

タナゴ類の排他的分布を解明する

西野 大輝

滋賀県

はじめに

コイ科タナゴ亜科の純淡水魚であるタナゴ類は、イシガイ科の淡水二枚貝のえら内に産卵するという特殊な繁殖様式を持つため、卵や仔魚期の生存率が高いと考えられている（長田 1985）。しかしながら、滋賀県の在来タナゴ類 3 属 6 種・1 亜種のうち 2 種はすでに絶滅、その他のすべての種が絶滅危惧 I A 類、I B 類、あるいは準絶滅危惧種、絶滅危機増大種に位置付けられている（滋賀県レッドデータブック 2020 年版）。在来タナゴ類の個体数を減少させる要因として、オオクチバスなど外来捕食魚による食害、外来タナゴ類による競争排除と交雑、乱獲や密漁、水質汚濁、河川改修による生息地の消失と荒廃などの要因が挙げられている（北村 2008）。しかし、これらの要因がどの程度重要かは分かっていない。

本研究では、滋賀県北部長浜の琵琶湖東岸の水路に生息するタナゴ類のうち、カネヒラ (*Acheilognathus rhombeus*) とアブラボテ (*Tanakia limbata*) の関係に焦点をあてる。2019 年の 4 月から 11 月にかけて、予備的な分布調査を行ったところ、長浜市にはカネヒラ、アブラボテ、ヤリタナゴ (*Tananika lanceolata*) の 3 種の在来タナゴ類が分布していた。しかし、ヤリタナゴはカネヒラやアブラボテと同所的に分布していたのに対して、カネヒラとアブラボテは排他的に分布することが示唆された（西野 卒業論文 2020）。カネヒラは秋繁殖、アブラボテは春夏繁殖と繁殖期が異なる（北村 2020）。それゆえに、産卵対象である淡水二枚貝をめぐる種間競争はなく、また繁殖をめぐる負の種間相互作用（繁殖干渉）もないはずである。さらに、両種ともに藻類を中心とする雑食性であり、餌が豊富にあることから餌をめぐる競争も強くないと考えられる。それにもかかわらず、カネヒラとアブラボテは排他的に生息しているようだ。排他的に生息する原因を明らかにするために、カネヒラの繁殖期である秋にカネヒラとアブラボテの種間相互作用実験を室内で行った。その結果、アブラボテは非繁殖期にも関わらず、二枚貝に対し、頻繁に視察行動を行うことで、カネヒラの繁殖行動を阻害する可能性が示唆された（西野 卒業論文 2020）。しかし、この結果は室内実験で得られたものであるため、野外でも同じ現象が起きているかは不明である。

そこで、本研究では野外においても、アブラボテが非繁殖期にもかかわらず二枚貝に対して視察行動を行うかどうかを、野外に水中カメラを設置して撮影することで検証した。

方法

調査地

調査地は滋賀県長浜市姉川水系へ流れる農業用排水路である（写真 1）。川幅は 2.7m で、水深は 35 cm から 39 cm である。調査地ではカタハガイ (*Obovalis omiensis*)、マツカサガイ (*Pronodularia japonensis*)、タガイ (*Sinanodonta japonica*) が生息しており、特に、カタハガイが多く生息している。タナゴ類ではアブラボテとヤリタナゴが生息しており、アブラボテが圧倒的に多く生息する。

