

## ビワマスの晩秋季における成長停滞と 長日処理による成長促進

藤岡 康弘

Growth Retardation in Late Autumn and Stimulation of  
the Growth by Photoperiod Control in Biwa  
Salmon *Oncorhynchus masou* subsp.

Yasuhiro Fujioka

Seasonal changes in the growth of biwa salmon were studied under a constant water temperature ( $12.5 \pm 0.9^\circ\text{C}$ ), and stimulation of the growth by photoperiod controls was examined. Growth rates of biwa and amago salmon showed seasonal fluctuation and increased in springtime and decreased during summer and autumn, coincident with changes in photoperiod length. Especially biwa salmon growth retarded at late autumn and winter.

In order to elucidate the effects of photoperiod for the growth of biwa salmon in late autumn and winter, biwa salmon were reared under five different photoperiods (A: 24L from natural photoperiod, B: Increasing photoperiod 0.5h per week from natural photoperiod, C: Increasing photoperiod 0.5h per week from a 6.5L:17.5D photoperiod after under a decreasing photoperiod 0.5h per month from 8L:16D for 4 months, D: Natural photoperiod from a 6.5L:17.5D photoperiod after under a decreasing photoperiod 0.5h per month from 8L:16D for 4 months, E: Natural photoperiod) for approximately 6 month from 0<sup>+</sup>October. When biwa salmon were reared under 24L from natural photoperiod (A), the growth retarded in late autumn and early winter same as the control. Under the photoperiod conditions of B and D, (day length was lengthened 0.5 h per week from a 6.5L:17.5D photoperiod in October) after under a decreasing photoperiod from 8L:16D (day length was decreased 0.5h per month) for 4 month, the growth of them improved for the first one month but in the later the growth rates decreased. No growth retardation was observed in the fish under increasing photoperiod 0.5h per week from a 6.5L:17.5D photoperiod after under a decreasing photoperiod 0.5h per month from 8L:16D for 4 months. These results suggest that the growth of biwa and amago salmon is affected considerably by photoperiod and increasing photoperiod after short photoperiod can stimulate biwa salmon growth.

動物の体重や体長増加をあらわす絶対成長（以下成長という。）は、さまざまな要因によって影響を受けていることが知られている。<sup>1)</sup> 魚類の成長については、内的・外的要因と生物（社会）的的要因に大きく分けられ、外的要因として餌料・水温・塩分・水質・光などがあげられているが、<sup>2,3)</sup> これらの中で魚類の成長を

支配する最も重要な要因は餌料と水温であるとされており、<sup>3)</sup> 餌料条件が満たされていても水温が適水温域を外れていれば十分な成長は望めない。このため魚類の成長を促進する目的から餌料と水温についてはさまざまな方面から研究が行われてきた。<sup>3)</sup> 一方、成長に及ぼす光の影響については、光のもつ要素が多様であ

り、光と成熟の関係のように劇的な変化を示す現象が知られていないこともあって、あまり研究が進んでいないのが現状である。<sup>2,3)</sup>

サケ科魚類の成長については、これまでおもに水温との関係やスマルト変態とも関連して光周期との関係を中心に検討されてきた。<sup>4,5)</sup> 成長に及ぼす水温と光周期の関係を検討したClarke et. <sup>6)</sup> によれば、光周期よりも水温が成長に強く影響するが、光周期は単に体重増加だけでなく海水適応能の獲得やスマルト変態などの発達に大きな影響を及ぼすことを示唆している。また大西洋サケでは、秋季における長日処理が成長促進効果を示すことが報告されている。<sup>7)</sup> 琵琶湖に生息するビワマスの成長については、Miuraら<sup>8)</sup>や藤岡<sup>9)</sup>、藤岡ら<sup>10)</sup>の報告があり、いずれも秋季から冬季に成長が停滞することを観察しているが、このような成長停滞がどのような外的要因によって影響を受けているのかを検討した研究は行われていない。そこで本研究では一定の水温条件のもとでのビワマスの成長の季節的な変化を近縁なアマゴとの比較において明かにするとともに、ビワマスの成長に及ぼす光周期の影響について検討を加えた。

