

琵琶湖産アユの成長、冬季の減耗、遡上回遊の年変動

酒井明久

Annual changes in growth, overwintering mortality and ascending migration of ayu *Plecoglossus altivelis altivelis* in Lake Biwa

Akihisa Sakai

キーワード：アユ、成長、冬の減耗、遡上回遊、耳石

第1章 緒言

本研究の背景 琵琶湖のアユ *Plecoglossus altivelis altivelis* 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る重要な水産資源である。本種は11月下旬から翌年8月中旬までの漁期中に、えり（小型定置網）、やな、刺網など多様な漁法で漁獲される（図1-1）。

琵琶湖産アユを利用する漁業者、養殖業者および水産加工業者などの事業者にとって、本種資源量に関する毎年の水準や9ヵ月に及ぶ漁期中の変化の情報は極めて重要である。また、本種の成長の変動は各漁法の漁況を左右するとともに、これに伴う漁獲サイズの変動は流通価格にも影響する。このため、本種の成長変動に関する情報も重要である。さらに、琵琶湖から河川へ遡上したアユは、やな漁の漁獲対象となるほか、遊漁の対象としても利用されるため、毎年の遡上時期や遡上量の変動に関する情報は、や

な漁を操業する漁業者、釣り漁場を運営する漁業協同組合および遊漁者にとって関心が高い。したがって、琵琶湖産アユの成長、生残および河川への遡上回遊の変動について、その特徴を明らかにすることは、本種資源の合理的な利用のために有意義である。

本研究の構成 上記のような琵琶湖産アユの産業利用をめぐる背景のもと、著者は共同研究者とともに、アユの漁況に影響を与える本種の成長、冬の減耗および河川への遡上回遊について、季節的あるいは経年的な変動の特徴を調査し、これらの結果を6報の論文¹⁻⁶⁾として報告した。本報は、これらの既出論文について、一部、解析方法などを見直したうえで集約したもので、構成は次のとおりである。

第2章では、アユの成長履歴解析のツールとして利用される耳石について、その大きさと標準体長との関係を明らかにした。さらに、アユの耳石サイズには、“成長効果”と呼ばれる成長が遅い個体のほう

漁法	11月	12月	1月	2月	3月	4月	5月	6月	7月	8月	9月	10月
えり(小型定置網)	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■		
刺網			■	■	■	■	■	■	■	■		
あゆ沖びき網				■								
やな					■	■	■	■	■	■		
追さで網					■	■	■	■	■			
あゆ沖すくい網									■	■		

図1-1 琵琶湖漁業におけるアユを対象とする漁法の主な操業期間。8月21日から11月20日は滋賀県漁業調整規則によるアユの採捕禁止期間。

が相対的に大きな耳石をもつ現象が存在することを確認し、耳石を利用した成長履歴解析を行うときの留意点を示した。

第3章では、本種の仔稚魚期を対象に耳石を利用した成長履歴解析を行い、成長速度（1日当たりの成長量）の変動と環境要因との関係を検討した。この結果、餌となる動物プランクトン密度および水温の変動が、仔稚魚の成長速度に影響を与えていることを明らかにした。さらに、この仔稚魚期の成長速度の年変動が、漁期当初のえり漁の漁獲状況に影響を与えている可能性を指摘した。

なお、この課題についての既出論文³⁾では、アユの成長履歴解析を耳石径と体長との関係がアロメトリー式に近似できることを前提に行った。しかし、後に両者の関係がアロメトリー式と一次式の複合式に当てはまるという新たな知見⁶⁾（本報では第2章に掲載）が見いだされたため、これをもとにした成長履歴の再解析を行った。このとき、個体ごとに設定する耳石径と体長との関係式の係数は、前報³⁾では連立方程式を解いて求めたが、本報ではMS-Excelのソルバーにより探索的に求める方法に見直しを行った。この結果、各個体の成長速度の履歴は、前報と本報との算出値に若干の差異が生じたものの、これらを集計・解析して得た結果については同様の結論が得られた。

第4章では、琵琶湖沿岸で操業されるえり漁において、漁期当初のアユの漁獲量に地域的な偏りがみられることに注目し、アユ仔稚魚の体長組成や成長過程について地域的な特徴を調べた。この結果、漁獲量が異なる水域間では、アユの体長組成における漁獲対象サイズ（体長30 mm以上）の個体の比率や、ふ化後1ヵ月以降の成長履歴に差が認められることを明らかにした。なお、この課題における成長履歴解析についても、第3章と同じ理由で既出論文⁴⁾の解析方法を見直し、再解析を行った結果、同じ結論を得た。

第5章では、えり漁におけるアユの漁獲サイズの間月変化およびその年変動の傾向を整理し、これに関わる要因を検討した。この結果、アユの漁獲サイズの変動には、アユ自身の生息密度や餌となるプランクトン量がアユの成長の変動を介して関わっていることを明らかにした。

第6章では、2006年冬に生じたアユ資源の著しい減耗に着目し、この年を含む10年間の冬の間の個体数変動や栄養状態、水温およびプランクトン量を比較した。この結果、2006年冬のアユ資源の減耗要因は、低温ストレスと栄養状態の悪化である可能性を指摘した。

第7章では、琵琶湖から河川への遡上回遊の年変動に注目し、遡上開始日と遡上尾数を予測する手法を検討した。この結果、安曇川に遡上するアユの遡上開始日または遡上尾数を、3月に得られるえり漁のアユCPUEと平均体長、プランクトン量および湖水水温の情報を用いて、概ね予測できることを示した。

第8章では、第2章から第7章までの結果を総括して総合的な考察を行い、残された課題を整理した。

文 献

- 1) 酒井明久（2010）：琵琶湖産アユにおける河川への遡上開始日と遡上尾数の予測．日本水産学会誌, **76**, 670–677.
- 2) 酒井明久（2011）：琵琶湖産アユにおける漁獲サイズの変動要因．水産増殖, **59**, 299–306.
- 3) 酒井明久・矢田 崇・井口恵一朗（2012）：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．日本水産学会誌, **78**, 885–894.
- 4) 酒井明久・矢田 崇・井口恵一朗（2013）：琵琶湖におけるアユ仔稚魚の体長組成および成長履歴の地域差．水産増殖, **61**, 253–259.
- 5) 酒井明久・白杵崇広・片岡佳孝（2015）：琵琶湖におけるアユ資源の冬季減耗と環境要因．日本水産学会誌, **81**, 667–673.
- 6) 酒井明久（2018）：琵琶湖産アユの耳石径と体長との関係に及ぼす成長速度の影響．水産増殖, **66**, 133–135.

第2章 耳石による成長履歴解析の留意点 — 耳石径と体長との関係に及ぼす成長速度の影響 —

魚類の成長履歴解析は、被食や飢餓などにより引き起こされる資源変動機構の解明、あるいは漁況予測などを目的に、様々な魚種で適用されている。例えば、カタクチイワシ *Engraulis japonicus* では、成長速度の低い仔魚は同種幼魚やウルメイワシ *Etrumeus teres* など小型浮魚類からの被食を受けやすく、^{1,2)} 結果として成長速度の高い仔魚の方が生き残りやすいことが明らかとなっている。³⁾ また、琵琶湖のアユでは、仔稚魚期の成長速度が高い年あるいは成長速度が高い水域において、小型定置網による漁期当初の漁獲量が多くなることが示唆されている。^{4,5)} これらの研究では、成長履歴解析のツールとして体成長とともに肥大して輪紋が刻まれる耳石が利用されている。

耳石を用いて成長履歴解析を行う場合、対象とする魚類集団の耳石径と体長との関係を明らかにしたうえで、個体ごとに輪紋から求めた過去の耳石径をもとにその時点の体長が逆算推定される。しかし、耳石径と体長との関係には、成長が遅い個体のほうが同じ体長の成長がはやい個体より大きな耳石をもつという“成長効果 (growth effect)”と呼ばれる現象がある⁶⁾。この現象は、カタクチイワシおよびマイワシ *Sardinops melanostictus*、⁷⁾ キンギョ、⁸⁾ ニゴロブナ *Carassius buergeri grandoculis*⁹⁾ など、多くの魚種で確認されている。

成長効果を含む耳石径-体長関係をもとに体長を逆算推定すると誤差が生じるため、これを考慮した複数の解析手法が開発されている。すなわち、個体間の差がわずかであるふ化時の耳石径と体長を“Biological intercept”として設定し、これに向かって体長を逆算推定する Biological intercept 法、⁶⁾ これに時間経過に伴う成長率の変動を組み込んだ TVG 法、¹⁰⁾ Biological intercept を設定するとともに耳石径と体長とのアロメトリー関係を踏まえた Modified Fry 法、¹¹⁾ 体成長が停滞している期間も耳石サイズが増大する年齢効果を組み込んだ Morita and Matsuishi の方法¹²⁾ などである。したがって、魚類の成長履歴解析を行う際は、あらかじめ対象とする集団の耳石径-体長関係を明らかにするとともに、耳石サイズにおける成長効果の有無を確認しておく必要がある。

アユの耳石径-体長関係は、アロメトリー式^{13,14)}と一次式¹⁵⁾に当てはめた報告がともにあり、両者の関係には一定の見解が得られていない。また、耳石サイズにおける成長効果の有無は検討されていない。そこで本研究は、琵琶湖産アユを対象に、耳石径-体長関係および耳石サイズにおける成長効果の有無を明らかにすることを目的とした。

材料および方法

解析に供した標本は2008年11月から翌年4月、2009年10月から翌年4月および2010年10月から12月の期間中に、琵琶湖において稚魚ネット、小型底びき網および小型定置網で採集された合計2,636個体である。これらは採集後氷蔵して持ち帰り、一部は冷凍保存後、解凍してから万能投影機またはノギスで標準体長（ただし、脊索末端が上屈していない仔魚は脊索長、以下SL）を0.1 mm単位で測定した。次に、耳石（扁平石）を摘出してスライドグラスに透明マニキュアで包埋し、耳石標本とした。各個体の日齢は、耳石標本を光学顕微鏡で400倍に拡大し、Tsukamoto and Kajihara¹⁶⁾に従い査定した。各個体の耳石径（以下OR）は、耳石核から体軸後方の最大半径を耳石日輪計測システム（ラトックシステムエンジニアリング株式会社）を用いて1 μmの単位で測定した。

OR-SL関係には次の3式を想定し、複合式では二式の接点異なる3パターンを含む合計5つのモデルに当てはめた。

$$SL = a \times OR^b \quad (\text{アロメトリー式})$$

$$SL = c \times OR + d \quad (\text{一次式})$$

$$SL = a \times OR^b, \quad SL = c \times OR + d$$

(アロメトリー式と一次式の複合式)

各モデルのパラメータ(a-d)の推定は、MS-Excel (マイクロソフト社)のソルバー機能を利用し、アロメトリー式では非線形最小二乗法により行った。なお、複合式では二式の接点がOR 350 μm、400 μm および 450 μm となるよう制約条件を付した3パターンを設けた。このとき、二式の残差平方和をそれぞれの

表2-1 アユの耳石径-体長関係を5つのモデルに当てはめたときのパラメータの推定値とAIC

モデル	パラメータ				AIC
	a	b	c	d	
アロメトリー式 * ¹	1.05	0.633			12,525
一次式 * ²			0.0901	10.7	12,028
アロメトリー式 + 一次式 (1) * ³	1.93	0.515	0.112	0.00271	11,249
アロメトリー式 + 一次式 (2) * ⁴	1.55	0.559	0.111	0.00271	10,202 * ⁶
アロメトリー式 + 一次式 (3) * ⁵	1.25	0.602	0.110	0.00271	10,662

*¹ アロメトリー式 : $SL = a \times OR^b$. ここで, SL は標準体長 (mm), OR は耳石半径 (μm)

*² 一次式 : $SL = c \times OR + d$

*³ 複合式の接点が耳石径 350 μm .

*⁴ 複合式の接点が耳石径 400 μm .

*⁵ 複合式の接点が耳石径 450 μm .

*⁶ 選択されたモデル.

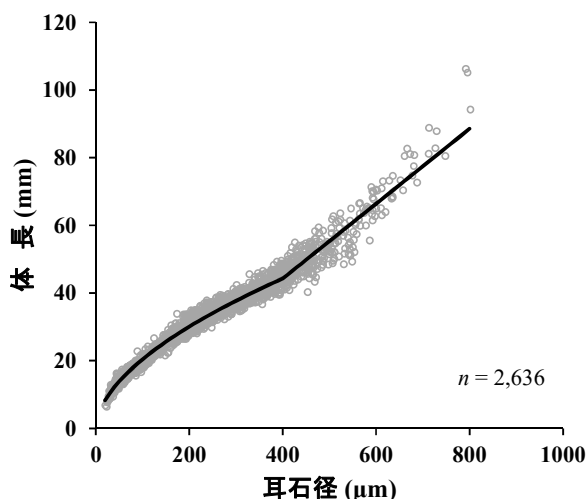


図 2-1 耳石径と体長との関係. 実線は耳石径 400 μm を接点としたアロメトリー式と一次式の複合式.

データ数で除し、その和が最小となるようにパラメータ推定を行った。各モデルへの当てはまりの良さは赤池情報量規準 (AIC) により評価した。

アユの耳石サイズにおける成長効果の有無を確認するため、次の作業を行った。各個体の成長速度の高低を評価するため、採集時とふ化時の SL の差を日齢で除して求めた平均成長速度 (mm/day、以下 MGR) を求めた。この時、ふ化時の SL は Tsukamoto and Kajihara¹⁶⁾ を参考に、一律に 5 mm とした。次に、最も当てはまりが良いと判定されたモデル (OR - SL 関係式) を用いて、個体ごとに SL に対する OR の期待値 OR' を算出し、実測値との比 (OR/OR') を相対耳石サイズ (ROS) として求めた。すなわち、 SL

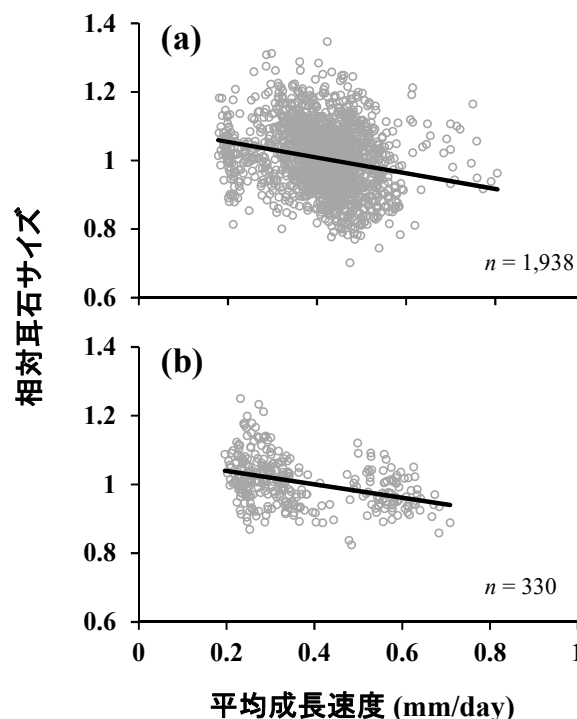


図 2-2 平均成長速度と相対耳石サイズとの関係. 耳石径 400 μm 未満 (a) と 400 μm 以上 (b). 実線は両者の関係の一次回帰式を表す.

から期待されるより大きな耳石を持つ個体は ROS が 1.0 以上の値を示す。成長効果の有無は、 ROS を目的変数、 MGR を説明変数とする単回帰分析を行うことにより判定した。ところで、アユの卵サイズは、親の体サイズ、産卵時期および産卵場の環境によって変動するため、^{17,18)} これに伴いふ化仔魚サイズも変動する。上述のとおり各個体の MGR を求める際、

ふ化時の SL を一律に 5 mm と仮定したが、実際のそれとは誤差があり、このために生じる MGR の推定誤差は日齢の小さい個体ほど相対的に大きくなる。そこで、 MGR の推定誤差の影響を小さくするため、この単回帰分析の対象は日齢 21 日以上の個体とした。

結 果

標本全体の SL と日齢の範囲は、 $6.4\sim 106.3\text{ mm}$ および $1\sim 215$ 日齢であった。

全個体の OR と SL のデータを 5 つのモデルに当てはめた結果、アロメトリー式と一次式の接点を $400\ \mu\text{m}$ とした次の複合式が最も当てはまりが良いと判定された (表 2-1、図 2-1)。

$$SL = 1.55 \times OR^{0.559} \quad (OR < 400\ \mu\text{m}, n = 2,306),$$

$$SL = 0.111 \times OR + 0.00271 \quad (OR \geq 400\ \mu\text{m}, n = 330)$$

(1)

上記の(1)式を変形し、 OR を左辺に移行すると次の(2)式が得られる。

$$OR = \exp[(\ln SL - 0.440) / 0.559] \quad (OR < 400\ \mu\text{m}),$$

$$OR = (SL - 0.00271) / 0.111 \quad (OR \geq 400\ \mu\text{m})$$

(2)

(2)式から求めた個体ごとの SL に対する OR の期待値 OR' から ROS (OR/OR') を算出した。そのうえで ROS を目的変数、 MGR を説明変数とする単回帰分析を行った結果、両者の関係は有意な次の一次回帰式で表された (図 2-2)。

$$ROS = -0.230 \times MGR + 1.10$$

($OR < 400\ \mu\text{m}, n = 1,938, P < 0.001$)

$$ROS = -0.193 \times MGR + 1.08$$

($OR \geq 400\ \mu\text{m}, n = 330, P < 0.001$)

回帰係数の符号は両式ともに負であり、成長が遅い個体ほど相対的に大きな耳石を持つことが示された。

考 察

本研究により、アユの OR - SL 関係は、 $OR\ 400\ \mu\text{m}$ 、 $SL\ 44\text{ mm}$ 付近まではアロメトリー式に、これ以降は一次式に当てはまるという新たな関係が見いだされた (表 2-1、図 2-1)。したがって、輪紋間隔から求めた過去の耳石径をもとに成長履歴解析を行うときは、この関係を利用した体長の逆算推定を行う必要があ

る。なお、二式の接点となる $SL\ 44\text{ mm}$ 程度のアユは、鰭条数が定数に達し、発育段階が稚魚期に移行した頃に相当する。¹⁹⁾ この発育段階のアユは、シラス型から成魚型へと体型が変化するとともに、群れを形成し始めるなど行動にも変化が生じる。²⁰⁾ これらの生理・生態的な変化が、代謝を通じて OR - SL 関係の変化に関連しているかもしれない。

また、アユの耳石サイズには成長効果、すなわち成長が遅い個体のほうが同じ体長の成長がはやい個体より大きな耳石をもつことが明らかとなった (図 2-2)。したがって、個体間で成長速度の比較を行うときには耳石の輪紋間隔を直接利用することは不適切であり、成長効果を考慮した逆算推定手法を用いる必要があるといえる。

アユの成長履歴を解析した先行研究では、Biological intercept 法を適用したいくつかの例^{4, 5, 21)}があるが、他の逆算推定手法は適用されていない。アユの成長履歴解析の精度を高めるには、Vigliola et al.¹¹⁾ が実施したように、複数の逆算推定手法による体長推定値と実測値とを相互に比較することを通じて、適切な逆算推定手法を選択することが必要であろう。

摘 要

1. アユの耳石径と標準体長との関係は、耳石径 $400\ \mu\text{m}$ 、標準体長 44 mm 付近まではアロメトリー式に、これ以降は一次式に当てはめられる。
2. アユの耳石サイズには、成長が遅い個体のほうが同じ体長の成長がはやい個体より大きな耳石をもつ“成長効果”が認められる。
3. 耳石を利用した成長履歴解析を行う場合には、これらを考慮した手法を用いる必要がある。

文 献

- 1) Takasuka A., I. Aoki and I. Mitani (2003) : Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **252**, 223–238.
- 2) Takasuka A., I. Aoki and Y. Oozeki (2007) : Predator-specific growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicas*. *Mar.*

- Ecol. Prog. Ser.*, **350**, 99–107.
- 3) Takasuka A., I. Aoki and I. Mitani (2004) : Three synergistic growth-related mechanisms in the short-term survival of larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **270**, 217–228.
 - 4) 酒井明久・矢田 崇・井口恵一朗 (2012) : 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. 日本水産学会誌, **78**, 885–894.
 - 5) 酒井明久・矢田 崇・井口恵一朗 (2013) : 琵琶湖におけるアユ仔稚魚の体長組成および成長履歴の地域差. 水産増殖, **61**, 253–259.
 - 6) Campana SE (1990) : How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**, 2219–2227.
 - 7) Takasuka A., Y. Oozeki, I. Aoki, R. Kimura, H. Kubota, H. Sugisaki and T. Akamine (2008) : Growth effect on the otolith and somatic size relationship in Japanese anchovy and sardine larvae. *Fisheries Science*, **74**, 308–313.
 - 8) Mugiya Y. and S. Tanaka (1992) : Otolith development, increment formation, and an uncoupling of otolith to somatic growth rates in larval and juvenile goldfish. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **58**, 845–851.
 - 9) 藤原公一・臼杵崇広・根本守仁・北田修一 (2010) : 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. 日本水産学会誌, **76**, 637–645.
 - 10) Sirois P., F. Lecomte and J. J. Dodson (1998) : An otolith-based back-calculation method to account for time-varying growth rate in rainbow smelt (*Osmerus mordax*) larvae. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **55**, 2662–2671.
 - 11) Vigliola L., M. Harmelin-Vivien and M. G. Meekan (2000) : Comparison of techniques of back-calculation of growth and settlement marks from the otoliths of three species of *Diplodus* from the Mediterranean Sea. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **57**, 1291–1299.
 - 12) Morita K. and T. Matsuishi (2001) : A new model of growth back-calculation incorporating age effect based on otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **58**, 1805–1811.
 - 13) 荒山和則 (2009) : 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, **31**, 495–500.
 - 14) 間野静雄・淀 太我・石崎大介・吉岡 基 (2014) : 長良川におけるアユの由来別の成長特性. 水産増殖, **62**, 89–97.
 - 15) 梅澤彰馬・塚本勝巳 (1990) : 耳石微細構造による湖産・海産アユの判別法. 日本水産学会誌, **56**, 1919–1926.
 - 16) Tsukamoto K. and T. Kajihara (1987) : Age determination of ayu with otolith. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **53**, 1985–1997.
 - 17) Iguchi K. and M. Yamaguchi (1994) : Adaptive significance of inter- and intrapopulational egg size variation in ayu *Plecoglossus altivelis* (Osmeridae). *Copeia*, **1994**, 184–190.
 - 18) Iguchi K. and M. Kuwahara (1999) : Egg size variation in landlocked ayu from Lake Biwa system. *Fisheries Science*, **65**, 790–791.
 - 19) 田中秀具 (2003) : 琵琶湖産アユのふ化時期と成長・発育. 滋賀県水産試験場研究報告, **50**, 19–33.
 - 20) 東 幹夫 (1964) : びわ湖におけるアユの生活史-発育段階的研究の試み-. 生理生態, **12**, 55–71.
 - 21) 原田慈雄・高橋芳明・藤井久之 (2009) : 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, **31**, 508–514.

