

TUMSAT-OACIS Repository - Tokyo

University of Marine Science and Technology

(東京海洋大学)

Early Life History of Larvae and Juveniles of the
Goby *Gymnogobius heptacanthus* Collected from
a Tidal Flat in Shinhama-ko Lagoon, Chiba
Prefecture, Central Japan

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2022-02-28 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 小熊, 進之介, 丸山, 啓太, 澤井, 伶, 中野, 航平, 河野, 博 メールアドレス: 所属:
URL	https://oacis.repo.nii.ac.jp/records/2285

[論文]

千葉県新浜湖の干潟域におけるニクハゼの初期生活史^{*1}

小熊進之介^{*2}・丸山啓太^{*3}・澤井伶^{*4}・中野航平^{*5}・河野博^{*3}

(Accepted November 30, 2021)

Early Life History of Larvae and Juveniles of the Goby *Gymnogobius heptacanthus* Collected from a Tidal Flat in Shinhama-ko Lagoon, Chiba Prefecture, Central Japan

Shinnosuke OGUMA^{*2}, Keita MARUYAMA^{*3}, Rei SAWAI^{*4}, Kohei NAKANO^{*5} and Hiroshi KOHNO^{*3}

Abstract: In order to clarify the early life history of the goby *Gymnogobius heptacanthus* in a tidal flat, their occurrence patterns, ontogenetic development and food habits were examined on the larvae and juveniles collected using a small seine net and a set net from April 2018 to November 2019 in Shinhama-ko Lagoon, Chiba Prefecture, Japan. A total of 853 specimens were collected. The developmental stage was divided into 4 stages based on swimming-related characters and 3 stages based on feeding-related characters. With the development of the functions, it was revealed that the specimens of 13 mm and smaller feed pelagic copepods, those of 13.0–23.9 mm feed pelagic copepods and polychaetes, and those of 24.0 mm and larger feed various zooplankton and *Tridentiger* spp. larvae. Based on the difference between the number of specimens collected from the shore and offshore areas, it was considered that the small larvae grew in the tidal flat area of Shinhama-ko Lagoon and the larger larvae and juveniles expanded the distribution area to offshore. In addition, a comparison of the occurrence patterns of the species with other sites in the inner Tokyo Bay revealed that the species would prefer a high salinity environment in the tidal flats of the inner Tokyo Bay.

Key words: food habit, goby, ontogenetic development, tidal flat, Tokyo Bay

緒言

ニクハゼ *Gymnogobius heptacanthus* は北海道、青森県から鹿児島県までの日本海・東シナ海沿岸、瀬戸内海、青森県から三重県の太平洋沿岸などの日本各地、朝鮮半島南岸やウラジオストックに分布する小型のハゼ科魚類である¹⁾。本種は沿岸の干潟域に生息し、特にアマモ場や藻場では周年で見られる^{2,3)}。東京湾内においては神奈川県横浜市金沢区の八景島に隣接する干潟域で優占し⁴⁾、千葉県市川市行徳鳥獣保護区内にある人工潟湖である新浜湖においても、マハゼ *Acanthogobius flavimanus* やエドハゼ *G. macrognathos* に次いで優占して出現する⁵⁾。

東京湾内湾（東京湾のうち、千葉県の富津岬と神奈

川県の観音崎を結んだ線より北の海域）では、1960年頃から行われた埋め立てによる自然海岸のコンクリート護岸化に伴う干潟域の減少や、1960年代から1970年頃までの水質汚濁の影響を受け、魚類の生息環境は大きく変化した^{6,7)}。このような開発が魚類にどのような影響を与えたかについては、これまでに様々な研究が行われてきたが⁶⁻¹⁰⁾、ニクハゼにどのような影響が与えられたかは不明である。

本種についてはこれまでに、外部形態や生息場所、食性、産卵習性³⁾のほか、瀬戸内海の笠岡湾においてはアマモ場での季節的消長²⁾が明らかにされてきた。しかしながら、出現や食性に関する知見は断片的であり、仔稚魚期の骨格系の発育やそれに伴う食性の変化については未解明である。

そこで本研究では、千葉県市川市の新浜湖の干潟域

*1 干潟域におけるニクハゼの初期生活史

Early Life History of *Gymnogobius heptacanthus* Collected from a Tidal Flat

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

*3 Corresponding author (Keita Maruyama): Department of Ocean Sciences, Tokyo University of Marine Science and Technology (TUMSAT), 4-5-7 Konan, Minato-ku, Tokyo 108-8477, Japan (東京海洋大学学術研究院海洋環境科学部門)

*4 Alpha Hydraulic Engineer Consultants Co., Ltd, 516-336, 9 Jou-14 Chome Hassamu Nishi-ku Sapporo Hokkaido 063-0829, Japan (株式会社アルファ水工コンサルタンツ)

*5 Sanyo Techno Marine, Inc., 1-3-17 Nihonbashi Horidome-cho, Chuo-ku, Tokyo 103-0012, Japan (三洋テクノマリン株式会社)

である百合ヶ浜で採集したニクハゼを用いて、本種の出現や仔稚魚の遊泳・摂餌関連形質の発達、および食性の変化について明らかにした。さらに、これらの結果をもとに、本種の東京湾内湾における他の干潟域での出現と比較することで、開発による影響について検討した。

材料と方法

調査地点は、東京湾内湾の最奥に位置する、千葉県市川市の行徳鳥獣保護区内にある新浜湖である (Fig. 1)。新浜湖は、水鳥や水辺の自然環境の保護を目的に1970年代に造成された人工の汽水湖であり、東京湾内湾とは千鳥水門 (Fig. 1の Chidori-suimon water gate) と暗渠 (Culvert) によって通じているが、潮汐による海水交換はほとんどが千鳥水門で行われる¹¹⁾。千鳥水門近くに位置する干潟域である百合ヶ浜 (Fig. 1の “Yuriga-hama” station) とその周辺は、潮汐流の進入によって夏季の貧酸素化が抑制される¹¹⁾。また、新浜湖では2011年に発生した東北地方太平洋沖地震の影響による地盤沈下で干潟域が一部消失し、それに伴う水位の上昇によって干潟域周辺のヨシ帯は減少したが¹²⁾、現在もなお干潟域のほかに護岸域や塩性湿地があり、多様な環境を有している。

調査は2018年4月から2019年11月に、新浜湖内の百合ヶ浜において小型地曳網と張網を用いて行った。Kanou *et al.*¹³⁾を参考にして作成した小型地曳網 (袖網部: 長さ4.5 m, 高さ1 m, 目合2 mm; 胴網部: 長さ5.5 m, 網口2 m×1 m, 目合0.8 mm) を用いて、潮汐に関係なく午前の日中に毎月1回、汀線と平行に25 mを、水深1 m以浅 (以下, 岸側) と水深1 m以深 (以下, 沖側) においてそれぞれ2回ずつ曳網した。また、網口の幅を4.0 mになるように曳網し、1回で100 m²の魚類を採集した。張網は岸側と沖側に毎月1回、午前の日中から24時間設置したものを引き揚げた (岸側: 高さ1.2 m, 翼網3 m, 袋網1.6 m, 翼網目合6.5 mm, 袋網目合4 mm; 沖側: 高さ1.5 m, 垣網35 m, 翼網3 m, 袋網3 m, 翼網目合6.5 mm, 袋網目合4 mm)。採集物は現場で10%海水ホルマリンを用いて固定し、研究室へ持ち帰った。その後、中坊編¹⁴⁾や沖山編¹⁵⁾に従ってニクハゼを選別したのちに70%エチルアルコール中で保存し、個体数の計数と体長の計測を行った。調査前には、各地点でYSI Pro2030 (YSI/Nanotech 社製) を用いて水温と塩分および溶存酸素量を測定した。

骨格系の観察には、2018年4月から6月、および2019年5月に採集された仔稚魚 (体長4.5–31.2 mm, 54個体) を用いた。ただし、体長12–14 mmの標本が少なかったため、2005年4月⁵⁾の標本 (体長12.2–13.6 mm, 3個体) を観察に用いることで補完した。これら

の標本を、Potthoff¹⁶⁾に従って軟硬骨透明二重染色処理し、遊泳・摂餌関連形質の形成、発育過程を調べた。遊泳・摂餌関連形質については、以下の項目について調べた; 遊泳関連形質: 第1背鰭の支持骨の発育と鰭条数の増加, 第2背鰭の支持骨の発育と鰭条数の増加, 臀鰭の支持骨の発育と鰭条数の増加, 胸鰭の支持骨の発育と鰭条数の増加および鰭条長の伸長, 腹鰭の支持骨の発育と鰭条数の増加および鰭条長の伸長, 尾鰭の支持骨の発育と主鰭条数の増加, 脊椎骨の発育, 脊索末端の角度, 最大体高とその位置の変化; 摂餌関連形質: 顎骨の発育, 頭長の変化, 上顎長に占める前上顎骨長の割合の変化, 口幅の変化, 懸垂骨の発育, 舌弓の発育, 鰓条骨の発育, 鰓蓋骨の発育, 顎歯数の増加, 咽頭歯数の増加。

脊索末端の角度の測定はKohno *et al.*¹⁷⁾に従った。これらの計数計測および観察結果をもとに、体長1.0 mmごとの発育イベント数を調べ¹⁸⁾、河野・曾田¹⁹⁾や河野ほか²⁰⁾に従ってニクハゼ仔稚魚の発育段階区分を行った。

食性の調査には、2018年4月から7月、および2019年5月に採集された仔稚魚 (体長5.2–31.6 mm, 91個体) を用いた。ただし、体長11–14 mmの標本が少なかったため、2005年4月⁵⁾の標本 (体長11.5–13.4 mm, 6個体) を調査に用いることで補完した。標本はKanou *et al.*²¹⁾に従い、実体顕微鏡下において解剖を行った。消化管を1.0×1.0 mmのグリッドパターンが入ったスライドガラス上に置き、消化管の第一屈曲部まで、あるいは消化管が屈曲していない仔魚については消化管前半部の内容物を摘出し、調査した。取り出した内容物は分類群ごとに区分し、スライドガラス上で厚さ0.2 mmにそろえて各餌項目の体積を求めた。

