

海域におけるアユ仔稚魚の生態特性の解明

大竹二雄*

Early life history of ayu in coastal waters

Tsuguo OTAKE*

Abstract We examined the distribution, age, growth, and feeding of ayu larvae and juveniles in the coastal waters around the mouth of Miya River, Mie prefecture, Japan. The larvae and juveniles were also genetically distinguished between amphidromous and landlocked Lake Biwa forms to determine the possibility of recruitment of larvae originated from stocked Lake Biwa ayu. After drifting into the sea, the larvae shifted their distribution from the coastal areas near the river mouth to the surf zone as they developed into the white-bait larval stage (20mm, 30 days old). They subsequently occurred in the estuary after they reached 30–40mm (90–130 days old), and then they began their upstream migration. The earlier born and larger size juveniles tended to go upstream earlier in spring. The ayu juveniles fed mainly on copepods such as *Paracalanus* spp., *Acartia* spp., etc. which were major components of zooplankton fauna of the research area. DNA analysis of ayu larvae and juveniles clearly suggested the mortality of ayu larvae with Lake-Biwa genes just after drifting into the sea.

Key words: amphidromous ayu, land-locked ayu, migration history, growth

アユ資源は低水準にあり、卵や孵化仔魚を増やすための方策の確立が急務とされている。全国の多くの河川ではアユの増殖を目的として盛んに稚魚放流が実施されているが、天然遡上のないダム上流域などは別として、ほとんどの河川においては顕著な放流効果がみられないのが現状である。また、かつて盛んに行われ、現在も多くの河川で行われている琵琶湖産アユ（湖産アユ）稚魚の放流については、それが再生産に寄与していないことが指摘されている。その要因として湖産アユがもつ天然集団（海産アユ）とは異なる生態的・生理的特性のために海域で死滅している可能性が指摘されている。このことは湖産アユの遺伝子組成の違いに基づくものと考えられ、それが事実ならば、放流湖産アユとの交雑による海産アユの遺伝子組成の変化が、

海産アユ資源の崩壊をもたらす可能性も否定できない。

アユ資源の増加のための方策を検討するためには、まず遡上量（資源レベル）を決定する主な要因である海域における生残過程を明らかにしなければならない。すなわち海域におけるアユ仔稚魚の分布・回遊・摂餌などの初期生活史を明らかにし、アユ仔稚魚の生き残りに有利な環境を把握することが必要である。また、湖産アユの放流が海産アユ資源に与える影響を評価するためには湖産アユ由来の仔魚が真に海域で死滅しているか否かを確認し、死滅している場合にはその要因を明らかにする必要がある。

本邦におけるアユの生態に関する知見の蓄積は膨大である。しかし、それに比べて海域における仔稚魚に関する知見はあまりにも少ない（千田, 1967; 千田ら,

2005年11月30日受理 (Received: November 30, 2005)

* 東京大学海洋研究所国際沿岸海洋研究センター 〒028-1102 岩手県上閉伊郡大槌町赤浜2-106-1 (International Coastal Research Center, Ocean Research Institute, the University of Tokyo. Akahama, Otsuchi, Iwate 028-1102, Japan)

1967; 高松, 1965, 1967; 堀木 1988; 塚本ら, 1989; 高橋ら, 1990; Takahashi *et al.* 1998, 1999; 浜田, 木下, 1998; 田子, 2002a, b; 東ら, 2003)。そこで, 本研究では伊勢湾流入河川のひとつであり, 有数なアユ生産河川でもある宮川(三重県)の河口周辺海域を調査フィールドとして, アユ仔稚魚の海域における分布・回遊・摂餌などの初期生活史を明らかにすることを第一の目的とした。さらに河川流下から遡上に至るまでのアユ仔稚魚について遺伝学的手法を用いて海産アユと湖産アユの判別を行い, 湖産アユ由来の仔魚の海域における死滅の可能性とその要因を探った。

調査の概要

宮川の河口内の4地点, 河口を中心として東西にそれぞれ約10kmに及ぶ地域にある砂浜10地点, 河口沖合い10kmまでの水域に設定した22地点(岸から2kmまでに12地点, 3km~10kmまでに10地点を設定した)の計36地点を採集場所として, アユ仔魚の流下から遡上に至る10月から翌年6月までの期間に毎月1回調査を行った(Fig. 1)。砂浜での採集には長さ100m(袋網の目合い1.5mm)の小型地引網と長さ6m(目合い0.33mm)の碎波帯ネット(Fig. 2)を用い, 河口内や

