

東日本の海跡湖「北浦」の沖帯における仔稚魚群集の季節変化

柴田真生¹⁾・金子誠也^{1, 2)}・碓井星二¹⁾・百成 渉¹⁾・荒山和則³⁾・加納光樹^{1*)}

Seasonal changes in larval and juvenile fish assemblage in the limnetic zone of an inland-sea lake, Kitaura, eastern Japan

Mao SHIBATA¹⁾, Seiya KANEKO^{1, 2)}, Seiji USUI¹⁾, Wataru HYAKUNARI¹⁾,
Kazunori ARAYAMA³⁾ and Kouki KANOU^{1*)}

Abstract: Seasonal patterns of larval and juvenile fish assemblage in a limnetic zone of Lake Kitaura, a shallow large inland-sea lake (7 m maximum depth, 36 km²) in Ibaraki Prefecture, eastern Japan, were examined by monthly larval net sampling at surface and middle layers from April 2010 to March 2012. A total of 5,272 individuals representing 8 families and 11 species were collected during the study period. Mean numbers of fish species and individuals were more abundant from spring to summer, with non-occurrence in most months during late autumn and winter. The most abundant species were Japanese icefish *Salangichthys microdon*, pond smelt *Hypomesus nipponensis* and three gobiids *Tridentiger brevispinis*, *Rhinogobius* sp. and *Acanthogobius lactipes*. Of these, icefish and pond smelt occurred abundantly at both layers in early spring (March and April), whereas three gobiids at middle layer in most months during late spring and summer (May to September). Species composition also differed between early spring and late spring to summer. Occurrence patterns and developmental stages of the five abundant species suggested that they would disperse from spawning grounds in littoral habitats and/or inflowing rivers and have more or less different pelagic larval duration and swimming layer in the limnetic zone.

Keywords: *Ichthyoplankton, Pelagic life, Seasonal occurrence, Vertical distribution*

1) 〒 311-2402 茨城県潮来市大生 1375 茨城大学地球・地域環境共創機構 水圏環境フィールドステーション Water Environmental Field Station, Global and Local Environment Co-creation Institute, Ibaraki University, 1375 Ohu, Itako, Ibaraki 311-2402, Japan

2) 〒 103-0011 東京都中央区日本橋大伝馬町 17-1 日本国際湿地保全連合 Wetlands International Japan, 17-1 Odenmachi, Nihonbashi, Chuo, Tokyo 103-0011, Japan

3) 〒 311-3512 茨城県行方市玉造甲 1560 茨城県水産試験場内水面支場 Freshwater Branch Office, Ibaraki Prefectural Fisheries Research Institute, 1560 Kou, Tamatsukuri, Namegata, Ibaraki 311-3512, Japan

*連絡著者：加納光樹

〒 311-2402 茨城県潮来市大生 1375 茨城大学地球・地域環境共創機構 水圏環境フィールドステーション

E-mail : kouki.kanou.sci@vc.ibaraki.ac.jp

1. はじめに

国内外の淡水湖沼では多種多様な魚類の生息が確認され、古くから漁業も盛んに営まれてきたが、近年では人為的な環境変化の影響によって種多様性の低下や漁業資源量の不安定化などの問題が生じている (DUDGEON *et al.*, 2006; MATSUZAKI and KADOYA, 2015; 大森ら, 2018)。魚類の生息環境の保全や漁業資源の持続的利用について適切な方策を検討する上では、未成魚や成魚の段階だけでなく、減耗が生じやすい仔稚魚期 (田中・渡邊, 1994) の生息分布状況に関する基礎的な知見も把握しておく必要がある。これまでに淡水湖沼では、沿岸帯の抽水植物帯や沈水植物帯を中心に各種の仔稚魚の生息場所利用 (平井, 1970; CHUBB and LISTON, 1986; 碓井ら, 2010; 藤原ら, 2011) や仔稚魚群集の構造が調べられており (SCHRIEVER *et al.*, 1995; TANNER *et al.*, 2004; OKUN *et al.*, 2005; 碓井ら, 2015)、沿岸帯が様々な魚種の成育場や生息場所として重要な役割を果たしていることが示されてきた。一方、湖岸から離れた沖帯においても、水産上有用な魚種を中心に仔稚魚の生態に関する研究が行われてきたが (酒井ら, 2002; 田中ら, 2002; 野内, 2006; 百成ら, 2016)、仔稚魚群集の時空間的な変動については北アメリカの五大湖では多くの研究事例があるものの (FABER, 1967; O'GORMAN, 1983; NASH and GEFFEN, 1991; LESLIE and TIMMINS, 1992; ROSEMAN and O'BRIEN, 2013)、国内では琵琶湖と霞ヶ浦で断片的な知見があるのみで (NAGOSHI, 1982; 小沼, 1985)、年間を通して詳細に調べた事例は皆無である。

霞ヶ浦 (西浦, 北浦, 外浪逆浦などを含む水域の総称) は、日本第2位の湖面積を有する海跡湖で、国内有数の内水面漁業生産量を有し (茨城県, 2019)、また、魚類の種多様性も高いことが知られている (大森ら, 2018)。霞ヶ浦では、ヨシ帯 (碓井ら, 2014, 2015; 猪狩ら, 2015)、護岸帯 (碓井ら, 2014)、湖に直結する堤脚水路 (猪狩ら, 2017)、流入河川 (根本ら, 2011; 豊田ら, 2015)、湖岸から水深3 m 付近まで (小沼, 1983; 富永ら, 2013) などの様々な生息場所で年間を通した魚類相調査が実施され、湖内で生活史の大半を過ごす主要魚

種については稚魚から成魚の出現時期や出現サイズ、種組成などの基礎的な知見が集積されている。また、ワカサギ (富永・野内, 2006; 所, 2016)、シラウオ (加瀬林・浜田, 1973)、ベヘレイ (半澤ら, 2004)、クルメサヨリ (碓井ら, 2010)、フナ類 (荒山・富永, 2009)、タナゴ類 (諸澤・藤岡, 2007; 萩原, 2011)、チャネルキャットフィッシュ (半澤・荒山, 2007; 遠藤ら, 2017)、ヌマチチブ (KANeko and HANYU, 1985)、ウキゴリ (竹内, 1971) などの生態や生活史も調べられてきた。しかしながら、ワカサギやシラウオ、ヌマチチブ、クルメサヨリ、チャネルキャットフィッシュなど一部の種の仔稚魚の生態に関する詳細な報告 (野内, 2006; 碓井ら, 2010; 百成ら, 2016; 所, 2016; YAMAZAKI *et al.*, 2019) や沿岸帯での仔稚魚を含む魚類群集についての報告はあるものの (碓井ら, 2014, 2015)、沖帯の仔稚魚群集については断片的な知見しかない (小沼, 1985)。

本研究では、淡水湖沼の沖帯における仔稚魚群集の季節的変動パターンを把握するため、2010年4月から2012年3月に霞ヶ浦を構成する湖の一つである北浦の沖帯の表層と中層において稚魚ネットによる仔稚魚の定量採集を実施し、仔稚魚の種数や個体数、種組成、優占種各種の季節的な変動について明らかにしたので、ここに報告する。

2. 材料と方法

2.1 調査区域の設定

茨城県南東部に位置する北浦は、霞ヶ浦を構成する湖の一つであり、面積は36 km²、平均水深は4 m、最大深度は7 mである (Fig. 1)。かつて北浦は潮の干満の影響を受ける湖であったが、1963年に治水と塩害防止のため常陸川水門が建設され淡水化された。また、1971年から1995年にかけて治水と利水を目的として霞ヶ浦総合開発事業が実施され、湖の周囲がコンクリート護岸で築堤された (高村, 2009)。1970年代以降、人間活動に伴う富栄養化によって水質汚濁が慢性化し、夏季に沖帯の底層では貧酸素水塊の発生も認められている (小松ら, 2010)。本研究では、北浦の湖心部にあたる大生沖 (離岸距離1.05–1.19 km、水深約6.

