

ビワマスとアマゴ幼魚の成長と摂餌の関係について

藤岡康弘*

Relationships between growth and food intake of juvenile biwa and amago salmon

Yasuhiro Fujioka*

Relationships between growth and food intake of juvenile biwa and amago salmon were examined. When juvenile biwa and amago salmon were reared in a tank in order to make rearing conditions uniform, these fishes showed same growth under 7 cm in standard length (SL), but the growth of amago salmon exceeded that of amago salmon over 7 cm SL. The times were required for stomach to empty 48 hrs after feeding in these fishes, and relationships between stomach content rates and post-feeding times (gastric evacuation rate) represented exponential regression lines in both species. The food intake diminished markedly after 24 min offering of diet, and the fishes stopped feeding within about 40 min. The satiation ratios did not differ broadly between the species under 6 cm SL, but that of biwa salmon decreased sharply over 7 cm SL, and this change coincide with the size of downstream migration to Lake Biwa. These results suggest that the decrease of growth rate in juvenile biwa salmon over 7 cm SL causes a reduction in food intake of the fish, and the observed reduction in appetite may be an adaptation to prey availability in the natural habitat.

キーワード：ビワマス、アマゴ、成長、摂餌量、飽食率

サケ科魚類の多くは、河川から降下して海洋生活に入ると急激な成長を示すことが知られている。¹⁾日本の沿岸域や河川に分布するサクラマス *Oncorhynchus masou masou* やアマゴ *Oncorhynchus masou macrostomus* も同様に降海後に急速な成長を見せる。^{2,4)}この原因は、河川では餌資源が限られ冬季には水温がかなり低下するのに対し、海洋では水温が安定して高く、餌の量や質あるいは組成などが成長に適しているためであると考えられる。このような外的要因に加えて、パーから降海型のスマルトに変態したサクラマスでは、冬季の河川でも活発な摂餌行動を示し、^{2,5)}また、大西洋サケでもスマルト化する個体ではパーより摂餌率が高いことが報告されている。⁶⁾このようなパーからスマルトへの変態に伴う変化は、内的要因すなわち生理的にも降海型の個体では成長に関連した機能が活性化された状態になっているのではないかと考えられる。これはパーからスマルトへの変態が成長ホルモンの分泌と密

接な関係を有していることとも深く関連しているためではないかと推察される。^{7,9)}いっぽう、琵琶湖に生息するビワマス *Oncorhynchus masou subsp.* は、体長 7cm に成長した6月頃を中心に河川から琵琶湖に下り、体色などの形態もスマルト化に類似した変化を示すが、^{10,12)}この時期を境に成長率が低化することが報告されている。^{12,13)}このようなビワマスの成長率低化の詳細と成長に直接影響を及ぼす摂餌の関係について明らかにするため本研究を実施した。

材料および方法

成長の比較 ビワマスとアマゴの成長を同一条件で比較するため以下の実験を行った。すなわち両種のほぼ同体型の個体を、早熟な個体を除いてそれぞれ 200 尾ずつ選別し、両種を混同しないためにアマゴの脂鰭を切除して標識した。両種を1つの水槽に混養して 80 日間にわたりニジマス用人工配合飼料

*現所属；滋賀県農政水産部水産課 (Fisheries Management Division, Department of Agriculture and Fisheries, Agency of Shiga Prefecture, Kyoumachi 4-1-1, Otsu, Shiga 520-8577, Japan)

を1日朝夕の2回約30分間かけてほぼ飽食するまで与えて飼育した。飼育開始時および40日、80日目に全数を取り上げて計数するとともに、各100尾の体重と体長（標準体長、以後体長と表記）を測定した。また、平均体長を用いて次式により成長率（Specific growth rate）を求めた。

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

W_t=飼育終了時の平均体長, W₀ = 飼育開始時の平均体長, T=飼育期間

実験は兩種の平均体長が約3、6、11および13cmの4回の時点で飼育を開始し、飼育水槽は1・2回目は容積360L、3・4回目は1100Lのものを使用した。用水は12℃の湧水を1・2回目は10L/min、3・4回目は30L/minを注水した。実験は1985年5月から1986年5月までの期間に実施した。

