

アユ*Plecoglossus altivelis altivelis*の摂餌行動の特徴及び 体長とはみあとの大きさの関係

大友 翼¹, 新里公平², 出井天規², 春原彩花², 金尾充浩³, 近藤卓哉³,
永田新悟⁴, 田村 賢⁵, 竹下直彦^{6†}

Feeding behavior characteristics and relationship between standard length and size of scrape marks of ayu, *Plecoglossus altivelis altivelis*, observed in aquaria

Tsubasa Otomo¹, Kouhei Shinzato², Takaki Idei², Ayaka Sunohara²,
Mitsuhiro Kanao³, Takuya Kondou³, Shingo Nagata⁴, Satoshi Tamura⁵
and Naohiko Takeshita^{6†}

Abstract : Characteristics of the feeding behavior and relationship between the standard length (SL) and the size of scrape marks of ayu *Plecoglossus altivelis altivelis* were studied using 123 cultured specimens in aquaria. Feeding behavior was observed individually, 116 specimens (94%) have mouth laterality for feeding. Also, feeding behavior were found two types. The first was eating the algae directly from the shelter in 91 specimens (78%). The second left the shelter and ate the algae after changing direction back to the shelter (22%). One side of the lower jaw when feeding on the acrylic plate side was turned downward and the other side of the jaws was closing. On the scrape marks, 11 to 14 and 11 to 13 level lines were visible caused by the upper and lower jaws and the algae was not scraped between the upper and lower parts. The comb-like teeth groups are arranged as 13 to 14 rows and 12 to 14 rows on the upper and lower jaws, respectively. Therefore, it is suggested that they use almost all of the comb-like teeth groups except the back teeth row on the upper and lower jaws for feeding. The lengths of upper and lower jaws were found to have power regression with the SL, respectively. Also, the relationship between the SL and full width of the scrape marks (FWSM) was: $FWSM = 0.3939SL^{0.6767}$ ($R^2 = 0.8392$, 64-212 mm SL).

Key words : ayu; *Plecoglossus altivelis altivelis*; feeding behavior; scrape mark

緒 言

アユ*Plecoglossus altivelis altivelis*は北海道西部から南九州までの日本各地、国外では朝鮮半島からベトナム北部に分布する¹⁾。本種は両側回遊型の生活史をもち、秋季に河

川の下流域で孵化した後、仔稚魚期には沿岸域で動物プランクトンを摂餌して成長する²⁾。河川の水温が10℃になる3-4月に河川への遡上を開始し、水温が13-16℃に上昇する4-5月頃にその盛期を向かえる³⁾。河川遡上したアユは、さらに遡上を続けながら河床の大石や大礫表面の付着藻類を

2024年11月 5日受付; 2025年 1月17日受理

¹ 水産大学校水産学研究科学生 (Student of Graduate School of Fisheries Science, National Fisheries University)

² 水産大学校生物生産学科学学生 (Student of Department of Applied Aquabiology, National Fisheries University)

³ 西日本技術開発株式会社 〒810-0004 福岡市中央区渡辺通1-1-1 (West Japan Engineering Consultants, Inc., 1-1-1 Watanabe-dori, Chuo-ku, Fukuoka, 810-0004, Japan)

⁴ Nリサーチ 〒869-1207 菊池市旭志新明1438 (N Research, 1438 Kyokushi-sinmei, Kikuchi, 869-1207, Japan)

⁵ 水産大学校海洋機械工学科 (Department of Ocean Mechanical Engineering, National Fisheries University)

⁶ 水産大学校生物生産学科 (Department of Applied Aquabiology, National Fisheries University)

[†] 責任著者 (corresponding author): takeshin@fish-u.ac.jp

摂餌して成長する。秋季になると群れを作り下流域まで降河して産卵を行い、そのほとんどが寿命を終える年魚である⁴⁾。本種は漁業対象種として重要であるため、積極的に種苗放流が行われており、2023年には日本全国で674 tが放流され⁵⁾、内水面漁業漁獲量は1,695 tとサケ科魚類に次ぎ2番目に多い漁獲量である⁶⁾。

アユは古くから、釣りや鵜飼などで人々に親しみのある魚類であるため⁴⁾、これまでに多くの摂餌生態に関する研究が行われてきた⁷⁻¹⁵⁾。古くは1934-1959年に、河川に生息する本種の食性や河川形態と食み場の関係、食み場内の行動及び食む際の体の姿勢、摂餌量、生息密度と行動の関係について報告している⁷⁻¹¹⁾。これらの研究成果は初期のアユ放流事業において、河川への放流適性を検討する上で重要な役割を果たした。その後、アユ特有の摂餌器官である櫛状歯の萌出時期及び形状、役割など^{12,13)}が明らかになった。また、成長期及び産卵期のアユの選好流速¹⁴⁾や、河川における摂餌行動¹⁵⁾についても報告されている。これら研究成果により、アユの摂餌生態について明らかになりつつある。

アユは河川で大石や大礫に付着した藻類を摂餌する際、上・下顎それぞれの上皮組織から萌出した櫛状歯という特有の摂餌器官を用いることが知られている¹⁶⁾。その際、河床の大石や大礫の表面には笹の葉を二枚並べた形のはみあとと呼ばれる歯跡が残る (Fig. 1)。そのはみあとは、上・下顎どちらによって付けられたか区別することができ、上顎によって付けられた上葉と下顎による下葉のそれぞれに5-12本の縦線 (条) が認められる⁴⁾。これはアユの上・下顎それぞれから萌出した12-13群の櫛状歯の歯列によって

