

## 奄美大島におけるリュウキュウアユの食性

中野 寛<sup>1</sup>・小針 統<sup>1</sup>・山口敦子<sup>2</sup>・久米 元<sup>1</sup><sup>1</sup> 〒 890-0056 鹿児島県鹿児島市下荒田4丁目50番20号 鹿児島大学水産学部<sup>2</sup> 〒 852-8521 長崎県長崎市文教町1-14 長崎大学水産学部

(2020年8月18日受付; 2020年8月31日改訂; 2020年8月31日受理; 2020年10月2日J-STAGE 早期公開)

キーワード: 消化管内容物, 炭素・窒素安定同位体, バイオフィルム, 付着藻類, デトリタス

魚類学雑誌  
Japanese Journal of  
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2020

Yutaka Nakano, Toru Kobari, Atsuko Yamaguchi and Gen Kume\*. 2020. Diet of the Ryukyu-ayu *Plecoglossus altivelis ryukyuensis* in subtropical rivers of Amami-oshima Island, southern Japan revealed by gut content analysis and inferred from stable isotope signatures. Japan. J. Ichthyol., 67(2): 287-292. DOI: 10.11369/jji.20-030.**Abstract** The diet of the critically endangered Ryukyu-ayu *Plecoglossus altivelis ryukyuensis* in the middle reaches of the Kawauchi, Sumiyo, and Yakuguchi Rivers, Amami-oshima Island, southern Japan was examined by gut content analysis and inferred from stable isotope signatures. No clear differences in diet composition were apparent among the rivers. Microalgae, such as diatoms and cyanobacteria, generally considered as important food, were only rarely observed in gut contents, whereas detritus was almost exclusively found. However, stable isotope signatures indicated that detritus was not directly utilized as a nutritional source, indicating that food availability was an issue for *P. a. ryukyuensis*.

\*Corresponding author: Faculty of Fisheries, Kagoshima University, 4-50-20 Shimoarata, Kagoshima, Kagoshima 890-0056 (e-mail: kume@fish.kagoshima-u.ac.jp)

日本列島の南方に位置し、亜熱帯に属する奄美群島最大の島である奄美大島（およそ709 km<sup>2</sup>）には多くの固有種や希少種が生息している（Kawai et al., 2016）。奄美大島の河川には環境省により絶滅危惧IA類、鹿児島県により絶滅危惧I類に指定されているリュウキュウアユ *Plecoglossus altivelis ryukyuensis* が生息している（久米, 2016; 久米ほか, 2019, Akamatsu et al., 2020）。リュウキュウアユは日本の内水面漁業において重要なアユ *Plecoglossus altivelis altivelis* とは別の亜種である（Nishida, 1988）。日本国内におけるアユの分布域が北海道から屋久島以北までと広範囲であるのに対して、リュウキュウアユの野生個体群は奄美大島のみでみられる。もともと沖縄本島にも生息していたが、大規模な開発や河川改修により生息場や産卵場の荒廃がすすみ、野生の個体群は絶滅して

しまった（Tachihara and Kawaguchi, 2003; 久米, 2016; 久米ほか, 2019）。琉球列島のアユはトカラ海峡により大隅諸島を含む九州以北のものとは切り離され、100万年レベルで遺伝的交流をもたなくなり、リュウキュウアユとして分化したと考えられている（久米, 2016; 久米ほか, 2019）。

リュウキュウアユとアユはともに両側回遊を行うが（岸野・四宮, 2005, 2006; Aritomi et al., 2017; Murase et al., 2018）、河川へ遡上後、アユは雑食性を示し、極めて高い割合で付着藻類を摂餌することが消化管内容物及び炭素・窒素安定同位体比の分析結果から明らかにされている（森岡ほか, 1989; Katano et al., 2000; Abe et al., 2007; Huang et al., 2013; 片野, 2014; 片野ほか, 2015; Huang et al., 2017）。一方、琵琶湖に生息する陸封型のアユ（“コアユ”）の主要な餌生物は、カブトミジンコ

