

博士論文

琉球諸島西表島におけるコモチサヨリの生活史

金井 貴弘

目次

第1章	緒言	1
1-1	背景と目的	1
1-2	調査地の概要	4
1-3	本論文の構成	5
第2章	日齢と成長	9
2-1	材料と方法	10
2-2	結果	14
2-2-1	日齢と成長	14
2-2-2	体長と顎形態の関係	17
2-2-3	体長と臀鰭第6軟条長の関係	18
2-3	考察	18
第3章	繁殖	39
3-1	材料と方法	40
3-2	結果	43
3-2-1	成熟と体長の関係	43
3-2-2	産仔期	44
3-2-3	孕卵数	45
3-2-3	オスの臀鰭第6軟条長と成熟の関係	46
3-2-4	産仔日と潮汐の関係	46
3-3	考察	46

第4章	食性	61
4-1	材料と方法	62
4-2	結果	65
4-2-1	成長に伴う食性の変化	65
4-2-2	季節による食性の変化	66
4-3	考察	67
第5章	移動	74
5-1	材料と方法	75
5-2	結果	80
5-3	考察	83
第6章	総合考察	92
6-1	生活史	92
6-2	保全方策の提言	95
	要約	99
	謝辞	106
	引用文献	108

第1章 緒言

1-1 背景と目的

ダツ目 Beloniformes サヨリ科 Hemiramphidae は 2 亜科（サヨリ亜科 Hemiramphinae とコモチサヨリ亜科 Zenarchopterinae）, 14 属で構成され, 約 117 種が属する分類群である (Collette 2004) . 本科魚類は細長く伸長した体と突出した特長的な下顎をもち, その先端部が多くの種で赤, 橙もしくは黄色になることが知られている. また, 胃がなく, 咽頭歯をもつことも特徴となっている (Parenti 1987) . サヨリ科魚類は太平洋, 大西洋およびインド洋の淡水域から汽水域, 海域までの様々な水域の表層付近に生息している (Nelson 2006) .

サヨリ亜科に属する種 (約 63 種) は, 一部の種が河口域や河川で見られるが, 主に海域に生息しているグループである (Collette 2004) . この中には, 水産資源として重要な種, 例えば日本国内ではサヨリ *Hyporhamphus sajori*, 南オーストラリアでは *Hyporhamphus melanochir* などが含まれている (Tsuji and Sadakata 2000, Knight *et al.* 2007) . サヨリ亜科魚類に関する生態学的な研究はこれまで盛んに行われている. 例えばサヨリやサヨリ属 3 種 (*Hyporhamphus australis*, *Hy. melanochir*, *Hyporhamphus regularis ardelio*) における年齢と成長 (Jones 1990, Li *et al.* 1997, Stewart and Hughes 2007) , サヨリ属 3 種 (センニンサヨリ *Hyporhamphus*

quoyi, *Hyporhamphus georgii*, *Hy. melanochir*) およびホシザヨリ属 2 種 (ホシザヨリ *Hemirhamphus far* と *Hemirhamphus marginatus*) における食性 (Talwar 1967, Earl *et al.* 2011) , ホシザヨリ属 2 種 (*Hemirhamphus balao* と *Hemirhamphus brasiliensis*) における繁殖 (McBride and Thurman 2003) などである。

一方, コモチサヨリ亜科に属する種 (約 54 種) は, インド・太平洋沿岸の河川淡水域から河口汽水域に生息しているグループであり, オスは臀鰭の変化したアンドロポディウムという生殖脚をもち, 体内受精で卵胎生と言われている (Nelson 2006, Helfman *et al.* 2009) . 本亜科に関する生態学的な研究はこれまでほとんど行われておらず, *Dermogenys* 属と *Nomorhamphus* 属における初期発生 (Meisner and Burns 1997) , コモチサヨリ属 2 種 (*Zenarchopterus buffonis* と *Zenarchopterus gilli*) の繁殖行動 (Kottelat and Lim 1999) など, 一部の種の断片的な報告がなされているにすぎない。

コモチサヨリ亜科において, 日本国内に分布する種はコモチサヨリ *Zenarchopterus dunckeri* の一種のみである (中坊 2013) . 本種は日本や台湾, タイ, インドネシア, アンダマン諸島などの西部太平洋からインド洋にかけての熱帯・亜熱帯の河口汽水域に広く分布する (Meguro 1972, Kuo and Shao 1999, Allen and Adrim 2003, Ikejima *et al.* 2003) . 日本国内では宮古島および八重山諸島に分布することが知られており, 本種の分布の北限とされている (Meguro 1972,

Shibuno *et al.* 2008) . コモチサヨリは、標準体長（以下、体長）が最大で 13 cm 程度の小型種であり、多くのサヨリ科魚種と同様に下顎が伸長し、体は細長く円筒形、尾鰭後縁はやや丸みを帯びた截形といった形態的特徴を有している（図 1-1）（中坊 2013） .

コモチサヨリは日本国内において 2007 年から準絶滅危惧種に指定されている（環境省レッドリスト http://www.env.go.jp/press/file_view.php?serial=21437&hou_id=16264） . しかし、日本国内における本種の生態については、河口域やマングローブ水域に生息していること（Meguro 1972, Shibuno *et al.* 2008） , 一部の個体においてアリ等の陸生昆虫を餌としていること（Nanjo *et al.* 2008） など、断片的な知見のみが報告されているにすぎない . 他の汽水域魚類にみられるように、本種は海洋と河川を行き来するのか、それとも生涯、汽水域内に留まって生活するのかもわかっていない . このような現状では有効な保全策を確立することは難しいと考えられる .

そこで本研究では、琉球諸島西表島の浦内川に生息するコモチサヨリの日齢と成長、繁殖、食性、移動について明らかにすることを目的とした . また、本研究の成果は、単にコモチサヨリの生態を明らかにするに留まらず、マングローブ水域において類似した生活史を送る他の希少魚種の保全を図る際の基礎的知見になりうると考える . 特に、耳石を用いた移動の推定は、マングローブ魚

類に対するケーススタディとしての役割も担っていると考える。

1-2 調査地の概要

本研究では、沖縄県西表島の北部に位置する浦内川河口域 (24°24'N, 123°46'E) を調査地とした (図 1-2) 。本河川は全長が約 39km, 流域面積が約 54km² に及ぶ沖縄県内において最長の河川である (沖縄県ホームページ http://www.pref.okinawa.jp/kasen/con02/02_1_1_7.html, http://www.pref.okinawa.jp/kasen/con15/pdf/sitei/05_yaeyama.pdf) 。塩分の影響を受ける汽水域は河口から約 8 km の範囲であり, 両岸にはヤエヤマヒルギ *Rhizophora stylosa*, オヒルギ *Bruguiera gymnorrhiza*, メヒルギ *Kandelia obovata*, ヒルギダマシ *Avicennia marina* などによって構成されるマングローブ林が存在している (中須賀 1976) 。また, 本河川の河口西側には支流があり, 上流から運ばれた大量の土砂が支流と本流の合流地点で堆積し, 大規模な干潟が形成されている。その支流周辺はこれまで人為的影響をほとんど受けていないため, 国内において二番目に大規模なマングローブ林の原生林が発達している (築川 2013) 。本調査地の潮位差は約 1.5 m であり, マングローブの支持根や気根は満潮時に水没し, 干潮時に部分的に露出している。このようなマングローブ水域は本種の良好な生息場となっており, 稚魚から成魚まで多くの個体を観察することができる (仔稚魚は支持根周

辺などに 0.25–1 個体/ m², 成魚は河口支流域などに 0.15–0.5 個体 / m² の密度で生息する) (金井未発表データ) .

本研究では, 浦内川の塩分勾配に合わせて感潮域上流部, 感潮域中流部, 感潮域下流部, 浦内湾の湾奥部 (以下, 上流部, 中流部, 下流部, 河口部とする) の 4 地点を採集・環境調査場所として設けた (図 1-2) .

1-3 本論文の構成

本論文は 6 章からなり, 各章の内容は以下のとおりである. まず, 本章に続く第 2 章では, コモチサヨリの日齢と成長の関係を明らかにするために, 各個体の体長と耳石の輪紋数 (日輪数) を調べた. また, 産仔日の推定も行った. さらに, 顎形態と臀鰭第 6 軟条長が体長とともにどのように変化するかも調べた.

第 3 章では, 繁殖について明らかにした. 成魚の生殖腺体指数と生殖腺の成熟段階を毎月調べ, それらの経月変化から産仔期を推定した. また, 孕卵数とともに, 本種が卵胎生かどうか調べた. 加えて, オスの臀鰭第 6 軟条長と成熟の関係についても調べた. さらに, 採集した各個体の産仔日と潮汐データを用いて, 産仔日と潮汐の関係を検討した.

第 4 章では, 食性を明らかにした. 同じ季節に採集した成長段階の異なる個

体を調べることで、成長に伴う食性の変化および顎形態による食性の変化を調べた。また異なる季節に採集した同じ成長段階の個体（成魚）を調べることで、季節による食性の変化を明らかにした。

第 5 章では、コモチサヨリが生活史において河川と海を行き来している回遊魚なのか、それとも汽水域に留まる非回遊魚なのかを、耳石の微量元素分析により明らかにした。飼育実験から、汽水域に生息する個体から得られるであろう耳石 Li/Ca 比と Sr/Ca 比の最小値と最大値を推定し、野外で得られた個体の値と比較した。

第 6 章の総合考察では、各章で明らかになった知見をもとに、西表島浦内川におけるコモチサヨリの生活史について総合的に論じた。また、本種の生活史特性を活かした保全方策についても検討した。

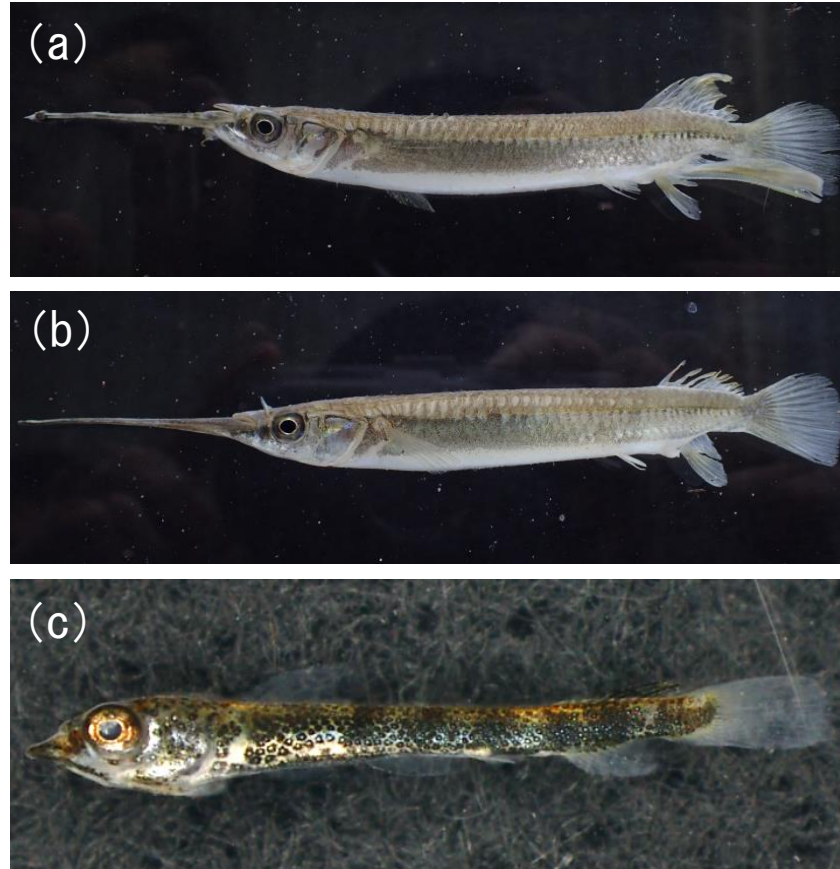


図 1-1 沖縄県西表島の浦内川で採集したコモチサヨリ *Zenarchopterus dunckeri*
(a) オス成魚 (標準体長 85.7 mm) , (b) メス成魚 (89.2 mm) , (c) 稚魚 (9.1 mm)

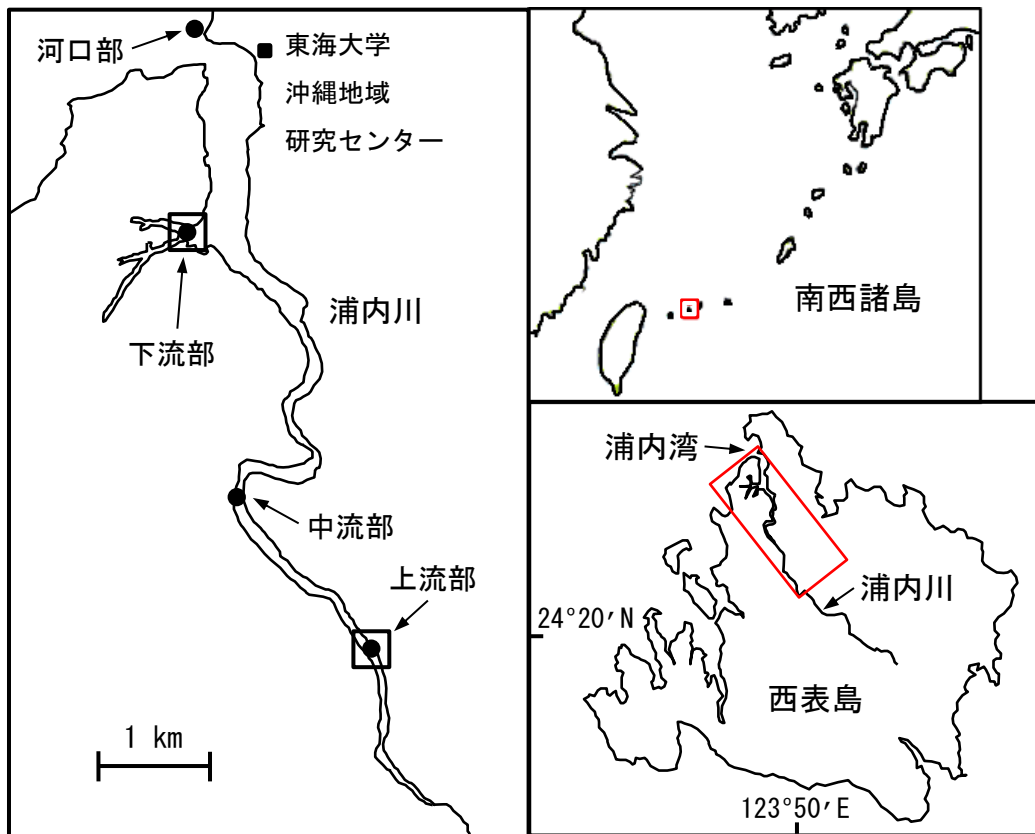


図 1-2 調査地の沖縄県西表島浦内川
 ●は環境調査地点, □はコモチサヨリの採集地点

第 2 章 日齢と成長

はじめに

耳石を用いたサヨリ科魚類の年齢・日齢と成長に関する研究は、これまでいくつかの種で報告されている。例えば、日本海・黄海・渤海におけるサヨリ (Li *et al.* 1997, Sokolovsky and Sokolovskaya 1999) , フロリダ南東部におけるホシザヨリ属の *Hemirhamphus balao* や *Hemirhamphus brasiliensis* (Berkeley and Houde 1978) , オーストラリアにおけるサヨリ属の *Hyporhamphus australis* , *Hyporhamphus melanochir* , *Hyporhamphus regularis ardelio* や *Arrhamphus* 属の *A. sclerolepis krefftii* (Jones 1990, Stewart and Hughes 2007) である。また、サヨリの仔稚魚について飼育実験を行い、耳石輪紋が日輪であることを明らかにした研究もある (Nakaya *et al.* 2008) .

しかし、コモチサヨリを含むコモチサヨリ属魚類の日齢と成長に関する研究は、これまでまったく報告されていない。また、サヨリ科魚類の特徴である顎形態の、成長に伴う変化を調べた研究は、サヨリの仔稚魚であるものの (大屋・岡 1981) , コモチサヨリ属については皆無である。また、コモチサヨリ属の特徴として、オスは臀鰭第 6 軟条が変化したアンドロポディウムという生殖脚をもつことが知られているが (Nelson 2006, Helfman *et al.* 2009) , その長さや体長

の関係について調べた研究もまったくないのが現状である。

そこで、本章では浦内川に生息するコモチサヨリの日齢と成長を明らかにすることを目的として、まず飼育実験を行い、本種の耳石輪紋が日輪であるかどうかを検証した。次に、野外採集個体の耳石輪紋の計数を行い、最高日齢（寿命）を明らかにするとともに、各日齢の標準体長（以下、体長）から成長曲線の推定を行った。加えて、体長と顎形態、および体長とオスの臀鰭第 6 軟条長との関係についても検討した。

2-1 材料と方法

コモチサヨリの耳石輪紋が日輪であるかどうかを明らかにするために、飼育実験を行った。まず、2013 年 6 月に浦内川下流部の支流域（図 2-1）において、手網を用いて仔稚魚 40 個体〔体長のレンジは 5.0–10.2 mm、平均値は 7.3 mm±1.0 mm（標準偏差）〕を採集した。採集した個体は、アリザリン・コンプレクソン（以下、ALC）を 50 mg/L の濃度で溶かした水に 24 時間浸漬し、耳石の外縁部を染色することで、飼育開始時の標識（以下、ALC リング）とした（図 2-2a）。ALC 浸漬後、屋外に設置した水槽（60 cm × 30 cm × 36 cm, 65L）に、浦内湾の海水と汲み置きした水道水を用いて、採集地と同様の塩分（25 psu）に調整した水を入れ、標識した稚魚を自然光下で 30 日間飼育した。飼育期間中は、人工飼料

(おとひめ B2, 日清丸紅飼料社製) を 1 日に 2 回与え, 食べ残しは直ちに回収した。飼育水の水温は 28°C 前後であった。また, 5 日に一度, 海水と汲み置き水道水を用いて, 飼育水の約 3 分の 1 (20L) を交換した。飼育仔稚魚は 3, 6, 9, 12, 15, 20, 25, 30 日目 (計 8 回) にそれぞれ 5 個体ずつ水槽から取り出し, 直ちに冷凍保存した。なお, 飼育期間中に死亡した個体はおらず, 30 日目に取り出した個体の体長は 31.1–39.3 mm (平均値は 33.8±5.2 mm) までに成長していた。

飼育実験終了後, 冷凍保存した標本の体長を 0.1 mm の精度で測定し, 左右一対の耳石 (扁平石) を取り出した。耳石はよく水洗した後, 風乾して保存した。

輪紋計数のための耳石切片は以下の手順で作製した。まず, 左側の耳石をスライドガラス上へのせ, エナメル樹脂を用いて包埋した。その際, 耳石は外側が上になるようにした。包埋した耳石は, 紙やすり (800 μm) およびラッピングフィルム (12, 3 および 0.5 μm) (3M 社製) を用いて, 耳石核および耳石縁辺部が露出するよう研磨した。研磨後, ミリ Q 水を用いて洗浄を行い, 風乾した。このようにして作製した耳石切片を光学顕微鏡下で, JISEKI ソフトウェア (RATOC システム社製) を用いて ALC リングから外側の輪紋を計数した (図 2–2b)。

次に, 本種の日齢と成長を明らかにするために, 標本の採集と耳石解析を行

った。2012年12月から2013年11月にかけて、浦内川下流部の支流で投網および曳網を用いて毎月、成魚（オスとメスともに体長60 mm以上、第3章参照）のオスを8-18個体（合計で154個体）、メスを6-15個体（合計で133個体）採集した（表2-1）。さらに、仔稚魚が出現した2013年4月から10月にかけて手網を用い、毎月5-20個体（合計で115個体）の仔稚魚を採集した（表2-2）。

耳石半径と体長との関係を求めるために、採集した標本の中から、採集時期、体長、性比に偏りがないように、成魚のオス74個体（体長のレンジは60.0-103.8 mm、平均値は 80.5 ± 12.5 mm）とメス73個体（60.7-101.1 mm、 78.4 ± 12.7 mm）、仔稚魚35個体（7.4-49.2 mm、 30.2 ± 14.3 mm）を選び、解析に供した。また、産仔期の違いによるコホートの分離および成長曲線と寿命の推定には、成魚のオス100個体（60.0-103.8 mm、 79.8 ± 11.2 mm）とメス100個体（60.7-101.1 mm、 77.3 ± 14.6 mm）を選出した。

各個体の体長を測定した後、耳石（扁平石）を摘出し、上述した飼育個体と同様の方法で耳石切片を作製した。耳石切片は、JISEKIソフトウェアを用いて、輪紋を計数するとともに、耳石核の中心から体軸前方の耳石縁辺までの距離（耳石半径）、各輪紋までの距離（輪紋半径）、および輪紋と輪紋との間の距離（輪紋間隔）を0.1 μ m単位で測定した（図2-3）。

次に、耳石半径と体長との関係を求め、上述した成魚（オスとメスそれぞれ 100 個体）の個体ごとに、各輪紋の半径から輪紋形成時の体長を推定した。また、日齢を用いて採集日から産仔日を推定し、複数の産仔期による異なったコホートが存在するかどうかを最尤法で調べた（MacDonald and Pitcher 1979, Haddon 2011）。計算には、MS-Excel（Microsoft 社製）にアドインされたソルバーを用いた。

異なったコホートが存在した場合、コホート間で成長に違いがみられる可能性がある。このため、各コホートのオスとメスについて以下の von Bertalanffy の成長式を用い、非線形最小二乗法によるパラメータ推定法で成長曲線を求めた。

$$L_t = L_\infty [1 - \exp\{-S - K(t - t_0)\}]$$

$$S = A \sin\left(\frac{2\pi(t - p)}{365}\right)$$

ここで、 L_t は t 日齢時の体長、 L_∞ は極限体長、 K は成長係数、 t_0 は体長が 0 の時の日齢を示す。なお、本研究では成長式に季節変動を表す項 S を加えることで、季節性を加味した（Haddon 2011）。この項における p は季節変動が始まる日、 A は季節変動の大きさを示す係数を示す。計算には、MS-Excel にアドインされたソルバーを用いた。

本種の体長と顎形態の関係および体長と臀鰭第 6 軟条長との関係を明らかに

するために、採集した個体の顎形態と第6軟条長の計測を行った。2012年12月から2013年11月に浦内川下流部の支流域で採集した標本の中から（表2-1, 2-2）、採集時期、体長、性比に偏りがないように、オス102個体（体長のレンジは32.6–103.8 mm, 平均値は 76.6 ± 16.8 mm）とメス103個体（35.4–101.1 mm, 77.7 ± 15.6 mm）、性別不明の仔稚魚23個体（5.0–31.2 mm, 16.9 ± 8.2 mm）を選び、解析に供した。顎形態については、各個体の上顎長、下顎長、口径、口幅をノギスにて0.1 mmの精度で測定し（図2-4）、それぞれの部位の体長に対する割合（%）を算出し、体長との関係を調べた。さらに、臀鰭第6軟条長を0.1 mmの精度で測定し、体長に対する割合（%）を求め、体長との関係をオスとメスおよび性別不明の仔稚魚の間で比較した。これによって、オスの臀鰭第6軟条がどの成長段階で変化するのかを検討した。

2-2 結果

2-2-1 日齢と成長

コモチサヨリは卵胎生と言われているため、産仔時にはすでに耳石輪紋が形成されている可能性がある。本研究では胎仔を得ることができなかったため、ここでは野外で採集した最小個体を用いて、産仔時以前に形成される輪紋数の推定を試みた。アクアマリンふくしま（水族館）では、1999年に本種の繁殖に

我が国で初めて成功し、日本動物園水族館協会の繁殖賞を受賞した。その時の記録によると、出産直後の仔魚（7 個体）の平均全長は 8.2 mm であった（アクアマリンふくしまの松崎浩二氏，私信）。これは、体長に換算すると 5 mm 前後に相当する。本研究で採集した個体のうち、最小のものは体長 5.0–5.2 mm（5 個体）であり、水族館の産仔個体の大きさと一致する。したがって、本研究の最小個体は産仔直後のものである可能性が非常に高い。これらの耳石には、核から縁辺までの間に明瞭な 3 本の輪紋が形成されていた。これは、産仔されるまでに 3 本の輪紋が形成されることを示唆している。したがって、本研究では、産仔後の第 1 輪は耳石核から第 4 番目の輪紋とした。

飼育実験の結果から、飼育日数（X）と ALC リングの外側に形成された耳石輪紋数（Y）との関係をみたところ、両者には以下の有意な直線関係があることが明らかになった（図 2-5）。

$$Y = 0.97X + 0.26 \quad (r^2 = 0.992, p < 0.001, n = 38) \quad (\text{式 2-1})$$

この直線の傾きは 1 と有意に異ならなかったため（t 検定, $t = 1.912$, $p = 0.926$ ），本種の耳石輪紋は 1 日に 1 本形成される日輪であることがわかった。

また、野外採集個体の耳石半径（R, μm ）と体長（SL, mm）との関係をみたところ、この両者にも以下の有意な直線関係が認められた（図 2-6）。

$$SL = 0.063R + 0.74 \quad (r^2 = 0.989, p < 0.001, n = 182) \quad (\text{式 2-2})$$

次に、成魚（オスとメスそれぞれ 100 個体）の各個体において、産仔後の日齢を求め、採集日から逆算することによって産仔日を推定した。調査個体の中で日齢の査定が可能であった個体は、オスで 87%（87 個体）、メスで 93%（93 個体）であった。産仔日の推定の結果、本調査地では産仔盛期の違いによる 2 つのコホートが存在することが明らかになった（図 2-7）。一つは、産仔盛期が 4 月と 5 月にある春産まれのコホート（産仔期は 3-6 月。以下、春コホートと呼ぶ）であり、もう一方は 8-10 月に産仔盛期がある秋産まれのコホート（産仔期は 7-11 月。以下、秋コホート）である。このため、コホートごとにオスとメスの成長曲線を推定した。

春コホートのオスおよびメスについて、各日輪までの平均輪紋半径を式 2-2 に代入して、各日齢における逆算体長を求め、輪紋間隔とともに図 2-8 と 2-9 に示した。この逆算体長を用いて成長曲線の当てはめを行ったところ、以下の式が得られた（図 2-10）。

$$\text{オス (n = 38)} \quad L_t = 67.4[1 - \exp\{-S - 0.030(t - 150.5)\}]$$

$$S = 1.012\sin\left(\frac{2\pi(t + 2.4)}{365}\right)$$

$$\text{メス (n = 40)} \quad L_t = 96.3[1 - \exp\{-S - 0.005(t - 106.9)\}]$$

$$S = -0.003\sin\left(\frac{2\pi(t + 3.1)}{365}\right)$$

春コホートの中で、最高日齢の個体はオスで 186 日齢（体長 64.1 mm）、メスで

345 日齢（体長 101.1 mm）であった。

秋コホートのオスとメスの逆算体長および輪紋間隔は、図 2-11 と 2-12 にそれぞれ示した。また、成長曲線は以下のようになった（図 2-10）。

$$\text{オス (n=49)} \quad L_t = 119.7[1 - \exp\{-S - 0.005(t - 234.9)\}]$$

$$S = -0.060\sin\left(\frac{2\pi(t + 14.3)}{365}\right)$$

$$\text{メス (n=53)} \quad L_t = 111.5[1 - \exp\{-S - 0.004(t - 233.3)\}]$$

$$S = -0.050\sin\left(\frac{2\pi(t - 1.1)}{365}\right)$$

最高日齢の個体はオスで 222 日齢（体長 73.2 mm），メスで 200 日齢（体長 58.4 mm）であった。

各日齢での輪紋間隔からみると、春コホートと秋コホートでは、前者のほうで初期成長がよく、オスとメスでは、どちらのコホートにおいてもオスのほうの初期成長がよかった（図 2-8, 2-9, 2-11, 2-12）。

2-2-2 体長と顎形態の関係

体長に対する上顎長，下顎長，口径，口幅の割合（%）と体長との関係を図 2-13 に示した。上顎長，口径，口幅は体長が 10 mm 以上になると，体長にかかわらず，ほぼ一定の割合を示した。一方，下顎長の割合は体長が 20 mm になるまで急激に増加し，その後体長が 30 mm を超えると減少に転じた。

2-2-3 体長と臀鰭第6軟条長の関係

体長に対する臀鰭第6軟条長の割合(%)と体長との関係を、オスとメスおよび性別不明の仔稚魚のそれぞれについて図2-14に示した。メスと性別不明の仔稚魚では体長と関係なく、ほぼ一定の割合(5-8%)を示した。しかし、オスでは体長が約60 mmを超えるころから、臀鰭第6軟条は急激に変化・伸長し始め(図1-1a)、その割合は体長と強い正の相関を示すことがわかった(相関分析, $r = 0.947$, $p < 0.001$, $n = 92$)。

2-3 考察

本研究では、耳石を年齢形質として用いたが、摘出して風乾したままの状態では輪紋を判読できなかった。このため、耳石切片を作製して解析を行った。サヨリ科魚類において、耳石切片を年齢形質とした研究は、日本海・黄海・渤海のサヨリやフロリダ南東部のホシザヨリ属2種(*He. balao* と *He. brasiliensis*)、オーストラリアのサヨリ属3種(*Hy. australis*, *Hy. melanochir*, *Hy. regularis ardelio*)と *Arrhamphus* 属の *A. sclerolepis krefftii* でみられ、どの種においても明確な年輪が観察されている (Collette 1974, Steven *et al.* 1978, Jones 1990, Li *et al.* 1997, Sokolovsky and Sokolovskaya 1999, Stewart and Hughes 2007)。コモチサヨリにお

いても、耳石切片の輪紋はほとんどの個体（調査個体の 90%）で明瞭に観察でき、飼育実験の結果から日輪であることが明らかになった。

本研究においては、胎仔を得ることができなかつたため、耳石第 1 輪が仔魚のどの段階で形成されるかは確認できなかつた。しかし、本研究で得られた産仔直後と思われる仔魚（体長 5.0–5.2 mm の 5 個体）の耳石には、すべて 3 本の輪紋が認められた。したがって、第 1 輪は産仔 3 日前に形成されることが示唆された。ただし、第 1 輪が胎内での孵化後すぐに形成されるのかどうかは、明らかにすることができなかつた。卵胎生魚のクロソイでは、第 1 輪は孵化直後では確認できず、その数日後に形成されること、産仔時にはすでに 13–14 本の輪紋が存在することが報告されている（Lee and Kim 2000）。また、卵胎生魚のメバル属のいくつかの種では、日輪の形成開始時期が摂餌の開始時期と同じであることが知られている（Laidig *et al.* 1991, Kokita and Omori 1998, Pasten *et al.* 2001）。

本研究の結果から、浦内川のコモチサヨリの最高齢は 345 日、最大体長は 101.1 mm であることがわかつた。また、調査した成魚の 90% は 200 日齢以下であつた。これまでにサヨリ科魚類において、耳石を用いて最高齢が明らかになつた種は、日本海・黄海・渤海におけるサヨリ（満 2 年、全長 400 mm）（Masuda *et al.* 1984, Sokolovsky and Sokolovskaya 1999）、フロリダ南東部におけるホシザヨリ属の

He. balao (満 2 年, 尾叉長 251 mm) と *He. brasiliensis* (満 4 年, 尾叉長 294 mm) (McBride and Thurman 2003) , オーストラリアにおけるサヨリ属の *Hy. australis* (満 4 年, 尾叉長 398 mm) , *Hy. melanochir* (満 10 年, 体長 378 mm) (Jones 1990, Jones et al. 2002) , *Hy. regularis ardelio* (満 7 年, 尾叉長 286 mm) と *Arrhamphus* 属の *A. sclerolepis krefftii* (満 7 年, 尾叉長 312 mm) (Collette 1974, Stewart and Hughes 2007) である. コモチサヨリはこれらの 7 種と比較すると, 小型で短命な種であり, ほぼすべての個体は出生後 1 年以内に死亡することが示唆された.

