琵琶湖におけるアユ仔稚魚の成長速度の変動と環境要因

酒井明久,^{1a*} 矢田 崇,^{2b} 井口恵一朗^{3c}

(2011年12月15日受付, 2012年6月20日受理)

¹滋賀県水産試験場, ²水産総合研究センター中央水産研究所内水面研究部日光庁舎,³水産総合研究センター中央水産研究所内水面研究部上田庁舎Growth variability of larval and juvenile ayu *Plecoglossus altivelis altivelis*
and environmental factors in Lake BiwaAKIHISA SAKAI,^{1a*} TAKASHI YADA^{2b} AND KEIICHIRO IGUCHI^{3c}

¹Shiga Prefecture Fisheries Experiment Station, Hikone, Shiga 522-0057, ²Nikko Station, Freshwater Fisheries Research Division, National Research Institute of Fisheries Science, Fisheries Research Agency, Nikko, Tochigi 321-1661, ³Ueda Station, Freshwater Fisheries Research Division, National Research Institute of Fisheries Science, Fisheries Research Agency, Ueda, Nagano 386-0031, Japan

Relationships between growth variability and environmental factors were examined for larval and juvenile ayu *Plecoglossus altivelis altivelis* in Lake Biwa from 2008 to 2010. The back-calculated daily growth rate of larval and juvenile ayu through otolith microstructure analysis was positively related with the water temperature and the zooplankton density. Mean growth rate from hatch to December was lower in the year with a high egg production of ayu. These results suggest that water temperature, zooplankton abundance and population density are all important determinants of growth of larval and juvenile ayu. The catch of ayu by set nets in the first period of the fishing season seemed to be affected by interannual growth differences of larval and juvenile ayu.

キーワード：アユ仔稚魚, 漁獲, 耳石, 成長, 琵琶湖

琵琶湖のアユ *Plecoglossus altivelis altivelis* は、琵琶湖漁業において漁獲量ならびに漁獲金額が最も多い重要な漁獲対象種である。¹⁾ 本種は、養殖または河川放流用の種苗のほか、鮮魚あるいは佃煮などの加工品原料として、幅広い用途で利用されている。本種を主な漁獲対象とするエリ漁（小型定置網漁業）の操業は、毎年11月下旬もしくは12月初めに開始され、翌年8月まで続けられる。エリ漁の漁獲アユは、漁期当初には種苗としての需要が特に高く、流通価格は漁期中で最も高い。このことから、この時期の漁獲量について、変動要因の解明や予測方法の開発が求められている。

エリ漁で漁期当初に漁獲されるアユは、早生まれで相対的に大型の個体に限られることが明らかとなってい

る。²⁾ このことは、アユの産卵時期や仔稚魚の成長の年変動が、エリ漁における漁期当初の漁獲状況に影響を及ぼす可能性を示す。琵琶湖産アユの成長の特性については、ふ化時期が早い個体ほど冬までの成長が速いことや、冬に成長停滞期をもつことなどが明らかにされている。^{3,4)} さらに、本種の成長には、プランクトン量⁵⁾が促進的に、本種の生息密度⁵⁾や冬の低水温⁶⁾が抑制的に働くと考えられている。しかし、生活史初期におけるアユの成長が年によってどの程度変動し、その変動に上記の要因がどのように作用するか、さらに成長の変動が漁獲状況にどのように影響するのかについては、十分な検討が行われていない。

そこで、本研究では、琵琶湖産アユを対象に漁獲加入

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

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

^b 現所属：独立行政法人水産総合研究センター増養殖研究所内水面研究部日光庁舎（Nikko Station, Freshwater Fisheries Research Division, National Research Institute of Aquaculture, Fisheries Research Agency, Nikko, Tochigi 321-1661, Japan）

^c 現所属：独立行政法人水産総合研究センター増養殖研究所内水面研究部上田庁舎（Ueda Station, Freshwater Fisheries Research Division, National Research Institute of Aquaculture, Fisheries Research Agency, Ueda, Nagano 386-0031, Japan）

までの仔稚魚期の成長履歴を調べ、成長速度の変動とそれに関わる要因を分析した。さらに、仔稚魚期の成長速度の年変動とエリ漁における漁期当初の漁獲状況との関係を調べた。

試料および方法

標本の採集と成長の分析 分析に供したアユ仔稚魚は、2008年12月9日、2009年12月8日および2010年12月19日に、野洲市菖蒲沖の琵琶湖に設けた1定点 (Fig. 1) で採集した。アユの採集には、琵琶湖においてヨシノボリ類の仔魚を漁獲対象とする「ごり沖びき網漁業」で使用される袋網の目合いが2 mmの底びき網を用いた。

採集したアユから無作為に180~300個体を抽出し、ノギスで標準体長 (以下、体長) を測定した。アユの耳石には1日1本の輪紋が形成され、⁷⁾ 耳石半径と体長との関係はアロメトリー式に近似できることから、⁸⁾ これらを利用して以下のとおり成長の分析を行った。体長を測定したアユから実体顕微鏡下で耳石 (扁平石) を摘出し、スライドガラスに透明マニキュアで包埋した。耳石の観察は400倍の光学顕微鏡で拡大した画像をモニターに映し出して行い、Tsukamoto and Kajihara⁷⁾ に従って日齢を査定した。なお、Tsukamoto and Kajihara⁷⁾ によれば、琵琶湖産アユの耳石にはふ化時には既に平均5.6本の輪紋が形成されており、ふ化仔魚の耳石半径は13.9 μm であると報告されている。そこで、本研究では耳石核から14 μm 付近に見える最も明瞭な輪紋をふ化時のものとみなした。個体ごとに採集日と日齢からふ化日を求めるとともに、ふ化日から採集日までの間の1日当たりの成長量の平均を、ふ化時の脊索長と採集時の体長との差を日齢で除して求めた (以下、平均成長速度; mm/day)。この値をふ化時期別 (各月の旬別) に整理し、同時期の値の平均値を3年間で比較した。なお、ふ化時の脊索長はTsukamoto and Kajihara⁷⁾ を参考に5 mmとした。

