



Title	北海道の淡水魚に関する研究－Ⅲ． : ウキゴリ3型の分布
Author(s)	石野, 健吾; ISHINO, Kengo; 後藤, 晃 他
Citation	北海道大學水産學部研究彙報, 34(3), 192-207
Issue Date	1983-08
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/23826
Type	departmental bulletin paper
File Information	34(3)_P192-207.pdf



北海道の淡水魚に関する研究—III.
ウキゴリ3型の分布

石野 健吾*・後藤 晃*・濱田 啓吉*

Studies on the Freshwater Fish in Hokkaido, Japan-III.
Distribution of Three Types of a Goby,
Chaenogobius annularis

Kengo ISHINO*, Akira GOTO* and Keikichi HAMADA*

Abstract

The geographical and the longitudinal distributions and the microhabitats of three types of a freshwater goby, *Chaenogobius annularis* — the brackish-water, the freshwater and the middle-reaches types—, were studied in rivers and lakes of Hokkaido during the period from 1976 to 1982.

The brackish-water type was somewhat discontinuously distributed in the area facing the Strait of Tsugaru and along the Pacific slope westward from Erimo Cape. Compared with that of other two types, the distribution of this type of the goby was extremely limited, confined to only a narrow range. This was related to the fact that the northern and the eastern limits of the geographical distributions of the brackish-water type in Japan were located in the Oshamanbe River and the Gabari River on the Pacific slope of Hokkaido, respectively. In contrast, the freshwater type was continuously distributed over almost of Hokkaido, having the widest range among the three types. The middle-reaches type was also found over all of Hokkaido except the Pacific slope from Erimo Cape to Nosappu Cape.

The survey of the longitudinal distribution of adults of the three types in the Hekiriji River (drains into the Strait of Tsugaru) revealed that the distribution of the brackish-water type was mostly confined within the lower reaches being exposed to the influence of the flood tide, whereas the freshwater type was found from the lower to the middle reaches. The middle-reaches type was widely distributed from the lower to the upper reaches. In the Shimomachizawa River, which is unaffected by the flood tide in the lower reaches, two or three types coexisted in the lower and the middle reaches. In that river, the middle-reaches type alone inhabited the upper reaches. Juveniles of the three types had almost the same distributional pattern as that of the adults in the Hekiriji and Shimomachizawa rivers.

By comparison of microhabitats of the freshwater and the middle-reaches types, it appeared that, during the day, the former was usually in shady and deeper water close to the banks, while the latter one was found in both sunny and shady parts of deeper water. During the night, the freshwater type was found mainly in slower current such as in pools and shallow riffles closed to the banks, and the middle-reaches type occupied faster current such as the middle of Hirase-rapids.

* 北海道大学水産学部発生学・遺伝学講座
(Laboratory of Embryology and Genetics, Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

On the basis of the results stated above, distributional patterns of three types of *C. annularis* were considered from viewpoints of topography, climatology and ecology.

結 言

ウキゴリ *Chaenogobius annularis* GILL, 1858, は現在南は奄美大島から北はシベリア南部アムール水域まで棲息が確認され、アジアに分布する淡水産ハゼ科魚類の中では最も北方まで分布する種である。

ウキゴリ属に属する種は形態的・生態的に極めて類似し、また同一種内においても多様な変異を示すこと、及び *Chaenogobius annularis* の模式標本の検討が不可能であることなどから、分類学上いくつかの問題点を残していたが、高木 (1952) がウキゴリ (*Chaenogobius urotaenia*)、ピリンゴ (*C. castaneus*) 及びイサザ (*C. isaza*) をそれぞれ別種として区別したことにより、一応の整理をみた。しかし高木 (1966) は原記載を検討して、ウキゴリの学名として *Chaenogobius annularis* GILL, 1858, に先取権を認め、*Chaenogobius urotaenia* (HILGENDORF, 1879) をそのシノニムとした。

宮地 (1940) はウキゴリについて2型を図示し、また道津 (1955) は淡水域から採集した個体には第一背鰭後端部に大きな黒色斑点を有すること、汽水域から採集した個体にはそれを欠くことから、前者を淡水産型、後者を汽水産型として区別した。しかしその後竹内 (1971) は、黒斑をもつ個体が汽水域にも、また黒斑を欠く個体が淡水域にも分布することから、斑紋の変異については別の面からの検討が必要であること、従って道津 (1955) による2型の区分は必ずしも妥当ではないことを指摘した。

最近、中西 (1978a, b) はウキゴリの形態的・生態的特徴について研究し、これまでに報告されていた2型の他にあらたに1型を見出し、これらを汽水型、淡水型及び中流型の3型に分類した。しかし、これら3型が単に種内の多型であるのか、あるいはそれぞれ独立した種であるのかという問題については、十分に解決されるに至らなかった。

また、中西 (1978b) はウキゴリ3型の地理的分布、流程分布及び瀬と淵における分布についても概要を報告している。これを除くとウキゴリの分布に関しては松本ら (1982) が佐渡島、また後藤ら (1978) が北海道南部の主要河川における特徴を報告しているにすぎず、これまでに北海道全域の分布に関する詳細な報告はない。

そこで今回、ウキゴリ3型の分類学的関係や各型の適応・分化の問題を明らかにする研究の一環として、北海道におけるウキゴリ3型の地理的分布、流程分布及び河川の単位形態における分布調査を行なったので、その結果を報告する。

本文に入るに先立ち、種々有益な御教示を頂いた北海道大学水産学部の山崎文雄博士、小野里垣博士及び水産庁養殖研究所の中西照幸博士に心よりお礼申し上げる。さらに、本研究にあたり、多数の標本を提供された愛媛大学理学部水野信彦博士に深く感謝する。皇学館高等学校の向井正夫氏及び北海道大学水産学部発生学・遺伝学講座の院生・学生諸兄には標本の採集等に協力して頂いた。また、北海道大学農学部の小宮山英重氏、北海道立水産試験場の宇藤均博士、長澤和也博士をはじめ多くの方々からも標本の提供を受けた。米国アラスカ州の Fish and Game に所属する Tom Kron 氏には本論文の英文添削をお願いした。記して厚く感謝の意を表する。

材料及び方法

北海道におけるウキゴリ3型の地理的分布については、1976年から1982年までの間に各河川で行なった採集調査をもとに、既往のいくつかの採集記録も付加して記述した。

河川内分布に関する調査は、1982年1月6日に北海道渡島半島南部に位置する流程約3kmの下町

沢川で、また 1982 年 1 月 23 日に下町沢川に隣接して流れる流程約 24 km の戸切地川で実施した。各河川の本流にそれぞれ 7 及び 4 地点、合計 11 地点を設け、各調査地点毎に主に三角網を用いてくり返し採集を行なった。得られた標本は、直ちに約 10% ホルマリン液に固定した後、研究室で同定し、型別の個体数を求めた。

河川の一単位形態における分布調査は、函館湾に流入する流程約 10 km の流溪川で行なった。調査地点は河口から約 300 m 上流の流れ幅約 7 m の Bb 型河川形態を呈する場所に設けた。調査地点における川水は水田からの排水のため、少し濁っていたが、行動観察には支障がなかった。また、魚類相はウキゴリ淡水型と中流型が優占し、他にエゾハナカジカ (*Cottus amblystomopsis*) とカンキョウカジカ (*C. hangiongensis*) が少数認められた。

観察は、魚に影響を与えないように、できるだけ静かに下流から上流へ歩きながら、のぞき眼がねを用いて行なった。1976 年 7 月 1 日から 2 日の調査では、淡水型については全長約 80 mm 以上、中流型については全長約 70 mm 以上の個体について、各時刻に位置した地点を記録する方法をとった。また、1976 年 8 月 18 日から 19 日の調査では、両型の移動経路を知るために個体識別を行なった。標識

