

千葉県の農業水路におけるタナゴ亜科魚類 ミヤコタナゴ *Tanakia tanago* の繁殖生態と生活史

北村淳一^{1,2}・石鍋壽寛¹・間瀬浩子¹

¹公益社団法人観音崎自然博物館

²三重県総合博物館

摘 要：千葉県勝浦市といすみ市の農業水路において、生きたイシガイ目二枚貝類の鰓内に産卵するコイ科タナゴ亜科魚類の1種ミヤコタナゴの繁殖生態や生活史について調査した。本種は日本固有種でかつて関東平野に分布していたが環境の悪化により現在では生息地・数ともに減少し、環境省のレッドリストで絶滅危惧IA類に選定され、国の天然記念物と国内希少野生動植物種に指定されている。本種のメスは標準体長31.8mmで成熟し、産卵期は4月から7月までで、盛期は6月であった。メスの完熟卵を保有している時の産卵管の長さは20-35mm（平均28mm）であった。産卵期後、オスは成長を続けるが、メスは標準体長約40mmで成長が停滞した。本種の寿命は少なくとも2年で、長くとも3年であると推定された。本種の卵・仔魚は、産卵期の5月において、ヨコハマシジラガイとマツカサガイ北東本州固有種の鰓内で確認されたが、タテボシガイの鰓内で確認されなかった。貝鰓内に生息していた本種の卵・仔魚は貝の出水管から12-31mm（平均20mm）の位置に分布し、その個体数は外鰓よりも内鰓に多かった。本種の卵・仔魚は、勝浦市の水路において、捕獲された143個体のヨコハマシジラガイのうち18個体の鰓内で確認された。その18個体は、殻長が相対的に大きく、ヨコハマシジラガイの生息密度が高い環境で生息していた。

キーワード：産卵資源利用、イシガイ目、淡水二枚貝類、成長、絶滅危惧種

はじめに

ミヤコタナゴ *Tanakia tanago* は、コイ科タナゴ亜科 (Cyprinidae, Acheilognathinae) に属し、マツカサガイ北東本州固有種 *Pronodularia* cf. *japanensis* 3 (Lopes-Lima *et al.*, 2020; 近藤, 2020) など生きた淡水二枚貝類に卵を産み込む特徴的な産卵生態を有する純淡水魚である。ミヤコタナゴは日本固有種で、関東地方の農業水路や溜池に生息している (中村, 1969; 石山, 1979; 綱川ほか, 2016; 北村・内山, 2020)。ミヤコタナゴは「文化財保護法」に基づく国の天然記念物

(1974年、文化庁)、「絶滅のおそれのある野生動植物の種の保存に関する法律 (種の保存法)」に基づく国内希少野生動植物種 (1994年、環境省) に指定され、わが国のレッドリストにおいて絶滅危惧IA類 (環境省, 2020) に選定されており、現在最も絶滅が危惧される淡水魚類の1種である。

ミヤコタナゴの野外の生態については、農業水路の生息地における概説として、産卵期は4月から7月で、約32mmで成熟し、寿命は長くても3年ほどとされている (中村, 1969; 北村・内山, 2020)。ミヤコタナゴの稚魚は、ある程度の水深があり、流速が遅

く、水上に植物が覆っており、イシガイ目二枚貝類が生息している場所によく生息している（綱川ほか, 2012, 2016）。ミヤコタナゴは産卵母貝として、マツカサガイ北東本州固有種、ヨコハマシジラガイ *Inversiunio jokohamensis*、カラスガイ族貝類（*Cristariini*）を利用する（中村, 1969; 綱川ほか, 2016; 北村・内山, 2020）。

一方、飼育実験下では、野外の水槽内では水温14.5℃以上、日照12時間以上の条件下で成熟し、3月中旬から9月中旬に産卵する（Hatakeyama and Akiyama, 2007）。他のタナゴ類と同様に、オスは二枚貝の周りに小さな縄張りを構え、メスを引き寄せ、産卵管を伸長させたメスは、1回の産卵で数個の卵を二枚貝の鰓内に産み付ける（小学館, 2003）。オスは入水管に放精し、精子は貝の換水によって鰓内の卵まで運ばれ受精する。仔魚は22℃で約20日間二枚貝の鰓内で卵黄を吸収し終えて全長約9mmに成長して貝から泳出する（中村, 1969; 秋山・小笠原, 1991）。卵には粘着性がなく、仔魚は微小突起を有し、それらの特性は貝内で過ごすための適応と考えられている（Suzuki *et al.*, 1986）。飼育実験下で確認された産卵に利用する貝種は、カワシンジュガイ *Margaritifera laevis*、オバエボシガイ *Inversidens brandti*、カタハガイ *Obovalis omiensis*、マツカサガイ、カラスガイ族貝類、ニセマツカサガイ *Inversiunio yamagawensis* が知られている（秋山ほか, 1994; 福本ほか, 2008）。以上のように水槽における飼育環境での知見は集積されているものの、野外における知見は限定的であり、野外における知見を収集することが本種の生息域内保全にも大きく貢献できると考えられる。

本研究では、千葉県勝浦市といすみ市の農業水路におけるミヤコタナゴの繁殖生態、生活史および産卵母貝利用を明らかにするため、野外調査を実施した。

材 料 と 方 法

ミヤコタナゴの産卵期と成長を明らかにするため、千葉県中南部地域の農業水路3箇所（勝浦市AおよびB、いすみ市；以下勝浦A、勝浦B、いすみCとする）のそれぞれ約300mの区間において、2008年4月から11月まで調査を実施した。河岸の材質は、勝浦AといすみCが土で、勝浦Bはコンクリートである。主な底質は、勝浦Aが砂で、勝浦BといすみCが礫である。なお、ミヤコタナゴの生息地については、保護の目的からその詳細が公表されていないため、本稿においても明記しない。

魚類は集魚餌（サナギ粉）を入れたモンドリ罟を用いて採集した。採集されたミヤコタナゴは、標準体長を0.1mm単位で計測した。メスは産卵管長を0.1mm単位で計測するとともに、腹部を優しく圧迫し産卵管基部に出てきた完熟卵の有無を目視で確認した。その後、全ての個体を採集地点に再放流した。なお、産卵管基部に出てきた完熟卵は、すぐに腹腔内に戻ることから、魚体や卵にほとんど影響を与えていない。また、産卵期の推定には、メスの完熟卵の保有率と標準体長に対する産卵管長の割合（OPI）を用いた（Kitamura, 2006b）。結果的に、勝浦Aはミヤコタナゴの採集個体数が多かったことから、産卵期や成長の解析に用いることができたが、勝浦BといすみCは採集個体数が少なく、補足的に産卵期の推定に利用した。また、勝浦BといすみCはミヤコタナゴの採集個体数が少ないことから、8月以降は調査を実施しなかった。

