本論文・*Full Paper*

魚類学雑誌 62(1):13–28
2015 年 4 月 25 日発行

ドロクイ属 2 種の分布および生息環境：近年の沿岸域の改変と交雑個体の出現の関係

上原匡人[1,2]・今井秀行[3]・岩本健輔[1,4]・太田　格[1]・海老沢明彦[1]・吉野哲夫[3,5]・立原一憲[3]

[1] 〒 901–0354　沖縄県糸満市喜屋武 1528　沖縄県水産海洋技術センター
[2] 〒 903–0213　沖縄県中頭郡西原町字千原 1　琉球大学大学院理工学研究科海洋環境学専攻
[3] 〒 903–0213　沖縄県中頭郡西原町字千原 1　琉球大学理学部海洋自然科学科
[4] 〒 779–2307　徳島県海部郡美波町山河内字外ノ牟井 1–6　株式会社 WDB 環境バイオ研究所
[5] 〒 905–0206　沖縄県国頭郡本部町字石川 888 番地　沖縄美ら島財団総合研究センター

（2014 年 7 月 31 日受付；2014 年 12 月 26 日改定；2015 年 1 月 6 日受理）

キーワード：ドロクイ，リュウキュウドロクイ，生息環境，交雑，沖縄島，保全

魚類学雑誌
Japanese Journal of Ichthyology
© The Ichthyological Society of Japan 2015

Masato Uehara*, Hideyuki Imai, Kensuke Iwamoto, Itaru Ohta, Akihiko Ebisawa, Tetsuo Yoshino and Katsunori Tachihara. 2015. Distribution patterns and habitat preferences of two *Nematalosa* species, including the influence of recent environmental changes and the occurrence of natural hybridization. Japan. J. Ichthyol., 62 (1): 13–28.

Abstract　Accurate descriptions of distribution and habitat are important for effective conservation. We examined the distribution patterns and habitat preferences of two closely related gizzard shads, *Nematalosa japonica* and *N. come*, based on specimens, published reports and fish market research in the Ryukyu Archipelago. Both species are distributed in southwestern Japan, *N. japonica* to the north of Okinawa-jima Island, and *N. come* in waters off Amami-ohshima Island and the Okinawa Islands, thereby being sympatrically distributed at Amami-oshima Island and Okinawa-jima Island. Natural hybrids between the two species, found only at Okinawa-jima Island indicated that later is a natural hybrid zone. Analysis using a random forest method and fish market research indicated that the occurrence of *N. japonica* was most affected by tidal flat type (coastal tidal flats), the species being dominant in restricted fishing grounds (Nakagusuku Bay and Haneji coastal waters) that include many coastal tidal flats. However, *N. come* occurrence was most affected by bottom sediment type, the species being dominant in a range of fishing grounds (Kin and Nago Bays, and Nanbu-higashi, Nago-higashi, Nakijin and Shioya coastal waters). Thus, the distribution pattern of the two species at Okinawa-jima Island was affected by environmental factors, such as tidal flat type, and area and bottom sediments. Our findings indicated a clear discontinuity in home range between the two species in little-altered environments, whereas the home range overlapped in highly altered environments. Furthermore, the catch per unit effort (CPUE) of the two species has stabilized over a period of 25 years in little-altered environments, compared with a decline in highly altered environments. These findings indicated that the diminution of suitable sites was a possible factor in the recent appearance of natural hybrids and the decline in the Okinawan populations of both species. Accordingly, the two *Nematalosa* species are suggested as being of good indicators of the health and conservation of shallow areas, requirements such as tidal flats. Shallow habitats should be conserved to preserve healthy populations of the two species.

**Corresponding author: Okinawa Prefectural Fisheries and Extension Center, 1528 Kiyan, Itoman, Okinawa 901–0354, Japan (e-mail: ueharmst@pref.okinawa.lg.jp)*

ドロクイ属 *Nematalosa* は，インド・西太平洋の温帯域から熱帯域にかけて広く分布するニシン目 Clupeiformes，ニシン科 Clupeidae の魚類で，現在 11 種が報告されている（Whitehead, 1985；Nelson and Macarthy, 1995）．我が国に生息するドロクイ属は，ドロクイ *N. japonica* Regan, 1917 とリュウキュウドロクイ *N. come*（Richardson, 1846）の 2 種が知られ，両種ともに沖縄島に生息する．両種は，浅海域や河口域で刺網や小型定置網により漁獲される水産対象種で，形態が酷似していることから沖縄県の市場では区別されず，共に“あしちん”の方言名で取り扱われている（Uehara et al., 2009）．

両種のうちドロクイは，鹿児島県（Sakai et al., 2001；畑・本村，2011），宮崎県（岩槻，2011），九州北部（西田ほか，2004），高知県（阪本ほか，2009；Imai et al., 2009）からも記録あるいは生息に関する情報が報告されているが，日本本土における本種の確認例数は少なく，特に高知県や宮崎県の個体群では，生息環境の悪化等による生息数の減少が指摘されている（岡村，2002；岩槻，2011）．このように本種は，現在も漁業の対象となっている沖縄県を除けば，比較的まとまった個体群は確認されておらず，環境省のレッドリストで絶滅危惧 IB 類に指定されている（環境省，2013）．本種の沖縄島集団は，高知県集団と形態学的にも遺伝学的にも違いが認められ（Imai et al., 2009, 2013），かつ黒潮流路の東側に分布することから，動物地理学上きわめて重要である（吉野，2005；瀬能，2008；松浦・瀬能，2012）．また，沖縄島周辺海域では，両種の自然交雑個体が確認されている（Imai et al., 2009；Uehara et al., 2011）．両種の交雑個体（雑種第 1 世代）は成長が早く，妊性も認められているが，両親種と比べて小型かつ短命で，第 2 世代の出現割合はきわめて小さいことから（Imai et al., 2009；Uehara et al., 2011），その後代においては，著しい生存性の低下が起こるものと推測される．特に，沖縄島の牧港海域のように，個体群の半数以上が交雑個体である海域（Uehara et al., 2011）では，今後も交雑が進めば，個体群の消滅も危惧される．そのため，漁業資源の管理・保全の視点のみならず，種多様性や遺伝子資源保存の観点から，両種の生活史特性および分布と生息環境の知見の集積が緊急の課題である．

我が国における両種の生活史特性は，沖縄島個体群について報告があり，産卵期や成熟特性（Uehara and Tachihara, 2012, 2015）に加え，成長や寿命（Uehara et al., 2009）が明らかにされている．これらによれば，両種の沖縄島個体群は，産卵期が重複することから，自然条件下でも交雑が生じる可能性はあるが（Uehara and Tachihara, 2012, 2015），近年の沖縄島における沿岸環境の改変も，交雑個体の出現に何らかの影響を及ぼしている可能性が示唆されている（吉野，2005；Imai et al., 2009；Uehara et al., 2011）．しかし，同所的に分布し，産卵期が重複する沖縄島での詳細な分布や生息環境に関する情報はほとんどない．また，沖縄島では，現在も干潟や海岸域など浅海域の改変が進行していることから，その有効な保全策や管理策を講じるためにも，詳細な分布と生息環境の集積が急務である．さらに，我が国における両種の分布に関する知見は，断片的な採集記録（瀬能・鈴木，1980；林ほか，1981；幸地，1995, 1997, 1999, 2000；Sakai et al., 2001；Tachihara et al., 2003；西田ほか，2004；花崎，2005；前田・立原，2005；吉郷，2007；神田ほか，2009；畑・本村，2011）があるに過ぎず，特にリュウキュウドロクイの日本本土での分布は明らかにされていない．両種の分布や生息環境を明らかにすることは，交雑の要因だけでなく，黒潮流域に生息する浅海性魚類の分布パターンを検討する上でもきわめて重要な情報となる．そこで本研究では，ドロクイ属 2 種の分布と生息環境について明らかにすることを目的とし，近年の沖縄島における環境改変の現状から，両種の交雑個体の出現要因と保全策について議論した．

材料と方法

標本調査　2003 年 9 月 –2004 年 6 月に，琉球列島の 3 島嶼 4 地点（沖縄島：大浦川河口・川田干潟，久米島：白瀬川河口，西表島：後良川河口）で，投網（7 節，21 節，26 節）や三重刺網（外 4 節，内 18 節）を用いてドロクイ属 204 個を採集した（Fig. 1A）．また，同期間に沖縄島の名護漁港，牧港漁港，中城浜漁港および泡瀬漁港で水揚げされた 716 個体，佐敷・中城漁業協同組合（佐敷）および羽地漁業協同組合（仲尾次），高知市漁業協同組合（高知）に所属する刺網漁業者から直接購入したドロクイ属 191 個体も標本として用いた（Fig. 1A）．これらの標本は，冷蔵あるいは冷凍して研究室に持ち帰り，胸鰭，肝臓，心臓，あるいは筋肉を採取し，Imai et al.（2009）で示した遺伝学的手法を用いて種判別を行った．さらに，2004 年 7 月に，奄美大島住用川河口で投網（26 節）に

