

## 降河回遊型カジカ科魚類ヤマノカミとカマキリの 初期生活史の比較\*1

竹下直彦・鬼倉徳雄・松井誠一・木村清朗

### Comparison of early life-history in two catadromous sculpin, *Trachidermus fasciatus* and *Cottus kazika*\*1

Naohiko Takeshita\*2, Norio Onikura\*3, Seiichi Matsui\*4 and Seirō Kimura\*5

The freshwater sculpins, *Trachidermus fasciatus* and *Cottus kazika*, inhabiting the Japanese Archipelago, exhibit a catadromous life style. The former is found only in the rivers facing Ariake Bay in northwestern Kyushu Island. The latter is found in Honshu Island facing Japan Sea and Pacific Ocean, southern Shikoku and eastern Kyushu Islands.

Comparison of early life-history between the two species was done, observing swimming levels and development of characters related to swimming functions at the 6 developmental stages from yolk-sac larva to juvenile. The larvae of *T. fasciatus* from yolk-sac to postflexion stages swam just below the water surface of the aquaria. The postflexion larvae which all fin rays attained at their full counts and juveniles swam in the middle and bottom layers of the aquaria, respectively. Whereas, the yolk-sac larvae of *C. kazika* swam in the middle layer of the aquaria, and the preflexion larvae swam just below the water surface of the aquaria. Thereafter, the swimming levels of flexion and postflexion larvae deepened with growth, and that of juveniles changed to a demersal habit in the aquaria.

The development of 31 structures of fin supports and vertebral column in both species were observed in the transparent specimens double-stained with alcian blue 8 GX and Alizarin red S. The stages of 31 structures fully calcified in *T. fasciatus* were later than those in *C. kazika*.

These results and the distribution of larvae and juveniles in natural waters in the Kashima estuaries system (Saga Prefecture) for *T. fasciatus* and Gonokawa estuaries system (Shimane Pref.) for *C. kazika* suggested that *T. fasciatus* changed from pelagic to demersal habits after running up the tidal reaches of the river, and *C. kazika* started to run up the river after changing from pelagic to demersal habits in the surf zone. Thus, *T. fasciatus* has longer pelagic period than *C. kazika*. This ecological difference in *T. fasciatus* may be caused by an adaptation of a habitat with large tidal range in Ariake Bay.

## 1 緒 言

日本に生息する淡水カジカ科魚類は2属7種で、降河回遊型、両側回遊型、河川型、湖沼型と多様な生活史型を示すことが知られている<sup>1,2)</sup>。これらのうち、海域で繁殖を行い、河川を遡上して成長する降河回遊型の生活史をもつ

ものはヤマノカミ *Trachidermus fasciatus*<sup>3-6)</sup> とカマキリ *Cottus kazika*<sup>7-10)</sup> の2種のみである。これら2種は異所的に分布し、ヤマノカミは有明海とその流入河川にのみ、カマキリは本州の日本海側と東海・近畿地方、四国の太平洋側、九州の大分・宮崎県で生息が確認されている<sup>11-13)</sup>。これら2種は同じ降河回遊型生活史をもつが、初期生活史を過ご

2003年10月27日受付. Received October 27, 2003.

\* 1 1997年度日本魚類学会年会 (平成9年10月) および平成15年日本水産学会中国・四国支部5月例会にて発表

\* 2 水産大学校生物生産学科資源生物学講座 (Laboratory of Aquatic Biology, Department of Applied Aquabiology, National Fisheries University)

\* 3 日本紙パルプ研究所 (Japan Pulp & Paper Research Institute)

\* 4 九州大学大学院生物資源環境科学府附属水産実験所 (Fishery Research Laboratory, Kyushu University)

\* 5 福岡市在住 (Resident in Fukuoka City)

す海域の環境特性が大きく異なるため<sup>14)</sup>、それを反映した適応的な差異が存在する可能性が考えられる。ヤマノカミの初期生活史については、発育、分布など<sup>3・6・15・16)</sup>、カマキリでは発育、分布、移動など<sup>7・10・17)</sup>に関する報告がなされているが、上記の視点から両種を比較した研究はない。そこで本研究は、ヤマノカミとカマキリの初期生活史について、実験水槽における遊泳と着底、発育に伴う遊泳機能の発達、天然水域における着底と河川進入に注目して、2種の初期生活史を比較し、その適応的な差異を明らかにすることを目的とした。

## 2 材料および方法

### 2.1 成長に伴う形態変化と遊泳層の観察

実験に用いたヤマノカミ仔稚魚は、1996年11月に佐賀県鹿島川で採集して飼育した雄(全長162.4mm)と雌(148.8mm)が、1997年2月5日に水槽内(塩分約34ppt)で産卵し、1997年3月4日に孵化したものである。また、カマキリ仔稚魚は、島根県江の川水系八戸川で1996年11月に採集して飼育した雄(全長197.7mm)と雌(188.5mm)が、1997年2月23日に水槽内(塩分約34ppt)で産卵し、1997年3月14日に孵化したものである。

孵化した仔魚を30ℓポリカーボネイト円形水槽に約500個体ずつ収容し、海水(塩分約34ppt)流水下(注水量約200ml/min)で飼育した。なお、仔稚魚が飼育槽壁面に衝突するのを防ぐため、水槽の外壁に黒いビニールテープを貼って遮光し、L型塩化ビニールパイプを用いて器底から誘導したエアレーション(約600ml/min)によって、壁面に沿う一定方向の水流を起こした。飼育海水の水温は、9.8～17.1℃であった。

餌料には、孵化後1日目以降、協和発酵工業(株)のマイクロ油脂「協和」を用いて栄養強化したアルテミア *Artemia salina* のノープリウス幼生を用い、飽食給餌した。また孵化後28日以降は、それに加えて、同社の初期餌料協和B-400とB-700も与えた。

発育に応じて適宜仔稚魚を20個体ずつ採取し、MS-222を用いて麻酔後、実体顕微鏡を用いて、卵黄嚢仔魚から上屈仔魚までは脊索長(NL)を、上屈後仔魚および稚魚については標準体長(SL)を体長(BL)とし、それぞれ0.1mmの精度で測定を行うとともに、発育ステージを調べた。その際、95%以上の個体において、発育段階の変化が認められた場合、10～12時および20～22時の間に、縦5cm、横20cm、高さ150cmの亚克力製水槽(塩分約34ppt)に30個体ずつ

