

## 霞ヶ浦の沖帯における魚類群集の季節変動

神成田優花<sup>1)\*</sup>・綿引 悟<sup>2)</sup>・外山太一郎<sup>2)</sup>・根本隆夫<sup>2)</sup>・加納光樹<sup>1)</sup>

### Seasonal dynamics in the profundal zone fish assemblage in Lake Kasumigaura, eastern Japan

Yuka KAMINARITA<sup>1)\*</sup>, Satoru WATAHIKI<sup>2)</sup>, Taichiro TOYAMA<sup>2)</sup>, Takao NEMOTO<sup>2)</sup> and Kouki KANOU<sup>1)</sup>

**Abstract:** Seasonal dynamics of the profundal zone (3.1–5.8 m depth) fish assemblage in Lake Kasumigaura, a large shallow inland-sea lake (220 km<sup>2</sup>) in Ibaraki Prefecture, eastern Japan, were examined by monthly bottom trawl-net (mouth size 5.5 m and mesh size 3 mm) sampling from January 2014 to December 2015. A total of 14,840 individuals (mainly late juvenile and adult stages) representing 30 species in 12 families, including 3 commercially important and 2 threatened species, were collected throughout the study period. The mean number of fish species per haul varied from 6.7 to 12.7, with no apparent seasonal tendencies. Considerable seasonal fluctuations in mean numbers of individuals were found in each year (peak abundances > 400 ind./haul in summer and winter seasons), with species composition differing significantly between the two seasons. The most abundant species were *Tridentiger brevispinis*, *Salangichthys microdon*, *Hypomesus nipponensis*, *Gnathopogon elongatus elongatus*, *Ictalurus punctatus*, *Carasius* sp., *Cyprinus carpio*, *Pseudorasbora parva*, *Acanthogobius lactipes*, *Gymnogobius urotaenia*, *Rhinogobius* sp. and *Squalidus chankaensis biwae*, accounting for 98.3% of the total number of individuals. Seasonal changes in abundance and body size of each of the above species suggested that the profundal zone of Lake Kasumigaura is inhabited throughout almost the entire life history of some fishes (e.g., *S. microdon* and *H. nipponensis*), being a dispersal area for early life stages from spawning and nursery grounds in littoral and riverine habitats, as well as an overwintering habitat for other species.

**Keywords:** Fish assemblage, Inland-sea lake, Seasonal occurrence, Trawl net

- 
- 1) 茨城大学水圏環境フィールドステーション  
〒311-2402 茨城県潮来市大生 1375  
Water Environmental Field Station, Ibaraki University, 1375 Ohu, Itako, Ibaraki 311-2402, Japan
- 2) 茨城県水産試験場  
〒311-1203 茨城県ひたちなか市平磯町三ツ塚  
3551-8

Ibaraki Prefectural Fisheries Research Institute,  
3551-8 Mitsuduka, Hiraiso, Hitachinaka, Ibaraki  
311-1203, Japan  
\*連絡著者：神成田優花  
E-mail : yan.charu.uka42@gmail.com

## 1. はじめに

大規模湖沼における生物の生息場所は、岸近くの補償深度以浅の水域で大型水生植物(抽水植物、浮葉植物、沈水植物など)が生育しうる「沿岸帯」と、沖側に位置し補償深度より深い水域で大型水生植物が生育できない「沖帯」に大別される(日本陸水学会, 2006)。大規模湖沼の沿岸帯においては、様々な魚種の生態や魚類群集構造に関する研究が行われ、とくに、水生植物帯とその周辺に多種多様な魚類が出現し(平井, 1970; 碓井ら, 2014, 2015), この場所が魚類の摂餌場(HORINOUCHE *et al.*, 2008; USUI *et al.*, 2018)や繁殖・成育場(川前, 1991; 碓井ら, 2010; 百成ら, 2016), 捕食者からの避難場(YAMANAKA *et al.*, 2007; KANEKO *et al.*, 2019)として機能していることが示されてきた。一方、沖帯は沿岸帯と比べると構造的複雑性が小さく底層に暗闇が広がっているものの、水柱内に植物プランクトンや動物プランクトンが(HANAZATO and YASUNO, 1987; 長濱ら, 2020), また、湖底堆積物中にユスリカ類幼虫等の底生無脊椎動物が多く出現し(中里ら, 2005), そのような環境を生活史の一時期に利用する魚種にとって重要な生息場所となっている(NAGOSHI, 1982; 小沼, 1985; POST *et al.*, 1995; 百成ら, 2016; 柴田ら, 2020)。

わが国の平野部に位置する大規模湖沼では、底曳き網や張網を主体とした漁業が盛んに営まれてきたが(石川, 2016), 近年、人為的な環境変化の影響によってその漁業資源量の減少傾向や不安定化が報告されている(MATSUZAKI and KADOYA, 2015)。このような状況下で漁業資源の持続的利用について検討する際、水産有用種のみならず他魚種も含めた魚類群集の季節変動や各種の出現パターンは重要な基礎情報であり、それらの詳細について把握しておくことが不可欠である。大規模湖沼の沖帯に出現する魚類には、沖帯で仔魚期から成魚期にかけての生活史の大半を過ごす種[例えば、ワカサギ *Hypomesus nipponensis* やシラウオ *Salangichthys microdon* (小沼, 1985), イサザ *Gymnogobius isaza* (酒井ら, 2002)], 沖帯で仔魚期を過ごし成長に伴って沿岸帯や流入河川へと生

息場所をシフトする種[例えば、ヨーロッパパーチ *Perca fluviatilis* (BYSTRÖM *et al.*, 2003) やヌマチチブ *Tridentiger brevispinis* (百成ら, 2016)], 沿岸帯で仔魚期を過ごし成長に伴って沖帯へ生息場所をシフトする種[例えば、ギンブナ *Carrasius* sp. (中村, 1969)], あるいは越冬時に沖帯底層を利用する種[例えば、コイ *Cyprinus carpio* (BAUER and SCHLOTT, 2004) やホンモロコ *Gnathopogon caeruleus* (中村, 1969)]など複数のタイプが認められている。しかしながら、国内の大規模湖沼の沖帯では仔魚群集の時空間的変動に関する知見はあるものの(NAGOSHI, 1982; 小沼, 1985; 柴田ら, 2020), より大型の稚魚から成魚を含む魚類群集の季節変動を調べ、各種の出現パターンの詳細について把握した事例は皆無である。

霞ヶ浦(西浦, 北浦, 外浪逆浦, 北利根川, 常陸川, 鰐川の各水域の総称)は、日本第2位の湖面積(220 km<sup>2</sup>)を有する海跡湖である。霞ヶ浦では沖帯においてワカサギやシラウオ、ハゼ類、エビ類などを対象とした底曳き網漁業が盛んに営まれており、全国有数の内水面漁業生産量を産出しているが、近年、その生産量は減少傾向にある(茨城県, 2020)。これまでに霞ヶ浦では、沿岸帯やその周辺の水路において水産有用種を含む魚類の群集構造の時空間的変動が詳細に調べられているほか(碓井ら, 2014, 2015; 猪狩ら, 2015, 2017), 沿岸帯から沖帯にかけての仔魚の季節的出現に関する情報も蓄積されているが(碓井ら, 2015; 柴田ら, 2020), 沖帯に出現する魚類の季節変動に関しては断片的な知見しかない(小沼ら, 1984)。

本研究では、わが国の海跡湖の沖帯における魚類群集構造に関する基礎的な情報を得るため、霞ヶ浦の沖帯において2年間にわたって底曳き網による魚類の定量採集を行い、総種数や総個体数、種組成、優占種各種の個体数や体長の季節変動を明らかにした。さらに、優占種各種については、沿岸帯やその周辺水域での生息状況に関する既存知見も加味し、魚類による沖帯の利用パターンの類型化を試みた。

## 2. 材料と方法

### 2.1 調査地点の設定

茨城県南東部に位置する西浦は、霞ヶ浦を構成する湖の一つであり、面積は172 km<sup>2</sup>、平均水深は4 m、最大深度は7 mである (Fig. 1)。かつて西浦は潮の干満の影響を受ける感潮湖であったが、1963年に治水や塩害防止のために外浪逆浦の下流側約13 kmの常陸川に建設された常陸川水門が1974年に完全閉鎖され、それ以降は淡水湖となっている。1971年から1995年には治水と利水のために霞ヶ浦総合開発事業が実施され、湖の周囲は人工護岸で築堤された (高村, 2009)。1970年代以降、富栄養化による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、西浦の沖帯における魚類の生息状況を網羅的に把握するため、N1 (高浜入りと呼ばれる入り江の大井戸沖で、水深約3.1–3.9 m)、N2 (土浦入りと呼ばれる入り江の木原沖で、水深約4.6–5.5 m)、およびN3 (湖心部で、水深約5.2–5.8 m) の3地点を調査地点に設定した (Fig. 1)。

### 2.2 魚類の採集と標本処理

沖帯での魚類群集の季節的な変動を調べるため、2014年1月から2015年12月にかけて月1回、上記の3地点の底層で、トロール網 [金属製ビーム (長さ5.5 m) によって網口を開く方式の底曳き網で、袖網の長さ約9 m、網丈約1 m、目合15 × 15 mm、袋網の長さ約11 m、入口から最後部の目合7.5 × 7.5 mm, 5 × 5 mm, 3 × 3 mm] で魚類を採集した。各調査日の午前中 (08:00–09:30) に、茨城県水産試験場内水面支場調査船「おとり」 (総重量3.4トン、全長9.3 m) で、このトロール網を時速約2.6 kmで10分間、各地点で1回ずつ曳網した。各曳網地点の魚類採集の終了時に、多項目水質計 Alec Memory PT10 (JFEアドバンテック社製) で湖底直上の水温と溶存酸素量を測定した。

採集物は船上で氷冷し、研究室に持ち帰った。研究室では採集物から魚類のみを選別し、種を同定した後、個体数を計数し、標準体長 (以下、体

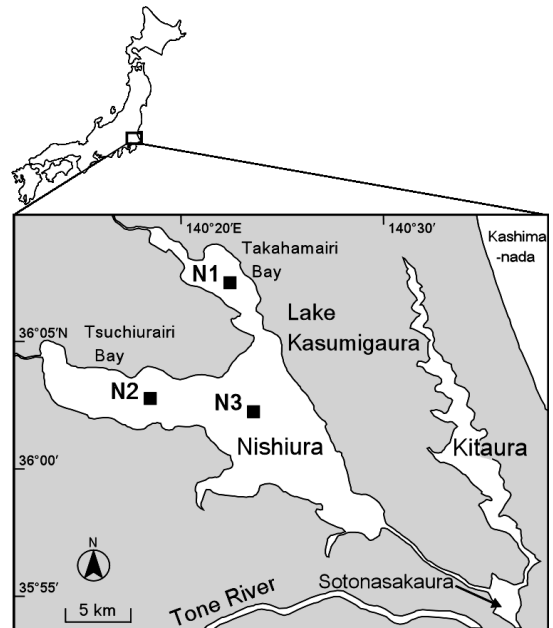


Fig. 1 Map showing the profundal zone study area in Lake Kasumigaura, Ibaraki Prefecture, eastern Japan. Solid squares, trawl net sampling stations from January 2014 to December 2015. N1, Takahamairi Bay; N2, Tsuchiurairi Bay; N3, the lake center.

長) を計測した。種の同定は主に沖山編 (2014) や中坊編 (2013)、百成ら (2012) に、また、魚種リストの科および種の配列、標準和名、学名は中坊編 (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。また、ウグイ属 *Pseudaspius* とコウライギギ *Tachysurus fulvidraco* の学名については、それぞれ SAKAI *et al.* (2020) と NG and KOTTELAT (2007) に従った。体長については、各月各地点で各種につき約30個体までを上限とし、デジタルノギスを用いて0.1 mmの精度で計測した。本研究では採集個体の生殖腺の成熟状況を調べていないため、優占種各種の稚魚期と成魚期の境界値として、便宜的に生活史に関する既存文献で示されている最小成熟体長 (Table 1) を用いた。

**Table 1.** Number of individuals and standard length (SL) range of each fish species collected using a trawl net at three sites (N1–N3) in the profundal zone in Lake Nishiura from January 2014 to December 2015

Family	Species (code*)	No. of individuals				%	SL (mm)	MML (mm)**	Month
		N1	N2	N3	Total				
Anguillidae	<i>Anguilla japonica</i> (Aj)	0	0	3	3	+	345–560		5, 9
Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i> (Cc)	90	85	125	300	2.0	17–474	250 <sup>a</sup>	1–12
	<i>Carassius cuvieri</i>	0	2	1	3	+	109–184		2, 12
	<i>Carassius</i> sp. (Cs)	166	116	58	340	2.3	20–276	120 <sup>b</sup>	1–12
	<i>Carassius buergeri</i> subsp. 2 (Cb)	37	13	5	55	0.4	42–215		1–5, 7–12
	<i>Acheilognathus macropterus</i>	3	12	3	18	0.1	42–82		2, 3, 5, 6, 12
	<i>Rhodeus ocellatus ocellatus</i>	2	0	0	2	+	21, 41		9, 11
	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	1	1	0	2	+	87, 113		9
	<i>Ischikauia steenackeri</i>	0	4	1	5	+	161–299		1–3, 11
	<i>Pseudaspius</i> sp.	1	1	2	4	+	95–108		3, 11
	<i>Pseudorasbora parva</i> (Pp)	99	30	45	174	1.2	15–89	45 <sup>c</sup>	1–12
	<i>Gnathopogon elongatus elongatus</i> (Ge)	458	132	65	655	4.4	15–72	51 <sup>d</sup>	1–12
	<i>Biwia zezera</i> (Bz)	11	2	5	18	0.1	55–65		1–3, 11, 12
	<i>Abbottina rivularis</i> (Ar)	48	4	12	64	0.4	16–97		1–3, 6–9, 11, 12
	<i>Hemibarbus barbus</i> (Hb)	2	27	19	48	0.3	70–303		1–3, 5, 7–12
	<i>Squalidus chankaensis biwae</i> (Sc)	4	38	42	84	0.6	23–87	60 <sup>d</sup>	1–3, 6, 11, 12
Cobitidae	<i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	1	2	1	4	+	35–142		4, 7, 8
Bagridae	<i>Tachysurus fulvidraco</i>	1	0	0	1	+	82		4
Ictaluridae	<i>Ictalurus punctatus</i> (Ip)	144	198	250	592	4.0	12–426	332 <sup>e</sup>	1–12
Osmeridae	<i>Hypomesus nipponensis</i> (Hn)	467	788	413	1668	11.2	25–116	46 <sup>f</sup>	1–12
Salangidae	<i>Salangichthys microdon</i> (Sm)	764	1975	1541	4280	28.8	29–89	60 <sup>f</sup>	1–6, 8–12
Mugilidae	<i>Mugil cephalus cephalus</i>	0	0	5	5	+	183–209		3, 12
Hemiramphidae	<i>Hyporhamphus intermedius</i>	1	0	0	1	+	101		10
Lateolabracidae	<i>Lateolabrax japonicus</i>	1	0	1	2	+	146, 351		7, 9
Centrarchidae	<i>Lepomis macrochirus macrochirus</i>	7	0	2	9	+	24–142		3, 4, 11
Gobiidae	<i>Acanthogobius flavimanus</i>	2	1	1	4	+	24–33		7, 11
	<i>Acanthogobius lactipes</i> (Al)	60	34	91	185	1.2	13–54	35 <sup>d</sup>	1–12
	<i>Tridentiger brevispinis</i> (Tb)	2967	1182	1891	6040	40.7	15–64	35 <sup>e</sup>	1–12
	<i>Rhinogobius</i> sp. (Rs)	112	10	5	127	0.9	17–24	31 <sup>h</sup>	6, 7
	<i>Gymnogobius urotaenia</i> (Gu)	119	13	15	147	1.0	20–61	35 <sup>i</sup>	5–8
Total		5568	4670	4602	14840				

+ &lt; 0.1.

\* Species code shown in Fig. 5.

\*\*Minimum matured standard length (MML) cited from previous life history studies [a, Nakamura (1969); b, Kasugai (2003); c, Suzuki (1941); d, Miyaji et al. (1976); e, Endo et al. (2017); f, Ochiai and Tanaka (1986); g, Kaneko and Hanyu (1985); h, Kumakawa (2001); i, Takeuchi (1971)] for the 12 abundant species.

### 2.3 解析方法

本研究では魚類群集の地点間変動ではなく季節変動の把握が目的であるため、採集した魚類の種類と総個体数および各種の個体数は、3地点でのトロール網1曳網あたりの平均値で示した。魚類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 (PS<sub>2</sub>) 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  $PS_2 = 0$ , 全く同一の場合は  $PS_2 = 100$  となる (小林, 1995)。なお, 各月に採集された魚類の個体数は種ごとに大きく異なり, 類似度が個体数の多い種の影響を受けやすい。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  $[\log_{10}(x+1)]$  してから類似度を求めた。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 3 地点における水温と溶存酸素量の平均値の経月変化を Fig. 2 に示した。水温の平均値は, 2014 年と 2015 年ともに, 1-2 月には約 4-6°C であったが (最低は 2014 年 1 月の 4.2°C), 3 月から 5 月にかけて約 10°C から 21°C へと徐々に上昇し, 6-8 月には約 24-28°C に達した (最高は 2015 年 8 月の 28.1°C)。その後, 9 月から 12 月にかけて徐々に下降した。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, 概ね水温と逆相関の傾向が認められ, 冬季に約 12-18 mg/L と高く (最高は 2014 年 1 月の 18.2 mg/L), 夏季に約 4-7 mg/L と低かった (最低は 2014 年 8 月の 3.9 mg/L)。

#### 3.2 出現魚種の概要

調査期間を通して採集された魚類は 12 科 30 種の計 14,840 個体であった (Table 1)。科別の種数はコイ科が 15 種と最も多く, 次いでハゼ科の 5 種で, 残りの 10 科では 1 種であった。科別の個体数はハゼ科が 6,503 個体と最も多く (全体の 43.8%), 次いでシラウオ科 (4,280 個体, 28.8%),

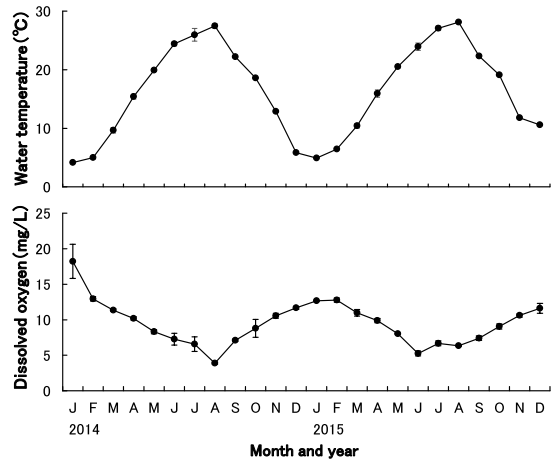


Fig. 2 Monthly changes in mean water temperature and dissolved oxygen in the profundal zone in Lake Kasumigaura during the study period. Vertical lines indicate standard deviations.

キュウリウオ科 (1,668 個体, 11.2%) が多かった。最も優占した種はスマチチブで全採集個体数の 40.7% を占め, 次いでシラウオ (28.8%), ワカサギ (11.2%), タモロコ *Gnathopogon elongatus elongatus* (4.4%), チャネルキャットフィッシュ *Ictalurus punctatus* (4.0%), ギンブナ (2.3%), コイ (2.0%), アシシロハゼ *Acanthogobius lactipes* (1.2%), モツゴ *Pseudorasbora parva* (1.2%), ウキゴリ *Gymnogobius urotaenia* (1.0%), ヨシノボリ属の一種 (0.9%), スゴモロコ *Squalidus chankaensis biwae* (0.6%) であった (Table 1)。これら 12 種で全採集個体数の 98% 以上を占めていた。

地点別の総種数と総個体数は, N1 で 10 科 26 種の 5,568 個体, N2 で 6 科 23 種の 4,670 個体, N3 で 10 科 26 種の 4,602 個体であり, 地点間で顕著に異なる傾向は認められなかった (Table 1)。優占種各種についてみると, ギンブナ, モツゴ, タモロコ, ヨシノボリ属の一種およびウキゴリでは水深がやや浅い N1 で多い傾向, 逆に, シラウオでは水深がより深い N2 と N3 で多い傾向はみられたが, いずれの種も全地点で出現していた。

出現期間についてみると, コイ, ギンブナ, モツゴ, タモロコ, チャネルキャットフィッシュ,

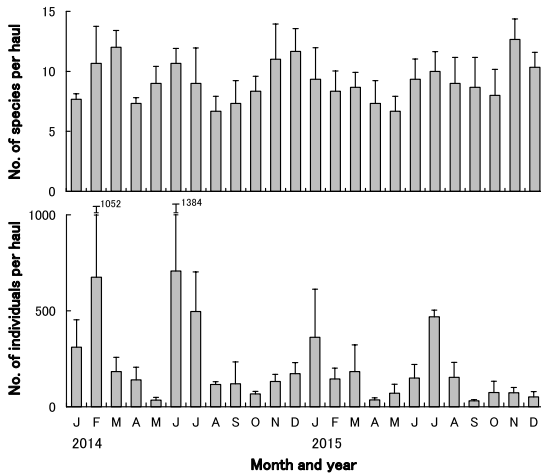


Fig. 3 Monthly changes in mean numbers of fish individuals per haul ( $n = 3$ ) and species per haul ( $n = 3$ ) in the profundal zone in Lake Kasumigaura during the study period. Vertical lines indicate standard deviations.

ワカサギ, アシシロハゼ, ヌマチチブの8種は年間を通して出現し, キンプナ *Carassius buergeri* subsp. 2 とシラウオも11か月とほぼ周年出現した (Table 1)。また, ツチフキ *Abbottina rivularis*, ニゴイ *Hemibarbus barbus*, スゴモロコの3種は6か月以上と比較的長く出現した。一方, オオタナゴ *Acheilognathus macropterus*, ワタカ *Ischikauia steenackeri*, ゼゼラ *Biwia zezera*, ドジョウ *Misgurnus anguillicaudatus*, ブルーギル *Lepomis macrochirus macrochirus*, ウキゴリの6種は3か月から5か月の出現にとどまり, ニホンウナギ *Anguilla japonica* やクルメサヨリ *Hyporhamphus intermedius* などを含む残りの11種では1か月または2か月しか出現しなかった。

### 3.3 種数と総個体数

調査期間中の沖帯3地点における1曳網あたりの平均種数と平均総個体数の経月変化を Fig. 3 に示した。平均種数は6.7–12.7種/網の範囲で推移した。2014年2月, 3月, 6月, 11月, 12月, 2015年7月, 11月, 12月に10種以上と多く, 2014年8月と2015年5月に最少 (6.7種/網) を

記録したが, 季節的な変動の傾向はあまり明瞭ではなかった。平均総個体数は30.7–707.3個体/網の範囲で大きく変動し, とくに, 冬季 (2014年2月と2015年1月) と夏季 (2014年6–7月と2015年7月) に400個体/網以上と多かった。

### 3.4 優占種の個体数と体長の経月変化

調査期間中の沖帯3地点における優占種12種の1曳網あたりの個体数密度と体長の経月変化を Fig. 4 に示した。以下では, 優占種各種の季節的な出現パターンについて概説していく。まず, ワカサギとシラウオは主に冬季から早春にかけて出現した。ワカサギは2014年1–3月と2014年12月–2015年1月に, また, シラウオは2014年1–2月と2015年1–3月に出現盛期がみられ, これらの期間には主に成魚 (ワカサギで体長46 mm以上, シラウオで体長60 mm以上) が採集された。両種は春季もしくは夏季から晩秋にかけて成長する傾向がみられた。スゴモロコは両年ともに主に冬季に出現し, 2014年は1–3月と2014年12月–2015年2月に出現盛期がみられ, これらの期間には稚魚 (体長60 mm未満) から成魚 (体長60 mm以上) が出現した。ウキゴリは春季から夏季にのみ出現し, 年によって個体数密度が異なる傾向はみられるものの, 両年とも5月に体長35 mm未満の稚魚が多く採集された。

コイとギンプナ, ヌマチチブ, ヨシノボリ属の一種は両年ともに主に夏季に出現した。コイは2014年6月と2015年6–8月に, また, ギンプナは2014年7–8月と2015年8月に出現盛期がみられた。これらの期間にコイでは主に稚魚 (体長250 mm未満) が出現し, 夏季から秋季にかけて徐々に成長する傾向がみられた。一方, ギンプナでは稚魚 (体長120 mm未満) から成魚 (体長120 mm以上) が出現し, コイと比べると, 夏季から秋季にかけての成長の傾向は明瞭ではなかった。ヌマチチブは2014年6–7月と2015年7月に出現盛期がみられ, 主に稚魚 (体長35 mm未満) が出現した。本種についてはほぼ周年にわたって稚魚がみられ, 成長の傾向は認められなかった。ヨシノボリ属の一種は両年ともに6月と7月のみ

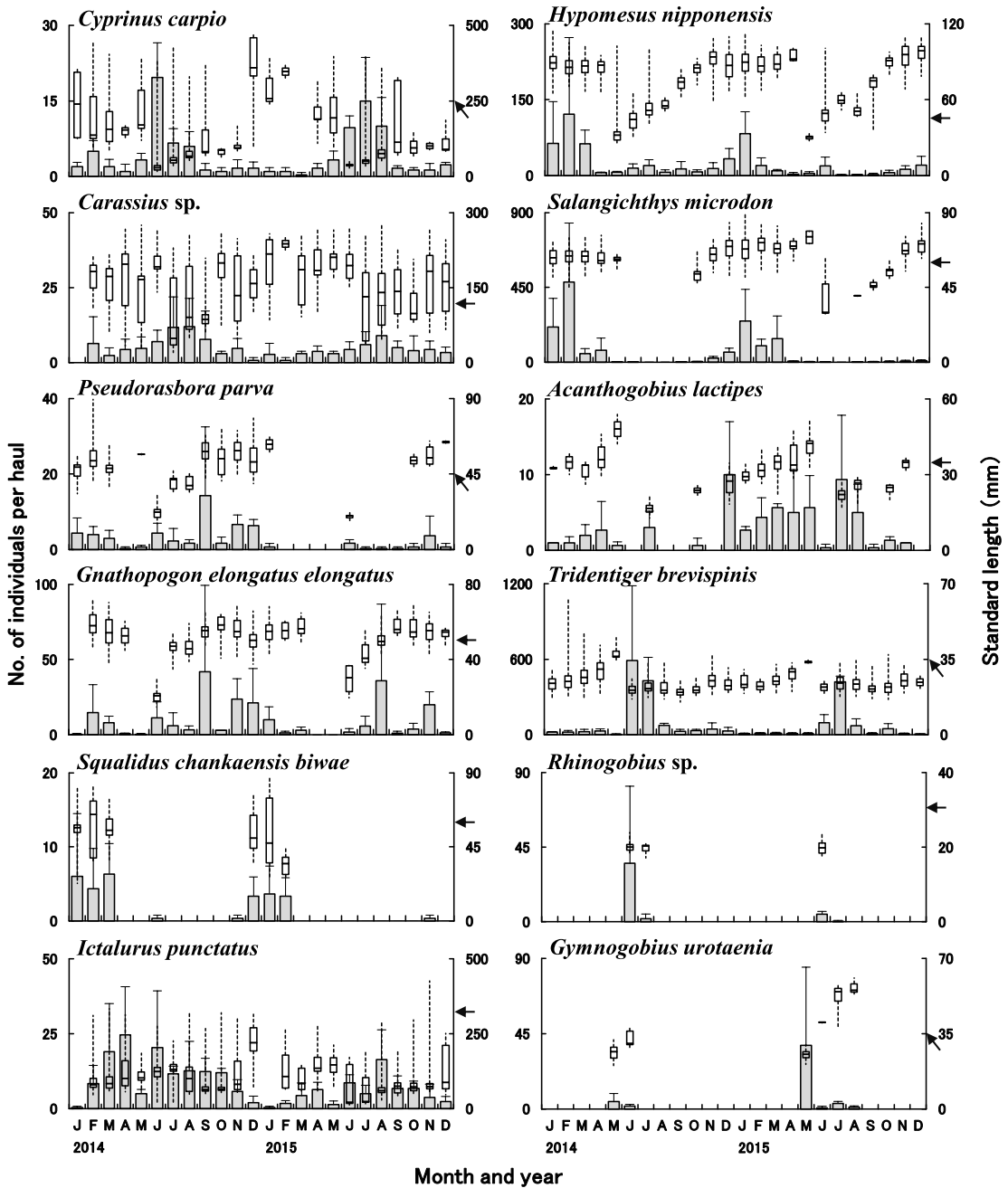


Fig. 4 Monthly changes in standard length and mean number of individuals per haul ( $n = 3$ ) for each of the twelve most abundant fish species collected in the profundal zone in Lake Kasumigaura during the study period. Box and whisker plots show the median (middle line), first quartile (bottom of box), third quartile (top of box), and minimum and maximum standard lengths (whiskers). Vertical lines of the number of individuals show standard deviations. Each arrow indicates minimum matured standard length (MML) (see Table 1).

