

奄美大島の役勝川と河内川におけるリュウキュウアユの 孵化時期と体サイズ

岸野 底・四宮明彦

〒890-0056 鹿児島市下荒田4-50-20 鹿児島大学水産学部

(2004年4月30日受付；2004年8月6日改訂；2004年8月15日受理)

キーワード：リュウキュウアユ，アユ，仔魚，孵化，産卵，奄美大島

魚類学雑誌
Japanese Journal of
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2004

Tei Kishino and Akihiko Shinomiya*. 2004. Seasonal appearance and size of newly-hatched larvae of Ryukyu-ayu *Plecoglossus altivelis ryukyuensis* in the Yakugachi and Kawauchi Rivers, Amami-oshima Island, southern Japan. *Japan. J. Ichthyol.*, 51(2): 149–156

Abstract To clarify the hatching season and size of the Ryukyu-ayu, *Plecoglossus altivelis ryukyuensis*, newly-hatched larvae were collected in the Yakugachi and Kawauchi Rivers, Amami-oshima Island, between November–March in 1995, 2001 and 2002. Hatching began from mid-November when the water temperature had decreased to about 18°C. This was compared with hatching onset dates recorded for Ayu *P. a. altivelis* at various locations around Japan, a significant negative correlation between latitude and onset of hatching being found. This was believed due to the lowering of water temperatures being delayed in the more southern latitudes, hatching starting when water temperature had decreased to around 20°C. The notochord length of newly-hatched Ryukyu-ayu larvae increased and water temperature decreased with each month. Larger larval size provide greater resistance to low water temperatures.

* Corresponding author: Faculty of Fisheries, Kagoshima University, Kagoshima, Kagoshima 890-0056, Japan (e-mail: shino@fish.kagoshima-u.ac.jp)

アユ *Plecoglossus altivelis altivelis* の産卵は一般に秋に始まる。ただし、この産卵期には北方ほど早く、南方ほど遅いという緯度的傾斜が知られている（白石・鈴木, 1962）。アユの産卵には日長時間と水温が関与し、南方ほど秋分から春分までの日長時間が長く、水温の低下する時期も遅いため、産卵期が遅くなると考えられている（白石・武田, 1961; 白石・鈴木, 1962; 西田, 1979; 鈴木, 1985）。

奄美大島におけるリュウキュウアユ *P. a. ryukyuensis* の産卵は基亜種アユよりも遅く始まり、11月上旬からおよそ3ヶ月間続く（西田・内村, 1987）。翌年の1月下旬から始まる遡上期は4ヶ月間の長期に及んで継続される（岸野・四宮, 2003, 2004）。遡上期間を通じて、遡上個体の成長量は

変化し、早期遡上個体ほど大きな成長量を有する（岸野・四宮, 2003）。遡上の成長量の差異は、孵化時の仔魚サイズの経時的な違いが初期成長に影響を及ぼしたと考えることで説明できるかもしれない。

本研究では、リュウキュウアユに特有の遅い産卵期が、基亜種アユの産卵期の緯度的傾斜に従うと仮定し、その是非を産卵期の日長時間と水温から検討した。さらに、リュウキュウアユ孵化仔魚の体サイズが経時的に変化することの意義について考察を加えた。

材料と方法

調査河川と採集 調査は奄美大島中南部の役勝川と河内川で行った（Fig. 1）。役勝川は流程約

16 kmで太平洋側に注ぎ、河口は住用湾西部に位置する。本河川は島内では住用川に次いで2番目の規模を有し、リュウキュウアユの生息数が最も多い(四宮, 1997)。一方、流程約13 kmの河内川は島内で4番目の規模を有し、東シナ海側の焼内湾奥部に流入する。焼内湾には河内川の他にも複数の流入河川が存在するが、いずれも規模が小さく、いずれの年においても100個体以上のまとまった親魚を確認できない(四宮、未発表データ)。そのため、焼内湾個体群は河内川に生息する個体によって概ね成立すると考えられる。なお、住用湾側と焼内湾側の個体群の間には、遺伝的な差異が検出されている(Sawashi and Nishida, 1994; Ikeda *et al.*, 2003)。

複数の年級群を対象とするため、1995, 2001および2002年の3ヶ年に調査を実施した。両河川では、感潮域上限から上流側約1 kmの範囲内に形成される瀬について、砂礫に付着する産着卵の有無を肉眼で確認し、産卵場の探索を行った。瀬一つ当たりに費やした調査時間は、1995年には2名で30分間、2001と2002年には1名で30分間であった。産卵場より下流側300 m以内に存在する瀬の流心部において採集定点を設けた(Fig. 1)。各採集定点では、1995年12月から1996年4月(以下1995年次)までは月1回、2001年11月から2002年3月(以下2001年次)までは月2回(ただし11月のみ1回)、2002年11月から2003年3月(以下2002年次)までは月2回、それぞれ仔魚ネット(開口部0.4×0.7 m、側長2.1 m、目合0.4 mm)を用いて流下仔魚を採集した。産卵場から採集定点までの距離は短く、その間に流下仔魚が滞留できる大規模な淵がないため、仔魚は孵化後まもなく採集されたと考えられることから、孵化仔魚として扱った。

