

琵琶湖産アユのふ化時期と成長・発育

田中 秀具

Relation between hatch-out days and growth-patterns
of Ayu (*Plecoglossus altiveris*) in Lake Biwa

Hidetomo Tanaka

キーワード：アユ、成長、発育、日齢、ふ化時期、琵琶湖

琵琶湖およびその流入河川にはアユ *Plecoglossus altiveris* が生息し（以下、琵琶湖産アユ）、重要な漁業資源となっている。また、琵琶湖産アユは、オオアユとコアユに代表されるようにサイズや生活型に大きな変異を有していることはよく知られている。このことを象徴するように、琵琶湖産アユの産卵期は8月下旬～11月と長く、そのことによって、湖内には同時に様々なふ化時期やサイズのアユが混在している。

東¹⁾は、この現象について、ふ化時期の差から、琵琶湖には大きく分けて生活史の異なる4タイプのアユが生息し、それは種分化の過程における変異であると解釈した。また、塚本²⁾は10月～12月に稚魚ネットで採集したアユ稚魚と3月～7月に琵琶湖流入河川に遡上してきた稚アユについて、「孵化日と成長率の関係は、全般的に早く生まれた魚ほど成長がよい。」「遡河時期は孵化時期と密接に対応している。」と述べている。また、3月から7月までのヤナ漁獲アユと6月の湖中漁獲アユのふ化時期を比較し、「孵化日が回遊型を決定し、回遊型の差がオオアユ・コアユという外見上の大きな差を生んだ」と結論づけている。

しかし、両者とも琵琶湖産アユのふ化時期の違いによる生活型の不連続性を強調した論調となっており、11月から翌年8月までの長期にわたって、多様な漁法で、ほぼ連続的に漁獲され続ける漁獲アユをみるにつけ、その琵琶湖産アユの生活史との関係は説明しにくい面がある。

筆者ら³⁾は1998年生まれと1999年生まれのアユの琵琶湖における仔稚魚期の成長・発育とふ化時期との関係について検討し、ふ化時期が早いほど成長がよいことや、仔稚魚期の（冬までの）成長様式はふ化時期の違いに関わらず修正指数曲線にあてはまることを示した。

引き続き、筆者⁷⁾は1999年生まれのアユについて、1999年11月～2000年6月の琵琶湖における主要漁法の漁獲標本を収集し、ふ化時期からみた漁期・漁法別漁獲アユの特徴について検討した。

本報告ではこれらの研究⁶⁾⁷⁾を通じて得られた1999年生まれの琵琶湖産アユの体長、発育段階、日齢およびふ化日等のデータを、琵琶湖産アユの仔魚期から未成魚期に至る成長・発育過程としてとらえ直し、ふ化時期との関係を中心に検討する。

材料および方法

仔稚アユの採集

1999年9月30日～2000年1月26日の間に13日の稚魚ネットによる仔稚アユの夜間採集（「ヒウオ曳網」、13日で通算54回の曳網、内3回は採集尾数0）を行った。調査に用いた船舶は滋賀県水産試験場調査船「琵琶湖丸」（19ton）、用いた稚魚ネットは、角型幼生網（滋賀県水産試験場オリジナルの稚魚ネット、通称「ヒウオ曳網」、口径1×2m、採集部のネット地GG30）で、曳網方法は1曳網約1000m、10分間（平均曳網速度3.2knot）の水平曳きである。

採集地点を図1に示す。採集地点は琵琶湖における仔稚アユの岸－沖間の分布や垂直分布を勘案して決定した（東¹⁾、田中ら⁸⁾）。即ち、安曇川河口と犬上川河口を結ぶ4地点（図1の①～④）を定点とし、それに北（図1の⑤または⑥）および南（図1の⑦）の地点を適宜加えた。また、曳網水深は7m層を基本とし、一部の地点（図1の②③）では18m層でも併せて実施した。

採集した標本は、冷凍して持ち帰り、冷凍保存した後、解凍し、1網当たり50尾（50尾に満たない場合は測定可能な全個体）を解析に供した。以降、この標

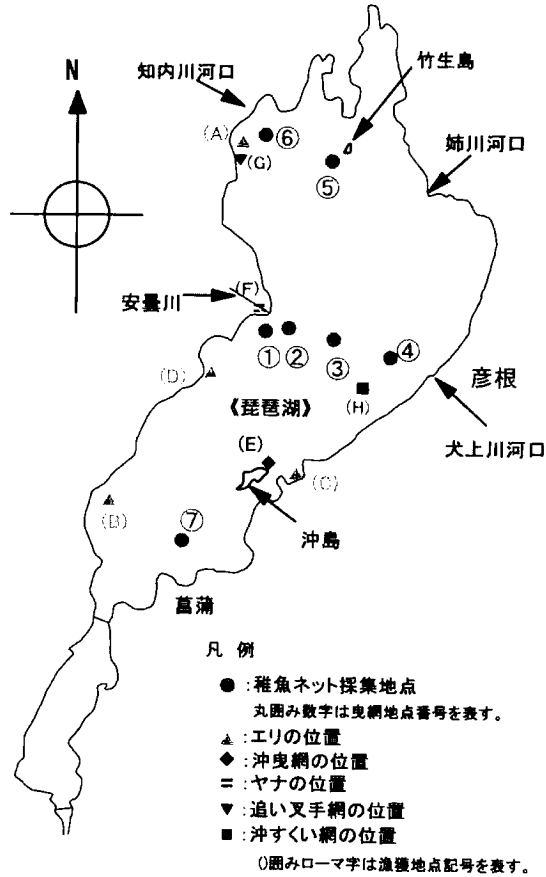


図1. 標本採集(収集)地点

本を「稚魚ネット標本」という。稚魚ネット標本の構成を表1に示す。

漁獲アユの収集

琵琶湖および周辺水域におけるアユ採捕の主な漁法として、ヤナ、小型定置網（エリ）、小型機船底曳網（沖曳網）、追い叉手網、沖すくい網を選び、これら漁法を対象に、アユの主要な漁期である1999年11月～2000年6月の期間、各月の主な漁法について月1回、1漁法あたり1ヶ所（11月のエリのみ2ヶ所）にて漁獲アユを収集した。漁獲アユを収集した漁具の位置を図1に併記する。

収集した標本は、冷凍して持ち帰り、冷凍保存した後、解凍し、各月、各漁法につき50尾（11月のエリのみ80尾）を抽出し、解析に供した。以降、この漁獲による標本を「漁獲アユ標本」という。漁獲アユ標本の構成を表2に示す。

標本の測定・解析

稚魚ネット標本と漁獲アユ標本の各個体は、万能投

表1. 稚魚ネット採集標本の構成

採集月/日	採集方法	採集場所	曳網水深(m)	標本数(尾)
1999年		①	7	5
9 / 30	ヒウオ曳網	②	7	43
		②	18	49
		③	7	49
		③	18	9
10 / 7	ヒウオ曳網	④	7	50
		⑥	7	30
10 / 8	ヒウオ曳網	①	7	50
		③	7	49
10 / 19	ヒウオ曳網	⑦	7	31
		①	7	50
		②	7	50
		②	18	50
		③	7	50
		③	18	50
		④	7	42
10 / 28	ヒウオ曳網	①	7	50
		②	7	50
		③	18	50
		③	7	50
11 / 8	ヒウオ曳網	④	18	50
		④	7	50
		⑤	7	35
		①	7	49
11 / 10	ヒウオ曳網	③	7	50
		⑦	7	35
		①	7	34
11 / 18	ヒウオ曳網	②	7	5
		②	18	32
		③	7	50
		③	18	50
11 / 29	ヒウオ曳網	④	7	50
		①	7	50
		②	7	50
		②	18	50
12 / 8	ヒウオ曳網	③	7	50
		⑦	7	30
		⑤	7	30
		①	7	15
12 / 15	ヒウオ曳網	②	7	17
		②	18	35
		③	7	22
		③	18	14
2000年	ヒウオ曳網	④	7	13
		①	7	32
		②	7	31
		②	18	10
1 / 26	ヒウオ曳網	③	7	1
		③	18	1
		④	7	5
合計				1972

* 採集場所の欄に示す丸囲み数字は図1の地点と対応する。

表2. 漁獲アユ収集標本の構成

(漁獲年)	月/日	漁法	漁場	標本数(尾)
(1999年)	11/18	エリ	能登川(C)	30
	11/19	エリ	高島(D)	50
(2000年)	2 / 7	沖曳網	沖島(E)	50
	2 / 11	エリ	マキノ(A)	50
	3 / 2	エリ	志賀町(B)	50
	3 / 21	ヤナ	安曇川(F)	50
	4 / 14	ヤナ	安曇川(F)	50
	4 / 14	エリ	マキノ(A)	50
	4 / 26	追い叉手網	マキノ(A)	50
	5 / 12	ヤナ	安曇川(F)	50
	5 / 15	エリ	マキノ(A)	50
	6 / 12	エリ	マキノ(A)	50
	6 / 13	ヤナ	安曇川(F)	50
	6 / 13	沖すくい網	彦根南(H)	50
合計				680