付けられたものであるとされる^{9,12,13,16)}。漁業者や遊漁者の間では、はみあとの大きさとアユの大きさの間には関係性があり、大きなアユほど大きなはみあとを付けるというが、実際にははみあとの大きさとアユの体長の関係を調べた研究は駒田らの報告のみである¹⁷⁾。この研究では、アユの上・下顎の歯列長と体長の関係や骨格構造から推定された開口角度などを用いて、河川で観察されたはみあとと上葉の幅からアユの体長を推定できるとしているが、その基となるデータは個体ごとのはみあとの大きさとアユの体長を対応させて得られた関係式ではないため、充分とはいえない。そこで、本研究では、アユを個体ごとに水槽飼育して、その個体の摂餌行動を詳細に観察するとともに、はみあとの特徴を調べ、体長とはみあとの大きさの関係を明らかにすることを目的とした。

材料と方法

実験環境と付着藻類の培養

本研究では、山口県樫野川漁業協同組合で種苗生産されたアユを2019, 2020, 2022年4-9月, 2021年6-9月に毎月購入し、体長 (standard length, SL) 64.1-212.0 mmの123個体を用いた。実験水槽 (90 cm×45 cm×45 cm, 157 ℓ, 閉鎖循環式) を4基準備し、2基では左側, 2基では右側に濾過フィルター (テトラ プリラントフィルター, スペクトラムブランド ジャパン) とヒーター (NEW PROTECT IC AUTO 200W, ニッソー) を設置して、水温を約21℃に調節した。また、濾過フィルターに1.4-2.2 ℓ/minのエアレーションを行うことにより、水槽内の流速は水槽前面中央部に向かって表層で0.01-0.02 m/sec, 中層で逆方向に0.01 m/sec, 底層で逆方向に0.01 m/secとなり、止水環境に近い状態であった。これらの水槽にアユを1個体ずつ収容して実験を行った。

実験に先立ち、プラスチック製浅型容器 (タフブネ, 三甲; 内寸129 cm×83 cm×19 cm, 188 ℓ) にアクリル板 (30 cm×30 cm×4 mm) を並べ、植物用液体肥料ハイポネックス (ハイポネックスジャパン) 20 mlと曝気水道水20 ℓを注いだ。その後、水産大学の淡水飼育水槽の壁面に付着する藻類を、スポンジで約0.2 m²擦り取り、プランクトンネットの生地 (目合い100 μm) を用いて濾過した後、上記の浅型容器に入れて攪拌し、原則として2日間培養してアクリル板表面に付着させた。本研究で使った藻類の優占種は流水域でも止水域でも生育する *Achnanthes*

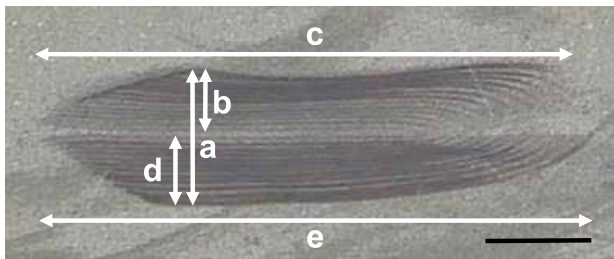


Fig. 1. A scrape mark on the acrylic plate observed after the left side of the jaw of *Plecoglossus altivelis altivelis* (168.3 mm SL) scraped the plate on 31 August 2022. a, full width of the scrape mark (FWSM); b, width of the scrape mark by the comb-like teeth on the upper jaw; c, length of the scrape mark by the teeth on the upper jaw; d, width of the scrape mark by the teeth on the lower jaw; e, length of the scrape mark by the teeth on the lower jaw. Scale indicates 10 mm.

minutissimum (66.0%) や *Navicula seminulum* (19.4%) であり^{18,19)}, 珪藻が大部分を占めていた (99.8%)。アユが河川で摂餌する藻類として, 珪藻では *Achnanthes* 属や *Synedra* 属, 藍藻では *Lyngbya* 属や *Phormidium* 属など多くの種類が確認されており^{7,20-22)}, 河川や地域, 季節によって生育する藻類が異なるため, アユの藻類に対する選択性は極めて弱いと考えられている^{7,20)}。したがって, 今回の実験で培養した藻類の種類に関しては考慮しなかった。

摂餌行動の観察魚体とはみあとの測定

実験を開始するにあたり, まずアユが前出の実験水槽内でアクリル板に付着した藻類を食むことを確認した後, 藻類が付着した別のアクリル板を水槽内側前面に底面に対して垂直に立てて固定した。水槽の真正面にビデオカメラ (HDR-CX680, SONY) を設置し, 摂餌行動をビデオ映像として記録した。はみあとは重複して形成されることが多いため, 測定可能な独立したはみあとがアクリル板上に残されたことを確認した後アクリル板を取り出し, 藻類が付着した新たなアクリル板と取り換えることを繰り返し, 原則として合計10個以上の測定可能なはみあとを確保するまで実験を行った。実験終了後, 速やかにアユの体長, 全長 (total length, TL) を0.1 mm単位で測定し, 頭部の左右両側を定規とともにデジタルカメラ (COOLPIX W300, Nikon) で撮影した。また, 2021, 2022年に実験を行った個体の生殖腺を肉眼あるいは実体顕微鏡レベルで観察し, 雌雄の判別を行った。はみあとが付いたアクリル板は自然乾燥させ, 定規とともにデジタルカメラで撮影した。