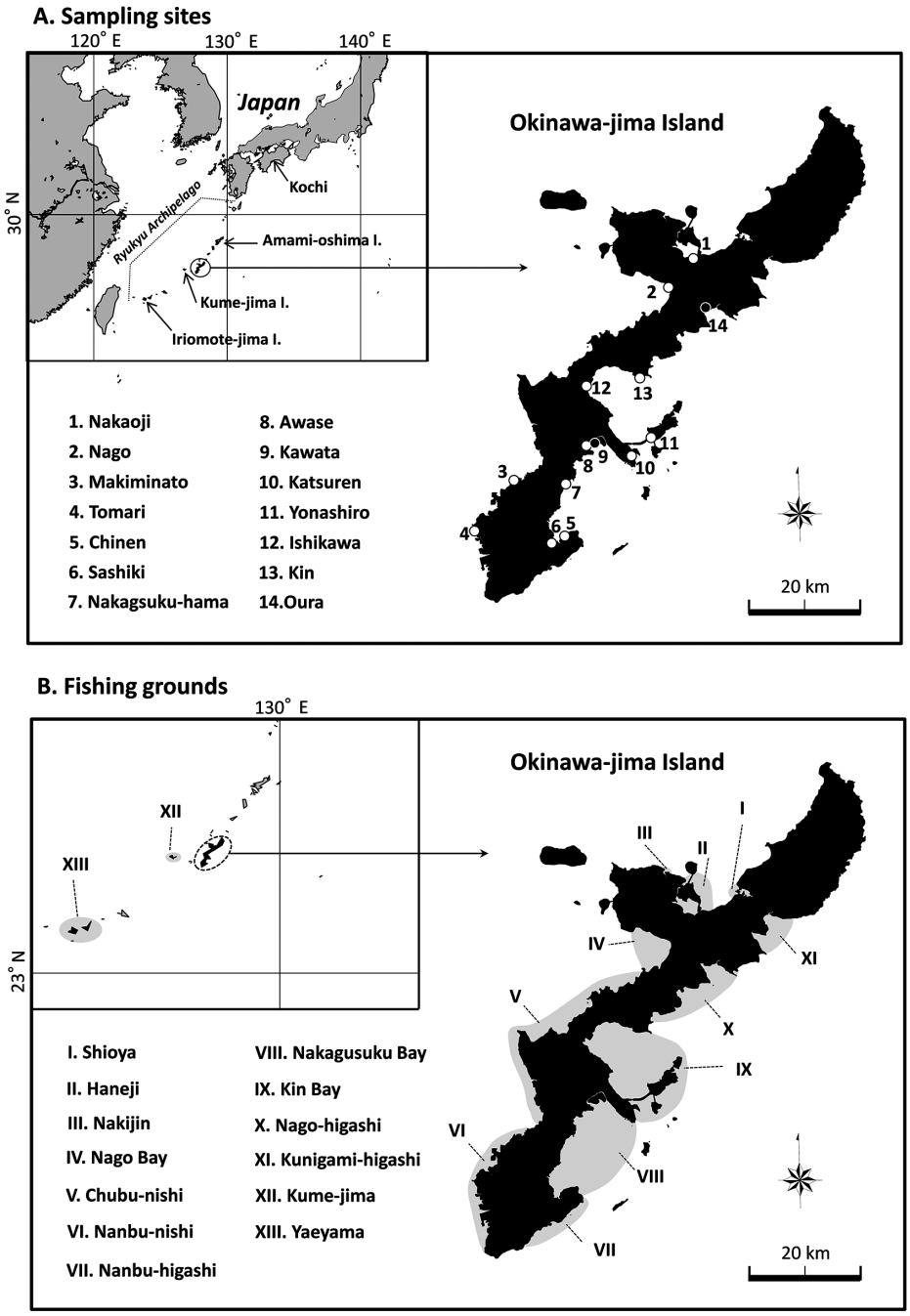

Fig. 1. Map of sampling sites. (A) *Nematalosa* species purchased from fishermen (open circles) or captured using trammel or casting nets (solid circles); (B) Fishing grounds for two *Nematalosa* species.

より採集されたドロクイ 1 個体，沖縄美ら島財団総合研究センター（元琉球大学理学部海洋自然科学科所蔵標本：URM）に保管されているドロクイ 33 個体（URM-P 02921, 05985, 20003, 21171-21174, 21186-21189, 30305, 30578, 32571-32576, 33593-33595, 41645-41655），リュウキュウドロクイ 75 個体（URM-P 01702-01703, 01821-01827, 01834-01848, 02922, 03022, 06051-06056, 06085, 06185, 08654, 19455-19457, 21190-21193, 21642, 21800, 22202-22204, 28440, 28795, 32070, 32246-32247, 32282-32283, 32399-32400, 32417, 32479, 32568, 32592-32595, 33226, 33790, 39550-39554, 40425, 40456, 40517, 41007-41008）も標本として用いた．なお，これら 1220 個体のうち 116 個体は Imai et al.（2009），995 個体は Uehara et al.（2011）で用いた標本である．

漁獲統計調査　沖縄県水産海洋技術センターで

Table 1. Literature records of *Nematalosa japonica* and *N. come* in Japan. Availability or otherwise of specimens and photographs indicated by + or –, respectively

Species	Literature	Locality	Specimens	Photographs
Nematalosa japonica	Regan (1917)	Inland Sea (Seto-naikai)	+	–
	Nelson and Rothman (1973)	Urado	+	+
	Sakai et al. (2001)	Amami-oshima	+	–
	Okamura (2002)	Kochi Prefecture	–	+
	Nishida et al. (2004)	Tsuyazaki	+	–
	Hanazaki (2005)	Okinawa-jima (Haneji Inlet)	+	–
	Sakamoto et al. (2009)	Urado Bay, Nada, Nishinada	+	+
	Iwatsuki (2011)	Kadokawa Bay	–	+
	Hata and Motomura (2011)	Kagoshima Bay (Off Chiringa-shima)	+	+
Nematalosa come	Nelson and Rothman (1973)	Okinawa Prefecture	+	+
	Senou and Suzuki (1980)	Iriomote-jima	–	+
	Uyeno and Sato (1984)	Okinawa-jima	–	+
	Sakai et al. (2001)	Yaeyama Group	+	–
	Tachihara et al. (2003)	Okinawa-jima, Miyako-jima, Ishigaki-jima, Iriomote-jima	+	–
	Yoshigo (2007)	Kume-jima	+	+

は，1989 年より沖縄県内の主要な市場のセリ情報を収集し，漁獲統計データベースを構築している（本永，1991）．このデータベースを用いて，沖縄県下でセリに掛けられるドロクイ属 2 種について，年別，月別，日別，漁協別，所属別，出荷者別に漁獲量を集計した．集計の対象期間は，1989 年から 2013 年までとした．ここで，ドロクイ属は，主に刺網や小型定置網により漁獲されており，漁業者が漁場を広範囲に移動して操業することはない（上原ほか，未発表）．このことから，集計した漁獲量は，まず漁協別，所属別に振り分け，海老沢（1988）の海域区分や市場での聞き取り調査を基に，以下の漁場区分に整理した；塩屋，羽地，今帰仁，名護湾，中部西，南部西，国頭東，名護東，金武湾，中城湾，南部東，久米島，八重山，その他（Fig. 1B）．なお，漁協別に振り分けたデータのうち，所属が不明な出荷者が確認された場合，可能な限り各漁協の関係者に聞き取りを行い，操業状況（漁法や漁場）の把握に努めた．しかし，それでも情報が得られなかった場合は，不明漁場として取り扱った．

市場調査および文献調査　2011 年 4 月 –2013 年 7 月に，セリが開設されている 9 ヶ所の鮮魚卸売市場（名護，金武，石川，与那城，勝連，泡瀬，中城浜，知念，泊）において，水揚げされたドロクイ類の体長測定および種組成の調査を行った（Fig. 1A）．泊魚市場は沖縄島内のみならず沖縄島周辺離島や八重山諸島から，また名護魚市場は本島北部圏域（伊平屋島，伊是名島および伊江島を含む）の漁獲物が集まり，これらを含む 9 市場で県内の総漁獲物の 9 割以上を占める（沖縄県水産海洋技術センター漁獲統計）．調査は，原則として週 1 回（延べ 311 回）の頻度で行い，体長の測定には，測定用紙を敷いた測定台を用いて 1 cm 間隔で尾叉長を測定し，可能な限り 1 尾ずつ腹部を圧搾して成熟の有無を調べた．また，各セリ市場では，漁業者や組合関係者からドロクイ属 2 種の生息環境（漁獲位置，水深，底質）に関する聞き取りも並行して行った．各回の調査では，原則として対象の全数を個体別に種同定した後測定したが，漁獲個体数が多く全数測定の困難な場合には，セリの最小単位である 1 山の 3–5 割に相当する個体を無作為に抽出し，種構成が把握できるように努めた．市場での種同定は，原則として Aonuma（2002）や Imai et al.（2009）に従って形態学的に同定したが，種が判定できない個体については，ドロクイ属不明個体として扱った．これらと並行して，過去の分布記録についても既存文献より調べ（Table 1），得られた分布記録をもとに両種の分布図を作成した．分布記録に用いた文献は，原則として標本の保存や登録番号が確認できる文献あるいは写真により種の確認が可能な文献のみを扱い，標本

調査および市場調査により確認された記録と文献に基づく記録の 2 つに区分して示した．

出現パターンと環境特性　分布が重複する沖縄島において，両種の出現パターンを明らかにするために，市場調査で詳細な漁場位置が確認できた沖縄島の 35 地点について，調査 1 回あたりの出現個体数を出現量として種別に算出し，各地点の環境特性を既存資料より調べた．各地点における干潟の型および面積は，環境庁自然保護局（1994a），環境省自然環境局生物多様性センター（2007）および環境省自然環境局野生生物課（2013）に，地点内あるいは周辺域におけるマングローブおよび藻場の有無は中須賀・小橋川（1976），沖縄県（1998）および環境庁自然保護局（1994b）に，流入河川の有無は立原（2003）に準じ，水深は，聞き取り調査の結果を踏まえ，海上保安庁刊行の 5 万分の 1 海底地形図（昭和 60 年刊行中城湾，昭和 62 年刊行伊江島，昭和 63 年刊行金武湾，平成元年刊行辺戸岬）を参考にした．また，各地点の底質は海上保安庁水路部刊行の 5 万分の 1 沿岸の海の基本図（海上保安庁，1985，1987，1988），沖縄県（1998），環境庁自然保護局（1994a）および環境省自然環境局生物多様性センター（2007）を参考に，サンゴ，砂，砂泥，泥，その他に区分した．その後，出現した環境別に各種の出現量（調査 1 回あたりの出現個体数）を算出した．さらに，両種は，内湾域で群れを形成することが知られている（Aonuma, 2002）．そこで，群れ組成に種の偏りがあるのかを調べるため，両種の産卵期が重複する 1–5 月（Uehara and Tachihara, 2012, 2015）に，沖縄県のドロクイ類の水揚げの半数以上を占める中城湾と羽地海域において，1 回に水揚げされるドロクイ属 2 種のうち，ドロクイが占める割合を群れ混在率として算出した．