ミヤコタナゴの産卵母貝の利用実態を明らかにするため、勝浦Bにおいて2008年5月8日と5月26日に、調査区間内に既設のコンクリートブロックのサイズに合わせたコドラート（縦1.3m、横1.5m）をそれぞれ別の場所に26個と57個設置し、手探りと目合い5mmのザルを用いて定量調査により二枚貝類を採集した。採集された貝類は、Lopes-Lima *et al.*, (2020) と近藤 (2020) に従い種

を同定し、殻長を0.1mm単位で計測後、殺傷することなく貝開器で両貝殻の間を約5mm開け、左右の内鰓と外鰓の計4枚の鰓内に産み込まれたミヤコタナゴの卵・仔魚の位置と外鰓内における貝の幼生の有無を記録した後、全ての個体を採集した水路に放流した。物理環境としてコドラート内の水深、流速、川幅、底質（泥・砂・礫）を記録した。勝浦AといすみCにおいては二枚貝類の採集個体数が少なく、手探りによる簡易的な採集のみ実施し、ミヤコタナゴの貝内の利用の解析のみに利用した。

ミヤコタナゴのメスが完熟卵を保有した期間において、メスの標準体長が、完熟卵の有無と採集月間で異なるかを明らかにするため、2元配置分散分析（Two-way ANOVA）により統計解析を行った。また、完熟卵を保有したメスの産卵管長が、標準体長と相関し採集月間で異なるかを明らかにするため、Two-way ANOVAにより統計解析を行った。ミヤコタナゴの卵・仔魚の生息数を貝の4枚の鰓間でFreidman検定を用いて比

較し、有意差が認められた場合Scheffé検定によって多重比較を行った。貝内のミヤコタナゴ卵・仔魚の有無に影響する要因を明らかにするため、勝浦Bでは、二枚貝の種類、殻長、二枚貝の外鰓内における貝の幼生の有無を説明変数として、分布族が二項分布の一般化線型モデル（GLM）により統計解析を行った。コドラート内におけるミヤコタナゴ卵・仔魚を含む二枚貝の有無、およびコドラート内の二枚貝の個体数に影響する要因を明らかにするため、水深、流速、川幅、底質、およびコドラート内の二枚貝の個体数を説明変数として、分布族がそれぞれ二項分布とポアソン分布のGLMにより統計解析を行った。

なお、本調査は、平成20（2008）年度の環境省の「希少野生動植物種保護増殖事業（千葉県ミヤコタナゴ）」に基づき、同事業の受託者である千葉県と（公社）観音崎自然博物館の間において締結された、一部業務に係る再委託契約に基づき実施されたものである。

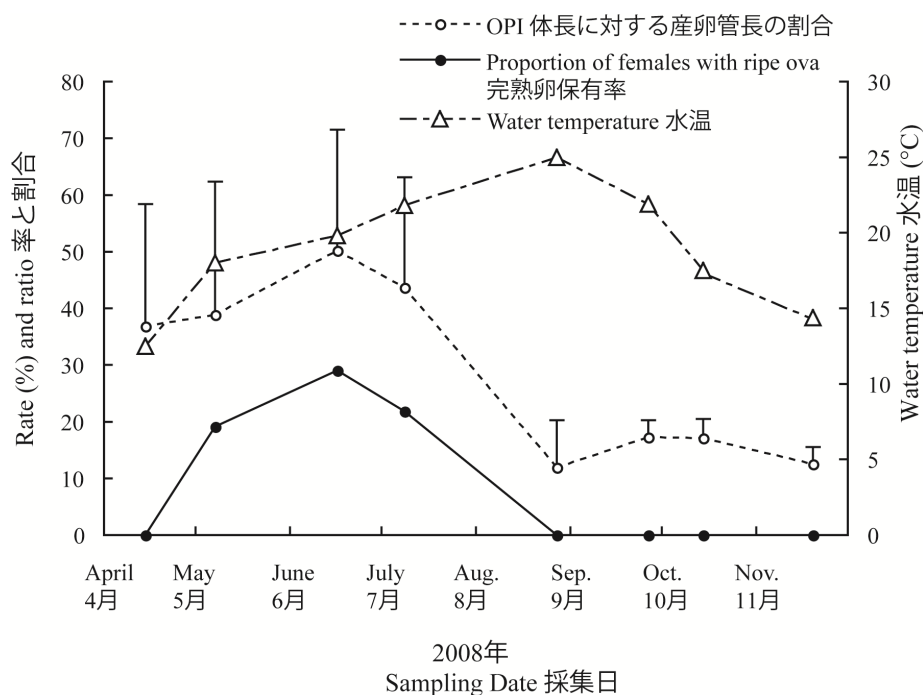


Figure 1. Seasonal change in mean (+SD) ovipositor ratios (OPI, ratio of ovipositor length to standard length), proportion of females with ripe ova in *Tanakia tanago* and water temperature in the study ditch of Katsuura A. 図1. 勝浦市Aの農業水路における水温とミヤコタナゴのメスの標準体長に対する産卵管長の割合の平均値と標準偏差、完熟卵保有率の季節変化。

Table 1. Standard length (SL) and ovipositor length (OPL) in females *Tanakia tanago* with ripe ova in each locality
表1. 各地域の農業水路におけるミヤコタナゴの完熟卵をもつメスの標準体長と産卵管長。

Locality 地域	Females with ripe ova 完熟卵をもつメス					Period of collected female with ripe ova 完熟卵をもつメ スが採集された 期間
	No. 個体数	SL (mm) 標準体長		OPL (mm) 産卵管長		
		Ave. $\pm$ SD 平均 $\pm$ 標準偏差	Range 範囲	Ave. $\pm$ SD 平均 $\pm$ 標準偏差	Range 範囲	
Katsuura A 勝浦 A	25	38.6 $\pm$ 2.2	31.8–43.2	27.8 $\pm$ 4.2	20.4–34.6	2008.5.7–7.8
Katsuura B 勝浦 B	3	37.7 $\pm$ 5.6	33.8–44.2	28.2 $\pm$ 2.4	25.4–29.8	2008.4.14–7.8
Isumi C いすみ C	5	33.6 $\pm$ 1.7	31.0–35.3	25.4 $\pm$ 2.3	21.8–28.2	2008.7.9

結 果

1 繁殖生態

勝浦Aにおいて完熟卵を有していたミヤコタナゴのメスは、5–7月の期間に合計25個体採集された。完熟卵保有率は5月7日以降増加し、6月16日に29%と最も高くなり、7月8日に21.9%に低下した（図1）。5–7月以外の期間には、完熟卵を持つメスは採集されなかった。一方、標準体長に対する産卵管長の割合（OPI）は、4月に36.9%と増加し、5月に38.9%、6月に50.2%と最も高くなり、7月に43.7%と低下した（図1）。なお、4–7月以外の月では18%以下と低い割合であった。