### 材料および方法

先ず始めに、ビワマスの一定水温下における成長の季節的な変化を知る目的で、以下の実験を行った。1984年11月に醒井養鱒場で人工孵化により生産されたビワマスとアマゴの稚魚各250尾を1985年4月9日に湧水を注水した容積1トンの丸型FRP水槽に收容し、 $12.5 \pm 0.9^\circ\text{C}$ の一定の水温条件のもとでニジマス用配合飼料(日本農産工業)を1日2回飽食量を与えて自然日長条件下で15か月間飼育し両種の季節的な成長率の変化を比較した。実験魚は、1986年1月までは毎月1回、それ以降は2~3か月に1回取り上げて平均体重を測定するとともに、70~110尾を無作為に抽出して体重・標準体長を測定し、藤岡<sup>9)</sup>に従い相分化についても観察した。また平均体重から次式により日間成長率(Specific growth rate(%/day))を算出した。

$$\text{Specific growth rate(\%/day)} \\ = 100(\log W_t - \log W_0) / T$$

T: 飼育日数,  $W_t$ : 最終日の平均体重,  
 $W_0$ : 最初の平均体重

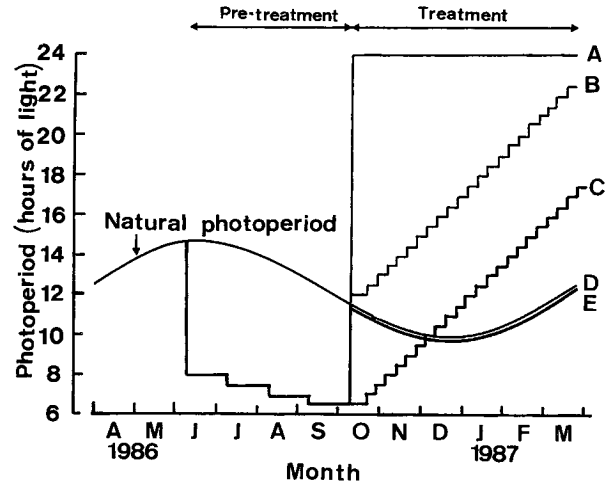


Fig. 1. Light regimes of the experiment. A: 24-h light from natural photoperiod. B: 0.5-h light increase per week from natural photoperiod. C: 0.5-h light increase per week from the delayed photoperiod. D: natural photoperiod from the delayed photoperiod. E: natural photoperiod (control).

次にビワマスの孵化後1年の秋期から冬期における一定水温下での成長におよぼす日長の影響を知る目的で以下の実験を行った。実験に用いたビワマスは、1985年11月上旬に琵琶湖北部で採捕された天然産親魚を用いて人工受精し、醒井養鱒場で湧水(水温 $10.5-12.0^\circ\text{C}$ )のもとで孵化・飼育したものである。1986年2月6日に約1万尾をコンクリート池(10 $\text{m}^2$ )に收容しニジマス用の配合飼料(日本農産工業)を与えて飼育し、これらの稚魚を用いて1986年10月13日より以下の5つの実験区(Fig. 1)を設けて成長を比較した。A区: 10月12日まで自然日長条件下で飼育し、10月13日から翌年3月25日まで人工照明により24L-0D(24時間明期-0時間暗期)の条件下で飼育。B区: 10月12日まで自然日長条件下で飼育し、10月13日から人工照明により12L-12Dとして2週目から毎週30分ずつ明期を延長(暗期は逆に30分ずつ減少)して翌年3月25日まで飼育。C区: 予め6月9日から8L-16Dで飼育し、1月毎に30分ずつ暗期を延長して10月12日まで飼育した実験魚を、10月13日から毎週30分ずつ明期を延長して翌年3月25日まで飼育。D区: 予め6月9日から8L-16Dで飼育し、1月毎に30分ずつ暗期を延長して10月12日まで飼育した実験魚を10月13日から自然日長で翌

結 果

年3月25日まで引き続き飼育。E区：10月12日まで自然日長で飼育し、10月13日から翌年3月25日も自然日長で飼育（対照）。なお、D・E区を除き、水槽上面を暗幕で覆い自然光の影響を除いた水槽に40wの蛍光灯を2本取り付けて照明を行った（照度は水槽底で480Lux）。実験魚は早熟個体を除いた銀毛魚各区320尾とし、容積1トンの角型FRP水槽に収容して1日2回同一時間帯に1回当たり30分間かけてほぼ飽食するまで給餌した。実験魚は、毎月1回取り上げて平均体重を測定するとともに、実験終了直後に各区100尾の標準体長の測定と相変化を観察した。さらに各50尾については体重を測定して後解剖し、雌雄の判定と生殖腺重量および肝臓重量を測定してGSI(生殖腺重量\*100/体重)とHSI(肝臓重量\*100/体重)を算出した。また、生殖腺の一部は常法により5μmの組織切片を作製してヘマトキシリン-エオシン染色を施して検鏡した。

