

博士論文

四万十川におけるテナガエビ属 3 種の
生態学的研究

令和 2 年 3 月

高知大学大学院総合人間自然科学研究科
黒潮圏総合科学専攻

平賀洋之

四万十川におけるテナガエビ属 3 種の
生態学的研究

Ecological study on three *Macrobrachium* species
in the Shimanto River, Japan

平賀洋之

Hiroyuki Hiraga

2020

目次

Summary	1
緒言	5
I 漁獲状況	8
1 材料と方法	8
1. 入荷量に関する資料収集	8
2. 漁獲物の入手と同定・計測	8
2 結果	10
1. 市場の入荷量	10
2. 漁獲物の組成とサイズ	11
3 考察	13
II 底生期	15
1 材料と方法	15
1. 調査時期と地点	15
2. 方法	16
2 結果	17
1. 調査時の水温・塩分等	17
2. 分布	19
3. サイズ	22
4. 抱卵雌の出現状況	28
3 考察	32
1. 分布の種間差とその要因	32
2. 加入期間と加入群の成長	33
3. 繁殖の期間, 場所およびサイズ	35
III 浮遊期	38
1 材料と方法	39
1. 流下	39
2. 汽水域における分布	40
2 結果	42
1. 流下状況	42
2. 汽水域における幼生の水平・鉛直分布	47
3 考察	51
1. 幼生の流下生態	51

2. 汽水域にける幼生の分布生態.....	52
IV 総合考察.....	55
1 テナガエビ属3種の生態的相違点とその意義.....	55
2 テナガエビ属の生活史と資源変動との関係.....	56
要約.....	59
謝辞.....	63
引用文献.....	64

Figures 1–34

Tables 1–3

Summary

Ecological study on three *Macrobrachium* species in the Shimanto River, Japan

Hiroyuki Hiraga

Macrobrachium formosense (hereinafter *Mfo*) and *M. japonicum* (hereinafter *Mja*) are distributed from the Kanto to the Okinawa region, and *M. nipponense* (hereinafter *Mni*) is distributed from the Tohoku to the Kyushu region; all three coexist in the Shimanto River. They are important species for inland waters fisheries in Japan. The catch of *Macrobrachium* prawns in Japan has decreased, especially in the Shimanto River, where it has decreased significantly. It is important to understand the life history of *Macrobrachium* prawns to better implement the recovery and management measures of these resources. However, little research has been conducted on the life history of the three species of *Macrobrachium* prawn in the Shimanto River. Furthermore, there are also no reports on their ecology in rivers where they coexist. To clarify the relationship between life history and resource fluctuations in *Macrobrachium* prawns, the life histories of the three species found in the Shimanto River were investigated and compared in this study.

1. Fishing condition

Catch data of *Macrobrachium* prawns from 1996 to 2018 were obtained from the markets of the middle and lower reaches of the Shimanto River. In addition, I examined the species composition and size of the prawns caught using funnel traps in the downstream freshwater bodies from July to October 2015.

The catches in each year were higher in the lower reaches than in the middle reaches and declined almost consistently in both since 2009. In 2018, the catches in the middle and lower reaches were 2% and 16% of those in 2009, respectively. The monthly mean catches in the middle and lower reaches were highest in June–July and July, respectively.

Mfo, *Mja*, and *Mni* accounted for 80.5%, 19.4%, and 0.1%, respectively, of the total number of prawns caught using funnel traps. This result indicates that *Macrobrachium* prawn resources fluctuated by the amount of *Mfo*. Most individuals of *Mfo* and *Mja* are 8 mm or more in carapace length (CL).

The proportions of males in both species were more than 75%.

2. Benthic period

The distribution, growth, and incubation conditions were investigated by monthly skin-diving observations and collections for one year at a total of 11 stations.

The upper limits of distribution for *Mja*, *Mfo*, and *Mni* were 83, 54, and 28 km from the river mouth, respectively. It was suggested that these limits were determined by the substratum, reach type, and gradient. *Mja* mainly inhabited riffles, and the other two species inhabited pools. The interspecific differences in habitat seemed to be affected by the morphological differences. The mean annual density of *Macrobrachium* prawns was 1.77 indi./m², of which *Mfo* accounted for 63%, *Mja* for 31%, and *Mni* for 6%. The densities of *Mfo* and *Mja* increased from June to October and June to December, respectively, and then decreased toward May. The density of *Mni* was relatively high in June, July, and October, while there was no clear trend in the monthly change in density.

The ratios of males were 51%, 37%, and 53% for *Mfo*, *Mja*, and *Mni*, respectively. These ratios differed from those of the catch, in which males accounted for more than 75%. The ratios of males of the three species were higher at larger sizes. However, the size at which the ratios of males began to increase was larger in *Mja* than in the other species. The recruitment size of juvenile prawns began at around 6 mm CL in the late summer, and hardly changed until the next spring. One month later, just before the incubation period, the size of juvenile prawns increased to approximately 10–14 mm CL. At this time, the proportion of individuals larger than a grown juvenile prawn was higher in *Mja* than in the other two species. The proportions of larger individuals of *Mfo* and *Mja* were higher in the upstream, but that of *Mni* was higher in the downstream.

The main incubation periods of the three species were approximately between June and September, while the proportion of ovigerous females in May was higher in *Mja* than in the other two species. Females with eggs close to hatching occurred almost throughout the distribution area for *Mfo* and *Mja*. However, ovigerous females of *Mni* occurred only in brackish waters and few were found with eggs close to hatching. In the incubation periods, *Mfo* females were distributed in lower reaches at a higher density only in July after flooding. This result suggest that females moved downstream from June to July, and then moved upstream. The proportion of ovigerous females with CLs of less than 16 mm was higher in *Mfo* (90%) and *Mni* (96%) than in *Mja* (62%).

3. Planktonic period

To examine the larval downstream migration, I carried out regular sampling at one station in freshwaters from June to September and 24 h continuous sampling at three stations in fresh and brackish waters in August. The larval distribution in brackish waters was examined at five stations at flood and ebb tides in August by horizontal discrete sampling and vertical observations of flow direction and velocity, water temperature, and salinity.

All larvae collected by regular sampling were at the first zoeal stage. The estimated mean number of larvae drifting downstream at 15 km from the river mouth during the regular sampling period was 1,355 indi./sec, of which *Mfo* accounted for 29%, *Mja* for 70%, and *Mni* for 1%. Almost all larvae obtained during the 24 h sampling were at the first zoeal stage. The mean densities of larvae in freshwaters during the 24 h sampling were 1.03 indi./m³ at 34 km from the river mouth and 5.23 indi./m³ at 15 km from the river mouth. *Mja* accounted for more than 90% of larvae collected in freshwaters, while *Mni* was not observed. The mean density in the brackish waters was 2.83 indi./m³, of which *Mfo*, *Mja*, and *Mni* accounted for 54%, 36%, and 10%, respectively. These facts suggest that a large number of *Mfo* larvae hatched within 15 km of the river mouth. *Mfo* and *Mja* larvae were collected almost all day at 15 km from the river mouth, and their densities were higher at night. The yolk droplets, a source of nutrients, decreased during drifting in both species. However, larvae that absorbed it almost completely did not appear. Therefore, mortality by starvation was considered to have hardly occurred. In contrast, at 34 km, *Mja* occurred almost all day, while *Mfo* hardly occurred. Although this fact suggests that *Mja* drifted downstream for a longer time than did *Mfo*, *Mja* had relatively more yolk droplets left, even at 15 km. *Mja* was thought to be able to drift longer distances and for a longer time by delaying the absorption rate of yolk droplets.

In the survey of the distribution of larvae in brackish waters, upstream and downstream flows were observed on flood and ebb tides, respectively. The flow velocities were 0.09-0.85 kt. The water temperatures and salinities ranged from 26.0–31.2°C and 3.1–33.0 psu, respectively, and moderately mixed conditions were observed. The mean density of larvae was 3.8 indi./m³, of which *Mfo*, *Mja*, and *Mni* accounted for 60%, 34%, and 6%, respectively. These ratios almost matched the species composition of the density in the benthic period. The densities of the three species were higher inside of the river mouth than outside of it. These results suggest that the larvae stayed inside of the river mouth. The density inside of the river mouth was higher at the surface layer than at the bottom layer,

but there were few differences in the densities at each layer outside of the river mouth. Most of the collected larvae were at the first zoeal stage; larvae in the second zoeal stage occurred sporadically at low densities, but rarely appeared at or after the third zoeal stage. These results suggest that the third zoeal stage (and after) of larvae settled on the riverbed inside of the river mouth and lived epibenthic lives. However, the seventh and eighth zoeal stages of *Mni* occurred very rarely outside of the river mouth. Therefore, a proportion of the larvae is thought to grow at sea.

4. General discussion

While similarities among the life histories of the three *Macrobrachium* species were found, there were also differences in the distributions and habitats, etc., at the benthic period. Such differences lead to the divisional use of habitat and prey resources. They are considered to be functioning effectively when closely related species with similar niches coexist.

It was suggested that the catch and estuarine environmental change may affect the life history and resource fluctuations of *Macrobrachium* prawns in the Shimanto River. Regarding the catch, the sex ratio of the prawns caught was biased toward males. This therefore suggests that males may have been selectively caught as a result. Selective catches on males may lead to a decreased reproductive success rate, caused by effects such as sperm restriction, and cause decreases in resources. To ensure reproduction by large males, it is desirable to include at least the period of rapid growth and the early breeding season, April–June, in the closed season. Regarding estuarine environmental change, increased salinity because of the disappearance of the river mouth sandbar and oligotrophication because of decreased nutrient concentrations have been reported. These estuarine environmental changes may also affect the larvae of *Macrobrachium* prawns, but the presence/absence and extent of the impact are unknown. In the future, to examine the relationship between such environmental changes and the early life history of *Macrobrachium*, it is important to reveal the settlement place of third (and after) zoeal stage larvae and the environmental factors that determine those habitats.

緒言

コエビ下目テナガエビ亜科テナガエビ属 *Macrobrachium* は、漁獲対象となる淡水エビ類の大部分を占め（大野ら, 1977）、内水面漁業における重要な水産資源のひとつとなっている。本邦からは 15 種が知られており、それらの内、ミナミテナガエビ *M. formosense* およびヒラテナガエビ *M. japonicum* は関東から沖縄にかけて、テナガエビ *M. nipponense* は東北から九州にかけて分布し、残りの 12 種は九州以南または沖縄以南に分布する（吉郷, 2002; 林, 2011）。農林水産省ウェブサイト（内水面漁業生産統計調査, http://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/naisui_gyosei/index.html）によると、2003–2017 年における湖沼でのエビ類の平均漁獲量は、霞ヶ浦で 390 トンと最も多く、全体の 6 割を占め、次いで琵琶湖の 140 トンが 2 割を占める。河川では、四万十川の 16 トンが最多で全体の 3 割、筑後川の 11 トンが 2 割、長良川の 3 トンが 1 割をそれぞれ占める。霞ヶ浦（岡田・久保, 1950）や琵琶湖（山根, 1995）では、テナガエビが漁獲されているほか、四万十川では、ミナミテナガエビとヒラテナガエビも漁獲されており（大野ら, 1977）、テナガエビ属ではこれら 3 種が内水面漁業の有用種と言える。一方、前述した内水面漁業におけるエビ類の漁獲量は、全国的に減少傾向にあり、2004 年から 2017 年にかけて、湖沼では 1,044 トンから 355 トンに、河川では 113 トンから 9 トンに、それぞれほぼ一貫して減少しており、回復の兆しはみられない。特に、四万十川における漁獲量の減少が著しく、2009 年まで 30 トン以上と全国最高位にあった漁獲量は、2014 年以降には 1 トン以下にまで落ち込んでいる。今後、テナガエビ属の漁獲量回復や資源管理に向けた対策の検討・実施が必要と思われ、それに向けては、ミナミテナガエビ、ヒラテナガエビおよびテナガエビの生活史の把握が重要となる。

テナガエビ属に共通する生態的特性として、雄では雌に比べ、鉗脚が伸長してサイズが大型となる性的二型が知られている（益子, 2011）。雄の鉗脚の伸長は、配偶行動と関係しており、雄は交尾前後に雌を鉗脚で保護し、接近する他個体を排除する。これは、ガード行動と呼ばれ、その際には大型の雄ほど優位性を持つ（益子, 2011）。サイズに性差が生じる仕組みについては、同齡では雄より雌が速く大型に成長するものの、雄は雌より寿命が長いため、さらに大型となるモデルが提唱されている（益子, 2011）。また、コエビ下目の他のエビ類では、雄より雌が大型であり、カード行動はみられないことから、テナガエビ属のガード行動は、陸水域への進入に伴う雄の大型化とともに進化したと考えられている（益子, 2011）。本属の多くは両側回遊性であり（益子, 2011）、小型の卵を多数産出し（小卵多産）、淡水域で

ふ化した幼生は成育に塩分を必要とするため、河口・海域まで流下する（林, 2000）。本邦産 15 種においても、そのほとんどが両側回遊型であるが、西表島に分布する陸封型のショキタテナガエビ *M. shokitai* は大型の卵を少数産出し（大卵少産）、ふ化した幼生は流下せず、直ちに底生生活を送る（諸喜田, 1979; 林, 2000）。

前述の有用種 3 種についてみると、テナガエビは砂泥底の緩流域に生息し（上田, 1961）、少なくとも底生期を河口近くで過ごす河口集団と全生活を湖沼で送る陸封集団が知られる（益子, 2011）、河口集団は両側回遊性とされる（Suzuki and Kusamura, 1997; 吉郷, 2002; Ito *et al.*, 2003; Han *et al.*, 2011）。本種は小卵多産であるものの、卵サイズは、河口集団より陸封集団で相対的に大型であり、後者の卵サイズは内陸の集団ほど大型化する傾向にあることから、大卵少産化は分散戦略から定着戦略への転換と考えられている（益子, 2011）。さらに、本種の淡水性陸封集団では、汽水性陸封集団および河口集団に比べ、小型で成熟することが知られており、その要因として、浸透圧調節によるストレスで成長が遅れる可能性が指摘されている（Mashiko, 1983, 2000）。これら本種の繁殖生態にみられる個体群間差の内、卵サイズの差は遺伝的差異によるのに対し（Mashiko, 1992; Mashiko and Numachi, 1993）、成熟サイズは遺伝的に固定されておらず、生息環境によって可塑的に変化することが飼育試験によって確認されている（Mashiko, 2000）。一方、霞ヶ浦では、6–9 月に本種の抱卵雌がみられ、ふ化した幼生は、8 月頃から稚エビとなって加入し始めた後、翌年産卵期前の 5 月に急成長を示し、この際の成長は雌で著しい（岡田・久保, 1950）。相模川中流部では、本種の雌は生後 1 年で体長 30–40 mm、雄は 1 年で 20–30 mm 前後、2 年で 40–50 mm 前後に成長し、繁殖は主に生後 1 年の雌と 2 年以上の大型雄によって行われると考えられている（益子, 1987）。上記のほか、霞ヶ浦（岡田・久保, 1950; 位田, 1983; 酒井, 1986）、琵琶湖（小林・大野, 1957）、児島湖（小川・角田, 1986）、相模川（Mashiko, 1983）および芦田川（小川ら, 1991）における抱卵期間や抱卵サイズ、霞ヶ浦や四万十川など複数地域の試料に基づくサイズと抱卵数の関係（大野・Armada, 1999）、交尾行動（小川ら, 1981）や食性（位田, 1978）、幼生の形態（Kwon and Uno, 1969）および幼生が生残可能な塩分（今井ら, 2001）に関する知見も得られており、本種の生態に関する情報は多い。

他方、ミナミテナガエビとヒラテナガエビは両側回遊種とされ（鈴木・佐藤, 1994; 浜野ら, 2000）、河川で交尾・産卵してふ化する。四万十川では、ミナミテナガエビは河口付近から上流約 70 km までにみられ、主に淵を利用するのに対し、ヒラテナガエビは河口から約 100 km までの淡水域に分布し、瀬に生息する（上田, 1961; 大野ら, 1977; 岡村・為家,

1977). サイズと抱卵数の関係や抱卵期間については、ミナミテナガエビでは、鹿児島県八房川 (大富・中林, 1999), 四万十川 (平賀・山中, 2005), 琉球列島 (諸喜田, 1979), ヒラテナガエビでは、四万十川 (平賀・山中, 2005) と琉球列島 (諸喜田, 1979) の試料に基づく報告があるほか、八房川では、ミナミテナガエビの抱卵雌の降河を示唆する結果が得られている (大富・中林, 1999). 幼生については、形態に関する報告があるほか (諸喜田, 1970; 森実・南沢, 1971; Shy *et al.*, 1990), 両種とも、日没後の間もない時間帯に集中的にふ化することが知られている (Ideguchi *et al.*, 2007). また、山口県の西田川 (流程 4.5 km) では、両種の幼生が繁殖期間を通して流下し続けるものの、感潮域に留まらず海域に流出していることが示唆されている (浜野ら, 2005).

以上のように、四万十川では、テナガエビ属の漁獲量が著しく減少しており、その資源の回復・管理に向けては、本属の生活史の把握が重要となる。しかし、四万十川でのそれらに関する調査・研究は、ほとんどなされていない。また、全国的にみても、テナガエビに比べると、ミナミテナガエビおよびヒラテナガエビの生態に関する情報は少ないほか、3種が共存する河川でそれらを調べた報告はなく、生活史と資源変動との関係に着目した事例もない。そこで、本研究では、近年の四万十川におけるミナミテナガエビ、ヒラテナガエビおよびテナガエビの漁獲状況を把握した上で、中・下流淡水域・汽水域における底生期の分布、成長、繁殖、および下流淡水域・汽水域における浮遊期の流下および分布状況を種間で比較・検討し、生活史と資源変動との関係を明らかにすることを目的とした。

I 漁獲状況

四万十川におけるテナガエビ漁は、春から秋にかけて（野村・蟹江,1999）、柴漬け、エビタマ、エビ筒等の漁法によって操業されており（中村,2003）、エビ筒が多くの漁業者によって使用されている（野村・蟹江,1999）。一方、漁獲物に関しては、河口域の柴漬けで得られたエビ類と魚類が報告されている（内田・東海,1997）。しかし、その他の漁法の漁獲物に関する情報は皆無であり、全国的にも、河川におけるテナガエビ属の漁獲状況を調べた事例は見あたらない。今後、本属の適正な資源管理等を考える上で、漁獲状況に関する知見を得ておく必要があると思われる。本章では、近年の四万十川におけるテナガエビ属の漁獲状況を把握するため、流域の市場における入荷量および下流淡水域で漁獲された本属の種組成とサイズを調べた。

1 材料と方法

1. 入荷量に関する資料収集

流域でテナガエビ属を取り扱う M1（幡多公設地方卸売市場）および M2（西土佐鮎市場）（Fig. 1）の 2 市場において、1996–2018 年のテナガエビ属の入荷量を収集し、整理した。M1 では、四万十川水系以外からの入荷があるものの、その量はごくわずかであり、大部分が四万十川水系で漁獲されている。

2. 漁獲物の入手と同定・計測

採集は、地元の漁業精通者に依頼し、2015 年 7–10 月に各月 1 回、下流淡水域の S2（河口から 11 km）および S4（同 28 km）（Fig. 1）において、エビ筒により漁獲されたテナガエビ属を試料とした。両地点とも感潮域の上流に位置し、海水の影響はない。エビ筒は直径 10 cm、長さ 33 cm の塩ビパイプ製の釜の一種であり、漏斗状の入り口の網目は 5 mm 前後、狭窄部の直径は 1.5 cm 前後であり、寄せ餌として米糠を入れて使用された（Fig. 2）。原則として、各月とも延縄式に連結した 100 本（7 月の S4 のみ 57 本）のエビ筒を 1–3 日間河床に設置し、得られたテナガエビ属を研究室に持ち帰り、種を同定した。この際、形態が類似する

ミナミテナガエビとテナガエビは、Suzuki and Kusamura (1997) に従って識別した。種別に尾数を計数した後、50–70尾を無作為に抽出し、以下の計測に供した。ただし、漁獲数が50尾以下の場合には全数を計測対象とした。第二腹肢内肢の雄性突起の有無により雌雄を判別した後、眼窩後縁から頭胸甲正中線後端までを頭胸甲長 (CL) として 0.1mm 単位で測定した。なお、第二腹肢内肢に雄性突起を有する最小サイズとして、テナガエビで 4.6 mm CL、ミナミテナガエビで 3.2 mm CL (大富・中林, 1999) および 3.0 mm CL、ヒラテナガエビで 3.7 mm CL が報告されている。漁獲された個体は、4.6 mm CL 以上であったため、全て雄性突起による性別判別が可能なサイズに達していると判断した。

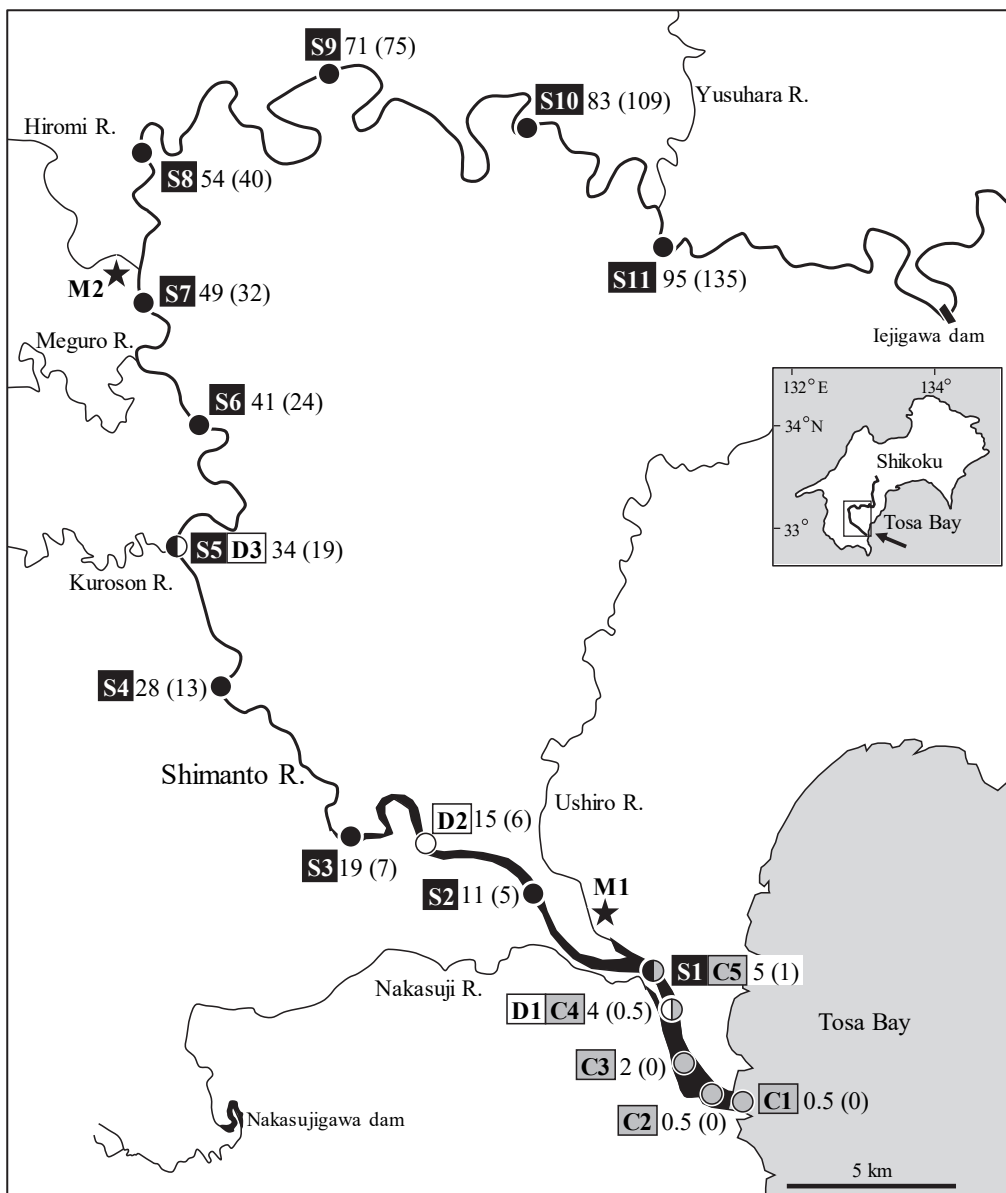


Fig. 1. Map showing the study stations in the Shimanto River. Numerals outside and inside of parentheses beside each station number indicate distance (km) from the river mouth and altitude (m), respectively.

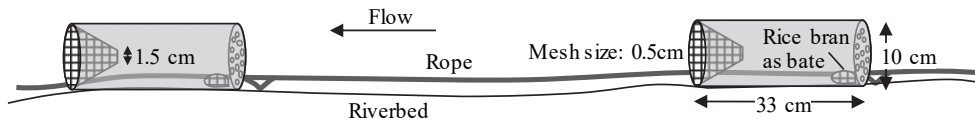


Fig. 2. Funnel traps for fishing of *Macrobrachium* prawns in the Shimanto River.

2 結果

1. 市場の入荷量

各市場におけるテナガエビ属の入荷量の経年変化を Fig. 3 に示した. これによると, 年間入荷量は, 下流の M1 で 1.01–8.46 t (平均 4.60 t), 中流の M2 で 0.04–2.62 t (平均 1.20 t) の範囲で変動した. 各年の入荷量は, 一貫して M2 に比べて M1 で多く, それらの平均値には約 4 倍の差がみられたことから, 下流域が主な漁場と考えられた.

経年変化をみると, M1 における入荷量は, 2002 年に 8.46 t で最多となった後, 2006 年の 3.93 t にかけて概ね減少傾向を示したものの, 2007 年には 6.78 t まで回復し, 2009 年まで 6.00 t 前後で推移した. しかし, その後の入荷量は, 2018 年の 1.01 t までほぼ一貫して減少しており, これは 2009 年の入荷量の 16% に相当する. 他方, M2 における入荷量は, M1 のそれと類似した変動傾向を示し, 2002 年の 2.62 t から 2006 年の 0.46 t にかけて減少した後, 2009 年にかけては 2.49 t まで回復した. しかし, その後の入荷量は一貫して減少し, 2014 年には 0.15 t, 2018 年には 0.05 t となった. これは, 2009 年の 2% に相当し, M1 に比べると, 減少が顕著であった. このように, 両市場における入荷量は, 2009 年以降, ほぼ一貫して減少し, かつてない水準にまで落ち込んでいる.

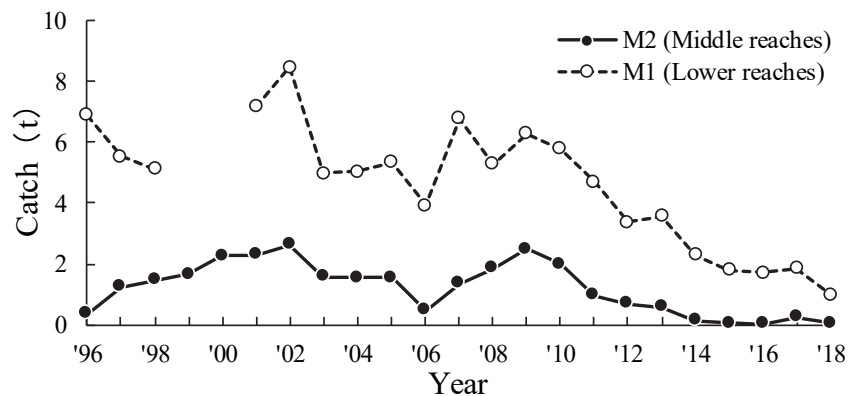


Fig. 3. Annual fluctuations of the catch of *Macrobrachium* prawns at the two markets in the Shimanto River region. 1999 and 2000 in M1 no data.

