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

百成 渉,^{1a} 柴田 真生,² 加納 光樹,^{2*}
碓井 星二,¹ 金子 誠也,¹ 佐野 光彦¹

(2015年8月2日受付, 2015年9月28日受理, 2015年12月22日J-STAGE 早期公開)

¹東京大学大学院農学生命科学研究科生圏システム学専攻, ²茨城大学広域水圏環境科学教育研究センター

Habitat use and diet of larvae and juveniles of the goby *Tridentiger brevispinis* in the profundal and littoral zones in Lake Kitaura, Ibaraki Prefecture, Japan

WATARU HYAKUNARI,^{1a} MAO SHIBATA,² KOUKI KANOU,^{2*} SEIJI USUI,¹
SEIYA KANEKO¹ AND MITSUHIKO SANO¹

¹Department of Ecosystem Studies, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, Bunkyo, Tokyo 113-8657, ²Center for Water Environment Studies, Ibaraki University, Itako, Ibaraki 311-2402, Japan

The goby *Tridentiger brevispinis* is a common benthic fish in the lakes and swamps of temperate Japan and is commercially important for local fisheries. The distribution, migration and food habits of larvae and juveniles of the species in Lake Kitaura, Ibaraki Prefecture, central Japan were investigated in the profundal (6–7 m depth) and littoral (0.5–1 m depth) zones, from April 2010 to March 2012. Within a few days of hatching, preflexion larvae were dispersed throughout the surface and middle layers in the profundal zone, pelagic juveniles thereafter aggregating in the bottom layer. Newly-settled and benthic juveniles subsequently migrated from the profundal to the littoral zone. The major food components of juveniles changed from planktonic (cladocerans and cyclopoid copepods) to benthic items (gammaridean amphipods, chironomid larvae and filamentous algae) with the inshore migration. Analyses of the relationships between benthic juvenile density and a variety of environmental variables in the littoral zone, using generalized linear models, indicated that the depth of undercut bank at the reed belt edge and the mud content of sediment were the most significant determinants of juvenile densities. This suggested that reed belts in the littoral zone are an important nursery habitat for benthic juveniles of the goby.

キーワード：霞ヶ浦（北浦）、仔稚魚、成育場、接岸移動、ヌマチチブ、ヨシ帯

ヌマチチブ *Tridentiger brevispinis* はスズキ目ハゼ科に属する底生魚で、北海道から九州とサハリン、朝鮮半島、千島列島に自然分布する。¹⁾ 河川の中流域から汽水域、湖沼やため池などの泥底から礫底、転石や倒木などの構造物付近、ヨシ *Phragmites australis* を主要な構成種とする抽水植物群落（以下、ヨシ帯と呼ぶ）などの様々な環境に生息している。^{2,3)} 本種の産卵期は関東から近畿の河川や湖沼では5–8月であり、岸近くの転石下などで産卵する。^{2,4–6)} 孵化直後の仔魚は体長約2.5–2.7

mmで、発育段階は卵黄囊仔魚である。^{7,8)} 本種の仔稚魚については、最近になって霞ヶ浦を含む一部の水域で近似種との識別方法が確立されたばかりであり、^{3,8)} 湖沼での初期分散や着底場所、摂餌生態に関しては断片的な知見しかない。^{3,9,10)} また、湖沼では底生生活に移行した稚魚がヨシ帯において近接する護岸帯よりも多く出現する傾向が認められているが、¹¹⁾ ヨシ帯のなかのどのような環境が稚魚にとって重要であるかはよくわかっていない。

茨城県南東部から千葉県北東部に位置する霞ヶ浦は、

西浦、北浦、外浪逆浦、北利根川、鰐川、常陸利根川を合わせた水域の総称であり、その面積は 220 km² と琵琶湖に次いで国内第 2 位の湖である。霞ヶ浦では張り網や曳き網（イサザゴロ曳漁）でスマチチブの稚魚が大量に漁獲され、地域で加工・販売される「ゴロの佃煮」の主原料となっているが、近年、その漁獲量は減少傾向にあるため、資源増加を図ることが喫緊の課題となっている。¹²⁾ しかしながら、本種の仔稚魚の時空間的分布や食性に関する基礎的な知見がない状況下では、適切な対策の検討は難しいのが実状である。

本研究では、スマチチブ仔稚魚の時空間的な分布と食性を明らかにすることを目的として、霞ヶ浦（北浦）の沖帯から沿岸帯において 2 年間にわたる採集調査を実施した。さらに、沿岸帯のヨシ帯とその周辺において底生期稚魚の出現量と様々な環境変量との関係を調べ、本種の底生期稚魚がどのような環境をよく利用しているのかについても検討した。

材料と方法

調査地 茨城県南東部に位置する北浦は、霞ヶ浦を構成する湖の一つであり、面積は 36 km²、湖岸線は 75 km、平均水深は 4 m、最大深度は 7 m である（Fig. 1）。かつて北浦は潮の干満の影響を受ける感潮湖であったが、治水と塩害防止を目的として建設された常陸川水門が 1963 年に完成し、潮汐に伴う水位変動が失われた。また、1971 年からの霞ヶ浦総合開発事業によって、湖のほぼ全周が垂直に切り立ったコンクリート護岸で築堤され、かつて普通にみられたヨシ帯は激減した。^{13,14)} 近年では、富栄養化に伴う水質汚濁が慢性化し、沖帯の底層では夏季に貧酸素水塊が発生し、魚介類の酸欠死が確認されることもある。^{15,16)}

本研究では、北浦の湖心部にあたる大生沖の水深約 6–7 m を沖帯の調査区域に設定した（Fig. 1）。また、大生沖の調査区域に近く、湖岸線に沿って長さ 200 m 以上の大きなヨシ帯が複数存在している爪木地先の水深 1 m 以浅の水域を沿岸帯の調査区域に設定した（Fig. 1）。沿岸帯の調査区域内のヨシ帯は、開放的で波浪の影響を受けやすい場所に位置するため、2015 年現在までの数年間だけでも波浪による浸食作用により陸側に向けて一年間に 1–2 m ほどの速度で削られている。

なお、一般にヨシ帯とは、抽水植物のヨシが陸域から水域にかけて生育している場所を指す用語であるが、本研究ではヨシ群落近傍に生息する魚類を調査対象としたため、ヨシ群落とその際から沖に向けて 5 m までの水域をヨシ帯と定義した。

沖帯から沿岸帯での仔稚魚分布調査 浮遊生活を送る仔稚魚の時空間的分布と稚魚の主な着底場所を明らかにするために、沖帯の調査区域に設定した 3 地点（Fig. 1）

Fig. 1 Map of Lake Kitaaura, Ibaraki Prefecture, Japan, showing sampling sites in the profundal and littoral zones during the study period. Dark shaded areas indicate reed belts. □, sampling stations by a plankton-net at the surface and middle layers (1 and 4 m in depth, respectively) in the profundal zone from April 2010 to March 2012. ■, sampling stations by a sledge net at the bottom layer (6–7 m in depth) in the profundal zone and at the wading depth in the littoral zone (Tsumagi) from May to October 2010 and 2011, respectively. ○, collection site using a small seine in the littoral zone from April 2010 to March 2012. Broken rectangle at Tsumagi indicates the area of intensive fish sampling by a sledge net in July 2011.

