

京都大学によるアユの縄張り研究

片野修

サルとアユの研究

アユの縄張りについては、1950年代に行われた京都大学河川生態研究グループによる成果がよく知られ、その集大成である岩波新書の『アユの話』（宮地, 1960）はベストセラーになった。同じころに今西錦司や伊谷純一郎、河合雅男ら霊長類研究グループによって行われたニホンザルの研究も、個体識別を用いた手法やイモ洗いなどの文化の伝達についての発見が斬新であり、世界に大きな衝撃を与えた。伊谷の『高崎山のサル』（1955）は不朽の名著となった。この時期は京都大学のマクロ生物学の黄金時代と言われている。

その後、ニホンザルの研究では、高崎山で見られたボスザルによるリーダー制や同心円状の個体分布、さらにボスザルの子が次のリーダーに成長すると考えるアイデンティフィケーション理論などが自然個体群ではほとんど認められないことが明らかになっていった。一方、アユの縄張りについての研究は、長い間検証されないままになっていたが、社会生物学の台頭によって、「縄張り性」すなわち縄張りはアユ集団の存続と健全性のために機能するという考えが否定され、縄張りを守る個体にとってのコスト（経費）とベネフィット（利益）のバランスから考察されるようになっていく。高校の生物教科書では、アユの縄張りに関連して、そのコストとベネフィットについてのグラフが示され、アユの縄ばりが理論的に導かれる最適サイズに保たれているかのような記述が見受けられる。

1950年代と言えば、まだ日本の生態学や行動学が発達していなかった時期であり、当時の成果やそれが導かれた過程に欠点があったことは仕方がない。一方で、どこがどう間違っていたのかを正しく考察することは、どうしても必要である。ニホンザルの研究は、世界的に知られ、その後国内外の研究者が検証を重ねた結果、正当に評価されるようになった。一方、アユの研究はそもそもほとんどの成果が日本語で書かれたこともあり、国際的な評価はされておらず、国内でも長い間、検証が行われなかった。この論考では、アユの縄張りについての過去から現在にいたる見方を紹介し、何がどこまで明らかになり、まだわかっていないのかを考えてみたい。

京都大学によるアユ研究—前期

京都大学によるアユ研究は、当時全国的に普及しつつあった琵琶湖産アユの種苗放流に関連して、適正な放流密度を明らかにしてほしいという水産庁からの要望に応える形で、1951年から始まった。この時期の研究者は宮地伝三郎を中心に、森主一、河端政一、植田勝巳、三浦泰三、大串竜一、水原洋城、八木正一らであり、調査したのは鞍馬川、高野川、上桂川、由良川、芥川など、京都周辺の河川であった。この成果は、京都府水産課が出した

鮎放流基準調査報告書（1951～1954）に掲載されているが、学会誌での発表は一部にとどまっていたために、一般にはあまり知られていない。しかし、アユの縄張りについて、その泳跡や攻撃地点が詳細に記述されており、金網で区切られた実験区にアユを放流した場合の縄張りの配置図も明らかになっている。放流したアユのうち縄張りをつくる個体の数も報告されている。

その後問題になる縄張りの大きさについては、1952年の報告書において、5月には0.5～0.8 m²であるが、6月には1 m²前後になると記述されている（京都府水産課）。また、早瀬の縄張りは1 m²以内、淵では1.5 m²、平瀬の石が少なく砂が多いところでは広くなり2 m²近く、あるいはそれ以上になると書かれている。そして、これらのまとめとして、縄張りは（1）アユの成長により大きさに変化がみられる、（2）場所により差異がある、（3）河川の増水で藻類が流出し、縄張りが自給圏としての意義を失ったと考えられる時期には、岩かげにアユの集中がみられる（縄張りの解消）と書かれている。ただし、縄張り面積を実測したデータは示されていない。また縄張り面積に個体差があるかどうかはわからないとしている。しかし、記載的な研究であっても、それまで何もなかったところで公表された多くの知見は、今でも色あせていない。

京都大学によるアユ研究—後期

1955年以降、アユ研究グループに水野信彦、川那辺浩哉、原田英司らが加わり、日本生態学会誌等に多くの論文を発表するようになった。研究の現場も、海産アユが遡上する丹後半島の宇川に設置され、このことが前期とは異なる発見を生み出した。すなわち、海産アユの遡上数は年によって大きく異なり、アユがきわめて高密度になると、その縄張りが著しく減少することが報告された。

1957年に発表された「なわばりの密集した地域におけるアユの行動」(水野・川那部, 1957)では、宇川の早瀬におけるアユの縄張りが図示されており、攻撃の頻度も明らかにされている。それによると、隣接した縄張りの所有者の間での攻撃は少なく、防衛行動は主に縄張りに侵入しようとする「移動アユ」すなわち縄張りをもたないアユに対して行われる。また、縄張りの大きさについては記述されていないが、図をみるかぎり大小があり、10倍以上の個体差がみとめられる。

同じ年に発表された「遡上アユの生息密度と淵の利用のしかた」(川那部ほか, 1957)は、アユによる宇川の淵の利用について、瀬と淵との行き来や縄張りの形成に着目して報告したものである。アユは生息密度に応じて瀬と淵を使い分け、密度が低い場合はもっぱら瀬を利用し、密度が高いと淵を休み場のほかに餌場としても利用するというのが結論だった。

