琵琶湖沿岸のヨシ帯におけるニゴロブナ
Carassius auratus grandoculis の初期生態とその環境への適応

藤原 公一,^{1,2a*} 臼杵 崇広,^{1a} 根本 守仁,¹ 北田 修一²

(2010 年 9 月 8 日受付, 2011 年 2 月 13 日受理)

¹滋賀県水産試験場, ²東京海洋大学海洋科学部

Early life ecology of nigorobuna *Carassius auratus grandoculis* in reed zone of Lake Biwa and physiological adaptation to the environment

KOH-ICHI FUJIWARA,^{1,2a*} TAKAHIRO USUKI,^{1a}
MORIHIITO NEMOTO¹ AND SHUICHI KITADA²

¹Shiga Prefecture Fisheries Experiment Station, Hikone, Shiga 522-0057, ²Faculty of Marine Science, Tokyo University of Marine Science and Technology, Minato, Tokyo 108-8477, Japan

The early life ecology of nigorobuna *Carassius auratus grandoculis* was investigated in order to determine the requirements for developing breeding grounds and effective release sites for its stock enhancement in Lake Biwa. Larval nigorobuna within the well-developed reed zone swarmed actively near the shoreline immediately after release and began to leave the reed zone when they grew to the juvenile stage of approximately 16 mm in standard length. Zooplankton used as food for the larvae were abundant near the shoreline in the reed zone, but there was remarkably little dissolved oxygen. It was confirmed that the larvae have a high hypoxia tolerance and due to their low body specific gravity could easily rise to the water surface where oxygen readily dissolved. The results indicate adaptation of the larvae to the hypoxic environmental condition. It was thought that hypoxic water areas function as feeding sites and as refuges for the larvae.

キーワード：摂餌場, 退避地, ニゴロブナ, 琵琶湖, 貧酸素, 放流適地, ヨシ帯

ニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* は、滋賀県の食文化を代表する特産品であるフナズシ^{1,2)}の材料に用いられるコイ科フナ属に属する琵琶湖の固有亜種³⁻⁵⁾で、琵琶湖漁業にとって非常に重要な漁獲対象となっている。しかし、近年ではその資源は著しく減少し、本種を含めたフナの漁獲量は 1965 年の 1,104 t⁶⁾を最高に 2008 年には 113 t⁷⁾にまで落ち込んでいる。そこで、琵琶湖におけるニゴロブナの資源を回復させるため、琵琶湖栽培漁業センターが中心となって種苗放流事業が行われている。⁸⁾ また自然繁殖を増大させて資源回復を進めるため、滋賀県によって琵琶湖の沿岸にヨシ *Phragmites australis* を植栽した本種の繁殖場の造成事業が行われている。⁹⁾ 本種の種苗放流事業を効果的に進めるためには、至適な放流時期や場所、サイズなどを明らかにする必要がある。これらを検討するうえで、ニゴロブナ

の初期生態の把握は非常に重要である。また、繁殖場を造成するうえでもそれらは不可欠な知見となる。

琵琶湖にはニゴロブナのほか、ゲンゴロウブナ *C. cuvieri* とギンブナ *C. a. langsdorfi* のフナ属魚類が生息しているが、仔稚魚期には、これらを外観から判別することは極めて困難である。¹⁰⁾ これまで、フナ属の仔稚魚は琵琶湖沿岸にみられるヨシ帯などに多数生息することが、古くは平井^{11,12)}や友田,¹³⁾ 近年では Yamamoto *et al.*¹⁴⁾によって報告されているが、いずれも上記 3 種が識別されたものではない。最近になって、RAPD 分析による判別からニゴロブナ仔魚は琵琶湖の内湖である西の湖沿岸のヨシ帯の岸辺付近に多数分布することが確認された。¹⁵⁾ しかし、この調査はヨシ帯内の仔魚の分布と調査日毎の個体数の増減を把握したものであり、本種の発育初期の移動特性や生態を詳細に捉えたものではな

*Tel : 81-749-28-1611. Fax : 81-749-25-2461. Email : fujiwara-koichi@pref.shiga.lg.jp

^a 現所属：滋賀県水産課 (Shiga Prefecture Fisheries Management Division, Otsu, Shiga 520-8577, Japan)

い。そこで著者らは、アリザリン・コンプレクソンを用いた耳石の染色標識（以下、ALC 標識）^{16,17)}を付けたニゴロブナ人工種苗を、琵琶湖沿岸水域に自生するヨシ帯、あるいはヨシ帯内で縦・横方向に設置された網製通路内に放流してその動きを追跡するとともに、一部の魚については消化管内容物を観察して食性を確認した。また、そのヨシ帯内の溶存酸素濃度（以下、DO）や餌となる動物プランクトン密度などの環境特性も調査した。本報告ではこれらの知見をもとに、琵琶湖におけるニゴロブナ稚魚の生態的特性とそれらが生息するヨシ帯の環境との関係を明らかにするとともに、本種の種苗放流水域や造成する繁殖場の条件を検討した。

材料および方法

ヨシ帯内におけるニゴロブナ稚魚の分布と食性およびヨシ帯内の環境特性

1. 調査水域と定点 ニゴロブナの産卵場となっている滋賀県近江八幡市牧町の琵琶湖沿岸に自生するヨシ帯（Fig. 1。以下、牧ヨシ帯）を調査水域とした。牧ヨシ帯は幅が概ね 150～160 m、奥行きが概ね 45～50 m、琵琶湖基準水位（BSL）±0 cm 時点の水深は岸辺では 0 cm、外縁部では 57～84 cm であった。ヨシの密度は内部では高く、外縁部ではやや低かった。岸辺付近には、樹冠の投影概観を円で示したヤナギ類 *Salix* spp. やハンノキ *Alnus japonica* が自生しており、それら樹冠の下は太陽光が遮られることが多かった。ヨシ帯の内部や外縁部の所々にキシュウスズメノヒエ *Paspalum distichum* が繁茂していた。