の表層（水深 1 m）、中層（水深 4 m）、底層（水深 6–7 m の湖底）と沿岸帯の調査区域において様々な方法で仔稚魚を採集した。

沖帯の表層と中層では、仔魚採集用の円錐形の大型プランクトンネット（口径 1 m、濾過部測長 2.65 m、目合 0.5 mm × 0.5 mm）（離合社製）を用いて採集を行った。採集は、2010 年 4 月から 2012 年 3 月にかけて月 1 回の頻度で日中に実施した。濾水計（GENERAL OCEANICS 社製、2030R）を取り付けた大型プランクトンネット（開閉装置なし）を、調査船の後部から繰り出した長さ 40 m のロープの先端に取り付けて、時速約 3.5 km で 5 分間、各地点の表層と中層のそれぞれで 1 回ずつ曳網した。なお、1 曳網当たりの濾水量は 209.3–614.8 m³ であった。また、中層での曳網深度の調整は、Leis¹⁷⁾に従って、大型の浮きと錘を用いて行った。

沖帯の底層と沿岸帯での採集は、ソリネット〔開口部の幅 1.5 m、高さ 30 cm、網部の長さ 4 m、目合 2 mm × 2 mm；Kuipers¹⁸⁾を改変〕を用い、2010 年と 2011 年の 5 月から 10 月にかけて月 1 回の頻度で日中に実施した。沖帯の底層では、大型プランクトンネットと同様に調査船の後部から繰り出したロープの先端にソリネットを取り付けて、時速約 3.5 km で 5 分間、各地点の底層で 1 回ずつ曳網した。沿岸帯では、ソリネット開口部の両端を各 1 名が持ち、水深 1 m 以浅のヨシ群落の前縁に沿って時速約 3 km で 20 m、歩いて曳網した。

曳網回数は3回とした。仔稚魚の個体数密度は、1曳網(30 m²)あたりの個体数で表した。

沿岸帯では小型地曳網(袖網長4 m, 高さ1 m, 目合2 mm × 2 mm; 胴網部の長さ4 m, 目合1 mm × 1 mm)¹⁹⁾による採集も行った。この採集は、2010年4月から2012年3月にかけて月1回, 日中に実施した。Horinouchi *et al.*²⁰⁾によるヨシ帯での魚類の定量採集法を参考にして、袖網部の両端を2名が持って網の開口幅を4 mにした状態で、水深1 m以浅の砂泥底表面を、ヨシ群落の前縁に沿って20 m, 歩いて曳網した。曳網回数は5回とした。仔稚魚の個体数密度は、1曳網(80 m²)あたりの個体数で表した。

すべての採集物は現場でただちに10%ホルマリン溶液で固定し、研究室に持ち帰った。研究室では採集物からハゼ科魚類のみを選別し、百成ら³⁾と赤木ら⁸⁾に従ってヌマチチブ仔稚魚を同定した後、Kendall *et al.*²¹⁾とKanou *et al.*²²⁾に基づいて発育段階(卵黄嚢仔魚, 上屈前仔魚, 上屈中仔魚, 上屈後仔魚, 浮遊期稚魚, 着底期稚魚, 底生期稚魚)を特定し、個体数と体長を計数・計測した。なお、体長の定義はLeis and Truski²³⁾に従い、体長10.0 mm未満の個体は実体顕微鏡に取り付けた接眼マイクロメーターで、それより大きな個体はデジタルノギスで、それぞれ0.1 mmの精度で測定した。

水温と溶存酸素量は、沖帯と沿岸帯の各曳網地点での魚類採集の終了時に、DOメーターYSI-550A(YSI社製)を用いて測定した。なお、沿岸帯での測定は、水深50–80 cmの中層(水底から30–40 cm)で行った。

沖帯と沿岸帯での稚魚の食性調査 食性の調査には、2011年7月に沖帯の調査区域においてソリネットで採集された浮遊期稚魚20個体(体長11.4–16.4 mm), 着底期稚魚26個体(体長14.1–18.5 mm), 底生期稚魚27個体(体長17.4–22.9 mm), 同年7月に沿岸帯の調査区域においてソリネットで採集された底生期稚魚17個体(体長18.0–22.9 mm)を用いた。なお、沖帯と沿岸帯の間での食性の比較に用いた底生期稚魚の体長には、有意な差はみられなかった(Mann-Whitney's *U*-test, $z = 0.81$, $p = 0.42$)。

実体顕微鏡下でデジタルノギスを用いて稚魚の体長を0.1 mmの精度で測定した後、消化管を摘出した。本種の稚魚の消化管はN字型であるため、食道から第1屈曲部までの内容物を調査した。消化管内には、藻類のような不定形のものがよく出現したため、体積分析法²⁴⁾を用い、各餌項目の平均体積百分率(%V)を次のようにして求めた。まず、各個体の消化管内容物を実体顕微鏡下で観察して餌を同定し、次に、餌項目ごとの体積を1 mm × 1 mmのグリッドパターンの入ったスライドガラス(離合社製)上で厚さ0.2 mmにそろえて求めた。特定の餌項目の体積が消化管内容物全体の体積中に占め

Fig. 2 Schematic illustration of two typical reed belts (a) with a gradual slope edge and (b) with an undercut bank edge at Tsumagi in Lake Kitaura.

