四万十川におけるテナガエビ、ミナミテナガエビ及び ヒラテテナガエビの流程分布と体サイズ

平 賀 洋 之*

(2018 年 12 月 20 日受付, 2019 年 5 月 26 日受理, 2019 年 8 月 29 日 J-STAGE 早期公開)

株式会社西日本科学技術研究所

Longitudinal distribution and body size of *Macrobrachium nipponense*, *M. formosense* and
M. japonicum in the Shimanto River

HIROYUKI HIRAGA*

Nishinohon Institute of Technology, Wakamatsu, Kochi 780-0812, Japan

This study aimed to examine the distributions and body sizes of the freshwater amphidromous prawns *Macrobrachium nipponense*, *M. formosense* and *M. japonicum* in the Shimanto River, Kochi Prefecture, Japan. The upstream distribution limits of *M. nipponense*, *M. formosense* and *M. japonicum* were 28 km, 54 km and 83 km from the river mouth, respectively. Recruitment was initiated in August or September; the newly recruited groups of three species exhibited a mode of approximately 7 mm in the carapace length distribution by December. The subsequent mode significantly increased to approximately 13 mm in April or May, immediately before the breeding season; simultaneously, the percentage of large individuals judged to be older than the newly recruited groups was lower in *M. nipponense* and *M. formosense* than in *M. japonicum*.

キーワード：四万十川，体サイズ，テナガエビ，ヒラテテナガエビ，分布，ミナミテナガエビ

日本産テナガエビ属 15 種のうち，テナガエビ *Macrobrachium nipponense* は本州・四国・九州に，ミナミテナガエビ *M. formosense* とヒラテテナガエビ *M. japonicum* は本州から沖縄に分布し，残りの 12 種は九州または沖縄以南に分布する。「内水面漁業生産統計調査」（農林水産省）(http://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/naisui_gyosei/index.html) (2018 年 4 月 15 日に利用)によると，2003–2016 年における湖沼でのエビ類の平均漁獲量は霞ヶ浦で 400 トンと最も多く全体の約 6 割，次いで琵琶湖で 150 トンと 2 割を占める。河川では 2009 年まで四万十川での漁獲量が約 30 トンと最も多く全体の 4 割前後を占め，残りは筑後川，利根川等で漁獲されていた。しかし，四万十川での漁獲量は 2010 年には 7 トン，2012 年には 3 トンとなった後，2014 年以降は 1 トン以下で推移しており，これは全体の 1 割を占めるに過ぎない。これら内水面で漁獲対象となっているエビ類の大部分はテナガエビ属であり，¹⁾ 主要産地の霞ヶ浦²⁾や琵琶湖³⁾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テナガエビも漁獲されている。⁴⁾ このように，我が国で漁獲されているテナガエビ属のほとんどはテナガエビ，ミナミテナガエビ，ヒラテテナガエビであり，これら 3 種が水産重要種となっている。「内水面漁業生産統計調査」によるエビ類の漁獲量は，湖沼では 2004 年の 1,044 トンから 2016 年には 350 トンに，河川では 2003 年の 118 トンから 2016 年には 10 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。

テナガエビは砂泥底の緩流域に生息し，⁵⁾ 一生を河口近くで過ごす河口集団と湖沼に生息する陸封集団が知られる。⁶⁾ 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て翌年産卵期前の 5 月に急成長を示し，特に雌の成長が著しい。²⁾ 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 年の小型雌と 2 年以上の大型雄によって行われると考えられている。⁷⁾

さらに、交尾行動⁸⁾や食性、⁹⁾ 幼生の形態、¹⁰⁾ 幼生が生残可能な塩分¹¹⁾に関する知見も得られており、本種の生態等に関する情報は比較的多い。他方、ミナミテナガエビとヒラテナガエビは淡水性両側回遊種で、¹²⁾ 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、昼間には淵、夜間には瀬と淵の両方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、昼夜とも瀬に生息する。^{1,4)} また、両種の幼生の形態¹³⁻¹⁵⁾や鹿児島県八房川でのミナミテナガエビの成熟と産卵に関する報告¹⁶⁾があるものの、テナガエビに比べると両種の生態に関する情報は国内外を問わず不足しているほか、3 種が共存する河川でそれらの体サイズ等を調べた報告はない。

今後、テナガエビ類漁獲量の回復に向けた方策を検討するためには、それらの生態に関する基礎的な情報が必要不可欠となる。本研究では、四万十川に生息するテナガエビ属 3 種の分布と体サイズを把握し、それらの時空間的な変化から新規加入群の出現時期やその後の成長等を検討した。