収容し、30分後に各々の個体の遊泳水深を記録した。なお20～22時においては、懐中電灯を用いて遊泳水深の観察を行った。

上述の測定に使用した仔稚魚については、5%中性海水ホルマリンで固定した後、70%エタノールで保存した。骨格の観察には、両種の保存標本から体長1mm間隔で標本を選び、Dingerkus and Uhlerの方法<sup>18)</sup>に従い、軟骨をアルシアンブルー8GXで青色に、硬骨をアリザニンレッドSで赤紫色に染色し、実体顕微鏡下で観察した。

### 2.2 天然水域における採集と観察

佐賀県鹿島川河口(St. K1)および河口より約1km上流(St. K2)で(Fig. 1)、1994年3～4月の大潮満潮時の前後に、口径60cm、目合1mmの稚魚ネットを橋上から垂下して表層に固定し、約30分間隔で10分曳を3～4回ずつ行い、潮流と河川流によって流入するヤマノカミ仔稚魚を採集した。採集時の塩分は、St. K1では23～25ppt、St. K2では4～18pptであった。採集個体は10%中性ホルマリン溶液で固定した後、体長の測定と発育ステージの観察を行い、鬼倉ほか<sup>19)</sup>に従い、生時体長に換算した。

カマキリの採集は、1998年1～5月に、島根県江の川河口右岸に位置する江津港内の砂浜海岸(St. G1)および河口より約1km上流の右岸砂礫底部(St. G2)で行った(Fig. 1)。採集時の塩分は、St. G1では33～34ppt、St. G2では3～11pptであった。この2地点において潜水水

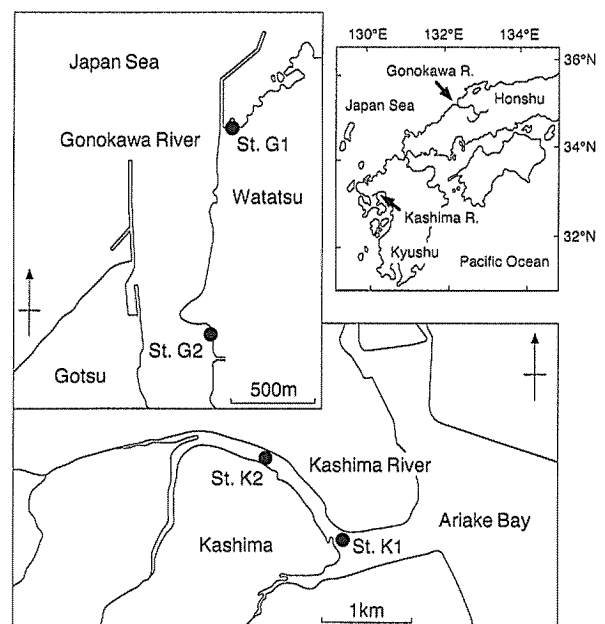


Fig. 1. Location of survey stations in the Kashima River (Sts. K1, K2) and the Gonokawa River (Sts. G1, G2).

行い、カマキリ仔稚魚1個体あたり約10~30秒間、遊泳、着底状態の観察を行った後、1個体ずつ口径30cm目合1mmのたも網で採集し、体長の測定を行った後、5%中性ホルマリン溶液で個別に固定して研究室に持ち帰り、発育ステージの観察を行った。

なお、天然水域で採集したヤマノカミおよびカマキリの体長と発育ステージの関係は、飼育個体のそれと差は認められなかった。

### 3 結 果

#### 3.1 成長および発育ステージの区分

飼育したヤマノカミおよびカマキリの成長と発育ステージをFig. 2とTable 1に示す。孵化直後のヤマノカミの卵黄嚢仔魚（I期）は脊索長 $7.6 \pm 0.2$ mm（平均値±標準偏差， $n=20$ ）で、孵化後5日で卵黄を吸収し終え（上屈前仔魚，II期）， $9.2 \pm 0.4$ mmに達した。孵化後10日で脊索の上屈が始まり（上屈仔魚，III期， $10.7 \pm 0.4$ mm），21日で下尾骨が完成し（上屈後仔魚，IV期，体長 $12.9 \pm 0.8$ mm），28日で全ての鰭の鰭条が定数に達した（V期， $14.8 \pm 1.0$ mm）。そして、孵化後42日で全ての膜鰭が消失して稚魚になり（VI期， $18.1 \pm 1.7$ mm），56日で $26.4 \pm 1.8$ mmに成長した。一方、孵化直後のカマキリの卵黄嚢仔魚は脊索長 $6.2 \pm 0.2$ mmで、孵化後5日上屈前仔魚（ $6.9 \pm 0.3$ mm），21日上屈仔魚（ $10.4 \pm 0.7$ mm），28日上屈後仔魚（ $11.7 \pm 0.8$ mm），35日で全ての鰭条数が定数に達し（ $12.8 \pm 0.7$ mm）になり、56日で全ての膜鰭が消失して稚魚になった（ $17.3 \pm 1.5$ mm）。

これら2種について、各発育ステージに到達するのに要した日数を比較すると、IからII期までの所要日数は2種とも5日であるが、IIからIII期ではヤマノカミは5日で

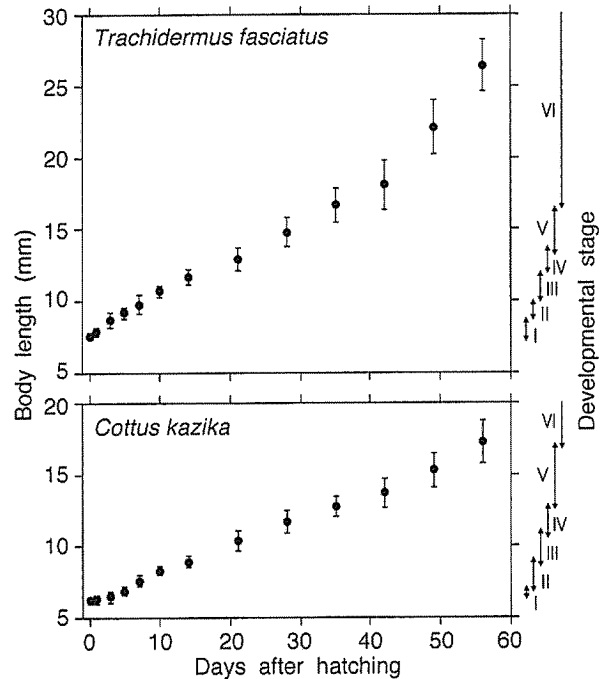


Fig. 2. Growth and developmental stage of reared *Trachidermus fasciatus* and *Cottus kazika*. Solid circles and vertical lines indicate means  $\pm$  SD of body lengths. I, yolk-sac larva; II, preflexion larva; III, flexion larva; IV, postflexion larva; V, postflexion larva which all fin rays attained their full counts; VI, juvenile.