各個体の日齢と採集日から産仔日を推定したところ, 本種には春産仔期と秋産仔期があり, それぞれの産仔期に基づく 2 つのコホート (春コホートと秋コホート) が存在することが判明した. このように, 季節による複数のコホートが存在することは, ハゼ類やネズツポ類, キダイ類, サケ類, カレイ類などでしばしば認められている (和田 1970, 岡本ら 1981, Zhu et al. 1989, Gill et al. 1996, 清水 2006) .

コモチサヨリの初期成長を春コホートと秋コホートで比較してみると, オスとメスのそれぞれにおいて春コホートのほうが良好であった. これは, 春に産仔された稚魚が, その後すぐに水温の高い夏を経験するため, 水温上昇が春コホートの稚魚の成長を促進するためと考えられた. また, 初期成長をコホート内のオスとメスで比較すると, どのコホートにおいてもオスのほうが優れてい

た。これは、コモチサヨリ属の特徴である、オスがメスと交尾する際に背鰭や臀鰭を用い、メスを抱えこむ行動と関係している可能性がある (Kottelat and Lim 1999, Dorn and Greven 2007, Magyar and Greven 2007) 。オスは早く成長して大きな背鰭や臀鰭をもてば、メスを抱えこむのがたやすく、繁殖に有利になると考えられる。このため、オスはメスよりも初期成長がよいのではないかと考えられた。

顎形態の各部位において、上顎長、口径、口幅は体長に対する割合が体長の大きさとは関係なく、ほぼ一定の割合を示した。一方、下顎長は体長が 20 mm になるまで急激に伸長し、その後体長が 30 mm を超えると割合が減少した。サヨリでも、稚魚期の初めにかけて下顎が急激に伸長し、全長が 48 mm 程度になると、体長との比が最大になることが報告されている (大屋・岡 1981) 。このように、体長が小さいうちに下顎を急激に伸ばす理由については、1) 摂餌のため、2) 水面近くで体を安定させ、効率的に遊泳するための二つが考えられる。これについては、第 4 章で詳しく検討する。

体長に対する臀鰭第 6 軟条長の割合は、メスと性別不明の仔稚魚では体長と関係なく、ほぼ一定の割合を示したが、オスでは体長が約 60 mm を超えるころから急激に変化・伸長し始め、体長と正の相関を示した。これは、オスの臀鰭第 6 軟条が性成熟に伴ってアンドロポディウムに変化することと関係している

(Helfman *et al.* 2009) . オスの体長が 90 mm を超えても，臀鰭第 6 軟条の割合は一定とならず，増加するので，アンドロポディウムは老齢個体においても発達し続けるものと考えられる．なお，オスの性成熟と臀鰭第 6 軟条長との関係は第 3 章で検討する．

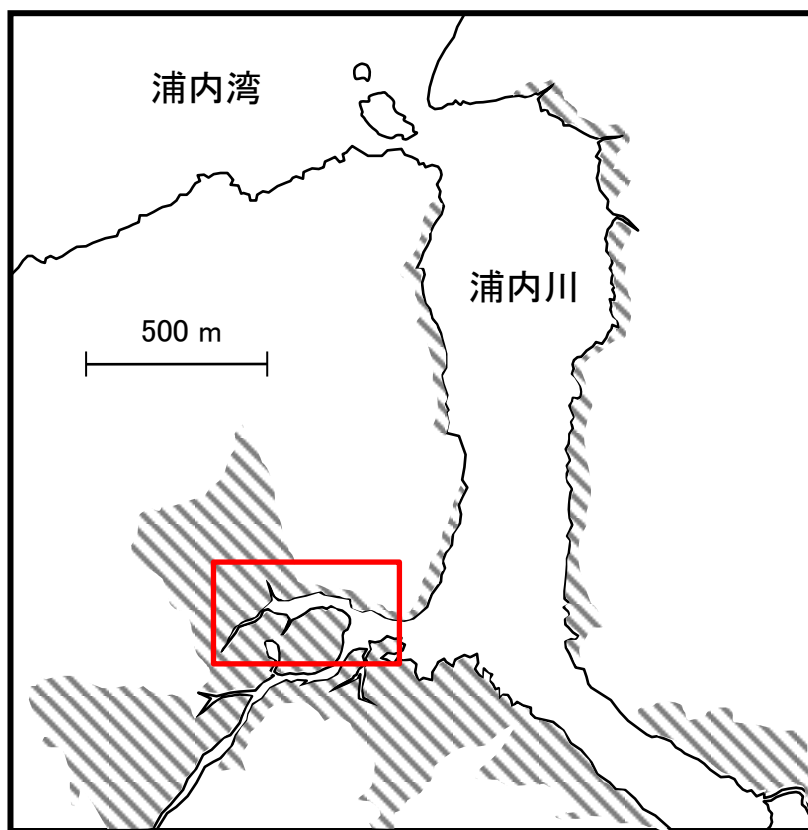


図 2-1 採集場所の浦内川下流部の支流域
上図の斜線部はマングローブ林

表 2-1 2012年12月から2013年11月までの各月において、
耳石解析用に採集した成魚の個体数と標準体長

年	月	オスの個体数	体長 (mm)	メスの個体数	体長 (mm)
2012	12	10	60.3-92.6	10	64.2-101.1
	1	8	75.6-91.4	8	75.7-97.2
	2	10	60.0-88.6	6	62.8-93.7
	3	13	60.0-68.2	10	61.5-76.9
	4	18	76.2-98.6	12	87.7-92.9
2013	5	15	78.9-98.4	10	82.1-93.1
	6	15	67.2-89.8	14	61.6-93.1
	7	15	80.7-93.3	11	67.7-87.0
	8	15	61.7-76.2	15	60.7-73.1
	9	15	61.0-73.9	15	60.0-71.6
	10	10	73.5-80.6	12	62.4-90.9
	11	10	85.8-103.8	10	77.5-98.1
合計		154	60.0-103.8	133	60.0-101.1

表 2-2 2012 年 12 月から 2013 年 11 月までの各月において、
耳石解析用に採集した仔稚魚の個体数と標準体長

年	月	個体数	体長 (mm)
2012	12	0	
	1	0	
	2	0	
	3	0	
	4	20	5.2-10.1
2013	5	20	5.0-15.2
	6	20	5.1-35.4
	7	20	5.1-44.7
	8	20	32.6-48.6
	9	10	5.1-47.8
	10	5	40.5-49.2
	11	0	
合計		115	5.0-49.2

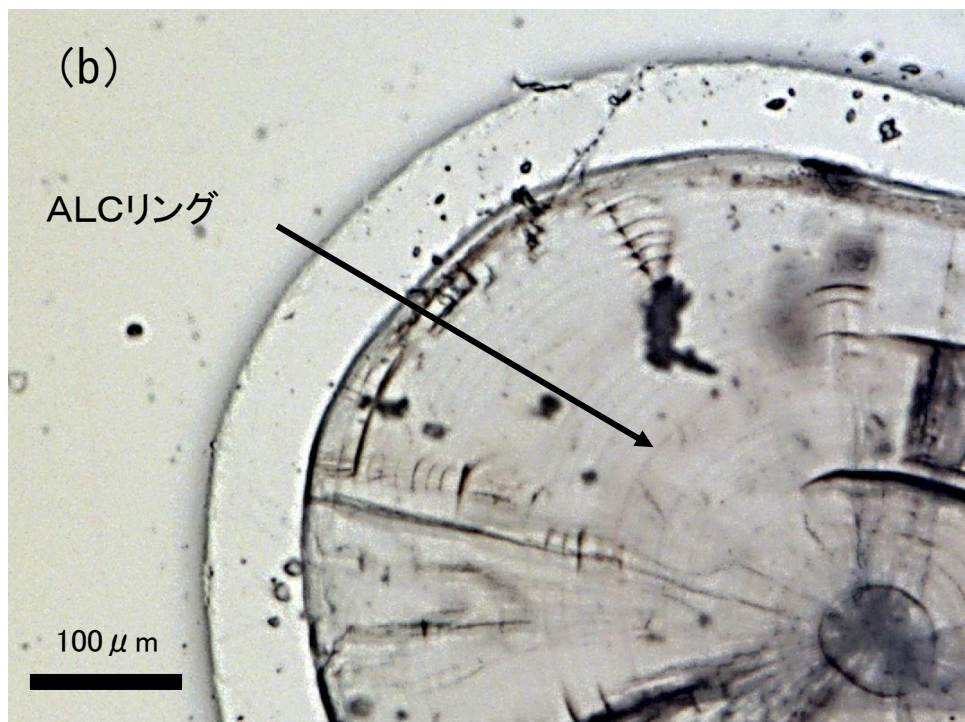
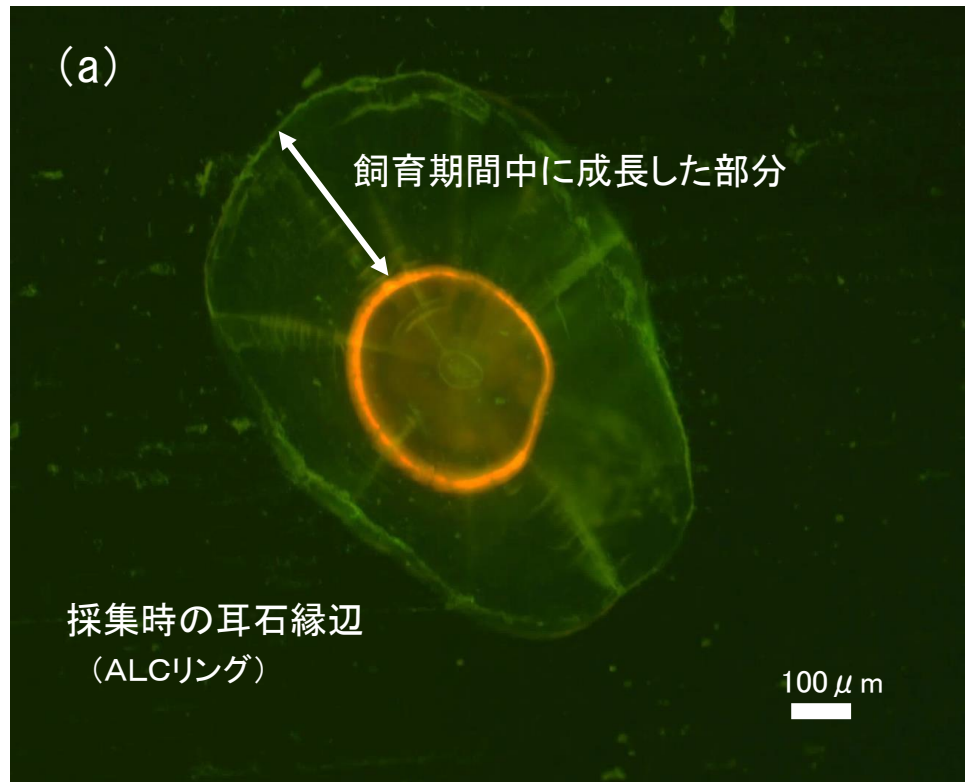


図 2-2 (a) 蛍光顕微鏡下におけるアリザリン・コンプレクソン (ALC) 染色後の耳石と (b) 耳石切片の輪紋



図 2-3 コモチサヨリの左側耳石（扁平石）

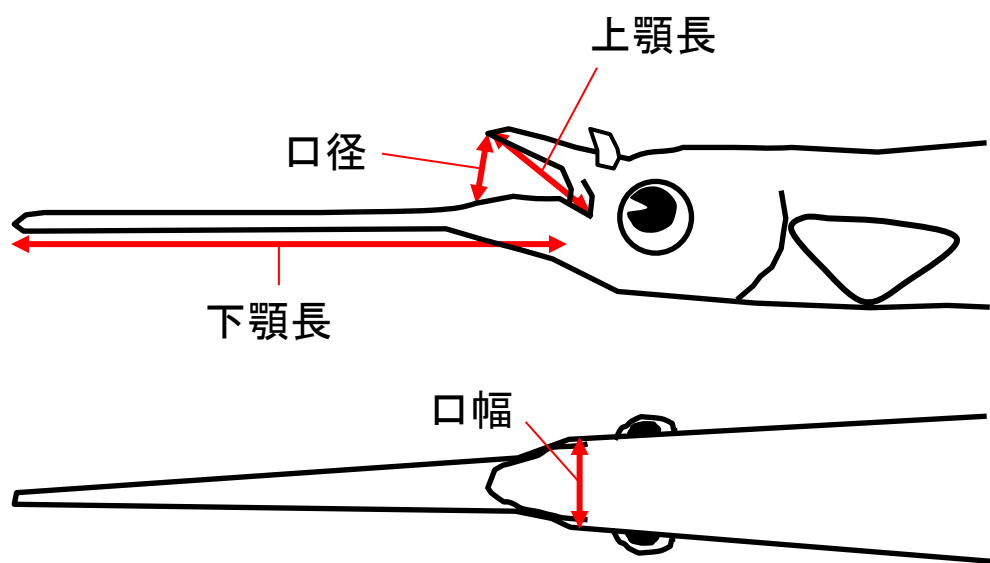


図 2-4 顎形態の計測部位

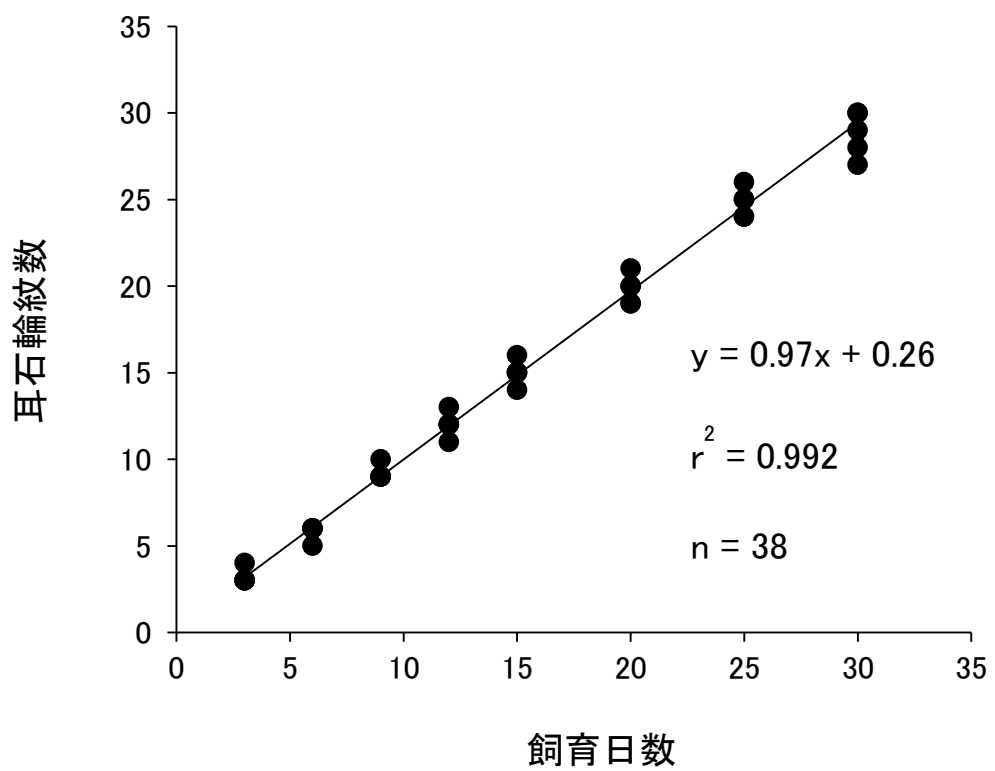


図 2-5 飼育日数 (X) とアリザリン・コンプレクソン・リングから外側の耳石輪紋数 (Y) の関係

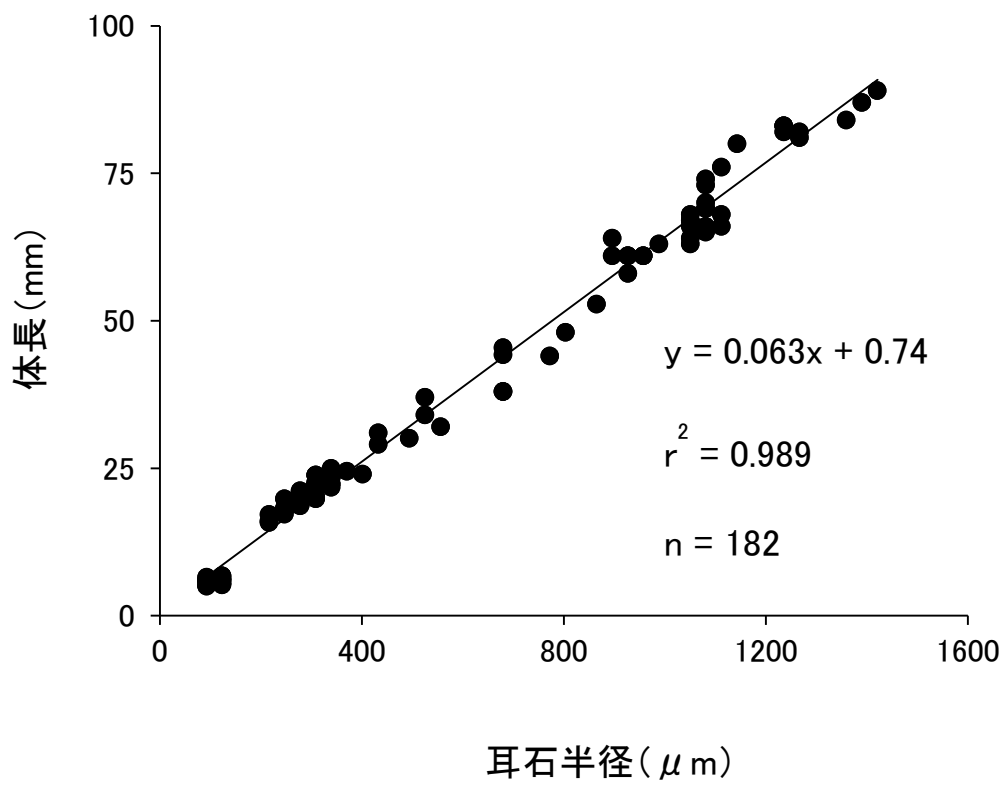


図 2-6 野外採集個体の耳石半径と体長の関係

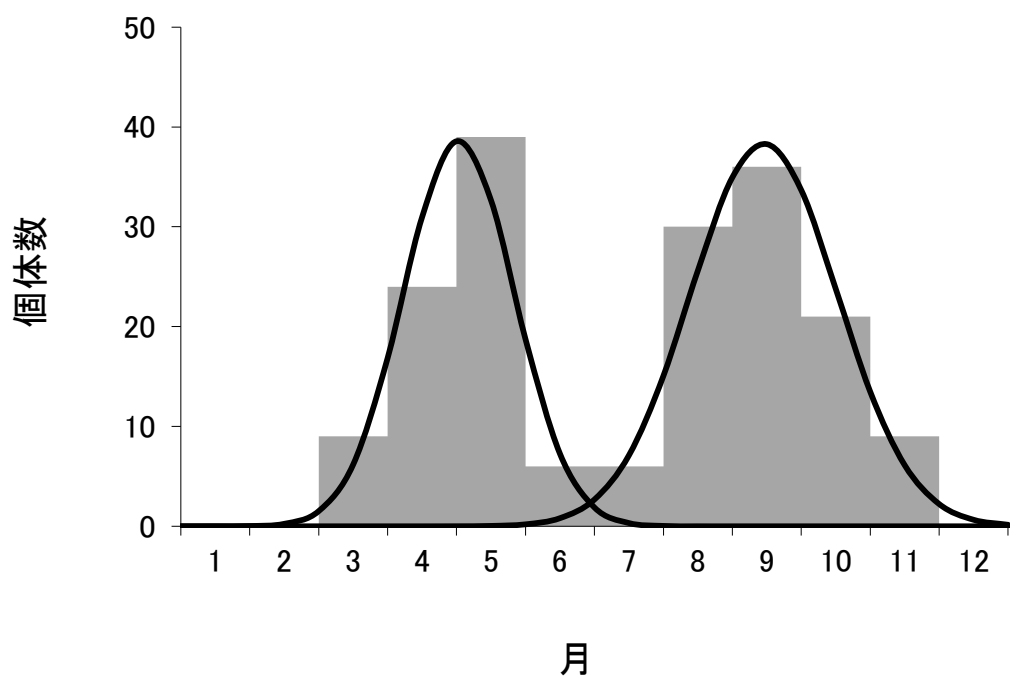


図2-7 日齢を用いて、採集日から逆算して推定した産仔日の分布 (n = 180)