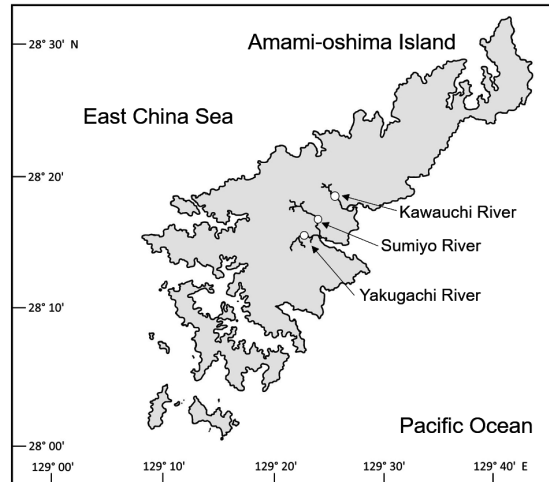
やヤマトヒゲナガケンミジンコ等の動物プランクトンである (Kawabata et al., 2002, 2006). 櫛状歯を用いたアユ属に特有の摂餌行動を行い (Awata et al., 2012), 生息河川の川底の石には笹葉状の摂食跡 (食み跡) がみられることから, リュウキュウアユは両側回遊型のアユ同様, 付着藻類に大いに依存した食性を示すと考えられる (久米, 2016; 久米ほか, 2019). しかし, リュウキュウアユの食性解析はこれまで実施されていない.

奄美大島の河川は栄養塩類が少なく, 付着藻類の生育が制限されている可能性が指摘されている (阿部ほか, 2008, 2018). アユ同様, リュウキュウアユでは付着藻類を独占するために一定の割合で摂餌縄張りをもつ個体が存在する (Awata et al., 2012). Awata et al. (2012) は, アユに比べてリュウキュウアユでは縄張りをもつ個体の割合が低いこと, また, 川底の付着藻類に対して高頻度で摂餌を行い, 広い縄張りを維持していることを明らかにし, これを付着藻類の生産の低い奄美大島の河川への適応であると推察した. Murase and Iguchi (2019) は, 河川遡上後の個体のうち, 一部の個体が汽水域へと回遊した履歴があることを, 役勝川で採集した標本の耳石の微量元素分析により明らかにした. 栄養塩の少ない役勝川ではリュウキュウアユの主要な餌である付着藻類が限定されており, より餌環境の優れている汽水域へと餌を求めて回遊したためではないかと推察している. このように, 奄美大島の河川における付着藻類の生産の低さは, リュウキュウアユの栄養状態, 成長, 行動等に影響を与えている可能性が高い.

奄美大島の河川でリュウキュウアユを保全していくために, 食性や餌環境について詳細に理解することが必要不可欠である. リュウキュウアユの現在の主要な生息河川は, 島東部の住用湾に注ぐ役勝川, 住用川, 川内川, 島西部の焼内湾に注ぐ河内川の4河川で, これらの4河川ではこれまで毎年, 産卵が確認されている (久米, 2016). 本研究では, これら主要な生息河川のうち, 役勝川, 住用川, 川内川の中流域で採集した標本を使用し, 消化管内容物の顕微鏡解析, 筋肉を用いた炭素及び窒素の安定同位体比分析を行うことで, アユとの比較を通して本亜種の食性について明らかにすることを目的とした.

## 材料と方法

**標本採集** リュウキュウアユの標本は住用川で



**Fig. 1.** Map showing the study sites (shown as open circles) in the Kawauchi, Sumiyo, and Yakugachi Rivers, Amami-oshima Island, southern Japan.

2015年7月22日, 9月21日, 11月16日に, 川内川で2016年6月23日に, 役勝川で2016年6月24日に, 各河川の中流域で投網を用いて採集した (Fig. 1). 採集した標本は採集直後に10%ホルマリンで固定した後, 研究室で分析に供した. 筋肉の炭素及び窒素の安定同位体比 ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) を分析するために, 川内川で採集した一部の標本は冷凍して持ち帰った. また,  $\delta^{13}\text{C}$  と  $\delta^{15}\text{N}$  を分析するために, 川内川の早瀬と平瀬で, リュウキュウアユの主要な餌と考えられた付着藻類を含む川底の石の表面のバイオフィームと水生昆虫の幼虫 (トビケラ類, カワゲラ類, カゲロウ類) を採集し, 冷凍保存して持ち帰った. バイオフィームを採集する目的で, およそ10 cm から15 cm 程度の石の表面をナイロンブラシでこすり, 蒸留水で流しながらビニールバックに収集した. 水生昆虫の幼虫は, 川底の石を返ししながらタモ網を用いて採集した. なお, 安定同位体比分析に使用するサンプルは全て, 分析に供するまで  $-20$  度で冷凍保存した.

