

三重大学大学院生物資源学研究科

# 博士論文

中部日本におけるウグイの

生活型多型に関する研究

(Study on the life history polymorphism of  
the Japanese dace *Pseudaspius hakonensis*  
in central Japan)

石崎 大介

令和5年3月

## 目次

緒言	1
第1章 三重県加茂川における降海型の降海要因の推定	9
第1節 耳石微量元素分析を用いた回遊履歴の把握	11
第2節 降海時期の推定	22
第3節 遊泳性魚類の食物関係からみた降海要因	31
第2章 琵琶湖における降湖型の回遊要因の推定	39
第1節 降湖型の回遊生態の推定	40
第2節 秋季の河川回遊の特性	50
総合考察	59
要約	71
謝辞	74
引用文献	76
図表	88

## 緒言

魚類の回遊は、大きく通し回遊と非通し回遊の 2 つに分けることができる（塚本，1994）。通し回遊は基本的に川と海など異なる塩分を行き来する回遊であるのに対し，非通し回遊は塩分の異なる生息水域間を行き来する回遊である。通し回遊魚はその回遊パターンによって降河回遊魚，遡河回遊魚，両側回遊魚の 3 タイプに分けられる。降河回遊魚は，成長は河川で行い産卵場を海域に持ち，産卵のために海に降るニホンウナギ *Anguilla japonica* やカマキリ *Rheopresbe kazika* などが該当する。遡河回遊魚は，海域で成長し河川に産卵場を持ち産卵のために海から川に遡上する回遊であり，サケ *Oncorhynchus keta* やサクラマス *O. masou masou* などの多くのサケ科魚類にみられる。両側回遊魚は海域と河川の両方で成長を行うもので，アユ *Plecoglossus altivelis altivelis* などが該当する。遡河回遊型は降海型ともいい，本研究では降河回遊型などとの比較を行わない場合は降海型を用いる。また，降海型や湖を海と見立てて降湖する降湖型が存在する種において河川で一生を過ごす生活型を河川残留型と呼び，河川で一生を過ごす生活型のみを有する種は河川型と呼称する。

通し回遊型の魚類において，地球規模で遡河回遊型と降河回遊型の種数をみたとき，遡河回遊型の種数は低緯度で少なく高緯度で多いのに対し，降河回遊型の種数は低緯度で多く高緯度で少ないことから，この現象は海域の生産力は一般的に低緯度よりも高緯度の方が相対的に高く，逆に河川の実生産力は低緯度の方が高いことで説明できるとされている（Gross et al., 1988）。これはグロスの理論（有効餌料仮説）と呼ばれている。そのため，魚類の通し回遊の進化は川と海の実生産力

の違いが基礎となっており，より高い生産性を持つ新しい環境に偶発的に移動したものが，もとの環境に残ったものより適応度が高い場合，その回遊が徐々に定着していったと考えられている（塚本，1994）。しかしながら，この有効餌料仮説では生産性以外の適応度を変える要因となりうる外敵の多寡などの環境条件は考慮されておらず（塚本，1994），Gross et al. (1988) においても河川における種間競争は未考慮の要因として言及されている。

魚類における回遊の研究は標識放流，テレメトリー，データロガー，耳石の微量元素分析といった，その回遊生活史を明らかにする手法（新井，2002）をはじめ，特にサケ科魚類ではさまざまな視点から研究が行われている（前川，2004）。サケ科魚類は淡水性のカワカマス類と近縁であり，サケ科魚類において最も原始的な *Brachymystax* は河川型のみであるが，サケ科魚類の中で最後に分化し最も進化的なカラフトマス *O. gorbuscha* は全てが降海型で浮上直後に降海し，汽水域で産卵するものも存在する（Maekawa and Nakano, 2002a）。これらのことからサケ科魚類は河川型から降海型が生じ，進化とともに降海型が主流になったと考えられている（Maekawa and Nakano, 2002a）。イワナ属，タイセイヨウサケ属，サケ属では同種の同一個体群内に降海型と河川残留型が共存する種があるが，これらのサケ科魚類の回遊進化には有効餌料仮説が有効とされており（Maekawa and Nakano, 2002a），高緯度では降海型の海での成長量が河川残留型の河川での成長量より大きくなり，多くの子孫を残せることから，降海型に進化したとされている（Maekawa and Nakano, 2002a, b）。ただし，海や湖は河川より死亡率が高く（西村，1996），降海（湖）型が維持されるためには，海や湖での生残率の低下のデメリットを

成長率の増加のメリットが上回る必要がある（原田，1994）。

一方で，同一個体群内の生活型多型が生じる要因については環境が影響していると考えられている。タイセイヨウサケ *Salmo salar* やサクラマスでは，河川内成熟やスモルトの決定に，体サイズまたは成長速度が臨界点を超えるか超えないかが生活型の選択に影響すると考えられており，個体群ごとに遺伝的に異なる成長速度や臨界点の他に，水温，餌密度，個体数密度などの環境要因も重要な役割を果たすと考えられている（玉手・山本，2004）。また，河川における降雨などの環境変動や種間競争は密度や成長に影響するため，結果的に生活型の選択に影響を与えると考えられている（森田・森田，2007）。

本研究で対象としたウグイ *Pseudaspius hakonensis* は，日本国内では北海道，本州，四国，九州の各地，海外ではアムール川流域から朝鮮半島東部までに分布するコイ科ウグイ属魚類である（Sakai, 1995）（Fig. 1）。ウグイは，かつては日本全国で2000～2500 tの漁獲があったとされ（片野，2014），岐阜県，長野県，栃木県などの特に内陸の地域で食用とされており地域の伝統食を支えている（川尻，1956；和田，2000；渡辺ほか，2013；石崎，2017）。加えて，ウグイが川底の藻類食の水生昆虫を捕食することで，付着藻類の現存量が増加し，水産重要種であり付着藻類食であるアユの成長を促進することが知られている（Katano et al., 2003, 2006）。適切な内水面漁場管理のためには，ウグイの生態的な役割を積極的に利用し，アユの放流効果を増加させたり，放流のみに頼らない漁場管理を実施したりしていく必要があると考えられる。また，近年ウグイは，海上釣り堀の釣り餌として利用されており，ウグイそのものの新たな活用法として注目されている。その

ため、ウグイの回遊生態について把握を行うことは、内水面水産業の発展に資するものになると考えられる。

ウグイ属は淡水域を中心に繁栄し、その多くが非通し回遊であるコイ科魚類の中で、降海型が存在するユニークな分類群である（中村，1969）。特にウグイは日本産コイ科魚類では唯一降海型と河川残留型の両方の生活型が存在する。なお、河川河口域に生息するニゴイ類では塩分環境を経験している個体がいることが明らかとなっているが（石崎・淀，2018）、海域に出るような回遊ではなく、降海型が存在するとは言えない。ウグイ属にはエゾウグイ *P. sachalinensis*、ウグイ、*P. leptocephalus*、ウケクチウグイ *P. nakamurai*、ジュウサンウグイ *P. brandtii brandtii*、マルタ *P. b. maruta* の6種・亜種が含まれるが（Sakai et al., 2020）、エゾウグイ、*P. leptocephalus*、ウケクチウグイは河川型、マルタ、ジュウサンウグイは全てが降海型であるのに対し、ウグイは両方の生活型を有している（中村，1969；Sakai and Amano, 2014）。この回遊型は耳石微量元素分析による耳石 Sr:Ca 比の変動からも確認されている（Sakai and Imai, 2005）。

ウグイ属の系統分類は古くはアロザイム分析により行われているが（Sakai et al., 2002）、最新の研究ではミトコンドリア DNA のシトクロム b 領域の塩基配列に基づく比較系統地理解析が行われている（Watanabe et al., 2018）（Fig. 2）。Sakai et al. (2002) はウグイ属の祖先集団（Sakai et al. (2002)では *P. leptocephalus* はウグイ属に近縁な別属とした）から河川型のクラスターと降海型のクラスターに分かれ、そこからそれぞれエゾウグイとウケクチウグイ、マルタとウグイに分化したとしている。Watanabe et al. (2018)はそれとは異なり、まずウグイとそれ以外のグループ（エゾウグイ、*P. leptocephalus*、マ

ルタ，ジュウサンウグイ，ウケクチウグイ）に分化し，ウグイ以外のグループからはその後，河川型のエゾウグイが分化し，それ以外のグループは河川型の *P. leptcephalus* が分化した後，降海型と河川型の種を含むジュウサンウグイとマルタ，ウケクチウグイのグループに分かれ，そこから河川型のウケクチウグイが分化したとした。すなわち，Watanabe et al. (2018) では，ウグイ属における降海性種は単系統ではないと考えられている。また，ウグイの種内においても地理的に異なるいくつかの系統が存在する (Watanabe et al., 2018)。しかしながら，長良川では聞き取り等から水系内に河川残留型と降海型が存在している可能性が高いが (石崎，2017)，流程に沿った 6 地点の分析では，いずれも同一系統のハプロタイプを有していたことから (井原ほか，2020)，同一系統内に複数の生活型が存在すると想定される。これらのことから，ウグイについては種内の回遊型固有の系統は存在しないと推察される。

両生活型をもつウグイにおける地域や河川ごとの生活型に関する報告は少なく，降海型の存在が定性的に記述されているものがほとんどである (Table 1)。Sakai (1995) は北海道の鵜川において降海型ウグイの詳細な生活史について調査し，2 歳で降海することや越冬回遊があることを明らかにした。Katano et al. (2010) は新潟県の小河川においてウグイと他魚種との関係を調査し，一部の降海型のウグイはアユの生息密度が低下した秋季に河川に遡上することを示した。岐阜県の長良川では漁業者への聞き取りにより，産卵期の異なる 2 群が存在することから両生活型の存在が示唆されており，揖斐川においては海産のヒダビル類を付着したウグイの発見から，降海型が存在する可能性が指摘されている (石崎，2017)。多

部田・塚原（1964）は佐賀県の松浦川において降海型ウグイの産卵生態について詳しく調査し、海から成魚が遡上してくることを報告している。その他の降海型の生息域のみの記述としては、仙台湾以北の太平洋側と山陰以北の日本海側と駿河湾、福島県夏井川、静岡県浜名湖、愛知県三河湾に限定的に分布するという報告がある（倉若，1992）。また，片岡・冨田（1981）は三重県の鳥羽湾においてマルタが生息しているとしているが，これは降海型ウグイの間違いと思われる。湖沼においては，琵琶湖のウグイはほとんどが非通し回遊の降湖型であり，流入河川の安曇川と石田川の上流部のみ河川残留型が生息するとされている（前畑，2006a, b）。国外でのウグイの生活型についてはさらに不明な点が多く，ロシアの日本海側から朝鮮半島には降海型のみが分布するとされていたが（内田，1939；Gavrenkov and Ivankov, 1979；Gavrenkov, 1982；Jeon and Sakai, 1984；Reshetnikova, 2002），これらの地域でも河川残留型と思われるものが見つかっている（Sakai et al., 2002）。加えて，酒井（2001）では北方ほど降海型が多いと記述されている。

上述のように，降海型ウグイの分布については，不十分ながら一定の知見があるが，降海要因についてはほとんど調べられていない。Sakai et al. (2002) と Watanabe et al. (2018) の系統分類の解析結果は異なるものの，Sakai (1995) がウグイ属の祖先種が，日本海が海水化した時の河川との生産力との差から降海性を獲得したと予想していることや，降海型の分布は北日本が中心であり（倉若，1992；Sakai, 1995），北方ほど降海型が多い（酒井，2001）ことから，ウグイの降海要因の説明には有効餌料仮説が有効であると予想される。しかしながら，分布域の比較的南方にも関わらず降海型が多い個体



群が存在するのであれば、それはウグイにおいて川と海との生産力の差以外にも降海要因が存在する可能性が考えられる。サケ科魚類では種間競争も生活型の選択に影響を及ぼす要因と考えられており（森田・森田，2007），競争が激しくなることにより降海型の増加が予想される。ウグイは河川において水生昆虫などを主に捕食し（Kawanabe, 1959），同じコイ科雑食性魚類のオイカワ *Opsariichthys platypus* やカワムツ *Candidia temminckii* と競合関係にあることも知られている（小川・片野，2015；小川・片野，2016a, b）。加えて同所に生息するアユからは攻撃を受け，成長に負の影響を受けることも知られている（Katano et al., 2003, 2006, 2010）。このような他魚種との激しい種間競争が存在すれば，ウグイが降海型を選択することが多くなる可能性が予想される。

降海型ウグイは北海道では2歳の初夏に降海し，5～6月に4歳魚が河川に遡上して産卵する（Sakai, 1995）。一方，北九州の松浦川では2～4月に主に2歳魚が河川に遡上して産卵する（多部田・塚原，1964）。一般的に成魚の大きさは降海型で全長300～350 mm，河川残留型では200～250 mmと報告されており（中村，1969），実際に河川残留型ウグイ産卵蟻集個体の平均全長は長野県千曲川で148～180 mm（川尻，1956）であるのに対して，降海型は北海道で体長231～324 mm（Sakai, 1995），北九州の松浦川で尾叉長270～420 mm（多部田・塚原，1964）と河川残留型に比べて大型である。海域における回遊範囲や食性などの生態情報は全くわかっていない。琵琶湖には主に降湖型のウグイが生息しており（前畑，2006a, b），3～4月に河川に遡上して産卵することが知られているが（金尾ほか，2002），河川からの降湖時期などの生態についてはほとんどわかっていない。湖内での主要な食物はヨコエビ属や動

物プランクトンであることが知られており（滋賀県水産試験場, 1942), 3歳で全長 250~300 mm に達して成熟する（中村, 1969）。

以上のような背景から, 本研究では中部日本においてウグイの生活型多型の維持要因について考察するため, 第1章においてウグイの分布域の比較的南方に位置し, 降海型ウグイと思われる魚種についての知見がある鳥羽湾に流入する三重県加茂川において, 回遊履歴の把握に対する耳石微量元素分析の有効性を検証し, ウグイの降海割合や降海時の体長を推定した。また, 耳石微量元素分析と採捕調査により幼魚の詳細な降海時期や降海時の体長を把握した。加えて, 河川内での遊泳性魚類の食物をめぐる関係を把握して, ウグイの降海要因を考察した。第2章では, 本種の分布域内で比較的南方に位置し, ほとんどが降湖する琵琶湖において窒素・炭素安定同位体比分析と採捕調査により詳細な降湖生態を把握し, 秋季の河川回遊について河川環境の面から考察した。

## 第 1 章 三重県加茂川における降海型の降海要因の推定

耳石の Sr:Ca 比の変動から通し回遊魚の回遊履歴を推定する試みが盛んに行われている (Otake and Uchida, 1998; 大竹ほか, 1999; 海野ほか, 2001; Arai et al., 2003a)。Sakai and Imai (2005) は日本産ウグイ属 4 種において, 現在知られている種ごとの回遊型が耳石微量元素分析の結果と一致することを示したが, 詳細な回遊履歴の推定は行っていない。また, ウグイにおいては日周輪の存在が証明されておらず, 大型個体の耳石では微細輪紋が不明瞭であることから (Fig. 3), アユのように (Otake and Uchida, 1998; 大竹ほか, 1999), 耳石 Sr:Ca 比の変化を耳石日周輪と対応させることによって遡上日や遡上日齢を推定することは困難であり, 淡水や海水での生活期間を推定することはできない。

降海型ウグイは孵化後数年を河川で生活した後, 降海し, 数年の海域生活後, 春季に河川に遡上し産卵するといわれているが (Sakai, 1995), 北海道では冬季に河川に來遊する越冬回遊が確認されている (Sakai, 1995)。また, 本種は日本国内では北海道, 本州, 四国, 九州, 海外ではアムール川流域から朝鮮半島東部に分布しているが, 降海型の分布域は主にユーラシア大陸と仙台湾以北の太平洋側や富山湾以北または山陰の日本海側で (倉若, 1992; Sakai, 1995), 降海型は北方ほど多いとされている (酒井, 2001)。しかしながら, 三重県志摩地方はウグイの分布域の中では南方に位置し, 淀ほか (2001) では本種は純淡水魚として扱われているが, 降海型ウグイと考えられるウグイ属の記録がある (片岡・富田, 1981)。

回遊の研究が盛んに行われているサケ科魚類では, 砂防ダムによる河川の分断などの河川環境の変化が回遊に影響を与

えることが知られている。例えば、北海道支笏湖のヒメマスでは個体群サイズとスモルトの降海率との関係に正の相関があり、スモルトの出現率は個体あたりの利用できる餌資源が減少する密度効果の影響を受けることが示されている(帰山, 1994)。イワナでは河川に砂防ダムなどの河川横断構造物が建設されると、それにより単に降海型の遡上が妨げられるだけではなく、河川残留型より大型で産卵量の多い降海型の遡上が不可能になったことにより、砂防ダム上流での稚魚の発生数が減って個体密度が低下することで成長がよくなり、河川残留型が増加するとされている(森田・山本, 2004)。また、サケ科魚類では種間競争や資源分割機構などに関する研究も数多く行われており(中野・谷口, 1996)、種間競争は個体密度や成長に影響するため、結果的に生活型選択にも影響すると考えられている(森田・森田, 2007)。例えば、タイセイヨウサケでは同所的に生息する競合種の個体群密度が著しく減少した年に、河川残留型の個体数が増えたことが知られている(Letcher and Terrick, 1998)。ウグイについては、アユを含む同所的に生息する他魚種との種間相互関係の研究が行われており、飼育下におけるアユによる負の影響や(Katano and Aonuma, 2001; Katano et al., 2003, 2006; Katano, 2007)、自然河川におけるアユの生息密度との負の相関も明らかになっている(Katano et al., 2010)。

これらの背景から第1章では、ウグイの降海要因について考察するため、三重県加茂川における通し回遊型のウグイについて、耳石微量元素分析や採捕調査を行い、降海型の割合、降海体長、降海時期を推定した。そして、河川内での遊泳性魚類の食物関係を把握した。

## 第 1 節 耳石微量元素分析を用いた回遊履歴の把握

三重県志摩地方では漁業者や釣り人により海域でウグイが目撃され、降海型ウグイと考えられるウグイ属の記録があるが（片岡・富田，1981），降海率や降海時期，降海体長，遡上時期などを含めた回遊生態については，わかっていない。そこで本節では，回遊履歴推定における耳石微量元素分析の有効性を検証し，三重県志摩地方の加茂川におけるウグイについて回遊履歴の推定を行った。

### 材料および方法

**調査地** 三重県東部の鳥羽市内を流れる加茂川とその河口付近の鳥羽湾を調査地とした（Fig. 4）。加茂川は幹線流路延長約 9.1 km で，河口より 3.2 km に位置する堰堤まで潮汐の影響を受けている。この堰堤には右岸に魚道があり，ウグイやアユなどの通し回遊魚の移動が可能となっている。堰堤の約 150 m 上流で支流の河内川が合流する。著者による調査年以前の予備調査により，ウグイの産卵場は河内川に多数形成され，3～4月に年数回，各々数日間のみ体長 30～40 cm の大型個体が多数出現して繁殖することがわかっている。

調査は Fig. 4 に示した 3 地点（St.1～3）で行い，釣り，投網，タモ網，エレクトリックショックカーなどでウグイを採捕した。St.1 は加茂川本流の淡水域であり，調査区間は約 50 m とした。St.2 は加茂川支流の河内川の淡水域で，調査区間は約 2 km とした。St.3 は鳥羽湾の海水域である。Scoot メータ（ワイエスアイジャパン製 YSI Model 85）で測定した St.3 の塩分はごく表層を除き約 30 psu であった。

**耳石微量元素分析** 耳石微量元素分析のための処理は Otake and Uchida (1998) を改変して行った。各実験の供試魚は標準体長と体重を測定したのち、耳石（礫石）を摘出し自然乾燥させた。その後、原則として左側の耳石をエポキシ系樹脂（丸本ストルアス製エポフィックス）で包埋したが、左側の耳石が破損している場合は、右側の耳石を用いた。包埋した耳石はエポキシ系ボンド（(株) コニシ製ボンドクイック 30）でスライドガラスに貼り付け、Discoplan-TS（丸本ストルアス（株））を用いて粒径 50  $\mu\text{m}$  のダイヤモンドカップ砥石で耳石表面まで研磨し、粒度 40  $\mu\text{m}$ , 30  $\mu\text{m}$ , 3  $\mu\text{m}$  のラッピングフィルムシート（(株) 住友スリーエム）を用いて耳石中心が露出するまで研磨した後、OPS 懸濁液（丸本ストルアス（株））を用いて表面を鏡面仕上げした。その後、耳石日輪計測システム（(株) ラトックシステムエンジニアリング）を用いて、耳石の最大半径を 0.01 mm の精度で測定した。耳石の最大半径は耳石中心から縁辺部までの最長部分とした。

上記試料について、表面に炭素蒸着を施し、三重大学創造研究開発センター（当時）所有の波長分散型電子線マイクロアナライザー（日本電子製 JXA8900-R, 以下 EPMA）を用いてストロンチウムとカルシウムの濃度を分析した。線分析は加速電圧 15 kv, ビーム電流  $2 \times 10^{-8}$  A, ビーム径 1  $\mu\text{m}$ , 測点間隔 1  $\mu\text{m}$ , 照射時間 1 秒で行った。分析は耳石中心から耳石最大半径を計測した方向で行い、傷や樹脂により耳石が露出していない箇所がある場合には、最大半径の縁辺に最も近い直線上で分析を行い、最大半径に換算した。定量分析は加速電圧 15 kv, ビーム電流  $2 \times 10^{-8}$  A, ビーム径 1  $\mu\text{m}$  で行い、測点は耳石縁辺部の任意の点とした。カルシウムとストロンチウムの X 線強度の濃度変換（重量%）には、それぞれ  $\text{CaSiO}_3$  と

SrTiO<sub>3</sub> を標準試料として用い、カルシウムに対するストロンチウム濃度比を 1000 倍して耳石 Sr : Ca 比とした。また面分析では加速電圧 15 kv, ビーム電流  $3 \times 10^{-8}$  A, ビーム径 5  $\mu\text{m}$ , 測点間隔 8  $\mu\text{m}$ , 照射時間 0.05 秒とし、ストロンチウム濃度のみを測定した。

**飼育水の塩分による耳石 Sr : Ca 比の変動** ウグイの耳石 Sr : Ca 比が環境水の塩分の変化に応じて変動することを検証するため、三重大学大学院生物資源学研究科の飼育実験施設内において飼育実験を行った。飼育水の塩分は屈折計 ((株) アタゴ製 S-100) を用いて測定した。供試魚には 2007 年 10 月 28 日に St.1 でエレクトリックショックカー (Smith-Root 社製 model 12B) で採捕したウグイ 18 個体を用い、実験まで 31 日間塩分 0% の水道水で飼育した。2007 年 11 月 28 日から 20% の海水と 0% の水道水を入れたガラス水槽 (60 cm×30 cm×36 cm) に 9 個体ずつ収容し、それぞれ海水試験区、淡水試験区として実験を開始した。飼育海水は鳥羽湾で採取した海水を水道水で希釈して用いた。72 日後の 2008 年 2 月 8 日より、両試験区の飼育水温を 20°C に調節し、海水試験区は蒸発を利用して塩分を徐々に上昇させた。65 日後の 5 月 3 日に 33% に達し、6 月 1 日の実験終了まで 33~37% に保った (29 日間)。淡水試験区は実験終了まで 0% を維持した。供試魚には採捕から実験終了まで市販の人工配合飼料 ((株) キョーリン製 ランチュウベビーゴールド) を給餌した。なお、実験期間中に各試験区で 2 個体死亡したため、耳石微量元素分析には海水試験区から 4 個体、淡水試験区から 6 個体を分析に供して線分析を行い、海水試験区の 1 個体については面分析によるストロンチウム濃度の測定も行った。

**淡水生活期と海水生活期の耳石 Sr : Ca 比の範囲の決定** 飼育実験では，環境水や餌料等の影響によって Sr : Ca 比が自然下と異なることが予想されたため，天然標本を用いて淡水生活時と海水生活時の耳石 Sr : Ca 比を求めた。解析には 2003 年 9 月 23 日と 11 月 8 日に海水域である St.3 で釣りにより採捕した 4 個体と（標準体長 223～326 mm），2003 年 7 月 16 日と 11 月 28 日に淡水域である St.2 で投網により採捕した 10 個体（標準体長 51～108 mm）を用い，EPMA を用いて耳石の縁辺部を直径 1  $\mu\text{m}$  のビームで定量分析した。1 個体あたりの分析数は海水域と淡水域で採捕した個体それぞれ 5 箇所および 3 箇所とした。

**産卵親魚の回遊履歴の推定** 2007 年 3 月 27 日から 4 月 20 日までの期間に，St.2 に産卵のために蝟集した個体を投網およびエレクトリックショックカーで 94 個体（標準体長 216～386 mm）採捕し，耳石の EPMA 分析（線分析）による耳石 Sr : Ca 比の生活史断面解析を行った。

**降海・遡上体長の耳石からの推定** 耳石 Sr : Ca 比の変動履歴からウグイの降海および遡上時の体長を推定するために耳石半径－体長関係を求めた。2002 年 12 月 10 日から 2003 年 11 月 28 日と 2007 年 3 月 27 日から 8 月 21 日の期間に加茂川水系と鳥羽湾で釣り，投網，タモ網，エレクトリックショックカーで採捕したウグイ 212 個体（標準体長 13～386 mm）を用い，耳石の最大半径を計測した。Imai et al. (2002) にしたがって，以下の 4 モデルを検証した。

$$\text{von Bertalanffy : } Lt=L_{\infty}(1-\exp(-K(t-c)))$$

$$\text{Logistic : } Lt=L_{\infty}/(1+\exp(-K(t-c)))$$



$$\text{Gompertz : } Lt=L_{\infty} \cdot \exp(-\exp(-K(t-c)))$$

$$\text{Richards : } Lt=L_{\infty} / (1+r \exp(-K(t-c)))^{1/r}$$

変数  $c$  は時間に関するパラメーター， $K$  は成長係数， $L_{\infty}$  は極限体長， $r$  は形状パラメーター， $t$  は耳石半径である。なお，耳石サイズと体長の関係は生活型による影響を受けないとして 212 個体の生活型は考慮しなかった。

パラメーターは最小二乗法により MS-Excel のソルバーを用いて検索し，モデルは赤池情報量規準 (AIC) により評価した。この耳石半径－体長関係式を用いて，生活史断面解析により耳石 Sr:Ca 比の変動がみられた点の耳石中心からの距離 (耳石半径) から，降海および遡上時の体長の逆算を試みた。そして，逆算体長の差を成長量としてみなした。

**河川で生活するウグイの年齢と体長** 河川で生活するウグイの年齢および体長を把握するため，2007 年 4 月から 2008 年 3 月の期間に毎月 1 回の頻度で，St.2 においてエレクトリックショッカーを用いてウグイを採捕した。採捕したウグイは現場で麻酔 (大日本製薬 (株) 製 FA100) を施し，1 mm 単位で体長を測定した。体長から年齢の明らかな個体はその場で放流し，判別困難な個体は標本として持ち帰り，Sakai (1995) に従い，鱗を用いて年齢査定を行った。なお，産卵期に蝟集していた親魚についてはデータから除外した。

## 結果

**飼育水の塩分による耳石 Sr:Ca 比の変動** 線分析の結果，海水試験区の 4 個体 (実験終了時の標準体長 55～82 mm) は，いずれも耳石中心付近は低い Sr:Ca 比を示し，縁辺部では上

昇する変化パターンを示した (Fig. 5)。しかし、本研究の飼育実験からは、本種の耳石 Sr : Ca 比の汽水環境での塩分との比例性ならびに耳石 Sr : Ca 比上昇の塩分閾値は不明であった。一方で、淡水試験区の 6 個体 (実験終了時の標準体長 53 ~ 70 mm) はいずれも耳石中心から縁辺部まで低い耳石 Sr : Ca 比を維持するパターンを示した (Fig. 5)。海水試験区の 1 個体を用いて行った面分析では、線分析と同様に中心付近は青色を示し、ストロンチウム濃度が低かったのに対し、縁辺に近い部分では黄緑色を示し、ストロンチウム濃度が高く、濃度分布は同心円状であった (Fig. 6)。

**淡水生活期と海水生活期の耳石 Sr : Ca 比の範囲の決定** 淡水水域と海水域で採捕したウグイの耳石縁辺部の Sr : Ca 比は、それぞれ 0.9 ~ 4.9 と 8.2 ~ 18.2 であった。既述のように、本種の耳石 Sr : Ca 比の上昇塩分閾値や、Sr : Ca 比の値と塩分との比例関係は不明なことから、淡水環境におけるおおよその上限値である 5.0 以上を示す期間を汽水も含めた海水生活期として定義した。

**産卵親魚の回遊履歴の推定** 94 個体の線分析による生活史断面解析の結果は、1) 耳石中心付近は 1 ~ 4 程度の低い Sr : Ca 比を示し、その後上昇して 8 ~ 12 程度の高い値を示すパターン (Fig. 7A)、2) 耳石中心付近は低い Sr : Ca 比を示し、その後何度か 5.0 以上の高い値と 5.0 未満の低い値を繰り返し、最終的に高い値を示すパターン (Fig. 7B)、3) 耳石中心から縁辺まで一貫して 1 ~ 4 程度の低い Sr : Ca 比を示すパターン (Fig. 7C) の 3 つに大別された。それぞれのパターンの個体数は 79 個体、14 個体、1 個体であり、前 2 パターンの 93 個

体が降海履歴を有しているとみなされた。降海履歴を有していると判断された個体の生活史断面解析において、耳石 Sr : Ca 比が最初に 5.0 以上に上昇した部位は耳石中心から 162.50 ~ 1577.73  $\mu\text{m}$  であった (Fig. 8)。

**降海・遡上体長の推定** 耳石半径 - 体長関係の von Bertalanffy, Logistic, Gompertz, Richards のモデルは下記のようになった。

von Bertalanffy :  $L=1749.26(1 - \exp(-0.00010(t - 246.63)))$

Logistic :  $L=365.28 / (1 + \exp(-0.00254(t - 1320.04)))$

Gompertz :  $L=403.62 \cdot \exp(-\exp(-0.00140(t - 1151.36)))$

Richards :  $L=360.44 / (1 + 0.837292 \cdot \exp(-0.00236(t - 1297.89)))^{1/0.837292}$

それぞれの AIC は 3201, 2892, 2932, 2893 であり, 決定係数 ( $R^2$ ) はそれぞれ 0.9763, 0.9837, 0.9821, 0.9837 であった。AIC より Logistic モデルを採用した (Fig. 9)。耳石 Sr : Ca 比が 5.0 を超えて上昇した部位は中心から 162.50 ~ 1577.73  $\mu\text{m}$  であり, それぞれの個体で逆算体長を求めた結果, 降海体長は最小個体で 18 mm, 最大個体で 234 mm と推定された (Fig. 10)。また, 降海体長の頻度分布は 20 ~ 30 mm と 40 ~ 50 mm 区間にそれぞれモードがあり, その後 150 ~ 160 mm 区間まで漸減した後, 221 mm と 234 mm という突出した大型の 2 個体が認められた。上述の 2) 耳石中心付近は低い Sr : Ca 比を示し, その後何度か 5.0 以上の高い値と 5.0 未満の低い値を繰り返し, 最終的に高い値を示した 14 個体 (Fig. 7B) のうち, 降海後再び耳石 Sr : Ca 比が 5.0 未満に低下した回数は 13 個体で 1 回, 1 個体で 2 回であった。降海後の 1 回の淡水生活での成長量は  $27.9 \pm 14.2$  mm (平均  $\pm$  SD) であり Fig. 11 の頻

度分布を示した。

**淡水生活期間と成熟体長との関係** 初回降海時の体長，その後の淡水生活期における成長量，それら両方を合算した生活史の全期間にわたる淡水域での成長量と採捕時の産卵蟯集個体の体長との関係をそれぞれ Figs. 12~14 に示した。それらの関係は，全てやや負の関係を示したが，どの関係も回帰分析において有意性はみられなかった（対初回降海時の体長， $t = -1.57$ ,  $p > 0.05$ ；対降海後の淡水生活期における成長量， $t = -0.51$ ,  $p > 0.05$ ；对生活史の全期間にわたる淡水域での成長量， $t = -1.93$ ,  $p > 0.05$ ）。