材料と方法

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) と淡水域 10 地点 (S2–S11) の計 11 地点で行い (Fig. 1), 各月とも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が主体で、拳大から人頭大の礫が点在する。S2–S4 と S5–S11 の瀬ではそれぞれ拳大から人頭大と人頭大以上の礫が主体となり、淵ではより小粒径の砂礫も主な構成要素となる。特に、S4 の淵には砂底がみられ、その河岸にはツルヨシによるカバーが形成されている。

方法 水中眼鏡とスノーケルを装着して潜水観察を行い、河床表面や礫間にみられるテナガエビ類の個体数を種別に計数して目測による観察面積とともに記録した。ただし、形態が類似するテナガエビとミナミ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個体数を記録し、後述の採集で得られた個体数比で分割した。観察は各地点とも複数の箇所で行い、観察面積はテナガエビ類の多寡に応じて 1–20 m² (1 人×5–20 分程度) の範囲で調整した。得られた観察個体数と面積から生息密度 (個体/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。テナガエビ類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、テナガエビ類を目視確認しながらタモ網 (口径 25 cm, 網目 2 mm) を用いて採集した。調査時には各地点で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

Fig. 1 Map showing the study stations in the Shimanto River. Distance from the river mouth (km) and altitude (m) at S1: 5 and 2, S2: 11 and 5, S3: 19 and 7, S4: 28 and 13, S5: 34 and 19, S6: 41 and 24, S7: 49 and 32, S8: 54 and 40, S9: 71 and 75, S10: 83 and 109, S11: 95 and 135, respectively.

層 (水深約 1 m) の塩分を測定した。得られたテナガエビ類を約 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) としてノギスまたはマイクロメータを装着した実体顕微鏡により 0.1 mm 単位で計測し、雌については抱卵の有無を記録した。形態が類似するテナガエビとミナミテナガエビの識別は第三胸脚指節の形状¹⁷⁾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。雄性突起を確認できた最小個体より小型の個体については、同突起が分化する体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。

結果

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、月別の平均水温は 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 (Table 1)。地点別の平均水温は概ね下流地点ほど高い傾向にあり、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 前後を示した。S1 における調査時 (干潮前後) の底層 (水深約 1 m) 塩分は 0.8–14.3 (平均 8.2) の範囲で変動した。調査日における S2 近傍の具同第二観測所での日平均水位は 2.35–2.98 m (平均 2.58 m) で、概ね満水位から平水位 (2002–2016 年平均値 2.45–2.77 m) の範囲にあった。

生息密度 テナガエビは S1–S4 (河口から 5–28 km, 標高 2–13 m) に分布し、S1 ではほぼ周年観察されたの

Table 1 Collection records of *Macrobrachium nipponense*, *M. formosense* and *M. japonicum* in the Shimanto River

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

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

に対し、他地点での出現は散発的であった (Fig. 2)。本種の生息密度は 0–2.90 個体/m² の範囲で変動し、S1 の 6 月、7 月及び 10 月では 1.30 個体/m² 以上と比較的高かったものの、これら以外では各地点とも 0.57 個体/m² 以下と総じて低く、明瞭な変動傾向はみられなかった。

ミナミテナガエビは S1–S8 (河口から 5–54 km, 標高 5–40 m) に分布し、S1–S7 ではほぼ周年、S8 では 10 月にのみ確認された (Fig. 2)。本種の生息密度は 0–9.93 個体/m² の範囲で変動し、各地点の密度の年平均値は S2 で 3.52 個体/m² と高く、他地点の 1.11 個体/m² 以下に比べて 3 倍以上の差がみられた。S2 では密度の季節変化が明瞭で、6–8 月には 1.07 個体/m² 以下で推移した後、9 月には 4.41 個体/m², 10 月には期間中最高となる 9.93 個体/m² まで上昇した。これ以降の密度は、3 月にかけて 2.79 個体/m² まで次第に低下し、4 月には 0.32 個体/m², 5 月には 0.70 個体/m² となった。

ヒラテナガエビは淡水域の S2–S10 (河口から 11–83 km, 標高 5–109 m) に分布し、S2–S8 ではほぼ毎月確認された (Fig. 2)。各月各地点での生息密度は 0–5.54 個体/m² の範囲にあり、地点別の年平均値は S2 の 2.18 個体/m² で高く、0.67 個体/m² 以下であった他地点との差は 3 倍以上に達した。S2 における密度には明瞭な季節変化がみられ、6–10 月には 1.34 個体/m² 以下と低密度であったものの、11 月には 2.60 個体/m², 12 月には期間中の最高値 5.54 個体/m² を示した。その後の密度も 3 月まで 3.68 個体/m² 以上の高い値を示した後、4 月には 0.86 個体/m² まで低下し、5 月も 1.18 個体/m² の低値で推移した。

Fig. 2 Density of *Macrobrachium nipponense*, *M. formosense* and *M. japonicum* in the Shimanto River. Crosses indicate not observed.

