

アユの海洋生活期における分布生態

東 健作

西日本科学技術研究所 中村分室 787-0050 高知県中村市渡川2-1-13

The Distributional Ecology of the Ayu in the Marine Life Period

Kensaku Azuma

Nishinohon Institute of Technology, Nakamura Office, 2-1-13 Watarigawa,
Nakamura, Kochi 787-0050, Japan

Abstract: The ayu, *Plecoglossus altivelis altivelis* Temminck et Schlegel, an amphidromous osmerid fish with an annual life cycle, is distributed throughout the Japanese Archipelago. This fish is one of the most important species for fresh water fisheries and recreational fishing. It spawns in the lower reaches of rivers in late autumn. Newly hatched larvae drift downstream to the sea, where they spend the winter months until ascending rivers as juveniles in spring.

In the 1980's, Senta & Kinoshita (1985) found that ayu larvae and juveniles occurred abundantly in the surf zones of sandy beaches in western Japan. This discovery spurred the research on surf zones of sandy beaches as nurseries of ayu in various parts of Japan. In these studies, the nursery ground of ayu was confirmed to be shallow waters such as surf zones of sandy beaches, but the migration pattern of ayu larvae and juveniles between surf zones and offshore waters has not been revealed. Moreover little information has been gathered on the annual fluctuations of larval distribution in the sea. Such information is essential to encourage the propagation of ayu resources in the river.

The present thesis deals with, 1) seasonal and annual changes of occurrence and developmental processes of ayu collected in surf zones of sandy beaches, 2) the larval migration of ayu in the sea (inshore migration to surf zone, diel movement in the surf zone, migration from surf zone to shallow waters, 3) annual changes of larval occurrence and stock fluctuation, and 4) the survival of released landlocked ayu in the sea using a biochemical genetic marker and the character of otolith

daily ring.

1. Occurrence of larvae and juveniles in the surf zones of sandy beaches facing Tosa Bay.

1) Seasonal occurrence

The seasonal changes of occurrence and body length of ayu larvae and juveniles were examined by conducting semimonthly collections with a small seine (1×4 m, 1 mm mesh) in surf zones of three beaches (Usa, Tanesaki and Tei) from 1981 to 1984. The occurrence period of ayu larvae and juveniles in surf zones of Tanesaki and Tei beach was prolonged for seven months between late October and mid-May, but no ayu larvae were collected in the surf zone of Usa beach in October. Ayu occurred abundantly in late November and in late January, and the peak of occurrence was different among year groups and sites. Abundance of ayu fluctuated conspicuously with the year. The body lengths of ayu ranged from 6.9 to 52.3 mm, with developmental stages consisting of larvae just after hatching and juveniles before ascending to rivers. Specimens occurred at about 10 mm BL continuously from late October to late January, but their average and maximum sizes were larger from February to May.

2) Residence term in the surf zone of a sandy beach

Ayu larvae and juveniles in the surf zone of Tei beach facing Tosa Bay, were collected 31 times with a small seine at intervals of approximately five days from November 1990 to April 1991 to elucidate their

recruitment and movement process. On the basis of seasonal variations in abundance, size, age, duration of residence, and the occurrence patterns of ayu in the surf zone, ayu larvae were classified into two groups: "short-term resident (<30 days in duration)" and "long-term resident (90-120 days)". The former consists of two types. One appeared in the surf zone abundantly from mid-November to mid-December and resided there for about one month until they reached approximately 25 mm BL. The other was born in the end of the hatched period. They occurred at larger size (20 mm<) in the surf zone and immediately disappear in the surf zone. It is likely that ayu larvae ("short-term resident"), which recruit abundantly to the surf zone, expand their distribution to the offshore at approximately 25 mm BL. On the other hand, the latter group was found after mid-December, and the population size was markedly small although they stayed continuously in the surf zone for 3-4 months until they reached approximately 40 mm BL.

3) Morphological developments

The ages of ayu larvae and juveniles collected in the surf zone of Tei beach ranged from 10 to 137 days old, with modal ages falling between 25 and 30 days old. The growth curve increased linearly until 40 days old, but their growth was delayed between 40 and 90 days old. The length variances within the specimens of the same age were larger especially in older specimens. The relative growth of head length and body depth to body length changed at 25-30 mm BL, while those of pre-anal length to body length changed at about 15 mm BL. Observation of osteological development of ayu larvae and juveniles revealed that cartilage formation progressed rapidly from 15 to 20 mm BL, and that bone formation progressed rapidly from 25 to 30 mm BL. Fundamental structures of vertical column and fin-rays were completed before 32 mm BL.

2. Early migration.

1) Diel movement in the surf zone of a sandy beach

Ayu larvae and juveniles in the surf zone of a sandy beach were sampled monthly with a small seine in the shore and offshore lines of the Shimonokae beach at 2-h intervals (4-h intervals in the offshore line) from 8:00 to following 8:00 during November 1995 and March 1996 to clarify their diel movement. During the daytime ayu migrate to the shore line at high tide, and they remove from there at low tide. In the nighttime,

however, ayu were caught constantly both at high tide and low tide. The specimens collected in the daytime were shorter in length than those collected in the nighttime. Analysis of otolith daily increments revealed the large group in the nighttime is "short-term resident" which remove from surf zone in the daytime. These phenomena suggested that ayu extend their distribution offshore in the daytime with their growth, and a portion of them return to the shore line in the nighttime.

2) Immigration to the surf zone of a sandy beach

The immigration of ayu larvae to the surf zone of a sandy beach was clarified by collecting larvae at discrete depths (surface, middle and bottom) with a conical larva net (0.5 m mouth diameter, 0.33 mm mesh) at 3-h intervals in the coastal line of 200 m offshore. Ayu larvae, which were collected at the bottom layer in the coastal line of 200 m offshore, ranged from pre-flexion larvae to post-flexion, involving flexion larvae. Most of them immigrate to the bottom layer of 200 m offshore at low tide in the nighttime. These results indicate that ayu larvae aggregate to the bottom layer in the coastal waters before they immigrate to the surf zone of a sandy beach.

3) Habitat shift from surf zone to shallow waters

The horizontal distribution of ayu larvae and juveniles was investigated by using a submerged lamp (250W) at five stations from the Shimonokae beach to 1 km offshore between December 1996 and March 1997. Six surveys yielded a total of 658 ayu larvae and juveniles. Near the shoreline, 453 larval and juvenile ayu that occupied 68.8% of the total number, were collected. At the station 100 m offshore, the catch number of ayu was reduced to one-fourth of that near the shoreline, and to one-twenty of that at 200 m offshore. Only two ayu were collected during the study period at two stations, 500 m and 1 km off the beach. However, the distribution pattern of ayu in the study area had gradually changed; most ayu under 20 mm BL were concentrated near the shoreline, yet ayu over 20 mm BL started to shift their habitat to shallow waters.

Sardine dragnet fishery is currently prospering in shallow waters of Tosa Bay. Ayu larvae and juveniles collected from the catches of shirasu (sardine and anchovy larvae) seines in January and February of 1992 were larger than about 22 mm BL, ranging mostly from 25 to 40 mm. The primary fishing ground is located within 2 km from Tei beach and its waters are

under approximately 20 m in depth. Considering both the size distribution and the collection period of ayu in the shirasu dragnet fishery, we suggest that ayu larvae expand their distribution from the surf zone to the shallow waters before reaching 25 mm BL.

3. Annual changes of larval distribution and stock fluctuations.

1) Tosa Bay

Ayu larvae and juveniles were collected with a submerged lamp (250 W) from the Shimonokae estuary and the adjacent sandy beach in their three reproductive seasons (1st: December 1996-March 1997, 2nd: December 1997-March 1998, 3rd: December 1998-February 1999). Ayu were collected abundantly both in the estuary and sandy beach in the 1st and 2nd seasons. In the 3rd season, few ayu were collected from the sandy beach, although many ayu were collected from the estuary. The daily precipitation in the 3rd hatching period (November-December) was less than that in the 1st and 2nd periods. These results suggest that the river discharge during the downstream sweep of larvae influenced the dispersion of larvae to sea.

2) Wakayama Prefecture

The abundance, size and age of ayu larvae and juveniles were investigated to clarify the distribution pattern, using samples collected with a small seine from 15 sites in surf zones in the central area of Wakayama Prefecture. The hatch-dates of ayu ranged from early October to early January, and were mainly between October and December with a peak in November. The fish that hatched from October to November had widely distributed in the survey area as far as 15-20 km from the mouth of the principal rivers, whereas those hatched in December stayed near the river mouth. The relationship between the distribution pattern of ayu and the daily precipitation during the downstream migration showed that the distance of transportation of ayu larvae from the river mouth is longer in the specimens hatched in October-November (wet months) than in those hatched in December (dry month). These facts suggest that the transportation of ayu would be affected by the river discharge at the time of the downstream migration of the newly hatched larvae to the sea.

The annual stock fluctuation of ayu was investigated through their larval and juvenile stages from November to May in the 1999, 2000 and 2001 year groups both in the coastal waters and in the Hidaka River of the cen-

tral Wakayama Prefecture. The catches of juvenile ayu by fishermen in coastal waters and the number of ayu migrating upstream the Hidaka River increased with the year group from 1999 to 2001. Thus the 2001 year group was considered to be a bumper year. Ayu larvae in the 2001 year group occurred abundantly in the surf zones around the mouth of the Hidaka River, and their sizes were larger than those of the other two year groups. These findings suggest that the amount of larval recruitment and the larval growth rate in surf zones should correspond to the level of the stock of ayu population. It is likely that many ayu larvae died in the sea before migration to surf zones, and the extent of the mortality would be an important determinant for the year-class strength.

4. Survival of offspring of released landlocked juveniles from Lake Biwa.

The survival of offspring of released landlocked ayu in the sea was examined by GPI isozyme analysis using larvae collected with a small seine in surf zone of Tanesaki beach facing Tosa Bay from October 1995 to May 1996. The *Gpi-1*¹⁰⁰ allele frequency of the larvae collected in late October fell between the frequency ranges of the landlocked and amphidromous forms. Furthermore, from the result of otolith ring analysis, 36 larvae were considered to have hatched before October 20. Their parents must have spawned them from late September to early October because it takes about 7-10 days to hatch at 20 °C. These results suggest that the sample collected in October is a simple mixture or hybrids between the landlocked and amphidromous forms. However, they are extremely smaller in number than those of the amphidromous form.

Key words: ayu; larvae and juveniles; surf zone; sandy beach; distribution; migration

緒 言

アユ, *Plecoglossus altivelis altivelis* Temminck et Schlegel, は北海道西部から南九州までの日本各地および朝鮮半島から中国南部にかけて分布し(西田, 1990), 我が国の内水面漁業における重要魚種である. 本種は, 晩秋から冬季にかけて河川下流域で産卵し, 孵化仔魚は河川を流下して海域や河口域で仔稚魚期を過ごした後, 翌春に河川に遡上して大きく成長する両側回遊魚であ

る。ただし、琵琶湖（東, 1964）や池田湖（立原・木村, 1991）および各地の人工湖（立原, 1994）には本種の陸封個体群が生息する。

海洋生活期のアユに関する研究は、1940-1950年代には静岡県（鈴木, 1942a）、愛知県三河湾（堀田, 1953）や徳島県橘湾（加藤, 1954）において、主に漁業者の曳網によって採捕された稚魚を材料として行われた。当時、アユは稚魚に成長してから沿岸浅所に接岸すると考えられており、仔魚期の分布生態に関する情報はほとんど得られていない。その後、1960年代には伊勢湾（高松, 1967）や瀬戸内海（千田, 1967）などで稚魚ネットを用いた沖合での大規模な調査が行われたが、採集尾数が少なく仔魚期の生息場所を特定するには至らなかった。

ところが、1980年代半ばになって、土佐湾の砂浜海岸砕波帯において大量のアユ仔稚魚が採集され、砂浜海岸砕波帯のような沿岸浅所が彼らの重要な生息圏となっていることが報告された（Senta & Kinoshita, 1985; 木下, 1993）。この発見を契機として、和歌山県沿岸（塚本, 1988; 塚本ほか, 1989）、宮崎県沿岸（赤崎・木本, 1990）、四万十川河口周辺（藤田, 1994, 1998）、山口県沿岸（須田・五明, 1995; 内田ほか, 1998）、大阪湾（辻野ほか, 1995）、東京湾（加納ほか, 2000）、瀬戸内海（小路・田中, 2002）などで同様の手法による調査が行われ、地域を問わず砂浜海岸の浅所がアユの生息場所となっていることが確認された。このうち、塚本（1988）および塚本ほか（1989）による和歌山県沿岸での調査は、耳石を用いた日齢解析によって海での回遊を検討した点で特筆される。

最近になって、富山湾（田子, 2002a, b, c）や四万十川河口域（高橋ほか, 1990; Takahashi et al., 1998, 1999, 2000, 2002, 2003; 高橋, 2003a）においてアユの初期生活史に関する詳細な研究が行われ、砕波帯を含む沿岸域や河口内浅所と流心部での分布や移動に関する知見も得られ始めた。しかし、アユ仔稚魚の重要な生息圏である砕波帯と他の生息圏との移動・回遊に関する知見は少なく、砕波帯に接岸するまでの過程や接岸後の回遊に関する動態は不明な点が多い。また、アユの資源変動に大きく影響すると思われる海域での出現の年変動に関する知見もこれまでほとんど得られていない。

著者は1980年代から土佐湾の砂浜海岸砕波帯において小型曳網を用いたアユ仔稚魚の調査を

継続してきた。本研究では、第1に土佐湾中央部の砂浜海岸砕波帯におけるアユの出現の季節変化、年変動、場所間の比較を行い、採集したアユの発育状態を明らかにした。次に、海域におけるアユの回遊過程を、河川から降下した仔魚が砕波帯へ接岸するまでの過程および砕波帯から移動する過程を詳細に把握した。さらに、土佐湾西部の下ノ加江川河口周辺や和歌山県沿岸の砕波帯での分布調査に基づいて、アユの分布に及ぼす孵化期間中の河川流量の影響について考察した。また、和歌山県での3年間の調査をもとに海域における仔稚魚の量的変動と遡上量との関係について検討した。最後に、河川に放流される琵琶湖産アユに由来する仔魚の海域への降下の有無について調べた結果を述べた。本研究では、以上の結果に基づいてアユの海洋生活期における分布生態を詳細に把握するとともに、海域での仔稚魚の出現および分布の年変動を解明することを目的とした。

1. 砕波帯における仔稚魚の出現

本章では、土佐湾中央部の砂浜海岸砕波帯における採集量および体長組成の季節変化を明らかにするとともに、日齢を分析することによって砕波帯での仔稚魚の滞在期間について詳細に把握する。また、外部形態の変化および骨格形成過程から砕波帯での発育状態についても検討を加えた。

材料と方法

調査は土佐湾中央部の宇佐・種崎・手結の砂浜海岸砕波帯において行った（Fig. 1）。宇佐は、浦ノ内湾湾口部の東側に位置し、海岸の勾配は緩やかで底質は細かい砂である。宇佐から北東約5 kmに仁淀川が流入する。種崎は浦戸湾湾口部に位置し、浦戸湾の湾奥部には鏡川が流入する。海岸の勾配は緩く、底質は細かい砂に玉砂利が混じる。手結は、物部川河口から東約6 kmに位置し、底質は細泥で遠浅の海岸である。手結にはアユがほとんど生息していない小河川（夜須川）が直接流入する。アユの漁獲量は仁淀川が最も多く、次いで物部川が多く、鏡川で最も少ない^{*1}。

宇佐・種崎・手結において、1981年10月から1984年5月まで（種崎では1986年5月まで）の間

*1 高知県農林水産統計

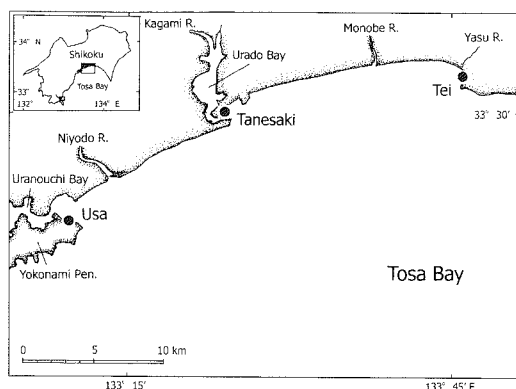


Fig. 1. Map showing the stations where ayu larvae and juveniles were collected with a small seine in the surf zones of three beaches (Usa, Tanesaki and Tei) facing Tosa Bay during 1981-1986 and 1990-1991.

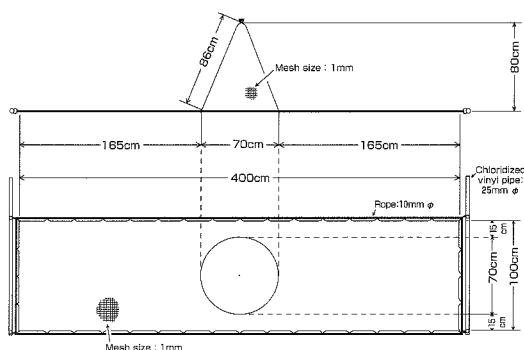


Fig. 2. The structure of a seine net used in the present study (from Kinoshita, 1986).



Fig. 3. A photograph of hauling the net along a sandy beach.

に、月1-2回の頻度で採集を行った。さらに、手結では1990年11月から1991年4月にかけて5日間隔の採集を合計31回行った。

仔稚魚の採集には、中央に袋網がついた小型

曳網（1×4 m、網目1 mm; Kinoshita, 1986）を用いた（Fig. 2）。曳網水深は概ね1 m以下で、海岸線に沿って2人で50 mの距離を曳網し、これを1曳網とした（Fig. 3）。1地点当たりの曳網数は主に4-6回であった。調査時の水温は1981年5月から、塩分は1981年12月から各地点で測定した。塩分は海水の電導度を測定し、それを塩素量に換算した後、クヌーツセン公式により求めた。ただし、1990年以降の調査では、水温塩分計（YSI社製、モデル33）を用いて塩分を測定した。

採集した仔稚魚は現場で直ちに10%海水ホルマリンで固定して持ち帰り、研究室内でアユ仔稚魚を選別・計数した。ただし、1985年以降に採集した標本は、10%海水ホルマリンで固定した後、数時間以内に80%エタノールに移し換えて保存した。

なお本論文では、産卵を開始した年をその年生まれの年群として区別した。すなわち、1981年の秋に産卵を開始し、1982年の春に遡上した個体群は1981年群とした。

外部形態の測定 1981年10月から1984年5月の間に宇佐、種崎、手結で採集された標本のうち、調査日毎に1曳網当たり最高100尾までのアユを無作為に抽出し、体長〔BL: 前脊索屈曲期および屈曲中の仔魚は脊索長（NL）；後脊索屈曲期および稚魚は標準体長（SL）〕を測定した。发育段階は Kendall et al. (1984) に従って区分した。また、1985年10月から1986年5月の間に種崎海岸で採集した466尾（7.5-49.9 mm BL）を用いて、体長（BL）・頭長（HL）・肛門前長（PAL）・体高（BD）の4部位を測定した。

日齢査定 1990年11月から1991年4月の間に手結において採集された標本のうち、調査日毎に1曳網当たり最高100尾までを無作為に抽出し、体長を測定した後、耳石（扁平石）を摘出した。耳石による日齢査定法は Tsukamoto & Kajihara (1987) に従った。採集日と日齢から孵化日を推定した。

骨格の観察 1983年12月から1984年4月の間に種崎で採集された合計105尾（9.7-48.2 mm BL）の標本を用いて骨格形成過程を観察した。これらは体長を測定した後、Dingerkus & Uhler (1977) による軟骨・硬骨二重染色法を用いて透明標本作製し、脊柱および各鰭の発達過程を観察した。骨格の名称は Matsuoka (1987) に従った。

結 果

1. 水温と塩分

宇佐・種崎・手結における3年間の水温および塩分の経月変化を Fig. 4 に示す。水温は7月から9月の間に最高となり (27.5-31.7℃), 1月または2月に最低となった (10.8-14.1℃)。調査期間中の最高水温は, 1983年8月の手結における 31.7℃ で, 最低水温は1984年1月の手結における 10.8℃ であった。一方, 塩分は10-3月には 30 psu 以上と高く, 4月から9月にかけては 30 psu 以下に低下することが多かった。

アユが採集された10月から5月までの水温と塩分をみると (Fig. 4), 10月から1月または2月にかけて水温が次第に低下したのに対して, 塩分はほぼ 30 psu 前後で安定していた。その後, 3月から5月にかけて水温は上昇し, 塩分は低下した。地点間で水温と塩分を比較すると, 水温には顕著な差はみられなかったが, 宇佐での塩分は他の2地点に比べて高く, 逆に種崎でのそれは著しく低下する時期がみられた。

2. 体長組成

本節では, 碎波帯に出現するアユの体長および発育段階を検討する。

1981年から1984年にかけて宇佐・種崎・手結で採集した仔稚魚の体長組成を年群別に示した

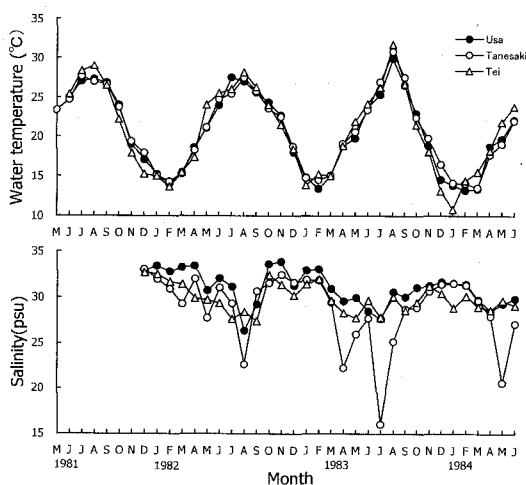


Fig. 4. Monthly changes of mean water temperatures and salinities in the surf zones of three beaches (Usa, Tanesaki and Tei) from May 1981 to June 1984.

(Fig. 5). 体長範囲は 6.9-52.3 mm で, 前屈曲期仔魚から遡上直前の稚魚まで海洋生活期のほぼすべての体長のものが採集された。体長のモードは地点間および年群間で異なったが, 20 mm を超えることはほとんどなく, 15 mm 前後にみられることが多かった。また, いずれの地点とも 20 mm 以上に小さなモードがみられることが多かったが, 年または地点によって大きな方のモードが不明瞭なこともあった。いずれの地点でも 10 mm 以下の個体は 2% 以下と少なく, 30 mm 以上の個体もほぼ 5% 以下であった。

3年間の標本に基づく体長組成をみると (Fig. 6), 宇佐では 12-14 mm に大きな山が認められ, 20-22 mm にも小さな山が認められた。種崎では 18-20 mm に大きな山が認められ, やや不明瞭であるが 25 mm 前後にも小さな山が認められた。手結では 16-18 mm に大きな山があり, 26-28 mm に小さな山が認められた。このように, 体長モードは地点間でやや異なったものの, 体長組成は3地点とも2峰型を示すことが多く, 最初の大きな山には 20 mm 未満にモードが認められ, もう一つの小さな山には 20-30 mm の間にモードが認められた。

3. 季節変化および場所間の比較

前節において, 海洋生活期のほぼすべての体長のアユが碎波帯に出現することが分かった。仔稚魚の体長組成が2峰型を示したことから, 碎波帯には異なる個体群が出現する可能性がある。これらがどのような個体群であるのかをみるために, 碎波帯での採集量や体長の季節変化および場所間の違いについて検討する。

1) 季節変化

出現期間およびその盛期をみるため, 宇佐・種崎・手結におけるアユの採集量と体長の季節変化を Fig. 7 に示す。宇佐における出現期間は11月から5月までの間で, 10月には1尾も採集されなかった。出現盛期は, 1981年群では1月下旬, 1982年群では12月上旬, 1983年群では11月下旬であった。種崎における出現期間は10月から5月までの間で, 盛期は1981年群では12月下旬, 1982年群では12月上旬, 1983年群では11月下旬であった。手結でも, 10月から5月にかけてアユが採集された。盛期は1981年群では1月上旬, 1982年群では12月下旬, 1983年群では1月下旬であった。宇佐を除けばアユの出現期間は10月から5月までの7ヶ月間であった。採集量は11月か

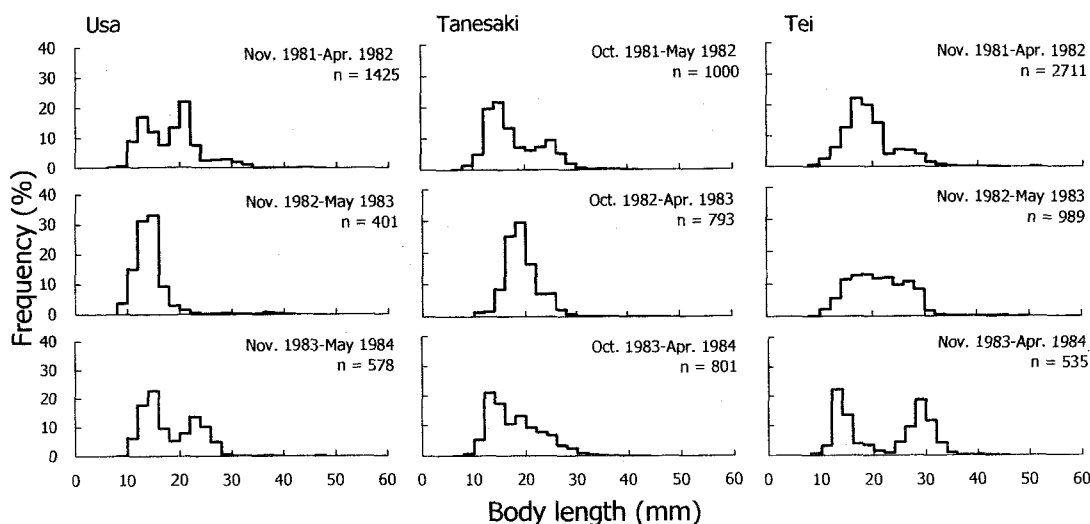


Fig. 5. Comparisons of length frequencies of ayu collected with a small seine in the surf zones of three beaches (Usa, Tanesaki and Tei) among 1981-1983 year groups.

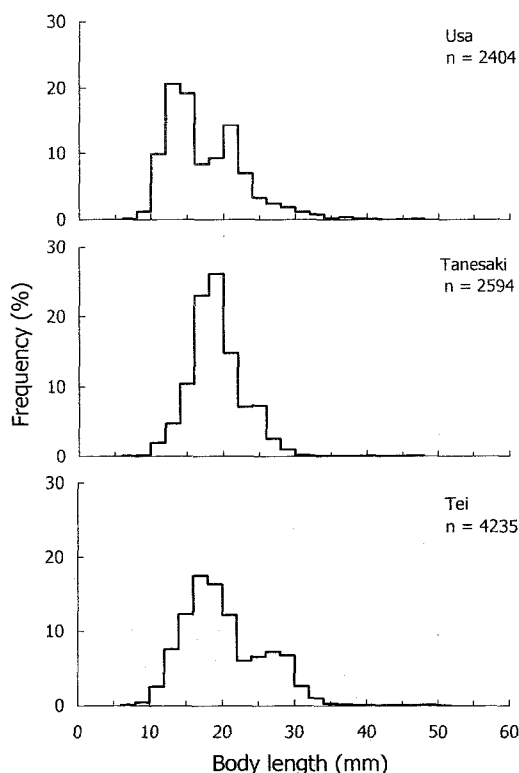


Fig. 6. Comparisons of length frequencies of ayu collected with a small seine in the surf zones of three beaches (Usa, Tanesaki and Tei) from October 1981 to April 1984.

ら1月の間に多く、その後2月を中心として一旦減少するが、3月以降に再び増加する年が多かった。

体長の季節的推移をみると、10月下旬から1月下旬までの3ヶ月間はいずれの地点でも10 mm前後の小型個体が連続して採集された。この間平均体長は約15 mm前後で推移し、大きな変化はみられなかった。2月から5月までは平均体長および最大体長とも増加傾向を示した (Fig. 7)。このように、10月から1月まで10 mm前後の小型個体が継続的に碎波帯に出現し、その後次第に成長した個体が出現し始めることが分かった。このように、出現期間前半のもの (10-1月) と後半のもの (2月以降) の間で採集量や体長の季節変化に相違がみられ、前半と後半の個体群はそれぞれ体長組成でみられた2つの山に相当する (Fig. 6)。

2) 場所間の比較

本項では、碎波帯での仔稚魚の出現が年群間および場所間でどのように変動するのかを検討する。

3年間の宇佐・種崎・手結における採集量を Fig. 8 に示す。3地点を平均すると、1981年群 (138尾/曳網) および1982年群 (243尾/曳網) に比べて1983年群の採集量は43尾/曳網と非常に少なかった。調査年によって、採集量の多い地点は異なり、1981年群では手結での採集量 (237尾/曳網) が最も多かったが、1982年群では種崎での採集量 (466尾/曳網) が著しく多かった。1983年群は3地点とも採集量が少なかった。3年間で

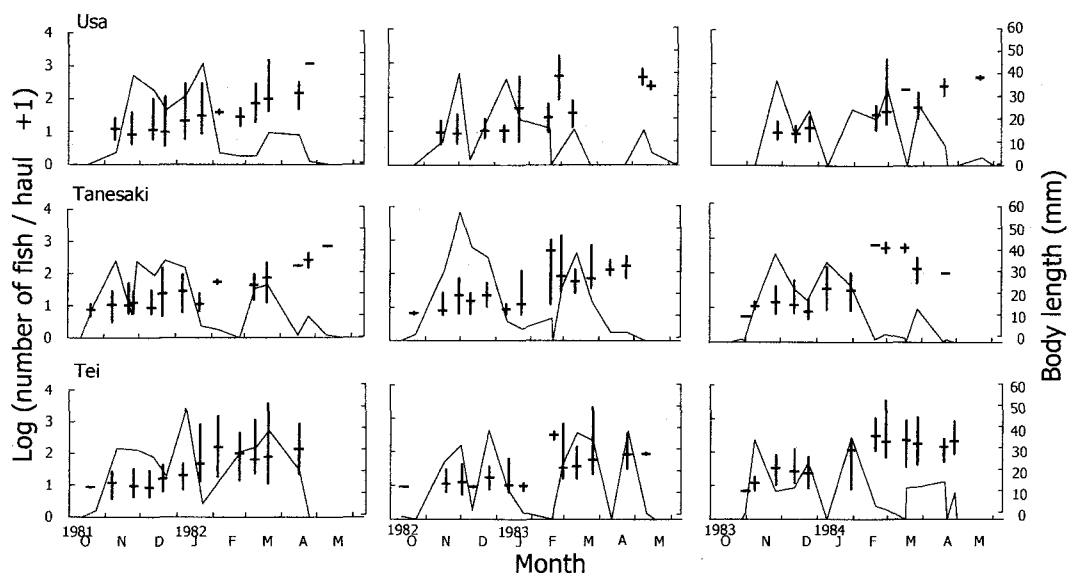


Fig. 7. Seasonal occurrence curves of ayu collected with a small seine in the surf zones of three beaches (Usa, Tanesaki and Tei) from October 1981 to May 1984. Horizontal and vertical bars in the figures indicate the means and ranges of body length, respectively.

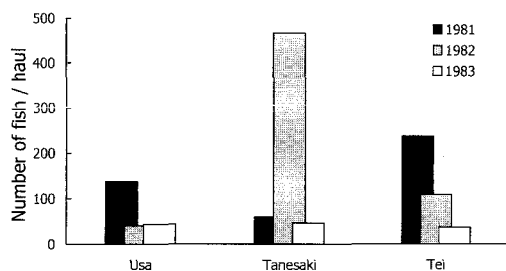


Fig. 8. Annual fluctuations of abundance of ayu collected with a small seine in the surf zones of three beaches (Usa, Tanesaki and Tei) from October 1981 to May 1984.