Fig. 1. Map showing collecting localities of the brackish-water type of *C. annularis* in Hokkaido. Solid circle, authors' records; open circle, records by Nakanishi (1975), Goto et al. (1978) and Nakanishi (1978 b); no circles, rivers were sampled but a specimen was not found. 1, River Shiriuchi: 2, R. Nakano: 3, R. Kikonai: 4, R. Hashikure: 5, R. Kamekawa: 6, R. Okamaya: 7, R. Daitōbetsu: 8, R. Tōbetsu: 9, R. Moheji: 10, R. Shimomachizawa: 11, R. Ryūkei: 12, R. Hekiriji: 13, R. Ōno: 14, R. Kunebetsu: 15, R. Matsukura: 16, R. Shiodomari: 17, R. Hōnai: 18, R. Toi: 19, R. Kumabetsu: 20, R. Haraki: 21, R. Hiura: 22, R. Shirikishinai: 23, R. Kobui: 24, R. Yajiri: 25, R. Yagi: 26, R. Kakkumi: 27, R. Shōjin: 28, R. Ōfuna: 29, R. Isoya: 30, R. Tokoro: 31, R. Shikabe: 32, R. Orito: 33, R. Oshironai: 34, R. Torizaki: 35, R. Ebiya: 36, R. Nigori: 37, R. Otoshibe: 38, R. Sakaya: 39, R. Yūrappu: 40, R. Yamasaki: 41, R. Shirarika: 42, R. Rukotsu: 43, R. Mokun-nui: 44, R. Monbetsu: 45, R. Oshamanbe: 46, R. Ayoro: 47, R. Shiraoui: 48, R. Tarumae: 49, R. Nishitappu: 50, R. Saru: 51, R. Monbetsu: 52, R. Hae: 53, R. Gabari: 54, R. Seppu: 55, R. Niikappu: 56, R. Mitsuishi: 57, R. Kerimai: 58, R. Horobetsu: 59, R. Ponsanushibetsu: 60, R. Horoman: 61, R. Utabetsu: 62, R. Aatsu: 63, R. Shitoman: 64, R. Saruru: 65, R. Oshirabetsu: 66, R. Bihoro: 67, R. Hiroo: 68, R. Rakko: 69, R. Rekifune: 70, R. Oikamanai: 71, R. Yūdō: 72, R. Chōbushi: 73, R. Tokachi: 74, R. Chokubetsu: 75, R. Akan: 76, R. Oboro: 77, R. Biwase: 78, R. Shinkawa: 79, R. Horoto: 80, R. On-nebetsu: 81, R. Bettōga: 82, R. Shunbetsu: 83, R. Ichani: 84, R. Chūru: 85, R. Kotanuka: 86, R. Motozakimui: 87, R. Uebetsu: 88, R. Rausu: 89, R. Kanayama: 90, R. Ochikabake: 91, R. Nukamappu: 92, R. Okushibetsu: 93, R. Uenbetsu: 94, R. Yanbetsu: 95, R. Ubaranai: 96, R. Tokoro: 97, R. Shibushi: 98, R. Barō: 99, R. Mobe-tsu: 100, R. Shokotsu: 101, R. Saruru: 102, R. Okoppe: 103, R. Motosawaki: 104, R. Otoshibe: 105, R. Occharabetsu: 106, R. Horobetsu: 107, R. Ochigiri: 108, R. Sarufutsu: 109, R. Onishibetsu: 110, R. Tokimae: 111, R. San-nai: 112, R. Sarakitomanai: 113, R. Yūchi: 114, R. Teshio: 115, R. Enbetsu: 116, R. Shosanbetsu: 117, R. Mochikubetsu: 118, R. Kotanbetsu: 119, R. Ōtodoko: 120, R. Nobusha: 121, R. Hashibetsu: 122, R. Horo: 123, R. Kunbetsu: 124, R. Hamamasu: 125, R. Ishikari: 126, R. Nucchi: 127, R. Okimura: 128, R. Furubira: 129, R. Bikuni: 130, R. San-nai: 131, R. Furuu: 132, R. Moiwa: 133, R. Sakajiki: 134, R. Horikappu: 135, R. Shubuto: 136, R. Ōhira: 137, R. Toshibetsu: 138, R. Sekinai: 139, R. Ken-ichi: 140, R. Ainumanai: 141, R. Hime: 142, R. Assabu: 143, R. Todo: 144, R. Amano: 145, R. Ishizaki: 146, R. Mogusa: 147, R. Oyobe: 148, R. Ōsawa: 149, R. Aonae: 150, R. Akaishi: 151, R. Tsurikake: 152, R. Shiogama: 153, R. Ōiwaoui: 154, R. Hoyaishi: 155, Lake Ōnuma: 156, L. Akan: 157, L. Abashiri: 158, L. Notoro: 159, L. Kucharo.

石野ら：ウキゴリ 3 型の分布

には、釣針のついた人造テグス糸に蛍光塗料で個体番号を記入したナイロン製リボン（約 1×0.8 cm）を付け、それを魚体の第一背鱗直前の背部に軽くさし込む方法を用いた。1976年8月18日12時から13時にかけて、淡水型と中流型をそれぞれ20尾採集した後すばやく標識をつけ、再び採集場所付近に放した。放流後約7時間経過した8月18日20時から観察を開始し、その後24時、8月19日4時、8時、12時、16時の合計6回、標識魚の番号と河床部における位置を記録した。なお標識魚には非標識魚と異なる行動は特に認められなかった。

結 果

北海道における地理的分布

北海道におけるウキゴリ 3 型の採集地点を、既往の採集記録も付加して地図上に記した（図 1～3）。

汽水型は津軽海峡側の 1 河川（下町沢川）と太平洋側の 7 河川（川汲川、尾白内川、落部川、ルコツ川、長万部川、沙流川、賀張川）で採集された。この他、既往の採集記録としては、津軽海峡側の 5 河川（茂辺地川、流溪川、戸切地川、大野川、久根別川）と太平洋側の 2 河川（遊楽部川、門別川）がある（中西, 1975）。

淡水型は、津軽海峡側では 7 河川（中ノ川、大釜谷川、当別川、熊別川、原木川、日浦川、尻岸内

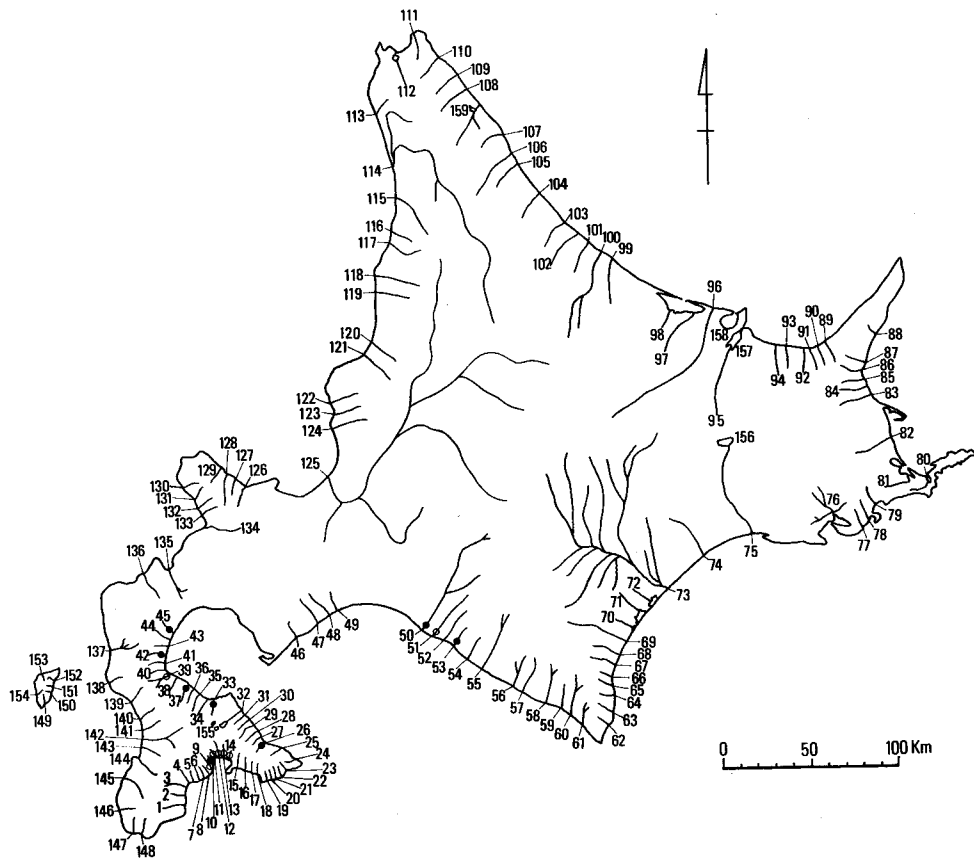


Fig. 1.