**消化管内容物の解析** 研究室でリュウキュウアユの標準体長 (standard length: SL, 0.1 mm の精度) を計測した. その後, 消化管を顕微鏡下で解剖し, 餌を同定した.  $\delta^{13}\text{C}$  と  $\delta^{15}\text{N}$  の分析に使用した冷凍標本の消化管内容物を顕微鏡下で観察したところ, 10%ホルマリンで固定した標本の消化管内容物との間で違いがみられなかったため, 消化管内容物の解析には冷凍標本と10%ホルマリンで固定した標本の両方を使用した.

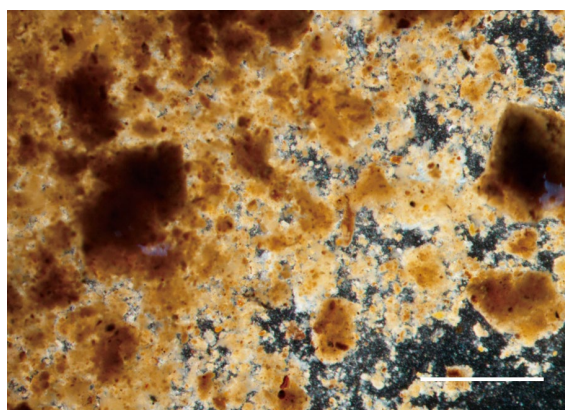
空胃個体を除いて, 消化管から出現した全ての

餌の体積を測定し、河川ごとに各餌の体積百分率(%V)と出現頻度(%F)を算出した。餌の体積の測定は、実体顕微鏡下で1 mmの格子線・専用枠付きの界線スライドガラス(松浪硝子工業株式会社, 大阪)を使用して行った。%Vと%Fの算出方法は以下の通りである。

$$\%V = \frac{\sum (\text{ある個体の各餌の体積} / \text{ある個体の餌の体積の合計})}{\text{空胃個体を除いた全個体数}} \times 100$$

$$\%F = \frac{\text{各餌を摂餌していた個体数}}{\text{空胃個体を除いた全個体数}} \times 100$$

**炭素及び窒素の安定同位体比分析**  $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の分析にはリュウキュウアユの筋肉、バイオフィルム、消化管でみられたデトリタス(Fig. 2)、水生昆虫の幼虫(カゲロウ類, カワゲラ類, トビケラ類)を使用した。バイオフィルムは、紙製フィ



**Fig. 2.** Detritus from the gut of *Plecoglossus altivelis ryukyuensis*. Scale bar 1 mm.

ルターにより余分な水分を除去した。これらのサンプルは60°Cで24時間乾燥させた後、クロロホルムとメタノール2:1(v/v)の混合液で脱脂を行い、メタノールでクロロホルムを除去した後、再度乾燥させ分析検体とした。これらの分析検体は、安定同位体比質量分析計 Thermo Fisher Scientific 社製「DELTA V」を使用して $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ を測定した。

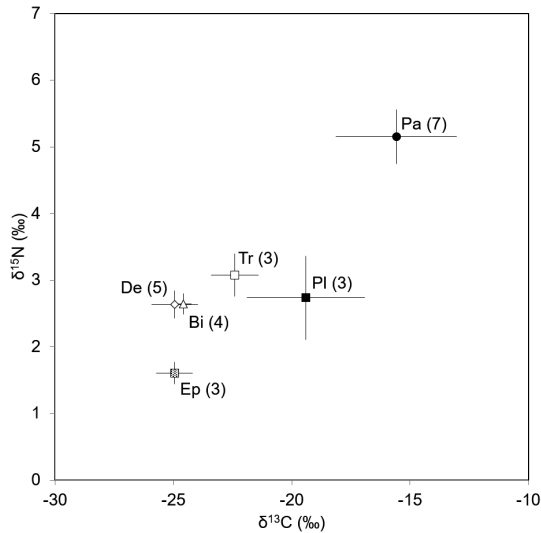
## 結 果

川内川(80.2–130.0 mm SL,  $n = 11$ ), 住用川(50.8–137.3 mm SL,  $n = 30$ ), 役勝川(57.9–100.2 mm SL,  $n = 7$ )の3河川で合計48個体を採集し、住用川で採集した空胃の1個体(137.3 mm SL)を除く合計47個体を消化管内容物の顕微鏡解析に使用した。住用川で採集された標本の消化管内容物に月間で大きな違いがみられなかったため、まとめて解析を行った。

