

びわ湖のアユの天然産卵場および産卵群について

Observations of the Spawning Ground and Spawning Habit of Ayu-fish in the Lake Biwa.

はじめに

海産アユの産卵については古くから多くの研究¹⁻⁸⁾などがあるのに対し、びわ湖のアユの産卵に関しては、滋賀県水産試験場研究報告に年々の産卵量調査の結果が示されているのと、京都府水産課⁹⁾および泉¹⁰⁾が断片的にふれているほかは、まとまった研究は見当たらない。ここでは、びわ湖のアユの産卵生態に関する基礎的知見および、産卵保護対策試験のための基礎資料の蓄積を目的に1972年・78年に行った。アユの天然における産卵生態に関する調査の結果をまとめた。よく知られているようにびわ湖のアユには、春に流入河川に遡上し川で大きく成長し成熟するもの(いわゆる大アユ)や、秋まで湖中にとどまりほとんど大きくならないまま成熟するもの(いわゆるコアユ)などがあり、「産卵アユの構造は多様である」¹⁰⁾と考えられるが、今回の調査範囲では、調査時に観察された親魚などからみて、調査対象となつた産卵場や産卵群は、多くの部分がいわゆるコアユのものである。

調査方法

1972年および78年のアユの産卵期である9月から11月に、ほぼ2週間ごとに、湖に流入する主要な十河川、すなわち野洲川、愛知川、犬上川、芹川、天野川、姉川、塩津大川、知内川、安曇川の各下流域および河口付近の湖岸について、産卵場の位置、面積、産着卵数などを調査した。産着卵数は、径10 cm、深さ10 cmの円筒を、各産卵場の2~8ヶ所の砂礫に押し込んでその中の砂礫を取り出し、それに付着している卵を計数した結果から算出した(この調査は、滋賀県水産試験場のコアユ資源予測調査の一貫として行われているものである)。

産卵場や産卵行動の詳細については、まず1972年9月14~15日に知内川の産卵場で産卵時刻を主とする24時間調査を行い、さらに犬上川で1972年10月5~6日、10月19~20日、1978年9月18~14日、芹川で1978年9月19~20日、11月1~2日に、いずれもそれぞれの産卵場で調査を行った。ここでは、産卵親魚の24時間観察を行うとともに、産卵場およびその周辺で定時的に、主として投網を用いてアユの採集を行った。また産卵場を中心としてその付近に格子状に調査地点を設定し、各地点の流速、水深、産着卵数の測定を行った。犬上川における1972年10月5~6日および10月19~20日の調査では、各地点の深さ約10 cmまでの砂礫を、スコップを用いてできるだけ一定の取り方で採取し、0.2、0.4、1.0、2.0、8.0 cmの網目のふるいでこし分け、重量組成を測定した。各地点間の粒度組成の比較には、求めた砂礫径の中央値を $-\log_2$ に変換し、Md ϕ 値¹¹⁾として用いた。

産卵時刻を推定するためには、目視観察の他に、深さ5.5 cm、大きさ51×86 cmのバットに砂を入れて産卵場に埋め、2時間ごとに砂を入れ換えてその中に産着している卵数を調べ、その変化を指標とした。

採集したアユは、10%フォルマリン液によつて固定した。体長、体重などを測定後生殖腺を摘出し、肉眼的な観察によつて、卵巣についてはニコルスキー¹²⁾に従つて6段階に、精巣については、未熟、完熟、スペントの3段階に鑑別し、重量を測定した。また、各サンプルのうち雌雄それぞれ少なくとも10尾について胃内容物をいくつかの項目に分けて記録し、その総重量を測定した。

Table 1.に示す河川の平均勾配および産卵場の河口からの距離については、国土地理院5万分の1の地図から読みとつた値を用いた。

結果および考察

1 産卵水域および産卵場

(1) 産卵水域

1978年の総産着卵数を河川ごとに、Fig. 1に示した。産卵はびわ湖全域にわたる流入河川にお

いて行われている。湖岸産卵は、今回の調査範囲内では図に示したように、湖北部の東岸にも西岸にも確認できた。その産着卵数は計 9×10^7 個で、これは河川産卵場も含めた総産着卵数の約 8% で、河川産卵場に比べてわずかな量であった。

Table 1 に、8つの河川について、1972年、78年の産卵水域（産卵場の分布する水域）の位置とその範囲およびその河川の湖水面から 54m までの平均勾配※をまとめた。背後に山地が迫っていて平均勾配が大きい湖北部の塩津大川、知内川、石田川では、産卵水域は相対的に河口近くにありその流域の長さも小さいのに対し、平均勾配が小さい愛知川、姉川などでは、産卵水域はより上流にまで広がり流域の長さも大きい。全体に産卵場は、勾配の急な河川では河口近くの狭い範囲の水域に、勾配がゆるやかな河川では河口からはなれた広い範囲の水域に分布する (Fig. 2, Fig. 3)。同様の傾向が、海産アユの各地の河川での産卵場分布においても存在すること、石田⁶⁾ によって示されている。この石田の結果と比較してみると、びわ湖のアユの産卵水域の方が、海産アユの産卵場に比べて河川の同じ平均勾配に対してより下流に分布し、その範囲も狭いように見うけられる。これは、いわゆるコアユの産卵場の特徴が示されているのであろう。なお、そうだとすると海産アユと同

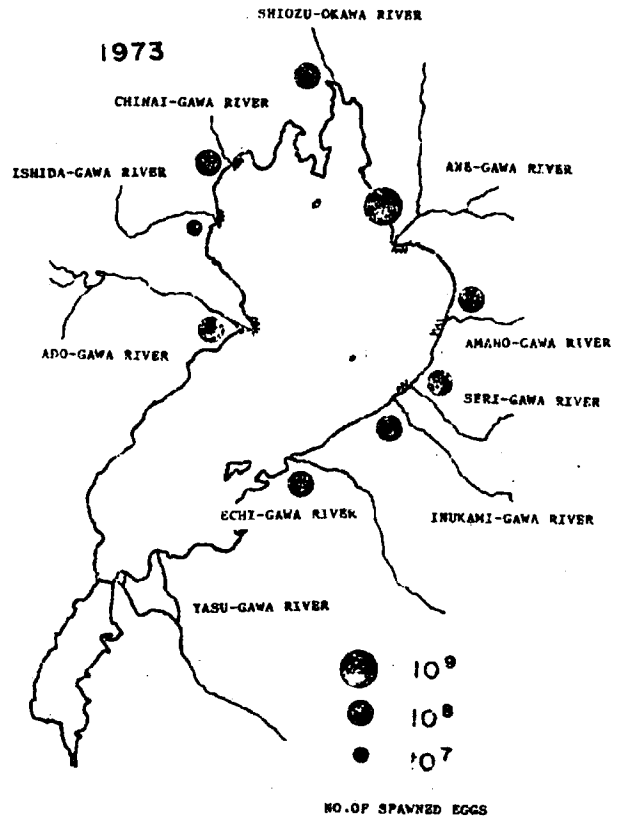


Fig. 1 Number of spawned eggs of Ayu-fish in each main river.

Table 1 The distribution of the spawning grounds of Ayu-fish (1972, '73) and mean gradient of the river.

River	Distance from the mouth of river to the lowermost limit of the spawning grounds (km)	Distance from the mouth of river to the uppermost limit of the spawning grounds (km)	Longitudinal distance of the distribution area of spawning ground (km)	Mean gradient of river bed from mouth to the height of 54 meters above lake level (m/km)
Echigawa	2.8	4.0	1.2	3.6
Inukami-gawa	1.7	2.4	0.7	4.5
Serigawa	0.5	2.2	1.7	5.2
Anegawa	0.7	4.2	3.5	3.2
Shiozuokawa	0.4	0.9	0.5	9.5
Chinai-gawa	0.3	1.1	0.8	8.3
Ishida-gawa	0.2	0.5	0.3	7.0
Alogawa	0.6	1.4	0.8	3.3

様に河川で大きく生長したいわゆる大アユの産卵場の一部が、今回の調査範囲よりも上流に存在していた可能性が考えられるが、この大アユの産卵については、その量的側面も含めて今後の問題としたい。

※ 湖水面から 54m までの平均勾配をとつたのは、海産アユの産卵水域について石田⁶⁾ が使用した標高 0~50m の平均勾配と比較するためで、54m という数値は、標高 86m の湖水面の位置と地図の精度との制約による。