1-6.3 m) に調査区域を設定した (Fig. 1)。

2.2 仔稚魚の採集と標本処理

沖帯での仔稚魚の時空間的分布を明らかにするために、2010年4月から2012年3月にかけて月1回の頻度で、調査区域に設定した3地点の表層(水深1 m)と中層(水深4 m)で仔稚魚を採集した (Fig. 1)。各調査日の日中に、濾水計 (GENERAL OCEANICS 社製, 2030R) を取り付けた円錐形の稚魚ネット (口径1 m, 濾過部測長2.65 m, 目合0.5 mm × 0.5 mm, 開閉装置なし) (離合社製) を、調査船の後部から繰り出した長さ40 mのロープの先端に取り付けて、時速約3.5 kmで5分間、各地点の表層と中層のそれぞれで1回ずつ曳網した。1曳網あたりの濾水量は147.2-618.3 m³であった。なお、中層での曳網深度は、LEIS (1986) に従って、大型の浮きと錘によって調整した。また、水温と溶存酸素量は、各曳網地点での仔稚魚採集の終了時に、DOメーター YSI-550A (YSI 社製) で測定した。

採集物は現場でただちに10%ホルマリン溶液で固定し、研究室に持ち帰った。研究室では採集物から仔稚魚のみを選別し、種を同定した後、発育段階を特定し、個体数と体長を計数・計測した。種の同定は主に沖山 (2014) や百成ら (2012)、赤木ら (2014) に、また、魚種リストの科および種の配列、標準和名、学名は中坊 (2013) に従った。ただし、従来、トウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR (明仁ら, 2000) とされていた種については、本研究ではヨシノボリ属の一種 *Rhinogobius* sp. として扱った。体長の定義は LEIS and CARSON-EWART (2000) に従い、体長10.0 mm未滿の個体は実体顕微鏡に取り付けた接眼マイクロメーターで、それより大きな個体はデジタルノギスで、それぞれ0.1 mmの精度で測定した。仔稚魚の発育段階は原則として KENDALL *et al.* (1984) に従い、卵黄囊仔魚、上屈前仔魚、上屈中仔魚、上屈後仔魚、稚魚に区分した。

2.3 解析方法

採集した仔稚魚の種数は表・中層の各層ごとの

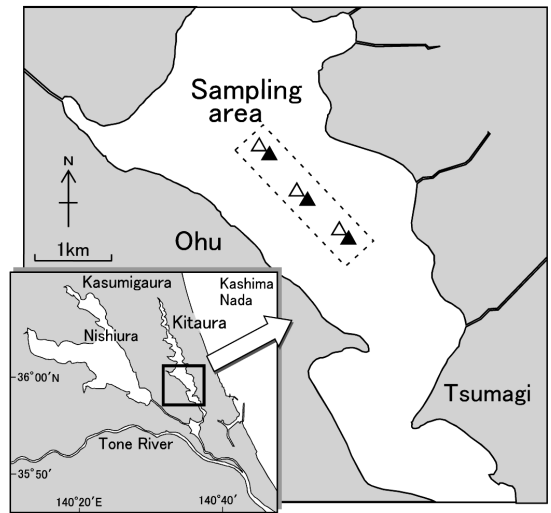


Fig. 1 Map showing study area (broken line) in the limnetic zone in Lake Kitaura, Ibaraki Prefecture, eastern Japan. Open and solid triangles, sampling stations by a larval net at the surface and middle layers (1 and 4 m depths) from April 2010 to March 2012, respectively.

稚魚ネット1曳網あたりの平均値で、また、総個体数と優占種の個体数は各層ごとの100 m³あたりの平均値で示した。優占種各種の個体数と各環境変量(水温、溶存酸素量、水深)の相関は、仔稚魚の主要な出現期間[2010年4-9月と2011年3-9月 (Fig. 3 参照)]における各月各曳網地点のデータを用い、エクセルのアドインソフト Statcel ver. 3で、スピアマンの順位相関係数を求めることで調べた。

仔稚魚の種組成が月間でどの程度異なるのかを明らかにするため、各月の沖帯の各層で採集された各種の個体数に基づいて類似度を求め、クラスター分析を行った。類似度には Bray-Curtis 指数 (PS₂) を、クラスター連結には群平均法を用いた (小林, 1995)。

$$PS_2 = \sum \min (n_{iA}/N_A, n_{iB}/N_B) 100$$

ここで、 $N_A = \sum n_{iA}$ 、 $N_B = \sum n_{iB}$ で、 n_{iA} はA月における種*i*の出現個体数、 n_{iB} はB月における種*i*の出現個体数を示し、種組成が完全に異なる場合はPS₂ = 0、全く同一の場合はPS₂ = 100

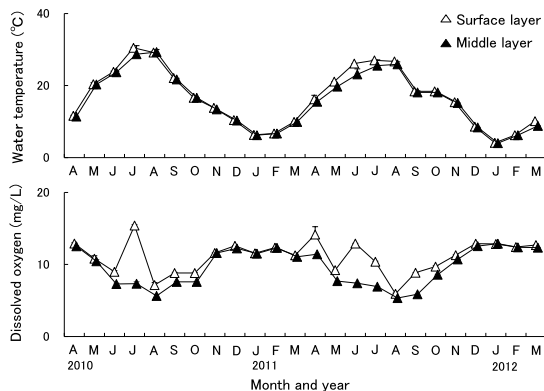


Fig. 2 Monthly changes of mean water temperature and dissolved oxygen at each layer in the limnetic zone in Lake Kitaura during the study period. Vertical lines indicate standard errors.

となる (小林, 1995)。なお, 各月各層において採集された魚類の個体数は種によって大きく異なり, 類似度が個体数の多い種に影響されやすい。そこで, 個体数の少ない種の貢献度を高めるために, 各データを対数変換 [$\log_{10}(x+1)$] した。クラスター分析によって分かれたグループの間で, 種組成の類似性の程度を検討するために Analysis of similarity (ANOSIM) を行った。また, その種組成の違いに大きく寄与した種を評価するために Similarity percentage analysis (SIMPER 分析) を行った。これらの多変量解析には統計ソフト PRIMER ver. 7 を使用した。

3. 結果

3.1 水温と溶存酸素量

調査期間中の沖帯の表・中層における水温と溶存酸素量の経月変化を Fig. 2 に示した。水温の平均値は, 表・中層ともに4月から7月にかけて約 10°C から約 $27\text{--}30^{\circ}\text{C}$ へと徐々に上昇し, この期間には表層の方が中層よりも $1\text{--}3^{\circ}\text{C}$ ほど高い月 (2010年7月, 2011年5-7月) が認められた。その後, 表・中層ともに9月以降は徐々に下降し, 12-2月には約 $4\text{--}10^{\circ}\text{C}$ となったが, 3月には再び上昇傾向がみられた。このような水温の季節変動に基づいて, 以下では3-5月を春季, 6-8月を夏