なお、測定値の検定はstudent t-testを用いた。

**ビワマスとアマゴの成長と成長率の周年変化** 0<sup>-</sup>年4月から1<sup>+</sup>年7月までのビワマスとアマゴの平均体重の変化と日間成長率の変化をFig. 2Aに示した。平均体重5.08gで飼育を開始したビワマスは、6月まで急速に成長したがその後成長が緩やかとなり、11月から翌年1月まではほとんど体重増加が認められなかった。2月以降に再び体重が増加し始め、1<sup>+</sup>年7月には91.3gとなった。一方、アマゴは秋季に体重の増加が一時的緩やかとなったものの、ビワマスに比べてどの時期にもよく成長し、特に0<sup>+</sup>年と1<sup>+</sup>年の春季に急激な体重増加を示した。ビワマスの成長率は、0<sup>-</sup>年の4月から6月に1.6%/day以上の値を示し飼育期間中では最も高い値を示したが、その後低下して10月から1月にかけて0.03以下と極めて低い値を示した(Fig. 2B)。成長率は2月以降に0.5から0.6に回復したが、0<sup>+</sup>年の春季の値までは増加しなかった。また、早熟な成熟個体を除いた10月から2月の間の銀毛個体だけの成長率の変化を見ても、11月下旬から1月には0.03以下の値を示した。アマゴの成長率はビワマスとほぼ同様な変化を示したが、その値は1<sup>+</sup>年4月から7月期の値を除きビワマスより0.2から1.1上回っており、特にビワマスの値が低かった秋から冬季にも0.5以上の値を示した。

**日長変更によるビワマスの成長および成長率の変化**

日長を変更して飼育したビワマスの平均体重の変化は、C区の体重増加が顕著で平均体重は実験終了時に2倍以上に増加した(Fig. 3)。また、12月から1月にも成長の停滞が認められなかった。B・D区においても比較的良好に体重が増加したが、A区に比較して1月から2月にかけての体重増加が少なかった。一方、24時間明期で飼育したA区は、対照区のE区より成長が遅く、特に実験開始直後の1か月間が緩やかで、また、対照区のE区と同様に12月から1月にかけて成長が極度に低下した。各区の成長率の変化を見ると(Fig. 4)、C区では10月から3月の成長率は0.39から0.53と変化が少なく、A・B・E区が最低値を示した1月に最も高い値(0.533)を示した。一方、A・B・E区は1月に最低値を示した後2月から3月には成長率は急激に増加した。D区はA・B・E区に比較して11月から12月の成長率の低下が緩やかで、最低値は1か月遅い2月に認められ、その後再び上昇した。実験終

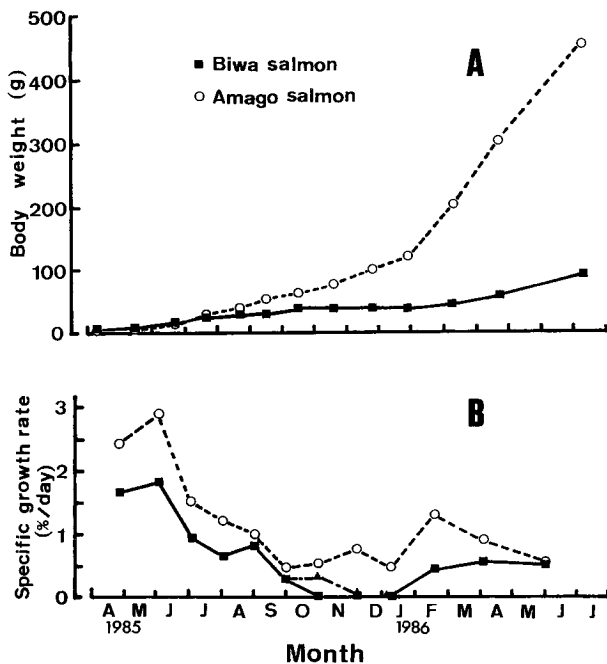


Fig. 2. Changes in mean body weight (A) and specific growth rate (B) in biwa and amago salmon. ▲ indicates the specific growth rate of the immature fish of biwa salmon.

了時の各区の体長の頻度分布はいずれも一峰型で、C区において体長14cm以上の個体が多く含まれる傾向を示した (Fig. 5)。

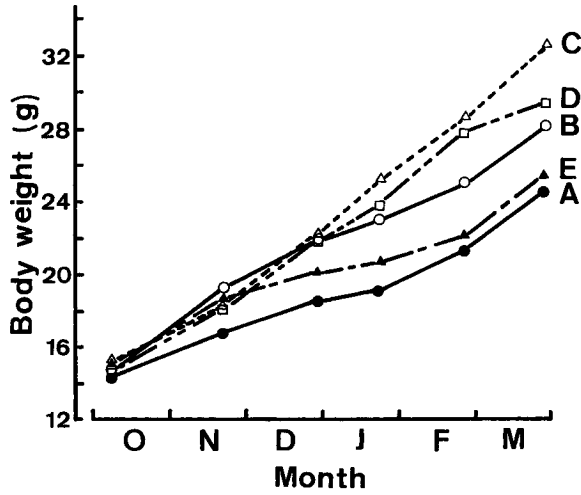


Fig. 3. Changes in mean body weight under five different photoperiod regimes.