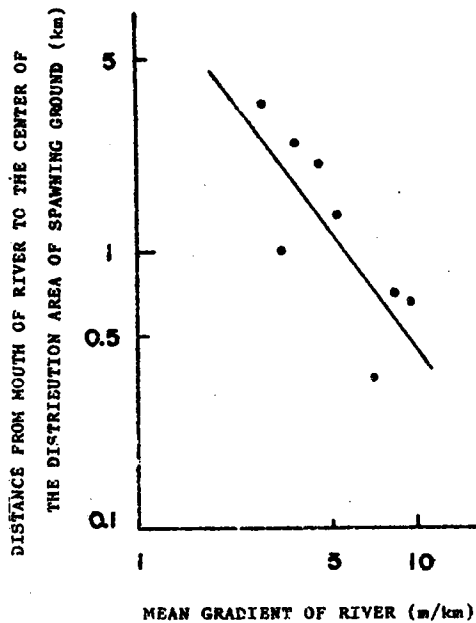


Fig. 2 Distance from mouth of river to the center of the distribution area of spawning ground of Ayu-fish (km) compared to mean gradient of river bed from mouth to the height of 54 meters above lake level (m/km)

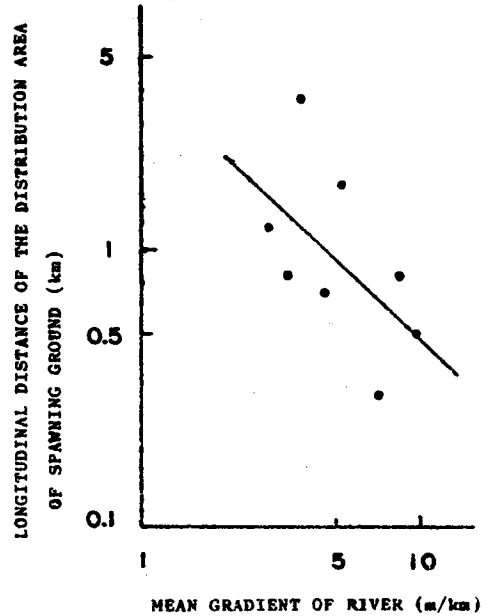


Fig. 3 Longitudinal distance of the distribution area of spawning ground of Ayu-fish (km) compared to mean gradient of river bed (m/km).

次に産卵場の位置について少し詳しくみてみよう。二・三の河川について Fig. 4、5、6 に産卵場の位置および産着卵数を、各調査時期別に示した。いずれも産卵場は B-b 型河床の下流部から B-c 型河床にかけて存在している。また、産卵初期ないし盛期ほどより上流部にまで産卵場が形成され、後期になるにしたがつて産卵場は下流部に限定されてくるようである。これは産卵場の環境条件からみれば、流速が早く水深の深い産卵場から、しだいに流速が遅く水深の浅い産卵場に限定されてくるという傾向となつている。この傾向は生長のよい個体から産卵群に加わつてくること¹³、などによるものと思われる。

(2) 産卵場の環境条件

河川産卵場について行なつた数多くの観察結果と、前後 5 回にわたつて行なつた詳細な調査結果から、産着卵分布と環境諸条件との関係についてみてみよう。

まず、産卵場およびその周辺の各地点の水深、流速と産着卵との関係を Fig. 7 に示す。犬上川の 1973 年 9 月 13~14 日調査の産卵場では、産着卵のみられたのは水深 10~50 cm の範囲であり、また他の観察例で、水深数 cm のところや、1 m 以上のところに産着卵が見られたこともあつた。し

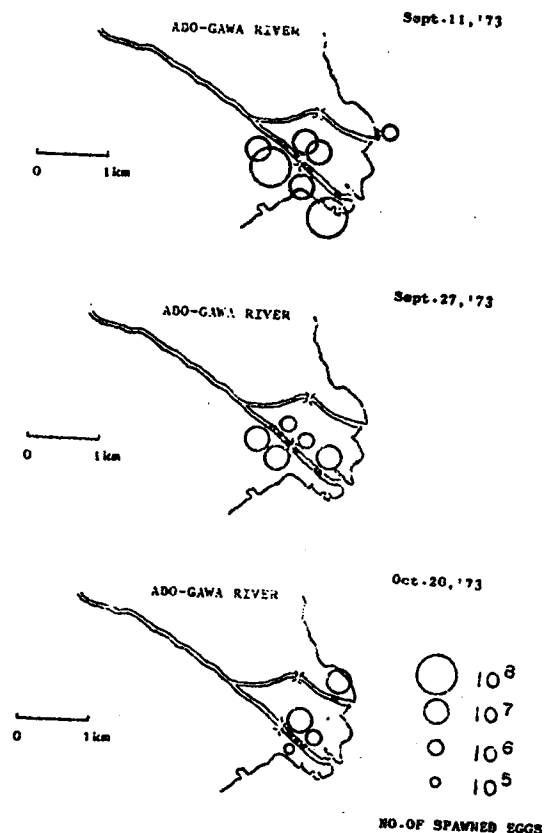


Fig. 4 The distribution of the spawning grounds of Ayu-fish in Ado-gawa river.

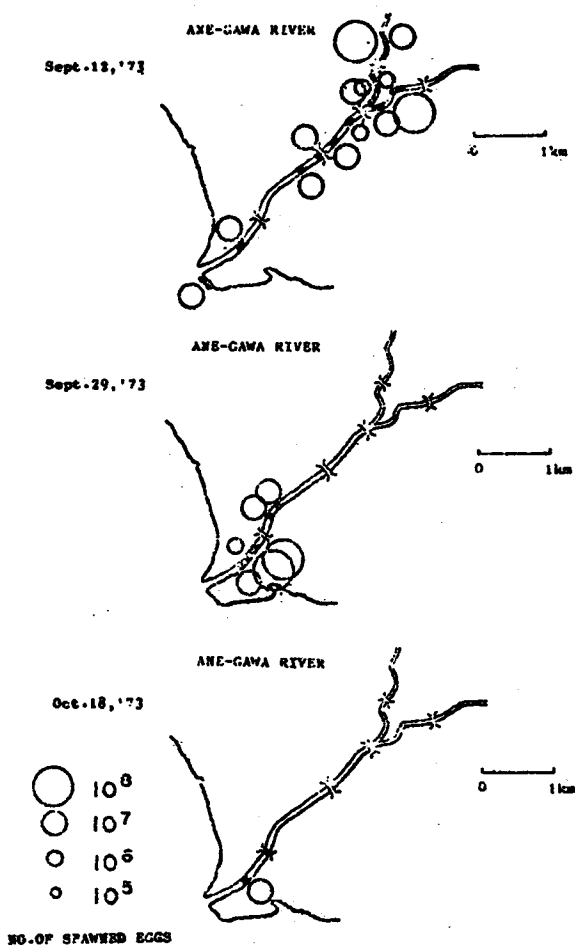


Fig. 5 The distribution of the spawning grounds of Ayu-fish in Ane-gawa river.

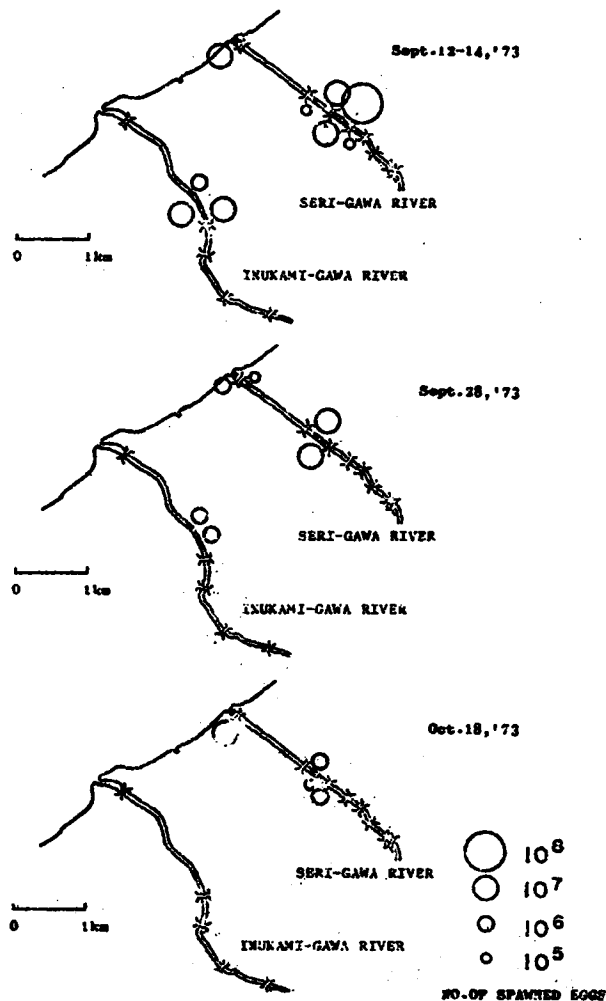


Fig. 6 The distribution of the spawning grounds of Ayu-fish in Seri-gawa river and Inukami-gawa river.