体サイズ 合計 274 個体のテナガエビ (4.3–22.5 mm CL), 3,186 個体のミナミテナガエビ (1.9–28.3 mm CL) 及び 2,429 個体のヒラテナガエビ (3.2–32.9 mm CL) を採集した (Table 1)。雄性突起を有する最小体サイズはテナガエビで 4.6 mm CL, ミナミテナガエビで 3.0 mm CL, ヒラテナガエビで 3.7 mm CL であった。これら

より小型であったテナガエビ1個体 (4.3 mm CL), ミナミテナガエビ4個体 (1.9–2.9 mm CL), ヒラテナガエビ7個体 (3.2–3.6 mm CL) を性別不明とした。

性別不明個体を除く全標本の CL 頻度分布を Fig. 3 に示した。雄の CL 頻度分布をみると, ミナミテナガエビでは小型個体の割合が高く, 9.0 mm 以下の個体が全体の 56% を占めた。これに比べるとテナガエビとヒラテナガエビでは 9.0 mm 以下の個体の割合はいずれも 36% と低い特徴にあり, 両種とミナミテナガエビの CL 頻度分布には有意差がみられた (Kolmogorov–Smirnov 検定 $p < 0.05$)。なお, テナガエビとヒラテナガエビの CL 頻度分布に有意差はなかったものの (Kolmogorov–Smirnov 検定 $p = 0.119$), 15 mm 以上の個体の割合はテナガエビの 14% に比べてヒラテナガエビの 31% で高い傾向にあった。他方, 雌の CL 頻度分布にも雄のそれと類似した種間差がみられ, 9.0 mm 以下の小型個体の割合はミナミテナガエビで 62% と最も高く, 次いでテナガエビでは 45%, ヒラテナガエビでは 27% と低い特徴にあり, 3 種の CL 頻度分布にはミナミテナガエビと他 2 種の間及びテナガエビとヒラテナガエビの間で有意差が認められた (Kolmogorov–Smirnov 検定 $p < 0.05$)。

次に, テナガエビの CL 頻度分布を月別雌雄別に Fig. 4 に示した。なお, 後述する他 2 種を含め, 年級群による頻度分布の分解を試みたものの, 年級群数等を適切に設定できない場合が多く妥当な結果は得られなかった。Fig. 4 によるとテナガエビの抱卵雌は 6–8 月に出現し,

Fig. 3 Carapace length distribution of *Macrobrachium nipponense*, *M. formosense* and *M. japonicum* except individuals whose sex was unidentified in the Shimanto River from June 2016 to May 2017. White and dark gray indicate males and females, respectively.

雌雄とも最頻値は概ね 13 mm 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不明瞭であったほか, 雌では雄に比べて大型個体の割合が低く 17.1 mm 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 13.1 mm 以上の個体が見られなくなった一方で, 7.0 mm 以下の小型個体の新規加入に伴って雄では 10 月から, 雌では 9 月から最頻値が 7 mm 前後となった。これ以降の頻度分布は雌雄とも 4 月まで顕著に変化しなかった。しかし, 抱卵期直前の 5 月になると 7.0 mm 以下の個体がほぼ出現しなくなるとともに, 最頻値は増大して 10 mm 前後となった。この際, 雄では新規加入群より高齢と思われる 15–17 mm の個体が見られたのに対し, 雌ではこれらの大型個体は出現しなかった。

同様にミナミテナガエビの CL 頻度分布を月別雌雄別にみると (Fig. 5), 抱卵雌は主に 6–9 月にみられ, この期間のうち雌雄とも 6 月と 7 月の頻度分布に顕著な差はなく, 雌では 11 mm 前後を最頻値とする単峰型の頻度分布を示した。同期間の雄では 5–17 mm の個体が

Fig. 4 Monthly changes of carapace length distribution of *Macrobrachium nipponense* except individuals whose sex was unidentified in the Shimanto River. White, dark gray and light gray indicate males, ovigerous and non-ovigerous females, respectively.