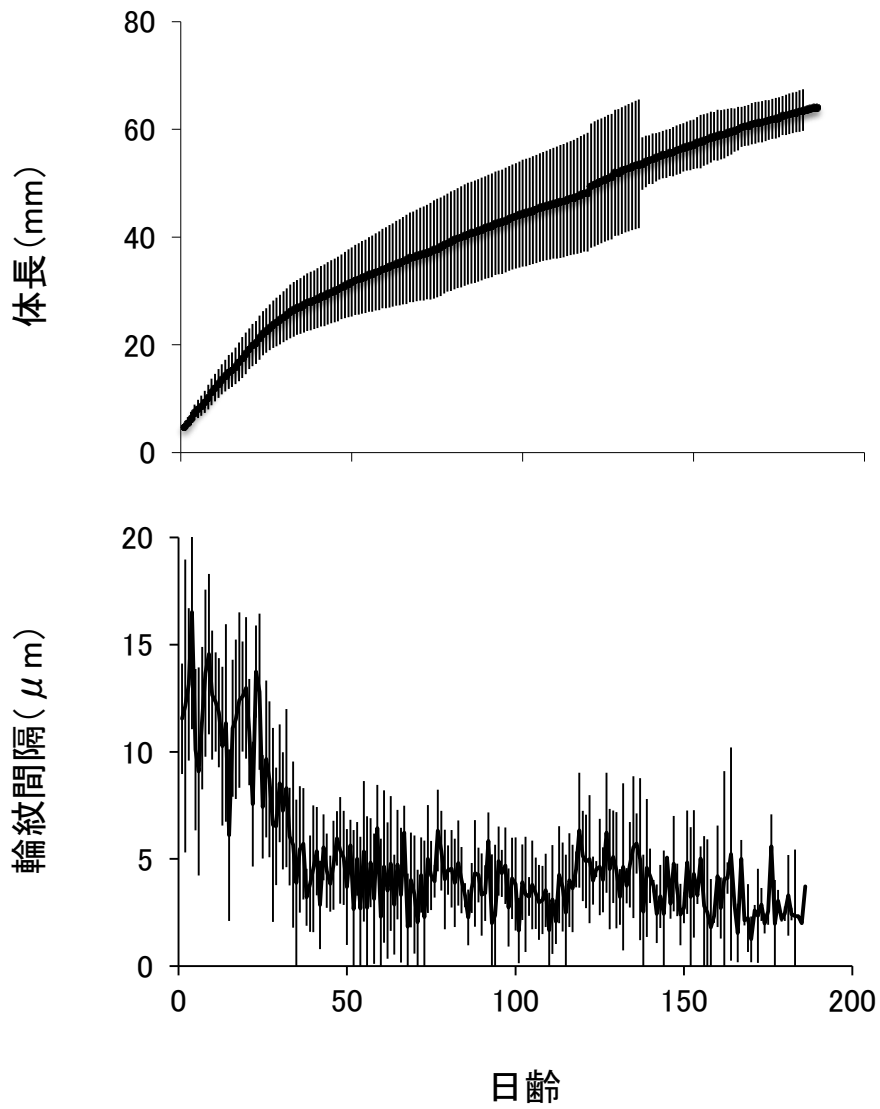


図 2-8 春産まれコホートのオス (n = 38) における各日齢の
 逆算体長と耳石輪紋間隔の平均値
 縦線は標準偏差

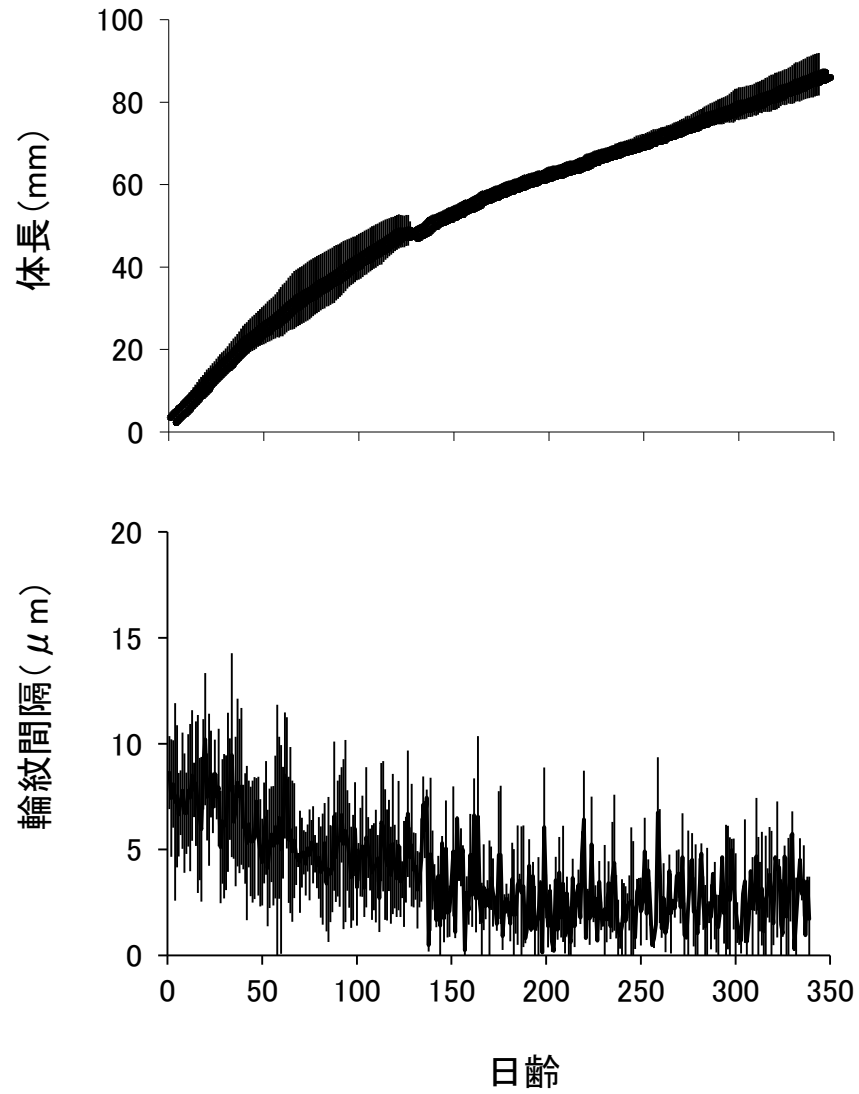


図 2-9 春産まれコホートのメス (n = 40) における各日齢の
 逆算体長と耳石輪紋間隔の平均値
 縦線は標準偏差

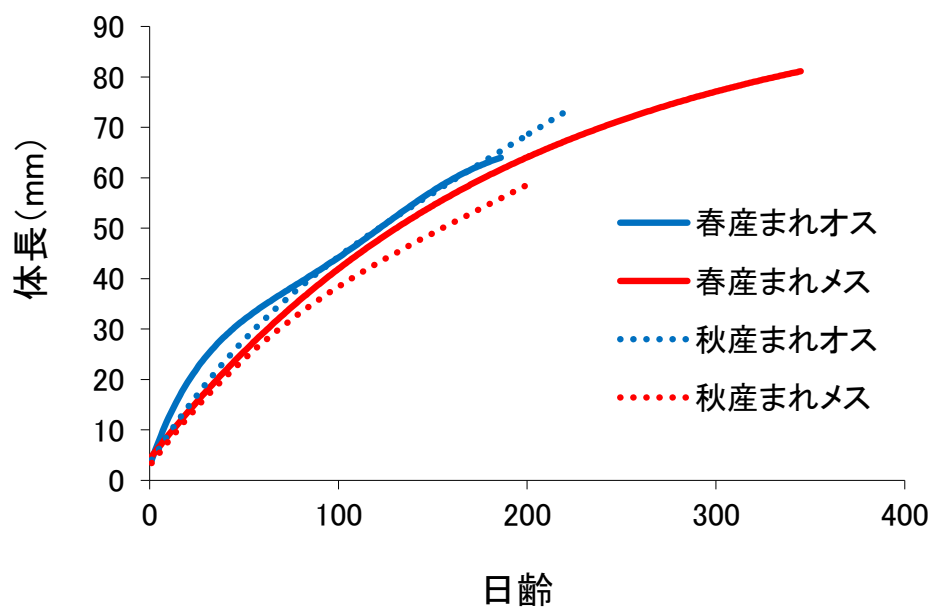


図 2-10 春・秋産まれコホートのオスとメスにおける成長曲線

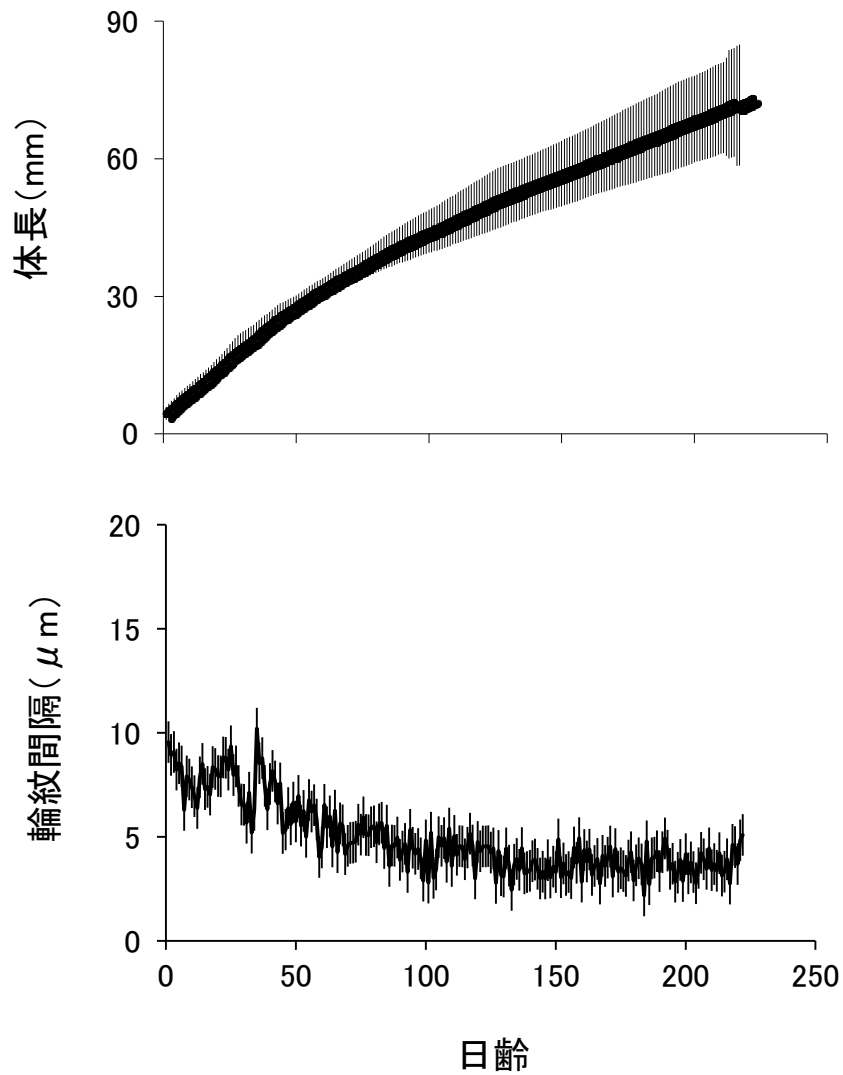


図 2-11 秋産まれコホートのオス (n = 49) における各日齢の
 逆算体長と耳石輪紋間隔の平均値
 縦線は標準偏差

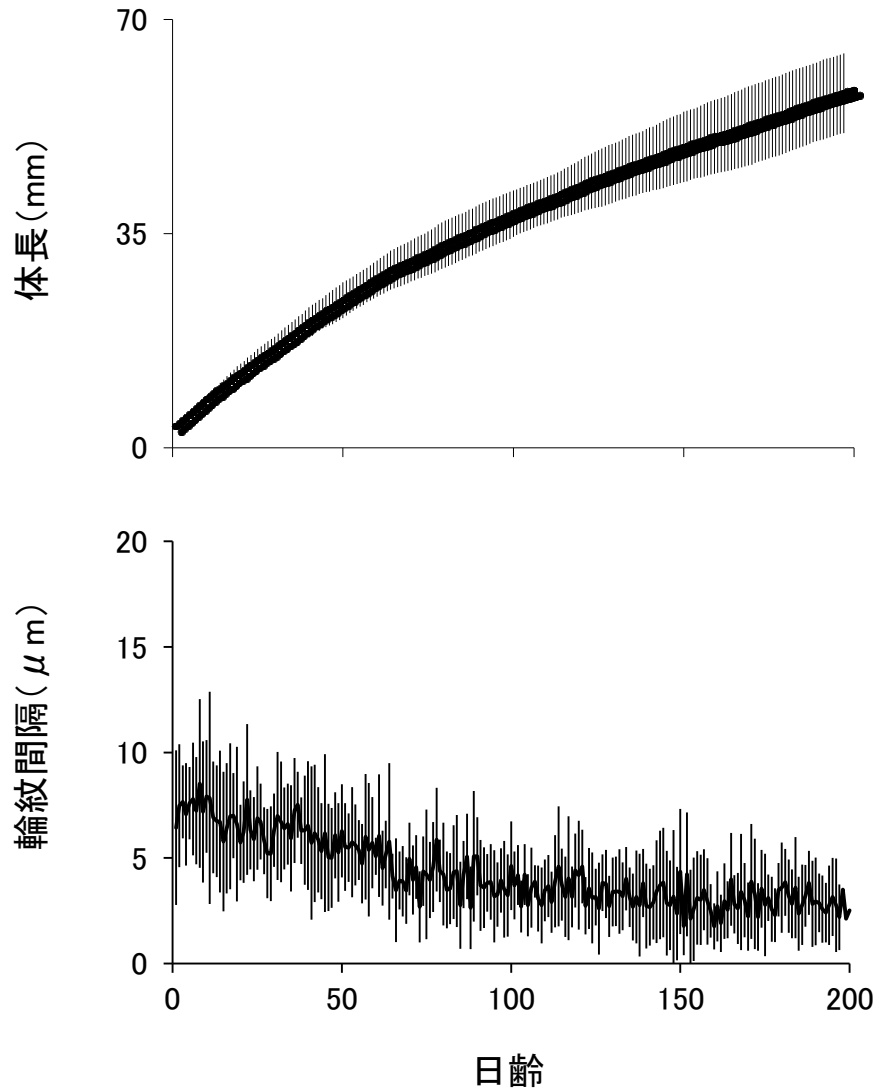


図 2-12 秋産まれコホートのメス ($n = 53$) における各日齢の
 逆算体長と耳石輪紋間隔の平均値
 縦線は標準偏差

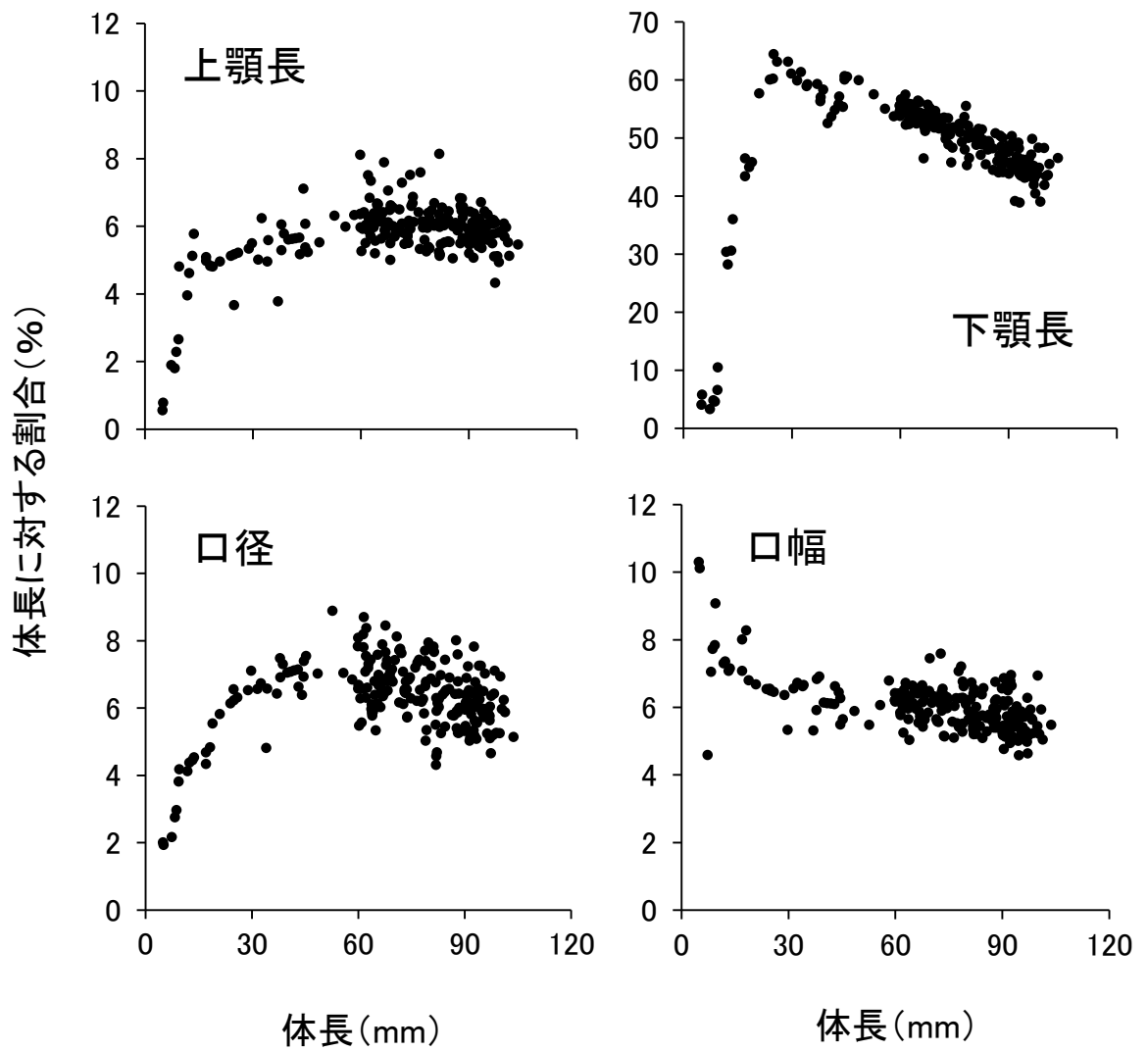


図 2-13 体長と体長に対する上顎長，下顎長，口径，口幅の割合 (%) との関係 (n = 228)

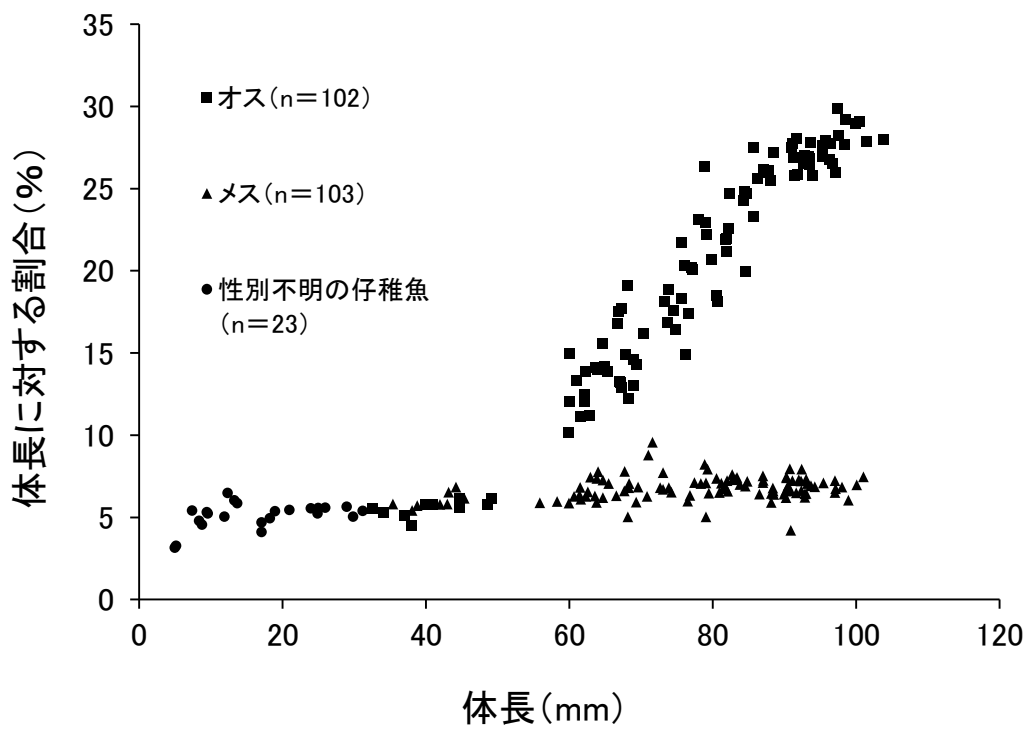


図 2-14 体長と体長に対する臀鰭第 6 軟条長の割合 (%) との関係

第3章 繁殖

はじめに

サヨリ科魚類において、生殖腺の組織学的観察や生殖腺体指数（以下、GSI）、卵の計数などから、産卵期や孕卵数といった繁殖に関する知見が得られている種は、若狭湾や瀬戸内海のサヨリ、フロリダのホシザヨリ属2種（*Hemirhamphus balao* と *Hemirhamphus brasiliensis*）、オーストラリアのサヨリ属3種（*Hyporhamphus australis*, *Hyporhamphus melanochir*, *Hyporhamphus regularis ardelio*）と *Arrhamphus* 属の *A. sclerolepis krefftii* であり、これらはすべて水産重要種である（傍島・船田 1988, McBride and Thurman 2003, Hughes and Stewart 2006, 山本 2008, Oliveira and Chellappa 2014, Oliveira *et al.* 2015）。一方、コモチサヨリ属においてはインドネシアの *Zenarchopterus buffonis* と *Zenarchopterus gilli* における繁殖行動（Kottelat and Lim 1999）、およびパプアニューギニアの *Zenarchopterus kampeni* における成熟体長や GSI の経月変化、孕卵数（Coates and Zwieten 1992）についての断片的な報告があるにすぎない。

コモチサヨリにおいては、オスが体内受精用のアンドロポディウム（臀鰭第6軟条）をもつことから、他の同属種と同様に卵胎生であると言われてきた（Meguro 1972, Nelson 2006, Helfman *et al.* 2009）。しかし、実際に本種が卵胎生

であることを証明した報告はなく、産仔期や孕卵数、成熟体長などに関する知見も皆無である。また、本種の生息している汽水域は潮汐の影響を大きく受ける環境であり、本種の産仔が潮汐サイクルに対応している可能性は高いと考えられる。しかし、産仔と潮汐の関係について調べた研究は、これまでまったくない。

そこで、本章では浦内川におけるコモチサヨリの繁殖に関する知見を得るために、まず本種の成熟と体長の関係を明らかにした。採集した各個体の GSI を求めるとともに、生殖腺の組織学的観察を行うことによって本種の 50%成熟体長を推定した。次に、毎月採集した成魚を用い、GSI と生殖腺の組織学的観察から産仔期を推定し、第 2 章で得られた結果（春産仔期と秋産仔期の存在）と比較した。また、孕卵数とともに、卵胎生かどうかも調べた。加えて、オスの臀鰭第 6 軟条長と成熟の関係についても調べた。さらに、採集した各個体の産仔日と潮汐データを用いて、産仔日と潮汐の関係を検討した。

3-1 材料と方法

コモチサヨリの成熟体長を明らかにするために、体長と GSI および体長と生殖腺の成熟割合との関係を調べた。標本の採集は 2012 年 12 月から 2013 年 11 月までの各月において、浦内川下流部の支流域で投網、曳網、手網を用いて行

い、オスを 177 個体(体長は 32.6–103.8 mm)、メスを 151 個体(35.4–101.1 mm)、性別不明の仔稚魚を 74 個体 (5.0–31.2 mm) 得た。標本は氷蔵して実験室に持ち帰り、各個体の体長と体重をそれぞれ 0.1 mm と 0.1 g 単位で測定した後、生殖腺を摘出した。摘出した生殖腺は 0.1 g 単位で秤量し、10%ホルマリン溶液に浸漬した。

各個体の GSI は以下の式を用いて求めた。

$$\text{GSI} = \text{GW} / \text{BW} \times 100$$

ここで、GW は生殖腺重量 (g) , BW は体重 (g) を示す。

生殖腺の組織学的観察を行うために、組織切片を以下の手順で作製した。摘出した生殖腺は、各部位(前部、中央部、後部)による成熟度の違いがみられなかったため、右側の中央部を観察に用いた。まず、10%ホルマリン溶液で固定された生殖腺を定法に従いエタノールで脱水した後に、パラフィンに包埋して厚さ 5–8 μm の切片を作製し、スライドグラスに載せた。切片はマイヤーヘマトキシリン・エオシン二重染色(以下、HE 染色)を施し、カバーガラスで封入した後に観察を行った。精巣については、精原細胞、第 1 次精母細胞、第 2 次精母細胞、精細胞および精子の有無により、成熟段階を区分した。卵巣についても、卵の発達ステージを 8 区分(周辺仁期、卵黄胞期、卵黄球期、核移動期、成熟期、吸水卵、退行卵、排卵後濾胞)し、各ステージの卵および排卵後

濾胞の有無により，成熟段階を区分した．本研究では，オスにおいて精細胞もしくは精子をもつ個体，メスにおいては卵黄球期以降の発達段階の卵をもつ個体を成熟個体とした．そして，体長と成熟個体の割合の関係から以下のロジスティック式を用いて 50%成熟体長を求め，その体長以上の個体を成魚とした．計算には，MS-Excel (Microsoft 社製) にアドインされたソルバーを用い，非線形最小二乗法によるパラメータ推定法でパラメータ a と b を推定した．

$$M = \frac{1}{1 + \exp\{-a(SL - b)\}}$$

ここで，M は成熟個体の割合 (%) ，SL は体長 (mm) を示す．

産仔期を推定するため，毎月採集した個体の中から各月 6–10 個体の成魚 (オス 118 個体，60.0–103.8 mm，メス 114 個体，60.0–101.1 mm) を取りだし，GSI と生殖腺の発達段階の経月変化を調べた．同時に，メスの胎内における受精卵および仔魚の存在の有無を観察し，本種が卵胎生か否かも調べた．さらに，卵子数の推定のために，メスの成魚 114 個体 (60.0–101.1 mm) を用いて，卵巣内にあるすべての吸水卵の計数を行った．

オスの臀鰭第 6 軟条長と成熟の関係を明らかにするために，オス 115 個体 (32.6–103.8 mm) を用い，各個体の臀鰭第 6 軟条長をノギスにて 0.1 mm の精度で測定した．臀鰭第 6 軟条長は 3.0 mm 間隔で区分し，各区分における精巣の発達段階を調べた．

気象庁発表の西表島における過去の潮汐データ (http://www.data.jma.go.jp/kaiyou/data/db/tide/suisan/pdf_hourly/2012/IJ.pdf, http://www.data.jma.go.jp/kaiyou/data/db/tide/suisan/pdf_hourly/2013/IJ.pdf) と、耳石日輪より産仔日が推定できた成魚 180 個体 (60.0–101.1 mm) (第 2 章参照) と仔稚魚 41 個体 (5.0–49.2 mm) を用いて、大潮や小潮といった潮汐サイクルと産仔日の関係を検討した。

3-2 結果

3-2-1 成熟と体長の関係

体長と GSI の関係を図 3-1 に示した。オスとメスの双方において、GSI は体長が 50 mm 以下のすべての個体で 0 に近い値であった。オスにおいては、体長が 50 mm を超えると GSI は上昇し、80 mm 以上になると 20 を超える個体が出現した。メスにおいても、体長が 50 mm を超えると GSI は急激に上昇し、80 mm 以上では 40 を超えるものもみられた。

精巣と卵巣の各成熟段階の組織像を図 3-2 と 3-3 に示した。Wallace and Selman (1981) および Munehara *et al.* (1987) に基づき、精巣と卵巣の成熟段階をそれぞれ 5 段階 (未成熟期, 成長期, 成熟期, 完熟期, 休止期) と 4 段階 (未成熟期, 成長期, 成熟期, 休止期) に区分することができた。本研究では、オスにおいて精細胞もしくは精子をもつ個体、メスにおいては卵黄球期以降の卵

をもつ個体を成熟個体としたため、オスでは成熟期、完熟期、休止期、メスでは成熟期と休止期の個体を成熟個体とした。

図 3-4 に体長と生殖腺の成熟段階の関係を示した。オスにおいては、体長が 40 mm 以下の個体ではすべて未成熟期の精巣であったが、体長 40 mm から成熟期の個体がみられ、70 mm を超えるとすべての個体が成熟していた。一方、メスでは体長 45 mm から成熟期の個体が出現し始め、70 mm を超えるとすべての個体が成熟していた。

体長と成熟個体の割合の関係をロジスティック式で求めたところ、以下の式が得られた (図 3-4)。

$$\begin{aligned} \text{オス (n=177) } M &= \frac{1}{1 + \exp\{-9.2(\text{SL} - 59.8)\}} \\ \text{メス (n=151) } M &= \frac{1}{1 + \exp\{-9.2(\text{SL} - 60.0)\}} \end{aligned}$$

この式から、50%成熟体長はオスで 59.8 mm、メスで 60.0 mm であった。したがって、これ以降の解析では、オスとメスともに体長 60 mm 以上の個体を成魚として扱うこととした。

3-2-2 産仔期

オスとメスの成魚について、GSI の経月変化を図 3-5 に示した。オスの GSI の平均値は 1 月から 3 月にかけて 5 以下の低い値を示したが、4 月に急激に上昇

し、ピーク (41) に達した。その後、低下したものの、7月に再びピーク (33) がみられた。8月以降は低い値を示したが、10月に小さなピーク (8) が出現した。メスにおいても GSI は4月から上昇し、5月と7月にピーク (それぞれ 54, 38) がみられた。8月以降はオスと同様に急激に低下したが、11月に小さなピーク (7) がみられた。

図 3-6 において、成魚の生殖腺の成熟段階を月ごとに示した。オスにおいては、3月に成熟期と完熟期の精巣をもつ個体が現れ、4月には休止期の個体も観察された。その後、成熟期と完熟期の個体の割合は増加したが、8月になると少なくなり、10月にはまったくみられなくなった。一方、メスにおいては2月に成熟期の個体が出現した。排卵後濾胞をもつ休止期の個体は4月に現れ、その出現割合は5月と6月に低下したものの、7月以降は増加に転じ、11月までみられた。

3-2-3 孕卵数

メスの体長と孕卵数の間には、正の相関が存在する傾向にあった (図 3-7)。最多の孕卵数は 22 個で、体長 93.7 mm と 101.1 mm の個体で観察された。なお、計数した吸水卵の大きさは直径 2.0-2.6 mm (平均 2.4 mm, n=1339) であった。

メスの胎内において受精卵および仔魚の存在を調べたところ、すべてのメス

でそれらの存在を認めることができなかった。

3-2-3 オスの臀鰭第6軟条長と成熟の関係

オスにおける臀鰭第6軟条長と精巢の成熟段階との関係を図3-8に示した。軟条長が6mmを超えると精巢の成熟が始まり、15mm以上になるとすべての個体が成熟した。

3-2-4 産仔日と潮汐の関係

2012年8月初旬から2013年9月初旬までの各日に産まれた仔魚の個体数と潮汐の関係を図3-9に示した。産仔は春と秋のどちらの産仔期においても、大潮の期間を中心に行われていた。産仔された個体数は、新月と満月の間でほとんど差はなかった。

3-3 考察

本研究の結果から、コモチサヨリの50%成熟体長はオスで59.8mm、メスで60.0mmということが明らかになった。この成熟体長は、本研究で得られた最大体長のオス(103.8mm)とメス(101.1mm)のそれぞれ57.6%と59.3%の大きさであった。これまで、コモチサヨリ属において成熟体長が明らかになってい

るのは、ニューギニアの *Z. kampeni* の 1 種のみである (Coates and Zwieten 1992) .

