

# 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

高橋 勇夫

たかはし河川生物調査事務所 781-5603 高知県香美郡夜須町西山627

Study on the Early Life History of Ayu in the Shimanto Estuary, Japan

Isao Takahashi

Takahashi Research Office of Freshwater Biology

**Abstract:** The ayu *Plecoglossus altivelis altivelis*, is an amphidromous fish with a life span of only one year. This is one of the most important species for both commercial fisheries and sport fishing in Japan. Hatching occurs about two weeks after spawning in the lower reaches of rivers in autumn and yolk-sac larvae drift down into the coastal waters, where they remain throughout the larval and early juvenile stages. In spring, juveniles ascend the rivers, where they feed attached algae on rocks and grow over the summer. They mature the following autumn, and spawn in the lower reaches of rivers after a downstream migration by adult.

Much works has been on the ecology of the ayu in a river, but little is done about the early life history of ayu before 1980s. Studies on the early life history of ayu have progressed since the 1980s when the main nursery ground of the ayu was found to be in the shallow waters such as the surf zone. In recent years, some studies on larval and juvenile ayu proved us the information on growth, migration and so on forth in the coastal waters. However, the habitat, development, mortality and so forth in the early stages are not yet fully understood. Since 1985, I have conducted the survey of larval and juvenile ayu in the Shimanto Estuary, and found that a number of the larvae and juveniles of ayu remain in the estuary, and achieve higher growth rates. This indicates the importance of the estuary as a nursery ground for ayu.

In the present study, I try to detail the early life history of ayu, especially for migration, mortality and devel-

opment, which are still unknown, in the Shimanto Estuary, and clear the significance of the estuary for ayu.

## 1. Environment in the Shimanto Estuary

The Shimanto River, which is 192.4 km long, flow into the southwestern part of Tosa Bay. The upper end of brackish waters is located about 7 km above the river mouth. In this paper, I defined the brackish waters as estuary of the river.

Monthly means of the water temperatures and salinities of the waters adjacent to the bank in the estuary fluctuated seasonally from 11.6 °C (December) to 29.1 °C (August) and from 1.7 psu (June) to 19.1 psu (November), respectively. Water temperatures and salinities during the period from November to February steadily increased with depth to about 3 m depth. The water temperatures in the estuary from fall to winter, when larval and juvenile ayu occur in the estuary, tended to rise in the late 1990s. The similar phenomenon was observed also in the coastal waters adjacent to the Shimanto River.

During the period from fall to winter, species number of larval and juvenile fishes decreased in the estuary with the dropping of water temperatures. Although the dominant species in these seasons were *Acanthopagus latus*, *Mugil cephalus* and *Lateolabrax japonicus*, the ayu were seemed to utilize the estuary as a nursery ground without interspecific competition with those species.

## 2. Spawning and downstream migration of yolk-sac larvae in the Shimanto River

Five spawning grounds of ayu were distributed within 9.7 and 14.1 km from the river mouth of the Shimanto River in 1999. The lower end of the spawning area in 1999 had shifted approximately 1.7 km above in comparison with the lower ends in 1974 and 1983. The shift of the lower end of spawning area in 1999 was due to the decline of the riverbed. Compared to other rivers in Japan, the spawning area of the Shimanto River was narrow and concentrated in the lower reaches of the river, despite the low gradient of riverbed. Before the 1980s, spawning of ayu in the river was observed during the period from early October to late December with a peak in late October. After early 1990s, however, spawning period tended to be delayed, and the lively spawning was observed in early or mid-November.

Yolk-sac larvae in the 1996 year-group were collected in the lower reaches of the Shimanto River from late October 1996 to mid-February 1997, with a peak in mid-November. The peak period of spawning estimated from the peak in abundance of yolk-sac larvae was late October 1996, but in reality the spawning peak was observed in mid-November 1996. This contradiction is likely to relate to the opening of the fishing of ayu in mid-November: many people entered the spawning ground for fishing and they trampled the eggs attached on gravels. Yolk-sac larvae that estimated to hatch out 2 or 3 days before occurred during midnight to day-break, although only newly hatched larvae occurred at the regular collection at 19:00. This suggests the daily activities of the larvae during down stream migration: at nighttime, they rise to surface layer and are transported to sea by river flow; at daytime, they sink to bottom layer in the pool and stay there. These daily activities seem to be effective for avoiding ultraviolet and predator at daytime.

## 3. Occurrence and migration process of larval and juvenile in the Shimanto Estuary

The ayu in the early stages, including yolk-sac larvae and juveniles before upstream migration, occurred abundantly during October-May in the Shimanto Estuary. There was little difference in the sizes and ages between the larvae and juveniles occurring in the estuary and surf zones. These facts signify that the estuary is important for a nursery ground of ayu as surf zones in the sea.

Yolk-sac larvae smaller than 7.0 mm BL were dispersed throughout the estuary. After absorption of yolk, larvae aggregated near the bottom of the estuary, and remained there until reaching 10 mm BL. Larvae of 10 mm BL and larger were observed to aggregate in the water adjacent to the banks (bank waters). Thus, larvae migrate from the near bottom waters in the central channel to the bank waters of the estuary. An increase in the specific gravity of larvae after yolk absorption seems to facilitate the aggregation near the bottom. The larval characteristic of sinking to the bottom of the estuary may enhance their retention in the estuary.

Sizes of larval and juvenile ayu collected with a fish lamp were larger in the center of flow area than in the bank waters in the estuary, which suggests that larvae shift habitat from the bank waters to the center of flow. This shift began at about 20 mm BL. However, the resident term in the bank waters of the estuary changed with the hatching dates, that is, the early and late-hatched larvae become the short and long-term residents, respectively. A similar phenomenon was found also in the upstream migrating juveniles collected in the freshwater section. The growth rates of larval ayu in the waters adjacent to bank were tended to decrease with hatching dates. The fluctuations of growth rate with hatching date appear to be a factor leading to the variation of resident term.

## 4. Food habit, growth and development in larval and juvenile stages

Feeding incidence of larval ayu less than 35 mm BL collected in the Shimanto Estuary was 67.3 %, which was by no means inferior to that of ayu in the surf zones (72.5 %). Larval ayu in the estuary took the Copepoda mainly, just as they did in the sea. But *Eurytemora affinis*, which is a brackish water species, and Gobiidae larva, *Luciogobius* sp., were particular food items of ayu in the estuary.

Growth rates of ayu collected in the estuary were better than those of fish in the surf zones, suggesting that the estuary is better than sea for a nursery ground of ayu in early life stages. It is likely that the particular food items and lower salinity in the estuary cause the better growth in the estuary.

The developmental processes of larval and juvenile ayu in the estuarine and freshwater sections of the Shimanto River were compared among cohorts hatched in November, December and January.

Formation of fins and ossification of the centra, which were completed by about 35 mm BL, hardly differed among the three cohorts. In specimens over 35 mm BL, body depth and head lengths were smaller in the November cohort than in the other cohorts, with pigmentation in the earlier-hatched cohort being completed at a greater BL. The November cohort also remained at the “whitebait” stage until reaching a larger size (about 45 mm BL), before transforming to juveniles and commencing upstream migration. In contrast, the January cohort transformed to juveniles and started upstream migration at a smaller size (under 40 mm BL). The difference in transformation size among the cohorts is probably caused by ambient water temperatures existing at the beginning of upstream migration of each.

### 5. Mortality in larval and juvenile stages and annual change in birth date distributions in 1986-1999 year-groups

Different life stages of ayu, including downstream migrating yolk-sac larvae, larvae and juveniles distributed in the estuary or coastal waters, and upstream migrating juveniles, were collected in the Shimanto River and adjacent coastal waters from October 1996 to June 1997. For yolk-sac larvae during the downstream migration, two-peaks in abundance were found in mid-November and between late December and mid-January. In the later life stages, November hatched larvae and juveniles were few, while larvae and juveniles hatched between late December and early January were more abundant. This indicates a high mortality of the larvae hatched in mid-November 1996. From October to November 1996, water temperatures in the Shimanto Estuary and adjacent coastal waters were over 20 °C, in which the survival rate of larval ayu was considerably low. The unusually high water temperature of the sea in autumn 1996 probably caused the high mortality of larval ayu hatched in November.

The birth date peaks of larval and juvenile ayu, which were estimated by daily growth increments of otolith, were observed from late October to mid-November for the 86, 87 and 92 year-groups. However, a delay of the peak began to be observed from the 95 year-group, and the peaks of the 96 and 99 year-groups were observed in late December, being approximately two months late in comparison with the peaks of the 92 year-group. The water temperatures in fall in the coastal waters adjacent to the Shimanto

River tend to rise in past twenty years, and it is high especially in late 1990s. The delay of birth date peaks of ayu is likely to relate to the rise of water temperatures in fall.

**Key words:** Ayu; early life history; hatch date; Shimanto Estuary

## 緒 言

両側回遊性のアユ *Plecoglossus altivelis altivelis* は我が国の代表的な淡水魚であり、清流の女王とも例えられて古くから日本人に親しまれてきた。また本種は内水面の重要な水産資源であり、近年は遊漁の対象としての価値も高まっている。

研究対象としての歴史は100年以上に及び、生態に関連する研究だけでも膨大な数にのぼる（白石・竹谷, 1957; 横手, 1978, 1984）。しかし、その多くは遡上から産卵までの河川生活期の生態に関するものである。また、初期生態に関しては琵琶湖や池田湖の陸封型のアユについて多くの情報が得られている（例えば、東, 1964, 1969, 1970; Tsukamoto et al., 1987; 立原, 1991a, 1991b; 西森ほか, 1992; 澤田ほか, 1992）。その一方で、両側回遊型アユの初期生態に関しては、いくつかの研究がなされてきたものの（例えば、鈴木, 1942a; 堀田, 1953; 高松, 1964; 谷崎, 1966; 小川ほか, 1967; 千田, 1967a; 富田ほか, 1979）、未だ断片的な情報に止まっている。このような両側回遊型アユの仔稚魚期の生態に関する情報量の少なさは、主に海洋生活期の主分布域が不明で大量に採集できなかったことに起因していた。

1980年代半ばになって砂浜海岸の碎波帯にアユ仔稚魚が大量に分布することが明らかにされた（木下, 1984; Senta & Kinoshita, 1985）。この報告をきっかけに各地で海域生活期の生態に関する研究が行われ（山崎, 1986; 塚本, 1988; 塚本ほか, 1989; 浜田・木下, 1988; Azuma et al., 1989; 岡ほか, 1996; 塚本, 2001; 東ほか, 2002; 田子, 2002a, b, c）、アユの初期生活史に関する情報は急速に蓄積されてきた。特に、塚本ほか（1989）が行った熊野灘での調査は、耳石を用いた日齢査定法（Tsukamoto & Kajihara, 1987）という新たな手法を用いることにより、回遊経路や成長等に関して新しい情報を提供した。

しかしながら、碎波帯に接岸する直前のアユ仔稚魚はほとんど採集できない等、その分布域にはまだ不明な点があることが指摘されており（塚本,

1988), 海域生活期の分布様式が完全に把握されたわけではない。さらに, アユの資源量は仔稚魚期の減耗によって決定されることが以前から示唆されているにもかかわらず(水野ほか, 1958; 川那部, 1970), その減耗過程についての情報は少ない(塚本, 1990; 塚本, 1991a)。そのため, 近年各地の河川でアユの資源量が減少している問題に対して, 抜本的な対策は見出せないままとなっている。また, 琵琶湖産の陸封型アユでは複数の生活型が存在し, 仔稚魚期からすでに形態や生態に違いが発現することが知られている(東, 1964, 1969, 1970, 1973a, 1973b, 1973c, 1977; Tsukamoto et al., 1987; 塚本, 1988)。両側回遊性のアユにもこのような現象が潜在するののかという点はアユの生活史の多様性を考えるうえで興味深い, このような観点から両側回遊性アユの発育過程を追跡した例はない。このように, アユの初期生活史については1980年代以降多くの研究がなされ, 情報はかなり蓄積されてきたものの, 未だ解明されていない問題も多く残されている。また, 一つの水域を対象としてアユ仔稚魚の分布, 食性, 成長, 発育, 生残など, アユの初期生活史全般にわたり, 包括的かつ体系的に研究した例は皆無に等しい。

筆者らは1985年から四国南西部を流れる四万十川の河口域で仔稚魚の採集を行なってきた。その結果, 秋から春にかけてアユ仔稚魚を大量に採集し, 河口内が生息場として利用されていること, さらには, これら河口域のアユ仔稚魚は海域のものと比較して成長が良いことを確認した(高橋ほか, 1990; 高橋, 1997, 1999)。また, 海域に出たアユも遡上前に長期間河口域で過ごすことが耳石の Sr:Ca 比の分析から明らかにされてきた(Otake & Uchida, 1998)。これまで河口域はアユ仔稚魚にとって回遊の際の単なる通過点として見過ごされてきたが, これらの事実は河口域が成育場として重要な水域であることを示唆する。このようなアユ仔稚魚による河口域や汽水湖の利用は他の地域からも報告されており(塚本ほか, 1989; Saruwatari, 1995; Kimura et al., 1999), 筆者は徳島県の吉野川河口域でも確認した。したがってアユ仔稚魚による河口域の利用は四万十川河口域だけの特殊な例とは言えず, 少なくとも南日本においては一定の規模を持つ河口域はアユ仔稚魚にとって重要な生息場となっていると考えられる。

河口域における生物生産は海域のそれよりも高いことが知られており(Nixon, 1988; McLusky, 1999), 魚類をはじめとする生物の重要な生息場となっている。一方で, そこを生活の場とする生

物は河口域の特徴でもある著しい環境勾配とその時間的な変動に適応する生理機構と生活様式が必要となる(杉本, 1981)。河口域に成育する仔稚魚に関する研究は, 海外では古くから行われ, 様々な魚種にとって重要な成育場となっていることが指摘されてきた(例えば, Pacheco & Grant, 1965; Derickson & Price, 1973; Weinstein, 1979; Russell & Garrett, 1983)。本邦においても河口域における仔稚魚相を包括的に扱った研究(藤田, 1994; Fujita et al., 2002), スズキ仔稚魚の生態に関する筑後川河口域での体系的な研究(松宮ほか, 1981; Matsumiya et al., 1982, 1985; 松宮・田中, 1984; Secor et al., 1998; Perez et al., 1999; 日比野ほか, 1999; 太田, 2002 など)があり, さらにアカメやスズキ等数種の仔稚魚の河口域での生態に関する研究も行われてきた(Kinoshita et al., 1988; Fujita et al., 1988; 藤田, 1994, 1998; 大美, 2002)。しかし, 本邦では河口域の仔稚魚に関する研究は他の水域に比べて断片的で, 独特な生物群集を育む河口域の生態学的な意義については見過ごされてきたことも指摘されている(藤田, 1994)。

その一方で, 我が国では河口域の重要性が認識されないままに, 多くの河口域で開発が進められ, 自然環境に大きな影響を与えてきた。近年では特に河口堰の建設に伴う河口域の生態系への影響が懸念されているが(首藤, 1988; 奥田, 1996), その影響を十分に理解し, かつ最善の方策を検討するためには, 未だ生物学的情報は乏しいことが指摘されている(栗原, 1988)。

本研究では河口域を生活の場とするアユの初期生活史を包括的に把握するとともに, アユにとっての河口域の意義を究明することを第一の目的とした。一般にも馴染みの深いアユ仔稚魚を通して, 河口域の持つ生態学的な役割を明らかにすることは意義深いと考えられる。また, 先のとおりアユの初期生活史には, 分布様式, 減耗過程, 発育様式等の多くの未解明な問題が残されている。これらの点を解明することもこの研究の中での重要な課題とした。近年各地の河川でアユの資源水準が低下しつつある。生物資源を保全するためには生活史全般にわたって方策を検討する必要があるが, アユの場合は資源変動が特に生じやすい仔稚魚期の対策が重要と考えられ, 初期生活史に関する情報は不可欠である。したがって, 本研究の成果はアユ資源を保全するうえでも貴重な情報となり得ると考えられる。

## 1. 河口域の環境特性

河川と海とが接する河口域は、化学的にも物理的にも複雑で変化の大きい環境を呈する。絶えず塩分の変化する河口域は生物にとっては特異な環境で、ここでは浸透圧の大きな変化に耐えられる生物しか生息できないが、河川からは栄養塩類が、海域からはプランクトンなどの供給があり、一般に生物生産の高い水域となっている (McLusky, 1999)。

本章では、四万十川河口域の地勢、水温と塩分の変動、仔稚魚相を概観し、アユ仔稚魚の生活の場となっている本河口域の環境特性を明らかにする。

## 材料と方法

水温と塩分の測定地点を Fig. 1 に示した。St. B1-B10 と St. S1-S3 は河口域の岸寄り浅所 (河岸に沿った水深 0-1 m 程度の水域) および海域の碎波帯の定点で、これらの定点では1985年7月から88年6月にかけて月1回の頻度で、表層 (0-0.3 m) の水温と塩分を測定した。St. C1-C5 は河口域流心付近に設けた定点で、ここでは水温と塩分を表層から底層まで 1 m 間隔で測定した。なお、測定を行った定点数は年によって異なり、1987年1-12月には全定点で、90年10月には河口付近の St. C1 で、92年11月-93年2月には St. C1-C3 で、95年12月-96年3月には St. C3-C5 で、96年11月-97年4月および99年11月-2000年2月には St. C4-C5 で測定を行った。さらに、90年10月28-29日には河口付近の St. C1 で、水温と塩分の日周変化を3時間間隔で観測した。なお、塩分は1985-1990年の間は現地で測定した電気伝導度を塩素量に換算した後、クヌーツセン公式により求めた。92年以降は塩分計 (YSI製モデル33またはモデル30) を用い測定した。

四万十川の流量を流量年表<sup>\*1</sup>をもとに、COD (化学的酸素要求量)、SS (浮遊物質量)、T-N (総窒素)、T-P (総リン) 等の水質を公共用水域の水質測定結果<sup>\*2</sup>をもとに整理した。また、河口域の地形に関する資料は建設省中村工事事務所から収集した。さらに四万十川河口の北方約 7 km に位置する田野浦港 (32° 59' N, 133° 1' E) と河口の沖合 (河口から北東に約 8 km; 32° 59' N, 133° 5' E) において高知県水産試験場が測定

(頻度は田野浦港は 15-20回/月、沖合は 1回/月) した1980年から99年の間の海水温 (表層) の資料についても整理した。

四万十川河口域における仔稚魚相については、藤田 (1994) が詳細な報告を行っている。ここでは10-3月の間 (アユ仔稚魚の主たる出現期間) の仔稚魚の出現個体数について、藤田 (1994) を元に種別に整理した。なお、採集は1985年7月から87年6月にかけて月1回の頻度で、小型曳き網 (1×4 m, 網目 1 mm) を用いて行われた。採集地点は Fig. 1 に示した St. B1-B10 (岸寄りの浅所) であった。

## 結 果

### 1. 河口域の地勢

四万十川は幹線流路延長 192.4 km, 流域面積

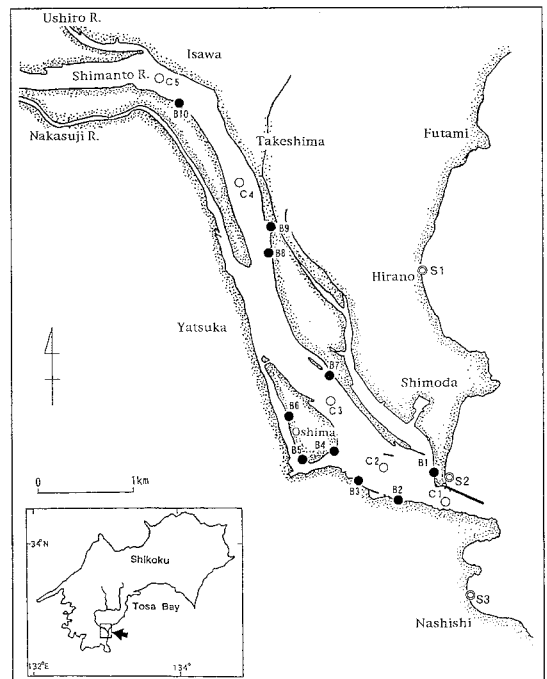


Fig. 1. A chart showing the stations where the water temperature and salinity were measured. The measurements were made at the surface layer (0-0.3 m depth) for Sts. B1-B10 (solid circles) in the bank waters of the estuary and Sts. S1-S3 (double circles) in the coastal waters, and at 1 m depth intervals from the surface to the bottom for Sts. C1-C5 (open circles) in the center of flow.

\*1 日本河川協会発行：建設省河川局編

\*2 高知県発行

2,267.0 km<sup>2</sup> の一級河川で（高知県河川課，1979），不入山（標高 1,190 m）に源を発し，梶原川，広見川などの支川を合わせ，四国南西部から土佐湾に流入する（Fig. 2）．感潮域の上限は河口から約 10 km 上流（1999年時点）の中村市具同地先にある．また，塩分（> 0.5 psu）が観測される範囲は潮位や季節によって異なるが，汽水性の藻類であるスジアオノリ *Enteromorpha prolifera* の分布範囲（大野・高橋，1988）を目安とすれば，汽水域は河口から上流 7.2 km の間である（Fig. 2）．本論文ではこの範囲を四万十川の「河口域」と定義した．

四万十川の河口域の等深浅図を Fig. 3 に示した．これをもとに河口域の地形を概観すると，河口は左岸から伸びた砂嘴によって開口部は約 180 m ほどに狭められている．しかし，河口部には導流堤があるため，河口の水道部が閉塞することはない．最深部で常時 15 m 程度の水深が維持されている．河口域の河床は起伏に富み，河口付近，河口から 1.2 km，3.3 km，4.6 km 上流の地点の水深は 10 m 以上に達する．水面幅は河口から 1.0 km 上流付近で 650 m と最も広く，それより上流では概ね 300-400 m 程度となっている．

調査時の観察では，河口域の底質は水深の深い凹部では砂泥であるが，概ね礫で構成されていた．冬季と春季には礫を基質としてスジアオノリが繁茂する（大野・高橋，1988；大野ほか，1999）．また，岸寄りの緩流部には砂泥底が形成され，そこにはコアマモ *Zostera japonica*<sup>3</sup> の群落が見られた．

## 2. 河川流量

河口から約 10 km 上流の中村市具同地点（Fig. 2）で 1985-96年に観測された河川流量の月別の平均値を Fig. 4 に示した．河川流量の月平均値は 8月に 288.7 m<sup>3</sup>/s と最も多く，1月に最小の 25.2 m<sup>3</sup>/0s となった．

## 3. 水温と塩分

日周変化 1990年10月28-29日に河口付近の St. C1（Fig. 1）において測定した水温と塩分の日周変化を Fig. 5 に示した．表層水温は昼間（14:00）の 20.0℃ から夜間（23:00）の 16.0℃ まで 4℃ の幅で変化した．2 m 層では 21.0-22.6℃ と日周変化は小さいが，表層と同様に夜間にはやや低下した．5 m 層では 22.5-23.2℃ と変動幅は 1℃ 以内であ

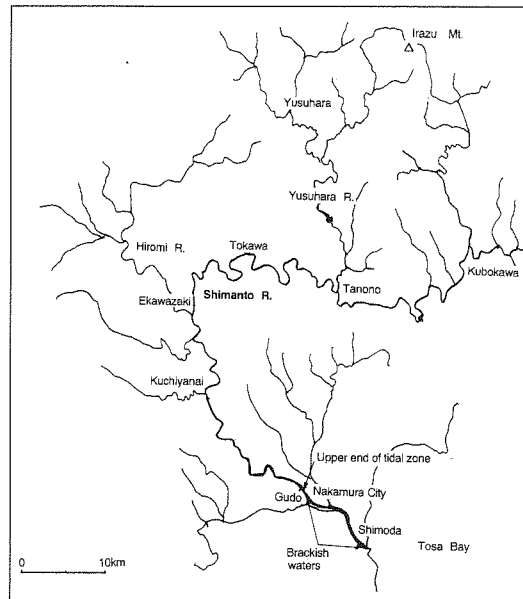


Fig. 2. A chart showing the Shimanto River.

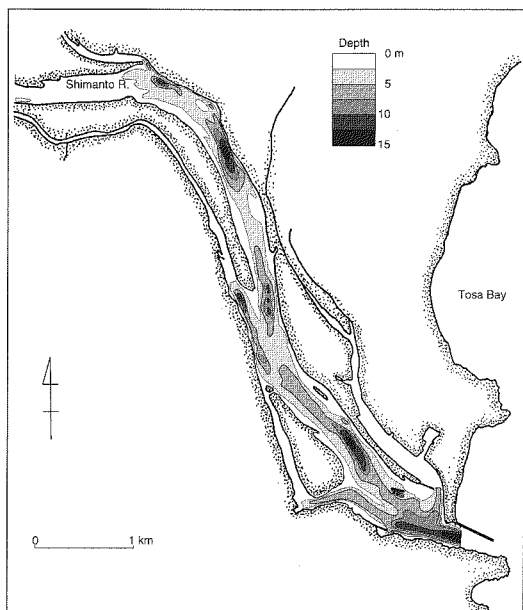


Fig. 3. Topographical chart of the Shimanto Estuary. Depths were measured by the Ministry of Construction in 1984.

った．一方，塩分については，表層では 2.4-5.6 psu と低い値で安定しており，日周的な変化は明瞭ではなかった．また，2 m 層および 5 m 層は 23-

\*3 四万十川のアマモ類は従来アマモ *Zostera marina* とされてきたが（大野，1990；藤田，1994），田井野ほか（1998）によってコアマモ *Zostera japonica* であることが判明した．

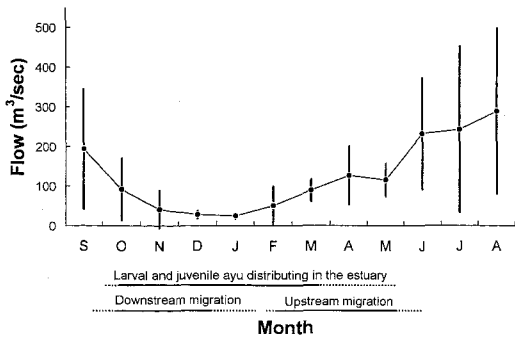


Fig. 4. Monthly change in flow during the period from 1985 to 1996 at Gudo (about 10 km above the river mouth) in the lower reaches of the Shimanto River. The solid circles and vertical bars indicate the means and standard deviations. The flows were recorded by the Ministry of Construction (source: Ryuryou Nenpo).

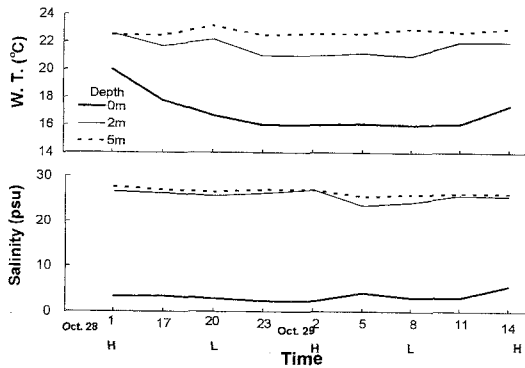


Fig. 5. Diel changes in water temperature and salinity at 0, 2 and 5 m depth at St. C1 (river mouth) in the Shimanto Estuary on October 28-29, 1990. H and L represent high and low tides, respectively.

28 psu の範囲で安定していた。

経月変化 河口域の岸寄り浅所と河口外の碎波帯で1985-88年に観測された水温と塩分の経月変化を Fig. 6 に示した。河口域の岸寄りの平均水温は 11.6°C (12月) から 29.1°C (8月) の間で変動した。最低水温は1987年1月に観測された 7.7°C であった。一方、海域の月平均値は 14.3°C (2月) から 27.3°C (9月) の間で変動し、最低水温は1986年2月の 13.7°C であった。河口域では水温の変動幅が大きく、特に秋から冬にかけて海域よりも水温がかなり低下することが特徴的である。

塩分は河口域と海域の差がさらに大きく、海域の月平均値が 22.1 psu (7月) から 32.0 psu (1月) であるのに対し、河口域では 1.7 psu (6月) から 19.1 psu (11月) と大きく変動した。しかし、アユ仔稚魚の出現量が多い11-2月の間の月平均値は

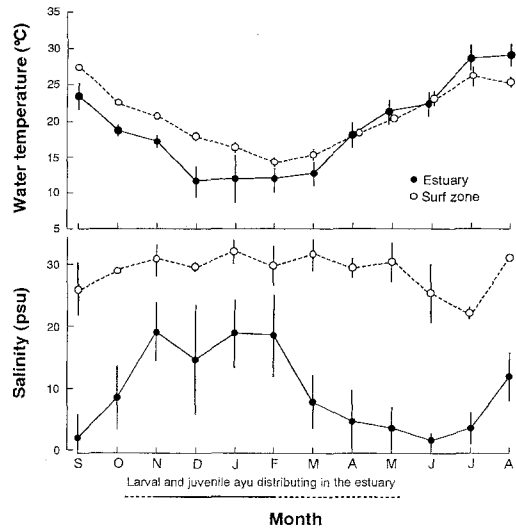


Fig. 6. Monthly changes in mean of water temperature and salinity in the bank waters of the Shimanto Estuary (solid circles) and in the surf zones (open circles) during the period from July 1985 to June 1988. The vertical bars indicate the standard deviations.

14.7-19.1 psu と比較的安定していた。

鉛直分布 アユ仔稚魚の出現量が多い11-2月の間の水温と塩分の鉛直分布を Fig. 7 に示した。水温は 13-21°C の間で変化したが、水深 3 m 以深では大きな変化は見られなかった。塩分は 10-32 psu の間で変化した。水温と同様に水深 3 m 以深では鉛直的な変化は小さかった。

水温の経年変化 流心付近の水深 2m層における11-2月の間の月平均水温の経年変化を Fig. 8 に示した。なお、1987-93年の値は昼間に観測されたものであり、それ以降の値は夜間 (18:00-20:00頃) に観測されたものである。また、観測地点も年によって異なる。そのため、厳密な比較はできないが、11-12月の平均水温は、1995年以前と比較して、96年以降はやや高い値を示した。一方、四万十川周辺海域の11-12月の平均水温は年変動は大きいものの、1980年以降は基本的に上昇傾向にあった (Fig. 9)。

#### 4. 水質

四万十川河口に位置する St. C1 (Fig. 1) で1985-98年に測定された COD (化学的酸素要求量)、SS (浮遊物質量)、T-N (総窒素)、T-P (総リン) の季節変化を Fig. 10 に示した。CODの月平均値は2-9月には 2 mg / l 前後で推移したが、10-1月は 1.5 mg / l 前後まで低下した。SSの月平均値は9月および 4-8月には 2.5-3.5 mg / l とやや高い値を示

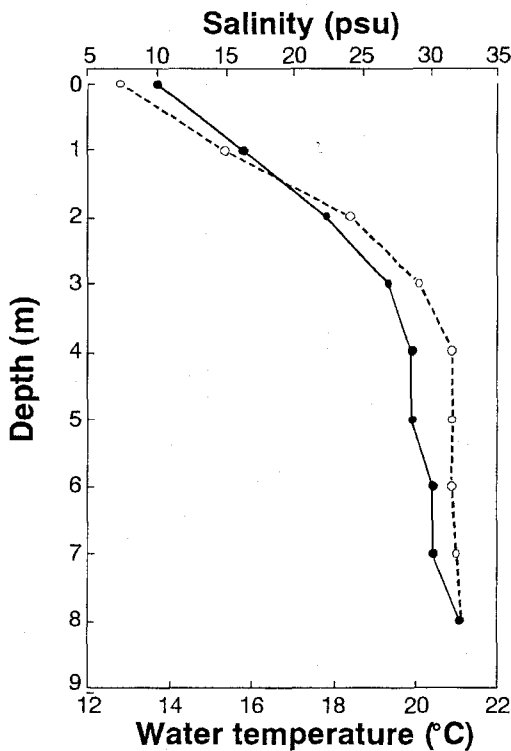


Fig. 7. Verticals profiles of the mean salinity (solid circles) and mean temperature (open circles) at Sts. C1-C3 in the center of flow during the period from November 1992 to February 1993 (Takahashi et al., 1998).

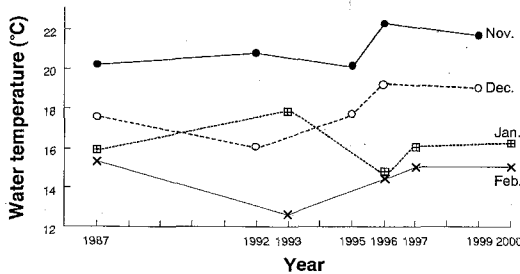


Fig. 8. Annual changes in monthly mean of water temperature at 2 m depth in the center of flow (Sts. C2-C5) in November, December, January and February from 1987 to 2000. The water temperatures were recorded at daytime for 1987 and 1992-1993, and at nighttime for 1995-2000, respectively.

したが、10-3月は概ね 2.5 mg / l 以下であった。T-N は3-5月は 0.4 mg / l で相対的に高い値を示したが、7-1月の間は 0.2 mg / l 前後であった。T-P は11-3月の間 0.015 mg / l 以下で推移したが、5-9月には 0.02 mg / l 程度となった。以上のように、各項目とも春季から夏季にかけて値が上昇し、秋季から冬季に低下するという季節変化を示した。

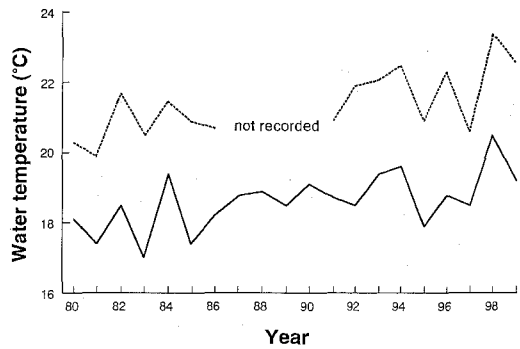


Fig. 9. Annual changes in mean water temperature in the coastal waters during November-December. Solid and broken lines indicate the water temperatures at Tanoura Harbor (about 7 km north from the river mouth) and offshore station (about 8 km northeast from the river mouth) respectively. The data were recorded by Kochi Prefectural Fisheries Experimental Station.

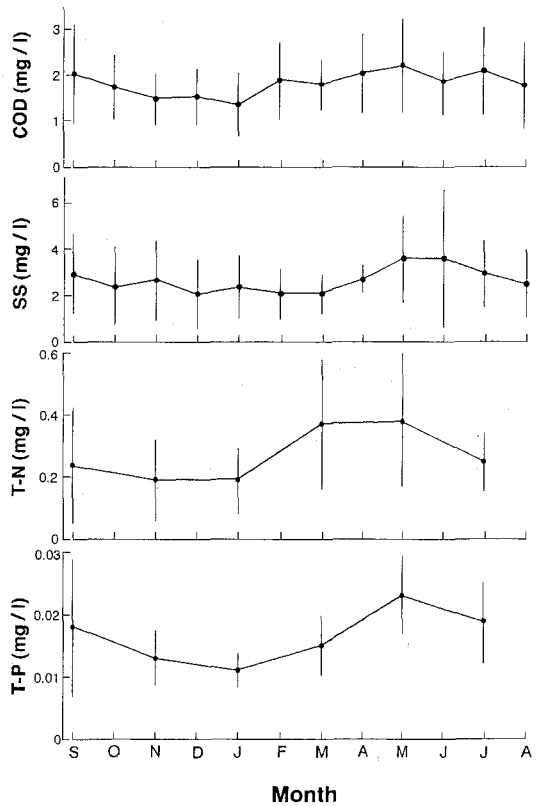


Fig. 10. Seasonal changes in monthly mean of COD, SS, T-N and T-P. The vertical bars indicate the standard deviations. Each data were recorded at the river mouth (Shimoda; St. C1) by the Ministry of Construction from 1985 to 1998.