季, 9-11月を秋季, 12-2月を冬季として扱う。溶存酸素量の平均値は, 調査期間を通じて沖帯の表層では約 $6\text{--}15\text{ mg/L}$ で変動し, とくに過飽和状態で著しく高い値 (13 mg/L 以上) は4月もしくは7月の植物プランクトンの大量発生時に記録された。中層では約 $5\text{--}12\text{ mg/L}$ で変動し, やや低い値 (6 mg/L 未満) は8月もしくは9月にのみ記録された。

3.2 出現魚種の概要

調査期間を通して採集された仔稚魚は8科11種の5,272個体であった (Table 1)。科別の種数はハゼ科が4種と最も多く, 残りの7科では1種であった。個体数では, ハゼ科が2,375個体と最も多く, 全体の45.1%を占め, 次いでシラウオ科 (2,018個体, 38.3%), キュウリウオ科 (863個体, 16.4%) であった。表層で採集された仔稚魚は10種1,824個体, 中層で採集された仔稚魚は9種3,448個体であり, 中層の採集個体数は表層の約1.9倍であった。

最も優占した種はシラウオ *Salangichthys microdon* で全採集個体数の38.3%を占め, 次いでヌマチチブ *Tridentiger brevispinis* (25.2%), ワカサギ *Hypomesus nipponensis* (16.4%), ヨシノボリ属の一種 *Rhinogobius* sp. (11.4%), アシシロハゼ *Acanthogobius lactipes* (8.1%) であった (Table 1)。これらの5種は全採集個体数の99%以上を占めており, また, 表・中層の両方で出現した。

ワカサギ, シラウオ, ヨシノボリ属の一種, ヌマチチブ, ウキゴリ *Gymnogobius urotaenia*, アシシロハゼの6種では, 卵黄嚢仔魚または上屈前仔魚から上屈後仔魚または稚魚までの3つ以上の発育段階が連続的に出現した (Table 1)。一方, 残りの5種 (アユ *Plecoglossus altivelis altivelis*, モツゴ *Pseudorasbora parva*, クルメサヨリ *Hyporhamphus intermedius*, ペヘレイ *Odonthestes bonariensis*, ブルーギル *Lepomis macrochirus*) では, 1つまたは2つの発育段階のみが出現した。

出現期間についてみると, シラウオとヌマチチブの2種は5か月以上, ワカサギ, ヨシノボリ属の一種, ウキゴリ, アシシロハゼの4種は3か月

Table 1. Number of individuals, body length (BL) range and developmental stage (DS) of each fish species collected using a larval net at the surface and middle layers in the limnetic zone in Lake Kitaura from April 2010 to March 2012

Family	Species	No. of individuals			%	Month	BL (mm)	DS*
		Surface	Middle	Total				
Osmeridae	<i>Hypomesus nipponensis</i> (Hn)	508	355	863	16.4	3-5	4.4-24.2	Yo-J
Plecoglossidae	<i>Plecoglossus altivelis altivelis</i>	0	1	1	+	11	11.2	Pr
Salangidae	<i>Salangichthys microdon</i> (Sm)	693	1325	2018	38.3	3-7, 9	3.4-27.1	Yo-Po
Cyprinidae	<i>Pseudorasbora parva</i>	3	1	4	0.1	5, 6	4.3-5.5	Yo, Pr
Hemiramphidae	<i>Hyporhamphus intermedius</i>	1	0	1	+	7	4.7	Po
Atherinidae	<i>Odonthestes bonariensis</i>	1	0	1	+	5	7.5	Pr
Centrarchidae	<i>Lepomis macrochirus</i> (Lm)	7	2	9	0.2	6, 7	4.3-6.8	Yo, Pr
Gobiidae	<i>Rhinogobius</i> sp. (Rs)	217	386	603	11.4	5-8	2.5-17.8	Pr-J
	<i>Tridentiger brevispinis</i> (Tb)	305	1024	1329	25.2	5-9	2.7-24.8	Pr-J
	<i>Gymnogobius urotaenia</i> (Gu)	6	9	15	0.3	3-5	4.1-12.9	Pr-Po
	<i>Acanthogobius lactipes</i> (Al)	83	345	428	8.1	6-9	3.2-12.5	Pr-J
Total		1824	3448	5272				

*J, juvenile; Po, postflexion larva; Pr, preflexion larva; Yo, yolk sac larva.

+, < 0.1.

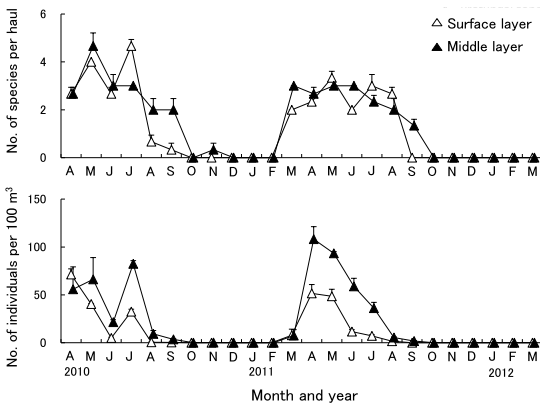


Fig. 3 Monthly changes in mean numbers of fish species per haul ($n = 3$) and individuals per 100 m^3 ($n = 3$) at each layer in the limnetic zone in Lake Kitaura during the study period. Vertical lines indicate standard errors.

から4か月と長かったのに対し、残りの5種では1か月ないし2か月のみであった (Table 1)。

3.3 種数と総個体数

調査期間中の沖帯の表・中層における1曳網あたりの平均種数と 100 m^3 あたりの平均総個体数の経月変化を Fig. 3 に示した。平均種数は表層

では2010年4-7月と2011年3-8月にそれぞれ2.7-4.7種と2.0-3.3種と多く、その後は両年ともに9月(初秋)にかけて減少し、10月以降は0種であった。同様に、中層でも春季から夏季にかけて表層と同程度に多く、また、初秋も多い傾向にあったが、10月以降は一部の例外[2010年11月の中層で0.3種(アユのみ)]を除くと0種であった。平均総個体数については、表・中層ともに2010年と2011年の4-7月の期間内で約20個体以上の比較的高い密度が認められ、最多は2010年では7月の中層の82.5個体、2011年では4月の中層の108.3個体であった。仔稚魚が多かった4月から7月において表層と中層の間で平均総個体数を比較すると、2010年4月は同程度だが、それ以外のすべての月で表層よりも中層の方が1.6-5.0倍ほど多かった。すなわち、仔稚魚は主に春季から夏季(遅くとも初秋の9月まで)に出現し、ほとんどの月で総個体数は表層よりも中層で多い傾向が認められた。