一部の個体については、成長量の経日変化を知るために耳石半径と輪紋間隔を測定した。耳石の核から体軸後方への最大半径上に計測線を設け、耳石半径は40倍、輪紋間隔は400倍で拡大したモニター上の画像から半径および各輪紋の位置を透明シートに写し取った後に、ノギスでこれらの長さを計測した。さらに、対物マイクロメーターの目盛り (1目盛10 μm) を同様に計測し、この値と測定値との比から実際の耳石半径および輪紋間隔を算出した。この結果から Biological intercept 法⁹⁾ により体長を逆算推定した。すなわち、次の連立方程式、

$$SL_0 = aOR_0^b$$

$$SL_i = aOR_i^b$$

を解いてアロメトリー式の係数 a , b を個体ごとに算出

Fig. 1 Map of the study area. A closed circle indicates the sampling station of ayu by trawl net. A closed triangle and closed squares indicate the stations where water temperature and plankton biomass were observed, respectively. Eleven rivers are the main spawning grounds of ayu. Open triangles indicate artificial spawning channels of ayu. Open squares indicate the sampling stations of ayu caught by the set net. Fisheries Cooperative Associations: Nishiazai (1), Momose (2), Hamabun (3), Imazu (4), Shigacho (5), Moriyama (6), Chuzu (7), Notogawa (8), Hikoneshiisoda (9), Asahi (10).

したうえで、 i 日齢時の体長 SL_i を求めた。ただし、 SL_0 , OR_0 はそれぞれふ化時の体長 (脊索長) と耳石半径、 OR_i は i 日齢時の耳石半径を示す。Tsukamoto and Kajihara⁷⁾ を参考に SL_0 と OR_0 には 5 mm と 14 μm をそれぞれ当てはめた。個体ごとに、毎日の逆算体長から日ごとの成長量 (以下、成長速度; mm/day) を $SL_i - SL_{i-1}$ により求めた。これらのデータをふ化時期別 (9月下旬、10月上旬および10月中旬) に区分したうえで、日ごとに成長速度の平均値をそれぞれ5個体以上の標本から算出した。さらに、各月の旬ごとに成長速度の平均値を求め、同時期の値を3年間で比較した。

後述するように、本研究ではアユ仔稚魚の成長速度と環境要因との関係を分析したが、アユ自身の発育にともなう成長速度の変化の影響を排除するため、データを次のように扱った。水温との関係を検討する際には、個体

ごとにふ化後1~3日および12~14日の成長速度の平均値を調べ、これに対応する期間の水温の平均値を求めた。なお、ふ化後1~3日の仔魚は卵黄が残り内部栄養に依存する前期仔魚期,¹⁰⁾ ふ化後12~14日の仔魚は外部栄養に依存する後期仔魚期に相当する。³⁾ 動物プランクトン密度との関係を検討する際には、動物プランクトン密度の観測日に後期仔魚期であるふ化後12~20日の仔魚³⁾を対象に、この観測日の前日と翌日を含む3日間の成長速度の平均値を求めた。

水温・プランクトン密度・アユ産卵数のデータ収集 琵琶湖の水温、動物プランクトン密度およびアユの産卵数とアユの成長との関係を調べる目的で、それらのデータを次のとおり収集した。

水温は、滋賀県水産試験場(滋賀県彦根市)地先の琵琶湖(Fig. 1)の表層で毎日午前10時に測定しているデータから2008~2010年の9~11月分を用いた。

動物プランクトンの試料の採集は、2008~2010年の9~11月に概ね2週間に1回の頻度で、琵琶湖の沖合に設けた3定点(Fig. 1)で行った。採集には北原式中層定量ネット(網口直径22.5 cm, 目合95 μ m)を用い、水深20 mから表面までの鉛直曳きにより試料を得た。試料は5%中性ホルマリン溶液で固定した後、カイアシ類のノープリウス期幼生とコペポディド期以降の幼生または成体の個体数、ミジンコ類の個体数をそれぞれ計数し、3定点の平均値を求めた。なお、アユの発育にともなう餌のサイズ変化を考慮し、後の解析にはノープリウス期幼生と大型動物プランクトン(コペポディド期以降のカイアシ類およびミジンコ類の合計値)に区分して集計したデータを用いた。

アユの産卵数は、以下のデータを採用した。天然河川における産卵数は、滋賀県水産試験場が主要な11河川の産卵場(Fig. 1)において、8月下旬から10月下旬の間に2週間間隔で5回の調査を行って得た有効産卵数(総産卵数から死卵数を除いた数)の合計値¹¹⁻¹³⁾について、2008~2010年のデータを用いた。姉川と安曇川の河口に近接して整備されているアユ産卵用人工河川(Fig. 1)における産卵数は、財団法人滋賀県水産振興協会が9月上旬から10月下旬の間に調査した両人工河川における毎日の流下仔魚数からふ化率を90%¹⁴⁾として推定した産卵数を用いた。これらのデータを9月末までと10月の2期に分けて集計し、天然河川と人工河川の産卵数の合計値をその年の産卵数の指標とした。なお、人工河川の水温は17~18°Cに調整されており、この水温下における卵のふ化日数は10日以上を要することから¹⁵⁾、人工河川における10月10日までの流下仔魚数を9月末までの産卵として扱った。

