



Title	函館市近郊に生息するニホンザリガニにおける繁殖形質の個体群間比較
Author(s)	阿部, 峻太; Abe, Shunta; 田代, 慧 他
Citation	北海道大学水産科学研究彙報, 62(2), 29-41
Issue Date	2012-08-08
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/49836">https://hdl.handle.net/2115/49836</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	29-41.pdf



## 函館市近郊に生息するニホンザリガニにおける繁殖形質の個体群間比較

阿部 峻太<sup>1)</sup>・田代 慧<sup>1)</sup>・竹下 文雄<sup>2)3)</sup>・和田 哲<sup>2)</sup>

(2012年2月6日受付, 2012年3月19日受理)

### Comparison of reproductive traits among local populations of the freshwater crayfish *Cambaroides japonicus* near Hakodate

Shunta ABE<sup>1)</sup>, Satoshi TASHIRO<sup>1)</sup>, Fumio TAKESHITA<sup>2)3)</sup> and Satoshi WADA<sup>2)</sup>

#### Abstract

*Cambaroides japonicus* is a freshwater crayfish endemic to Japan that occurs in northern Tohoku and Hokkaido. Its populations are known to be decreasing in site, but there have been few studies describing its life history, especially in southern Hokkaido. In the present study, life history characters of *C. japonicus* in southern Hokkaido are described and compared among local populations. Contrasting differences were found in body size of males, females and young at sites named A, B, and C. Males were larger at sites Ca, Cb, and Cd than at sites A and B, and females were larger at sites Ca and Cb than at sites A, but juveniles were smaller at sites Ca, Cb, Cd than at sites A and B. Clutch size was smaller at site B than at site C, and egg size was larger at site B than at sites A and C. The spawning season and length of breeding period both appeared to differ among research sites. This study demonstrates that the life history of *C. japonicus* differs among populations. The local populations are known to vary genetically, so the phenotypic variations in life history characters may be caused by genetic differences.

**Key words** : Japanese crayfish, *Cambaroides japonicus*, egg size, clutch size, conservation ecology, reproduction

#### 諸 言

ニホンザリガニ *Cambaroides japonicus* は北海道から北東北に分布する日本固有の純淡水産甲殻類である(三宅, 1982)。本種は夏季の水温が20°Cを下回る小川や河川、湖沼に生息している(中田, 2010; 布川, 2010)。ニュージーランドに生息するザリガニ *Paranephrops zealandicus* は河川における落葉分解速度や無脊椎動物相に影響を及ぼすキーストーン種であることが知られており(Usio, 2000; Usio and Townsend, 2001), ニホンザリガニもまた落葉分解に重要な働きを担っていることが示唆されている(西川, 2010)。しかし, 本種は生息個体数の減少が懸念されており(川井, 1996; 川井ら, 1990), 2000年から絶滅危惧II類に指定されている。

Jones (2011) は, 淡水ザリガニ類を効率的に保全するためには, その生活史を詳細に記載することが重要であると提言している。これまでに, オーストラリアに生息する淡水ザリガニの *Cherax cainii* では生息環境の異なる個体群間で成長率が異なることが報告されており (Beatty et al.,

2011), *C. destructor* では抱卵数や卵の発生時間における種内変異が確かめられている (Austin, 1998)。本種を含む淡水ザリガニ類の多くの種では局所個体群の遺伝的独立性が高いため (Fetzner and Crandall, 2003; Gouin et al., 2006; Koizumi et al., unpublished), 生物・物理環境の異なる生息地間でみられる生活史形質の変異は遺伝的変異に起因する可能性が高い (Austin, 1998)。ニホンザリガニの生活史形質に関する研究は, 特に繁殖形質に焦点を当てたものが多く, 抱卵数と体サイズの関係を示した研究や (川井ら, 1990; Nakata and Goshima, 2004), 個体群調査により抱卵メスの出現時期を示した研究 (川井ら, 1994; Kawai and Scholtz, 2002) がある。これらの研究は北海道東部 (Kawai and Saito, 2001), 北海道中部 (Kawai and Scholtz, 2002), そして本種の分布南限である秋田県大館市の個体群を対象としておこなわれている (川井ら, 1990)。しかし, 北海道南部の個体群を調査した例はまだなく, 保全上知見の充実が望まれる。

本研究の目的は, 北海道南部におけるニホンザリガニの繁殖形質を記載して, 本種を保全するための基礎的な

<sup>1)</sup> 北海道大学大学院水産科学院海洋生物学講座  
(Laboratory of Marine Biology and Biodiversity, Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University)  
<sup>2)</sup> 北海道大学大学院水産科学院海洋生物学講座  
(Laboratory of Marine Biology and Biodiversity, Research faculty of Fisheries Sciences, Hokkaido University)  
<sup>3)</sup> 日本学術振興会特別研究員  
(Research Fellow of the Japan Society for the Promotion of Science)

Table 1. Overview of each sampling sites.

	A	B	Ca	Cb	Cc	Cd
Site overview						
Substrate	Mud	Mud and Sand, Woody debris	Sand and Cobble	Sand and Cobble	Sand and Cobble	Sand and Cobble
Water flow intensity	Very weak	Very weak	Medium	Weak	Medium	Medium
Water temperature (°C: mean ± SD)	15.3 ± 2.4	12.5 ± 2.1	15.3 ± 2.5	14.6 ± 2.6	15.7 ± 2.6	16.3 ± 3.2
Vegetation	Forest	Forest	Riparian forest	Riparian forest	Bush	Bush
Canopy cover intensity	High	Medium	Low	Medium	Low	Low
Other	-	Source is groundwater.	Same river			

知見を得ることである。本研究では、北海道南部に位置する6地点で野外調査をおこない、体サイズ、抱卵・抱仔メスの出現時期、抱卵数、卵・幼生サイズを記載した。そしてこれらの結果を本種の他個体群及び他種と比較した。

## 材料および方法

### 調査地点

北海道南部に6つの調査地点を設定した (Table 1)。A地点は北斗市戸切地にある底質が泥の幅1m~2mの細流であり、流速はほとんどない。B地点は函館市赤川町にある地下水を起源とする細流であり、幅が約2mで流速はほとんどない。底質は泥や砂利であり、倒木なども多い。A、B地点ともに、周辺には樹木や草木が繁茂しており、落葉の供給が認められる。C地点は函館市尾札部町にある川幅5mほどの河川であり、底質は砂利や礫である。C地点には河口から約3.6km、約3.0km、約2.1km、約1.7kmの場所にそれぞれCa地点、Cb地点、Cc地点、Cd地点4つの調査場所を設けた。Ca地点は河畔林が近く、落葉の供給が認められる。Cb地点は本流のわきの流れであり、他の地点よりも流れが弱く、河畔林に覆われ落葉が供給されている。Cc、Cd地点は河畔林からは離れており、岸には低木や草本が生えている。落葉の供給は他の地点よりも比較的少ない。なお、個体群保護のために、詳細な場所は記載しなかった。

2011年5月から8月まで水温ロガー (UA-002-xx, 米国オンセットコンピュータ社) を用いて1時間毎に測定した各地点の水温変化を Fig. 1 に示した。2011年5月29日から7月28日までの平均水温は、A地点が $15.3 \pm 2.4^\circ\text{C}$  (mean  $\pm$  SD)、B地点が $12.5 \pm 2.1^\circ\text{C}$ 、Ca地点が $15.3 \pm 2.5^\circ\text{C}$ 、Cb地点が $14.6 \pm 2.3^\circ\text{C}$ 、Cc地点が $15.7 \pm 2.6^\circ\text{C}$ 、Cd地点が $16.3 \pm 3.2^\circ\text{C}$ 、でありB地点が他地点よりも低かった。

### 個体群調査

個体群調査を2010年7月から11月まで1か月毎に5回、2011年5月から8月まで3週間毎に5回行った。A地点には1m $\times$ 10mの調査区画、B、C地点には2m $\times$ 5mの調査区画を設定して、区画内で発見したニホンザリガニを徒手によって採集した。野外調査時には毎回水温計を用いて水温を測定した。

採集によって得られた全個体を対象として、頭胸甲長 (carapace length, CL: 眼窩の後端部から頭胸甲の正中線上の後端部間まで) を0.05mm単位で測定後、生殖器の形態による雌雄判別、抱卵・抱仔の有無、抱卵数、幼生の齢期 (I 齢, II 齢) を記録した。なお、本稿では抱卵メスと抱仔メスを区別せずに指す場合に繁殖メスと呼ぶ。CLが10mm以下の個体は雌雄判別が困難であったため、雌雄を判別せずに幼体として扱った。記録の終わった個体は全て元の生息地に放した。

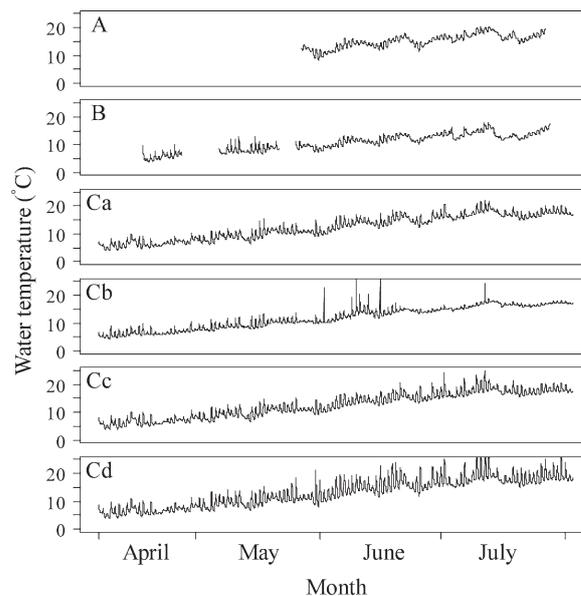


Fig. 1. Water temperature of during April-July 2011 at each site measured by 1 hour interval.