### 5. 河口域の仔稚魚相

1985-87年に行われた河口域の岸寄り浅所 (St. B1-B10) での仔稚魚の採集結果 (藤田, 1994) をもとに, 10-3月にかけての河口域での仔稚魚相を Fig. 11 に整理した. アユ仔稚魚は10月から河口域に出現するが, 10-11月は量的には少なく, この時期はキチヌ *Acanthopagrus latus* が優占した. 12月はアユおよびボラ *Mugil cephalus* が優占種となり, この2種以外ではキチヌが少数出現するに過ぎなかった. 1月は仔稚魚の出現量がかなり低下した. 優占種はボラで, アユはそれに次ぐが, 量的には少なかった. 2-3月はズスキ *Lateolabrax japonicus* またはボラが優占し, アユの出現割合は低かった.

## 考 察

### 1. 環境条件

Pritchard (1967) は河口域 (estuary) を「外洋と自由な接点を有する半閉鎖性の沿岸水で, その水塊は陸水で希釈されている水域」と定義している. したがって, 河口域という概念は河口内の汽水域と河川水で塩分が希釈された海域沿岸も含むことになる. しかし, すでに述べたように本論文の中では, 河口域を「河口内の汽水域」と定義した.

四万十川の河状係数 (最大流量 / 最小流量) は河口から約 10 km 上流の中村市具同地点で 509<sup>\*4</sup> で, 信濃川の 40, 木曾川の 108, 吉野川の 207,

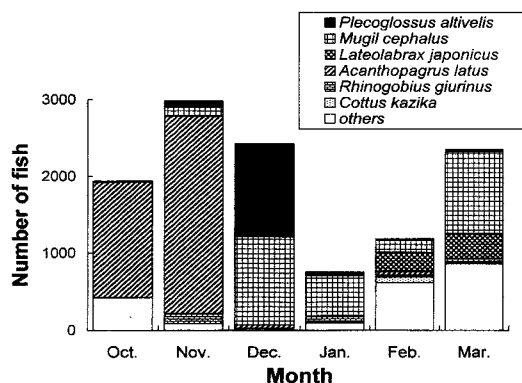


Fig. 11. Larval and juvenile fishes in the Shimanto Estuary from October to March. Fishes were collected with a seine net (1x4 m, 1 mm mesh) in the bank waters from October 1985 to March 1987 (modified Fujita, 1994).

筑後川の 178等 (久宝, 1959) と比較してかなり高い値となっている. したがって, 四万十川は日本の河川の中では流量変動の大きな河川であり, 本河口域の塩分も大きく変動することが予想される. そこで, 調査時ごとに岸寄りの浅所 (St. B1-B10) で測定された表層塩分の平均値を求め, 流量の日平均値との相関を見た (Fig. 12). 両者の間には有意な負の相関が得られ (共分散分析;  $P < 0.01$ ), 河口域岸寄りの塩分は河川流量が  $100 \text{ m}^3/\text{sec}$  を超えると急激に低下した. 流量  $50 \text{ m}^3/\text{sec}$  以下では塩分の値にばらつきが大きい. これは干満の影響と考えられる. また, Fig. 6 に示した塩分の季節変化にも流量との関係が窺える. すなわち, 塩分が高くなる11-2月の間は河川流量が1年で最も少ない時期に当たり, 塩分が低下する3-10月は流量が相対に多い (Fig. 4). したがって, 本河口域の岸寄り付近の塩分は河川流量の多寡に影響を受けて変動すると言えよう. なお, 河口近くの流心付近で測定された COD や SS の季節的な変動を見ても流量の多い夏季に値が上昇し, 流量の少ない冬季に低下する傾向にあり (Fig. 10), 季節的な変化パターンは流量と対応していた. これらのことを総合すると, 河口域の表層付近あるいは岸寄り浅所の水質の季節的な変動は河川からの物質の供給によって生じていると考えられ, 河川流量が河口域の水質を左右する因子となっていると言える.

河川流量はアユ仔稚魚の主な出現期間である

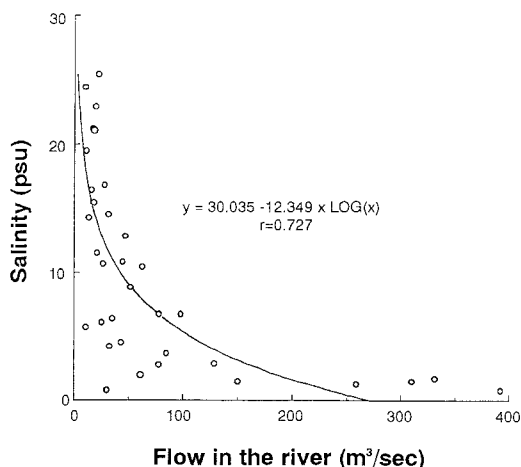


Fig. 12. Relationship between flow in the river and salinity at surface layer in the bank waters of the estuary. Flows were recorded by the Ministry of Construction. Data of the salinities were means of the St. B1-B10 in each survey, which were conducted from 1985 to 1988.

\*4 建設省四国地方建設局中村工事事務所発行のパンフレット「四万十川」による.

11-2月の間は  $50 \text{ m}^3/\text{s}$  以下と少なく、かつその年変動も比較的小さい (Fig. 4). また、12-2月は河口域の水温が最も低下する時期にあたり、 $10^\circ\text{C}$  を下回ることもある (Fig. 6). この時期四万十川下流 (淡水域) の水温はさらに低く、概ね  $10^\circ\text{C}$  以下となり、最低水温は  $5^\circ\text{C}$  を下回る (伊藤, 1990). 冬季の河川流量の減少は河口域の水温への河川水の影響を相対に小さくするため、河口域の水温低下を緩和する方向に働くことになり、アユ仔稚魚の生息にとってより好適な条件をもたらすと推察される. 他方、遡上期にあたる3-5月には河川流量は  $89.6 \text{ m}^3/\text{s}$  から  $115.5 \text{ m}^3/\text{s}$  と次第に多くなった. 一般に河川流量が増大するとアユの遡上量が増加すると言われている (松井, 1986). 小山ほか (1965b) はこの理由について、流量の増大によって稚アユの淡水選好性や走流性等が複合的に刺激を受け、遡上行動が誘引されるためと推定している. さらに塚本 (1988) は環境条件が遡上行動を開始する直接的な引き金となることを行動学的な側面から明らかにした. このようなことから、3月以降の流量の増大は遡上期を迎えたアユ稚魚の遡上行動を促進することに寄与していると考えられる.

近年、各地で海水温の上昇が報告され始めた. 沖縄近海では冬季の最低水温が過去85年間に  $3-4^\circ\text{C}$  上昇しており (茅根ほか, 1999), 土佐湾に近い徳島県沿岸で観察されているイサキの産卵期の早期化についても水温上昇によると考えられている (渡辺・岡崎, 2000). このような水温上昇は四万十川河口域においても観察され、11-12月の水温は1996年以降やや高い値を示した (Fig. 8). また、11-12月における海水温も1980年以降は基本的に上昇傾向にあり (Fig. 9), このような河口周辺海域の水温の上昇は、河口域の水温の上昇の原因になっていると推察される.

## 2. 河口域の仔稚魚相

Fujita et al. (2002) によると、本河口域では沿岸性または広塩性の海産魚を主体に44科100種以上の仔稚魚が確認されており、採集個体数および種類数とも8月にピークとなる. また、採集個体数には一定の季節変化は認められないものの、種類数は11-1月の間に最も少なくなる.

アユ仔稚魚が河口域に生息する10-3月の間の優占種として、キチヌ、ボラ、ズズキがあげられた (Fig. 11). これらの中で、キチヌ仔稚魚はアユ仔魚を捕食することが知られている (藤田, 1994). また、本種はアユと同様に岸寄りの浅所に多く、

主に浮遊性のかいあし類を摂餌することから (藤田, 1994), 餌料や生息場をめぐる競合もあり得ると考えられる. しかし、キチヌが大量に出現する10-11月はアユの出現量が少ない時期であり、その競合の程度は軽微と推察される. ボラ稚魚はアユと出現期間が重なり、かつ岸寄りの浅所に多数出現するため、生息場は競合する. しかし、本種は稚魚期に底生性の小型甲殻類や付着性藻類、デトリティスを主に摂餌するため (江草, 1950), 餌料をめぐるアユとの競合は少ないと考えられる. また、ズズキはコアマモ場に集中的に分布する種であり (藤田, 1994), 河口域の浅所全域に分布するアユとは生息場をめぐる競合は少ないと考えられる. 以上のように10-3月の仔稚魚相を概観すると、アユは優占種となることは少ないものの、他種とあまり競合することなく河口域を利用していると判断される.

## II. 産卵と仔魚の流下

四万十川では1972年と75年にアユの産卵場の調査が行われているが (落合ほか, 1973; 岡村・為家, 1977), それ以後は公表された資料は見あたらず、近年の産卵状況については把握されていない. また、仔魚の流下に関する調査は1987-92年にかけて行われているものの (森山・佐伯, 1996), 調査の焦点は流下量を把握することに絞られており、流下中の行動や発育段階、減耗等に関する情報は見あたらない. このようなことから、アユの初期生活史全体を明らかにするためには、まず産卵と仔魚の流下について把握する必要がある.

本章では、四万十川におけるアユの産卵場の位置や規模、産卵期、さらにそれらの経年的な変化について明らかにする. さらにふ化したアユ仔魚の流下量の日周変化、季節変化、発育段階を明らかにするとともに、仔魚の流下中の行動についても検討を加える.

## 材料と方法

### 1. 産卵

過去にアユの産卵が確認された場所に関する聞き取り調査を1983年10月に地元漁協に対して行なった. その結果、四万十川河口から  $7.5 \text{ km}$  (中村市不破地先) から  $14.5 \text{ km}$  (中村市佐田) の間の瀬に産卵場が形成されることが分かった. 1983年11月9-11日の調査では、この間の瀬において、格子状に踏査し、産着卵が確認された場合には目印

として竹棒を立てた。このような作業を繰り返すことによって産卵範囲を特定し、その位置と形状を地図上に記録した。1999年11月14-15日には、同様の調査を行ったうえで、光学測距機 (Bushnell社製) を用いて産卵場の形状・広さを測量した。さらに産卵場の礫をランダムにすくい取り、目視によって卵の付着密度と発眼卵の割合 (10%刻みで記録) を観察した。

また、1980年代から90年代にかけてのアユの産卵時期 (産卵開始時期、盛期等) について、管轄区内に産卵場を有する四万十川中央漁業協同組合員 (産卵場監視員) から上記2回の産卵場調査の際に聞き取り調査を行った。なお、監視員は親魚の瀬付き行動と礫中の産着卵を目視確認することで、産卵の有無を確認していた。

## 2. 仔魚の流下

**定期採集** 1996年10月1日から翌97年2月20日にかけて、原則として5日に1回の頻度で計29回、流下中のアユ仔魚の採集を行った。採集地点は河口から約 9.7 km 上流の中村市具同地先 (Fig. 13 に示した具同 (Gudo) 産卵場とほぼ一致する) であった。本地点は感潮域の上流端付近に位置し、塩水の進入はないものの、満潮時には水位が5-10cm 程度上昇し流速が低下した。四万十川での流下のピークは 19:00 前後になることが多いので (森山・佐伯, 1996), 採集時刻は毎回 19:00 とした。採集に用いたネットは口径 0.5 m, 網目 0.3 mm の

プランクトンネットで、これを流心部に 1-10分間固定し、流下するアユ仔魚を採集した。濾水量は網口に固定した濾水計により求めた。採集時には水温を測定した。

採集したアユ仔魚の流下密度 (尾 / m<sup>3</sup>) は、採集個体数を濾水量で除することにより求めた。さらに流下量 (尾 / sec) は、流下密度に調査時刻 (19:00) の本地点の流量 (m<sup>3</sup> / s) を乗じて算出した。流量データは流量年表<sup>\*1</sup>によった。調査期間中の採集数は19,605個体で、これらは 5% ホルマリン溶液で固定し保存した。これら試料については1回あたり50個体を上限に無作為に抽出し (計 886個体), 実体顕微鏡下で体長 (脊索長) を測定するとともに、卵黄の残存量を観察し、塚本 (1991b) に従い、ふ化直後の指数4から卵黄の吸収を完了した指数0までの5段階の yolk index (卵黄指数) に分類した。

**24時間採集** 1996年11月14日11:00から翌15日8:00 にかけて、流下量の日周変化を把握するために連続的な採集を行った。採集頻度は 16:00-23:00 の間が1時間間隔、それ以外の時間帯は3時間間隔とした。採集方法は上記の定期採集と同様であった。また、96年12月20日には、流下のピーク時間を補足的に確認するために、16:00-22:00 の間に1時間間隔で採集を行った。

採集個体数および体長測定数は11月14-15日が計16,459個体および637個体、12月20日は計447個体および268個体であった。

## 結 果

### 1. 産卵

**産卵場の位置** 産卵場の調査を行った1983年および1999年における四万十川のアユの産卵場の位置を Fig. 13 に示した。1983年では河口の上流 8.1-14.2 km の間に産卵場が形成された。下流側から不破 (Fuba), 小島 (Kobatake), 大浦 (Ooura), 平元 (Heimoto), 佐田 (Sata) の5ヶ所で、このうち小島の産卵場は最も面積が広く (約 3,200 m<sup>2</sup>), 次いで大浦産卵場も 1,900 m<sup>2</sup> と大きかった。この他の産卵場の面積は 50-240 m<sup>2</sup> と小さかった。

1999年では河口の上流 9.7-14.1 km の間の具同, 小島, 大浦, 平元, 佐田の5ヶ所で産卵が確認された。1983年に見られた不破の産卵場は確認できなかった。その一方で83年には確認されなかった具同地点に産卵場が新たに確認されたが、ごく小

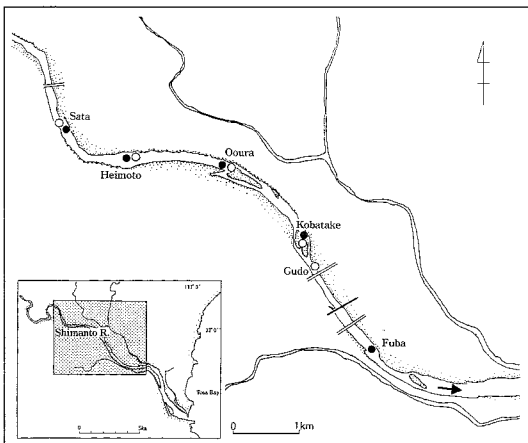


Fig. 13. Map showing the spawning grounds of ayu in the Shimanto River in early November 1983 (closed circles) and in mid-November 1999 (open circles) (Takahashi et al., 2002 a).

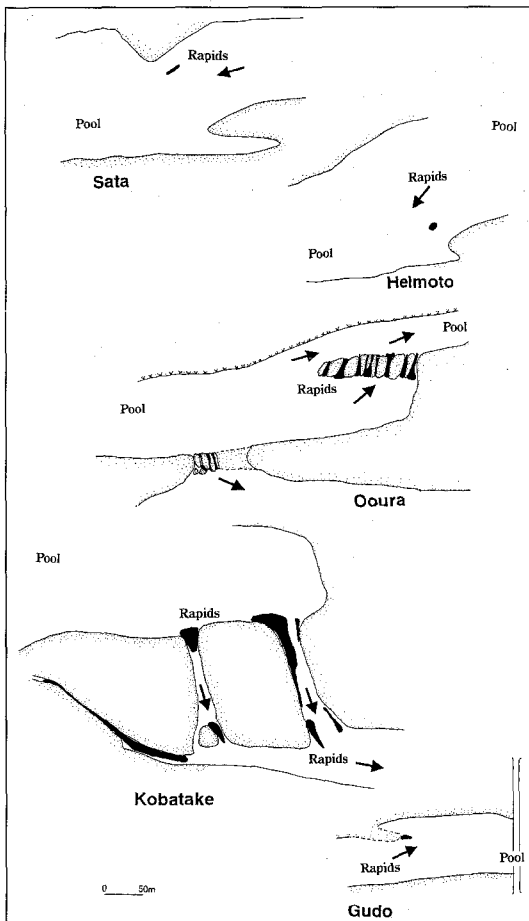
\*1 日本河川協会発行：建設省河川局編

規模 (50 m<sup>2</sup>) なものであった (Table 1, Fig. 14). 確認された産卵場のうち面積が大きいのは小島産卵場 (3,100 m<sup>2</sup>) で、産着卵の密度も比較的高かった (Table 1). 大浦産卵場は面積は小島産卵場

**Table 1.** Spawning area and egg density, and ratio of eyed eggs in the spawning grounds of ayu in the Shimanto River at 14-15 November 1999 (Takahashi et al., 2002 a)

Spawning ground	Area (m <sup>2</sup> )	Egg density*	Ratio of eyed eggs to all the eggs
Gudo	50	++	<10%
Kobatake	3,100	+++	<10%
Ooura	1,250	++++	<30%
Heimoto	20	+	<5%
Sata	30	+	<5%

\* +++++: a great many, +++: many, ++: few, +: very few



**Fig. 14.** Distributions of ayu eggs in the spawning grounds in the Shimanto River in mid-November 1999 (Takahashi et al., 2002 a). Black-painting areas and arrows indicate the spawning areas and directions of flow, respectively. Locations of the spawning grounds were shown in Figure 13.

の半分程度の 1,250 m<sup>2</sup>であったが、産着卵の密度は非常に高かった。その他の産卵場の面積はごく小さく、密度も低かった。

それぞれの産卵場で産着卵が確認された場所は、岸側から張り出した洲の先端付近 (佐田, 平元, 具同) や、砂州の間の分流 (小島, 大浦) にあり (Fig. 14), 瀬の中でも周辺よりも流速, 水深, 河床材料等が変化する部分に集中する傾向にあった。

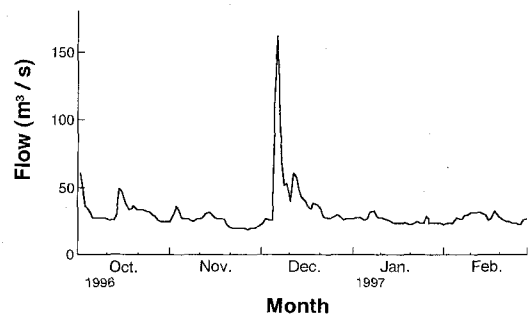
**産着卵の発生段階** 1999年11月の調査時では、産着卵は未発眼のものが大半であった (Table 1). 飼育実験によると、アユ卵が発眼期に到達するまでの日数は、水温 15-20℃ で5-7日 (岡部ほか, 1999), あるいは 18.5℃ で4-5日である (関ほか, 1994). したがって、99年11月14-15日 (調査時の水温: 17℃ 前後) に産卵場で未発眼卵が多く確認されたことは、産卵が本格的に開始されて数日しか経過していないことを意味する。

**産卵期** 産卵場監視員からの聞き取り調査をもとに、1980年代から90年代にかけての四万十川におけるアユの産卵期の推移を整理すると以下のようになる。

1980年代は産卵の開始は10月上・中旬で、盛期は10月下旬であった。また、産卵の終了は概ね落ち鮎漁の解禁となる11月中旬であるが、漁獲されずに残ったものは12月下旬頃までは産卵するようである。1990年代当初の産卵期は上記と同様であったが、1993年以降は産卵開始が10月中旬、盛期が11月上・中旬に見られることが多く、それ以前よりも1-2週間程度遅れ始めたようである。

## 2. 仔魚の流下

**流下期間中の河川流量** 1996年10月から97年2月の間の四万十川下流部の流量を Fig. 15 に示した。



**Fig. 15.** Seasonal change in river flow that was recorded by the Ministry of Construction at Gudo in the lower reaches of the Shimanto River from October 1996 to February 1997.

この間の流量は概ね 30 m<sup>3</sup>/s 前後で安定していたが、12月5日の降雨（流域の各地で 40-50 mm の日降水量を記録<sup>\*5</sup>）に伴い12月5-6日には 100 m<sup>3</sup>/s を超えた。

**流量の季節変化** 1996年におけるアユ仔魚の流下は10月27日から2月15日にかけて確認された (Fig. 16). 流下が初めて確認された10月27日の水温は約 20°C であった。流下の盛期は11月10日から11月20日の間に見られ、特に11月14日には約 36,700個体/s と卓越したピークが認められた。11月中旬以降は次第に減少したが、12月下旬から1月中旬にかけてやや流量が増加した。1月下旬以降の流量は100個体/s とごくわずかであった。

**流量の日周変化** 24時間の連続採集を行った1996年11月14-15日では、11:00-17:00 にかけての流下密度は 2.2-24.4個体/m<sup>3</sup> と少なかったが、日没後の 18:00 から急激に増加し、ピークの 19:00 には 1,284個体/m<sup>3</sup> となった (Fig. 17). それ以後は急減し、15日 1:00 以降は 20個体/m<sup>3</sup> 以下となった。夕方から夜間にかけての採集を行った12月20日においては、採集量はわずかであったが、日没後流下密度が増加し、ピークは 19:00 に認められた点は11月14-15日と一致した。

**仔魚の体長と卵黄指数** 1996年10月から97年2月に採集されたアユ仔魚の体長範囲は、5.0-7.5 mm であった。モードは 5.8-6.0 mm にあったが、6.0-6.2 mm のものも同程度出現し、全体の約 60% はこの体長範囲に含まれた (Fig. 18). 6.6 mm 以上の個体は少なく、特に 7.0 mm を超えるものは 0.02% 以下とわずかであった。

アユの卵径は水温の低下する産卵の後期ほど大きく、ふ化する仔魚のサイズも大きくなることから飼育実験から知られている (Iguchi & Yamaguchi, 1994). 四万十川における体長組成の季節変化を見ると (Fig. 19), 流下期間初期の11月20日以前に比べ、それ以後は体長 6.0 mm 以上の個体の割合が多い傾向は認められるものの、全体を通しては上記のような傾向は見出し難かった。体長 7.0 mm を超える個体は12月5日と10日にのみ現れ、それ以外には全く採集されなかった。

この期間中に採集されたアユ仔魚の卵黄指数は 1-4 で、モードは3にあった (Fig. 20). 卵黄吸収直前の指数1のものは 0.7% とごく少なく、吸収し終えた指数0の個体は全く出現しなかった。ふ化直後と考えられる指数4の個体の平均体長は 6.1 mm であった。

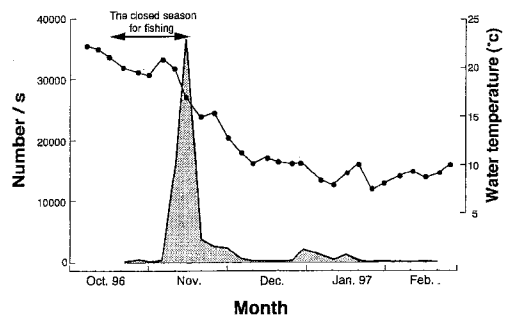


Fig. 16. Seasonal changes in number of ayu larvae during downstream migration (dotted area) and water temperatures (closed circles) at Gudo in the lower reaches of the Shimanto River from October 1996 to February 1997.

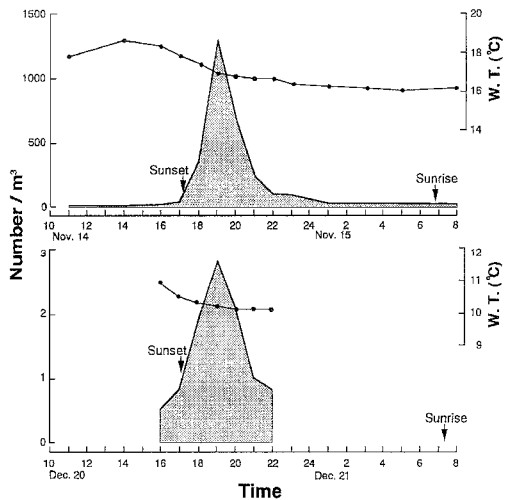


Fig. 17. Diel changes in number of ayu larvae during downstream migration (dotted area) and water temperatures (closed circles) at Gudo in November 14-15, 1996 (top) and December 20, 1996 (bottom).

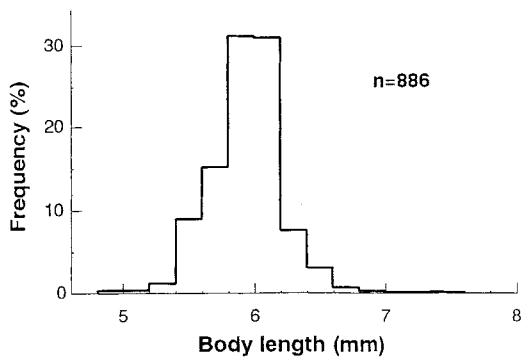


Fig. 18. Size-frequency distributions of ayu larvae during downstream migration collected with a conical plankton net at Gudo from October 1996 to February 1997.

\*5 土佐の気象：日本気象協会高知支部発行

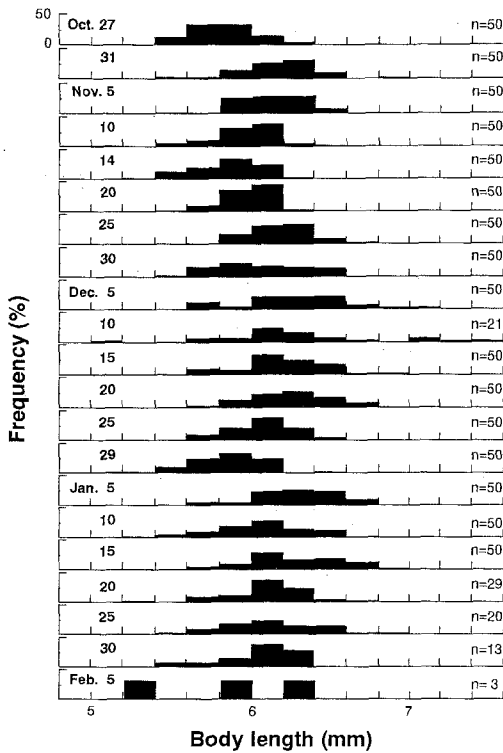


Fig. 19. Seasonal change in size-frequency distributions of ayu larvae during downstream migration collected at Gudo from October 1996 to February 1997.

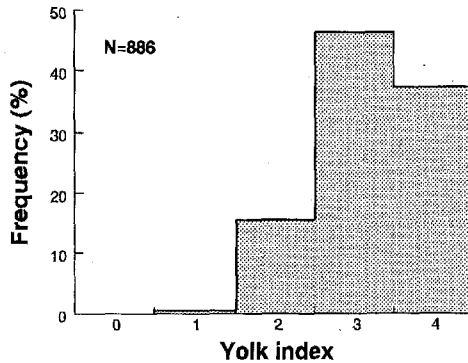


Fig. 20. Frequency distribution of the yolk index of ayu larvae during downstream migration collected at Gudo from October 1996 to February 1997.

1996年11月14-15日に行った24時間調査時の体長組成の日周変化を Fig. 21 に示した。体長のモードは概ね 6.0-6.2 mm にあったが、流下のピーク時刻であった 19:00 前後には体長 6.0 mm 以下の個体の割合が多くなる傾向が認められた。また、23:00 以降に採集されたアユ仔魚の体長範囲は広がる傾向にあり、23:00 から夜明け前の 5:00 にか

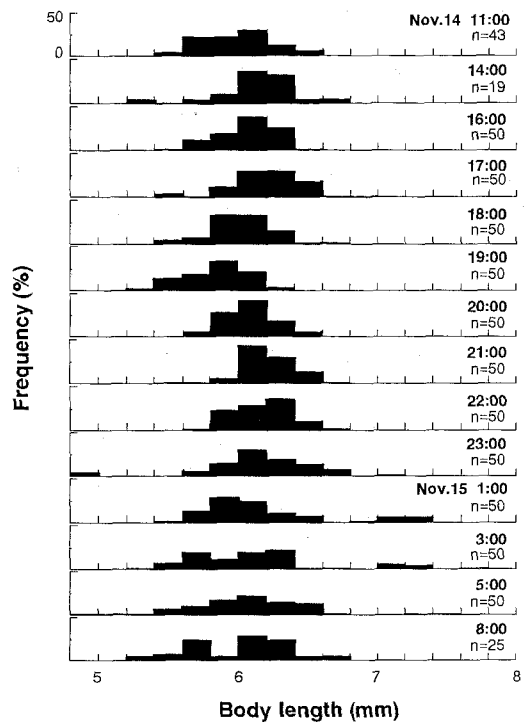


Fig. 21. Diel change in size-frequency distributions of ayu larvae during downstream migration collected at Gudo during November 14-15, 1996.

けては体長 7.0 mm を超える個体が出現した。7.0 mm を超える個体はそれ以外の時間帯には全く採集されなかった。

## 考 察

### 1. 産卵

#### 1) 産卵場

1974年に四万十川のアユの産卵場を調査した岡村・為家 (1977) によると、その当時には河口の上流 8.9-16.0 km の間に産卵場が形成されていた。1983年は 8.1-14.2 km の間で確認され (Fig. 13), 74年と比較すると下流端、上流端ともやや下流側に移っていた。また、1999年は 9.7-14.1 km の間に形成されており、1983年と比べて下流端が 1.6 km 上流側に移ったことになる。1999年における産卵場下流端の上流側への移動は、近年の河床低下により1983年当時に見られた 8.1 km 付近の瀬が消失したことによる。

アユの産卵場は、砂州の周辺や川の合流点等のように周辺と比べて地形的な連続性が乱れる部分に集中する傾向があることが知られている (石田,

1964, 1967). 四万十川の産卵場においても、卵は岸側から張り出した洲の先端付近や砂州の間の分流に集中的に産み付けられており (Fig. 14), 瀬の中でも流速や水深に変化の見られる部分に集中する傾向にあった。近年、地元漁業者らはアユの産卵が行われる下流部の瀬の形が単調化し、産卵に適しなくなったことを指摘している。実際、過去の地形の記録が残っている小島産卵場では1974年 (岡村・為家, 1977) および1983年 (上森・高橋, 1984) には幅200-300 mの浅瀬が広がり、小規模な中州が多数点在することで流れが複雑に変化していた。これに対し1999年では、散在していた中州が消失し、瀬の幅は50-80 m程度に狭くなるとともに (Fig. 14), 見た目にも水深や流速の変化が顕著ではなくなっていた。このような地形の変化について、漁業者らは近年の護岸工事の影響を指摘しているが、その因果関係は確かではない。しかし、河川改修が流れの複雑性を消失させる傾向にあることは多くの指摘があり (例えば、水野, 1980; 高橋, 1988; 中村, 1993), 四万十川のアユ資源に悪影響を及ぼす可能性を含んだ問題であることから、改修にあたっては産卵場の環境に対する十分な配慮が必要と考えられる。

石田 (1964) はアユの産卵場は、急勾配の河川では河口近くの狭い範囲に、緩勾配河川では河口から離れたところに広範囲に形成されることを指

摘した。四万十川の産卵場の形成される範囲を他の河川と比較すると、河口近くの狭い範囲に形成されていることから (Fig. 22), 急勾配河川のタイプに相当するかに見える。しかし、四万十川の標高 50 m までの河床勾配 (m/km) は 0.96 と比較的緩く、Fig. 22 に示した河川の中では、四万十川よりも産卵範囲がかなり広い那珂川の 0.9 に近く、天竜川や多摩川の 1.5 (いずれも石田, 1964) よりもかなり緩勾配である。産卵場が河口から離れる河川ではふ化した仔魚が海までに流下するのに時間を要するため、飢餓等により減耗しやすい (兵藤・関, 1985; 兵藤ほか, 1988; 塚本, 1991b; 高橋・新見, 1998, 1999)。四万十川のように緩勾配にもかかわらず、産卵場は河口と近いという特徴を有することは、仔魚の生き残りには有利な条件と言える。

2) 産卵期

1972年に四万十川でアユの産卵に関する調査を行った落合ほか (1973) は、産卵期は10月上旬から12月上旬で、盛期は10月下旬から11月上旬にあるとしている。また、1974年に産卵調査を行った岡村・為家 (1977) は、産卵の開始は10月中・下旬で、盛期は10月下旬と11月上・中旬の2回あると報告している。先の通り、聞き取り調査によると1980年代は産卵開始が10月上・中旬、盛期は10

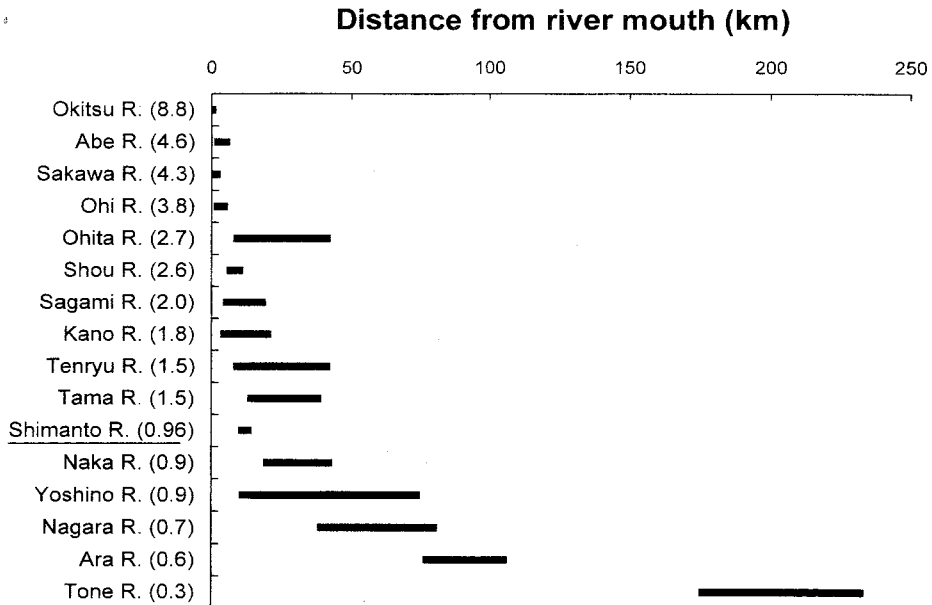


Fig. 22. Distributions of the spawning area of ayu in rivers (Takahashi et al., 2002 a). The numbers given in parentheses are the grades of riverbed between river mouth and height of 50 m above sea level. The spawning areas, except for the Shimanto River, are based on Ito et al. (1962) Ishida (1964) Wada (1973) and Tago (1999).

