原著論文 ORIGINAL PAPER

産卵床の礫間から表流水への浮上が遅滞するアユ仔魚

高橋 勇夫^{1)*}・藤田 真二²⁾・東 健作³⁾・岸野 底⁴⁾

1) たかはし河川生物調査事務所 〒781-5603 高知県香南市夜須町西山 627

2) 西日本科学技術研究所 〒781-0812 高知市若松町 9-30

3) 西日本科学技術研究所四万十リサーチセンター 〒787-0050 高知県四万十市渡川 2-1-13

4) 河川生態調査 〒619-0211 京都府木津川市鹿背山当田 72-5

Isao TAKAHASHI^{1)*}, Shinji FUJITA²⁾, Kensaku AZUMA³⁾, Tei KISHINO⁴⁾:
 Delay of emerging of larval ayu (*Plecoglossus altivelis altivelis*) from the
 interstitial space of pebbles in spawning bed to surface water. *Ecol. Civil
 Eng.* 23(1), 47-57, 2020

1) Takahashi Research Office of Freshwater biology, Nishiyama, yasuo-cho, Konan, Kochi 781-5603, Japan

2) Nishinohon Institute of Technology, 9-30, Wakamatsu-cho, Kochi, Kochi 780-0812, Japan

3) Nishinohon Institute of Technology, Shimanto Research Center, 2-1-13, Watarigawa, Shimanto, Kochi 787-0050, Japan

4) Office of River Ecological Research, 72-5, Kaseyama-touda Kizugawa, Kyoto 619-0211, Japan

Ecology and
 Civil Engineering
 応用生態工学

Abstract: To clarify the absorbing state of the yolk of larval ayu immediately after emerging from the spawning bed to surface water, the yolk-index of ayu larvae hatched in the natural and artificial spawning grounds in the Nahari, Monobe and Shimanto Rivers were observed. Although the larval ayu caught below the artificial spawning ground (pebbles took from the sandbar were laid) in the Monobe River were judged to be emerging from the spawning beds just before being caught, the ratio of the yolk-index 2 which considerably absorbed yolk was high from 45 to 74%. This fact means that there are many individuals which take several days to emerge from the spawning beds after hatching. In fact, larvae with the index of 1-2, which had progressed yolk absorption, were collected from the riverbed in the spawning ground. On the other hand, below the artificial spawning ground (pebbles after sieving to remove sands were laid) in Nahari River, if most of the larvae collected were judged to be emerging from the spawning ground, indexes 3 and 4 (a large amount of yolk remained) occupied 75%, which was significantly different from the yolk index of larvae from natural spawning grounds. The yolk index of the larval ayu of the natural spawning ground of Shimanto River, where the riverbed condition was "soft bed" with many gaps between pebbles, reached nearly 75 % of the whole by indexes 4 and 3. At the artificial spawning ground in the Nahari River, where sands were removed, the time from hatching to emerge to surface water was short. At the natural spawning grounds where the percentage of sands were slightly higher, many ayu larvae took a long time to emerge. Therefore, it was suggested that when the proportion of sands in the spawning ground was high, the interstitial space of pebbles was closed and the emerging of larvae to surface water was delayed.

2020年4月15日受付, 2020年6月8日受理

*e-mail: takahashi@hito-ayu.net

Key words: larval ayu, emergence, riverbed material, spawning ground, yolk-index

はじめに

両側回遊魚であるアユ *Plecoglossus altivelis altivelis* は秋季になると河川の下流域に降下し、浮き石の礫底に産卵する（白石・鈴木 1962；石田 1967）。産卵の際に親魚は河床に体を潜り込ませるようにして礫間に卵を産み付ける。良好な条件の産卵場では卵が河床の砂礫中に埋没している深さが 10 cm を超えるが、砂泥分の混入が多い産卵場や河床軟度が低い産卵場では 3～5 cm と浅いこともある（高橋ほか 2009；高橋 2010）。2 週間程度でふ化した仔魚は、河川流に運ばれて次なる生息場である河口域や海域へと流下する。河川水中にはアユ仔魚の餌となるプランクトンがごく少ないため、流下中のアユ仔魚は卵黄の内部栄養に頼らざるをえない。そのため、産卵場でふ化した後の河川内での滞在時間が長くなると卵黄の吸収が進み、結果的にその後の生残にまで大きな影響を及ぼす（井口ほか 2010）。このような理由から、流下中のアユ仔魚の卵黄の吸収状態は生き残りを検討するうえで重要な情報となる。

塚本（1991）は卵黄の吸収状態の指標として卵黄指数（0～4 の 5 段階）を提案した。その分析方法は簡便で大量の試料を処理できることもあって、ふ化後の経過時間の推定や飢餓に陥るリスクの評価だけでなく、産卵場の位置の推定等にも広く用いられている（高橋・新見 1998；東ほか 2003；荒山ほか 2010）。ただし、卵黄指数を利用し、上記のような調査を行うにあたっては、アユ仔魚がふ化後産卵床の礫間から表流水へとすみやかに浮上できることが前提となる。つまり、仔魚の流下がスタートする時点での卵黄指数は、卵黄が大量に残存している指数 4 または 3 であることが上記のような調査が成立するための条件となる。しかしながら、産卵床から表流水へと浮上した段階でのアユ仔魚の卵黄指数が 4 または 3 であることはまだ確認されていない。その一方で、筆者らは静岡県天竜川や高知県物部川等で産卵場から流下をスタートした（浮上した）段階で、すでに卵黄の吸収が進んだ個体が相当数いると判断せざるをえない事例を複数観察してきた。