第3章 仔稚魚期の成長速度の変動と環境要因

本種を主な漁獲対象とするえり漁（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。えり漁の漁獲アユは、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。

えり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。¹⁾ このことは、アユの産卵時期や仔稚魚の成長の年変動が、えり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はやいことや、冬に成長停滞期をもつことなどが明らかにされている。^{2,3)} さらに、本種の成長には、プランクトン量⁴⁾が促進的に、本種の生息密度⁴⁾や冬の低水温⁵⁾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えり漁における漁期当初の漁獲状況との関係を調べた。

材料および方法

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（図3-1）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2mm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、⁶⁾ 体成長とともにそのサイズが肥大化することから、⁷⁾ こ

れらの特性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 Kajihara⁶⁾に従って日齢を査定した。なお、Tsukamoto and Kajihara⁶⁾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（各月の旬

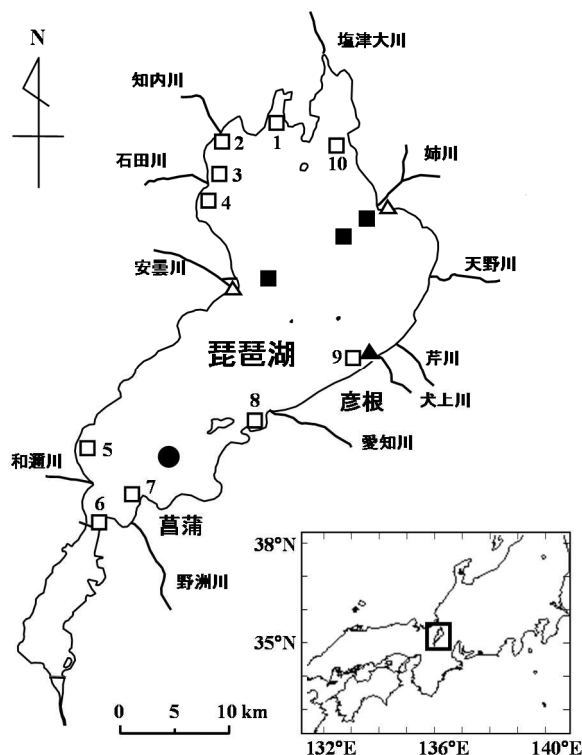


図3-1 調査地の概要。●は底びき網によるアユの採集定点。▲および■は水温とプランクトン量の観測定点。11河川はアユの主要産卵河川。△はアユの産卵用人工河川。□はえり漁による漁獲標本の採集地。1：西浅井漁協，2：百瀬漁協，3：浜分漁協，4：今津漁協，5：志賀町漁協，6：守山漁協，7：中主漁協，8：能登川漁協，9：彦根市磯田漁協，10：朝日漁協。

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 Kajihara⁶⁾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径および輪紋間隔を算出した。耳石径と体長との関係は、耳石径400 μmを境界とするアロメトリ一式と一次式の複合式で表される。⁷⁾

$$SL = a \times OR^b \quad (OR < 400 \mu\text{m}),$$

$$SL = c \times OR + d \quad (OR \geq 400 \mu\text{m}) \quad (1)$$

ただし、 SL は標準体長、 OR は耳石径、 $a-d$ は各式のパラメータを表す。そこで、この関係を適用した Biological intercept 法⁸⁾により、各個体の体長を逆算推定した。すなわち、輪紋間隔から求めた各個体のふ化後*i*日目の耳石径 OR_i を(1)式に当てはめ、 SL_i を推定した。(1)式のパラメータ($a-d$)は次のように決定した。ふ化時の耳石径 OR_0 と脊索長 SL_0 には14 μmと5 mm、⁶⁾採集時の耳石径 OR_{cpt} と体長 SL_{cpt} にはそれぞれ実測値を設定し、これらの値と(1)式により求めた SL_0 と SL_{cpt} の推定値との誤差が最小となるパラメータを、MS-Excel(マイクロソフト社)のソルバー機能を利用して求めた。このとき、 OR が400 μmを超えた個体では、これが400 μmのときの SL について複合式の二式で求めた値が等しくなるよう制約条件を加えた。次に、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、これらをふ化時期別(9月下旬、10月上旬および10月中旬)に区分したうえで、日ごとの成長速度の平均値を、ふ化日の幅が6日以内に収まる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、⁹⁾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。²⁾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²⁾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(図3-1)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(図3-1)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 μm)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(図3-1)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¹⁰⁻¹²⁾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(図3-1)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%¹³⁾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

表3-1 成長解析に供したアユ仔稚魚標本の概要

年級	採集日	標本数	標準体長 (mm)		日齢	ふ化日
			範囲	平均 ± 標準偏差	範囲	範囲
2008	2008/12/9	180	24.9–61.8	36.1 ± 5.70	50–88	9/12–10/20
2009	2009/12/8	240	20.8–54.9	31.7 ± 6.34	43–83	9/16–10/26
2010	2010/12/19	300	25.5–54.3	33.2 ± 4.27	61–89	9/21–10/19

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℃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、¹⁴⁾ 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えり漁を対象に、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えりの操業統数から、1 統当たりのアユ漁獲量 (kg) を求めた。えり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、各年のえり漁の解禁日は、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 日以内にえり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（図 3-1）。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 日以内にえり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、

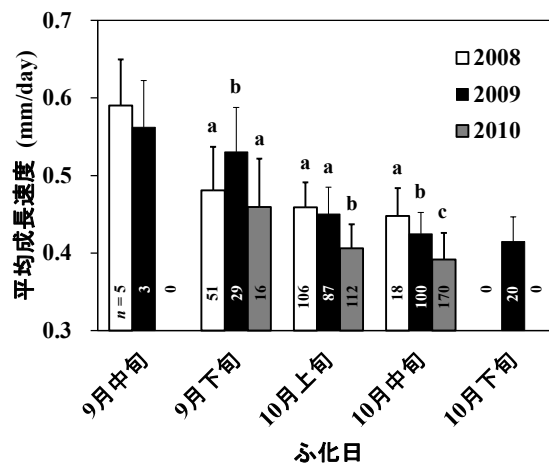


図 3-2 2008 年から 2010 年の 12 月に採集したアユ仔稚魚の平均成長速度。エラーバーは標準偏差。異なる符号は Steel Dwass の方法による多重比較で有意差があることを示す ($P < 0.05$)。

志賀町および能登川) から収集した（図 3-1）。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。¹⁵⁾

結 果

成長速度 成長解析に供した標本の概要を表 3-1 に示した。得られたアユは、3 年間をまとめると、体

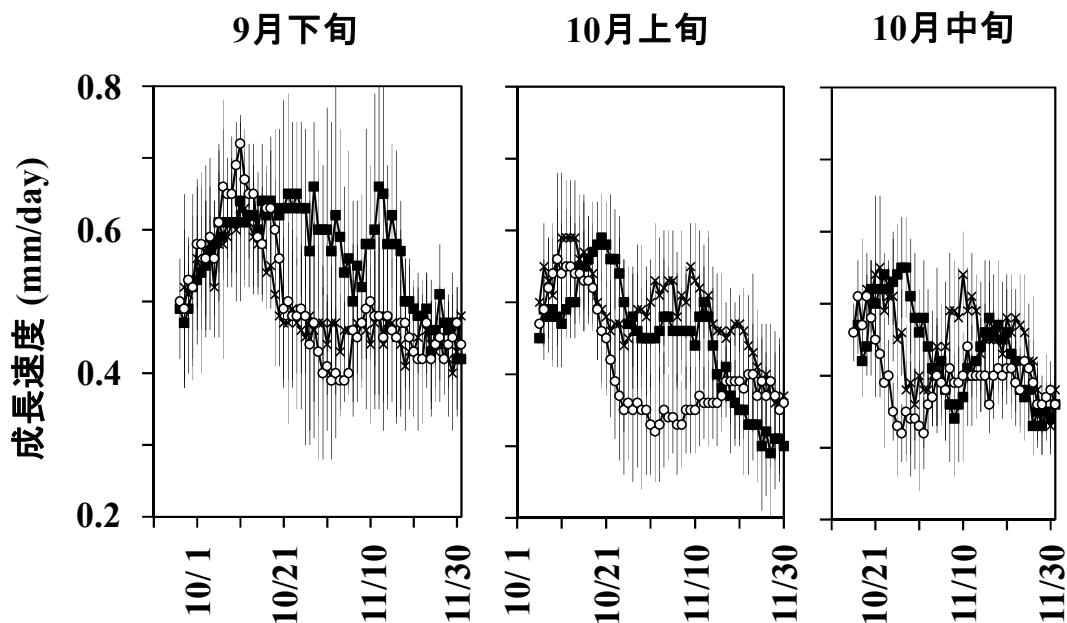


図 3-3 体長の逆算推定により求めたふ化時期別のアユ仔稚魚の成長速度。2008 年級(×), 2009 年級(■)および 2010 年級(○)。日ごとの成長速度の平均値と標準偏差は 5 個体以上のデータから求めた。

表 3-2 2008-2010 年級のアユ仔稚魚におけるふ化時期別・期間別の成長速度

ふ化時期	期間	成長速度 (mm/day)*			ANOVA		
		2008	2009	2010	df	F	P
9月下旬	(n)	7	6	5			
	9月下旬	0.518 ± 0.078	0.494 ± 0.081	0.514 ± 0.062	2, 9.79	0.160	0.854
	10月上旬	0.575 ± 0.063	0.581 ± 0.058	0.613 ± 0.096	2, 8.73	0.282	0.761
	10月中旬	0.570 ± 0.035	0.624 ± 0.070	0.628 ± 0.056	2, 8.07	2.79	0.120
	10月下旬	0.465 ± 0.078 ^a	0.624 ± 0.103 ^b	0.460 ± 0.102 ^{ab}	2, 8.87	4.98	0.036
	11月上旬	0.459 ± 0.044	0.564 ± 0.131	0.433 ± 0.083	2, 7.41	1.95	0.209
	11月中旬	0.449 ± 0.096	0.575 ± 0.101	0.462 ± 0.079	2, 9.76	2.89	0.103
11月下旬	0.439 ± 0.057	0.466 ± 0.044	0.439 ± 0.062	2, 9.13	0.572	0.584	
10月上旬	(n)	15	12	16			
	10月上旬	0.523 ± 0.052	0.478 ± 0.043	0.503 ± 0.054	2, 26.5	3.01	0.067
	10月中旬	0.563 ± 0.057	0.527 ± 0.032	0.535 ± 0.043	2, 26.3	2.18	0.134
	10月下旬	0.471 ± 0.067 ^a	0.514 ± 0.041 ^a	0.383 ± 0.072 ^b	2, 26.5	18.0	<0.001
	11月上旬	0.515 ± 0.057 ^a	0.462 ± 0.057 ^a	0.338 ± 0.051 ^b	2, 25.2	43.3	<0.001
	11月中旬	0.481 ± 0.040 ^a	0.425 ± 0.041 ^b	0.371 ± 0.043 ^c	2, 25.8	26.3	<0.001
11月下旬	0.409 ± 0.066 ^a	0.323 ± 0.063 ^b	0.382 ± 0.060 ^b	2, 25.6	6.12	0.007	
10月中旬	(n)	6	6	6			
	10月中旬	0.512 ± 0.046	0.465 ± 0.028	0.485 ± 0.027	2, 9.64	2.18	0.165
	10月下旬	0.457 ± 0.043 ^a	0.517 ± 0.024 ^a	0.366 ± 0.039 ^b	2, 9.33	30.5	<0.001
	11月上旬	0.443 ± 0.054	0.396 ± 0.057	0.381 ± 0.031	2, 9.22	2.78	0.114
	11月中旬	0.464 ± 0.020 ^a	0.445 ± 0.055 ^{ab}	0.402 ± 0.014 ^b	2, 8.81	18.7	<0.001
11月下旬	0.409 ± 0.040	0.368 ± 0.043	0.390 ± 0.038	2, 9.98	1.38	0.297	

*:平均 ± 標準偏差. 異なる符号はSteel Dwassの方法による多重比較で有意差があることを示す(P<0.05).

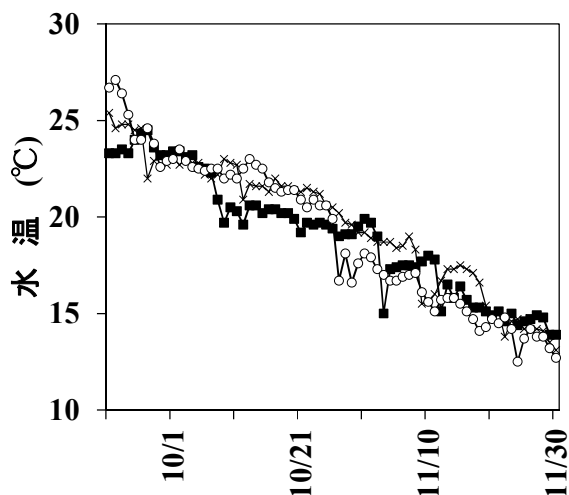


図 3-4 9月下旬から11月までの琵琶湖表層水温の経日変化。2008年(×), 2009年(■)および2010年(○)。

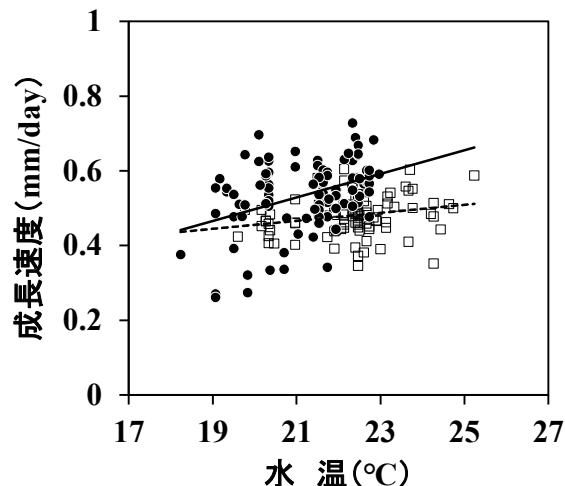


図 3-5 アユ仔稚魚の成長速度と琵琶湖表層水温との関係。ふ化後1-3日(□)および12-14日(●)。

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(図3-2)。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(図3-2)。10月上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、 $F_{2,193}=85.1$ 、 $P<0.001$)、2010年は他の2年と比べて有意に低かった(図3-2)。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(図3-2)。

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図3-3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(表3-2)。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(図3-3、表3-2)。また、この後の11月上旬および11月中旬においても、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(図3-3、表3-2)。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(図3-3、表3-2)。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(図3-3、表3-2)。

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図3-4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℃以上あったが、11月末には13℃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図3-5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。

$$Y_{1-3} = 0.0106 X_I + 0.245 \quad (1)$$

$$(n=98, r^2=0.051, F_{1,96}=5.11, P=0.026)$$

$$Y_{12-14} = 0.0320 X_I - 0.142 \quad (2)$$

$$(n=98, r^2=0.154, F_{1,96}=17.5, P<0.001)$$

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

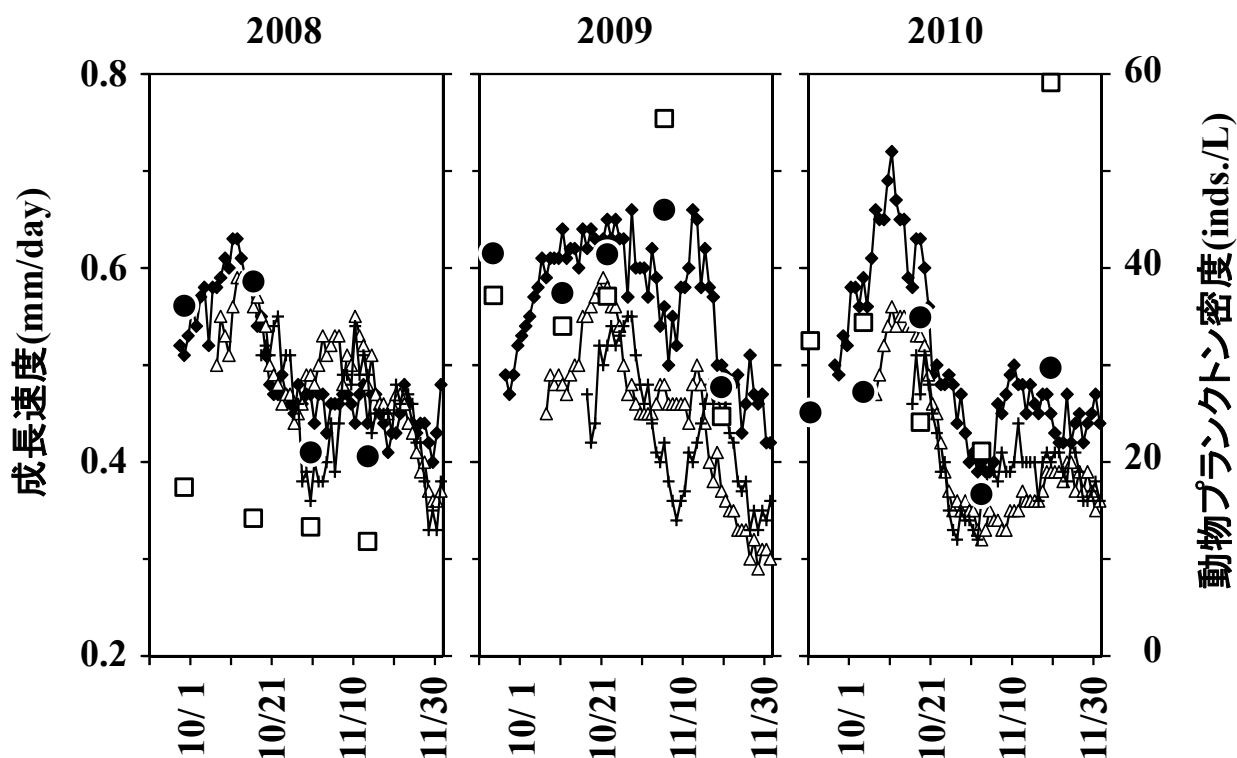


図 3-6 アユ仔稚魚の成長速度と動物プランクトン密度の変化. アユ仔稚魚のふ化時期は 9 月下旬(◆), 10 月上旬(△)および 10 月中旬(+). 動物プランクトン密度はノープリウス幼生(□)および大型動物プランクトン(カイアシ類のコペポデイド幼生および成体+ミジンコ類)(●).

のできる割合を示す決定係数は、(1)式では 0.051、(2)式では 0.154 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図 3-6 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。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。

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図 3-7 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。

$$Y_{12-20} = 0.00271 X_2 + 0.456 \quad (3)$$

$$(n = 55, r^2 = 0.083, F_{1,53} = 4.78, P = 0.033)$$

$$Y_{12-20} = 0.00927 X_3 + 0.209 \quad (4)$$

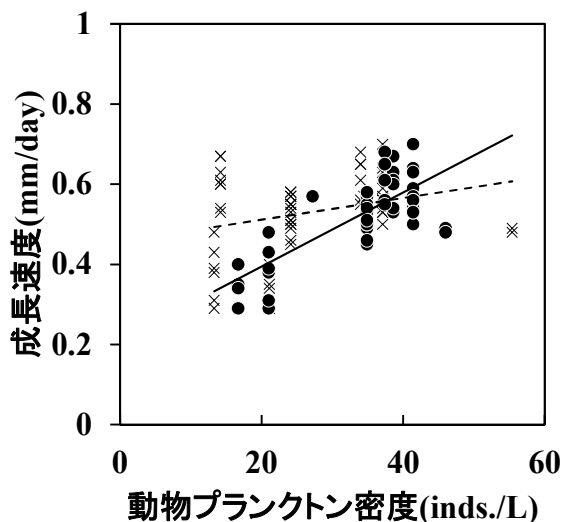


図 3-7 動物プランクトン密度とアユ仔稚魚の成長速度との関係. 動物プランクトン密度はノープリウス幼生(x)および大型動物プランクトン(カイアシ類のコペポデイド幼生および成体+ミジンコ類)(●).

$$(n = 55, r^2 = 0.566, F_{1,53} = 69.1, P < 0.001)$$

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

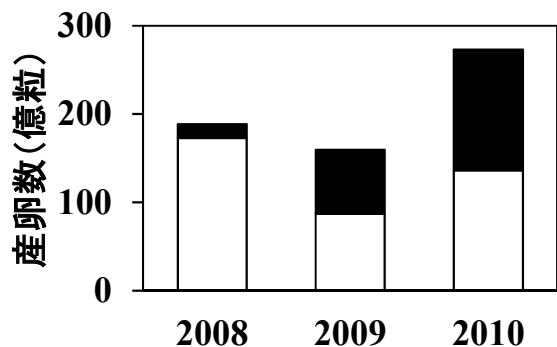


図 3-8 2008～2010 年の主要産卵場および人工河川におけるアユの産卵数. 8 月下旬～9 月の産卵数(□)および 10 月の産卵数(■).

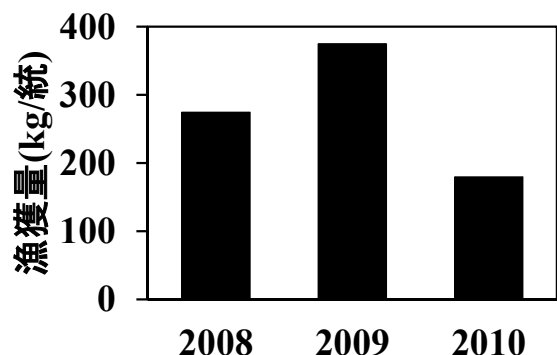


図 3-9 2008～2010 年の解禁日から 10 日間のえり 1 統当たりのアユ漁獲量.

プリ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(0.083)に比べて(4)式(0.566)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図 3-8 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 日間のえり 1 統当たりのアユ漁獲量を図 3-9 に示した。漁獲量は 2009 年

表 3-3 2008～2010 年の解禁日から 10 日間にえり漁で漁獲されたアユの体長および体重.

年級	n	標準体長 (mm)		体重 (g)
		範囲	平均±標準偏差 *	平均±標準偏差
2008	550	31.9-54.6	40.3 ± 3.55 ^a	0.49 ± 0.19
2009	650	31.0-57.9	41.4 ± 4.94 ^b	0.55 ± 0.28
2010	350	29.3-59.5	38.4 ± 5.06 ^c	0.48 ± 0.32

*: 異なる符号は Steel Dwass の方法による多重比較で有意差があることを示す ($P < 0.01$).

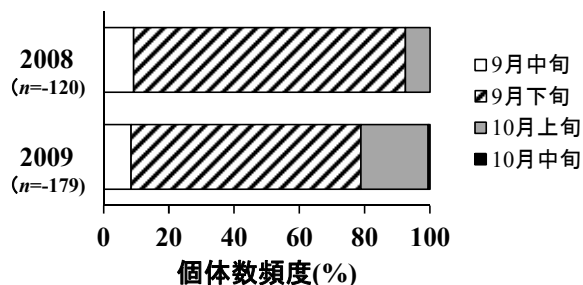


図 3-10 2008 年と 2009 年の解禁日から 10 日間にえり漁で漁獲されたアユのふ化日組成.