完熟卵を保有していたメスの標準体長は平均38.6 $\pm$ 2.2（標準偏差）mm、その範囲は31.8–43.2mm（ $n=25$ ）であった（表1）。この期間において、メスの標準体長は、完熟卵の有無および採集された月との間に有意な差異および交互作用は認められなかった（Two-way ANOVA, 採集月, $F_{2, 104}=0.5$, $P=0.63$ ；完熟卵の有無, $F_{1, 104}=0.1$, $P=0.73$ ；交互作用, $F_{2, 104}=0.3$, $P=0.73$ ）。完熟卵を保有した個体の産卵管長は、平均27.8 $\pm$ 4.2 mm、その範囲は20.4–34.6mm（ $n=25$ ）であり、標準体長との間には相関関係、採集された月との間に有意な差異、および交互作用は認められなかった（Two-way ANOVA, 標準体長, $F_{1, 19}=0.5$, $P=0.49$ ；採集月, $F_{2, 19}=0.5$, $P=0.64$ ；交互

作用, $F_{2, 19}=0.4$, $P=0.65$ ）。

勝浦Bにおいて、メスが2008年4月14日に11個体（オスは13個体）、5月8日に9個体（オスは13個体）、6月17日に4個体（オスは3個体）、7月8日に1個体（オスは9個体）捕獲された。そのうち、完熟卵を有していた個体は、4月、5月、7月にそれぞれ1個体、計3個体採集され、標準体長は、平均37.7 $\pm$ 5.6mm、その範囲は33.8–44.2mm、産卵管長は、平均28.2 $\pm$ 2.4mm、その範囲は25.4–29.8mmであった（表1）。

いすみCにおいて、メスが2008年7月9日のみ11個体（オスは3個体）採集された。そのうち完熟卵を有していた個体は5個体で、それらの標準体長は平均33.6 $\pm$ 1.7mm、その範囲は31.0–35.3mm、産卵管長は、平均25.4 $\pm$ 2.3mm、その範囲は21.8–28.2mmであった（表1）。

2 ミヤコタナゴの成長

採集個体数の多かった勝浦Aのみ成長を分析した。オスにおいて、2008年4月には、標準体長25–30mmと40–45mmの区間で頻度が高くなる2つのピークが認められた（図2）。この25–30mm区間の標準体長が小さい方のピークは、5月には20–30mm区間に、6月には認められず、7月には30–35mm区間に、8月には35–40mm区間に、9月以降は40–45mm区間になった。一方、40–45mm区間の標準体長が大きい方のピークは、5月から8月には45–50mm区間に、9月と10月には認められ

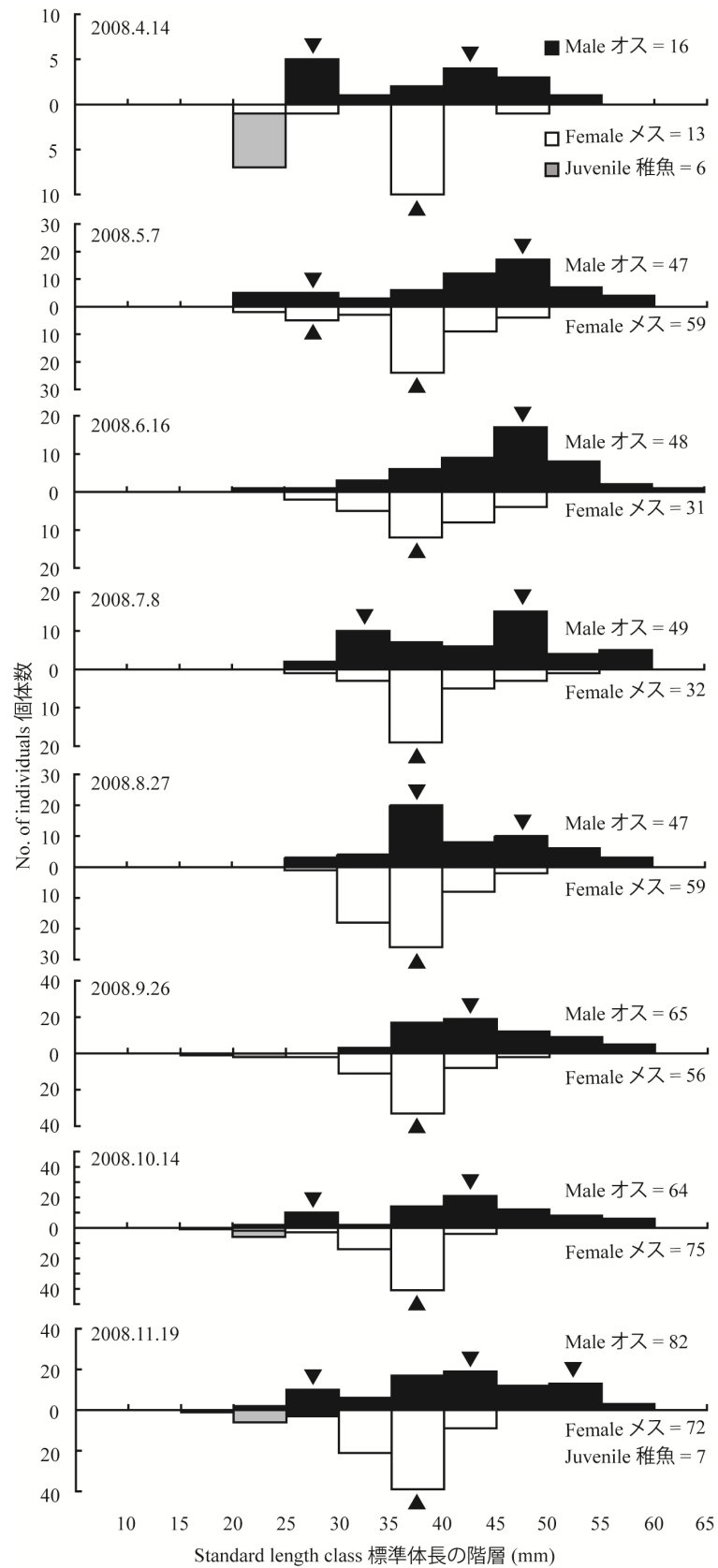


Figure 2. Seasonal change in standard length-frequency distribution of *Tanakia tanago* in the study ditch of Katsuura A. Arrow heads indicate peak of estimated cohorts.