次に、両市場における月平均入荷量をみると (Fig. 4), M1 では、1–3 月には 0.01 t 以下で推移した後、4 月の 0.07 t から 7 月の 1.39 t にかけて増加した。その後の入荷量は減少し、10 月には 0.35 t, 12 月には 0.02 t となった。他方, M2 での入荷量は、5 月の 0.17 t から、6・7 月の 0.33 t 前後まで増加した後、8 月には 0.15 t, 9・10 月には 0.10・0.11 t, 12 月には 0.04 t まで減少した。このように、入荷量は、M1 では 7 月, M2 では 6・7 月に多く、各月で年間漁獲量の 26–30% を占めており、これらの時期が盛漁期と考えられた。

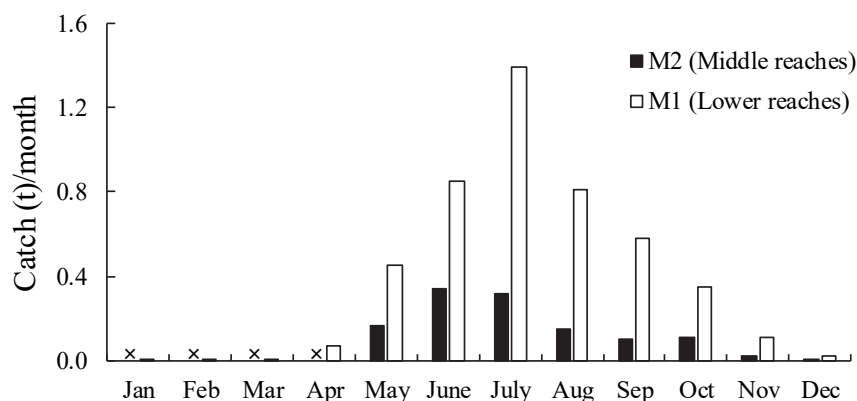


Fig. 4. Monthly mean catches of *Macrobrachium* prawns at the two markets in the Shimanto River region from 1996 to 2018. Crosses indicate not caught.

2. 漁獲物の組成とサイズ

各地点で漁獲されたテナガエビ属の種組成を Fig. 5 に示した。合計漁獲数は、S4 の 374 尾に比べ、S2 の 680 尾で多く、1.8 倍の差がみられた。種別の内訳をみると、両地点とも、ミナミテナガエビの割合が高く、S2 では 96%, S4 では 65%, 平均で 80.5% を占めた。他方、ヒラテナガエビは、S2 では 4%, S4 では 35%, 平均で 19.4% を占めたのに対し、テナガエビは、S2 で 0.1% (雄 1 尾) とわずかながら漁獲されたものの、S4 では漁獲されなかった。

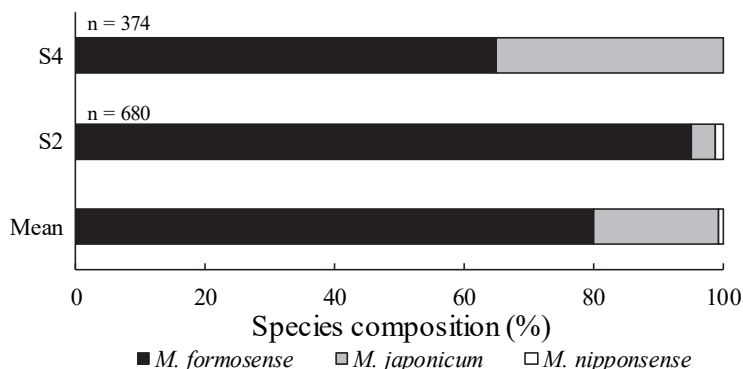


Fig. 5. Composition of *Macrobrachium* prawns caught using funnel traps at the two stations in the downstream freshwaters of the Shimanto River from July to October 2015.

次に、ミナミテナガエビおよびヒラテテナガエビのサイズ組成を Fig. 6 に示した。ミナミテナガエビをみると、S2 では、4.6–26.5 mm CL の個体が漁獲され、これらの内、8.1–12.0 mm CL の個体が 61% を占めた。これに対して S4 では、7.2–26.0 mm CL の個体が得られ、これらの内、12.1 mm CL 以上の個体が 75% を占め、S2 に比べ、大型であった。類似した傾向は、ヒラテテナガエビのサイズにもみられ、S2 では 8.1–21.6 mm CL の個体が漁獲され、これらの内、8.1–12.0 mm CL の個体が 73% を占めた。他方、S4 での漁獲サイズは 6.6–29.1 mm CL の範囲にあり、12.1 mm CL 以上の個体が 91% を占めた。

種間でサイズを比較すると、S2 では雌雄とも顕著な種間差はなく、S4 の雄についても同様であった。しかし、S4 の雌をみると、ヒラテテナガエビでは 16.1 mm CL 以上の個体が 79% を占めたのに対し、ミナミテナガエビでは同サイズ以上の個体がほとんど漁獲されず、種間差がみられた。

一方、雄の比率に注目すると、ミナミテナガエビでは、S2 と S4 でそれぞれ 77% と 91%、平均で 84% を占めた。ヒラテテナガエビでは、S2 で 83%、S4 で 67%、平均で 75% を占め、両種とも雄の比率が高い傾向にあった。

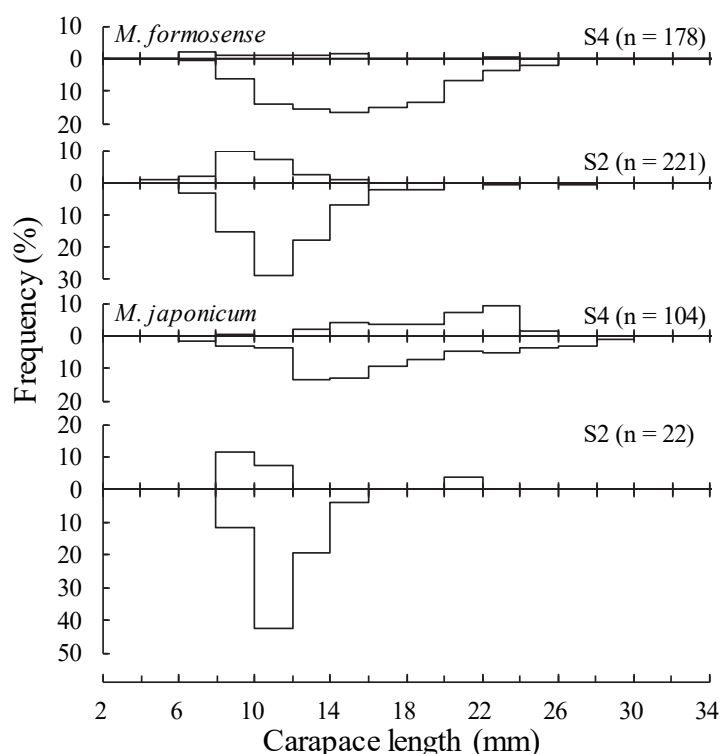


Fig. 6. Size distribution of *M. formosense* and *M. japonicum* caught using funnel traps at the two stations in the downstream freshwaters of the Shimanto River from July to October 2015. Each top and bottom indicate female and male, respectively.

3 考察

市場での入荷量は、2002年から2006年に減少した後、2009年にかけては増加傾向を示した。しかし、2010年からは減少の一途を辿り、近年では、かつてない水準にまで落ち込んでいる (Fig. 3)。入荷量は、テナガエビ属の資源量によって変化すると考えられ、本属の資源水準も著しく低下している可能性が高い。一方、下流域における漁獲組成では、ミナミテナガエビが圧倒的に優占した (Fig. 5)。このことから、四万十川におけるテナガエビ属の資源量は、本種のそれによって変動しており、近年の入荷量の減少は本種資源の減少を反映していると推測される。近年におけるテナガエビ属の資源変動には、ミナミテナガエビを中心とする本属の生活史や四万十川の環境変化等が影響していると考えられる。この点については、II 底生期および III 浮遊期の結果を踏まえ、IV 総合考察で検討する。

一方、ミナミテナガエビおよびヒラテテナガエビでは、主に 8 mm CL 以上の個体が漁獲されていた (Fig. 6)。両種の漁獲サイズに関する他の情報はないものの、テナガエビについては、霞ヶ浦で笹浸により漁獲されたサイズが詳細に記録されている (岡田・久保, 1950)。笹浸は、雑木を束ねて河床に設置し、これに蝸集したテナガエビを捕獲する漁法であり、四万十川では柴漬けと呼ばれる。岡田・久保 (1950) が示したテナガエビのサイズ組成によると、7-10 月には体長 9-78 mm の個体が漁獲されており、この内、15-48 mm が 82% を占めている。これを頭胸甲長と体長の関係式 (酒井, 1986) から頭胸甲長に換算すると、4.4-15.4 mm CL となる。これに比べると、四万十川でエビ筒により漁獲されたミナミテナガエビとヒラテテナガエビのサイズは、概ね 8 mm CL 以上と大型であった。また、次章 (II 底生期) では、7-10 月に 8 mm CL 以下の個体が多数確認されている。これらのことから、8 mm CL 以下の小型個体の多くは、エビ筒入り口漏斗部の網目を抜けて獲り残されているとみられる。小型個体の保護は、資源管理の 3 原則のひとつであり (松宮, 2000)、エビ筒漁における小型個体の獲り残しは、資源保護に寄与していると考えられる。

性比については、ミナミテナガエビおよびヒラテテナガエビとも、雄の比率が高く、平均でそれぞれ 84% と 75% を占めた (Fig. 6)。これに対し、タモ網で得られた標本の雄の比率は、鹿児島県八房川 (大富・中林, 1999) のミナミテナガエビで 51%、四万十川の本種およびヒラテテナガエビで、それぞれ 51% および 37% と低い (II 底生期参照)。性比の雄への偏りは、エビ筒の漁獲特性と考えると良さそうである。一方、霞ヶ浦では、沈設した網目状の筒内にテナガエビが高密度で生息し、産卵期におけるそれらの性比は雌に偏る (富永, 2011)。

その要因として、大型雄が繁殖のため雌を保護し、小型雄を排除している可能性が示唆されている。また、同数のテナガエビの雄と抱卵雌を高密度で飼育すると、種内闘争による斃死が発生するものの、斃死個体の性比に顕著な偏りはなかったことが報告されている（富永, 2009）。これらの知見を勘案すると、エビ筒内においても、個体間の干渉や闘争が生じている可能性は高いものの、それによって性比が雄に偏るとは考えにくい。したがって、エビ筒では、主に雄が誘引されていると考えるべきであろう。本研究で試料とした漁獲物のほとんどは、繁殖期に得られており、当期には大半の雌が抱卵する（II 底生期参照）。一方、抱卵中のイセエビは無給餌でも斃死せず（宍道ら, 2011）、ノコギリガザミの抱卵雌はほとんど摂餌しない（加治ら, 1991）。これらの十脚目甲殻類と同様に、本属の抱卵雌もほとんど摂餌しないとすれば、漁獲物の性比は雄に偏ることになる。この点について、今後、抱卵雌の摂餌生態とともに解明されることが望まれる。

II 底生期

前章では、四万十川におけるテナガエビ属の資源量は、ミナミテナガエビのそれによって変動していると考えられ、2010年から減少し続けていることを示した。このような資源変動には、テナガエビ属の生態が深く関係していると推測され、資源の回復や管理に向けては、本属の生活史に関する情報が重要となる。

これまでに、四万十川で得られているテナガエビ属の底生期の生態を概括すると、テナガエビは河口付近から上流 16 km 付近にかけて、ミナミテナガエビは河口付近から上流 50–70 km 付近にかけて、ヒラテナガエビは河口の上流 8–100 km 付近にそれぞれ分布することが知られている（大野ら, 1977; 岡村・為家, 1977）。また、ミナミテナガエビおよびテナガエビの生息場所は、緩流部である点で共通するものの、前者は主に礫底に生息するのに対し（上田, 1961）、後者は砂泥・泥底に生息し（大野ら, 1977）、生息場所の底質には種間差がみられる。これらに対して、ヒラテナガエビは瀬の礫底に生息し（上田, 1961; 大野ら, 1977）、他 2 種の生息場所とは明瞭に異なる。これらの他、ミナミテナガエビおよびヒラテナガエビの抱卵雌は、初夏から初秋にみられ、6–8 月には体長 30 mm 以上の雌の大半が抱卵すること等が知られている（平賀・山中, 2005）。しかし、これらの情報は、特定の時期または地点で得られており、分布の季節変化、加入時期と成長、抱卵雌の動態などは明らかにされていない。本章では、四万十川におけるテナガエビ属 3 種の底生期の生態を詳細に把握するため、周年にわたる中・下流淡水域・汽水域での潜水観察と採集により、分布、成長、抱卵状況を調べ、それらを種間で比較・検討した。

1 材料と方法

1. 調査時期と地点

調査は、2016年6月から2017年5月の日中に各月1回の計12回、四万十川の汽水域1地点(S1)および淡水域10地点(S2–S11)の計11地点で行った(Fig. 1)。淡水域の各地点では、1組の瀬と淵で調査を実施した。S1の河床材料は、砂泥または岩盤を主体とし、拳大から人頭大の礫が点在していた。S2–S4およびS5–S11の瀬では、それぞれ拳大から人頭大および人頭大以上の礫が主体となり、淵では小粒径の砂礫も主な構成要素となっていた。

2. 方法

水中眼鏡とスノーケルを装着して潜水観察を行い、河床表面や礫間に出現したテナガエビ属の尾数を種別に計数し、目測による観察面積とともに記録した。ただし、形態が類似するミナミテナガエビとテナガエビについては、水中での全個体の識別が困難であったため、両種を合わせた尾数を記録し、後述の採集で得られた尾数の比で分割した。観察は、各地点とも複数の箇所で行い、その際の観察面積は、テナガエビ属の多寡に応じて1–20 m²の範囲で調整した。得られた観察尾数と面積から、生息密度（尾/m²）を算出し、淡水域では、瀬と淵の平均値を各地点の生息密度とした。テナガエビ属が観察された地点では、観察に引き続いて水中眼鏡とスノーケルを装着して潜水し、タモ網（口径 25 cm, 網目 2 mm）を用いて本属を採集した。調査時には、各地点で温度計（タニタ, TT-508N）を用いて水温を測定するとともに、S1 では携帯型塩分計（YSI, Model 30）により底層（水深約 1 m）の塩分を測定した。得られたテナガエビ属を約 10%ホルマリンで固定して持ち帰り、それらの種と性を判別した。形態が類似するテナガエビおよびミナミテナガエビの識別は、第三胸脚指節の形状（Suzuki and Kusamura, 1997）により、性判別は第二腹肢内肢の雄性突起の有無によりそれぞれ行った。雄性突起が確認された最小個体より小型の個体については、同突起が分化するサイズに達していない可能性があるため、性別不明とした。種および雌雄別に、眼窩後縁から頭胸甲正中線後端までを頭胸甲長（CL）として、0.1 mm 単位で計測した。雌については、抱卵の有無を記録した後、抱卵雌から卵の一部を摘出して発生段階を観察し、Müller *et al.* (2004) および Bauer and Delahoussaye (2008) に従って、ふ化直前とそれ以外の段階に分けて記録した。上記のほか、国土交通省ウェブサイト（水文水質データベース、<http://www1.river.go.jp/>）より、具同第二観測所（S2 近傍）における日平均流量を取得・整理した。

2 結果

1. 調査時の水温・塩分等

調査時の水温は、4.5–31.8°Cの範囲にあり、それらの月別平均水温は、6月の22.3°Cから8月の30.6°Cまで上昇した後、1月にかけて6.7°Cまで低下し、5月にかけては再び上昇して21.3°Cとなった (Fig. 7). 地点別の平均水温は、S1の19.3°Cで最も高く、S2–S6では18°C前後、S7–S8では17.5°C、S9–S11では17°C前後を示し、概ね下流地点ほど高い傾向にあった。S1における調査時(干潮前後)の底層(水深約1m)での塩分は、0.8–14.3 psu (平均8.2 psu)の範囲で変動した (Table 1).

調査日の日平均流量は、28.92–85.91 m³/s (平均46.99 m³/s)の範囲にあり、これらは概ね低水流量から豊水流量に相当した。調査期間中の日平均流量は、23.44–3816.32 m³/s (平均103.69 m³/s)の範囲で変動し、6月下旬から7月上旬には約1,000 m³/sの出水が断続的に観測されたほか、9月中旬には期間中最多の約3,800 m³/sが観測された (Fig. 7).

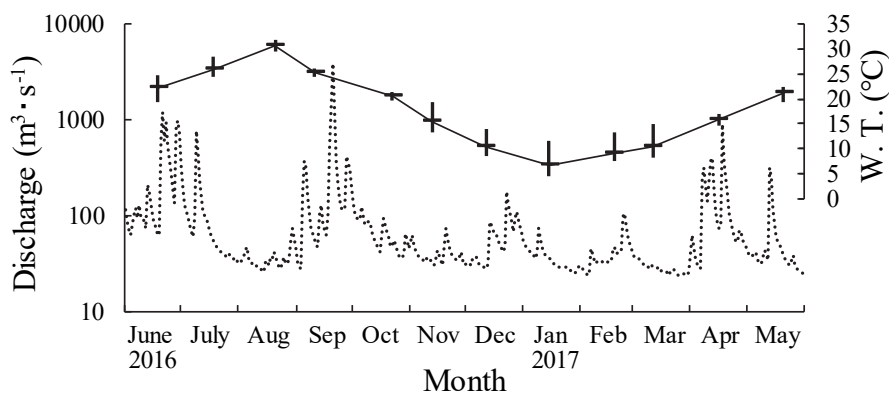


Fig. 7. Monthly changes of water temperature measured during survey (solid line) and daily mean discharge (m³/s) at gauging station of the Shimanto River (dotted line). Horizontal and vertical bars of water temperature indicate mean and range, respectively. The discharge data were cited from the website of Ministry of Land, Infrastructure and Transport, Japan.

Table 1. Collection records of three *Macrobrachium* species in the Shimanto River

Date	Water Temp. (°C) (Mean)	Sal. (psu)	<i>M. formosense</i>					<i>M. japonicum</i>					<i>M. nipponense</i>				
			N		U		CL	N		U		CL	N		U		CL
			F	M	F	M	Total	F	M	F	M	Total	F	M	F	M	Total
June 18–19, 2016	19.3–24.9 (22.3)	8.8	53	86	0	139	5.4–27.1	70	46	0	116	5.4–32.9	20	51	0	71	7.2–19.5
July 18–19	24.4–28.6 (25.9)	12.8	90	85	0	175	5.1–28.3	96	64	0	160	6.2–30.1	28	9	0	37	8.1–20.7
Aug 20–21	29.6–31.8 (30.6)	14.3	117	121	2	240	2.6–23.5	173	63	0	236	3.7–28.8	1	4	0	5	8.7–22.5
Sep 10–11	24.3–26.0 (25.1)	2.5	112	134	1	247	1.9–24.5	102	61	0	163	4.1–28.9	10	7	0	17	5.2–12.5
Oct 22–23	19.6–21.3 (20.4)	4.0	154	183	0	337	3.0–23.1	108	73	0	181	4.5–27.3	22	34	0	56	4.7–14.2
Nov 12–13	13.2–19.2 (15.5)	8.1	176	189	0	365	3.2–24.8	129	78	4	211	3.2–28.3	7	10	0	17	5.0–12.9
Dec 11–12	8.7–14.0 (10.6)	9.9	147	128	1	276	2.9–26.9	96	49	1	146	3.6–25.9	2	5	0	7	6.1–11.5
Jan 14–15, 2017	4.5–11.5 (6.7)	10.4	136	126	0	262	3.2–19.2	132	103	0	235	4.0–29.1	3	2	1	6	4.3–10.7
Feb 18–19	7.5–13.3 (9.2)	10.5	121	113	0	234	4.0–20.2	115	96	0	211	4.1–23.6	0	0	0	0	0
Mar 11–12	8.2–15.1 (10.5)	12.0	121	111	0	232	3.8–21.4	143	93	2	238	3.6–29.8	2	1	0	3	6.3–8.5
Apr 22–23	14.6–16.9 (15.7)	1.0	149	162	0	311	3.8–22.6	131	109	0	240	4.2–29.9	20	12	0	32	5.5–13.5
May 20–21	19.4–22.3 (21.3)	4.2	182	186	0	368	3.5–27.1	229	63	0	292	3.9–30.9	14	9	0	23	5.5–16.9
Total			1558	1624	4	3186	1.9–28.3	1524	898	7	2429	3.2–32.9	129	144	1	274	4.3–22.5

N, number of individuals collected; CL, carapace length; F, female; M, male; U, unidentified. Salinity measured at S1 located in the estuary.

2. 分布

ミナミテナガエビは S1–S8 (河口から 5–54 km, 標高 1–40 m), ヒラテテナガエビは S2–S10 (河口から 11–83 km, 標高 5–109 m), テナガエビは S1–S4 (河口から 5–28 km, 標高 1–13 m) の範囲にそれぞれ出現した (Fig. 8). 分布限は, ヒラテテナガエビ, ミナミテナガエビ, テナガエビの順に上流であり, それぞれ約 30 km の差がみられたほか, ヒラテテナガエビは汽水域の S1 には出現しなかった.

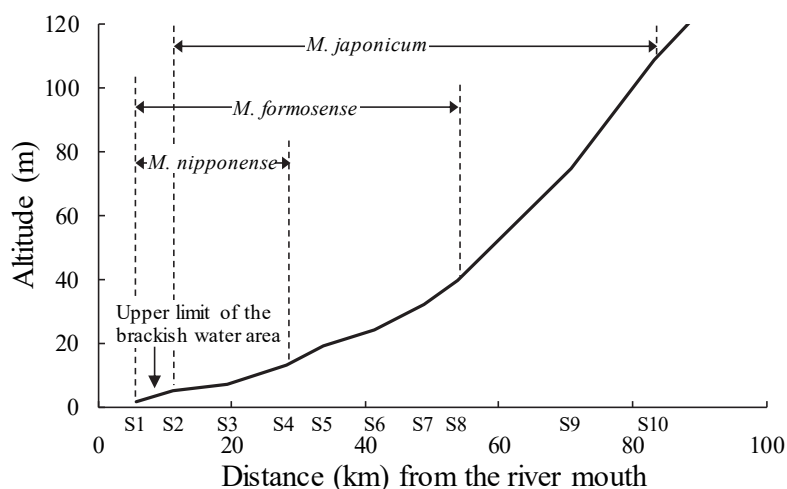


Fig. 8. Occurrence area of three *Macrobrachium* species in the Shimanto River.

次に, 瀬と淵における年間平均生息密度の比率を種別に Fig. 9 に示した. ミナミテナガエビの密度 (尾/m²) は, 瀬の 0.11 に比べて淵の 2.11 で高く, 全体の 95% を占めた. これとは対照的に, ヒラテテナガエビの瀬と淵における密度は, それぞれ 0.90 および 0.19 と前者で高く, 83% を占めた. 他方, テナガエビは淵でのみ出現し, 瀬には分布していなかった. このように, 主として, ミナミテナガエビおよびテナガエビは淵に, ヒラテテナガエビは瀬に分布していた. また, ミナミテナガエビおよびテナガエビは, それぞれ主に礫底と砂泥底に出現したが, テナガエビが分布しない地点では, ミナミテナガエビは砂泥底にも分布していた.

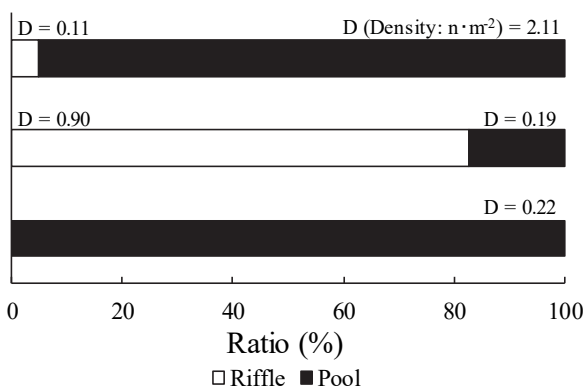


Fig. 9. Ratio of annual mean density in riffle and pool for three *Macrobrachium* species in the Shimanto River. Pool include S1.

前述した瀬と淵における密度の平均値は、ミナミテナガエビで 1.11、ヒラテテナガエビで 0.55、テナガエビで 0.11 であり、合計 (1.77) に占める割合は、それぞれ 63%、31%、6%であった。これらの比率は、漁獲組成 (Fig. 5) に比べると、ミナミテナガエビでは低く、ヒラテテナガエビでは高い点で相違した。そこで、瀬と淵における年間平均密度に岡村・為家 (1977) による水面面積を瀬淵別に乘じ、生息数を推算した内訳を Fig. 10 に示した。これによると、ミナミテナガエビは 70%、ヒラテテナガエビは 25%、テナガエビは 5%を占め、前述した漁獲組成 (Fig. 5) に近似した値が得られた。

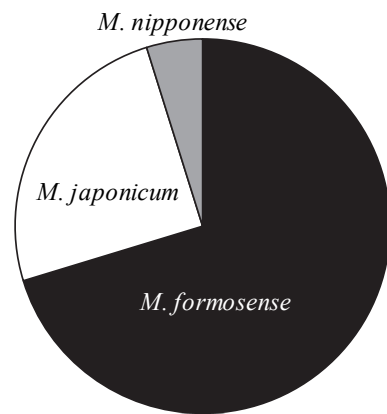


Fig. 10. Species composition of the estimated population of *Macrobrachium* prawns in the Shimanto River.