* 漁場の欄に示す括弧囲みローマ字は図1の地点と対応する。

影機(株式会社ニコン製、V-12)または電子デジタルノギス(日本測定工具株式会社製、MAX-CAL)で標準体長(以下、体長と記す。)を測定後、東⁹⁾の方法を一部簡略化して発育段階を判定した。判定の基準を表3に示す。さらに、実体顕微鏡下で耳石(扁平石、Sagitta)を摘出し、風乾後、透明マニキュア(資生堂製、商品名:オーバーコートNA)で封入し、Tsukamoto, K and T. Kajihara¹⁰⁾の方法により光学顕微鏡下で日周輪を計数し、ふ化日、ふ化後日数(日齢)を推定した。

日周輪の計数にあたり、ふ化日を表すふ化リングを決定する必要がある。予め観察したふ化仔魚の耳石半径を参考に、中心から12.5~13.0 μm 付近にあるリングの中で最も内側の明瞭な線をもってふ化リングとした。

表3. アユの発育段階

発育段階の一般名称	発育段階の分類基準 〔東 ⁹⁾ の分類を簡略化、一部改変〕	形態
前期仔魚期	A 1 ふ化直後から河川流下まで。	
	A 2 ふ化後1日~卵黄吸収完了直前。	
後期仔魚期	B 1 卵黄嚢がなく、背鰭・尻鰭の鰭条がない状態。	
	B 2 背鰭・尻鰭に鰭条が出現~腹鰭原基出現(ヒゲ状で鰭条がない)。	
シラス型仔魚(後)期	C 1 腹鰭形成(鰭条がある)。腹鰭が背鰭より前にある。	シラス型ヒウオ
	C 2 腹鰭の前端が背鰭前端と一致する。	
	C 3 腹鰭が背鰭前端より後ろに位置する。胸鰭鰭条が13に達しない。	シラス型~シラスとアユの中間型ヒウオ
稚魚期~未成魚期	D 各鰭の鰭条数が定数に達する(胸鰭鰭条は13以上)。鱗はない。	シラスとアユの中間型~アユ型ヒウオ
	E 鱗がある(1枚以上)。	アユ型ヒウオ~アユ

結果および考察

解析に用いた標本の構成

解析に供した標本は表1と表2に示したように、1999年9月30日から2000年1月26日までの間に採集した、稚魚ネット標本1972尾と、1999年11月18日から2000年6月13日までに収集した漁獲アユ標本680尾の合わせて2652尾である。

標本全個体2652尾の標準体長の範囲は6.62mm~93.88mm、日齢の範囲は3日~278日であった。

また、全標本のふ化日の範囲は9月3日~11月23

日であった。琵琶湖産アユの産卵期は8月下旬から11月までと言われているが、1999年はこの期間を通じて産卵河川の濁水もなかった。このことと全標本のふ化日の範囲とから、アユの産卵・ふ化が順調に行われた年であったといえる。

ふ化時期別の成長

全標本2652尾のふ化後日数(日齢)と体長の関係を図2に示す。図2に明らかなように、ふ化後日数が大きくなるほど体長が大きくなっており、これが1999年生まれ琵琶湖産アユの成長を表しているものとして、以降の解析を行う(横断的方法¹¹⁾)。

さて、図2は全標本を便宜上、ふ化時期別に9つの群に分け、各群のプロットマークを変えて示している。即ち、9月15日以前にふ化したもの、10月21日以降にふ化したもの、9月16日~10月20日の期間については5日間隔に分けて、それぞれ異なる形や色のプロットマークで表示している。各プロットマークの分布を日齢ごとに比較すると、ふ化時期の早いプロットが体長の大きい方に分布し、ふ化時期が遅いほど体長が小さい方に分布する傾向にある。そこで、図2をふ化時期別に分けて、図3に示した。

図3のふ化時期別の9つの散布図から次のようなことがいえる。

- (1) 同じ日齢で比較すると、概ねふ化時期の早いほど体長の大きい方にプロットが多い(成長が良い)傾向がある。
- (2) いずれのふ化時期の群についてもふ化後100日~150日頃にかけて、一旦成長が停滞し、その後再び成長するというパターンを示している。言い換えれば、成長停滞期が存在し、成長停滞期までの前期と成長停滞期以降の後期という2つの成長期が存在し、前後期どちらの成長期も極限值を有する成長曲線のあてはまりを予想させる配列となっている。
- (3) 後期成長期の後半、概ねふ化後180日以降において、ふ化時期の遅い群で体長のばらつきが大きい傾向があるが、その傾向はふ化時期が遅いほど顕著である。

成長曲線のあてはめ 上記の「(3)後期成長期の後半のばらつき」については後述することとして、(1)(2)に関して、ふ化時期別の成長様式を相互に比較しやすくするために、各ふ化時期のプロットの配列から、前期成長期と後期成長期の日齢の範囲を想定し、それぞれ

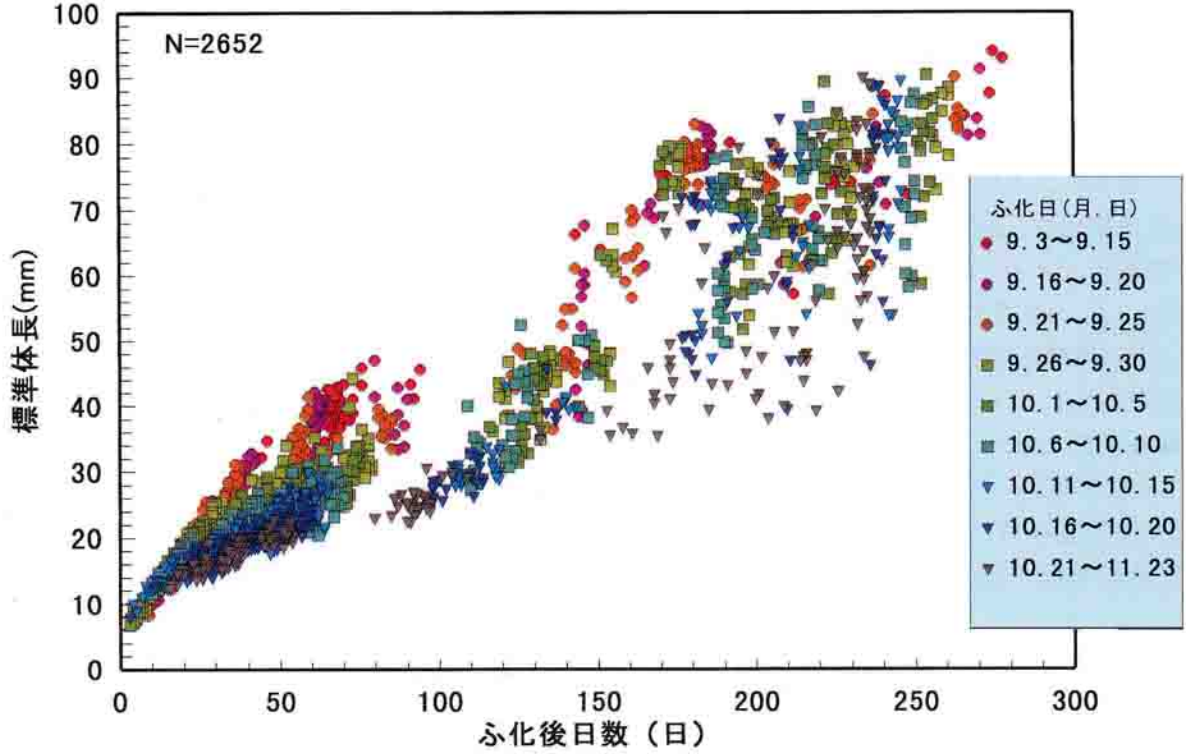


図2. 琵琶湖産アユのふ化時期別の日齢-体長関係(供試全標本による)