る割合を摂餌個体ごとに求め、その平均値を%Vとした。²⁵⁾ 空消化管率(%)は、全調査個体数に占める空消化管個体数の割合とした。²⁶⁾

仔稚魚の発育段階間または場所間で主要な餌項目の%Vに違いがあるかどうかを検定する際、得られたデータについて対数変換[$\log(x+1)$]や逆正弦変換($\arcsin\sqrt{}$)など行っても等分散性が得られないことが多かったため、ノンパラメトリックな統計手法であるKruskal-Wallis testを用いて検定を行った。有意差があった場合には、どこに違いがあったかを多重比較法(Steel-Dwass test)によって検討した。

沿岸帯での底生期稚魚の生息環境調査 沿岸帯の調査区域(Fig. 1)には、緩傾斜地にヨシが生育する自然に近い状態のヨシ帯(Fig. 2a)のほかに、波浪による浸食作用でヨシ帯前縁にあるヨシの根元部分の底質が洗掘され、ヨシの根元部分がえぐれているヨシ帯(Fig. 2b)が存在し、そのえぐれの程度は様々である。また、1990年代に存在したヨシ群落が浸食作用によって消失し、現在はコンクリート垂直護岸のみとなっている場所(以下、護岸帯と呼ぶ)もある。ヨシ帯と護岸帯の沖側20–40 mは、構造物のない開放水域になっている。なお、霞ヶ浦の沿岸帯には、天然の転石域はほとんどない。一部に石積み消波堤や石積み護岸があるが、本調査区域内にそのような人工的な岩場は存在しない。このように沿岸帯で見られる様々な生息環境のなかで、ヌマチチブの底生期稚魚がどのような環境で多く出現するのかを調べるために、2011年7月下旬(底生期稚魚の出現盛期)の昼間に、調査区域内にある様々な形状のヨシ帯46地点とそれらに隣接する護岸帯25地点およびそれらの沖側の開放水域20地点のそれぞれで、前述したソリネットを5 m, 1回ずつ曳網した。ヨシ帯と護岸帯での曳網は、岸際に沿うように実施した。採集物は現場でただちに10%ホルマリン溶液で固定した。研究室では採集物からヌマチチブ底生期稚魚を選別し、個体数と体長を計数・計測した。体長の計測はデジタルノギスを用いて0.1 mmの精度で行った。

稚魚の採集の終了時に、各曳網地点で水温、溶存酸素量、濁度、水深、底土の泥分、ヨシの生育密度、ヨシ根元のえぐれの奥行、および底生期稚魚の主要な餌となる動物プランクトンと底生動物の個体数密度を調べた。水温、溶存酸素量、濁度はマルチ水質チェッカ U-52 (HORIBA 社製) を用いて測定した。水深は各地点内に 1 m 間隔で選定した 5 か所で測定し、その平均値を求めて代表値とした。

ヨシの生育密度は、ヨシ帯の際に設定した 1 m × 1 m のコドラート内にあるヨシの茎の本数を計数した。ヨシ根元のえぐれの奥行は、えぐれの開口部から最深部までの水平距離 (Fig. 2b) を、測量用スタッフで測定した。いずれも各地点内に約 1 m 間隔で選定した 5 か所において計数・計測し、その平均値を求めて代表値とした。

泥分は粒径 63 μm 以下の泥の重量が底土に占める割合とし、各地点の底土の表層約 2 cm から採集した約 100 g の試料を用いて調べた。まず、500 mL の容器に試料を入れて、30% 過酸化水素水を加えて有機物を分解した後、上澄みを取り除くことで有機物を除去した。次に、これを乾燥させたものを、63 μm のステンレスふるいであるふるい分け、ふるいを通した試料とふるいに残留した試料の重量を電子天秤で 0.001 g まで秤量し、それらの重量比から泥分を算出した。

動物プランクトン (カイアシ類とミジンコ類) の採集には、プランクトンネット用濾水計 (離合社製) を取り付けたノルパックネット (口径 45 cm, 濾過部側長 1.8 m, 目合 0.1 mm) (離合社製) を用い、各地点の表層で 5 m, 1 回ずつの曳網を実施した。1 曳網あたりの濾水量は約 350–600 L であった。採集物は現場でただちに 5% 中性ホルマリンで固定した。底生動物 (ユスリカ類幼虫やヨコエビ類など) の採集には、直径 11 cm, 深さ 15 cm のコアサンプラーを用い、各地点で 1 回ずつの採泥を行った。採集した泥は現場でただちに目合 0.25 mm のサーバーネットであるふるい、その残渣を 5% 中性ホルマリン溶液で固定した。研究室では、実体顕微鏡下において動物プランクトンと底生動物を目から種のレベルで同定し、それぞれの個体数を計数した。

各曳網地点におけるスマチチブ底生期稚魚の個体数密度は 1 曳網 (7.5 m²) あたりの個体数で表し、動物プランクトンと底生動物の個体数密度はそれぞれ湖水 1 L および湖底 95 cm² あたりの個体数に換算した。3 つの生息場所 (ヨシ帯、護岸帯、開放水域) の間で、底生期稚魚の個体数密度や各環境変数に違いがあるかどうかについては、Kruskal-Wallis test を用いて検定を行った。有意差があった場合には、どこに違いがあったかを多重比較法 (Steel-Dwass test) によって検討した。

調査地の沿岸帯においてスマチチブ底生期稚魚の個体数密度に影響を及ぼす環境要因を明らかにするために、

統計パッケージ R ver. 3.0.2²⁷⁾ を用いて、一般化線形モデル (GLM; Generalized Linear Model) による解析を実施した。底生期稚魚の個体数密度を目的変数、各環境変数を説明変数とした。目的変数が自然数であることから、分布族にはポアソン分布を、リンク関数には対数を用いた。モデル作成の前に、各説明変数の妥当性を検討したところ、ヨシ根元のえぐれの奥行きとヨシの生育密度は互いに相関が高く、多重共線性が問題になると考えられた。このため、底生期稚魚の分布に直接的な影響を及ぼすと推察されるヨシ根元のえぐれの奥行きを説明変数に残した。また、溶存酸素量については各地点で飽和状態であったこと、餌生物のうちヨコエビ類については稚魚の分布箇所ではほとんど出現しなかったことから、説明変数から除いた。モデル選択には赤池情報量規準 (AIC; Akaike's Information Criterion) を用い、AIC が最小のモデルをベストモデルとした。また、R パッケージ MuMIn の dredge 関数を用いて、Null モデルから Full モデルまですべての説明変数のセットで GLM を行った。

結 果

水温と溶存酸素量 沖帯の表層・中層・底層と沿岸帯で測定した水温と溶存酸素量の季節変化を Fig. 3 に示した。水温の平均値はどの地点でも 4 月から 7 月にかけて約 10°C から約 30°C に上昇し、9 月以降は徐々に低下し、12 月から 3 月にかけては約 4°C から約 10°C となった。溶存酸素量の平均値は、調査期間を通じて沖帯の表層と中層では約 5–15 mg/L で大きく変動し、とくに 8 月と 9 月の中層で 5 mg/L 前後のやや低い値が確認されることもあった。沖帯の底層でも約 3–13 mg/L と大きく変動し、とくに 6 月から 8 月に 3–5 mg/L と表・中層よりも低い値が記録された。一方、沿岸帯では 7–15 mg/L と常に高い値が記録された。

