

京都府舞鶴湾の同所的生息地における キララハゼ属3種の成長および繁殖特性

松井彰子^{1†}・上野正博²・山下 洋¹

Growth characteristics and reproductive biology of three sympatric *Acentrogobius* (Perciformes: Gobiidae) species in Maizuru Bay, Kyoto Prefecture

Shoko MATSUI^{1†}, Masahiro UENO² and Yoh YAMASHITA¹

近年まで同一種と見なされていたツマグロスジハゼ、スジハゼ、モヨウハゼは日本列島周辺の内湾域に広く高密度に生息しており、内湾域を利用する多くの魚食性魚類の重要な餌資源である。これら3種の成長・繁殖特性を明らかにすることを目的とし、京都府舞鶴湾において3種を定期的に採集し体長組成や生殖腺指数などの季節変化を調べた。その結果、3種はともに春から夏に生まれ、約2ヶ月間の浮遊仔魚期を経て夏から秋に着底し、翌年に産卵に参加した後、多くの個体が約1年で寿命を終えることが分かった。一方、成熟サイズと産卵期の長さでは種間差があり、ツマグロスジハゼとスジハゼに比べモヨウハゼの成熟サイズは小さく産卵期が長期に及んだ。3種の生息域が水深や開放性の点で異なることから、これらの成長・繁殖特性の種間差は産卵場の水温とそれに対する繁殖生理反応の違いに起因し、仔魚の好適な環境への遭遇率の違いに関わっている可能性が考えられる。

Three gobiid fishes, *Acentrogobius* sp. (Japanese name: Tsumaguro-sujihaze), *A. virgatus* (Sujihaze), and *A. pflaumii* (Moyou-haze), are widely distributed around the Japanese archipelago, and are important food resources for many coastal fishes, including several commercial species. Despite their importance, little information has been reported on their life history traits, mainly because they were recognized as a single species “*A. pflaumii*” until recently. To elucidate and compare the growth characteristics and reproductive biology of the three species, we collected specimens of the three species at the same site in Maizuru Bay (one of the sub-basins of Wakasa Bay, in the Sea of Japan) every week (during the spawning season) or every month (during the non-spawning season) from 2009 to 2010. We estimated the growth characteristics and reproductive biology including life span, spawning season, pelagic larval duration, at maturing size, and spawning times, based largely on seasonal changes in length composition, gonadosomatic index (GSI), egg size, and numbers of eggs in the ovaries. The three species were found to have a similar life span (1–2 years) and pelagic larval duration (about two months), but a different spawning season (earliest and longest in *A. pflaumii*) and at maturing size (smallest in *A. pflaumii*). By comparing their reproductive traits with their distribution characteristics, we discuss the adaptive significance of the three species. Several reproductive traits of *A. pflaumii* (such as longer breeding season and smaller size at maturity than the other two species) may be associated with its distribution being farther offshore; larvae hatching at sites farther offshore would likely disperse more widely and experience more varied environments, and their mortality rate would probably be higher during the pelagic larval stage and at the settlement stage.

Key words: *Acentrogobius* sp., *A. virgatus*, *A. pflaumii*, life history, habitat

2013年9月10日受付、2014年2月17日受理

¹ 京都大学フィールド科学教育研究センター

Field Science Education and Research Center, Kyoto University, Kitashirakawa Oiwakecho, Sakyo-ku, Kyoto 606–8502, Japan

² 京都大学フィールド科学教育研究センター舞鶴水産実験所

Maizuru Fisheries Research Station, Field Science Education and Research Center, Kyoto University, Nagahama, Maizuru, Kyoto 625–0086, Japan

[†] shom@kais.kyoto-u.ac.jp

はじめに

ツマグロスジハゼ *Acentrogobius* sp., スジハゼ *A. virgatus*, モヨウハゼ *A. pflaumii* は、日本列島や朝鮮半島の内湾域に広く分布しているハゼ科キララハゼ属の魚類である(明仁ほか, 2013)。これら3種は形態的に似通っており、また同所的に採集されることが多いために、近年まで「スジハ

ゼ *A. pflaumi*] 1種として扱われていたが (e.g. 明仁ほか, 2000), 形態学および遺伝学的研究によって異なる種であることが示された (吉郷, 2001; Matsui et al., 2012a) (以降, 文献中で3種が区別されておらず, 3種のうちいずれを指しているのかが定かでない場合には「スジハゼ」のように表記する)。3種の地理的分布は大きく重なっており, 同一湾内さらには同所的に3種が出現することも珍しくない (Horinouchi, 2008; Inui et al., 2011; Matsui et al., 2012b)。しかし, 3種の生息環境の範囲は水深, 塩分などにおいて異なっており, ツマグロスジハゼは河口干潟など淡水の影響が比較的大きい湾奥部の浅所に (塩分, 水深はそれぞれ約 1.2–33.1, 約 0.5–4.3 m, 以下同), スジハゼはアマモ場など湾奥部の浅所に (27.4–33.8, 0.3–9.0 m), モヨウハゼは浅所から深所にかけて生息し湾奥部から湾口部にかけての広範に出現する (30.4–33.4, 1.0–33.7 m, Matsui et al., 2012b)。

「スジハゼ」の生活史に関する野外研究の報告として松宮ほか (1980) や森 (1995) が, 卵稚仔の飼育観察報告として内田・道津 (1980) などがある。これらによると, 「スジハゼ」の寿命は1年数ヶ月から満2年で, 産卵期は夏季を中心とした4–5ヶ月間の長期に及ぶ。「スジハゼ」の卵は海底に伏せられた二枚貝の貝殻内壁や石の下などに産み付けられ, 数日後に孵化するまで雄が卵保護を行う。仔魚は約1ヶ月の浮遊期間を経て着底し, 底生生活に移行する。生後約1年で繁殖に参加し, 多くの個体は繁殖後に斃死する。しかし, これまでの研究では3種を同一種として扱っており, 3種を区別して成長および繁殖特性について調べた研究はない。

「スジハゼ」は, 地域によっては, 内湾域の底生生物のバイオマスの中で, 非常に大きな割合を占め, 生活史の一部で内湾域を利用する多くの魚食性魚種の主要な餌資源となっている。たとえば, 山口県油谷湾ではマアナゴ *Conger myriaster*, コチ属魚類 *Platycephalus* spp., スズキ *Lateolabrax japonicus*, マハタ *Epinephelus septemfasciatus* などの胃内容物において「スジハゼ」が湿重量組成の50%前後に達しており (森, 1995), 福井県小浜湾では幼魚期のヒラメ *Paralichthys olivaceus* の胃内容物出現頻度の60%を「スジハゼ」を主としたハゼ科魚類が占めていた (富永・牧田, 2008)。このように, 「スジハゼ」は漁業上重要な魚種にとっても重要な餌資源であり, 3種の成長および繁殖に関する特性を明らかにすることは, 漁業資源や内湾域生態系の保全・管理のための基礎的知見となりうる。

本研究では3種の成長および繁殖に関する特性を同所的な生息地において調べることで, これらの特性について種ごとに明らかにするとともに, 同一環境下における3種間の違いを明確にすることを目的とした。京都府舞鶴湾の同一地点で3種の定期的な野外採集調査を行い, 主に体長組成, 生殖腺指数, 卵サイズ, 卵数とその季節変化を調べることで, 寿命, 成熟齢, 成熟サイズ, 産卵期, 産卵回数, 浮遊

仔魚期間などを推定した。また, これらの成長および繁殖に関する特性が, 各種の生息している平均的な物理的環境 (生息水深など) および生物的環境 (捕食圧など) に対して適応的であるかについて考察を行った。