これらの供試魚はKanou *et al.*²²⁾に従って体長を3 mmごとに区分し、体長区分ごとに餌生物の平均体積百分率 (以下, %V) を比較した。%Vはグリッドを基準にして求めた体積を消化管内容物全体の体積で割った値に100をかけて求めた^{23,24)}。

結果

1. 百合ヶ浜の環境

水温は沖側でも岸側でも7–8月に高く、12–1月に低くなるという変化を示し、岸側で8.1–31.8°C, 沖側で6.8–31.2°Cで推移した (Fig. 2)。塩分は沖側でも岸側でも1–2月にやや高くなる傾向を示した (Fig. 2)。各地点における年平均塩分±標準偏差は、百合ヶ浜岸で25.8±4.2, 百合ヶ浜沖で26.5±4.0であった。溶存酸素量は、沖側でも岸側でも2–3月に最も高くなるという変化を示し (Fig. 2)、百合ヶ浜岸で2.5–12.4 mg/L,

百合ヶ浜沖で 1.8–13.3 mg/L であった。各地点における年平均溶存酸素量±標準偏差は、百合ヶ浜岸で 6.5±3.0 mg/L、百合ヶ浜沖で 5.5±3.4 mg/L であった。

2. 百合ヶ浜におけるニクハゼの出現

採集されたニクハゼは小型地曳網で 722 個体（岸側 425 個体，沖側 297 個体），張網で 131 個体（岸側 5 個体，沖側 126 個体）の計 853 個体であった（Fig. 3）。小型地曳網で最も多く採集されたのは 2018 年 7 月の 209 個体，次いで 2018 年 4 月の 179 個体であった。一方，2018 年 9 月から 2019 年 3 月にはほとんど採集されなかった。張網では 2019 年 11 月には 71 個体が採集されたが，他の月では 0–14 個体と少なかった。

採集されたニクハゼの体長は 4.5–57.6 mm であった（Fig. 4A）。このうち，小型地曳網で採集されたニクハゼの体長は 4.5–39.2 mm，張網で採集されたニクハゼの体長は 25.6–57.6 mm であった（Fig. 4A）。地点別にみると，岸側の小型地曳網では調査期間を通して体長 4.5–39.2 mm の個体が採集され，体長のモードは 8.0–9.9 mm と 24.0–25.9 mm にみられた。定置網では個体数が 5 個体と少なかったが，体長 33.6–46.5 mm の比較的大型の個体が採集された（Fig. 4B）。沖側の小型地曳網では調査期間を通して体長 6.5–44.5 mm の個体が採集され，体長のモードは 14.0–15.9 mm と 22.0–23.9 mm にみられた。定置網では体長 25.6–57.6 mm の個体が採集され，モードは 36.0–37.9 mm にみられた（Fig. 4C）。

3. 骨格系の発達

1) 遊泳関連形質の発達

第 1 背鰭の支持骨と鰭条 第 1 背鰭の支持骨は，体長 9.0 mm で 2 本の近位担鰭骨および遠位担鰭骨が出現した。体長 9.9 mm では近位担鰭骨および遠位担鰭骨がそれぞれ 7 本出現し，定数に達した。体長 12.7 mm で前方の支持骨の化骨が始まり，体長 16.3 mm で全ての支持骨の化骨が開始した。鰭条は体長 9.0 mm で 2 本が出現し，体長 9.9 mm で定数の 7 本に達した（Fig. 5A）。

第 2 背鰭の支持骨と鰭条 第 2 背鰭の支持骨は，体長 5.6 mm で 4 本の近位担鰭骨および遠位担鰭骨が出現した。体長 6.7 mm では近位担鰭骨および遠位担鰭骨がそれぞれ 11 本出現し，定数に達した。体長 13.6 mm で前方の支持骨の化骨が始まり，体長 16.3 mm で全ての支持骨の化骨が開始した。鰭条は体長 6.0 mm で 3 本が出現し，体長 7.7 mm で定数の 11 本に達した（Fig. 5B）。

臀鰭の支持骨と鰭条 臀鰭の支持骨は，体長 5.6 mm で 5 本の近位担鰭骨および遠位担鰭骨が出現した。体

長 7.2 mm で 12 本の近位担鰭骨および遠位担鰭骨が出現し，定数に達した。体長 13.6 mm で前方の支持骨の化骨が始まり，体長 16.3 mm で全ての支持骨の化骨が開始した。鰭条は体長 5.6 mm で 5 本が出現し，体長 7.2 mm で定数の 12 本に達した（Fig. 5C）。

胸鰭の支持骨と鰭条 体長 4.5 mm ですでに擬鎖骨と肩甲-烏口軟骨が出現していた。体長 8.1 mm で射出骨が出現した。体長 16.3 mm で射出骨，肩甲骨および烏口骨の化骨がそれぞれ開始した。鰭条は体長 10.3 mm で 3 本が出現し，体長 12.9 mm で定数の 19 本に達した（Fig. 5D）。胸鰭鰭条を持つ最小の個体である体長 10.3 mm では鰭条長は 0.12 mm であった（Fig. 5E）。胸鰭鰭条長は体長 22 mm 前後の変曲点までは大きく伸長し，その後伸長はやや緩やかになった。体長 31.3 mm では胸鰭鰭条長は 4.85 mm まで伸長した。

腹鰭の支持骨と鰭条 体長 7.7 mm で腹鰭の支持骨である腰帯が出現した。体長 11.0 mm で腰帯の化骨が開始した。鰭条は体長 8.9 mm で 1 本が出現し，体長 9.9 mm で定数の 6 本に達した（Fig. 5F）。腹鰭鰭条を持つ最小の個体である体長 8.9 mm では鰭条長は 0.15 mm であった（Fig. 5G）。腹鰭鰭条長は体長 16 mm 前後の変曲点までは大きく伸長し，その後伸長は緩やかになった。さらに体長 20 mm 前後で再び変曲点が認められ，大きく伸長した。体長 31.3 mm では腹鰭鰭条長は 4.10 mm まで伸長した。

尾鰭の支持骨と主鰭条 体長 5.4 mm で下尾骨 1+2 と下尾骨 3+4 が出現した。体長 5.6 mm で準下尾骨が，体長 6.0 mm で尾部棒状骨が出現した。体長 6.7 mm で上尾骨 1，2 が，体長 7.9 mm で下尾骨 5 が出現した。下尾骨 1+2 は体長 8.2 mm で，下尾骨 3+4 は体長 8.3 mm で化骨を開始した。下尾骨 5 と準下尾骨は体長 14.7 mm で化骨を開始した。上尾骨 1，2 は体長 16.3 mm で化骨を開始した。尾鰭主鰭条は体長 5.4 mm で 2+4 本が出現し，体長 6.7 mm で定数の 7+7 本に達した（Fig. 5H）。

脊椎骨 体長 4.5 mm ですでに 15 個の椎骨が出現していた。体長 6.7 mm で 38 本の椎骨が出現して腹椎数 15，尾椎数 23 となり，定数に達した。神経棘は体長 4.5 mm で，血管棘は体長 5.4 mm で出現した。体長 5.4 mm で神経棘の化骨が開始し，体長 5.5 mm で血管棘の化骨が開始した。体長 10.3 mm で全ての神経棘と血管棘の化骨が開始した。

脊索末端の角度 体長 5.4 mm で脊索末端部の上屈が始まり，その角度は 4.0 度であった（Fig. 5I）。体長 6.7 mm 以上では脊索末端部の上屈が完了し，その角度は 35.0–46.0 度であった。

最大体高とその位置 最大体高は体長 4.5 mm の個体では 0.60 mm で，体長 31.3 mm では 4.29 mm であった（Fig. 5J）。最大体高は体長の増加に伴い緩やかに増

大したが、変曲点は見られなかった。最大体高の位置は体長 4.5 mm では吻端から 1.76 mm で、体長 31.3 mm では 15.80 mm であった (Fig. 5K)。体長の増加に伴い、吻端からの距離は増加したが、最大体高の位置に大きな変化は見られなかった。

2) 摂餌関連形質の発達

顎骨 体長 4.5 mm ですでに顎骨の構成要素である前上顎骨、主上顎骨、歯骨、後関節骨、角骨およびメッケル軟骨が出現していた。後関節骨は体長 6.9 mm で化骨を開始した。

頭長 頭長は体長 4.5 mm では 0.98 mm であった (Fig. 6A)。頭長はその後体長に比例して増大した。体長 20 mm 前後から頭長はさらに増大し、ややばらつきが見られるようになった。体長 31.3 mm では 7.29 mm となった。

前上顎長/上顎長 前上顎骨長は体長 4.5 mm では 0.26 mm で、上顎長の 87% を占めた (Fig. 6B)。その後体長 5.5 mm では上顎長の 94% を占めたが、成長に伴い割合は変動しながらわずかに低下する傾向を示し、体長 31.3 mm では 65% を占めた。

口幅 口幅は体長 4.5 mm では 0.36 mm であった (Fig. 6C)。口幅はその後体長に比例して増大した。体長 20 mm 前後から口幅はさらに増大し、ややばらつきが見られるようになった。体長 31.3 mm では 3.25 mm となった。

懸垂骨 体長 4.5 mm では懸垂骨の構成要素である舌顎-接続軟骨と口蓋-方形-後翼状軟骨が出現していた。体長 6.7 mm で外翼状骨が出現した。体長 6.9 mm で接続骨が、体長 7.0 mm で方骨がそれぞれ化骨を開始した。さらに、体長 7.2 mm で口蓋骨が、体長 9.0 mm で舌顎骨が、体長 12.9 mm では後翼状骨がそれぞれ化骨を開始した。

舌弓と鰓条骨 体長 4.5 mm では舌弓の構成要素である下舌骨、角舌-上舌軟骨、間舌骨および 2 本の鰓条骨が出現していた。鰓条骨は体長 5.6 mm で定数の 5 本に達した。体長 7.0 mm で下舌骨と角舌骨が化骨を開始した。体長 10.3 mm で上舌骨が、体長 11.0 mm では間舌骨が化骨を開始した。

鰓蓋骨 体長 4.5 mm では鰓蓋骨の構成要素である主鰓蓋骨と前鰓蓋骨が出現していた。体長 5.5 mm で下鰓蓋骨が、体長 6.7 mm で間鰓蓋骨がそれぞれ出現した。

顎歯 上顎歯は体長 4.5 mm では 1 本が出現していた (Fig. 6D)。その後、上顎歯数は体長 15.4 mm まではゆっくりと増加し 26 本に達した。その後はやや急増し体長 16.3 mm では 42 本となった。それ以降歯数は緩やかに増加を続け、27-71 本でばらつきがみられた。

下顎歯は体長 4.5 mm では 1 本が出現していた (Fig.