沖帯と沿岸帯での仔稚魚の体長と発育段階 調査期間中に各地点で大型プランクトンネット、ソリネット、小型地曳網によって採集されたスマチチブ仔稚魚の体長組成を Fig. 4 に示した。大型プランクトンネットで採集された仔稚魚は、沖帯の表層で 302 個体 (体長 2.8–24.6 mm)、沖帯の中層で 1,025 個体 (体長 3.1–25.1 mm) であった。表層と中層で体長組成を比較すると、どちらでも体長 3–8 mm の上屈前仔魚から上屈後仔魚が 8 割以上を占めており、体長のモードは 5–6 mm にみられた。ソリネットで採集された仔稚魚は、沖帯の底層で 2,397 個体 (体長 8.6–29.6 mm)、沿岸帯で 473 個体 (体長 14.3–30.0 mm) であった。沖帯の底層では体長 11–22 mm の浮遊期稚魚、着底期稚魚、底生期稚魚が多く、体長のモードは 17–18 mm にみられた。一方、沿岸帯では体長 17–27 mm の着底期稚魚と底生期

Fig. 3 Monthly changes of water temperature and dissolved oxygen in the profundal and littoral zones during the study period. Data indicate mean values ($n = 5$).

稚魚が多く、体長のモードは 21–22 mm にみられた。沿岸帯において小型地曳網で採集された仔稚魚は 252 個体（体長 12.9–29.0 mm）で、体長と发育段階の組成はソリネットの採集結果とよく似ていた。

沖帯と沿岸帯での仔稚魚の個体数の季節変化 沖帯と沿岸帯で採集された仔稚魚について、採集方法ごとに发育段階別個体数の経月変化を Fig. 5 に示した。沖帯の表層と中層での大型プランクトンネット調査では、仔稚魚は 2010 年と 2011 年ともに 5–9 月に出現し、表層よりも中層で仔稚魚の出現量が多い傾向がみられた。发育初期の上屈前仔魚は、2010 年では 5–7 月に、2011 年では 5 月と 6 月に出現した。

沖帯の底層でのソリネット調査では、仔稚魚は 2010 年には 6–8 月に、2011 年には 6–10 月に出現した。发育段階別にみると、浮遊期稚魚は主に 7 月に、着底期稚魚は主に 7 月と 8 月に、底生期稚魚は主に 8 月にみられた。一方、沿岸帯でのソリネット調査と小型地曳網

Fig. 4 Size-frequency distribution with developmental stage (DS) composition of *Tridentiger brevispinis* larvae and juveniles collected using each gear in the profundal and littoral zones during the study period. Pr, preflexion larvae; F, flexion larvae; Po, postflexion larvae; J₁, pelagic juveniles; J₂, settlement juveniles; J₃, benthic juveniles.

調査では、両年ともに 7–9 月に底生期稚魚が多く出現した。

仔稚魚の食性 調査したスマチチブ仔稚魚 90 個体のうち、3 個体が空消化管であり、空消化管率は 3.3% であった (Table 1)。仔稚魚は、動物プランクトンのケンミジンコ類とミジンコ類（ゾウムジンコ属 *Bosmina* spp. やミジンコ属 *Daphnia* spp., オナガミジンコ属 *Diaphanosoma* spp.）、底生動物のヨコエビ類（すべてニホ

Fig. 5 Monthly changes of mean densities with developmental stage (DS) composition of *Tridentiger brevispinis* larvae and juveniles collected using each gear in the profundal and littoral zones during the study period. Pr, preflexion larvae; F, flexion larvae; Po, postflexion larvae; J₁, pelagic juveniles; J₂, settlement juveniles; J₃, benthic juveniles. NS, no survey.

Table 1 Percentage volume (%V) of food items in the diet of each developmental stage of juvenile *Tridentiger brevispinis* at the profundal and littoral zones during the study period

Food items	Profundal zone			Littoral zone	Total
	J ₁	J ₂	J ₃	J ₃	
Planktonic animals					
Cladocerans					
<i>Bosmina</i> spp.	76.8	64.0	19.5	1.2	40.5
<i>Daphnia</i> spp.	8.3	0.0	2.9	2.9	3.2
<i>Diaphanosoma</i> spp.	10.5	22.4	38.8	0.4	19.4
Cyclopoid copepods	4.3	13.6	37.1	42.6	23.1
Benthic animals					
Harpacticoid copepods	0.0	0.0	0.0	0.3	0.1
Gammaridean amphipods	0.0	0.0	0.0	10.7	2.0
Chironominae spp. larvae	0.0	0.0	1.5	8.7	2.1
Hydropsychidae sp. larvae	0.0	0.0	0.0	1.9	0.4
Others	0.0	0.0	0.2	0.2	0.1
Filamentous algae	0.0	0.0	0.0	31.0	5.9
No. of fish examined	20	26	27	17	90
No. of fish with no food examined	0	1	2	0	3
Vacuity index	0.0	3.8	7.4	0.0	3.3

ンドロソコエビ *Grandidierella japonica*) やユスリカ類幼虫 (主にオオユスリカ *Chironomus plumosus* やハイイロユスリカ *Glyptotendipes tokunagai*), 糸状藻類などのさまざまな餌を摂餌していた (Table 1)。これらのうち, 主要な餌項目のケンミジンコ類, ゾウミジンコ属, オナガミジンコ属, 糸状藻類の %V について, 发育段階間で違いがあるかを検定したところ, いずれの餌項目においても有意な違いが存在した (Kruskal-Wallis test, ケンミジンコ類, $H=35.5$, $p<0.001$; ゾウミジンコ属, $H=66.6$, $p<0.001$; オナガミジンコ属, $H=23.9$, $p<0.001$; 糸状藻類, $H=10.6$, $p<0.01$)。沖帯において, 浮遊期稚魚から着底期稚魚は主にゾウミジンコ属を, 底生期稚魚は主にケンミジンコ類とオナガミジンコ属を食べていた (各餌項目について, Steel-Dwass test, $p<0.05$)。一方, 沿岸帯において, 底生期稚魚は主にケンミジンコ類や糸状藻類を食べているほか (Steel-Dwass test, $p<0.05$), ヨコエビ類やユスリカ類などの底生動物もよく食べていた。

沿岸帯での底生期稚魚の個体数密度と環境要因との関係 調査期間中に採集されたスマチチブの底生期稚魚は, 合計で 267 個体 (体長の範囲は 17.8–30.5 mm, 平均値±標準誤差は 22.7 ± 0.4 mm) であった。ソリネット 1 曳網あたりの平均個体数は, ヨシ帯では 5.3 ± 0.7 (標準誤差), 護岸帯では 0.6 ± 0.2 , 開放水域では 0.4 ± 0.1 であった (Table 2)。底生期稚魚の個体数は生息場所間で異なり (Kruskal-Wallis test, $H=50.3$, $p<$