後述するように 1992 年に牧ヨシ帯内にニゴロブナの稚魚を継続飼育しながら順次放流して、その分布などを調査したが、Fig. 1A に示したように、最初の放流の数日前には、ヨシ帯から離脱する魚を捕獲するための小型定置網（以下、マス網、垣網部；長さ 15 m、身網部；幅 4×長さ 3 m、袋網部；長さ 5 m、網の目合いは全て 3 mm）を先端に取り付けた目合い 0.3 mm のポリエチレン網を 3 枚設置した。これらポリエチレン網で仕切られた内部には、放流仔魚の分布などの調査定点として、汀線に平行な離岸 25 m 線上に 10 m 間隔で A25～O25 の 14 定点、D25 と L25 を通過する岸から沖方向への線上に 5 m 間隔で D5～D50 および L5～L50 のそれぞれ 10 定点（D25 と L25 を除くとそれぞれ 9 定点）を設定した。D45 と L45 はヨシ帯の外縁部、D50 と L50 はヨシ帯の外部に位置した。なお、これら調査終了後はポリエチレン網やマス網は撤去した。

また、本種稚魚のヨシ帯内での岸から沖方向および汀線に平行方向の移動を把握するため、1995 年 6 月 13 日に、牧ヨシ帯へ Fig. 1B に示したようにポリエチレン製の通路（目合い 0.3 mm、断面が U 字状で幅 30 cm、

通路内の水深は概ね 10～20 cm）を岸から沖方向と汀線に平行な方向に各 1 本設置した（以下、それぞれ縦通路、横通路）。なお、これら通路の設置時の琵琶湖水位は BSL-5 cm で、上記した 1992 年の本種稚魚の放流・分布調査開始日（5 月 19 日）の BSL+31 cm や後述する 1994 年のヨシ帯内の環境特性調査開始日（4 月 27 日）の BSL+20 cm に比べて低く、汀線は沖方向へ移動していた。このため、通路の設置位置は牧ヨシ帯の中央部よりも沖側となった。縦通路の長さは 45 m、横通路の長さは 20 m であった。それぞれの通路の両端は同じポリエチレン網で閉鎖した。通路内には 6 m 間隔で縦通路は a～i の 9 定点、横通路は j～n の 5 定点を設定した。

さらに、1994 年には牧ヨシ帯内の DO や水温、動物プランクトン密度といった本種稚魚の生息に関わる環境特性を調査した。この調査は Fig. 1A に示したように、汀線に平行な離岸 20 m の線上に 20 m 間隔で設定した C20、E20、H20、K20、M20 の 5 定点と H20 を通過する岸から沖方向への線上に 10 m 間隔で設定した H0～H50 の 6 定点（H20 を除くと 5 定点）で行った。H40 は牧ヨシ帯の外縁部、H50 は牧ヨシ帯の外部に位置した。

2. ヨシ帯内へ直接放流した仔魚の分布、食性とヨシ帯離脱魚の調査 ヨシ帯内におけるニゴロブナ稚魚の分布や食性およびヨシ帯を離れ始めるサイズを知るため、次のとおり本種の ALC 標識種苗の放流、再捕調査を行った。琵琶湖栽培漁業センターで 1992 年 5 月 11 日と同年 6 月 11 日に自然産卵で得られたニゴロブナ卵を翌日に滋賀県水産試験場（以下、滋賀水試）へ搬入し、琵琶湖水を流した FRP 水槽に収容・管理して 5 月 17 日と 6 月 15 日にふ化仔魚を得た。前者は 39 日間、後者は 31 日間、藤原¹⁸⁾の手法に従って飼育した。飼育期間中の水温は 16.9～24.8℃ であった。これら卵の管理中およびふ化後の飼育中に、藤原¹⁶⁾および藤原ら¹⁷⁾の方法で耳石（礫石）へ 1～5 重の ALC 標識を付け、ふ化後 2、10、20、30、40 日齢（A1～A5 群、A シリーズ）および同 2、8、16、24、32 日齢（B1～B5 群、B シリーズ）に分けて、牧ヨシ帯内へ順次放流した（Table 1）。A、B 両シリーズの放流はそれぞれ 5 月 19 日と 6 月 17 日から開始した。放流魚はビニール袋へ酸素ガスとともに封入して水を張った活魚輸送車の水槽に浮かべ、牧ヨシ帯付近まで運搬し、ヨシ帯内へ搬入して定点 A25 と O25 を結んだ線上で均等に放った。なお、放流時に各群から 100～180 尾を無作為抽出して冷凍保存し、後日、解凍して標準体長（以下、体長）を測定した。

A2 群を放流した 4 日後、A1 群を放流してからは 12 日後の 5 月 31 日の午後 1 時から、牧ヨシ帯内の各定点（Fig. 1A、黒丸）に塩化ビニール管（φ13 mm）で製作

Fig. 1 Schematic representations of the investigated reed zone in Lake Biwa. Solid and open small circles in figure A indicate the stations to investigate the distribution of released larval nigorobuna *Carassius auratus grandoculis*, dissolved oxygen concentration and water temperature in 1992, and the stations to investigate the habitat characteristics of nigorobuna such as dissolved oxygen concentration, water temperature and density of food zooplankton in 1994, respectively. Figure B shows the positions of net passages set in order to investigate the movement of larval nigorobuna in the reed zone in 1995, and solid small circles in this figure indicate the investigated stations. Characters in both figures indicate station names. The shoreline at the time of the investigation in 1995 was retreating to the offing compared with those in 1992 and 1994.

した内寸1.0×1.0 m の四角枠を浮かべ、枠内に浮遊する放流魚と思われる仔魚の尾数を計数した。同時に各定

点の DO と水温を水質チェッカー（堀場製作所製，U-10）で測定した。ニゴロブナ仔魚は水面直下に分布す

Table 1 Larval and juvenile nigorobuna *Carassius auratus grandoculis* released in the reed zone^{*1} of Lake Biwa

Group	ALC marking*2		Date of release	Released fish			
	Mark type	Immersion time (day) of nigorobuna in ALC solution before and after hatching		Age	Standard length		Number at release
					Mean ±SD	N	
				DAH*3	mm		
A1	Core	−3	5/19/1992	2	5.53 ± 0.32	124	1,074,000
A2	Core and ring	−3, 9	5/27/1992	10	7.61 ± 0.95	100	295,000
A3	Core and 2 rings	−3, 9, 19	6/ 6/1992	20	9.73 ± 1.43	135	49,000
A4	Core and 3 rings	−3, 9, 19, 29	6/16/1992	30	15.12 ± 2.47	113	26,000
A5	Core and 4 rings	−3, 9, 19, 29, 39	6/26/1992	40	16.06 ± 2.80	140	29,300
B1	Core	−3	6/17/1992	2	5.74 ± 0.42	112	313,000
B2	Core and ring	−3, 7	6/23/1992	8	6.99 ± 0.47	129	193,000
B3	Core and 2 rings	−3, 7, 15	7/ 1/1992	16	8.07 ± 0.92	142	199,000
B4	Core and 3 rings	−3, 7, 15, 23	7/ 9/1992	24	10.67 ± 1.48	180	91,000
B5	Core and 4 rings	−3, 7, 15, 23, 31	7/17/1992	32	14.76 ± 2.72	124	25,800

^{*1}: Refer to Fig. 1 for the location.