リュウキュウアユの流下は18–24時に集中することが知られている(西田・内村, 1987; 幸地, 1995)。流下のピーク時が含まれるようにするために、採集は18–24時(1995年次)、19–23時(2001年次)、20–22時(2002年次)にそれぞれ実施した。採集量を少なくする目的で、1回の採集時間に15–600秒の幅を持たせ、孵化の初期と終期ではネット設置時間を長く、孵化盛期では短くした。各採集時に、ネット設置場所の2 m区間で中性浮力に調節した100 ml容器を3回流し、平均流速を求めた。濾水量はネット設置時間と流速をもとに算出された。

採集した仔魚は直ちに10% ホルマリンで30分間

固定し、選別計数後、70% アルコールで保存した。各年次、各河川で得られた標本の一部について、脊索長(以下体長)を接眼マイクロメータ付き実体顕微鏡下で測定した。

河川水温推定 産卵開始に水温が密接に関連する可能性がある。しかし、本研究では10月期の水温を測定していなかったため、親魚が産卵開始前に経験した水温は観測された既知の気温から推定することにした。すなわち、2002年12月5日から2003年5月31日まで、役勝川と河内川の採集定点に温度計測ロガー(米国オンセットコンピューター社製:Tidbit)を設置し、1時間ごとの水温を記録した。このようにして得られた日平均水温(WT)と気象庁名瀬測候所(<http://www.data.kishou.go.jp/index.htm>; 役勝川、河内川の河口からそれぞれ約16, 22 kmの距離)で観測された日平均気温(AT)との間には次の関係式が成立了。

$$\text{役勝川: } \text{WT} = 0.6397\text{AT} + 5.6338 \\ (n=158, R^2=0.88, P<0.001)$$

$$\text{河内川: } \text{WT} = 0.5046\text{AT} + 7.9571 \\ (n=158, R^2=0.83, P<0.001)$$

1995, 2001および2002年次の孵化仔魚採集時に棒状アルコール温度計により測定した水温と、上記回帰式から得られた推定水温の間で誤差を検討した。役勝川の平均実測水温(範囲)は15.6°C(13.0–19.6, n=24)、平均推定水温は16.0°C(13.1–19.1)であり、河内川では、それぞれ16.3°C(14.2–20.6, n=23)、16.3°C(14.7–19.0)であり、実測値と推定値の間には有意な差は認められなかった(Welch's *t*-test: 役勝川, df=45.6, *t*=−0.7, *P*=0.49; 河内川, df=40.8, *t*=0.1, *P*=0.95)。このことにより、気温から推定された河川水温に妥当性が与えられた。

結 果

孵化時期 産卵場は毎回感潮域上限付近の概ね同じ場所に形成されていた(Fig. 1)。ただし、1995年次の役勝川では例年よりもやや上流に位置していた。産卵開始前の10月から孵化終了後の4月までの河川水温を推定した(Fig. 2)。両河川とも全ての調査年次において、河川水温は11月上旬頃に20°C以下に低下し、12月下旬から2月中旬までの期間は、15°C前後で推移し、その後は緩やかに上昇した。

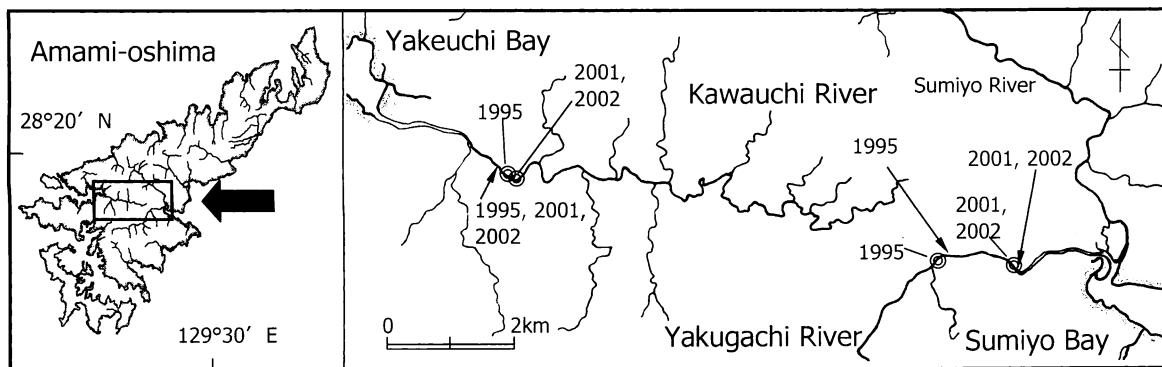


Fig. 1. Locations of sampling stations and spawning grounds of Ryukyu-ayu in the Yakugachi and Kawauchi Rivers, Amami-oshima Island, in 1995, 2001 and 2002. Double circles and arrows show spawning grounds and sampling stations, respectively, for newly-hatched larvae. Numbers indicate survey years.