Fig. 5 Monthly changes of carapace length distribution of *Macrobrachium formosense* except individuals whose sex was unidentified in the Shimanto River. White, dark gray and light gray indicate males, ovigerous and non-ovigerous females, respectively.

大半を占め、この CL 範囲では各階級の頻度差が小さい特徴にあったほか、雌では出現しなかった 23.1 mm 以上の個体も僅かながらみられた。一方、雌雄とも 8 月には 5.0 mm 以下の個体が新規に加入し始めた後、9 月には最頻値が 5–7 mm に移行したほか、雌にみられた 5 mm 前後と 11 mm 前後を中心とする 2 群は別の年級群と判断された。同月の雄では複数群を明確に区別できなかったものの、概ね 11 mm 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 5–7 mm を最頻値とする単峰型の頻度分布を示すとともに 23.1 mm 以上の個体は出現しなくなり、これとほぼ同様の頻度分布が 4 月までみられた。しかし、抱卵期直前の 5 月にかけては雌雄とも最頻値が 11–13 mm に増大し、雄では 23.1 mm 以上の個体も僅かに出現した。

他方、ヒラテテナガエビでも 6–9 月には雌の多くが

Fig. 6 Monthly changes of carapace length distribution of *Macrobrachium japonicum* except individuals whose sex was unidentified in the Shimanto River. White, dark gray and light gray indicate males, ovigerous and non-ovigerous females, respectively.

抱卵しており (Fig. 6)、雌の CL 頻度分布では概ね 13 mm 前後と 21 mm 前後を中心とした 2 群が確認された。同期間の雄の頻度分布にも複数群がみられたものの、各月における群数や体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、3–5 mm の個体が雄では 8 月、雌では 9 月にそれぞれ出現し始めた後、5–7 mm の個体の頻度が上昇して 12 月には最頻値となった。これ以降、雌雄とも 3 月までの頻度分布は 12 月のそれと類似し、11–13 mm 前後を中心とする一群がみられたほか、19–21 mm 前後を中心とする一群も散見され、これらは最頻値の 7 mm 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 13–15 mm に増大するとともに、大型個体の割合も上昇して 21 mm 以上が雌では 7 %、雄では 24 % を占め、テナガエビとミナミテナガエビに比べて大型個体の割合が高い特徴を示した。その後、5 月には 4 月とほぼ同様の頻度分布がみられたほか、半

Fig. 7 Longitudinal changes in carapace length distribution of *Macrobrachium nipponense*, *M. formosense* and *M. japonicum* except individuals whose sex was unidentified in the Shimanto River from June 2016 to May 2017. White and dark gray indicate males and females, respectively.

数程度の雌が抱卵していた。

地点別に 3 種の CL 頻度分布をみると (Fig. 7), テナガエビでは S2-S4 において 13.1 mm 以上の個体はほとんど出現しなかったのに対し S1 では 30% 前後の割合で出現した。ミナミテナガエビでは各地点において、雌雄とも 15 mm 以下の個体が大半を占めた点で共通した。より大型の 15.1 mm 以上の割合は、雄では S1-S4 で 10% 未満、S5 で 16%, S6 で 24%, S7-S8 で 37% と上流地点ほど高い傾向にあったのに対し、雌では各地点とも 1-5% と低く顕著な差はなかった。ヒラテナガエビをみると、S2 では 17 mm 以下の個体がほとんどであったのに対し、S3 から上流では 17.1 mm 以上の割合が概ね上昇し、雄では S3-S5 で 18-34%, S6 で 51%, S7-S10 で 69% となった。雌の 17.1 mm 以上の割合は、S3 では 4% と S2 のそれと大差なかったものの、S4-S6 では 22-35%, S7-S10 では 63% に上昇した。

考 察

分布 四万十川における 3 種の分布上流限は、ヒラテナガエビで河口から 83 km, ミナミテナガエビで 54 km, テナガエビで 28 km にあり (Fig. 2), このような流れ分布の種間差は 1970 年代の四万十川水系でも確認されている。¹⁾ 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。¹⁸⁾ 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産するとされる。¹²⁾ これらの報告と本研究における 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。流れ分布に影響する代表的な要因に水温があり、カワゲラ科幼虫,¹⁹⁾ シマトビケラ科,²⁰⁾ イワナとヤマメ²¹⁾ などで報告されている。テナガエビ類の分布上流限にも水温が関係していると考えれば、低水温に対する耐性は上流まで分布するヒラテナガエビで高く、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ナガエビと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、²²⁾ 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、²³⁾ 鹿児島県徳之島の秋利神川²⁴⁾ のように、ミナミテナガエビとヒラテナガエビの分布上流限が一致する報告もあり、水温によって 3 種の分布上流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注目すると、テナガエビは泥底の緩流部を好むとされる。⁵⁾ 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、²⁵⁾ 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域は主に下流域に限定されると考えられる。ミナミテナガエビとヒラ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り、^{1,5,26)} 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上流限に影響しているとは考えられない。