0.001), ヨシ帯で護岸帯と開放水域よりも有意に多かった (Steel-Dwass test, いずれも $p < 0.01$)。ただし, 底

Table 2 Mean individual numbers $\pm$ standard errors of benthic juvenile *Tridentiger brevispinis* per sledge net haul (7.5 m²), planktonic prey animals per plankton-net tow (1 L) and benthic prey animals per core sampler (95 cm²) and mean values $\pm$ standard errors of habitat characteristics in each habitat in July 2011

	Reed belt <i>n</i> = 46	Bulkhead <i>n</i> = 25	Open water <i>n</i> = 20
Benthic juvenile <i>T. brevispinis</i> (Ind. No./haul)	5.3 $\pm$ 0.7 ^a	0.6 $\pm$ 0.2 ^b	0.4 $\pm$ 0.1 ^b
Planktonic prey animals (Ind. No./L)			
Cladocerans	25.7 $\pm$ 1.4 ^a	47.6 $\pm$ 0.6 ^b	73.1 $\pm$ 0.6 ^c
Cyclopoid copepods	4.6 $\pm$ 0.4	5.7 $\pm$ 0.4	4.8 $\pm$ 0.4
Benthic prey animals (Ind. No./95 cm ²)			
Gammaridean amphipods	0.2 $\pm$ 0.1 ^a	0.0 ^a	2.0 $\pm$ 0.6 ^b
Chironomid larvae	1.2 $\pm$ 0.2 ^a	0.1 $\pm$ 0.1 ^b	0.2 $\pm$ 0.1 ^b
Habitat characteristics			
Water temperature (°C)	26.7 $\pm$ 0.0 ^a	26.5 $\pm$ 0.1 ^b	26.4 $\pm$ 0.0 ^b
Turbidity (NTU)	36.7 $\pm$ 0.9 ^a	33.8 $\pm$ 0.6 ^b	34.3 $\pm$ 0.3 ^b
Dissolved oxygen (mg/L)	12.0 $\pm$ 0.2 ^a	11.6 $\pm$ 0.2 ^a	9.8 $\pm$ 0.1 ^b
Water depth (cm)	36.7 $\pm$ 0.9 ^a	73.8 $\pm$ 3.1 ^b	71.9 $\pm$ 0.5 ^b
Mud content (%)	4.3 $\pm$ 0.6 ^a	2.2 $\pm$ 0.4 ^b	1.4 $\pm$ 0.2 ^c
Reed stem density (No./m ²)	45.3 $\pm$ 1.3 ^a	0.0 ^b	0.0 ^b
Depth of undercut bank at reed belt edge (cm)	11.2 $\pm$ 1.8 ^a	0.0 ^b	0.0 ^b

^{abc} Significant differences were found between groups with different superscripts at $p < 0.05$ by Steel-Dwass test.

生期稚魚の体長には生息場所間で有意な差は認められなかった (Kruskal-Wallis test, $H = 2.31$, $p = 0.32$)。

ヨシ帯と護岸帯および開放水域の各環境変量の平均値を Table 2 に示した。ヨシ生育密度とヨシ根元のえぐれの奥行といったヨシ帯特有の環境条件以外に, 水深, 水温, 濁度, 溶存酸素量, 泥分, カイアシ類, ミジンコ類, ユスリカ類幼虫, ヨコエビ類については, 生息場所間で有意な差が認められた (Kruskal-Wallis test, 水深, $H = 29.4$, $p < 0.001$; 水温, $H = 30.0$, $p < 0.001$; 濁度, $H = 29.3$, $p < 0.001$; 溶存酸素量, $H = 39.5$, $p < 0.001$; 泥分, $H = 19.2$, $p < 0.001$; カイアシ類, $H = 17.1$, $p < 0.001$; ミジンコ類, $H = 58.8$, $p < 0.001$; ユスリカ類幼虫, $H = 16.2$, $p < 0.001$; ヨコエビ類, $H = 18.0$, $p < 0.001$; ヨシ生育密度, $H = 67.5$, $p < 0.001$; ヨシ根元のえぐれの奥行, $H = 19.9$, $p < 0.001$)。水温, 濁度, 泥分, ユスリカ類幼虫の個体数密度は, 護岸帯や開放水域よりもヨシ帯で大きかった (Table 2)。一方, 水深およびカイアシ類とミジンコ類の個体数密度は, 逆にヨシ帯で小さかった。溶存酸素量とヨコエビ類の個体数密度については, ヨシ帯と護岸帯との間で差異は認められなかったが, 溶存酸素量は開放水域で最も低く, ヨコエビ類の個体数密度は開放水域で最も高かった。

スマチチブ底生期稚魚の個体数密度と各環境変量の関係について, AIC の低い順に 10 の上位モデルを, Null モデルとともに Table 3 に示した。AIC が最も低かったベストモデルでは, ヨシ根元のえぐれの奥行と泥分,

Table 3 Information-theory statistics and coefficients of the top ten models explaining the fluctuation of density of benthic juvenile *Tridentiger brevispinis*

Model	AIC	Δ AIC	weight	Estimate (Z value)								
				Intercept	Water temperature	Water depth	Turbidity	Mud content	Undercut-bank depth	Cladocerans	Cyclopoid copepods	Chironomid larvae
1	403.5	0.00	0.117	1.510 (7.428)	—	—	—	0.055 (4.062)	0.046 (9.594)	-0.033 (-6.456)	—	—
2	404.2	0.75	0.081	1.839 (5.141)	—	-0.006 (-1.117)	—	0.054 (3.949)	0.046 (9.344)	-0.031 (-5.558)	—	—
3	404.6	1.11	0.067	1.104 (2.228)	—	—	0.011 (0.905)	0.053 (3.910)	0.046 (9.559)	-0.033 (-6.380)	—	—
4	404.8	1.35	0.06	-5.204 (-0.624)	0.251 (0.805)	—	—	0.054 (4.001)	0.045 (9.162)	-0.031 (-5.683)	—	—
5	405.0	1.53	0.055	1.548 (7.364)	—	—	—	0.057 (4.125)	0.046 (9.607)	-0.034 (-6.490)	—	-0.033 (-0.674)
6	405.3	1.87	0.046	1.434 (2.482)	—	-0.006 (-1.114)	0.011 (0.901)	0.052 (3.808)	0.046 (9.330)	-0.030 (-5.478)	—	—
7	405.3	1.89	0.046	1.544 (6.789)	—	—	—	0.055 (4.059)	0.047 (9.581)	-0.033 (-6.350)	-0.009 (-0.335)	—
8	405.5	2.02	0.043	1.925 (5.194)	—	-0.007 (-1.230)	—	0.055 (4.047)	0.046 (9.332)	-0.031 (-5.632)	—	-0.041 (-0.843)
9	405.5	2.08	0.041	1.018 (1.973)	—	—	0.015 (1.138)	0.056 (4.036)	0.046 (9.545)	-0.033 (-6.482)	—	-0.052 (-0.993)
10	405.7	2.25	0.038	-4.144 (-0.487)	0.223 (0.704)	-0.006 (-1.047)	—	0.053 (3.908)	0.045 (9.024)	-0.029 (-5.037)	—	—
Null	615.7	212.25	0.000	1.0760 (17.581)	—	—	—	—	—	—	—	—
Total number of selection by top ten model; <i>n</i>				10	2	4	3	10	10	10	1	3