に稚魚（体長 31 mm 未満）だけが出現した。

モツゴとタモロコは主に夏季から初冬にかけて出現した。モツゴは 2014 年 9 月と 11-12 月に出現盛期がみられたが、2015 年では年間を通して低い値（3.7 個体 / 網以下）で変動した。タモロコについては 2014 年にはモツゴとよく似た出現パターンであったが、2015 年には 8 月と 11 月に出現盛期がみられた。これらの期間には両種は主に成魚（モツゴで体長 45 mm 以上、タモロコで体長 51 mm 以上）が採集された。なお、両種は夏季に成長する傾向がみられたものの、稚魚はほとんど採集されなかった。

チャネルキャットフィッシュは春季から秋季にかけて多く、冬季には減少する傾向がみられた。2014 年は 4 月と 6 月に、2015 年は 8 月に出現盛期がみられ、これらの期間には主に稚魚（体長 332 mm 未満）が出現し、その後、晩秋（11 月）にかけて各月の最小個体が徐々に大きくなる傾向がみられた。アシシロハゼについては、2014 年 12 月と 2015 年 2-5 月および 7-8 月に多い傾向がみられたが、その出現に明瞭な季節性は認められなかった。これらの期間には稚魚（体長 35 mm 未満）から成魚（体長 35 mm 以上）が採集された。

### 3.5 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における魚類群集に対してクラスタ分析を行ったところ、類似度 65% で季節的にまとまる 3 つのグループ（A-C）に分けられた（Fig. 5）。ANOSIM の結果においても、各グループは有意に異なる種組成を示していることが明らかになった（Global  $R = 0.757$ ,  $P < 0.001$ ）。グループ A は両年 6-8 月と 2014 年 9 月の夏季と初秋で構成され（Fig. 5a）、SIMPER 分析の結果、このグループの形成に大きく寄与した種はヌマチチブ、チャネルキャットフィッシュ、ギンブナ、コイ、ワカサギであった（Fig. 5b, Table 2）。一方、グループ B は両年 1 月、2 月、11 月、12 月と 2014 年 3 月の晩秋・冬季・初春で構成され、このグループの形成に大きく寄与した種はシラウオ、ワカサギ、ヌマチチブ、タモロコ、

コイ、チャネルキャットフィッシュ、モツゴであった。グループ C は両年 4 月、5 月、10 月と 2015 年 3 月と 9 月の春季と秋季で構成され、このグループの形成に大きく寄与した種はヌマチチブ、チャネルキャットフィッシュ、ワカサギ、ギンブナ、シラウオであった。このような表徴種の種構成から、グループ C は、夏季主体のグループ A と冬季主体のグループ B の移行段階にある群集とみなされた。

## 4. 考察

### 4.1 沖帯に出現する魚類

本調査期間中に霞ヶ浦（西浦）の沖帯で採集された魚類は、科別の種数ではコイ科が 15 種と最も多く、次いでハゼ科（5 種）が多かった。また、科別の個体数ではハゼ科（主にヌマチチブ、アシシロハゼ、ウキゴリ、ヨシノボリ属の一種）が最も多く（全採集個体数の 43.8%）、次いで、シラウオ科（シラウオ 1 種のみ、28.8%）が多かった。淡水湖沼でコイ科魚類の種数が多いことは、ヨーロッパや中国の大規模湖沼のほか（REYJOL *et al.*, 2005; HU *et al.*, 2014）、日本各地の淡水湖沼でも確認されている（中村・杉浦, 1998; 大森ら, 2018）。また、湖沼の沖帯におけるハゼ科魚類の優占的な出現は、アメリカ合衆国のヒューロン湖（RILEY *et al.*, 2008）のほか、1980 年代の霞ヶ浦（西浦・北浦）でも確認されている（小沼ら, 1984; 小沼, 1985）。なお、1974 年の常陸川水門の完全閉鎖以降、霞ヶ浦は淡水湖となっているものの、湖内で汽水魚のシラウオやアシシロハゼが再生産しており（野内, 2006; 柴田ら, 2020）、両種が沖帯の優占種に含まれることは本湖の成因が海跡湖であることと関連付けられる。

1990 年代の霞ヶ浦での網羅的な魚類相調査で記録された 56 魚種のうち（浜田ら, 1998）、本研究ではその半数以上に及ぶ 30 種が確認された。これらの種のなかには、水産有用種のワカサギやシラウオ、ヌマチチブ（富永ら, 2013）のほかに、環境省のレッドリストで絶滅危惧種に選定されているニホンウナギやキンブナが含まれていた。一方で、外来生物法（特定外来生物による生態系等



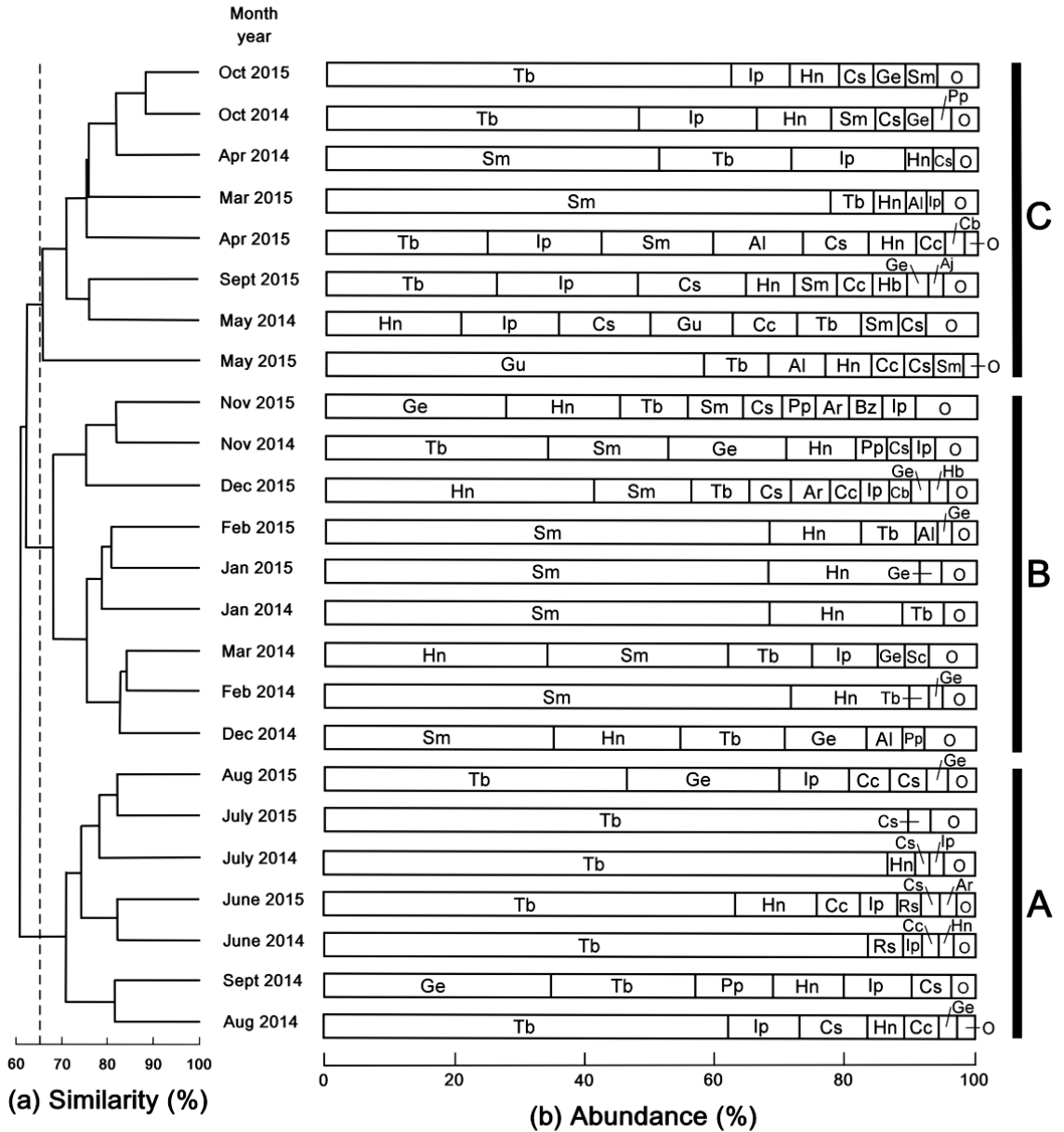


Fig. 5 (a) Dendrogram obtained from cluster analysis based on the number of individuals of each species collected in the profundal zone in Lake Kasumigaura during the study period. The assemblage was divided into three groups (A, B and C) at a similarity index level of 65%. (b) Percentage abundance of each fish species in each month. Species abbreviations given in Table 1. O indicates fish species comprising less than 2% of total abundance in each month.

Table 2. Results of similarity percentage analysis showing key species contributions to within group similarity in each group (A, B and C, see Fig. 5)

Species	Mean number of individuals per haul	Contribution (%)
Group A		
<i>Tridentiger brevispinis</i>	243.2	22.6
<i>Ictalurus punctatus</i>	12.4	14.0
<i>Carassius</i> sp.	8.2	12.7
<i>Cyprinus carpio</i>	9.8	11.5
<i>Hypomesus nipponensis</i>	11.1	11.2
Group B		
<i>Salangichthys microdon</i>	132.2	17.0
<i>Hypomesus nipponensis</i>	48.1	16.8
<i>Tridentiger brevispinis</i>	18.4	13.4
<i>Gnathopogon elongatus elongatus</i>	11.2	8.5
<i>Cyprinus carpio</i>	2.0	6.4
<i>Ictalurus punctatus</i>	4.8	6.0
<i>Pseudorasbora parva</i>	3.3	5.4
Group C		
<i>Tridentiger brevispinis</i>	18.2	18.0
<i>Ictalurus punctatus</i>	8.4	14.5
<i>Hypomesus nipponensis</i>	5.6	14.3
<i>Carassius</i> sp.	3.8	13.6
<i>Salangichthys microdon</i>	29.3	13.4

に係る被害の防止に関する法律)で特定外来生物に指定されている種(北アメリカ原産のチャネルキャットフィッシュやブルーギル、中国原産のオオタナゴやコウライギギ)と生態系被害防止外来種リストで総合対策外来種に選定されている種(中国原産のタイリクバラタナゴやハクレン)からなる国外外来種6種、琵琶湖から移植されたゲンゴロウブナやワタカ、ゼゼラ、ツチフキ、スゴモロコと西日本から移植されたタモロコの国内外来種6種が確認された。霞ヶ浦の沿岸帯ではチャネルキャットフィッシュが水産有用種や絶滅危惧種を含む在来種に捕食影響をもたらしており(MATSUZAKI *et al.*, 2011; 遠藤ら, 2015)、霞ヶ浦の沖帯においても、これらの外来種が捕食や競争を通じて在来種に何らかの影響を及ぼしている可能性が示唆される。

#### 4.2 沖帯における魚類群集の季節変動

調査期間中の霞ヶ浦の沖帯において、一曳網あ

たりの平均種数は6.7-12.7種/網の範囲で推移し、季節的な変動の傾向は明瞭ではなかったが、一曳網あたりの平均個体数は30.7-707.3個体/網の範囲で大きく変動し、とくに冬季と夏季に多い傾向が認められた。一方で、霞ヶ浦(北浦)のヨシ帯で2年間にわたって実施された小型地曳網調査では、平均種数と平均個体数は4月から8月にかけて多く(6月が最多)、9月以降は減少傾向となり、12月から3月にはほとんど採集されなくなることが示されている(碓井ら, 2015)。このような種数と個体数の明瞭な季節変動は、ヨシ帯では水温が上昇する春季から夏季にかけて様々な魚種が繁殖や成長のために来遊し、水温が低下する秋季から冬季にかけて多くの種が他の生息場所へと散逸することに起因している(碓井ら, 2015)。本研究において主に夏季に沖帯で優占的に出現した魚種の体長の中央値は概ね稚魚サイズであり(2015年のギンブナを除く)、それらのほとんどの種が春季から夏季にかけてヨシ帯を含む沿岸帯や

流入河川で繁殖することから [例えば、コイやギンブナ (川前, 1991), モツゴやタモロコ (中村, 1969), ヌマチチブ (KANEKO and HANYU, 1985), ヨシノボリ属の一種やウキゴリ, アシシロハゼ (増子, 2007)], 夏季の沖帯では他の生息場所で孵化した後に分散してきたか, ある程度成長してから散逸してきた個体が多く生息していると考えられる。また, 沖帯での冬季の個体数のピークには, 沖帯でこの時期に産卵前の期間を過ごすワカサギやシラウオ (野内, 2006) のほかに, 沖帯を越冬の場としても利用している魚種 [例えば, コイ (BAUER and SCHLOTT, 2004), ギンブナやスゴモロコ (中村, 1969), チャネルキャットフィッシュ (半澤・荒山, 2007)] が含まれていると考えられる。

各月の沖帯の魚類群集に対してクラスター分析を行ったところ, 夏季主体のグループと冬季主体のグループに加え, 季節の移行段階にあるグループの3つに分けられた。夏季主体と冬季主体のグループ間で, SIMPER 解析によって表徴種となった優占種8種 (ヌマチチブ, チャネルキャットフィッシュ, コイ, ワカサギ, ギンブナ, シラウオ, タモロコ, モツゴ) を比較すると, 前4種は両グループで重複しており, また, 後4種のうちギンブナが夏季主体のグループを, シラウオとタモロコおよびモツゴが冬季主体のグループを表徴していたものの, いずれの種もどちらの季節でも出現していた。すなわち, グループ間で優占種が劇的に変化するわけではなく, 年間を通してみた場合の各種の出現量の多寡によって季節間での魚類群集の差異が生じていると考えられた。なお, 霞ヶ浦 (北浦) のヨシ帯では早春と晩秋に種組成が劇的に変化し, 冬季を中心とした魚類群集では出現個体数の大部分をシラウオとアシシロハゼが占めており, 種の多様性が低くなるという特徴が示されており (碓井ら, 2015), この点は沖帯との大きな違いである。

#### 4.3 優占種による沖帯の利用パターン

本研究の優占種12種は, 沖帯における出現期間や体長の情報に基づいて, 周年滞在型 (沖帯にほぼ周年にわたって出現するもの) と一時的滞在

型 (沖帯には特定の季節にのみ出現するもの) に分けられた。以下では, 産卵場所や育成場の情報とともに, 優占種各種による沖帯の利用パターンを類型化する。

周年滞在型には, ワカサギとシラウオ (沖帯には主に冬季から早春に出現), コイとギンブナ (主に夏季に出現), モツゴとタモロコ (主に夏季から初冬に出現), ヌマチチブ (主に夏季に出現), アシシロハゼ (季節的な変動傾向は不明瞭), チャネルキャットフィッシュ (主に春季から秋季に出現) の9種が含まれた。霞ヶ浦において, 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冬季から早春に産卵する (加瀬林・中野, 1961; 富永, 2009)。さらに, 両種の仔稚魚は湖内の沿岸帯から沖帯にかけて広く分布し (野内, 2006; 柴田ら, 2020), そこに滞在して成長し冬季には満一年で成魚となる (碓井ら, 2015)。本研究においても両種が晩秋にかけて成長する傾向がみられ, 冬季には成魚サイズが多く採集された。なお, 本研究でシラウオの小型個体があり採集されなかったのは, その体形が細長く, トロール網の目合 (約3 mm) で十分に採集できなかったためであると推察される。したがって, 霞ヶ浦の沖帯において両種は繁殖時以外の生活史のほぼすべてを過ごしているとみなされる。コイとギンブナは春季に流入河川や水路, 沿岸帯の水生植物帯に産卵し, 仔稚魚期も水生植物帯の周辺で過ごす (川前, 1991; 荒山・富永, 2009)。コイは成長に伴って湖内の広範囲へと散逸し (中谷・根本, 2011), また, ギンブナは春季から夏季にかけて浅所に分布するが (中村, 1969), 両種ともに越冬のために深所へと移動することが知られている (中村, 1969; BAUER and SCHLOTT, 2004)。本研究では, 水生植物帯である程度成長した後の稚魚が, 沖帯へと移動し夏季に多く採集されたと考えられる。なお, 沖帯では冬季に両種の個体数が少ない傾向がみられたため, 越冬場所は一部の深所に限定されている可能性もある。モツゴとタモロコは, 春季から夏季にかけて岸際の植物体の枝や茎, 根に産卵する (中村, 1969)。両種の仔稚魚は水生植物や水中にある枯れ枝の周辺に群れる

習性があるが(中村, 1969; 碓井ら, 2014), 仔魚が沖帯で採集されることは極めて稀で, 沖帯には発育初期にはほとんど分散しない(柴田ら, 2020)。本研究では沖帯において主に夏季から初冬に両種の成魚が出現しており, この時期までに植物帯周辺で成長した個体もしくは繁殖を終えた成魚が沖帯へ移動し採集されたものと考えられる。両種は厳冬期(1月や2月)の日中には沖帯でも岸際の植物帯でもほとんど採集されないことから(碓井ら, 2015; 本研究), 越冬時に沖帯に滞在するののかについては不明である。ハゼ科2種のうち, ヌマチチブは春季から夏季に流入河川の下流域や湖岸の石の下に(KANEKO and HANYU, 1985), アシシロハゼは夏季に湖岸の石や貝殻の下に産卵し(道津, 1959; 増子, 2007), 両種の仔魚は沖帯へと分散する(柴田ら, 2020)。その後, 両種の稚魚は沿岸帯から沖帯まで広く分布するが(小沼, 1983; 碓井ら, 2015; 柴田ら, 2020), ヌマチチブの稚魚については, 主に夏季に沖帯から沿岸帯で着底した後, 成長に伴って沖帯から沿岸帯へと生息場所をシフトする傾向があり(百成ら, 2016), その後はヨシ帯周辺に滞在して成長するものと河川へと遡上して成長するものが認められている(増子, 2007; 豊田ら, 2015)。チャンネルキャットフィッシュについては, 霞ヶ浦での産卵場所は特定されていないが, 産卵期の雄成魚の分布から水深約3mの湖底傾斜地や船溜まり付近の消波堤で産卵すると考えられている(荒山, 2015)。稚魚は夜間の沿岸帯では石積み離岸堤付近で多く出現するほか(山崎ら, 2019), 原産地の大規模河川では水深4m未満で, ゆるやかな流れのある場所に多く分布している(LOVE *et al.*, 2017)。また, 冬季には越冬のために深所へ移動する可能性も示唆されている(半澤・荒山, 2007)。本研究では, 初夏から晩秋にかけて各月の最小個体が徐々に大きくなり, 沖帯でも稚魚が成長する傾向が認められた。ただし, コイと同様に厳冬期には採集される個体数が少なくなる傾向がみられ, 越冬場所は特定の深い場所(荒山・岩崎, 2012)などに限定されている可能性がある。

一時的滞在型には, ウキゴリ(沖帯には春季か

ら夏季にのみ出現), ヨシノボリ属の一種(主に6月に出現), スゴモロコ(主に冬季に出現)の3種が含まれた。ウキゴリは春季に河川下流域や沿岸帯の石の下や二枚貝の貝殻に(竹内, 1971), また, ヨシノボリ属の一種は初夏に河川中下流域の礫の下に産卵する(増子, 2007)。両種の仔魚は沖帯を含む湖内で浮遊生活を送り(柴田ら, 2020), 稚魚になると接岸し, ヨシ帯などに滞在した後に河川を遡上する(百成ら, 2012; 碓井ら, 2015; 豊田ら, 2015)。したがって, 本研究において, 両種の稚魚が沖帯で短期間だけ採集されたのは, 浮遊生活期終盤の一時的な滞在であると推察される。スゴモロコは春季から夏季に接岸し, 河川下流域や沿岸帯の砂泥底に産卵するが(中村, 1969), 仔稚魚期の生態についてはよくわかっていない。琵琶湖では冬季に水深40m以浅のやや深所へ移動することが知られており(中村, 1969), 本研究では冬季に水深がやや深い地点(N2とN3)で多く出現していたことから, 越冬のために沖帯を利用しているものと考えられる。

以上に示したように, 霞ヶ浦の沖帯で優占する魚種の出現には, 明瞭な季節性が認められた。また, 沖帯に出現する魚類はほぼ周年滞在する種と一時的に滞在する種に分けられ, さらに, 優占種による沖帯の利用パターンは, 生活史のほぼすべてを沖帯で過ごすもの, 沿岸帯で成長した後に沖帯を利用するもの, 発育初期の浮遊生活で沖帯を利用するもの, 越冬時に利用するものなど多岐にわたることが判明した。沖帯に出現する魚類には, 水産有用種や絶滅危惧種も含まれていたことから, 今後, 漁業資源の持続的利用や生物多様性の保全の観点から, 各種の出現量の季節的・空間的変動と物理的・生物的環境要因との関係をさらに詳細に調査していくことが望まれる。

## 謝辞

本研究を行うにあたり, 霞ヶ浦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。本稿の執筆に際して有益な御助言を賜った茨城県農林水産部水産振興課の所 史隆氏と匿名の2名の査読者, 英文を校閲していただいた Graham S.

Hardy 氏に心より御礼申し上げる。

### 引用文献

- 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 (2015): 霞ヶ浦における近年の外來種問題—チャンネルキャットフィッシュの現状—. 水環境学会誌, **38** (A), 56-60.
- 荒山和則, 岩崎 順 (2012): 霞ヶ浦における近年の外來魚問題—チャンネルキャットフィッシュの現状と駆除—. 日水誌, **78**, 761-764.
- 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.
- BAUER, C. and G. SCHLOTT (2004): Overwintering of farmed common carp (*Cyprinus carpio* L.) in the ponds of a central European aquaculture facility—measurement of activity by radio telemetry. *Aquaculture*, **241**, 301-317.
- BYSTRÖM, P., L. PERSSON, E. WAHLSTRÖM and E. WESTMAN (2003): Size- and density-dependent habitat use in predators: consequences for habitat shifts in young fish. *J. Anim. Ecol.*, **72**, 156-168.
- 道津喜衛 (1959): アシシロハゼの生態・生活史. 長崎大学水産学部研究報告, **8**, 196-201.
- 遠藤友樹, 金子誠也, 猪狩健太, 加納光樹, 中里亮治, 亀井涼平, 碓井星二, 百成 渉 (2015): 茨城県北浦の沿岸帯におけるチャンネルキャットフィッシュの摂餌特性. 水産増殖, **63**, 49-58.
- 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ンネルキャットフィッシュの年齢と成長. 日水誌, **83**, 18-24.
- 浜田篤信, 春日清一, 久保田次郎 (1998): 霞ヶ浦・北浦の魚類. ミュージアムパーク茨城県自然博物館 (編) 茨城県自然博物館第1次総合調査報告書, ミュージアムパーク茨城県自然博物館, 坂東, p. 227-235.
- HANAZATO, T. and M. YASUNO (1987): Characteristics of biomass and production of cladoceran zooplankton in Lake Kasumigaura, Japan. *J. Limnol.*, **48**, 45-57.
- 半澤浩美, 荒山和則 (2007): 霞ヶ浦における外來魚チャン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.
- 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.
- HORINOCHI, M., G. KUME, A. YAMAGUCHI, K. TODA and K. KURATA (2008): Food habits of small fishes in a common reed *Phragmites australis* belt in Lake Shinji, Shimane, Japan. *Ichthyol. Res.*, **55**, 207-217.
- HU, Z., S. WANG, H. WU, Q. CHEN, R. RUAN, L. CHEN and Q. LIU (2014): Temporal and spatial variation of fish assemblages in Dianshan Lake, Shanghai, China. *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, **32**, 799-809.
- 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.
- 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.
- 茨城県 (2020): 令和2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, 43 pp.
- 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.
- 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.
- 石川智士 (2016): 漁業技術. 水産海洋ハンドブック 第3版 (竹内俊郎, 中田英昭, 和田時夫, 上田宏, 有元貴文, 渡部終五, 中前 明, 橋本 牧編), 生物研究社, 東京, p. 292-293.
- KANEKO, T. and I. HANYU (1985): Annual reproductive cycle of the chichibu-goby *Tridentiger obscurus*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **51**, 1645-1650.
- KANEKO, S., K. KANOU and M. SANO (2019): Comparison of predation risks for small fishes in salt marsh microhabitats in Lake Hinuma, eastern Japan, using tethering experiments. *Fish. Sci.*, **85**, 457-463.
- 加瀬林成夫, 中野 勇 (1961): 霞ヶ浦におけるワカサギの漁業生物学的研究VI. 茨城県霞ヶ浦北浦水

- 産事務所調査研究報告, 6, 1-64.
- 春日井 潔 (2003): ギンブナ. 漁業生物図鑑 新北のさかなたち (上田吉幸, 前田圭司, 嶋田 宏, 鷺見達也編), 北海道新聞社, 札幌, p. 76-79.
- 川前政幸 (1991): フナ, コイの産卵場としての水生植物帯の機能について. 茨城県内水面水産試験場調査研究報告, 27, 135-166.
- 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.
- 熊川真二 (2001): 諏訪湖およびその周辺水域におけるハゼ科魚類の性成熟と諏訪湖における仔稚魚の浮遊行動. 長野県水産試験場研究報告, 5, 25-30.
- LOVE, S. A., Q. E. PHELPS, S. J. TRIPP and D. P. HERZOG (2017): The importance of shallow-low velocity habitats to juvenile fish in the middle Mississippi River. *River Res. Applic.*, 33, 321-327.
- 増子勝男 (2007): ハゼ亜目. 平成調査一新・霞ヶ浦の魚たち (萩原富司, 熊谷正裕編), 霞ヶ浦市民協会, 土浦, 92-101.
- 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.
- Matsuzaki, S. S., N. Takamura, K. Arayama, A. Tomimaga, J. Iwasaki and I. Washitani (2011): Potential impacts of non-native channel catfish on commercially important species in a Japanese lake, as inferred from long-term monitoring data. *Aquat. Conserv.*, 21, 348-358.
- 宮地傳三郎, 川那部浩哉, 水野信彦 (1976): 原色日本淡水魚類図鑑 全改訂新版. 保育社, 大阪, 462 pp.
- 長濱祐美, 福島武彦, 大内孝雄, 湯澤美由紀 (2020): 2005年から2009年の霞ヶ浦全域における植物プランクトン群集. *陸水学雑誌*, 81, 167-178.
- NAGOSHI, 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.
- 中村 誠, 杉浦仁治 (1998): 牛久沼の魚類相について. 茨城県内水面水産試験場研究報告, 34, 77-80.
- 中村守純 (1969): 日本のコイ科魚類. 資源科学研究所, 東京, 455 pp.
- 中谷仁崇, 根本 孝 (2011): コイ. 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>
- 中里亮治, 土屋 卓, 村松 充, 肥後真貴子, 櫻井秀明, 佐治あずみ, 納谷友規 (2005): 北浦におけるユスリカ幼虫の水平分布と個体数密度の長期変遷. *陸水学雑誌*, 66, 165-180.
- NG, H. H. and M. KOTTELAT (2007): The identity of *Tachysurus sinensis* La Cepède, 1803, with the designation of a neotype (Teleostei: Bagridae) and notes on the identity of *T. fulvidraco* (Richardson, 1845). *Elect. J. Ichthyol.*, 2, 35-45.
- 日本陸水学会編 (2006): 陸水の事典. 講談社, 東京, 590 pp.
- 落合 明, 田中 克 (1986): 新版魚類学 (下). 恒星社厚生閣, 東京, 1140 pp.
- 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.
- 大森健策, 加納光樹, 碓井星二, 増子勝男, 篠原現人, 都築隆禎, 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.
- 小沼洋司, 高橋 惇, 鈴木健二, 藤富正毅 (1984): 霞ヶ浦における底生動物の生産に関する研究-1—ハゼ類及びテナガエビの生態と現存量—. 国立公害研究所研究報告, 53, 61-84.
- POST, J. R., L. G. RUDSTAM and D. M. SCHAEEL (1995): Temporal and spatial distribution of pelagic Age-0 fish in Lake Mendota, Wisconsin. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 124, 84-93.
- REYJOL, Y., P. FISCHER, S. LEK, R. RÖSCH and R. ECKMANN (2005): Studying the spatiotemporal variation of the littoral fish community in a large prealpine lake, using self-organizing mapping. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 62, 2294-2302.
- RILEY, S. C., E. F. ROSEMAN, S. J. NICHOLS, P. O'BRIEN, C.

- S. KILEY and J. S. SCHAEFFER (2008): Deepwater demersal fish community collapse in Lake Huron. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **137**, 1879-1890.
- 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.
- SAKAI, H., K. WATANABE and A. GOTO (2020): A revised generic taxonomy for Far East Asian minnow *Rhynchocypris* and dace *Pseudaspius*. *Ichthyol. Res.*, **67**, 330-334.
- 柴田真生, 金子誠也, 碓井星二, 百成 涉, 荒山和則, 加納光樹 (2020): 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. *La mer*, **58**, 101-114.
- 鈴木徳義 (1941): イシモロコ *Pseudorasbora parva* (T. et S.) に於ける追星の発現形式並びにその *P. pumila* M. の発現形式とその相違に就いて. *博物学雑誌*, **38**, 5-12.
- 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 (高橋典子編), 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.
- 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, 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, 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. *日水誌*, **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.
- 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. *日水誌*, **80**, 741-752.
- USUI, S., K. KANOU and M. SANO (2018): Food habits of fishes in a freshwater reed belt in Lake Kitaura, eastern Japan, in summer. *Fish. Sci.*, **84**, 469-476.
- YAMANAKA, H., Y. KOHMATSU and M. YUMA (2007): Difference in the hypoxia tolerance of the round crucian carp and largemouth bass: implications for physiological refugia in the macrophyte zone. *Ichthyol. Res.*, **54**, 308-312.
- 山崎和哉, 平山拓弥, 加納光樹 (2019): 霞ヶ浦の沿岸帯におけるチャネルキャットフィッシュ稚魚の季節的出現と生息場所利用. *水産増殖*, **67**, 41-47.
- 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: 2021年10月12日

受理: 2021年11月19日





## 2004–2018 年の夏季における大阪湾の水質特性の変遷： 河川負荷と COD 濃度に焦点を当てて

坂田晴香<sup>1)3)</sup>\*・中川耕三<sup>2)</sup>・北澤健二<sup>2)</sup>・山本 滯<sup>2)</sup>・森 航大<sup>1)</sup>・  
高柳和史<sup>1)</sup>・菊田昌義<sup>1)</sup>・合田賀彦<sup>1)</sup>・立花義裕<sup>3)</sup>

### Changes in water quality and related environmental conditions of Osaka Bay in summers from 2004 to 2018, focusing on river loads and COD concentrations

Haruka SAKATA<sup>1)3)</sup>\* , Kozo NAKAGAWA<sup>2)</sup>, Kenji KITAZAWA<sup>2)</sup>, Rei YAMAMOTO<sup>2)</sup>, Kodai MORI<sup>1)</sup>,  
Kazufumi TAKAYANAGI<sup>1)</sup>, Masayoshi KIKUTA<sup>1)</sup>, Yoshihiko GODA<sup>1)</sup> and Yoshihiro TACHIBANA<sup>3)</sup>

**Abstract:** Using data collected from 2004 to 2018, the relationships between fluctuation in water quality and river loads were analyzed in eight areas within Osaka Bay, comprising the A-, B-, and C-type areas as designated by the chemical oxygen demand (COD) environmental quality standards. Different trends were confirmed in each area, related to their location in the bay. Decreasing COD concentrations were observed around the Muko River mouth, while concentrations near the Yodo River mouth, near the Yamato River mouth, and in areas at the center of the bay remained unchanged. These stable trends might be attributable to the high COD concentrations in the inflow water at the inner part of the bay, as well as the in situ COD production in the center of the bay. In summary, changes in water quality reflecting river loads were observed in the inner part of the bay, but the effect decreased toward the center of the bay where in situ production might be greater. Therefore, for the future restoration plan in Osaka Bay, different approaches will be required, depending on the characteristics of the individual sea areas.

