクリート 袋詰玉石工 植生	○	○
10	4060	69	0.1	40	25.3	0.12	6.87	泥	コンクリート 袋詰玉石工 植生	○	○
11	4090	70	0.1	40	25.7	0.12	6.60	泥	コンクリート 袋詰玉石工 植生	○	○
12	5180	31	0.8	50	25.0	0.09	8.61	泥	コンクリート 袋詰玉石工 植生	○	○
13	5200	30	0.8	50	25.2	0.09	9.52	泥	コンクリート 袋詰玉石工 植生	○	○
14	5300	40	-0.2	80	25.2	0.08	8.73	泥	コンクリート 袋詰玉石工 素掘り	○	○
15	5690	13	0.2	30	24.8	0.10	8.11	粘土・泥	コンクリート 袋詰玉石工 素掘り	○	○
16	5720	13	0.2	70	24.9	0.10	7.85	粘土・泥	コンクリート 袋詰玉石工 素掘り	○	○
17	5900	11	0.4	80	23.9	0.10	7.47	粘土・泥	コンクリート 袋詰玉石工 素掘り	○	○
18	5920	15	0.4	50	23.8	0.10	7.45	粘土・泥	コンクリート 袋詰玉石工 素掘り	○	○
19	6310	15	0.5	50	27.7	0.09	8.44	泥	コンクリート 袋詰玉石工 素掘り	○	○
20	6330	15	0.5	40	27.3	0.09	7.63	泥	コンクリート 袋詰玉石工 素掘り	○	○
21	5510	14	0.7	40	24.9	0.09	13.25	泥	コンクリート 袋詰玉石工 素掘り	○	○
22	5530	14	0.7	30	24.7	0.09	13.34	泥	コンクリート 袋詰玉石工 素掘り	○	○
23	6100	13	1.2	30	23.2	0.09	7.61	泥	コンクリート 袋詰玉石工 素掘り	○	○
24	6110	13	1.2	30	22.9	0.09	7.37	泥	コンクリート 袋詰玉石工 素掘り	○	○
25	6190	4	1.4	50	23.3	0.09	8.72	砂泥	コンクリート 袋詰玉石工 素掘り	○	○
26	4320	18	0.7	60	23.3	0.06	8.21	泥	コンクリート 袋詰玉石工 素掘り	○	○
27	4350	19	0.7	30	22.9	0.06	7.68	泥	コンクリート 袋詰玉石工 素掘り	○	○

※1 観察面積のうち、樹木等日陰(カバ一)が25%以上を占めた場合は○

表 4-4 一般化線形混合モデルによるタナゴ類 2 種の個体数への要因の解析結果

	回帰係数	
	ミナミアカヒレ タビラ <i>A. tabira jordani</i>	タイリク バラタナゴ <i>R. ocellatus ocellatus</i>
切片	0.021	53.180***
タイリクバラタナゴ個体数	0.003***	NA
二枚貝密度	—	—
溶存酸素	—	-5.901***
護岸の水際		
素掘り	—	-4.672*
植生	—	0.000
石積み	—	-0.407
玉石工	—	-0.22
コンクリート	—	-2.778***
観察範囲内		
抽水植物・水没した陸上植物		
なし	—	—
あり	-4.506***	—
浮葉植物		
なし	—	0.000
あり	—	6.645*
樹木等日陰（カバー）		
なし	0.000	0.000
あり	4.238***	1.670***