**河川で生活するウグイの年齢と体長** 712 個体が採捕され，これらは全て当歳魚（608 個体，13~100 mm）あるいは 1 歳魚（108 個体，26~132 mm）と判断された。

## 考察

礫石を用いた耳石半径－体長関係で最適と考えられた Logistic モデルの決定係数は 0.9837 と，ウグイの耳石半径－体長関係をよく表していることから，中心からの距離からその時の体長を逆算するために，この Logistic 式を使用して問題ないと考えられる。また，Imai et al. (2002) はウケクチウグイの星状石の耳石高と体長との関係は Logistic と同様にシグモイドモデルである Gompertz モデルで表せるとしている。これらから，ウグイ属の体サイズと耳石サイズとの関係は一般的にシグモイド型と考えられる。

既往知見では，ウグイ属の回遊型の推定のための耳石微量

元素分析には星状石が用いられているが，星状石は礫石に比べて破損しやすく，淡水生活時と海水生活時での耳石 Sr : Ca 比の変動幅が小さく降海による変動の検出が容易でないことから (Sakai and Imai, 2005)，本研究では礫石を用いた。

海水で飼育した個体の耳石 Sr : Ca 比は明らかに上昇し，また淡水で飼育した個体の耳石 Sr : Ca 比と大きく異なっていたことから，ウグイの耳石 Sr : Ca 比は海水生活期には上昇し，回遊履歴の推定に使用できると考えられる。しかしながら，飼育水の塩分を徐々に上昇させていったにも関わらず，Sr : Ca 比は急激な上昇を示した。この要因には，ある一定の塩分を超えると耳石への Sr の取り込みが行われる可能性が考えられる。また，ストロンチウム濃度の高い部位は同心円状に分布しており，耳石中心から縁辺までを線分析することによって，ウグイの生活史を追って解析でき，最大半径と異なる線上での分析結果を最大半径に換算しても問題ないと考えられる。

河川で産卵のために集まっていたウグイの 98.9% が降海履歴を持っていたことから，加茂川水系のウグイはほとんどが海水生活を行うと考えられる。鳥羽湾では降海型ウグイと考えられるウグイ属がごく普通にみられるという記述はあるものの (片岡・富田, 1981)，太平洋側の降海型の分布域が仙台湾以北であるという記述や (倉若, 1992)，北方ほど降海型が多いという記述から (酒井, 2001)，ウグイの分布域で比較的南方に位置する加茂川のウグイの降海比率は低いと予想されたが，今回の結果はその予想とは大きく異なるものとなった。耳石中心付近では低かった耳石 Sr : Ca 比が 5.0 以上に上昇する時点での逆算体長は，18～234 mm と推定された。降海体長は 18～152 mm の集団とそれから外れた 221 mm と 234 mm で

あり，河川内の調査では産卵期を除いてこれらの大型の個体は確認できなかつたことから，多くの個体が 18～152 mm で降海するものと考えられる。河川に生息するウグイの年齢と体長の関係から，体長 18～152 mm のウグイは当歳魚および 1 歳魚と考えられ，ウグイは主に生まれた年から翌年に降海すると考えられる。

今回使用した個体はすべて産卵場である淡水域で採捕したにもかかわらず，耳石縁辺の Sr:Ca 比は高い値を示した。Arai et al. (2003a, b) はイトヨ *Gasterosteus aculeatus* において同様の現象を報告しており，これは遡上後間もないためと考察している。本節の結果も同様に遡上後間もないことが原因と考えられ，採捕時の野外観察の結果からも産卵遡上から産卵終了まではの期間が数日間と短かつたことから，加茂川においてウグイは淡水域への遡上後速やかに産卵すると考えられる。

北海道では一度海域に降海した個体が再び河川に遡上する越冬回遊が存在し (Sakai, 1995)，新潟県の河川では秋季に河川に遡上してくることが知られている (Katano et al., 2010)。本節においても降海後再び淡水域で生活したと考えられる低い耳石 Sr:Ca 比を示す個体が確認された。これらの個体の降海後の再度の淡水生活期での成長は平均 27.9 mm であり，最大 63.0 mm であった。奈良県吉野川における河川でのウグイの年間成長量は，年齢によっても異なるが 18～49 mm であることから (水野・御勢, 1993)，本研究において降海後，再び淡水域に遡上した個体は，数か月から 1 年以上を淡水域で生活したものと推察される。

降海体長，降海後の淡水域での成長量，生活史の全期間にわたる淡水域での成長量と採捕時の産卵蛸集個体の体長との関

係はそれぞれすべて有意ではなかった。しかしながら，生活史の全期間にわたる淡水域での成長量と採捕時の産卵蟯集個体の体長との関係はやや負に相関した。このことは淡水域での成長が小さいほど産卵期の体長が大きくなる傾向があることを示している。ウグイの降海型は河川残留型よりも大型であるとされおり（中村，1969），本河川でもウグイは降海し海域で成長することで大型化できると考えられる。一方でこのような淡水生活期における成長の大小がどのような要因によって生じるのかは明らかではなく，今後の課題である。

本節において，耳石微量元素分析と耳石半径－体長関係を組み合わせることにより，ウグイの回遊履歴を明らかにすることができた。アユなどでは耳石 Sr : Ca 比の変化を耳石日周輪と対応させることにより遡上日や遡上日齢を推定することができるが（Otake and Uchida, 1998；大竹ほか，1999；間野ほか，2014），ウグイのように日周輪の存在が証明されておらず，大型個体の耳石では微細輪紋が不明瞭になる魚種においても，この方法で回遊履歴の推定が可能であると考えられる。本節では，三重県加茂川のウグイにおいて降海率，降海体長，遡上時期を明らかにできた。降海時期などのさらなる回遊生態の詳細を明らかにするためには，河川や河口域での採捕調査などの異なる調査を組み合わせる必要がある。

## 第 2 節 降海時期の推定

前節では三重県加茂川においてウグイ産卵親魚の大部分が降海履歴を持つことを明らかにし、本種の年齢やその体長分布から、当歳もしくは 1 歳で降海すると推定したが、詳細な降海時期については不明である。Sakai (1995) は北海道の鵜川において本種の体長頻度分布の経時変化から 2 歳の 6 月に降海するとしているが、鵜川ではウグイが冬季に河川に遡上する越冬回遊が報告されている (Sakai, 1995)。また、新潟県において小河川である徳合川、濁澄川と山王川でウグイが 10 月に海から河川に遡上することが報告されている (Katano et al., 2010)。加えて加茂川で産卵蝟集していたウグイは、耳石微量元素分析からは降海後産卵までの間に、複数の淡水生活期を持っている個体がいると推定された。このようにウグイは複数の生活型を持つだけでなく、降海型の中にもその回遊生態に地域性があり、不明な点が多い。

そこで本節では、三重県加茂川におけるウグイの降海時期を明らかにすることを目的として、本種の産卵場である河川中流域とその下流の汽水域で定量的な採捕調査を行った。

### 材料および方法

**調査地** 前節と同じく加茂川とその支流の河内川を調査地とした (Fig. 15)。St. 1 は支流の河内川に設定した定点で、加茂川合流点から約 2 km 上流までの区間 (淡水域) とし、川幅は約 10 m である。兩岸の大部分は護岸されており、その中を水が蛇行して流れている。底質は砂利から礫が主で、河岸には抽水植物が生えており、約 20~30 m ごとに瀬と淵が連続して



いる。淵の水深は最大で約 150 cm, 瀬の水深は最大で約 50 cm である。この定点では, 便宜上 30~50 m の 8 つの区間に分割して調査を行った。加茂川水系において本種の産卵場は St.1 に多く形成されることが著者らの事前調査で明らかとなっており, 本節の調査を行った 2007 年は 3 月 27 日からと 4 月 18 日からの間に産卵を数回確認した。St.2 は St.1 の下流の加茂川に設定した定点で, 上述の堰堤の下流約 30 m 地点から約 50 m の区間 (汽水域) とした。潮汐の影響を受け, 川幅は約 50 m である。両岸は護岸されている。区間内の河床は基本的になだらかであるが, 一部に凹凸があり, 満潮時には河床全域が流路となるが, 干潮時には河床の一部が州となって干出し, 最大水深 200 cm 程度の淵とそこから流れ出す幅 10~20 m, 水深 50 cm 程度の瀬で構成されている。抽水植物は存在しない。調査は主に干潮時に行った。なお, 光学式屈折計 ((株) アタゴ製 S-100) を用いて測定した調査時の塩分は 0~10 % であった。

**降海時期の推定** 加茂川におけるウグイの降海時期を推定するため, 産卵場である St.1 と, その下流に位置し産卵場ではない St.2 においてタモ網 (目合 2 mm) と投網 (目合 12 mm) を用いた採捕調査を行った。期間は 2007 年 4 月から 2008 年 3 月で, そのうち 6 月から 8 月には上旬と下旬の毎月 2 回, その他の期間には毎月 1 回調査を行った。採捕した個体は現場で FA100 (大日本製薬 (株)) を用いて麻酔を施し, 1 mm 単位で標準体長を測定した。St.1 は便宜上 8 つに分割した区間ごとに, 体長から当歳魚もしくは 1 歳魚に分類し, それぞれ最大 10 個体を無作為に選び体長を測定した。年齢を判断できなかった個体は氷蔵して研究室に持ち帰り, Sakai (1995) に

従い鱗を用いて年齢査定を行い、それ以外はその場で放流した。なお、4月から6月上旬までに採捕した孵化後間もない当歳魚については、体長が著しく小さいことから、一部の個体を環境水で70%程度に希釈したエタノール水溶液中に保存して研究室に持ち帰り、体長を測定した。St.2で採捕した個体については全て氷蔵して研究室に持ち帰り、耳石を摘出してEPMAの線分析による生活史断面解析を行い、降海後の履歴を推定した。前節に従い線分析における耳石Sr:Ca比が5以上の範囲を海水生活期と判断した。便宜上、この海水生活期に相当する部位が耳石縁辺から100 μm未満である個体を降海直後個体と判断した。その後、降海点の耳石中心からの距離から、前節の耳石半径-体長関係式を用いて、降海時の推定体長を逆算した。また、St.1で採捕した個体と同様に、採捕時の体長から年齢を判断したが、判断できない個体についてはSakai (1995)に従い、鱗を用いて年齢査定を行った。

調査漁具ごとに採捕個体数を調査時間で除して単位時間(分)あたりの採捕個体数(CPUE)を算出し、St.1とSt.2の増減を比較した。St.2における1分あたり採捕個体数の算出には上記の耳石微量元素分析による降海直後個体を用いた。上述のようにSt.1とSt.2の間には河川景観に大きな差異があるため、両地点間での1分あたりの採捕個体数の直接的な比較は行わず、地点内での増減の比較から降海時期を推定した。同一地点内でのそれ以外の調査時の環境は概ね安定しており、極力、投網回数や調査場所が等しくなるよう努めたが、St.1における12月のデータは著しい濁水で平時と大きく環境が異なったため除外した。また、産卵期に蝟集していた親魚についてもデータから除外した。

耳石微量元素分析 前節と同様に，供試魚は標準体長と体重を測定したのち，耳石（礫石）を摘出して耳石微量元素分析の線分析を実施した。

## 結果

調査期間中，St.1（淡水域）では，産卵のために蝟集していた個体以外に当歳魚と1歳魚が採捕された。当歳魚はタモ網により2529個体（標準体長11～68 mm），投網により164個体（標準体長16～62 mm）が採捕され，1歳魚はタモ網により5個体（標準体長29～84 mm），投網により23個体（標準体長40～88 mm）が採捕された。St.2（汽水域）においても，当歳魚および1歳魚のみが採捕された。当歳魚はタモ網により10個体（標準体長12～19 mm），投網により4個体（標準体長48～79 mm）が採捕され，1歳魚はタモ網では採捕できなかったが，投網により25個体（標準体長81～123 mm）が採捕された。

St.2で採捕されたウグイ当歳魚と1歳魚について耳石微量元素分析による生活史断面解析を行ったところ，耳石の破損により分析できなかった4個体を除く全ての個体において，耳石中心付近は5以下の低いSr:Ca比を示した。当歳魚では縁辺部まで一貫して低いSr:Ca比を示す個体と中心から98～566 μmで5以上に上昇する個体がみられた（Fig. 16）。一方で，1歳魚は耳石中心から239～974 μmでSr:Ca比が5以上に上昇した（Fig. 17）。したがって，これらの個体は全て淡水域で孵化し，一定期間成長したのち降海したと考えられた。また，St.2で採捕した39個体の年齢，標準体長，耳石半径，耳石中心から降海点までの距離，降海後の耳石縁辺成長量，

降海時の推定体長を Table 2 に示した。当歳魚 14 個体のうちの 6 個体および 1 歳魚 25 個体のうちの 6 個体が降海直後個体と判断された。なお、耳石の破損により耳石微量元素分析を行うことができなかった 4 個体中 2 個体は、同日に採捕された同年齢魚が降海直後個体であったため、同様に降海直後個体とみなした。これにより、最終的に当歳魚の降海直後個体は 14 個体中 8 個体とした。これらの降海直後個体の体長範囲は 12~106 mm であり、頻度分布をみると 10~20 mm の区間にモードが認められた (Fig. 18)。耳石 Sr:Ca 比が 5 以上に上昇した降海時以降、再び 5 未満の値をとる個体が存在した。当歳魚では降海直後でないと判断された 4 個体のうち 1 個体で、1 歳魚では降海直後ではないと判断された 19 個体のうち 4 個体で降海後の耳石 Sr:Ca 比が連続的に 5 未満を示した。

各個体の線分析上の降海点から耳石縁辺までの距離の耳石径に対する百分率 (降海後縁辺成長率) の分布は Fig. 19 のようになった。当歳魚については、降海後縁辺成長率の範囲は 0~55% で、10% 未満の個体が最も多く、右下がりの分布を示した。一方で、1 歳魚については、降海後縁辺成長率の範囲は 1~79% で 10% 未満の個体が最も多く、右下がりの分布を示したが、40% 台の個体も多かった。当歳魚では降海後縁辺成長率 20% 未満の全個体、1 歳魚では 10% 未満の全個体を降海直後とみなされた。

タモ網で採捕した当歳魚の CPUE は、St.1 において 4 月から 6 月にかけて上昇した後、7 月に急減し、それ以降は 11 月まで漸減し、翌年の 1~3 月にはほとんど採捕されなかった (Fig. 20a)。その一方で、下流の St.2 では、CPUE は 5 月に高い値を示したものの、それ以降は採捕されなかった。同様

に、投網で採捕した当歳魚の CPUE は St.1 では 6 月から上昇し始め 7 月に最大値を示し、その後漸減した。St.2 では 7 月にのみ採捕された。

1 歳魚はタモ網ではほとんど採捕されなかったため、投網により採捕した本種の CPUE の経月変化のみを示した (Fig. 20b)。St.1 での CPUE は、4 月から 5 月にかけて急上昇して最大値を示した後漸減し、7 月以降は極めて低い値で推移し、11 月以降は採捕されなくなった。St.2 では 6 月から 1 歳魚が採捕されはじめ、CPUE は 7 月に急上昇して最大値を示したが、8 月以降は採捕されなかった。

## 考察

当歳魚は春から夏にかけて産卵場である St.1 での CPUE が低下し、同時期に産卵場より下流の汽水域の St.2 に出現した。また、St.2 において当歳魚はこの時期にのみ採捕され、それらは淡水域で孵化した後に降海したことが明らかなことから、降海時期は採捕の比較的最近であると考えられた。これらのことから、St.1 における上述の CPUE の減少は、初期減耗によるものだけではなく、ウグイ当歳魚が降海行動のため St.2 に移動したためと推察され、当歳魚の降海時期は春から夏と考えられる。1 歳魚についても、当歳魚と同様に St.1 での CPUE の減少がみられた後、少し遅れて St.2 に出現した。また、St.2 で 1 歳魚が確認されたのは春から夏だけであった。このことから、当歳魚と同様に、1 歳魚の降海時期も春から夏と考えられた。また、1 歳魚の降海直後でない個体の降海推定体長は、#33, #36, #38 は 87~89 mm で、それ以外の個体は 22~78 mm であった。前者は St.2 で採捕された 1 歳魚の降海直後個体の

体長範囲（83～106 mm）に含まれ、1歳の春から夏に降海したものと推察される。後者は St.2 で採捕された当歳魚の降海直後個体の体長範囲（12～78 mm）とよく一致したことから、当歳の春から夏にかけて降海したものと推察される。

St.2 で採捕され、降海直後でないと判断された個体には、降海から採捕までの間に淡水を経験した個体が存在した。しかしながら、河川における採捕調査では、海域からウグイが淡水域に遡上したことを示す CPUE の増加はなかったことから、これらの個体は、再び堰堤を遡上したものの産卵場付近までは遡上しなかったか、他の河川に遡上した可能性がある。採捕調査は汽水域で実施したことから、このような個体が採捕される確率は高く、実際にはこのような個体の存在率は低いものと予想される。加えて、当歳魚は夏以降も CPUE は低いものの継続的に St.1 で採捕されるが、1歳魚は St.1 と St.2 でともに8月以降はほとんど採捕されず、11月以降は全く採捕されなかった。

前節で産卵蟬集していたウグイの耳石微量元素分析結果から、大部分が降海すると考えられたことから、加茂川のウグイは遅くとも1歳の秋までにはほぼ全てが降海するものと思われる。また、当歳魚と1歳魚を含めた降海体長は12～106 mmであった。降海体長については、前節で耳石微量元素分析を行い、降海点の耳石中心からの距離から体長を逆算し推定した降海推定体長18～234 mmのうち、多くの個体の降海体長であった18～152 mmとおおむね一致した。

Sakai (1995) は北海道の河川における体長頻度分布の経時変化から、ウグイが2歳の6月に降海を開始すると報告しており、当該論文の Fig.31 から降海体長は65～120 mm程度と読みとれる。本節（12～106 mm）とは降海時期は概ね一致し

たものの、降海年齢や降海体長の下限には違いがみられた。ほぼ全個体が降海する2歳魚は、採捕個体数あるいは体長頻度分布から降海を読みとれる。しかしながら、一部が降海する可能性のある当歳魚や1歳魚では降海以外の減少要因も存在し、河川での採捕調査のみから降海を検出することは難しい。特に当歳魚の降海時期は、新規加入個体が増加する時期に重なることから、河川内の降海による減少が新規加入による増加に相殺され、採捕個体数が増加する時期があり、降海を検出することが難しい。酒井（1996）は北海道で周年稚魚採集を行った結果、降海性のウグイは2歳の初夏以降に河川から姿を消したものの、1歳の初夏に降海する可能性は否定できないとしている。これらのことから、北海道でも本研究と同様に1歳以前に降海する個体が存在する可能性があると考えられる。降海年齢の差異が生じたことについては、北海道のウグイの降海体長の上限は加茂川の主な降海体長の上限と概ね同じであるにも関わらず、降海年齢が高いということから、地域間の成長速度や産卵期の違いに起因することが考えられる。このように、ウグイは地域間で変異性に富んだ回遊生態をもっていることが予想され、今後様々な地域での回遊生態を調査し、その変異を明らかにすることが必要である。

前節では加茂川において産卵期に蝟集しているウグイの耳石微量元素分析から、98.9%が降海個体であり、降海体長は18～234 mmと推定した。また、一部の個体は淡水生活と海水生活を繰り返した後、産卵期に河川淡水域に遡上した。この結果と本節の結果を総合すると、当河川のウグイは大部分が降海し、その降海時期は当歳ないし1歳の春から夏であり、海域に降海したウグイは、一部は再び淡水域で生活したのち海域に移動し、産卵期に河川淡水域に遡上すると推察された。

前節では初回の降海後再び遡上し、数か月から1年以上を淡水域で生活したと推定される個体が存在したが、本節の河川における採捕調査では、海域からウグイが淡水域に遡上したことを示す CPUE の増加はなかった。予備調査により鳥羽湾周辺の加茂川以外のオイカワの生息しない小河川では、本種の産卵が確認されていないにも関わらず、生息が確認されている河川が存在する。降海後産卵までに淡水生活期を持っていた個体は、このような他の河川に遡上し生活していたことも予想される。ウグイの耳石は輪紋が不明瞭であることから耳石微量元素分析だけでは詳細な降海時期を明らかにすることができないが、採捕調査を組み合わせることによって、詳細な降海時期について把握することができた。



### 第 3 節 遊泳性魚類の食物関係からみた降海要因

ウグイが主に生息する河川中流域には多くのコイ科魚類が生息し，多様な魚類相を形成している（西村，1980）。さらに，多くの河川では海域からアユが遡上してくるだけでなく，重要な漁獲対象種として放流もされている。Kawanabe (1959) および川那部（1960）は，ウグイ，オイカワ，カワムツなどのコイ科遊泳性魚類の食性が，アユの個体群密度によって変化することを明らかにした。すなわち，アユの遡上により河川内のアユの生息密度が上昇することで，オイカワが瀬から川岸や淵へ移動し，食性も藻類食から動物食へ変化したことを報告した。また，カワムツはオイカワが川岸や淵に移動したことによって河川中心部分の瀬に移動したが，動物食であることから瀬でのアユとの共存が可能であった。加えて，近年，野外の自然河川におけるアユやコイ科魚類との食物関係や成長に与える影響についての研究が行われてきており（Katano, 1994; 片野ほか, 2004; Katano et al., 2006; Nakagawa et al., 2012; 片野ほか, 2015），飼育環境において実験的にコイ科遊泳性魚類の相互の食物関係や成長に与える影響について詳細な研究も行われている（小川・片野, 2015; 小川・片野, 2016a, b）。特に，コイ科魚類とアユとの関係については多くの研究がなされており，オイカワやウグイはアユと同所的に存在する時はアユと共存しないときに比べて成長が低下することが明らかとなっている（Katano and Aonuma, 2001; Katano et al., 2003, 2006; Katano, 2007）。しかしながら，これらの研究は夏季および秋季におけるものであり，自然河川における春季や冬季については行われていない。そのため，河川中流域の自然河川におけるアユやコイ科魚類の相互関係に

ついて把握し，ウグイがどのような要因で降海するのかについて明らかにする必要がある。

そこで本節では，河川中流域でのアユおよび遊泳性コイ科魚類 3 種について，アユの有無に注目し，アユが遡上する前の春，遡上後の夏，産卵死後の冬における食性調査を行い，これら 4 種（ウグイ，アユ，オイカワ，カワムツ）の食物重複度を解析して，ウグイの降海要因について考察した。

## 材料と方法

**調査地** 本章第 1 節および第 2 節の調査地と同水系である加茂川支流の河内川を調査地とした（Fig. 21）。調査地点は加茂川河口から約 4.5 km 上流の淡水域で，1 蛇行区間に瀬と淵が 1 つずつ存在し，瀬から淵に波立ちながら流れ込む中流域の様相を呈しており，可児（1944）による Bb 型に相当する。川幅は約 10 m で河岸は一部コンクリート護岸されているが，河道内に土砂が堆積し，ヨシ属の植生がみられる。魚類の採捕は流程に沿っておよそ 50 m の区間で行った。河内川には遊泳性魚類としてアユ，ウグイ，オイカワ，カワムツが生息しており，漁業権が設定されていないことから魚類の放流は行われていない。このうちアユは両側回遊魚であり，調査河川での遡上期は 5 月，産卵期は 11 月から 12 月で産卵後すべての個体が死亡する。ウグイは 3 月下旬から 4 月に成魚が数日間のみ産卵遡上する（本章第 2 節）。河川で生まれたウグイはほぼ全てが降海するものの（本章第 1 節），当歳や 1 歳が春から夏にかけて降海するため，降海前の一部の幼魚が一年を通して調査地で確認される（本章第 2 節）。オイカワとカワムツは純淡水魚類であり，一年を通して調査地でみられる。

**魚類の採捕と消化管内容物解析** 魚類の採捕にはエレクトリックショッカー (Smith-Root 社製, model 12B) を用いた。採捕はアユの遡上前の 2007 年 4 月 19 日, アユの遡上後の 2007 年 6 月 28 日, アユの産卵死後の 2008 年 1 月 24 日の計 3 回行った。食性解析に用いた試料は, アユは 6 月に 24 個体, ウグイは 4 月, 6 月, 1 月にそれぞれ 4, 10, 13 個体, オイカワは 4 月, 6 月, 1 月にそれぞれ 21, 16, 20 個体, カワムツは 4 月, 6 月, 1 月にそれぞれ 14, 21, 9 個体である (Table 3)。これらの標準体長について, 6 月は, アユはオイカワおよびカワムツより有意に大きく (vs オイカワ,  $\chi^2 = 14.09$ ,  $p < 0.01$ ; vs カワムツ,  $\chi^2 = 37.91$ ,  $p < 0.01$ , Scheffe's paired comparison test), 1 月は, オイカワはウグイおよびカワムツより有意に大きかった (vs ウグイ,  $\chi^2 = 25.33$ ,  $p < 0.01$ ; vs カワムツ,  $\chi^2 = 13.26$ ,  $p < 0.01$ , Scheffe's paired comparison test)。これ以外の各調査時期における魚種間では体長に有意な差はみられなかった。また, 魚種内での調査時期間の体長の比較では, ウグイは 6 月が 1 月よりも有意に大きかったが ( $\chi^2 = 16.09$ ,  $p < 0.01$ , Scheffe's paired comparison test), オイカワとカワムツでは調査時期間で有意差は確認されなかった (オイカワ,  $\chi^2 = 5.90$ ,  $p > 0.05$ ; カワムツ,  $\chi^2 = 0.85$ ,  $p > 0.05$ , Kruskal-Wallis test)。供試魚は氷蔵して持ち帰り冷凍した。その後解凍して標準体長と体重を測定して, アユでは胃, コイ科魚類では消化管の第一屈曲部までを摘出し 10%ホルマリン水溶液で固定した。固定後, 内容物を取り出し珪藻, 緑藻, 陸生無脊椎動物, 水生無脊椎動物, 不明肉片, その他に分類し, Katano et al. (2006) に従い, 格子線枠付き界線スライドガラス上で双眼実体顕微鏡を用いて体積を求めた。

**食物重複度の解析** Nakano et al. (1999) に従い、調査時期ごとに Proportional Similarity Index (以下, PSI) を求め、魚種間での食物の重複度を解析した。PSI は次式により求めた。

$$PSI = 1 - 0.5 \sum_{i=1}^m |p_i - q_i|$$

$p_i$  は種  $p$  における食物  $i$  の比率、 $q_i$  は種  $q$  における食物  $i$  の比率、 $m$  は食物カテゴリの数である。食物カテゴリには珪藻、緑藻、陸生無脊椎動物、水生無脊椎動物、不明肉片を用いた。不明肉片は消化の程度を表すものともいえるが、動物食の程度も表していることや、4月のウグイの消化管内容物は不明肉片のみであったことから、これを除外するとウグイの食性を誤って評価することになるため、解析に含めた。PSI が 0 の時食物の重複はないのに対し、1 の時完全に重複する。

## 結果

**各魚種の食性** 各魚種における時期ごとの消化管内容物組成を Fig. 22 に示した。アユの消化管内容物は珪藻の占める割合が最も高く (平均 $\pm$ SD = 97.32 $\pm$ 9.0%)、全ての個体が摂餌しており、珪藻のみを摂餌していた個体が 24 個体中 15 個体であった。陸生無脊椎動物、水生無脊椎動物、不明肉片の占める割合はわずかであった (それぞれ、0.09 $\pm$ 0.4%、0.40 $\pm$ 0.9%、2.20 $\pm$ 9.1%)。緑藻を摂餌している個体はなく、その他が確認された個体もなかった。

ウグイの消化管内容物は、4月 は全てが不明肉片であった。6月 は珪藻、水生無脊椎動物、不明肉片が確認され (それぞれ、29.58 $\pm$ 41.8%、26.99 $\pm$ 43.1%、43.13 $\pm$ 49.6%)、緑藻と陸生無脊椎動物を摂餌している個体はなかった。1月 は珪藻、陸生無

脊椎動物，水生無脊椎動物，不明肉片が確認され（それぞれ， $39.74\pm 44.5\%$ ， $3.29\pm 11.9\%$ ， $15.38\pm 37.6\%$ ， $41.58\pm 47.2\%$ ），珪藻，不明肉片が多かった。緑藻を摂餌していた個体やその他が確認された個体はなかった。

オイカワの消化管内容物は，4月には珪藻以外の緑藻，陸生無脊椎動物，水生無脊椎動物，不明肉片が確認され（それぞれ， $11.11\pm 30.4\%$ ， $4.76\pm 21.8\%$ ， $23.58\pm 43.2\%$ ， $59.34\pm 48.3\%$ ），水生無脊椎動物，不明肉片が多かった。6月は珪藻，緑藻，陸生無脊椎動物，水生無脊椎動物，不明肉片と全てのカテゴリが確認され（それぞれ， $38.48\pm 46.2\%$ ， $18.84\pm 34.5\%$ ， $6.68\pm 24.9\%$ ， $5.08\pm 13.9\%$ ， $28.96\pm 37.0\%$ ），珪藻や不明肉片が多く，それらに次いで緑藻も多かった。1月も全てのカテゴリが確認され（それぞれ， $29.98\pm 42.2\%$ ， $12.86\pm 32.4\%$ ， $20.10\pm 41.0\%$ ， $2.78\pm 12.4\%$ ， $34.28\pm 44.2\%$ ），珪藻や不明肉片が多かった。

カワムツの消化管内容物においては全ての調査時期で緑藻が確認されず，4月は陸生無脊椎動物，水生無脊椎動物，不明肉片が確認された（それぞれ， $28.20\pm 46.3\%$ ， $43.23\pm 51.0\%$ ， $28.57\pm 46.9\%$ ）。6月と1月には珪藻も確認されたが，6月は少なく（ $1.92\pm 6.2\%$ ）他に陸生無脊椎動物，水生無脊椎動物，不明肉片が確認された（それぞれ， $33.48\pm 46.7\%$ ， $22.52\pm 40.1\%$ ， $40.93\pm 48.8\%$ ）。1月は珪藻が多く（ $41.98\pm 27.4\%$ ），他に陸生無脊椎動物，水生無脊椎動物，不明肉片が確認された（それぞれ， $4.50\pm 13.5\%$ ， $9.81\pm 19.5\%$ ， $32.40\pm 39.3\%$ ）。

**PSI** 4月のPSIはオイカワ対カワムツ，ウグイ対オイカワでそれぞれ0.58，0.60と高かったのに対し，ウグイ対カワムツでは0.29と比較的低かった（Fig. 23）。6月ではウグイ対カワムツ，ウグイ対オイカワのPSIはそれぞれ0.65，0.66と高か

ったが、オイカワ対カワムツ、アユ対オイカワ、アユ対ウグイの PSI はそれぞれ 0.44, 0.42, 0.32 と中程度であった。アユ対カワムツの PSI は 0.05 と極めて低かった。1 月はウグイ対カワムツの PSI は 0.91 と高く、またオイカワ対カワムツ、ウグイ対オイカワの PSI はそれぞれ 0.75, 0.70 であり高かった。

## 考察

三重県加茂川におけるコイ科 3 種（ウグイ、オイカワ、カワムツ）の PSI は 4 月のウグイ対カワムツを除いて一年を通して比較的高かった。これは年間を通して陸生昆虫や水生昆虫などを捕食し、夏季や冬季には珪藻を利用する傾向が、コイ科 3 種で共通していることによるものと考えられる。4 月のウグイ対カワムツでは PSI は低かったが、4 月のウグイの消化管内容物は不明肉片のみであり、これらは無脊椎動物が消化されたものと考えられることから、同時期に水生無脊椎動物や陸生無脊椎動物を捕食していたカワムツとは、実際には食物重複度はこれより高い可能性もある。これらコイ科魚類 3 種を用いた夏季の水槽実験では、接近した場合に互いに攻撃行動を行い、干渉型競争が生じることが報告されている（小川・片野，2015）。また、ウグイとオイカワを同居させた実験水槽では両種の成長率は低下したが、オイカワとウグイ相互の攻撃頻度はそれほど高くなく、両種間の食物重複度が高かったことから、両種間には同じ餌を捕食する取り合い型競争が生じ、両種は餌資源をめぐる潜在的に強い競合関係にあることも報告されている（小川・片野，2016a）。そのため、河内川においても同様な競争が生じていることが考えら

れる。本節ではコイ科 3 種のすべての組み合わせにおいて 1 月に PSI が最も高くなった。冬季におけるこれらの魚種の競合等についての知見はほとんどないが、名越ほか（1962）は冬季にオイカワは瀬からウグイやカワムツの好む淵に移動すると報告しており、本研究で冬季にオイカワ対ウグイ、カワムツの食物重複度が上昇したのは生息場所の重複が影響している可能性が考えられる。