^{*2}: Refer to the text for ALC marking. The multiple marked fish were released immediately after completion of the last marking.

^{*3}: Days after hatching.

るため,¹⁸⁾測定は水面下概ね5 cmで行った。また、5月31日から7月24日までの間に7回、牧ヨシ帯内の随所でタモ網(150×200 mm, 目合い0.3 mm)を用いてフナ属仔稚魚を採集した。さらに、6月22日から8月28日までの間に42回、マス網(Fig. 1A)で牧ヨシ帯から離脱するフナ属仔稚魚を採集した。これらの採集魚は氷蔵して滋賀水試へ持ち帰り、直ちに体長を測定するとともに、藤原¹⁶⁾および藤原¹⁷⁾の方法でALC標識の有無を調べて放流魚を判別した。放流魚についてはサイズと標識のタイプから放流群を特定した。なお、5月31日に牧ヨシ帯内で採集した魚の一部は現場で5%緩衝ホルマリンを用いて固定し、滋賀水試に持ち帰り速やかにALC標識の有無を確認し、標識魚については消化管内容物を摘出して、その種類(ミジンコ亜綱, カイアシ亜綱およびユスリカ類幼虫に分類。カイアシ亜綱については成体+コペポディッドとノープリウスに区別)を調べ、計数後、それらのサイズ(触覚を除く最大長および最大幅)を生物顕微鏡(ニコン製, OPTIPHOT, XT-EFD)の接眼マイクロメーターを用いて測定した。

3. ヨシ帯内に設置した網製通路内へ放流した仔魚の分布調査 ニゴロブナ仔魚のヨシ帯内での移動方向を知るため、滋賀水試で自然産卵させて飼育した仔魚(14日齢, 体長7.50 $\pm$ 0.71 mm, 平均値 $\pm$ SD)を縦通路と横通路(Fig. 1B)の中央(定点eおよび1)へ1995年6月14日午後1時にそれぞれ2,226尾ずつ放流した。仔魚の分布は、放流の24時間後, 48時間後および72時間後に通路内の各定点でタモ網(150×200 mm, 目合い0.3 mm)を用いて無作為に1回ずつすくい取って確認した。同時に各定点のDOを測定した。採集した仔魚は、氷蔵して滋賀水試へ持ち帰り、直ちに個体数を計

数し体長を測定した。使用した仔魚の飼育と放流, DOの測定は、前述と同様の方法で行った。

4. ヨシ帯内の環境特性調査 ニゴロブナ仔稚魚の生息環境を把握するため、各定点(Fig. 1A, 白丸)において、1994年4月27日から同年5月30日の間に計5回, DOおよび水温を測定した。また、各定点の水面直下の水5 Lを現場でプランクトンネット(離合社製, NXXX25)を用いてろ過し、得られたサンプル水50 mLに同量の10%緩衝ホルマリンを加えて滋賀水試へ持ち帰り、後日、動物プランクトンの種類(ミジンコ亜綱, カイアシ亜綱に分類。カイアシ亜綱は成体+コペポディッドとノープリウスに区別)と個体数を調べ、それぞれの生息密度を算出した。これらの調査は、毎回、午後1時から同じ行程で行った。また4月27日と5月22日には、午前10時から3時間おきに9回連続してDOと水温を測定した。

ニゴロブナ仔魚の貧酸素環境への適応の確認

1. 貧酸素耐性の評価 ニゴロブナとホンモロコ *Gnathopogon caeruleus* における仔稚魚の貧酸素耐性を次の方法で調べた。まず、水温20°Cの琵琶湖水を30 L入れた丸型パンライト水槽(φ44 cm, 深さ30 cm)6槽に窒素ガスを激しく注入して、酸素飽和度が0~35%の範囲で6段階の水を調製した。この中へ、予め窒素ガスを注入して内部の空気を窒素と置換した容積1 LのPET広口瓶を静かに沈め、広口瓶の中を水で満たした。その後、広口瓶をパンライト水槽の水面まで持ち上げ、その中へ前日から無給餌としたニゴロブナまたはホンモロコの仔稚魚を10尾収容して密栓した。これら供試魚は、1994年6~7月に滋賀水試で自然産卵させ藤原¹⁸⁾の手法に従って飼育したもので、ニゴロブナは0、

9, 12, 34 および 57 日齢, ホンモロコは 0, 1, 4, 35 および 65 日齢, 体長は両種とも概ね 5~25 mm の範囲にあった。密栓後, 瓶は 20°C のウオーターバス中に静置し, 60 分後に各供試魚の生死を判定した。供試魚の死亡は, ガラス棒で魚体に刺激を加えても反応しないことで判断した。DO は, 実験開始時のパンライト水槽内と終了時の各瓶内の供試水をヨシ帯の調査と同様の方法で測定し, それらを平均して求めた。貧酸素耐性の指標として, 60 分間に供試尾数の 50% が死亡する DO (以下, LDO₅₀) を求めた。LDO₅₀ の算出は, JIS 工場排水試験法 (JIS K 0102) の TLm 値の算出法¹⁹⁾に準じて行った。実験終了後には, 生存個体は氷冷水中に浸漬 (以下, 氷冷麻酔) して, 死亡個体はそのまま, 直ちに全供試魚の体長を測定した。