(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(表 3-3)。漁獲アユの平均体長には 3 年間のそれぞれの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(表 3-3)。2008 年と 2009 年の漁獲アユのふ化日組成は、ともにそのほぼすべてが 10 月上旬以前に生まれており、9 月生まれが 7 割以上を占めた(図 3-10)。

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(図 3-9)、9 月末までの産卵数は多い順から 2008 年、2010 年、2009 年となっており(図 3-8)、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(図 3-2, 表 3-3)、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。¹⁷⁾ 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。¹⁸⁾ 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。⁹⁾

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(図3-5)。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°C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(図3-5)、二つの回帰直線の決定係数は(1)式では0.051、(2)式では0.154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、⁴⁾ 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(図3-6)。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(図3-5)、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(図3-4)、図3-6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(図3-7)。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。

図3-7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0.083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0.566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15mm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（図 3-1）、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。¹⁶⁾ 幼魚期以降の琵琶湖のアユ⁴⁾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（図 3-8）。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（図 3-2）。この順序は 10 月の産卵数の少ない順（図 3-8）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（図 3-6）、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（図 3-2）。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とれたのだろう。

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²⁹⁾ 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（図 3-2）と、旬ごとの成長速度の平均値を 3 年間で比較した結果（表 3-2）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。³⁰⁾ 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 えり漁では、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(表3-3)。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(図3-10)。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、¹⁾ 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¹⁴⁾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、えり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(図3-8, 図3-9)。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(表3-3)および漁獲量(図3-9)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(表3-3)、両年の漁獲量の差(2.1倍)を説明するには不十分である。成長のはや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、仔魚期の成長のはやさは、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。³¹⁾ 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。

摘 要

1. アユ仔稚魚の成長速度の変動には、湖水温と動物プランクトン密度がそれぞれ促進的に作用していた。
2. 10月の産卵数が少ない年ほど同月生まれのアユの平均成長速度は高く、生息密度が成長に対して抑制的に作用している可能性があった。
3. アユ仔稚魚の成長のはやさは、漁獲サイズと漁獲加入個体数を増大させることで、漁期当初のえり漁の漁獲量を増加させたと考えられた。

文 献

- 1) 田中秀具(2003):琵琶湖産アユのふ化時期からみた漁期・漁法別特徴. 滋賀県水産試験場研究報告, **50**, 1-17.
- 2) 田中秀具(2003):琵琶湖産アユのふ化時期と成長・発育. 滋賀県水産試験場研究報告, **50**, 19-33.
- 3) 田中秀具(2009):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, **31**, 401-410.
- 4) 酒井明久(2011):琵琶湖産アユにおける漁獲サイズの変動要因. 水産増殖, **59**, 299-306.
- 5) 西森克浩・岸田 達・松田裕之(1992):琵琶湖

- 産アユの漁況予測. 日本水産学会誌, **58**, 653–657.
- 6) Tsukamoto K, Kajihara T. (1987): Age determination of ayu with otolith. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **53**, 1985–1997.
- 7) 酒井明久 (2018) : 琵琶湖産アユの耳石径と体長との関係に及ぼす成長速度の影響. 水産増殖, **66**, 133–135.
- 8) Campana SE. (1990): How reliable are growth back-calculations based on otoliths?. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**, 2219–2227.
- 9) 坂野博之・内田和男 (2011) : 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. 日本水産学会誌, **77**, 237–239.
- 10) 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 (2010) : 資料 コアアユ資源予測調査データ (平成 20 年度). 滋賀県水産試験場研究報告, **53**, 115–128.
- 11) 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 (2011) : 資料 コアアユ資源予測調査データ (平成 21 年度). 滋賀県水産試験場研究報告, **54**, 177–190.
- 12) 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 (2011) : 資料 コアアユ資源予測調査データ (平成 22 年度). 滋賀県水産試験場研究報告, **54**, 191–205.
- 13) 水谷英志・田沢 茂・大野喜弘 (1973) : アユの産卵から流下仔魚までの生残率について. 滋賀県水産試験場研究報告, **25**, 26–30.
- 14) 辻村明夫・谷口順彦 (1995) : 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. 日本水産学会誌, **61**, 165–169.
- 15) 青木繁伸 (2009) : 検定と推定. R による統計解析, 117–138, オーム社, 東京.
- 16) 落合 明 (1977) : 成長. 改訂増補魚類生理 (川本信之編), 216–244, 恒星社厚生閣, 東京.
- 17) Takizawa K, Takami T, Ohashi H, Murata S. (1999): On the assessment of biomass production of intensively raised larval and juvenile ayu *Plecoglossus altivelis*. *Fish. Sci.*, **65**, 503–506.
- 18) 荒山和則 (2009) : 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, **31**, 495–500.
- 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 (2002) : 琵琶湖産アユの仔稚魚期における分布. 滋賀県水産試験場研究報告, **49**, 1–16.
- 20) 八木佑太・美藤千穂・舟越 徹・木下 泉・高橋勇夫 (2006) : 土佐湾沿岸域におけるアユ仔魚の分布および食性. 日本水産学会誌, **72**, 1057–1067.
- 21) 原田慈雄・高橋芳明・藤井久之 (2009) : 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, **31**, 508–514.
- 22) 大前信輔・太田豊三・酒井明久 (2011) : 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 年度滋賀県水産試験場事業報告, 62.
- 23) 東 幹夫 (1964) : 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, **12**, 55–71.
- 24) Yoshida T, Kagami M, Gurung T. B, Urabe J. (2001): Seasonal succession of zooplankton in north basin of Lake Biwa. *Aquatic Ecology*, **35**, 19–29.
- 25) 成田哲也 (1998) : 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.
- 26) 中村智幸・糟谷浩一 (2004) : 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. 日本水産学会誌, **70**, 288–296.
- 27) 森 直也・野上泰宏・本間智晴・富田政勝 (2008) : 新潟県海川におけるアユの個体群密度と成長の関係. 新潟県内水面水産試験場調査研究報告, **32**, 1–6.
- 28) Miura T. (1966): Competitive influence of isaza, *Chaenogobius isaza*, on ayu, *Plecoglossus altivelis*, in Lake Biwa. *Res. Popul. Ecol.*, **8**, 37–50.
- 29) 近畿農政局滋賀農政事務所 (2011) : 平成 21 年次滋賀農林水産統計年報, 149–156.
- 30) 片岡佳孝・西森克浩 (2005) : 2004 年生まれのアユの耳石に認められた成長遅滞. 平成 16 年度滋賀県水産試験場事業報告, 36.
- 31) Takasuka A, Aoki I, Mitani I. (2003): Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **252**, 223–238.

第4章 仔稚魚期の成長速度の地域差

本種を主な漁獲対象とするえり漁（小型定置網漁業）は、琵琶湖の沿岸各地で地元の漁業者によって操業され、その漁期は毎年11月下旬もしくは12月初めから翌年8月までと長期間に及ぶ。えり漁によるアユの漁獲量には地域による偏りがみられることがある。特に、近年は漁期当初において、琵琶湖南東部で多く北西部で少ない傾向が顕著である。漁期当初の漁獲アユは種苗としての需要が高く、流通価格は漁期中で最も高い。このため、えり漁を操業する琵琶湖北西部の漁業者からは、漁期当初にこの地域でアユの漁獲量が少ない原因の解明を望む声が強いの。ところが、琵琶湖において漁獲量の地域差に着目した研究は、ほとんど行われていない。

えり漁における漁期当初のアユ漁獲量の年変動は、漁獲加入までの仔稚魚の成長の早遅に影響を受けている可能性が指摘されている。¹⁾このことは、琵琶湖においてアユ仔稚魚の成長に地域差があれば、その地先のえり漁による本種漁獲量にも影響を及ぼす可能性を示す。実際に、琵琶湖北湖の南北に離れた2地点で採集されたアユでは、成長に違いのあるこ

とが確認されている。²⁾しかし、アユの成長の地域差については、空間的なスケールや発現時期などの特徴はほとんど明らかになっておらず、漁獲量との関係についても検討されていない。

そこで本研究では、琵琶湖においてアユの漁獲量に著しい地域差が生じることの原因解明を目標として、アユ仔稚魚の体長組成や成長過程について地域的な特徴を明らかにし、これらとえり漁による漁獲量との関係を比較することを目的とした。

材料および方法

底曳き網による標本採集と成長速度の分析 アユ仔稚魚の標本は、2010年12月21日に、琵琶湖北湖のえり漁の漁場のうち、北西部2地点（知内、大浦）、南東部2地点（沖島、能登川）の合計4地点において採集した（図4-1）。えり漁では網目の大きさにより漁獲されるアユのサイズが選択されること、えり漁の漁獲サイズに達したアユは主に底層に生息することから、³⁾水域間で比較する標本の採集手段には調査用に製作した目合いの細かい底曳き網（図4-2）を採用した。曳網は、滋賀県水産試験場の調査船淡海丸（1.7トン）を用いて、かけまわし式に底曳き網を投入し、これに連結されたロープを、アンカーで位置を固定した調査船からウインチで巻き上げることにより行った。底曳き網の曳網距離は大浦では400m、他の地点では200mとし、曳網速度は毎秒約35cmとした。このとき、投網および揚網地点の水深を、調査船に取り付けた魚群探知機から読み取り記録した。各地点では2回ずつ曳網し、採集物は各曳網ごとに個別に氷蔵して水産試験場に持ち帰った。採集物から地点および曳網別にアユ仔稚魚の数を記

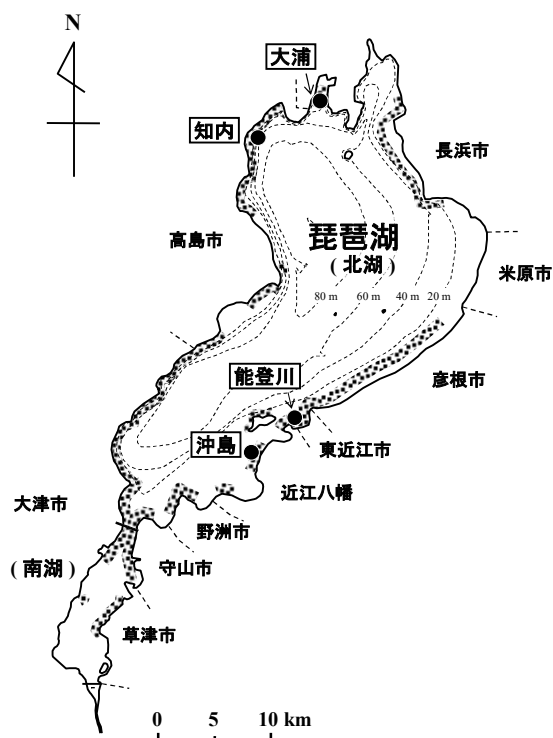


図4-1 調査地の概要。●は底曳き網によるアユ標本の採集地点。網掛けはえり漁の操業区域。点線は水深。

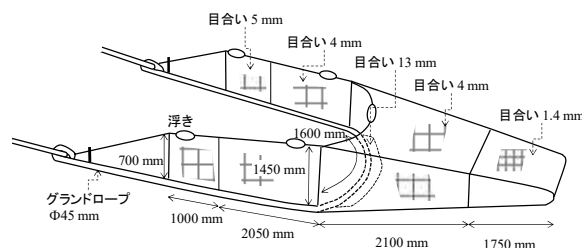


図4-2 調査に用いた底曳き網の仕様。

録しながら抽出し、後の解析の試料とした。

各試料は、破損した個体を除き、それぞれ最大 300 個体を上限としてノギスで標準体長（以下、体長）を測定した。さらに、これらの標本のふ化時期を特定するため、次の要領で日齢査定を行った。日齢査定に供する標本は、各採集地点について 2 試料あわせて 100 個体とした。すなわち、採集尾数が 2 試料ともに 50 個体以上ある場合は 50 個体ずつ、片方が 50 個体に満たない場合はそのすべてともう片方の標本をあわせて 100 個体とした。これらの標本は、実体顕微鏡下で耳石（扁平石）を摘出し、これをスライドガラスに透明マニキュアで包埋した。日齢査定は、耳石標本を光学顕微鏡で 400 倍に拡大した画像をモニターに映し出して行った。アユの耳石には 1 日 1 本の輪紋が形成されること、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 であることが報告されている。⁴⁾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、個体ごとに採集日と日齢からふ化日を求めた。さらに、ふ化日から採集日までの間の 1 日当たりの成長速度の平均を、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）。ふ化時の脊索長には Tsukamoto and Kajihara⁴⁾を参考に 5 mm を採用した。なお、アユのふ化仔魚のサイズは卵サイズに支配され、卵サイズは産卵時期の経過とともに大きくなることが知られている。⁵⁾すなわち、ふ化仔魚サイズはふ化時期によって変異すると予想される。しかし、本研究ではアユの成長速度を採集地点間で比較する際、同じふ化時期のアユをその対象としたため、ふ化仔魚サイズの時期的変異は考慮しなかった。

次に、各地点で採集したアユについて成長速度の経日変化を比較するために、10 月上旬と 10 月中旬にふ化した個体から 5 尾ずつを抽出し、耳石径と輪紋間隔を測定した。この方法は、耳石核から体軸後方への最大半径上に計測線を設け、耳石径は 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径および輪紋間隔を算出した。この分析に供した 40

尾の耳石径はすべて 400 μm 未満であった。この場合には耳石径と体長との関係は次のアロメトリー式で表される。⁶⁾

$$SL = a \times OR^b \quad (1)$$

ただし、 SL は標準体長、 OR は耳石径、 a 、 b はパラメータを表す。そこで、この関係を適用した Biological intercept 法⁷⁾により、各個体の体長を逆算推定した。すなわち、輪紋間隔から求めた各個体のふ化後 i 日目の耳石径 OR_i を(1)式に当てはめ、 SL_i を推定した。このとき、(1)式のパラメータ (a 、 b) は次のように決定した。ふ化時の耳石径 OR_0 と脊索長 SL_0 には 14 μm と 5 mm、⁴⁾ 採集時の耳石径 OR_{cpt} と体長 SL_{cpt} にはそれぞれ実測値を設定し、これらの値と(1)式により求めた SL_0 と SL_{cpt} の推定値との誤差が最小となるパラメータを、MS-Excel（マイクロソフト社）のソルバー機能を利用して求めた。個体ごとに求めたふ化日から採集日までの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 $SL_i - SL_{i-1}$ により算出した。

えり漁による漁獲情報の収集と漁獲標本の測定
えり漁における解禁当初（11 月下旬から 12 月上旬）のアユの漁獲量を水域別に比較する目的で、2008～2010 年における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 21 の漁業協同組合（以下、漁協）のアユ漁獲量およびえりの操業統数から、漁協ごとにえり 1 統当たりのアユ漁獲量（kg）を求めた。なお、えりの大きさや隣接するえりとの間隔は漁協ごとに異なるが、えり 1 統当たりアユ漁獲量の漁協間の差は、2008～2010 年の順に最大で 136 倍、18 倍および 116 倍に及び、えりの大きさやそれらの間隔における漁協間の差より十分に大きかった。このため、漁協ごとに求めたえり 1 統当たりアユ漁獲量の値について、えりの大きさやそれらの間隔の違いに基づく補正は行わなかった。えり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、各年のえり漁の解禁日は、2008 年には 11 月 25 日、2009 年と 2010 年には 12 月 1 日であった。さらに、えり漁で漁獲されるアユのサイズを把握する目的で、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

内にえり漁で漁獲されたアユ標本を収集した。これらの標本は10%ホルマリン溶液で固定した後、1標本あたり50個体を上限としてノギスで標準体長を測定した。

統計処理 漁獲サイズ以上に達したアユ仔稚魚の比率を地点間で比較するときは、 χ^2 検定により全体としての有意性を検討したうえで、地点間の差の検出はライアンの方法により多重比較を行った。アユ仔稚魚の成長速度を地点間で比較するときは、一元配置分散分析(ANOVA)により全体としての有意性を検討したうえで、地点間の差の検出はSteel-Dwassの方法により多重比較を行った。

結 果

えり漁による漁獲量の分布 2008～2010年のえり漁における解禁当初のアユ漁獲量の分布を図4-3に示す。その傾向は3年間ともに共通しており、大

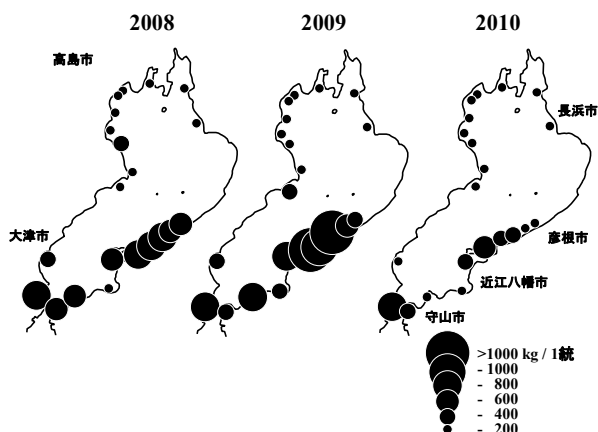


図4-3 えり漁解禁後10日間のアユ漁獲量の分布。

表4-1 成長履歴解析に供したアユ仔稚魚標本の概要

地点	曳網 No.	水深 (m)	曳網距離 (m)	採集尾数		標準体長 (mm) (平均±標準偏差)
				n	n/100 m	
大浦	1	14.7 - 16.5	400	0	0	-
	2	12.0 - 13.8	400	284	71	32.8 ± 3.90
知内	3	7.8 - 12.1	200	126	63	29.3 ± 1.95
	4	10.8 - 12.5	200	440	220	30.3 ± 2.10
沖島	5	7.5 - 7.6	200	739	370	33.3 ± 3.04
	6	7.6 - 8.3	200	78	39	33.9 ± 3.24
能登川	7	9.5 - 11.1	200	8	4	40.9 ± 5.85
	8	6.6 - 7.9	200	301	151	35.0 ± 2.49

津市から彦根市に至る南東部で多く、長浜市から高島市に至る北西部で少なかった。南東部と北西部の水域別にえり1統当たりのアユ漁獲量を求めると、それぞれ2008年には445kgと43kg、2009年には542kgと151kg、2010年には278kgと33kgであり、南東部水域の漁獲量は北西部水域に比べて3.6倍から10.4倍多かった。

体長組成の地域差 琵琶湖北湖4地点における底曳き網を用いたアユ仔稚魚の採集結果を表4-1に示す。各地点における2回の曳網でアユの採集尾数は大きく異なっており、各地点のアユの生息密度を評価するには至らなかった。えり漁で漁獲されたアユおよび底曳き網で採集したアユの体長組成を図4-4に示す。えり漁では、2月末まで網目の大きさが8mm以上に制限されているため、12月にはアユの漁獲サイズは体長28mm以上の個体に限られ、体長30mm以上の個体が99%を占めていた(図4-4)。一方、底曳き網では、網目2.8mmの袋網を採用したためにえり漁では漁獲されない小型個体も含めて採集された(図4-4)。なお、底曳き網の曳網速度は毎秒約35cmであったこと、アユの突進速度は体長に比例して増大し、全長30mm以上の個体では毎秒35

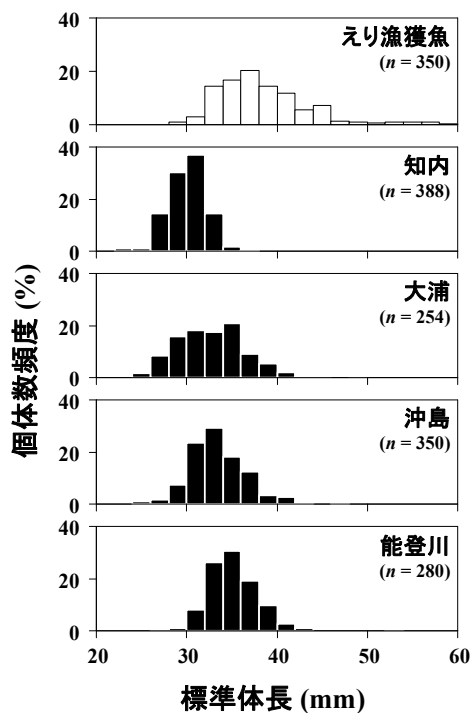


図4-4 えり漁解禁後10日間に漁獲されたアユおよび底曳き網により4水域で採集したアユの体長組成。

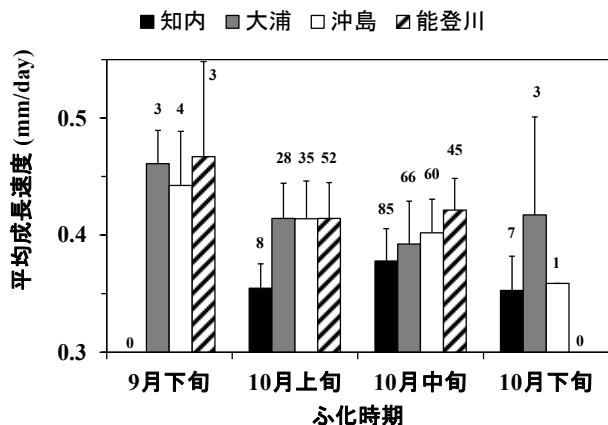


図 4-5 4 水域で採集したアユ仔稚魚のふ化から採集時までの平均成長速度。エラーバーは標準偏差。数字は標本数。

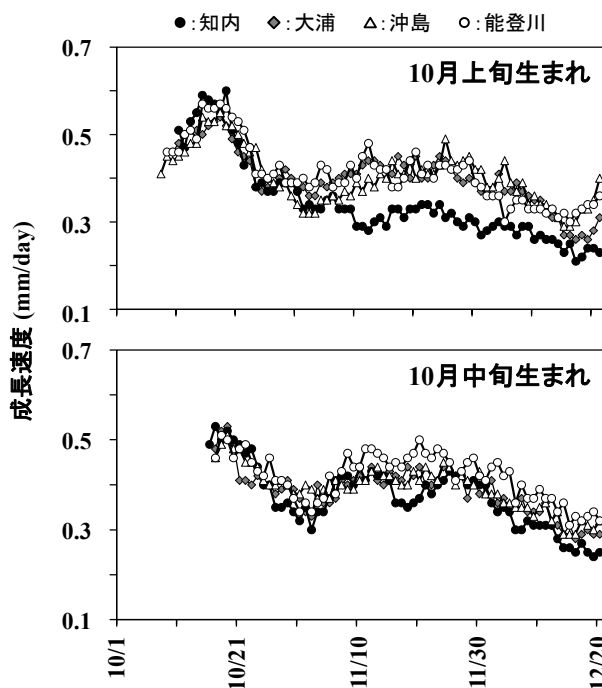


図 4-6 4 地点で採集したアユ仔稚魚の成長速度の経日変化。

cm を超えるようになること⁸⁾を考慮すれば、底曳き網による採集ではアユ仔稚魚のうち大型個体の一部は逃避していた可能性がある。しかし、逃避の可能性のある個体の出現頻度には 4 地点間で差がないものとみなして、底曳き網による採集魚の体長組成を相互に比較した。その結果、えり漁の漁獲対象となる体長 30 mm 以上のアユの比率は、知内 54 %、大浦 74 %、沖島 90 %、能登川 98 %と地点間で異なっており (図 4-4)、これらのアユの比率の差は全

表 4-2 4 地点で採集したアユ仔稚魚の平均成長速度の多重比較結果 (Steel-Dwass test)。

ふ化時期	地点	大浦		沖島		能登川	
		t	P	t	P	t	P
10月上旬	知内	3.8812	0.0006	3.8388	0.0007	4.0665	0.0003
	大浦	—	—	0.0000	1.0000	0.1210	0.9994
	沖島	—	—	—	—	0.1082	0.9995
	能登川	—	—	—	—	—	—
10月中旬	知内	2.2339	0.1141	4.4561	<0.0001	7.1375	<0.0001
	大浦	—	—	1.4068	0.095	4.1473	0.0002
	沖島	—	—	—	—	3.4578	0.0031
	能登川	—	—	—	—	—	—

体として有意であった (χ^2 検定, $\chi^2=175$, $df=3$, $P<0.001$)。このため、ライアンの方法による多重比較を行った結果、すべての 2 地点間の組み合わせにおいて、体長 30 mm 以上のアユの比率には有意な差が認められた ($P<0.01$)。

成長速度の地域差 4 地点で採集されたアユについて、ふ化時期別にふ化から採集時までの平均成長速度を比較した (図 4-5)。この結果、10 月上旬と 10 月中旬生まれのアユでは地点間で有意な差が認められた (一元配置分散分析, 10 月上旬; $F_{3,32.7}=18.6$, $P<0.001$, 10 月中旬; $F_{3,127}=25.5$, $P<0.001$)。多重比較の結果、10 月上旬生まれのアユでは知内が他の 3 地点より有意に低かった (表 4-2)。10 月中旬生まれのアユでは能登川が他の 3 地点より有意に高く、知内は能登川と沖島より有意に低かった (表 4-2)。

次に、底曳き網による採集魚から 10 月上旬および 10 月中旬生まれのアユを抽出し、成長速度の経日変化を 4 地点間で比較した (図 4-6)。さらに、各月の旬別に成長速度の平均値を求め、4 地点間で比較した (表 4-3)。10 月上旬生まれのアユの成長速度は、10 月中旬から 10 月下旬までの期間には 4 地点間で差は認められなかったが、11 月上旬から 12 月上旬までの期間には知内が他の 3 地点のいずれかに対して有意に低かった (図 4-6, 表 4-3)。一方、10 月中旬生まれのアユの成長速度は、4 地点間の差が顕著ではなく、11 月中旬においてのみ、知内と能登川との間に有意な差が認められた (図 4-6, 表 4-3)。

考 察

えり 1 統当たりアユ漁獲量は、漁期当初 (11 月下

表4-3 4地点で採集したアユ仔稚魚におけるふ化時期別・期間別の成長速度

ふ化時期	期間	成長速度 (mm/day)*				ANOVA		
		知内	大浦	沖島	能登川	df	F	P
10月上旬	(n)	5	5	5	5			
	10月中旬	0.546 ± 0.043	0.509 ± 0.052	0.506 ± 0.025	0.531 ± 0.019	3, 8.40	1.37	0.318
	10月下旬	0.403 ± 0.063	0.404 ± 0.032	0.417 ± 0.048	0.430 ± 0.060	3, 8.55	0.267	0.848
	11月上旬	0.331 ± 0.013 ^a	0.390 ± 0.026 ^b	0.350 ± 0.044 ^{ab}	0.402 ± 0.022 ^b	3, 8.25	13.9	0.001
	11月中旬	0.309 ± 0.032 ^a	0.431 ± 0.047 ^{ab}	0.407 ± 0.041 ^b	0.426 ± 0.033 ^b	3, 8.81	12.1	0.002
	11月下旬	0.315 ± 0.053 ^a	0.413 ± 0.039 ^{ab}	0.434 ± 0.049 ^{ab}	0.421 ± 0.026 ^b	3, 8.51	5.17	0.026
	12月上旬	0.283 ± 0.036 ^a	0.372 ± 0.036 ^b	0.388 ± 0.036 ^b	0.343 ± 0.063 ^{ab}	3, 8.76	7.22	0.010
	12月中旬	0.243 ± 0.037	0.292 ± 0.030	0.320 ± 0.029	0.323 ± 0.063	3, 8.69	4.31	0.040
10月中旬	(n)	5	5	5	5			
	10月下旬	0.402 ± 0.034	0.399 ± 0.073	0.417 ± 0.069	0.424 ± 0.026	3, 8.31	0.474	0.708
	11月上旬	0.378 ± 0.032	0.380 ± 0.064	0.393 ± 0.025	0.401 ± 0.031	3, 8.65	0.460	0.717
	11月中旬	0.389 ± 0.031 ^a	0.421 ± 0.040 ^{ab}	0.418 ± 0.041 ^{ab}	0.468 ± 0.031 ^b	3, 8.82	4.67	0.032
	11月下旬	0.405 ± 0.035	0.409 ± 0.062	0.422 ± 0.029	0.450 ± 0.058	3, 8.54	0.693	0.580
	12月上旬	0.332 ± 0.039	0.361 ± 0.064	0.359 ± 0.018	0.403 ± 0.051	3, 7.91	1.73	0.239
	12月中旬	0.268 ± 0.014	0.304 ± 0.060	0.313 ± 0.040	0.339 ± 0.069	3, 7.45	3.08	0.095

*:平均 ± 標準偏差. 異なる符号はSteel Dwassの方法による多重比較で有意差があることを示す ($P < 0.05$).

