

アユモドキの“淡水回遊”と氾濫原環境への適応 ～吉井川水系における生態学的研究～

阿部 司

岡山大学大学院自然科学研究科牛窓臨海実験所

はじめに

アユモドキはドジョウに近縁な純淡水魚である(図1)。岡山平野を中心とする地域と琵琶湖淀川水系に不連続に分布し(1)、この特異な分布から日本の淡水魚類相の成立を理解する上で重要な種とされている。本種は流れのある河川本流や農業用水路に生息する。氾濫原や水田といった河川の増水または灌漑で一時的に形成される水域(一時的水域)で産卵を行うとされているが(2)、その生態については不明な点が多い。各分布域でかつては多く生息していたが、河川改修や圃場整備などの影響を受け激減し、現在は環境省レッドデータブックの絶滅危惧 IA 類や種の保存法の国内希少野生動植物種に指定されるほど種の存続が危ぶまれている(3)。これらを背景に、アユモドキは国の天然記念物に指定されている。

2002年6月、吉井川水系の水田地帯で、アユモドキの繁殖場所が小林一郎氏(岡山淡水魚研究会副会長)によって新たに発見された(4)。ところが、喜びも束の間、その繁殖場所の開発計画が明らかとなった(5)。当時アユモドキは、幻の魚と呼ばれるほど生態がわかっておらず、十分な保全策がとれなかった。そこで、2002年から本種の分布や生態の調査を開始した。調査は捕獲や行動観察の方法を考える段階からのスタートであったが、調査法の試行錯誤や延べ数百日におよぶ現地調査によって、繁殖期を中心にアユモドキの生態に関する情報を蓄積している。近年はその特徴的な繁殖生態を回遊研究のユニークなモデルとして、魚類の回遊を普遍的に制御する機構の解明に挑んでいる。また、アユモドキが産卵を行う氾濫原は、水産有用種や絶滅危惧種を含む多くの魚類に利用されている。この氾濫原は外敵が少なく、餌が豊富であるが、一方で干上がったたり、溶存酸素が著しく減少したりと極めて不安定な環境である(6、7)。この不安定な環境への適応進化は非常に興味深く、その理解はこれらの魚類の適正な保全管理のために欠かすことができない。このほか、集団遺伝学や分子生物学的手法を用いたアユモドキの遺伝的多様性に関する研究にも取り組んでいる(8)。以上のように、吉井川水系における生態研究は様々な分野へ発展している。そして、得られた成果を基に、行政や自然保護団体、大学、地域、企業と協力してアユモドキをシンボルとした氾濫原/水田地帯の生態系の保全活動を展開している。