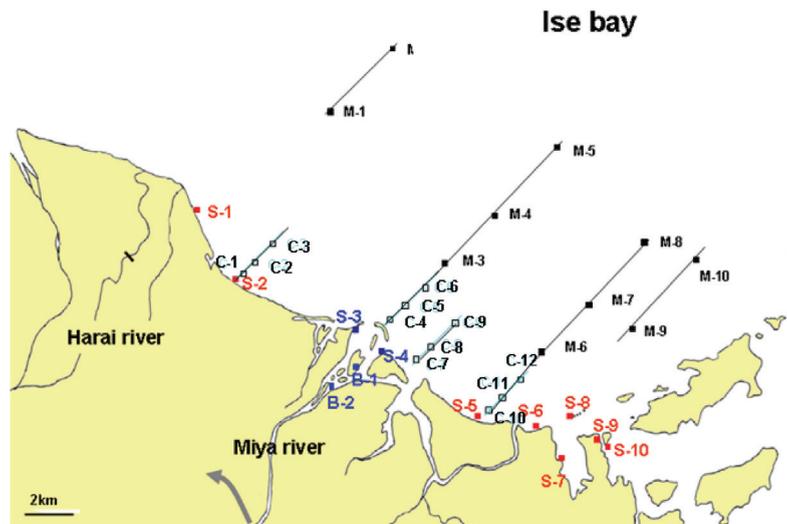


Fig. 1. Research area and sampling sites around the mouth of Miya river, Mie prefecture, Japan. Dragnet (length:100 m; mesh size at cod end:1.5 mm) and surf zone net (length: 6 m; mesh size:0.33 mm) were used for fish sampling at surf zone stations (S-1~S-10), plankton net (mouth opening: 1.2 m diameter, mesh size:0.33 mm) and sledge net (mouth opening:1.5 m x 0.4 m; mesh size:0.33 mm) were at river mouth stations (B-1~B-4) and coastal area stations (C-1~C-12 and M-1~M-10). Stations C and M were located 0.5-2 km and 3-6 km from the coastal line, respectively.



Fig. 2. Towing of surf zone net at a surf zone station (S-7). The net was towed 50 m along the coast at 1 m depth.



Fig. 3. Sledge net used for towing at bottom of coastal area

沖合い域では口径1.2mのプランクトンネットや底層を曳網するための幅1.5m、高さ0.4mのソリネット (Fig. 3) を用いた。またアユ仔稚魚の採集に併せて水温や塩分の測定、動物プランクトンの採集を行った。

採集されたアユ仔稚魚については耳石の日周輪紋や微量元素組成の解析を行い、分布・回遊過程の検討を行った。また併せて胃内容物や調査水域における動物プランクトン組成の調査を行った。

アユの耳石日周輪紋と微量元素分析

魚の内耳には耳石と呼ばれる硬組織があり、一日に一本ずつ輪紋が形成されることがよく知られている。この日周輪紋を数えることで各個体の孵化してからの日数(日齢)や孵化日が分かるのである。近年、アユなどの通し回遊魚の耳石に微量に含まれるストロンチウム(Sr)という元素が魚の生息する場所のSr濃度に応じて変化する、すなわちSr濃度の高い海水域から濃度の低い河口域や河川淡水域へと生息場所を移行させるのに伴い耳石のSr濃度が大きく変化することが分かった (Fig. 4) (Otake & Uchida, 1996; Otake *et al.*, 2001; 新井, 2000など)。それよりアユの耳石におけるSr濃度、あるいはSr:Ca比(カルシウムとSrの濃度比)の変化を日周輪紋と対応させて調べることで、降海したアユ仔魚がいつ頃、何日齢で河口域に来遊するようになり、さらにいつ頃、何日齢で河川を遡上したのかが特定できることになる。また、日齢と体長との関係や耳石の大きさと体長との関係を求めておけば、それらの時期における各個体の体長を推定することも可能