— : モデル選択の結果選択されなかったことを示す。

NA : モデルに使用していない変数

* : P < 0.05, ** : P < 0.01, *** : P < 0.001

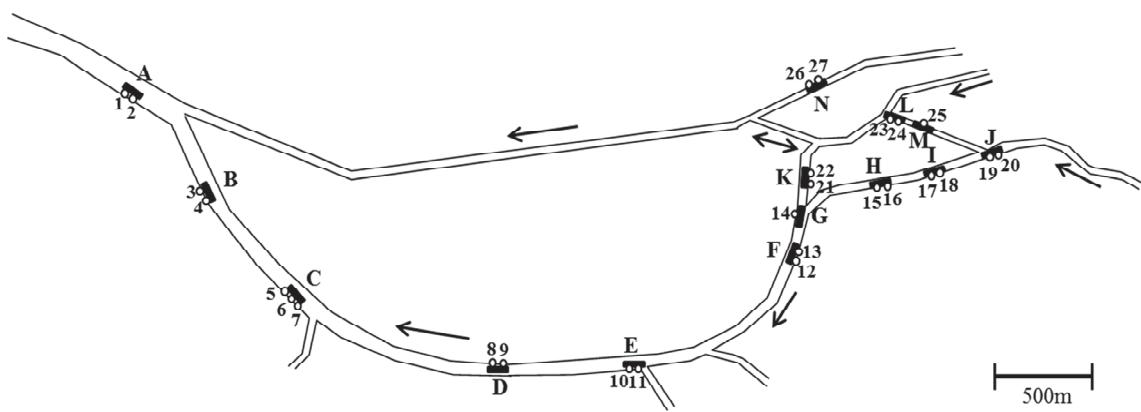


図 4-1 調査地点図

* 図中の○はタナゴ亜科魚類稚魚の調査地点、

■はイシガイ科二枚貝類の調査地点を示す。

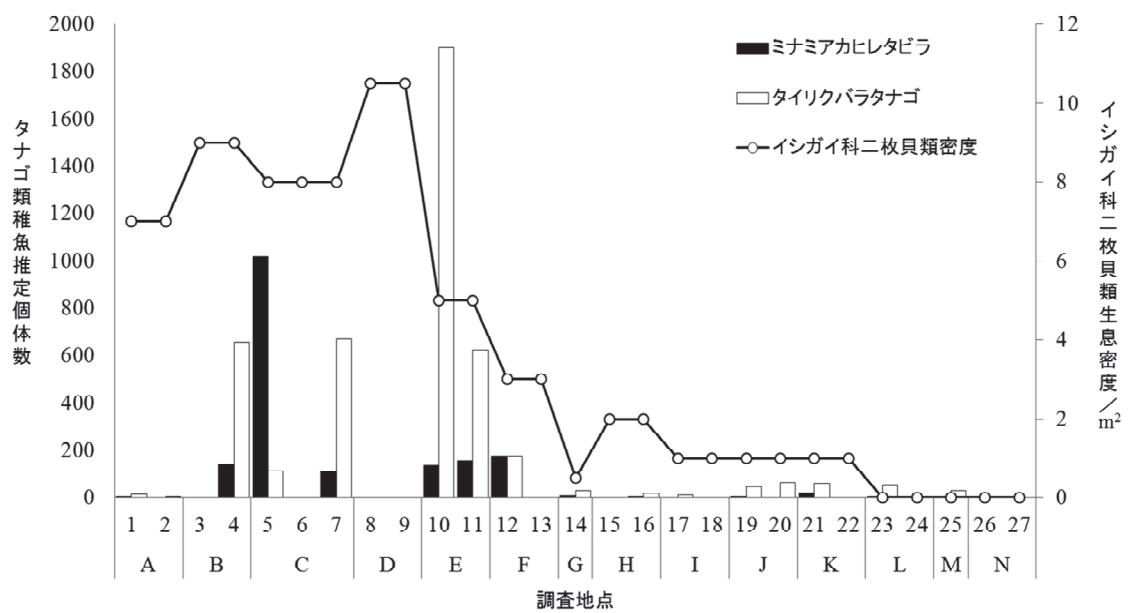


図 4-2 各調査地点のイシガイ科二枚貝類の生息密度およびミナミアカヒレタビラ、
タイリクバラタナゴ稚魚の推定個体数

附図



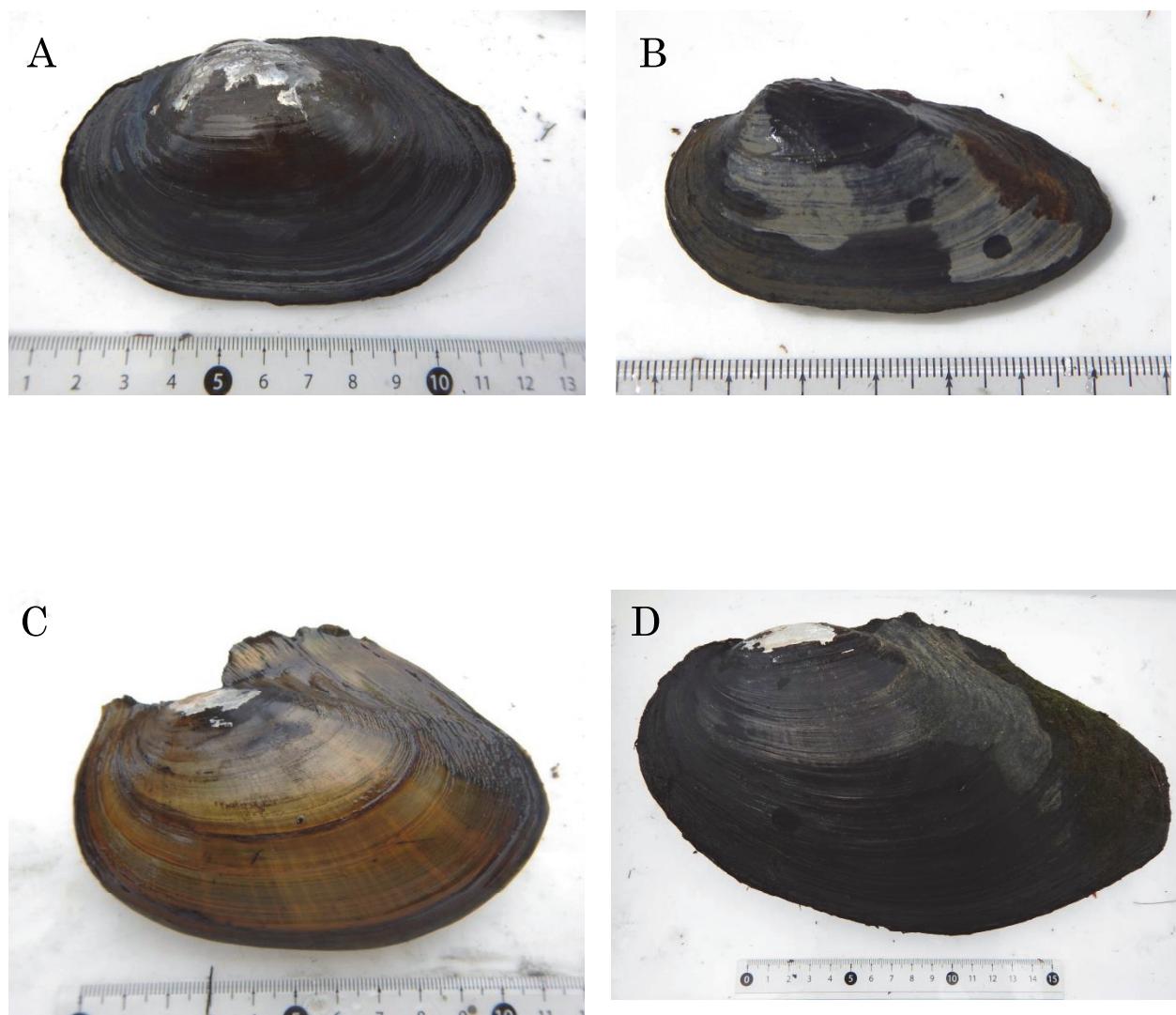
1. 島根県西部河川に生息するミナミアカヒレタビラ *Acheilognathus tabira jordani*

左:雌, 右:雄, 下:稚魚(標準体長約 17mm)



2. 島根県東部河川に生息するミナミアカヒレタビラ *Acheilognathus tabira jordani*

左:雌, 右:雄, 下:稚魚(標準体長約 10mm)



3. 島根県東部河川に生息するイシガイ科二枚貝類

A: ドブガイ属の1種 *Sinanodonta* sp.

B: イシガイ *Nodularia douglasiae*

C: カラスガイ *Cristaria plicata*

D: 大型のカラスガイ *Cristaria plicata*

Studies on the ecology and conservation of *Acheilognathus tabira jordani*
(Cyprinidae, Acheilognathinae) in San-in region