このほか「アユは河床型をいかに利用するか—アユの密度と体長分布」という論文も同じ年に発表されている（川那部ほか, 1957）。この論文ではアユの大きさがテーマになっているが、生データが表示されているだけで、統計解析がされていない。そのために、「・・・

の方が大きい」、「・・・で少ない」といった結論の信頼性が乏しい。その中で、「9月になると淵で大型のアユにかたよる傾向が強くなる」という記述があり興味深いのが、この点のちの研究で取り上げられることはなかった。

京都大学によるアユ研究では、統計的解析がほとんど行われておらず、その基盤となる縄張りの大きさや個体の成長率が計測されていない。当時パソコンはまだ普及しておらず、統計や面積を求めるソフトウェアも開発されていなかった。一方で、森下正明や巖俊一らによって、当時の生態学では数学を利用した解析法が発達していたので、やろうと思えばできたはずである。

社会構造の意義について

同じく1957年に公表された「アユの社会構造と生産」(川那部, 1957)では、アユの行動型を縄張りや群れのほかに、あつまり状態、単独で移動、単独で定住に分けている。(ただし、あつまり状態、単独で移動、単独で定住についての解析は以後、行われなかった)。そして、個体密度の異なる1955年と56年の間で行動型の割合が異なり、きわめて高密度下では縄張りが破壊されて群れが増えることを報告している。なお、この論文は15年後に公表された「アユの社会構造と生産II」(川那部, 1970)に引き継がれ、アユの個体密度がその縄張り形成や生産過程に影響することが主張されている。それによると、アユの個体密度が高くなるにつれて、縄張りの数は増加し、なわばり個体の体長は群れアユの体長より大きい。ところがアユの個体密度が1 m²あたり5.5尾になると、縄張りの数は著しく減少し、縄張りアユの体長と群れアユの体長はほぼ同じになる。

3種類の個体密度下で、縄張りアユと群れアユの体長について、統計的に有意な差があるのかないのかはわからないが、ここでは著者の主張が正しいとして議論を進めることにする。それによると、個体密度がきわめて高いときには、縄張りをもてない個体が抑制されることによって、個体群が健全な状態に保たれるという、当時支配的だった考えが成り立たないことになる。

この論文以降、きわめて高密度下において「縄張りが破壊」あるいは「縄張り制は崩壊」という表現が随所に用いられるようになるが(宮地, 1960; 川那部, 1969, 1978)、縄張りが消失したわけではない。宇川の高密度下においても、縄張りをつくる個体はみとめられており(Kawanabe, 1969; 川那部, 1970)、早瀬でも一等地では多くの縄張りが維持されていた(川那部, 1970)。

「きわめて高密度下で群れアユの生長が縄張りアユの生長と変わらなくなった」という表現も、3つの個体密度下での縄張りアユと群れアユの体長比較から繰り返し述べられているが(宮地, 1960; 川那部, 1969; 1970)、次の点で疑問である。

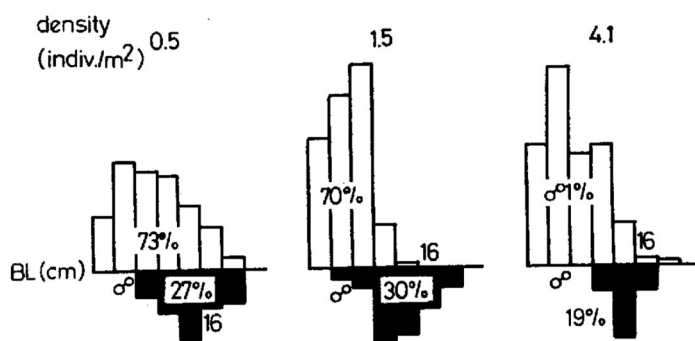
生長については、体長と同じではない。ある時点で、縄張りアユと群れアユの体長が等しいとして、それが生長率の結果だと言うためには、(1)両者が同じ時期に同じ大きさに川に遡上し、(2)その後、縄張りアユと群れアユとして活動し続けたことが証明されなければ

ばならない。しかし、川那部ほか（1956）は、1955年に宇川においてアユの遡上が少なくとも4月4日から6月24日まで行われたこと、最初の遡上は例年より20日あまり早かったことを報告している。さらに遡上時期の年によるちがいは、その年の川の水温や増水の頻度とともに、アユの体長に年変化をもたらすと考えられる。

前期の「京都大学によるアユ研究」で記述されていたことであるが、大水によって川の藻類が洗い流され白川状態になると、アユは川の湾曲部や岸際にわずかに残された藻類や昆虫類を食べてしのぐことになる。早瀬の一等地に縄張りをかまえていたアユの多くは、群れアユになると考えられる。その後、藻類は流れの強い場所から回復するので、今度は淵やとろの縄張りは消えて、早瀬に一斉に縄張りが作られることになる（ただし、この点を実証した研究はない）。逆に、日照りが続いて藻類が腐ると、早瀬においてアユの縄張りは作られず、淵やトロに作り直されるかもしれない。ある時点の群れアユは、それ以前には縄張りアユであったかみしれず、その逆もあるだろう。京都大学の論文では、原著論文においては「体長」として図示されていたものが（川那部, 1957）、その後の論文や著書においては「生長」となっており（宮地, 1960; 川那部, 1969; Kawanabe, 1969; 川那部, 1970）、「すべての個体が5月1日に遡上した」（川那部, 1970）と仮定して、純同化速度が求められている。