2. 体比重の測定 空気中からの酸素の溶け込みが見込まれる水面直下への浮遊性を評価するため, ニゴロブナとホンモロコの仔稚魚の体比重を次の方法で測定した。水温 20°C の琵琶湖水中に NaCl を溶解させて比重が 0.990~1.060 の範囲で 20 段階の水を調製し, 1 L ビーカーに入れて 20°C のウオーターバス中に設置した。その中へ麻酔したニゴロブナ仔稚魚 (0~41 日齢, 体長は概ね 5~30 mm, 合計 230 尾) およびホンモロコ仔稚魚 (0~47 日齢, 体長は概ね 5~25 mm, 合計 220 尾) を 1 尾ずつ収容し, 魚体が浮上も沈降もせずビーカー中で懸垂する状態にあったときの水の比重をその魚の体比重とした。供試魚は, 貧酸素耐性の評価に用いたものと同じ由来であった。なお, これらは前日から無給時とし, 測定時の水温に数時間馴致してから用いた。麻酔は, 200 mg/L の MS222 (ethyl m-aminobenzoate methanesulfonate, 三共製薬) に浸漬して行った。実験終了後には, 直ちに全供試魚の体長を測定した。水の比重は標準比重計 (JIS B 7525, 安藤計器製工所製, 標準密度計) で測定した。

3. 無酸素水中でのニゴロブナ仔魚の生死に及ぼす水面有無の影響の評価 水面の存在が無酸素水中においたニゴロブナ仔魚の生死に及ぼす影響を次の方法で調べた。水温を 20°C に調節した琵琶湖水を 200 L 入れた丸型 FRP 水槽 (φ1.0 m, 深さ 75 cm) に窒素ガスを激しく注入して DO が 0.00 mg/L の水を調製した。この中に, 内径 31×長さ 200 mm の塩化ビニール製円筒 (両端を目合い 0.3 mm のポリエチレン網で覆ったもの) を 2 本設置した。一方の円筒は完全に水中に沈めた。もう一方の円筒は, 一端を水面上に出すようにして設置した。これらの中へ貧酸素耐性の評価に用いたものと同じ由来のニゴロブナ仔魚 (12 日齢, 体長 10.50±0.54 mm) を 10 尾ずつ収容し, 60 分後のそれらの生死を貧酸素耐性の評価と同様にして判定した。供試魚は前日から無給時とした。実験終了直後には, 生残個体は氷冷麻酔し

て, 死亡個体はそのまま, 全供試魚の体長を測定した。得られた結果はフィッシャーの直接確率計算法により有意差検定を行った。

結 果

ヨシ帯内におけるニゴロブナ仔稚魚の分布と食性およびヨシ帯内の環境特性

1. ヨシ帯内へ直接放流した仔魚の分布 1992 年 5 月 31 日に行った牧ヨシ帯内の各定点 (Fig. 1A, 黒丸) における A1 群と A2 群の仔魚分布密度 (個体数/m²) および DO, 水温の調査結果を Fig. 2 に示した。なお, この調査日に牧ヨシ帯内で採集されたフナ属仔魚は 744 尾で, ALC 標識の確認により, その内 A1 群は 180 尾 (24.2%), A2 群は 540 尾 (72.6%), 合計 720 尾 (96.8%) を占めた。このため, Fig. 2 の仔魚分布密度は, 目視計数した仔魚尾数に 0.968 を乗じて修正した値を用いた。また, 採集された放流魚の体長は 9.00±1.14 mm であった。D5~D50 の 10 定点や L5~L50 の 10 定点の岸边から沖方向への仔魚の分布は, 離岸 25 m の D25 や L25 よりも岸边側に集中し, 分布密度は岸边付近ほど高くなる傾向がみられた。一方, 離岸 30 m の D30 や L30 よりも沖側では, 仔魚の分布は極端に低下した。DO は, D5 を除いて, 仔魚の分布密度が高い定点では低い傾向がみられた。水温は, D5~D50 および L5~L50 とともに, 沖側から岸边方向へ行くにしたがい上昇する傾向がみられた。離岸 25 m の汀線に平行な線上に設けた A25~O25 の定点の仔魚分布密度は, ヨシ帯の縁辺部では低く, 中央部では一様に高かった。DO はスズメノヒエが繁茂する付近の M25~O25 で高かった。水温は定点間で大きな差はみられなかった。

2. ヨシ帯内に設置した網製通路内へ放流した仔魚の分布 牧ヨシ帯内に設置した縦通路と横通路 (Fig. 1B) 内に放流したニゴロブナ仔魚の放流翌日以降の採集尾数と採集時の DO を Fig. 3 に示した。縦通路内の a~i の 9 定点の仔魚の採集尾数は, いずれの調査日においても岸边に近い a で最も多く, 沖側ほど減少した。ヨシ帯から外れた沖側の f~i では, 仔魚はほとんど採集されなかった。DO はヨシ帯内の a~e で低く, それに比べて f~i では高かった。また横通路内の j~n の 5 定点では, 調査日によって同仔魚の採集尾数は変動し, a~i でみられたような一方に分布が偏ることはなかった。

3. ヨシ帯を離れ始めるニゴロブナのサイズ 1992 年に牧ヨシ帯内にニゴロブナの ALC 標識仔稚魚を順次放流 (Table 1) し, その後 5 月 31 日~7 月 24 日の間にヨシ帯内ではタモ網で, 6 月 22 日~8 月 28 日の間にヨシ帯外ではマス網で採集されたフナ属仔稚魚の全尾数は, それぞれ 2,163 尾と 3,774 尾であった。このうち, ALC 標識を確認して判別された放流魚はそれぞれ

Fig. 2 Distribution of released larval nigorobuna *Carassius auratus grandoculis*, dissolved oxygen concentration and water temperature at investigated stations in the reed zone. See the uppermost map and A in Fig. 1 for the location of the reed zone and investigated stations, respectively. Two-days-old larvae (group A1 in Table 1) of 1,074,000 and 10-days-old larvae (group A2 in Table 1) of 295,000 of the same birthday were released along the line connecting Sta. A25 and Sta. O25 and the investigation was conducted on May 31, 1992 four days after the last release.