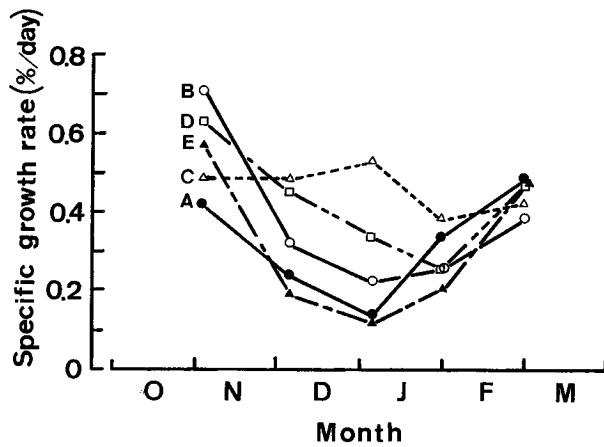


Fig. 4. Specific growth rates of biwa salmon reared under five different photoperiod regimes.

各実験区の実験終了時の相分化は、各区ともほとんどの個体が銀化魚であり、1.7~4.5%の割合で銀毛パーの個体が含まれていた (Table 1)。肥満度はC区が高い傾向を示したが、各区間に有意差 ( $p > 0.05$ ) は認められなかった (Fig. 6)。GSIは雌ではC区とA・E区間 ( $p < 0.01$ )、D区とE区間 ( $p < 0.05$ ) に有意差が認められたが (Fig. 7)、肉眼的に生殖腺の発達した個体 (GSIで0.26以上) は認められなかった。雄では

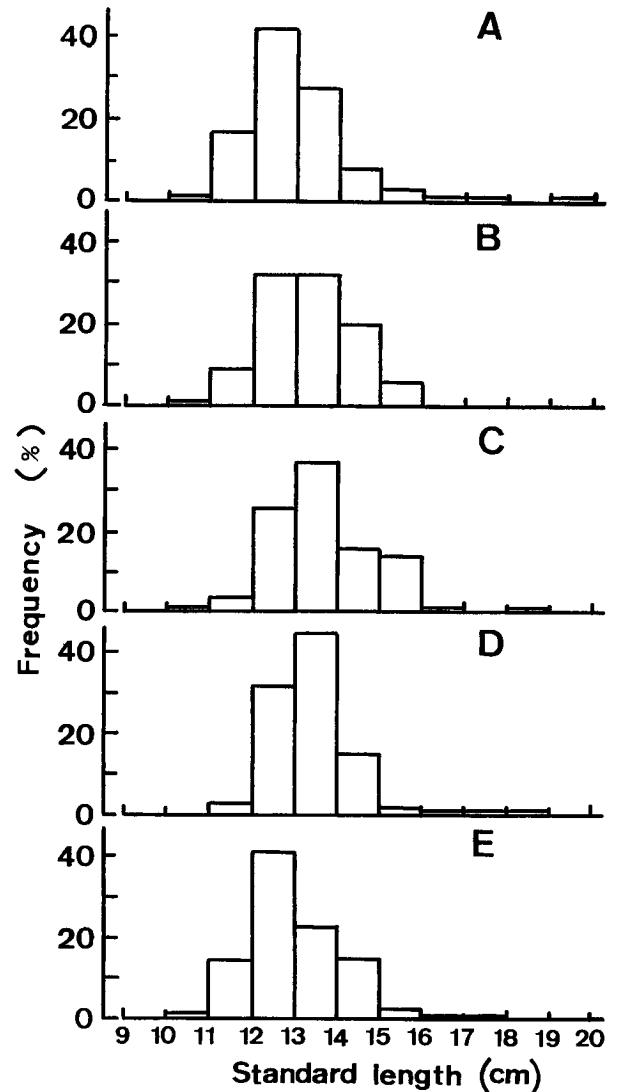


Fig. 5. Standard length frequency distribution of each groups treated with five different photoperiod regimes at the end of experiment.