沿岸環境改変の評価　近年，沿岸環境の改変状況を示す指標として，埋立による沿岸浅海域の消失面積や海岸線の人工化の割合が用いられている（敷田・小荒井，1997；山川，2009）．両種の沖縄島個体群は，浅海域の埋立に伴う産卵機会の減少や交雑個体の出現の可能性が示唆されていることから（吉野，2005；Imai et al., 2009；Uehara et al., 2011；Uehara and Tachihara, 2012, 2015），本研究では，干潟や浅海域の埋立面積を沿岸域における環境改変の指標とした．ここで，沖縄島のドロクイは，中城湾と羽地内海の個体群間では遺伝的に異なることが明らかになりつつあり（Imai et al., 2013），個体群の評価については，海域単位で行うことが適切であると考えられた．そのため，交雑個体の出現率は，遺伝学的手法を用いて同定したドロクイ属 1111 個体（ドロクイ 524 個体，リュウキュウドロクイ 459 個体，雑種 128 個体）を用いて羽地海域（羽地漁場うち羽地内海），大浦湾（名護東漁場のうち大浦周辺海域：Fig. 1A の 14），中城湾，牧港海域（南部東漁場のうち牧港周辺海域：Fig. 1A の 3）の単位で算出した．当該海域の干潟面積と埋立面積は，沖縄県（1989），環境省自然保護局（2007）および山川（2009）に準じたが，干潟の埋立面積が不明だった大浦湾や埋立の経年変化の把握については，1972 年 5 月 –2009 年 3 月に沖縄県公報に掲載された「新たに生じた土地」，2009 年 4 月 –2013 年 12 月に沖縄県公報に掲載された「公有水面埋立しゅん工認可」を参考にし，浅海域における埋立面積をそれぞれ抽出して累積埋立面積を求めた（http://www.archives.pref.okinawa.jp/kensaku/cat8/cat1/：参照 2014–5–19）．なお，当該海域の干潟面積のうち，埋立られた面積の割合を干潟消失率として算出した．

単位努力量あたりの漁獲量（CPUE：catch per unit effort）は，漁業を通じて比較的容易に得られるデータであり，一般に，資源量が多い場合は CPUE も高い値を示し，逆に資源量の減少した場合 CPUE も低下することが多いため，資源量の増減を判断する指標になると考えられる（桜本，1998）．そこで，環境改変に伴う個体群の現状を明らかにするため，1989–2013 年の中城湾と羽地海域におけるドロクイ属 2 種の漁獲量と漁獲努力量（延べ水揚げ隻数）を集計し，単位努力量あたりの漁獲量（CPUE）を算出した．ここで，沖縄県内の市場では，ドロクイ属 2 種は “ あしちん ” あるいは “ あしきん ” の名称で区別していないことから，CPUE の算出は 2 種をまとめて取り扱った．また，干潟の埋立面積は，経年変化の把握が困難であったことから，1972 年 5 月 –2009 年 3 月に沖縄県公報に掲載された「新たに生じた土地」，2009 年 4 月 –2013 年 12 月に沖縄県公報に掲載された「公有水面埋立しゅん工認可」より，両海域の浅海域における埋立面積をそれぞれ抽出し，累積埋立面積を求めた（http://www.archives.pref.okinawa.jp/kensaku/cat8/cat1/：参照 2014–5–19）．

データ解析　ドロクイ属 2 種の出現に影響する要因を抽出するため，35 地点の出現量をランダムフォレスト（RF：Random Forest）法（Breiman, 2001）により解析した．RF 法は，変数の重要度を計算することが可能であり（金，2009），本研究では干潟

の型，干潟の面積，底質，マングローブの有無，藻場の有無，河川の有無の 6 要因を変数として設定した．この際，干潟の面積は，4 段階の順序尺度（0 ha，1–50 ha，51–100 ha，101 ha 以上）で表し，回帰木は 50000 本とした．上位 4 位の要因内の比較については，Welch の t 検定および Tukey の HSD 検定を行った．中城湾と羽地海域における漁場別および月別の出現割合については x^2 独立性の検定，両種の尾叉長の比較は Welch の t 検定を行った．さらに，交雑個体の出現率と干潟の消失率との相関について，Spearman の順位相関係数（r_s）により評価した．以上の解析には，R ver. 3.0.2（R Core Team, 2013）を用いた．

結　　果

ドロクイ属 2 種の分布パターン　ドロクイ属は瀬戸内海，九州北西部，高知県および宮崎県の沿岸，鹿児島湾，琉球列島で確認された（Table 1, Fig. 2）．種別にみるとドロクイは，瀬戸内海，福岡県津野崎，高知県土佐市（浦戸湾，灘，西灘），宮崎県門川湾，鹿児島湾（知林ケ島沖），奄美大島，沖縄島で確認された．しかし，本種の模式産地である瀬戸内海では，近年の出現記録はなく，津屋崎，門川湾，鹿児島湾についても写真や仔魚標本に基づく記録であり，その確認件数あるいは個体数は少なかった．一方，リュウキュウドロクイは奄美大島，沖縄島以南（沖縄島，久米島，宮古島，石垣島，西表島）に出現した．このように，両種の分布は，奄美大島および沖縄島で重複し，沖縄島でのみ交雑個体が確認された．遺伝学的手法により同定した交雑個体は，沖縄島でのみ確認され，その出現率は大浦湾 4.2%，中城湾 4.8%，牧港 66.9％で，羽地海域では全く出現しなかった．

漁場別の漁獲量および種組成　1989–2013 年におけるドロクイ属 2 種の総水揚げ量は 464.7 トンで，1992–2002 年に 20.1–26.7 トン（平均 23.5 トン）で変動した後，2003 年以降減少し，2008–2013 年には盛期の約半数以下（平均 11.3 トン）で推移した（Table 2）．水揚げ量の最も多かった漁場は中城湾で，全体の 40.2%（平均 7.5 トン）を占め，次いで羽地海域（平均 3.3 トン，17.9%），南部西（平均 2.3 トン，12.3%）および八重山海域（平均 2.3 トン，12.2%），金武湾（平均 2.0 トン，10.5%）の順であった．これら上位 5 漁場で沖縄県全体の水揚げ量の 93.1% を占め，羽地海域を除いた 4 漁場の漁獲量は，多少の増減を繰り返しながらも減少傾向を示した（Table 2）．両種の出現割合は，各漁場で大きく異なり（x^2 独立性の検定，x^2= 7599.652，df = 20，P < 0.001；Fig. 3），中城湾や羽地海域ではドロクイが，塩屋海域，今帰仁海域，名護湾，金武湾および名護東海域ではリュウキュウドロクイがそれぞれ優占した．特に南部東，久米島，八重山の 3 海域ではリュウキュウドロクイのみが出現し，南

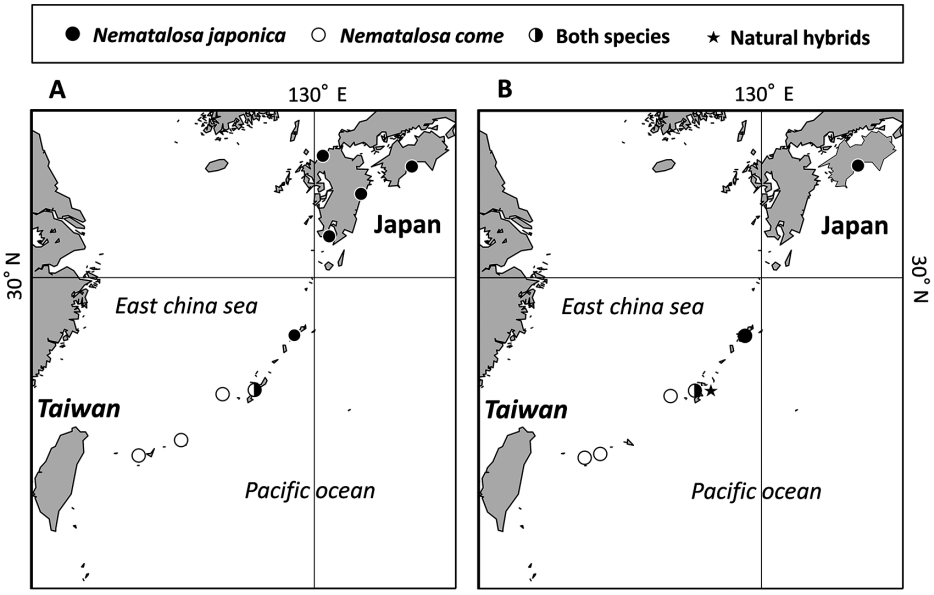

Fig. 2.　Geographic distribution of *Nematalosa japonica* and *N. come* around southern Japan. (A) Based on published research; (B) Based on present study.