月下旬であった。また、1987年から92年には10月上・中旬には仔魚の流下が始まることが確認されており、その盛期は10月下旬から11月中旬に見られた(森山・佐伯, 1996)。このことから80年代から92年頃にかけては、それ以前に報告されている産卵期と大きな変化は無いと言える。一方、1993年以降産卵の盛期が11月上・中旬に見られるようになり(聞き取り調査)、80年代以前と比較して1-2週間遅れ始めたようである。仔魚の流下量を調査した1996年において、10月上旬から調査を開始したにも関わらず、最初に流下を確認できたのは10月下旬であったことは(Fig. 16)、産卵の開始が遅れたことを意味している。さらに、産卵場調査を行った1999年11月中旬において、産卵場に産み付けられたアユ卵は未発眼卵が多く(Table 1)、先のとおり本格的な産卵が始まって間もないと推定された。これらのことから四万十川におけるアユの産卵期は近年やや遅れる傾向にあることが窺われる。

## 2. 仔魚の流下

### 1) 流下期から推定される産卵期

1996年におけるアユの流下は10月下旬から始まった(Fig. 16)。この時期の水温は20℃程度で、この水温条件下での産卵からふ化までの日数は約10日であることから(伊藤ほか, 1971a; Kashiwagi et al., 1986)、産卵の開始は10月中旬であったと推定される。一方、流下の終了は2月中旬で、この時期の水温は10℃を下回ることが多く(Fig. 16)、産卵からふ化までは30日程度経過したと推定される(伊藤ほか, 1971a; Kashiwagi et al., 1986)。したがって、産卵の終了は1月中旬頃であったと考えられる。

また、1996年の流下のピークは11月中旬であったことから(Fig. 16)、同様の推定を行うと産卵の盛期は10月下旬または11月上旬になる。しかし、産卵場監視員からの聞き取りによると、1996年において産卵が目立って活発であったのは11月10日から15日の間であり、先の推定と一致しない。この理由の一つとして、アユが産卵する水深は体型によって異なり、大型魚ほど水深の深い瀬で早期に産卵する傾向にあることが挙げられる(石田, 1962; 白石・鈴木, 1962; 井口, 1996)。このような早期に深瀬で行われる大型魚の産卵は目に付きにくいいため、見落とされ易い。その一方で、産卵後期に浅瀬で行われる小型群の産卵は目立ち易い

ため、産卵場監視員はこれを盛期と見誤っている可能性がある。

しかしながら、1996年には11月中旬頃に産卵に好適と言われている14-19℃(松原, 1965)に水温が下がったこと(Fig. 16)から推定しても、この時期に活発な産卵が行われたことも事実であろう(実際11月14日には筆者も活発な産卵行動を観察した)。ところが、11月中旬に産出された卵は約2週間後の12月上旬前後にふ化すると推定されるが(伊藤ほか, 1971a; Kashiwagi et al., 1986)、流下量はこの時期著しく減少している(Fig. 16)。この矛盾点を明確に説明できる資料はないが、落ち鮎漁の解禁と関係があると考えられる。すなわち、四万十川では産卵が活発化した11月中旬には落ち鮎漁が解禁される。1996年の落ち鮎漁解禁は11月16日であり(Fig. 16)、産卵場付近に約2,000人の出漁があったと報道されている<sup>6</sup>。この時期の河川流量は26 m<sup>3</sup>/s程度と少なく(Fig. 15)、流心にまで立ち入りコロガシ漁や網漁等が行われたことから、産卵場にも多くの人が立ち入ったと考えられる。アユの産着卵は親魚の産卵行動によってもその一部が剥離、流下すると言われており(水谷ほか, 1978a)、産卵場へ多くの人が立ち入った場合には、相当量の産着卵に破損や流失が生じると推察される。アユ仔魚の流下量が落ち鮎の解禁を境にして急激に減少したことは(Fig. 16)、このような落ち鮎漁の影響を裏付ける現象と言えるかもしれない。なお、2000年の産卵期に補足的に行った観察の結果、落ち鮎解禁の2日前に浅瀬一帯で活発な産卵行動が観察され、未発眼卵を高密度で確認したにもかかわらず、解禁の5日後(卵を確認した7日後)にはそれらはほとんど消失していた。その時期の水温は14-15℃であったことから、ふ化までには2週間以上要することになる(伊藤ほか, 1971a; Kashiwagi et al., 1986)。したがって、卵の消失はふ化によるものではなく、上述の人為的な影響の可能性が高いと考えられた。産卵場へ人が立ち入ることによる産着卵への影響については推定の域を出ないが、アユ資源の保全という観点からは重大な問題であり、今後明らかにされなければならない。

### 2) 仔魚の流下中の行動

1996年11月中旬に実施した24時間採集で、アユ仔魚の流下のピークは19:00に見られた(Fig. 17)。仔魚のふ化は18:00-20:00あるいは18:00-19:00にピークとなることが飼育実験から明らかにされて

\*6 1996年11月17日毎日新聞(地方欄)



いる(木村, 1953; 稲葉・和田, 1967a; 田子, 1999). 四万十川での流下仔魚の採集地点は最大規模の産卵場(小島産卵場)の直下にあるため, ふ化時刻と採集量のピーク時刻が一致したものと推察される. また, 田子(1999)はアユ仔魚のふ化時刻は日没時刻と関連があり, 秋から初冬にかけて早くなることを報告しているが, 本調査では11月中旬と12月中旬では流下のピーク時刻に差は認められなかった(Fig. 17). これは調査を行った11月14日と12月20日の日没時刻がそれぞれ17:04と17:02で, ほとんど差がないことが原因と考えられた. なお, アユ仔魚の主たる流下期間であった10月下旬から1月中旬(Fig. 16)の日没時刻は, 16:58(11月28日-12月12日)から17:26(1月20日)で30分弱の差しか無いため, 流下のピーク時刻は大きくは変化しないと考えられる.

流下のピーク時刻である19:00に採集されたアユ仔魚の中には, 体長7.0 mmを超えるものはほとんど含まれていなかった(Figs. 18, 19). また, 卵黄指数もふ化直後と思われる指数3.4のものが全体の84%を占め, 指数1のものは0.7%, 0(卵黄の吸収完了)のものは全く含まれていなかった(Fig. 20). これらの事実は, 採集地点を通過するアユ仔魚のほとんどはふ化直後のものであることを示す. 一方, 体長組成の日周変化を見るとモードは6 mm前後にあり(Fig. 21), 19:00の定期採集時の体長組成(Fig. 18)と差はなかった. しかし, 定期採集ではほとんど出現しなかった体長7.0 mmを超える個体が深夜の23:00から夜明け前の5:00にかけて出現し, 夜明け以後はそれらの出現はなかった(Fig. 21). これら7.0 mmを超える個体の卵黄指数を観察したところ, 指数0-1であった. したがって, 四万十川では少数ながらふ化後2-3日程度経過したと推定される発育段階の進んだ個体が, 深夜から明け方にかけて流下していることが分かる.

アユ卵のふ化は18:00-20:00に集中し, 昼間はほとんどふ化しない(木村, 1953). そのため, 流下量の日周変化はこのふ化時刻と産卵場からの距離および流速によって決まるとされてきた(和田・稲葉, 1967). これは, アユ仔魚は遊泳力が微弱であるため, 浮遊物のように河川の流に乗ってほぼ受動的に流下するという考え方(小山ほか, 1965a; 小山, 1978; 稲葉・和田, 1965, 1967a; 石田1988; 井口・伊藤, 1998)による. しかし, 四万十川で見られたようにふ化後2-3日程度経過した個体が深夜から明け方のみ流下することをこのような考え方で説明するには無理があるように思われる. すなわち, ふ化後2-3日程度経過し

た個体(これらは緩流部等に取り込まれたものと推定される)が受動的に流下しているのであれば, 採集される時刻はほぼランダムとなると推察されるが, 他の時間帯や19:00の定期採集の際にはほとんど採集されていない. 高橋・新見(1999)は愛知県の矢作川において, 産卵場(河口から30-50 kmの間)から異なる距離にある4カ所の調査地点(河口から10-40 kmの間に配置)で流下するアユ仔魚を採集した結果, 一部の例外を除き, いずれの地点でも夜間に集中的に流下したこと, およびそれら流下仔アユの中には卵黄指数0-1の個体が多数含まれていたことを報告している. このような現象も上記と同様の理由から受動的に流下するという考え方では説明が困難で, 以下に述べるような「昼間には流下しない」という能動的な行動が関与していると考えの方が妥当と判断される.

川村ほか(1983)はアユ仔魚の眼の構造はふ化直後から機能的であることから, 流下中に能動的な行動をとっていると予察した. 小山(1978)はアユ仔魚の走光性が10,000 lux以上では正から負に転じ, 20,000 luxでは大部分の個体が底層分布することを実験により確認した. さらに, このことから, 流下中のアユ仔魚は止水域や緩流域では昼間は底層に分布し, 夜間に浮上するという分布の鉛直変化を想定した(小山, 1978). 北島ほか(1998)は卵黄囊仔魚の体比重は昼間に増加し, 夜間に減少することを確認している. また, 兵藤0ほか(1984)は流下中のアユ仔魚は実際に昼間は底層で多く採集されると述べている. Fig. 23はこれらの知見も踏まえ, 想定されるアユ仔魚の流下行動の日周変化を模式的に示したものである. まず, 日没とともに産卵場からアユ仔魚の浮出が始まり, それら仔魚は河川流に乗って流下する.

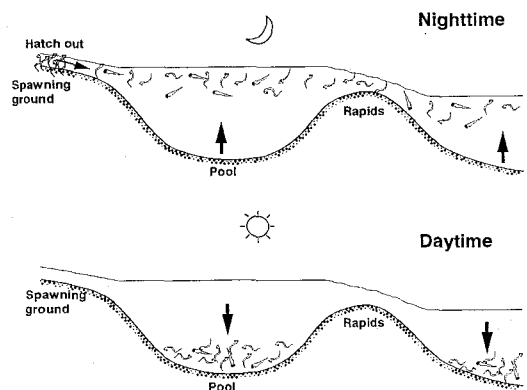


Fig. 23. Conceptual diagram of the diel change in behavior of ayu larvae during downstream migration.

夜の間に河口域あるいは海域にまで流下できなかった個体は、昼間(10,000 lux 以上)に生じる負の走光性と体比重の増大に伴い、淵などの緩流部の底層に沈降する。そのため、アユ仔魚は流され難くなり、昼間の採集量は著しく減少することになる。これらの個体は、照度が 10,000 lux 以下に低下する夕方、正の走光性が発現するとともに体比重が減少し、表層付近に浮上し再び流下すると考えられる。このように昼間に淵等で仔魚の流下が停止することはヨシノボリ(横班型) *Rhinogobius brunneus* においても報告されており(Iguchi & Mizuno, 1990)、仔魚期に河川から海に降下する魚類にとって一般的な現象かもしれない。

このようなアユ仔魚の日周的な鉛直行動は、海へ流下するまでの時間を大きく延長することになり、流下中の飢餓により減耗しやすいというリスクを負うことになる(兵藤・関, 1985; 兵藤ほか, 1988; 塚本, 1991b; 高橋・新見, 1998, 1999)。一方で、自然日光下ではアユ仔魚の初期生残が低下することが知られており(伊藤・鈴木, 1965; 小山, 1978)、夜間にのみ流下することはこのような減耗を回避する点では合理的である。また、流下中のアユ仔魚はカワムツ等の食害により減耗すると考えられている(山崎ほか, 1986; 兵藤ほか, 1988)。しかし、琵琶湖流入河川で流下仔魚の被食を調査した水谷(1975, 1976)や水谷ほか(1978b, 1978c)は、スジエビによる捕食は示唆しながらも、オイカワやヨシノボリなど8種の魚類による捕食の事実は無かったとしている。さらに、その理由として水谷(1976)は、アユ仔魚の流下が集中する夜間にはこれらの魚類の摂餌活動が不活発になることを指摘している。昼間淵の底層に止まることが捕食圧を低減することに結びつくとは必ずしも言えないが、仮に捕食されにくい状態で定位することができるのであれば、アユ仔魚の夜間の流下は、被食の軽減という点についても有利となる。

### Ⅲ. 河口域における出現と分布様式

前章では、産卵生態とふ化仔魚の流下生態を把握した。これら秋から冬にかけてふ化した仔魚の多くは海域へ出て、翌春までそこで過ごす。しかし、四万十川河口域には秋から春にかけてアユ仔魚が多数生息しているといわれている。このような、アユ仔魚による河口域の利用については知見が少なく、その生態は十分には明らかにされ

ていない。

本章では、まず四万十川河口域におけるアユ仔魚の出現時期および出現尾数と体長の季節変化を明らかにすると同時に、これら河口域に分布するアユ仔魚と河口周辺の海域で採集したアユ仔魚との比較を行う。次に、河口域に分布するアユが海域に移出するか否かの検討を行い、河口域に残留するアユがいるのならば、その残留メカニズムと河川に遡上するまでの分布様式について論じる。河口域の分布様式を把握することは、未だ不明な点がある海域におけるアユの分布様式を検討する上でも重要な手がかりとなり得る。

## 材料と方法

### 1. 材料

1985年から2000年の間、計7年群(85, 86, 87, 92, 95, 96, 99年群; Table 2)のアユ仔魚を採集した。本論文では、秋から冬にかけて続く一連の産卵期に産出された卵に由来する集団を「年群(year-group)」と呼ぶ。例えば、1985年秋に産卵が開始された群は85年群とした。

1985年から2000年の間に採集したアユ仔魚は、河口域で44,879個体、河口周辺海域で6,367個体であった(Table 2)。また、河川下流部の淡水域では遡上期の稚魚429個体を採集した。これら合計51,675個体を材料として用いた。

### 2. 調査水域

調査水域は以下のように大きく4つに区分される。

- ① 河口域の岸寄りの浅所(河岸に添った水深0-1 m程度の水域)
- ② 河口域の流心部(水深は3-15 m)
- ③ 河口の周辺海域(碎波帯等の岸寄りの水域)
- ④ 河川下流部(感潮域の上流端; 淡水域)

Fig. 24 には河口域とその周辺海域における採集地点を示した。河口域の採集地点のうち、B1-B10は岸寄りの浅所に位置する定点で、底質は主に砂泥または礫で構成されていた。砂泥底の一部にはコアマモ *Zostera japonica* の群落が見られた。これら10定点では小型曳き網(1×4 m, 網目 1 mm; Fig. 25)による採集を行った。C1-C10は流心付近の定点で、ここでは小型船を用いて稚魚ネット(口

\*7 採集したアユは Moser (1996) に従えば、仔魚から稚魚への移行期までのものであった。

**Table 2.** Collection records of larval and juvenile ayu in the estuarine and freshwater sections of the Shimanto River, and adjacent surf zones from October 1985 to April 2000

Year-group	Area*1	Station	Gear	Sampling period	Number of sampling (interval)	Number of fish	BL range (mm)
85	E	B1-B10	Seine net	Oct. 28, 1985 - May 25, 1986	8 (1 month)	594	6.0 - 39.9
	S	S1-S3	Seine net	Oct. 28, 1985 - May 25, 1986	8 (1 month)	2,906	8.2 - 28.6
86	E	B1-B10	Seine net	Oct. 26, 1986 - May 18, 1987	8 (1 month)	860	10.4 - 48.4
		C1-C10	Ring net	Jan. 15 - May 18, 1987	5 (1 month)	27	5.0 - 9.4
87	S	S1-S3	Seine net	Oct. 26, 1986 - May 18, 1987	8 (1 month)	2,205	11.0 - 39.6
	E	B1-B10	Seine net	Oct. 25, 1987 - Apr. 16, 1988	7 (1 month)	13,252	5.7 - 34.3
92		C1-C10	Ring net	Oct. 25 - Dec. 21, 1987	3 (1 month)	1,326	4.3 - 9.8
	E	B1-B2, B7	Seine net	Nov. 3, 1992 - Feb. 23, 1993	7	541	5.7 - 28.1
95		C2-C4	Sledge net	Nov. 3, 1992 - Feb. 22, 1993	7	1,311	4.7 - 14.3
	E	Le1-Le3	Fish lamp	Dec. 20, 1995 - Mar. 8, 1996	6 (2 weeks)	11,713	5.1 - 52.3
96	E	Le2-Le3	Fish lamp	Nov. 14, 1996 - Apr. 10, 1997	10 (2 weeks)	8,685	5.7 - 49.2
	S	Lc1-Lc2	Fish lamp	Nov. 14, 1996 - Apr. 10, 1997	10 (2 weeks)	1,256	12.5 - 46.8
99	F	Gudo*2	Cast net	Mar. 3 - June 10, 1997	11 (10 days)	429	36.9 - 78.6
	E	Le2-Le3	Fish lamp	Nov. 14, 1999 - Apr. 21, 2000	10 (2 weeks)	6,570	6.2 - 61.2
Total						51,675	

\*1 E; estuary, S; surf zone, F; fresh waters (upper end of the tidal zone)

\*2 See Fig. 13

径 0.8 m, 網目 0.33 mm) による層別採集を行った。また, C2-C4 の3地点では92年群を対象にそりネット (Fig. 26) による層別採集も行った。

Le1-Le3 は集魚灯 (100 W) による採集定点で, 95年群では全地点で, 96・99年群では Le2 および Le3 の2地点で採集を行った (Table 2)。また, 95・96年群では岸寄りと流心部 (河川の中央部; 小型船を使用) において採集を行ったが, 99年群については岸寄りのみで採集した。流心部の採集点の離岸距離は Le1 と Le2 で約 200 m, Le3 で約 150 m であった。河口周辺海域のうち, S1-S3 は砂または礫の海岸に位置する定点で (Fig. 24), ここでは小型曳き網を用いた。Lc1 と Lc2 は防波堤に設けた集魚灯調査の定点で, 水深は 2-5 m であった。このほか, 河川下流部の中村市具同地先 (河口から10.1 km 上流; 第II章 Fig. 13 参照) を遡上期のアユ稚魚の採集地点とした。

### 3. 採集方法

年群別の採集地点, 使用した採集具, 採集期間, 採集回数を Table 2 にまとめた。使用した採集具の構造, 採集方法等は以下のとおりであった。いずれの採集時にも水温と塩分の測定を行った。小型曳き網 縦 1 m, 横 4 m, 網目 1 mm の曳き網で, 網の中央には採集物を集めるための袋網を設けるとともに, 網の上部にはフロートを, 下部には錘を取り付けた (Fig. 25)。この網は河口域の岸寄りの浅所と周辺海域の碎波帯での採集に用

いた。曳網する際には両端を2人で持ち, 岸に沿って水深 0.3-1.2 m 程度の場所を 50 m 曳網した。1地点あたりの曳網回数は1-6回であった。このネットでの濾水量を求める際には, 有効開口面積 (曳網時の平均的な横幅は約 2 m であったため 2 m<sup>2</sup>とした) に曳網距離を乗じた。

稚魚ネット 口径 0.8 m, 網目 0.33 mm の円錐形のネットで, 河口域の流心付近における採集に用いた。1曳網は 5-10分曳きとし, 小型船を用いて表層と底層を水平曳きした。濾水量は網口に付けた濾水計から求めた。

そりネット 縦 0.4 m, 横 1.5 m の長方形の開口部を持つ側長 1.9 m のネットで, 脚部にはそりを取り付けることができるよう設計した (Fig. 26)。小型船を用いた河口域流心部の層別採集に用いた。表層 (水深 0-1 m) と中層 (水深約 3 m) ではそりを外して水平曳きし, 近底層 (河床から 0.15-0.55 m) を曳網する際にはそりを装着して河床に沿って曳網した。1曳網は 5-10分曳きとし, 濾水量は網口に付けた濾水計から求めた。

集魚灯 100 W の白熱灯を装着した水中灯で, 河口域と周辺海域の採集に用いた。河口域の流心部 (St. Le1-Le3 の流心付近) では小型船舶から, 河口域の岸寄りおよび周辺海域では岸壁から, それぞれランプ上端を水面下 5-10 cm の位置に垂下し採集を行った。点灯時間は1地点あたり30分とし, 2人が3種のタモ網 (口径 30 cm で網目 3 mm, 口径 15 cm で網目 1 mm, 網口 13×25 cm で網目 0.5 mm) を用い, ランプの周辺に集まったアユ仔稚

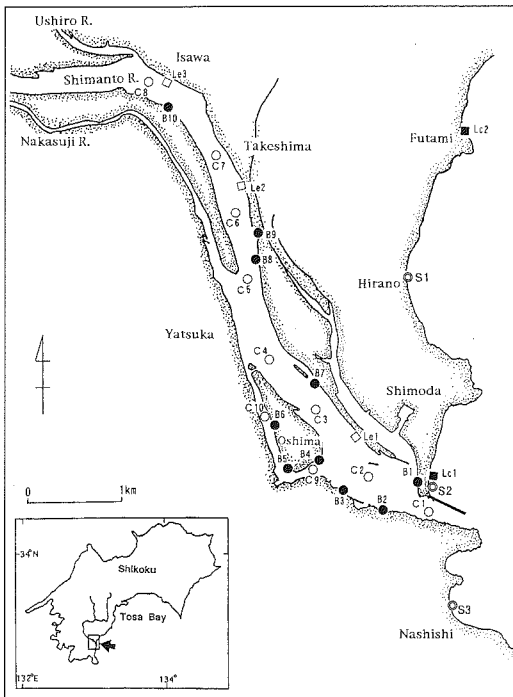


Fig. 24. Chart of sampling sites of larval and juvenile ayu in the Shimanto Estuary and the adjacent surf zones (modified Takahashi et al., 1990). Solid circles in the bank waters of the estuary (Sts. B1-B10) and double circles in the surf zones (Sts. S1-S3) indicate the sampling stations where collections were conducted using a seine net (1 x 4 m, 1 mm mesh). Open circles in the center of flow (Sts. C1-C10) indicate the stations where collections were conducted using a ring net (0.8 m mouth diameter, 0.33 mm mesh) and a sledge net (1.5 x 0.4 m mouth size). Open squares in the estuary (Sts. Le1- Le 3) and solid squares in the surf zones (Sts. Lc1- Lc2) indicate the sampling stations where collections were conducted using a fish lamp (100 W).

魚をすくい取った。なお、3種のタモ網のうち、口径 30 cm のものは大型個体（主に体長 30 mm 以上）を採集する際にのみ用いた。

投網 目合い 10 mm (5 mm 四方) の投網で、河川下流部（中村市具同地先）において遡上するアユ稚魚を採集する際に用いた。

#### 4. 試料の分析

採集したアユ仔稚魚は原則として 5-10% ホルマリンで2-6時間固定した後、80% エタノールに移して保存した。1985年群については解析までホルマリン液中で保存した。

体長の測定 体長 (BL) は、前屈曲期仔魚 (pre-flexion larva) および屈曲期仔魚 (flexion larva) については脊索長 (notochord length) を、後屈曲期

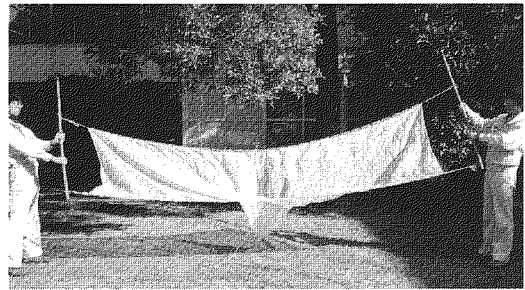


Fig. 25. The seine net (1 x 4 m, 1 mm mesh) used for the collections in the bank waters of the estuary and the adjacent surf zones.

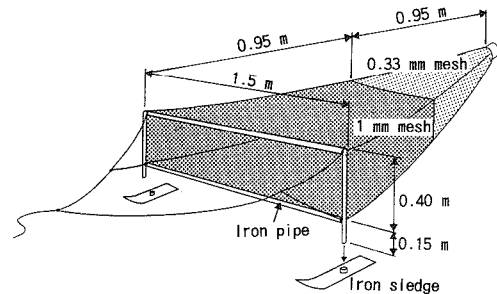


Fig. 26. The net used to collect ayu larvae in the center of flow from November 1992 to February 1993 (Takahashi et al., 1998). A pair of sledges was attached to the net for sampling in the near bottom layer.

仔魚 (postflexion larva) および稚魚 (juvenile) は標準体長 (standard length) を測定した。固定の際に生じる魚体の収縮については補正しなかった。なお、集魚灯で採集した95・96・99年群については、試料の中に卵黄囊仔魚を含む体長 10 mm 以下の個体が多数混入していた (Table 2)。それらは採集の際に目視による確認は困難であり、目視確認できた 10 mm 以上の個体を採集した際に偶然混入したものであった。そのため、これら3つの年群では体長 10 mm 未満の個体は体長測定後に試料から除外した。

卵黄の観察 92年群については、発育段階の目安として卵黄の有無を実体顕微鏡下 (10-20倍) で観察した。

日齢査定 95・96・99年群について、Tsukamoto & Kajihara (1987) に従って日齢査定を行った。なお、日齢査定は河口域での接岸サイズである体長 10 mm 以上 (Takahashi et al., 1998) の個体についてのみ行った。日齢と採集日からふ化日を推定した。

成長速度の算定 95・96・99年群について、採集時の体長とふ化時の平均体長 (6.1 mm; 第II章参照) の差を日齢で除することにより、日成長速度 (mm/day) を算出した。

結 果

1. 出現量の季節変化

小型曳き網で採集した85-87, 92年群および集魚灯によって採集した95-96, 99年群の出現量の季節変化を Fig. 27 示した. 採集期間は年群によって長短があり, 出現期間を十分には把握できていない年群もあるが, 調査期間の長い85-87年群 (Table 2) を見る限り, 河口域におけるアユ仔稚魚の出現期間は10月から5月まで8ヶ月間にわたった. 河口域での出現の盛期は小型曳き網で採集した85-92年群では11月または12月に見られた. 一方, 集魚灯で採集した3つの年群のうち, 95年群については採集期間が短くその盛期は明瞭にできなかった. 96年群では11月および1-2月に多く出現したが, 11月に採集した個体の多くは卵黄嚢仔魚であり, 1-2月に採集したものは他の年群と同様に体長 10 mm 以上のものがほとんどであった. そのため, 体長 10 mm 以上の個体の出現を基準にすれば, 96年群の出現の盛期は1-2月となる. 99年群では1月に出現のピークが見られた.

85-86年群 (小型曳き網で採集) および96年群 (集魚灯で採集) について, 年群ごとの出現傾向を河口域と周辺海域とで比較すると, 出現期間, 盛期ともに若干の相違は認められるものの, 両水域の出現パターンは似通っていた (Fig. 27).

2. 体長

1) 体長組成の季節変化

四万十川河口域では体長 4.3-61.2 mm のアユ仔稚魚が採集された (Table 2). これらのうち, 河口域と周辺海域の両方で採集を行った86年群 (小型曳き網を使用) と96年群 (集魚灯を使用) の体長の季節的な変化を Fig. 28 に示した. 体長 10-12 mm の仔魚の出現は, 86年群では10-2月に, 96年群では11-2月に見られ, ともに4-5ヶ月間続いた.

86年群では河口域の場合, 10-11月にはモードは 12-16 mm にあり, この間の組成に大きな変化はなかった. 12月以降はより大型の個体が出現し, 2月を除けば体長のモードも次第に大きくなった. 5月にはモードは 36-40 mm となった. 河口域で採集した96年群では, 11-12月にかけて体長のモードは 10-14 mm にあり, この間組成に大きな変化はなかった. 1月以降モードは次第に大きくなり, 2月には 22-24 mm に, 4月には 34-36 mm に見られた.

河口域と周辺海域の体長組成を比較すると, 体長範囲やモードは月によっては必ずしも一致しなかったものの, 全体的に見ると両者はほぼ同様な季節変化を示した (Fig. 28). しかしながら, 体長 30 mm を超える個体に着目すると, 86年群では河口域においては12-3月の間 5-35% 程度を占めたのに対し, 周辺海域では5月以外には採集さ

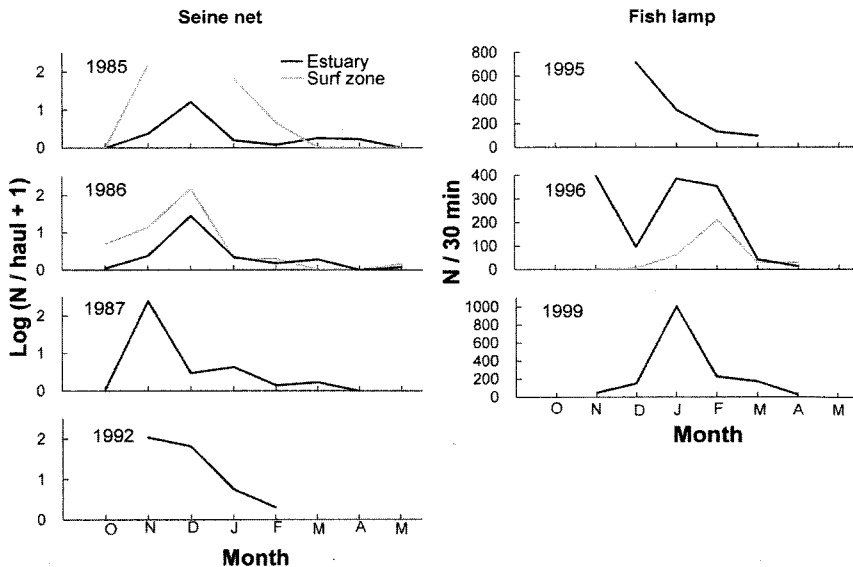


Fig. 27. Seasonal occurrence of ayu in the 85- 99 year-groups collected in the Shimanto Estuary and the adjacent surf zones using a seine net (left) and a fish lamp (right). The rough waves prevented the sampling in the surf zones in December 1985.

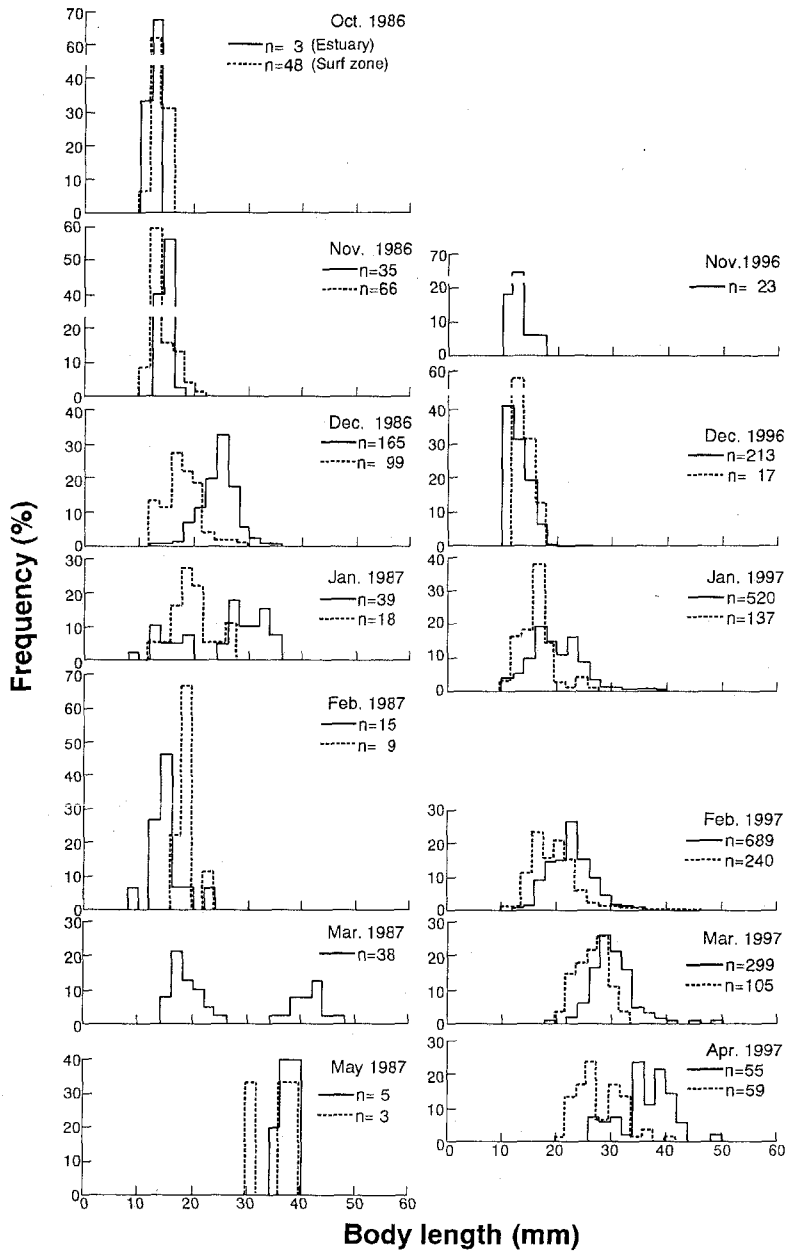


Fig. 28. Monthly changes in length distribution of larval and juvenile ayu in the 86 and 96 year-groups. Solid and dashed lines represent the bank waters of the estuary and the adjacent surf zones, respectively. Specimens were collected using a seine net for the 86 year-group, and a fish lamp for the 96 year-group.

れなかった。また、96年群においても河口域では体長 30 mm を超える個体が1月以降 4-85% 採集されたのに対し、周辺海域においては 0-40% であった。このように 30 mm を超える個体が採集される割合は、周辺海域よりも河口域において高い傾向にあった。

## 2) 河口域流心部と岸寄り浅所におけるアユ仔稚魚の体長

### (1) 稚魚ネットと小型曳き網で採集したアユの体長

Fig. 29 に河口域流心部で87年1-3月および10-12

月に稚魚ネットで採集した86年群と87年群、および岸寄りで86年10月から88年2月に小型曳き網で採集した同年群の体長組成を示した。河口域の流心部では体長 4.3-9.8 mm の仔魚が採集された。その約90% は卵黄嚢仔魚で、体長のモードは 6.1-6.5 mm にあった。7.0 mm を超えるものは約5%と少なかった。また、これら流心部において稚魚ネットで採集されたアユ仔魚の体長を表層と底層で比較してみたが (Fig. 30), 両層とも体長 5.1-7.0 mm の仔魚が大部分を占め、採集層による差はなかった (Kruskal-Wallisの順位検定;  $P>0.05$ )。

河口域岸寄りでの体長範囲は 5.7-48.4 mm, モードは 11.1-12.0 mm であった (Fig. 29)。体長 8.1-

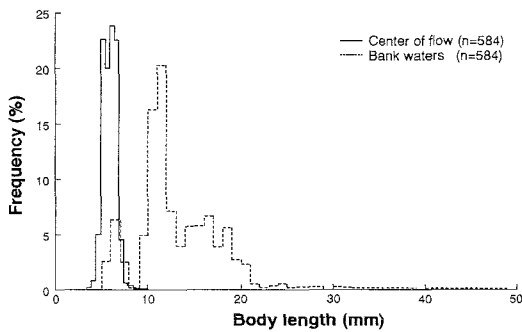


Fig. 29. Comparison of length distributions of ayu between two samples collected in the center of flow using a ring net from January to December 1987 (solid lines) and in the bank waters using a seine net from October 1986 to May 1988 (dashed lines) (modified Takahashi 1997).

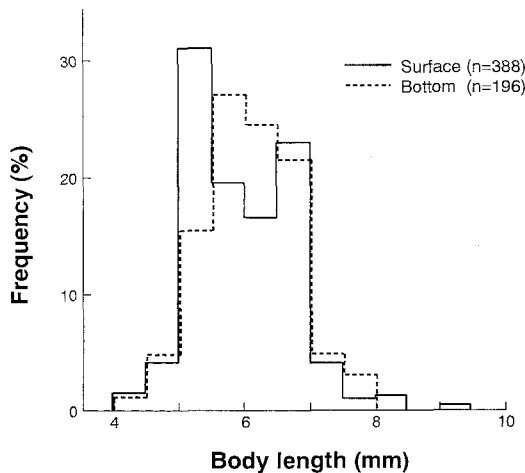


Fig. 30. Length distributions of larval ayu collected using a ring net at the surface and bottom layers in the center of flow from January to December 1987 (modified Takahashi et al., 1990). Solid and dashed lines represent the surface and bottom collections, respectively.

9.0 mm の個体の採集量は岸寄りでもごくわずかであった。また、体長 20 mm 以上の個体の採集量も少なく、特に 30 mm を超える個体はごくわずかであった。

(2) そりネットで層別採集したアユの体長

河口域の流心部でそりネットを用いて層別 (表層, 中層, 近底層) に採集した92年群のアユ仔魚、および小型曳き網により岸寄りの浅所で採集した同年群のアユの体長分布を Fig. 31 に示した。流心部の表層では体長 5.0-11.3 mm のアユ仔魚が出現し、モードは 5.6-6.0 mm にあった。体長 7.0 mm を超えるアユの出現量は 4.5 個体 / 1,000 m<sup>3</sup> 以下と少なく、特に 7.6 mm 以上の個体はごくわずかであった。中層での体長範囲は 4.7-10.0 mm であった。モードは 5.6-6.0 mm にあり、7.0 mm を超える個体の出現量が 0.5 個体 / 1,000 m<sup>3</sup> 以下と少ない点は表層と同様であった。近底層では体長 5.2-14.3 mm のアユが出現した。モードが 5.6-6.0 mm にある点は表層および中層と共通していたが、体長 7.0 mm を超える個体の出現量は、表層および中層と比べてかなり多いことが特徴的であった。

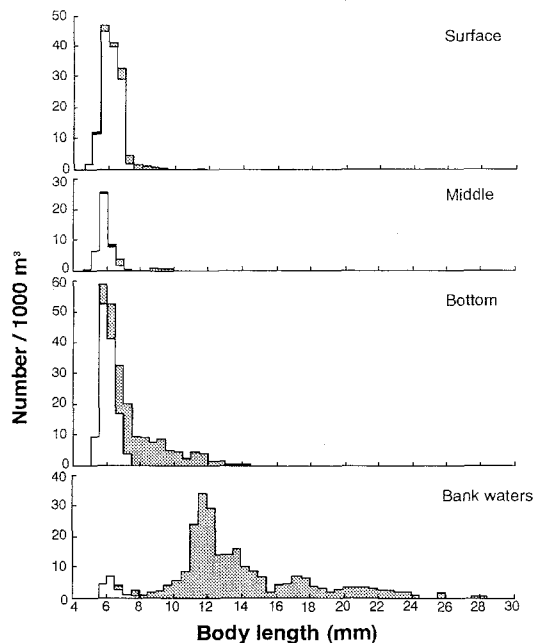


Fig. 31. Comparison of length distributions of ayu collected in the surface, middle and bottom layers of the center of flow using a sledge net (Fig.26) and in the bank waters using a seine net (Fig.25) from November 1992 to February 1993 (Takahashi et al., 1998). The open and shaded bars represent yolk-sac larvae and postlarvae, respectively.