材料と方法

標本採集

2009年10月から2010年11月にかけて, 京都府北部舞鶴湾内の1地点 (水深 3.8 ± 1.0 m, Fig. 1) において, キララハゼ属3種の定量採集を行った。「スジハゼ」の産卵期であるとの記録がある3月から9月 (森, 1995) は毎週1回, その他の月は毎月1回の頻度で調査を行った。採集には小型船舶 (京都大学フィールド科学教育研究センター舞鶴水産実験所所属・白浪丸) を使用し, ソリネット (口幅 1.5 m, 高さ 0.3 m, 測長 4.2 m, 目合い 2 mm) を長さ 15 m のワイヤーの先に取り付け1分間約2ノットで曳網することによって連続的に分布する3種を採集した。また, GPS (HE-61GPII, 本多電子株式会社) を用いて曳網開始地点と終了地点の緯度・経度を記録し, 曳網距離を算出した。採集した標本は水冷して研究室に持ち帰り, 10%ホルマリンで固定した。また, 3種の採集と同時に, 曳網終了地点において Compact-CTD (JFE アドバンテック株式会社) を用いて水温, 塩分を測定した。

体長組成の推移

採集した3種の種判別を明仁ほか (2013) に従って行い, 泌尿生殖突起を判断基準として雌雄を分けて計数し, その

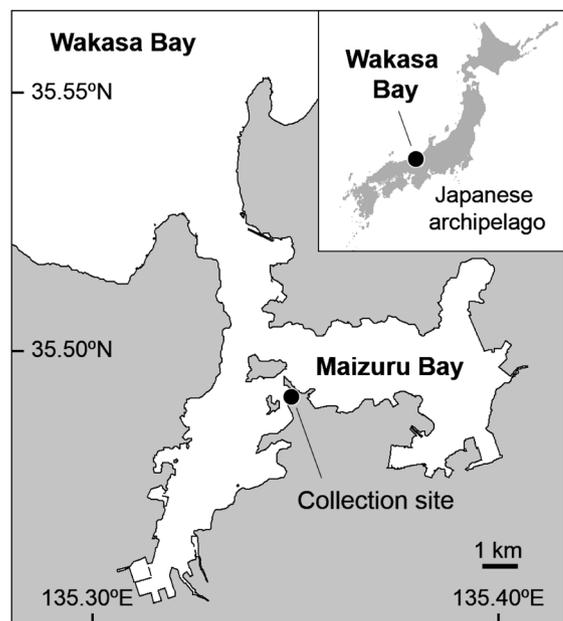


Figure 1. Study area in Maizuru Bay in the Sea of Japan, showing the collection site of the three *Acentrogobius* species and physical environmental parameters.

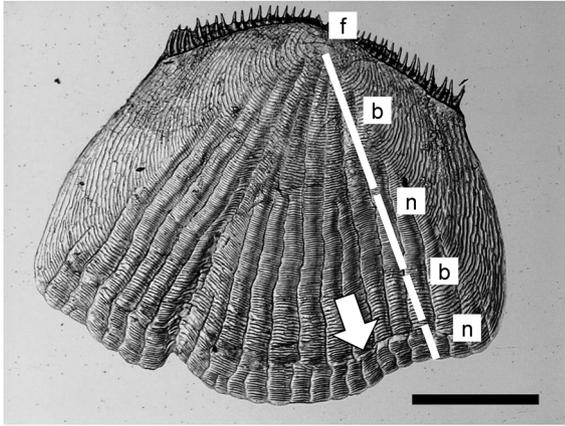


Figure 2. A scale under the pectoral fin of 1-year-old *Acentrogobius virgatus* collected on November 2nd, 2010. Bar indicates 0.5 mm. f: focus; b, n: broad and narrow circuli zone; allow: spawning mark.

個体数とソリネットの曳網距離とから生息密度を算出した。標本の標準体長（以下、体長）を測定し、相澤・滝口（1999）に従って体長分布をMS-ExcelのSolverを用いて正規分布に分解し、コホートごとに成長を追跡して各種の稚魚の着底期や寿命を推測した。ただし、体長に雌雄差があった調査日や雌雄合わせて50個体以上採集された調査日については、コホートを正確にとらえることができないため正規分解は行わなかった。

また、寿命を推測するための補足情報として、2010年5月28日と11月2日に採集された標本について鱗を用いた年齢査定を行った。ハゼ科魚類では種によって1年に1回あるいは2回、鱗の成長が遅くなり輪紋の間隔が狭い領域（休止帯）が形成される（e.g. Takagi, 1953; Miller, 1975; Takahashi, 2008）。したがって、複数の時期に採集された個体の休止帯を計数することで、その種の輪紋形成特性と年齢組成が推測できる。予備研究から、舞鶴湾に生息する3種の鱗の休止帯は1年に1回、産卵期から冬季にかけて形成されることが分かっている（Fig. 2）。測定には胸鰭下の鱗を用い、万能投影機下で1個体につき3枚の鱗の休止帯を計数し、3枚のうちの最大値をその個体の年齢とした。コホートと年齢との関係を調べるため、この2日間のデータについても上記の月ごとの体長組成と同様にコホート解析を行った。

産卵生態の推定

各調査日の採集個体のうち体サイズから明らかに新規加入個体であると判断された個体を除いた中から、各種・各性別20個体を無作為に選び、生殖腺重量を測定した。目標個体数が得られなかった調査日については、全ての個体の生殖腺重量を測定した。これらの個体について、魚体湿重量（WW）と生殖腺重量（GW）とを用いて、成熟度合いの指標として生殖腺指数[GSI=GW/(WW-GW)×100]を算

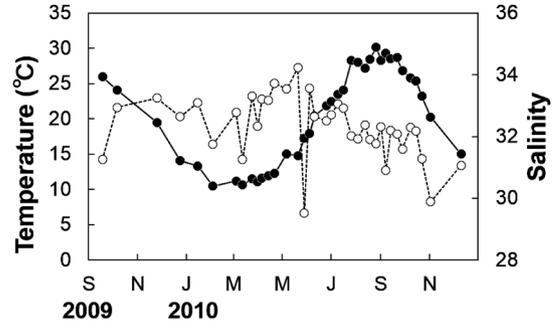


Figure 3. Seasonal changes in water temperature (closed circles) and salinity (open circles) in the bottom layer at the collection site.

出し、この値の周年変化によって各種の産卵期を推定した。

さらに、上記で用いた20個体の雌のうち卵黄球期以降の卵母細胞を有する個体については、卵巣内の卵数を計数し、卵サイズを計測した。3種の卵巣内の卵形はいずれの発生段階においても球形に近い楕円球であったため、万能投影機下で短径（2a）と長径（2b）を測定し、 $4/3 \times \pi \times a^2 \times b$ の式で求めた値を卵の体積とした。各個体の卵巣内の卵サイズは卵黄球期以降のものでは、ほぼ一様であることが確認できたため、5個の卵の平均値を各個体のデータとして算出した。

結果

体長組成

3種の採集地点（Fig. 1）における海底直上の水温と塩分の季節変化をFig. 3に示す。水温は2月上旬に最低値10.5°C、8月下旬に最高値30.1°Cを記録した。塩分は29.5–34.2の範囲で推移した。