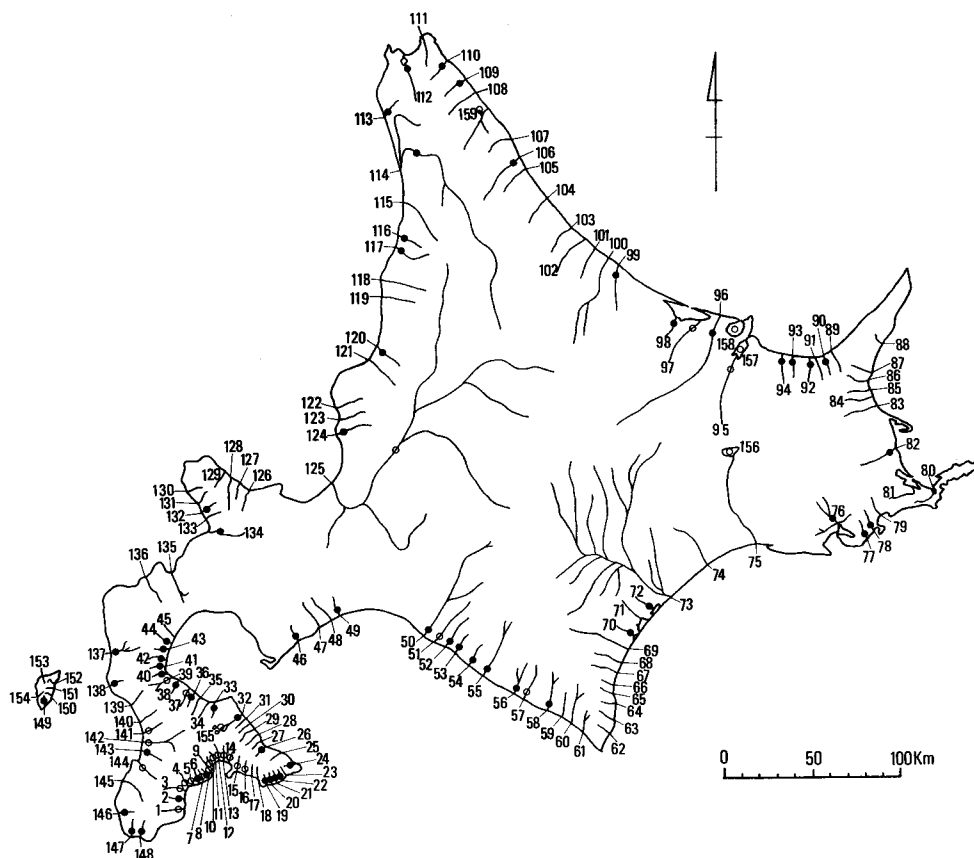


Fig. 2. Map showing collecting localities of the freshwater type of *C. annularis* of Hokkaido. Symbols and numbers are the same as for Fig. 1.

川), また太平洋側では 25 河川 (矢尻川, 川汲川, 折戸川, 尾白内川, 濁川, 酒屋川, 山崎川, シラリカ川, ルコツ川, 茂訓縫川, 紋別川, アヨロ川, 錦多峰川, 沙流川, 波恵川, 賀張川, 節婦川, 新冠川, 三石川, 幌別川, 生花苗川, 長節川, 尾幌川, 琵琶瀬川, 新川) で採集された。一方, 根室海峡側では 1 河川 (春別川), またオホーツク海側では 10 河川 (オチカバケ川, 奥桑別川, 宇遠別川, 止別川, 常呂川, 芭露川, 藻籠川, 幌別川, 鬼志別川, 時前川) で採集された。さらに日本海側では 14 河川 (サラキトマナイ川, 勇知川, 天塩川, 初山別川, 茂築別川, 信砂川, 浜益川, 茂岩川, 利別川, 関内川, 椴川, 茂草川, 及部川, 大沢川), また奥尻島では 1 河川 (青苗川) でのみ採集された。なお, 湖沼では日本海側の堀株川河跡湖で採集された。その他に採集記録があるのは, 津軽海峡側の 13 河川 (知内川, 木古内川, 橋呉川, 亀川, 大当別川, 茂辺地川, 下町沢川, 流溪川, 戸切地川, 大野川, 久根別川, 松倉川, 沙泊川), 太平洋側の 4 河川 (落部川, 遊楽部川, 門別川, ケリマイ川), オホーツク海側の 2 河川 (卯原内川, 志無子川) 及び日本海側の 4 河川 (石狩川, 姫川, 厚沢部川, 天の川) である。また, 湖沼では 7 湖沼 (大沼, 小沼, 尊菜沼, 阿寒湖, 能取湖, 網走湖, クッチャロ湖) で採集記録がある (中西, 1975, 1978 b)。

中流型は, 津軽海峡側では 7 河川 (大釜谷川, 当別川, 下町沢川, 蓬内川, 熊別川, 原木川, 尻岸

石野ら：ウキゴリ 3 型の分布

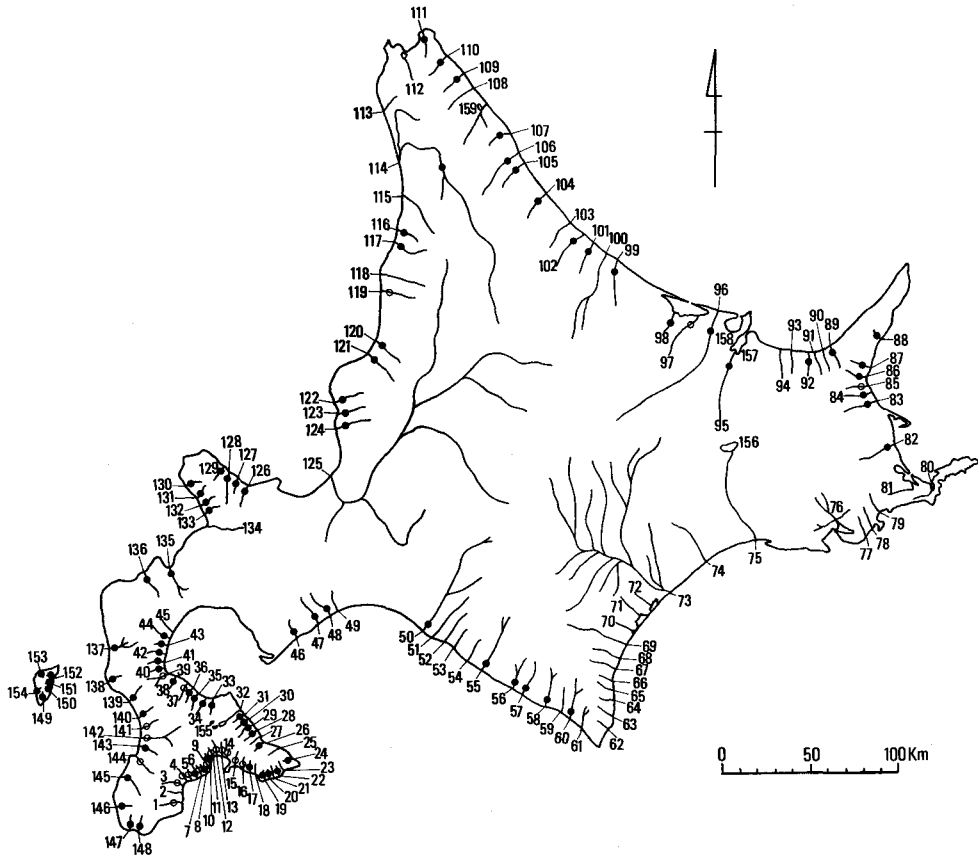


Fig. 3. Map showing collecting localities for the middle-reaches type of *C. annularis* of Hokkaido. Symbols and numbers are the same as for Fig. 1.