この種では、成熟が始まるのはオスで全長約 120 mm (最大全長 207 mm の 58.0%) ,
メスで全長約 115 mm (最大全長 194 mm の 59.3%) と言われている。

他の属においても、成熟体長が明らかになっている種がある。日本のサヨリ
では、生物学的最小形が全長 180–200 mm (最大全長 400 mm の 45–50%) (吉
沢 1996) , フロリダ南東部のホシザヨリ属 2 種 (*He. balao* と *He. brasiliensis*)
では、50%成熟体長がそれぞれ 160 mm (最大尾叉長 251 mm の 63.7%) と 198 mm
(最大尾叉長 294 mm の 67.3%) という報告がある (McBride and Thuman 2003) .

さらに、オーストラリアのサヨリ属の 3 種と *Arrhamphus* 属の 1 種の 50%成熟体
長も明らかになっている。 *Hy. melanochir* では、50%成熟体長は 188–228 mm (最
大体長 378 mm の 50–60%) , *Hy. australis* のオスでは 195 mm (最大尾叉長 398
mm の 49.0%) , メスでは 209 mm (最大尾叉長 398 mm の 52.5%) , *Hy. regularis*
ardelio のオスでは 150 mm (最大尾叉長 286 mm の 52.4%) , メスでは 162 mm
(最大尾叉長 286 mm の 56.6%) , *A. sclerolepis krefftii* のオスでは 178 mm (最
大尾叉長 312 mm の 57.1%) , メスでは 178 mm (最大尾叉長 312 mm の 57.1%)
となっている (Collette 1974, Hughes and Stewart 2006) . コモチサヨリは、 *Z.*
kampeni を含めたこれら 8 種と比較すると、小型種であるため、成熟体長も小さ
いと考えられる。成熟体長と最大体長との関係を見てみると、どの種も最大体

長の 45–67%の範囲で成熟していることがわかる。このことから、サヨリ科魚類は最大体長の半分を超えたころから成熟することが示唆された。

コモチサヨリのオスとメスの成魚において GSI の経月変化を調べたところ、オスでは 4 月と 7 月にそれぞれ大きなピークが存在し、10 月にも小さなピークがみられた。メスでも 5 月と 7 月に大きなピークが、また 11 月にも小さなピークが認められた。さらに、メスの生殖腺における成熟段階の経月変化でも、排卵後濾胞をもつ休止期の個体は 4 月に多く現れ、その出現割合は 5 月と 6 月に低下したものの、7 月には増加に転じ、9 月にピークに達した後は 11 月まで認められた。この結果は、第 2 章で得られた結果、すなわち本種は 3–6 月の春産仔期（盛期 4・5 月）と 7–11 月の秋産仔期（盛期 8–11 月）をもつという結果とほぼ一致する。したがって、コモチサヨリの産仔期は年 2 回であると考えられる。コモチサヨリ属において産仔期が明らかになっているのは、ニューギニアの *Z. kampeni* のみである。この種は年 1 回、2–3 月頃に産仔すると報告されている (Coates and Zwieten 1992) 。

コモチサヨリの 50%成熟体長はオスで 59.8 mm, メスで 60.0 mm であったが、この体長は春産まれのおスでは 162 日齢, メスでは 179 日齢, 秋産まれのおスでは 163 日齢, メスでは 208 日齢に相当する (第 2 章参照)。したがって、春産まれの個体は産まれた年の秋に、一方、秋産まれの個体は翌年の春に繁殖す

るものと推察される。また、本種の寿命は約 1 年であることから、生涯に 2 回繁殖する個体も存在すると考えられる。

本研究において、メス成魚の孕卵数と体長の間には正の相関関係があり、最多の孕卵数は 22 個（体長 93.7mm と 101.1 mm の個体）であることがわかった。ニューギニアの *Z. kampeni*（メスの最大全長は 194 mm）では、最多孕卵数は 244 個であることが知られている（Coates and Zwieten 1992）。コモチサヨリは、*Z. kampeni* と比べるとかなり小型の種であるため、孕卵数が著しく少ないと考えられる。

コモチサヨリは卵胎生であると言われているため（Meguro 1972, Nelson 2006, Helfman *et al.* 2009），産仔期においてはメスの胎内に受精卵や仔魚が存在するはずである。しかし、調査したすべてのメス（114 個体）でそれらの存在を認めることができなかった。水族館のアクアマリンふくしまでは、過去に本種の繁殖に成功しており、その時には水槽内に受精卵は確認されず、仔魚が突然に出現したという（アクアマリンふくしまの松崎浩二氏，私信）。これは、本種が卵胎生であることを示唆する。本研究においてメスの胎内に受精卵や仔魚が確認できなかったのは、受精から産仔までの期間が極端に短いためであるのかもしれない。しかし、コモチサヨリの卵胎生については不明な点が若干あり、今後の研究課題のひとつである。

本研究の結果から、オスは臀鰭第 6 軟条長が 6 mm を超えるころから精巢の成熟が始まり、15 mm を超えるとすべての個体が成熟することが明らかになった。臀鰭第 6 軟条長が 6 mm となる体長は約 61 mm、15 mm となる体長は約 78 mm である。コモチサヨリ属においては、オスの臀鰭第 6 軟条がアンドロポディウムに変化して、メスを抱えこむ際に用いられることがわかっている (Kottelat and Lim 1999, Maurice and Kelvin 1999, Dorn and Greven 2007, Magyar and Greven 2007)。コモチサヨリのオスでは生殖腺が成熟すると同時に、臀鰭第 6 軟条長が急激に伸長し (第 2 章も参照)、アンドロポディウムとして機能するようになり、繁殖行動を行うものと考えられる。

本種は、春と秋のどちらの産仔期においても、大潮の期間に産仔を行うことが明らかになった。このような産仔・産卵行動は熱帯・亜熱帯の沿岸域に生息する多くの魚種で知られている (Harahap *et al.* 2001, Lee *et al.* 2002, Pisingan *et al.* 2006, Pisingan and Takemura 2007)。例えば、サンゴ礁に生息するスズメダイ類は大潮の下げ潮時に産卵する。これは、その時に生じる強い潮流を利用して産卵を沖方向に早く分散させ、近隣にいる動物プランクトン食者の捕食を避けるためだと考えられている (Doherty 1983, Pisingan *et al.* 2006)。

マングローブ水域においても、大潮時には満・干潮の潮位差が大きくなり、強い潮流が発生する。このため小潮時と比べ、上げ潮による海域からの海水流

入量が増大し、動物プランクトンの量がマングローブ水域内で多くなると言われている (Robertson *et al.* 1988) . コモチサヨリの産仔後の仔魚は、動物プランクトンを主要な餌としている (第 4 章参照) . また、本種は体長約 5 mm で生まれ、産仔時点ではすでに遊泳力を有しているため、大潮時に潮流が強くなっても、流されずにマングローブ水域内に留まることができる (第 5 章参照) . したがって、大潮の期間に合わせて産仔すれば、餌となる動物プランクトンが豊富なため、仔魚の成長や生残が高まると考えられる. このような理由から、本種は大潮時に産仔するものと推察される.

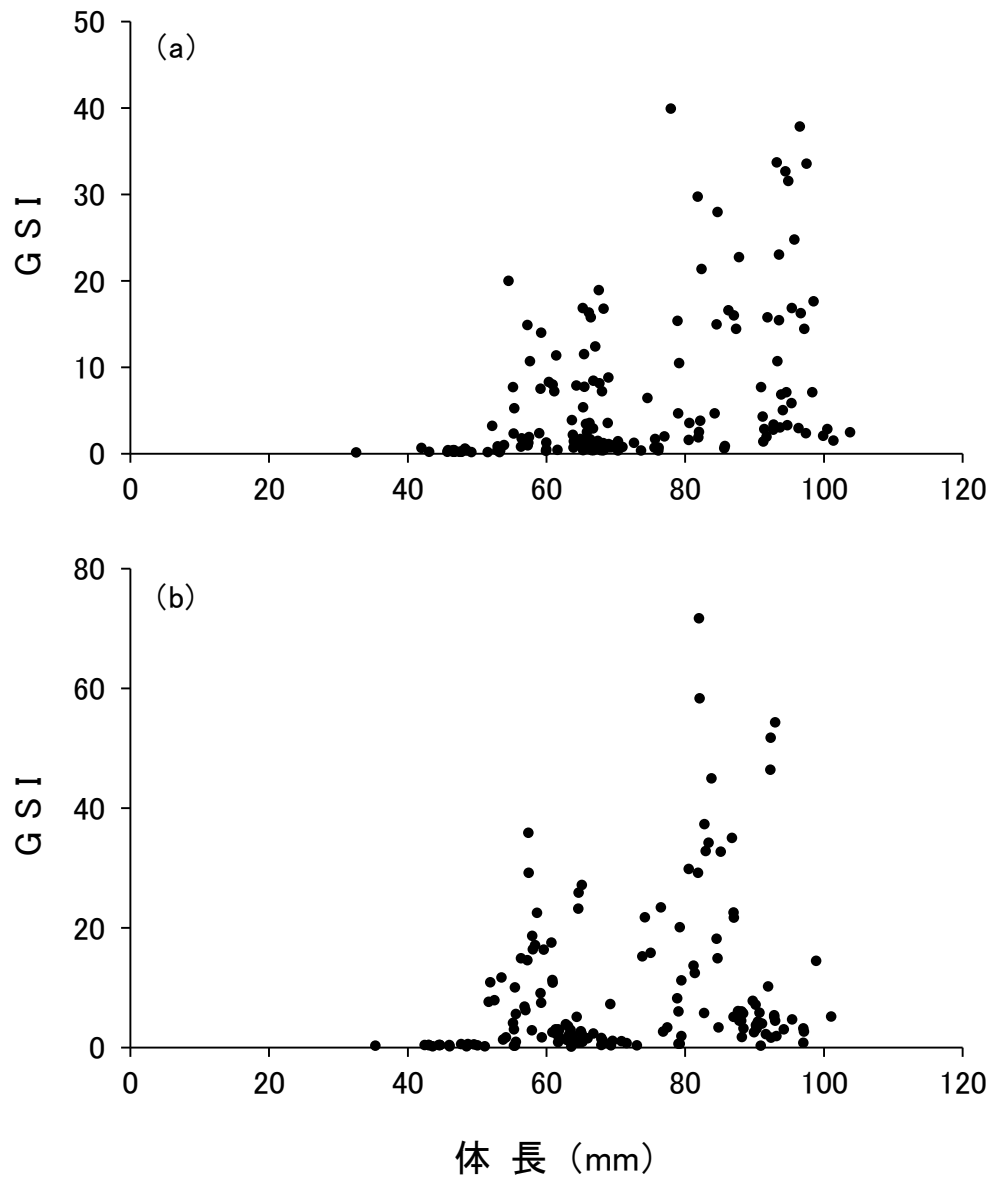


図 3-1 体長と生殖腺体指数 (GSI) の関係
 (a) オス (n = 177), (b) メス (n = 151)

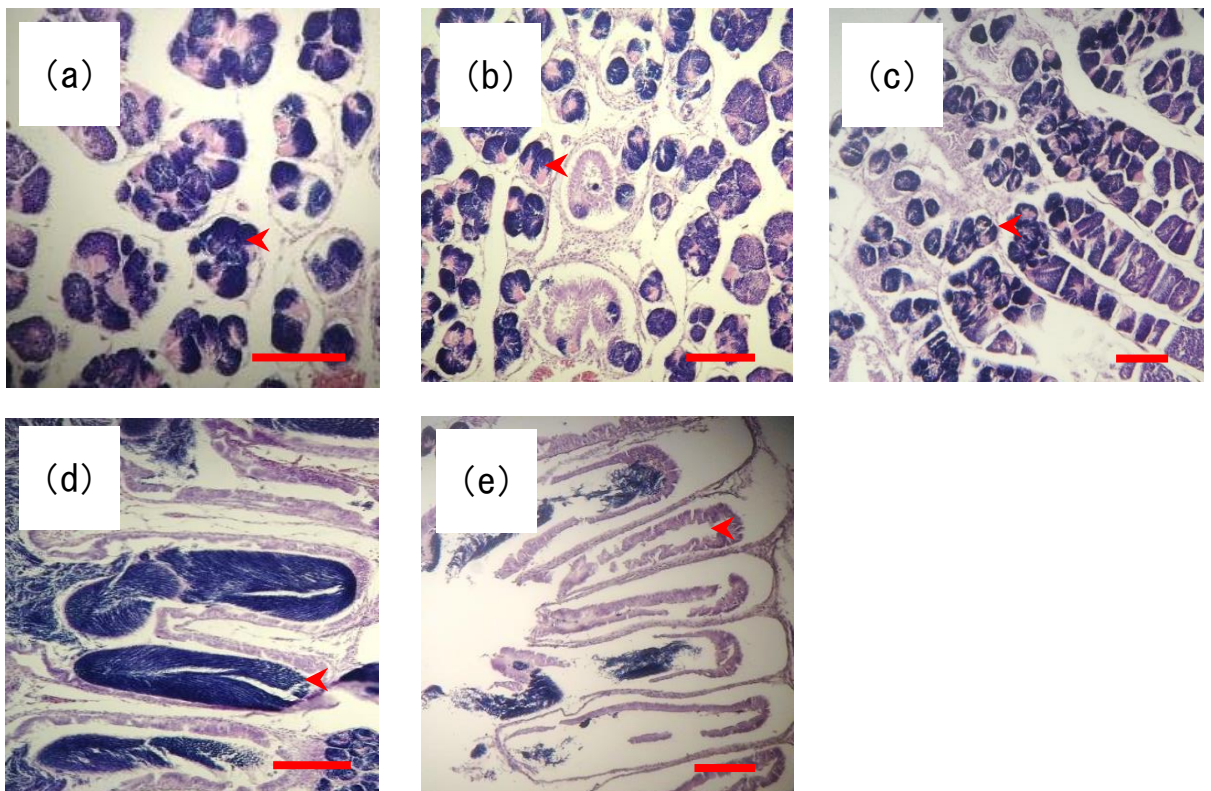


図 3-2 精巣の組織像

(a) 未成熟期，矢尻は精原細胞，(b) 成長期，矢尻は第 1 次精母細胞，
 (c) 成熟期，矢尻は第 2 次精母細胞，(d) 完熟期，矢尻は精子，
 (e) 休止期，矢尻は放精後の状態

スケールバーは 100 μm

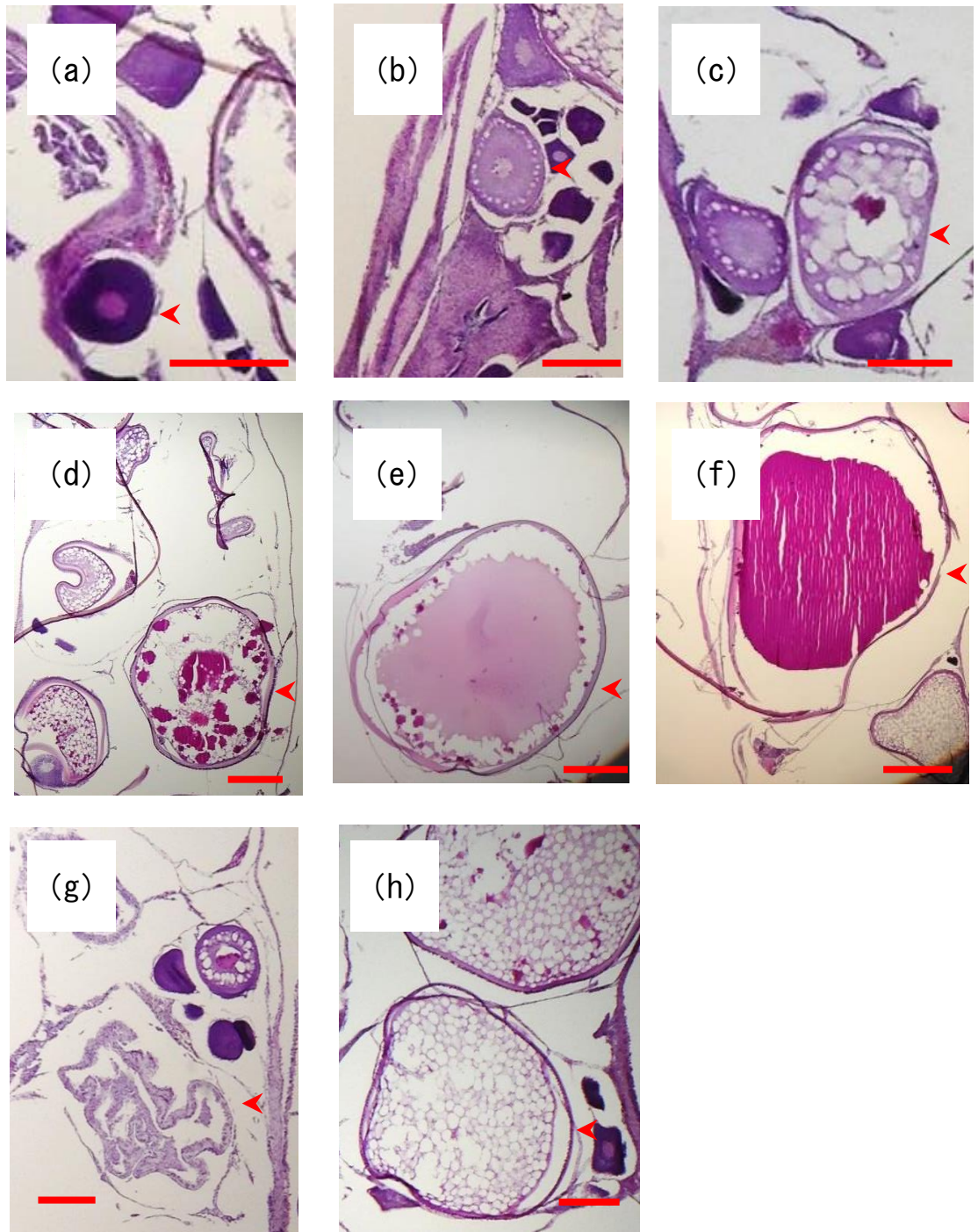


図 3-3 卵巣の組織像

- (a) 未成熟期, 矢尻は周辺仁期の卵母細胞,
- (b) 成長期, 矢尻は卵黄胞期の卵母細胞,
- (c) 成長期, 矢尻は卵黄球期の卵母細胞,
- (d) 成熟期, 矢尻は核移動期の卵母細胞,
- (e) 成熟期, 矢尻は成熟期の卵母細胞,
- (f) 成熟期, 矢尻は吸水卵, (g) 休止期, 矢尻は排卵後濾胞,
- (h) 休止期, 矢尻は退行卵 スケールバーは 250 μm