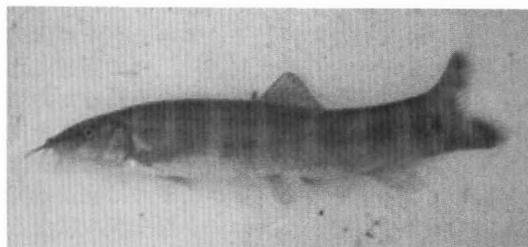


図1 アユモドキ、オス成魚。縞模様は幼魚やオスで明瞭だが、成熟したメスでは薄れる。

個体群動態：淡水回遊の特定

2003年にアユモドキを安全に捕獲できる非蓄積型トラップを開発し、産卵場所が確認された水田地帯から吉井川へ流れ込む農業用水路にて、定量的に個体数の変動を調査している。なお、保全上の配慮から詳細な調査地点や捕獲方法を記述しないことをご了承いただきたい。調査は、5月から7月は週1回、それ以外の時期には2-4週間に1回程度行なった。捕獲した個体には麻酔をかけ、体長、体重等を測定し、麻酔から覚醒したのち捕獲地点に放流した。これまで2地点でのべ200回以上調査を行ない、1000個体以上のアユモドキを確認した。捕獲個体数は、毎年5月から7月にかけて著しく増加し、その90%以上が性的に成熟していた。繁殖個体群の特徴として、オスはメスより小型であることや遡上の時期はオスがメスより早いこと、同じ性別でも小型個体の方が大型個体より遡上時期が早いことなどがわかった。さらに、オスでは1年で成熟する個体が見られるが、メスでは2年以上かかるといった繁殖開始年齢の違いも示唆された。一方で、その他の時期にはほとんど捕獲されなかった。この個体数の変動と成熟状況、後述の産卵調査の結果とあわせて、本調査地の個体群は産卵のために5月から7月に河川本流から農業用水路を通じて上流の水田地帯へ遡上し、産卵を終えると再び河川本流に下るという“淡水回遊”を行っていることがわかった。2006年から国土交通省による河川本流の調査が進められており、本流での分布も徐々にわかってきている。しかし、本種の越冬環境はほとんどわかっていない。そこで、環境省と協力して発信機を装着した個体を追跡するパイオテレメトリー調査を別の河川で行なっている。

“淡水回遊魚”アユモドキを用いた魚類の回遊を普遍的に制御する環境 - 内分泌要因の探求

魚類の“回遊”は、サケ科魚類やウナギなどの通し回遊魚が有名で、それらを中心に多くの研究が行われている。しかし、これらの回遊は規模が非常に大きいことや、淡水域と海水域を往来するため浸透圧調節が加わり、回遊の制御機構が複雑であることなどから、未だそのメカニズムは十分には理解されていない。一方、アユモドキが河川と氾濫原の間で行なう淡水回遊は、他の回遊に比べ規模が小さく、淡水域のみで行なわれるため制御機構もシンプルである。さらに、アユモドキは飼育も容易で、サイズも 10-20 cm 程度と行動実験にも適している。そこで、アユモドキは回遊研究において極めて有望かつユニークなモデルになると考え、野外調査に加え室内実験にも取り組み、生理生態学的手法による回遊の制御機構の解明に挑んでいる。

捕獲個体数と環境のパラメータとの相関から、繁殖個体の遡上の環境要因として降雨による水位上昇が考えられた。同様に、本調査地のコイやフナ類、ナマズも降雨／増水時に遡上していた。ナマズについては琵琶湖周辺における調査で、水深と濁度の上昇による遡上と産卵が報告されている(9)。また、サケ科魚類稚魚の降海も降雨が要因であると言われている(10)。このように分類群の異なる魚類で回遊行動の環境要因が共通しており、非常に興味深い。一方で、野外で水位上昇が起こる際には、同時に水質の変化などが起こるため、遡上行動を直接誘導する要因の追及は困難である。そこで、環境の因子を独立して操作できる人工水路を作製し、行動実験を開始している。予備的な実験結果から、水位上昇は直接の要因ではなく、それによって陸地が水に浸かるときに起こる環境変化の中に要因があると考えられた。陸地が浸水すると、そこから遡上行動を誘導する物質等が発生するのではないかと推察している。

また、内分泌制御を理解するため生殖関連ホルモンや甲状腺ホルモン、副腎皮質ホルモンの血中濃度の動態も調査している。生殖関連ホルモンの動態から、オスでは十分成熟した状態で、メスも排卵の前段階まで卵形成が進んだ状態で遡上してることがわかった。そして、遡上時には雌雄ともに雄性ホルモンのテストステロンが上昇し、遡上行動への関与が示唆された。さらに、水路の落差を上流に向けてジャンプもしくは流れに逆らって勢いよく泳ぐ個体で、甲状腺ホルモンのチロキシンが高い値を示した。テストステロンはサケ科魚類の遡上行動で関与が示唆されており(11)、環境要因同様、他の魚類と共通してみられることから、回遊の制御機構の普遍性がうかがえる。甲状腺ホルモンは一般に代謝率を上昇させるといわれる。流れに逆らって活発に泳ぐ個体の代謝向上に

関与しているのかもしれない。しかし、サケ科魚類稚魚が河川を下るときには、新月に同調して甲状腺ホルモンが上昇することから、降海回遊時に関与が指摘されている(12)。甲状腺ホルモンも回遊行動に直接関与している可能性もある。アユモドキの成魚の遡上とサケ科魚類の稚魚の降海という逆方向の回遊で共通している点は興味深い。