なお、アユの個体密度と成長について、京大グループは京都の犬飼川や次に鞍馬川に湖産アユを放流してしらべようとした。このような実験研究は当時では珍しく、それ自体評価されるべきだが、いずれも増水によって流されて、十分な結果はえられなかったとされている。とくに、犬飼川では1 m²あたり15尾ものアユを放流する実験が行われたが（宮地, 1960）、これについては私が知るかぎり、全くデータが示されていない。しかし、高密度下で群れアユがなわばりアユと同じ程度によく成長するという仮説は、「だいたい満足しそう」（宮地, 1960）あるいは「だいたい良さそう」（川那部, 1969）とされている。

ところが、1958年に行われた犬飼川における放流実験の結果は、一部ではあるが川那部（1969）およびKawanabe（1969）で紹介されている（下図はKawanabe 1969を一部転載）。図の白グラフは群れアユ、黒グラフは縄張りアユの体長と比率をあらわす。



それによると、アユの個体密度が1 m²あたり0.5、1.5、4.1の場合に縄張りアユが占める割合は、それぞれ27%、30%、19%であり、（統計テストは行われていないが）縄張りアユ

の体長はいずれの場合にも群れアユの体長よりも大きいと読み取れる。(この実験では、同サイズのアユを放流したであろうから、体長のちがいを成長差と考えることができる。) 個体密度と縄張りアユの割合をかけると、1 m²あたりの縄張りの数が計算されるが、その値はそれぞれ 0.14、0.45、0.78 となり、全体の個体密度が高いほど大きくなっている。この結果は、京大グループが当初主張していた、高密度化で縄張りがほとんど破壊されること、および低密度下と高密度下では群れアユは縄張りアユと同程度に成長するという仮説を自らが否定するものである。しかし、おそらくこのデータから、アユの縄張り構造が破壊される密度は1 m²あたり約 3 尾であるという記述が、のちのいくつかの論文で見受けられる(川那部, 1969; 1972)。個体密度が 4.1 になって縄張りアユの比率が少し低下した場合に、かえって縄張りの数は増えていたことを理解できなかったのであろうか。あるいは、厳しい見方をすれば、宮地 (1960) はその仮説を覆す資料である犬飼川の結果や図表を意図的に書かなかったのかもしれない。

なお、アユの大きさをあらわすのに、体重ではなく体長を用いているのは、多くのデータが目視による体長の推定値に基づいており (Kawanabe, 1970)、実際に計測したものではないからである。目視による体長推定は、天気や水の透明度、観察者の体調によって変わりやすく、正確ではない。また、成長を論じるのであれば、体長ではなく体重の変化を計測すべきである。

後年、私が共同研究者と実験したところ (Katano ほか, 2004)、アユが縄張りをつくる日数は、21 日間の観察中、1~20 日まで個体差があり、縄張りの位置も変わることが稀ではなかった。縄張りをつくる日数は、侵入するアユの個体数に反比例していたので、防衛コストが大きい場合に、縄張りを放棄すると考えられる。また、個体密度が高くなると、縄張りの総数は増える一方で、その大きさは小さくなるのが実験的に証明されている (Iguchi and Hino, 1996)。

京都大学の研究において、縄張りが著しく減った場合に、群れアユの (生長) がよくなった原因については、次のように考えられた (宮地, 1960; 川那部, 1969)。(1) アユの縄張りはおよそ 1 m²である。(2) 早瀬などの一等地では、1 m²の中にアユが生長するうえで有り余る藻類があり、縄張りが崩壊するとその余剰分の藻類を群れアユが利用することによって高い成長を示す。この 2 点は、ある時点では正しいかもしれないが、藻類の現存量やアユの食物としての価値は、河川の水量、増水などの攪乱、日射量によって大きく変わる。京都大学による 1952 年の報告書では、藻類の現存量が時期によって 10 倍以上異なることが記述されている (京都府水産課)。1 m²という広さもデータで示されているわけではなく、同じく前期の研究では、場所によって異なることが示唆されている。いつでも、どの縄張りでも藻類が有り余っているとは限らない。

実験池で個体識別をしたうえで、アユの個体密度を最大 6.1/m²まで高めてしらべてみると (Katano, 2014)、縄張りをつくったアユについても、最後まで友釣りで釣られなかったアユについても、その成長率は個体密度が高いほど低くなることが明らかになった。Iguchi

and Hino (1996)も、個体密度の上昇にともなって、縄張りアユも群れアユも成長を低下させ、それでも縄張りアユの成長は群れアユのそれを上回ることを報告した。一方、自然の河川でも実験条件下でも、密度が高い状況で、群れアユの成長が十分に高くなり、縄張りアユの成長と変わらなくなるという報告はない。高密度下で群れアユが大きく成長するという著者らの主張は、まちがっているか、正しいとしても宇川という生産性の高い河川のある年に、たまたま見られた現象にすぎないと考えられる。