ミジンコ類の個体数密度が選択された。いずれの環境変数もすべての上位モデルで選択され、それらのZ値はすべてのモデルで比較的高い値を示した。ヨシ根元のえぐれの奥行と泥分の回帰係数はすべて正の値であった。一方、ミジンコ類はすべて負の値であり、稚魚の密度とは逆相関していた。水温と濁度、水深、ケンミジンコ類、ユスリカ類幼虫は上位モデルの中での選択回数が少なく、それらのZ値は小さかった。以上のことから、ヨシ根元のえぐれの奥行と泥分が本種の個体数密度に最も強く影響していると判断された。

考 察

成長に伴う生息場所のシフトと食性変化 霞ヶ浦とその流入河川ではヌマチチブが初夏から晩夏にかけて岸際の転石下で産卵するが、^{4,28)} 沖側への仔魚の分散についてはよくわかっていなかった。¹⁰⁾ 本研究の大型プランクトンネット調査では、本種の上屈前仔魚が5-7月に沖帯の表・中層に分布することが確認された。本種の孵化時の卵黄嚢仔魚は体長3mm未満と小さく、^{7,8)} 飼育下では孵化後3日以内に卵黄を吸収して上屈前仔魚になる(百成 渉, 未発表)。したがって、この時期に湖沼や流入河川の岸際で孵化した仔魚は、数日のうちに沖帯まで広く分散するものと考えられた。大型プランクトンネット・ソリネット調査では、より発育が進んだ上屈中仔魚から上屈後仔魚も沖帯の表・中層に分布していたが、体長11mm以上の浮遊期稚魚は沖帯の底層に主に分布していた。通常、ハゼ科魚類では、各鰭が完成した浮遊期稚魚の時点で稚魚としての遊泳能力をほぼ獲得していると言われている。²⁹⁾ また、一部の通し回遊魚や沿岸魚では、遊泳能力を獲得しつつある浮遊仔稚魚が接岸前に沖側の近底層に一時的に集群する習性が知られている。³⁰⁻³²⁾ したがって、本種の浮遊期稚魚についても沖帯の底層に能動的に集まっている可能性が示唆される。

本研究のソリネット・小型地曳網調査では、ヌマチチブの着底期稚魚や底生期稚魚は、沖帯の底層から沿岸帯にかけて広く出現したが、体長22mm以上の大きな底生期稚魚は沿岸帯で主に出現した。このことから、本種の稚魚は沖帯の底層から沿岸帯へと生息場所をシフトしていることが示唆された。海域に生息する沿岸魚類では、稚魚期における沖帯から沿岸帯への生息場所シフトについていくつかの事例が報告されているが、^{31,33,34)} このような「接岸回遊」が、湖沼に生息する魚種で明確に捉えられたのは今回がはじめてである。海域においては、接岸回遊の際に、仔稚魚が能動的に潮汐流を選択することで効率的に岸側へと輸送される可能性が示されている。³⁵⁾ しかしながら、河口堰設置によって完全に淡水化されている北浦には潮汐流はなく、風の強さと向きによって日ごとに大きく変動する潮流のみが存在する。³⁶⁾

この条件下で、本種がどのように接岸移動を行うのかについては不明であり、今後、さらなる検討が必要である。

沖帯に分布するヌマチチブの浮遊期から底生期の稚魚は、ミジンコ類やカイアシ類などの動物プランクトンを食べていた。一方、沿岸帯に移動した底生期稚魚は、動物プランクトンのほかに、糸状藻類やユスリカ類幼虫、ニホンドロソコエビなどの底生動物を食べていた。このような急激な食性変化は、生息場所のシフトに伴って餌環境が変化したためであると考えられる。同様な現象は他のハゼ科魚類でもよく知られている。³⁷⁻³⁹⁾ 一般に、沿岸帯は沖帯と比べて狭い範囲で高密度の有機物生産が行われ、魚類の餌となる多様な無脊椎動物が豊富に生息している。^{40,41)} したがって、底生期稚魚における沖帯から沿岸帯への生息場所シフトは、餌利用の観点で適応的であると考えられる。

沿岸帯での底生期稚魚の生息環境特性 ヌマチチブの底生期稚魚の個体数密度は、ヨシ帯の方が護岸帯や開放水面よりも明らかに高く、その差は約8-15倍にも及んだ。このことから、垂直護岸化によるヨシ帯の消失は、ヌマチチブ稚魚の生息に大きな影響を及ぼしているものと考えられる。北浦を含む霞ヶ浦では、1970年代以降、湖岸のコンクリート護岸化とともにヨシ帯を含む水生植物帯の多くが消失してきたが、¹⁴⁾ これと同調するように本種の漁獲量の減少傾向が起きている。¹²⁾

ヌマチチブの底生期稚魚がヨシ帯で多い理由を調べるために、ヨシ帯と他の生息場所との間で各環境変数を比較したところ、ヨシ帯ではヨシに関する環境条件(ヨシ生育密度とヨシ根元のえぐれの奥行)以外に、水温、濁度、泥分、ユスリカ類幼虫の個体数密度が大きく、水深とミジンコ類の個体数密度は小さいといった違いがみられた。GLMの結果によれば、これらのうちヨシ根元のえぐれの奥行と泥分が底生期稚魚の個体数密度と正の関係にあることがわかった。