C区が最も低い値を示したが各区間に有意差 ( $p > 0.05$ ) は認められなかった (Fig. 7)。肉眼的に生殖腺の発達した個体 (GSIは0.1~4.6) がA・B・D区に1~4個体出現した (Table 2)。生殖腺の組織像を見ると (Fig. 8A-G)、雌の生殖腺はいずれも周辺仁前期から後期の卵母細胞で満たされており、発達段階に差は認められなかった。各区とも未熟な雄では精原細胞期の生殖細胞で満たされていたが、生殖腺の発達した個体では活発な精子形成が認められた。また、HSIは雌ではA・B区が他に比較して有意差が認められ ( $p < 0.01$ ) 高い値を示した (Fig. 9)。また、雄では

B区が他の4区より有意に高く ( $p < 0.01$  または  $p < 0.05$ )、A区はC・D区に対して有意差 ( $p < 0.01$ ) が認められた。

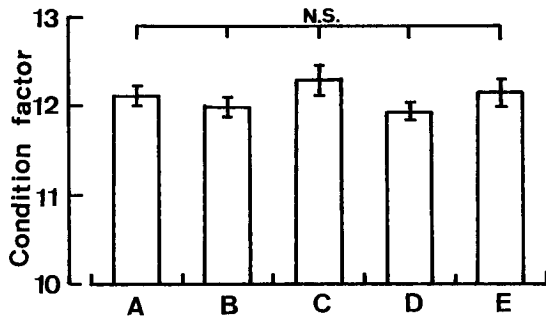


Fig. 6. Condition factors of biwa salmon reared under five different photoperiod regimes at the end of experiment. N.S. : not significant.

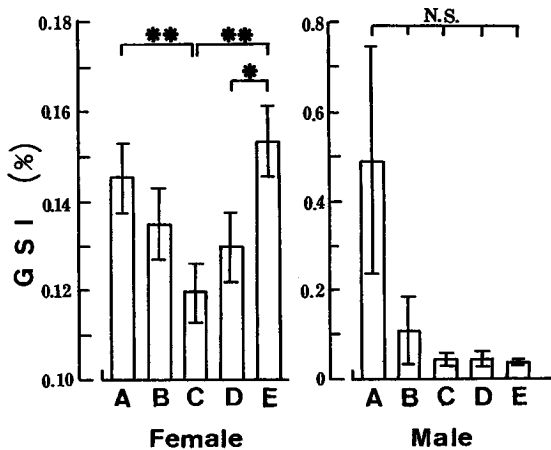


Fig. 7. GSI of biwa salmon reared under five different photoperiod regimes. \*\*, \* significantly different at  $p < 0.01$  and  $p < 0.05$ , respectively. N.S.: not significant.

考 察

本実験結果より、一定の水温下で飼育したピワマスとアマゴの成長率は、春季に高く晩秋季から初冬に低い季節的な変化を示すことが明らかとなった。特にピワマスの成長率は11月から12月に極端に低下して0.2

Table 1. Phase differentiation of the five photoperiod regimes at the end of experiments

Phase	A	B	C	D	E
Smolt-like	98.3*	96.9	95.5	98.1	97.8
Silvery parr	1.7	3.1	4.5	1.9	2.2

\* %

Table 2. Number of matured male

	A	B	C	D	E
Mature	4 (18.2)	1 (3.7)	0 (0)	3 (9.7)	0 (0)
Immature	18	26	25	31	26

( ): %

以下となり、1月から3月には再び上昇した。成長率が春季から夏季に高く冬季に低い季節変化を示すことは、天然のピワマス<sup>9)</sup>やギンザケ<sup>11)</sup>あるいは他の多くのサケ科魚類で報告されているが、<sup>12)</sup> 秋季から冬季には水温の低下が起こるため、成長率の低下は主に水温の低下に伴う代謝率の低下に起因すると考えられている。<sup>9,12)</sup> 実際、ヒメマス稚魚では水温5℃と15℃では成長率が3倍以上も異なることが報告されている。<sup>13)</sup> 成長に及ぼす水温と光周期以外の要因としては、成熟やスマルト化の影響が考えられる。今回のピワマスの11月から3月の成長率を成熟魚を含めた場合と除いた場合について比較しても大きな差は認められなかった (Fig. 2)。また、ピワマスにはスマルト化に相当する海水適応などの生理的変化は認められないが、<sup>14,15)</sup> 体色の銀白化や肥満度の低下などの外部形態のスマルト化に類似した変化が認められている。<sup>9,10,16,17)</sup> しかしこのようなピワマスのスマルト様の変化は、河川から湖への降下時期と一致した5月から7月に起こることから、<sup>9,10)</sup> 晩秋季に見られる成長率の低下とは関連が薄いものと考えられる。ピワマスの晩秋季に認められる成長率の低下と1月から3月に認められる回復に最も相関する環境要因としては光周期が考えられる。この時期の光周期は、冬至までは日長時間が徐々に減少するが冬至以降は逆に増加する。今回の実験で一定の水温条件下で飼育しても周期的な成長率の変化が認められたことは、ピワマスやアマゴの成長が光周期の制御を受けており、ピワマスでは

