

琵琶湖産アユの産卵数の長期変化と資源変動

藤岡康弘・久米弘人・孝橋賢一・亀甲武志・西森克浩*

Long-term fluctuations in spawned egg number and the stock of
the ayu fish *Plecoglossus altivelis altivelis* in Lake Biwa

Yasuhiro Fujioka・Hiroto Kume・Ken-ichi Kouhashi・Takeshi Kikko・Katsuhiko Nishimori

キーワード：アユ、コアユ、産卵数、琵琶湖、資源、長期変化

アユ *Plecoglossus altivelis* は、我が国の内水面漁業で最も重要な対象魚種である。このため、アユの生理・生態や増殖・保全等についてさまざまな研究がこれまで実施されてきた。¹⁾一般的に、アユは両側回遊性（海産アユ）の生活史をもち、河川下流部で卵から孵化した仔魚は、一旦河口域あるいは沿岸域まで流下して冬季を過ごし、翌春に水温の上昇とともに再び河川に遡上して大きく育つ。^{2,3)}アユの分布は東アジアに限定され、日本を中心に北は北海道から南はベトナム北部までの水域に生息している。⁴⁾これらの分布域の中で、奄美大島と沖縄本島のアユがリュウキュウアユ *Plecoglossus altivelis ryukyensis* として別亜種に分類されている。一方で、琵琶湖と池田湖には一生のほとんどを湖で過ごすアユ *Plecoglossus altivelis altivelis* が知られており、生活史を通じて海や汽水域に降りることはない。⁵⁾この内、琵琶湖産アユについては、生息数が多く食用や全国の河川放流用アユ苗として利用されていることから、琵琶湖の重要な漁業資源となってきた。⁶⁾このため、琵琶湖産アユに関するさまざまな研究がこれまで実施されてきた。その代表的なものとしては、密度や種間関係に関する研究や、^{7,8)}集団の分化と集団間の変異に関する研究、^{9,10)}他集団との遺伝的分化に関する研究、¹¹⁻¹³⁾放流効果に関する研究^{14,15)}などである。また、漁況や河川への遡上時期を予測するための検討が行われている。^{16,17)}琵琶湖産アユの漁獲量は、1954年から1970年頃までは500トン前後で変動していたが、それ以降は急増して1991年に1983トンでピークに達している。しかし、その後は

増加時期とは対照的に急減し、近年では1950年代の水準まで減少している。¹⁸⁾また、最近では、産卵数の急減¹⁹⁾や漁獲量の減少²⁰⁾など琵琶湖産アユ資源は極めて不安定な状態となっている。そこで1960年以来ほぼ同様な時期と方法で続けられてきた調査による琵琶湖産アユの産卵数の変化に焦点を絞って、その長期的な変化を解析することにより、今後の琵琶湖産アユの資源の回復・安定化に資することを目的に本研究を行った。

材料および方法

滋賀県水産試験場による琵琶湖産アユの産卵調査は、1930年頃より実施されてきた。しかし、現在行われている統一した方法による主要な12河川の調査は1960年から実施されており、2016年までの57年間の資料を用いて分析を行った。本資料で調査対象となっている河川は、琵琶湖北西部で琵琶湖に流入する安曇川南流など9河川と1963年からは野洲川が、1965年からは愛知川が、また、1985年からは和邇川が調査河川に加えられており、合計12河川である（Fig. 1）。アユの産卵数の調査は、基本的に各河川の河口から上流におよそ3kmの範囲を3～5人で踏査して河床の砂礫に産み付けられたアユの卵を見つけ、産卵範囲を確認して面積を測定する。産卵面積に応じて10m²から30m²あたり1ヶ所の割合で砂礫に直径10cm深さ10cmの鋼鉄製の円筒を無作為に数ヶ所打ち込み、その中の砂礫をバットに採取して付着しているアユの卵を計数して面積あたりの産卵数を計算し、産卵場面積から産卵総数

* 現所属：滋賀県農政水産部水産課

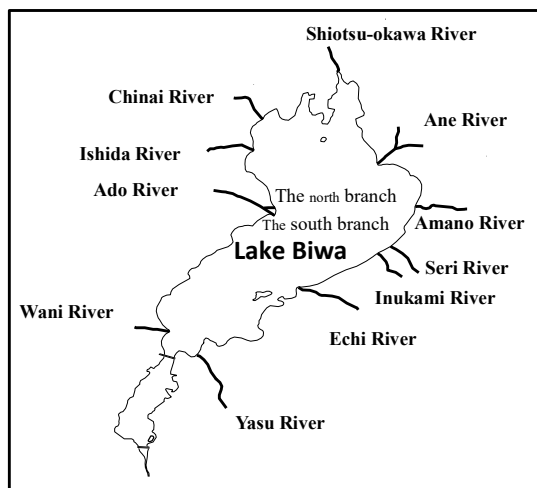


Fig. 1. Map showing the study rivers.

を算出する。産卵数の調査は、例年産卵場が形成される区域のアユの生息状況を観察しながら、基本的に8月下旬に開始し11月中旬までの間に2週間の間隔で1次調査から7次調査まで実施される。ただし、産卵初期や終期にアユが産卵場に認められない場合は、調査が休止される。これらの産卵調査結果は、滋賀県水産試験場の研究報告、および研究報告にない場合は事業報告より抽出した。アユの親魚サイズの経年変化を検討するため、1974年以降に収集測定されたデータの内、資料が比較的揃っている琵琶湖のエリおよび流入河川のヤナの7月下旬のデータを抽出して利用した。また、1973年以前のアユ親魚の体サイズ資料は、昭和33～36年度²¹⁻²⁴⁾および昭和39年度のコアユ資源予測調査²⁵⁾から引用した。これらのアユの体サイズは、全長で記録されていたので、伊藤・岩井²⁶⁾で示されている体長-全長の相対成長式 ($Y=Bx^a$ の対数式 $Y=-0.0355+0.9844x$; Y: 標準体長, x: 全長) で体長に変換した。アユ産卵期の9月と10月の琵琶湖水位については、インターネット上で公表されている1993年以降の値を使用した。²⁷⁾琵琶湖におけるアユ漁獲量を農林水産統計年報(近畿農政局)から抽出するとともに、漁業者1人当たりのアユ漁獲量の変化を求め、5年毎に実施されている漁業センサス(近畿農政局)から琵琶湖の漁業従事者数の値を使用した。なお、調査がない期間の値は、前後の漁業センサスの値から均等に増減したものとみなして比例配分により算出した値を使った。また、2014年以降の値については、最新の2013年の値をそのまま使用した。