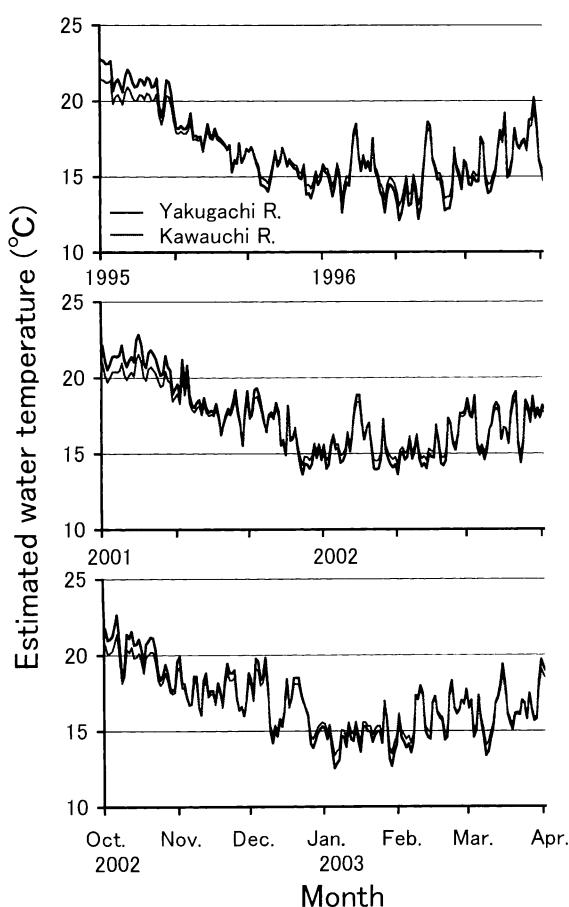


Fig. 2. Changes in estimated water temperatures at sampling stations in the Yakugachi and Kawauchi Rivers from October-1995, 2001 and 2002 to April-1996, 2002 and 2003. Black and gray lines indicate the Yakugachi and Kawauchi Rivers, respectively.

各年次について調査期間を通じての時刻別に平均した個体数密度から、孵化のピークは20–21時にあると考えられた(Table 1)。流下ピーク時の個体数密度の経日変化をFig. 3に示した。役勝川における孵化は11月中旬に始まり、12月上旬から1月上旬にかけて多く、3月上旬まで継続すると考えられた。一方、河内川における孵化は、11月中旬から12月上旬にかけて始まり、12月上旬から1月中旬にかけて多く、3月中旬には終了すると考えられた。

孵化時期の緯度的傾斜 本調査結果に加えて、基亜種アユの孵化時期に関する文献調査結果をTable 2にまとめた。孵化の始まった日(y_1 ; 1月1日からの経過日数)，その時の日長時間(y_2)および水温それぞれと緯度(x)との間には、以下の直線関係が認められた。ただし、水温と緯度との間には直線関係が成立せず(単回帰分析： $n=20$, $R^2=0.002$, $P=0.85$)、孵化開始時の水温は全ての生息場所で約20°Cであった(Table 2)。

$$y_1 = -6.490x + 512.2 \quad (n=22, R^2=0.87, P<0.001)$$

$$y_2 = 0.006x + 0.276 \quad (n=22, R^2=0.85, P<0.001)$$

緯度と孵化の始まった日の間には有意な負の直線関係が成立し、リュウキュウアユでも基亜種アユとともに、低緯度ほど孵化の始まりが遅くなると判断された。緯度と日長時間の間には有意な正の直線関係が成立し、孵化開始時の日長時間は低緯度ほど短くなる傾向を示した。

孵化仔魚のサイズ 孵化仔魚の体長は河川により変異し、年次により変化した(Fig. 4)。役勝川に

における1995、2001年次の孵化仔魚の体長と孵化日の間には、相関関係が成立しなかったものの（Spearmanの順位相関：1995年次， $n=55, r_s=-0.10, P=0.46$ ；2001年次， $n=221, r_s=0.05, P=0.42$ ），2002年次では、孵化仔魚の体長は産卵期の進行に伴って大型化する傾向にあった（ $n=270, r_s=0.69, P<0.001$ ）。河内川では、いずれの年次においても孵化仔魚の体長は産卵期の進行に伴って大型化する傾向にあった（1995年次， $n=231, r_s=0.35$ ；2001年次， $n=151, r_s=0.20$ ；2002年次， $n=113, r_s=0.65$ ；いずれも $P<0.01$ ）。