月別地点別の生息密度を種別に Fig. 11 に示した。これによると、ミナミテナガエビは、S1-S7 ではほぼ周年、S8 では 10 月にのみ出現した。本種の密度は、0-9.93 尾/m² の範囲で変動し、各地点における年平均密度は、S2 の 3.52 尾/m² に比べ、他地点では 1.11 尾/m² 以下と低く、3 倍以上の差がみられた。S2 における密度の季節変化をみると、6-8 月には 1.07 尾/m² 以下で推移した後、9 月には 4.41 尾/m²、10 月には期間中最高となる 9.93 尾/m² まで上昇した。これ以降の密度は、3 月の 2.79 尾/m² まで次第に低下し、4 月には 0.32 尾/m²、5 月には 0.70 尾/m² となった。

ヒラテテナガエビの生息密度は、0-5.54 尾/m² の範囲にあり、各地点における年平均密度は、S2 の 2.18 尾/m² で高く、0.67 尾/m² 以下であった他地点との差は、3 倍以上に達した。S2 における密度を月別にみると、6-10 月には 1.34 尾/m² 以下と低密度であったものの、11 月には 2.60 尾/m² に上昇し、12 月には期間中の最高値 5.54 尾/m² を示した。その後の密度も 3 月まで 3.68 尾/m² 以上の比較的高い値を示した後、4 月には 0.86 尾/m² まで低下し、5 月も 1.18 尾/m² の低値で推移した。

テナガエビは、S1 ではほぼ周年観察されたが、他地点での出現は散発的であった。本種の生息密度は、0-2.90 尾/m² の範囲で変動し、S1 の 6・7・10 月では 1.30 尾/m² 以上と比較的高かったものの、これら以外では 0.57 尾/m² 以下と総じて低く、それらの経月変化に明瞭な傾向はみられなかった。

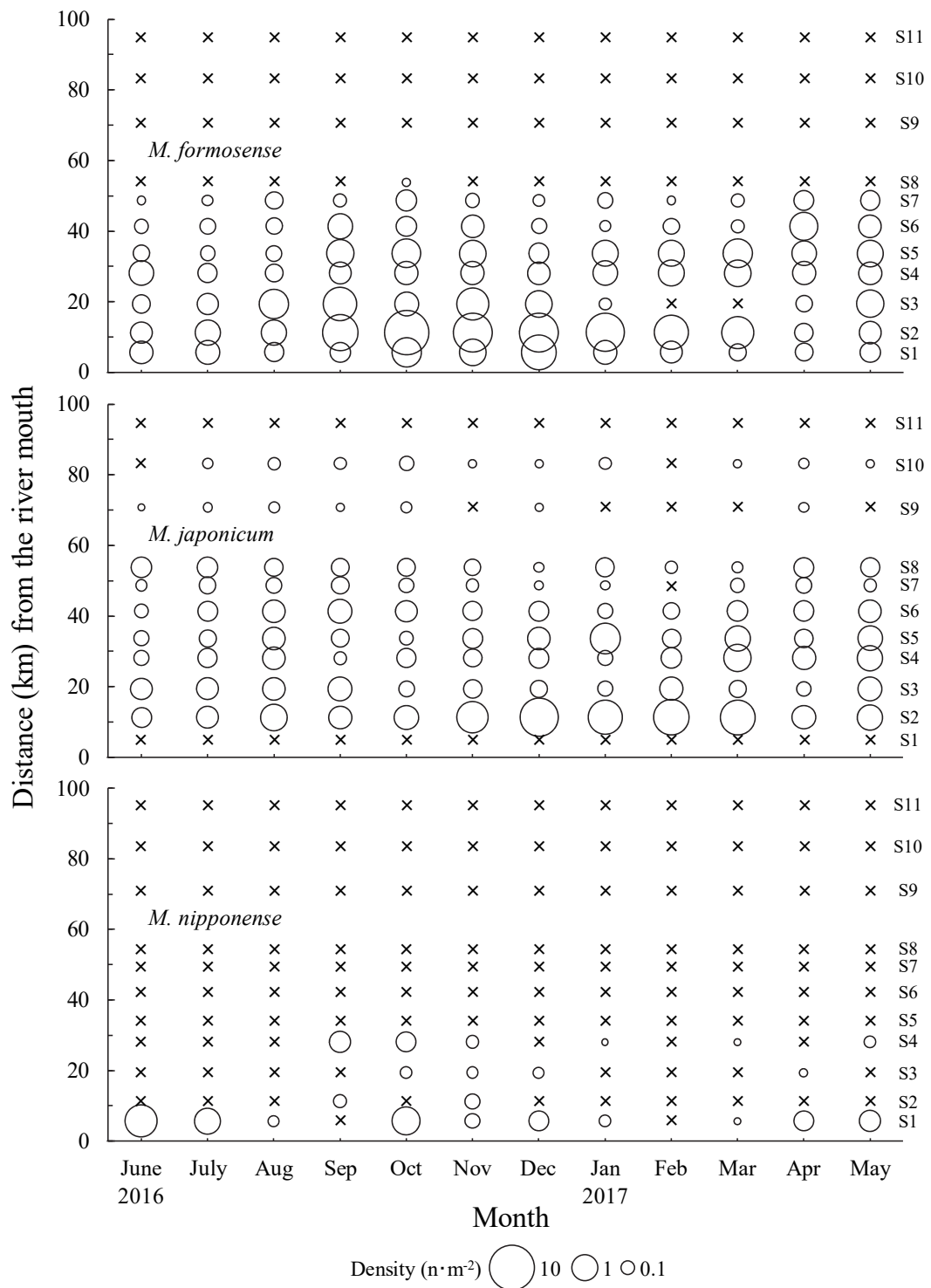


Fig. 11. Comparison between three *Macrobrachium* species of seasonal changes of horizontal distribution along river reach in the Shimanto River. Density is mean value of that in riffle and pool. Crosses indicate not observed.

3. サイズ

合計 3,186 尾のミナミテナガエビ (1.9–28.3 mm CL), 2,429 尾のヒラテテナガエビ (3.2–32.9 mm CL) および 274 尾のテナガエビ (4.3–22.5 mm CL) を採集した (Table 1). 雄性突起を有する最小サイズは, ミナミテナガエビで 3.0 mm CL, ヒラテテナガエビで 3.7 mm CL, テナガエビで 4.6 mm CL であった. これらより小型のミナミテナガエビ 4 尾 (1.9–2.9 mm CL), ヒラテテナガエビ 7 尾 (3.2–3.6 mm CL), テナガエビ 1 尾 (4.3 mm CL) を性別不明とした. それらを除く個体に占める雄の割合は, ミナミテナガエビで 51%, ヒラテテナガエビで 37%, テナガエビで 53%を示し, 雄が 67–91% (平均 80%) を占めた漁獲性比 (Fig. 6) とは相違した.

サイズ別に雄の比率をみると (Fig. 12), ミナミテナガエビでは, 14.0 mm CL まで概ね 50% 前後であったが, これより大型個体では次第に高くなり, 20.1 mm CL 以上では 90%以上に達した. ヒラテテナガエビの雄の比率は, 24.0 mm CL まで概ね 40%前後であったものの, これより大型の個体では 70%以上に上昇した. 他方, テナガエビでは, 10.1–12.0 mm CL を除けば, 16.0 mm CL より大型の個体では, 小型の個体に比べ, 雄の比率が高い傾向にあった. このように, 3 種とも, 雄は雌より大型に成長する点で共通したが, それによって雄の比率が高くなるサイズは, ヒラテテナガエビに比べ, 他 2 種で小型であった.

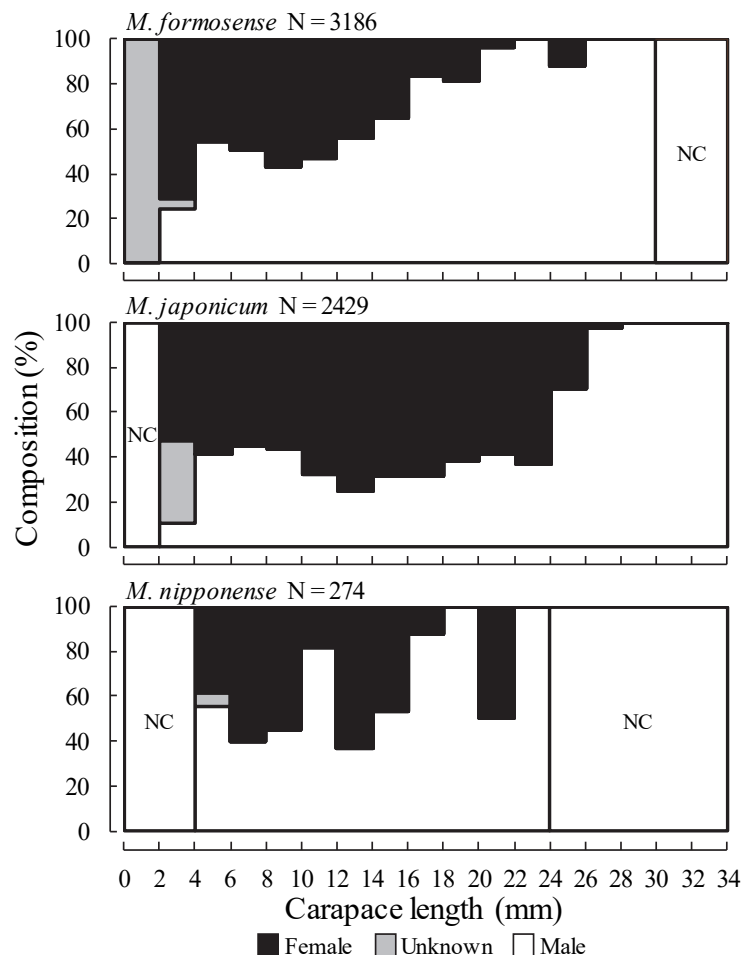


Fig. 12. Comparison between three *Macrobrachium* species in sexual composition change with growth in the Shimanto River. NC indicates not collected.

性別不明個体を除く全標本のサイズ組成を Fig. 13 に示した. 雌のサイズ組成をみると, 10.0 mm CL 以下の小型個体の割合は, ミナミテナガエビで 71%, ヒラテナガエビで 34%, テナガエビで 49%をそれぞれ占め, ミナミテナガエビと他 2 種の間およびヒラテナガエビとテナガエビの間で有意差が認められた (Kolmogorov-Smirnov 検定 $p < 0.05$). 他方, 雄をみると, ミナミテナガエビでは, 10.0 mm CL 以下の小型個体が全体の 65%を占めた. これに比べると, ヒラテナガエビおよびテナガエビにおける 10.0 mm CL 以下の個体の割合は, 42%前後と低い特徴にあり, 雌のサイズ組成と類似した種間差がみられた. さらに, 16.1 mm CL 以上の大型個体の割合は, ミナミテナガエビおよびテナガエビのそれぞれ 5%および 11%に比べ, ヒラテナガエビでは 26%と高く, ヒラテナガエビと他 2 種のサイズ組成には有意差がみられた (Kolmogorov-Smirnov 検定 $p < 0.01$).

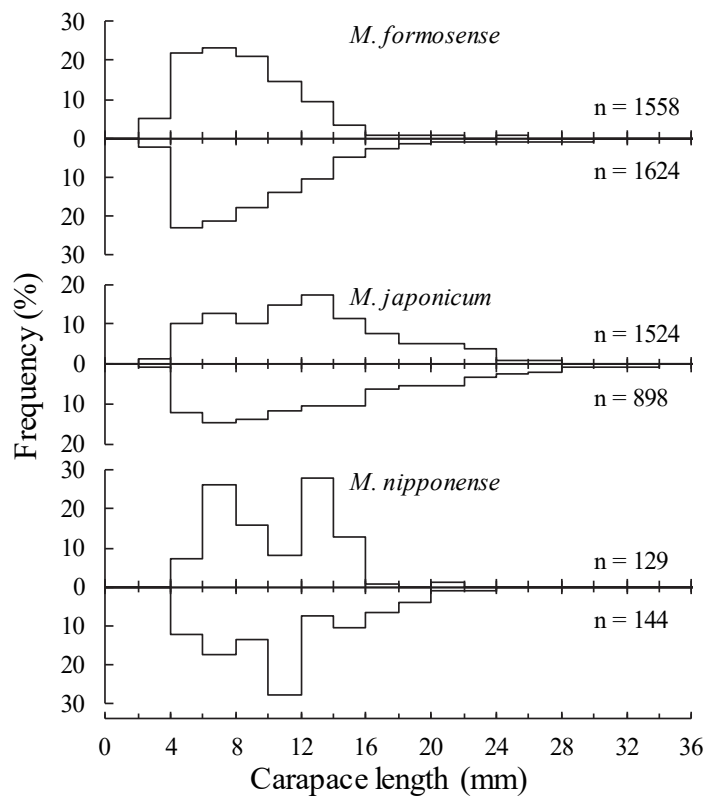


Fig. 13. Comparison of size distribution by sex between three *Macrobrachium* species in the Shimanto River. Each top and bottom indicate female and male, respectively.

次に、ミナミテナガエビのサイズ組成を月別雌雄別にみると (Fig. 14), 抱卵雌は主に 6-9 月にみられ, この期間の内, 雌雄とも, 6・7 月の組成に顕著な差はなく, 雌では 12 mm CL 前後を最頻値とする単峰型の組成を示した. 同期間の雄では, 6.1-18.0 mm CL の個体が大半を占め, 雌では出現しなかった 22.1 mm CL 以上の個体もわずかながらみられた. 一方, 雌雄とも, 8 月には 4.0 mm CL 以下の個体が新規に加入し始めた後, 9 月には最頻値が 4.1-6.0 mm CL に移行した. 両月の雌にみられた 4 mm CL 前後および 12 mm CL 前後を中心とする 2 群は, それぞれ別の年級群と考えられた. これに対して雄では, 複数群を明確に区別できなかったものの, 概ね 12.1 mm CL 以上の個体は, 新規加入群より高齢と考えられた. その後, 10 月には, 雌雄とも 6 mm CL 前後を最頻値とする単峰型の組成を示すとともに, 22.1 mm 以上の個体は出現しなくなった. これと類似した組成は 4 月までみられたが, 抱卵期を直前に控えた 5 月には, 雌雄とも最頻値は 12 mm CL 前後に増大した. この際, 雄では 16.1-28.0 mm の個体もわずかながら出現したが, 雌では出現しなかった.

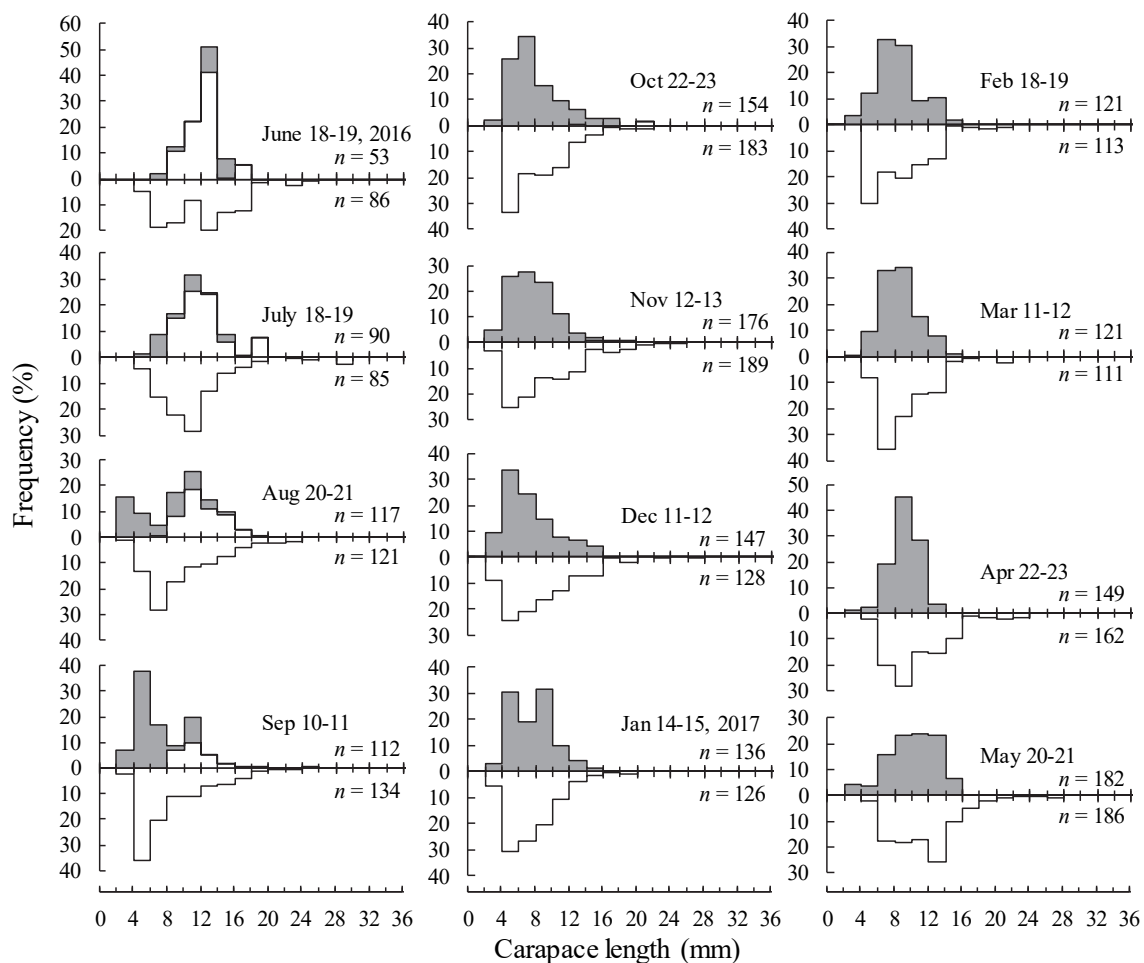


Fig. 14. Monthly changes of size distribution by sex of *M. formosense* in the Shimanto River. Each top and bottom indicate female and male, respectively, shaded bars non-ovigerous female.

ヒラテテナガエビの月別サイズ組成をみると (Fig. 15), 6-9月には, 雌の多くが抱卵しており, それらの組成には, 概ね 14 mm CL 前後と 22 mm CL 前後を中心とする 2 群が確認された. 同期間の雄の組成にも複数群がみられたものの, 各月における群数やサイズに共通した傾向はなかった. 一方, 新規加入群に注目すると, 8月に 4.0 mm CL 以下の個体がわずかながら出現した後, 雌雄とも, 6.1-8.0 mm CL の個体の頻度が上昇し, 12月には最頻値となった. これ以降, 3月までのサイズ組成に顕著な変化はなく, 12.1-14.0 mm CL 前後を中心とする一群のほか, 20.1-22.0 mm CL 前後を中心とする一群も散見され, これらは, 6 mm CL 前後を中心とする新規加入群より高齢の年級群と考えられた. 抱卵期直前の 4月になると, 最頻値は, 雌雄とも 14.1-16.0 mm CL に増大した. 同時に, 大型個体の割合も上昇し, 20.1 mm CL 以上の個体は, 雌では 6%, 雄では 30%をそれぞれ占め, 5月にも類似した組成がみられた. これら大型個体の割合は, ミナミテナガエビおよび後述するテナガエビに比べ, 本種で高い特徴にあった.

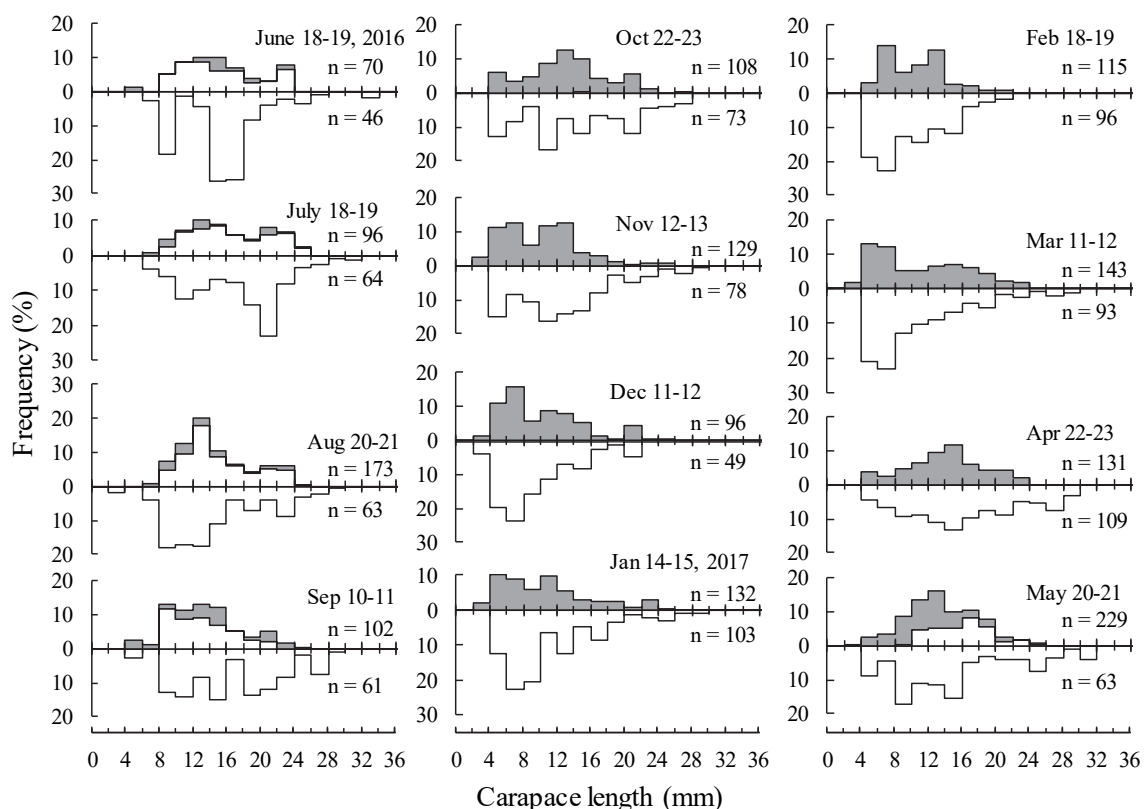


Fig. 15. Monthly changes of size distribution by sex of *M. japonicum* in the Shimanto River. Otherwise same as in Fig. 14.

テナガエビのサイズ組成をみると (Fig. 16), 抱卵雌は6-8月に出現し, 最頻値は, 雌雄とも概ね 12 mm CL 前後にある点で一致した. ただし, 雄では7-8月の標本数が少なく, 最頻値は 8.1-10.0 mm CL にあったほか, 雌では雄に比べ, 大型個体の割合が低く, 18.1 mm CL 以上の個体はほとんど出現しなかった. その後, 9月には, 雌雄とも 14.1 mm CL 以上の個体がみられなくなった一方で, 8.0 mm CL 以下の小型個体の新規加入に伴って, 最頻値は 8 mm CL 前後に移行した. これ以降, 雌雄とも, 4月まで概ね 8 mm CL 前後の個体を主体とする組成を示した. しかし, 抱卵期直前の5月になると, 8.0 mm CL 以下の個体の頻度は低下するとともに, 8.1 mm CL 以上の個体を主体とする組成となった. この際, 雄では, 新規加入群より高齢と思われる 14.1 mm CL 以上の個体がみられたのに対し, 雌ではこれらの大型個体は出現しなかった.

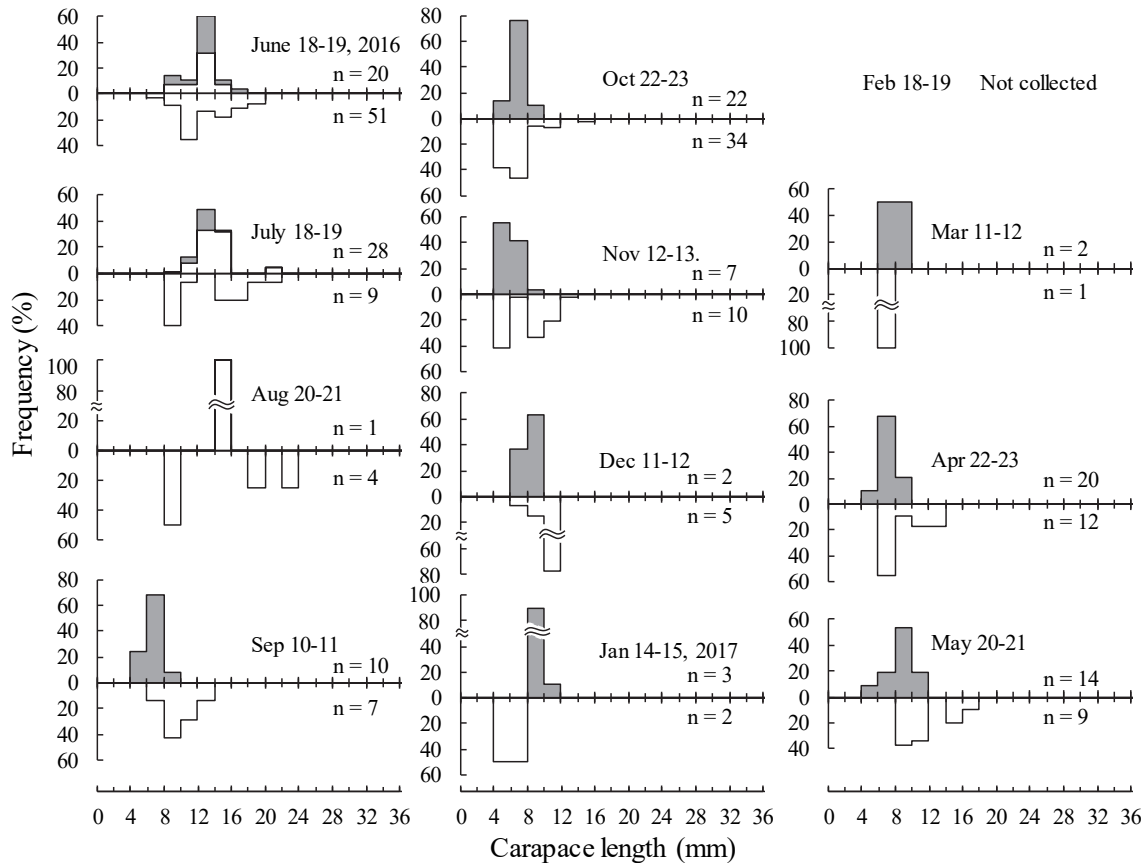


Fig. 16. Monthly changes of size distribution by sex of *M. nipponense* in the Shimanto River. Otherwise same as in Fig. 14.