あったのに対しカマキリでは16日、IIIからIV期では前者が11日で後者が7日であった。IVからV期では、両種とも7日であったが、VからVI期ではヤマノカミは14日であったのに対し、カマキリは21日であった。各発育ステージに到達した時の体長をMann-WhitneyのU-検定法により比較すると、III期到達時の体長以外は全てヤマノカミはカマキリより有意に大型であった（Table 1）。

Table 1. Days attained at each developmental stage and comparison of body length (mean  $\pm$  SD,  $n = 20$ ) in *Trachidermus fasciatus* and *Cottus kazika*. I, yolk-sac larva; II, preflexion larva; III, flexion larva; IV, postflexion larva; V, postflexion larva which all fin rays attained their full counts; VI, juvenile.

Developmental stage	<i>T. fasciatus</i>		<i>C. kazika</i>		U-value	p
	Days after hatching	BL (mm)	Days after hatching	BL (mm)		
I	0	$7.6 \pm 0.2$	0	$6.2 \pm 0.2$	0	<0.001
II	5	$9.2 \pm 0.6$	5	$6.9 \pm 0.2$	0	<0.001
III	10	$10.7 \pm 0.6$	21	$10.4 \pm 0.8$	156	0.234
IV	21	$12.8 \pm 0.9$	28	$11.7 \pm 0.6$	70	<0.001
V	28	$14.8 \pm 1.3$	35	$12.8 \pm 0.8$	44	<0.001
VI	42	$18.1 \pm 1.2$	56	$17.3 \pm 1.1$	126	0.045

### 3.2 発育に伴う遊泳水深の変化

ヤマノカミおよびカマキリの発育ステージ、観察時刻別の遊泳水深をFig. 3に示す。

ヤマノカミでは、I期からIV期までの発育ステージにおいて、実験水槽の表層を遊泳したが、V期では表層から底層まで広く遊泳し、VI期になると中、底層を遊泳した (Fig. 3)。そして、VI期に達してから14日後 (孵化後56日) に、ほとんどの個体が着底した。

カマキリでは、I期の卵黄嚢仔魚は中、下層を遊泳したが、II期になると表層を遊泳した。以降、III, IV, V期と発育ステージが進むにつれ、遊泳水深が深くなり、VI期になるとほとんどの個体が着底した (Fig. 3)。

これら2種の発育ステージ・観察時刻別の遊泳水深について、三元配置分散分析により解析を行った。その結果、観察時刻による遊泳水深の差は認められなかったが、種間および発育ステージによる遊泳水深に差が認められ、さらに交互作用も認められた (Table 2)。そこで、同発育ステージ、同観察時刻における2種の遊泳水深を対比により比較した (Table 3)。I期では、ヤマノカミの遊泳水深が浅いが、II期では、2種間に差は認められず、表層を遊泳した。III期では日中は2種とも表層に位置するが、夜間は、ヤマノカミの遊泳水深が浅かった。IV期では、ヤマノカミは表層を遊泳するが、カマキリは中層を遊泳した。V期では、2種とも中層を遊泳し、日中はヤマノカミの水深がカマキリに比べて浅い傾向が認められた。VI期では、ヤマノカミは未だ下層を遊泳中の個体が多かったのに対し、カマキリはほとんどの個体が着底していた。

### 3.3 骨格と鱗条の形成過程

軟骨、硬骨二重染色を施した透明標本の観察を行い、各鱗を支える骨格および脊椎骨に関する31部位について骨化過程を調べた (Fig. 4)。

ヤマノカミの胸鱗に関する骨格では、まずI期 (8.9mm) に肩帯の主軸をなす擬鎖骨 (Cleithrum)、II期 (9.8mm) に上擬鎖骨 (Supracleithrum) と後側頭骨 (Posttemporal)、IV期 (12.8mm) に肩甲骨 (Scapula) と烏口骨 (Coracoid)、V期 (13.8mm) に射出骨 (Actinost) が硬骨化を開始した。そして、II期 (9.8mm) に擬鎖骨、III期 (10.7mm) に上擬鎖骨と後側頭骨、VI期 (17.8mm) に肩甲骨、烏口骨、射出骨が硬骨化が終了した。胸鱗鱗条はIII期 (10.7mm) にカルシウムの沈着が始まり、IV期 (12.8mm) にその進行がほぼ停止した。尾鱗に関する骨格では、III期 (11.7mm) に下尾骨 (Hypural) と尾部棒状骨 (Urostyle) が硬骨化を開始し、

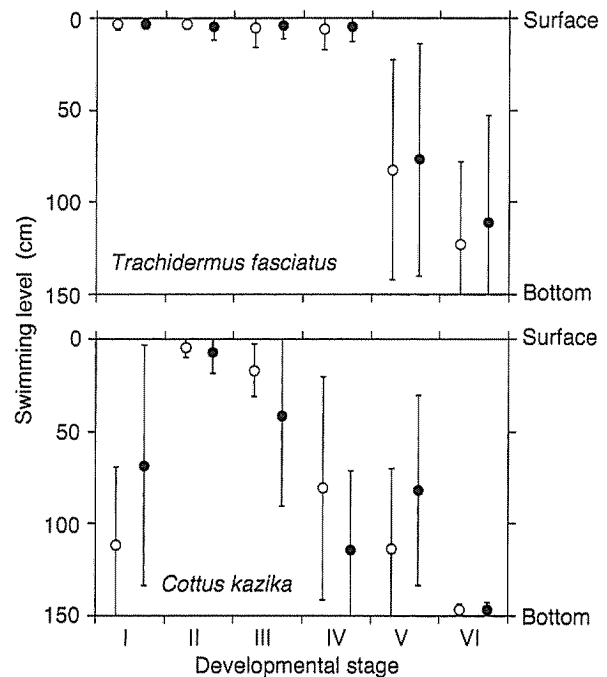


Fig. 3. Swimming level of reared *T. fasciatus* and *C. kazika* at the 6 developmental stages in the experimental aquarium. The vertical bars indicate mean  $\pm$  SD. Open and solid circles indicate swimming level at 10:00-12:00 and 20:00-22:00, respectively. See explanation of Figure 2 for developmental stages (I-IV).