図2. 勝浦市Aの農業水路におけるミヤコタナゴの標準体長頻度分布の季節変化。矢印は推定された集団のピークを示している。

Table 2. Host mussel utilization in *Tanakia tanago* in each locality
表2. 各地域の農業水路におけるミヤコタナゴの産卵母貝利用

Locality 地域	No. of mussels with <i>T. tanago</i> embryos / No. of collected mussels in each species 各貝種における採集された個体数に対するミヤコタナゴが生息している個体数		
	(No. of mussels with themselves eggs or embryos) (貝の卵・グロキディウム幼生をもつ貝の個体数)		
	<i>Inversium jokohamensis</i> ヨコハマシジラガイ	<i>Pronodularia</i> cf. <i>japanensis</i> 3 マツカサガイ北東本州固有種	<i>Nodularia nipponensis</i> タテボシガイ
Katsuura A 勝浦 A	No inhabit 非生息	1/1	No inhabit 非生息
Katsuura B 勝浦 B	27/234 (63)	3	21 (4)
Isumi C いすみ C	No inhabit 非生息	1/2	No inhabit 非生息

ず、11月には50–55mm区間になった。なお、10月と11月には新たに25–30mm区間にピークが認められた。11月は25–30mmと40–45mm、50–55mmと3つの区間でピークが認められた。なお、オスの最大標準体長は、6月16日に採集された63.2mmであった。

メスにおいて、2008年4月は採集個体数が少なかったが標準体長35–40mm区間にピークが認められた（図2）。5月には25–30mmと35–40mmの区間で2つのピークが認められた。6月以降は35–40mmの区間のみでピークが認められた。なお、メスの最大標準体長

は、6月16日に採集された51.8mmであった。

3 産卵母貝利用

勝浦Bでは、淡水二枚貝類は5月8日と5月26日に合計258個体採集された（表2）。優占種であるヨコハマシジラガイ（平均殻長 39.0 ± 6.5 mm, 範囲24.1–62.7mm, $n=234$ ）以外の貝種であるタテボシガイ *Nodularia nipponensis*（平均殻長 39.6 ± 7.1 mm, 範囲29.8–53.0mm, $n=21$ ）およびマツカサガイ北東本州固有種（平均殻長 39.1 ± 10.8 mm, 範囲27.8–49.3mm, $n=3$ ）は採集数が少なかったことに加え、す

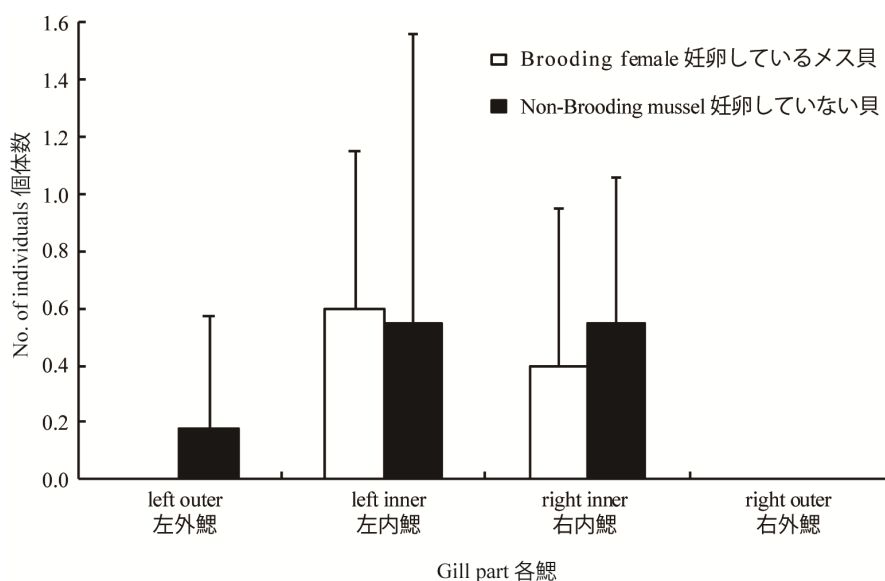


Figure 3. Mean (+SD) number of *Tanakia tanago* embryos found in each of the four parts of mussel gill chamber in each reproductive state in the study ditch of Katsuura B.

図3. 勝浦市Bの農業水路において各貝の繁殖状況における貝内の4つの各鰓内で見つかったミヤコタナゴ仔魚数の平均値と標準偏差。

すべての個体でミヤコタナゴの卵・仔魚を確認することができなかった。そのため解析にはヨコハマシジラガイのみを用いた。なお、勝浦Bで確認されたヨコハマシジラガイ63個体とタテボシガイ4個体では、外鰓において貝の卵や幼生が確認された。

ミヤコタナゴの卵・仔魚は、ヨコハマシジラガイ27個体（平均殻長 43.2 ± 7.0 mm, 範囲35.8–62.7mm）の鰓内から平均 1.3 ± 0.7 個（範囲1–4個）確認された。ミヤコタナゴの卵・仔魚数は4枚の鰓の間で異なり（Friedman test, $\chi^2=9.2$, d.f.=3, $P=0.03$; 図3）、右内鰓の方が右外鰓よりも多かった（Scheffé test, $P<0.01$ ）。確認された卵は、出水管から平均 19.8 ± 4.9 mm（範囲12–31mm）に位置していた。なお、ミヤコタナゴに産卵されたヨコハマシジラガイ5個体では、外鰓に貝の卵が確認されたが、ミヤコタナゴの卵・仔魚は

すべて内鰓で確認された（図3）。

勝浦Bにおいて、コドラート内におけるヨコハマシジラガイの個体数の解析は、調査地の主たる底質は礫であったこと、さらに、コンクリート護岸により川幅が3mと一定であったことから、底質と川幅は説明変数から除いて実施したところ、5月8日と5月26日ともに、水深、流速との間に関係性は認められなかった（表3）。コドラート内にミヤコタナゴの卵を含むヨコハマシジラガイが見つかる確率は、5月8日において、コドラート内の水深、流速、貝の個体数との関係は認められなかったが、5月26日では、貝の個体数が多いほど高かった（ $P=0.02$ ）。ヨコハマシジラガイの鰓内にミヤコタナゴ卵・仔魚が含まれる確率は、5月8日において、殻長、貝の幼生の有無との関係は認められなかったが、5月26日において殻長の