摂餌行動を撮影した動画から, 摂餌時において右側, 左側の顎の利用回数をそれぞれ数え, 個体ごとに右利きか左利きあるいは両利きかを判別した。さらに, アユが摂餌を行う過程において, アクリル板に接する顎と反対側の顎の

状態を調べるために, 2024年6-8月に樫野川漁業協同組合から購入した種苗生産アユ4個体 (156.9-176.4 mm SL) を用いて, 水槽側面からビデオ撮影をして同様の実験を行い, 摂餌行動を観察した。

また, 摂餌時における最大開口角度については, 摂餌行動を撮影した動画から開口している静止画像を各個体につき10-24回無作為に抽出し, 印刷したものを, 分度器を用いて1°単位で測定した。なお, 開口角度は利き顎の上・下顎の先端からそれらの接合部までの2直線の内側の角度とした。

アユの上・下顎の櫛状歯列群数とアクリル板上に残ったはみあと上・下葉の条数を比較するため, 2022年に観察した34個体を用いて, 利き顎側の上・下顎上の歯列群を計数するとともに, 同個体の利き顎によって付けられたはみあとの画像を各個体無作為に5個ずつ抽出し, はみあと上・下葉の条数を計数した。また, 上・下顎長については, 頭部写真より左右の上・下顎長をノギスで測定し (Fig. 2), 写真上の定規から縮尺比率を計算して, 算出した。

はみあとの測定については, 実験で用いたアクリル板の写真を印刷した画像を用いて, 各々のはみあとをノギスで0.1 mm単位で測定し, 上・下顎長と同様に定規の縮尺比率から算出した。

統計解析には, R-4.1.2を用い, 二項検定, χ^2 検定, Fisherの正確比率検定, 対応のあるt検定, 回帰分析, 対応のないt検定及びMann-WhitneyのU検定を行った。

結 果

摂餌行動の観察とはみあとの測定には, 水槽正面から見て右側面にヒーターとフィルターを設置した水槽で実験を行った70個体, 左側面にそれらを設置した水槽での53個体のデータを用いた。本実験において, 全てのアユが摂餌を行う時以外は, 水槽の右側面または左側面に設置したヒーターとフィルターの下方に定位することが多く, これらをシェルターとして利用していると考えられた。そして, 各個体の摂餌行動をビデオ映像で観察し, どちらの顎を使って摂餌を行うかを調べた結果, 123個体中116個体 (94.3%) が左右どちらか一方の顎に偏り摂餌を行っていた (二項検定, $P < 0.05$)。水槽の右側面にヒーターとフィルターを設置した水槽では, 70.0% (49個体) が左顎を, 25.7% (18個体) が右顎を, 4.3% (3個体) が両顎を用いて摂餌を行っていた。左側面にそれらを設置した水槽では79.2% (42個

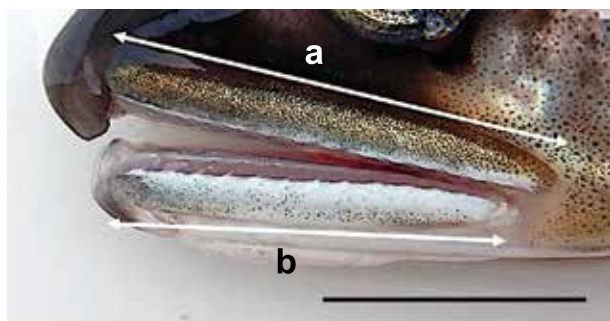


Fig. 2. Measurement part of the upper and lower jaw of *Plecoglossus altivelis altivelis* (150.9 mm SL). Scale indicates 10 mm. a, upper jaw length (UJL); b, lower jaw length (LJL).

体)が右顎で, 13.2% (7個体)が左顎で, 7.5% (4個体)が両顎で摂餌を行っていた。したがって, 定位位置が水槽の右側の場合には左顎を, 左側の場合には右顎を使う個体が多いことが明らかになった (χ^2 検定, $\chi^2 = 36.93$, $P < 0.01$)。

アユの定位位置と藻類が付着しているアクリル板との位置関係のみに着目すると, 摂餌を行う際, アユは定位位置から離れて水槽前面中央に設置したアクリル板に向かい, その遊泳方向で摂餌したのち, アクリル板を通過してから反転して定位位置に戻る個体が91個体 (78.4%)であった。また, 定位位置から離れて, 一度アクリル板を通過し, 反転したのちアクリル板へ向かい, その遊泳方向で摂餌を行い, 同じ向きで定位位置に戻る個体が25個体 (21.6%)であった。この結果より, 定位位置から出て, その遊泳方向で摂餌したのちに反転して定位位置に戻る個体が有意に多いと考えられた (二項検定, $P < 0.01$)。なお, この行動様式について, 雌雄判別を行った個体のうち, 摂餌をどちらかの顎に偏って行っていた雌15個体, 雄16個体で比較し

た結果, アクリル板を通過してから反転して定位位置に戻る個体は, 雌が13個体, 雄が12個体であった。一方, 定位位置から離れて, アクリル板を通過し反転して摂餌を行う個体は, 雌が2個体, 雄が4個体であり, 雌雄による行動の有意差は認められなかった (Fisherの正確比率検定, $P > 0.05$)。