縄張りをもつ個体の比率は、後年の実験研究において30~50%であるが、1 m²あたりの個体密度が5を超えると、10~20%程度に低下する (Iguchi and Hino, 1996; Katano, 2014)。京都大学が調査した宇川では1 m²あたり5尾程度だと同様の結果であったが、さらに1955年と1968年の早瀬において個体密度が高く、1 m²あたり10尾程度になると、縄張り個体の比率は1~2%に低下している (川那部, 1970)。しかし、このような状況でも平瀬や淵、さらに早瀬の中でも石の大きな一等地における個体密度は5尾程度か、それ以下になっていて、縄張り個体の比率も1955年の淵、1968年の平瀬や淵、1968年の一等地の早瀬において12~31%になっている。縄張りが川から消えることはなかった。同時に、早瀬が常に一等地であると言うことはできず、藻類の状態や群れアユの個体密度によって、縄張りがつくられる場所は変わると考えるべきである。

アユの縄張りは氷河時代の依存習性なのか？

縄張りは個体群の自己制御機構として進化したという考えは、アユの研究が始められた当時は、世界的にも常識的な考えであった (Wynne-Edwards, 1962; 森下, 1976)。これに基づいて川那部 (1972, 1976) は、「アユのなわばりの氷河期遺存習性説」を唱えた。「自己制御機構という観点に立てば、密度が高ければ高いほどなわばりは強固に守られねばならないはずで、この点アユのなわばりは、合目的的ではないことになる」としたうえで、それが食物の乏しい氷河時代には機能していたが、温暖化が進んだ現代では機能していないと考えた。食物が乏しい時代には、現在では広すぎる1 m²の縄張りは最適な大きさとなっており、個体密度が高くて強固に守られたはずだと考えたのである。しかし、氷河時代のアユのなわばりについての知見はない。

一方で、アユの縄張りでは、侵入者を追う回数が多いほど、その所有者が藻を食む回数が減ることが示されていた。この結果は重要である。氷河時代になわばりをもてないアユが飢え死にするほど食物が乏しくなった状況では、縄張りへの侵入圧ははるかに強くなり、縄張りの所有者は侵入個体を追いきれなくなるか、藻を食めなくなると考えられる。その結果、多くの縄張りは消失すると考えられるが、そのときこそ縄張りが強固に守られるという氷河期遺存習性説は理解できるものではない。この点については、片野 (2014) でもくわしく論じている。

行動生態学では、なわばりはそれを防衛するためのコストを、そこからえられるベネフィ

ットが上回る場合に形成されると理解されている。個体は社会や個体群の維持のために行動するのではなく、それぞれの利益のために行動する。この観点から、縄張り制による個体群調節機能自体が現在では否定され、なわばりの氷河時代遺存習性説も他の研究者にとりあげられることはなくなった。なお、川那部（1972）は、海産アユの縄張りに比べて、琵琶湖産アユの縄張りが強固であり、沖縄本島の縄張りは逆に脆弱であることを挙げ、これが氷河期遺存習性説を補強するものとしている。しかし、縄張りの強固さを同じ条件で比較した研究はなく、沖縄のアユはリュウキュウアユという別亜種である。いずれにしても、琵琶湖産のアユの縄張りもリュウキュウアユの縄張りも、コストとベネフィットの観点から説明した方がすっきりする。

アユの縄張りサイズの決まり方

現在、多くの生態学や高校の教科書では、種内関係における競争の一つとして、縄張りが取り上げられている。そこではコストーベネフィット曲線が示され、縄張りの広さが増大すると防衛コストが急速に増大する一方で、縄張りからえられるベネフィットは頭打ちになることが説明されている。ベネフィットがコストを上回る場合に縄張りは形成され、その最適サイズはベネフィットからコストを引いた差が最大になる点であるとされている。

この説明は厳密に言えば正しくない。増水や渇水によって藻類の現存量がいちじるしく減少したり、その質が低下したりした場合には、縄張りアユも群れアユも成長できないことがあるかもしれない。この場合に、縄張り防衛のコストはベネフィットを上回るが、それでも群れアユよりも体重の減少が小さければ、アユは縄張りをつくるはずである。

さらに言うならば、コストーベネフィット曲線によって、アユやその他の動物の縄張りが最適サイズになっているかのような誤解が生じるかもしれない。しかし、アユの縄張りサイズが最適になっていることを証明した研究はない。京大による研究の後期では、一等地の縄張り内には10尾以上のアユが暮らせるほどの藻類があり、広すぎることを主張された。後年の研究でも、アユがつくる縄張りの中に、必要以上に広い場合があることが実験的に示されている（Iguchi and Abe, 2002）。

実は、縄張りの最適サイズという数理モデルから予想されたものと、実際の動物がつくる縄張りサイズは多くの場合に異なることが報告されている（Eberhard and Eward, 1994; Adams, 2001）。その理由について様々な議論が行われているが、縄張り内の資源が環境の変動によって減少する場合の保険だとみなす考えや、なわばりの隣接者との相互作用が重要だとする考えなどが提起されている。アユの場合、藻類の現存量は増水や渇水の影響によって大きく変動するが、縄張りが密集していると、それを広げようとしても自由にならない。さらに多くのアユが縄張りをもとうとすれば、その圧力によって縄張りを縮小せざるをえなくなる。しかし、あらかじめ大きめの縄張りをもっていれば、多少の縮小による損失を抑えることができるだろう。実際、アユの縄張りサイズが個体密度の増加にもなっても小さく

なるということは、コストの増加を減らすことによって、縄張りを維持する行動であると考えられる。

ところで、私は行動生態学でいう最適理論を超えた世界観で動物の社会や群集を理解すべきだとかねがね主張しており、個性の重視もその一つの試みである（片野, 1991）。この点に関連して、アユの個性を個別水槽で観察したのち、広い実験池に放流して縄張り形成をしらべてみた（Katano and Iguchi, 1996）。