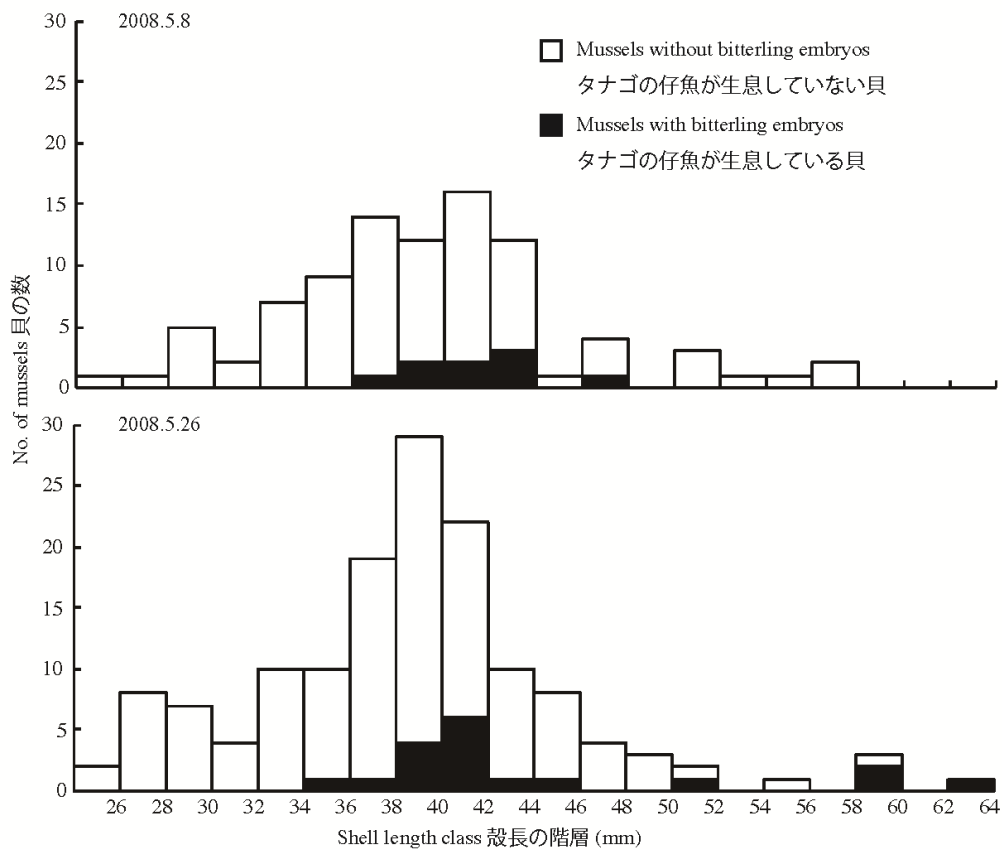


Figure 4. Shell length–frequency distribution of mussels *Inversium jokohamensis* without and with bitterling eggs and/or embryos of *Tanakia tanago* in the study ditch of Katsuura B.

図4. 勝浦市Bの農業水路において貝内のミヤコタナゴの有無別のヨコハマシジラガイの殻長頻度分布。

Table 3. Results of generalized linear models (GLMs) testing for (1) the effects of physical variables on mussel, *Inversiojokohamensis* density, (2) the effects of environment variables on the probability of occurrence of mussels, *I. jokohamensis* with *Tanakia tanago* embryos and (3) the effects of mussel size and presence of embryos on the probability of occurrence of mussels, *I. jokohamensis* with *T. tanago* embryos in 8 and 26 May 2008 in the locality of Katsuura B

表3. 2008年5月8日と26日の勝浦Bの農業水路における(1)コドラート内のヨコハマシジラガイの個体数に影響する物理環境要因の効果、(2)コドラート内のヨコハマシジラガイ内にミヤコタナゴの仔魚が生息している確率に対する生物・物理環境要因の効果、(3)ヨコハマシジラガイ内にミヤコタナゴの仔魚が生息している確率に対する貝の殻長と貝の幼生の有無の効果、についての一般化線型モデルの結果を示す。

Objective variables 従属変数	Explanatory variables 説明変数	Coefficients 係数	P 値
2008.5.8			
(1) Mussel density (individuals/1.95 m ²)			
コドラート内の貝の個体数 (n = 26)	Water depth 水深 (cm)	0.065	0.50
	Flow velocity 流速 (cm/s)	0.090	0.40
(2) Occurrence of bitterling embryos			
タナゴ仔魚の生息の有無 (n = 21, binary of 0 or 1)	Water depth 水深 (cm)	0.398	0.12
	Flow velocity 流速 (cm/s)	-0.150	0.47
	Mussel density (individuals/1.95 m ²) コドラート内の貝の個体数	0.304	0.19
(3) Occurrence of bitterling embryos			
タナゴ仔魚の生息の有無 (n = 91, binary of 0 or 1)	Mussel shell length 殻長 (mm)	0.046	0.38
	Presence of mussel embryos 貝の幼生の有無	-0.309	0.46
2008.5.26			
(1) Mussel density (individuals/1.95 m ²)			
コドラート内の貝の個体数 (n = 57)	Water depth 水深 (cm)	-0.053	0.20
	Flow velocity 流速 (cm/s)	0.061	0.25
(2) Occurrence of bitterling embryos			
タナゴ仔魚の生息の有無 (n = 40, binary of 0 or 1)	Water depth 水深 (cm)	-0.106	0.08
	Flow velocity 流速 (cm/s)	0.001	0.98
	Mussel density (individuals/1.95 m ²) コドラート内の貝の個体数	0.408	0.02
(3) Occurrence of bitterling embryos			
タナゴ仔魚の生息の有無 (n = 143, binary of 0 or 1)	Mussel shell length 殻長 (mm)	0.129	< 0.001
	Presence of mussel embryos 貝の幼生の有無	-0.125	0.72

きい個体ほど有意に高かった ($P < 0.001$; 図4)。

勝浦Aにおいて確認された淡水二枚貝類は、4月14日に採集されたマツカサガイ北東本州固有種1個体 (殻長49.9mm) のみであった。この個体からミヤコタナゴの卵・仔魚は、左外鰓の出水管から26mmの位置に1個体、右外鰓の出水管から16mmの位置に1個

体が確認された。

いすみCにおいて確認された淡水二枚貝類は、7月9日に採集されたマツカサガイ北東本州固有種2個体 (殻長15.8と44.7mm) のみであった。殻長44.7mmの個体からミヤコタナゴの卵・仔魚は、左外鰓の出水管から15mmの位置に1個体が確認された。