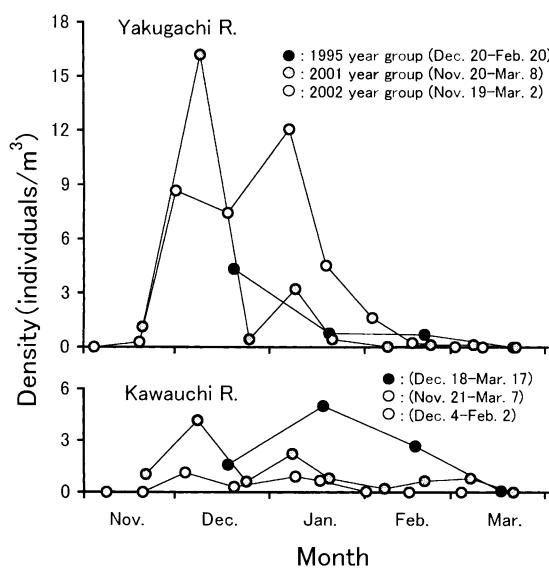


Fig. 3. Changes in larval densities (individuals/m³) of the 1995, 2001 and 2002 year groups of Ryukyu-ayu at sampling stations in the Yakugachi (top) and Kawauchi (bottom) Rivers. Dates in parentheses indicate periods over which newly-hatched larvae occurred.

Table 1. Time variations in mean density (individuals/m³) of downstream-migrating, newly-hatched Ryukyu-ayu larvae in the Yakugachi and Kawauchi Rivers in 1995, 2001 and 2002.

River name	Year-group	Time of day						
		18	19	20	21	22	23	24
Yakugachi R.	1995	0.0	0.4	0.7	1.4	0.8	0.4	0.2
	2001	—	0.5	1.0	2.1	1.3	0.5	—
	2002	—	—	1.9	2.7	2.0	—	—
Kawauchi R.	1995	0.6	1.1	2.1	1.7	1.0	0.7	0.6
	2001	—	0.4	1.0	0.7	0.4	0.2	—
	2002	—	—	0.2	0.3	0.2	—	—

考 察

産卵期 役勝川の1995年次では、採集開始時に最も多くの仔魚が採集され、孵化はすでに始まっていた。1996年2月から5月に採集された役勝川の遡上個体の耳石から推定した孵化日は、1995年11月24日から1996年3月4日とされ（岸野・四宮，2003），1995年次も孵化の始まりは水温が18°C前後に低下した11月中旬頃にあったと推測される。以上の結果を踏まえて孵化仔魚の出現状況を概観すると、孵化は水温が18°C前後に低下した11月中旬から始まり、水温が18°Cより下回る12月上旬から15°C前後の最低水温に達する1月中旬にかけて盛期となり、それ以降は少なくなる。水温が17°C前後まで上昇する3月上旬に終了する。一般に、魚類の孵化日数は水温に左右され、積算温度を用いて推定される。基亜種アユでは水温12–25°Cの範囲では積算温度が200–280°Cの間を変異する。そして、水温 x と孵化日数 y は以下のBělehrádekの式が良く適合することが伊藤ほか（1971a）によって明らかにされている。

$$\log y = 2.8623 - 1.4068 \log x$$

この式から孵化日数は、水温12°Cでは22日、15°Cでは16日、18°Cでは12日、21°Cでは10日と推定される。リュウキュウアユでは平均水温19°Cのときは11日を要し（崎山，1994），平均水温20°Cになると10日を要することから（諸喜田・伊野波，1969），基亜種の孵化日数と大差ないと考えられる。そこで、Bělehrádekの式を用いてリュウキュウアユの産卵期を推定すると次のようにになる。11月上旬に始まった産卵は、11月下旬から1月上旬にかけて盛期を迎える、1月中旬から2月中旬にかけて落ち込み、2月下旬から3月上旬にかけ

Table 2. Latitudinal variations in date, daylight length (hr) and water temperature (°C) at time of first appearance of downstream-migrating, newly-hatched larvae of Ayu (*Plecoglossus altivelis altivelis*) and Ryukyu-ayu (*P. a. ryukyuensis*) on the Japanese main Islands and Ryukyu archipelago, respectively.