岸寄りでは体長 5.7–28.1 mm の仔魚が出現したが、7.1–9.0 mm の個体は少なかった。流心部に多かった体長 7.0 mm 以下のものは 3.6 個体 / 1000 m<sup>3</sup> 以下と少ない反面、11 mm を超えるものは多く、モードは 11.6–12.0 mm にある点で流心部の 3 層とは大きく異なっていた。

これら河口域の流心部および岸寄り浅所で採集したアユのうち後期仔魚は体長 5.0 mm までは見られなかったが、5.0 mm を超える頃からその割合は次第に増え、6.6–7.0 mm では約 30% の個体が卵黄を吸収し終えていた (Fig. 31)。7.1–7.5 mm の段階では後期仔魚の割合は急増 (約 80%) し、さらに 8.1 mm 以上では全ての個体が吸収を終えていた。7.5 mm 以下の個体に注目すると、流心部での後期仔魚の出現割合は近底層において最も高かった。

### (3) 岸寄りと流心部で集魚灯により採集したアユの体長

河口域の岸寄りと流心部の両方で採集を行った 95・96年群の体長組成を Fig. 32 に示した。95年群においては、岸寄りでは体長 52.3 mm までの個体が採集されたが、30 mm 以下のものが大部分を占め、モードは 12.1–14.0 mm にあった。一方、流心部では体長 48.8 mm までのものが採集された。モードは 24.1–26.0 mm にあり、中心的なサイズは岸寄りに比べてかなり大きかった。

96年群においては、岸寄りでは体長 48.3 mm までの個体が採集されたが、95年群と同様に 30 mm 以下のものが大部分を占めた。モードは 16.1–

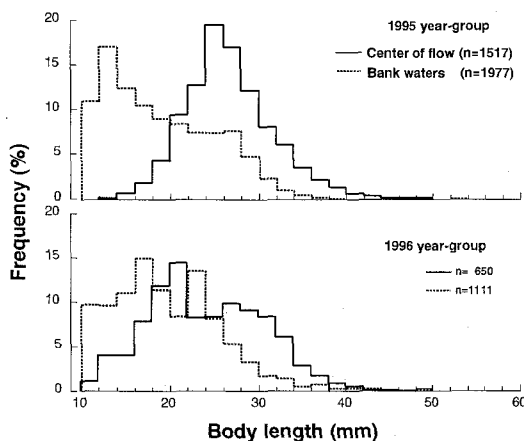


Fig. 32. Comparison of length distributions of ayu in the 95 and the 96 year-groups collected using a fish lamp in the center of flow (solid line) and the bank waters (dashed line) in the estuary (modified Takahashi et al., 2002 b).

18.0 mm にあった。流心部では 49.2 mm までの個体が採集され、モードは 20.1–22.0 mm にあった。岸寄りと流心部の体長差は95年群よりも小さかったが、流心部でサイズが大きい点は95年群と同様であった。

### (4) 遡上期稚魚の体長

河川下流部 (淡水域の下流端) で採集された遡上中の96年群の稚魚の体長は 36.9–78.6 mm で (Table 2, Fig. 33), 河口域で採集された同年群のアユの体長範囲 (Fig. 32) と一部はオーバーラップした。モードは 46.1–48.0 mm にあった。

## 3. 滞在期間

河口域岸寄りにおいて集魚灯で採集した95・96・99年群の採集日とふ化日の関係を Fig. 34 に示した。この図において、同じふ化日を持つものが連続して採集された期間を「滞在期間」とみなした。96年群および99年群では、ともに岸寄りでの滞在期間にふ化した時期によって明瞭な差異が認められた。すなわち、12月中旬以前にふ化したものは岸寄りに出現した後、比較的短期間 (約1ヶ月間) しかそこに止まらないのに対し、12月下旬以降にふ化したものは接岸後長期間 (3ヶ月以上) そこに滞在する傾向にあった。採集期間が短かった95年群では、このような傾向を明瞭に認めることはできなかったが、12月上旬以降にふ化したものは滞在期間が長い傾向にあった。

96年群の遡上期稚魚についても、河川下流部での滞在期間とふ化時期の関係は河口域の岸寄りと同様であった。すなわち12月中旬以前にふ化したものは河川下流部に短期間しか滞在しないのに対して、12月下旬以降にふ化したものは長期間そこに滞在する傾向が認められた (Fig. 35)。

Fig. 36 は河口域の岸寄りと河川下流部での滞在期間を別の角度から検討するために、96年群のふ化日と体長の関係を採集水域別にプロットしたものである。河口域の岸寄りで採集されたアユの体

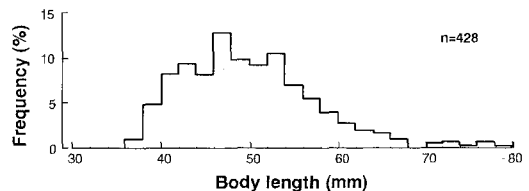


Fig. 33. Length distribution of upstream migrating juveniles in the 96 year-group collected using a cast net in the lower reaches of freshwater section from March to June 1997.



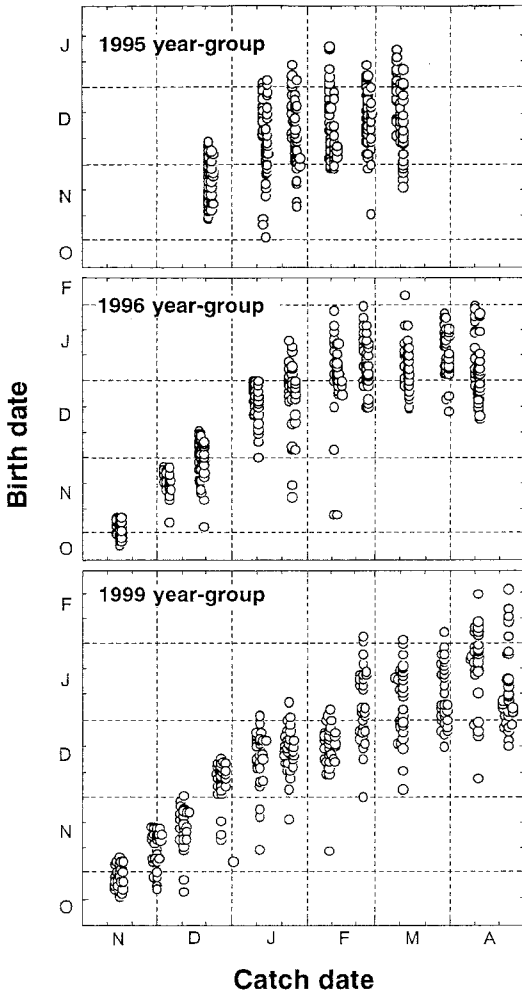


Fig. 34. Relationships between catch date and birth date of larval and juvenile ayu in the 95, 96 and 99 year-groups collected using a fish lamp in the bank waters of the estuary (modified Takahashi et al., 2002 b).

長は、12月中旬以前にふ化した個体ではその大部分が 10-20 mm と小さいのに対し、12月下旬以降にふ化したものでは 10-40 mm と体長範囲が広がる傾向にあった。一方、河川下流部で採集された遡上期のアユの体長を見ても、遅くふ化したもので範囲が広がる傾向にあった。12月下旬以降にふ化したものでは、両水域の体長範囲は 40 mm 付近で重なっていた。

4. 成長速度

Fig. 37 には河口域の岸寄り浅所で採集した95・96・99年群の日成長速度とふ化日の関係を示し

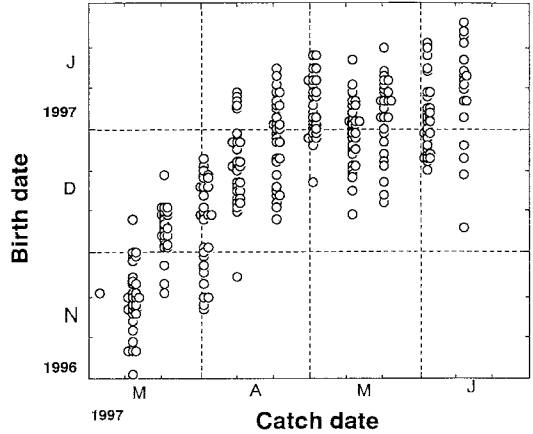


Fig. 35. Relationship between catch date and birth date of upstream migrating juveniles in the 96 year-group collected in the lower reaches of the river (modified Takahashi et al., 2002 b).

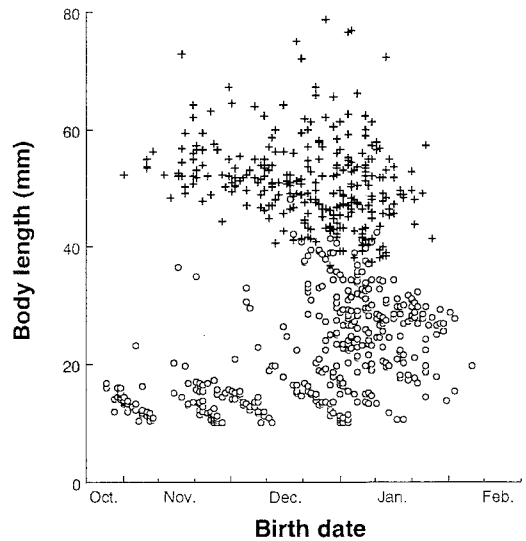


Fig. 36. Relationships between the birth date and body length of larval and juvenile ayu in the 96 year-group collected in the bank waters of the estuary (open circles) and freshwater section (crosses) (modified Takahashi et al., 2002 b).

た。なお、早期にふ化したアユは体長 20 mm 以上になると河口域の岸寄りではほとんど採集されなかったこと (Fig. 36) を考慮し、用いた試料の体長は 10-20 mm に限定した。成長速度は個体によって大きくばらついたが、96・99年群ではふ化日が遅くなるに連れて成長速度は低下する傾向にあった (共分散分析;  $P < 0.05$ )。95年群においては10月から11月中旬にかけてふ化した仔魚が得ら

れていないため、他2つの年群に見られたような傾向は認められなかった。

5. アユ仔稚魚の出現と水温・塩分

河口域の岸寄り浅所で採集した85-87年群の採集量（1曳網あたり）と採集時の水温の関係を図38に示した。アユ仔稚魚が出現した水温範囲は、河口域では8.3-19.3℃で、1曳網あたり10個体以上採集された時の水温は9-18℃であった。

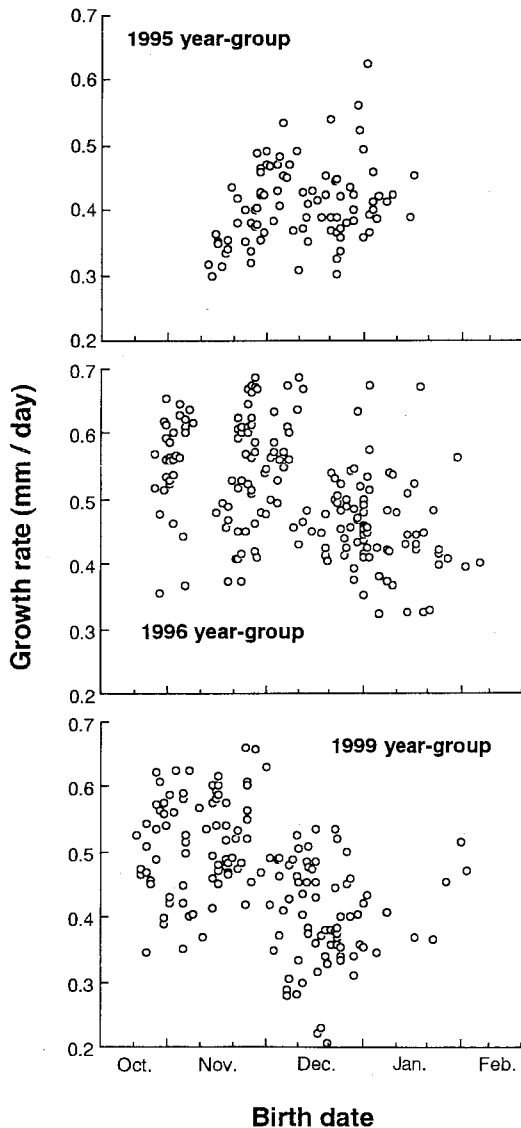


Fig. 37. Relationships between birth date and growth rate of larvae in the 95, 96 and 99 year-groups collected in the bank waters (modified Takahashi et al., 2002 b). The size range of the specimens was 10-20 mm BL.

一方、海域においてアユが出現した水温範囲は12.8-23.0℃で、15-21℃の範囲において出現量が多い傾向にあった。

アユ仔稚魚の塩分に対する選択性をみるために、採集時に測定された塩分を3段階に分け、塩分別の体長組成を比較した（Fig. 39）。試料は86・87年群を用いた。なお、四万十川河口域の塩分は、アユ仔稚魚出現期間（10-5月）の中でも11-2月の間の平均値は15-20 psuであったが、河川流量の多い10月および3-5月は10 psuを下回った（第2章 Fig. 6）。そのため Fig. 39 では、アユが生息していた塩分範囲が広い11-2月の試料を用い

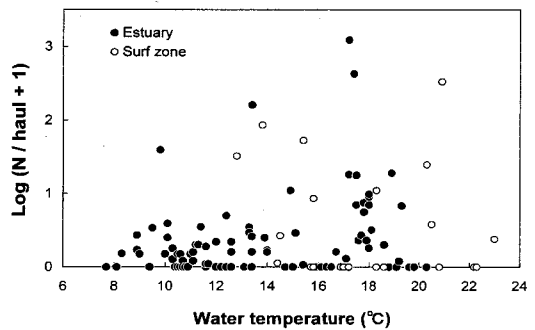


Fig. 38. Relationship between the catch number of ayu in the 85-87 year-groups and water temperatures in the bank waters at the samplings from October to March.

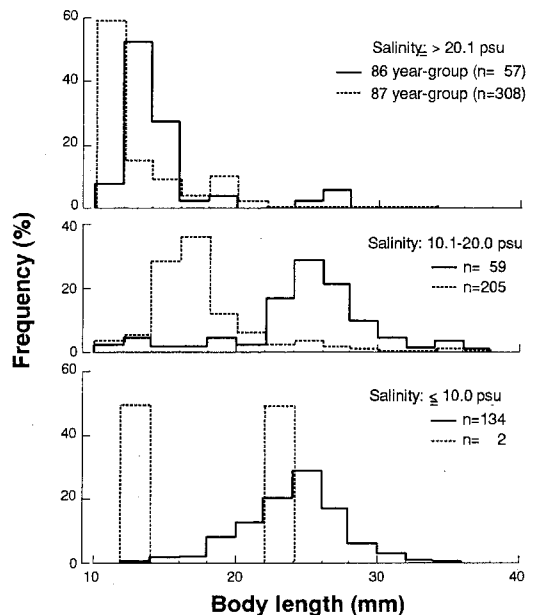


Fig. 39. Comparisons of length distribution of ayu collected in the different salinity ranges in the bank waters of the estuary. Solid and dashed lines represent the 86 and 87 year-groups, respectively.

た。採集されたアユ仔魚の体長のモードは、塩分 20.1 psu 以上では 10–14 mm に、10.1–20.0 psu では 24–26 mm (86年群) あるいは 16–18 mm (87年群) にあった。10.0 psu 以下では、87年群は個体数が少なく不明であるが、86年群ではモードは 24–26 mm にあった。両年群とも共通して、塩分 20.1 psu 以上の高塩分域では小型個体の割合が高く、20.0 psu 以下ではより大きい個体の割合が高かった。

## 考 察

### 1. 河口域と周辺水域におけるアユ仔稚魚の出現

四万十川河口域において、ふ化直後の卵黄嚢仔魚から遡上直前と考えられる稚魚への移行期までのアユが出現した。出現期間は10-5月、盛期は11-1月で、出現量の季節的な変化は周辺の海域(碎波帯)とほぼ一致していた(Fig. 27)。また、体長の季節変化についても周辺海域と比べて大きな差は見出せなかった(Fig. 28)。これらの事実は、四万十川河口域を生活の場とするアユ仔稚魚が多数いることを意味する。このようなアユ仔稚魚による河口域や汽水湖の利用は、熊野川・長良川河口域や澗沼からも報告されており(塚本ほか, 1989; Saruwatari, 1995; Kimura et al., 1999)、筆者もまた徳島県の吉野川河口域で確認している。したがって、アユ仔稚魚による河口域の利用は四万十川だけの特殊な例ではなく、一定以上の水温(Fig. 38 からみて最低水温が 8℃ 以上)と規模が確保される河口域はアユ仔稚魚の生息場となっていると考えられる。これまで河口域はアユ仔稚魚の降下および遡河回遊の際の単なる通過点として見過ごされてきたが、成育場としての重要性が新たに指摘される。

河口域で採集されたアユ仔稚魚のうち、体長 7 mm 以下の流下仔魚は流心部を中心に岸寄りの浅所まで出現した(Fig. 29)。遊泳能力に乏しいこの体長のアユは(Tsukamoto et al., 1975; 岩井, 1977; Tsukamoto & Kajihara, 1984)、河川流や潮汐流によって河口域のほぼ全域に分散していると考えられる。体長 10 mm に成長したアユは主に岸寄りに出現し、稚魚ネットによる流心部の調査では採集されなかった(Fig. 29)。このことは、10 mm 前後に達したアユ仔魚は流心付近から河口域の岸寄りの浅所へと主たる生息場所を移していることを示す。この現象は海域においてアユが碎波帯を主たる生息場所としている点(木下, 1984; Senta & Kinoshita, 1985; 塚本, 1988)と一致してお

り、体長 10 mm 以上に成長したアユにとって「接岸」が不可欠なことを示唆する。このような接岸行動は本河口域の場合、10-2月にかけて4-5ヶ月間行われていた(Fig. 28)。

Otake & Uchida (1998) はアユが河川に遡上するまでの間に経験する塩分が成長に伴い徐々に低下することを耳石の Sr / Ca 比の分析によって確認した。四万十川河口域においても、20 psu 以下の塩分域で採集されるアユの体長は、20 psu 以上の高塩分域よりも大きい傾向にあり(Fig. 39)、アユが成長とともにやや低塩分よりの水域を選択していることを窺わせる。河口周辺海域において体長 30 mm 以上のアユの採集量が河口域よりもかなり少ないことは(Fig. 28)、成長に伴い低塩分の選択性が発現し、海域から河口域へ移動する個体が多くなるためなのかもしれない。

### 2. 河口域への残留機構と分布様式の検討

#### 1) 河口域への残留機構と岸寄り浅所への接岸過程

92年群を対象としたそりネットおよび小型曳き網で得られた試料の体長組成を見ると、体長 7 mm までのアユ仔魚は流心部を中心に一部は岸寄りの浅所にも出現している(Fig. 31)。このことは、体長 7 mm までの仔魚は河口域のほぼ全域に分散しているという先の推定を支持する。その後、卵黄をほぼ吸収し終える体長 7.1–7.5 mm では、流心部の表層、中層および岸寄りの浅所での出現量が急激に減少する一方で、近底層では比較的多く出現し、ここに集積している様子が窺えた。近底層への集積は体長 10 mm まで続いたが、10 mm 以上になると出現量は減少し始め、代わって岸寄りの浅所で多くなった。さらに 14.5 mm 以上では岸寄りの浅所でしか採集されなかった。したがって、四万十川河口域においてアユ仔魚は卵黄を吸収し終える頃に一旦近底層に集積した後、体長 10 mm 前後から接岸行動を開始すると思われる。

稚魚ネット(口径 0.8 m, 網目 0.33 mm)を用いた河口域流心部の調査において底層部を曳網したにもかかわらず、これら接岸前のアユ仔魚はほとんど採集されなかった(Fig. 30)。その一方で、そりネットを用い河床に沿って曳網することにより、これら接岸前のアユ仔魚が多数採集されたことは、接岸前の体長 7.5–9.5 mm のアユ仔魚は河床の直上に密着するように分布していることを想像させる。塚本(1988)は、アユ仔魚が海域へ流下した後、碎波帯に出現するまでの間の生息域が不明であるとしている。また、同様の現象が熊野川

河口域においても報告されている(塚本ほか, 1989)。塚本(1988)はこのような接岸前の分布域について、予備的な調査の結果から、それが底層にあることを予察した。本研究において、実際に接岸前のアユ仔魚は近底層部に集積していたことが確認されたことから、海域や他の河口域においても同様の分布様式となっている可能性が高い。

アユ仔魚と同様に碎波帯へと接岸するものとしてクロダイ *Acanthopagrus schlegelii* が挙げられる。本種の仔魚は表層に分布することにより、低塩分を指標として接岸すると考えられている(Kinoshita & Tanaka, 1990; 木下, 1993)。また、キス *Sillago japonica* やメジナ *Girella punctata* 等のように稚魚期に碎波帯を育成場とする海産魚は、浮遊期に表層に集中的に分布することが指摘されている(Kinoshita & Tanaka, 1990)。アユ仔魚もこれらと同様に碎波帯や河口域の岸寄り浅所を主な生息域としているが、キチヌ等の海産種とは逆に近底層に集積した後に接岸した。このようなアユ仔魚の近底層への集積は、卵黄を吸収し終えるころから始まった(Fig. 31)。この時期、アユ仔魚の体比重は増大し始め、昼夜とも海水よりも大きくなる(北島ほか, 1998)。アユ仔魚はこのような体比重の変化を利用し、自然沈降のような形で近底層へと集積されると考えられる。アユ仔魚は卵黄を吸収し終わる時期に遊泳力が最小となる(Tsukamoto & kajihara, 1984)。アユ仔魚はこの時期に近底層へと集積することで、潮汐流や河川流に流されにくくし、河口域や沿岸域に残留することを可能としていると考えられる。

アユと同様に沿岸で仔魚期を過ごし河川へと遡上するカマキリ *Cottus kazika* は、仔魚期に水深 5 m 以浅の沿岸の近底層に集積しており、分散は比較的少ないと考えられている(原田ほか, 1999)。海域に出たアユも河口域と同様に沿岸の近底層へ集積するとすれば、河口付近からの分散は比較的少ないと思われる。アユやカマキリのように仔魚期を沿岸で過ごし稚魚期に河川へ遡上する種にとって、近底層への集積が仔魚期の分散を回避するための共通の手段となっていると推察される。

## 2) 接岸した後河川に遡上するまでの分布

河口域の岸寄り浅所から流心部への分布の拡大集魚灯により採集された95, 96年群とも、体長は岸寄りよりも流心部において大きかった(Fig. 32)。このことは接岸したアユは一定期間そこで成長した後、次第に流心付近へと分布域を広げていることを意味する。海域におけるアユ仔魚の

生息場は、碎波帯だけでなく、その沖合にも存在することを示唆する情報は多い(高松, 1964, 1967; 千田, 1967b; 平本, 1973; 大方・石川, 1979; 林ほか, 1988; 堀木, 1988; 塚本, 1988; 塚本, 2001; 田子, 2002b)。これらのことを考え合わせると、接岸したアユ仔魚が一定のサイズに成長した後には分布を沖方向に拡大する現象は、河口域、海域を問わず普遍的なものであると考えられる。

河口域の岸寄りから流心部へと移動を開始する体長は、年群によって変動が見られたが、体長 20 mm 前後とみなされる(Fig. 32)。湖産アユ仔魚においても 16.5-25.0 mm で沖合に分布域が広がることが報告されており(東, 1964)、分布が拡大するサイズは概ね一致している。アユ仔魚は体長 20 mm 前後から尾鰭が発達する(隆島, 1976; Fukuhara & Fushimi, 1986; 立原・木村, 1991a; Saruwatari, 1995; Takahashi et al., 2000)。また、夜間の鰓内ガス容積比もこの時期に最大値となるほか(北島ほか, 1998)、視細胞に桿体が出現し始め網膜の感度が高くなる(Kawamura & Mukai, 1984)。さらに遊泳行動に方向性と群集性が生じ始める時期とも一致している(伊藤ほか, 1965)。このような遊泳行動に関わる体構造の発達や群集性の発現は流心部への分布の拡大を可能にしていると思われる。

以上のように、河口域の岸寄りの浅所を離れたアユの分布域が流心部にあることが確認された。さらに、アユ仔魚は成長に伴い低塩分域を選択する傾向があること(Fig. 39)、次章で述べるとおり河口域にはかいあし類等の餌料が十分に存在することを勘案すると、流下の過程で河口域に残留したアユが海域に出る必然性は特に見あたらない。また実際に、遡上開始サイズである 40-50 mm (Fig. 33) までのものが河口域で連続的に採集されたことから(Figs. 28, 32)、流下の過程で河口域に残留したアユは遡上期までそこで生活し続けると判断される。

分布域の変化とふ化日の関係 Tsukamoto et al. (1987) および塚本(1988)は、湖産、海産を問わずふ化の時期がアユの回遊過程に強く影響を及ぼすことを指摘した。例えば海域において、早生まれは碎波帯を短期間で離れるのに対して、遅生まれのアユは碎波帯に長く滞在する傾向にあると言われている(塚本, 1988)。四万十川河口域の岸寄りにおけるアユ仔魚の滞在期間もこれと同様の傾向にあり、早生まれは接岸後短期間のうちに岸寄りの浅所を離れるのに対して、遅生まれはそこに長期間滞在する傾向にあった(Fig. 34)。早生まれは30日齢以上、体長 20 mm 以上になると、岸寄りではほとんど採集されなかった(Figs. 34,

36). これら岸寄りを離れた早生まれのアユは、先のとおり河口域の流心部に分布域を移していると推察される。一方、遅生まれの岸寄りの浅所における体長範囲は上限付近で遡上魚のそれと一部オーバーラップすることから (Fig. 36), 遅生まれの中には岸寄り浅所から直接淡水域へ遡上するものがあることが窺える。なお, 集魚灯で採集した試料においては, 採集地点から離れた場所, 例えば流心付近に分布していたものが集魚灯に誘引され岸寄りで採集された可能性がある。しかし, そのような誘引作用は生まれた時期にかかわらず生じると考えられるため, 上記のようにアユ仔魚の分布様式はふ化時期によって差異を生じると判断するのが妥当であろう。

河口域の岸寄り浅所で見られた滞在期間がふ化時期によって異なる現象は, 河川下流部で春から初夏にかけて採集された遡上期の稚魚においても同様に認められた (Fig. 35), このように生息する環境条件が大きく異なっていたにもかかわらず同様の傾向を示したことは, 滞在期間がふ化時期によって変化する現象は, 水温等の環境条件の直接的な影響を受けたものではなく, アユ自身の内在的な要因がより強く関与していることを示唆している。Tsukamoto et al. (1987) および塚本 (1988) は, ふ化日と成長率がアユの回遊や生息場間の移動のタイミングを決定する際の潜在的な要因となっており, 早生まれ, 高成長のものほど小サイズ・若齢で生息場を移動することを示唆した。河口域の岸寄り浅所に滞在していたアユ仔魚の成長速度もふ化日の経過とともに低下した (Fig. 37)。成長の良い早生まれでは, 流心への移

動の引き金が小サイズ・若齢で引かれ, 逆に成長の悪い遅生まれではその引き金が引かれ難くなる, または引かれぬ個体がいると考えれば, ふ化時期による滞在期間の差異を説明することができる。しかし, 成長速度は同じふ化日でも大きくばらつくことを考慮すると, Tsukamoto et al. (1987) および塚本 (1988) が指摘したとおり, 成長速度は分布様式を決定する際の十分条件にはなっていないと考えられる。

本研究ではふ化日によって分布様式が変化する原因を十分には解明できなかったが, このような分布様式の変化は, 結果的には密度を緩和することに寄与していると想像され, 特に生息場としては狭い河口域において有効に働くと考えられる。

### 3. 成長に伴う分布様式の変化

ここまでの検討結果をもとに, 四万十川河口域におけるアユの成長に伴う分布域の変化を Fig. 40 に整理した。河川下流部でふ化した仔魚は河川流や潮汐流に運ばれて河口域の流心部を中心にほぼ全域に分散する。このうちかなりの部分は海域へと運ばれると思われるが, 卵黄を吸収し終える体長 7.5 mm まで河口域に留まった仔魚は, 一旦河口域の近底層に集積する。この近底層への集積は河川流や潮汐流による受動的な分散を抑え, アユ仔魚が河口域へ残留することを可能にしていると考えられる。体長 10 mm 前後に成長したアユ仔魚は, 河口域の岸寄りの浅所へと接岸行動を開始する。その後は岸寄り浅所を主な生息場とするが, 早生まれの魚を主体に体長 20 mm 前後から流心

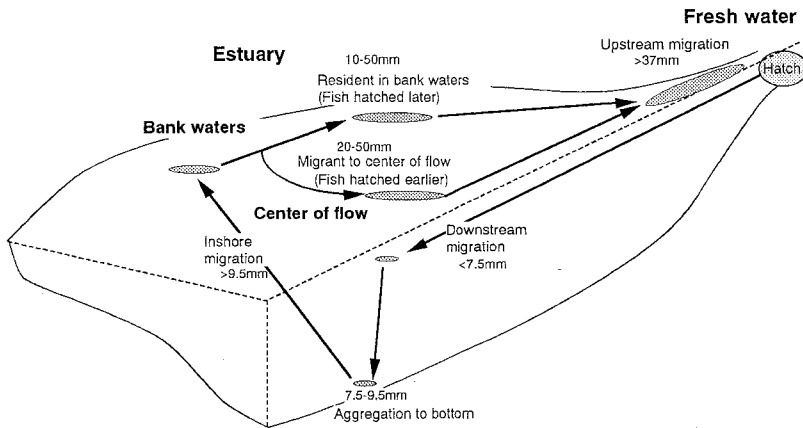


Fig. 40. Conceptual diagram of the habitats shift of larval and juvenile ayu in the Shimanto Estuary.

部へと分布域を拡大する。一方、遅生まれの魚は岸寄りでの滞在期間が長くなり、遡上期まで岸寄りの浅所に留まる個体も多いようである。このように、アユ仔稚魚は淡水域に遡上するまでの間に河口域の中で3-4つの生息場を移動していると判断される。

河川（淡水域）へ遡上する体長は生まれた時期によって異なり、遅生まれでは体長 40 mm 以下でも遡上を開始するが、40-60 mm で遡上することが多い。

#### IV. 食性、成長および発育過程

第II章で述べたように、四万十川におけるアユの産卵期は10月から12月で、仔魚のふ化期間は10-2月と約5ヶ月にわたる。そのため、仔稚魚が経験する水温等の環境条件はふ化時期によって大きく異なることになり、成長はもとより仔稚魚期の発育過程にも何らかの影響を及ぼすことが予想される。しかし、アユの初期発育に関してこのような観点からの研究はこれまで行われていない。

この章では、四万十川河口域に生息するアユ仔稚魚の食性、成長、発育過程を把握することを目的とする。まず、食性については河口域と海域との間で比較検討し、河口域での特性を把握する。食性の分析は河口域の有する生息場としての価値を理解する上で重要な課題の一つと言える。また、成長と発育過程に関しては、上記の理由から特にふ化時期の異なるコホート間の差に注目して解析を行う。第III章で述べたとおり、アユの分布様式はふ化日によって異なった。ふ化時期による発育過程の差異を検討することは、このような分布様式を含めた初期生活史全体より深い理解につながると考えられる。

### 材料と方法

#### 1. 消化管内容物の観察

消化管の内容物の観察には86年群のアユ仔魚を用いた。これらは四万十川河口域の岸寄りおよび周辺海域の碎破帯において、1986年10月から87年2月に小型曳き網を用いて昼間に採集したものである（第III章 Table 2）。試料数は河口域で採集したものの53個体（体長13.2-34.3 mm）、周辺海域において採集したものの51個体（体長12.0-32.1 mm）であった。

試料は体長（BL）を測定後、消化管（口腔から直腸）の内容物を顕微鏡下で全て取り出し、種査定と個体数の計数を行った。主な餌生物であった

かいあし類はMori (1937)、山路 (1984)、Nishida (1985) に従って同定した。摂餌率およびアユ仔魚1個体あたりの平均摂餌数は以下のようにして求めた。

$$\begin{aligned} \text{摂餌率 (\%)} &= (\text{摂餌個体数} / \text{観察個体数}) \times 100 \\ \text{平均摂餌数} &= \text{餌生物の総個体数} / \text{観察個体数} \end{aligned}$$

#### 2. 日齢査定と成長の分析

試料 河口域と海域の両方で採集を行った86年群と96年群を用い、体長（BL）の測定を行うとともに、Tsukamoto & Kajihara (1987) に従って日齢査定を行った。86年群は上述の消化管内容物の観察と同様、小型曳き網によって得られた試料であり、また96年群は河口域と海域において集魚灯によって得られた試料と淡水域で投網を用いて採集した試料である（第III章 Table 2）。

生まれた時期別の比較 96年群のうち河口域および淡水域で採集した試料を11月生まれ、12月生まれ、1月生まれの3つのコホートに区分し（Table 3）、それらの成長を比較した。なお、Table 3 に示した各コホートのふ化時期はできる限り短期間（例えば月の中旬付近）に集中するように努めたが、特に11月生まれについては試料数が少なく、それができなかった。

河口域と海域の比較 河口域と海域で採集した86年群および96年群を用い、両水域の成長を比較した。アユの初期成長はふ化した時期によって異なるため（Tsukamoto et al., 1987; 塚本, 1988; 高橋ほか, 1990）、ここではふ化した月別に比較した。なお、このような月別の比較は両水域とも10個体以上採集されたふ化月に限定した。また、河口域で採集した試料には海域で一定期間を過ごした後河口域に進入したものが含まれていると考えられた。海域から河口域への進入サイズは不明であるが、海域では体長 30 mm 以上のアユの採集数は少なく、特に体長 35 mm 以上では著しく少なくなることから（第III章 Fig. 28）、両水域とも体長 35 mm 以下の試料に限定して成長を比較した。

#### 3. 発育過程の観察

発育過程の観察には3つのコホートに区分した96年群の試料を用いた（Table 3）。これら全試料について、体長（BL）、肛門前長（PAL）、頭長（HL）、体高（BD）を測定した。また、体長 45 mm 以下の試料については、鱗の発達の目安として分節した鱗条数を計数した。体長 23-33 mm の仔魚については、河村・細谷 (1991) の方法に従

って透明骨格標本を作製し、椎体の化骨過程を観察した。さらに、仔魚から稚魚への移行過程の目安として、黒色素胞（体側面と背面）と虹色素胞（体側面）の形成状態を観察し、Fig. 41 に示した A-E の 5 phases に区分した。色素の観察は体長 30

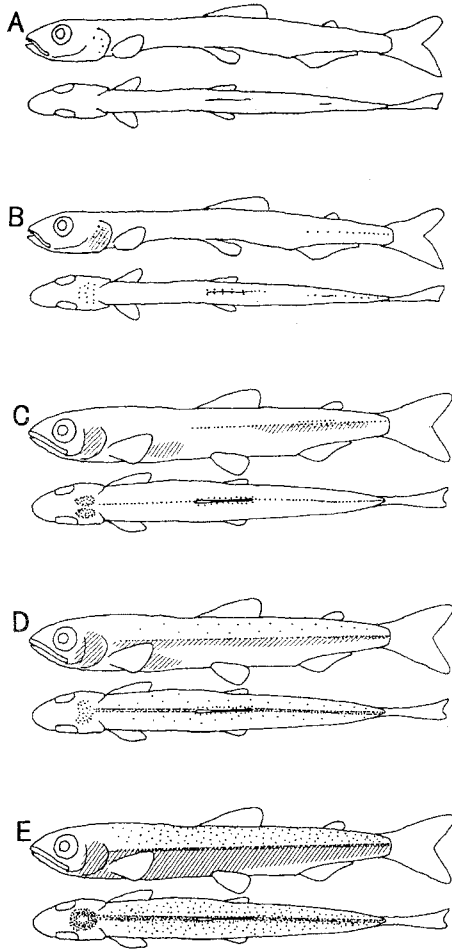


Fig. 41. Schematic illustration of pigmentation phases A-E for melanophores (small dots on the lateral and dorsal regions) and guanophores (shaded areas on lateral region) in the ayu (Takahashi et al., 2000).

mm 以上の試料について行った。

## 結 果

### 1. 食性

#### 1) 摂餌率と1個体あたりの摂餌数

河口域で採集した86年群のアユ仔魚の摂餌率は、体長 10.1-20.0 mm では 55% 前後であったが、20 mm を超えると急激に高くなり、20.1-30.0 mm では 80% 前後、30.1-35.0 mm では 100% となった (Fig. 42)。1個体あたりの摂餌数は体長30 mm までは摂餌率の上昇とともに増加したが、30.1 mm 以上では減少した。30.1 mm 以上での摂餌数の減少は、後述するように体サイズの大型化に伴いミミズハゼ属仔魚 *Luciogobius* sp. 等の大型生物を摂餌する個体が多くなることが一因となっていた。

一方、海域で採集されたアユ仔魚の摂餌率は、体長 10.1-30.0 mm では 55-85% で、30.1 mm 以上では河口域と同様に 100% となった (Fig. 42)。1個体あたりの摂餌数には一定の傾向は認められ

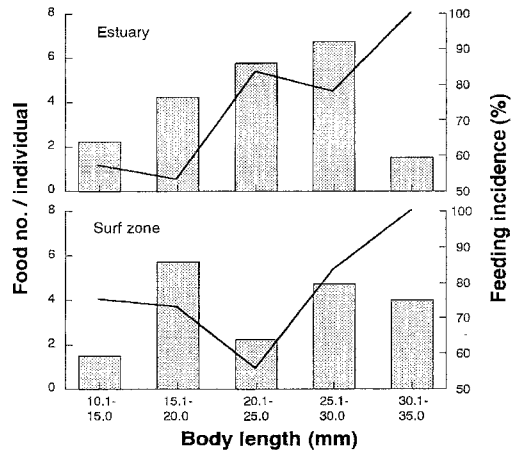


Fig. 42. Changes in number of prey per individual (shaded bar) and feeding incidence (solid line) with growth of larval ayu in the 86 year-group collected in the bank waters of the Shimanto Estuary and adjacent surf zones from October 1986 to February 1987.