かし全体としては、図の多くの産卵場のように、水深10~20 cmのところに産着卵が分布している場合が多い。

一方産卵場の流速は、40~60 cm/s の範囲内に入ることが多い。しかし、各地点ごとに流速と産着卵の有無をみても、この両者の関係もそれほど明確なものではなく、犬上川の1972年10月5~5日調査の産卵場のように流れの複雑な産卵場では、流速20~90 cm/s の範囲に産着卵が分布するということもあり、また産卵末期の産卵場の場合、芹川の1978年11月1~2日調査の産卵場のように、流速15~25 cm/s というようなこともある。

各地点の産着卵分布と砂礫の粒度組成の間にも、直接の相関は認められない (Fig. 8)。しかし、犬上川の1972年10月19~20日調査の産卵場の場合はそれほどはっきりしないが、10月5~6日調査の産卵場では、産着卵の存在するのは流速に対しM b φの大きな地点だという傾向がある。つまり、それぞれの流速に対し、最も平均粒度の小さい地点に産着卵がみられるわけである。産卵場の河床の砂礫は多くの場合、ザクツと手ですくい取れるような固さのつまり具合であることが特徴的であった。また、産卵場に立つと、足のまわりの砂が少しずつ流れていって、足がめり込んでいくようになることも多かつた。産卵場となる場所は、このような現象の起こるような水深、流速、粒度の相互関係が存在していることが想像される。

湖岸産卵場は、1973年の調査では先に示したように (Fig. 1)、天野川、姉川、知内川、石田川、安曇川北流の各河口近くの左岸および芹川河口両岸の湖岸に存在し、いずれも汀線に沿って

100~200mの範囲にわたっていた。いずれもその底質は、河川産卵場とよく似た砂礫組成であった。

(3) 産卵場の構造的特徴

以上で環境の個々の条件の範囲はある程度明らかになったが、産卵場の姿をもうひとつ明確に浮びあがらせるために、周辺を含めた河床全体の中で産卵場を見てみよう(Fig. 9、10)。Fig. 9の産卵場は、調査時の少し前に河底がブルドーザーで耕運され、B-C型に近くなった河床の小さな瀬にできたものである。第10図は早瀬にできた産卵場、Fig. 11図は芹川の河口の洲によつて形成される瀬に見られた産卵場の例である。産卵場は川の流れの中でまわりから浅くなり流れの速くなつていところ、つまりいわゆる瀬にできていることがわかる。

海産アユの産卵場について白石・鈴木⁸⁾

は、一定の流速と、掃流力の働く限界付近の砂粒とが微妙に結びついた微環境が、産卵場としての適地を形成しているらしいということを述べている。石田⁷⁾も産卵場の条件として、水の動きが周囲から際立っていること、および河床が砂礫の間に細砂や泥の沈積が少ない「浮き石」状態であることをあげている。流速の割に粒度の小さいところに産卵場が形成されている傾向や、河床が軟かく、立つと足のまわりの砂礫が流れていくことなどは、びわ湖のアユの河川産卵場も、40~60 cm/s程度の流速に対して、掃流力の働く限界付近の大きさの砂礫をもつ瀬に形成されることを示すものであると考えられる。

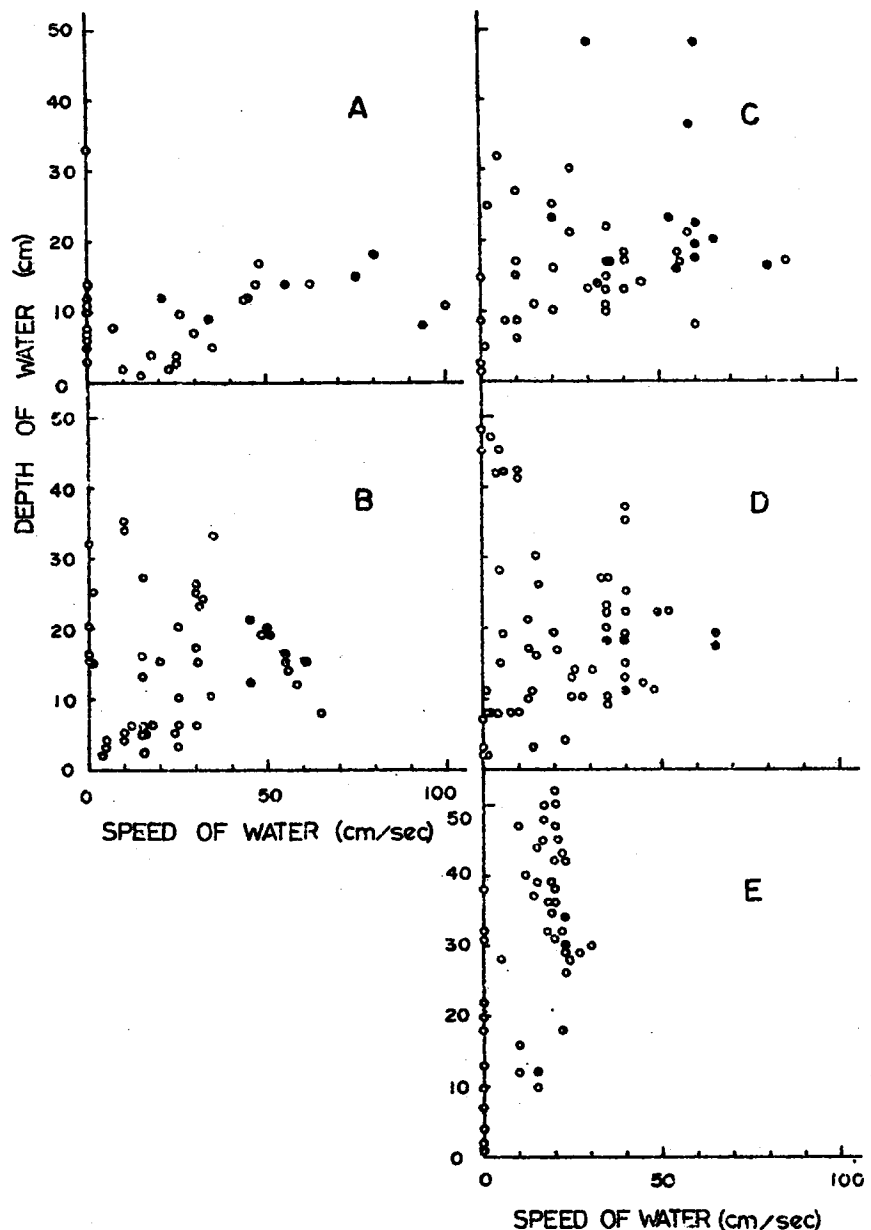


Fig. 7 Speed of water and depth of water of these stations at a spawning ground of Ayu-fish in Inukami-gawa river on October 5, 1972(A), in Inukami-gawa river on October 19, 1972(B), in Inukami-gawa river on September 19, 1973(D), in Seri-gawa river on November 1, 1973(E). Solid circles show the stations where spawned eggs of Ayu-fish found

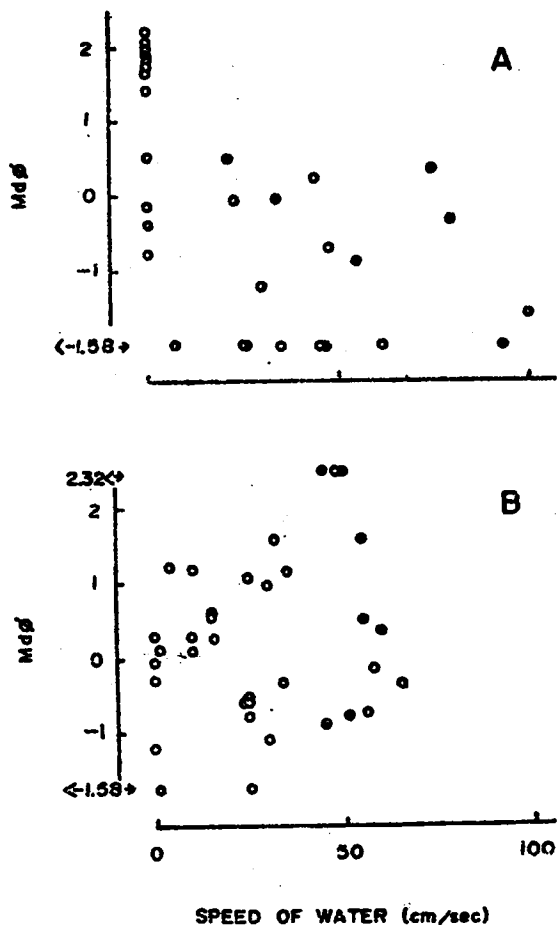


Fig. 8 Speed of water and Md ϕ of bottom gravels of the stations at a spawning ground of Ayu-fish in Inukami-gawa river on October 5, 1972 (A) on October 19, 1972 (B), Solid circles show the stations where spawned eggs of Ayu-fish found.