Table 2. Results of ANOVA to examine the effects of sampling date and sampling site on body size (carapace length, mm) of males, females and juveniles in the crayfish *Cambaroides japonicus*.

Variables	df	SS	F	P
<i>Male</i>				
Site	5	1,246.2	12.735	<0.001
Date	5	175.1	1.789	0.113
Residuals	865	16,925.3		
<i>Female</i>				
Site	5	319	3.958	<0.01
Date	5	78.3	0.971	0.434
Residuals	858	13,828.1		
<i>Young</i>				
Site	5	389.5	22.793	<0.001
Date	5	526.9	30.832	<0.001
Residuals	1,519	5,192.1		

抱卵メスが採取された場合は卵をランダムに1個採取して実験室に持ち帰り、顕微鏡下で卵の発達段階をステージ1 (卵膜の中が胚で満たされている卵)、ステージ2 (胚が卵膜の中に偏って分布する卵)、ステージ3 (眼点が確認された卵) の3段階に判別した。また顕微鏡下で卵を撮影した後に、画像解析のフリーソフトウェア Image J を用いて卵の長径と短径を0.001mm単位で測定して、その平均値を卵径とした。抱仔メスが採取された場合はランダムに幼生1個体を採取して実験室に持ち帰り、Scholtz and Kawai (2002) に準じて幼生の齢期を判別した。また、幼生

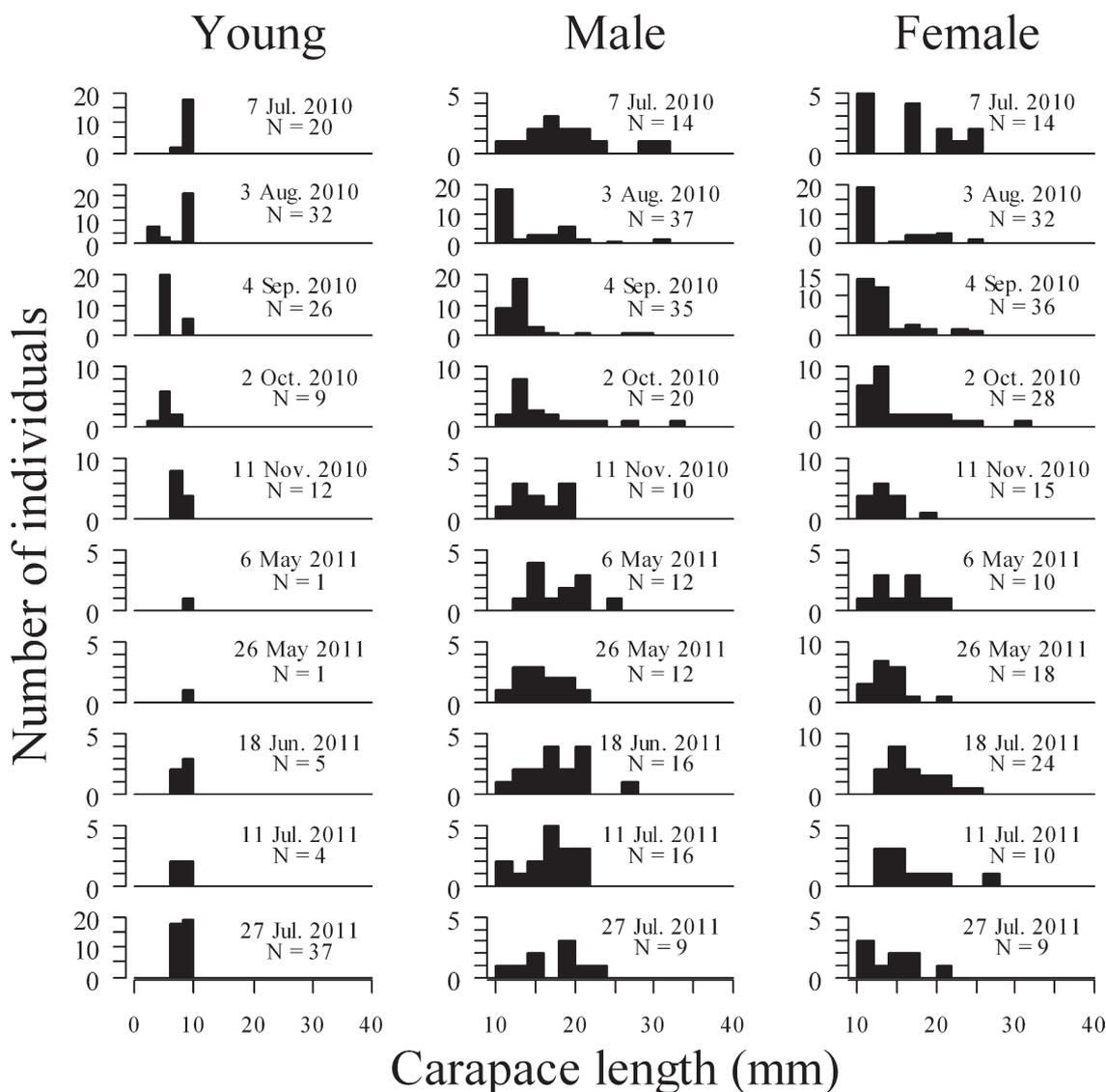


Fig. 2. Size-frequency distribution of *Cambaroides japonicus* at site A. Individuals smaller than 10 mm carapace length were classified as young and not sexed. Individuals larger than 10 mm were sexed as classified as male or female.

の CL を卵径と同様の方法で測定した。

統計解析

統計解析にはフリーソフトウェア R を用いた (R version 2.11.1)。オス、メスあるいは幼体の CL 差の地点間比較には、応答変数を CL、説明変数を調査日、調査地点とした分散分析 (two-way ANOVA) を用いた。同時期の調査は同じ調査日として扱った。そして分散分析後に、R の multcomp パッケージを用いて Tukey-Kramer 法による多重比較検定を実施した。ステージ 1 の卵を抱卵していたメスの CL と抱卵数の関係を地点間比較する際には、応答変数を抱卵数、説明変数を調査地点、共変量を CL とした共分散分析 (ANCOVA) を用いた。卵径の地点間比較には全地点のデータが得られたステージ 1 とステージ 2 のデータを用い、応答変数を卵径、説明変数を調査地点、卵の発生ステージ、

共変量を親の CL とした共分散分析 (ANCOVA) をおこなった。そして共分散分析後に、R の multcomp パッケージを用いて Tukey-Kramer 法による多重比較検定を実施した。サンプル数が少なかったため、CL と抱卵数の共分散分析および卵径と CL の共分散分析では Ca~Cd 地点のデータをまとめて C 地点として扱った。

結 果

2010 年の調査ではオス 710 個体、メス 683 個体、幼体 1,101 個体の合計 2,494 個体、2011 年の調査ではオス 543 個体、メス 556 個体、幼体 716 個体の合計 1,815 個体が採集された。オスの平均 CL は A 地点で  $16.1 \pm 4.6$  mm (mean  $\pm$  SD)、B 地点で  $14.9 \pm 3.4$  mm、Ca 地点で  $17.1 \pm 4.2$  mm、Cb 地点で  $18.3 \pm 6.5$  mm、Cc 地点で  $16.0 \pm 4.3$  mm、Cd 地点で  $17.0 \pm$