平均すると、宇佐での採集量（74尾/曳網）は種崎（191尾/曳網）や手結（128尾/曳網）に比べてやや少なかった。以上のように、砕波帯でのアユの採集量は地点間で異なり、年変動も顕著にみられることが分かった。

4. 滞在期間の推定

前節までで、砕波帯におけるアユの体長組成や出現の季節変化を明らかにした。その結果、前半と後半で異なる個体群が砕波帯に出現していることが明らかとなった。アユの耳石には日周輪が形成されることが確認されている (Tsukamoto & Kajihara, 1987)。本節では、手結で5日毎に採集した標本の日齢を分析することによ

って砕波帯でのアユの滞在期間を詳細に探究し、砕波帯への加入と離散の実態を解明する。

1) 採集量と体長の季節変化

手結での採集量と体長の季節変化をみるため、5日毎の採集量および体長の変化を Fig. 9 に示す。アユは、11月中旬から12月中旬の間に大量に出現し、この1ヶ月間の採集量は全体の約93%に相当した。しかし、12月中旬から3月中旬までの採集量はわずか約2%に過ぎなかった。その後、採集量は3月下旬に一時的に増加し、全体の約5%に相当する個体がこの時期に採集された。4月以降の採集量は著しく少なく、全体の約0.1%が採集されたのみであった。平均体長は、11月から2月までは大きな変化は見られず、3月以降に増加傾向を示し始めた。水温は最低12.8℃（2月下旬）から最高22.2℃（4月下旬）の間を変動し、塩分は最低7.9 psu（4月上旬）から最高30.7 psu（12月下旬）の間を変動した。手結における仔稚魚の出現様式は、前節で述べた3年間の調査結果とほぼ一致した。

2) 日齢と成長

次に、手結で5日毎に採集した仔稚魚の日齢範囲、日齢組成および成長過程をみる。アユの日齢範囲は10-137日齢であった。日齢組成の大きな山は25-30日齢にみられ、45-55日齢にも小さな山が認められた (Fig. 10)。このように日齢組成

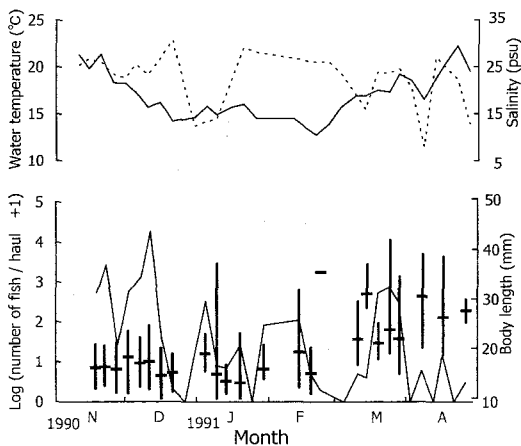


Fig. 9. Seasonal occurrence curve of ayu collected with a small seine in the surf zones of Tei beach from November 1990 to April 1991 (modified Azuma et al., 2003 a). Horizontal and vertical bars in the figures indicate the means and ranges of body length, respectively. Solid and broken lines indicate water temperature and salinity, respectively.

は2峰型を示した。日齢と体長の関係をみると (Fig. 11), 孵化後約40日齢まではほぼ直線的に体長が増大し, 40日齢で20 mm前後に達した。しかし, その後約90日齢まで体長の伸長は停滞し, 90日齢以降になって再び体長が増大した。個体間の成長差は高齢個体ほど大きくなり, 120日齢での体長範囲は25-40 mmと個体によって大きな差がみられた。

3) 体長・日齢・孵化日の推移

本項では, 手結で5日毎に採集したアユの体長・日齢・孵化日の推移を分析し, 碎波帯への加入期間と滞在期間の詳細を検討する。手結で採集したアユ仔稚魚の孵化日組成を Fig. 12 に示す。孵化期間は1990年10月11日から2月23日までの4ヶ月以上に及び, 孵化盛期は11月上旬から中旬であった。日齢査定を行った個体の90%は11月下旬までに孵化した個体であった。1月中旬にも小さなピークが認められた。

採集量を反映させた体長分布, 日齢組成および孵化日組成の季節変化を Fig. 13 に示す。アユは10-15 mmで出現し始め, この体長範囲の個体の出現は11月中旬から2月中旬までの3ヶ月間継続した。11月中旬から1月下旬の間に採集されたアユの体長はほぼ10 mmから25 mmまでで, 25 mmを超える個体はほとんど採集されなかった。2月中旬になって25 mmを超える個体が採集され始め, 時期とともに次第に大きくなり, 3月下旬には40 mmを超える個体が採集された。一

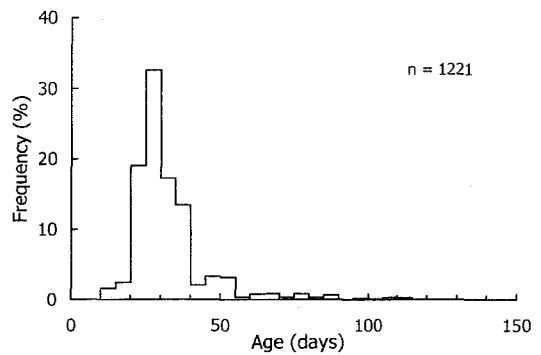


Fig. 10. Age frequency of ayu collected with a small seine in the surf zone of Tei beach from November 1990 to April 1991.

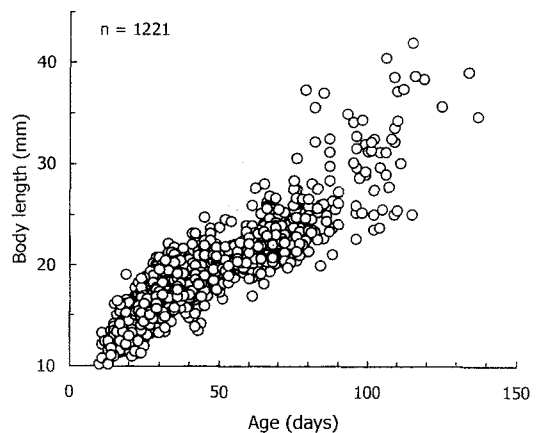


Fig. 11. Relationship between age and body length of ayu collected with a small seine in the surf zone of Tei beach from November 1990 to April 1991.

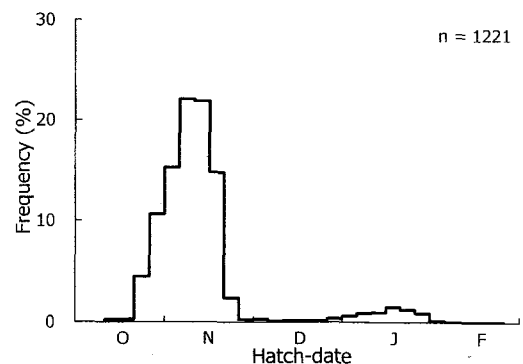


Fig. 12. Hatch-date frequency of ayu collected with a small seine in the surf zone of Tei beach from November 1990 to April 1991 (modified Azuma et al., 2003 a).

方, 11月中旬から1月下旬までに採集されたアユの日齢は10日齢から55日齢の範囲内にあり, 大

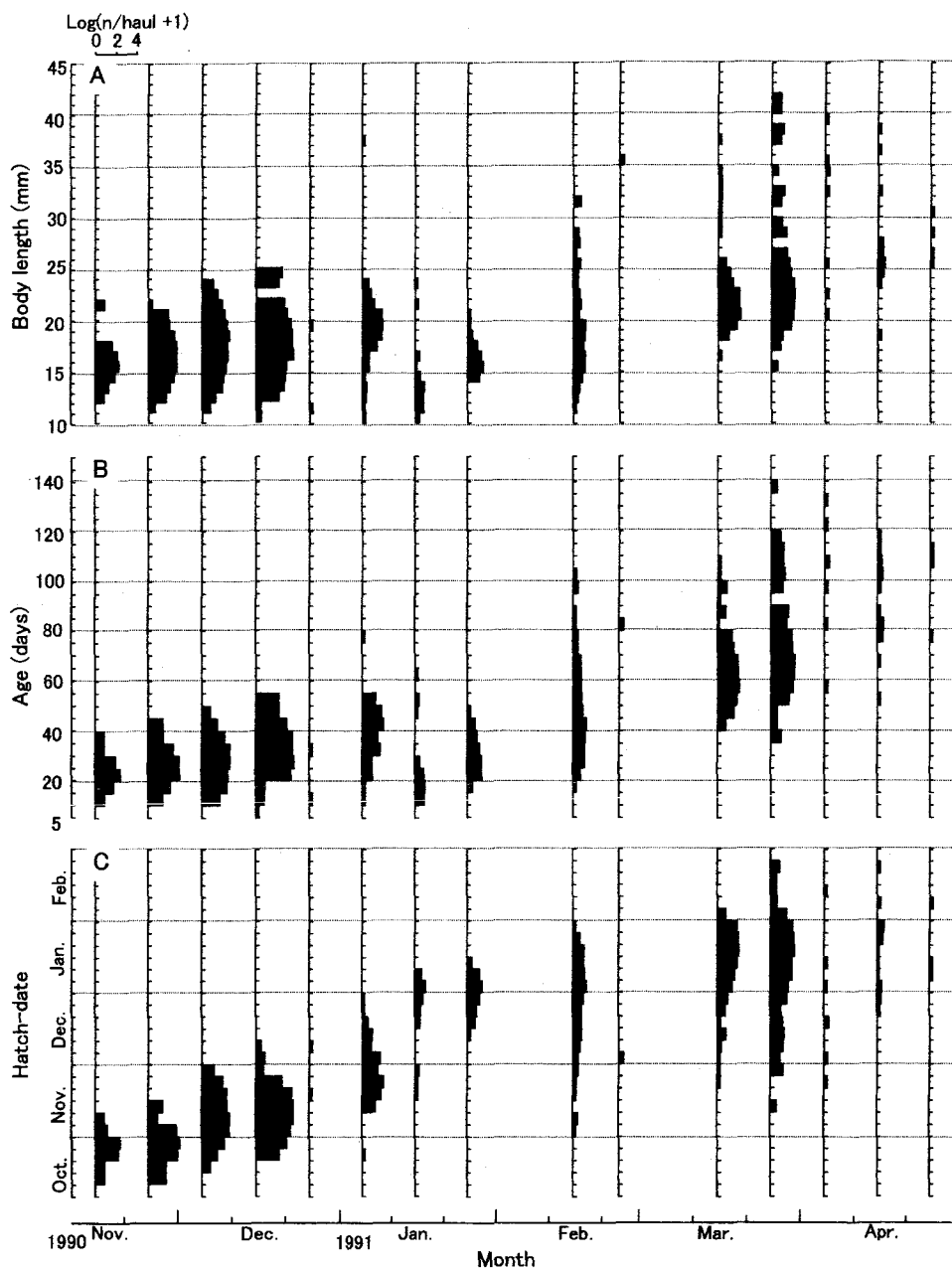


Fig. 13. Seasonal changes in the body length (A), age (B) and hatch-date distributions (C) of ayu collected with a small seine in the surf zone of Tei beach from November 1990 to April 1991 (Azuma et al., 2003 a). The histograms in this figure are shown by pooled of 10-day duration.

きな変化はみられなかった。55日齢を超える個体は2月中旬になって採集され始めた。3月下旬には137日齢の高齢個体が採集された。

孵化日の季節変化をみると (Fig. 13), 体長・日齢に大きな変化がみられなかった11-1月の間

は孵化日が時期を追って後にずれていた。2月中旬以降になると孵化日がほぼ連続し始め、同じ孵化日をもつ個体が継続して採集されるようになった。同一孵化日を持つ個体の出現期間を滞在期間とすると、アユの滞在期間は孵化日によ

って異なり、11月中旬までに孵化した個体の出現期間は、11月中旬から12月中旬までの約1ヶ月間と短かった。一方、11月下旬以降に孵化した個体は12月下旬以降から約3-4ヶ月間にわたって出現した。ただし、2月初旬以降に孵化した個体は高齢（約40日齢）で砕波帯に出現し、それらの出現期間は1-2ヶ月と短かった。

4) 孵化期間に基づく体長組成

各個体の孵化日を旬別に区分した11のグループについて、グループ間で体長組成を比較した (Fig. 14)。10月下旬から11月下旬までに孵化した個体（前期群）はほぼ 10 mm から 25 mm までの範囲内にあって、モードは 15 mm から 19 mm の間にみられた。しかし、12月上旬から1月上旬にかけて孵化した個体（後期群）の体長は、10 mm から 40 mm 以上までと範囲が広く、25 mm 以上の個体の割合は 8.3-36.4% であった。1月中旬から2月上旬までに孵化した個体（末期群）はほぼ 20 mm から 25 mm までの間にあって、15 mm 以下および 25 mm 以上の個体は少なかった。このように、前期群と後期群はそれぞれ体長範囲が異なり、前者の滞在期間が短く、後者の滞在期間が長いことを裏付けている。他方、末期群（1月中旬-2月上旬孵化）は、砕波帯への加入時の体長が 20 mm 以上と大きく、前期群や後期群と比べて大サイズで砕波帯に加入することが明らかとなった。

5. 砕波帯での発育状態

前節までで砕波帯に出現するアユの出現様式は3群に分けられ、孵化時期によって滞在期間や加入サイズが異なることが分かった。本節では、成長や骨格形成からみたアユの発育状態と砕波帯における出現との関わりを検討する。

1) 相対成長

発育過程における形態変化をみるため、頭長 (HL)、肛門前長 (PAL)、体高 (BD) の体長に対する比率の変化を Fig. 15 に示す。

頭長 (Fig. 15A) 10 mm から 25 mm にかけて約 0.13 から約 0.22 に急激に増加した。25 mm 付近に変曲点が認められ、その後は緩やかな増加となった。45 mm で約 0.25 に達した。

肛門前長 (Fig. 15B) 10 mm から 15 mm にかけて増加するが、15 mm 前後に変曲点が認められた。その後体長の増加とともに減少し、45 mm で約 0.70 となった。

体高 (Fig. 15C) 10 mm から 30 mm 前後まで約

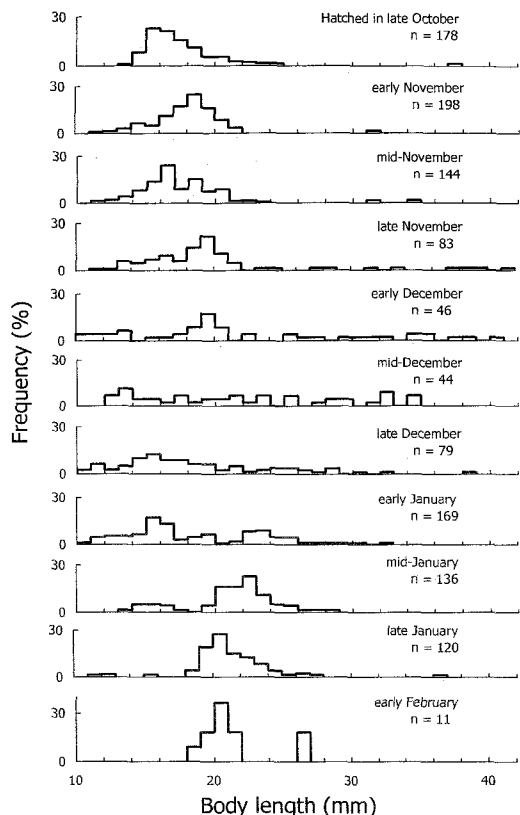


Fig. 14. Length frequencies of ayu grouped by 10-day intervals of hatch-date in the surf zone of Tei beach from late October to early February (modified Azuma et al., 2003 a).

0.06 から約 0.10 に増加し、その後体高は急に増加し、45 mm 前後で約 0.17 に達した。

以上をまとめると、外部形態の相対成長は、肛門前長で 15 mm 前後に変曲点がみられたほかは、頭長・体高では 25-30 mm において変曲点がみられ、15 mm 前後および 25-30 mm 前後で体型に大きな変化が生じることが分かった。前者は砕波帯で大量に採集される前期群（短期滞在群）の平均的な体長であり、後者は前期群（短期滞在群）の最大体長にほぼ相当する。

2) 骨格形成

本項では、特に遊泳能力に関係する骨格部位として脊柱および鰭の発達過程を明らかにする。脊柱 (Fig. 16) 神経弓門は約 15 mm で軟骨が形成され始め、約 20 mm で定数に達し、約 25 mm で骨化した。血管弓門は神経弓門よりやや早く 12 mm 前後から軟骨が形成され始め、約 15 mm で定数に達した。血管棘の骨化は神経棘とほぼ同

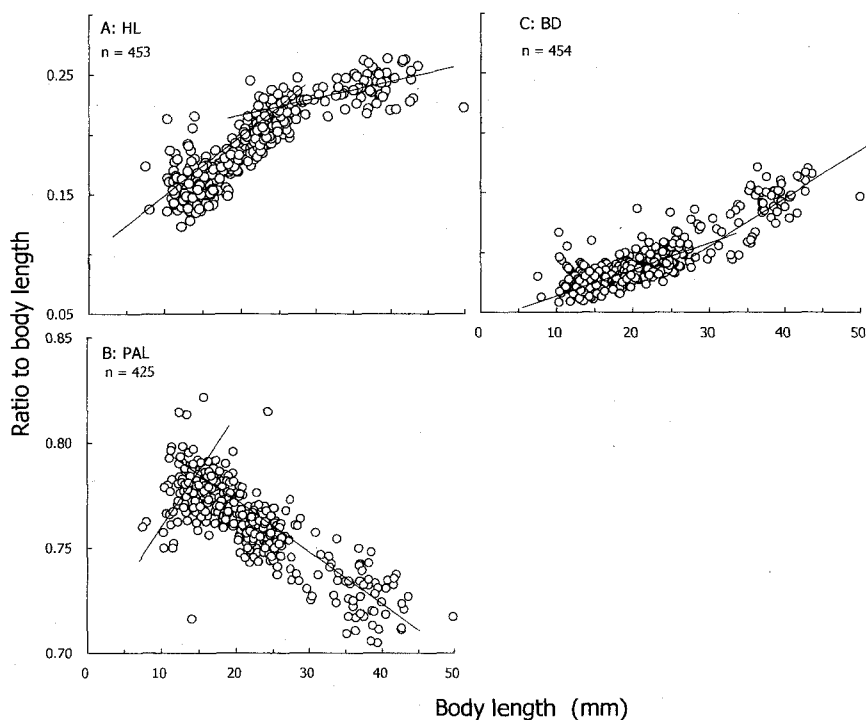


Fig. 15. Relative growth of three parts to body length in ayu collected with a small seine in the surf zone of Tanesaki beach from October 1985 to April 1986.

体長で完了した。椎体は 23 mm から 25 mm にかけて急速に骨化した。肋骨は約 30 mm で骨化した。担鰭骨および鰭条 (Figs. 17-18) 背鰭遠位担鰭骨の軟骨形成は約 18 mm で完了し、約 26 mm で骨化した。臀鰭遠位担鰭骨の軟骨形成は約 16 mm で完了し、約 27 mm で骨化した。胸鰭輻射骨の軟骨形成は約 26 mm で定数に達し、約 28 mm で骨化した。腹鰭近位担鰭骨は約 21 mm で軟骨化し、約 31 mm で骨化した。以上のように、各鰭担鰭骨の主な構成要素は 30 mm 前後までにほぼ骨化することが分かった (Fig. 17)。

次に、鰭条の形成過程を Fig. 18 に示す。尾鰭軟条は約 14 mm で定数に達した。尾鰭軟条の分枝は約 14 mm から開始し、分枝軟条は次第に増加した。臀鰭軟条は約 16 mm で定数に達し、軟条の分枝は約 22 mm で開始し、その後分枝軟条は次第に増加し、約 31 mm で定数に達した。背鰭軟条は約 19 mm で定数に達し、ほぼ同体長で軟条が分枝し始め、約 31 mm で分枝は完了した。腹鰭軟条数は、約 24 mm で定数に達し、約 34 mm で分枝し始め、次第に分枝軟条数は増加した。胸鰭軟条数は約 31 mm で定数に達し、40 mm 以上で分枝し始めた。以上のように、軟条の定数

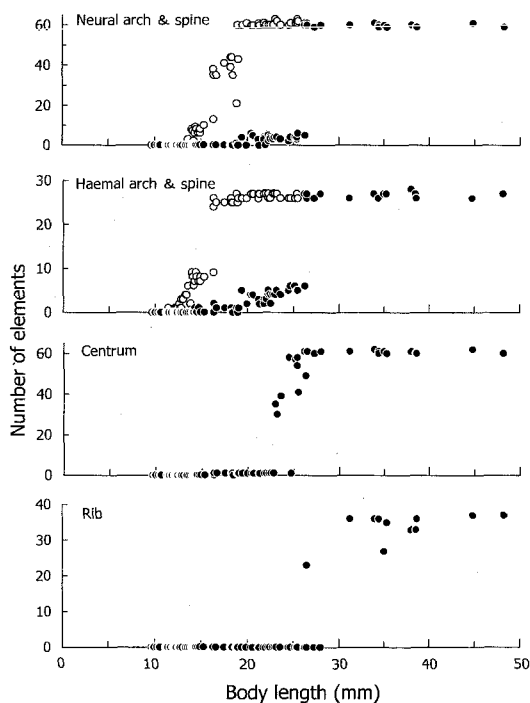


Fig. 16. Development of vertebral column in ayu collected with a small seine in the surf zone of Tanesaki beach from December 1993 to April 1994. Open and closed circles indicate cartilage and bone, respectively.

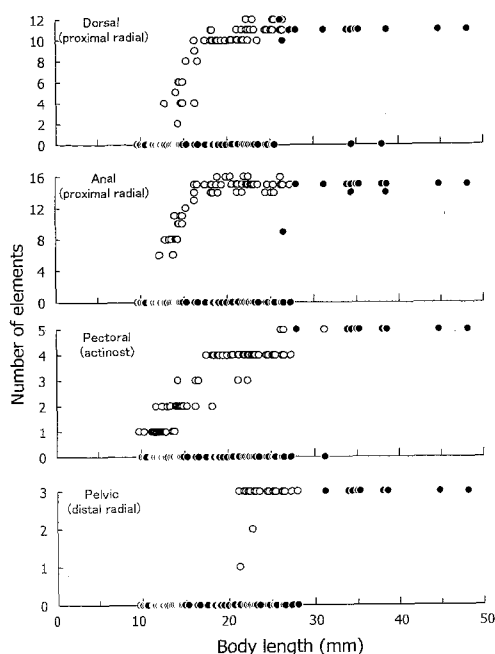


Fig. 17. Fin supports. Otherwise same as in Fig. 16.

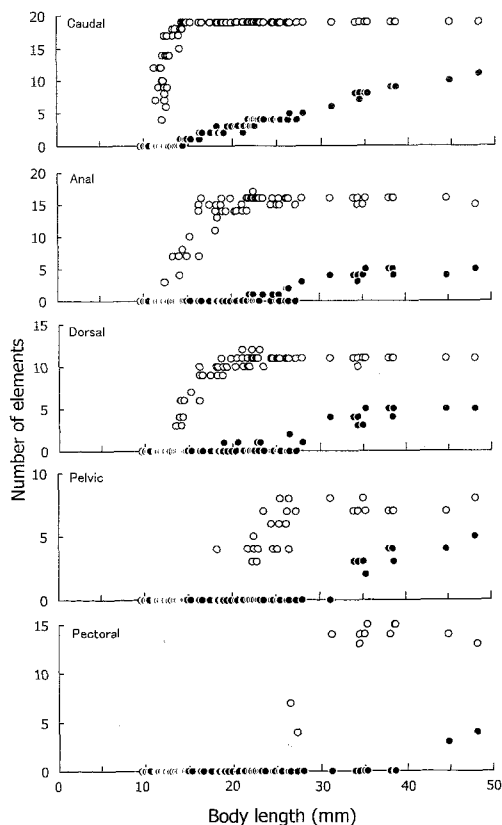


Fig. 18. Fin rays. Otherwise same as in Fig. 16.

化は、尾-臀-背-腹-胸鰭の順で完了し、全鰭の軟条および臀鰭と背鰭の分枝軟条数は約 30 mm で定数化することが分かった (Fig. 18)。

骨格形成の段階性 上記の計数形質とそれ以外の部位とを合わせた骨格の発達過程を模式的に Fig. 19 に示す。また、Matsuoka (1987) に従ってある体長における軟骨形成および骨化の累積百分率を Fig. 20 に示す。軟骨形成は 15 mm から 20 mm にかけて急速に進行し、20 mm までに多くの部位で定数に達した (Figs. 19-20)。一方、骨化は 25 mm から 30 mm にかけて急速に進行し、約 32 mm までに脊柱および鰭条の基本構造は完成することが分かった (Figs. 19-20)。

考 察

土佐湾の砂浜海岸砕波帯で3年間に得られた仔稚魚の体長範囲は 6.9-52.3 mm であり、前屈曲期仔魚から遡上直前の稚魚まで海洋生活期のほぼすべての体長の個体が含まれていた (Figs. 5-6)。アユの出現期間は10月から5月までの約7ヶ月間であり、盛期は11-1月の間にみられた (Fig. 7)。砕波帯における体長範囲、出現期間および盛期は、Senta & Kinoshita (1985) の報告とほぼ一致した。採集量は種崎や手結に比べて塩分が高い宇佐で少なく (Fig. 8)、この傾向は砕波帯に集まる多くの表層性仔稚魚が高鹹な地点で少ないことと一致している (木下, 1993, 1998)。また、アユの採集量は年群間で大きく変動した (Fig. 8)。

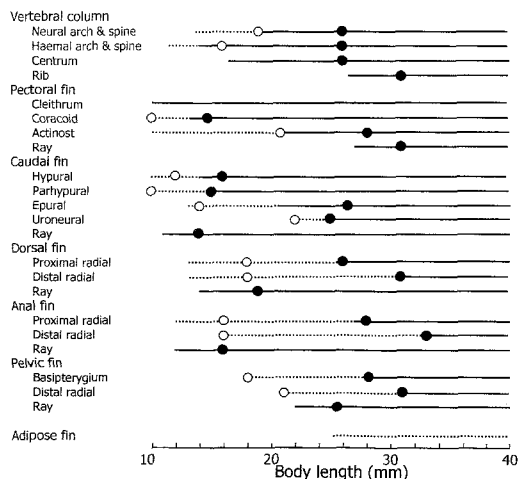


Fig. 19. Developmental sequences of the vertebral column and fins in ayu. Broken and solid lines represent cartilage and bone, respectively. Open and solid circles indicate full completion of cartilaginous and ossified structures, respectively.

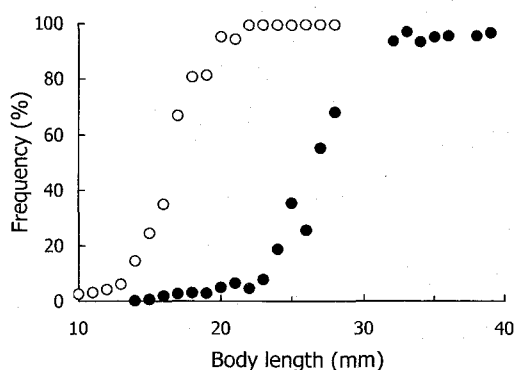


Fig. 20. Relative cumulative frequencies of vertebral column and fins to body length in ayu in the surf zone. Open and solid dots indicate cartilage and bone, respectively.

この要因として、孵化仔魚の降下量、砕波帯に接岸するまでの減耗の程度、他地域への逸散の程度などが調査年によって変化することが考えられる。

日本各地の砂浜海岸や干潟域におけるアユの出現期間（体長）は、和歌山県（塚本, 1988; 塚本ほか, 1989）では10-5月（4-52 mm）、宮崎県（赤崎・木本, 1990）では10-11, 3-5月、大阪湾（辻野ほか, 1995）では11-3, 5月（15.5-72.9 mm, ただし全長）、山口県（内田ほか, 1998）では10-5月（12.05-84.20 mm, ただし全長）、東京湾（加納ほか, 2000）では11, 3-5月（12.2-64.8 mm）、有明海（日比野ほか, 2002）では11-12, 2月（9.8-29.3 mm）、瀬戸内海（小路・田中, 2002）では11-3月（26.9-32.9 mm）、富山湾沿岸（田子, 2002a）では10-1月（6-33 mm）である。これらのうち、和歌山県（塚本, 1988; 塚本ほか, 1989）、宮崎県（赤崎・木本, 1990）および山口県（内田ほか, 1998）での出現期間は土佐湾のそれと一致している。また、多くの海域において広範な体長のアユが採集されていることから、砂浜海岸がアユにとって長期間の生息場所となることが窺われる。砂浜海岸砕波帯に出現する仔稚魚は体長範囲や日齢範囲が狭く、滞在期間の短い魚種が多いのに対して（Modde & Ross, 1981; 木下, 1993）、アユの砕波帯での出現期間の長さは、砕波帯を成育場とする仔稚魚の中で特異であると言える。

富山湾の砂浜海岸砕波帯でのアユ仔稚魚の出現期間は3ヶ月間であり（田子, 2002a）、土佐湾の砂浜海岸砕波帯での出現期間（約7ヶ月）に比べて明らかに短い。土佐湾西部の四万十川におけるアユの孵化仔魚の降下期間は10月下旬から2月

中旬であり、盛期は11月中旬である（Takahashi et al., 1999）。四万十川に近い下ノ加江川でのアユの孵化仔魚の降下期間や盛期もほぼ同様であった（Ⅲ章）。他方、富山湾に流入する庄川におけるアユの孵化仔魚の降下期間は10月上旬-12月上旬であり（田子, 1999a）、土佐湾に比べてやや早く孵化仔魚が降下し始め、2ヶ月程度早く終了する。以上のように、富山湾の河川におけるアユの孵化仔魚の降下期間は土佐湾の河川に比べて短いために、砕波帯への仔魚の加入期間も土佐湾に比べて短くなると推測される。また、土佐湾の砂浜海岸砕波帯の最低水温は10℃を下回らないのに対して（Fig. 4）、富山湾では2月には10℃以下に低下するとされている（田子, 2002a）。富山湾の砂浜海岸では砕波帯の水温が10℃以下に低下すると、砕波帯沖の浅海域に移動することが報告されており、砕波帯の最低水温の違いが砕波帯での出現期間に関連している可能性も指摘されている（田子, 2002a）。以上から、土佐湾と富山湾の砂浜海岸におけるアユの出現期間の違いは、両地域の河川での孵化期間の長短や砕波帯での水温条件の違いが関係していると考えられる。

本研究において、砕波帯で採集したアユ仔稚魚の体長組成は2峰型を示し、最初の大きな山は20 mm未満にみられ、もう一つの山は20-30 mmの間にみられた（Figs. 5-6）。10月から1月にかけて平均体長がほとんど変化しないのに対して、2月以降には平均体長が増加傾向を示したことから（Fig. 7）、前者と後者の個体群はそれぞれ滞在期間が異なることが示唆された。5日毎に採集した標本の日齢を分析して、砕波帯でのアユ仔稚魚の滞在期間を推定した結果（Fig. 13）、大きな加入が継続する間は短期間（約1ヶ月）しか砕波帯に滞在しないのに対して（前期群）、大きな加入が終了する頃から長期間（3-4ヶ月）砕波帯に滞在し続けるようになり（後期群）、両者は孵化時期によって区別されることが明らかとなった。塚本（1988）、塚本ほか（1989）やTakahashi et al.（2002）も孵化時期によって砕波帯や河岸浅所におけるアユ仔稚魚の滞在期間が変化することを明らかにしており、アユの砕波帯における滞在期間の変化は浅海域における回遊の基本原則と言える。このうち、前期群（短期滞在群）は大きな加入が継続する時期に出現し（Fig. 13）、その間は砕波帯内の仔魚密度も急激に上昇することが予想される。前期群（短期滞在群）は砕波帯から短期間で離れることによって砕波帯での仔魚密度を低下させ、個体間の競合を緩和させ

ている可能性が考えられる。

砕波帯におけるアユの出現様式は、前期群（短期滞在群）と後期群（長期滞在群）に大きく分けられたが、本研究ではさらに孵化末期の個体群（末期群）が両者とは異なる出現様式を示すことを指摘した。末期群は加入時の体長が20 mm前後と大きく、滞在期間は1-2ヶ月と短かった（Figs. 13-14）。これら末期群の存在は、和歌山県の砂浜海岸（塚本ほか, 1989）や河口域（Takahashi et al., 2002）においても報告されており、本研究で初めて明らかにされた知見である。土佐湾の砂浜海岸砕波帯では、末期群が出現する3-4月に砕波帯での出現量が一時的に増加することが報告されており（Senta & Kinoshita, 1985; Azuma et al., 2003）、同様の現象が本研究においても確認された。従って、これら末期群の砕波帯への回遊は土佐湾では普遍的な回遊様式の一つであると言える。これらは水温が最も低下する1月中旬から2月に孵化したものであり（Fig. 4）、孵化時期の遅れた個体は成長速度が低下することが知られている（Tsukamoto et al., 1987; Takahashi et al., 2000）。末期群は、初期成長が遅れたために砕波帯への加入時期が遅れたとも考えられるが、砕波帯に接岸するまでの末期群の生息場所は明らかにできなかった。