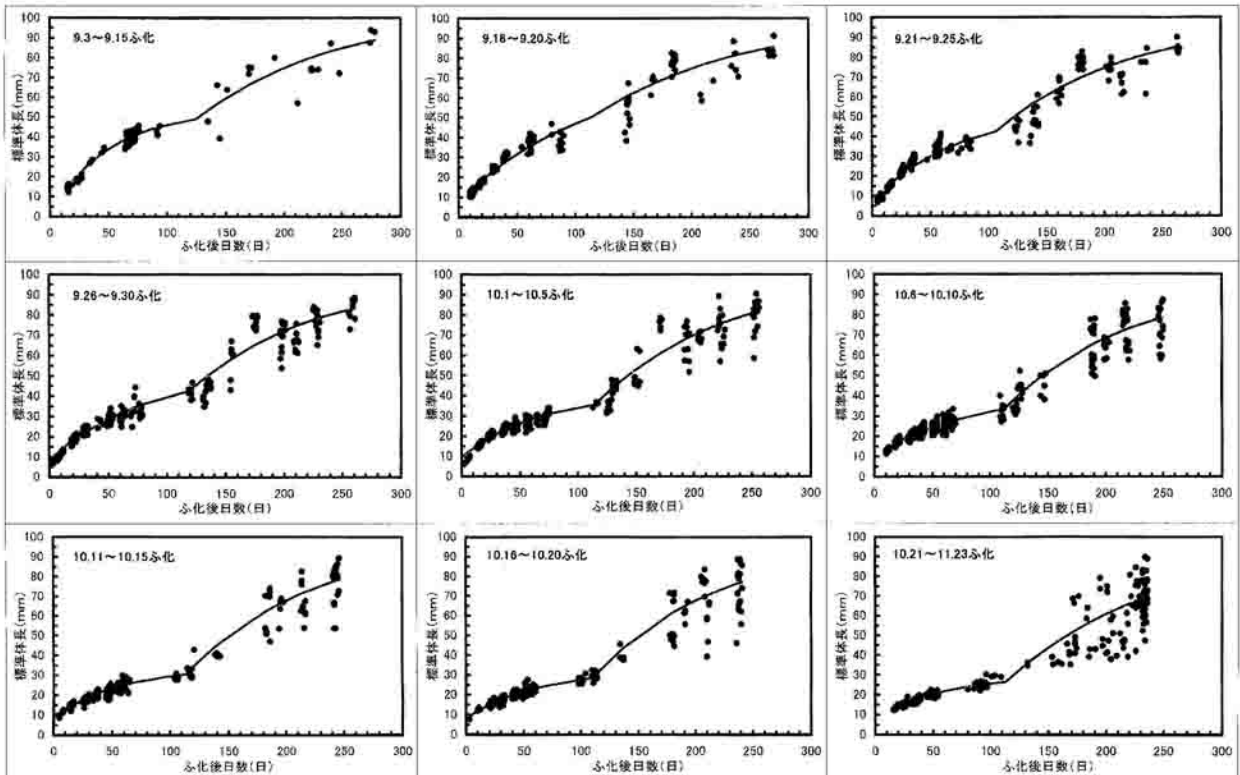


図3. ふ化時期別の体長の成長様式と成長曲線

の日齢範囲のデータを用いて、前・後期それぞれについて最小二乗法により修正指数曲線

$$L_t = L_{\infty}(1 - e^{-\alpha \cdot \lambda \cdot t})$$

e : 自然対数の底

t : ふ化後日数(days)

L_t : 日齢 t における標準体長(mm)

L_{∞} : 極限体長(mm)

α, λ : 定数

にあてはめた。日齢範囲の想定にあたって、前期と後期の境界付近で、前期、後期どちらに属するか曖昧な部分については、日齢範囲を重ねて成長式を求めた。

その成長曲線を図3に併記し、その成長式の諸元を

表4に示す。なお、各成長曲線の適合度の判定(分散比の検定)は、全て危険率1%で有意であった。

また、前期と後期の成長式を二元連立方程式として、ニュートン法により解をもとめ、両成長期の交点(境界)とした。その結果を表5に示す。予想交点付近のデータ分布の粗密により、前期と後期の交点が成長式算出の日齢範囲とずれた場合もあるが、交点の日齢が成長式の日齢範囲を逸脱した場合、その成長曲線を交点まで延長した。以降は、計算により求めた交点を、前・後期の境界として検討を進める。

ふ化時期別成長曲線の比較 ふ化時期別の成長曲線を一括して図4に示す。図4を見ると、全体的にはふ化

表4. アユのふ化時期別成長式(体長)

修正指数曲線: $L_t = L_{\infty}(1 - e^{-\alpha \cdot \lambda \cdot t})$

[t : 日齢(days), L_t : 日齢 t の時の体長(mm)]

前期(成長停滞期まで)

ふ化時期(月/日)	t の範囲(days)	個体数(尾)	L_{∞} (mm)	α	λ	適合の判定
9/ 3~ 9/15	15~135	75	52.56570	-0.00857	0.02019	1%有意
9/16~ 9/20	10~147	183	74.25000	-0.10257	0.00886	1%有意
9/21~ 9/25	5~137	275	53.55900	-0.14396	0.01314	1%有意
9/26~ 9/30	3~137	272	53.14100	-0.17103	0.01173	1%有意
10/ 1~10/ 5	3~116	258	40.43600	-0.24957	0.01557	1%有意
10/ 6~10/10	10~110	444	43.93510	-0.28228	0.01019	1%有意
10/11~10/15	4~105	224	32.80420	-0.26941	0.01896	1%有意
10/16~10/20	3~100	220	31.26750	-0.27530	0.01758	1%有意
10/21~11/23	16~95	102	29.35900	-0.31602	0.01691	1%有意

後期(成長停滞期以降)

ふ化時期(月/日)	t の範囲(days)	個体数(尾)	L_{∞} (mm)	α	λ	適合の判定
9/ 3~ 9/15	135~278	18	103.26800	0.43159	0.00853	1%有意
9/16~ 9/20	86~271	46	100.26500	0.20663	0.00783	1%有意
9/21~ 9/25	123~265	74	98.98900	0.40755	0.00900	1%有意
9/26~ 9/30	119~261	86	97.21800	0.56987	0.00954	1%有意
10/ 1~10/ 5	113~256	90	99.37400	0.59888	0.00903	1%有意
10/ 6~10/10	110~250	98	96.07400	0.62817	0.00933	1%有意
10/11~10/15	105~246	69	98.20800	0.68332	0.00919	1%有意
10/16~10/20	100~241	71	97.36100	0.69384	0.00935	1%有意
10/21~11/23	95~236	102	98.73600	0.52562	0.00738	1%有意

表5. 前期と後期の成長曲線の交点

ふ化時期(月/日)	平均ふ化月/日	交点日齢(days)	交点月/日	交点体長(mm)
(1999年) 9/ 3~ 9/15	(1999年) 9/13	125	(2000年) 1/16	48.360
9/16~ 9/20	9/18	114	1/10	49.931
9/21~ 9/25	9/23	107	1/ 8	42.197
9/26~ 9/30	9/28	119	1/25	42.087
10/ 1~10/ 5	10/ 3	115	1/26	35.153
10/ 6~10/10	10/ 8	113	1/29	33.494
10/11~10/15	10/13	114	2/ 4	29.915
10/16~10/20	10/18	110	2/ 5	27.849
10/21~11/23	10/26	113	2/16	26.195

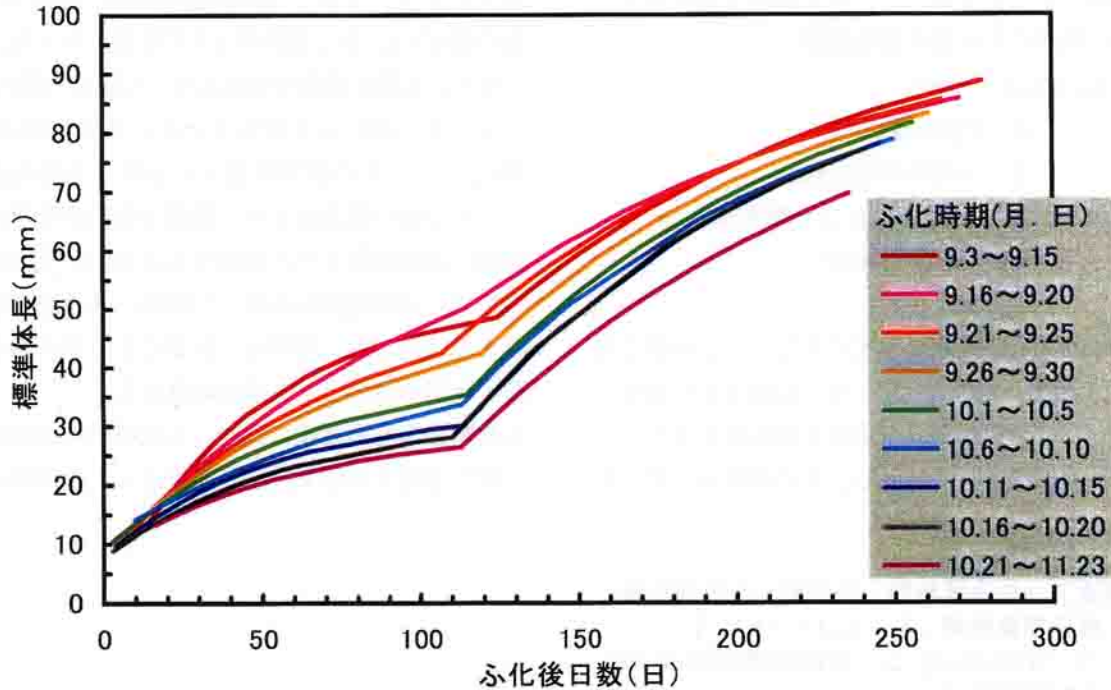


図4. 琵琶湖産アユのふ化時期別成長曲線

時期が早いほど成長曲線は上方に位置し、成長が良いことが明らかである。

前期の成長 前期成長期では、ふ化時期が早いほど曲線の立ち上がりが高く、表4に示すように極限体長 L_{∞} の値も9月生まれのふ化群が52.56mm~74.25mm、10月上旬生まれのふ化群が40.44mm、43.94mm、10月中旬以降のふ化群が32.80mm~29.34mmと、概ねふ化時期の早い順に大きい。田中ら⁶⁾は琵琶湖産アユの秋から冬にかけての仔稚魚期の成長についてふ化時期別に修正指数曲線にあてはめて検討したが、それはほぼこの前期成長期に相当し、ふ化時期毎の成長の特徴は、本研究の結果と一致する。