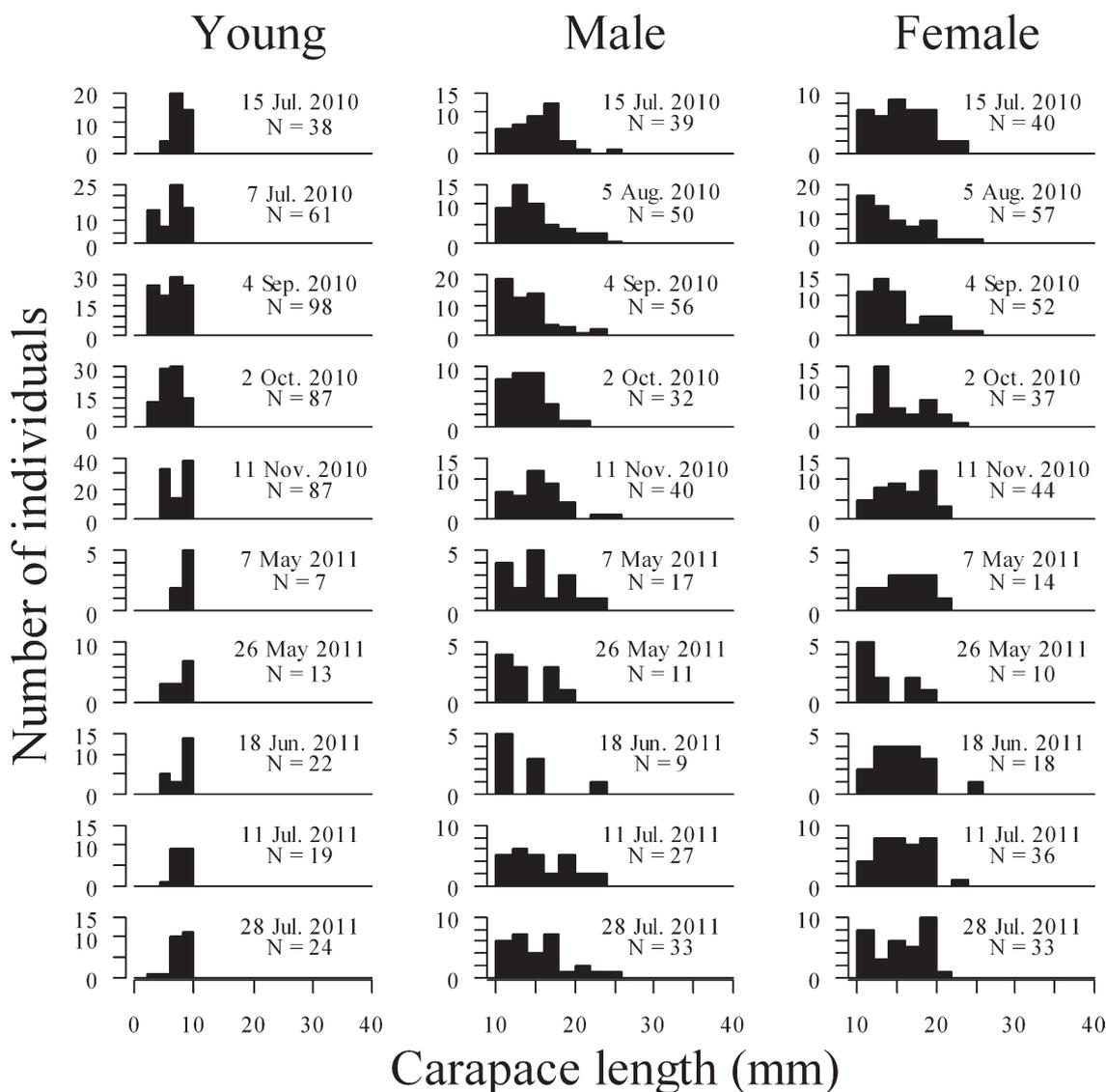


Fig. 3. Size-frequency distribution of *Cambaroides japonicus* at site B. Individuals smaller than 10 mm carapace length were classified as young and not sexed. Individuals larger than 10 mm were sexed as classified as male or female.

4.3 mmであった。メスの平均CLはA地点で  $15.8 \pm 4.2$  mm, B地点で  $15.9 \pm 3.5$  mm, Ca地点で  $16.9 \pm 4.5$  mm, Cb地点で  $16.5 \pm 5.0$  mm, Cc地点で  $15.1 \pm 3.9$  mm, Cd地点で  $15.5 \pm 3.4$  mmであった。オス (two-way ANOVA,  $F_5 = 12.735$ ,  $p < 0.01$ ; Table 2) およびメス (two-way ANOVA,  $F_5 = 3.958$ ,  $p < 0.01$ ; Table 2) では調査地点によって, CLは有意に異なっていた (Fig. 2~Fig. 7)。また多重比較の結果, オスのCLはCa, Cb, Cd地点でA地点とB地点よりも大きかった (Tukey-Kramer,  $p < 0.05$ )。メスのCLはCa, Cb地点でA地点よりも大きかった (Tukey-Kramer,  $p < 0.05$ )。

幼体の平均CLはA地点で  $7.6 \pm 2.0$  mm, B地点で  $6.8 \pm 2.0$  mm, Ca地点で  $6.0 \pm 1.6$  mm, Cb地点で  $5.9 \pm 2.2$  mm, Cc地点で  $7.1 \pm 1.9$  mm, Cd地点で  $6.0 \pm 1.9$  mmであった。幼体では調査地点 (two-way ANOVA,  $F_5 = 22.793$ ,  $p < 0.01$ ; Table 2) および調査日 (two-way ANOVA,  $F_5 = 30.832$ ,  $p < 0.01$ ;

Table 2) によって, CLは有意に異なっていた (Fig. 1~Fig. 6)。多重比較の結果, 幼体のCLはオスとメスとは対照的に, Ca, Cb, Cd地点でA地点とB地点よりも小さかった (Tukey-Kramer,  $p < 0.01$ )。

繁殖メスの出現状況を Table 3 に示した。繁殖メスの採集個体数は, 2010年と2011年の合計でA地点では11個体, B地点では35個体, Ca地点では8個体, Cb地点で12個体, Cc地点で4個体, Cd地点で6個体であった (Table 3)。繁殖メスのCLの範囲 (および平均値  $\pm$  標準偏差) はA地点で  $19.9 \sim 26.2$  ( $22.7 \pm 2.3$ ) mm, B地点で  $17.0 \sim 25.9$  ( $20.2 \pm 2.0$ ) mm, Ca地点で  $20.5 \sim 27$  ( $24.0 \pm 2.2$ ) mm, Cb地点で  $20.0 \sim 27.6$  ( $23.8 \pm 2.5$ ) mm, Cc地点で  $21.05 \sim 23.35$  ( $22.0 \pm 0.71$ ), Cd地点で  $13.9 \sim 23.95$  ( $21.1 \pm 3.8$ ) であった。Cd地点では13.9 mmの小型個体が捕獲された。