3.4 優占種の体長と発育段階

調査期間中に沖帯の表・中層で採集された優占種5種の体長組成を Fig. 4 に示した。ワカサギは体長5-13 mmの卵黄囊仔魚から上屈中仔魚

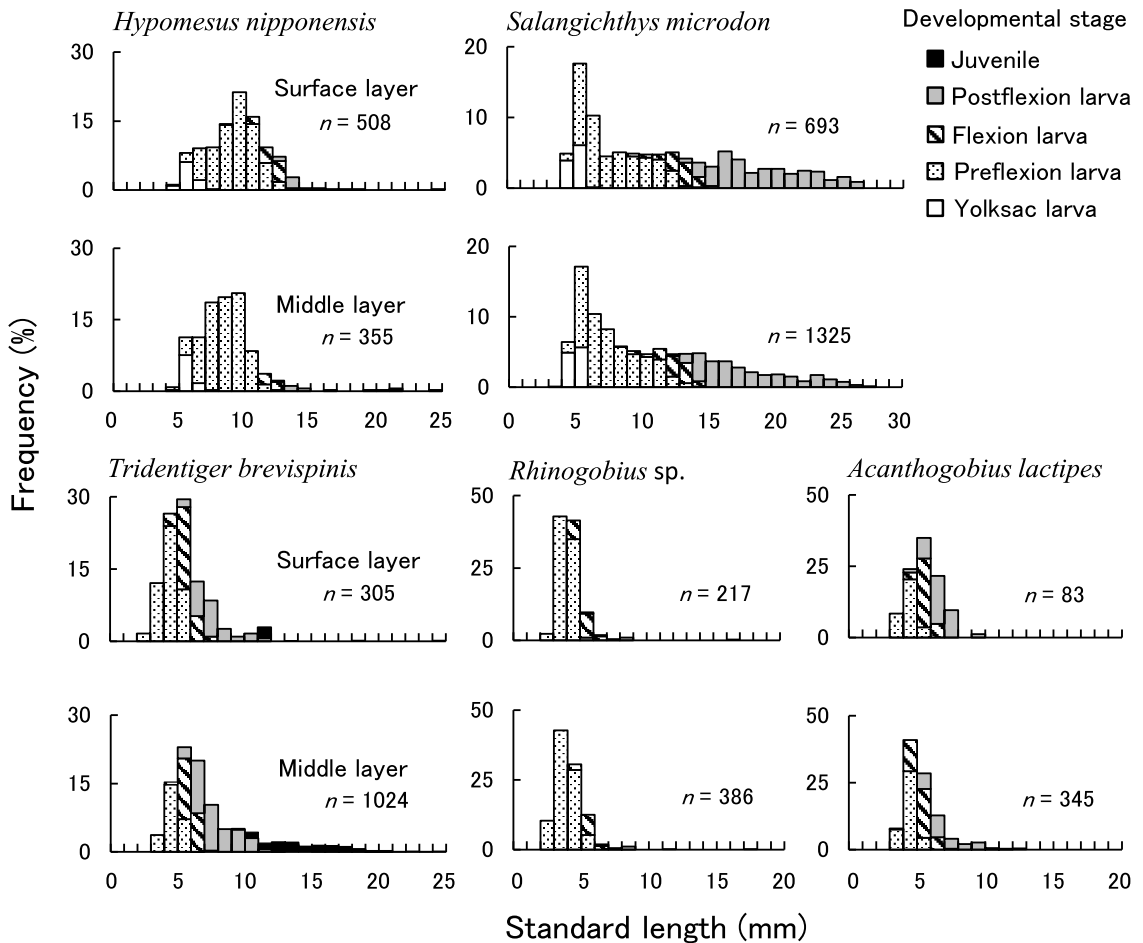


Fig. 4 Size-frequency distribution with developmental stage composition of larvae and juveniles of the five most abundant fish species collected at each layer in the limnetic zone in Lake Kitaura from April 2010 to March 2012.

が、また、シラウオは体長 4-25 mm の卵黄囊仔魚から上屈後仔魚が多く、体長のモードは表・中層ともに前種で 9-10 mm、後種で 5-6 mm にあった。ハゼ科 3 種のうち、ヨシノボリ属の一種は体長 3-6 mm の上屈前仔魚から上屈中仔魚が多く、体長のモードは表・中層ともに 3-4 mm にあった。また、アシシロハゼは体長 4-7 mm の上屈前仔魚から上屈後仔魚が多く、体長のモードは表層で 5-6 mm、中層で 4-5 mm とわずかな違いのみであった。さらに、ヌマチチブは体長 3-8 mm の上屈前仔魚から上屈後仔魚が多く、体長のモード

は表・中層ともに 5-6 mm にあったが、体長 12 mm 以上の稚魚は中層だけで出現していた。

3.5 優占種の個体数の変動と環境変量

調査期間中の沖帯の表・中層における優占種 5 種の個体数密度の経月変化を Fig. 5 に示した。シラウオとワカサギは両年ともに主に春季に出現した。シラウオは 4 月と 5 月に出現盛期がみられ、2010 年には表・中層ともに出現量が同程度であったが、2011 年には表層より中層で多い傾向にあった。ワカサギは 4 月に出現盛期がみられ、

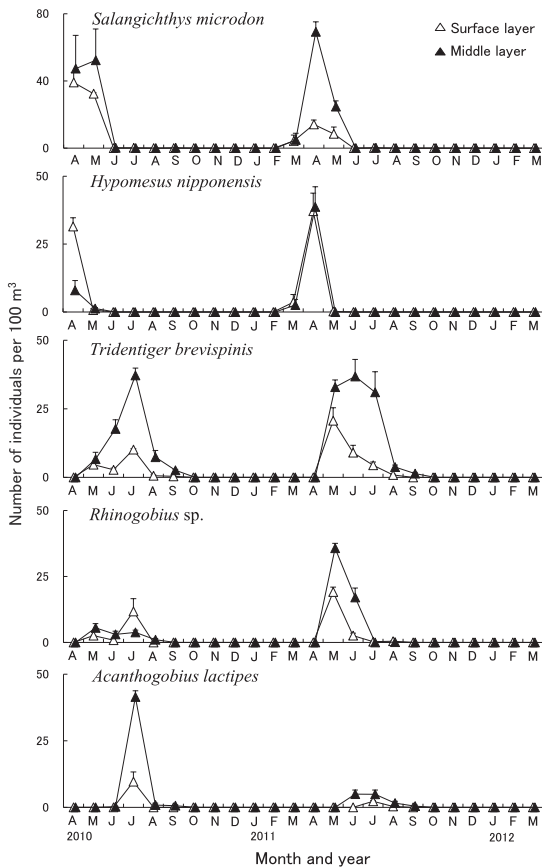


Fig. 5 Monthly changes in mean number of individuals per 100 m^3 ($n = 3$) for each of the five most abundant fish species collected at each layer in the limnetic zone in Lake Kitaura during the study period. Vertical lines indicate standard errors.

2010年には中層より表層で多い傾向にあったが、2011年には表・中層ともに出現量が同程度であった。ハゼ科3種のうち、ヌマチチブは両年ともに春季から初秋にかけて出現し、2010年では6-7月に、2011年では5-7月に出現盛期がみられた。また、ヨシノボリ属の一種は両年ともに春季から夏季にかけて出現し、2010年では7月に、2011年では5-6月に出現盛期がみられた。さらに、アシシロハゼは両年ともに主に夏季に出現し、2010年では7月に、2011年では6-7月に出現盛期がみられ

た。これらの3種はほとんどの月で表層よりも中層で多い傾向が認められた。ただし、一部でその傾向が逆転したり(2010年7月のヨシノボリ属の一種)、あまり顕著でなかったりすること(2010年5月のヌマチチブ)もあった。

優占種各種の個体数の変動と各環境変量(水温、溶存酸素量、水深)との相関について調べた結果をTable 2に示した。ワカサギとシラウオの個体数は水温と強い負の相関が、溶存酸素量と強い正の相関があったが、水深との有意な相関は認められなかった。逆に、ヌマチチブとアシシロハゼは水温と正の相関が、溶存酸素量とは負の相関があり、さらに、水深との正の相関も認められた。なお、ヨシノボリ属の一種については、水温、溶存酸素量、水深のいずれとも有意な相関が見出せなかった。