本研究では、高知県内を流れる奈半利川、物部川の人工産卵場直下において、産卵床から浮上直後と特定できる仔魚を採集するとともに、並行して両河川および四万十川の自然産卵場から流下するアユ仔魚を採集した。さ

らに、産卵床の砂礫中からの仔魚の採集も試みた。得られた仔魚の卵黄の吸収状態を観察し、アユ仔魚が産卵床からすみやかに表流水へと浮上できているか否かについて検討した。

材料と方法

対象河川の概要

調査対象とした河川は高知県内を流れる奈半利川、物部川、四万十川の 3 河川で（Fig. 1）、奈半利川と物部川はともに本川の中～上流に複数のダムが建設されている。最下流のダムが建設されたのは、奈半利川（平鍋ダム：河口から約 23 km）が 1960 年、物部川（杉田ダム：河口から約 13 km）が 1959 年で、ともに 60 年ほど経過したこともあって、下流域までアーマーコート化が進行し、アユの産卵に適した浮き石底はほぼ失われている。そのため、この 2 河川では産卵盛期に入る直前の 2018 年 11 月上旬に産卵場が造成された。四万十川は下流部に産卵に適した浮き石底の瀬が発達しており、2018 年には人工産卵場は造られていなかった。

産卵場とアユ仔魚の採集位置

各河川の自然産卵場の位置と規模は、2018 年 11 月 24 日～12 月 18 日の間に産卵場の瀬を踏査し、アユ卵を目視確認することで把握した。なお、四万十川については国土交通省中村河川国道事務所によって産卵場調査が行われていたため、その報告書（中村河川国道事務所 2019）も参照した。奈半利川では 2018 年 11 月 24 日時点で河口から約 1.5 km と 2.1 km の位置に自然産卵場確認されたが、2.1 km 地点の産卵場は面積が 10 m² 程度とごく小さいものであったため、規模が大きくかつ人工産卵場に近い 1.5 km 地点の産卵場を調査対象とした（Fig. 1）。面積は約 1,100 m² であった。また、人工産卵場は 2018 年 11 月 8 日に河口から約 1.2 km の左岸側の砂州に水路状に造られた。面積は 1,440 m²（延長 120 m、平均幅 12 m）で、河床にはプラントでふるいかけ、5 mm 以下の砂礫を除去した礫（径 5～100 mm）が平均 0.25 m の厚さで敷設された（伊藤ほか 2019）。この産卵場は水路形式であるため、直上（取水口）での仔魚の採集量（流入量）に比べて直下での採集量が著しく多い場合、直下で採集された仔魚はこの人工産卵場でふ化したものであると特定することができた。アユ仔魚の採集

Fig. 1. Spawning grounds of ayu in the Nahari, Monobe and Shimanto Rivers in 2018. Double circles indicate the sampling positions of larval ayu during downstream migration.

奈半利川、物部川、四万十川における 2018 年のアユの産卵場。◎は流下中のアユ仔魚の採集地点を示す。

地点は、自然産卵場の直下および人工産卵場の直上と直下の計 3 カ所とした (Fig. 1)。

物部川では、自然産卵場は 2018 年 12 月 1 日時点で河口から約 1.5~1.8 km の間に 5 カ所確認されたが、面積は 30~240 m² といずれも小規模なものであった (Fig. 1)。調査は、最も規模が大きかった河口から 1.5 km 地点左岸側の産卵場を対象とした。人工産卵場は 2018 年 11 月 10 日に河口から約 1.2 km の右岸寄りの分流に水路状に造られたもので、面積は 1,200 m² (延長 100 m, 平均幅 12 m) であった。河床には河口砂嘴から採取、運搬した砂礫が平均 0.25 m の厚さで敷設されていた。敷設さ

れた砂礫はふるいに掛けられていなかったため、砂が混入していた。奈半利川の人工産卵場と同様に水路形式であるため、産卵場の直上に対して直下での仔魚の採集量が著しく多い場合は、直下で採集された仔魚は人工産卵場でふ化したものと判断することができた。仔魚の採集地点は対象とした自然産卵場の直下および人工産卵場の直上と直下の計 3 カ所とした (Fig. 1)。

四万十川では 2018 年 12 月 18 日時点で河口から 10.6~12.6 km の間に 4 カ所、計 13,800 m² の自然産卵場が確認され、10.6 km 付近に最大規模 (10,600 m²) の自然産卵場が形成されていた。仔魚の採集地点は河口から

9.6 km (主産卵場から約 1.0 km, 最下流の産卵場から約 150 m 下流) の流心に設けた (Fig. 1).

流下中のアユ仔魚の採集

奈半利川では 2018 年 11 月 27 日, 12 月 6 日・13 日に, 口径 0.5 m, 側長 1.6 m, 網目 0.3 mm のプランクトンネットを 2~3 分間設置し, 流下中のアユ仔魚を採集した. 採集時刻は仔魚の奈半利川でのふ化のピーク時刻である 19:00 (高橋 未発表) に合わせて 18:20~19:10 の間とした. 濾水量は網口に固定した濾水計 (離合社製 No. 2509) により求めた. 物部川では, 2018 年 11 月 27 日, 12 月 5 日・18 日に, 奈半利川と同様の方法で仔魚の採集を行った. 物部川漁協による過去の調査から物部川では 19:00 頃に仔魚の流下のピークがあることが分かっていたため, 採集時刻は 18:40~19:10 の間とした. 四万十川では 2018 年 11 月 29 日, 12 月 3 日, 14 日に, 上記と同様の方法で流下中のアユ仔魚を採集した. 採集時刻は他の河川と同様のピーク時刻と仮定して, 18:30~18:50 の間とした. なお, 1996 年に行われた調査においても, 四万十川での流下のピークは 19:00 であった (高橋 2005).