A地点では繁殖メスは5月上旬から7月上旬まで確

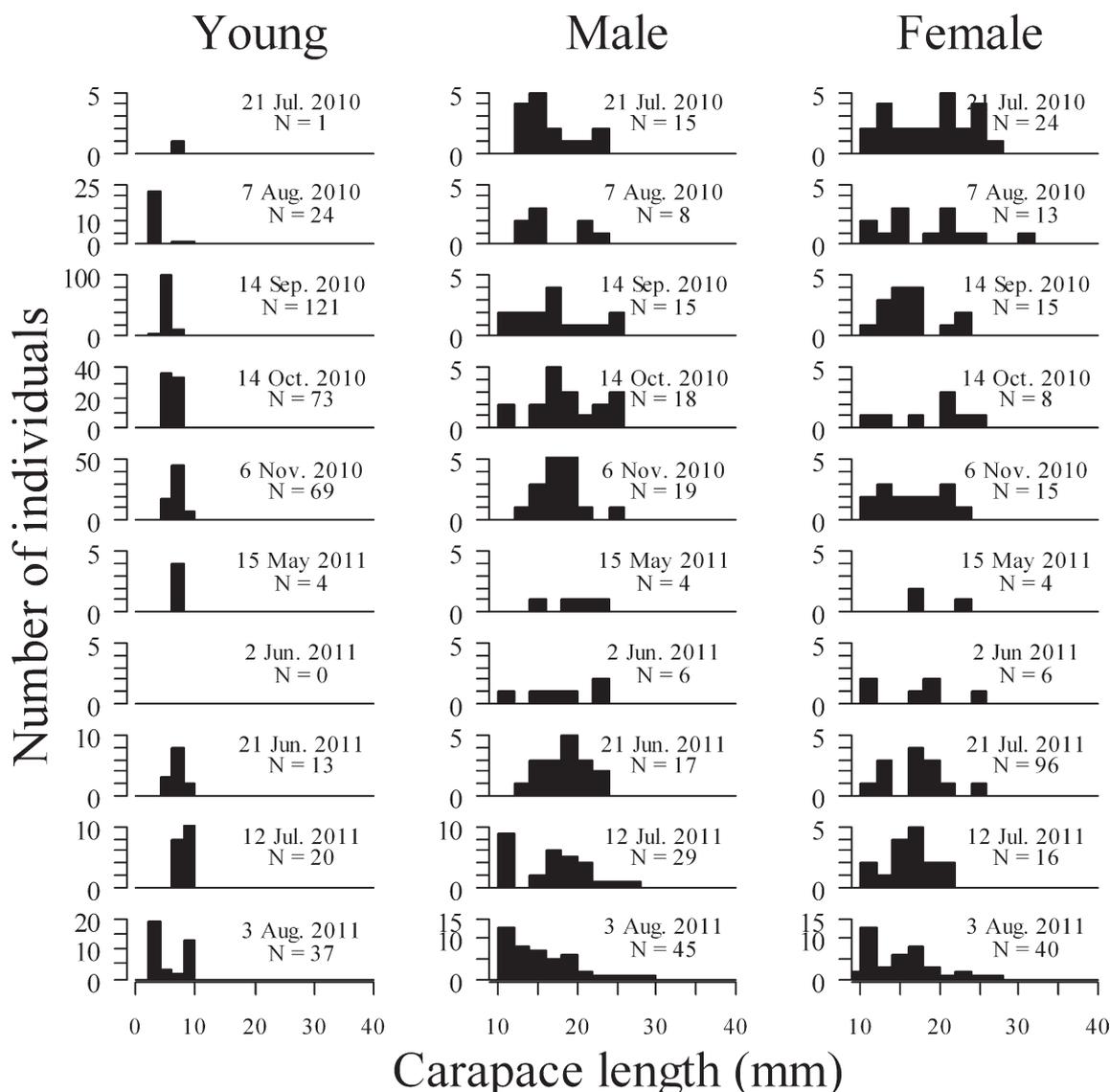


Fig. 4. Size-frequency distribution of *Cambaroides japonicus* at site Ca. Individuals smaller than 10 mm carapace length were classified as young and not sexed. Individuals larger than 10 mm were sexed as classified as male or female.

認められた。B 地点では繁殖メスは5月上旬から7月下旬まで確認された。Ca~Cd 地点では繁殖メスは一貫して6月上旬から7月中旬まで確認された。Ca, Cc 地点ではその後繁殖メスは確認されなかったが, Cb 地点では7月中旬から8月上旬まで, Cd 地点では8月上旬に繁殖メスが確認された。

抱卵メスのCLと抱卵数の関係をFig. 8に示した。ステージ1の卵を抱卵していたメスの採集個体数はA地点で3個体, B地点で5個体, C地点で10個体であった。CL(X)と抱卵数(Y)の関係式はB地点で $Y=4.4X-46.9$  (1) (回帰分析,  $t=4.248, df=3, p<0.05, r^2=0.24$ ), C地点で $Y=5.9X-64.2$  (2) (回帰分析,  $t=4.197, df=8, p<0.01, r^2=0.65$ )であった。B地点とC地点の間には有意な傾きの差は認められず (ANCOVA,  $F_1=0.642, p=0.44$ ), 有意な切片の差が認められた (ANCOVA,  $F_1=8.136, p<0.05$ ; Table 4)。なお, A 地

点はサンプル数が少なかったため, 解析から除外した。

ステージ1の卵の平均卵径はA地点で $2.37\pm 0.10$  mm (mean  $\pm$  SD) ( $N=3$ ), B地点で $2.46\pm 0.08$  mm ( $N=5$ ), C地点で $2.42\pm 0.09$  mm ( $N=9$ )であった。また, ステージ2の卵の平均卵径はA地点で $2.54$  mm ( $N=1$ ), B地点で $2.62\pm 0.04$  mm ( $N=6$ ), C地点で $2.54\pm 0.06$  mm ( $N=7$ )であった。調査地点とCLの交互作用 (ANCOVA,  $F_2=0.0932, p=0.911$ ), 卵の発生ステージとCLの交互作用 (ANCOVA,  $F_1=0.546, p=0.467$ ) は有意ではなかった。卵径は調査地点 (ANCOVA,  $F_2=4.416, p<0.05$ ; Fig. 9, Table 5), 発生ステージ (ANOVA,  $F_1=32.560, p<0.001$ ; Fig. 9, Table 5) で有意な差が認められた。多重比較の結果, B地点の卵が他の2地点よりも大きかった (Tukey-Kramer, B-A:  $p<0.05$ , C-B:  $p<0.05$ ; Fig. 9)。II 齢幼生の平均CLはA地点で $3.28\pm 0.24$  mm ( $N=2$ ), B地点で $3.41\pm 0.13$  mm ( $N=2$ ), C地点で

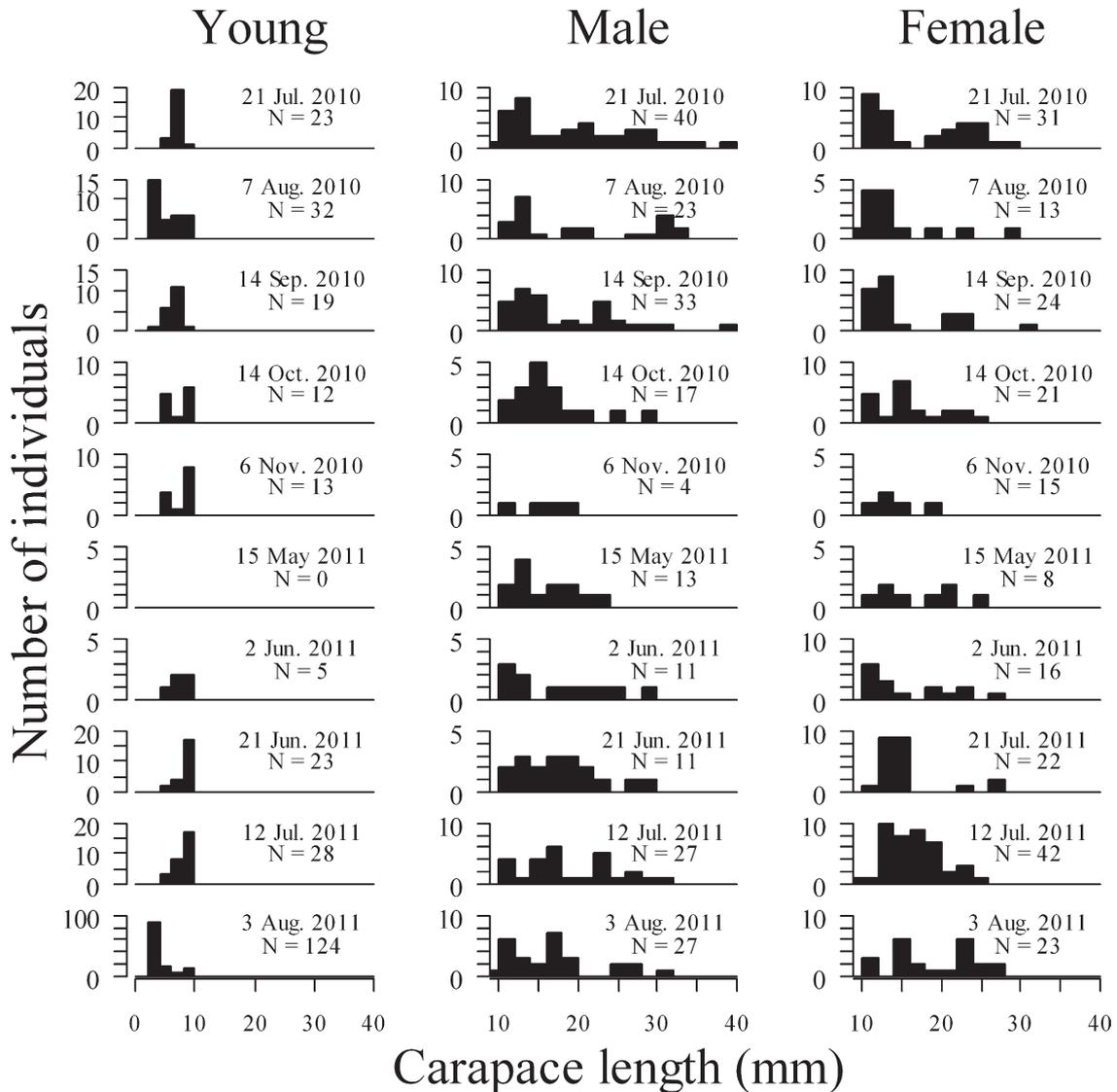


Fig. 5. Size-frequency distribution of *Cambaroides japonicus* at site Cb. Individuals smaller than 10 mm carapace length were classified as young and not sexed. Individuals larger than 10 mm were sexed as classified as male or female.