3.6 クラスタ分析による群集の分類

調査期間中の各月の沖帯表・中層における仔稚魚群集に対してクラスタ分析を行ったところ、類似度30%で季節的にまとまる3つのグループ(I-III)に分けられた(Fig. 6)。ANOSIMの結果においても、各グループは相互に異なる種組成を示していることが明らかになった(Global $R = 0.852$, $P < 0.001$)。以下、各グループの特徴について記す。

グループIは2010年4月と2011年3-4月の表・中層で構成され(Fig. 6a)、このグループの形成に大きく寄与した種はシラウオとワカサギであった(Fig. 6b, Table 3)。一方、グループIIは両年5-7月の表・中層と2010年8-9月の中層および2011年8-9月の表・中層で構成され、このグループの形成に大きく寄与した種はヌマチチブとアシシロハゼおよびヨシノボリ属の一種であった。なお、グループIIのなかでは、類似度50%で、採集年や表・中層に関わらず、主に採集月(5月、6-7月、8-9月)によってまとまる3つのサブグループに分けられ(Fig. 6a)、種組成の経月変化が徐々に進む傾向も認められた(Fig. 6b)。グループIIIは2010年8-9月の表層で構成され、このグループの形成に大きく寄与した種はヌマチチ

Table 2. Spearman's rank correlation coefficients between densities (individual numbers / 100 m³) of the five most abundant species and environmental variables (water temperature, dissolved oxygen and water depth) at the sampling sites in the limnetic zone in Lake Kitaura from April to September 2010 and from May to September 2011

Species	Water temperature	Dissolved oxygen	Water depth
<i>Hypomesus nipponensis</i>	-0.630***	0.581***	-0.015 NS
<i>Salangichthys microdon</i>	-0.650***	0.522***	0.070 NS
<i>Tridentiger brevispinis</i>	0.463***	-0.225*	0.236*
<i>Rhinogobius</i> sp.	0.158 NS	-0.089 NS	0.051 NS
<i>Acanthogobius lactipes</i>	0.352**	-0.387***	0.312**

NS, not significant; *, $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

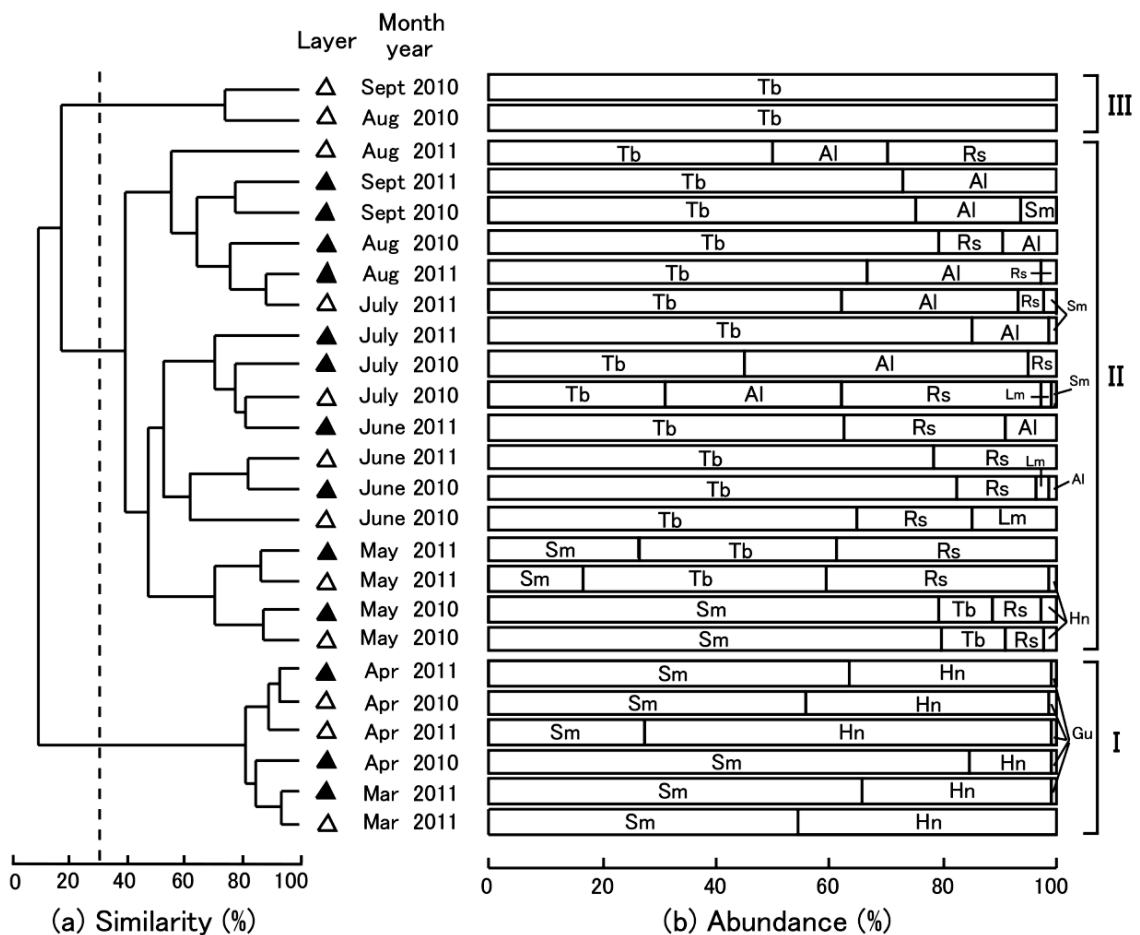


Fig. 6 (a) Dendrogram obtained from cluster analysis based on the number of individuals of each species collected at each layer (Δ , surface; \blacktriangle , middle) in the limnetic zone in Lake Kitaura from April to September 2010 and from March to September 2011. The assemblage was divided into three groups (I, II and III) at a similarity index level of 30%. (b) Percentage abundance of each fish species at each layer in each month. Species abbreviations were given in Table 1.

Table 3. Results of similarity percentage analysis showing key species that contributed greatly to within group similarity in each group (I, II and III, see Fig. 6)

Species	Mean number of individuals per 100 m ³	Contribution (%)
Group I		
<i>Salangichthys microdon</i>	33.0	52.4
<i>Hypomesus nipponensis</i>	22.2	44.9
Group II		
<i>Tridentiger brevispinis</i>	13.4	64.9
<i>Acanthogobius lactipes</i>	6.1	18.8
<i>Rhinogobius</i> sp.	4.0	11.8
Group III		
<i>Tridentiger brevispinis</i>	0.5	100.0

ブのみであった。

4. 考察

4.1 優占する仔稚魚

本調査期間中に北浦の沖帯ではハゼ科（主にヌマチチブ、ヨシノボリ属の一種、アシシロハゼ）が最も多く、全採集個体数の45.1%を占めており、次いで、シラウオ科シラウオ（38.3%）、キュウリウオ科ワカサギ（16.4%）が多く採集された。ハゼ科仔魚の優占的な出現は、国内の平野部に位置する霞ヶ浦（西浦）や琵琶湖などの大規模湖沼の沖帯のほか（NAGOSHI, 1982; 小沼, 1985）、川原大池や洗足池などの小規模湖沼の沖帯でも確認されている（東, 2001; 赤木, 2017）。また、汽水魚のシラウオと遡河回遊魚のワカサギは北浦を含む霞ヶ浦に自然分布しており（茨城県内水面水産試験場, 2011）、この両種の優占的な出現は海跡湖の特徴を示すものであると考えられる。北浦の沖帯では、これらの優占種5種を除くと、6種がわずかに出現するのみ（全採集個体数の1%未満）であった。本研究と同じ調査期間中に北浦のヨシ帯や護岸帯で小型曳網によって20種以上の仔稚魚が採集され、そのなかには本研究の優占種5種のより成長した仔稚魚のほかに、本研究ではごく稀にしか出現しなかったコイ科モツゴやサヨリ科クルマサヨリ、サンフィッシュ科ブルーギルなどの仔稚魚が多く含まれていた（碓井ら, 2014, 2015）。