考 察

1 ミヤコタナゴの繁殖生態と生活史

千葉県勝浦市Aの農業水路におけるミヤコタナゴの産卵期は、少なくとも4月中旬から7月上旬であり（表1）、その最盛期は6月であった（図1）。

勝浦市Aの農業水路におけるミヤコタナゴの体サイズ組成は、オスにおいて2008年4月に標準体長25–30mm区間をピークにもっていた群は2007年生まれの年級群（以下2007年級群）、40–45mm区間のピークは2006年以前産まれの年級群（以下2006年級群）と推定された（図2）。25–30mm区間の2007年級群はその後9月まで成長し、40–45mm区間をピークとする群となったが、10–11月は成長が認められなかった。4月に40–45mm区間の2006年級群は、5月には45–50mmとなったが、その後8月までピークは移動せず成長は認められなかった。さらに、2006年級群は9月と10月は45–50mm区間にピークが認められず、多くの個体が7月までの産卵後に死亡したと推定された。2006年級群は11月には、50–55mm区間にピークがわずかに認められたことから、一部の個体は9月以降も生存し約5mmほど成長したと推定された。2006年級群が2008年11月まで認められたことから、ミヤコタナゴの寿命は少なくとも2年であり、2006年級群が越冬し翌春産卵する場合、長くとも3年であると推定された。なお10月には、2008年に産まれたと推定された年級群（以下2008年級群）が標準体長25–30mm区間で観察され、それ以降11月まで成長は認められなかった。11月には、25–30mm区間がピークの2008年級群（0歳）、40–45mm区間がピークの2007年級群（1歳）、50–55mm区間がピークの2006年級群（2歳）の3つの年級群が存在すると推定された。

一方、メスにおいて、2008年4月に標準体長20–30mm区間の個体は2007年生まれの年級群（以下2007年級群）、35–40mm区間のピークは2006年以前産まれの年級群（以下2006年級群）と推定された（図2）。5月には

2007年級群は25–30mm、2006年級群は35–40mm区間とする2つのピークが認められたが、6月以降から11月までは35–40mm区間とする1つのピークのみであった。このことから、メスは標準体長約40mmに到達すると成長が滞る、あるいは標準体長40mm以上の産卵期に産卵した個体が死亡していると推定された。

以上のことから、千葉県勝浦市Aの農業水路におけるミヤコタナゴの生活史は、4月中旬から7月上旬に産卵し（図1）、ミヤコタナゴの仔魚は貝から泳出後、10月までに標準体長20–30mmまで成長し、そのまま越冬し、翌春の4月から再び成長し、メスは標準体長約32mmで成熟して7月上旬まで産卵する（図1, 2）。メスは約40mmに達すると成長が滞るが、オスはさらに大きくなり9月まで成長を続け、最大63.2mmまで成長する。その後、雌雄とも越冬し、翌春も産卵を行う。これらのことから、ミヤコタナゴの寿命は少なくとも2年で、長くとも3年であると推定された。

千葉県勝浦市Aのミヤコタナゴのメスは、ほとんどの個体が標準体長約40mmまで成長すると、その後成長が認められなかったが、オスはその後も成長を続けた（図2）。一般に、メスはより闘争能力の強いオスを好むことから、これに強く依存する体サイズが選択される（Andersson, 1994）。ヨーロッパタナゴ*Rhodeus amarus*においてもより体サイズの大きいオスが好まれる（Smith *et al.*, 2002; Reichard *et al.*, 2005）。ミヤコタナゴのオスは、貝を中心に縄張りを構え、侵入してきた他のオスを追い払うなどの闘争行動が頻繁に観察される（秋山・小笠原, 1991）。ミヤコタナゴにおける標準体長40mm以上の体サイズの個体群内の性差は、オスがメスを獲得するために、より体サイズを大きくしなければならないといった性選択による結果かもしれない。

ミヤコタナゴの完熟卵を保有した時の産卵管長は、勝浦Aにおいて平均27.8mm（範囲20.4–34.6mm）で季節的な変化はなかった。勝浦BといすみCにおいても、20.4–34.6mm

の範囲であった(表1)。貝に産み込まれていたミヤコタナゴの卵・仔魚の鰓内の水路位置は、出水管から12–31mmの範囲であった。ニッポンバラタナゴ*Rhodeus ocellatus kurumeus*やイチモンジタナゴ*Acheilognathus cyanostigma*では、完熟卵を持つ時の産卵管の長さは、産み込む卵の貝の鰓内の水路の位置を決める(Kitamura, 2006a, b)。本調査の結果、ミヤコタナゴの産卵管長も産み込む卵の貝の鰓内の水路の位置を決める役割があるのだろう。

2 ミヤコタナゴの産卵母貝選択性

ミヤコタナゴの卵・仔魚はヨコハマシジラガイとマツカサガイ北東本州固有種の鰓内で確認されたが、タテボシガイの鰓内では確認されなかった(表2)。ミヤコタナゴは、水槽内での産卵母貝種の選択実験においても、イシガイ*Nodularia douglasiae*に産卵しないことから(秋山ほか, 1994)、イシガイ属*Nodularia*貝類を好まないのかもしれない。

勝浦市Bのヨコハマシジラガイの貝内で確認されたミヤコタナゴの卵・仔魚は、内鰓の方が外鰓より多い傾向にあり(図3)、さらに、貝の卵や幼生を外鰓に持つヨコハマシジラガイでは、内鰓のみで確認された(図3)。この傾向はニッポンバラタナゴ(Kitamura, 2006c)、イチモンジタナゴ(Kitamura, 2006b)、アカヒレタビラ*Acheilognathus tabira erythropterus*(北村・諸澤, 2010; 北村, 2020)、カネヒラ*Acheilognathus rhombeus*(北村淳一, 未発表)でも観察されている。内鰓に卵が多い理由としては、産卵時に親が内鰓を選択している、産卵管が内鰓に挿入し易い、卵が内鰓の方が外鰓よりも吐き出されにくいとされている(Kitamura, 2006c)。また、外鰓は貝が卵や幼生を保育する際に利用するため、それらはタナゴ類の卵に負の影響を及ぼすと考えられている(Kitamura, 2006c)。本研究においてもヨコハマシジラガイおよびタテボシガイは外鰓に卵や幼生を保育していた。ヨコハマシジラガイおよびマツカサガイの妊卵期はそれぞれ1年中と春から夏であ

り(近藤, 2008)、本研究で明らかにされたミヤコタナゴの産卵期と重複していることから、ミヤコタナゴもまた、外鰓の貝の卵と幼生との競合を忌避するために内鰓に産卵しているかもしれない。

貝内で確認されたミヤコタナゴの卵・仔魚は、貝1個あたり最大4個であった。これはニッポンバラタナゴ(Kitamura, 2006a)、イチモンジタナゴ(Kitamura, 2006b)、ヤリタナゴ*Tanakia lanceolata*(北村ほか, 2016)、アカヒレタビラ(北村, 2020)、カネヒラ(北村淳一, 未発表)、イタセンパラ*Acheilognathus longipinnis*(Kitamura *et al.*, 2009; Nishio *et al.*, 2015)と比較して最も少ない。ヨーロッパタナゴとニッポンバラタナゴでは、二枚貝内のタナゴの卵・仔魚の密度が高いほど貝内での酸素の取り合い型競争が生じ、その結果、卵・仔魚の生存率が低下する(Smith *et al.*, 2000; Kitamura, 2005)。さらにヨーロッパタナゴでは、二枚貝の出水管から排出される水の溶存酸素濃度の高い貝を好んで産卵する(Smith *et al.*, 2001)。また、ミヤコタナゴのメスは、産卵管を出水管に挿入し卵を産み込む一回の産卵行動で、卵を3個程度産み込む(北村淳一, 個人観察)。これらのことから、ミヤコタナゴは、貝内での卵・仔魚の密度依存的な死亡率の増加を避けるため、卵を複数の貝に小分けに分散して産卵しているのかもしれない。