3.48 ± 0.11 mm (N=3) であった (Fig. 10)。

### 考 察

本研究では函館市近郊に生息するニホンザリガニの生活史を個体群間で比較した。その結果、地理的に近い生息地間でも体サイズ、産卵時期や抱卵期間、抱卵数、卵サイズや幼生の体サイズといった生活史形質に変異が見られた。

本研究や先行研究から得られたニホンザリガニの抱卵・抱仔期間の情報を Fig. 11 に示した。鹿追から小樽までの地点では抱卵・抱仔期間の平均水温が低いほど産卵が早く始まり抱卵・抱仔期間が長いことがうかがえる (Fig. 11 (B))。ノルウェーに生息するザリガニ *Astacus astacus* では水温が低いほど卵の発生時間が長くなることが報告され

ている (Hessen et al., 1987)。本種でも低水温が卵の発生期間に影響を及ぼし、抱卵・抱仔期間が長くなったことが考えられる (Fig. 11)。しかし、産卵時期や抱卵・抱仔期間の長さを平均水温では説明できない個体群も存在する。明暗条件を操作した実験からトルコに生息するザリガニ *Astacus leptodactylus* は暗期が長いほど、早く交接・産卵することが報告されており (Harlioğlu et al., 2010)、本種でも光条件が繁殖に強い影響を及ぼしているのかもしれない。本研究ではデータロガーを用いて各調査地点で照度の測定を試みたが、信頼できるデータを得ることはできなかった。本研究で調査した A 地点の底質は泥であり、ニホンザリガニはその内部に生息していた。また A 地点は木々の生い茂る森の中にあつた。これらのことから A 地点では水温が類似した他地点よりも光がニホンザリガニに届きにくかったため、産卵時期が早く、抱卵・抱仔期間が

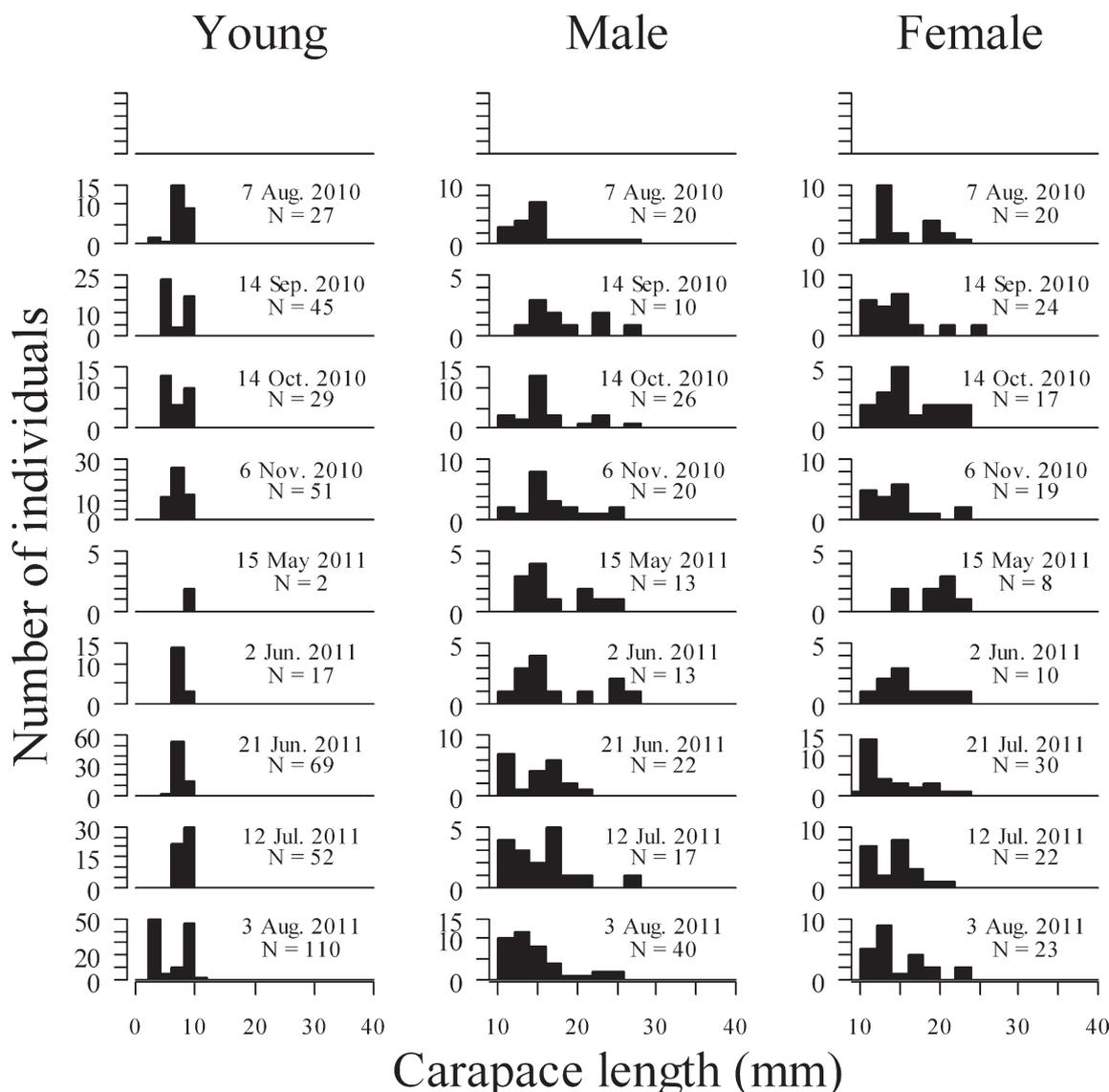


Fig. 6. Size-frequency distribution of *Cambaroides japonicus* at site Cc. Individuals smaller than 10 mm carapace length were classified as young and not sexed. Individuals larger than 10 mm were sexed as classified as male or female.

長くなったのかもしれない。

抱卵数は個体群間で異なっていた。また、Fig. 11 (A) から函館は北海道東部と大館のほぼ中間地点に位置しているが、抱卵数はそれらの個体群の中間の値は示さず、B地点が大館の個体群と類似しており(川井ら, 1990)、C地点が北海道東部の個体群と類似していた(Nakata and Goshima, 2004)。本種の抱卵数は各個体群が生息する環境に依存していることが示唆される。

卵径は水温の低いB地点で最も大きかった。他種のザリガニ *Astacus leptodactylus* では寒冷な生息地の個体群は大きい卵を産むことが報告されており、それは寒冷な環境では成長や生存により多くのエネルギーが必要となるためと考えられている(Berber and Mazlum, 2009)。ヨコエビの一種 *Gammarus insensibilis* でも同様に低い温度環境で大きな卵を産み、そのような卵からは大型の幼生が生ま

れることが実験と個体群調査から確かめられている(Shedder, 1996)。大型の幼生は生存率が高いことが考えられるため(Thorson, 1959)、本種でも卵サイズが大きい方が低水温において有利なのかもしれない。また、抱卵数はC地点よりもB地点の方が少なく、卵径はC地点よりもB地点の方が大きかったことから、本種の卵径と抱卵数の関係にはトレードオフ関係がある可能性がある。Fig. 11から大館は他の生息と比較して抱卵・抱仔期間中の水温が低く、CLと抱卵数の関係もB地点と類似している。そのため大館の個体群はB地点と同様に他の個体群よりも大きな卵を産卵しているかもしれない。

本研究で得られたオス、メス、幼体のCLは地点間で異なっていた。また、幼体の体長はA地点とB地点の方がCa~Cd地点より大きかったのに対し、オスやメスの体長はA地点とB地点の方がCa~Cd地点より小さかった。C.