各種、各性別の標準体長組成の周年変化をFig. 4に示す。ツマグロスジハゼではいずれの月においても雌雄差がなかったが、スジハゼでは6月に、モヨウハゼでは5–7月に、雄より雌の体長が大きかった [t -test; スジハゼ：6月, 32.4 mm (雄の平均体長) < 35.2 mm (雌の平均体長), $t=2.61$, $df=60.4$, $p<0.05$; モヨウハゼ：5月, 29.8 mm < 34.8 mm, $t=3.09$, $df=42.1$, $p<0.05$; 6月, 29.3 mm < 36.7 mm, $t=6.37$, $df=42.6$, $p<0.001$; 7月, 31.6 mm < 37.8 mm, $t=5.45$, $df=29.6$, $p<0.001$]。成長解析では、これらの月を省いてコホートの分離を行った。ツマグロスジハゼでは9月上旬から稚魚が出現しはじめ、このコホートが季節の進行にともなって大きい方にシフトした。個体数が少なくコホート解析を行えない月があったものの、稚魚が出現する晩秋から翌春まではおよそ2集団で、夏から秋にかけて個体数が減って1集団となることが分かった。スジハゼでは8月上旬に稚魚が出現しはじめ、ツマグロスジハゼと同様、このコホートが翌夏にかけて体長の大きい方に移行し、8月から9月にかけて個体

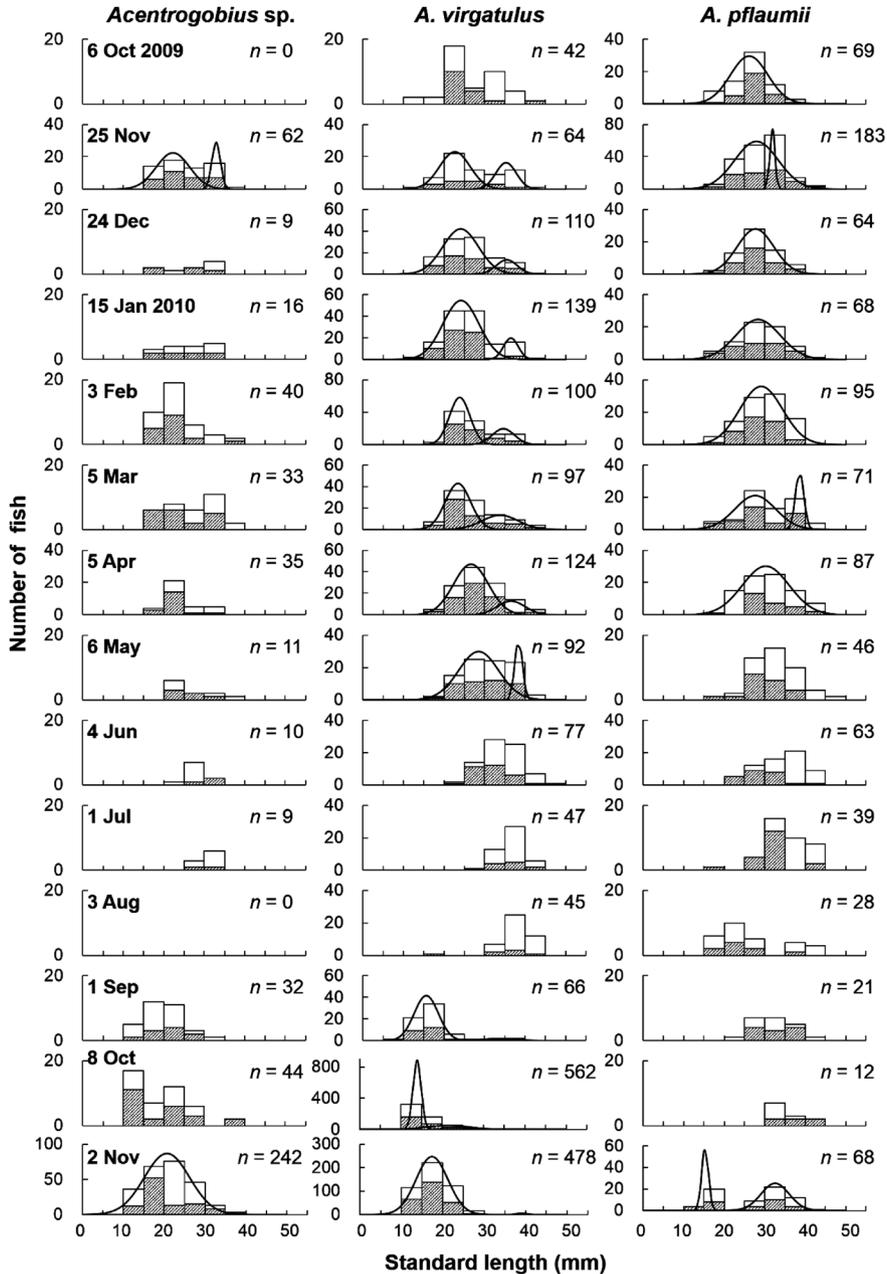


Figure 4. Seasonal changes in the standard length (SL) of *Acentrogobius* sp. (A), *A. virgatus* (B), and *A. pflaumii* (C). Gray and white areas: males and females; solid curves: normal distributions of each cohort detected.

数が激減するが、少数から構成されるコホートが翌々年の5月まで認められた。モヨウハゼでは7月上旬から8月上旬にかけてと、11月上旬に稚魚が採集された。発生の時期の異なるこの2集団は翌年の春にはほぼ1集団となり、夏から秋にかけて個体数が減り、11月上旬にはこのコホートが検出されなくなった。

鱗の輪紋から年齢を査定した結果、5月に採集された個体は、いずれの種においても雌雄ともに当歳魚（前年の夏生まれ）がほとんどであり、少数の大型個体で1歳魚で

あった (Fig. 5A-C)。また、スジハゼでは2つのコホートに分けられ、それぞれの集団はおよそ各年級群に相当した。

11月に採集された個体は、いずれの種においても雌雄ともに大多数の個体が当歳魚（その年の夏生まれ）で、1歳魚は少数の大型個体で、2歳魚はツマグロスジハゼとモヨウハゼの雌で1個体ずつ得られたのみであった (Fig. 5D-F)。ツマグロスジハゼとスジハゼではコホート解析で得られた2集団のうち体サイズの小さい集団は当歳魚、体

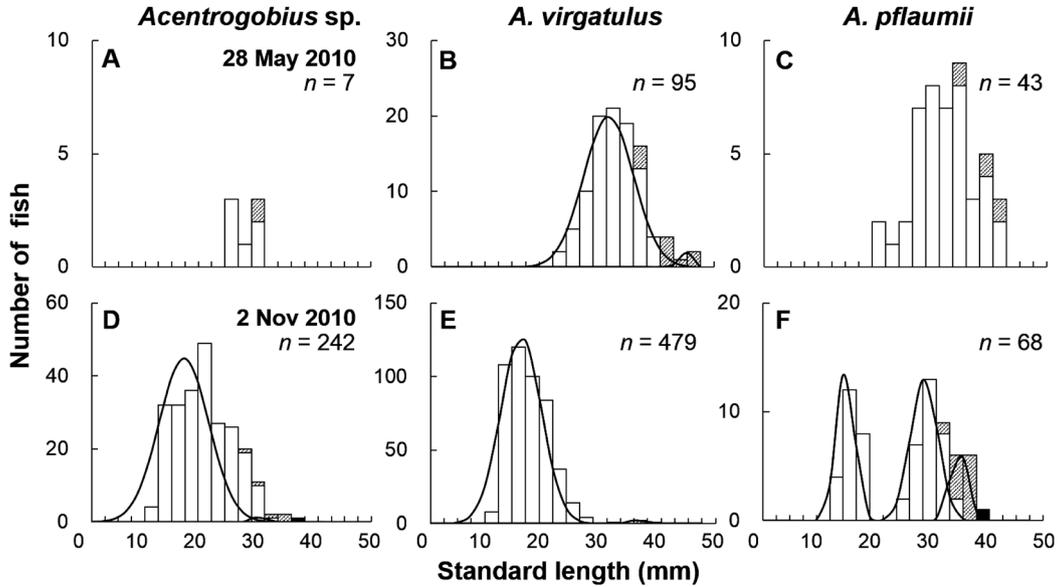


Figure 5. Size-frequency distributions of each age group of *Acentrogobius* species collected on May 28th, 2010 (A–C), and November 2nd, 2010 (D–E). The colors of columns indicate estimates of fish age based on scales; white, gray, black: 0-year-old, 1-year-old, 2-year-old fish, respectively. Solid curves indicate normal distributions of each cohort detected.