**Keywords:** *Osaka Bay, COD concentrations, river loads, in-situ COD production*

- 
- 1) 三洋テクノマリン株式会社  
〒103-0012 東京都中央区日本橋堀留町 1-3-17  
Sanyo Techno Marine, Inc. 1-3-17 Nihombashi  
Horidome-cho, Chuo-ku, Tokyo, 103-0012, Japan
- 2) 国土交通省神戸港湾空港技術調査事務所  
〒651-0082 神戸市中央区小野浜町 7 番 30 号  
Kobe Research and Engineering Office for Port  
and Airport, Ministry of Land, Infrastructure,  
Transport and Tourism, 7-30 Onohama-cho,

- Chuo-ku, Kobe-city, 651-0082, Japan
- 3) 三重大学大学院生物資源学研究所  
〒514-8507 三重県津市栗真町屋町 1577  
Mie University, Graduate School of Bioresources,  
1577 Kurimamachiya-cho, Tsu-city, Mie, 514-8507,  
Japan
- \*連絡著者 (Corresponding author):  
sakata@stm.co.jp

## 1. はじめに

1950年代以降の経済成長に伴い、陸域からの人為的な汚濁負荷が急増し、沿岸海域、とりわけ閉鎖性海域における水質汚濁が深刻な問題となってきた。特に瀬戸内海では、1970年の水質汚濁防止法制定後も赤潮が多発するなど水質汚濁の改善がみられず、1973年には瀬戸内海の環境保全を図ることを目的に瀬戸内海環境保全臨時措置法が時限立法として、1978年には瀬戸内海環境保全特別措置法が恒久法として、相次いで制定された。さらに1979年には、瀬戸内海を含む本邦の閉鎖性海域における有機汚濁や富栄養化を改善する目的で、陸域からの負荷を抑制するための水質総量規制（第1次総量規制）が講じられた。これを契機として、化学的酸素要求量（以下、CODと表す）が有機汚濁の指標とされ、生活環境を保全する上で維持されることが望ましい基準値が定められた。

大阪湾内においても、環境基本法（環境省、1993）に基づく利用目的の適応性に応じた海域別の類型指定がなされ、それぞれにCOD基準値が定められた。すなわち、湾口部から湾奥部に向かってA、B、Cの順で3類型が指定され、それぞれCOD基準値は、水浴、自然環境保全を利用目的としたA類型では $2\text{ mg L}^{-1}$ 、工業用水を利用目的としたB類型では $3\text{ mg L}^{-1}$ 、環境保全を利用目的としたC類型では $8\text{ mg L}^{-1}$ とされた。なお、環境省は総量削減の開始以降全国に環境基準点を設けて水質モニタリングを継続しており、大阪湾でも28基準点でモニタリングが行われている。その結果は水質の改善傾向を示しており、環境基準達成状況は2020年時点で66.7%と報告されている（環境省、2020）。

さらに、2001年の第5次総量規制より、CODに加え、全窒素（以下、TNと表す）、全リン（以下、TPと表す）も指定項目となり、水質総量規制が行われてきた。これについても、CODと同様に湾口部から湾奥部にかけてII、III、IVの3類型が指定され、それぞれ環境基準値が定められ、現在に至っている（Table 1）。

一方、2003年に大阪湾再生行動計画（2014年か

ら第2期）が策定され、その活動の1つとして大阪湾再生水質一斉調査が継続実施されている（大阪湾再生推進会議、2019）。この調査の特徴として以下の3点が挙げられる。

- 1) 河川域、湾奥部、湾央部、湾口部まで連続して広範囲のデータを、調査時期、調査方法を揃えて、年に一度の頻度で毎年継続的に取得していること。
- 2) 調査時期を、水質が悪化する夏期としていること。
- 3) 通常あまり調査されないごく沿岸部の、陸域からの負荷を受けやすい調査地点が充実していること。

この特徴により、大阪湾再生水質一斉調査で得られるデータは、大阪湾内はじめ大阪湾に流入する河川の流域圏において、広範囲かつ長年にわたって実施されている環境施策の効果検証に適したものとなっている。とりわけ、河川負荷とその負荷に対する海域の反応という観点から、河川負荷物質濃度の増減を直接反映するごく沿岸部での現象から、河川負荷物質の海域内における分解、再生を反映する湾央部での間接的な現象までが齊一な方法で捉えられていることが注目される。

これまでも大阪湾内の物質循環に関する種々の検討がなされてきたものの、それらの多くは特定の海域に着目したものであった（星加ほか、1998；中嶋ほか、2007；西田ほか、2012）。星加ほか（1998）および中嶋ほか（2007）では、大阪湾における湾奥から湾口への環境傾斜が明らかに示されているが、流入河川の流域圏における環境負荷とそれぞれの河口周辺海域の環境との関係は論じられていない。そのため、湾内に設定された各類型指定海域や各流入河川河口周辺海域における水質特性の違いは未だ明らかではない。

本研究では、大阪湾再生水質一斉調査によるデータを用いて、類型指定海域や環境基準値を踏まえ、湾奥から湾央にかけての変化とともに、流入河川別に負荷の在り方と海域環境との関連を調べた。本データが河口および湾奥に密集しているという特徴を生かし、環境省によるA、B、C類型指定海域を、流入河川の河口位置を考慮してさら

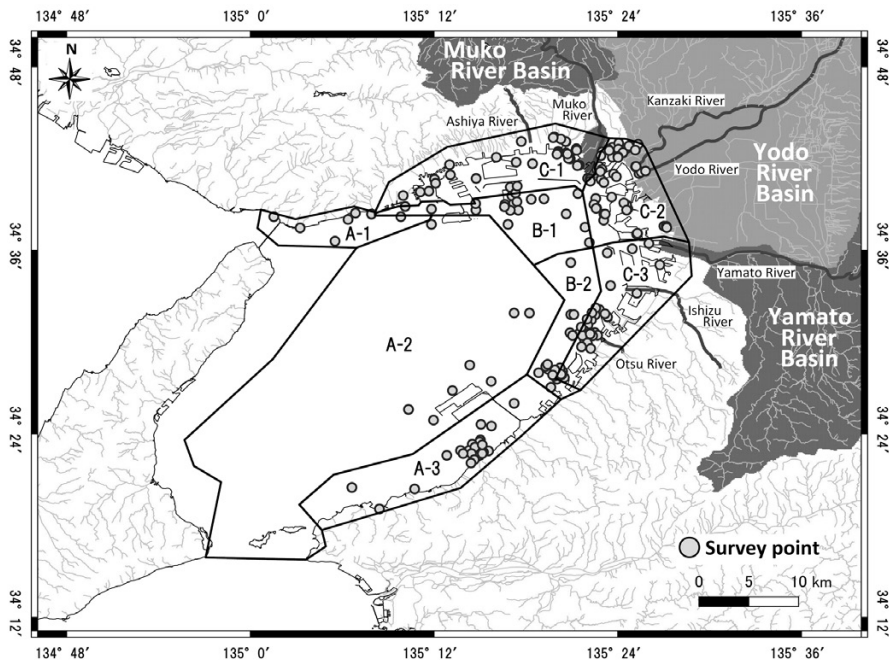


Fig. 1 Eight subdivisions of Osaka Bay demarcated by potential topographical influences of three major river basins (i.e., Muko River Basin, Yodo River Basin, and Yamato River Basin). The open circles indicate the positions of the survey points where the data on nutrients and COD were obtained.

に空間的に細分化し、水質環境の実態把握を試みた。A, B, Cという3類型だけでなく流入河川に応じて細分化した海域毎の状態を把握することは、今後大阪湾内の水質改善を図る上で重要な知見となると考えられる。なぜなら、湾内の環境は海洋学的な過程にも大きく支配されているが、とりわけ湾奥部では河川からの流入負荷の影響を強く受けるからである。

## 2. 解析方法

### 2.1 調査データと解析エリア

本研究では Fig. 1 に示すように、大阪湾の A, B, C 類型指定海域を大阪湾流域別の河川負荷を考慮して地理的に8つの海域に細分化した。エリア区分の際には、国土数値情報(国土交通省, 2009)の流域メッシュデータおよび河川ラインデータを参考とした。大阪湾奥部に流れ込む主要な河川の流域である武庫川流域、淀川流域および大和川流

域に焦点をあて、A, C 類型指定海域をそれぞれ3区分に、B 類型指定海域を2区分に細分化した。結果として、A 類型指定海域は、神戸市沿岸の A-1 海域、湾中部の A-2 海域、泉佐野・泉南沿岸の A-3 海域に、B 類型指定海域は兵庫県東部沖の B-1 海域、大阪府西部沖の B-2 海域に、C 類型指定海域は、武庫川河口周辺の C-1 海域、淀川河口周辺の C-2 海域、大和川河口周辺の C-3 海域に、それぞれ細分された。各海域における COD, TN, TP にかかる環境基準値は Table 1 に示すとおりである。

なお、ここでの流域(武庫川流域、淀川流域、大和川流域)の定義は、解析の便宜上、直接大阪湾に流入する複数の河川を含む広義の流域とし、主要3河川以外の小流入河川は近接する主要河川の流域に含めた(Fig. 1)。

使用するデータは大阪湾再生水質一斉調査による過去15年間(2004-2018年)のデータであり、

Table 1. The environmental standard values for COD, TP and TP ( $\text{mg L}^{-1}$ ) in eight analyzed sea-areas within Osaka Bay

Areas defined in this study	Applicable sea area	Sea area classification and environmental quality standards by the Ministry of the Environment	
		COD	TN and TP
A-1	Around Suma, Tarumi city	Type A COD: $2 \text{ mg L}^{-1}$	Type II
A-2	Central parts of the bay		TN : $0.3 \text{ mg L}^{-1}$ ( $0.0214 \text{ }\mu\text{M}$ )
A-3	Around Izumisano, Sennan city		TP : $0.03 \text{ mg L}^{-1}$ ( $0.0010 \text{ }\mu\text{M}$ )
B-1	Off the Muko and Yodo River	Type B COD: $3 \text{ mg L}^{-1}$	Type III
B-2	Off the Yamato River		TN : $0.6 \text{ mg L}^{-1}$ ( $0.0428 \text{ }\mu\text{M}$ ) TP : $0.05 \text{ mg L}^{-1}$ ( $0.0016 \text{ }\mu\text{M}$ )
C-1	Around the mouth of the Muko River	Type C COD: $8 \text{ mg L}^{-1}$	Type IV
C-2	Around the mouth of the Yodo River		TN : $1.0 \text{ mg L}^{-1}$ ( $0.0714 \text{ }\mu\text{M}$ )
C-3	Around the mouth of the Yamato River		TP : $0.09 \text{ mg L}^{-1}$ ( $0.0029 \text{ }\mu\text{M}$ )

このうち、COD, TN, TP, 溶存無機態窒素 (DIN:  $\text{NH}_4\text{-N}$ ,  $\text{NO}_3\text{-N}$ ,  $\text{NO}_2\text{-N}$ ), 溶存無機態リン (DIP:  $\text{PO}_4\text{-P}$ ), クロロフィル a のデータがそろっている 107 地点からのデータセットを抽出した。さらに、TN と DIN との差から有機態窒素 (以下、org-N と表す) を、TP と DIP との差から有機態リン (以下、org-P と表す) の濃度を求めた。したがって org-N と org-P には溶存有機態と粒状有機態のものが含まれ、いずれも微生物やデトリタスを含むものである。

使用した 107 セットのデータが得られた観測点の位置は、調査年によって異なるが、A-1 海域に 7 点、A-2 海域に 4-7 点、A-3 海域に 3-9 点、B-1 海域に 6-15 点、B-2 海域に 3-8 点、C-1 海域に 8-15 点、C-2 海域に 2-29 点、および C-3 海域に 6-17 点であった。

## 2.2 COD, TN, TP のトレンド解析

2.1 で定義した 8 海域における COD, TN, TP 濃度の水平分布を把握し、その経年変化のトレンド解析をおこなった。また、湾奥海域の COD 濃度と流入河川の COD 濃度との関連性を調べた。

経年変化のトレンドは次のように解析した。まず、各海域内における水平分布の経年変化を把握

するために、過去 15 年のデータにクリギング面補間を施して各年の等値線図を描画し、得られた図より水平分布の経年変化を読み取った。次いで、過去 15 年の年平均変動から LOWESS 平滑化法によりトレンド成分を抽出し、Sen's slope 法よりそのトレンドの傾き (slope 値) を算出した。Slope 値の有意性検定では、水文時系列の傾向変動解析に適した Mann-Kendall 法 (POHLERT, 2015) を用いた。本論では、slope 値で表されるトレンドが有意である場合は減少傾向とし、有意性が確認できなかった場合は横ばい傾向であるとみなした。

湾奥海域と河川における COD 濃度の関連性の解析では、流入河川を次のようにグループ分けした。まず、大阪湾に流入する河川のうち流量の多い 4 河川である武庫川、淀川、神崎川、大和川に注目し、それぞれは近傍にある小河川を含むものとした。次いで、それぞれが流入する海域に注目して、以下の 3 グループに区分した。すなわち、C-1 海域に流入する武庫川、C-2 海域に流入する淀川と神崎川、および C-3 海域に流入する大和川である。そのうえで、各河川 (近傍小河川を含む) の上流、中流、下流における過去 15 年の COD 濃度を大阪湾一斉調査データより引用した。

## 2.3 内部生産

2.1 節で定義した8海域について、COD変動が内部生産（現場における植物プランクトン生産）に由来するか否かを調べた。まず、海域ごとのクロロフィル a-有機物 (org-N, org-P)、塩分-有機物 (org-N, org-P) および塩分-無機物 (DIN, DIP) の関係により、各海域において内部生産を支配しているはずの栄養塩の状態を示した。これをもとに、河川からの負荷、河口との位置関係および湾内流との関係から、各海域における内部生産とその環境支配のメカニズムを考察した。湾奥部のC類型指定海域では河川負荷の影響が大きく、湾中央部のA, B類型指定海域ではその影響が減衰するはずである（星加ほか, 1998）。CODの起源は海域によって異なると考えられるので、各海域のCODについてCOD濃度が比較的高い（環境基準値を超える）データと低い（環境基準値以下）データに分け、それぞれについてorg-N, org-Pおよびクロロフィル aとの相関分析をおこない、さらにそれぞれに対する河川負荷の影響を見るために塩分との関係を解析することとした。その際、クロロフィル aは内部生産の指標として扱い、有機物 (COD, org-N, org-P) との相関が高いほど内部生産の寄与が大きいと解釈した。

また、河口周辺海域 (C-1, C-2, C-3) におけるTNとTPについて表層と底層のTN/TPモル比を算出した。これは、N, P以外の光合成律速要因が満たされている場合に、相対的にNとPのいずれが制限要因となりやすいかを推察するための指標であり、河口周辺海域における栄養塩バランスを示すものとみなした。

## 3. 結果

### 3.1 大阪湾内におけるCOD, TNおよびTPの経年変動性

2004-2018年の各年における表層のCOD, TNおよびTPの等濃度線図をFigs. 2-4に、経年変動のトレンドをFigs. 5-7およびTable 2に示す。大阪湾内におけるCOD, TNおよびTPの経年的な水平分布の変動と濃度変動の傾向をまとめると以下ようになる。

#### (1) COD

表層におけるCOD濃度の水平分布 (Fig. 2) は、C類型指定海域においては年変動が大きいものの、C-1およびC-2海域の湾奥側で基準値  $8 \text{ mg L}^{-1}$  を超える高濃度状態にあった。しかし、2013年以降はその範囲が小さくなり、陸側から沖に向かう等濃度線は疎になり、全域で濃度が徐々に減少していく様子を示している。

B類型指定海域においては、基準値  $3 \text{ mg L}^{-1}$  以下の値は、従前は2011年にB-2海域で一度だけしかみられなかったが、2016年以降は沖側を中心に広くみられるようになった。B-1およびB-2海域では、それぞれの域内で濃度差がみられた。B-1海域では主に湾北部沿岸側のC-1とC-2海域に隣接する領域で、B-2海域でも同じく湾東部沿岸側のC-3海域に隣接する領域で、ともに高い傾向がみられた。

A類型指定海域においては、ほぼ全期間を通して、A-1海域では東部のB-1に隣接する領域で濃度が高くなる傾向、A-3海域では関西国際空港周辺で濃度が高くなる傾向があった。近年ではほぼ全域において  $3 \text{ mg L}^{-1}$  以下におさまっているが、基準値の  $2 \text{ mg L}^{-1}$  を満たしてはいない。

本研究で表層と底層を別けてそれぞれの経年変動のトレンドを解析した結果 (Fig. 5, Table 2) は、表層と底層における変動の関係は単純ではないことを示していた。表層では、C類型指定海域においては、C-2, C-3海域で横ばい、C-1海域で有意な減少 ( $-0.104 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ ) が確認できたが、底層においては、C-1海域に加えてC-2海域でも有意な減少 (C-1:  $-0.059 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ , C-2:  $-0.075 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ ) がみられた。B類型指定海域においては、北部のB-1海域では表層および底層ともに有意に減少 (表層:  $-0.065 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ , 底層:  $-0.057 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ ) していたが、東部のB-2海域では表層および底層いずれも横ばいであった。A類型指定海域においては、依然として基準値 ( $2 \text{ mg L}^{-1}$ ) を超える場合が多いものの基準値を超える地点は年々減ってきている。表層ではA-2とA-3の両海域で減少 (A-2:  $-0.072 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ , A-3:  $-0.078 \text{ mg L}^{-1}$

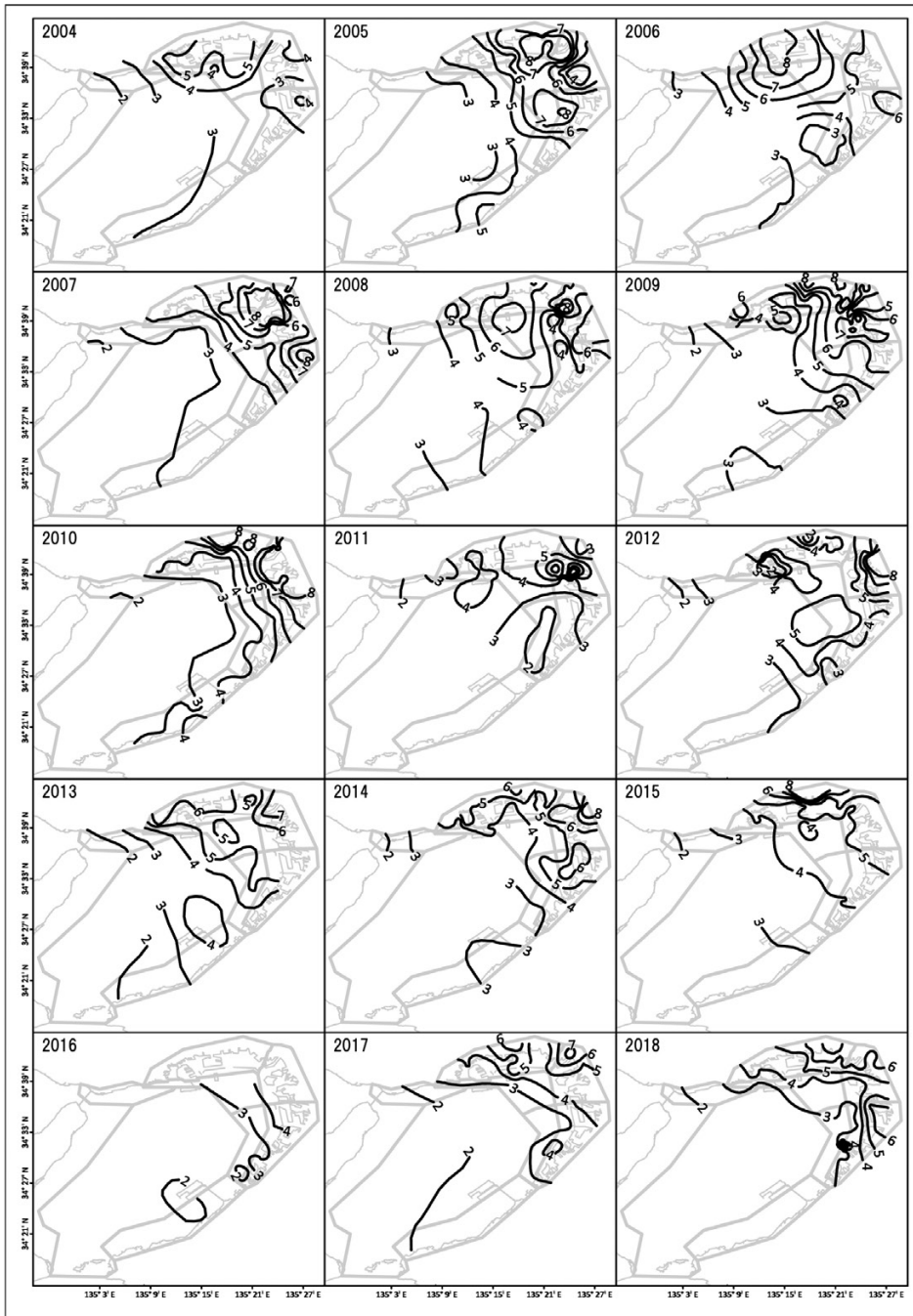


Fig. 2 Distribution of COD (mg L<sup>-1</sup>) in summer at the surface of Osaka Bay from 2004 to 2018.

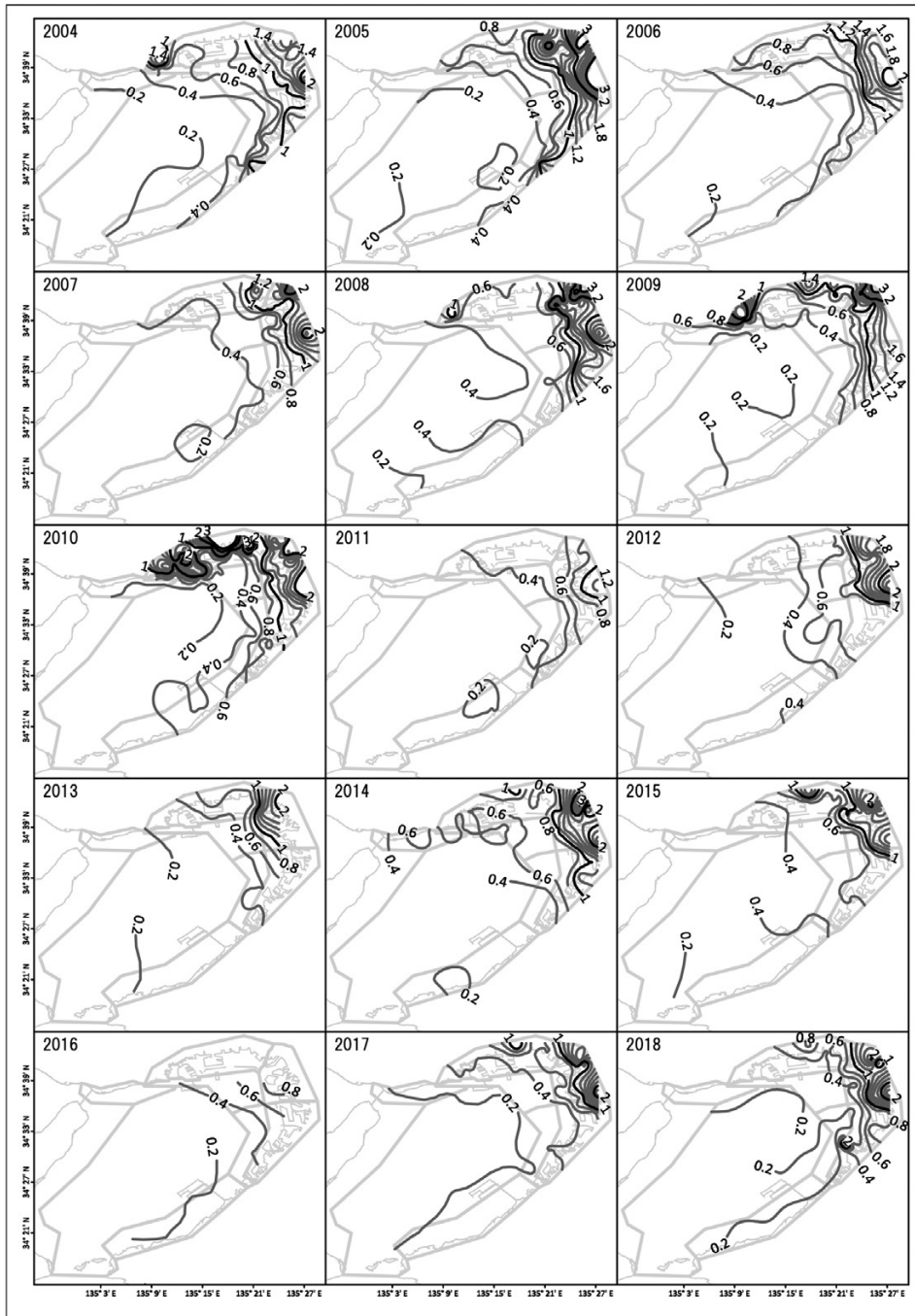


Fig. 3 Distribution of TN ( $\text{mg L}^{-1}$ ) in summer at the surface of Osaka Bay from 2004 to 2018.

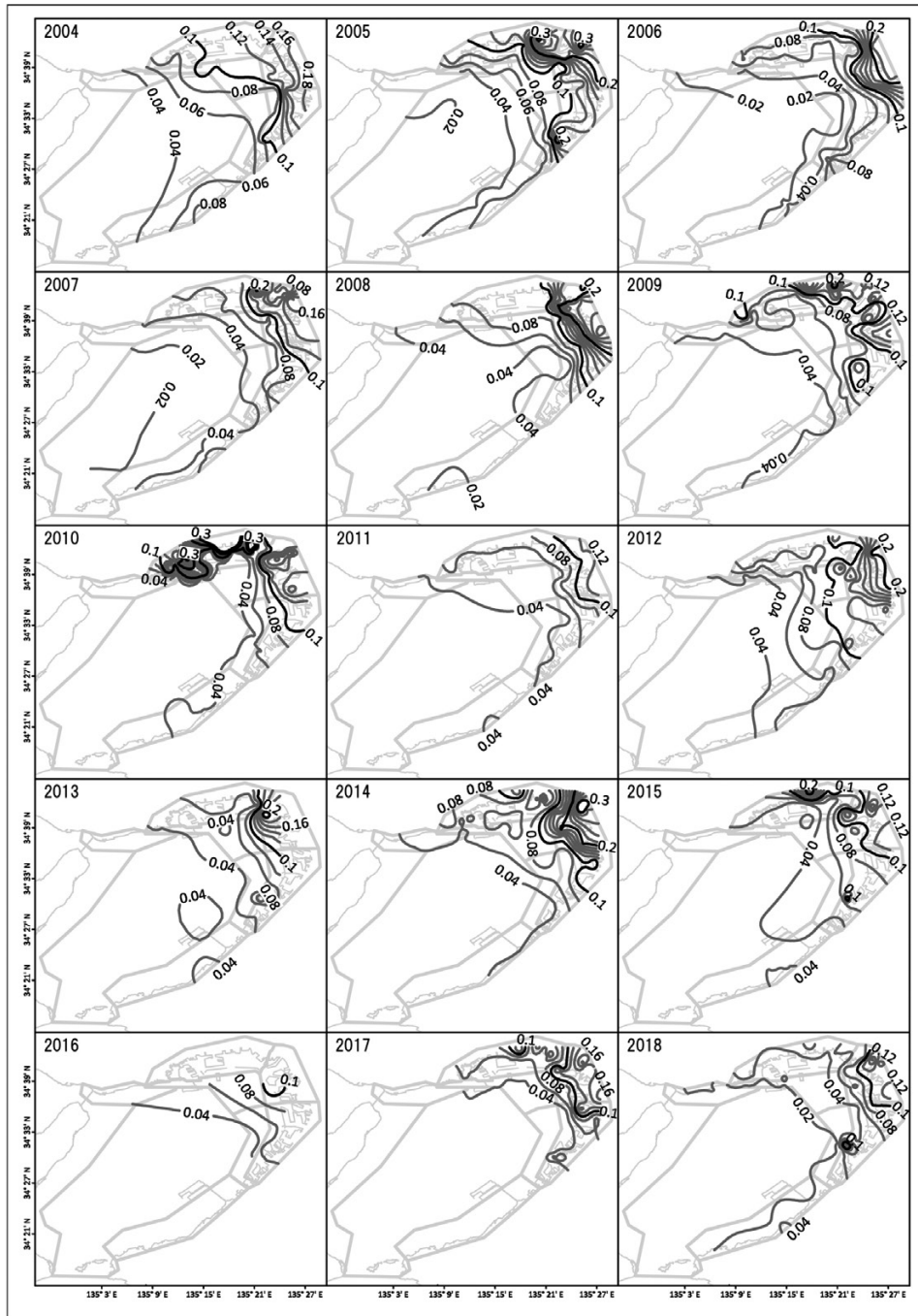


Fig. 4 Distribution of TP ( $\text{mg L}^{-1}$ ) in summer at the surface of Osaka Bay from 2004 to 2018.



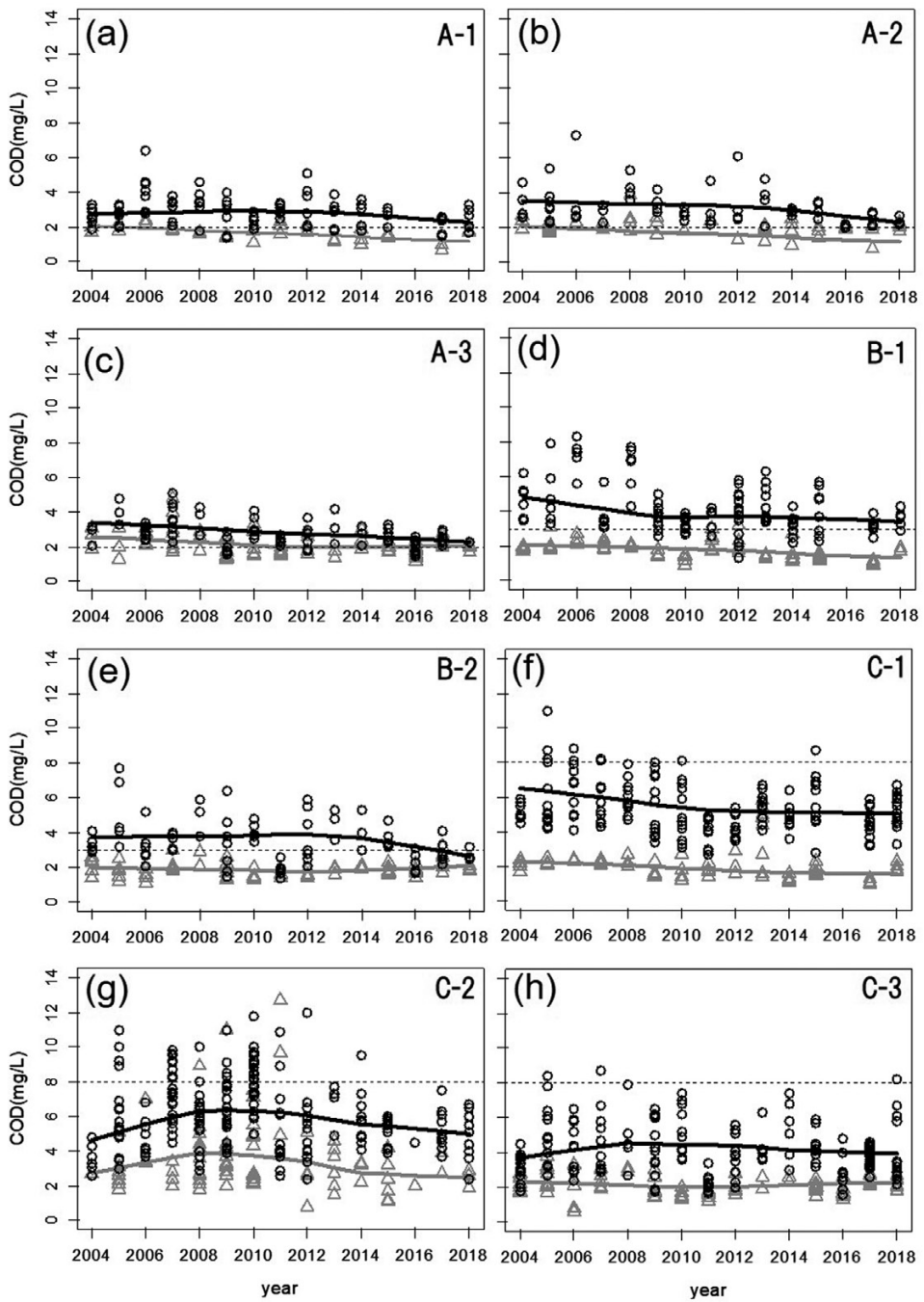


Fig. 5 Temporal changes in COD in the surface (circles) and bottom (triangles) layers in Osaka Bay in summers of 2004–2018. The solid line and grey line show annual trends in the surface and bottom layers, respectively. The broken line indicates environmental standard values in the respective sea area.