既報^{1,4)}による四万十川での分布上流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上流限も含まれる。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 50–90 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 と急勾配になる。²⁷⁾ 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とスマチチブ等の回遊性底生魚の遡上を阻んでおり、²⁸⁾ このような河川形態の変化点は両種の分布上流限と概ね対応する。四万十川における分布上流限は、ミナミテナガエビでは Bb 型の上部から Aa–Bb 型の下部、ヒラテナガエビは Aa–Bb 型の下部から上部にあり、主に河川形態で決まっていると考えられる。なお、本研究では 1970 年代⁴⁾ に比べてテナガエビ類（3 種合計）の生息密度は 2 分の 1 程度と低く、ミナミテナガエビとヒラテナガエビの分布上流限は約 20 km 下流に変化していた。ヒラテナガエビの分布上流限は遡上稚エビの生息量等によって変動していると考えられているほか、¹⁾ アユでは遡上量（生息量）が多いほど分布は上流へ広がる傾向にある。²⁹⁾ これらから、両種の分布上流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。

前述の通り、ミナミテナガエビとヒラテナガエビはそれぞれ主に瀬と淵の礫底に生息するとされ、^{1,5,26)} 本研究でも同様に分布する様子が観察された。このような生息場所の種間差は、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。²⁶⁾ また、テナガエビについても既報⁵⁾ と同様に淵の砂泥底でみられたほか、同一地点の礫底にはミナミテナガエビが観察され、両種は底質によりほぼ棲み分けていた。このような近縁種による棲み分けは、魚類のヨシノボリ属、³⁰⁾ 水生昆虫のマダラカゲロウ科³¹⁾ やコカゲロウ属³²⁾ などにもみられ、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。

加入期間と加入群の成長 CL 頻度分布の経月変化から、調査範囲における新規加入群の加入開始時期はテナガエビでは 9 月（Fig. 4）、ミナミテナガエビとヒラテナガエビでは 8 月と判断された（Figs. 5, 6）。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。この点について加入体サイズから検討すると、ミナミテナガエビ及びヒラテナガエビの 3–5 mm CL に対してテナガエビでは

5–7 mm CL と大型であった。山口県西田川においても、感潮域上限で得られた稚エビの平均体サイズはミナミテナガエビとヒラテナガエビの 2.2 mm CL 前後に対してテナガエビでは 5.9 mm CL と大型である。³³⁾ ポストラーバの体サイズはテナガエビとミナミテナガエビでそれぞれ 1.4 mm CL¹⁰⁾ 及び 1.2 mm CL¹⁴⁾ と大差ないことを考え合わせると、テナガエビは他 2 種より下流で着底している、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、体サイズが大型であったと考えられる。一方、3 種の加入の継続期間については CL 頻度分布の経月変化からの判断が困難であったため、産卵からふ化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、³⁴⁾ 本種及び他 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、^{10,13–15,34)} 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、³⁵⁾ これらの合計日数は 52–79 日となる。当日数を産卵から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. 4–6）にふ化した幼生は 10–11 月頃に稚エビとなって遡上し、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とヒラテナガエビの密度が期間中の最高値を示しており（Fig. 2）、これは加入終了とともに両種の生息数が最大となった状態を捉えていたと考えられる。

次に、加入群の年級を検討すると、3 種とも抱卵開始から 3–4 ヶ月で加入群が出現し始めた後、CL 頻度分布において最頻値の 7 mm 前後を中心とする一群を形成した（Figs. 4–6）。一方、テナガエビの飼育幼生は親エビの産卵から 4 ヶ月弱で体長（BL）24.4 mm の稚エビに成長することが知られている。³⁶⁾ これは CL と BL の関係式³⁷⁾ から CL に換算すると 7.4 mm となり、前述した加入群の体サイズとはほぼ一致する。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、ミナミテナガエビとヒラテナガエビでは稚エビの成長は不明ながら、少なくとも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はないことから、^{14,15,34,36)} 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。これら当歳群の体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、ヒラテナガエビでは 3 月まで概ね 7 mm 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、10–13 mm 前後に成長していたと考えられる（Figs. 4–6）。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、²⁾ 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て他 2 種で低かったほか、雌ではヒラテテナガエビのみ大型個体がみられた。したがって、四万十川のテナガエビとミナミテナガエビでは、ヒラテテナガエビに比べて大型高齢となるまで生残する個体の割合が低い特徴が窺える。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想像されるものの、本研究結果からは特定し難い。

