

## タナゴ類の共存

松島 修 (ひとはく地域研究員)

### はじめに

淡水二枚貝の鰓に産卵するという産卵生態を持つタナゴ類(コイ科)は、ユーラシア大陸と日本に広く分布している(5属およそ四十数種類)。日本には4属12種9亜種の計18種類が生息している。

しかし、日本の内水面環境の変化により淡水二枚貝が激減した今、タナゴ類の産卵基質が失われることとなり、多くの種の絶滅が危惧されている。

タナゴ類は、その産卵基質である二枚貝をめぐって種内、種間での競争があり、同所的に多くの種が生息するのは難しい魚であると考えられる。ところが、福岡県柳川市付近を流れる川幅が10m程の小河川の調査では、6種類の(アブラボテ、ヤリタナゴ、セボシタビラ、カネヒラ、カゼトゲタナゴ、ニッポンバラタナゴ)タナゴ類が生息していたことが報告されている。(Nagata and Nakata, 1988)

その河川には、産卵基質である二枚貝の種類や生息数も多く、タナゴ類の産卵行動の観察には充実した環境があった。この河川において、タナゴ類がいかにして産み分け、それぞれの種を維持できる構図が成り立っているのかについて、次の観点から調査を行った結果を報告する。

- ① 各種の産卵時期…季節的な差をもって二枚貝を有効利用しているのではないか?
- ② 産卵場所の確認…河川内において空間的な産み分けをしているのではないか?
- ③ 産卵利用貝の確認…タナゴ類それぞれが、利用する二枚貝の種類を選択しているのではないか?
- ④ 産卵行動の比較…雄のなわばり行動が産み分けを可能にしているのではないか?



バラタナゴのペア

### 方法

本調査は、長田ら(Nagata and Nakata, 1988)が報告した河川において1976~1979年に行った。

- ① 各種の産卵時期…1976年に月に一度の定点観察及び捕獲による調査を行った。産卵可能な雌は、腹部を圧迫すると完熟卵が産卵管に押し出されてくる。このことから雌の完熟保有率の変化から産卵期を推測した。
- ② 産卵場所の確認…産卵場所は、陸上や水中からの観察による分布状況の把握および産卵行動が観察された場所から推定した。
- ③ 産卵利用貝の確認…採集された二枚貝より得られた卵・仔魚の種類及びその数をもとに、イブレフ(Ivlev, 1955)の選択係数(又は選択指数)を用いて比較した。
- ④ 産卵行動の比較…陸上からの観察と長時間の水中観察(延べ100時間ほど)を行い、泳跡の記録、縄張り行動、雌雄の関係などについて記録した。

行動の記録においては、雌雄それぞれつぎの行動要素に着目して記録をとった。

雄の行動要素	雌の行動要素
① テリトリーの広さ	① 誘導される距離の長さ
② 行動域の広さ	② 雌単独によるテリトリーの有無
③ テリトリー及び行動域内ののぞき込み貝の数	③ 雄の誘導に対し追従する頻度
④ 一つの二枚貝に対するのぞき込み行動の集中度	④ 雌単独による産卵貝への接近、貝のぞき行動
⑤ 侵入雄に対する防衛性の高さ	⑤ 雄との結びつきの強さ
⑥ テリトリーの重複度合い	
⑦ 攻撃性の強さ	

結果と考察

下の [表1] [図1] [図2] に観点①～③の結果を要約した。

- ① 完熟卵保有率の季節変化からカネヒラが秋産卵型で他の5種は、春産卵型という結果であった。
- ② 産卵場所の違いについては、春産卵型の5種の産卵場所は、河川内の流れの速さとの関連性が考えられる結果が得られている。
- ③ 産卵に利用する二枚貝の種類については、セボシタビラがカタハガイに対する選択傾向が見られた。

	産卵期	産卵場所	産卵利用貝
ヤリタナゴ	春型	流れの速い場所	マツカサガイを主に利用 選択の幅が広い (6種)
セボシタビラ	春型	少し流れの緩やかな場所	カタハガイを特に選択して利用
アブラボテ	春型	セボシタビラよりさらに流れの緩やかな場所	マツカサガイ, カタハガイ
カゼトゲタナゴ	春型	岸部を好んで利用	選択幅が広い, イシガイ, ドブガイを好みカタハガイ, シジミを忌避
ニッポンバラタナゴ	春型	カゼトゲタナゴよりさらに止水に近い環境で産卵	カゼトゲタナゴと同じ傾向だがマツカサガイをやや避ける傾向
カネヒラ	秋型	河川内の広い範囲を雌雄のペアで移動しながら産卵	マツカサガイ・カタハガイ オバエボシを利用