繁殖生態：時間的・空間的に限定された産卵

これまで各地で精力的に調査が行なわれてきたが、自然状態での産卵は観察されておらず、具体的な産卵環境はわかっていなかった。そこで、まずは産卵行動を観察するため、毎日昼夜のルートセンサスを行ない、2003年には全国で初めてアユモドキの産卵行動を観察することができた(5)。この発見を基に、いつどのような環境で産卵を行うのか定量的に調べるため、20時間から48時間の連続観察や毎日定時に行うルートセンサス(1日2回)、ポイントセンサスなど産卵行動の直接観察を行った。さらに、コドラート(30cm×30cm、10箇所)を設置し、卵の確認調査を約2ヶ月間毎日行った。また、上記以外の時期も、仔魚の調査を行った。これらの結果、アユモドキは他のドジョウのように雄が雌の体に巻きついて産卵するのではなく、1個体の雌に1から数個体の雄が並列またはすぐ後方を泳ぎ、広範囲に移動しながら産卵することがわかった(13)。このように広く卵をばらまく産卵様式は、干上がる危険性の高い氾濫原で、卵が干上がる危険性を分散させるためだと考えられる。そして、産卵が行われた環境は、普段は水がなく陸上植物が繁茂し、増水時にはそれらが水に浸かる氾濫原であった。水深は10-70cmで、流れはほとんどなく、底質は泥であった。そして、産卵は大規模な水位上昇により、新たに氾濫原環境が形成された直後に限られていた(14)。また、産卵時に植物が重要であることも植物区と植物除去区の比較によって示された。

これらの野外調査の成果を基に、実験環境下での産卵の再現にも挑み、2007年6月に成功した(15)。現在、産卵の環境要因を特定するための行動実験を行っている。また、これらの発見を基に、産卵場所の増設も国土交通省や岡山県の協力によって開始されている。

初期生態：迅速な発生と仔魚の付着行動

2005年、2006年に生殖腺刺激ホルモン(hCG)の投与による人工繁殖を行い、野外では困難な初期生態の調査、実験を行った。まず、受精から孵化までの連続観察を行い、これまで断片的な記載しかなかったアユモドキの初期発生について連続的な記録を行った。胚は25℃で飼育した場合、受精の40分後には卵割が開始され、5時間後には囊胚中期に、14時間後には23体節期になり胚体

を折り曲げるような動きが観察された。そして、25時間で孵化した。速い発生で有名なモデル生物のゼブラフィッシュと比べても、アユモドキの初期発生は速く、孵化するステージも早期であった。迅速な発生と早期の孵化は、不安定な氾濫原環境へ適応だと考えられる。

孵化直後から浮袋が発達するまでの期間、仔魚は水面方向に泳ぎ上がり植物等に附着した。野外の産卵場所の底が低酸素環境であったこととあわせて、この行動が溶存酸素濃度と関係していると考えた。そこで、孵化後20時間の仔魚を一個体ずつ容器に入れ、溶存酸素を操作し行動を観察した。実験の結果、仔魚は低酸素条件 (1-2 mg/l) では通常時の酸素濃度条件 (7-8 mg/l) に比べて高頻度で水面方向に泳ぎ上がり、そして仔魚が底に滞在する時間は低酸素条件で短くなった。これらから、仔魚が底から泳ぎ上がり植物等に附着する行動は、産卵場所の底で発生する低酸素環境から逃れるための適応的な行動と考えられる。

現在は飼育環境の操作による、より自然な人工繁殖に成功している (15)。人工繁殖によって得られた個体は、系統保存のほか、岡山市と岡山淡水魚研究会の管理の下、小中学校や図書館などで展示され保全啓発活動や環境教育に一役かっている。