漁獲量および漁獲魚の体長とふ化日の組成 アユ仔稚魚の成長の年変動と漁獲状況との関係を調べる目的で、

アユを対象とする漁業のうちで最も早く操業を開始するエリ漁を対象に、2008~2010年における解禁当初(11月下旬から12月上旬)のアユの漁獲情報を収集した。データは、滋賀県漁業協同組合連合会が集計している22の漁業協同組合(以下、漁協)によるアユ漁獲量とエリの操業統数から、1統当たりのアユ漁獲量(kg)を求めた。エリ漁の操業は基本的に毎日行われたが、2008年には解禁日から11日目以降に3日間の休漁措置がとられたため、データには3年間の操業条件が同じとみなせる解禁日から10日目までの漁獲量を採用した。なお、各年のエリ漁の解禁日は、2008年には11月25日、2009年と2010年には12月1日であった。

漁獲アユのサイズを把握するため、2008年と2009年には8漁協(百瀬、浜分、今津、守山、中主、能登川、彦根市磯田、および朝日)、2010年には6漁協(百瀬、浜分、今津、志賀町、能登川および彦根市磯田)を対象に、解禁日から10日以内にエリ漁で漁獲されたアユ標本を、年ごとに延べ7~13回収集した(Fig. 1)。漁獲アユは10%ホルマリン溶液で固定して保存した後、漁獲日および場所の別に1標本あたり50尾ずつ無作為に抽出して体長を測定し、年ごとにこれらのデータを集計した。さらに、漁獲アユのふ化時期を把握するため、解禁日から10日以内にエリ漁で漁獲されたアユ標本を、2008年には2漁協(百瀬および守山)、2009年には3漁協(西浅井、志賀町および能登川)から収集した(Fig. 1)。これらは1標本あたり60尾を上限として日齢査定を行った。個体ごとに漁獲日と日齢からふ化日を求め、これらを集計して両年の漁獲魚のふ化日組成を求めた。

統計処理 アユ仔稚魚の平均成長速度と成長速度、アユ漁獲魚の体長の違いを3年間(2008~2010年)で比較する際には、等分散を仮定しないWelchの方法による一元配置分散分析を行った。これにより有意水準5%で差が認められた場合には、Steel Dwassの方法による多重比較を行った。これらの統計処理にはR version 2.11.1 (R Development Core Team, Vienna, Austria)を使用した。¹⁶⁾

結 果

成長速度 成長解析に供した標本の概要をTable 1に示した。得られたアユは、3年間でまとめると、体長では20.8~61.8 mm、日齢では43~89日の範囲にあった。これらの平均成長速度は、3年間ともにふ化時期が遅いアユほど低下した(Fig. 2)。ふ化時期別に3年間の平均成長速度を比較すると、9月下旬生まれではそれらの間に有意な差が認められ(一元配置分散分析、 $F_{2,37.9}=9.55$, $p<0.001$)、2009年は他の2年と比べて有意に高かった(Fig. 2)。10月上旬生まれにおいても

Table 1 Sample profiles of larval and juvenile ayu for growth analysis in Lake Biwa

Year class	Date of capture	No. of fish examined	Standard length (mm)		Age (days)	Hatch-date
			Range	Mean $\pm$ SD	Range	Range
2008	9 Dec. 2008	180	24.9–61.8	36.1 $\pm$ 5.70	50–88	12 Sep.–20 Oct.
2009	8 Dec. 2009	240	20.8–54.9	31.7 $\pm$ 6.34	43–83	16 Sep.–26 Oct.
2010	19 Dec. 2010	300	25.5–54.3	33.2 $\pm$ 4.27	61–89	21 Sep.–19 Oct.

Fig. 2 Mean growth rates of larval and juvenile ayu captured in December from 2008 to 2010. Error bars indicate standard deviations. Values with different letters are significantly different by Steel-Dwass multiple comparison ($p < 0.05$).

3年間の平均成長速度には有意な差が認められ (同, $F_{2,193} = 85.1$, $p < 0.001$), 2010年は他の2年と比べて有意に低かった (Fig. 2)。10月中旬生まれにおいても3年間の平均成長速度には有意な差が認められ (同, $F_{2,46.1} = 47.3$, $p < 0.001$), 2008年, 2009年および2010年の順で各年の差はともに有意であった (Fig. 2)。

次に, 2008~2010年における11月末までのアユの成長速度をふ化時期別に Fig. 3 に示した。さらに, 各月の旬ごとに成長速度の平均値を求め, これを3年間で比較した (Table 2)。成長速度の経日変化の傾向は年によって異なっており, この年変動のパターンはふ化時期によっても異なった。9月下旬生まれのアユでは, 10月下旬において2009年の成長速度が2008年より有意に高かった (Fig. 3, Table 2)。また, この期間の前後にあたる10月中旬から11月中旬までの間においても, 有意水準5%ではその差は有意ではなかったが2009年の成長速度が他の年より高い傾向がみられた (Fig. 3, Table 2)。10月上旬生まれのアユでは, 10月下旬から11月下旬までの成長速度が年によって有意に異なり, 10月下旬から11月中旬にかけては2010年の成長速度が他の年より有意に低く, 11月下旬には2009年の成長速度が他の年より有意に低くなった (Fig. 3,

Table 2)。10月中旬生まれのアユでは, 10月下旬と11月中旬の成長速度が年によって有意に異なり, 2010年の成長速度が2008年と比べて有意に低かった (Fig. 3, Table 2)。

水温と成長速度との関係 2008~2010年の9月下旬から11月下旬における琵琶湖表層の水温変化を Fig. 4 に示した。この期間中の水温は, 3年間ともに低下傾向にあり, 9月下旬には23°C以上あったが, 11月末には13°C程度に低下した。

アユ仔魚のふ化後1~3日および12~14日の2期間における成長速度とその時の水温との関係を Fig. 5 に示した。成長速度を目的変数, 水温を説明変数とする単回帰分析の結果, 両期間の成長速度と水温の関係は次式のとおり有意な回帰式で表された。

$$Y_{1-3} = 0.0140 X_I + 0.211 \quad (1)$$

$$(n = 98, r^2 = 0.074, F_{1,96} = 7.72, p = 0.007)$$

$$Y_{12-14} = 0.0338 X_I - 0.162 \quad (2)$$

$$(n = 98, r^2 = 0.157, F_{1,96} = 17.9, p < 0.001)$$

ただし, Y_{1-3} , Y_{12-14} はそれぞれふ化後1~3日および12~14日の成長速度の平均値, X_I は水温を示す。回帰係数の符号は(1)式, (2)式ともに正であり, 水温が高くなるほど成長速度が高くなることを示した。しかし, データの変動のうち回帰式で説明することのできる割合を示す決定係数は, (1)式では0.074, (2)式では0.157と, ともに小さかった。