最初の実験では、アユをモデルへの攻撃性から攻撃的なグループ、非攻撃的なグループ、中間的なグループに分けて実験池に放流した。攻撃的なグループで多くの縄張りがつくられると予想したが、実際には3タイプの集団で差がみとめられなかった。そこで、すべての池の結果を含めて、縄張り形成に影響した行動を解析すると、出会った場合の勝率と、次に攻撃的干渉の多さが縄張りをうながすことがわかった。さらに、勝率と攻撃的干渉がアユの個性とどう関係したかをしらべると、勝率は体長が大きいほど、ついで水槽内の運動性（動いていた回数）に富むほど高かった。一方、攻撃的干渉の多さは、水槽内の攻撃性と相関していた。これらの結果から、アユの縄張りは体長と二つの個性によって決められると考えられた。

次の実験では、アユの個性をしらべた点は同じだが、実験池にはアユだけでなくウグイとオイカワも放流した（Katano ほか, 2004）。アユがなわばりを維持した日数は、やはり水槽内での運動性と正の相関を示し、ついで縄張りへの他のアユの侵入数と負の相関を示した。このことは、縄張りがアユの個性と防衛コストによって決められることを示す。縄張りアユの成長率をしらべると、まず体長が大きいほど低く、次に縄張りに侵入するウグイやオイカワへの攻撃率が高いほど、成長できないことが明らかになった。合計で40個体のアユのうち、縄張りをつくったのは20個体で、その保持日数は21日間の観察中1~20日と異なった。縄張りの位置が変わり、すでにある縄張りを乗っ取ったり、縄張りの位置や面積を変えたりすることもあった。これらのことから、アユはあらかじめ縄張りの良しあしを決めることはできず、縄張りをつくったのちに他のアユや他魚種の侵入頻度そして藻の状態を査定しつつ、縄張りを守るか否か、縄張りの位置や大きさを変えるべきか否かを試行錯誤していると推察される。

縄張りの大きさが最適になっているときめつけるのは止めるべきである。また、縄張りをもつ行動が「縄張り遺伝子」によるとする数理解析（奥野・高須, 2001）を最近目にしたが、なわばり遺伝子が存在する証拠はなく、攻撃性だけでも何十、何百もの遺伝子の影響をうけること（小出, 2015）を考えると無理がある。動物の行動を単純な遺伝子によると仮定するのは、行動生態学の欠点の一つである。一方で、縄張りをつくりやすいアユとつくりにくいアユがいることは事実であり、その遺伝的基盤や環境による影響を解明することは必要である。

15年間の変化をみて

1970年に公表された「アユの社会構造と生産II—15年間の変化をみて—」(川那部, 1970)は京大グループによるアユ研究の集大成ともみなされる論文である。15年にわたって河床ごとに、アユの個体密度を縄張りアユと群れアユに分けて示している点ではすばらしいが、結果の解析や記述には混乱がみとめられる。

結果において、「夏期における縄張りの大きさは、アユの大きさ・地形・藻類の現存量ないし生産速度にかかわらず一定で、およそ1 m²である」と書いている。しかし、この論文でこの点についてのデータが示されているわけではなく、過去の文献が多数引用されているが、いずれも「およそ1 m²である」と言い続けただけのものである。一方で、京都大学の前期研究で、縄張りの大きさはアユの成長や場所によって変わるとされたことには、全く触れていない。

次に、「生息密度が低いほど縄張りを持っている個体の比率が、むしろ小さくなっていく傾向がみられる」と述べているが、本論文では縄張り個体の比率は求められるにもかかわらず計算されておらず、生息密度との対応も解析されていない。

縄張り個体と群れ個体の体長については、ここでは代表的な年を数年えらんで表示したとしているが、とくに高密度下のどのデータを使用したのか、よくわからない。また、ここでも体長と生長を同じものと考えている。先に紹介した犬飼川のデータから、「1 m²あたり約3尾をさかいにして、縄張りの破棄と生長の一様化がおこっている」と書いているが、犬飼川のデータから言えないことである。白を黒だと言うようなものである。

1968年は宇川においてアユが1955年と同様にきわめて高密度になった年であり、早瀬、平瀬、とろ、淵における8月1日の個体密度は、それぞれ1 m²あたり9.0、2.0、1.6、5.1に達していた。この年の縄張りアユの個体密度は、それぞれ1 m²あたり0.2、0.6、0.0、0.6であり、早瀬では縄張りは少なかったが、それよりも平瀬や淵で多くの縄張りがつくられていた。早瀬で少ないといっても、100 m²あたり20個の縄張りがつくられていたので、高密度の年に「縄張り崩壊」とは言えないことを、自らのデータで示している。

ややこしいことに、次に著者は早瀬を一等地と二等地に分け、とくに大きな石が多数存在する一等地の早瀬では、1968年でも多くの縄張りが形成されたとしている。具体的には、一等地の早瀬2か所の縄張りアユの密度は1 m²あたり0.8と0.9であった。この値は100 m²あたり80個ないし90個の縄張りが形成されていたことを示し、その理由として、大きな石が多いと縄張りへの侵入者が少ないことを指摘している。