手結で採集したアユの成長過程をみると、40-90日齢（20-30 mm BL）で成長の遅滞が認められた（Fig. 11）。一方、飼育下ではアユ仔稚魚の成長過程はほぼ直線で近似できることが報告されている（Fukuhara & Fushimi, 1986）。また、四万十川河口域で採集されたアユ仔稚魚の成長も孵化月別にまとめるとほぼ直線で近似される（Takahashi et al., 2000）。前述したように、40日齢までの個体は前期群と後期群が含まれるが、成長遅滞が認められた40-90日齢の個体の大半は後期群である。孵化日が遅れた個体は成長速度が低下することを考え合わせると（Tsukamoto et al., 1987; Takahashi et al., 2000）、Fig. 11 でみられた40日齢以降の成長遅滞は前期群に比べて後期群の成長速度が低下したことによる現象であると言える。

砕波帯でのアユの発育状態をみると、15 mm前後で体長/肛門前長比に変化がみられ（Fig. 15）、尾鰭軟条が定数に達するとともに（Fig. 18）、尾骨の各部位の軟骨形成が完了した（Fig. 19）。その後、15-20 mm で軟骨形成が急速に進行する（Fig. 20）。鰭条や骨格の形成過程は、飼育魚のそれとはほぼ一致した（隆島, 1976）。軟骨形成が急速に進む時期は、夜間に鰓内ガスを保有し始め

る体長と一致し（北島ほか, 1998）、視覚閾値が上昇する時期でもある（Kawamura et al., 1984）。さらに、アユ仔魚は全長15 mm以上で遊泳速度が著しく増加することが報告されている（岩井, 1977）。先に述べたように、砕波帯で採集されるアユの体長組成は20 mm以前（多くは15-20 mm）と20-30 mmの2峰型を示す（Fig. 6）。軟骨形成が急速に進行する時期（15-20 mm）は採集量が多い最初の山に相当し、骨化が急速に進行する時期（20-30 mm）はもう一つの小さな山にほぼ相当する（Fig. 20）。砕波帯での出現との関係でみれば、前期群は軟骨形成がほぼ完了して骨化が進行する時期（25 mm前後）までに砕波帯から離れる（Fig. 13）。骨化が急速に進行する時期（20-30 mm）は仔魚から稚魚への移行期でもあり（Fukuhara & Fushimi, 1986）、消化機能も発達する（田中, 1972）。このようにアユの発育に伴う体型の変化や骨格形成過程は砕波帯への加入時期や離散時期に関連しており、発育状態の変化が生息場所の移行を保障していることが示唆された。

II. 回 遊

I章で、砕波帯でのアユの出現様式は孵化時期によって前期群・後期群・末期群の3つに区分されることが明らかとなった。本章では、砕波帯での昼夜分布、砕波帯に接岸するまでの分布様式、および砕波帯から沖合にかけての分布様式をみることによって、砕波帯と他の生息圏との回遊、特に砕波帯から短期間で離れる前期群の動態を明らかにする。

材 料 と 方 法

1. 砕波帯での昼夜採集

砕波帯におけるアユの昼夜分布をみる目的で、1995年11月から1996年3月までの間に各月1回、下ノ加江海岸の砕波帯（Fig. 21, St. S）において昼夜連続採集を行った。採集方法はI章と同様である。1曳網当たりの曳網距離は50 mまたは100 mとし、合計150 mの距離を曳網した（I章, Fig. 3）。本節では砕波帯をさらに細分化して、汀線際（水深1 m以浅、以下汀線）と汀線から50 m沖（水深約1 m、以下50 m沖）の2ラインにおいて調査を行った（Fig. 22）。汀線の位置は干満によって前後に移動するため、曳網ラインもその都度汀線に沿って移動させた。調査日の潮時は統一しなかった。汀線での採集は、8:00から翌日

の8:00までの24時間に2時間間隔で13回行った。他方、50 m沖での採集は1-3月の汀線での採集時に8:00から翌日の8:00までの間に4時間間隔で7回行った。1曳網当たりの採集量は50 m当たりの採集尾数とした。採集時に、汀線および50 m沖の表層水温を測定するとともに、表層水の塩分を水温塩分計（YSI社製、モデル33）で測定した。試料はI章と同様に処理した。

2. 碎波帯沖での昼夜層別採集

碎波帯へ接岸するまでの仔魚の分布様式をみる目的で、下ノ加江海岸沖合の水深約5 mのSt. N2 (Fig. 21)において、満月大潮である1997年12月14日6:00から翌15日3:00にかけて、濾水計（離合社製）を装着した円錐型のネット（口径0.5 m、網目0.33 mm）を汀線と平行に船外機船で曳網して、昼夜層別採集（表・中・底層）を3時間間隔で合計8回行った。表層曳きでは、ネットの中心が水深0.25 m前後、中層曳きでは水深2.5 m前後、底層曳きでは海底上0.5 m前後となるように、ネットのリングに浮子と沈子を装着して調節した。採集時に、水温と塩分を水温塩分計（YSI社製、モデル33）を用いて表層から底層まで1 m間隔で測定した。試料はI章と同様に処理した。

3. 碎波帯から沖合にかけての集魚燈採集

アユは光によく集魚し、仔魚から稚魚まで広範な体長のもので燈火を用いて容易に採集できることが知られている（浅野ほか、1986; 高橋、2003a; 鐘、2003）。

碎波帯から沖合にかけての分布様式をみる目的で、1996年12月から1997年3月にかけて月1-2回の頻度で、下ノ加江川河口1定点（L0）および下ノ加江海岸の碎波帯から沖合1 kmまでの5定点（Sts. L1-L5）において水中燈（250W）を用いてアユを採集した（Fig. 21）。ただし、St. L0（河口域）とSt. L1（碎波帯）では1997、1998年群についてもほぼ同じ期間に（1998年群の調査は1999年2月まで）調査を行った。1997-1998年群の調査結果およびSt. L0での調査結果についてはIII章で述べる。Sts. L1-L5の離岸距離は各々約50 m、約100 m、約200 m、約500 m、約1 kmであった。このうち、Sts. L2-L5の4定点では漁船を利用して採集を行ったが、St. L1は水深が浅く入船できなかったため、下ノ加江海岸東端の消波ブロック上から採集を行った。

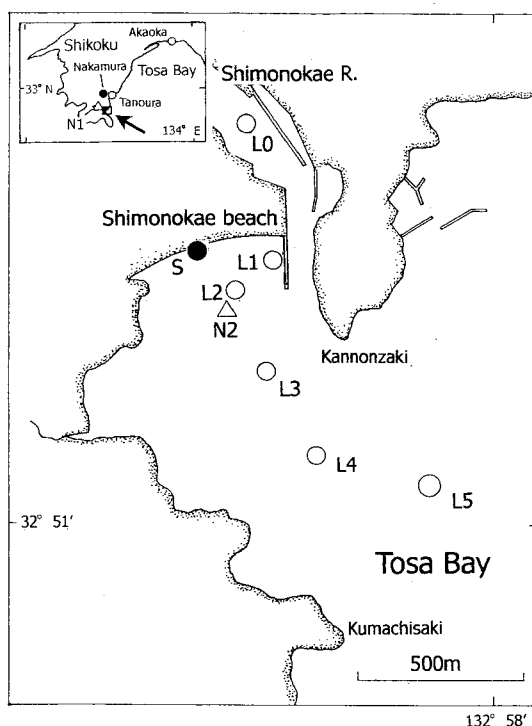


Fig. 21. Map showing sampling sites of ayu larvae and juveniles in the Shimonokae estuary and the adjacent coastal waters. Solid circle (St. S) indicates the station where diel collections of ayu larvae and juveniles were made with a small seine in the surf zone of the Shimonokae beach from November 1995 to March 1996 (modified Azuma et al., 2003 b). Diel collections of ayu larvae were made with a ring net (0.5 m mouth diameter, 0.33 mm mesh) in three layers (surface, middle and bottom) at St. N2 (open triangle) on 14-15 December 1997. Open circles (Sts. L0-L5) indicate where collections of ayu larvae and juveniles were conducted using a submerged lamp from December to March during 1996-1999. St. N1 (open triangle) indicates the station where newly hatched larvae were collected with a ring net (0.5 m mouth diameter, 0.33 mm mesh) in the lower reaches of the Shimonokae River.

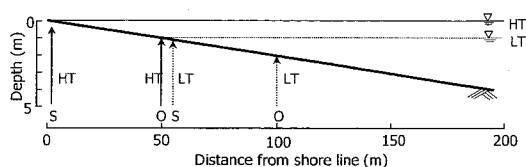


Fig. 22. A schematic illustration of the hauling lines showing diel collections conducted with a small seine in the surf zone of the Shimonokae beach from November 1995 to March 1996. S and O indicate shore line and offshore line (50 m off shore line), respectively. HT and LT indicate high and low tides.

各定点において、堤防上または船上から垂下した水中燈を10-30分間（主に30分間）点灯し、

水中燈に罾集したアユを2種のタモ網（径 15 cm, 網目 1 mm; 径 39 cm, 網目 3 mm）を用いて2人で採集した。採集は、日没後30分以上経過した時点で開始し、3-4時間以内に終了した。採集時に、水温と塩分を水温塩分計（YSI社製、モデル33）を用いて表層から底層まで 1 m 間隔で測定した。試料はI章と同様に処理した。

4. シラスパッチ網漁獲物標本調査

土佐湾沿岸の距岸約 2 km 以内、水深約 20 m 以浅の浅海域では、イワシ類のシラス型仔魚を対象としたイワシシラス船曳網漁業（シラスパッチ網）が操業されており、冬季にはシラスパッチ網の漁獲物中にアユが混獲されることが知られている（林ほか, 1988）。そこで、浅海域で操業されるシラス漁獲物中にいつ頃どのような体長のアユが混獲されるのかを把握するために、シラス漁獲物の標本調査を行った。調査は、土佐湾中央部の赤岡漁港（Fig. 21）および同湾西部の田ノ浦漁港（Fig. 21）において水揚げされたシラス漁獲物の一部（赤岡漁港では 500 g / 回、田ノ浦漁港では 50 g / 回）を採集してアユの混入状況を調べた。標本の採取期間および回数は、赤岡漁港では1991年12月から1992年2月までに計4回、田ノ浦漁港では1993年11月から1994年5月にかけて計15回であった（Table 1）。試料はI章と同様に処理し、赤岡漁港で採集したアユは日齢査定を行い、採集日と日齢から孵化日を推定した。

結 果

1. 碎波帯における昼夜移動

碎波帯に出現するアユには滞在期間の異なる3群が存在することが分かった。本節では、これらの個体群が碎波帯でどのような昼夜移動を行っているのかを把握するため、採集量、体長・日齢の日周変化を明らかにする。

1) 水温・塩分

碎波帯における水温・塩分の日周変化をみるため、Fig. 23 に水温・塩分の測定結果を示す。汀線の水温は11月（16.0-22.2℃）から1-2月（10.4-15.5℃）にかけて低下し、3月（14.2-17.2℃）には上昇した。水温は、日中の8:00から12:00-16:00にかけて上昇した後、夜間にかけて次第に低下した。水温の日較差は最低3月の 3.0℃ から

Table 1. Collection records of ayu found in the fisheries of sardine dragnet landing at Akaoka port (December 1991-February 1992) and Tanoura port (November 1993-May 1994)

Site	Date	No. of ayu	Range of BL (mm)	Mean \pm SD
Akaoka	Dec. 1, 1991	0	—	—
	Dec. 20	0	—	—
	Jan. 8, 1992	303	12.1 - 38.0	27.6 \pm 3.7
	Feb. 10	383	24.3 - 52.8	36.5 \pm 5.1
Tanoura	Nov. 29, 1993	0	—	—
	Dec. 2	1	13.2	13.2
	Dec. 13	0	—	—
	Dec. 20	1	14.5	14.5
	Dec. 28	0	—	—
	Jan. 10, 1994	0	—	—
	Jan. 15	5	29.6 - 33.9	31.9 \pm 1.9
	Jan. 21	145	13.4 - 34.2	21.1 \pm 5.3
	Jan. 30	0	—	—
	Mar. 29	0	—	—
	Apr. 8	0	—	—
	Apr. 13	0	—	—
	Apr. 17	0	—	—
	May 7	0	—	—
	May 13	0	—	—

最高11月の 6.2℃ の範囲内にあった。日中の水温変化は顕著であったが、夜間の変化は小さかった。一方、塩分は1-2月に高く（31.8-32.8 psu）、11-12月（27.5-32.4 psu）および3月（22.9-33.8 psu）は低かった。塩分の変動幅は1月の最低 0.9 psu から3月の最高 10.9 psu までの範囲内にあった。各月の塩分の日周変化に一定のパターンは認められなかった。汀線と 50 m 沖における水温・塩分の日周変化を比較すると、1-2月の間は汀線に比べて 50 m 沖では水温・塩分ともに高く、それらの日較差は汀線に比べて 50 m 沖の方が小さかった。しかし、3月には汀線と 50 m 沖における水温・塩分の日周変化はほぼ一致した。

2) 採集量の日周変化

仔稚魚の採集量の日周変化を Fig. 24 に示す。汀線での日中の採集量は12月および2-3月に多く、11月と1月は少なかった。一方、夜間の採集量は12-2月に多かった。日中の採集量は大きく変動したのに対して、夜間の変動幅は小さかった。1月を除いて日中の採集量は満潮前後にピークとなった。月別にみると、11月には昼夜とも採集量が少なく、日周変化も明瞭でなかった。12月には、調査を開始した8:00に大量のアユが採集されたが、10:00以降日没までの採集量は著しく少なかった。日没後、採集量が増加し始めて0:00にピークとなり、その後次第に減少した。し

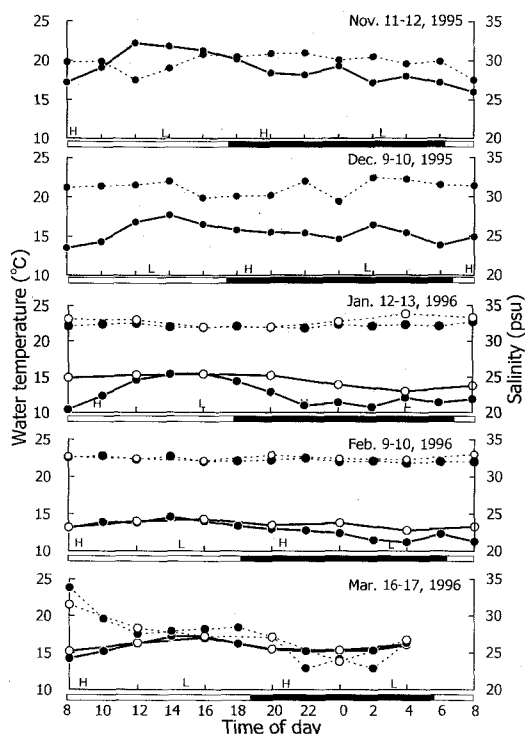


Fig. 23. Diel changes in water temperatures and salinities at St. S (see Fig. 21) in the study area. Solid and broken lines indicate water temperature and salinity, respectively. Closed and open circles indicate shore and offshore line, respectively. Open and closed bars indicate day and night, respectively. H and L indicate high and low tides, respectively.

かし、夜明けの薄明時に再び採集量が急増し、8:00にかけてさらに採集量が増加した。1月には、日中の採集量は一貫して少なく、夜間に集中して採集された。夜間の採集量は日没後から0:00にかけて増加し、その後6:00まで減少した。2月の日中には8:00の採集量が多く、それ以外の時間帯の採集量は少なかった。夜間には0:00以降の採集量が多かった。3月の日中には16:00に採集量が急増したが、それ以外の時間帯にはほとんど出現しなかった。3月の夜間にはほとんど出現しなかった。

次に、1-3月における汀線と50 m沖の採集量の日周変化をみると (Fig. 24), 1月では汀線における採集量は日中には一貫して少なかったのに対して、50 m沖ではほぼ毎回安定して採集された。夜間の採集量も汀線に比べて50 m沖の方が多く、50 m沖での採集量は夜間の干潮時に最高となった。2月では、日中の採集量は汀線では満潮時に多かったが、50 m沖では満潮時以外の時間帯において多かった。夜間の採集量は汀線に比

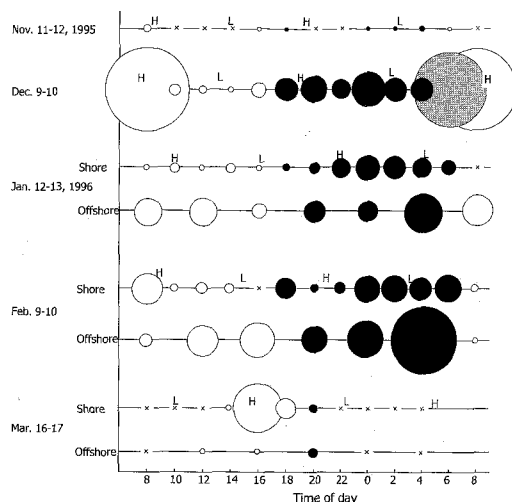


Fig. 24. Diel changes in the abundance of ayu collected with a small seine in the shore and offshore lines at St. S (see Fig. 21) along the Shimonoake beach. The diameter of each circle is drawn in proportion to the cube root of number of ayu collected, of which the largest was 7,593 ayu at 800 hours on 10 December. Closed and shaded circles represent collections in the darkness and twilight, respectively. H, high tide; L, low tide; x, no sample.

べて50 m沖の方が多く、1月同様干潮時に50 m沖の採集量が最高となった。3月には50 m沖での採集量は昼夜とも少なく、特に夜間にはほとんど採集されなかった。以上のように、1-2月には汀線でアユがほとんど採集されなかった時間帯にも50 m沖では多くのアユが採集され、総体に汀線よりも50 m沖での採集量が多かった。

次に、潮位と採集量との関係について体長別 (10-15 mm, 15-20 mm, 20-25 mm, 25-30 mm) に検討した (Fig. 25)。その結果、15-20 mmのアユの日中における採集量と潮位との間に有意な正の相関が認められた (Spearmanの順位相関, $r_s = 0.4659$, $p < 0.05$)。これは日中にこの体長範囲の個体が多く出現した12月の結果を反映しており (Fig. 24), 満潮前後に大量のアユが汀線で採集されたためである (Fig. 25)。一方、50 m沖での採集量と潮位との関係をみると、20-25 mmにおけるアユの日中の採集量と潮位との間で有意な負の相関が認められた (Spearmanの順位相関, $r_s = -0.7857$, $p < 0.05$)。この結果は、日中にこの体長範囲の個体が多く出現した2月の結果を反映しており (Fig. 24), 満潮前後には汀線で多かったのに対して、低潮時には汀線で少なく50 m沖で多く出現したためである (Fig. 25)。このように日中においては、時期および体長によって潮位と採集量の関係が変化した。夜間の採集量は、汀

線・50 m 沖とも潮位との間に有意な相関は認められなかった (Fig. 25).

3) 体長, 日齢および孵化日

砕波帯における仔稚魚の分布は昼夜間で顕著な変化を示すことが分かった. 次に, どのような個体群が日中と夜間に現れるのかをみるために, 汀線と 50 m 沖で採集したアユの体長, 日齢, 孵化日組成を Fig. 26 に示す.

12 月には昼夜間で体長や日齢にほとんど違いはみられず, 昼夜とも孵化日は11月中旬にモードがみられほぼ一致した. 1 月の日中では, 汀線の体長・日齢モードが 10-12 mm (16-20 日齢) であったのに対し, 50 m 沖のそれは 12-14 mm (26-30 日齢) であり, 後者はわずかに大きかった. 夜間には汀線の体長・日齢モードが 26-28 mm (56-60 日齢) と著しく増大したのに対して, 50 m 沖のそれは日中とほぼ同様であり, 汀線と 50 m 沖の

体長組成は明らかに異なった. 夜間に出現した大型の個体の孵化日は12月に採集された個体のそれとほぼ一致した. 2 月の日中では, 汀線と 50 m 沖の体長・日齢モードはいずれも 18-20 mm (46-50 日齢) であった. 夜間には, 汀線・50 m 沖とも体長および日齢が増大した. 2 月の夜間に採集された個体の孵化日は日中に比べて2週間程度早かった. 3 月は昼夜間での体長および日齢の差は不明瞭となったが, 50 m 沖の体長モードは汀線に比べて大きかった. 1-3 月の日中に採集された個体の孵化日は12月生まれが主体である点で一致した.

以上のように, 1-2 月には昼夜間で異なる個体群が砕波帯に出入りしていることが明らかとなった. 特に11月生まれの個体群が1月の夜間に採集された点は注目に値する. これらは孵化時期が早いこと, 加入量が多いこと, 出現期間が短いことから前期群 (短期滞在群) と言える.

2. 砕波帯への接岸

本節では, 砕波帯にどのような時間帯もしくは潮位で, またどのような体長で仔魚が接岸してくるのかをみるために砕波帯沖 (St.N2, Fig.21) で行った昼夜層別採集結果について述べる.

Fig. 27 に St.N2 におけるアユ仔魚の層別採集量の日周変化を示す. 12 月14日から15日にかけての8回の採集によって, 合計 44 尾のアユ仔魚が採集された. 日中の採集量は少なく, 大部分の個体は夜間の干潮時 (0:00) に集中して採集された. 層別にみると, 表層で4尾 (5.0-16.0 mm), 中層で5尾 (5.6-12.1 mm) と少なかったのに対し, 底層では35尾 (5.8-16.9 mm) の仔魚が採集された.

St. N2 の昼夜層別採集で採集された仔魚の体長組成を Fig. 28 に示す. 表層では卵黄囊仔魚, 前屈曲期仔魚および後屈曲期仔魚が少数出現し, 中層では卵黄囊仔魚, 前屈曲期仔魚および屈曲期仔魚が少数出現した. 表層・中層では採集尾数が少なく, 体長モードは不明瞭であった. 底層では, 卵黄囊仔魚は全く採集されず, 前屈曲期仔魚から後屈曲期仔魚までが多数採集された. 表層および中層においては様々な体長の個体と同じ割合で出現したのに対して, 底層では 8-14 mm の個体の出現割合が高かった. このように, 砕波帯に接岸するまでの体長の仔魚は砕波帯の沖合底層において多数採集された.

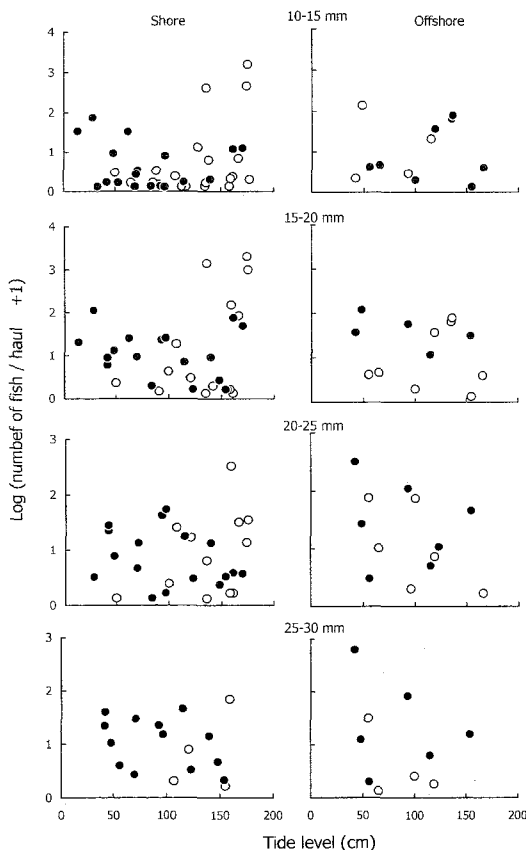


Fig. 25. Relationships between tide level and catch abundance of ayu collected with a small seine in the surf zone of the Shimonokae beach. Open and closed circles indicate day and night, respectively.

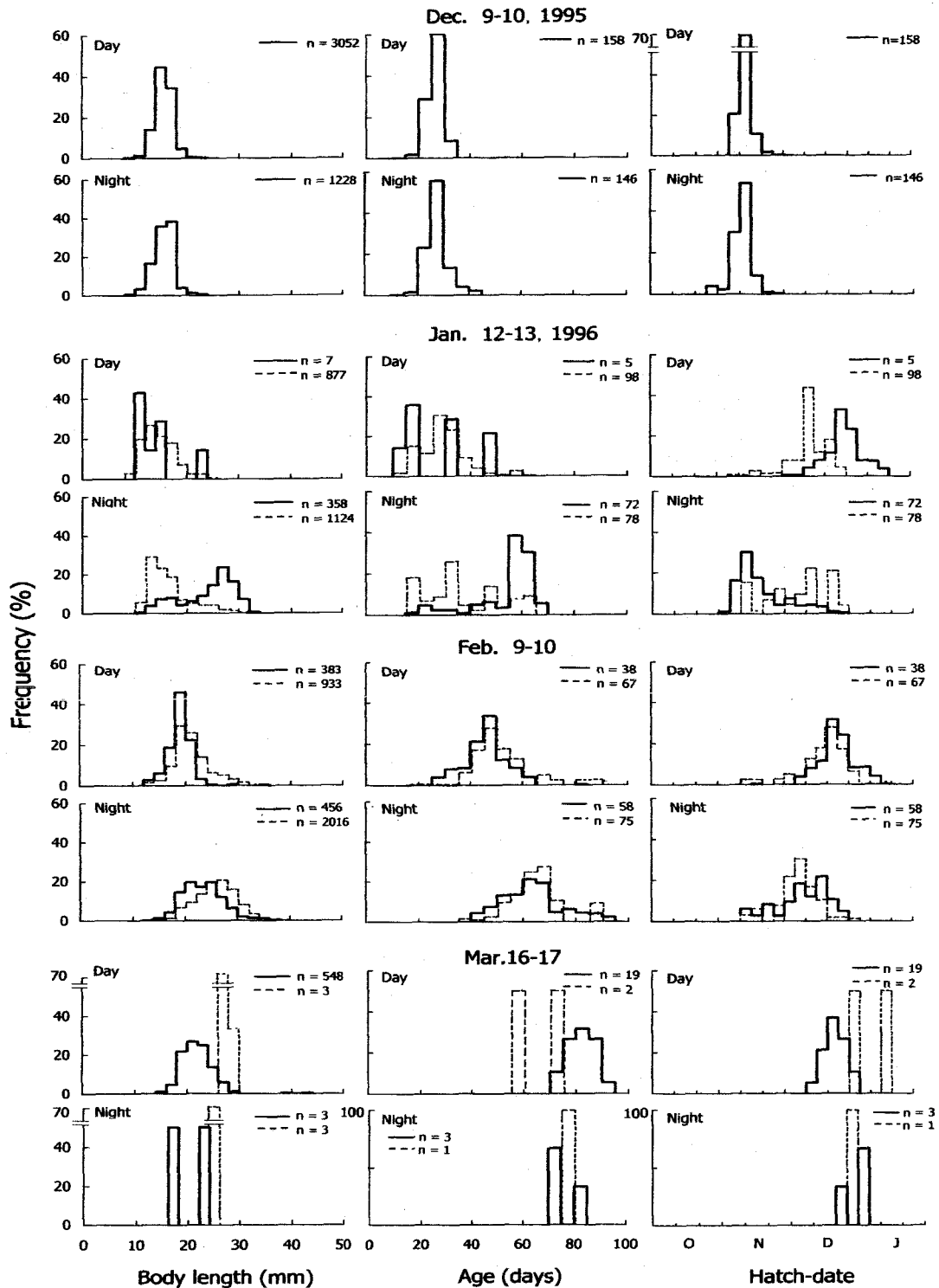


Fig. 26. Monthly changes of length, age and hatch-date frequencies of ayu collected with a small seine in the shore line (solid lines) and offshore (broken lines) lines of the Shimonokae beach.

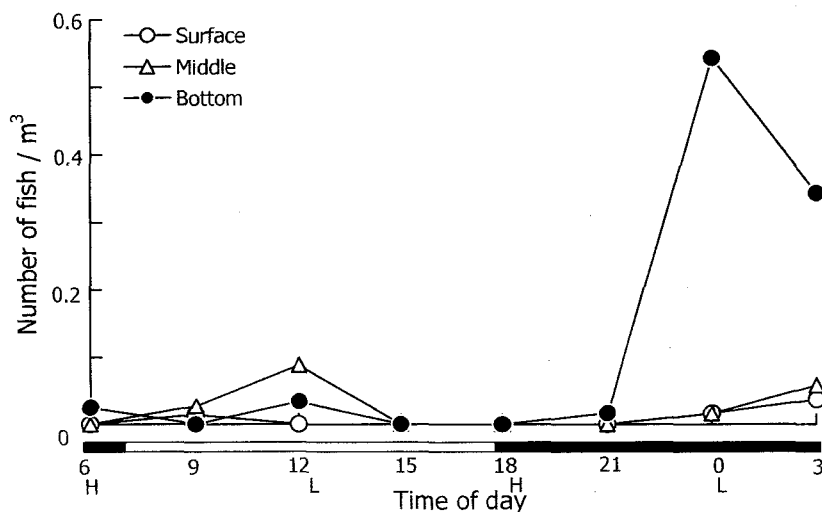


Fig. 27. Diel changes in occurrence of ayu larvae and juveniles collected with a ring net (0.5 m mouth diameter, 0.33 mm mesh) in the three layers (surface, middle and bottom) at St. N2 (see Fig. 21) off the Shimonokae beach on December 14-15, 1997. Open and solid bars represent day and night, respectively.

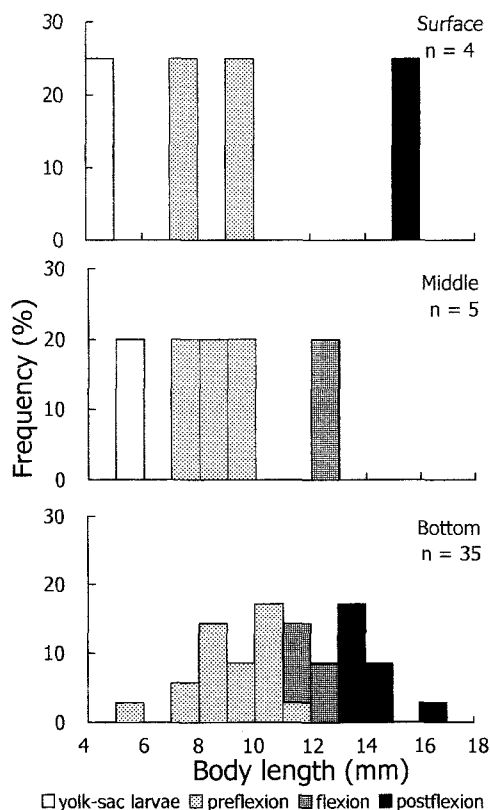


Fig. 28. Length frequencies of ayu collected with a ring net (0.5 m mouth diameter, 0.33 mm mesh) in the decreet three layers at St. N2 (see Fig. 21) on December 14-15, 1997.