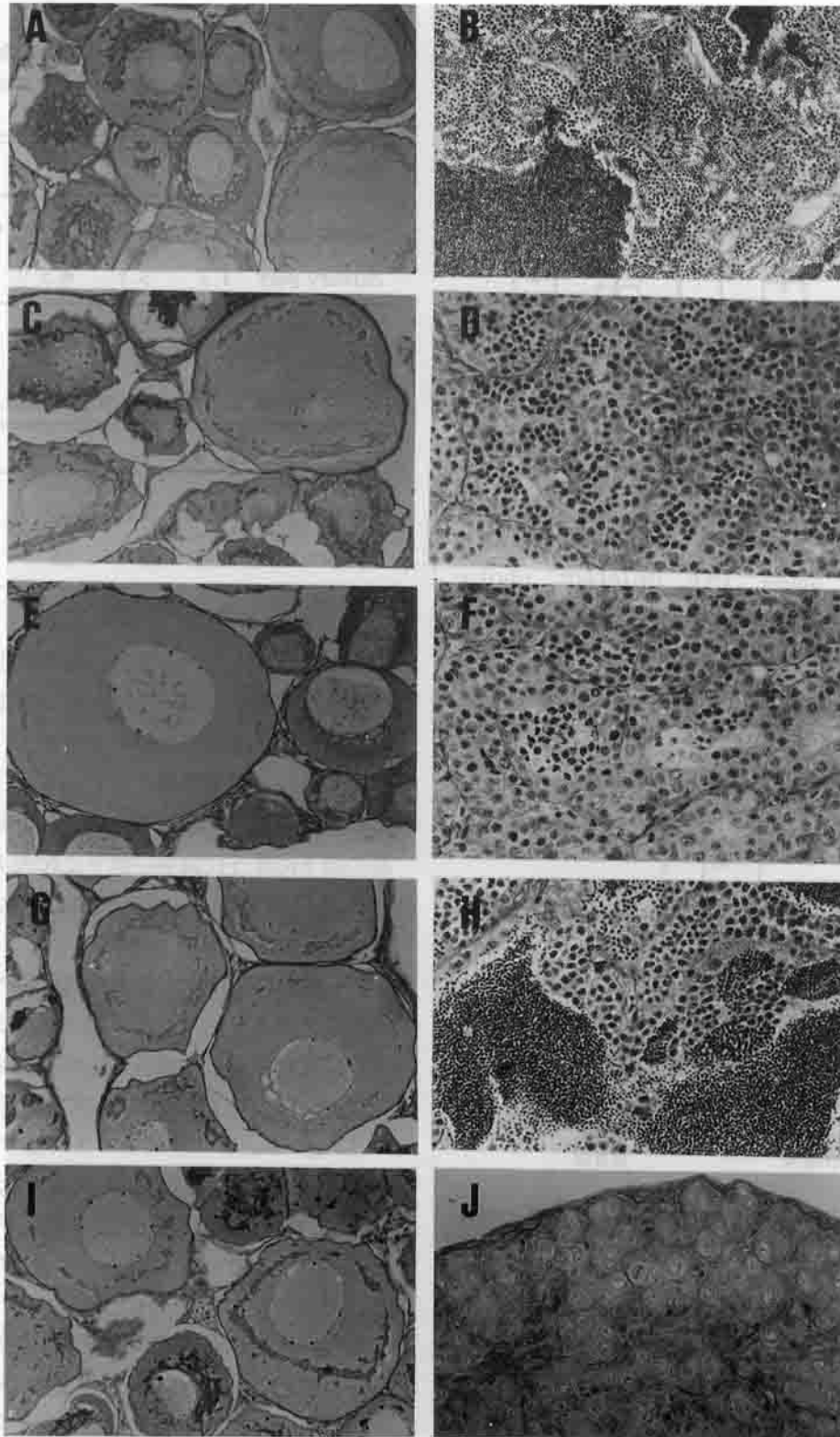


Fig. 8. Gonadal histology of biwa salmon reared under five different photoperiod regimes at the end of experiment. A and B indicate female and mature male under 24-h light from natural photoperiod. C and D show immature ovary and testes under 0.5-h light increase per week from natural photoperiod. E and F represent immature ovary and testes under 0.5-h light increase per week from the delayed photoperiod. G and H are female and mature male under natural photoperiod from the delayed photoperiod. I and J show immature ovary and testes under natural photoperiod. A,B,C,E G and I:  $\times 225$ . B,F, H and J:  $\times 450$ .