産卵床内でのアユ仔魚の採集

ふ化した後に産卵床から速やかに浮上できない仔魚がいるとすれば, 産卵床内に卵黄の吸収が進んだ仔魚が滞留していることが予想された. そこで, 産卵床内におけるアユ仔魚の有無と, 仔魚がいた場合には卵黄の吸収状態を調べるために, 奈半利川および物部川の自然産卵場と人工産卵場において, 砂礫中での仔魚の採集を試みた. なお, 物部川では自然産卵場が複数存在したため (Fig. 1), 産卵面積が最も大きかった産卵場 (流下仔魚の採集地点直上の自然産卵場) を対象とした. 採集には 1 L (口径 120 mm) または 2 L (口径 135 mm) のポリプロピレン製のメスカップを用い, 産卵場の砂礫中に 10 cm 程度の深さまで斜めに押し込み, 砂礫と間隙水を採取した. 採取は 1 つの産卵場につき 5~10 カ所で行った. 採取物は直ちに白色のバットに広げ, 遊泳する仔魚が目視確認された場合はそれをスポイトで採取した. 採集日は奈半利川が 2018 年 12 月 17 日, 物部川が 12 月 13 日で, 採集時刻はアユ仔魚のふ化がほとんどない 13:00~15:00 の間 (木村 1953; 田子 1999) とした.

人工ふ化仔魚の採取

ふ化直後の仔魚の卵黄指数を確認するために, 静岡県浜松市天竜区にある天竜川漁業協同組合の飼育施設において人工授精させたアユ卵を用いて, ふ化直後の仔魚を採取した. 採卵に用いた親魚は 2018 年春季に天竜川河

口で採捕された天然魚を飼育したもので, 採卵は 2018 年 11 月 19 日に行なわれた. 受精卵はふ化水槽に収容後, ふ化が始まると予想された 12 月 1 日に卵の一部を 10 L プラスチック水槽内 (地下水を少量注入し, 余剰水はオーバーフローさせた) に取り付けた観賞魚用ネット内 (13×11 cm, 側長 9 cm) に移した. ネットの上部は, ネット内でふ化した仔魚が流出しないように水槽の水面よりも上になるように設置した. ネット内でふ化し遊泳している仔魚をスポイトで採取した.

卵黄指数の観察

採集した試料は 5%ホルマリン溶液で固定し, 個体数を計数後, 塚本 (1991) に従い実体顕微鏡下で 0 (卵黄を完全に吸収済み) ~ 4 (卵黄が大量に残存) の 5 段階の卵黄指数に区分し, それぞれの個体数を計数した. 卵黄指数の観察数は 1 試料につき 60 個体を目処とし, 無作為に抽出した. また, 採集数が 60 個体未満の試料は全数を観察した.

卵の埋没深の測定

2018 年 11 月 24 日に奈半利川の人工産卵場内 12 カ所と自然産卵場内 8 カ所において, 河床に産み付けられた卵の埋没深を高橋ほか (2011) の方法に従って測定した. 埋没深は卵が付着している砂礫層の最も深い部分と周辺の河床面との鉛直距離と定義される.

河床材料の粒度分析

2019 年 1 月 14 日に奈半利川の自然産卵場と人工産卵場において, それぞれ 4 カ所ずつ, 河床表面からおおよそ 10 cm の深さまでの河床材料を 2 L のポリプロピレン製のメスカップを用い採取した. 試料は自然乾燥後に JIS A 1204 の方法で粒度分析に供し, 当規格の粒径区分の重量組成を求めた. 本研究では 0.075 mm 以上で 2 mm 未満を「砂」, 2 mm 以上を「礫」とし, 砂と礫からなる材料については「砂礫」とした.

統計処理

卵黄指数は順序尺度であるため, それらの比較にはノンパラメトリックな手法を採用した. 本調査で得られた 3 河川, 計 7 地点 (Fig. 1) で 3 回ずつ採集した流下中のアユ仔魚, 合計 21 試料の卵黄指数について, 各試料間の総当たりによる多重比較 (Steel-Dwass 法) を行い, 試料間の差を比較した. また, 奈半利川で行ったアユ卵の埋没深については, データの正規性と等分散性を確認後, 地点間の平均埋没深の差を比較した (Student's *t*-test). これらの統計処理には Microsoft 社製 Excel のアドインソフト Statcel4 (オーエムエス出版発行) を使用した. 有意水準は 5%とした.

結 果

流下中の仔魚の密度と卵黄指数

奈半利川、物部川および四万十川でのアユ仔魚の流下密度と卵黄指数の組成 Fig. 2 に示した。また、計 21 試料間の卵黄指数の検定統計量を Table 1 に示した。Table 1 に示したとおり、物部川の自然産卵場の直下と人工産卵場の直下を除けば、同一採集地点であれば、採集時期の違いによる卵黄指数の組成に有意差は無かったため ($P>0.05$: Table 1)、各採集地点とも 3 回分の試料をまとめたうえで、各採集地点間 (計 7 地点) で比較した (Table 2)。

2018 年 11 月 27 日から 12 月 13 日の間において、奈半利川を流下したアユ仔魚の流下密度は $12\sim689$ 尾 / m^3 で、概ね時期を追って減少した (Fig. 2a)。採集時の水温は $12.9\sim14.7^\circ\text{C}$ であった。人工産卵場の直上と直下での流下密度は、11 月 27 日時点では 1.7 倍と相対値に極端な差はなく、人工産卵場の直下で採集したアユ仔魚