3. 碎波帯から沖合にかけての分布

I章で述べたように、碎波帯に大量に加入する前期群は短期間で碎波帯から離れた。本節では、碎波帯から離れた前期群のその後の生息場所を把握するため、水中燈を用いた採集結果に基づいて碎波帯から沖合にかけての仔稚魚の分布を明らかにする。

1) 水温と塩分

Figure 29 に碎波帯から沖合にかけての水温・塩分測定結果を示す。

水温は、12月から1-2月にかけて低下し、3月には上昇に転じた。水平的には碎波帯から沖合にかけて次第に上昇した。碎波帯から沖合1 kmまでの水温変化は12月および1月に大きく、2月および3月には小さくなった。水温の変化は特に St. L1 (碎波帯) から St. L2 (100 m 沖) にかけて大きく、St. L3 (200 m 沖) 以遠では小さかった。鉛直的には表層から 5 m 深までは水温が上昇したが、5 m 以深ではほとんど変化しなかった。

塩分も碎波帯から沖合にかけて次第に上昇した (Fig. 29)。St. L1 (碎波帯) から St. L5 (沖合1 km) までの塩分勾配は12月および1月に大きく、2月および3月には小さくなった。特に St. L1 (碎波帯) から St. L2 (100 m 沖) までの変化が大きく、St. L2 (200 m 沖) 以遠ではあまり変化しなかった。鉛直的には表層から水深2 m にかけて塩分が上昇し、2 m 以深ではほとんど変化しなかった。

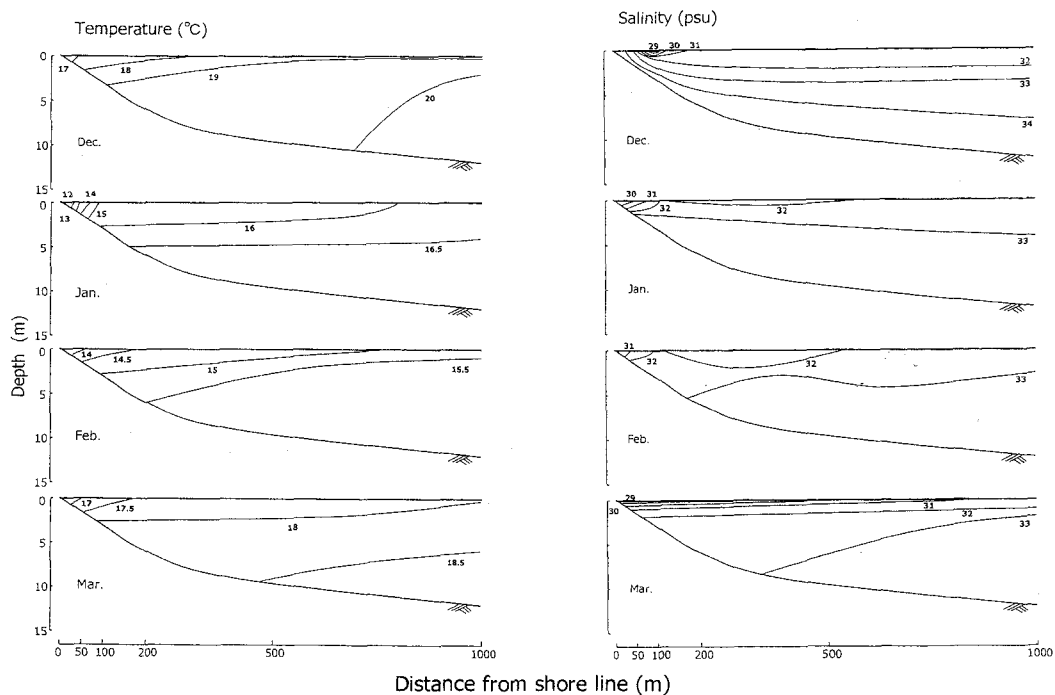


Fig. 29. Horizontal and vertical profiles of water temperature (left) and salinity (right) from the Shimonokae beach to 1 km offshore from December 1996 to March 1997.

2) 分布と体長・日齢

本項では、砕波帯から沖合にかけての仔稚魚の分布状態および体長や日齢を比較し、砕波帯に加入した個体群のその後の移動・回遊についてみる。

仔稚魚の採集量を定点間で比較すると、St. L1 (砕波帯) および St. L2 (100 m沖) の採集量が多く、St. L3 (200 m沖) 以遠の採集量は著しく少なかった (Fig. 30)。特に St. L4 (500 m沖) 以遠では6回の調査で合計2尾のアユが採集されたのみであった。このように、アユは水深 5 m 以浅の距岸 100 m 以内において多く採集され、特に砕波帯付近に集中的に分布していた。しかし時期によって分布状態はやや変化し、12月19日と1月11日では St. L1 (砕波帯) での採集量が極めて多かったが、1月31日と2月14日では St. L1 (砕波帯) と St. L2 (100 m沖) の採集量がほぼ同量となった。

次に体長と日齢を定点間で比較した (Fig. 31)。St. L1 (砕波帯) では体長モードが 12-14 mm (10-15日齢) にあり、10-20 mm の個体が全体の 78.9% を占めた。しかし、St. L2 (100 m沖) では体長 (日齢) モードは 26-28 mm (65-70日齢)

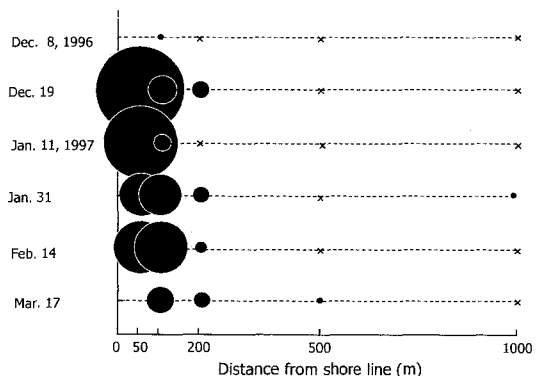


Fig. 30. Catch abundance of ayu collected with a submerged lamp (250W) at Sts. L1-5 (see Fig. 21) from the Shimonokae beach to 1 km offshore from December 1996 to March 1997. The diameter of each circle is drawn in proportion to the cube root of number of ayu collected, of which the largest was 69 ayu /10 min at St. L1 on 19 December 1996.

と大きく、20 mm 以上の個体の割合は全体の 70.6% を占めた。St. L3 (200 m沖) でも体長モードは 28-30 mm (70-75日齢) と大きく、20 mm 以上の個体の割合は 69.5% を占めた。Sts. L4-L5では各々1尾しか採集されなかったがいずれも 24 mm 以上であった。以上のように、St. L1 (砕

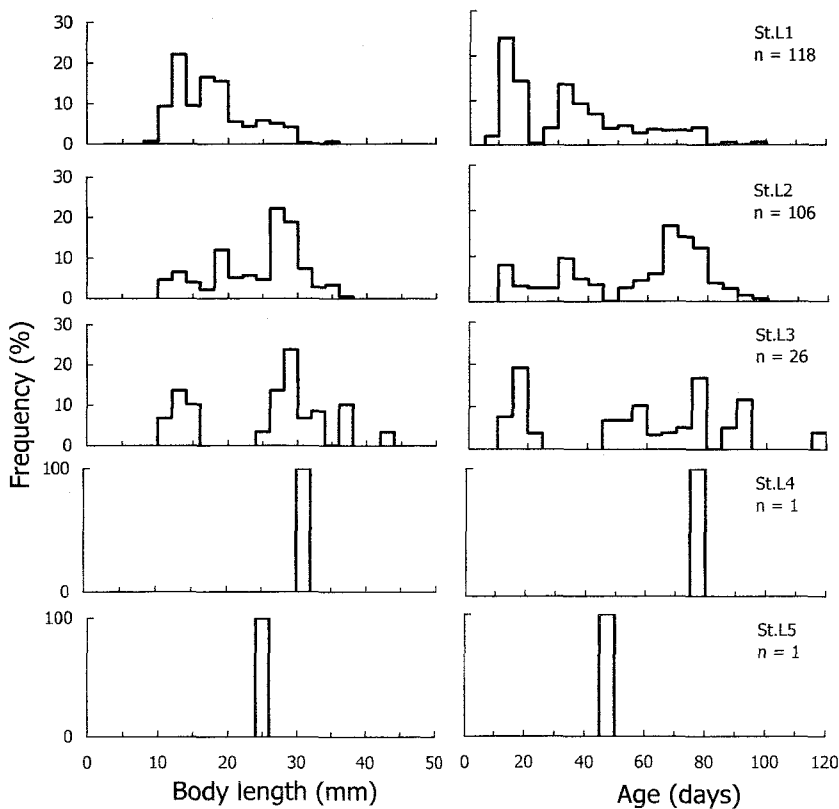


Fig. 31. Length (left) and age (right) frequencies of ayu collected with a submerged lamp (250W) at Sts. L1-5 (see Fig. 21) from the Shimonokae Beach to 1 km offshore from December 1996 to March 1997.

波帯)では 10-20 mm, 特に 10-15 mm の個体 (20日齢以下) が主体であったが, St. L2 (100 m 沖) 以遠の沖合では 20 mm 以上 (40日齢以上) の個体が主体となり, 定点間の体長・日齢組成の差異は明瞭であった。

4. シラス漁獲物への混入

本節では, シラスパッチ網の漁獲物中におけるアユの混入時期や体長を検討し, 碎波帯と浅海域との間のアユの回遊について検討する。赤岡では12月にはアユは全く採集されなかったが, 1月および2月には合計 686尾 (12.1-52.8mm) のアユが混入していた。田ノ浦でも12月中の混入数はわずか2尾 (13.2-14.5 mm) と少なかったが, 1月には150尾のアユ (13.4-34.2 mm) が採集された (Table 1)。

赤岡で1月に採集されたアユの体長モードは 26-28 mm であり, 全体の 97.1% を 22 mm 以上の個体が占めた (Fig. 32)。2月に採集されたアユは1月に比べて大きく, 体長モードは 36-38 mm

であり, 30 mm 以上の個体が 91.4% を占めた (Fig. 32)。他方, 田ノ浦では, 12月には 13.2 mm および 14.2mm のものが各1尾採集されたのみであったが, 1月中旬には 30 mm 前後の個体が5尾採集された。しかし, 1月下旬の体長モードは 14-16 mm と再び小さくなり, 13.4-34.2 mm までの様々な体長のものが採集された (Fig. 32)。これらのアユの体長範囲は碎波帯に出現する仔稚魚のそれと重なっていた。

赤岡において1月に採集したアユ仔稚魚の孵化日は, 10月24日から11月21日の間でモードは11月上旬にみられた (Fig. 33)。2月に採集したアユ仔稚魚の孵化日は, 10月29日から12月3日の間でモードは11月下旬にみられた (Fig. 33)。両月の孵化日組成のモードは明らかにずれていたが, 11月中旬までに孵化した個体は1月の調査では 99.0%, 2月の調査でも 41.1% を占め, 両月の調査で採集されたアユ仔稚魚の孵化期間は重複していることが確認できた。碎波帯では11-1月の間での採集量が多く, 2月以降は減少したのに対して (I 章), シラス漁場での混獲は1-2月に多

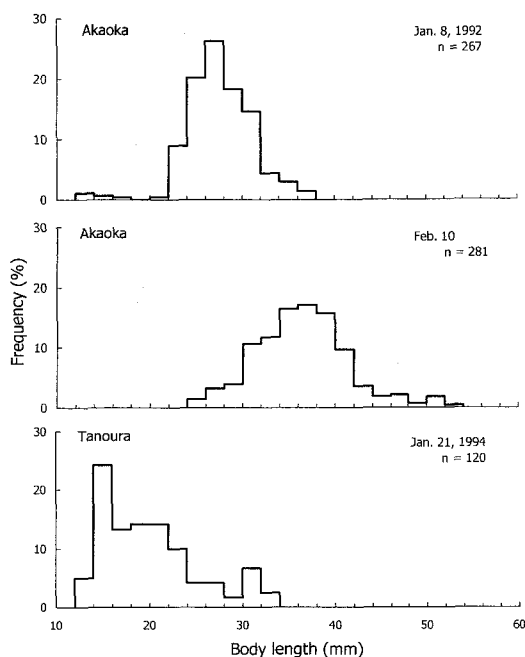


Fig. 32. Length frequencies of ayu collected from the sardine dragnet catches at Akaoka port (January 1991-February 1992) and Tanoura port (January 1994).

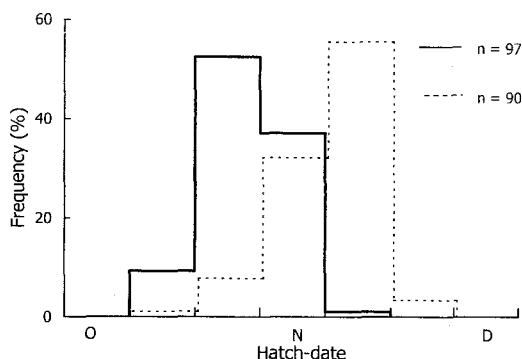


Fig. 33. Hatch-date frequencies of ayu collected from the sardine dragnet catches at Akaoka port on 8 January (solid line) and 10 February 1992 (broken line).

かった (Table 1). また、1-2月に赤岡で採集された仔稚魚の孵化期間は、砕波帯から短期間で離れる前期群のそれと重なっていた (Figs. 12, 33).

考 察

1. 砕波帯における昼夜移動

田子 (2002a) は、富山湾の砂浜海岸の砕波帯およびその沖合 (水深 1-5 m) において潜水観察

を行い、アユが日中に大きな群れで行動していることを報告している。野外での夜間のアユの行動に関する報告例はないが、伊藤・鈴木 (1965) による飼育池の観察例では、25-33日齢の仔魚は夜間に活動を停止して飼育池の全層に分散することが報告されている。本研究において、砕波帯の汀線域におけるアユの採集量は日中に著しく変動したのに対して夜間のそれは安定しており、日中のピーク時の採集量は夜間のそれを大きく上回った (Fig. 24)。このような砕波帯における採集量の日周変化は、日中に群れを形成していたアユが夜間に分散したために生じたものと推測される。また、日中の採集量が最も多かった12月には、夜明けの薄明時に採集量が著しく増加した (Fig. 24)。12月に採集された個体の大半は20日齢以上であり (Fig. 26), Kawamura et al. (1984) が明らかにした視覚閾値が急激に上昇する日齢 (22日齢以降) ととも一致する。以上から、アユの群れ形成は夜明けとともに始まる視覚に基づく行動であり、視覚機能の発達が群れの形成を保証していることが推定される。下ノ加江海岸におけるアユの昼夜分布様式を模式的に示すと (Fig. 34), 日中にはアユは群れを形成して満潮時に岸際の汀線付近に移動し、低潮時には汀線を離れる。夜間には分散して汀線域に近づくと推定される。

塚本ほか (1989) は、和歌山県の砂浜海岸の波打ち際においてアユの昼夜連続採集を行い、昼夜とも満潮時に採集量が多かったと述べている。他方、和歌山県浦神湾 (浅野ほか, 1986) や富山湾の砂浜海岸 (田子, 2002a) での夜間の灯火採集では潮汐と採集量との対応関係は認められていない。本研究では、汀線では日中には満潮前後に採集量が多かったものの、夜間には潮位との対応関係はみられなかった (Fig. 25)。夜

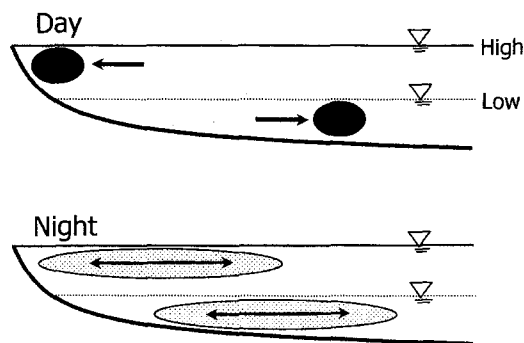


Fig. 34. Schematic illustration of the distribution patterns of ayu in day and night in the surf zone of a sandy beach.

間の採集量と潮汐との対応関係がみられないのは、先に述べたように夜間にはアユが分散するためであろう。一方、汀線の 50 m 沖では潮汐と関係なく多くのアユが日中に採集され、汀線の採集量が減少した時間帯にも 50 m 沖では比較的安定して採集された (Fig. 24)。このことから、潮汐に伴ってアユが汀線付近に離・接岸する範囲は汀線沿いの潮間帯を中心とするごく狭い範囲であることが推測される。砂浜海岸における潮間帯の水平的な範囲は海岸勾配や潮位差によって変化する。アユの離岸・接岸行動と潮位との関係に地域間の違いが認められるのは (塚本ほか, 1989), 海岸勾配や潮位差が調査海岸によって異なるためではないかと推定される。

アユの体長と日齢は昼夜間で異なり、夜間に採集されたアユは体長が大きく高齢であった (Fig. 26)。このことに関して、日中よりも夜間の採集効率が高かったために、大型のアユが多く採集された可能性がある。しかし、日没後小さな個体が採集されなかったこと、2-3月には体長 30 mm 以上の大型のアユが日中に採集されたことなどから (Fig. 26), 昼夜間の体長の違いは単なる採集効率の違いによって生じたとは考えられない。特に1月の昼夜間の体長差は顕著で、夜間に採集されたアユの孵化日は12月に採集されたそれと一致した (Fig. 26)。これらの孵化日組成のモードは11月中旬であって12月に大量に採集された個体群と一致したことから (Fig. 26), 碎波帯から短期間で離れる前期群 (短期滞在群) と考えられる。このことは、日中の調査では全く採集できなかった前期群の一部が夜間には碎波帯に戻ってきたことを意味している。すなわち、前期群が碎波帯から短期間で離れるという現象は、あくまで日中におけるアユの回遊様式であり、夜間には必ずしもそれが当てはまらないことになる。一方、2月以降の日中に採集されたアユの孵化日は1月の日中のそれと重なっており、これらは後期群または末期群であると言える。

15-20 mm のアユの日中における汀線での採集量は潮位との間に有意な正の相関がみられ、20-25 mm のアユについては 50 m 沖の採集量と潮位との間で負の相関がみられた (Spearman の順位相関, $p < 0.05$)。これらの結果は、成長とともにアユの離・接岸行動に変化が生じることを示唆している。塚本ほか (1989) も、30 mm 以下の仔稚魚が多い1-2月には昼夜とも満潮時にアユが接岸し、30 mm 以上の稚魚が多い3-4月には潮汐に対応した接岸行動はみられなくなると述べてい

る。本研究の結果は、体長範囲や潮汐との関係において塚本ほか (1989) と一致しない点もあるが、成長に伴って接岸行動に変化がみられる点では一致している。また、田子 (2002a) および Takahashi et al. (2002) は、アユ仔稚魚が 20 mm 以上に成長すると碎波帯や河岸浅所から沖合に分布域を広げることを指摘している。潮位と採集量の関係が体長によって変化する現象は成長に伴うアユの分布域の変化とも関係していると考えられる。

2. 碎波帯への接岸回遊

碎波帯沖の層別調査によって屈曲期の仔魚を含む前屈曲期から後屈曲期までの发育段階の個体 (主に 8-14 mm) が夜間に底層から多数採集された (Fig. 28)。一方、碎波帯に接岸するサイズは約 10 mm 以上であり、10-20 mm の個体が多い (I章, Fig. 6)。体長 10 mm 未満の仔魚が碎波帯沖の底層から採集されたことから、仔魚は碎波帯に接岸するまでに碎波帯沖の底層に集積することが示唆される。

碎波帯に接岸するまでの体長 10 mm 未満の個体は尾鰭が未完成で (I章, Fig. 19), 先に述べたような碎波帯で群れ形成をするために必要となる視覚機能 (Kawamura et al., 1984) も十分に備わっていないと考えられる。碎波帯沖の底層における仔魚の集積は、碎波帯に集合するまでの準備期間と捉えることができるかもしれない。

碎波帯に接岸するまでに底層に分布する現象は、四万十川河口域における接岸前の仔魚の分布様式と一致する (Takahashi et al., 1998)。しかし、富山湾では沿岸表層から表層を経由して碎波帯に接岸することが指摘されており (田子, 2002b), 接岸過程が異なる。田子 (2002c) によると、富山湾では海底勾配が急深であって、水深 10 m 未満の調査は行われていない。本研究において底層から仔魚が採集された海域は水深約 5 m であった。このことから、アユ仔魚は水深 10 m 以浅の沿岸に生息場所を移してから底層に移動する可能性が考えられる。

碎波帯沖の底層でアユ仔魚が採集された時間帯は干潮時に集中していた (Fig. 27)。このことは碎波帯沖の底層への仔魚の移動が潮汐流などの物理的な要因と関係していることを予想させるが、碎波帯から沖合にかけての流れなどの物理環境に関するデータを得ておらず、アユ仔魚の碎波帯沖の底層への移動過程については今後の研究の展開を待ちたい。

3. 碎波帯から沖合への回遊

浅海域や内湾におけるアユの分布については、九十九里浜でのシラウオ分布調査（平本, 1973）、鹿島灘での稚幼魚分布調査（大方・石川, 1979）、油谷湾での魚類調査（森, 1995）などで報告されている。これらの報告によると、アユが採集された水深帯は、九十九里浜では 4-7 m、鹿島灘では 5 m、油谷湾では 10 m 以浅であり、いずれも 10 m 以浅で採集されている点で共通している。塚本（1988）、塚本ほか（1989）、田子（2002b）の調査によって、仔魚（主に 10 mm 以下）の沖合への分布範囲は距岸 2.5 km までの範囲内であることが明らかにされている。しかし、より成長した仔稚魚の碎波帯から沖合にかけての分布および回遊に関しては知見が少ない。本研究では、広範なサイズのアユが水中燈によって容易に採集できることを利用して、水中燈を用いて碎波帯から沖合にかけての仔稚魚の分布様式を検討した。

下ノ加江海岸から 1 km 沖までの水温・塩分は表層から底層にかけて上昇し、水平的には碎波帯から沖合にかけて緩やかに上昇した（Fig. 29）。鉛直的には水深 2 m までの変化が大きく、水深 2 m 以深では変化が小さかった（Fig. 29）。アユ仔稚魚の分布をみると、水温・塩分が低い碎波帯に集中的に分布し、分布範囲は距岸 200 m（水深約 7-8 m）以内にほぼ限定されていることが分かった（Fig. 30）。すなわち、アユの主分布域は水温・塩分が低く、かつ変動が大きい陸水の影響が強く及ぶ水域であると言える。このようにアユが碎波帯から大きく離れないことは、成長した前期群が夜間に碎波帯に再び出現した事実からも支持される（Fig. 26）。アユが多く採集された水深帯は、先にあげた他海域での知見とも符合し（平本, 1973; 大方・石川, 1979; 森, 1995）、河川水の影響が及ぶ水域が多いという報告とも一致している（森, 1995）。

しかし詳細にみると、アユ仔稚魚の分布範囲は時期によって変化し、12月にはアユは碎波帯に集中して分布していたが、1月下旬以降には 100-200 m 沖まで分布域が拡大した（Fig. 30）。また、碎波帯に比べて 100-200 m 沖で採集された個体の体長は大きく、かつ高齢個体が多かった（Fig. 31）。碎波帯で採集されたアユの体長および日齢が 25 mm 以下、50 日齢以下が主体であったのに対して、100 m 沖および 200 m 沖で採集されたアユは 25 mm 以上、50 日齢以上の個体が多く、体長モードは 26-28 mm（65-70 日齢）にみられた

（Fig. 31）。これらは碎波帯から前期群（短期滞在群）が移動する体長・日齢と概ね一致しており（I 章, Fig. 13）、碎波帯を離れた前期群（短期滞在群）が浅海域に生息するようになることが裏付けられた。田子（2002a）や Takahashi et al.（2002）も体長 20 mm 以上に成長したアユが碎波帯や河口域の浅所から沖合に分布を広げることを報告している。先に述べたように、本研究では浅海域に移動した前期群は夜間には再び碎波帯に出現することを見出した（Fig. 26）。従って、前期群は生息場所を碎波帯から浅海域に完全に移行させるのではなく、日中には浅海域に移動するが、夜間には少なくともその一部が碎波帯に戻るといふ、碎波帯と浅海域の間を昼夜間で往き来するような回遊様式をとっていると考えられる。

赤岡沖のシラス漁場で 1-2 月に混獲されたアユの体長は約 20 mm 以上であり、碎波帯から前期群が沖合に移動する体長と重複していた（Fig. 32）。また、赤岡漁場でのアユの体長は 1 月から 2 月にかけて増大し（Fig. 32）、日齢査定を行ったところ両月とも同じ孵化日を持つ個体が含まれていることが分かった（Fig. 33）。この事実は、碎波帯を離れた前期群は浅海域を生息場所として引き続き利用していることの傍証と言えよう。

林ほか（1988）は土佐湾中央部のシラス漁獲物中に 10-25 mm TL の仔魚が 10-1 月に混獲されたことを報告している。これらの中には採集時期から判断して前期群が含まれていると推定される。田ノ浦では碎波帯と同体長の仔魚が 1 月にシラス漁場で混獲され、これらは採集時期と体長から後期群または末期群と推定される（Fig. 32）。さらに、仁淀川沖のシラス試験操業においても、水深 5 m および 10 m の測線で 1 月に碎波帯と同体長の仔魚が採捕されており、それらは 3 月まで経月的に成長した（高橋, 2003b）。これらは、採集時期と体長から判断して後期群または末期群と推定される。このように、碎波帯と同サイズの仔魚が浅海域においても分布していることは間違いなく、これらの中には前期群から後期群まで含まれている可能性が高い。本研究で示したように、アユは基本的には陸水の影響が強い碎波帯を中心とする沿岸浅所を主分布域とするが、その分布範囲は海域でのアユ仔稚魚の個体数や海況の年変動によって変化する可能性がある。碎波帯に出現する前期群・後期群・末期群の浅海域における分布量を定量的かつ経年的に把握することは、土佐湾で操業されるシラス漁業によるアユの混獲実態を科学的に解明する

ためにも重要な課題であり、今後の研究の進展を待ちたい。

Ⅲ. 海域における出現の年変動と資源との関わり

I-II章において、アユの海域における出現および回遊について検討した。

本章では、海域におけるアユの出現の年変動について検討する。1節において、土佐湾下ノ加江川河口域と河口外砕波帯における分布の年変動を比較した。和歌山県中部の主要河川である日高川では、アユの遡上数の詳細なデータが得られており、海域での出現の年変動と遡上量との関係を検討することが可能である。そこで、海域での出現の年変動と資源との関わりについて和歌山県をモデル海域として検討した。2節において、和歌山県中部沿岸の砂浜海岸砕波帯における仔魚の分布と孵化時期との関係について考察した。3節において、和歌山県中部沿岸での3年間の調査結果をもとに、砕波帯での仔魚の採集量、漁業者による稚魚の採捕量および河川への遡上量の関連を明らかにした。

材 料 と 方 法

1. 土佐湾下ノ加江川河口周辺

1) 孵化仔魚の採集

下ノ加江川河口から約 2 km 上流の St. N1 (Fig. 21) において、1998年11月から1999年2月の間に週1回定時 (19:00) に、II章で用いた円錐型のネット (口径 0.5 m, 網目 0.33 mm) を流心に固定して5-10分間アユ孵化仔魚の採集を行った。

2) 水中燈を用いた仔魚の採集

1996-1999年の各年12月から3月の間 (1999年は2月まで)、月1-2回の頻度で下ノ加江川の河口域 (St. L0) および河口外側の砂浜海岸砕波帯 (St. L1) において、I章と同じ水中燈を用いて同様の方法で仔稚魚を採集した (Fig. 21)。調査時に表層および底層の水温と塩分を測定した。調査は波がなく晴天の日を選んで行ったが、潮時は統一しなかった。1996年群の調査では、河口域および海域とも堤防上から採集したが、1997年群および1998年群の調査は船外機船を使用して船上

から行った。採集時の水深は、河口域で 0.2-3.0 m (平均 1.7 m)、砂浜海岸で 0.6-2.0 m (平均 1.3 m) であった。得られた試料はI章と同様に処理した。

3) 降水量

調査地点近傍の中村観測所 (Fig. 21) における日降水量を (財) 日本気象協会高知支部の降水量月報から調べた。データの収集期間は、下ノ加江川に近い四万十川におけるアユの孵化期間 (Takahashi et al., 1999) を考慮して10-1月とした。

2. 和歌山県沿岸

1) 砕波帯における採集

1999-2002年の11月から1月にかけて毎月1回、和歌山県有田川河口から富田川河口にかけての沿岸一帯の砕波帯 15地点でアユ仔稚魚の採集を行った (Fig. 35)。調査海域に流入する主要な河川は、有田川・日高川・富田川の3河川であり、河川規模は日高川が最も大きい。アユの漁獲量も日高川が最も多いとされているが (堀木, 1988, 1991)、最近では有田川での漁獲量も日高川とほぼ同水準 (150-200 t) に達しているが、富田川の漁獲量は両河川に比べて 1/10 程度と少ない²。日高川を中心として近傍の岬 (日ノ御崎・切目崎) および有田川・富田川河口によって、調査海域をA区 (S1-S4, 有田川河口から日ノ御崎まで)、B区 (S5-11, 日ノ御崎以南から切目崎までの日高川を中心とする海域)、C区 (S12-15, 切目崎から富田川河口まで) の3海域に便宜的に区分した (Fig. 35)。このうち、アユの漁獲量が多い日高川周辺のB区には調査地点を多く設けて重点的に調査した。

仔稚魚の採集は小型曳網を用いて行った。採集方法はI章で述べたとおりである。1地点当たりの曳網数は1-7曳網 (平均2曳網) であった。得られた試料は同様に処理した。1年目 (1999年群) の標本については体長測定後、日齢査定を行った。

2) アユ稚魚の採捕量

和歌山県では、漁港内または砂浜域のほぼ 5 m 以浅において、アユの稚魚が漁業者によって採捕されている。アユは、漁港内では敷網 (30 m ~ 30 m, 目合 3 mm) を、砂浜域では地曳網 (長さ

*2 和歌山県農林水産統計年報

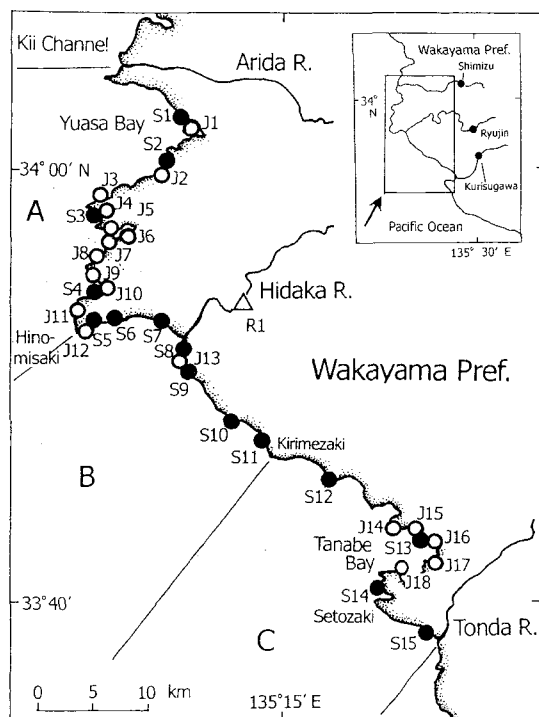


Fig. 35. Map showing the study area in the central area of Wakayama Prefecture from 1999 to 2002. Solid (S1-S15) and open (J1-J18) circles indicate the sampling stations of ayu in surf zones and catch sites of ayu juveniles by fishermen in the coastal waters, respectively (modified Azuma et al., 2003 c). Triangle point (R1) indicate Wakano-zeki where counted number of ayu juveniles migrated upstream the Hidaka River. Area A, B, C were divided with the mouth of three rivers (Arida R., Hidaka R. and Tonda R.) and two capes (Hinomisaki and Kirimezaki).

(S1, Suhara; S2, Karao; S3, Ohbiki; S4, Ubuyu; S5, Mio; S6, Oiboiso; S7, Enjugahama; S8, Shioya; S9, Noshima; S10, Inami; S11, Kirime; S12, Senri; S13, Tanabe; S14, Shirahama; S15, Tonda; J1, Suhara; J2, Karao; J3, Kobiki; J4, Ohbiki; J5, Kamiya; J6, Kashiwa; J7, Ogui; J8, Katakui; J9, Oura; J10, Ubuyu; J11, Takui; J12, Mio; J13, Shioya; J14, Mera; J15, Egawa; J16, Ebisu; J17, Torinosu; J18, Shirahama)

150-200 m, 目合 3 mm) を使って夜間に採捕される。

2000年から2002年にかけてアユ稚魚が採捕された場所は、Fig. 35 に示す18ヶ所 (J1-J18) であった。採捕地は、湯浅湾から日ノ御崎にかけての沿岸域 (J1-J12) および田辺湾周辺 (J14-J18) に集中しており、日高川河口付近は J13 (塩屋) の1ヶ所であった。アユの採捕期間は、2000年では1月20日から3月17日までであり、2001年では2月1日から3月11日までとやや短くなり、2002年

では2月1日から2月15日までとさらに短くなった。年によって採捕期間が異なるのは、放流種苗や養殖種苗の需要量に達した時点でその年の採捕を漁業者自身が打ち切るためである。

採捕されたアユは、出荷時に1尾当たりの平均体重が測定される。アユの採捕尾数は、出荷時の総重量 (kg) を1尾当たりの平均体重 (g) で除して推定した資料^{*3}を参照した。

3) 日高川における稚魚の遡上量

日高川漁業協同組合では、毎年3月1日から5月31日にかけて、日高川河口から 7.6 km 上流の若野堰 (St. R1, Fig. 35) の階段式魚道において、アユの遡上数を毎日計数している。本調査では、海域における碎波帯での採集量や漁業者による稚魚の採捕量との対応をみるために、2000年から2002年にかけての同川の遡上量の調査結果を参照した。同漁協では、若野堰において遡上魚の一部を採捕して上流に放流しており、総遡上量は遡上魚の採捕量を加算して推定した。

4) 降水量

日本気象協会関西支部が公表している気象データをもとに、アユ仔魚の孵化期間中 (10-1月) における有田川・日高川・富田川のそれぞれの上流域にある観測地点における降水量をとりまとめた。有田川は清水観測所の、日高川は龍神観測所の、富田川は栗栖川観測所の降水量をそれぞれ参照した (Fig. 35)。

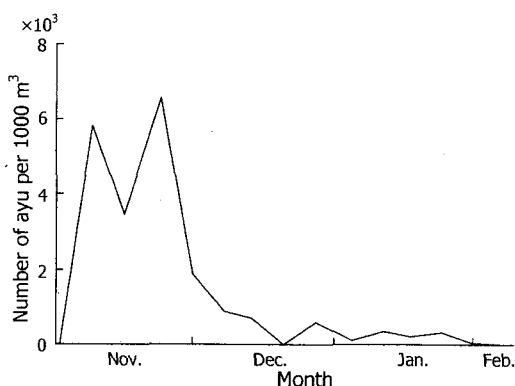


Fig. 36. Seasonal occurrence of densities of yolk-sac larvae collected with a ring net (0.5 m mouth diameter, 0.33 mm mesh) at the lower reaches of the Shimonokae River from November 1998 to February 1999 (modified Azuma et al., 2003 b).