Table 2. Summary of three-way ANOVA of the swimming level among species, time and developmental stage.

Variable	d.f.	F-value	p
Species	1	240.613	<0.001
Time	1	1.108	0.293
Stage	5	198.107	<0.001
Species $\times$ Time	1	0.015	0.901
Species $\times$ Stage	5	31.593	<0.001
Time $\times$ Stage	5	5.438	<0.001
Species $\times$ Time $\times$ Stage	5	5.113	<0.001

Table 3. Summary of contrast of the swimming level between *T. fasciatus* and *C. kazika* at the same developmental stage and time.

Stage	Time	F-value	p
I	10:00-12:00	130.702	<0.001
	20:00-22:00	42.207	<0.001
II	10:00-12:00	0.030	0.863
	20:00-22:00	0.081	0.776
III	10:00-12:00	1.615	0.204
	20:00-22:00	15.514	<0.001
IV	10:00-12:00	62.387	<0.001
	20:00-22:00	113.615	<0.001
V	10:00-12:00	11.323	0.001
	20:00-22:00	0.298	0.586
VI	10:00-12:00	6.316	0.012
	20:00-22:00	15.073	<0.001

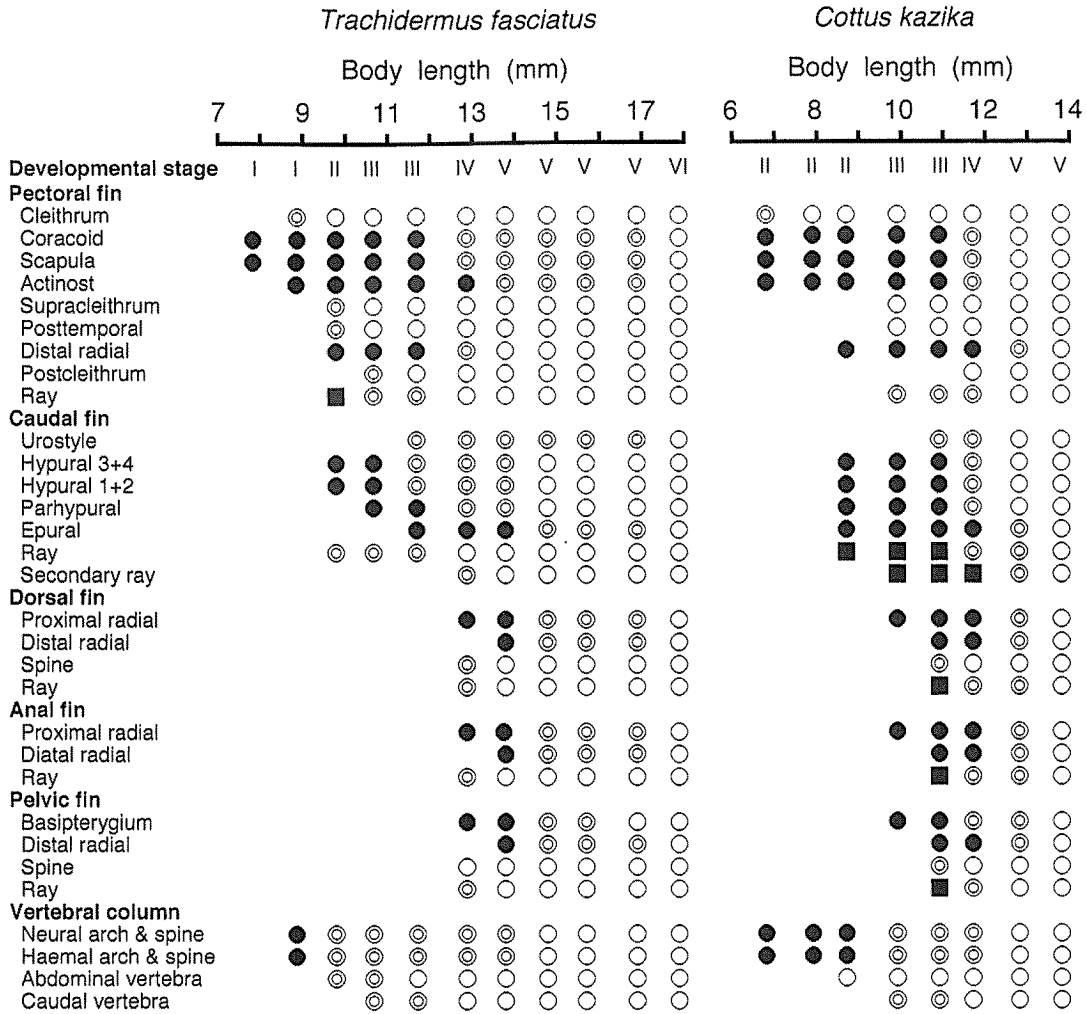


Fig. 4. Developmental sequence of fin supports and vertebral column in *T. fasciatus* and *C. kazika*. ●, cartilaginous; ■, intermembranous; ◎, appearance of calcified structure; ○, full complement of calcified structure. See explanation of Figure 2 for developmental stages (I - VI).