Specific name	Prefecture of river mouth	River name	Location of river mouth		Survey year	Date of first appearance of larvae	Daylight length* at first appearance	Water temperature (°C) at first appearance	Source
			Latitude	Longitude					
<i>P. a. altivelis</i>	Akita	Yoneshiro	40.22°	140.00°	1997	Sep. 18	12:25	19	Takada (1999)
	Yamagata	Nezugaseki	38.56°	139.55°	1994	Oct. 4	11:43	16	Araki (1996)
	Yamagata	Nezugaseki	38.56°	139.55°	1995	Oct. 5	11:40	15	Suzuki and Konno (1997)
	Niigata	Shinano	37.95°	139.06°	1983	Sep. 22	12:13	21	Hyodo et al. (1984)
	Toyama	Shou	36.79°	137.08°	1993	Sep. 21	12:14	18	Tago (1999b)
	Toyama	Shou	36.79°	137.08°	1994	Sep. 26	12:02	24	Tago (1999b)
	Toyama	Shou	36.79°	137.08°	1995	Sep. 26	12:03	20	Tago (1999b)
	Ibaragi	Naka	36.34°	140.60°	1993	Sep. 20	12:16	18	Sawada et al. (1994)
	Ibaragi	Naka	36.34°	140.60°	1994	Sep. 27	12:00	20	Sawada et al. (1996)
	Tottori	Tenjin	35.50°	133.86°	1998	Oct. 16	11:19	19	Fukui (1999)
	Shimane	Gohnokawa	35.03°	132.23°	1995	Oct. 9	11:34	?	Kiyokawa et al. (1997)
	Aichi	Nagara	35.03°	136.72°	1995	Oct. 11	11:30	19	Hara et al. (1997)
	Tokushima	Yoshino	34.08°	134.60°	1996	Oct. 6	11:40	20	Kitakado et al. (1998)
	Fukuoka	Chikugo	33.14°	130.35°	1997	Oct. 8	11:37	18	Hamazaki and Fukunaga (1999)
<i>P. a. ryukyuensis</i>	Kouchi	Shimanto	32.93°	132.99°	1996	Oct. 25	11:05	19	Takahashi et al. (1999)
	Kumamoto	Kuma	32.50°	130.54°	1993	Oct. 11	11:30	24	Kumamoto Fish. Exp. Cent. (1995)
	Kagoshima	Yakugachi	28.25°	129.40°	1984	Nov. 27	10:33	?	Nishida and Uchimura (1987)
	Kagoshima	Yakugachi	28.25°	129.40°	2001	Nov. 20	10:39	19	Present paper
	Kagoshima	Yakugachi	28.25°	129.40°	2002	Nov. 19	10:41	20	Present paper
	Kagoshima	Kawauchi	28.27°	129.27°	2001	Nov. 21	10:39	19	Present paper
	Kagoshima	Kawauchi	28.27°	129.27°	2002	Dec. 4	10:28	19	Present paper
	Okinawa	Benoki	26.46°	128.23°	1969	Dec. 28**	10:31	17**	Shokita et al. (1975)

* Time from sunrise to sunset; ** Estimated

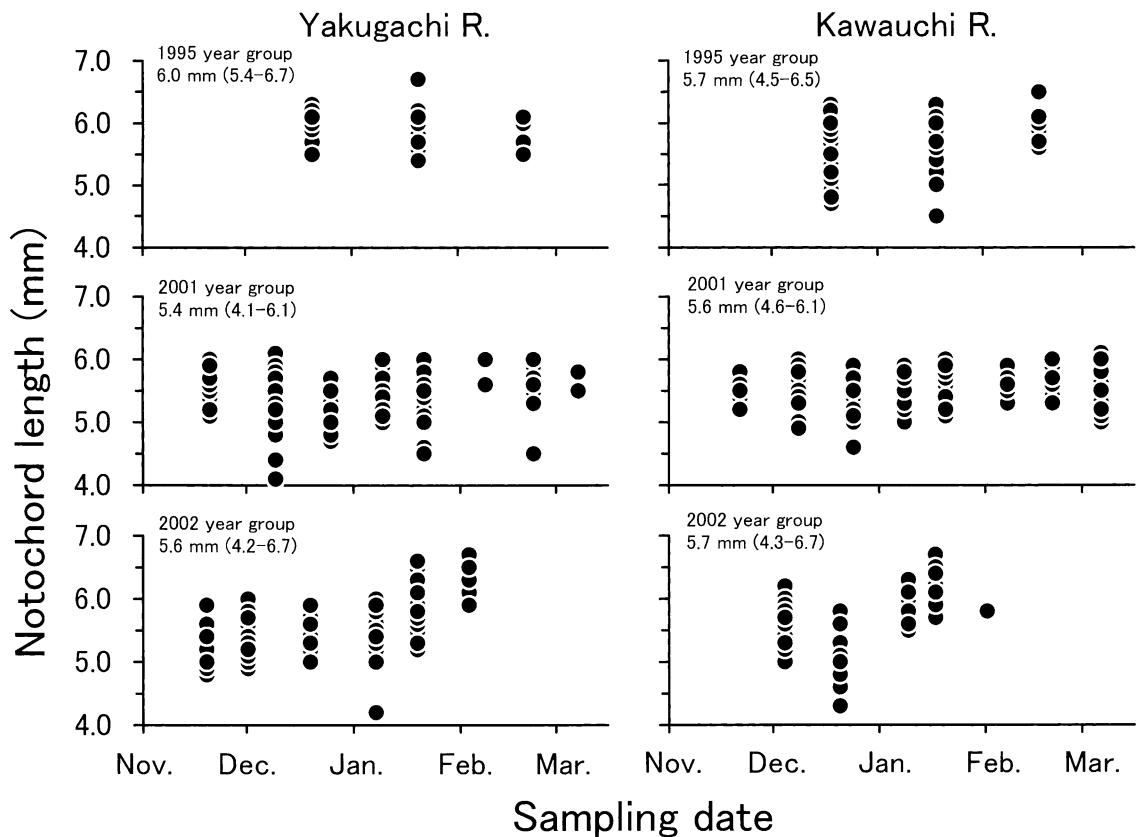


Fig. 4. Variations in notochord length of newly-hatched Ryukyu-ayu larvae 1995, 2001 and 2002 year groups collected at sampling stations in the Yakugachi (left) and Kawauchi (right) Rivers. Numbers under each year group indicate mean notochord length and measurement range.