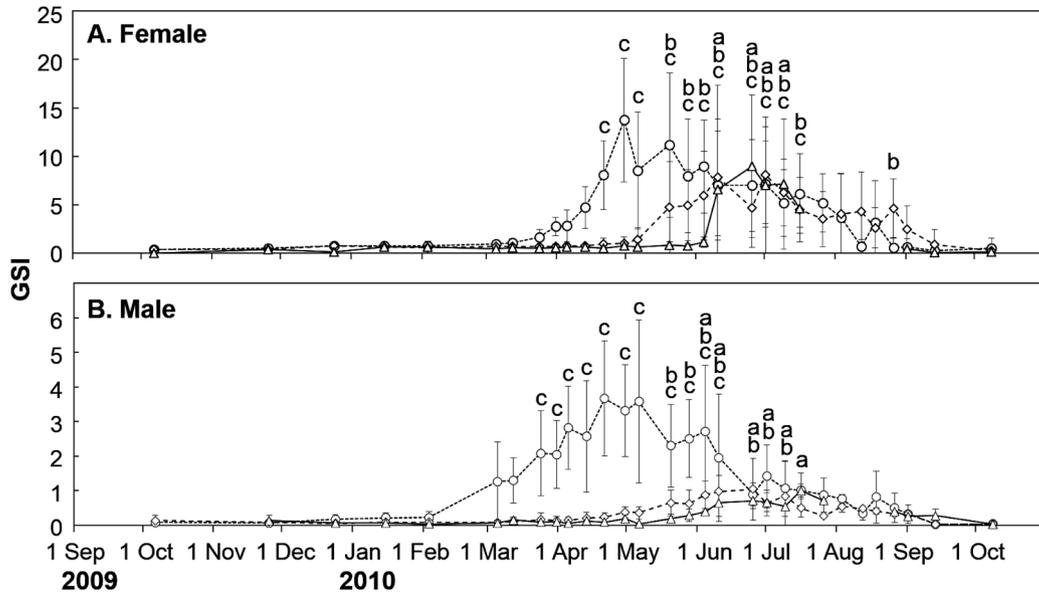


Figure 6. Seasonal changes in the average gonadosomatic index (GSI) of *Acentrogobius* sp. (triangles), *A. virgatus* (diamonds), and *A. pflaumii* (circles). a, b, c on each sampling date indicate $p < 0.05$ compared with non-breeding season (November 25th, 2009) in *Acentrogobius* sp., *A. virgatus*, and *A. pflaumii*, respectively (Tukey-Kramer test).

サイズの大きい集団はほとんど1歳魚と2歳魚によって占められていた。一方、モヨウハゼではコホート解析により3集団が検出された。このうち体サイズの小さい2集団はほとんどが当歳魚で占められており、残る1集団はほとんどが1歳魚と2歳魚で占められていた。

GSI値

GSIの平均値の周年変化をFig. 6に示す。GSIの平均値はツマグロスジハゼでは雌雄ともに6月上旬から中旬にかけて上昇ははじめ、雌では6月末に、雄では7月中旬に最大となった。GSIが非産卵期より有意に高い時期は雌では6月上旬から7月上旬にかけて、雄では6月上旬から7月中

旬にかけてであった。7月下旬から8月にかけて本種が雌雄ともにほとんど採集されなかったため、GSI下降の時期は定かでないが、9月初頭には6月以前の水準に戻っている。スジハゼでは雌雄ともに5月中旬にGSIが上昇をはじめ、6月中旬から7月上旬にかけて最大となり、9月上旬に産卵期前の水準に戻った。GSIが非産卵期より有意に高い時期は雌では5月中旬から7月中旬にかけてと8月下旬、雄では5月中旬から7月上旬にかけてであった。モヨウハゼのGSIは雄では2月から3月にかけて、雌では3月下旬に上昇をはじめ、雌雄とも4月中旬から下旬にかけて最大となり、9月上旬に上昇前の水準に戻った。GSIが非産卵期より有意に高い時期は雌では4月中旬から7月中旬にかけて、雄では3月中旬から6月中旬にかけてであった。産卵期を通して各種のGSIの平均値が最大となった日の平均値は、雌ではツマグロスジハゼで 8.99 ± 7.35 (平均 \pm 標準偏差, 6月25日), スジハゼで 8.07 ± 4.97 (7月1日), モヨウハゼで 13.76 ± 6.37 (4月30日)であり、モヨウハゼとスジハゼの間に有意差が認められた (Tukey-Kramer, $p < 0.05$)。雄ではツマグロスジハゼで 1.00 ± 0.19 (7月16日), スジハゼで 1.04 ± 0.89 (6月25日), モヨウハゼで 3.66 ± 1.66 (4月21日)であり、モヨウハゼで他の2種より有意に大きかった (Tukey-Kramer, $p < 0.05$)。

体サイズごとのGSIの季節変化をFig. 7に示す。ツマグロスジハゼの雌では産卵期をとおして大型および中型個体

でGSIの上昇が見られ、小型個体では見られなかった。スジハゼの雌についても同様にGSIは産卵期をとおして大型および中型個体において小型個体よりも高い値を示し、小型個体ではGSIの上昇が認められなかった。一方、モヨウハゼの雌では小型個体においても産卵期の初期からGSIが上昇し、産卵期をとおして比較的高い値を示した。雄ではいずれの種においても繁殖最盛期には小型個体のGSIが大型個体よりも大きかった。

GSI値と体サイズとの関係をFig. 8に示す。雌雄ともにGSI値の上昇を開始する体サイズ (魚体湿重量から生殖腺重量をひいた値)は、モヨウハゼで最も小さく、ツマグロスジハゼ、スジハゼと続いた。

抱卵数

卵巣内の卵数はツマグロスジハゼが 1510 ± 431 個 (平均 \pm 標準偏差), スジハゼが 2010 ± 515 個, モヨウハゼが 2000 ± 646 個であり、ツマグロスジハゼの卵数はスジハゼとモヨウハゼに比べて有意に少なかった (Tukey-Kramer, $p < 0.05$)。また、ツマグロスジハゼでは卵数と体サイズとの相関が見られなかったが、スジハゼとモヨウハゼでは体サイズが大きいほど卵数が多い傾向があった (Fig. 9)。また、いずれの種においても産卵期をとおして卵数の増減は見られなかった。