旬～12月上旬)には2008～2010年の3年間共通して琵琶湖南東部で多く北西部で少ない傾向がみられた(図4-3)。このことは、えり漁の漁獲サイズに達したアユの生息密度が水域間で異なることを示す。2010年にえり漁が操業されている水域で底曳き網により採集したアユの体長組成を比較した結果、えり漁の漁獲サイズである体長30 mm以上のアユの比率は琵琶湖南東部の沖島と能登川で高く、北西部の知内と大浦では低かった(図4-4)。すなわち、漁獲量が多かった水域では漁獲サイズに達したアユの比率が相対的に高かったといえる。したがって、水域によるアユのサイズ組成の相違は、漁獲サイズに達したアユの生息密度の違いをより顕著にしたと考えられる。

えり漁で漁期当初に漁獲されるアユは、9月から10月上旬までにふ化した個体であることが明らかになっている。^{1,9)}10月上旬生まれのアユでは、4地点で採集された個体間でふ化から採集時までの平均成長速度に有意な差が認められ(図4-5,表4-2)、成長速度の経日変化からこの差がふ化後1ヵ月以降に発現したことが明らかとなった(図4-6,表4-3)。9月生まれのアユにおいても同様に、琵琶湖北部で採集された個体に比べて南部で採集された個体の成長速度が高く、その差がふ化後1ヵ月以降に発現したことが確認されている。¹⁰⁾すなわち、漁期当初に漁

獲対象となるアユでは、成長速度に地域差のあることが明らかとなった。このことは、水域間でアユのサイズ組成の違い(図4-4)をもたらす一因となり得る。

次に、10月上旬生まれのアユにおいて成長速度の地域差がふ化後1ヵ月以降に発現した原因について考察する。琵琶湖において前期仔魚期からシラス型仔魚期の前期(東³⁾と田中ら¹¹⁾ではC₁と表記されている発育段階)にかけての仔魚は、表層から水温躍層までの水塊を受動的に分散し、沖合を含む琵琶湖全域に分布を広げる。^{3,11)}10月上旬生まれのアユは、シラス型仔魚期の前期を脱するのにふ化後1ヵ月以上を要することから、¹²⁾成長速度に地域差が認められなかったふ化後1ヵ月間はこの発育段階に相当したと考えられる。遊泳力が未発達で受動的に分散している発育段階のアユ仔魚では、広範囲を移動する過程で経験する環境条件が平均化され、同じふ化時期の個体間で比較した場合には成長差が生じにくいものと推測される。

ふ化後1ヵ月経過した後の成長速度が知内で採集されたアユで低かった原因には、次の二つの可能性が考えられる。第一には知内地先においてアユ仔稚魚の成長が遅かったこと、第二には成長のはやいアユが知内地先に接岸しなかったこと、もしくは知内地先から移動したことである。琵琶湖において、ア

ユ仔稚魚の成長には水温、動物プランクトン密度およびアユ自身の生息密度がそれぞれ関与すると考えられている。しかし、本研究では各水域におけるこれらの経時的な変化に関する情報が得られていない。さらに、アユが漁獲加入するまでの移動経路についても不明である。したがって、現時点でこれらの可能性を検討することはできない。この点を明らかにするには、ふ化後1ヵ月経過した後のアユ仔魚を対象に、各水域においてふ化時期別の成長速度を漁獲加入まで定期的にモニタリングすると同時に、水温、プランクトン量およびアユの生息密度についての情報を収集することが必要であろう。

なお、知内と同じ北西部水域に位置する大浦では、10月上旬生まれのアユの成長速度において南東部水域の沖島と能登川の両地点との間に差がみられなかった(図4-5, 表4-2)。この原因についても上記のモニタリングを進めることで明らかになることが期待される。

本研究におけるアユの採集地点は、北西部2地点、南東部2地点であり(図4-1)、両水域の特徴を検出するのに十分であったとは言えないが、アユの生息環境として両水域をみたとき、次のような違いがある。

遊泳力が未発達な発育段階のアユ仔魚の分布は湖流に支配されることになる。³⁾ 琵琶湖の代表的な湖流である環流(水平循環流)の位置をみると、北西部水域のうち知内および大浦周辺は反時計回りの第一環流、南東部水域のうち沖島および能登川周辺は時計回りの第二環流がそれぞれ影響する水域に相当する。¹³⁾

遊泳力が発達しはじめ集群性がみられるようになったアユ仔魚は、その分布を沖合から沿岸へ、表層から底層へと移行させ、第二湖段(段丘上の湖底地形で日野川沖では水深8~14 mに位置する)や湖段崖(第二湖段とこれより深所に位置する第一湖段への移行部)周辺を主なすみ場所にすると報告されている。³⁾ すなわち、アユ仔魚の分布には湖底地形も関与すると考えられるが、北西部水域と南東部水域の湖底地形をみると、前者は急峻であるのに対して後者はなだらかな地形がそれぞれ卓越しており、対照的な特徴をもつ(図4-1)。

このように、琵琶湖北西部水域と南東部水域ではアユ仔魚の分布に影響する環流や湖底地形の特徴が

異なっている。アユ仔魚の成長速度に地域差が生じる原因を明らかにするには、上述したように水温、プランクトン量およびアユの生息密度のモニタリングが必要であるが、これと同時に水域による湖流や地形の違いも検討に加える必要がある。

琵琶湖漁業では漁業者の減少や高齢化が進行しているため、¹⁴⁾ 後継者不足が問題となっている。えり漁のように地先の漁業者によって操業される漁業では、漁獲量が地理的に不均衡である場合、漁獲量が少ない地域においてはこの問題がより一層深刻となる。漁獲量の地理的な偏りを解消することは困難であることが予想されるが、その原因が明らかになることは漁業者の不安の解消や操業計画の検討に役立つと思われる。琵琶湖漁業全体の振興のためにも、漁獲量の地域差に着目した研究の進展が望まれる。

摘 要

1. 2008~2010年において、えり漁の漁期当初の漁獲量は琵琶湖南東部で多く、北西部で少ない傾向があった。
2. 2010年12月に各水域で採集したアユの体長を比較すると、漁獲サイズである体長30 mm以上の個体の比率は南東部の地点が北西部の地点より高かった。
3. これらのアユには地点間で成長差が認められ、この差はふ化後1ヵ月経過した後に生じていた。

文 献

- 1) 酒井明久・矢田 崇・井口恵一郎(2012): 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. 日本水産学会誌, **78**, 885-894.
- 2) 酒井明久(2010): 2008年秋におけるアユの成長の地域差. 平成20年度滋賀水試事業報告, p. 53.
- 3) 東 幹夫(1970): びわ湖における陸封型アユの変異性に関する研究I. 発育初期の分布様式と体形変異について. 日本生態学会誌, **20**, 63-76.
- 4) Tsukamoto, K. and T. Kajihara (1987): Age determination of ayu with otolith. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **53**, 1985-1997.

- 5) Iguchi, K. and M. Yamaguchi (1994): Adaptive significance of inter- and intrapopulational egg size variation in ayu *Plecoglossus altivelis* (Osmeridae). *Copeia*, **1994**, 184–190.
- 6) 酒井明久 (2018) : 琵琶湖産アユの耳石径と体長との関係に及ぼす成長速度の影響. 水産増殖, **66**, 133–135.
- 7) Campana SE. (1990): How reliable are growth back-calculations based on otoliths?. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**, 2219–2227.
- 8) 塚本勝巳・梶原 武・益田信之・森由基彦 (1975) : 放流時における人工種苗アユの分散-I. 日本水産学会誌, **41**, 733–737.
- 9) 田中秀具 (2003) : 琵琶湖産アユのふ化時期からみた漁期・漁法別特徴. 滋賀県水産試験場研究報告, **50**, 1–17.
- 10) 酒井明久 (2010):2008 年秋におけるアユの成長の地域差. 平成 20 年度滋賀県水産試験場事業報告, p.53.
- 11) 田中秀具・片岡佳孝・井出充彦・太田滋規・氏家宗二・酒井明久 (2002) : 琵琶湖産アユの仔稚魚期における分布. 滋賀県水産試験場研究報告, **49**, 1–16.
- 12) 田中秀具・片岡佳孝・澤田宣雄・酒井明久・井出充彦・孝橋賢一 (2002) : 琵琶湖におけるアユ仔稚魚の成長と発育. 滋賀県水産試験場研究報告, **49**, 17–29.
- 13) Endo, S. and Y. Okumura (1993): Gyre system in Lake Biwa from recent current measurements. *Jpn. J. Limnol.*, **54**, 191–197.
- 14) 近畿農政局滋賀農政事務所 (2010) : 2008 年漁業センサス結果報告書 2010, 58 pp.

第5章 漁獲サイズの年変動

琵琶湖産アユを対象とした漁業の操業は、概ね11月下旬から翌年8月中旬まで9ヵ月もの長期間に及ぶ。この間にアユの漁獲サイズは成長に伴って大きく変化するが、成長には顕著な年変動があることから漁獲サイズは同時期であっても年によって一定ではない。本種は利用目的によってそれぞれ必要とされるサイズが異なるために、漁獲サイズの変動は流通価格にも大きく影響する。このため、本種の漁獲サイズの変動要因を明らかにすることは、漁業を行う上で重要な情報となるばかりでなく、本種の成長様式を理解するためにも有意義である。

琵琶湖産アユの漁獲サイズの変動については、これまでに漁獲魚の年間平均体重が琵琶湖の年間最低水温に強く影響されることが明らかにされ、年間最低水温が12～1月の積雪日数と有意な負の相関関係にあることを利用して、稚魚の生息密度と積雪日数から年間平均体重を予測する手法が開発されている。しかし、漁期中における漁獲サイズの変動傾向やその変動要因が時期別に異なるかどうかについては検討されていない。

本研究では、琵琶湖内におけるアユの漁獲サイズの経月および経年的な変動傾向を整理したうえで、それらの変動と水温、プランクトン量、アユの生息密度や河川への遡上尾数との関係を調べ、琵琶湖産アユの漁獲サイズの変動に関わる要因を明らかにした。さらに、この結果を利用して漁獲サイズの予測手法についても検討したので報告する。

材料および方法

本研究では、1994～2010年の琵琶湖内におけるアユの漁獲サイズを解析の対象とした。データは、本種を対象とした漁業のうち最も操業期間が長く、サイズ選択性が少ないと考えられるえり(小型定置網)の漁獲標本から得た。えり漁は例年11月下旬もしくは12月上旬に操業が開始されるが、12月中旬から翌年1月にかけての一時期は操業が一旦中止されるため、この間は漁獲標本が収集されていない。このため、解析には漁獲標本が継続して収集されている2月から7月の漁獲サイズデータを用いた。

えりによるアユの漁獲標本は、琵琶湖北湖で操業

される8～10ヵ所のえり(図5-1)から、各月の中旬に収集し、10%ホルマリン液で固定して保存した。標本の測定は、漁獲日および場所別の標本ごとに50尾を上限として標準体長を測定して各標本の平均値を求め、月ごとにそれらの平均値を算出した(以下、漁獲体長(mm))。また、漁獲体長の変化の大きさと各要因との関係をみるために、翌月までの漁獲体長増加率を次式により求めた。

$$\text{漁獲体長増加率 (\%)} = [L_{(t+1)} - L_{(t)}] / L_{(t)} \times 100$$

$L_{(t)}$: t 月の漁獲体長 (mm)

漁獲サイズの変動に影響を与える要因として以下の5項目を選定し、漁獲体長または漁獲体長増加率との相関分析を行った。なお、各月の漁獲体長と各要因との相関分析に使用するデータは、2月については前年10月から当月まで、毎月の漁獲体長データがある3月以降は、各要因の影響が及ぶ期間を考慮し2ヵ月前から当月までとした。

1) 仔魚生息密度

滋賀県水産試験場ではアユ仔魚の生息密度を評価

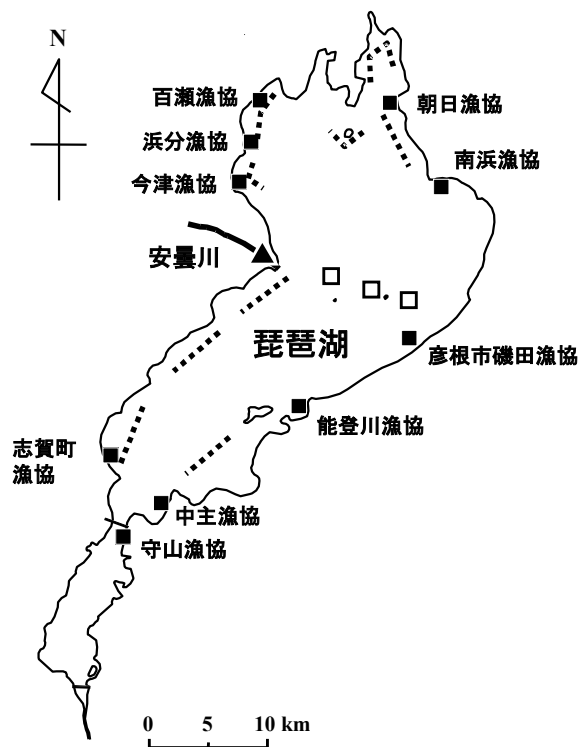


図5-1 調査地の概要。■および▲はそれぞれアユ漁獲標本を採集した“えり”および“やな”の位置。点線は仔魚生息密度の調査水域。□は水温およびプランクトン量の観測地点。

するために、ヒウオ生息状況調査を毎年10～12月の期間中に3回実施している。この調査では、3回の調査それぞれにおいて琵琶湖北湖の9水域(図5-1)で網口2m×1mの採集用ネットを18回(2001年までの11月と12月の調査では30回)曳網して得た1曳網当たり採集尾数(尾/網)を求めているが、本研究では以下の理由により、3回の調査結果のうちの最大値を各年のデータとして用いた。なお、2003年は2回しか調査できなかつたので欠測値として扱った。

仔魚生息密度の調査は、原則として新月の夜間に行われており、同月の調査であつてもどの旬に実施されたかは年によって一定ではない。また、アユのふ化時期も年によって変動する。このため、調査日とふ化時期がごく近い場合には、仔魚が調査水域に達していないことや、採集用ネットの網目に留まるサイズに達していないことが想定される。また、調査日がふ化時期から長期間経過した場合には、仔魚の逃避能力の向上や自然死亡により採集尾数は減少すると考えられる。実際に、調査で採集される仔魚のふ化日組成みると、調査時期が遅くなるに従い早生まれの仔魚が採集されない傾向が確認されている。²⁾そこで、本研究では10～12月に行われた調査結果のうちの最大値が、その年の仔魚の生息量を最も良く反映すると判断し、データとして採用した。この結果、10月または11月の調査結果が採用された。

2) CPUE

2月以降のアユの生息密度の指標値として、志賀町漁業協同組合および百瀬漁業協同組合(図5-1)が操業するえりの2～6月の月間漁獲量を、各月の操業統数とえり漁獲アユの月別平均体重で除して、2～6月の月別えり1統当たり漁獲尾数(万尾)を求めた。

3) 水温

滋賀県水産試験場が毎月1回実施している琵琶湖定点定期観測³⁾において、沖合いに設定された3定点(図5-1)の水深10m層水温の平均値(°C)から、前年10月～7月のデータを用いた。

4) プランクトン量

琵琶湖定点定期観測³⁾における3定点(図5-1)における水深0～20mのプランクトン沈殿量の平均値(ml/m³)から、前年10月～7月のデータを用いた。なお、プランクトンの採集は、北原式中層定量

ネット(網口直径25cmまたは22.5cm、目合95μm)を用いて行われた。

5) 遡上尾数

琵琶湖から河川へのアユの遡上尾数の指標値として、安曇川のやな(図5-1)における5月と6月のアユ漁獲量を漁獲魚の月別平均体重で除して両月の漁獲尾数(万尾)を求めた。

次に、これらの要因相互の関係をみるため、各月の水温およびプランクトン量と仔魚生息密度、CPUEおよび遡上尾数との相関を調べた。この際、使用するデータは2ヵ月前から当月までを対象とした。

さらに、5月の漁獲体長の予測手法を検討するため、2月の漁獲体長、CPUEおよびプランクトン量を説明変数として重回帰分析を行った。最良重回帰式は、変数減少法による変数選択により、赤池の情報量規準(AIC、Akaike's Information Criterion)が最小となるモデルを求めた。

結 果

漁獲サイズの変動傾向 えりによるアユの漁獲体長は、2月には39.0～49.1mmであったが、7月には63.8～88.8mmへと増加した(図5-2)。漁獲体長の経月変化を年ごとにみると、その傾向は年によって

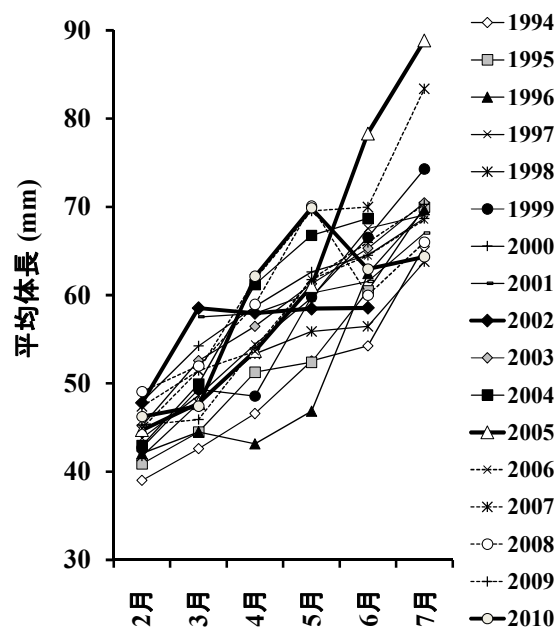


図5-2 えりによる漁獲アユの平均体長の経月変化。

異なっており、2002年や2010年のように2月には相対的に大きいのが6~7月には小さくなる年がある一方、2005年のように4月までは平均的だが6~7月に著しく大きくなる年もみられた(図5-2)。各月の漁獲体長の相関関係をみると、2月から5月の各月の間には、1例(3月と5月)を除いて有意な正の相関が認められ、6月と7月の間にも有意な正の相関が認められた(表5-1)。一方、5月以前の漁獲体

長と6月以降のそれらの間には、すべての組み合わせにおいて有意な相関は認められなかった(表5-1)。

漁獲サイズと各要因との関係 2月から7月までの漁獲体長と各要因との相関分析結果を表5-2に示した。2月の漁獲体長は、前年秋の仔魚生息密度との間に有意な負の相関が認められたが、その他の要因との間には相関は認められなかった。3月の漁獲体長は、すべての要因との間に有意な相関は認められなかった。4月と5月の漁獲体長は、3月のプランクトン量と有意な正の相関が認められたが、これ以外の要因との間には有意な相関は認められなかった。6月の漁獲体長は、4月から6月のCPUEと有意な負の相関が認められたが、これ以外の要因との間には有意な相関は認められなかった。7月の漁獲体長は、7月のプランクトン量との間に有意な正の相関がそれぞれ認められた。なお、後述するように、6月以降の漁獲体長は、大型個体が河川遡上した影響を受けている可能性があるため、上記の分析とは別に、遡上尾数が平均値の95%信頼区間上限値を上回った5カ年を除く12年分を対象にした分析も同様に

表5-1 エリ漁におけるアユ漁獲体長の各月間の相関分析結果

	2月	3月	4月	5月	6月	7月
2月	1.000					
3月	0.770 *** (16)	1.000				
4月	0.724 ** (16)	0.600 * (17)	1.000			
5月	0.720 ** (16)	0.412 (17)	0.870 *** (17)	1.000		
6月	0.260 (16)	0.038 (17)	0.235 (17)	0.378 (17)	1.000	
7月	0.182 (14)	0.024 (15)	0.058 (15)	0.164 (15)	0.866 *** (15)	1.000

アスタリスクは有意水準5%(*), 1%(**) および0.1%(***)でそれぞれ有意であることを示す。括弧内の数字はデータ数。

表5-2 エリ漁におけるアユの漁獲体長および漁獲体長増加率と各要因との相関分析結果

要因		漁獲体長								漁獲体長増加率							
		2月	3月	4月	5月	6月 [#]		7月 [#]		2-3月	3-4月	4-5月	5-6月		6-7月		
						a	b	a	b				a	b	a	b	
水温	10月	0.371	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	11月	0.237	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	12月	0.065	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	1月	-0.152	-0.413	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	2月	0.010	-0.246	0.140	-	-	-	-	-	-0.213	-	-	-	-	-	-	
	3月	-	-0.111	0.248	0.260	-	-	-	-	-0.025	0.427	-	-	-	-	-	
	4月	-	-	0.260	0.134	-0.154	0.080	-	-	-	0.244	-0.210	-	-	-	-	
	5月	-	-	-	0.105	-0.116	0.098	0.088	0.302	-	-	-0.038	-0.262	-0.202	-	-	
6月	-	-	-	-	-0.162	0.004	0.014	0.149	-	-	-	-0.097	0.058	0.371	0.329		
7月	-	-	-	-	-	-	0.445	0.558	-	-	-	-	-	0.405	0.482		
プランクトン量	10月	-0.285	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	11月	0.152	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	12月	0.262	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	1月	0.348	0.155	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	2月	0.003	0.075	0.399	-	-	-	-	-	0.243	-	-	-	-	-	-	
	3月	-	0.103	0.677 **	0.653 **	-	-	-	-	-0.128	0.687 **	-	-	-	-	-	
	4月	-	-	0.449	0.456	-0.221	-0.041	-	-	-	0.548 *	0.056	-	-	-	-	
	5月	-	-	-	-0.017	0.051	-0.026	-0.077	-0.175	-	-	0.429	0.120	0.030	-	-	
6月	-	-	-	-	-0.005	-0.080	0.069	-0.025	-	-	-	0.585 *	0.658 *	0.204	0.113		
7月	-	-	-	-	-	-	0.529 *	0.462	-	-	-	-	-	0.553 *	0.635 *		
仔魚生息密度	10-11月	-0.544 *	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
えり漁CPUE	2月	-0.148	0.332	-0.070	-	-	-	-	-	0.585	-	-	-	-	-	-	
	3月	-	0.024	-0.126	-0.368	-	-	-	-	0.465	-0.137	-	-	-	-	-	
	4月	-	-	-0.011	-0.257	-0.692 **	-0.716 **	-	-	-	0.022	-0.476	-	-	-	-	
	5月	-	-	-	-0.494	-0.788 ***	-0.759 **	-0.578 *	-0.543	-	-	-0.329	-0.145	-0.099	-	-	
	6月	-	-	-	-	-0.661 **	-0.662 *	-0.556 *	-0.559	-	-	-	-0.025	0.058	0.129	0.122	
遡上尾数	5-6月	-	-	-	-	-0.255	-	-0.347	-	-	-	-	-	-0.424	-	-	

aはすべての年を含む相関係数、bは河川への遡上尾数が平均値の95%信頼区間上限値を上回った5カ年を除いた12年分の相関係数を示す。

アスタリスクは有意水準5%(*), 1%(**) および0.1%(***)でそれぞれ有意であることを示す。

表5-3 琵琶湖の水深10m層水温と各要因との相関分析結果

要因		水温									
		10月	11月	12月	1月	2月	3月	4月	5月	6月	7月
プランクトン量	10月	-0.252	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	11月	0.560 *	0.536 *	—	—	—	—	—	—	—	—
	12月	0.336	0.418	0.356	—	—	—	—	—	—	—
	1月	—	-0.064	0.108	0.018	—	—	—	—	—	—
	2月	—	—	0.132	-0.174	-0.071	—	—	—	—	—
	3月	—	—	—	0.001	0.181	0.217	—	—	—	—
	4月	—	—	—	—	0.446	0.531 *	0.316	—	—	—
	5月	—	—	—	—	—	-0.452	-0.533 *	-0.418	—	—
	6月	—	—	—	—	—	—	-0.369	-0.173	0.253	—
7月	—	—	—	—	—	—	—	0.233	0.169	0.286	
仔魚生息密度	10-11月	-0.205	-0.180	—	—	—	—	—	—	—	—
えり漁CPUE	2月	-0.188	-0.180	-0.418	-0.567	-0.469	—	—	—	—	—
	3月	—	—	—	-0.047	0.007	0.196	—	—	—	—
	4月	—	—	—	—	0.135	0.250	0.435	—	—	—
	5月	—	—	—	—	—	0.102	0.370	0.267	—	—
	6月	—	—	—	—	—	—	0.079	0.003	0.056	—
遡上尾数	5-6月	—	—	—	—	—	0.333	0.500 *	0.466	0.365	—