けて終了すると考えられる。これを西田・内村(1987)が推定した奄美大島のリュウキュウアユの産卵期と比較すると、本研究結果のほうが産卵の終了が約1ヶ月間遅いものの、産卵の始まりと盛期は概ね一致する。リュウキュウアユの産卵は水温が20°C以下に低下すると始まり、約18°Cより低下して15°C前後と最低水温に近づくと最盛期を迎える、水温の低下が頭打ちとなる時期は少なくなり、水温が上昇し始めると終了すると考えられる。

リュウキュウアユの孵化の始まりは基亜種アユと比較して遅く始まるものの、孵化時期はアユ種内の緯度的傾斜に従い、従来からの南方ほど産卵期が遅くなるという傾向(白石・鈴木, 1962)は、リュウキュウアユにも適用された。したがって、リュウキュウアユの産卵も基亜種と同様の緯度勾配に従った日長もしくは水温の変化によって始まると考えられる。以下に緯度と孵化開始時の日長時間および水温の関係を検討した。まず、緯度と日長時間の間には正の直線関係が成立した。この

結果は、低緯度ほど産卵期が遅く始まり、時期が遅くなるとその時の日長時間は短いことで説明できる。日長時間そのものが産卵の始まりに直接的に影響すると仮定すれば、緯度と関わりなく一定の日長時間で産卵が始まり、緯度と日長時間の間には有意な直線関係が成立しないはずである。リュウキュウアユでは、日長時間が長日化する冬至以降も産卵は盛んに行われ、河内川では春分が近づいても産卵行動が観察されている(岸野・四宮, 2003)。以上から、短日化は性成熟促進には関与するものの(白石・武田, 1961; 白石・鈴木, 1962)、産卵の直接的な要因にはならないと推察される。一方、緯度と水温の間には有意な直線関係が成立せず、緯度によらず水温が約20°Cになると孵化が始まった(Table 2)。したがって、産卵期に関する緯度的傾斜は、水温が20°Cになる時期が低緯度地方ほど遅くなることに起因すると考えられる。琉球列島という亜熱帯地方で100万年以上にわたり独自に適応進化を遂げたリュウキュ

アユ (Nishida, 1985; 関ほか, 1988) といえども、産卵開始時の水温が基亜種と同じく約20°Cであるという結果は興味深い。

伊藤ほか (1971a) は、水温22–23°C以上では基亜種の孵化率が著しく低下し、孵化後の仔魚の奇形、斃死率が上昇することを明らかにしている。したがって、産卵開始時の水温が基亜種とリュウキュウアユの間で差がないのは、リュウキュウアユにおいても卵が正常に発生するためには20°C以下の水温が必要なためと予想される。また、基亜種では孵化仔魚の高塩分濃度(2–20‰)条件下における絶食生残率が、高水温(13–30°C)ほど低下することが知られている (伊藤ほか, 1971b)。孵化後の仔魚の生息場所が汽水域から海域であることを考慮すると、水温が20°Cを上回ると不利になる。水温が上昇し始めると産卵が終了するという現象も、仔魚の生残率によって説明できるかもしれない。

孵化仔魚のサイズ リュウキュウアユ孵化仔魚は、産卵期の進行に伴って大型化する傾向にあつた。この傾向から、後期孵化個体は早期孵化個体に比べると、大型の体長がその後の成長に有利に働くことが予想される。しかし、役勝川のリュウキュウアユ遡上個体の成長量は後期遡上個体ほど小さい (岸野・四宮, 2003)。産卵期後期に孵化した個体ほど遅れて遡上するため、体長の大きかった後期孵化個体ほど遡上時では成長が悪かったことがわかる。以上から、孵化時の体長によって、遡上時の成長量の時期的な差を説明することはできず、孵化後経験する海水温の差によって (岸野・四宮, 2003)、遡上時の成長量が変化したのかもしれない。