実験水槽の側面から156.9 mm SLの個体を観察した例では, 摂餌をする際に藻類が付着したアクリル板にその個体の体幅程度の距離まで接近した状態で, アクリル板側の上・下顎のみを僅かに開くことが観察された (Fig. 3A)。さらに, アクリル板に接触したと同時にアクリル板側の顎をより大きく開き, 上・下顎をアクリル板に押し当てながら前進し始めた (Fig. 3B)。アユがアクリル板に接触しながら前進する間はアクリル板と反対側の上・下顎は閉じた状態になり, アクリル板と接している下顎は下方に大きく捲れた (Fig. 3C)。そして, アクリル板に上・下顎を押し当てたまま前進し, 徐々に上・下顎を閉じ始めた (Fig. 3D)。その後, アクリル板と反対方向に頭部を振り (Fig. 3E),

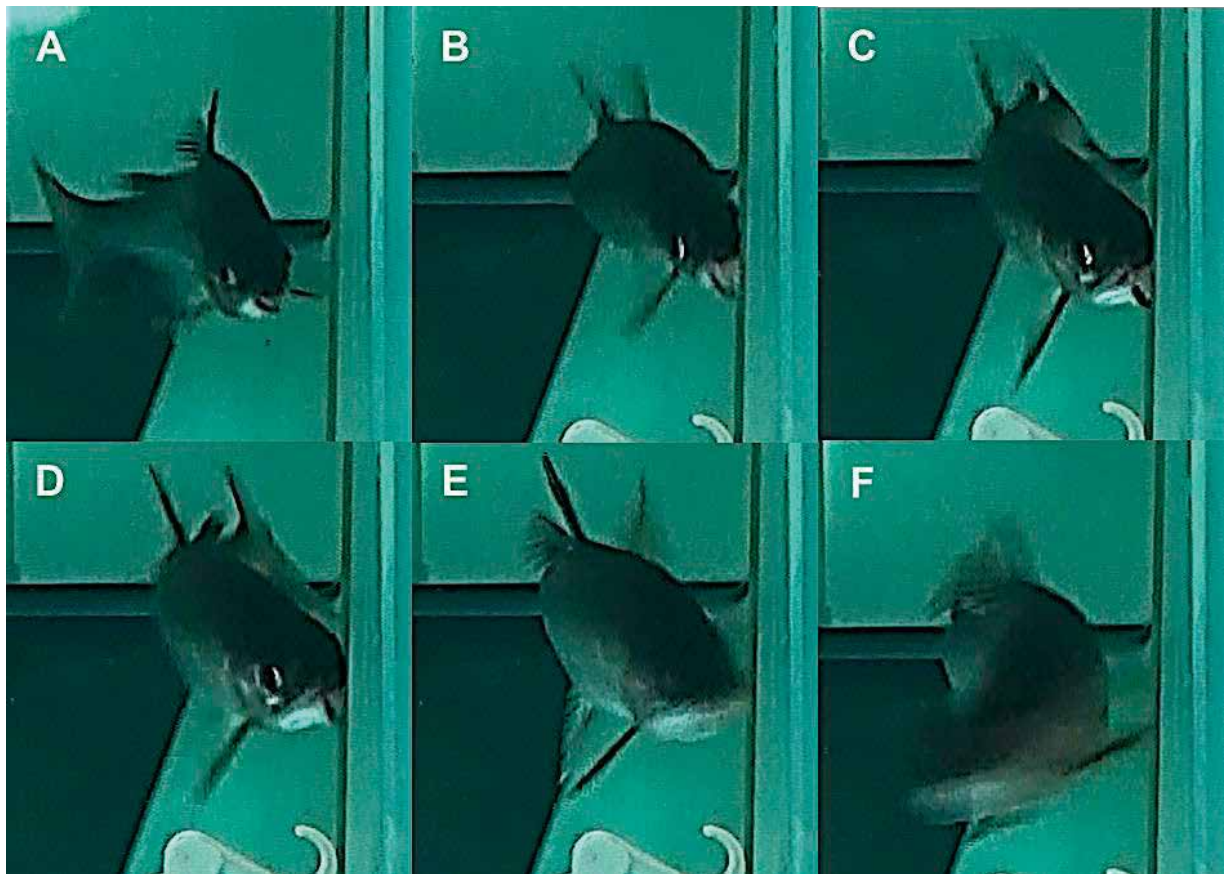


Fig. 3. Feeding behavior of *Plecoglossus altivelis altivelis* (156.9 mm SL) on 3 July 2024. A, approach the vertical acrylic plate; B, start to scrape the acrylic plate using the left side of the mouth; C, swim forward touching the acrylic plate; D, start to close the mouth; E, start to leave the acrylic plate and shake the head; F, leave the acrylic plate.