アスタリスクは有意水準 5%で有意であることを示す。

行った。この結果、6月の漁獲体長と各要因との関係は、すべての年を対象とした分析と同様の結果が得られた。一方、7月の漁獲体長と7月のプランクトン量および5~6月のCPUEとの間にみられた相関の有意性は、検出されなかった。

2月から6月までの漁獲体長増加率と各要因との相関分析結果を表5-2に示した。3~4月の漁獲体長増加率は、3月と4月のプランクトン量、5~6月の漁獲体長増加率は6月のプランクトン量、6~7月の漁獲体長増加率は7月のプランクトン量との間にそれぞれ有意な正の相関が認められた。なお、5~6月、6~7月の漁獲体長増加率と各要因との関係については、上記の理由により、遡上尾数の多かった5カ年を除いた分析もあわせて行った。この結果、すべての年を対象とした分析と同様の結果が得られた。

水温およびプランクトン量と各要因との関係 前年10月から7月までの水温とプランクトン量、仔魚生息密度、CPUEおよび遡上尾数との関係を調べた結果、いくつかの組み合わせで有意な相関が認められた(表5-3)。11月のプランクトン量は10月と11月の水温と、4月のプランクトン量は3月の水温との間にそれぞれ有意な正の相関が認められた。一方、5月のプランクトン量は4月の水温と有意な負の相関が認められた。仔魚生息密度、2月から6月

のCPUEは水温との間に有意な相関は認められなかった。5~6月の遡上尾数は、4月の水温と有意な正の相関が認められた。次に、プランクトン量と仔魚生息密度、CPUEおよび遡上尾数との関係を調べた結果、これらのすべての組み合わせにおいて有意な相関は認められなかった(表5-4)。

5月漁獲体長の予測手法の検討 先述のとおり、アユの漁獲サイズには本種の生息密度やプランクトン量が関わっていることが明らかとなった(表5-2)。そこで、5月の漁獲体長を目的変数、2月の漁獲体長、CPUEおよびプランクトン量を説明変数とし、それらのすべてが揃っている11年分のデータを用いて重回帰分析を行った。変数減少法による変数選択の結果、3つの変数すべてが採択された。最良重回帰式は

$$L_{(5)} = 1.28L_{(2)} - 0.0869CPUE_{(2)} + 0.555PL_{(2)} + 6.65 \quad (1)$$

であった。ただし、 $L_{(2)}$ 、 $CPUE_{(2)}$ 、 $PL_{(2)}$ はそれぞれ2月の漁獲体長、CPUEおよびプランクトン量を示す。自由度調整済み決定係数は0.675、AICは61.5であり、分散分析の結果、回帰は5%の水準で有意であった($F=7.91$ 、 $P<0.05$)。なお、それぞれの説明変数の間には有意な相関は認められず(表5-2、表5-4)、多重共線性は確認されなかった。(1)式から得た5月漁獲体長の推定値は、概ね実測値の変動を反映して

表5-4 琵琶湖のプランクトン量と各要因との相関分析結果

要因		プランクトン量								
		10月	11月	12月	1月	2月	3月	4月	5月	6月
仔魚生息密度	10-11月	0.112	-0.161	—	—	—	—	—	—	—
えり漁CPUE	2月	0.520	0.111	-0.117	-0.081	0.304	—	—	—	—
	3月	—	—	—	-0.149	0.195	-0.026	—	—	—
	4月	—	—	—	—	0.164	0.103	0.297	—	—
	5月	—	—	—	—	—	-0.274	0.105	-0.471	—
	6月	—	—	—	—	—	—	-0.099	-0.270	0.298
遡上尾数	5-6月	—	—	—	—	—	0.402	0.422	-0.460	-0.353

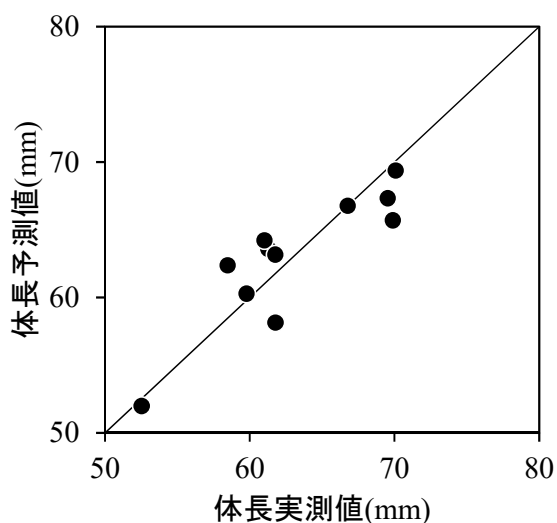


図 5-3 えり漁において5月に漁獲されたアユの体長実測値と予測値との関係。

いた (図 5-3)。

考 察

琵琶湖産アユには大別して春から夏にかけて河川に遡上する群と、夏の間も湖中に留まる群が存在する。^{4,5)} このような回遊様式の変化はアユのふ化時期とも関係しており、河川に遡上するアユは同時期に琵琶湖に残留するアユに比べてふ化時期が早く、体長が大きいという特徴をもつ。^{5,6)} これらの河川への遡上は、主に4~5月以降に本格的に始まる。⁷⁾ 本研究の対象としたえりで漁獲されたアユのふ化時期は、2月から6月までの間に次第に遅生まれのアユが加入することによってその範囲が拡大し、4月以降には概ねふ化時期全体に及ぶが、ふ化時期のモ

ードは月の経過とともに次第に遅くなる傾向が確認されている。⁸⁾ したがって、えりによるアユの漁獲サイズの変動には、成長の変動だけでなく、回遊様式の変化にも影響を受けていることが想定される。本研究で調べたえりによるアユの漁獲サイズの変動傾向は、1例を除くと2~5月の各月間および6月と7月の漁獲体長の間には有意な正の相関が認められたが、5月以前と6月以降の各月の間には有意な相関は認められなかった (表 5-1)。このことは、漁獲サイズの変動傾向が5月までとそれ以降では異なることを示している。傾向が共通していた2~5月の漁獲サイズの変動は、3月までは遅生まれの加入に伴う影響を受けるが、概ね琵琶湖産アユ全体の成長の変動を反映していると考えられる。一方、5~6月の遡上尾数と5~6月の漁獲体長増加率との間には、有意ではないが負の傾向がみられた (表 5-2)。このことは、大型のアユが河川へ遡上することによって6月以降のえり漁獲アユの漁獲体長の変化が小さくなることを示唆する。すなわち、河川への遡上尾数が多い年には、6月以降の漁獲サイズの変動はアユの成長を反映しない可能性があると考えられる。

2月に琵琶湖で漁獲されたアユの漁獲体長は、前年秋の仔魚生息密度との間に有意な負の相関が認められ、2月のCPUEとの間には相関関係は認められなかった (表 5-2)。琵琶湖産アユの成長は、1月から2月にかけて停滞し、それ以前の成長速度は前年秋のふ化日に近いほどはやいことが知られている。⁶⁾ したがって、2月の漁獲体長の年変動は、成長停滞期に至るまでの前年秋の成長の早遅を反映すると考えられる。一般的に魚類の成長は生息密度が高まると抑制されることが知られており、⁹⁾ 河川生活期の

アユ¹⁰⁻¹²⁾や琵琶湖のイサザ *Gymnogobius isaza*¹³⁾では、それらのサイズと生息密度の間に負の相関関係が認められている。琵琶湖のアユにおいても生活史初期の秋の生息密度が成長に対して抑制的に働いており、このことが2月の漁獲サイズに影響したと考えられる。

4月と5月の漁獲体長は、ともに3月のプランクトン量と有意な正の相関が認められた(表5-2)。また、3~4月の漁獲体長増加率は、3月および4月のプランクトン量との間に有意な正の相関が認められた(表5-2)。琵琶湖産アユにおいて、冬の成長停滞期を脱する時期は1月から2月と推定されている。

⁶⁾ 紀伊半島西岸海域では、プランクトン量がアユの成長に対して促進的に働くことが認められている。

^{14,15)} 琵琶湖においても同様に、アユが成長停滞期を脱した3月以降にはプランクトン量の多さがアユの成長に対して有利に作用し、漁獲サイズに影響したものと考えられる。一方、3月から5月までの漁獲体長と漁獲体長増加率は、ともにCPUEとの間に有意な相関関係は認められなかった(表5-2)。すなわち、この期間の漁獲サイズとその変動には、密度依存的な抑制は見出せなかった。琵琶湖産アユでは、2月から4月の減耗が多く、年々密度依存的な傾向をもつことが知られている。¹⁶⁾ また、田中⁶⁾は冬の自然減耗が成長の遅い小型個体を中心に起こる可能性を指摘している。仮に、冬の密度依存的な減耗が小型個体を中心に起こるとすれば、生息密度の高い年に成長の抑制が生じていたとしても、漁獲サイズにはそれが十分に反映されないことが推定される。したがって、2月から4月の間においても密度依存的な成長抑制が存在する可能性は否定できない。この点を検討するには、4月以降に生残した個体の成長履歴を資源水準が異なる複数年にわたって比較することが有効であろう。

6月と7月の漁獲体長は、4~6月のCPUEとの間に有意な負の相関が認められた(表5-2)。先述したように、大型個体が河川へ遡上した結果、6月以降の漁獲体長はアユの成長を十分に反映しない場合があると考えられる。そこで、遡上尾数が多かった5カ年を除いた12年間を対象に分析した結果、6月については同様の結果が得られた(表5-2)。7月については、おそらくはデータ数が減少したことによってCPUEとの有意性は検出されなかったが、相関係

数はほぼ同水準であった(表5-2)。したがって、春以降のアユの成長もアユ自身の生息密度に抑制的な影響を受けており、その影響が漁獲サイズに現れているものと考えられる。

7月の漁獲体長は、7月のプランクトン量との間に有意な正の相関が認められ、5~6月と6~7月の漁獲体長増加率はそれぞれ6月と7月のプランクトン量との間に有意な正の相関が認められた(表5-2)。遡上尾数が多い5カ年を除いた分析においても、漁獲体長増加率については同様の結果が得られたことから、5月以降においてもプランクトン量の多さはアユの成長に対して促進的に作用しており、そのことが漁獲サイズに反映したものと考えられる。

湖水温度は、2月から7月までの漁獲体長および漁獲体長増加率とのすべての組み合わせにおいて、有意な相関関係は認められなかった(表5-2)。水温は、一般に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。⁹⁾ 実際に種苗生産過程においては、アユの成長速度はふ化時の水温と正の相関関係が認められている。¹⁷⁾ 一方、海域におけるアユの成長と水温の関係は、茨城県久慈川周辺海域のように海水温が高い年のほうがアユの成長がはやいという報告¹⁸⁾もあるが、紀伊半島西岸海域のように海水温が高い年はプランクトン量が少ない傾向にあり、アユの成長はむしろ遅くなるという報告¹⁴⁾もある。琵琶湖においては、西森ら¹⁾が寒冷年(1981、1984年)と暖冬年(1983、1989年)のアユの成長を比較し、特に2月から4月の成長量が前者で小さいことから、成長に対する冬の水温低下の影響を指摘している。このように、天然水域におけるアユの成長と水温の関係は水域により一定ではない。本研究で明らかとなったように、琵琶湖におけるアユの成長には、生活史初期の秋にはアユ自身の生息密度が、3月以降はプランクトン量が、6月以降にはこれに加えて再びアユの生息密度が関係すると考えられた(表5-2)。このように、琵琶湖産アユの成長はどの時期においても湖水温度以外の要因の影響を受けているため、水温の直接的な影響が明瞭には現れにくく、漁獲サイズにも反映されにくいと考えられる。冬の水温低下の影響についてみると、本研究で解析対象とした1994~2010年の琵琶湖の年間最低水温は6.6~8.1℃の範囲にあったが、西森ら¹⁾が冬にアユの成長量の低下がみられたと指摘した

1981年と1984年の年間最低水温はこの範囲をさらに下回る 6.2°C ¹⁹⁾と 5.4°C ²⁰⁾であった。このことから、琵琶湖産アユの冬の間の成長に対する水温の影響は、水温が一定の水準以下に低下した時に明瞭に現れるのであろう。また、4月のプランクトン量は3~4月の漁獲体長増加率と有意な正の相関がみられたが(表5-2)、同時に3月の湖水温との間にも有意な正の相関が認められた(表5-3)。このことは、水温がアユの餌となるプランクトンの増殖速度に作用し、間接的にアユの成長に影響した可能性を示しており、水温がアユの成長に与える影響を明らかにするには、この点からの検討も必要であろう。

5月はアユの漁獲サイズが顕著な年変動を示し(図5-2)、年によっては佃煮などの加工品には適さない大型の個体が出現し始める時期である。そこで、5月の漁獲体長を予測することを目的に、2月の漁獲体長、CPUEおよびプランクトン量を説明変数とした重回帰分析を行った結果、有意な回帰式が得られ、この式から得た5月の漁獲体長の推定値は、概ね実際の漁獲体長の変動を反映していた(図5-3)。すなわち、2月に得られるデータから5月の漁獲体長が予測できると考えられた。

以上、本研究では琵琶湖で操業されるえりによるアユの漁獲サイズの変動傾向を整理し、それに影響する要因を時期別に検討した。この結果、琵琶湖産アユの漁獲サイズの変動には、アユ自身の生息密度や餌となるプランクトン量がアユの成長の変動を介して関わっていることが明らかとなった。また、これらの情報を利用して2月に得られるデータから5月の漁獲体長の予測式を導くことができた。今後は、琵琶湖産アユ資源の総合的な管理方策を検討するため、アユ資源の減耗過程や減耗要因を時期別に明らかにする必要がある。

摘 要

1. えり漁によるアユの漁獲サイズの変動には顕著な年変動が認められ、2~5月にはその年の成長を反映して変化したが、6月以降は大型個体の河川遡上量の多寡に影響を受けた。
2. 漁獲サイズの変動には、アユ自身の生息密度や餌となるプランクトン量が成長変動を介して関わっていると考えられた。

3. 5月の漁獲体長は、2月のえり漁によるアユの漁獲体長とCPUE、2月のプランクトン量を説明変数とした重回帰式により概ね予測できた。

文 献

- 1) 西森克浩・岸田 達・松田裕之 (1992): 琵琶湖産アユの漁況予測. 日本水産学会誌, **58**, 653-657.
- 2) 片岡佳孝・西森克浩・井出充彦・白杵崇広・大山明彦・関 慎介・藤原公一 (2008): 資料 コアユ資源予測調査データ(平成16年度). 滋賀県水産試験場研究報告, **52**, 43-56.
- 3) 岡村貴司・幡野真隆・鈴木隆夫・吉岡 剛・佐野聡哉・菅原和宏・井戸本純一 (2010): 琵琶湖定点定期観測 (2004年度[平成16年度]). 滋賀県水産試験場研究報告, **53**, 51-84.
- 4) 東 幹夫 (1973): びわ湖における陸封型アユの変異性に関する研究IV. 集団構造と変異性の特徴についての試論. 日本生態学会誌, **23**, 255-265.
- 5) 塚本勝巳 (1988): アユの回遊メカニズムと行動特性. 現代の魚類学 (上野輝彌・沖山宗雄編), 朝倉書店, 東京, 100-33.
- 6) 田中秀具 (2003): 琵琶湖産アユのふ化時期と成長・発育. 滋賀県水産試験場研究報告, **50**, 19-33.
- 7) 酒井明久 (2010): 琵琶湖産アユにおける河川への遡上開始日と遡上尾数の予測. 日本水産学会誌, **76**, 670-677.
- 8) 田中秀具 (2003): 琵琶湖産アユのふ化時期からみた漁期・漁法別特徴. 滋賀県水産試験場研究報告, **50**, 1-17.
- 9) 落合 明 (1977): 成長. 改訂増補魚類生理 (川本信之編), 恒星社厚生閣, 東京, 216-244.
- 10) 中村智幸・糟谷浩一 (2004): 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. 日本水産学会誌, **70**, 288-296.
- 11) 久保田仁志・手塚 清・福富則夫 (2008): マイクロサテライト DNA マーカーによる釣獲されたアユの由来判別と種苗放流効果の評価. 日本水産学会誌, **74**, 1052-1059.
- 12) 森 直也・野上泰宏・本間智晴・富田政勝 (2008): 新潟県海川におけるアユの個体群密度と成長の関係. 新潟県内水面水産試験場調査研究報告, **32**, 1-6.

- 13) Nagoshi, M. (1966): Ecological studies on the population of isaza, *Chaenogobius isaza* TANAKA, in Lake Biwa, with special reference to the effects of population density upon its growth. *Res. Popul. Ecol.*, **8**, 20–36.
- 14) 吉本 洋・藤井久之・中西 一 (2007): 紀伊半島西岸域における稚アユの成長. 日本水産学会誌, **73**, 1057–1064.
- 15) 原田慈雄・高橋芳明・藤井久之 (2009): 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, **31**, 508–514.
- 16) 酒井明久 (2010): 琵琶湖産アユにおける冬季減耗要因の推定. アユ資源研究部会報告書(平成21年度), 全国湖沼河川養殖研究会アユ資源研究部会, 25–26.
- 17) Takizawa, K., T. Takami, H. Ohashi and S. Murata (1999): On the assessment of biomass production of intensively raised larval and juvenile ayu *Plecoglossus altivelis*. *Fish. Sci.*, **65**, 503–506.
- 18) 荒山和則 (2009): 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, **31**, 487–494.
- 19) 氏家宗二・太田豊三・山中 治・里井晋一・水島久宜・村長義男・大野喜弘 (1986): びわ湖定期観測 (昭和 55 年度). 滋賀県水産試験場研究報告, **37**, 54–91.
- 20) 氏家宗二・前河孝志・鈴木俊一・太田豊三・藤原公一・田沢 茂・津村祐司・桧山義明 (1987): びわ湖定期観測 (昭和 58 年度). 滋賀県水産試験場研究報告, **39**, 177–208.

第6章 冬季の減耗

琵琶湖のアユを対象とする漁業には、えり漁（小型定置網漁業）、刺網漁業、あゆ沖びき網漁業（底びき網漁業）、やな漁業、追さで網漁業およびあゆ沖すくい網漁業があり、極めて多様な漁業が営まれている。これらの漁業の漁期は、えり漁では11月下旬から翌年8月まで長期間に及ぶが、あゆ沖びき網漁業では2月に限定され、これら以外の漁業は春以降に操業が本格化する。淡水魚においては、環境条件が厳しい冬の間の個体数減耗が資源変動における重要な現象と認識されていることから、¹⁾冬の間の資源減耗はアユを漁獲対象とする多くの漁業に影響を与える。しかし、琵琶湖のアユを対象として冬の個体数減耗に着目した研究はほとんど行われておらず、1966年春以降の著しい不漁の原因が、冬の間の例年以上の水温低下と餌不足による成育阻害および個体数減耗によってもたらされたとの報告²⁾があるのみである。

本種の適切な資源管理あるいは精度の高い漁況予測を行うためには、冬の減耗の特徴やその原因を明らかにする必要がある。そこで、本研究では冬の間のアユの個体数変動の傾向を比較するとともに、水温、プランクトン量およびアユの栄養状態の指標値との関係を分析した。

材料および方法

分析には、1999年および2002～2010年に得られた次のデータを用いた。

CPUEと漁獲サイズ えり漁における月別の1統当たり漁獲尾数（以下、CPUE）を各月のアユ資源尾数の指標値として用いた。えり漁は、11月下旬もしくは12月初めに操業を開始するが、漁獲量が需要を満たすと一時休漁し、操業を再開するのは概ね2月以降である。このことから、冬から春にかけてのアユ資源尾数の指標には2～4月のCPUEを用いた。CPUEを求めるための漁獲量と操業統数の情報は、解析対象とした10年間にえり漁を安定して操業していた志賀町漁協および百瀬漁協（図6-1）から聞き取り調査により収集した。一方、琵琶湖北湖で操業される8～10統のえり（図6-1）で漁獲されたアユの標本を、2月から4月までの各月中旬に収集し、10%

ホルマリン液で固定して保存した。漁獲日および場所別の標本ごとに50尾を上限としてアユの標準体長（ SL 、以下、体長）と体重（ BW ）を測定し、月ごとに集計してそれらの平均値を求めた。月別の漁獲量を操業統数で除し、これを該当する月の平均体重で除してCPUEを算出した。

肥満度 魚類において栄養状態の指標として用いられるCondition factor ($CF=BW \times SL^{-3} \times 10^3$) は、体長体重関係をアロメトリー式で表したときの相対成長係数が3以外の場合には適用が好ましくなく、琵琶湖産アユもこれに当てはまると指摘されている。

³⁾このため、本研究では次の方法により相対肥満度（Relative condition: K_n ）⁴⁾を算出し、栄養状態の指標とした。はじめに、収集した全標本の体長体重データを常用対数に変換したうえで両者の関係を一次回帰式に当てはめ、MS-Excelのソルバーを用いて残差平方和が最小となるようアロメトリー式 $BW=aSL^b$ のパラメータを推定した。ただし、各年、各月の標本数が異なるため、各々に求めた残差平方和を標本数で除してこの総和を最小とすることで、パラメータ推定に対する標本数の偏りを調整した。次に、こ

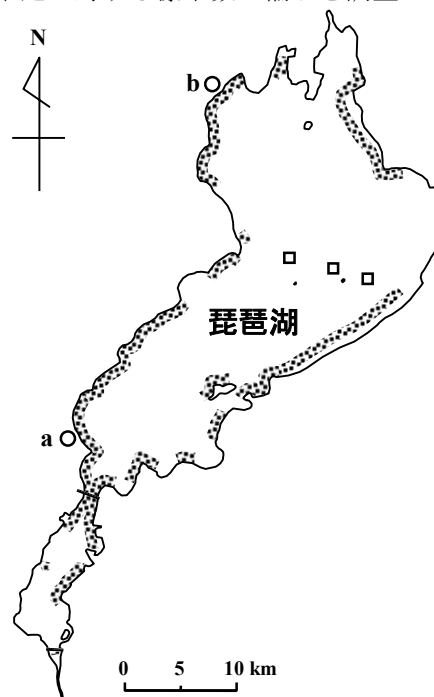


図6-1 調査地の概要。○は解析データを得た漁協の位置：志賀町漁協(a)、百瀬漁協(b)。網掛けはえり漁の操業区域。□は水深10m層の水温とプランクトン量の観測点。

のアロメトリー式から個体ごとに体長観測値に対する体重の期待値 (BW') を算出し、次式により K_n を求めた。

$$K_n = BW / BW'$$

K_n は年別、月別に集計し、その平均値を比較した。

水温 滋賀県水産試験場が毎月1回、琵琶湖で観測している層別水温のデータから、沖合いに設定された3 定点 (図6-1) における水深10 m層の観測値の平均 (°C) を、前年12月~4月の各月について求めた。

プランクトン量 滋賀県水産試験場が毎月1回、琵琶湖で観測している層別のプランクトン沈殿量のデータから、水温と同じ3 定点 (図6-1) における水深0-10 mと10-20 mの観測値、計6 データの平均値 (ml/m^3) を、前年12月~4月の各月について求めた。なお、プランクトンの採集には、北原式中層定量ネット (網口直径25 cmまたは22.5 cm、目合95 μm) が使用された。

結 果

CPUE と漁獲サイズ 2月から4月までのえり漁におけるアユのCPUEの推移を図6-2に示す。2月のCPUEには顕著な年変動が認められ、その最小値11.9万尾 (2005年) と最大値92.5万尾 (2002年)