基亜種でも産卵期後期に孵化した個体では体長が大きくなる現象が知られている (Komada, 1977; 沢田ほか, 1996; 清川ほか, 1997; 北角ほか, 1998; 田子, 1999a)。このことは、水温や親魚の体サイズといった要因によって説明される。水温に関しては、Komada (1977) は、孵化までに経験する水温が20°Cより高くても低くても孵化仔魚の体長は小さくなることを実験によって明らかにし、早期孵化個体は20°C以上で孵化することを指摘している。また、産卵期早期ほど親魚の体サイズは大型の傾向を示し (白石・鈴木, 1962; 井口, 1994; 井口ほか, 1998)，大型個体ほど相対的に小さな卵を産出することから (Iguchi and Yamaguchi, 1994)，早期孵化個体が小型になる理由を説明できる。

リュウキュウアユでは、早期孵化個体は水温18°C前後を経験するのに対し、後期孵化個体は水温15°C前後を経験したはずである。しかしながら、後期孵化個体のほうが大型であった。水温が孵化仔魚の体長に大きく影響するのであれば、1995, 2001年次に役勝川で採集した孵化仔魚の体長は、時期の進行に伴って大型化していかなければならぬはずだが、実際はそうではなかった。基亜種と同様、親魚が産卵期の進行に伴って小型化していった結果、卵サイズが大型化するのを反映して、孵化仔魚の体長も大型化していったという推察は可能である。また、基亜種では同一個体であっても多回産卵した場合は、初回より2回目に産出した卵のほうが大きく (井口, 1994)，多回産卵する個体は小型個体に多いことが報告されている (Iguchi, 1996)。このことも、孵化仔魚の体長の変化に影響しているのかもしれない。

リュウキュウアユ孵化仔魚の体長が、どのような要因で経時に変化するかを特定することはできなかったものの、孵化仔魚の体長は産卵期後期になるほど大型化する傾向にあった。井口 (2001) は、基亜種では大型卵ほど低水温耐性が高いことを示している。リュウキュウアユにおいても低水温を経験する後期孵化個体ほど大型であった現象は、低水温耐性を高めるという意味において適応的と考えられる。

謝 詞

本研究を取りまとめるにあたり鹿児島大学水産学部の川村軍蔵博士、鈴木廣志博士には多くの貴重なご指摘を賜った。ここに深甚の謝意を表する。現地調査にご協力いただいた(財)鹿児島県環境技術協会の米沢俊彦氏、鹿児島県水産試験場指宿内水面分場の柳 宋悦氏(当時)および英文校閲の労をとられた鹿児島大学水産学部のMiguel F. Vazquez Archdale氏に厚く御礼申し上げる。宇検村の元田信有氏、元 幾也氏ならびに住用村の師玉敏司氏には現地での宿泊施設の便宜を図っていただいた。住用村みどり旅館の小野セツ子氏、道の駅マングローブ公社の寿 浩義氏をはじめとした、住用村新村、西仲間および宇検村湯湾集落の方々には現地生活で惜しみない援助をいただいた。各氏に対してここに深く感謝の意を表する。

引 用 文 献

- 荒木康男. 1996. 海産アユ種苗回帰率向上総合検討調査. 山形県内水面水産試験場事業報告書(平成6年)