アクリル板から離れた (Fig. 3F)。他の3個体についても、同様の摂餌行動が観察された。アユがこのような摂餌行動を行うため、はみあとに残る条は、食み始めではアユの摂餌時の遊泳方向と平行であるが、食み終わる時には上・下顎を閉じるため、はみあとの上葉と下葉の境界に向かう条が形成され则认为られた (Fig. 1)。これを考慮することにより、はみあとから摂餌方向を特定することが可能となった。

また、最大の開口角度が測定可能であったどちらか一方の顎で摂餌を行う111個体と両顎を用いて摂餌を行う4個体を用いて、体長と開口角度の関係を調べた。なお、両顎を用いて摂餌する個体については左右の開口角度の平均値をその個体の代表値として用いた。その結果、各個体の開口角度の平均値は19.0–45.7°の範囲にあり、体長との相関関係は認められなかった ($R^2 = 0.0338$, $P > 0.05$, 64–212 mm SL; Fig. 4)。

はみあとの形状を詳細に観察すると、その中央部付近には藻類が削り取られていない帯状の部分認められた (Fig. 1)。はみあとの条数について、2022年に観察した34個体 (80.3–212.0 mm SL) の各個体5個ずつのはみあと上・下葉の条数の平均値は、はみあと上葉で11–14本 (12.9 ± 0.4)、はみあと下葉で11–13本 (11.7 ± 0.5) の範囲にあり、上葉で有意に多かった (対応のある t 検定, $t = 15.76$, $P < 0.01$)。また、同じ34個体の櫛状歯列群数は上顎で13–14群 (13.7 ± 0.5)、下顎で12–14群 (12.7 ± 0.7) であり、上顎の歯列群数が有意に多かった (対応のある t 検定, $t = 10.86$, $P < 0.01$)。それら34個体の上顎歯列群数と各個体5個のはみあと上葉の条数の平均値を比較すると、上顎歯列群数ははみあと条数より多く (対応のある t 検定, $t = 8.062$,

$P < 0.01$)、また下顎歯列群数についてもはみあと下葉の条数より多いことが明らかになった (対応のある t 検定, $t = 10.94$, $P < 0.01$)。

摂餌を行う際に左右性をもち、左右とも上顎に奇形部位や欠損部位が認められなかった108個体、左右とも下顎に奇形部位や欠損部位が認められなかった111個体を用いて、利き顎と反対側の顎の上・下顎長の体長比を比較した結果、両者間で有意な差は認められなかった (対応のある t 検定: 上顎, $t = 1.062$, $P > 0.05$; 下顎, $t = 0.7348$, $P > 0.05$)。そのため以下の解析においては、利き顎の値を用い、両利きの7個体については左右の上・下顎長の平均値を用いた。なお、雌雄の判別を行った雌15個体、雄17個体の上顎長の体長比の平均値 ($\pm$ SD) は、雌で11.5 (± 0.6) %, 雄では11.1 (± 0.8) %であり、雌雄差は認められなかった (対応のない t 検定, $t = 1.905$, $P > 0.05$)。同様に雌の下顎長の体長比は10.0 (± 0.5) %, 雄では9.6 (± 0.7) %であり、雌雄差は認められなかった (対応のない t 検定, $t = 1.568$, $P > 0.05$)。

はみあとは上・下顎歯列の櫛状歯により形成されるため、まず123個体の体長と上顎長 (upper jaw length, UJL) と下顎長 (lower jaw length, LJL) の関係を雌雄区別せずに調べた結果、それぞれ累乗回帰で強い相関関係を示し、以下の関係式が得られた。

$$\text{UJL} = 0.3845 \text{ SL}^{0.7614} \quad (R^2 = 0.9397, 64\text{--}212 \text{ mm SL, Fig. 5})$$

$$\text{LJL} = 0.3591 \text{ SL}^{0.7473} \quad (R^2 = 0.9219, 64\text{--}212 \text{ mm SL, Fig. 6})$$

次にアユの体長とはみあとの大きさの関係を検討するにあたり、2022年に実験を行った個体の中から各月1個体ずつ計6個体 (80.4–212.0 mm SL) のはみあと画像を用いて、同一のはみあとから、全幅 (Fig. 1a)、上葉の幅 (Fig.

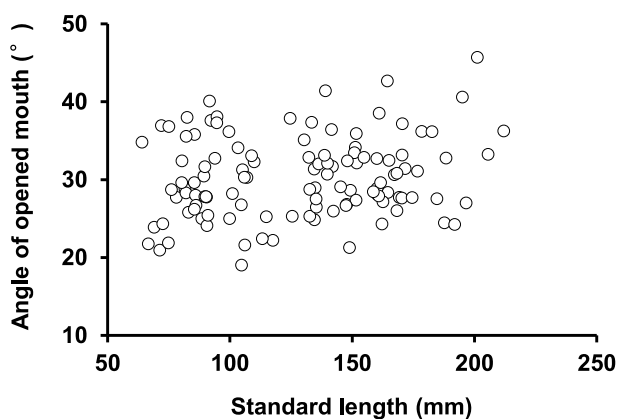


Fig. 4. Relationship between the standard length and the angle of opened mouth of *Plecoglossus altivelis altivelis*.