卵サイズ

卵巣内の卵のうちサイズの大きな2割の卵のサイズを種間

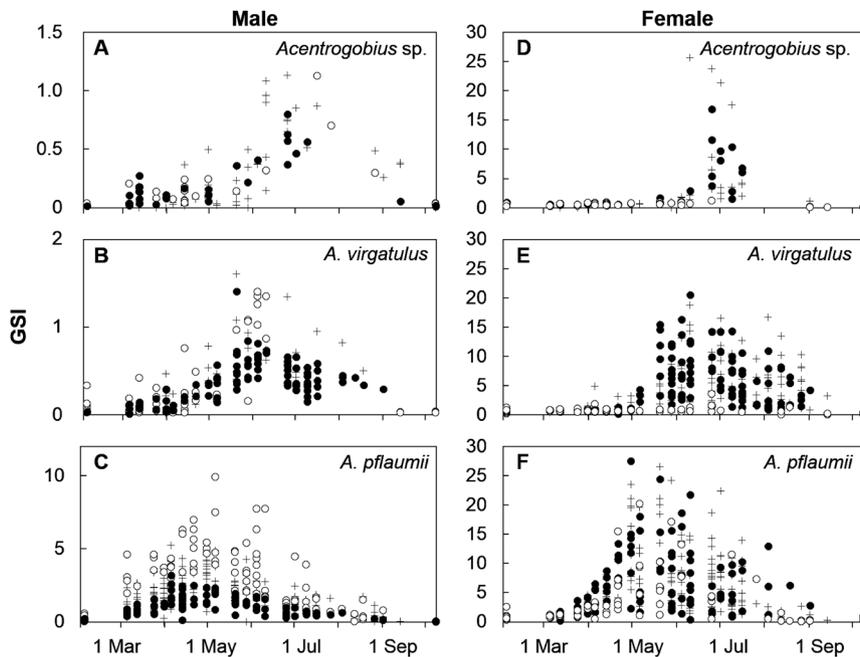


Figure 7. Variation in the GSI of the three *Acentrogobius* species over the breeding season (February–October, 2010) for both males (A–C) and females (D–F). Open circles, plus symbols, and closed circles indicate small individuals [the bottom 25% of the group in body size (wet weight minus gonad weight)], medium-sized individuals (the middle range 25–75%) and large individuals (the top 25%), respectively.

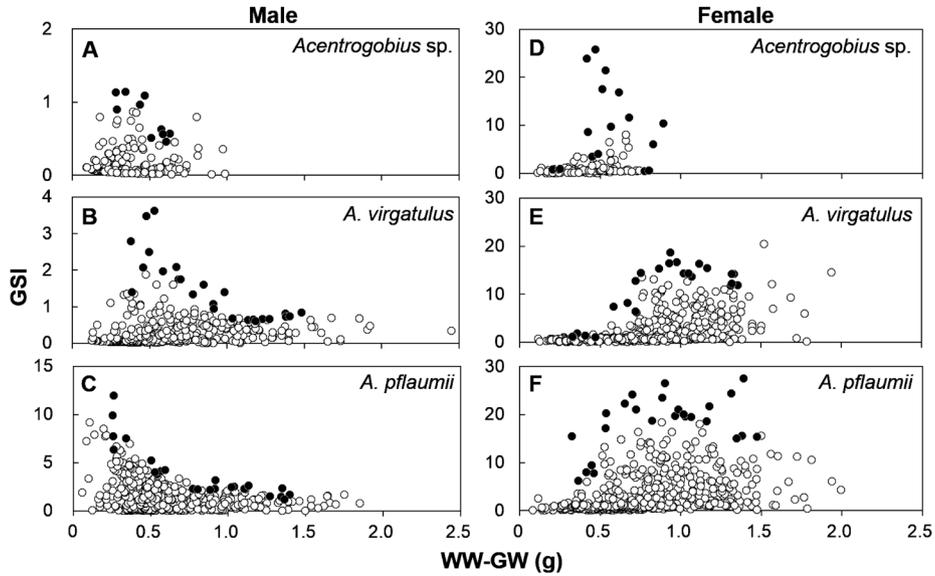


Figure 8. Relationships between body size [wet weight minus gonad weight (WW–GW)] and GSI of the three species for both males (A–C) and females (D–F). Closed circles indicate the largest five individuals in each size class grouped in 0.25 g intervals (however, classes composed of less than 10 individuals were excluded).

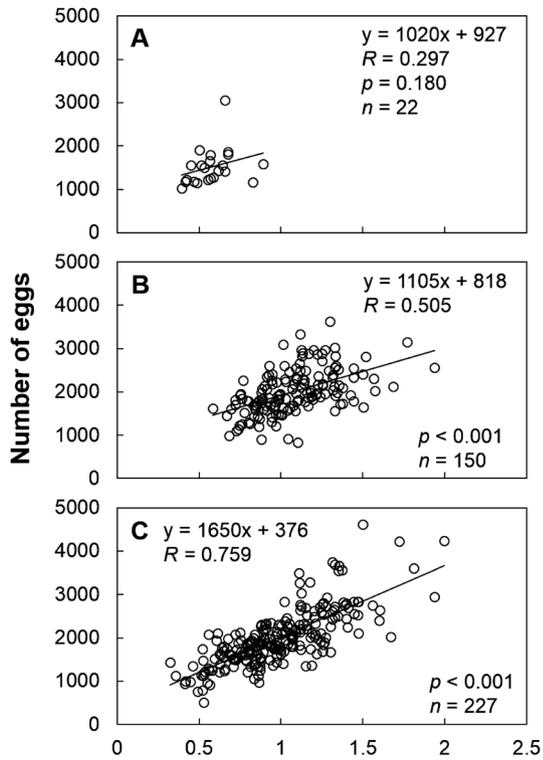


Figure 9. Relationships between body size [wet weight minus gonad weight (WW–GW)] and number of eggs in the ovaries of *Acentrogobius* sp. (A), *A. virgatus* (B), and *A. pflaunii* (C). Solid lines are regression lines and the regression equations are also shown.

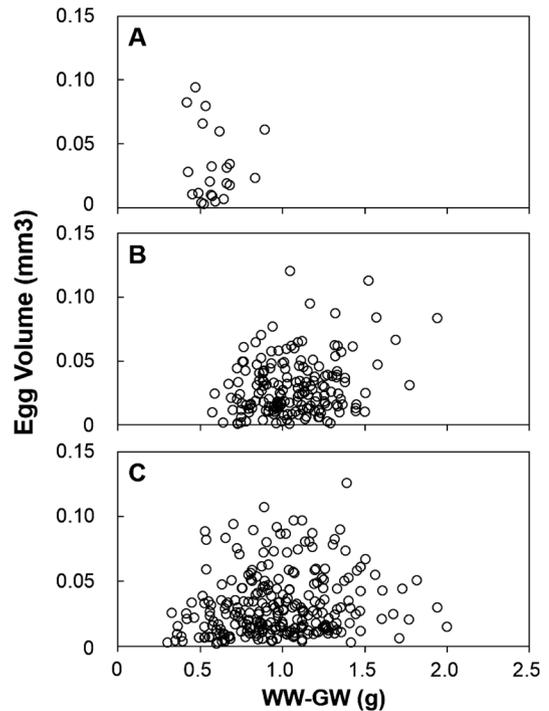


Figure 10. Relationships between body size [wet weight minus gonad weight (WW–GW)] and egg size in the ovaries of *Acentrogobius* sp. (A), *A. virgatus* (B), and *A. pflaunii* (C).

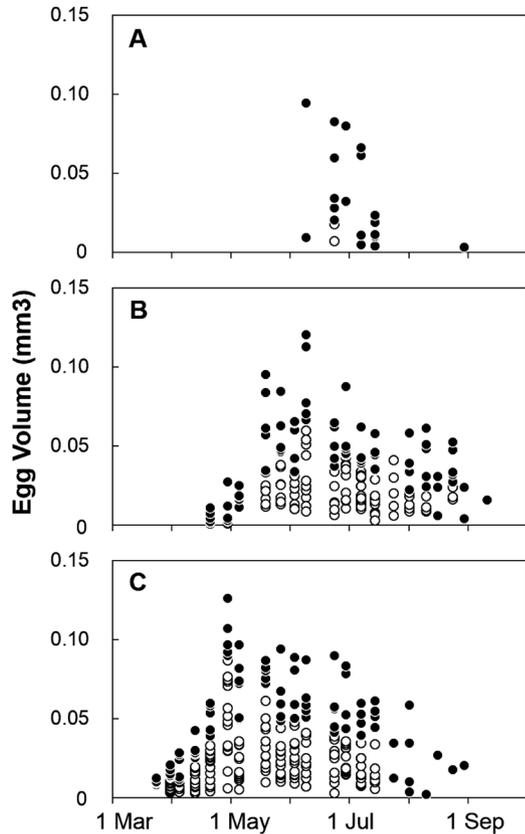


Figure 11. Variation in average egg size in an ovary of each individual over the breeding season (February–October in 2010). (A) *Acentrogobius* sp., (B) *A. virgatus*, (C) *A. pflaumi*. Closed circles indicate the largest five data samples or all samples on each sampling date.