*3 和歌山県水産課資料

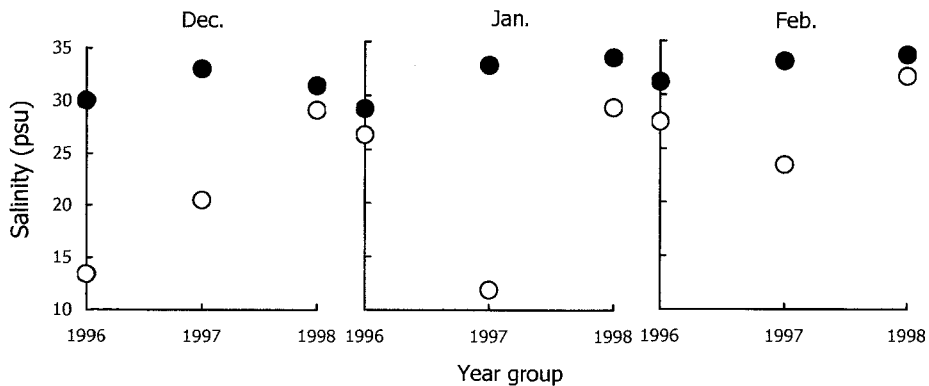


Fig. 37. Comparison of annual changes in salinity at St. L0 (Fig. 21) from December to February among 1996-1998 year groups. Open and solid circles indicate surface and bottom data, respectively.

結 果

1. 下ノ加江川河口周辺の分布と年変動

1) 孵化仔魚の降下

下ノ加江川における孵化仔魚の個体数密度の推移を Fig. 36 に示す。孵化仔魚は11月2日から2月1日の間に合計 927 尾（体長 4.9-7.0 mm）採集され、この間の仔魚密度（尾/m³）のピークは11月24日であった。孵化仔魚は11月9日から12月1日にかけては高密度（1.9-6.6 尾/m³）で降下したが、12月9日から2月1日の間は低密度（0-0.9 尾/m³）であった。

2) 仔稚魚の採集結果

調査期間を通して、河口域で 2,343 尾（4.7-42.3 mm）、海域で 1,433 尾（10.0-38.9 mm）、合計 3,776 尾のアユ仔稚魚を得た。仔稚魚は引き潮時および満ち潮時の両方の時間帯で採集された。両水域で採集したアユの体長範囲はほぼ重複していたが、10 mm 未満および 40 mm 以上の個体は河口域でのみ採集された。河口域表層の水溫・塩分は海域に比べて低かったが、底層ではそれらはほぼ等しかった。1998 年群の採集期間中における河口域表層の塩分は 28.9-31.7 psu であり、1996 年群および 1997 年群の採集期間のそれ（それぞれ 13.4-27.5 および 11.9-23.5 psu）と比べて高かった（Fig. 37）。

3) 体長

河口域および海域で採集したアユの体長組成を Fig. 38 に示す。両水域とも体長 10 mm から 30 mm までの仔魚が多く採集された。1996 年群の体長組成は河口域と海域の間で異なり、河口域の体

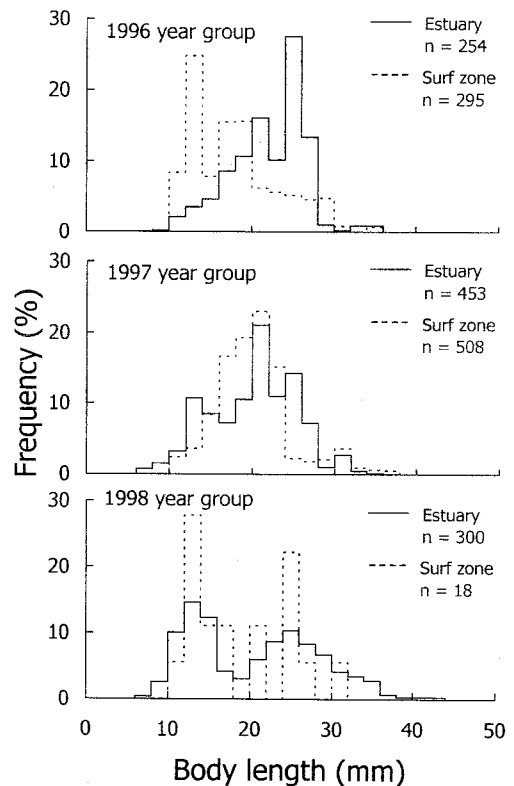


Fig. 38. Annual changes of length frequencies of ayu in the 1996-1998 year groups collected with a submerged lamp in the Shimonokae estuary (solid lines) and the surf zone of the Shimonokae beach (broken lines) (modified Azuma et al., 2003 b).

長モードが 24-26 mm であったのに対して、海域の体長モードは 12-14 mm と明らかに小さかった。1997 年群では、河口域と海域の体長組成はほぼ一致し、体長モードはいずれも 20-22 mm であっ

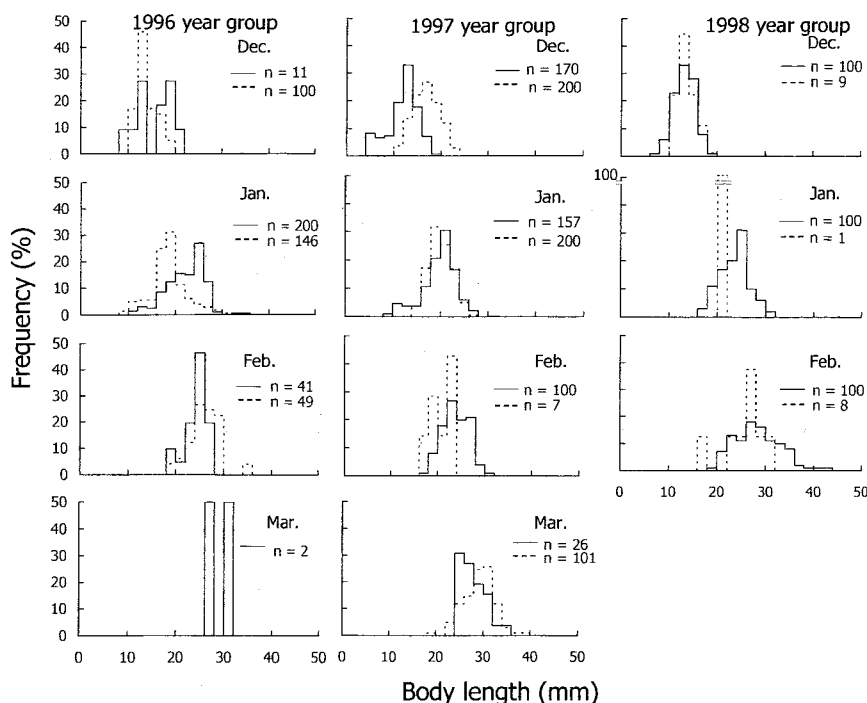


Fig. 39. Monthly changes of length frequencies of ayu in the 1996-1998 year groups collected with a submerged lamp in the Shimonokae estuary (solid lines) and the surf zone of the Shimonokae beach (broken lines) (modified Azuma et al., 2003 b).

た。1998年群の体長組成は、前2年群と異なり両水域とも2峰型となった。河口域と海域の体長組成はほぼ一致し、両水域とも体長モードは12-14 mmにみられ、24-26 mmにも小さなピークが認められた。

次に体長組成の経月変化を Fig. 39 に示す。両水域で採集された最小体長は、概ね 10 mm 前後であった。この体長の個体は、1996年群および1997年群では12月および1月に採集されたが、1998年群は12月にのみ採集され、1月は皆無であった。体長 30 mm を超える個体は3年群とも1-2月には河口域・海域の双方で採集された。1996年群では、河口域では12月から1月にかけて体長が大きくなり、1月以降はあまり変化しなかったのに対して、海域では12月から2月にかけて次第に体長が大きくなった。両水域の体長モードは1月までは一致していなかったが、2月にはほぼ重なった。1997年群では、河口域、海域とも12月から3月まで月を追って体長が大きくなった。両水域の体長モードは12月と3月は河口域よりも海域で大きかった。1998年群は月を追って体長が大きくなり、この間両水域の体長組成はほぼ重なっていた。同じ月の体長組成を年群間で比較すると、1998年群が他の年群よりも大きい傾向に

あって、1月には体長 30 mm を超える個体が採集され始め、2月には体長 30 mm 以上の個体が多く採集された。

4) 孵化日

河口域および海域で採集したアユの孵化日組成を Fig. 40 に示す。孵化期間は主に11月から12月までで、10月および1月に孵化した個体はごくわずかであった。1996年群の孵化日組成のモードは、河口域と海域の間で一致し、いずれも12月上旬であった。1997年群の孵化日組成のモードは河口域では12月上旬にみられ、1996年群と同時期であった。海域における孵化日組成のモードは不明瞭で、11月上旬から12月上旬までに孵化した個体の割合が高かった。1998年群は、河口域では11月下旬にモードがあり、前2年よりもやや早かった。海域では採集数が少なく、11月中旬から12月下旬にかけて孵化した個体の割合が高かった。

5) 単位時間当たりの採集尾数

Figure 41 に、河口域と海域における単位時間当たりの採集尾数を孵化月別に比較した結果を示す。1996年群および1997年群は、河口域およ

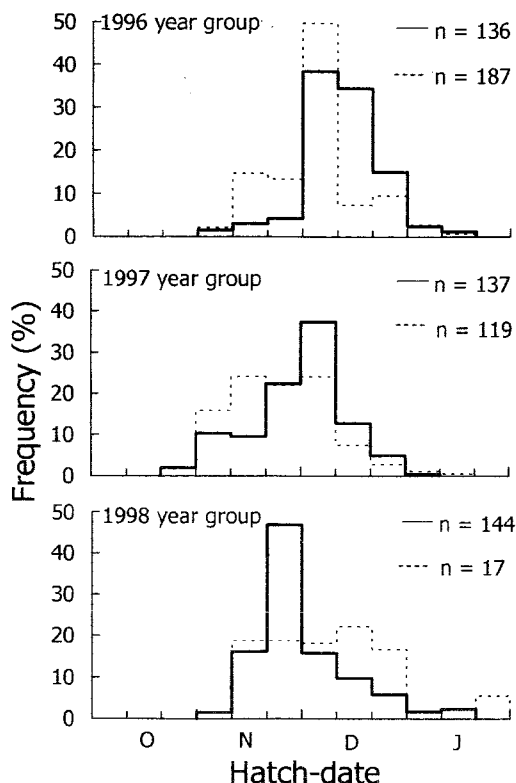


Fig. 40. Hatch-date frequencies of ayu in the 1996-1998 year groups collected with a submerged lamp in the Shimonokae estuary (solid lines) and the surf zone of the Shimonokae beach (broken lines) (modified Azuma et al., 2003 b).

び海域の双方で仔稚魚が採集され、両年群とも河口域では12月に孵化した個体が多く採集された。一方海域では、1996年群については12月に孵化した個体が多かったが、1997年群では11月に孵化した個体が多く採集された。一方、1998年群の海域における単位時間当たりの採集尾数は著しく減少したのに対して、河口域のそれは3年間で最も多く、11月に孵化した個体が多かった。以上のように、河口域および海域における単位時間当たりの採集尾数は、調査年および孵化時期によって変動し、両水域における採集尾数の偏りは1998年群において顕著であった。

6) 降水量

10月から1月にかけての日降水量の年変動を Fig. 42 に示す。10月の降水量は1998年において著しく多かったが、アユの主な孵化期間である11-12月の降水量は1998年において著しく少なかった。11-12月の総降水量を比較すると、1996年が 156 mm, 1997年が 201 mm であったのに対し

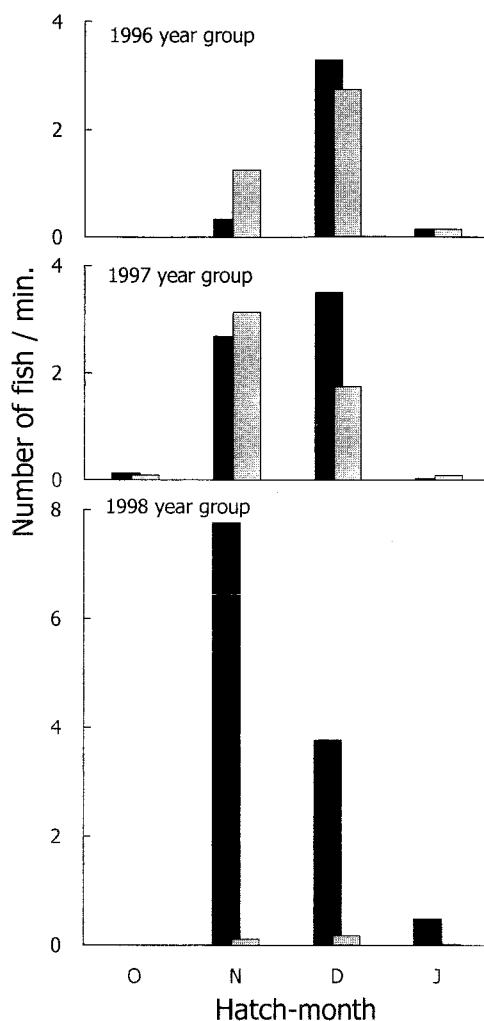


Fig. 41. Catch number of ayu by hatch-month in the 1996-1998 year groups collected with a submerged lamp in the Shimonokae estuary (solid bars) and the surf zone of the Shimonokae beach (shaded bars) (modified Azuma et al., 2003 b).

て、1998年は 43 mm に過ぎなかった。このうち、11月の降水量は1996年が 56 mm, 1997年が 142 mm, 1998年が 25 mm で、3年間を通じて1998年が最も少なかった。同様に12月の降水量も、1996年が 100 mm, 1997年が 59 mm, 1998年が 18 mm で、3年間を通じて1998年が最も少なかった。また、日降水量の最高値は、1996年では12月上旬 (12月5日, 39 mm), 1997年では11月下旬 (11月26日, 52 mm), 1998年では11月下旬 (11月30日, 13 mm) であり、1998年が最も少なかった。

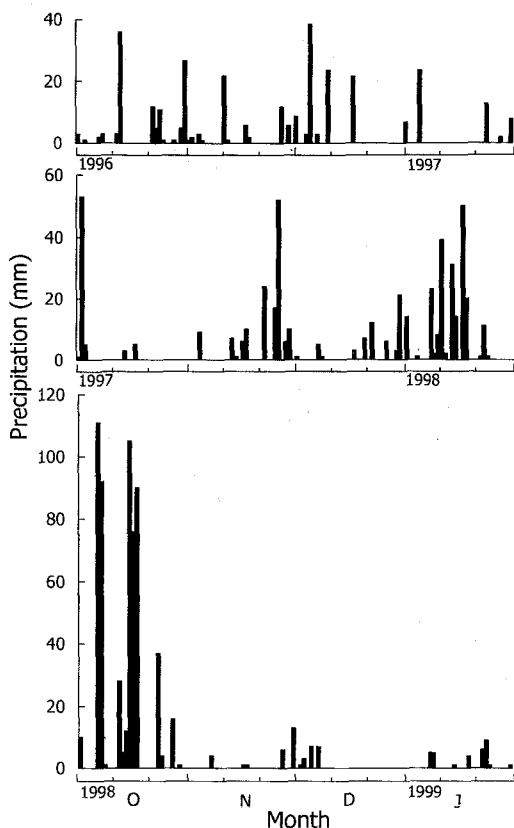


Fig. 42. Daily precipitation recorded at Nakamura observatory (see Fig. 21) from October to January during the three years (1996-1999) (modified Azuma et al., 2003 b).

2. 和歌山県砕波帯での出現と降水量との関係

1) 砕波帯における1999年群の出現

Figure 35 に示した15地点の砕波帯における1曳網当たりの採集量を Fig. 43 に示す。11月の時点で、15地点中 14地点からアユ仔魚が採集された。しかし、採集量はほとんどの地点で10尾/曳網以下と少なかった。唯一、日高川河口に隣接するS7 (煙樹ヶ浜) において94尾/曳網の仔魚が採集された。12月には採集量が著しく増加し、採集量が200尾/曳網を上回った地点は、S2 (唐尾)・S3 (大引)・S4 (産湯)・S7 (煙樹ヶ浜)・S8 (塩屋)・S9 (野島)・S13 (田辺) の7地点であった。このうち、S3 (大引) およびS4 (産湯) における採集量はそれぞれ22,501尾/曳網、4,343尾/曳網と著しく多かった。1月の採集量は12月の約1/5にまで減少した。特に、12月に採集量の多かったS2 (唐尾) からS4 (産湯) の間ではほとんど採

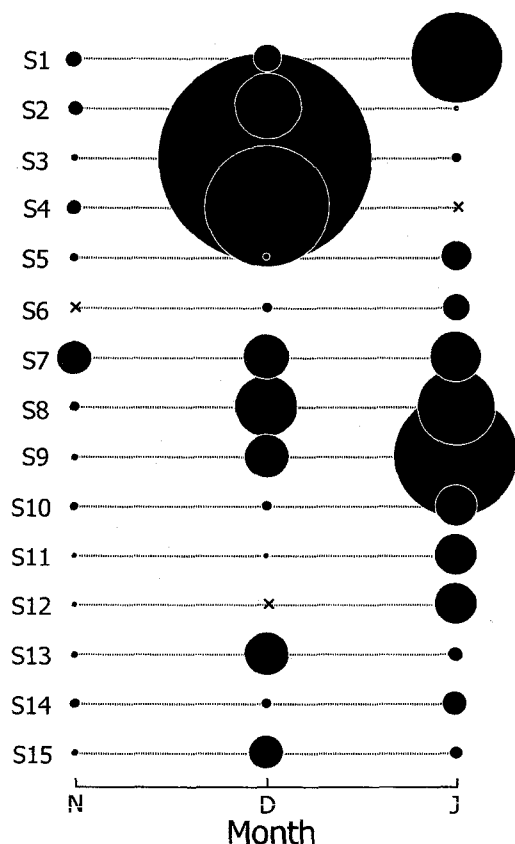


Fig. 43. Monthly catch abundance of ayu collected with a small seine in the surf zones in the central area of Wakayama Prefecture from November 1999 to January 2000. The diameter of each circle is drawn in proportion to the cube root of number per haul, of which the largest was 22,501 individuals at S3 in December 1999. Station nos. are shown in Fig. 35.

集されなかった。しかし、有田川河口に近いS1 (栖原) および日高川河口に近いS7 (煙樹ヶ浜) からS9 (野島) の間の採集量は、12月に引き続き200尾/曳網を超えた。

2) 体長と日齢

体長組成および日齢組成の経月変化を Fig. 44 に示す。11月の体長モードおよび日齢モードは、それぞれ 14-15 mm および15-20日齢であり、体長 20 mm 以上、30日齢以上の個体は皆無であった。12月の体長モードおよび日齢モードは、それぞれ 16-17 mm および20-25日齢にあり、11月に比べて大きな変化は認められなかった。しかし、11月に出現しなかった体長 20 mm 以上、30日齢以上の個体がそれぞれ 20% 程度採集された。1月には体長モードは 24-25 mm に、日齢モードは

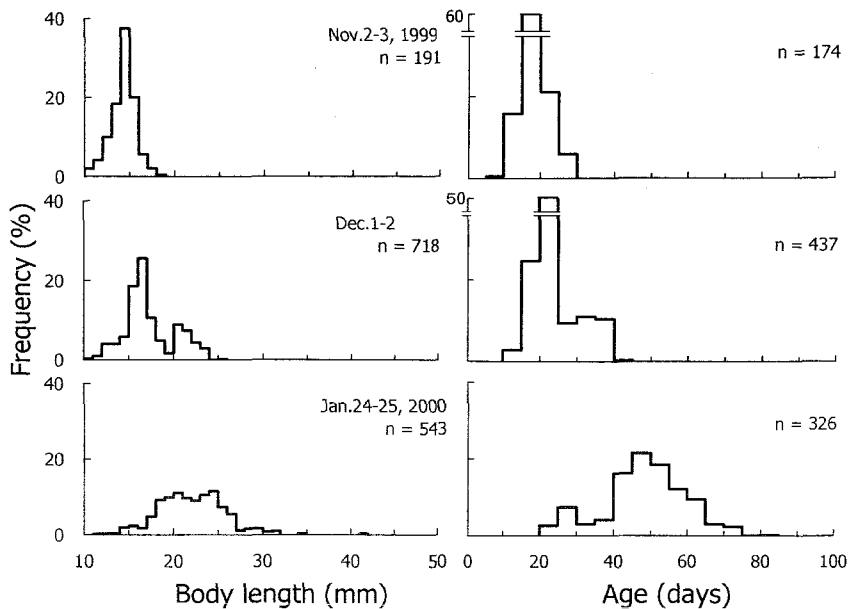


Fig. 44. Monthly changes of body length (left) and age (right) frequencies of ayu collected with a small seine in the surf zones in the central area of Wakayama Prefecture from November 1999 to January 2000 (modified Azuma et al., 2002).

45-50日齢に移行し、体長 18 mm 以上、40日齢以上の個体が主体となった。

3) 孵化日

孵化日組成を Fig. 45 に示す。孵化期間は1999年10月4日から2000年1月8日までの約3ヶ月間であった。全体の孵化日組成のモードは11月上旬にあり、12月上旬にも小さなピークがみられた。11月生まれが最も多く、全体の 63.7% を占めた。10月生まれと12月生まれは、それぞれ 16.5% と 19.1% であった。1月生まれは 0.7% とごくわずかであった。調査月毎の孵化日組成をみると (Fig. 45), 11月調査ではすべて10月生まれで占められ、特に10月中旬生まれが卓越した。12月調査では11月生まれが主体となり、モードは11月上旬であった。1月調査では12月生まれが主体となり、モードは12月上旬であった。このように、各調査月の孵化日組成はほとんど重複していなかった。

次に、孵化月別の採集量を地点間で比較した (Fig. 46)。10月生まれと11月生まれの仔魚は、有田川と日高川の間に位置する S2 (唐尾) から S4 (産湯) にかけての海域と、日高川河口周辺の S7 (煙樹ヶ浜) から S9 (野島) にかけての海域で多く採集された。一方、12月生まれのアユは、有田川河口に近い S1 (栖原) および日高川河口に近い S7 (煙樹ヶ浜) から S9 (野島) にかけて

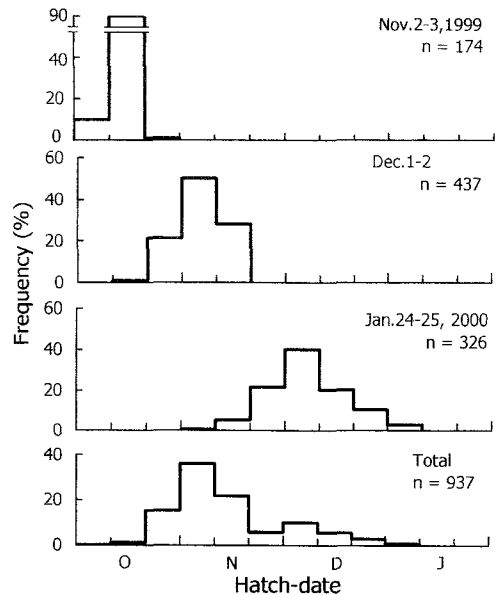


Fig. 45. Monthly changes of hatch-date frequencies of ayu collected with a small seine in the surf zones in the central area of Wakayama Prefecture from November 1999 to January 2000 (Azuma et al., 2002).

の採集量が多く、S2 (唐尾) から S4 (産湯) までの間の採集量は極めて少なかった。1月生まれの仔魚の採集量は少なかったが、日高川河口付近の採集量比其他地点に比べて多かった。調査海

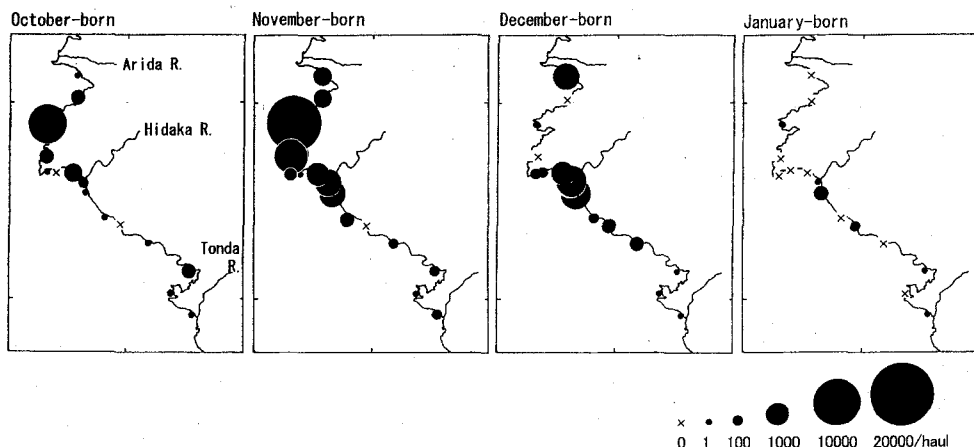


Fig. 46. Catch abundance of ayu by hatch-month (Oct.-Jan.) collected with a small seine in the surf zones in the central area of central Wakayama Prefecture from November 1999 to January 2000AD. The diameter of each circle is drawn in proportion to the cube root of catch abundance (Azuma et al., 2002).

域のうち、日高川河口周辺では孵化期間を通してアユが継続的に採集された。

4) アユ稚魚の採捕量

1999年群のアユ稚魚の採捕量を Fig. 47 に示す。採捕期間中の総採捕量は、約 556万尾と推定された。アユ稚魚の採捕量を地点間で比較すると、日高川河口近傍の塩屋 (J13, Fig. 35) における採捕量が最も多く、ここで全体の 46.9% に相当する稚魚が採捕された。小引 (J3) から三尾 (J12) にかけての採捕量も多く、この海域全体の総採捕量は塩屋 (J13) とほぼ同量の 48.9% に達した。湯浅湾の唐尾 (J2) および田辺湾の新庄 (J17) における採捕量はそれぞれ 0.5% および 3.7% と少なかった。

5) 降水量

清水、龍神、栗栖川観測所 (Fig. 35) における 1999年10月から2000年1月までの日降水量の推移を Fig. 48 に示す。この4ヶ月間の総降水量は、清水 335 mm, 龍神 399 mm, 栗栖川 394 mm で、清水での降水量がやや少なかった。これは1月の降水量が清水で少なかったためである。3地点の降水量の経月変化をみると、10, 11月および1月の降水量が多く、各月の降水量は清水で 65-137 mm, 龍神で 103-160 mm, 栗栖川で 115-145 mm であった。しかし、12月の降水量は3地点とも極めて少なく、清水で 13 mm, 龍神で 12 mm, 栗栖川で 9 mm であった。

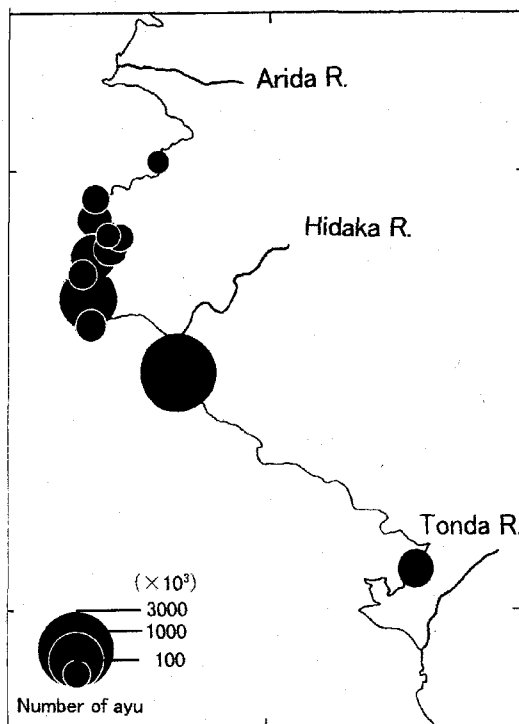


Fig. 47. Estimated catch number of ayu juveniles caught by fishermen in the central area of Wakayama Prefecture from January 1999 to March 2000AD. The diameter of each circle is drawn in proportion to the cube root of estimated catch number of ayu (modified Azuma et al., 2002).

3. 和歌山県沿岸での出現の年変動

1) 砕波帯における採集量および体長の年変動

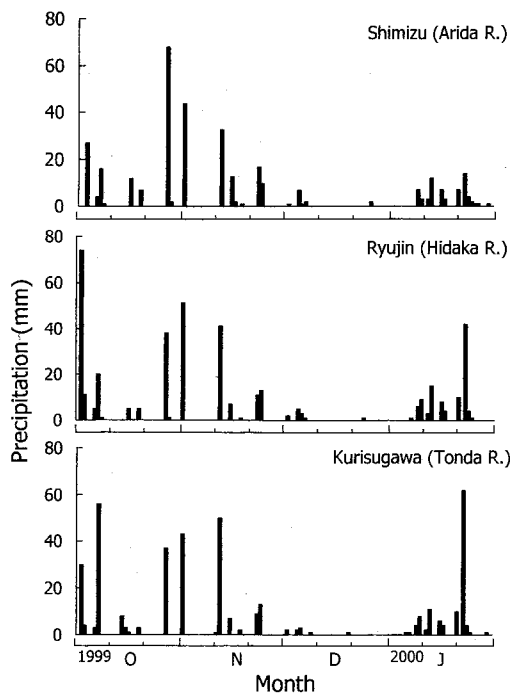


Fig. 48. Daily precipitation recorded at the upper reaches of the Arida River (Shimizu, Fig. 35), Hidaka River (Ryujin, Fig. 35) and Tonda River (Kurisugawa, Fig. 35) from October 1999 to January 2000 (modified Azuma et al., 2002).

小型曳網を用いた3年間の調査で、3年群とも調査海域のすべての地点からアユが採集された。各年群の採集量（1曳網当たりの採集尾数）を海域別にみると、B区およびC区では2001年群の採集量が最も多かった（Fig. 49）。他方、A区では1999年群の採集量は極めて多かったが、2000年群では減少し、2001年群では再び増加した（Fig. 49）。海域によって傾向は異なったが、平均すると2001年群の採集量は3年間で最も多かった。採集量は11月には少なく、おおむね12月に最高となった。ただし、B区の1999、2000年群では1月まで採集量が増加した（Fig. 49）。

体長組成の経月変化をみると（Fig. 50）、11月では3海区ともモードは12-14 mm または 14-16 mm であり、年群間には明瞭な違いは見られなかった。12月ではモードは12-18 mm の間にみられ、A区およびC区では2001年群の体長モードが3年群で最も大きかった。B区では年群間の差は明瞭でなかった。1月では体長モードは16-24 mm の間にみられ、海区間および年群間の変動が大きくなった。A区およびC区では2001年群において大型個体の占める割合が高かった。

次に、アユの体長範囲と平均値を Fig. 51 に示

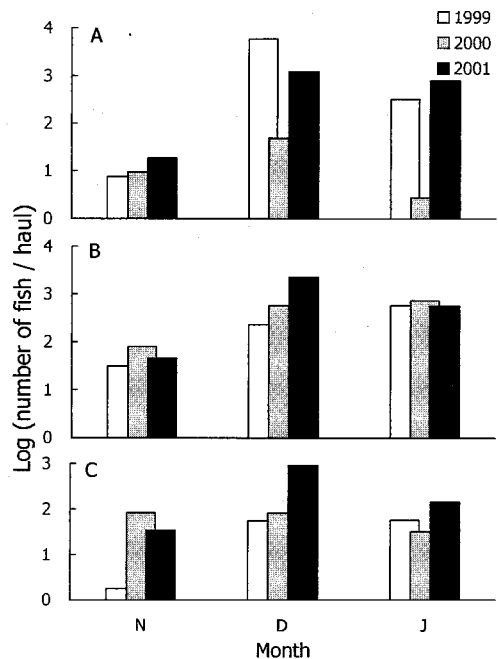


Fig. 49. Annual changes in catch abundance of ayu in the 1999, 2000 and 2001 year groups collected with a small seine in surf zones in the central area of Wakayama Prefecture (modified Azuma et al., 2003 c).