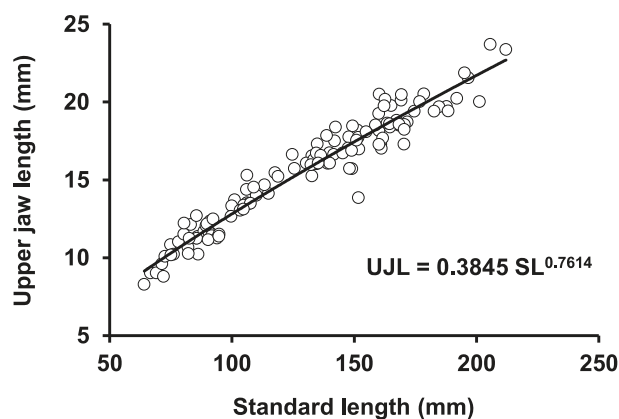


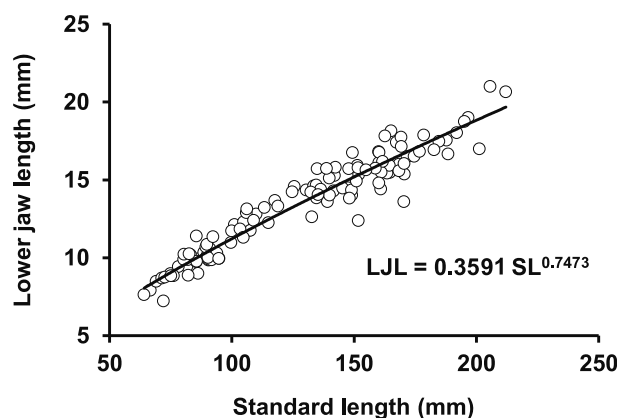
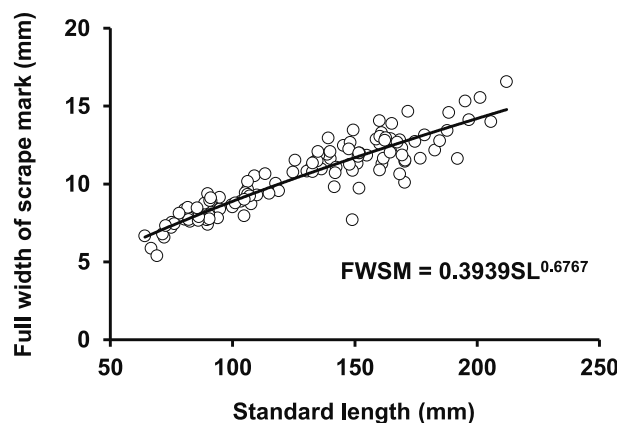
Fig. 5. Relationship between the standard length (SL) and the length of the upper jaw length (UJL) of *Plecoglossus altivelis altivelis*.

Table 1. Standard length, dominant side and dimensions of scrape marks ($\pm$ SD) and coefficient of variation (in parenthesis) of ayu *Plecoglossus altivelis altivelis* observed in aquaria

Standard length (mm)	80.4	92.3	103.4	139.1	168.3	212.0
Dominant side of jaw	Left	Left	Left	Left	Right	Left
No. of scrape marks	20	13	13	14	17	13
Length of scrape marks by upper jaw	44.35 $\pm$ 11.85 (0.27)	28.90 $\pm$ 7.60 (0.26)	36.43 $\pm$ 9.88 (0.27)	44.31 $\pm$ 14.70 (0.32)	60.00 $\pm$ 8.69 (0.15)	61.80 $\pm$ 13.56 (0.22)
Width of scrape marks by upper jaw	4.14 $\pm$ 0.60 (0.14)	5.83 $\pm$ 0.95 (0.16)	4.51 $\pm$ 0.58 (0.13)	6.32 $\pm$ 0.70 (0.11)	7.72 $\pm$ 1.29 (0.17)	10.77 $\pm$ 1.15 (0.11)
Length of scrape marks by lower jaw	42.67 $\pm$ 10.29 (0.24)	23.56 $\pm$ 6.17 (0.26)	36.62 $\pm$ 10.00 (0.27)	43.38 $\pm$ 14.80 (0.34)	57.62 $\pm$ 8.02 (0.14)	61.66 $\pm$ 14.24 (0.23)
Width of scrape marks by lower jaw	3.81 $\pm$ 0.32 (0.08)	2.93 $\pm$ 0.63 (0.21)	4.68 $\pm$ 0.55 (0.12)	6.29 $\pm$ 0.55 (0.09)	7.00 $\pm$ 0.43 (0.06)	8.43 $\pm$ 0.99 (1.12)
Full width of scrape mark	7.83 $\pm$ 0.58 (0.07)	8.44 $\pm$ 0.37 (0.04)	8.97 $\pm$ 0.59 (0.07)	13.03 $\pm$ 0.73 (0.06)	12.90 $\pm$ 0.40 (0.03)	16.58 $\pm$ 0.88 (0.05)

1b) と長さ (Fig. 1c), 下葉の幅 (Fig. 1d) と長さ (Fig. 1e) がそれぞれ最大となる部分が全て測定できるはみあとを13-20個無作為に選び, 変動係数を比較した (Table 1)。その結果, 6個体全てにおいて, はみあと全幅の変動係数が最小となったため, はみあと全幅をはみあとの代表測定部位とした。

原則として各個体のはみあと全幅の代表値は, 利き顎でつけられたはみあと全幅を用い (116個体), 両利きの個体 (7個体) については左右の顎でつけられたはみあと全幅の平均値をその個体の代表値として用いた。なお, 各個体のはみあと全幅の代表値は5.4-16.6 mmの範囲にあり, これはそれぞれの個体の体長で5.2-10.5%に相当した。なお, 雌雄の判別を行った雌15個体と雄17個体のはみあと全幅の体長比の平均値は, 雌で7.7 ($\pm$ 1.0) %, 雄で7.6 ($\pm$ 0.7) %であり, 上・下顎長と同様に雌雄間で有意差は認められなかった (対応のない *t* 検定, $t = 0.2709$, $P > 0.05$)。そこ

**Fig. 6.** Relationship between the standard length (SL) and the lower jaw length (LJL) of *Plecoglossus altivelis altivelis*.**Fig. 7.** Relationship between the standard length (SL) and full width of the scrape marks (FWSM) of *Plecoglossus altivelis altivelis*.