- 度) : 34-41.
- 福井和憲. 1999. アユ増殖試験. 鳥取県水産試験場年報(平成10年度) : 170-180.
- 浜崎稔洋・福永 剛. 1999. 筑後川におけるアユ稚仔魚の動向. 福岡県水産海洋技術センター事業報告(平成9年度) : 391-393.
- 原 徹・浅野篤志・齊藤 薫・一柳哲也・土川博之. 1997. 長良川におけるアユ仔魚の降下状況—II. 岐阜県水産試験場研究報告, (42): 23-26.
- 兵藤則行・関 泰夫・小山茂生・片岡哲夫・星野正邦. 1984. 海産稚仔アユに関する研究—I—仔アユの降下状況について—. 新潟県内水面水産試験場調査研究報告, (11): 41-50.
- 井口恵一朗. 1994. アユ—両側回遊から陸封へ. 後藤晃・塚本勝巳・前川光司(編), pp. 128-140. 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.
- Iguchi, K. 1996. Size-specific spawning pattern in ayu, *Plecoglossus altivelis*. Ichthyol. Res., 43: 193-198.
- 井口恵一朗. 2001. 個体から集団レベルへの適応: アユ. 後藤晃・井口恵一朗(編), pp. 43-64. 水生動物の卵サイズ 生活史の変異・種分化の生物学. 海游舎, 東京.
- 井口恵一朗・伊藤文成・山口元吉・松原尚人. 1998. 千曲川におけるアユの産卵降河移動. 中央水産研究所研究報告, (11): 75-84.
- Iguchi, K. and M. Yamaguchi. 1994. Adaptive significance of inter-and intrapopulational egg size variation in Ayu *Plecoglossus altivelis* (Osmeridae). Copeia, 1994: 184-190.
- Ikeda, M., M. Nunokawa and N. Taniguchi. 2003. Lack of mitochondrial gene flow between populations of the endangered amphidromous fish *Plecoglossus altivelis ryukyuensis* inhabiting Amami-oshima Island. Fish. Sci., 69: 1162-1168.
- 伊藤 隆・富田達也・岩井寿夫. 1971a. アユ種苗の人工生産に関する研究—LXXI. アユの人工受精卵のふ化に対する水温の影響. アユの人工養殖研究, (1): 57-98.
- 伊藤 隆・富田達也・岩井寿夫. 1971b. アユ種苗の人工生産に関する研究—LXXIV. 人工ふ化仔魚の絶食生残に対する塩分濃度および水温の影響. アユの人工養殖研究, (1): 143-163.
- 岸野 底・四宮明彦. 2003. 奄美大島の役勝川におけるリュウキュウアユの遡上生態. 日本水産学会誌, 69: 624-631.
- 岸野 底・四宮明彦. 2004. 奄美大島の河川におけるリュウキュウアユ遡上個体の出現状況. 日本水産学会誌, 70: 179-186.
- 北角 至・湯浅明彦・酒井基介・宮田 匠. 1998. 河川生産力有効利用調査. 徳島県水産試験場事業報告書(平成8年度) : 17-23.
- 清川智之・向井哲也・山根恭道・中村幹雄. 1997. 河川水域水産資源管理対策事業 アユ資源管理技術開発調査. 島根県水産試験場事業報告(平成7年度) : 146-151.
- Komada, N. 1977. The number of segments and body length of *Plecoglossus altivelis* fry in the Nagara River, Japan. Copeia, 1977: 573-574.
- 熊本県水産研究センター. 1995. アユ資源増殖総合対策事業. 熊本県水産研究センター事業報告書(平成6年度) : 225-230.
- 西田 隆. 1979. アユの産卵. 淡水魚, (5): 28-35.
- Nishida, M. 1985. Substantial genetic differentiation in Ayu *Plecoglossus altivelis* of the Japan and Ryukyu Islands. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish., 51: 1269-1274.
- 西田 隆・内村真之. 1987. 奄美大島のアユの産卵生態. 琉球大学理学部紀要, (43): 71-82.
- 崎山直夫. 1994. リュウキュウアユ *Plecoglossus altivelis ryukyuensis* の初期生活史. 鹿児島大学修士論文, 鹿児島, 41 pp.
- Sawashi, Y. and M. Nishida. 1994. Genetic differentiation in populations of the Ryukyu-ayu *Plecoglossus altivelis ryukyuensis* on Amami-oshima Island. Japan. J. Ichthyol., 41: 253-260.
- 沢田守伸・石島久男・大森勝夫. 1994. 那珂川アユ資源調査—流下状況調査—. 栃木県水産試験場研究報告, (38): 75-78.
- 沢田守伸・石島久男・大森勝夫. 1996. 那珂川アユ資源調査—アユ仔魚流下量調査—. 栃木県水産試験場研究報告, (39): 73-74.
- 四宮明彦. 1997. リュウキュウアユ. 長田芳和・細谷和海(編), pp. 36-47. 日本の希少淡水魚の現状と系統保存 よみがれ日本産淡水魚. 緑書房, 東京.
- 関 伸吾・谷口信彦・田 祥麟. 1988. 日本及び韓国の天然アユ集団間の遺伝的分化. 日本水産学会誌, 54: 559-568.
- 白石芳一・武田達也. 1961. アユの成熟に及ぼす光周期の影響. 淡水区水産研究所研究報告, 11: 69-81.
- 白石芳一・鈴木規夫. 1962. アユの産卵生態に関する研究. 淡水区水産研究所研究報告, 12: 83-107.
- 諸喜田茂充・伊野波盛仁. 1969. 沖縄産アユの種苗生産に関する研究—I 稚仔魚の飼育について. 琉球水産研究所事業報告: 70-74.
- 諸喜田茂充・西島信昇・伊野波盛仁. 1975. 沖縄産アユの産卵生態—アユ保護の必要性—. 沖縄生物学会誌, (13): 12-17.
- 鈴木敬二. 1985. アユの分布に関する一考察—北限と南限の決定要因—. 淡水魚, (11): 96-99.
- 鈴木裕之・今野 哲. 1997. 海産アユ種苗回帰率向上総合検討調査. 山形県内水面水産試験場事業報告書(平成7年度) : 18-25.
- 田子泰彦. 1999a. 庄川におけるアユ仔魚の降下生態. 水産増殖, 47: 201-207.
- 田子泰彦. 1999b. 庄川におけるアユ降下仔魚量の推定. 日本水産学会誌, 65: 718-727.
- 高田芳博. 1999. 河川水産資源調査(アユの遡上, 成育状況並びに米代川の仔魚の流下状況調査). 秋田県水産振興センター事業報告書(平成9年度) : 359-368.
- Takahashi, I., K. Azuma, H. Hiraga and S. Fujita. 1999. Different mortality in larval stage of Ayu *Plecoglossus altivelis* by birth dates in the Shimanto estuary and adjacent coastal waters. Fish. Sci., 65: 206-210.