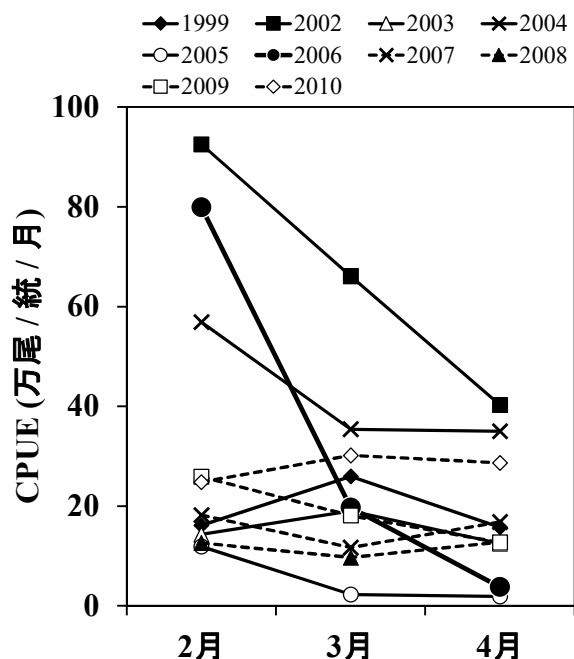


図 6-2 えり漁におけるアユ CPUE の経月変化。

との間には 7.8 倍の差がみられた。2006 年 2 月の CPUE は 10 年間では 2 番目に高い 79.9 万尾であった。2 月から 4 月までの CPUE の変動傾向は、概ね横ばいに推移する年がある一方で、2002 年、2004 年および 2006 年のように大きく減少する年がみられ、特に 2006 年はその傾向が著しかった。

次に、2 月 CPUE に対する 4 月 CPUE の関係をみると、2006 年他は他の年から大きく外れた位置にプロットされ、これ以外の年は 2 月 CPUE が多い年ほど 4 月 CPUE も多くなる傾向がみられた (図 6-3)。これらの関係を Spearman の順位相関係数により検討したところ、すべての年を対象としたときには両者の関係は有意ではなかったが ($n = 10, r_s = 0.515, P = 0.122$)、2006 年を除くと有意な正の相関関係が認められた ($n = 9, r_s = 0.800, P = 0.024$, 図 6-3)。

えり漁によるアユの漁獲サイズを図 6-4 に示す。2 月から 4 月の漁獲サイズには顕著な年変動が認められた。2 月の漁獲サイズは 42.9 mm (2004 年) から 49.1 mm (2008 年) の範囲にあり、2006 年は 44.9 mm であった。3 月の漁獲サイズは 45.9 mm (2009 年) から 58.5 mm (2002 年) の範囲にあり、2006 年は 51.4 mm であった。4 月の漁獲サイズは 49.1 mm (1999 年) から 61.1 mm (2004 年) の範囲にあり、2006 年は 53.6 mm であった。

肥満度 全標本から得たアユの体長体重関係は次式で表された。

$$\text{Log}_{10}BW = 3.97 \text{Log}_{10}SL - 6.74$$

($n = 8,505, r^2 = 0.994$)

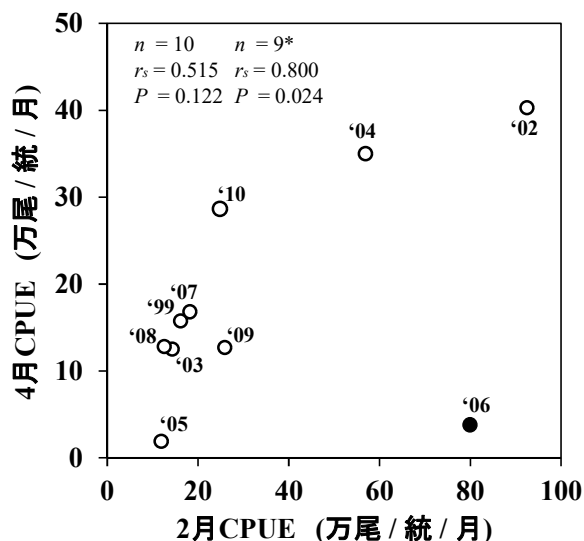


図 6-3 2 月 CPUE と 4 月 CPUE との関係。数値は漁期の年を示す。*は 2006 年を除くことを示す。

表6-1 2月中旬に漁獲されたアユの相対肥満度の多重比較結果(Tukeyの方法)

年	1999		2002		2003		2004		2005		2006		2007		2008		2009		2010		
	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P	
1999	-	-																			
2002	1.855	0.699	-	-																	
2003	0.366	1.000	1.343	0.944	-	-															
2004	5.372	0.000	6.534	0.000	5.136	0.000	-	-													
2005	4.878	0.000	6.067	0.000	4.727	0.000	0.199	1.000	-	-											
2006	2.710	0.170	0.665	1.000	2.072	0.548	7.567	0.000	7.016	0.000	-	-									
2007	0.058	1.000	1.727	0.780	0.383	1.000	4.742	0.000	4.349	0.001	2.474	0.283	-	-							
2008	7.380	0.000	8.309	0.000	7.048	0.000	2.508	0.265	2.593	0.221	9.276	0.000	6.693	0.000	-	-					
2009	6.724	0.000	7.712	0.000	6.450	0.000	1.886	0.679	1.994	0.603	8.654	0.000	6.094	0.000	0.568	1.000	-	-			
2010	6.288	0.000	7.313	0.000	6.051	0.000	1.471	0.904	1.595	0.851	8.239	0.000	5.695	0.000	0.947	0.995	0.379	1.000	-	-	

表6-2 3月中旬に漁獲されたアユの相対肥満度の多重比較結果(Tukeyの方法)

Year	1999		2002		2003		2004		2005		2006		2007		2008		2009		2010		
	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P	
1999	-	-																			
2002	5.324	0.000	-	-																	
2003	1.056	0.989	3.922	0.004	-	-															
2004	0.096	1.000	5.216	0.000	0.963	0.994	-	-													
2005	1.880	0.683	3.022	0.076	0.794	0.999	1.787	0.744	-	-											
2006	0.871	0.997	6.491	0.000	1.920	0.656	0.970	0.994	2.767	0.148	-	-									
2007	9.901	0.000	15.56	0.000	10.49	0.000	9.99	0.000	11.24	0.000	9.411	0.000	-	-							
2008	6.751	0.000	11.81	0.000	7.450	0.000	6.833	0.000	8.171	0.000	6.180	0.000	2.441	0.302	-	-					
2009	1.815	0.726	3.116	0.058	0.726	0.999	1.721	0.783	0.070	1.000	2.704	0.172	11.22	0.000	8.134	0.000	-	-			
2010	2.635	0.202	7.464	0.000	3.488	0.018	2.719	0.166	4.223	0.001	1.942	0.640	6.389	0.000	3.749	0.007	4.172	0.001	-	-	

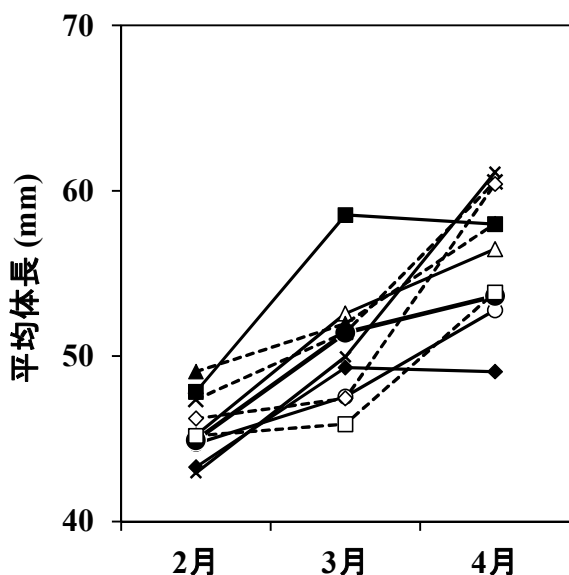


図 6-4 えり漁で漁獲されたアユの月別平均体長の推移. 凡例は図 6-2 と同じ.

この式から個体ごとに体重の期待値 BW' を算出し K_n を求めた。月ごとの K_n 平均値を年間で比較すると、各月ともにそれらは有意に異なっていた (図 6-5) (一元配置分散分析, 2月: $F_{9,1001} = 27.0, P < 0.001$, 3月: $F_{9,1048} = 39.5, P < 0.001$, 4月: $F_{9,1148} = 10.8, P < 0.001$)。2月には K_n が 0.97 未満の年 (1999, 2002, 2003, 2006, 2007) と 0.99 以上の年 (2004,

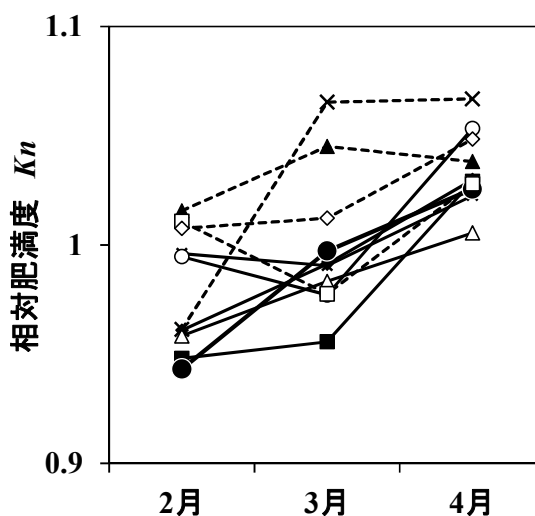


図 6-5 えり漁で漁獲されたアユの月別相対肥満度の推移. 凡例は図 6-2 と同じ.

2005, 2008, 2009, 2010) 二分され、多重比較の結果、両グループ間に有意な差が認められた (表 6-1)。2006 年は K_n が低い方のグループに属し、その値は全体の最低値 0.94 を示した (図 6-5)。一方、3月にはこの区分は維持されず、2006 年の K_n の値は 1.0 に上昇した (図 6-5, 表 6-2)。

水温およびプランクトン量 解析対象とした 10

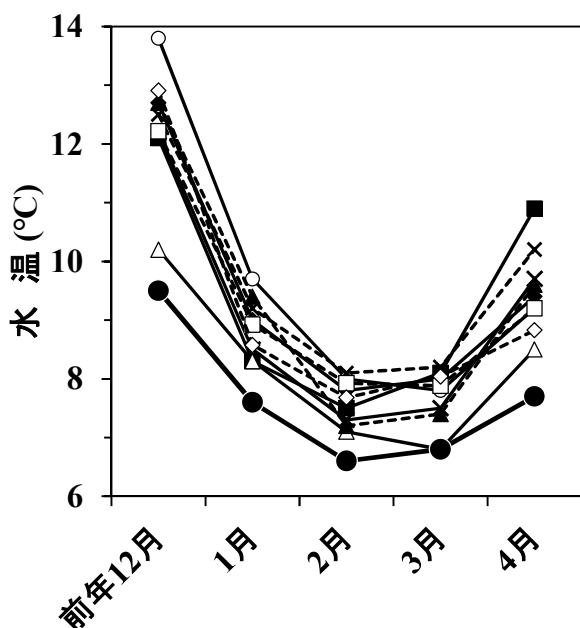


図 6-6 琵琶湖の水深 10 m 層の水温の推移. 凡例は図 6-2 と同じ.

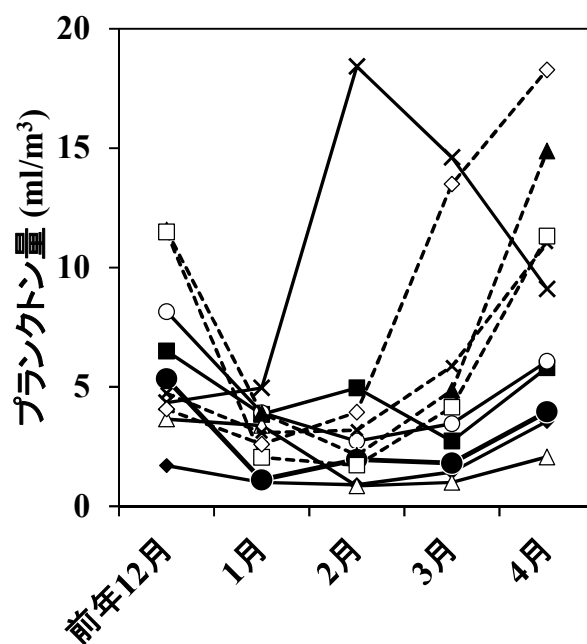


図 6-7 琵琶湖のプランクトン量の推移. 凡例は図 6-2 と同じ.

年間における前年 12 月から 4 月までの琵琶湖の水温変化を図 6-6 に示す。年間最低水温は 2 月または 3 月に観測され、この最低値は 2006 年 2 月の 6.6 °C であった。一方、年間最低水温の最高値は、2007 年 2 月の 8.1 °C であり、最大で 1.5 °C の年変動があった。

前年 12 月から 4 月までの琵琶湖におけるプランクトン量の変化を図 6-7 に示す。この期間中におけるプランクトン量の最小値は、1 月または 2 月に観測されることが多かった。この値は 2003 年 2 月の 0.85 ml/m³、1999 年 2 月の 0.90 ml/m³、2006 年 1 月の 1.11 ml/m³ の順に小さかった。

要因間の相関分析 水温、プランクトン量および *Kn* の相互の関係を把握するため相関分析を行った。この結果、有意水準 5% ではすべての組み合わせで有意な相関関係は認められなかったが(表 6-3)、2 月の *Kn* は 1 月の水温が高いほうが大きくなる傾向があった ($n = 10, r = 0.560, P = 0.092$)。

考 察

本研究では、琵琶湖のアユ資源において冬の減耗の特徴やそれを引き起こす原因を明らかにする目的で、水温が最も低下する 2 月から水温が上昇し始め

表 6-3 水温、プランクトン量および相対肥満度の相互の相関分析結果

要因	水温		プランクトン量	
	1月	2月	1月	2月
プランクトン量	1月	0.285 (0.425)	-	-
	2月	-0.144 (0.691)	-0.101 (0.782)	-
相対肥満度	2月	0.560 (0.092)	0.306 (0.391)	0.332 (0.349)
				0.201 (0.578)

* 括弧内の数値は P 値を示す。

る 4 月までの間の情報を収集し、分析を行った。2 月と 4 月の CPUE の関係をみると、2006 年を除けば両者に有意な正の相関関係が認められ、2 月の CPUE が高い年には 4 月のそれも高くなる傾向が認められた(図 6-3)。これに対し、2006 年 2 月の CPUE に対する 4 月のそれは、他年と比べると大きく下方に外れていた(図 6-3)。このことは、2006 年の冬には特異的に大きな減耗が起こったことを示す。魚類における冬の減耗要因には、低温ストレス、栄養状態、被食および病気を挙げることができ、¹⁾ これらに加えて漁獲の影響も考慮する必要がある。2006 年の情報の分析は、琵琶湖産アユにおける冬の減耗要因を特定するうえで有益と考えられるため、以下に各要因に関係する情報を整理した。

低水温は魚類に対して浸透調整障害を引き起こし、⁵⁾ 冬の間の減耗要因となる。^{1,6)} 琵琶湖産アユを用いて各水温下に 72 時間暴露したときの生残率を調べた実験では、水温が 8 °C を下回ると生残率は次第に低下し、3 °C ではすべての個体が死亡したと報告されている。⁷⁾ さらに、湖沼においてアユが越冬できる水温条件は 3 °C 以下に低下しないことと指摘されている。⁸⁾ 本研究の対象とした 10 年間において、年間最低水温は 2007 年 (8.1 °C) を除く 9 年間で 8 °C を下回り、最低値は 2006 年の 6.6 °C であった (図 6-6)。冬にアユの資源水準が著しく低下したと推測されている 1966 年の年間最低水温は、2 月に 6.7 °C と観測されており、²⁾ 2006 年と同水準であった。これらのことから、琵琶湖の冬の水温は多くの年でアユに生理的なストレスを与える水準に低下しており、これが減耗要因の一つと推測される。2006 年は例年より低水温であったため、生残率への影響は他の年と比べて大きかったと考えられるが、その水温 (6.6 °C) は多くのアユに致命的な影響を与える 3 °C を上回っており、この年の著しい減耗を説明するには十分ではない。

栄養状態の悪化にともなう冬の減耗は多くの魚種で報告されており、¹⁾ ニジマス *Oncorhynchus mykiss* や⁹⁾ オオクチバス *Micropterus salmoides*¹⁰⁾ の例がある。琵琶湖においても、ホンモロコ *Gnathopogon caeruleus* では冬までに体長が概ね 6 cm に達しない個体は脂肪の蓄積量が少なく、これらの個体では春までの減耗が大きいという。^{11,12)} 本研究において、アユの栄養状態の指標とした K_n をみると、2 月中旬にはこの値が高い年と低い年に二分され、2006 年は肥満度が低い年に区分された (図 6-5, 表 6-1)。すなわち、2006 年は著しい減耗が起こる直前の 2 月にアユの栄養状態が悪かった。琵琶湖のアユの餌料生物は、主に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であり、¹³⁾ これらの密度とアユの成長速度との間には正の相関関係が認められている。¹⁴⁾ 本研究で用いたプランクトン沈殿量は、アユの餌の量を直接示すものではないが、この値とアユの成長速度との間にも同様に正の相関関係が認められていることから、¹⁵⁾ アユの餌の発生量の変動を反映すると考えられる。2006 年はプランクトン量が低水準であったこと (図 6-7) に加

え、2 月までのアユの資源水準が高かった (図 6-2)。さらにはアユと餌をめぐる競争関係にあるイサザ当歳魚¹⁶⁾ の資源水準も高かったと推測されている。¹⁷⁾ このように、2006 年冬には餌をめぐる種内・種間競争が激しかったためにアユの栄養状態が悪化したと考えられる。冬の琵琶湖では水温が日射量とともに基礎生産量を制限し、動物プランクトンの発生量に影響を与えている。¹⁸⁾ 本研究で得たデータからは統計的な有意性は検出されなかったが (表 6-3)、水温は餌の発生量を介してアユの栄養状態に関与している可能性がある。

以上のように、2006 年は例年より水温が低下したことに加え、アユの栄養状態が悪かったことが著しい生残率の低下につながった可能性が高い。なお、2006 年 3 月中旬には K_n の値が 1.0、すなわち体長から期待される体重まで回復しているにもかかわらず (図 6-5)、減耗はさらに継続している (図 6-2)。2006 年 3 月の水温は 6.8 °C と例年より低い状態が継続しており (図 6-6)、栄養状態の悪い個体が減耗した後も低水温がもたらす生理的ストレスによって減耗が継続したのかもしれない。

これら以外のアユ資源の減耗要因 (被食、病気および漁獲) の影響については検討できるデータを収集していないが、次に示すとおり既存の情報から 2006 年の減耗に対するこれらの関与は見いだせなかった。

琵琶湖におけるアユの捕食者としては、ビワマス *Oncorhynchus masou subsp.*、ハス *Opsariichthys uncirostris uncirostris*、ワカサギ *Hypomesus nipponensis* などの魚類¹⁹⁻²¹⁾ やカワウ *Phalacrocorax carbo*²²⁾ が知られている。本研究対象年におけるビワマスの漁獲量は 13~31 トンに対して 2006 年は 19 トン、同様にハスの漁獲量は 26~62 トンに対して 2006 年は 29 トンであり、²³⁻²⁵⁾ 両種による捕食圧が 2006 年に特に高かったとは考えにくい。ワカサギによるアユの捕食は秋に限定され、²¹⁾ カワウによるアユの捕食は 4 月以降に認められていることから、²²⁾ いずれも冬の間の捕食者とはならない。

琵琶湖においてアユの斃死に関わる病気には冷水病が挙げられるが、その発生時期は原因菌の *Flavobacterium psychrophilum* の増殖至適温度 (19 °C 前後)²⁶⁾ に琵琶湖や河川の水温が上昇する 6~7 月である。²⁷⁾

アユを対象とする漁法のうち、漁期が2月に限定されているあゆ沖びき網漁業の漁獲量をみると、調査対象年では4~92 tの範囲で変動しているのに対して2006年は5番目に多い30 tであり、²³⁻²⁵⁾ 当該漁業による漁獲量が2006年に特に高かったとはいえない。

以上のような各々の要因に着目した分析のほか、成長速度やサイズに依存した減耗過程の存否から各要因の関わりを検討することも必要であろう。例えば、カタクチイワシ *Engraulis japonicus* では成長速度の遅い個体は被食されやすいことが実証されている。²⁸⁾ アユの成長速度は水温や餌の量と正の相関関係にあることから、¹⁴⁾ 2006年の低水温とプランクトン量の少なさは成長速度に負の影響を与えていたと考えられる。このことがアユの被食リスクを高めていた可能性があるため、この点についての検証が必要である。

また、幼魚期の魚類においては、冬の死亡はサイズ依存的に生じることが知られており、²⁹⁾ 減耗要因となる低温ストレス、飢餓(栄養状態)および被食の影響は小型魚に対して大きく作用すると考えられている。¹⁾ ニジマス、⁹⁾ オオクチバス¹⁰⁾ およびホンモロコ^{11,12)} では栄養状態の悪化による減耗が、ブルーギル *Lepomis macrochirus*^{30,31)} では被食による減耗が、それぞれ小型個体を中心に起きている。琵琶湖のアユにおいても冬の減耗が遅生まれで成長の遅い小型個体を中心に起きている可能性が指摘されている。³²⁾ この点を検証するには低温ストレスや飢餓への耐性、被食リスクについて、サイズによる影響の違いを実験的に確認することや、耳石の輪紋間隔から過去の体長を逆算推定する Biological intercept 法³³⁾ を用いて、減耗前後の体長組成を比較することが有効であろう。

以上のとおり、2006年冬のアユ資源の減耗要因には低温ストレスや栄養状態の悪化が想定されたが、これ以外の要因についても検討すべき課題が残された。漁期中に起こる資源の急激な減耗は、利用者に大きな影響を及ぼす。アユ資源の適切な資源管理あるいは精度の高い漁況予測を行うためには、さらに情報を蓄積し、冬に著しい減耗が起こるメカニズムを詳しく検討する必要がある。

摘 要

1. えり漁におけるアユの CPUE の変化から、2006年冬には本種資源に大規模な減耗が生じたと考えられた。
2. 2006年冬の琵琶湖の環境は、水温が例年より低い6.6℃にまで低下したことに加え、プランクトン量が低水準であった。
3. 2006年2月のアユの相対肥満度は、解析対象とした10年間で最も低かった。
4. 2006年冬のアユ資源の減耗要因として、低温ストレスと栄養状態の悪化を指摘した。

文 献

- 1) Hurst TP. (2007): Causes and consequences of winter mortality in fishes. *J. Fish Biol.*, **71**, 315–345.
- 2) 山村金之助 (1967) : 昭和41年アユ苗不漁原因について. 滋賀県水産試験場研究報告, **20**, 46–72.
- 3) 伊藤 隆 (1953) : 魚個体群に於ける体重-体長関係の統計的取扱法について. 日本水産学会誌, **19**, 905–911.
- 4) LeCren ED. (1951): The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.*, **20**, 201–219.
- 5) Morris R, Bull JM. (1968): Studies on freshwater osmoregulation in the ammocoete larva of *Lampetra planeri* (Bloch). II. The effect of de-ionized water and temperature on sodium balance. *J. Exp. Biol.*, **48**, 597–604.
- 6) McCollum AB, Bunnell DB, Stein RA. (2003): Cold, Northern Winters: the importance of temperature to overwinter mortality of age-0 white crappies. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **132**, 977–987.
- 7) 小泉清明・松浦庚一 (1964) : 稚アユの低水温に対する抵抗力. 木曾三川河口資源調査報告, **1**, 103–106.
- 8) 稲葉伝三郎 (1941) : 小鮎の産する湖の一考察. 陸水学雑誌, **11**, 134.
- 9) Biro PA, Morton AE, Post JR. (2004): Over-winter lipid depletion and mortality of age-0 rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Can. J. Aquat. Sci.*, **61**, 1513–1519.