消化速度の比較 ビワマスとアマゴの消化速度の比較を行うため胃から餌が消失する速度を求めた。体長約12cmのビワマスとアマゴそれぞれ70尾を容積360Lの水槽に放養し、水温12℃の湧水を注水し、ニジマス用の人工配合飼料を1日朝夕の2回与えて4週間馴致飼育した。48時間の絶食の後、1985年11月1日に残餌が出ないように人工配合飼料を30分かけて給餌し、給餌終了後残餌を静かに取り除き15分間静置した。この時点をも0時としてその後1、4、7、12、23、31および48時間にそれぞれ各10尾を取り上げ、胃を食道後端と幽門部で切り取って胃内容物を取り出し、80℃で10時間乾燥させて重量を計測し、空胃状態の体重に対する胃内容物重量の割合（%）を胃内容物指数として算出し消化速度を求めた。なお、胃内容物の乾燥時間については、10時間と20時間の場合で比較したところ、誤差は1.5%以内であり、10時間で十分であると判断した。

飽食量の測定 ビワマスとアマゴの飽食量を把握するため、12℃の湧水を30L/min注水した容積360Lの5つの水槽にあらかじめ兩種各10尾合計20尾を各水槽に混養し、ニジマス用人工配合飼料（餌のサイズ4C）を与えて2週間馴致した。48時間の絶食の後、各水槽の実験魚に人工配合飼料を7、14、24、30および40分間にわたり静かに一定量を投餌した。投餌終了後、残餌を静かに取り除き15分間静置して各水槽のビワマスとアマゴ各10尾を取り上げ胃

を食道後端と幽門部で切り取って胃内容物を取り出し、80℃で10時間乾燥させて重量を計測し、空胃状態の体重に対する胃内容物重量の割合（%）を摂餌率として算出した。本実験は平均体長5および9cmの稚魚を用いて実施した。後述するように、上記の実験で40分間の投餌を続けると飽食状態に達することが判明したことから、同様に平均体長6.5、7.5、11および12.5cmの幼魚を用いて48時間の絶食の後、40分間の投餌を行いその時の胃内容物の乾燥重量の空胃状態の体重に対する割合（%）を飽食率として求めた。また、ビワマス単独で飼育した場合についても飽食率を求めた。本実験は1985年4月から1986年7月までの期間に行い、摂餌率および飽食率の測定は全て午前9時から12時までの間に実施した。

天然河川におけるビワマスの摂餌率 河川生息期のビワマス幼魚の摂餌率を測定するため、琵琶湖北部の塩津大川で1986年および1987年の4～7月に捕獲した標本を用いて、摂餌率（体重に占める胃の内容物重量の割合）を求めた。なお標本の捕獲は10時から13時の間に実施した。また胃の内容物は、水分を濾紙で十分取り除き湿重量を求め、空胃体重に対する胃内容物重量の割合を摂餌率（%）とした。

結 果

成長の比較 ビワマスとアマゴを混養して成長の比較を4つの成長段階で行った結果をまとめてFig.1に示した。なお、4回の実験を通じて水槽内ではビワマスとアマゴが混じり合ってほぼ均一に分布しているように見えた。体長 $3.6 \pm 0.04\text{cm}$ （平均値±標準誤差）のビワマスと $3.2 \pm 0.03\text{cm}$ のアマゴ各200尾を混養して80日間飼育すると、兩種はほぼ平行して成長し、飼育当初の体長差（ $P < 0.01$ ）は80日後も認められた。しかし、体長 $6.6 \pm 0.04\text{cm}$ のビワマスと $6.3 \pm 0.05\text{cm}$ のアマゴを混養して飼育すると40日後にはアマゴの成長が上回り（有意差有り $P < 0.01$ ）、80日後では平均体長がアマゴで1.7cm大きく有意差（ $P < 0.01$ ）が認められた。さらに、体長 $11.0 \pm 0.04\text{cm}$ のビワマスと $10.5 \pm 0.08\text{cm}$ のアマゴの比較では、直ぐにアマゴの体長がビワマスの体長を追い越し、80日後有意差（ $P < 0.01$ ）が認められ平均体長に1.6cmの差が見られた。また、体長