Table 3. Number, BL and age of ayu in the 96 year-group collected in the estuary and freshwater sections of the Shimanto River from November 1996 to June 1997 (Takahashi et al., 2000)

Cohort	Hatch date	Estuary				Freshwater			
		No.	BL (mm)	Age (days)	Date of capture	No.	BL (mm)	Age (days)	Date of capture
Nov.	Nov. 1 - 30	47	10.4 - 48.4	9 - 116	Nov. 14 - Mar. 27	26	44.6 - 63.3	103 - 137	Mar. 3 - Apr. 10
Dec.	Dec. 15 - 25	63	13.2 - 47.7	16 - 115	Jan. 9 - Apr. 10	28	40.5 - 60.9	102 - 164	Mar. 21 - June 2
Jan.	Jan. 5 - 25	64	10.2 - 42.2	7 - 95	Jan. 24 - Apr. 10	39	37.1 - 61.9	93 - 157	Apr. 10 - June 12

ず、全体長範囲を通して2-6個体であった。

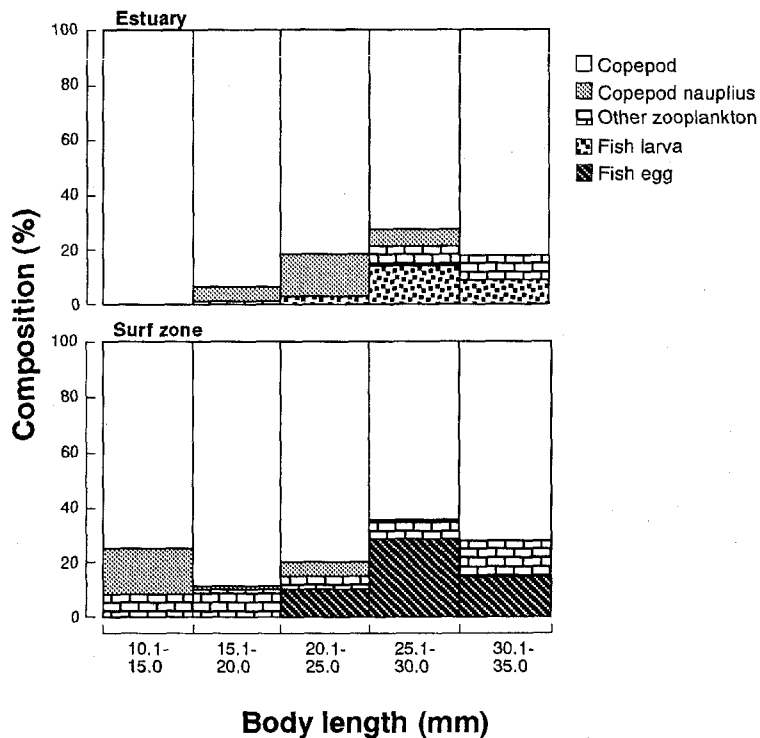
摂餌率と1個体あたりの摂餌数の平均値は、河口域が 68.5%、4.2個体、海域が 72.5%、4.3個体であった。

## 2) 消化管内容物

アユ仔魚の消化管内容物は、河口域、海域ともに *Oitona* 等のかいあし類が主体である点では共通していた (Table 4)。しかし、汽水性プランクトンである *Eurytemora affinis* (山路, 1984) やミミズハゼ属仔魚が河口域に生息するアユにのみ、他方、魚卵が海域に生息するアユにのみ摂餌されていた点は特徴的であった。体長別に餌生物の組成を見ると、河口域・海域とも概ね 70% 以上はかいあし類で占められていたが (Fig. 43)、体長 20 mm 以上になると河口域では仔魚 (ミミズハゼ属) が、海域では魚卵がそれぞれ摂餌され、両水域とも成長に伴い餌生物がやや変化する傾向が認められた。なお、河口域において仔魚を摂餌していた個体の消化管からは、かいあし類はほとんど見つからなかった。

**Table 4.** Comparison of food composition (numerical percentage) in the guts of larval ayu in the 86 year-group collected in the bank waters of the Shimanto Estuary and adjacent surf zones from October 1986 to February 1987 (modified Takahashi et al., 1990)

Food items	Composition (%)	
	Estuary	Surf zone
<i>Paracalanus</i> spp.	2.6	4.2
Paracalanidae spp.		3.3
<i>Clausocalanus</i> spp.	0.9	6.1
<i>Sinocalanus tenellus</i>	0.9	
<i>Eurytemora affinis</i>	4.7	
Acartia spp.	4.3	1.9
Calanoida spp.	7.3	3.8
<i>Oithona</i> spp.	18.1	23.0
<i>Oncaea</i> spp.	5.6	11.3
<i>Corycaeus</i> spp.		0.5
<i>Microsetella</i> sp.		1.9
<i>Euterpina</i> sp.	3.0	
Harpacticoida spp.	4.3	15.0
Unidentified copepods	30.6	10.3
Copepods nauplius	7.8	3.8
Balanid nauplius	1.7	7.0
Fish egg		5.2
<i>Luciogobius</i> sp. larva	5.2	
Others	3.0	2.8



**Fig. 43.** Changes in food composition expressed as a numerical percentage with growth of larval ayu in the 86 year-group collected in the bank waters of the Shimanto Estuary and adjacent surf zones from October 1986 to February 1987.



## 2. 成長

### 1) 生まれた時期別の比較

96年群の成長を生まれた月別に比較した (Fig. 44). アユ仔稚魚の成長は直線で近似することができ、その回帰式は、以下のとおりであった。

$$11\text{月生まれ}; y=0.384x+7.83 \quad (r=0.988)$$

$$12\text{月生まれ}; y=0.285x+12.05 \quad (r=0.963)$$

$$1\text{月生まれ}; y=0.295x+10.37 \quad (r=0.943)$$

共分散分析の結果、11月生まれの成長は12月と1月生まれに比べ有意に良好であったが ( $P<0.01$ ), 12月生まれと1月生まれの間には有意な差は認められなかった ( $P>0.01$ ).

### 2) 河口域と海域の比較

河口域と海域で採集された86年群と96年群を用い、成長をふ化月別に水域間で比較した (Fig. 45). 86年群では10月、11月生まれとも海域よりも河口域での成長が良い傾向が見られたが、共分散分析の結果、成長差は11月生まれでのみ有意であった ( $P<0.01$ ). 一方、96年群では11月生まれでは有意差は認められなかったが ( $P>0.01$ ), 12-1月生まれでは河口域で有意に成長が良かった ( $P<0.01$ ).

## 3. 発育過程

### 1) 相対成長

Fig. 46 に体長と肛門前長、頭長および体高との相対比の変化を示した。肛門前長の体長比 (PAL/BL) は、体長 15 mm 付近までは増加傾向にあり、

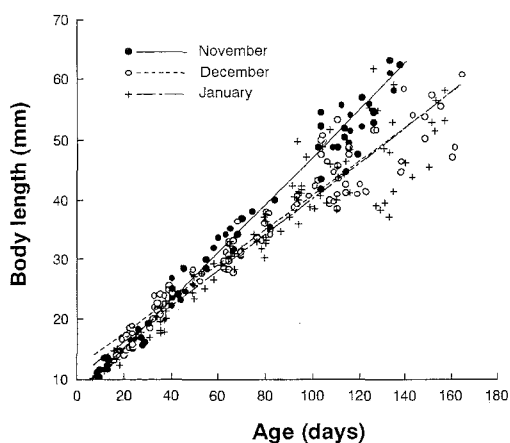


Fig. 44. Relationships between age in days (x) and body length (y) of the three hatch month cohorts of larval and juvenile ayu in the 96 year-group collected in the estuarine and fresh water sections of the Shimanto River from November 1996 to June 1997 (Takahashi et al., 2000).

その後 40 mm までは減少した。体長 40 mm 以上では 71-76% でほぼ一定になった。40 mm 以上において、PAL/BLの平均値 (SD) は11月生まれが、72.58% ( $\pm 1.07$ ), 12月生まれが 73.25% ( $\pm 1.10$ ), 1月生まれが 73.14% ( $\pm 1.09$ ) であった。

頭長の体長比 (HL/BL) は体長 40 mm までは増大し、40 mm 以上では 25% 前後でほぼ一定となった。生まれた月別に比較すると、体長 35-55 mm の間で11月生まれの HL/BL は12月および1月生まれよりもやや小さい値を取る傾向にあった。

体高の体長比 (BD/BL) は、体長 60 mm まで増加した。体長 35 mm 付近まで生まれた月による差は認められないが、35 mm 以上では11月生まれの体高が他のふ化月に比べて明らかに低かった。12月および1月生まれでは体長 35 mm 付近と 45 mm 付近に変曲点が認められ、その間に体高が急激に増大した。

### 2) 鱭の発達と椎体の骨化

鱭条の分節が始まる体長は、背鱭で 17 mm, 尻鱭で 19 mm, 尾鱭で 14 mm, 胸鱭で 30 mm, 腹鱭で 25 mm であった (Fig. 47). また、分節の完了する体長は背鱭で 28 mm, 尻鱭で概ね 30 mm, 尾鱭で 17 mm, 胸鱭で 38 mm, 腹鱭で 36 mm であった。なお、腹鱭原基が確認された最小個体は、11月生まれでは体長 18.5 mm, 12月生まれでは 18.6 mm, 1月生まれでは 18.0 mm であった。ふ化月別に比較すると、尻鱭の発達が1月生まれにおいて他のふ化月よりもやや遅れる傾向が見られた以外には、生まれた時期による明瞭な相違は認められなかった。

椎体の化骨は体長 26 mm から始まり、28 mm 前後で完了した (Fig. 48). 26-28 mm の試料数が少なく明瞭ではないが、化骨の過程に生まれた時期による差は認められなかった。

鱭の発達過程と椎体の化骨過程を飼育魚 (隆島, 1976; Fukuhara & Fushimi, 1986) と比較すると、両形質ともその進行は飼育魚よりも遅く、やや大サイズで完了する傾向にあった。このような天然魚と飼育魚の発育の差は、マダイにおいても認められている (Matsuoka, 1987). 池田湖の陸封型アユ (立原・木村, 1991a) と比較すると、椎体が化骨する体長は一致していた。

### 3) 色素の形成

黒色素胞は体長 35 mm 前後から急激に増加し、45 mm までには全ての生まれ月で E phase に達した (Fig. 49). しかし、その形成過程は生まれた月により異なり、C phase 以降生まれ月が遅くな

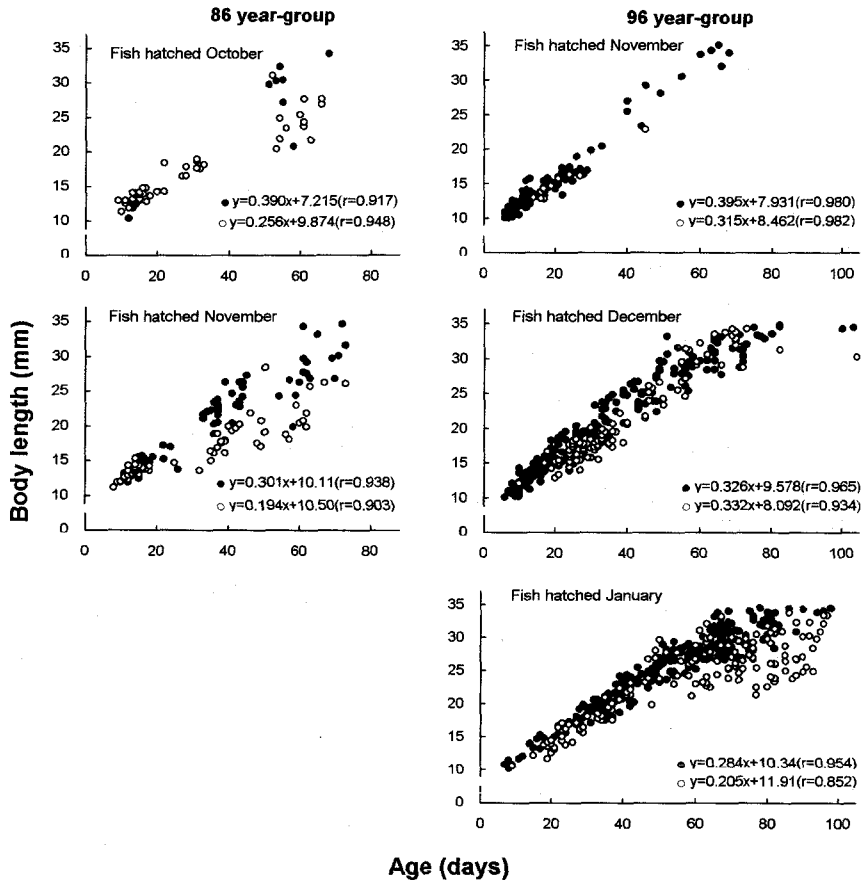


Fig. 45. Comparisons of growth of larval ayu under 35 mm BL in the 86 and 96 year-groups collected in the estuary (closed circles) and adjacent surf zones (open circles).

るほど小さい体長で色素形成が進行する傾向が認められた。虹色素胞の形成も体長 35 mm 前後から認められた (Fig. 49)。黒色素胞と同様に生まれ月が遅くなるほど小さい体長で進行する傾向にあり、特に11月生まれでは他の生まれ月に比べ各 phase に達した体長が大きかった。

色素の発達段階と採集場所 (生息場所) との関係を見ると、黒色素胞が A-D phases のものはほぼ全てが河口域で採集され、E phase のものはその大半が河川下流部 (感潮域上流端付近に位置する淡水域) で採集された。虹色素胞については A-C phases のアユは全て河口域において採集されており、D phase のものは河口域と河川下流部の両水域で、E phase のものはその大部分が河川下流部で採集された。

## 考 察

### 1. 食性

四万十川河口域の岸寄り浅所で採集された体長 35 mm 以下のアユ仔魚の平均摂餌率は 68.5% で、同時期に海域砕波帯で採集したアユ仔魚の摂餌率 72.5% と比較して大きな差はなかった。海域でのアユ仔魚の摂餌率は、アユと同様にシラス型仔魚期をもつイワシ類の摂餌率 (多くの場合 20% 以下) と比較して著しく高いことが知られており (浜田・木下, 1988)、本調査からは河口域に生息するアユ仔稚魚も海域と同様に高い摂餌率を示すことが確認された。また、体長 30 mm 以上では摂餌率が 100% となる点においても海域 (山崎, 1986) と同様であった (Fig. 42)。

河口域に生息するアユ仔魚の主な餌生物はかいあし類で (Table 4, Fig. 43)、海域で得られている

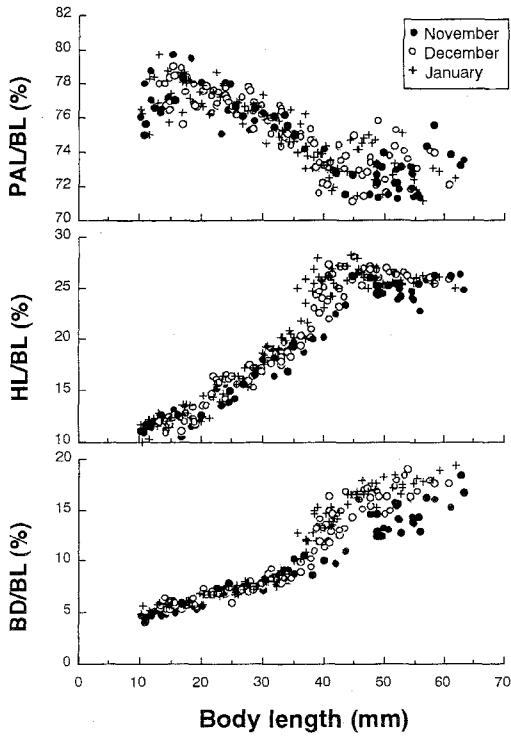


Fig. 46. Increases in pre-anal length (PAL) head length (HL) and body depth (BD) relative to body length (BL) of ayu larvae and juveniles in the three hatch month cohorts of the 96 year-group collected the estuarine and fresh water sections of the river (Takahashi et al., 2000).

知見 (鈴木, 1942b; 山路ほか, 1965, 1967; 山崎, 1986; 浜田・木下, 1988; 岡ほか, 1996) と一致していた。その一方で、河口域に特異な餌生物として、汽水性プランクトンである *Eurytemora affinis* やミミズハゼ属仔魚があげられた (Table 4)。筑後川河口域では汽水性のかいあし類である *Sinocalanus sinensis* がスズキ *Lateolabrax japonicus* の主要な餌料となっているが (松宮・田中, 1984; 日比野ほか, 1999), 四万十川河口域でアユ仔魚に摂餌されていた *Eurytemora affinis* の出現割合は 4.7% と低く (Table 4), 本種がアユ仔魚に専食されている様子は窺えなかった。一方, ミミズハゼ属仔魚は10-1月に四万十川河口域に大量に出現し (高橋, 未発表), ヒラスズキ *L. latus* 仔稚魚の重要な餌料ともなっている (Fujita et al., 1988)。ミミズハゼ属仔魚は体長 24.3 mm 以上のアユ仔魚に摂餌されており, 本種を摂餌していたアユの消化管からはかいあし類はほとんど見つからなかった。このことはミミズハゼ属仔魚のバッチに遭遇したアユ仔魚は, それを選択的に摂餌しているこ

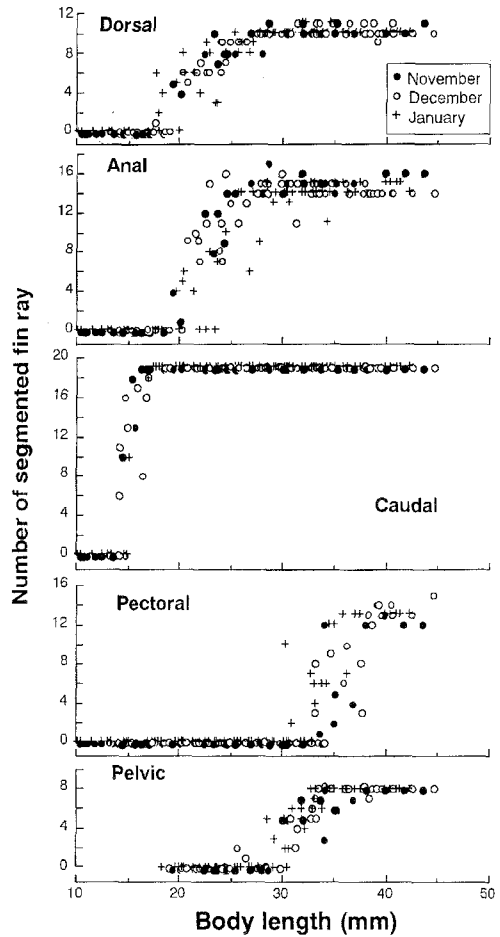


Fig. 47. Relationships between number of the segmented fin rays and body length of ayu larvae and juveniles in the three hatch month cohorts of the 96 year-group (Takahashi et al., 2000).

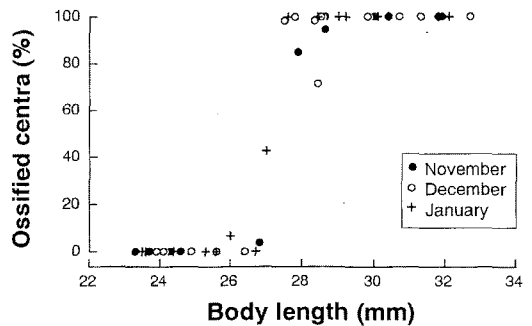


Fig. 48. Relationships between cumulative percentage of ossified centra and body length of ayu larvae and juveniles in the three hatch month cohorts of the 96 year-group (Takahashi et al., 2000).

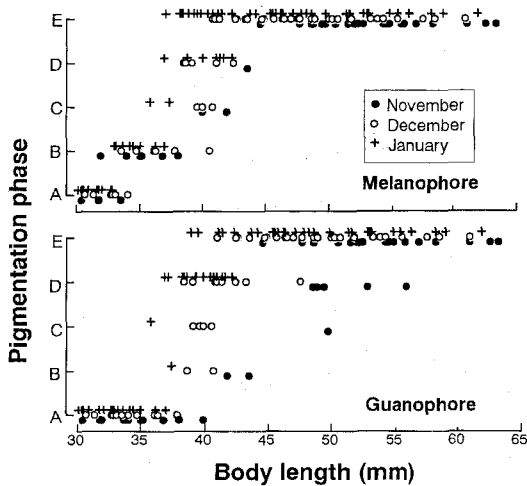


Fig. 49. Relationships between pigmentation phase and body length of ayu larvae and juveniles in the three hatch month cohorts of the 96 year-group (Takahashi et al., 2000). The pigmentation phase is illustrated in Figure 41.

とを想像させる。このようなアユ仔稚魚の魚食性については、鈴木(1942b)が体長60mm以上のアユがシロウオやアユ仔魚を摂餌していたことを報告しているのみで、あまり例を見ない。特に本河口域のように体長20mm台という小さいサイズから仔魚を摂餌していたことは興味を持たれる。

## 2. 成長

アユの初期成長は早生まれほど良好であることが知られている (Tsukamoto et al., 1987; 塚本, 1988; 高橋ほか, 1990)。四万十川河口域と淡水域で採集された96年群のアユ仔稚魚の成長も、早生まれである11生まれは12月および1月生まれよりも良好な成長を示した (Fig. 44)。しかし、12月生まれと1月生まれを比較すると、両者には有意差は認められず、早生まれほど成長が良いとは必ずしも言えなかった。

一般に魚類の初期成長率は水温の上昇とともに増大する (Houde & Zastrow, 1993)。アユの初期成長率も、高水温で飼育するほど良好であることが確認されている (伊藤ほか, 1971c)。11生まれと1月生まれを例にとり、ふ化した後淡水域に遡上するまでに経験する水温の変動パターンを概略的に整理すると、高成長を示した11生まれは1月生まれのアユと比べて仔稚魚期の前半(11-12月)は相対的に高水温下で過ごすことになる。しかし、11月生まれのアユの遡上期は3月上旬から4月上旬であるため (Table 3)、後半期(1-2月)に経

験する水温は、4月中旬から6月中旬に遡上する1月生まれよりも低い。一方、1月生まれは前半期(1-2月)に低水温を経験するが、後半期(3-6月)には11月生まれよりも高水温を経験することになる。そのため、水温が成長に対して支配的な要因となっているとすれば、発育初期には両者の成長差が大きく、遡上前にはその差が縮まることが予想されるが、実際にはそのようにはなっていない (Fig. 44)。したがって、11月生まれのアユの高成長を水温条件のみで説明することは困難と思われる。なお、アユ仔稚魚の成長はふ化時の水温と正の相関があることが示唆されており (Takizawa et al, 1999)、ふ化直後の水温がその後の成長に対しても支配的な要因となっている可能性が考えられる。しかし、同時期にふ化したアユ仔稚魚の成長が海域よりも水温の低い河口域で良好であったこと (Fig. 45)を考慮すると、やはり水温条件のみで成長差を説明することは難しい。

塚本(1989)は選択的な減耗(例えば同じふ化日でも小サイズの魚ばかりが死亡するような場合)が働いた場合、見かけの成長はそれに左右されることを指摘している。また、生残率が低くなるような厳しい条件下では成長の速い個体が選択的に生き残るため、生残率と生き残った仔魚の成長速度には負の相関があると考えられている (Pepin, 1989)。詳細は第V章で述べるが、96年群においては成長の良かった11月生まれは、12-1月生まれと比較して、初期生残率が相当に低かったと推定された。11月生まれの高成長はこのような生残率の低さ、つまり成長の良い個体が選択的に生き残った結果であるのかもしれない。

アユ仔魚の成長を河口域と海域で比較すると、河口域でより良好であった (Fig. 45)。熊野川の河口域においても11-12月に採集されるアユの成長率は海域のそれを上回ることが報告されている (塚本ほか, 1989)。これらの事実は河口域がアユ仔稚魚の成育場としてより良好な条件を有していることを示唆しており、この点について河口域と海域の間に差の認められた餌料条件、水温および塩分との関連について検討を進める。

山崎(1986)および塚本ほか(1989)は、海域よりも河口域においてアユの成長率が高いことに関して、河口域の餌料条件がアユにとって好適であることを示唆した。四万十川河口域におけるアユ仔魚の摂餌率および1個体あたりの摂餌個体数は、海域との間に顕著な差は認められなかったものの (Fig. 42)、摂餌された餌生物に注目すると、河口域で採集されたアユ仔魚では汽水性のかいあし類とミミズハゼ属の仔魚が摂餌されている点で

海域と異なっていた (Table 4, Fig. 43). 上述のとおり汽水性のかいあし類については、主たる餌料となっているとは思えないが、本河口域に大量に出現するミミズハゼ属仔魚はスズキ仔稚魚の主要な餌料ともなっており (Fujita et al., 1988), アユ仔魚もそれを専食していることが示唆された. そのためミミズハゼ属仔魚の存在は河口域におけるアユの良好な成長を支える一因となっている可能性がある.

水温については、飼育実験により一定の範囲内であれば水温が高いほどアユの初期成長は良好であることが知られている (伊藤ほか, 1971c). しかし、アユ仔稚魚の出現期である10-4月における河口域と海域の水温を比較すると、少なくとも表層付近の水温は海域が高い (第I章 Fig. 6). したがって、成長差は両水域の水温差に起因したものではないと考えられる.

魚類の体液は 1/3 海水の塩分にほぼ相当し、これよりも環境水の塩分濃度が高くても低くても浸透圧調節のためにエネルギーを消費する (塚本, 1989). 実際、アユ仔魚の絶食生残日数は、淡水および海水で飼育するよりも汽水で飼育した方が長いことが知られており (稲葉・和田, 1967b; 伊藤ほか, 1967b, 1971b; 伏木ほか, 1981), このことは淡水や海水では浸透圧調節のためのエネルギーの消耗が汽水よりも大きいことを示唆している. アユの主な出現期間である10-3月の塩分濃度

は、河口域 (岸寄り浅所) で 10-20 psu 程度、海域で 30 psu 前後であった (第I章 Fig. 6). したがって、水分の保持と過剰な塩類の排泄のためにアユ仔魚が消費するエネルギーは、海域よりも河口域において少ないと推察される. 両水域における成長の差は、このような浸透圧調節との関わりが深いことも考えられる.

また、この他に、海域での主たる生息場の一つとなっている砕波帯では、波浪の中で定位するためにより多くの運動エネルギーを消費すると推察され、このことも成長差の一因となっているかもしれない. いずれにせよ、魚類の成長に影響する要因は多岐にわたり、かつ複雑に作用するため (塚本, 1989), 今後とも成長に関わる知見の集積が必要と考えられる.

### 3. ふ化時期と発育過程変異

観察した形質のうち、その主たるものの発達過程を Fig. 50 に整理した. 淡水域、河口域、海域のそれぞれ表層で5日毎に測定した水温の季節変化もこの図に加えた. なお、水温の測定方法の詳細については第V章に示したとおりである.

鱭と椎体は体長 35 mm までにほぼ完成し、これらの発達過程には生まれた時期による差は見出せなかった. 木下 (1993) は、ヘダイ亜科3種の骨格形成には季節的な差が認められ、高水温下で

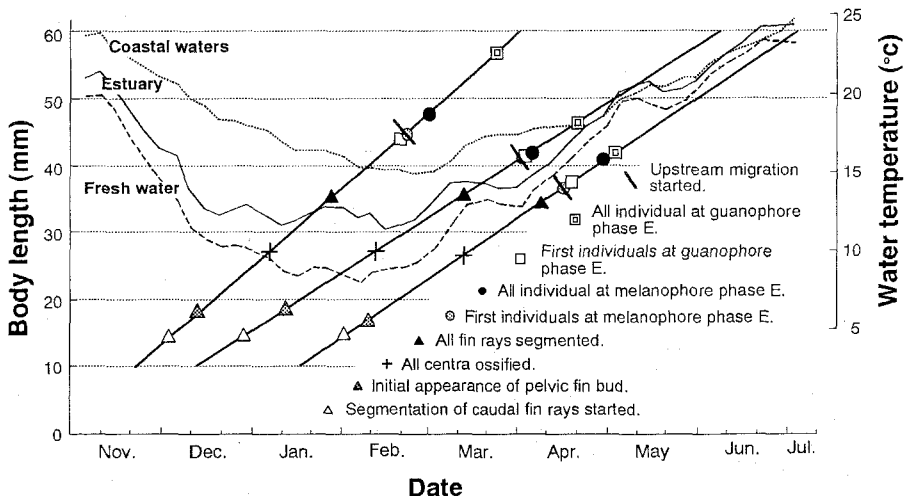


Fig. 50. Schematic representation of the development of fins, centrums and pigmentation with growth in the November, December and January cohorts in the 96 year-group, and seasonal water temperature in the coastal waters and Shimanto River (estuarine and freshwater sections) (Takahashi et al., 2000). The relationships between date and body length were calculated from the mean hatching date of each cohort and the equations of the relationships between age in days and body length (shown in Figure 44). The minimum size of upstream migrating juveniles in each cohort is taken from Table 3. Water temperatures, which were recorded at intervals of approximately 5 days from November 1996 to June 1997 (see Chapter VI) are expressed as three times moving averages.

成育したもののほど小サイズで骨化が進むことを報告している。河口域に生息するアユは、体長 35 mm に達するまでに生まれ月によって異なる水温を経験する (Fig. 50)。しかしながら、体サイズを基準にして比較する限りでは、アユ仔魚の椎体の骨化過程や鱗の形成過程には生まれた月による明瞭な差は見出せなかった (Figs. 47, 48, 50)。アユの場合、これら遊泳と関連した形質の発達に対して、水温の影響は小さいのかもしれない。ただし、Fig. 50 に示した水温は表層でのみ測定しており、アユの成育場の水温が測定されたとは必ずしも言えない面がある。これら形質の発達過程における水温の影響については、さらに詳細な検討が必要と思われる。

体長 35 mm 以上では、体型の変化や色素の形成過程に生まれ月による差が認められ、11月生まれのアユの体高は体長 35 mm では12月および1月生まれよりも小さな値で推移し (Fig. 46)、色素の形成は遅く生まれたものほど小サイズで進化した (Figs. 49, 50)。つまり、早生まれ (11月生まれ) のアユは大サイズまでシラス型仔魚の形態を維持するのにに対し、遅生まれ (12-1月生まれ) のアユは小サイズで稚魚へと移行することになる (Fig. 51)。河川に遡上を開始する体長は、このような稚魚への移行サイズの違いを反映して遅生まれほど小サイズとなった (Table 3, Fig. 50)。海産アユにおいて遡上期の体長が時期を追って小型化する現象は数多く報告されている (堀田, 1953; 加藤・高江, 1962; 加藤ほか, 1962; 伊藤ほか, 1962, 1965; 楠田, 1963; 兵藤・小山, 1986; 兵藤ほか, 1988)。このような現象は、生まれた時期による稚魚への移行サイズの違いに起因していると判断される。

ヒラメ *Paralichthys olivaceus* やマダイ *Pagrus*

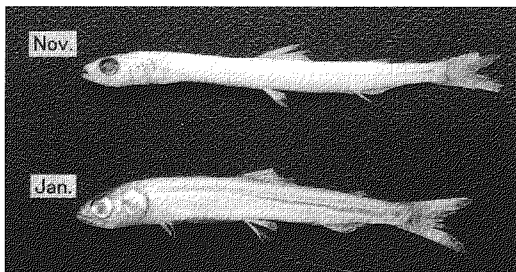


Fig. 51. Photograph illustrating differences in the pigmentation patterns and body proportions in the ayu hatched in November (top) and January (bottom) (Takahashi et al., 2000). November specimen 36.6 mm BL and 70 days old, collected on January 24, 1997. January specimen 35.7 mm BL and 94 days old, collected on April 10, 1997. Both specimens were collected in the Shimanto Estuary.