2,079尾(96.1%)と2,476尾(65.6%)であった。牧ヨシ帯内外でタモ網やマス網で採集された放流魚の体長の経日変化を、放流時点のニゴロブナ仔稚魚(A1~B5の10群, Table 1)の体長とともにFig. 4に示した。ヨシ帯内で採集された放流魚の体長は16mm未満で、ほとんどが上屈後仔魚¹⁸⁾以前の発育段階であった。一方、ヨシ帯から外れた沖側に設置したマス網で採集されたヨシ帯を離れ始めた放流魚のほとんどが体長16mmを超えた稚魚¹⁸⁾で、日数の経過とともに次第に大きな個体も捕獲されるようになった。

4. ヨシ帯内での仔魚の食性 牧ヨシ帯において採集されたニゴロブナ放流魚(A1群とA2群, 採集時には14日齢)21尾の体長とそれらの消化管内にみられた餌料生物の種類ごとの大きさとの関係をFig. 5に示した。ニゴロブナ仔魚の消化管内には餌料生物のうち、ミジンコ亜綱とカイアシ亜綱(成体・コペポディッド)が高い割合で確認された。ミジンコ亜綱は、体長が約8mmよりも小さい仔魚で多くみられ、カイアシ亜綱(成体・コペポディッド)は、どの体長の仔魚でも認められ

た。それに比べて、カイアシ亜綱(ノープリウス)やユスリカ類幼虫は少なかった。なお、今回採集されたニゴロブナ仔魚は、いずれも最大幅約0.5mm以下の餌料生物を捕食していた。また、大きな仔魚ほど最大長の大きいカイアシ亜綱(成体・コペポディッド)を捕食する傾向があった。

5. ヨシ帯内の環境特性 牧ヨシ帯の各定點(Fig. 1A, 白丸)において、1994年4月27日から同年5月30日の間に数日おきに行ったDO、水温および動物プランクトン密度の調査結果をFig. 6に示した。岸边から沖方向へ設定したH0~H50の5定點を比較すると、いずれの調査日においてもDOは岸边付近のH0で低く、ヨシ帯の先端(H40)方向へ行くにしたがい高くなり、ヨシ帯から外れた沖側のH50ではH40よりも若干低くなる傾向がみられた。水温は調査日が遅いほど上昇する傾向にあった。また、H0から離岸20mのH20にかけて高くなり、さらに沖方向へ行くにしたがい低下する傾向がみられた。動物プランクトン密度はH0~H20で高い傾向にあり、カイアシ亜綱(ノープリウス)が個

Fig. 3 Distributions of larval nigorobuna *Carassius auratus grandoculis* released into the net passages set in the reed zone, and dissolved oxygen concentrations at each investigated station in the net passages. See the uppermost map and B in Fig. 1 for the location of the reed zone and investigated stations, respectively. Fourteen-days-old larvae of 2,200 of 7.50 ± 0.71 mm (mean $\pm$ SD) in standard length were released at Sta. e and Sta. l on June 14, 1995, respectively, and investigations were conducted on June 15, 16 and 17.

体数の大部分を占めた。カイアシ亜綱（成体・コペポディッド）やミジンコ亜綱の個体数は調査日によって変動するが、やはり H0~H20 に多く、離岸 30 m の H30 よりも沖側では極端に少なかった。離岸 20 m の汀線に平行な線上に設けた C20, E20, H20, K20, M20 の 5 定点の調査結果を比較すると、いずれの調査日においても DO に顕著な変動傾向はみられなかった。なお、4 月 27 日調査では、キシウズズメノヒエが繁茂する M20 で DO が高かった。沖方向へ設定した定点同様、水温は調査日が遅いほど上昇したが、いずれの調査日においても定点間で顕著な変動傾向はみられなかった。動物プランクトン密度はヨシ帯中央部の E20 や H20, K20 で高く、その両外側では低い傾向がみられた。個体数はカイアシ亜綱（ノープリウス）が大部分を占め、カイアシ亜綱（成体・コペポディッド）やミジンコ亜綱の個体数はそれに比べて少なく、調査日毎、定点毎にばらつきがみ

られた。

牧ヨシ帯の各定点（Fig. 1A, 白丸）において、1994 年 4 月 27 日と 5 月 22 日の午前 10 時から行った DO と水温の日内変動調査（それぞれ 4 月調査、5 月調査という）の結果を Fig. 7 に示した。DO は、4 月調査に比べて 5 月調査の方が低く推移した。また、両月の調査とも DO はいずれの定点においても日中は上昇し、日没（4 月調査；18 時 38 分、5 月調査；18 時 58 分）後は低下する傾向がみられた。特に、H0 では夜明け（4 月調査；5 時 10 分、5 月調査；4 時 48 分）前後の 4 時と 7 時の調査で極端に低い DO が観測され、5 月調査では 0.00 mg/L の無酸素状態にあった。H0~H50 の DO を比較すると、両月の調査とも 4 月 27 日~5 月 30 日の調査結果と同様に、H0 付近で低く、ヨシ帯の先端（H40）方向へ行くにしたがい高くなった。また H50 では H40 よりも昼間は若干 DO が低くなり、夜間は若干高くなる

Fig. 4 Standard length (SL) of released and recaptured nigorobuna *Carassius auratus grandoculis*. Triangles: average SLs of released fish, open circles: average SLs of recaptured fish in the reed zone by a hand-net, solid circles: individual SLs of recaptured fish outside the reed zone by fixed traps (masuami), solid lines: range of SLs, figures: numbers of sample, dotted line: SL = 16 mm. See the uppermost map and A in Fig. 1 for the location of the reed zone and fixed traps (masuami), respectively. Refer to Table 1 for group names A1–B5.

傾向がみられた。一方、C20, E20, H20, K20, M20 の5定点間では、両月の調査とも DO には一定の変動傾向は認められなかった。4月調査では、キシユウズメノヒエが繁茂する M20 で日中に DO の著しい上昇が観測された。水温は4月調査に比べ5月調査の方が高く推移し、両月の調査とも日中に上昇し、夜間に低下する傾向が確認された。

ニゴロブナ仔魚の貧酸素環境への適応

1. 貧酸素耐性 ニゴロブナとホンモロコの体長と LDO_{50} との関係を Fig. 8 に示した。 LDO_{50} は、体長約 13 mm までのニゴロブナ仔魚では 0.40~0.61 mg/L で、ほぼ同サイズのホンモロコ仔魚の 0.81~0.99 mg/L に比べて非常に低く、ニゴロブナ仔魚はホンモロコ仔魚よりも貧酸素耐性が高いことがうかがえた。また、 LDO_{50} は両種とも成長に伴い低下し、貧酸素耐性が上

Fig. 5 Length and width of gut contents of larval and juvenile nigorobuna *Carassius auratus grandoculis* collected in the reed zone on May 31, 1992. See Fig. 1 for the location and overview of the reed zone.