Table 2. Annual changes in catch weight (kg) by each fishing ground of two *Nematalosa* species caught in Okinawa Prefecture from 1989 to 2013. Numbers (I–XIII) applicable to fishing grounds correspond to those in Figure 1B

Year	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	Others	unknown	Total
1989	45	977	79	234	172	218	181	9845	1400	96	133	5	2681	47	156	16269
1990	44	1152	119	308	98	177	125	7025	1426	65	55	0	3295	5	1971	15865
1991	43	1750	113	158	138	1261	326	7638	2255	68	73	95	2380	5	879	17182
1992	185	3267	712	372	129	3568	318	9098	2721	140	99	12	3496	17	451	24585
1993	28	3780	130	263	47	2053	57	7319	1964	54	116	25	3712	7	589	20144
1994	43	5051	374	298	20	3071	60	7036	2502	139	142	9	3873	11	110	22739
1995	72	4137	205	250	1	3141	89	8727	2592	333	236	23	3782	3	106	23697
1996	24	3487	261	95	10	2070	47	10506	2143	424	70	40	2725	4	209	22115
1997	10	2768	48	66	3	2124	18	14076	2084	598	77	476	3090	5	284	25727
1998	52	3045	201	126	10	3063	65	12063	2359	1072	207	68	2537	9	77	24954
1999	20	2593	74	86	15	3249	45	11790	2247	887	94	0	144	7	258	21509
2000	111	3425	40	111	1	3305	108	11357	2069	897	159	58	3330	2	198	25171
2001	33	3781	18	122	0	2839	180	7531	2737	784	69	0	2652	4	70	20820
2002	123	4287	421	104	67	4502	105	8046	5276	504	67	0	3060	2	152	26716
2003	110	4519	234	106	49	4576	78	5450	2301	348	17	5	1604	0	0	19397
2004	35	4988	106	96	0	2531	9	5970	2499	332	35	64	1948	8	532	19153
2005	68	4155	46	55	1	2637	29	6945	2410	392	19	34	1601	8	0	18400
2006	88	2701	125	31	20	2058	45	7398	1490	464	28	42	1617	9	0	16116
2007	56	4779	171	65	26	2466	13	4671	1506	332	1	0	1888	0	32	16006
2008	70	3239	123	64	119	1110	50	5361	1008	252	0	97	1230	0	0	12723
2009	41	2804	26	52	91	1723	2	4339	876	310	9	0	1643	0	3	11919
2010	75	3063	55	21	4	1342	49	3518	1095	329	20	0	1561	0	0	11132
2011	96	4244	270	49	25	1543	12	2821	797	236	14	44.4	1190	0	20.1	11361.2
2012	84.8	2631	55.9	98.9	235.1	1628	20.7	4909.7	579.2	247.1	14.1	49.3	813	0	5.5	11372.3
2013	44.9	2517	296.1	22.6	619.3	721.9	70.1	3355.4	596.6	246.5	4.5	37.8	971.3	0	85.9	9589.4
Total	1602	83140	4303	3254	1900	56976	2102	186795	48933	9550	1759	1185	56823	153	6188.5	464662
Ave.	64	3326	172	130	76	2279	84	7472	1957	382	70	47	2273	6	248	18586
Ratio	0.34	17.89	0.93	0.70	0.41	12.26	0.45	40.20	10.53	2.06	0.38	0.25	12.23	0.03	1.33	100.00

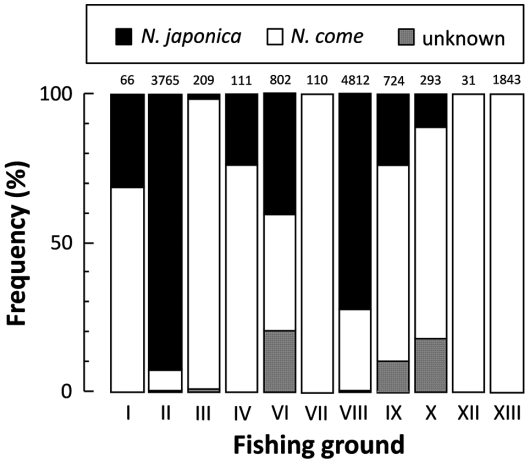

Fig. 3. Percentage compositions of *Nematalosa japonica* and *N. come* obtained at each fishing ground in Okinawan waters. Numbers on bars indicate sample size. Numbers (I–XIII) applicable to each fishing ground correspond to those in Figure 1B.

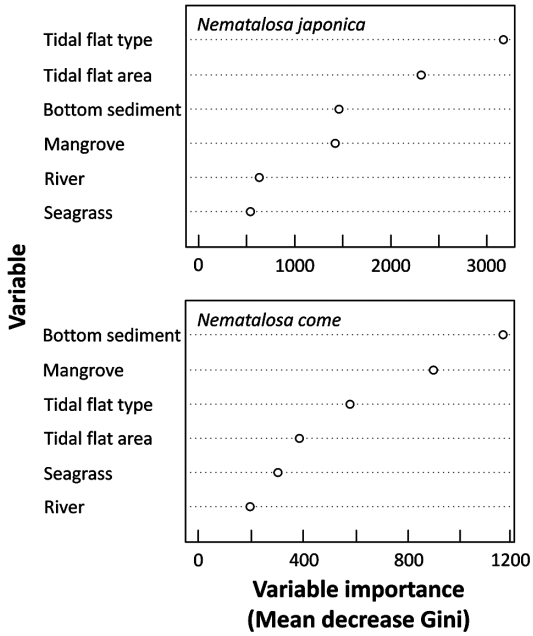

Fig. 4. Importance score plots for *Nematalosa japonica* (A) and *N. come* (B) ranked by random forest analysis. Mean decrease Gini estimated from 50000 trees.

部西海域の両種の出現割合は概ね同等であった（Fig. 3）.

分布と環境特性の関係　沖縄島におけるドロクイ属 2 種の漁場は，いずれも水深 20 m 以浅の沿岸域に形成された（Table 3）．RF 法による変数の重要度を計算した結果，ドロクイの出現量に影響を及ぼす要因は「干潟の型」であり，前浜干潟で出現量が多くなる傾向が認められた（Tukey の HSD 検定，$P < 0.05$；Figs. 4, 5A）．次に影響が大きかった要因は「干潟の面積」，「底質」，「マングローブの有無」であったが（Fig. 4），それぞれの要因内での差は認められなかった（Tukey の HSD 検定および Welch の t 検定，いずれも $P > 0.05$；Fig. 5B-

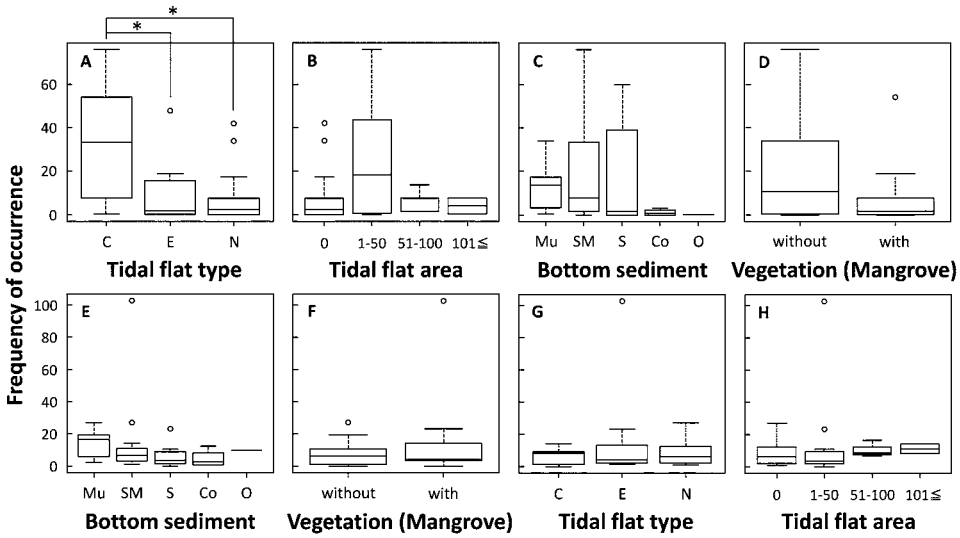

Fig. 5. Frequency of occurrence (number of individuals / survey) relative to environmental factors affecting *Nematalosa japonica* (A-D) and *N. come* (E-H), extracted from random forest analysis. Boxes, central lines, interval lines above and below each box, and circles indicate 25th–75th quartiles, median, max and min distribution values, and outlier values, respectively. C, coastal tidal flat; E, estuarine tidal flat; N, non-tidal flat; Co, coral; Mu, mud; O, other; S, sand; SM, sandy-mud. *Tukey's HSD test; $P < 0.05$.