である。本研究ではこれらの手法を用いて、アユ仔稚魚の降海から遡上に至る回遊過程を明らかにした。

アユ仔稚魚の海域における分布と遡上過程

河口から海に流出したアユ仔魚は体長約20mm(日齢30日)に成長するまで河口周辺の沿岸域に分布した (Fig. 5)。この時期の分布は河口から沖合い2~3kmに形成される潮目の内側に限られた。体長20mmまでのアユは仔魚期と呼ばれる発育段階にあり、脊椎骨、ひれ、体側筋などは十分に発達していないことから遊泳力も弱く、河川水によって運ばれた場所からは大きく移動しないものと思われる。その後、シラス稚魚(稚アユ)へと変態するとともに河口から離れた砂浜の波打ち際へと生息場所を移し、さらに体長30mm(日齢90日)を過ぎる頃から河口域に出現するようになった (Fig. 5)。この時期にはアユの遊泳力も増し、波打ち際と河口域とを生活の場として利用しながら、岸に沿って分布域を拡大するものと思われる。そして、体長40mm(日齢130日)頃から次第に生活の場を河口域に移し、体長50mm(日齢180日)頃から遡上を開始した。この遡上に至るまでの生息場所の変化は河口域で採集されたアユ稚魚で調べられた耳石Sr:Ca比の変化パターンとよく一致した。

また、体長5~10mmの流下直後のアユ仔魚は表層に分布し、その後は昼夜とも底層に分布する傾向が強くなり、海に出たアユ仔魚は一度底層に移動し、底層を分布しながら次第に波打ち際に移動することが明らかになった。富山湾においてアユ仔稚魚の分布調査を行った田子(2002)はアユ仔稚魚が塩分躍層よりも表層に分布すると報告している。本研究を行った宮川河口周辺海域は水深が10m以浅と浅く、水温や塩分も表層から底層までほとんど一定であったことから、両者の分布の違いは地形や環境の違いによるものと考えられる。なお、四万十川では河口域に留まったアユ仔魚は成長に伴い表層から底層に移動すること(高橋ら, 1990; Takahashi *et al.*, 1998)、また湖産アユの仔魚は水深10~15mに分布すると報告されている(澤田ら, 1992)。また塚本ら(1989)は新宮川河口周辺域でアユ仔稚魚の分布調査を行い、採集尾数の少なかった体長9~12mmの仔魚の分布場所「未知の生息場所」が沿岸域の底層であると推定している。

アユ仔稚魚が降海してから河川を遡上するまでの回遊過程をFig. 6に模式的に示した。

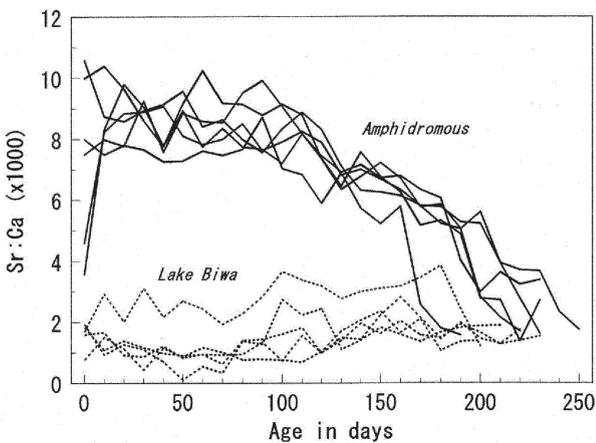


Fig. 4. Profiles of Sr:Ca ratios from the core to the edge of otolith from amphidromous and landlocked ayu.