次に, 地点別に3種のサイズ組成をみると (Fig. 17), ミナミテナガエビの雌では, 最頻値は, S1・S2で4.1-6.0 mm CL, S3で6.1-8.0 mm CL, S4・S5で8.1-10.0 mm CL, S6-S8で10 mm CL 前後にみられ, 概ね下流から上流にかけて大型となる傾向にあった. ただ

し、各地点とも 16.0 mm CL 以下の個体が 97%以上を占め、これより大型の個体はほとんど出現しなかった。他方、雄の最頻値は、S1, S4, および S5 で 6.1–8.0 mm CL, S2・S3 で 4.1–6.0 mm CL, S6–S8 で 10 mm CL 前後にあり、流程に沿った明瞭な傾向はみられなかった。しかしながら、16.1 mm CL 以上の割合は、S1–S4 で 11%以下, S5 で 15%, S6 で 23%, S7–S8 で 37%をそれぞれ占め、上流地点ほど高い傾向にあった。

ヒラテテナガエビのサイズ組成をみると、雌雄とも、地点間における最頻値の変動に明瞭な傾向はなかった。しかし、雌における 18.1 mm CL 以上の個体の割合は、S2 および S3 では 2%以下と低かったものの、S4 では 14%, S5 では 31%, S6 では 23%, S7–S10 では 52%と、上流にかけて概ね上昇した。雄における同割合は、S2 では 2%であったのに対し、S3 では 16%, S4 では 23%, S5 では 32%, S6 では 45%, S7–S10 では 62%をそれぞれ占め、概ね上流ほど高い傾向にあった。

他方、テナガエビでは、最頻値は、雌雄とも S2 で 4.1–6.0 mm CL, S3・S4 で 8 mm CL 前後であったのに対比、S1 では 12 mm CL 前後と大型であった。また、14.1 mm CL 以上の個体は、S2–S4 では出現しなかったのに対し、S1 では 20%前後の割合で出現し、大型個体の割合が下流で高い点で、上記 2 種とは異なった。

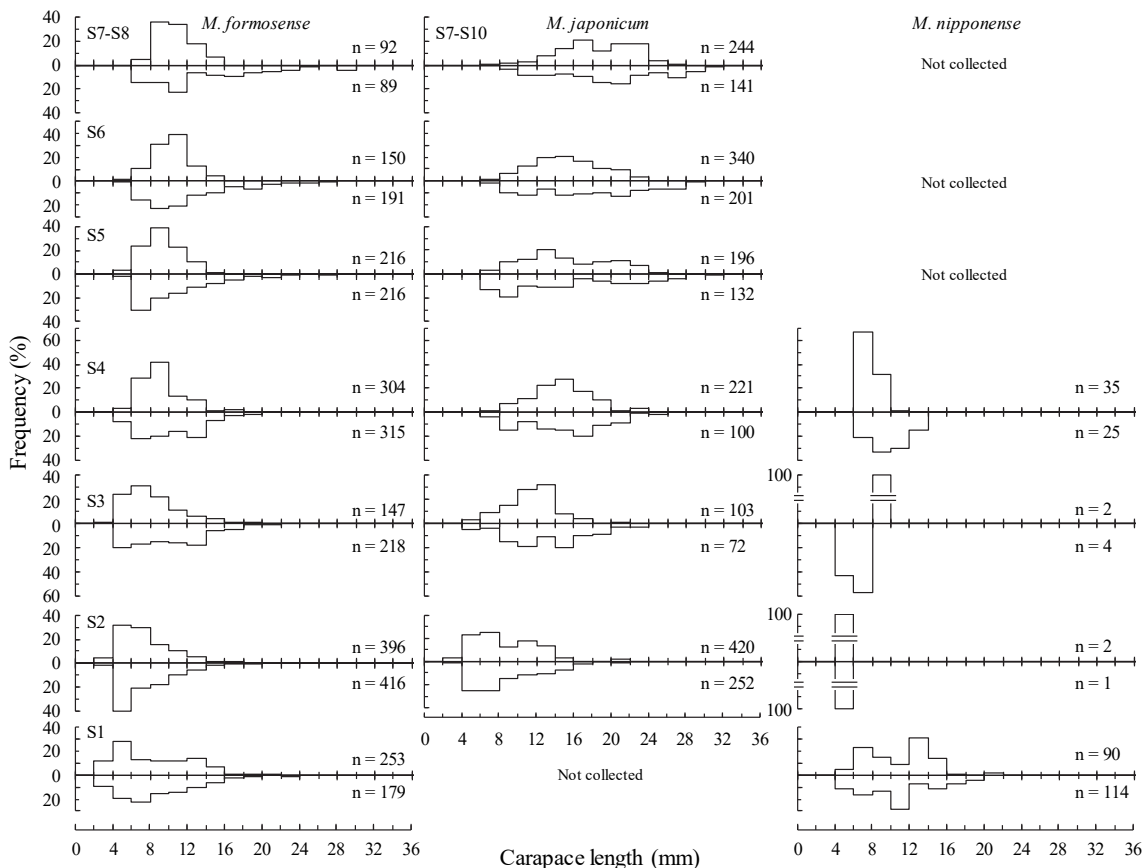


Fig. 17. Horizontal changes of size distribution by sex of three *Macrobrachium* species in the Shimanto River. Otherwise same as in Fig. 13.

4. 抱卵雌の出現状況

抱卵雌のサイズは、7.7 mm CL のミナミテナガエビ 1 尾を除けば、すべて 8.1 mm CL 以上であった。これら 8.1 mm CL 以上の雌に占める抱卵雌の割合を抱卵率とし、その季節変化を種別に Table 2 に示した。ミナミテナガエビの抱卵率は、6-7 月に 82%前後、8-9 月に 71%前後を示した後、10 月には 2%、11 月には 1%まで低下した。ヒラテナガエビでは、6-8 月には 84%前後、9 月には 62%の雌がそれぞれ抱卵していた。その後、抱卵雌は、3 月までほとんど出現せず、わずかに出現した 10 月および 12 月における抱卵率は 1%であったが、4 月には 42%に上昇した。他方、テナガエビの抱卵率は、6 月に 50%、7 月に 75%、8 月には 100%を示し、他月には抱卵雌は出現しなかった。ただし、8・9 月に得られた雌個体は、各 1 尾とわずかであり、両月の抱卵率については、豊富な標本による検討が必要と思われる。このように、抱卵率の高い期間は、3 種とも概ね 6-9 月で共通する一方で、ヒラテナガエビでは他 2 種に比べ、5 月の抱卵率が高く、早期に抱卵し始める特徴にあった。

Table 2. Monthly changes of rate of ovigerous females of three *Macrobrachium* species excluding individuals smaller than 8 mm CL that were almost not ovigerous in the Shimanto River

Month	<i>M. formosense</i>		<i>M. japonicum</i>		<i>M. nipponense</i>	
	Rate (%)	N	Rate (%)	N	Rate (%)	N
June 2016	82.7	52	85.5	69	50.0	20
July	81.3	75	84.2	66	75.0	28
Aug	69.2	66	83.5	91	100.0	1
Sep	72.5	35	62.2	67	0.0	1
Oct	2.3	32	1.1	25	0.0	10
Nov	1.0	31	0.0	29	0.0	0
Dec	0.0	46	1.3	26	0.0	1
Jan 2017	0.0	63	0.0	15	0.0	3
Feb	0.0	43	0.0	47	NC	NC
Mar	0.0	45	0.0	55	0.0	1
Apr	0.0	50	0.0	44	0.0	5
May	0.0	53	41.5	56	0.0	7

N, number of specimens; NC, not collected

上記の内、抱卵率の高かった期間、すなわち、ミナミテナガエビおよびヒラテナガエビでは 6-9 月、テナガエビでは 6-8 月における抱卵率を地点別に整理し、Fig. 18 に示した。ミナミテナガエビでは、抱卵雌は S1-S7 に出現し、各地点での抱卵率は、S1-S6 の 60-90% に比べ、S7 では 29%と低かった。また、ふ化直前の卵を持つ雌は、S1-S6 では 3-26% (平均 16%) の割合で出現したが、S7 では出現しなかった。ヒラテナガエビの抱卵雌は、本

種の分布が確認された全地点で出現した。各地点における抱卵率は 60%以上を示し、それらの内、ふ化直前の卵を持つ雌は 14–39%（平均 27%）を占めた。他方、テナガエビでは、抱卵雌は S1 にのみ 65%の割合で出現し、ふ化直前の卵を持つ雌の割合は 2%と低かった。これらのことから、ミナミテナガエビおよびヒラテテナガエビは、分布域の広い範囲で繁殖し、そこで幼生を放出するのに対し、テナガエビはほぼ汽水域でのみ繁殖していると考えられた。

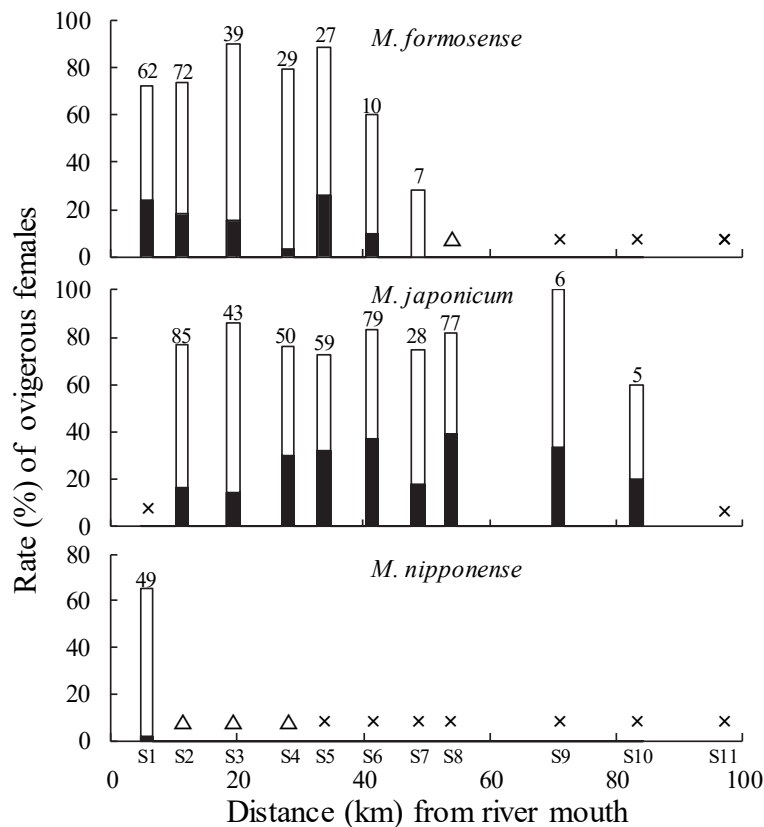


Fig. 18. Horizontal differentiations of ovigerous females rate of three *Macrobrachium* species excluding individuals smaller than 8 mm CL that were almost not ovigerous along river reach in the Shimanto River. Data from June to September for *M. formosense* and *M. japonicum*, from June to August for *M. nipponense*. Solid bars, numerals, triangles and crosses indicate with eggs just before hatching, sample size, no female and no both sex, respectively.

次に、分布域の広範囲で繁殖していると考えられたミナミテナガエビおよびヒラテテナガエビについて、6–9月の各地点における雌雄の生息密度を Fig. 19 に示した。なお、雌雄

の密度は、地点別に平均密度 (Fig. 11) と性比率を乗じて求めた。Fig. 19 によると、ミナミテナガエビの雌は、6月から7月にかけて、S6で出現しなくなるとともに、生息密度は、S4・S5では低下したのに対し、S1・S2では上昇し、この間には1,000m³/s前後の出水が3回観測された (Fig. 7)。その後の密度は、8月には、S3から上流で上昇するとともに、S1・S2では低下し、9月においても、下流への顕著な偏りはみられなかった。これらのことから、ミナミテナガエビの雌は、6月から7月にかけて、下流に移動した後、8月にかけて遡上していたと推測され、下流への移動には出水が刺激となっていた可能性も考えられた。これに対して、雄は各月ともS1-S7に出現し、分布傾向に顕著な季節変化はなかった。また、ヒラテナガエビでは、雌雄とも、明瞭な下流への分布の偏りは確認されなかった。

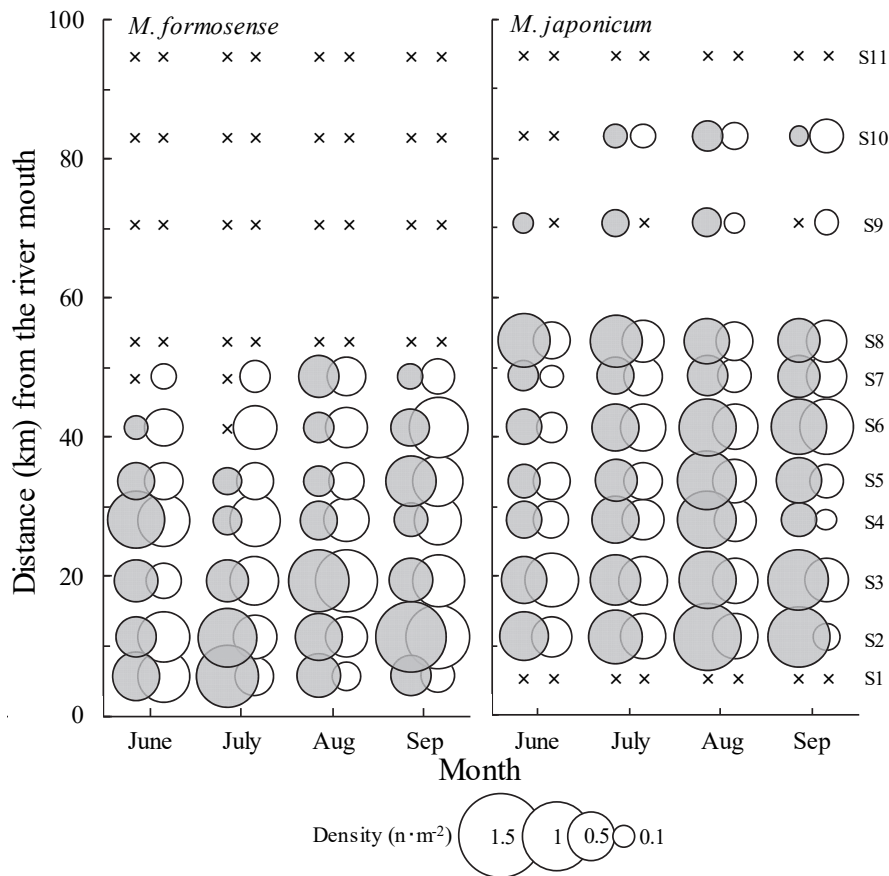


Fig. 19. Monthly changes of horizontal distribution of two *Macrobrachium* species by sex excluding individuals smaller than 8 mm CL that were almost not ovigerous along river reach in the Shimanto River from June to September. Shaded and open circles indicate female and male densities, respectively. Otherwise same as in Fig. 11.

一方、四万十川における3種の抱卵雌のサイズ組成をみると (Fig. 20), 最頻値は, ミナミテナガエビでは 10.1–12.0 mm CL, 他2種では 12.1–14.0 mm CL にあり, 大差なかった. しかし, 16.0 mm CL 以下の個体の割合は, ミナミテナガエビおよびテナガエビのそれぞれ 90%および 96%に比べ, ヒラテテナガエビでは 62%と低かった. さらに, 12.0 mm CL 以下の個体の割合は, テナガエビおよびヒラテテナガエビのそれぞれ 17%および 26%に比べ, ミナミテナガエビでは 52%と高かったほか, 3種のサイズ組成にはいずれの組み合わせにおいても有意差が認められた (Kolmogorov–Smirnov 検定 $p < 0.01$). このように, 抱卵雌のサイズは, ミナミテナガエビ, テナガエビ, ヒラテテナガエビの順に小型であった.

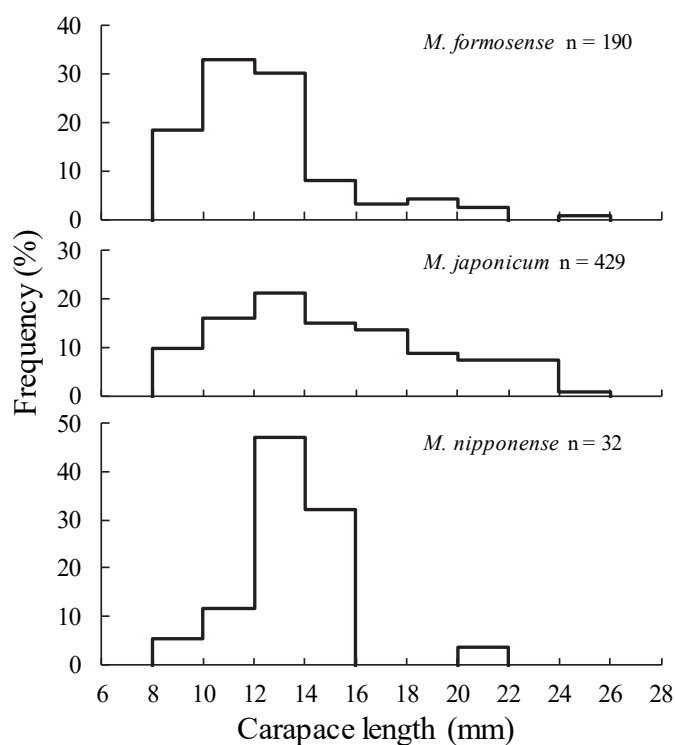


Fig. 20. Comparison of size distribution of ovigerous females between three *Macrobrachium* species excluding individuals smaller than 8 mm CL that were almost not ovigerous in the Shimanto River.

3 考察

1. 分布の種間差とその要因

四万十川における3種の分布限は、ヒラテテナガエビ、ミナミテナガエビ、テナガエビの順に上流であり (Fig. 8), このような分布の種間差は, 1970年代の本川における調査でも確認されている (大野ら, 1977). 他水系をみると, 本州中部域では, 利根川水系など9水系での調査結果からエビ類の分布が類型化されており, ヒラテテナガエビは標高 140 m 以下, ミナミテナガエビは 40 m 以下, テナガエビは 20 m 以下に分布するグループに分類されている (宇佐美・渡邊, 2011). また, 吉野川など徳島県内 12 河川での調査によると, ヒラテテナガエビは上流部まで, ミナミテナガエビは中流部まで分布し, テナガエビは比較的大規模な河川の河口域に多いとされる (浜野ら, 2000). これらの報告および本研究における3種の分布傾向は一致しており, それらには共通の要因が影響している可能性が示唆される. 水生生物の分布に影響する代表的な要因として水温があげられ, カワゲラ科 *Perlidae* (磯辺, 1989) やシマトビケラ科 *Hydropsychidae* (Rossiter, 1989) の幼虫, イワナ *Salvelinus leucomaenis* とヤマメ *Oncorhynchus masou masou* (水野, 1993) などで報告されている. テナガエビ属の分布限にも水温が関係しているとすれば, 低水温に対する耐性は, 上流まで分布するヒラテテナガエビで高く, 下流に分布するテナガエビで低いはずである. しかし, 本邦での分布北限は, ヒラテテナガエビおよびミナミテナガエビでは千葉県, テナガエビでは青森県にあり (朝倉, 2011), テナガエビがより北方に分布する. また, 宮崎県の加江田川や伊比井川 (渡邊・狩野, 2009), 鹿児島県徳之島の秋利神川 (諸喜田, 1979) のように, ミナミテナガエビとヒラテテナガエビの分布限が一致する報告もあり, 水温によって3種の分布限が決まっているとは考え難い. そこで, 生息場所の選好性に着目すると, テナガエビは泥底の緩流部を好むとされ (上田, 1961), 本研究でも同様の結果が得られた. 一般に, 河川では下流ほど勾配は緩く, 底質粒径は小さくなり (萱場, 2013), 砂泥底は下流域で形成されやすい. このため, 砂泥底に生息するテナガエビの分布は, 主に下流域に限定されると考えられる. 他方, ミナミテナガエビおよびヒラテテナガエビの主な生息場所は, それぞれ淵と瀬の礫底である (上田, 1961; 大野ら, 1977; Saito *et al*, 2012). これらの環境は, 両種の分布域より上流にも広範囲にみられることから, 生息場所の選好性が分布限に影響しているとは考えられない.

岡村・為家(1977)および大野ら(1977)による四万十川での分布限は、ミナミテナガエビでは河口から約 50–70 km, ヒラテナガエビでは約 60–100 km の範囲にあり, これらには, 本研究で確認された分布限も含まれる. 同範囲では河川形態に変化がみられ, 河口から約 20–50 km 区間の Bb 型から, 約 50–100 km 区間では Aa–Bb 型となるほか, 河床勾配は, 約 1/1400 から約 1/500 と大きくなる(伊藤, 1990). さらに, 河口から 70 km 付近と 100 km 付近には急流が連続し, それぞれボラ等の周縁性淡水魚やヌマチチブ等の回遊性底生魚の遡上を阻んでおり(岡村, 1990), このような河川形態の変化点は, 両種の分布限と概ね対応する. 四万十川における両種の分布限は, ミナミテナガエビでは Bb 型の上部から Aa–Bb 型の下部, ヒラテナガエビでは Aa–Bb 型の下部から中部にあり, 河川形態は, 両種の分布を規定する要因のひとつになっていると考えられる. なお, 本研究で観測したテナガエビ属(3 種合計)の生息密度は, 1970 年代(岡村・為家, 1977)のそれに比べ, 2 分の 1 程度と低く, ミナミテナガエビおよびヒラテナガエビの分布限は, 約 20 km 下流に変化していた. ヒラテナガエビの分布限は, 遡上稚エビの生息量等によって変動すると考えられているほか(大野ら, 1977), アユの分布は, 遡上量(生息量)が多いほど上流へ広がる傾向にある(高橋・東, 2006). これらのことから, ミナミテナガエビおよびヒラテナガエビの分布限は, 前述した範囲で年によって変動し, それには生息数の多寡が影響すると考えられる.

一方, 3 種の形態的特徴と生息場所の関係をみると, ヒラテナガエビは, テナガエビに比べ, 第 2 胸脚が扁平化するなど, 流水中での活動に適した形態的特徴を有し, 前者が瀬の礫底に, 後者が緩流部の砂泥底に生息することと整合する(上田, 1961). また, ミナミテナガエビおよびテナガエビの形態は酷似するものの, 歩脚の指節は, 泥底に生息する後者に比べ, 礫底に生息する前者で太く短い特徴にあり(上田, 1961; Suzuki and Kusamura, 1997), 起伏のある礫底や流水中で移動しやすい形状となっている. このような 3 種の生息場所に対応した形態的差異から, 流水環境への適応度は, ヒラテナガエビ, ミナミテナガエビ, テナガエビの順に高いと推測され, これは分布限の種間差にも関与していると考えられる.

2. 加入期間と加入群の成長

サイズ組成の経月変化において, 3 種とも, 抱卵開始から 3–4 ヶ月で新規加入群が出現し始めた後, 8 mm CL 前後を最頻値とする一群を形成した(Figs. 14–16). これら新規加入群の年級を検討すると, テナガエビの飼育幼生は, 親エビの産卵から 4 ヶ月足らずで体長(BL)

24.4 mm の稚エビに成長することが知られている (益子, 1990). これを CL と BL の関係式 (酒井, 1986) から CL に換算すると 7.4 mm となり, 加入群のサイズとほぼ一致する. したがって, 本種については, 2016 年生まれの当歳群が加入していたと判断される. 他方, ミナミテナガエビおよびヒラテナガエビでは, 稚エビの成長は不明ながら, ふ化からポストラーバとなるまでに要する日数は, 1 ヶ月前後でテナガエビのそれと大差ない (諸喜田, 1966; 森実・南沢, 1971; 益子, 1990; Shy *et al.*, 1990). このことから, 両種についても, 加入群は当歳群と判断して問題ないと思われる.

当歳群の加入開始時期は, ミナミテナガエビおよびヒラテナガエビでは 8 月 (Figs. 14, 15), テナガエビでは 9 月 (Fig. 16) と考えられた. 抱卵雌は, 3 種とも 6 月には出現したものの, テナガエビでは他 2 種に比べて加入開始が遅かった. この点について検討すると, 加入サイズは, ミナミテナガエビおよびヒラテナガエビの 4 mm CL 前後に比べ, テナガエビでは 6 mm CL 前後と大型であった. 山口県西田川においても, 感潮域上限付近で得られた稚エビの平均サイズは, ミナミテナガエビおよびヒラテナガエビの 2.2 mm CL 前後に比べ, テナガエビでは 5.9 mm CL と大型である (浜野ら, 2005). ポストラーバのサイズは, テナガエビおよびミナミテナガエビでそれぞれ 1.4 mm CL (Kwon and Uno, 1969) および 1.2 mm CL (Shy *et al.*, 1990) と大差ないことを考え合わせると, テナガエビでは他 2 種に比べ, 着底場所が下流にある, あるいは遡上速度が遅い可能性がある. このため, テナガエビでは他 2 種より調査範囲への加入開始時期が遅く, サイズが大型であったのかも知れない. ただし, 8 月および 9 月における本種の採集数は, それぞれ 5 尾および 17 尾と少なく, より豊富な標本による検討も必要と思われる.

一方, 3 種の加入の継続期間については, サイズ組成の経月変化による検討が困難であったため, ふ化した幼生が, 稚エビとなって遡上するまでに要する期間から以下に検討した. ミナミテナガエビでは, 産卵から幼生のふ化までに約 20 日 (諸喜田, 1966), 本種および他 2 種の幼生が変態して着底するまでに 18–45 日を要するほか (Kwon and Uno, 1969; 諸喜田, 1966, 1970; Shy *et al.*, 1990; 森実・南沢, 1971), オニテナガエビ *M. rosenbergii* は着底後 14 日で遡上を開始するとされ (Ling, 1969), これらの合計日数は 52–79 日となる. 当日数をふ化幼生が稚エビとなって遡上するまでに要する期間とすると, 3 種の抱卵末期である 8 月下旬から 9 月上旬 (Figs. 14–16) にふ化した幼生は, 10・11 月頃に稚エビとなって遡上していたと推定され, 間もなく加入は終了していたと考えられる. ほぼ同時期には, ミナミテナガエビおよびヒラテナガエビの密度は, 期間中の最高値を示しており (Fig. 11), これは, 加

入終了とともに両種の生息数が最多となった状態を捉えていたと考えられる。

次に、当歳群のサイズを最頻値で追跡すると、テナガエビとミナミテナガエビの最頻値は4月まで、ヒラテテナガエビでは3月まで概ね6 mm CL前後で大きく変化しなかったものの、それぞれ抱卵期直前の5月と4月にかけて増大し、10–14 mm CL前後に成長していたと考えられる (Figs. 14–16)。このような抱卵期直前における急成長は、霞ヶ浦のテナガエビでも確認されており (岡田・久保, 1950)、3種に共通する成長様式と言えそうである。一方、抱卵期直前の雄では、3種とも当歳群より高齢と判断される大型個体がみられたものの、その割合はヒラテテナガエビに比べ、他2種で低かったほか、雌ではヒラテテナガエビにのみ大型個体がみられた。このことは、ミナミテナガエビおよびテナガエビでは、ヒラテテナガエビに比べ、大型高齢となるまで生残する個体が相対的に少ないことを示唆している。これには、3種の生態的特性や漁獲等の人的要因が影響している可能性が考えられるものの、本研究結果からは特定し難い。

他方、ミナミテナガエビおよびヒラテテナガエビのサイズは、概ね上流ほど大型となる傾向にあり (Fig. 17)、加入した当歳群は、成長とともに遡上していると考えられる。これに対し、テナガエビでは、大型個体の割合は最下流のS1で高かったほか (Fig. 17)、これより上流での本種の出現は散発的であったことから (Fig. 11)、淡水域に遡上する個体は相対的に少ないと思われる。なお、サイズが上流で大型となる傾向は、モクズガニ *Eriocheir japonica* (小林・松浦, 1991) やシマヨシノボリ *Rhinogobius nagoyae* (玉田, 1986) でも知られており、河川を成長の場として利用する回遊性種の多くに共通する特徴のひとつと言える。

3. 繁殖の期間、場所およびサイズ

抱卵率の高い期間は、ミナミテナガエビおよびヒラテテナガエビの6–9月に比べ、テナガエビでは6–8月と短期であった (Table 2)。しかし、8・9月に得られたテナガエビの雌は各1尾と少なかったほか (Table 2)、近隣の仁淀川では、本種とミナミテナガエビの抱卵期間および抱卵率はほぼ一致する。これらのことから、四万十川における3種の主な抱卵期間は、6–9月で共通するとみて良いであろう。その一方で、ヒラテテナガエビでは他2種に比べ、5月の抱卵率が高く、早期に抱卵し始める特徴にあった (Table 2)。このような抱卵期間の種間差は、2002–2003年の四万十川でも確認されているほか (平賀・山中, 2005)、仁淀

川においても類似した傾向にあり，普遍性が窺える。

一般に，甲殻類の繁殖には水温と日長が直接的に影響する (Bauer, 2004; 大貫ら, 2008; Raviv *et al.*, 2008)。調査時の水温をみると (Fig. 7)，月別平均水温は，ヒラテテナガエビが抱卵し始める 5 月に 21.3°C，他 2 種が抱卵し始める 6 月には 22.3°C，8 月には 30.6°C まで上昇した後，9 月には 25.1°C，抱卵終期の 10 月には 20.4°C に低下した。したがって，3 種が産卵を開始する水温は 21–22°C 前後，終了する水温は 20°C 前後と考えられ，ヒラテテナガエビでは他 2 種に比べ，低水温下で産卵し始めると言える。一方，水温は，抱卵期間の河川間差を生じさせる要因にもなり，四万十川では仁淀川に比べ，4–9 月の水温が高く，3 種の抱卵率の高い期間が 1–2 ヶ月長いことが報告されている。成熟した 3 種の雌は，繁殖期間中に繰り返し産卵することが確認されており (諸喜田, 1979; 小川ら, 1981)，四万十川における 1 尾当たりの産卵回数は，仁淀川のそれに比べて多いと考えられる。