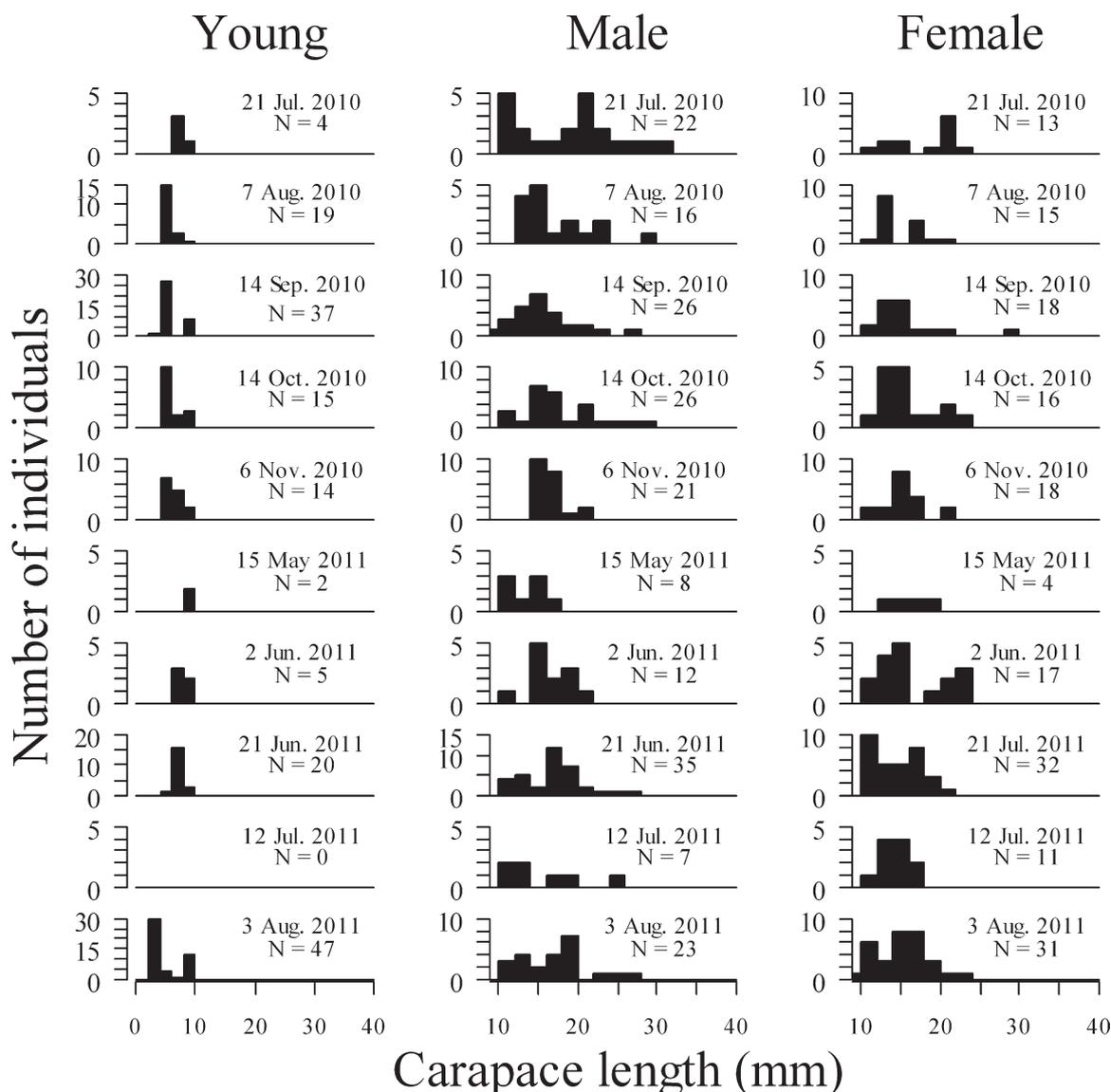


Fig. 7. Size-frequency distribution of *Cambaroides japonicus* at site Cd. Individuals smaller than 10 mm carapace length were classified as young and not sexed. Individuals larger than 10 mm were sexed as classified as male or female.

*cainii* では若齢個体の成長速度は止水環境の方が流水環境よりも早いものに対し、成体の成長速度は流水環境の方が止水環境よりも早いことが報告されている (Beatty et al., 2011)。本研究で調査した A 地点および B 地点は流速がほとんどないのに対し、Ca~Cd 地点は河川であり流速は A 地点および B 地点よりも早い。このことから本研究で得られた体サイズの地点間の違いは、成長速度の違いを反映しているのかもしれない。しかし、ザリガニの成長率や個体群の体長組成に影響を与える他の要因として餌環境 (古賀・川井, 2011) や水深 (古賀・川井, 2003), 水温 (Carmona-Osalde et al., 2004) が挙げられている。そのためこれらの環境要因を考慮した更なる調査・研究が望まれる。

Table 6 にニホンザリガニの抱卵数, 卵径, 抱卵メスの

CL を示した。本研究でニホンザリガニの個体群間に生活史形質の変異があることが示された。日本国外を原産地とする他の種でも個体群間に生活史形質の変異があることが報告されている。Berber and Mazlum (2009) は *Astacus leptodactylus* の抱卵数, 卵径, 成熟サイズが生息地間で異なることを報告している。また, Hubenoza et al. (2010) は *Austropotamobius torrentium* の抱卵数がダム湖よりも川の生息地で多いことを報告している。これらの種の他にも *Austropotamobius torrentium* (Hubenova et al., 2010; Maguire et al., 2005), *Austropotamobius pallipes* (Grandjean et al., 2000; Sáez-Royuela et al., 2006), *C. destructor* (Austin, 1998a; Austin, 1998b), ウチダザリガニ *Pacificus leniusculus* (Guan and Wiles, 1999; Nakata et al., 2004) の個体群間に抱卵数の変異があることが示唆され, 他種にも生活史形質の個体

Table 3. Number of reproductive females of *Cambaroides japonicus* at each site. Number within parentheses indicates % to total number. Females larger than the following sizes in carapace length were classified as reproductive : 19.9 mm at site A, 17.0 mm at site B, 20.5 mm at site Ca, 20.0 mm at site Cb, 21.05 mm at site Cc, 13.9 mm at site Cd. These sizes indicate smallest size of pleopodal females at each site.

Site	Date	Number of females	Reproductive females	with eggs	with first stage juveniles	with second stage juveniles
A	7 Jul. 2010	5	5 (100)	0 (0)	0 (0)	5 (100)
	3 Aug. 2010	6	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	6 May 10	2	2 (100)	2 (100)	0 (0)	0 (0)
	26 May 10	1	1 (100)	1 (100)	0 (0)	0 (0)
	18 Jun. 2011	5	1 (20)	1 (20)	0 (0)	0 (0)
	11 Jul. 2011	3	2 (66.7)	0 (0)	0 (0)	2 (66.7)
	27 Jul. 2011	1	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
B	15 Jul. 2010	16	7 (43.8)	4 (25.0)	3 (18.8)	0 (0)
	5 Aug. 2010	18	7 (38.9)	1 (5.6)	0 (0)	6 (33.3)
	7 May 11	6	2 (33.3)	2 (33.3)	0 (0)	0 (0)
	26 May 11	2	1 (50.0)	1 (50.0)	0 (0)	0 (0)
	18 Jun. 2011	5	2 (40.0)	2 (40.0)	0 (0)	0 (0)
	7 Jul. 2011	13	8 (61.5)	8 (61.5)	0 (0)	0 (0)
	28 Jul. 2011	16	8 (50.0)	2 (12.5)	4 (25.0)	2 (12.5)
Ca	21 Jul. 2010	12	6 (50.0)	0 (0)	0 (0)	6 (50.0)
	7 Aug. 2010	6	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	15 May 11	0	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	2 Jun. 2011	3	1 (100)	1 (100)	0 (0)	0 (0)
	21 Jun. 2011	2	1 (50.0)	1 (50.0)	0 (0)	0 (0)
	12 Jul. 2011	2	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	3 Aug. 2011	5	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Cb	21 Jul. 2010	15	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	7 Aug. 2010	2	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	15 May 11	3	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	2 Jun. 2011	5	4 (80.0)	4 (80.0)	0 (0)	0 (0)
	21 Jun. 2011	3	2 (66.6)	2 (66.6)	0 (0)	0 (0)
	12, Jul. 2011	6	4 (66.6)	1 (16.7)	3 (50.0)	0 (0)
	3 Aug. 2011	11	2 (18.2)	0 (0)	0 (0)	2 (18.2)
Cc	21 Jul. 2010	-	-	-	-	-
	7 Aug. 2010	3	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	15 May 11	3	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	2 Jun. 2011	2	2 (100)	2 (100)	0 (0)	0 (0)
	21 Jun. 2011	2	2 (100)	2 (100)	0 (0)	0 (0)
	12 Jul. 2011	0	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	3 Aug. 2011	2	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Cd	21 Jul. 2010	10	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	7 Aug. 2010	7	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	15 May 11	3	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	2 Jun. 2011	11	3 (27.3)	3 (27.3)	0 (0)	0 (0)
	21 Jun. 2011	18	2 (11.1)	2 (11.1)	0 (0)	0 (0)
	12 Jul. 2011	7	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	3 Aug. 2011	22	1 (4.6)	0 (0)	0 (0)	1 (4.6)