かつて本調査地の爪木地区には広大なヨシ帯が存在したが、ここ数十年間は治水・利水のための高水位管理が実施されたため、波浪による浸食作用を受けてヨシ群落が陸側に削られ続けている。そのような浸食作用によって形成されたのがヨシ根元のえぐれである。ヌマチチブの底生期稚魚は、このような崩壊しつつあるヨシ帯において、ヨシ根元のえぐれが深く、泥分が多い場所、すなわち流れが弱い場所を生息場所として選好しているものと考えられる。本種はもともと構造物の下に隠れる習性があるが、⁴²⁾ ヨシが密生したヨシ帯内部に入ることはほとんどない。⁴³⁾ ヨシ根元のえぐれは隠れ家になるほか、荒天時の波浪等を弱め、定位しやすい緩やかな水流環境を形成する可能性があるため、本種の生息場所として適しているのかもしれない。

ヌマチチブの生息環境の保全・再生 霞ヶ浦ではヌマ

チチブを含むハゼ科稚魚が佃煮の主原料の一つになっており、地域で加工・販売されている。¹²⁾しかし、その漁獲量は1978年のピーク時に4,733トンであったものが、2012年には9トンと減少傾向にあるため、資源回復を図ることが喫緊の課題となっている。本種については種苗放流などの増養殖は行われておらず、現状では生息環境の保全・再生が最も重要な資源回復手段であると考えられる。霞ヶ浦での本種の資源量に影響を及ぼす要因としては、河川の産卵適地の減少や堰堤設置による遡上阻害、夏季に湖心部を中心に発生する貧酸素水塊による酸欠死、¹⁵⁾外来魚による捕食、^{44,45)}ヨシ帯の劣化・消失による生息適地の減少¹¹⁾などがある。これらのうち、ヨシ帯の劣化・消失は今なお進行中の大きな問題のひとつであり、その原因としては浚渫や水位操作などによって沿岸漂砂の移動が妨害されているうえに、湖岸の人工護岸化によって生じる波浪の増大が浸食作用を高めていることがあげられている。^{14,46,47)}本調査地の沿岸帯では、浸食作用によってヨシ帯の断片化が進行し、魚類群集に大きな影響を及ぼしている。¹¹⁾本研究では、そのような浸食作用によって形成されたヨシ根元のえぐれ付近にスマチチブの底生期稚魚が多く生息しており、現状ではそれが本種の重要な生息場所の一つとなっていることがわかった。しかしながら、ヨシ根元のえぐれを一定の状態で保全することは困難であり、ヨシ帯の断片化を放置すればヨシ帯自体が消失し、重要な水産資源であるスマチチブや他の魚類が回復できないほどに減少してしまうおそれがある。¹¹⁾同様な現象は海域の海草藻場においても指摘されている。⁴⁸⁾本調査地でみられるようなヨシ根元のえぐれは、沿岸帯に広大なヨシ帯が存在すれば、波浪などの作用でおのずと形成されるものであろう。したがって、本調査地の断片化したヨシ帯をそのまま放置せず、人為的な環境変化の影響を低減し、ヨシ帯の保全・再生を推進するための対策を早急に講じる必要がある。

謝 辞

北浦での採集調査を許可していただいた潮来漁業協同組合ときたうら広域漁業協同組合、また魚類採集にご協力いただいた茨城大学広域水圏環境科学教育研究センターの瀬谷将宣氏と井垣勇太氏、有益なご助言をいただいた茨城県農林水産部漁政課の荒山和則博士、一般財団法人自然環境研究センターの諸澤崇裕博士、一般財団法人地球・人間環境フォーラムの萩原富司氏、ミュージアムパーク茨城県自然博物館の増子勝男氏、東京大学水域保全学研究室の南條楠土博士と堀越彩香博士、田中裕一博士、島根大学汽水域研究センターの堀之内正博博士、茨城大学広域水圏環境科学教育研究センターの中里亮治博士、匿名の2名の査読者、英文校閲をしていただいたGraham S. Hardy博士に心より御礼申しあげる。

文 献

- 1) 明 仁, 坂本勝一, 池田祐二, 藍澤正宏. ハゼ亜目. 「日本産魚類検索: 全種の同定 第三版」(中坊徹次編) 東海大学出版会, 東京. 2013; 1347-1608, 2109-2211.
- 2) 岩田明久. スマチチブ. 「日本の淡水魚」(川那部浩哉, 水野信彦, 細谷和海編). 山と溪谷社, 東京. 2001; 606-607.
- 3) 百成 渉, 碓井星二, 加納光樹, 荒山和則. 茨城県北浦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 2012; **67**: 145-155.
- 4) Kaneko T, Hanyu I. Annual reproductive cycle of the chichibu-goby *Tridentiger obscurus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 1985; **51**: 1645-1650.
- 5) Mashiko K. Defensive capability of egg-guarding males of the goby, *Tridentiger kuroiwae brevispinis*. *Ichthyol. Res.* 1998; **45**: 135-139.
- 6) Takahashi D. Life-history variation in relation to nest site abundance in male of the freshwater goby *Tridentiger brevispinis*. *Ecol. Freshw. Fish* 2008; **17**: 71-77.
- 7) 岸 由二. チチブ. 「日本の淡水魚」(川那部浩哉, 水野信彦, 細谷和海編). 山と溪谷社, 東京. 2001; 605.
- 8) 赤木光子, 加納光樹, 河野 博, 丸山 隆. 東京都大田区の洗足池で採集されたハゼ科2種の仔魚の形態. 日本生物地理学会会報 2014; **69**: 85-92.
- 9) 小沼洋司. 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研究報告 1983; **20**: 15-23.
- 10) 小沼洋司. 霞ヶ浦・北浦の湖沖帯に現われる稚仔とその採餌について. 茨城県内水面水産試験場研究報告 1985; **22**: 1-30.
- 11) 碓井星二, 加納光樹, 佐野光彦. 茨城県北浦のヨシ帯と護岸帯での魚類群集構造の比較. 日本水産学会誌 2014; **80**: 741-752.
- 12) 茨城県. 平成25年度版霞ヶ浦・北浦の水産. 茨城県霞ヶ浦北浦水産事務所, 土浦. 2013; 1-37.
- 13) 松原尚人, 外岡健夫, 佐々木道也. 霞ヶ浦・北浦における水生植物帯の現状について. 茨城県内水面水産試験場研究報告 1995; **31**: 36-48.
- 14) 宮脇成生, 西廣 淳, 中村圭吾, 藤原宣夫. 霞ヶ浦湖岸植生帯の衰退とその地点間変動要因. 保全生態学研究 2004; **9**: 45-55.
- 15) 外岡健夫, 浜田篤信. 1988年に霞ヶ浦北浦で発生した酸素欠乏について. 茨城県内水面水産試験場研究報告 1990; **26**: 48-59.
- 16) 小松伸行, 北村立実, 石井裕一, 北澤大輔. 霞ヶ浦における貧酸素水塊の現地観測. 茨城県霞ヶ浦環境科学センター年報 2007; **3**: 83-92.
- 17) Leis JM. Vertical and horizontal distribution of fish larvae near coral reefs at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Mar. Biol.* 1986; **90**: 505-516.
- 18) Kuipers B. On the efficiency of two-metre beam trawl for juvenile plaice (*Pleuronectes platessa*). *Neth. J. Sea Res.* 1975; **9**: 69-85.
- 19) Kanou K, Kohno H, Tongununui P, Kurokura H. Larvae and juveniles of two engraulid species, *Thryssa setirostris* and *T. hamiltonii*, occurring in the surf zone of Trang, southern Thailand. *Ichthyol. Res.* 2002; **50**: 73-77.
- 20) Horinouchi M, Kume G, Yamaguchi A, Toda K, Kurata K. Food habits of small fishes in a common reed *Phragmites australis* belt in Lake Shinji, Shimane, Japan. *Ichthyol. Res.* 2008; **55**: 207-217.
- 21) Kendall AW Jr, Ahlstrom EH, Moser HG. Early life