したがって、本調査区域の沖帯のように、岸際から約1 kmも離れた水域は、本研究の優占種5種のような一部の種にしか利用されておらず、それら以外の種は発育初期にほとんど分散してこないか、分散してきても生残できない可能性がある。なお、北アメリカの湖沼でも、岸際で産卵するコイ科やサンフィッシュ科の仔魚が沖帯まではほとんど分散しないことが指摘されている（FABER, 1967）。

4.2 仔稚魚相の季節変化

一曳網あたりの種数は表・中層ともに春季から夏季にかけての水温上昇期や高水温時に多く、初秋（9月）になり水温が下降しはじめると減少に転じ、冬季に出現する種は認められなかった。本調査期間中に出現した種は、晩秋に産卵するアユ（根本ら, 1998）を除くと、霞ヶ浦とその周辺水域では主に春季から夏季にかけて繁殖することが知られている（竹内, 1971; 加瀬林・浜田, 1973; KANEKO and HANYU, 1985; 富永・野内, 2006; 半澤ら, 2004; 碓井ら, 2010; 茨城県内水面水産試験場, 2011; 百成ら, 2012）。したがって、春季から夏季にかけての種数の多さは、単にこの季節に出現種各種の産卵期が集中していることを示していると考えられる。一曳網あたりの個体数についても、表・中層ともに春季から夏季にかけて多く、初秋には減少し、冬季には全く出現しなかった。各年

の春季から初秋にかけての各月の表・中層の仔稚魚群集に対してクラスター分析を行ったところ、種組成は年や表・中層に関わらず、主に季節によってまとまるグループに分けられた。とくに、早春(3月と4月)と晩春から初秋(5月から9月)では明瞭な種組成の差異が認められたほか、晩春から初秋においては採集月ごとに種組成が類似している傾向もみられた。このような仔稚魚の個体数や種組成の季節変化は、全個体数の9割以上を占めていた優占種5種の季節的消長を反映したものと考えられ、実際に、SIMPER解析の結果、早春の仔稚魚群集の形成にはワカサギとシラウオが、また、晩春から初秋の仔稚魚群集の形成にはヌマチチブ、ヨシノボリ属の一種、アシシロハゼが大きな影響を与えていた。なお、1980年代の北浦の沖帯での仔稚魚相調査でも、ワカサギとシラウオ、ヌマチチブ、アシシロハゼの仔魚が本研究とよく似た季節的消長を示すことが報告されている(小沼, 1985)。

一曳網あたりの採集個体数は5月以降の春季から夏季にかけては表層よりも中層で多い傾向が認められ、これはこの時期に優占するハゼ科3種が表層よりも中層に多く出現するためであった。琵琶湖でもハゼ科魚類の仔魚が昼間に表層よりも中層(水深10mや水深30m)で多く出現することが確認されている(NAGOSHI, 1982)。なお、北浦の本調査区域を含む沖帯の底層には、夏季に貧酸素水塊が形成されることが知られており(小松ら, 2010)、本調査期間の夏季にも中層では表層よりやや溶存酸素量が低い傾向がみられたが、多くの魚類が酸素欠乏に陥るとされる2mg/L(山元ら, 1988)よりは高い値(>5mg/L)であり、貧酸素水塊が仔稚魚の生息に及ぼす影響を検討するには至らなかった。

4.3 優占種による沖帯表・中層の利用パターン

本研究の優占種5種は霞ヶ浦の水産上重要種であるにも関わらず(茨城県内水面水産試験場, 2011; 茨城県, 2019)、沖帯表・中層での仔稚魚の時空間的分布についてはよくわかっていなかった。ここでは、各種の産卵場所と次段階の成育場

の情報とともに、優占種各種による沖帯の利用パターンを整理する。

春季を中心に沖帯に出現した2種のうち、ワカサギは流入河川の下流域や沿岸帯の砂底で、また、シラウオは沿岸帯の砂底で沈性付着卵を産むことが知られている(富永・野内, 2006; 富永, 2009)。本研究では、両種の仔魚は年による傾向の違いはあるものの表層と中層の両方で多く採集され、体長組成が表層と中層で類似する傾向がみられた。なお、汽水湖の網走湖では両種の仔魚が沖帯に広く分散し、日中に水温・塩分躍層より上の中層に多く出現する傾向が確認されている(浅見, 2004; 隼野, 2014)。両種のより成長した稚魚から成魚は、北浦では沖帯から亜沿岸帯での底曳き網漁業の主対象となっているほか(荒山, 2009, 2010)、沿岸帯のヨシ帯や護岸帯にも出現する(碓井ら, 2014, 2015)。一方、晩春から夏季を中心に出現したハゼ科3種のうち、ヨシノボリ属の一種は流入河川の石の下で、ヌマチチブは流入河川もしくは沿岸帯の石の下で、アシシロハゼは岸際の石や貝殻の下で産卵することが知られている(茨城県内水面水産試験場, 2011; 百成ら, 2012)。これらの種の仔魚はいずれも中層で多い傾向がみられ、特に、ヌマチチブとアシシロハゼでその傾向は顕著であった。発育段階に注目すると、ヨシノボリ属の一種は上屈中仔魚まで、アシシロハゼは上屈後仔魚まで、ヌマチチブは稚魚までが比較的多く出現しており、種によって沖帯から散逸する段階が異なる可能性が示唆された。北浦において、これら3種のより成長した稚魚はともに沿岸帯に出現し、その後、ヨシノボリ属の一種は河川へと遡上するが、ヌマチチブは河川に遡上する個体と湖に残留する個体があり、アシシロハゼは河川の河口付近もしくは湖に生息する(百成ら, 2012; 碓井ら, 2014, 2015; 豊田ら, 2015)。ヨシノボリ属の一種でみられる早期の沖帯からの散逸は、稚魚期に積極的に河川遡上する習性に起因する可能性がある。一方で、沖帯にヌマチチブが稚魚期まで滞留するのは、稚魚の一部が沖帯で着底する習性(百成ら, 2016)と関連付けられる。以上のことから、優占種5種の仔魚は沿岸帯または流入河川の産卵