表1. タナゴ類各種の産卵期・産卵場所・産卵利用貝

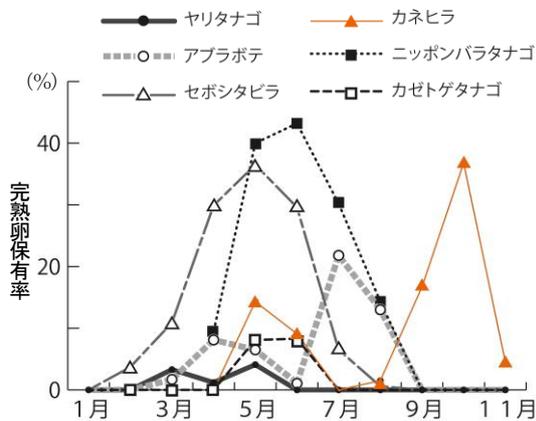


図1. 完熟卵保有率の季節変化 (Nagata and Nakata, 1988) を改変

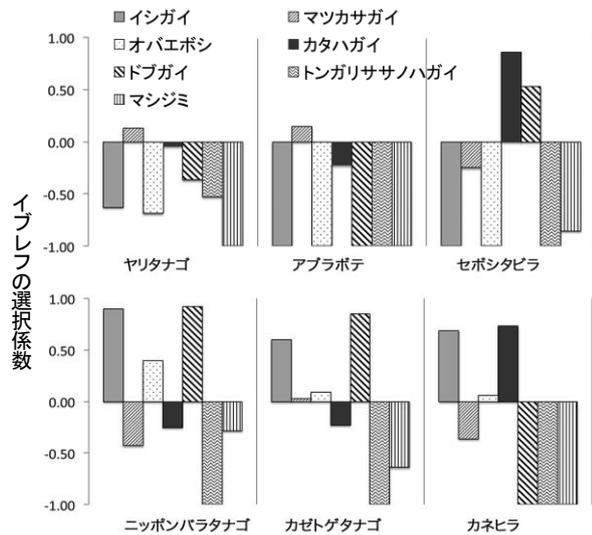


図2. 産卵貝の種類選択

- ④ 産卵行動の違いについては、各種が示した産卵行動の特徴を表2.にまとめた。いくつかの行動要素において、種間でかなりの差が見られ各種の特徴が観察された。これらの違いをより鮮明にするために、各行動要素について「行動要素の強弱に関する順位」による比較検討を行い、表3.にまとめた。この表3. から各行動要素間の相関を調べ、各種の産卵行動の違いを示すパラメーターとなり得る要素を探ってみると、雄は「1つの貝への執着性」、雌は「雄への結びつきの強さ」が、各種の違いを鮮明にする代表的な要素として考えられた。この2つの要素を用いて各種の関係を図3.に示した。

図3. では、「雄の貝への執着性」と「雌の雄との結びつきの強さ」の組み合わせによってアブラボテからカネヒラまでが、負の傾斜を持つ直線上に並んでいる。

これは、雄がテリトリー内の特定少数の貝を強固に守り、雌も雄とは独立的に貝の周辺に集まる種（アブラボテ）が一方の端にあり、もう一方の端には、利用する貝の位置を特定せず、雄と雌が強く結びついて、広い範囲を遊泳しながら複数の産卵貝を利用する種（カネヒラ）が存在していることを示唆していると考えられた。

産卵基質である二枚貝の確保を優先する戦略と多くの貝に到達するために雄と雌の結びつきを強固にしている戦略がありその両種の間で幾つかの種が並ぶような【系列】があると予想できた。

タナゴ類の産卵行動の特徴を、「貝への執着性」と「配偶相手とのつながり」という2つの点に着目する試みについては、タナゴ類の産卵戦略・戦略について理解する端緒が得られたのではないかと考えている。