V期 (14.8mm) に下尾骨, VI期 (17.8mm) に尾部棒状骨が硬骨化を終了した。尾鰭鰭条はII期 (9.8mm) にカルシウムの沈着が始まり, IV期 (12.8mm) にその進行がほぼ停止した。背鰭と臀鰭に関する骨格では, V期 (14.8mm) に近位担鰭骨 (Proximal radial) が硬骨化を開始し, VI期 (17.8mm) に硬骨化を終了した, 背鰭棘, 背鰭軟条, 臀鰭軟条はIV期 (12.8mm) にカルシウムの沈着が始まり, V期 (13.8mm) にその進行がほぼ停止した。腹鰭に関する骨格では, V期 (14.8mm) に基鰭骨 (Basipterygium) の硬骨化が始まり, 同V期 (16.9mm) に硬骨化を終了した。腹鰭棘はIV期 (12.8mm) に既にカルシウムの沈着を終え, 軟条は同IV期でカルシウムの沈着を開始し, V期 (13.8mm) にその進行がほぼ停止した。体の中軸となる脊椎骨に関する骨格では, II期 (9.8mm) に腹椎 (Abdominal vertebra), III期 (10.7mm) に尾椎 (Caudal vertebra) が硬骨化を開始

し, III期 (11.7mm) に腹椎, IV期 (12.8mm) に尾椎が硬骨化を終了した。

カマキリの胸鰭に関する骨格では, II期 (6.9mm) に擬鎖骨, IV期 (体長11.7mm) に肩甲骨と烏口骨, 射出骨が硬骨化を開始した。そして, II期 (7.9mm) に擬鎖骨, V期 (12.8mm) に肩甲骨, 烏口骨, 射出骨が硬骨化を終了した。上擬鎖骨と後側頭骨はIII期 (9.9mm) に既に硬骨化を完了していた。胸鰭鰭条はIII期 (9.9mm) にカルシウムの沈着が始まり, V期 (12.8mm) にその進行がほぼ停止した。尾鰭に関する骨格では, III期 (10.8mm) に尾部棒状骨, IV期 (11.7mm) に下尾骨が硬骨化を開始し, V期 (12.8mm) にいずれも硬骨化を終了した。尾鰭鰭条はIV期 (11.7mm) にカルシウムの沈着が始まり, V期 (13.7mm) にその進行がほぼ停止した。背鰭と臀鰭に関する骨格では, V期 (12.8mm) に近位担鰭骨が硬骨化を開始し, V期 (13.7mm) に硬骨化

を終了した。背鰭棘はⅢ期 (10.8mm), 背鰭軟条と臀鰭軟条はⅣ期 (11.7mm) にカルシウムの沈着が始まり, 背鰭棘はⅣ期 (11.7mm), 背鰭軟条と臀鰭軟条はⅤ期 (13.7mm) にその進行がほぼ停止した。腹鰭に関する骨格では, Ⅳ期 (11.7mm) に基鰭骨の硬骨化が始まり, Ⅴ期 (13.7mm) に硬骨化が終了した。腹鰭棘はⅢ期 (10.8mm) にカルシウムの沈着を開始し, Ⅳ期 (11.7mm) にその進行がほぼ停止した。軟条はⅣ期 (11.7mm) にカルシウムの沈着を開始し, Ⅴ期 (12.8mm) にその進行がほぼ停止した。脊椎骨に関する骨格では, Ⅲ期 (9.9mm) に腹椎, 尾椎ともに硬骨化を開始し, Ⅴ期 (12.8mm) に硬骨化を終了した。

上述の骨格を含む各鰭を支える骨格および脊椎骨に関する31部位の硬骨化開始時の発育ステージは, ヤマノカミでⅠ～Ⅴ期, カマキリでⅡ～Ⅴ期, 硬骨化終了時の発育ステージは前者でⅡ～Ⅵ期, 後者でⅡ～Ⅴ期であった (Fig. 4)。さらに, 硬骨化開始時と終了時の発育ステージについてWilcoxonの符号付順位検定を用いて比較を行った結果, 硬骨化開始時の発育ステージに差は認められなかったが ( $z = -1.886, p = 0.059$ ), ヤマノカミはカマキリより進んだ発育ステージで硬骨化が終了する傾向にあった ( $z = -2.324, p = 0.020$ )。

### 3.4 天然水域における遊泳と着底および河川遡上

鹿島川河口 (St. K1) におけるヤマノカミの稚魚ネット表層採集の結果, 3月下旬にはⅠ期からⅥ期まで様々な発育ステージの個体 (10.8±2.5mm, n=18) が採集されたが, 4月上旬と下旬にはⅤ期とⅥ期のものが僅かに採集された (Fig. 5)。一方, 河口から1 km上流 (St. K2) における表層採集では, 3月下旬には, 河口と同様にⅠ期からⅤ期まで様々な発育ステージの個体 (12.0±1.5mm, n=57) が採集された (Fig. 5)。4月上旬には, Ⅲ期からⅥ期ま

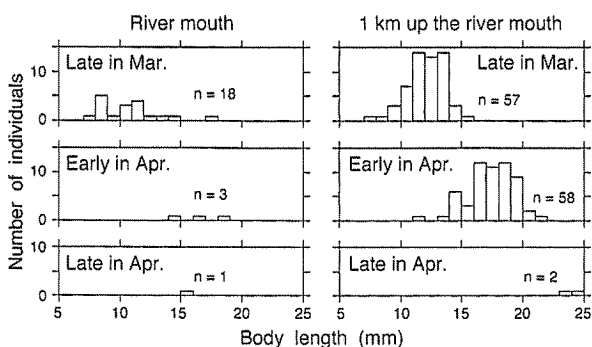


Fig. 5. Length frequency distribution of *T. fasciatus* caught at the mouth of the Kashim River and 1 km up the river mouth with a surface larva net in March and April, 1994.

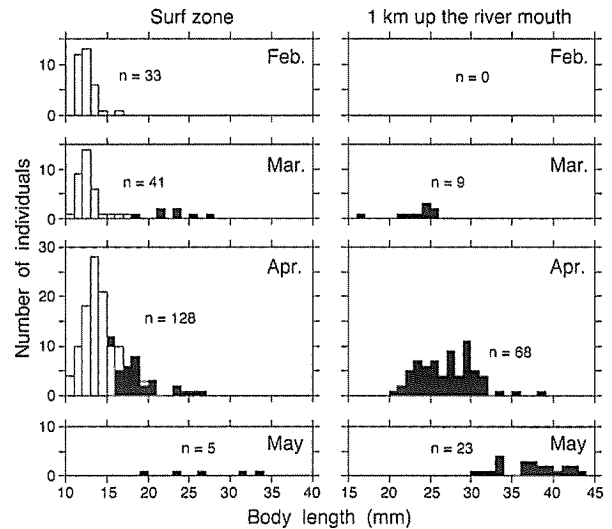


Fig. 6. Length frequency distribution of *C. kazika* caught at the surf zone neighboring the Gonnokawa River and 1 km up the river mouth with a scoop net from February to May, 1998. Open and solid bars indicate pelagic and demersal habit, respectively.