川内川, 住用川, 役勝川の3河川間で、リュウキュウアユの消化管内容物に大きな違いはみられなかった。いずれの河川でも、非常に高い割合でデトリタスが出現していた(Table 1; Fig. 2)。付着藻類の出現頻度は全ての河川で低く、川内川では全く出現していなかった。付着藻類の中では緑藻類の出現割合が最も高く、次いでごくわずかではあるが藍藻類がみられたが、珪藻類は出現していなかった。付着藻類同様、低い割合ではあるが

**Table 1.** Percentage volume (%V) and percentage frequency of occurrence (%F) of food items in the diet of *Plecoglossus altivelis ryukyuensis*

Food items	Kawauchi River		Sumiyo River		Yakugachi River	
	%V	%F	%V	%F	%V	%F
<b>Epilithic algae</b>						
Filamentous cyanobacteria	–	–	< 0.01	6.90	–	–
Filamentous green algae	–	–	8.53	44.80	0.29	57.10
<b>Insects</b>						
Ephemeropteran nymphs	0.06	9.10	–	–	0.21	14.30
Plecopteran nymphs	–	–	0.76	3.40	–	–
Trichopteran larvae	–	–	0.14	3.40	11.11	28.60
Other aquatic insects	–	–	0.05	3.40	–	–
Unidentified	–	–	2.9	3.40	–	–
Detritus	99.94	100	87.63	93.10	88.39	100



**Fig. 3.** Mean isotopic signatures of carbon ( $\delta^{13}\text{C} \pm \text{SD}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N} \pm \text{SD}$ ) of *Plecoglossus altivelis ryukyuensis* and their main prey in Kawauchi River. Numbers in brackets indicate samples analyzed. Bi Biofilm, De detritus in the gut of *P. a. ryukyuensis*, Ep ephemeropteran nymph, Pa *Plecoglossus altivelis ryukyuensis*, Pl plecopteran nymph, Tr trichopteran larvae.

昆虫類もみられた。川内川の個体からはカゲロウ類の幼虫が、住用川の個体からはトビケラ類とカワゲラ類の幼虫が、役勝川の個体からはトビケラ類とカゲロウ類の幼虫がそれぞれ出現していた。

川内川のリュウキュウアユ ( $n=7$ )、バイオフィーム ( $n=4$ )、カゲロウ類の幼虫 ( $n=3$ )、カワゲラ類の幼虫 ( $n=3$ )、トビケラ類の幼虫 ( $n=3$ )、消化管内のデトリタス状有機物 ( $n=5$ ) の  $\delta^{13}\text{C}$  及び  $\delta^{15}\text{N}$  をそれぞれプロットした (Fig. 3)。  $\delta^{13}\text{C}$  及び  $\delta^{15}\text{N}$  はバイオフィーム ( $\delta^{13}\text{C}$ :  $-24.6 \pm 0.36$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ :  $2.6 \pm 0.15$ ) と消化管内のデトリタス ( $\delta^{13}\text{C}$ :  $-24.9 \pm 0.98$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ :  $2.6 \pm 0.21$ ) との間で非常に類似した値を示していた。一方、水生昆虫の幼虫の  $\delta^{13}\text{C}$  は分類群間で大きく異なっており、  $\delta^{15}\text{N}$  はカゲロウ類で最も低く、カワゲラ類とトビケラ類で類似していた (カゲロウ類:  $\delta^{13}\text{C}$ :  $-25.0 \pm 0.77$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ :  $1.60 \pm 0.17$ ; カワゲラ類:  $\delta^{13}\text{C}$ :  $-19.4 \pm 2.49$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ :  $2.7 \pm 0.63$ ; トビケラ類:  $\delta^{13}\text{C}$ :  $-22.4 \pm 0.32$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ :  $3.08 \pm 0.40$ )。リュウキュウアユの筋肉組織の  $\delta^{13}\text{C}$  及び  $\delta^{15}\text{N}$  は、バイオフィーム、水生昆虫の幼虫、消化管内のデトリタスのいずれに比べても高い値を示していた ( $\delta^{13}\text{C}$ :  $-15.6 \pm 2.55$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ :  $5.2 \pm 0.41$ )。