なお、琵琶湖産アユの産卵数調査は、琵琶湖の流入

河川の主要12河川で行われてきたが、琵琶湖にはこの12河川以外にも多数の中小河川が流入しているが、それらの河川における産卵数は少なく、資源に及ぼす影響は、それほど大きくないとされている。²⁸⁾

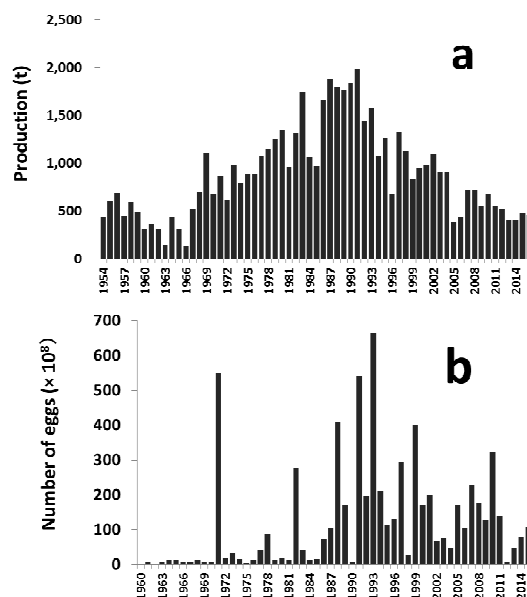
結果

1. 産卵調査河川全体の経時的な変化

琵琶湖の年間のアユ漁獲量は、1954年以降の統計値を見ると、500トン前後あった漁獲量は、1966年の130トンまで一旦減少するが、その後は増加傾向が続き、1991年に1983トンでピークに達している。しかし、その後はそれまでの増加傾向とは対照的に減少し、2005年には390トンにまで減少している。2005年から2016年までの12年間の平均値は528±120.7トン(平均±SD)で、1950年代のレベルになっている(Fig. 2a)。

調査河川全体の産卵数の変化を Fig. 2b に示した。年間の産卵数の経年変化は、1960年から1981年までの22年間は、1971年の特異的に多い産卵数(549億粒)を除いて90億粒以下(16.4±18.8億粒; 平均±SD)で推移していた。しかし、1982年以降になると産卵数はたびたび100億粒を超え、1993年には全期間を通じて最多の664億粒に達している。特に、1987年から2011年の25年間の内20年間で100億粒を超え、その平均値は204.0億±158.9億粒で、1981年までの10倍以上

Fig. 2. Changes in total annual catches (a) and



spawned egg numbers (b) of the ayu fish around Lake Biwa.

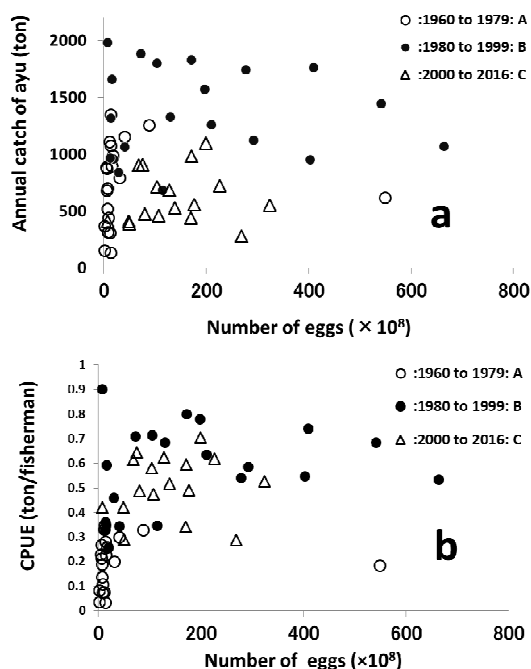


Fig. 3. Relationships between annual total catch (a), or CPUE (total annual catches per fisherman) (b) and total spawned egg numbers in the previous year.

に達していた。また、2005年以降の12年間でも平均値は148.0億 \pm 90.9億粒であった。

一般的に、産卵数は翌年の資源量に関係すると考えられることから、産卵数と翌年の漁獲量の関係を散布図に示すと Fig. 3a の通りとなった。1971年を除いて産卵数が100億粒を越えなかった1960年から1979年までの20年間(A期)とその後の産卵数が恒常的に増加して漁獲量も1,000トンを超えた1980年から1999年までの20年間(B期)、さらに、1960年代よりも産卵数は多いが漁獲量が減少していった2000年以降2016年までの17年間(C期)の3期間に分けて示した。Fig. 3a から明らかなように、3期間における産卵数と翌年の漁獲量の関係は明瞭に分かれており、1960年から1979年までのA期では、産卵数が549億粒と突発的に多くなった1971年を除くと、産卵数は100億粒以下で翌年の漁獲量との間に有意な相関が認められ(スピアマンの順位相関係数検定; $r_s=0.51 > 0.46 = p(0.05)$)、産卵数の増加に伴って指数関数的に漁獲量が増加した。また、1980年から1999年までのB期では、産卵数と翌年漁獲量との間に相関は認められず($r_s=-0.01 < 0.447 = p(0.05)$)、平均漁獲量が1,362 \pm 397