- 10) Post DM, Kitchell JF, Hodgson JR. (1998): Interactions among adult demography, spawning date, growth rate, predation, overwinter mortality, and the recruitment of largemouth bass in a northern lake. *Can. J. Aquat. Sci.*, **55**, 2588–2600.
- 11) 牧 岩男 (1967) : びわ湖のホンモロコ个体群における変動要因の解析Ⅲ. 0+年魚における体内脂肪含有量の季節変化と“越冬”について. 日本生態学会誌, **17**, 199–205.
- 12) 牧 岩男 (1968) : びわ湖のホンモロコ个体群における変動要因の解析Ⅴ. 0+年魚における生長の年変動と越冬期における个体群の年変動との関係. 日本生態学会誌, **18**, 158–166.
- 13) 東 幹夫 (1964) : 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, **12**, 55–71.
- 14) 酒井明久・矢田 崇・井口恵一朗 (2012) : 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. 日本水産学会誌, **78**, 885–894.
- 15) 酒井明久 (2011) : 琵琶湖産アユにおける漁獲サイズの変動要因. 水産増殖, **59**, 299–306.
- 16) Miura T. (1966): Competitive influence of isaza, *Chaenogobius isaza*, on ayu, *Plecoglossus altivelis*, in Lake Biwa. *Res. Popul. Ecol.*, **8**, 37–50.
- 17) 上野世司・上垣雅史・寺井章人 (2014) : イサザ資源量変動に与える要因の抽出. 平成 24 年度滋賀県水産試験場事業報告, p.53.
- 18) Yoshida T, Kagami M, Gurung TB, Urabe J. (2001): Seasonal succession of zooplankton in the north basin of Lake Biwa. *Aqua. Ecol.*, **35**, 19–29.
- 19) Miura T. (1966): Ecological notes of the fishes and the interspecific relations among them in Lake Biwa. *Limnology*, **27**, 1–24.
- 20) 藤岡康弘・上西 実 (2006) : ビワマスの成長に伴う生息場所と食物の変化. 滋賀県水産試験場研究報告, **51**, 51–63.
- 21) 井出充彦・山中 治 (1998) : 琵琶湖で増加したワカサギの特性. 滋賀県水産試験場研究報告, **47**, 11–16.
- 22) Takahashi T, Kameda K, Kawamura M, Nakajima T. (2006): Food habits of great cormorant *Phalacrocorax carbo hanedae* at Lake Biwa, Japan, with special reference to ayu *Plecoglossus altivelis altivelis*. *Fish. Sci.*, **72**, 477–484.
- 23) 平成 11 年次–平成 17 年次滋賀県農林水産統計年報 (近畿農政局滋賀農政事務所編集). 滋賀農林統計協会, 大津. 2000–2007.
- 24) 平成 18 年次–平成 21 年次滋賀県農林水産統計年報. 近畿農政局滋賀農政事務所, 大津. 2008–2011.
- 25) 平成 22–23 年近畿農林水産統計年報. 近畿農政局統計部, 京都. 2012.
- 26) Uddin MN, Wakabayashi H. (1997): Effects of temperature on growth and protease production of *Cytophaga psychrophila*. *Fish Pathol.*, **32**, 225–226.
- 27) 二宮浩司・里井晋一 (1996) : 天然アユのへい死調査. 平成 7 年度滋賀県水産試験場事業報告, 112–113.
- 28) Takasuka A, Aoki I, Mitani I. (2003): Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **252**, 223–238.
- 29) Sogard SM. (1997): Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. *Bull. Mar. Sci.*, **60**, 1129–1157.
- 30) Shoup DE, Wahl DH (2008): The effect of largemouth bass predation on overwinter survival of two size-classes of age-0 bluegills. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **137**, 1063–1071.
- 31) Cargnelli LM, Gross MR. (1996): The temporal dimension in fish recruitment: birth date, body size, and size-dependent survival in a sunfish (bluegill: *Lepomis macrochirus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **53**, 360–367.
- 32) 田中秀具 (2003) : 琵琶湖産アユのふ化時期と成長・発育. 滋賀県水産試験場研究報告, **50**, 19–33.
- 33) Campana SE (1990): How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**, 2219–2227.

第7章 河川への遡上日と遡上尾数の年変動

琵琶湖のアユの遡上時期は、春から秋まで長期間に及ぶ。^{1,2)} これらのうち春から夏にかけての遡上群は、やな漁で漁獲され河川放流や養殖用の種苗、あるいは佃煮などの加工品原料として利用されるほか、コアユ釣りや友釣りなど遊漁の対象としても利用される。しかし、アユの遡上開始時期や遡上量は年によって大きく変動することから、遡上アユの計画的な利用のためには、これらの要因解明と予測方法の開発が求められている。

海産アユの遡上時期は、海水温と河川水温が等しくなる頃に始まることが明らかにされ、³⁻⁶⁾ 琵琶湖とその流入河川においても同様の傾向が確認されている。⁷⁾ また、遡上時期が月齢の影響を受けるとの報告もある。^{8,9)} 一方、遡上量の変動要因は、両側回遊型アユでは前年の仔魚降下量などとの関係が各地の河川で調べられ検討されているが、その関係は河川ごとに異なっている。⁹⁻¹¹⁾ 琵琶湖産アユには大別して春から夏にかけて河川を遡上する群と、夏の間も湖中に留まり秋になって産卵のために河川に遡上する群が存在するが、^{1,2)} 春から夏にかけての遡上量の変動要因は明らかとなっていない。また、具体的に遡上時期や遡上量を予測しようとした研究は、那珂川⁵⁾、長良川¹⁰⁾ および鼠ヶ関川と日高川¹²⁾ で行われているに過ぎない。

本研究では、琵琶湖流入河川の安曇川におけるアユの遡上開始時期や遡上尾数と遡上期前のアユの資源水準や成長、水温やプランクトン量など各種データとの関係进行分析し、遡上時期や遡上尾数の予測手法を見いだしたので報告する。

材料および方法

分析には1994～2007年の14年間に得られた次の資料を用いた。

目的変数 複数の琵琶湖流入河川では、遡上アユを漁獲するやな漁が操業されている。本研究では、毎年安定して操業されている安曇川(図7-1)のやな漁におけるアユの漁獲量データから以下のとおり遡上開始日と遡上尾数を求め、これらを目的変数とした。

遡上開始日 ($Y1$) : やな漁において100 kg以上の

漁獲量を記録した最初の日を本格的な遡上開始日として扱い、3月1日からの経過日数を各年の遡上開始日とした。

遡上尾数 ($Y2$) : 4～6月の月別漁獲量を同期間のやな漁獲アユの月別平均体重で除して各月の漁獲尾数を求めた。毎年¹²⁾のやな漁の操業開始時期は、アユの遡上にあわせて決定されるため年によって前後する。解析対象とした14年間において最も早い年には3月1日、遅い年には4月24日に漁獲が開始されており、概ね4月には本格的に稼動する。また、操業の終了時期は6月27日から8月19日の間で変動しており、7月以降はアユの需要の低下や渇水などの理由により、禁漁期を待たずに操業を終えることが多い。そこで、本研究では毎年安定して操業される4～6月の漁獲尾数を遡上尾数の指標値とした。

説明変数 遡上開始日と遡上尾数の年変動に影響する要因として、以下の変数を選定し説明変数とした。

えり漁獲尾数 ($X1$) : 遡上期前の琵琶湖におけるアユ資源尾数の指標値として、3月のえり漁(小型定置網)におけるアユ漁獲尾数を用いた。データには

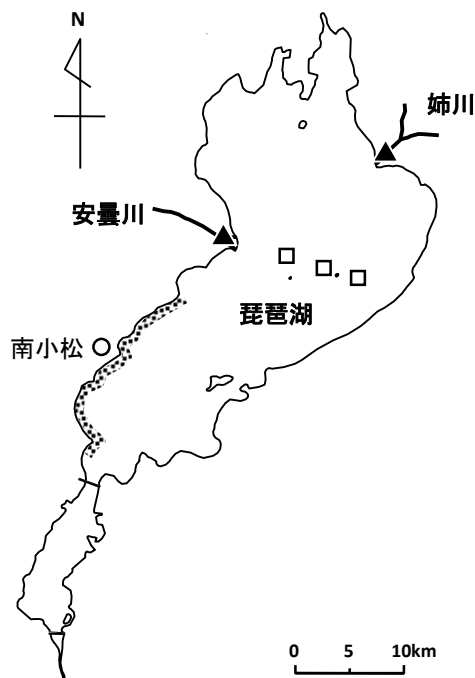


図7-1 調査地の概要. ▲は安曇川のやな漁の操業場所、□は水深10 m層水温とプランクトン量の観測点、網掛けの区域は志賀町漁協のえり漁の操業区域。

表7-1 アユの遡上開始日および遡上尾数と各要因との相関分析結果

要因	Y1	Y2	X1	X2	X3	X4	X5
Y1 : 安曇川へのアユの遡上開始日	1.000						
Y2 : 安曇川への4月から6月の累積遡上尾数	-0.686 **	1.000					
X1 : 3月のえり1統当たりアユ漁獲尾数 (尾/統)	-0.327	0.472	1.000				
X2 : えり漁獲アユの3月中旬の平均体長 (mm)	-0.766 **	0.368	-0.063	1.000			
X3 : 3月中旬のプランクトン量 (ml/m ³)	-0.390	0.622 *	-0.178	0.226	1.000		
X4 : 3月中旬の水深10m層の水温 (°C)	-0.361	0.433	0.305	-0.034	0.114	1.000	
X5 南小松における4月から6月の総降水量 (mm)	—	0.218	0.063	-0.183	0.002	0.319	1.000

アスタリスクは有意水準 5%(*), 1%(**) でそれぞれ有意であることを示す。

琵琶湖において最も多くのえりを操業する志賀町漁業協同組合 (図 7-1) の漁獲量を採用し、これを3月の操業統数とえり漁獲アユの平均体重で除して、えり1統当たりの漁獲尾数を求めた。

体長 (X2) : 遡上期前のアユの体長として、えり漁獲アユの3月中旬の平均体長 (mm) を用いた。

プランクトン量 (X3) : 琵琶湖におけるアユの餌の量の指標値として、滋賀県水産試験場が毎月1回実施している琵琶湖定点定期観測¹³⁾において、3月に定点II-IV(図 7-1) の水深0~20mで観測されたプランクトン沈殿量(ml/m³)の平均値を用いた。なお、プランクトンの採集は、北原式中層定量ネット(網口直径25cmまたは22.5cm、目合95μm)を用いて行われた。

湖水温 (X4) : 琵琶湖定点定期観測¹³⁾の定点II~IVにおける3月の水深10mの水温(°C)の平均値を用いた。

降水量 (X5) : アユの遡上期における安曇川の水量に影響する要因として、気象庁の気象統計情報 (<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>) から南小松(図 7-1)における4~6月の降水量(mm)を調べ、この積算値をデータとして用いた。

遡上開始日 (Y1) と遡上尾数 (Y2) の変動要因を抽出するとともに予測式を導くため、Y1においてはX1~X4、Y2においてはX1~X5との関係を重回帰分析により調べた。なお、各説明変数間(X1~X5)には有意な相関はみられず(表7-1)、重回帰分析を行う上で問題となる多重共線性は認められなかった。最良重回帰式は、変数減少法により赤池の情報量規準(AIC)が最小となるモデルを求めた。Y2の分析においては、4~6月のデータであるため予測に利用できないX5を含むモデルが採択された場合、これ

を除いた変数のみを用いて同様に重回帰分析を行い予測式とした。得られた2つの予測式の有効性を確認するため、2008年と2009年の遡上開始日と遡上尾数を予測し、実測値と比較した。予測値を求めるための両年の各変数のデータは2007年までと同様の方法で収集した。また、安曇川における遡上開始日と遡上尾数の予測結果が他の河川に適用可能かどうかを検討するため、安曇川の対岸で琵琶湖に流入しやな漁が操業されている姉川(図7-1)における遡上開始日と遡上尾数を、安曇川と同様の方法で収集した。

なお、本研究における統計解析にはR2.8.1(R Development Core Team, Vienna, Austria)とそのパッケージMASSを使用した。

結 果

遡上開始日の変動要因と予測 安曇川における遡上開始日は、最も早かった2002年には3月11日、最も遅かった1996年には5月29日であった。すなわち、遡上開始日には年によっておよそ2ヵ月半の差がみられた(図7-2)。

Y1と各説明変数との相関関係をみると、Y1はX2とのみ有意な負の相関が認められた(表7-1)。Y1を目的変数とする重回帰分析の結果、X1~X4のすべての説明変数が採択された。最良重回帰式は、

$$Y1 = -0.316 X1 - 3.14 X2 - 1.29 X3 - 9.25 X4 + 290 \quad (1)$$

であった。自由度調整済みの重相関係数の二乗は0.811であり、分散分析の結果、回帰は0.1%の水準で有意であった($F=15.0, P<0.001$; 表7-2)。すなわち、これらX1~X4の説明変数の組み合わせはY1

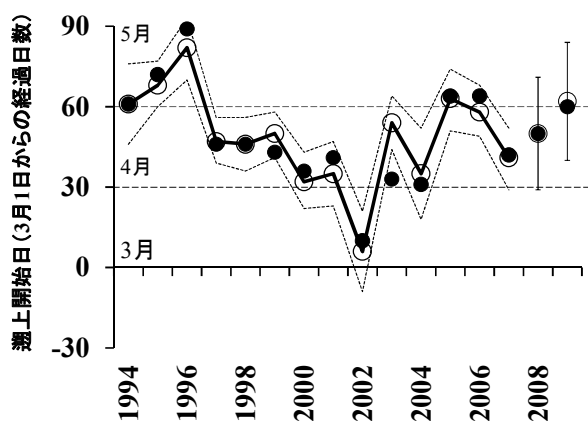


図 7-2 安曇川へのアユの遡上開始日の実測値 (●) と推定値または予測値 (○) との比較. 点線およびエラーバーは、それぞれ推定値と予測値の 95%信頼区間.

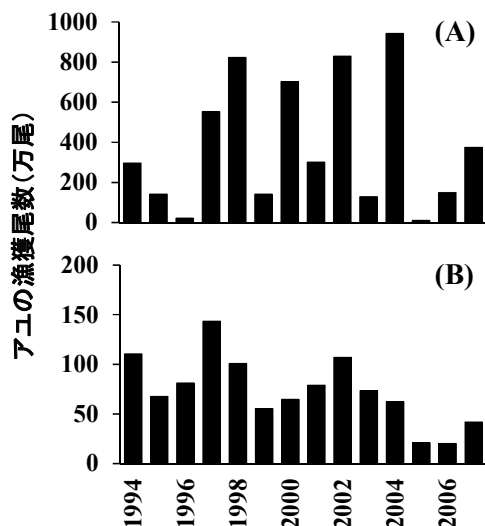


図 7-3 安曇川のやな(A)と琵琶湖のえり(B)によるアユの漁獲尾数の年変動.

表 7-2 安曇川におけるアユの遡上開始日を目的変数とした重回帰分析の結果

	偏回帰係数	標準化偏回帰係数	t 値
X1	-0.316	-0.342	-2.63 *
X2	-3.14	-0.739	-5.97 ***
X3	-1.29	-0.255	-1.99
X4	-9.25	-0.253	-1.97
定数	290		
F		15.0 ***	
自由度調整済み 重相関係数の二乗		0.811	
AIC		106	

X1: えり漁による3月のアユCPUE (万尾/統・月)

X2: えり漁獲アユの3月中旬のえり漁獲アユの平均体長 (mm)

X3: 3月中旬のプランクトン量 (ml/m³)

X4: 3月中旬の水深10 m層の水温 (°C)

t 値は偏回帰係数から算出

アスタリスクは有意水準5% (*) および0.1% (***) で有意であることを示す.

を説明するのに有効であり、遡上開始日の変動にはこれら 4 つの要因が関わっていることが示唆された。偏回帰係数の符号から、これら 4 つの説明変数はともに遡上開始日を早める要因であった。標準化偏回帰係数の大きさから、X2、X1、X3 および X4 の順に遡上開始日の変動に寄与していた。t 検定によると偏回帰係数は X1 と X2 がそれぞれ 5% と 0.1% の水準で有意であった。

(1)式から得た 2007 年以前の遡上開始日の推定値およびその 95%信頼区間と実測値を比較すると、実測値と推定値には 2003 年に最大 21 日の残差がみられたが、これ以外の年には実測値は推定値の信頼区間内に含まれ、両者の変動傾向は類似していた (図 7-2)。さらに、(1)式から 2008 年と 2009 年の遡上開

表 7-3 安曇川におけるアユの遡上尾数を目的変数とした重回帰分析の結果

	偏回帰係数	標準化偏回帰係数	t 値
X1	8.88	0.593	4.52 **
X2	20.6	0.299	2.22
X3	54.2	0.659	4.90 ***
X4	—	—	—
X5	0.448	0.234	1.78
定数	-1380		
F		12.8 ***	
自由度調整済み 重相関係数の二乗		0.784	
AIC		186	

X1: えり漁による3月のアユCPUE (万尾/統・月)

X2: えり漁獲アユの3月中旬のえり漁獲アユの平均体長 (mm)

X3: 3月中旬のプランクトン量 (ml/m³)

X4: 3月中旬の水深10 m層の水温 (°C)

X5: 南小松における4月～6月の累積降水量

t 値は偏回帰係数から算出

アスタリスクは有意水準1% (**) および0.1% (***) で有意であることを示す.

始日は、それぞれ 50 日 (4 月 20 日) と 62 日 (5 月 2 日) と予測された (図 7-2)。両年の実測値 (4 月 20 日と 4 月 30 日) は予測値の 95%信頼区間内に含まれ、予測値との誤差はそれぞれ 0 日と 2 日であった (図 7-2)。

遡上尾数の変動要因と予測 安曇川における 4～6 月の遡上尾数は、12～943 万尾の間で変動した (図 7-3)。一方、同期間の琵琶湖におけるえり 1 統当たりの漁獲尾数は、20～144 万尾の間で変動した。これらの変動係数は前者では 0.804、後者では 0.451 であり、遡上尾数の年変動は琵琶湖内の資源尾数のそれと比べて極めて大きかった。

表7-4 安曇川におけるアユの遡上尾数を予測するための重回帰分析の結果

	偏回帰係数	標準化偏回帰係数	t 値
X1	9.09	0.607	4.20 **
X2	17.5	0.254	1.74
X3	55.3	0.672	4.54 ***
定数	-988		
F		13.1 ***	
自由度調整済み 重相関係数の二乗		0.737	
AIC		188	

X1: えり漁による3月のアユCPUE(万尾/統・月)

X2: えり漁獲アユの3月中旬のえり漁獲アユの平均体長(mm)

X3: 3月中旬のプランクトン量(ml/m³)

t 値は偏回帰係数から算出

アスタリスクは有意水準1%(**)および0.1%(***)で有意であることを示す。

Y2 と各説明変数との相関関係をみると、Y2 は X3 とのみ有意な正の相関が認められた(表 7-1)。Y2 を目的変数とする重回帰分析の結果、X4 を除く 4 つの説明変数が採択された。分散分析の結果、回帰は 0.1% の水準で有意であった ($F=12.8$, $P<0.001$; 表 7-3)。すなわち、X1、X2、X3、X5 の説明変数の組み合わせは Y2 を説明するのに有効であり、遡上尾数の変動にはこれら 4 つの要因が関わっていることが示唆された。偏回帰係数の符号から、これら 4 つの説明変数はともに遡上尾数に対して増加要因であった。標準化偏回帰係数の大きさから、X3、X1、X2、X5 の順に遡上尾数の変動に寄与していた。t 検定によると偏回帰係数は X1 と X3 がそれぞれ 1% と 0.1% の水準で有意であった。

上記の分析では X5 が採択されたため、これを除いた X1~X3 を説明変数とした重回帰分析を行った結果、次式を得た。

$$Y2 = 9.09 X1 + 17.5 X2 + 55.3 X3 - 988 \quad (2)$$

自由度調整済みの重相関係数の二乗は 0.737 であり、分散分析の結果、回帰は 0.1% の水準で有意であった ($F=13.1$, $P<0.001$; 表 7-4)。(2)式から得た 2007 年以前の遡上尾数の推定値およびその 95% 信頼区間と実測値を比較すると、実測値と推定値には 1998 年に最大 435 万尾の残差がみられたが、これ以外の年には実測値は推定値の信頼区間に含まれ、両者の変動傾向は類似していた(図 7-4)。さらに、(2)式から 2008 年と 2009 年の遡上尾数は、それぞれ 256 万尾と 197 万尾と予測された(図 7-4)。両年の実測値(274 万尾と 64 万尾)は予測値の 95% 信頼区間に含まれ、予測値との誤差はそれぞれ 18 万尾と 133

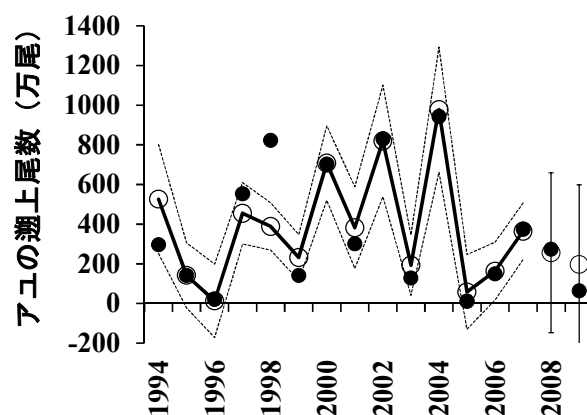


図 7-4 安曇川へのアユの遡上尾数の実測値(●)と推定値または予測値(○)の比較。点線とエラーバーは、それぞれ推定値と予測値の 95% 信頼区間。

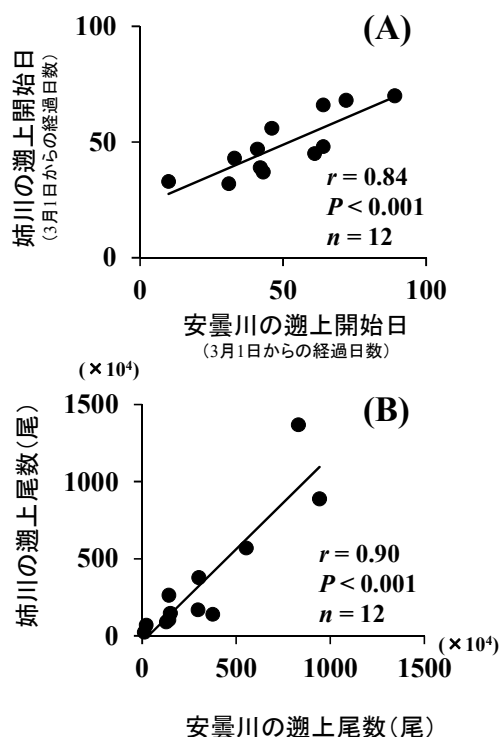


図 7-5 アユの遡上開始日(A)と遡上尾数(B)における安曇川と姉川との関係。

万尾であった(図 7-4)。

遡上開始日と遡上尾数の河川間比較 上記の遡上開始日と遡上尾数の予測結果はデータを採用した安曇川への適用事例であるが、安曇川と姉川(図 7-1)の間には、遡上開始日と遡上尾数の変動傾向に高い正の相関関係が認められた(図 7-5)。

考 察

遡上開始日の変動要因 安曇川における遡上開始日は、解析の対象とした14年間では3月11日から5月29日の間にあり、年によって約2ヵ月半もの差が認められた。両側回遊型アユを対象とした栃木県那珂川における報告⁵⁾では、遡上を初めて確認した日の年変動は20年間で1ヵ月余りとされており、これと比較して琵琶湖産アユの遡上開始日の年変動は大きかった。本研究では本格的な遡上の開始を捉える目的で、安曇川のやな漁で1日当たりの漁獲量が100 kg以上を記録した最初の日を遡上開始日として扱った。このため、真の遡上開始からこの基準を満たすまでの日数が年によって異なることで、より年変動の幅が大きくなった可能性がある。また、両側回遊型アユは夏までにはほぼすべてが海域から河川に遡上するのにに対し、¹⁵⁾ 琵琶湖産アユは夏にも湖中に残留している。^{1,2)} このことが、琵琶湖産アユにおいて遡上開始時期がより変動しやすいもうひとつの理由と考えられる。

重回帰分析の結果、遡上開始日の変動には体長(X2)、えり漁獲尾数(X1)、プランクトン量(X3)および湖水温(X4)がそれぞれ遡上開始日を早める要因として関わっていた(表7-2)。特に、体長の標準化偏回帰係数は0.739と他の変数のそれと比べて大きく、3月までの成長の早遅が遡上開始日の変動に大きな影響を与えていることが明らかとなった。琵琶湖産アユでは、ふ化時期が早くかつ成長の早い個体ほど早い時期に遡上することが知られている。^{2,14)} 本研究で得られた遡上開始日と体長との関係は、この現象を反映したものと考えられる。

遡上開始日の変動には、体長に次いでえり漁獲尾数の影響が大きかった(表7-2)。本研究では先述したように遡上開始日を「安曇川のやな漁で1日当たりの漁獲量が100 kg以上を記録した最初の日」と定義したために、資源尾数の多い年ほどこの基準を早く満たすことができたと考えられる。遡上開始日の変動に資源尾数が影響を与えるかどうかについては、遡上開始日の定義を見直した上で、再度分析を行う必要がある。

海域におけるアユ仔稚魚の成長速度は、冬季のプランクトン量と正の相関関係にあることが知られている。¹⁶⁾ 琵琶湖産アユにおいても2月から4月までの体長の増加率と3月のプランクトン量には正の