Kawanabe (1959) は京都府の河川において観察を行い、アユの遡上により河川内のアユの生息密度が上昇することで、オイカワが瀬から川岸や淵へ移動し、食性も藻類食から動物食へ変化したことを報告している。また、カワムツはオイカワが川岸や淵に移動したことによって河川中心部分の瀬に移動し、アユと生息場所が一致することとなったが、これはアユとカワムツでは食性が異なるため可能となったとしている。本節でも、6 月のカワムツは珪藻の利用が少なく、主に陸生昆虫を利用しており、これによりアユとの PSI だけではなく、オイカワとの PSI も低下した。しかし、本節では 6 月のオイカワはアユの主食である珪藻を多く利用している一方で緑藻も利用しており、6 月に最も多く利用していた。加茂川ではオイカワは動物食に移行するのではなく緑藻も利用することで、アユとの食物重複度を低下させていると推察される。こうした食性の変化により、アユが存在する夏季の河川での共存を可能にしていると考えられる。片野ほか（2015）は、オイカワはアユと共存する河川では底生藻類を摂食する割合は低く、アユと共存しない河川では共存する河川と比べて緑藻を多く利用しているとしている。また、アユは特殊な歯列を発達させることにより、コイ科魚類が利用しにくい石面に強く付着する藍藻を利用することができ、その摂食行動により藻類群

落を藍藻に変えていることを指摘した。そして実際に胃内容物からも藍藻が確認されている。しかしながら、加茂川ではアユはほとんど珪藻を利用しており、片野ほか（2015）が指摘したアユの摂餌による藻類植生の変化は本河川では起こっていないと推察される。このような先行研究との差異は、地域差や人為的な環境改変などによる河川環境の違いによって、各魚種の生息場所や藻類相が異なったりすることで生じた可能性があり、河川や地域ごとに魚種間の相互関係を把握するためには、各魚種の生息環境や藻類相を考慮した解析が必要である。

新潟県の河川におけるアユや降海型ウグイを含む魚類の食物関係について、アユとウグイの間に激しい競争が存在することが示唆されており、アユとウグイの個体密度に負の相関があることやウグイの成長にはアユの個体密度と負の相関があることも示されている（Katano et al., 2010）。サケ科魚類では種間競争は個体密度や成長に影響するため、結果的に生活型選択にも影響すると考えられている（森田・森田，2007）。タイセイヨウサケでは同所的に生息する競合種の個体密度が著しく減少した年に、河川残留型が増えたことが知られている（Letcher and Terrick, 1998）。このことから、加茂川のウグイは他魚種との食物重複が、ほとんどが降海するという生活史に影響を与えている可能性が考えられ、高浸透圧環境に対する調節能力があるウグイは他のコイ科魚類やアユとの種間相互作用を回避するために、海域に生息場所を変化させたと推察された。



## 第 2 章 琵琶湖における降湖型の回遊要因の推定

第 1 章では三重県加茂川における降海型ウグイの降海要因について調べたところ、河川内での他のコイ科魚類やアユとの食物の重複がウグイの降海要因に重要な影響を与えている可能性が考えられた。高浸透圧環境に対する調節能力があるウグイは他のコイ科魚類やアユとの種間競争を回避するために海域に生息場所を変化させたと推察された。一方で、浸透圧調節機構を変化させる必要がない川と湖での回遊においては、ウグイだけではなくハス *Opsariichthys uncirostris* やホンモロコ *Gnathopogon caerulescens* など他のコイ科魚類でも湖とその流入河川とを回遊しているものがある。これは異なる塩分の水域間を回遊するものではない非通し回遊である。琵琶湖水系では、ほとんどのウグイは降湖型であり、河川残留型は安曇川と石田川の 2 河川の上流部にのみ分布している（前畑，2006a, b）。降湖型は春に流入河川に遡上することが知られているが（金尾ほか，2002），その回遊パターンについてはほとんどわかっていない。降湖型は一般的には流入河川で産卵すると考えられており（金尾ほか，2002），湖岸で産卵する可能性もあるが，報告例がなく稀であると考えられる。そこで，三重県加茂川と同じ中部日本に位置する琵琶湖において，琵琶湖およびその流入河川における降湖型の回遊生態の把握を行い，回遊要因について考察した。

## 第 1 節 降湖型の回遊生態の推定

第 1 章では、ウグイの回遊履歴を耳石微量分析と採捕調査により推定した。耳石微量元素分析は淡水と海水間での移動については検出可能であるが、淡水内での水域移動には使用することができない。一方で、動物の移動を把握するための手法として、窒素・炭素安定同位体比 ( $\delta^{15}\text{N}$  および  $\delta^{13}\text{C}$ ) が知られている (Hobson, 1999)。これは動物の組織中の安定同位体比が食物の安定同位体比を反映することを利用して (DeNiro and Epstein, 1978, 1981)、異なる生態系間での餌生物の安定同位体比の違いにより移動を明らかにするものである。この手法は魚類においても利用されており、例えば、本章の調査地である琵琶湖水系では同じ栄養段階における生物中の  $\delta^{15}\text{N}$  は流入河川より湖内の方が高いことが知られていることから (Yamada et al., 1996)、Maruyama et al. (2001) は  $\delta^{15}\text{N}$  の値の違いに基づいて、トウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR の琵琶湖と流入河川間の移動を明らかにしている。さらに Ito et al. (2015) は産卵されたアユの卵の  $\delta^{15}\text{N}$  の分析により親のアユが河川に遡上したオオアユか、琵琶湖で生活したコアユかを判別できることを示した。このようなことから、第 1 章第 2 節で耳石微量元素分析と採捕調査によりウグイの降海時期を把握したように、窒素・炭素安定同位体比と採捕調査により、湖と流入河川との回遊を把握できるものと考えた。

そこで本節では、採捕調査における単位努力量当たりの採捕量 (CPUE) と窒素・炭素安定同位体比分析を用いて、琵琶湖と流入河川間での回遊について考察した。

## 材料と方法

**調査地** 琵琶湖流入河川である滋賀県石田川（流程 17 km）では、多くの降湖型ウグイの親魚が 3 月下旬から 4 月にかけて産卵のため湖から流入河川に遡上することが著者の予備調査により把握されている。そこで、本節における調査地を石田川および付近の琵琶湖沿岸とした（Fig. 24）。予備調査により親魚の遡上は河口から 6.2 km 上流の堰堤まで達し、産卵場は河口からその堰堤までの間で確認されている。そのため、調査地点はその堰堤より下流に設定した。なお、石田川河口部は、水深が深く流速の弱い場所がないため、琵琶湖からの湖水の逆流はなく、水流による受動的な琵琶湖からの魚類の移動はない。ウグイは河口からそれぞれ 4.7, 3.7, 2.5, 1.4 km 上流の河川下流部の 4 つの地点（St.1~4）と河口近くの琵琶湖岸（St.5）で採捕した。河川のそれぞれの調査地点は瀬と淵を含んだおよそ 30 m の範囲とした。地点間にはいくつかの堰堤があるが、魚道が設置されており、魚類の遡上に影響はない。

**標本採集** 当歳魚とそれ以上の年齢は体長（SL）の頻度分布に基づいて識別した。当歳魚の単位努力量当たりの採捕数（CPUE）調査は 2011 年 4 月から 2013 年 3 月までの日中に投網（目合い 6 mm）とタモ網（目合い 1 mm）を用いて実施した。投網とタモ網はそれぞれ瀬の流心部の遊泳魚と河岸近くの小さな個体を採るのに効果的であるとされる。投網は各地点の瀬付近において 4 から 8 回（おおむね 7 回）実施した。タモ網は河岸に沿って 2 から 5 分（おおむね 5 分）実施した。St.5 では、投網はおよそ 80 cm の水深で実施し、タモ網は湖

岸に沿って実施した。当歳魚の CPUE は投網回数（投網）あたりの採捕個体数ないしは採捕時間あたりの採捕個体数（タモ網）を計算した。採捕したウグイの体長を記録し、2012年9月と10月（秋季の試料として合わせて解析）に採捕した一部の個体は安定同位体比分析に供した。

**安定同位体比分析** 下流域の秋季の遡上を明らかにするため、秋季に採捕した個体（9月の19個体と10月の14個体）の体側筋を切り出して分析に供した（Table 4）。試料は60°Cで48時間乾燥させた。脱脂処理は $\delta^{15}\text{N}$ の値に影響を与えることから実施しなかった（Sotiropoulos et al., 2004）。 $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ は龍谷大学先端理工学部所有の元素分析計（Thermo Fisher Scientific 製 EA 1112）とコンフロ（同社製 Conflo IV）によって接続した質量分析計（Delta V Advantage, 同社）を用いて測定した。アラニンを用いたワーキングスタンダードとして用い、測定値を補正した。 $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ は次式のとおり標準資料からの相対偏差値で示した。

$$\delta^{15}\text{N} \text{ or } \delta^{13}\text{C} = (R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1) \times 1000 (\text{‰})$$

ただし、 $R_{\text{sample}}$ は測定試料の $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ もしくは $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ である。 $R_{\text{standard}}$ は大気中の $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ もしくはベレムナイト（VPDB）の $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ である。 $\delta^{15}\text{N}$ および $\delta^{13}\text{C}$ の分析誤差範囲は $\pm 0.3\text{‰}$ 未満であった。

**餌生物の寄与率の計算** 琵琶湖沿岸のウグイが捕食していると考えられる動物プランクトンと底生昆虫の窒素・炭素同位体比の文献値を用いて、St.5で採捕したウグイに対するそれらの餌生物の寄与率を求めた。解析にはR ver. 4.2.2（R Core Team, 2022）のライブラリ `simmr` を用いた。餌生物の値は先

行研究における St.5 に近い琵琶湖沿岸の動物プランクトンの  $\delta^{15}\text{N}$  と  $\delta^{13}\text{C}$  のそれぞれ約 9~13‰, -23‰と (Yamada et al., 1998; Fig. 5 と 6 参照), 底生昆虫の  $\delta^{15}\text{N}$  と  $\delta^{13}\text{C}$  のそれぞれ約 7.7‰と -13.7‰を用いた (Maruyama et al., 2001)。また, 一般的に, 被食者-捕食者間の濃縮係数は  $\delta^{15}\text{N}$  で  $3.4 \pm 1.1\%$  (平均  $\pm$  SD) (DeNiro and Epstein, 1981; Minagawa and Wada, 1984; Cabana and Rasmussen, 1994),  $\delta^{13}\text{C}$  で約  $1.0 \pm 1.1\%$  と考えられている (DeNiro and Epstein, 1978; Rau et al., 1983)。St.1 および 2 のウグイに対する餌生物の寄与率は, 想定される餌生物のうち河川の底生昆虫の値しか存在しなかったため, 寄与率は計算しなかった。

## 結果

**採捕調査による CPUE の変化** 2011 年 4 月から 2012 年 3 月にかけて, タモ網と投網で当歳魚 (YOY) 442 個体 (タモ網 293 個体, 投網 149 個体) を含む合計 525 個体のウグイが採捕された。また, 2012 年 4 月から 2013 年 3 月にかけて, タモ網と投網で当歳魚 640 個体 (タモ網 489 個体, 投網 151 個体) を含む合計 683 個体のウグイが採捕された。採捕されたウグイの体長頻度分布を Figs. 25, 26 に示した。当歳魚は 2011 年と 2012 年のいずれも 5 月から採捕された。1 歳魚以上の幼魚および成魚は体長の違いで当歳魚と区別され, 4 月から 7 月にかけて少数個体が採捕された。

St.1~5 におけるタモ網による CPUE は両年とも 5 月から 7 月にピークを示し, その後徐々に減少した (Fig. 27)。St.1 と 2 では 2012 年 1 月に小さなピークがみられた。St.1 では, CPUE は 2013 年 2 月から 3 月に増加し, St.2 では 2012 年 11

月に小さなピークがみられた。投網による CPUE は、2011 年はすべての地点において 7 月から 8 月にピークを示し、その後急速に低下した。2 回目のピークは 10 月と 11 月に St.3~5 でみられた。2012 年は、St.1,3~5 で 9 月にピークがみられ、その後急速に低下した。St.2 では 8 月と 10 月にピークがみられ、St.5 では 7 月に小さなピークがみられた。

St.1~5 の当歳魚の平均体長は、2011 年は 5 月から 8 月に徐々に増加し、9 月以降は停滞した (Fig. 28)。2012 年は当歳魚の体長は、St.5 では 5 月から 8 月にかけて、St.1~4 では 9 月まで増加した。

**安定同位体比分析** 各地点で採捕された当歳魚の  $\delta^{15}\text{N}$  および  $\delta^{13}\text{C}$  の平均値と標準偏差を Fig. 29 に、 $\delta^{15}\text{N}$  の定点間の比較および統計検定結果を Fig. 30 に示した。St.1 ( $n = 6$ ) と St.2 ( $n = 5$ ) における  $\delta^{15}\text{N}$  と  $\delta^{13}\text{C}$  の値は 5 地点の結果の中では比較的類似し、両地点の  $\delta^{15}\text{N}$  と  $\delta^{13}\text{C}$  とともに St.5 ( $n = 4$ ) と比較して有意に低かった ( $\delta^{15}\text{N}$ : St.1 vs 5,  $\chi^2 = 18.67$ ,  $p < 0.01$ , St.2 vs 5,  $\chi^2 = 10.30$ ,  $p < 0.05$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ : St.1 vs 5,  $\chi^2 = 8.59$ ,  $p < 0.05$ ; St.2 vs 5,  $\chi^2 = 8.50$ ,  $p < 0.05$ , Scheffe's paired comparison test)。St.3 は 1 個体のみ分析であったが、 $\delta^{15}\text{N}$  と  $\delta^{13}\text{C}$  は St.4 と St.5 の中間的な値を示した。St.4 ( $n = 17$ ) では、 $\delta^{15}\text{N}$  と  $\delta^{13}\text{C}$  は上流 (St.1 と St.2) や湖岸 (St.5) で採捕された個体の安定同位体比と同様な値を示す個体が存在し多様であったが、St.4 の  $\delta^{15}\text{N}$  は St.1 と比較して有意に高かった ( $\chi^2 = 12.80$ ,  $p < 0.01$ , Scheffe's paired comparison test)。全個体の  $\delta^{15}\text{N}$  と  $\delta^{13}\text{C}$  の間 ( $r_s = 0.737$ ,  $n = 33$ ,  $p < 0.01$ , Spearman's correlation coefficient) と、 $\delta^{15}\text{N}$  と体長の間 (Fig. 31,  $r_s = 0.662$ ,  $n = 33$ ,  $p < 0.01$ , Spearman's correlation coefficient) に有意な相

関がみられた。

**寄与率** 琵琶湖沿岸 (St.5) で採捕されたウグイに対する琵琶湖沿岸の動物プランクトンと、底生昆虫の寄与率は、それぞれ 35.5% と 64.5% と推定された。

### 考察

ウグイ当歳魚は産卵期 (3月下旬から4月) の後の5月から7月に流入河川や河口近くの湖岸で採捕されたが、その後、当歳魚のCPUEは急速に減少した (Fig. 27)。5月と7月初めのSt.5 (湖岸の地点) で採捕された個体の体長は10~28 mm であり (Fig. 28), ウグイは孵化後十数日は産卵床の砂礫の間に留まり、産卵床からの浮上時の体長は11.3 mm と報告されていることから (中村, 1969), St.5 で採捕された個体は石田川とその周辺河川から孵化後すみやかに降湖したものと考えられる。湖岸で産卵した個体である可能性も考えられるが、琵琶湖では魚類についての調査研究が盛んに行われてきたにも関わらず、琵琶湖におけるウグイの湖岸産卵についての報告は存在しないことからその可能性は低い。St.5 (湖岸の地点) のCPUEは7月に減少したことから、その後ウグイは沖合に移動したものと推察される。このことから、石田川においてウグイ当歳魚はほとんどが降湖し、琵琶湖の豊富な餌生物を利用しているものと推察される。琵琶湖でのウグイ幼魚の主要な食物はヨコエビ属や動物プランクトンであることが知られており (滋賀県水産試験場, 1942), 琵琶湖沖合での動物プランクトン量は6月中旬から増加し11月初旬まで高位の状態が維持される (牧, 1964; Yoshida et al., 2001)。また三重

県加茂川の通し回遊型のウグイは当歳から1歳の体長が12～106 mm または18～152 mm で降海すると推定されたことから（第1章第1節，2節），本節における琵琶湖における降湖体長10～28 mm は三重県の個体群と比較して体長は狭く小さかった。

秋季に調査地点の下流部である St.3 や St.4 で CPUE が著しく増加した。この地点でのウグイの CPUE は8月には降湖によりいったん減少していたことから，秋季の CPUE の上昇は他の場所からのウグイの移動により生じたことが推察される。そこで河川下流域で増加した個体の由来を調査するため，河川上流や琵琶湖沿岸でのウグイの安定同位体比を把握した。琵琶湖沿岸部の St.5 で採捕したウグイの  $\delta^{15}\text{N}$  と  $\delta^{13}\text{C}$  は上流部の調査地点と比較して高かった。琵琶湖でのウグイ幼魚の主な食物はヨコエビ属や動物プランクトンであり（滋賀県水産試験場，1942），河川での主な食物は底生昆虫である（Kawanabe, 1959）。本節により計算された寄与率は，動物プランクトンが35.5%，底生昆虫が64.5%と推定され，これらの餌生物を捕食した結果，沿岸のウグイの安定同位体比は上流に比べて高い値を示したと考えられた。一方で，上流部のウグイ（St.1～2）の餌生物の  $\delta^{15}\text{N}$  と  $\delta^{13}\text{C}$  はそれぞれ約4‰と-24‰と想定される。石田川と同様に琵琶湖西部の流入河川である安曇川の河口より9 km 上流地点における底生昆虫の  $\delta^{15}\text{N}$  と  $\delta^{13}\text{C}$  は，それぞれ4.4‰と-21.8‰であったことから（Maruyama et al., 2001），上流部のウグイは河川の底生昆虫を捕食した結果，琵琶湖沿岸に比べて低い安定同位体比を示したと考えられる。しかしながら，炭素同位体比については推定される餌生物の値より底生昆虫の値が高いことから，上流部のウグイは落下陸生昆虫などの他の餌も利用した可能性



が推測される。

$\delta^{15}\text{N}$  とウグイの体長に相関関係がみられたが (Fig. 31), 魚類の体長が大きくなるほど  $\delta^{15}\text{N}$  が大きくなる現象は成長に伴いより高次の食物を捕食できるようになることや移動により異なる餌生物を捕食したため生じると考えられている (Vinagre et al., 2011)。本節で採捕されたウグイの  $\delta^{15}\text{N}$  の個体差は最大で 8.3‰あり, 同一場所で食性を変化させたために生じたとするならば劇的な食性の変化が起きたことになる。河川でのウグイの主な食物は底生昆虫であるが (Kawanabe, 1959), 大型のウグイはルアーにも掛かり (酒井, 2001), サケ稚魚も捕食することが知られている (久保, 1946)。本研究で分析した個体は 78 mm 以下の幼魚であり, 強い魚食性に移行したとは考えにくい。また, 水谷 (1976) は 10 月に姉川で採捕した 1 個体のウグイがアユの卵や仔魚を捕食していたと報告しており, コアユ (湖から遡上したアユ) の  $\delta^{15}\text{N}$  は 12.6‰であったとの報告がある (Ito et al., 2015)。しかしながら, Guelinckx et al., (2007) はハゼ科魚類を飼育し, 筋肉の  $\delta^{15}\text{N}$  の半更新時間は 28 日であることとしていることから, 秋季に St.4 に現れたウグイがアユを捕食したことにより直ちに  $\delta^{15}\text{N}$  が約 14‰まで上昇したとは考えにくい。これらのことから, 本節におけるウグイの  $\delta^{15}\text{N}$  の違いは生息場所の餌生物の  $\delta^{15}\text{N}$  の差を反映したものであると判断し, St.4 におけるウグイの過去の生息場所推定に安定同位体比分析が使用できると考えた。

2011 年と 2012 年の 9 月から 10 月に St.3~5 の CPUE は増加した (Fig. 27)。しかしながら, 同時期における St.4 の  $\delta^{15}\text{N}$  の値は St.1 と St.2 だけではなく St.5 とも同様な値をとり, さまじまであった (Fig. 30)。このことから, St.4 の個体は上流

から降下してきた個体と琵琶湖沿岸から遡上してきた個体の両方が含まれていると考えられる。また、St.3 については、分析個体は 1 個体であるが St.4 より上流に位置しているにも関わらず安定同位体比は St.5 と 4 の中間的な値を示したことから、琵琶湖から遡上してきた個体と考えられる。したがって、湖に降湖した個体の一部は秋に流入河川に遡上すると考えられる。

流入河川に秋季にウグイが遡上した要因について、琵琶湖流入河川である姉川下流では、10 月にウグイがアユの卵や仔魚を捕食していたという報告もあり（水谷，1976），これが流入河川に遡上する理由の可能性も考えられるが、この点については今回十分に明らかにすることはできなかった。また、12 月から 3 月の間は河川下流でウグイが採捕されなかったことから、冬季には琵琶湖に再び降湖すると推察される。

新潟県の 3 河川では、通し回遊型のウグイの河川下流域での個体群密度は海からの遡上により 10 月が高く（Katano et al., 2010），本節の結果はこれと類似している。Katano et al. (2010) はアユとウグイの個体群密度には負の相関があるとしており、実験池においてウグイの成長はアユから攻撃を受け負の影響を受けると報告している（Katano et al., 2003）。また、縄張りアユは近づいたウグイを時々攻撃して、ウグイの摂餌戦略を変化させることも知られている（Katano et al., 2003, 2004; Katano, 2007）。琵琶湖における近年のアユの産卵期は 9 月であり（藤岡ほか，2020），アユは産卵後死亡することから、本節における 9 月および 10 月の調査時には流入河川内でのその密度は低下していたと考えられ、琵琶湖におけるウグイの秋季の湖から流入河川への遡上は、新潟県でみられたアユの密度と負の相関を示すとする知見（Katano et al.,

2010)と同様、アユの減少に対する反応と考えられる。また、St.5の沿岸部でもウグイのCPUEは秋季に上昇したことから、琵琶湖に降湖したウグイは秋季に沿岸部に接岸し、その一部が河川に遡上したと思われ、アユが不在であることから、河川下流部に滞在していたものと推測される。

冬季においてはSt.1やSt.2では少数のウグイが採捕されたが、これらの個体はおそらく河川に残留していた個体であり、それらがその後琵琶湖に降湖するかどうかは不明である。

## 第 2 節 秋季の河川回遊の特性

降海型ウグイは孵化後数年を河川で生活した後降海し、数年の海域生活後、春季に河川に遡上し産卵するといわれているが（酒井，2001）、北海道では冬季に河川に來遊する越冬回遊が確認されている（Sakai, 1995）。また、新潟県において海に流入する 3 本の小河川では、秋に通し回遊型のウグイの未成熟魚が海から河川に遡上し、河川内での密度が増加することが報告されている（Katano et al., 2010）。琵琶湖においても降湖型ウグイがいったん河川から琵琶湖に降湖後、秋季に流入河川下流部に遡上すると推測された（前節）。琵琶湖流入河川において降湖型ウグイは北湖のいくつかの河川に遡上して産卵することが予備調査からわかっている。しかしながら、どのような河川に産卵遡上するのか、どのような河川で秋季の遡上があるのかについては不明である。

多変量解析の一つである一般化線形モデルや一般化線形混合モデルを用いて河川魚類の生息環境を把握する研究が行われてきた（佐藤ほか，2002；Onikura et al., 2015）。環境要因は相互に関連しあっていることから重要な環境要因を抽出することは容易ではないが、このような多変量モデルにより魚類の生息環境を解析することは、魚類の生息環境を把握するうえで有効といえる。

そこで本節では、琵琶湖流入河川におけるウグイの春季および秋季の生息環境について、統計学的手法を用いてウグイの生息と河川の物理環境および水質との関係を解析し、特にウグイが秋季に遡上する河川の特性を把握した。

## 材料と方法

**調査地** 調査は琵琶湖北湖に流入する安曇川，石田川，塩津大川，姉川，犬上川，愛知川の6河川で行った（Fig. 32）。調査河川としては農業排水路等の人工的な河川ではなく，自然河川に近いものを選定した。各調査地点の琵琶湖との接続性と河川規模に関する川幅，河口からの距離，河口からの堰堤の数，流路延長について Table 5 に示した。調査は2011年10月11日から11月4日の期間（秋季）と2012年5月15日から29日の期間（春季）に実施した。調査地点は各河川4から5ヶ所としたが，石田川については小規模な堰堤が多数設置されていることから，各々の堰堤間に調査地点が配置されるよう，調査地点を9ヶ所とした。また，安曇川の最下流地点では春季の調査時に河川敷内で分流が発生し，異なる環境条件がみられたため，調査地点を2ヶ所設けた。このため秋季の調査地点は33ヶ所，春季の調査地点は34ヶ所とした。各調査地点は区間の長さに関わらず連続した瀬と淵を1つずつとした。また，瀬と淵を含む調査区間（略記号，1s）の流程は秋季では $38 \pm 15$  m（平均 $\pm$ 標準偏差），春季では $33.6 \pm 14.5$  mであった。なお，石田川，姉川，犬上川，愛知川は上流に魚道がない大規模ダムがあり，その上流はダムの影響が著しく大きいと判断して調査地点を設定しなかった。

**調査方法** 魚類は瀬と淵においてエレクトリックショック（model LR24，Smith-Root社製）を用いてウグイを採捕し記録した。また，適宜投網を用いて採捕したほか，調査時に目視により確認された場合についても記録を行った。採捕した魚類は調査現場で計数等を行った。物理環境は魚類の採捕時

に記録した。瀬と淵における区間の中央付近にそれぞれに 1本の横断線を引き，原則 5 分割して区間ごとに物理環境を記録した。ただし，川幅の狭い調査地点（概ね 2 m 以下）では 3 分割とした。区間ごとに記録した物理環境は水深（瀬：wdr，淵：wdp），流速（瀬：cvr，淵：cvp），石埋没程度（sps），水中植物（sp），カバー（co），底質粒度（sos）の計 6 項目である。このうち水深は，1 cm 単位で計測し，流速は流速計（AEM1-D，アレック電子（株）製）を用いて 3 回測定し平均した。石埋没程度は浮き石（0），一部浮き石（1），埋没（2）の 3 段階に分類して記録した。水中植物は沈水植物のほか水中に沈んだ枯れ葉などを含む植物と定義し，なし（0），ある（1），多い（2）の 3 段階で記録した。カバーは河畔植生等で上空が被覆されている程度を示し，なし（0），ある（1），多い（2）の 3 段階で記録した。これらの 3 段階で記録した変数については，「なし」は区間内にまったく存在しない（0%），「ある」は区間内に存在するが区間内全域には存在していない（おおむね 1-90%），「多い」は区間内のほとんどに存在している（おおむね 90-100%）と定義した。底質粒度は佐藤ほか（2002）に従い，泥（1/16 mm 以下：0），砂（1/16-2 mm：1），細礫（2-4 mm：2），中礫（4-64 mm：3），大礫（64-256 mm：4），小巨礫（256-512 mm：5），中巨礫（512-1024 mm：6），大巨礫（1024-2045 mm：7）および大岩・岩盤（2045 mm 以上：8）の 9 段階で記録した。本節の調査地の底質には粘土が出現したが，大岩・岩盤（8）に分類した。また，水際植物（rp）と抽水植物（ep）は各横断線の原則両端で，それぞれ，なし（0），ある（1），多い（2）の 3 段階で記録した。なお，水際植物は河岸の陸上に生えている植物と定義した。川幅（wws）は横断線の長さを 0.1 m 単位で測定した。これらの物理環境測定値は各

地点の横断線ごとに平均し，さらに瀬と淵の平均を算出して 1 地点あたり 1 つの値とし以後の解析に用いた。流速および水深は瀬と淵で著しく値が異なると想定されることから，瀬と淵で別々に値を算出した。なお，水際植物と抽水植物は原則両端で記録したが，横断線ごとの平均化の際には両端以外の測定点は 0 として加算し，区間数で除して平均値とした。さらに，各調査地点で水温 (wt)，河畔林の有無 (rf) を記録し，河口からの距離 (dfrm)，河口からの堰堤の数 (ndrm)，標高 (alt) を調査した。河口からの距離と標高は地図上から算出し，河口からの堰堤の数は「平成 16 年度河川における魚類生息状況調査業務報告書 (滋賀県，2005)」を参照し，平水時において落差が生じているものを堰堤として現地調査から決定した。水質は，調査地点ごとに採水を行い，懸濁物質 (SS)，電気伝導度 (EC)，溶存有機炭素 (DOC)，溶存態リン (DP)，溶存態窒素 (DN) を測定した。SS はガラス繊維フィルター (Whatman GF/F，孔径 0.7  $\mu\text{m}$ ) による重量法で測定した。EC の測定はラコムテスター導電率計 (ECTest11+，CyberScan 社製) を用いた。DOC は全有機体炭素計 (TOC-V，島津製作所製) を用いて測定した。DN，DP はろ過後の試水を過硫酸カリウムによる同時分解法で測定した (細見・須藤，1983)。

**データ解析** まず，調査地点の物理環境を把握するため，秋季，春季の各地点における「標高」，「河口からの距離」，「河口からの堰堤の数」を除いた局所環境要因の 18 変数を用いて主成分分析を行った。次に，投網による採捕や目視を含むウグイの確認された地点と確認されなかった地点の物理環境の差異の有無を確認することを目的として，Mann-Whitney の U 検定を用いて変数ごとに出現地点と非出現地点の値を比

較し検討した。Mann-Whitney の U 検定により違いがみられても環境と生息との関係はわからないため、一般化線形混合モデル (GLMM) であるロジスティック回帰式に基づく生息適地モデルを構築した。ロジスティック回帰モデルは次式により表される。

$$Y = 1 / (1 + \exp(-(\beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots + \beta_n X_n + r + c)))$$

$Y$  (目的変数) : 調査地点の生息確率 (オッズ比 :  $P/(1-P)$ )

$\beta_i$  (回帰係数)

$X_i$  (説明変数) : 調査地点の環境変数

$r$  (ランダム効果) : 河川別

$c$  (定数)

目的変数とした調査地点の生息確率は、大畑ほか (2012) および林ほか (2013) に準拠し、ウグイの出現 / 非出現 (1/0) のデータを目的変数に指定して、それらが二項分布に従うと仮定した。

Mann-Whitney の U 検定は検出力が優れているため、ロジスティック回帰モデルが成立するような関係性があるならば、少なくとも出現 / 非出現の違いで差異が観測されると仮定した。この仮定から、佐藤ほか (2002) に従い、生息適地モデルにおける説明変数には各魚種の出現 / 非出現の場所の観測値に関して Mann-Whitney の U 検定で差異が確認できた変数のみを用いた。なお、通常の説明変数の選択の際の検定では有意水準を 0.05 か 0.01 とするケースが多いが、多変量的な枠組みの中で実際には有用な変数を除外する恐れがあることから、有意水準を 0.10 とした。また、多重共線性により他の変数に強く影響を及ぼす変数を除外するため、用いた説明変数



間でピアソンの相関係数を算出し、相関係数の絶対値が 0.5 以上であるものについてどちらか一方を説明変数から除外した。変数の除外についてはなるべく多くの変数を残すよう複数の変数と相関のあるものを優先的に除外するとともに、琵琶湖との接続性に関係する変数を優先的に残した。説明変数の選択組み合わせに関しては、赤池情報量規準 (AIC) を元に Null モデルから Full モデルまでの考えうる説明変数のセットで GLMM を行い、AIC の最も低いモデルをベストモデルとした。選択された説明変数の有意性については Wald 検定により判断した。また、調査は異なる 6 河川で実施されたことから、河川をランダム効果として解析した。統計解析には R ver. 3.2.3 (R Development Core Team, 2013) のライブラリ lme4 および MuMIn を用いた。なお、本節では河川の物理環境とウグイの生息についての解析を行い、他魚種の生息の有無は説明変数に入れなかった。これは他魚種の生息の有無も本節で測定した物理環境により影響を受けていると考えたためである。

## 結果

**調査地点の物理環境特性** 主成分分析の結果、第 1 主成分の負荷量は「瀬の水深」、「底質粒度」、「淵の流速」など、河川のスケールを示す変数が正で大きく、「DOC」、「DP」、「抽水植物」などの水質や植生を示す変数が負で大きかった (Table 6)。第 2 主成分の負荷量は「水温」、「川幅」、「淵の流速」など河川のスケールを示す変数が正で大きく、「カバー」、「河畔林の有無」、「水中植物」、「水際植物」など植生を示す変数が負で大きかった。第 3 主成分の負荷量は「瀬の流速」や「抽水植物」のほか「SS」が正で大きく、「水温」や「EC」が負で大き