前期と後期の境界 交点の体長は表5に示したようにふ化時期の早い9月3日~9月15日ふ化群や9月16日~9月20日ふ化群ではそれぞれ48.36mm、49.93mmであるのに対して、それ以降のふ化時期の群では順に小さくなり、10月16日~10月20日ふ化群や10月21日~11月23日群ふ化ではそれぞれ27.85mm、26.20mmであった。

交点の日齢は、表5に示したようにふ化後107日~125日の範囲にあり、交点日齢の高低とふ化時期の早晚との関係は明確ではなかった。

ふ化時期別の各群の平均ふ化日を日齢0日として求

めた交点の時期は、表5に示したように2000年1月8日~2月16日の範囲にあり、ふ化時期が早いほど早く交点の時期を迎えた。即ち、ふ化時期が早いほど早い時期に成長停滞期を脱するといえる。

交点の時期からみると、前期成長期の成長停滞は冬の成長停滞で、交点の時期を境として始まる後期成長期は越冬期を脱して以後の、春に向けての成長と思われる。

後期の成長 後期成長期についても、ふ化時期が早い方が、前期の成長のアドバンテージを受けて、成長曲線は概ね上方に位置したが、後期の立ち上がりは、ふ化時期が遅い群ほど急である傾向があった。また、極限体長 L_{∞} の値は103.27mm (9月3日~9月15日群)から96.07mm (10月6日~10月10日群)の範囲にあり、ふ化時期の早晚に関わらず類似した値となった。即ち、後期成長期では、成長曲線を比較する限り、ふ化時期の遅いアユがふ化時期の早いアユに追いつく傾向があり、その体長はふ化時期に関わらず概ね100mmに近づくといえる。

従って以上のことより、琵琶湖産アユの成長については次のように整理できる。

(1) 琵琶湖産アユの成長はふ化時期によって異なる。

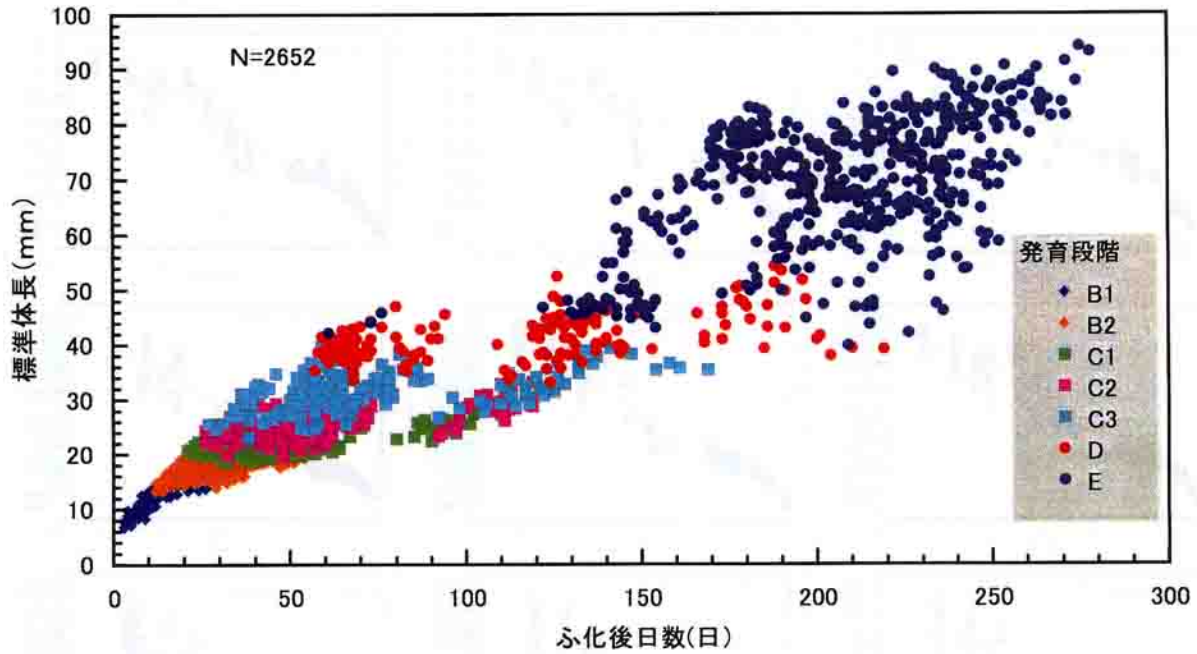


図5. 琵琶湖産アユのふ化後日数と体長および発育段階の関係

- (2) いずれのふ化時期においても冬の成長停滞期が存在し、冬季を挟んで前期と後期の成長期に分けることができ、2つの修正指数曲線で表される成長様式をとる。
- (3) 前期の成長期はふ化時期が早いほど立ち上がりが高く、極限体長 L_{∞} も、概ねふ化時期の早い順に大きい。
- (4) 前期と後期の成長曲線の交点の位置から、ふ化時期が早いほど大きい体長で冬の成長停滞期を過ごし、早い時期に後期成長期に入る。
- (5) 後期の成長期も、前期に引き続き、ふ化時期が早い方が成長曲線は概ね上方に位置するが、ふ化時期の遅いアユがふ化時期の早いアユに追いつく傾向があり、その体長はふ化時期に関わらず概ね100mmに近づく。
- (6) 後期成長期の後半(概ねふ化後180日以降)において、ふ化時期の遅い群で体長のばらつきが大きい傾向があり、その傾向はふ化時期が遅いほど顕著である。

表6. 発育段階の範囲(日齢、体長)

発育段階	日齢	体長範囲(mm)	尾数
B1	3-29	6.62-15.11	359
B2	12-91	13.15-22.14	694
C1	21-118	18.34-29.39	454
C2	26-132	19.38-34.71	288
C3	27-169	22.93-39.47	203
D	57-219	33.04-54.13	166
E	61-278	39.67-93.88	488