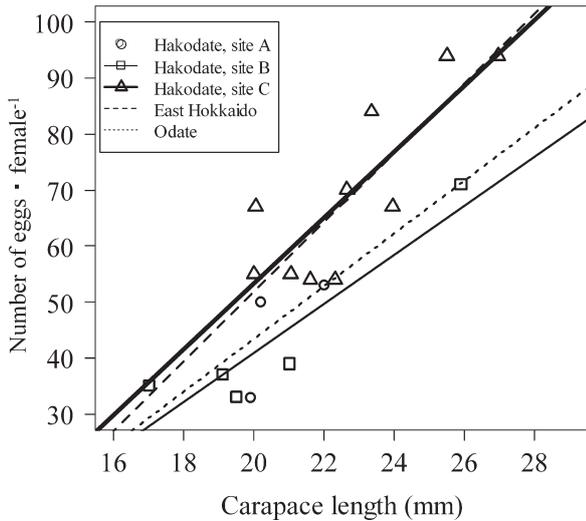


Fig. 8. Relationship between number of pleopodal eggs and carapace length of *Cambaroides japonicus*. Dash and dotted lines indicate those of east Hokkaido population (Nakata and Goshima, 2004) and Odate population (Kawai et al., 1990), respectively.

Table 4. Results of ANCOVA showing effects of sampling site and carapace length (CL) on number of pleopodal eggs per female.

	df	SS	F	P
Site	1	623.13	8.136	<0.05
CL	1	2,405.31	31.4047	<0.001
Residuals	12	919.09		

Table 5. Result of ANCOVA showing effects of sampling site, developmental stage of eggs and carapace length (CL) on diameter of pleopodal eggs.

	df	SS	F	P
Site	2	0.042	4.416	<0.05
Developmental stage	1	0.155	32.560	<0.001
CL	1	0.008	1.724	0.200
Residuals	27	0.133		

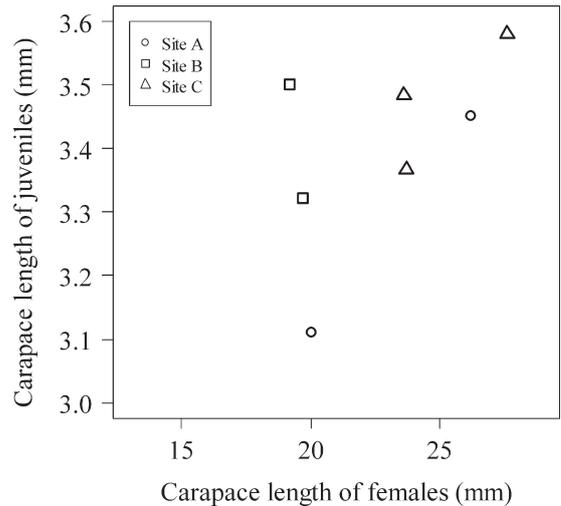


Fig. 10. Relationship between carapace length of incubated juveniles and carapace length of females of *Cambaroides japonicus* at sites A, B and C.

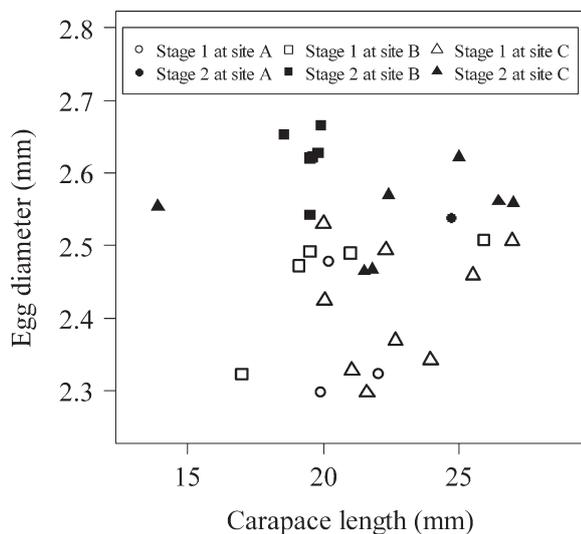


Fig. 9. Relationship between egg diameter and carapace length of *Cambaroides japonicus* for stage 1 and 2 at sites A, B and C.

群変異があることが考えられる。

本研究ではニホンザリガニの生活史形質に個体群間の変異があり、局所的な環境に依存してそれらが決定されていることが示唆された。また、本種は個体群間で遺伝的にも異なるため (Koizumi et al., unpublished), 生活史形質の個体群間変異は遺伝的変異によって生じているのかもしれない。現在ニホンザリガニの保全のために、個体群の移植がしばしば行われているが (蛭田, 2010), 水系の異なる個体群間の移植は他個体群からの遺伝子流入を招き、その生息地に適した生活史形質に悪影響を及ぼすかもしれない (Fratini et al., 2005)。また、移植された個体群の生活史形質が移植先の環境に合わないことも考えられる。そのため、本種の保全には個体群間の形質の変異と遺伝的変異を考慮する必要があると考えられる。

## 謝 辞

本研究をおこなうにあたり、多くの方のご助言とご助力をいただきました。末筆ながらここで厚くお礼申し上げます。北海道大学大学院水産科学研究院の五嶋聖治教授には論文作成時のご助言ならびに本稿のご閲覧をいただきました。また、山口篤准教授には貴重なご助言を賜

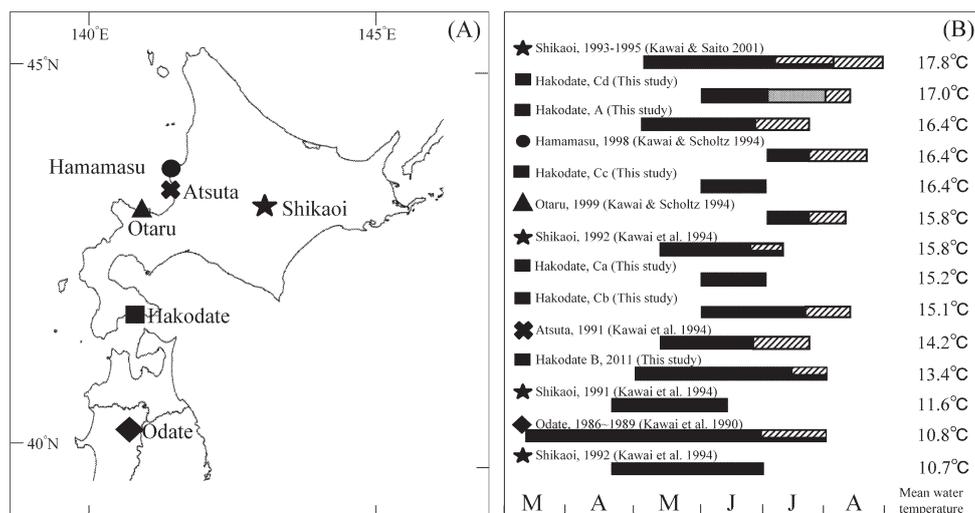


Fig. 11. (A) Map of northern Japan showing research sites listed in (B). (B) Breeding periods of *Cambaroides japonicus*. Solid bars indicate periods when ovigerous females were collected. Shaded bars indicate periods when females with juveniles were collected. Gray bar indicates when ovigerous females or females with juveniles were present.

Table 6. Summary of life history characteristics of *C. japonicus* compared with those of other crayfish species.