かった。なお，第 1 主成分，第 2 主成分，第 3 主成分の寄与率はそれぞれ 19.0%，14.7%，12.0%であった。第 1 主成分や第 3 主成分の主成分得点は河川ごとにある程度のまとまりがみられたが，第 2 主成分ではその傾向がみられなかったことから，河川ごとの特性を把握するために第 1 主成分と第 3 主成分を採用することとした。第 1 主成分と第 3 主成分の主成分得点を用いて散布図を作成したところ，湖西地域に存在する石田川，安曇川の各地点の第 1 主成分得点は正となる傾向があり，その他の湖東および湖北に存在する河川の地点は負となる傾向がみられた (Fig. 33)。また，同一河川では得点分布は比較的まとまっていた。

**出現地点と非出現地点の物理環境の差異** ウグイは秋季には 4 河川 15 地点で，春季には 4 河川 9 地点で確認された (Table 7)。ウグイの出現地点と非出現地点の物理環境の差異を解析した結果，出現／非出現の 2 群間で差のある変数は秋季では 4 変数の，「水温」，「河口からの距離」，「EC」，「DOC」において差がみられた (Table 8)。これに対し，春季では 2 変数の，「底質粒度」，「水温」において差がみられた (Table 9)。

**一般化線形混合モデル** ウグイの出現地点と非出現地点の物理環境の差異を解析した結果から，生息になんらかの影響を与えていると推察された変数を説明変数として GLMM を実施したところ，秋季では「河口からの距離」，「EC」，「DOC」を説明変数としたモデルが最も AIC が小さく，ベストモデルとして選択され (Table 10)，すべてが出現確率と負に相関した。また，これらの 3 つの変数は Wald 検定で有意な説明変数 ( $p < 0.05$ ) であった。合成変数と出現確率の関係を Fig. 34 に示

した。春季では Wald 検定で有意な説明変数は選択されなかった。

## 考察

秋季について構築されたモデルでは「河口からの距離」が選択された。「河口からの距離」は河川勾配に沿った局所環境要因と相関することが考えられるが、この変数が選択された理由は琵琶湖から遡上してきたこと、下流域を元来の生息場所としているか、また河口からの距離に伴って増加する堰堤によって遡上が妨げられていることなどが考えられる。ウグイは春に琵琶湖流入河川に遡上して産卵し、稚魚は琵琶湖に降下して成長する（前節）。しかし、「河口からの距離」が選択されたことや、採捕されたウグイの平均標準体長が  $69 \pm 44$  mm と、幼魚であることから、前節で述べたように、一度琵琶湖に降下したウグイが秋季に流入河川に遡上したものと推測される。予備的な調査や聞き取りから、本節で調査した河川の中で塩津大川以外ではウグイが産卵することがわかっている。しかしながら、本調査では塩津大川ではウグイが確認されたが、犬上川と愛知川では確認されなかった。Katano et al. (2010) はウグイが海域を通じて他の河川に遡上していることを示した。前節では秋季に琵琶湖から幼魚が遡上することが確認されたが、これらは別の流入河川で生まれた個体が遡上してきている可能性もある。一方で、モデルには「EC」、 「DOC」も選択された。これは河川の“物理環境”だけではなく水質もウグイの生息に影響を与えることを示している。これらはいずれも出現確率と負の相関が認められ、EC、DOC が低い河川、すなわち有機汚濁の進んでいない一般的にきれいな

な川に選択的に遡上していると考えられる。これらのことから、琵琶湖流入河川でのウグイの保全には、河川横断構造物により流入河川と琵琶湖との接続性が損なわれることがないようにするとともに、水質汚濁などの河川環境そのものも考慮する必要があると考えられる。

## 総合考察

第1章では、三重県加茂川の通し回遊型（降海型）のウグイの回遊生態を耳石微量元素分析と採捕調査により把握し、河川におけるアユやオイカワ等の雑食性遊泳魚との競合について考察した。第2章では、琵琶湖の非通し回遊型（降湖型）のウグイの回遊生態を窒素・炭素安定同位体比と採捕調査により把握し、秋季のウグイが汚濁の少ない河川の下流域に琵琶湖から遡上することを考察した。ここでは、第1章と第2章の結果と既往知見を合わせて、中部日本のウグイに生活型多型が維持されている要因について考察する。まず、サケ科魚類で主な降海要因とされている有効餌料仮説以外に、ウグイの降海について他の要因が想定しうるか検討する。次に有効餌料仮説についてウグイの降海要因の可能性を検証する。3つ目に、有効餌料仮説以外の要因について検証する。

**有効餌料仮説以外に想定しうる降海要因** サケ科魚類ではイワナ属、タイセイヨウサケ属、サケ属には同一個体群内に降海型と河川残留型が存在する種があり、これらサケ科魚類の回遊進化を説明するには有効餌料仮説が有効とされている（前川，2004）。有効餌料仮説は、高緯度地域で遡河回遊魚が多く、低緯度地域で降河回遊魚が多い要因として、高緯度地域では海の方が一次生産力が高く、低緯度地域では河川の方が一次生産力が高いことで説明可能という理論である（Gross et al.,1988）。ウグイ属の祖先種は日本海が海水化した時の河川との生産力との差から降海性を獲得したと予想されており（Sakai, 1995）、降海型の分布域は関東以西の太平洋側にも点在するものの北日本が中心であり（倉若，1992；Sakai, 1995）、

北方ほど降海型が多いとされている（酒井，2001）。このことから，ウグイの降海要因としてサケ科魚類と同様，有効餌料仮説が想定される。したがって，ウグイの分布域の南方では河川残留型が多く出現すると予想されるが，分布域の比較的南方である中部日本において，三重県加茂川では降海型の割合が98.9%と高かった（第1章第1節）。また同様に中部日本に位置する琵琶湖においても，ほとんどが降湖型であることが知られている（前畑，2006a, b）。本研究ではこれらの個体群の回遊履歴を把握し，三重県加茂川では当歳か1歳で降海したのち，何度か淡水生活や海水生活を繰り返す個体がいるものの，それらの個体も含め，産卵期には産卵直前に遡上することや（第1章第1節，第2節），琵琶湖流入河川では浮上後ただちに降湖し，一部の個体は秋季に河川に遡上する個体が存在するものの，ほとんどの個体は湖内で成長し，産卵期に遡上することを明らかにした（第2章第1節）。このことから，分布域の比較的南方の中部日本でも降海型や降湖型が高頻度で存在することが明らかとなった。したがって，ウグイにおいてはサケ科魚類で考えられているような緯度による海域と河川の生産力の差以外に，降海要因を想定することが妥当と考えられる。そこで，以降は有効餌料仮説と有効餌料仮説以外の要因を比較検討する。

**有効餌料仮説の検証** 三重県加茂川では主に標準体長12～152 mmの当歳もしくは1歳で降海し（第1章第1節，第2節），琵琶湖流入河川では標準体長10～28 mmの当歳魚で降湖することがわかった（第2章第1節）。両河川ともに幼魚の比較的早い段階で降海（湖）が始まり，一度降海（湖）した後は，一部は河川で生活する期間があるものの，再び降海

(湖)し、産卵期に河川に遡上した。このことから降海(湖)型ウグイにとって海や湖が生活史の中で重要な生活場所となっていると推察される。

三重県加茂川で産卵のために蝟集していた個体のサイズは標準体長 216~386 mm であった(第1章第1節)。一方、長野県の千曲川で産卵個体を対象とするツケバ漁で採捕された河川残留型ウグイの平均全長は 148~180 mm と報告されている(川尻, 1956)。また、中村(1969)は一般的にウグイの成魚の大きさは降海型で全長 300~350 mm, 河川残留型では 200~250 mm と報告している。また、加茂川のウグイでは淡水域での成長が小さいほど産卵時の体長が大きくなる傾向があった。ウグイの孕卵数は体長が大きくなるほど多くなることから(中村, 1969), 降海型は海域で生活することで河川残留型に比べて大型化し、多くの卵を産卵すると推察される。このような降海型の大型化は海域の生産力が高いことや密度効果が小さいことなどが影響するものと予想される。

琵琶湖ではウグイ以外にも降湖型と呼べるような回遊生態を持つコイ科魚類が存在する。河川に生息するオイカワと近縁なハスの産卵は流入河川で行われるが、産卵期以外に流入河川にはほとんど生息しておらず、浮上後琵琶湖に降湖すると考えられている(中村, 1951)。小河川や水路などに生息するタモロコ *G. elongatus elongatus* と近縁なホンモロコは琵琶湖内湖の流入河川を産卵場としているものもいるが、それらは直ちに内湖に降湖し、その後は琵琶湖本湖で豊富なプランクトンを利用して成長すると考えられている(牧, 1964; Kikko et al., 2018)。したがって、琵琶湖水系では純淡水魚が他の河川での生活とは異なり、降湖型の生活史を有する傾向があるといえる。このことは、浸透圧調節機構を変化させる必要が

ない場合には，河川性遊泳魚が大規模な止水環境へ回遊することで適応度を高めることを示唆する。

このようなことから，中部日本においてはウグイの降海型出現頻度と緯度勾配の関係は不明であるものの，降海型は海や琵琶湖に降ることによって大型化し，河川残留型より多く産卵可能になることで適応度が上昇する水域が存在する。これらの降海や降湖によって一般的に知られている河川残留型よりも大型化するという事実は，鳥羽湾や琵琶湖がそれぞれに流入する加茂川や石田川よりも生産力が高いことを示唆しており，海域や湖の方が生産力が高い場合に降海型が生じやすいという有効餌料仮説に合致していると考えられる。ただし，海や湖は河川より捕食圧が高く死亡率が高いため（西村，1996），降海（湖）型が維持されるためには，成長率の増加のメリットが海や湖での生残率の低下のデメリットを上回る必要があるため，河川残留型の方が適応度が高くなる場合もあると予想され，成長率以外の要因は生活史進化にも影響を与えると考えられている（原田，1994）。

**有効餌料仮説以外の要因の検証** サケ科魚類では有効餌料仮説以外にも，同一個体群内の生活型の選択に環境要因が影響していると考えられている。例えば，タイセイヨウサケやサクラマスでは河川内成熟やスモルトの決定には，ある体サイズまたは成長速度の臨界点を超えるか超えないかが影響していると考えられており，これには遺伝的な要因の他にも水温，餌密度，個体数密度などの環境要因も重要な役割を果たすと考えられている（玉手・山本，2004）。また，北海道支笏湖のヒメマスでは個体群サイズとスモルトの降海率との関係に正の相関があり，スモルトの出現率は個体群の密度効果に影響



を受けることが示されている（帰山，1994）。加えて，降海率が著しく高い年級群のスマルトの体サイズは，低い年級と比べて有意に小さく，餌料などの資源環境が悪く，成長の劣る場合は降海率が高くなることが示されている（帰山，1994）。これらの事象は同種内の個体間の競争により個体の生活史が決定されることを示すものであるが，種間競争も生活史に影響を与える。タイセイヨウサケでは増水により競合種の個体密度が著しく減少した年に，河川残留型が増えたことが知られている（Letcher and Terrick, 1998）。したがって，河川における降雨などの環境確率性や種間競争は，密度や成長に影響するため，結果的にサケ科魚類の生活型の選択に影響すると考えられている（森田・森田，2007）。塚本（2005）は環境からのストレスが個体をその場から立ち去らせ，そうした偶発的な脱出行動に有利な環境条件が与えられたとき，その回遊行動が選択され集団内に定着していったとする「脱出理論」を提唱しており，競争は魚類の回遊の進化にも影響を与えていると考えられる。

ウグイの種内における降海個体と残留個体の関係は不明であるが，ウグイと他魚種の関係についてはいくつか報告がある。Katano et al. (2003, 2006) および Katano (2007) は飼育実験において，ウグイが川底の藻類食の水生昆虫を捕食することで，付着藻類の現存量が増加し，水産重要種であり付着藻類食であるアユの成長を促進するが，アユからは負の影響を受けることを示した。また新潟県の河川において，アユや降海型ウグイを含む魚類の食物関係を調べたところ，アユとウグイの間に激しい競争が存在することが示唆されており，アユとウグイの個体密度だけでなく，ウグイの成長とアユの個体密度にも負の相関があることも示されている（Katano et al.,

2010)。加えて、同じコイ科魚類のオイカワ、カワムツとは水槽実験において互いに干渉型競争が生じることが報告されているほか（小川・片野，2015），オイカワとウグイでは取り合い型競争が生じ，両種は餌資源をめぐる潜在的に強い競合関係にあることも報告されている（小川・片野，2016a）。本研究を行った加茂川水系河内川ではコイ科魚類の食物重複度は高く，アユが河川に存在する夏季は特にウグイとアユとの間に高い重複が生じていた（第1章第3節）。そのため，アユやオイカワ，カワムツの生息密度が高い中部日本の河川においては，河川における種間競争がウグイの降海に影響していると推測される。新潟県の3河川ではアユとウグイの生息密度に負の相関があり，アユの生息密度が低下した秋季に海域からウグイが遡上してきた（Katano et al., 2010）。琵琶湖の流入河川においても同様に一部の個体の秋季の河川遡上が確認された。このことは加茂川におけるアユとの競合を避けるため，ウグイが降海するという仮説を支持するものであり，琵琶湖流入河川においてもウグイと他魚種との競合がおきているものと推測される。しかしながら，琵琶湖流入河川における秋季遡上は有機汚濁の進んでいない河川でみられると推察されたものの（第2章第2節），河川に遡上する要因については十分に明らかにできなかった。魚類の回遊要因には外敵の多寡も影響していると言われており（塚本，1994），琵琶湖にはハスやビワマス *Oncorhynchus* sp.，外来魚のオオクチバス *Micropterus salmoides* など魚食性魚種が流入河川と比べて多く生息することから，競合種の減少した秋季に河川に遡上し，一時的に捕食リスクを回避することは適応的と言える。一般的に海や湖は河川より捕食圧が高く死亡率が高いことから（西村，1996），ウグイにおいても河川での生残率は海や湖よ

り高いと予想される。河川残留型や降海後産卵までの間に再び河川生活を行うウグイにとって、生残率が高いことは大きなメリットとである。

中部日本では海や湖に降らない河川残留型のウグイも存在する。例えば、琵琶湖流入河川でも石田川や安曇川の上流域では河川残留型のウグイが知られている（前畑，2006a, b）。これらの生息地はダムの上流やダム下流でもアユが遡上しない場所やアユの遡上の上限付近である。また，加茂川と同じく伊勢湾に流入する長良川では詳細な回遊型の判別は行われていないものの，周年河川でウグイが確認されていることや，漁業者への聞き取りから河川残留型ウグイも生息すると推察されている（石崎，2017）。なお，長良川は日本でも有数のアユ漁場として知られ，多くのアユが生息している（和田，2000）。

一般的に魚類の種数の比較では，大規模河川の方が小規模河川より多い。これは大規模河川では水系規模が大きいためワンドや二次流路などが発達し，生息場所の多様性の高さが影響していると考えられている（井上，2013）。生息環境が多様になれば，川那部（1959）や Kawanabe (1960) が報告しているようなアユの出現によりオイカワが瀬から川岸や淵へ移動するといった生息環境の変更が可能となる。そのため河川規模が大きくなれば，生息環境の多様性が増加し，種間相互作用が緩和されることによりウグイが降海行動をとる頻度が減少し，河川残留型が増える可能性もあると思われる。

河川上流域では他魚種との競合により降海する個体がいたとしても，移動コストが高いことから産卵回帰できる確率は低くなり，降海型は維持されにくいと考えられる。ブラウントラウト *Salmo trutta* では，標高が高い内陸部には河川残留型が多く，標高が低い沿岸部には降海型が多いことが知られ

ており，その要因は移動のコストと降海型の適応度の関係で説明されている（Bohlin et al., 2001）。加えてアユは，下流よりも上流の方が密度が低いことから（高橋・間野，2022），ウグイにとっては上流ほどアユとの競合が少ないと推測される。したがって，ウグイにおいては河川上流域では降海行動をとる頻度が低下する可能性もある。このような移動コストの増加とアユとの競合の減少により河川上流域ではウグイの河川残留型が維持されているものと考えられる。

**中部日本で生活型多型が維持されている要因** 本研究の結果から，ウグイの生活型の選択には，1) 降海ないしは降湖することによる大型化，2) 降海ないしは降湖することによる生残率の低下，3) 河川におけるアユやコイ科雑食性遊泳魚との競合，4) 海（琵琶湖）までの移動コスト，が複合的決定要因となって存在すると考えられる。特に中部日本を含むフォッサマグナ以西の西日本はオイカワやカワムツなどのウグイとニッチの競合する河川性の雑食性遊泳魚の自然分布域であり，アユも分布する（中坊，2018）（Fig. 35）。一方でフォッサマグナ以東の関東ではオイカワとアユは分布するものの，カワムツの本来の分布域ではない。東北については，アユは分布するもののオイカワ，カワムツの本来の分布域ではない。ウグイ降海型の多い北海道では一部の水域を除いてアユは分布せず，オイカワやカワムツも分布していない。このようなことから，中部日本では北海道や本州北部と比較して，河川内の競合は激しいと予想され，アユやコイ科雑食性遊泳魚との競合が生活型の選択に強く影響していると推察される。

三重県加茂川ではほとんどのウグイが降海型であった。加茂川は幹線流路延長約 9.1 km で比較的小規模であり，夏季に

はアユが遡上する。ウグイはオイカワなどのコイ科魚類と競合していることに加え、夏季にはアユとも食物をめぐり競合していると推察された。加茂川のほとんどのウグイはこの競合が影響して降海行動をとるものと推察される。また、本河川の降海型ウグイ成魚は他河川の河川残留型より大きく、産卵場も河口から 4~5 km に形成されることから移動コストは低く、降海型の適応度は河川に残留するよりも高いことが予想され、ほとんどが降海型となっていると思われる。

石田川下流部ではほとんどのウグイが降湖型と考えられている（前畑，2006b）。石田川は幹線流路延長約 17.0 km であり、夏季には琵琶湖から大量のアユが遡上する（酒井，2010）。さらに、加茂川と同様、オイカワとカワムツが生息し、アユやコイ科魚類との競合が存在すると推察される。一方で、琵琶湖のウグイは全長 250~300 mm で成熟するとされており（中村，1969）、千曲川の河川残留型より大型化する。産卵場は河口から 6.2 km までの区域に形成されることから、移動コストも低く、琵琶湖へ降湖するのに浸透圧調節機構を変化させる必要もない。そのため降湖型の適応度は高く、ほとんどが降湖型となっていると考えられる。しかしながら、石田川上流部には河川残留型のウグイも生息する（前畑，2006b）。第 2 章の予備調査では、一部は石田川ダムの上流だけでなく、ダム下流のアユが遡上しない場所やアユの遡上の上限付近にも生息していた。これらはアユの生息密度が低いことから競合が緩和され、加えて石田川下流部と比べて移動コストが高いことから河川残留型の適応度が高く、河川残留型が維持されていると推察される。一方、加茂川と同様、伊勢湾に流入する長良川では聞き取り調査から河川残留型と降海型の両方が存在すると推察される（石崎，2017）。長良川は幹線流路延

長 166 km の比較的大規模な河川である。長良川では多くのアユが伊勢湾から遡上し、種苗放流も行われ、アユを対象としたさまざまな漁法が営まれている（和田，2000）。加えて、オイカワやカワムツも生息している（向井，2017）。河口から約 100 km の上流部でも天然遡上と併せて多くのアユが放流され、アユ漁場が形成されているが、その周辺ではウグイは周年観察され、河川残留型が生息していると推察される。これらの河川残留型は河川規模が大きいことにより種間相互作用が緩和されたり、河口からの距離が長いことにより移動コストが高くなることから、維持されているものと推察される。

このように、ウグイの回遊型の選択には、これらの 4 つの要因が複合的に関係し決定されており、特に中部日本ではウグイとニッチの競合する河川性の雑食性遊泳魚が多いことから、河川での競合が大きな要因となり、生活型多型が維持されていると考えられる。

**降海の生理的メカニズム** 本研究では三重県加茂川のウグイは 0 歳または当歳で降海することを明らかにした。しかしながら、どのような要因により 0 歳と 1 歳での降海が選択されるのかは明らかでない。サケ科魚類のタイセイヨウサケやサクラマスでは河川内成熟やスモルトの決定期に、ある体サイズまたは成長速度の臨界点を超えるか超えないかで生活型が決定する（玉手・山本，2004）。加茂川のウグイは浮上後かなり早い段階で降海する個体もいることから、サケ科魚類とは異なるメカニズムで降海が決定されていると考えられる。Sakai (1995) はウグイを海水で飼育する実験を行い、秋と春に塩分耐性がみられたことを報告している。また、倉若(1992) は海に出て大型となるウグイは体表にグアニンが強く現れて

銀白色の輝くような色彩が顕著となることを述べている。本研究では加茂川のウグイは春から夏にのみ降海していたことから、ウグイにおいても特定の時期にサケ科魚類と同様に生理的に高浸透圧環境への調節能力が整い、スマルト化したものが降海している可能性がある。ウグイと比較的近縁な降海型のコイ科魚類で、カスピ海周辺に分布する *Rutilus frisii kutum* では、塩分の高いカスピ海の水で飼育した際の血液中の浸透圧の変化は、体重によって異なり、カスピ海の水に移した大型個体では、はじめは血中の浸透圧は上昇しその後減少していくが、小型個体では減少せず、小型個体では高浸透圧環境に対する圧調節能力がないことが示されている (Hosseini et al., 2011, 2012)。一般的に魚類の海水適応にはコルチゾルや成長ホルモンなどの作用により鰓の塩類細胞での  $\text{Na}^+$  の排出が高まることが知られている (金子, 2002)。また、サケ科魚類ではチロキシンがスマルト化を引き起こすと考えられているが (平野, 1994)、降海行動そのものとは関係がなく、外部環境刺激に対して感受性を高める働きがあり、コルチゾルが外部環境の刺激を受けて降海行動の発現を引き起こすトリガーであることが明らかにされている (Munakata, 2012)。高浸透圧環境に対する同様な反応はウグイでも起きていることが予想されることから、降海前のウグイのホルモンの状態を把握することにより、どのような個体が降海するのかの把握が可能であると考えられ、今後調査の必要がある。

**降海型ウグイの保全と内水面の健全な発展に向けて** 下流域に河川横断型構造物が設置されたことにより、長良川ではウグイが減少したと言われており (2010; 石崎, 2017)、三重県五十鈴川では絶滅した可能性が示唆されている (佐藤ほか,

2010)。中部日本においてウグイは前記 4 つの複合的な要因により生活型を選択しており，降海（湖）型ウグイの回遊を人為的に妨げることは，その河川でのウグイの存続を脅かすことにつながると推察される。アユの全国の漁獲量は淡水魚の中で最も多く，2018 年は生産量で 4310 t，生産額で 81 億円を上げている（農林水産省大臣官房統計部，2020）。また，近年はアユ釣りなどの生態系サービスについても注目されている（片野，2014）。しかしながら，内水面水産業は 1970 年代以降衰退を続けており（片野，2014），このような状況の中，ウグイ食文化は日本各地の郷土料理として受け継がれており，岐阜県，長野県，栃木県などの特に内陸の地域で食用とされている。加えて，ウグイが川底の藻類食の水生昆虫を捕食することで，付着藻類の現存量が増加し，水産重要種であり付着藻類食であるアユの成長を促進する（Katano et al., 2003, 2006）。アユを中心とした内水面水産業の振興をはかっているためには，アユの種苗放流のみに頼るだけではなく，ウグイなど他のコイ科魚類にも考慮した健全な河川生態系の維持が必要である。そのため，今後は各河川においてウグイの回遊にも着目した保全を行っていく必要がある。



## 要約

ウグイは日本産コイ科魚類で唯一、河川残留型と降海型が存在する種である。ウグイの降海型の割合は北方ほど高く、降海要因はサケ科魚類と同様、河川と海域との生産力の差により生活型が決定される有効餌料仮説が有効とされているが、分布域の比較的南方に位置している三重県の河川や滋賀県琵琶湖には、降海型ないし降湖型が存在する。そのため、ウグイの回遊には有効餌料仮説以外の要因が関与している可能性がある。サケ科魚類では環境変動や種間競争が個体密度や成長に影響するため、結果的にこれらが生活型の選択にも影響することが知られている。そこで、中部日本の三重県加茂川と琵琶湖において、ウグイの回遊生態を解明するとともに、他魚種との種間相互作用の把握を行い、生活型に多型が維持されている要因について考察した。

第1章では、三重県加茂川の通し回遊型のウグイについて、回遊生態の把握と河川内における他の雑食性遊泳魚との食物をめぐる種間相互関係を把握した。第1節では、降海型が存在すると予想された当河川において、春に産卵蟬集した個体について、耳石微量元素分析により回遊履歴を推定した。94個体の耳石中心から縁辺部までの線分析の結果、93個体で海水域生活期が認められ、耳石半径と標準体長との関係から、これらの降海体長は最小18 mm、最大個体234 mm、降海年齢は当歳または1歳と推定された。一部の個体は降海後、再度の淡水生活期が認められたが、産卵前には再び海水生活に移行した。したがって、当河川のウグイはほとんどが当歳か1歳で降海し、一部の個体は淡水生活と海水生活を繰り返した後、産卵期に河川に遡上すると考えられた。第2節では、耳

石微量元素分析と採捕調査により降海時期を推定した。その結果，純淡水域の産卵場付近では当歳魚と1歳魚のCPUEは春から夏にかけて減少し，同時期に汽水域で当歳魚が出現した。汽水域で採捕された1歳魚には，耳石微量元素分析により降海直後と判断された個体が存在し，それ以外の個体については降海時の推定体長から当歳で降海したものと推定された。したがって，当河川のウグイは，当歳か1歳の春から夏にほとんどの個体が降海すると考えられた。第3節では，アユ，ウグイ，オイカワ，カワムツの食物重複度をアユ遡上前の春，アユの存在する夏，アユの産卵死後の冬の3回に渡り調査した。その結果，コイ科3種の食物重複度は1年を通して高く，夏季において，ウグイはアユ，オイカワ，カワムツの全てと高い重複度を示した。このことから，河川での魚類の競合がウグイの生活史に影響を与えている，すなわち，降海の一要因になっているものと考えられた。

第2章では，琵琶湖と流入河川の石田川を回遊する非通し回遊型のウグイについて，回遊生態および河川環境とウグイの生息の有無の関係を把握した。第1節では，採捕調査と淡水域間の回遊には適用できない耳石微量元素分析の代替手法として窒素安定同位体比分析を用いて当河川のウグイの回遊生態を調査した。その結果，4月から5月の浮上後，当歳魚CPUEが産卵場である流入河川域での急速な低下と同時に琵琶湖沿岸で上昇したことから，当歳魚は孵上後すみやかに降湖したと考えられた。一方で，9月から10月には，流入河川下流域においてウグイのCPUEが上昇し，それらの個体の窒素安定同位体比は上流で採捕された個体だけではなく，琵琶湖沿岸で採捕された個体とも同様な値を示し多様であった。したがって，この時期に下流域で採捕されたウグイには，上

流から降下してきた個体と琵琶湖沿岸から遡上してきた個体が混在していると考えられた。このことから、石田川のウグイは多くの個体が浮上後直ちに琵琶湖に降湖するものの、一部の個体は琵琶湖流入河川に秋季に遡上すると推定された。第2節では、琵琶湖流入6河川において、秋季に33か所、春季に34か所で採捕調査を行い、河川環境とウグイの生息の有無を一般化線形混合モデルを用いて解析した。その結果、秋季には「河口からの距離」、「電気伝導度」、「溶存有機炭素」といった河川環境とウグイの生息の有無との間に有意な関係が認められ、いずれも負に相関していたことから、秋季のウグイは琵琶湖から遡上し、有機汚濁の進んでいない河川を選択していると推察された。

以上の異なる2水域のウグイの生活史に関する調査結果から、その生活型の選択には、①降海ないしは降湖による大型化、②降海ないしは降湖による生残率の低下、③河川におけるアユやコイ科雑食性遊泳魚との競合、④海（琵琶湖）までの移動コストが複合的決定要因となって存在することが示唆された。そして、中部日本においては、ウグイとニッチの競合する河川性の雑食性遊泳魚が多いことから、③の種間の競合が大きな要因となっていることが考えられた。

## 謝辞

本研究は三重大学生物資源学部（2003年から2004年）、三重大学大学院生物資源学研究科（2007年から2010年）、滋賀県水産試験場（2010年から2016年、2019年から2022年）、および三重大学リサーチフェロー（2015年から2022年）に在籍した期間に実施されたものであり、本研究の遂行ならびに本論文を作成するにあたっては多くの方々からご指導とご協力をいただきました。

三重大学生物資源学部在籍時、三重大学大学院生物資源学研究科の柏木正章教授にはウグイ研究の機会を与えていただき、ご指導、ご助言をいただきました。同研究科の吉岡基教授、淀太我准教授には長期にわたって常に丁寧なご指導とご助言をいただきました。当時の個体群動態学教育研究分野の大竹二雄教授、原田泰志教授、研究生の石川正樹博士、鹿野雄一博士、大学院生の高崎有美子氏には耳石研磨等の機器を快く貸与いただき、生活史解析に関わる技術的なアドバイスを含ま多くのご指導とご助言をいただきました。滋賀県水産試験場在籍時、滋賀県水産試験場に在籍された亀甲武志博士には調査協力やご助言をいただき、学位取得について強力な後押しをしていただきました。三重大学大学院生物資源学研究科在籍時、同研究科に在籍された佐藤達也氏には調査にご協力いただくとともに解析についてご助言いただきました。滋賀県水産試験場在籍時、場長の藤岡康弘博士、当時の滋賀県琵琶湖環境科学研究センターに在籍された大久保卓也博士には滋賀県内での魚類調査の機会を与えていただき、多くのご指導とご助言もいただきました。滋賀県琵琶湖環境科学研究センターの永田貴丸博士には窒素・炭素安定同位体比分析について多大なご協力と

ご助言をいただき，調査への協力もいただいた。同センターの水野敏明博士には解析について多大なご助言をいただき，調査への協力もいただいた。名古屋女子大学短期大学部の井田智恵利講師には調査に協力いただいた。三重県水産研究所鈴鹿研究室には快く機器を貸与いただき，同鈴鹿研究室にかつて在籍された中西尚文氏には様々な便宜をはかっていただいた。龍谷大学先端理工学部の丸山 敦教授には窒素・炭素安定同位体比分析について協力いただいた。三重大学大学院生物資源学研究科在籍時，同研究科の小島慶一氏，当時三重大学生物資源学部学生の小原大昇氏をはじめ，学生の方々には調査に協力していただいた。三重県立水産高等学校の赤田仁典氏には調査に協力していただいた。三重大学大学院生物資源学研究科在籍時，近畿大学農学部の細谷和海教授には，ウグイの学名についてご助言をいただいた。東京大学大気海洋研究所の森田健太郎教授には生活史分岐について有益なご助言をいただいた。滋賀県立大学環境科学部の高倉耕一教授には解析についてご助言をいただいた。EPMA 分析は現在の三重大学研究基盤推進機構オープンイノベーション施設所有の機器を使用させていただいた。以上の方々に，ここに心より多大なる感謝の意を表す。

## 引用文献

- 間野静雄・淀 太我・石崎大介・吉岡 基. 2014. 長良川におけるアユの由来別の成長特性. 水産増殖, 62: 89-97.
- 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.
- Arai, T., A. Goto and N. Miyazaki. 2003a. Use of otolith microchemistry to estimate the migratory history of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. J. Mar. Biolog. Assoc. U. K., 83: 223-230.
- Arai, T., A. Goto and N. Miyazaki. 2003b. Migratory history of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus*. Ichthyol. Res., 50: 9-14.
- Bohlin, T., J. Pettersson and E. Degerman. 2001. Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost. J. Anim. Ecol., 70: 112-121.
- Cabana, G. and J. B. Rasmussen. 1994. Modeling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. Nature, 372: 255-257.
- DeNiro, M. J. and S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochim. Cosmochim. Acta., 42: 495-506.
- DeNiro, M. J. and S. Epstein. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. Geochim. Cosmochim. Acta., 45: 341-351.
- 藤岡康弘・久米弘人・孝橋賢一・亀甲武志・西森克浩. 2020. 琵琶湖産アユの産卵数の長期変化と資源変動. 滋賀県水産

- 試験場研究報告, 56: 21-42.
- Gavrenkov, Y. I. 1982. Reproductive ecology of Pacific redbfin, *Tribolodon brandti*, and large-scaled redbfin, *Tribolodon hakonensis*. J. Ichthyol., 22. 37-41.
- Gavrenkov, Y. I. and V. N. Ivankov. 1979. The taxonomic status and biology of the "Pacific redbfin" of the genus *Tribolodon* of the Southern Maritime Territory. J. Ichthyol., 19. 47-56.
- Gross, M.R., R. M. Coleman and R. M. McDowall. 1988. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. Science, 239: 1291-1293.
- Guelinckx, J., J. Maes, P. Van Den Driessche, B. Geysen, F. Dehairs and F. Ollevier. 2007. Changes in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  in different tissues of juvenile sand goby *Pomatoschistus minutus*: a laboratory diet-switch experiment. Mar. Ecol. Prog. Ser., 341: 205-215
- 原田泰志. 1994. 通し回遊進化の生活史モデル. 後藤 晃・塚本勝己・前川光司 (編). pp. 186-205. 川と海を回遊する淡水魚－生活史と進化－. 東海大学出版会, 東京.
- 林 浩介・小山彰彦・鬼倉徳雄. 2013. 牛津川近隣の農業用水路におけるツチフキの産卵環境. 魚類学雑誌, 60: 141-147.
- 平野哲也. 1994. 降海と陸封の生理学的メカニズム. 後藤 晃・塚本勝己・前川光司 (編). pp. 20-39. 川と海を回遊する淡水魚－生活史と進化－. 東海大学出版会, 東京.
- Hobson, K. A. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. Oecologia, 120: 314-326.
- 細見正明・須藤隆一. 1983. 懸濁物を含む試水中の窒素とリンの同時分解定量法. 用水と廃水, 25: 675-680.