## 考 察

河川生活期のアユは川底の礫、石、岩盤等に付着する藻類を主食としており、動物性の餌をほとんど摂らないことが知られている (森岡ほか, 1989; Katano et al., 2000; Abe et al. 2007; 片野, 2014; 片野ほか, 2015)。当初の予想とは異なり、藍藻などの付着藻類はリュウキュウアユの消化管内からごくわずかしこ出現しなかった。河川の川底の礫、石、岩盤等の表面にはバイオフィームが発達し、バイオフィームは付着藻類、藻類以外の有機物 (デトリタスやバクテリア等)、および無機物 (土粒子等) により構成されている (皆川・萱場, 2009)。今回、定量的な分析は行っていないが、バイオフィームを顕微鏡下で観察したところ、付着藻類はほとんど含まれておらず、リュウキュウアユの消化管から多く出現したデトリタスが大部分を占めていた。また、バイオフィームと消化管内のデトリタスの  $\delta^{13}\text{C}$  及び  $\delta^{15}\text{N}$  がほぼ同様の値を示していたことは、両者の組成がほぼ同様のものであることを支持している。栄養塩類が少ない奄美大島の河川では付着藻類の生育が制限されており (阿部ほか, 2008, 2018)、バイオフィームに含まれる付着藻類の現存量が極めて少ないため、リュウキュウアユは十分な量の付着藻類を摂餌できていないと考えられた。アユ同様、リュウキュウアユでも付着藻類を独占するための摂餌縄張りをもつ個体とまたない個体が存在する (Awata et al., 2012)。今回、リュウキュウアユの標本は投網により採集したため、採集個体が縄張りをもつ個体か、縄張りをもたない個体か判別することは不可能であったが、総じて付着藻類の出現割合が低かったことから、リュウキュウアユは縄張りをもつことができている個体でさえも付着藻類を十分量の餌として利用できていない可能性が示唆された。

バイオフィーム中の細菌群集は河川生態系の食物連鎖や物質循環で重要な役割を担っている (小林, 2007)。安定同位体用のサンプルとして河川で採集したバイオフィームの大部分をデトリタスが占めていたこと、消化管内から非常に高い割合でデトリタスが出現していたことから、細菌群集を多く含むデトリタスがリュウキュウアユにとって重要な栄養源として利用されている可能性が強く示唆された。一方で、デトリタスを主体として構成される河床のバイオフィーム及び消化管内でみられたデトリタスと、リュウキュウアユの筋肉の  $\delta^{13}\text{C}$  は、大きく異なる値を示していた。  $\delta^{13}\text{C}$

と $\delta^{15}\text{N}$ は栄養段階が一つ上がるごとに、 $\delta^{15}\text{N}$ が3‰から4‰、 $\delta^{13}\text{C}$ が0‰から1.5‰濃縮されることが知られている(杉崎ほか, 2013)。今回得られた炭素及び窒素の安定同位体比の分析結果は、デトリタスがリュウキュウアユにとって栄養源としてそれほど寄与していないことを示している。

バイオフィルムの $\delta^{13}\text{C}$ は、付着藻類の光合成活性度が上昇すると高くなり、細菌による有機物の分解がすすむと低下する(Finlay, 2004)。奄美大島と同じ亜熱帯に位置する台湾の河川の中流域で測定されたバイオフィルムの $\delta^{13}\text{C}$ はおおよそ-10から-20と(Chang et al., 2012)、本研究で測定されたバイオフィルムの $\delta^{13}\text{C}$ に比べて高い値を示していた。この $\delta^{13}\text{C}$ の違いは、バイオフィルムに含まれる付着藻類のバイオマスの違いを反映したものなのかもしれない。アユ同様、リュウキュウアユは $\delta^{13}\text{C}$ の高い付着藻類を主要な栄養源として利用しているが、奄美大島の河川のバイオフィルムに含まれる付着藻類の現存量は少なく、付着藻類をはじめとした有機物、無機物の総体(大部分を細菌による分解のすすむデトリタスが占めていた)としてのバイオフィルムの $\delta^{13}\text{C}$ は低い値を示し、結果的にリュウキュウアユとバイオフィルムの $\delta^{13}\text{C}$ には大きな違いがみられたのかもしれない。

アユとリュウキュウアユでは、川底の付着藻類をはぎ取る摂餌行動とともに、流下する藻類や水生昆虫を待ち伏せして捕食したり、水面を動き回って落下昆虫を捕食したりする行動がみられる(Katano et al., 2000; Awata et al. 2012; 片野, 2014)。両亜種のこのような行動は、付着藻類によって得られるエネルギーが十分ではない時にみられる行動と考えられている。今回、消化管内から昆虫類が出現し、カワゲラの幼虫とリュウキュウアユの筋肉の $\delta^{13}\text{C}$ は特に近い値を示していたことから、付着藻類の生産性が低い奄美大島の河川では、栄養源として、流下してきた昆虫類や落下昆虫類に一定程度依存している可能性が高い。