2 産卵行動

(1) 産卵時刻

産卵行動の24時間観察を6回にわたって行った。まず、産卵時刻についてみておこう。Fig.12 にバットへの産着卵数の変化を、水温や天候の変化とともに示す。産卵行動中のアユは、新しい砂礫を入れたバット上にも、バットを沈めて2〜3分もすれば他と区別することなく集まつたし、このバットへの産着卵数の変化は、産卵集団に加わる親魚数の変化の観察結果ともほぼ一致する。これらの結果から、産卵は一般に、夕刻から最も盛んに行われたし、その後徐々に弱まって、夜半ないし明方に終了するものと考えられる。

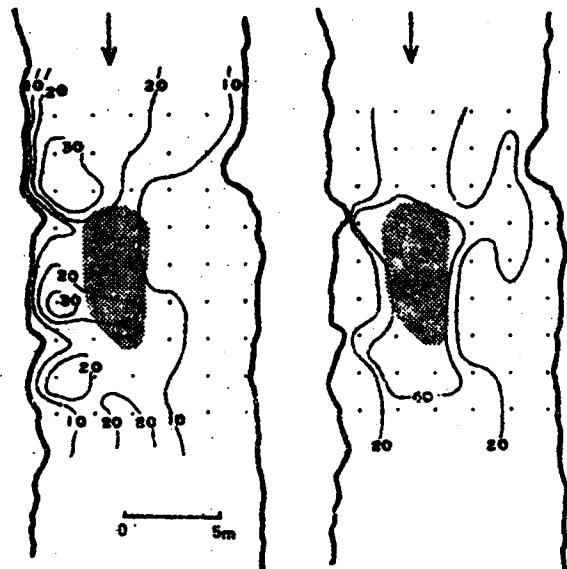


Fig. 9 Distribution of depth of water in cm (left) and speed of water in cm/sec. (right) in a spawning ground of Ayu-fish in Inukami-gawa river on October 19, 1972. Arrow shows the direction of stream, dotted part shows the area where spawned eggs found.

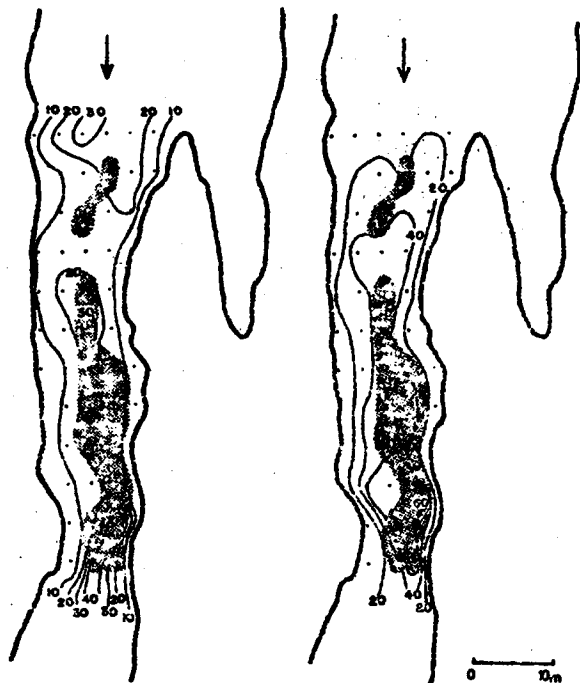


Fig. 10 Distribution of depth of water in cm (left) and speed of water in cm/sec. (right) in a spawning ground of Ayu-fish in Inukami-gawa river on September 13, 1973. Arrow shows the direction of stream, dotted part shows the area where spawned eggs found.

びわ湖アユの産卵の観察結果がいくつかの報告^{9,10)}でふれられているが、これらにも夕方から明方に産卵が行われることが記載されている。アユの産卵時刻を支配する重要な要因の一つとして、京都府水産課⁹⁾は宇川の海産アユについての観察より、水温とともに照度をあげている。今回の調査では、産卵時刻は大体において夕刻を中心にして夜間であつたことから、照度の低下がかなり重要な要因として働いていることは十分考えられるが、1978年9月19~20日の芹川での調査時のように、昼間も産卵を行っていた時の天候が晴れで、日光が直接当

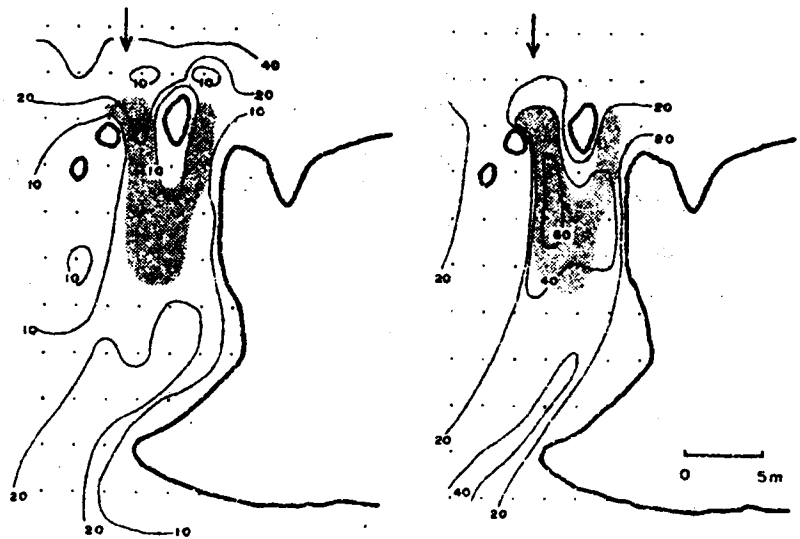


Fig. 11 Distribution of depth of water in cm (left) and speed of water in cm/sec. (right) in a spawning ground of Ayu-fish in Seri-gawa river on September 19, 1973. Arrow shows the direction of stream, dotted part shows the area where spawned eggs found.