6E)。その後、下顎歯数は体長 15.4 mm まではゆっくりと増加し 16 本に達した。その後はやや急増し体長 16.3 mm では 34 本となった。それ以降歯数は緩やかに増加を続け、20-42 本でばらつきがみられた。

咽頭歯数 上咽頭歯は体長 4.5 mm では 3 本が出現していた (Fig. 6F)。その後、上咽頭歯数は緩やかに増加を続け、体長 10.6 mm 以降では歯数にばらつきが見られ始めた。体長 13.0 mm 前後で歯数はやや急増し、体長 13.8 mm では 53 本に達した。それ以降は 53-88 本でばらつきが見られた。

下咽頭歯は体長 4.5 mm では 2 本が出現していた (Fig. 6G)。その後、下咽頭歯数は緩やかに増加を続け、体長 16.3 mm 以降ではややばらつきが見られ始めた。体長 15.0 mm 前後で歯数はやや急増し、体長 16.3 mm では 48 本に達した。それ以降は 30-59 本でばらつきが見られた。

4. 消化管内容物

ニクハゼの消化管内容物は、以下の 20 項目に分けることができた：浮遊性カイアシ類ノープリウス期、浮遊性カイアシ類コペポダイト期、フジツボ類幼生、枝角類、カニ類メガロパ幼生、カニ類ゾエア幼生、アミ類、未同定甲殻類幼生、未同定甲殻類、クーマ、底生性カイアシ類、端脚類、アナジャコ幼生、仔魚、多毛類、ホヤ幼生、二枚貝、糸状藻類、砂、甲殻類卵。

体長 6.0 mm までの %V は浮遊性カイアシ類ノープリウス期が 100% を占めた (Fig. 7)。その後、浮遊性カイアシ類コペポダイト期と多毛類の割合が増加した。体長 24.0-32.9 mm では %V の組成が大きく変化し、カイアシ類コペポダイト期に加え、カニ類のゾエア幼生やメガロパ幼生のような動物プランクトンやチチブ属の仔魚が出現した。浮遊性カイアシ類 (ノープリウス期+コペポダイト期) は 10 段階に分けた体長区分のうち、8 段階 (体長 6.0 mm 未満, 6.0-8.9 mm, 9.0-11.9 mm, 12.0-14.9 mm, 15.0-17.9 mm, 18.0-20.9 mm, 21.0-23.9 mm, 27.0-29.9 mm) で 50% 以上を占めた。

考察

1. 発育段階の区分

1) 遊泳関連形質に基づく発育段階の区分

遊泳関連形質の発達の過程から、ニクハゼの遊泳機能の発育段階を、未発達期、尾鰭遊泳期、遊泳発達期、完成期の 4 段階に区分した (Fig. 8)。

未発達期 (体長約 4.5-6.9 mm)：第 2 背鰭、臀鰭、尾鰭の鰭条が定数に達するまでの時期とした。この時期では、脊索末端の上屈が完了し、神経棘と血管棘は化

骨を開始し、脊椎骨は定数に達している。脊索から脊柱への変化は、体軸の強い支えを得て体の反発力を高め、椎間部は shock absorber として体軸に加わる力を分散させて体の屈伸を円滑に行うことで、前進遊泳力が高まる²⁵⁾。しかし、その他の遊泳関連形質はほとんど発達していないため、遊泳能力は微弱なものであると判断した。

尾鰭遊泳期（体長約 7.0–10.9 mm）：この時期には第 1 背鰭、第 2 背鰭、臀鰭、胸鰭の支持骨が全て出現し、胸鰭以外の鰭条は定数に達した。また、全ての神経棘と血管棘が化骨を開始した。尾鰭の発達や脊索末端の上屈によって、尾鰭による推進力が増加すると考えられる¹⁷⁾。脊椎骨の発達は、尾鰭によって得た推進力を体軸に沿って後方に伝え、より効率の良い推進力を生み出し、背鰭や臀鰭といった垂直鰭の発達は、方向転換時の舵やブレーキ、尾鰭推進時の横ブレを防止する役割を持つと考えられている^{25–27)}。これらのことから、この時期では、尾鰭を主とした遊泳力を獲得する時期であると判断した。

遊泳発達期（体長約 11.0–16.9 mm）：この時期は第 1 背鰭、第 2 背鰭、臀鰭、胸鰭、腹鰭の支持骨の一部が化骨を開始し、尾鰭の支持骨は全て化骨を開始した。また、胸鰭の鰭条数が定数に達し、数的には稚魚となった。胸鰭は浮力や遊泳時の推進力を生み出し、定位器としても役割を持つ²⁸⁾。したがって、この時期では前期において獲得した遊泳能力に加え、胸鰭の発達によって操縦性が向上したと考えられた。

完成期（体長約 17.0 mm 以上）：この時期は第 1 背鰭、第 2 背鰭、臀鰭、胸鰭、腹鰭の全ての支持骨の化骨が完了した。この時期でニクハゼは機能的に稚魚としての遊泳能力が完成すると判断された。

2) 摂餌関連形質に基づく発育段階の区分と食性変化

摂餌関連形質の発達の過程から、ニクハゼの摂餌機能の発達を、吸い込み未発達期、吸い込み+噛み付き期、完成期の 3 段階に区分した (Fig. 9)。

吸い込み未発達期（体長約 4.5–6.9 mm）：この時期にはすでに上顎と下顎を構成する骨が全て出現していた。上顎に占める前上顎骨の割合が高く、この時点で口の機能的開閉が可能であると考えられた¹⁹⁾。また、上下の顎歯と咽頭歯がそれぞれ出現しており、顎歯により捕獲した餌生物を咽頭歯で確保し、食道へ送り込む能力がすでに備わっていると考えられる^{17,19,26,29)}。また、この時期には懸垂骨の一部や舌弓、鰓条骨や鰓蓋骨が出現し、鰓条骨は化骨を開始した。懸垂骨や舌弓の要素は口腔内に陰圧を生じさせ、その吸い込む力により摂餌を可能にする^{26,30)}。しかし、懸垂骨を構成する要素は全て出現しておらず、化骨が開始していない要素も多いため、吸い込んで摂餌を行う能力は低いと考え

られた³¹⁾。

吸い込み+噛み付き期（体長約 7.0–12.9 mm）：この時期には懸垂骨の構成要素である方骨、接続骨、舌顎骨、口蓋骨、外翼状骨、後翼状骨と、舌弓の構成要素である下舌骨、角舌骨、上舌骨、間舌骨が化骨を開始した。懸垂骨や舌弓、鰓蓋骨の発達は、より機能的な口の開閉を可能とし、口腔内により強力な陰圧を生み出す¹⁹⁾。すなわちこの時期では、吸い込みによって摂餌を行う機能が獲得されるとともに、能動的に噛み付いて餌生物を捕獲すると判断された。

完成期（体長約 13.0 mm 以上）：この時期には懸垂骨や舌弓を構成するすべての要素が化骨を開始した。また、上下の顎歯および咽頭歯に変曲点がみられた。すなわち、この時期に機能的には稚魚となり、稚魚としての摂餌能力をほぼ獲得したと判断された。

2. 機能発育に伴う生息場所と食性の変化

新浜湖における動物プランクトンの季節変化については風呂田³²⁾によって明らかにされており、春から夏にかけては浮遊性カイアシ類 (*Acartia clausi*, *A. plumosa*, *Pseudodiaptomus marinus* など)、カニ類とエビ類のゾエア幼生、魚卵が優占して出現する。本研究の食性調査で用いた標本は 4–7 月に採集されたものであり、この期間中では *Acartia* 属の出現 (*A. clausi* は 4–5 月、*A. plumosa* は 6–8 月に卓越) 以外では動物プランクトン組成の大きな変化は起きていないと考えられ、ニクハゼの機能発育によって食性が変化することが明らかになった。

ニクハゼは体長 4.5–6.9 mm では遊泳能力は微弱で、百合ヶ浜では主に岸側で成育すると考えられる。また、摂餌開始期の仔魚は摂餌成功率が極めて低いことが知られており^{25,33)}、この時期では口に入る大きさの餌生物に突進して口腔内に取り込んで捕獲し、摂餌を行う。これらの点から捕食できる餌生物は限られ、小型で移動能に乏しい浮遊性カイアシ類ノープリウス期を主な摂餌対象とすると考えられる。

体長 7.0–12.9 mm では、尾鰭を主とした遊泳を行い、この時期も岸側で成育する。また、摂餌関連形質の発達により、少しずつ多様な餌生物を捕食することが可能になると考えられる。その結果、遊泳・摂餌能力の獲得によって移動能の高い餌生物を捕食することが可能となり、この時期以降から浮遊性カイアシ類コペポダイト期が重要な餌生物になると考えられる。