での発育ステージの個体 (17.3±1.9mm, n=58) が採集された。4月下旬には, 23~25mmのⅥ期の個体が僅かに採集された。

江津港の砂浜海岸の碎波帯 (St. G1) におけるカマキリ仔稚魚の潜水観察では, 1998年1月には仔稚魚は全く発見できなかったが, 2月に遊泳中のⅣ期からⅤ期の仔稚魚 (12.5±1.0mm, n=33) のみが確認された (Fig. 6)。3, 4月では, 遊泳中のⅢ期からⅥ期の仔稚魚 (3月, 12.7±1.4mm, n=34; 4月, 13.6±1.6mm, n=97) とともに, Ⅴ期からⅥ期の個体 (3月, 23.3±2.8mm, n=7; 4月, 19.1±2.9mm, n=31) が着底した状態で採集された。5月になると, 遊泳中の仔稚魚は全く発見できず, 着底した稚魚 (Ⅵ期, 27.0±5.7mm, n=5) のみが採集された。これら砂浜海岸の碎波帯で採集した個体について, 体長10mm間隔で遊泳個体と着底個体の割合を調べたところ, 15mm以下の仔稚魚は全て遊泳個体であり, 16~17mmのⅤ期の個体のうちの約50%が着底し, それ以上の大型のⅥ期の稚魚のほとんどが着底していた。一方, 河口から1 km上流の砂礫底 (St. G2) における潜水観察では, 1~2月に仔稚魚は全く発見できなかったが, 3月以降, 1個体のⅤ期のものを除き, 全てがⅥ期の稚魚であり, それらは着底した状態で採集された (Fig. 6)。3月の平均体長は23.3±2.9mm (n=9), 4月は27.0±3.4mm (n=68), 5月は37.3±3.7mm (n=23) であった。

## 4 考 察

### 4.1 発育に伴う遊泳層の変化と遊泳機能の発達

ヤマノカミの受精卵は直径1.9~2.2mm<sup>3,16)</sup>で、カマキリ(1.4~1.7mm)<sup>10,17)</sup>よりも大きいことが知られており、本研究に使用した孵化直後の卵黄嚢仔魚(I期)の体長も、ヤマノカミ(7.6±0.2mm)はカマキリ(6.2±0.2mm)より大型であった。これら2種をほぼ同じ水温条件で飼育した結果、ヤマノカミの成長はカマキリに比べて早く、ヤマノカミが孵化後28日でV期(14.8±1.0mm)、42日でVI期(18.1±1.7mm)に達したのに対し、カマキリでは35日でV期(12.8±0.7mm)、56日でVI期(17.3±1.5mm)に達し、各発育ステージ到達時の体長もIII期を除き、ヤマノカミの方が大きい傾向が認められた(Fig. 2, Tabel 1)。各発育ステージ到達所要日数について2種を比べてみると、カマキリはヤマノカミよりIIからIII期に移行するために11日、また、VからVI期に移行するために7日も多く必要とした。ヤマノカミはカマキリより発育ステージの移行に要する日数が少なく、各ステージに到達する体長も大きかった。

発育ステージ別に、深さ150cmの実験水槽で遊泳水深の観察を行った結果、ヤマノカミは孵化直後のI期からIV期までの長期間表層を遊泳し、V期に中層、VI期に底層を遊泳し、着底したのはVI期になってから14日後の孵化後56日であった。一方、カマキリでは、孵化直後のI期には実験水槽の中層を遊泳したが、II期に表層を遊泳し、その後発育ステージが進むにつれ、遊泳水深が深くなり、VI期に着底を完了した。以上の結果から、ヤマノカミはカマキリより進んだ発育ステージで着底すると考えられる。

機能の発達から仔稚魚の発育段階を区分を行った報告は多い。Kohno et al.<sup>19,20)</sup>、Taki et al.<sup>21)</sup>、Omori et al.<sup>22)</sup>、成澤ほか<sup>23)</sup>、河野・曾田<sup>24)</sup>、品川ほか<sup>25)</sup>は、遊泳・摂餌機能に関する形質のうち、いくつかの表徴形質の発達状態に基づいて、マダイ*Pagrus major*<sup>19)</sup>、マサバ*Scomber japonicus*<sup>20)</sup>、サバヒー*Chanos chanos*<sup>21)</sup>、クロソイ*Sebastes schlegeli*<sup>22)</sup>、チャイロマルハタ*Epinephelus coioides*<sup>23)</sup>、オニオコゼ*Imimicus japonicus*<sup>24)</sup>、両側回遊型カジカ*Cottus pollux*<sup>25)</sup>の初期生活史の発育段階区分を行った。一方、Sakai<sup>26)</sup>はウグイ*Tribolodon hakonensis*の仔稚魚を主に外部形態から18のステージに分け、各ステージ毎に、遊泳や摂餌などの機能に関する形質の出現や数的完成などの頻度をヒストグラムに表し、それに基づいて6発育段階を認めている。これらの報告において、遊泳機能に関する形質の発達に伴い、遊泳行動が変化することが明らかになっている。本研究では、

ヤマノカミとカマキリ仔稚魚について、主に外部形態の変化から6段階の発育ステージに区分し、遊泳機能に関する形質として、各鰭を支える骨格および脊椎骨に関する31部位の硬骨化開始および終了時の発育ステージに注目して2種の比較を行った。その結果、硬骨化開始時の発育ステージは、ヤマノカミでI~V期、カマキリでII~V期、硬骨化終了時の発育ステージは前者でII~VI期、後者でII~V期であり、硬骨化開始時の発育ステージには2種間で統計的に有意な差は認められなかったが、ヤマノカミはカマキリより進んだ発育ステージで硬骨化が終了すると考えられる。なお、カマキリの骨格形成過程については、土佐湾で採集した個体を用いた詳しい報告<sup>8)</sup>があり、各発育ステージにおける硬骨化の過程は、本報告のそれと差は認められなかった。

多くの魚類では、仔魚期から稚魚期へ移行するステージにおいて、浮遊性から底生性(あるいは群れ)に移行すると考えられている<sup>27)</sup>。カマキリは一般的な魚類と同様に稚魚期直前のV期に上述の遊泳に関する31部位の骨格の硬骨化が終了し、稚魚期(VI期)に移行すると同時に着底すると考えられる。一方、ヤマノカミは稚魚期(VI期)の発育ステージで硬骨化が終了し、稚魚期に移行してからさらに14日後に着底したことより、一般的な魚類<sup>27)</sup>やカマキリより硬骨化終了および着底する発育ステージが遅滞していると考えられる。