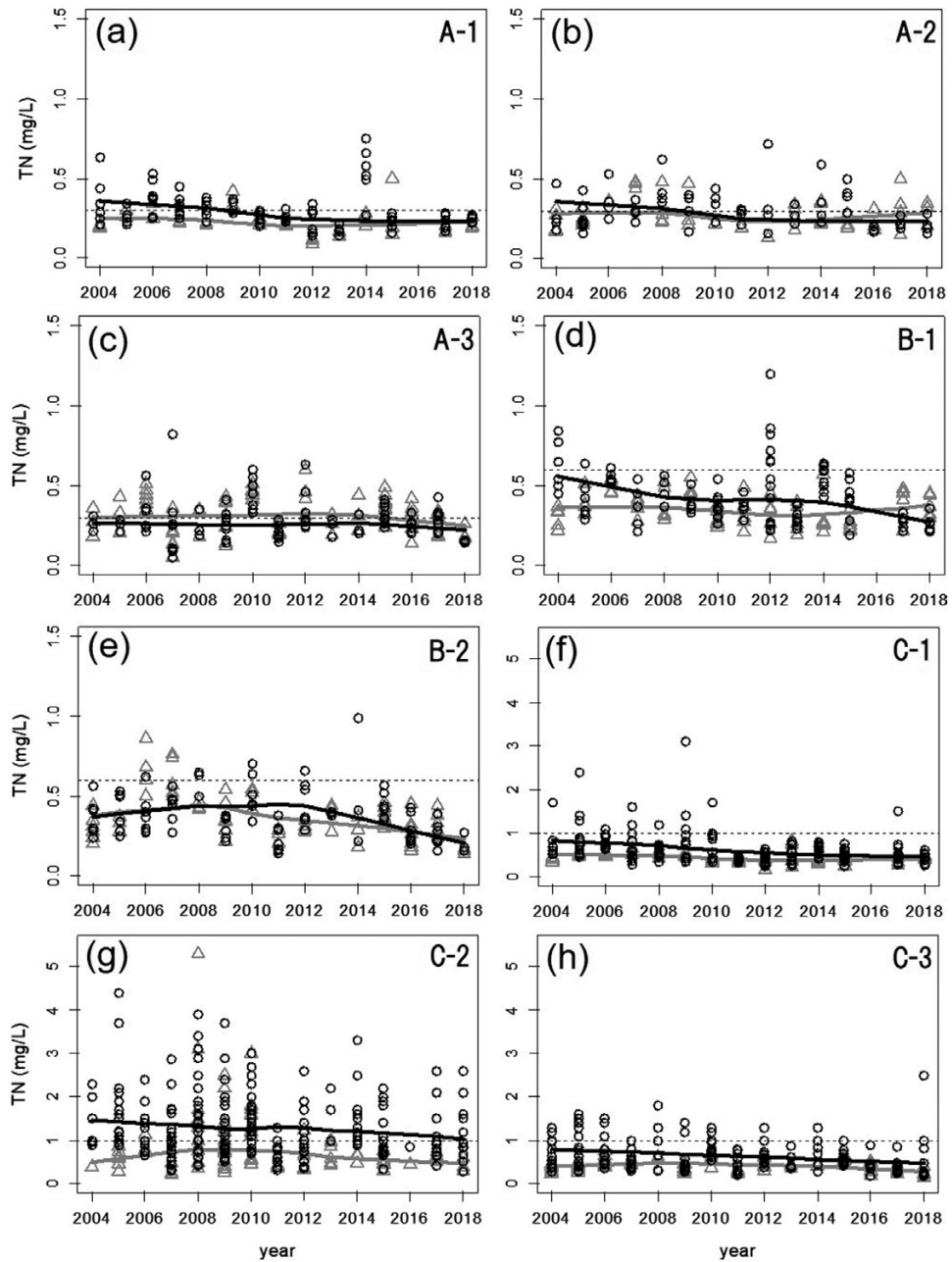


Fig. 6 Temporal changes in TN in the surface (circles) and bottom (triangles) layers in Osaka Bay in summers of 2004–2018. The solid line and grey line show annual trends in the surface and bottom layers, respectively. The broken line indicates the environmental standard values in the respective sea area.

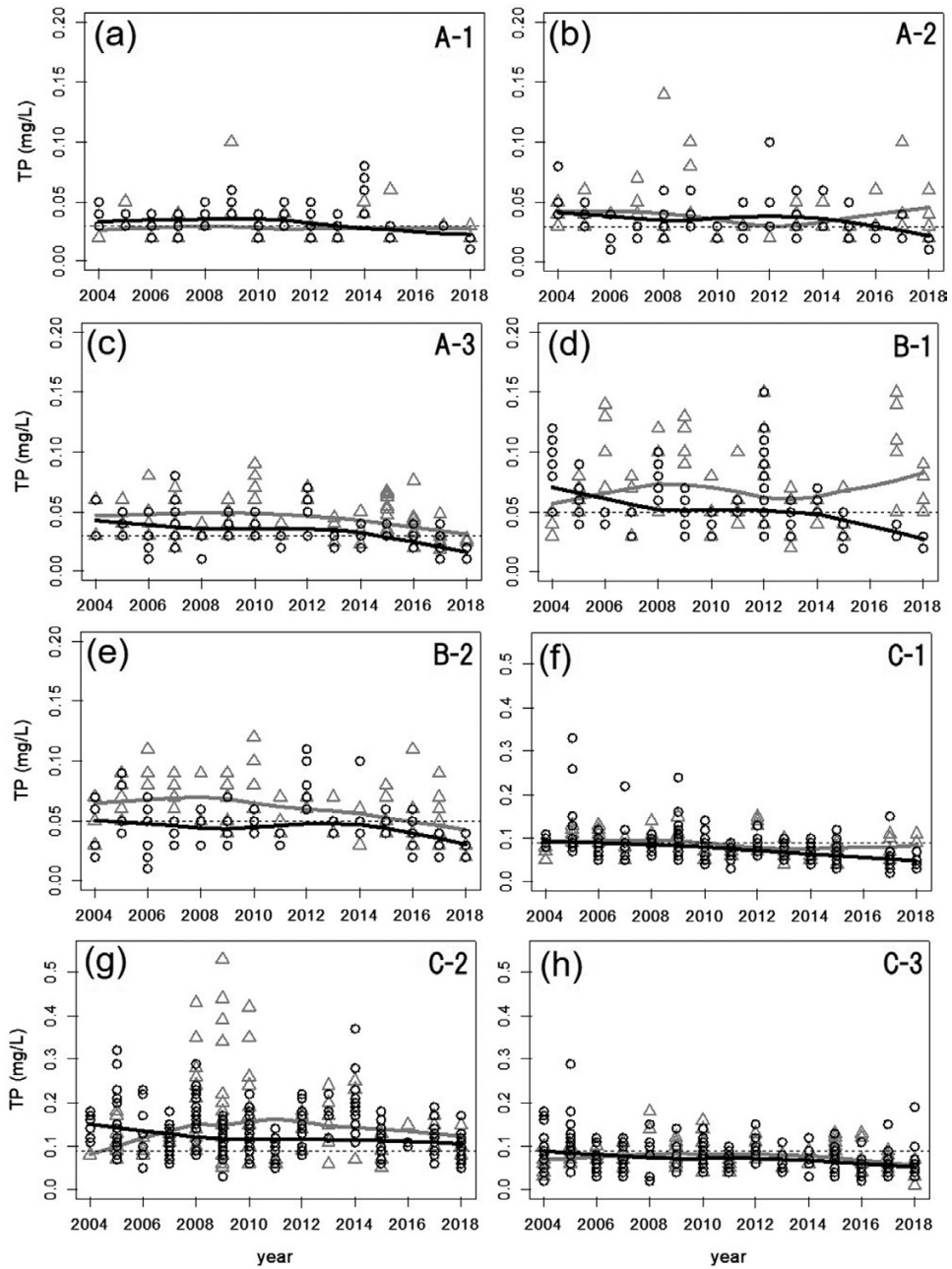


Fig. 7 Temporal changes in TP in the surface (circles) and bottom (triangles) layers in Osaka Bay in summers of 2004–2018. The solid line and grey line show annual trends in the surface and bottom layers, respectively. The broken line indicates the environmental standard values in the respective sea area.

Table 2. Results of trend significance test in COD, TN and TP concentration ( $\text{mg L}^{-1}$ )

	Area	Sen's slope ( $\text{mg L}^{-1} \text{year}^{-1}$ )	Significance	
COD	Surface			
	C-1	-0.104	**	
	A-3	-0.078	**	
	A-2	-0.072	**	
	B-1	-0.065	**	
	Bottom			
	A-1	-0.063	**	
	C-1	-0.059	**	
	B-1	-0.057	**	
	A-2	-0.032	**	
	A-3	-0.043	**	
	C-2	-0.075	*	
	TN	Surface		
		C-1	-0.028	**
C-3		-0.023	**	
B-1		-0.016	**	
C-2		-0.028	**	
A-1		-0.010	**	
A-3		-0.002	**	
A-2		-0.005	*	
Bottom				
B-2		-0.016	**	
C-1		-0.011	**	
C-3	-0.012	**		
A-1	-0.002	*		
TP	Surface			
	C-1	-0.003	**	
	C-3	-0.002	**	
	B-1	-0.002	**	
	C-2	-0.002	**	
	A-3	-0.001	**	
	A-2	-0.001	**	
	B-2	-0.001	**	
	A-1	-0.001	**	
	Bottom			
	B-2	-0.002	**	
A-3	-0.001	**		
C-1	-0.001	*		

\*  $p < 0.05$

\*\*  $p < 0.01$

$\text{year}^{-1}$ ) が確認され、底層では A-1 海域を含めた全ての海域で有意な減少 (A-2:  $-0.063 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ , A-2:  $-0.032 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ , A-3:  $-0.043 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ ) が認められた。

## (2) 全窒素 (TN)

表層における TN 濃度の水平分布 (Fig. 3) は、湾奥の C 類型指定海域 (TN の IV 類型指定海域に相当: 環境基準値が  $1 \text{ mg L}^{-1}$ ) において年変動が大きいものの等濃度線が密であり、陸側から沖に向かい等濃度線が疎になり、濃度が急激に減少していく様子を示している。また、2011 年を除く全期間にわたり、各河口周辺では TN-IV 類型の基準値を超えていることがわかる。

B 類型指定海域 (TN の III 類型指定海域に相当: 環境基準値が  $0.6 \text{ mg L}^{-1}$ ) では、C-2 海域に接する B-1 海域東部で濃度が高い傾向が継続しているものの、全体的に TN-III 類型の基準値を超える地点は年々減ってきており、近年は全海域が基準値以内にあるとみなすことができる。

A 類型指定海域 (TN の II 類型指定海域に相当: 環境基準値が  $0.3 \text{ mg L}^{-1}$ ) では、2004 年から 2010 年にかけて、A-1 海域の B-1 海域に隣接するエリアと A-3 海域の東部陸側の地点で濃度が高い ( $0.4 \text{ mg L}^{-1}$  程度) 傾向が散見されたが、2017 年以降に高濃度は出現しておらず、A-1 および A-3 海域ともにほぼ基準値以内にある。

トレンド解析 (Fig. 6, Table 2) により、表層 TN 濃度が過去 15 年間に、B-2 を除く全エリアで有意に減少したと認められた。底層でも、湾北部の C-1, A-1 海域、および湾東部の C-3, B-2 海域において有意な減少傾向 (C-1:  $-0.011 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ , A-1:  $-0.002 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ , C-3:  $-0.012 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ , B-2:  $-0.016 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ ) がみられた。また、湾東部にあたる A-3 海域では全期間を通して、湾北側の A-1, B-1 および湾中央の A-2 海域では、2015 年以降、底層 TN が表層 TN を上回っていた。

## (3) 全リン (TP)

表層における TP 濃度の水平分布 (Fig. 4) は、湾奥の C 類型指定海域 (TP の IV 類型指定海域に相当: 環境基準値が  $0.09 \text{ mg L}^{-1}$ ) の全域では TP-IV 類型の基準値を超える状態が続き、TN 濃度と同様に等濃度線が密であり、陸側から沖に向かい等濃度線が疎になり、濃度が急激に減少して

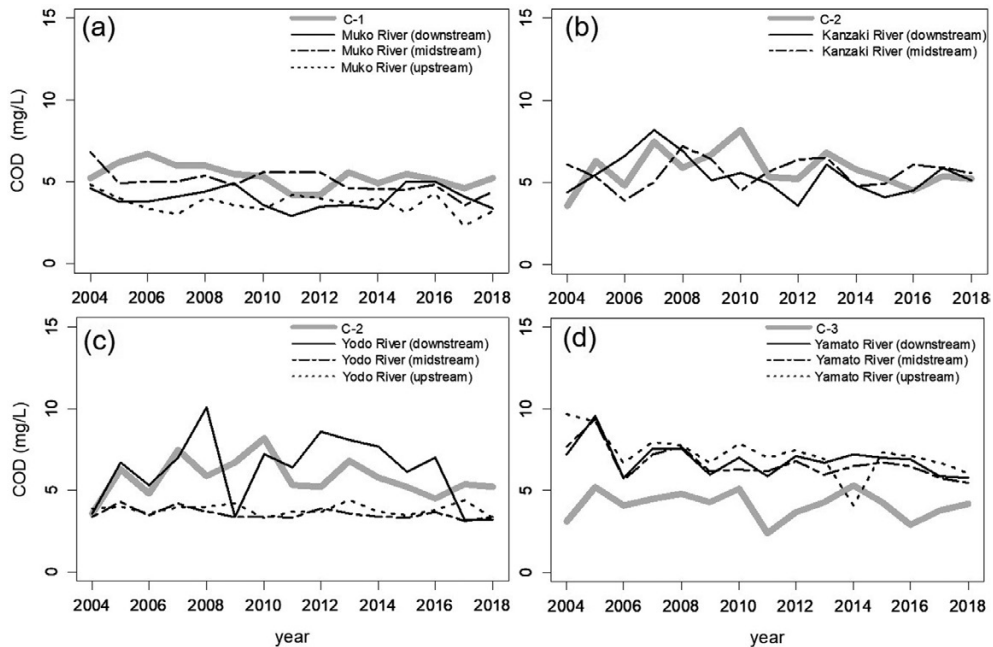


Fig. 8 Time series of the COD concentration in riverine water with a large flow to Osaka Bay and each sea area in 2004–2018. (a) COD concentration in riverine water of Muko River and C-1 sea area. (b) COD concentration in riverine water of Kanzaki River and the C-2 sea area. (c) COD concentration in riverine water of Yodo River and the C-2 sea area. (d) COD concentration in riverine water of Yamato River and the C-3 sea area.

いく様子を示している。近年では C-1 および C-3 海域で基準値以下の地点がみられる。C-1 海域の六甲アイランドや神戸空港の周辺、C-2 海域の淀川河口部では、年によって  $0.2 \text{ mg L}^{-1}$  以上の高濃度値が確認できた。

B 類型指定海域 (TP の III 類型指定海域に相当：環境基準値が  $0.05 \text{ mg L}^{-1}$ ) では、B-1 および B-2 海域の湾奥側で TP-III 類型の基準値を超えることがあったが、2017 年以降はほぼ全域が基準値以下であった。

A 類型指定海域 (TP の II 類型指定海域に相当：環境基準値が  $0.03 \text{ mg L}^{-1}$ ) では、TN と同様に A-3 海域の沖側では基準値以下であるものの、岸側では TP-II 類型の基準値を超えることがあった。2018 年以降では A-1 および A-3 海域ともにほぼ全域が基準値以内となっている。

トレンド解析により (Fig. 7, Table 2), C 類型

指定海域では表層と底層の TP 濃度は同程度であり、A, B 類型指定海域では底層 TP 濃度が表層を上回る傾向がみられた。特に B-1 海域における底層の高 TP 濃度が顕著であった。表層 TP 濃度は全ての海域において有意に減少していた。COD, TN と同じく、武庫川流域の河口周辺である C-1 海域での減少が最も大きい ( $-0.003 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ )。底層においては、湾東側の A-3, B-2 海域と湾北部の C-1 海域で有意な減少 (A-3:  $-0.001 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ , B-2:  $-0.002 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ , C-1:  $-0.001 \text{ mg L}^{-1} \text{ year}^{-1}$ ) が認められた。

#### (4) 河川 COD と河口周辺海域の COD との関係

河川と河口周辺海域における COD 濃度の関連性 (Fig. 8) には、次に述べるように、各河口周辺海域 (C-1, C-2, C-3 海域) で異なる傾向が確認できた。

C-1 海域では、河川 COD 濃度よりも海域 COD 濃度が常に高い傾向がみられた。武庫川下流の COD 濃度は  $2.9\text{--}5.0\text{ mg L}^{-1}$  であり、海域 COD 濃度 ( $4.2\text{--}6.7\text{ mg L}^{-1}$ ) が河川よりも  $1\text{--}2\text{ mg L}^{-1}$  程度高い。

C-2 海域に流入する淀川では、上流と中流の COD 濃度は約  $4\text{ mg L}^{-1}$  で安定しているが下流では変動が大きく、最大  $10.1\text{ mg L}^{-1}$  の高濃度の出現がみられる。また、同じく C-2 海域に流入する神崎川では下流の COD 濃度は  $3.6\text{--}8.2\text{ mg L}^{-1}$  であり、これら下流域での値は海域 COD 濃度の値  $3.6\text{--}8.2\text{ mg L}^{-1}$  とほぼ等しい。一方、C-3 海域においては、大和川下流の COD 濃度 ( $5.8\text{--}9.6\text{ mg L}^{-1}$ ) が海域 COD 濃度 ( $2.4\text{--}5.3\text{ mg L}^{-1}$ ) よりも  $2\text{--}5\text{ mg L}^{-1}$  程度高い傾向がみられる。

### 3.2 COD, TN および TP と塩分との関係

クロロフィル a と有機物 (org-N, org-P) との相関分析 (Figs. 9, 10) より、A, B 類型指定海域と C 類型指定海域とではクロロフィル a と有機物との関係の在り方が異なることが明らかになった。すなわち、A, B 類型指定海域では、COD 濃度が比較的高い (A 類型指定海域では  $2\text{ mg L}^{-1}$  以上、B 類型指定海域では  $3\text{ mg L}^{-1}$  以上) データにおいて、org-N および org-P とクロロフィル a との間に有意な正の相関がみられたが、COD 濃度が比較的低いデータにおいては有意な相関がみられなかった (Figs. 9a-e, 10a-e)。これに対して C 類型指定海域では、C-1 および C-3 海域の COD 濃度が  $8\text{ mg L}^{-1}$  以下の地点において、org-N とクロロフィル a との相関関係が有意であった (Fig. 9f, h)。Org-P とクロロフィル a との間には、COD 濃度にかかわらず全ての地点において有意な正の相関が認められた (Fig. 10f-h)。以上の要素につき、河川からの負荷の程度を推定するために塩分との関係を解析した結果は以下のものであった。

Org-N および org-P と塩分との関係では、湾北部と湾東部とで河川負荷の影響の在り方が異なる傾向がみられた。湾北部 (A-1, B-1, C-1, C-2 海域) では、ほとんどのデータが希釈直線より上に位置している (Figs. 11d, 13e)、もしくは、有意な

相関がない (Figs. 11g, 12c, e, 13d, g, h) ことが明らかになった。一方、湾東部 (A-3, B-2, C-3 海域) ではほとんどのデータが希釈直線上に位置し、負の相関関係が比較的高かった (Figs. 11f, 12d, f, 13f, i)。

DIN と塩分との関係は、湾北部 (A-1, B-1, C-1, C-2 海域) で有意な負の相関が認められ、特に A, B 類型指定海域で相関が高かった (Figs. 11d, 12c, 13d, e)。DIP と塩分との関係は、湾北部沿岸の A-1 および B-1 海域においてのみ負の相関が確認できた (Figs. 11g, 12e) が、その他の海域では有意な相関は見いだせなかった。湾奥の C-1, C-2 海域では、塩分が  $10\text{--}25$  の陸側汽水域で org-N, org-P, DIN および DIP のすべての濃度が著しく高く、ほとんどのデータが希釈直線より上に位置するという、他の海域とは異なる傾向がみられた (Fig. 13a, b, d, e, g, h)。

### 3.3 河口周辺海域における TN/TP モル比

C 類型指定海域における表層の TN/TP モル比は、C-1, C-2, C-3 のいずれの海域においても 16 より大きく (Table 3)、Redfield 比に比べて相対的に N が多い。N の割合は、C-2 海域で 21.4 と最も大きく、C-3 海域、C-1 海域の順に小さくなり、C-1 海域で Redfield 比に最も近かった。これに対して、底層における TN/TP モル比は、C 類型指定海域に共通して表層の約半分程度であり、とりわけ C-2 海域で 10.4 と小さかった。すなわち、C 類型指定海域、特に C-2 海域では、底層で P が相対的に多いことが明らかであった。

## 4. 考察

### 4.1 COD, TN および TP の変動傾向

大阪湾の沿岸域における水質の変動傾向については、過去約 20 年で TN, TP ともに減少傾向にあるにもかかわらず、COD は低下していないことが報告されている (藤原, 2014; 環境省, 2019; 大阪湾再生推進会議, 2021; 藤原ほか, 2021)。このような現象は総量規制が行われてきた他の沿岸域にもみられる現象であるが、いずれも決定的な原因は明らかになっていない。

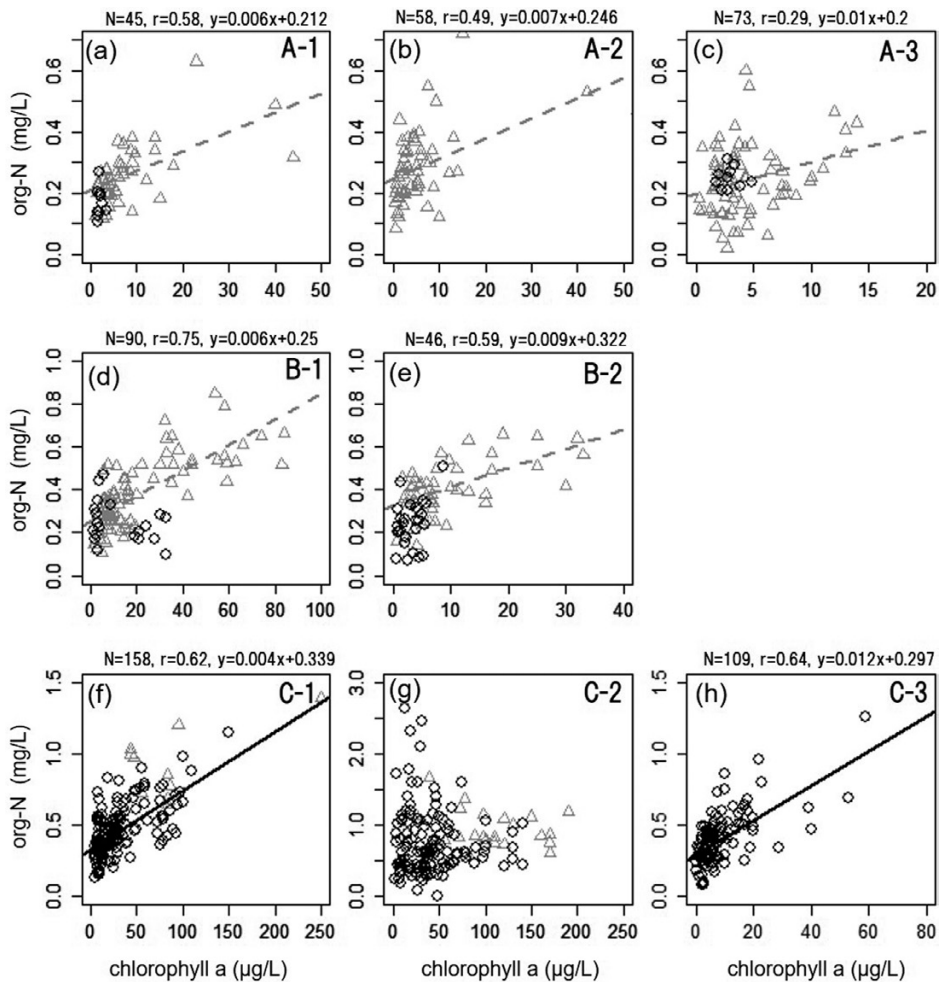


Fig. 9 Correlation between org-N and chlorophyll a in the surface layer of each of eight subdivisions of Osaka Bay (summers of 2004–2018). The triangles indicate the stations where COD exceeded the regulation level, and the circles denote the stations where COD was within the regulation level.

本研究により、COD, TN, TP の経年変動傾向は、湾中央部と河口周辺海域との間だけでなく、湾の北東間や同一海域の表底層間でも異なっていることが示され、今回細分化した海域内においても複雑であることがわかった。これまでの総量規制にかかわる先行研究と同様に、大阪湾におけるCODの環境基準達成度は、湾中央部のA類型指定海域においては、基準値を超える地点は年々減ってきてはいるものの依然として基準値 ( $2 \text{ mg L}^{-1}$ )

を超える場合が多く、2018年時点においても、基準値以下の地点は20%に満たなかった。しかし、沿岸寄りのB類型指定海域においては、2018年には80%以上の地点で環境基準値 ( $3 \text{ mg L}^{-1}$ ) 以下であったこと、ごく沿岸のC類型指定海域においても、近年は多くの地点で環境基準値 ( $8 \text{ mg L}^{-1}$ ) 以下であり、2018年には90%以上の地点で環境基準を達成していたことが確認できた。

河口周辺海域を含むC類型指定海域に着目す

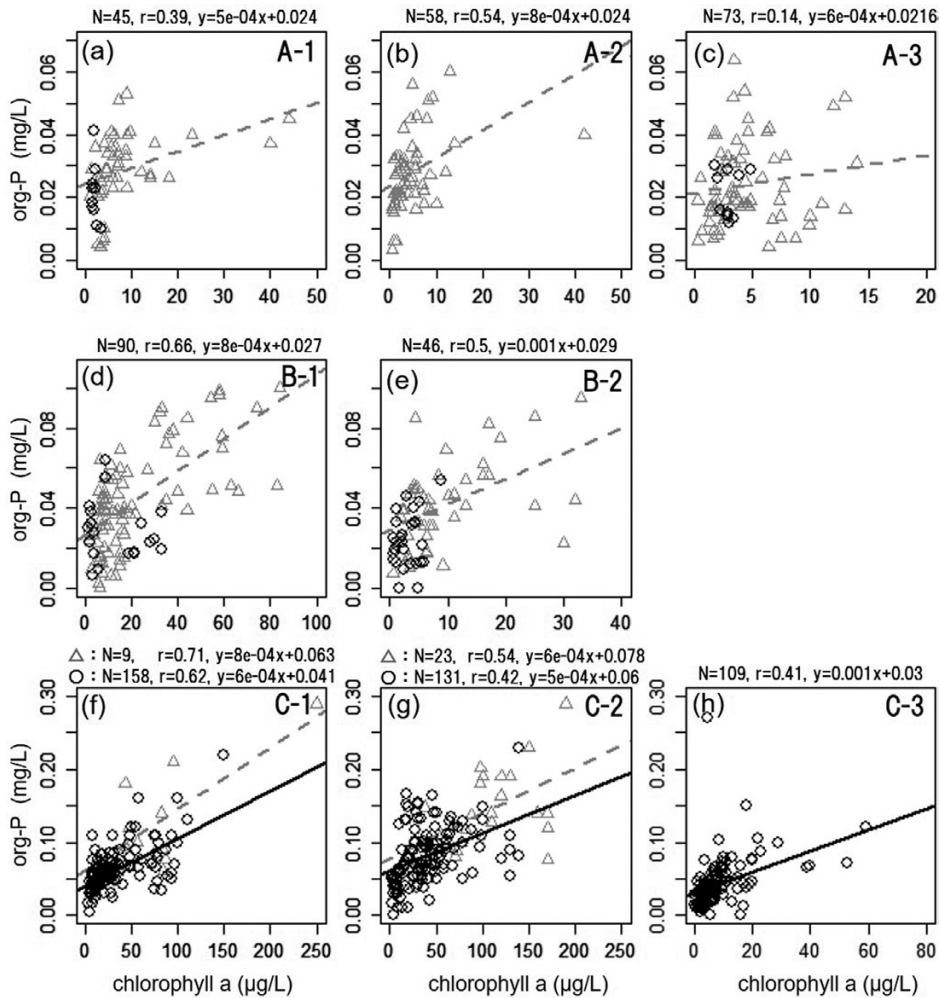


Fig. 10 Correlation between org-P and chlorophyll a in the surface layer of each of eight subdivisions of Osaka Bay (summers of 2004–2018). The triangles indicate the stations where COD exceeded the regulation level, and the circles denote the stations where COD was within the regulation level.

ると、C-1 海域では COD の有意な経年減少傾向が、C-2 海域では COD, TN, TP の持続的な高濃度が、C-3 海域では COD 濃度の不規則な経年変動がみられた。このことは、同じ沿岸域であっても、河川負荷とそれに対する応答が海域で異なっていることを示している。また、海域によって表層と底層における TN, TP 濃度の大小関係が異なることも明らかになった。

C-1 海域で COD が経年的に減少している理由

は、流入する武庫川の下流における COD 濃度が他の河川と比較して低いことにあると考えられる。C-1 海域では、表層と底層における TN および TP のいずれもが有意に減少しており、河川負荷が海域全層で解消されやすいことが窺われる。これに対して、C-2 海域に流入する淀川と神崎川および C-3 海域に流入する大和川の下流の COD 濃度は、河口周辺海域の値とほぼ等しいか、またはそれを上回ることがある。また、C-3 海域では、



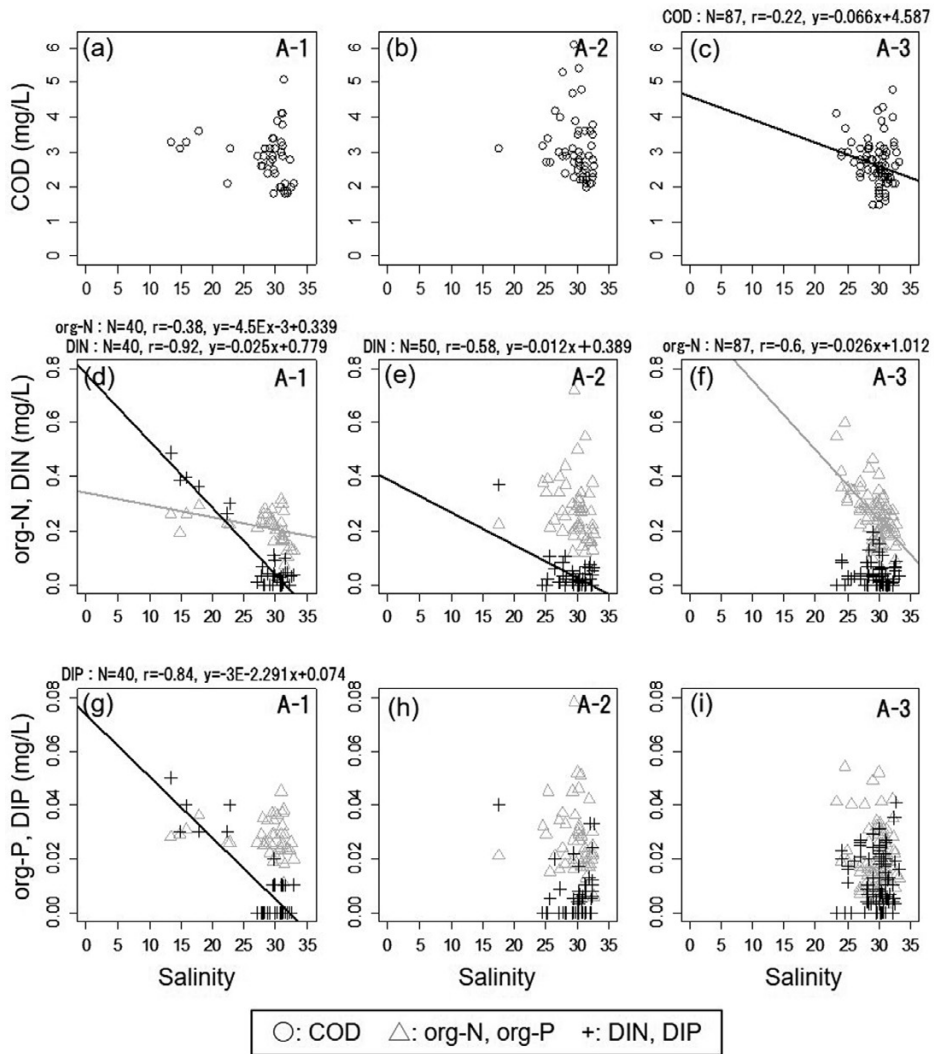


Fig. 11 Correlations between COD, TN, TP, and salinity in the surface layer in each of three subdivisions of Type A area (offshore area) of Osaka Bay in summers of 2004-2018. For Type A area and its subdivisions, see Fig. 1.

org-N, org-P と塩分との負の相関が強く、河川からの COD 負荷が大きく、かつ、海水中濃度に長く反映されやすいことを示唆している。C-2, C-3 海域では、年々の変動が大きくて不規則であるが、その原因も河川負荷が大きだけでなく変動しやすいことにあると考えられる。

TN および TP については、表層ではほぼ全ての海域で濃度が有意に低下していたが、TN と

TP とでは経年変動および供給源が海域および深度によって異なっている可能性も示唆された。表層 TN については、主に湾北部 (A-1, B-1, C-1, C-2 海域) で、DIN と塩分との有意な負の相関が確認できたことから (Figs. 11-13)、主たる起源が河川にあることを示唆していたが、org-N は塩分との相関がない海域 (B-1, C-1 海域) や希釈直線から上方に外れている海域 (C-2 海域) がみられ

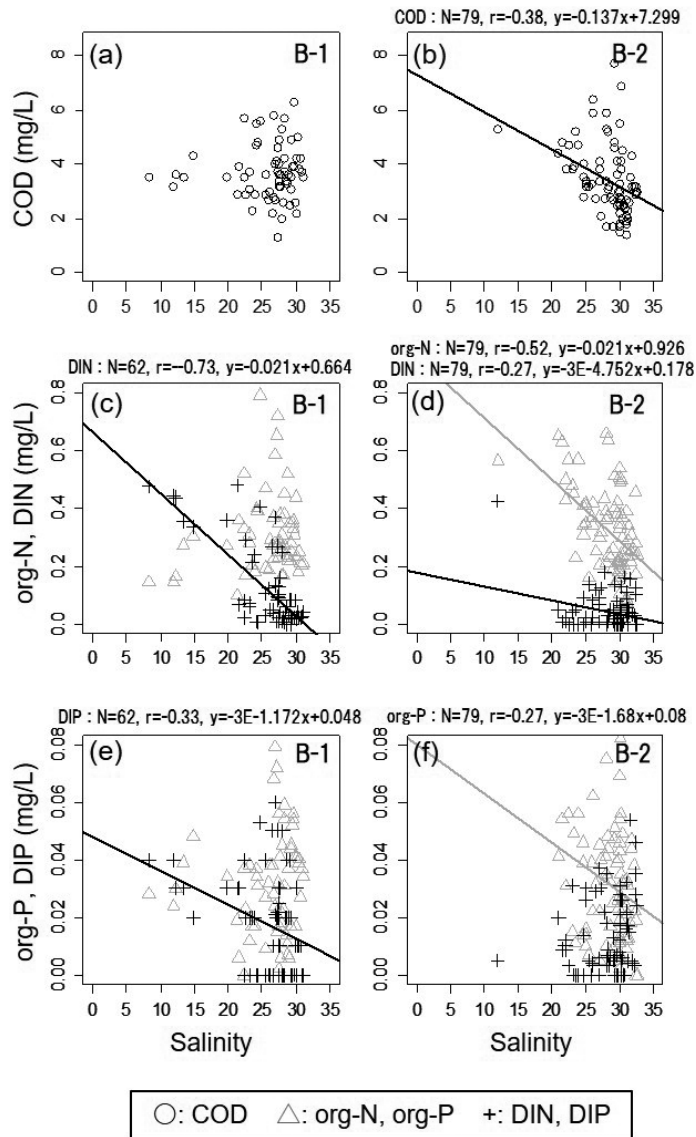


Fig. 12 Correlations between COD, TN, TP, and salinity in the surface layer in each of three subdivisions of Type B area of Osaka Bay in summers of 2004–2018. For Type B area and its subdivisions, see Fig. 1.