千葉県勝浦市Bにおいて、コドラート内でミヤコタナゴの卵・仔魚を含む貝が確認される確率は、最も多くの二枚貝が確認された調査日(5月26日)においては、コドラート内に二枚貝の個体数が多いほど高かった(表3)。この傾向は、イタセンパラにおいても同様である(Kitamura *et al.*, 2009)。また、ヨーロッパタナゴは貝の密度が高い場所の方が雌雄の産卵行動の頻度は高く、貝内に産み込まれた卵数も多い(Przybylski *et al.*, 2007)。ミヤコタナゴもまた貝の密度が高い場所の貝を好んでいるのかもしれない。

さらに、5月26日においては、ミヤコタナゴの卵・仔魚がヨコハマシジラガイ内で確

認される確率は殻長の大きい個体ほど高く、ミヤコタナゴは殻長35.8mm以上の個体を利用していた(図4)。このより大きな貝を利用している傾向は、イチモンジタナゴのカラスガイ族貝類に対する利用や(Kitamura, 2006b)、アカヒレタビラのタデボシガイに対する利用(北村・諸澤, 2010)、シロヒレタビラ*Acheilognathus tabira tabira*のオバエボシガイに対する利用(Kitamura, 2007)でも観察されている。ヨーロッパタナゴは、産み込んだ卵が吐き出される割合の低い貝種を選好している(Mills and Reynolds, 2002)。ニッポンバラタナゴの卵・仔魚が、生きた状態でミナミタガイ*Beringiana fukuharai*から吐き出される確率は、貝のサイズによる違いは検出されていない(Kitamura, 2005)。ミヤコタナゴを含め、これらタナゴ類各種の卵・仔魚が生きた状態で二枚貝類から吐き出される確率が、同じ貝種でも殻長サイズによって異なるかどうかは明らかでないが、これらタナゴ類にみられる二枚貝サイズの利用率の違いは、卵・仔魚の適応度に依存した選択の結果かもしれない。また、ミヤコタナゴが大きな貝を利用している傾向が5月26日のみに見られたのは、5月8日は捕獲されなかった殻長58mm以上のより大きなヨコハマシジラガイが5月26日には4個体捕獲され、そのうち3個体にミヤコタナゴが確認されたことによると推測された(図4)。このことは、ミヤコタナゴがヨコハマシジラガイでも極端に殻長の大きな個体を選択利用した結果かもしれない。

謝 辞

本研究を行うにあたり、白井亮久博士(武蔵高等学校中学校)、佐川志朗博士(兵庫県立大学)には、野外調査を補助していただいた。また、望月賢二博士(公益社団法人観音崎自然博物館理事)、鈴木規慈氏(環境省)、千葉県教育庁教育振興部文化財課・公益社団法人観音崎自然博物

館・地元住民の各位には調査・論文作成にあたりご協力・ご配慮いただいた。ここに深謝いたします。なお、本研究の一部は、日本学術振興会科学研究費(課題番号20770014)、住友財団基礎科学研究助成(助成番号070543)により行われた。原稿の改訂にあたり、有益なご指摘とご助言を頂いた編集委員と2名の匿名査読者にも深謝します。

引 用 文 献

- 秋山信彦・今井秀行・小笠原義光 1994. ミヤコタナゴの産卵基質として用いたカワシンジュガイの有効性. 水産増殖 42: 231-238.
- 秋山信彦・小笠原義光 1991. ミヤコタナゴの繁殖行動. 神奈川自然保全研究会報告書 10: 13-18.
- Andersson, M., 1994. Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton. 624pp.
- 福本一彦・勝呂尚之・丸山 隆 2008. 羽田ミヤコタナゴ生息地保護区に生息するマツカサガイ*Pronodularia japonensis*及びシジミ属*Corbicula* spp.の産卵母貝適性実験. 保全生態学研究 13: 47-53.
- Hatakeyama, R. and Akiyama, N., 2007. Annual reproductive cycle of a bitterling, *Tanakia tanago*, reared in an outdoor tank. Zoological Science 24: 614-622.
- 石山礼蔵 1979. 住民に守られるミヤコタナゴ. 淡水魚 5: 113-114.
- 環境省 2020. レッドリスト. 汽水・淡水魚: <http://www.env.go.jp/press/files/jp/114457.pdf>. (参照2021-8-26)
- Kitamura, J., 2005. Factors affecting seasonal mortality of rosy bitterling (*Rhodeus ocellatus kurumeus*) embryos on the gills of their host mussel. Population Ecology 47: 41-51.
- Kitamura, J., 2006a. Seasonal change in the spatial utilization of host mussels in relation to ovipositor length by female rosy bitterling, *Rhodeus ocellatus kurumeus*. Journal of Fish Biology 68: 594-607.
- Kitamura, J., 2006b. Reproductive ecology of striped bitterling *Acheilognathus cyanostigma* (Cyprinidae: Acheilognathinae). Ichthyological Research 53: 216-222.