Summary

Bitterlings (Cyprinidae, Acheilognathinae) are freshwater fishes with an unusual spawning symbiosis with freshwater mussels; they use only the interlamellar spaces of the paired inner and outer gills of living unionid freshwater mussels as a spawning substratum. Recent years, many species of native bitterlings are endangered in Japan. Decrease of unionid freshwater mussels caused by river improvement works, predation and competition by introduced species and indiscriminate fishing are thought to be the main factors of their decrease. The southern red tabira bitterling *Acheilognathus tabira jordani* is one of five subspecies of tabira bitterlings, endemic to Japan where it is found on Hokuriku region and San-in region. It is one of the most endangered freshwater fish species in Japan. The bitterling *A. tabira jordani* is classified to the Critically Endangered Species in the Red Data Books of Shimane and Tottori prefectures, respectively. To clarify their life history, the breeding seasons, growth, seasonal migration, distribution and habitat environment were surveyed in two habitats of *A. tabira jordani* in San-in area. The purpose of this thesis is to clarify ecological features of this bitterling in the wild for the sake of its conservation.

Chapter 1: The ecology and current state of the habitat of bitterling fish are explained first, and then the taxonomic background and the present

state of habitat in San-in area are demonstrated in this chapter.

Chapter 2: The reproductive ecology such as breeding season, number of eggs, seasonal changes of egg shape were surveyed in the river in the west part of Shimane Prefecture. Based on ovulation and ovipositor length, spawning by *A. tabira jordani* was recorded between early April and early July, peaking between late April and mid-June in 2003 and began at a size of 38 mm standard length in the 1+ age class. *A. tabira jordani* have eggs of relatively large volume and a distinctive elliptic shape compared with previous research, and both egg shape and size were shown to change seasonally from short and large into long and small.

Chapter 3: A total of 705 individuals were captured and marked by hypodermic injection of fluorescent elastomer tags, and released to clarify growth and migration of each individual in the river in the eastern part of Shimane Prefecture. One-year-old fish formed two cohorts from April to June, possibly due to the differences in spawning time. The smaller cohort had a high growth rate from May to July, becoming integrated with the larger cohort in July 2012. This suggests that small cohort individuals invested their energy in growth without breeding. Mature female and male fish aggregated downstream, where mussels were abundant, during the main spawning season, but in upper streams waters in autumn and winter, where mussels were less abundant. The maximum distance migrated between the spawning and non-spawning seasons was estimated as ca.5300 m.

Chapter 4: The distribution and habitat of four species of bitterling juveniles were surveyed in the river in the west part of Shimane

Prefecture. Environmental variables such as salinity, dissolved oxygen, current velocity, water depth, vegetation or artificial cover, and the type of embankment were measured at 27 points along the river. Additionally, the density of unionid mussels was surveyed. To reveal the habitat requirements of juvenile bitterlings, the relationship between the number of observed juvenile individuals and habitat variables were analyzed using a generalized linear mixed model. As a result, the most abundant and widely distributed bitterling was an alien species, *Rhodeus ocellatus ocellatus*, followed by *A. tabira jordani*. The model showed that the density of *A. tabira jordani* juveniles is affected by two major factors: vegetation or artificial cover and population of *R. ocellatus ocellatus*. The density of *R. ocellatus ocellatus* juveniles is affected by three major factors: hypoxia, vegetation or artificial cover and the type of floating plants presence.

Chapter 5: The results of this paper were summarized and conclusions were presented in this chapter. In addition, recommendations for conservation were discussed based on ecology and habitat characteristics of *A. tabira jordani*.

山陰地方におけるタナゴ亜科魚類・ミナミアカヒレタビラの生態と保全に関する研究

摘要

コイ科タナゴ亜科魚類（以下タナゴ類と記す）は、近年その生息地および生息数が激減している種群である。タナゴ類は、生きたイシガイ科二枚貝類の鰓腔内に産卵するという特異な生態を持つため、タナゴ類が生活史を完結させるためには、イシガイ科二枚貝類の生息が必要不可欠である。また、イシガイ科二枚貝類が生活史を完結させるためには、同水域にタナゴ類以外の在来の魚類の生息が必要であり、つまり、タナゴ類が永続的に生息するためには、種の多様性が高く健全な生態系の維持が求められる。しかし、近年、産卵母貝であるイシガイ科二枚貝類の減少、外来魚の移入、河川改修等による河川環境の悪化、乱獲などによりタナゴ類の生息数や生息地は全国的に激減しており、在来の種ないし亜種のうち、1種を除き環境省レッドリストにより絶滅危惧種に指定されている。また、イシガイ科二枚貝類も、水質や生息環境の悪化、外来生物の直接的な食害や、幼生の宿主となる在来魚類が減少するなどの影響により一部の種を除き全国的に生息地および生息数が激減している。タナゴ亜科魚類のうち、「タビラ」類は全国に5亜種存在し、山陰地方にはミナミアカヒレタビラ（以下本種と記す）が生息する。しかし、島根県では本種の再生産が順調に行われている個体群は、現在2地域のみと考えられる。