タナゴ類の行動観察

滋賀県長浜市姉川水系へ流れる農業用排水路でタナゴ類の行動観察を行った。調査期間は 5 月 29 日から 11 月 15 日の昼間で、月に 1 回である。農業用排水路内に市販の砂利を 4 cm 程度敷き詰めた長方形型トレイ（長さ 50cm×幅 36 cm×高さ 8 cm）を 3 つ用意し、水路内に生息するカタハガイ（53mm、56mm）、マツカサガイ（49mm、52mm）、タガイ（62mm、66mm）をそれぞれ 1 個体ずつトレイの中に入れ、水路内に沈めた。次に、3 台の水中カメラ（apeman 66A apexcam 4 K）を用意し、1 台の水中カメラがそれぞれ淡水二枚貝 1 個体を映した状態でタナゴ類の行動を撮影した。撮影時間は 1 時間以上 1 時間 40 分未満とした。撮影後、二枚貝を回収し、滋賀県立大学内の水路で農業用コンテナ（長さ 53.5 cm×幅 37 cm×高さ 29.5 cm）に入れ、飼育した。録画した映像を再生して、タナゴ類の種同定および性別ごとに、繁殖行動の回数を計測した。繁殖行動の分類は北村（2020）に基づいて、貝の視察（写真 2）、メスの擬似産卵（写真 3）の回数を計測した。ただし、ヤリタナゴとアブラボテのオスは非繁殖期にもかかわらず北村（2020）に記載されていない放精と似た行動を行ったので、この行動は擬似放精行動（写真 4）とし、回数を計測した。3 種の淡水二枚貝に対するタナゴ類の繁殖行動の回数を計測後、1 時間当たりの淡水二枚貝に対するタナゴ類の繁殖行動の回数に換算した。その後、録画した映像を見直し、繁殖行動を行ったタナゴ類を可能な限り識別して個体数を計測し、その値を最小個体数とした。

ただし、以下の撮影では淡水二枚貝が水中カメラに写らなかったために、タナゴ類は行動の解析はできなかった（6 月、7 月のカタハガイ、6 月のタガイ）。

結果

1.1 タナゴ類オス・メスの二枚貝に対する視察行動の季節消長

アブラボテとヤリタナゴは淡水二枚貝に対し、オス・メスいずれも視察行動を行った。結果について、アブラボテ、ヤリタナゴの順に述べる。

まず、アブラボテ雌雄のマツカサガイに対する視察行動について示す（表 1.1a、図 1.1-1a）。オスの視察行動は5月から10月に確認され、7月の視察回数が最も多く、最小個体数は3匹以上であった。メスの視察行動は6月から10月に確認され、9月の視察回数が最も多く、最小個体数は5匹以上であった。性別不明個体の視察行動は9月、11月のみに確認され、9月と11月で視察回数にほとんど差がなく、両月とも、最小個体数は2匹以上であった。

次に、アブラボテ雌雄のカタハガイに対する視察行動について示す（表 1.1b 図 1.1-1b）。オスの視察行動は5月及び8月から10月に確認され、9月の視察回数が最も多く、最小個体数は3匹以上であった。メスの視察行動も5月及び8月から10月に確認され、9月の視察回数が最も多く、最小個体数は5匹以上であった。性別不明個体の視察行動は8月から11月に確認され、10月の視察回数が最も多く、最小個体数は2匹以上であった。

次いで、アブラボテ雌雄のタガイに対する視察行動について示す（表 1.1c 図 1.1-1c）。オスの視察行動は5月及び7月から10月に確認され、7月の視察回数が最も多く、最小個体数は2匹以上であった。メスの視察行動は5月、7月、9月、10月に確認され、9月の視察回数が最も多く、最小個体数は3匹以上であった。性別不明個体の視察行動は9月、10月に確認され、両月とも最小個体数は1匹であった。

次に、ヤリタナゴ雌雄の3種の淡水二枚貝に対する視察回数について述べる。

マツカサガイに対するヤリタナゴ雌雄の視察行動について示す（表 1.1d および図 1.1-2a）。オスの視察行動は10月のみに確認され、最小個体数は1匹であった。メスの視察行動は観察されず、性別不明個体の視察行動は9月のみに確認され、最小個体数は1匹であった。

カタハガイに対するヤリタナゴの性別ごとの視察行動について示す（表 1.1e 図 1.1-2b）。視察行動が観察されたのはオスだけであり、9月と10月に視察行動を行い、両月とも最小個体数は1匹であった。

タガイに対するヤリタナゴ雌雄の視察行動について示す（表 1.1f 図 1.1-2c）。視察行動はオスでのみ9月、10月に観察され、9月の視察回数が最も多く、最小個体数は2匹であった。

1.2 タナゴ類の総視察回数の季節消長

アブラボテ、ヤリタナゴの性別ごとの視察回数を月ごとに合計した値を総視察回数とし、3種の二枚貝に対する、両種の総視察回数を月ごとに比較した。

マツカサガイに対するアブラボテ、ヤリタナゴの総視察回数について述べる（表 1.1a,d 図 1.2a）。アブラボテの視察行動は5月から11月に確認され、総視察回数は9月に最も多く、最小個体数が9匹以上であった。一方、ヤリタナゴの視察行動は9月と10月に確認され、両月とも最小個体数が1匹であった。両種の総視察回数を比較すると、アブラボテのほうがヤリタナゴよりも総視察回数は多かった。