- Hosseini, A. S., C. R. Saad, M. S. Bourani, H. M. Daud and S. A. Harmin, H. Z. Far and H. Abdi. 2011. Ionic regulation ability in *Rutilus frisii kutum* fingerlings during sea water adaptation. *J. Fish. Aquat. Sci.*, 6: 728–739.
- Hosseini, A. S., C. R. Saad, S. A. Hosseini, M. S. Bourani, H. M. Daud and S. A. Harmin. 2012. Effect of weight on osmoregulation ability in *Rutilus frisii kutum* fingerlings. *Afr. J. Biotechnol.*, 11: 3014–3021.
- 井原彩笑・石崎大介・向井貴彦．2020．ミトコンドリア DNA の系統判別による岐阜県の河川・ダム湖への琵琶湖産ウグイの侵入状況．*魚類学雑誌*，67：159–170．
- Imai, C., H. Sakai, K. Katsura, W. Honto, Y. Hida and T. Takazawa. 2002. Growth model for the endangered cyprinid fish *Tribolodon nakamurai* based on otolith analyses. *Fish. Sci.*, 68: 843–848.
- 井上幹夫．2013．第3章 河川生物の生態 3.4 魚類．中村太士（編）．pp.123–143．*河川生態学*．講談社，東京．
- 石崎大介．2017．コラム 11 ウグイ．向井貴彦（編）．p. 67．*岐阜県の魚類*．岐阜新聞社，岐阜．
- 石崎大介・淀 太我．2018．耳石微量元素分析に基づいたニゴイ類の塩分環境経験の証拠．*伊豆沼・内沼研究報告*，12：63-71．
- Ito, T., K. Matsumura, G. Kozawa, M. Ozawa, Y. Mitsuo, A. Maruyama and M. Yuma. 2015. Studying the contribution of two types of landlocked ayu fish in Lake Biwa to the next generation using nitrogen-stable isotope ratio analysis. *Ichthyol. Res.*, 62: 357–362.
- Jeon S. R. and H. Sakai. 1984. On the distribution and revision



- of genus *Tribolodon* (Cyprinidae) from Korea. Kor. J. Limnol., 17: 11–21 (In Korean with English abstract).
- 帰山雅秀．1994．ベニザケの生活史戦略－生活史パタンの多様性と固有性－．後藤 晃・塚本勝己・前川光司（編）．pp. 101–113．川と海を回遊する淡水魚－生活史と進化－．東海大学出版会，東京．
- 金尾滋史・北村雅彦・阿部 司．2002．犬上川下流部の魚類相（1998–2001）．陸水生物学報，17：25–32．
- 金子豊二．2002．第11章 浸透圧調節・回遊．会田勝美（編）．pp. 215–232．魚類生理学の基礎．恒星社厚生閣，東京．
- 可児藤吉．1944．溪流棲昆虫の生態，pp. 171–317．古川晴男（編）日本生物誌 昆虫 上．研究社，東京．
- Katano, O. 1994. Aggressive interactions between the dark chub, *Zacco temmincki*, and the pale chub, *Z. platypus*, in relation to their feeding behaviour. Japan. J. Ichthyol., 40: 441–449.
- Katano, O. 2007. Effects of experimental duration and density of Japanese dace *Tribolodon hakonensis* on the strength of trophic cascades on benthic algae. Oecologia, 154: 195–205.
- 片野 修．2014．河川中流域の魚類生態学．学報社，東京．224 pp.
- Katano, O. and Y. Aonuma. 2001. Negative effect of ayu on the growth of omnivorous pale chub in experimental pools. J. Fish Biol., 58: 1371–1382.
- Katano, O., Y. Aonuma, T. Nakamura and S. Yamamoto. 2003. Indirect contramensalism through trophic cascade between two omnivorous fishes. Ecology, 84: 1311–1323.
- 片野 修・馬場吉弘・河村功一・大原 均．2015．移入河川におけるオイカワの豊富さと藻食に対するアユの影響．魚

- 類学雑誌, 62 : 99–106.
- Katano, O., T. Nakamura, S. Abe and Y. Baba. 2010. Population density, growth and migration via the sea to different streams of Japanese dace *Tribolodon hakonensis* in lower reaches of small streams. *Ichthyol. Res.*, 57: 1–9.
- Katano, O., T. Nakamura and S. Yamamoto. 2006. Intraguild indirect effect through trophic cascades between stream-dwelling fishes. *J. Anim. Ecol.*, 75: 167–175.
- 片野 修・中村智幸・山本祥一郎・阿部信一郎. 2004. 長野県浦野川における魚類の種組成と食物関係. 日本水産学会誌, 70 : 902–909.
- Katano, O., K. Uchida and Y. Aonuma. 2004. Experimental analysis of the territorial establishment of Ayu, *Plecoglossus altivelis*. *Ecol. Res.*, 19: 433–444.
- 片岡照男・富田靖男. 1981. 三重県の魚類相. 三重県立博物館研究報告, 自然科学, 3 : 1–110.
- 川尻 稔. 1956. 千曲川におけるウグイ漁業特にツケバ漁業とウグイの増殖について. 淡水区水産研究所研究報告, 5 : 1–41.
- Kawanabe, H. 1959. Food competition among fishes in some rivers of Kyoto Prefecture, Japan. *Mem. Coll. Sci., Univ. Kyoto, Ser. B*, 26: 254–268.
- 川那部浩哉. 1960. 川の動物群衆をどうとらえるか—食物関係にもとづく群衆理解の試み—. *生理生態*, 9 : 1–10.
- Kikko T., D. Ishizaki, K. Kuwamura, H. Okamoto, M. Ujiie, A. Ide, J. Saegusa, Y. Kai and K. Nakayama. 2018. Juvenile migration of the exclusively pelagic cyprinid, *Gnathopogon caerulescens* (Honmoroko) in Lake Biwa, Central Japan. *J.*

- Fish Biol., 92: 1590-1603.
- 久保達郎. 1946. 各種河川魚の鮭鱒稚魚食害について. 北海道水産孵化場試験報告, 1: 51-55.
- 倉若欣司. 1992. 意味論. そうぶつ社, 東京. 142 pp.
- Letcher, B.H. and T.D. Terrick. 1998. Maturation of male age-0 Atlantic salmon following a massive, localized flood. J. Fish Biol., 53: 1243-1252.
- 前畑政善. 2006a. 安曇川のウグイ (河川型). 滋賀県生きもの総合調査委員会 (編). p. 481. 滋賀県で大切にすべき野生生物 - 滋賀県レッドデータブック 2005年版 -. サンライズ出版, 滋賀.
- 前畑政善. 2006b. 石田川のウグイ (河川型). 滋賀県生きもの総合調査委員会 (編). p. 481. 滋賀県で大切にすべき野生生物 - 滋賀県レッドデータブック 2005年版 -. サンライズ出版, 滋賀.
- 前川光司. 2004. サケマス of 生態と進化. 文一総合出版, 東京. 336 pp.
- Maekawa, K and S. Nakano. 2002a. To sea or not to sea: a brief review on salmon migration evolution. Fish. Sci., 68: 27-32.
- Maekawa, K and S. Nakano. 2002b. Latitudinal trends in adult body size of Dolly Varden, with special reference to the food availability hypothesis. Popul. Ecol., 44: 17-22.
- 牧 岩男. 1964. 琵琶湖の内湾における魚類と餌生物の関係. 生理生態, 12: 259-271.
- Maruyama, A., Y. Yamada, M. Yuma and B. Rusuwa. 2001. Stable nitrogen and carbon isotope ratios as migration tracers of a landlocked goby, *Rhinogobius* sp. (the orange form), in the Lake Biwa water system. Ecol. Res., 16: 697-703.

- Minagawa, M. and E. Wada. 1984. Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, 48: 1135–1140.
- 水野信彦・御勢久右衛門. 1993. 河川の生態学 補訂版. 築地書館, 東京. 247 pp.
- 水谷英志. 1976. 各種魚類による流下アユ仔魚の食害(II) 実験人工河川河口域と姉川のアユ産卵場所附近に棲息する魚類の胃内容物について. 滋賀県水産試験場研究報告, 28: 21–28.
- 森田健太郎・森田晶子. 2007. イワナ(サケ科魚類)の生活史二型と個体群過程. 日本生態学会誌, 57: 13–24.
- 森田健太郎・山本祥一郎. 2004. ダム構築による河川分断化がもたらすもの～川は森と海をつなぐ道～. 前川光司(編), pp. 281–312. サケ・マスの生態と進化. 文一総合出版, 東京.
- 向井貴彦. 2017. 岐阜県の魚類. 岐阜新聞社, 岐阜. 215 pp.
- Munakata, A. 2012. Migratory behaviors in masu salmon (*Oncorhynchus masou*) and the influence of endocrinological factors. *Aqua-BioScience Monograph*. 5: 29–65.
- 名越 誠・川那部浩哉・水野信彦・宮地伝三郎・森 主一・杉山幸丸・牧 岩男・斎藤洋子. 1962. 川の魚の生活III. オイカワの生活史を中心にして. 生理・生態学研究業績, 82: 1–19.
- 中坊徹次. 2018. 小学館の図鑑 Z 日本魚類館. 小学館, 東京. 544 pp.
- Nakagawa, H., H. Yamane, M. Yasugi, T. Fujita, K. Yokoi, H. Ashiwa, N. Kitada, H. Takano, N. Suzuki, J. Kishimoto, H.

- Maeda, H. Yamano, T. Ito, H. Maruyama, K. Tominaga, E. Hatakeyama, M. Goto and D. Takahashi. 2012. Diel changes in resource use and diet overlap in temperate stream fishes. *Ecol. Res.*, 27: 417–426.
- 中村守純. 1951. 琵琶湖産ハスの生活史. 資源科学研究所彙報, 19–21: 70–78.
- 中村守純. 1969. 日本のコイ科魚類. 資源科学研究所, 東京. 455 pp.
- Nakano, S., K.D. Fausch and S. Kitano. 1999. Flexible niche partitioning via a foraging mode shift: a proposed mechanism for coexistence in stream-dwelling charrs. *J. Anim. Ecol.*, 68: 1079–1092.
- 中野 繁・谷口義則. 1996. 淡水性サケ科魚類における種間競争と異種共存機構. 魚類学雑誌, 43: 59–78.
- 西村欣也. 1996. 「通し回遊生活史の進化モデル」について考える. 月刊海洋, 28: 298–302.
- 西村三郎. 1980. 日本海の成立: 生物地理学からのアプローチ. 改訂版. 築地書館, 東京. 230 pp.
- 農林水産省大臣官房統計部. 2020. 平成30年漁業・養殖業生産統計年報(併載: 漁業産出学). 農林水産省大臣官房統計部, 東京. 231 pp.
- 小川 拡・片野 修. 2015. 実験河川における3種のコイ科魚類の摂食行動と相互作用. 魚類学雑誌, 62: 133–147.
- 小川 拡・片野 修. 2016a. オイカワとウグイの相互作用が互いの成長に及ぼす影響. 日本水産学会誌, 82: 128–130.
- 小川 拡・片野 修. 2016b. 水流を伴う実験池におけるカワムツによるオイカワの摂食行動への影響. 魚類学雑誌, 63: 19–25.

- 大畑剛史・乾 隆帝・中島 淳・大浦晴彦・鬼倉徳雄．2012．  
熊本県緑川水系におけるイチモンジタナゴ *Acheilognathus cyanostigma* の分布パターン．魚類学雑誌，59: 1-9.
- Onikura, N. 2015. Site selection for habitat conservation / restoration of threatened freshwater fishes in artificial channels of northern Kyushu Island, Japan. Ichthyol. Res., 62: 197-206.
- 大竹二雄・三木康弘・山崎幸夫・大森 明・小沼洋司．1999．  
久慈川におけるアユの遡上生態-耳石 Sr : Ca 比による回遊履歴の推定-．茨城県水産試験場研究報告，37 : 115-120.
- Otake, T. and K. Uchida. 1998. Application of otolith microchemistry for distinguishing between amphidromous and non-amphidromous stocked ayu, *Plecoglossus altivelis*. Fish. Sci., 64: 517-521.
- Rau, G. H., A. J. Mearns, D. R. Young, R. J. Olson, H. A. Schafter and I. R. Kaplan. 1983. Animal  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  correlates with trophic level in pelagic food webs. Ecology, 64: 1314-1318.
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria: <https://www.R-project.org>.
- R Development Core Team. 2013. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria: <http://www.R-project.org>.
- Reshetnikova, Y. S. 2002. Atlas of Russian freshwater fishes. Nauka, Moscow. 378pp (in Russian).
- 酒井明久．2010．琵琶湖産アユにおける河川への遡上開始日と遡上尾数の予測．日本水産学会誌，76 : 670-677.
- Sakai, H. 1995. Life-histories and genetic divergence in three

- species of *Tribolodon* (Cyprinidae). Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 42: 1–98.
- 酒井治己. 1996. ウグイ類の降海と種分化. 月刊海洋, 28: 303–307.
- 酒井治己. 2001. ウグイの仲間, pp. 259–269. 川那部浩哉・水野信彦・細谷和海 (編) 山溪カラー名鑑日本の淡水魚. 第3版. 山と溪谷社, 東京.
- Sakai, H. and S. Amano. 2014. A new subspecies of anadromous Far Eastern dace, *Tribolodon brandtii maruta* subsp. nov. (Teleostei, Cyprinidae) from Japan. Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. A, 40: 219–229.
- Sakai, H., A. Goto and S. R. Jeon. 2002. Speciation and dispersal of *Tribolodon* species (Pisces, Cyprinidae) around the Sea of Japan. Zool. Sci., 19: 1291–1303.
- Sakai, H. and C. Imai. 2005. Otolith Sr: Ca ratios of the freshwater and anadromous cyprinid genus *Tribolodon*. Ichthyol. Res., 52: 182–184.
- Sakai, H., K. Watanabe and A. Goto. 2020. A revised generic taxonomy for Far East Asian minnow *Rhynchocypris* and dace *Pseudaspius*. Ichthyol. Res., 67: 330–334.
- 佐藤達也・淀太我・木村清志. 2010. 三重県五十鈴川の魚類相. 三重大学大学院生物資源学研究科紀要, 36: 39–52.
- 佐藤陽一・岡部健士・竹林洋史. 2002. 徳島県勝浦川に生息する魚類の出現／非出現の予測モデル. 魚類学雑誌, 49: 41–52.
- 滋賀県. 2005. 平成16年度河川における魚類生息環境調査業務報告書. 50 pp.
- 滋賀県水産試験場. 1942. 琵琶湖重要魚族天然餌料調査報告.

滋賀県水産試験場， 滋賀． 80 pp.

Sotiropoulos, M., W. Tonn and L. Wassenaar. 2004. Effects of lipid extraction on stable carbon and nitrogen isotope analyses of fish tissues: potential consequences for food web studies. *Ecol. Freshw. Fish*, 13: 155–160.

多部田 修・塚原 博． 1964． 北九州における海産ウグイの産卵習性とその漁法． 九州大学農学部学芸雑誌， 21： 215–225．

高橋勇夫・間野静雄． 2022． 遡上行動を阻害する構造物がない北海道朱太川における天然アユの流程分布． 応用生体工学， 25： 1–12．

玉手 剛・山本祥一郎． 2004． サケ科魚類における二つの生活史－生活史分岐と生活史多型に関する進化減少について－． 前川光司（編）， pp. 43–69． サケ・マスの生態と進化． 文一総合出版， 東京．

塚本勝己． 1994． 通し回遊魚の起源と回遊メカニズム． 後藤晃・塚本勝己・前川光司（編）． pp. 2–17． 川と海を回遊する淡水魚－生活史と進化－． 東海大学出版会， 東京．

塚本勝己． 2005． 動物はなぜ「旅」をするのか－「脱出理論」－． 月刊海洋， 37： 422–427．

内田恵太郎． 1939． 朝鮮魚類誌． 朝鮮総督府水産試験場報告， 6， 1–148．

海野徹也・清家 暁・大竹二雄・西山文隆・柴田恭宏・中川平介． 2001． 耳石微量元素分析による広島県太田川サツキマスの回遊履歴の推定． 日本水産学会誌， 67： 647–657．

Vinagre, C., C. Máguas, H. N. Cabral and M. J. Costa. 2011. Effect of body size and body mass on  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  in coastal fishes and cephalopods. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 95: 264–



267.

和田吉弘． 2000． 人と魚の知恵くらべ． 岐阜新聞社， 岐阜．

198 pp.

Watanabe, K., H. Sakai, T. Sawada and M. Nishida. 2018.

Comparative phylogeography of diadromous and freshwater daces of the genus *Tribolodon* (Cyprinidae). *Ichthyol. Res.*,

65: 383–397.

渡辺裕介・渡辺敬晴・安藤孝聡・目野 透・高橋正人・小川

優・藤田美由紀． 2013． とちぎの魚図鑑． 下野新聞社， 栃

木． 167 pp.

Yamada, Y., T. Ueda, T. Koitabashi and E. Wada. 1998. Horizontal

and vertical isotope model of Lake Biwa ecosystem. *Jpn. J.*

*Limnol.*, 59: 409–427.

Yamada, Y., T. Ueda and E. Wada. 1996. Distribution of carbon

and nitrogen isotope ratios in the Yodo River Watershed. *Jpn.*

*J. Limnol.*, 57; 467–477.

淀 太我・山下剛司・佐土哲也・武村 泉・木村清志． 2001．

三重県志摩地方の河川魚類相． 魚類学雑誌， 48 : 27–40．

Yoshida, T., M. Kagami, T. B. Gurung and J. Urabe. 2001.

Seasonal succession of zooplankton in the north basin of Lake

Biwa. *Aquatic Ecol.*, 35: 19–29.

## 图表

Table 1. List of distribution of anadromous *Pseudaspius hakonensis*.

Area	References
North of Sendai Bay in the Pacific slope, north of San-in region in the Japan Sea slope, Natui Riv. in Fukushima Pref., Suruga Bay, Hamana Lake in Shizuoka Pref. and Mikawa Bay in Aichi Pref.	Kurawaka (1992)
Mu Riv., Assabu Riv. and Otake Riv. in Hokkaido	Sakai (1995)
Tokuai Riv., Nigorisumi Riv. and Sannou Riv. in Niigata Pref.	Katano et al. (2010)
Nagara Riv. and Ibi Riv. in Gifu Pref.	Ishizaki (2017)
Toba Bay in Mie Pref.	Kataoka and Tomida (1981)*
Matsuura Riv. in Saga Pref.	Tabeta and Tsukahara (1964)
Maritime Territory	Gavrenkov and Ivankov (1979); Gavrenkov (1982); Reshetnikova (2002)
Korean Peninsula	Uchida (1939)**; Jeon and Sakai (1984)

\*Kataoka and Tomida (1981) recorded as *Tribolodon taczanoaskii* "maruta", which is *Pseudaspius brandtii maruta*

\*\*Uchida (1939) recorded as *Tribolodon taczanoaskii*, which is *Pseudaspius brandtii brandtii*.

Table 2. Migration status of *Pseudaspius hakonensis* specimens caught at station 2 in the Kamo River.

Specimen number	Date of collection	Sampling gear	Age	Standard length (mm)	Otolith radius ( $\mu\text{m}$ )	Radius at seaward migration	Marginal increments in seawater period ( $\mu\text{m}$ )	Estimated length at seaward migration
01	May 12	Hand net	0	12	b		*	
02	May 12	Hand net	0	13	138	-	*	-
03	May 12	Hand net	0	14	137	122	15	16
04	May 12	Hand net	0	14	132	115	17	16
05	May 12	Hand net	0	14	141	-	*	-
06	May 12	Hand net	0	15	b		*	
07	June 2	Hand net	0	19	227	118	109	16
08	June 2	Hand net	0	18	218	98	120	15
09	June 2	Hand net	0	19	b			
10	June 2	Hand net	0	17	b			
11	June 23	Cast net	1	97	897	887	9	89
12	July 6	Cast net	0	48	545	-	*	-
13	July 6	Cast net	0	78	729	-	*	-
14	July 6	Cast net	1	87	869	675	194	58
15	July 6	Cast net	1	83	704	700	4	61
16	July 6	Cast net	1	91	933	546	386	44
17	July 6	Cast net	1	117	1157	239	918	22
18	July 6	Cast net	1	121	1067	734	333	66
19	July 6	Cast net	1	115	994	817	177	78
20	July 6	Cast net	1	103	846	745	100	67
21	July 6	Cast net	1	94	826	639	187	54
22	July 6	Cast net	1	88	768	708	60	62
23	July 6	Cast net	1	76	849	436	848	34
24	July 6	Cast net	1	106	1036	974	62	105
25	July 6	Cast net	1	100	913	302	611	25
26	July 6	Cast net	1	123	957	443	514	35
27	July 6	Cast net	1	97	949	879	71	88
28	July 6	Cast net	1	85	890	655	235	56
29	July 6	Cast net	1	108	963	890	407	45
30	July 6	Cast net	1	81	804	583	221	48
31	July 6	Cast net	1	115	1097	710	388	62
32	July 6	Cast net	1	101	889	854	34	84
33	July 6	Cast net	1	101	1030	878	152	87
34	July 6	Cast net	1	109	920	532	388	42
35	Aug. 9	Cast net	0	57	710	566	145	46
36	Aug. 9	Cast net	1	101	984	883	101	88
37	Aug. 9	Cast net	1	107	984	583	410	48
38	Aug. 9	Cast net	1	102	1026	890	136	89
39	Aug. 29	Cast net	0	79	862	553	309	44

b broken otoliths. - Sr:Ca ratio did not exceed 5 to the otolith edge. \* individuals immediately after seaward migration.

Table 3. Number and standard length (mean  $\pm$  standard deviation) of fish captured in the Kamo River.

Species	19 Apr. 2007		28 Jun. 2007		24 Jan. 2008	
	No. of fish	SL (mm)	No. of fish	SL (mm)	No. of fish	SL (mm)
<i>P. altivelis</i>	—	—	24	89 $\pm$ 17.3	—	—
<i>P. hakonensis</i>	4	52 $\pm$ 14.7	10	66 $\pm$ 12.1	13	44 $\pm$ 4.0
<i>O. platypus</i>	21	55 $\pm$ 13.9	16	64 $\pm$ 22.7	20	66 $\pm$ 11.4
<i>C. temminckii</i>	14	48 $\pm$ 14.6	21	50 $\pm$ 11.4	9	46 $\pm$ 5.2

Table 4. Specimens of *Pseudaspius hakonensis* used for stable isotope analyses.

Date	St.	n	SL (mm) Mean±SD
18 Sep 2012	1	5	4.5±0.7
	4	10	5.6±0.8
	5	4	5.9±0.1
31 Oct 2012	1	1	4.8
	2	5	4.5±0.3
	3	1	7.8
	4	7	5.3±0.8

Table 5. Principal environmental variables in each station.

river	st	wws in the autumn (m)	wws in the spring (m)	lr in the autumn (m)	lr in the spring (m)	dfm (km)	nwrn	sl (km)
Ishida	1	9.4	11.0	54	47	1.4	0	17.00
	2	9.3	12.5	60	41	2.5	1	
	3	6.4	6.0	38	26	3.0	4	
	4	8.6	9.5	36	36	3.7	5	
	5	7.9	8.5	23	34	4.3	6	
	6	11.0	11.5	32	90	4.7	7	
	7	9.7	13.0	34	22	6.3	9	
	8	12.0	17.0	40	26	11.5	11	
	9	9.0	14.0	25	27	18.2	13	
Ado	1	13.5	26.5	29	44	1.7	0	57.94
	1'	-	2.0	-	20	1.7	0	
	2	34.5	36.5	47	56	11.3	1	
	3	12.5	15.5	31	37	17.8	2	
	4	16.5	12.0	70	46	20.1	3	
Inukami	5	8.5	12.0	38	38	24.0	4	27.29
	1	9.5	11.0	38	28	22.0	0	
	2	14.5	4.5	41	36	9.0	0	
	3	20.0	22.0	41	41	12.3	1	
	4	6.5	4.5	44	27	14.5	2	
Ane	1	19.5	19.5	49	35	1.4	2	31.34
	2	17.0	16.5	41	27	5.7	3	
	3	16.5	10.5	26	28	11.5	8	
	4	12.0	11.0	51	49	13.9	10	
	5	4.5	5.0	26	33	17.8	21	
Echi	1	15.5	10.5	69	32	7.3	0	41.05
	2	18.5	5.8	66	21	17.6	0	
	3	27.0	15.5	57	19	23.3	1	
	4	11.5	9.5	37	44	30.2	2	
	5	3.0	5.0	8	10	30.3	2	
Shiotsuo	1	8.5	4.5	36	40	0.3	0	7.50
	2	4.5	4.5	17	19	1.7	0	
	3	5.0	5.0	29	24	2.3	2	
	4	6.0	7.0	18	16	4.3	14	
	5	3.0	3.0	22	25	6.7	29	

Variables abbreviated as: wws, width of water surface; lr, length of the river investigated; dfm, distance from the river mouth; nwrn, number of weirs from the river mouth; sl, stream length

Table 6. Eigenvalues from first to third principal components of environmental variables at each station.

	PC1	PC2	PC3
Eigenvalue	3.41	2.65	2.16
Percentage of variance	18.96	14.71	12.01
(Cumulative percentage)	(18.96)	(33.67)	(45.67)
wt	-0.49	0.36	-0.50
wws	0.47	0.48	0.02
wdr	0.67	0.20	0.25
wdp	0.22	-0.45	-0.10
cvr	0.29	-0.10	0.71
cvp	0.51	0.39	0.32
rp	-0.47	-0.47	0.46
ep	-0.53	0.04	0.55
sps	-0.20	0.13	0.22
sp	-0.41	-0.49	-0.04
co	0.18	-0.83	0.10
sos	0.60	0.11	-0.06
rf	0.37	-0.69	-0.03
SS	0.22	0.04	0.49
EC	-0.25	-0.15	-0.40
DOC	-0.67	0.29	0.34
DP	-0.55	0.22	0.35
DN	0.10	-0.26	0.08

wdr, water depth of riffle; wdp, water depth of pool; cvr, current velocity of riffle; cvp, current velocity of pool; rp, riparian plants; ep, emergent plants; sps, substrate particle size; sp, submerged plants; co, cover; sos, stones on substrate; rf, riparian forest; SS, suspended sediment; EC, electric conductivity; DOC, dissolved organic carbon; DP, dissolved phosphorus; DN, dissolved nitrogen.



Table 7. *Pseudaspius hakonensis* recorded from study area in Autumn 2011 and Spring 2012.

river	st	Autumn 2011	Spring 2012
Ishida	1	+	
	2	+	+
	3	+	
	4	+	+
	5	+	+
	6	+	
	7		+
	8	+	
	9	+	
Ado	1	+	+
	1'	/	
	2	+	
	3	+	+
	4	+	
Inukami	1		
	2		
	3		
	4		
Ane	1		+
	2	+	+
	3		
	4		
	5		
Echi	1		
	2		
	3		
	4		
	5		+
Shiotsuo	1	+	
	2	+	
	3		
	4		
	5		

Table 8. *P*-values of environmental variables correlated with occurrence/non-occurrence of *Pseudaspius hakonensis* in study area in autumn. (Mann-Whitney U test).

Environmental variables	Unit	Minimum	Maximum	Mean	SD	Mean in occurrence	Mean in non-occurrence	<i>U</i> - values	<i>P</i> - values
wws	1 m	3.0	34.5	11.9	6.8				
wdr	1 cm	6.0	53.0	27.0	10.1				
wdp	1 cm	27.2	75.7	49.2	13.1				
cvr	0.1 cm/sec	12.7	149.2	56.2	25.9				
cvp	0.1 cm/sec	1.2	119.2	36.7	26.6				
sps		0.0	2.0	1.4	0.5				
sp		0.0	0.8	0.1	0.2				
co		0.0	1.6	0.3	0.4				
sos		2.5	5.4	4.0	0.6				
rp		0.3	2.0	1.1	0.5				
ep		0.0	2.0	0.6	0.6				
wt	0.1 °C	13.2	19.5	16.6	1.5	17.3	16.1	75.5	0.031
rf		0	2	1.0	0.8				
dfm	0.1 km	0.3	30.3	10.1	8.6	7.2	14.2	200.0	0.051
nwrn		0	29	4.9	6.6				
alt	1 m	84	258	134.7	45.9				
SS		0.06	33.5	2.66	6.22				
EC		44.0	176.0	77.4	35.3	57.5	93.9	228.0	0.001
DOC		0.269	0.769	0.521	0.139	0.476	0.558	199.0	0.021
DP		0.000	0.014	0.006	0.003				
DN		0.176	0.989	0.494	0.137				
Total number of significant variables								4	

Only significant probabilities at  $P < 0.10$  are indicated.

Table 9. P-values of environmental variables correlated with occurrence/non-occurrence of *Pseudaspius hakonensis* in study area in spring (Mann-Whitney U test).

Environmental variables.	Unit	Minimum	Maximum	Mean	SD	Mean in occurrence	Mean in non-occurrence	U-values	P-values
wws	1 m	2.0	37.0	11.2	7.2				
wdr	1 cm	9.4	47.4	25.9	10.1				
wdp	1 cm	20.2	67.7	46.2	11.9				
cvr	0.1 cm/sec	13.0	726.4	79.9	122.6				
cvp	0.1 cm/sec	1.8	96.1	36.6	25.6				
sps		0.0	2.0	1.2	0.5				
sp		0.0	1.0	0.2	0.3				
co		0.0	2.0	0.4	0.6				
sos		2.4	5.0	3.8	0.6	4.1	3.8	68.5	0.085
rp		0.0	2.0	1.4	0.6				
ep		0.0	2.0	0.7	0.6				
wt	0.1 °C	8.3	23.6	16.0	2.9	14.6	16.0	155.5	0.093
rf		0	2	1.0	0.8				
dfm	0.1 km	0.3	30.3	10.1	8.6				
nwrn		0	29	4.6	6.2				
alt	1 m	84	258	134.7	45.9				
SS		0.08	13.54	2.98	3.18				
EC		37	178	74.2	40.2				
DOC		0.269	0.922	0.585	0.177				
DP		0.0048	0.0216	0.0114	0.0040				
DN		0.2220	0.9033	0.4665	0.1312				
Total number of significant variables									2

Only significant probabilities at P<0.10 are indicated.