たことから、内部生産や底泥溶出の可能性が考えられる。一方で、湾東部（A-3, B-2, C-3 海域）では、DIN と塩分との相関が低い、ないしは、有意な相関が確認できなかったことから (Figs. 11–13)、後述する河川負荷以外の流入が考えられ

る。

表層 TP については、C 類型指定海域（C-1, C-2）や湾東部（A-2, A-3）において DIP と塩分との相関が弱い (Figs. 11–13)。このことは、湾東部における DIN 流入と同様に、表層 DIP の起源

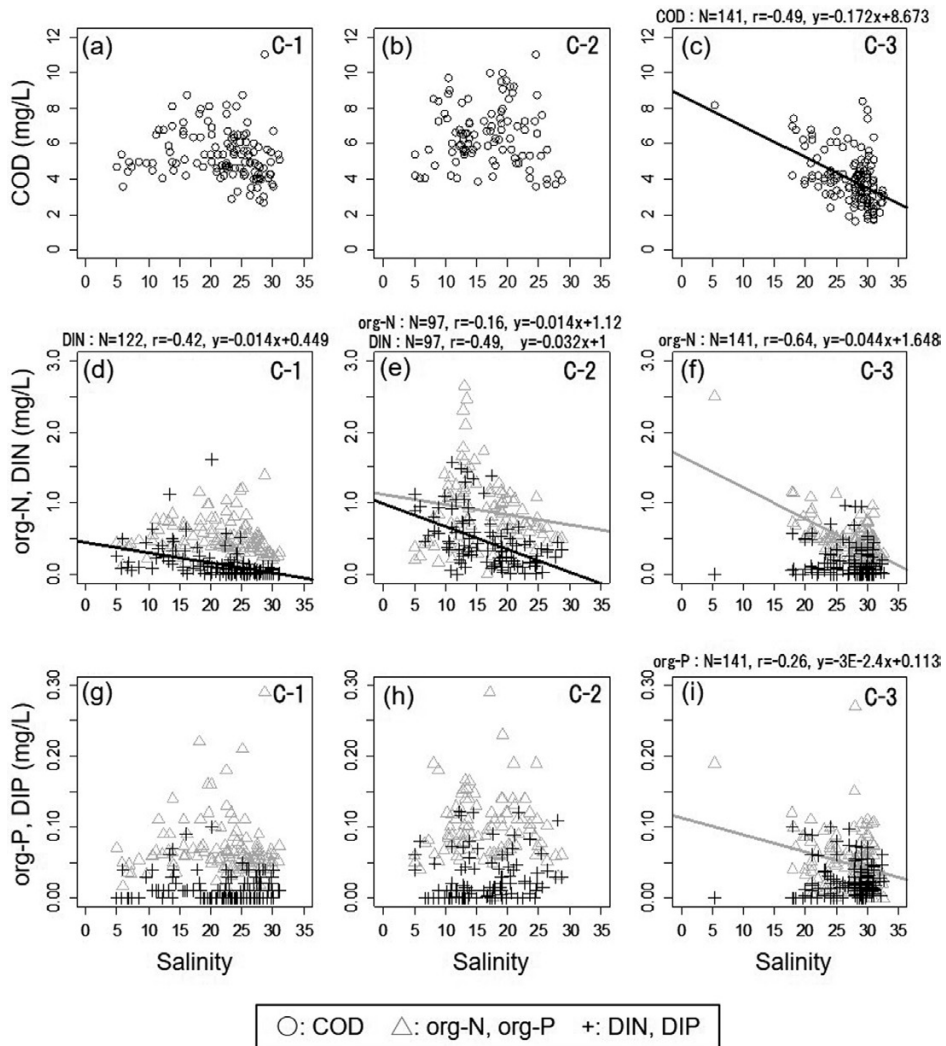


Fig. 13 Correlations between COD, TN, TP, and salinity in the surface layer in each of three subdivisions of Type C area (inner area) of Osaka Bay in summers of 2004-2018. For Type C area and its subdivisions, see Fig. 1.

も河川ではなく、それぞれの海域における底泥ないしは外洋水にある可能性を示唆していると考えられる。これに関連して、西田ほか (2006) や中谷ほか (2012) が、大阪湾南東部における栄養塩の流出入は黒潮の離接岸の影響を受け、栄養塩が海峡底層を通じて湾外から湾内へと流入すると報告していることが注目される。

底層においては、C 類型指定海域では、C-1 海

域で TN と TP ともに減少傾向がみられたが、C-2 海域ではともに横ばい傾向、C-3 海域では TN のみが減少していた。このことは、C-2 および C-3 海域では底層への負荷が経年的に減少しているわけではないことを示している。西田ほか (2006) によると、C 類型指定海域に相当する河道部と沿岸数 km の範囲における底泥は陸起源有機物の影響を受けていると報告している。湾中部で

**Table 3.** Average TN/TP ratio (mol) in C-1, C-2, and C-3 sea areas and the downstream areas of Muko, Yodo, Kanzaki, and Yamato River in summers of 2004–2018

Area	TN/TP molar ratio (15-year mean value)	
	Surface	Bottom
C-1	18.1	11.7
C-2	21.4	10.4
C-3	20.5	11.8
Muko River downstream	38.8	—
Yodo River downstream	16.4	—
Kanzaki River downstream	25.2	—
Yamato River downstream	18.2	—

は、底層 TN, TP 濃度が表層を上回る傾向がみられたことから、底泥からの溶出 (ELDERFIELD *et al.*, 1981; TAKAYANAGI and YAMADA, 1999) が起こっていると考えられた。

注目すべきことは、星加 (2003) および辻野・玉井 (1996) により、A, B 類型指定海域に相当する沖合海域に同心円状の大きな底泥の堆積が確認され、そこでは有機物濃度が比較的高く、その約 8 割は内部生産に由来することが報告されていることである。この事実、河川負荷がダイレクトには及びにくい A, B 類型指定海域では内部生産に起因する有機物の堆積とその分解が起こっていることを示している。

以上をまとめると、河川負荷については、第 5 次総量規制による持続的な TN, TP 削減の効果が大阪湾においても表れつつあるが、現在の大阪湾はまだ再生の途上にあるといえる。C-2 および C-3 海域では河川負荷のさらなる削減が必要であり、A, B 類型指定海域においては堆積泥への対策が課題となると思われる。

#### 4.2 大阪湾における内部生産の特性

大阪湾における COD に対する内部生産の影響については、湾中部と湾奥部だけでなく、武庫川や淀川の河口周辺海域である湾北部 (C-1, C-2, B-1, B-2, A-1) と大和川河口周辺海域を含む湾東部 (C-3, B-2, A-3) とで様相が異なっていること

が窺われた。すなわち、COD の増加に対する内部生産の寄与の程度は、湾奥部よりも湾中部で、湾東部よりも湾北部で大きいと考えられた。

湾中部の A, B 類型指定海域において、COD 濃度が高い地点では org-N, org-P とクロロフィル a との相関が高く (Figs. 9, 10), COD と塩分とは相関がなかった (Figs. 11a, b, c, 12a, b)。このことは、湾中部では内部生産の寄与度が大きいことを示している。一方で COD 濃度が低いときには、org-N, org-P とクロロフィル a との相関が低かった。このことは、湾中部で COD 濃度が低いときの有機物では難分解性成分の比率が相対的に高いことを示している可能性があり、次に示す既往研究の成果とも符合する。すなわち、仲川 (2009) は、大阪湾の沖合域では生分解を受けにくい有機物の占める割合が高くなることを示しており、さらに中嶋ほか (2012) は、陸域から流入した DIN を用いて湾奥部で生産された有機物は沖へと拡散する間に生物分解を受け、湾口部へ達する頃には難分解性有機物が多くなることを示唆している。ごく最近刊行された藤原ほか (2021) によれば、東京湾と伊勢湾においても、栄養塩削減が有機物の量を減らす (COD を下げる) よりも、有機物の質を難分解性の方向へ変えたと報告されている。

湾奥の C 類型指定海域においては、COD 濃度が比較的低い地点でクロロフィル a と org-N,

org-P との正の相関がみられた。また、COD の海水による希釈傾向がみられた C-3 海域とは異なり、湾北部の C-1, C-2 海域では、有機物および無機物ともに河川側の淡水域ではなく汽水域（塩分 10-25）で濃度が高い傾向を示していた。さらに、COD 濃度が河川よりも海域で大きい一方で、DIN と塩分とは有意な負の相関があることもあった。これらのことから、C-1, C-2 海域では、河川起源の DIN による内部生産が大きく、河川から負荷された栄養塩類が河口域で急速に消費されていると解釈できる。特に C-2 海域では、TN/TP 比が底層では低いのにに対して表層では高いこと、org-P とクロロフィル a が正の相関関係にあることから、P が制限要因になりやすい条件にあり、底泥から溶出する P の相対的重要度が大きいと推察できる。したがって、淀川河口周辺を中心とした湾北部では、河川負荷を受けて富栄養状態となり、植物プランクトンが増殖し、生産物の一部は堆積物となって栄養塩（P が重要）の再供給源となり、結果的に内部生産が高まって有機汚濁を持続させているといえよう。

以上のことから、大阪湾の COD の量と質は内部生産にも大きく影響されていることがわかる。藤原ほか（2021）が指摘するように、このような COD 環境の変化が湾内生態系における栄養物質フローに影響を及ぼしている可能性は大きい。したがって、大阪湾における内部生産の支配要因として、河川負荷だけでなく、河口域での有機物の増加と変質、P の負荷に関しては湾内での再生や外洋からの補給にも留意することが重要である。

## 結び

中央環境審議会（2020）の水質将来予測では、これまでの負荷削減を続けた場合、海域の COD 環境基準の達成率は向上しないものの TN と TP の濃度は低下するとされている。一方で、大阪湾再生推進会議（2017）は、従来通りの削減を実施した場合には、湾内で栄養塩類の不足が進行する可能性を指摘している。本研究の結果は、これらの変化が大阪湾内全体で一様に進行するのではないことを確認するものであった。河川からの負荷

の影響が海域によって、また、COD, N, P それぞれによっても異なって発現すること、それには湾内における内部生産が影響していることを示している。今後の大阪湾再生行動計画の推進にあたっては、それぞれの海域における特性に応じたきめ細やかな配慮が求められよう。

近年の COD 経年変動が横ばいとなる傾向は大阪湾に限らず総量規制を行っている国内の閉鎖性内湾に共通する現象（藤原，2014；YAMAMOTO *et al.*, 2021；藤原ほか，2021）であるため、湾内を環境特性に応じて細分化し、それぞれの海域毎のプロファイルを明らかにすることは、全国的な共通課題であるといえよう。

## 謝辞

本研究の解析に使用したデータは「令和元年度大阪湾における環境再生評価検討業務」の一環で収集整理したものを含みます。その評価検討業務の成果取りまとめにあたり大阪市立大学大学院工学研究科の重松孝昌教授および神戸大学大学院工学研究科の中山恵介教授には貴重なご助言を、本稿の執筆に際し東北大学名誉教授の谷口旭博士にご指導を賜り、心より御礼申し上げます。投稿にあたり 2 名の査読者から頂いた数々の有益なコメントは本稿の改善に大きく役立ちました。記して謝意を表します。

## 引用文献

- ELDERFIELD, H., LUEDTKE, N., MCCAFFREY, R. J. and BENDER, M. (1981): Benthic flux studies in Narragansett Bay. *American Journal of Science*, **281**, 768-787.
- 藤原建紀 (2014): 内湾の貧栄養化—窒素・リン負荷量削減が海域の COD, 栄養塩レベルにおよぼす影響—. *沿岸海洋研究*, **52** (1), 11-27.
- 藤原建紀, 鈴木元治, 大久保慧, 永尾謙太郎 (2021): 窒素・リン削減が海域の有機物量 (COD および TOC) に及ぼす影響. *水環境学会誌*, **44** (5), 135-148.
- 星加章, 谷本照己, 三島康史 (1998): 大阪湾における富栄養化と内部生産有機物. *水環境学会誌*, **21** (11), 765-771.

- 星加章 (2003) : 陸域・流域を意識した瀬戸内海の環境. 陸水学雑誌, **64**, 219-224.
- 環境省 (1993) : 環境基本法 <http://www.env.go.jp/hourei/>
- 環境省 (2019) : 平成 30 年度公共用水域水質測定結果 <https://www.env.go.jp/water/suiiki/h30/h30-1.pdf>
- 環境省 (2020) : 令和元年度公共用水域水質測定結果 [https://www.env.go.jp/water/suiiki/r1/r1-1\\_r.pdf](https://www.env.go.jp/water/suiiki/r1/r1-1_r.pdf)
- 国土交通省 (2009) : 国土数値情報 流域メッシュデータ <https://nlftp.mlit.go.jp/ksj/gml/datalist/KsjTmplt-W07.html>
- 国土数値情報 (2006-2009) : 河川データ <https://nlftp.mlit.go.jp/ksj/gml/datalist/KsjTmplt-W05.html>
- 仲川直子, 金澤良昭, 梅本諭, 上村育代 (2009) : 大阪湾表層水中有機物の生分解前後における特性変化について. 財団法人ひょうご環境創造協会 兵庫県環境研究センター紀要, **1**, 25-30.
- 中嶋昌紀, 藤原建紀 (2007) : 大阪湾のエスチュアリー循環流と貧酸素水塊. 沿岸海洋研究, **44**, 157-163.
- 中嶋昌紀, 松本弘史, 矢持進 (2012) : 大阪湾および淀川・大和川における難分解性有機窒素の動態について. 土木学会論文集, **68** (2), I\_1036-I\_1040.
- 中谷祐介, 川住亮太, 西田修三 (2011) : 大阪湾に流入する陸域負荷の実態・変遷と海域環境の変化. 土木学会論文集 B2 (海岸工学), **67** (2), I\_886-I\_890.
- 西田修三, 入江政安, 中辻啓二 (2006) : 大阪湾奥部沿岸域における懸濁態物質の挙動と底泥特性. 海岸工学論文集, **53**, 991-995.
- 西田修三, 川住亮太, 中谷祐介, 村上雄大 (2012) : 大阪湾流域における栄養塩負荷の変遷と現況調査. 土木学会論文集, **68** (7), III\_751-III\_760.
- 大阪府 (2018) : 平成 30 年度における公共用水域及び地下水の水質調査結果について <http://www.pref.osaka.lg.jp/attach/5141/00147557/abc.pdf>
- 大阪湾再生推進会議 (2021) : 大阪湾再生行動計画 (第二期)
- 令和二年度の取り組み成果【本論】令和 3 年 8 月 <https://www.kkr.mlit.go.jp/plan/suishin/seika2.pdf>
- 令和二年度の取り組み成果【概要版】令和 3 年 8 月 <https://www.kkr.mlit.go.jp/plan/suishin/seika2gaiyouban.pdf>
- POHLERT, T. (2015): Non-Parametric Trend Tests and Change-Point Detection, R package version 0.0.1.
- TAKAYANAGI, K. and YAMADA, H. (1999): Effects of benthic flux on short term variations of nutrients in Aburatsubo Bay. *Journal of Oceanography*, **55**, 463-469.
- 辻野陸, 玉井恭一 (1996) : 大阪湾の底質環境とメイオベントスの分布. 南西水研研報, **29**, 87-100.
- 中央環境審議会 (2020) : 水環境部会 総量削減専門委員会 (9 次) (第 5 回) 資料 2 将来予測について [https://www.env.go.jp/council/09water/y0920-05b/mat02\\_1.pdf](https://www.env.go.jp/council/09water/y0920-05b/mat02_1.pdf)
- 山本民次 (2014) : 瀬戸内海の貧栄養化について (再考). 日本マリンエンジニアリング学会誌, **49**, 71-76.
- YAMAMOTO, T., ORIMOTO, K., ASAOKA, S., YAMAMOTO, H. and ONODERA, S. (2021): A conflict between the legacy of eutrophication and cultural oligotrophication in Hiroshima Bay. *Oceans*, **2**, 546-565.

受付 : 2021 年 3 月 31 日

受理 : 2021 年 11 月 23 日

# Comparison of early life histories between two clupeid fishes (*Konosirus punctatus* and *Sardinella zunasi*) in Ariake Sound, Shimabara Bay, Japan

Xiaodong WANG<sup>1)</sup>, Shotaro TOJIMA<sup>2)</sup>, Yuta YAGI<sup>3)</sup>, Izumi KINOSHITA<sup>1)</sup>\*, Shinji FUJITA<sup>4)</sup>, Yuichi HIROTA<sup>5)</sup>, Minoru SASHIDA<sup>6)</sup> and Takuya YAMANAKA<sup>7)</sup>

**Abstract:** The clupeid fishes, *Konosirus punctatus* and *Sardinella zunasi*, are dominant in the larval ichthyofauna of Ariake Sound, Shimabara Bay, where they spawn in spring and spring to summer, respectively. The distribution of two species larvae partly overlapped in the inner estuaries in spring. To clarify the early life histories of both species, the pelagic, demersal and immigrated stages were collected with larva nets, a beam trawl and a seine net, respectively, in Ariake Sound in May 2006 and 2019. While egg and larva distribution of both species spatially fluctuated between two years, both larvae were fundamentally observed to aggregate in the inner parts of the sound. *K. punctatus* and *S. zunasi* used the littoral zone and the inner estuaries as their nursery grounds, respectively, but they overlapped to inhabit some estuaries. Then, the vertical distributions of larvae in the estuary showed that *K. punctatus* was aggregated in the surface layer, and *S. zunasi* was dispersed during all tidal phases. Thus, there is likely less serious competition of larval niche during early larval period between two species in the estuaries.

**Keywords :** *Ariake Sound, Konosirus punctatus, Sardinella zunasi, larval distribution*

## 1. Introduction

Shimabara Bay is the largest tidal flat region with the highest tidal range in Japan. Ariake

Sound (Fig. 1), which is located in the innermost part of the bay, is characterized by having brackish, highly turbid water with strong tidal

1) Usa Institute of Marine Biology, Kochi University, 194 Usa, Tosa, Kochi 781–1164, Japan

2) Fisheries Agency of Japan, 1–2–1 Kasumigaseki, Chiyoda-ku, Tokyo 100–8907, Japan

3) Niigata Field Station, Fisheries Stock Assessment Center, Fisheries Resources Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, Niigata 951–8121, Japan

4) Nishinohon Institute of Technology, 9–30 Wakamatsu-cho, Kochi 780–0812, Japan

5) Fisheries Resources Institute, Japan Fisheries Re-

search and Education Agency, Yokohama, Kanagawa 236–8648, Japan

6) Ecosystem Research Center of Coastal Area, 2–15–1 Etchujima, Koto-ku, Tokyo 135–0044, Japan

7) Fuji City Government, 1–100 Nagata, Fuji, Shizuoka 417–8601, Japan

\*Corresponding author:

Fax: 088–843–4740

E-mail: muhomatu@kochi-u.ac.jp

currents (INOUE, 1980; YAGI *et al.*, 2011). The importance of this upper estuary as a nursery ground has been demonstrated in a wide variety of fish species, including clupeoid fishes, such as *Coilia nasus* (Engraulidae), *Konosirus punctatus*, *Sardinella zunasi* (Clupeidae), and *Ilisha elongata* (Pristigasteridae). *Coilia nasus* is an endemic species (UCHIDA and TSUKAHARA, 1955), and *S. zunasi* and *I. elongata* are likely local stocks in Shimabara Bay (TAKITA, 1980, 2000). All of these species have closely spawning seasons and grounds, while their larvae inhabit the upper estuary from spring to summer (YAGI, 2010; YAGI *et al.*, 2011). It is considered that some larval niche isolation exists between these species as a means of avoiding competition within the estuaries of the sound.

Spawning of these species in the Ariake Sound occurs mainly in spring in *K. punctatus*, in summer in *C. nasus* and *I. elongata*, and in both seasons in *S. zunasi* (TAKITA, 1966, 1967, 1978; WANG *et al.*, 2021a, b). Consequently, in the inner estuaries of the bay, larvae of *K. punctatus* and *S. zunasi* occur both sympatrically and in abundance in spring, while larvae of *C. nasus*, *I. elongata* and *S. zunasi* occur both sympatrically and in abundance in summer (YAGI, 2010; YAGI *et al.*, 2011; WANG *et al.*, 2021a, b). Due to food isolation and slight differences in distribution, larval niche competition was not considered to be intense between *C. nasus*, *I. elongata* and *S. zunasi* in summer (WANG *et al.*, 2021a, b); however, the extent of larval niche competition between *K. punctatus* and *S. zunasi* in spring has not yet been clarified.

This study therefore compared the horizontal and vertical distribution of *K. punctatus* and *S. zunasi* over tidal cycles to clarify the potential for spatial differences in their use of nursery grounds in Shimabara Bay.

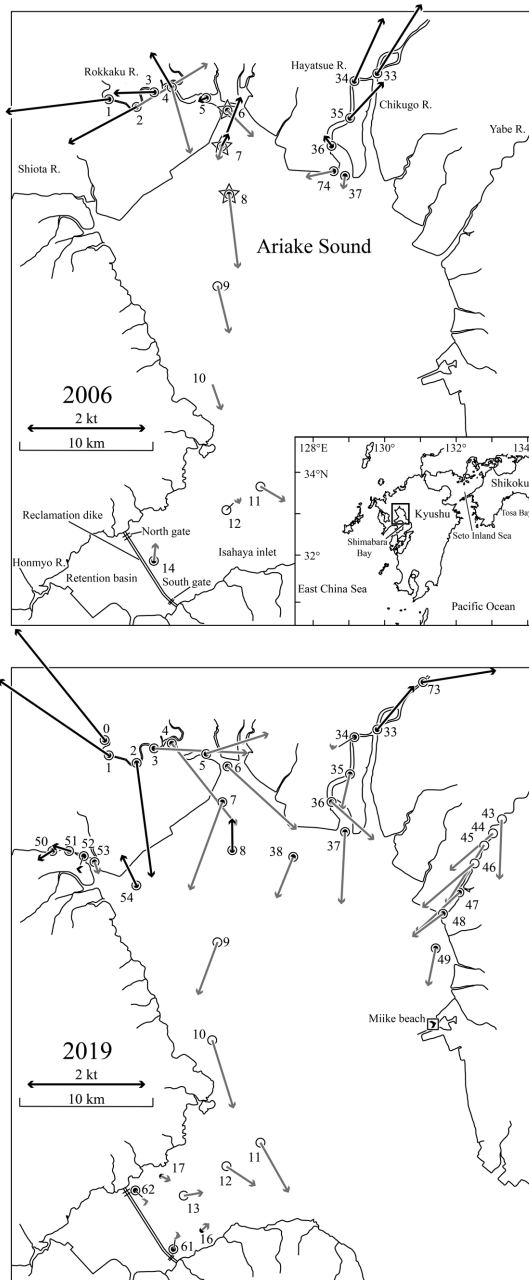
## 2. Materials and Methods

*Konosirus punctatus* and *Sardinella zunasi* eggs and larvae were collected in Ariake Sound in the morning (7:00–12:00) at around spring tides (full moon) in May 2006 and 2019 (Table 1). Pelagic eggs and larvae were collected by oblique tows using a larva net with a mouth diameter of 1.3 m. The mesh apertures of the nets were 0.5 mm at the sea and river-mouth stations, and 1 mm at river stations to avoid clogging of the net by suspended particles. To collect demersal juveniles, beam trawls (width, 1.5 m; height, 0.3 m; 2-mm mesh aperture) were performed using a modification of the method described by KUIPERS (1975). Table 1 shows sampling stations of two years, and the sets of larva net and beam trawl were made during both flood and ebb tides at Stns. 2 and 4 in 2006. A small seine net (1 × 4 m, 1-mm mesh aperture) (KINOSHITA *et al.*, 1988) was also used to collect larvae and juveniles immigrated the littoral zone at Miike beach (Fig. 1).

To examine differences in the size and vertical distribution of the two species relative to the tidal phase, discrete-depth horizontal tows in the surface and middle layers were conducted with a larva net, and a beam trawl on the bottom at Stns. 6–8 of the Rokkaku River (Fig. 1). The horizontal towing in the middle layer were fundamentally followed ZHONG *et al.* (2003) to avoid contaminations with other layer samples. Two or three sets of the three categorized collections were made from flood to ebb tides on 14 May 2006.

The towing distances (m) of the larva net were measured by a flow meter (2030R, General Oceanics), and towing depths (m) by a divers watch (Log Memory 1473, Casio) in 2006, and a depth recorder (DEFI-D10, JFE Advantech) in 2019, attached to the nets. The towing distances (m) of the beam trawl and seine net was moni-





**Fig. 1** Charts showing stations where fish were collected in Ariake Sound, Shimabara Bay, May 2006 and 2019. Open circles (Stns. 0–14, 33–38, 43–54, 61, 62, 73, 74), solid circles (Stns. 0–8, 14, 16, 17, 33–38, 47–54, 61, 62, 73, 74) and the open square (Miike beach) indicate the stations where collections were made by a larva net for pelagic eggs and larvae, beam trawl for demersal juveniles and seine net for larvae and juveniles entering the littoral zone, respectively. Tidal sampling by discrete horizontal tows was performed from flood to ebb tides at Stns. 6–8 (stars) in 2006. Solid (flood tide) and shaded (ebb tide) arrows show the tidal direction and speed (kt) at a depth of 1 m when surveys were made at each station.

**Table 1.** Sampling schedule for stations where fish collections (see Fig. 1) were made in Ariake Sound, May 2006 and 2019

Year	Date (May)	Station	
		Flood tide	Ebb tide
2006	12		8 <sup>*2</sup> , 9, 10 <sup>*2</sup> , 11, 12, 14
	13 <sup>*1</sup>	1–5	2, 4, 6
	14	6 <sup>*3</sup> , 7 <sup>*3</sup> , 8 <sup>*3</sup>	6 <sup>*3</sup> , 7 <sup>*3</sup>
	15	33–36	37, 74
2019	16		9–13, 16, 17, 61, 62
	17	8, Miike	43–49
	18	33, 73	34–38, 6, 7
	19 <sup>*1</sup>	50–52, 54	3–5, 53
	20	0–2	

<sup>\*1</sup>: spring tide; <sup>\*2</sup>: only observing water parameters; <sup>\*3</sup>: tidal collection from discrete layers.

tored using a GPS (Colorado 300, Garmin in 2006; GPSMAP 64s, Garmin in 2019).

The number of individuals ( $n$ ) was converted to density ( $N$ :  $n \times 100 \text{ m}^{-2}$ ) using the following equations:

$$N_{LN} = (n \times d \times 100) / (A \times D)$$

where  $A$  is the area ( $\text{m}^2$ ) of the larva net,  $D$  is the towing distance (m), and  $d$  is the towing depth (m) for the larva net;

$$N_{BT, SN} = (n \times 100) / (w \times D)$$

where  $w$  is the width (m) of the beam trawl and seine net, and  $D$  is the towing distance (m) for the beam trawl and seine net.

All samples were initially fixed with ca. 10% field-water formalin. Eggs and larvae were immediately sorted and preserved in 10% formalin and 99% ethanol, respectively. Eggs and larvae of *K. punctatus* and *S. zunasi* were distinguished by UCHIDA (1958), MITO (1961), TAKITA (1966) and KURODA *et al.* (1983). The developmental stages of eggs and larvae were assessed by NAKAI (1962) and KENDALL *et al.* (1984), respectively. Unlabeled lengths indicate body length (notochord length for preflexion (including yolk-

sac larva) and flexion larvae, and standard length for postflexion larvae). The mean body lengths at different tidal collection stations were compared by one-way ANOVA using the Games-Howell *post hoc* multiple comparison test using a significance level of  $\alpha = 0.05$ . To ascertain whether there was any difference in size preference on prey between the two fishes, a maximum of 100 specimens of each species that were collected from the two species most overlapped stations (Stns. 48 and 54 in 2019; Fig. 1) were randomly selected and their mouth size (SHIROTA, 1970) was measured. The data of mouth size were compared by ANCOVA using a significance level of  $\alpha = 0.05$ .