仔稚魚の生育環境と移動分散、降河

仔魚、稚魚の生息環境や個体数の変動に関する調査も行った。2003年は各地点で調査時間当たりの捕獲個体数を、2004年はより定量的に評価するため網で囲った80×80 cmのコドラートを各地点に設置し生息密度を求め、水深、流速、水温、pH、溶存酸素、電気伝導率、濁度、植被率、底質などの物理環境や他魚種との関係を解析した。その結果、仔魚は流れがほとんどなく植被率が高い泥底の環境を、稚魚は逆に流れがある砂礫底の環境を利用していた。定点で個体数の推移を調べた結果とあわせて、生まれて間もない仔魚は産卵場である氾濫原で成育し、遊泳力を得るにしたがって不安定な氾濫原環境を離れ、流れのある水路や河川本流へ移動することがわかった。

まとめ：アユモドキの自然史

吉井川水系における調査によって、これまで幻の魚と言われていたアユモドキの生態が徐々にわかってきた。その中でもアユモドキを象徴するのは“淡水回遊”である (図2)。成魚は繁殖期になると普通の生息場所である河川本流から、増水によって一時的に形成される氾濫原へ移動し、産卵を行う。産卵を終えた成魚は、卵や仔稚魚の保護は行わず、もとの河川本流へ戻る。また、氾濫原で生まれた仔稚魚も、成長につれて流れのある河川環境へ生息場所を移していく。この淡水回遊は非常にユニークかつ有望な回遊研究のモデルにな

り、通し回遊魚などの研究成果と比較することで、魚類の回遊を普遍的に制御する機構に迫れると考えている。

アユモドキの産卵遡上の環境要因は、降雨とそれともなう水位上昇であると考えられた。これらは、コイやフナ類、ナマズの遡上、サケ科魚類稚魚の降海といった分類群/生態の異なる魚類で共通しており、興味深い。産卵遡上時の内分泌要因としてテストステロンと甲状腺ホルモンの関与が示唆された。これらについても、サケ科魚類とテストステロンは遡上で、甲状腺ホルモンは降海時に共通していることから (11、12)、回遊の制御機構の普遍性がうかがえる。

一時的に形成される氾濫原の環境は、少ない外敵や豊富な餌などから生育地として都合がよい一方で、干上がり、酸素濃度が著しく低下する極めて不安定な環境である (6、7)。氾濫原形成直後の短時間の一斉に行なうばらまき型の産卵や迅速な初期発生と早期の孵化、仔魚の附着行動、稚魚の移動分散などは不安定な環境に適応する戦略である。もちろん、河川と氾濫原間の淡水回遊もこのような環境を利用するために発達した本能行動だと考えられる。このように、アユモドキは高度に氾濫原の環境に適応し、強く依存している (13、14)。一方、現在の日本の河川は洪水が起らないようにダムや堤防で管理されている。河川の氾濫原の代替的環境といえる水田地帯も、圃場整備や農業形態の変化によってほとんどが繁殖場所としての機能を失っている。アユモドキの保全のためには、河川環境の維持と同時に、産卵に適した氾濫原環境の形成が必要である。

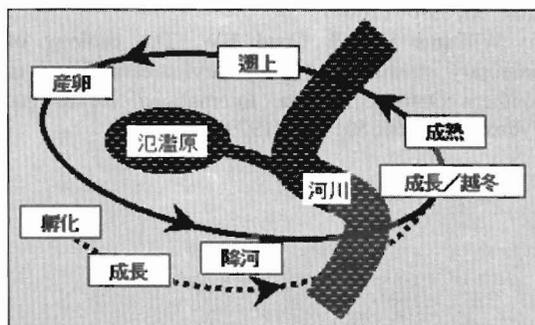


図2 アユモドキの生活史。成魚は繁殖期になると河川環境から氾濫原環境へ移動し産卵を行う。産卵を終えた成魚と稚魚は河川環境へ移動する。実線は成魚の、点線は仔稚魚の生活史を示す。

謝辞

岡山大学の坂本竜哉先生と滋賀県立大学の近雅博先生には、本研究に対して懇切なご指導をいただいた。岡山淡水魚研究会の小林一郎先生、岡山市教育委員会の岡本芳明氏には調査全般において多大なお力添えをいただいた。滋賀県立琵琶湖博