の半分以上は上流の自然産卵場に由来していた。しかし、12 月 6 日および 13 日は直下での値が直上の約 3~10 倍となり、直下で採集された仔魚の大部分は人工産卵場でふ化したものと判断できた。採集されたアユ仔魚の卵黄指数は、自然産卵場の直下と自然産卵場に由来する人工産卵場直上では差は認められず ($P>0.05$: Table 2)、卵黄の吸収が進んだ指数 2 の割合が 33~53% と一貫して高かった (Fig. 2b)。指数 3 がこれに次いで 32~42% を占め、ふ化直後と考えられる指数 4 の割合は 3 回の調査時とも 7.4~15.6% と少なかった。また、卵黄を吸収し終えた指数 0 の個体は採集されなかった。他方、人工産卵場の直下では、人工産卵場由来の仔魚の割合が低かった 11 月 27 日は自然産卵場直下および人工産卵場の直上との間に明瞭な違いは認められなかった ($P>0.05$: Table 1)。しかし、人工産卵場に由来する個体の割合が高くなった 12 月 6 日および 13 日は、指数 4 の割合が 24~25%、指数 3 の割合が 50% と高くなった一方で、指数 2 の割合は 21~23% と低下した。このような変化を反映して、

Fig. 2. Densities (a, c, e) and the frequencies of yolk-index (b, d, f) of the larval ayu during downstream migration collected in the Nahari, Monobe and Shimanto Rivers.

奈半利川、物部川、四万十川で採集されたアユ仔魚の流下密度 (a, c, e) と卵黄指数の組成 (b, d, f)。

Table 1. Test statistics by Steel-Dwass test of yolk-index of ayu larvae between 21 samples (7 sampling positions x 3 times) in the Nahari, Monobe and Shimanto Rivers from late November to mid-December 2018.

2018年11月下旬から12月中旬の間に奈半利川、物部川、四万十川で採集されたアユ仔魚、計21検体(7地点×3回)の卵黄指数のSteel-Dwass法による検定統計量。

		Nahari R.									Monobe R.									Shimanto R			
		Nov. 27			Dec. 6			Dec. 13			Nov. 27			Dec. 5			Dec. 18			Nov. 29	Dec. 3	Dec. 14	
		AA	AB	NB	AA	AB	NB	AA	AB	NB	AA	AB	NB	AA	AB	NB	AA	AB	NB	NB	NB	NB	
Nahari R.	Nov. 27	NB	1.08	-0.45	-0.65	-0.74	-3.51	-0.55	0.09	-3.46	-0.24	1.18	-0.17	3.96*	3.77*	2.97	2.68	2.18	3.64*	-4.12**	-2.95	-3.58*	
		AA		-1.51	-1.62	-1.87	-4.41**	-1.71	-1.11	-4.38**	-1.31	0.09	-1.35	2.84	2.50	1.81	1.31	0.89	2.36	-4.90**	-3.84*	-4.50**	
		AB			-0.28	-0.25	-3.19	-0.05	0.61	-3.13	0.20	1.62	0.35	4.38**	4.26**	3.42	3.25	2.73	4.13**	-3.90*	-2.63	-3.24	
	Dec. 6	NB				0.01	-2.62		0.20	0.77	-2.57	0.40	1.68	0.51	4.19**	4.02**	3.29	3.09	2.63	3.88*	-3.36	-2.14	-2.67
		AA					-3.07		0.22	0.93	-3.01	0.49	1.99	0.65	4.93**	4.84**	3.93*	3.79*	3.19	4.73**	-3.77*	-2.48	-3.13
		AB							3.30	3.90*	0.08	3.22	4.44**	3.58*	6.80**	6.91**	6.05**	6.29**	5.72**	6.76**	-1.20	0.39	0.02
	Dec. 13	NB						0.72	-3.24		0.30	1.83	0.43	4.84**	4.72**	3.81*	3.63*	3.02	4.61**	-3.97*	-2.70	-3.37	
		AA							-3.85*		-0.33	1.24	-0.28	4.34**	4.15**	3.25	2.94	2.34	4.05**	-4.45**	-3.27	-3.99*	
		AB									3.17	4.42**	3.54	6.82**	6.94**	6.06**	6.31**	5.72**	6.80**	-1.26	0.32	-0.07	
	Monobei R.	Nov. 27	NB									1.40	0.07	4.16**	3.99*	3.19	2.93	2.41	3.88*	-3.83*	-2.68	-3.30	
			AA										-1.48	2.80	2.46	1.76	1.23	0.79	2.34	-4.86**	-3.88*	-4.56**	
			AB											4.55**	4.41**	3.48	3.24	2.62	4.32**	-4.14**	-2.98	-3.68*	
Dec. 5		NB												-0.75	-1.17	-2.28	-2.53	-0.87	-6.88**	-6.21**	-6.99**		
		AA													-0.56	-1.70	-2.08	-0.08	-6.97**	-6.28**	-7.16**		
		AB														-0.93	-1.28	0.45	-6.22**	-5.45**	-6.23**		
Dec. 18	NB															-0.53	1.63	-6.48**	-5.62**	-6.53**			
	AA																2.01	-5.96**	-5.07**	-5.92**			
	AB																	-6.84**	-6.14**	-7.03**			
Shimanto R.	Nov. 29	NB																			1.45	1.18	
	Dec. 3	NB																				-0.39	
	Dec. 14	NB																					

NB: below of natural spawning ground, AA: above of artificial spawning ground, AB: below of artificial spawning ground. Asterisks indicate significant differences (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$).

Table 2. Test statistics by Steel-Dwass test of yolk-index of ayu larvae between 7 sampling positions in the Nahari, Monobe and Shimanto Rivers.