体長 13.0–17.9 mm では、遊泳能力の向上に伴い、百合ヶ浜においては岸側だけでなく沖側も利用するようになると考えられる。また、摂餌対象も変化し、浮遊性カイアシ類コペポダイト期に加えてより大型の多毛類も摂餌するようになる。これは上下の顎歯数および

咽頭歯数に変曲点をとることで、餌生物を押さえつけて捕獲する能力が向上したためと考えられる。

体長 18.0–23.9 mm では胸鰭鰭条長が変曲点を取り、稚魚としての遊泳能力が完成した。また、体長 20.0 mm 前後から口幅と頭長は増大した。しかしこの時期に餌生物の大きな変化はなく、浮遊性カイアシ類コペポダイト期や多毛類を摂餌していた。

体長 24.0 mm 以上では、百合ヶ浜では主に沖側を利用するようになる。また、摂餌する餌項目が急増し、フジツボ類幼生、カニ類メガロパ幼生、カニ類ゾエア幼生、アミ類、クーマ、底生性カイアシ類、端脚類、アナジャコ幼生、仔魚、ホヤ類幼生、二枚貝、および糸状藻類を新たに摂餌するようになった。すなわち、体長 24.0 mm 以上になると様々な餌生物を摂餌することが機能的に可能になると考えられた。体長 24.0 mm より大きい個体は 6–7 月に出現しており、7 月はチチブ属仔魚の出現時期であることから、ニクハゼはこの時期に出現した仔魚も捕食すると考えられる。ニクハゼがハゼ科仔魚を摂餌することは、道津³⁾による報告と一致した。この時期の餌生物の多様化は、遊泳・摂餌能力の向上に加え、体長の増加に伴い、より効率の良い摂餌を行うことに起因していると考えられる。東京湾内で主に優占するハゼ科魚類であるマハゼやエドハゼは着底後にはベントスを主に摂餌し、ピリンゴ *Gymnogobius breunigii* は体長約 10–30 mm の個体は浮遊性カイアシ類や枝角類、それ以上ではベントスを主に摂餌することが知られている^{21,22,34,35)}。ニクハゼは体長 30 mm 前後まではベントスをあまり摂餌しないという点でピリンゴに類似した摂餌様式であったが、体長の増加にかかわらず一定の割合で浮遊性カイアシ類を摂餌し続けていた。このことは、他の優占するハゼ科魚類とは異なるニクハゼの特徴的な生態の一つであると考えられる。

3. 出現と成長

1) ニクハゼの出現と生息場所のシフト

百合ヶ浜では 2018 年 4 月に仔魚に加えて成魚も採集された。本研究で採集されたニクハゼ仔魚の最小個体は体長 4.5 mm であり、これは道津³⁾による報告のふ化直後の体長と一致した。加えて、本研究において冬期に本種の成魚が採集されたこと、ニクハゼの生殖巣の発達は冬期にみられること²⁾、産卵に甲殻類のものと思われる穴を利用すること³⁾、百合ヶ浜には甲殻類の巣穴が多数確認できることから、ニクハゼは新浜湖内で生活史を完結させている可能性が非常に高いと考えることができる。

また、百合ヶ浜の沖側と岸側でニクハゼの出現様式について比較した結果、体長 4.5–11.9 mm の仔魚は春

に岸側で成長し (Fig. 4)、体長 12.0–31.9 mm の仔稚魚は夏から秋にかけて岸側と沖側の両方を利用し、体長 32.0 mm 以上になる冬にはほとんど沖側を主として利用していた。よって、成長に伴って生息場をシフトしていることが明らかとなった。

さらに、新浜湖におけるニクハゼの出現について、過去との比較を行った。比較には本研究と同様の小型地曳網を用いた調査^{5,8,36)}の結果を用いた。1997 年から 1998 年の調査では 0.2 個体/1 曳網、2004 年から 2005 年の調査では 70.5 個体/1 曳網のニクハゼが採集されていた。本研究で採集されたニクハゼは 2018 年 4 月から 2019 年 3 月までで 11.5 個体/1 曳網であることから、2004 年までに急増したニクハゼは近年では新浜湖全体で減少傾向にあると考えられた。この原因としては、2011 年に発生した東日本大震災による地盤沈下および干潟面の消失¹⁴⁾といった環境の変化により、本種の生息場所である干潟域が失われたためであると考えられる。

2) 他地点との比較とニクハゼが優占する要因

東京湾内でのニクハゼの出現傾向の特徴を明らかにするために、本研究の調査地点と東京湾内の他地点における魚類相調査との間でニクハゼの出現について比較した (以下、小型地曳網によって採集された個体数の比較)。なお、本研究での曳網面積は 100 m² であるため、できる限り同様の面積を曳網している調査との比較を行った。

本研究では 2018 年 4 月から 2019 年 3 月までに 554 個体が出現した (11.5 個体/1 曳網)。八景島海の公園⁴⁾ [2002 年から 2003 年に小型地曳網 (袖網の長さ 4 m, 高さ 1 m, 目合 1 mm) を用いて 50 m を曳網] では、4,097 個体 (113.8 個体/1 曳網) が出現し、最優占種であった。同様の手法を用いて同年に行われた葛西人工渚⁴⁾での調査では、採集されたのは 5 個体のみであった。小櫃川の河口域干潟 3 地点³⁷⁾ [2005 年から 2006 年に行われた小型地曳網 (袖網の長さ 2 m, 目合 2 mm; 袋網の長さ 4.5 m, 目合 0.8 mm) を用いた調査で、曳網面積は 80 m²] では上流 (年間の平均塩分は 3.1 ± 3.4) で 0 個体、中流 (13.1 ± 7.1) で 1 個体、下流 (24.1 ± 6.7) で 91 個体 (11.4 個体/1 曳網) が採集された。東京都環境局が葛西人工渚、お台場海浜公園、城南大橋 (東京都大田区の運河予定地にある自然干潟) で行う小型地曳網調査 (2014 年から 2015 年、曳網面積は約 100 m²)³⁸⁾では、お台場海浜公園で 4 月に 1 個体採集されたのみであった。東京都大田区の大森ふるさとの浜辺公園³⁹⁾ (2014 年から 2015 年に本研究と同様の小型地曳網を用いて行われた調査で、曳網面積は 100 m²) では人工海浜で 4 個体、人工干潟で 14 個体採集されていた。多摩川 (多摩川本流の河口から 3 km 上流の海

老取川との合流地点にある自然干潟),京浜島(多摩川河口に位置する人工島である京浜島にあるつばさ公園にある自然干潟),羽田(羽田空港の北東に位置する人工の砂浜海岸)^{9,10)}(2006年から2013年に本研究と同様の小型地曳網を用いて行われた調査で,曳網面積は100m²)では,多摩川で24個体(0.1個体/1曳網),京浜島で162個体(0.7個体/1曳網),羽田で26個体(0.2個体/1曳網)が採集された。

以上の結果より,東京湾内では場所ごとに出現個体数に大きな違いがあることから,ニクハゼは特定の環境を好んで成育すると考えられた。そこで,本研究の調査地点と上記の地点との比較結果から,ニクハゼの出現様式や優占して出現する要因を検討した。

ニクハゼはアマモ場の周辺で多く出現することが報告されているが²⁾,百合ヶ浜にはアマモ場は存在していなかった。それにも関わらずニクハゼが多く出現する理由として,高塩分環境であることが考えられる。新浜湖の塩分は,東京湾内湾の干潟域の中では年間を通して高い状態であり⁴⁰⁾,本研究においても,塩分の平均±標準偏差は岸で25.8±4.2,沖で26.5±4.0と高い値であった。また,百合ヶ浜は周辺の地形形状の影響により高塩分水塊が流入することで水質が変化することが明らかになっている⁴¹⁾。これらのことから,百合ヶ浜と東京湾内の他地点における塩分とニクハゼの出現状況について比較した結果,百合ヶ浜や八景島海の公園といった塩分の最高値が30を超える高塩分環境では,本種は優占して出現する傾向がみられた。一方で,小櫃川の河口域や葛西人工渚,お台場海浜公園,城南大橋,鶴見川河口,多摩川,京浜島,大森ふるさとの浜辺公園といった塩分の変動が大きい地点や,塩分の最高値が20前後である塩分が比較的低い環境では,出現個体数は少ない傾向がみられた。

ニクハゼは干潟域の中でも新浜湖や八景島のような高塩分環境において優占する傾向があり,全生活史をそのような限られた干潟域で完結させている可能性が高いことが示唆された。しかしながら,東京湾内湾では1960年頃から進んだ埋め立てによるコンクリート護岸化に伴う干潟域の減少や,1960年代から1970年頃の水質汚濁の影響によって生息環境が大きく変化してきており^{6,7)},干潟域の魚類群集に影響をおよぼしている⁸⁾。百合ヶ浜のような干潟域とそれに続くごく浅い水域や,八景島のアマモ場のような波を緩衝する⁴²⁾穏やかな環境は,ニクハゼや他の仔稚魚の発育に極めて重要であるため,東京湾内湾においてニクハゼを保全するためには,そのような環境を今後も残していく必要がある。また,ニクハゼ以外の魚種においても干潟域の利用様式を明らかにし,成育場としての認識を広げていくことが急務である。

謝辞

本研究を行うにあたり,野外調査の際には東邦大学名誉教授の風呂田利夫博士,野長瀬雅樹氏をはじめとするNPO行徳自然ほごくらぶのみなさまに御協力を賜りました。また,東京海洋大学魚類学研究室の皆さまには,日頃から多くの御助言をいただきました。心より感謝申し上げます。