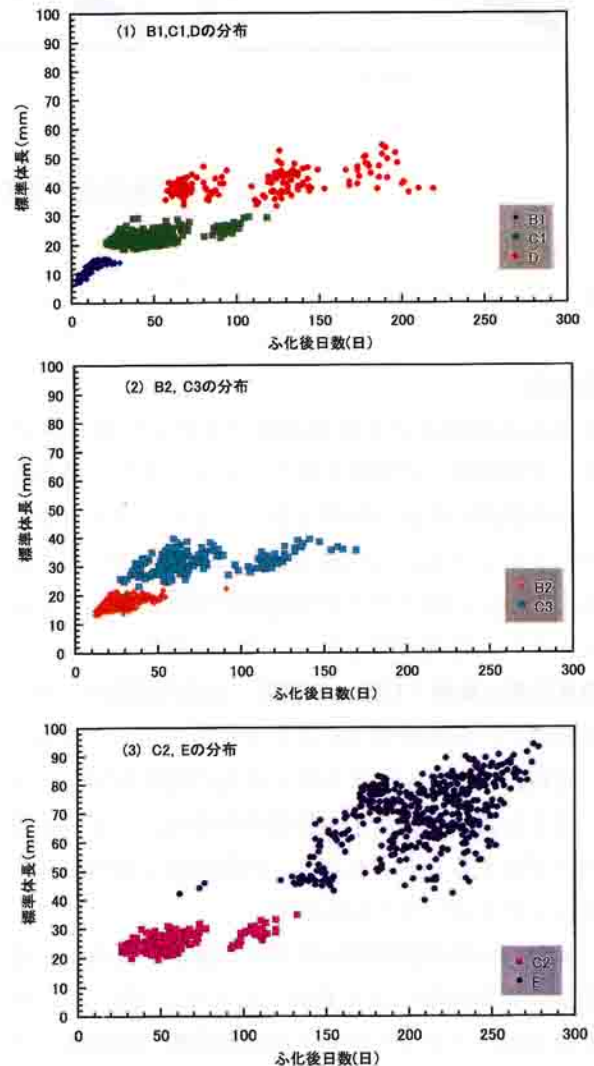


図6. 各発育段階のふ化後日数と体長との関係

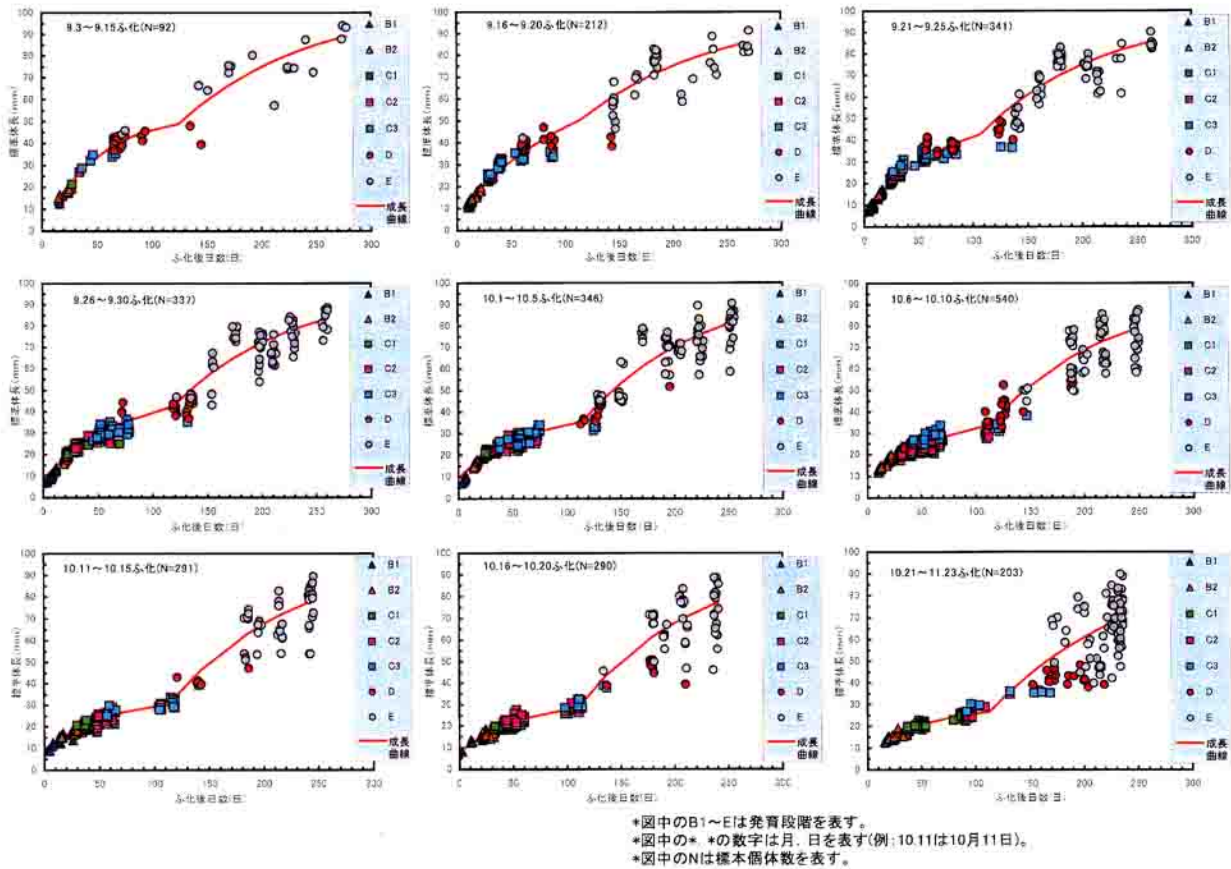


図7. 琵琶湖産アユのふ化時期別成長と発育段階

る。

発育段階

全標本2652尾による琵琶湖産アユのふ化後日数と体長、発育段階との関係を図5に示す。また、発育段階の日齢範囲と体長の範囲を表6に示す。図5、表6に明らかのように、ふ化後日数(日齢)、体長が大きくなるとともに、隣り合う発育段階の分布が重なりをもちながらも、発育段階は高いほうへと推移している。

発育段階と体長・日齢との関係 各発育段階の日齢-体長座標上の分布を明らかにするため、重なりを避けて、発育段階別のふ化後日数と体長の関係を図6に示す。図6と表6をみると、各発育段階は、一定の体長範囲に分布すること、および、日齢範囲は発育段階間の重なりが大きいことがわかる。

日齢範囲の発育段階間の重なりを解析する為、ふ化時期別の発育段階の分布を図7に示す。図7は、図3の散布図のプロットマークを発育段階の区別をつけて示したものである。図7をみると、いずれのふ化時期の群においても日齢の経過とともに体長が大きくな

り、発育段階が高くなっているが、各発育段階はふ化時期が早いほど、日齢の小さい方に分布する傾向が見られる。この傾向をさらに詳しく見るために、ふ化時期別の各発育段階のデータから平均日齢、平均体長およびそれらの99%信頼区間を算出し、図8に示した。

図8について、各発育段階の平均体長をふ化時期間で比較すると、いずれの発育段階でも、ふ化時期毎の平均体長の信頼区間は概ね重なり合い、各発育段階の平均体長はふ化時期に関わらずほぼ一定である。これに対してふ化時期毎の各発育段階標本の平均日齢を比較すると、両端の発育段階B1とEでは明瞭ではないが、中間の発育段階B2~Dでは近隣のふ化時期の間では信頼区間は重なる場合もあるものの、全体的には、ふ化時期が遅いほど各発育段階の平均日齢が大きい方に位置する傾向がある。

これらのことから、各発育段階はふ化時期に関わらず一定の平均体長であるが、その平均日齢はふ化時期が遅いほど大きくなる傾向があるといえる。このことをふ化時期別の成長と併せて解釈すると、ふ化時期の違いに起因する成長の差が、一定の発育段階に至る日

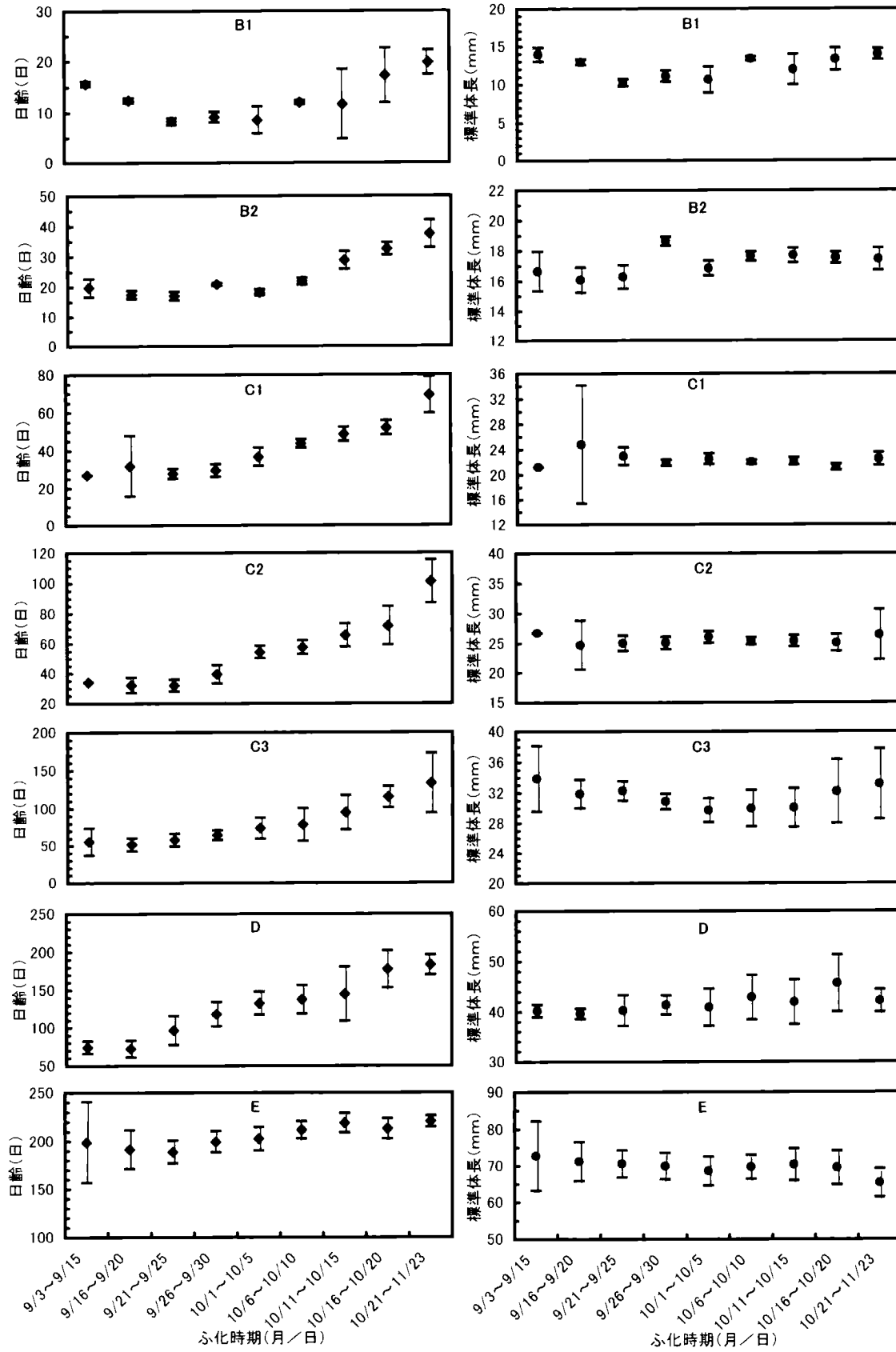


図8. 各発育段階における日齢と体長のふ化時期別平均値およびそれらの99%信頼区間

齡の差となって現れる。即ち、発育段階の日齡の広がりにはふ化時期別の成長差に起因するといえる。

田中ら⁶⁾が仔稚魚期の発育について述べた「アユはふ化後日数の経過とともに体長を増し、その一定の体長範囲内において一定の発育段階を経る。」という結論は、本報において、未成魚期まで範囲を拡大しても同じ結論であるといえよう。