動物プランクトン密度と成長速度との関係 動物プランクトン密度とアユの成長速度の変化を Fig. 6 に示した。アユの成長速度は, カイアシ類のノープリウス期幼生よりも大型動物プランクトンと類似した変動傾向を示した (Fig. 6)。特に, 2008年の10月中~下旬, 2009年の11月上~中旬および2010年の10月中旬から11月上旬にみられたアユの成長速度の大きな低下は, 大型動物プランクトン密度が低下した時期といずれも一致していた (Fig. 6)。

ふ化後12~20日の仔魚を対象として調べた成長速度とその時の動物プランクトン密度との関係を Fig. 7 に示した。成長速度を目的変数, ノープリウス期幼生密度または大型動物プランクトン密度を説明変数とした単回帰分析の結果, 両者の関係は次式のとおりともに有意な回帰式で表された。

Fig. 3 Back-calculated daily growth rates of larval and juvenile ayu hatched in late September, early October and mid-October for 2008 (×), 2009 (■), and 2010 (○) year classes. Mean $\pm$ SD shown for each date where at least 5 individual data were available.

Table 2 Comparison of 10-day mean growth rates of the larval and juvenile ayu among 2008–2010 year classes in three hatch date groups

Hatch date group	Period	Growth rate (mm/day)*			ANOVA		
		2008	2009	2010	df	F	p
Late Sep.	(n)	7	6	5			
	Late Sep.	0.562 $\pm$ 0.070	0.531 $\pm$ 0.086	0.558 $\pm$ 0.070	2, 9.41	0.254	0.781
	Early Oct.	0.607 $\pm$ 0.065	0.608 $\pm$ 0.053	0.643 $\pm$ 0.094	2, 8.73	0.294	0.753
	Mid-Oct.	0.583 $\pm$ 0.040	0.636 $\pm$ 0.077	0.638 $\pm$ 0.058	2, 8.27	2.13	0.179
	Late Oct.	0.468 $\pm$ 0.085 ^a	0.623 $\pm$ 0.105 ^b	0.459 $\pm$ 0.110 ^{ab}	2, 8.93	4.50	0.044
	Early Nov.	0.455 $\pm$ 0.047	0.556 $\pm$ 0.132	0.426 $\pm$ 0.088	2, 7.52	1.82	0.226
	Mid-Nov.	0.440 $\pm$ 0.097	0.562 $\pm$ 0.103	0.448 $\pm$ 0.072	2, 9.83	2.73	0.114
Early Oct.	(n)	15	12	17			
	Early Oct.	0.557 $\pm$ 0.055	0.518 $\pm$ 0.047	0.539 $\pm$ 0.053	2, 26.5	1.95	0.163
	Mid-Oct.	0.585 $\pm$ 0.056	0.552 $\pm$ 0.034	0.562 $\pm$ 0.047	2, 26.9	1.79	0.187
	Late Oct.	0.477 $\pm$ 0.066 ^a	0.519 $\pm$ 0.043 ^a	0.387 $\pm$ 0.070 ^b	2, 27.2	19.4	<0.001
	Early Nov.	0.512 $\pm$ 0.052 ^a	0.456 $\pm$ 0.058 ^b	0.333 $\pm$ 0.051 ^c	2, 25.3	48.9	<0.001
	Mid-Nov.	0.473 $\pm$ 0.047 ^a	0.413 $\pm$ 0.040 ^b	0.363 $\pm$ 0.040 ^c	2, 25.9	24.4	<0.001
	Late Nov.	0.399 $\pm$ 0.069 ^a	0.309 $\pm$ 0.053 ^b	0.375 $\pm$ 0.061 ^a	2, 26.6	8.41	0.001
Mid-Oct.	(n)	6	6	6			
	Mid-Oct.	0.565 $\pm$ 0.046	0.492 $\pm$ 0.042	0.518 $\pm$ 0.027	2, 9.42	3.89	0.059
	Late Oct.	0.484 $\pm$ 0.041 ^a	0.536 $\pm$ 0.024 ^a	0.381 $\pm$ 0.049 ^b	2, 9.11	22.7	<0.001
	Early Nov.	0.449 $\pm$ 0.050	0.401 $\pm$ 0.065	0.387 $\pm$ 0.030	2, 9.00	3.20	0.089
	Mid-Nov.	0.457 $\pm$ 0.025 ^a	0.443 $\pm$ 0.063 ^{ab}	0.401 $\pm$ 0.023 ^b	2, 9.25	7.63	0.011
	Late Nov.	0.394 $\pm$ 0.040	0.361 $\pm$ 0.044	0.382 $\pm$ 0.034	2, 9.87	0.851	0.456

* Values indicate the mean $\pm$ standard deviation. Values with different letters are significantly different by Steel–Dwass multiple comparison ($p < 0.05$).

$$Y_{12-20} = 0.00259 X_2 + 0.479 \quad (3)$$

$$(n = 56, r^2 = 0.071, F_{1,54} = 4.13, p = 0.047)$$

$$Y_{12-20} = 0.00929 X_3 + 0.226 \quad (4)$$

$$(n = 56, r^2 = 0.536, F_{1,54} = 62.4, p < 0.001)$$

ただし、 Y_{12-20} はふ化後 12～20 日の仔魚における 3 日間の成長速度の平均値、 X_2 、 X_3 はそれぞれノープリ

Fig. 4 Changes in surface water temperature in Lake Biwa from late September to November in 2008 (×), 2009 (■), and 2010 (○).