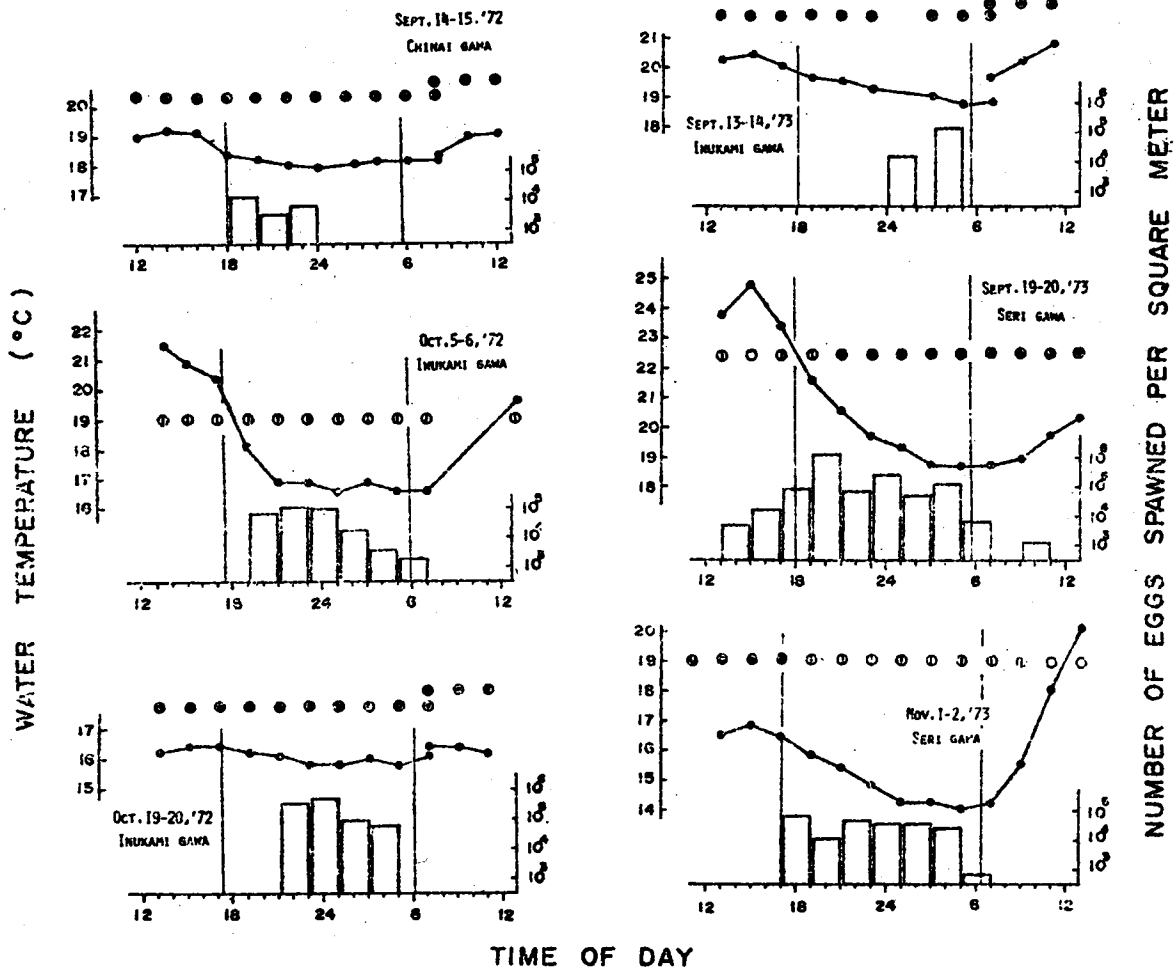


Fig. 12 Diurnal changes in number of spawned eggs per square meter of Ayu-fish, and diurnal changes of water temperature at the spawning grounds.

っている場合もあつた。図からもわかるように、一般に夕刻には河川水温は降下する。おそらく、照度の低下や水温の降下などが関連して、産卵を促す刺激となつているのであろう。

また、1972年の前後8回の調査結果では、時期が後になるにしたがつて産卵開始時刻および最も盛んな時刻が遅くなつている。事例が少ないので確かなことはまだわからないが、全体としてはこのような傾向があるのかもしれない。

(2) 産卵行動

ここでは、いわゆるコアユの産卵行動のパターンを、主として芹川における1978年9月19~20日の観察結果および、実験人工河川での78年10月から11月にかけての観察結果をもとに要約する。観察は夜間、おおいをして弱めた懐中電灯の光のもとで行つたほか、昼間も継続された産卵行動についても行つた。

産卵行動中の雄は、体側部は真黒で背部はオレンジ色に発色しており、雌は雄ほど体側は黒くならないが、背部は雄とよく似た発色をしている。瀬に主としてこのような体色をした雄が、かなり定位置を保ちほぼ底に密着するようにして、所々に密に集まつて泳いでいる。この密になつた集団は、普通80~100尾くらいからなつている。昼間の観察では、このような集団の下手数十cmのところには雌が多く、時々摂餌のような行動を示す個体もいた。また、この中から流れを上つて徐々に上手の雄を主体とした集団の中に入つてゆく雌もみられた。入つてきた雌を近くの雄は追尾する。そのうち、多くの場合2尾の雄が左右から雌をはさみ、底の砂礫に押しつけて各鱗を広げ口を少し開けて体を激しくふるわせる。雄が1尾で雌を底に押しつけるようにして同様の行動を示す場合もある。この時、そのまわり約80cm以内にいる主として雄がいつせいに築まり、雌を中心にして、その横、上、うしろに押しあうようにむらがる。このうちの何尾かの雄は、同じように体をふるわせる。これら一連の行動は水中で砂けむりのたつような激しさで行われることが多く、この時に放卵、放精が行われているものと思われる。雄が雌を底へ押しつけてから数秒で一連の行動は終了し、重なりあつていた個体は解散して再びもとのような状態になる。この間追尾されている雌が、何らかの積極的な行動を示すかどうかは十分確認できなかったが、追尾されている雌が急に頭を砂礫に突つ込むような行動をすると、追尾している雄は必ずすばやく雌の横に密着し、体をふるわせることがしばしば観察された。その後すぐ産卵集団から上流に向つて離れ去る雌もあるが、多くはその集団にとどまり、再び雄に追尾されて何度か上記の行動をくり返すようである。

80~100尾程度の集団がいくつもできるのではなく、約1m四方で厚さ5~10cmにアユが重なりあつた、大きな産卵集団が1つ形成されているのが、犬上川の1つの産卵場で1972年9月29日に観察された。この時は、個体の細かな動きはよく見ることができなかったが、この集団の部分部分では、上記のような基本的行動が行われていたものと思われる。後で述べるように、この集団の性比は、他の産卵集団に比べて雄の割合がかなり高いことから考えると、このような巨大な産卵集団は、親魚の個体数も多く雄の比率も高い産卵初期~盛期に形成されるのではなからうか。

湖岸での産卵行動の詳しい観察は、姉川河口近くの湖岸において1978年9月6日に、および芹川河口付近の湖岸で78年9月19日に行つた。いずれもあまり強くない波があり、岸に沿つて泳いでいた群の一部が、雄が雌を追尾しつつ寄せる波に乗つて汀線近くまで上り、その波が引く時に生ずる流れに逆らつて定位する。あとは河川での行動と同じように、雄が雌を底へ押しつけるようにして激しく体をふるわせ、この時まわりの個体がとび込んでくる。ごく浅い所での場合は、波が引き終るまでの数秒間で一連の行動は終る。湖岸での産卵行動も基本的には河川での産卵行動と同じであると言えよう。

いくつかの点について、もう少しふれておこう。

体を激しくふるわせる行動は、雄にだけしか観察できない。産卵集団内の雄は手でさわつてもほとんど逃げることはなく、石などに軽く押しつけたりすると、体をふるわせる行動を容易に行うが、雌の場合さわると逃避しやすく、体をふるわせる行動は全く行わない。大西洋ザケの *Salmo Salar*

は、この体をふるわせる行動は雄だけにしか見られず、またこの行動は全ての場合に配偶行動であるわけではなく、雄の巣づくりを促がす行動や、威嚇行動にもつながっていることが知られている¹⁴。アユの場合、ヒガイの若魚に接触して体をふるわせていた雄が昼間の産卵の際に観察されており、産卵集団内で体を激しくふるわせる行動が全て産卵行動なのかどうか、さらに詳しく観察する必要がある。

小型のいわゆるコアユ親魚が産卵を行っている産卵場に、おそらく降河してきた大アユ親魚と思われる大型の個体が入り込んでいることがあった。この場合、大アユ雌と接触して1尾ないし2尾の大アユ雄が体をふるわせる行動をすると、そこへ大アユ雄に混つてコアユ雄が集まることや、その逆にコアユ個体のところへ大アユ雄も集まることは観察されたが、大アユとコアユの間で互いに追尾しあうのは、ほとんど観察されなかつた。あまり大きさの違う親魚間では、追尾しあうことはほとんどなく、またたとえ追尾したとしても産卵行動の完成(放卵・放精)にまで至らないものと思われる。

(3) 産卵場選択について

先にみたように、周囲から際立つてある程度の流速のある瀬が産卵場になっていることから、流れの条件が産卵場選択の重要な要素の1つであることは明らかである。また、アユは適切な大きさの砂礫を選んで産卵するという実験結果⁴⁾も示されており、流速と関連して砂礫の大きさも選択されるものと思われる。

さらに、産卵場の砂礫に藻類や泥が付着していることはほとんどなく、これは産卵行動の結果にもよるであろうが、親魚が藻類や泥の付着した砂礫を避けることが考えられる。1978年の天の川での観察例を示そう。底質がやや固いほかは、流速も砂礫の大きさも産卵場としてかなり適していると思われる瀬があつたが、砂礫は付着藻類などにおおわれていて、産卵はほとんど認められなかつた。その瀬の下手は滝になっており、親魚もかなりいたので、瀬の一部の付着藻類を約1m四方にわたって洗い流してみたところ、間もなくその場所に親魚が集まり出した。これらの個体の、産卵集団に見られるような底に密着するようにして定位置を保つ遊泳のしかたから、産卵へつづくものと考えられた。この例などから考えて、砂礫への藻類や泥の付着あるいは砂礫のつまりぐちいも、アユは十分感知し選択するものと思われる。

産卵集団が形成されるのは、産卵場の瀬のうちでも小さな凹みや、やや大きな石の周囲などであることが多い。産卵場の凹みに特に産卵量が多いということが、海産アユについて報告されている^{15,8)}。加福¹⁵⁾は、サケ・マス類の産卵床で明らかにされたことから類推して、アユについてもこのような凹みは、その中に渦流や逆流ができていて、放出された卵や精子が滞流することによって、受精や卵の付着に意味をもっているだろうと推察している。著者の観察では、