トン(平均値 \pm SD)で産卵数が増加しても漁獲量は1,983トンをピークに横ばい状態となっている。さらに、2000年から2016年までのC期では、1980年から1999年までの期間と同様に産卵数と翌年漁獲量との間に相関は認められず($r_s=0.25 < 0.485 = p(0.05)$)、平均漁獲量は618 \pm 237トンと1980年から1999年までの期間の半分以下になり産卵数が増加しても漁獲量は横ばい状態となっている。

琵琶湖の漁業者数は1960年代の4千人台から2010年代には約千人まで1/4に大幅に減少していることから、産卵数と翌年の漁獲量を漁業者数で割った1人当たりの年間漁獲量(CPUE)との関係を見ると(Fig. 3b)、産卵数と翌年漁獲量の関係(Fig. 3a)と基本的に類似した関係が示されたが、2000年以降のCPUEが1980-1999年代により近い値を示す方向で変化していた。3期間のCPUEの平均値について多重比較検定(Scheffe's F test)を実施したところ、B期(0.578 \pm 0.181: 平均値 \pm SD)とC期(0.508 \pm 0.125)はA期(0.194 \pm 0.101)との間で有意差($p < 0.01$)が認められたが、B期とC期間では有意差($p > 0.05$)はなかった。

2. 各河川の産卵割合の変化

各河川における産卵数の変化および産卵数が総数に占める割合(%)の変化をFig. 4およびFig. 5にそれぞれ示した。さらに、各年における各河川の産卵数の全産卵数に占める割合の変化を色分けしてFig. 6に示した。これをFig. 5と併せて見ると、産卵割合が途中から減っている河川に安曇川南流の1994年から2011年の間、知内川の1977年までの期間、塩津大川の2000年以降、姉川の1984年から1995年までの期間、芹川の1976年以降、犬上川の1994年以降、愛知川の1992年以降がある。逆に、産卵割合が途中から増加している河川に、知内川の1978年以降、姉川の1996年以降がある。近年、産卵割合の多い姉川、知内川および石田川の3河川について、その合計値の年別変化を示したものがFig. 7である。この3河川が占める産卵割合が50%を越えた年は、1994年以前に35年間で9年間(26%)であったが、1995年から2016年までの22年間では19年間(86%)であった。また、3河川の産卵割合と産卵年に一次回帰式をあてはめると回帰式は $Y=0.9525X-1842.1$ ($r^2=0.4293$)で表され、単回帰分析の結果、危険率1%($F=41.37$, $p=0.000001$)で有意性が認められ、強い増

Number of eggs (× 10⁶)

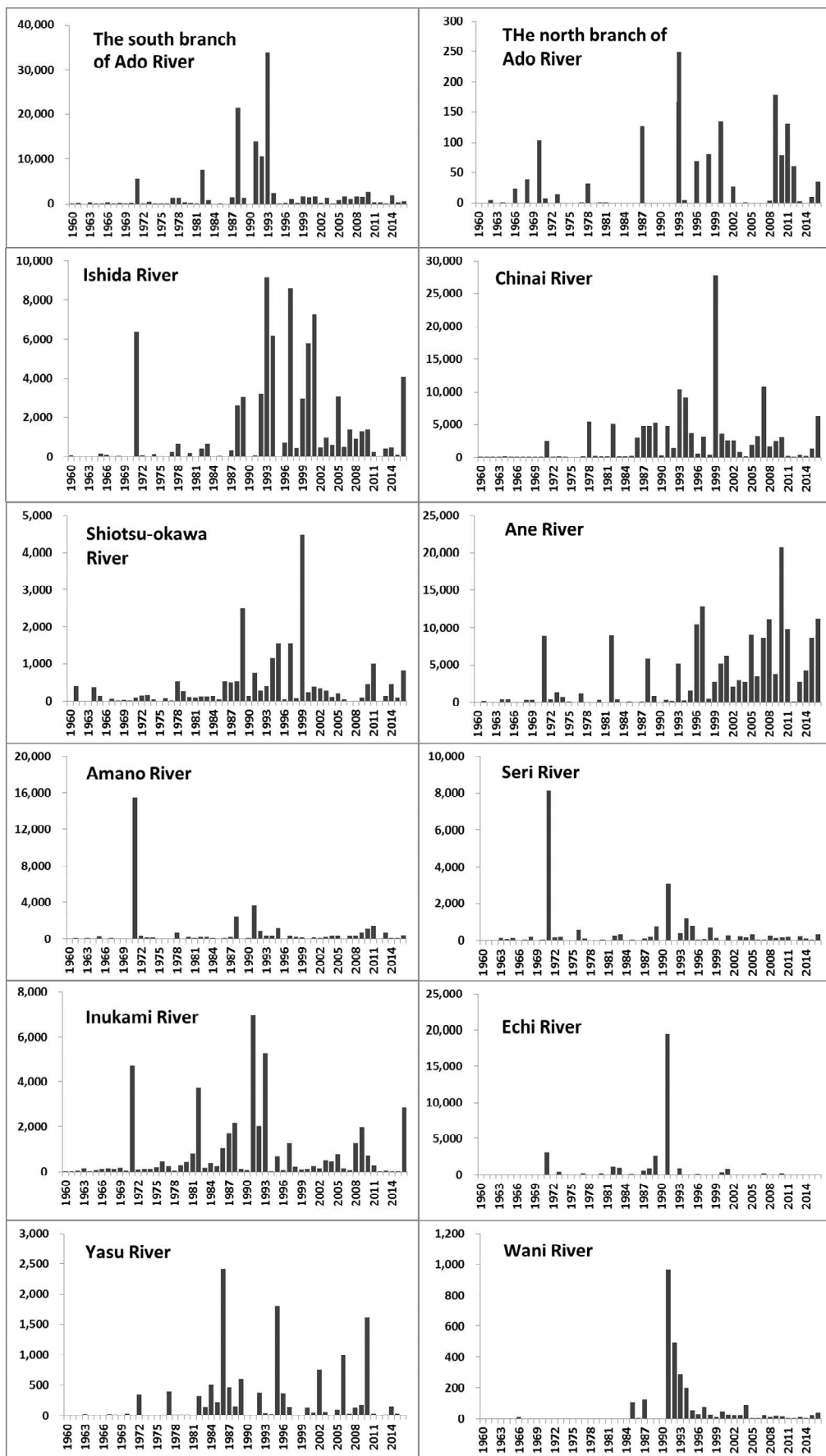


Fig. 4. Changes in spawned egg numbers of the ayu fish in rivers around Lake Biwa.