繁殖場所の種間差に注目すると，ミナミテナガエビおよびヒラテテナガエビは，分布域の広い範囲で繁殖し，幼生を放出しているのに対し，テナガエビは汽水域でのみ繁殖していると考えられた (Fig. 18)。これら 3 種の幼生は，淡水中では成育せず，塩分を必要とすることが飼育試験により示されている (Ogasawara *et al.*, 1979; 諸喜田, 1979)。また，ミナミテナガエビおよびヒラテテナガエビでは，4.0 mm CL 以下の稚エビは，S3 (河口から 19 km) から下流でのみ出現しており (Fig. 17)，幼生が淡水域に留まって成育している可能性は低く，汽水域または海域で成育していると考えられる。四万十川の汽水域は，河口から 6–7 km 上流の範囲に形成されており (和, 2018)，ミナミテナガエビおよびヒラテテナガエビの幼生が汽水域まで流下するとすれば，その距離は最長でそれぞれ 34 km と 76 km となり，後者で約 40 km 長い。飼育試験によると，ミナミテナガエビの幼生は，淡水中では I 期から II 期に到達できないのに対し，ヒラテテナガエビでは，10–18% が II 期に到達する (大野・Armada, 1999)。このことから，ヒラテテナガエビは，長時間の流下に耐え得る形質を有すると考えられる。

一方，抱卵雌のサイズは，ミナミテナガエビ，テナガエビ，ヒラテテナガエビの順に小型であった (Fig. 20)。これら 3 種の抱卵数は，大型個体ほど多く (小川ら, 1991; 平賀・山中, 2005)，ミナミテナガエビでは体長 65 mm で約 14,000 粒 (上田, 1961)，ヒラテテナガエビでは 68 mm で約 15,000 粒 (上田, 1961)，テナガエビでは 65 mm で約 14,000 粒 (Mashiko, 1983 の式により推定) を抱卵する。これらほぼ同体長における抱卵数に顕著な種間差はないことから，前述した抱卵サイズの種間差を考え合わせると，四万十川における 3 種の平均

抱卵数は、ミナミテナガエビ、テナガエビ、ヒラテテナガエビの順に少ないと推測される。また、四万十川と仁淀川における3種の抱卵サイズの比較から、ヒラテテナガエビおよびテナガエビの抱卵サイズに顕著な河川間差はないのに対し、ミナミテナガエビでは、四万十川で早熟・小型である可能性が示されている。四万十川において、本種が早熟・小型化しているとすれば、それに伴う産卵数の減少によって、再生産力が低下する危険性があり(五嶋, 2016)、本種資源の減少が懸念される。

III 浮遊期

前章では、底生期の生活史を調べ、ミナミテナガエビ、ヒラテナガエビおよびテナガエビとも、抱卵期直前に急成長することを明らかにした。その一方で、1年以上生残する個体の割合は、ヒラテナガエビに比べ、他2種で低いほか、分布域や生息場所に種間差がみられた。さらに、抱卵雌のサイズにも種間差がみられ、平均抱卵数は、ミナミテナガエビ、テナガエビ、ヒラテナガエビの順に少ないと考えられた。このような抱卵状況の種間差は、幼生の生息・分布状況に影響している可能性があり、本章では、浮遊期における流下・分布生態に注目した。

浮遊期の生態に関しては、3種の幼生の発育過程（諸喜田, 1970; 森実・南沢, 1971; Shy *et al.*, 1990）、塩分耐性（大野・Armada, 1999; 今井ら, 2001）が飼育試験により調べられている。また、山口県西田川（流程 4.5 km）の淡水域下流端では、ミナミテナガエビおよびヒラテナガエビの幼生は、日没後 2 時間以内に集中的にふ化して流下することが明らかにされている（Ideguchi *et al.*, 2007）。しかしながら、四万十川では、ふ化直前の卵を持つ雌は、ミナミテナガエビでは河口から 40 km、ヒラテナガエビでは 80 km にもみられ、これらの場所でふ化した幼生が、成育場となる河口・海域に短時間で到達するのはほぼ不可能と考えられる。一方、前述の西田川において、両種の幼生は、繁殖期を通してほぼ毎日流下するものの、河口とその周辺海域での日中の底層曳きでは、ほとんど採集されていない（浜野ら, 2005）。このことから、浜野ら（2005）は、同河川では、両種の幼生は感潮域に留まらず海域に流出しているとしながらも、広大な河口域を有する河川では滞留する可能性も述べている。これに関連して、静岡県太田川（流程 43.9 km）の河口域では、テナガエビ幼生が約 40 尾と少ないながらも採集されている（今井ら, 2001）。また、南アフリカのケイスカンマ川（流程約 160 km）では、*M. petersi* の幼生は河口域に滞留している可能性が示唆されているほか（Read, 1985）、ルイジアナ州のアチャファラヤ川（同約 270 km）の河口域では *M. ohione* の幼生が多数採集されている（Rome *et al.*, 2009）。

本章では、四万十川の下流淡水域を中心とした定期・昼夜連続採集により幼生の流下状況を、汽水域での層別採集により幼生の分布を水平・鉛直的にそれぞれ把握し、それらから幼生の動態を検討した。

1 材料と方法

1. 流下

1) 定期採集

河口から約 15 km に位置する淡水域の 1 地点 (D2) において (Fig. 1), 2019 年 6 月 14 日から 9 月 27 日にかけて, 概ね 2 週間間隔で計 9 回の調査を行った. 調査時刻は, ミナミテナガエビおよびヒラテナガエビの幼生が集中的にふ化する日没後 2 時間以内 (Ideguchi *et al.*, 2007) とした. 採集は, 濾水計 (離合社, 5571-A) を装着した円錐形プランクトンネット (口径 30 cm, 側長 80 cm, 目合 212 μm) を沈下橋から垂下し, 瀬の流心に固定して行った. 調査時には, 温度計 (タニタ, TT-508N) により表層の水温を測定した. 得られた試料は 5%ホルマリンで固定した後, 氷冷して持ち帰り, 和田ら (2001) の色素胞による識別方法に従って種を同定し, 尾数を計数した. 得られた尾数を濾水量で除して採集密度 (尾/ m^3) を算出し, これに調査時の流量を乗じた値を推定流下尾数 (尾/秒) としたほか, 調査期間中の日平均流量を整理した. 流量は, 最下流の流量観測所 (具同第二観測所: 河口から約 10 km) における値を使用した. ただし, 当該期間の流量値は公表されていなかったため, 以下の方法により推定した. 具同第二観測所における 2018 年 1–12 月の日平均水位と日平均流量から水位–流量関係式を求め, 同式に調査時の水位および調査期間中の日平均水位を代入し, 流量を推定した. これら流量の推定に必要な水位・流量値は, 国土交通省ウェブサイト (水文水質データベース, <http://www1.river.go.jp/>) より取得した.

2) 昼夜連続採集

汽水域 1 地点 (D1) および淡水域 2 地点 (D2, D3) において (Fig. 1), それぞれ 2019 年 8 月 30 日 20:20 および 19:30 から 3 時間間隔で 24 時間, 計 9 回の調査を行った. 各地点における川幅は, D3 で約 70 m, D2 で約 170 m, D1 で約 340 m と下流ほど広く, 流水断面も大きくなる. 採集は, 前述の濾水計を装着したプランクトンネットを用い, D1 では横断方向の傾斜向きにより, D2 および D3 では沈下橋からネットを垂下し, 瀬の流心に固定することにより行った. D1 での調査時には, 携帯型塩分計 (YSI, Model 30) により表層から底層までの水温と塩分を 0.5 m 間隔で, D2 および D3 では温度計 (タニタ, TT-508N) により表層の水温をそれぞれ測定した. 得られた試料は, 5%ホルマリンで固定した後, 氷冷

して持ち帰って約 5°C の冷暗所で保管し、2 週間以内に種別に尾数を計数するとともに、頭胸甲内の卵黄粒（栄養源）の残存状況を観察し、3（多い）、2（やや少ない）、1（少ない）、0（ほとんどない）の 4 段階（Fig. 21）で記録した。得られた尾数を濾水量で除して採集密度を算出した。種同定に際しては、第 I・II 期幼生では、和田ら（2001）の色素胞による方法に従い、第 III–IX 期の幼生では、第 II 期の色素胞の分布様式のほか、Kwon and Uno (1969)、諸喜田（1970）、森実・南沢（1971）、Shy *et al.*（1987, 1990）および Suzuki and Kusamura（1997）が記載した形態を参考に種を決定した。また、形態がテナガエビ属のそれと類似するスジエビ属幼生は、Little（1969）、Shokita（1977）、Han and Hong（1978）、Yang（2009）の記載に基づき、伸長する額角形状および第 3 腹節背縁の突起により識別した。また、前項と同様に、調査日の具同第二観測所における日平均流量を推定したほか、河口から約 3 km に位置する汽水域の水位観測所（実崎観測所）における毎正時水位を国土交通省ウェブサイト（水文水質データベース、<http://www1.river.go.jp/>）より取得・整理した。なお、前述した試料の保管方法により、色素胞は 1 ヶ月間消失しないことを事前に確認しており、本研究で得た標本においても、色素胞の消失に起因する同定不可能な個体は認められなかった。

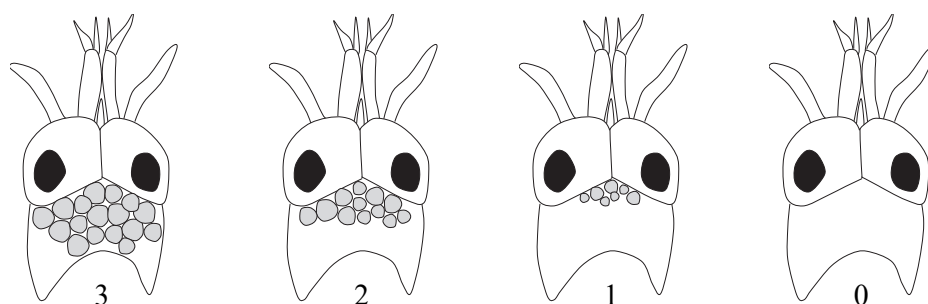


Fig. 21. Yolk droplets index for the first zoeal larvae of three *Macrobrachium* species

2. 汽水域における分布

調査は、汽水域の 5 地点（C1–C5）において（Fig. 1）、2019 年 8 月 3 日および 4 日のそれぞれ上げ潮時および下げ潮時に行った。採集は、濾水計と閉塞ロープを装着した近底層プランクトンネット（Fig. 22）を用いた層別採集により行った。曳網層は、水深約 10 m の C1 では表・中・近底層の 3 層、5 m 以浅の他地点では表・近底層の 2 層とし、上げ潮時には下流方向に、下げ潮時には上流方向に、それぞれ原則として 5 分間の曳網を行った。表層での曳網は、ネット枠の上部に浮子を直結して行い、曳網終了と同時に曳網ロープでネットを引き

上げた。中・近底層における採集では、曳網終了後、直ちに閉塞ロープによりネットを閉じた状態で引き上げ、他層からの試料の混入を防止した。また、各地点の物理環境を把握するため、表層から底層までの流向・流速を ADCP (RD Instruments, WHS212000-I-UG12) により、水温・塩分を CTD (アレック電子) により、それぞれ計測した。得られた試料は、前項「2) 昼夜連続採集」と同様に処理し、種別発育段階別に尾数を計数して分布密度を算出した。上記のほか、調査日の具同第二観測所における日平均流量を「1) 定期採集」と同様に推定するとともに、実崎観測所における毎正時水位を取得した。

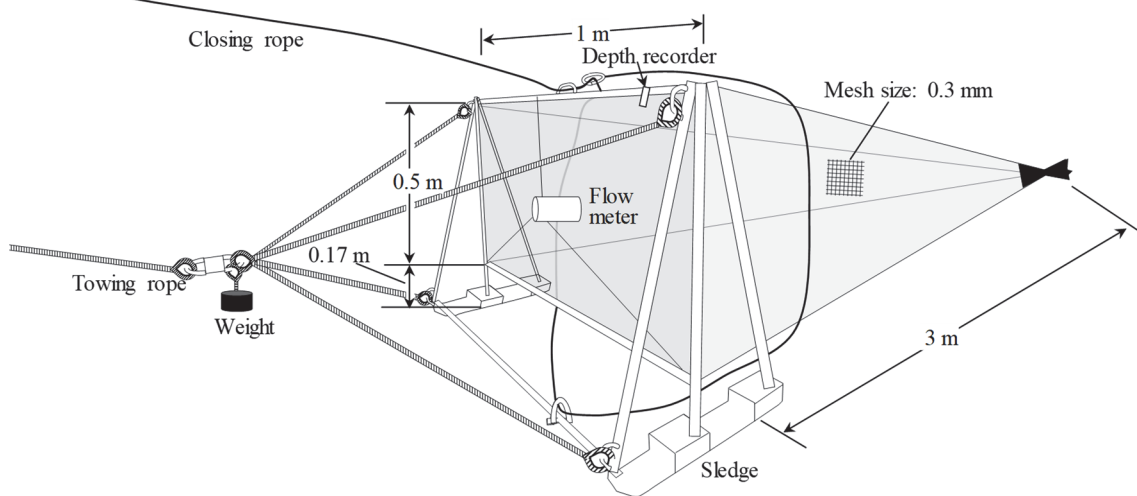


Fig. 22. System of discrete depth horizontal tows by the plankton net (0.5×1 m aperture, 0.3 mm mesh) attached a pair of sledges.

2 結果

1. 流下状況

1) 流下尾数の季節変化

定期採集時の水温および調査期間中の日平均流量を Fig. 23 に示した。水温は、21.9–26.6°C の範囲で変動し、6月中旬から7月下旬にかけて概ね上昇した後、9月下旬にかけて低下した。調査期間中の日平均流量は、27–3,623 m³/s の範囲で変動し、500 m³/s を超える出水が断続的に観測された。

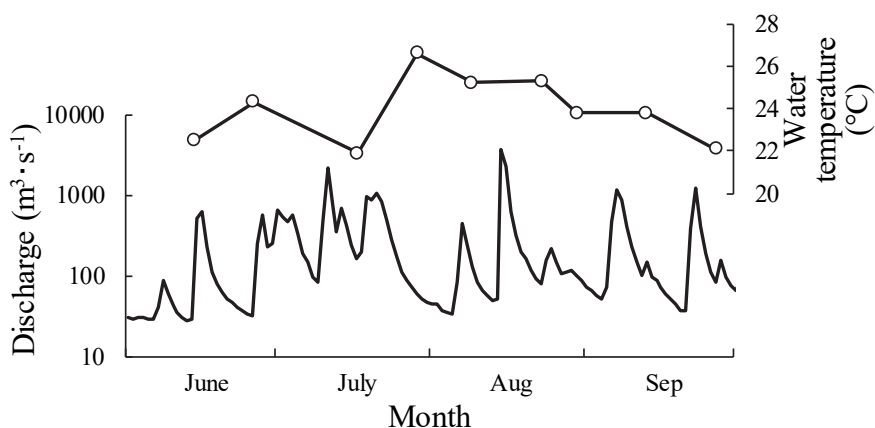


Fig. 23. Seasonal changes of water temperature measured during survey (open circle) and daily mean discharge at gauging station of the Shimanto River (solid line). Discharge was estimated by substituting the water level of 2019 into the relational expression between water level and discharge in 2018. The water level and discharge data were cited from the website of Ministry of Land, Infrastructure and Transport, Japan.

各調査時におけるテナガエビ属幼生の推定流下尾数(以下流下尾数)を Fig. 24 に示した。採集された幼生は、すべて第 I 期ゾエアであり、ミナミテナガエビ、ヒラテテナガエビおよびテナガエビの 3 種の幼生が出現した。調査期間における平均流下尾数は、ミナミテナガエビで 397 尾/sec、ヒラテテナガエビで 946 尾/sec、テナガエビで 12 尾/sec であり、それぞれ全体の 29%、70%および 1%を占めた。

ミナミテナガエビの幼生は、6月中旬から8月下旬にかけて採集された。流下尾数は、6月中旬には 80 尾/sec と少なかったものの、7月中旬にかけては 300 尾/sec 前後で推移し、7月下旬には 2,470 尾/sec まで増加した。これ以降の流下尾数は、8月上旬には 0 尾/sec まで

急減した後、8月中旬の330尾/secにかけて上昇したものの、同月下旬には30尾/secまで減少した。ヒラテテナガエビは調査期間を通じて出現し、その流下尾数は、20–2,200尾/secの範囲で増減を繰り返しつつ変動した。流下尾数は、6・7月下旬の2,100尾/sec前後で多く、7月中旬、8月下旬および9月中旬にも1,000尾/sec前後と比較的多数の幼生が流下した。これら以外の各時期での流下尾数は、420尾/sec以下と少なく、特に、9月下旬でのそれは20尾/secとわずかであった。他方、テナガエビの幼生は、7月中・下旬に流下したものの、その際の流下尾数は30–80尾/secと少なかった。

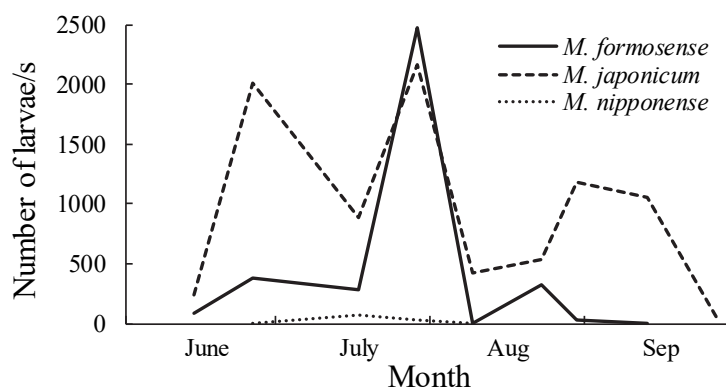


Fig. 24. Comparison between three *Macrobrachium* species in seasonal changes of estimated number of the first zoeal larvae drifting downstream at Stn. D2 in the Shimanto River during regular sampling period.

2) 採集密度の日周変化

昼夜連続採集時の D3 および D2 における水温は、それぞれ 22.9–23.6°C および 23.0–23.8°C の範囲で変動し、調査開始の 30 日 19:30 から翌日 7:30 にかけて低下した後、16:30 にかけては概ね上昇し、19:30 にかけて低下した。他方、D1 における水温および塩分をみると (Fig. 25)、それぞれ 23.4–26.9°C および 0.1–32.0 psu の範囲で変動し、各時刻とも、表層から底層にかけて上昇した。

採集の結果、ミナミテナガエビ、ヒラテテナガエビおよびテナガエビの 3 種の幼生が出現し、それらはほぼすべて第 I 期ゾエアであった。ただし、D1 において、第 IV 期ゾエアが 1 尾採集されたものの損傷が著しく、種は同定できなかった。また、夜間にミナミテナガエビおよびテナガエビの稚エビが、それぞれ 3 尾 (2.0–2.1 mm CL) および 10 尾 (1.1–1.8 mm CL) 得られた。

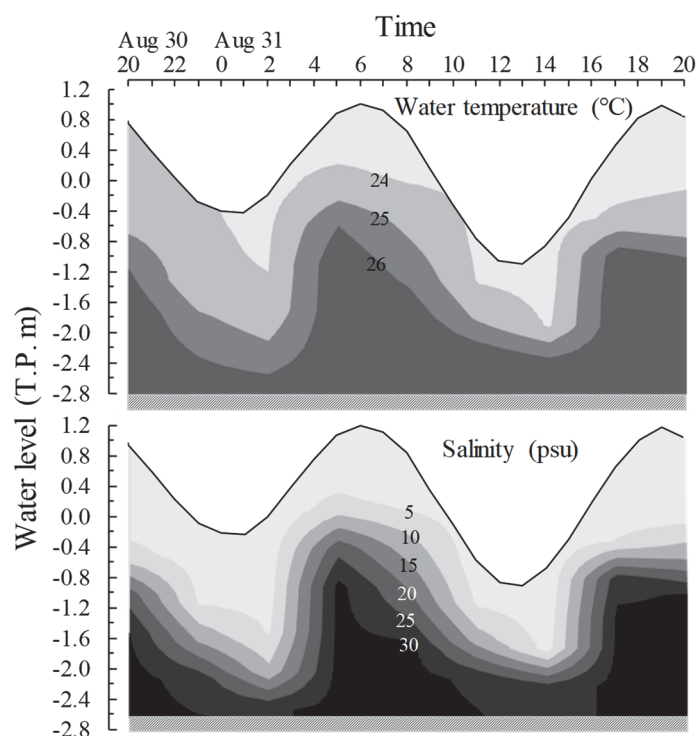


Fig. 25. Temporal changes in vertical profiles of water temperature and salinity at Stn. D1 in the Shimanto River during 24-hour sampling period. Water level data at gauging station were cited from the website of Ministry of Land, Infrastructure and Transport, Japan.

各地点における幼生の平均採集密度は、D3で1.03尾/m³、D2で5.23尾/m³、D1で2.83尾/m³であった (Fig. 26)。これらの内、D3およびD2ではヒラテテナガエビが90%以上を占めたが、D1ではミナミテナガエビは54%、ヒラテテナガエビは36%、テナガエビは10%をそれぞれ占めた。

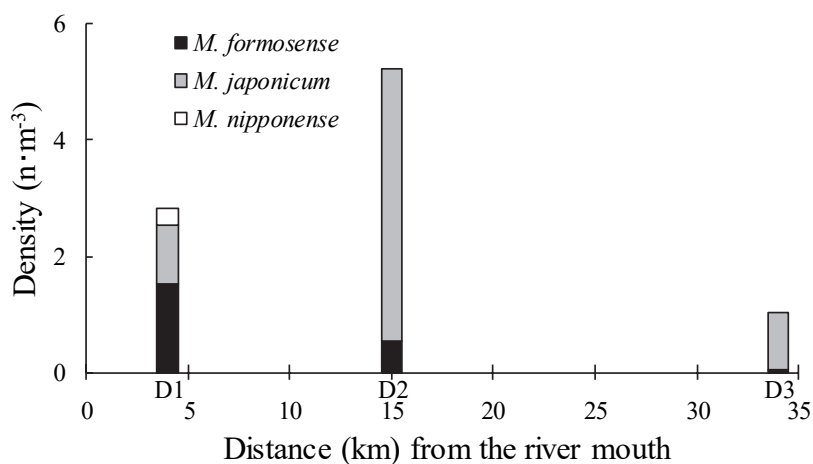


Fig. 26. Mean densities of the first zoeal larvae of three *Macrobrachium* species at Stns. D1–D3 in the Shimanto River during 24-hour sampling period.

幼生の採集密度の経時変化を種別に Fig. 27 に示した。ミナミテナガエビの採集密度は、D3 では 0–0.25 尾/m³ (平均 0.05 尾/m³)、D2 では 0–1.83 尾/m³ (平均 0.53 尾/m³)、D1 では 0–4.66 尾/m³ (平均 1.53 尾/m³) の範囲で変動し、下流ほど高い傾向にあった。D3 で本種が採集されたのは、30 日 22:30、31 日 13:30 および 16:30 の 3 回であり、その際の密度は、それぞれ 0.25 尾/m³、0.06 尾/m³ および 0.11 尾/m³ であった。これに対し、D2 および D1 では、本種はほぼ連続して出現し、調査開始時のそれぞれ 0.32 尾/m³ および 2.20 尾/m³ から、3 時間後には 1.83 尾/m³ および 4.56 尾/m³ に上昇した後、翌日の夜明け前の 0.24 尾/m³ および 0.19 尾/m³ にかけて低下した。その後の密度は、日中には 0.74 尾/m³ 以下と低密度で推移し、日没後の D1 では、4.66 尾/m³ まで上昇したが、D2 では 0.45 尾/m³ と低値であった。

ヒラテナガエビは、各地点でほぼ連続的に出現した。その際の密度は、D3 では 0–4.17 尾/m³ (平均 0.98 尾/m³)、D2 では 0–12.02 尾/m³ (平均 4.70 尾/m³)、D1 では 0–6.46 尾/m³ (平均 1.02 尾/m³) の範囲で変動し、D3 および D1 に比べ、D2 で高い傾向にあった。D2 における本種の密度は、調査開始時の 12.02 尾/m³ から翌日夜明け前の 1.45 尾/m³ にかけて概ね直線的に低下した。その後、日中の密度は 0.76 尾/m³ 以下の低値で推移し、日没後には 9.91 尾/m³ に上昇した。他方、D3 および D1 における密度は、調査開始時のそれぞれ 1.32 尾/m³ および 0.12 尾/m³ から 3 時間後の 4.17 尾/m³ および 6.46 尾/m³ にかけて上昇した後、翌朝にかけて概ね低下した。その後の密度は、概ね 0.37 尾/m³ 以下の低値で推移し、日没後の D3 では 1.01 尾/m³ に上昇したのに対し、D1 では 0.27 尾/m³ とほとんど変化しなかった。

テナガエビは、D1 のみで出現した。本種の密度は、調査を開始した 30 日 20:20 の 1.59 尾/m³ から 31 日 2:20 の 0 尾/m³ にかけて低下した。その後、本種は同日 17:20 まで採集されなかったものの、日没後の 20:20 には 0.14 尾/m³ と低密度ながら出現した。

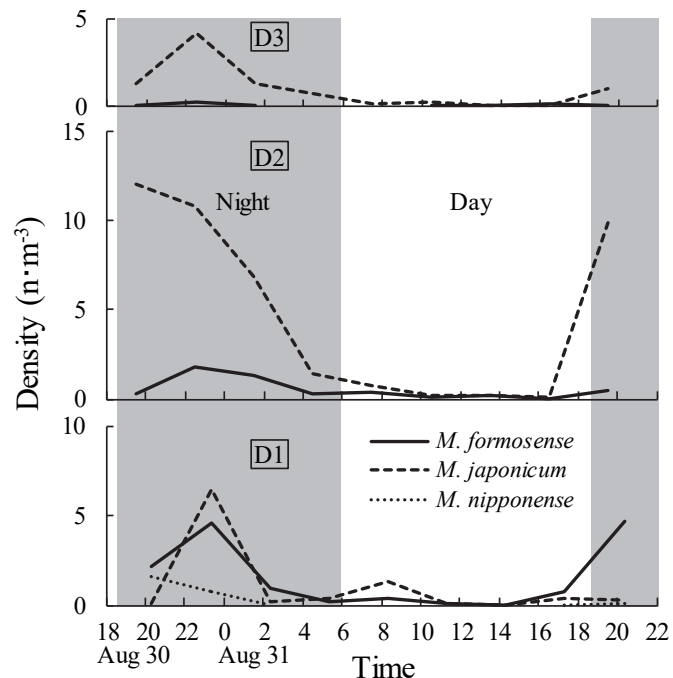


Fig. 27. Comparison between three *Macrobrachium* species temporal changes in density of the first zoeal larvae at Stns. D1–D3 in the Shimanto River during 24-hour sampling period.