Table 10. Coefficients of selected variables for the top five models explaining the habitats of *Pseudaspius hakonensis*

Model	Coefficient					AIC	$\Delta$ AIC
	Intercept	DOC	EC	dfm	WT		
1	11.620	-0.010	-0.060	-0.198		32.6	0.00
2	7.183	-0.010	-0.059	-0.183	0.244	34.2	1.57
3	5.646		-0.067	-0.117		36.0	3.38
4	-0.662		-0.063	-0.097	0.351	37.0	4.36
5	-3.910	-0.006	-0.045		0.604	37.2	4.52
Null model	-0.773					41.0	8.36

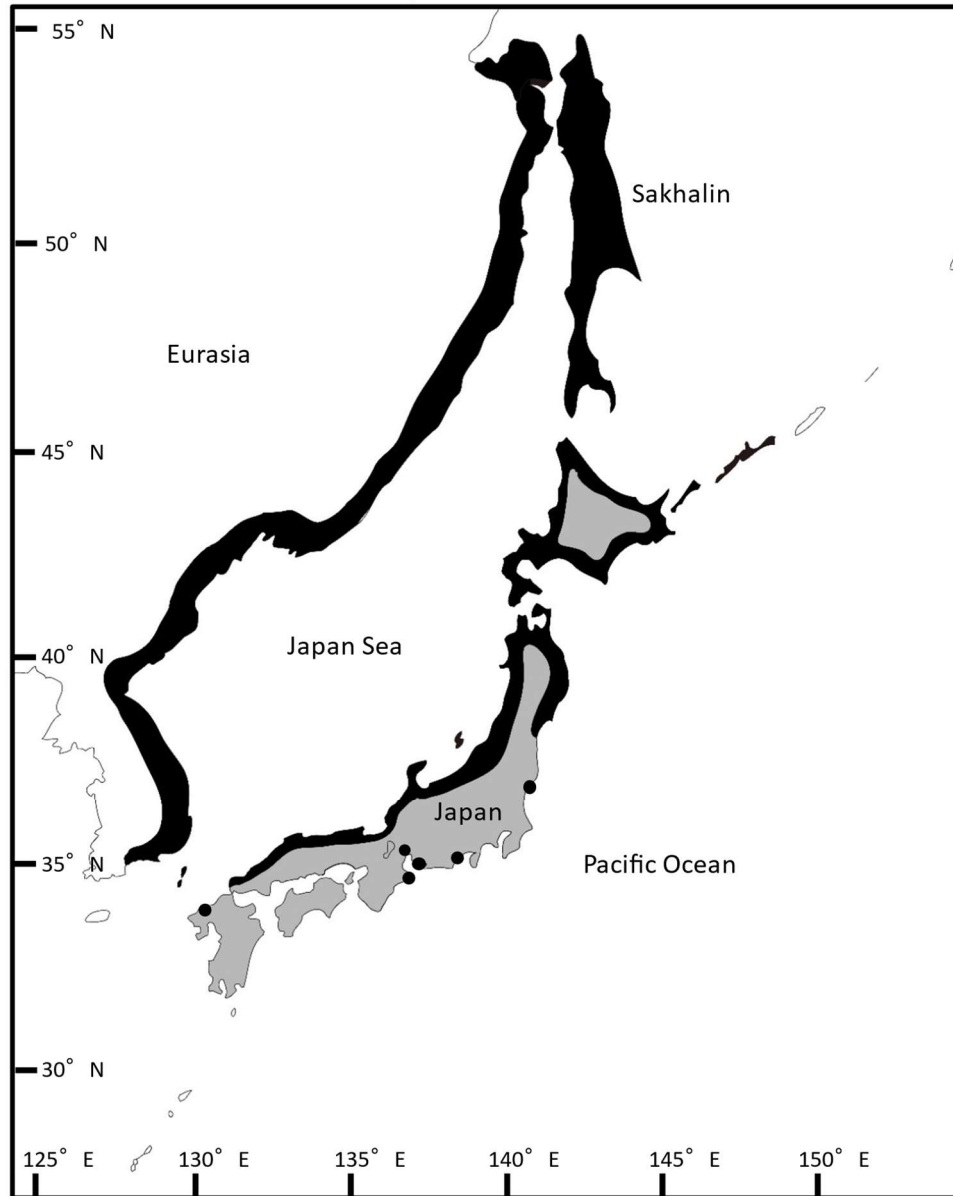


Fig. 1. Distribution of *Pseudaspius hakonensis* (gray and black area). Black area and closed circles indicate anadromous distribution areas. Gray area indicates only fluvial distribution area.

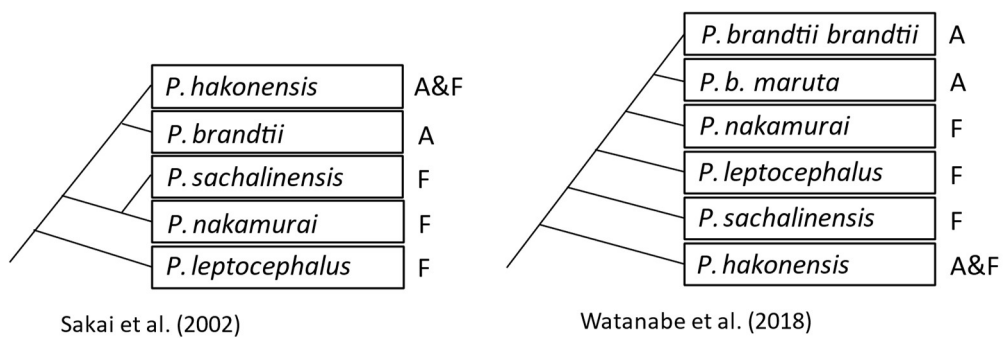


Fig. 2. Phylogenetic tree of *Pseudaspius* presented by Sakai et al. (2002) and Watanabe et al. (2018). *P. brandtii* can be divided into two subspecies, *P. brandtii brandtii* and *P. b. maruta*. A and F indicate anadromous and fluvial life type, respectively.

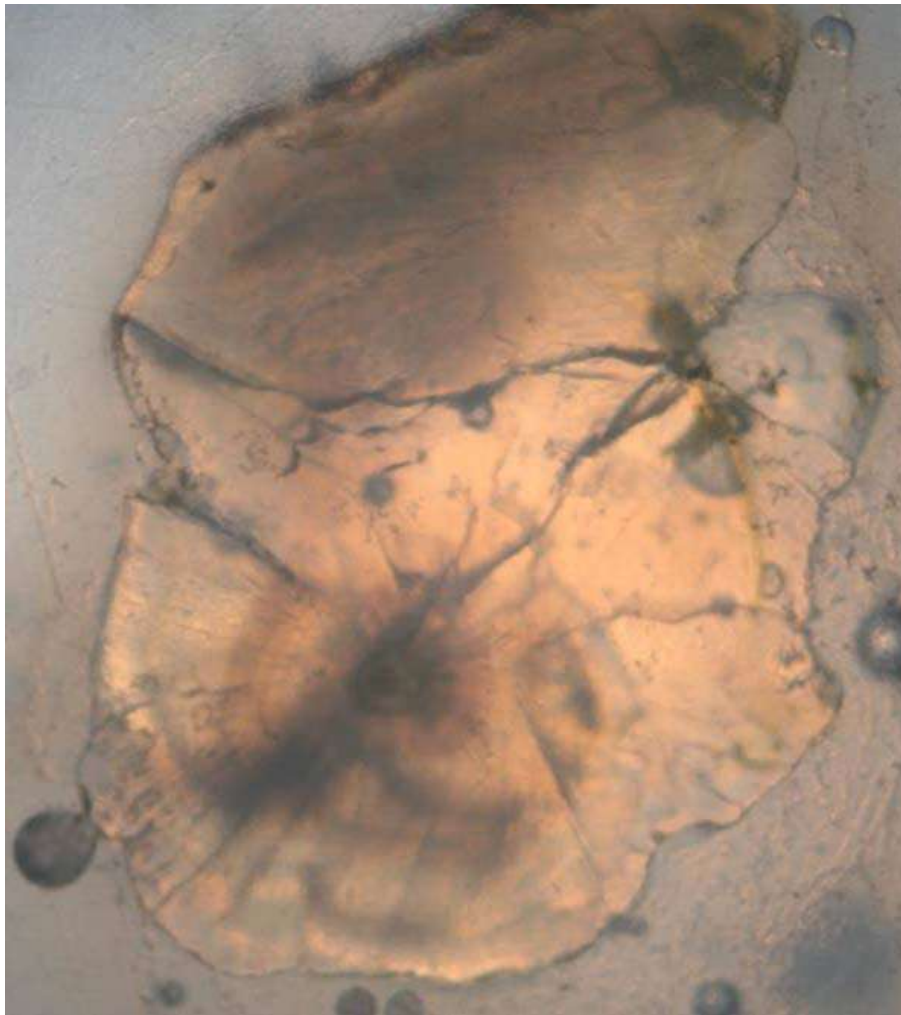


Fig. 3. Otolith of adult *Pseudaspius hakonensis*.

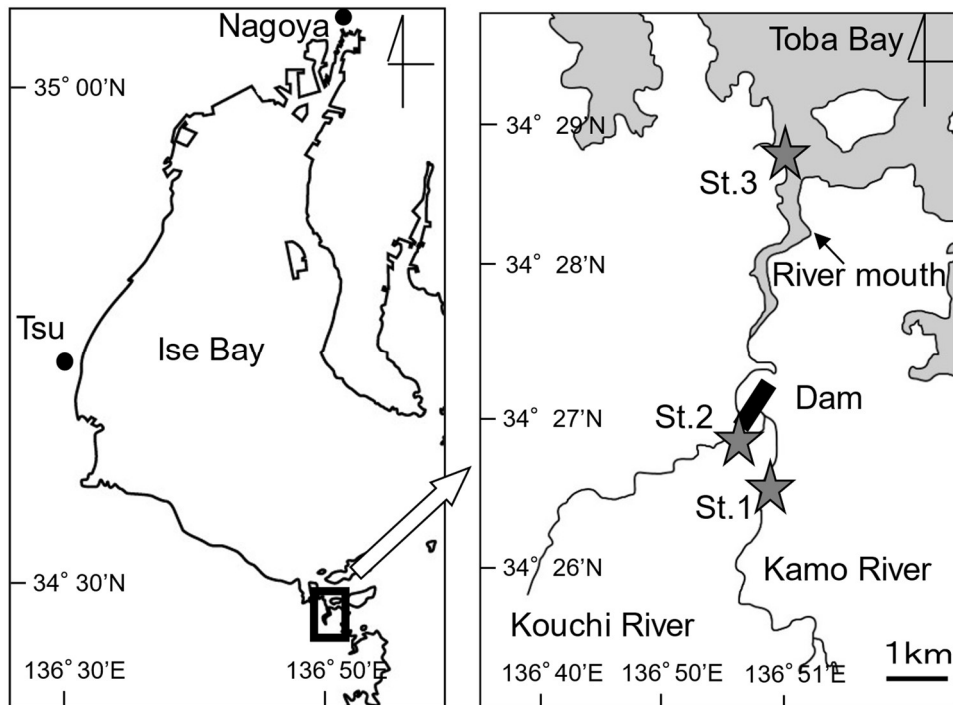


Fig. 4. Map of sampling sites. St.1 and St.2 are located in freshwater environments, and St.3 is sited in a seawater environment.



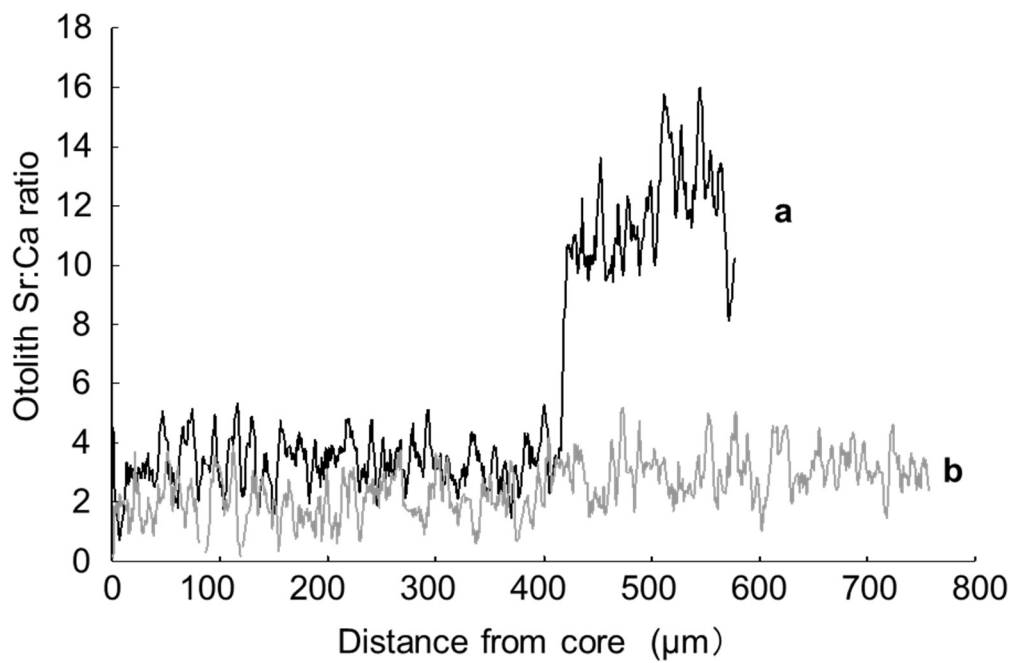


Fig. 5. Profiles of otolith Sr:Ca ratio from the core to the edge of otoliths from *Pseudaspius hakonensis* reared in seawater environment (a) and freshwater environment (b).

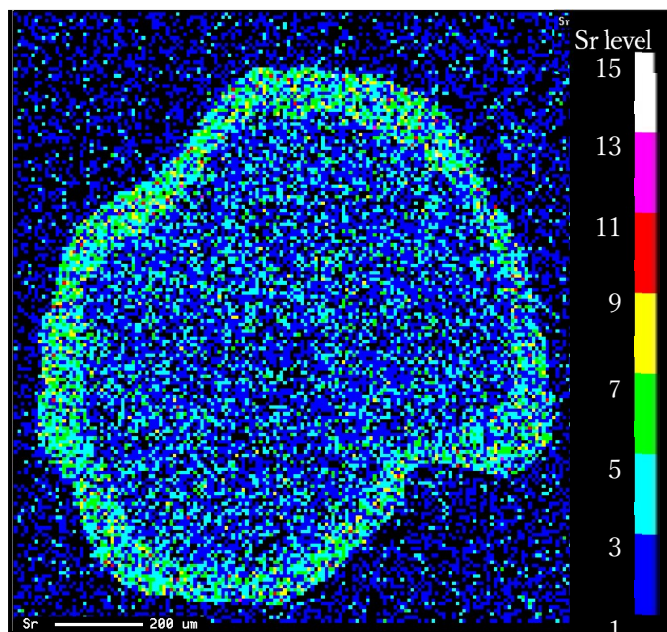


Fig. 6. Two-dimensional image of Sr concentration of otolith from *Pseudaspius hakonensis* reared in seawater environment.

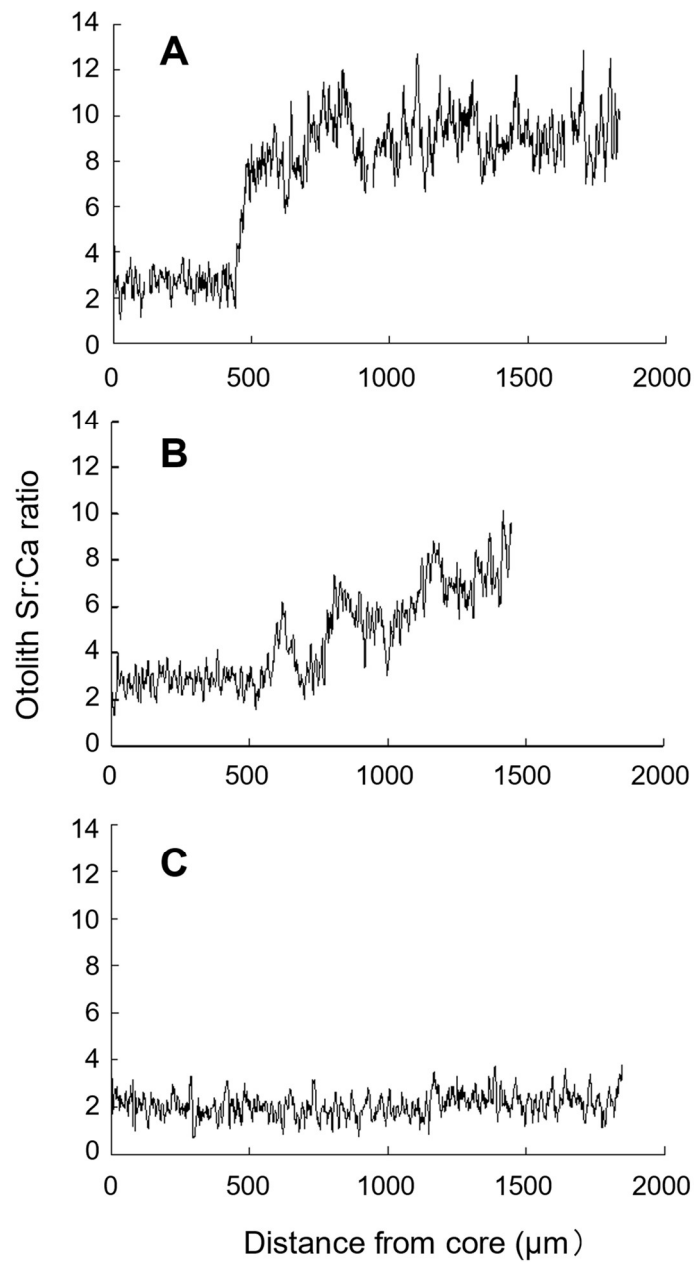


Fig. 7. Three types of Sr:Ca ratio profile of otoliths from *Pseudaspius hakonensis* caught in the spawning area in the Kamo River. A, otolith Sr:Ca ratio was low near the core, rapidly increased thereafter, and remained high to the edge. B, otolith Sr:Ca ratio is low near the core and increased thereafter to the edge with fluctuating up and down. C, otolith Sr:Ca ratio is consistently low from the core to edge.

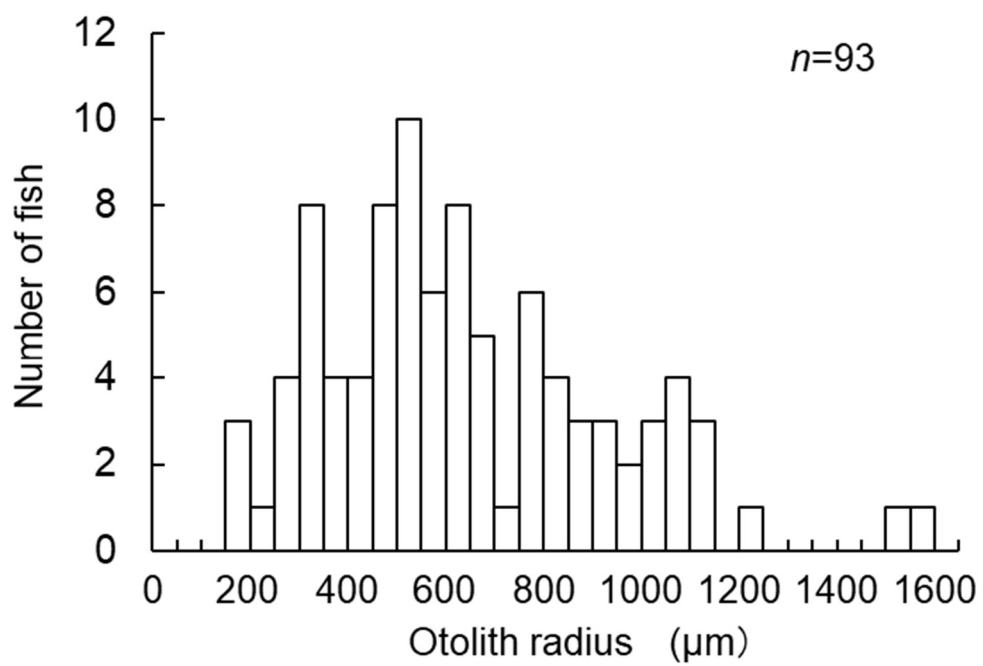


Fig. 8. Otolith radius with a Sr:Ca ratio larger than 5 in *Pseudaspius hakonensis* in the life history.

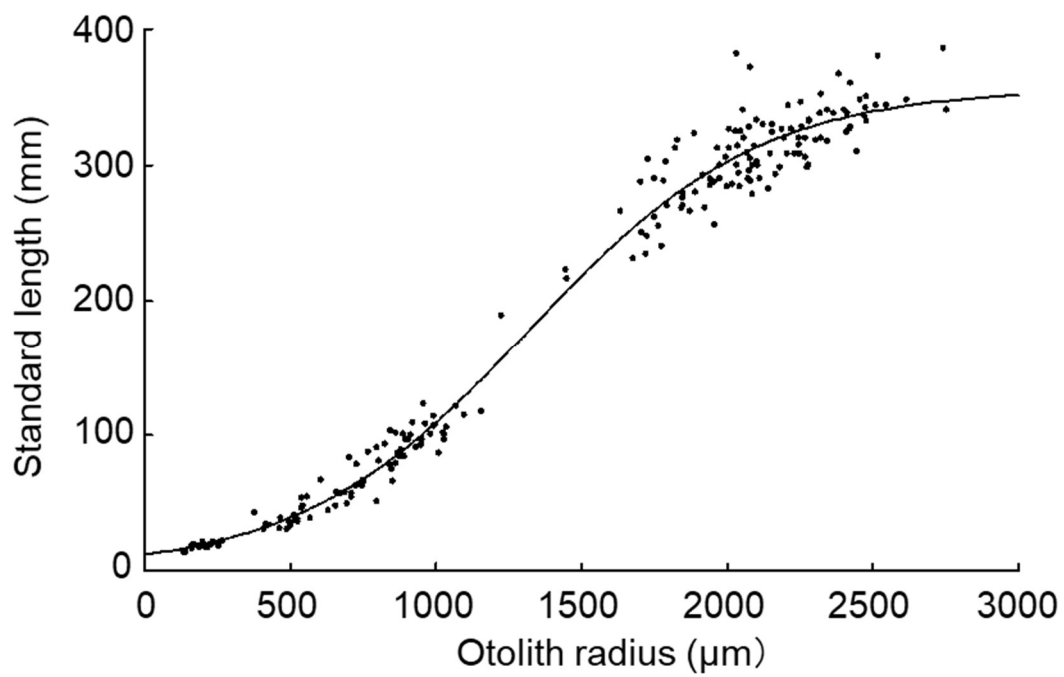


Fig. 9. Relationship between standard length and otolith radius in *Pseudaspius hakonensis*.

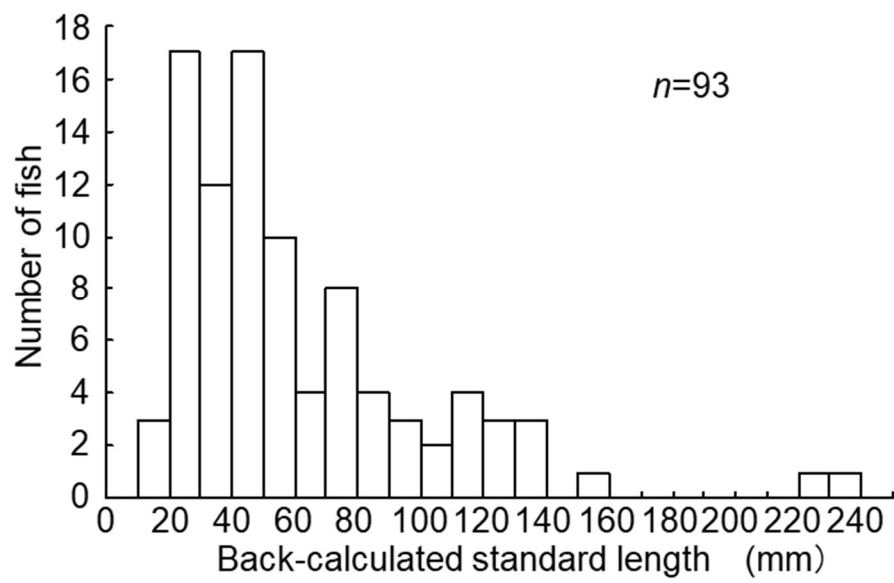


Fig. 10. Distribution of standard length back-calculated in *Pseudaspius hakonensis* which experienced seaward migration in the life history.

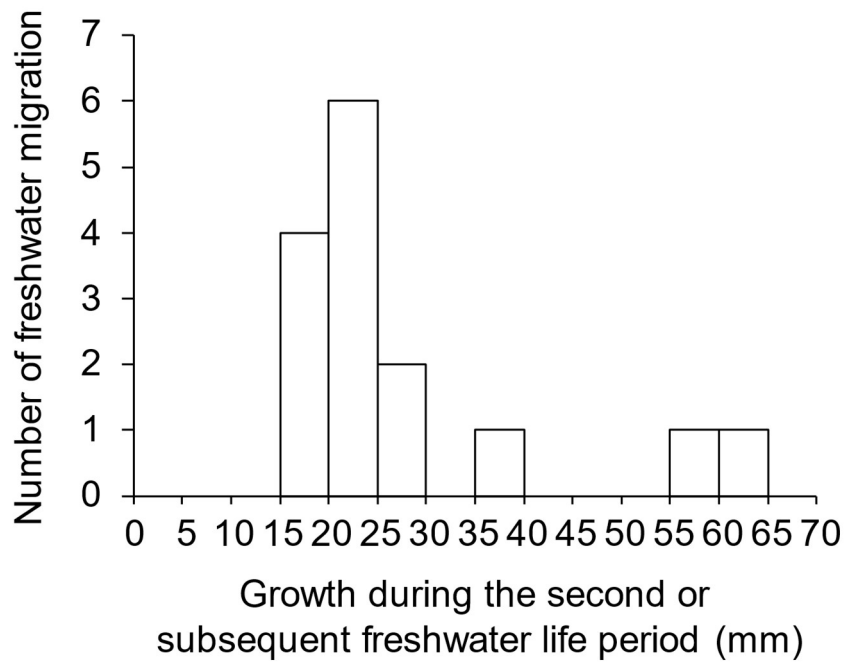


Fig. 11. Distribution of growth during the second or subsequent freshwater life period in the *Pseudaspius hakonensis* which migrated multiple times.

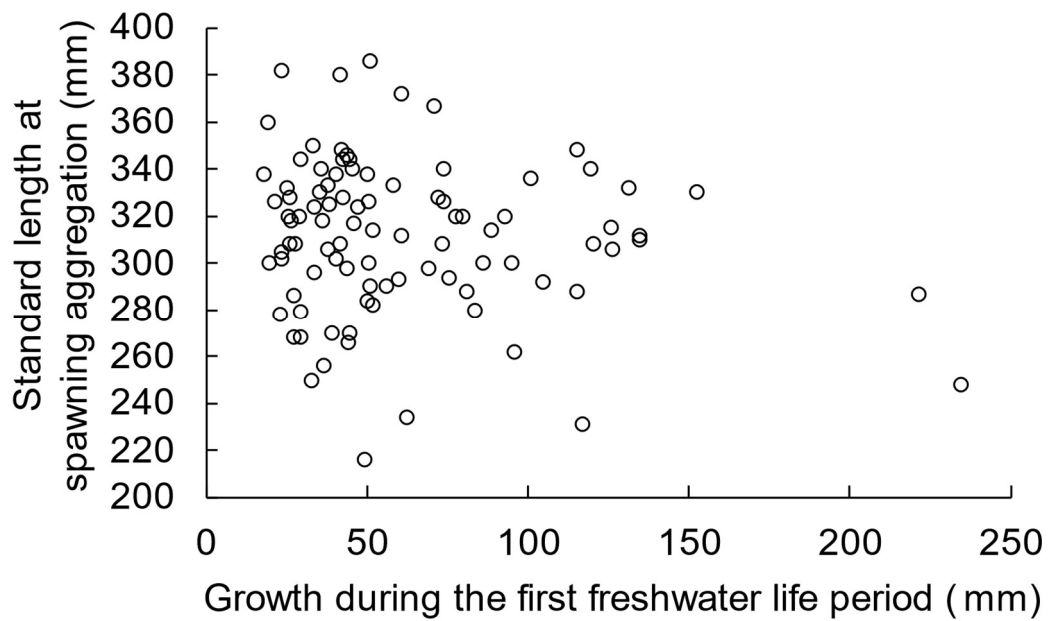


Fig. 12. Relationship between growth during the first freshwater life period and standard length at spawning aggregation in *Pseudaspius hakonensis*.



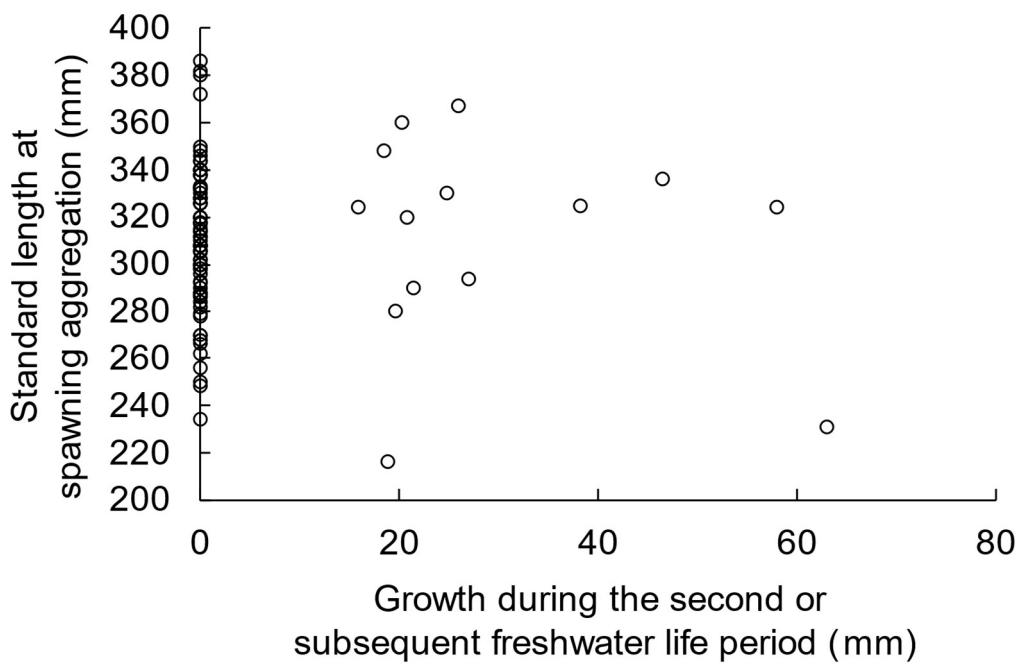


Fig. 13. Relationship between growth during the second or subsequent freshwater life period and standard length at spawning aggregation in *Pseudaspius hakonensis*.

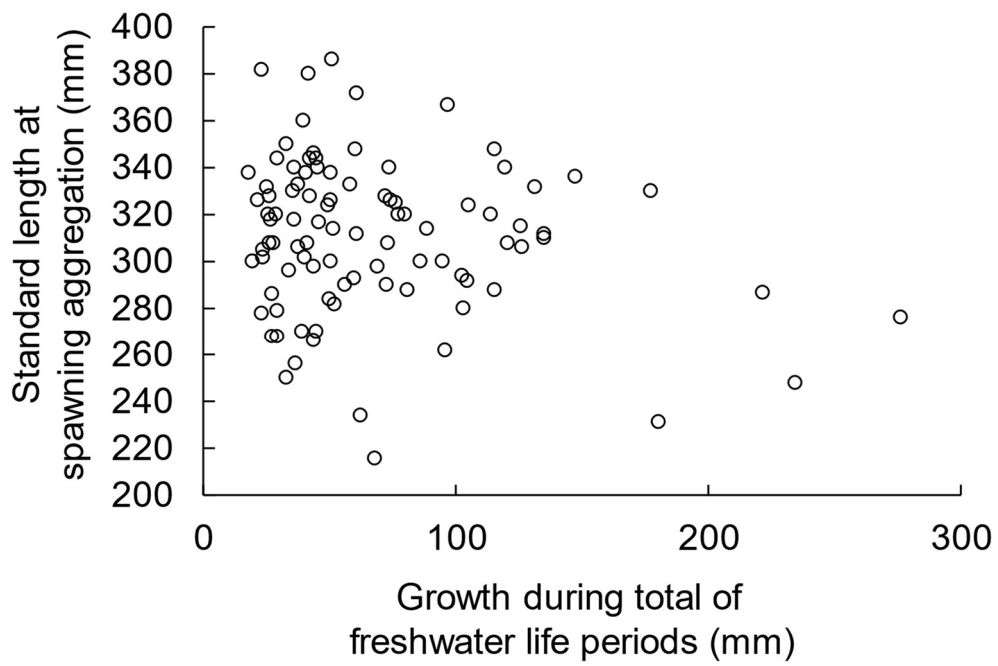


Fig. 14. Relationship between growth during total of freshwater life periods and standard length at spawning aggregation in *Pseudaspius hakonensis*.