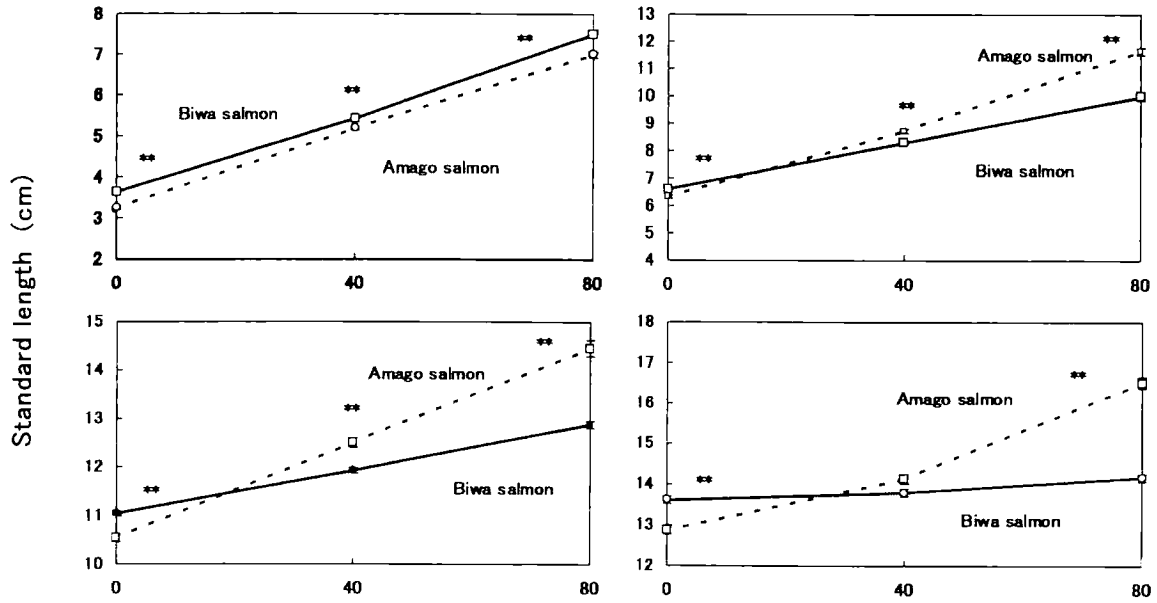


Fig. 1. Changes in standard length of biwa and amago salmon reared in a tank at four different size classes
 **Significantly different from the value of amago salmon at $P < 0.01$.
 Vertical bars represent standard errors (n=100)