Table 3. Environmental characteristics and frequency of occurrence (number of individuals / survey) of two *Nematalosa* species at 35 localities examined on Okinawa-jima Island. Numbers (I–VIII) applicable to fishing grounds correspond to those in Figure 1B. C, coastal tidal flat; E, estuarine tidal flat; with (+) or without (–) river and vegetation

Fishing ground & locality		Depth (m)	Bottom sediment	River	Tidal flat		Vegetation		Frequency of occurrence		
					Area (ha)	Type	Mangrove	Seagrass	*N. japonica*	*N.come*	unknown
I	Shioya	<10	Sandy-muddy	+	46.0	E	+	–	1.7	3.8	0.0
II	Kouri	<10	Sand	–	–	–	–	+	0.0	1.0	0.0
	Sumiide	<10	Sand	+	15.0	C	–	+	60.0	0.0	0.0
	Inamine	<20	Sandy-muddy	+	11.0	C	–	–	76.1	1.1	0.1
	Jyarama	<6	Sandy-muddy	–	26.0	C	–	–	33.4	3.3	0.2
	Nakaoji	<6	Sandy-muddy	+	8.0	E	–	–	48.0	4.2	0.0
	Goga	<6	Mud	+	7.0	E	–	–	13.7	2.1	0.2
	Wakugawa	<5	Sand	+	5.0	E	+	–	0.0	3.6	0.0
	Yohena	<6	Sand	–	17.0	C	+	+	54.0	0.0	0.0
	Unten	<14	Mud	–	–	–	–	–	3.3	2.0	0.0
III	Oi River	<10	Sandy-muddy	+	18.0	E	+	–	1.0	102.5	0.0
IV	Yofuke	<10	Sandy-muddy	+	–	–	–	–	7.7	27.0	0.0
	Kyoda	<20	Moat	+	–	–	+	–	3.0	4.0	0.0
VI	Manko	<10	Mud	+	58.0	E	+	–	13.6	16.4	9.2
	Senaga	<10	Sand	+	38.0	C	–	+	39.0	9.0	0.0
VII	Kudeken-Shikiya	<10	Moat	+	–	–	–	+	0.0	12.2	0.0
VIII	Henna	<15	Sandy-muddy	–	–	–	–	–	4.3	8.7	0.1
	Awase	<15	Sandy-muddy	+	8.0	C	–	–	31.7	10.8	0.2
	Awase-minami	<10	Sandy-muddy	–	138.0	C	+	–	7.7	14.0	0.1
	Waniya	<10	Sandy-muddy	+	7.0	E	–	–	17.7	1.1	0.0
	Hama	<20	Mud	+	–	–	–	–	0.3	5.7	0.2
	Yonabaru-Baten	<10	Mud	–	–	–	–	–	34.0	19.3	0.3
	Sashiki	<10	Sandy-muddy	+	38.0	E	+	–	0.0	2.0	0.0
	Umino	<16	Sandy-muddy	–	–	–	–	–	42.0	6.3	1.0

Table 3. continued

Fishing ground & locality		Depth (m)	Bottom sediment	River	Tidal flat		Vegetation		Frequency of occurrence		
					Area (ha)	Type	Mangrove	Seagrass	*N. japonica*	*N.come*	unknown
XI	Kin	<10	Moat	+	–	–	–	–	1.0	0.7	0.0
	Ishikawa	<10	Sand	+	–	–	+	–	1.6	3.4	1.9
	Tengan	<10	Mud	+	–	–	–	–	17.5	27.0	2.0
	Gushikawa-Teruma	<10	Sand	+	92.0	C	–	–	1.5	8.4	0.7
	Yakena-Henaza	<10	Sand	+	265.0	C	–	+	0.4	8.1	0.2
	Hamahiga	<10	Moat	+	–	–	–	+	0.0	1.0	0.0
	Ikemi	<10	Sand	–	1.0	E	+	–	19.0	23.0	0.7
	Heshikiya	<10	Sand	–	–	–	–	–	0.0	10.5	0.0
X	Oura Bay	<10	Others	+	22.0	E	+	–	0.1	9.9	1.6
	Henoko	<10	Sand	+	18.0	E	+	+	0.0	2.0	0.0
	Kushi-Fukuchi	<10	Sandy-muddy	+	63.5	E	+	+	1.5	6.8	2.1

D）．一方，リュウキュウドロクイでは，「底質」が出現量に最も影響を及ぼし，次いで「マングローブの有無」，「干潟の型」，「干潟の面積」が続いた（Fig. 4）．各要因内での有意差は認められなかった（Tukey の HSD 検定および Welch の t 検定，いずれも $P > 0.05$；Fig. 5）．

主要 2 漁場における体長組成および種組成　中城湾におけるドロクイ属 2 種の尾叉長は，ドロクイが 15–24 cm（平均±標準偏差：19.4 ± 1.3 cm，n = 2232），リュウキュウドロクイが 15–31 cm（19.8 ± 2.4 cm，n = 858）であり，リュウキュウドロクイがドロクイよりも有意に大きかった（Welch の t 検定，t = 4.69, df = 1063, $P < 0.001$；Fig. 6）．羽地海域では，ドロクイが 10–25 cm（17.6 ± 2.7 cm, n = 3153），リュウキュウドロクイが 15–28 cm（21.3 ± 2.7 cm，n = 331）であり，中城湾と同様に，リュウキュウドロクイが有意に大きかった（t = 23.78，df = 401，$P < 0.001$；Fig. 6）．両漁場間では，ドロクイは中城湾で，リュウキュウドロクイは羽地海域で有意に大きくなる傾向が認められた（ドロクイ：t = 33.09，df = 4869，$P < 0.001$；リュウキュウドロクイ t = 13.48，df = 367，$P < 0.001$）．月別の出現割合は，両漁場ともにすべての月でドロクイが優占した（x^2 独立性の検定，中城湾：x^2= 220.064，df = 22，$P < 0.001$；羽地海域：x^2= 185.60，df = 22，$P < 0.001$；Fig. 7）．しかし，両漁場ともに 3 月から，リュウキュウドロクイの割合が増加し始め，中城湾では 7 月（40.4%），羽地内海では 6 月（20.1%）に最も高い値を示した後，減少した．成熟個体は，ドロクイが 12–5 月，リュウキュウドロクイが 11–8 月にそれぞれ出現し（Fig. 7），中城湾では 4 カ月間，羽地海域では 2 カ月間，出現時期が重複した．

主要 2 漁場における群れ混在率の経月変化　群れ混在率は，中城湾では 1–3 月まで 0.4 未満と 0.7 以上で，どちらかの種に偏る傾向を示したが，4–5 月に混在率 0.5 の水揚げが 1 例，0.5 に近い値が 4 例確認された（Fig. 8A）．一方，羽地海域では，混在率 0.5 の水揚げが 3 月に 1 例確認されたものの，期間を通して混在率が 0.4 未満と 0.7 以上と明瞭であった（Fig. 8B）．

沿岸環境の改変と沖縄島個体群の現状　交雑個体の出現率と干潟の消失率の関係は，有意傾向が認められ（Spearman の順位相関係数：r_s = 1.00，P = 0.083），交雑個体の出現率は，干潟の消失率が大きいほど高い値を示した（Fig. 9）．浅海域の埋立面積と CPUE の関係は，中城湾では，特に面積の増加が著しかった 2005 年までに CPUE が急激に

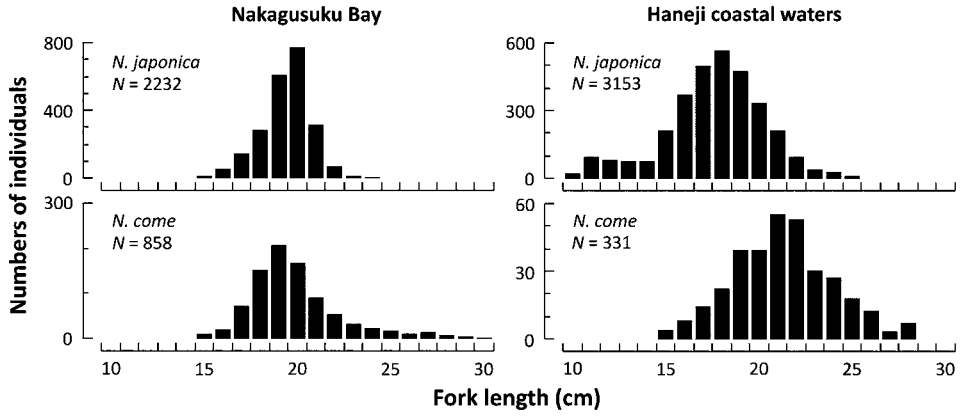

Fig. 6. Fork length frequencies of *Nematalosa japonica* and *N. come* landed in Nakagusuku Bay and Haneji coastal waters, Okinawa-jima Island.

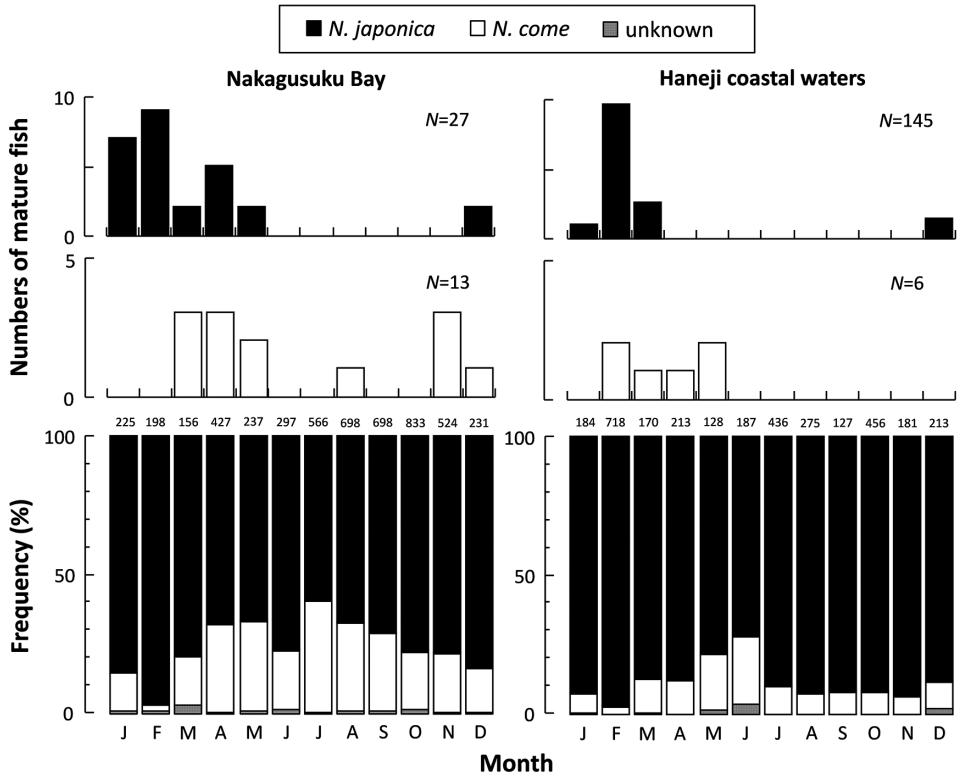

Fig. 7. Monthly changes in the species composition and number of mature individuals of *Nematalosa japonica* and *N. come* landed in Nakagusuku Bay and Haneji coastal waters, Okinawa-jima Island. Numbers on bars indicate sample sizes.