テナガエビ類 3 種の生態的類似性 これまで述べてきた四万十川におけるテナガエビ類の分布等を整理すると、3 種とも分布域に下流淡水域が含まれる点と体サイズの増大が繁殖期直前で顕著な点の 2 点で共通した。さらに、テナガエビとミナミテナガエビでは生息場所（淵）、加入盛期（10 月）の 2 点で共通した。しかし、ヒラテテナガエビと他 2 種との共通点は前述した 2 点以外にはなく、生態的な類似性はテナガエビとミナミテナガエビで高く、両種とヒラテテナガエビでは低かった。同様に、テナガエビとミナミテナガエビでは体型や色彩等の形態が類似するのに対し、¹²⁾ ヒラテテナガエビでは第 2 胸脚前節の肥大・扁平化^{5,38)}や第 3・4 腹節間の暗色横帯³⁸⁾など、他 2 種の形態との明瞭な差異がある。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、³⁹⁾ 系統発生が生態的及び形態的な特徴に反映された典型と言える。

テナガエビ類の漁獲量回復に向けて 四万十川のテナガエビ類は主にシバヅケ、エビタマ、エビツツにより漁獲されている。⁴⁰⁾ シバヅケでは浸漬した雑木の束に侵入したテナガエビ類を漁獲し、エビタマでは口径 13 cm 前後、網目約 1 cm のすくい網で漁獲する。エビツツは塩ビパイプ製の筥の一種であり、一般に直径 10 cm、長さ 33 cm の規格で自作され、これに寄せ餌を入れて河床に数日間設置し、侵入したテナガエビ類を漁獲する。シバヅケは河口から約 2–7 km（汽水域）で操業されており、⁴⁰⁾ ここにはヒラテテナガエビは生息しないためテナガエビとミナミテナガエビが漁獲対象種となる。エビタマとエビツツは中・下流全域で操業され、⁴⁰⁾ 3 種とも漁獲対象種となり得る。ただし、エビタマでは河床に撒いた寄せ餌に誘引されたテナガエビ類を掬うことから、⁴⁰⁾ 寄せ餌が流れない程度の緩流部で操業されると思われる。エビツツには徒歩でこれを設置して礫で固定する方法と 50–100 個を延縄式に川舟で投入・設置する方法がある。⁴⁰⁾ 固定する方法では流れによる制約をほぼ受けられないのに対し、延縄式では投入されたエビツツが安定する緩流部で操業する必要があると思われる。これは、調査時に観察されたエビツツの多くは延縄式で、淵を中心とする緩流部に設置されていたことから窺える。こ

のようなシバヅケ、エビタマ及びエビツツの特性を踏まえると、主な漁場はいずれも緩流部と判断して良いであろう。緩流部はテナガエビとミナミテナガエビの生息場所でもあり、漁獲圧は両種に対して相対的に強く働いてきたと考えられる。事実、2015 年の四万十川下流淡水域でエビツツにより漁獲されたテナガエビ類の大半はミナミテナガエビであった（平賀、未発表）。本研究において、両種ではヒラテテナガエビに比べ大型個体が少ない傾向にあり、最大体サイズも小さかった（Fig. 2）。しかし、各種知見^{5,41–43)}によれば 3 種の最大体サイズは 90–100 mm BL で大差なく、テナガエビとミナミテナガエビの大型個体が選択的に漁獲されていると考えられなくもない。選択的漁獲は漁獲量が減少する要因のひとつとされており、^{44–47)} 今後は漁獲実態を把握するとともにテナガエビ漁が資源に及ぼす影響の検討が望まれる。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、株式会社西日本科学技術研究所の福留いく子社長及び福留康智専務にご支援頂き、高知大学教授の木下 泉博士からは貴重なご助言を賜った。株式会社西日本科学技術研究所の藤田真二博士には本稿のとりまとめに当たり終始有益なご助言を頂戴し、同研究所の東 健作博士には試料の採集にご協力頂いた。また、2 名の査読者の方からは有益なご指摘と助言を頂いた。上記の皆様にご心より感謝申し上げる。