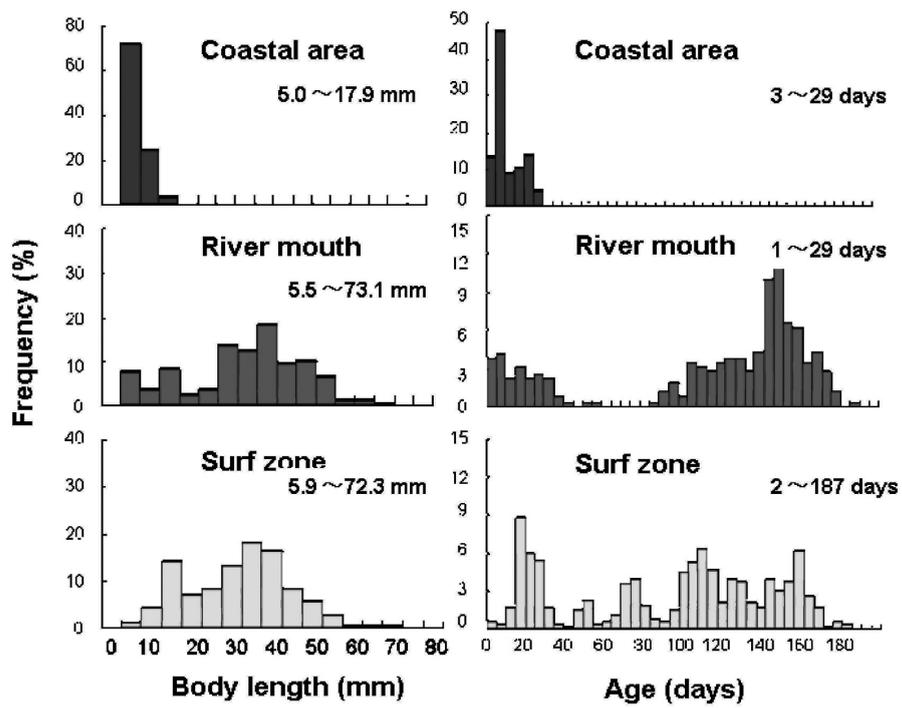


Fig. 5. Body length and daily age of ayu larvae and juveniles from coastal area (Stations C and M), river mouth (stations S-3, 4 and stations B) and surf zone (S-1, 2 and S-5 ~ 10). The ranges of body length and age are presented in each graph.

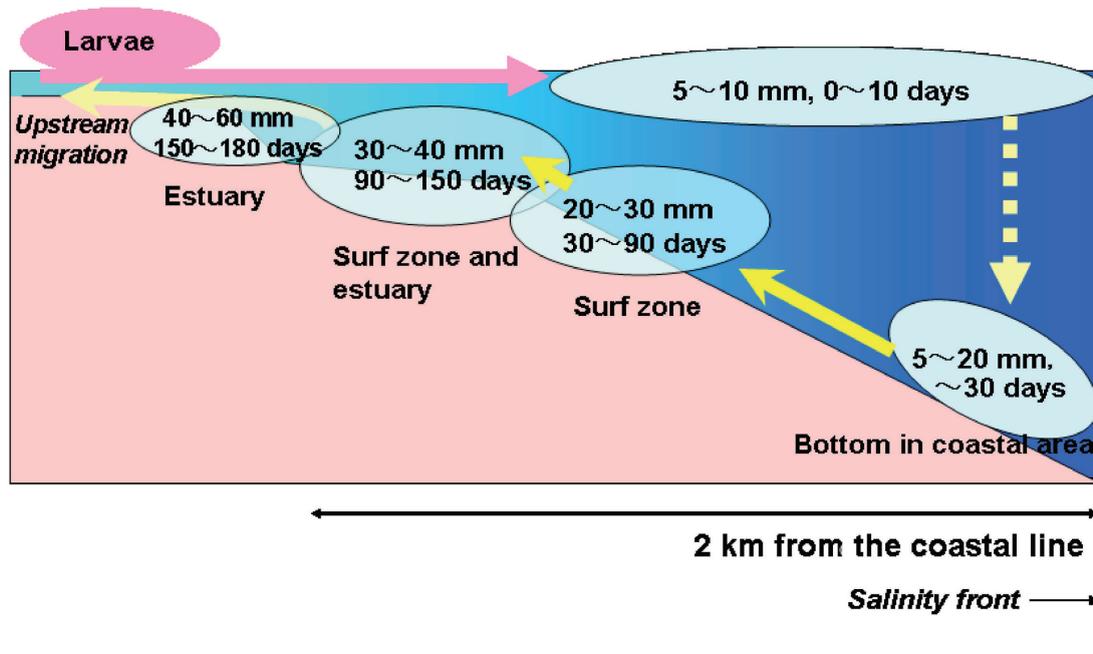


Fig. 6. Migration route of ayu in the coastal area around the mouth of Miya river