奈半利川、物部川、四万十川に設けた7つの採集地点間でのアユ仔魚の卵黄指数のSteel-Dwass法による検定統計量。

		Nahari R.			Monobe R.			Shimanto R.
		Natural	Artificial		Natural	Artificial		Natural
		Below	Above	Below	Below	Above	Below	Below
Nahari R.	Below of natural spawning ground		1.00	-3.67**	4.42**	4.80**	4.41**	-5.56**
	Above of artificial spawning ground			-4.76**	3.64**	4.02**	3.63**	-6.63**
	Below of artificial spawning ground				7.87**	8.27**	7.88**	-2.20
Monobe R.	Below of natural spawning ground					0.29	-0.07	-9.36**
	Above of artificial spawning ground						-0.36	-9.37**
	Below of artificial spawning ground							-9.36**

Asterisks indicate significant differences (** $P < 0.01$).

自然産卵場直下と人工産卵場直上に対する人工産卵場直下の検定統計量の絶対値は高くなり、12月13日には人工産卵場直上との間に有意差が認められた($P < 0.05$: Table 1)。また、3回の調査を合わせると、人工産卵場直下の卵黄指数の組成は他の2地点との間に有意差が認められた($P < 0.01$: Table 2)。

物部川を2018年11月27日から12月18日の間(水温10.7~15.1℃)に流下したアユ仔魚の密度は62~4,383尾/m³と、採集位置による差が大きかった(Fig. 2c)。人工産卵場の直下での採集数は、いずれの採集日とも直上に対して9~19倍と著しく多く、直下で採集された仔魚のほとんどは人工産卵場でふ化したもの

であった。仔魚の卵黄指数は、自然産卵場の直下、人工産卵場直上および直下ともに卵黄指数4の割合は0~12%と低く、指数3の割合も10~35%であった (Fig. 2d)。卓越していたのは指数2で、その割合は45~74%であった。卵黄を吸収し終えた指数0の個体も2~3%含まれていた。物部川を流下する仔魚の卵黄指数の組成は、奈半利川とは有意に異なっていた ($P < 0.01$; Table 2)。

四万十川の自然産卵場に由来する仔魚の流下密度は、2018年11月29日から12月14日の間、1,330~4,159尾/m³と著しく高かった (Fig. 2e)。この間の水温は10.8~14.5℃で推移した。卵黄指数は4と3で全体の75%近くに達し、指数2以下の割合は24~30%であった (Fig. 2f)。四万十川を流下する仔魚の卵黄指数の組成は、奈半利川の自然産卵場の直下と人工産卵場の直上、および物部川の全地点とは有意差が認められたが ($P < 0.01$; Table 2)、奈半利川の人工産卵場の直下との間には有意差はなかった ($P > 0.05$; Table 2)。

産卵床内の仔魚の卵黄指数

奈半利川と物部川の自然および人工産卵場の砂礫中から採集されたアユ仔魚の卵黄指数の組成を Fig. 3 に示した。奈半利川では、人工産卵場の砂礫中からはアユ仔魚は全く採集されなかった。他方、自然産卵場からは38個体が採集された。卵黄指数は2が最も多く42%を占め、卵黄を吸収し尽くす直前の指数1の個体も約10%の割

合で出現した。自然産卵場直下で採集した流下中の仔魚 (Fig. 2b) において40%前後を占めた指数3の割合は、26%と低かった一方で、指数4の割合は21%と比較的高かった。

物部川では、自然産卵場の砂礫中から174個体、人工産卵場の砂礫中から68個体のアユ仔魚が採集された。自然産卵場で採集された仔魚の卵黄指数の割合は、指数3~4の割合が72%と自然産卵場直下で採集した流下中の仔魚 (Fig. 2d) と比較すると高かったものの、卵黄の吸収が進んだ指数1~2の個体も28%含まれていた。人工産卵場の砂礫中から採集された仔魚の卵黄指数も自然産卵場とほぼ同様の組成で、指数3~4の割合が68%と高かったものの、指数1~2の個体も32%含まれていた。

水槽内でふ化した仔魚の卵黄指数

飼育施設の水槽内でふ化した直後に採集したアユ仔魚の卵黄指数は4が95%を占め、指数3の割合は5%と低かった (Fig. 4)。指数2以下の個体はいなかった。

卵の埋没深

奈半利川の自然および人工産卵場で測定した卵の砂礫中への平均埋没深 $\pm$ SDは、自然産卵場で 6.0 ± 2.4 cm、人工産卵場で 11.4 ± 1.6 cmであり (Fig. 5)、両者の平均埋没深には有意差が認められた (Student's *t*-test, $P < 0.05$)。

Fig. 3. Frequencies of the yolk-index of ayu larvae collected within pebbles at the natural and artificial spawning grounds in the Nahari and Monobe Rivers in mid-December 2018.

2018年12月中旬に奈半利川および物部川の産卵場の礫中で採集されたアユ仔魚の卵黄指数の組成。

Fig. 4. Frequency distribution of the yolk-index of ayu larvae hatched in the water tank.
水槽内でふ化したアユ仔魚の卵黄指数の頻度分布.