内川), また太平洋側では 25 河川 (矢尻川, 川汲川, 大船川, 磯谷川, 常路川, 鹿部川, 尾白内川, 鳥崎川, 蛭谷川, 濁川, 酒屋川, 山崎川, シラリカ川, ルコツ川, 茂訓縫川, 紋別川, アヨロ川, 白老川, 樽前川, 沙流川, 新冠川, 三石川, ケリマイ川, 幌別川, 幌満川) で採集された。一方, 根室海峡側では 6 河川 (春別川, 伊茶仁川, 忠類川, 元崎無異川, 植別川, 羅白川), またオホーツク海側では 14 河川 (金山川, 奥稜別川, 卯原内川, 常呂川, 芭露川, 藻鱈川, 沙留川, 興部川, 音標川, オッチャラベツ川, 幌別川, 落切川, 鬼志別川, 時前川) で採集された。さらに, 日本海側では 28 河川 (珊内川, 天塩川, 初山別川, 茂築別川, 信砂川, 箸別川, 幌川, 群別川, 浜益川, ヌッチ川, 沖村川, 古平川, 美国川, 珊内川, 古宇川, 茂岩川, 盃川, 朱太川, 大平川, 利別川, 関内川, 見市川, 相沼内川, 檜川, 石崎川, 茂草川, 及部川, 大沢川), また奥尻島では 6 河川 (青苗川, 赤石川, 釣懸川, 塩釜川, 大岩生川, ホヤ石川) で採集された。この他に採集記録があるのは, 津軽海峡側の 12 河川 (知内川, 木古内川, 橋呉川, 亀川, 大当別川, 茂辺地川, 流溪川, 戸切地川, 大野川, 久根別川, 松倉川, 汐泊川), 太平洋側の 2 河川 (落部川, 遊楽部川), 根室海峡側の 1 河川 (古多糖川), オホーツク海側の 1 河川 (志無子川) 及び日本海側の 4 河川 (大椴子川, 姫川, 厚沢部川, 天の川) である (中西, 1975; 後藤ら, 1978)。

以上のように、汽水型の分布は津軽海峡側と、恵山岬から襟裳岬に至る太平洋側の河川に限定され、しかも著しく不連続な分布パターンを示す。一方、淡水型は北海道全域の河川と一部の湖沼及び河跡湖に分布する。また、中流型は太平洋側の襟裳岬から納沙布岬までの地域を除く北海道全域の河川に、極めて連続的に分布する。

流程分布

戸切地川及び下町沢川におけるウキゴリ3型の型別、年齢別(当歳魚と1年魚以上)の流程分布をそれぞれ表1と表2に示した。戸切地川は下町沢川に比べて河川規模が大きく、勾配もゆるやかで河口部に汽水域を持つ。

戸切地川の1年魚以上の個体についてみると、汽水型の分布範囲は3型の中で最も狭く、汽水域上部に位置するst. 1付近でのみ採集された。そして、これより下流は本型の単独分布域であった。淡水型はst. 1からst. 3にかけて採集され、その分布範囲は汽水型に比べてより上流方向への広がり

Table 1. Longitudinal distribution of three types of *Chaenogobius annularis* in the Hekiriji River on 23 January, 1982.

Station number	1	2	3	4
Distance from the mouth (m)	275	750	1500	2500
Altitude (m)	0	2	5	11
Reach type	Bb-Bc	Bb	Bb	Bb
Stream width (m)	18	16	13	13
fish over one year old				
the brackish-water type	(1)*	(0)	(0)	(0)
the freshwater type	(2)	(1)	(1)	(0)
the middle-reaches type	(0)	(7)	(20)	(22)
young-of-the-year				
the brackish-water type	(3)	(0)	(0)	(0)
the freshwater type	(12)	(2)	(1)	(0)
the middle-reaches type	(7)	(23)	(23)	(23)

* Figures in parentheses indicate the number of individuals collected.

Table 2. Longitudinal distribution of three types of *Chaenogobius annularis* in the Shimomachizawa River on 6 January, 1982.

Station number	1	2	3	4	5	6	7
Distance from the mouth (m)	33	73	200	308	390	483	530
Altitude (m)	0.25	0.5	2.0	4.3	6.8	7.5	9.5
Reach type	Bb	Bb	Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa-Bb
Stream width (m)	6	6	5	4	4	4	4
fish over one year old							
the brackish-water type	(0)*	(1)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)
the freshwater type	(2)	(4)	(0)	(3)	(0)	(0)	(0)
the middle-reaches type	(14)	(7)	(27)	(6)	(7)	(8)	(3)
young-of-the-year							
the brackish-water type	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)
the freshwater type	(0)	(5)	(0)	(1)	(0)	(0)	(0)
the middle-reaches type	(56)	(48)	(36)	(9)	(3)	(2)	(1)

* Figures in parentheses indicate the number of individuals collected.

石野ら：ウキゴリ3型の分布

を示した。一方、中流型は st. 2 から st. 4 までの範囲で採集され、他の2型に比べて分布範囲が一層上流域へずれ、えん堤（高さ約3m）直下の st. 4 では本型は単独に分布していた。また、当歳魚の流程分布については、汽水型と淡水型が1年魚以上の分布域と同様の結果を示したが、中流型では1年魚以上の分布域に加え、最下流部の st. 1 にも分布した。

このような戸切地川におけるウキゴリ3型の流程分布と類似した結果が、その隣接河川の1つ下町沢川においても得られた（表2）。つまり、1年魚以上の個体についてみると、汽水型は st. 2 においてのみ採集され、その分布が下流部に片寄っているのに対し、淡水型は st. 1 から st. 4 までの範囲で採集され、また中流型は「魚止めの滝」（高さ約5m）直下の st. 7 まで分布する。また、当歳魚については、汽水型はまったく採集されなかったが、淡水型と中流型は1年魚以上の個体とほぼ同様の分布パターンを示した。

以上のように、汽水域が比較的発達した戸切地川では、ウキゴリの分布範囲の最下流部には汽水型が単独に、最上流部には中流型が単独に、またそれらの中間域では2型あるいは3型が混棲して分布する。一方、勾配が比較的急なために汽水域を欠き Bb 型河川形態のまま海に流入する下町沢川では、最下流部から淡水型と中流型の混棲域が出現し、最上流部は戸切地川の場合と同様に中流型の単独域が認められる。そして、このような分布パターンは既に冬季の当歳魚において形成されているようである。