その影響が強く現われることを示唆するものと考えられる。一方藤岡<sup>14)</sup>は、ビワマスの0<sup>+</sup>年魚を初夏に短日条件下(8L:16D)においても成長の極端な低下が起こらないことを見ている。これはビワマスの成長に及ぼす光周期の影響が成育段階や季節などで変化する可能性を示すものと考えられる。

ビワマスの成長がほとんど認められない晩秋季において光周期を変化させた場合、ビワマスの成長率は変化を示し、特に長期の短日条件を経験させた後に長日条件下に置くと(C区)、冬至期を中心とした急激な成長率低下が認められず、そのために対照区よりかなり成長を促進させることができた。今回の結果と同様に、短日条件から長日条件に置いた場合に最も成長促進効果があることがギンザケ<sup>6)</sup>や大西洋サケ<sup>19)</sup>、サクラマス<sup>20)</sup>で報告されており、同時に成長促進作用をもつ成長ホルモン(GH)の分泌量が増加することも明らかにされている。また、春季にGHの血中濃度が高くなるのがアマゴ<sup>21)</sup>やギンザケ<sup>11)</sup>、大西洋サケ<sup>22)</sup>で報告されており、さらにDuanら<sup>9)</sup>は成長活性化因子であるインスリン様成長因子(IGF-1)のmRNAが春季のGH濃度の上昇の後に増加することを確認している。またBjornssonら<sup>10)</sup>は日長時間の増加がGHの分泌に強く影響を及ぼすことを見ている。今回のビワマスにおいても短日条件から日長時間を徐々に延長したことがGHの分泌刺激となり成長の促進効果を表わしたものと考えられる。今回の実験において自然日長から日長時間を徐々に延長したB区において、日長変更直後には成長率が対照区より増加したものの、その後は成長率が急激に低下した。また、自然日長から24時間明期とした場合(A区)でも成長率の変化は基本的に対照区と差は認められなかった。これらの結果は単に日長時間を長日条件に変化させるだけでは成長促進には不十分であることを示している。日長時間の延長処理に先立つ期間の短日処理の重要性がサクラマスや大西洋サケで指摘されており<sup>20,22)</sup> 今回の結果も6月から10月に行った短日処理がその後の日長時間の延長処理の効用に重要な影響を及ぼしたものと考えられた。

今回の実験結果からビワマスとアマゴの晩秋季にみられる成長率の低下が日長時間の変化に強く影響を受けたものであることが明らかとなった。また、春季の日長増加が成長促進刺激になっていることが示唆された。さらに、事前に一定期間短日条件に置いたあと日

長を増加させることにより成長を促進させることが可能であることを示した。今後は短日条件の詳細や成長促進に最適な日長増加条件などの検討が必要であろう。また、サケ科魚類の養殖において成長促進を目的とした光周期の制御を具体的に導入することも可能であると考えられる。

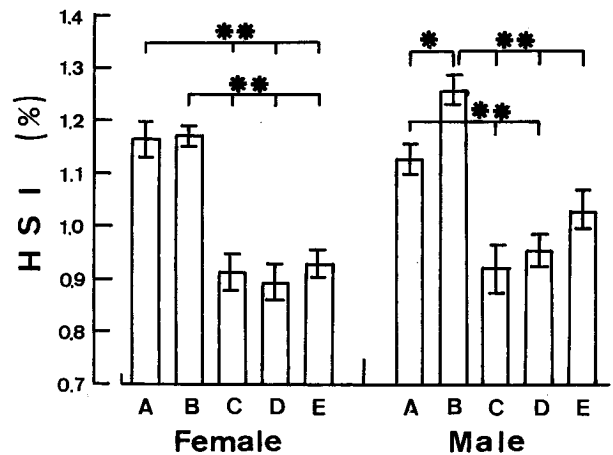


Fig. 9. Comparisons of HSI between each groups. \*\*, \* significantly different at  $p < 0.01$  and  $p < 0.05$ , respectively.

## 謝 辞

実験にあたり種々の便宜を図られた当時の醒井養鱒場場長である伏木省三博士と実験魚の飼育に協力していただいた中村信子氏に心から感謝を申し上げる。また、文献を提供していただいた京都大学農学部田川正明博士とミシガン大学の Dr. Cunming Duan の各氏に御礼を申し上げる。

## 文 献

- 1) 猪貴義(1987): 成長と発育についての概念, 動物の成長と発育, 猪貴義・後藤信男・星野忠彦・佐藤博 編, 朝倉書店, 東京, pp.1-33.
- 2) 落合明(1977): 成長, 魚類生理, 川本信之 編, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 216-244.
- 3) 塚本勝巳(1989): 仔稚魚の成長, 魚類の成熟, 発生, 成長とその制御, 水族繁殖学, 隆島史夫・羽生功 編, 緑 書房, 東京, pp.239-289.
- 4) Brett, J.R.(1979): Environmental factors