Fig. 5 Relationships between daily growth rates and surface water temperature in Lake Biwa for larval ayu 1–3 days (□) and 12–14 days (●) after hatching.

Fig. 6 Back-calculated daily growth rates of larval and juvenile ayu that hatched in late September (◆), early October (△) and mid-October (×) and zooplankton density of nauplii of copepods (□) and copepods (copepodid, adult) plus cladocerans (●).

ウス期幼生密度および大型動物プランクトン密度を示す。回帰係数の符号は(3)式, (4)式ともに正であり, ノープリウス期幼生および大型動物プランクトン密度が高くなるほど仔魚の成長速度が高くなることを示した。両式の決定係数を比較すると, (3)式 (0.071) に比べて(4)式 (0.536) の方が大きかった。

産卵数 主要な産卵場と人工河川におけるアユの産卵数を Fig. 8 に示した。産卵数の総数は3年間では2010年が最も多く, 2009年が最も少なかった。後述するように, 解禁当初の漁獲魚が由来する9月末までの産卵数をみると, 最も多い2008年 (173億粒) は, 最も少ない2009年の2.0倍 (87億粒) であった。さらに, 10

月の産卵数をみると, 最も多い2010年 (137億粒) は, 最も少ない2008年 (15億粒) の8.9倍であった。

漁獲量および漁獲サイズとふ化日の組成 2008～2010年における解禁日から10日間のエリ1統当たりアユの漁獲量を Fig. 9 に示した。漁獲量は2009年 (375 kg/統) が最も多く, 最も少なかった2010年はその約5割 (180 kg/統) であった。アユの漁獲サイズは3年間ともに体長29 mm以上の個体に限定されていた (Table 3)。漁獲アユの平均体長には3年間のそれぞれ間に有意な差が認められ, 2009年が大きく2010年が小さかった (Table 3)。2008年と2009年の漁獲アユのふ化日組成は, とともにそのほぼすべてが10月上旬

Fig. 7 Relationships between daily growth rates and zooplankton density of nauplii of copepods (×) and copepods (copepodid, adult) plus cladocerans (●).

Fig. 8 Spawned eggs of ayu in the main spawning grounds in rivers and the artificial spawning channels during late August to September (□) and October (■).

Fig. 9 Catch of ayu by a set net during the first 10 days of the fishing season in 2008 to 2010.

以前に生まれており、9月生まれが7割以上を占めた (Fig. 10)。

アユの漁獲量と産卵数や仔稚魚の成長の年変動を比較すると、漁期当初のアユの漁獲量は前述のとおり多い順から2009年、2008年、2010年であったが (Fig. 9)、9月末までの産卵数は多い順から2008年、2010年、

Table 3 Standard length and body weight of ayu caught by the set net during the first 10 days of the fishing season in 2008 to 2010

Year class	No. of fish examined	Standard length (mm)		Body weight (g)
		Range	Mean $\pm$ SD*	Mean $\pm$ SD
2008	550	31.9–54.6	40.3 $\pm$ 3.55 ^a	0.49 $\pm$ 0.19
2009	650	31.0–57.9	41.4 $\pm$ 4.94 ^b	0.55 $\pm$ 0.28
2010	350	29.3–59.5	38.4 $\pm$ 5.06 ^c	0.48 $\pm$ 0.32

* Values with different letters are significantly different by Steel–Dwass multiple comparison ($p < 0.01$).

Fig. 10 Hatch-date compositions of ayu caught by a set net during the first 10 days of the fishing seasons in 2008 and 2009.

2009年となっており (Fig. 8), それらの順序は一致しなかった。一方、漁獲アユの7割以上を占めた9月下旬生まれのアユのふ化から12月までの平均成長速度と漁獲アユの平均体長は、ともに大きい順から2009年、2008年、2010年であり (Fig. 2, Table 3), 漁獲量の多い順と一致した。

考 察

アユ仔稚魚の成長と環境要因との関係 本研究では、アユ漁が始まる12月までのアユ仔稚魚の成長速度の変動を把握し、それに影響を与える要因を分析した。

水温は、魚類の代謝速度に影響を与え、一定の範囲内では高水温のほうが成長は促進される。¹⁷⁾ アユの成長と水温の関係については、種苗生産過程においてふ化時の水温と成長速度の間に正の相関関係が認められている。¹⁸⁾ 海域においては、海水温が高い年の方がアユの成長量は大きいという情報もある。⁸⁾ 琵琶湖においても、2月から4月のアユの成長量が厳冬年には暖冬年より小さいことから、成長に対する水温低下の影響が指摘されている。⁶⁾

本研究では、ふ化直後の内部栄養に依存する前期仔魚期と外部栄養に依存する後期仔魚期について、それぞれ成長速度と水温との関係を検討した (Fig. 5)。この結果、どちらの発育段階においても成長速度の変動は水温

に対して正の回帰直線で表された。このことから、データとして扱った 25℃ 以下の範囲においては、水温はアユの成長に対して促進的に作用していると考えられる。ただし、水温に対する成長速度のばらつきは大きく (Fig. 5), 二つの回帰直線の決定係数は (1) 式では 0.074, (2) 式では 0.157 とともに小さかった。すなわち、データとして用いた表層水温のみでは成長速度の変動は十分に説明できていないといえる。この原因の一つには、アユ仔魚は琵琶湖の表水層から水温躍層にかけて分布するため、¹⁹⁾ 実際にはより幅広い水温を経験しており、これが成長速度のばらつきにつながった可能性がある。もう一つには、特に摂餌を開始した後期仔魚期においては、後述するように餌の量やアユ自身の生息密度など水温以外の要因の影響を受けているためと考えられる。