産卵場の河床材料の粒度組成

奈半利川の自然および人工産卵場で採取した河床材料の粒度組成を Fig. 6 に示した。自然産卵場では粒径のモードが 26.5~75 mm にあったが、人工産卵場では 9.5~19 mm がモードを形成していた。粒径 0.25~2 mm の砂の差は目立ちにくい、ふるいに掛けて 5 mm 以下の砂を除去した人工産卵場では 0.1% とほとんど含まれていなかったのに対して、自然産卵場では 4.7% と高かった。なお、潜水目視による河床材料の観察では、自然産卵場は河床の表層近くは浮き石状態であったが、より深い部分には砂泥がやや多かった。一方、人工産卵場は空隙の多い浮き石状態で、礫層を掘り進めても砂泥の混入はほとんど無かった。

考 察

水槽で卵からふ化した直後のアユ仔魚の卵黄指数は 3 と 4 のみで、指数 4 が 95% を占めたことから (Fig. 4)、ふ化直後の仔魚の卵黄指数は 4 と判断される。しかし、兵藤・関 (1985) による人工ふ化したアユ仔魚の卵黄体積の測定結果を見ると、ふ化後 0 日では 0.03~0.11 mm³ と幅広く、かつ、ふ化後 1 日目の仔魚の卵黄体積の範囲 0.01~0.1 mm³ とオーバーラップする。また、井口ほか (2010) によるふ化仔魚の卵黄高の測定結果では、ふ化後 0 日の仔魚でも卵黄高には 0.19~0.33 mm まで幅があり、その一部はふ化後 1 日経過した仔魚の卵黄高 0.13~0.23 mm と重なり合っている。これらの測

Fig. 5. Buried depth of the eggs within pebbles at the artificial and natural spawning grounds in the Nahari River.
奈半利川の自然産卵場と人工産卵場におけるアユ卵の埋没深.

Fig. 6. Frequency distributions of size of riverbed materials at the natural and artificial spawning grounds of ayu in the Nahari River.
奈半利川の自然および人工産卵場の粒度組成.

定結果も考慮すると、ふ化直後のアユ仔魚の卵黄指数は 4 が主体ではあるものの、卵黄体積がやや小さい指数 3 もある程度含まれると考えられる。

アユ仔魚の卵黄は河川を流下中にも吸収が進む。そのため、流下に時間が掛かる大河川では仔魚の卵黄指数は下流に行くほど小さくなる傾向があり、利根川、長良川、木曽川の下流部で採集された仔魚の卵黄指数の平均値は

1 未満となっていたことが報告されている（塚本 1991）。一方、産卵場が下流部の狭い範囲（河口から 10～14 km）に形成されていた 1999 年当時の四万十川では、下流部（感潮域の上流端付近）で採集された仔魚でも、その約 85% は卵黄体積が大きい指数 3～4 で占められており（高橋 2005）、本研究で採集した四万十川のアユ仔魚の卵黄指数も 3～4 が約 75% を占めた（Fig. 2f）。他方、奈半利川や物部川のアユの産卵域は、河口から 1～2 km の狭い範囲に形成されていたにもかかわらず、流下する仔魚の卵黄指数のモードは、奈半利川の人工産卵場直下を除けば 2 で、より吸収の進んだ指数 0～1 の個体も 4～26% 含まれていた（Fig. 2）。この 2 つの河川を流下する仔魚の卵黄吸収が進んでいたことを流下時間の長さで説明することはできない。

物部川の人工産卵場では、その直上の流下密度と比べて直下での密度が著しく高かった（Fig. 2c）。そのため、人工産卵場の直下で採集されたアユ仔魚のほとんどは、採集される直前に人工産卵場内の礫間から浮上したと判断された。しかし、ふ化直後の指数である 4 の割合は 10% 以下と低く、卵黄をかなり吸収した状態である指数 2 の個体の割合が 45～74% と高かった。この事実、ふ化した後、産卵床の砂礫中から表流水に浮上するまでにかなりの時間を要する個体が多かったことを意味している。実際、物部川の人工産卵場では卵黄の吸収の進んだ指数 1～2 の仔魚が砂礫中から採集され（Fig. 3）、ふ化後浮上できずに産卵場の砂礫中で滞留している個体の存在を確認することもできた。また、奈半利川と物部川の自然産卵場でも、産卵場の砂礫中で滞留していたと考えられる個体（指数 2 以下）が確認されたことから、産卵場の砂礫中でのアユ仔魚の滞留は特異な事例ではないと言えそうである。なお、奈半利川および物部川の産卵場の砂礫中から採集されたアユ仔魚は、ふ化がほとんど起きないはずの 13:00～15:00（木村 1953；田子 1999）に採集したにもかかわらず、ふ化直後と推定される指数 4 の個体が 21～35% と高率で含まれており（Fig. 3）、この割合は流下中の仔魚（Fig. 2）よりもかなり高かった。アユの人工ふ化を行っている天竜川漁協への聞き取りでは、ふ化直前のアユ卵は振動を与えるとふ化することが多い。砂礫中から採集された指数 4 の個体は、採集時に受けた振動や衝撃によってふ化したものである可能性が高い。

球磨川を流下中のアユ仔魚のうち、卵黄指数 2 の仔魚の日齢は 1～3 日、指数 1 の個体のそれは 2～4 日であった（東ほか 2003）。また、水温 12～16℃での飼育では、

ふ化後 4～7 日で卵黄の吸収が完了した（森ほか 1989）。これらのことから推察すれば、奈半利川の自然産卵場や物部川の自然・人工産卵場では、ふ化後 4 日以上浮上できずに砂礫中に滞留している個体もいたことになる。なお、物部川の産卵場での採集時には、すでに斃死していると思われた白濁した個体も少数ながら観察しており、産卵床から浮上できずに死亡する個体も存在する可能性がある。