減少した（Fig. 10）．一方，羽地海域では，埋立面積の増加は中城湾に比べて小さく，緩やかに増加した．対象期間を通じて，CPUE は 4–7 kg / 隻の間で増減を繰り返したものの，安定していた（Fig. 10）．

考　　察

我が国におけるドロクイ属 2 種の分布と生息環境

本研究より，我が国におけるドロクイ属の分布は，ドロクイが沖縄島以北の南日本に，リュウキュウドロクイは奄美大島以南にそれぞれ分布し，リュウキュウドロクイは黒潮流路の西側では確認されな

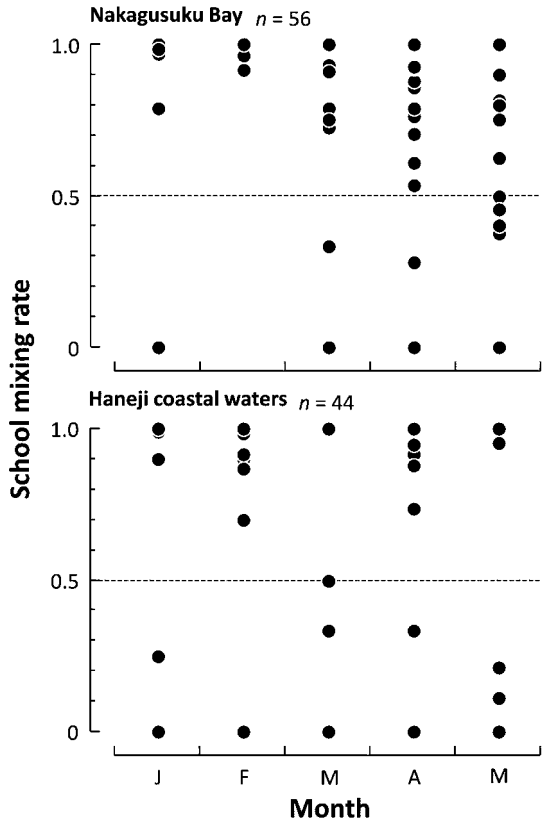

Fig. 8. Monthly changes in school mixing rate of two *Nematalosa* species landed in Nakagusuku Bay and Haneji coastal waters, Okinawa-jima Island.

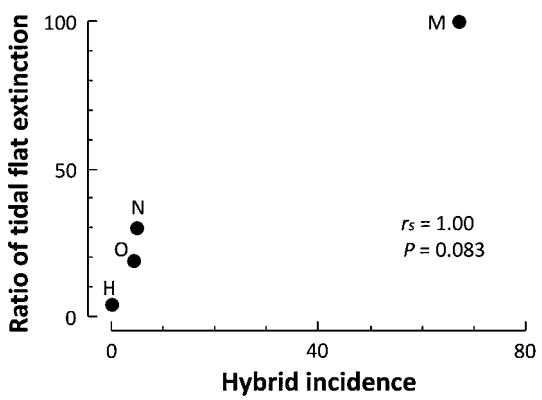

Fig. 9. Relationship between *Nematalosa japonica* × *N. come* hybrid incidence and ratio of tidal flat extinction on Okinawa-jima Island. H, Haneji; M, Makiminato; N, Nakagusuku Bay; O, Oura Bay.

かった．このように，温帯性および熱帯性の近縁魚種間のうち，熱帯性の種が黒潮流路の西側で出現しない例は，クロダイ属 *Acanthopagrus* やハコフグ属 *Ostracion* でも報告されている（松浦・瀬能，2012）．一方，ドロクイは，黒潮流路の東側だけで

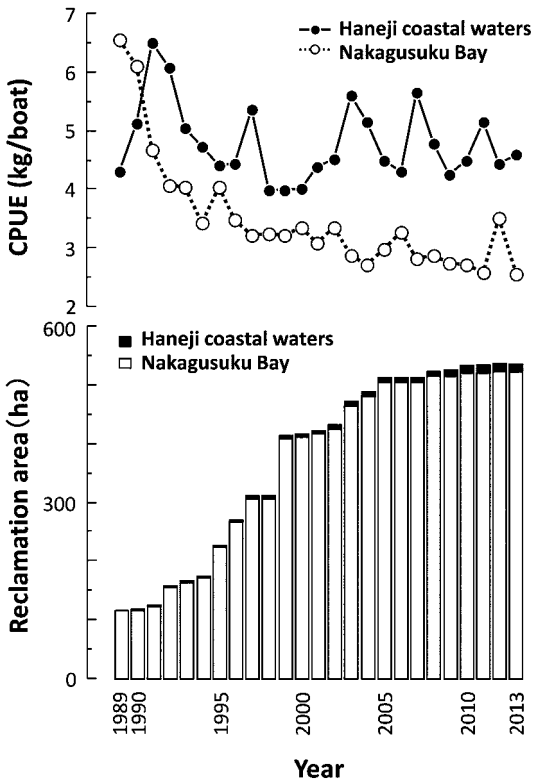

Fig. 10. Annual changes in catch per unit effort (CPUE) of two *Nematalosa* species and reclamation area in Nakagusuku Bay and Haneji coastal waters, Okinawa-jima Island, from 1989 to 2013.

なく西側や北側にも分布していたが，高知県（北側）と沖縄島（東側）の集団は遺伝的に異なることが明らかにされている（Imai et al., 2009）．これらは，黒潮の障壁機能（松浦・瀬能，2012）をよく示した結果であると言えよう．

RF 法による解析と市場調査の結果から，ドロクイの出現量は，前浜干潟と最も関連があり，前浜干潟を多く有する中城湾や羽地内海が沖縄県内の重要な漁場となっていた．また，リュウキュウドロクイの出現量は，底質と最も関連があり，ドロクイよりも多くの漁場（塩屋，今帰仁，名護湾，南部東，金武湾，名護東）で優占した．このように，沖縄島におけるドロクイ属 2 種の出現に及ぼす要因は異なり，沖縄島における両種の分布パターンは，この違いを反映していると考えられた．一方，本研究では，両種の出現に影響を及ぼす環境要因を特定することができたが，特にリュウキュウドロクイでその要因内での差が認められず，詳細まで明らかにすることができなかった．しかし，ドロクイよりもリュウキュウドロクイの出現量の多かった 22 地点に注目すると，半数以上にあたる 12 地点でマング

ローブが群生していた，このことは，リュウキュウドロクイがドロクイよりもマングローブへの嗜好性が高いことを暗示しているのかもしれない．本研究では，主として漁業情報に基づいて解析を行っているため，今後，市場調査と同規模の野外調査を実施して詳細に検討する必要があろう．今回，奄美大島産ドロクイが 1 個体確認され，Sakai et al.（2001）は，奄美大島からリュウキュウドロクイも採集している．奄美大島と沖縄の魚類相は，過去の調査結果や黒潮の障壁機能から類似する可能性が推察されており（本村，2012），奄美大島で両種が分布している可能性は十分考えられる．しかし，奄美大島は沖縄島に比べて前浜干潟の数が少なく（環境庁自然保護局，1994a），役勝川，住用川，川内川，浦川のような河川河口域には，規模は異なるもののマングローブを有する干潟が発達することから，ドロクイよりもリュウキュウドロクイが優占する可能性が示唆される．今後，奄美大島での詳細な調査が望まれる．

生息環境の改変と自然交雑の関係　両種の分布は，奄美大島と沖縄島で重複したが，自然交雑個体は沖縄島でのみ出現したことから，少なくとも沖縄島は交雑帯であると判断された．沖縄島における交雑個体（雑種第 1 世代）は，成長が早く，成熟個体も認められているが，両親種と比べて小型かつ短命であることが明らかとなっている（Uehara et al., 2011）．また，牧港や泡瀬の海域では，雑種第 1 世代とリュウキュウドロクイとの戻し交配個体が確認されたが，その出現率は極めて低かった（牧港 1.4％，泡瀬 0.1％；Imai et al., 2009）．そのため，その後代においては，著しい生存性の低下が起こるものと推測される．このように，両種の交雑個体の適応度は低く，交雑が生じても親種間の遺伝的な差異は維持されていると考えられた．

日本近海における海産魚の自然交雑については，イシガレイ *Kareius bicoloratus* とヌマガレイ *Platichthys stellatus* の属間雑種がよく知られおり（Hubbs and Kuronuma, 1942），アイナメ属 *Hexagrammos*（Crow et al., 2003），イシダイ属 *Oplegnathus*（塩屋ほか，1973；亀井・高間,1981），チョウチョウウオ属 *Chaetodon*（Sano et al., 1984），サバフグ属 *Lagocephalus*（Masuda et al., 1987），トラフグ属 *Takifugu*（Masuda et al., 1991；横川・浦山，2000）など他の分類群の種間雑種も報告されている．このうち，交雑個体の出現率が示されているアイナメ属（6.6%, 19.7%：Crow et al., 2007），サバフグ属（0.3%：Masuda et al., 1987），トラフグ属（0.4%：Masuda et al., 1991；0.05%：横川・浦山，2000）と比較すると，本研究の結果（4.2–66.9%）は極めて高い値であった．これらの報告のうち，横山・浦山（2000）は，ナシフグ *Takifugu vermicularis* とコモンフグ *T. poecilonotus* の天然交雑が生じた要因として産卵期の重複の可能性を示唆している．沖縄島個体群の産卵期は，ドロクイが 2–4 月を盛期とする 1–5 月（Uehara and Tachihara, 2012），リュウキュウドロクイが 3–6 月を盛期とする 1–8 月（Uehara and Tachihara, 2015）であり，出現割合の経月変化は，中城湾および羽地海域ともに，両種の産卵盛期の変化とよく一致した．また，主要 2 漁場での群れ混在率は，埋立の少ない羽地海域で，一方の種に偏る傾向が明瞭であったが，埋立の多い中城湾では，特に 4–5 月に不明瞭となった．さらに，市場に水揚げされる産卵直前の成熟個体は，中城湾で 4 カ月（12，3–5 月），羽地海域で 2 カ月（2–3 月）重複したが，交雑個体は中城湾でのみ確認された．これらは，交雑個体の高い出現率が，産卵期の重複以外の要因にも影響を受けている可能性を示している．