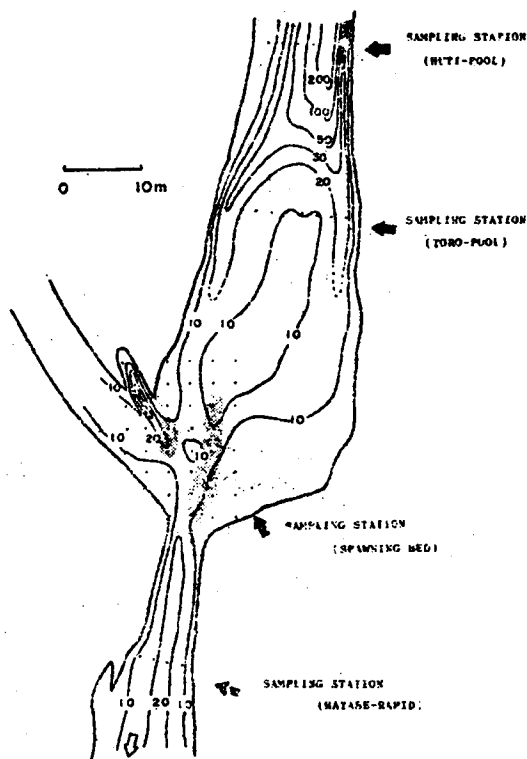


Fig. 13. Sampling stations and distribution of depth of water (cm) in a spawning ground of Ayu-fish and adjacent regions in Inukami-gawa river on October 5~6, 1972. Dotted part shows the area where spawned eggs found.

囲みはそのほかに産卵行動の面からみても、産卵集団を構成している個体が、小さな渦流や逆流により、流れの早い産卵場内に容易に長時間とどまることができ、また雄が雌を砂礫へ押えつけやすい場所であると言える。

3 産卵群

(1) 産卵場およびその周辺における性比

産卵場での性比について、海産アユでの数多くの報告^{9.16.15.3.8)}があるが、いずれも産卵行動中の集団かそれ以外のものかの区別などがはつきりせず、性比の問題はもうひとつ明確になつていない。次に、びわ湖のアユにおける産卵場ならびにその周辺での性比について、調査結果の一例を示そう。ここに示すのは、犬上川で1972年10月5～6日に行つた調査の結果である。

採集地点は産卵場を中心にして、上流側の淵、その下につづくところ、下流側の早瀬～平瀬で (Fig. 13)、それぞれで1昼夜に4回の採集を行つた。淵は流れがほとんどなく、底は砂泥で、かなり深く広い。その上手は狭くなつて、もう一方の流れとの分岐点につながっている。この淵は川那部ら¹⁰⁾および水野・御勢¹¹⁾による淵の型分類からみると、流れの蛇行点に形成されるM型と、旧水路の名ごりが一部分で川とつながっているO型の中間的な型で、やや後者に近い型のものである。淵につづくところは浅く、底は細い砂質で、流れは淵と同じくほとんどない。産卵場は、2つの流れが合流し、早瀬となる瀬頭を中心にして存在した。調査日の産卵は19時頃から始まり、21～23時をピークとして明方まで続いた (Fig. 12)。

産卵場での性比は、産卵の行われていなかつた昼間には雄：雌=1.5：1であつたが、産卵のはじまつた20時には2.4：1、夜半にはさらに雄の割合がふえ6.1：1と変化した (Fig. 14)。なお翌朝には雌が1尾しか採集されなかつた。一方淵では、昼間は2.8：1であつたのが、19時半には1：1となり、0時半には0.8：1と産卵場とは対照的に雌の比率が高くなつて、翌朝9時には再び2.8：1と雄が多くなつた。ところでは産卵場と比較的よく似た変化が見られ、早瀬～平瀬では性比は1：1に近く、目立つた変化も見られなかつた。このように性比は、産卵集団の集合、解散と関連して、時刻によつて大きく変化し、産卵場とその近くの淵においては全く逆の変化を示しており、産卵場と淵との間にアユの移動のあることが推察される。

21時に産卵集団の1つに、約80 cm径の金網枠をかぶせたところ、44尾が採集でき、雄：雌=18.7：1であつた。上記の産卵場での2.4～6.1：1という性比は、投網によるやや広い範囲の採集のためであると思われる。今回の結果では、産卵集団の性比は時刻によつて変化し、産卵行動の最も盛んな夕刻よりもピークを過ぎた夜半の方が、雄の比率が高くなつている。これはおそらく、夕刻にいつせいに産卵集団に加わつてきた雌が、徐々に産卵場から出ていくことによるのであろう。産卵集団の性比について、他の場合の投網採集結果は、1972年9月29日18時に犬上川の産卵場での大きな産卵集団は21.0：1、1978年9月19日19時半に芹川の産卵場では12.0：1、11月1日19時に芹川の産卵場では1.1：1などである。これらから、産卵集団の性比は、時期の違いなどとも関連して大きな差があるが、普通雄の割合は雌の数倍から十数倍といった高い割合であると思われる。

産卵集団の性比は、時期的にも変化するようである。1973年の芹川、あるいは1972年の犬上川での例を見ると、産卵期の後になるほど雌の比率が高くなつている。完熟に達するのは全体的にみて雄の方が早く¹³⁾、この結果初期の産卵集団ほど雄の比率が高くなるものと考えられる。成熟した雄が多くいる産卵場に、最初にやつてくるのは生長のよい雌であり、これがニコルスキー¹²⁾の述べるように最も良質の卵をもっているなら、この産卵集団の性比の時期的変化といった現象は、種の繁栄にとつて適応的なものなのであろう。

(2) 産卵群の構成

産卵場およびその周辺において、場所や時刻の違いによつてアユの性比が大きく変化することが明らかになつたが、それぞれどのような成熟段階の個体によつて占められているのかを特に産卵場と淵に注目してみよう (Fig. 15)。産卵場では、雌は産卵の行われていない昼間は、放卵後

や未熟(この中には、2次卵が熟してきていると思われる個体も含む)の個体ばかりであるが、産卵時刻の夜になると、ほとんどが完熟の放卵中個体で占められている。雄は、昼間はスペントに近いものや未熟の個体がいるが、産卵の盛んな夕刻には、G、I(生殖腺の体重に対する重量%)が3以下の個体とともにあまりG、I、の減少していない完熟雄が多くなり、夜半になるとG、I、3以下のスペントに近い個体の割合が多くなっている。一方測では、雌は、昼間放卵後のものを主として放卵中や未熟雌も少しいるが、夕刻にはG、I、の比較的大きい未熟や放卵中の個体もかなり入ってきている。夜半になると、このような個体は測のさらに一深所に移動するのか再び少なくなり、朝にはまた現われる。雄では、昼間G、I、3以下の個体が多いが、夜になるとこのような個体の割合が減り、朝には再び多くなる。

今回の結果からみると、産卵集団は、雌では主として排卵の起つたG、I、20前後の個体から、かなり放卵したG、I、5くらいの個体までからなっている。雄ではG、I、10に近い完熟の個体から、G、I、1以下のスペント個体までからなっているが、G、I、3以下のスペントに近い個体の割合が多い。この調査を行つた時期が産卵盛期を過ぎていることを考慮する必要があるが、個体数からみれば、産卵集団には、このようなスペントに近い雄が大きな部分を占めていることになる。

人工河川での予備的実験において、産卵行動中の雄に標識して追跡したところ、20日以上たつても、かなりの個体は生存しており産卵集団にも加わっていた。雄は病気などで死なない限り、かなりの期間産卵に加わるものと考えられ、これが、産卵集団に雄の割合が大きいことの一因であると思われる。

雌については、京都府水産課⁹⁾は、コアユの1尾が体内の卵を全部産卵するには、数日あるいは十数日を要するのではないかと述べている。今回の調査では、産卵集団以外にも、明らかにまだ完全には放卵を終えていない個体が採集されたことから、放卵を完了するのに1日以上を要する個体がある程度いること

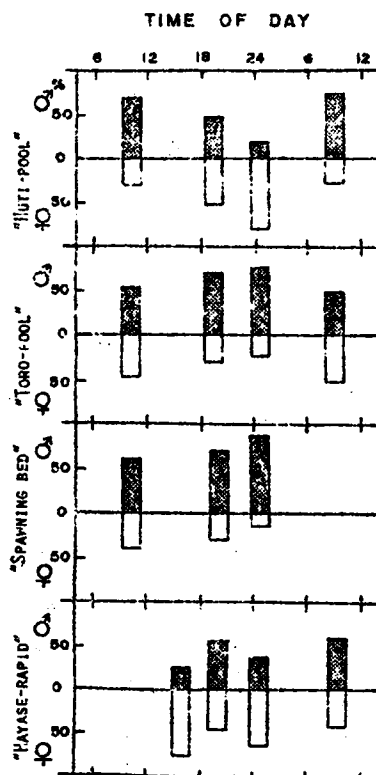


Fig. 14 Diurnal changes in sex ratio of Ayu-fish at each station.