このことは、逆に言えば同じ日齡であっても、その時点において成長に差があれば発育段階が異なり得ることになる。

前期と後期の境界の発育段階 この例として、前期と後期の成長曲線交点における発育段階について述べる。先に述べたように、交点の体長はふ化時期が早い群が大きかった。一方、交点の日齡は107日～125日の範囲にあり、全体の成長過程からみれば、ふ化時期の早晩に関わらずほぼ一定と判断できた。

ここで、表5に掲げたふ化時期毎の前期と後期の成長曲線の交点体長を表6、図6の各発育段階の体長範囲と照合すると、9月の4つのふ化群ではDまたはE、10月1日～10月5日ふ化群ではC3またはD、10月6日～10月10日ふ化群ではC2～D、10月11日～10月15

日ふ化群ではC2またはC3、10月16日～10月20日ふ化群と10月21日～11月23日ふ化群ではC1～C3となる。これを図7に掲げたふ化時期別の成長曲線の交点付近における発育段階の分布と照合すると、矛盾のない結果となっている。即ち、前期と後期の境界の日齡は、ふ化時期の異なる群間で大きな違いは無いにも関わらず、その発育段階はふ化時期が早い群ほど高く、9月生まれの各群では概ね稚魚期・未成魚期(DまたはE)に達しているのに、ふ化時期が10月中旬以降の群ではシラス型仔魚期(C1～C3)にとどまるという大きな違いとなっている。前述の「同じ日齡であっても、その時点において成長に差があれば発育段階が異なり得る」1つの例となる。

ふ化時期別の成長と発育段階 発育段階の推移をふ化時期別の成長とあわせて検討する。図7を見ると、いずれのふ化時期においても日齡の経過、体長の成長とともに発育段階が進む傾向が明らかである。ただし、ふ化時期別の成長の差を反映して、ふ化時期が早いアユは前期のうちに、大きい体長、高い発育段階(稚魚または未成魚)に達して、冬の成長停滞期を過ごし、ふ化時期が遅いほど、小さい体長、低い発育段階(シ

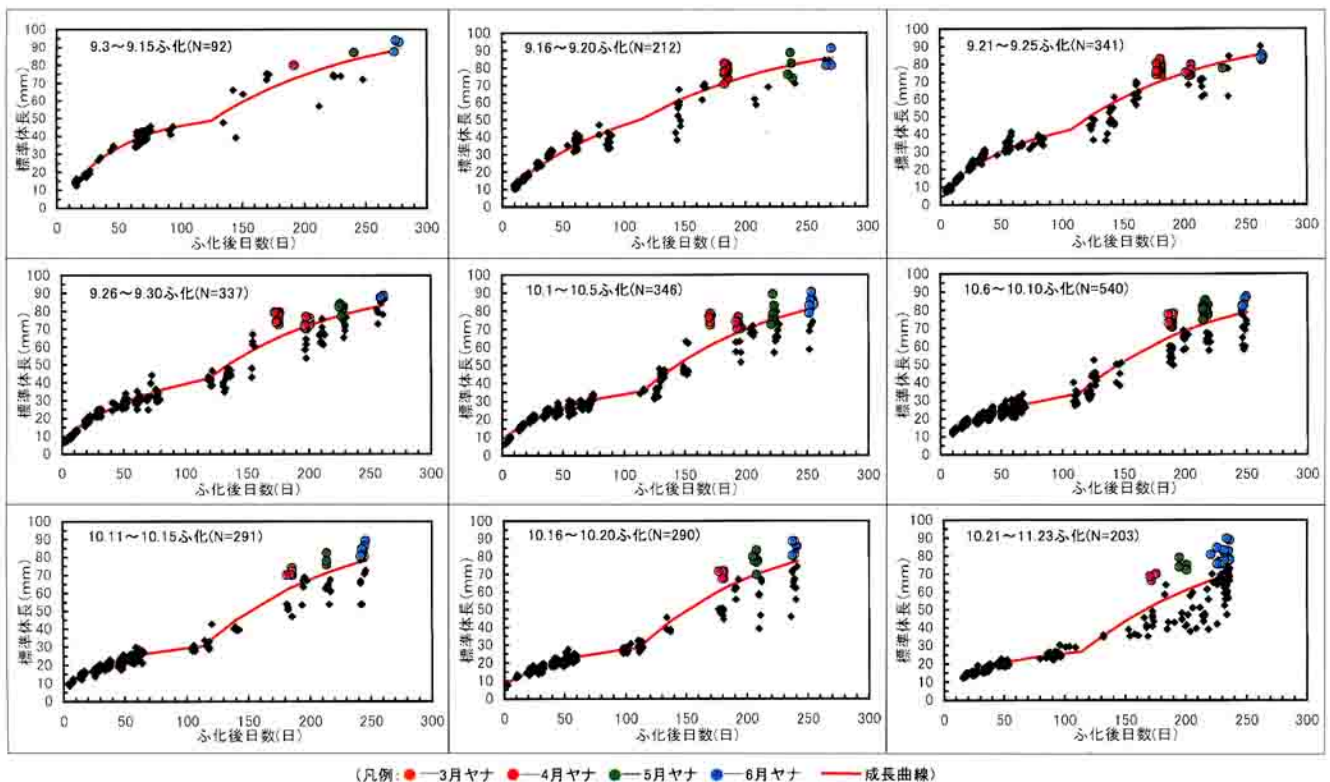


図9. ふ化時期別の成長過程におけるヤナ漁獲(河川遡上)アユの位置

ラス型仔魚)で冬を越さねばならないことになる。

後期成長期は前期の成長を受けて、始まるわけであるが、図7をみると、D~C2が後期成長期前半の体長の低い部分に分布するものの、後期の成長の大部分は発育段階E、即ち稚魚期~未成魚期が構成しており、成長の項で述べ残した後期成長期後半における体長のばらつきも発育段階E(稚魚期~未成魚期)が構成している。

河川遡上とふ化時期別成長・発育

以上、琵琶湖産アユのふ化時期別の成長と発育について検討してきたが、ここでは、琵琶湖産アユの生活史の中で重要な問題である河川遡上と成長・発育との関係について検討する。

ふ化時期別の成長過程を示した図3について、ヤナ漁獲アユのみプロットマークを変えて図9に示した。図9に明らかなように、いずれのふ化時期においてもヤナ漁獲アユ、即ち、河川遡上を開始したアユ(以下、河川遡上アユ)が含まれた。河川遡上アユは図9に示したように、いずれのふ化時期においても、概ね成長曲線上あるいは曲線より上側に位置している。即ち、成長の良い個体が河川遡上を開始したことになる。また、図7との比較からもわかるように、河川遡上アユは全て発育段階Eの未成魚期に達したアユであった。

河川遡上アユをふ化時期別に検討すると、10月5日以前にふ化したアユは3月~6月のどの時期にも遡上しているが、10月6日以降のふ化アユは4月以降に遡上している。しかもふ化時期が遅い群ほど遅い時期の遡上アユが多い傾向があることは同データを用いて漁獲アユのふ化日について論じた前報¹⁾に詳述したが、図9からも読みとれる。このことから、ふ化時期の早いアユは早くから河川遡上し始め、ふ化時期が遅い場合も、成長の良いアユは、遡上時期は遅れながらも順に、連続的に遡上するといえる。

総合考察

ここまで、琵琶湖産アユの成長と発育について、1999年生まれの子魚からふ化後278日の未成魚に至るまでの2652尾の標本を材料として、ふ化時期との関係を中心に述べてきた。総合考察に先立ち、本研究の結果をまとめると次のようになる。

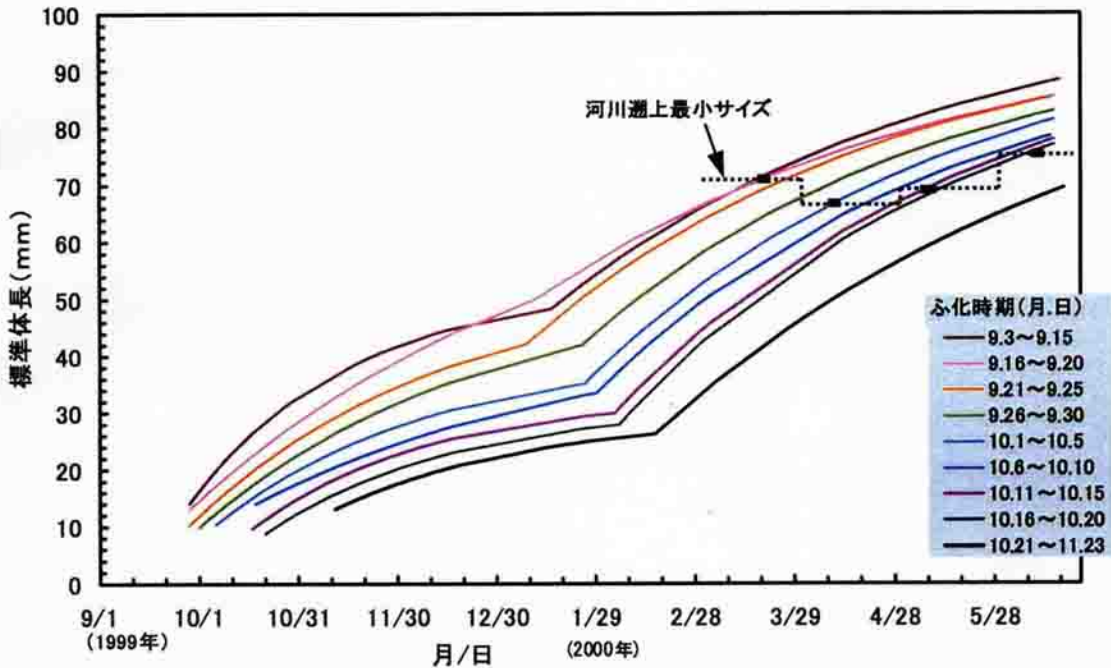
- (1) 琵琶湖産アユの成長はふ化時期によって異なる。
- (2) 発育段階は日齢の経過、体長の成長とともに進む