物館の前畑政善先生には人工繁殖の方法を教えてください、京都大学の田川正朋先生と長崎大学の征矢野清先生にはホルモンの測定にご協力いただいた。京都大学の岩田明久先生と渡辺勝敏先生、滋賀県立大学の金尾滋史氏には有益なご助言を頂いた。相馬康晴氏、森千恵氏をはじめ岡山大学牛窓臨海実験所の皆様、濱田知宏氏、井上欣勇氏をはじめ滋賀県立大学生物相互作用研究室の皆様、青雅一先生、柏雄介氏をはじめ岡山淡水魚研究会の皆様には調査にご協力いただいた。ここに深く感謝の意を表します。また、本研究は瀬戸町と岡山市の教育委員会とタカラハーモニストファンド第18回研究助成の補助を受けて行なった。著者は、本稿の執筆中に日本学術振興会特別研究員奨励費(20・4924)の援助を受けた。

文献

- (1) Yuma M, Hosoya K & Nagata Y. Distribution of the freshwater fishes of Japan: an historical overview. *Environ. Biol. Fish.* 52: 97-124 (1998)
- (2) 片野 修. アユモドキ. 長田芳和・細谷和海(編), pp.95-103. 日本の希少淡水魚の現状と系統保存. 緑書房, 東京 (1997)
- (3) 阿部 司・岩田明久. 日本の希少魚類の現状と課題 アユモドキ: 存続のカギを握る繁殖場所の保全. *魚類学雑誌* 54, 234-238 (2007)
- (4) 阿部 司・小林一郎. “幻の魚” となったアユモドキー “身近な魚” への復活を目指してー. *ボテジャコ* 12, 51-56 (2007)
- (5) 阿部 司. 岡山県瀬戸町アユモドキ繁殖地の現状と開発計画について. *日本生態学会中四国地区会報* 60, 59-60 (2006)
- (6) Williams DD & Coad BW. The ecology of temporary streams III. Temporary stream fishes in Southern Ontario, Canada. *International Revue ges Hydrobiology* 64: 501-515 (1979)
- (7) Humphries P, King AJ & Koehn JD. Fish, flows and floodplains: links between freshwater fishes and their environment in the Murray-Darling River system, Australia. *Environ. Biol. Fish.* 56: 129-151 (1999)
- (8) Watanabe K, Takeshima H, Iwata A, Abe T, Uehara K, Kakioka R, Kihira D & Nishida M. Isolation and characterization of 39 microsatellite loci in the endangered Japanese loach *Leptobotia curta*. *Mol. Ecol. Notes* 8:145-148 (2008)
- (9) Maehata M. Reproductive ecology of the Far Eastern catfish, *Silurus asotus* (Siluridae), with a comparison to its two congeners in Lake Biwa, Japan. *Environ. Biol. Fish.* 78:135-146 (2007)
- (10) Yamauchi, K., Ban, M., Kasahara, N., Izumi, T., Kojima, H. & Harako, T. Physiological and behavioral changes occurring during smoltification in the masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Aquaculture* 45: 227-235 (1985)
- (11) Munakata A, Amano M, Ikuta K, Kitamura S & Aida K. The effects of testosterone on upstream migratory behavior in masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Gen. Comp. Endocr.* 122: 329-340 (2001)
- (12) Grau EG, Dickhoff WW, Nishioka RS, Bern HA & Folmar LC. Lunar phasing of the thyroxine surge preparatory to seaward migration of salmonid fish. *Science* 211: 607-609 (1981)
- (13) Abe T, Kobayashi I, Kon M & Sakamoto T. Spawning behavior of kissing loach (*Leptobotia curta*) in temporary waters. *Zool. Sci.* 24: 850-853 (2007)
- (14) Abe T, Kobayashi I, Kon M & Sakamoto T. Spawning of the kissing loach (*Leptobotia curta*) is limited to periods following the formation of temporary waters. *Zool. Sci.* 24: 922-926 (2007)
- (15) 阿部 司. 絶滅危惧のアユモドキ 土や草の“水没”が産卵を促す. *自然保護* 505: 25 (2008)