原著論文　*Original Paper*

魚類学雑誌 65(1):9–20
DOI: 10.11369/jji.17–001
2018 年 4 月 25 日発行

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

鴛海智佳 [1, 2, 3]・古林敏彦 [3]・國井秀伸 [4]

1 〒 680–8553　鳥取県鳥取市湖山町南 4 丁目 101　鳥取大学大学院連合農学研究科
2 〒 699–0204　島根県松江市玉湯町林 1280–1　日本シジミ研究所
3 〒 690–0831　島根県松江市大海崎町 165　ミナミアカヒレタビラ研究会
4 〒 690–8504　島根県松江市西川津町 1060　島根大学汽水域研究センター

（2017 年 1 月 5 日受付；2017 年 11 月 14 日改訂；2017 年 11 月 20 日受理；2018 年 3 月 30 日 J–STAGE 早期公開）

キーワード：タナゴ亜科魚類 , 希少種 , 産卵期 , 成長 , 移動

魚 類 学 雑 誌
Japanese Journal of Ichthyology
© The Ichthyological Society of Japan 2018

Chika Oshiumi*, Toshihiko Kobayashi and Hidenobu Kunii. 2018. Life history and seasonal migration of the endangered bitterling *Acheilognathus tabira jordani* in Shimane Prefecture, Japan. Japan. J. Ichthyol., 65(1): 9–20. DOI: 10.11369/jji.17-001

Abstract　The life history and seasonal migration of the critically endangered freshwater fish *Acheilognathus tabira jordani* was studied in an undisclosed river in Shimane Prefecture, from April 2011 to November 2012. 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. Based on ovulation and ovipositor length, breeding of *A. tabira jordani* occurred from ca. May 15 to July 20 in 2011, and ca. April 20 to July in 2012, peaking in May and June of both years. The 2011 spawning season started later, possibly due to lower water temperature in April, than in the following year. 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.

**Corresponding author: The United Graduate School of Agricultural Science, Tottori University, 4–101 Minami, Koyama-cho, Tottori 680–8553, Japan (e-mail: nanagure@hotmail.com)*

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，淡水産のハゼ類やカジカ類，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，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（斉藤，1998；西田ほか，2006；阿部，2007；皆川ほか，2010）．

コイ科タナゴ亜科魚類（以下タナゴ類と記す）

は純淡水魚であり，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，開放的空間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．

タナゴ類は近年，イシガイ科二枚貝類と共に全国的に生息数が減少しており，タナゴ類は在来の16の種ないし亜種のうち15の種ないし亜種が絶滅危惧種に指定されている（環境省，2015）．島根県では，在来のタナゴ類ではミナミアカヒレタビラ *Acheilognathus tabira jordani*，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）．そのうち，ミナミアカヒレタビラ（以下本亜種と記す）は日本固有種であり（細谷，2013），島根県のレッドデータブックで絶滅危惧Ⅰ類に指定されている（島根県，2014）．加えて，2012年3月に島根県の「希少指定野生動植物」に指定され，採集・捕獲・飼育が禁止されており，条例上は保護されている（島根県，2012）．しかし，島根県では，過去に4–5ヶ所あった生息地のうち，現在でも継続的に生息が確認されている生息地は2ヶ所のみである．そのうちの1つである島根県西部の生息地においては，本亜種が一時絶滅寸前となっていた．現在でも保全活動が行われているが，未だ十分な回復には至っていない（鴛海，未発表）．もう一方の島根県東部の生息地においては，河川改修による環境改変やイシガイ科二枚貝類の大量死など，個体群の存続を脅かす事態が発生している（島根県，2014）．島根県西部の河川では，過去に本亜種の繁殖生態が調査され（Oshiumi and Kitamura, 2009），西部の河川において本亜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本亜種の推測される分布域が流程約6 kmで，さらに約12 km^2 の範囲で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，同所的に生息する他種の生息状況が異なる．さらに東部の河川では，本亜種が広範囲に分布していることから，水域内で季節により分布が変化している可能性がある．