この論文の前半における早瀬での縄張り個体の密度や体長には、一等地の早瀬のデータは含まれていない。一等地の早瀬におけるデータはあくまで例外扱いであるが、この点は恣意的あるいは意図的であると言われても仕方がない。前年までの14年間は、一等地の早瀬では調査しなかったのであろうか。いずれにしても、1968年の結果は、著者らがそれまで主張してきた高密度の河川での縄張り破壊、高密度下で縄張りが機能しない、したがってアユの縄張りは氷期の遺存習性であるといった主張を、自らが否定するものである。ここで、

一等地の早瀬における縄張りの広さや群れアユと比べた縄張りアユの大きさや成長を調べれば興味深い、その調査は行われなかったようである。結局、京都大学のアユ研究は混乱と矛盾を抱えたまま終わってしまった。

宇川における 15 年にわたるアユの個体密度の変化について、縄張りアユと群れアユに分けて、それぞれのハビタットごとにデータが示されているので、回帰分析を用いて検討しなおすことが必要であろう。この点について片野 (2014) は部分的に解析し、淵ではアユの個体密度が高いほど縄張りは増え、個体密度が 1 m^2 あたり 6 尾に達したときに、縄張りをもっとも多くなることを報告した。早瀬と平瀬では明瞭な結果はみとめられなかったが、その理由の一部は、個体密度が 1 m^2 あたり 3~8 の場合のデータが乏しいことと、一等地の早瀬のデータが除外されていることにあると推測される。どこで縄張りがつくられるのかは、個体密度のほかに、そのときの水量や底生藻類にも影響され、さらに一日の時間によっても変わるかもしれない。

コストベネフィット解析はもっぱら縄張り形成について行われてきたが、群れアユについても行なわれるべきである。1968 年の宇川では、縄張りアユの 1 m^2 あたりの個体密度が早瀬、平瀬、淵、一等地の早瀬でそれぞれ 0.2、0.6、0.6、0.8-0.9 の場合に、群れアユのそれは 8.8、1.4、4.5、1.7-1.8 であった (川那部, 1970)。群れアユの個体密度も活動場所によって大きく異なり、縄張りアユが少ない場所が多いと見ることできる。群れアユにとっては、強固な縄張りがあるところでは侵入しても容易に追い払われてしまい、損失が大きくなると考えられる。従来は個体密度が縄張り形成に影響する点ばかりが強調されてきたが、縄張り形成が群れアユの活動場所や個体密度に影響する点も検討されるべきである。この観点に立てば、縄張りを守る性向の強いアユは、防衛しやすく藻の状態の良い場所に縄張りをつくり、そこでは群れアユは少なくなることによって、縄張りは守られ続けることになる。

琵琶湖産アユの生息する自然河川において、長期にわたってアユの個体密度と縄張り形成について研究することにも意義がある。冷水病でダメージを受けた琵琶湖産アユであるが、2023 年に訪れた際には、安曇川の下流できわめて高密度で生息しており、アユは小型であったが、友釣りによく釣る人は時間当たり 20 尾以上かけていた。

アユの適正な放流密度

京都大学によるアユ研究は、アユの適正な放流密度を解明することを目的に、水産庁や京都府水産課の助成を受けて始められ、結論として 1 m^2 あたり 0.6~0.7 尾が適正密度であるとした (宮地, 1960)。この算定は、アユの縄張りの大きさがおよそ 1 m^2 であること、および河川の 60~70% が摂食場所として利用されることに基づいている。ちなみに、海産アユの川全体での個体密度は年によって、 1 m^2 あたり 0.03~5.50 まで変動する。また、放流後にアユが死亡したり漁獲されたりすることを考慮すると、実際の放流密度は 0.6~0.7 の 3 倍くらいでもよいとしている。この言い方はかなりずるく、3 倍でもよいとなれば、それほど正解

からははずれないが、指針としては役に立たないように思われる。

その後、縄張りサイズが個体密度によって変わること、アユが当時想定されていた以上に昆虫類や流下物を捕食すること（このホームページの「アユは雑食性」を参照）、藻類群集がアユの摂食強度によって珪藻から藍藻主体になり、持続可能な資源となること（Abe ほか, 2000, 2004）が明らかになった。京都大学の推定において考慮されなかった多くの要因が重要であることが判明したことによって、理論的に適正密度を計算することはむずかしくなっている。

しかも、現在ではアユの放流後の死亡率が以前の想定より高くなり、釣り人による漁獲率は高くなっているため、1 m²あたり 0.6~0.7 尾では少なすぎると考えられる。また、その3倍、すなわち 1 m²あたり 2 尾程度の放流でも少ないかもしれない。

そこで、私は実験池にアユを 1 m²あたり 1.1~6.1 尾放流し、その後一定の漁獲圧を友釣りによってかけながら、最終的に漁獲されるアユの個体数および総重量が最大になる個体密度を明らかにした（Katano, 2014）。それによると、縄張りは放流直後からつくられ、7.6 m²の池あたり最多で 10 個、最低の池でも 4 個つくられた。きわめて高密度でも縄張りが消失しないことは、Iguchi and Hino (1996)の結果と同じであった。

漁獲されたアユの個体数および総重量は、個体密度が 2.6~4.7 で最大となり、50g を超えるアユの漁獲数は 2.1~2.6 で最大になった。これらの数値は、漁獲圧によって多少変動するだろうが、友釣りが盛んに行われる河川では、1 m²あたり 2 尾以上、できれば 3 尾程度の放流が望ましく、全体の放流量が限られている場合には、集中放流によって密度を高めることが必要である。