(%)

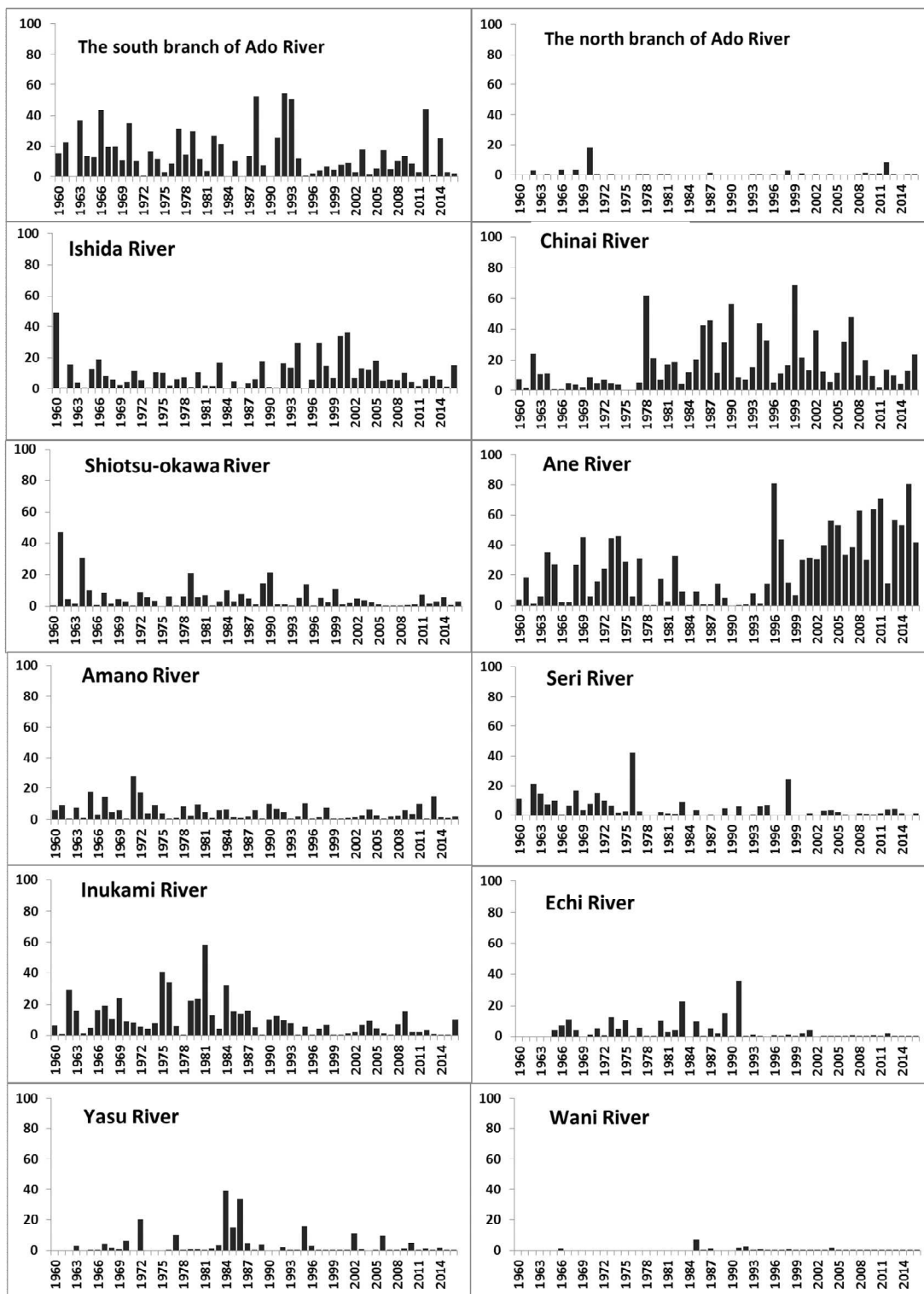


Fig. 5. Changes in percent of spawned egg numbers in rivers around Lake Biwa.