奈半利川の人工産卵場では、2018 年 12 月 6 日および 12 月 13 日では、直上に比べて直下での流下密度が 3～10 倍程度高かった（Fig. 2）。そのため、この 2 回の調査時に人工産卵場の直下で採集された仔魚の大部分は、人工産卵場由来の仔魚と判断された。それら仔魚の卵黄指数は 3～4 の割合が約 75% と高く、自然産卵場の直下やそれに由来する人工産卵場の直上（指数 3～4 は 43～53%）とはかなり異なった組成となった。また、四万十川の自然産卵場の下流で採集した仔魚の卵黄指数も 3～4 の割合が約 75% と高く、自然産卵場でありながらも奈半利川や物部川の自然産卵場に由来する卵黄指数の組成とは異なっていた（Table 2）。これら 2 つの産卵場ではふ化から浮上までの時間が短かった個体が多かったことが明らかであり、奈半利川の人工産卵場の砂礫中からは昼間には仔魚が採集されなかったことも、ふ化から浮上までの時間が短かったこと、つまり、大部分の仔魚がふ化した夜のうちに浮上し流下していることを窺わせる結果と言える。

奈半利川の自然産卵場と物部川の自然・人工産卵場においてふ化から浮上までに数日という長い時間を要するアユ仔魚が多数いたことについて、2 つの理由が考えられる。1 つは産卵床の深い位置に卵が付着したケースで、浮上距離が長くなるために時間が掛かることが想定される。2 つめは、浮上する際の通路となる礫間の空隙が狭い、または塞がれている場合で、スムーズに浮上できずに時間が掛かることが想定される。まず前者については、奈半利川の人工産卵場では卵の埋没深が自然産卵場よりも深かったにもかかわらず（Fig. 5）、浮上に要する時間が短かった個体が多いことから（Fig. 2）、主たる理由とはなっていないと考えられる。後者に関しては、奈半利川の人工産卵場と自然産卵場の底質の違いから、両産卵場の浮上時間の差を説明できる。人工産卵場では造成の際に 5 mm 以下の細粒分をふるいに掛けて除去した礫を敷設しており、産卵場内の粒度組成を比較すると、2 mm 以下の砂の割合は自然産卵場では 4.7% であったのに対し、人工産卵場では 0.1% と低かった（Fig. 6）。

河床材料中に 2 mm 以下の細粒分が増加すると浮き石割合や透水係数が低下することが明らかにされている（村上ほか 2001）。アユの産卵場においても細粒分が多くなると礫間の目詰まりが起き、アユ仔魚が表流水へと浮上することを阻害する要因になると推察され、人工産卵場では細粒分を取り除いたことで礫間の空隙が多くなり、仔魚の浮上時間の短縮につながったと考えられる。

本調査で確認されたふ化仔魚の産卵床内での滞留は、多くの河川でごく普通に見られるものなのか、また、人為的な自然環境の改変等の影響を受けて近年になって増えている現象なのか、今のところ不明である。しかし、筆者らは奈半利川と物部川以外にも天竜川等、同様の現象が起きている可能性が高い河川を複数観察しており、奈半利川と物部川だけに見られる特異な現象ではないと判断している。また、アユの産卵に好適な浮き石状態とは、河床内部に多くの空隙が存在する状態であること（鬼束ほか 2007）、流域の農地開発が進んだ河川や貯水ダムの下流河川では、河床の間隙が細粒分によって目詰まりしやすいこと（村上ほか 2001；竹門 2009）を考えれば、人為的な自然環境の改変が一因となっている可能性は否定できない。

流下中のアユ仔魚は、河川水中には餌となるプランクトンがごく少ないため、卵黄の内部栄養に頼らざるをえない。そのため、信濃川のように産卵場から仔魚の次なる成育場である河口域や海域までの流下時間が長い大河川では、流下中に卵黄の消費が進み飢餓に陥りやすい（森ほか 1989）。このような河川では卵黄の消費が進んだ状態で産卵床から浮上した場合は、その後の生残確率が大きく低下する。また、卵黄のエネルギーは浸透圧調整にも使われるため、海域まで流下した仔魚にとってその時点で保有する卵黄の大小は、その後の生残に大きく影響する（井口ほか 2010）。したがって、産卵場から海域までの距離が短い中小河川においても、産卵床内でのふ化後の滞留が長引き卵黄の消費が進めば、生残確率が低下することになる。このように産卵床から浮上するまでに時間を要することは、アユ仔魚が生き残るうえでかなり不利な状況となるため、天然アユの資源水準の低下の一因となり得る。親アユが礫間の空隙が多い浮き石底を産卵の場として選択する（白石・鈴木 1962；石田 1967）理由は、河床が柔らかく礫間に卵を産み付けやすいということだけでなく、仔魚の浮上が容易になることでその後の生残率を高めることに寄与していると考えられる。

近年、アユ資源の回復を目的として産卵場の整備が各

地で行われるようになっていく。その手法のなかで、奈半利川の人工産卵場で行われたような砂分を除去した礫の敷設は、礫間の空隙を確保し浮き石状態にする効果が大きいものの、経費と時間が掛かるというデメリットを有する。一方、一般的に行われている河床耕耘も砂泥分を除去して浮き石状態にする効果がある（水産庁・水産総合研究センター中央水産研究所 2009；高橋 2010）。そのため、耕耘の際に砂泥の除去作業を丁寧に行なえば、礫間の空隙が多くなり、結果的に再生産効率の向上に寄与すると考えられる。

謝 辞

本研究を進めるにあたり奈半利川淡水漁業協同組合、物部川漁業協同組合、天竜川漁業協同組合、四万十川漁業協同組合連合会、電源開発株式会社、株式会社西日本科学技術研究所にご協力をいただいた。心からお礼申し上げる。有益なご助言をいただいた 2 名の査読者に感謝申し上げます。