次に、採集された第1期ゾエア幼生の卵黄粒指数（以下指数）を Fig. 28 に示した。指数は、3種とも1-3の範囲にあり、卵黄粒をほぼ吸収した指数0の個体は出現しなかった。ミナミテナガエビをみると、D3では指数3が大半を占め、指数1はみられなかった。D2での指数3の割合は、調査開始時の19:30には75%を示したものの、22:30および翌日1:30にはそれぞれ14%および7%に低下した。その後、4:30から16:30に出現した幼生の指数は1または2を示し、日没後の19:30には指数3が40%を占めた。D1では、幼生が出現した8回の内、5回で指数3が32%以上を占め、それらの時間変化に明瞭な傾向はなかった。

ヒラテナガエビでは、D3において指数3が大半を占め、その割合は、30日19:30の100%から翌日10:30の60%までほぼ一貫して低下した後、19:30には再び100%を示した。D2における指数3の割合は、30日19:30および22:30には、それぞれ90%および68%を示した後、翌日1:30には23%、4:30および7:30には11%に低下した。その後、10:30から16:30には、指数3はみられず、指数2が大半を占めたものの、19:30には指数3が87%を占めた。他方、D1では、31日17:20を除けば、各時刻に採集された幼生の大半は指数3を示した。

テナガエビのD1における指数をみると、30日20:20には、指数2および3がそれぞれ38%ずつ、残りの23%を指数1が占めた。同日23:20には、指数2および3が50%ずつを占め、翌日20:20には指数3の幼生1尾が採集された。

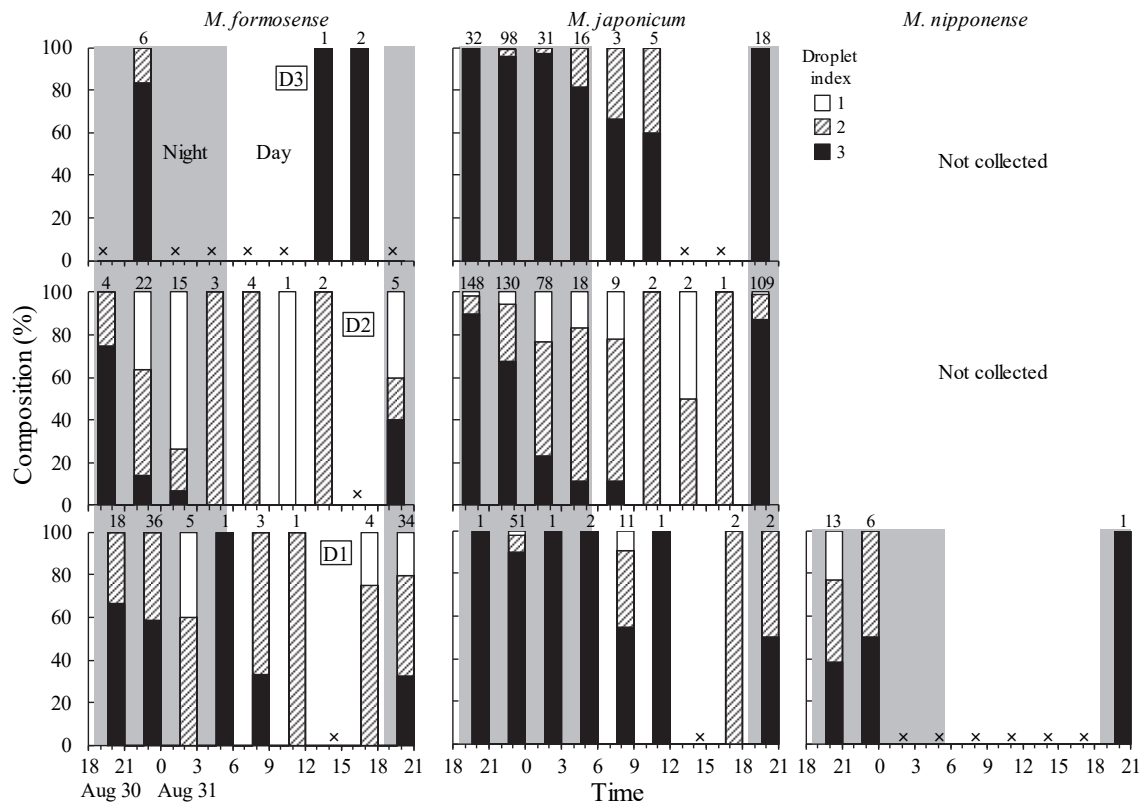


Fig. 28. Temporal changes of composition of the droplet index in the first zoal larvae of three *Macrobrachium* species at Stns. D1-D3 in the Shimanto River during 24-hour sampling period. Numerals and crosses indicate sample size and no sample, respectively.

2. 汽水域における幼生の水平・鉛直分布

1) 調査時の物理環境

具同第二観測所における調査日の推定日平均流量は、8月3日で $38.10 \text{ m}^3/\text{s}$ 、4日で $35.69 \text{ m}^3/\text{s}$ であった。実崎観測所における調査時の水位は、3日には T. P. -0.87 m (14:00) から 0.11 m (17:00) に上昇、4日には 0.63 m (10:00) から -0.53 m (13:00) に低下し (Fig. 29)、いずれも約 1 m の水位変動がみられた。調査時における流向・流速、水温・塩分の分布を Fig. 30 に示した。各層とも、上げ潮時には上流方向、下げ潮時には下流方向の流れが観測された。流速は、上げ潮時の $0.12\text{--}0.52 \text{ kt}$ に比べ、

下げ潮時では $0.09\text{--}0.85 \text{ kt}$ とわずかに速く、上げ・下げ潮時とも、底層より表層で若干速い傾向にあった。水温は、上げ潮時で $26.0\text{--}31.2^\circ\text{C}$ 、下げ潮時で $26.0\text{--}29.1^\circ\text{C}$ の範囲にあり、表層から底層にかけて概ね低下したほか、下流で低い傾向にあった。塩分は、 $3.1\text{--}33.0 \text{ psu}$ の範囲で変動し、上げ・下げ潮時とも表層から底層にかけて上昇するとともに、下流で高い傾向にあった。このような水温・塩分の分布から、海水の影響は底層および下流ほど強く、緩混合型の混合状態が認められた。

2) 幼生の分布密度

上げ潮時で 2,598 尾、下げ潮時で 9,151 尾、計 1,1749 尾のテナガエビ属の幼生が採集され、それらの 99% はふ化後間もない第 I 期のゾエアであった。得られた幼生の内、6,876 尾はミナミテナガエビに、3,880 尾はヒラテナガエビに、690 尾はテナガエビにそれぞれ識別され、残りの 303 尾は損傷が著しく同定できなかった。

上げ・下げ潮時における平均分布密度を Fig. 31 に示した。平均分布密度は、上げ潮時の $1.67 \text{ 尾}/\text{m}^3$ に比べ、下げ潮時では $5.93 \text{ 尾}/\text{m}^3$ と高く、それらの平均は $3.80 \text{ 尾}/\text{m}^3$ であった。種組成をみると、ミナミテナガエビは、上げ・下げ潮時にそれぞれ 56% および 62%、平均で 60% を占めた。他方、ヒラテナガエビは、上げ・下げ潮時にそれぞれ 34% および 33%、平均で 34% を占めたが、テナガエビはそれぞれ 10% および 5%、平均で 6% と低かった。このような平均密度における 3 種の比率は、底生期の生息密度における比率とほぼ一致した。

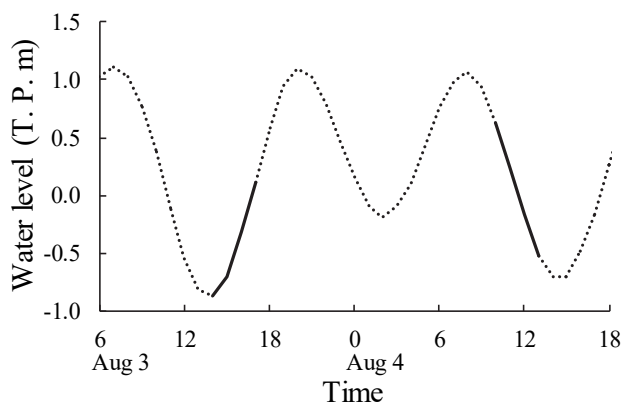


Fig. 29. Temporal changes in water level on the day of survey in the brackish waters of the Shimanto River. Solid and dotted lines indicate the water level during survey and the other time, respectively. Water level data at gauging station were cited from the website of Ministry of Land, Infrastructure and Transport, Japan.

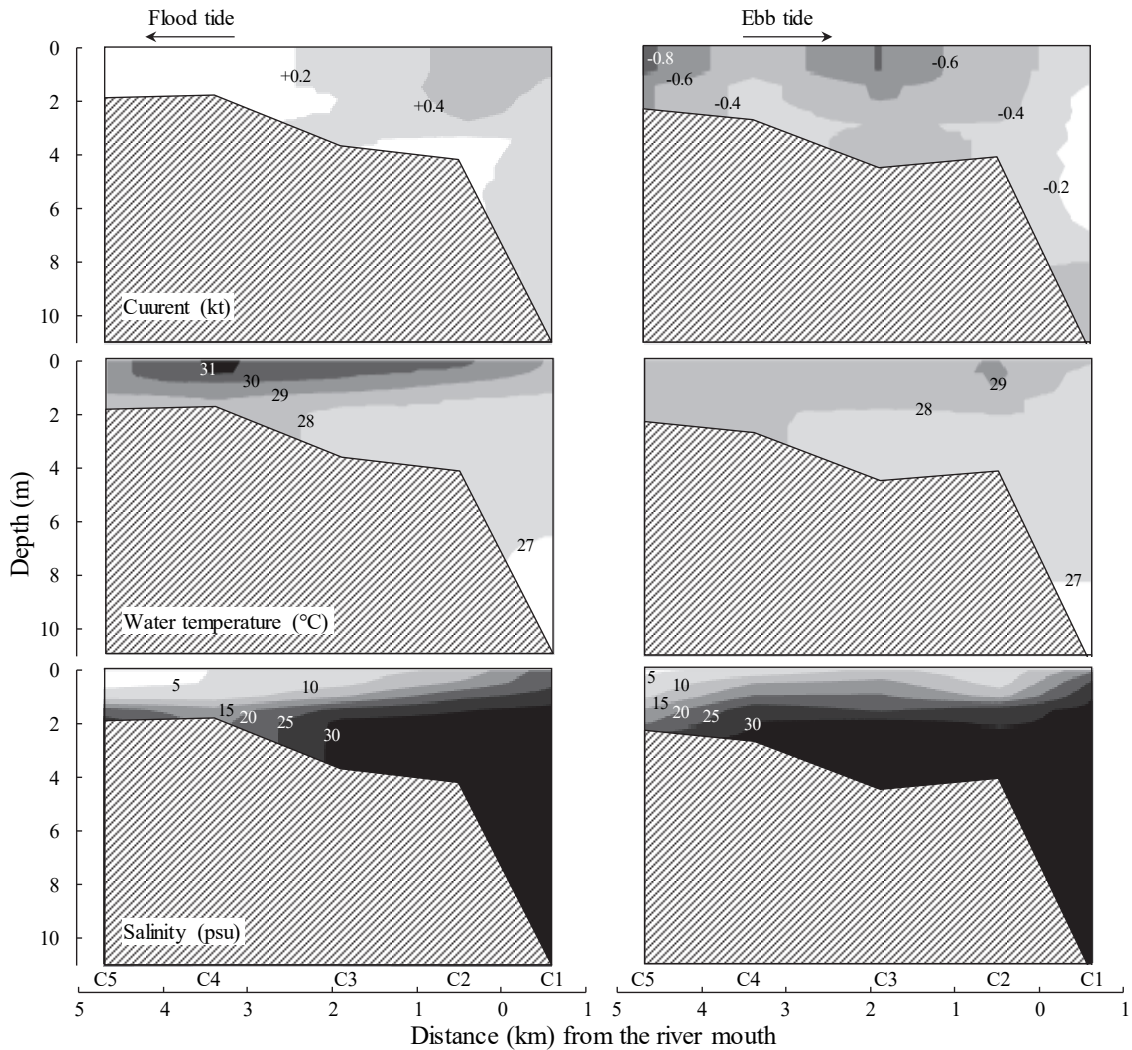


Fig. 30. Changes in horizontal and vertical profiles of water physical parameters during survey in flood and ebb tides in the brackish waters of the Shimanto River.

次に、幼生の水平・鉛直分布を Fig. 32 に示した。水平的にみると、ミナミテナガエビの分布密度は、上げ潮時には、上流の C5 から下流の C1 にかけて低下する傾向にあった。下げ潮時には、海域の C1 に比べ、河川内の C5-C2 における密度が顕著に高く、それぞれの平均密度は 0.08 尾/ m^3 および 4.55 尾/ m^3 であり、約 60 倍の差がみられた。これらと類似した分布は、ヒラテテナガエビにもみられ、上げ潮時の分布密度は、C5 から C1 にかけて低下し、下げ潮時では、C1 の 0.04 尾/ m^3 に比べ、C5-C2 では平均 2.46 尾/ m^3 と顕著に高かった。テナガエビでは、

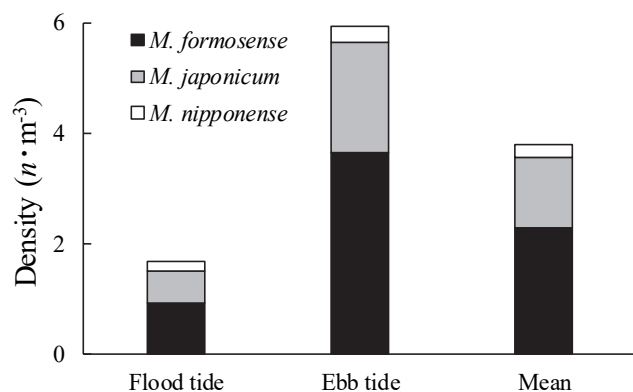


Fig. 31. Mean density of *Macrobrachium* larvae in flood and ebb tides in the brackish waters of the Shimanto River.

他2種に比べると、河川内と海域での分布密度の差は小さかったものの、相対的に密度の高い範囲は河川内にみられ、他2種の水平分布の傾向と類似した。

鉛直的にみると、ミナミテナガエビでは、上げ潮時の河川内 C5-C2 における平均密度は、底層の 0.14 尾/m³ に比べ、表層では 2.00 尾/m³ と高かった。しかし、海域の C1 では、表・中・底層とも、0.86 尾/m³ 以下と低く、大差なかった。下げ潮時においても、河川内での分布密度は、底層の平均 1.59 尾/m³ に比べ、表層では平均 7.52 尾/m³ と高かったのに対し、海域の各層での密度は、0.13 尾/m³ 以下であり、大差なかった。ヒラテナガエビをみると、上げ・下げ潮時における河川内底層での密度は、0.10-0.42 尾/m³ であったのに対し、表層では 1.25-4.50 尾/m³ と高く、明瞭な差がみられた。しかし、海域の各層における密度は、上げ・下げ潮時とも 0.28 尾/m³ 以下と大差なく、ミナミテナガエビと類似した分布傾向を示した。テナガエビにおける密度の鉛直変化は、他2種のそれらに比べると小さかったものの、上げ潮時には河川内の C4 付近、下げ潮時には C4-C2 付近において、底層より表層で高い傾向にあった。これに対し、海域では、上げ・下げ潮時とも、各層の密度に大差はなかった。

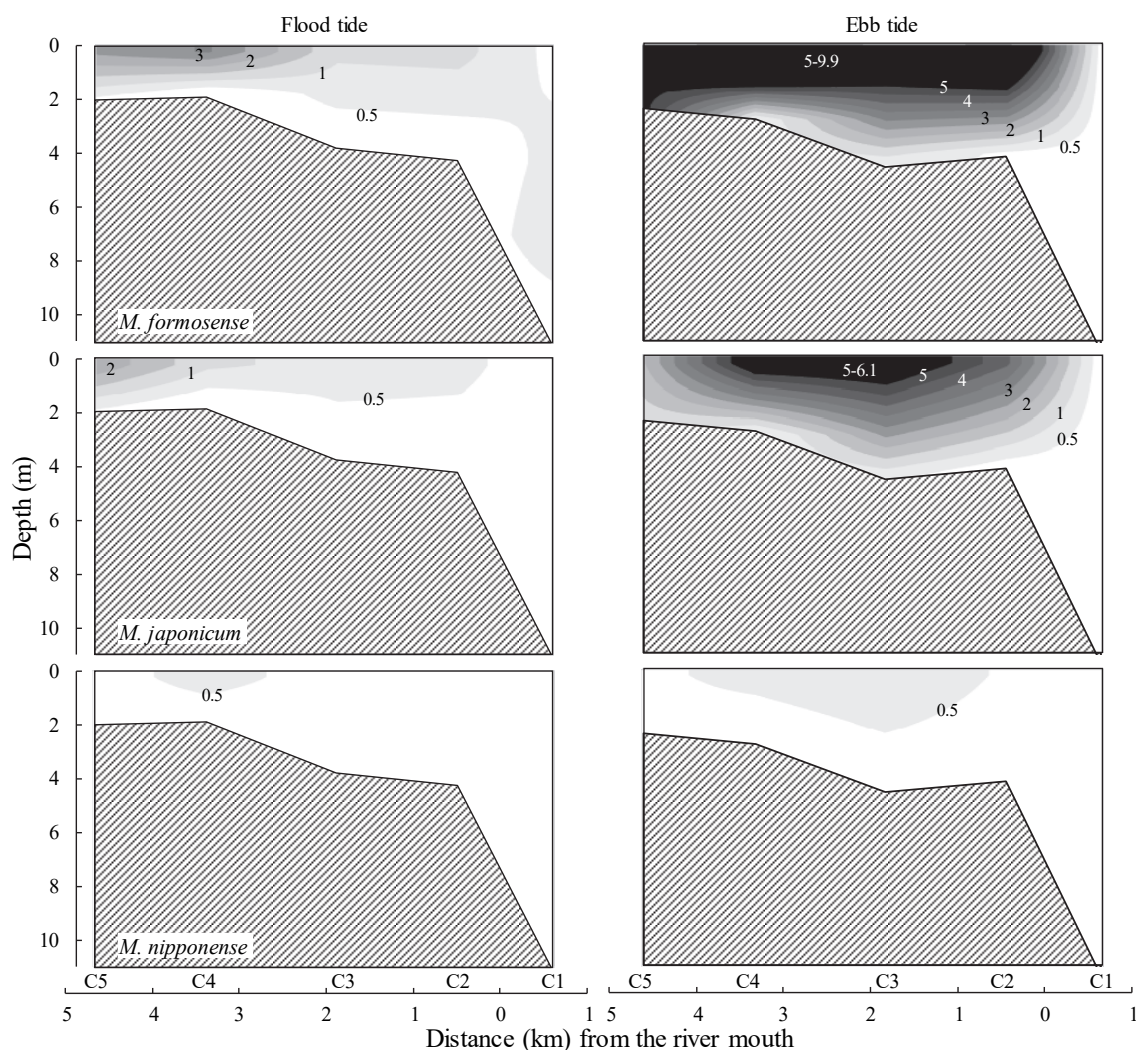


Fig. 32. Changes in horizontal and vertical profiles of density of three *Macrobrachium* larvae in flood and ebb tides in the brackish waters of the Shimanto River. Contours of densities are in number of larvae per 1 m³.

各地点における幼生の平均分布密度を发育段階別にみると (Fig. 33), ミナミテナガエビの第 I 期は, 上げ・下げ潮時にそれぞれ 0.40–1.54 尾/m³ および 0.08–5.23 尾/m³ の密度で全地点において出現した. 第 II 期は, 0.09 尾/m³ 以下と低密度ながら, 上げ・下げ潮時とも半数以上の地点で確認されたが, 第 III 期以降は出現しなかった. ヒラテナガエビでは, 第 I 期は, 上げ潮時には 0.12–1.39 尾/m³, 下げ潮時には 0.04–3.14 尾/m³ の密度で全地点に出現した. 第 II 期は, 下げ潮時の C3 および C2 で 0.01 尾/m³ 以下と低密度ながらも確認されたが, 第 III 期以降は出現しなかった. 他方, テナガエビの第 I 期は, 上げ・下げ潮時とも, 全地点に出現し, 密度はそれぞれ 0.12–0.43 尾/m³ および 0.01–0.50 尾/m³ の範囲にあった. これらに比べると, 第 II 期の密度は 0.01 尾/m³ 以下と低く, その出現は, 上げ・下げ潮時の C4 および上げ潮時の C2 に限られ, 散発的であった. 第 III–VI 期および IX 期は確認されなかったものの, 第 VII・VIII 期は, 上げ・下げ潮時の C1 において, 0.02 尾/m³ 以下と低密度ながらも出現した.

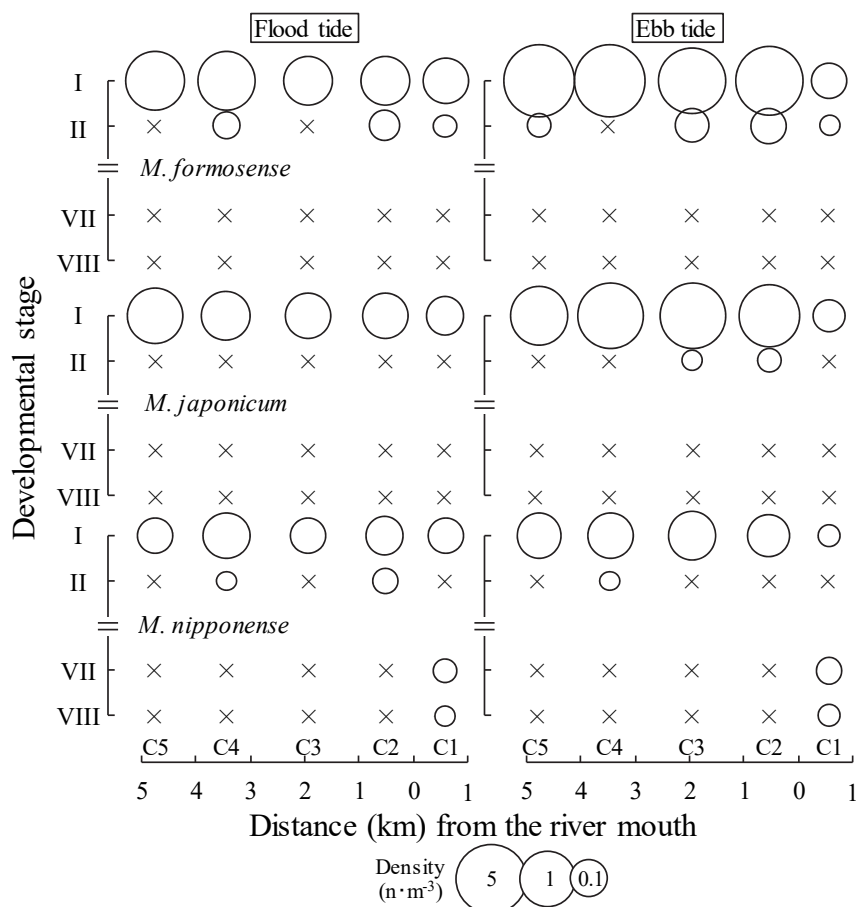


Fig. 33. Horizontal distributions of three *Macrobrachium* larvae by developmental stage in flood and ebb tides in the brackish waters of the Shimanto River. Crosses indicate not collected.

3 考察

1. 幼生の流下生態

淡水域の D2（河口から 15 km）で得られた幼生では、ヒラテテナガエビが優占したのに対し（Fig. 24, 26）、汽水域に出現した幼生の大半は、ミナミテナガエビであり（Fig. 26, 31）、両水域における種組成は相違した。既述のとおり、ヒラテテナガエビの成体は、淡水域に分布するのに対し、ミナミテナガエビのそれらは汽水域にも分布し（Fig. 8）、そこで幼生を放出していると考えられた（Fig. 18）。淡水域と汽水域に出現した幼生の種組成の差異を考えると、汽水域を含む河口から 15 km の範囲では、相当数のミナミテナガエビの幼生がふ化していると推測される。

昼夜連続採集における第 I 期ゾエアの密度は、夜間で高く、日中では総じて低かった（Fig. 27）。このような、夜間に流下が集中する傾向は、回遊性エビ類の幼生（March *et al.*, 1998; Ramirez and Pringle, 2001; Ideguchi *et al.*, 2007）や水生昆虫（Flecker, 1992; Ramirez and Pringle, 2001）で知られ、視覚捕食者による捕食を回避するための適応と考えられている。一方、山口県西田川（流程 4.5 km）の淡水域下流端における調査によると（Ideguchi *et al.*, 2007）、採集されたミナミテナガエビおよびヒラテテナガエビの幼生は、すべて第 I 期ゾエアであり、日没後 2 時間以内に全体の 99%以上が流下している。これに比べると、四万十川の淡水域では、両種は、日没から 7 時間後においても比較的高密度で採集され（Fig. 27）、長時間流下している特徴にあった。一般に、両側回遊性コエビ下目 *Caridea* の第 I 期ゾエアは、卵黄栄養型であり、栄養源（卵黄粒）を使い果たす前に、第 II 期への脱皮および摂餌開始の引き金となる塩分が存在する水域に流下する必要がある（Bauer, 2013）。したがって、相対的に流下時間の長い四万十川では、流下中の幼生が飢餓に陥る危険性も高いと言える。本研究では、淡水域において、ミナミテナガエビおよびヒラテテナガエビの卵黄粒は、流下の過程で吸収され、減少していたものの、卵黄粒をほぼ完全に吸収した個体は確認されなかった（Fig. 28）。このことから、少なくとも、D2（河口から 15 km）を流下するまでに、飢餓による斃死は生じていないと考えられる。

他方、D3 における昼夜連続採集では、ヒラテテナガエビの幼生は、日没後から翌朝にかけて連続的に出現したのに対し、ミナミテナガエビは、ほとんど出現しなかった（Fig. 27）。このことは、ヒラテテナガエビは、ミナミテナガエビより上流においてもふ化しており、そ

れらは汽水域に到達するまでに相対的に長い時間を要することを示している。しかしながら、D2におけるヒラテテナガエビの卵黄粒の残量は比較的多く、ミナミテナガエビのそれに比べて少ない傾向にはなかった (Fig. 28)。これらのことから、ヒラテテナガエビは、卵黄粒の吸収速度を遅らせることにより、長距離かつ長時間の流下を可能にしていると推測される。この推測は、第I期ゾエアの淡水中での生存可能期間は、ミナミテナガエビでは3日であるのに比べ、ヒラテテナガエビでは5日と長いこと (大野・Armada, 1999) からも支持される。

2. 汽水域にける幼生の分布生態

四万十川の汽水域において、ミナミテナガエビ、ヒラテテナガエビおよびテナガエビの幼生が出現し、それらの分布密度は、海域に比べ、河川内汽水域の表層で高く (Fig. 32)、河川内に滞留していると考えられた。一方、Sandifer (1973, 1975) によると、河口域にみられる十脚甲殻類は、その幼生が河口域に残留する種 (以下残留種) および海域に流出して変態後に河口域に加入する種 (以下流出種) に大別される。これらの内、残留種では、上げ潮時には全層に浮上し、下げ潮時には底層に分布することにより、海域への流失を防止することが可能となり (菊池, 1982; Anger, 2001)、これは流出種とは逆の分布様式とされる (Anger, 2001)。これらに対し、四万十川の河川内汽水域におけるテナガエビ属 3 種の分布密度は、上げ・下げ潮時とも、底層に比べて表層で高く (Fig. 38)、残留種および流出種のいずれの分布様式とも一致しなかった。また、残留種では、通常、すべての発育段階が河口域に出現するが (Anger, 2001)、四万十川の河川内汽水域に出現した 3 種の幼生の大部分は、第I期であり、第III期以降は皆無であったことから (Fig. 32)、残留種の特徴には該当しない。しかしながら、第III期以降は、海域においてもほとんど出現せず、テナガエビの第VII期およびVIII期がわずかに出現したに過ぎなかった (Fig. 32)。さらに、静岡県太田川の汽水域 (今井ら, 2001)、山口県西田川の河口およびその周辺海域 (浜野ら, 2005)、南アフリカのケイスカンマ川 (Read, 1985) およびルイジアナ州アチャファラヤ川の河口 (Rome *et al.*, 2009) においても、出現する本属幼生の大部分は第I期であり、第III期以降は、河川内および海域とも、ほとんど確認されていない。このように、本属幼生は、河川内汽水域に滞留していると考えられたものの、その分布様式は、残留種の一般的な分布様式とは合致せず、流出種のそれとも整合しなかった。したがって、本属幼生は、特有の分布様式によって河川内汽水