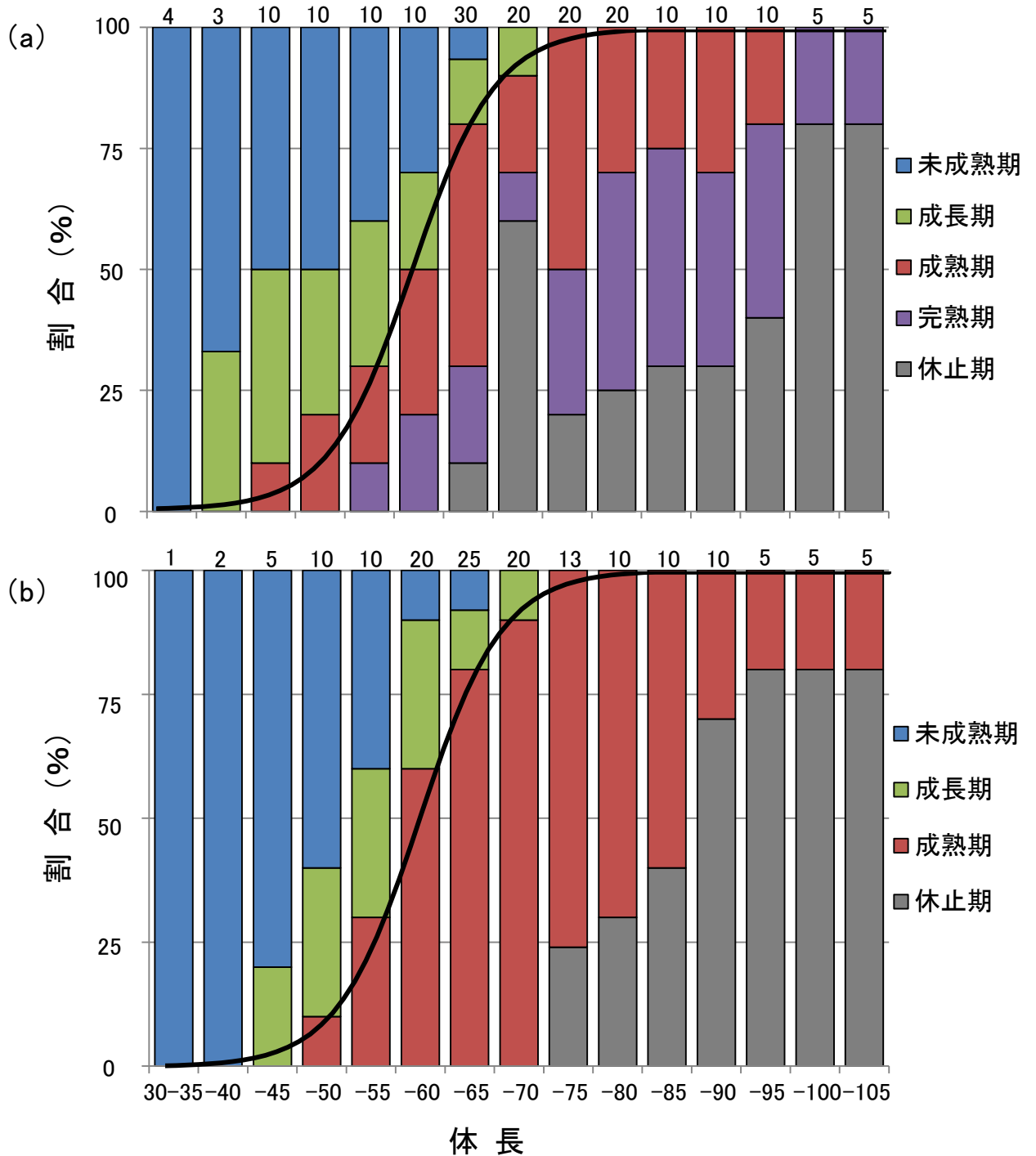


図 3-4 体長と生殖腺の成熟段階の関係

(a) オス, (b) メス

縦軸は各成熟段階をもつ個体の割合

図中の曲線は、体長と成熟個体の割合から求めたロジスティック曲線

バーの上の数値は個体数

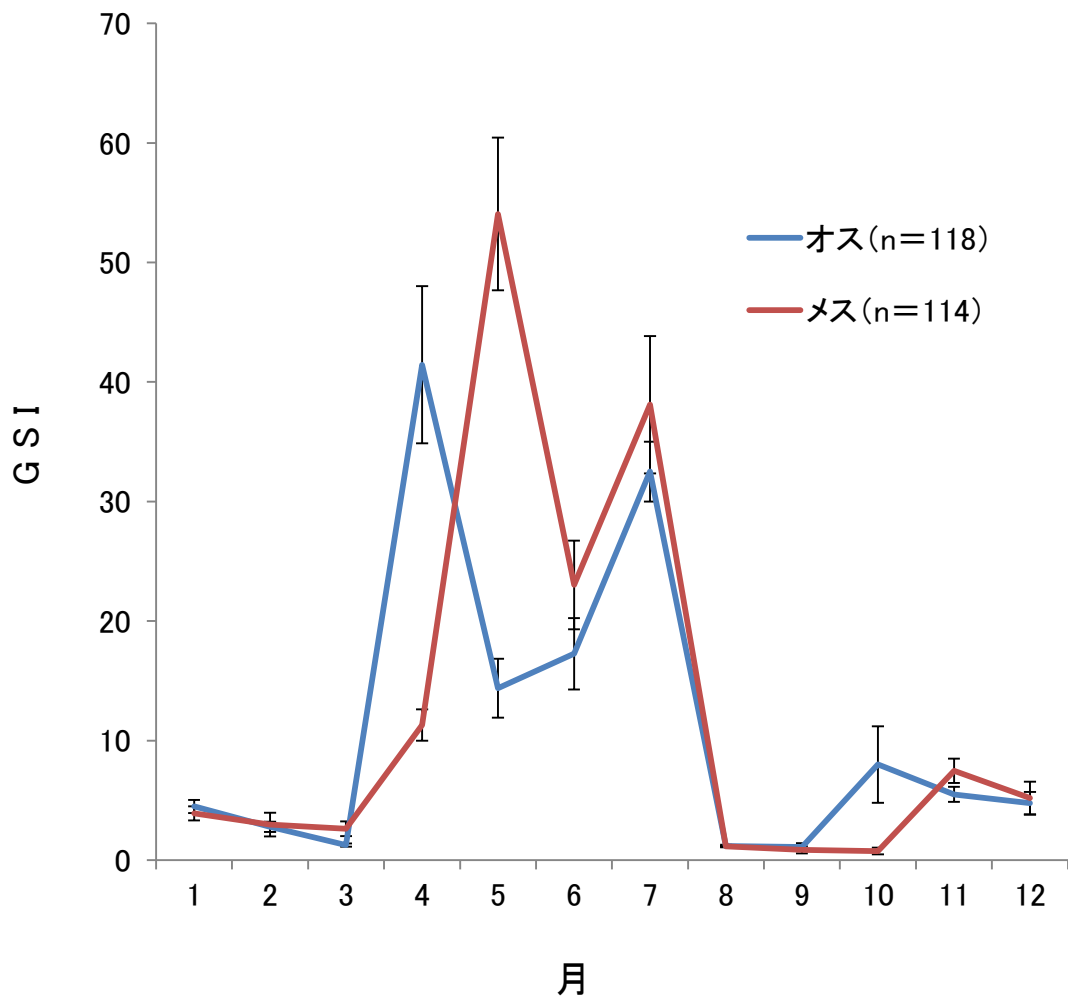


図 3-5 オスとメスの成魚における生殖腺体指数 (GSI) の経月変化
 平均値と標準偏差 (縦線) で示す

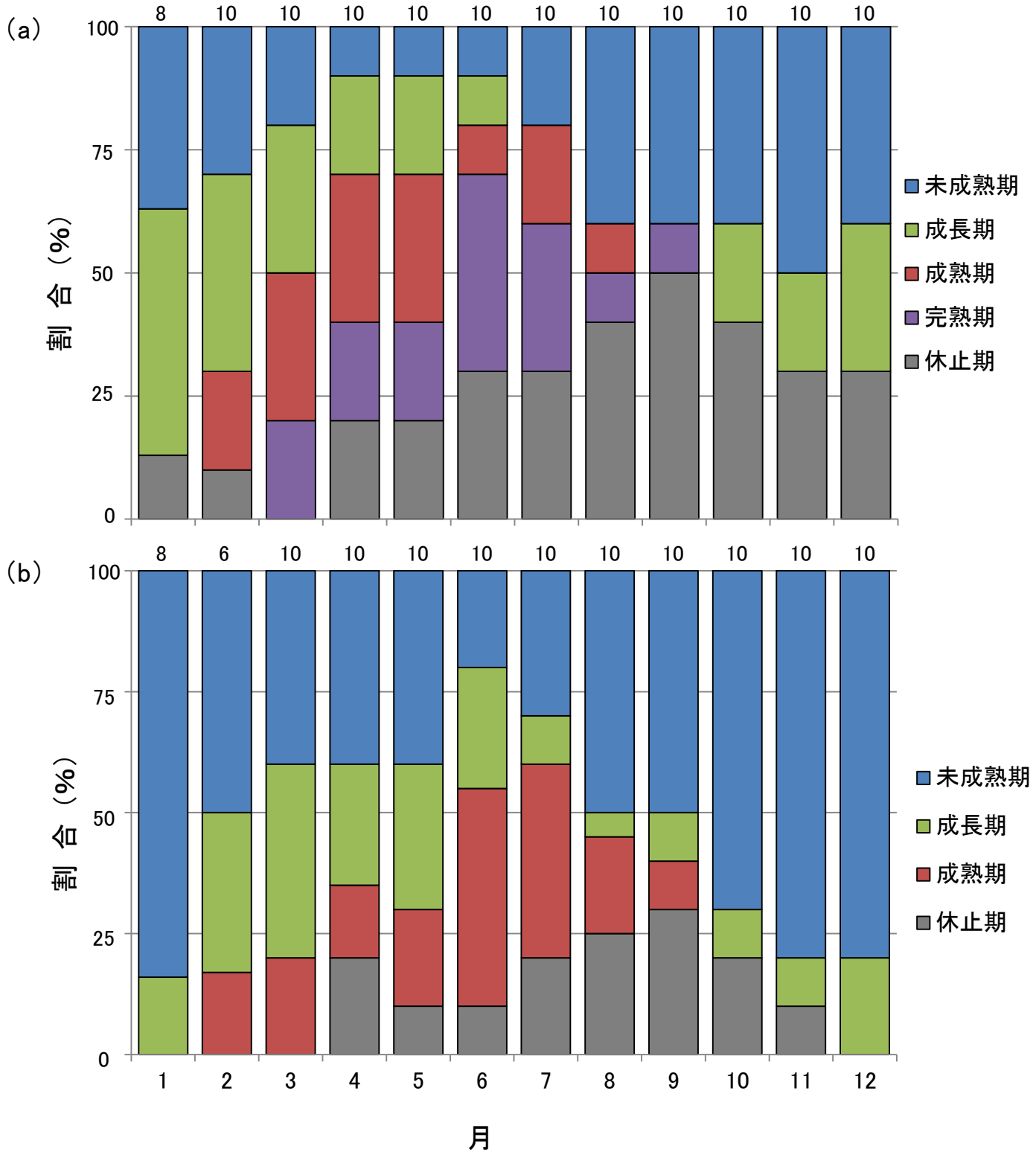


図 3-6 生殖腺の成熟段階の経月変化

(a) オスの成魚, (b) メスの成魚

縦軸は各成熟段階をもつ個体の割合

バーの上の数値は個体数

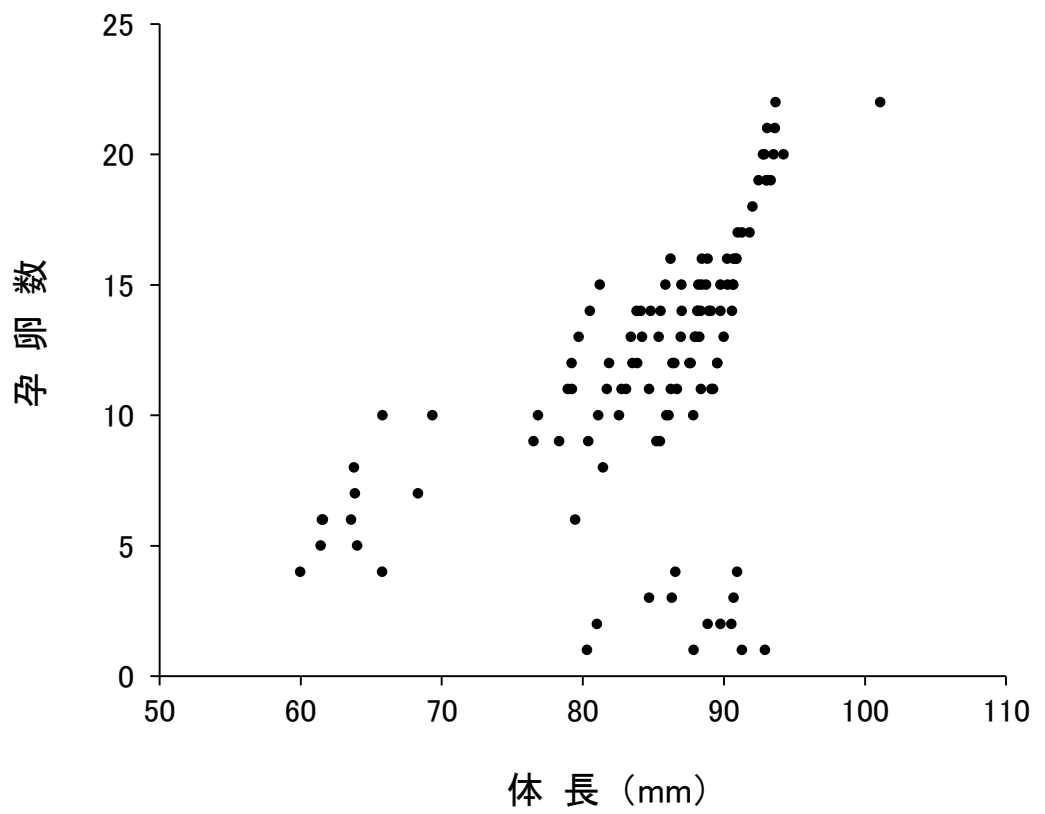


図 3-7 成魚のメスにおける孕卵数と体長の関係 (n = 114)

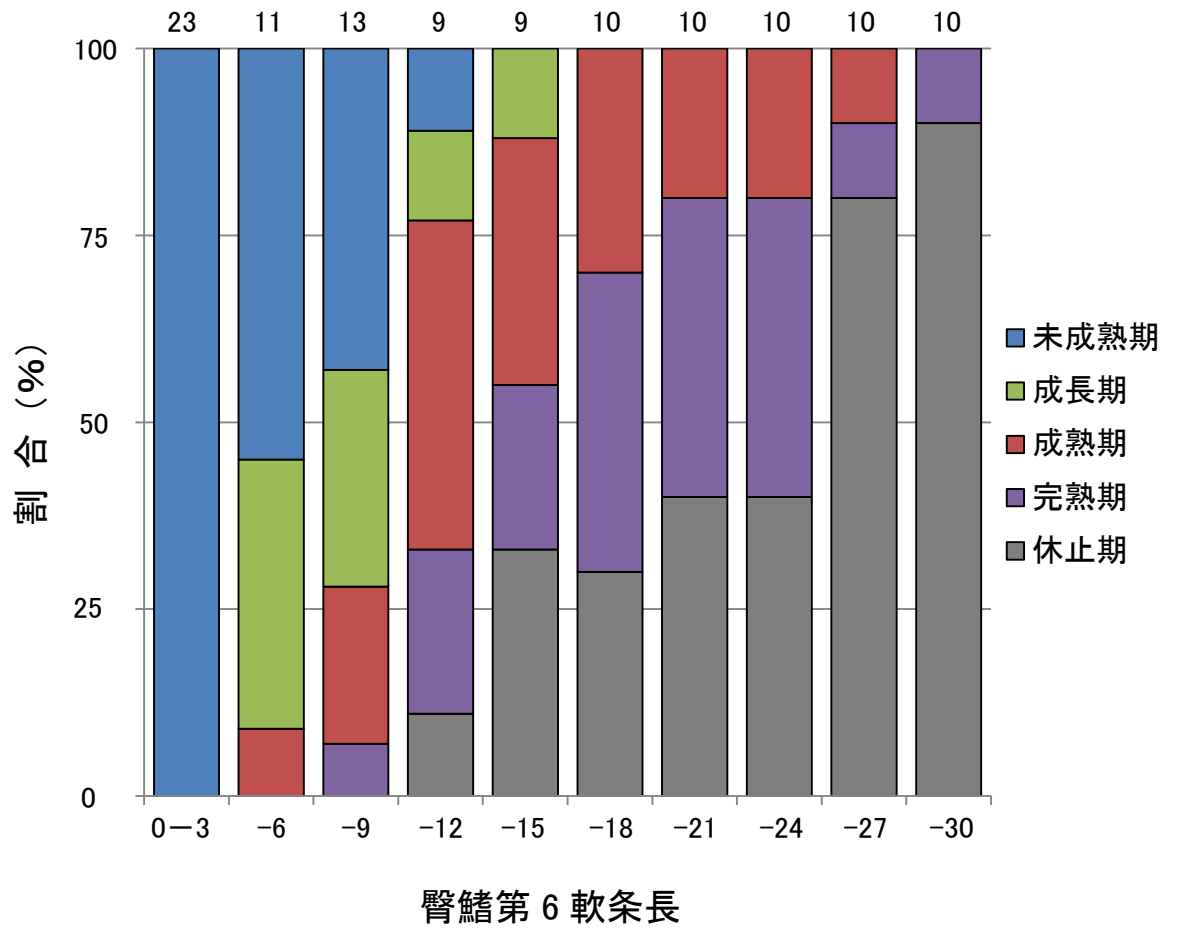


図 3-8 オスにおける臀鳍第 6 軟条長と精巢の成熟段階との関係
 縦軸は各成熟段階をもつ個体の割合
 バーの上の数値は個体数

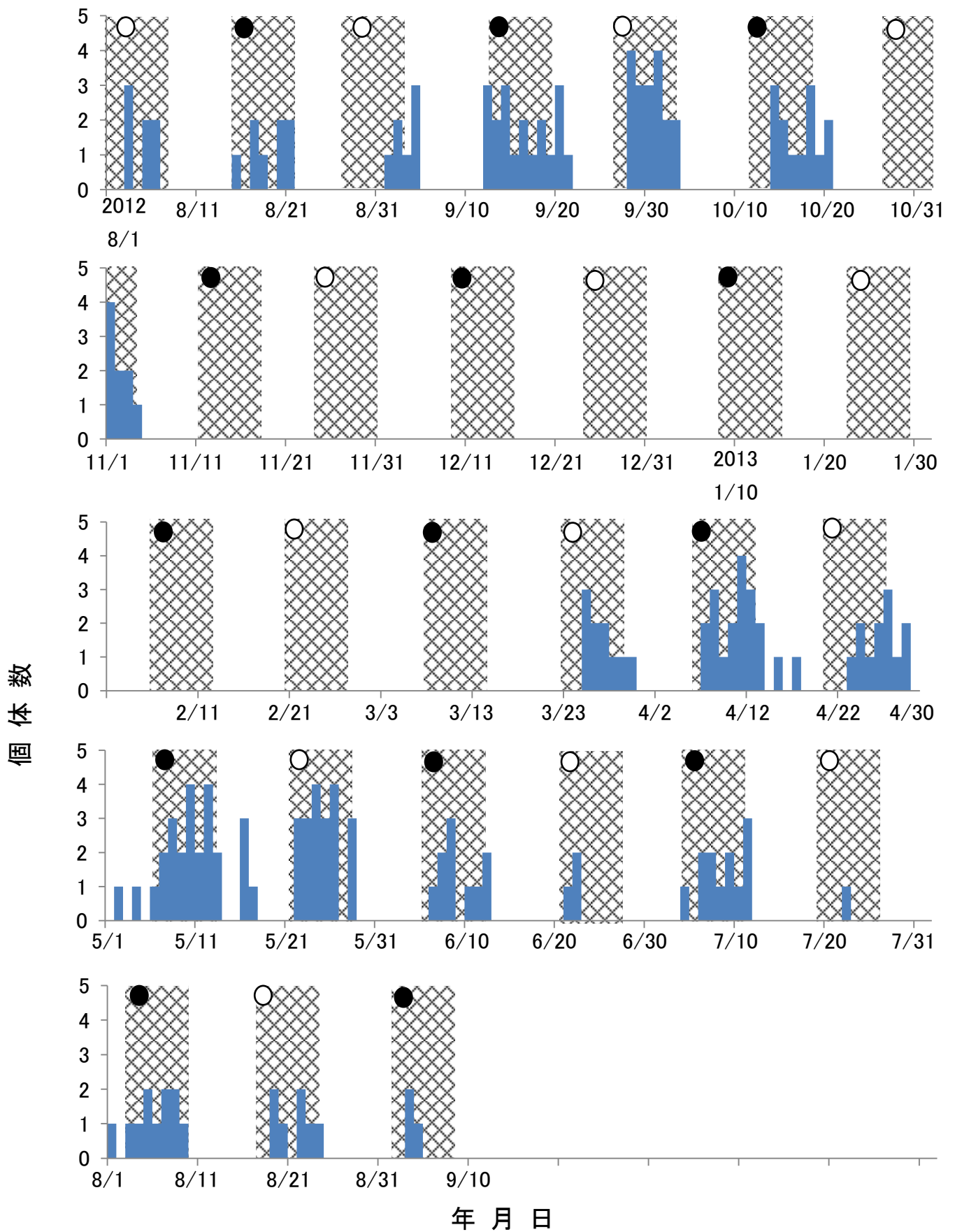


図 3-9 産仔日と潮汐の関係
 縦軸は各日に産まれた稚魚の個体数
 網掛部は大潮，黒丸は新月，白丸は満月

第4章 食性

はじめに

サヨリ科魚類において、消化管内容物に基づく食性解析の研究はこれまで多くの種で行われてきた。例えば、日本海および瀬戸内海のサヨリ（国行・小出 1962, Oya *et al.* 2002），西表島のセンニンサヨリ（Nakamura *et al.* 2003），オーストラリアのサヨリ属 3 種（センニンサヨリ, *Hyporhamphus melanochir*, *Hyporhamphus regularis ardelio*）と *Arrhamphus* 属の *A. sclerolepis krefftii*（Klumpp and Nichols 1983, Tibbetts and Carseldine 2005, Earl *et al.* 2011），インド洋マンナール湾のサヨリ属 2 種（センニンサヨリと *Hyporhamphus georgii*）とホシザヨリ属 2 種（ホシザヨリと *Hemirhamphus marginatus*）（Talwar 1962），フロリダおよび西インド諸島のホシザヨリ属 2 種（*Hemirhamphus balao* と *Hemirhamphus brasiliensis*）（Randall 1967, Berkeley and Houde 1978）などである。

コモチサヨリ属においても、コモチサヨリを含めて、いくつかの種で食性解析が行われている。例えば、パプアニューギニアの *Zenarchopterus kampeni*（Coates and Zwieten 1992），フィリピンの *Zenarchopterus buffonis*（Ronnback *et al.* 1999），香港の *Zenarchopterus striga*（Tse *et al.* 2008）などである。コモチサヨリにおいては、本研究の調査地と同じ西表島浦内川からの報告があり、成魚はアリ類な

どの陸生昆虫を主に摂餌するという (Nanjo *et al.* 2008) . しかし, この報告はスナップショット的な調査によるものであり, 成長や季節によって食性がどのように変化するのかといった知見はまだない.

そこで本章では, 仔稚魚から成魚まですべてのサイズクラスが出現する 4 月から 7 月にかけて, 成長段階の異なる個体を採集し, それらの消化管内容物を精査することによって成長に伴う食性の変化を明らかにした. また, 下顎の伸張と食性の関係についても検討した. さらに, 周年出現する同じ成長段階の個体 (コモチサヨリでは成魚のみ) を用いて, 月や季節による食性の変化を調べた.

4-1 材料と方法

コモチサヨリの成長による食性の変化を明らかにするために, すべてのサイズクラスが出現する 2013 年 4 月から 7 月にかけて, 浦内川下流部の支流域で投網, 曳網, 手網を用いて 190 個体 (体長 5.0–98.6 mm) を採集し, 消化管内容物を調べた. 採集した標本は氷蔵して実験室に持ち帰り, 各個体の体長を 0.1 mm 単位で測定した後, 6 つの成長段階 (5.0–9.9 mm, 10.0–19.9 mm, 20.0–39.9 mm, 40.0–59.9 mm, 60.0–79.9 mm, 80.0–98.6 mm) に区分した.

コモチサヨリは胃をもたない魚種であるため, 本研究では消化管全体を摘出

し、食道から消化管前半部までの内容物を消化管内容物として扱った。摘出した消化管内容物は 10%ホルマリン溶液で固定した。消化管内容物の解析には体積分析法を用い (Hyslop 1980) , 各餌項目の平均体積百分率 (以下, %V) を以下のようにして求めた。まず, 各個体の消化管内容物を実体顕微鏡下で観察して餌の同定を行い, 餌項目ごとの体積を 1 mm×1 mm のグリッドパターンが入ったスライドガラス上で厚さ 1.0 mm にそろえて求めた。次に, 各成長段階において, 各餌項目の調査個体ごとの割合を合計し, 総個体数で割ることで, その餌項目の%V を算出した (Horinouchi and Sano 2000) 。その際, 空消化管の個体は除いた。

本研究では, 各餌項目を次のようにまとめた。

1. ノープリウス : カラヌス目やキクロプス目などの幼生
2. カイアシ類 : カラヌス目とキクロプス目
3. 巻貝類 : 腹足綱
4. 小型アリ類 : ツヤオオズアリ *Pheidole fervens* とオオシワアリ *Tetramorium bicarinatum*
5. 大型アリ類 : アシナガキアリ *Anoplolepis gracilipes* とクロトゲアリ *Polyrhachis dives*
6. 小型双翅類 : ハエ下目

7. 大型双翅類：アブ下目とガガンボ下目
8. 甲虫類：コメツキムシ科
9. その他の昆虫類：カメムシ類やゴキブリ類の幼虫
10. クモ類：ハエトリグモ科
11. エビ類：イッテンコテナガエビ *Palaemon concinnus* とスジエビ属の一種
Palaemon sp.
12. カニ類：ヒルギハシリイワガニ *Metopograpsus latifrons*
13. 植物：種子や植物片
14. 不明

各餌項目の%Vに基づき、成長段階間における餌利用パターンの類似性を求めるために、クラスター分析を行った。類似度には Bray-Curtis 指数 (PS_2) を、クラスター連結には群平均法を用いた (小林 1995)。

$$PS_2 = \sum \min(n_{iA}, n_{iB})$$

ここでは、 n_{iA} は成長段階 A における餌項目 i の%V、 n_{iB} は成長段階 B における餌項目 i の%V を示し、餌組成が完全に異なる場合は $PS_2=0$ 、まったく同一の場合は $PS_2=100$ となる (小林 1995)。また、クラスター分析によって得られたグループの類似性の程度を検討するため、類似度行列分析 (ANOSIM) を行った。これらの解析には統計ソフト PRIMER ver.5 を使用した。

下顎の伸張と食性の関係を明らかにするため、各成長段階において、体長に対する下顎長の割合の平均値（第2章参照）と各餌項目の出現パターンを調べ、成長段階間で比較した。

次に、月や季節に伴う食性の変化を明らかにするために、2012年12月から2013年11月にかけて投網と曳網を用い、成魚197個体（体長60.0–80.0 mm）を採集した。採集した標本の消化管内容物は上記と同じ方法で月ごとに解析し、餌利用パターンを月間で比較した。

4-2 結果

4-2-1 成長に伴う食性の変化

各成長段階の餌利用パターンを図4-1に示した。成長段階間における餌利用パターンの類似性を明らかにするためにクラスター分析を行ったところ、類似度70%で4つのグループ（①–④）に分けることができた（図4-1）。ANOSIMの結果においても、各グループは相互に異なる組成を示していることが明らかになった（Global R = 1, p = 0.017）。

グループ①は5.0–9.9 mmの成長段階のみで構成され、ノープリウスと巻貝類を主に摂餌していた。グループ②と③もそれぞれ1つの成長段階で構成され、グループ②（10.0–19.9 mm）ではノープリウス、巻貝類、小型アリ類が、また

グループ③ (20.0–39.9 mm) ではカイアシ類, 小型アリ類, 小型双翅類が主要な餌となっていた. 一方, グループ④は体長 40.0 mm 以上の 3つの成長段階(40.0–59.9 mm, 60.0–79.9 mm, 80.0–98.6 mm) からなり, 主に大型双翅類や大型アリ類が摂餌されていた.

体長に対する下顎長の割合と食性の関係を図 4–2 に示した. 体長 10.0–19.9 mm と 20.0–39.9 mm の成長段階では, 下顎長の割合が体長の増加とともに急激に増加し, 餌項目は動物プランクトンや巻貝類などの水中由来のものから, アリ類や双翅類などの陸上由来のものへと変化した. その後, 下顎長の割合は減少し, 陸上由来の餌項目が大部分を占めた.

4–2–2 季節による食性の変化

各月の餌利用パターンを図 4–3 に示した. 月や季節間における餌利用パターンの類似性を明らかにするためにクラスター分析を行ったところ, 類似度 30% で 4つのグループ (A–D) に分けることができた (図 4–3). ANOSIM の結果においても, 各グループは相互に異なる組成を示していることが明らかになった (Global $R = 0.77$, $p = 0.001$).

グループ A は 3, 4, 6, 8–10 月の春から秋にかけての月からなり, 大型アリ類を主な餌としていた. グループ B は 2 月のみで構成され, 大型双翅類と植物

が主要な餌となっていた。グループ C は 1 月のみで構成され、大型双翅類が優占的に摂餌されていた。グループ D は 5, 7, 11, 12 月からなり、主要な餌は大型双翅類であった。

4-3 考察

本研究の結果から、コモチサヨリは成長に伴って食性が著しく変化することが明らかとなった。小型個体（体長 20 mm 未満）は主に動物プランクトンや巻貝類などの水中由来の生物を摂餌していたが、大型個体（体長 40 mm 以上）ではアリ類や双翅類などの陸生昆虫を主要な餌としていた。小型個体は遊泳力が弱いため、動きが少ない周囲の生物を餌にするのに対し、大型個体は遊泳力が強く、水面直下に移動・定位することができるため、水面に落下する陸生昆虫を餌にすると考えられる。

このように、成長に伴って食性が変化することは、これまでもサヨリ科魚類のいくつかの種で報告されている。日本海のサヨリでは、小型個体は主にノープリウスなどの小型動物プランクトンを食べていたが、大型個体ではハルパクチクスや二枚貝の幼生などの大型動物プランクトンや陸生昆虫を餌としていた (Oya *et al.* 2002)。同様に瀬戸内海のサヨリでも、小型個体は動物プランクトンを、大型個体は海草や陸生昆虫、甲殻類を摂餌していた (国行・小出 1962)。

オーストラリアのサヨリ属 2 種（センニンサヨリと *Hy. regularis ardelio*）および *Arrhamphus* 属の *A. sclerolepis krefftii* では、小型個体の主要な餌はどの種でもカイアシ類であったが、大型個体ではセンニンサヨリと *Hy. regularis ardelio* が海草、*A. sclerolepis krefftii* が藻類や陸上植物を摂餌していた（Tibbetts and Carseldine 2005）。このように、これら 4 種の大型個体は海草などの植物を主な餌としていたが、コモチサヨリの大型個体では植物をわずかに食べていたものの、主要な餌は陸生昆虫であった。したがって、コモチサヨリは他種と比べ、陸上由来の餌への依存度が高いことがわかった。これは、他種が海草藻場や内湾などの沿岸海域を主要な生息場としているのに対し、コモチサヨリは、落下昆虫など、陸上からの餌供給が盛んなマングローブ水域に生息しているためだと考えられる。

コモチサヨリの下顎と食性の関係をもてみると、体長に対する下顎長の割合が急激に増加しているとき（体長 10.0–39.9 mm）に、餌は水中由来の生物から陸上由来の生物へ変化することが明らかになった。この現象は、下顎の急激な伸長と食性の変化に何らかの関係があるかもしれないということを示唆する。

しかし、本種の摂餌行動を野外で観察したところ、下顎を用いて摂餌している様子はなかった。また、サヨリの稚魚において、下顎を失った個体は下顎のある個体と同じように摂餌し、成長したことから、伸長した下顎は摂餌に対して

特段の機能をもっていないのではないかと示唆する報告がある（内田 1930, 大屋・岡 1981）。さらに、サヨリ科魚類は遊泳する際に下顎を船の船首のように用い、流れに対して水を切ることで体を安定させ、水面直下で効率的に遊泳している可能性があるとする研究者もいる（Randall 1967）。以上のことから、コモチサヨリにおける下顎の主要な機能は摂餌のためではなく、流れのある水面直下でうまく泳いだり、定位したりするためであると推察される。本種は体長が 40 mm 以上になると、下顎が伸長し、遊泳力も強くなる。このため、水面直下に定位することができ、水面に落下する餌を食べるようになると考えられる。

コモチサヨリの成魚では、季節によって主要な餌が異なることが明らかとなった。大別すると、3, 4, 6, 8-10 月の春から秋にかけては大型アリ類を、一方、11-2 月の冬と 5, 7 月では大型双翅類を摂餌することがわかった。3 月と 4 月はアリ類が活発に行動する時期であり、また 8-10 月は婚姻飛行を行う時期である（Yamauchi *et al.* 1987）。このように、アリ類の活動とコモチサヨリの食性には強い関係があることが示唆された。

コモチサヨリ属における食性の季節変化に関しては、これまでパプアニューギニアの *Z. kampeni* と香港の *Z. striga* で報告されている。*Z. kampeni* では、陸生昆虫や糸状藻類が乾季の主要な餌であったが、雨季になると陸生昆虫の割合が

増加した (Coates and Zwieten 1992) . また, *Z. striga* は春と秋に動物プランクトンを優占的に食べていたが, 冬は陸生昆虫が主要な餌となっていた (Tse *et al.* 2008) . コモチサヨリは, これらの種と比較すると, 年間を通して陸上由来の餌をより多く食べており, マングローブ林を含む陸上生態系に強く依存した種であることが示唆された.