*major* においては、飼育水温が体型や変態サイズに影響を及ぼすことが知られている (Seikai et al., 1986; Tanangonan et al., 1989; 小牧, 1996)。すなわち、低水温で飼育すると細長い体型になり、高水温下では成長よりも変態が促進される傾向にある。さらに、水温が変態サイズに影響を及ぼすことは天然のヒラメにおいても報告されている (Noichi et al., 1997)。河口域に生息する11月生まれのアユが体長 35 mm に達するのは1月下旬頃で、河口域の水温はかなり低下している (Fig. 50)。これとは対照的に、1月生まれは3月中旬前後に体長 35 mm に達する。したがって、全ての個体が 35 mm から河口域に生息しているのであれば、上記のような発育過程の生まれ月による差は、水温によって説明することができる。しかしながら、淡水域で採集した試料には河口域で生活したアユだけではなく、海域で生活したものも含まれているはずである。そのため、経験した水温は生まれた時期が同じであっても、個体によってかなりの幅があると推察される (Fig. 50 によると、海域で生活したものであれば、たとえそれが11月生まれであっても、河口域で生息した1月生まれよりも高水温を履歴する可能性がある)。したがって、体長 35 mm 以上で見られた発育過程の生まれた時期による差は、水温の違いを反映したものである可能性は高いが、生息場の水温のみで全てを説明できるとは思えない。

鱗や椎体等の遊泳と関連した形質は全ての生まれ月で体長 35 mm までに完成し、その後1月生まれは直ちに稚魚への移行を開始した (Fig. 50)。このことは稚魚へと移行するための準備そのものは、どの生まれ月においても体長 35 mm までに整っていることを示唆する。アユ稚魚の河川への遡上は河川水温が 10°C 前後に上昇した頃に開始される (楠田, 1963; 谷口, 1989)。11月生まれが体長 35 mm となる1月下旬には四万十川下流部 (淡水域) の水温は約 8°C と最低となり (Fig. 50)、アユが遡上するには適当ではない。稚魚への移行が生息場所や行動様式の変化に伴うものであること (Moser, 1996) を考えると、遡上に不適当な環境下で稚魚へと移行することはアユにとって好ましいことではない。このような観点からは、11月生まれのアユが遡上に適した条件が整う早春までシラス型仔魚のまま過ごすことは合理的であり、アユにおいて仔魚から稚魚への移行期は環境に対して「調節的」と言えよう。

V. 減耗過程

アユの資源量には大きな年変動がみられるが、初期減耗の実態と機構に関する知見は未だに乏しい。本章では、1) 四万十川を流下するアユ仔魚、2) 河口域および河口周辺海域に生息する仔稚魚、3) 河川に遡上する稚魚を採集し、これら3つの段階のアユのふ化日組成の変化を追跡することにより、流下から遡上までの間の減耗過程を検討する。

また、現在進行しつつある気候変動（温暖化）の魚類への影響は早急に解明されなければならない課題と言える。本章では1986年から2000年まで四万十川河口域とその周辺海域で採集したアユ仔稚魚の試料をもとに、1980年代後半から1990年代におけるアユのふ化日組成の変化を明らかにし、近年の気候変動との関連を検討する。

材料と方法

1. 流下期から遡上期までのふ化日の追跡 (1996年群)

流下期の仔魚 中村市具同地先（感潮域上流端付近の淡水域）の四万十川に定点を設け（Fig. 52）、1996年10月から97年2月にかけて、5日に1回の頻度で流下するアユ仔魚を口径 0.5 m、網目 0.33 mm のプランクトンネットで採集した（第II章参照）。この採集によって19,605個体のアユ仔魚が得られた（Table 5）。各調査日における仔魚の密度は濾水量と採集量から算出し、これに調査時刻の流量データ<sup>\*\*</sup>を乗じて単位時間あたりの流下尾数（尾/s）を求めた。

河口域・海域生活期の仔稚魚 四万十川河口域で

は中村市井沢地先と竹島地先に、また河口周辺海域では下田地先と双海地先に、合計4つの調査定点を設けた（Fig. 52）。なお、河口域の2定点では岸寄りと流心で採集を行った。アユ仔稚魚の採集は集魚灯（100 W）を用いて1996年11月から翌97年4月にかけて行った。採集期間・回数・採集個体数は Table 5 に示した。得られた試料は体長（BL; 脊索長または標準体長）を測定するとともに、Tsukamoto & Kajihara（1987）に従って日齢査定を行なった。ふ化日は日齢と採集日から推定した。なお、第III章で述べたとおり、河口域や海域においてアユ仔魚が接岸し始める体長は 10 mm 前後であるため、日齢査定は体長 10 mm を超え

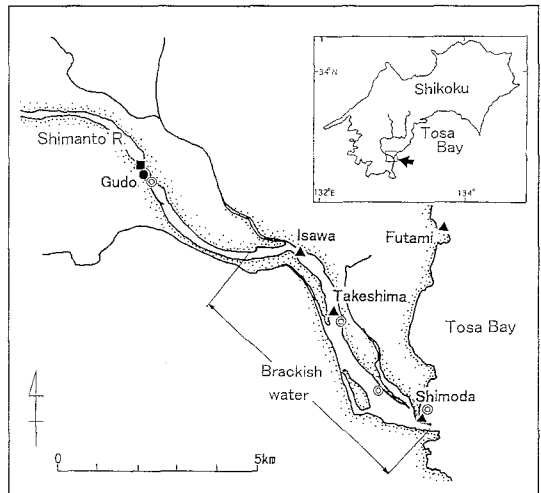


Fig. 52. Map showing the study sites in the Shimanto River and the adjacent surf zones (Takahashi et al., 1999). Solid circle, triangles and square indicate the sampling stations for downstream migrating yolk-sac larvae, the larvae and juveniles distributed in the estuary and surf zones, and upstream migrating juveniles, respectively. Double circles indicate the stations where surface water temperature was measured.

Table 5. Collection records of larval and juvenile ayu in the 96 year-group in the Shimanto River and adjacent surf zones (Takahashi et al., 1999)

Life stage of larval and juvenile ayu	Sampling period (interval)	Number of sampling	Number of fish	BL <sup>*1</sup> range (mm)
Downstream migration	Oct. 3, 1996 - Feb. 20, 1997 (5 days)	29	19,605	5.1 - 7.5
Distribution in the estuary and surf zones	Nov. 14, 1996 - Apr. 10, 1997 (2 weeks)	10	8,685 (E) <sup>*2</sup>	5.7 - 49.2 (E) <sup>*2</sup>
			1,256 (S) <sup>*3</sup>	12.5 - 46.8 (S) <sup>*3</sup>
Upstream migration	Mar. 3, 1997 - June 10, 1997 (10 days)	11	429	36.9 - 78.6

<sup>\*1</sup> Notochord length in preflexion and flexion larva, standard length in postflexion larva and juvenile.

<sup>\*2</sup> (E), estuary (bank waters and center of flow).

<sup>\*3</sup> (S), surf zone.

<sup>\*\*</sup> 建設省四国地方建設局（現国土交通省）中村工事事務所の観測資料を用いた。

るものだけを対象とした。体長測定数は河口域で採集したものについては2,207個体、海域では559個体、日齢査定数は河口域で650個体、海域で278個体であった。

遡上期の稚魚 四万十川の中村市具同地先に定点を設け (Fig. 52)、遡上するアユ稚魚を目合い 10 mm (5 mmメッシュ) の投網で採集した。採集期間・回数・採集個体数を Table 5 に示した。得られた試料のうち、428個体について体長 (BL; 標準体長) を測定するとともに、280個体について日齢査定を行った。

水温 四万十川の淡水域下流端にあたる中村市具同地先、河口域の竹島地先と下田地先、海域の下田地先の計4定点において (Fig. 52)、1996年10月3日から97年7月2日にかけてほぼ5日間隔で表層の水温を測定した。測定時刻は16時から19時の間であった。このほか、アユ採集時においても水温を測定した。

さらに、四万十川河口沖合 (河口の北東約 8 km; 32° 59' N, 133° 5' E) において高知県水産試験場が測定した1996年から97年の間の海水温 (表層) の資料についても整理した。測定頻度は1回/月であった。

## 2. 1986-2000年群のふ化日

小型曳き網と集魚灯を用いて、1986-2000年の15年間に採集した6つの年群を試料として用いた (Table 6)。採集地点、採集時期、採集頻度、採集具および日齢査定数はその年群の調査目的によって変更したため、年によって異なった (Table 6)。

そのため、採集数は必ずしも各年群の豊度を反映したものとはなっていない。なお、95年群については採集具の変更による試料のサイズ等の偏りの有無を確認するために、小型曳き網と集魚灯の両方を用いて採集を行った。また、95年群と96年群は河口域の流心部での採集を行ったが (第三章参照)、他の年群の採集は岸寄りでしか行っていないため、これら2つの年群の流心部での試料は除外した。日齢査定は Tsukamoto & Kajihara (1987) に従い、体長 10 mm 以上のものについて行った。ふ化日は日齢と採集日から推定した。

このほか、四万十川のアユの漁獲量を高知県農林水産統計年報<sup>9)</sup>をもとに整理するとともに、各年群のふ化期間中の流量を流量年表<sup>10)</sup>から整理した。また、四万十川河口の北方約 7 km に位置する田野浦港 (32° 59' N, 133° 1' E) と河口の沖合 (河口から北東に約 8 km; 32° 59' N, 133° 5' E) において高知県水産試験場が測定した1980年から99年の間の海水温 (表層) の資料についても整理した。

## 結 果

### 1. 流下期から遡上期までのふ化日組成の変化

#### 1) 水温

四万十川の下流部 (具同)、河口域 (竹島・下田)、海域 (下田) における1996年10月から97年7月の間の表層水温の推移を Fig. 53 に示した。測定を開始した10月以降水温は低下し、1月下旬 (河川) あるいは2月中旬 (河口域・海域) に最低

**Table 6.** Collection records of samples used for age determination in the Shimanto Estuary and adjacent surf zones from 1986 to 2000 (modified Takahashi et al., 2003)

Year group	Sampling period	Sampling area* <sup>1</sup>	Sampling gear	Number of sampling	Catch number of fish	BL* <sup>2</sup> range (mm)	Number of specimens used for age determination
1986	Nov. 22, 1986 - May 18, 1987	E	Seine net	8	862	9.5 - 48.4	111
		S	Seine net	8	2,155	11.0 - 39.6	101
1987	Nov. 21, 1987 - Apr. 16, 1988	E	Seine net	7	13,249	5.7 - 36.3	119
1992	Nov. 3, 1992 - Feb. 22, 1993	E	Seine net	7	527	5.7 - 28.1	141
1995	Dec. 20, 1995 - Mar. 8, 1996	E	Seine net	6	8,941	10.1 - 30.1	161
		E	Fish lamp	6	6,654	5.1 - 48.8	300
1996	Nov. 14, 1996 - Apr. 10, 1997	E	Fish lamp	10	7,768	5.7 - 49.2	400
		S	Fish lamp	10	1,256	12.5 - 46.8	278
1999	Nov. 14, 1999 - Apr. 21, 2000	E	Fish lamp	12	6,570	6.2 - 62.5	360
Total					47,982		1,971

\*<sup>1</sup> E; estuary (only in the bank waters), S; surf zones

\*<sup>2</sup> Notochord length in preflexion and flexion larva, standard length in postflexion larva and juvenile.

\*<sup>9</sup> 高知農林統計協会発行 (中国四国農政局高知統計情報事務所編)

\*<sup>10</sup> 日本河川協会発行: 建設省河川局編



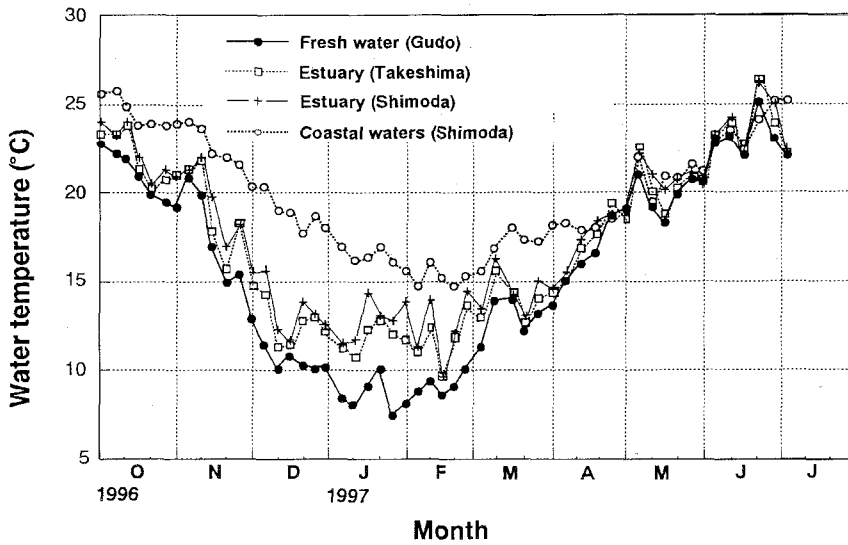


Fig. 53. Seasonal changes of the surface water temperature in the freshwater lower reaches of the river (Gudo) the estuary (Takeshima and Shimoda) and the coastal waters (Shimoda) from October 1996 to July 1997 (Takahashi et al., 1999).

値を示した。以降、水温は上昇に転じて4月中・下旬頃には水域間の差がほぼ無くなった。10-3月の間、海域の水温は河川および河口域よりもかなり高く、水温が 20°C を下回った時期は河口域・河川域が11月上・中旬であったのに対し、海域では12月上旬であった。

Fig. 54 に河口域と海域の水温の鉛直変化を示した。水深 0-2 mまでは河口域が低いが、2 m 以深では両水域の差はほとんど無かった。

1996年の四万十川河口沖合の海水温（表層）は、10-11月において 24.1-26.0°C で、平年（1976-1995年）よりも 1.5-2°C 程度高かった（Fig. 55）。これらの測定値はともに過去20年間の最高値であった。水温は12月以降は低下し、ほぼ平年並みとなった。

2) アユ仔魚の流下量の季節変化

1996年10月から97年2月の間のアユ仔魚の流下数の推移を Fig. 56 (B) に示した。アユ仔魚の流下が最初に確認されたのは10月下旬（27日）で、11月中旬（14日）に流下のピーク（約37,000個体/s）を迎えた。以降、12月中旬にかけて流下数は急激に減少した。12月下旬から1月中旬にかけてはやや増加したが、11月中旬のピークと比べると、採集数は 1/10 以下であった。1月中旬以降の流下数はごく少なくなり、2月中旬に終了した。なお、流下中のアユ仔魚については日齢査定を行っていないが、第II章で述べたように四万十川を流下するアユ仔魚の卵黄指数はふ化後1-2日以内と考え

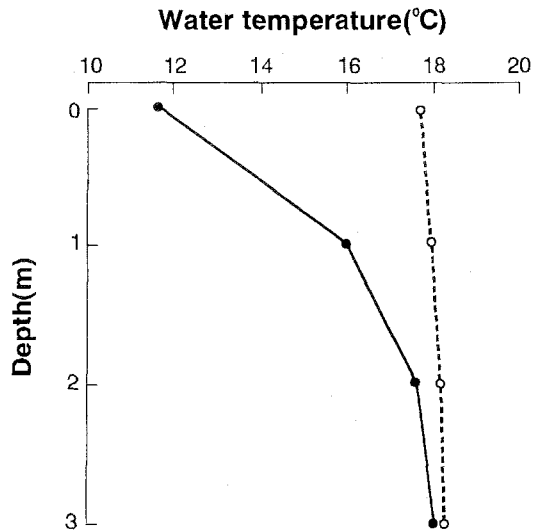


Fig. 54. Vertical profiles of the average temperature during December 1996-January 1997 in the estuary (closed circles) and the coastal waters (open circles) (modified Takahashi et al., 1999).

られる指数 3-4 のものが大部分であったことから（第II章 Fig. 20）、流下数の変動パターンはふ化日の組成と一致しているとみなした。

産卵場付近（具同地点）の河川流量は、アユ仔魚の流下期間中概ね 20-30 m<sup>3</sup>/s 程度で安定していたが、12月5-6日には 100 m<sup>3</sup>/s を超えた（Fig. 56; A）。

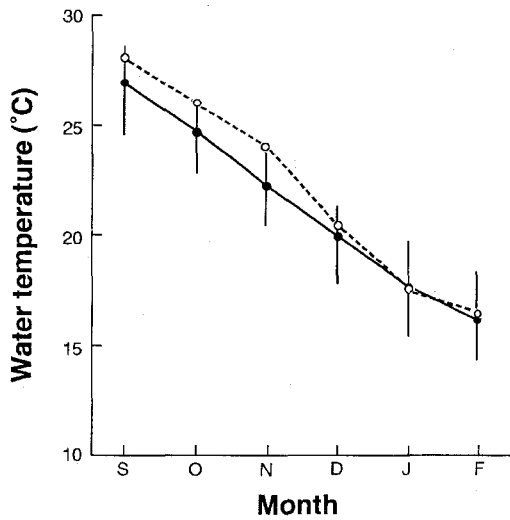


Fig. 55. Seasonal changes in water temperature in the off-shore station (about 8 km northeast from the river mouth) from September to February. Open circles indicate the temperatures from September 1996 to February 1997, and solid circles and vertical bars the average and ranges of temperatures in the past twenty years (1976-1995). The data were recorded by Kochi Prefectural Fisheries Experimental Station.

### 3) 河口および海域でのアユ仔稚魚の出現とふ化日

四万十川河口域および河口周辺海域におけるアユ仔稚魚の採集数と体長の推移を Fig. 57 に示した。河口域での採集数は調査を開始した11月中旬と1月下旬から2月中旬にかけて多かった。11月中旬に採集されたアユ仔稚魚の平均体長は 7.4 mm で、卵黄嚢仔魚が多く含まれていた。12月上旬においても体長の範囲と平均値とも大きな変化はみられなかった。12月中旬以降は体長の範囲は広がるとともに平均値も次第に大きくなった。他方、河口周辺の海域での採集数は、2月中旬にピークとなったが、河口域で出現量の多かった11月中旬には全く採集されず、以降、1月上旬まで採集数はかなり少ない状態が続いた。採集されたアユ仔稚魚の体長は、12月中は 15 mm 前後で変化が小さかったが、1月上旬から2月下旬にかけては体長の最大値と平均値は概ね大きくなった。3月上旬以降 35 mm を超えるアユは減少し、平均値もやや小さくなった。

河口域およびその周辺海域で採集されたアユ仔稚魚のふ化日は、単峰型の組成を示した (Fig. 56; C)。ふ化日のピークは河口域では12月下旬、海域では1月上旬にあり、ともに12月下旬から1月中

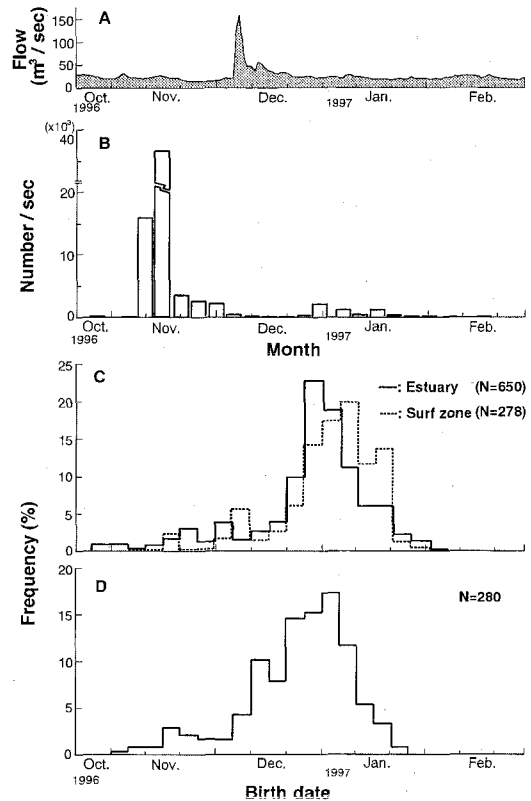


Fig. 56. Comparison of the seasonal changes of number of yolk-sac larvae and the birth date distributions of larvae and juveniles (modified Takahashi et al., 1999). A: Seasonal change of the river flows at Gudo; the data were recorded by the Ministry of Construction. B: Seasonal abundance of downstream migrating yolk-sac larvae at a peak hour of 19:00; the estimation based on collections with a plankton net at Gudo. C: Birth date distributions of larvae and juveniles over 10 mm BL collected in the estuary (Isawa and Takeshima) and the surf zones (Shimoda and Futami) from November 1996 to April 1997. D: Birth date distribution of upstream migrating juveniles collected at Gudo from March to June 1997.

旬にみられた流下の2つ目の山に対応した。流下の1つ目のピークとなった11月中旬付近にふ化日を持つものは河口域・海域とも少なかった。

### 4) 淡水域でのアユ稚魚の出現とふ化日

1997年春季にアユ稚魚が四万十川の淡水域に遡上したことが地元漁業者によって最初に確認されたのは2月25日であった。四万十川の下流部（淡水域）の具同地点では、3月上旬から6月中旬にアユ稚魚が採集された (Fig. 58)。採集量は調査期間中かなり変動したが、ピークは4月中旬にあり、これは漁業者への聞き取りから推定された遡上の

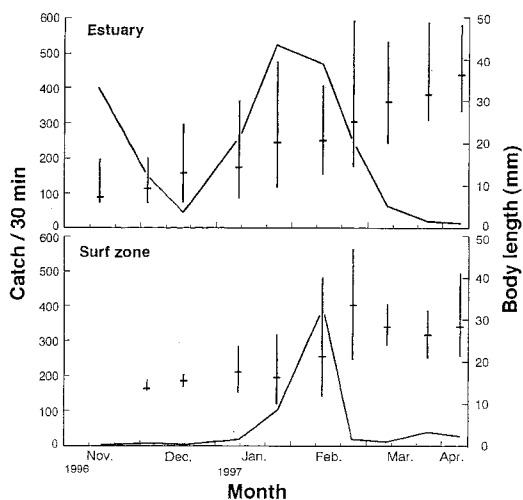


Fig. 57. Seasonal variations in the catch of larval and juvenile ayu attracted to a fish lamp and collected with scoop nets in the bank waters and center of flow in the estuary (top) and the surf zones (bottom) (Takahashi et al., 1999) Horizontal and vertical bars indicate the mean and range of body lengths, respectively.

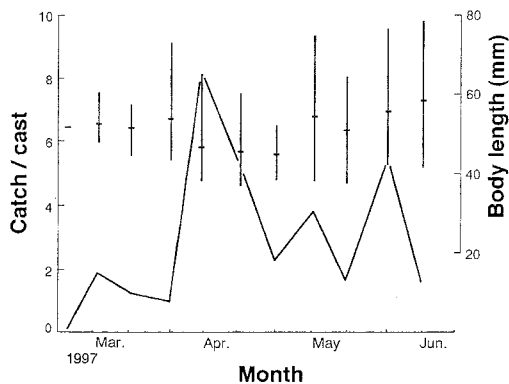


Fig. 58. Seasonal variation in the abundance of upstream migrating juvenile ayu, as indicated mean catches using a cast net at Gudo (Takahashi et al., 1999). Horizontal and vertical bars as in Figure 57.

盛期と一致していた。採集されたアユ稚魚の体長は 36.9-78.6 mm であった (Table 5, Fig. 58)。

遡上期の稚魚のふ化日組成には1月上旬にモードがあり、河口域および海域で採集されたものの組成と近似していた (Fig. 56; D)。流下仔魚の1つ目の出現ピークとなった11月中旬付近にふ化日を持つものは、遡上魚においてもわずかであった。

## 2. 1986-99年群のふ化日組成の変化

### 1) 日齢査定に用いた試料の体長組成

日齢査定に用いた試料の体長組成を Fig. 59 に示した。小型曳き網で採集した86-92年群の体長モードは河口域では 10-12 mm または 12-14 mm に、海域では 16-18 mm にあった。組成に有意な差は認められなかったが (Kruskal-Wallis の順位検定;  $P>0.05$ )、体長 20 mm を超えるものは河口域 (4-28%) に比べ、海域 (48%) で多かった。一方、集魚灯で採集した95-99年群の体長モードは、河口域では 12-18 mm に、海域では 16-18 mm にあった。体長 20 mm を超えるものは 36-47% を占め、小型曳き網で採集された河口域の試料よりもかなり多かったが、組成に有意な差は認められなかった (Kruskal-Wallis の順位検定;  $P>0.05$ )。

### 2) 採集具の異なる試料の体長とふ化日の比較

小型曳き網と集魚灯の2種の採集具を用いた95

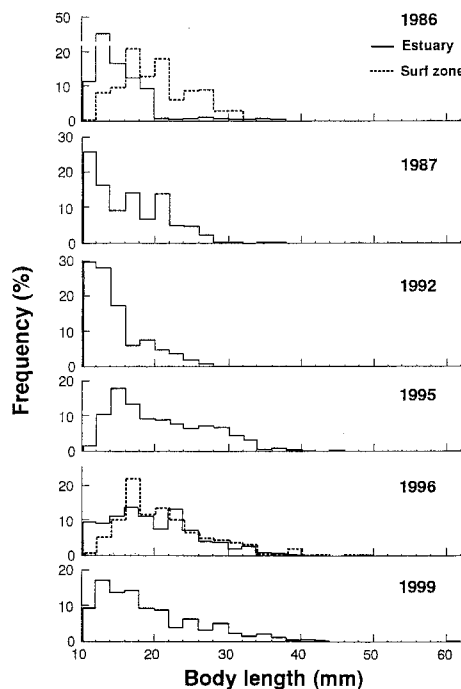


Fig. 59. Length distributions of the samples used for the age determinations (modified Takahashi et al., 2003). The 86 and 96 year-groups were collected both in the Shimanto Estuary (bank waters) and its adjacent surf zone, and the other year classes only in the estuary. The samplings were conducted using a seine net for the 86, 87, and 92 year-groups and using a fish lamp for the 95, 96 and 99 year-groups.

年群について、体長とふ化日を採集具間で比較した (Fig. 60). 小型曳き網および集魚灯で採集した試料の体長モードはそれぞれ 10-12 mm, 14-16 mm にあった。また、体長 20 mm を超える個体の割合は、小型曳き網では 18%, 集魚灯では 47% であった。これら二つの体長組成に有意な差は認められなかった (Kruskal-Wallisの順位検定;  $P>0.05$ )。

ふ化日の範囲は、小型曳き網、集魚灯とも11月上旬から1月中旬にあり、両者に差は認められなかった。また、ふ化のピークは小型曳き網では1月上旬、集魚灯では12月下旬で、この点でも両者に差はないと言える。しかし、両者の組成を比較すると、有意な差はないものの (Kruskal-Wallisの順位検定;  $P>0.05$ )、12月中・下旬生まれに組成に違いが認められる等、必ずしも一致はしていなかった。

### 3) ふ化日組成の推移

1986-99年群のふ化日組成を Fig. 61 に示した。なお、95年群については小型曳き網と集魚灯の2種の採集具を用いたが、Fig. 61 には集魚灯で得た試料のふ化日組成を示した。アユのふ化日の範囲は86-92年群では10-2月にあり、そのピークは10月下旬 (92年群) から11月中旬 (86年群) の間にあった。これら年群では12月以降にふ化したものはごく少なかった。95年群のふ化日は10月下旬から1月中旬であった。ピークは11月下旬に見られ、

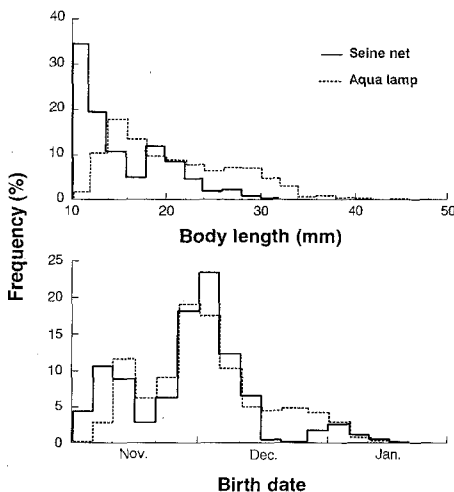


Fig. 60. Comparisons of the length distributions (top) and birth date distributions (bottom) of larval and juvenile ayu in the 95 year-group collected in the estuary with the seine net and the fish lamp from December 1995 to March 1996 (Takahashi et al., 2003). The same specimens were used for measuring body length and age determination.

92年以前の年群よりも2週間から1ヶ月程度遅れた。96年群のふ化日のピークはさらに遅れ、12月下旬 (河口域) あるいは1月上旬 (海域) となった。92年群まで主体となっていた10-11月にふ化したものの割合は 10% 以下とかなり少なくなった。99年群においてもピークは96年群と同様12月下旬であったが、1月以降にふ化したものの割合は96年群よりも少なく、12月生まれが全体の75% を占めた。

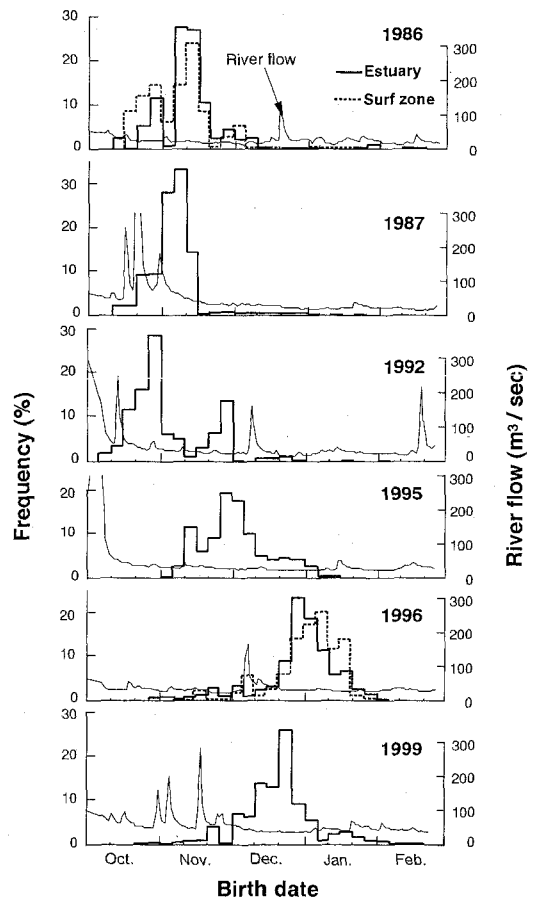


Fig. 61. Annual changes in birth date distribution of larval and juvenile ayu in the Shimanto Estuary and adjacent surf zones (modified Takahashi et al., 2003). The 86 and 96 year-groups were collected both in the estuary and adjacent surf zones, and the other year classes only in the estuary. The sampling gears were seine net for the 86-92 year-groups and fish lamp for the 95-99 year-groups. The thin lines indicate the seasonal changes of river flow in the lower reaches of the river.

## 考 察

### 1. 1996年群の減耗過程

魚類の初期減耗率の推定は各種の方法で試みられており（渡邊，1994），Methot（1983）やYoklavich & Bailey（1990）は減耗過程を追跡するうえでふ化日組成の変化を見るのが有効な手立てとなることを指摘した。ここではこれらの方法を参考にして，発育段階の異なるアユ仔稚魚のふ化日組成を比較することにより，1996年群の減耗過程の解明を試みる。

1996年10月から97年2月の間のアユ仔魚の流量は双峰型を示し，11月中旬付近と12月下旬から1月中旬に2つの山がみられた（Fig. 56; B）。他方，河口域および海域で採集されたアユ仔稚魚のふ化日組成には，12月下旬あるいは1月上旬にピークがあった（Fig. 56; C）。これらは流下の2つ目の山に対応したものであり，11月中旬の突出したピークに対応する山は認められなかった。さらに，遡上魚のふ化日の組成も河口域および海域で得られたふ化日組成とほぼ一致しており，11月にふ化したものは少なかった（Fig. 56; D）。このように11月中旬に大量に流下したアユ仔魚が，河口・海域生活期あるいは遡上期に大きく減少した理由として，以下の2点が考えられる。

- ① 11月生まれの採集効率が低かった。
- ② 11月生まれは高い割合で減耗した。

①に関しては，アユ仔稚魚の回遊過程は生まれた時期によって異なること（塚本，1988）に起因する。すなわち，早生まれのアユは短期間のうちに生息場所を変えるため，今回の調査のような定点採集では，ごく短期間しか採集できない可能性がある。実際，本河口域においても岸寄りの定点では体長 20 mm 以上のアユはほとんど採集できないのに対し，遅生まれは遡上サイズまで連続的に採集が可能であった（第Ⅲ章 Fig. 36）。このような採集の偏りは日齢査定に基づいたふ化日の組成に偏りを生じさせる要因となり，早生まれの割合の過小評価につながる。しかしながら，第Ⅲ章で述べたとおり，本河口域では岸寄りを離れた個体は流心部に生息していることが分かっている。日齢査定に用いた河口域の試料は岸寄りと流心の両方で採集したものであり，流心では岸寄りを離れた後の体長 20 mm 以上の個体が採集されている（第Ⅲ章 Fig. 32）。このようなことから，Fig. 56 (C) に示した河口域のふ化日組成については，サンプリングの偏りによる影響はさほど大きなものではないと判断される。

2つ目の理由として挙げた減耗に関しては「輸送による他海域への逸散」と何らかの原因による「死亡」の2つの観点から検討を進める。流れによる輸送はふ化直後の仔魚の減耗要因の一つとされ（中田，1994），実際，アユの場合河川流量の多い時期にふ化したものはその分散距離が大きい（東ほか，2002）。そのため，96年群の11月生まれの減耗に関しても河川水による調査範囲外への輸送があった可能性を指摘できる。しかし，Fig. 56 (A) に示した河川流量を見ると，卓越した流量のピークが見られた11月の流量は 19-36 m<sup>3</sup>/s で，二つ目のピークが形成された12月下旬から1月中旬の流量（23-26 m<sup>3</sup>/s）と大差は無い。したがって，輸送による減耗があったとしても，これら2つの時期に生まれた仔魚の減耗率に大きな差が生じたことを説明できない。11月生まれの減耗要因については，輸送以外の理由による「死亡」と考えるのが妥当であろう。

兵藤・小山（1986）および兵藤ほか（1988）は，信濃川において遡上稚アユの日齢から推定したふ化日の分布と流量の推移は必ずしも一致せず，今回の結果と同様に流下のピークよりも遡上魚のふ化日組成のピークが遅れることがあることを報告している。その一因として兵藤ほか（1988）は，産卵場が海から 100 km 以上離れた場所に形成される信濃川では，早期には上流で産卵が行われるため，早生まれの仔魚は流下時間が長くなり飢餓により減耗しやすいことを指摘している。また，同様のことは矢作川においても報告されている（高橋・新見，1998，1999）。しかしながら，第Ⅱ章で述べたとおり，四万十川の産卵場は河口からごく近い位置（河口から 9-14 km の間）に形成されること，さらには河口域においても多数の卵黄囊仔魚が出現すること（Figs. 31，57）を考え合わせると，早生まれ（10-11月生まれ）のアユ仔魚の高減耗の主要因が流下中の飢餓にあるとは考えられない。

アユの初期生残率は飼育水温の影響を強く受け，水温が 20℃ 以上になると生残率が低下することが知られている（中野ほか，1937；伊藤ほか，1967a，1968，1971c；田畑・柄多，1979）。1996年秋季から冬季において四万十川周辺の沿岸海域の表層水温がアユの生残に好適な 20℃ 以下となったのは12月上旬で，流下の1つ目のピークが見られた11月中旬の沿岸海域の水温は 22-24℃ とアユ仔魚の生残には厳しいと思われる状態にあった（Fig. 53）。一方，河口域の表層水温は11月中旬に 20℃ を下回ったが（Fig. 53），河口域においても水深 2 m 以深では沿岸海域の水温と大きな差は無

かった (Fig. 54)。第Ⅲ章で明らかにしたように、アユ仔魚は卵黄吸収時に底層に集合するため、アユ仔魚が大量に流下した11月中旬頃は河口域においても生残に適した水温条件は十分には整っていなかったと推察される。このようなことから、11月生まれの高減耗に関しては、海域および河口域の高水温に原因があった可能性が高い。

1996年10-11月において四万十川沖合の海水温は24-26℃で、過去20年間の最高値を示した (Fig. 55)。96年秋のこのような高水温は、早生まれのアユの減耗率を特異的に高めた可能性がある。早生まれのアユは本来的に、高成長 (Tsukamoto et al., 1987; 塚本, 1988; 高橋ほか, 1990) と引き替えに高水温による減耗というリスクを背負う運命にあると考えられる。

## 2. 1986-99年群のふ化日組成の変化

採集具の変更によるふ化日組成への影響の検討 Fig. 61 に示した86年群から99年群のふ化日の分析に用いた試料については、採集具が統一できていない。すなわち、前半の3年群 (86・87・92年群) は小型曳き網で採集し、後半の3年群 (95・96・99年群) は集魚灯で採集した (Table 6)。小型曳き網では相対に大型のものは逃避により採集されにくくなり、また、集魚灯に関しては発育段階によって誘引効果が変わることが考えられる。そのため、採集具の違いは採集される試料のサイズに影響を及ぼし、ひいてはふ化日組成に偏りを生むことが危惧される。日齢査定に用いた6年群の体長組成を比較すると、採集具の変更に伴う極端な差異は認められないものの、体長モードと20 mm を超える個体の割合は2つの採集具でやや異なり (Fig. 59)、ふ化日組成に偏りを生む可能性は否定できない。そこで、このような採集サイズの違いがどの程度ふ化日組成に影響を及ぼすかについて、これら2つの採集具を同時に使用した95年群で検証する。

95年群においても採集具による試料のサイズの差異は上記と同様な傾向で認められた (Fig. 60)。一方、ふ化日組成は11月中旬、12月中・下旬にふ化した個体の割合が異なり、組成そのものは一致していなかったものの、ふ化日の範囲とピークは2つの試料でほぼ一致していた (Fig. 60)。これと同様のことは86年群 (小型曳き網で採集) についても認められる。すなわち86年群は河口域と海域で上記と同様な試料のサイズの違いが認められるが (Fig. 59)、両者のふ化日の範囲とピークはほぼ一致した (Fig. 61)。第Ⅲ章で述べたとおり、

アユ仔魚はふ化日に関係なく体長10-20 mmの間接岸している。したがって、この体長範囲にモードを持つ試料であれば、少なくともふ化日のピークが現れる時期に大きな誤差を生むことはないと考えられる。このようなことから、ふ化日のピーク時期を主体に論議を進める限り、危惧された採集具の不統一による誤差については無視できる程度であると判断される。

ふ化盛期の年変動 四万十川河口域とその周辺海域で採集したアユ仔稚魚のふ化日のピークは、90年代前半までは10月下旬から11月中旬に見られた (Fig. 61)。この間、アユ仔魚の流下の盛期は、87年群では11月上旬に、92年群では10月下旬に認められている (森山・佐伯, 1996)。したがって、流下のピークと河口域や海域で生残していたアユのふ化日のピークはほぼ一致していたことになる。しかし、95年群以降ピークは遅れ始め、96年群のピークは92年群 (ふ化日のピークが最も早かった) より約2ヶ月遅い12月下旬から1月上旬となった。このような状態は99年群においてもほぼ同様であった。96年群に関しては、流下のピークは11月中旬にあったものの、これらの大部分が河口域や海域に流下した後に減耗した結果、河口域や海域で生き残ったアユのふ化日は12-1月生まれ主体の組成となったことを先に明らかにした。

前項においても検討したように、アユ仔魚の減耗要因の一つとして、河川水による調査範囲外への輸送が挙げられる。河口域や海域で生き残ったアユのふ化日のピークが遅れた95-99年群のうち、99年群については11月の流量が多く (Fig. 61)、輸送による減耗があった可能性は否定できない。しかし、95-96年群においては10月中旬以降の流量は少なく、輸送による減耗があったとは思えない。また、87年群では10月中旬から11月上旬にかけて流量が多かったにもかかわらず、ふ化のピークは11月上旬にあった。したがって、河川流量とふ化日の間には一定の傾向は見出し難く、95年群以降のふ化日の遅れの主因が輸送による減耗であったとは考えられない。

前項において、96年群の早生まれ (10-11月生まれ) の高減耗の理由として1996年秋の高水温の影響が示唆された。Fig. 62 は、1975年から97年の秋季 (10-12月; 1990年代前半までの主要なふ化時期) の海水温とその翌年の四万十川での漁獲量の関係を示したものである。有意な相関は得られていないが ( $P > 0.05$ )、秋の海水温が高ければ、翌年の漁獲量が減少する傾向にあることを読みとることができる。

四万十川河口周辺の秋季の海水温は1980年代か

ら上昇傾向にあり、特に94年以降は10-11月（80年代から90年代前半、ふ化の盛期はこの間にあった）にしばしば高い水温が観測されるようになった（Fig. 63）。さらに、1964年から99年の土佐湾における10-12月の水温測定結果（斉藤ほか、1999；中央水産研究所黒潮研究部、2000）を見ても、1994年から高水温傾向が顕著となっており、河口や海域で生き残ったアユのふ化のピークの遅れが観察され始めた時期（95年群；Fig. 61）とほぼ一致する。また、このような近年のふ化日の遅れの主要因は、先のとおり量的に多い早生まれの高減耗にあるとすれば、資源の減少をまねている可能性が高い。高知県農林水産統計年報によれば、四万十川のアユの漁獲量は1980年から94年までは600 t から 1,100 t の間を推移していたが、アユのふ化日の遅れが観察され始めた（水温の上昇が顕著になり始めた）95年以降 250-400 t に低下している（Fig. 64）。このように、秋季の海水温の上昇、早生まれの減耗による遅生まれの個体の相対的な加入割合の増加（ふ化日の遅れ）、さらには資源量の減少はほぼ時期を同じくして起こった現象であり、その因果関係についても説明が可能であった。したがって、95年群以降に見られたふ化日の遅れは、海水温の上昇と関連している可能性が高いと判断される。

四万十川における1995年以降の漁獲量の減少は、上述のように1994年頃から特に顕著になった

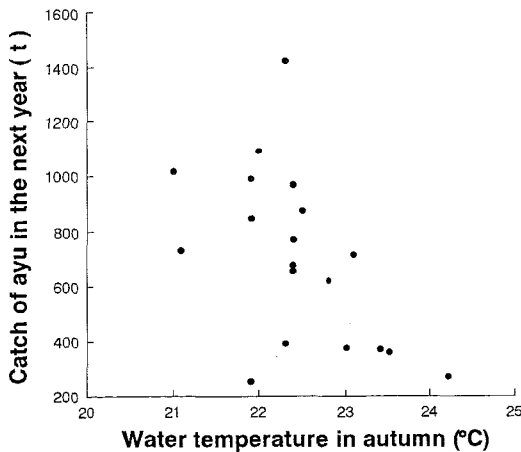


Fig. 62. Relationship between mean water temperature in autumn (October-December) and the annual catch of ayu in the next year. Water temperatures were recorded from 1975 to 1998 in the offshore station (about 8 km northeast from the river mouth) by Kochi Prefectural Fisheries Experimental Station. Data of catch were based on the Annual Statistics of Fishery Products in Kochi reported by the Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries from 1976 to 1999.