参考文献

- 1) 明仁・坂本勝一・池田祐二・藍澤正宏.“ハゼ亜目 Gobioidae”. 日本産魚類検索 全種の同定 第三版. 中坊徹次編. 秦野, 東海大学出版会, 2013, p. 1347-1553.
- 2) 布施慎一郎. アマモ場における動物群集. 生理生態. 1962, 11, 1-22.
- 3) 道津喜衛. ニクハゼの生態・生活史およびホルモン処置による採卵. 長崎大学水産学部研究報告. 1984, 55, 9-18.
- 4) 山根武士・岸田宗範・原口泉・阿部礼・大藤三矢子・河野博・加納光樹. 東京湾内湾の人工海浜2地点(葛西臨海公園と八景島海の公園)の仔稚魚相. *La mer*. 2004, 42, 35-42.
- 5) 河野博・横尾俊博・茂木正人・加納光樹. 東京湾岸に位置する人工潟湖(新浜湖)の魚類相. 日本生物地理学会会報. 2008, 63, 133-142.
- 6) 岩田明久・酒井敬一・細谷誠一. 横浜市沿岸域における環境変化と魚類相. 横浜市公害対策局公害資料. 1979, 82, 1-246.
- 7) 清水 誠. 沿岸開発による生物環境への影響. 沿岸海洋研究. 1999, 36, 121-130.
- 8) 加納光樹・小池哲・河野博. 東京湾内湾の干潟域の魚類相とその多様性. 魚類学雑誌. 2000, 47, 115-129.
- 9) 河野博・茂木正人・石丸隆・関澤知彦.“羽田空港新滑走路建設にともなう多摩川河口域の魚類相への影響”. 羽田周辺水域環境調査最終成果報告書～研究の総括と今後の展望～. 羽田周辺水域環境調査研究委員会編. 東京, 羽田周辺水域環境調査研究委員会, 2014, p. 152-166.
- 10) 村瀬敦宣・角張ちひろ・加瀬喜弘・齊藤有希・河野博. 羽田空港新滑走路の建設は多摩川河口干潟域を利用する魚類にどのように影響するのか? 日本生物地理学会会報. 2014, 69, 57-75.
- 11) 風呂田利夫・西柴二郎・黒住耐二・駒井智幸・中山聖子・多留聖典.“I. 行徳野鳥保護区内人工潟湖(新浜湖)の底生動物”. 平成16年度行徳内陸性湿地生物調査委託報告書. 東邦大学理学部東京湾生態系研究セン

- ター・市川市, 2005, p. 1–4.
- 12) 風呂田利夫・柚原剛・中山聖子・多留聖典・加納光樹. 地震と津波による東京湾干潟の地形変化と底質攪乱. 日本ベントス学会誌. 2012, 126–129.
- 13) Kanou, K., H. Kohno, P. Tongnunui and H. Kurokura. Larvae and juveniles of two engraulid species, *Thryssa setirostris* and *Thryssa hamiltonii*, occurring in the surf zone at Trang, southern Thailand. Ichthyol. Res. 2002, 49, 401–405.
- 14) 中坊徹次 (編). 日本産魚類検索 全種の同定 第三版. 秦野, 東海大学出版会, 2013, 2428 pp.
- 15) 沖山宗雄 (編). 日本産稚魚図鑑 第二版. 秦野, 東海大学出版会, 2014, 1639 pp.
- 16) Potthoff, T. “Clearing and staining techniques”. Ontogeny and systematics of fishes. H. G. Moser, W. J. Richard, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall, Jr. and S. L. Richardson, eds. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol., Spec. Publ. 1984, 1, p. 35–37.
- 17) Kohno, H., Y. Taki, Y. Ogasawara, Y. Shirojo, M. Taketomi and M. Inoue. Development of swimming and feeding functions in larval *Pagrus major*. Japanese J. Ichthyol. 1983, 30, 47–60.
- 18) Sakai, H. Larval developmental intervals in *Tribolodon hakonensis* (Cyprinidae). Ichthyol. Res. 1990, 37, 17–28.
- 19) 河野博・曾田一志. 遊泳と摂餌に関連する形質の発達に基づいたオニオコゼ仔稚魚の発育段階. 水産増殖. 1998, 46, 333–342.
- 20) 河野博・栗田豊・青海忠久. 遊泳と摂餌に関する形質の発達に基づいたクジメ仔稚魚の発育段階. La mer. 2000, 38, 77–86.
- 21) Kanou, K., M. Sano and H. Kohno. Food habits of fishes on unvegetated tidal mudflats in Tokyo Bay, central Japan. Fish. Sci. 2004, 70, 978–987.
- 22) Kanou, K., M. Sano and H. Kohno. 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.
- 23) Sano, M., M. Shimizu and Y. Nose. Food habits of teleostean reef fishes in Okinawa Island, southern Japan. Univ. Mus. Univ. Tokyo. Bull. 1984, 25, 1–128.
- 24) Horinouchi, M. and M. Sano. Food habits of fishes in a *Zostera marina* bed at Aburatsubo, central Japan. Ichthyol. Res. 2000, 47, 163–173.
- 25) 松岡正信. “運動器官”. 魚類の初期発育. 田中克編. 東京, 恒星社厚生閣, 1991, p. 21–35.
- 26) Gosline, W. A. Functional morphology and classification of teleostean fishes. Honolulu, The university press of Hawaii, 1971, 208 pp.
- 27) Omori, M., Y. Sugawara and H. Honda. Morphogenesis in hatchery-reared larvae of the black rockfish, *Sebastes schlegeli*, and its relationship to the development of swimming and feeding functions. Ichthyol. Res. 1996, 43, 267–282.
- 28) 谷口順彦. “鱭”. 魚類解剖学. 落合明編. 緑書房, 1987, p. 23–32.
- 29) Kohno, H., M. Shimizu and Y. Nose. Morphological aspects of the development of swimming and feeding functions in larval *Scomber japonicus*. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. 1984, 50, 1125–1137.
- 30) Kohno, H., R. Ordonio-Aguilar, A. Ohno and Y. Taki. Osteological development of the feeding apparatus in early stage larvae of the seabass, *Lates calcarifer*. Ichthyol. Res. 1996, 43, 1–9.
- 31) Kohno, H., R. Ordonio-Aguilar, A. Ohno and Y. Taki. Why is grouper larval rearing difficult?: an approach from the development of the feeding apparatus in early stage larvae of the grouper, *Epinephelus coioides*. Ichthyol. Res. 1997, 44, 267–274.
- 32) 風呂田利夫. “新浜湖における水門開放後の動物プランクトンの出現と季節変化について”. 千葉県新浜水鳥保護区生物調査報告. 新浜研究会・千葉県, 1979a, 4, p. 24–31.
- 33) Hunter, J. R. “Feeding ecology and predation of marine fish larvae”. Marine Fish Larvae: Morphology, ecology and relation to fisheries. R. Lasker, ed. Seattle and London, Washington Sea Grant Program, 1981, p. 33–77.
- 34) 道津喜衛. ビリンゴの生活史. 魚類学雑誌. 1954, 3, 133–138.
- 35) Kaneko S., K. Kanou and M. Sano. Food habits of salt marsh fishes in Lake Hinuma, Ibaraki Prefecture, central Japan. Fish. Sci. 2016, 82, 631–637.
- 36) 河野博. “新浜湖の仔稚魚相”. 平成 16 年度 行徳内陸性湿地生物調査委託報告書. 風呂田利夫編. 東邦大学理学部東京湾生態系研究センター, 2005, p. 10–16.
- 37) Hermossila, J. J., Y. Tamura, M. Moteki, and H. Kohno. Distribution and community structure of fish in Obitsu-gawa River Estuary of inner Tokyo Bay, central Japan. AACL Bioflux. 2012, 5, 197–222.
- 38) 東京都環境局. “7- (1) 魚類調査”. 平成 26 年度水生生物調査結果報告書. 東京都環境局, 2016, p. 14–54.
- 39) 村井俊太・村瀬敦宣・河野博・竹山佳奈・中瀬浩太・岩上貴弘. 東京湾の湾奥に再生された干潟と人工海浜 (大森ふるさとの浜辺公園) の魚類相. La mer. 2016, 54, 11–27.
- 40) 風呂田利夫. “新浜湖の水質 (1978 年度)”. 千葉県新浜水鳥保護区生物調査報告. 千葉県, 新浜研究会, 1979b, 4, p. 4–11.
- 41) 田中陽二・磯部雅彦・鯉淵幸生・五明美智男・大野嘉

- 典. 新浜湖における水環境特性と微細気泡による曝気効果の検討. 海岸工学論文集. 2006, 53, 1166-1170.
- 42) 小松輝久・佐川龍之・三上温子. 干潟生態系における藻場の分布とその役割. 地球環境. 2006, 11, 207-213.

千葉県新浜湖の干潟域におけるニクハゼの初期生活史

小熊進之介^{*1}・丸山啓太^{*2}・澤井伶^{*3}・中野航平^{*4}・河野博^{*2}

2018年4月から2019年11月に千葉県新浜湖において小型地曳網と張網を用いて採集したニクハゼの出現様式、機能発育、および食性を調査し、干潟域におけるニクハゼの初期生活史を明らかにした。本研究では853個体のニクハゼが採集された。発育段階は、遊泳関連形質に基づく4段階、摂餌関連形質に基づく3段階に分けられた。消化管内容物調査の結果、体長13mm未満の個体は浮遊性カイアシ類、体長13.0–23.9mmでは浮遊性カイアシ類と多毛類、体長24.0mm以上では様々な動物プランクトンやチチブ属の仔魚を主に摂餌することが明らかになった。また、岸側と沖側で採集されたニクハゼの個体数の違いから、新浜湖の干潟域では仔魚は岸側で成育し、成長に伴って岸側に加えて沖側も利用することが明らかになった。さらに、本種は東京湾内湾の干潟域の中では高塩分環境を好むと考えられた。