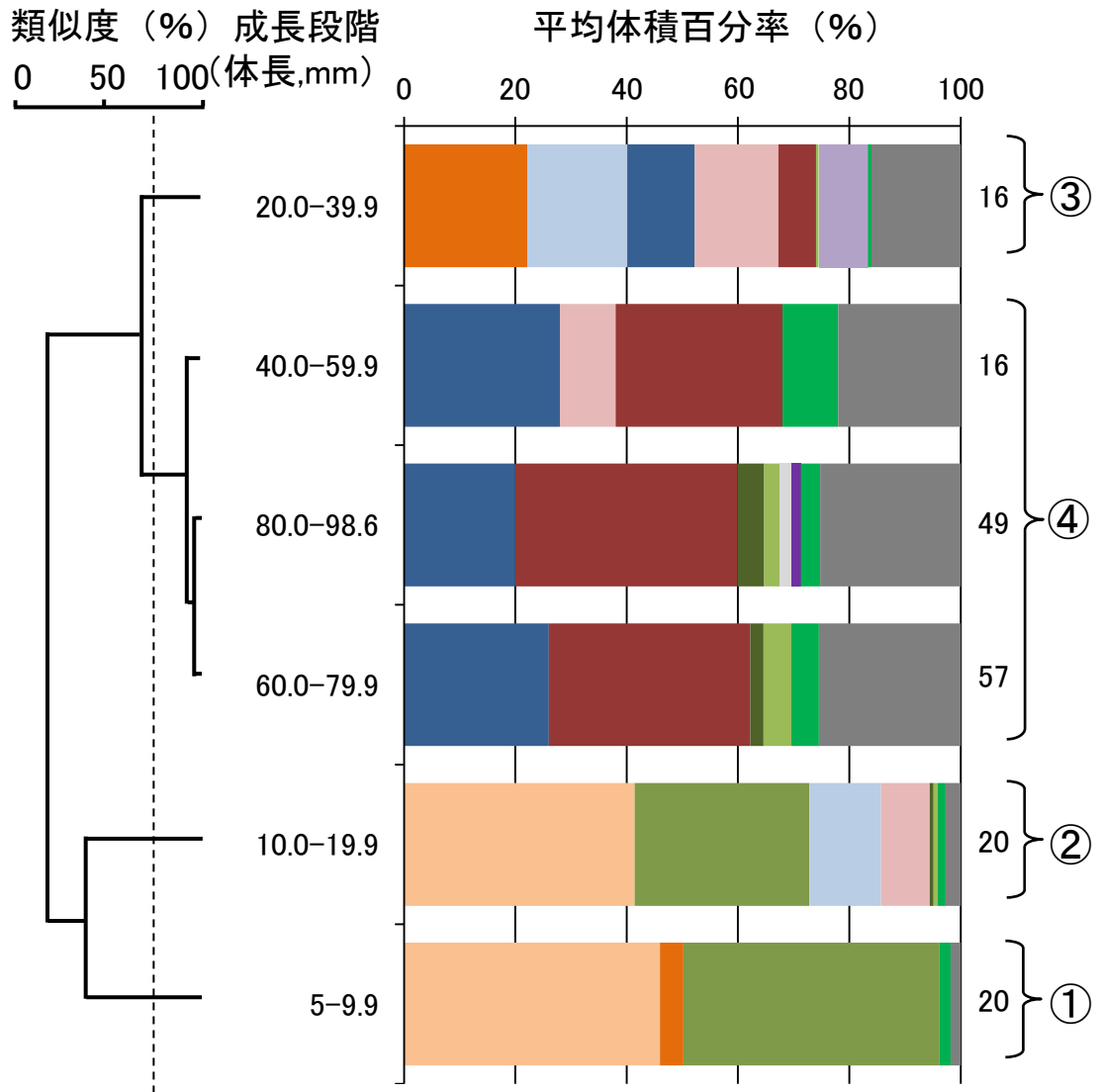
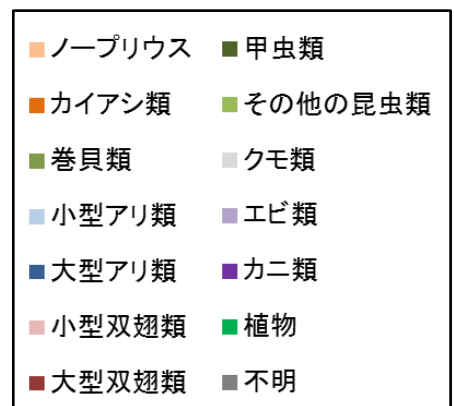


図 4-1 各成長段階の餌利用パターンに基づくクラスター分析によって得られたデンドログラム

バーの右側の数値は調査個体数（空消化管の個体は除く）

6つの成長段階は類似度70%（破線）で4つのグループ（①-④）に分かれた



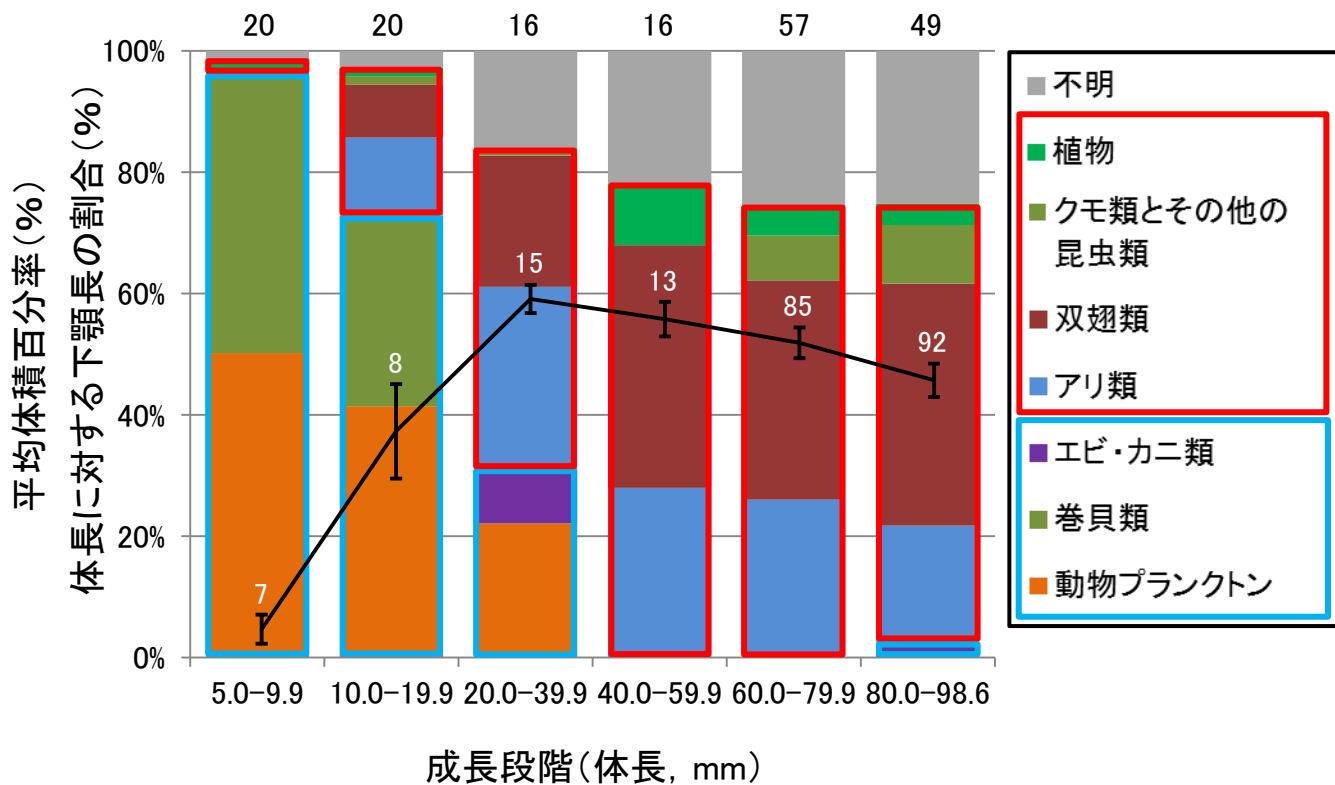


図 4-2 各成長段階での体長に対する下顎長の割合 (%) と餌項目の関係

図中の折れ線は各成長段階における下顎長の割合の平均値 (%)

縦線は標準偏差

バーと縦線の上の数値は調査個体数 (ただし, 餌項目では空消化管の個体は除く)

青枠は水中由来の餌項目

赤枠は陸上由来の餌項目

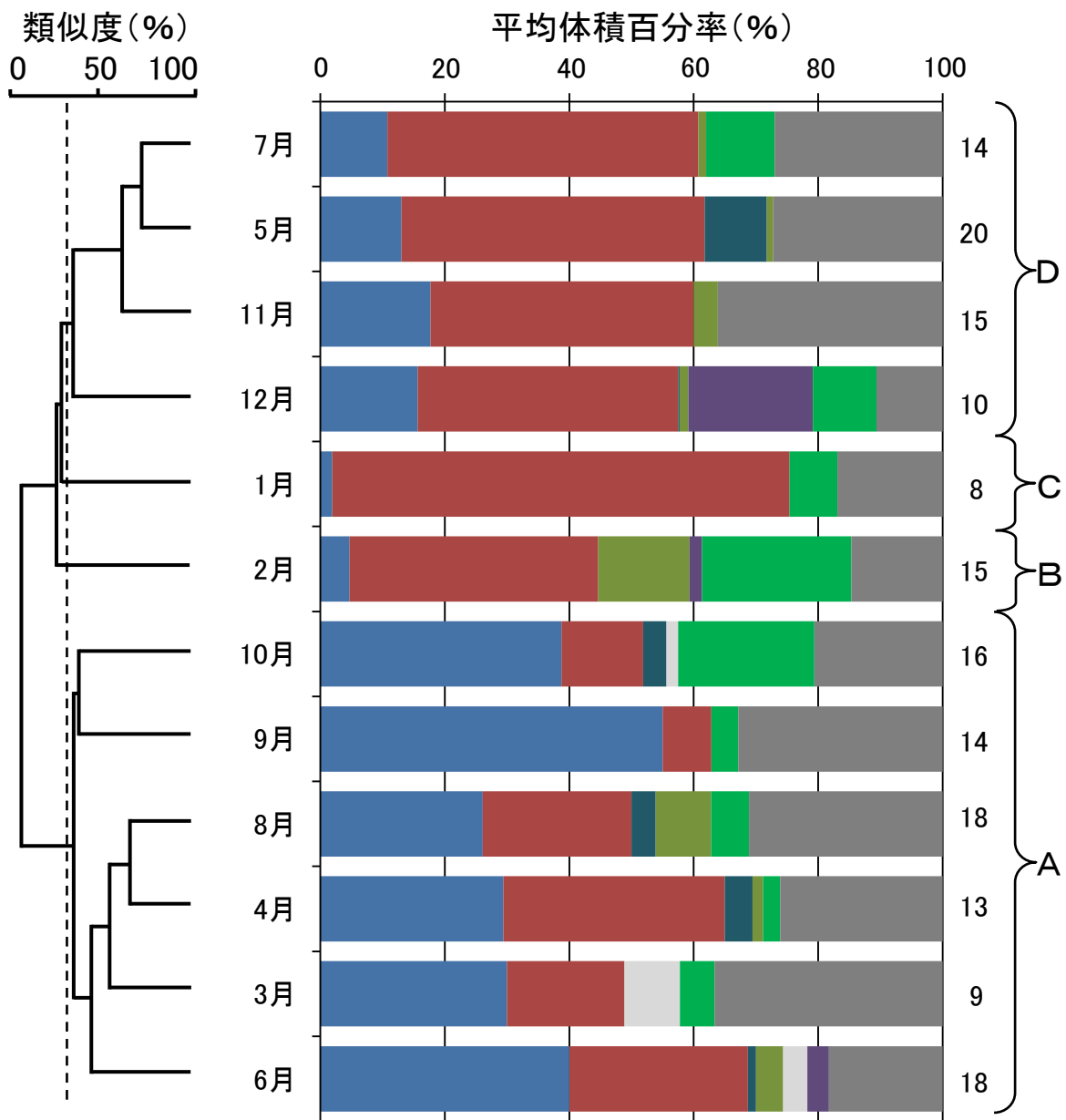
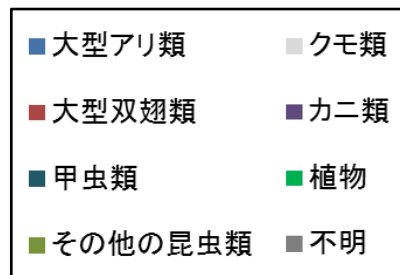


図4-3 成魚における各月の餌利用パターンに基づくクラスター分析で得られたデンドログラム
 バーの右側の数値は調査個体数（空消化管の個体は除く）
 類似度 30%（破線）で4つのグループ（A-D）に分かれた



第5章 移動

はじめに

コモチサヨリは、先島諸島、インドネシア、タイ、アンダマン諸島などの西部太平洋からインド洋にかけての熱帯・亜熱帯の河口汽水域に広く分布する (Meguro 1972, Kuo and Shao 1999, Ikejima *et al.* 2002, Allen and Adrim 2003) . これらの熱帯・亜熱帯域には、河川と海洋を往き来する魚類が多く生息していることが知られており (例えば Blaber 2000, Nakamura *et al.* 2008, Unsworth *et al.* 2009, Kimirei *et al.* 2013) , コモチサヨリも同様な移動を行う可能性がある. したがって、本種がこのような移動を行うのか、それとも生涯、汽水域内に留まって生活するのかという行動特性を明らかにすることは、準絶滅危惧種に指定された本種の有効な保全策を講じるうえで重要であると考えられる. しかし、本種の行動特性についてはまだまったくわかっておらず、また他のサヨリ科魚類においてもそのような知見は皆無である.

淡水・汽水域と海域との間を行き来する魚種においては、Sr/Ca 比などの耳石微量元素比を解析することで、その移動履歴を個体ごとに推定できることが知られている (例えば Secor *et al.* 1995, Elsdon and Gillanders 2002, Morais *et al.* 2011) . また近年、耳石 Li/Ca 比を用いることによって、塩分差のより小さな汽水域と海

域との移動についても、かなり正確に把握できることがわかってきた (Hicks *et al.* 2010, Tanner *et al.* 2013) .

そこで、本章では浦内川に生息するコモチサヨリの移動の有無を明らかにすることを目的として、まず塩分の異なる複数の水槽を用いて飼育実験を行い、実験魚の耳石微量元素濃度を測定することで、汽水域（塩分が 0.5–30 psu）に生息する個体から得られるであろう耳石 Li/Ca 比および Sr/Ca 比の最小値と最大値を推定した。次に、野外採集個体の耳石から Li/Ca 比と Sr/Ca 比を求め、飼育実験から得られた値と比較した。

なお、本章の内容については Fisheries Science において公表した (Kanai *et al.* 2014) .

5-1 材料と方法

環境水の塩分の違いによって生じる微量元素濃度の差が、コモチサヨリの耳石にもそのまま反映されるのかどうかを明らかにするために、飼育実験を行った。まず、2013 年 6 月に浦内川下流部の支流域（図 2-1）において、手網を用いて仔稚魚 40 個体 [体長のレンジは 5.0–9.9 mm, 平均値は 7.3 mm±0.8 mm (標準偏差)] を採集した。採集した個体は、アリザリン・コンプレクソン（以下、ALC）を 50 mg/L の濃度で溶かした水に 24 時間浸漬し、耳石の外縁部を染色す

ることで、飼育開始時の標識（以下、ALC リング）とした（図 2-2a）。次に、飼育汽水の塩分範囲を野外での実際の塩分勾配と近いものにするために、塩分に差があると思われる浦内川の 4 地点（上流部、中流部、下流部および河口部）（図 1-2）において、クオンタ多項目水質計（Hydrolab 社製）を用いて、塩分と水温の測定を行った（表 5-1）。その結果、地点間には明瞭な塩分勾配がみられたため、各地点の平均塩分を飼育水の塩分（7, 15, 25, 32 psu）とするこ
ととした。

屋外に設置した 4 つの水槽（60 cm × 30 cm × 36 cm, 65 L）に、浦内湾の海水と汲み置きした水道水を用いて、塩分を 7, 15, 25, 32 psu に調節した水を入れ、ALC で標識した仔稚魚を自然光下で 30 日間飼育した。各水槽での飼育個体数は 10 個体とした。飼育期間中は、人工飼料（おとひめ B2, 日清丸紅飼料社製）を 1 日に 2 回与え、食べ残しは直ちに回収した。飼育水の水温は 28°C 前後であった。また、5 日に一度、海水と汲み置き水道水を用いて、飼育水の約 3 分の 1 (20L) を交換した。なお、飼育期間中に死亡した個体はおらず、30 日目に取り出した 40 個体の体長は 32.3–40.1 mm（平均値は 35.2±4.1 mm）であった。

飼育水の塩分の違いによって生じる微量元素濃度の差を明らかにするために、飼育の開始時（1 日目）、中間（15 日目）、終了時（30 日目）に各水槽からそれぞれ 50 mL を採水した。採水した飼育水は、1.2 μm ガラス繊維フィルター

(Whatman GF/C, GE imagination at work 社製) で濾過後, 超高純度塩酸 (和光純薬工業社製) を用いて 1% 酸処理を行い, 酸洗浄したポリプロピレン製のボトルにて保存した. 飼育魚は実験終了時にすべて取りだし (各水槽から 10 個体, 計 40 個体), 冷凍保存した. 保存した標本は後日, 体長を 0.1 mm の精度で測定した後, 左右一対の耳石 (扁平石) を摘出した. 耳石はよく水洗した後, 風乾して保存した.

微量元素分析のための耳石切片は以下の手順で作製した. まず, 左側の耳石をスライドガラス上へのせ, エナメル樹脂を用いて包埋した. その際, 耳石は外側が上になるようにした. 包埋した耳石は, 紙やすり (800 μm) およびラッピングフィルム (12, 3 および 0.5 μm) (3M 社製) を用いて, 耳石核および耳石縁辺部が露出するよう研磨した. 研磨後, ミリ Q 水を用いて超音波洗浄を 10 分間行い, 風乾した.

耳石の微量元素 (Li, Sr, Ca) の濃度は, NWR-193 eximer laser ablation system (New Wave Research 社製) と ICP-MS 7700CS (Agilent 社製) を組み合わせた, レーザー気化 ICP 質量分析装置 (以下, LA-ICP-MS) を用い, Yamane *et al.* (2010, 2012) の手順に従って測定した. 本研究における測定限界は, ブランクの平均値の 3 つの標準偏差から算出し, Li/Ca 比が 0.0021 mmol/mol, Sr/Ca 比が 0.000062 mmol/mol であった. 分析したすべての耳石における Li と Sr の含有量は測定限

界以上であった。キャリブレーションは Shirai *et al.* (2008) に従い、微量元素組成が明らかになっている NIST SRM 612 スタンダードガラス (アメリカ国立標準技術研究所製) および圧縮ペレット試料 2 種類 (サンゴの粉末が原料である JCp-1 とシャコガイの粉末が原料である Jct-1, とともに国立産業技術総合研究所製) の計 3 種類をスタンダードとして用いた。各耳石において、ALC リングの外側 (飼育期間中に成長した部分, 耳石核から 250–300 μm の範囲) にレーザー光をスポット状 (直径 30 μm) に 3 箇所打ち込み, 測定値の平均をその耳石の値とした。測定時, レーザーの出力は 10 Hz, 7.05 J/cm² に調整した。測定誤差をなくすため, スタンダードとブランクの測定は各耳石サンプルの測定前後に行った。JCp-1 を基に算出した Li/Ca 比と Sr/Ca 比の変動係数は, それぞれ 1.86% と 2.22% であった。

飼育水の微量元素 (Li, Sr, Ca) の濃度は Solution-based ICP-MS を用いて測定した。分析手順は Yamane *et al.* (2012) に従った。本研究における測定限界は, Li が 0.000021 mg/L, Ca が 0.092 mg/L, Sr が 0.00024 mg/L であった。キャリブレーションには, 微量元素組成のわかっている JSAC 0301-3, JSAC 0302-3 (ともに日本分析化学会製), ICP Multi Element Standard Solution X (Merck Millipore 社製), および岩手県宮古湾の沿岸海水 (山根広大ら, 未発表データ) をスタンダードとして用いた。測定誤差をなくすため, スタンダードとブラン

ク (1% HNO_3) の測定は飼育水の 8 サンプル前後に行い、さらに飼育水とスタンダードにベリリウム、スカンジウム、インジウム、ビスマスを含んだ試薬を 4.5 $\mu\text{g/L}$ ずつ加えた。得られた Li/Ca 比と Sr/Ca 比の変動係数は、それぞれ 1.65% と 2.72%であった。

飼育水の微量元素濃度と Li/Ca 比, Sr/Ca 比, および飼育魚の耳石の Li/Ca 比と Sr/Ca 比が飼育塩分の違い (7, 15, 25, 32 psu) によって異なるのかどうかを調べるため、一元配置分散分析を行った。有意な差が認められた場合は ($p < 0.05$), 多重比較検定 (テューキー・クレーマー検定) を用いて、各塩分間での有意差を検討した。なお、分散分析を行う際には各値を対数変換 [$\log(x + 1)$] し、バートレット検定 ($\alpha = 0.05$) とコルモゴロフ・スミルノフ検定 ($\alpha = 0.05$) を用いて、正規性と等分散性について検証した。また、各塩分で飼育した稚魚 (10 個体) の耳石 Li/Ca 比と Sr/Ca 比の平均値を用いて直線回帰を行うことで、汽水域の塩分範囲 (0.5–30 psu, Little 2000) におけるそれぞれの元素比の最小値と最大値を算出した。

飼育実験の終了後、浦内川の上流部と下流部において野外個体を採集し (図 1–2), 耳石の微量元素分析を行って、コモチサヨリの移動の有無を検討した。下流部での採集は 2013 年 8 月に投網と曳網を用いて行い、25 個体の成魚 (体長のレンジは 77.5–103.8 mm, 79.2 ± 23.1 mm) を採集した。一方、上流部では 2013

年 10 月に投網を用いて 6 個体の成魚（体長のレンジは 69.6–79.9 mm, 75.3 ± 3.5 mm）を採集した。標本は氷蔵して実験室に持ち帰り，各個体の体長を 0.1 mm 単位で測定した後，左右一対の耳石（扁平石）を取りだした。耳石はよく水洗した後，風乾して保存した。

摘出した耳石（計 31 個）は，上述した飼育魚と同様の方法で微量元素分析に供した。ただし，レーザー光は耳石の核から縁辺部にかけて，スポット状（直径 30 μm ）に 40 μm 間隔で打ち込み（計 18–44 スポット），Li, Sr, Ca の濃度を測定した。これによって得られた各個体の耳石 Li/Ca 比と Sr/Ca 比を，飼育実験で得られた汽水域の範囲の値（最小値と最大値）と比較し，本種の移動の有無を明らかにした。

5-2 結果

飼育実験において，塩分が異なる各水槽から採水した飼育水の Li と Sr の濃度，および Li/Ca 比と Sr/Ca 比を表 5-2 に示した。両元素の濃度はすべての塩分間（水槽間）で有意な差が認められ（一元配置分散分析，Li では $F=3490$, $p < 0.001$, Sr では $F=6685$, $p < 0.001$ ；多重比較検定，両元素の各塩分間で $p < 0.05$ ），塩分が高くなると増加することが判明した。同様の傾向は Li/Ca 比と Sr/Ca 比にもみられたが（一元配置分散分析，Li/Ca 比では $F=576.2$, $p < 0.001$, Sr/Ca 比では

F=156.3, $p < 0.05$; 多重比較検定, 両元素の各塩分間で $p < 0.05$) , Li/Ca 比では塩分が 15 psu と 25 psu の間で有意な差は認められなかった (多重比較検定, $p = 0.999$) . また, Sr/Ca 比は 25 psu で最も高い値となった.

各水槽の飼育個体から摘出した耳石の Li/Ca 比と Sr/Ca 比を図 5-1 に示した.

Li/Ca 比はすべての塩分間で有意な差が認められ (一元配置分散分析, $F=219.5$, $p < 0.001$; 多重比較検定, 各塩分間で $p < 0.05$) , 塩分が高くなると増加することが明らかとなった. Sr/Ca 比においても同様の傾向がみられた (一元配置分散分析, $F=21.8$, $p < 0.001$; 多重比較検定, 各塩分間で $p < 0.05$) . ただし, 塩分が 15 psu と 25 psu の間では有意差が認められなかった (多重比較検定, $p = 0.814$) . これらの結果を用いて, 塩分と耳石 Li/Ca 比および Sr/Ca 比の関係を求めたところ, 以下の直線回帰式が得られた.

$$\text{耳石 Li/Ca 比} = 0.00036 \text{ SAL} - 0.00029 \quad (r^2 = 0.882, p < 0.001, n = 4)$$

$$\text{耳石 Sr/Ca 比} = 0.075 \text{ SAL} + 4.22 \quad (r^2 = 0.627, p < 0.001, n = 4)$$

ここで, SAL は塩分 (psu) を示す. この式から, 塩分が 0.5 psu と 30 psu の耳石 Li/Ca 比および Sr/Ca 比を算出した結果, Li/Ca 比はそれぞれ 0 と 0.011 mmol/mol, Sr/Ca 比は 4.26 と 6.47 mmol/mol であった. これらの値は, 汽水域に実際に生息する個体から得られると思われる各微量元素比の最小値と最大値である. したがって, 野外個体の耳石微量元素比がこの範囲内 (Li/Ca 比は 0-0.011

mmol/mol, Sr/Ca 比は 4.26–6.47 mmol/mol) にあるかどうかを調べれば, 汽水域から海域への移動の有無を明らかにすることができる.

野外個体の耳石微量元素分析の結果は, 採集場所(上流部と下流部)で異なる傾向を示した. 上流部で採集した個体(以下, 上流部個体)では, Li/Ca 比と Sr/Ca 比の双方は, 耳石の核から縁辺部まで多少の変動はあるものの, ほとんど汽水域の範囲内に収まっていた(図 5-2). 一方, 下流部で採集した個体(以下, 下流部個体)は, 上流部個体に比べて Li/Ca 比が高く, 耳石の一部の箇所ですら汽水域の範囲を上回り, 海域の値を示す個体があった(図 5-3, 5-4). さらに, 下流部個体では, 汽水域の範囲を上回った期間の長さや頻度によって 2 つのタイプに分けることができた. ひとつは, Li/Ca 比と Sr/Ca 比がほぼ汽水域の範囲内にあるものの, 両比が突発的に短期間, その範囲を超えるタイプである(タイプ 1)(図 5-3). 典型的なパターンは, 図 5-3b に示した体長 97.1 mm のメスでみることができる. このタイプには 18 個体(下流部個体の 72%)が含まれた. 一方, もうひとつは, Li/Ca 比と Sr/Ca 比が耳石の中央付近で一定の期間(連続約 8 スポット, 約 20 日間), 汽水域の範囲より高い値を示すタイプである(タイプ 2)(図 5-4). ただし, 耳石核および縁辺部では, 両比はほぼ汽水域の範囲内に収まっていた. このタイプには 7 個体(28%)が含まれ, 典型的なパターンは図 5-4b の体長 100.6 mm のオスでみることができる.

5-3 考察

飼育実験において、飼育魚の耳石 Li/Ca 比と Sr/Ca 比は、塩分が高くなると増加し、汽水（7, 15, 25 psu）と海水（32 psu）で有意に異なることが明らかとなった。同様の結果は、ニシン科 *Alosa* 属の一種 *A. sapidissima* やスズキ *Lateolabrax japonicus*, ニジマス *Oncorhynchus mykiss* などを用いて行った他の研究でも報告されており（例えば, Thorrold *et al.* 1998, Secor and Rooker 2000, Zimmerman 2005）, 本実験結果の信頼性は高いと考えられる。したがって、野外個体の耳石 Li/Ca 比と Sr/Ca 比をこの実験結果と比較することによって、その個体が汽水域に留まって生活していたのか、それとも汽水域と海域を往き来していたのかを明らかにすることができる。さらに、耳石 Li/Ca 比は汽水中での細かな塩分勾配（7, 15, 25 psu）にもよく反応していたため（図 5-1）, この元素比は汽水域と海域という大きな移動のみならず、汽水域内での移動、すなわち中鹹性汽水域（5-18 psu）と多鹹性汽水域（18-30 psu）（河川環境管理財団 2008）との移動を解明する際にも有効であることがわかった。

飼育水の Li/Ca 比は、塩分が 15 psu と 25 psu の間で有意な差がみられず、また Sr/Ca 比においても、25 psu の値は 32 psu よりも高いという結果になった（表 5-2）。一方、飼育水の Li と Sr 濃度はすべての塩分間で有意な差が認められ、塩分が高くなると増加した（表 5-2）。これらの結果より、本種の耳石 Li/Ca

比と Sr/Ca 比が塩分の増加とともに高くなるのは、環境水中の Li/Ca 比や Sr/Ca 比の変化によるものではなく、Li や Sr の濃度変化に起因している可能性が示唆された。このような結果は、キュウリウオ目 *Galaxias* 属の 2 種 (*G. argenteus*, *G. maculatus*) やアカメ属の一種 *Lates calcarifer* でも報告されている (Milton and Chenery 2001, Hicks *et al.* 2010) .