そこで本研究では，島根県東部の河川に生息している本亜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と，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た．

材料と方法

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，調査河川の位置と名称については省略する）．本河川の流域には住宅地や市街地，水田が広がり，住宅排水や水田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きわめて緩やかで，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亜種，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，そのほか純淡水魚ではフナ属 *Carassius* spp. やタモロコ属 *Gnathopogon* spp.，オイカワ *Opsariichthys platypus*，カワヒガイ *Sarcocheilichthys variegatus variegatus*，カマツカ *Pseudogobio esocinus* 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* など，通し回遊魚ではウキゴリ *Gymnogobius urotaenia* やヌマチチブ *Tridentiger brevispinis* など，様々な生活型を持つ魚類が約30種確認されている（鴛海，未発表）．

調査方法　本亜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（Fig. 1）で，2011年4月から2012年11月にかけて，集魚剤を入れた採集罠セルビン（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．調査頻度は，本亜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

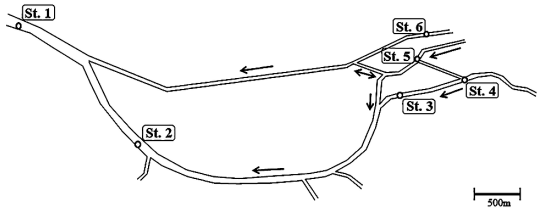

Fig. 1. Diagram of stream structure at the study site in eastern Shimane Prefecture. The river name is not given for reasons of protection. Circles indicate sampling sites of *Acheilognathus tabira jordani*. Arrows denote direction of water flow.

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，本亜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，現地で定規を用いて標準体長（Standard length，以下 SL と記す）と，採集されたすべての雌について産卵管長（Ovipositor length，以下 OPL と記す）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ヶ所に皮下注射し，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採捕された場合には，体長を記録し再放流した．

本亜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，本亜種の調査地点 6 地点のうち 5 地点（Fig. 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 m × 10 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すべて採取し，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 m × 20 m）の範囲内，St. 5 においては 2012 年 1 月 8 日に 150 m^2（5 m × 30 m）の範囲内，St. 6 においては 2012 年 3 月 10 日に 100 m^2（5 m × 20 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 年に調査で採捕された，全調査地点の本亜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採捕数に対する雌採捕数の割合を用い，性比の偏りの検定は x^2 検定を用いた．

結　　果

繁殖生態　本亜種の 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（Fig. 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（Fig. 2）．

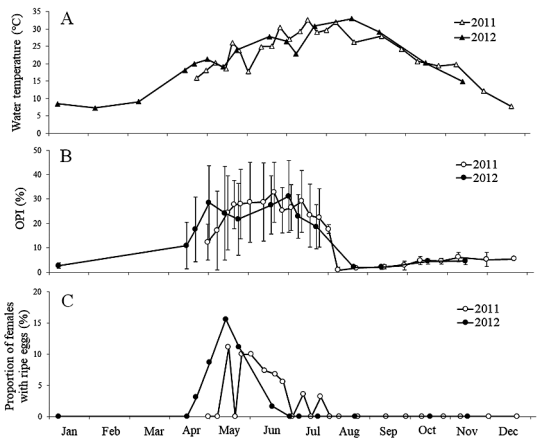

Fig. 2. Seasonal changes in water temperature (A), mean (± SD) ovipositor index (%) (OPI, ratio of ovipositor length to standard length) (B) and ratio of females with ripe eggs (%) (C).