- and growth, Fish physiology Vol. VIII, edit. By W. S. Hoar, D.J. Randall and J.R. Brett, Academic Press, New York and London, pp. 599-675.
- 5) Weatherley, A.H. and H.S. Gill(1955) : Growth, Physiological ecology of Pacific salmon, edit. by W. C. Groot, L. Margolis and W.C. Clarke, UBC Press, Vancouver, pp. 101-158.
  - 6) Clarke, W.C., J.E. Shelbourn and J.R. Brett (1981) : Effect of artificial photoperiod cycles, temperature, and salinity on growth and smolting in underyearling coho (*Oncorhynchus kisutch*), chinook (*O. Thhawytscha*), and sockeye (*O. nerka*) salmon, Aquaculture, 22, 105-116.
  - 7) Saunders, R.L. , J.L. Specker and M.P. Komourdjian (1989) : Effects of photoperiod on growth and smolting in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*), Aquaculture, 82, 103-117.
  - 8) Miura, T., N. Suzuki, M. Nagoshi and K. Yamamura (1976) : The rate of production and food consumption of the biwamasu, *Oncorhynchus rhodurus*, population in lake biwa, Res. Popul. Ecol., 17, 135-154.
  - 9) 藤岡康弘 (1987) : ビワマスのパー・スマルト変態, 日水誌, 53(2), 253-260.
  - 10) 藤岡康弘・伏木省三 (1988) : ビワマス幼魚の降河と銀毛化, 日水誌, 54(11), 1889-1897.
  - 11) Duan C., E.M. Plisetskaya and W.W. Dickhoff (1995) : Expression of insulin-like growth factor I in normally and abnormally developing coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), Endocrinology, 136, 2.
  - 12) Weatherley A.H. and H.S. Gill (1987) : The biology of fish growth, Academic press, London, pp. 1-443.
  - 13) Shelbourn J.E. , J.R. Brett and S. Shirahata (1973) : Effect of temperature and feeding regime on the specific growth rate of sockeye salmon fry (*Oncorhynchus nerka*), with a consideration of size effect, J. Fish. Res. Board Can., 30, 1191-1194.
  - 14) 藤岡康弘 (1991) : ビワマスの形態ならびに生理・生態に関する研究, 滋賀県醒井養鱒場研報, 3, 1-112.
  - 15) Fujioka Y., S. Fushiki (1989) : Seasonal changes in hypoosmoregulatory ability of biwa salmon *Oncorhynchus rhodurus* and Amago salmon *O. rhodurus*, Nippon Suisan Gakkaishi. 55(11), 1885-1892.
  - 16) 藤岡康弘 (1988) : ビワマスとアマゴの成長ならびにパー・スマルト変態に伴う外部形態の変化, 日水誌, 54(1), 77-86.
  - 17) Fujioka Y. (1991) : Changes in fatty acid composition associated with body silvering in biwa salmon *Oncorhynchus rhodurus* and amago salmon *O. rhodurus*, Nippon Suisan Gakkaishi. 57(12), 2313-2320.
  - 18) Fujioka Y., S. Fushiki, M. Tagawa, T. Ogasawara and T. Hirano (1990) : Seasonal changes in plasma thyroxine levels in biwa and amago salmon reared in the pond, Nippon Suisan Gakkaishi, 56(2), 249- 254.
  - 19) Bjornsson B.T., H. Thorarensen, T. Hirano, T. Ogasawara and J.B. Kristinsson (1989) : Photoperiod and temperature affect plasma growth hormone levels, growth, Condition factor and hypoosmoregulatory ability of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) during parr-smolt transformation, Aquaculture, 82, 77-91.
  - 20) Okumoto N., K. Ikuta, K. Aida, I. Hanyu and T. Hirano (1989) : Effects of photoperiod on smolting and hormonal secretion in masu salmon, *Oncorhynchus masou*, Aquaculture, 82, 63-76.
  - 21) Yada T., K. Takahashi and T. Hirano



(1991) : Seasonal changes in seawater adaptability and plasma levels of prolactin and growth hormone in land-locked sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and amago salmon (*O. rhodurus*), Gen. Comp. Endocrinol. 82, 33-44.

22) Bjornsson B.T., S.O. Stefansson and T. Hansen (1995) : Photoperiod regulation of plasma growth hormone levels during parr-smolt transformation of Atlantic salmon: implications for hypoosmo-regulatory ability and growth, Gen. Comp. Endocrinol.100, 73-82.