調査した多くの野外個体において、耳石の核から縁辺部までの Li/Ca 比と Sr/Ca 比は、飼育実験で得られた汽水域の値の範囲内であった。このことから、コモチサヨリは生涯にわたり汽水域内に留まって生活する種であることが判明した。しかし、上流部個体と下流部個体では、結果が若干異なった。上流部個体の Li/Ca 比は耳石の全域において低い値を示したことから、これらの個体は生涯にわたり塩分の低い汽水域に生息し、海域には移動しないことがわかった。下流部個体の 78% を含むタイプ 1 では、耳石 Li/Ca 比と Sr/Ca 比はほとんど汽水域の範囲内にあり、上流部個体と似た傾向を示すことがわかった。しかし、タイプ 1 の耳石 Li/Ca 比は上流部個体と比較すると高い値を示しており、いくつかの個体では突発的に短期間、汽水域の範囲を超える値がみられた。これは、タイプ 1 のほとんどの個体は中鹹性から多鹹性の汽水域に定住しており、まれに海域に行く個体が存在することを示唆している。コモチサヨリは遊泳力が強くないため、下流域に棲む個体の一部は洪水などによって偶発的に沿岸海域に流されるのか

もしれない。これらの個体は、その後上げ潮などを利用してすぐに汽水域に戻るものと考えられる (Walsh *et al.* 2013)。一方、下流部個体の 18% を含むタイプ 2 では、Li/Ca 比と Sr/Ca 比が耳石の中央付近において汽水域の範囲を連続的に超え、高い値を示した。この結果は、これらの個体が偶発的に海域に流された後、汽水域に戻る前にある一定期間 (約 20 日間)、海域で過ごしていたことを示唆している。コモチサヨリは基本的に汽水域定住魚であるため、なぜ一定期間、海域に留まるのか、また留まっている間、海域内で長距離移動を行うのかという点については、今後、検討すべき課題であると考えられる。

表 5-1 浦内川の各調査地点における塩分および水温
平均値と標準偏差で示す (n=3/地点)

地点	塩分 (psu)	水温 (° C)
上流部	7.0 ± 0.8	24.5 ± 0.2
中流部	15.1 ± 0.4	26.7 ± 0.8
下流部	25.1 ± 0.6	28.7 ± 1.6
河口部	32.2 ± 0.3	27.3 ± 0.6

表 5-2 飼育実験において、塩分が異なる各水槽から採水した飼育水の微量元素濃度 (Li, Sr, Ca) および Li/Ca 比と Sr/Ca 比
 平均値と標準偏差で示す (n=3/水槽)

水槽名	塩分		濃度			Li/Ca比 (mmol/mol)	Sr/Ca比 (mmol/mol)
	(psu)		Li (ng/g)	Sr (ng/g)	Ca (μ g/g)		
塩分 7 psu	7.2 \pm 1.0		11.8 \pm 0.3	909.3 \pm 12.7	61.1 \pm 0.6	1.12 \pm 0.02	6.81 \pm 0.03
塩分 15 psu	14.9 \pm 1.0		52.3 \pm 0.5	2632.6 \pm 13.2	168.1 \pm 1.4	1.80 \pm 0.01	7.16 \pm 0.02
塩分 25 psu	25.1 \pm 1.0		83.5 \pm 2.7	4486.5 \pm 65.1	267.9 \pm 5.9	1.80 \pm 0.02	7.66 \pm 0.06
塩分 32 psu	32.2 \pm 1.0		142.2 \pm 7.7	6432.7 \pm 134.6	398.3 \pm 14.6	2.06 \pm 0.04	7.39 \pm 0.13

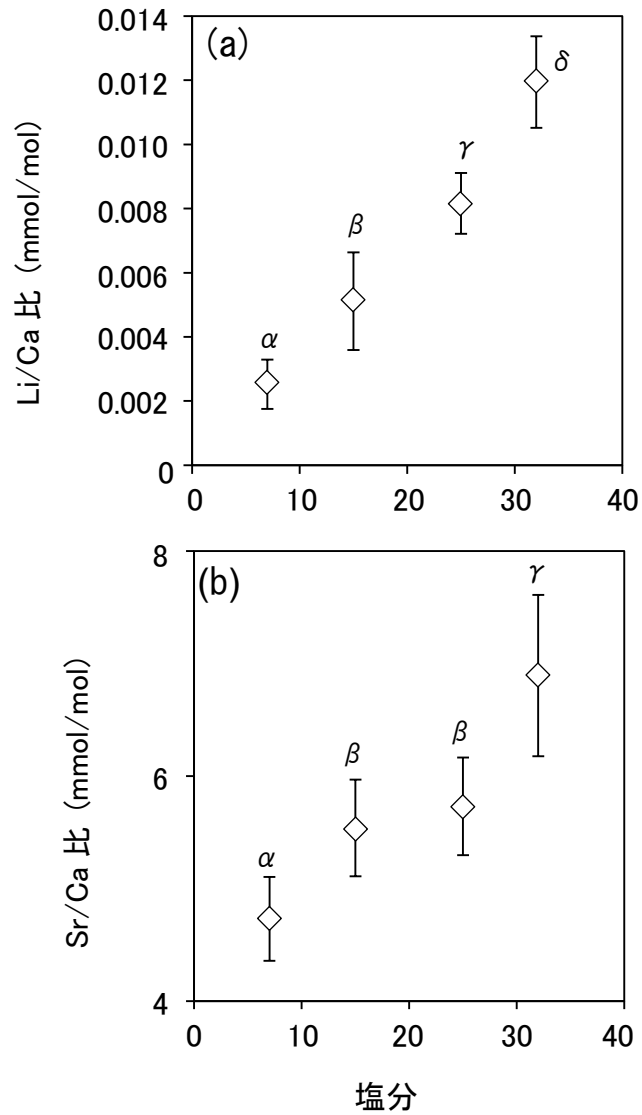


図 5-1 飼育実験において、塩分が異なる各水槽で飼育した稚魚の耳石の (a) Li/Ca 比と (b) Sr/Ca 比
 平均値と標準偏差 (縦線) で示す (n=10/水槽)
 塩分間 (水槽間) で有意な差があったものは α , β , γ , σ で示す
 (多重比較検定, $p < 0.05$)

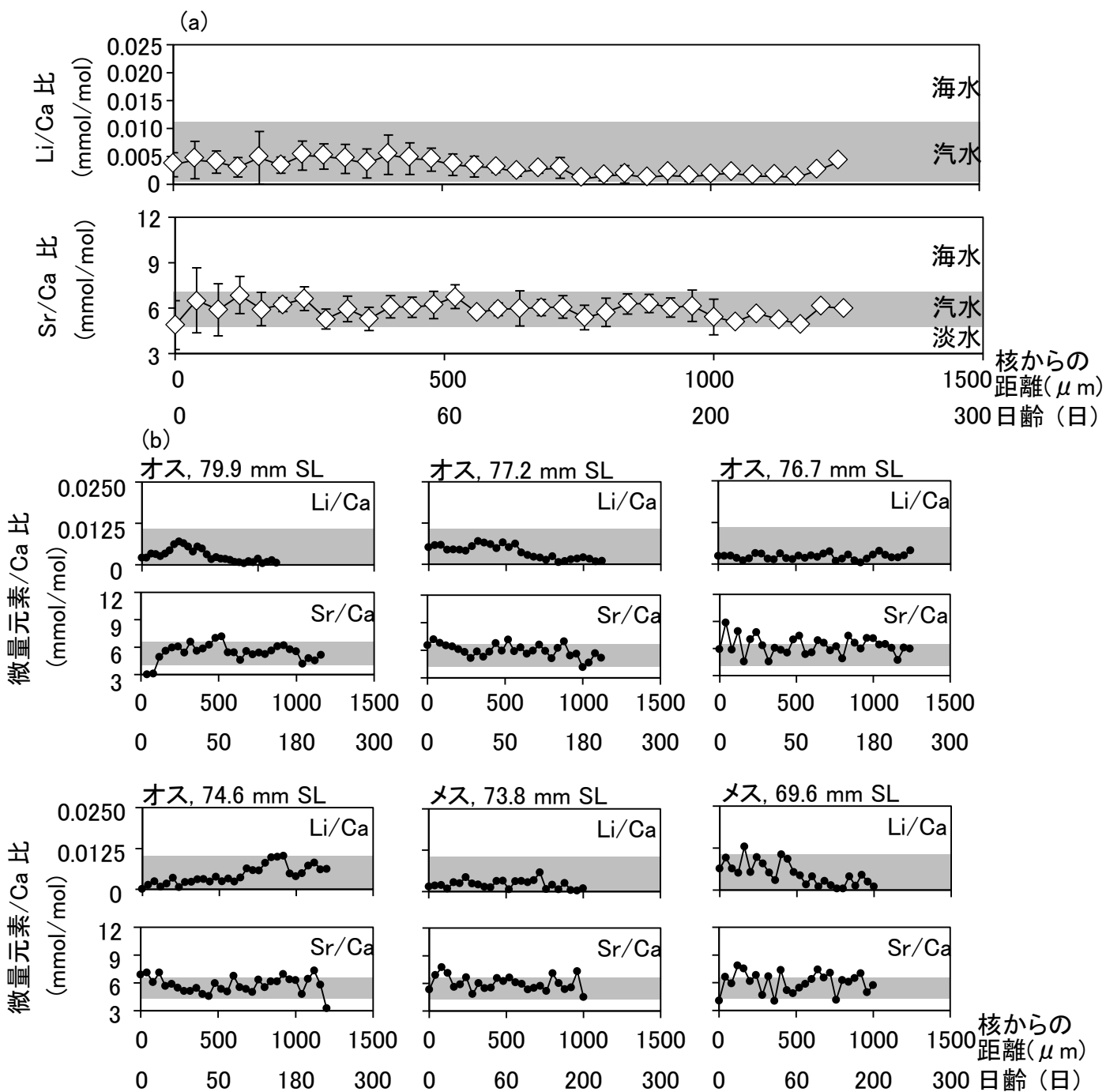


図 5-2 上流部で採集された成魚の耳石核から縁辺部までの Li/Ca 比と Sr/Ca 比

(a) 6 個体の平均値 , (b) 各個体の値

グレーの部分は、飼育実験から推定された、汽水域に生息する個体の耳石 Li/Ca 比と Sr/Ca 比の範囲

縦線は標準偏差

SL は標準体長

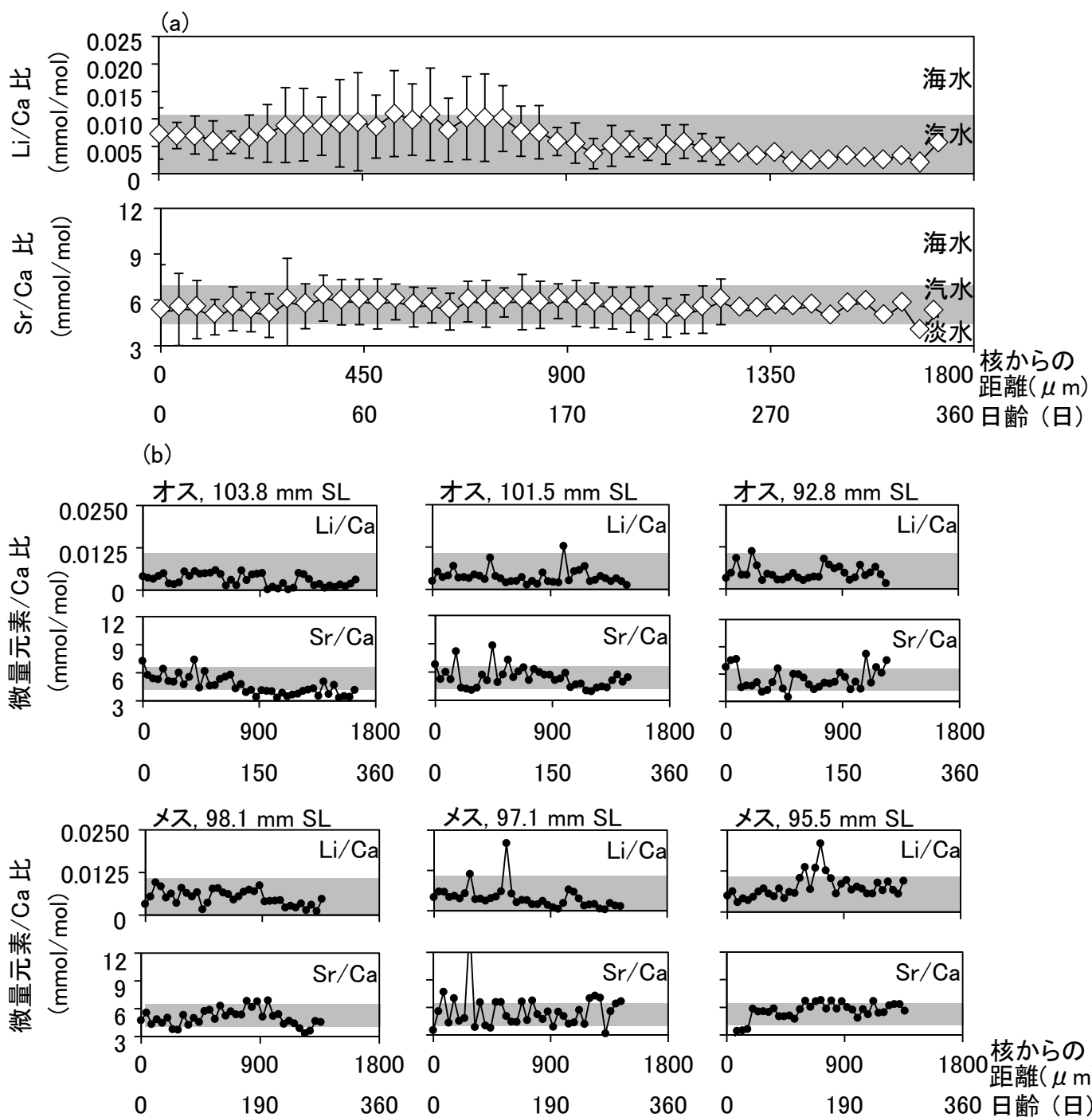


図 5-3 下流部で採集された成魚の耳石核から縁辺部までの Li/Ca 比と Sr/Ca 比 (タイプ 1)
 (a) 18 個体の平均値, (b) 18 個体から選出した 6 個体の値
 グレーの部分は, 飼育実験から推定された, 汽水域に生息する個体の耳石 Li/Ca 比と Sr/Ca 比の範囲
 縦線は標準偏差
 SL は標準体長

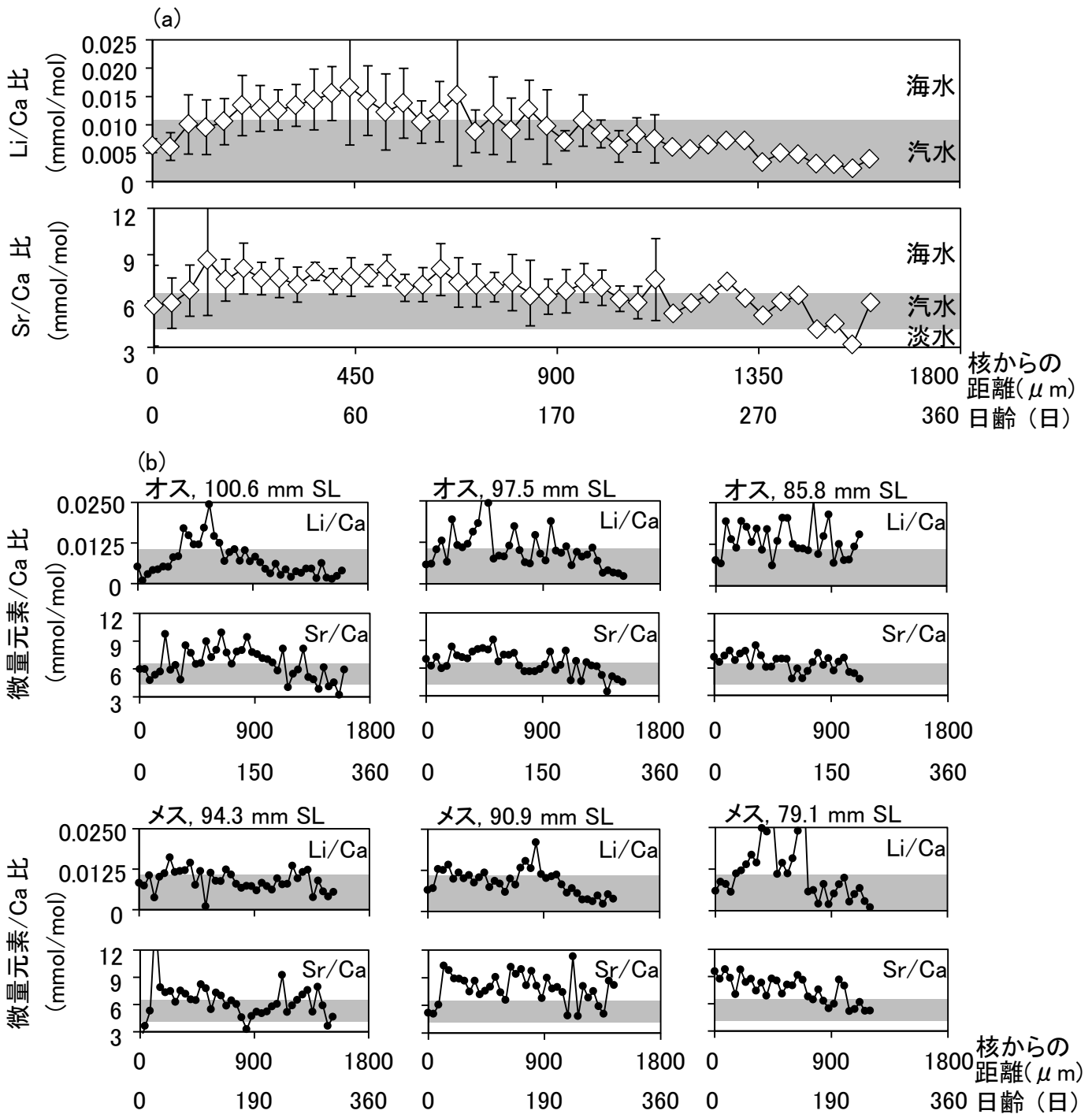


図 5-4 下流部で採集された成魚の耳石核から縁辺部までの Li/Ca 比と Sr/Ca 比 (タイプ 2)
 (a) 7 個体の平均値, (b) 7 個体から選出した 6 個体の値
 グレーの部分は, 飼育実験から推定された, 汽水域に生息する個体の耳石 Li/Ca 比と Sr/Ca 比の範囲
 縦線は標準偏差
 SL は標準体長

第6章 総合考察

ここでは本研究で得られた結果をもとに、コモチサヨリの生活史をとりまとめ、その特徴について総合的に考察するとともに、生活史特性を考慮した本種の保全方策についても検討する。

6-1 生活史

多くのコモチサヨリ属魚類は卵胎生であることが知られている (Nelson 2006, Helfman *et al.* 2009)。本研究においては、コモチサヨリのメスの胎内に受精卵や仔魚は確認できなかったが、オスは体内受精用のアンドロポディウムをもつこと (Meguro 1972)、また実際に水族館で産仔されていること (アクアマリンふくしまの松崎浩二氏, 私信) などから、本種も卵胎生であることが示唆される。

浦内川におけるコモチサヨリの生活史をまとめると、以下のように概説することができる (図 6-1)。受精は交尾後、胎内で行われる。受精卵は胎内で孵化し、仔魚は一定期間 (少なくとも3日) を胎内で過ごした後、体長約5 mmの大きさで産仔される。下顎が伸長していない小型の稚魚 (体長20 mm以下) では、遊泳力が弱いため、動物プランクトンや巻貝類といった、動きが少なく周

団に漂う、もしくは付着している水中の生物を主な餌とする。成長し、体長が 40 mm を超えるようになると、遊泳力が強くなり、下顎も十分に伸長することで、水面直下に移動・定位することができるようになる。この段階になると、主要な餌はアリ類や双翅類などの水面に落下する陸生昆虫となる。

産仔されてから約 160–200 日齢で繁殖可能な成魚（オスとメスともに体長 60 mm）となり、オスは臀鰭第 6 軟条が伸長し、アンドロポディウムに変化する。このため、オスとメスを外見から区別することができる。多くの個体は生涯にわたり汽水域内に留まって生活し、成魚は、3, 4, 6, 8–10 月の春から秋にかけて大型アリ類を、冬と 5, 7 月は大型双翅類を摂餌する。このように、成魚は年間を通して陸生昆虫に強く依存する。

産仔期は、3–6 月の春季（盛期 4・5 月）と 7–11 月の秋季（盛期 8–11 月）の年 2 回であり、それぞれの季節の大潮時に産仔する。1 回の産仔で産まれる仔魚は最大 22 個体である。オスとメスともに寿命は約 1 年であり、春産まれ個体は産まれた年の秋に、秋産まれ個体は翌年の春に繁殖する。繁殖後、すぐに死亡するか否かは不明であり、生涯に 2 回繁殖する個体がいる可能性もある。

このように、本研究において、浦内川のコモチサヨリの生活史をある程度解明することができた。しかし、先にも述べたように、本研究ではメスの胎内に存在する受精卵や仔魚を確認できなかった。これは、受精から産仔までの期間

が極端に短いためであるかもしれないが、本種の卵胎生については若干、疑問が残る。今後、検証すべきであると考え。コモチサヨリは春季と秋季の大潮時に産仔するため、その期間に成熟メスを集中的に採集し、胎内での受精卵や仔魚の存在を確認する必要がある。また、水族館のアクアマリンふくしまでは、飼育下での繁殖に成功している。したがって、本種を飼育して観察することによって、卵胎生の検証や、本研究では調査できなかった繁殖行動を明らかにすることができるかもしれない。

本研究において、コモチサヨリは基本的に汽水域定住魚であることが明らかになった。しかしその一方で、下流部に棲む一部の個体は、洪水などによって偶発的に汽水域から海域に流された後、汽水域に戻る前にある一定期間（約 20 日間）海域で過ごすこともわかった。このような個体がなぜ一定期間海域に留まるのか、海域のどこにいるのか、海域内でも移動しているのかについては、本研究で明らかにすることはできなかった。海域に留まる個体はごく一部ではあるものの、本種の地域個体群の形成や遺伝的分化を検討する際には、海域における移動の有無は重要な知見になるものと思われる。今後、明らかにすべき課題のひとつであると考え。

6-2 保全方策の提言

本研究で得られた結果より，コモチサヨリの生活史特性としては，1) 多くの個体が生涯にわたり，河口などの汽水域内に留まって生活し，河川間での交流はほとんどないこと，2) 寿命は短く（約 1 年），産仔数が少ないこと（1 回の産仔で最大 22 個体），3) 体長が 40 mm を超える大型稚魚や成魚は，アリ類や双翅類などの陸生昆虫を主要な餌としており，マングローブ林を含む陸域生態系に強く依存して生活していること，の 3 点があげられる．これらの生活史特性を考慮して，本種の保全方策について検討した．

種を保全する際には，遺伝的多様性を考慮する必要がある（渡辺・西田 2003）．地域集団間において交流のない種では，集団間の遺伝的構造が異なっていることがよくあると言われている（Ward *et al.* 1994, Watanabe and Nishida 2003, 竹花・北川 2010）．このことから，河川間で移動がほとんどないコモチサヨリでは，近隣の河川間でも遺伝的に分化している可能性が高い．したがって，本種は主要河川ごとに異なった地域個体群を形成していることが考えられ，それらの遺伝的多様性を保持・存続させるためには，各河川の状況に合わせた河川ごとの管理・保全が必要であると思われる．

コモチサヨリは，寿命が約 1 年と短く，産仔数も少ない種である．また，前述したように，他の河川からの移動（加入）もほとんどない．したがって，乱

獲によって各河川の地域個体群は簡単に絶滅する恐れがある。本種は水産重要魚ではないため、漁業は行われていないが、観賞魚としての需要があり、淡水サヨリの名称で流通している。このため、個人や関連業者などによる採集が行われていることが予想される。国の天然記念物に指定されているネコギギ *Tachysurus ichikawai* では、観賞魚としての需要が高いことから、違法な採集・飼育・販売が行われており、地域個体群の存続に影響を与える要因になっている（渡辺・森 2012）。このことから、本種においても過度な採捕は避けるべきであると考えらる。

コモチサヨリの大型稚魚と成魚は、マングローブ林を含む陸域生態系からの餌に強く依存して生活している。このため、本種の保全においては、河川や河口汽水域といった水域生態系のみを保全するだけでは十分であるとは言えない。餌を供給する陸域生態系の存在が不可欠である。したがって、コモチサヨリの保全を行う際には、マングローブ林やその周辺の陸域を含めた陸域生態系と、本種が棲む水域生態系の双方を合わせた総合的な管理や保全を行っていく必要がある。

以上、コモチサヨリの生活史特性を考慮した場合の効果的な保全方策としては、1) 過度な採捕は避けること、2) それぞれの河川において、水域生態系とともに、周囲の陸域生態系を含めた総合的な管理を、各河川（すなわち各地域

個体群) の状況に合わせて実施していくこと、の 2 点が重要であると考えられた。

本種は、環境省レッドリストにおいて現時点では準絶滅危惧種に指定されている。しかし、今後さらに絶滅のリスクが高まり、絶滅危惧種になる可能性は十分に考えられる。上記のような保全方策を早期に講じる必要がある。

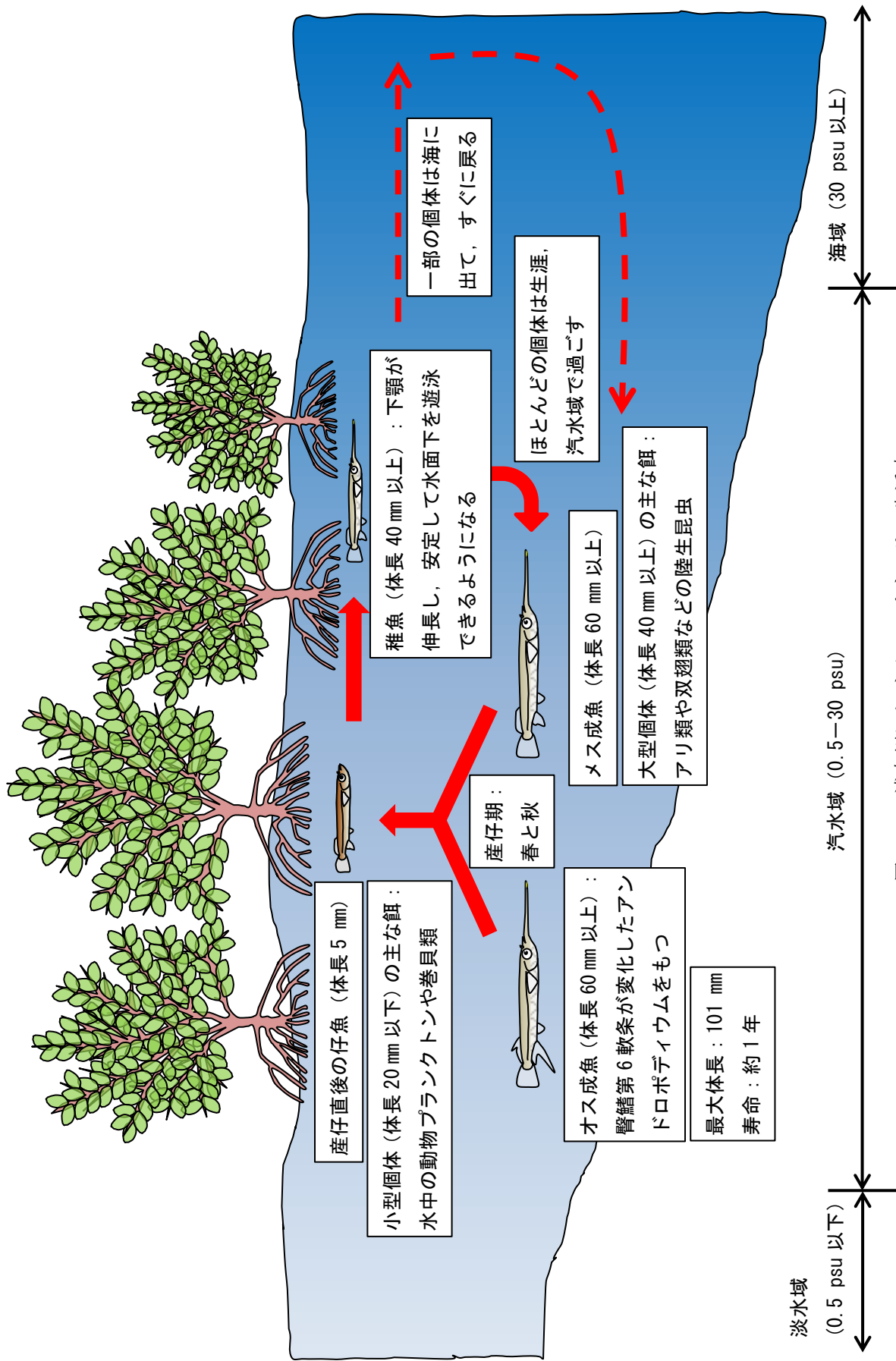


図 6-1 浦内川におけるコモチサヨリの生活史

要約

コモチサヨリ *Zenarchopterus dunckeri* は、日本国内でみられる唯一のコモチサヨリ亜科の魚類である。本種は台湾、タイ、インドネシア、アンダマン諸島などの西部太平洋からインド洋にかけての熱帯・亜熱帯の河口汽水域に広く分布するが、日本国内では宮古島と八重山諸島にのみみられ、本種の分布の北限とされている。細長く伸長した体と突出した下顎が特徴的で、オスは臀鰭第 6 軟条が変化したアンドロポディウムという生殖脚をもち、体内受精で卵胎生の魚種であると言われている。本種は、日本国内において 2007 年から環境省レッドリストの準絶滅危惧種に指定されている。しかし、その生態については断片的な知見があるのみで、現状では有効な保全方を確立することは難しい。そこで本研究では、琉球諸島西表島の浦内川に生息するコモチサヨリの基礎的な生態情報を得るために、日齢と成長、繁殖、食性、移動について明らかにすることを目的とした。また、本種の生活史特性を活かした保全方策についても検討した。