が、各発育段階の範囲は、日齢ではなく体長によって規定される。

- (3) いずれのふ化時期においても冬の成長停滞期が存在し、冬季をはさんで前期と後期の成長期に分けることができ、2つの修正指数曲線で表される成長様式をとる。
 - (4) 前期成長期はふ化時期が早いほど立ち上がりが高く、前期成長曲線の極限体長 L_{∞} も、概ねふ化時期の早い順に大きい。ふ化時期が早いアユは前期のうちに、大きい体長、高い発育段階に達して、冬の成長停滞期を過ごし、ふ化時期が遅いほど、小さい体長、低い発育段階で冬を越す。
 - (5) 前・後期の成長期境界については成長曲線の交点の位置をみると、ふ化時期が早いほど大きい体長、高い発育段階(稚魚または未成魚)、ふ化時期の遅い群では低い発育段階(シラス型仔魚)である。また、その日齢はふ化時期の早晚との関係は明確ではなく、ふ化後107日~125日の範囲に位置する。一方、境界の時期は、2000年1月8日~2月16日の範囲にあり、ふ化時期が早いほど早い傾向がある。
- 即ち、ふ化時期が早いほど大きい体長、高い発育段階で、早い時期に成長停滞期を脱する。
- (6) 後期成長期も、前期に引き続き、ふ化時期が早い方が成長曲線は概ね上方に位置するが、成長曲線の様相からみると、ふ化時期の遅いアユがふ化時期の早いアユに追いつく傾向があり、後期成長曲線の極限体長 L_{∞} はふ化時期に関わらず概ね100mmである。また、発育段階D~C2が後期成長期前半の体長の小さい部分に分布するものの、後期の成長の大部分は発育段階E、即ち稚魚期~未成魚期が構成している。
 - (7) 後期成長期の後半(概ねふ化後180日以降)において、ふ化時期の遅い群で体長のばらつきが大きい傾向があり、その傾向はふ化時期が遅いほど顕著である。この体長のばらつきは発育段階E(稚魚期~未成魚期)が構成している。

- (8) 河川遡上アユはいずれのふ化時期の群からも出現するが、それらは各群における成長の良いアユである。ふ化時期の早い群では、早く(3月)から河川遡上し始め、ふ化時期が遅いアユも、時期は遅れながらも(4月以降)順に、連続的に遡上する。

以上の本研究の結果に基づき、総合的に検討を加え



注) * 図4のふ化時期別成長曲線を各群の平均ふ化日を日齢0として描き直したものである。
 * 「河川遡上最小サイズ」は3月～6月の各月1回のヤナ漁獲アユ標本の各月最小体長を延長して破線で結んだものである。

図10. ふ化時期別成長曲線の暦月日上の位置

る。

琵琶湖産アユのふ化時期別成長過程と時期(季節)との関わりを示すために、図10に、再びふ化時期別の成長曲線を示す。これは図4とは異なり、横軸が暦月日となっている。これは各ふ化時期に属する標本のふ化日から各ふ化時期群の平均ふ化日を算出し、平均ふ化日を日齢0日として、成長曲線を描いたものである。同図には、図9にプロットマークを変えて示したヤナ遡上アユの最小体長を、河川遡上最小体長とし、破線で各月の期間に延長した線を併記している。

総合的考察のうち、まず、図10に基づき、本研究結果について成長に関するいくつかの問題について、時期を追って検討を行う。

前期成長期 秋に生まれたアユはふ化時期が早いほど成長カーブの立ち上がりが急で、大きい体長で冬の成長停滞期に至る一方、秋遅く生まれたアユはふ化当初から傾きが小さく、小さい体長で冬の成長停滞期に入るとは図10でも明らかである。

交点の時期 図10にも明らかなように前期と後期の成長の境界はふ化時期が早いほど早い時期にあり、言い換えれば、早く冬季停滞期を脱することは既に述べた。ここではこの時期について検討する。この時期

は2000年1月8日～2月16日であるが、この時期のアユの生息環境をみると¹²⁾、琵琶湖の水温が最も低く(7℃台～9℃台)、プランクトン量も最も少ない時期に相当する。その時期に後期成長期が開始されることになる。即ち、成長の停滞期を脱するのである。この理由は不明であるが、この時期にアユが成長カーブを上向ける環境要因がないとすれば、そして本研究の成長曲線のあてはめが適切で、境界の位置も正しいものとするれば、もしかしたら成長の悪い(小さい)個体が、しかも小さい個体ほど、冬季の成長停滞期に淘汰される(自然死亡あるいは捕食)ことによるのかもしれない。そう解釈すると、後期成長期の初期における成長曲線の立ち上がりがふ化時期が遅い方で大きいことも説明できる。

後期成長期 後期成長期で検討すべきは、成長曲線の様相からみると、ふ化時期の遅いアユがふ化時期の早いアユに追いつく傾向があることである。

これは1つには河川遡上との関係で説明できる。即ち、ふ化時期の早いものほど、成長の良いアユが、順次河川遡上し、琵琶湖から出ていく一方、ふ化時期の遅い群でも成長の良いアユは河川遡上するがその遡上開始時期が、ふ化時期の早いアユより遅れることによ

と思われる。

もう1つ考えられることは、琵琶湖内のアユがコアユであることである。即ち、川端¹³⁾によると6月～7月のコアユは琵琶湖内ではミジンコを主要な餌としている。また、筆者の調査(未発表)においても、体長30mm以上のアユはミジンコ(ダフニア)を主要な餌としていた。東¹⁴⁾も「晩春から夏にかけて沖合に出現する矮小形の"沖アユ"は動物プランクトンを主要な食物とする。」と述べている。餌のサイズは魚類の成長にとって重要な問題である。即ち、大きい個体は大きい餌を食する方が成長にとって効率的であることは容易に想像できる。琵琶湖においてアユの体型が成長により大型化しても餌の種類・サイズが変わらなるとすれば、小さい個体と大きい個体が混在する琵琶湖において、小型個体は効率的に成長し、大型個体ほど成長が停滞することになる。その結果、河川遡上アユを除く琵琶湖のアユは一定のサイズに漸近することになるのかもしれない。

そして、この仮説が成り立つとすれば、後期成長期後半に、特にふ化時期の遅い群にみられる、発育段階が稚魚期以降に達したアユによる体長のばらつきも、この後、産卵期までの間に、漸近体長100mmに向かって、小さいものほど急速に成長していくものと推理できる。

次に、本研究の結果をもとに、琵琶湖産アユの生態に関連したいくつかの項目について考察する。

河川遡上とふ化時期 ふ化時期が早いほど成長が良く、その結果、ふ化時期が早いものから、しかも成長

が良いものから順に河川遡上することは先に述べたが、図10をみるとふ化時期別の成長曲線が河川遡上最小サイズを越える体長に達するのはふ化時期の早い順になっており、その傾向は顕著である。

塚本¹⁵⁾は10月～12月に稚魚ネットで採集したアユ稚魚(ヒウヲ)と3月～7月に琵琶湖流入河川に遡上してきた稚アユについて、耳石による日齢査定から孵化日を推定し、「全般的に早く生まれた魚ほど成長がよい。」「遡河時期は孵化時期と密接に対応している。」と述べているが、本研究の結果はこれらと一致し、東¹⁴⁾のいう遅生まれが早生まれを追い越して、先に遡上することはないことを示している。

ふ化時期別成長と量的な問題 本研究は、琵琶湖産アユのふ化時期と成長の関係について定性的に追究してきた。しかし、各ふ化時期の群は、琵琶湖産アユ資源としてみたとき、どのふ化時期のアユも等量にいるわけではない。

図11に、稚魚ネット標本から推定した琵琶湖産アユのふ化日組成を示す。前述のように、冬季に小型のアユが淘汰された可能性があったり、あるいは本研究の漁獲アユ標本が漁獲量に比例して収集したわけではない。しかし、図11のふ化日組成は、資源加入期にはほぼ一定間隔で、同様の手法により琵琶湖の分布を意識した採集を行ったものであり、前報¹⁷⁾でも述べたように一定の意味を持つと考える。ここでもこれを量的指標として意味あるものとして論議する。図11にはふ化時期群別の頻度を併記している。これを見ると、加入量として、10月6日～10月10日群が22.8%と最