### 4.2 天然水域における遊泳と着底および河川遡上

ヤマノカミの産卵場は、本研究を行った鹿島川河口付近では、満潮時に塩分30ppt以上、干潮時に8~21pptとなる鹿島川河口より1.1~2.3km沖合に位置し、多数の卵塊保護中の雄成魚が発見された<sup>6)</sup>。本種の産卵は主に1~3月に行われると考えられている<sup>6)</sup>。そこで孵化した仔魚は、河口付近の汽水濁水中を、スズキ*Lateolabrax japonicus*やアユ*Plecoglossus altivelis altivelis*の稚魚とともに、表層ないしは中層を浮遊生活し、潮汐の干満につれて海と川の間を往復していると考えられている<sup>3,5)</sup>。鬼倉ほか<sup>15)</sup>によると、2月下旬から3月中旬には、I~V期の仔稚魚(6.9~14.2mm)は岸から2km以内のごく沿岸域(塩分16~25ppt)を遊泳しており、その水域はいずれも干潮時には干潟となる水域である。同時期、鹿島川河口より沖合の海域(18~22ppt)では9.1~10.9mmのもの(II~III期)が僅か3個体採集されたのみであり<sup>15)</sup>、河川内にはまだ進入していないと考えられる。本研究によると、3月下旬には、河口(23~25ppt)において表層で採集され始めるとともに、河口

から1 km上流地点(4~18ppt)でも表層で採集された。ヤマノカミの場合、2月下旬から4月上旬に、I期からVI期(最大24.3mm)まで、区分した6発育ステージ全ての仔稚魚が表層で採集されたことになる。本研究においては、中層や底層での稚魚ネット採集を行っていないので、ヤマノカミ仔稚魚が感潮域の中層や底層を遊泳しているかどうかを明らかにすることはできないが、少なくとも20mm(VI期)までは、感潮域の表層を遊泳する個体が多数存在することは事実である。これらのことから、ヤマノカミは遊泳期に、潮汐による干満を利用した移動を繰り返しながら、沿岸域から河口域へ、徐々に接近してくると考えられる。そして、4月下旬には河口から1 km上流地点における表層ネット採集個体数の激減から、底生生活に移行し、淡水区間へ移動したことが示唆された。実際に、河口から6 kmの感潮域上限付近の淡水区間において、潜水観察により着底が確認された最小個体は26.9mm(VI期)であった<sup>15)</sup>。

カマキリの繁殖には、塩分が10ppt以上の環境が必要と考えられ、江の川河口近辺では、河口右岸に隣接する江津港内の岩礁地帯で卵塊保護中の雄成魚が見つまっている<sup>10)</sup>。その岩礁地帯における集魚灯採集でも、卵黄嚢仔魚(I期)の採集個体数が極めて多く、本種の主産卵場と考えられている<sup>10)</sup>。本種仔稚魚に関する研究が、土佐湾や由良川河口域周辺で詳細に行われており、干満差が2~3 mの土佐湾では孵化の盛期は新月のみに対応していたのに対し<sup>9)</sup>、干満差が20~30 cmの由良川河口域周辺では新月と満月の両方に対応という差が認められたという<sup>9)</sup>。そして、強い離岸流が発達する大潮時に孵化することによって、孵化仔魚は効率よく沖合方向へ分散すると推測されている<sup>9)</sup>。岩礁域で孵化した仔魚は、I期の間に水深5 m付近まで分散し、少なくとも約10 mmのIV期までは、この付近の近底層に滞留して浮遊生活を送ると考えられている<sup>9)</sup>。5 m底深帯付近から砕波帯へ移動する体長・発育ステージは、年や時期によって異なるが、そこで約13 mmのV期まで成長し、その後、河口内浅所へ進入すると考えられている<sup>9)</sup>。

潜水観察を行った砂浜海岸の砕波帯は、上述の産卵場と隣接しているが、そこではI~II期の仔魚は全く出現せず、ごく少数のIII期の仔魚が認められたが、ほとんどはIV期

以降の仔稚魚であった。実験水槽における遊泳層の観察結果から、II期の仔魚は一旦表層を遊泳することが明らかになっており、江の川河口域周辺においても、この発育ステージで岩礁地帯から沖合へ分散し、5 m底深帯付近へ移動した後、III期までそこで成長し、IV期に砕波帯へ移動すると推測される。その砕波帯では遊泳生活を送り、15 mmで着底を開始し、17 mmで着底を終了すると考えられる。由良川河口域周辺では、30 mm以上の稚魚は5 m底深帯および砕波帯では全く見られなかったことから、30 mm前後、日齢では80日前後に達するまでに稚魚は本格的に遡上を開始すると推定されている<sup>9)</sup>。江の川河口から1 km上流地点において、遊泳個体は全く発見できず、採集されたのは20 mm以上の着底した稚魚がほとんどであった。江の川河口域周辺でも、海域の砕波帯で着底した後、河口へ進入し、河川遡上を開始すると考えられる。

先に述べたように、降河回遊型カジカ科魚類のヤマノカミとカマキリは異所的に分布する<sup>11-13)</sup>。これら2種の孵化から河川遡上開始時期にあたる1~4月の干満差を、過去5年分の潮汐表<sup>28-32)</sup>から調べてみると、ヤマノカミの分布域では最大約4.2~5.5 m、カマキリの分布域では約30 cm~2.7 mであり、海域特性に明瞭な差が認められる。潮汐差が小さい環境に生息するカマキリ仔稚魚が、一般的な魚類<sup>29)</sup>とほぼ同様の発育ステージで着底した後、河口へ進入して河川遡上を行うのに対し、潮汐差が極めて大きい環境で仔稚魚期を送るヤマノカミは、硬骨化および着底期が遅滞することにより長い遊泳期をもち、その間に潮汐流を利用して河口へ進入して河川遡上するという、有明海特有の環境に適応した初期生活史をもつものと推測される。

## 謝 辞

本研究を行うにあたり、江津漁業協同組合、江川漁業協同組合、鹿島漁業協同組合、鹿島川漁業協同組合の職員および組合員の方々に多々便宜を図っていただいた。高知大学海洋生物教育研究センターの木下 泉博士には、仔稚魚の軟骨、硬骨二重染色方法について有用な助言をいただいた。また、論文の改訂にあたり、校閲者の方々から貴重なご意見をいただいた。心より感謝の意を表する。