- stages of fishes and their characters. In: Moser HG, Richards WJ, Cohen DM, Fahay MP, Kendall AW Jr, Richardson SL (eds). *Ontogeny and systematics of fishes*. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Spec. Publ. No. 1, Lawrence, KS. 1984; 35-37.
- 22) Kanou K, Sano M, Kohno H. A net design for estimating the vertical distribution of larval and juvenile fishes on a tidal mudflat. *Fish. Sci.* 2004; **70**: 713-715.
 - 23) Leis JM, Trnski T. The larvae of Indo-Pacific shore fishes. New South Wales Univ. Press, Kensington. 1989.
 - 24) Hyslop EJ. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 1980; **17**: 411-429.
 - 25) Kanou K, Sano M, Kohno H. Ontogenetic diet shift, feeding rhythm, and daily ration of juvenile yellowfin goby *Acanthogobius flavimanus* on a tidal mudflat in the Tama River estuary, central Japan. *Ichthyol. Res.* 2005; **52**: 319-324.
 - 26) Molinero A, Flos R. Influence of season on the feeding habits of the common sole *Solea sokea*. *Mar. Biol.* 1992; **113**: 499-507.
 - 27) R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>, 2013
 - 28) 増子勝男. スマチチブ. 「新・霞ヶ浦の魚たち」(萩原富司, 熊谷正裕編). 社団法人霞ヶ浦市民協会, 土浦. 2007; 95-96.
 - 29) Kanou K, Sano M, Kohno H. Morphological and functional development of characters associated with settlement in the yellowfin goby, *Acanthogobius flavimanus*. *Ichthyol. Res.* 2004; **51**: 213-221.
 - 30) 原田慈雄, 木下 泉, 大井博昭, 田中 克. 由良川河口域周辺におけるカマキリ *Cottus kazika* 仔稚魚の分布および移動. 魚類学雑誌 1999; **46**: 91-99.
 - 31) 大井博昭. 若狭湾由良川河口域における仔稚魚の生態. 「スズキと生物多様性—水産資源生物学の新展開」(田中 克, 木下 泉編). 恒星社厚生閣, 東京. 2002; 44-53.
 - 32) Takahashi I, Azuma K, Fujita S, Kinoshita I. Spatial distribution of larval ayu *Plecoglossus altivelis* in the Shimanto Estuary, Japan. *Fish. Sci.* 1998; **64**: 522-525.
 - 33) 田中 克. 接岸回遊の機構とその意義. 「魚類の初期発育」(田中 克編). 恒星社厚生閣, 東京. 1991; 119-132.
 - 34) 乃一哲久. 初期生態. 「ヒラメの生物学と資源培養」(南卓志, 田中 克編). 恒星社厚生閣, 東京. 1997; 25-40.
 - 35) Tanaka M, Goto T, Tomiyama M, Sudo H. Immigration, settlement and mortality of flounder (*Paralichthys olivaceus*) larvae and juveniles in a nursery ground, Shijiki Bay, Japan. *Neth. J. Sea Res.* 1989; **24**: 57-67.
 - 36) 小松伸行, 石井裕一, 本間隆満, 渡邊圭司, 根岸正美. EOF 解析を用いた北浦の潮流変動要因の検討. 陸水学雑誌 2008; **69**: 39-49.
 - 37) 道津喜衛. 有明海奥部におけるシロチチブおよびシマハゼの生態・生活史. 九州大学農学部学芸雑誌 1958; **16**: 343-358.
 - 38) 東 幹夫. 川原大池のハゼと外来魚たち. 「稚魚の自然史: 千変万化の魚類学」(千田哲資, 南 卓志, 木下 泉編). 北海道大学図書刊行会, 札幌. 2001; 111-124.
 - 39) Kanou K, Sano M, Kohno H. Diet shift with settlement in the yellowfin goby *Acanthogobius flavimanus* on a tidal mudflat. *La mer* 2004; **42**: 67-72.
 - 40) 山本敏哉, 遊磨正秀. 琵琶湖におけるコイ科仔魚の初期生態: 水位調節に翻弄された生息環境. 「淡水生物の保全生態学: 復元生態学に向けて」(森 誠一編) 信山社サイテック, 東京. 1999; 193-203.
 - 41) 野崎健太郎. 湖沼沿岸帯における基礎生産の特性. 陸水学雑誌 2002; **63**: 225-231.
 - 42) 中村 誠, 市毛清記. シェルターによるテナガエビ, ハゼ類の集魚効果について. 茨城県内水面水産試験場研究報告 1989; **25**: 70-73.
 - 43) 碓井星二. 魚類の生息場所としてのヨシ帯の機能. 博士論文, 東京大学, 東京. 2015.
 - 44) Matsuzaki SS, Takamura N, Arayama K, Tominaga A, Iwasaki J, Washitani I. Potential impacts of non-native channel catfish on commercially important species in a Japanese lake, as inferred from long-term monitoring data. *Mar. Freshw. Ecosyst.* 2011; **21**: 348-358.
 - 45) 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. 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 2015; **63**: 49-58.
 - 46) 平井幸弘. 霞ヶ浦の湖岸・沿岸帯における人為的要因による環境変化. 第四紀研究 2006; **45**: 333-345.
 - 47) 中村圭吾, 天野邦彦. 霞ヶ浦における湖岸保全対策の評価. 応用生態工学 2008; **11**: 81-88.
 - 48) Horinouchi M, Tongnunui P, Nanjyo K, Nakamura Y, Sano M, Ogawa H. Differences in fish assemblage structures between fragmented and continuous seagrass beds in Trang, southern Thailand. *Fish. Sci.* 2009; **75**: 1409-1416.