キーワード: 食性, ウキゴリ属, 初期発育, 干潟, 東京湾

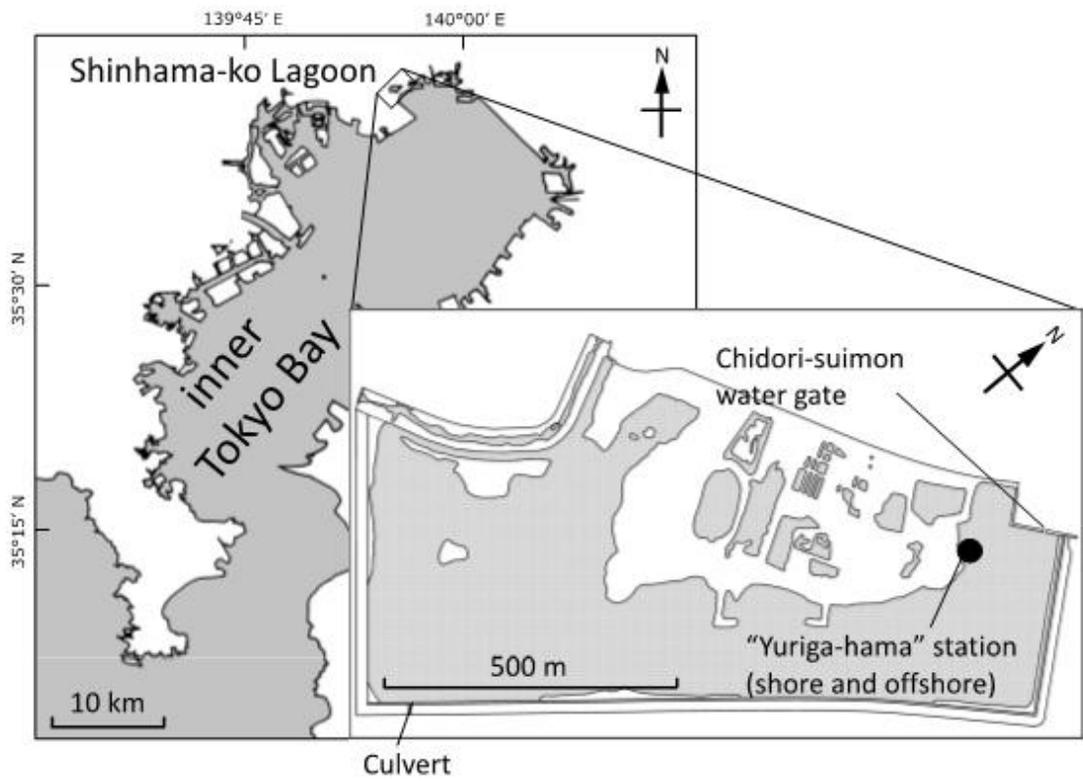


Fig. 1 Map showing Yuriga-hama station in Shinhama-ko Lagoon in the inner Tokyo Bay.

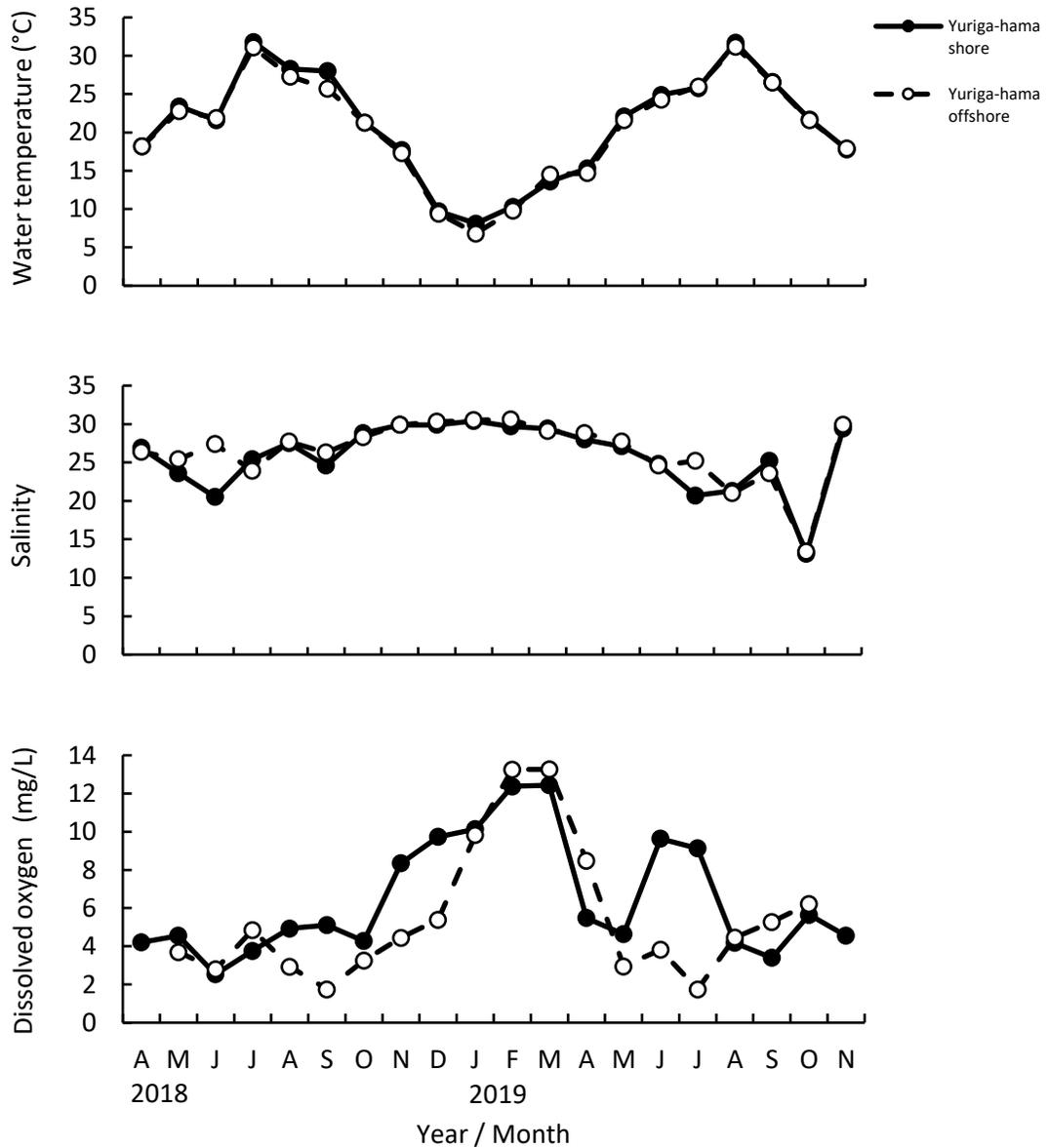


Fig. 2 Monthly changes of water temperature, salinity and dissolved oxygen from April 2018 to November 2019 at Yuriga-hama station in Shinhama-ko Lagoon. Solid line, shore; broken line, offshore.

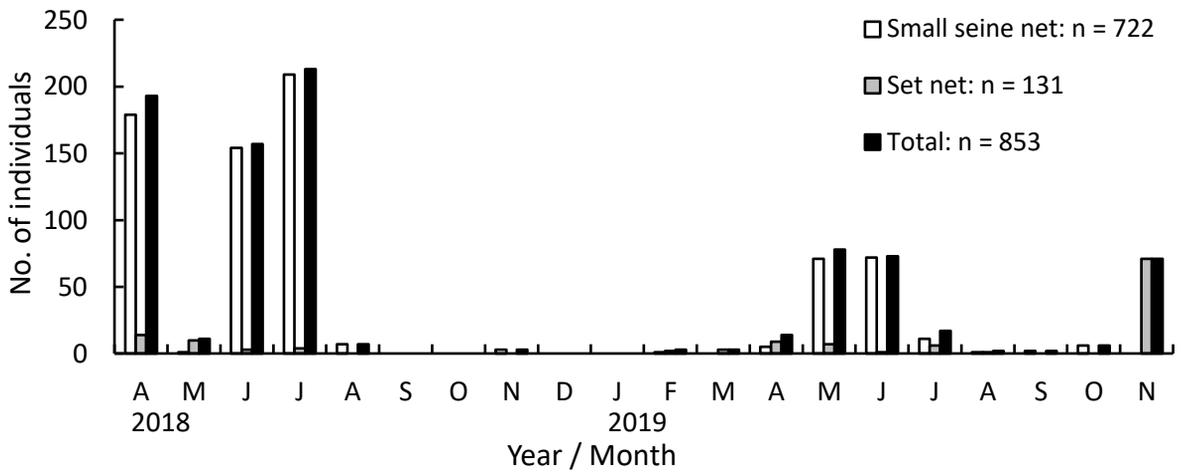


Fig. 3 Monthly changes of individual numbers of *Gymnogobius heptacanthus* collected by each sampling method from Yuriga-hama station in Shinhama-ko Lagoon.