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（Fig. 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平均 OPL ±標準偏差は 26.8 ± 5.1 mm（範囲 14–39, n = 45），平均 SL ±標準偏差は 53.3 ± 7.4 mm（範囲 39.5–67.5, n = 45）であった．1 個体あたりの平均孕卵数±標準偏差は 38.0 ± 27.4 粒（範囲 4–115, n = 45）であった．

体長分布の月別変化とコホート解析　調査では 18 mm SL 以上の個体が採捕された．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（Fig. 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（Fig. 3）から算出された平均体長の推移を Fig. 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．

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（Fig. 5）．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 0.01mm SL（n = 3）であった．

再捕された 56 個体のうち，2012 年 1 月 8 日までに採捕された 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（Fig. 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（Fig. 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 で採捕された．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 と St. 5 の間であり，距離は約 5.3 km であった．

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採捕個体数の推移を Fig. 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）で多く採捕され，8 月と 9 月は，雌は St. 1, 2 では採捕されず，雄も少数であった．10 月と 11 月は雌雄共に上流域での採捕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．

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（Table 1），イシガイ *Nodularia douglasiae nipponensis*，カラスガイ *Cristaria plicate*,

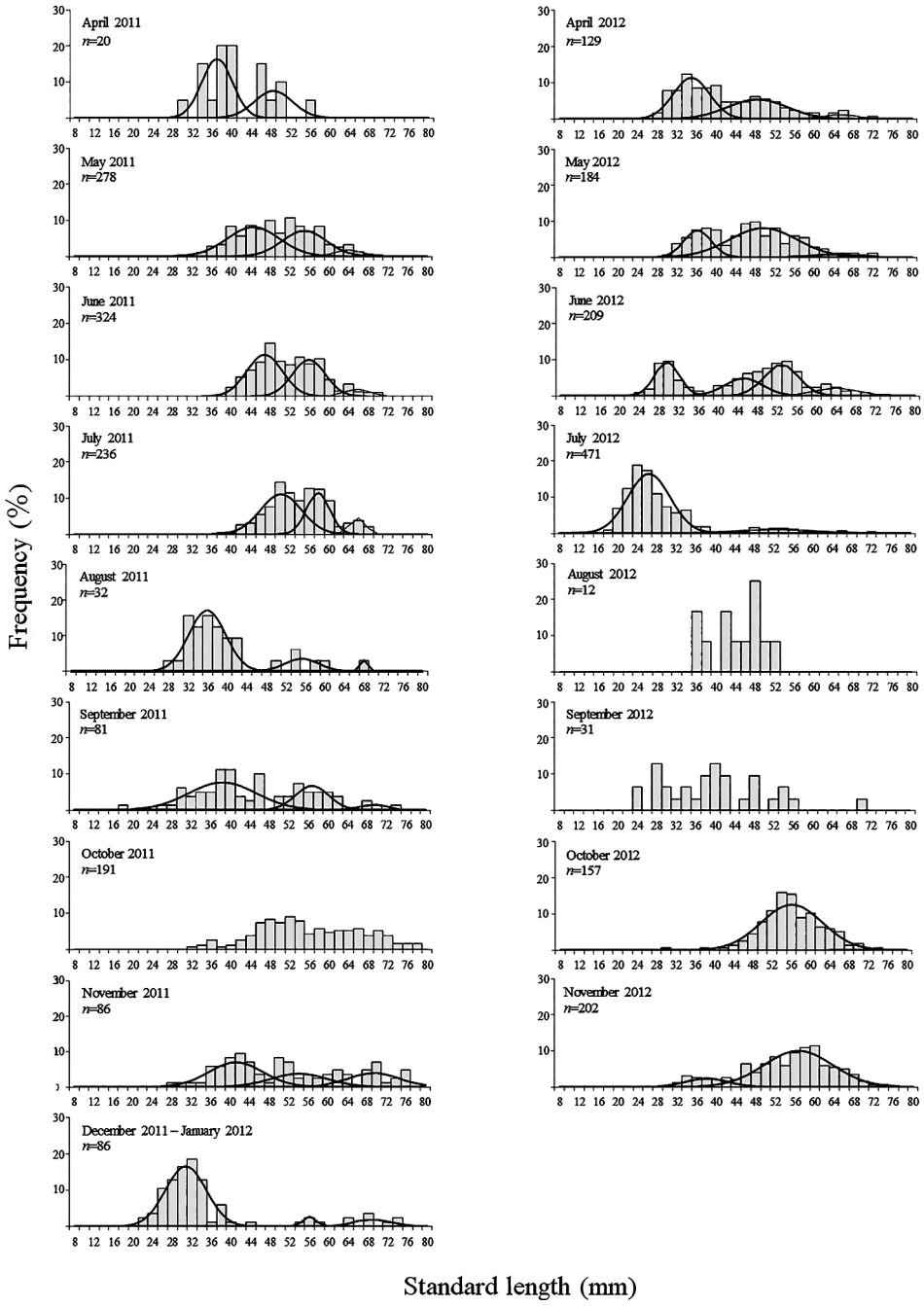

Fig. 3. Monthly changes in length-frequency distribution of *Acheilognathus tabira jordani* superimposed with normal curves determined using MS Excel Solver (Aizawa et al., 1999).

Table 1. Number of individuals of unionid mussels at each station in eastern Shimane Prefecture

Species	St.1	St.2	St.3	St.5	St.6
	5–Jun	5–Jun	10–May	10–May	8–Jan
Sinanodonta spp.	0.53	1.26	0.12	0.10	0.00
Cristaria plicata	2.50	0.86	0.00	0.00	0.00
Nodularia douglasiae nipponensis	11.76	0.06	0.00	0.00	0.00

Figures indicate number of individuals per m^2.

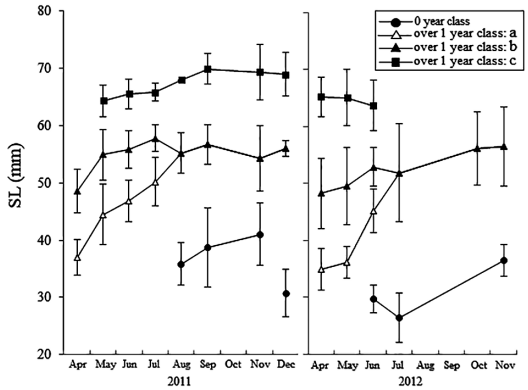

Fig. 4. Seasonal changes in mean standard length (SL) of 0 and over 1 year classes of *Acheilognathus tabira jordani*. Error bar = 1SD.

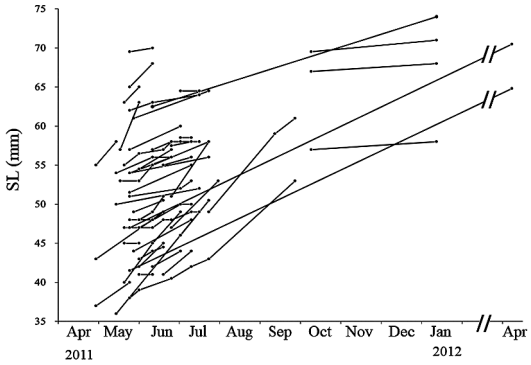

Fig. 5. Changes in standard length (SL) of individual *Acheilognathus tabira jordani*. Samples marked and recaptured between April 2011 and April 2012.

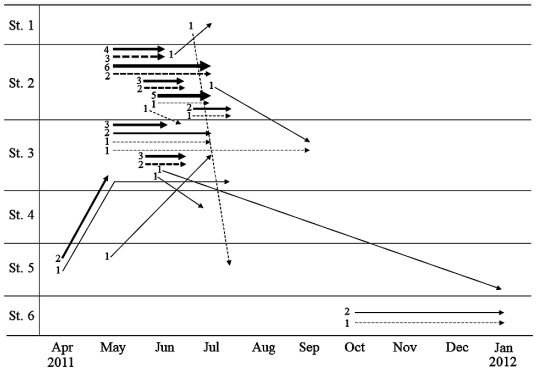

Fig. 6. Relationship between first collected and recaptured sampling sites of individual *Acheilognathus tabira jordani*. Samples marked and recaptured between April 2011 and January 2012. Solid and dotted lines indicate females and males, respectively. Numbers indicate number of individuals.