で比較したところ、ツマグロスジハゼが $0.052 \pm 0.024 \text{ mm}^3$ (平均 \pm 標準偏差, $n=5$), スジハゼが $0.063 \pm 0.023 \text{ mm}^3$ ($n=20$), モヨウハゼが $0.071 \pm 0.22 \text{ mm}^3$ ($n=30$) であり, 種間で差は認められなかった (Tukey-Kramer, $p>0.05$).

体サイズと卵サイズとの関係を Fig. 10 に示す. スジハゼでは最大卵サイズは, 体サイズ (湿重量から生殖腺重量をひいた値) が 1.0 g 程度までは体サイズの増加にともない増加し, それ以上の体サイズではおよそ一定であった. これに対し, モヨウハゼでは体サイズが 0.5 g 程度の小型個体でも比較的大きな卵を有しており, それ以上の体サイズではおよそ一定であった. ツマグロスジハゼではデータ数が少ないために明確な傾向を見いだせなかった.

各種の卵巣内の卵サイズの季節変化を Fig. 11 に示す. 各日の調査で採集された雌個体の上位 5 位までの卵サイズについて検討したところ, スジハゼとモヨウハゼでは, まず産卵開始期には直線的に急激に増加し, その後は直線的に緩やかに減少した. ツマグロスジハゼにおいても産卵開始期以降に卵サイズが減少する傾向が見られた.

考察

寿命

コホートを追跡した成長解析 (Fig. 4), 鱗による年齢査定 (Fig. 5), および体サイズと GSI 値の関係 (Fig. 8) から, 舞鶴湾に生息する 3 種は晩春から夏に生まれ, 浮遊期間を経て夏から初秋に着底し, 成長成熟して翌夏に繁殖を行った後, 初秋に大半の個体は斃死することが示唆された. 一部の個体は死亡せずに 2 度目の冬を迎えるが成長速度は遅くなり, 翌夏に 2 回目の繁殖を行った後, 初秋には斃死するものと考えられる. いずれの種においても生まれた翌年あるいは翌々年の初秋以降に採集されなくなったが, これは産卵後に本研究の採集地点から移動したことを反映している可能性もある. ただし, 「スジハゼ」の生活史について長崎県志々岐湾あるいは山口県油谷湾の広範にわたって調べた先行研究においても, 生後 2 年近く生きる個体もいるのが大半が生後 1 年で死亡することが示唆されており (松宮ほか, 1980; 森, 1995), 本研究の推測と一致する. 3 種の成魚が大きな移動をしないとすれば, 本研究において 3 種が採集されなくなったのは, 多くの個体が斃死したことを示していると考えられる.

繁殖特性—産卵期, 産卵開始サイズ, 産卵回数—

GSI 値および卵巣内の卵サイズの季節変化から, 舞鶴湾におけるツマグロスジハゼの産卵期は, 採集個体数が十分とは言えないものの, 6 月上旬から 7 月中旬までの約 1 ヶ月半であることが示唆された. スジハゼの産卵期は 6 月上旬から 8 月下旬までの約 2 ヶ月半, モヨウハゼの産卵期は 4 月下旬から 8 月下旬までの約 4 ヶ月間続くことが示された. いずれの種も比較的長い産卵期を有し, 特にモヨウハゼでは他の 2 種より早く産卵が始まり長期間に及ぶことが明らかになった. 2010 年における上記の産卵期の底層水温は, ツマグロスジハゼで 20.5–24.1°C, スジハゼで 14.7–30.1°C, モヨウハゼで 12.0–30.1°C であり, 特に低水温側で 3–9°C 程度の差が見られた. 緒言でも述べたように, 3 種の平均的な分布水深はツマグロスジハゼで最も浅く, モヨウハゼで最も深い (Matsui et al., 2012b). 沿岸生物において近縁種と比べ深場に生息している種では, 生息水温が低いために比較的低温で産卵可能となることが知られている (e.g. Orlova et al., 2005). 3 種についても, 各種の平均的な生息水深の水温に応じた繁殖特性を備えており, ツマグロスジハゼでは高水温でのみ産卵が可能であるのに対し, モヨウハゼでは比較的低温でも産卵を開始する可能性がある. 本研究で扱ったような浅場では, はじめにモヨウハゼの産卵適水温に至り, 季節の進行とともに水温が上昇するとスジハゼ, ツマグロスジハゼの産卵適水温に至るため, モヨウハゼ, スジハゼ, ツマグロスジハゼの順に産卵を開始すると考えられる.

ツマグロスジハゼとスジハゼの雌では, 産卵期初期には大・中型個体の GSI 値が上昇することから (Fig. 7), 大型

および中型個体は産卵期初期から産卵を始めることが示唆された。これら2種の小型個体のGSI値は、産卵期をとおして上昇しないこと、産卵期後期には新規加入群とみられる個体を除いて小型の個体が採集されなくなること、前項で本種のほとんどの個体が生まれた翌年の産卵期後に斃死すると推察されたことなどから、産卵期初期に小型である個体の多くは産卵期の経過に伴って成長してから産卵に参加するものと考えられる。一方、モヨウハゼの雌は大型および中型個体だけでなく、小型個体も産卵期初期から産卵を行うことが示唆された。したがって、モヨウハゼでは小型個体の繁殖への投資が他の2種の小型個体より大きいと考えられる。

本研究の結果からは各種の一回の産卵期における産卵回数は分からない。ただし補足情報として、2011年夏季に各種雌雄10個体ずつを種別に飼育していたところ、産卵期を通してツマグロスジハゼでは計18回、スジハゼでは20回、モヨウハゼでは25回卵塊が発見された(松井彰子, 未発表データ)。3種ともに各卵塊の卵数は、野外で採集された雌の卵巣内卵数と有意な差はなく(Tukey-Kramer, $p < 0.05$)、卵塊の数は10個体の雌の産卵回数に相当すると考えられる。したがって、少なくとも飼育環境下においては、3種ともに複数回の産卵を行う能力をもっている可能性が高い。

雌のGSI値には3種間で大きな差は認められなかったが、雄ではモヨウハゼにおいて他の2種より顕著に大きかった(Fig. 6)。このことはツマグロスジハゼ・スジハゼとモヨウハゼとの間で繁殖様式が異なる可能性を示唆している。例えば、モヨウハゼの雄では他の2種と比べスニークなどの代替戦略が発達している可能性が考えられる。ハゼ科も含めた魚類において代替戦略を持つ種や、種内でも代替戦略をとる個体は、精子競争に勝つために精子量や精子サイズ、精巣サイズが大きく、それによってGSI値が大きくなることが知られている(e.g. Stockley et al., 1997)。仮にモヨウハゼにおいて代替戦略が他の2種より発達しているとするならば、他の2種と比べ雄間競争が激しい可能性がある。たとえば、「スジハゼ」の雄は産卵基質に産み付けられた卵を受精させ孵化するまで保護するが(中村, 1944)、モヨウハゼの平均的な生息域は泥底であり(鈴木ほか, 2004)、他の2種の生息域と比べ産卵基質が少ないとすれば、雄間競争が比較的頻繁に起こる可能性がある。今後、各種が代替戦略を持つのか、持つとするならば雄同士の競争の頻度が関係しているのかなどについて種間および種内の複数地点間を比較して調べる必要がある。