カタハガイに対するアブラボテとヤリタナゴの総視察回数について述べる（表 1.1b,e 図 1.2b）。アブラボテの視察行動は5月及び8月から11月に確認され、総視察回数は9月が最も多く、最小個体数は9匹以上であった。一方、ヤリタナゴの視察行動は9月と10月に確認され、両月とも最小個体数は1匹であった。両種の総視察回数を比較すると、アブラボテのほうがヤリタナゴよりも総視察回数が多かった。

タガイに対するアブラボテとヤリタナゴの総視察回数について述べる（表 1.1c, f 図 1.2c）。アブラボテの視察行動は5月及び7月から10月に確認され、総視察回数は7月が最も多く、最小個体数は4匹以上であった。一方、ヤリタナゴの視察行動は9月と10月に確認され、総視察回数は9月が最も多く、最小個体数は2匹であった。両種の総視察回数を比較すると、アブラボテのほうがヤリタナゴよりも多かった。

2.1 タナゴ類の疑似産卵行動の季節消長

アブラボテのみがマツカサガイ、カタハガイ、タガイに対し、疑似産卵行動を行った。マツカサガイに対するアブラボテの疑似産卵行動は9月のみに確認され、最小個体数は4匹以上であった（表 2.1a）。カタハガイに対するアブラボテの疑似産卵行動は9月と10月に確認され、両月とも最小個体数は2匹以上であった（表 2.1b）。タガイに対するアブラボテの疑似産卵行動は9月のみに確認され、最小個体数は1匹であった（表 2.1c）。

3.1 非繁殖期におけるアブラボテとヤリタナゴの疑似放精行動

アブラボテとヤリタナゴがカタハガイ、タガイに対し、疑似放精行動を行った。まず、カタハガイに対するアブラボテとヤリタナゴの総疑似放精行動について述べる（表 3.1a）。アブラボテの疑似放精行動は9月のみに確認され、最小個体数は4匹以上であった。一方、ヤリタナゴの疑似放精行動も9月のみに確認され、最小個体数が1匹であった。

次にタガイに対するアブラボテとヤリタナゴの擬似放精行動について述べる(表 3.1 b)。アブラボテの擬似放精行動は10月のみに確認され、最小個体数が1匹だった。一方、ヤリタナゴの擬似放精行動は9月のみに確認され、最小個体数が1匹であった。

考察

非繁殖期におけるアブラボテとヤリタナゴの視察行動について

アブラボテは繁殖期から非繁殖期にかけて3種の二枚貝に対し、視察行動を行った。一方、ヤリタナゴは非繁殖期にのみ、3種の二枚貝に対し、視察行動を行った。非繁殖期における3種の二枚貝に対する視察行動の回数を比較すると、アブラボテのほうがヤリタナゴよりも多かった。ヤリタナゴよりもアブラボテの方が視察行動の頻度が高くなる理由として、アブラボテとヤリタナゴの配偶システムの違いが関係していると考えられる。アブラボテの配偶システムは縄張り防衛型であり、繁殖期のアブラボテ・オスは特定の少数の二枚貝に縄張りを持ち、同種および異種のタナゴ類を追い払う(北村 2020)。一方、ヤリタナゴの配偶システムはメス探索型であり、繁殖期のヤリタナゴ・オスは特定の二枚貝に執着せず、メスとペアを作り、二枚貝に産卵する(北村 2020)。つまり、アブラボテの方がヤリタナゴよりも淡水二枚貝に強く執着するので、非繁殖期においてもアブラボテの視察行動の頻度がヤリタナゴよりも高くなった可能性がある。

アブラボテが非繁殖期にも視察行動を行うことは室内実験では確認されたが(西野 卒業論文 2020)、本研究の結果、野外でも同様にアブラボテは非繁殖期にも視察行動をすることが確認された。つまり、カネヒラがアブラボテと排他的に生息する要因が、非繁殖期におけるアブラボテの視察行動である可能性が示された。しかし、非繁殖期におけるアブラボテの視察行動が、カネヒラのメスの繁殖成功を低下させるかどうかについては、今後、検証する必要がある。