文 献

- 1) Ohno A, Ogasawara Y, Yasuda F. Distribution and habitat of the long-armed freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* in the Shimanto River, Shikoku. *Jpn. J. Ecol.* 1977; **27**: 23–32 (in Japanese with English abstract).
- 2) 岡田彌一郎, 久保伊津男. 霞浦産テナガエビの生態学的研究. 「水産動物の研究」(岡田彌一郎編) 日本出版協同, 東京. 1950; 125–139.
- 3) Yamane T. Effect of accumulated water temperature on *Macrobrachium nipponense*, catch in Lake Biwa. *Mem. Fac. Agr. Kinki Univ.* 1995; **28**: 61–64 (in Japanese with English abstract).
- 4) 岡村 収, 為家節弥. 4. 四万十川の魚類. 「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. 1977; 159–232.
- 5) 上田常一. 日本産淡水エビ類の研究. 園山書店, 松江. 1961.
- 6) 益子計夫. 3.3 テナガエビ類はいかに進化してきたか. 「エビ・カニ・ザリガニ 淡水甲殻類の保全と生物学」(川井唯史・中田和義編著) 生物研究社, 東京. 2011; 273–289.
- 7) Mashiko K. Sexual differences in body size and growth of a freshwater prawn, *Macrobrachium nipponense*, in captivity. *Jpn. J. Ecol.* 1987; **37**: 71–73 (in Japanese with English abstract).
- 8) 小川泰樹, 角田俊平, 林 健一. テナガエビの交尾, 放卵行動について. 広島大学生物生産学部紀要 1981; **20**: 65–69.
- 9) 位田俊臣. 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. 茨城県内水面水産試験