摘 要

河川を流下するアユ仔魚の卵黄の保有量はその後の生残に大きな影響を及ぼす。本研究では産卵床から表流水に浮上した直後のアユ仔魚の卵黄の吸収状態を明らかにするために、2018 年 11 月～12 月に奈半利川、物部川の自然および人工産卵場ならびに四万十川の自然産卵場でふ化したアユ仔魚を採集し、卵黄指数を観察し比較した。また、奈半利川と物部川の産卵場では産卵床の砂礫中の仔魚を採集し、卵黄指数を観察した。さらに、奈半利川では産卵床を構成する砂礫の粒度分析も行った。物部川の人工産卵場の直下で採集されたアユ仔魚のほとんどは採集される直前に人工産卵場内の礫間から浮上したものであると判断されたにもかかわらず、卵黄をかなり吸収した状態である指数 2 の個体の割合が 45～74% と高かった。この事実は、ふ化した後、産卵床の砂礫中から表流水に浮上するまでに数日を要する個体が多いことを意味しており、実際、人工産卵場内の砂礫中から卵黄の吸収が進んだ指数 1～2（ふ化後数日経過）の仔魚が採集された。一方、奈半利川の人工産卵場（ふるいに掛けて細粒分を除いた砂利を敷設）の直下では、採集された仔魚のほとんどが人工産卵場由来の場合には、卵黄が大量に残存している指数 3 および 4 で 75% を占め、指数 2 が優占した自然産卵場由来の仔魚の卵黄指数の組成とは

差異が認められた。また、自然の浮き石底が形成されていた四万十川の自然産卵場由来の仔魚の卵黄指数は4と3で全体の75%近くに達していた。細粒分を除去した奈半利川の人工産卵場でふ化から浮上までの時間が短く、2 mm以下の砂の割合が高かった自然産卵場では浮上までに長い時間を要する個体が多かったことから、産卵場の河床材料中に2 mm以下の砂が多い場合に、礫の間隙が塞がれ、仔魚の浮上が遅滞しやすくなることが示唆された。

引用文献

- 荒山和則・須能紀之・山崎幸夫（2010）茨城県久慈川における流下アユ仔魚の鉛直分布。日本水産学会誌 **76**(5): 812-823.
- 東幹夫・程木義邦・高橋勇夫（2003）球磨川流域におけるアユ仔魚の流下と中流ダムの影響。日本自然保護協会報告書 **94**: 21-30.
- 兵藤則行・関泰夫（1985）海産稚仔アユに関する研究-II。流下仔アユの生残に及ぼす絶食の影響(1)。新潟県内水面水産試験場調査研究報告 **12**: 15-22.
- 井口恵一郎・坂野博之・武島弘彦（2010）異なる塩水条件下におけるアユ孵化仔魚の飢餓プロセス。水産増殖 **58**(4): 459-463.
- 石田力三（1967）アユの産卵生態-V。産卵場の構造。淡水研報 **17**(1): 7-19.
- 伊藤優希・香西篤・高橋勇夫（2019）奈半利川におけるアユの生息数回復のための取り組み。電力土木 **400**: 54-58.
- 木村関男（1953）アユ卵の自然及び実験室内での孵化と光線の関係について。水産増殖 **1**(3/4): 36-39.
- 森直也・関泰夫・星野正邦・佐藤雅彦・鈴木惇悦・塚本勝巳（1989）信濃川を流下する仔アユの日齢とさいのう堆積。新潟県内水面水産試験場調査研究報告 **15**: 1-7.
- 村上まり恵・山田浩之・中村太士（2001）北海道南部の山地小河川における細粒土砂の堆積と浮き石および河床内の透水性に関する研究。応用生態工学 **4**(2): 109-120.
- 中村河川国道事務所（2019）四万十川自然再生事業モニタリング調査業務報告書。
- 鬼束幸樹・永矢貴之・白石芳樹・東野誠・高見徹・的場眞二・秋山壽一郎・尾関弘明・畑中弘憲・中川由美子（2007）アユの産卵に適した浮き石状態の発生条件。環境工学研究論文集 **44**: 59-66.
- 白石芳一・鈴木規夫（1962）アユの産卵生態に関する研究。淡水区水産研究所研究報告 **12**(1): 83-107.
- 水産庁・水産総合研究センター中央水産研究所（2009）アユの人工産卵床のつくり方 (file:///C:/Users/takah/AppData/Local/Microsoft/Windows/INetCache/IE/EHQQU207/ayul.pdf, 2020年4月7日確認)。
- 田子泰彦（1999）庄川におけるアユ仔魚の降下生態。水産増殖 **47**(2): 201-207.
- 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。高知大学海洋生物教育研究センター研究報告 **23**: 113-173.
- 高橋勇夫（2010）産卵場造成の実際。「アユを育てる川仕事」（古川彰・高橋勇夫編），pp. 116-123. 築地書館，東京。
- 高橋勇夫・新見克也（1998）矢作川におけるアユの生活史-I。産卵から流下までの生態。矢作川研究 **2**: 225-245.
- 高橋勇夫・寺門弘悦・村山達朗（2009）島根県西部河川におけるアユ産卵場造成について。島根県水産技術センター研究報告 **2**: 39-48.
- 高橋勇夫・寺門弘悦・村山達朗（2011）島根県西部河川におけるアユ産卵場造成について-II。島根県水産技術センター研究報告 **3**: 69-84.
- 竹門康弘（2009）ダム下流河川の底質環境と底生動物群集の変化。「ダムと環境の科学 I，ダム下流生態系」（池淵周一編著），pp. 147-176. 京都大学学術出版会，京都。
- 塚本勝巳（1991）長良川・木曽川・利根川を流下する仔アユの日齢。日本水産学会誌 **57**(11): 2013-2022.