河床のバイオフィルムに含まれる付着藻類の現存量が著しく少なく、バイオフィルムの大部分を占めるデトリタスをリュウキュウアユは栄養源としてほとんど利用できていないと考えられることから、リュウキュウアユにとって現状の奄美大島の河川の餌環境は好適ではない可能性を強く示唆している。先行研究により、アユに比べてリュウキュウアユでは縄張りをもつ個体の割合が低いこと、また、川底の付着藻類を高頻度で摂餌し、広

い縄張りを維持していることが確認されている(Awata et al., 2012)。リュウキュウアユでみられるこうした一連の行動は、付着藻類の生産の低い奄美大島の河川への適応なのかもしれない。また、Murase and Iguchi (2019)は、役勝川で採集した河川遡上後の個体のうち、一部の個体が汽水域へと回遊した履歴があることを、役勝川で採集した標本の耳石の微量元素分析により明らかにした。今回、役勝川を含む全ての河川で採集した個体の消化管内容物の解析結果から、河川遡上後の個体が汽水域で摂餌した証拠を得ることはできなかった。したがって、一部の個体で確認された汽水域への回遊は、捕食者の回避や増水時に汽水域へ流されたことで引き起こされた可能性も考えられる。一方、河川の餌環境が好適ではないために、汽水域へと餌を求めて回遊した結果であるのかもしれない。

阿部ほか(2018)は、付着藻類の生育が栄養塩類により制限されている役勝川で、付着藻類群落の増加速度が中下流域に比べ、上流域で大きいことを明らかにした。今回の調査は、リュウキュウアユの生息数が最も多い3河川の中流域で実施したが、より上流域では付着藻類の現存量が多く、餌環境はよい条件であるかもしれない。また、付着藻類の現存量には季節間で、また出水等による影響などにより変化がみられることも予想される。今後、調査水域を各河川の上流域まで広げ、リュウキュウアユの河川生活期間を網羅して同様の調査を行うことにより、食性や餌環境についてより詳細に理解する必要がある。

## 引用文献

- 阿部信一郎・井口恵一朗・米沢俊彦・四宮明彦. 2008. 奄美大島のリュウキュウアユ (*Plecoglossus altivelis ryukyuensis*) 生息河川における付着藻類植生および一次生産力. 藻類, 56: 9-16.
- 阿部信一郎・棗田孝晴・黒田 暁・堀江哲也・井口恵一朗. 2018. 奄美大島を流れる役勝川における付着藻類生産力の流程変化. 藻類, 66:105-110.
- Abe, S., T. Yodo, N. Matsubara and K. Iguchi. 2007. Distribution of two sympatric amphidromous grazing fish *Plecoglossus altivelis* Temminck & Schlegel and *Sicyopterus japonicus* (Tanaka) along the course of a temperate river. *Hydrobiologia*, 575: 415-422.
- Akamatsu, Y., G. Kume, M. Gotou, T. Kono, T. Fujii, R. Inui and Y. Kurita. 2020. Using environmental DNA analyses to assess the occurrence and abundance of the endangered amphidromous fish *Plecoglossus altivelis*