そこで、本研究は、絶滅が危惧されるコイ科タナゴ亜科魚類のうち、山陰地方において特に絶滅の危機に瀕しているミナミアカヒレタビラの保全に資するべく、島根県の主な生息地である2つの河川において生息状況を調査し、繁殖期、成長、季節移動などの生態や生息環境、稚魚の成育として要求される河川環境について明らかにした。

第1章では、背景としてタナゴ亜科魚類の現状について説明し、研究対象である

ミナミアカヒレタビラのこれまでの分類学的な経緯や、山陰地方における生息地の現状について説明した。その上で、本研究の位置付けや目的について述べた。

第2章では、対象とする種の保全を行う上で重要な情報となる、主に繁殖生態を明らかにする目的で島根県西部に位置する河川で野外調査を行った。本種の繁殖期はおよそ4月～7月中旬であると考えられ、夏季の水温の上昇が抑えられると繁殖期の終了時期が遅延すると考えられた。本種の雌が保有する完熟卵は、平均43個（11–80個）であり、完熟卵を保有する最小の個体は標準体長38 mmであったことから、成長の早い個体は1歳魚から繁殖に参加していると考えられた。また、完熟卵の卵形は長橢円形であり、従来他産地において報告されていた「鶏卵型」とは大きく異なっていることが判明した。

第3章では、主に本種の成長と季節移動を明らかにする目的で、島根県東部に位置する河川において野外調査を行った。コホート解析と標識個体の体長変化から、1歳魚はコホートが2つ存在することが明らかになった。この2つのコホートは、出生時期の差により生じたと考えられ、体長の小さなコホートは、翌年の繁殖期前半には繁殖に参加せず、成長にエネルギーを投資することで、繁殖期の終了時には2つのコホートが合流すると推測された。また、本河川では繁殖期と非繁殖期での本種の主要分布域が異なり、繁殖期はイシガイ科二枚貝類の生息密度が高い下流域に集合し、繁殖期が終了すると上流方向に分散することが明らかになった。標識個体の再捕から、その移動は最大5.3 kmと、長距離の移動が可能であることも明らかになった。

第4章では、第3章と同じ河川において、本種の稚魚期の分布と、その時期に要求される生息環境を明らかにする目的で野外調査を行った。その結果、本種とタイリクバラタナゴの分布は重複しており、分布域はタイリクバラタナゴの方が広く、確認個体数も多かった。また、一般化線形混合モデルを用いて稚魚の個体数と生息環境の解析を行った結果、本種とタイリクバラタナゴの稚魚の個体数には正の関係が見られ、稚魚期には両種は捕食者回避の観点から微小生息空間利用が

一致していたと考えられる。実際に、樹木や橋脚等による日陰部分に両種の稚魚が混泳して生息していた。また、両種の稚魚との間に重要な要因として抽出された環境要因は、樹木等日陰（カバー）であった。

第5章では、本論文の結果をまとめ結論を述べるとともに、明らかになった本種の生態および生息環境特性、また、個体群の動態や生息環境の変化の観察から、本種の保全に対する提言を行った。

学位論文の基礎となる論文目録

1. 学術論文

(1) 鴛海智佳・吉林敏彦・國井秀伸 (2018) 島根県の河川におけるミナミアカヒレタビラの生活史と季節移動. 魚類学雑誌, 65: 9–20.

—第3章

(2) 鴛海智佳・諸澤崇裕・吉林敏彦・山口啓子 (2018) 河川汽水域におけるミナミアカヒレタビラの稚魚の分布と微生息環境. Laguna, 25: 19–29.

—第4章

2. 参考論文

(1) Oshiumi, C. and Kitamura, J. (2009) The reproductive ecology of the southern red tabira bitterling *Acheilognathus tabira jordani* in Japan. Journal of Fish Biology., 75: 655–667.