ドブガイ属 *Sinanodonta* spp. 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．

性比　2012 年における，地点ごとの雄に対する雌の比率を Fig. 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. 1–3 において採捕され，St. 5 と St. 6 では未採捕であった．

考　　察

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，島根県東部における本亜種の繁殖期は，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 月頃であることが推測され，その盛期は 5 月から 6 月であったと考えられる（Fig. 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（Fig. 9）．さらに，3 月から 5 月の

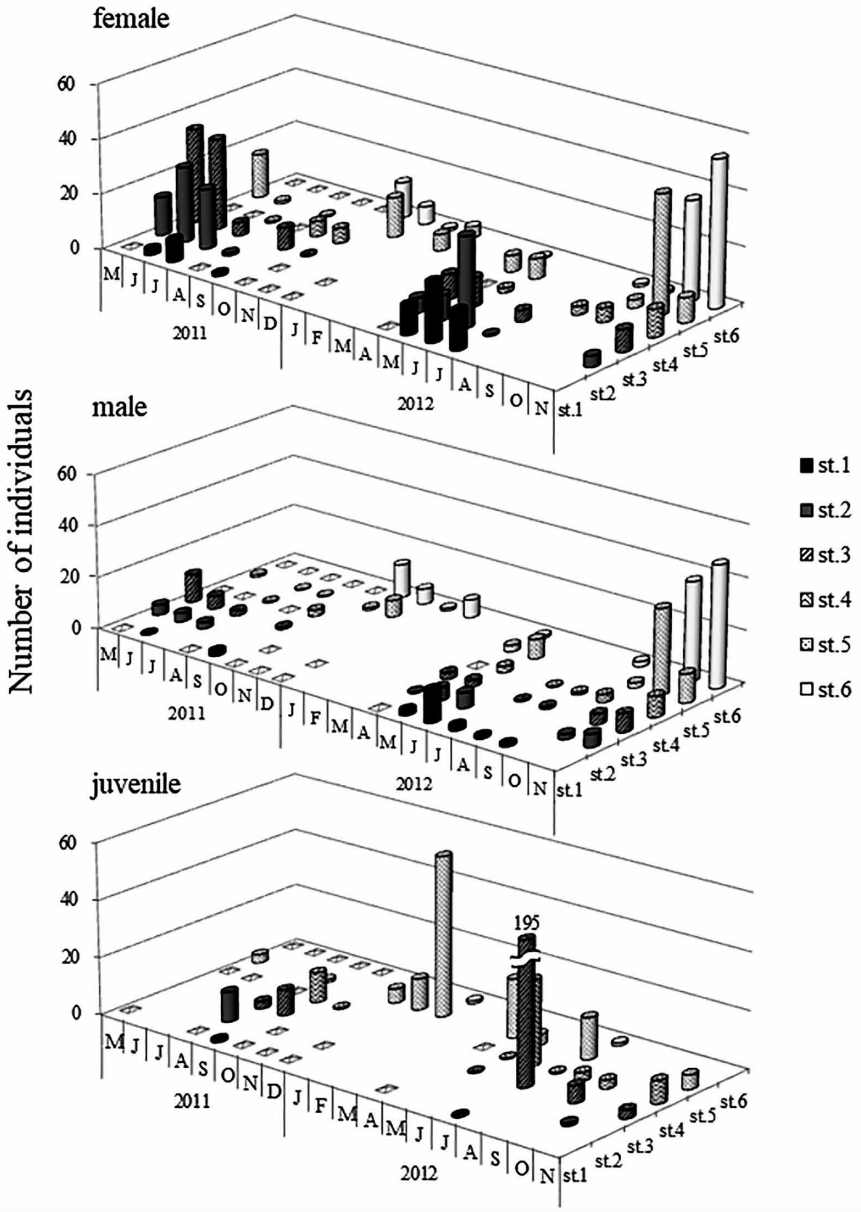

Fig. 7. Spatial-temporal changes in number of individual *Acheilognathus tabira jordani* collected per survey from 25 May 2011 to 10 November 2012. Squares and blanks indicate non-sampled and uncollected, respectively.