## 文 献

- 1) 後藤 晃：カジカ科，カジカ属，日本の淡水魚（川那部浩哉・水野信彦編）．山と溪谷社，東京，1989，pp. 658-668.
- 2) 田北 徹：カジカ科，ヤマノカミ属，日本の淡水魚（川那部浩哉・水野信彦編）．山と溪谷社，東京，1989，pp. 654-657.
- 3) 塚原 博：ヤマノカミの生態・生活史．九州大学農学部学芸誌，12，225-238（1952）．
- 4) 竹下直彦・木村清朗：ヤマノカミの回遊と繁殖生態，川と海を回遊する淡水魚—生活史と進化—（後藤晃・塚本勝巳・前川光司編）．東海大学出版会，東京，1994，pp. 59-71.
- 5) 田北 徹・近本 宏：ヤマノカミの分布と生活史．魚類学雑誌，41，123-129（1994）
- 6) Onikura N., Takeshita N., Matsui S. and Kimura S. : Spawning grounds and nests of *Trachidermus fasciatus* (Cottidae) in the Kashima and Shiota estuaries system facing Ariake Bay, Japan. *Ichthyological Research*, 49, 198-201 (2002).
- 7) 建設省河川局・水資源開発公団：カジカ類等の回遊性魚類への影響について．長良川河口堰に関する追加調査報告書，建設省河川局・水資源開発公団，東京，1992．181pp.
- 8) Kinoshita I., Azuma K., Fujita S., Takahashi I., Niimi K. and Harada S. : Early life history of a catadromous sculpin in western Japan. *Environmental Biology of Fishes*, 54, 135-149 (1999).
- 9) 原田滋雄・木下 泉・大美博昭・田中 克：由良川河口域周辺におけるカマキリ *Cottus kazika* 仔稚魚の分布および移動．魚類学雑誌，46，91-99（1999）．
- 10) Takeshita N., Onikura N., Nagata S., Matsui S. and Kimura S. : A note on the reproductive ecology of the catadromous fourspine sculpin, *Cottus kazika* (Scorpaeniformes: Cottidae). *Ichthyological Research*, 46, 309-313 (1999).
- 11) 中村守純：原色淡水魚類検索図鑑．北隆館，東京，1963，pp. 208-209.
- 12) 宮地伝三郎・川那部浩哉・水野信彦．原色日本淡水魚図鑑．保育社，大阪，1976，pp. 300-302.
- 13) 環境庁自然保護局：生物多様性調査動植物分布調査報告書（淡水魚類）．環境省自然環境局生物多様性センター，東京，2002，pp. 209, 218.
- 14) 佐藤正典・田北 徹：有明海の生物相と環境，有明海の生きものたち 干潟・河口域の生物多様性（佐藤正典編）．海游舎，東京，2000，pp. 10-36.
- 15) 鬼倉徳雄・竹下直彦・松井誠一・木村清朗：ヤマノカミ仔稚魚の分布域および生残率と成長に及ぼす塩分の影響．日本水産学会誌，65，42-47（1999）．
- 16) Takeshita N. Onikura N., Matsui S. and Kimura S. : Embryonic, larval and juvenile development of the roughskin sculpin, *Trachidermus fasciatus* (Scorpaeniformes: Cottidae). *Ichthyological Research*, 44, 257-266 (1997).
- 17) 杉田顕浩・山田洋雄：飼育したカマキリ仔稚魚の行動と形態の変化．水産増殖，43，11-18（1995）．
- 18) Dingerkus G. and Uhler L. D.: Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology*, 52, 229-232 (1977).
- 19) Kohno H., Taki Y., Ogasawara Y., Shirojo Y., Take moto M. and Inoue M. : Development of swimming and feeding functions in larval *Pagrus major*. *Japanese Journal of Ichthyology*, 30, 47-60 (1983).
- 20) Kohno H., Shimizu M. and Nose Y. : Morphological aspects of the development of swimming and feeding functions in larval *Scomber japonicus*. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 50, 1125-1137 (1984).
- 21) Taki Y., Kohno H. and Hara S. : Morphological aspects of the development of swimming and feeding functions in the milkfish *Chanos chanos*. *Japanese Journal of Ichthyology*, 34, 198-208 (1987).
- 22) Omori M, Sugawara Y. and Honda H. : Morphogenesis in hatchery-reared larvae of the black rockfish, *Sebastes schlegeli*, and its relationship to the development of swimming and feeding functions. *Ichthyological Research*, 43, 267-282 (1996).
- 23) 成澤行人・河野 博・藤田 清：チャイロマルハタ仔魚の遊泳・摂餌関連形質の発達．東京水産大学研究報告，84，75-92（1997）．
- 24) 河野 博・曾田一志：遊泳と摂餌に関する形質の発達に基づいたオニオコゼ仔稚魚の発育段階．水産増殖，46，333-342（1998）．
- 25) 品川絢哉・加地弘一・河野 博・藤田 清：両側回遊

- 型カジカ仔稚魚の遊泳・摂餌機能の発達に基づく発育段階. 東京水産大学研究報告, 88, 25-32 (2002).
- 26) Sakai H. : Larval development intervals in *Tribolodon hakonensis* (Cyprinidae). *Japanese Journal of Ichthyology*, 37, 17-28 (1990).
- 27) Kendall A. W., Jr., Ahlstrom E. H. and Moser H. G. : Early life stages of fishes and their characters, *Ontogeny and systematics of fishes* (Moser H. G., Richards W. J., Cohen D. M., Fahay M. P., Kendall A. W., Jr. and Richardson S. L. eds.). *American Society of Ichthyologists and Herpetologists*, 1984, pp. 11-22.
- 28) 海上保安庁：平成11年潮汐表 第1巻. 東京, 1998. 454pp.
- 29) 海上保安庁：平成12年潮汐表 第1巻. 東京, 1999. 454pp.
- 30) 海上保安庁：平成13年潮汐表 第1巻. 東京, 2000. 454pp.
- 31) 海上保安庁：平成14年潮汐表 第1巻. 東京, 2001. 454pp.
- 32) 海上保安庁：平成15年潮汐表 第1巻. 東京, 2002. 454pp.