域に残留していると考えられる。

本属幼生は、第 I 期には、河川内表層に高密度で分布し、第 II 期になると顕著に低密度となり、第 III 期以降はほとんど出現しなかった。一方、飼育試験によると、ミナミテナガエビ、ヒラテテナガエビおよびテナガエビの第 I 期ゾエアの生残期間は、塩分 14‰で最も長期に及び (大野・Armada, 1999)、テナガエビの第 IX 期幼生までの生残率は、塩分 24‰前後で最も高い (Ogasawara *et al.*, 1979)。さらに、岡山県児島湖 (汽水湖) では、テナガエビ幼生の分布が、発育に伴って低塩分の表層から高塩分の底層に変化するほか (今林ら, 1994)、コンジテナガエビ *M. lar* の幼生の好適塩分は、第 I 期で 10–15‰、第 III 期で 15–30‰、第 V・VII 期で 25–30‰と、発育とともに上昇する (Lal *et al.*, 2012)。これらのことは、鉛直的な塩分勾配のある汽水域では、本属幼生は、発育に伴って高塩分を嗜好し、底層に移動することを想像させる。一方、形態の変化に注目すると、第 II には眼が有柄可動となるとともに第 1・2 歩脚が発達し、第 III 期には尾節・尾肢が分離するほか、第 3・5 歩脚が発達し始める (Kwon and Uno, 1969; 諸喜田, 1970; Shy *et al.*, 1990)。エゾアワビ *Haliotis discus hannai* (関・菅野, 1981)、トラエビ *Metapenaeopsis acclivis* (今林ほか, 1993) およびヒラメ *Paralichthys olivaceus* (南, 1982) 等の幼生や仔魚では、形態の変化に伴って生活様式も変化することが知られており、テナガエビ属の幼生においても類似した変化が生じている可能性がある。これらを総合すると、少なくとも第 III 期以降の 3 種の幼生の多くは、既に着底して表底生性生活に移行し、河川内汽水域に残留していると推測される (Fig. 34)。ただし、テナガエビでは、わずかながら海域で第 VII と VIII 期が出現したことから (Fig. 33)、幼生の一部は海域で生育し、それらの多くも表底生生活を送っていると思われる。一方、山口県西田川の河口とその周辺海域における底層曳きでは、本属幼生はほとんど採集されていない (浜野ら, 2005)。これは、幼生が発育とともに表底生生活に移行していたためかも知れない。幼生の発育に伴う表底生生活への移行は、*M. peterusi* でも推測されており、それによってプランクトン食者による捕食が回避される可能性が考えられている (Read, 1985)。

以上から、ミナミテナガエビ、ヒラテテナガエビおよびテナガエビは、両側回遊性でありながらも、それらの幼生は、河川内汽水域に残留して成育している可能性が示唆された。四万十川河口域には、両側回遊性魚類であるアユの仔稚魚が生息し、そこでの良好な成長や競合種の少なさなどから、成育場としての河口域の重要性が指摘されている (高橋, 2005)。テナガエビ属の幼生にとっても、四万十川河口域は重要な成育場となっている可能性があり、今後の調査・研究により、第 III 期以降の動態を含めた浮遊期生活史の全容解明が望まれる。

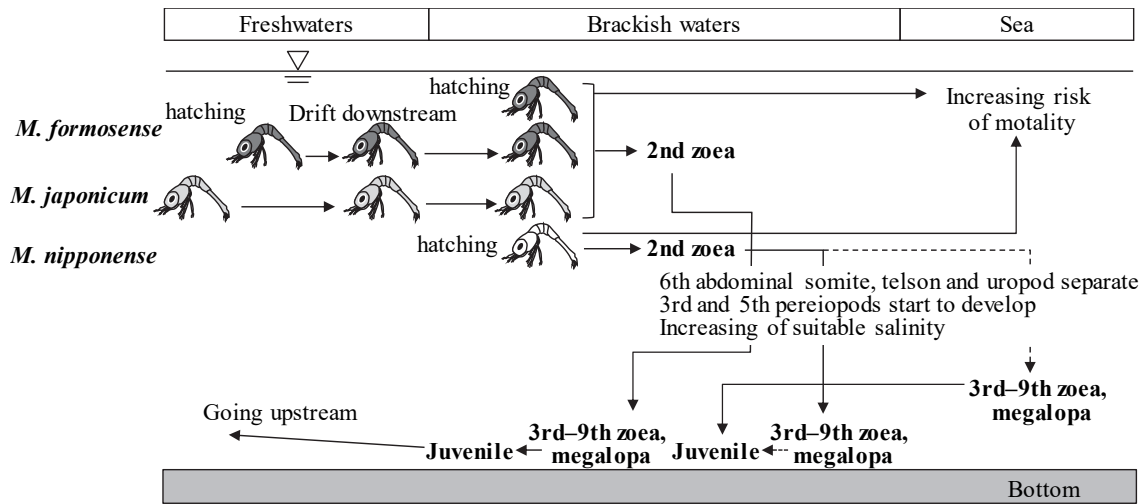


Fig. 34. Conceptual diagram of the developmental change in behavior of three *Macrobrachium* larvae in the Shimanto River.

IV 総合考察

1 テナガエビ属 3 種の生態的相違点とその意義

前章で検討したとおり，四万十川では，3 種の幼生は飢餓に陥ることなく汽水域まで流下していると考えられ，汽水域におけるそれらの分布に顕著な差異は認められなかった．一方，底生期におけるミナミテナガエビおよびテナガエビの生活史を項目別に比較すると（Table 3），分布上流限はそれぞれ 54 km および 28 km で一致しなかった．しかし，他の 6 項目，すなわち，生息場所（淵），主な成長期（抱卵期直前），大型個体の割合（低い），抱卵期（6–9 月），新規加入の始期（8–9 月）および終期（10 月）はほぼ一致した．両種およびヒラテテナガエビで比較すると，主な成長期と新規加入の始期は一致したものの，他の 5 項目では相違した．このように，ミナミテナガエビとテナガエビの生活史には類似する点が多いのに対し，両種とヒラテテナガエビのそれは多くの点で相違する．他方，3 種の形態に関して，ミナミテナガエビとテナガエビでは，体型や色彩等が類似するのに対し（浜野ら, 2000），ヒラテテナガエビでは第 2 胸脚前節の肥大・扁平化（上田, 1961; 荒木・浜野, 2007）や第 3・4 腹節間の暗色横帯（荒木・浜野, 2007）など，他 2 種との明瞭な差異が認められる．このような 3 種の関係は分子系統解析によっても示されており（Liu *et al.*, 2007），系統発生が生態的および形態的な特徴に反映された典型と考えられる．

Table 3. Comparison of the life history of three *Macrobrachium* species in the benthic period

Species	Upper limit of the distribution	Habitat	Main gowing period	Rate of large individual	Incubation period	Recruitment period	
						Start	End
<i>M. formosense</i>	54 km	Pool (mainly gravel bottom)	Just before incubation peiod	Low	June–Sep	Aug–Sep	Oct
<i>M. japonicum</i>	83 km	Riffle	Ditto	High	May–Sep	Ditto	Dec
<i>M. nipponense</i>	28 km	Pool (sand and mud bottom)	Ditto	Low	June–Sep	Ditto	Oct

一方，河川に生息する近縁種間での生活史の差異は，他の分類群でも確認されている．例えば，河口干潟に生息するスナガニ科 *Ocypodidae* では，底質が泥から砂へと変化するに伴い，アリアケガニ *Cleistoma dilatatum*，ヤマトオサガニ *Macrophthalmus japonicus*，チゴガニ *Ilyoplax pusilla*・シオマネキ *Tubuca arcuata*，ハクセンシオマネキ *Austruca lactea*，コメツキ

ガニ *Scopimera globosa* と、生息種が変化する (小林, 2000). 水生昆虫のマダラカゲロウ科 Ephemerelellidae (石綿, 1989) およびコカゲロウ科 Baetidae (小林, 1989)・シマトビケラ属 *Hydropsyche* (谷田, 1989) では、それぞれ羽化期および流程に沿った分布に種間差が認められるほか、ヒゲナガカワトビケラ *Stenopsyche marmorata* とオオシマトビケラ *Macrostemum radiatum* では、流下餌料を捕獲する網目に大差がみられる (古屋, 2003). さらに、魚類のヨシノボリ属 *Rhinogobius* 4 種の共存域では、緩流部から急流部にかけて、クロヨシノボリ *R. brunneus*, シマヨシノボリ *R. nagoyae*, オオヨシノボリ *R. fluviatilis*, ルリヨシノボリ *R. mizunoi* がそれぞれ分布し、これには競争・排他的な関係が影響しているとされる (水野ら, 1979). このような近縁種間の生活史の差異は、空間 (Rossiter, 1989) や餌資源 (古屋, 2003; 平嶋・立原, 2006) の分割利用により、重複する分布域での共存を可能にしていると考えられている (Saito *et al.*, 2012). テナガエビ属 3 種においても、それらが共存する上で、分布や生息場所等の差異 (Table 3) が有効に機能していると考えられる.

2 テナガエビ属の生活史と資源変動との関係

第 I 章で示した漁獲状況から (Fig. 5), 四万十川におけるテナガエビ属の資源量は、ミナミテナガエビのそれによって変動しており、近年の入荷量の減少は本種資源の減少を反映していると推測された. 一方、大野ら (1977) は、1974 年 7 月 16–17 日の 18:00–7:00 に、河口から 23 km 付近 (川登) において、上り落としうえによるテナガエビ属の漁獲状況を 1 時間間隔で調べている. その結果によると、ミナミテナガエビとヒラテナガエビがほぼ夜間に限って漁獲され、全漁獲尾数および重量において前者が約 80% を占めており、これは本研究で示した漁獲組成 (Fig. 5) とほぼ一致する. また、テナガエビの生息数は、当時から相対的に少なかったとされる (大野ら, 1977). これらのことから、四万十川では、30 年以上前からミナミテナガエビが優占し、本種の資源動向は、テナガエビ属全体のそれに大きく影響していたと考えられる.

近年の四万十川におけるテナガエビ属の資源動向について、市場における入荷量の経年変化から推測すると (Fig. 3), 2010 年以降ほぼ一貫して減少している可能性が高い. 一般に、水産資源の変動に影響する要因として、被食 (須藤・中田, 1995), 漁獲 (松川ら, 2008) および初期減耗 (勝川, 2007) などが示されており、テナガエビ属の生活史や資源変動にも影響する可能性がある. これらの内、本研究内容との関連が深い漁獲と初期減耗の影響につ

いて、以下に検討した。

漁獲の影響から検討すると、エビ筒で漁獲されたテナガエビ属の性比は、雄に偏る特性にあり (Fig. 6), これは、結果として雄を選択的に漁獲している可能性を示唆している。雄への選択的な漁獲が行われているタラバガニ科のハナサキガニ *Paralithodes brevipes* では、精子制限等を含む何らかの仕組みによって、繁殖成功率の低下を招き (五嶋, 2002; 佐藤, 2008), 漁獲量減少の一因となる可能性が指摘されている (五嶋, 2016)。さらに、小型の雄では、交尾回数の増加に伴って受精率が低下するが、大型の雄ではほとんど低下しない (Sato *et al.*, 2005)。これらのことから、精子制限に陥らせず、雌の繁殖能力を十分に発揮させるためには、より多くの精子を保有する大型の雄をある程度残す必要があると考えられている (佐藤, 2008; 五嶋, 2016)。テナガエビ属においても、雄が選択的に漁獲された場合には、資源変動に負の影響を及ぼす可能性が考えられる。また、サイズの小型化は乱獲の兆候のひとつとされ (松宮, 2000), 四万十川では近隣の仁淀川に比べ、ミナミテナガエビの雌が早熟・小型の傾向にある。このように、漁獲は、本属の生活史および資源変動に影響する可能性があり、今後、その実態を明らかにすることが望まれる。そのためには、テナガエビ属の雄のサイズや交尾回数と繁殖成功率の関係のほか、継続的かつ詳細な漁獲実態の把握が必要と思われる。

次に、初期減耗率は、餌不足による飢餓や被食のほか (南, 1994), 成育適地への輸送の成否による影響も受けると考えられている (中田, 1994)。四万十川では、テナガエビ属の幼生は、河川内汽水域に滞留していることが示唆され (Fig. 32), そこでの環境変化は、本属の初期減耗率に影響すると考えられる。近年、四万十川では、河口砂州が消失して河口幅は2倍以上に拡大し、スジアオノリ生育場では、塩分の上昇が観測されている (今城ら, 2011)。この塩分変化や波浪の影響などにより、スジアオノリの漁獲量は減少し、コアマモ場のいくつかは消失したとされる (伊谷, 2011)。また、河口砂州の存在により、河口内で河川水が滞留し、内湾性カイアシ類の繁殖に適切な環境が形成されるとともに、狭塩性海産種の海域からの進入が妨げられていることが示唆されている (坂口ら, 2009)。河口砂州は、これまでも消失することがあったものの、短期間で自ずと復元されてきた (伊谷, 2011)。しかし、2009年10月に消失した砂州は、現在まで復元されていない (四国地方整備局中村河川国道事務所, 2016)。一方、岡山県児島湾の締め切り堤防によってできた人工汽水湖 (児島湖) では、テナガエビの生息数は飛躍的に増加した後、減少傾向を示している (今林ら, 1994)。この生息数の増加には、本種幼生の成育に好適な汽水環境の拡大が、減少には、低塩分化による成

育適地の縮小がそれぞれ影響した可能性が指摘されている。前述のとおり、四万十川では、砂州消失後の河川内汽水域で塩分が上昇しており、これがテナガエビ属の初期減耗率や資源変動に影響する可能性はあるものの、その実態は不明である。他方、四万十川汽水域では、栄養塩濃度が低下し、貧栄養化していることが示唆されている（和,2018）。貧栄養化は、河口域における基礎生産力を低下させ、テナガエビ属幼生を含む水生生物の生息・成育を制限する可能性がある。これに関連して、瀬戸内海の富栄養化対策による貧栄養化は、植物プランクトン相の変化や漁業生産量の大幅な減少を招いている可能性が指摘されている（Yamamoto, 2003）。四万十川におけるスジアオノリやテナガエビ属の漁獲量の減少にも、貧栄養化が影響しているのかも知れない。

以上のように、漁獲および河口域の環境変化は、テナガエビ属の生活史に影響し、資源変動に関与する可能性が考えられた。漁獲の影響に関連して、高知県では、2018年より、テナガエビ属の資源回復を目的とし、9月から翌年3月までの禁漁措置を実施している。一方、前述したタラバガニ科の事例を勘案すれば、テナガエビ属においても、大型雄による繁殖を保護することが望ましい。しかし、現行の禁漁期間の内、抱卵期（5-9月）に該当するのは、終期の9月のみである。テナガエビ属は、抱卵期直前の4-5月に急成長するため（Figs. 14-16）、9月以降の禁漁では、成長した大型雄に対する保護の効果は得られ難い。したがって、大型雄による交尾の機会を確保し、繁殖成功度を高めるという観点に立てば、少なくとも、抱卵期の直前から初期（4-6月）を禁漁期に含めるべきであろう。

河口域の環境変化の内、河口砂州の消失については、国および県による適切な役割分担のもと、砂州の状況を監視・把握しつつ、適切な維持管理に努めるとされているが（四国地方整備局中村河川国道事務所, 2016）、現在まで砂州は復元されていない。貧栄養化については、その原因は特定し難いものの、生活排水対策の推進や離農に伴う肥料投入量の減少等が関与している可能性があり（和,2018）、将来的に富栄養化に転じるとは考え難い。今後、これら河口域の環境変化と本属初期生活史の関係を検討するため、第III期幼生の着底場所や生息を規定する環境要因を解明することが望まれる。

要約

本邦産テナガエビ属 *Macrobrachium* 15 種の内、ミナミテナガエビ（以下ミナミ）*M. formosense* およびヒラテテナガエビ（以下ヒラテ）*M. japonicum* は関東から沖縄にかけて、テナガエビ（以下テナガ）*M. nipponense* は東北から九州にかけて分布し、内水面漁業の有用種となっている。我が国における本属の漁獲量は、減少傾向にあり、特に、四万十川での減少が著しく、全国最高位にあった漁獲量は、かつてない水準にまで落ち込んでいる。その資源の回復・管理に向けては、本属の生活史の把握が重要となるが、四万十川でのそれらに関する調査・研究は、ほとんどなされていない。また、3種が共存する河川でそれらの生態を調べた報告はなく、生活史と資源変動との関係に着目した事例もない。本研究では、四万十川における3種の生活史を比較・検討し、資源変動との関係を明らかにすることを目的とした。

1. 漁獲状況

中・下流域の2市場における1996–2018年の入荷量、および2015年7–10月の下流域でエビ筒により漁獲されたテナガエビ属の種組成とサイズを調べた。

年間入荷量は、中流より下流で一貫して多かった。両市場における入荷量は、概ね2002年にかけて増加した後、2006年にかけて減少したが、2009年にかけては、2002年に近い水準まで回復した。しかし、その後はほぼ一貫して減少し、2018年の中・下流域における入荷量は、それぞれ2009年の2%および16%となった。月平均入荷量は、中流では6・7月、下流では7月で最も多かった。

テナガエビ属の漁獲数の内、ミナミは80.5%、ヒラテは19.4%を占めたが、テナガはわずか0.1%（雄1尾）であった。このことから、本属の資源量は、ミナミのそれによって変動することが示唆された。ミナミとヒラテのサイズ組成では、頭胸甲長（CL）8 mm以上の個体がほとんどを占めたほか、雄が優占して75%以上を占めた。

2. 底生期

中・下流淡水域および汽水域の計11地点において、周年にわたる潜水観察と採集により、分布、成長、抱卵状況を調べた。

分布限は、ヒラテで河口から83 km、ミナミで54 km、テナガで28 kmにあり、底質や河

川形態によって規定されていることが示唆された。主にヒラテは瀬に、他 2 種は淵に出現し、このような生息場所の差異には、形態の種間差が関係していると考えられた。テナガエビ属の年間平均生息密度は、1.77 尾/m²であり、この内、ミナミは 63%、ヒラテは 31%、テナガは 6%をそれぞれ占めた。ミナミおよびヒラテの密度は、6 月以降、それぞれ 10 月および 12 月にかけて上昇した後、5 月にかけて低下した。他方、テナガの密度は、6・7・10 月で相対的に高かったものの、経月変化に明瞭な傾向はみられなかった。

全標本における雄の比率は、ミナミで 51%、ヒラテで 37%、テナガで 53%を示し、雄が優占した漁獲性比と相違した。雄の比率は、3 種とも大型個体で高く、同比率が上昇するサイズは、ヒラテの 24 mm CL に比べ、他 2 種では 14–16 mm CL と小型であった。サイズ組成の経月変化では、3 種とも、晩夏に 6 mm CL 前後で加入し始めた稚エビのサイズは、翌春までほとんど変化せず、1 ヶ月後の抱卵期直前に 10–14 mm CL 前後となった。この際、成長した稚エビより大型の個体の割合は、ヒラテより他 2 種で低い特徴にあった。大型個体の割合を地点間で比較すると、ミナミおよびヒラテでは、上流ほど高い傾向にあったが、テナガでは下流の汽水域で高かった。

主な抱卵期間は、3 種とも、概ね 6–9 月で共通した一方で、ヒラテでは他 2 種に比べ、5 月の抱卵率が高く、早期に抱卵していた。ミナミおよびヒラテでは、ふ化直前の卵を持つ雌が、分布域のほぼ全域に出現したが、テナガの抱卵雌は汽水域にのみ出現し、ふ化直前の卵を持つ雌はわずかであった。抱卵期間において、ミナミの雌は、出水後の 7 月のみ下流に偏って分布したことから、6 月から 7 月にかけて下流に移動した後、遡上したことが示唆された。抱卵雌のサイズ組成において、16 mm CL 以下の小型個体の割合は、ヒラテの 62%に比べ、ミナミの 90%およびテナガの 96%で高かった。

3. 浮遊期

下流淡水域 1 地点（河口から 15 km）における 6–9 月の定期採集および下流淡水域・汽水域 3 地点（河口から 34, 15, 4 km）における 8 月の昼夜連続採集により、幼生の流下生態を調べた。さらに、汽水域では、8 月の上げ・下げ潮時に 5 地点で層別採集および流向・流速、水温・塩分の鉛直観測を行い、幼生の分布生態を調べた。

定期採集で得られた幼生はすべて第 I 期ゾエアであり、その平均推定流下尾数は、ミナミで 397 尾/sec、ヒラテで 946 尾/sec、テナガで 12 尾/sec であり、それぞれ全体の 29%、70% および 1%を占めた。昼夜連続採集で得られた幼生もほぼすべて第 I 期ゾエアであった。第

I期ゾエアの平均採集密度は、淡水域の上流地点（河口から 34 km）および下流地点（15 km）では、それぞれ 1.03 尾/m³ および 5.23 尾/m³ であり、両地点とも、ヒラテが 90%以上を占め、テナガは出現しなかった。他方、汽水域（4 km）での平均採集密度は 2.83 尾/m³ であり、その内、ミナミは 54%、ヒラテは 36%、テナガは 10%をそれぞれ占めた。これらのことは、河口から 15 km の範囲において、相当数のミナミテナガエビの幼生がふ化していることを示唆している。淡水域下流地点（河口から 15 km）では、ミナミおよびヒラテの幼生は、夜間を中心に概ね終日にわたって採集された。両種とも、栄養源となる卵黄粒は、流下の過程で減少したが、それをほぼ完全に吸収した個体は出現しなかったことから、飢餓による斃死はほとんど生じていないと考えられた。一方、淡水域上流地点（河口から 34 km）では、ヒラテは、ほぼ連続して出現したのに対し、ミナミはほとんど出現しなかった。したがって、ヒラテはミナミに比べ、長時間にわたって流下するものの、下流地点（河口から 15 km）においても比較的多くの卵黄粒を残していた。このことから、ヒラテは卵黄粒の吸収速度を遅らせることにより、長距離かつ長時間の流下を可能にしていると推測された。

上げ・下げ潮時の汽水域の各層では、それぞれ上・下流方向の流れが観測された。流速は、0.09–0.85 kt の範囲にあり、上げ潮時より下げ潮時、底層より表層でわずかに速かった。水温・塩分は、それぞれ 26.0–31.2°C および 3.1–33.0 psu の範囲で水平・鉛直的に変化し、緩混合型の混合状態が認められた。幼生の平均分布密度は、3.8 尾/m³ であり、この内、ミナミは 60%、ヒラテは 34%、テナガは 6%を占め、底生期における密度の種組成とほぼ一致した。水平分布をみると、ミナミおよびヒラテの密度は、海域より河川内汽水域で高く、その傾向が顕著であった下げ潮時には、約 60 倍の差がみられた。テナガの密度は総じて低かったものの、相対的に密度の高い範囲は河川内にあり、3 種の幼生は、河川内汽水域に滞留していることが示唆された。鉛直的にみると、河川内汽水域での密度は、底層より表層で高かったが、海域では各層の密度に大差はなかった。発育段階別にみると、得られた幼生の大部分は第 I 期（ふ化直後）であり、第 II 期は低密度で散発的に出現したが、第 III 期以降はほとんど出現しなかった。これらのことから、第 III 期以降の 3 種の幼生は、主に河川内汽水域に着底して表底生生活を送っていると推測された。ただし、テナガでは、第 VII・VIII 期がわずかに海域で出現したことから、幼生の一部は海域でも成育していると考えられた。

4. 総合考察

底生期におけるテナガエビ属 3 種の生活史には、共通点がみられた一方で、分布や生息場

所等に差異がみられた。このような近縁種間の生活史の差異は、空間や餌資源の分割利用に繋がり、生態的地位の近い種が共存する上で有効に機能していると考えられる。

テナガエビ属の生活史には、漁獲および河口域の環境変化が影響し、近年の資源変動に関与している可能性を示した。漁獲については、漁獲性比の雄への偏りから、結果として雄が選択的に漁獲されている可能性が示唆された。雄への選択的な漁獲は、精子制限等による繁殖成功度の低下を招き、資源の減少要因となる可能性がある。大型雄による繁殖を保障する観点に立てば、少なくとも、急成長期から抱卵初期（4-6月）を禁漁期に含めることが望まれる。一方、河口域では、河口砂州の消失に伴う塩分上昇や栄養塩濃度の低下による貧栄養化が報告されている。このような河口域の環境変化は、そこで生活するテナガエビ属の幼生にも影響する可能性があるものの、影響の有無や程度は不明である。今後、これら河口域の環境変化と本属初期生活史の関係を検討するため、第III期以降の幼生の着底場所や生息を規定する環境要因の解明が望まれる。

謝辞

本論文は、筆者が株式会社西日本科学技術研究所に在籍中の研究成果をまとめたものである。高知大学海洋生物教育研究センター教授の木下泉博士には、終始懇切かつ丁寧なご指導と励ましのお言葉を頂き、本論文のご校閲を賜った。ここに、深謝の意を表す。本論文の審査に際し、貴重なお時間を割いて頂いた高知大学医学部教授の富永明博士、高知大学教育学部教授の伊谷行博士、高知大学海洋生物教育研究センター准教授の斉藤知己博士に厚くお礼申し上げる。本論文を構成する研究論文の投稿にあたり、多くのご助言をいただいた西日本科学技術研究所の藤田真二博士に感謝の意を表す。

長期にわたり様々な形でご支援頂いた株式会社西日本科学技術研究所前所長 故福留脩文博士、同代表取締役社長 福留いく子氏、同代表取締役専務 福留康智氏に御礼申し上げます。研究を進めるにあたり、温かい励ましと様々な形でのご支援とご協力を頂いた西日本科学技術研究所の東健作博士、合同会社シーベジタブルの和吾郎博士、たかはし河川生物調査事務所所長の高橋勇夫博士に心から感謝申し上げます。

高知大学海洋生物研究センター木下研究室の東島昌太郎氏、西日本科学技術研究所の日下貴裕氏、四万十川漁業協同組合連合会会長の堀岡喜久雄氏、四万十川中央漁業協同組合の岡崎力氏、四万十川下流漁業協同組合の山崎清実氏には、調査に際してご支援とご協力を頂いた。四万十川西部漁業協同組合鮎市場場長の平野三智氏、幡多公設地方卸売市場管理組合の大西聖美氏には、入荷量に関する資料を提供頂いた。ここに感謝の意を表す。

引用文献

【緒言】

- 浜野龍夫・井手口佳子・中田和義. 2005. 山口県西田川における両側回遊性エビ類の幼生の流下と稚エビの加入. 水産増殖, 53, 439-446.
- 浜野龍夫・鎌田正幸・田辺力. 2000. 徳島県における淡水産十脚甲殻類の分布と保全. 徳島県立博物館研究報告, 10, 1-47.
- Han, C. C., C. S. Chang, I. M. Cheng, L. S. Fang and K. S. Tew. 2011. Population dynamics of a landlocked and amphidromous freshwater shrimp, *Caridina gracilipes* (Decapoda: Caridea) in subtropical waters. J. Crust. Biol., 31, 278-285.
- 林健一. 2000. 日本産エビ類の分類と生態 (112) テナガエビ科・テナガエビ亜科—テナガエビ属①. 海洋と生物, 22, 240-245.
- 林健一. 2011. 1.2 世界の淡水甲殻十脚類. p. 8-38. 川井唯史・中田和義編著, エビ・カニ・ザリガニ 淡水甲殻類の保全と生物学. 生物研究社, 東京.
- 平賀洋之・山中弘雄. 2005. 四万十川中・下流域におけるミナミテナガエビおよびヒラテテナガエビの成長と繁殖. 海洋と生物, 27, 3-9.
- 位田俊臣. 1978. 霞ヶ浦産テナガエビ資源の動態に関する研究—I 摂餌生態と消化管内容物. 茨城内水調研報, 15, 1-14.
- 位田俊臣. 1983. 霞ヶ浦産テナガエビ資源の動態に関する研究—III 抱卵期などについて. 茨城内水調研報, 20, 36-42.
- Ideguchi, K., T. Hamano and T. Nakata. 2007. Timing of egg hatch of amphidromous freshwater shrimps in a small river (the Nishida River), western Japan. Fish. Sci., 73, 961-963.
- 今井正・秋山信彦・小坂昌也. 2001. テナガエビ 3 型幼生の生残可能な塩分. 水産増殖, 49, 35-40.
- Ito, A., Y. Fujita and S. Shokita. 2003. Redescription of the first zoeas of six *Macrobrachium* species (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) occurring in Japan. Crust. Res., 32, 55-72.
- 上田常一. 1961. 日本産淡水エビ類の研究 改定増補版. 園山書店, 松江.
- 小林茂雄・大野善弘. 1957. びわ湖産テナガエビの産卵及び成長について. 滋賀水試研報, 8, 13-21.
- Kwon, C. S. and Y. Uno. 1969. The larval development of *Macrobrachium nipponense* (De Haan) reared in the laboratory. La Mer, 7, 30-46.