で雌雄を区別せずに、体長とはみあと全幅 (Full width of scrape mark, FWSM) の関係を調べると、累乗回帰において強い相関関係が認められ (Fig. 7)、次の回帰式が得られた。

$$\text{FWSM} = 0.3939\text{SL}^{0.6767} \quad (R^2 = 0.8392, 64\text{--}212 \text{ mm SL})$$

この式から、アユは100 mm SLではみあと全幅が8.9 mm、150 mm SLでは11.7 mm、200 mm SLでは14.2 mmと算出された。

考 察

本研究で行った摂餌行動の観察により、ヒーターやフィルター下方の定位位置から出て、その遊泳方向で摂餌したのちに反転して定位位置に戻る個体と、定位位置から出て反転したのちに、摂餌して定位位置に戻る個体の2つの摂餌行動の様式がアユに認められ、前者の摂餌行動をとる場合が有意に多いことが明らかになった。このことから、アユが摂餌時に左右どちらの顎を使うかは、定位位置と摂餌場所の位置関係によって決まることが多いと推測されるが、同一個体を用いて、水槽内でシェルターとして利用されるフィルターとヒーターの位置を左右置き替えて実験を行い、検証する必要がある。

摂餌行動を詳細に観察した結果、アユが藻類付着基盤に顎を押し当てる際、下顎が下方に捲れるとともに、反対側の顎は閉じた状態で摂餌を行うことが明らかになった (Fig. 3C)。また、既往知見では、アユの口部骨格の構造からその開口角度は60–90°の範囲で、90°が限界とされる¹⁷⁾。本研究で得られた各個体の最大開口角度は19.0–45.7°で、平均値は30.3°となり、骨格の形態学的研究より推定された値より小さいことが明らかになった。

駒田らは、80–160 mm SLの個体の櫛状歯列群数は、それぞれ平均で上顎13.55群、下顎12.00群¹⁷⁾であり、成魚でも上下顎ともに12–14群と報告している¹³⁾。そして、歯列群数は80–100 mm SL以降は成長に影響されずに一定であることも報告している²³⁾。本研究でも上述の報告と同様の歯列群数であった。

また、岐阜県木曽川で採捕したアユの上顎歯列群数と岩石上に残されたはみあと上葉の条数を比較すると差が認められなかったと報告されている¹⁷⁾。しかし、今回の研究結果では、上・下顎の歯列群数はともにはみあと上・下葉の条数より多く、前出の報告とは異なる結果であり、アユが藻類を食む際に上・下顎の結合部付近の歯列は用いず、そ

れ以外の歯列を使い藻類を削り取っているため、はみあとの中央部には藻類が削り取られていない部分が見られると考えられた (Fig. 1)。

駒田²⁴⁾によると、遡上前期にあたる40 mm SLから成長期にあたる100–120 mm SLにかけて、体長に対する上・下顎長の相対比は比例的に増加し、それ以降の増加速度は遅くとなるという。本研究では60 mm SL以下の個体を使用していないが、体長と上・下顎長の関係が累乗回帰で高い相関が認められことから、ほぼ同様の傾向と考えられた。既往の知見では^{23,24)}、アユの体長に対する上・下顎長の相対比には性差が認められないとされ、本研究でも同じであり、はみあと全幅においても性差は認められなかった。また、体長とはみあと全幅の関係も高い相関で累乗回帰したことから、はみあとの大きさには上・下顎の成長が大きく関与しており、前出の体長とはみあと全幅との回帰式より、はみあと全幅から体長を推定する以下の式が得られた。

$$\text{SL} = (\text{FWSM} / 0.3939)^{1.478}$$

これにより、アクリル板に付けられたはみあとであれば、その全幅からアユの体長を推定することが可能となった。しかし、筑後川水系の大分県大山川、玖珠川、三隈川で、大石に付けられたはみあと全幅を測定した結果、20 mm以上のはみあとが少数認められた (大友ら、未発表データ)。これを前出の式よりアユの体長を推定すると330 mm以上となり、全長は390 mmを超えると計算されるが、このような大きさのアユが確認された例はこれまでに無い。したがって、この計算式を自然河川において適用するのは難がある。この結果は、藻類付着基盤として使用したアクリル板は表面が滑らかであり、自然河川の河床底質の表面と大きく異なることに起因する可能性が示唆された。そこで、使用したアクリル板10枚及び山口県木屋川水系の木屋川、田部川より採集した11個の大石ではみあとが認められる面を、表面粗さ形状測定機 (HANDYSURF E-40A, 東京精密) を用いて、粗さ曲線の一部を抜き出し、その区間の凹凸の状態を平均値で表した算術平均粗さを、アクリル板で各々5箇所、大石で各々5、6箇所ずつを測定した (カットオフ、0.8 mm; 測定長、5 mm)。その結果、アクリル板の算術平均粗さの平均値は0.09–0.64 μm であるのに対し、天然の大石の各石表面の算術平均粗さの平均値は3.88–10.72 μm の範囲にあり (大友ら、未発表データ)、アクリル板表面の粗さは自然河川の藻類が付着する大石表面より滑らかであった (Mann-WhitneyのU検定; $U = 0, P < 0.01$)。自然河川では河床底質の表面の粗さがアクリル板