昇する傾向がみられた。

2. 体比重 ニゴロブナとホンモロコの体長と体比重との関係を Fig. 9 に示した。体比重は、ふ化直後の仔魚（ニゴロブナ；体長 5.2 ± 0.26 mm，ホンモロコ；体長 4.26 ± 0.19 mm）では、両種とも環境水の比重よりも大きかったが、成長に伴い急速に減少した。また観察期間中ホンモロコの体比重は概ね環境水の比重よりも大きく推移したが、ニゴロブナでは体長 7～16 mm の間の体比重は環境水の比重よりも若干小さく、水面へ浮上しやすい状態にあった。

3. 無酸素水中でのニゴロブナ仔魚の生死に及ぼす水面有無の影響 水面の有・無の条件で水温 19.9℃ の無

酸素水（DO：0.00 mg/L）中に 60 分間おいた 12 日齢のニゴロブナ仔魚（体長 10.50 ± 0.54 mm）の生残状況を Table 2 に示した。同仔魚の生残率は、水面が存在しないと 0% であったが、水面が存在すると 80% で、これらの間には、高い有意差が認められた（ $P=0.00036$ ）。

考 察

牧ヨシ帯内へ ALC 標識を付けた 2 日齢と 10 日齢のニゴロブナ仔魚を放流し、14 日齢の時点でその分布を調査したところ、平均体長 9.0 mm になったこれら仔魚がヨシ帯の中央部から岸辺付近にかけて高密度に分布するのが確認された。この結果は、本種仔魚はヨシ帯の岸

Fig. 6 Changes in density of zooplankton, dissolved oxygen concentration and water temperature at investigated stations in the reed zone from April 27 to May 30 in 1994. See the uppermost map and A in Fig. 1 for the location of the reed zone and investigated stations, respectively.

辺付近へ蟄集することを示唆するものである。しかし、ヨシ帯の縁辺部や沖側では、本種仔魚は水の流れて分散して観察されなかった可能性や琵琶湖で多数生息するオオクチバス *Micropterus salmoides* の稚魚をはじめ、様々な生物により捕食されて減少した可能性もあり、この結果だけでは本種仔魚はヨシ帯の岸辺付近に自ら集まったとはいえない。そこで、分散や被食の影響を排除

した網製通路内へ 14 日齢で平均体長 7.50 mm の本種仔魚を放流したところ、放流翌日には既に岸辺付近で多数採集された。これらの結果から、ヨシ帯内ではニゴロブナ仔魚は能動的にその岸辺付近へ蟄集するといえる。体長 7~9 mm 前後のニゴロブナは、脊索末端の上屈が始まり、完了するまでの上屈仔魚期にあり、¹⁸⁾ この発育段階では遊泳能力、とりわけ巡航速度が小さく持続的に泳

Fig. 6 (Contd.)

ぐことはほとんどできない。²⁰⁾ しかし同仔魚は、放流後にすみやかにヨシ帯の岸辺付近に集まったことから、断続的に遊泳することによりヨシ帯の岸辺付近へ移動したものと考えられる。

一方、ニゴロブナ仔魚が蟄集するヨシ帯の岸辺付近は著しく DO が低い環境にあった。また、この水域には動物プランクトンが高密度に分布することが確認された。岸辺付近が貧酸素化する要因のひとつに、この動物プラ

ンクトンの呼吸による酸素消費が考えられる。さらに DO は日没後に低下しはじめ、夜明け前には極小値を示し、時には無酸素状態になることもあった。ヨシ帯内では、植物プランクトンやヨシなどへの付着藻類が重要な基礎生産者であることが知られている。²¹⁾ 昼間はこれらが光合成作用により酸素を発生させるものの、夜間は光合成が行われず、逆に呼吸作用により酸素が消費されるため、夜間の DO の著しい低下を招いたものと思われる。

Fig. 7 Time-dependent changes in dissolved oxygen concentration and water temperature at investigated stations in the reed zone A) from April 27 to 28 and B) from May 22 to 23 in 1994. Asterisks show supersaturation of dissolved oxygen. See the upper-most map and A in Fig. 1 for the location of the reed zone and investigated stations, respectively.

Fig. 8 Comparison of the low oxygen tolerance between nigorobuna *Carassius auratus grandoculis* and honmoroko *Gnathopogon caeruleus*. Refer to the text for LDO₅₀. Horizontal bars indicate SDs.

る。一方、ヨシ帯を外れた沖側では、DOはヨシ帯先端に比べて昼間は若干低く、夜間は若干高まる傾向がみられた。この付近は沖側の水の影響を受けており、昼間は光合成作用で酸素が発生するヨシ帯先端よりもDOが低く、夜間は酸素消費の大きいヨシ帯先端よりもDOが上昇したものと思われる。

牧ヨシ帯内の水温は、岸边付近では若干低く、離岸20~30 mで高く、さらに沖側では低くなる傾向にあった。岸边の陸側にはヤナギ類やハンノキが自生しており、それら樹冠の下は太陽光が遮られることが多かったため、岸边付近の水温は低く推移したものと思われる。また、ヨシ帯内はヨシの繁茂により水が停滞し、水温は上昇傾向を示したが、沖側は外部の水の影響を受けて若干低かったと考えられる。

このようにヨシ帯内は、汀線から沖方向へ魚類の餌となる動物プランクトンの密度や魚類の生息に大きな影響

Fig. 9 Transition of the body specific gravity accompanying the growth of nigorobuna *Carassius auratus grandoculis* and honmoroko *Gnathopogon caeruleus*. Vertical and horizontal bars indicate SDs. Dotted lines show the specific gravity of environmental water.