- 場報告 1978; **15**: 1-14.
- 10) Kwon CS, Uno Y. The larval development of *Macrobrachium nipponense* (De Haan) reared in the laboratory. *La mer* 1969; **7**: 30-46.
 - 11) Imai T, Akiyama N, Kosaka M. Allowable salinity for survival of three types of *Macrobrachium nipponense* larvae. *Suisan Zoshoku* 2001; **49**: 35-40 (in Japanese with English abstract).
 - 12) Hamano T, Kamada M, Tanabe T. Distribution of freshwater decapod crustaceans in Tokushima Prefecture, Japan, with notes on conservation methods for local populations. *Bull. Tokushima Pref. Mus.* 2000; **10**: 1-47 (in Japanese with English abstract).
 - 13) Shokita S. Studies on the multiplication of the fresh water prawn *Macrobrachium formosense* Bate—I the larval development reared in the laboratory. *Biol. Mag. Okinawa* 1970; **6**: 1-12 (in Japanese with English abstract).
 - 14) Shy JY, Tsou YE, Yu HP. Morphological observations on the larval development of *Macrobrachium formosense* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *J. Fish. Soc. Taiwan* 1990; **17**: 21-34.
 - 15) 森実庸男, 南沢 篤. ヤマトテナガエビ *Macrobrachium japonicum* (De Haan) の幼生の発生について. うみ 1971; **9**: 1-17.
 - 16) Ohtomi J, Nakabayashi N. Reproductive biology of the crane river prawn *Macrobrachium formosense* Bate in the Yabusa River, southern Kyushu, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1999; **65**: 473-479 (in Japanese with English abstract).
 - 17) Suzuki H, Kusamura T. 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* 1997; **70**: 831-839.
 - 18) 宇佐美 葉, 渡邊精一. 3.1 淡水性エビ類の流程分布様式. 「エビ・カニ・ザリガニ 淡水甲殻類の保全と生物学」(川井唯史, 中田和義編著) 生物研究社, 東京. 2011; 234-250.
 - 19) 磯辺ゆう. 大型カワケラ類四種の幼虫の生態的分化. 「日本の水生昆虫 種分化とすみわけをめぐって」(柴谷篤弘, 谷田一三編) 東海大学出版会, 東京. 1989; 68-84.
 - 20) Rossiter A. シマトビケラ科幼虫の生態的分化 (総説). 「日本の水生昆虫 種分化とすみわけをめぐって」(柴谷篤弘, 谷田一三編) 東海大学出版会, 東京. 1989; 130-140.
 - 21) 水野信彦. III 魚類の生態学的研究. 「河川の生態学 補訂・新装版」(水野信彦, 御勢久右衛門著) 築地書館, 東京. 1993; 103-214.
 - 22) 朝倉 彰. 1.4 淡水産コエビ下目の生物地理. 「エビ・カニ・ザリガニ 淡水甲殻類の保全と生物学」(川井唯史, 中田和義編著) 生物研究社, 東京. 2011; 74-102.
 - 23) 渡邊邊平, 狩野泰則. 宮崎県南部の2河川におけるエビ類の分布. 宮崎大学農学部研究報告 2009; **55**: 25-35.
 - 24) 諸喜田茂充. 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 1979; **28**: 193-278.
 - 25) 萱場祐一. 1.2 河川地形の特徴とその分類. 「河川生態学」(中村太士編) 講談社, 東京. 2013; 13-33.
 - 26) Saito, M, Yamashiro T, Hamano T, Nakata K. Factors affecting distribution of freshwater shrimps and prawns in the Hiwasa River, southern central Japan. *Crustacean Research* 2012; **41**: 27-46.
 - 27) 伊藤猛夫. 1. 四万十川の自然環境. 「四万十川くしぜん・いきもの」(伊藤猛夫編) 高知市民図書館, 高知. 1990; 25-102.
 - 28) 岡村 収. 4. 四万十川の動物—魚類. 「四万十川くしぜん・いきもの」(伊藤猛夫編) 高知市民図書館, 高知. 1990; 221-306.
 - 29) 高橋勇夫, 東 健作. ここまでわかったアユの本. 築地書館, 東京. 2006.
 - 30) Mizuno N, Uehara S, Maki M. Study on a freshwater fish, *Rhinogobius brunneus* (Gobiidae) IV. Habitat segregation among sympatric populations of 4 colour types. *Jpn. J. Ecol.* 1979; **29**: 137-147 (in Japanese with English abstract).
 - 31) 石綿進一. マダラカゲロウ—系統的分化と小生息場所の分割利用. 「日本の水生昆虫 種分化とすみわけをめぐって」(柴谷篤弘, 谷田一三編) 東海大学出版会, 東京. 1983; 42-52.
 - 32) 小林紀雄. コカゲロウ—分類学的種群と生態分布. 「日本の水生昆虫 種分化とすみわけをめぐって」(柴谷篤弘, 谷田一三編) 東海大学出版会, 東京. 1983; 53-67.
 - 33) Hamano T, Ideguchi K, Nakata K. Larval drift and juvenile recruitment of amphidromous freshwater shrimps (Decapoda: Caridea) in the Nishida River, western Japan. *Suisan Zoshoku* 2005; **53**: 439-446 (in Japanese with English abstract).
 - 34) Shokita S. Studies on ecology and metamorphosis of the fresh-water shrimp *Macrobrachium longipes* (De Haan). *Biol. Mag. Okinawa* 1966; **3**: 13-21 (in Japanese).
 - 35) Ling SW. The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). *FAO Fish. Rep.* 1969; **57**: 589-606.
 - 36) 益子計夫. 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 1990; **38**: 7-10.
 - 37) 酒井光夫. 霞ヶ浦におけるテナガエビ資源に関する研究. 博士論文, 東京大学, 東京. 1986.
 - 38) 荒木 晶, 浜野龍夫. ヒラテテナガエビ. 「水辺の小わざ」(浜野龍夫, 伊藤信行編) 山口県土木建築部河川課, 山口. 2007; 112.
 - 39) Liu MY, Cai YX, Tzeng CS. 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.* 2007; **46**: 272-289.
 - 40) 津野幸右, 矢野好文, 中平大世, 田辺寿男, 中村淳子, 坂本正夫, 高木啓夫. 日本の清流 四万十川民俗文化財調査報告書. 高知県教育委員会, 高知. 1998.
 - 41) 三宅貞祥. 原色日本大型甲殻類図鑑(I). 保育社, 東京. 1982.
 - 42) 鈴木廣志, 佐藤正典. 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. 1994.
 - 43) 豊田幸詞, 関 慎太郎. 日本産淡水性・汽水性甲殻類 102 種 日本の淡水性エビ・カニ. 誠文堂新光社, 東京. 2014.
 - 44) Kuparinen A, Merila J. Detecting and managing fisheries-induced evolution. *Trends. Ecol. Evol.* 2007; **22**: 652-659.
 - 45) Swain DP, Sinclair AF, Hanson JM. Evolutionary response to size-selective mortality in an exploited fish population. *Proc. R. Soc. B* 2007; **274**: 1015-1022.
 - 46) Sato T. Impacts of male-only fishing on large decapod crustacean resources. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2008; **74**: 584-587 (in Japanese).
 - 47) Katsukawa Y, Watanabe Y. Fisheries-induced life history evolution. *Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr.* 2010; **74**: 84-89 (in Japanese with English abstract).