本研究では同所的な生息域において3種の繁殖特性を調べることで、繁殖特性の種間の違いを明快に示すことができた。しかし、種内でも小さな地理的スケールで生息環境の違いが産卵開始期などの繁殖特性に影響しうることが知られている(e.g. Kavanagh et al., 2010)。本研究の場合、特に

モヨウハゼでは水深などの生息環境の幅が広く、生息環境の違いに応じて種内でも繁殖特性が異なる可能性がある。たとえば、深場では浅場と比べて産卵期の水温が低いために、浅場よりも産卵開始期が遅くなる可能性などが考えられる。今後、水深などの生息環境の異なる生息域間で各種内の繁殖特性の比較を行い、生息環境の違いが各種の繁殖特性にどのように影響を及ぼすのかを明らかにする必要がある。

浮遊仔魚期間

本研究で推測された産卵開始期(前項)と着底稚魚の出現開始期(Fig. 4)および、孵化に要する日数(3日程度、内田・道津, 1980)から、3種の浮遊期間はツマグロスジハゼで約2ヶ月半、スジハゼ、モヨウハゼで2ヶ月間と推察され、種間で大きな違いはないことが示唆された。野外採集調査にもとづく森(1995)では、山口県油谷湾の「スジハゼ」について、「スジハゼ」の産卵期は6月に始まり、小型魚の出現が7月下旬あるいは8月に始まることを報告している。この報告から推測される浮遊仔魚期間は約2ヶ月間であり、本研究の結果とおおよそ一致する。一方、飼育観察にもとづく内田・道津(1980)の報告では、長崎県野母崎の「スジハゼ」は7月中旬に孵化した仔魚のほとんどが約1ヶ月後には底生生活に入ったとしており、この報告から推測される浮遊幼生期間は本研究結果や森(1995)の報告から推測される浮遊仔魚期間よりも短い。一般に、産卵期が長期におよぶ種では水温の上昇にともない変態体長が小さくなり浮遊期間が短くなることが知られている(e.g. Yamashita et al., 2001; Sponaugle et al., 2006)。本研究では産卵開始期と着底稚魚出現開始期にもとづいて早期生まれの個体について浮遊期間を推定したために、3種の仔魚の平均的な浮遊期間よりも長く見積もられた可能性にも留意すべきである。また、稚魚が本調査地点の外に着底した後、本調査地点に移動してきた個体が採集されたために浮遊仔魚期間が長く見積もられた可能性もある。しかし、成長を追って「スジハゼ」の分散様式を調べた先行研究で、浮遊仔魚および着底稚魚が産卵場周辺に出現することが分かっている(森, 1995)。このことが3種にもあてはまるとするならば、着底稚魚の移動によって浮遊仔魚期間が長く見積もられた可能性は低いと考えられる。

繁殖特性と生息環境

3種間の成熟サイズおよび産卵期の長さの違いについて、生息環境の違いとの関係から考察を行う。モヨウハゼは他の2種と比べて雌雄ともにGSI値の上昇し始める体サイズが小さく産卵期が長いことが明らかとなった。一般に、近縁種と比べて早期成熟し産卵期が長い種では、仔の生残が環境に依存して大きく変化するような環境に生息しているのに対し、近縁種と比べて成熟が遅く産卵期の短い種は、子孫を安定的に残せる環境に生息している傾向がある(Be-gon et al., 2003)。前者のような環境下では早期に繁殖に参

加して長期にわたって産卵を行うことで仔が好適な環境に遭遇する機会を増やした方が適応的であるのに対し、後者のような環境下では短期間に産卵を行うことで繁殖にかかるエネルギーコストを抑えた方が適応的であるとされる。モヨウハゼは湾奥部から湾中部までの広範囲に連続的に分布しており、他の2種よりも沖側にまで生息しているため、個体群全体で見て仔魚が湾外などの着底に不適な環境に輸送されるリスクが他の2種よりも高いと考えられる。実際、若狭湾ではモヨウハゼの仔魚は成魚の生息域よりも5 km以上沖側の着底に不向きな場所でも採集されたのに対し、ツマグロスジハゼとスジハゼの仔魚は湾奥部の成魚の生息域周辺でしか採集されなかった(松井彰子, 未発表データ)。したがって、モヨウハゼは各個体が長期にわたって複数回の産卵を行うことで、自らの仔魚が好適な環境に遭遇する確率を高め適応度を保っている可能性がある。一方、湾奥部に局所的に生息しているツマグロスジハゼとスジハゼでは、仔魚が流れの影響を受けにくく、親の生息域周辺の好適な環境に着底できる確率がモヨウハゼよりも高いと考えられる。したがって、これら2種はモヨウハゼと比べて産卵期が短くても、自らの子孫を高い確率で残せるものと考えられる。このように、3種間の成熟サイズおよび産卵期の長さの違いは、生息環境に応じて浮遊仔魚が好適な環境に遭遇する確率が異なることと関係している可能性がある。

仔稚魚の出現期と魚食性魚類による捕食

内湾域などの閉鎖性の強い海域では、キララハゼ属3種をはじめとしたハゼ科魚類の仔稚魚がヒラメやスズキをはじめとした多くの魚食性魚類の幼魚期の主要な餌資源となっていることが知られている(e.g. 宮原ほか, 1995; 森, 1995; 山田ほか, 1998)。たとえば山口県油谷湾でスズキ幼魚の食性は湿重量比で「スジハゼ」の依存度が最も大きく(森, 1995)、福井県小浜湾ではヒラメ幼魚が湿重量比で「スジハゼ」を主としたハゼ科魚類を最も多く捕食している(富永・牧田, 2008)。ヒラメ稚魚のハゼ科魚類仔稚魚を主とした魚類の摂餌は着底直後から始まり、特に開放域でヒラメ稚魚の主要な餌資源となるアミ類が少ない内湾域では、着底直後の時期にハゼ科魚類などの仔稚魚を豊富に摂餌することが生残に重要であるとされる(山田ほか, 1998)。舞鶴湾の近傍海域である由良川河口域において、ヒラメの着底稚魚は主に4月上旬から7月に出現する(前田, 2002)。また、本海域にはスズキの稚魚も主に3月から7月に出現する(大美, 2002; Fuji et al., 2010)。これらの時期はキララハゼ属3種のうちモヨウハゼの産卵期および稚魚の着底期と重なっており、舞鶴湾内には本種の仔稚魚が高密度で生息していると推測される。モヨウハゼの産卵期は長いと連続的な体サイズの仔稚魚が長期にわたって出現すると考えられ、魚食性魚類の稚魚の成長に応じたサイズの餌資源として利用されているものと思われる。逆

にモヨウハゼの初期減耗の観点からは、産卵期が長期にわたることで個体群全体として捕食に対して仔稚魚が生残する可能性が高くなり、個体群が保たれていると考えられる(Winemiller and Rose, 1992)。ツマグロスジハゼとスジハゼについてもモヨウハゼと同様に仔稚魚の出現期が比較的長期に及ぶことに加え、少なくともヒラメとスズキの稚魚が浅海域に生息する時期からは外れている。したがって、魚食性魚類の稚魚によるこれら2種の仔稚魚の捕食圧は大きくはなく、2種の仔稚魚の生残に大きくは影響していないと考えられる。