一方で、日本各地の河川では、長年にわたってアユの種苗放流が行われているので、どの程度の密度で放流するべきか、経験的にわかっているかもしれない。アユの放流密度については、実験結果と経験的知見を合わせて考えるのが適当である

これまでの縄張り研究のまとめと今後の問題点

ここまで述べてきたアユの縄張り研究の成果と問題点についてまとめておこう。

京都大学による古典的研究は、日本において魚類の行動や生態について、ほとんど研究されていなかった時代に、自然の河川でアユの行動や縄張りについて観察した点で評価される。また、天然アユの遡上河川においてアユの個体密度が大きく変わり、アユがきわめて多い場合には、場所によっては縄張りアユの比率が減少することを明らかにした。

一方で、縄張りの大きさやアユの成長、縄張りを維持する期間などについて計測されておらず、印象に基づいてアユの社会を論じており、信頼できる結論が乏しい。縄張りが個体の分布や成長を抑制する「なわばり制」が、アユがきわめて高密度の場合に成り立たないとしたが、その理由を氷河期の遺存習性に求めたことには無理がある。アユのなわばりは個体密度だけでなく、河川の水量、水温、藻類の状態、水生昆虫の流下量などによってダイナミッ

クに変わると考えられるが、後期の研究では、藻類が良好な状態のみの調査から、固定的な縄張り像しかとらえられていない。調査河川を京都市から離れた丹後半島の宇川に設定したことによって、フィールド調査が十分でなかった。8月初めの解禁日以後のアユの生態については調べられていない。これらの欠点から、提示されたアユの適正な放流密度は信頼できるものではない。

現在では、アユの縄張りはおおむね防衛のために要する経費と、縄張りからえられる利益のバランスによってきめられると考えられている。実際、アユの縄張りの大きさは、個体密度が高くなるにつれて小さくなるのが実験的に確かめられている。また、縄張りを維持する日数には、防衛コストとともにアユの個体ごとに異なる個性が影響することも明らかにされている。ただし、アユのなわばりの大きさは、理論的に求められる最適サイズに比べて大きい場合があり (Iguchi and Abe, 2002)、藻類の現存量が低下する場合の保険だと考えられている。

さらに大きな問題は、増水や垢腐れの生じる自然河川で、個々のアユがいつどこで縄張りをつくり、群れるのかが解明されていないことである。垢腐れというのは、夏季に増水が起これないと、藻類の成長が高くなりすぎて腐り、食物として適さなくなることである。このような状態になるとアユは早瀬から消え、淵やトロ場などに縄張りをつくるようになる。私は滋賀県の安曇川や和歌山県の日置川で、アユが早瀬から消えるのを観察したことがある。こうなると、アユは藻の成長率の低いトロ場や淵で釣れることになる。早瀬がいつも一等地になるとは限らないのだが、この点をしらべた研究は見当たらない。

食物資源については、アユの縄張り内で、アユ自身の強い摂食圧によって藻類群集が珪藻主体から藍藻主体に変わることが解明されている (Abe, 2000, 2004)。個体密度があまり高くない場合に、アユが必要以上に広い範囲で縄張りをつくるのは、川床を広く食んで藍藻主体の藻類群集に変えることによって、藻類の生産性を上げるとともに、垢腐れを防ぐ意味もあると推察される。とくにアユの個体密度が低い場合に、縄張り以外の場所で垢腐れが起き、そこではしばらく縄張りがつくられないことがある。しかし、腐った藻類が増水などで一掃されて、新鮮な藻類が石を覆うとアユは一斉に縄張りをつくる。このような食物資源の変動とアユの縄張り形成や成長との関係も、今後明確にされる必要がある。アユはどこに縄張りをつくるのが最適か、あらかじめわかっているわけではない。藻類の状態を評価しながら、一等地に縄張りをつくり、そこで他魚を追ったり藻を食んだりしながら、縄張りの場所や大きさを変え、場合によっては縄張りを放棄すると考えられる。

河川でのアユの動態を明らかにするためには、何十、あるいは何百尾ものアユに目視できる標識を装着して観察する必要がある。もちろん、これは大変な作業であり、私は1982~83年に清滝川のカワムツを個体識別して、かなりのところまで明らかにしたが、2年目に水位が3mも上昇したのち川の形が大きく変わって、個体も入れ替わってしまったところで調査を終了した。アユが活動する早瀬では、目視で追跡することもむずかしい。しかし、変化する河川環境の中で、アユが縄張りをもち続けるのか、毎日同じ場所に縄張りをつくるのか、

縄張りの乗っ取りが起きるのか、といった疑問については、いつか解明される必要がある。具体的には、半人工河川のようなところで実験することによって成果がえられるかもしれない。また、水量が豊富な大河川と貧弱な小河川では、縄張りのできかたや群れアユの成長に大きなちがいが生じると考えられるが、この点についての研究も十分に行われていない。佐渡島のような離島では、多数のアユが遡上しながら、ほとんど漁獲されない川があるので、調査に適していると思う。

最後に指摘しておきたいのは、海産アユと琵琶湖産アユのちがいであり、一般的には琵琶湖産アユのほうが縄張りをつくりやすいとされている。ここまで述べてきたアユの研究は、京都大学の後期における宇川での研究は海産アユをあつかい、その他の研究では琵琶湖産アユをあつかっている。このちがいは、宇川での結果から琵琶湖産アユの適正放流密度をもとめてもよいのか、縄張りの数や比率は二種類のアユで異なるのではないかという疑問をもたらすが、この点も十分に研究されておらず、今後の調査が必要である。