す。11月の平均体長は3年間とも14.1-14.3 mm の範囲内にあり、年群間の差はほとんどなかった。しかし、体長範囲は、1999年群（10.4-19.6 mm）に比べて、2000年群（7.4-22.1 mm）および2001年群（6.9-20.4 mm）において大きい傾向がみられた。各地点の最大体長に注目すると、18 mm を超える個体が採集された地点は、1999年群、2000年群ではそれぞれ1地点と2地点であったのに対して、2001年群では5地点から採集された。12月の平均体長は15.7 mm（1999年群）、16.2 mm（2000年群）、16.8 mm（2001年群）と年を追ってわずかに増大した。体長範囲は、1999年群（10.8-25.6 mm）に比べて、2000年群（8.4-28.2 mm）および2001年群（9.2-28.3 mm）において大きい傾向がみられた。12月に25 mm を超える個体が採集された地点は1999年群と2000年群では1地点であったが、2001年群では5地点に増加した。1月になると体長範囲はさらに広がり、3年群を合わせると9.9 mm から41.3 mm までの個体が採集された。1月の平均体長も2001年群で最大となった。1月に30 mm を超える個体は1999年群と2000年群では4地点から採集されたが、2001年群では9地点から採集された。このように、2001年群の体長は1999年群および2000年群に比べて同時期に

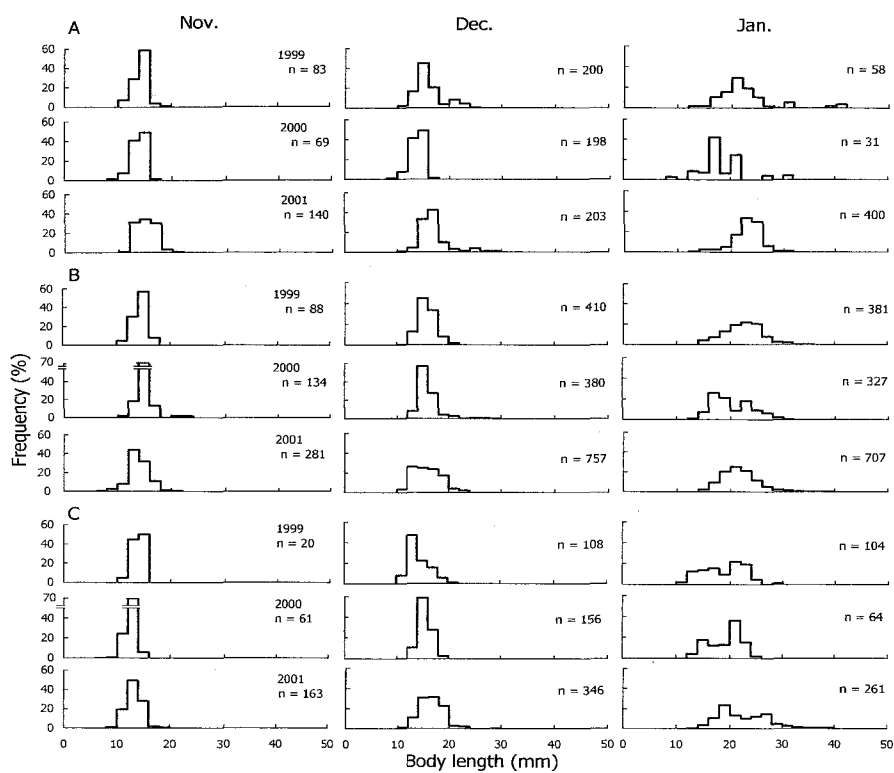


Fig. 50. Comparison of monthly length frequencies of ayu in the 1999, 2000 and 2001 year groups collected with a small seine at 15 stations in the surf zones in the central area of Wakayama Prefecture. A, B and C in the figure are shown in Fig. 35.

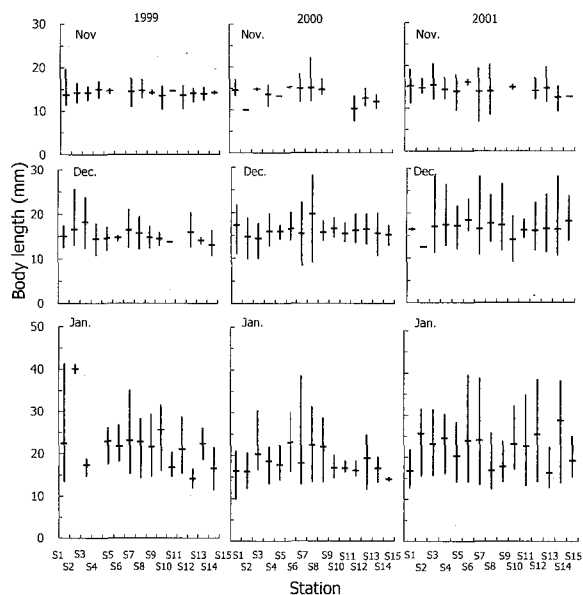


Fig. 51. Comparison of body length of ayu in the 1999, 2000 and 2001 year groups collected at 15 stations with a small seine in the surf zones in the central area of Wakayama Prefecture. Horizontal and vertical bars represent the averages and ranges of lengths of ayu, respectively. Station nos. are shown in Fig. 35 (modified Azuma et al., 2003 c).

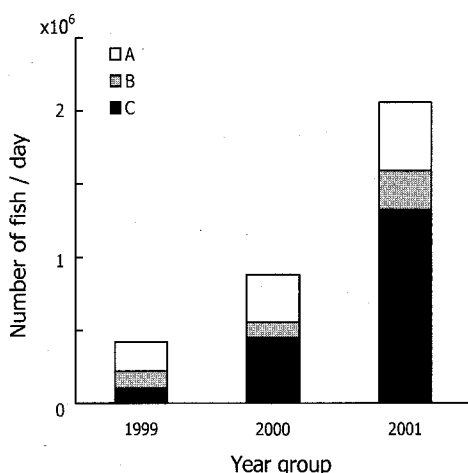


Fig. 52. Annual changes of estimated catch number of ayu juveniles caught by fishermen in the 1999, 2000 and 2001 year groups in the coastal waters of Wakayama Prefecture. A, B and C in the figure are shown in Fig. 35 (modified Azuma et al., 2003 c).

において一貫して大きい傾向が認められた。

2) 稚魚の採捕量と平均体重の年変動

漁業者による1999, 2000, 2001年群の稚魚の総採捕量はそれぞれ556万尾(42万尾/日), 1,089万尾(88万尾/日), 1,149万尾(206万尾/日)と推定され, 年を追って増大した (Fig. 52). 1日当たりの採捕量は, A-C区のすべての海域で2001年群のそれが最高であった. 特にC区の採捕量の伸びは顕著であり, 2001年群ではC区の採捕量が全体の64.1%を占めた.

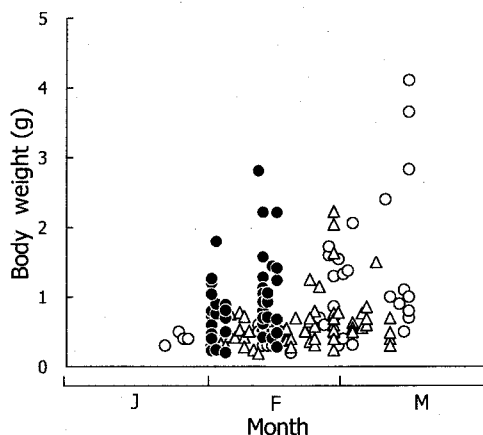


Fig. 53. Annual changes of averages of body weight of ayu juveniles caught by fishermen in the 1999 (open dots), 2000 (triangle) and 2001 (closed dots) year groups in the coastal waters of Wakayama Prefecture (modified Azuma et al., 2003 c).

採捕されたアユの平均体重の推移をみると (Fig. 53), 2001年群では他の2ヶ年に比べて早期から大型個体が採捕される傾向がみられ, 解禁直後の2月2日に採捕されたアユの平均体重は最大約2 g (約60 mm) に達していた. 同時期の1999年群, 2000年群の平均体重は1 g 未満であった. 1999年群および2000年群において, 平均体重が2 gを超えた日はそれぞれ3月3日と2月27日であり, 2001年群に比べて約1ヶ月遅れた (Fig. 53).

3) 日高川における遡上量の年変動

1999年群から2001年群までの日高川におけるアユの遡上数の推移を Fig. 54 に示す. 日高川における3月から5月までのアユの総遡上数は, 1999年群では140万尾, 2000年群では243万尾, 2001年群では330万尾であり, 年を追って増加した. 遡上盛期は, 1999年群では4月中旬, 2000年群では4月上旬, 2001年群では3月下旬にみられた. また, 3月の遡上数は, 1999年群および2000年群では全期間の0.2-2.4%に過ぎなかったのに対して, 2001年群では41.9%に達した. 逆に5月の遡上数の割合は, 1999年群および2000年群では

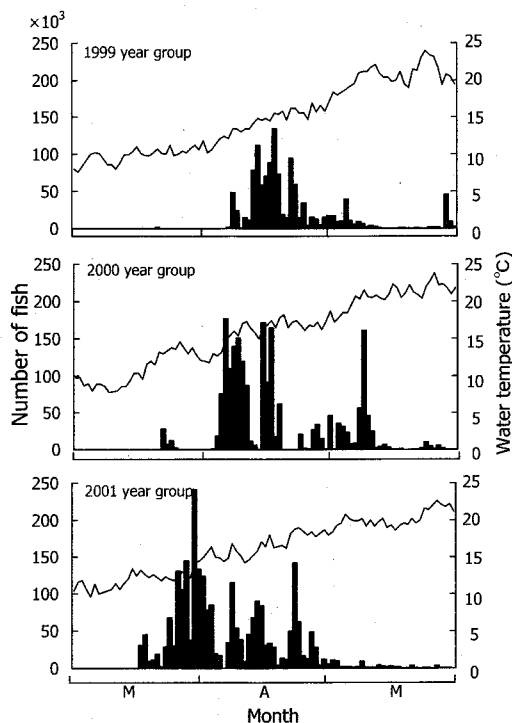


Fig. 54. Daily fluctuations of estimated number of ayu juveniles in the 1999, 2000 and 2001 year groups migrating upstream at Wakano-zeki (St. R1, Fig. 35) in the Hidaka River. Solid lines indicate the water temperature measured at Wakano-zeki of the Hidaka River (modified Azuma et al., 2003 c).

全期間の 16.9-23.8% を占めたが、2001年群では 3.1% に過ぎなかった。このように、1999年群および2000年群に比べて、2001年群はより早く遡上し始め、遡上盛期も早かった。各年の河川水温の推移を比較すると、3-4月の間は1999年群に比べて2000年群および2001年群が高水温で推移し、特に2001年群の水温は3月初旬からほぼ 10℃ 以上で推移しており、他の2ヶ年に比べて高かった (Fig. 54)。

考 察

1. 海域での分布と降水量との関係

1) 土佐湾下ノ加江川河口周辺

熊野川 (塚本, 1988; 塚本ほか, 1989), 四万十川 (高橋ほか, 1990), 長良川 (Kimura et al., 1999) のような比較的大きな河川の河口域において、一部のアユ仔魚が海域に降下せず、河口内に滞留していることはよく知られている。本研究では、下ノ加江川のような流程 30 km の小河川の河口域においても、アユ仔魚が滞留していることを明らかにした。下ノ加江川の河口は常に開口しており、河口の最大水深は約 5 m と深い。河口域表層の水温・塩分は海域のそれに比べて低かったが、底層の水温・塩分は海域とほぼ等しかった。このような河口域の環境条件がアユ仔稚魚の生息を可能にしていると推察される。

下ノ加江川において、アユの孵化仔魚は1998年11月上旬から1999年2月上旬までの約3ヶ月間ほぼ連続して採集され、その密度は11月に非常に高く、12月以降は低下した (Fig. 36)。従って、下ノ加江川における1998年群のアユの孵化盛期は11月中であったと判断できる。河口域で採集した仔魚の孵化日組成も11月下旬にピークがあり、孵化仔魚の降下盛期と一致していた (Fig. 40)。1996年群と1997年群については、孵化仔魚の降下状況を調べていないが、河口域および海域で採集した標本の孵化日組成から判断して、11月から12月にかけて大半の仔魚が孵化したと推測される (Fig. 40)。

河口域および海域における3年間のアユ仔稚魚の採集結果を比較すると、1996年群と1997年群に関しては、河口域および海域の双方から多くの仔稚魚が採集された (Fig. 41)。しかし、1998年群に関しては、河口域での採集尾数が3年間で最も多かったにもかかわらず、海域での採集尾数は著しく少なかった。1996年群と1997年群について、単位時間当たりの採集尾数を孵化月別に

みると、河口域では両年群とも12月に孵化した個体が多く採集された。他方海域では、1996年群は12月に孵化した個体が多く採集され、1997年群は11月孵化の個体が多く採集された (Fig. 41)。以上のように、下ノ加江川河口周辺における仔稚魚の分布は調査年や孵化時期によってかなり変化することが明らかとなった。

アユの孵化仔魚は河川流によって受動的に河口まで降下し、河川流量が多い時期に降下した孵化仔魚は、より早く河口まで到達するとされている (田子, 1999c)。また海域においても、孵化直後の仔魚の分布は河川水の拡散方向や潮流の方向に沿って広がることが指摘されている (千田, 1967; 高松, 1967)。このように、河口から海域にかけての孵化仔魚の分散過程は、流れによる受動的な輸送であると考えられている。下ノ加江川におけるアユの主な孵化期間 (11-12月) における3年間の降水量を比較すると、1998年の降水量は著しく少なく (Fig. 42)、この期間中の河川流量は1996年および1997年に比べて著しく少なかったと考えられる。事実、1998年12月の採集時における河口表層の塩分は 29.1 psu であり、前2ヶ年の12月の平均値 (13.4-20.5 psu) と比べて明らかに高く、河川水の影響が弱かったことを示している (Fig. 37)。また1996、1997年の11月と12月の降水量を比較すると、1996年では11月の降水量よりも12月の降水量が多く、1997年では逆に11月の降水量が12月に比べて多かった (Fig. 42)。降水量が多い月 (1996年では12月、1997年では11月) に孵化した仔魚の海域における単位時間当たりの採集尾数が相対的に多い傾向が認められた (Fig. 41)。この結果は、降水量が多く河川流量が増大した時期に孵化した仔魚は河口域に留まることなく海域に降下しやすい条件にあったことを反映しているのかもしれない。これらの知見を総合すると、1998年群の河口域および海域における単位時間当たりの採集尾数の顕著な違いは、孵化仔魚の降下期間中の河川流量が少なく、多くの孵化仔魚が河口内に残留したために生じた可能性が考えられる。四万十川河口域においては、卵黄を吸収した仔魚は底層に移動し、河口内に残留しやすくなることが指摘されている (Takahashi et al., 1998)。降下期間中の河川流量が少なければ、仔魚の滞留時間が伸びて、河口内に残留する機会が高まることが予想される。

3年間の孵化仔魚量の年変動は不明であるが、仮に1998年群の孵化仔魚量が前2ヶ年に比べて少なかったとすれば、そのために1998年群の海域

での採集尾数が激減した可能性も否定できない。しかし、1998年群の河口域における単位時間当たりの採集尾数が3年間で最も多かったことを考慮すると、1998年に孵化した仔魚が河口域に滞留しやすい条件にあったことはほぼ間違いない。なお、本研究では海域におけるアユの分布状態を河口外側の砂浜海岸のみで検討したが、海域における仔魚の分布範囲は河口周辺の潮流や河川流量（東ほか、2002）によって年毎に異なることが予想される。従って、海域における分布を把握するためには、河口周辺海域における潮流や水温・塩分勾配などの海洋環境を含めたより広範かつ詳細な調査が必要である。また、1996年群では河口域の体長モード（24-26 mm）は海域のそれ（12-14 mm）に比べて明らかに大きかった（Fig. 38）。1996年群の場合、一旦海域に降下した仔魚が成長とともに河口域へ移動したとみられることもできるが、水域間の移動を裏付ける明確な根拠は示せなかった。

本研究では、下ノ加江川のような小河川の河口域をアユ仔稚魚が成育場としていることを明らかにした上で、孵化期間中の降水量が河口周辺の仔稚魚の分布状態に影響を及ぼす可能性を指摘した。アユの資源変動のメカニズムを解明するためには、河口から海域にかけての仔稚魚期の水平・鉛直的な分布の広がりとその年変動に関する長期間のデータを収集することが必要である。また、河口域が成育場となっている河川においては、河口域に滞留した個体の生残およびそれらの遡上群・産卵群への資源全体に占める割合を明らかにする必要がある。

2) 和歌山県沿岸

和歌山県中部沿岸の砂浜海岸に設定したすべての地点からアユが採集された（Fig. 43）。採集量は、11月から12月にかけて増加し、この間の体長および日齢に大きな違いは認められなかった（Fig. 44）。1月には採集量が減少し、体長および日齢はいずれも大きくなった（Fig. 44）。一方、孵化日には各調査月の間でほとんど重複は認められなかった（Fig. 45）。これらの事実から、碎波帯に仔魚が次々と加入する一方、成長した個体は碎波帯から離散していると推測される。また、1月の体長・日齢の増大は、碎波帯への新規加入がそれまでにほぼ終了したことを示している。

碎波帯における採集量は、S3（大引）を中心

とする海域と、S7（煙樹ヶ浜）からS9（野島）にかけての海域において多かった。前者は有田川および日高川の中間に位置するが、後者は日高川河口の近傍である（Fig. 35）。一方、アユ稚魚の採捕量が多かった場所は、J2（小引）からJ12（三尾）にかけての海域と日高川河口に近いJ13（塩屋）に大別できた（Fig. 47）。碎波帯での採集結果と稚魚の採捕結果を照合すると、アユが多くとれた海域はほぼ重なった。

海域におけるアユ仔魚の分布調査によると、瀬戸内海では河口から20-30 km離れた沖合の定点で仔魚が採集されており（千田、1967）、和歌山県でも黒潮域を除く沿岸域のほぼ全域から仔魚が採集されている（堀木、1991）。和歌山県の調査では、仔魚が採集された最も沖合の定点は距岸約16 kmである^{*4}。他方、熊野灘での調査では沿岸水の影響が強い距岸2.5 kmまでの海域でアユ仔魚が採集されたことが報告されている（塚本、1988；塚本ほか、1989）。これらの研究結果から、アユ仔魚は主に沿岸水の影響の強い範囲に分散するものの、その一部は河口からかなり離れた沖合にも広がることが示唆される。本研究では、日高川河口近傍の碎波帯において仔魚が継続的に採集された一方、有田川や日高川の河口から岸沿いに15-20 km離れたS3（大引）においても大量の仔魚が採集された（Fig. 46）。この事実から、アユ仔魚の一部は碎波帯に到達するまでに分布域を大きく広げると言える。

アユの孵化期間の降水量は、10、11月および1月下旬に多く、12月から1月中旬の間では極めて少なかった（Fig. 48）。降水量が多かった10、11月に生まれた個体は、S3（大引）を中心とする河川から離れた地点において多く採集された（Fig. 46）。一方、降水量が少なかった12月に生まれた個体は、日高川河口周辺で集中的に採集され、河口近くに留まる傾向がみられた（Fig. 46）。これらの事実は、孵化仔魚の降下期間中の降水量が仔魚の分布範囲を規定する要因となっていることを示唆する。降水量が多いとそれに伴って河川流量も増加し、河口周辺における河川水の拡散範囲は拡大する。アユの孵化仔魚は遊泳力に乏しく（Tsukamoto et al., 1975; Tsukamoto & Kajihara, 1984）、孵化後河川流に乗って海域に到達するとされている。伊勢湾の調査でも、湾内の恒流によって仔魚が移送されることが報告されている（高松、1967）。孵化直後のアユ仔魚が受動的に分散するのであれば、河川流量が多い

*4 堀木信男博士、私信。

時期に孵化した仔魚はより沖合まで運ばれ、沿岸流によって河川から遠く離れた場所に輸送される機会が高まるものと推測される。

本研究において、主要河川の河口から岸沿いに 15-20 km 離れた地点においても大量のアユ仔魚が接岸することが明らかとなった。海洋生活期における仔魚の移動距離の大小は、近傍河川間の移動・交流の度合いを左右する。奄美大島におけるリュウキュウアユ, *P. a. ryukyuensis* (Nishida, 1985, 1988; 西田ほか, 1992; Sawashi & Nishida, 1994; Takagi et al., 1999) や屋久島・隠岐などの島嶼部におけるアユの集団 (澤志ほか, 1993, 1998) は、河川間で遺伝的分化を遂げていることが明らかにされた。こうした島嶼域に生息するアユはいずれも資源量が小さく、隔離の影響を強く受けることが指摘されている (Nishida, 1985, 1988; 西田ほか, 1992; Sawashi & Nishida, 1994; Takagi et al., 1999; 澤志ほか, 1993, 1998)。一方、日本列島のアユの集団構造に関する研究成果は、本種が遺伝的に均質な集団であることを示している (Nishida & Takahashi, 1978; 谷口ほか, 1983; 関・谷口, 1985; 関ほか, 1988; Iguchi et al., 1999)。このことは4-5ヶ月間に及ぶ海洋生活期において、近隣の河川集団との間で遺伝的交流が繰り返されてきたことを意味する (関・谷口, 1985)。後藤ほか (2002) も、和歌山県沿岸の碎波帯で採集したアユ仔魚のミトコンドリアDNAを分析し、海域生活期の仔魚の遺伝的組成が地域間で均質であったことを報告している。和歌山県のように河川が多く、しかもアユの資源量が多い地域では、河川間の交流も生じやすいと考えられる。

本研究では、アユ仔魚の海域における分散距離は孵化期間を通じて一様でなく、河川流量が多い時期に孵化した仔魚の一部は、主要な河川の河口から岸沿いに 15-20 km 離れた碎波帯にも到達することを指摘した。今後、アユの遺伝的多様性の保全を考える上で、海洋生活期における河川間の移動・交流の実態に関する多方面からのデータの蓄積が必要と思われる。

2. 碎波帯における出現の年変動と資源との関わり

和歌山県では、1999年群から2001年群にかけてアユ稚魚の採捕量および日高川における遡上量が増大した。このことは、この間にアユの資源量が増大したことを意味しており、稚魚の採捕量および遡上量が最も多かった2001年群を資

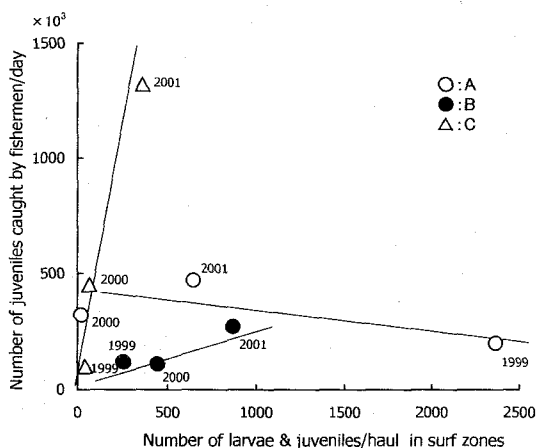


Fig. 55. Relationships between catch number of ayu larvae and juveniles per haul collected in the surf zones and the estimated number of ayu juveniles caught by fishermen in the coastal waters of Wakayama Prefecture in the 1999, 2000 and 2001 year groups. A, B and C in the figure are shown in Fig. 35 (modified Azuma et al., 2003 c).

源豊度が高かった年と位置付けることができる (Figs. 52, 54)。

碎波帯における仔稚魚の採集量と稚魚の採捕量との関係を海域別・年群別にみると (Fig. 55), B区およびC区の碎波帯での採集量はいずれも2001年群が最も多い点で、稚魚の採捕量の年変化と一致した。しかし、A区では碎波帯での採集量と稚魚の採捕量との対応関係はみられなかった (Fig. 55)。他方、C区では稚魚の採捕量は非常に多かったが、碎波帯での採集量はA区やB区に比べて少なかった (Fig. 55)。このように、海域によって碎波帯での採集量の年変動と稚魚の採捕量の年変動は必ずしも対応していなかった。A区やC区の地形をみると、B区に比べて海岸線が複雑に入り組んだ内湾が多く、海岸線の距離が長い (Fig. 35)。両区ではこうした地形的要因によって碎波帯への加入量を把握しにくいかもしれない。

次に、B区における碎波帯での仔魚の採集量と日高川における遡上量の関係を Fig. 56 に示す。碎波帯での仔魚の採集量および日高川の遡上量は、いずれも1999年群から2001年群にかけて増大し、両者の年変動はよく一致した。本調査海域では、アユの漁獲量から判断して日高川がアユ仔魚の最も大きな供給源となっていると考えられ、実際に3年間の調査を通してB区の日高川近傍の碎波帯において多数の仔魚が安定して採集された (Fig. 49)。以上から、仔魚が安定して加入する日高川近傍の碎波帯では、碎波帯での

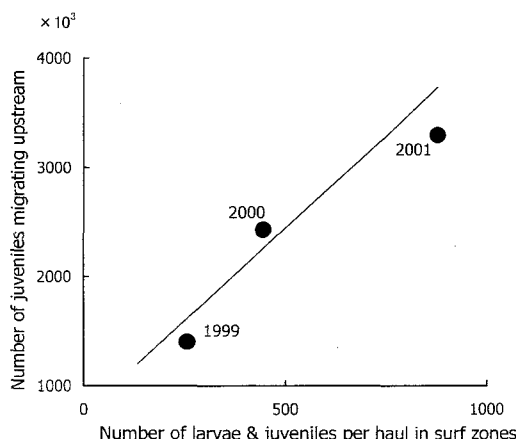


Fig. 56. Relationship between catch number of ayu larvae and juveniles per haul collected in the surf zones around the mouth of the Hidaka River and estimated number of ayu juveniles migrating upstream at Wakano-zeki (St. R1, Fig. 35) of the Hidaka River (modified Azuma et al., 2003 c).

採集量の年変動から資源豊度を評価できると言える。また、B区の砕波帯への仔魚の加入量と日高川の遡上量との間に対応関係がみられることは (Fig. 56), 砕波帯に加入する時点でアユの遡上量がほぼ決定されることを示唆しており、海域での大きな減耗は砕波帯に接岸するまでの間に生じる可能性が高い。

調査海域の砕波帯で12月に採集される個体は、11月生まれが主体である (Fig. 45)。資源豊度が高かった2001年群において、12月の砕波帯での採集量は3年間で最も多かったことを考えると (Fig. 49), 11月に孵化した仔魚が砕波帯で多く出現することは資源豊度の指標となることが推測される。一方、1月に砕波帯に加入する仔魚は12月生まれが主体であり (Fig. 45), これらの多くは孵化時期の遅れによって、採捕期間中 (1-3月) には採捕される大きさに達しないと推察される。事実、吉本ほか (1997) も漁業者によって採捕されるアユは11月生まれが主体であることを明らかにしている。

谷口 (1989) や吉本 (1997) は日高川の降下仔魚量と翌年の遡上量との間に正の相関がみられることを報告しており、相澤ほか (1999) も神奈川県相模川の降下仔魚量と翌年の同県における海産アユ種苗採捕量との間に正の相関があることを報告している。これらの知見から、海産アユの資源量を予測する際に、同じ年群の降下仔魚量や降下盛期を検討することは極めて重要であると言える。しかし、日高川の場合、降

下仔魚量が30億尾未満であれば、降下仔魚量と遡上量との間に相関が認められないことも指摘されている (吉本, 1997)。1999, 2000, 2001年群の日高川の降下仔魚量はそれぞれ7.8, 12.6, 6.3億尾であり (奥山ほか, 2001; 高橋ほか, 2002, 2003), 資源豊度が高かった2001年群の降下仔魚量は3年間で最も少なく、稚魚の採捕量や日高川への遡上量と対応していない。他方、日高川周辺の砕波帯における仔魚の採集量が稚魚の採捕量や遡上量とよく対応していたことは (Figs. 55, 56), 砕波帯に加入するまでの仔魚期の減耗が年によって変動することを示唆している。

和歌山県の砂浜海岸の波打ち際や高知県の四十万川河口域においては、11月に孵化したアユは12月以降に孵化したアユに比べて成長が良いことが報告されており (塚本, 1988; 塚本ほか, 1989; Takahashi et al., 2000, 2002), 12月に砕波帯で採集した個体 (11月生まれ主体) は、1月以降に採集した個体 (12月生まれ主体) に比べて、より早く成長することが予想される。2001年群は12月の採集量が卓越して多かったことから (Fig. 49), 成長の早い11月生まれのアユの割合が高かった可能性がある。実際に、2001年群は1999年群および2000年群に比べて体長が大きかった (Figs. 50-51)。Houde (1987) は、仔魚期の生残の良否が資源水準を左右するとした $Hj \phi rt$ (1914) の仮説に対し、卵期から仔稚魚期を経て資源に加入するまでの累積的な死亡率を成長速度の関数と捉えて、成長率の年変動が加入量に反映されるという見方を示した。本研究では、3年群間で成長速度の検討をしていないが、資源豊度が高かった2001年群のアユが、砕波帯においても採捕時においても体長が大きかったことを考えると、2001年群の資源量増大の背景には仔稚魚期の成長速度も関係している可能性が推定される。

日高川への遡上開始時期や遡上盛期は、1999年群から2001年群にかけて年を追って早期化した (Fig. 54)。2001年群の遡上期における日高川の水温は、3月以降 10℃ 以上を維持しており、前2ヶ年に比べて高い水温で推移した (Fig. 54)。また、この年群は仔魚期においても稚魚期においても体長が大きかった (Figs. 51, 53)。アユが河川を遡上し始める際には、一定の日齢や体長に達することが必要であり (塚本, 1988), 水温 (楠田, 1963) や日照条件 (Uchida et al., 1990) などの環境要因の刺激を受けて遡上行動が発現する。本調査において、2001年群に観察された仔稚魚期の大きさや遡上期の高水温は、同年群の

遡上開始時期や遡上盛期を早めたことと関係していると考えられる。

堀木 (1988, 1991), 谷口 (1989) および吉本 (1997) は, アユの産卵期の降水量が翌年の資源に關与していることを指摘し, 産卵期 (10月) の降水量が少ないと, 産卵場の環境が悪化して資源は低下することを報告している。そこで, 調査海域の主要3河川の上流域における10月から12月にかけての降水量^{*}を検討した (Fig. 57)。10月の降水量は, 1999年に比べて2000年および2001年に多く, 資源豊度が高い年には10月の降水量が多い点で, 堀木 (1988, 1991), 谷口 (1989), および吉本 (1997) の指摘と一致した。ただし, 2000年と2001年の間では10月の降水量にほとんど差がなかったにもかかわらず, 日高川周辺の

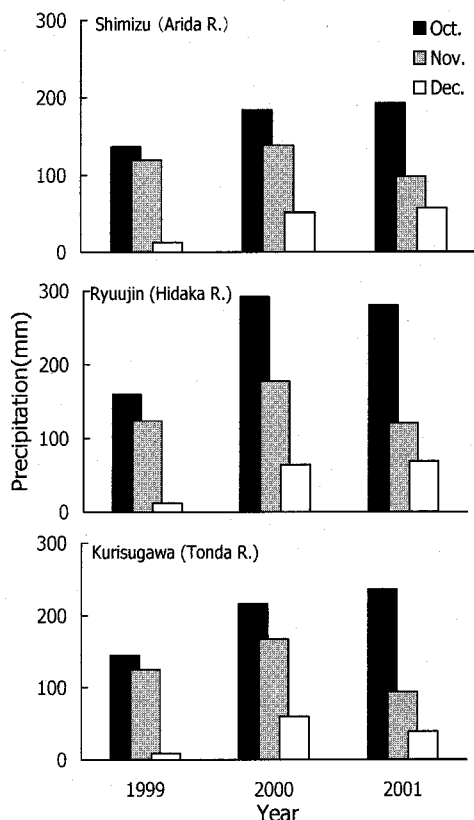


Fig. 57. Annual monthly changes of precipitation at the upper reaches of the Arida River (Shimizu, Fig. 35), Hidaka River (Ryuujin, Fig. 35) and Tonda River (Kurisugawa, Fig. 35) in October and December from 1999 to 2001 (Azuma et al., 2003 c).