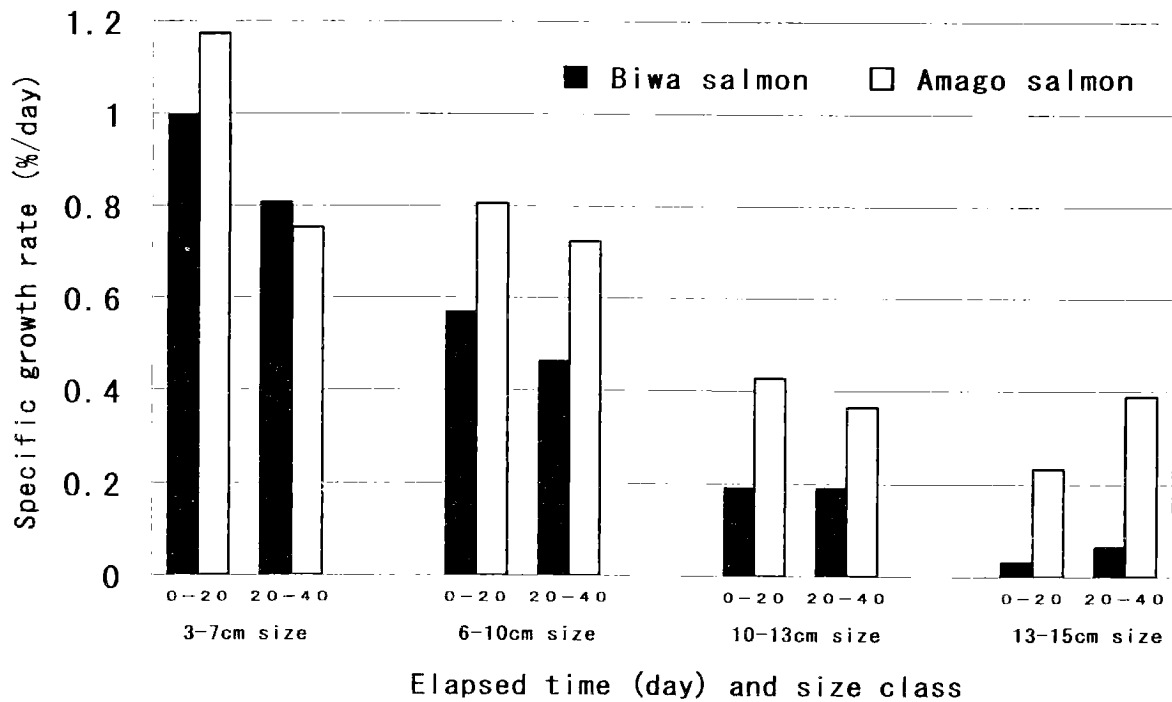


Fig. 2. Specific growth rate of biwa and amago salmon at each size class

$$\text{Specific growth rate} = (\ln W_t - \ln W_0) * 100 / T$$

(W_t =Standard length at end of rearing, W_0 =Standard length at start of rearing, T =Elapsed time in day)

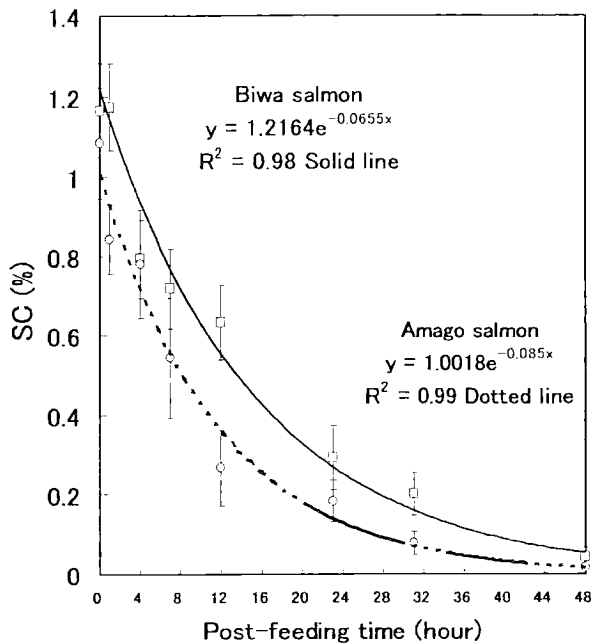


Fig. 3 Changes in stomach contents (SC%) of biwa and amago salmon
 SC (%) = Dry stomach contents × 100 / Body weight
 Vertical bars represent standard errors. (n=10)

13.6 ± 0.09cm のビワマスと 12.9 ± 0.09cm のアマゴの場合も同様にアマゴの成長がビワマスを大きく上回った。

両種の成長率の変化を比較すると、全体としては両種とも成長に伴い成長率は初期の1程度から徐々に低下した (Fig.2)。両種間では 3-7cm サイズの 20-40 日間ではビワマスがアマゴを上回ったが、それ以上のサイズでは全てアマゴの成長率がビワマスを上回った。

消化速度の比較 給餌直後 (15 分後) の胃内容量指数は、ビワマスでは 1.17 ± 0.117 % (平均値 ± 標準誤差)、アマゴでは 1.08 ± 0.138% で両種に有意差 ($P > 0.05$) は認められなかった。その後ビワマスでは 12 時間でほぼ半減し 23 時間後には給餌直後の約 1/4 の値になった (Fig.3)。48 時間後では 10 尾中 6 尾で空胃であり、平均値は 0.04 ± 0.024% であった。いっぽうアマゴでは、給餌直後の値がビワマスより低かったことから、全体として各経過時間の値がビワマスより小さい傾向を示したが有意差はなくビワマスとほぼ同様な減少傾向を示した。両種の各値に回帰曲線を適用すると指数関数がよく適合した (Fig.3)。