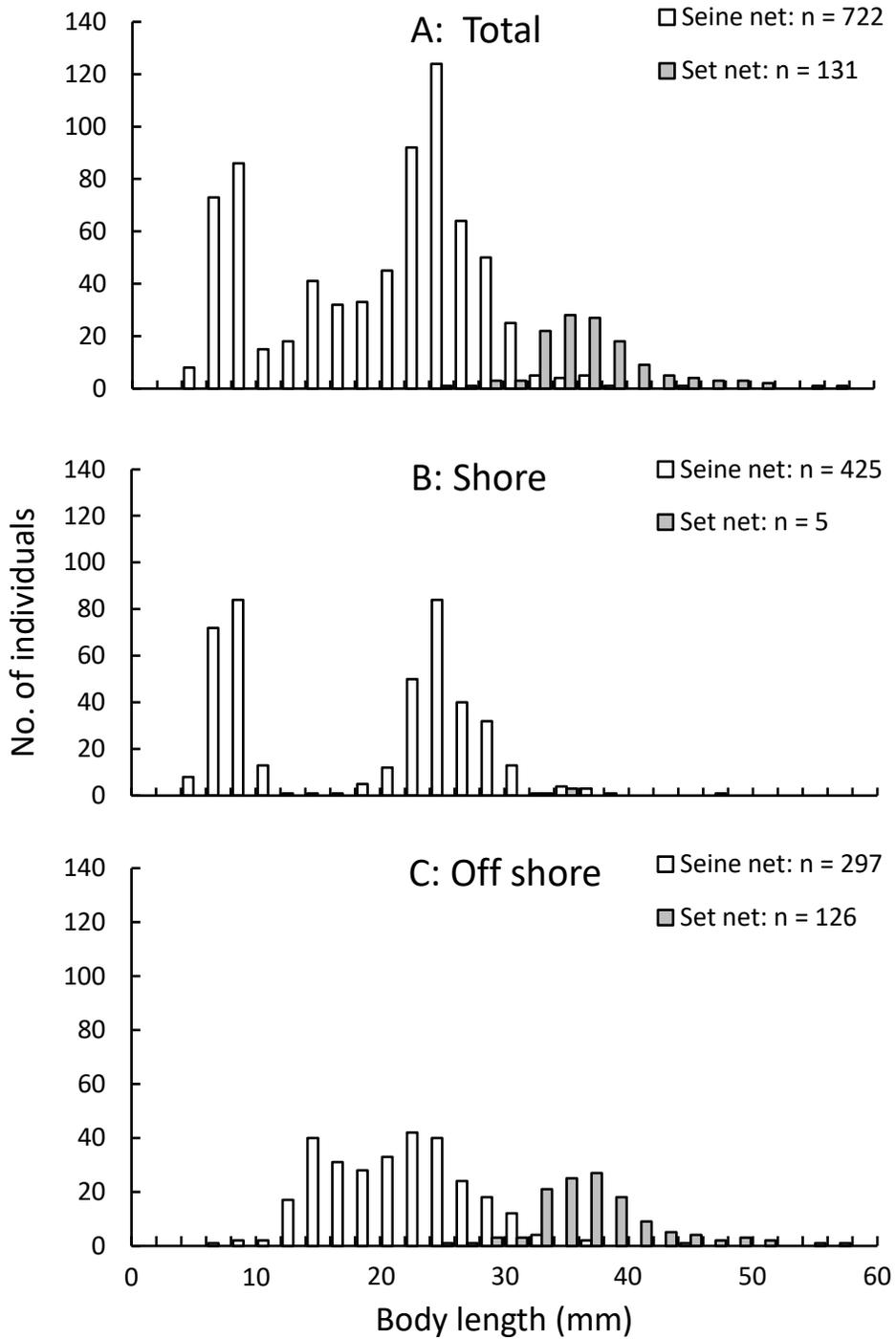


Fig. 4 Size-distribution of *Gymnogobius heptacanthus* collected using the seine net and set net at Yuriga-hama station in Shinhama-ko Lagoon.

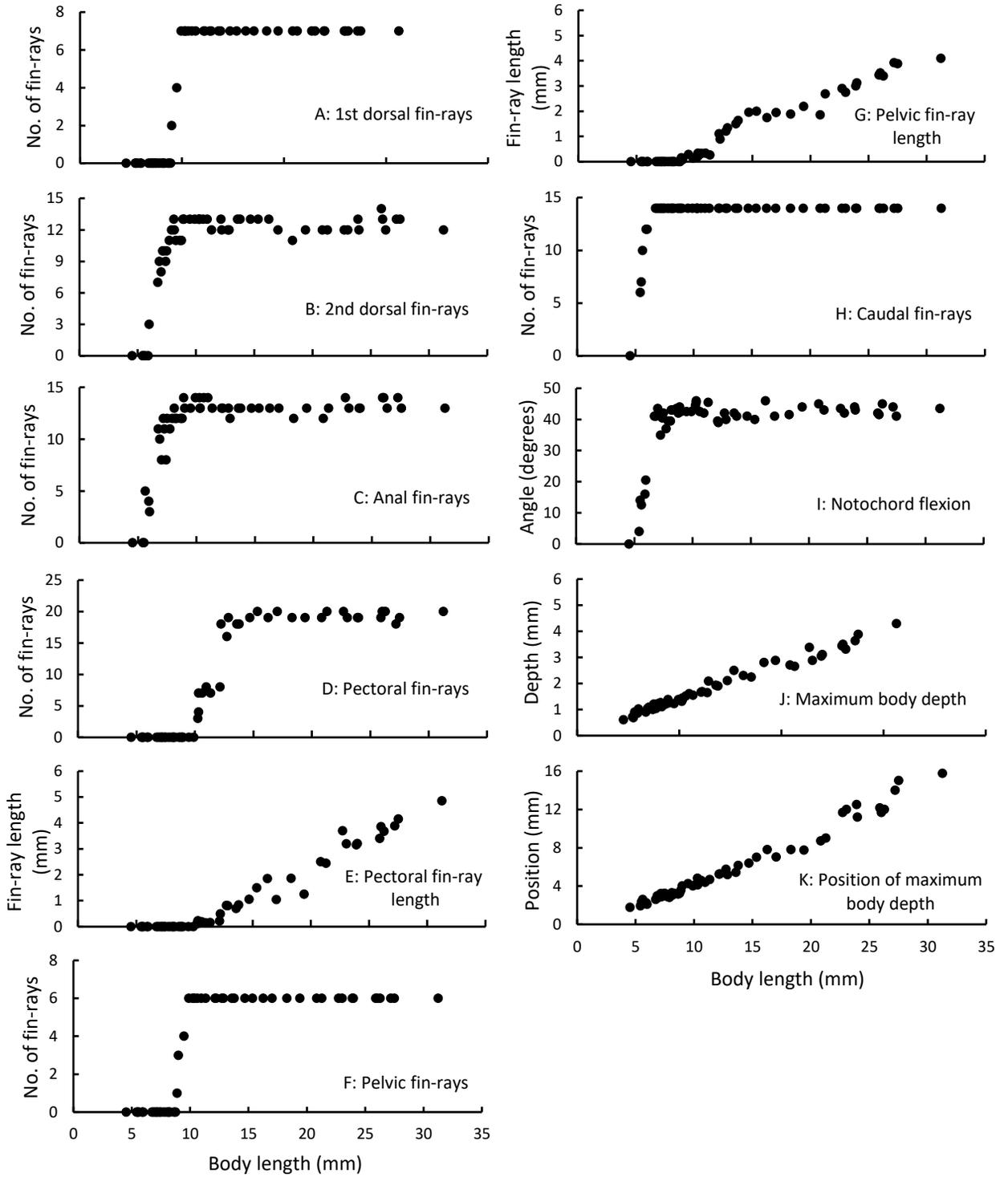


Fig. 5 Changes in swimming-related characters with growth in *Gymnogobius heptacanthus*.

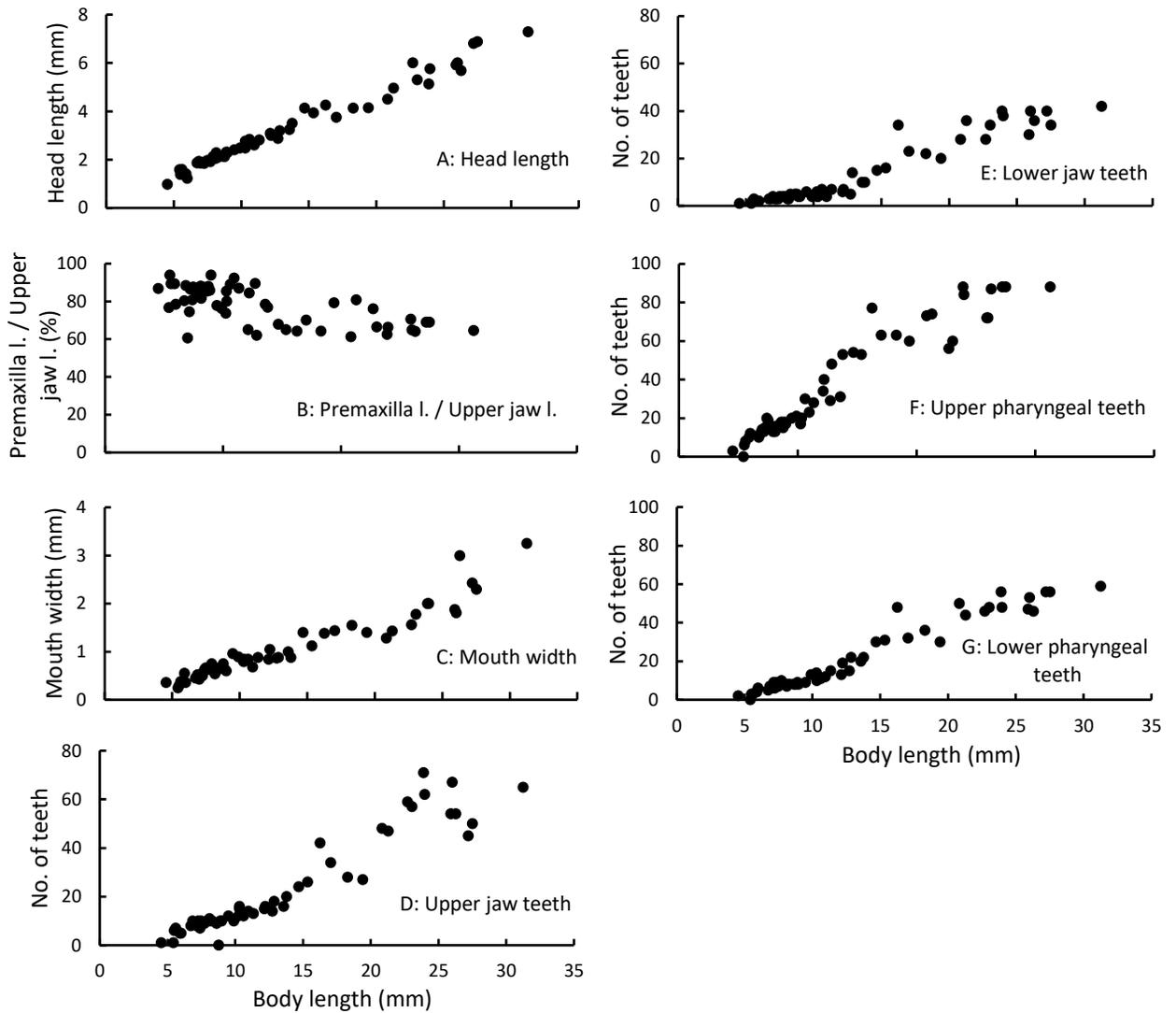


Fig. 6 Changes in feeding-related characters with growth in *Gymnogobius heptacanthus*.