碎波帯での採集量 (Fig. 56), 稚魚の採捕量 (Fig. 52) および日高川への遡上量 (Fig. 56) は 2000年群よりも2001年群において著しく多かった。2001年群の資源量増大の背景には産卵場の条件に加えて, 孵化仔魚の発生時期やそれに伴う初期成長の良否, さらに仔魚期の生残率などが關与していると考えられる。

先に述べたように, 孵化期間中の降水量と仔魚の分散距離との間に相関がみられ, 河川流量が多い時期に降下した孵化仔魚の一部は河口から岸沿いに 15-20 km 離れた碎波帯まで到達する。2001年群は産卵盛期の10月の降水量が多かった反面, 孵化盛期の11月の降水量は3年間で最も少なかった。すなわち, 2001年群では孵化期間の流量が少なかったために, 河口近くに滞留する個体が増加した可能性がある。日高川を降下した仔魚が他海域に分散する割合が小さければ, それらが日高川へ遡上する機会も増加すると思われる。しかし, アユの仔稚魚期における移動範囲と遡上量との関係を実証するデータは得ておらず, 両者の関係を検証することはできなかった。

本研究では, 和歌山県中部の沿岸におけるアユ資源の動向および日高川への遡上量を, 日高川周辺の碎波帯での採集量から予報できることを指摘した。このことは仔魚が碎波帯へ加入する時点で翌年のアユの資源水準が決定されることを示唆しており, 海域での大きな減耗は仔魚が碎波帯に加入するまでに生じると推定される。また, 仔稚魚期の成長の良否が資源豊度と關連している可能性があり, アユの初期成長と海洋環境や餌料環境との關係についても研究を進める必要がある。

IV. 琵琶湖産アユ由来の仔魚の出現

Ⅲ章で述べたように, 両側回遊型アユの遡上量は年によって大きく変動する。そのため, 全国の河川において種苗放流による増殖対策が行われている。琵琶湖産アユ (以下, 湖産アユ) は河川に放流すると大きく成長するため, 放流用種苗として活用されてきた。しかし, 両側回遊型アユが生息する河川に湖産アユが放流された場合, 湖産アユの遺伝子が在来の両側回遊型のアユに移入する恐れがある (井口, 1994)。在来の両側回遊型アユ集団の遺伝資源を保全するためにも, 湖産アユの河川放流の影響を検討す

^{*}5 (財)日本気象協会関西支部日降水量 (清水・龍神・栗栖川, Fig. 35)

ることは重要である。本章では、湖産アユの河川放流による資源添加の実態を把握するために、碎波帯で採集した仔魚を材料としてアイソザイムおよび孵化日の分析を行った。

材料と方法

試料の採集 試料は、土佐湾中央部の種崎海岸（I章, Fig.1）において、1985年10月中旬から1986年5月下旬にかけて小型曳網（I章, Fig. 2）を用いて月2回の頻度で採集した。採集した仔魚は、研究室でアユ仔魚を選別するまでクーラー中で氷冷した。選別したアユ仔魚は、電気泳動に供する際に、体長（前脊索屈曲および屈曲中の仔魚は脊索長を、後屈曲の仔魚および稚魚は標準体長）をノギスで測定した。

電気泳動 -20°C 以下で冷凍保存した合計 649 尾のアユ仔稚魚を電気泳動に供した。仔稚魚は1尾ずつ全体をホモジナイズし、その浸出液から Glucosephosphate isomerase (GPI) の酵素多型を検出した。電気泳動の手法は、谷口・岡田（1980）の水平式デンブングル電気泳動法に従った。電気泳動に使用した緩衝液およびデンブングルの調整は、谷口ほか（1983）に従った。

耳石 10% ホルマリンで固定後、直ちに 80% エタノール中で保存した合計 168 尾の仔魚を日齢査定に供した。仔魚の日齢と採集日から孵化日を推定した。

結 果

1. 出現の季節変化

調査期間を通じて合計 8,751 尾のアユ仔稚魚を採集した。アユは10月30日から5月10日までの間に出現し、出現盛期は11月下旬であった（Fig. 58）。出現期間の水温・塩分はそれぞれ $13.0\text{--}23.8^{\circ}\text{C}$ および $20.4\text{--}36.7$ psu であった。仔稚魚の体長範囲

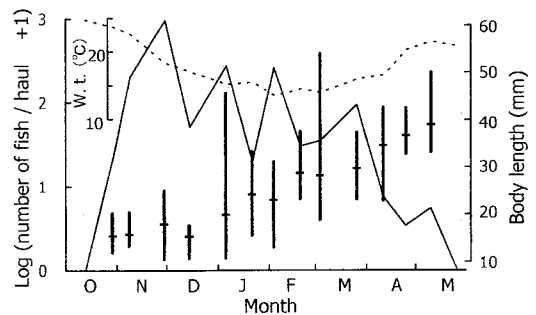


Fig. 58. Seasonal occurrence curve of ayu collected with a small seine in the surf zone of Tanesaki beach from October 1985 to May 1986. Horizontal and vertical bars indicate the mean and range of body length, respectively. Water temperature is shown by broken line (Azuma et al., 1989).

は $10.6\text{--}54.4$ mm であった。

2. GPIアイソザイムマーカを用いた由来の判別

Table 2 に採集日毎のアユの *Gpi-1* 遺伝子座における対立遺伝子頻度を示す。*Gpi-1* 遺伝子座の100対立遺伝子頻度（平均±標準誤差）は、 0.551 ± 0.040 から 0.664 ± 0.044 の範囲を変動し、仔稚魚の電気泳動像は谷口ほか（1983）による成魚のそれと完全に一致した（Table 2, Fig. 59）。10月30日に採集された仔魚の100対立遺伝子頻度のみが0.60未満の数値を示した（Table 2）。10月30日の数値（ 0.551 ± 0.040 ）は、海産アユと湖産アユのいずれとも有意に異なり（ $p < 0.05$, t-test）、両者の中間的な値を示した（Fig. 60）。しかし、11月以降に採集したアユの *Gpi-1*¹⁰⁰ 平均対立遺伝子頻度は、12月および1月下旬の標本がわずかに低かったことを除くと、すべて両側回遊型アユの値を示した（Table 2, Fig. 60）。

Table 2. *Gpi-1* genotypic proportions, *Gpi-1*¹⁰⁰ allele frequencies of ayu collected with a small seine in the surf zone of Tanesaki beach from October 1985 to February 1986 (Azuma et al., 1989)

Sample No.	Date	N	Genotype						<i>Gpi-1</i> ¹⁰⁰ allele frequency ± SE
			100/100	100/80	100/60	80/80	80/60	60/60	
1	Oct. 30, 85	79	25	37	0	17	0	0	0.551 ± 0.040
2	Nov. 9, 85	144	66	29	0	19	0	0	0.663 ± 0.028
3	Nov. 30, 85	58	27	23	0	8	0	0	0.664 ± 0.044
4	Dec. 15, 85	79	33	30	1	15	0	0	0.614 ± 0.039
5	Jan. 6, 86	73	33	30	0	13	0	0	0.632 ± 0.039
6	Jan. 22, 86	60	20	32	0	8	0	0	0.600 ± 0.045
7	Feb. 4, 86	74	30	34	2	8	0	0	0.649 ± 0.039
8	Feb. 20, 86	79	33	36	1	9	0	0	0.652 ± 0.038

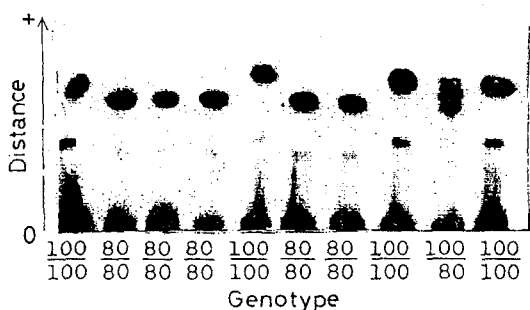


Fig. 59. Example of zymogram of electrophoretic gel banding patterns of GPI isozyme in ayu collected with a small seine collected on 30 October 1985 (Azuma et al., 1989).

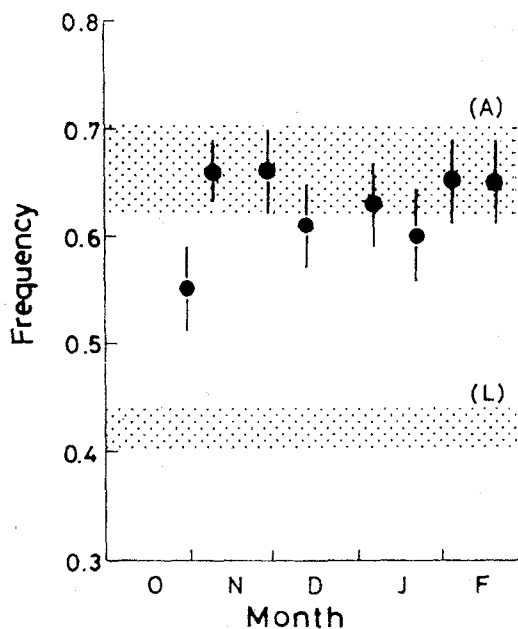


Fig. 60. Frequencies of 100 allele at *Gpi-1* of samples. Circles and vertical bars indicate means of *Gpi-1*¹⁰⁰ allele frequencies and their standard errors, respectively (Azuma et al., 1989). Shaded bands indicate the ranges of *Gpi-1*¹⁰⁰ allele frequencies in adults of amphidromous (A) and landlocked (L) forms of ayu, as reported by Seki & Taniguchi (1985) and Nishida (1985).

3. 耳石による孵化日の推定

仔魚の日齢は3日齢から61日齢であり、孵化日は10月6日から1月18日までの間であると推定された (Table 3). 10月30日および11月2日に採集した標本中に、10月20日以前に孵化した仔魚がそれぞれ20尾および16尾含まれていることが分かった。

考 察

土佐湾の流入河川において、放流された湖産アユは産卵期までほとんど生残しないとされている (谷口・関, 1983; 関・谷口, 1985, 1988; Seki et al., 1994). 一方、東 (1980) は佐賀県松浦川において9月下旬から11月半ばまで放流された湖産アユの孵化仔魚が降下し、その一部は両側回遊型アユの孵化仔魚の降下期間と重複していることを指摘している。また、水槽内において両側回遊型アユと湖産アユは容易に交雑することも知られている (Iguchi & Ito, 1994). 中部・北日本の河川においては産卵期まで湖産アユが生残していることが確認されており (田子, 1999b; Pasten et al., 1991; Kaewsangk et al., 2000; Otake et al., 2002), 両側回遊型アユの産卵期が南日本に比べて早い北日本では (白石・武田, 1961), 湖産アユが産卵に加わる可能性はより高まると思われる。

湖産アユの産卵期は両側回遊型のそれに比べて1-2ヶ月間早く (関ほか, 1984), 8月下旬以降には産卵が始まる (東, 1973a; 伏木ほか, 1978). 仮に河川に放流された湖産アユが産卵に加わったとすれば、湖産アユに由来する仔魚は遅くとも9月には孵化して海域に降下するはずである。しかし、土佐湾の碎波帯では9月中にアユ仔魚が採集されたことはない (I 章). 湖産アユと両側回遊型アユの稚魚期以降の海水適応能には差異がみられないことが知られているが (Hasegawa et al., 1983), 田畑・東 (1986) は、海水飼育下におけ

Table 3. Examination records of the estimated hatch-dates of ayu collected with a small seine in the surf zone from October 1985 to February 1986 (Azuma et al., 1989)

Date	No. fish examined	BL (mm)	Age (days)	Estimated hatch-dates	No. fish hatched		
					before Oct. 10	during Oct. 10 to Oct. 19	during Oct. 10 to Oct. 19
Oct. 30, 1985	23	10.3 - 13.6	8 - 24	Oct. 6 - Oct. 22	1	19	3
Nov. 2, 1985	63	7.5 - 18.4	3 - 27	Oct. 7 - Oct. 30	1	15	45
Dec. 15, 1985	30	10.3 - 16.3	7 - 20	Nov. 25 - Dec. 8	0	0	0
Jan. 6, 1986	27	13.2 - 19.1	11 - 32	Dec. 5 - Dec. 26	0	0	0
Feb. 4, 1986	25	14.3 - 26.4	17 - 61	Dec. 5 - Jan. 18	0	0	0
Total	168	7.5 - 26.4	3 - 61	Oct. 6 - Jan. 18	2	34	48

る湖産アユ孵化仔魚の水温 18°C での生残率は 40-70% と両側回遊型のそれ (60-80%) と比べて遜色ないのに対して、水温 23°C での前者の生残率は 0-9% と後者のそれ (41-62%) に比べて著しく低下し、高水温下では湖産アユの孵化仔魚はほとんど生残できないことを報告している。Iguchi & Yamaguchi (1994) も湖産仔魚が両側回遊型仔魚に比べて海水中での生残率が低いことを飼育実験から明らかにした。さらに、関ほか (1994) および辻村・谷口 (1995) も、飼育実験によって湖産アユと両側回遊型アユの初期発生過程において水温感受性に差異がみられることを明らかにし、湖産アユ仔魚が両側回遊型仔魚に比べてより低水温型であることを示唆している。これらの知見を考え合わせると、仮に湖産アユの仔魚が9月中旬に海域に降下していたとしても、土佐湾沿岸の高水温 (9月の土佐湾砕波帯の水温は、1981年から1986年までの調査では 24°C 以上) に適応できずに減耗している可能性が極めて高いと思われる。

本研究において、10月下旬の早期に採集した仔魚の *Gpi-1*¹⁰⁰ 対立遺伝子頻度は、湖産アユと両側回遊型アユとの中間の数値を示した (Fig. 60)。さらに、10月下旬と11月初旬に採集した仔魚のうち、36尾は10月中旬までに孵化したことが明らかとなった (Table 3)。土佐湾に流入する四万十川下流のアユ産卵場における10月の水温は約 $19-23^{\circ}\text{C}$ である (Takahashi et al., 1999)。水温 20°C でのアユの孵化日数は7-11日間を要するので (伊藤ほか, 1971; Kashiwagi et al., 1986)、これら36尾の仔魚は9月下旬から10月上旬にかけて産出されたと推定され、この期間は湖産アユおよび両側回遊型アユの産卵期と重なる (東, 1964; 伏木ほか, 1978; 関ほか, 1984)。以上の結果は、10月30日に採集された仔魚の中に、湖産アユ仔魚が混入していたか、あるいは湖産アユと両側回遊型アユの交雑した仔魚が含まれていたか、のどちらかであることを示唆するが、その判別はできなかった。10月上旬から中旬までの砕波帯の水温は 22°C 以上であるので (I章)、先の実験結果から判断してこれら湖産アユに由来する仔魚の生残率はかなり低いと推定される。さらに、11月以降には湖産アユ由来と思われる仔魚が全く採集されなかったことから、湖産アユに由来する仔魚の割合は極めて低いと考えられる。関・谷口 (1985)、Nishida (1986) および布川ほか (2002) によるアユ成魚を用いた遺伝子解析の結果からも、放流された湖産アユによる在来の両側回遊型アユに対する遺伝的影響の徴

候がみられないことが明らかにされている。以上から、東 (1980) が指摘しているように、河川に放流された湖産アユは1代限りであり、翌年の資源に寄与することはないと判断される。

V. 総 合 考 察

1. 海域における分布と回遊

1) 砕波帯の成育場としての意義

木下 (1993) は、土佐湾の砂浜海岸砕波帯において68科 165種以上の仔稚魚を見出し、そのうちアユの出現割合が最も高く、全体の 39.5% を占めることを明らかにした。I章で述べたように、アユは10月から5月までの7ヶ月間砕波帯に出現し、体長や日齢範囲も幅広く、降下直後から遡上直前までの発育段階のものが採集された。さらに、耳石を用いた分析結果から孵化時期の異なるグループが入れ替わりながら長期間砕波帯を利用していることが判明した。これらの事実から、アユ仔稚魚にとって砕波帯が重要な成育場であることは明白である。

海域におけるアユ仔稚魚の主な餌生物はカイアシ類を中心とする動物プランクトンであることが知られている (鈴木, 1942b; 山路ほか, 1967; 浜田・木下, 1988; 岡ほか, 1996)。浜田・木下 (1988) は、砂浜海岸の砕波帯に出現するアユの摂餌率は 80% 以上と高いことを明らかにした。奄美大島の砂浜海岸において、リュウキュウアユ仔稚魚の食性を調べた岡ほか (1996) も同様に高い摂餌率を報告している。アユ仔稚魚は可視的な狙い食いによって捕食すると考えられており (山路ほか, 1967)、琵琶湖の湖産アユ仔稚魚も昼間から夕方にかけて摂餌することが知られている (東, 1964)。岡ほか (1996) もリュウキュウアユ仔稚魚が夜間には摂餌を停止することを明らかにしている。以上から、アユにとって砕波帯は日中の摂餌場として重要な役割を担っていることは明らかである。砕波帯における日中のアユの潮汐に伴う移動は (II章)、彼らの餌料生物であるカイアシ類の分布生態と関係している可能性がある。

砕波帯のような沿岸浅所は、沖合に比べて大型の捕食者 (特に魚類) による捕食圧が低いことが推定される (田中, 1991)。田中 (1991) は、浅海域が稚魚の成育場として成立する重要な条件の一つに捕食圧を挙げている。アユは脊索屈曲直後から砕波帯に出現し始める (I章)。このサイズでの遊泳力は極めて小さく (Tsukamoto et

al., 1975; Tsukamoto & Kajihara, 1984), 外敵からの逃避能力も低いと考えられる。木下 (1998) は、碎波帯の成育場としての意義として餌と天敵の問題がバランスよく解決されていることを示唆しており、碎波帯は外敵からのシェルターの役割を果たしている可能性が推定される。

琵琶湖や池田湖などにおける陸封型のアユ仔魚は発育初期には沖合に分布しており (東, 1964; 立原・木村, 1991), 湖岸浅所に出現する際の体長は 25 mm 以上と大きい (立原・木村, 1991)。これら淡水湖におけるアユ仔魚の分布様式は海域におけるそれとは明らかに異なる。Hanych et al. (1983) は、淡水湖において夜間に仔稚魚が浅所に移動する理由として捕食者からの逃避を指摘しており、湖岸浅所における捕食者の存在が淡水湖に陸封されたアユの初期成育場が沖合に移動したことに関係しているのかもしれない。本研究では、碎波帯から浅海域に離れたアユが夜間に再び碎波帯に出現することを明らかにしたが (Ⅱ章), この現象も夜間に活動を停止して分散するとともに浅所に移動することによって、大型の捕食者と遭遇する危険を低下させているとみることができよう。被食は魚類の初期減耗の主たる要因の一つであるが (Houde, 1987), 野外におけるアユの被食を含めた初期減耗に関する知見は少なく、秋季の高水温による減耗 (Takahashi et al., 1999) が報告されている以外は、ヨシノボリ・オイカワ・ヒガイ (水谷, 1976), スジエビ (水谷ほか, 1978a,b) やカワムツ (塚本ほか, 1989; 塚本, 2001) による降下仔魚の捕食例、河口域におけるキチヌ仔稚魚による仔魚の捕食例 (藤田, 1994) が報告されているのみである。このように、海域におけるアユ仔稚魚の捕食者に関する研究はほとんど見当たらず、アユ仔稚魚の捕食者を解明することは、碎波帯の成育場としての理解を深めるためにも今後に残された重要な課題と言える。

2) 海域での回遊

和歌山県沿岸の碎波帯におけるアユ仔魚の分布調査から、海域に降下したアユ仔魚は河口から岸沿いに 15-20 km 離れた碎波帯に到達することが明らかとなった (Ⅲ章)。和歌山県熊野灘沿岸や富山湾でのアユ仔魚の沖合への分散範囲は距岸 2.5 km 以内とされているが (塚本, 1988; 塚本ほか, 1989; 田子, 2002b), 本研究により岸沿いの移動範囲は沖合への分散距離よりも著しく大きいことが判明した。田子 (2002b) も、沖合での仔魚の分布調査から沖合への分散距離よりも

岸沿いの分散距離が大きいことを指摘している。一方、奄美大島のリュウキュウアユや屋久島など島嶼域に生息するアユには遺伝的分化が認められ (澤志ほか, 1993; Sawashi & Nishida, 1994; 澤志ほか, 1998; Takagi et al., 1999), これら島嶼域の集団では海域生活期の移動・交流の程度が低いことが指摘されている。このことから、集団サイズの大きさや島嶼間の海流など地理的な条件が仔稚魚期の移動・交流を制約する要因となっていることが窺われる。和歌山県のように、アユの資源量が多く、かつ河川が外洋に直接流入する地域においては仔稚魚期の移動範囲も相対的に大きくなることが考えられる。このことは、後藤ほか (2002) によるミトコンドリアDNAの分析結果からも裏付けられている。

和歌山県の碎波帯に出現したアユ仔魚の孵化日組成を分析した結果、10-11月に孵化した仔魚は12-1月に孵化した仔魚に比べて河口から遠く離れた地点まで到達することが明らかとなった (Ⅲ章)。この結果は、仔稚魚期の移動範囲が孵化期間を通じて一様ではなく、早く孵化したものは遅れて孵化したものに比べて長距離を移動することを示している。碎波帯においても、前期群は後期群に比べて短期間で碎波帯から離れて浅海域に移動することが明らかとなった (Ⅰ章)。早く孵化した個体が海域での移動範囲が大きいことは、結果として生まれた河川以外の河川に遡上する機会が高まることに繋がると考えられる。また、海域でより大きく成長することにより、河川への回帰能力も高まると考えられる。一方、遅く孵化した個体は海域での移動範囲が狭く、生まれた河川近傍に留まる傾向が強い。碎波帯においても後期群は長期間滞在することが確認された (Ⅰ章)。遅生まれは成長率が低く、海域での移動能力も相対的に小さいと予想され、海域で大きな移動をせずに近傍の河川に遡上する可能性が高い。

本研究では、河口域と海域におけるアユの分布の年変動から、アユの海域への降下量は年によって変動することを明らかにし、その変動要因として孵化期間中の降水量すなわち河川流量の年変動が関与している可能性を指摘した (Ⅲ章)。また、同じ年群であっても孵化時期によって海域での分布範囲は変化し、それが孵化期間中の降水量 (流量) の経月的な変化と対応していることを指摘した (Ⅲ章)。このようにアユの分布範囲は孵化期間を通じて一様でなく、初期に降海する“回遊群”と後期に降海する“地先群”の2つに大別することができる。本研究では

これら2群に加えて、孵化末期の個体が異なる回遊様式を持っていることを明らかにした。以上のように、アユは孵化期間中の流量の減少に伴って、海での回遊範囲を変化させることによって個体の生き残りを高めるとともに、早く孵化した個体群が広範囲を回遊し、河川間の遺伝的交流を維持しているのではないかと考えられる。

Takahashi et al. (2000) および高橋 (2003a) は、河口域における両側回遊性のアユ仔稚魚の発育過程や回遊様式が孵化日によって柔軟に変化することを指摘し、早期孵化群は発育初期の高水温のために成長は早く、長いシラス期を経て大きな体長で稚魚に変態するのに対して、後期孵化群は初期の低水温のために成長が遅く、小さな体長で稚魚への変態を速やかに完了することを明らかにした。孵化日によってその後の発育過程が規定されることを考えれば、砕波帯に出現する前期群（短期滞在群）が“回遊群”として長距離を移動するのに対して、後期群（長期滞在群）が回遊に費やすエネルギーを節約して河口周辺に“地先群”として定着することは合理的とも言え、高橋 (2003a) が指摘しているように、琵琶湖（東, 1973b, 1977）において認められるアユの回遊の多様性とみることができる。アユは、複数の回遊方法を組み合わせることによって、年毎に発生する河川および海域における環境変動に柔軟に対応して生き残りを図るとともに、遺伝的多様性を維持しているのであろう。

2. 資源管理と方向性

アユの遡上量は年によって著しく変動し（川那部, 1970; 渡辺・保正, 2003）、海域での稚魚採捕が盛んな和歌山県（堀木, 1988, 1991）や神奈川県（相澤ほか, 1999）では、稚魚の採捕量が年によって大きく変動することが報告されている。河川に遡上してからの減耗は小さいことから（川那部, 1970）、仔魚の降下量および海域での減耗によって資源変動が生じると考えられる。前者については、産卵親魚量や産卵期の流量が重要であると指摘されているが（堀木, 1988, 1991; 谷口, 1989）、海域においては秋季の高水温による減耗（Takahashi et al., 1999）が指摘されているのみでほとんど未解明である。本研究では、砕波帯でのアユの採集量が年によって大きく変動し、砕波帯における仔魚の採集量は遡上量とよく対応していることを見出した（Ⅲ章）。この結果は、砕波帯での調査が翌年の遡上を予報す

るための指標として有効であることを示唆している。和歌山県のように海域でアユを採捕する地域では、砕波帯での調査結果に基づいて海域での稚魚の採捕量を事前に調整することが可能となろう。

本研究では、アユの遡上量が多い年には、砕波帯に接岸した時点で体長が大きく、漁業者が採捕した稚魚の体長も大きいことを示した（Ⅲ章）。さらに、河川における遡上開始時期や盛期も早かった（Ⅲ章）。これらの結果から、仔稚魚期の成長が資源水準と関係している可能性がある。アユの場合、初期成長速度は孵化日と密接に関係しており（Tsukamoto et al., 1987; Takahashi et al., 2000, 2002; 高橋, 2003a）、早期孵化群の発生量が多い年には海域での高成長が期待される。琵琶湖産アユの漁況もアユの成育に関連する要因と関連があり（西森ほか, 1992）、早期の産卵群の保護が重要であるとされている（伏木, 1979）。このような点から、アユ資源の回復のためには禁漁期の検討も含め早期孵化群の保護を強化すべきと考えられる。

河川におけるアユの増殖対策は種苗放流事業を中心に進められてきた。琵琶湖産アユは低水温下でも縄張りを持つ性質が強く（澁谷ほか, 1995）、早期放流に適しており、大量に全国の河川に放流されてきた。しかし、本研究で示したように琵琶湖産アユの河川放流は翌年の資源添加には繋がらないと考えられ、両側回遊型の産卵初期においては産卵の遅れた湖産アユの遺伝子移入の危険性も危惧される（Ⅳ章）。従って、湖産アユを放流する際には、自然遡上が見込めないダム上流域など従来の両側回遊型アユに影響を及ぼさない水域に限定することが望ましい。加えて、冷水病が大きな問題となっている今日では、湖産アユを放流する前に無菌魚であることを確認する必要がある。

土佐湾沿岸ではイワシ類シラスを対象としたシラスパッチ網漁業が盛んである。本研究において、主に1-2月のシラス漁獲物中にアユが混入することを示した（Ⅱ章）。現段階ではアユがどの程度混獲されているのかは不明であるが、科学的な調査結果に基づいて混獲される時期、場所および量を明らかにし、混獲防止策を検討する必要がある。

アユは前半生を海で過ごす両側回遊魚であり、砕波帯から浅海域にかけて回遊する。これまで通り道として考えられてきた河口域も重要な成育場であることが明らかにされている（高橋, 2003a）。彼らの回遊範囲は人間の諸活動の影響

が最も及びやすい水域でもある。アユ資源の保全のためには、これまでの河川中心の取り組みから一歩進めて、河川から浅海域にかけて陸水の影響が及ぶ水域全体を「流域圏」として捉え、アユの生活環＝「流域圏」全体を保全するための取り組みを進めることが必要である。

要 約

1980年代半ばに砂浜海岸の碎波帯においてアユ仔稚魚が大量に採捕され、砂浜海岸碎波帯のような沿岸浅所が彼らの重要な生息場所であることが明らかにされた。しかし、碎波帯と浅海域間のアユの分布や回遊に関して詳細に調査した例は少ない。また、両側回遊魚であるアユの海域における出現の年変動に関する知見はほとんど得られていない。これらの知見は、天然遡上に依拠した増殖対策を検討する上でも不可欠である。

本研究では、第1に土佐湾中央部の砂浜海岸碎波帯におけるアユの出現の季節変化、年変動、場所間の比較を行い、碎波帯でのアユの滞在期間を精査するとともに発育状態との関係を検討した。第2に、土佐湾西部の下ノ加江川河口周辺海域において、河川における降下から碎波帯への接岸・離岸回遊過程について詳細に検討した。第3に、下ノ加江川河口周辺および和歌山県沿岸における調査結果をもとに孵化期間中の降水量が仔魚の分布に及ぼす影響を考察するとともに、和歌山県での3年間の調査結果をもとに碎波帯での採集量・稚魚の採捕量・河川への遡上量の相互関係を検討した。最後に、琵琶湖産アユの河川放流の影響を探るために碎波帯で採集した仔魚のアイソザイム遺伝子と孵化日を分析した結果を示した。

1. 碎波帯における仔稚魚の出現様式

土佐湾中央部の砂浜海岸碎波帯3地点（宇佐・種崎・手結）において、1981年から1984年にかけて採集された標本に基づいて、仔稚魚の出現量および体長の季節変化および場所間の比較を行った。種崎および手結における出現期間は10月から5月までの7ヶ月間であったが、宇佐では10月には全く採集されなかった。出現量は11月下旬から1月下旬にかけて多く、出現盛期は年群や場所によって異なった。出現量は地点間および年によって大きく変動した。仔稚魚の体長範囲は6.9-52.3 mm で孵化後間もない個体から遡上直前

の稚魚まで海域生活期のほぼすべてのものが含まれていた。季節的には10月下旬から1月下旬までは10 mm 前後の個体が連続して採集されたが、2月以降5月までは平均体長、最大体長ともに増大傾向を示した。体長モードは地点間および年によって若干異なったが、概ね15 mm 前後にみられることが多かった。ただし、20-30 mm にも小さなピークが認められ、体長組成は2峰型を示した。

手結で5日毎に採集した標本の体長・日齢・孵化日の分析結果から、仔稚魚の成長、加入と離散の動態および滞在期間を明らかにした。手結で採集した標本の日齢範囲は10-137日齢であり、モードは25-30日齢であった。孵化後約40日齢まではほぼ直線的に体長が増加し、その後90日齢までは体長の伸長は停滞し、90日齢以降に再び伸長した。同日齢での体長差は高齢個体ほど顕著であった。孵化日分析の結果、アユ仔稚魚の碎波帯での滞在様式は前期群（短期滞在群）と後期群（長期滞在群）に区分された。前期群（短期滞在群）は11月中旬から12月中旬に大量に碎波帯に加入し、25 mm 前後に達するまでの約1ヶ月間滞在した。他方、12月中旬以降に加入した後期群（長期滞在群）は量的には少ないものの、40 mm 前後に達するまでの3-4ヶ月間滞すると推定された。さらに、孵化末期の個体群（末期群）は加入時の体長が大きく、滞在期間が短い点で前期群・後期群のいずれとも異なる回遊様式を持つことを明らかにした。

種崎で採集した仔稚魚の標本の相対成長および骨格形成から発育状態をみた。仔稚魚の肛門前長は15 mm 前後に変曲点が認められた。頭長、体高は、25-30 mm で変曲点がみられた。仔稚魚の脊柱および各鰭の骨化過程を観察した結果、軟骨形成は15 mm から20 mm にかけて急速に進行し、20 mm までに多くの部位で定数に達した。一方、硬骨化は25 mm から30 mm にかけて急速に進行し、32 mm までに脊柱および鰭条の基本構造はほぼ完成した。

2. 回遊

砂浜海岸沖（水深約5 m）において円錐型ネットによる昼夜層別仔魚採集を行い、接岸前の分布様式を調べた。接岸前の体長に相当する仔魚は夜間の干潮時に底層で多数採集されたことから、碎波帯に接岸する前に砂浜海岸沖の底層に集積することが示唆された。

下ノ加江海岸の汀線と50 m 沖において小型曳

網による昼夜連続採集を1995年11月から1996年3月の間にかけて各月1回行った。日中にはアユは満潮時に汀線付近の潮間帯に移動し、干潮時には汀線を離れる傾向がみられた。一方、夜間には分散して汀線付近に移動することが明らかとなった。また、昼夜間でアユの体長組成が異なり、日中には小型個体主体であるのに対して、夜間は大型個体が主体となった。夜間に採集された大型個体には孵化日から前期群（短期滞在群）が含まれていることが判明した。すなわち、前期群（短期滞在群）は日中には砕波帯から浅海域に移動するが、夜間には再び砕波帯に出現することが明らかとなった。