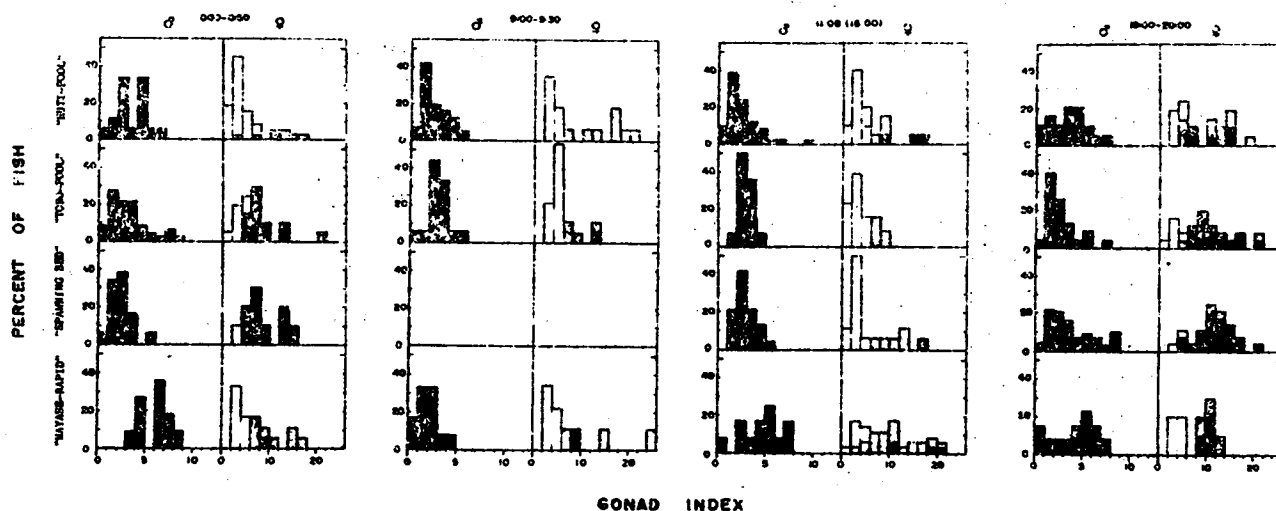


Fig. 15 Diurnal changes in frequency distribution of gonard index of Ayu-fish at each station. In female, dotted part, pre-ovulatory; solid part, post-ovulatory; open part, spent.

は明らかであるが、上記の推察が妥当かどうかは今後さらに詳しく調査される必要がある。

また、腹腔のすみの方に、退行しつつある熟卵が残っていてすでに放卵後と思われるのに、卵巣では卵が排卵直前の大きさにまで発達した雌が、一部見うけられた。これは第2回目の産卵を行う雌が存在することを示しているのかもしれない。本間・田村¹⁸⁾はコアユの2回産卵の可能性について否定的であるが、島津¹⁹⁾は、コアユの産卵の特徴として、最初の産卵後約20日で2回目の産卵を行い、好調なものは3回目の産卵をも行うと述べており、この点についてはさらに検討してみる必要があるだろう。

(3) 摂食活動

同じ調査結果から、摂食活動についてみてみよう。胃内容物重量指数の日周変化を Fig. 16 に示す。摂餌は昼間行われるようである。湖での昼間の採集魚の胃内容物重量指数が低く、夕刻の採集魚で高くなっているのは、昼間には、前夜産卵を行っていた個体が多くおり、あまり活発に摂食していないのに対し、夕刻には、そのような個体は再び産卵場に出ていくとともに、昼間他の場所である程度活発に摂餌していた個体が湖に入ってくるためであろう。湖での胃内容物の変化においても (Table 2)、夕刻になると藻類、アユ卵の頻度が高くなっているが、湖の底質にアユ卵の存在は考えられないことから、これは、そのようなアユの移動を示しているものと思われる。

アユ卵の摂食については、夕刻に湖で採集された個体の摂食数が多く、雄、雌ともに1個体で40~50個の卵を摂食しているものがあることから考えると、昼間ある程度積極的にアユ卵を摂食する個体もいるようである。(Table 3) 産卵集団では、雄、雌とも時刻が遅くなるほど摂食数は多くなっている。しかしその数は平均4~6個とそれほど多くなく、各個体とも平均しており、かなりの砂粒とともに見い出されることなどからすると、産卵集団を形成している個体は積極的に卵を摂食するわけではなく、産卵行動にともなう砂粒とともに胃内に入るのではなかろうか。

また、1972年9月7日に犬上川で採集した産卵前のコアユでは、雄はほとんどが完熟状態、雌は全て排卵前の状態であったが、雄、雌ともほとんど全ての個体が主に付着藻類を飽食していた。産卵前のコアユにとって、河川は摂餌場でもあり、付着藻類はこの期のアユにとって重要な食物であると思われる。

結論ならびに要約

1 産卵に重要な条件

今回の調査で明らかになった範囲で、主としてコアユの産卵の完成に重要と思われる条件について整理しておこう。

水の流れは非常に重要であり、普通40~60 cm/s 程度の流速で、また流れが周囲より際立っていることも大切な要素である。水深は直接的にはあまり重要ではないが、流速と砂礫組成および砂礫状態

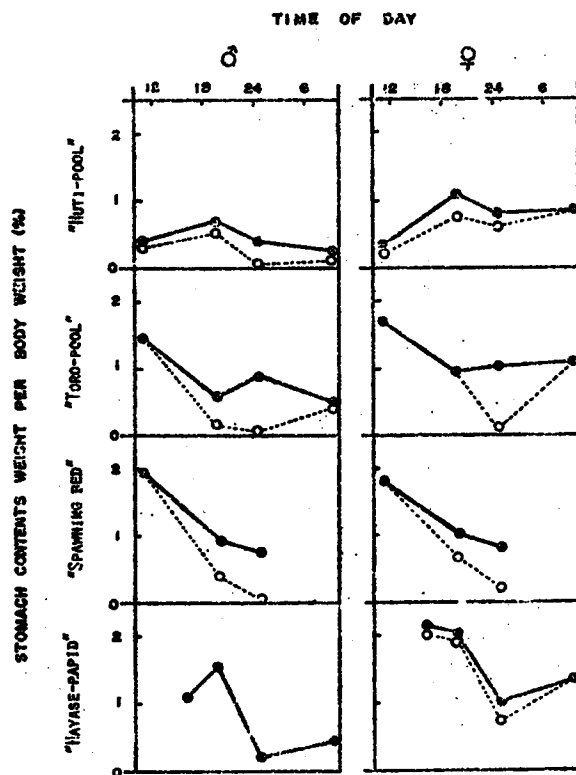


Fig. 16 Diurnal changes in relative weight of stomach contents of Ayu-fish at each station. Open circles shows relative weight of stomach contents without sand

Table 2 Occurrence of food items (%)

		Male				Female			
		11 : 00 (16 : 00)	19 : 30	0 : 30	9 : 00	11 : 00 (16 : 00)	19 : 30	0 : 30	9 : 00
"HUTI-POOL"	No. of fish examined	10	10	10	10	10	10	12	10
	Algae	50	50	10	20	40	60	25	80
	Insects	0	0	0	0	0	10	8	0
	Egg	0	70	30	20	0	70	25	10
	Sand	40	30	40	50	20	30	42	0
	Others	0	0	0	10	0	0	0	0
	Empty	30	20	50	30	40	20	33	20
"TORO-POOL"	No. of fish examined	10	10	10	11	10	10	10	10
	Algae	90	60	0	46	80	70	10	80
	Insects	0	0	0	0	0	0	0	0
	Egg	0	30	90	90	9	0	10	90
	Sand	10	80	90	18	0	10	90	10
	Others	0	0	0	0	0	0	0	0
	Empty	0	0	0	0	0	0	0	0
"SPAWNING BED"	No. of fish examined	13	10	10	—	10	11	10	1
	Algae	85	30	0	—	80	55	30	100
	Insects	0	0	0	—	0	0	0	0
	Egg	15	40	90	—	10	36	80	0
	Sand	15	70	100	—	10	46	80	0
	Others	0	0	0	—	0	0	0	0
	Empty	8	20	0	—	30	36	0	0
"HAYASE- RAPID"	No. of fish examined	10	10	10	10	10	9	10	8
	Algae	60	90	20	40	80	78	50	88
	Insects	0	0	0	0	30	0	0	0
	Egg	30	10	10	20	50	22	40	0
	Sand	20	0	30	50	30	22	40	0
	Others	20	0	0	0	0	0	0	0
	Empty	0	10	50	20	0	11	20	13