河川の一単位形態における分布

1976年7月1日から2日にかけての淡水型と中流型の日中と夜間における分布状態を模式的に示した（図4）。

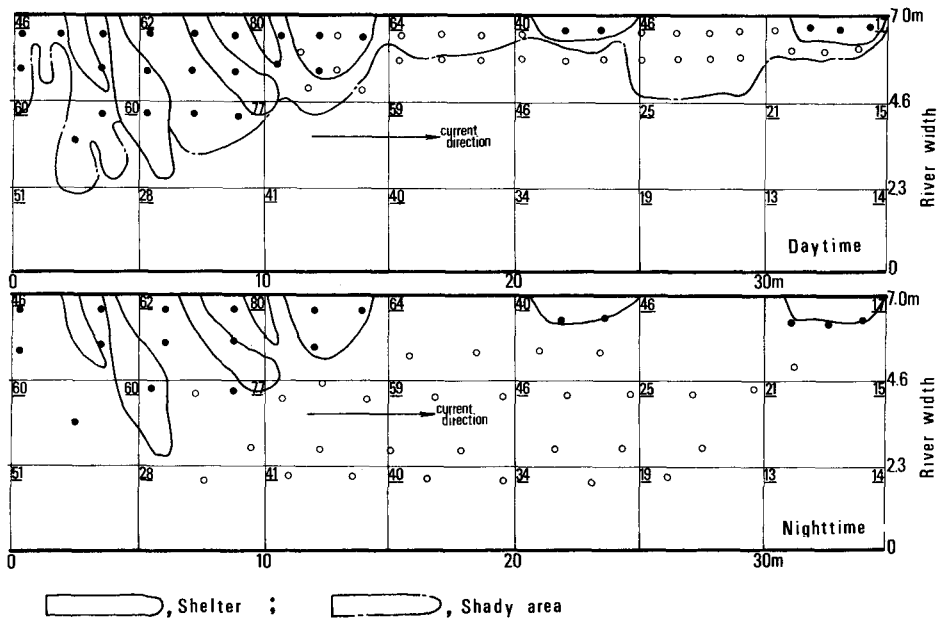


Fig. 4. Diagram showing an example of distribution of adults fish of the freshwater and the middle-reaches types at Hirase-rapids in the Ryūkei River from 1 to 2 July, 1976. Positions in nighttime and daytime are shown separately. Solid and open circles indicate the position of individuals of the freshwater type and the middle-reaches type, respectively. The underlined numbers are the water depth(cm).

昼間 (12 時頃), 両型はともに水深の深い側の岸寄りの場所に位置した。しかし, 淡水型では, 多くの個体は水面をおおう木や水中の倒木などにより日陰になった河床部に, また, 一部の個体は岸の斜面に密生した水草の間に位置したのに対し, 中流型は日のあたる河床部にも分布していた。

日没時 (午後 7 時頃), 淡水型では昼間河床部の日陰の場所と日のあっていた場所の境界付近を出入りする個体や, 既に淵尻に位置する個体が観察された。一方, 中流型では, 流心部を横切って水深の浅い側の岸寄りへ移動する個体が認められた。

夜間 (午後 9 時頃), 淡水型は水深の深い側の岸寄りと淵に分布していた。中流型は流心部を除く平瀬と, 淵尻に観察された。淵尻では両型の個体が混在していた。

薄明時 (午前 2 時 30 分頃), 両型とも夜間の分布域から徐々に日中分布していた場所へ移動し始めたが, 中流型は淡水型に比べると遅くまで淵尻に残存する傾向が認められた。

一単位形態内における淡水型と中流型の移動を知るために, 1976 年 8 月 18 日から 19 日にかけて標識個体の位置が定時的に追跡された。6 回の定時観察における標識魚の発見率は, 淡水型が平均 34% (変動範囲 20~45%), 中流型が平均 53% (変動範囲 45~60%) であり, 主に平瀬に分布する後者における発見率が高かった。6 回の定時観察のうち 3 回以上発見された個体について, 各観察時における位置を直線で結んで型別に示した (図 5)。

両型とも河床部に 30 分以上定位することが多く, 移動は断続的にはほぼ直線的な遊泳によってなされた。従って, 図示された移動の軌跡は各個体の実際の移動経路とそれほど大きく異なることはない。

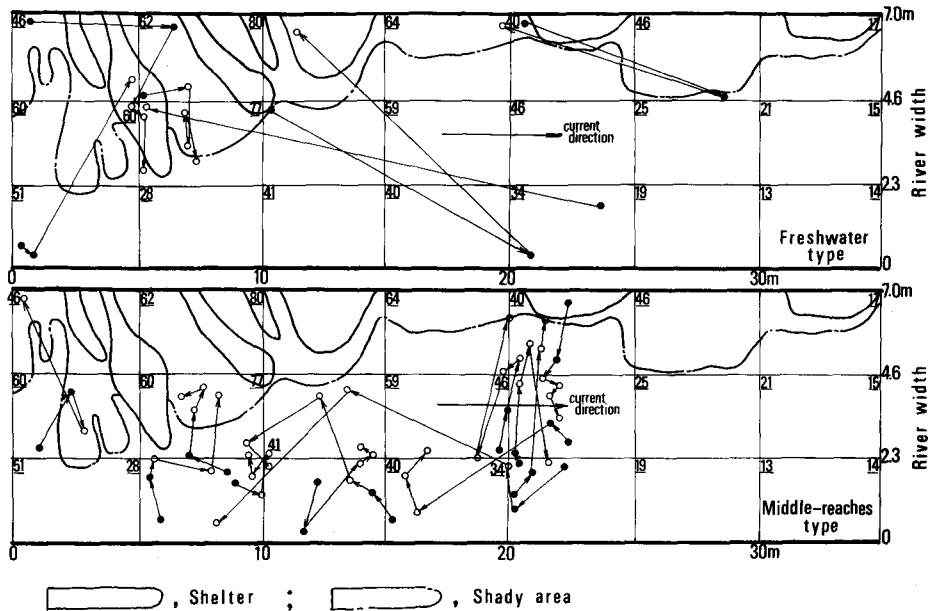


Fig. 5. An example of daily changes in the position of tagged individuals of the freshwater and the middle-reaches types at Hirase-rapids in the Ryūkei River, 18 to 19 August, 1976. The freshwater and the middle-reaches types are shown separately. Positions of each individuals for two successive days are linked with a line. Solid and open circles indicate the position in which tagged individuals were found during the nighttime and daytime, respectively. The underlined numbers are the water depth (cm).

石野ら：ウキゴリ 3 型の分布

考えられる。淡水型の移動軌跡は次の3つのパターンに区分された。第一は、1日中、日陰になった河床部内を移動するパターン、第二は夜間になると流心部を越えて水深の浅い側の岸寄りに移動するパターン、及び第三は、図示されていないが、夜間に淵や淵斜面に移動するパターンである。一方、中流型の移動の特徴は、夜間には水深の浅い側の岸寄りに位置し、日中には水深の深い側の岸寄りへ移動する傾向が存在することである。また、1日に移動する距離の総計を図示された軌跡から求めると、中流型では最大15m位、淡水型では最大30m位と推定され、後者は前者に比べてより大きい日周移動をする傾向が認められた。

次に、8月に行なった定時観察で記録された標識魚の全個体の位置を夜間（午後8時、午前0時の記録）と日中（午前4時、8時、12時、午後4時の記録）に分けて示した（図6）。

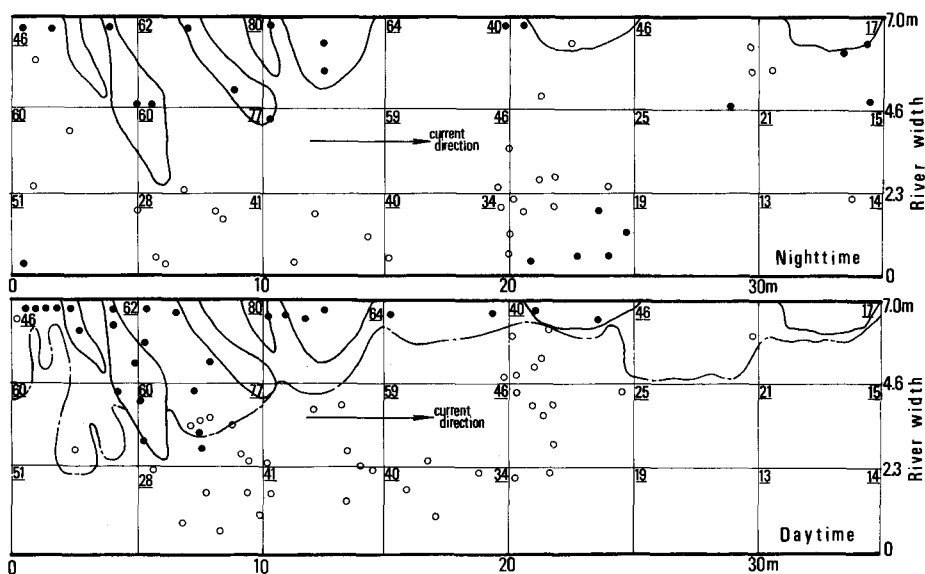


Fig. 6. Positions of all tagged individuals found in the same area and time as Fig. 5. Positions in nighttime and daytime are shown separately. Solid and open circles indicate the positions of individuals of the freshwater type and the middle-reaches type, respectively.