Species	Number of pleopodal eggs (mean ± SD)	Egg diameter (mm, mean ± SD)	Carapace length of bearing female (mm, mean ± SD)	Habitat	References
<i>Cambaroides japonicus</i>	22-75	2.13-2.5	15.2-24	east Hokkaido	Nakata and Goshima, 2004
<i>C. japonicus</i>	33-69	-	18-	Odate	Kawai et al., 1990
<i>C. japonicus</i>	33-53	(2.35 ± 0.09)	19.9-26.2 (22.7 ± 2.3)	A, Hakodate	this study
<i>C. japonicus</i>	33-71	(2.47 ± 0.10)	17.0-25.9 (20.2 ± 2.0)	B, Hakodate	this study
<i>C. japonicus</i>	54-94	(2.41 ± 0.08)	13.9-27.6 (23.1 ± 2.8)	C, Hakodate	this study

りました。John Bower 准教授には論文作成時にご助言を賜りました。本研究に際し、北海道大学大学院水産科学院底生生物学領域の院生、学部生の皆様には多大なご助力とご助言をいただきました。ここに深く感謝の意を表します。

引用文献

Austin, C.M. (1998a) Intraspecific variation in clutch and brood size and rate of development in the yabby, *Cherax destructor* (Decapoda: Parastacidae). *Aquaculture*, **167**, 147-159.  
 Austin, C.M. (1998b) A comparison of clutch and brood size in the Red Claw, *Cherax quadricarinatus* (von Martens) and the Yabby, *C. destructor* Clark (Decapoda: Parastacidae). *Aquaculture*, **167**, 135-145.  
 Beatty, S., de Graaf, M., Molonu, B., Nguyen, V. and Pollock, K. (2011) Plasticity in population biology of *Cherax cainii* (Decapoda: Parastacidae) inhabiting lentic and lotic environments in south-western Australia: Implications for the sustainable management of the recreational fishery. *Fish. Res.*, **110**, 312-324.  
 Berber, S. and Mazlum, Y. (2009) Reproductive efficiency of the narrow-clawed crayfish, *Astacus leptodactylus*, in several popu-

lations in Turkey. *Crustaceana*, **82**, 531-542.  
 Carmona-Osalde, C., Rodriguez-Serna, M., Olvera-Novoa, M.A. and Gutierrez-Yurrita, P.J. (2004) Gonadal development, spawning, growth and survival of the crayfish *Procambarus llamasii* at three different water temperatures. *Aquaculture*, **232**, 305-316.  
 Fetzner, Jr., J.W. and Crandall, K.A. (2003) Liner habitats and the nested clade analysis: an empirical evaluation of geographic versus river distances using Ozark crayfish (Decapoda: Cambaridae). *Evolution*, **57**, 2101-2118.  
 Fratini, S., Zaccara, S., Barbaresi, S., Grandjean, F., Souty-Grosset, C., Crosa, G. and Gherardi, F. (2005) Phylogeography of the threatened crayfish (genus *Austropotamobius*) in Italy: implications for its taxonomy and conservation. *Heredity*, **94**, 108-118.  
 Grandjean, F., Cornuault, B., Archambault, S., Bramard, M. and Otrebsky, G. (2000) Life history and population biology of the white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes pallipes*, in a brook from the Poitou-Charentes region (France). *Bull. Fr. Peche Piscic.*, **356**, 55-70.  
 Gouin, N., Grandjean, F. and Souty-Grosset, C. (2006) Population genetic structure of the endangered crayfish *Austropotamobius pallipes* in France based on microsatellite variation: biogeographical inferences and conservation implications. *Freshwater Biol.*, **51**, 1369-1387.

- Guan, R. and Wiles, P.R. (1999) Growth and reproduction of the introduced crayfish *Pacifistacus liniusculus* in a British lowland river. *Fish. Res.*, **42**, 245-259.
- Harhoğlu, M.M. and Duran, R.Ç. (2010) The effect of darkness on mating and pleopodal egg production time in a freshwater crayfish, *Astacus leptodactylus* Eschscholtz. *Aquacult. Int.*, **18**, 843-849.
- Hessen, D.O., Taugbøl, T., Fjeld, E. and Skurdal, J. (1987) Egg development and lifecycle timing in the noble crayfish (*Astacus astacus*). *Aquaculture*, **64**, 77-82.
- 蛭田真一 (2010) 第1章国内の保全, 第V部保全学. pp. 399-419, 川井唯史・高畑雅一(編), ザリガニの生物学, 北海道大学出版会, 北海道.
- Hubenova, T., Vasileva, P. and Zaikov, A. (2010) Fecundity of stone crayfish *Austropotamobius torrentium* from two different populations in Bulgaria. *Bulg. J. Agric. Sci.*, **16**, 387-393.
- Jones, D.R. and Eversole, A.G. (2011) Life history characteristics of the Elk River crayfish. *J. Crustacean Biol.*, **31**, 647-652.
- 川井唯史 (1996) 北海道におけるザリガニ *Cambaroides japonicus* の分布と道東での生息地の消失状況. 釧路市立博物館紀要, **21**, 5-12.
- Kawai, T. and Scholtz, G. (2002) Behavior of juveniles of the Japanese endemic species *Cambaroides japonicus* (Decapoda : Astacidae : Cambaridae), with observations on the position of the spermatophore attachment on adult females. *J. Crustacean Biol.*, **22**, 532-537.
- Kawai, T. and Saito, K. (2001) Observations on the mating behavior and season, with no form alternation, of the Japanese crayfish, *Cambaroides japonicus* (Decapoda, Cambaridae), in Lake Komadome, Japan. *J. Crustacean Biol.*, **21**, 885-890.
- 川井唯史・三宅貞祥・浜野龍夫 (1990) 分布南限のザリガニ *Cambaroides japonicus* (DeHaan, 1841) の個体数密度と再生産に関する研究. 甲殻類の研究, **19**, 55-61.
- 川井唯史・浜野龍夫・松浦修平 (1994) 北海道の小川と小湖におけるザリガニ *Cambaroides japonicus* の脱皮時期と繁殖周期. 水産増殖, **42**, 465-470.
- 古賀 崇・川井唯史 (2003) ニホンザリガニ *Cambaroides japonicus* の成長に対する水深の影響. 日本ベントス学会誌, **58**, 11-15.
- 古賀 崇・川井唯史 (2011) ニホンザリガニ *Cambaroides japonicus* の分布, 成長・生残と餌料の関係. 日本ベントス学会誌, **65**, 82-89.
- Maguire, I., Klobučar, G.I.V. and Erben, R. (2005) The relationship between female size and egg size in the freshwater crayfish *Austropotamobius torrentium*. *Bull. Fr. Peche Piscic.*, **376-377**, 777-785.
- 三宅貞祥 (1982) 原色日本大型甲殻類図鑑 (1). pp. 74, 保育社, 大阪.
- 中田和義 (2010) 第3章生理・生態—基礎生態・繁殖・整理, 第IV部環境生態学. pp. 343-396, 川井唯史・高畑雅一(編), ザリガニの生物学, 北海道大学出版会, 北海道.
- Nakata, N. and Goshima, S. (2004) Fecundity of the Japanese crayfish, *Cambaroides japonicus* : ovary formation, egg number and egg size. *Aquaculture*, **242**, 335-343.
- Nakata, K., Tanaka, A. and Goshima, S. (2004) Reproduction of the alien crayfish species *Pacifastacus leniusculus* in Lake Shikaribetsu, Hokkaido, Japan. *J. Crustacean Biol.*, **24**, 496-501.
- 西川 潮 (2010) 河川生態系のキーストーン種~雑食性エンジニアの機能的役割を解明する. 日本生態学会誌, **60**, 303-317.
- 布川雅典 (2010) 第1章在来種の生息環境, 第IV部環境生態学. pp. 293-314, 川井唯史・高畑雅一(編), ザリガニの生物学, 北海道大学出版会, 北海道.
- Rodríguez-Serna, M., Carmona-Osalde, C., Olvera-Novoa, M.A. and Arredondo-Figuero, J.L. (2000) Fecundity, egg development and growth of juvenile crayfish *Procambarus (Austrocambarus) llamasii* (Villalobos 1955) under laboratory conditions. *Aquacult. Res.*, **31**, 173-179.
- Sáez-Royuela, M., Carral, J.M., Celada, J., Pérez, J.R. and González, A. (2006) Pleopodal egg production of the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes* lereboullet under laboratory conditions : relationship between egg number, egg diameter and female size. *Bull. Fr. Peche Piscic.*, **380-381**, 1207-1214.
- Scholtz, G. and Kawai, T. (2002) Aspects of embryonic and post-embryonic development of the Japanese freshwater crayfish *Cambaroides japonicus* (Crustacea, Decapoda) including a hypothesis on the evolution of maternal care in the Astacida. *Acta Zool.*, **83**, 203-212.
- Shader, M. (1996) Factors influencing egg size in the gammarid amphipod *Gammarus insensibilis*. *Mar. Biol.*, **124**, 519-526.
- Thorson, G. (1959) Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, **25**, 1-45.
- Usio, N. (2000) Effects of crayfish on leaf processing and invertebrate colonization of leaves in a headwater stream : decoupling of a trophic cascade. *Oecologia*, **124**, 608-614.
- Usio, N. and Townsend, C.R. (2001) The significance of the crayfish *Paranephrops zealandicus* as shredders in a New Zealand headwater stream. *J. Crustacean Biol.*, **21**, 354-359.