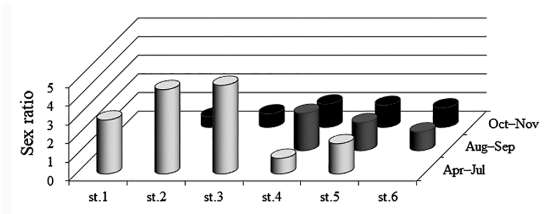

Fig. 8. Seasonal and areal variations in sex ratios (female/male) of *Acheilognathus tabira jordani* in April 2012 to November 2012. Blanks indicate uncollected.

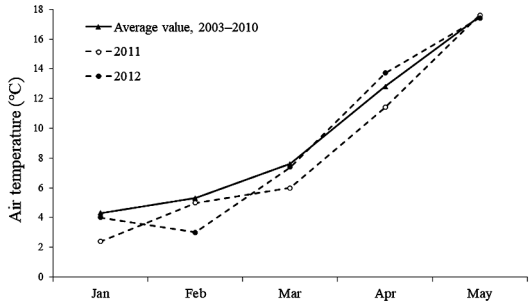

Fig. 9. Time series of average air temperatures at Hikawa from January to May. Monthly average values for 2003–2010 calculated from data provided by Japan Meteorological Agency. Monthly average values for 2011 and 2012 provided by Japan Meteorological Agency.

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低かったが，3 月から 4 月は平年並みであった（Fig. 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．

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（Fig. 5）．島根県西部で調査された本亜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）．本亜種の 2011 年の繁殖期が 5 月半ばから開始されていたとすると，浮出時期は 6 月以降であったと考えられる．6 月に浮出した稚魚は，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 月頃に浮出するため，成長に適したと考えられる時期が 8 月から 9 月の 2ヶ月のみであったと考えられる．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（Fig. 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（Fig. 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，本亜種個体群は，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 月にかけては本亜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，産卵期には成長が遅滞することを示しており，タナゴ亜科魚類のオオタナゴ *Acheilognathus macropterus* 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 *Acheilognathus longipinnis* 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，本調査地での本亜種の寿命もおよそ 2 年であると考えられる．

イシガイ科二枚貝類の分布　本河川では種によって主要な分布域が異なり，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ブ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（鴛海，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．

水域内での季節移動　本研究による再捕結果から，本亜種は，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雄性ホルモ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，本亜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．本亜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 *Micropterus salmoides* やブルーギル *Lepomis macrochirus* 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（鴛海，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，本亜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．

性比　本調査地では，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 *Rhodeus seriseus* 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，本亜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，その結果採捕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亜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）．

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），本亜種も，山陰地方では従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り，氾濫原の消失や河川・水路間の連続性が失われ，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，その後本亜種も激減した．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亜種に対する保全策は，工事中の配慮および「個体」の保護が主となっており（鴛海，未発表），本亜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，本亜種は，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．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では，本亜種と近縁のアカヒレタビラ *Acheilognathus tabira erythropterus* において最大約 3 km の移動が確認されており，タイリクバラタナゴよりも移動能力が高いこと，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 *Acheilognathus melanogaster* 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）．

本亜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．今後は，本生息地における本亜種の分布や移動を左右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実施の際には，本亜種およびその他の在来魚の生息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課題である．

謝　　辞

本研究をおこなうにあたり，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頂いた．日本シジミ研究所の細澤豪志氏，尾島徹哉氏にはイシガイ科二枚貝類の潜水調査を手伝って頂いた．星川和夫元島根大学教授，山口啓子島根大学教授にはご指導とご助言を頂いた．北村淳一三重県総合博物館学芸員，原口展子島根大学特任助教には論文の内容等について有益なご助言を頂いた．片山知史東北大学教授，新部一太郎島根大学研究員，細澤豪志日本シジミ研究所主任研究員には統計処理についてご助言を頂いた．中村幹雄日本シジミ研究所所長には研究の指導を頂くと共に様々な便宜をはかって頂いた．また，担当編集委員と査読者の方々には本論文の改訂に際し多くの有益な助言を頂いた．以上の方々に厚くお礼を申し上げます．