アユの遡上メカニズム

前述のように河川に遡上したアユの耳石 Sr : Ca 比を日周輪紋と対応させて調べることにより、各個体が河川に遡上した日齢と時期やその時の体長を推定することができる。これより遡上したアユの遡上日齢と遡上時期、遡上時の体長を推定した。これより早生まれの個体ほど遡上時期が早く、遡上時の体長や日齢が大きいことが明らかになった。一方、遅生まれ個体は成長も悪く、小型で遅い時期に遡上する傾向が強い。ただし、成長率も遡上時期に影響を及ぼし、同時期に孵化した個体でも成長率の低い個体は遅れて遡上する。早生まれ個体は総じて海水温が高い時期に発育初期を過ごすことから、その時期の成長が以後の回遊行動に影響を与えているのかもしれない。なお、遡上アユの耳石 Sr : Ca 比から回遊の履歴を調べてみると、早生まれの個体は早期に若齢で河口域に移動していることがわかった。塚本ら (1989) はアユの回遊の原則は、「早生まれで成長のよいものほど、若齢、小サイズで早期に移動する」ことであると述べている。早期に若齢で河口域に移動した早生まれ個体はそこで長期間過ごし、その間に大きく成長して遡上するものと考えられる。

海域におけるアユ仔稚魚の食性

河川にいるアユが川底の石に付着する藍藻や珪藻などの付着藻類を食むことはよく知られている。それでは、遡上前の海域生活期においては何を餌にしているのだろうか？波打ち際で採集された体長 20~60mm のアユ稚魚の消化管内容物を調べた。体長 20~40mm のアユ稚魚はカイアシ類ノープリウス幼生やバラカラヌス属を中心としたカイアシ類を摂餌しており、体長 40mm 以上ではそれ以外にもアカルチア属、ハルバクタクス科などのカイアシ類、尾虫類、多毛類幼生など多様なものを摂餌するようになった。

調査した波打ち際にはオイトナ属、アカルチア属、バラカラヌス属などのカイアシ類、ウミオオメミジンコ科、尾虫類や多毛類の幼生などが多く出現した。これらの環境中のプランクトン組成とアユ稚魚の消化管内容物組成を比べるとカイアシ類を中心に環境中に多く存在するプランクトンを摂餌する傾向が強いことが伺えた。カイアシ類を主に摂餌する傾向は土佐湾の碎波帯で浜田、木下 (1988) が行った調査の結果と同様である。

消化管内容物を調査したアユ稚魚の中で摂餌してい

た個体の割合 (摂餌率) は 82.6% であった。浜田、木下 (1988) によれば土佐湾の碎波帯におけるアユ稚魚の摂餌率は 90.6% であり、これらの値はいずれもニシン、マイワシ、カタクチイワシなどのシラス稚魚で報告されている摂餌率 (61%, 8%, 23.1%) (三上ら, 1961; 山下, 1955; 魚谷, 1985) に比べれば非常に高い。このことは波打ち際の餌環境が他の沿岸域に比べて良好であることを示している。実際に調査水域における環境中の生物量を波打ち際と沖合い域とで比較すると、波打ち際で高い傾向が認められた。

なお、調査したアユ稚魚 1 個体あたりが摂餌していた餌の数 (消化管に含まれていた餌の個体数) は体長 20~30mm で 0.7 個体、30~40mm で 13.5 個体、40~50mm で 121.8 個体、50~60mm で 137.5 個体であり、成長とともに顕著に増加した。

湖産アユ由来の仔魚は海域で死滅するか？

宮川におけるアユ仔魚の流下時期にあたる 10 月前半から 12 月後半にかけて採集された流下仔アユ、11 月から 4 月に河口周辺の波打ち際で採集されたアユ稚魚、3 月後半から 7 月に宮川の中・下流域で採集された遡上アユについて、PCR 法によるアロザイム分析 (Takeshima *et al.*, 未発表; 水谷, 2004) を行い、その結果に基づいて海産アユと湖産アユの判別を試みた。実験に用いたアユ稚魚や遡上アユはいずれも耳石日周輪紋解析から孵化日を推定し、孵化時期ごとにグルーピングした。

流下仔アユの遺伝子組成から推定した湖産アユの混合率は 10 月前半で高く、その後は大きく低下した。このことは放流湖産アユが海産アユに比べて早期に産卵していることを示し、堀部と大竹 (2001)¹ や Otake *et al.* (2002) が産卵アユの耳石 Sr : Ca 比から放流湖産アユを判別した結果と一致している。一般的にいわれているように湖産アユの産卵時期は河川に放流された場合においても、海産アユに比べて早いことが確認された。一方、波打ち際で採集されたアユ稚魚や遡上アユにおける湖産アユの混合率はきわめて低かった。流下仔アユに湖産アユが多く含まれた 10 月前半生まれのグループについてみても湖産アユの混合率は低く、湖産アユが海域で生き残って遡上している可能性は低いものと考えられた。このことは湖産アユ由来の遺伝子を持つアユ仔魚が降海直後に死滅している可能性を強く示唆するものである。