海域の高水温化に端を発し、量的に多い早生まれが大きく減耗することで生じたと考えられた。しかし、きっかけは1994年頃からの高水温化にあったとしても、生き残った仔稚魚のふ化日の遅れは、遡上の遅れ、さらに産卵期の遅れへとつながる可能性がある。もしそうであれば、このサイクルは高水温化による早生まれの減耗を回避する方向に働くため、年魚であるがゆえに資源量は比較的すみやかに回復することが予想される。ところが、実際には1995年以降2000年までの6年間は資源量に回復の兆しは認められない（Fig. 64）。この理由として、次の2つのことが考えられる。第一は、上記のような生活史全体の遅れは実際には生じないということである。アユの性成熟は基本的には光周期によって制御されているため（白石・武田、

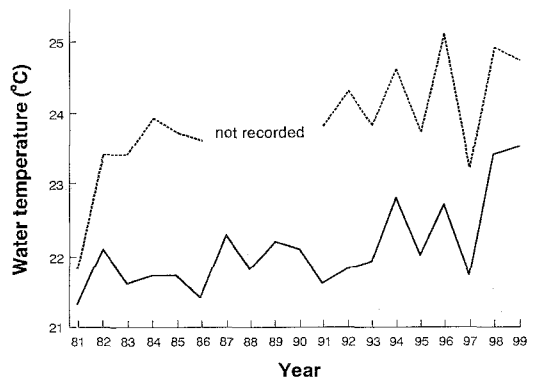


Fig. 63. Annual changes in mean water temperatures during October -November in the coastal waters from 1981 to 1999 (Takahashi et al., 2003). Solid and broken lines indicate the water temperatures at Tanoura Harbor (about 7 km north from the river mouth) and offshore station (about 8 km northeast from the river mouth) respectively. The data were recorded by Kochi Prefectural Fisheries Experimental Station.

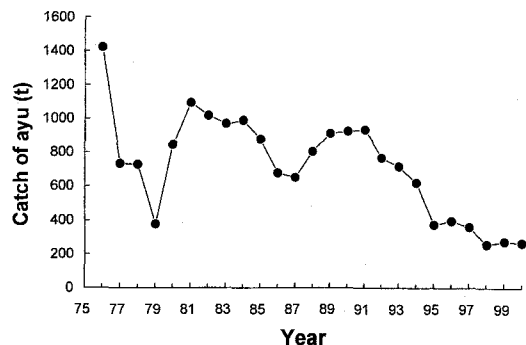


Fig. 64. Changes in the annual catch of ayu in the Shimanto River from 1976 to 2000. The data were based on the Annual Statistics of Fishery Products in Kochi reported by the Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries.

1961; 伏木, 1979), 産卵期が大きく変化するということは起こりにくいかもしれない。二つ目は第II章でもふれた落ち鮎漁の影響である。四万十川では落ち鮎漁の解禁が11月16日または21日であり, 解禁時には例年1,000人以上が産卵場付近に詰めかける。この落ち鮎漁によって産卵親魚は大量に漁獲されると同時に第II章で述べたように産着卵も大きなダメージを受けると考えられる。そのため, ふ化日の遅れに伴い産卵が遅れたとしても, 落ち鮎漁の影響が強く, 資源量の回復には結びつきにくいと考えられる。

現在, 地球規模での温暖化の影響が各方面で危惧されているが, 近年になって水温の上昇に伴う生物の生態の変化が報告され始めた。徳島県周辺では, 近年の高水温の影響によりイサキの成長が促進される(渡辺・岡崎, 1999)と同時に, 産卵期も従来よりも早まっている(渡辺・岡崎, 2000)。また, 同水域ではアラメ, ワカメ, ノリにも高水温の影響が表れていることが報告されている(渡辺・岡崎, 2000)。さらに, 沖縄諸島沿岸で1998年夏季に生じたサンゴの大規模な白化現象についても高水温の影響と考えられている(茅根ほか, 1999)。生物への温暖化による影響を定量的に把握するためには, 地域的な種や群集の生態から検証することが有効な手立てとなることが指摘されている(森, 1997)。今回の四万十川で確認されたアユのふ化日の遅れ(正確には生残するアユのふ化時期の遅れ)についても, 地球温暖化の影響という視点から今後とも注意深く見守る必要がある。

## VI. 総合考察

ここまで明らかにしたように, 四万十川河口域には海域に出ずに河口内で仔稚魚期を送ると考えられるアユが多数生息する。本章では, まずアユ仔稚魚の生息場としての河口域の意義について論じる。また, 第II章から第V章を通じて, アユの分布様式, 成長, 発育, 減耗は変化が大きく, そのような変化を生む至近的な要因としてふ化日に関わっていることが示唆された。ここではアユの生活史とふ化日の関わりを整理するとともに, 年魚でありながら5ヶ月に及ぶ長いふ化期間を持つ意義について考察する。さらに, 本研究で得られた知見をもとにアユの資源増殖策についても検討する。

### 1. アユ仔稚魚の生息場としての河口域の意義

第III章において流下期に河口域に残留したアユ仔魚は, そのまま遡上期まで河口域に留まると考えられた。河口域に生息するアユ仔稚魚の成長は海域よりも良好で, その理由については, 第IV章で述べたように河口域の餌料条件, 浸透圧調節に要するエネルギーの少なさ等, 河口域に特有ないくつかの要因から説明が可能であった。このような河口域での良好な成長は河口域がアユ仔稚魚の生息場として好適であることを示す端的な事例と言える。さらに, 以下の2つの観点からも生息場としての価値を指摘することができる。

仔稚魚の主たる減耗要因は被食にあることが指摘されている(Houde, 1987; Bailey & Houde, 1989)。また, 田中(1991)は仔稚魚の成育場が成立する生物学的な背景には捕食圧の大小为重要な位置を占める可能性が高いことを指摘している。河口域における魚類の集団は, 一般に種の多様性が高くその量も豊富であるため(Mclusky, 1999), 河口域を成育場とする仔稚魚は大きな捕食圧に曝される可能性が高い。ところが, アユが河口域に生息する冬季に限っては, 多様性, 量ともに著しく減少するため(Mclusky, 1999), 捕食圧は海域に比べると相対に小さくなることが想像される。つまり, 冬季を中心に河口域を利用するアユ仔稚魚にとっては, 河口域そのものが捕食者からのシェルターの役割を持った生息場と言えよう。また, 同様な理由から, ニッチをめぐる他種の仔稚魚との競合も海域と比べ相対に少なくなると考えられる。実際, 第I章で述べたとおり, 四万十川河口域では冬季にアユとニッチが共通する優占種は見あたらないため(海域の場合はイワシ類のシラスをその代表例として挙げることができる), 他種との餌や空間をめぐる競合はほとんどないと考えられる。

四万十川の河口域に残留したアユ仔魚は, そこで仔稚魚期を過ごし, やがて母川である四万十川へ遡上すると考えられた。したがって, 河口域で仔稚魚期を過ごしたアユの母川への回帰率は海域まで流下したものよりも高くなると考えられる。親が生育可能であった河川に遡上することで繁殖までの生息場を確保できることは, 個体の生存や繁殖に有利に働くと想像される。

以上のように, 成長のみならず捕食圧や母川回帰の面からも河口域は仔稚魚期のアユの生息場として好適な条件を有する水域と判断される。河口域を生活の場とする生物は河口域の特徴でもある塩分等の著しい環境勾配とその時間的な変動に適応する生理・生活様式が必要となるが(杉本, 1981), アユは幅広い浸透圧調節能を持つことで



(Hasegawa et al., 1983), 河口域の顕著な塩分変化に適応し、生息場として河口域を利用していると言える。四万十川河口域のようにアユ仔稚魚の生息条件(水温, 塩分, 餌料等)を満足する河口域は、本来の生息場と考えられている海域よりもむしろ好適であると言えよう。これまで河口域はアユ仔稚魚にとっては回遊の際の単なる通過点として見過ごされてきたが、仔稚魚期の保育場としての意義を新たに指摘することができる。

## 2. 回遊様式の多様性

湖産アユでは回遊様式が大きく異なる複数のグループが存在し(東, 1964; 1969; 1970; 1973a; 1973b; 1973c; 1977), その回遊様式(春季遡河, 夏季遡河, 湖内残留)はふ化時期によって概ね決定されることが知られている(Tsukamoto et al., 1987)。また、海域に棲むアユ仔稚魚においてもふ化日によって回遊様式は異なり、早生まれは次々と生息場所を変えるいわば「回遊型」であるのに対し、遅生まれは長く留まる「滞在型」であることが指摘されている(塚本, 1988)。このように湖産, 海産を問わずアユの回遊様式はふ化日によって概ね決定されることから、塚本(1988)はこの関係を「アユの回遊の原則」とした。両側回遊性アユを扱った本研究においても、河口域での仔稚魚期の回遊過程はふ化時期によって異なり、早生まれは沖側(流心部)に分布を拡大するのに対し、遅生まれは全てではないにしろ長期間岸寄りの浅所に留まる傾向があることを明らかにした。つまり、河口域においても基本的には塚本(1988)の提唱した回遊の原則が再現されていることになる。

東(1964, 1970, 1973a)は琵琶湖産アユにおける上記のような回遊様式の差異と体型の変異が関連していることを指摘した。すなわち、琵琶湖産アユにおいて春季遡河群と湖内残留群では体高比に顕著な差が見られ、前者は体高が低く「流水型」をしているのに対し、後者は体高が高く「止水型」の体型であると言う。また、Tsukamoto et al. (1987)は体型と回遊パターンに同様の事実を確認し、体高の低い春季遡河群が早生まれであることを明らかにした。本研究において、河口域でのアユ仔稚魚の分布様式はふ化日によって変化することが明らかとなった。さらに、早生まれである11月生まれのアユは稚魚期において体高が低く早期に河川へ遡上すること、逆に、遅生まれは稚

魚期において相対に体高が高く下流域に長く滞在する傾向にあることも確認された。このように、生まれた時期と回遊様式および体型の関係においても、琵琶湖産アユの報告との共通点を見出すことができる。このような点を勘案すると、湖産アユに認められている複数の回遊様式は、両側回遊型のアユが本来的に持っていた回遊様式の可塑性が琵琶湖に陸封された後により顕在化した可能性が考えられる。

両側回遊性アユは河川に遡上した後も、早生まれのアユは上流に多く、遅生まれのアユは下流に多いことが報告されている(平野, 1995; 高橋・新見, 1999)。このことも見方を変えれば、早生まれは河川においても回遊型であり、遅生まれは滞在型の傾向が強いといえることができる。このようにアユの回遊パターンを概観すると、湖産, 海産を問わず早生まれのアユは生活史を通じて大きな移動を行う「回遊型」であり、遅生まれは逆に「滞在型」になりやすいという共通した特徴を有しているように思われる。アユに一貫して認められるこのような回遊様式のふ化日による差異は、分布域を多様化することで種内競争を緩和することに寄与していると考えられる。

## 3. 長いふ化期の意義

Tsukamoto et al. (1987)は湖産アユの生活環を決定する至近的な要因がふ化日であることを明らかにした。また、近年イワナにおいてもふ化日が生活環に関連が深い因子であることが明らかにされつつある(山本, 2001)。本研究においても河口域における分布様式あるいは成長, 発育過程にはふ化日による変異があることが確認された。さらにアユが河川に遡上する時期も概ねふ化日によって決定されており、早生まれほど河川への遡上期が早いこと(Tsukamoto et al., 1987; 塚本, 1988; 兵藤・小山, 1988)も確認できた。河川生活期のアユを特徴づけるナワバリ形成はサイズ依存的であり(井口, 1996), 早生まれほど大型に成長する傾向にあることから(平野, 1995), 早生まれはナワバリ形成においても優位性を確保しやすいと予想される。さらに卵卵数は体サイズによって大きな差が生じることから(松井, 1940; 岡村・為家, 1977), ふ化日の影響は最終的には繁殖形質にまで及ぶ可能性が高い。このように生活史全般にわたってふ化日は分布や成長等に関与する要因となっており、アユにとって「いつふ化するか」

はきわめて重要な意味を持つことになる。

四万十川のアユの産卵期は10-12月であるが、そのふ化期間は水温によって左右されるため、約5ヶ月(10-2月)に及ぶ。アユが年魚であることを考えれば、このふ化期間は相当に長いと言え、このことが生活史全般にわたる変異を生む要因ともなっている。先のとおり、アユの場合早く生まれることによって得られる生活上のメリットは大きい。しかし、あまりにも早く生まれると高水温下に卵および仔魚が置かれることになり死亡率は高くなる(伊藤ほか, 1971a)。さらに、産出された卵は出水によって流失することがあるが、このような危険性も出水の多い10月から11月前半(流量年表<sup>\*)</sup>による)に産卵またはふ化するもの、すなわち早生まれにおいて相対的に高いことになる。一方、遅生まれは高水温や出水の影響による死亡のコストは小さいものの、過度の低水温(10℃以下)では子の死亡率はやはり高くなる(中野ほか, 1937; 井口, 1996, 2001)。このように、卵や仔魚の生存に不適当な条件下に置かれたものが生き残る確率は低くなるため、産卵期やふ化期間は最適方向へと収斂し、短期間に集中すると予想される。しかし、86年群から99年群のアユのふ化日組成を見る限り、この15年間に河口域や海域で生き残った仔稚魚のふ化のピークは大きく変化したものの、ふ化期間そのものにはあまり大きな変化は認められなかった。

アユの性成熟は光周期によってコントロールされているが(白石・武田, 1961; 伏木, 1979)、成熟を完了する時期は個体によってかなりばらつきがあり、小型魚で遅れる傾向にある(白石・鈴木, 1962; 伏木, 1979; 鈴木, 1991; 井口, 1996)。このように成熟期にばらつきが生じる原因として、伏木(1979)は発育段階や生息場所によって光周反応に差があることを指摘した。また、小型魚で成熟が遅れる傾向にあることに関しては、成熟までの期間を延長し体サイズを大きくすることによって卵数を多くするという繁殖戦略(西田, 1979)を取っているためなのかもしれない。さらにアユには多回産卵する個体がいると推定されており(岡村・為家, 1977; 松山・松浦, 1984; 酒井ほか, 1991; Iguchi, 1996)、このことも産卵期を長くすることに寄与していると考えられる。このように幾つかの要因が関与することによってアユの成熟および産卵は個体レベルでのばらつきが生じ、結果として個体群の産卵期間、ひいてはふ化期間が長くなっていると推察される。

先に述べたとおり、アユの産卵期間あるいはふ化期間にはしばしば出水や濁水が生じることがあり、卵の流失や干出が観察される。また、気温は毎年多少の変動はあり、本研究で指摘した海水温の上昇も実際に生じている。このような予測できない環境条件の変動に対して、長い産卵期間とふ化期間は、結果的に見ると個体群レベルで危険を分散する役目を果たしている。第V章で明らかにしたように、1996年群において早生まれ(10-11月生まれ)では海域の高水温化によると考えられる大量減耗が生じ、生き残りの主体はそれ以前では資源的には少なかった遅生まれ(12-1月生まれ)へと移行した。この現象も個体レベルでの成熟期のばらつきに端を発した産卵期やふ化期間の長さだが、結果的には個体群が掛けた「保険」として機能したように見える点は興味深い。

#### 4. 資源管理への展開

高知県農林水産統計年報<sup>\*)</sup>によると高知県におけるアユの漁獲量は大きな年変動を繰り返しながらも長期的には減少傾向にあり、特に1995年以降は過去に例を見ないほどの不漁傾向が続いている(Fig. 65)。このような、漁獲量減少の原因として、大きくは2つのことが考えられる。一つは海域からの天然遡上量の減少で、天然資源への依存度が高い四万十川では特にこの傾向が顕著である。二つ目は種苗の放流効果が近年著しく低下している点にある(山本, 2001)。これに関しては1992年以降全国的に発生が見られる冷水病による減耗の

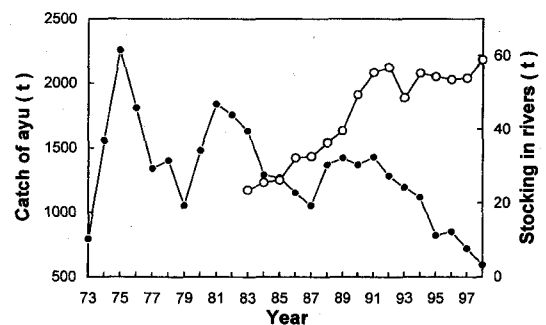


Fig. 65. Annual changes in catch (solid circles) and stocking (open circles) of ayu in Kochi Prefecture from 1975 to 1998. The catches and stockings were based on the Annual Statistics of Fishery Products in Kochi reported by the Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries and the data of the Fisheries Section of Kochi Prefecture, respectively.

\*9 高知農林統計協会発行(中国四国農政局高知統計情報事務所編)

影響によるところが大きいと推察される。冷水病に対する抜本的な対策は今のところ無く、種苗放流による資源増大は当分の間期待できそうにない。さらに、アユの種苗放流量は近年増加の一途をたどっているが、それに反比例するように漁獲量は減少しており (Fig. 65)、種苗放流による資源増大に限界が見え始めている。このようなことから、再生産が行われている河川ではその個体群の保全が資源管理の重要な課題と言える。

アユの資源量は遡上期までに決定されることが以前から示唆されており (水野ほか, 1958; 川那部, 1970)、このことは産卵から遡上期までの資源保全対策が有効な手だてとなることを意味する。ところが、仔稚魚期の減耗を人為的にコントロールすることはきわめて困難であり、今のところ資源保全の重点は産卵からふ化までの期間に限定せざるを得ない。アユの産卵を保護する対策として、一般的に行われているのは禁漁期の設定であるが、筆者が行った各県への聞き取り調査によると、この期間は7日 (富山県) から2ヶ月 (山形県) まで県または河川によって大きく異なり、禁漁期が設けられていない県 (岐阜県, 愛知県等) も多い。さらに、アユの産卵は北で早く南で遅くなる傾向にあるが (白石・鈴木, 1962)、各県の禁漁期間はこのような地理的クラインに対応した設定状況とは必ずしもなっていない。このことは禁漁期の設定自体に十分な根拠が無い河川が多く存在することを意味するものであり、調査に基づいた適正な期間の設定が望まれる。

四万十川における産卵期保護のための禁漁期は10月16日から11月15日の1ヶ月間であるが (2000年から11月30日まで延長された)、第V章で述べたように1995年群以降生き残ったアユのふ化のピークは遅れ始め、1996年群以降は12月下旬となったため、禁漁期は実質的にはほとんど機能していない状態となっている。このような実態をみると、産卵保護のための禁漁期は相当に長くする必要があり、特に資源水準が低下した状態においては少ない親魚をできる限り活用しなければならないため、禁漁期を長く取ることが重要となろう。ただし、禁漁期間の延長は漁獲量の減少につながるため、場合によっては漁業者らの反発が予想される。このことは落ち鮎が高値で取り引きされる四万十川においては特に懸念される問題と言える。そのため産卵期に漁獲が行われることの資源に及ぼす影響が定量化され、それを元に地元への十分な説明がなされることが必要となる。

アユの孕卵数は体重 50 g では約 1.7万粒、90 g では約 7万粒とサイズによって大きく異なる (松

井, 1940)。また、体サイズは密度の影響を強く受け、低密度下では平均サイズの大型化が生じる (Kawanabe, 1958)。つまり、資源量と産卵量は比例的な関係にあるのではなく、産卵量は資源水準の低下に伴うサイズの大型化によってある程度補完されると推定される。そのため、仔稚魚期の生残に好適な条件が整えば、比較的短期間に資源量が回復する可能性があり、この観点からも資源減少時には産卵親魚の保護の強化は重要な課題と考えられる。

## 5. 今後の課題

本研究によって、河口域がアユ仔稚魚にとって重要な生息圏であることが明らかとなった。しかし、河口域に生息する集団の資源への寄与に関しては明らかにすることができず、残された課題となった。今後、耳石の Sr / Ca 比の履歴パターンから河口域生活者と海域生活者を区別することができれば、遡上魚に占める両者の比を分析することにより、ある程度の定量化も可能と考えられる。もし、河口域を生息場とするアユの割合が高ければ、閉鎖的な水域であるだけに水質を初めとする成育環境を保全することの重要性がより明確になる。また、同時にそれは仔稚魚期における分散がさほど大きくないことを示唆する情報であるため、アユ仔稚魚の主要な分布範囲や母川への回帰率を推定するうえでも重要な情報といえる。さらに、これらの知見は今後進むであろう系統構造の解析においても重要な生態情報となり得るため、資源管理の面からも新たな展開への足がかりとなる可能性がある。

琵琶湖産アユの回遊様式がふ化日によって変異することを発見した Tsukamoto et al. (1987) は、アユという魚はその形態形質が柔軟に変化する種であることを指摘した。本研究においては両側回遊性アユの仔稚魚期の回遊様式、発育過程、減耗様式がふ化時期によって相当に変異することを明らかにできた。このような初期生活史の変異はその後の河川生活期の生態にまで関与している可能性が高く、興味深い課題と言える。河川生活期のアユに関しては、1960年前後に川那部らの一連の研究 (例えば、Kawanabe, 1958) が行われて以降、目立った研究はなされておらず、過去の論点の多くが充分には見直されないままに現在に至っていることも指摘されている (片野, 1998)。上記のような新たな視点から河川での生活様式を見直すことは、アユという生物をより深く理解するうえで重要と考えられる。

## 要 約

両側回遊性のアユ *Plecoglossus altivelis altivelis* の初期生活史の研究は、碎波帯にアユ仔稚魚が分布することが明らかにされた1985年以降、急速に進み、回遊経路や成長、食性等に関する多くの情報が蓄積されてきた。しかし、分布様式、減耗、発育過程等に未だ解明されていない問題も多く残されている。さらに、一つの水域を対象としてアユ仔稚魚の初期生活史全般にわたり、包括的に研究された例は皆無に等しい。

四国南西部を流れる四万十川の河口域では、秋から春にかけてアユ仔稚魚が大量に採集される。このことは河口域の持つ保育場としての価値を示唆するものといえるが、我が国ではこのような河口域の重要性が認識されないままに開発が進められ、環境汚染が進んでいる。本研究では河口域におけるアユの初期生活史を包括的に把握するとともに、アユにとっての河口域の持つ意義を究明することを目的とした。

### 1. 河口域の環境特性

- 1) 四万十川は幹線流路延長 192.4 km、流域面積 2,267.0 km<sup>2</sup> の一級河川である。汽水域は河口から上流 7.2 km の間にあり、本論文ではこの範囲を「河口域」と定義した。
- 2) 河口域の岸寄りの平均水温は 11.6°C (12月) から 29.1°C (8月) の間で、塩分は 1.7 psu (6月) から 19.1 psu (11月) の間で変動した。11-2月の間、水温は鉛直的に 13-21°C の間で、塩分は 10-32 psu の間で変化したが、ともに水深 2 m 以深では大きな変化は見られなかった。
- 3) 河口域での仔稚魚の種類数はアユ仔稚魚の主な出現期間である11-2月の間に最も少なくなった。この期間の優占種はキチヌ、ボラ、スズキで、アユは優占種となることは少ないものの、他種と競合することなく河口域を利用していると判断された。

### 2. 産卵と仔魚の流下

- 1) 1983年11月には河口から上流 8.1-14.2 km の間に、また1999年11月には 9.7-14.1 km の間に、それぞれ5ヶ所の産卵場が確認された。1983年に確認された 8.1 km 付近の産卵場は、1999年には河床低下のために消失していた。
- 2) 河床勾配が同程度の日本の他の河川と比較すると、河口近くの狭い範囲に集中して産卵場が

形成されることが本川の特徴と言える。このため仔魚は河口域や海域に短時間のうちに流下することができ、仔魚の生き残りに有利と考えられた。

- 3) 1980年代まで産卵の開始は10月上・中旬、盛期は概ね10月下旬、終了は12月下旬頃であった。しかし、1993年頃から産卵期が1-2週間程度遅れる傾向にあり、11月上・中旬にも活発な産卵が見られることが多くなった。
- 4) 1996年におけるアユ仔魚の流下は10月27日から2月15日にかけて確認され、その盛期は11月中旬に見られた。ふ化のピークから推定される産卵の盛期は10月下旬から11月上旬であった。
- 5) 96年11月中旬には活発な産卵が観察され、それらは12月上旬頃にふ化すると予想されたが、実際には12月上旬前後の流量は少なかった。この原因として、落ち鮎漁のために産卵場に多数の人が立ち入ることで、多量の産着卵に破損や流失が生じた可能性が示唆された。
- 6) アユ仔魚は「昼間には流下しない」という能動的な行動を取っていて、夜の間に河口域あるいは海域にまで流下できなかった個体は、昼間は淵などの緩流部の底層に沈降するという日周期的な鉛直移動を行っていることが示唆された。

### 3. 河口域における出現と分布様式

- 1) 河口域では、卵黄嚢仔魚から遡上直前の稚魚まで、様々な発育段階のアユが出現した。出現期間は10-5月、盛期は11-1月で、出現量の季節的な変化は周辺海域と概ね一致していた。また、体長の季節変化にも周辺海域と比べて大きな差は見出せなかった。
- 2) 河口域で採集されたアユ仔稚魚のうち、体長 7 mm 以下の卵黄嚢仔魚は流心部を中心に岸寄りの浅所まで出現した。その後、卵黄を吸収し終える体長 7.1 - 7.5 mm から近底層への集積が始まり、この状態は 10 mm まで続いた。10 mm 前後に成長した仔魚は河口域の岸寄りの浅所へと接岸行動を開始した。
- 3) 接岸前の近底層への集積は卵黄吸収直後に起きる体比重の増大が関与していると考えられた。また、近底層へ集積することで潮汐流や河川流に流されにくくなり、アユ仔魚が河口域に残留することを促していると推察された。
- 4) 集魚灯で採集したアユ仔稚魚の体長は岸寄りよりも流心部において大きかった。このことから体長 10 mm 前後で一旦接岸したアユは、成長とともに次第に流心部付近へと分布域を広げていると判断された。流心部へと移動を開始する

サイズは、20 mm 前後とみなされた。

- 5) 河口域でのアユ仔稚魚の回遊移動のパターンはふ化時期によって異なり、早生まれは接岸後短期間しか岸寄りに滞在しないのに対し、遅生まれは岸寄りに長期間滞在する傾向にあった。
- 6) 移動様式に差が生じる一因は成長速度の違いにあり、成長速度の遅いの遅生まれでは流心部への分布拡大が遅れるか、または流心部に移動することなく、遡河するものと考えられた。このような移動様式の差違は密度の緩和に寄与していると考えられた。

#### 4. 食性, 成長, 発育過程

- 1) 河口域の岸寄り浅所で採集された体長 35 mm 以下のアユ仔魚の平均摂餌率は 68.5% で、海域碎波帯で採集したアユ仔魚の摂餌率 72.5% と大きな差はなかった。
- 2) 河口域での主な餌生物は海域と同様かいあし類であった。ミミズハゼ属仔魚は河口域の特異的な餌生物としてあげられ、体長 25 mm 以上のアユに選択的に摂餌されていた。
- 3) アユ仔稚魚の成長は海域よりも河口域で良好であった。河口域の良好な餌料環境、浸透圧調節に要するエネルギーの少なさ等をその理由としてあげることができた。
- 4) 11月, 12月, 1月生まれの3つのコホートで、発育過程の差を検討した。体長 35 mm までにほぼ完成する鱗と椎体の発達過程には生まれた時期による差は見出せなかった。他方、体型の変化や色素の形成過程に生まれ月による差が認められ、11月生まれのアユの体高は体長 35 mm 以上では12月および1月生まれよりも小さな値で推移し、色素の形成は遅く生まれたものほど小サイズで進行した。つまり、早生まれ(11月生まれ)のアユは大サイズ(体長 45 mm)までシラス型仔魚の形態を維持したのに対し、遅生まれ(12-11月生まれ)のアユは小サイズ(40 mm 以下)で稚魚へと移行した。
- 5) このようなふ化月による発育過程の違いには、各コホートが体長 35 mm 前後に達した段階での水温が関与しており、稚魚への移行サイズは遡上開始時期の河川水温によって決定されることが示唆された。

#### 5. 減耗過程

- 1) 1996年群を用いて、流下期から遡上期の間のふ化日組成の変化を追跡した。仔魚の流下量は、11月中旬に卓越したピークをもち、その後12月下旬から1月中旬にかけて第2のピークを迎え

た。他方、河口域と海域で採集されたアユ仔稚魚のふ化日のピークは12月下旬から1月上旬にあり、これは流下の第2のピークと対応していた。11月中旬の卓越した流下のピークに対応する山は認められず、翌春の遡上魚のふ化日組成も同様の傾向を示した。

- 2) 1996年11月中旬に大量に流下した仔魚は、河口域や海域に流下した後に高い割合で減耗したと考えられ、そのために流下期のピークとそれ以降のふ化日のピークにズレ(遅れ)が生じたと判断された。
- 3) 96年秋季は四万十川周辺の海水温が非常に高く、流下のピークが見られた11月の水温は約 24℃ と、アユ仔魚の生残に好適とされる 20℃ 以下を大きく上回っていた。このような96年秋の高水温は、早生まれ(10-11月生まれ)の減耗率を選択的に高めた可能性が示唆された。
- 4) 1986-2000年の間に河口域と周辺海域で採集した計6年群の仔稚魚を用い、ふ化日組成の年変動を分析した。86年群から92年群までは採集した仔稚魚のふ化日のピークは10月下旬から11月中旬に見られ、これら年群のピークは卵黄仔魚の流下のピークと一致していた。ところが、95年群以降、河口域等で採集したアユ仔稚魚のふ化日のピークは遅れ始め、96年群と99年群のピークは12月下旬となった。
- 5) 四万十川河口周辺の秋季の海水温は1980年代から上昇傾向にあり、特に94年以後は頻繁に高水温が観測されている。95年群以降にみられたふ化日のピークの遅れの主要因が、96年群と同様な高水温による早生まれの選択的な減耗にあるとすれば、これは四万十川のアユ資源の減少をまねくと予想される。実際、漁獲量は95年以降著しく減少した後、低水準状態が続いており、ふ化日のピークの遅れと漁獲量の減少は時期が一致していた。このようなことから、近年、河口域で採集されたアユのふ化日のピークが遅れる現象は、海水温の上昇と関連している可能性が高いと考えられた。

#### 6. アユ仔稚魚の生息場としての河口域の意義

- 1) 河口域におけるアユ仔稚魚の成長は海域に比べて良好であり、このことは河口域がアユ仔稚魚の生息場として好適であることを示す端的な事例と考えられた。さらに、河口域に優占的に出現する仔稚魚の中にアユとニッチを共有する種は見あたらず他種との競合は少ないこと、母川回帰が容易となることなどから、仔稚魚期の生息場として河口域は有利な条件を有する水域

であると判断された。

- 2) 四万十川河口域のようにアユ仔稚魚の生息条件を満足する河口域は、本来の生息場と考えられている沿岸水域よりもむしろ好適であると言え、仔稚魚期の成育場としての重要性を新たに指摘することができる。

## 7. 回遊様式の多様性

- 1) ふ化時期によって回遊様式および体型が変化する点は、琵琶湖産アユの報告と共通した点が多い。湖産アユに認められている複数の回遊様式は、両側回遊型のアユが本来的に持っていた回遊様式の可塑性が琵琶湖に陸封された後により顕在化した可能性が考えられる。