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），pp. 223–241．魚類生態学の基礎．恒星社厚生閣，東京．
Aldridge, D. C. 1999. Development of European bitterling in the gills of freshwater mussels. J. Fish Biol., 54: 138–151.
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の生殖年周期．日本水産学会誌，46: 299–305.
福原修一・前川　渉・長田芳和．1998．九州北西部の 3 小河川におけるタナゴ類産卵床利用の比較．大阪教育大学紀要第Ⅲ部門，第 1 号 : 27–37.
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），pp. 141–153．川と海を回遊する淡水魚－生活史と進化－．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.
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.
細谷和海．2013．ミナミアカヒレタビラ．中坊徹次（編）．p. 313．日本産魚類検索－全種の同定－第 3 版．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.
岩田明久．2006．アユモドキの生存条件について水田農業の持つ意味．保全生態学研究，11: 133–141.
環境省．2015．環境省レッドリスト 2015，汽水・淡水魚類．環境省ホームページ：http://www.env.go.jp/press/files/jp/28060.pdf（参照 2016-11-15）
川那部浩哉・水野信彦・細谷和海（編）．2001．日本の淡水魚．山と渓谷社，東京．719 pp.
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，出雲．
気象庁．2016．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 2016-12-10）
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.
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パラ *Acheilognathus longiponnis* の繁殖生態と生活史．魚類学雑誌，57: 35–42.
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.
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.
皆川明子・髙木強治・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.
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.
水野信彦・後藤　晃（編）．1999．日本の淡水魚類．東海大学出版会，秦野．244 pp.
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., in press (DOI 10.1007/s10228-016-0562-3).
長田芳和．1985．溜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.
Nagata, Y. and Y. Nakata. 1988. Distribution of six species of bitterlings in a creek in Fukuoka Prefecture, Japan. Japan. J. Ichthyol., 35: 320–331.
中島　淳・島谷幸宏・厳島　怜・鬼倉徳雄．2010．魚類の生物的指数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，東京．306 pp.
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.
小川力也．2011．氾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），pp. 20–47．絶対絶命の淡水魚イタセンパラ．東海大学出版会，秦野．
Oshiumi, C. and J. Kitamura. 2009. The reproductive ecology of the southern red tabira bitterling *Acheilognathus tabira jordani* in Japan. J. Fish Biol., 75: 655–667.
斉藤憲治・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.
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.
島根県．2012．島根県希少野生動植物の保護に関する条例：http://www.pref.shimane.lg.jp/infra/nature/shizen/yasei/hogojourei.html（参照 2016-8-24）
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．83 pp.
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．296 pp.
島根県・松江気象台．2011．島根の気象．2011 年年報．pp. 1–2.
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.
Smith, C., M. Reichard, P. Jurajda and M. Przybylski. 2004. The reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*) . J. Zool., 262: 107–124.
Solomon, G., K. Matushita, M. Shimizu and Y. Nose. 1985. Age and growth of rose bitterling in Shin Tone River. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 51: 55–62.
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.
竹下直彦・鬼倉徳雄・松井誠一・木村清朗．2004．降下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．水産大学校研究報告，52: 82–92.
Tockner, K. and J. A. Stanford. 2002. Review of riverine flood plains: present state and future trends. Environ. Conserv., 29: 308–330.
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），pp. 100–133．現代の魚類学．朝倉書店，東京．
海野徹也・山本雅樹・笹田直樹・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.
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，32: 125–132.
山下慎吾．2008．氾濫原と魚の話．四万十・流域圏学会誌，8: 15–22.