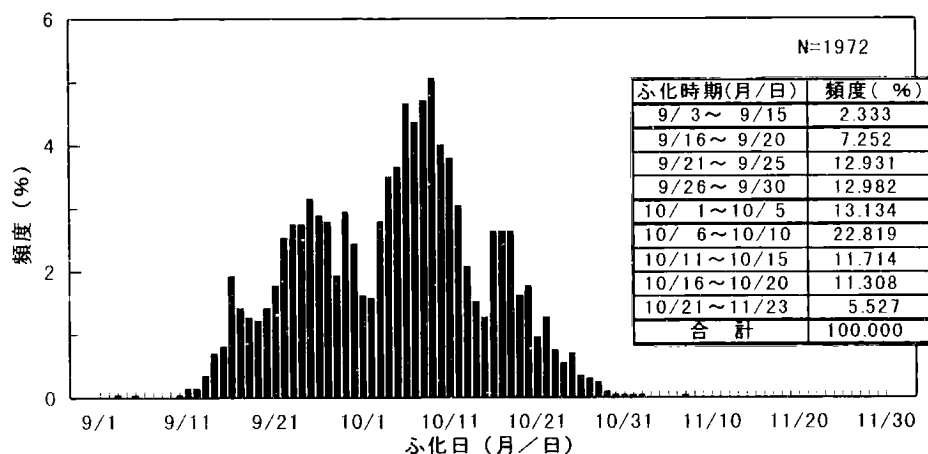


図11. 琵琶湖産アユのふ化日組成

注) '99/9/30～'00/1/26に稚魚ネットにより採集した標本による。

も多く、次が10月1日～10月5日群の13.1%で、これらを合わせると10月上旬にふ化したものが35.9%を占め、ふ化時期の早晚の両端ほど少ない頻度となっている。漁獲圧や冬季の先述の仮説である小型魚の淘汰などによって、このふ化時期毎の加入量の頻度の差が資源的に逆転するほどのことがないとすれば、琵琶湖産アユの中心は10月上旬生まれのものであることになる。そうすると塚本⁵⁾が述べた世代が代る毎にオオアユとコアユが交代するということに対して論議せねばならない。10月上旬ふ化群はふ化時期の中間に位置するからである。即ち、塚本⁵⁾は最も多い中間群については詳しく論議していない(一応、塚本⁵⁾は早生まれと遅生まれの集団間の隔離は否定しているが)。しかも、10月上旬にふ化するためには9月下旬には産卵されなければならない。1999年9月下旬～10月上旬には琵琶湖流入河川の産卵場には多くのコアユ親魚が群れていた(滋賀県水産試験場、平成11年アユ産卵調査野帳より)。即ち、最も頻度の高い10月上旬ふ化群はコアユの子と考えられ、塚本⁵⁾のいうこと(オオアユとコアユの世代毎の交代)が起こっているとすればそれはふ化時期の両端でのことにすぎないということになる。しかも、オオアユがコアユ資源を支えているとすれば、堰堤で分断され、渇水も頻発している近年の琵琶湖流入河川の形態をみると、コアユ資源の添加量は極めて不安定なものとなるはずである。これらの傍証と本研究の結果から見ると、コアユがオオアユを生み出すことは明らかであるが、オオアユがコアユを生み出すことは、疑問視せざるを得ない。

成長曲線のふ化時期間の連続性 本研究では、ふ化時期別に9つの群に分けて成長を検討してきたが、いうまでもなく実際にはこれらの成長曲線の間には無数の成長曲線があるわけで、それらはふ化時期の連続性ととも隙間なく存在する。従って、本研究では東⁴⁾が行ったような形態上の差異は検討していないが、少なくとも、成長・発育については、早生まれと遅生まれの間には何ら境界はなく、本研究の結果からは、琵琶湖産アユに東⁴⁾のいうような系群は存在しないといえる。

最後に、本研究における問題点および残された課題を列記して稿を閉じる。

(1) 本研究は1999年生まれのアユを材料にした。1999年は前述のようにアユの産卵・ふ化が順調に行われ

た年であり、続く2000年の漁期についても、少なくとも標本収集期間中、アユの漁況も含めて琵琶湖は異変のない状況であったと考えている。従って、本研究の標本がもたらす結果も、近年の琵琶湖産アユの状況としては標準的なものであったと考えている。しかし、例えば、産卵期に産卵河川の渇水がおこる年、暖冬の年、豪雪の年、あるいは春から夏にかけて河川遡上期に河川が渇水する年など、アユの成長・発育に影響を及ぼす可能性のある環境変化がある年もありうるわけで、年によって成長の様相は異なる可能性もある。本研究を契機として、今後、同様の調査をくりかえすことによって年ごとの違いを検討し、成長解析が漁況予測や資源解析に応用できるようにする必要がある。

- (2) 本研究は、ふ化時期別の成長について定性的な解析を行ったもので、量的な問題には触れていない。資源量の多寡は、成長と大きく関わる可能性もあり、今後の課題として残される。
- (3) オオアユとコアユの世代交代の可能性については、本研究が6月までの標本を対象としたため、十分な論議ができず、傍証のみによる推論に留まった。この説について論議するためには7月以降の標本についても産卵期の親アユまで含めて解析を行う必要がある。ただし、耳石の解析は日齢が大きくなるほど困難となり、検鏡による日輪の読みとりには限界があると思われる。耳石の観察手法の検討が必要であろう。

謝 辞

本研究を遂行するに当たり、滋賀県水産試験場調査船琵琶湖丸の町田六男船長(当時)はじめ、当時の研究員、片岡佳孝、澤田宣雄、酒井明久、孝橋賢一の各氏には仔稚アユ採集調査に協力いただいた。また、当場研究員の西森克浩氏には、成長曲線の交点算出にあたって、ニュートン法による解法をご教示いただいた。各氏に対し深謝の意を表す。

摘 要

1. 稚魚ネットで採集した1972尾と琵琶湖周辺水域で漁獲された680尾、合計2652尾の1999年生まれの琵琶湖産アユを標本として、耳石による日齢査定、

体長測定および発育段階の判定を行い、琵琶湖産アユの成長・発育についてふ化時期との関係から解析した。検討した日齢の範囲はふ化後3日～278日、標準体長の範囲は6.62mm～93.88mm、発育段階の範囲は後期仔魚期～未成魚期であった。

2. 琵琶湖産アユの成長をふ化時期別に検討すると、いずれのふ化時期のアユにも冬の成長停滞期をささんで前期・後期の2段階の成長期があり、前・後期それぞれ修正指数曲線にあてはめることができた。前・後期の境界(交点)は概ねふ化後110日～130日で、それは1月中旬～2月中旬頃に位置した。
3. ふ化時期が早いほど前期の成長曲線の立ち上がりも高く、前期と後期の境界の体長も大きく、更に後期の成長も良い傾向にあったが、後期の極限体長はふ化時期に関わらず、概ね100mmに漸近した。
4. 琵琶湖産アユの発育段階は日齢によって決まるのではなく、一定の体長範囲において一定の発育段階にあった。その結果、ふ化時期の早いアユほど成長が良いことによって、低い日齢で発育が進む傾向があった。
5. 河川遡上アユをふ化時期別に検討すると、いずれのふ化時期においても遡上アユは含まれるが、それは成長の良い個体であった。ふ化時期が早いアユほど早く(3月)から遡上する傾向があるが、ふ化時期が遅いアユも時期は遅れながらも(4月以降)成長の良いものから順に、連続的に遡上することが推測された。

文 献

- 1) 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, 第20巻(第2号), 63-75.
- 2) 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, 第23巻(第3号), 126-139.
- 3) 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Ⅲ. 各集団における成熟過程, 産卵習性および形態的特徴について, 日本生態学会誌, 第23巻(第4号), 147-159.
- 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, 第23巻(第6号), 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), 100-133, 朝倉書店, 東京.
- 6) 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, 第49号, 17-29.
- 7) 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, 第50号, 1-17.
- 8) 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, 第49号, 1-15.
- 9) 東幹夫(1964)：びわ湖におけるアユの生活史. 生理生態, 第12巻(1・2 合併号), 55-71.
- 10) Tsukamoto, K. and T. Kajihara(1987)：Age determination of Ayu with otolith. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53(11), 1985-1997.
- 11) 山岸宏(1977)：成長の生物学, 1-193, 講談社, 東京.
- 12) 金辻宏明・鈴木隆夫・井嶋重尾・津村祐司・二宮浩司(2002)：琵琶湖定点観測(平成11年度), 滋賀県水産試験場研究報告, 第49号, 125-156.
- 13) 川端佳一(1998)：コアユの胃内容物分析, 「沖合生態系の異変に伴う食物連鎖構造の解析」(淡水生物研究会 代表 名越誠), 5-1～5-14, 琵琶湖研究所, 滋賀.