餌の質や量は、魚類の成長に関わる要因の一つである。¹⁷⁾ 海域のアユ仔魚は、主にカイアシ類を摂餌するが、その主体は発育に伴いノープリウス期幼生からコペポディド期以降の幼生や成体へと移行する。²⁰⁾ 和歌山県沿岸海域においては、11 月のノープリウス期幼生、12 月のコペポディド期以降のカイアシ類の密度の変動が、それぞれアユの成長に大きく影響することが明らかにされている。²¹⁾ 琵琶湖では、3 月以降の幼魚期から成魚期のアユの成長に対してプランクトン量が促進的に作用することが知られているが、⁵⁾ 仔稚魚期の成長に対するプランクトン量の影響は不明であった。

2008~2010 年において、アユの成長速度の変動は、動物プランクトン密度の変動と同調しており、特に、2008 年の 10 月中~下旬、2009 年の 11 月上~中旬および 2010 年の 10 月中旬~11 月上旬にみられた成長速度の大きな低下は、大型動物プランクトン密度が低下した時期と一致した (Fig. 6)。なお、アユの成長速度と水温との間には正の相関関係が認められ (Fig. 5), 琵琶湖の水温は 9 月下旬から 11 月下旬までの期間、低下傾向にあったことから (Fig. 4), Fig. 6 に示した成長速度の低下には水温の影響も含まれていると考えられる。しかし、後期仔魚期に限定して仔魚の成長速度とその時の動物プランクトン密度の関係を調べた結果、成長速度の変動はノープリウス期幼生密度、大型動物プランクトン密度のそれぞれに対して正の回帰直線で表された (Fig. 7)。このことは、水温のみならず、動物プランクトン密度もアユ仔稚魚の成長に対して促進的に作用していることを示唆する。

Fig. 7 に示した二つの回帰直線の決定係数を比較すると、ノープリウス期幼生との関係を示した (3) 式では 0.071 と小さく、大型動物プランクトンとの関係を示した (4) 式では 0.536 とこれに比べて大きかった。すなわち、(4) 式の方がアユ仔魚の成長の変動についてより多くの部分を説明しているといえる。琵琶湖におけるアユ

仔魚の食性は、全長 15 mm まではノープリウス期幼生の占める割合が高いが、これ以降はヤマトヒゲナガケンミジンコ *Eodiaptomus japonicus* やオナガミジンコ *Diaphanosoma brachyurum* などの大型動物プランクトンが主体となる。^{22,23)} 解析対象としたふ化後 12~20 日の仔魚は、餌を大型動物プランクトンに移行させた頃と推測されることから、このことが両式の決定係数の違いとして現れたと考えられる。

以上のことから、琵琶湖のアユでは、仔稚魚期の成長に対して主に大型動物プランクトンの密度が制限要因となっており、その変動が本種の成長に影響していると考えられる。琵琶湖における動物プランクトンの生産量は秋には減少傾向にあるが、それは水温の低下や日射量の減少に伴う基礎生産量の減少がその主な原因と考えられている。²⁴⁾ 水温は、アユの成長に直接作用するだけでなく、動物プランクトンの生産量を介して間接的にも関与していると考えられる。

なお、本研究では、プランクトン試料と成長解析に供したアユ標本の採集地点との間に 20 km 以上の距離があること (Fig. 1), アユが採集されるまでの移動経路が明らかでないことを考えると、観測したプランクトン密度が標本としたアユに対する餌の量を表すという保証はない。しかし、琵琶湖北湖全域における動物プランクトンの水平分布を調べた調査によると、その密度は水域内の地点間では差があるが、北湖全域のスケールでみたときには水域間で差は認められなかったという。²⁵⁾ 一方、遊泳力が発達する前のアユ仔魚は湖流によって受動的に分散することから、¹⁹⁾ 採集されるまでには広範囲の移動を経験していると推測される。したがって、本研究で観測したプランクトン密度の変動は、相対的にはアユの餌の量を反映するとみて差し支えないと考えられる。

魚類の生息密度は、成長に対して抑制的に働く。¹⁷⁾ 幼魚期以降の琵琶湖のアユ⁵⁾においても、河川生活期のアユ^{26,27)}においても、それらのサイズと生息密度の間には負の相関関係が認められている。仔魚期のアユの成長に対する生息密度の影響は不明であるが、アユ仔魚では発育段階ごとに餌やすみ場所が類似しているため、^{19,20)} 同時期生まれのアユほど生息密度の影響が餌の利用を介して成長に現れやすいと考えられる。

アユの産卵数は 2008~2010 年の 3 年間に大きく変動しており、これを時期別にみると 9 月末までの産卵数は 2008 年が 2009 年の 2.0 倍、10 月の産卵数では 2010 年が 2008 年の 8.9 倍であった (Fig. 8)。このことからアユ仔魚の生息密度も年によって異なっており、この 3 年間では 10 月の産卵に由来するアユ仔魚においてその差が特に大きかったと推測される。そこで、10 月中旬生まれのアユの平均成長速度に着目すると、2008 年が最も高く、2010 年が最も低かった (Fig. 2)。この順序

は10月の産卵数の少ない順 (Fig. 8) と一致した。両者の関係を明らかにするにはさらなるデータの蓄積を必要とするが、この現象はアユの仔稚魚期の成長に対して本種自身の生息密度が抑制的に働いていることを示唆する。一方、2009年をみると、10月中旬以降の動物プランクトン密度は2008年より高かったが (Fig. 6)、10月中旬生まれのアユの平均成長速度は2008年より低かった (Fig. 2)。先述したように、動物プランクトン密度はアユの成長に対して促進的に作用すると考えられるが、10月中旬生まれのアユについては3年間の生息密度の差が著しかったために、この影響のほうが強く現れたのだらう。