このように、キララハゼ属3種は物理的環境や分布に応じた成長および繁殖特性を備えており、またそれらの特性が捕食者などの生物的環境にも耐えることで仔稚魚の生残につながっている可能性が示唆された。しかし、生物的環境への適応という観点からキララハゼ属3種の生活史戦略について議論するには、各種の各成長段階における被食状況の情報が不可欠である。一般にハゼ科魚類の種同定は特に仔稚魚で難しく(塩垣・道津, 1988)、胃内容物中に出現する個体の種同定についてはさらに困難であるが、キララハゼ属3種については、簡易な遺伝的種同定法が開発されており、胃内容物や仔魚についても種同定が可能である(Matsui et al., 2012a)。今後、このような種同定法を用いて3種の各成長段階の被食状況を調べることで、沿岸漁業重要魚種の餌資源として各種が各成長段階でどの程度寄与しているのかが明らかになるばかりでなく、生物的環境への適応の観点から成長および繁殖特性が各種の個体群維持にどのように関わっているのかについても明らかになると期待される。

謝 辞

標本の採集に多大なご協力を賜った秋山 諭氏(京都大学フィールド科学教育研究センター舞鶴水産実験所, 現大阪府立環境農林水産総合研究所水産技術センター)、また貴重なご意見をいただいた甲斐嘉晃博士(同舞鶴水産実験所)に厚くお礼を申し上げます。本研究の一部は国家基幹研究開発推進事業 海洋資源利用促進技術開発プログラム 海洋生物資源確保技術高度化「沿岸海域複合生態系の変動機構にもとづく生物資源生産力の再生・保全と持続的利用に関する研究」によって行われた。

引用文献

- 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, 62, 205-214。
 明仁・坂本勝一・池田祐二・岩田明久(2000) ハゼ亜目。「日本産魚類検索 全種の同定 第二版」中坊徹次編, 東海大学出版会, 秦野, 1139-1310。
 明仁・坂本勝一・池田祐二・藍澤正宏(2013) ハゼ亜目。「日本産魚類検索 全種の同定 第三版」中坊徹次編, 東海大学出版会, 秦野, 1347-1608。
 Begon, M., J. L. Harper and C. R. Townsend (2003) 生活史の多様性。

- 「生態学」堀 道雄監訳京都大学学術出版会, 京都, 615-664.
- Fuji, T., A. Kasai, K. W. Suzuki, M. Ueno and Y. Yamashita (2010) Freshwater migration and feeding habits of juvenile temperate seabass *Lateolabrax japonicus* in the stratified Yura River estuary, the Sea of Japan. *Fish. Sci.*, **76**, 643-652.
- Horinouchi, M. (2008) Patterns of food and microhabitat resource use by two benthic gobiid fishes. *Environ. Biol. Fish.*, **82**, 187-194.
- Inui, R., Y. Shinada, T. Ohata, T. Ihara, H. Oura and N. Onikura (2011) Differences in the spawning habitats of 2 *Acentrogobius* species (Teleostei: Gobiidae) in Kyushu, Japan. *Biogeography*, **13**, 35-39.
- Kavanagh, K. D., T. O. Haugen, F. Gregersen, J. Jernvall and L. A. Vøllestad (2010) Contemporary temperature-driven divergence in a Nordic freshwater fish under conditions commonly thought to hinder adaptation. *BMC Evol. Biol.*, **10**, 350.
- 前田経雄 (2002) 若狭湾西部海域におけるヒラメ仔稚魚の加入機構に関する研究. 京都大学博士論文, 90 pp.
- Matsui, S., K. Nakayama, Y. Kai and Y. Yamashita (2012a) Genetic divergence among three morphs of *Acentrogobius pflaumii* (Gobiidae) around Japan and their identification using multiplex haplotype-specific PCR of mitochondrial DNA. *Ichthyol. Res.*, **59**, 216-222.
- Matsui, S., R. Inui and Y. Yamashita (2012b) Distribution and habitat use of three *Acentrogobius* (Perciformes: Gobiidae) species in the coastal waters of Japan. *Ichthyol. Res.*, **59**, 373-377.
- 松宮義晴・村上 司・鈴木庸行・岡 正雄 (1980) 志々岐湾におけるサビハゼとスジハゼの分布および食性. *西水研研報*, **54**, 321-331.
- Miller, P. J. (1975) Age-structure and life-span in the Common goby, *Pomatoschistus microps*. *J. Zool.*, **177**, 425-448.
- 宮原一隆・大谷徹也・島本信夫 (1995) 播磨灘におけるスズキ *Lateolabrax japonicus* の食性. *兵庫水試研報*, **32**, 1-8.
- 森 慶一郎 (1995) 山口県油谷湾における魚類の生態学的研究. *中央水研研報*, **7**, 277-388.
- 中村中六 (1944) スジハゼおよびヒメハゼの生活史. *水産学会報*, **9**, 103-108.
- 大美博昭 (2002) 若狭湾由良川河口域における仔稚魚の生態. 「スズキと生物多様性—水産資源生物学の新展開」田中 克・木下 泉編, 恒星社厚生閣, 東京, 44-53.
- Orlova, M. I., T. W. Therriault, P. I. Antonov and G. K. Shcherbina (2005) Invasion ecology of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*): a review of evolutionary and phylogenetic impacts. *Aquat. Ecol.*, **39**, 410-418.
- 塩垣 優・道津喜衛 (1988) ハゼ亜目. 「日本産稚魚図鑑」沖山宗雄編, 東海大学出版会, 秦野, 664-723.
- Sponaugle, S., K. Grorud-Colvert and D. Pinkard (2006) Temperature-mediated variation in early life history traits and recruitment success of the coral reef fish *Thalassoma bifasciatum* in the Florida Keys. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **308**, 1-15.
- Stockley, P., M. J. G. Gage, G. A. Parker and A. P. Møller (1997) Sperm competition in fishes: The evolution of testis size and ejaculate characteristics. *Am. Nat.*, **149**, 933-954.
- 鈴木寿之・渋川浩一・矢野維幾 (2004) スジハゼA, スジハゼB, スジハゼC. 「決定版 日本のハゼ」瀬能 宏監修, 平凡社, 東京, 416-418.
- Takahashi, D. (2008) Life-history variation in relation to nest site abundance in males of the freshwater goby *Tridentiger brevispinis*. *Ecol. Freshw. Fish*, **17**, 71-77.
- Takagi, K. (1953) A study on the scale of the gobiid fishes of Japan. *J. Tokyo Univ. Fish.*, **39**, 231-253.
- 富永 修・牧田智弥 (2008) 沿岸域の底生生物生産への陸上有機物の貢献. 「森川海のつながりと河口・沿岸域の生物生産」山下洋・田中 克編, 恒星社厚生閣, 東京, 46-58.
- 内田隆信・道津喜衛 (1980) スジハゼ, ヒメハゼおよびアシシロハゼの飼育仔稚魚. *長崎大学水産学部研究報告*, **49**, 25-33.
- Winemiller, K. O. and K. A. Rose (1992) Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, **49**, 2196-2218.
- 山田秀秋・佐藤啓一・長洞幸夫・熊谷厚志・山下 洋 (1998) 東北太平洋沿岸域におけるヒラメの摂餌生態. *日本水産学会誌*, **64**, 249-258.
- Yamashita, Y., M. Tanaka and J. M. Miller (2001) Ecophysiology of juvenile flatfish in nursery grounds. *J. Sea Res.*, **45**, 205-218.
- 吉郷英範 (2001) 松永湾河口域で採集された広島県未記録の魚類3種と“スジハゼ”3種について. *比婆科学*, **201**, 1-13.