At each sampling station, temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) and salinity were measured at 0.5-m intervals from the surface to the bottom using STD (AST500-P, Alec Electronics), and turbidity measured at 1-m intervals from the surface to the bottom using a Water Quality Checker (WQC-22A, TOA DKK) in 2006. In 2019, these all physical parameters could be observed at 0.5-m intervals by a Compact-CTD (ASTD102, JFE Advantech). The current velocity was measured with an ADCP (WHSZ1200-I-UG12, RD Instruments) at 0.5-m depth intervals from a depth of 1-m to the bottom.

### 3. Results

#### Physical environment

Although it was same season between two years, water temperatures were markedly higher in 2019 (Fig. 2). In 2006, temperatures were somewhat higher in the rivers than sea, but there was little difference between the sea and rivers in 2019. Marked haloclines were observed between the estuary and upper river reaches, and these are attributed to the tidal exchange of water except the Shiota River in 2019. In 2006, Isahaya inlet blocked with the Honmyo River

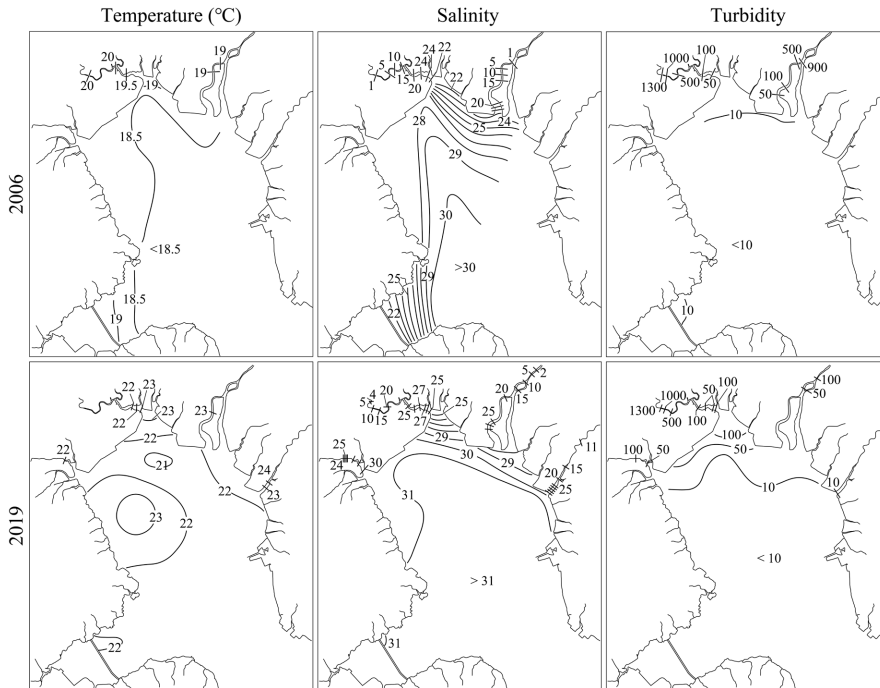


Fig. 2 Horizontal distribution of physical parameters at 0.5 m depth (turbidity measured at 1-m depth in May 2006) at each station when fishes were collected in May 2006 and 2019.

showed unusual halocline horizontally. Waters around estuaries were very turbid, while open bay and Isahaya inlet waters were relatively lower. In the rivers, much more turbid waters were born in the Rokkaku and Hayatsue Rivers in 2006, but the latter became considerably less turbid in 2019. Flood and/or ebb current speed  $> 1$  kt were frequently measured in the Rokkaku, Hayatsue, Yabe Rivers and open bay, whereas relative weaker current speeds were found in the Isahaya inlet and Shiota River (Fig. 1).

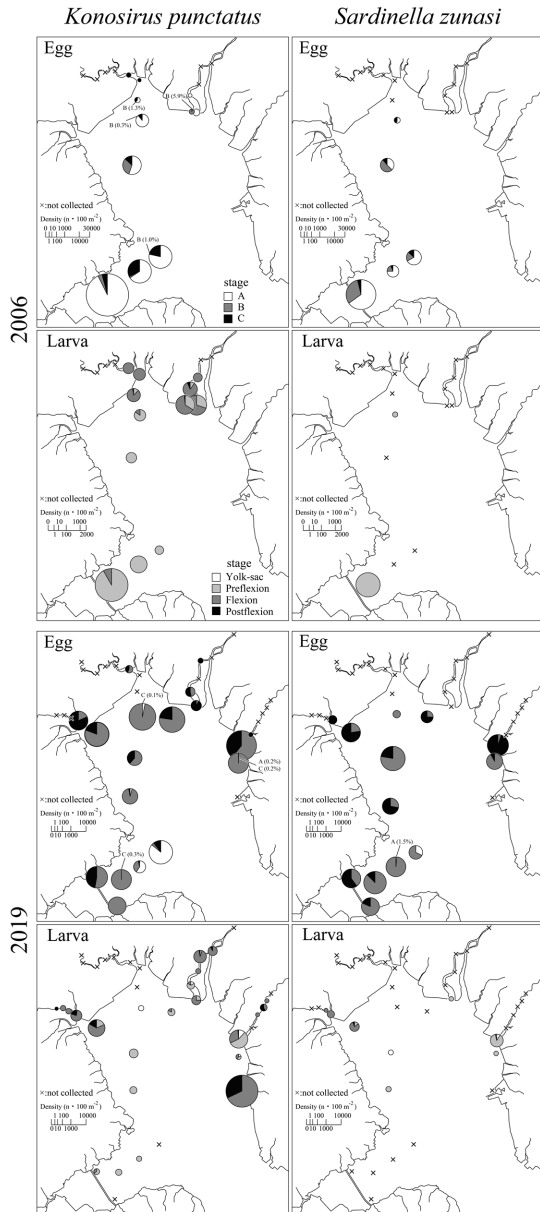
#### Horizontal distributions of eggs and larvae

2006: A total of 9,684 *Konosirus punctatus* and 1,955 *Sardinella zunasi* eggs, chiefly at the A-stage of development, were collected outside the inner estuaries, both species being aggregated in Isahaya inlet. Inside rivers, little eggs were

found in both species (Fig. 3).

A total of 1,452 *K. punctatus* larvae (2.7–14.7 mm with a modal size at 10–11 mm) and 99 *S. zunasi* larvae (3.1–8.3 mm with a modal size at 3–5 mm) were sampled by the larva net, while the beam trawl captured neither *K. punctatus* nor *S. zunasi* larvae in any stations (Figs. 3, 4). Like eggs, both larvae were more abundant in Isahaya inlet, but *K. punctatus* larvae were appeared inside rivers. Developmental stages of *K. punctatus* were earlier in the Isahaya inlet than Rokkaku and Hayatsue estuaries.

2019: A total of 9,804 *K. punctatus* and 3,780 *S. zunasi* eggs, chiefly at the B and C-stages of development, were collected from the Isahaya inlet to the inner estuaries, where the *K. punctatus* were more aggregated than the *S. zunasi*. The latter eggs were not observed in the Rokkaku



**Fig. 3** Horizontal distribution of early stages of *Konosirus punctatus* and *Sardinella zunasi* collected by larva net and seine net in Ariake Sound, May 2006 and 2019. Densities at Stns. 7 and 8 in 2006 were averaged those of discrete horizontal tows for flood and ebb tides at each station, and at other stations, oblique tow data were used. The diameter of each circle is drawn in proportion to the square root of density ( $n \times 100 \text{ m}^{-2}$ ).

and Hayatsue Rivers. However, there were dominantly A-stages eggs of *K. punctatus* only near the mouth of Isahaya inlet (Fig. 3).

A total of 817 *K. punctatus* larvae (2.9–15.5 mm with a modal size at 9–10 mm) and 128 *S. zunasi* larvae (3.1–13.1 mm with a modal size at 3–4 mm) were collected using the larva net. Compared to eggs, *K. punctatus* larvae were found further upstream in rivers except the Rokkaku River, being scarce in the Isahaya inlet. The *S. zunasi* larvae were considerably scantier than *K. punctatus* larvae, being distributed almost in the mouth of the Shiota and Yabe Rivers, and absent in the Isahaya inlet. A total of 61,282 *K. punctatus* larvae [ $14,419 \times \text{haul}^{-1}$  (ca. 50 m distance), mainly at the flexion stage, 9.4–16.4 mm with a modal size at 11–12 mm] were collected in the littoral zone of Miike beach, but no *S. zunasi* larvae being occurred at this site.

#### Tidal distribution

Dominant tidal currents entirely affected the vertical structure of the water column at Stns. 6 (river mouth), 7 (just outside the river mouth) and 8 (sea) (Fig. 5). Higher temperatures, lower salinities and higher turbidities were gradually accounting upper estuary. The current flowed up and down, mixing vertically, but was marginally stronger at the surface than in the bottom layers at all stations. Waters near the bottom were more turbid when current speed over 0.5 kt during both tides at three stations.

Most of *K. punctatus* eggs, predominantly with A stage, occurred at Stn. 8 and the eggs gradually developed as upper estuary. There, however, were only a few eggs and larvae of *S. zunasi* at only Stn. 8, where the *K. punctatus* eggs were more abundant in the surface and middle layers during flood and high tides, respectively. In *K. punctatus*, Stn. 7 yielded most larvae, being assembled at the surface in all stations (Fig. 6).

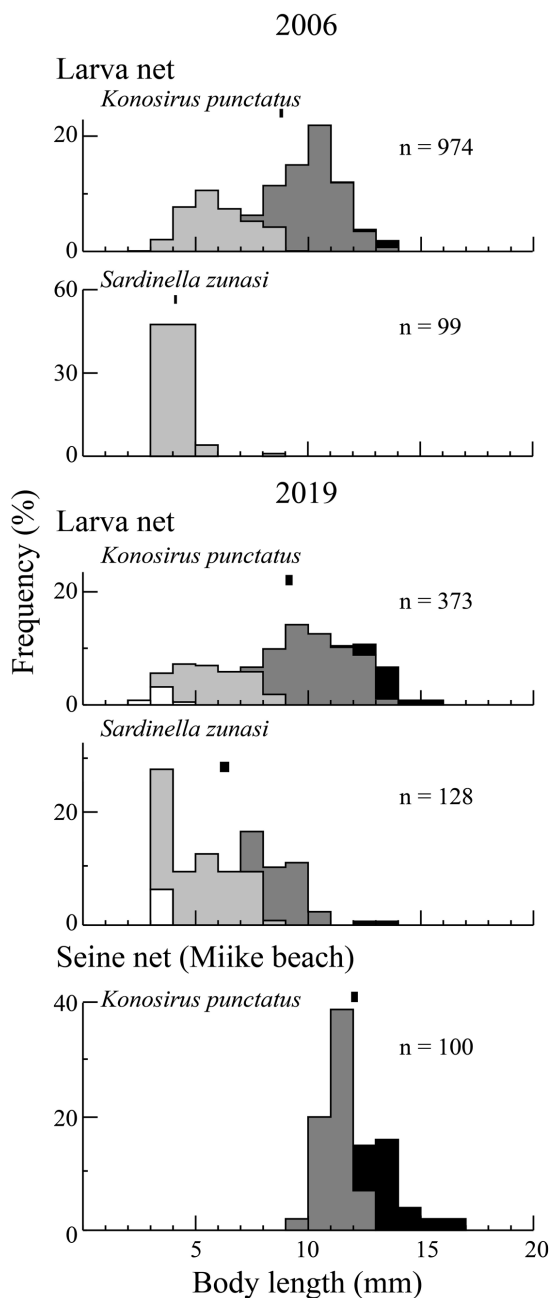


Fig. 4 Size and developmental-stage frequencies for *Konosirus punctatus* and *Sardinella zunasi* collected in Ariake Sound, May 2006 and 2019. The thick bar above each histogram denotes mean  $\pm$  SE of body length. The patterns of larval developmental stages are the same as those in Fig. 3.

The larvae were more developed and larger at Stns. 6 and 7 than Stn. 8 (Fig. 7).

#### Comparison of mouth size

Larval mouth sizes were significantly larger in *Sardinella zunasi* than *Konosirus punctatus* especially under the flexion stage (Fig. 8).

#### 4. Discussion

Temperatures were entirely ca. 3°C higher in 2019 than in 2006. TAKEUCHI (2012) and our stocked data from 2002 to 2013 indicated temperatures suddenly fluctuated from ca. 19°C in early May 2005 to 21–23°C in later May 2002, 2003, 2009 and 2013. Thus, the differentiation between 2006 and 2019 should be attributable to seasonal rising for the short term rather than a global warming. Usually, there are hardly differentiation of salinities as ca. 30 between Isahaya inlet and open bay (YAGI *et al.*, 2011; TAKEUCHI, 2012; SIMANJUNTAK, 2016). Accordingly, the horizontal halocline in 2006 could be definitely due to discharging land waters from the retention basin by irregularly opening the north and south gates of the reclamation dike (Fig. 1) (per. commu. from Nagasaki Station, Kyushu Regional Agricultural Administration Office, 2006).

The eggs of both species were primarily at A and B-stages of development in May 2006 and 2019, respectively (Fig. 3). When ca. 28°C in July 2016, most of *Sardinella zunasi* eggs were under C-stage (WANG *et al.*, 2021b). Accordingly, the difference of egg developmental stage between 2006 and 2019 seems to be attributed to the water temperature, i.e. higher temperatures in 2019 could accelerate to make both clupeid eggs develop.

In *S. zunasi*, although there is little differentiation in the horizontal distribution scale of the eggs between May (Fig. 3) and July (WANG *et al.*, 2021b), the larvae were hardly distributed in-

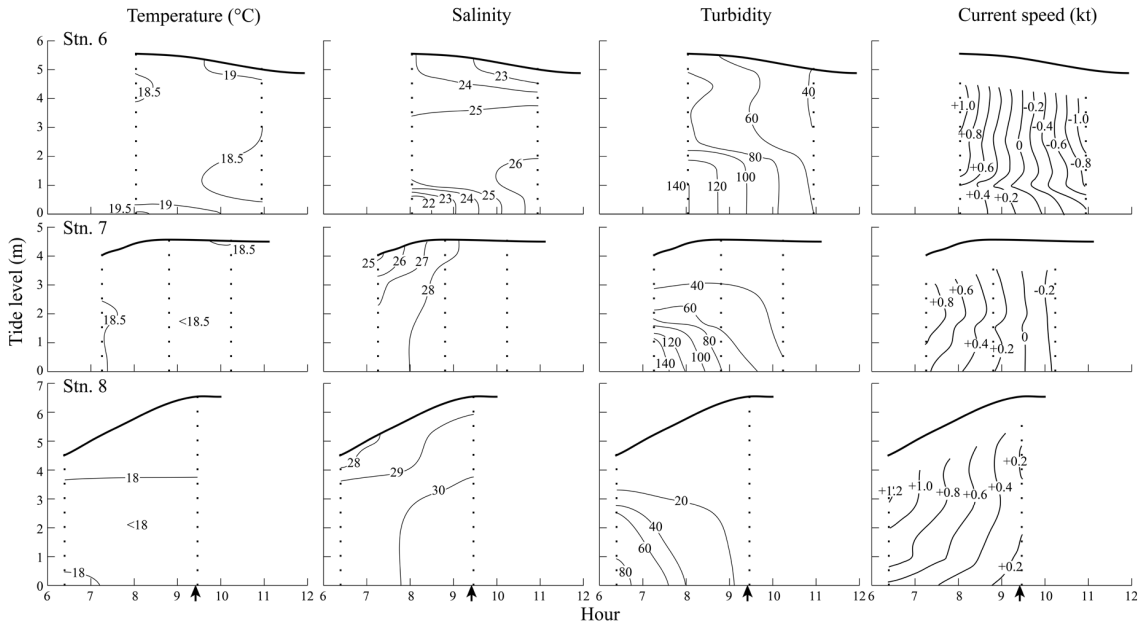


Fig. 5 Vertical profiles of physical parameters at Stns. 6–8 with the tidal level on 14 May 2006. Flood and ebb tide speeds are denoted as + and -, respectively. Arrows indicate the hour at high tide.

side the Rokkaku and Hayatsue Rivers in May. In August 2005 (YAGI *et al.*, 2011) and July 2016 (WANG *et al.*, 2021b), a rather number of *S. zunasi* larvae occurred in both the Rokkaku and Hayatsue estuaries. The reason for this difference is considered to be a seasonal variation. Compared to larvae of *Konosirus punctatus*, those of *S. zunasi* were more scarcely distributed in the both years. In July 2016, however, *S. zunasi* larvae abundantly occurred around inner estuaries and Isahaya inlet (WANG *et al.*, 2021b). These suggest that May is too early to distribute this species larvae in Ariake Sound. In the Isahaya inlet of 2019, *S. zunasi* tended to spawn actively, but no their larvae were appeared, so that this may show there was a large larval mortality from unknown cause, and also in July 2016, the Isahaya inlet hardly could accelerate to develop *S. zunasi* larvae (WANG *et al.*, 2021b). Furthermore, the Isahaya inlet was annually yield no more than a few larvae of this species in summer

of 2004–2011 (TAKEUCHI, 2012). However, *S. zunasi* larvae were previously predominately abundant in the Honmyo estuary (Fig. 1) in June 1979 (KINOSHITA, 2007; TAKEUCHI, 2012). Taken together, these findings suggest that the construction of a dike across the inlet blocking the Honmyo River (Fig. 1) in 1997 has had an adverse effect on the suitability of the Isahaya inlet for use as a nursery ground for *S. zunasi*. Hence, the present or absent of undeveloped larvae suggest that the now Isahaya inlet is suboptimal for early life history of *S. zunasi*.

Compared to the eggs, the *K. punctatus* larvae migrated upstream in Shiota, Hayatsue and Yabe Rivers, becoming more euryhaline. However, few *K. punctatus* larvae were collected in the Rokkaku River, suggesting that the extremely turbid waters of the Rokkaku River have an adverse effect on larval migration (Figs. 2, 3). In May 2019, a huge number of larger and more developed larvae than larva net collections of *K.*

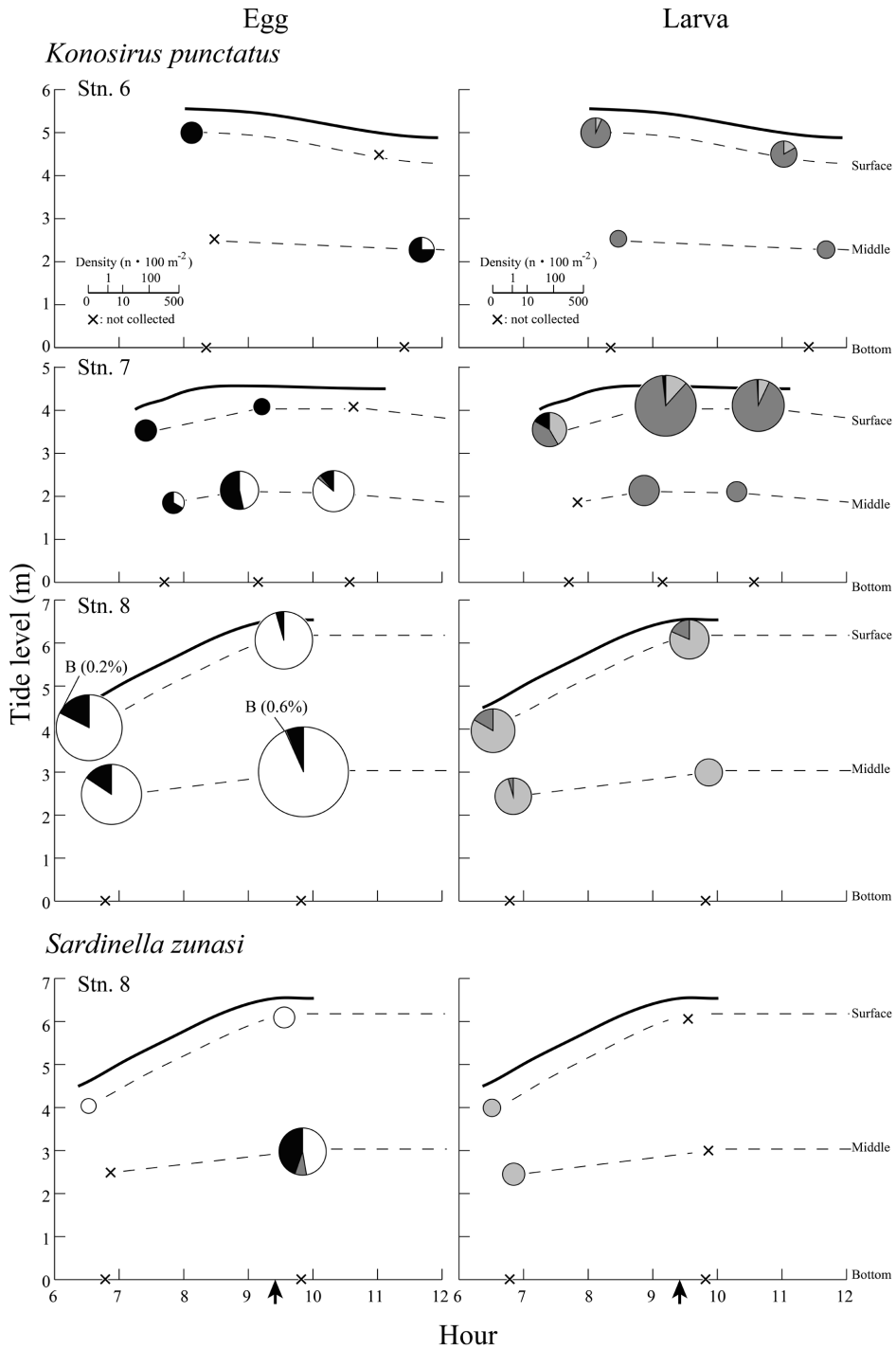


Fig. 6 Tidal vertical distribution for eggs and larvae of *Konosirus punctatus* and *Sardinella zunasi* at Stns. 6-8 on 14 May 2016. The patterns of developmental stages, diameter of each circle and arrows are the same as those in Figs. 3 and 5, respectively.

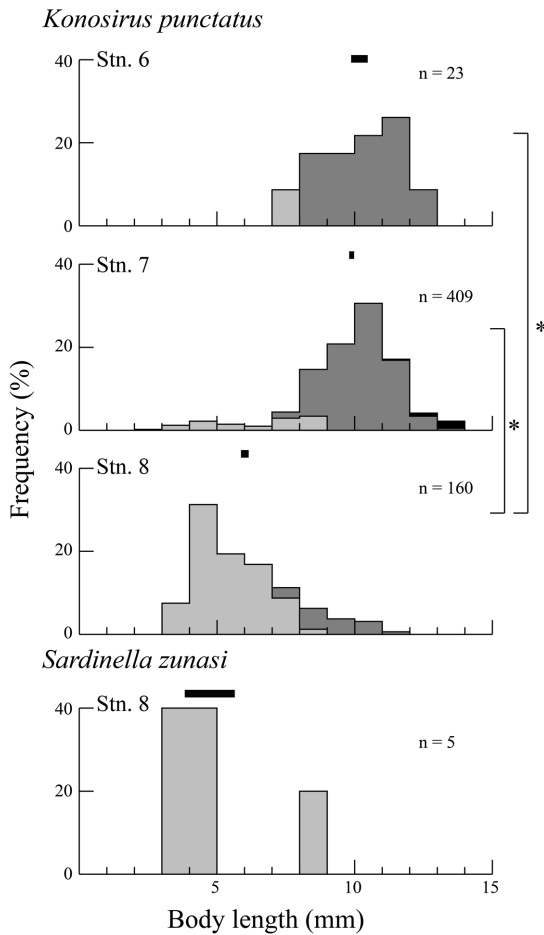


Fig. 7 Spatial comparison of the size and development-stage frequencies for *Konosirus punctatus* and *Sardinella zunasi* during tidal collections in 2006. The thick horizontal bar above each histogram denotes mean  $\pm$  SE of body length. The patterns of larval developmental stages are the same as those in Fig. 3. \*: Significant at  $\alpha = 0.05$  between the two stations.

*punctatus* occurred in Miike beach (Figs. 3, 4). Thus, they tend to be inshore when attaining to the flexion stage. This finding was corroborated by HIBINO *et al.* (2002) who demonstrated that *K. punctatus* larvae were the most abundant larvae in Miike beach. In other areas such as Tosa Bay in Shikoku, *K. punctatus* has been reported to be

the most dominant along surf zones of sandy beaches in spring (KINOSHITA, 1993; FUJITA, 2005). These findings imply that *K. punctatus* larvae use shallow coastal areas like Miike beach, where it relatively lower turbid (Fig. 2), as nursery grounds, rather than inner estuaries in the Ariake Sound. Prior to the construction of dike in the Isahaya inlet, indeed, KINOSHITA's (2007) and TAKEUCHI's (2012) data of 1979–1980 showed that the *K. punctatus* larvae were relatively uncommon in the Honmyo estuary, which had as visually turbid waters as those of Rokkaku estuary. This phenomenon was observed in 2004–2009 (YAGI *et al.*, 2011; TAKEUCHI, 2012) until the present, indicating a nature of *K. punctatus* oneself. Before constructing the dike, *K. punctatus* larvae born in Isahaya inlet likely had used inner beaches of the inlet as their nursery ground.

In 2019 these two species were sympatrically distributed during the flexion and preflexion stages in the Yabe and Shiota estuaries, respectively (Fig. 3). Assessments of auxotrophic differentiation based on mouth size (Fig. 8) seemed to reveal a possibility of feeding competition and differentiation for flexion and preflexion larval periods in some estuaries, respectively. Then, in vertical distribution of *K. punctatus*, most abundant eggs under earlier developmental stage at Stn. 8 show that this station locates in the spawning grounds of this clupeid species. Subsequently, the larvae became denser and larger at Stn. 7, being drastically aggregated at the surface in all stations irrespective tidal phases (Figs. 6, 7). These phenomena are likely attributed to not vertical but to the horizontal movement of larvae, which seem to move to shores such as Miike beach with relatively weak currents to avoid dispersing offshore during the ebb tide. There were only few *S. zunasi* larvae were captured at Stn. 8 in the present study (Fig. 6), but



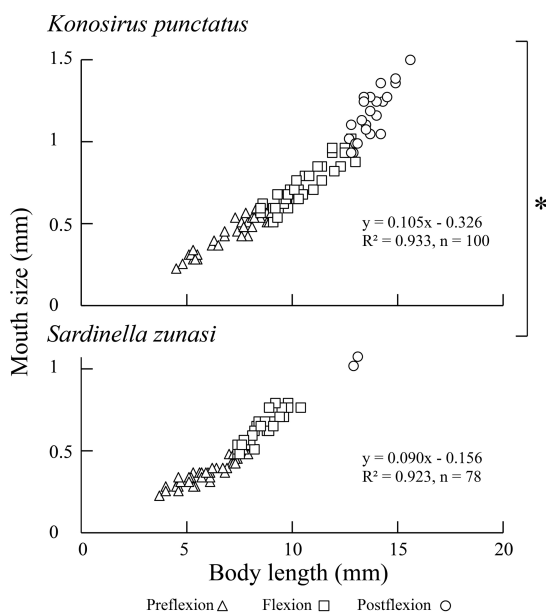


Fig. 8 Comparison of increment in mouth size with growth and development in *Konosirus punctatus* and *Sardinella zunasi* using collections in 2019. \*: Significant at  $\alpha = 0.05$  between the two species.

WANG *et al.* (2021b) reported that this species larvae were vertically distributed throughout most layers during all tidal phases at Stn. 7 in July 2016. Thus, there may hardly occur serious niche competition between the two species.

In conclusion, four clupeoids, including also *Coilia nasus* and *Ilisha elongata*, overlapping their spawning and nursery grounds in the inner estuaries during spring to summer can vary vertical habitats and feeding habits each other (WANG *et al.*, 2021a, b), so that such niche isolation between closely related larvae likely facilitates the coexistence of these sympatric species in Ariake Sound, Shimabara Bay.

#### Acknowledgments

We are grateful to the staff of Saga Ariake Fisheries Promotion Center for their support. We thank T. Ohta and K. Nakayama for assis-

tance with the investigation. We express our gratitude to two anonymous reviewers for helpful comments. Skipperings by H. Katafuchi, E. Hashima and other two captains are also acknowledged. This work was supported in part by a Grant-in-Aid for Scientific Research (19K12417).

#### References

- FUJITA, S. (2005): Ecological study on larvae and juveniles of the two sea basses and the three Sparines occurring in the Shimanto estuary, Japan. *Bull. Mar. Sci. Fish. Kochi Univ.*, **23**, 1–57 (in Japanese with English abstr.).
- HIBINO, M., T. OHTA, I. KINOSHITA and M. TANAKA (2002): Fish larvae and juveniles occurring in the littoral zone of a tidal flat, in the bottom of Ariake Bay. *Jpn. J. Ichthyol.*, **49**, 109–120 (in Japanese with English abstr.).
- INOUE, N. (1980): Physical environment of Ariake Sound. *Mar. Sci. Month.*, **12**, 116–125 (in Japanese).
- KENDALL, A.W. Jr, E.H. AHLSTROM and H.G. MOSER (1984): Early life history 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. Jr. KENDALL and S.L. RICHARDSON (eds.), *Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ.* 1, Lawrence, p. 11–22.
- KINOSHITA, I., S. FUJITA, I. TAKAHASHI and K. AZUMA (1988): Occurrence of larval and juvenile Japanese snook, *Lates japonicus*, in the Shimanto estuary, Japan. *Jpn. J. Ichthyol.*, **34**, 462–467.
- KINOSHITA, I. (1993): Ecological study on larvae and juveniles of sparine fish occurring in surf zones of sandy beaches. *Bull. Mar. Sci. Fish., Kochi Univ.*, **13**, 21–99 (in Japanese with English abstr.).
- KINOSHITA, I. (2007): Reviewing importance as nursery ground for fishes of Isahaya Bay. *Aquabiol.*, **29**, 69–74 (in Japanese with English abstr.).
- KUIPERS, B. (1975): On the efficiency of a two-metre beam trawl for juvenile plaice (*Pleuronectes platessa*). *Neth. J. Sea Res.*, **9**, 69–85.