日中、淡水型は7月と同様に、日陰の河床部にのみ分布したのに対し、中流型は平瀬全体に広がって分布する点で7月の分布パターンとやや異なる。また、夜間については、淡水型が水深の浅い側の岸寄りにも観察された点で、また中流型が流心部にも観察された点でそれぞれ7月と異なる分布パターンを示した。

考 察

ウキゴリ 3 型の地理的分布

分布パターンの特徴 北海道における汽水型の分布パターンの特徴は、分布域が3型の中で最も狭く、函館湾から渡島半島の太平洋側をへて日高地方北西部に至る北海道の南西部に局在し、しかも著しく不連続に分布するという点である。後藤ら（1978）は、汽水型が北海道南部において不連続に分布し、分布の確認された最北端が遊楽部川にあることから、本邦における地理的分布の北限は北

海道南部にあると推定した。また、中西 (1978b) も本型の日本における北限地が遊楽部川にあると報告している。しかし、今回の調査によって、本型は遊楽部川以北の太平洋側の5河川にも分布することが確認され、地理的分布の北限は日高地方北西部に位置することになる。

淡水型の分布パターンは、後藤ら (1978) が北海道南部の全域に分布することを指摘したのに加えて、北海道全域にわたる河川や湖沼で採集されたことから、3型の中で最も広い分布域をもつことは明らかである。さらに分布域内を詳しくみると、平野部を流れる流速のゆるやかな河川には高密度に棲息するが、山岳地域一例えば積丹半島の流れの速い河川にはほとんど分布しない。従って、分布域内ではやや不連続な分布状態を示す。

一方、中流型は太平洋側の納沙布岬から襟裳岬に至る地域には分布しないが、それ以外の地域においては連続的な分布パターンをもつ。

このようなウキゴリ3型の地理的分布パターンは、同じ両側回遊性の生活史をもつ他魚種のそれらとどのような関係にあるのだろうか。松本ら (1982) は、佐渡島においてウキゴリ3型とヨシノボリ4型の分布を調査し、ウキゴリ淡水型の分布がヨシノボリ橙色型のそれと、またウキゴリ中流型の分布がヨシノボリのルリ型のそれと類似することを指摘した。しかし北海道ではウキゴリ3型の分布はヨシノボリ橙色型及びルリ型のそれら (水野ら, 1982) と明瞭に異なっている。特にウキゴリの汽水型とヨシノボリのルリ型については、津軽海峡に注ぐ茂辺地川と大当別川をそれぞれ境にして、前者は太平洋側に、一方後者は日本海側にというように明瞭な異所的分布関係にある点が注目される。この他、ウキゴリ3型のそれぞれの分布パターンは、ピリンゴ (酒井ら, 1982)、ジュズカケハゼ (酒井ら, 1982)、エゾハナカジカ (Goto, 1980)、カンキョウカジカ (後藤, 1981)、アユ (岡田ら, 1939) などとも類似がみられない。

分布を支配する要因について 各型の分布パターンに基づいて、北海道におけるウキゴリ3型の地理的分布を支配する要因について考察したい。

まず、汽水型は他の2型に比べて日本における地理的分布の北限が低緯度にあり、また本州西南部に高い頻度で分布することから、3型の中で最も温水性の強い型であると考えられる。中西 (1978b) は、ウキゴリ3型の地理的分布は主に水温 (河川及び海水温) によって規定されると考え、汽水型が日高地方や渡島半島の日本海側の河川に分布していない理由を、それらの地域が北海道南部に比べて低水温であることに求めた。しかし結果に示したように、汽水型は対馬暖流の影響下にある渡島半島の日本海側の河川には全く分布しないのに対して、一部親潮寒流の影響を受ける日高地方以西の太平洋側に流入するいくつかの河川に棲息する。実際、本型が海洋生活期を送る6月から8月における平均海水温は、渡島半島の日本海側で14~24°C、一方、渡島半島の太平洋側と日高地方で9~21°C (海洋資料センター編集, 1979) と、前者の水温は後者のそれに比べて約3°C以上高い。このことから、汽水型の北海道における分布パターンを、単に水温だけから説明することはできない。

ところで、両側回遊性魚類の分布域拡大には、海洋生活期の仔・稚魚の分散 (水野, 1976; 後藤, 1981; 酒井ら, 1982) とその後の河川への定着 (川合ら, 1980) の問題が重要な関りをもつ。そこで初めに仔・稚魚の分散について検討すると、その方向は沿岸に沿った海流経路によって直接的な影響を受けると考えられる。本州・北海道の日本海側では対馬暖流が沿岸に沿って北上しており、西村 (1981) はこうした対馬暖流のながれにのって南方関連要素の魚種などが (とくに暖流が優勢になる夏から秋期に)、はるか北海道西岸まで出現することを指摘している。実際、アユ、ヨシノボリ橙色型、ルリ型及びチチブなどの南方起源と考えられる両側回遊魚は、いずれも北海道の日本海側に沿って積丹半島以北にまで分布する事実は良く知られるところである。従って、もし海流経路だけを分布域形成の要因とすれば、本州西南部に分布の中心をもつウキゴリ汽水型も北海道の日本海側に分布してもよさそうに考えられるが、実際にはまったく分布を欠いている。

それでは、溯上稚魚の定着にとって重要な条件となる棲み場所選好性と種間関係についてはどうで

あろうか。北海道で汽水型が比較的高い個体群密度で棲息するのは、戸切地川、大野川、沙流川などいずれも河口部に発達した汽水域をもつ河川に限られる。そして本型は既に指摘したように、河川内では汽水域に好んで棲息する。一方、再生産の可能性が疑問視されるほど個体群密度が低い茂辺地川、川汲川、尾白内川などは、いずれも汽水域をほとんど欠く河川形態を呈している。

以上の点から、北海道において汽水型が定着する条件の1つとして、河口部によく発達した汽水域をもつ河川の存在することが重要であると推測される。しかし、汽水域をもつ河川のすべてに汽水型が分布するわけではない。北海道南部の日本海側には天の川、厚沢部川、利別川など、前述の戸切地川、大野川よりさらに広い汽水域を持つ河川がいくつも存在する。従って、日本海側のこれらの河川に汽水型が分布していない原因を、汽水域を好むという本型の棲み場所選好性に求めることも困難であろう。

そこで次に、汽水型と部分的に重複するニッチを占めるピリンゴとの種間の相互作用についての検討が必要になる。これまでに汽水型の分布が確認された15河川のうち、半数以上にあたる8河川（久根別川、大野川、戸切地川、流溪川、茂辺地川、落部川、遊楽部川、下町沢川）でピリンゴの採集記録がある（酒井ら、1982）。そして戸切地川、流溪川、大野川などにおける流程分布調査によると、汽水型は汽水域の上部に、ピリンゴは汽水域の下部に主に棲息し、両型間には流程に沿ったすみわけが認められる。ピリンゴの採集記録がない残りの7河川については、汽水域をほとんど欠くものが4河川（川汲川、尾白内川、ルコツ川、賀張川）、ピリンゴの競争種と考えられる（酒井ら、1982）ジュズカケハゼが分布するものが1河川（沙流川）、また調査が十分に行なわれていないものが2河川（門別川、長万部川）となっている。これらのことは、発達した汽水域をもつ河川では、汽水型とピリンゴは共存する場合の方がはるかに多いことを示している。従って、汽水型が日本海側で分布を欠く理由を、ピリンゴによって完全に排除されたためであると考えられることもまた難かしいであろう。

以上に述べてきたように、北海道における汽水型の分布パターンを海水温、海流経路、棲み場所選好性及び種間関係などの現在認められる要因によって十分に説明することは困難である。