脊椎動物の中では，交雑は魚類において最も多く（Campton, 1987），一般に海産魚の天然雑種は，淡水魚に比べて極めて少ないという（岩井，1971）．海産魚の交雑が起こりにくい理由として，岩井（1971）は，淡水魚に比べて環境構造や性的な隔離が安定していることをあげており，同所性であっても多くの場合，交雑は起こらないが，近縁種で生活様式が類似している場合には起こり得て，しかも雑種形成には環境の影響が大きいことを述べている．本来，交雑を起こさなかった 2 種が，生息環境の攪乱により，交雑が起こる例はよく知られており（Hubbs, 1955），本研究でも，埋立による干潟消失率と雑種の出現率には，有意傾向が認められ，特に，生息環境の大部分が埋め立てられた牧港では，雑種の出現率が最も高かった．このように，産卵生態が非常に酷似する近縁 2 種間では，自然条件下でも交雑が起こる可能性は容易に想像できるが（Uehara and Tachihara, 2012，2015），むしろ，近年の浅海域の埋立に伴う生息環境の減少が，両種の行動圏に重複を生じさせ，交雑に拍車をかけている可能性が示唆された．今後，両種の行動生態に関する詳細な調査が望まれる．

沖縄島個体群の現状と保全　沖縄県最大の漁場である中城湾は，羽地海域に比べ干潟域を含む浅海域の埋立面積が大きく，その面積の増加に伴い CPUE は，減少傾向を示した．一方，浅海域の埋立が少なかった羽地海域では，CPUE は期間を通して横ばいであった．本種の高知集団は，近年で

はほとんど漁獲されないほど資源量が激減しており，その主因として干潟の埋立が指摘されている（瀬能，2008）．本研究において，両漁場がいずれもドロクイの優占する漁場であり，特に本種の出現が前浜干潟と関連があったことから，中城湾のCPUEが減少した主な理由として，前浜干潟を含む浅海域の埋立が考えられた．近年の研究から，ドロクイは中城湾と羽地海域の集団間で遺伝的に差が認められることが明らかになりつつあり（Imai et al., 2013），湾内で生活史を完結する可能性が強く示唆される．また，中城湾の波打ち際での仔稚魚採集から，両種は，波打ち際を中心とする浅海域が主な生息場であることが明らかになりつつある（Uehara et al., 2013）．このように両種は，生活史の初期の段階から浅海域に強く依存しており，両種にとって浅海域の消失は，生息環境の消失につながることを意味する．すなわち，両種は波打ち際や干潟など沖縄島での浅海域の健全性を示す指標種であると言えよう．

小さな生息地は，環境収容力が小さいため個体群も小さくなりやすく，環境の多様性も失われやすくなるため，局所的な絶滅が起こるリスクが大きくなることが指摘されている（鷲谷・矢原，1996）．また，遺伝的多様性の低下に伴う近親交配の増加も危惧される（Franklin et al., 2007）．沖縄県の浅海域の中でも，特に干潟域は，美しい景観を提供するサンゴ礁や藻場と異なり，かつ比較的容易に埋め立てられることから，これまで開発の対象となってきた．しかし，両種の健全な個体群を維持していくためには，干潟域をはじめとする沿岸浅海域の環境を，湾あるいは海域単位で管理・保全していくことが急務であり，今後も沖縄島個体群のモニタリングが不可欠であると考えられる．

謝　　辞

本研究を行うにあたり，琉球大学理学部の諸喜田茂充名誉教授に多くの助言を頂いた．宮城県水産技術総合センター気仙沼水産試験場の石川哲郎技師には初期の原稿に対する有益な助言と統計解析に関する指導を，沖縄県水産海洋技術センター（当時）の近藤正博士には有益な助言を頂いた．羽地漁業協同組合の親川和利氏，津波勝二氏，上地登氏，伊禮功氏，今帰仁漁業協同組合の玉城善多氏，玉城善政氏，上原一也氏，名護漁業協同組合の比嘉忠雄氏，安里和男氏，石川漁業協同組合の平良ミヨ子氏，伊波英明氏，与那城町漁業協同組合の浦添弘氏，勝連漁業協同組合の後蔵根勝美氏，沖縄市漁業協同組合の當山全輝氏，當山全助氏，當山全康氏，當山全彦氏，當山すがた氏，佐敷・中城漁業協同組合の謝名堂昌哲氏，謝名堂昌信氏，小波津善栄氏，饒波正徳氏，浦添・宜野湾漁業協同組合の仲里健一氏，那覇地区漁業協同組合の我那覇幸一氏，にぬふぁ星図書館の三浦信男館長には，ドロクイ属2種の漁場や生息環境に関する重要な情報を提供して頂いた．また，名護漁業協同組合，金武漁業協同組合，石川漁業協同組合，与那城町漁業協同組合，勝連漁業協同組合，沖縄市漁業協同組合，佐敷・中城漁業同組合，知念漁業協同組合，泊魚市の職員および荷受人の方々には，市場調査のために様々な便宜を図って頂いた．一般財団法人沖縄美ら島財団総合研究センターの岡慎一郎氏と宮本圭氏には，標本確認の便宜を図って頂いた．名城大学の谷口義則博士と匿名の校閲者2名には，解析と原稿の改善に役立つ貴重なご意見を頂いた．本研究の一部は，文部科学省科学研究費（研究課題番号：22580206，研究代表者：立原一憲），公益信託ミキモト海洋生態研究助成金，内閣府沖縄振興特別推進交付金事業のうち「沖縄沿岸域の統合的利活用推進事業」，農林水産省の「資源管理体制推進事業」の援助を受けた．ここに記して謝意を表する．

引　用　文　献

Aomuma, Y. 2002. Clupeidae. Pages 243–247 in T. Nakabo, ed. Fishes of Japan with pictorial keys to the species, English edition. Tokai Univesity Press, Tokyo.

Breiman, L. 2001. Random forests. Mach. Learn., 45: 5–32.

Campton, D. E. 1987, Natural hybridization and introgression in fishes: methods of detection and genetic interpretations. Pages 161–192 in N. Ryman, and F. Utter, eds. Population genetics and fishery management. University of Washington Press, Seattle.

Crow K. D., H. Munehara, A. Kanamoto, A. Balanov, D. Antonenko and G. Bernardi. 2007. Maintenance of species boundaries despite rampant hybridization between three species of reef fishes (Hexagrammidae): implications for the role of selection. Biol. J. Linn. Soc., 91: 135-147.

海老沢明彦．1988．沖縄島周辺における漁獲統計収集の方法について—II．昭和61年度沖縄県水産試験場事業報告書，110–132.

Frankham, R., J. D. Ballow and D. A. Briscoe. 2007. 保全遺伝学入門．西田　睦（監訳），高橋　洋・山崎裕治・渡辺勝敏（訳）．文一総合出版，東京．751 pp.