下ノ加江海岸の砂浜海岸砕波帯から距岸 1,000 m 沖にかけての5定点で集魚燈採集を行い、砕波帯から浅海域にかけてのアユの分布を検討した。水温および塩分の水平鉛直分布をみると、砕波帯から100 m 沖にかけての水温変化が大きく、鉛直的には表層から水深 2 m までの変化が顕著であった。アユは水深 5 m 以浅の距岸 100 m 以内において多く採集され、特に砕波帯付近に集中的に分布していた。ただし、時期によって分布様式は変化し、1月中旬までは砕波帯での採集量が極めて多かったが、1月下旬以降は砕波帯と100 m 沖の採集量がほぼ同量となった。砕波帯では 10-20 mm、特に 10-15 mm の個体（20日齢以下）が主体であったが、100 m 沖以遠の浅海域では 20 mm 以上（40日齢以上）の個体が主体となり、成長とともに浅海域に分布域を広げることが示唆された。

土佐湾中央部の赤岡漁港および西部の田ノ浦漁港に水揚げされたシラス漁獲物中におけるアユ仔稚魚の混獲状況を調べた。シラス漁場で混獲されたアユの体長は約 20 mm 以上であり、前期群（短期滞在群）が砕波帯から浅海域に移動し始める体長と重複していた。また、赤岡漁場でのアユの体長は経月的に増加したことから、アユは浅海域において引き続き成長していることが示唆された。

3. 海域における出現の年変動と資源との関わり

1) 土佐湾下ノ加江川河口周辺

土佐湾西部に流入する下ノ加江川において、アユの孵化仔魚は11月から2月まで採集された。仔魚密度は11月下旬に最も高く、12月以降の仔魚密度は低下した。土佐湾西部の下ノ加江川河口域および河口に隣接する砂浜海岸において集魚燈採集を3年間行い、河口域と海域における採

集量の年変動を検討した。仔稚魚の単位時間当たりの採集量は調査年によって異なった。1996群と1997群では河口域と海域の双方で多数のアユが採集されたのに対して、1998年群では河口域における採集量は3年間で最高であったにもかかわらず、海域での採集量は著しく減少した。3年間の孵化期間中の降水量を比較した結果、孵化盛期に相当する11月の降水量は1996-1997年群に比べて1998年群において著しく少なかった。孵化期間中の降水量の少ない年には河川流量が減少するため、仔魚の海域への降下量が減少する可能性が示唆された。

2) 和歌山沿岸

和歌山県中部の砂浜海岸砕波帯15地点（有田川河口から富田川河口までの間）において小型曳網を用いてアユの分布パターンを検討し、仔魚の分布と孵化期間中の降水量との関係を検討した。仔魚の孵化期間は10月上旬から1月上旬までの約3ヶ月間であり、このうち11月生まれが最も多く全体の 63.7% を占めた。10月生まれと12月生まれはそれぞれ 16.5% と 19.1% を占めた。1月生まれは 0.7% とごくわずかであった。孵化月別の分布パターンをみると、10月および11月生まれの個体は主要河川の河口周辺のみならず、河口から岸沿いに 15-20 km 離れた地点でも多く採集されたのに対して、12月生まれの個体は河口周辺に留まってほとんど広がらない傾向を示した。アユの分布パターンと孵化期間中の降水量の推移から、河川流量の多い10-11月に孵化した個体は、河川流量の少ない12月に比べて分散距離が大きい傾向が認められた。この結果から、海域におけるアユの分布範囲は孵化期間を通じて一様ではなく、孵化期間中の河川流量に影響を受けることが示唆された。

3) 砕波帯における出現の年変動と資源との関わり

1999年から2002年にかけての3年間にわたって、和歌山県中部の沿岸域および日高川下流において、仔稚魚期におけるアユの出現および遡上量の年変動を検討した。沿岸域におけるアユ稚魚の採捕量および日高川への遡上量は2001年群において最も多く、2001年群の資源豊度は3年間で最も高いと判断された。2001年群のアユ仔魚は、日高川周辺の砕波帯において大量に採集され、それらの体長は他の2ヶ年の同時期に比べて大きかった。砕波帯への仔魚の加入量と仔魚期の成長率がアユの資源水準と関係している可

能性があり、仔魚期の大きな減耗は碎波帯に加入するまでに生じることが推定された。日高川周辺の碎波帯での仔魚の採集量と翌年の日高川への遡上量が正の相関を示したことから、碎波帯での採集量から遡上量を予測できる可能性を指摘した。

4. 湖産アユ由来の仔魚の出現

琵琶湖産アユと両側回遊型アユの識別に有効なアイソザイム遺伝子頻度および耳石を用いた孵化日の推定結果に基づいて、湖産アユに由来する仔魚の海域における出現について検討した。*Gpi-1* 遺伝子座の100対立遺伝子頻度(平均±標準誤差)は、 0.551 ± 0.040 から 0.664 ± 0.040 の範囲を変動した。10月下旬に採集した仔魚の数値(0.551 ± 0.040)は、両側回遊型アユと湖産アユの両者の中間的な値を示した。しかし、11月以降に採集したアユの*Gpi-1*¹⁰⁰平均対立遺伝子頻度はすべて両側回遊型アユの値を示した。また、10月下旬および11月初旬に採集した標本中に、10月20日までに孵化した仔魚がそれぞれ20尾および16尾含まれていることが分かった。湖産アユに由来する仔魚が海域に少数降下していることが示唆されたが、それらが湖産アユの仔魚であるのか、湖産アユと両側回遊型アユの交雑個体であるのかは明らかにできなかった。湖産アユに由来する仔魚の割合は、両側回遊型アユのそれに比べて著しく少ないものと推測された。

謝 辞

本研究の端緒から、終始懇切かつ丁寧に御指導していただき、本論文の御校閲の労を賜った高知大学海洋生物教育研究センター教授の木下泉博士に衷心から御礼申し上げます。また、本研究に対して多くの有益な御助言と温かい励ましを頂いた高知大学名誉教授の落合明博士ならびに東北大学農学部教授の谷口順彦博士に心から感謝申し上げます。

本研究を進めるにあたって、様々な形で長い間支援していただいた西日本科学技術研究所所長の福留脩文氏に心から感謝申し上げます。研究の当初から有益な御助言をいただき、試料の採集・処理をはじめ様々な形で多大な御支援ならびに惜しめない御協力をいただいた同研究所の高橋勇夫博士(現河川生物コンサルタント)および同研究所生物研究室室長の藤田真二博士に心から厚く御礼申し上げます。試料の採集・分析

等において惜しめない御協力を頂いた同研究所中村分室研究員の平賀洋之氏に深く感謝する。様々な形で本研究に対して御支援していただいた同研究所員の方々に深く感謝する。また、機会ある毎に温かい励ましの言葉を頂いたエコシステム代表取締役の細木光夫氏に感謝申し上げます。

琵琶湖博物館館長の川那部浩哉博士、元長崎大学水産学部教授の千田哲資博士、元長崎大学教育学部教授の東幹夫博士、京都大学大学院農学研究科教授の田中克博士、東京大学海洋研究所教授の塚本勝巳博士、和歌山県水産試験場場長の堀木信男博士、富山県水産試験場主任研究員の田子泰彦博士には、本研究に対して温かい励ましと御助言をいただき、研究手法などに関する御指導を賜った。諸先生方に対して心から謝意を表する。

下ノ加江漁業協同組合元組合長の永井深氏、同組合員の浜崎孝志氏、浜崎正史氏には下ノ加江海岸での調査に当たって様々な形で御理解と御協力頂いた。各氏の献身的な御協力に対して感謝申し上げます。

本研究の一部は、「日本生命財団研究助成金」、「公益信託ミキモト海洋生態研究助成基金」ならびに「財団法人カキ研究所」からの研究基金によって行われた。こうした研究費は、本研究を進める上で貴重な推進力となった。これらの機関に対して厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 相澤康・安藤隆・勝呂尚之・中田尚弘. 1999. 相模川におけるアユ, *Plecoglossus altivelis* の遡上生態について. 水産増殖, 47(3): 355-361.
- 赤崎正人・木本匡彦. 1990. 宮崎県の砂浜碎波帯に出現する仔稚魚の周年変動. 宮崎大農研報, 36(2): 315-327.
- 浅野博利・熊井英水・久保喜計・中村元二. 1986. 浦神湾湾奥部において電燈下で採集したアユ仔稚魚について. 近大農紀要, (19): 9-15.
- Azuma K., I. Kinoshita, S. Fujita & I. Takahashi. 1989. GPI isozymes and birth dates of larval ayu, *Plecoglossus altivelis* in the surf zone. Japan. J. Ichthyol., 35(4): 493-496.
- 東健作・平賀洋之・堀木信男・谷口順彦. 2002. 和歌山県中部の碎波帯におけるアユ仔魚の分布. 水産増殖, 50(1): 9-15.
- Azuma K., I. Takahashi, S. Fujita & I. Kinoshita. 2003a. Recruitment and movement of larval ayu occurring in the

- surf zone of a sandy beach facing Tosa Bay. Fisheries Sci., 69(2) : 355-360.
- 東健作・平賀洋之・木下泉. 2003b. 降下仔アユの海域への分散に及ぼす降水量の影響. 日水誌, 69(3) : 352-358.
- 東健作・堀木信男・谷口順彦. 2003c. 和歌山県中部の沿岸域におけるアユ資源の年変動. 水産増殖, 51(3) : 263-271.
- 東幹夫. 1964. びわ湖におけるアユの生活史-発育段階的研究の試み-. 生理生態, 12(1, 2) : 55-71.
- 東幹夫. 1973a. びわ湖における陸封型アユの変異性に関する研究Ⅲ. 各集団における成熟過程, 産卵習性および形態的特徴について. 日生態誌, 23(4) : 147-159.
- 東幹夫. 1973b. びわ湖における陸封型アユの変異性に関する研究Ⅳ. 集団構造と変異性の特徴についての試論. 日生態誌, 23(6) : 255-265.
- 東幹夫. 1977. びわ湖のアユをめぐる種の問題. 淡水魚, (3) : 78-85.
- 東幹夫. 1980. コアユ-1代限りの侵略者? pp. 154-161 in 川合禎次・川那部浩哉・水野信彦, 編. 日本の淡水生物・侵略と攪乱の生態学. 東海大学出版会, 東京.
- Dingerkus, G. & L.D. Uhler. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. Stain Technol., 52(4) : 229-232.
- 藤田真二. 1994. 四万十川河口域におけるスズキ属, ヘダイ亜科仔稚魚の生態学的研究. 博士論文. 九州大学, 福岡, 141pp.
- 藤田真二. 1998. 砂浜海岸と河口域浅所との比較. pp. 42-51 in 千田哲資・木下泉, 編. 砂浜海岸における仔稚魚の生物学. 水産学シリーズ, 116, 恒星社厚生閣, 東京.
- Fukuhara, O. & T. Fushimi. 1986. Development and early life history of the ayu reared in the laboratory. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 52(1) : 75-80.
- 伏木省三・田沢茂・八木久則. 1978. 滋賀県におけるアユの産卵期ならびに成熟について. 滋賀水試研報, (30) : 46-51.
- 伏木省三. 1979. アユの成熟への春季長日処理の効果に関する研究. 滋賀水試研報, (31) : 1-56.
- 後藤宏・池田実・布川誠・東健作・谷口順彦. 2002. ミトコンドリアDNA分析による和歌山県沿岸域におけるアユ仔稚魚の遺伝的組成の比較. 水産育種, 32: 127-134.
- 浜田理香・木下泉. 1988. 土佐湾の碎波帯に出現するアユ仔稚魚の食性. 魚雑, 35(3) : 382-388.
- Hanych, D.A., M.R. Ross, R.E. Magnien & A.L. Suggars. 1983. Nocturnal inshore movement of the mimic shiner (*Notropis volucellus*) : a possible predator avoidance behavior. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40: 888-894.
- Hasegawa, S., T. Hirano, N. Kuniya, Y. Abe & K. Suzuki. 1983. Seawater adaptability of anadromous and land-locked forms of the ayu *Plecoglossus altivelis*. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 49(4) : 569-575.
- 林幹人・谷口順彦・山岡耕作. 1988. 土佐湾シラスパッチ網で獲れる仔稚魚の量的組成について. Rep. Mar. Biol. Inst. Kochi Univ., (10) : 83-92.
- 日比野学・太田太郎・木下泉・田中克. 2002. 有明海湾奥部の干潟汀線域に出現する仔稚魚. 魚雑, 49(2) : 109-120.
- 平本紀久雄. 1973. 九十九里沿岸域のシラウオ分布調査. 千葉水試調報, (32) : 1-22.
- Hj ø rt, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. Rapp. P. -v. Reun. Cons. Perm. int. Explor. Mer, 20: 1-228.
- 堀木信男. 1988. 和歌山県沿岸域における海産稚アユの採捕量変動について. 水産増殖, 36(3) : 197-204.
- 堀木信男. 1991. 和歌山県における海産稚アユ採捕量の年変動, 特に近年における採捕量の激減について. 日水誌, 57(6) : 1065-1070.
- 堀田秀之. 1953. 海産稚アユの生態に就いて. 魚雑, 3(1) : 15-20.
- Houde, E.D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. Am. Fish. Soc. Symp., 2: 17-29.
- Iguchi, K. & F. Ito. 1994. Occurrence of cross-mating in ayu: amphidromous × land-locked forms, and diploid × triploid. Fisheries. Sci., 60(6) : 653-655.
- Iguchi, K. & M. Yamaguchi. 1994. Adaptive significance of inter- and intrapopulational egg size variation in ayu *Plecoglossus altivelis* (Osmeridae). Copeia, 184-190.
- 井口恵一郎. 1994. アユ-両側回遊から陸封へ. pp. 128-140 in 後藤晃・塚本勝巳・前川光司, 編. 川と海を回遊する淡水魚-生活史と進化-, 東海大学出版会, 東京.
- Iguchi, K., Y. Tanimura, H. Takeshima & M. Nishida. 1999. Genetic variation and geographic population structure of amphidromous ayu *Plecoglossus altivelis* as examined by mitochondrial DNA sequencing. Fisheries Sci., 65(1) : 63-67.
- 伊藤隆・鈴木良治. 1965. アユ種苗の人工生産に関する研究-XII. 飼育池におけるアユ仔魚の分布と摂餌活動の日週変化. 木曾三川河口資源調報, (2) : 955-970.
- 伊藤隆・富田達也・岩井寿夫. 1971. アユ種苗の人工生産に関する研究-LXXI. アユの人工受精卵のふ化に対する水温の影響. アユの人工養殖研究, 1: 57-98.
- 岩井寿夫. 1977. アユの流速反応に関する実験的研究.

- 三重大水研報, (4): 93-105.
- Kaewsangk, K., K. Hayashizaki, T. Asahida & H. Ida. 2000. An evaluation of the contribution of stocks in the supplementation of ayu *Plecoglossus altivelis* in the Tohoku area, using allozyme markers. *Fisheries Sci.*, 66(5): 915-923.
- 加納光樹・小池哲・河野博. 2000. 東京湾内湾の干潟域の魚類相とその多様性. *魚雑*, 47(2): 115-129.
- Kashiwagi, K., T. Iwai, H. Yamamoto & Y. Sokabe. 1986. Effects of temperature and salinity on egg hatch of the ayu *Plecoglossus altivelis*. *Bull. Fac. Fish. Mie Univ.*, (13): 17-24.
- 加藤孝. 1954. 徳島県沿岸に於ける海産稚鮎の生態の二, 三について. *日本誌*, 20(1): 4-9.
- Kawamura, G., Y. Mukai & H. Ohta. 1984. Change in the visual threshold with development of rods in ayu *Plecoglossus altivelis*. *Bull. Japan. Soc. Sci.*, 50(12): 2133.
- 川那部浩哉. 1970. アユの社会構造と生産Ⅱ-15年間の変化をみて-. *日生態誌*, 20(4): 144-151.
- Kendall, A.W., Jr., E.H. Ahlstrom & H.G. Moser. 1984. Early life history stages of fishes and their characters. pp. 11-12 in H.G. Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W. Kendall, Jr. & S.L. Richardson, eds. *Ontogeny and systematics of fishes*. *Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol., Spec. Publ.*, (1).
- Kimura, S., M. Okada, T. Yamashita, I. Taniyama, T. Yodo, M. Hirose, T. Sado & F. Kimura. 1999. Eggs, larvae and juveniles of the fishes occurring in the Nagara River estuary, central Japan. *Bull. Fac. Bio. Mie Univ.*, (23): 37-62.
- Kinoshita, I. 1986. Postlarvae and juveniles of silver sea bream, *Sparus sarba* occurring in the surf zones of Tosa Bay, Japan. *Japan. J. Ichthyol.*, 33(1): 7-12.
- 木下泉. 1993. 砂浜海岸砕波帯に出現するヘダイ亜科仔稚魚の生態学的研究. *Bull. Mar. Sci. Fish. Kochi Univ.*, (13): 21-99.
- 木下泉. 1998. 砂浜海岸の成育場としての意義. pp. 122-133 in 千田哲資・木下泉, 編. *砂浜海岸における仔稚魚の生物学*. 水産学シリーズ, 116, 恒星社厚生閣, 東京.
- 北島力・山根康幸・松井誠一・吉松隆夫. 1998. アユ仔魚の発育に伴う比重の変化. *日本誌*, 64(5): 822-829.
- 楠田理一. 1963. 海産稚アユの遡上生態-Ⅱ. 大雲川における遡上群の季節変化. *日本誌*, 29(9): 822-827.
- Matsuoka, M. 1987. Development of the skeletal tissues and skeletal muscles in the red sea bream. *Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab.*, (65): 1-114.
- 水谷英志. 1976. 各種魚類による流下アユ仔魚の食害(Ⅱ), 実験人工河口域と姉川の産卵場付近に棲息する魚類の胃内容物について. *滋賀水試研報*, (28): 21-27.
- 水谷英志・大野喜弘・田沢茂. 1978a. 各種魚類による流下アユ仔魚の食害-Ⅲ, 芹川河口域における流下アユ仔魚の減耗と棲息する魚類の胃内容物について. *滋賀水試研報*, (30): 33-38.
- 水谷英志・大野喜弘・田沢茂. 1978b. 各種魚類による流下アユ仔魚の食害-Ⅳ, スジエビの流下アユ仔魚摂食について. *滋賀水試研報*, (30): 39-44.
- Modde, T. & S.T. Ross. 1981. Seasonality of fishes occupying a surf zone habitat in the northern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.*, 78(4): 911-922.
- 森慶一郎. 1995. 山口県油谷湾における魚類の生態学的研究. *中央水研報*, (7): 1-378.
- Nishida, M. & Y. Takahashi. 1978. Enzyme variation in populations of ayu, *Plecoglossus altivelis*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 44(10): 1059-1064.
- Nishida, M. 1985. Substantial genetic differentiation in ayu *Plecoglossus altivelis* of the Japan and Ryukyu Islands. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 51(8): 1269-1274.
- Nishida, M. 1986. Geographic variation in the molecular, morphological and reproductive characters of the ayu *Plecoglossus altivelis* (Plecoglossidae) in the Japan-Ryukyu Archipelago. *Japan. J. Ichthyol.*, 33(3): 232-248.
- Nishida, M. 1988. A new subspecies of the ayu, *Plecoglossus altivelis*, (Plecoglossidae) from the Ryukyu Islands. *Japan. J. Ichthyol.*, 35(3): 236-242.
- 西田睦. 1990. アユの分布とリュウキュウアユ. *水産増殖*, 38(2): 200-203.
- 西田睦・澤志泰正・西島信昇・東幹夫・藤本治彦. 1992. リュウキュウアユの分布と生息状況-1986年の調査結果-. *日本誌*, 58(2): 199-206.
- 西森克浩・岸田達・松田裕之. 1992. 琵琶湖産アユの漁況予測. *日本誌*, 58(4): 653-657.
- 布川誠・池田実・谷口順彦. 2000. アイソザイム分析による東日本におけるアユの集団構造. *水産育種*, 29: 61-68.
- 岡慎一郎・徳永浩一・四宮明彦. 1996. 奄美大島住用湾の砕波帯におけるリュウキュウアユ仔稚魚の食性. *魚雑*, 43(1): 21-26.
- 大方昭弘・石川弘毅. 1979. 浅海域における稚幼魚の生態Ⅰ, 生息環境と分布. *海洋と生物*, 1(5): 15-26.
- 奥山芳生・木村勝治・加藤邦彰. 2001. 日高川におけるアユ流下仔魚調査. *和歌山内水面事報*, 25: 8-11.
- Otake, T., C. Yamada & K. Uchida. 2002. Contribution of stocked ayu (*Plecoglossus altivelis altivelis*) to reproduction in the Nagara River, Japan. *Fisheries Sci.*, 68(4):

- 948-950.
- Pastene, L.A., K. Numachi & K. Tsukamoto. 1991. Examination of reproductive success of transplanted stocks in an amphidromous fish, *Plecoglossus altivelis* (Temminck et Schlegel) using mitochondrial DNA and isozyme markers. J. Fish. Biol., 39 (Suppl. A): 93-100.
- 澤志泰正・藤本治彦・東幹夫・西島信昇・西田睦. 1993. 琉球列島北部におけるアユの分布ならびにその遺伝的・形態的特徴. 日水誌, 59(2): 191-199.
- Sawashi, Y. & M. Nishida. 1994. Genetic differentiation in populations of the Ryukyu-ayu *Plecoglossus altivelis ryukyuensis* on Amami-oshima Island, Japan. J. Ichthyol., 41(3): 253-260.
- 澤志泰正・東幹夫・藤本治彦・西田睦. 1998. 対馬暖流域の島嶼におけるアユの生息状況とその遺伝的特徴. 魚雑, 45(2): 87-99.
- 関伸吾・谷口順彦・村上幸二・米田実. 1984. 湖産アユと海産アユの成長・成熟および行動の比較. 淡水魚, (10): 101-104.
- 関伸吾・谷口順彦. 1985. 西南日本におけるアユ地方集団間の遺伝的分化. 高知大海生研報, 7: 39-48.
- 関伸吾・谷口順彦・田祥麟. 1988. 日本及び韓国の天然アユ集団間の遺伝的分化. 日水誌, 54(4): 559-568.
- 関伸吾・谷口順彦. 1988. 天然湖および人工湖の移殖陸封アユおよび人工採苗アユの由来について. 水産育種, 13: 39-44.
- 関伸吾・浅井康弘・佐藤健人・谷口順彦. 1994. 継代飼育したアユ親魚由来の卵の水温感受性における地理的品種間の差異. 水産増殖, 42(3): 459-463.
- Seki, S., N. Taniguchi, N. Murakami, A. Takamachi & I. Takahashi. 1994. Seasonal changes in the mixing rate of restocked ayu-juveniles and assessment of native stock using an allozyme marker. Fisheries Sci., 60(1): 31-35.
- 千田哲資. 1967. 河口堰沖合海域における稚アユの生態. 木曾三川河口資源調報, (3): 93-111.
- Senta, T. & I. Kinoshita. 1985. Larval and juvenile fishes occurring in surf zones of western Japan. Trans. Amer. Fish. Soc., 114(4): 609-618.
- 澁谷竜太郎・関伸吾・谷口順彦. 1995. 海系アユおよび琵琶湖系アユのなわばり行動の水温別比較. 水産増殖, 43(4): 415-421.
- 白石芳一・武田達也. 1961. アユの成熟に及ぼす光周期の影響. 淡水研報, 11(1): 69-81.
- 小路淳・田中克. 2002. 瀬戸内海中央部蘆灘の碎波帯において採集された魚類稚仔. 水産増殖, 50 (1): 123-128.
- 須田有輔・五明美智男. 1995. 砂浜海岸碎波帯における魚類稚仔分布と物理環境. 水産工学研究収録, (1): 39-52.
- 鈴木順. 1942a. 静岡県吉田村地先のシラスアユに就いて. 水研誌, 37(1): 12-17.
- 鈴木順. 1942b. シラス鮎及び溯河鮎の食餌. 水研誌, 37 (2): 35-38.
- 田畑和男・東幹夫. 1986. 海産, 湖産系および湖産アユ仔魚の海水飼育における生残特性. 兵庫水試研報, (24): 29-34.
- 立原一憲・木村晴朗. 1991. 池田湖産陸封アユ仔・稚魚の成長に伴う分布と食性の変化. 日水誌, 57(5): 797-804.
- 立原一憲. 1994. アユの陸封化. pp.169-171 in 池原貞雄・諸喜田茂充, 編. 琉球の清流ーリュウキュウアユがすめる川を未来へー. 沖縄出版, 浦添.
- 田子泰彦. 1999a. 庄川におけるアユ仔魚の降下生態. 水産増殖, 47(2): 201-207.
- 田子泰彦. 1999b. 庄川における湖産アユの生残. 水産増殖, 47(1): 111-112.
- 田子泰彦. 1999c. 庄川におけるアユ仔魚の河口域への到達時間の推定. 水産増殖, 47(2): 215-220.
- 田子泰彦. 2002a. 富山湾の砂浜域碎波帯周辺におけるアユ仔魚の出現, 体長分布と生息場所の変化. 日水誌, 68(2): 144-150.
- 田子泰彦. 2002b. 富山湾の河口域およびその隣接海域表層におけるアユ仔魚の出現・分布. 日水誌, 68 (1): 61-71.
- 田子泰彦. 2002c. 富山湾産アユの生態, 増殖および資源管理に関する研究. 富山水試研究論文, (1), 151pp.
- Takagi, M., E. Shoji & N. Taniguchi. 1999. Microsatellite DNA polymorphism to reveal genetic divergence in ayu, *Plecoglossus altivelis*. Fisheries Sci., 65(4): 507-512.
- 高橋勇夫・木下泉・東健作・藤田真二・田中克. 1990. 四万十川河口内に出現するアユ仔魚. 日水誌, 56(6): 871-878.
- Takahashi, I., K. Azuma, S. Fujita & I. Kinoshita. 1998. Spatial distribution of larval ayu *Plecoglossus altivelis* in the Shimanto Estuary, Japan. Fisheries. Sci., 64(4): 522-525.
- Takahashi, I., K. Azuma, H. Hiraga & S. Fujita. 1999. Different mortality in larval stage of ayu *Plecoglossus altivelis* by birth dates in the Shimanto Estuary and adjacent coastal waters. Fisheries Sci., 65(2): 206-210.
- Takahashi, I., K. Azuma, S. Fujita & H. Hiraga. 2000. Differences in larval and juvenile development among monthly cohorts of ayu, *Plecoglossus altivelis*, in the Shimanto River. Ichthyol. Res., 47(4): 385-391.
- Takahashi I., K. Azuma, S. Fujita & I. Kinoshita. 2002. Habitat shift of ayu *Plecoglossus altivelis altivelis* in early stages from waters adjacent to the bank to the center flow in the Shimanto Estuary. Fisheries Sci., 68(3): 554-559.

- Takahashi I., K.Azuma, S.Fujita, I.Kinoshita & H.Hiraga. 2003. Annual changes in the hatching period of the dominant cohort of larval and juvenile ayu *Plecoglossus altivelis altivelis* in the Shimanto Estuary and adjacent coastal waters during 1986-2001. *Fisheries Sci.*, 69(3): 438-444.
- 高橋勇夫. 2003a. 四万十川河口域におけるアユの初期生活史に関する研究. 博士論文. 東京大学, 東京, 113pp.
- 高橋勇夫. 2003b. 浅海域. pp.55-58 in アユ共同研究チーム, 編. 土佐湾産稚アユの海洋生活期における生態と棲息環境に関する調査研究 (平成13年度地域連携プロジェクト研究成果報告書). 高知県内水面漁業センター, 高知.
- 高橋芳明・田上伸治・木村勝治. 2002. 日高川におけるアユの流下仔魚調査. 和歌山内水面事報, (26): 9-11.
- 高橋芳明・田上伸治・堀木暢人・木村勝治. 2003. 2001年の日高川におけるアユの流下仔魚について. 和歌山内水面事報, (27): 33-36.
- 高松史朗. 1967. 伊勢湾における海産稚アユの生態Ⅰ. 1964年10月-1965年5月の分布と組成. 木曾三川河口資源調報, (3): 1-49.
- 隆島史夫. 1976. 人工採苗アユの体形異常について, Ⅱ 仔魚における骨格形成異常. 東水大研報, 62(2): 99-112.
- 田中克. 1972. アユ仔稚魚の消化系の発達と消化酵素活性について. 日水誌, 38(10): 1143-1152.
- 田中克. 1991. 接岸回遊の機構とその意義. pp.119-132 in 田中克 編. 魚類の初期発育. 水産学シリーズ, 83, 恒星社厚生閣, 東京.
- 谷口順彦・岡田容典. 1980. マダイの生化学的多型に関する遺伝学的研究. 日水誌, 46(4): 437-443.
- 谷口順彦・関伸吾. 1983. 湖産アユと海アユの遺伝的分化. 淡水魚, (9): 53-57.
- 谷口順彦・関伸吾・稲田善和. 1983. 両側回遊型, 陸封型および人工採苗アユ集団の遺伝変異保有量と集団間の分化について. 日水誌, 49(11): 1655-1663.
- 谷口順彦. 1989. 海産アユ不漁の原因と対策. pp. 209-222 in 谷口順彦・依光良三・西島敏隆・松浦秀俊, 著. 土佐のアユ. 高知県内水面漁連, 高知.
- 辻村明夫・谷口順彦. 1995. 生殖形質に見られた湖産および海産アユ間の遺伝的差異. 日水誌, 61(2): 165-169.
- 辻野耕實・安部恒之・日下部敬之. 1995. 大阪湾南部碎波帯に出現する幼稚仔魚. 大阪水試研報, (9): 11-32.
- 塚本勝巳. 1988. アユの回遊メカニズムと行動特性. pp. 100-133 in 上野輝彌・沖山宗雄, 編. 現代の魚類学. 朝倉書店, 東京.
- Tsukamoto, K., T. Kajihara & M. Nishiwaki. 1975. Swimming ability of fish. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 41 (2): 167-174.
- Tsukamoto, K. & T. Kajihara. 1984. On the relation between yolk absorption and swimming activity in the ayu larvae *Plecoglossus altivelis*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 50 (1): 59-61.
- Tsukamoto, K. & T. Kajihara. 1987. Age determination of ayu with otolith. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53(11): 1985-1997.
- Tsukamoto, K., R. Ishida, K. Naka & T. Kajihara. 1987. Switching of size and migratory pattern in successive generations of landlocked ayu. pp. 492-506 in Dadswell, M.J., R.J. Klauda, C.M. Moffitt, R.L. Saunders & R.A. Rulifson, eds. *Common strategies of anadromous and catadromous fishes*. American Fisheries Society Symposium 1, Amer. Fish. Soc., Bethesda, Maryland, USA.
- 塚本勝巳・望月賢二・大竹二雄・山崎幸夫. 1989. 川口水域におけるアユ仔稚魚の分布・回遊・成長. 水産土木, 25(2): 47-57.
- 塚本勝巳. 2001. アユの回遊. pp.145-170 in 千田哲資・南卓志・木下泉, 編. 稚魚の自然史. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 内田肇・須田有輔・町井紀之. 1998. 土井ヶ浜海岸の碎波帯に出現する魚類. 水大研報, 46(4): 163-173.
- Uchida, K., K. Tsukamoto & T. Kajihara. 1990. Effects of environmental factors on jumping behavior of the juvenile ayu *Plecoglossus altivelis* with special reference to their upstream migration. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56(9): 1393-1399.
- 渡辺健一・保正竜哉. 2003. 吉野川における海産アユの資源尾数の推定. 水産増殖, 51(3): 257-262.
- 山路勇・高松史朗・平井久男. 1967. 海産稚仔アユの食性Ⅱ. 木曾三川河口資源調報, (3): 171-189.
- 吉本洋・藤井久之・見奈美輝彦. 1997. 海産アユ種苗回帰率向上総合検討調査事業. 和歌山内水面事報, (22): 41-50.
- 吉本洋. 1997. 海産稚アユの採捕量と各種環境要因. 和歌山内水面事報, (22): 51-56.
- 鐘俊生. 2003. 成育場となる内湾への仔魚の進入機構に関する研究. 博士論文. 愛媛大学, 松山, 156pp.