日齢と成長

耳石を用いて、寿命と成長曲線の推定を行うとともに、標準体長（以下、体

長)と顎形態, 体長と臀鰭第 6 軟条長の関係について調べた。飼育実験の結果より, 耳石にみられる輪紋は 1 日ごとに形成される日輪であることがわかった。野外で採集した個体の耳石輪紋を計数し, 最高日齢を調べたところ, 寿命は約 1 年であると推定された。また, 各個体の日齢と採集日から産仔日を推定したところ, 春生まれと秋生まれの 2 つのコホートが存在することが判明した。それぞれのコホートのオスとメスにおける成長曲線は以下のように推定された。

$$\text{春コホートのオス} \quad L_t = 67.4[1 - \exp\{-S - 0.030(t - 150.5)\}]$$

$$S = 1.012 \sin\left(\frac{2\pi(t + 2.4)}{365}\right)$$

$$\text{メス} \quad L_t = 96.3[1 - \exp\{-S - 0.005(t - 106.9)\}]$$

$$S = -0.003 \sin\left(\frac{2\pi(t + 3.1)}{365}\right)$$

$$\text{秋コホートのオス} \quad L_t = 119.7[1 - \exp\{-S - 0.005(t - 234.9)\}]$$

$$S = -0.060 \sin\left(\frac{2\pi(t + 14.3)}{365}\right)$$

$$\text{メス} \quad L_t = 111.5[1 - \exp\{-S - 0.004(t - 233.3)\}]$$

$$S = -0.050 \sin\left(\frac{2\pi(t - 1.1)}{365}\right)$$

ここで, L_t は t 日齢時の体長 (mm), S は季節変動を表す項である。春コホートと秋コホートでは, 前者のほうで初期成長がよく, またオスとメスでは, どちらのコホートにおいてもオスのほうの初期成長がよかった。

体長と顎形態の関係において, 下顎以外の形態 (体長に対する上顎長, 口径,

口幅の割合)は体長に関係なくほぼ一定の割合を示したが、体長に対する下顎長の割合は体長が 20 mm になるまで急激に増加し、その後減少した。体長に対する臀鰭第 6 軟条長の割合は、メスと性別不明の小型稚魚においては体長と関係なくほぼ一定の割合を示したが、オスでは体長が約 60 mm を越える頃から急激に増加し、アンドロポディウムに変化した。

繁殖

成熟体長や産仔期などを明らかにするため、生殖腺の組織学的観察と生殖腺体指数 (GSI) の解析を行うとともに、オスの臀鰭第 6 軟条長と成熟の関係および産仔日と潮汐の関係について検討した。生殖腺の成熟段階と体長の関係から、本種の 50%成熟体長はオスとメスともに 60 mm (約 160–200 日齢) であることがわかった。また、GSI と生殖腺の成熟段階の経月変化から、産仔期は春 (3–6 月、盛期は 4, 5 月) と秋 (7–11 月、盛期は 8–11 月) の年 2 回であることが明らかとなった。この結果は、第 2 章で得られた結果とも一致した。孕卵数と体長の関係には正の相関があり、最多孕卵数は 22 個であった。したがって、1 回の産仔で最大 22 個体の仔魚が産まれることが示唆された。

オスの臀鰭第 6 軟条長と成熟の関係を調べた結果、軟条長が 6 mm (体長約 61 mm) を超えるころから成熟が始まり、15 mm (体長約 78 mm) を超えるとすべ

ての個体で成熟していることが判明した。また、産仔日と潮汐の関係を調べたところ、春と秋のどちらの産仔期においても大潮の期間に産仔することが明らかになった。

食性

成長と季節による食性の変化を明らかにするために、消化管内容物の解析を行うとともに、下顎の伸長と食性の関係についても検討した。食性は成長に伴って著しく変化することがわかった。体長が 40 mm 以下の個体は動物プランクトンや巻貝類などを主に摂餌していたが、体長が 40 mm を超えると、主要な餌は水面に落下するアリ類や双翅類などの陸生昆虫に切り替わることが判明した。なお、本種の摂餌行動や遊泳行動の観察などから、伸長した下顎の主要な機能は摂餌のためではなく、流れのある水面直下で効率よく泳いだり、定位したりするためであることが示唆された。コモチサヨリは体長が 40 mm 以上になると、下顎が伸長し、遊泳力も強くなる。このため、下顎を船の船首のように用い、流れに対して水を切ることで体を安定させ、水面直下で効率的に遊泳、定位することによって水面に落下する餌を食べることができるものと考えられる。

成魚において季節による餌の違いを調べたところ、3, 4, 6, 8-10 月の春から秋にかけてはアリ類を、11-2 月の冬と 5, 7 月では双翅類を主に摂餌してい

た。成魚がアリ類を主な餌としていた時期は、アリ類が活発に行動する時期（3、4月）や婚姻飛行を行う時期（8–10月）と一致し、アリ類の活動とコモチサヨリの食性には強い関係があることが示唆された。

移動

コモチサヨリは、他の汽水域魚類でみられるように、海洋と河川を行き来するのか、それとも生涯、河口汽水域に留まって生活するのかはわかっていない。そこで、飼育実験と耳石の Li/Ca 比および Sr/Ca 比の測定を行うことで、本種の移動について明らかにした。まず、調査地の河口汽水域でみられる実際の塩分勾配に基づき、塩分が異なる 4 つの水槽（7, 15, 25, 32 psu）を用意し、本種の稚魚を 30 日間飼育した。飼育終了後、成長した稚魚から耳石を取りだし、レーザー気化 ICP 質量分析装置を用いて微量元素分析を行い、汽水域に生息する個体から得られるであろう耳石 Li/Ca 比と Sr/Ca 比の最小値と最大値を推定した。次に、野外個体を採集し、それらの耳石の核（産仔時）から縁辺部（採集時）までの Li/Ca 比と Sr/Ca 比を求め、飼育から推定した値と比較した。その結果、核から縁辺部までの Li/Ca 比と Sr/Ca 比は、ほとんどの個体において汽水域の値の範囲内にあることがわかった。したがって、本種は海域へ移動しないで、産まれた河口汽水域で生活史を完結させる種であることが明らかとなった。また、

一部の個体では洪水などによって偶発的に海に流され、短期間海域で過ごした後、河口汽水域に戻ってくることもわかった。

以上の結果より、コモチサヨリの生活史特性としては、1) 多くの個体が生涯、河口などの汽水域内に留まって生活し、河川間での交流がほとんどないこと、2) 寿命は短く（約1年）、産仔数が少ないこと（1回の産仔で最大22個体）、3) 体長が40 mmを超える大型稚魚や成魚は、アリ類や双翅類などの陸生昆虫を主要な餌としており、マングローブ林を含む陸域生態系に強く依存していること、の3点があげられる。このように、本種は河川間での移動がほとんどないため、近隣の河川間でも遺伝的に異なった地域個体群が形成されている可能性が高い。また、寿命が短く、産仔数も少ないため、乱獲によって各河川の地域個体群は簡単に絶滅する恐れがある。本種は漁獲対象魚となっていないが、観賞魚としての需要があるため、個人や関連業者などによる採集が行われている。さらに、大型稚魚と成魚は、マングローブ林を含む陸域生態系からの餌に強く依存して生活しているため、河川や河口汽水域といった水域生態系のみを保全するだけでは、十分であるとは言えない。したがって、本種的生活史特性を考慮した効果的な保全方策としては、1) 過度な採捕は避けること、2) それぞれの河川において、水域生態系とともに、周囲の陸域生態系を含めた総合的な管理を、各

河川（すなわち各地域個体群）の状況に合わせて実施していくこと、の 2 点が重要であると考えられた。

コモチサヨリは、環境省レッドリストにおいて現時点では準絶滅危惧種に指定されている。しかし、今後さらに絶滅のリスクが高まり、絶滅危惧種になる可能性は十分に考えられる。上記のような保全方策を早期に講じる必要がある。

謝辞

本研究を行うに際し、研究計画から論文の作成に至るまで、終始徹底したご検討と丁寧なご指導を賜りました東京大学大学院農学生命科学研究科生圏システム学専攻の佐野光彦教授に心より御礼申しあげます。水産大学の南條楠土助教には、常日頃から、様々なご助言や惜しみないご協力を賜りました。ここに厚く御礼申しあげます。

本研究科生圏システム学専攻の岡本研准教授には多大なご助言をいただくとともに、本論文のご校閲をしていただきました。研究について、様々なご助言をいただいた同専攻の青木茂助教に深く感謝いたします。また、本論文のご校閲をしていただいた本学大気海洋研究所の渡邊良朗教授、本研究科水圏生物学専攻の大竹二雄教授と山川卓准教授に心より感謝いたします。

西表島浦内川での調査を行うにあたり、東海大学沖縄地域研究センターを利用させていただきました。同センターの河野裕美准教授、技術員の崎原健氏と水谷晃氏には、種々のご教示と多くのご協力をいただきました。また、採集や飼育実験などにおいて、当時の本研究科大学院生の小林隆英氏と東海大学大学院生の井上太之氏にご協力いただきました。心から御礼申しあげます。

耳石薄片の作製および微量元素分析に関し、本学大気海洋研究所の山根広

大博士（現岩手県水産技術センター）と天野洋典博士（現水産総合研究センター東北区水産研究所）にご指導とご協力をいただきました。厚く御礼申し上げます。

本研究科水圏生物学専攻の進士淳平博士，生圏システム学専攻の碓井星二博士と田中裕一博士（現渋谷教育学園渋谷中学高等学校）をはじめ，生圏システム学専攻水域保全学研究室に在籍する皆様には，多くのご助言や励ましのお言葉をいただきました。皆様に心より感謝いたします。

最後に，長年にわたる学生生活を支え，理解してくれた家族に心より感謝いたします。

引用文献

- Allen GR, Adrim M (2003) Coral reef fishes of Indonesia. *Zool Stud* 42:1–72.
- Berkeley SA, Houde ED (1978) Biology of two exploited species of halfbeaks, *Hemiramphus brasiliensis* and *H. balao* from southeast Florida. *Bull Mar Sci* 28:624–644.
- Blaber SJM (2000) Tropical estuarine fishes: ecology, exploitation and conservation. Blackwell Science, Oxford.
- Coates D, Zwieten PAMV (1992) Biology of the freshwater halfbeak *Zenarchopterus kampeni* (Teleostei: Hemiramphidae) from the Sepik and Ramu River basin, northern Papua New Guinea. *Ichthyol Explor Freshwater* 3:25–36.
- Collette BB (1974) The garfishes (Hemiramphidae) of Australia and New Zealand. *Rec Aust Mus* 29:11–105.
- Collette BB (2004) Family Hemiramphidae Gill 1859. Halfbeaks. *Calif Acad Sci* 22:1–35.
- Doherty PJ (1983) Diel, lunar and seasonal rhythms in the reproduction of two tropical damselfishes: *Pomacentrus flavicauda* and *P. wardi*. *Mar Biol* 75:215–224.
- Dorn A, Greven H (2007) Some observations on courtship and mating of

- Hemirhamphodon tengah* Anderson & Collette, 1991 (Zenarchopteridae). Bull Fish Biol 9:99–104.
- Earl J, Fowler AJ, Dittmann S (2011) Temporal variation in feeding behaviour and trophic ecology of the temperate hemiramphid, *Hyporhamphus melanochir*. Environ Biol Fish 90:71–83.
- Elsdon TS, Gillanders BM (2002) Interactive effects of temperature and salinity on otolith chemistry: challenges for determining environmental histories of fish. Can J Fish Aquat Sci 59:1796–1808.
- Gill HS, Wise BS, Potter IC, Chaplin JA (1996) Biannual spawning periods and resultant divergent patterns of growth in the estuarine goby *Pseudogobius olorum*: temperature-induced? Mar Biol 125:453–466.
- Haddon M (2011) Modelling and quantitative methods in fisheries, second edition. CRC Press, Florida.
- Harahap AP, Takemura A, Nakamura S, Rahman MDS, Takano K (2001) Histological evidence of lunar-synchronized ovarian development and spawning in the spiny rabbitfish *Siganus spinus* (Linnaeus) around the Ryukyus. Fish Sci 67:888–893.
- Helfman G, Collette BB, Facey DE, Bowen BW (2009) The diversity of fishes: biology, evolution, and ecology. Wiley-Blackwell, Oxford.

- Hicks AS, Closs GP, Swearer SE (2010) Otolith microchemistry of two amphidromous galaxiids across an experimental salinity gradient: a multi-element approach for tracking diadromous migrations. *J Exp Mar Biol Ecol* 394:86–97.
- Horinouchi M, Sano M (2000) Food habits of fishes in a *Zostera marina* bed at Aburatsubo, central Japan. *Ichthyol Res* 47:163–173.
- Hughes JM, Stewart J (2006) Reproductive biology of three commercially important hemiramphid species in south-eastern Australia. *Environ Biol Fish* 75:237–256.
- Hyslop E (1980) Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *J Fish Biol* 17:411–429.
- Ikejima K, Tongnunui P, Medej T, Taniuchi T (2003) Juvenile and small fishes in a mangrove estuary in Trang province, Thailand: seasonal and habitat differences. *Estuar Coast Shelf Sci* 56:447–457.
- Jones GK (1990) Growth and mortality in a lightly fished population of garfish (*Hyporhamphus melanochir*), in Barid Bay, South Australia. *Trans Roy Soc South Aust* 114:37–46.
- Jones GK, Ye Q, Ayvazian S, Coutin P (2002) Fisheries biology and habitat ecology of southern sea garfish (*Hyporhamphus melanochir*) in southern Australian waters. FRDC Project 97/133, Fisheries Research and Development Corporation and South

Australian Research and Development Institute, South Australia.

Kanai T, Nanjo K, Yamane K, Amano Y, Kohno H, Watanabe Y, Sano M (2014)

Utilization patterns of estuarine and marine habitats by the halfbeak *Zenarchopterus dunckeri* at Iriomote Island, southern Japan, evaluated from otolith microchemistry.

Fish Sci 80:1231–1239.

河川環境管理財団（編）（2008）河川汽水域：その環境特性と生態系の保全・再

生. 技報堂出版, 東京.

Kimirei IA, Nagelkerken I, Mgaya YD, Huijbers CM (2013) The mangrove nursery

paradigm revisited: otolith stable isotopes support nursery-to-reef movements by

Indo-Pacific fishes. PLoS ONE 8: e66320.

Klumpp DW, Nichols PD (1983) Nutrition of the southern sea garfish *Hyporhamphus*

melanochir: gut passage rate and daily consumption of two food types and assimilation of seagrass components. Mar Ecol Prog Ser 12:207–216.

Knight MA, Doonan AM, Tsolos A (2011) South Australian wild fisheries information

and statistics report. South Australian Research and Development Institute (Aquatic Sciences), Adelaide.

小林四郎 (1995) 生物群集の多変量解析. 蒼樹書房, 東京.

Kokita T, Omori M (1998) Early life history traits of the gold-eye rockfish, *Sebastes*

- thompsoni*, in relation to successful utilization of drifting seaweed. Mar Biol 132:579–589.
- Kottelat M, Lim KKP (1999) Mating behavior of *Zenarchopterus gilli* and *Zenarchopterus buffonis* and function of the modified dorsal and anal fin rays in some species of *Zenarchopterus* (Teleostei: Hemiramphidae). Copeia 1999:1097–1101.
- 国行一正・小出高弘 (1962) さより *Hemiramphus sajori* (Temminck et Schlegel)の生態学的研究. 内海区水産研究所研究報告 18:1–9.
- Kuo SR, Shao KT (1999) Species composition of fish in the coastal zones of the Tsengwen estuary, with descriptions of five new records from Taiwan. Zool Stud 38:391–404.
- Laidig TE, Ralston S, Bence JR (1991) Dynamics of growth in the early life history of shortbelly rockfish *Sebastes jordani*. Fish Bull 89:611–621.
- Lee TW, Kim GC (2000) Microstructural growth in otoliths of black rockfish, *Sebastes schlegeli*, from prenatal larval to early juvenile stages. Ichthyol Res 47:335–341.
- Lee YD, Park SH, Takemura A, Takano K (2002) Histological observations of seasonal reproductive and lunar-related spawning cycles in the female honeycomb grouper *Epinephelus merra* in Okinawa waters. Fish Sci 68:872–877.

- Li H, Liu Q, Shen Z (1997) Investigation of an iterative method for fitting von Bertalanffy growth equation using data on the halfbeak fish *Hemirhamphus sajori* (T et S). *Fish Res* 29:289–294.
- Little C (2000) *The biology of soft shores and estuaries*. Oxford University Press, Oxford.
- MacDonald PD, Pitcher TJ (1979) Age group from size-frequency data: a versatile and efficient method for analyzing distribution mixtures. *J Fish Res Board Can* 36:987–1001.
- Magyar T, Greven H (2007) Courtship and mating of *Nomorhamphus liemi* Vogt, 1978 (Zenarchopteridae). *Bull Fish Biol* 9:27–38.
- Masuda H, Amaoka K, Araga T, Yoshino T (1984) *The fishes of the Japanese Archipelago*. Tokai University Press, Tokyo.
- McBride RS, Thurman PE (2003) Reproductive biology of *Hemiramphus brasiliensis* and *H. balao* (Hemiramphidae): maturation, spawning frequency, and fecundity. *Biol Bull* 204:57–67.
- Meguro K (1972) Northernmost record of the ovoviviparous halfbeak, genus *Zenarchopterus*, from Okinawa Prefecture, Japan, with some morphological notes. *Japan J Ichthyol* 19:186–190.

- Meisner AD, Burns J (1997) Viviparity in the halfbeak genera *Dermogenys* and *Nomorhamphus* (Teleostei: Hemiramphidae). *J Morphol* 234:295–317.
- Milton DA, Chenery SR (2001) Sources and uptake of trace metals in otoliths of juvenile barramundi (*Lates calcarifer*). *J Exp Mar Biol Ecol* 264:47–65.
- Morais P, Dias E, Babaluk J, Antunes C (2011) The migration patterns of the European flounder *Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758) (Pleuronectidae, Pisces) at the southern limit of its distribution range: ecological implications and fishery management. *J Sea Res* 65:235–246.
- Munehara H, Shimazaki K, Mishima S (1987) The process of oogenesis in masked greenling, *Hexagrammos octogrammus*. *Bull Fac Fish Hokkaido Univ* 38:27–33.
- 中坊徹次 (編) (2013) 日本産魚類検索：全種の同定 第三版. 東海大学出版会, 秦野.
- Nakamura Y, Horinouchi M, Nakai T, Sano M (2003) Food habits of fishes in a seagrass bed on a fringing coral reef at Iriomote Island, southern Japan. *Ichthyol Res* 50:15–22.
- Nakamura Y, Horinouchi M, Shibuno T, Tanaka Y, Miyajima T, Koike I, Kurokura H, Sano M (2008) Evidence of ontogenetic migration from mangroves to coral reefs by black tail snapper *Lutjanus fulvus*: a stable isotope approach. *Mar Ecol Prog Ser*

355:257–266.

中須賀常雄 (1976) 宮古・八重山諸島におけるマングローブの分布状況 (マングローブに関する研究) . 琉球大学農学部学術報告 23:339–364.

Nakaya M, Morioka T, Fukunaga K, Sekiya S, Jinbo T, Nagashima H, Ueno Y (2008) Validation of otolith daily increments for larval and juvenile Japanese halfbeak *Hyporhamphus sajori*. Fish Res 93:186–189.

Nanjo K, Kohno H, Sano M (2008) Food habits of fishes in the mangrove estuary of Urauchi River, Iriomote Island, southern Japan. Fish Sci 74:1024–1033.

Nelson JS (2006) Fishes of the world, fourth edition. Wiley, New Jersey.

岡本成司・高野誠・佐藤陽一 (1981) 産卵後の異なる水温環境における年2回産卵系ニジマスの成熟について. 茨城県内水面水産試験場研究報告 18:115–129.

Oliveira MR, Chellappa S (2014) Temporal dynamics of reproduction in *Hemiramphus brasiliensis* (Osteichthyes: Hemiramphidae). Sci World J 2014, article ID 837151.

Oliveira MR, Silva NB, Yamamoto ME, Chellappa S (2015) Gonad development and reproduction of the ballyhoo halfbeak, *Hemiramphus brasiliensis* from the coastal waters of Rio Grande do Norte, Brazil. Braz J Biol 75:324–330.

大屋二三・岡健司 (1981) サヨリの仔・稚魚期における飼育：特に比成長について. 水産増殖 29:57–61.

- Oya F, Tsuji T, Fujiwara S (2002) Relative growth and feeding habits of halfbeak, *Hyporhamphus sajori*, larvae and juveniles in Toyama Bay of the Japan Sea. *Suisanzoshoku* 50:47–54.
- Parenti LR (1987) Phylogenetic aspects of tooth and jaw structure of the medaka, *Oryzias latipes*, and other beloniform fishes. *J Zool* 211:561–572.
- Pasten GP, Katayama S, Omori M (2001) Timing of parturition, planktonic duration, and settlement patterns of the black rockfish, *Sebastes inermis*. *Environ Biol Fish* 68:229–239.
- Pisingan RS, Harnadi L, Takemura A (2006) Semilunar spawning periodicity in brackish damselfish *Pomacentrus taeniometopon*. *Fish Sci* 72:1256–1260.
- Pisingan RS, Takemura A (2007) Apparent semi-lunar spawning rhythmicity in a brackish cardinalfish. *J Fish Biol* 70:1512–1522.
- Randall JE (1967) Food habits of reef fishes of the West Indies. *Stud Trop Oceanogr* 5:665–847.
- Robertson AI, Dixon P, Daniel PA (1988) Zooplankton dynamics in mangrove and other nearshore habitats in tropical Australia. *Mar Ecol Prog Ser* 43:139–150.
- Ronnback P, Troell M, Kaustsky N, Primavera JH (1999) Distribution pattern of shrimps and fish among *Avicennia* and *Rhizophora* microhabitats in the Pagbilao

- mangrove, Philippines. *Estuar Coast Shelf Sci* 48:223–234.
- Secor DH, Henderson-Arzapalo A, Piccoli PM (1995) Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? *J Exp Mar Biol Ecol* 192:15–33.
- Secor DH, Rooker JR (2000) Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes? *Fish Res* 46:359–371.
- Shibuno T, Nakamura Y, Horinouchi M, Sano M (2008) Habitat use patterns of fishes across the mangrove-seagrass-coral reef seascape at Ishigaki Island, southern Japan. *Ichthyol Res* 55:218–237.
- 清水昭男 (2006) 魚類の生殖周期と水温等環境条件との関係. 水産総合研究センター研究報告 別冊 4:1–12.
- Shirai K, Takahata N, Yamamoto H, Omata T, Sasaki T, Sano Y (2008) Novel analytical approach to bivalve shell biogeochemistry: a case study of hydrothermal mussel shell. *Geochem J* 43:413–420.
- 傍島直樹・船田秀之助 (1988) 若狭湾西部海域におけるサヨリの漁業生物学的研究. 京都府海洋センター研究報告 11:51–60.
- Sokolovsky AS, Sokolovskaya TG (1999) Some aspects of biology of the Japanese halfbeak *Hyporhamphus sajori* from Peter the Great Bay, Sea of Japan. *Rus J Mar*

Biol 25:426–430.

Stewart J, Huges JM (2007) Age validation and growth of three commercially important hemiramphids in south-eastern Australia. *J Fish Biol* 70:65–82.

竹花佑介・北川忠生 (2010) メダカ：人為的な放流による遺伝的攪乱. *魚類学雑誌* 57:76–79.

Talwar PK (1962a) Studies on the food and feeding relationships of the halfbeak fishes (Hemirhamphidae) from the Gulf of Mannar and Palk Bay. *Indian J Fish* 9:1–9.

Talwar PK (1962b) A contribution to the biology of the halfbeak, *Hyporhamphus georgii* (Cuv. & Val.) (Hemirhamphidae). *Indian J Fish* 9:168–196.

Talwar PK (1967) Studies on the biology of *Hemirhamphus marginatus* (Forsk.) (Hemirhamphidae-Pisces). *J Mar Biol Ass India* 9:61–69.

Tanner SE, Reis-Santos P, Vasconcelos RP, Fonseca VF, Franca S, Cabral HN, Thorrold SR (2013) Does otolith geochemistry record ambient environmental conditions in a temperate tidal estuary? *J Exp Mar Biol Ecol* 441:7–15.

Tibbetts IR, Carseldine L (2005) Trophic shifts in three subtropical Australian halfbeaks (Teleostei: Hemiramphidae). *Mar Freshwater Res* 56:925–932.

Thorrold SR, Jones CM, Campana SE, McLaren JW, Lam JW (1998) Trace element signatures in otoliths record natal river of juvenile American shad (*Alosa*

sapidissima). *Limnol Oceanogr* 43:1826–1835.

Tse P, Nip THM, Wong CK (2008) Nursery function of mangrove: a comparison with mudflat in terms of fish species composition and fish diet. *Estuar Coast Shelf Sci* 80:235–242.

辻俊宏・貞方勉 (2000) 我が国におけるサヨリ漁業の実態. 石川県水産総合研究センター研究報告 2:1–11.

内田恵太郎 (1930) サヨリの生活史. *日本学術協会報* 6:557–580.

Unsworth RKF, Garrard SL, Leon PSD, Cullen LC, Smith DJ, Sloman KA, Bell JJ (2009) Structuring of Indo-Pacific fish assemblages along the mangrove-seagrass continuum. *Aquat Biol* 5:85–95.

和田克彦 (1970) 新潟県沖合産マガレイの資源生物学的研究 II 成熟と産卵. 日本海区水産研究所研究報告 22:45–57.

Wallace RA, Selman K (1981) Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. *Am Zool* 21:325–343.

Walsh CT, Reinfelds IV, Ives MC, Gray CA, West RJ, van der Meulen DE (2013) Environmental influences on the spatial ecology and spawning behaviour of an estuarine-resident fish, *Macquaria colonorum*. *Estuar Coast Shelf Sci* 118:60–71.

Ward RD, Woodwark M, Skibinski DOF (1994) A comparison of genetic diversity

levels in marine, freshwater, and anadromous fishes. J Fish Biol 44:213–232.

渡辺勝敏・森誠一 (2012) ネコギギ：積極的保全に向けたアプローチ. 魚類学雑誌 59:168–171.

Watanabe K, Nishida M (2003) Genetic population structure of Japanese bagrid catfishes. Ichthyol Res 50:140–148.

山本昌幸 (2008) 香川県におけるサヨリ *Hyporhamphus sajori* の産卵, 生殖腺指数と肥満度の季節変化. 香川県水産試験場研究報告 9:1–4.

Yamane K, Shirai K, Nagakura Y, Yamaguchi M, Takita A, Horii T, Tanaka N, Yamane S, Arai T, Otake T (2010) Spatial variation of otolith elemental compositions in Pacific herring *Clupea pallasii*. Aquat Biol 10: 283–290.

Yamane K, Shirai K, Nagakura Y, Otake T (2012) Assessing the usefulness of otolith elemental compositions for evaluating the population structure of the Pacific herring *Clupea pallasii* in northern Japan. Fish Sci 78:295–307.

Yamauchi K, Ito Y, Kinomura K, Takamine H (1987) Polycalic colonies of the weaver ant *Polyrhachis dives*. Kontyu 55:410–420.

築川伸一 (2013) 浦内川流域のマングローブ林. モニタリング調査報告書 (平成24年度版), 西表森林環境保全ふれあいセンター, 石垣.

吉沢良輔 (1996) 新潟県におけるサヨリの産卵期と卵・稚仔の分布. 日本海プロ

ック試験研究集録 33:1-8.

Zhu Y, Furukawa K, Aida K, Hanyu I (1989) Annual reproductive rhythm of the tobinumeri-doragonet *Repromucenns beniteguri* (Callionymidae) in Lake Hamana. Nippon Suisan Gakkaishi 55:591-599.

Zimmerman CE (2005) Relationship of otolith strontium-to-calcium ratios and salinity: experimental validation for juvenile salmonids. Can J Fish Aquat Sci 62:88-97.