非繁殖期におけるアブラボテとヤリタナゴの繁殖行動について

非繁殖期のアブラボテは3種の二枚貝に対して視察行動、メスは3種の二枚貝に対し、擬似産卵行動、オスはカタハガイ、タガイに対し、擬似放精行動を行った。一方、非繁殖期のヤリタナゴも3種の二枚貝に対して視察行動、オスはカタハガイ、タガイに対し擬似放精行動を行った。アブラボテとヤリタナゴが非繁殖期に擬似繁殖行動(視察行動・擬似産卵行動・擬似放精行動)を行う理由として、以下の2つの仮説を立てた。第一の仮説は「事前練習説」

である。つまり、非繁殖期に疑似繁殖行動を行うことで、繁殖期の繁殖成功度が高くなるという仮説である。第二の仮説は、「貝を馴らす説」である。非繁殖期に疑似繁殖行動をすることで、二枚貝に慣れが生じ、タナゴが近づいても殻を閉じにくくなるという仮説である。これらの仮説については今後、検証する必要がある。

引用文献

北村淳一.2008.タナゴ亜科魚類：現状と保全,魚類学雑誌,55: 139-144.

北村淳一・内山りゅう.2020. BITTERING FISHES OF JAPAN.山と溪谷社,pp.8-11,pp.30-37,pp.132-139.

長田芳和.1985.バラタナゴの産卵数および貝内産卵の生態学的意義.Japanese Journal of Ichthyology,32 巻：324 - 334.

滋賀県生きもの総合調査委員会.2021.滋賀県レッドデータブック 2020 年版.滋賀県自然環境保全課.



写真1 調査地の農業用排水路



写真2 アブラボテの視察行動



写真3 アブラボテの擬似産卵行動



写真4 アブラボテの擬似放精行動

表 1.1 1時間当たりのマツカサガイ、カタハガイ、タガイに対するアブラボテ、ヤリタナゴの性別ごとの視察回数. n は最小個体数、横線は水中カメラに映らなかったタナゴ類を示す. 0 は水中カメラに映ったが、視察行動を行わなかったタナゴ類を示す. バツ印は撮影に失敗した月を示す.

(a) マツカサガイに対するアブラボテの視察回数と最小個体数

	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月
オス	6.0 n=1	19.1 n \geq 2	86.3 n \geq 3	6.6 n=1	43.7 n \geq 2	3.7 n=1	-
メス	0.0	23.7 n \geq 2	9.4 n=1	3.3 n=2	145.2 n \geq 5	10.2 n=2	-
性別不明	-	-	-	-	25.9 n \geq 2	0.0	25.0 n \geq 2
合計	6.0 n=1	42.9 n \geq 4	95.6 n \geq 4	9.9 n=3	214.8 n \geq 9	13.8 n=3	25.0 n \geq 2

(b) カタハガイに対するアブラボテの視察回数と最小個体数

	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月
オス	16.6 n \geq 1			37.6 n \geq 3	80.7 n \geq 3	26.8 n \geq 2	-
メス	18.9 n \geq 2			5.6 n=2	120.0 n \geq 5	76.2 n \geq 3	-
性別不明	-			0.8 n=1	15.6 n \geq 1	25.1 n \geq 2	1.7 n=1
合計	35.5 n \geq 3			44.0 n \geq 6	216.3 n \geq 9	128.1 n \geq 7	1.7 n=1

(c) タガイに対するアブラボテの視察回数と最小個体数

	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月
オス	3.9 n=1		49.2 n \geq 2	6.9 n=1	9.0 n \geq 2	9.8 n=1	-
メス	6.9 n \geq 2		30.0 n \geq 2	-	45.0 n \geq 3	4.6 n=3	-
性別不明	-		-	-	9.0 n=1	1.3 n=1	-
合計	10.8 n \geq 3		79.2 n \geq 4	6.9 n=1	63.0 n \geq 6	15.7 n=5	-