- KURODA, K., T. YAMAMOTO and Y. HIRANO (1983): Identification of the eggs of the Japanese sardine, *Sardinops melanosticta* (T. & S.), the gizzard shad, *Konosirus punctatus* (T. & S.) and the Japanese shad, *Harengula zunasi* B. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., **110**, 81–91 (in Japanese with English abstr.).
- MITO, S. (1961): *Konosirus punctatus* (Temminck et Schlegel). In Pelagic fish eggs from Japanese waters-I. Clupeina, Chanina, Stomatina, Myctophida, Anguillida, Belonida and Syngnathida, Sci. Bull. Fac. Agr. Kyushu Univ., **18**, p. 286 + pl. 20 (in Japanese).
- NAKAI, Z. (1962): Studies relevant to mechanisms underlying the fluctuation in the catch of the Japanese sardine, *Sardinops melanosticta*. Jpn. J. Ichthyol., **9**, 1–115.
- SHIROTA, A. (1970): Studies on the mouth size of fish larvae. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. **36**, 353–368 (in Japanese with English abstr.).
- SIMANJUNTAK, C.P.H. (2016): Early life history of the endemic engraulid, *Coilia nasus*, in Ariake Bay. PhD thesis. Kochi University, Japan.
- TAKEUCHI, K. (2012): Annual transition (2003–2011) of larval ichthyofauna after building a dike across the Isahaya inlet in Shimabara Bay. Master thesis. Kochi University, Japan (in Japanese).
- TAKITA, T. (1966): Egg development and larval stages of the small clupeoid fish, *Harengula zunasi* Bleeker and some informations about the spawning and nursery in Ariake Sound. Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ., **21**, 171–179 (in Japanese with English abstr.).
- TAKITA, T. (1967): The spawning and the early life history of the engraulid fish *Coilia* sp. distributed in Ariake Sound. Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ., **23**, 107–122 (in Japanese with English abstr.).
- TAKITA, T. (1978): Reproductive ecology of a shad, *Konosirus punctatus* in Ariake Sound-I, distribution, body condition, and maturation. Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ., **45**, 5–10.
- TAKITA, T. (1980): Fish in Ariake Bay. Mar. Sci. Month., **12**, 105–115 (in Japanese).
- TAKITA, T. (2000): Fish. In Life in Ariake Bay: biodiversity in tidal flats and estuaries. SATO, M. (ed), Kaiyu-sha, Tokyo, p. 213–252 (in Japanese).
- UCHIDA, K. and H. TSUKAHARA (1955): The fish-fauna of Ariake Sound. Bull. Biogeogr. Soc. Jpn., **16**, 292–302 (in Japanese).
- UCHIDA, K. (1958): Eggs, larvae and juvenile of *Konosirus punctatus* (TEMMINCK et SCHLEGEL) (Dorosomatidae); Larvae and juvenile of *Harengula zunasi* BLEEKER (Clupeidae). In Studies on the eggs, larvae and juvenile of Japanese fishes, Ser. 1, Sec. Lab. Fish. Biol. Fish. Dep. Fac. Agr. Kyushu Univ., Fukuoka, p. 3–5, 13–15 + pls. 2–4, 12–13 (in Japanese).
- WANG, X. D., Y. YAGI, S. TOJIMA, I. KINOSHITA, Y. HIROTA and S. FUJITA (2021a): Early life history of *Ilisha elongata* (Pristigasteridae, Clupeiformes, Pisces) in Ariake Sound, Shimabara Bay, Japan. Plankton Benthos Res., **16**, 210–220.
- WANG, X. D., Y. YAGI, S. TOJIMA, I. KINOSHITA, S. FUJITA and Y. HIROTA (2021b): Comparison of larval distribution in two clupeoids (*Ilisha elongata* and *Sardinella zunasi*) in the inner estuaries of Ariake Sound, Shimabara Bay, Japan. Plankton Benthos Res., **16**, 292–300.
- YAGI, Y. (2010): Study on a nursery ground for fishes in Ariake Bay, Japan. PhD thesis. Kochi University, Japan (in Japanese with English summary).
- YAGI, Y., I. KINOSHITA, S. FUJITA, D. AOYAMA and Y. KAWAMURA (2011): Importance of the upper estuary as a nursery ground for fishes in Ariake Bay, Japan. Environ. Biol. Fish., **91**, 337–352.
- ZHONG, J. S., I. KINOSHITA, M. KUBO and S. SUGIYAMA (2003): Immigration patterns to Uranochi Bay as a nursery ground of fish larvae in summer. Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr., **67**, 65–77. (in Japanese with English abstr.).

Received: 29 September, 2021

Accepted: 13 January, 2022

# Occurrence patterns and ontogenetic intervals based on osteological and morphometric characters of larval and juvenile gluttonous goby (*Chaenogobius gulosus*) in Furuhashi Park, innermost Tokyo Bay, central Japan

Asami NAKAIMUKI\*, David E. ANGMALISANG, Keita MARUYAMA and Hiroshi KOHNO

**Abstract:** The occurrence patterns of the larval and juvenile gluttonous goby, *Chaenogobius gulosus* in Omori Furusato-no-Hamabe Park in the innermost portion of Tokyo Bay were investigated by monthly sampling. Four types of gear were used: a small seine net towed off the sandy beach and over the tidal flat between January 2015 and December 2018; basket nets placed at a wharf with a vertical seawall between January 2016 and December 2018; a hand net used at the wharf between January 2016 and December 2016; and a set net placed on the tidal flat and in the waterway from the tidal flat to a tidepool between January 2016 and December 2018. Ontogenetic intervals were determined from the morphometric characters of 274 specimens (3.93–41.7 mm body length [BL]) and the osteological characters of 92 cleared and stained specimens (3.93–25.5 mm BL). In total, 124 individuals (3.78–30.3 mm BL) were collected from the sandy beach, 447 (3.98–72.9 mm BL) from the tidal flat, 239 (22.8–107 mm BL) from the wharf using basket nets, 221 (6.30–45.2 mm BL) from the wharf using a hand net, two (17.3 and 30.4 mm BL) from the tidal flat using a set net, and one (4.50 mm BL) from the waterway. Based on morphological development, the developmental stages of the larvae and juveniles were divided into four phases each of swimming and feeding functions and five phases of relative growth. The occurrence patterns and ontogenetic intervals imply that hatched larvae are transferred to the sandy beach or tidal flat by flow, occupy these habitats while their swimming and feeding functions develop, then begin migrating to the wharf at 8–9 mm BL. Subsequently, juveniles settle on the seafloor; they then migrate and settle at the wharf until ~35 mm BL. *C. gulosus* utilizes different habitats in this artificially established seaside zone depending on the developmental phase from hatching to immature individuals, although the distribution of mature individuals remains unclear.

**Keywords :** *Gobiidae*, *early life history*, *artificially constructed environment*, *ontogenetic development*

---

Laboratory of Ichthyology, Tokyo University of Marine Science and Technology, 4-5-7 Konan, Minato-ku, Tokyo 108-8477, Japan

\*Corresponding author:

E-mail: [orca.pink@gmail.com](mailto:orca.pink@gmail.com)

## 1. Introduction

For hundreds of years, the development of human society has caused environmental destruction; interest is currently increasing in the environmental conservation and preservation of

ecosystems. In Japan, approximately 80–90% of tidal flats and shoals have disappeared as a result of land reclamation during the period of high economic growth (KOARAI and NAKANO, 2013); in Tokyo Bay, tidal flat areas decreased by 89.2% over the period of approximately 35 years after 1945, from 9449 ha to 1016 ha (Toyo Koku Jigyo Co., Ltd., 1980). In 1982, the Cabinet of Japan released a comprehensive national development plan that included extensive conservation and aggressive utilization of coastal zones; since then, preparations for artificial beaches on reclaimed land have been conducted in various regions (KOARAI and NAKANO, 2013).

However, according to KOHNO (2012), who compared fish fauna among tidal flats in Tokyo Bay while considering the reconstruction of ruined shallow waters and tidal flats, there is a need to identify the habitat that the artificial environment provides for fishes at each location. Although many surveys have been conducted in developed coastal areas, no study is yet available regarding the long-term usage patterns of such artificial environments by certain species.

The gluttonous goby, *Chaenogobius gulosus*, is distributed from Hokkaido southward to Kyushu in Japan; around the Korean Peninsula and Jeju Island; and in the Pohai Sea, Yellow Sea, and Qingdao City in Shandong, China (AKIHITO *et al.*, 2013). Despite several studies investigating the traits of this species, such as the period until eggs hatch, growth rate, feeding habits, and spawning areas (NAKAMURA, 1936; SASAKI and HATTORI, 1969; HARADA, 2014; BEACK *et al.*, 2010; PARK *et al.*, 2020), their ecology in inner Tokyo Bay has remained unexplained because they are rarely collected there. However, many samples have been caught in Omori Furusato-no-Hamabe Park (hereinafter referred to as Furuham Park). Therefore, we decided to investigate this species.

Here, we aimed to define the ontogenetic intervals during the early life history of *C. gulosus* in terms of functional improvement of its swimming and feeding abilities, as well as the relative growth rate. In addition, we investigated the relationships of these ontogenetic intervals with the occurrence patterns of larvae and juveniles at various sites in Furuham Park, which was artificially constructed in the northwestern area of the inner Tokyo Bay in 2007, to elucidate how this species utilizes its habitat. This study clarifies where larvae and juveniles of *C. gulosus* acquire the abilities to swim and feed; it also describes how artificial coastal-zone environments can provide habitats for this species.

## 2. Materials and methods

The specimens used in this study were collected from four sites, including a sandy beach, tidal flat, wharf with vertical walls, and waterway in Furuham Park (Fig. 1). There are no *Sargassum* or *Zostera* beds in the park. Water temperature fluctuates between approximately 10°C and 30°C in the sandy beach, the tidal flat and the wharf; the annual mean salinity is approximately 18 in the sandy beach and the tidal flat, approximately 17 at sea surface of the wharf, and 27 on the sea bottom of the wharf (MARUYAMA *et al.*, 2021; ONODERA *et al.*, 2020). All samples were collected using one of four types of sampling gear (i. e., a small seine net, basket nets, hand net, or set net) during daytime at low tide around the spring tide of each month. An 0.8-mm mesh small seine net (cf., KANOU *et al.*, 2002) was deployed monthly between January 2015 and December 2018, with two tows of approximately 100 m<sup>2</sup> at a depth of approximately 1 m along the sandy beach and over the tidal flat. Three 40-mm mesh basket nets (0.4 m in length and width, 0.5 m in height) were deployed at the sea surface and an additional three were placed on

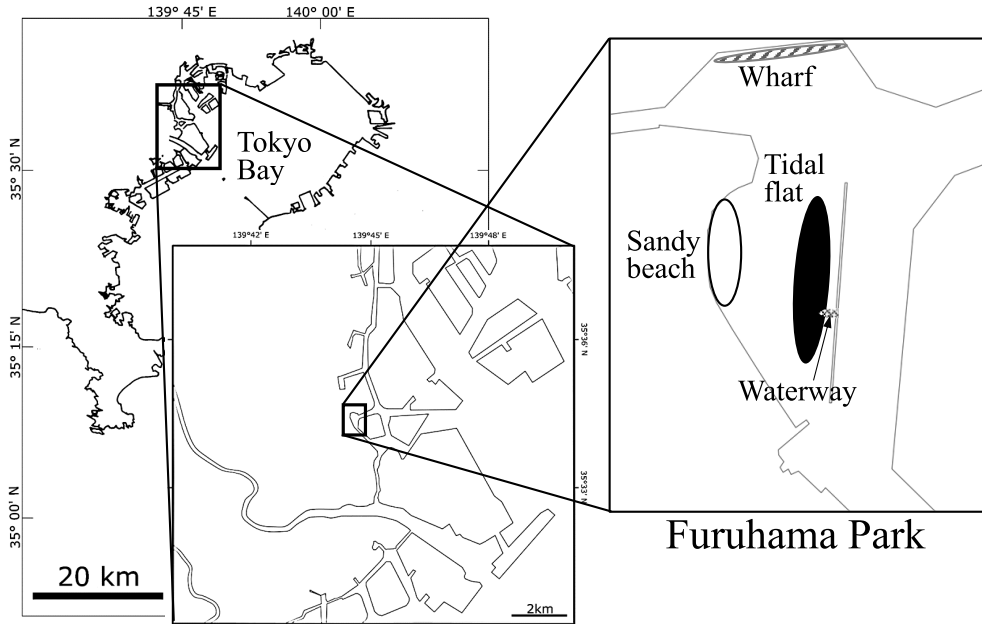


Fig. 1 Map showing the sampling sites in Furuham Park located in the innermost Tokyo Bay.

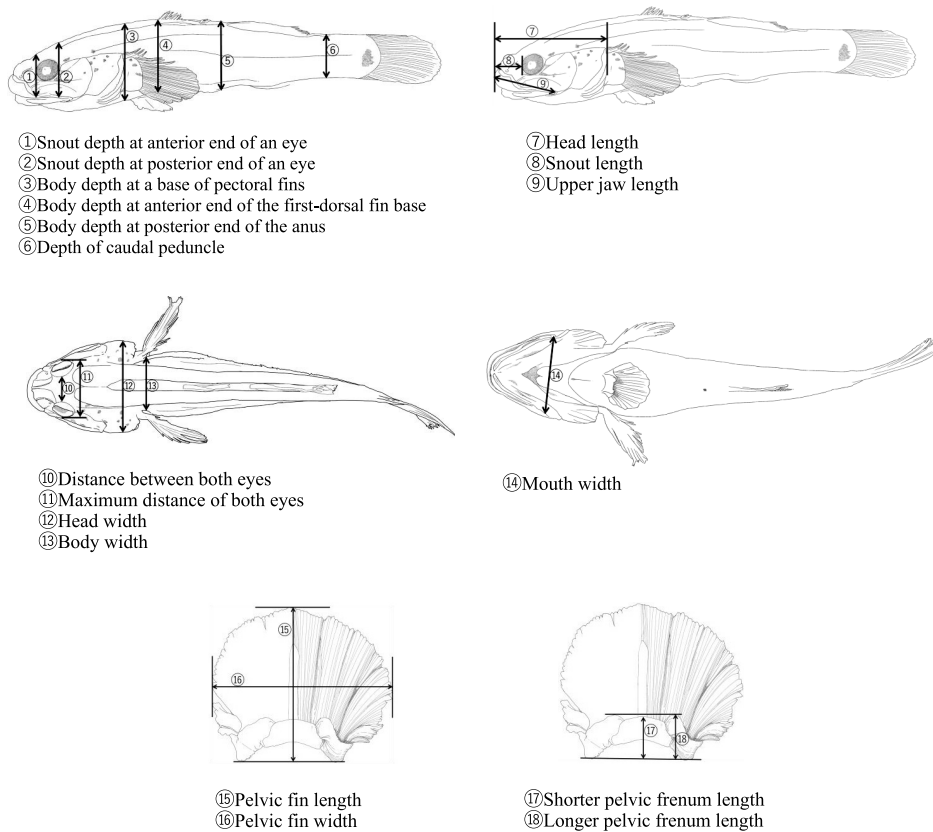
Fish were caught with a small seine net in the sandy beach and the tidal flat, with a hand net and basket nets in the wharf of vertical wall and with a set net in the tidal flat and the waterway.

the seafloor of the wharf; each basket net included a fishing gut net, several pieces of bamboo brooms or oyster shells to provide shelter for fishes, and the nets were collected after specific intervals (cf., ONODERA *et al.*, 2020). Withdrawal was conducted twice monthly from January 2016 to December 2018, at 1 month after placement and on the following day. A 1-mm mesh hand net (0.35 m in width) was also used for sampling at the wharf monthly from January to December 2016; the hand net was pushed into the water as deeply as possible and fishes were gathered while the net was rubbed against the wall for 30 min. A set net was placed monthly from January 2016 to December 2018 at the tidal flat and the waterway sites between the area of tide pools and the tidal flat. Captured fishes were collected at 24 h after placement of the net.

Collected specimens were fixed in seawater

containing 5% formalin, then preserved in 70% ethanol. Identification of the species was performed in accordance with the approach used by NAKABO (2013) and OKIYAMA (2014). The body length (BL; notochord length until notochord flexion and standard length after post-flexion), of each specimen was measured to three significant digits using a micrometer attached to a binocular stereomicroscope for specimens of up to 16 mm; a digital caliper was used for specimens larger than 16 mm.

Of 571 specimens collected with the seine net from the sandy beach and tidal flat during the 3-year period, 274 individuals (3.93–41.7 mm BL) were randomly selected for morphometric measurement to establish the ontogenetic intervals. The following morphometric characters were measured: swimming-related characters of body depth at the base of the pectoral fins, body depth



**Fig. 2** Morphometric characters for relative growth in which 18 characters out of 25 measured characters are shown. Seven remains are the maximum body depth, the position of the maximum body depth, gut shape, the area of pelvic fin, the volume of swimbladder, wet weight and the condition factor.

at the anterior end of the first dorsal-fin base, body depth at the posterior end of the eye, head length, and head width; and body-condition-related characters of wet weight and condition factor (Fig. 2). Each character was measured with a micrometer attached to a binocular stereomicroscope or digital caliper using the same criterion applied for BL. The volume of the swimbladder was calculated using the following equations:  $V = \frac{4}{3}\pi r^3$  for spherical swimbladders and  $V = \frac{\pi}{6}lh^2$  (BLAXTER and HAMPEL, 1963) for oval-shaped swimbladders ( $V$ ,  $r$ ,  $l$ , and  $h$  in-

depth at the anterior and posterior ends of the eye, head length, and head width; and body-condition-related characters of wet weight and condition factor (Fig. 2). Each character was measured with a micrometer attached to a binocular stereomicroscope or digital caliper using the same criterion applied for BL. The volume of the swimbladder was calculated using the following equations:  $V = \frac{4}{3}\pi r^3$  for spherical swimbladders and  $V = \frac{\pi}{6}lh^2$  (BLAXTER and HAMPEL, 1963) for oval-shaped swimbladders ( $V$ ,  $r$ ,  $l$ , and  $h$  in-

diculate volume, radius, length, and width, respectively). The condition factor, CF, was computed with the following equation:  $CF = \frac{BL^3}{W} \times 10^4$ , where  $W$  is wet weight. The gut shape was separated into the following four stages: straight in stage 1; bending at a right angle in stage 2; slightly folding back in stage 3; and completely folding back in stage 4 (Fig. 3).

Of the 274 individuals used for morphometrics, 92 (3.93–25.5 mm BL) were selected for osteological measurement to assess functional development. These specimens were cleared and stained using the method of POTTHOFF (1984), and the following characters were observed: swimming-related characters of fin supports and rays, the angle of notochord flexion, the verte-

bral centra, and hemal and neural spines; and feeding-related characters of the upper-jaw structure (premaxilla and maxilla), lower-jaw structure (Meckel's cartilage; dentary, angular and retroarticular processes), jaw teeth, and the ratio of premaxilla to gape, as well as the suspensorium, hyoid arch, branchiostegal rays, opercular bones, and pharyngeal teeth. Developmental phases were determined in accordance with the method established by KOHNO and SOTA (1998), which combines the histogram method of identifying developmental events by 0.5-mm body-length intervals employed by SAKAI (1990) and the key characters method.

### 3. Results

#### 3.1 Occurrence patterns

The total number of *C. gulosus* collected from the sandy beach was 124 individuals ranging from 3.78 mm to 30.3 mm BL (Fig. 4), with no discernable yolk in the smallest larvae. The months of occurrence ranged from February to May. The number of samples and size range in each month was 22 individuals in February (range, 3.93–10.7 mm BL; mode, 4.00–5.99 mm BL), 29 individuals in March (range, 3.78–13.1 mm BL; mode, 4.00–5.99 mm BL), 72 individuals in April (range, 7.18–19.0 mm BL; mode, 12.0–13.9 mm BL), and 1 individual in May (30.3 mm BL)

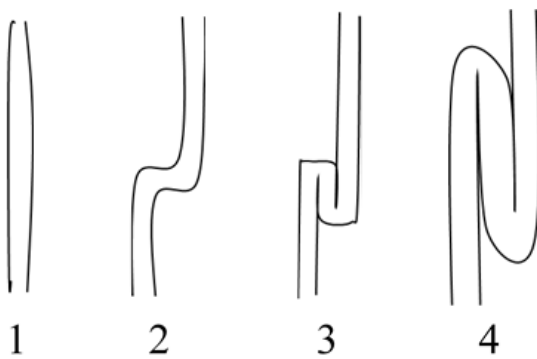


Fig. 3 Developmental stages of gut shape.

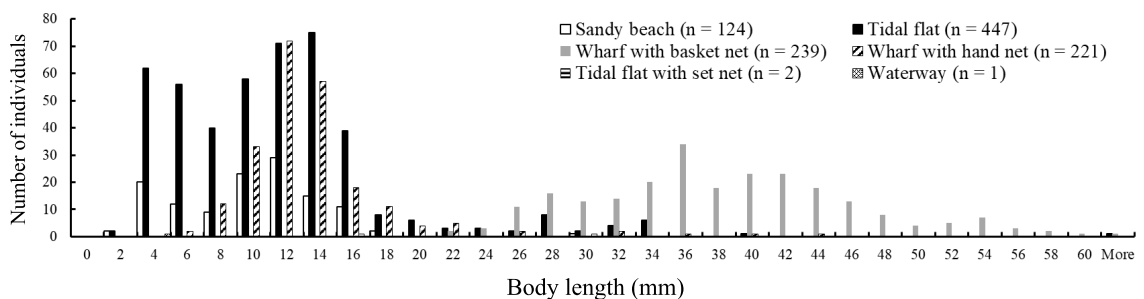


Fig. 4 Occurrences of all the gluttonous gobies collected at all the sampling sites or methods during the four-year period from 2015 to 2018 in Furuham Park.

(Fig. 5).

The total number of specimens caught on the tidal flat was 447 individuals, ranging from 3.98 mm to 72.9 mm BL (Fig. 4). *C. gulosus* occurred from January to July; its monthly occurrence was 2 individuals in January (range, 4.08–4.54 mm BL), 26 in February (range, 3.98–8.67 mm BL; mode, 4.00–5.99 mm BL), 121 in March (range, 3.93–13.4 mm BL; mode, 6.00–7.99 mm BL), 267 in April (range, 5.92–21.5 mm BL; mode, 14.0–15.9 mm BL), 27 in May (range, 18.6–34.9 mm BL; mode, 28.0–29.9 mm BL), 3 in June (range, 35.5–41.6 mm BL), and 1 in July (72.9 mm BL) (Fig. 5).

The total number of specimens collected from the wharf with basket nets was 239, ranging from 22.8 mm to 107 mm BL (Fig. 4). Occurrence was observed between May and August; the monthly occurrence was 71 individuals in May (range, 22.8–40.8 mm BL; mode, 28.0–29.9 mm BL), 108 in June (range, 29.4–54.7 mm BL; mode, 36.0–37.9 mm BL), 53 in July (range, 34.1–61.5 mm BL; mode, 46.0–47.9 mm BL), and 7 in August (range, 53.2–107 mm BL; modes, 54.0–55.9 and 56.0–57.9 mm BL) (Fig. 5). At the same site, the total number of *C. gulosus* sampled with a hand net was 221 individuals ranging from 6.30 mm to 45.2 mm BL (Fig. 4). The period of occurrence ranged from April to July; the monthly occurrence was 211 individuals in April (range, 6.3–27.5 mm BL; mode, 12.0–13.9 mm BL), 5 in May (range, 10.9–27.9 mm BL), 3 in June (range, 32.5–40.5 mm BL), and 2 in July (range, 37.4–45.2 mm BL) (Fig. 5).

The total number of specimens collected from the tidal flat with the set net was two individuals (Fig. 4): one in April 2016 (17.3 mm BL) and the other in May 2016 (30.4 mm BL) (Fig. 5). Only one individual (4.50 mm BL) was caught in the waterway in April 2016. At these sites, no specimens were collected in 2017 or 2018.

### 3.2 Morphological development

#### 3.2.1 Developmental phases of swimming function in terms of osteological development

Based on the skeletal development of the swimming-related characters illustrated in Fig. 6, *C. gulosus* larvae and juveniles were divided into the following four phases.

*SF-I, the phase of less active swimming (up to ~5 mm BL)*: No swimming-related characters appeared, with the exception of pectoral fin elements such as the cleithrum, coraco-scapular cartilage, and cartilaginous blade, which later developed into actinosts and postcleithrum. No fin rays appeared, and all fins were composed of fin folds.

*SF-II, the phase of caudal fin and whole-body propulsion (from ~5 mm to ~8–9 mm BL)*: Caudal fin supports and rays began appearing and notochord end bending commenced at ~5 mm BL. At ~7.5–8 mm BL, all bony elements of the caudal fin supports were discernable; ossification of the caudal fin supports began; the caudal, dorsal, and anal fins attained their adult complements of rays; notochord flexion was completed; and all cartilaginous elements of the vertebrae began ossifying.

*SF-III, the phase of upgraded propulsion using the caudal fin and whole body with maneuverability (from ~8–9 mm to ~17 mm BL)*: All cartilaginous elements of each fin support had begun to ossify by ~14 mm BL.

*SF-IV, the phase of functional, juvenile swimming (> 17 mm BL)*: All fin rays were completed in number at ~17 mm BL, and thus all characters concerning swimming function were completed and began to ossify.

#### 3.2.2 Developmental phases of feeding function in terms of osteological development

Based on the skeletal development of feeding-



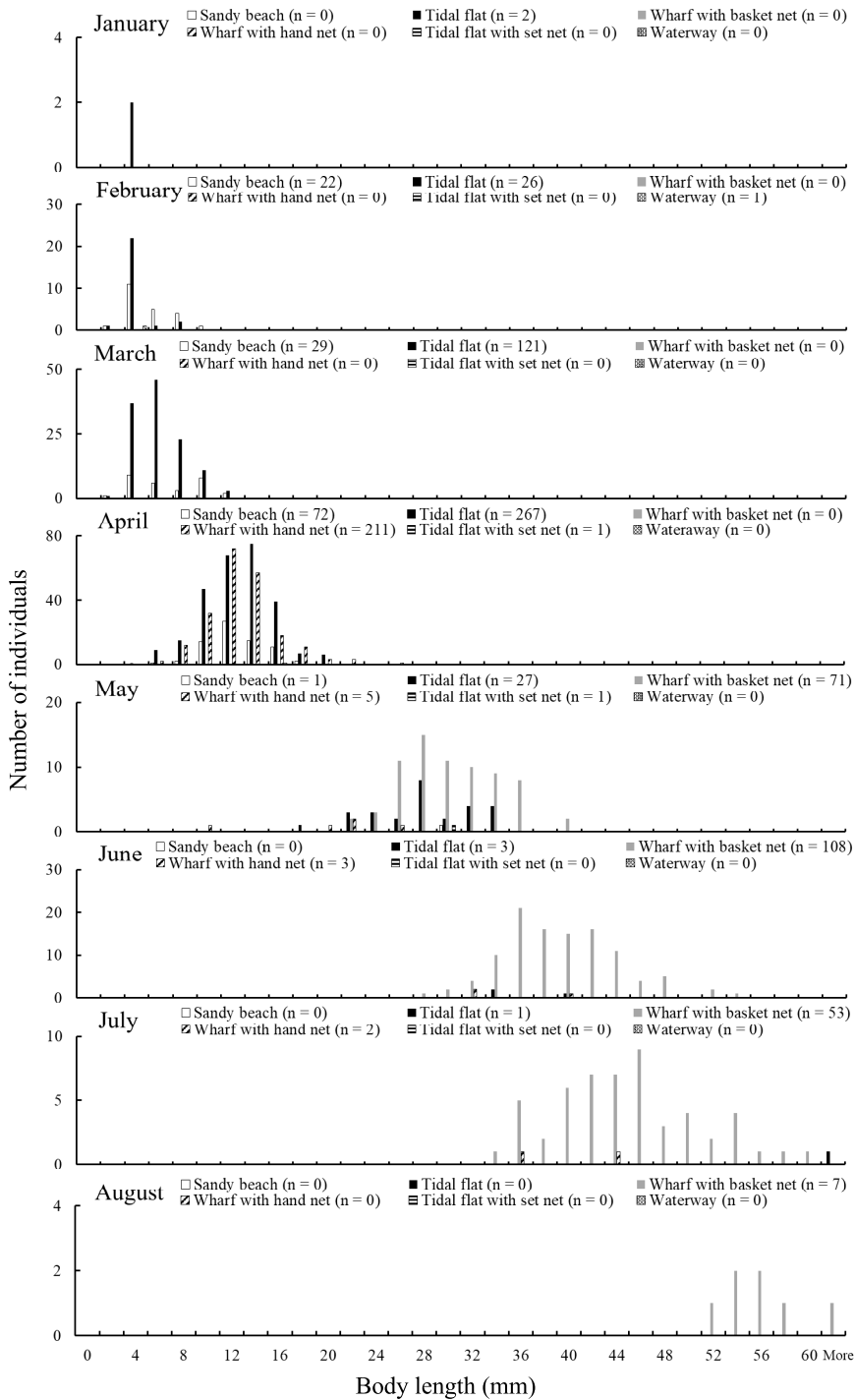
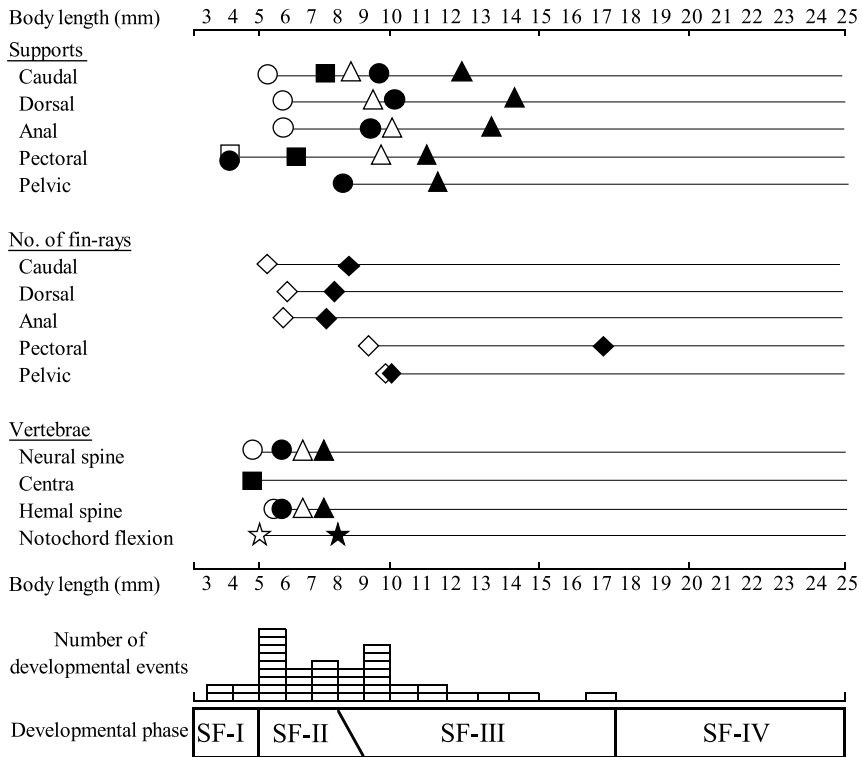


Fig. 5 Occurrences of all the gluttonous gobies collected at all the sampling sites or methods during the four-year period from 2015 to 2018 in Furuhama Park, shown by months.



**Fig. 6** Schematic representation of the development of swimming-related characters with osteological growth, showing the developmental phases in the gluttonous goby, *Chaenogobius gulosus*, collected from the sandy beach or the tidal flat in Furuhashi Park. ○: cartilaginous elements start appearing; ●: cartilaginous elements become complete in number; □: bony elements start appearing; ■: bony elements become complete in number; △: cartilaginous elements start ossifying; ▲: all cartilaginous elements start ossifying; ◇: fin rays start appearing; ◆: fin rays become complete in number; ☆: notochords start flexing; ★: notochord flexions become complete. Developmental events are shown by boxes, and developmental phases are also shown in the bottom.

related characters, *C. gulosus* larvae and juveniles were divided into the following five phases (Fig. 7).

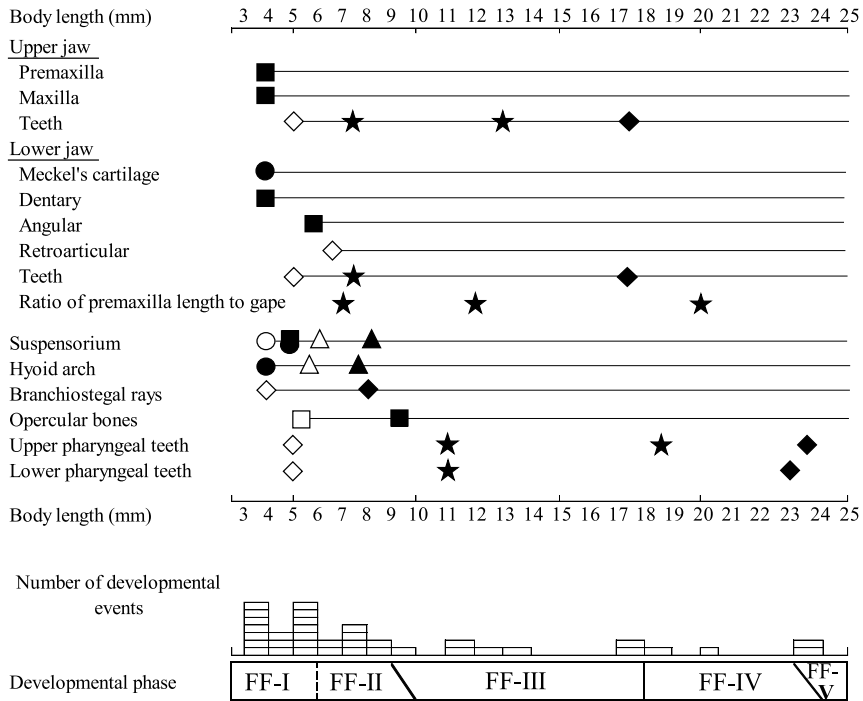
*FF-I, the phase of primordial sucking (up to ~6 mm BL)*: Characters comprising the oral cavity (e.g., the premaxilla, maxilla, Meckel’s cartilage, dentary, angular, several parts of the suspensorium, hyoid arch, and branchiostegal rays) developed rapidly.