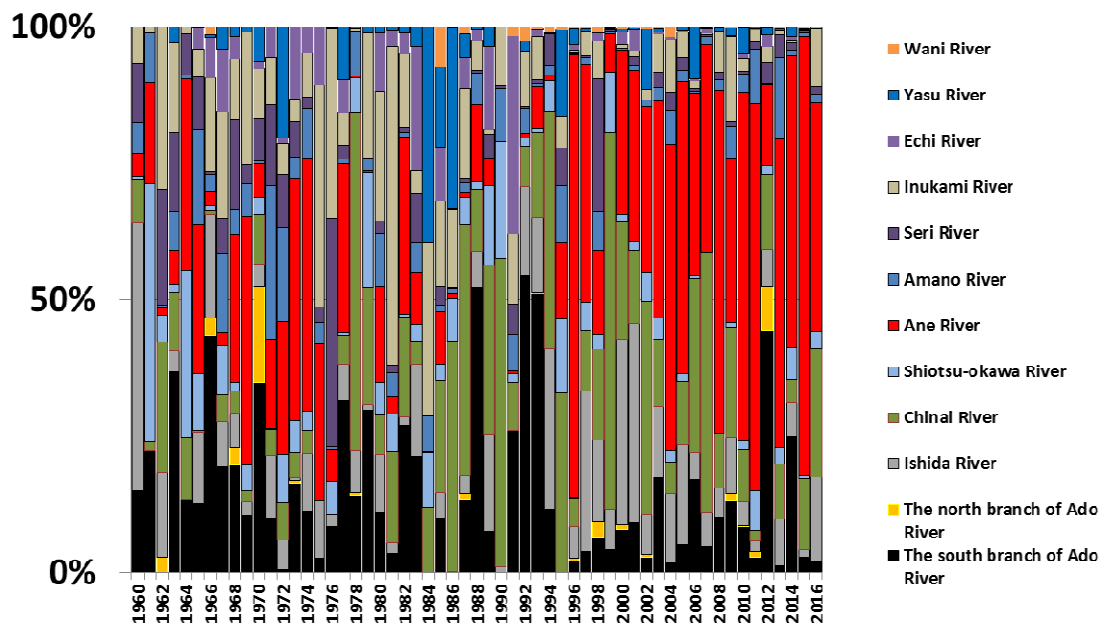


Fig. 6. Matrix of percent in spawned eggs numbers of each river.

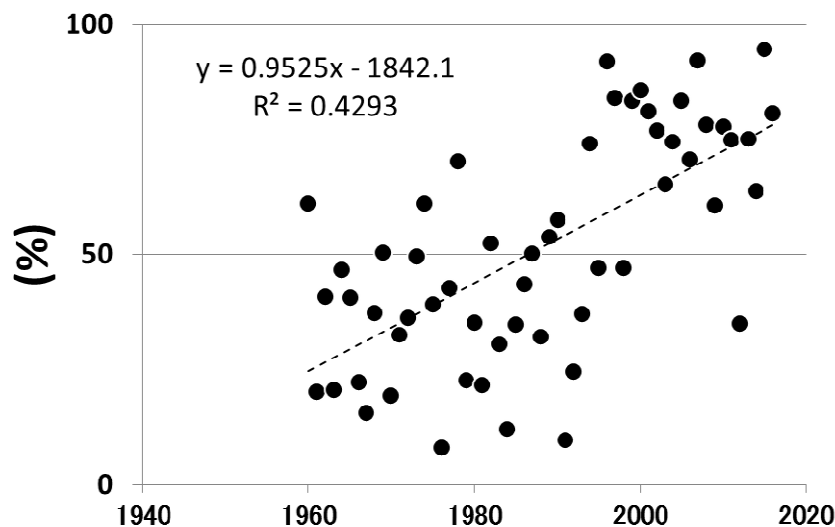


Fig. 7. Changes in the total percent of spawned egg numbers of three rivers (Ane River, Chinal River, and Ishida River).

加傾向が示され、特に姉川の増加が著しかった (Fig. 5)。

3. 産卵時期の経時的な変化

産卵調査は、調査時期を区切って多くの場合は 8 月末から 10 月末までの期間に 5 回の調査が行われ、親魚がまだ見られる場合は 11 月に 6・7 次調査が行われてきた。ここでは、調査次別の産卵率の変化を検討する。すなわち、産卵される時期の変化を分析した。なお、各産卵調査次の時期は年毎に一致していなかったため、

1 次調査は 8/16-8/31 の期間、2 次調査は 9/1-9/15 の期間、3 次調査は 9/16-9/30 の期間、4 次調査は 10/1-10/15 の期間、5 次調査は 10/16-10/31 の期間、6 次調査は 11/1-11/15 の期間および 7 次調査は 11/15 以降の期間として時期を統一した。なお、調査が 2 つの期間にまたがって実施されている場合は、主要な期間の方に統一した。産卵調査次別の割合の年変化を Fig. 8 に色分けして示した。1990 年頃までは比較的頻繁に 4

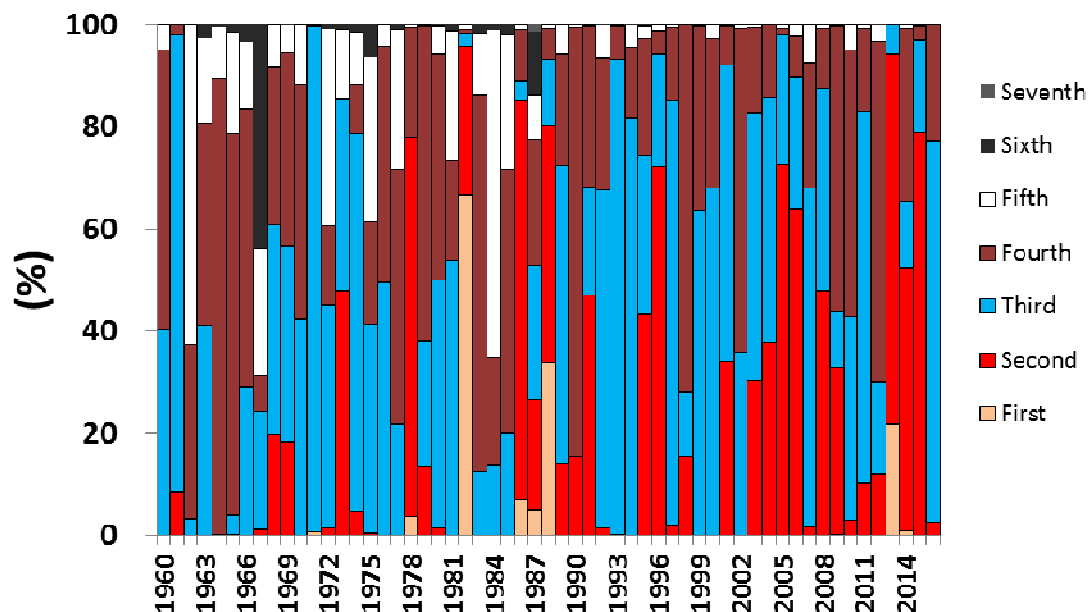


Fig. 8. Matrix of percent in spawned egg numbers in each spawned egg survey.