(d) マツカサガイに対するヤリタナゴの視察回数と最小個体数

	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月
オス	-	-	-	-	-	0.9 n=1	-
メス	-	-	0.0	-	-	-	-
性別不明	-	-	-	-	0.7 n=1	-	-
合計	-	-	-	-	0.7 n=1	0.9 n=1	-

(e) カタハガイに対するヤリタナゴの視察回数と最小個体数

	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月
オス	-			-	11.1 n=1	13.8 n=1	-
メス	-			-	-	-	-
性別不明	-			-	-	-	-
合計	-			-	11.1 n=1	13.8 n=1	-

(f) タガイに対するヤリタナゴの視察回数と最小個体数

	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月
オス	-		-	-	21.0 n=2	6.5 n \geq 1	-
メス	-		0.0	-	-	-	-
性別不明	-		-	-	-	-	-
合計	-		-	-	21.0 n=2	6.5 n \geq 1	-

表 2.1 1時間当たりのマツカサガイ、カタハガイ、タガイに対する、アブラボテ・メスとヤリタナゴ・メスの擬似産卵回数. n は最小個体数、横線は水中カメラに映らなかったタナゴ類のメスを示す. 0 は水中カメラに映ったが、擬似産卵行動を行わなかったタナゴ類のメスを示す. バツ印は撮影に失敗した月を示す.

(a)マツカサガイに対するタナゴ類・メスの擬似産卵回数と最小個体数

	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月
アブラボテ	0	0	0	0	4.4 n \geq 4	0	-
ヤリタナゴ	-	-	0	-	-	-	-

(b)カタハガイに対するタナゴ類・メスの擬似産卵回数と最小個体数

	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月
アブラボテ	0	0	0	0	3.7 n \geq 2	4.1 n \geq 2	-
ヤリタナゴ	-	-	0	-	-	-	-

(c)タガイに対するタナゴ類・メスの擬似産卵回数と最小個体数

	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月
アブラボテ	0	0	0	0	1 n=1	0	-
ヤリタナゴ	-	-	0	-	-	-	-

表 3.1 1時間当たりの非繁殖期におけるカタハガイ、タガイに対するアブラボテ・オスとヤリタナゴ・オスの擬似放精回数. n は最小個体数を示し、横線は水中カメラに映らなかったタナゴ類のオスを示す. 0 は水中カメラに映ったが、擬似放精行動を行わなかったタナゴ類のオスを示す. バツ印は撮影に失敗した月を示す.