より大きいため、摂餌時に上・下顎の歯列の櫛状歯にかかる摩擦抵抗が大きくなり、顎と付着基盤との接触面積が増加し、それに伴いはみあと全幅が大きくなる可能性が示唆された。したがって、天然河川のはみあと全幅から体長推定を行うためには、河床底質表面の粗さなども勘案した実験系も今後の課題の一つとして挙げられよう。

謝 辞

本研究を行うにあたり、養殖池中のアユの中から実験魚を選別していただいた榎野川漁業協同組合業務部長田中 実氏、岡田正和氏、生産販売部主任田中翔太氏、水産大学校小野臨湖実験実習場三木浩一氏に心より感謝する。また、付着藻類の培養方法についてご助言をいただいた水産大学校生物生産学科の山崎康裕准教授に深謝する。

引用文献

- 1) 細谷和海：アユ科. 中坊徹次（編）日本産魚類検索 全種の同定 第三版. 東海大学出版会, 秦野, 360 (2013)
- 2) 大竹二雄：海域におけるアユ仔稚魚の生態特性の解明. 水産総合研究センター研究報告, **5**, 179-185 (2006)
- 3) 高橋勇夫：天然アユが育つ川. 築地書館, 東京, 1 (2009)
- 4) 宮地伝三郎：アユの話. 岩波新書, 東京, 20-34 (1960)
- 5) 全国内水面漁業協同組合連合会：アユ種苗別河川放流実績（過去10年の実績）(2024): <https://www.naisuimen.or.jp/fising/ayu/r5ayu.pdf> (最終閲覧日: 2024年5月27日)
- 6) 農林水産省：令和5年漁業・養殖業生産統計 (2024): https://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/naisui_gyosei/index.html (最終閲覧日: 2024年5月27日)
- 7) 殖田三郎, 岡田喜一：アユの天然餌料に関する研究. 日本水産学会誌, **2**, 241-245 (1934)
- 8) 松井 魁：鮎 (*Plecoglossus altivelis* T.&S.) の消化系の発達と食性の関係. 水産研究誌, **33**, 457-469 (1938)
- 9) 宮地傳三郎, 河端政一, 植田勝巳：行動と喰み場単位面積からみたアユの基準密度. 生理生態学研究実績, **75**, 1-23 (1952)
- 10) 水野信彦, 川那部浩哉, 宮地伝三郎, 森 主一, 児玉浩憲, 大串竜一, 日下部有信, 古谷八重子：川の魚の生活 I. コイ科4種の生活史を中心にして. 京都大学

- 生理生態業績, **81**, 1-48 (1958)
- 11) 川那部浩哉, 森 主一, 水野信彦：アユの成長と藻類量ほか. 生理生態, **8**, 117-128 (1959)
 - 12) 古野秀実：アユ “Ayu” の歯に関する研究. 九州歯科学会雑誌, **23**, 221-233 (1969)
 - 13) 駒田格知：アユ稚魚における歯系および歯の交換. 魚類学雑誌, **27**, 144-155 (1980)
 - 14) 本田晴朗, 山本亮介：成長期および産卵期における人工種苗アユの選好流速. 水産増殖, **54**, 421-427 (2006)
 - 15) Nagaya T, Onitsuka K, Shiraishi Y, Higashino M, Takami T, Matoba S, Akiyama J, Akaki Y, Ozeki H: Investigation on feeding behaviour of ayu, *Plecoglossus altivelis altivelis*, with an underwater video camera. In: The 9th Asian Symposium on Visualization, Hongkong, 1-6 (2007)
 - 16) Howes GJ, Sanford CPJ: Oral ontogeny of the ayu, *Plecoglossus altivelis* and comparisons with the jaws of other salmoniform fishes. *Zoological Journal*, **89**, 133-169 (1987)
 - 17) 駒田格知, 山田久美子, 久保金弥：アユの成長と食み跡の大きさの関係. 成長, **39**, 45-52 (2000)
 - 18) 廣瀬弘幸, 山岸高旺：日本淡水藻図鑑. 内田老鶴圃新社, 東京, 1-933 (1977)
 - 19) 渡辺仁治：淡水珪藻生態図鑑：群集解析に基づく汚濁指数DAIpo, pH耐性能. 内田老鶴圃新社, 東京, 1-666 (2005)
 - 20) 森岡伸介, 渡邊精一, 高木和徳：静岡県狩野川および神奈川県酒匂川におけるアユ成魚の食性. 水産増殖, **37**, 173-177 (1989)
 - 21) 高尾寿美子：アユの食性についての考察. 淡水生物, **12**, 23-24 (1967)
 - 22) 片野 修, 馬場吉弘, 河村功一, 大原 均：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 (2015)
 - 23) 駒田格知：アユの口部形態の性差および成長に伴う差異について. 岐阜歯学会雑誌, **2**, 21-28 (1974)
 - 24) 駒田格知：アユの成長に関する研究－特に相対成長および口部・歯系の成長について－. 岐阜歯学会雑誌, **6**, 80-128 (1970)