場から分散し、いずれも沖帯の表・中層を浮遊生活の場として利用しているものの、種によって遊泳層や滞在する発育段階には多少の差異があることがわかった。

本研究において優占種各種の個体数の変動と各環境変量との相関について調べたところ、ワカサギとシラウオの個体数は水温が低く、溶存酸素量が高いほど多い傾向があるものの、水深との相関は認められないこと、逆に、ヌマチチブとアシシロハゼは水温が高く、溶存酸素量が低く、水深が深い方が多い傾向にあることが示された。これらの種のうち、ワカサギやシラウオについては、春季の水温が低い時期で、植物プランクトンの大発生によって溶存酸素量が比較的高い頃に多く出現したため、このような結果が得られたと考えられる。なお、ワカサギは孵化時期が春季の植物プランクトンの大発生のおとで餌となる動物プランクトン（主にワムシ類）の出現量が多いと、初期生残率が高くなることが知られている（所, 2016）。一方、ヌマチチブとアシシロハゼについては、水温が高い時期に、溶存酸素量がやや低い中層で多く出現したために、このような結果が得られたと考えられる。ヌマチチブについては夏季に表層よりも中層で多く、主に動物プランクトンを摂餌することは確認されているが（小沼, 1985; 百成ら, 2016）、沖帯での仔稚魚の出現量と餌生物量を含む環境変量との関係はよくわかっていない。本研究ではごく一部の物理環境しか計測していないうえに、環境変量間での相関が高く（例えば、水温と水深では、スピアマンの順位相関係数 $r_s = 0.50$, $P < 0.001$ ）、多重共線性が生じやすいデータ列であったため、優占種を含む仔稚魚群集の変動に最も大きな影響を及ぼす変量を絞り込むための多変量解析を実施できなかった。北浦を含む霞ヶ浦の水産資源を持続的に利用していくためには、今後、水質や流れ、水深などの物理環境のほかに、餌となる動物プランクトン群集の動態や産卵親魚の生息状況も詳細に調査し、沖帯での各種の仔稚魚の個体数変動に影響を及ぼす環境要因を明らかにすることが望まれる。

謝辞

本研究を行うにあたり、きたうら広域漁業協同組合と潮来漁業協同組合の方々には、採集調査に同意していただいた。茨城大学地球・地域環境共創機構水圏環境フィールドステーションの中里亮治准教授からは、野外調査の際に様々なアドバイスを賜った。匿名の2名の査読者から有益なご指摘を賜った。ここに記して、心より御礼申し上げます。

引用文献

- 赤木光子 (2017) : 東京都大田区の洗足池公園と茨城県霞ヶ浦北浦における仔稚魚の時空間的分布と摂餌生態. 東京海洋大学博士学位論文, 東京, 154 pp.
- 赤木光子, 加納光樹, 河野 博, 丸山 隆 (2014) : 東京都大田区の洗足池で採集されたハゼ科2種の仔魚の形態. 日本生物地理学会会報, 69, 85-92.
- 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2版 (中坊徹次編), 東海大学出版会, 東京, p.1139-1310.
- 荒山和則 (2009) : 霞ヶ浦の曳き網漁業におけるワカサギとシラウオの入網量と曳網速度の関係. 茨城県内水面水産試験場研究報告, (42), 9-13.
- 荒山和則 (2010) : 霞ヶ浦北浦におけるトロール漁業の解禁前調査に基づくワカサギ漁模様予測. 茨城県内水面水産試験場研究報告, (43), 27-36.
- 荒山和則, 富永 敦 (2009) : 霞ヶ浦の湖岸と周辺の堤脚水路におけるフナ仔稚魚の出現. 茨城県内水面水産試験場研究報告, (42), 1-7.
- 浅見大樹 (2004) : 網走湖産ワカサギの初期生活に関する生態学的研究. 北海道水産試験場研究報告, (67), 1-79.
- 東 幹夫 (2001) : 川原大池のハゼと外来魚たち. 稚魚の自然史一千変万化の魚類学 (千田哲資, 南卓志, 木下 泉編), 北海道大学図書刊行会, 札幌, p.111-124.
- CHUBB, S. L. and C. R. LISTON (1986): Density and distribution of larval fishes in Pentwater Marsh, a coastal wetland on Lake Michigan. *J. Great Lakes Res.*, 12, 332-343.
- DUDGEON, D., A. H. ARTHINGTON, M. O. GESSNER, Z. I. KAWABATA, D. J. KNOWLER, C. LÉVÊQUE, R. J. NAIMAN, A. H. PRIEUR-RICHARD, D. SOTO, M. L. J.

- STIASSNY and C. A. SULLIVAN (2006): Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol. Rev.*, **81**, 163-182.
- FABER, D. (1967): Limnetic larval fish in northern Wisconsin lakes. *J. Fish. Res. Board Can.*, **24**: 927-937.
- 遠藤友樹, 加納光樹, 所 史隆, 荒井将人, 片山知史 (2017): 茨城県北浦におけるチャネルキャットフィッシュの年齢と成長. *日水誌*, **83**, 18-24.
- 藤原公一, 白杵崇広, 根本守仁, 北田修一 (2011): 琵琶湖沿岸のヨシ帯におけるニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* の初期生態とその環境への適応. *日水誌*, **77**, 387-401.
- 萩原富司 (2011): 霞ヶ浦における国外外来種オオタナゴ *Acheilognathus macropterus* の繁殖生態と生活史. *魚類学雑誌*, **58**, 41-48.
- 半澤浩美, 久保田次郎, 堀 直 (2004): 霞ヶ浦におけるペヘレイ (*Odonthestes bonariensis*) の生活史. 茨城県内水面水産試験場研究報告, (39), 42-51.
- 半澤浩美, 荒山和則 (2007): 霞ヶ浦における外来魚チャネルキャットフィッシュの季節的分布様式. *水産増殖*, **55**, 515-520.
- 隼野寛史 (2014): 網走湖産シラウオ *Salangichthys microdon* の生活史と個体群動態, および資源の持続的利用に関する研究. 北海道水産試験場研究報告, (86), 1-79.
- 平井賢一 (1970): びわ湖の水性植物帯における仔稚魚の生態: I 仔稚魚の生活場所について. 金沢大学教育学部紀要 (自然科学編), (19), 93-105.
- 百成 渉, 碓井星二, 加納光樹, 荒山和則 (2012): 茨城県北浦のヨシ帯で採集されたハゼ科 2 種の仔稚魚の形態と季節的出現. *日本生物地理学会会報*, **67**, 121-131.
- 百成 渉, 柴田真生, 加納光樹, 金子誠也, 碓井星二, 佐野光彦 (2016): 茨城県北浦の沖帯から沿岸帯におけるヌマチチブ仔稚魚の生息場所利用と食性. *日水誌*, **82**, 2-11.
- 猪狩健太, 遠藤友樹, 金子誠也, 碓井星二, 加納光樹 (2015): 茨城県北浦のヨシ帯において小型定置網で採集された魚類の季節変動. *日本生物地理学会会報*, **70**, 1-10.
- 猪狩健太, 遠藤友樹, 金子誠也, 碓井星二, 荒山和則, 加納光樹 (2017): 茨城県北浦の堤脚水路における魚類群集構造の季節と場所による差異. *水産増殖*, **65**, 377-386.
- 茨城県 (2019): 令和元年度 霞ヶ浦北浦の水産. 茨城県霞ヶ浦北浦水産事務所, 土浦, 41 pp.
- 茨城県内水面水産試験場 (2011): いばらき魚顔帳—湖と川の魚たち. 茨城県水産試験場内水面支場ホームページ: <https://www.pref.ibaraki.jp/nour-insuisan/naisuishi/gyoganchou/index.html>
- KANEKO, T. and I. HANYU (1985): Annual reproductive cycle of the chichibu-goby *Tridentiger obscurus*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **51**, 1645-1650.
- 加瀬林成夫, 浜田篤信 (1973): 霞ヶ浦におけるシラウオ資源とその管理. 茨城県内水面水産試験場調査研究報告, (11), 23-33.
- KENDALL, Jr., A. W., E. H. AHLSTROM and H. G. MOSER (1984): Early life stages of fishes and their characters. *In* *Ontogeny and Systematics of Fishes*. Moser, H. G., W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall, Jr. and S. L. Richardson (eds.), *Am. Soc. Ichthyol. Herpetol.*, Lawrence, KS, p.11-22.
- 小林四郎 (1995): 生物群集の多変量解析. 蒼樹書房, 東京, 194 pp.
- 小松伸行, 石井裕一, 北村立実, 渡邊圭司, 本間隆満, 北澤大輔 (2010): 霞ヶ浦における貧酸素水塊の観測と解析. *水工学論文集*, **54**, 1399-1404.
- LEIS, J. M. (1986): Vertical and horizontal distribution of fish larvae near coral reefs at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Mar. Biol.*, **90**, 505-516.
- LEIS, J. M. and B. M. CARSON-EWART (2000): *The Larvae of Indo-Pacific Coastal Fishes: An Identification Guide to Marine Fish Larvae*. Brill, Leiden, 850 pp.
- LESLIE, J. K. and C. A. TIMMINS (1992): Distribution and abundance of larval fish in Hamilton Harbour, a severely degraded embayment of Lake Ontario. *J. Great Lakes Res.*, **18**, 700-708.
- MATSUZAKI, S. S. and T. KADOYA (2015): Trends and stability of inland fishery resources in Japanese lakes: introduction of exotic piscivores as a driver. *Ecol. Appl.*, **25**, 1420-1432.
- 諸澤崇裕, 藤岡正博 (2007): 霞ヶ浦における在来 4 種と外来 3 種のタナゴ類 (*Acheilognathinae*) の生息状況. *魚類学雑誌*, **54**, 129-137.
- NAGASHI, M. (1982): Diel vertical migration of zooplankters and fish larvae in Lake Biwa. *Bull. Fac. Fish. Mie Univ.*, (9), 1-10.