そこで汽水型の分布パターンの由来を、北海道への分布域拡大の経路や汽水型の起源してからの時間など歴史的な要因に求めたい。汽水型は本邦において、西南日本では高頻度に分布し、分布が連続的であるのに対し、東北及び北海道では著しく貧弱かつ不連続に分布する。こうした分布パターンは、本型が分布の中心である西南日本から東北・北海道地域へ分布を拡げてきた魚種であることを推測させる。そして、北海道に分布をひろげる場合には、日本海経由と太平洋経由の2つのルートが考えられるが、東北地方の太平洋側には親潮や津軽暖流が南下するために、太平洋岸に沿って北上し北海道に侵入することは困難であったと考えられる。従って北海道に分布する個体群は、日本海を北上したであろう。

汽水型が日本海経由で北海道に侵入したとすれば、その北海道への分布の拡大が、同様のルートをたどったと考えられ、しかも北海道の日本海側で卓越した分布状態を示すアユ、ヨシノボリ橙色型・ルリ型、カンキョウカジカなどとは異なり、日本海側にまったく分布しないのはなぜかという問題が提起されるであろう。いま、これらの魚種の東北地方日本海側における分布をみると、汽水型は極めて貧弱でまばらな分布状態にあるのに対し（中西、1978b）、他の魚種はいずれも比較的高頻度に分布する。このことから、アユなどでは大量の仔・稚魚が北海道西岸に供給される可能性があるのに対し、汽水型の仔・稚魚の供給は極めて少ないであろうと予想される。事実、北海道南部の日本海に位置し、対馬暖流の直接的影響を受ける奥尻島では、アユ、ヨシノボリのルリ型、カンキョウカジカなどの稚魚の溯上が大量に認められるのに対し、汽水型の稚魚は全く採集されていない（後藤ら、1982）。以上のことから、汽水型の北海道への侵入にとって、対馬暖流が直接的な影響を与えたと考えられるアユなどと異なり、津軽暖流が重要な影響を与えたと考えられる。汽水型の北海道における分布域が基本的に津軽暖流の影響を受ける地域に限られている事実は、この考えを支持する。

次に、中流型が太平洋側の納沙布岬から襟裳岬の地域に分布を欠く理由について若干考察したい。この海域の水温は、本型の分布する根室海峡側と太平洋側の襟裳岬以西の地域のそれらとの中間にあることから、それが分布の制限要因となっているとは考えられない。ところが海流経路については、襟裳岬付近では南下する海流が強いため、岬以西に分布する仔・稚魚が岬を越えて十勝側の沿岸へ分散することが比較的難かしいと考えられる。事実、稚魚の溯上末期にあたる8月下旬に調査したにもかかわらず、襟裳岬以東の8河川には溯上個体が全く観察されなかった。一方、納沙布岬から釧路地方の沿岸にかけては、沿岸に沿って南西へ向かう海流が存在することから、根室海峡側からそこへの仔・稚魚の分散による補給は十分可能であろう。しかし、この地域の河川は湿地帯をゆるやかに流れており、中流型の棲み場所や産卵場所の流速選好性を満たす河川が極めて少ない。しかもこれらの河川には淡水型が既に高密度に棲息しているために、それとの競争関係は無視し得ないように思われる。従って、このような棲み場所の選好性や種間関係が、この地域での中流型の分布を制限する要因として働いている可能性が示唆される。

なお、淡水型については、本型が流れの速い河川には分布しないかあるいは極めて低密度に棲息することから、流速がその分布の制限要因となっている可能性がある。しかし、このような要因が稚魚の河川への溯上自体を制限しているのか、それとも稚魚の溯上は起るがそこに定着できないためなのかについては今後の検討が必要である。

流程分布について

中西 (1978b) は北海道南部のウキゴリ3型の流程分布について、3型あるいは2型が共存する比較的大きな河川では、年齢、性、季節にかかわらず、汽水型は下流域、淡水型は中・下流域、中流型は中流域に分布する一定の傾向が認められることを指摘した。しかし、今回調査した戸切地川(中西, 1978bと同じ河川)では、中西の指摘と同様の成魚の分布傾向が認められたが、当歳魚については中流型は汽水域にも分布するという点で若干ちがいがみられた。

中西 (1978b) はまた河口域が発達せず Bb 型あるいは Aa-Bb 移行型の形態のまま海に注ぐような河川では、ウキゴリ各型の流程分布の様相が上記の場合とは異なると述べている。このような河川形態をもつ下町沢川では、彼の指摘したとおり、汽水型の採集地点より下流で淡水型と中流型が採集された。

このようにウキゴリ3型の分布については、大きな河川でははっきりとしたすみわけとして現われやすいが、小河川ではすみわけが不明瞭な場合がある。その理由として、大きな河川では個体群が比較的大きいために、各型の分布範囲を流程に沿った個体群密度の変化としてとらえやすいが、小河川では個体群密度が低いためにそのような変化をとらえにくいことが挙げられる。つまり、小河川では各型の流程分布を少数個体(時には1個体)の特定の時刻における採集位置によって代表させてしまう危険性がでてくる。従って、各型の流程分布を比較したり、それらを支配する要因について論じる場合には、各型ができるだけ大きな個体群をもつ河川を例にとる必要がある。例えば松本ら (1982) は、佐渡島的小河川(戸地川、石田川、長江川)で、汽水型が中流型や淡水型よりさらに上流のいわゆる Aa 型域から採集された点について、現状ではこのような3型の分布の生じた要因を適確に説明することは不可能であると述べている。しかし、この場合、汽水型の採集個体数は各河川とも1尾ないしは2尾であり、このような極く少数の個体が採捕された位置から、各型の流程分布を支配する要因を直接説明しようとするには無理があると思われる。

ところで、ウキゴリ3型の流程分布を支配する要因について中西 (1978b) は、塩素量、塩素量と水温の協働作用及び河川形態といった物理・化学的要因に加えて、型間の相互作用という生物的要因が重要であろうと示唆した。既に述べたように、ウキゴリ3型の流程に沿ったすみわけは当歳魚の冬季に既に出現している。従って、成魚のすみわけは、基本的にはこのような当歳魚のすみわけに由来し、その延長線上にあるものと考えられる。

河川の一単位形態における分布について

淡水型と中流型の混棲地点における分布については、両型がそれぞれ淵及び瀬にすみわけ、昼間には瀬で淡水型がほとんど採捕されず中流型が大部分を占めるのに対し、夜間には特に淵の両側斜面で淡水型が採捕される、と指摘されている(中西, 1978b)。

今回の観察では、基本的にこれらの点が確認された他、あらたに次のことが明らかになった。つまり、1) 日中には淡水型が日陰の河床部にのみ分布するのに対し、中流型は日のあたっている河床部にも分布すること、2) 夜間には淡水型が淵尻や平瀬の浅瀬に、また、中流型が淵尻などへ移動して分布域を拡大すること、及び 3) 7月と8月の両型の分布に違いが認められることである。3) について詳述すると、中流型は7月の日中には平瀬の水深の深い側の岸寄りに分布したのに対し、8月の日中には平瀬の流心部付近に多く、また、7月夜間には、流心部に見られなかったが、8月夜間には、流心部でも観察されたことである。一方、淡水型は7月の夜間に、平瀬の水深の浅い側の岸寄りには分布しなかったが、8月の夜間にはそこでも観察されたことなどである。

河川で底棲生活するウキゴリのこのような分布の特徴から、両型の単位形態内における分布を支配する要因を考察する場合、無機的環境要因として底質、照度、水深及び流速が、生物的環境要因として餌生物及び他魚種の存在などが考慮されねばならないであろう。底質については単位形態内の各河床部によって粒度組成に違いが認められたが、それらが両型の分布と何らかの相関をもつといった傾向は認められなかった。従って、底質の違いが両型の分布を強く支配しているとは考えられない。照度については、少なくとも夜間には河床部がほぼ一様に暗くなっているため、照度の違いから両型の夜間の分布の違いを説明することはできない。しかし、日中においては河床部に大きな照度差が生じる。この時、淡水型は河床部の日陰の部分に分布が限定されていた。このことは照度が淡水型の分布を制限している可能性を示唆している。一方、中流型は日のあたっている河床部にも分布していることから、照度が分布の制限要因として働くようには考えられない。事実、夜間に、平瀬にいる両型にライトをあてると、中流型は移動せずに摂餌活動を続けるのに対し、淡水型はすばやく移動して光を避けるという反応の違いを示した。こうした観察結果は、両型間で光に対する感受性が異なることを示唆する。