摂餌率の変化 平均体長 5 cm のビワマスとアマ

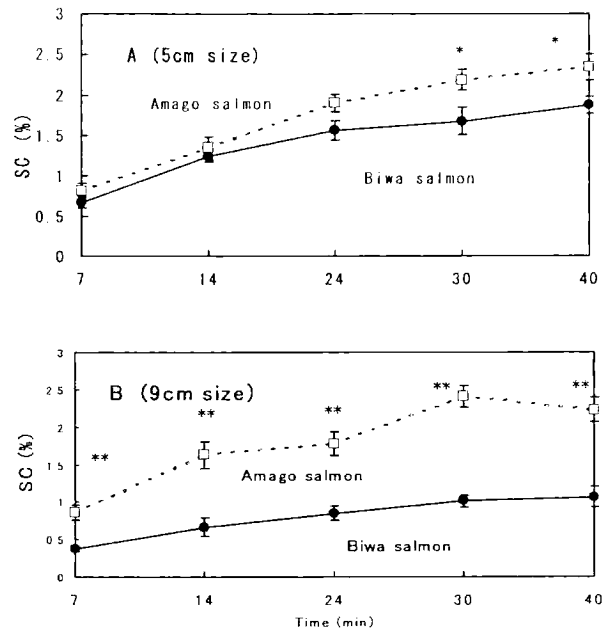


Fig. 4 Changes in stomach content (SC%) of biwa and amago salmon

SC (%) = Dry stomach content × 100 / Body weight.
 *** significantly different from the value of biwa salmon. Vertical bars represent standard errors (n=10).

ゴ各 10 尾ずつを混養して 7 ~ 40 分間にわたり投餌すると両種とも 24 分間までの投餌では摂餌率が有意 ($P < 0.05$) な上昇を示したが、それ以上投餌時間を延長してもあまり摂餌率の有意 ($P > 0.05$) な上昇は認められなかった (Fig.4A)。ビワマスとアマゴの摂餌率の変化を比較すると、24 分間までにおける両種の値に有意差は認められなかったが、40 分間の平均値はアマゴの 2.34 ± 0.160 % に比較してビワマスでは 1.87 ± 0.110 % と有意差 ($P < 0.05$) が認められ低い値を示した。また、平均体長 9 cm の供試魚では、アマゴが上述の体長 5 cm と同様な変化を示したが、ビワマスでは投餌時間が長くなっても摂餌率はほとんど上昇せず、40 分間投餌しても摂餌率は 1.06 ± 0.136% にとどまった (Fig.4B)。また、両種の比較では、投餌 7 分間ですでに有意差 ($P < 0.01$) が認められ 14 分間以上ではその差がさらに拡大した。

飽食率の成長に伴う変化 体長 5 cm から 12.5cm までのビワマスとアマゴを混養した場合と一部に別養した場合の飽食率の変化を Fig.5 に示した。アマゴの飽食率は体長 5 ~ 12.5cm では 2.04 ~ 2.45 % とほぼ一定の値を示し、成長に伴う変化はあまり見ら

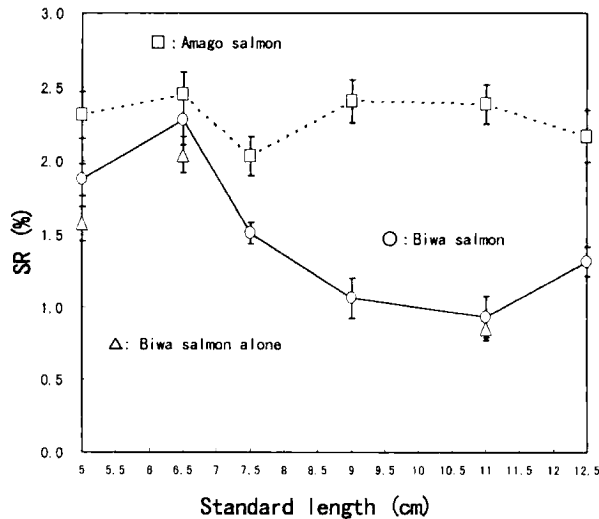


Fig. 5. Changes in satiation ratios (SR%) of biwa and amago salmon

SR(%)=Satiation amount (feeding for 40 min)×100/body weight.
 *,** Significantly different from the value of biwa salmon at p<0.05 and p<0.01, respectively. Vertical bars represent standard errors (n=10).