- 中坊徹次編 (2013): 日本産魚類検索 全種の同定 第3版. 東海大学出版会, 秦野, 2428 pp.
- NASH, R. D. M. and A. J. GEFFEN (1991): Spatial and temporal changes in the offshore larval fish assemblage in southeastern Lake Michigan. *J. Great Lakes Res.*, **17**, 25-32.
- 根本隆夫, 中村 誠, 杉浦仁治 (1998): 霞ヶ浦水系におけるアユの生態学的研究-III 霞ヶ浦における再生産個体群の出現と増加のメカニズム. 茨城県内水面水産試験場研究報告, (34), 1-21.
- 根本隆夫, 杉浦仁治, 中村 誠 (2011): 霞ヶ浦・北浦流入河川における魚類の分布と生息環境. 茨城県内水面水産試験場研究報告, (44), 35-44.
- O'GORMAN, R. (1983): Distribution and abundance of larval fish in the nearshore waters of western Lake Huron. *J. Great Lakes Res.*, **9**, 14-22.
- 沖山宗雄編 (2014): 日本産稚魚図鑑 第2版. 東海大学出版会, 秦野, 1639 pp.
- OKUN, N., W. C. LEWIN and T. MEHNER (2005): Top-down and bottom-up impacts of juvenile fish in a littoral reed stand. *Freshw. Biol.*, **50**, 798-812.
- 大森健策, 加納光樹, 碓井星二, 増子勝男, 篠原現人, 都築隆植, 横井謙一 (2018): 過去50年間の北浦における魚類相の変遷. *魚類学雑誌*, **65**, 165-179.
- 小沼洋司 (1983): 霞ヶ浦と北浦における湖岸帯の魚類相とハゼ類の分布域・漁獲量. 茨城県内水面水産試験場調査研究報告, (20), 15-23.
- 小沼洋司 (1985): 霞ヶ浦・北浦の湖沖帯に現われる稚仔とその摂餌について. 茨城県内水面水産試験場調査研究報告, (22), 1-30.
- ROSEMAN, E. F. and T. P. O'BRIEN (2013): Spatial distribution of pelagic fish larvae in the northern main basin of Lake Huron. *Aquat. Ecosyst. Health and Manage.*, **16**, 311-321.
- 酒井明久, 遠藤 誠, 井出充彦 (2002): 琵琶湖におけるイサザ仔稚魚の分布の特徴. 滋賀県水産試験場研究報告, (49), 31-38.
- SCHRIVER, P., J. BORESTRAND, E. JEPPESEN and M. SONDERGAARD (1995): Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton-phytoplankton interactions: large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. *Freshw. Biol.*, **33**, 255-270.
- 高村典子 (2009): 湖沼という環境. 生態系再生の新しい視点—湖沼からの提案 (高村典子編), 共立出版, 東京, p.3-48.
- 竹内直政 (1971): 霞ヶ浦および北浦におけるウキゴリの生態. 資源科学研究所彙報, (75), 16-27.
- 田中 克, 渡邊良朗編 (1994): 魚類の初期減耗研究. 恒星社厚生閣, 東京, 159 pp.
- 田中秀具, 片岡佳孝, 井出充彦, 太田滋規, 氏家宗二, 酒井明久 (2002): 琵琶湖産アユの仔魚期における分布. 滋賀県水産試験場研究報告, (49), 1-15.
- TANNER, D. K., J. C. BRAZNER, V. J. BRADY and R. R. REGAL (2004): Habitat associations of larval fish in a Lake Superior coastal wetland. *J. Great Lakes Res.*, **30**, 349-359.
- 所 史隆 (2016): 近年の霞ヶ浦におけるワカサギ資源研究の成果と活用. *海洋と生物*, **38**, 507-515.
- 富永 敦 (2009): 北浦潮来地先における1980年頃と2007年のワカサギとシラウオ産卵状況の比較. 茨城県内水面水産試験場研究報告, (42), 15-19.
- 富永 敦, 野内孝則 (2006): 霞ヶ浦の流入河川におけるワカサギの産卵. 茨城県内水面水産試験場研究報告, (40), 23-27.
- 富永 敦, 半澤浩美, 野内孝則, 荒山和則 (2013): 霞ヶ浦における魚類および甲殻類の現存量の経年変化. *陸水学雑誌*, **74**, 1-14.
- 豊田大晃, 滑川結香, 加納光樹, 碓井星二 (2015): 茨城県北浦の流入河川の雁通川に遡上する魚類の季節変化. *日本生物地理学会会報*, **70**, 149-158.
- 碓井星二, 加納光樹, 佐野光彦 (2014): 茨城県北浦のヨシ帯と護岸帯での魚類群集構造の比較. *水誌*, **80**, 741-752.
- 碓井星二, 荒山和則, 加納光樹, 佐野光彦 (2015): 茨城県北浦のヨシ帯における魚類群集構造の季節変化. *水誌*, **81**, 964-972.
- 碓井星二, 加納光樹, 荒山和則, 中里亮治 (2010): 北浦の沿岸帯におけるクルマサヨリ仔稚魚の生息場所利用パターン. *日本生物地理学会会報*, **65**, 29-38.
- 山元憲一, 平野 修, 原 洋一, 三代健造 (1988): 淡水産魚類11種の低酸素下における鼻上げおよび窒息死. *水産増殖*, **36**, 49-52.
- YAMAZAKI, K., K. KANOU and K. ARAYAMA (2019): Nocturnal activity and feeding of juvenile channel catfish, *Ictalurus punctatus*, around offshore breakwaters in Lake Kasumigaura, Japan. *Ichthyol. Res.*, **66**, 166-171.

野内孝則 (2006) : 霞ヶ浦・北浦におけるワカサギ及びシラウオ仔魚の出現について. 茨城県内水面水産試験場研究報告, (40), 29-36.

受付 : 2020 年 9 月 25 日

受理 : 2020 年 11 月 5 日