京都大学の研究者たちは、アユの研究によって脚光を浴び、当時の生態学において高く評価されすぎたために、その後アユについての研究をほとんど行わなくなってしまった。岩波書店の同時代ライブラリーとして1994年に刊行された『アユの話』の末尾には、宇川での調査は1993年まで39年間行われたとあるが、解禁前の個体数調査に限られ、結論としては1968年のような高密度は二度も見られなかったようである。1968年の結果はそれまで論文にしてきたことと矛盾する内容を含んでおり、もはや收拾がつかなくなっていた。それ以上、論文が書けなくなったのは必然だったかもしれない。

いずれにしても、京都大学によるアユの縄張り研究によって、アユの社会がすべてわかったというような誤解が蔓延したとしたら残念である。研究者であれば、自分が発表した論文について責任を持ち、その成果について検証を重ね、正しくない、あるいは正確でないと思われる結果については見直す姿勢をもたなければならない。この論考によって、若い研究者が再びアユについて研究しようとする契機になれば幸いである。

補記：本原稿は2014年に学報社から出版した『河川中流域の魚類生態学』の第3章4節の「アユの縄張り」を大幅に改訂し、その後わかった知見を書き加えたものである。とくに、犬飼川の実験結果や1968年の宇川における一等地の早瀬のデータの取り扱いについては、正しく評価することが必要であると考えた。

引用文献

- Abe S ほか (2000) Grazing effects of ayu, *Plecoglossus altivelis*, on the species composition of benthic algal communities in the Kiso River. *Diatom* 16:37-43
- Abe S ほか (2004) Algal succession corresponding with the upstream migration of ayu *Plecoglossus altivelis* in the Nezugaseki River. *Jap J Phycol* 52 (Supplement) 11-15

- Adams ES (2001) Approaches to the study of territory size and shape. *Annu Rev Ecol Syst* 32:277-303
- Eberhard JR, Ewald PW (1994) Food availability, intrusion pressure and territory size: an experimental study of Anna's hummingbirds (*Calypte anna*). *Behav Ecol Sociobiol* 34:11-18
- Iguchi K, Hino T (1996) Effect of competitor abundance on feeding territoriality in a grazing fish, the ayu *Plecoglossus altivelis*. *Eco Res* 11:165-173
- Iguchi K, Abe S (2002) Territorial defense of an excess food supply by an algal grazing fish, ayu. *Eco Res* 17:373-380
- 伊谷純一郎 (1955) 高崎山のサル。光文社
- 片野修 (1991) 個性の生態学。京都大学学術出版会
- 片野修 (2014) 河川中流域の魚類生態学。学報社
- Katano O (2014) Experimental analysis on the relationship between the population density of ayu *Plecoglossus altivelis* and fishery catch by "Tomozuri" angling. *Fish Sci* 80:897-906
- Katano O, Iguchi K (1996) Individual differences in territory and growth of ayu, *Plecoglossus altivelis* (Osmeridae). *Can J Zool* 74:2170-2177
- Katano O, Uchida K, Aonuma Y (2004) Experimental analysis of the territorial establishment of ayu, *Plecoglossus altivelis*. *Eco Res* 19:433-444
- 川那部浩哉 (1957) アユの社会構造と生産—生息密度と関連づけて—。日生態誌 7:131-137
- Kawanabe H (1969) The significance of social structure in production of the "Ayu", *Plecoglossus altivelis*. *Symp Salmon Trout Streams (Univ British Columbia Canada)* 243-259
- 川那部浩哉 (1969) 川と湖の魚たち。中公新書
- 川那部浩哉 (1970) アユの社会構造と生産 II—15 年間の変化をみて—。日生態誌 20:144-151
- 川那部浩哉 (1972) アユの社会構造の進化史的意義について。日生態誌 22:141-149-
- 川那部浩哉 (1976) びわ湖アユのなわばりについて 氷期依存習性説による一考察。生理生態 17:395-399
- 川那部浩哉 (1978) 生物と環境。人文書院
- 川那部浩哉ほか (1956) 遡上アユの生態。京都大学生理・生態学研究業績第 79 号
- 川那部浩哉・森主一・水野信彦 (1957) 遡上アユの生息密度と淵の利用のしかた。日生態誌 7:22-26
- 川那部浩哉・水野信彦・西村登 (1957) アユは河床型をいかに利用するか—アユの密度と体長分布—。日生態誌 7&8:430-434
- 小出剛 (2015) 個性は遺伝子で決まるのか。ベレ出版
- 京都府経済部水産課 (1951~1954) 鮎放流基準調査報告書。京都府水産課

水野信彦・川那部浩哉 (1957) なわばりの密集した地域におけるアユの行動。日生態誌 7:26-30

森下正明 (1976) 動物の社会。共立出版

宮地伝三郎 (1960) アユの話。岩波新書

宮地伝三郎 (1994) アユの話。同時代ライブラリー。岩波書店

奥野由美子・高須夫悟 (2001) Individual Based Model を用いたアユのなわばり形成に関する研究。数理モデル化と問題解決：34-5:15-18

Wynne-Edwards VC (1962) Animal dispersion in relation to social behaviour. Oliver & Boyd