	雄の行動	雌の行動
ヤリタナゴ	テリトリー・行動範囲 …… 春産卵型5種中2番目の広さ テリトリー内でのぞき込む貝の数 …… 多い 貝に対する執着度 …… 流心部で低い、岸部で高い 防衛性・攻撃性 …… 流心部で低い、岸部で高い	誘導される距離 …… 春産卵型で2番目に長い テリトリー外から誘導される事が多い 雌単独テリトリー …… 観察されていない、雌の行動範囲広い 追隨の頻度 …… 高い 雌単独での貝への接近 …… アブラボテ、セボシタビラに次ぐがその差は大きい
アブラボテ	テリトリー・行動範囲 …… 最も狭い。 テリトリー内でのぞき込む貝の数 …… 少ない（ほぼ1個） 貝に対する執着度 …… 6種中最も高い 防衛性・攻撃性 …… 6種中最も高い テリトリーの重なり …… ほぼ無い テリトリーの配列 …… 一様分布の傾向がある	誘導される距離 …… 最も短い 雌単独テリトリー …… しばしば見られ、雄より広い傾向 攻撃性 …… 高い 追隨の頻度 …… あまり高くない 雌単独での貝への接近 …… 最も頻繁
セボシタビラ	テリトリー …… アブラボテとほぼ同様 行動範囲 …… ヤリタナゴとアブラボテの中間 テリトリー内でのぞき込む貝の数 …… 少ない(1個が多い) 長い時間同じ場所で続ける傾向 貝に対する執着度 …… 6種中2番目に高い 防衛性 …… 高い 攻撃性 …… ヤリタナゴに次いで低い テリトリーの重なり …… ほぼ無い テリトリーの配列 …… カタハガイの分布に影響される ※ 雌雄混合の集団で貝のぞき行動がよくある	誘導される距離 …… アブラボテよりやや長い 雌単独テリトリー …… アブラボテに次ぐ数の観察例 追隨の頻度 …… あまり高くない カタハガイへの集中による雌雄同時に貝のそばにいる観察例多い 雌単独での貝への接近 …… アブラボテに次いで多い
カネヒラ	テリトリー・行動範囲 …… かなり広い(6種類中最も広い) テリトリー内でのぞき込む貝の数 …… 非常に多い 貝に対する執着度 …… 6種中最も低い 防衛性・攻撃性 …… 高い 雌を連れのまま貝のぞき行動を繰り返し長い距離を遊泳する	誘導される距離 …… 6種類中最も長い 雌単独テリトリー …… 観察されていない 追隨の頻度 …… 雄の誘導に対してほぼ完全に追隨した 雌単独での貝への接近 …… 観察されなかった
ニッポンバラタナゴ	テリトリー・行動範囲 …… ヤリタナゴにつぐ広さ 同種の止水域（池など）での観察より広い傾向 テリトリー内でのぞき込む貝の数 …… 多い 貝に対する執着度 …… アブラボテ、セボシタビラに次ぐ強さ 防衛性・攻撃性 …… 高い	誘導される距離 …… 池や止水域より長くなっている傾向 雌単独テリトリー …… あまり観察されなかった 追隨の頻度 …… 止水域より高い 雌単独での貝への接近 …… 止水域より少なくなっていた
カゼトゲタナゴ	※観察例が少なく不明な点が多い テリトリー・行動範囲 …… かなり広い（カネヒラに次ぐ） テリトリー内でのぞき込む貝の数 …… 多い 貝に対する執着度 …… 低い（カネヒラに次ぐ） 防衛性 …… ? 攻撃性 …… 高い 雌を連れのまま貝のぞき行動を繰り返しながら遊泳する	※観察例が少なく不明な点が多い 誘導される距離 …… 長いと考えられる 雌単独テリトリー …… 少なかった 追隨の頻度 …… 高い 雌単独での貝への接近 …… 少なかった

表2. タナゴ類各種の産卵行動

	行動要素	ヤリタナゴ	アブラボテ	セボシタビラ	カネヒラ	ニッポンバラタナゴ	カゼトゲタナゴ
雄の行動	1つの貝への執着性*	4	1	2	6	3	5
	行動域の広さ	3	6	5	1	4	2
	テリトリー の広さ	3	6	5	1	4	2
	行動域内の貝のぞき貝数	3	5	4	1	2	?
	防衛性	5	1	3	4	2	?
	攻撃性**	6	1	5	4	3	2
雌の行動	雄への結びつきの強さ***	3	6	5	1	4	2
	誘導される距離	3	6	5	1	4	2
	追隨の頻度	4	6	5	1	3	2
	雌単独による貝への接近	3	1	2	6	4	5