相関関係が認められている。¹⁷⁾ このように、冬季のプランクトン量の多さはアユの成長に対して促進的に働くことから、3月のプランクトン量はアユの成長への影響を介して遡上開始日の変動に関わっていると考えられる。

琵琶湖産アユの遡上は、河川水温が湖水温に近く8°C前後に始まるとされる。⁷⁾ 栃木県那珂川に遡上する両側回遊型アユでは、冬季の海水温が高い年ほど遡上が早い時期に認められるという。⁵⁾ 琵琶湖の水温は、2月から3月には全層で均一となり、この間に年間最低水温が記録される。¹⁸⁾ 年間最低水温はその年の気温の影響により5~8°Cの間で変動する。¹⁹⁾ 安曇川の詳細な水温データはないが、湖水と同様に気温の影響を受けて変動し、冬季には8°C以下になるものと考えられる。暖冬の年には、河川水温が早い時期に8°Cを上回り、アユの遡上が早く始まるものと推察される。

遡上尾数の変動要因 アユの遡上尾数の年変動は、遡上期直前の琵琶湖における資源尾数の年変動と比べて極めて大きかった(図7-2)。このことは、遡上尾数の変動要因が資源尾数の大きさ以外にも存在することを示唆する。重回帰分析の結果、遡上尾数の変動にはえり漁獲尾数(X1)とプランクトン量(X3)、体長(X2)および降水量(X5)が、いずれも増加要因として遡上尾数の変動に関わっていた(表7-2)。標準化偏回帰係数の大きさから、特にプランクトン量とえり漁獲尾数の影響が大きいことが明らかとなった。

冬季のアユは、餌としてヤマトヒガナガケンミジンコ *Eodiaptomus japonicus* などのカイアシ類、オナガミジンコ *Diaphanosoma brachyurum* などのミジンコ類およびユスリカ類を利用している。²⁰⁾ 一方、琵琶湖における3月の動物プランクトンの種組成は、アユに利用されていないワムシ類を除くとヤマトヒガナガケンミジンコを主体とするカイアシ類やそれらの幼生、カブトミジンコ *Daphnia galeata* などのミジンコ類の密度が高い。²¹⁾ したがって、本研究で使用したプランクトン沈殿量はこれら大型の動物プランクトン密度、すなわち、アユの餌の発生量の変動を反映すると考えられる。先述したように、冬季のプランクトン量の多さはアユの成長に対して促進的に働くと考えられる。また、遡上魚は同時期にふ化した湖中に残留する個体に比べて成長がはやいとい

う特徴をもつ。¹⁴⁾ このことから、冬季のプランクトン量が多い年にはアユの成長がはやいために、資源尾数に占める遡上尾数の割合が高まったと考えられる。なお、遡上尾数の変動に対して3月中旬の平均体長は増加要因として採択されたが、その影響は大きくなかった(表 7-3)。3月のプランクトン量は2~4月の体長増加率、すなわち成長速度と高い正の相関関係が認められていることから、¹⁷⁾ 遡上尾数の変動には3月中旬におけるアユの体長のみならず、成長速度と遡上までの生残率が影響している可能性がある。

4~6月の降水量も影響は小さいが遡上尾数の増加要因として採択された。調査対象とした14年間で降水量が最も少なかった2005年には、安曇川において5月中旬から6月末まで約1ヵ月半にわたって5月中旬から6月末まで約1ヵ月半にわたって通水していない「瀬切れ」の状態が続き、アユの遡上が不可能な状態にあった。降水量は河川流量を介して、アユが遡上可能な通水状態に保つかどうかを決めるとともに「呼び水効果」^{6,8)}の大きさに影響を与え、アユの遡上尾数の変動に関与していると考えられる。

3月の湖水温は遡上尾数の変動要因としては採択されなかった。両側回遊型アユでは、遡上量の変動に対して秋から冬にかけての海水温が増加要因として作用するという複数の報告^{5,10,12)}がある。これらの研究では、海水温が高いほど海域におけるアユの生残率が高まり、遡上量が多くなると考えられている。琵琶湖の水温は、アユの成長²²⁾や餌の発生量と関わる重要な要因と考えられるが、遡上尾数の変動との間に他の様々な要因を介してどのように関わっているのか今後さらに検討することが必要である。

遡上開始日と遡上尾数の予測 遡上開始日と遡上尾数の予測を行うために、それぞれの変動要因として採択された変数から3月に得られる変数のみで重回帰分析を実施した結果、ともに有意な重回帰式が得られた。この式から得た2007年までの遡上開始日の推定値は概ね実測値の変動傾向を反映し、2008年と2009年の遡上開始日の予測値は、実測値との誤差が2日以内と高い精度で予測できた(図 7-2)。しかし、2003年のように遡上開始日の実測値が推定値より21日早く、誤差の大きい年もみられた(図 7-2)。2003年は遡上開始日の変動に関係するえり漁獲尾数、プランクトン量および湖水温がいずれも解析対

象とした14年間の平均値と比べて低い値を示し、このために遡上開始日がやや遅めに推定されたが、遡上開始日の変動に対して最も影響の大きい3月中旬の体長は52.6 mmと14年間の平均値50.0 mmより大きかった。本研究ではアユの成長の年変動の指標値として体長の平均値を使用した。体長組成にも年変動があるため、早い時期に遡上する成長のはやい個体^{2,14)}がどの程度含まれるかは平均体長のみでは十分に反映されないことも考えられる。より精度の高い予測のためにはこの点からの検討も必要であろう。

回帰式から得た2007年までの遡上尾数の推定値についても概ね実測値の変動傾向を反映し、2008年の遡上尾数は実測値274万尾に対して18万尾の誤差で予測できた。一方、2009年の遡上尾数の予測値は実測値を133万尾下回る64万尾にとどまった(図 7-4)。また、2007年までの推定値においても実測値と誤差の大きい年がみられ、1994年は実測値が推定値を229万尾下回り、1998年には実測値が推定値を435万尾上回った(図 7-4)。1994年には5月1日に本格的な遡上が始まったが(図 7-2)、その直後である5月中旬に渇水のため6日間操業できなかつたほか、漁期を通じて水量の少ない状態が続いた。一方、1998年には南小松における4~6月の累積降水量が897 mmと14年間の平均550 mmと比較して1.6倍も多く、安曇川では水量の多い状態が続いたと思われる。2009年には安曇川が5月下旬から約1ヵ月にわたって渇水のために瀬切れしており、アユが遡上できない状態にあった。これらのことから遡上尾数の推定値または予測値が実測値と大きく異なる原因のひとつは、遡上時期の河川の水利状況と考えられる。

以上のように、成長のはやい個体の割合が体長の平均値に十分に反映されない場合や、遡上期の河川の水利状況によっては、遡上開始日や遡上尾数の予測精度が低下する可能性はあるが、遡上期前である3月に得られる変数のみを用いて概ねこれらを予測することが可能であると考えられた。なお、これらの予測結果はデータを採用した安曇川への適用事例であるが、安曇川と姉川(図 7-1)の間には、遡上開始日と遡上尾数の変動傾向に高い正の相関関係が認められた(図 7-5)。すなわち、琵琶湖北部の対岸に位置する安曇川と姉川では遡上開始日と遡上尾数の年変動は同調して起こっていた。この理由として

は、琵琶湖内においてこれらの変動に関与するアユの成長の早遅や餌の量に著しい地域差がないこと、アユの遡上が河川選択的ではないこと、天候に左右される河川水量の年変動は河川間で類似していることなどが考えられる。したがって、安曇川における遡上開始日と遡上尾数の予測結果は、相対的な変動傾向として捉えれば琵琶湖北部の他の河川への適用も可能である。琵琶湖南部に位置する他の河川への適用の可否については、遡上開始日や遡上尾数に関する情報を収集し、安曇川におけるそれらの変動傾向との比較が必要であろう。

遡上アユは漁業や遊漁の対象として重要な資源であるため、遡上開始日や遡上尾数が予測できれば資源の有効な利用に役立つと考えられる。すなわち、これらの予測は、やな漁においては操業開始時期の決定など操業計画の検討に具体的な情報を提供する。ただし、3月にはすでに本格的な遡上が始まっている年もあることから(図7-2)、これより早い時期に予測できれば有用性はより高まるだろう。友釣り漁場においては、アユの生息密度が高くなると成長停滞のため釣獲魚が小型になることが知られている。^{5,23)}したがって、遡上尾数が多いと予測された年には、増殖事業として実施される種苗放流を天然遡上が期待できない漁場に重点的に配分することや、天然魚に先立って釣れる大型種苗とすることで漁場を有効に利用できる。²³⁾さらに、河川の下流域ではサビキ仕掛けで遡上アユを釣るコアユ釣りが盛んであるが、遡上開始日や遡上尾数の予測結果はコアユ釣りの遊漁者にとっても有益な情報となる。

本研究では琵琶湖産アユの河川への遡上開始日や遡上尾数の変動要因を抽出し、それらの予測手法を提案した。予測結果は、上記のように遡上アユの計画的な利用に有効であろう。今後は、遡上アユのみならず、琵琶湖産アユ資源全体の計画的な利用に役立てるため、その資源変動要因の解明や予測手法の開発が必要である。

摘 要

1. 安曇川におけるアユの遡上開始日と遡上尾数には、極めて大きな年変動がみられた。
2. 遡上開始日の変動には、いずれも3月のえり漁による漁獲体長とCPUE、プランクトン量およ

び湖水温がそれぞれ遡上開始日を早める要因として関わっていた。

3. 遡上尾数の変動には、3月のえり漁による漁獲体長とCPUE、プランクトン量、4~6月の降水量がそれぞれ遡上尾数の増加要因として関わっていた。
4. 遡上開始日と遡上尾数の変動に関わる上記の要因から、3月に得られる情報のみを用いた両者の予測式を提案した。

文 献

- 1) 東 幹夫 (1973) : びわ湖における陸封型アユの変異性に関する研究Ⅳ. 集団構造と変異性の特徴についての試論. 日本生態学会誌, **23**, 255-265.
- 2) 塚本勝巳 (1988) : アユの回遊メカニズムと行動特性. 「現代の魚類学」(上野輝彌, 沖山宗雄編), 朝倉書店, 東京, 100-133.
- 3) 田子泰彦 (2002) : 富山湾の湾奥部で成育したアユ稚魚の河川への回遊遡上. 日本水産学会誌, **68**, 554-563.
- 4) 楠田理一 (1963) : 海産稚アユの遡上生態-II. 大雲川における遡上群の季節的变化. 日本水産学会誌, **29**, 822-827.
- 5) 中村智幸・糟谷浩一 (2004) : 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. 日本水産学会誌, **70**, 288-296.
- 6) 小山長雄 (1978) : 「アユの生態」中央公論社, 東京, 1-176.
- 7) 東 幹夫 (1973) : びわ湖における陸封型アユの変異性に関する研究Ⅱ. 集団の分化と諸変異について. 日本生態学会誌, **23**, 126-139.
- 8) 平野克己・岩槻幸雄・三村文孝・八木征雄・尾田成幸 (1996) : 岩熊井堰中央魚道におけるアユ遡上について. 水産増殖, **44**, 1-6.
- 9) 相澤 康・安藤 隆・勝呂尚之・中田尚宏 (1999) : 相模川におけるアユ, *Plecoglossus altivelis* の遡上生態について. 水産増殖, **47**, 355-361.
- 10) 嶋田啓一・後藤浩一・山本一生・和田吉弘 (2006) : 長良川における稚アユ遡上量の予測に関する検討. 日本水産学会誌, **72**, 665-672.
- 11) 吉本 洋 (2008) : 日高川および紀伊水道東部海

- 域における海産アユ資源に関する生態学的研究. 和歌山県農林水産総合技術センター水産試験場特別研究報告, **5**, 1-55.
- 12) 山本祥一郎 (2008) : アユの遡上量を予測する. 平成 19 年度中央水産研究所主要研究成果集研究のうごき, **6**, 19.
- 13) 幡野真隆・孝橋賢一・山本充孝・金辻宏明・遠藤 誠・二宮浩司・太田豊三 (2006) : 琵琶湖定点定期観測 (平成 14 年度). 滋賀県水産試験場研究報告, **51**, 93-97.
- 14) 田中秀具 (2003) : 琵琶湖産アユのふ化時期と成長・発育. 滋賀県水産試験場研究報告, **50**, 19-33.
- 15) 田子泰彦 (2008) : 湖産アユと対比した海産アユ仔稚魚の生態特性. 「稚魚学」(田中 克, 田川正朋, 中山耕至編), 生物研究社, 東京, 160-166.
- 16) 吉本 洋・藤井久之・中西 一 (2007). 紀伊半島西岸域における稚アユの成長. 日本水産学会誌, **73**, 1057-1064.
- 17) 酒井明久 (2009) : 琵琶湖産アユにおける漁獲サイズの変動要因 (平成 20 年度). アユ資源研究部会報告書 (平成 18~20 年度のとりまとめ), 全国湖沼河川養殖研究会アユ資源研究部会, 87-88.
- 18) 岡本 巖 (1992) : 「びわ湖調査ノートーびわ湖とともに 30 年の記録」人文書院, 京都.
- 19) 岡村貴司 (2008) : 琵琶湖の水質および水象の長期変動. 滋賀県水産試験場研究報告, **52**, 33-41.
- 20) 東 幹夫 (1964) : びわ湖におけるアユの生活史ー発育段階研究の試みー. 生理生態, **12**, 55-71.
- 21) 岡村貴司・前河孝志・森田 尚・山本充孝・佐野聡哉・菅原和宏 (2008) : 資料ー2 琵琶湖定点定期観測データ (平成 19 年度). 平成 19 年度滋賀県水産試験場事業報告, 86-121.
- 22) 西森克浩・岸田 達・松田裕之 (1992) : 琵琶湖産アユの漁況予測. 日本水産学会誌, **58**, 653-657.
- 23) 久保田仁志・手塚 清・福富則夫 (2008) : マイクロサテライト DNA マーカーによる釣獲されたアユの由来判別と種苗放流効果の評価. 日本水産学会誌, **74**, 1052-1059.

第8章 総 括

アユの成長の変動と漁獲量・漁獲サイズへの影響
 本研究では、アユの耳石径と体長との関係がアロメトリー式と一次式の複合式に適合するという新たな知見を見だし、これをもとにした成長履歴解析の方法を提案した(第2章)。次に、この方法を適用した成長履歴解析を行い、アユ仔稚魚の経日的な成長変動に対して、水温と動物プランクトン密度がそれぞれ促進的に作用することを確認し、アユ自身の生息密度が抑制的に作用する可能性を示した(第3章)。次に、仔稚魚期の成長における年級間あるいは地域間の変動が、えり漁における漁期当初の漁獲量に影響を与えている可能性を指摘した(第3章、第4章)。さらに、えり漁によるアユの漁獲サイズは年による変動が大きく、5月までは成長変動の影響を強く受けていること、この成長を介した漁獲サイズの変動にはプランクトン量が促進的に、アユ自身の密度が抑制的に作用していることを示した(第5章)。したがって、ふ化以降の各発育段階のアユの成長評価は、漁獲量の変動要因を把握するとともに漁況予測をするうえで、極めて重要な情報といえる。

近年の事例では、2016年級のアユは仔稚魚期の成長が著しく遅く、このことが12月から翌年4月までの記録的な不漁を招いたことが報告されている。^{1,3)} このときのアユの成長不良は、産卵期の遅れ、ふ化時期の集中による密度効果、餌不足などの要因が複合的に生じたことが直接的な原因と考えられている。^{1,3)} 精度の高い漁況予測手法を開発するには、年級ごとにアユの成長変動を評価するとともに、これに影響を与える水温や動物プランクトン量およびアユ自身の生息密度の情報を蓄積し、これらの関係を一体的に分析することが必要である。

さらに、アユの漁獲サイズの長期変動から、4月までのアユの成長量は2007年以降小さくなる傾向があり、^{2,3)} 推定資源量も減少傾向にあることも報告されている。^{3,4)} アユの餌となる動物プランクトン現存量も2007年以降は減少傾向にあることから、^{3,5)} 琵琶湖の本種に対する環境収容力が低下している可能性が指摘されている。^{3,4)} 2016年級のアユの事例以外にも、2011年級のアユでは3月以降に急激に肥満度が低下する現象がみられており、⁶⁾ アユに対する環境収容力は不安定に変動している可能性もあ

る。アユ資源の変動要因を明らかにするには、琵琶湖のアユに対する環境収容力およびこれを規定する食物連鎖構造や環境因子の解明にも取り組む必要がある。

えり漁の漁期当初の漁獲量に地域的な偏りをもたらすアユの成長速度の地域差は、本研究では2010年に採集した標本において、北西部の地点で低く、南東部の地点で高い傾向を認めた(第4章)。その後の研究では、成長速度に同様の地域差があった年(2018年)となかった年(2017年)が確認されている。⁷⁾ 地域ごとにアユの漁況予測を行うには、成長に地域差を生じさせるメカニズムを解明する必要がある。このためには、第4章で述べたように、水域ごとに水温、動物プランクトン密度、アユ仔稚魚の生息密度、ふ化時期および成長履歴を定期的にモニタリングし、アユ仔稚魚の成長速度の経時変化に関わる要因を、環境とアユ自身の移動の両面から検討することが必要だろう。

冬季の減耗過程の変動 9ヵ月に及ぶ漁期中に、アユ資源の個体数は被食などの自然減耗と漁獲減耗によって減少する。この過程の中で環境条件が厳しい冬季に生じる自然減耗は、その後の資源水準を大きく低下させることがある。本研究では2006年(2005年級)に生じた著しい冬季の減耗に焦点を当て、これを引き起こした要因を検討した(第6章)。この結果、低温ストレスと栄養状態の悪化が主な減耗要因として推定された。多くの年(または年級)では、冬の前後の資源水準に正の相関関係が認められ、いわば予想し得る範囲で資源が変動していたのに対し(図6-3)、この関係から外れた2006年は予測が困難な事例といえる。ただし、大規模減耗の要因と推定された低温ストレスと栄養状態悪化のそれぞれの指標値(湖水温、アユの肥満度)のモニタリングは、著しい冬季減耗の発生を予測する手段となりうると考えられる。肥満度のモニタリングは、2011年級のアユでみられたように冬季以外の減耗の予測にも役立つ可能性があり、⁶⁾ 重要な指標値といえる。冬季に限らず、時折生じる資源の大規模減耗は、複数の要因が関連する減耗過程において、特定の要因の作用が顕在化して現れる機会であり、この情報を分析することはアユ資源の変動要因を理解するうえ

で極めて有意義である。この点からも、アユの資源量や栄養状態の指標値と水温や動物プランクトン密度などの生息環境のモニタリングを継続し、数年あるいは数十年に一度の大規模減耗をとらえたときには、これらの情報を分析して研究事例の蓄積を図ることが必要である。

河川への遡上回遊の変動 琵琶湖から河川へのアユの遡上回遊は、その開始時期や規模に極めて大きな年変動が認められたが(図 7-2, 図 7-4)、これらは遡上前の春の琵琶湖における本種の生息密度(えり漁の CPUE)、春までの成長量(漁獲魚の平均体長)、プランクトン量などの情報を得ることで予測可能なことがわかった(第 7 章)。アユの成長評価は、琵琶湖で操業される漁法だけでなく、河川で操業されるやな漁の漁況予測にも有効である。

河川へ遡上するアユと夏にも湖中に残存するアユとの量的な関係については、本研究では検討することができなかった。河川へのアユの遡上量が多い年には、えり漁における本種の漁獲サイズの季節的な変動傾向に変化をもたらすほどの影響がある(第 5 章)。湖中のアユの資源尾数については、科学計量魚群探知機を利用した調査によって、北湖における毎月の推定手法が開発されつつある。⁸⁾ 河川へのアユの遡上尾数については、やな漁が操業される複数河川への遡上尾数を手掛かりとして、北湖流入河川全体へのそれを推定する手法が開発できれば、湖中アユと遡上アユの量的な関係を検討することが可能となる。このことは、琵琶湖産アユの資源動態への理解をより深めるだけでなく、親魚確保を目的とした資源管理手法の確立に向けて有益な情報となるだろう。

以上のとおり、本研究では琵琶湖産アユの成長、冬の生残および遡上回遊の年変動に注目し、これらに関係する要因を明らかにするとともに、漁獲量との関連を検討した。今後もアユ資源と漁場環境のモニタリングが継続されることにより、上述した研究課題に関する知見が蓄積され、科学的な根拠に基づいたアユ資源の合理的利用が一層進展することを期待したい。

謝 辞

一連の研究を実施するにあたり、次に示す多くの

方々にお世話になった。

本研究で使用したアユ資源あるいは漁場環境のデータの多くは、歴代の滋賀県水産試験場の職員のご尽力により収集されたものである。標本採集などの野外調査には、同試験場の上野世司氏、上垣雅史氏をはじめとする多くの職員と、近江八幡漁業協同組合の川田義光氏にご協力いただいた。また、アユの漁獲標本や漁獲情報の収集には、12 の漁業協同組合(志賀町漁協、北船木漁協、今津漁協、浜分漁協、百瀬漁協、西浅井漁協、朝日漁協、南浜漁協、彦根市磯田漁協、能登川漁協、中主漁協および守山漁協)と滋賀県漁業協同組合連合会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、一般財団法人滋賀県水産振興協会に提供していただいた。本研究をまとめるにあたり、次の方々には有益な助言、指導および励ましなどのご支援をいただいた。京都大学フィールド科学教育研究センターの田川正朋氏、独立行政法人水産総合研究センターの北村章二氏(当時)、東京大学海洋研究所の森山彰久氏(当時)、富山県農林水産総合技術センターの田子泰彦氏、滋賀県水産試験場の藤岡康弘氏(当時)、滋賀県庁水産課の西森克浩氏。

以上の皆様に深く感謝の意を表します。

摘 要

- 琵琶湖産アユの成長、冬季の減耗および河川への遡上回遊について、1994 年から 2010 年に得た情報を分析して季節的あるいは経年的な特徴を調査した。
- アユの成長変動には、水温と動物プランクトン密度が促進的に、アユ自身の生息密度が抑制的に作用すると考えられた。
- アユの成長の年級間あるいは地域間の変動は、えり漁における漁期当初の漁獲量や 5 月までの漁獲サイズに大きな影響を与えた。
- 2006 年(2005 年級)に生じた冬季の著しい資源減耗は、低温ストレスと栄養状態の悪化が主な要因と推定された。
- 河川へのアユの遡上回遊には、その開始時期や規模に顕著な年変動があり、これらは遡上前の春の琵琶湖における本種の生息密度(えり漁の CPUE)、春までの成長量(漁獲魚の平

均体長)、プランクトン量などの情報を得ること
とで予測可能であった。

文 献

- 1) 太田滋規・亀甲武志・田中秀具・久米弘人・松田直往・孝橋賢一・西森克浩・井出充彦・大山明彦 (2021) : 2016 年 (平成 28 年) 生まれのアユの不漁原因について. 令和元年度滋賀県水産試験場事業報告, p.64.
- 2) 太田滋規・亀甲武志・田中秀具・久米弘人・松田直往・孝橋賢一・西森克浩・井出充彦・大山明彦 (2021) : 長期的な視点で見たアユ資源と餌料環境の変動傾向. 令和元年度滋賀県水産試験場事業報告, p.65.
- 3) 太田滋規・亀甲武志・田中秀具・久米弘人・松田直往・孝橋賢一・西森克浩・井出充彦・大山明彦 (2021) : 2016 年 (平成 28 年) 生まれのアユの不漁原因解明検討結果報告書. 令和元年度滋賀県水産試験場事業報告, 97-114.
- 4) 田中秀具 (2021) : 琵琶湖産アユの資源動態に関する一試論. 滋賀県水産試験場研究報告, **57**, 1-17.
- 5) 永田貴丸・池田将平・一瀬 諭・伴 修平・藤原直樹・古田世子・木村道徳 (2017) : 在来プランクトン食魚の餌資源評価に関する研究. 滋賀県琵琶湖環境科学研究センター研究報告書, **13**, 47-60.
- 6) 吉岡 剛・寺井彰人 (2016) : 平成 24 年湖中アユの肥満度低下について. 平成 26 年度滋賀県水産試験場事業報告, p.52.
- 7) 久米弘人 (2020) : 早期エリにおけるアユ漁獲量の地域差要因の検討. 平成 30 年度滋賀県水産試験場事業報告, p.64.
- 8) 久米弘人・西森克浩・大山明彦 (2020) : 計量魚探機による湖中アユの資源尾数推定 2018. 平成 30 年度滋賀県水産試験場事業報告, p.62.