- Mashiko, K. 1983. Comparison of growth pattern until sexual maturity between the estuarine and upper freshwater populations of the prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan) within a river. Jap. J. Ecol., 33, 207-212.
- 益子計夫. 1987. テナガエビにおける体サイズの雌雄差と成長. 日生態会誌, 37, 71-73.
- Mashiko, K. 1992. Genetic egg and clutch size variations in freshwater prawn populations. Oikos, 63, 454-458.
- Mashiko, K. 2000. Variations in body size of individuals at sexual maturity among local populations of the freshwater prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan), with special reference to freshwater colonization. Crust. Res., 29, 20-26.
- 益子計夫. 2011. 3.3 テナガエビ属はいかに進化してきたか, p. 273-289. 川井唯史・中田和義編著, エビ・カニ・ザリガニ 淡水甲殻類の保全と生物学. 生物研究社, 東京.
- Mashiko, K. and K. Numachi. 1993. Genetic evidence for the presence of distinct fresh-water prawn (*Macrobrachium nipponense*) populations in a single river system. Zool. Sci., 10, 161-167.
- 森実庸男・南沢篤. 1971. ヤマトテナガエビ *Macrobrachium japonicum* (De Haan) の幼生の発生について. うみ, 9, 1-17.
- 小川泰樹・角田俊平・林健一. 1981. テナガエビの交尾, 放卵行動について. J. Fac. Appl. Biol. Sci., 20, 65-69.
- 小川泰樹・角田俊平. 1986. 児島湖産テナガエビの成長と寿命. 日水誌, 52, 777-786.
- 小川泰樹・橋本博明・角田俊平・具島健二. 1991. 芦田川産テナガエビの成長と寿命. J. Fac. Appl. Biol. Sci., 30, 43-53.
- 大野淳・小笠原義光・安田富士郎. 1977. 四万十川におけるテナガエビ属の分布域と生息場所. 日生態会誌, 27, 23-32.
- 大野淳・Armada N. A. 1999. テナガエビ属の種と地域個体群の分化. 海洋と生物, 21, 319-329.
- 大富潤・中林直行. 1999. 九州南部八房川におけるミナミテナガエビの成熟と産卵. 日水誌, 65, 473-479.
- 岡田彌一郎・久保伊津男. 1950. 霞浦産テナガエビの生態学的研究. p. 125-139. 岡田彌一郎編, 水産動物の研究. 日本出版協同, 東京.
- 岡村収・為家節弥. 1977. 4. 四万十川の魚類, p. 159-232. 四万十川水系の生物と環境に関する総合調査. 高知県, 高知.
- 酒井光夫. 1986. 霞ヶ浦におけるテナガエビ資源に関する研究. 東大博論.

- 諸喜田茂充. 1970. ミナミテナガエビ (*Macrobrachium formosense* Bate) の増殖に関する研究
—I 室内飼育水槽での幼期変態について. 沖縄生物学会誌, 6, 1-12.
- 諸喜田茂充. 1979. 琉球列島の陸水エビ類の分布と種分化について—II. 琉球大学理工学部
紀要, 28, 193-278.
- Shy, J.Y., Y. E. Tsou and H. P. Yu. 1990. Morphological observations on the larval development of
Macrobrachium formosense (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). J. Fish. Soc. Taiwan, 17, 21-
34.
- 鈴木廣志・佐藤正則. 1994. かごしま自然ガイド 淡水産のエビとカニ. 西日本新聞社, 福岡.
- Suzuki, H. and T. Kusamura. 1997. Reexamination of the diagnostic characters of two freshwater
palaemonid prawns, *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849) and *M. formosense* Bate, 1868
(Decapoda, Caridea) from Japan. Crustaceana, 70, 831-839.
- 山根猛. 1995. 琵琶湖テナガエビ, *Macrobrachium nipponense*, 漁獲量に現れる積算水温の影
響. 近畿大農紀要, 28, 61-64.
- 吉郷英範. 2002. 日本のテナガエビ属 (甲殻類: 十脚類: テナガエビ科). 比婆科学, 206, 1-17.

【第I章】

- 加治俊二・兼松正衛・手塚信弘・伏見浩・畑井喜司雄. 1991. ノコギリガザミの卵およびふ
化幼生のハリフトロス症に対するホルマリン浴の効果. 日水誌, 57, 51-55.
- 松宮義晴. 2000. 魚をとりながら増やす. 成山堂書店, 東京.
- 野村春松・蟹江節子. 1999. 四万十川がたり. 山と溪谷社, 東京.
- 中村淳子. 2003. 四万十川の漁具. 「四万十川流域移動漁具展」の資料に関する小冊子. 四万
十川財団, 高知.
- 大富潤・中林直行. 1999. 九州南部八房川におけるミナミテナガエビの成熟と産卵. 日水誌,
65, 473-479.
- 岡田彌一郎・久保伊津男. 1950. 霞浦産テナガエビの生態学的研究. p. 125-139. 岡田彌一郎編,
水産動物の研究. 日本出版協同, 東京.
- 酒井光夫. 1986. 霞ヶ浦におけるテナガエビ資源に関する研究. 東大博論.
- 宍道弘敏・塩浦喜久雄・中村章彦・篤昭仁・外城和幸・遠矢潤一・上野貴治・石田博文・立
石章治・永井伸也. 2011. 奄美海域におけるイセエビ類の生態と抱卵エビ蓄養技術. 鹿
水技研報, 2, 15-26.

Suzuki, H. and T. Kusamura. 1997. Reexamination of the diagnostic characters of two freshwater palaemonid prawns, *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849) and *M. formosense* Bate, 1868 (Decapoda, Caridea) from Japan. *Crustaceana*, 70, 831-839.

富永敦. 2009. 親テナガエビの種内間闘争を軽減する水草の効果. 茨城内水研報, 42, 21-24.

富永敦. 2011. テナガエビの産卵期における生息場所による性比の変化. 茨城内水研報, 44, 29-34.

内田圭一・東海正. 1997. 高知県四万十川河口域におけるエビ柴漬漁について. *Cancer*, 6, 27-31.

【第II章】

朝倉彰. 2011. 1.4 淡水産コエビ下目の生物地理. p. 74-102. 川井唯史・中田和義編著, エビ・カニ・ザリガニ 淡水甲殻類の保全と生物学. 生物研究社, 東京.

Bauer, R.T. 2004. Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans. University of Oklahoma Press, Norman.

Bauer, R.T. and J. Delahoussaye. 2008. Life history migrations of the amphidromous river shrimp *Macrobrachium ohione* from a continental large river system. *J. Crust. Biol.*, 28, 622-632.

五嶋聖治. 2016. 水産増殖を支える基礎学と応用学. 水産増殖, 64, 253-264.

浜野龍夫・井手口佳子・中田和義. 2005. 山口県西田川における両側回遊性エビ類の幼生の流下と稚エビの加入. 水産増殖, 53, 439-446.

浜野龍夫・鎌田正幸・田辺力. 2000. 徳島県における淡水産十脚甲殻類の分布と保全. 徳島県立博物館研究報告, 10, 1-47.

平賀洋之・山中弘雄. 2005. 四万十川中・下流域におけるミナミテナガエビおよびヒラテテナガエビの成長と繁殖. 海洋と生物, 27, 3-9.

磯辺ゆう. 1989. 大型カワゲラ類四種の幼虫の生態的分化. p. 68-84. 柴谷篤弘・谷田一三編, 日本の水生昆虫 種分化とすみわけをめぐって. 東海大学出版会, 東京.

伊藤猛夫. 1990. 1. 四万十川の自然環境. p. 25-102. 伊藤猛夫編, 四万十川くしぜん・いきもの>. 高知市民図書館, 高知.

上田常一. 1961. 日本産淡水エビ類の研究. 園山書店, 松江.

萱場祐一. 2013. 1.2 河川地形の特徴とその分類. p. 13-33. 中村太士編, 河川生態学. 講談社, 東京.

- 小林哲・松浦修平. 1991. 鹿児島県神之川におけるモクズガニの流程分布. 日水誌, 57, 1029-1034.
- Kwon, C. S. and Y. Uno. 1969. The larval development of *Macrobrachium nipponense* (De Haan) reared in the laboratory. La Mer, 7, 30-46.
- Ling, S.W. 1969. The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). FAO Fish. Rep., 57, 589-606.
- Mashiko, K. 1983. Differences in the egg and clutch sizes of the prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan) between brackish and fresh waters of a river. Zool. Mag., 92, 1-9.
- 益子計夫. 1990. 飼育条件下でのテナガエビ稚仔の成長, とくに野外における個体の寿命の推定に関連して. 日本ベントス研究会誌, 38, 7-10.
- 水野信彦. 1993. III 魚類の生態学的研究. p. 103-214. 水野信彦・御勢久右衛門著, 河川の生態学 補訂・新装版. 築地書館, 東京.
- 森実庸男・南沢篤. 1971. ヤマトテナガエビ *Macrobrachium japonicum* (De Haan) の幼生の発生について. うみ, 9, 1-17.
- Müller, Y., D. Ammar and E. Nazari. 2004. Embryonic development of four species of palaemonid prawns (Crustacea, Decapoda): pre-naupliar, naupliar and post-naupliar periods. Rev. Bras. Zool., 21, 27-32.
- 和吾郎. 2018. 土佐湾の基礎生産に寄与する栄養塩供給に関する研究. 高知大博論.
- Ogasawara, Y., S. Kosho and Y. Taki. 1979. Response to salinity in larvae from three local populations of freshwater shrimp, *Macrobrachium nipponense*. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 45, 937-943.
- 小川泰樹・橋本博明・角田俊平・具島健二. 1991. 芦田川産テナガエビの成長と寿命. J. Fac. Appl. Biol. Sci., 30, 43-53.
- 小川泰樹・角田俊平・林健一. 1981. テナガエビの交尾, 放卵行動について. J. Fac. Appl. Biol. Sci., 20, 65-69.
- 大野淳・Armada N. A. 1999. テナガエビ属の種と地域個体群の分化. 海洋と生物, 21, 319-329.
- 大野淳・小笠原義光・安田富士郎. 1977. 四万十川におけるテナガエビ属の分布域と生息場所. 日生態会誌, 27, 23-32.
- 大貫貴清・鈴木伸洋・秋山信彦. 2008. 静岡県浜松市の溜池で新たに発見された移入種 *Palaemonetes sinensis* の雌の生殖周期. 水産増殖, 58, 509-516.
- 岡田彌一郎・久保伊津男. 1950. 霞浦産テナガエビの生態学的研究. p. 125-139. 岡田彌一郎編,

- 水産動物の研究. 日本出版協同, 東京.
- 岡村収・為家節弥. 1977. 4. 四万十川の魚類. p. 159-232. 四万十川水系の生物と環境に関する総合調査. 高知県, 高知.
- 岡村収. 1990. 4. 四万十川の動物—魚類. p. 221-306. 伊藤猛夫編, 四万十川くしぜん・いきもの>. 高知市民図書館, 高知.
- Raviv, S., S. Parnes and A. Sagi. 2008. Coordination of reproduction and molt in decapods. p. 365-390. In *Reproduction biology of crustaceans: case study of decapod crustaceans*, edited by E. Mente, Science Publishers, Enfield, NH, USA.
- Rossiter, A. 1989. シマトビケラ科幼虫の生態的分化（総説）. p. 130-140. 柴谷篤弘・谷田一三編, 日本の水生昆虫 種分化とすみわけをめぐって. 東海大学出版会, 東京.
- Saito, M., T. Yamashiro, T. Hamano and K. Nakata. 2012. Factors affecting distribution of freshwater shrimps and prawns in the Hiwasa River, southern central Japan. *Crust. Res.*, 41, 27-46.
- 酒井光夫. 1986. 霞ヶ浦におけるテナガエビ資源に関する研究. 東大博論.
- 諸喜田茂光. 1966. ミナミテナガエビの生態及び幼生変態について. 沖縄生物学会誌, 3, 13-21.
- 諸喜田茂充. 1970. ミナミテナガエビ (*Macrobrachium formosense* Bate) の増殖に関する研究—I 室内飼育水槽での幼期変態について. 沖縄生物学会誌, 6, 1-12.
- 諸喜田茂充. 1979. 琉球列島の陸水エビ類の分布と種分化について—II. 琉球大学理学部紀要, 28, 193-278.
- Shy, J.Y., Y. E. Tsou and H. P. Yu. 1990. Morphological observations on the larval development of *Macrobrachium formosense* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *J. Fish. Soc. Taiwan*, 17, 21-34.
- Suzuki, H. and T. Kusamura. 1997. Reexamination of the diagnostic characters of two freshwater palaemonid prawns, *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849) and *M. formosense* Bate, 1868 (Decapoda, Caridea) from Japan. *Crustaceana*, 70, 831-839.
- 高橋勇夫・東健作. 2006. ここまでわかったアユの本. 築地書館, 東京.
- 玉田一晃. 1986. 年齢および成長の分析からみたヨシノボリ横斑型 (*Rhinogobius brunneus*, Cross-band type) の流れに沿った分布. 南紀生物, 28, 23-34.
- 宇佐美葉・渡邊精一. 2011. 3.1 淡水性エビ類の流程分布様式. p. 234-250. 川井唯史・中田和義編著, エビ・カニ・ザリガニ 淡水甲殻類の保全と生物学. 生物研究社, 東京.

渡邊邊平・狩野泰則. 2009. 宮崎県南部の 2 河川におけるエビ類の分布. 宮崎大農研報, 55, 25-35.

【第 III 章】

Anger, K. 2001. The biology of decapod crustacean larvae. Crustacean Issues 14. A.A. Balkema, Lisse.

Bauer, R. T. 2013. Amphidromy in shrimps: a life cycle between rivers and the sea. Lat. Am. J. Aquat. Res., 41, 633-650.

Flecker, A. S. 1992. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams. Ecology, 73, 438-448.

浜野龍夫・井手口佳子・中田和義. 2005. 山口県西田川における両側回遊性エビ類の幼生の流下と稚エビの加入. 水産増殖, 53, 439-446.

Han, C. H. and S.Y. Hong. 1978. The larval development of *Palaemon pacificus* Stimpson (Decapoda, Palaemonidae) under the laboratory conditions. Publ. Inst. Mar. Si. Nat. Fish. Univ. Busan, 11, 1-17.

Ideguchi, K., T. Hamano and T. Nakata. 2007. Timing of egg hatch of amphidromous freshwater shrimps in a small river (the Nishida River), western Japan. Fish. Sci., 73, 961-963.

今林博道・石川和宏・郷秋雄. 1993. 瀬戸内海周防灘におけるトラエビ幼生の着底. 日本ベントス学会誌, 45, 11-18.

今林博道・山田寛・角田俊平. 1994. 児島湖産テナガエビ幼生の生残と着底に及ぼす塩分の影響. 日本ベントス学会誌, 47, 13-22.

今井正・秋山信彦・小坂昌也. 2001. 河口湖, 佐鳴湖, 太田川でのテナガエビ浮遊幼生の出現と水温・塩分の関係. 東海大学紀要海洋学部, 52, 30-42.

菊池泰二. 1982. 海産無脊椎動物の繁殖生態と生活史 VIII 幼生の分散について (1). 海洋と生物, 23, 444-449.

Kwon, C. S. and Y. Uno. 1969. The larval development of *Macrobrachium nipponense* (De Haan) reared in the laboratory. La Mer, 7, 30-46.

Lal, M. M., J. Seeto, T. D. Pickering and S. Hodge. 2012. Salinity and temperature requirements for larviculture of the Monkey River prawn *Macrobrachium lar* (Fabricius, 1798) (Decapoda: Caridea: Palaemonidae). Aquacul., 366-367, 1-8.

Little, G. 1969. The larval development of the shrimp, *Palaemon macrodactylus* Rathbun, reared in

- the laboratory, and the effect of eyestalk extirpation on development. *Crustaceana*, 17, 69-87.
- March, J. G., J. P. Benstead, C. M. Pringle and F. N. Scatena. 1998. Migratory drift of larval freshwater shrimps in two tropical streams, Puerto Rico. *Freshw. Biol.*, 40, 261-273.
- 南卓志. 1982. ヒラメの初期生活史. *日水誌*, 48, 1581-1588.
- 森実庸男・南沢篤. 1971. ヤマトテナガエビ *Macrobrachium japonicum* (De Haan) の幼生の発生について. *うみ*, 9, 1-17.
- Ogasawara, Y., S. Kosho and Y. Taki. 1979. Response to salinity in larvae from three local populations of freshwater shrimp, *Macrobrachium nipponense*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 45, 937-943.
- 大野淳・Armada N. A. 1999. テナガエビ属の種と地域個体群の分化. *海洋と生物*, 21, 319-329.
- Ramírez, A. and C. M. Pringle. 2001. Spatial and temporal patterns of invertebrate drift in streams draining a Neotropical landscape. *Freshw. Biol.*, 46, 47-62.
- Read, G. H. L. 1985. Aspects of larval, post-larval and juvenile ecology of *Macrobrachium petersi* (Hilgendorf) in the Keiskamma estuary, South Africa. *Estuar., Coast. Shelf Sci.*, 21, 501-510.
- Rome, N., S. L. Conner and R.T. Bauer. 2009. Delivery of hatching larvae to estuaries by an amphidromous river shrimp: tests of hypotheses based on larval moulting and distribution. *Freshw. Biol.*, 54, 1924-1932.
- Sandifer, P. A. 1973. Distribution and abundance of decapod crustacean larvae in the York River and adjacent lower Chesapeake Bay, Virginia, 1968-1969. *Chesapeake Science*, 14, 235-257.
- Sandifer, P. A. 1975. The role of pelagic larvae in recruitment to populations of adult decapod crustaceans in the York River estuary and adjacent lower Chesapeake Bay, Virginia. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 3, 269-279.
- 関哲夫・菅野尚. 1981. エゾアワビ被面子幼生の着底と変態について. *東北水研研報*, 42, 31-39.
- 諸喜田茂充. 1970. ミナミテナガエビ (*Macrobrachium formosense* Bate) の増殖に関する研究 -I 室内飼育水槽での幼期変態について. *沖縄生物学会誌*, 6, 1-12.
- Shokita, S. 1977. Larval development of Palaemonid prawn, *Palaemon (Palaemon) debilis* Dana from the Ryukyu Islands. *Bull. Sci. Eng. Div., Univ. Ryukyus, (Math. Nat. Sci.)*, 23, 57-76.
- Shy, J.Y., H. T. Lai and H. P. Yu. 1987. Morphological observations on the development of larval *Macrobrachium nipponense* (De Haan) (Crustacea, Decapoda: Palaemonidae) reared in the laboratory. *J. Fish. Soc. Taiwan*, 14, 1-14.

- Shy, J.Y., Y. E. Tsou and H. P. Yu. 1990. Morphological observations on the larval development of *Macrobrachium formosense* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). J. Fish. Soc. Taiwan, 17, 21-34.
- Suzuki, H. and T. Kusamura. 1997. Reexamination of the diagnostic characters of two freshwater palaemonid prawns, *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849) and *M. formosense* Bate, 1868 (Decapoda, Caridea) from Japan. Crustaceana, 70, 831-839.
- 高橋勇夫. 2005. 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. 高知大海セ研報, 23, 113-173.
- 和田信大・浜野龍夫・林健一・井手口佳子. 2001. 淡水産テナガエビ科 4 種の色素胞による第 1・第 2 ゾエアの種判別. 水産大学校研究報告, 49, 51-81.
- Yang, H. J. 2009. First zoeas of two *Palaemon* species (Decapoda: Caridea: Palaemoninae) hatched in the laboratory. Korean J. Syst. Zool., 25, 237-242.

【第 IV 章】

- 荒木晶, 浜野龍夫. 2007. ヒラテテナガエビ. p. 112. 浜野龍夫・伊藤信行編, 水辺の小わざ. 山口県土木建築部河川課, 山口.
- 五嶋聖治. 2002. 甲殻類の増殖と資源管理に行動生態学を生かす. 日本ベントス学会誌, 57, 54-61.
- 五嶋聖治. 2016. 水産増殖を支える基礎学と応用学. 水産増殖, 64, 253-264.
- 浜野龍夫・鎌田正幸・田辺力. 2000. 徳島県における淡水産十脚甲殻類の分布と保全. 徳島県立博物館研究報告, 10, 1-47.
- 平嶋健太郎・立原一憲. 2006. 沖縄島源河川におけるヨシノボリ属魚類の分布と食性. 魚雑, 53, 71-76.
- 古屋八重子. 2003. 吉野川における造網性トビケラの流程分布と密度の年次変化, とくにオシマトビケラ (昆虫, 毛翅目) の生息域拡大と密度増加について. 陸水誌, 59, 429-441.
- 今林博道・山田寛・角田俊平. 1994. 児島湖産テナガエビ幼生の生残と着底に及ぼす塩分の影響. 日本ベントス学会誌, 47, 13-22.
- 今城健太郎・渡會健詞・森計季・岡田将治. 2011. 四万十川スジアオノリ生育場における水深・塩分の変動特性. 四国支部技術研究発表会講演概要集, 17, 87-88.
- 石綿進一. 1989. マダラカゲロウ系統的分化と小生息場所の分割利用. p. 42-52. 柴谷篤弘・

- 谷田一三編, 日本の水生昆虫 種分化とすみわけをめぐって. 東海大学出版会, 東京.
- 伊谷行. 2011. T13-4 砂州消失問題から見える四万十川と土佐湾の生物多様性の危機. 日本生態学会第 58 回全国大会企画集会講演要旨.
- 上田常一. 1961. 日本産淡水エビ類の研究 改定増補版. 園山書店, 松江.
- 勝川俊雄. 2007. I-4. マイワシ資源への漁獲の影響. 日水誌, 73, 763-766.
- 小林紀雄. 1989. コカゲロウ—分類学的種群と生態分布. p. 53-67. 柴谷篤弘・谷田一三編, 日本の水生昆虫 種分化とすみわけをめぐって. 東海大学出版会, 東京.
- 小林哲. 2000. 河川環境におけるカニ類の分布様式と生態—生態系における役割と現状—. 応用生態工学, 3, 113-130.
- Liu, M. Y., Y. X. Cai and C. S. Tzeng. 2007. Molecular systematics of the freshwater prawn genus *Macrobrachium*, Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) inferred from mtDNA sequences, with emphasis on East Asian species. Zool. Stud., 46, 272-289.
- 松川康夫・張成年・片山知史・神尾光一郎. 2008. 我が国のアサリ漁獲量激減の要因について. 日水誌, 74, 137-143.
- 松宮義晴. 2000. 魚をとりながら増やす. 成山堂書店, 東京.
- 南卓志. 1994. I. 初期減耗研究の方法論. 1. 研究の歴史. p. 9-20. 田中克・渡邊良朗編, 水産学シリーズ 98 魚類の初期減耗研究. 恒星社厚生閣, 東京.
- 水野信彦・上原伸一・牧倫郎. 1979. ヨシノボリの研究 IV. 4 型共存河川でのすみわけ. 日生態会誌, 29, 137-147.
- 中田英昭. 1994. II. 減耗要因. 6. 輸送. p. 72-82. 田中克・渡邊良朗編, 水産学シリーズ 98 魚類の初期減耗研究. 恒星社厚生閣, 東京.
- 和吾郎. 2018. 土佐湾の基礎生産に寄与する栄養塩供給に関する研究. 高知大博論.
- 大野淳・小笠原義光・安田富士郎. 1977. 四万十川におけるテナガエビ属の分布域と生息場所. 日生態会誌, 27, 23-32.
- Rossiter, A. 1989. シマトビケラ科幼虫の生態的分化 (総説) . p. 130-140. 柴谷篤弘・谷田一三編, 日本の水生昆虫 種分化とすみわけをめぐって. 東海大学出版会, 東京.
- Saito, M., T. Yamashiro, T. Hamano and K. Nakata. 2012. Factors affecting distribution of freshwater shrimps and prawns in the Hiwasa River, southern central Japan. Crust. Res., 41, 27-46.
- 坂口穂子・上田拓史・磯部健太郎・木下泉・東健作・平賀洋之. 2009. 2006~2007 年の四万十川河口砂州の崩壊と回復が河口域カイアシ類群集に及ぼした影響. 日本プランクト

- ン学会報, 56, 120-128.
- 佐藤琢. 2008. 雄選択的漁獲が大型甲殻類資源に与える影響. 日水誌, 74, 584-587.
- Sato, T., M. Ashidate, S. Wada and S. Goshima. 2005. Effects of male mating frequency and male size on ejaculate size and reproductive success of female spiny king crab *Paralithodes brevipes*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 296, 251-262.
- 四国地方整備局中村河川国道事務所. 2016. 四万十川河川維持管理計画 渡川水系四万十川・後川・中筋川.
- 須藤和彦・中田英昭. 1995. 芦ノ湖におけるワカサギ資源の変動要因. 水産増殖, 43, 1-9.
- 谷田一三. 1989. シマトビケラ属幼虫の生態—営巣位置の「すみわけ」をめぐって. p. 118-129. 柴谷篤弘・谷田一三編, 日本の水生昆虫 種分化とすみわけをめぐって. 東海大学出版会, 東京.
- Yamamoto, T. 2003. The Seto Inland Sea—Eutrophic or oligotrophic? Mar. Poll. Bull. 47, 37-42.