琵琶湖においては、アユ仔稚魚はイサザ幼魚 *Gymnogobius isaza* と餌を介した競争関係にあることが指摘されている。²⁸⁾ すなわち、イサザの資源量が多い場合にはアユの成長に負の影響を与えることが想定される。2008～2010年のイサザの漁獲量は3～19トン¹⁾の範囲にあった (2010年の漁獲量は農林水産省ホームページ: <http://www.e-stat.go.jp/SG1/estat/List.do?lid=000001087405>, 2012年3月13日公表)。これは、Miura²⁸⁾がアユとの関係を解析した1916～1938年のイサザ漁獲量51～325トンと比較して著しく少ない。すなわち、本研究を実施した2008～2010年にはイサザの資源水準は低かったため、アユの成長に対するイサザの影響は極めて小さいと推測される。

ところで、ふ化から採集時までの平均成長速度を3年間で比較した結果 (Fig. 2) と、旬ごとの成長速度の平均値を3年間で比較した結果 (Table 2) は、その傾向が必ずしも一致しなかった。例えば、10月中旬生まれのアユでは、平均成長速度は3年間のそれぞれの間で有意に異なったが、旬ごとの成長速度の平均値をみると2008年と2009年の間にはどの期間においても3年間で有意な差はみられていない。このことは、平均成長速度の年による違いは、わずかな成長差がふ化から採集時まで累積して現れた結果である可能性を示す。しかし、成長速度を調べた標本数が少ないために生じた偏りである可能性も考えられ、この点についてはさらなる検討が必要である。

以上のように、本研究では、アユ仔稚魚の成長速度の変動と水温、動物プランクトン密度およびアユ自身の生息密度との関係を個別に検討した。この結果、成長速度と水温および動物プランクトン密度との間には正の、アユ自身の生息密度との間には負の関係がそれぞれ見出され、これらの要因がアユの成長に影響を与えていることが示唆された。各要因のアユの成長に対する影響の大きさは不明であるが、水温やアユの生息密度は餌環境 (動物プランクトン密度) にも影響することを考慮すれば、おそらくこれらが複合的に作用しており、これらの影響

の大きさは動的であろうと推察される。これら以外にも、台風の影響により琵琶湖に発生した強い濁りが、アユの成長に一時的な停滞を引き起こすことが知られている。²⁹⁾ したがって、年によってはアユの成長に対する濁りの影響も検討する必要がある。

成長速度の変動と漁獲量との関係 エリ漁では、2月末まで網目の大きさが8 mm以上に制限されているため、漁獲アユのサイズは体長29 mm以上の個体に限定されていた (Table 3)。また、2008年と2009年の漁期当初の漁獲アユのふ化時期は、9月を主体として10月上旬までの個体で構成されていた (Fig. 10)。漁期当初の漁獲アユが早生まれの個体に限られることは、先行研究と共通した現象であり、²⁾ ふ化日のデータを得ていない2010年の漁獲アユについても前2年と同様であったと推測される。卵のふ化日数¹⁵⁾を考慮すれば、漁期当初の漁獲アユの大部分は9月の産卵に由来すると判断される。すなわち、漁期当初の漁獲アユは、そのサイズやふ化時期が大型で早生まれの個体を選択されている。このことから、エリ漁の漁期当初の漁獲状況は、その年のアユの生息尾数のみならず、成長やふ化時期の変動にも影響を受けると予想される。

2008～2010年の3年間について、9月末までの産卵数と漁期当初の漁獲量をそれぞれの順序で比較すると、それは一致しなかった (Fig. 8, 9)。一方、この3年間の9月下旬生まれのアユの平均成長速度の順序は、漁獲アユの平均体長 (Table 3) および漁獲量 (Fig. 9) のそれらと一致した。すなわち、9月下旬生まれのアユの平均成長速度が高かった2009年は、漁獲アユの平均体長が大きく、漁獲量も多かった。これらのことから、漁期当初に漁獲魚の7割以上を占める9月下旬生まれのアユの成長速度の変動が、漁獲サイズと漁獲量に反映することが示唆された。漁獲サイズの違いは漁獲量に直接影響を及ぼすが、2009年と2010年の平均体重の差 (1.1倍) は (Table 3)、両年の漁獲量の差 (2.1倍) を説明するには不十分である。成長の速さはより多くの仔稚魚の漁獲加入時期を早めることで、漁期当初の漁獲量を増加させたと考えられる。

アユの成長速度の変動と漁獲量の関係を明らかにするには、この3年間のみのデータでは不十分であり、更にデータを蓄積したうえで、他の要因も含めて検討することが必要である。また、カタクチイワシ *Engraulis japonicus* では、仔魚期の成長の速さは、被食のリスクを下げることで生残率を高めることが確認されている。³⁰⁾ 漁獲加入までの生残率の向上は、漁獲量の増加につながると考えられることから、琵琶湖のアユにおいても同様のメカニズムが存在するか確認する必要がある。

以上のように、アユ仔稚魚の成長速度の年変動が、漁期当初の漁獲量に影響することが示唆された。このこと

が確認されれば、アユ仔稚魚の成長に関わる要因、すなわち水温、動物プランクトン量およびアユの時期別産卵数のモニタリングにより、漁期当初の漁況予測手法が開発できる可能性がある。このためにはこれらのデータの蓄積が必要である。また、本研究では、3年間同じ一つの定点で標本を採集しており、仔稚魚の成長に地域差があることを検討していない。この点からもより精度の高い漁況予測手法の開発を目指して調査を進める必要がある。

謝 辞

アユ仔稚魚の標本採集には、近江八幡漁協の川田義光氏にお世話になった。アユの漁獲標本の収集には、西浅井漁協、百瀬漁協、志賀町漁協、守山漁協および能登川漁協にご協力いただいた。水温、プランクトン密度、アユ産卵数のデータ収集には、滋賀県水産試験場の多くの職員にご協力いただいた。アユ産卵用人工河川における流下仔魚数のデータは財団法人滋賀県水産振興協会から、アユの漁獲量データは滋賀県漁業協同組合連合会からそれぞれ提供していただいた。本研究を進めるに当たり、京都大学フィールド科学教育研究センターの田川正朋博士ならびに独立行政法人水産総合研究センター中央水産研究所の北村章二郎長（当時）には、有益な助言と励ましをいただいた。また、本稿をまとめるに当たり、匿名の2名の審査員には丁寧に査読をしていただき数多くの助言をいただいた。以上の方々に厚くお礼申し上げる。なお、本研究の一部は、独立行政法人水産総合研究センター中央水産研究所の委託研究「遺伝的環境ストレス指標による地域資源の健康度診断法の開発」により行われた。