Table 3 Number of eggs in stomach of Ayu-fish

		Male				Female			
		11 : 00	19 : 30	0 : 30	9 : 00	11 : 00	19 : 30	0 : 30	9 : 00
"HUTI- POOL"	No. of fish examined	10	10	10	10	10	10	12	10
	No. of eggs Range Average	— 0	0-54 16.1	0-40 45	0-1 0.2	— 0	0-39 6.6	0-5 0.6	0-1 0.1
"TORO- POOL"	No. of fish examined	10	10	10	11	10	10	10	10
	No. of eggs Range Average	— 0	0-7 1.0	0-22 8.5	0-2 0.2	— 0	0-3 0.3	0-28 14.4	— 0
"SPAWNI NG BED"	No. of fish examined	13	10	10	0	10	10	10	1
	No. of eggs Range Average	0-4 0.3	0-7 1.2	0-22 6.7	—	0-2 0.2	0-4 0.8	0-15 4.9	— 0
"HAYASE- RAPID"	No. of fish examined	10	10	10	10	10	10	10	8
	No. of eggs Range Average	0-20 3.0	0-2 0.2	0-1 0.1	0-34 3.8	0-40 13.0	0-24 2.5	0-26 4.9	— 0

との関連で一定の範囲(10~20 cm程度)になるとみてよいであろう。底質については、砂礫組成は径1 cm前後の小石が産卵場底質の主な成分となっている場合が多く、また砂礫がキツチリとつまることなく軟かい状態にあり、浮泥や藻類の付着のないことも、アユは感知し選択するようで、砂礫の大きさとともに砂礫の状態も重要であろう。このように40~60 cm/s前後の流れがあり、その流れに対して掃流力の働く限界付近の粒度をもつ砂礫底では、砂礫の間にある程度の隙間ができ、その間の水はたえず交換するといった状態にあると考えられる。したがって、親魚が産卵場とする以上のような条件は、産卵されて砂礫に付着した卵の正常な発生にとって必要な条件でもある。光については、産卵がほとんどの場合暗くなる夕刻から夜間に行われることをみると、照度の低下はかなり重要であると考えられる。産卵が行われる水温の範囲はかなり広く、直接確認した範囲でも、14~25℃で産卵が行われている。

雌の放卵は、雄が接触して体を激しくふるわせる行動をする時にだけ行われるものと思われる。しかし過熱状態の雌は、産卵集団に加わり雄に追尾されてこのような行動に至るが、いつまでも放卵できないようである。過熱雌が生じる親魚の蓄養は、極力避ける必要があろう。

産卵集団の雄の割合は、ある程度高い方がよいのではなかろうか。雌に密接して1尾ないし2尾の雄が体をふるわせて産卵を行う時に、いつせいに主として雄が寄ってきてまわりにむらがるが、これはその付近の流速をいくらか弱めることによつて、受精率を高め、産卵場の砂礫への卵の付着率を高めるのに役立つているかもしれない。

2 産卵群にとつての河床構造

産卵親魚の河川でのようすを調査観察結果からまとめると、以下のように考えられる。

産卵集団を形成していた個体は、昼間は淵で休息し、雌の一部は平瀬などで付着藻類を摂食する。夕方になり産卵時刻となると、昼間淵で休んでいた個体を主として雄が産卵場に出てきて集合し、完熟および放卵途中の雌が加わってくる。夜半になると雌は徐々に淵やとろ、平瀬に出て行き、産卵場では雄の比率が高くなる。朝には産卵は終了し、産卵集団を形成していた個体は淵へ移動する。一方完熟前の個体は、昼間は平瀬で付着藻類などを摂食し、夜には淵、とろ、平瀬で休息する。

海産アユは、河川での生長期において、瀬一淵を基本単位とした河床構造を、摂餌場、休息場として有効に利用することが示されている²⁹。産卵期におけるびわ湖のアユについての今回の調査結果でも、多様な成熟段階のアユは、やはり瀬一淵を基本単位とした河床の各構造単位を、産卵場、休息場、摂餌場として時間的にもうまく利用しあつているというふうにみることが出来る。産卵期のアユにとつても、河床構造の多様性は重要な意味をもっているものと言える。したがつてまた、人工河川でコアユを産卵させることを考える場合、産卵場としての瀬をつくるとともに、淵的なスペースもつくるのが大切であろう。この瀬と淵との大きさの関係などについては、親魚の量とも関連させてさらに検討する必要があると思われる。

3 摘要

びわ湖のアユの産卵生態について、びわ湖周辺の河川および湖岸で、1972~78年にわたつて調査観察を行つた。調査対象となつたのは、主としてコアユの産卵場、産卵群である。

- (1) 産卵はびわ湖全域にわたる流入河川の下流域、および湖岸の一部で行われる。湖岸産卵量は河川にくらべるとわずかであつた。河川産卵場の存在する流域は、平均勾配の急な河川ほど河口から近く、その巾も狭い。また、産卵末期になるほど産卵場は下流へ移行する。
- (2) 産卵場は、河川ではいわゆる瀬にでき、普通その流速は40~60 cm/s、水深は10~20 cmであることが多い。底質は径1 cm前後の小石が比較的多く、泥や藻類が付着せず、固くつまつていない砂礫である。湖岸産卵場は、河川産卵場とよく似た砂礫底の湖岸で、ここでは波によつてできる微妙な流れに対応して産卵が行われる。
- (3) 産卵は普通夕刻をピークとして夜間に行われる。雌を追尾している雄のうち1尾ないし2尾が雌を砂礫底へ押しつけ体を激しくふるわせる。この時まわりの主として雄はいつせいにそこへ集まり、

そのうちの何尾かは同じように体をふるわせる。

- (4) 産卵集団の性比は、多くの場合雄が雌の数倍～十数倍である。産卵初期～盛期には、雄の比率がさらに高い巨大な産卵集団を形成することもあり、産卵期の後になるほど、雌の比率は小さくなる傾向がみられた。
- (5) 一方、産卵場近くの湖では、昼間は雄が多いが産卵時刻にはその割合が大きく減り、場所や時刻によつて性比は異なつていくことが明らかになつた。
- (6) 性比だけでなく成熟段階や摂餌内容も、場所や時刻によつて変化することから、産卵期の多様な成熟段階のアユが、瀬一湖を基本単位とする河床構造を産卵場、休息場、摂餌場などとして、時間的にもうまく利用しあつていくことが示唆された。

引用文献

- 1 青木赴雄 (1924) 水研誌 19: 398-401
- 2 川那部浩哉ほか (1957) 生理生態 7: 145-167
- 3 石田力三 (1959) 日水誌 25: 259-268
- 4 (1961) 日水誌 27: 1052-1057
- 5 (1962) 日水誌 28: 399-404
- 6 (1964) 日水誌 30: 478-485
- 7 (1967) 淡水研報 17: 7-19
- 8 白石芳一・鈴木規夫 (1962) 淡水研報 12: 83-107
- 9 京都府水産課 (1953) 鮎放流基準調査報告書 1-50
- 10 東幹夫 (1973) 日生態会誌 23: 147-159
- 11 BUCHANAN, J. B. and JOANNA, M. KAIN (1971) in HOLME, N. A. and A. D. MCINTYRE (Ed.)
Methods for the study of marine benthos. Oxford and Edinburgh.
- 12 ニコルスキー Г. B. (亀井健三訳) (1964) 魚類生態学 米子
- 13 西田陸 (1974) 水産学会秋季大会講演要旨
- 14 ジョーンズ J. W. (松井宏明訳) (1974) サケ 東京
- 15 加福竹一郎ほか (1957) 淡水研資料 8: 1-17
- 16 川那部浩哉ほか (1956) 京大生理生態業績 79: 1-87
- 17 水野信彦・御勢久右衛門 (1972) 河川の生態学 東京
- 18 本間義治・田村栄光 (1962) 魚雑 9: 135-152
- 19 島津安樹朗 (1950) 淡水魚 1: 22-37
- 20 川那部浩哉ほか (1957) 日生態会誌 7: 22-26