(a)カタハガイに対するタナゴ類・オスの擬似放精回数と最小個体数

	9月		10月	11月
アブラボテ	10.4	$n \geq 4$	0.0	-
ヤリタナゴ	0.7	$n = 1$	0.0	-

(b)タガイに対するタナゴ類・オスの擬似放精回数と最小個体数

	9月		10月	11月
アブラボテ	0.0		0.7 $n = 1$	-
ヤリタナゴ	0.7	$n = 1$	0.0	-

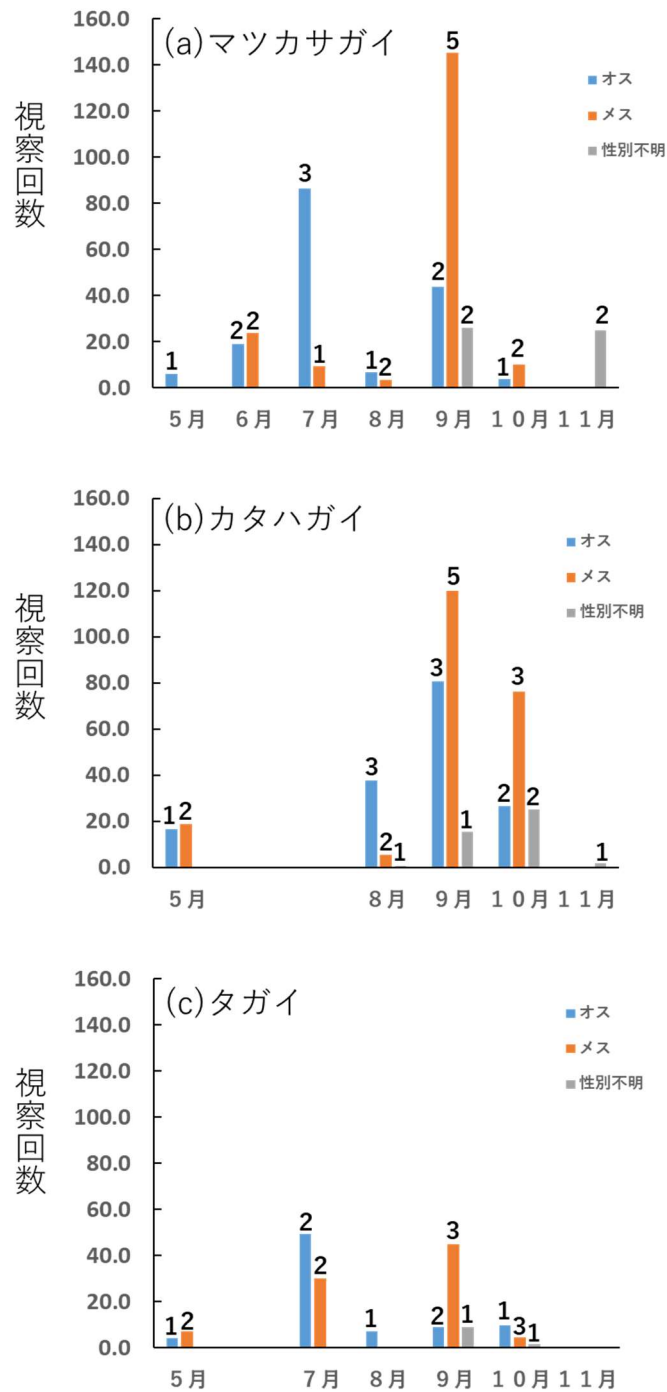


図 1.1-1 季節変化における 1 時間当たりの (a) マツカサガイ、(b) カタハガイ、(c) タガイに対する、アブラボテの性別視察回数。青色がオス、オレンジ色がメス、灰色が性別不明個体を示す。棒グラフ上の数字は最小個体数を示す。