Table 2 Comparison of survival rates of larval nigorobuna *Carassius auratus grandoculis* in oxygen-free water with open-surface or closed-surface

No.	Dissolved oxygen (mg/L)	Water temperature (°C)	Water surface	Standard length of experimental fish		Number survived	Number dead	Survival rate* ¹ (%)
				Mean ± SD (mm)	N			
1	0.00	19.9	Open	10.46 ± 0.58	10	8	2	80
2	0.00	19.9	Closed	10.53 ± 0.53	10	0	10	0

*¹: Significant difference ($P=0.00036$) by Fisher's exact probability test.

を与える DO と水温の変動が大きい。ニゴロブナ仔稚魚の生息場としてヨシ帯を考える場合、これら水平的な生物・物理的環境特性と本種仔稚魚の生理・生態的特性の相互関係を検討することが重要である。

まず、どうしてニゴロブナ仔魚は貧酸素環境にあるヨシ帯の岸辺付近に集まることが可能なのであろうか。それは、以下に述べるように本種仔魚が貧酸素環境へ非常に適応しているからだと推察される。

今回、ニゴロブナとホンモロコの子魚を用いて LDO₅₀ を比較したが、前者の値は後者に比べて非常に低く、ニゴロブナ仔魚における貧酸素耐性の高さがうかがえた。一方、水温 27°C の条件で、魚自体の酸素消費により密閉した呼吸室内の DO を低下させた時に供試魚の半数が死亡する DO (単位: mL/L) が多くのコイ科魚類で報告されている。それらの値 (単位: mg/L へ変換) は、ウグイ *Tribolodon hakonensis* (全長 84 mm) で 1.04 mg/L,²²⁾ イトモロコ *Squalidus gracilis* (同 65 mm) で 0.90 mg/L,²²⁾ タモロコ *Gnathopogon elongatus elongatus* (同 78 mm) で 1.26 mg/L,²³⁾ カワムツ *Zacco temminckii* (同 118 mm) で 1.12 mg/L,²³⁾ オイカワ *Z. platypus* (同 114 mm) で 1.29 mg/L, ワタカ *Ischikauia steenackeri* (同 145 mm) で 0.77 mg/L,²³⁾ コイ *Cyprinus carpio* (同 116 mm) で 0.80 mg/L²³⁾ である。各魚種の発育段階やサイズ、測定時の水温などが異なり、ニゴロブナ仔魚の LDO₅₀ とこれらの値を直接比較することはできないが、本種仔魚の LDO₅₀ は 0.40~0.61 mg/L といずれの魚種の数値よりも低く、本種仔魚は、上記コイ科仔魚と比較して極めて高い貧酸素耐性を有する可能性がある。

ニゴロブナは主にヨシ帯などにみられる浮遊物に産卵し、¹³⁾ ふ化直後の仔魚は器物に付着、懸垂して水底への沈下を防いでいる。¹⁸⁾ しかし、ふ化翌日には鰾が発現し、その体積は 4, 5 日の間に急速に増加する。¹⁸⁾ 体比重は、このような鰾の発達に伴い数日のうちに低下し、仔魚期の間は周囲の水よりも若干小さく推移した。本種仔魚は、このようにして空気中からの酸素の溶け込みが見込める水面へ浮上しやすい条件を獲得するのであろう。それに対して、ホンモロコの体比重は周囲の水よりも小さくなることはなかった。一般に貧酸素水域で繁殖する魚の仔魚の体表には血管が広く分布し、皮膚呼吸によるガス交換機構が発達することが知られている。²⁴⁾ 本種の場合、ふ化直後から体長約 8 mm まで、鰓が未発達の間は背部の膜鰭に多数の毛細血管が分布しており、¹⁸⁾ 水面直下へ浮上してこの膜鰭を介して酸素を吸収することで貧酸素環境に対応していると考えられる。さらに、今回の研究で体長 10.5 mm サイズの本種仔魚は、水面が存在すると無酸素条件でも死にくいことが明らかになった。ニゴロブナ仔魚は、このような生理的特性により

DO の著しく低いヨシ帯の岸辺付近の環境に上手く適応しているといえよう。また、一般にこのような貧酸素水域へ捕食者が侵入することは困難であると考えられる。特に近年、在来魚への食害が大きな問題となっているオオクチバス²⁵⁾ に比べて、本種の貧酸素耐性は大きいこと²⁶⁾ が確認されており、ニゴロブナの子魚にとってヨシ帯の岸辺は捕食者からの退避地としても大きな機能を有しているといえよう。

フナ属仔魚は、小型の甲殻類を好んで食べることが知られている。^{12,27,28)} 今回の調査で、ニゴロブナ仔魚は生息密度の高いカイアシ亜綱のノープリウスよりも、その成体やコペポディッドの他、ミジンコ亜綱を好んで食べることが確認された。また、これらの動物プランクトンはヨシ帯の岸辺付近に多く分布することが確認された。このため、本種仔魚にとって、DO が著しく低い餌となる動物プランクトンの多いヨシ帯の岸辺付近は、摂餌や成長の場としても重要であるといえる。

一方、放流仔稚魚のヨシ帯内外での採集調査の結果、体長 16 mm までの仔魚はヨシ帯内部で採集され、ヨシ帯の沖側に設置したマス網では、同 16 mm を超えた稚魚が採集された。本種は、体長 16 mm を境にして稚魚期に達し、¹⁸⁾ 急激に巡航速度が増加して遊泳能力が向上することが確認されている。²⁰⁾ また、イケス内の飼育魚の観察でも、この体長を境に分布を拡大することが明らかとなっている。¹⁸⁾ これらのことから、本種は稚魚期に達すると、それまで生息したヨシ帯を離れて生息水域を拡大することが可能になるといえよう。しかし、マス網で日数の経過に伴い体長 16 mm を超えた直後の稚魚とともに、さらに成長して巡航遊泳力を得た稚魚が採集されるようになったことから、稚魚期に達した以降の本種は、ヨシ帯を離脱するだけでなく、ヨシ帯を出入りしていることも十分考えられる。

このように奥行きがあり発達したヨシ帯の岸辺付近は、ニゴロブナ仔魚にとって餌料に恵まれた発育や成長の場として極めて重要な水面である。また DO が著しく低いため、捕食者が侵入しにくく、貧酸素環境に適応したニゴロブナ仔魚にとっては、捕食者からの退避地としての機能も大きい。滋賀県は、ニゴロブナの繁殖の場を拡充するため、本報告で明らかにしてきたようなニゴロブナ仔稚魚の生理生態特性に合致した好適な環境をモデルにヨシ帯 (奥行きは概ね 30 m 以上) を、琵琶湖沿岸で積極的に造成している。⁹⁾ また、そのようなヨシ帯は、天然魚の繁殖の場としてだけでなく、ニゴロブナ種苗の放流適地としても利用されている。