*FF-II, the phase of enhanced sucking (from ~6*

*mm to ~9–10 mm BL)*: All elements comprising the oral cavity were completed in number and began to ossify.

*FF-III, the phase of sucking and biting (from ~9–10 mm to ~18 mm BL)*: After completion of the oral cavity, the numbers of both upper- and lower-jaw teeth plateaued at ~17.5 mm BL.

*FF-IV, the phase for completion of feeding functions (from ~18 mm to ~23–24 mm BL)*: The number of upper pharyngeal teeth sharply in-



**Fig. 7** Schematic representation of the development of feeding-related characters with osteological growth, showing the developmental phases in the gluttonous goby, *Chaenogobius gulosus*, collected from the sandy beach or the tidal flat in Furuhama Park. ○: cartilaginous elements start appearing; ●: cartilaginous elements become complete in number; □: bony elements start appearing; ■: bony elements become complete in number; △: cartilaginous elements start ossifying; ▲: all cartilaginous elements start ossifying; ◇: teeth, branchial rays and retroarticular start appearing; ◆: teeth and branchial rays become complete in number; ★: changing points of developmental speed. Developmental events are shown by boxes, and developmental phases are also shown in the bottom.

creased again and the number of lower pharyngeal teeth maintained constant growth during this period. In addition, the ratio of premaxillary length to gape reached a plateau at ~20 mm BL.

*FF-V*, the phase of functional juvenile feeding (greater than ~23–24 mm BL): No developmental alterations were observed in this period because the growth of both upper and lower pharyngeal teeth was complete.

### 3.2.3 Developmental phases in terms of relative growth of morphometric characters

Based on the relative growth of morphometric characters related to swimming, feeding, eyesight, settlement, head shape and body condition, *C. gulosus* larvae and juveniles were divided into the following five phases (Fig. 8).

*RG-I*, floating phase with general growth of the body and rapid development of swimming and feeding functions (from 3.78 mm to ~10–11 mm BL): In total, 12 flexion points were detected

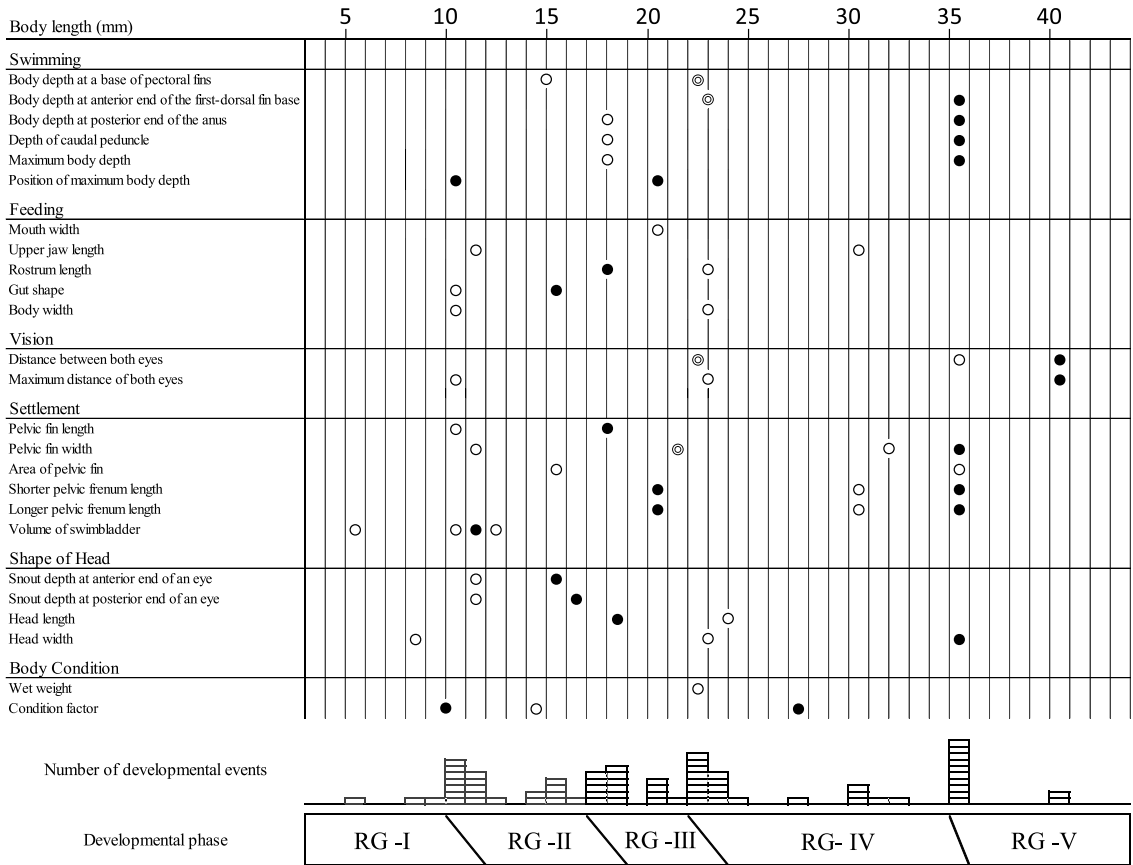


Fig. 8 Schematic representation of the development of morphometric characters with relative growth, showing the developmental phases in the gluttonous goby, *Chaenogobius gulosus*, collected from the sandy beach or the tidal flat in Furuham Park. ○: increasing points of gradients; ●: decreasing points of gradients; ⊙: leaping points of graphs. Developmental events are shown by boxes, and developmental phases are also shown in the bottom.

from various sections of the body at 10–11 mm BL. Among swimming-related characters, the position of the maximum body depth shifted significantly backwards until 10 mm BL; the volume of the swimbladder began to increase at ~5 mm BL, then exhibited extremely rapid growth between 10 mm BL and 11 mm BL. The pelvic fin became measurable from 6–7 mm BL; it grew slowly until ~10 mm BL. Among feeding-related characters, upper-jaw length and body width increased gradually between BLs of ~4 mm and

10–11 mm. This phase nearly overlapped with the respective periods of rapid osteological development of swimming and feeding functions: SF-I and -II (Fig. 6), and FF-I and -II (Fig. 7).

*RG-II, the initial phase of settlement (from ~10–11 mm to ~17–18 mm BL):* The changes in this phase mainly affected characters related to swimming, feeding, and settlement. The swimbladder, which was significantly enlarged during RG-I, suddenly disappeared at 12 mm BL. The ratio of the caudal peduncle to the maximum

body depth sharply increased from 15% to 50% at ~18 mm BL. Pelvic fin length increased sharply between ~10 mm and ~18 mm BL, and the ratio of pelvic fin width to length rapidly shifted after ~10 mm BL. Moreover, pelvic fin area rapidly expanded beginning at ~15 mm BL. Among feeding-related characters, the gut folded back fully at 15 mm BL; this phase overlapped with the period of FF-III, when larvae acquired the feeding function of biting (Fig. 7).

*RG-III, the completion phase of settlement (from ~17–18 mm to ~22–23 mm BL):* The growth rate of the maximum body depth, body depth at the posterior end of the anus, and caudal peduncle increased at the beginning of this phase. Additionally, the pelvic fin was rapidly transformed from elongated to circular in shape during this period. In terms of feeding-related characters, the growth of mouth width increased at ~20 mm BL; wet weight significantly increased after ~22 mm BL. This period corresponded to FF-IV (Fig. 7), when the development of feeding functions approached completion.

*RG-IV, settlement and reaching final body proportions (from ~22–23 mm to ~35 mm BL):* The inflection points at the beginning of this phase were increases in the gradients, with a shift to decreasing gradients concentrated at the border with the next phase, ~35 mm BL.

*RG-V, immature stage (greater than ~35 mm BL):* This phase is equivalent to the post-RG-IV period. The growth rates of all morphometric characters significantly decreased; some reached plateaus after ~35 mm BL.

## 4. Discussion

### 4.1 Usage pattern of Furuhashi Park by *C. gulosus*

#### 4.1.1 Size of newly hatched larvae

In this study, many individuals of less than 5

mm BL were observed; four individuals were less than 4 mm BL, including the smallest larva of 3.78 mm BL, which lacked a yolk, while 51 individuals were between 4.00 mm and 4.99 mm BL. NAKAMURA (1936), who observed and studied the habits of *C. gulosus* in captivity, reported that *C. gulosus* hatched at ~5.5–6.1 mm total length; on the basis of that study, HARADA (2014) forecasted that the size of fixed newly hatched larvae would be ~4.4–5.0 mm BL, after the application of a reduction ratio for 4% formalin. However, all specimens sampled in this study lacked a yolk-sac, implying that the size at hatching is smaller than 3.78 mm BL. Additionally, our samples may have shrunk more than HARADA (2014) predicted, because we employed seawater containing 5% formalin for fixation and 70% ethanol for preservation.

#### 4.1.2 Larvae of SF-I and -II, FF-I and -II, and RG-I (< 8–10 mm BL)

Individuals of less than 4 mm BL occurred at the sandy beach and tidal flat sites from January to March, when most individuals were up to ~10.0 mm BL. The period during which specimens are smaller than ~10 mm BL corresponds to RG-I; it includes SF-I and -II, as well as FF-I and -II.

Based on the findings in Fig. 9, larvae in SF-I are presumed to drift passively, rather than actively swim. During SF-II, caudal fin propulsion (KOHNO *et al.*, 1983) and whole-body propulsion are enhanced. As stated in previous reports, the vertebrae efficiently conduct the oscillation of the caudal fin forward (GOSLINE, 1971; OMORI *et al.*, 1996); the dorsal and anal fins regulate the sway that accompanies forward swimming (GOSLINE, 1971). Thus, the larvae likely acquire swimming ability using both the caudal fin and the whole body during this period. In FF-I, individuals can apply negative pressure to the inside of their

Body length (mm)	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	35	36	37	38
Swimming function	SF-I segments of pectoral fin appeared		SF-II notochord flexion completed/ caudal, dorsal and anal fin rays in number/ vertebrae developed				SF-III ossification of all fin support elements began/ pectoral fin rays in number									SF-IV all kinds of fin rays in number completed											
Feeding function	FF-I most elements of oral cavity appeared (partly cartilaginous)			FF-II all elements of oral cavity in number and began ossifying				FF-III upper and lower jaw teeth completed									FF-IV upper and lower pharyngeal teeth completed/ ratio of premaxilla length to gape reached a plateau			FF-V completed							
Relative growth	RG-I maximum body depth greatly shifted backwards/ volume of swimbladder greatly grew/ pelvic fin grew/ maxilla length and body width increased						RG-II swimbladder suddenly vanished/ ratio of caudal peduncle to maximum body depth greatly increased/ pelvic fin greatly developed/ gut perfectly folded						RG-III body depths generally rose/ pelvic fin transformed to circular/ mouth width increased/ wet weight greatly rose			RG-IV various kinds of characters grew			RG-V growth speeds of all characters dropped								

Fig. 9 Summary of developmental phases on swimming function, feeding function and relative growth, shown with developmental events happened in each phase.

mouth (GOSLINE, 1971), but this negative pressure is presumably weak because of the cartilaginous parts of the oral cavity (Fig. 9). Therefore, the larvae appear to achieve an initial sucking type of feeding in this phase. During FF-II, more powerful sucking becomes possible (Fig. 9). During RG-I, growth of the whole body and rapid improvement of both swimming and feeding functions occur (Fig. 9).

Therefore, *C. gulosus* larvae occurring during the 3 months from January to March are likely transferred by tidal flow after hatching; they then migrate between the sandy beach and tidal flat with physical and functional growth. According to OMORI and TSURUTA (1988), the nursery site (where many fishes spend the period of initial development) improves survival rates during early life stages, compared with other locations; thus, the nursery site has the ideal inorganic environment, low predation danger, and suitable food availability. The sandy beach and tidal flat in Furuhana Park constitute an appropriate nursery area for larvae of *C. gulosus*.

#### 4.1.3 Larvae of SF-III, FF-III, and RG-II (between 8 mm and 16 mm BL)

In April, collection of *C. gulosus* at the wharf with the hand net began, in addition to collection from the sandy beach and the tidal flat. The BLs of fishes collected at these three sites were similar, ranging mainly from 8–16 mm BL; these lengths corresponded to SF-III, FF-III, and RG-II.

On the basis of the findings in Fig. 9, during SF-III, propulsion by the caudal fin and the whole body is enhanced and maneuverability is acquired, consistent with the report by TANIGUCHI (1987), indicating that the pectoral fins have roles in propulsion, stopping, and buoyancy. *C. gulosus* individuals also obtain the ability to bite, in addition to sucking, for feeding, in FF-III (Fig. 9). In addition, the pelvic fin function of adhesion and the instantaneous power for swimming markedly intensify at this stage; food composition can change during the period of RG-II (Fig. 9). The sucker-shaped pelvic fin of fish in the family Gobiidae adheres to surfaces using a hydraulic gap between the inside and outside of the fin, which is produced by extruding water

from inside the sucker. Additionally, the caudal peduncle is associated with instantaneous swimming ability, rather than the ability for cruising, implying that prey-ambushing species possess sturdier caudal peduncles (WEBB, 1994).

According to NAKAMURA (1936), *C. gulosus* becomes an omnivore after settlement, feeding on various organisms including green algae, polychaetes, small crustaceans, snails, small insects, and fish eggs. Furthermore, SASAKI and HATTORI (1969) reported that the main diet of the *C. gulosus* included crabs, polychaetes, algae, hermit crabs, isopods, and shrimp, implying that modification of food composition occurs after settlement. Considering that RG-II overlaps with the period of improved swimming and feeding functions, *C. gulosus* likely commences preparing for settlement during RG-II. Hence, the larvae expand their habitat to the wharf from ~8 mm BL, when the larvae began to appear at the wharf.

#### 4.1.4 Juveniles of SF-IV, FF-IV and -V, and RG-III (between 18 mm and 26 mm BL)

The greatest month-to-month difference in the distributions of BL was between April and May; in that period, samples of 18–26 mm BL (corresponding to SF-IV, FF-IV and -V, and RG-III) were rarely collected.

According to the findings in Fig. 9, the juvenile stage of swimming commences at SF-IV. Furthermore, FF-IV is the time of feeding ability enhancement, which is initiated in the previous phase; the juvenile feeding mode becomes fully functional in juveniles during FF-V. The swimming speed of *C. gulosus* improves after acquiring the functional juvenile swimming mode during RG-III (Fig. 9), as described by FISHER *et al.* (2005); their study showed that body depth is associated with the amount of muscle, which is related to fishes' swimming speed. Furthermore, from the discussion above and the findings in

Fig. 9, *C. gulosus* settles on the seafloor at 22–25 mm BL, around the transition between RG-III and RG-IV; HARADA (2014) estimated that the settlement period of this species was between ~20 mm and ~40 mm BL. *C. gulosus* settles more slowly than do other gobioid fishes, such as *Acanthogobius flavimanus* (KANOU *et al.*, 2004) and *Eutaeniichthys gilli* (ANGMALISANG *et al.*, 2020). Moreover, according to DOTSU (1988), the *C. gulosus* habitat preference shifts to the seafloor at sizes greater than 30 mm BL. HARADA (2005) caught juveniles, which were up to ~33 mm BL, near the sea surface. Some individuals over 25 mm BL were also caught with a hand net at the surface in this survey. However, we were unable to determine whether these individuals remained at the surface after the acquisition of settlement ability or physically were unable to migrate to the bottom because of environmental factors. The sampling site of our research exhibits hypoxic conditions in summer, particularly between June and October; animals disappear from the seafloor during this period (ONODERA *et al.*, 2020). Thus, from an ontogenetic perspective, RG-III constitutes the period of settlement completion and the time of the greatest physical growth. In addition, a discussion of settlement that combines ontogenetic information with behavioral patterns should be conducted in the future.

Although larvae were present at the wharf, they were not caught with basket nets in April. The largest individual sampled with the hand net in April was 27.5 mm BL, while the smallest individual caught with basket nets in May was 22.8 mm BL. The period between these two sizes is generally equivalent to the settling period. Furthermore, regarding to lost swimbladders at ~12 mm BL, additional studies in this species should be conducted to reveal how they acquire buoyancy without swimbladders until settlement

from ~12 mm BL to ~22 mm BL, because swimbladders of hemiplanktonic fishes in related *Gymnogobius* such as *Gymnogobius urotaenia*, *Gymnogobius breunigii*, *Gymnogobius isaza* and *Gymnogobius heptacanthus* do not undergo involution after being mature (DOTSU, 1961).

#### 4.1.5 Juveniles of RG-IV and RG-V (> 35 mm BL)

After May, *C. gulosus* individuals were sampled almost exclusively with basket nets. Observations in this period were limited to individuals larger than ~35 mm BL, which is the border between RG-IV and RG-V.

Fig. 8 and Fig. 9 indicate that *C. gulosus* exhibits accelerated quantitative growth in RG-IV after the completion of qualitative development; this phase is the period when body proportions are adjusted to the dimensions observed in adults. Our results also imply that RG-V is the immature stage of *C. gulosus*. Moreover, a survey conducted beginning in 2000 in Furu-hama Park by Ota City showed that numerous individuals over 35–36 mm BL were collected in the region of the vertical seawall, which is near the wharf sampled in this study and the mouth of the Uchikawa River (Ota City, 2001–2015). Therefore, this species presumably completes its migration from the tidal flat to the wharf by RG-V when its adult body proportions are reached. As a reference, no *Chaenogobius annularis*, which is the most closely related species to *C. gulosus* and often occupies the same habitat as *C. gulosus*, has ever been found in the park (Ota City, 2001–2015).

#### 4.1.6 Spawning period and ground

The occurrence period of *C. gulosus* lasted until August in this study; no specimens were caught after that month. The size range of individuals sampled in August was from ~52 mm to

107 mm BL. Conversely, in autumn, an individual of ~90 mm BL was sampled at the vertical seawall site near the wharf during the survey conducted by Ota City (Ota City, 2001–2015). These findings imply that *C. gulosus* continues to utilize the vertical seawall area after the last occurrence in August.

This species begins to mature sexually in November (KIM *et al.*, 2004); the 50% maturity size for females is reportedly 79 mm standard length (BEACK *et al.*, 2011). Additionally, KIM *et al.* (2004) reported that the gonad somatic index of *C. gulosus* changed most between December and March.

The spawning ground of this species has been suggested to occur near the low-tide line in inner areas of inlets or small bays with sand or shingle sediments and scattered appropriately sized stones (SASAKI and HATTORI, 1969). Furthermore, NAKAMURA (1936) noted that *C. gulosus* eggs are deposited on the undersides of stones or small rocks in shallow water. SASAKI and HATTORI (1969) reported that one spawning site was a small stone, while two others were large rocks that could not easily be displaced by two people. A rocky area is present at the west end of Furu-hama Park, and fish larvae or juveniles are unlikely to enter Furu-hama Park from outside because the park is situated in the innermost part of Tokyo Bay (MURAI *et al.*, 2016). Thus, *C. gulosus* probably spawns in the park.

Regarding the spawning period, NAKAMURA (1936) indicated a range from January to May, with a peak between February and April. BEACK *et al.* (2011) and PARK *et al.* (2020) reported that the spawning season of this species is from December to April in Korea. MURASE *et al.* (2007) suggested that the spawning period in the innermost portion of Tokyo Bay is during winter and spring. In addition, eggs hatch at approximately 1 month after spawning (NAKAMURA, 1936). Con-



sidering these reports, the spawning period in Furuhashi Park is presumably between December and February.

#### 4.2 Artificial environment

In this study, we investigated three types of environments in an artificial seaside park: a sandy beach, a tidal flat, and a wharf. We discovered that *C. gulosus* occupied the artificial environment and individuals utilized various habitats throughout development.

Many fish surveys have been conducted in artificial environments other than Furuhashi Park, and *C. gulosus* has been sampled in such surveys. According to the Bureau of Environment of Tokyo Metropolitan Government (1992–2018), this species has been collected at an artificial sandy beach and two tidal flats; all collected individuals were less than ~20 mm BL. In surveys conducted by Yokohama City (1974, 1978, 1981, 1986, 1989, 1992, 1995, 1996, 2001, 2004, 2007, 2010, 2014, and 2018), most samples between ~50 mm and ~100 mm BL were collected at revetments or wharfs. However, existing evidence is fragmentary, although these surveys indicate which fishes occupy specific habitats at specific times each year in an artificial environment. Furthermore, each study conducted in a different area is considered discrete, although several survey areas have included multiple types of environments. This inconsistency limits the understanding of successive use of adjacent habitats by fishes. Thus, synchronous investigations in adjacent but differing environments, rather than in only one type of habitat, are crucial to elucidate the role of each environment for fishes. Furthermore, artificial locations are presumably capable of providing fishes with habitats where they can spend longer periods or their entire life histories because they contain diverse environments, in contrast to the simple environments

created when beaches, tidal flats, or shoals are rebuilt.

#### Acknowledgments

The authors are grateful to the staff of the Laboratory of Ichthyology at Tokyo University of Marine Science and Technology (TUMSAT) for assistance with fieldwork and the preparation and observation of transparent specimens. We thank Dr. Kana Takeyama and Mr. Kota Nakase of Penta-Ocean Construction Co., Ltd. for support and arrangement of field investigations; we also thank the staff of the Division of Urban Infrastructure Improvement of Ota City, as well as Mr. Masahiro Ijima, the chairman, and the members of the Tokyo Bay Recreational Fishing Boat Cooperative for providing permission for our surveys and chartering a boat. This research was partly supported by the TUMSAT President Discretionary Budget of FY2019.

#### References

- Akihito, K. SAKAMOTO, Y. IKEDA And M. AIZAWA (2013): Gobioidae. *In*: NAKABO, T (ed.) (2013): Fishes of Japan with pictorial keys to the species (third edition). Tokai University Press. p. 1347–1552. (In Japanese)
- ANGMALISANG, D. E., K. MARUYAMA, A. HIHARA and H. KOHNO (2020): Occurrence Patterns and Ontogenetic Intervals of *Eutaeniichthys gilli* (Gobiidae) in Obitsu-gawa River Estuary, Tokyo Bay, Central Japan. *La mer*. **58**. 83–99.
- BEACK, G. W., C. I. PARK, J. M. JEONG, M. C. KIM, S. H. HUH and J. M. PARK (2010): Feeding habits of *Chaenogobius gulosus* in the coastal waters of Tongyeong, Korea. *Korean Journal of Ichthyology*, **22** (1), 41–48.
- BEACK, G. W., J. M. JEONG, J. M. PARK and S. HUH (2011): Reproductive characteristics of gluttonous goby, *Chaenogobius gulosus* in the Coastal Waters of Tongyeong, Korea. *Korean Journal of Ichthyology*, **23** (4), 300–304.
- BLAXTER, T. H. S. and G. HAMPEL (1963): The influ-

- ence of the egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, **28**, 211–244.
- Bureau of Environment, Tokyo Metropolitan Government (1992–2003, 2005, 2006, 2015, 2017, 2018): Survey report of aquatic organisms in Metropolitan Tokyo Bay. < [https://www.kankyometro.metro.tokyo.lg.jp/water/tokyo\\_bay/creature/aquatic\\_creature.html](https://www.kankyometro.metro.tokyo.lg.jp/water/tokyo_bay/creature/aquatic_creature.html) > (In Japanese)
- DOSTU, Y. (1961): The Bionomics and Life History of the Gobioid Fish, *Chaenogobius scrobiculatus* TAKAGI. *Bulletin of the Faculty of Fisheries*, **10**, 127–131
- DOSTU, Y. (1988): Gluttonous goby. *In*: OKIYAMA, M. (ed.): *An Atlas of the Early Stage Fishes in Japan*. Tokai University Press, p. 691, 693. (In Japanese)
- FISHER, R., J. M. LEIS, D. L. CLARK and S. K. WILSON (2005): Critical swimming speeds of late-stage coral reef fish larvae: variation within species, among species and between locations. *Marine Biology*, **147**, 1201–1212.
- GOSLINE, W. A. (1971): *Functional morphology and classification of teleostean fishes*. University Press of Hawaii, Honolulu, 208 pp.
- HARADA, S. (2005): *Studies on the evolution of ontogenies and life histories in fishes of Gymnogobius, Gobiidae*. Doctoral dissertation of University of Kyoto, 210 pp.
- HARADA, S. (2014): Gluttonous goby. *In*: OKIYAMA, M. (ed.): *An Atlas of the Early Stage Fishes in Japan*, 2nd edition. Tokai University Press, p. 1270. (In Japanese)
- KANOU, K., H. KOHNO, P. TONGNUNUI and H. KUROKURA (2002): Larvae and juveniles of two engraulid species, *Thryssa setirostris* and *T. hamiltoni*, occurring in the surf zone at Trang, southern Thailand. *Ichthyological Research*, **49**, 401–405.
- KIM, S., C. PARK, J. KANG, Y. CHOI, S. RYO, H. BAWK, H. KIM and Y. LEE (2004): Gonadal development and reproductive cycle of gluttonous goby *Chasmichthys gulosus* (Guichenot). *Korean Journal of Ichthyology*, **16** (4), 261–270.
- KANOU, K., H. KOHNO and M. SANO (2004): Morphological and functional development of characters associated with settlement in the yellowfin goby, *Acanthogobius flavimanus*. *Ichthyological Research*, **51**, 213–221.
- KOARAI, M. and T. NAKANO (2013): Transition of Land Reclamation Area Among Tokyo Bay Side Using Land Area Survey by GSI and Problem of Land Reclamation Area. *GSI journal*, **124**, 105–115. (In Japanese)
- KOHNO, H. (2012): Fishes in Tokyo Bay: research and natural histories. *In*: Kawabe, M. and H. Kohno (ed.) *Environmental science in Edomae: 12 chapters to enjoy, consider and comprehend the sea*. University of Tokyo Press, p. 85–106.
- KOHNO, H. and K. SOTA (1998): Ontogenetic intervals based on the development of swimming- and feeding-related characters in larvae and juveniles of the lumpfish, *Inimicus japonicus*. *Suisanzoshoku*, **46**, p. 333 - 342. (In Japanese with English abstract)
- KOHNO, H., Y. TAKI, Y. OGASAWARA, Y. SHIROJO, M. TAKETOMI and M. INOUE (1983): Development of swimming and feeding functions in larval *Pagrus major*. *Japanese Journal of Ichthyology*, **30**, 47–60.
- MARUYAMA, K., H. KOHNO, K. TAKEYAMA and K. NAKASE (2021): Fish assemblages and diversities in the artificial sandy beach and tidal mud flat in the inner Tokyo Bay, Central Japan. *Journal of the Tokyo University of Marine Science and Technology*, **17**, 1–17, 2021. (In Japanese)
- MURAI, S., A. MURASE, H. KOHNO, K. TAKEYAMA, K. NAKASE and T. IWAKAMI (2016): Fish assemblage and diversity in the developed tidal flat and sandy beach at the Furuhashi Park, Ota City, Tokyo, Central Japan. *La mer*, **54**, 11–27. (In Japanese with English abstract)
- MURASE, A., Y. NEMOTO, and H. MAEDA, (2007): Gobiid Fishes from Shioirino-ike, Hama-rikyu Garden and Takahama Canal, Tokyo Bay. *National History Report of Kanagawa*, **28**, 75–83. (In Japanese with English abstract)
- NAKABO, T. (ed.) (2013): *Fishes of Japan with pictorial keys to the species* (third edition). Tokai University Press. (In Japanese)
- NAKAMURA, S. (1936): Study of larvae and juveniles

- around Kominato (II - IV). Research Report of Fishery Training Center, 31 (2), 145-156. (In Japanese)
- OKIYAMA, M. (ed.) (2014): An Atlas of the Early Stage Fishes in Japan, 2nd edition. Tokai University Press. (In Japanese)
- OMORI, M. and Y. TSURUTA (1988): Fishes in estuaries. *In*: Kurihara, Y. Ecology and ecotechnology in estuaries and coasts. Tokai University Press, p. 108-118. (In Japanese)
- OMORI, M., Y. SUGAWARA and H. HONDA (1996): Morphogenesis in hatchery-reared larvae of the black rockfish, *Sebastes schlegeli*, and its relationship to the development of swimming and feeding functions. *Ichthyological Research*, 43, 267-282.
- ONODERA, A., K. MARUYAMA, K. TAKEYAMA and H. KOHNO (2020): Occurrence patterns of fishes collected by net cages placed at surface and bottom layers along a seawall at the Furuhashi Park in innermost Tokyo Bay. *La mer*, 58, 59-69. (In Japanese with English abstract)
- Ota City (2001-2005, 2007-2013, 2015): Report of the environmental survey at Heiwajima Canal. Division of Urban Infrastructure Development, Ota City. (In Japanese)
- PARK, J. M. and J. M. JEONG (2020): Spawning season, seasonal condition factor and allometric growth pattern of *Chaenogobius gulosus* (Sauvage, 1882) inhabiting rocky subtidal habitats in the southeastern Korea. *The Journal of Animal & Plant Sciences*, 30 (5), 1292-1297.
- POTTHOFF, T. (1984): Clearing and staining techniques. *In*: H. G. Moser, W. J. Rishard, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall, Jr. and S. L. Richardson (eds.): Ontogeny and systematics of fishes. *Am. Soc. Ichthyol. Herpetol., Spec. Publ., No. 1*, p. 33-37.
- SAKAI, H. (1990): Larval development intervals in *Tribolodon hakonensis* (Cyprinidae). *Japan. J. Ichthyol.*, 37, p. 17-28.
- SASAKI, T. and J. HATTORI (1969): Comparative Ecology of Two Closely Related Sympatric Gobiid Fishes Living in Tide Pools. *Japanese Journal of Ichthyology*, 15 (4), 143-155. (In Japanese with English summary)
- TANIGUCHI, N. (1987): Fins. *In*: OCHIAI, A. (ed.) Fish anatomy. Midori-Shobo, p.23-32. (In Japanese)
- Toyo koku jigyo Co., Ltd. (1980): Report of the sea area survey. *In*: The second basic survey of environmental conservation.
- WEBB, P. (1994): The biology of fish swimming. *In*: Maddock, L., Q. Bone, J. Rayner (eds.): Mechanics and physiology of animal swimming. Cambridge University Press, Cambridge, p. 45-62.
- Yokohama Environmental Science Research Institute (1974, 1978, 1981, 1986, 1989, 1992, 1995, 1996, 2001, 2004, 2007, 2010, 2014, 2018): Aquatic organisms in rivers and seas in Yokohama City. < <https://www.city.yokohama.lg.jp/kurashi/machizukuri-kankyo/kankyohozen/kansoku/science/shiryo/kawatoumi/> > (In Japanese)

Received: 16 August, 2021  
Accepted: 30 January, 2022