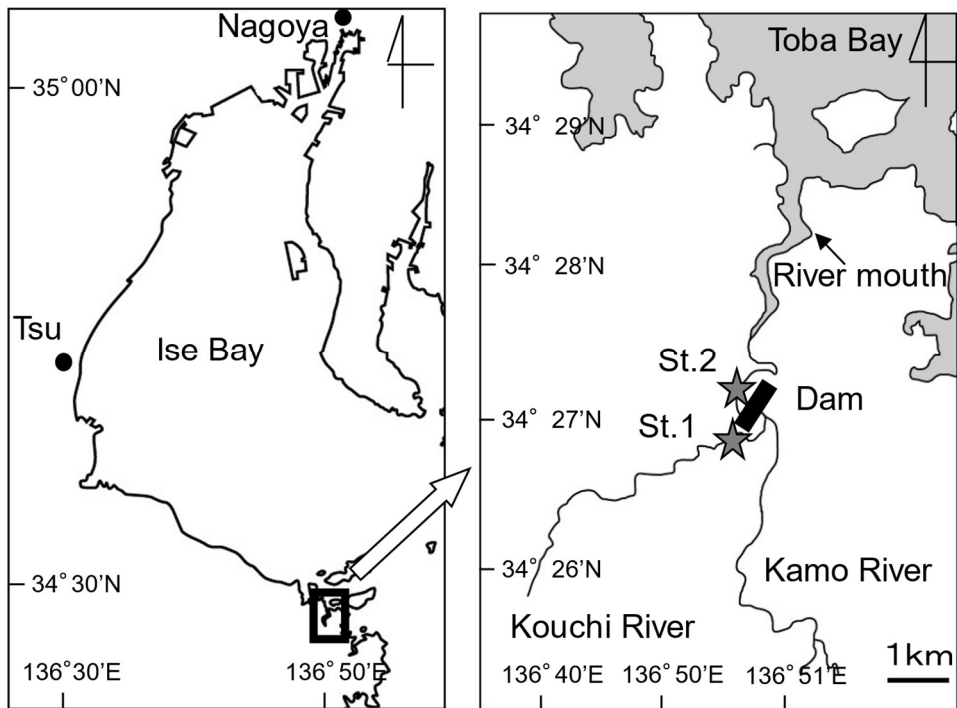


Fig. 15. Map of sampling sites. The Kamo River below the dam is a tidal area.

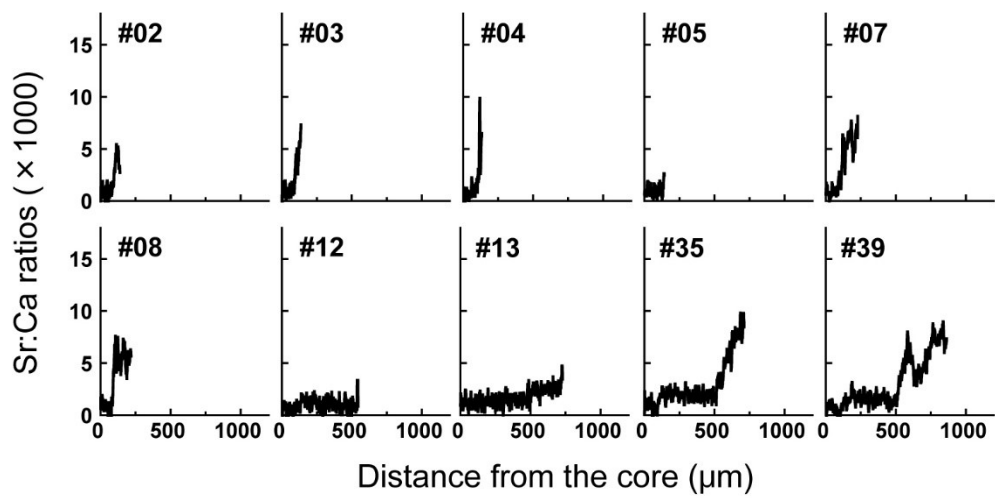


Fig. 16. Individual profiles of otolith Sr:Ca ratios from age 0 *Pseudaspius hakonensis* caught at St. 2.

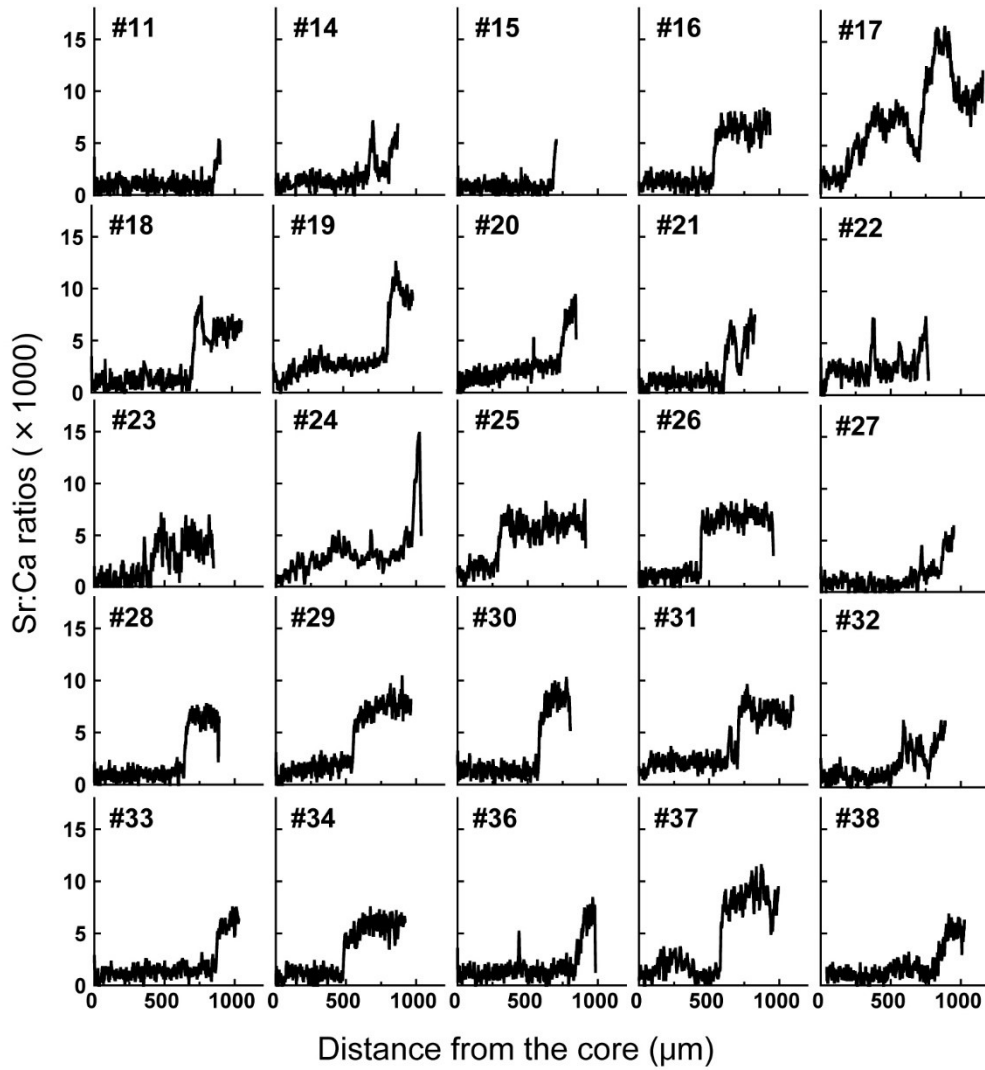


Fig. 17. Individual profiles of otolith Sr:Ca ratios from age 1 *Pseudaspius hakonensis* caught at St. 2.

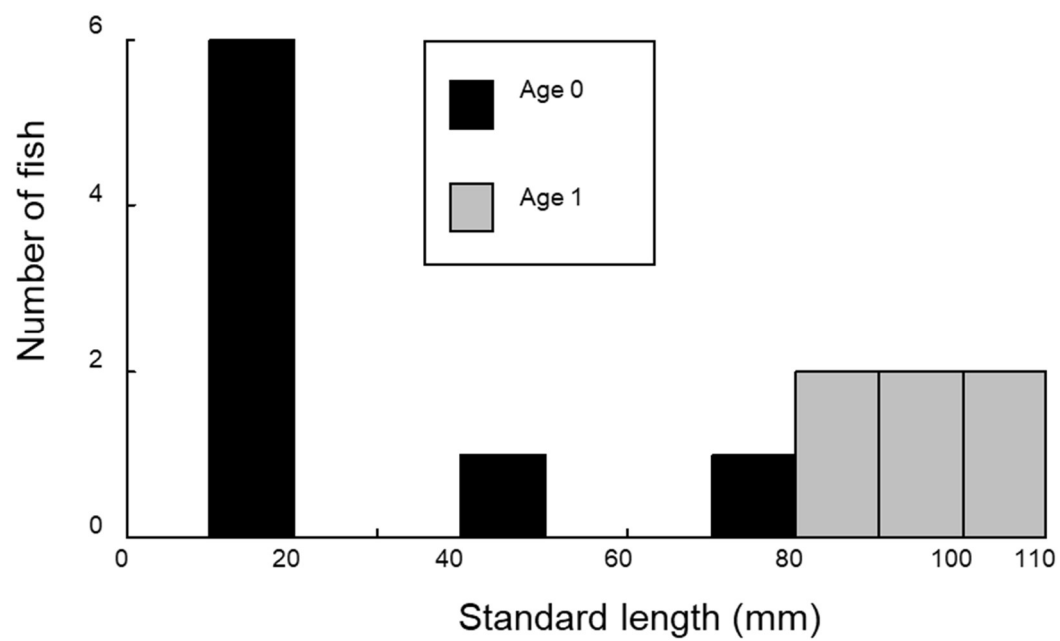


Fig. 18. Standard length distribution of *Pseudaspius hakonensis* caught at St. 2, immediately after seaward migration.

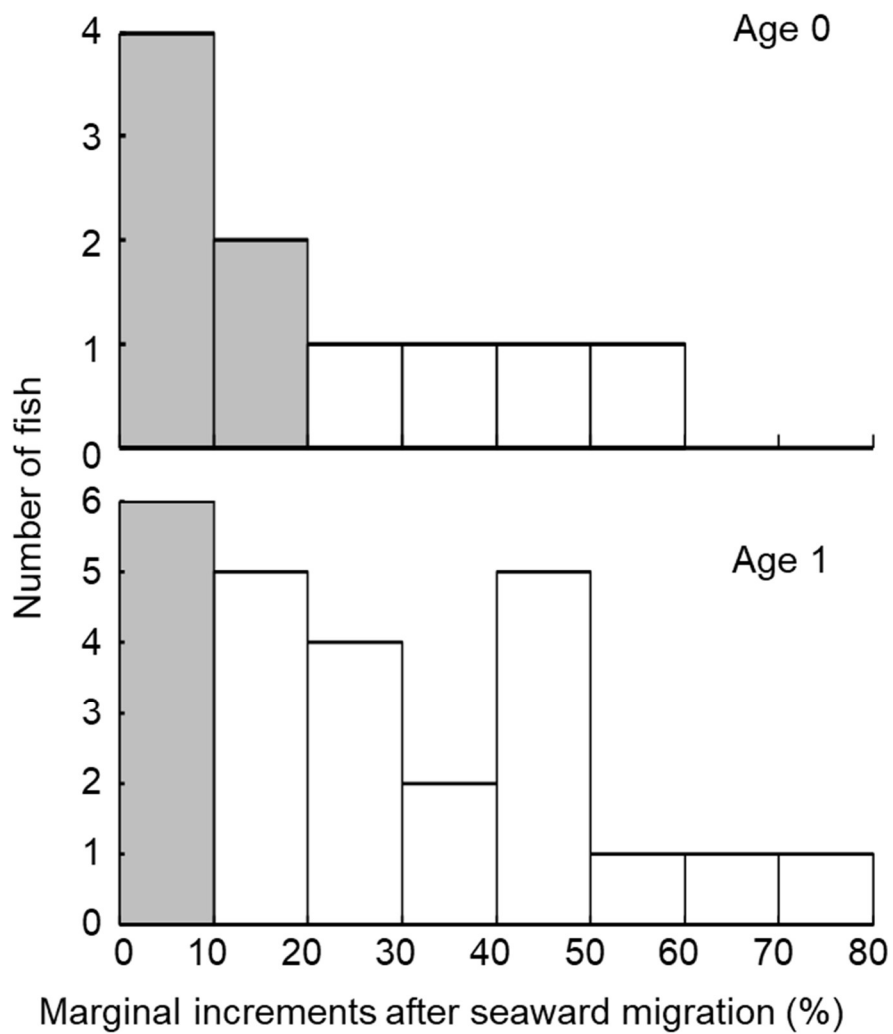


Fig. 19. Distribution of the marginal increment after seaward migration in the otolith of *Pseudaspis hakonensis*. Gray bars indicate individuals immediately after seaward migration.

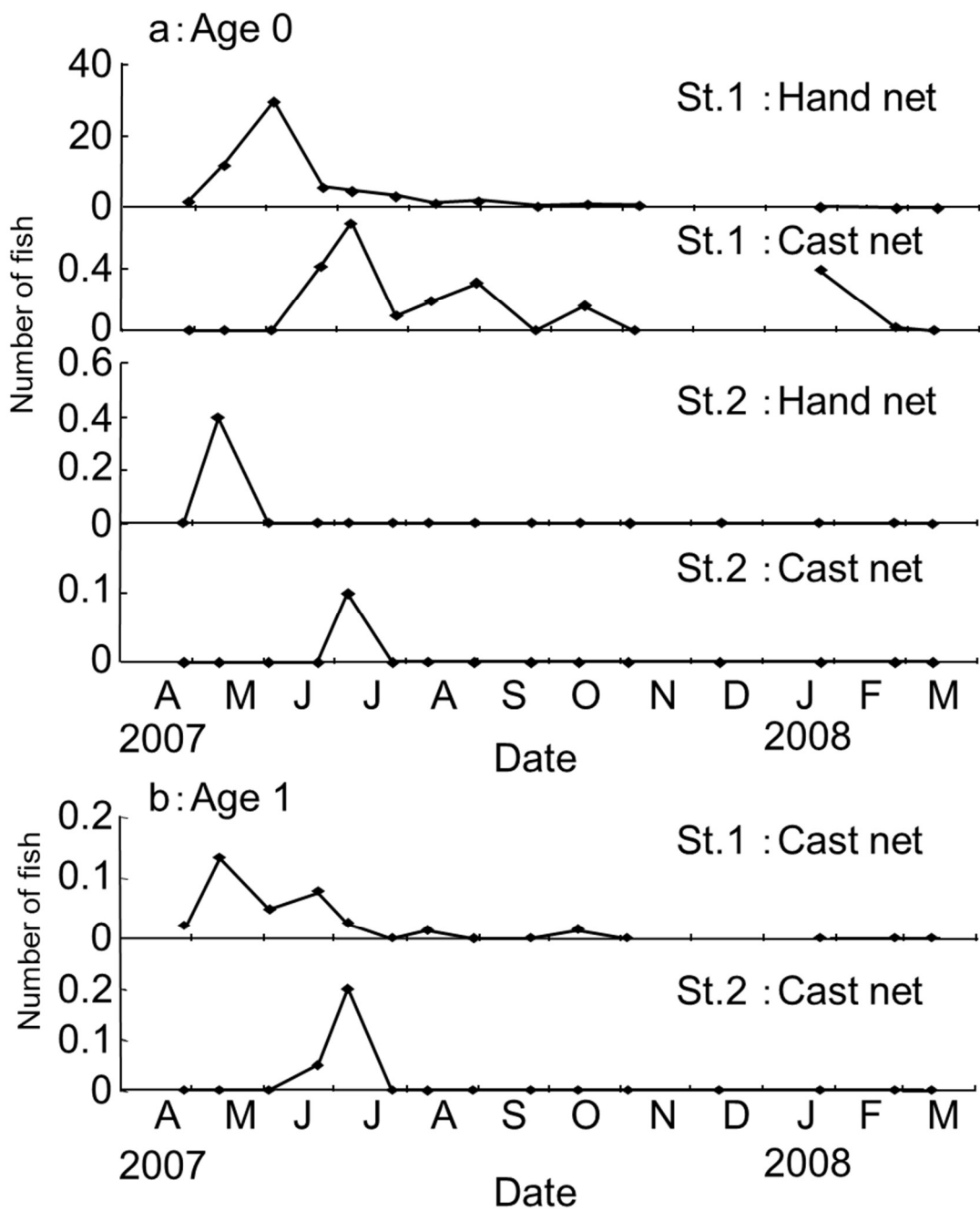


Fig. 20. Monthly changes in number of individuals caught per minute for *Pseudaspius hakonensis*.



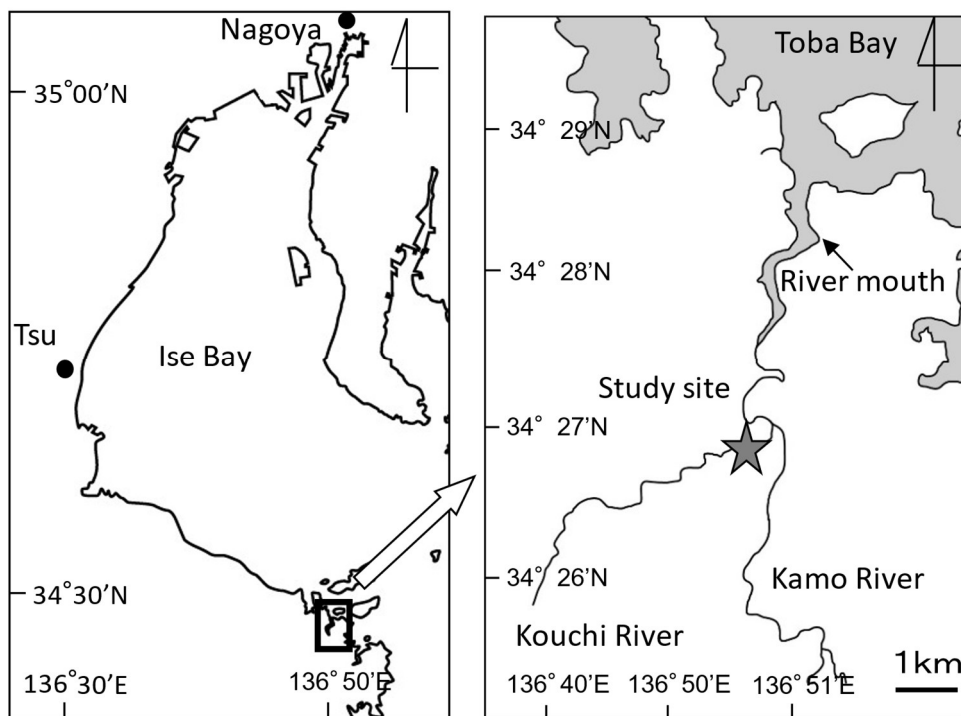


Fig. 21. Map of study area around the Kamo River, Mie Prefecture (western Japan). Star indicates sampling station.

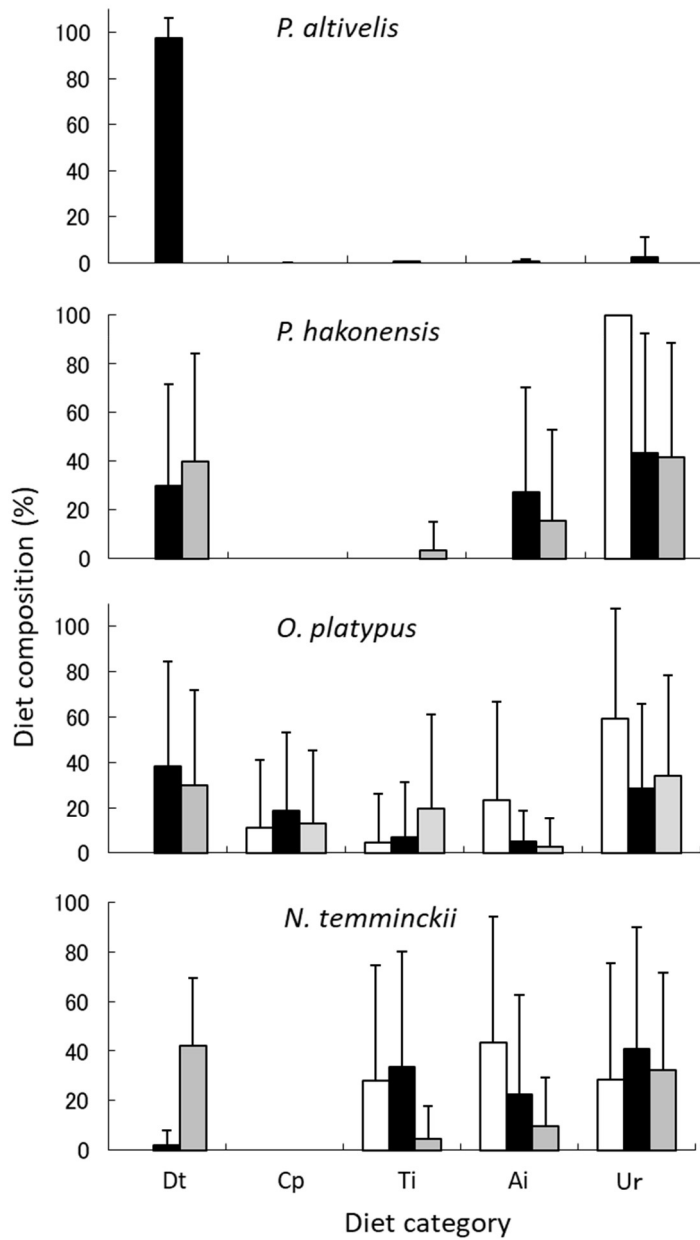


Fig. 22. Composition of diet categories by volume in the diet of each fish species in April (open bar), June (closed bar) and January (shaded bar). Vertical bars indicate SD.

Dt: Diatoms; Cp: Chlorophyceae; Ti: Terrestrial invertebrates ;  
 Ai: Aquatic invertebrates ; Ur: Unidentified animal remains.

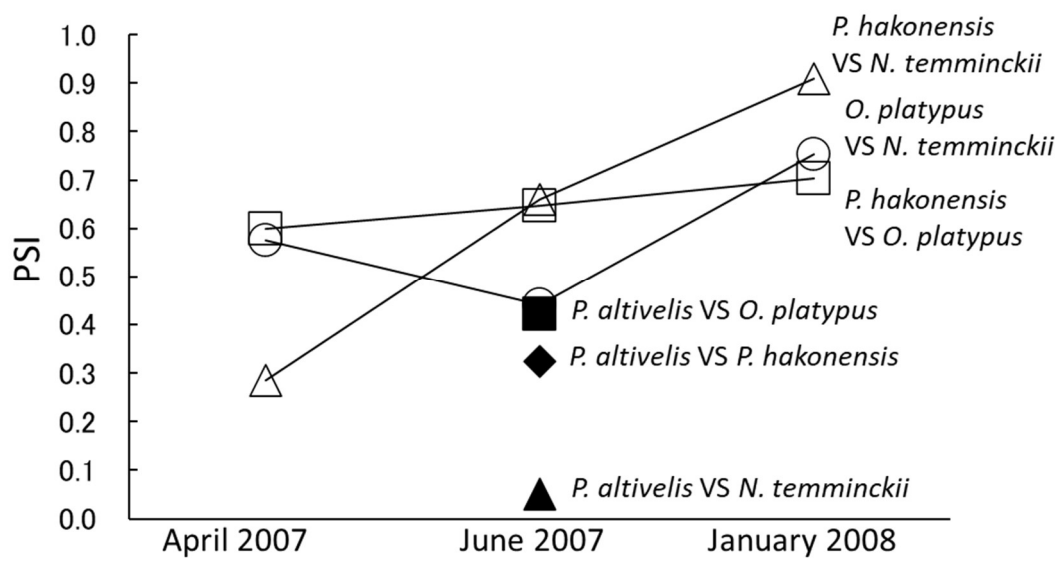


Fig. 23. Dietary overlap calculated from Proportional Similarity Index (PSI) for each season.

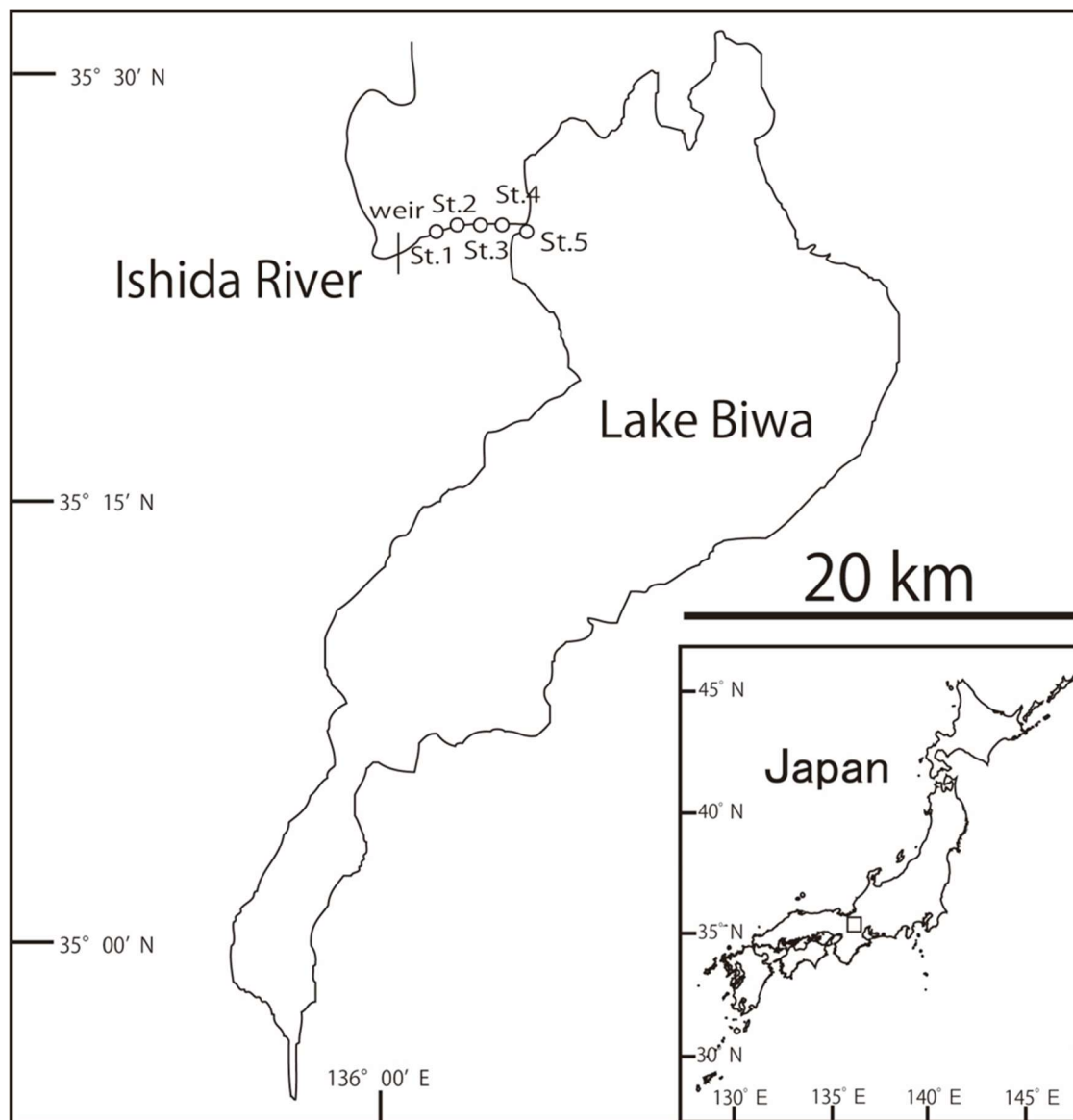


Fig. 24. Map of sampling sites. A line crossing the river indicates a weir assumed to be the upper limit of spawning migration of *Pseudaspius hakonensis*.

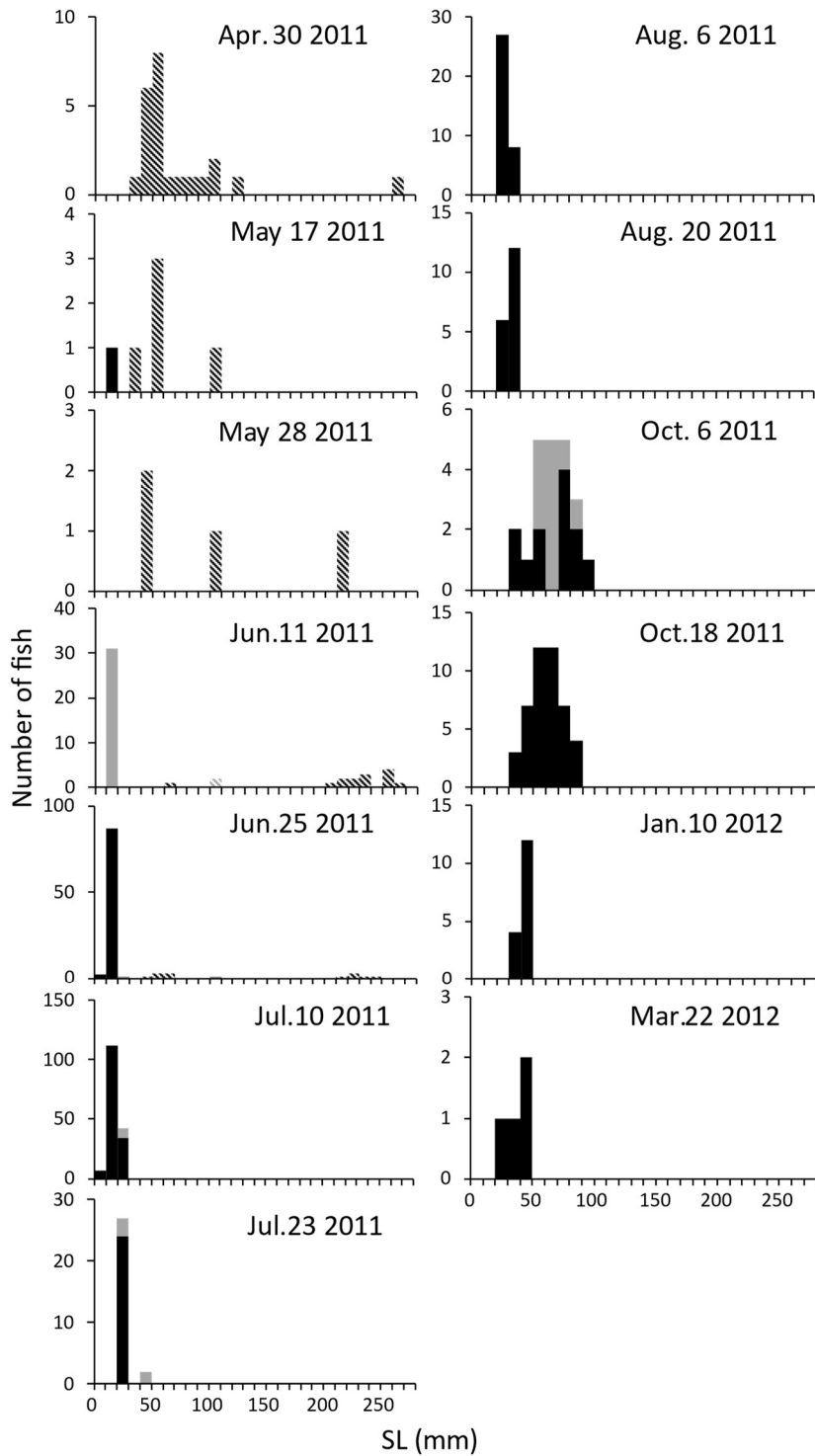


Fig. 25. Size distribution of *Pseudaspius hakonensis* captured by hand net and casting net from April 2011 to March 2012. Black and gray bars indicate YOY at St. 1–4 and St. 5, respectively. Black and gray striped bars indicate older than age 1 at St. 1–4 and St. 5, respectively.