表3. タナゴ類各種の産卵行動要素の順位

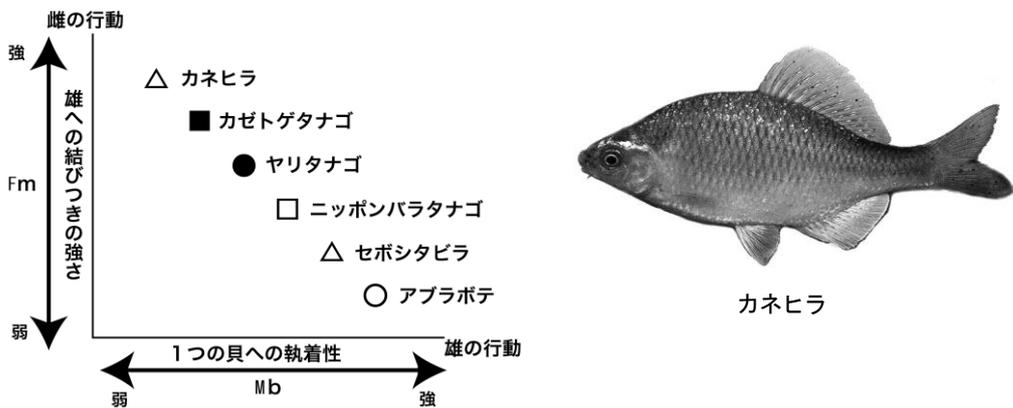


図 1. 各種が示した雄の貝への執着性と雌の雄への結びつきの強さ

【課題】

① 産卵の時間的産み分け…長田ら (Nagata and Nakata, 1988) はヤリタナゴとアブラボテにも2回の産卵ピークが存在し、孵化した仔魚の個体群としての成長についても差が認められるとしている。タナゴ類が、種分化の過程でどのようにして春産卵と秋産卵の種が分かれたのかを探る方向性を示しているように思える。さらに、1つの貝に複数種の発生段階が異なった卵仔魚が産みつけられている例があり、このことは同じ貝を複数種のタナゴ類が時間的な差で利用していることを示している。貝をめぐるテリトリーの維持が、どのような時間的経過をたどっているのかを確認する必要があると考えられる。

② 産卵場所での産み分け…流心部には体高比が低い種、岸部は体高比が高い種が分布し産卵している傾向が認められた。しかし、その一方では、同種であっても流速による産卵行動の違いを示唆する観察結果も数多く見られ、(ヤリタナゴ、ニッポンバラタナゴなど) 本調査で観察された「流速が増すとテリトリーの防衛性が低くなる傾向」については今後の詳細な調査を待たねばならない。

③ 利用貝種での産み分け…本調査では、セボシタビラがカタハガイの選択について顕著な傾向を示した。しかし、北村によれば三重県のシロヒレタビラでは全く異なった選択傾向が報告されている (Kitamura, 2007)。この報告以外にも産卵利用貝の選択についてもさまざまな結果が報告されているが、それぞれの調査地点に分布している二枚貝類の種構成はさまざまであり、同所的に分布しているタナゴ類の種構成も異なるため、各地においてさらなる調査研究が重要であると考えられる。

④ 産卵行動による生殖隔離…各種の産卵行動における戦略や戦術がどのように「産み分け」につながっているのかについては、本調査ではまだ解明できておらず、本調査 (九州) だけでなく、今後さらに他の分布域における同様な調査や観察を積み重ねていく必要があると考えられる。

また、一方ではやっかいな問題として天然雑種の存在がある。

タナゴ類の種間雑種は特に珍しいものではなく、釣り人などにはよく知られた現象で、ヤリタナゴとアブラボテの雑種だと思われるタナゴには「ヤリボテ」のような呼称さえあるほどである。このヤリボテが「やっかい」と考えられている理由は、種間雑種でありながら稔性を有する場合が多いことである。天然で稔性を有する雑種が発生することは、「種」としての確立を揺るがしかねないわけで、タナゴ類のどのような振る舞いが「共存」と「生殖隔離」を可能にしているのかを探求することは、タナゴ類のたどってきた種分化について考察することにつながると考えられる。



アブラボテ