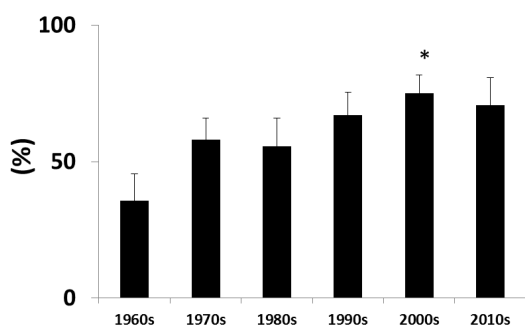


Fig. 9. Changes in percent of spawned egg numbers in August and September. Vertical bars represent standard errors of the means. * indicates significant ($p < 0.05$) difference from 1960s.

次以降の産卵割合が見られるが、それ以降はほとんど見られなくなっている。代わって2次調査時の割合が増加しているように見える。また、3次の割合も大きくなっているように見える。そこで、8月から9月中の1次から3次の産卵割合と10月以降の産卵割合の変化を見るために10年毎の平均値を算出して示したのがFig. 9である。1次から3次、すなわち9月末までの産卵割合の平均値は、1960年代には $35.7 \pm 9.7\%$ (平均 \pm SE)であったが、1970年代には $58.0 \pm 8.0\%$ に上昇し、2000年代には $75.1 \pm 6.6\%$ に倍増している。2010年代の7年間でも $70.8 \pm 10.0\%$ で70%台を示している。

1960年代と2000年代の平均値間には有意差が認められ(多重比較検定 Bonferroni/Dunn 法, $p < 0.05$)、1970年代から2000年代にかけて産卵時期が早くなっていた。

4. 産卵数と河川流量および琵琶湖水位の関係

産卵調査時の各河川の流量および産卵期の9月および10月の琵琶湖の水位の関係を検討した。まず、流量は1981年以降について測定されてきたので、産卵の多い各年の第2次から4次調査の流量の平均値を求め、産卵数および各河川の産卵割合との相関関係をまとめてTable 1に示した。相関係数が0.1以上であった河川は、産卵数では知内川と姉川であり、産卵割合では姉川だけであった。いずれも一回帰直線の当てはめがよく、一回帰分析を実施したところ、流量と産卵数の関係では知内川 ($F=14.16$, $p=0.0006 < 0.01$) および姉川 ($F=7.36$, $p=0.010 < 0.05$)、流量と産卵割合の関係では姉川 ($F=10.70$, $p=0.0009 > 0.01$) でいずれも正の相関が認められた。

次に、9月と10月のそれぞれの平均水位と産卵数および各年の各河川の産卵割合との相関関係を検討し、相関係数の大きかった9月の結果についてまとめてTable 2に示した。産卵数と9月の琵琶湖の平均水位との間の相関係数が0.1以上を示したのは芹川と和邇川であった。また、産卵割合と9月の琵琶湖の平均水位との間の相関係数が0.1以上を示したのは石田川、

Table 1. Correlation coefficients between number or percent of eggs and flux in each river

River	Correlation coefficients			
	No. of eggs		% of eggs	
South branch of Ado River	0.0134	+	0.0020	±
North branch of Ado River	0.0165	±	0.0001	±
Ishida River	0.0453	±	0.0131	+
Chinai River	0.2941**	+	0.0009	±
Shiotsu-okawa River	0.0012	-	0.0578	-
Ane River	0.1779*	+	0.2827**	+
Amano River	0.0020	-	0.0041	±
Seri River	0.0165	+	0.0006	±
Inukami River	0.0670	+	0.0246	-
Echi River	0.0035	-	0.0040	±
Yasu River	0.0105	+	0.0519	±
Wani River	0.0065	+	0.0072	±
All resarched rivers	0.0764	+		

* and ** represent significant correlations at 0.05 and 0.01 between number of eggs or percent of eggs, and river flux. +, -, and ± indicate that the slope value (S) of regression line is $S > 1.0$, $S < -1.0$, and $1.0 \geq S \leq 1.0$, respectively.

Table 2. Correlation coefficients between number or percent of eggs in each river and Lake Biwa Surface-Levels

River	Correlation coefficients			
	No. of eggs		% of eggs	
South branch of Ado River	0.0037	+	0.0001	±
North branch of Ado River	0.0013	±	0.0033	±
Ishida River	0.0522	-	0.1266	-
Chinai River	0.0061	-	0.1800*	-
Shiotsu-okawa River	0.0000	±	0.0148	-
Ane River	0.0785	+	0.2091*	+
Amano River	0.0457	±	0.1236	+
Seri River	0.1493	-	0.0003	±
Inukami River	0.0099	±	0.0037	+
Echi River	0.0065	±	0.0056	±
Yasu River	0.0515	±	0.1251	-
Wani River	0.1007	±	0.0558	±
All resarched rivers	0.0020	+		

* and ** represent significant correlations at 0.05 and 0.01 between number of eggs or percent of eggs, and Lake Biwa Surface-Levels. +, -, and ± indicate that the slope value (S) of regression line is $S > 1.0$, $S < -1.0$, and $1.0 \geq S \leq 1.0$, respectively.