湖産アユは高水温下での塩分耐性が低いと考えられ

¹ 堀部紀代, 大竹二雄, 2001: 宮川における海産アユと放流湖産アユの産卵生態, 平成 13 年度第 2 回に本水産学会中部支部大会講演要旨集, 20-21.

ている(田畑, 東, 1986; Iguchi and Yamaguchi 1994)。宮川において湖産アユの遺伝子をもつ仔魚が多く流下した10月前半の河口周辺海域の水温は20°Cであり, この水温が湖産アユ由来の遺伝子をもつ仔魚の減耗に強く働いたのかもしれない。Takahashi *et al.* (2003) は, 土佐湾において海水温が20°Cを超える時期に降海したアユ仔魚の減耗が大きいことを報告している。

堀部, 大竹(2001)やOtake *et al.* (2002)によれば, 海産アユと湖産アユは同所的に産卵しているものと考えられる。Iguchi and Ito (1994)は両者が容易に交雑することを実験的に示しており, 天然河川においても交雑が起きていることは間違いない。10月前半に流下したアユ仔魚の中には交雑個体も多数含まれると考えられることから, 交雑個体も降海後に死滅している可能性は高い。

ま と め

土佐湾ではアユが孵化する10~11月の海水温が20°C以上である場合, アユ仔稚魚の減耗が大きいという(Takahashi *et al.*, 2003)。一方, 那珂川においては2~3月における沿岸域の積算水温が高いことが海域におけるアユ稚魚の生き残りに有利に働き, 遡上量の増加に繋がることが示唆されている(中村, 糟谷, 2004)。また, 秋季の降水量(河川流量)がアユ仔魚の海域における初期分散に影響を与え(東ら, 2003), それが遡上量を定める要因の一つになっている可能性もある。いずれにしろ, 秋~冬季における沿岸域の海象・気象条件が海域におけるアユ仔稚魚の生き残り, さらに遡上量に大きく関わっていることは否定できない。

本研究の結果, 秋~冬季に孵化したアユ仔魚が降海後1ヵ月ほどで砂浜海岸の波打ち際に集まり, その後, 半年近くを波打ち際と河口域で過ごすことが明らかになった。すなわち, 波打ち際や河口域はアユにとっては遡上に至る一連の回遊過程の中の一つの通過点ではなく, 重要な生息場所なのである。Otake *et al.* (2005)によれば, 波打ち際や河口域における成長が遡上時期や遡上サイズを決定し, それらが河川に遡上した後の成長, さらに産卵時期や産卵時の体サイズにも影響するという。波打ち際や河口域における成長がアユの一生をほぼ決定するといってもよいであろう。

アユ仔稚魚の海域での成長はそれぞれの生息水域の環境特性の影響を強く受ける。アユ仔稚魚の成長や生き残りに有利な環境を特定するためには, 異なる環境特性を有する水域に分布するアユの分布・成長・回遊過程などの初期生活史を相互に比較していくことが必

要となろう。Iguchiら(2002)は, 琵琶湖のコアユに地域個体群が存在する可能性を指摘した。現在のところ, 海産アユがどの程度の地理範囲を移動するか, あるいは母川回帰性を有するのか, まったく知見がない。今後は, ひとつの河川から降海したアユ仔稚魚の分散や移動の範囲を把握し, それらの回遊の全貌をダイナミックに捉えるため調査研究も重要となろう。