## 8. 長いふ化期の意義

- 1) 四万十川のアユのふ化期間は約5ヶ月（10-2月）に及び、生活史全般にわたる変異を生む要因ともなっている。このようなふ化期間の長さは、成熟時期や産卵時期に個体レベルでのばらつきが生じることに起因していると推察された。
- 2) ふ化期間の長さは、出水や海水温の上昇などの予測できない環境条件の変動に対して、結果的には個体群レベルで危険を分散する役目を果たしているように見える。

## 9. 資源管理への展開

- 1) アユの資源保護のためには産卵の保護の強化が有効と考えられた。四万十川における産卵保護のための禁漁期は10月16日から11月15日の1ヶ月間であるが、近年は生き残ったアユのふ化のピークは12月下旬となっているため、禁漁期は実質的にはほとんど機能していない。そのため産卵保護のための禁漁期を延長する必要がある。
- 2) 産卵期に漁獲が行われることの資源に及ぼす影響が定量化され、それを元に地元への十分な説明がなされ、理解を得ることが必要となる。

## 10. 今後の課題

- 1) 耳石の Sr / Ca 比の履歴パターンから河口域生活者と海域生活者を区別することができれば、遡上魚に占める両者の比を分析することにより、河口域に生息する集団の資源への寄与に関してある程度の定量化が可能と考えられる。
- 2) 本研究で明らかとなった両側回遊性アユの初期生活史の変異は、その後の河川生活期の生態にまで関与している可能性が高い。このような

新たな視点から河川での生活様式を見直すことが重要と考えられる。

## 謝 辞

この研究を始めた当初から、研究意欲に乏しい筆者を叱咤するとともに、終始懇切なご指導と励ましのお言葉を頂いた高知大学海洋生物教育研究センターの木下泉教授に心からお礼を申し上げます。本論文をとりまとめるにあつては、東京大学海洋研究所の塚本勝巳教授に貴重な時間を割いていただき、ご指導ならびにご校閲を賜った。心甚の謝意を表す。論文審査に際して貴重なご指摘を賜った東京大学農学生命科学研究科の青木一郎教授、山川卓助教授、同大学海洋研究所の渡邊良朗教授、白木原国雄教授に厚くお礼申し上げます。

筆者の研究に深い理解を賜り、ご支援いただいた株式会社西日本科学技術研究所の福留脩文所長に深く感謝する。同研究所の藤田真二博士、東健作博士には18年の長きにわたり、採集、試料の分析にご協力を頂くとともに有益なご助言と励ましの言葉を頂いた。お二人の協力に心からお礼申し上げます。また、同研究所研究員の平賀洋之氏には流下仔アユの採集と水温測定に、浜田理香氏には餌料生物の分析にご協力いただいた。四宮陽一氏（現宇和島市役所）、新見克也氏（現矢作新報社）、田井野清也氏（現高知水産試験場）、岡慎一郎氏には試料の採集にご協力頂いた。各氏の献身的なご協力に対して厚くお礼申し上げます。また、様々な形でご支援いただいた同研究所の所員の皆さんに謝意を表す。

元長崎大学水産学部教授の千田哲資博士、京都大学大学院農学研究科の田中克教授、福井県立大学生物資源学部の青海忠久教授、愛媛大学理学部名誉教授の水野信彦博士、京都大学アジア・アフリカ地域研究科の岩田明久助教授には調査手法のご指導を頂くとともに、とりまとめに際しても有益なご助言を頂いた。ここに深く感謝の意を表す。東北大学大学院農学研究科の谷口順彦教授、高知大学農学部の山岡耕作教授、元九州大学農学部教授の北島力博士、高知大学理学部名誉教授の岡村收博士には有益なご助言と温かい励ましのお言葉を頂いた。三重大学生物資源学部の木村清志助教授には文献収集の際にご協力頂いた。東京大学海洋研究所の大矢真知子技官には、論文審査の際にご協力と温かい励ましの言葉をいただいた。各氏に心からお礼申し上げます。

四万十川下流漁業協同組合の元組合長沖田保氏、故山崎武氏、故山崎睦氏、四万十川中央漁業

協同組合の一藤貞男氏、岡本彌太郎氏、四万十川漁業協同組合連合会会長土居武夫氏、宿毛市在住の門谷進氏には試料の採集に様々な形で協力頂いた。厚くお礼申し上げます。

本研究の一部は日本生命財団研究助成費によって行われた。記して謝意を表する。

## 引用文献

- 上森千秋・高橋勇夫. 1984. アユの産卵場について、河川の正常流量に関連して、第39回農業土木学会中四国支部講演会講演要旨.
- 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. 和歌山県中部の砕波帯におけるアユ仔魚の分布. 水産増殖, 50(1): 9-15.
- 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. 1969. びわ湖のアユの発育段階と変異. ミチューリン生物学研究, 5(2): 165-172.
- 東幹夫. 1970. びわ湖における陸封型アユの変異性に関する研究 I. 発育初期の分布様式と体型変異について. 日生態誌, 20(2): 63-76.
- 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 II. 集団の分化と諸変異について. 日生態誌, 23(3): 126-139.
- 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 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. 1973c. 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.
- Bailey, K.M. & E.D. Houde. 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and recruitment problem. *Adv. Mar. Biol.*, 25: 1-83.
- 中央水産研究所黒潮研究部. 2000. 潮岬以西の黒潮内側沿岸海域の環境変動, -1999年-2000年の10 m 水温偏差および消散係数偏差-. 平成12年度第2回中央ブロック長期漁漁況予報会議海況分科会資料.
- Derickson, W.K. & K.S. Price, Jr. 1973. The fishes of the shore zone of Rehoboth and Indian River Vay, Delaware. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 102(3): 552-562.
- 江草周三. 1950. マボラの後期稚魚期に於ける食性に関する二三. 日水誌, 15(11): 715-720.
- 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.
- 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.
- Fujita, S., I. Kinoshita, I. Takahashi & K. Azuma. 1988. Seasonal occurrence and food habits of larvae and juveniles of two temperate basses in the Shimanto estuary, Japan. *Japan. J. Ichthyol.*, 35(3): 365-370.
- Fujita, S., I. Kinoshita, I. Takahashi & K. Azuma. 2002. Species composition and seasonal occurrence of fish larvae and juveniles in the Shimanto Estuary, Japan. *Fisheries Sci.*, 68(2): 364-370.
- 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.
- 伏木省三・前川敏治・岩井寿夫. 1981. アユの成熟に対する春季長日処理の効果に関する研究, 成熟促進親魚, 自然日長飼育親魚から得られた卵ならびに孵化仔魚の特性比較. 滋賀水試研報, 35: 83-93.
- 浜田理香・木下泉. 1988. 土佐湾砕波帯に出現するアユ仔稚魚の食性. 魚雑, 35(3): 382-388.
- 原田滋雄・木下泉・大美博昭・田中克. 1999. 由良川河口域周辺におけるカマキリ *Cottus kazika* 仔稚魚の分布および移動. 魚雑, 46(2): 91-99.
- Hasegawa, S., T. Hirono, N. Kuniya, Y. Abe & K. Suzuki. 1983. Seawater adaptability of anadromous and landlocked forms of the ayu *Plecoglossus altivelis*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 49(4): 569-575.
- 林幹夫・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. *Bull. Mar. Sci. Fish. Kochi Univ.*, 10: 88-92.
- 日比野学・上田拓史・田中克. 1999. 筑後川河口域におけるカイアシ類群集とスズキ仔稚魚の摂餌. 日水誌, 65(6): 1062-1068.
- 平本喜久夫. 1973. 九十九里沿岸域のシラウオ分布調査. 千葉水試試験調査報告, 32: 1-22.
- 平野克己. 1995. 放流効果. pp. 18-46. アユ資源管理指針策定事業調査報告書. 宮崎県・延岡市・宮崎大学, 延岡.
- 堀木信男. 1988. 和歌山県沿岸域における稚アユの生態. 水産増殖, 35(4): 229-235.
- 堀田秀之. 1953. 海産稚鮎の生態について. 魚雑, 3(1): 15-20.

- Houde, E.D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.*, 2: 17-29.
- Houde, E.D. & C.E. Zastrow. 1993. Ecosystem-and taxon-specific dynamic and energetics properties of larval fish assemblages. *Bull. Mar. Sci.*, 53(2): 290-335.
- 兵藤則行・関泰夫・小山茂生・片岡哲夫・星野正邦. 1984. 海産稚仔アユに関する研究 - I, 仔アユの降下状況について. *新潟内水試調査研究報告*, 11: 41-50.
- 兵藤則行・関泰夫. 1985. 海産稚仔アユに関する研究 - II, 流下仔アユの生残に及ぼす絶食の影響 (1). *新潟内水試調査研究報告*, 12: 15-22.
- 兵藤則行・小山茂生. 1986. 海産稚仔アユに関する研究 - III, 遡上稚アユの日齢とそのふ化日について. *新潟内水試調査研究報告*, 13: 1-7.
- 兵藤則行・小池利通・星野正邦・鈴木惇悦. 1988. 海産稚仔アユに関する研究 - V, 遡上稚アユの日齢とそのふ化日について (2). *新潟内水試調査研究報告*, 14: 1-5.
- 井口恵一郎. 1996. アユの生活史戦略と繁殖. pp. 42-77. *in* 桑村哲生・中嶋康裕, 編. *魚類の繁殖戦略1*. 海游舎, 東京.
- Iguchi, K. 1996. Size-specific spawning pattern in ayu, *Plecoglossus altivelis*. *Ichthyol. Res.*, 43(3): 193-198.
- 井口恵一郎. 2001. 個体から集団レベルの適応: アユ. pp. 43-64. *in* 後藤晃・井口恵一郎, 編. *水生生物の卵サイズ*. 海游舎, 東京.
- Iguchi, K. & N. Mizuno. 1990. Diel changes of larval drift among amphidromous gobies in Japan, especially *Rhinogobius brunneus*. *J. Fish Biol.*, 37: 255-264.
- Iguchi, K. & M. Yamaguchi. 1994. Adaptive significance of inter-and intrapopulational egg size variation in ayu *Plecoglossus altivelis*. *Copeia*, 1994(1): 184-190.
- 井口恵一郎・伊藤文成. 1998. ネイティブなアユが子孫を残せる川. pp. 131-144. *in* 森誠一, 編. *魚から見た水環境 - 復元生態学に向けて / 河川編 -*. 信山社サイテック, 東京.
- 稲葉左馬吉・和田吉弘. 1965. 仔アユ降下に関する予察調査. *木曾三川河口資源調査報告*, 2: 245-254.
- 稲葉左馬吉・和田吉弘. 1967a. 長良川におけるアユの産卵から仔アユの降下まで - V, 卵の人工孵化の研究と仔アユについて. *木曾三川河口資源調査報告*, 3: 25-36.
- 稲葉左馬吉・和田吉弘. 1967b. 長良川におけるアユの産卵から仔アユの降下まで - VI, 環境変化に対する仔アユの抵抗性, 選好性, 順応性. *木曾三川河口資源調査報告*, 3: 37-48.
- 石田力三. 1962. アユの産卵生態 - III, 産卵場の水深と産卵魚の体型. *日水誌*, 28(4): 339-404.
- 石田力三. 1964. アユの産卵生態 - VI, 産卵水域と産卵場の地形. *日水誌*, 30(6): 478-485.
- 石田力三. 1967. アユの産卵生態 - V, 産卵場の構造. *淡水研報*, 17(1): 7-19.
- 石田力三. 1988. アユその生態と釣り, アユのすべてがわかる本. つり人社, 東京, 162 pp.
- 伊藤隆・鈴木良治. 1965. アユ種苗の人工生産に関する研究-X, 人工孵化仔魚の初期生残に対する日光照度の影響. *木曾三川河口資源調査報告*, 2: 915-942.
- 伊藤隆・岩井寿夫・古市達也・鈴木惇悦. 1965. アユ種苗の人工生産に関する研究-XIII, 飼育池におけるアユ仔魚の分布・行動・摂餌活動および消化管食物量の日周変化. *木曾三川河口資源調査報告*, 2: 971-1022.
- 伊藤隆・岩井寿夫・古市達也. 1967a. アユ種苗の人工生産に関する研究-XXXIII, 人工養殖アユの早期採卵ならびに完全人工養殖試験. *木曾三川河口資源調査報告*, 4: 359-501.
- 伊藤隆・岩井寿夫・古市達也. 1967b. アユ種苗の人工生産に関する研究-LI, 飼育仔魚の塩分濃度に対する抵抗性. *木曾三川河口資源調査報告*, 4: 1153-1162.
- 伊藤隆・岩井寿夫・古市達也. 1968. アユ種苗の人工生産に関する研究-LXI, アユの人工孵化仔魚の生残に対する水温の影響. *木曾三川河口資源調査報告*, 5: 571-584.
- 伊藤隆・富田達也・岩井寿夫. 1971a. 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.
- 伊藤隆・富田達也・岩井寿夫. 1971b. アユ種苗の人工生産に関する研究-LXXIV, 人工ふ化仔魚の絶食生残に対する塩分濃度および水温の影響. *アユの人工養殖研究* 1: 143-163.
- 伊藤隆・富田達也・岩井寿夫. 1971c. アユ種苗の人工生産に関する研究-LXXV, 人工ふ化仔魚の初期生残および成長に対する飼育水の塩分および水温の影響. *アユの人工養殖研究*, 1: 165-185.
- 伊藤猛夫. 1990. 四万十川の自然環境. pp. 25-102. *in* 伊藤猛夫, 編. *四万十川しぜん・いきもの*. 高知市民図書館, 高知.
- 伊藤猛夫・二階堂要・鮫島徳三・桑田一男. 1962. 吉野川水系のアユを主とした魚類の生態と漁獲量の推定. 徳島県内吉野川水系漁業実態共同調査会. 127 pp.
- 伊藤猛夫・二階堂要・野田一郎・榎原真悟. 1965. のぼりアユの生態 II. *木曾川水系調査報告*, 1: 51-78.
- 岩井寿夫. 1977. アユの流速反応に関する研究. *三重大水研報*, 4: 93-105.
- Kashiwagi K., T. Iwai, H. Yamamoto & Y. Sokabe. 1986.



- Effect of temperature and salinity on egg hatch of ayu *Plecoglossus altivelis*. Bull. Fac. Fish. Mie Univ., 13: 17-24.
- 片野修. 1998. ナマズはどこで卵を産むのか, 川魚たちの自然誌. 創樹社, 東京. 225 pp.
- 加藤孝・田原恒男・高江重雄. 1962. 遡上稚鮎の生態に関する研究 - I, 那賀川に於ける鮎の遡上と環境要因について. 徳島水試事報 (昭和33-36年度): 106-109.
- 加藤孝・高江重雄. 1962. 遡上稚鮎の生態に関する研究 - II, 吉野川第十樋門に於ける鮎の遡上について. 徳島水試事報 (昭和33-36年度): 110-114.
- 川村軍蔵・向井幸則・太田開之. 1983. アユ, オイカワ仔魚の眼の遊離感丘の形態および流水中の行動. 日水誌, 49(10): 1527-1532.
- Kawamura, G. & Y. Mukai. 1984. Change in the visual threshold with development of rods in ayu *Plecoglossus altivelis*. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 50(12): 2133.
- 河村功一・細谷和海. 1991. 改良二重染色法による魚類透明骨格標本の作製. 養殖研報, 20: 11-18.
- Kawanabe, H. 1958. On the significance of the social structure for the mode of density effect in the salmon-like fish, "ayu", *Plecoglossus altivelis*. Temminck et Schlegel. Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto, Ser. B, 25: 171-180.
- 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): 141-151.
- 茅根創・波利井佐起・山野博哉・田村正行・井出陽一・秋元不二雄. 1999. 琉球列島石垣島白保・川平の定測線における1998年白化前後の造礁サンゴ群集被度変化. 日本サンゴ礁学会誌, 1: 73-82.
- 木村閔男. 1953. アユ卵の自然及び実験室内での孵化と光線の関係について. 水産増殖, 1(3/4): 36-39.
- Kimura, S., M. Okada, T. Yamashita, I. Taniyama, T. Yodo, M. Hirose, T. Sada & F. Kmura. 1999. Eggs, larvae and juveniles of the fishes occurring in the Nagara River Estuary, central Japan. Bull. Fac. Bioresources, Mie Univ., 23: 37-62.
- 木下泉. 1984. 土佐湾の碎波帯における仔稚魚の出現. 海洋と生物, 6(6): 409-415.
- 木下泉. 1993. 砂浜海岸碎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.
- Kinoshita, I., S. Fujita, I. Takahashi & K. Azuma. 1988. Occurrence of larval and juvenile Japanese snook, *Lates japonicus*, in the Shimanto estuary, Japan. Japan. J. Ichthyol., 34(4): 462-467.
- Kinoshita, I. & M. Tanaka. 1990. Differentiated spatial distribution of larvae and juveniles of the two sparids, red and black sea bream, in Shijiki Bay. Nippon Suisan Gakkaishi, 56(11): 1807-1813.
- 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. 日水誌, 64(5): 822-829.
- 高知県河川課. 1979. 高知県の河川. 高知県, 高知. 359 pp.
- 小牧博信. 1996. マダイ仔稚魚の成長・発育に及ぼす水温の影響について. 水産増殖, 44(1): 99-104.
- 小山長雄. 1978. アユの生態. 中公新書, 中央公論社, 東京. 176 pp.
- 小山長雄・滝沢達夫・荒井優実・伴野正利. 1965a. アユの行動と環境 - VI, 仔・稚アユの遊泳力. 木曾三川河口資源調査報告, 2: 135-170.
- 小山長雄・滝沢達夫・荒井優実・大塚亜善・北川幹夫・近藤芳雄・伴野正利. 1965b. アユの行動と環境 - X, ダムおよび魚道におけるアユの生態. 木曾三川河口資源調査報告, 2: 203-244.
- 久宝雅史. 1959. 河川工学. 森北出版, 東京. 276 pp.
- 栗原康. 1988. 生態学の論理と生態系の保全と活用. pp. 291-305. in 栗原康, 編. 河口・沿岸域の生態とエコテクノロジー. 東海大学出版会, 東京.
- 楠田理一. 1963. 海産稚アユの遡上生態 - I, 大雲川における遡上群の季節的变化. 日水誌, 29(9): 822-827.
- 松原喜代松. 1965. サケ・マス類とその近縁種. pp. 452-529. 魚類学 (下). 水産学全集19. 恒星社厚生閣, 東京.
- 松井魁. 1940. 鮎の抱卵数について. 水研誌, 35(12): 330-331.
- 松井魁. 1986. 鮎. 法政大学出版局, 東京. viii+288 pp.
- 松宮義晴・上之園修一・田中克・代田昭彦・山下輝昌. 1981. 有明海筑後川河口域におけるスズキ稚魚に関する研究 - I, 河川域における分布と現存量. 水産海洋研報, 38: 6-13.
- Matsumiya, Y., T. Mitani & M. Tanaka. 1982. Changes in distribution pattern and condition coefficient of the juvenile Japanese sea bass with the Chikugo River ascending. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 48(2): 129-138.
- 松宮義晴・田中克. 1984. 有明海におけるスズキ仔稚魚の河川遡上生態. 海洋と生物, 6(5): 348-354.
- Matsumiya, Y., H. Matsumoto & M. Tanaka. 1985. Ecology of ascending larval and early juvenile Japanese sea bass in the Chikugo River. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 51(12): 1955-1961.
- Matsuoka, M. 1987. Development of the skeleton tissues and skeletal muscles in the red sea bream. Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab., 65: 1-114.
- 松山倫也・松浦修平. 1984. 琵琶湖産コアユの多回産卵現象. 日水誌, 50(2): 183-187.
- McLusky, D.C. 1999. エスチャリーの生態学 (中田喜

- 三郎訳). 生物研究社, 東京, 246 pp.
- Methot, R.D. 1983. Seasonal variation in survival of larval northern anchovy, *Engraulis mordax*, estimated from the age distribution of juveniles. *Fish. Bull.*, 81(4): 741-570.
- 水野信彦. 1980. 中流域 (アユ漁場) での河川改修の問題点と改善策. *淡水魚*, 6: 1-48.
- 水野信彦・川那部浩哉・宮地伝三郎・森主一・児玉浩憲・大串竜一・日下部有信・古屋八重子. 1958. 川の魚の生活, I コイ科4種の生活史を中心に. 京大理生生態学研究業績, 81: 1-48.
- 水谷英志. 1975. 各種魚類による流下アユ仔魚の食害 (I), 実験人工河川の河口域に棲息する魚類の胃内容物について. *滋賀水試研報*, 27: 23-25.
- 水谷英志. 1976. 各種魚類による流下アユ仔魚の食害 (II), 実験人工河川河口域と姉川の産卵場附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・田沢茂・大野喜弘. 1978a. アユの産卵から流下仔魚までの生残率について. *滋賀水試研報*, 30: 26-30.
- 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-III, 芦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. 1978c. 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.
- 森誠一. 1997. 魚類にとっての温暖化. *in* 堂本暁子・岩槻邦男, 編. pp. 226-253. 温暖化に追われる生き物たち. 築地書館, 東京.
- Mori, T. 1937. The pelagic Copepoda from the neighboring waters of Japan. *Yokendo, Tokyo*. 150pp., 80 pls.
- 森山貴光・佐伯昭. 1996. 四万十川におけるアユの産卵並びに仔魚の流下について. *高知内水漁セ業務報告*, 5: 59-70.
- Moser, H.G. 1996. Principles and terminology. pp. 27-44 *in* H. G. Moser, ed. *The early stages of fishes in the California Current region*. *CalCOFI Atlas*, 33. Allen Press, Kansas.
- 中村俊六. 1993. 河川の人工化に伴う生態環境. pp. 155-160. *in* 玉井信行・水野信彦・中村俊六, 編. *河川生態環境工学*. 東京大学出版会, 東京.
- 中野宗治・水野復一郎・島津忠秀・徳永英松. 1937. 「あゆ」仔魚の水温に対する抵抗試験. *水産試験場報告*, 8: 89-97.
- 中田英昭. 1994. 輸送. pp. 72-82. *in* 田中克・渡邊良朗, 編. *魚類の初期減耗研究*. 水産学シリーズ98, 恒星社厚生閣, 東京.
- 西田陸. 1979. アユの産卵. *淡水魚*, 5: 28-36.
- Nishida, S. 1985. Taxonomy and distribution of the family Oithonidae (Copepoda, Cyclopoida) in the Pacific and Indian Oceans. *Bull. Oc. Res. Inst. Univ. Tokyo*, 20: 1-167.
- 西森克浩・岸田達・松田裕之. 1992. 琵琶湖産アユの漁況予測. *日水誌*, 58(4): 653-657.
- Nixon, S.W. 1988. Physical energy inputs and the comparative ecology of lake and marine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.*, 33(4) part 2: 1005-1025.
- Noichi, T., T. Noichi, & T. Senta. 1997. Comparison of age, morphology and osteology by birth months of larval Japanese flounder setting at Yanagihama beach, Nagasaki Prefecture, Japan. *Fisheries Sci.*, 63(2): 169-174.
- 落合明・榎田普・谷口順彦. 1973. 四万十川の生物相に関する総合的研究 (高知県中村市委託調査報告書), 中村市. 44 pp.
- 小川良徳, 松浦秀喜, 山本武人. 1967. 相模湾における海産稚アユに関する研究 - I. 木曾三川河口資源調査報告, 4: 175-190.
- 大美博昭. 2002. 若狭湾由良川河口域における仔稚魚の生態. pp. 91-102. *in* 田中克・木下泉, 編. *スズキと生物多様性, 水産資源生物学の新展開*. 水産学シリーズ131, 恒星社厚生閣, 東京.
- 太田太郎. 2002. 耳石による回遊履歴追跡. pp. 91-102. *in* 田中克・木下泉, 編. *スズキと生物多様性, 水産資源生物学の新展開*. 水産学シリーズ131, 恒星社厚生閣, 東京.
- 岡慎一郎・徳永浩一・四宮明彦. 1996. 奄美大島住用湾の碎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.
- 岡部正也・西山勝・佐伯昭. 1999. 新品種作出基礎技術開発事業, アユの高水温耐性系統作出技術の開発試験. *高知内水漁セ事報*, 8: 42-51.
- 岡村収・為家節弥. 1977. 四万十川の魚類. pp. 179-202. *in* 四万十川水系の生物と環境に関する総合調査, 高知県.
- 奥田節夫. 1996. 感潮河川における流れと塩分分布. pp. 47-83. *in* 西條八東・奥田節夫, 編. *河川感潮域*. 名古屋大学出版会, 名古屋.
- 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.
- 大野正夫. 1990. 河口域に生育する海藻・海草類. pp. 131-148. *in* 伊藤猛夫, 編. *四万十川しぜん・いきもの*. 高知市民図書館, 高知.
- 大野正夫・高橋勇夫. 1988. 高知県下・四万十川に生育するスジアオノリの分布域について. *高知大海洋研セ研報*, 10: 45-54.
- 大野正夫・水谷里香・田井野清也・高橋勇夫. 1999. 四万十川に生育するスジアオノリの生態. *高知大*

- 海生七研報, 19: 27-35.
- Otake, T. & K. Uchida. 1998. Application of otolith microchemistry for distinguishing between amphidromous and non-amphidromous stocked ayu, *Plecoglossus altivelis*. Fisheries Sci., 64(4): 517-521.
- Pacheco, A.L. & G.C. Grant. 1965. Studies of the early life history of Atlantic menhaden in estuarine nurseries. Part-1 Seasonal occurrence of juvenile menhaden and other small fishes in tributary creek of Indian River, Delaware, 1957-58. U.S. Fish and Wildlife Service Spec. Sci. Rep. Fish., 504: 1-11.
- Pepin, P. 1989. Using growth histories to estimate larval fish mortality rates. Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer., 191: 324-329.
- Perez, R., M. Tagawa, T. Seikai, N. Hirai, Y. Takahashi & M. Tanaka. 1999. Developmental changes in tissue thyroid hormones and cortisol in Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus* larvae and juveniles. Fisheries Sci., 65(1): 91-97.
- Pritchard, D.W. 1967. What is an estuary: a physical view point. pp. 3-5. in Lauff, G. H., ed. Estuaries. American Association for the Advancement of Science, Publication No. 83.
- Russell, D.J. & R.N. Garrett. 1983. Use by juvenile barramundi, *Lates calcarifer* (Bloch), and other fishes of temporary supralittoral habitats in a tropical estuary in northern Australia. Aust. J. Mar. Freshwater Res., 34: 805-811.
- 齊藤勉・玉井一壽・坂本久雄. 1999. 潮岬以西の黒潮内側沿岸海域の環境変動, 1964年-1997年の10m 水温偏差および消散係数偏差. 中央水研黒潮研究部, 高知. 141 pp.
- 酒井治己・桂和彦・平田龍善・後藤晃. 1991. 北海道産両側回遊型アユの多回産卵. 北大水産彙報, 42(2): 39-45.
- Saruwatari, T. 1995. Temporal utilization of a brackish water lake, Lake Hinuma, as a nursery ground by amphidromous ayu, *Plecoglossus altivelis* (Plecoglossidae) larvae. Env. Biol. Fishes, 43: 371-380.
- 澤田宣雄・中賢治・里井晋一・田沢茂・水谷英志・橋本桂樹. 1992. 湖産アユ仔稚魚の生態に関する研究. 滋賀水試研報, 42: 15-26.
- Secor, D.H., T. Ohta, K. Nakayama & M. Tanaka. 1998. Use of otolith microanalysis to determine estuarine migrations of Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus* distributed in Ariake Sea. Fisheries Sci., 64(5): 740-743.
- Seikai, T., J.B. Tanangonan & M. Tanaka. 1986. Temperature influence on larval growth and metamorphosis of the Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* in the laboratory. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 52(6): 977-982.
- 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.
- 千田哲資. 1967a. 稚アユの海中における分布と河川遡上. 沿岸海洋研究ノート, 6(1): 8-12.
- 千田哲資. 1967b. 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査報告, 3: 93-111.
- Senta, T. & I. Kinoshita. 1985. Larval and juvenile fishes occurring in surf zones of western Japan. Trans. Am. Fish. Soc., 114: 609-618.
- 白石芳一・竹谷月江. 1957. アユ文献目録. 淡水水研業績, 45. 102 pp.
- 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.
- 白石芳一・鈴木規夫. 1962. アユの産卵生態に関する研究. 淡水研報, 12(1): 83-107.
- 杉本隆成. 1981. 河口生態系における物理環境-研究の現状と問題点-. 水産海洋研報, 38: 103-108.
- 鈴木順. 1942a. 静岡県吉田村地先のシラスアユに就いて. 水産研究誌, 37(1): 12-17.
- 鈴木順. 1942b. シラス鮎及び溯上稚鮎の食餌. 水産研究誌, 37(2): 35-38.
- 鈴木敬二. 1991. 続狩野川の不思議. pp. 107-109. in 鮎釣り'91. つり人社, 東京.
- 首藤伸夫. 1988. 治水・利水と生物環境. pp. 251-259. in 栗原康, 編. 河口・沿岸域の生態とエコテクノロジー. 東海大学出版会, 東京.
- 田畑和男・柄多哲. 1979. アユ種苗生産技術の検討-V, 卵およびふ化仔魚の高水温耐性と卵質との関係について. 兵庫水試研報, 19: 39-42.
- 立原一憲・木村清朗. 1991a. 池田湖産陸封アユの卵内発生と仔・稚魚の成長に伴う形態変化. 日水誌, 57(5): 789-795.
- 立原一憲・木村清朗. 1991b. 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.
- 田子泰彦. 1999. 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. 2002a. 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. 2002b. 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. 2002c. 富山湾の湾奥部で成育したアユ稚魚の河川への回遊遡上. 日水誌, 68(4): 554-563.
- 田井野清也・高橋勇夫・藤田真二・新見克也・平賀洋之. 1998. 四万十川河口域に生育するコアママの

- 生態の特徴. 平成10年度日本水産学会春季大会講演要旨集.
- 高橋剛一郎. 1988. 溪流環境の保全に関する砂防学的研究. 北大農演習林研報, 45(2): 371-453.
- 高橋勇夫. 1997. アユは生き残るか, 知られざる半生と資源保護. 矢作川研究, 1: 221-235.
- 高橋勇夫. 1999. 四万十川の河口域で暮らすアユ仔稚魚. 流域圏 (四万十) 学会誌, プレビュー号: 66-72.
- 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.
- 高橋勇夫・新見克也. 1998. 矢作川におけるアユの生活史-I, 産卵から流下までの生態. 矢作川研究, 2: 225-245.
- 高橋勇夫・新見克也. 1999. 矢作川におけるアユの生活史-II, 遡上から産卵・流下までの生態. 矢作川研究, 3: 247-267.
- 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* in the Shimanto Estuary and adjacent coastal waters. *Fisheries Sci.*, 65(2): 206-211.
- Takahashi, I., K. Azuma, S. Fujita, & H. Hiraga. 2000. Difference in larval and juvenile development among monthly cohorts of ayu, *Plecoglossus altivelis*, in the Shimanto River. *Ichthyol. Res.*, 47(4): 385-391.
- 高橋勇夫・東健作・平賀洋之. 2002a. 四万十川におけるアユの産卵場と産卵期. 四万十・流域圏学会誌, 2(1): 17-20.
- Takahashi I., K. Azuma, S. Fujita & I. Kinoshita. 2002b. 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): 348-444.
- 高松史郎. 1964. 伊勢湾における海産稚アユの生態. 木曾三川河口資源調査報告, 1: 17-23.
- 高松史郎. 1967. 伊勢湾における海産稚アユの生態 II, 1965年11月-1966年5月の分布. 木曾三川河口資源調査報告, 3: 81-92.
- 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.
- Takizawa, K., T. Takami, H. Ohashi & S. Murata. 1999. On the assessment of biomass production of intensively raised larval and juvenile ayu *Plecoglossus altivelis*. *Fisheries Sci.*, 65(4): 503-506.
- 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, 恒星社恒星閣, 東京.
- Tanangonan, J.B., M. Tagawa, M. Tanaka, & T. Hirono. 1989. Changes in tissue thyroxine level of metamorphosing Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* reared at different temperatures. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55(3): 485-490.
- 谷口順彦. 1989. アユの一生, その生活史. pp. 9-37. in 土佐のアユ. 高知県内水面漁連, 高知.
- 谷崎鱗海. 1966. 遡上アユの漁獲量と遡河期の水温. 生理生態, 14: 33-38.
- 富田恒男・井上寿・小味山太一・内野憲・西岡純・東幹夫・新庄寿彦・杉下多朔. 1979. あゆ種苗生産開発試験事業報告. 京都府. 26 pp.
- 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.
- 塚本勝巳. 1989. 仔稚魚の成長. pp. 239-289. in 隆島史夫・羽生功, 編. 水族繁殖学. 緑書房, 東京.
- 塚本勝巳. 1990. 海におけるアユの生態と資源. 水産増殖, 38(2): 208-209.
- 塚本勝巳. 1991a. 魚類の初期減耗過程とそのメカニズムに関する標識放流実験. pp. 105-118. in 田中克, 編. 魚類の初期発育. 水産学シリーズ83, 恒星社恒星閣, 東京.
- 塚本勝巳. 1991b. 長良川・木曾川・利根川を流下する仔アユの日齢. 日水誌, 57(11): 2013-2022.
- 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. 北大図書刊行会, 札幌.
- 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 the land-locked 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. Am. Fish. Soc, Bethesda, Maryland, USA. 京. 82 pp.
- 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, 50: 47-57.
- 和田吉弘. 1973. 幼アユの生態と飼育について. 岐阜大教生物学教室, 岐阜. 33 pp.
- 和田吉弘・稲葉左馬吉. 1967. 長良川におけるアユの産卵から仔アユの降下まで - IV, 仔アユの降下量. 木曾三川河口資源調査報告, 3: 17-23.
- 渡辺健一・岡崎孝博. 1999. 徳島県沿岸のイサキの年齢と成長. 水産増殖, 47(3): 349-353.
- 渡辺健一・岡崎孝博. 2000. 徳島県牟岐大島周辺におけるイサキの成熟および産卵期. 日水誌, 66(4): 631-638.
- 渡邊良朗. 1994. 減耗率推定法. pp. 34-46. in 田中克・渡邊良朗, 編. 魚類の初期減耗研究. 水産学シリーズ 98, 恒星社厚生閣, 東京.
- Weinstein, M.P. 1979. Shallow marsh habitats as primary nurseries for fishes and shellfish, Cape Fear River, North Carolina. Fish. Bull., 77(2): 339-357.
- 山路勇. 1984. 日本海洋プランクトン図鑑, 第3版. 保育社, 大阪. 328pp.
- 山路勇・高松史郎・平井久男. 1965. 海産稚仔アユの食性. 木曾三川河口資源調査報告, 2: 533-540.
- 山路勇・高松史郎・平井久男. 1967. 海産稚仔アユの食性 II. 木曾三川河口資源調査報告, 3: 171-198.
- 山本聡. 2001. 千曲川における資源尾数と放流効果. pp. 24-25. in アユ資源研究会研究発表報告書 (平成12年度), 全国湖沼河川養殖研究会アユ資源研究会.
- 山本祥一郎. 2001. 孵化日と生活史変異: イワナ. pp. 87-102. in 後藤晃・井口恵一郎, 編. 水生生物の卵サイズ. 海游舎, 東京.
- 山崎幸夫. 1986. 海産アユ仔稚魚の摂餌生態に関する研究. 修士論文, 東京大学, 東京, 75 pp.
- 山崎幸夫・塚本勝巳・望月賢二・大竹二雄・石田力三・沖山宗雄・梶原武. 1986. 河川流下仔アユの減耗, 耳石標識仔魚の放流実験. 1986年度日本水産学会春季大会講演要旨.
- Yoklavich M.M. & K.M. Bailey. 1990. Hatching period, growth and survival of young walleye pollock *Theragra chalcogramma* as determined from otolith analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser., 64: 13-23.
- 横手方. 1978. アユに関する文献集 I. 淡水区水研資料, 淡水区水研, 東京. 112 pp.
- 横手方. 1984. アユに関する文献集 II. 東海区水研, 東