- ryukyuensis*. Biodivers. Data J., 8: e39679.
- Aritomi, A., E. Andou, T. Yonezawa and G. Kume. 2017. Monthly occurrence and feeding habits of larval and juvenile Ryukyu-ayu *Plecoglossus altivelis ryukyuensis* in an estuarine lake and coastal area of the Kawauchi River, Amami-oshima Island, southern Japan. Ichthyol. Res., 64: 159–168.
- Awata, S., T. Tsuruta, S. Abe, Y. Tamaki and K. Iguchi. 2012. Feeding territory and variations in behavioural modes of algae-grazing fish *Plecoglossus altivelis ryukyuensis* (Ryukyu-ayu) in subtropical island streams. Ecol. Freshw. Fish, 21: 1–11.
- Chang, H.Y., S. H. Wu, K. T. Shao, W. Y. Kao, C. J. Maa, R. Q. Jan, L. L. Liu, C. S. Tzeng, J. S. Hwang, H. L. Hsieh, S. J. Kao, Y. K. Chen and H. J. Lin. 2012. Longitudinal variation in food sources and their use by aquatic fauna along a subtropical river in Taiwan. Freshw. Biol., 57:1839–1853.
- Finlay, J. C. 2004. Patterns and controls of lotic algal stable carbon isotope ratios. Limnol. Oceanogr., 49: 850–861.
- Huang, W., X. Chen, X. Liu and S. Yano. 2017. Stable carbon and nitrogen isotopes as indicators of habitat selection by cultured and natural fish preferences: a case study of ayu. J. Radioanal. Nucl. Chem., 314: 871–877.
- Huang, W., S. Yano, J. M. Zhang and Y. R. Wang. 2013. Spatial and temporal variation in stable isotopes signatures of periphyton and endangered fish in a flow-reduced river reach. Int. J. Environ. Res., 7: 533–538.
- 片野 修. 2014. 河川中流域の魚類生態学. 学報社, 東京. 215 pp.
- Katano, O., S. Abe, K. Matsuzaki and K. Iguchi. 2000. Interspecific interactions between ayu, *Plecoglossus altivelis*, and pale chub, *Zacco platypus*, in artificial streams. Fish. Sci., 66: 452–459.
- 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.
- Kawabata, K., T. Narita, M. Nagoshi and M. Nishino. 2002. Stomach contents of the landlocked dwarf ayu in Lake Biwa, Japan. Limnology, 3:135–142.
- Kawabata, K., T. Narita and M. Nishino. 2006. Predator-prey relationship between the landlocked dwarf ayu and planktonic Crustacea in Lake Biwa, Japan. Limnology, 7:199–203.
- Kawai, K. 2016. The nature of the Amami Islands. Pages 63–65 in K. Kawai, R. Terada and S. Kuwahara, eds. The Amami Islands: Culture, Society, Industry and Nature. Kagoshima University Research Center for the Pacific Islands.
- 岸野 底・四宮明彦. 2005. 奄美大島住用湾および焼内湾周辺におけるリュウキュウアユ仔稚魚の回帰遡上. 魚類学雑誌, 52: 115–124.
- 岸野 底・四宮明彦. 2006. 奄美大島役勝川におけるリュウキュウアユの孵化後の流下行動. 魚類学雑誌, 53: 143–149.
- 小林由紀. 2007. 河川生態系の中の付着性細菌群集：河川連続体仮説の視点から. 日本生態学会誌, 57: 375–382.
- 久米 元. 2016. 絶滅危惧種リュウキュウアユの生活史. 鹿児島大学生物多様性研究会 (編), pp. 254–260. 奄美群島の生物多様性. 南方新社, 鹿児島.
- 久米 元・米沢俊彦・鈴木廣志・寺田竜太. 2019. 陸水域に暮らす生き物たち. 鹿児島大学生物多様性研究会 (編), pp. 31–52. 奄美群島の水生生物. 南方新社, 鹿児島.
- 皆川朋子・萱場祐一. 2009. 藻食性魚類アユの摂食が河床付着膜の性状に果たす役割. 土木技術資料, 51: 26–29.
- 森岡伸介・渡邊精一・高木和徳. 1989. 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.
- Murase, I. and K. Iguchi. 2019. Facultative amphidromy involving estuaries in an annual amphidromous fish from a subtropical marginal range. J. Fish Biol., 95: 1391–1398.
- Murase, I., T. Kawakami and K. Iguchi. 2018. Variation in growth performance of Ryukyu-ayu, *Plecoglossus altivelis ryukyuensis*, inferred from otolith analysis. Ichthyol. Res., 65: 482–487.
- Nishida, M. 1988. A new subspecies of the ayu, *Plecoglossus altivelis*, (*Plecoglossidae*) from the Ryukyu Islands, Japan. J. Ichthyol., 35: 236–242.
- 杉崎宏哉・児玉真史・市川忠史・山田圭子・和田英太郎・渡邊朝生. 2013. 安定同位体による新食物網解析法—数値の解釈と基礎生産者の同位体比推定記述モデルの検討—. 水産技術, 6: 57–68.
- Tachihara, K. and K. Kawaguchi. 2003. Morphological development of eggs, larvae and juveniles of laboratory-reared Ryukyu-ayu *Plecoglossus altivelis ryukyuensis*. Fish. Sci., 69: 323–330.