れなかった。いっぽうビワマスでは体長 5 cm と 6.5cm では 2%前後の値を示しアマゴの値との間に大差は認められなかったが、体長 7.5cm 以上では大幅に減少して 9 cm 以上では 6.5cm の約半分の値となった。体長 5、6.5 および 11cm サイズのビワマスを単独で飼育した場合の飽食率は、いずれもアマゴと混養した場合よりもわずかに低値を示したが有意差(P>0.05)はなかった。

ビワマス天然魚の摂餌率の変化 河川生息期のビワマス幼魚の摂餌率は、1985 年および 1986 年とも体長 6cm までは 0.6 ~ 7.6%まで幅広く分布していたが、体長 6cm 以上では 3%を越える値を示す個体は少なく低い値を示した(Fig.6)。

考 察

本実験の結果、12℃の条件においてビワマスとアマゴの胃中の餌は摂餌後 48 時間ではほぼ空となった。サケ科魚類の胃における消化速度は水温と餌の種類によって影響を受け、魚のサイズは影響しない言われている。^{14,15} 摂餌された人工配合飼料が胃から無くなる時間は、サクラマスの稚魚では 16℃付近で 50 ~ 60 時間であることから、¹⁵ 今回の結果と一致していた。飽食量は胃中の残餌量がゼロに近いときに極限量をとるとされていることから、¹⁶ 今回の飽食量を求める実験で採用した給餌前の 48 時間

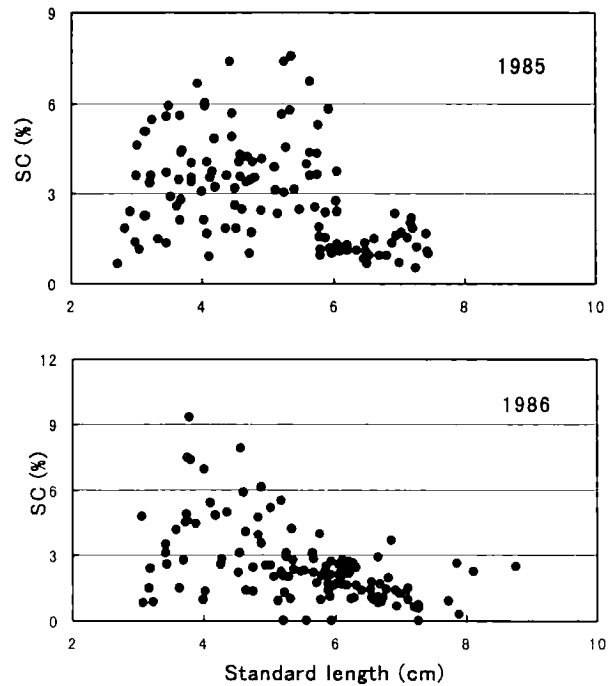


Fig. 6 Relationships of standard length and stomach content (SC %) of biwa salmon captured in the river

SC(%)=Wet stomach contents ×100/body weight

の絶食は妥当なものと考えられた。また、サクラマスでは空腹状態から飽食に達するまでの時間は魚のサイズや水温に影響を受けるが、給餌時間が 20~30 分間で飽食量に近い摂餌量を示し、約 60 分間で多くのサイズの魚でも飽食に達することが示されている。¹⁵ ニジマスやベニザケについても同様な結果が報告されている。^{17,18} 本実験のビワマスとアマゴについても同様な結果を示し、飽食率を求めるために採用した 40 時間の給餌時間についてもほぼ妥当なものと考えられる。

本研究において、飼育条件を均一にするためビワマスとアマゴを混養して飼育した場合でも、体長 6 cm 以下では両種の成長に差は認められず同様な成長を示すが、体長 7 cm 以上ではビワマスの成長率が低下してアマゴとの間で成長差が生じた。以上の結果は、これまで観察されていたビワマスの幼魚期の成長率の低下が飼育条件などによるものではなく、ビワマスの特性であることを強く示唆している。また、このようなビワマスの成長率の低下は、体長 6 ~ 7 cm を境に飽食率が低下することによりそれまでより餌を食べなくなることが原因であることが判明した。サケ科魚類の飽食率については、Nagata¹⁵ がサクラマスの稚魚について乾燥体重で 2000mg ま