知内川、姉川、天野川および野洲川であった。いずれも一次回帰式の当てはめがよく、一次回帰分析を実施したところ、有意な相関が認められたのは、知内川 ($F=4.83$, $p=0.039 < 0.05$) と姉川 ($F=5.81$,

$p=0.025 < 0.05$) であったが、それらの関係は知内川では負の相関が、姉川では正の相関であった。

5. アユの体サイズの変化

アユの親魚サイズは、産卵数ばかりではなく産卵時

期にも影響を及ぼすことから、^{29,30)}琵琶湖産アユの体サイズについて年毎の変化について検討を行った。産卵期における湖産アユのサイズの測定結果が無いことから、データの比較的揃う7月下旬時点における流入河川の下流部に設置されているヤナと琵琶湖のエリで捕獲されたアユの1974年から2018年までの変化を単回帰分析により検討した(Fig. 10)。先ずヤナで捕獲されたアユでは体長が徐々に大きくなる変化を示した($F=6.18 > 4.17 = F(0.95, p=0.02)$)が、エリで捕獲されたアユでは、体長に経年変化は認められなかった($F=0.026 < 4.08 = F(0.95), p=0.06$)。また、1973年以前の体サイズ資料については、1958年から1961年のアユ資源調査結果から8月から9月のエリとヤナで捕獲されたアユの最大値と最小値の値が示されていることから、それらの値をFig. 10上に示して検討した結果、エリで捕獲されたアユでは1974年以降の体型の延長上にあったが、ヤナでは1974年から2018年までの変化の延長上より大きい体サイズに位置していた。

6. 河川別の産卵数および産卵割合の変化

調査されてきた12河川における産卵状況について

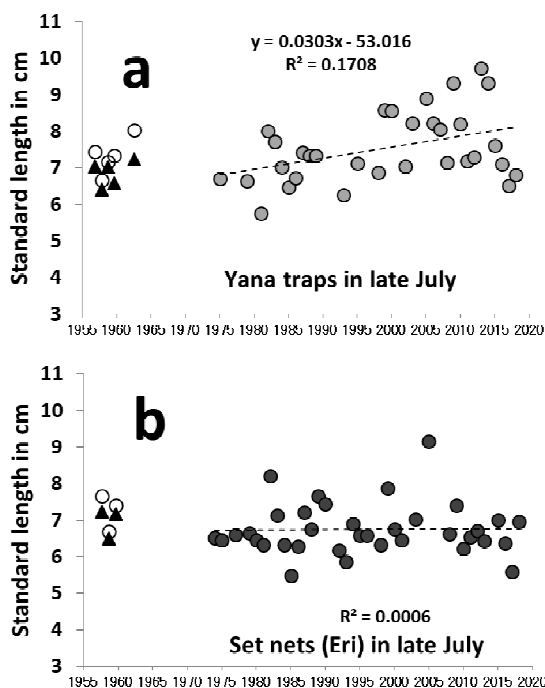


Fig. 10. Changes in standard length of ayu fish captured by yana traps (a) and set nets (b). Data in 1958-1961 and 1964 show the maximum (○) and minimum (▲) size in each year.

て、河川毎にその概況と産卵数の変化および各年の総産卵数に占める産卵数の割合の変化を以下にまとめた(Appendix 1, 2 and 3)。

【安曇川南流】 安曇川は、琵琶湖西部で琵琶湖に流入する幹線流路延長57.9 km、流域面積300.0 km²の琵琶湖流入河川では野洲川に次ぐ大河川である。河口より上流約2 kmの位置で南流と北流に分岐しており、流量が多い時は南北流ともに流れが形成されるが、流量が低下すると南流のみに水が流れやすい。河口部は砂礫が堆積して平瀬を形成している。また、河口から約1 kmの位置にアユを捕獲するためのカットリヤナと呼ばれる漁具が設置され、3月から7月にかけて遡上するアユなどが捕獲されている。

安曇川南流における産卵数は(Fig. 4)、調査が実施されなかった1962年を除き、最大で1993年の338億3,110万粒であり、最小は1984年、1986年および1990年の0粒で、産卵のあった年の最小は1995年の570万粒である。また、上記の調査が実施されなかった1962年を除く56年間の平均産卵数は22億5,841万±56億6,000万粒(平均±SD)である(Table 3)。1960年以降、多くても3億粒程度であった産卵数は、1971年に54億粒に達し、その後も10億粒を超える年が頻発し、1991年から3年間は100億粒を超えている。その後は100億粒を超えることはなくなっているが、2014年は約20億粒が計数された。

各年の全12河川の産卵数に占める安曇川南流の産卵数の割合の変化を見ると(Fig. 5)、1960年から1994年までの35年間の内で10%を超える年が25年間有り、1992年と1993年は50%をわずかに超えている。その後の22年間は10%を超える年が7年間で、1995年から2011年までの19年間は20%以下の年が連続し、2012年と2014年に再び20%以上の年が現れているものの、多くは10%以下である。平均値は14.9±14.3%で12河川では3番目に多い(Table 4)。

【安曇川北流】 上述のように、安曇川北流は河口より上流2 kmで南流と分岐して流れている。安曇川の流量が少ないと伏流して瀬切れすることが度々見られる。

安曇川北流における産卵数は(Fig. 4)、最大で安曇川南流と同じ1993年の2億4,881万粒で、1960年から2016年までの57年間で1億粒以上の産卵があった年は6年間である。産卵数ゼロの年が同じく57年間で約半分の30年間あった。産卵のあった最小数は1981年の28.5万粒である。全期間を通じた56年間の平均

Table 3. Average numbers of spawned eggs in rivers around Lake Biwa ($\times 10^3$).