今後、琵琶湖でニゴロブナの増殖事業をより一層進めるうえで、本種にとってヨシ帯は他の水面に比べて非常に重要であることを実証するとともに、ヨシ帯の詳細な造成条件や管理方法、その環境収容力についても明らか

にしていきたい。

謝 辞

本研究を推進するにあたり、ニゴロブナ卵を快く提供いただいた琵琶湖栽培漁業センターに感謝する。また、ニゴロブナの種苗生産や放流、現地調査にご協力をいただいた林 英志氏（現在、滋賀県漁業協同組合連合会専務理事）をはじめ、当時の滋賀県水産試験場の皆さまに心から厚くお礼申し上げる。

文 献

- 小島朝子, 北村眞一, 堀越昌子. なぜ琵琶湖で育った. 「ふなずしの謎」(滋賀の食文化研究会編) サンライズ出版, 滋賀. 1995; 9-33.
- 藤井建夫. すしの先祖は魚の漬け物. 「魚の発酵食品」成山堂書店, 東京. 2000; 77-96.
- 宮地傳三郎, 川那部浩哉, 水野信彦. 「原色日本淡水魚類図鑑」保育社, 大阪. 1992.
- 中村守純. 「日本のコイ科魚類」資源科学研究所, 東京. 1969.
- 川那部浩哉, 水野信彦, 細谷和海編. 「山溪カラー名鑑日本の淡水魚第3版」山と溪谷社, 東京. 2002.
- 水産業の部. 昭和40年次滋賀農林水産統計年報(農林省滋賀統計調査事務所編). 滋賀農林統計協会, 大津. 1966; 197-208.
- 水産業の部. 平成20年次滋賀農林水産統計年報(近畿農政局滋賀農政事務所編). 近畿農政局滋賀農政事務所, 大津. 2010; 142-150.
- ニゴロブナ. 昭和58(1983)年度～平成17(2005)年度種苗生産放流事業結果概要. 財団法人滋賀県水産振興協会, 草津. 2007; 2-17.
- 滋賀県農政水産部水産課. 沿岸漁場整備開発事業. 滋賀の水産, 滋賀県, 大津. 2009; 41-43.
- 細谷和海. フナ. 「日本産稚魚図鑑」(沖山宗雄編) 東海大学出版会, 東京. 1988; 253-254.
- 平井賢一. びわ湖内湾の水生植物帯における仔稚魚の生態Ⅰ 仔稚魚の生活場所について. 金沢大学教育学部紀要自然科学編 1970; 19: 93-105.
- 平井賢一. びわ湖内湾の水生植物帯における仔稚魚の生態Ⅲ ニゴロブナ仔稚魚の食性と生息域の関係. 日本生態学会誌 1972; 22: 69-93.
- 友田淑郎. びわ湖産フナの発育. Ⅰ. ニゴロブナの発育について, およびゲンゴロウブナとニゴロブナの分化についての予察的研究. 大阪市立自然史博物館研究報告 1965; 18: 3-30.
- Yamamoto T, Kohmatsu Y, Yuma M. Effects of summer drawdown on cyprinid fish larvae in Lake Biwa, Japan. *Limnology* 2006; 7: 75-82.
- 鈴木誉士, 永野 元, 小林 徹, 上野紘一. RAPD 分析による琵琶湖産フナ属魚類の種・亜種判別およびヨシ帯に出現するフナ仔稚魚の季節変化. 日本誌 2005; 71: 10-15.
- 藤原公一. アリザリン・コンプレクソンを用いたニゴロブナ, *Carassius auratus grandoculis* の耳石への標識装着条件. 水産増殖 1999; 47: 221-228.
- 藤原公一, 臼杵崇広, 根本守仁, 北田修一. アリザリン・コンプレクソンを用いたニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* の耳石への多重標識装着条件と放流サイズの推定方法. 日本誌 2010; 76: 637-645.
- 藤原公一. ニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* の飼育仔稚魚の発育と成長. 日本誌 2010; 76: 894-904.
- 杉山峯一, 藤井清文. 急性毒性試験法. 「実験動物としての魚類—基礎実験法と毒性試験—」(江上信雄編) ソフトサイエンス社, 東京. 1981; 380-419.
- 藤原公一, 臼杵崇広, 北田修一. 成長および流水トレーニングに伴うニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* 仔稚魚の遊泳速度の変化. 日本誌 2010; 76: 1025-1034.
- Mitamura O, Tachibana J. Primary productivity of epiphytic and planktonic algae and biogeochemical characteristics in reed zones of Lake Biwa. *Jpn. J. Limnol.* 1999; 60: 265-280.
- 山元憲一, 平野 修. ウグイとイトモロコの低酸素下における鼻上げ, 窒息死および逃避反応. 日本誌 1987; 53: 1741-1744.
- 山元憲一, 平野 修, 原 洋一, 三代健造. 淡水産魚類11種の低酸素下における鼻上げおよび窒息死. 水産増殖 1988; 36: 49-52.
- Rombough PJ. Respiratory gas exchange, aerobic metabolism, and effects of hypoxia during early life. In: Hoar WS, Randall DJ (eds). *Fish Physiology Vol. XI*. Academic Press, London. 1988; 59-161.
- 淀 太我, 井口恵一郎. バス問題の経緯と背景. 水研センター研報 2004; 12: 10-24.
- Yamanaka H, Kohmatsu Y, Yuma M. Difference in the hypoxia tolerance of the round crucian carp and largemouth bass: implications for physiological refugia in the macrophyte zone. *Ichthyol Res* 2007; 54: 308-312.
- 山本敏哉. 微小甲殻類を摂餌したニゴロブナ仔魚の成長. 矢作川研究 2005; 9: 85-88.
- 平井賢一. びわ湖内湾の水生植物帯における仔稚魚の生態Ⅱ 水生植物帯にすむ仔稚魚の食性について. 金沢大学教育学部紀要自然科学編 1971; 20: 59-70.