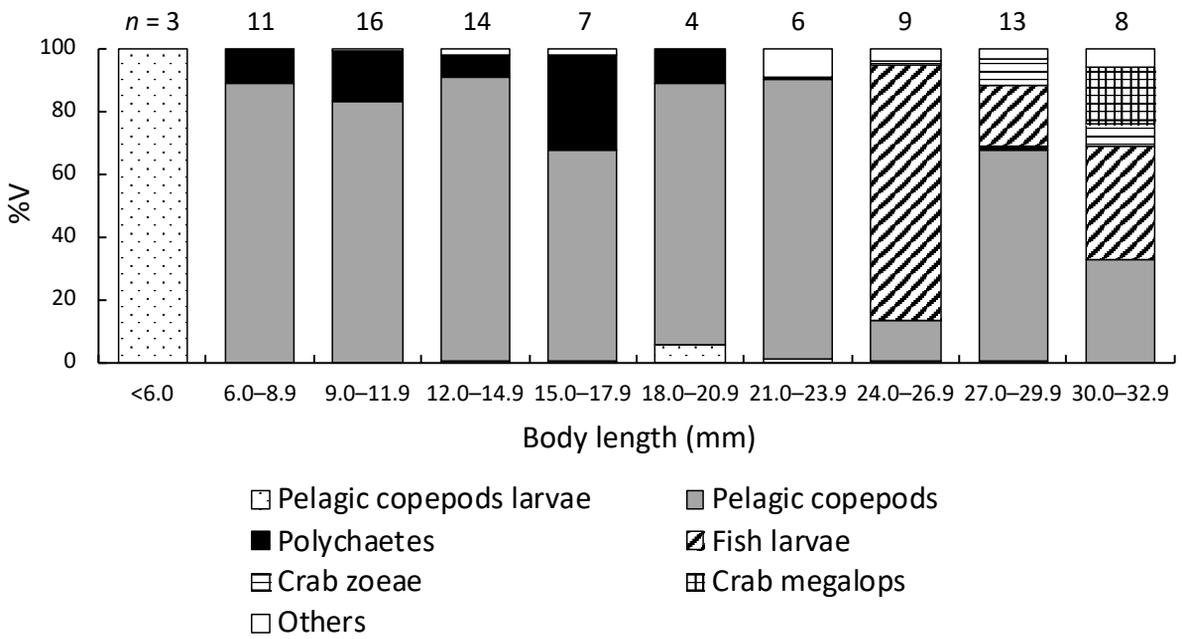


Fig. 7 Diet composition with sizes of *Gymnogobius heptacanthus* collected at Yuriga-hama station in Shinhama-ko Lagoon, mean percentage volume (%V) of composition being shown by size classes.

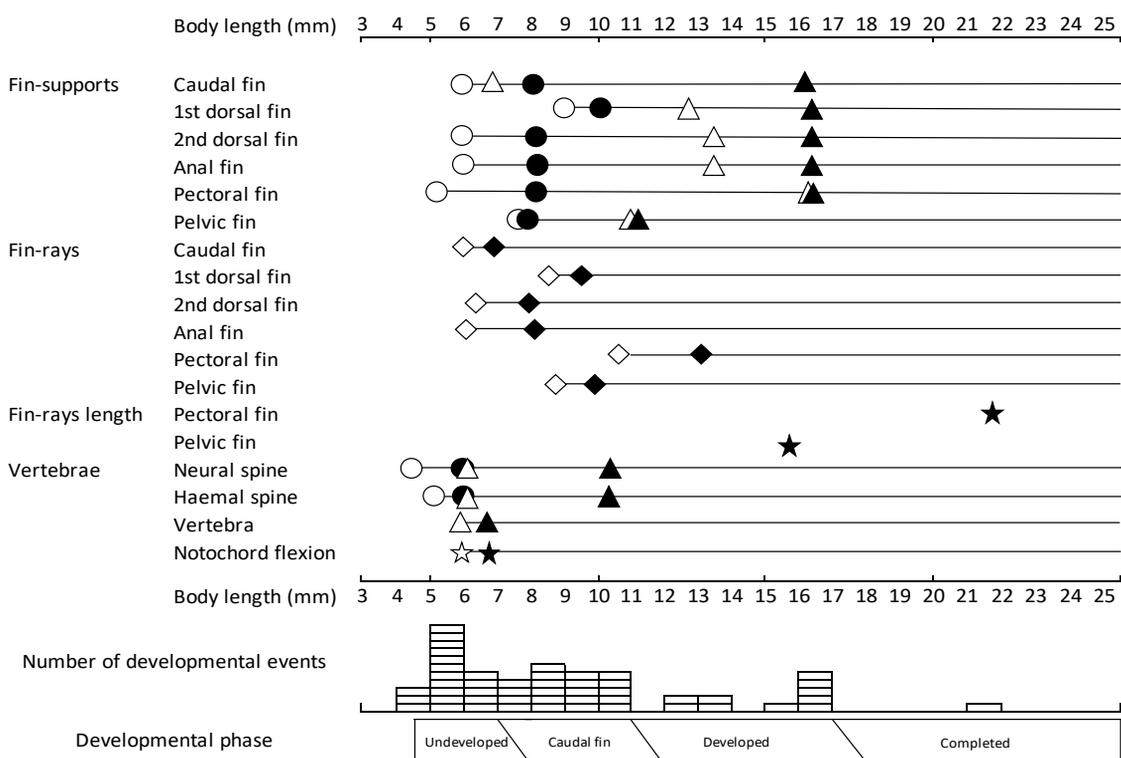


Fig. 8 Schematic representation of the development of swimming-related characters with growth, showing the developmental phases in *Gymnogobius heptacanthus*, collected from Yuriga-hama station in Shinhama-ko Lagoon. ○: cartilaginous elements start appearing; ●: cartilaginous elements become complete; △: bony elements start appearing and cartilaginous elements start ossifying; ▲: bony elements become complete and all cartilaginous elements start ossifying; ◇: fin-rays start appearing; ◆: fin-rays become complete in number; ☆: notochord start to flex; ★: notochord flexion becomes complete and fin-rays length becomes steady. Developmental events are shown by boxes, and developmental phases are also shown in the bottom.

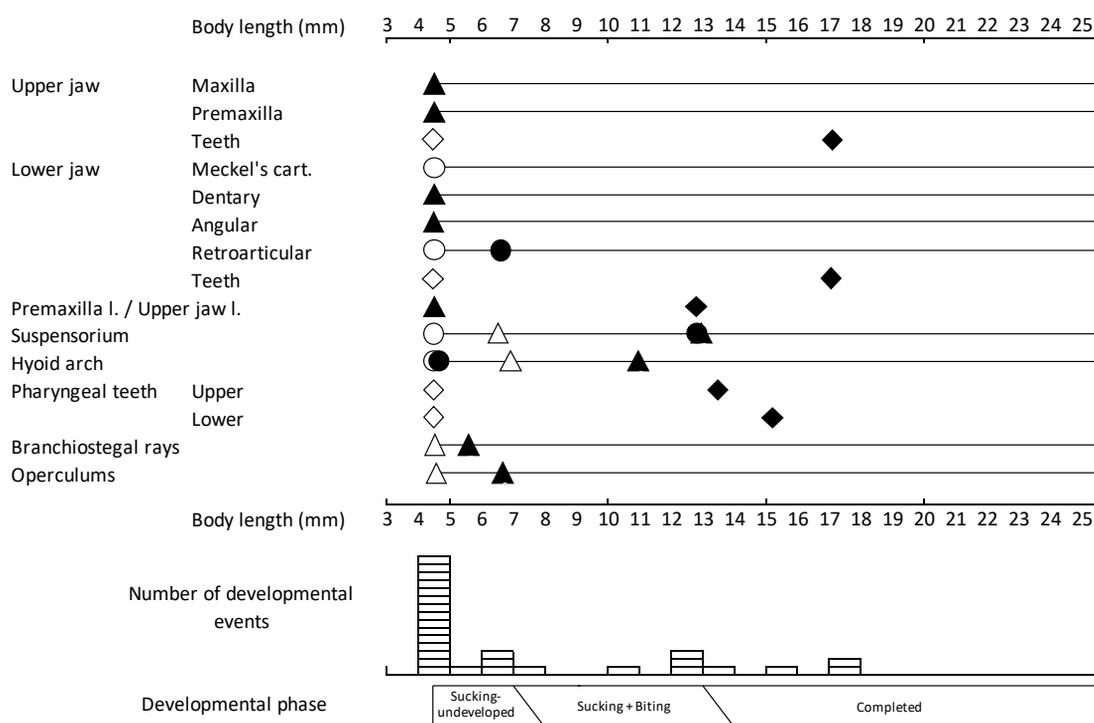


Fig. 9 Schematic representation of the development of feeding-related characters with growth, showing the developmental phases in *Gymnogobius heptacanthus*, collected from Yurigahama station in Shinhama-ko Lagoon. ○: cartilaginous elements start appearing; ●: cartilaginous elements become complete; △: bony elements start appearing and cartilaginous elements start ossifying; ▲: bony elements become complete and all cartilaginous elements start ossifying; ◇: Teeth start appearing; ◆: Teeth become steady in number; Developmental events are shown by boxes, and developmental phases are also shown in the bottom.