では成長に伴い徐々に低下することを報告しているが、調査された体重範囲においてはビワマスのような急激な低下は認められていない。今回比較対照としたアマゴにおいても体長 5cm から 12.5cm では飽食率はほぼ体重の 2.3% で一定であり急激な変化は観察されなかった。ビワマスの飽食量の低下と成長率低下が起こる体長 6 ~ 7cm は、本種が河川生活から琵琶湖の湖中生活に移行する時期にあたる。この時期にビワマスでは体色が銀白化して銀毛変態に類似した形態変化を示す。¹⁰⁻¹³⁾しかし、サクラマスやアマゴでは銀毛変態の後、降海して急激な成長を示すが、ビワマスではそのような現象は認められない。^{10,12,13,18)}したがって、本研究で明らかになった飽食率の低下は、ビワマスが河川から琵琶湖へ生活空間を移行することに伴う変化ではないかと考えられる。

ビワマスが河川から琵琶湖へ生活空間を移行するに伴う変化の 1 つとして摂餌生態の変化が考えられる。すなわち河川生活期のビワマス幼魚は流れに定位して流下してくる陸生や水生の昆虫を待ち受けて捕食するが、降湖後はヨコエビなどを回遊しながら摂餌する(藤岡ら未発表)。このような待ち受け型の摂餌から回遊しながらの摂餌という生態的な変化が起こるにも関わらず飼育方法はそれに対応した投餌法などに変更していない。しかし、これまでサクラマスやアマゴの人工飼育において、パーからスマルトへの変態期の前後における摂餌量などの大きな変化や給餌法を変更する必要性はこれまで指摘されていない。アマゴではスマルト化後も池中飼育で良好な成長を示す。²⁰⁾いっぽう真山²¹⁾は、降海盛期のサクラマススマルトでは降海行動の活性化した個体では一時的に摂食活動が低下して摂餌量がパーに比較して減少していることを報告している。天然河川のビワマスも摂餌率が体長 6 cm で急激に低下しているが、これは降湖後の摂餌生態に事前に対応したものと考えることもできる。しかし、このようなビワマスの飽食率の低下は体長 7 cm 付近の一時的な現象ではなく長期にわたるものである。ビワマスは体長 5 cm に比較して体長 9 cm では給餌当初からあまり摂餌していないことが判る。これは摂餌活動が不活発でビワマスに最初から食欲がないことを示している。魚類の食欲に関しては、日長や潮位、水温、溶存酸素量などが影響するとされている。²²⁾Simpson

and Thorp²³⁾は、大西洋サケが季節的な餌の量に適応した摂餌活動の変化を示すことを報告しており、摂餌できる餌の量の季節的变化に合わせて食欲も変化するのではないかと考えられている。ビワマスは 6 月を中心に河川から琵琶湖へ降下するが、この時期は河川の水温が 20 °C を超え水生昆虫の量も低下する時期と一致する。^{12,13)}降湖したビワマスは速やかに沖合の深みへ移動し主にヨコエビなどを捕食しているが、その摂餌量は比較的少ない(藤岡ら未発表)。これらのことからビワマスの降湖期における食欲の低下は、餌条件の変化に対応した適応的变化ではないとも考えられる。今後、ビワマスの河川から湖への降下期を中心とした食性や餌料条件などを詳細に検討することにより、この考え方を検証したい。

本実験ではビワマスとアマゴを 1 つの水槽に混養して実験を行った。これは飼育条件を同一にするためのものであるが、両種の混養が結果に及ぼす影響について考察してみたい。畑中らは回遊魚のブリとサバを混養して飼育すると単独で飼育した場合より摂餌量が著しく増すことを報告している。²⁴⁾これは両種の摂餌生態の時間的なずれが、互いに刺激し合って摂餌活動を長引かせ摂餌量の増加をもたらすと考察している。本実験においてもビワマスの飽食率は、混養した場合は単独で飼育した場合より値が高い傾向を示した。摂餌の様子を観察すると、両種が混じり合って同様に摂餌しているように見えたが、ビワマスの飽食率が低下してからもアマゴの活発な摂餌行動が見られた。飽食率はビワマスよりアマゴがどのサイズでも上回っており、混養した場合ビワマスがアマゴの摂餌行動に触発されてビワマス単独の場合よりわずかに多くの餌を食べた可能性があったものと考えられる。