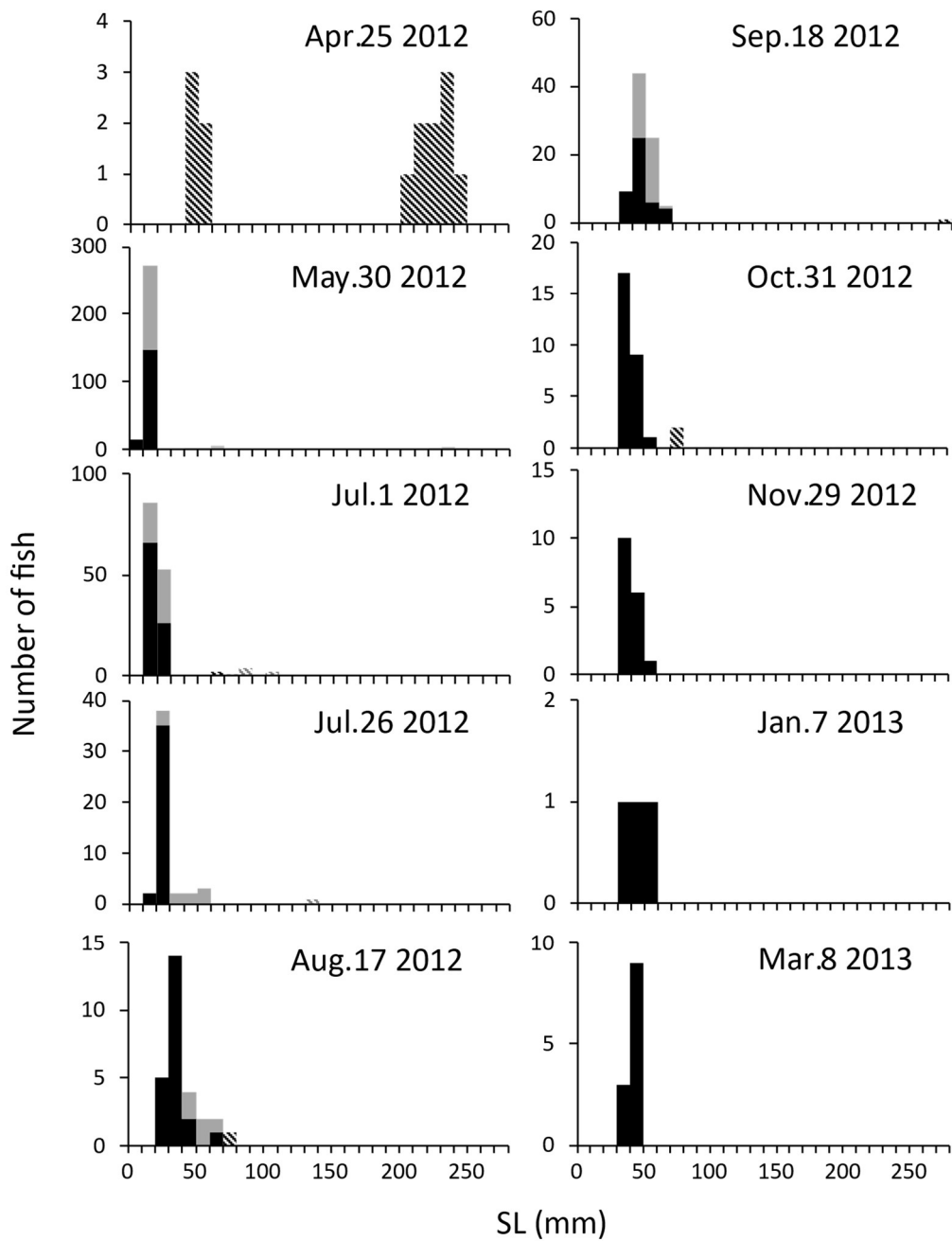


Fig. 26. Size distribution of *Pseudaspius hakonensis* captured by hand net and casting net from April 2012 to March 2013. Black and gray bars indicate YOY at St. 1–4 and St. 5, respectively. Black and gray striped bars indicate older than age 1 at St. 1–4 and St. 5, respectively.

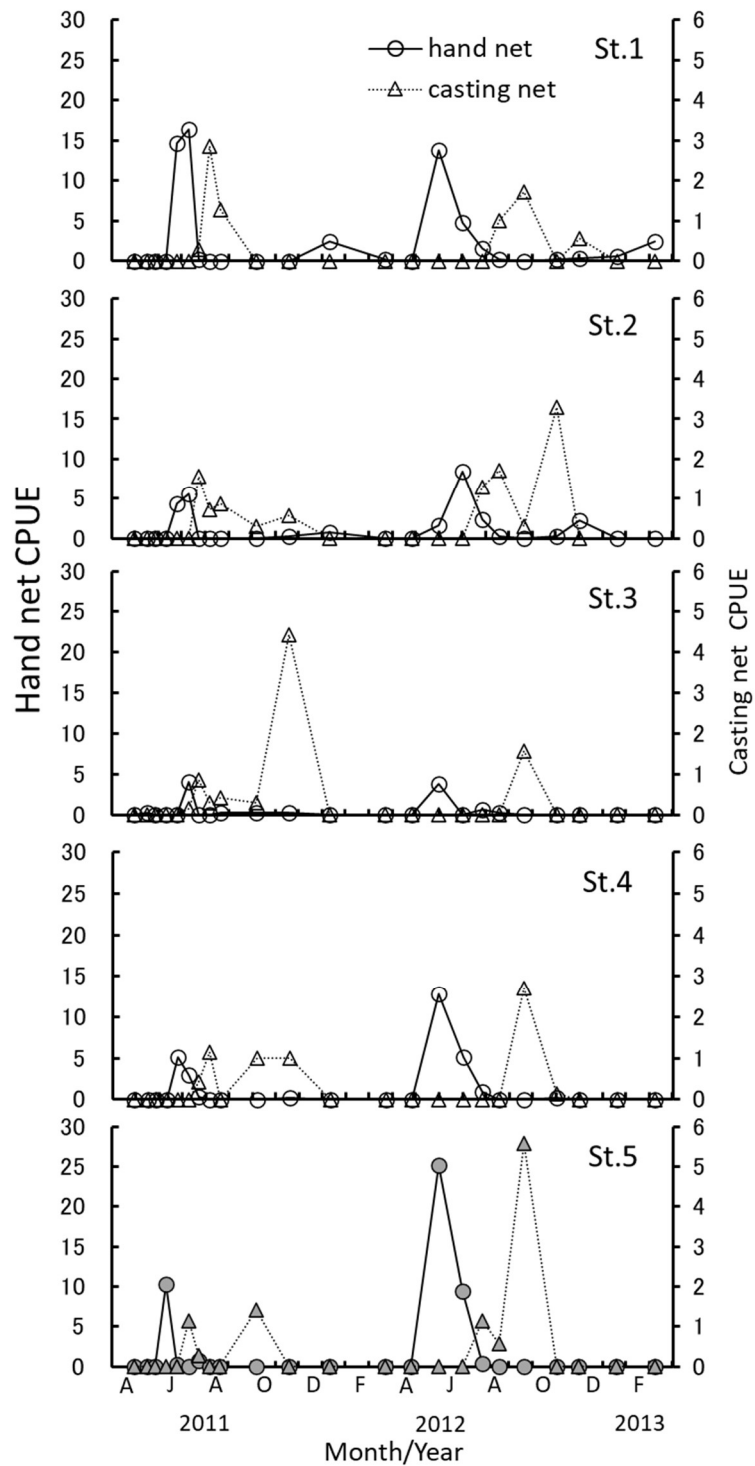


Fig. 27. Changes in catch per unit effort (CPUE) of YOY *Pseudaspius hakonensis* from April 2011 to March 2013 at five stations. CPUE were calculated as number of collected individuals per single cast (casting net) and per minute (hand net).

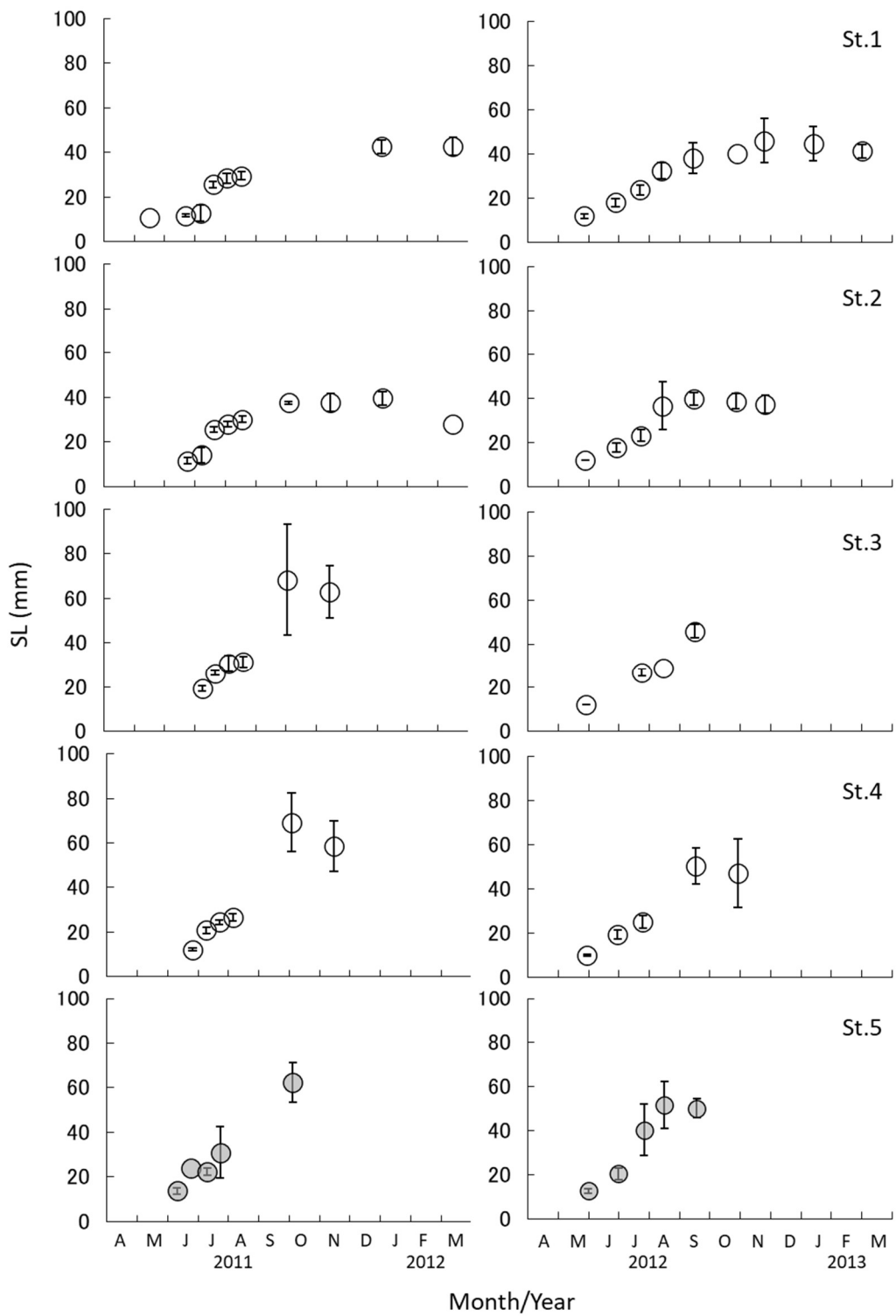


Fig. 28. Changes in SL (mean  $\pm$  S.D.) of YOY *Pseudaspius hakonensis* from April 2011 to March 2013 at five stations.



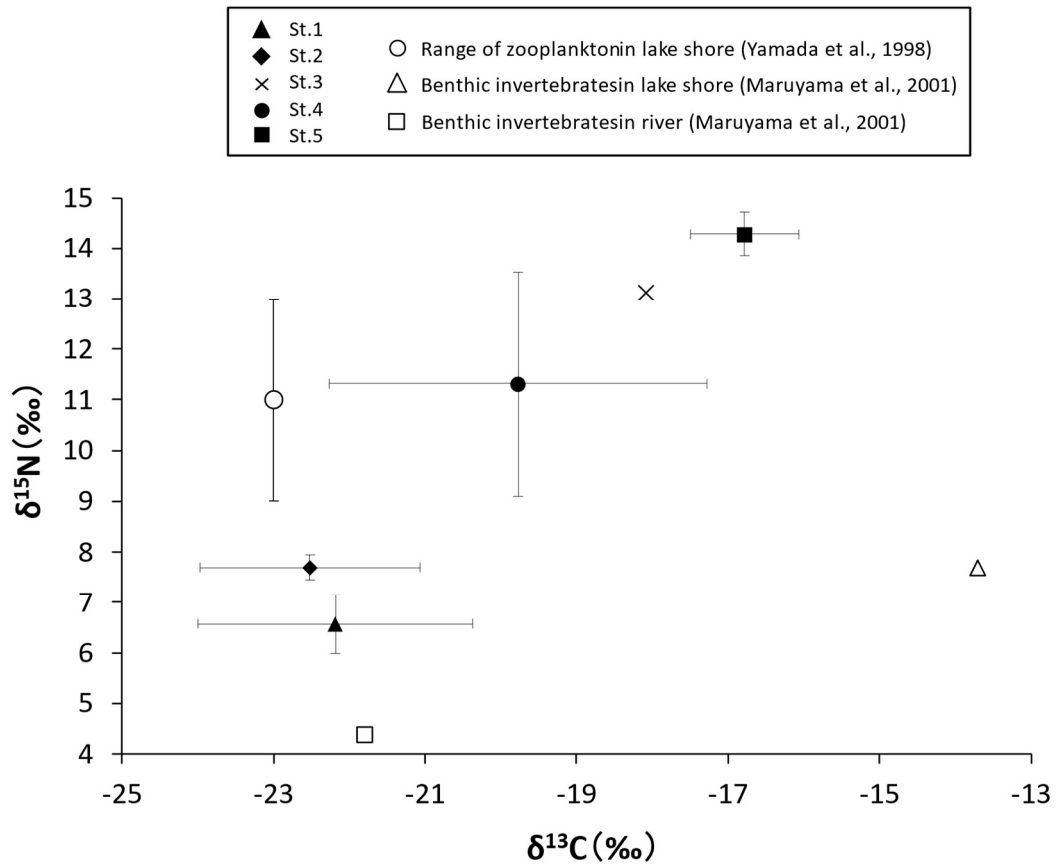


Fig. 29. C-N map of YOY *Pseudaspius hakonensis*, ooplankton and benthic invertebrates. *Pseudaspius hakonensis* values are at five stations in September and October, 2012 (mean  $\pm$  S.D.) Zooplankton and benthic invertebrates values are based on literature.

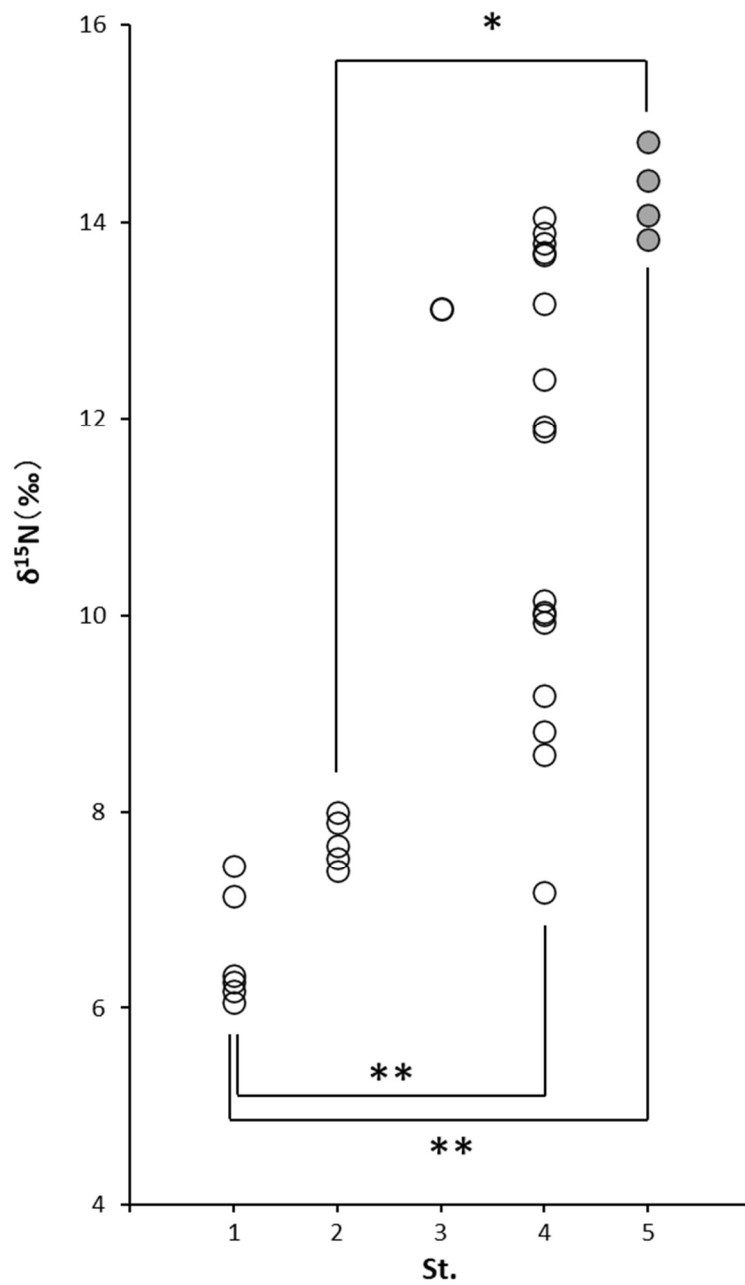


Fig. 30. Nitrogen isotope values of YOY *Pseudaspius hakonensis* in September and October 2012 at five stations. Open circle and closed gray circle indicate St. 1–4 and St. 5, respectively. \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$  (Scheffe's test)

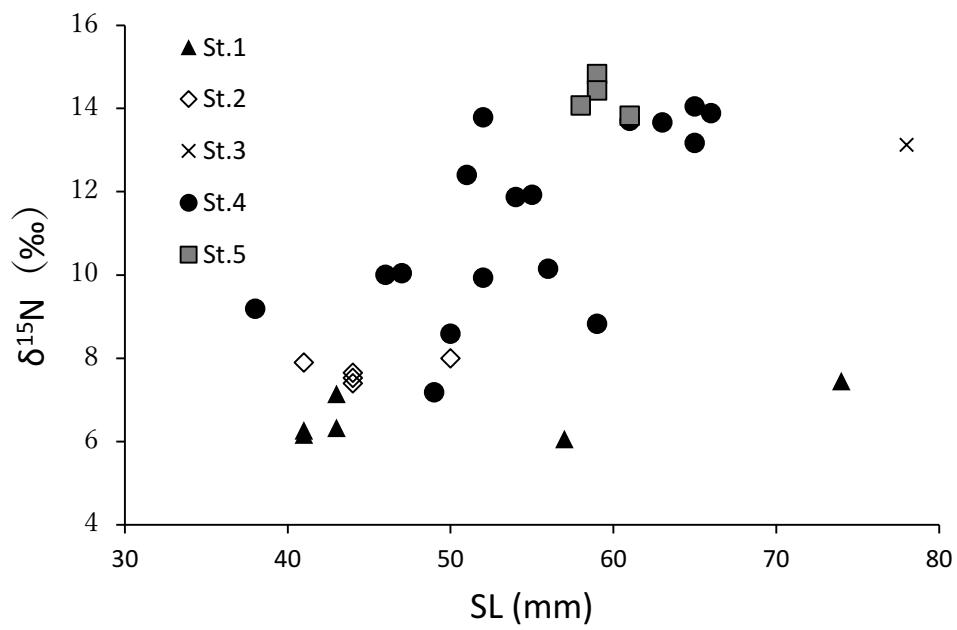


Fig. 31. SL and  $\delta^{15}\text{N}$  values of *Pseudaspius hakonensis* in September and October 2012.

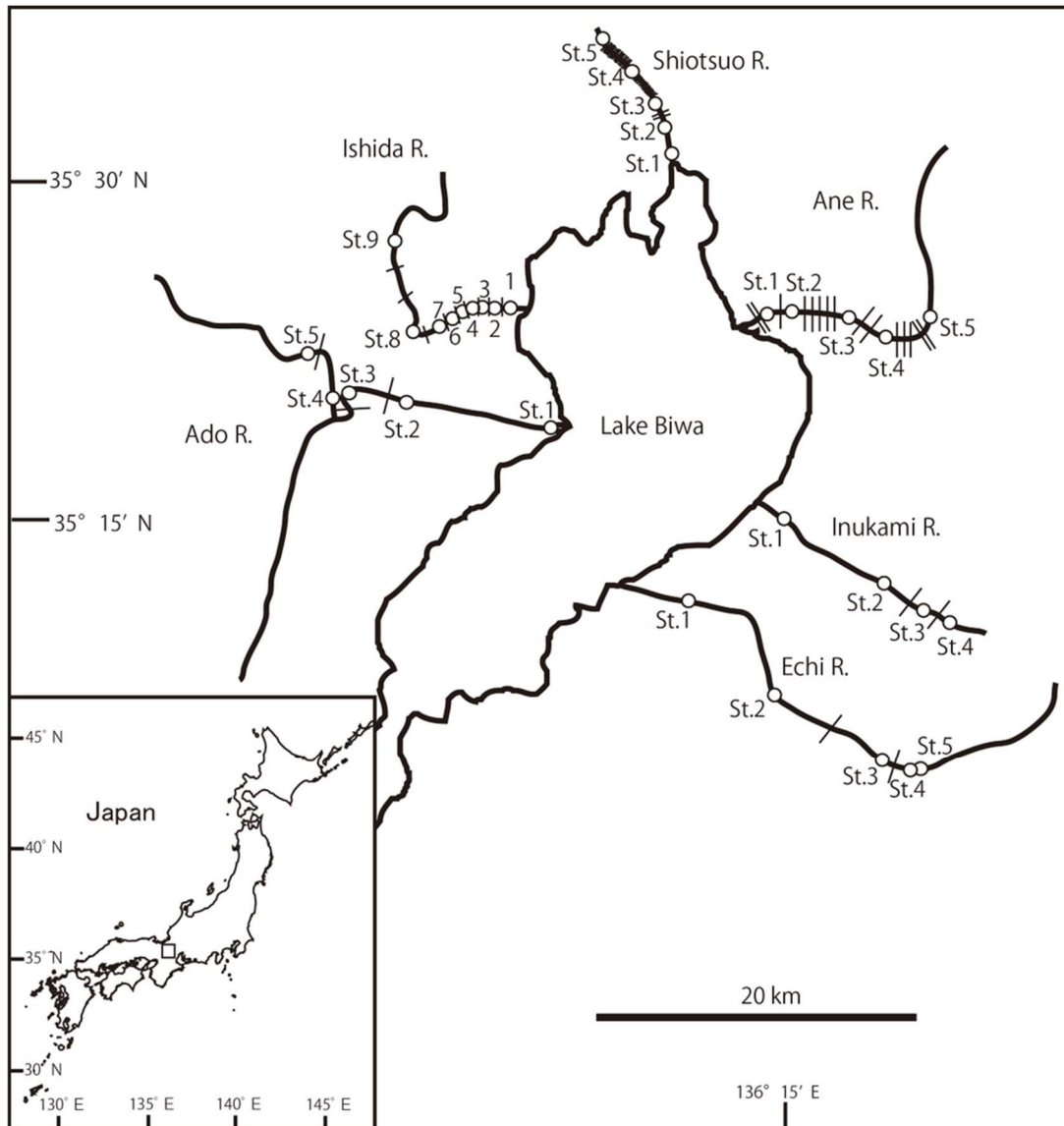


Fig. 32. Survey area around the Lake Biwa. Open circles indicate sampling sites. Weirs are indicated by lines across rivers.

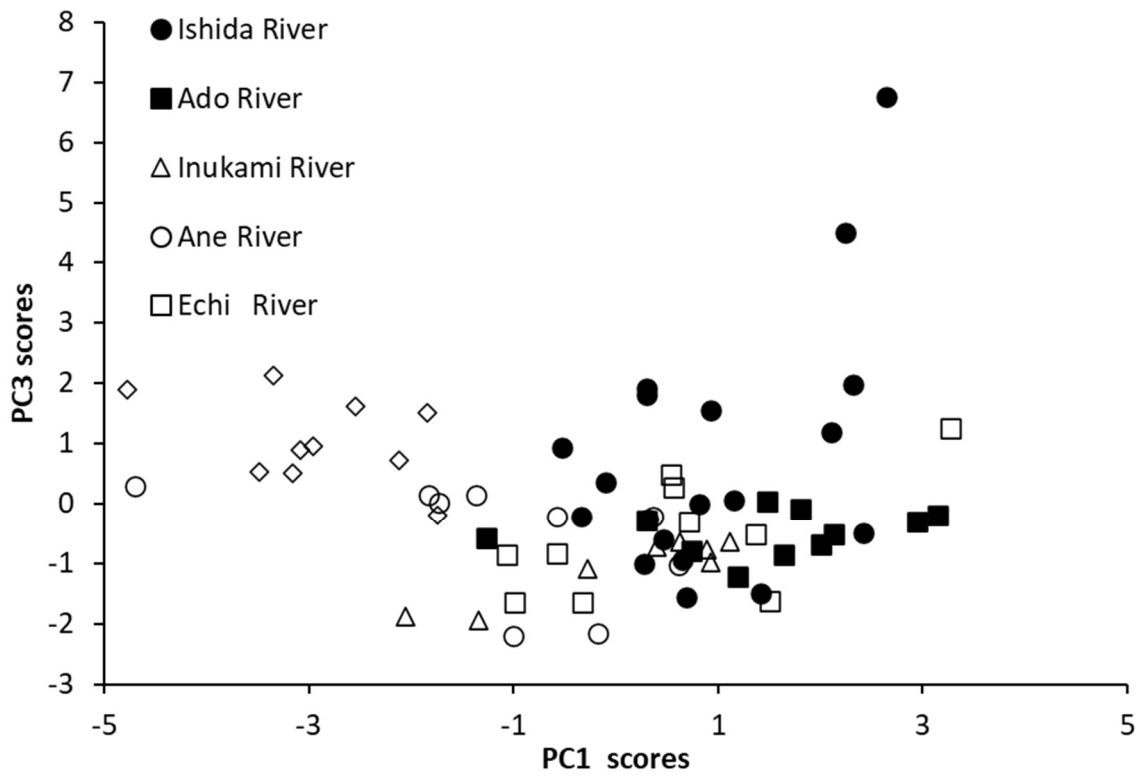


Fig. 33. Plots of first and third principal component scores based on environmental variables of each river in autumn of 2011 and spring of 2012.

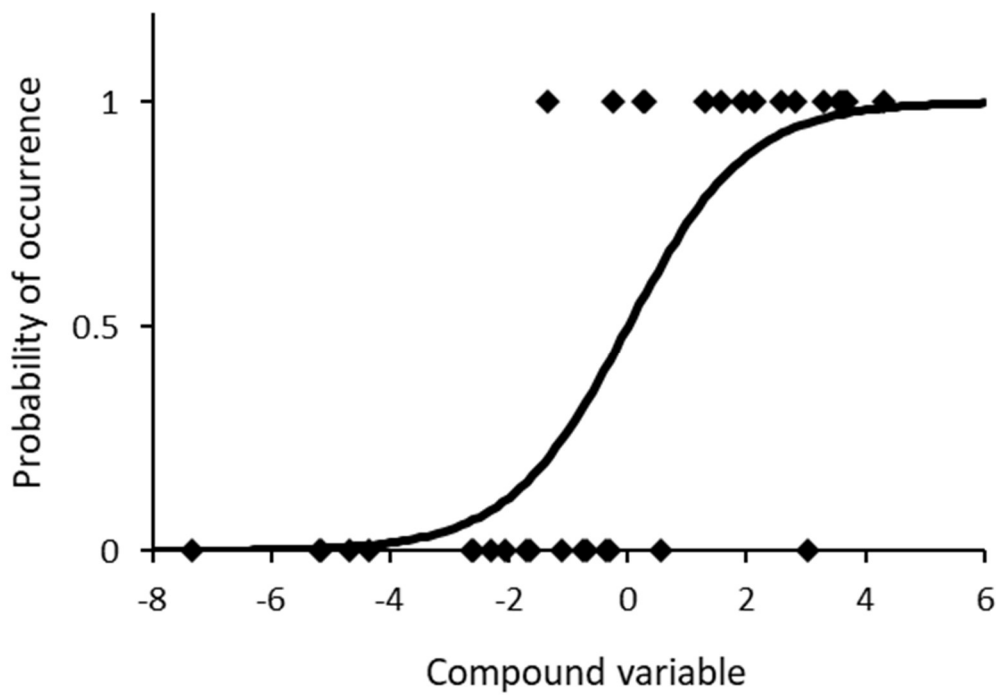


Fig. 34. Relationship between compound variables and probability of occurrence of *Pseudaspilus hakonensis* in Autumn 2011, selected on basis of predicted occurrence/non-occurrence ratios.

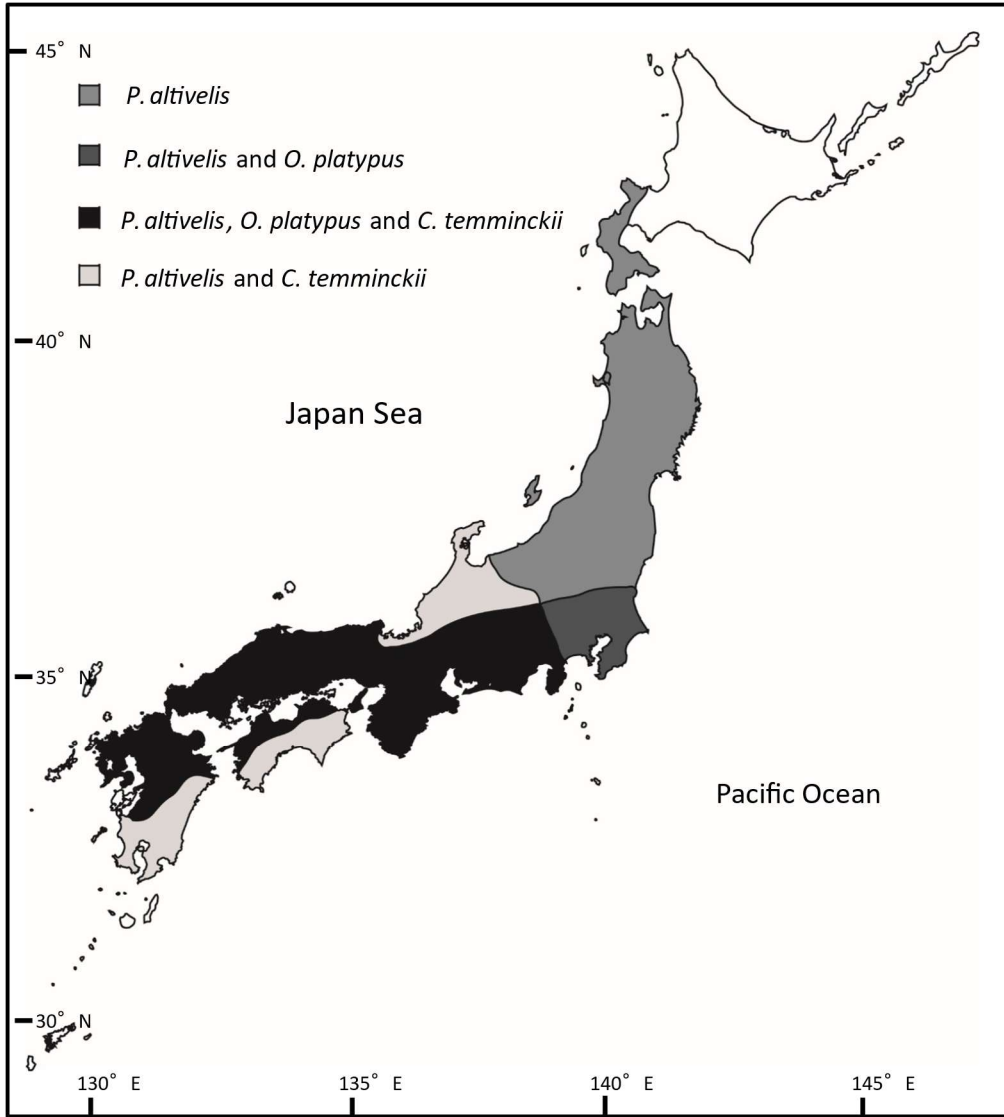


Fig. 35. Distribution range in *Plecoglossus altivelis*, *Opsariichthys platypus* and *Candidia temminckii*