文 献

- 東 健作, 平賀洋之, 木下 泉, 2003: 降下仔アユの海域への分散に及ぼす降水量の影響. 日水誌. **69**: 352-358.
- 新井崇臣, 2002: 魚類の回遊履歴: 解析手法の現状と課題. 魚類学雑誌, **49**, 1-23.
- 浜田理香, 木下 泉, 1988: 土佐湾の碎波帯に出現するアユ仔稚魚の食性. 魚類学雑誌, **35**, 382-388.
- 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**, 229-235.
- Iguchi K., Ito F. 1994: Occurrence of cross-mating in Ayu, amphidromous x landlocked forms, and diploid x triploid, *Fisheries Sci.*, **60**, 653-655.
- Iguchi K., Ohkawa T., Nishida M., 2002: Genetic structure of land-locked ayu within the Biwa lake system. *Fisheries Sci.*, **68**, 138-143.
- 三上正一, 田村真樹, 八木英子, 飯塚 篤, 1961: ニシン, *Clupea pallasii* C. et V., の初期生活史の研究. 1. 厚岸湾における仔魚の棲息域と食性について, 北水研研報, **23**, 1-16.
- 水谷祐輔, 2004: 高感度DNA指標から見た天然河川における放流琵琶湖産アユの遺伝的影響. 三重大学生物資源学研究所修士論文.
- 中村智幸, 糟谷浩一, 2004: 栃木県那珂川における両側回遊型アユの遡上日と遡上群数の予測. 日水誌, **70**, 288-296.
- Otake T. and Uchida K. 1996: Application of otolith microchemistry for distinguishing between amphidromous and non-amphidromous stocked ayu, *Plecoglossus altivelis*. *Fisheries Sci.*, **64**, 517-521.
- Otake T., Yamada C., and Uchida K., 2002: Contribution of stocked ayu (*Plecoglossus altivelis*) to reproduction in the Nagara River, Japan. *Fisheries Sci.*, **68**, 948-950.
- Otake T., Tanaka H., Hashimaru D., Mizutani Y., Masuda M., Mizoguchi Y., Ye H., Kondo Y., Takasaki Y., Sugahara H., and Yamada C.,

- 2005: Early life history of amphidromous ayu, *Plecoglossus altivelis altivelis*: the relationship between their early life history in coastal waters and their spawning. The 7th Indo-Pacific Fish Conference Abstract book. 180.
- 澤田宣雄, 中 賢治, 里井晋一, 田沢 茂, 水谷英志, 橋本桂樹, 1992: 湖産アユ稚仔魚の生態に関する研究. 滋賀県水試研報, **42**, 15-26.
- 千田哲資, 1967: 河口堰沖合海域における稚アユの生態. 木曾三川河口資源調査報告 3. 木曾三川河口資源調査団. 上田, 93-111.
- 千田哲資, 東 幹夫, 1967: 河口堰沖合海域における稚アユの生態Ⅱ. 木曾三川河口資源調査報告 4, 木曾三川河口資源調査団. 上田, 39-54.
- 田畑和男, 東 幹夫, 1986: 海産, 湖産系および湖産アユ仔魚の海水飼育における生残特性. 兵庫水試研報, **24**, 29-34.
- 田子泰彦, 2002: 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**, 61-71.
- 田子泰彦, 2002: 富山湾の砂浜域砕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**, 144-150.
- 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**, 871-878.
- Takahashi I., Azuma K., Fujita S., and Kinoshita I., 1998: Spatial distribution of larval ayu *Plecoglossus altivelis* in the Shimanto estuary, Japan. *Fisheries Sci.*, **64**, 522-525.
- Takahashi I., Azuma K., Hiraga H., and Fujita S., 1999: Different mortality in larval stage of ayu *Plecoglossus altivelis* by birth dates in the Shimanto estuary and adjacent coastal waters. *Fisheries Sci.*, **65**, 206-210.
- 高松史朗, 1965: 伊勢湾における海産稚アユの生態—1964年10月～1965年5月の分布と組成. 木曾三川河口資源調査報告 2, 木曾三川河口資源調査団. 上田, 1-49.
- 高松史朗, 1967: 伊勢湾における海産稚アユの生態—1965年11月～1966年5月の分布. 木曾三川河口資源調査報告 3, 木曾三川河口資源調査団. 上田, 81-91.
- 塚本勝巳, 望月賢二, 大竹二雄, 山崎幸夫, 1989: 河口水域におけるアユ仔稚魚の分布・回遊・成長. 水産土木, **25**, 47-57.
- 魚谷逸朗, 1985: カタクチシラスの摂餌方法と食性. 日水誌, **51**, 1057-1065.
- 山下秀夫, 1955: 九州西海域のマイワシの生長と食性の関係. 日水誌, **21**, 471-475.