最後に、今回明らかになったビワマスにおける体長 6-7cm を境とした飽食率の低下に関する知見は、ビワマス飼育において過剰な給餌による飼育水の汚れや残餌の発生を防止することに役立つとともに、²³⁾琵琶湖におけるビワマス増殖に関連して、種苗の放流サイズや放流時期の決定に重要な情報となるものと考えられる。

謝 辞

本研究を実施するにあたりご指導を賜った元醒井

養鱒場長の^{*}伏木省三博士に感謝するとともに、実験魚の飼育にお世話になった中村信子氏にお礼申し上げる。また、文献についてご教示いただいた独立行政法人水産総合研究センター養殖研究所の山本剛史博士に厚く感謝する。

文 献

- 1) Weatherly, A.H. & H.S. Gill (1995): Growth, Physiological Ecology of Pacific Salmon, ed by C. Groot, L. Margolis & W.C. Clarke, UBC Press, Vancouver, 101-158.
- 2) 久保達郎 (1980): 北海道のサクラマスの生活史に関する研究, 北海道さけ・ますふ化場研報, 34, 1-95.
- 3) 木曾克裕 (1995): 本州北部太平洋岸の河川を母川とするサクラマスの生活史の研究, 中央水産研究所研報, 7, 1-188.
- 4) 本荘鉄夫 (1977): アマゴの増養殖に関する基礎的研究, 岐阜水試研報, 22, 1-103.
- 5) 杉若圭一 (1985): スモルト化時期におけるサクラマス幼魚の食性と摂餌生態, 北海道立水産孵化場研報, 40, 69-75.
- 6) Higgins, P.J. (1985): Metabolic differences between Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr and smolts, Aquaculture, 45, 33-53.
- 7) 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.
- 8) Yada, T., K. Takahashi and T. Hirano (1991): Seasonal changes in seawater adaptability and plasma levels of prolactin and growth hormone in landlocked sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and amago salmon (*O. rhodurus*), Gen. Comp. Endocrinol., 82, 33-44.
- 9) 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 hypoosmoregulatory ability and growth, Gen. Comp. Endocrinol., 100, 73-82.
- 10) 藤岡康弘 (1987): ビワマスのパー・スモルト変態, 日水誌, 53(2), 253-260.
- 11) 藤岡康弘 (1988): ビワマスとアマゴの成長ならびにパー・スモルト変態に伴う外部形態の変化, 日水誌, 54(1), 77-86.
- 12) 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.
- 13) 藤岡康弘 (1987): 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.
- 14) 鈴木俊哉 (1993): サケ科魚類の消化速度, 北海道さけ・ますふ化場研報, 47, 101-107.
- 15) Nagata, M. (1989): Satiation and gastric evacuation in juvenile masu salmon, Nippon Suisan Gakkaishi, 55(9), 1523-1528.
- 16) 石渡直典 (1968): 魚の摂餌に関する生態学的研究—III, 日水誌, 34(7), 604-607.
- 17) 石渡直典 (1968): 魚の摂餌に関する生態学的研究—IV, 日水誌, 34(8), 691-694.
- 18) Brett, J.R. (1971): Satiation time, appetite, and maximum food intake of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), J. Fish Res. Bd. Can., 28, 409-415.
- 19) 藤岡康弘 (2002): 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, 滋賀水試研報, 49, 57-65.
- 20) 藤岡康弘 (2003): アマゴのパー・スモルト変態が卵サイズ・産卵数および仔魚形質に及ぼす影響, 滋賀水試研報, 50, 43-50.
- 21) 真山紘 (1992): サクラマス *Oncorhynchus masou* (Brevoort) の淡水域の生活および資源培養に関する研究, 北海道さけ・ますふ化場研報, 46, 1-156.
- 22) Fletcher, D.J. (1984): The physiological control of appetite in fish, comp. Biochem. Physiol., 78A(4), 617-628.
- 23) Simpson, A.L. and J.E. Thorpe (1997): Evidence for adaptive matching of appetite in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) with regular seasonal rhythms of food availability, Aquaculture, 151, 411-414.
- 24) 畑中正吉・高橋正雄・村川五郎 (1958): ブリの生態に関する二, 三の実験的研究, 日水誌, 24(4), 251-255.