次に、水深と流速について考えよう。中西(1975)は、淡水型の体高が高く尾柄高が低い体形は、水体の深さ及び止水への適応、また、中流型の体高が低く尾柄高が高い体形は、水深が浅く流れの速い瀬における生活への適応の結果であると考えた。しかし、水深については、両型とも水深10cm前後の平瀬の岸寄りから、水深160cm前後の淵尻まで分布することから、分布に与える影響は照度や次に述べる流速ほど強くはないであろう。一方、流速については、結果に記したように、両型はともに河床部及び河川底層部を生活空間とし、腹鰭で体を支えて河床部に定位することから、特に河床部付近の流速は両型の分布を制限する要因として働く可能性がある。実際、中流型は7月の夜間に流心部では分布していなかったのに対し、8月の夜間にはそこにも分布することが観察された。こうした違いは、7月における流心部の流速が中流型の流速耐性の上限値を越えていたのに対し、8月にはその上限値以内であったことによって起ったのかもしれない。一方、淡水型は流心部から離れた平瀬の岸寄りなどに分布していた。この事実は本型の流速耐性が中流型より低いことを示唆する。

次に生物的環境要因としての餌生物に対する中流型と淡水型の選好性についてはどうか。両型の胃内容物組成は非常に類似している(石野, 1981)ことから、両型の分布の違いが少なくとも利用する餌生物種の組成の違いにより生じたと考えることは難しい。また、他魚種による影響については、調査区域にウキゴリ両型を除くと、ほんの少数のエゾハナカジカとカンキョウカジカが分布していたにすぎなかったことから、これらの魚種による影響は無視しうると考えられる。これに対して、型間による影響は十分考慮すべきであろう。例えば一単位形態におけるヨシノボリ4型間のすみわけには、型間の相互作用が働いていると考えられている(水野ら, 1979)。ウキゴリの場合にも、8月夜間に、

河川の一単位形態内において中流型と淡水型がそれぞれ単独の分布域を持ちつつ、分布の周縁部では混在する分布状態を示したことから、両型間に何らかの相互作用が働いている可能性があるものと思われる。

要 約

1976年から1982年の間、北海道の河川においてウキゴリ *Chaenogobius annularis* の型別の地理的分布、流程分布並びに一単位形態内の分布を調査し、以下のことが明らかになった。

1. 汽水型の地理的分布は、津軽海峡側と恵山岬から襟裳岬に至る太平洋側の河川に限定され、しかも著しく不連続な分布パターンを示す。一方、淡水型は北海道全域の河川と一部の湖沼及び河跡湖に分布し、その分布域内ではやや不連続な分布状態を示す。また、中流型は太平洋側の襟裳岬から納沙布岬までの地域を除く北海道全域の河川に、極めて連続的に分布する。

2. 河川内流程分布に関しては、河口部に汽水域が比較的発達した戸切地川ではウキゴリの分布範囲の最下流部には汽水型が単独に、最上流部には中流型が単独に、またそれらの中間域では2型あるいは3型が混棲して分布する。一方、勾配が比較的急なために汽水域を欠き Bb 型河川形態のまま海に流入する下町沢川では、最下流部から淡水型と中流型の混棲域が出現し、最上流部は戸切地川の場合と同様に中流型の単独域が認められた。そして、このような分布パターンは既に冬季の当歳魚において形成されていた。

3. 河川の一単位形態内では、日中、淡水型が日陰の河床部にのみ分布するのに対し、中流型は日のあたっている河床部にも分布する。一方、夜間には淡水型が淵尻や平瀬の浅瀬に、また中流型が淵尻などへ移動して分布域を拡大する。そして、このような両型の分布には1976年7月と8月の間で若干の相違が認められた。

4. 以上の結果に基づいて、各型の地理的分布、流程分布及び河川の一単位形態内の分布を支配する地形的・生態学的及び歴史的要因について論議した。

文 献

- 道津喜衛 (1955). ウキゴリの生活史. 九大農学部学芸雑誌 15, 367-374.
- 後藤 晃・中西照幸・宇藤 均・濱田啓吉 (1978). 北海道南部の河川の魚類相についての予察的研究. 北大水産彙報 29, 118-130.
- Goto, A. (1980). Ecological and morphological divergence of the freshwater sculpin, *Cottus nozawae* — III. Geographic distribution and variations of two types of *Cottus nozawae* in Hokkaido, and morphological characteristics of *C. amblystomopsis* from Sakhalin. *Japan. J. Ichthyol.* 27, 97-105.
- 後藤 晃 (1981). カンキョウカジカ *Cottus hangiongensis* の生活史と分布. 北大水産彙報 32, 10-21.
- 後藤 晃・小野里 坦・酒井治己・高田啓介・山羽悦郎 (1982). 北海道奥尻島の淡水魚相とその起源. 奥尻町郷土資料館設立準備委員会編展示基礎資料研究報告 1, 1-18.
- 石野健吾 (1981). ウキゴリ淡水型と中流型のすみわけについて. 淡水魚 7, 140-146.
- 海洋資料センター編集 (1979). 海洋環境図. 海流編—日本近海. 71 p. 日本水路協会, 東京.
- 川合禎次・川那部浩哉・水野信彦編 (1980). 日本の淡水生物. 侵略と攪乱の生態学. 194 p. 東海大学出版会, 東京.
- 松本史郎・井上信夫・本間義治 (1982). 新潟地方のウキゴリ. I. 佐渡島における 3 型の分布. 動物分類学会誌 22, 58-68.
- 宮地伝三郎 (1940). 満州産淡水魚類. 関東州及び満州国陸水生物調査書, 22-88.
- 水野信彦 (1976). ヨシノボリの研究 III. 四国と九州での分布. 生理生態 17, 373-381.
- 水野信彦・上原伸一・牧 倫郎 (1979). ヨシノボリの研究 IV. 4 型共存河川でのすみわけ. 日生態会誌 29, 137-147.

石野ら：ウキゴリ 3 型の分布

- 水野信彦・向井正夫・後藤 晃・濱田啓吉 (1982). 北海道の淡水魚に関する研究—II. ヨシノボリ 2 型の分布. 北大水産彙報 33, 115-125.
- 中西照幸 (1975). ウキゴリ 3 型の形態, 分布および生態に関する比較研究. 昭和 49 年度北大大学院水産学研究科修士学位論文. 74 p.
- 中西照幸 (1978 a). ウキゴリ (*Chaenogobius annularis* Gill) 3 型の斑紋および体節の特徴について. 北大水産彙報 29, 223-232.
- 中西照幸 (1978 b). ウキゴリ (*Chaenogobius annularis* Gill) 3 型の分布および生態について. 同誌 29, 233-242.
- 西村三郎 (1981). 地球の海と生命. 海洋生物地理学序説. 284 p. 海鳴社, 東京.
- 岡田 雋・桜井基博 (1939). 北海道におけるアユの分布とその生態二三. 陸水雑. 9, 136-142.
- 酒井光夫・後藤 晃 (1982). 北海道の淡水魚に関する研究—I. ビリンゴ *Chaenogobius castanea* (O'SHAUGHNESSY) の産卵習性, 生長及び分布. 北大水産彙報 33, 9-23.
- 高木和徳 (1952). ウキゴリ及びその 2 近似種の分類に関する批判的研究. 魚類学雑誌 2, 14-22.
- 高木和徳 (1966). ハゼ科魚類の 1 種, *Chaenogobius annularis* GILL, 1858, の分類および同定—I. 原記載の再検討, とくに分類形質としての上顎相対長の評価. *Tokyo Univ. Fish., J.* 52, 17-27.
- 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, 16-24.