文 献

- 1) 近畿農政局滋賀農政事務所. 平成21年次滋賀農林水産統計年報 2011; 149-156.
- 2) 田中秀具. 琵琶湖産アユのふ化時期からみた漁期・漁法別特徴. 滋賀水試研報 2003; **50**: 1-17.
- 3) 田中秀具. 琵琶湖産アユのふ化時期と成長・発育. 滋賀水試研報 2003; **50**: 19-33.
- 4) 田中秀具. 琵琶湖におけるアユ仔稚魚の分布と発育・成長. 海洋と生物 2009; **31**: 401-410.
- 5) 酒井明久. 琵琶湖産アユにおける漁獲サイズの変動要因. 水産増殖 2011; **59**: 299-306.
- 6) 西森克浩, 岸田 達, 松田裕之. 琵琶湖産アユの漁況予測. 日本誌 1992; **58**: 653-657.
- 7) Tsukamoto K, Kajihara T. Age determination of ayu with otolith. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1987; **53**: 1985-1997.
- 8) 荒山和則. 茨城県沿岸域におけるアユ仔稚魚の成長相違要因. 海洋と生物 2009; **31**: 495-500.
- 9) Campana SE. How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1990; **47**: 2219-2227.
- 10) 坂野博之, 内田和男. 異なる給餌と水温条件が汽水環境下で飼育したアユふ化仔魚の成長に与える影響. 日本誌 2011; **77**: 237-239.
- 11) 酒井明久, 鈴木隆夫, 田中秀具, 上野世司, 金辻宏明, 上垣雅史, 澤田宣雄. 資料 コアユ資源予測調査データ (平成20年度). 滋賀水試研報 2010; **53**: 115-128.
- 12) 酒井明久, 西森克浩, 井戸本純一, 太田豊三, 上野世司, 金辻宏明, 上垣雅史, 遠藤 誠. 資料 コアユ資源予測調査データ (平成21年度). 滋賀水試研報 2011; **54**: 177-190.
- 13) 酒井明久, 田中秀具, 西森克浩, 上野世司, 金辻宏明, 上垣雅史, 氏家宗二. 資料 コアユ資源予測調査データ (平成22年度). 滋賀水試研報 2011; **54**: 191-205.
- 14) 水谷英志, 田沢 茂, 大野喜弘. アユの産卵から流下仔魚までの生残率について. 滋賀水試研報 1973; **25**: 26-30.
- 15) 辻村明夫, 谷口順彦. 生殖形質にみられた湖産および海産アユ間の遺伝的差異. 日本誌 1995; **61**: 165-169.
- 16) 青木繁伸. 検定と推定. 「Rによる統計解析」. オーム社, 東京. 2009; 117-138.
- 17) 落合 明. 成長. 「改訂増補魚類生理」(川本信之編). 恒星社厚生閣, 東京. 1977; 216-244.
- 18) Takizawa K, Takami T, Ohashi H, Murata S. On the assessment of biomass production of intensively raised larval and juvenile ayu *Plecoglossus altivelis*. *Fish. Sci.* 1999; **65**: 503-506.
- 19) 田中秀具, 片岡佳孝, 井出充彦, 太田滋規, 氏家宗二, 酒井明久. 琵琶湖産アユの仔稚魚期における分布. 滋賀水試研報 2002; **49**: 1-16.
- 20) 八木佑太, 美藤千穂, 舟越 徹, 木下 泉, 高橋勇夫. 土佐湾沿岸域におけるアユ仔魚の分布および食性. 日本誌 2006; **72**: 1057-1067.
- 21) 原田慈雄, 高橋芳明, 藤井久之. 和歌山県日高川における近年のアユ資源変動メカニズム. 海洋と生物 2009; **31**: 508-514.
- 22) 大前信輔, 太田豊三, 酒井明久. 姉川河口沖で採取されたヒウオの消化管内容物組成. 平成21年度滋賀水試事業報告 2011: 62.
- 23) 東 幹夫. びわ湖におけるアユの生活史—発育段階研究の試み—. 生理生態 1964; **12**: 55-71.
- 24) Yoshida T, Kagami M, Gurung T. B, Urabe J. Seasonal succession of zooplankton in north basin of Lake Biwa. *Aqua. Ecol.* 2001; **35**: 19-29.
- 25) 成田哲也. 第4章甲殻類プランクトンの水平分布. 平成9年度琵琶湖研究所委託研究報告書沖合生態系の異変に伴う食物連鎖構造の解析, 琵琶湖研究所 1998.
- 26) 中村智幸, 糟谷浩一. 栃木県那珂川における両側回遊型アユの遡上日と遡上群数の予測. 日本誌 2004; **70**: 288-296.
- 27) 森 直也, 野上泰宏, 本間智晴, 富田政勝. 新潟県海川におけるアユの個体群密度と成長の関係. 新潟県水試研報 2008; **32**: 1-6.
- 28) Miura T. Competitive influence of isaza, *Chaenogobius isaza*, on ayu, *Plecoglossus altivelis*, in Lake Biwa. *Res. Popul. Ecol.* 1966; **8**: 37-50.
- 29) 片岡佳孝, 西森克浩. 2004年生まれのアユの耳石に認められた成長遅滞. 平成16年度滋賀水試事業報告 2005: 36.
- 30) Takasuka A, Aoki I, Mitani I. Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2003; **252**: 223-238.