- Kitamura, J., 2006c. Adaptive spatial utilization of host mussels by the Japanese rosy bitterling, *Rhodeus ocellatus kurumeus*. *Journal of Fish Biology* 69: 263–271.
- Kitamura, J., 2007. Reproductive ecology and host utilization of four sympatric bitterling (Acheilognathinae, Cyprinidae) in a lowland reach of the Harai River in Mie, Japan. *Environmental Biology of Fishes* 78: 37–55.
- 北村淳一 2020. 岩手県の北上川水系の水路におけるアカヒレタビラ *Acheilognathus tabira erythropterus* の産卵母貝利用. *魚類学雑誌* 67: 293–296.
- 北村淳一・石井匠・野村太一・古野天琉・石井ころろ・石井雅昭・野村佳世子・古野大・野呂啓史・樋口るり子 2016. 三重県伊勢市の水路におけるヤリタナゴの産卵母貝利用. *三重県総合博物館研究紀要* 2: 61–64.
- 北村淳一・諸澤崇裕 2010. 霞ヶ浦流入河川におけるタナゴ亜科魚類の産卵母貝利用. *魚類学雑誌* 57: 149–153.
- Kitamura, J., Negishi, J.N., Nishio, M., Sagawa, S., Akino, J. and Aoki, S., 2009. Host mussel utilization of the Itasenpara bitterling (*Acheilognathus longipinnis*) in the Moo River in Himi, Japan. *Ichthyological Research* 56: 296–300.
- 北村淳一・内山りゅう 2020. 日本のタナゴ生態・保全・文化と図鑑. 山と溪谷社, 東京. 224pp.
- 近藤高貴 2008. 日本産イシガイ目貝類図譜. 日本貝類学会特別出版物第3号, 東京. 69pp.
- 近藤高貴 2020. イシガイ科貝類の新たな分類体系. 日本貝類学会研究連絡誌ちりぼたん 50: 294–296.
- Lopes-Lima, M., Hattori, A., Kondo, T., Lee, J. H., Kim, S. K., Shirai, A., Hayashi, H., Usui, T., Sakuma, K., Toriya, T., Sunamura, Y., Ishikawa, H., Hoshino, N., Kusano, Y., Kumaki, H., Utsugi, Y., Yabe, S., Yoshinari, Y., Hiruma, H., Tanaka, A., Sao, K., Ueda, T., Sano, I., Miyazaki, J., Goncalves, D. V., Klishko, O. K., Konopleva, E. S., Vikhrev, I. V., Kondakov, A. V., Gofarov, M. Y., Bolotov, I. N., Sayenko, E. M., Soroka M., Zieritz, A., Bogan, A. E. and Froufe, E., 2020. Freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae) from the rising sun (Far East Asia): phylogeny, systematics, and distribution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 146: Article 106755.
- Mills, S. C. and Reynolds, J. D., 2002. Host species preferences by bitterling. *Rhodeus sericeus*, spawning in freshwater mussels and consequences for offspring survival. *Animal Behaviour* 63: 1029–1036.
- 中村守純 1969. 日本のコイ科魚類. 資源科学研究所, 東京. 455 pp.
- Nishio, M., Kawamoto, T., Kawakami, T., Edo, K. and Yamazaki, Y., 2015. Life history and reproductive ecology of the endangered Itasenpara bitterling *Acheilognathus longipinnis* (Cyprinidae) in the Himi region, central Japan. *Journal of Fish Biology* 87: 616–633.
- Przybylski, M., Reichard, M., Spence, R. and Smith, C., 2007. Spatial distribution of oviposition sites determines variance in the reproductive rate of European bitterling (*Rhodeus amarus*). *Behaviour* 144: 1403–1417.
- Reichard, M., Bryja, J., Ondračková, M., Davidová, M., Kaniewska, P. and Smith, C., 2005. Sexual selection for male dominance reduces opportunities for female mate choice in the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Molecular Ecology* 14: 1533–1542.
- Smith, C., Douglas, A. and Jurajda, P., 2002. Sexual conflict, sexual selection and sperm competition in the spawning decisions of bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 433–439.
- Smith, C., Reynolds, J. D., Sutherland, W. D. and Jurajda, P., 2000. Adaptive host choice and avoidance of superparasitism in the spawning decisions of bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 29–35.
- Smith, C., Rippon K., Douglas, A. and Jurajda, P., 2001. A proximate cue for oviposition site choice in the bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Freshwater Biology* 46: 903–911.
- 小学館 2003. ミヤコタナゴ. 週刊日本の天然記念物動物編第31号. 東京. 36 pp.
- Suzuki, N., Oka, A., Sugoh, Y., Yamakawa, K. and Hibiya, T., 1986. Development of the Bitterling, *Tanakia tanago* (Cyprinidae), with a note on minute tubercles on the skin surface. *The Japanese Journal of Ichthyology*

- 33: 225–231.
- 綱川孝俊・酒井忠幸・久保田仁志 2016. ミヤコタナゴ野生個体群を長期的に存続させるために. 日本魚類学会自然保護委員会（編）, pp. 147–160. 淡水魚保全の挑戦. 東海大学出版会, 平塚.
- 綱川孝俊・酒井忠幸・吉田豊・久保田仁志・佐川志朗 2012. 栃木県南東部の自然生息地におけるミヤコタナゴ保全への取り組み—ミヤコタナゴ稚魚の生息環境評価と環境改善. 応用生態工学 15: 249–255.

著者：北村淳一 〒514-0061 三重県津市一身田上津部田3060 三重県総合博物館；E-mail: kitamura@bio.sci.toho-u.ac.jp 石鍋壽寛・間瀬浩子 〒239-0813 神奈川県横須賀市鴨居4-1120 公益社団法人観音崎自然博物館

“Reproductive ecology and life history of the Tokyo bitterling *Tanakia tanago* in the lowland ditches in Chiba Prefecture, central Japan” Report of Chiba Biodiversity Center 10: 31–44. Jyun-ichi Kitamura, Toshihiro Ishinabe, Hiroko Mase

Abstract The reproductive ecology and life history of the cyprinid fish, Tokyo bitterling *Tanakia tanago* (Tanaka, 1909), were investigated in the lowland agricultural ditches in Katsuura City and Isumi City, Chiba Prefecture, Japan. Tokyo bitterling is listed as one of National Monument and National endangered species of wild fauna in Japan. The spawning of *T. tanago* was recorded from April to July in 2008, peaking in June. In this period, females of *T. tanago* began to mature when their body sizes reached 31.8 mm in standard length (SL). They developed an ovipositor, which was used to deposit a few eggs in the gills of living unionid freshwater mussels. The average length of ovipositor at oviposition was 28 mm (range 20–35 mm). The average distance of the bitterling embryos from the exhalant siphon, located in the host mussel gills, was 20 mm (range 12–31 mm). In the spring of following year, *T. tanago* grew again. After their SL reached about 32 mm, *T. tanago* matured and spawned. Although males grew continuously after the spawning period, females stopped growing in SL at about 40 mm. *Tanakia tanago* used freshwater mussels *Inversiunio jokohamensis* and *Pronodularia cf. japonensis* 3 as spawning hosts, but not *Nodularia nipponensis*. The embryos were found more frequently on the inner mussel gills rather than the outer ones. The 18 *Inversiunio jokohamensis* (13% of total 143 individuals) hosted *T. tanago* embryos. Their host mussels were relatively large in shell length and inhabited areas where mussel density was relatively high in 26 May 2008 in Katsuura City.

Keywords: Endangered species, Freshwater mussel, Growth, Spawning resource use, Unionoida

(受理 2021年3月5日)

付図 ミヤコタナゴの生態写真



ミヤコタナゴのオス（勝浦市A地点で2019年5月25日北村淳一撮影）



イシガイ目二枚貝に産卵しようとしているミヤコタナゴのオス（左）とメス（右）。
手前はヒガシマドジョウ（勝浦市B地点で2019年5月26日北村淳一撮影）



ミヤコタナゴのメス同士の攻撃行動（手前）。吻端をぶつけ合っている。
奥はミヤコタナゴのオス（勝浦市B地点で2019年5月26日北村淳一撮影）