花崎勝司．2005．沖縄島北部における魚類相Ｉ．羽地内海．沖縄生物学会誌，43: 75-87.
畑　晴陵・本村浩之．2011．標本に基づく鹿児島県のニシン目魚類相．Nature of Kagoshima，37: 49–62.
林　公義・青木良輔・伊藤　孝．1981．石垣島，西表島の淡水魚類—河口水域を中心として—．横須賀市博物館館報，27: 16–23.
Hubbs, C. L. 1955. Hybridization between fish species in nature. Syst. Zool., 4: 1–20.
Hubbs, C. L. and K. Kuronuma. 1942. Hybridization in nature between two genera of flounders in Japan. Pap. Mich. Acad. Sci., Arts and Letters, 27: 267–306, pls. 1–4.
Imai, H., F. Kashiwagi, J. H. Cheng, T. I. Chen, K. Tachihara and T. Yoshino. 2009. Genetic and morphological evidence of hybridization between *Nematalosa japonica* and *N. come* (Clupeiformes: Clupeidae) off Okinawa Island, Ryukyu Archipelago, Japan. Fish. Sci., 75: 343–350.
Imai, H., C. Kuroda and C. W. Chang. 2013. Genetic isolation among gizzard shad *Nematalosa japonica* (Clupeidae) populations. 9th Indo-Pacific Fish Conference, Abstracts, p 39.
岩井　保．1971．魚学概論．恒星社厚生閣，東京，288 pp.
岩槻幸雄. 2011．ドロクイ．宮崎県版レッドデータブック改定検討委員会（編），p. 222．宮崎県の保護上重要な野生生物　改定・宮崎県レッドデータブック 2010 年度版．宮崎県環境森林部自然環境課，宮崎.
海上保安庁．1985．5 万分の 1 沿岸の海の基本図　海底地形地質調査報告　中城湾　日本・南西諸島・沖縄島．海上保安庁，東京，56 pp.
海上保安庁．1987．5 万分の 1 沿岸の海の基本図　海底地形地質調査報告　伊江島　日本・南西諸島・沖縄島．海上保安庁，東京，53 pp.
海上保安庁．1988．5 万分の 1 沿岸の海の基本図　海底地形地質調査報告　金武湾　日本・南西諸島・沖縄島．海上保安庁，東京，57 pp.
亀井正法・高間　浩．1981．相模湾で採集したイシダイとイシガキダイの天然交雑種について．神奈川県水産試験場研究報告書，3: 15–18.
神田　猛・上原　聡・渋野拓郎．2009．八重山諸島石垣島の陸水域魚類相．宮崎大学農学部研究報告，55: 13–24.
環境庁自然保護局．1994a．第 4 回自然環境保全基礎調査　海域生物環境調査報告書（干潟，藻場，サンゴ礁調査）第 1 巻干潟．環境省生物多様性情報システム．http://www.biodic.go.jp/reports/4-11/q00a.html（参照 2013–11–27）.
環境庁自然保護局．1994b．第 4 回自然環境保全基礎調査　海域生物環境調査報告書（干潟，藻場，サンゴ礁調査）第 2 巻藻場．環境省生物多様性情報システム．http://www.biodic.go.jp/reports/4-12/r00a.html（参照 2013–11–27）.
環境省．2013．汽水・淡水魚のレッドリスト．http://www.env.go.jp/press/file_view.php?serial=21437&hou_id=16264（参照 2014–5–28）.
環境省自然環境局生物多様性センター．2007．第 7 回自然環境局保全基礎調査　浅海域生態系調査（干潟調査）報告書．環境省生物多様性情報システム．http://www.biodic.go.jp/kiso/fnd_f.html（参照 2013–11–27）.
環境省自然環境局野生生物課．2013．日本のラムサール条約湿地—豊かな自然・多様な湿地の保全と賢明な利用—．環境省，東京，54 pp.
金　明哲．2009．統計的テキスト解析（15）～テキストの分類（2）～．ESTRELA，182: 44–49.
幸地良仁．1995．大宜味村の河川魚類．大宜味村教育委員会（編），pp. 389–420．大宜味の自然　大宜味村動物調査報告書．大宜味村教育委員会，大宜味.
幸地良仁．1997．伊平屋島の魚類．財団法人沖縄県公衆衛生協会（編），pp. 31-38．特殊鳥類等生息環境調査報告書 X—伊平屋島・久米島・南大東島・北大東島 湿地編—．沖縄県文化環境部自然保護課，那覇.
幸地良仁．1999．名護市の淡水魚類．名護市教育委員会（編），p. 119．名護市天然記念物調査報告 4．名護市教育委員会，名護.
幸地良仁．2000．沖縄県内における淡水魚類とその生息環境の現状．財団法人沖縄県公衆衛生協会（編），pp. 79–101．特殊鳥類等生息環境調査報告書 XI（改定版）．沖縄県文化環境部自然保護課，那覇.
前田　健・立原一憲．2006．沖縄島汀間川の魚類相．沖縄生物学会誌，44: 7–25.
Masuda, Y., N. Shinohara, Y. Takahashi, O. Tabeta and K. Matsuura. 1991. Occurrence of natural hybrid between pufferfishes, *Takifugu xanthopterus* and *T. vermicularis*, in Ariake Bay, Kyushu, Japan. Nippon Suisan Gakkaishi, 57: 1247–1255.
Masuda, Y., S. Takeoka, O. Tabeta and Y. Dotsu. 1987. Genetic differences between two newly described swellfishes of the genus *Lagocephalus* from southern Kyusyu, Japan. Nippon Suisan Gakkaishi, 53: 767–772.
松浦啓一・瀬能　宏．2012．黒潮と魚たち．松浦啓一（編），pp. 3–16．黒潮の魚たち．東海大学出版会，秦野.
本村浩之．2012．黒潮が育む鹿児島県の魚類多様性．松浦啓一（編），pp. 19–43．黒潮の魚たち．東海大学出版会，秦野.
本永文彦．1991．市場情報収集解析システムの開発．平成元年度沖縄県水産試験場事業報告書，79–82.
中須賀常雄・小橋川義博．1976．マングローブに関する研究 IV—（2）沖縄本島・久米島におけるマングローブの分布状況．琉球大学農学部学術報告，23: 313–337.
Nelson, G. and L. McCarthy. 1995. Two new species

of gizzard shads of the genus *Nematalosa* (Teleostei Clupeidae, Dorosomatinae) from the Persian/Arabian Gulf. Japan. J. Ichthol., 41: 379–383.

Nelson, G. and M. N. Rothman. 1973. The species of gizzard shads (Dorosomatinae) with particular reference to the Indo-Pacific region. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 150: 131–206.

西田高志・松永　敦・西田知美・佐島圭一郎・中園明信．2004．宗像郡津屋崎町沿岸魚類目録．九州大学農学部学芸雑誌，59: 113–136.

岡村　収. 2002．ドロクイ．高知県レッドデータブック（動物編）編集委員会（編），pp. 206–207．高知県レッドデータブック（動物編）—高知県の絶滅のおそれのある野生動物—．高知県文化環境部環境保全課，高知.

沖縄県．1998．自然環境の保全に関する指針（沖縄島編）．沖縄県環境保健部自然保護課，那覇，797 pp.

R Core Team. 2013. R: a language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.

Regan, C. T. 1917. A revision of the clupeoid fishes of the genera *Pomolobus*, *Brevoortia* and *Dorosoma* and their allies. Ann. Mag. Nat. Hist. (Ser. 8) 12: 297–316.

Sakai, H., M. Sato and M. Nakamura. 2001. Annotated checklist of the fishes collected from the Rivers in the Ryukyu Archipelago. Bull. Nat. Sci. Mus. (Ser. A) 27: 81–139.

阪本匡祥・町田吉彦・遠藤広光．2009．第 18 章　浦戸湾とその流入河川河口域の魚類．高知市・高知大学, pp. 416–474. 高知市総合調査　第 1 編「地域の自然」，高知市 .

桜本和美．1998．漁業管理の ABC．成山堂書店，東京．200 pp.

Sano, M., K. Okuzawa, T. Yamakawa and K. Mochizuki. 1984. A probable hybrid butterflyfish of the genus *Chaetodon* from the Ogasawara Islands. Japan. J. Ichthyol., 31: 79–82.

瀬能　宏．2008．ドロクイ．環境省自然環境局野生生物課，改訂レッドリスト付属説明資料　汽水・淡水魚類．http://www.biodic.go.jp/rdb/rdb_f.html（参照 2012–12–31）.

瀬能　宏・鈴木寿之．1980．八重山列島の淡水魚（I）．淡水魚，6: 54–65.

敷田麻美・小荒井衛．1997．1960 年以降の日本の自然海岸の改変の統計学的分析．日本沿岸域学会論文集，9: 17–25.

塩屋照雄・西村和久・吉田勝彦．1973．伊豆大島海域におけるイシダイ属天然交雑魚の記録．魚類学雑誌，20: 47–49.

立原一憲．2003．第 3 章　琉球列島の陸水環境と陸水生物．西田　睦・鹿谷法一・諸喜田茂充編，pp. 33–41．琉球列島の陸水生物．東海大学出版会，東京.

Tachihara, K., K. Nakao, K. Tokunaga, Y. Tsuhako, M. Takada and T. Shimose. 2003. Ichthyofauna in mangrove estuaries of the Okinawa, Miyako, Ishigaki and Iriomote Islnads during August from 2000 to 2002. Bull. Soc. Sea Water Sci. Jpn., 57: 481–490.

Uehara, M., H. Imai and K. Tachihara. 2009. Age and growth of two gizzard shads, *Nematalosa come* and *N. japonica*, in coastal waters around Okinawa Island, southwestern Japan. Fish. Sci., 75: 295–301.

Uehara, M., K. Iwamoto, K. Tachihcra. 2013. Early development and occurrence pattern of two *Nematalosa* species in Nakagusuku Bay, Okinawa Island, Ryukyu Archipelago. 9th Indo-Pacific Fish Conference, Abstracts, p 219.

Uehara, M., F. Kashiwagi, H. Imai and K. Tachihara. 2011. Biological traits of naturally induced hybrid individuals between two gizzard shads, *Nematalosa come* and *N. japonica*, in coastal waters around Okinawa Island, Ryukyu Archipelago, southwestern Japan. Ichthyol. Res., 58: 344–349.

Uehara, M. and K. Tachihara. 2012. Reproductive biology of Japanese gizzard shad (*Nematalosa japonica*) in coastal waters around Okinawa Island, Ryukyu Archipelago, southwestern Japan. Ichthyol. Res., 59: 314–322.

Uehara, M. and K. Tachihara. 2015. Reproductive traits of the western Pacific gizzard shad *Nematalosa come*: implications for conservation and management in a population at its distributional margin. Env. Biol. Fish., 98: 1–10.

上野輝彌・佐藤陽一．1984．コノシロ亜科 Dorosomatinae．益田　一・尼岡邦夫・荒賀忠一・上野輝彌・吉野哲夫（編），pp. 19–20., pl. 22. 日本産魚類大図鑑．東海大学出版会，東京.

鷲谷いずみ・矢原徹一．1996．保全生態学入門．文一総合出版，東京．270 pp.

Whitehead, P. J. P. 1985. FAO species catalogue. Vol. 7: clupeoid fishes of the world. An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolf-herrings. Part I—Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. FAO Fish. Synop. No. 125, 7（Pt. 1）i–x + 1–303.

山川（矢敷）彩子．2009．沖縄県における海岸埋立の状況．沖縄国際大学経済論集，5: 119–124.

横川浩治・浦山公治．2000．瀬戸内海から得られたナシフグとコモンフグの天然雑種．魚類学雑誌，47: 67–73.

吉郷英範．2007．琉球列島久米島の陸水性魚類．比和科学博物館研究報告，48: 25–51.

吉野哲夫．2005．ドロクイ．沖縄県文化環境部自然保護課（編），p. 184．改定　沖縄県の絶滅のおそれのある野生生物（動物編），レッドデータおきなわ．沖縄県文化環境部自然保護課，那覇.