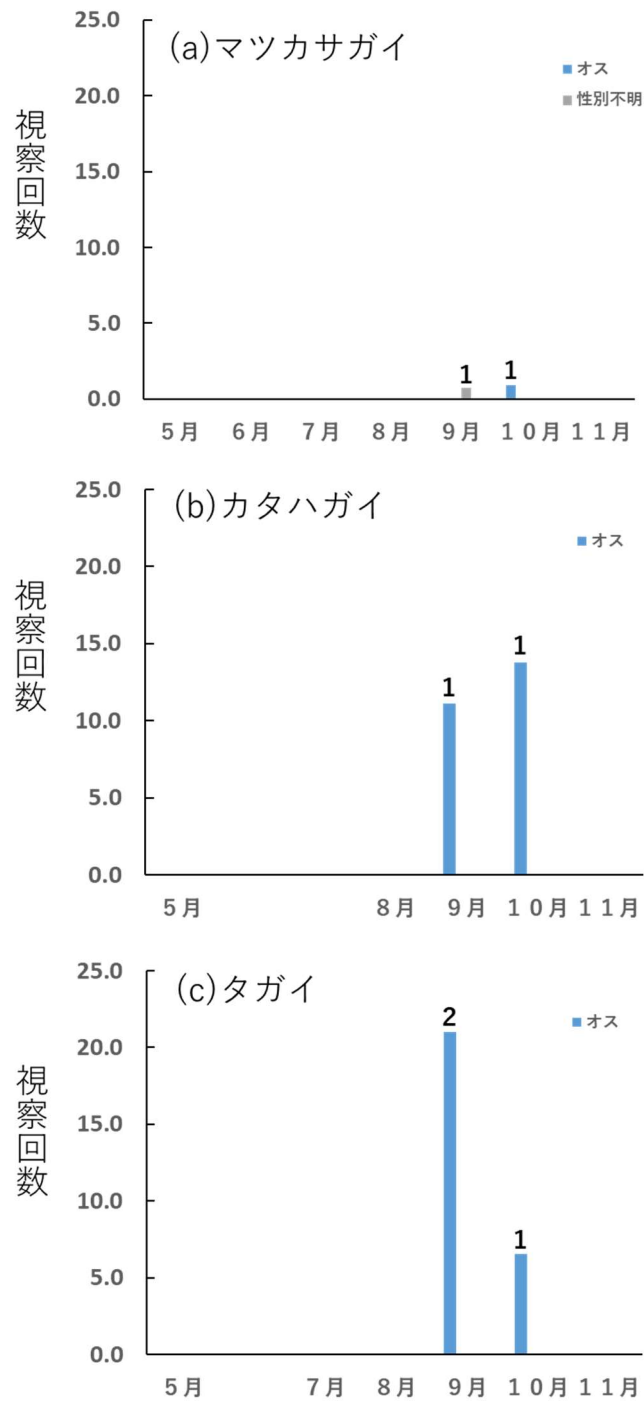


図 1.1-2 季節変化における1時間当たりの (a) マツカサガイ、(b) カタハガイ、(c) タガイに対する、ヤリタナゴの性別視察回数. 青色がオス、灰色が性別不明個体を示し、棒グラフ上の数字は最小個体数を示す.

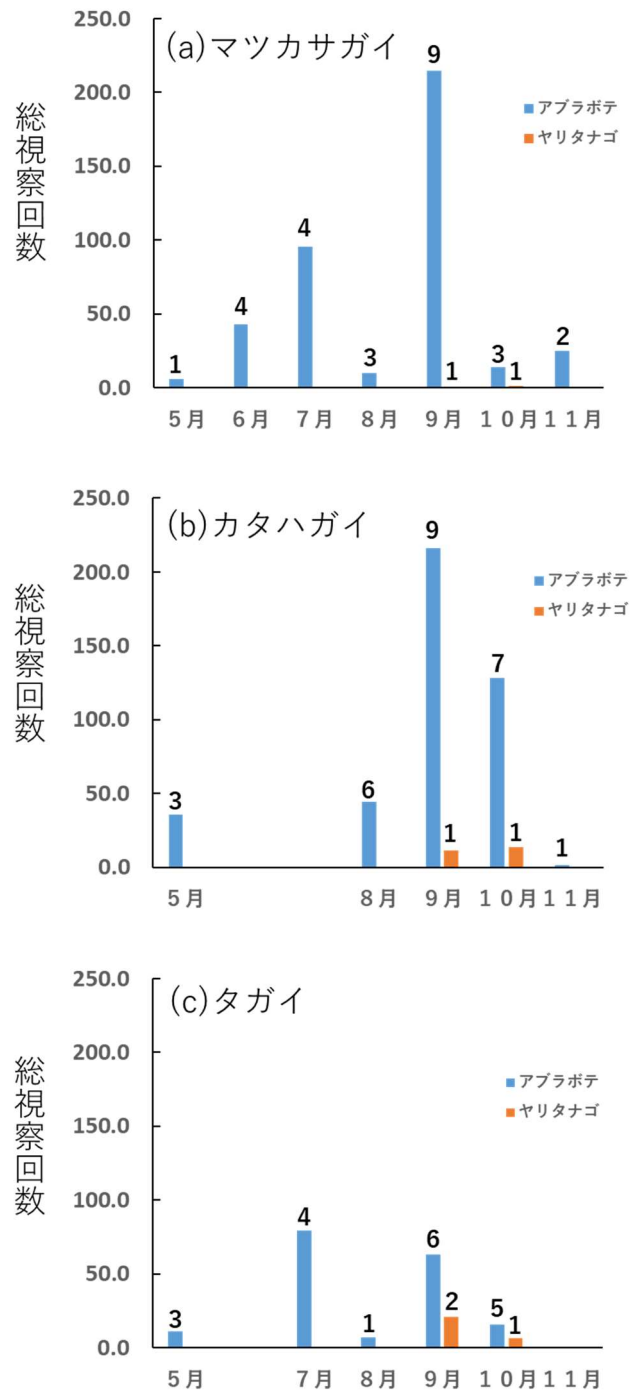


図 1.2 季節変化における 1 時間当たりの (a) マツカサガイ、(b) カタハガイ、(c) タガイに対する、アブラボテとヤリタナゴの総視察回数。青色がアブラボテ、オレンジ色がヤリタナゴを示し、棒グラフ上の数字は最小個体数を示す。