River	The south branch of Ado River	The north branch of Ado River	Ishida River	Chinai River	Shiotsu-okawa River	Ane River	Amano River	Seri River	Inukami River	Echi River	Yasu River	Wani River	Total number
Average	2,258.412	24,960	1,343.707	2,422.256	395.398	3,127.433	607.356	369.039	782.372	637.452	237.164	84,218	12,146,286
SD	5,660.009	51,310	2,289.281	4,326.510	716.408	4,424.076	2,097.587	1,140.567	1,400.393	2,735.702	473.123	187,726	15,211,928
Max	33,831,103	248,813	9,150,546	27,823,830	4,475,560	20,696,981	15,495,000	8,140,230	6,973,702	19,528,051	2,409,639	967,168	66,378,084
Min	0	0	0	0	0	0	688	0	4,943	0	0	0	151,311
n	56	57	57	57	57	57	57	57	57	52	54	33	57

SD: Standard deviation, Max: Maximum number of spawned eggs in each river, Min: Minimum number of spawned eggs in each river, n: number of years researched spawned

Table 4. Percent of spawned eggs number in each river around Lake Biwa

River	The south branch of Ado River	The north branch of Ado River	Ishida River	Chinai River	Shiotsu-okawa River	Ane River	Amano River	Seri River	Inukami River	Echi River	Yasu River	Wani River
Average	14.88	0.79	9.71	16.69	5.78	25.03	4.87	4.80	10.30	3.76	3.80	0.65
SD	14.27	2.61	9.99	16.36	8.10	22.58	5.44	7.37	11.48	6.60	7.79	1.33
Max.	54.42	17.55	49.08	69.10	47.26	80.96	28.22	42.05	58.51	36.07	39.30	7.19
Min.	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0.05	0	0	0
N	56	57	57	57	57	57	57	57	57	52	54	32

SD: Standard deviation, Max: Maximum percent of spawned egg number in each river, Min: Minimum percent of spawned egg number in each river, n: number of years researched spawned eggs.

産卵数は、2,496万±5,131万粒で安曇川南流の1/90である (Table 3)。

全12河川に占める安曇川北流の産卵数の割合の変化は、最大値が1970年の17.6%で、次いで2012年の8.2%であるが (Fig. 5)、その他に1%を超える年が6年間で、平均値0.8%は全12河川中で11番目の値である (Table 4)。

【石田川】 石田川は安曇川の北に位置し、流域面積は51.9 km²、幹線流路延長は26.8 kmの県下では中河川である。河口から約100 mの位置にカントリーヤナが設置され、主にアユの捕獲が行われている。河口部は砂礫が堆積して瀬を形成している。

石田川における産卵数は (Fig. 4)、最大値が1993年の91億5,054万粒で、10億粒以上の産卵があった年は1993年を含めて15回を数え、1971年を除き1988年から2010年の23年間に集中している。57年間の平均産卵数は13億4,371万±22億8,928万粒であり12河川中で4番目に多い (Table 3)。産卵数ゼロの年である1984、1995年を除いて、最も産卵数の少ない年は1964年の46万粒であった。

全12河川に占める石田川の産卵数の割合の変化は、最大値が1960年の49.1%で、次いで2001年の36.6%である (Fig. 5)。57年間に10%を超える年が22年間あり、平均割合は9.7%で12河川中の5番目に多い値である (Table 4)。

【知内川】 琵琶湖の北部を流下する知内川は、流域面積49.5 km²、幹線流路延長17.0 kmの中河川である。湧水することがなく流量が安定していることが特徴である。河口部から約300 m上流にカントリーヤナが設置

され、主にアユの採捕が行われている。河口部には砂礫が堆積して瀬を形成している。

知内川における産卵数の最大値は1999年の278億2,383万粒で、1986年以降2010年までの25年間に10億粒以上の産卵が頻繁 (20年間)に見られるようになっていた (Fig. 4)。2011年以降は5億粒以下となっていたが、2016年には40億9,308万粒と再び10億粒以上が計数されている。57年間の平均値は24億2,226万±43億2,651万粒であり、12河川中2番目に多い値となっている (Table 3)。

全12河川に占める知内川の産卵数の割合は、20%以上の年が1977年までは1962年の1年間のみであったが、1978年以降は2009年までの32年間に16年間を示し、最高値は1999年の69.1%であった (Fig. 5)。59年間の平均値は16.7%で12河川中では2番目に大きい値を示した (Table 4)。

【塩津大川】 琵琶湖の最北部に流れる塩津大川は、流域面積21.8 km²、幹線流路延長7.5 kmの小河川である。下流部は礫が主体で砂が混じる河床で、河口部は琵琶湖の水位が入り込んでいる。

塩津大川における産卵数は、最大数が1999年に44億7,556万粒で、これを含めて10億粒以上が1989年から2011年の間に6年間観察されている (Fig. 4)。57年間の平均値は3億9,540万±7億1,641万粒であり、この値は調査河川中で8番目である (Table 3)。

本河川の産卵数の割合は、最大値が1961年の47.3%で10%以上が9年間あるが、2000年以降はすべて10%以下となって割合の低下が見られる (Fig. 5)。

【姉川】 琵琶湖の北東部に流下する姉川は、流域面

積 371.4 km²、幹線流路延長 31.3 km の大河川である。河川下流部は河口付近まで砂礫が堆積して瀬を形成している。河口から上流約 300m と 1,000m の地点にヤナが設置され、アユを対象とする漁業が行われている。

本河川における産卵数は、2010 年の 206 億 9,698 万粒を最大に、平均産卵数は 31 億 2,743 万 ± 44 億 2,408 万粒である (Table 3)。1960 年から 1992 年までの 33 年間に 50 億粒を超えた年は 1971 年と 1982 年および 1988 年の 3 年間しかないが、1993 年以降 2016 年までの 24 年間には 12 年間も見られる (Fig. 4)。

姉川における産卵数の割合は、1960 年から 1982 年までは年変動が大きいものの 20%以上の年が 10 年間見られ、その後 1995 年までの 13 年間は割合の低い年が連続して現れている (Fig. 5)。しかし、その後はほとんどの年で 30%以上の値を示し、1996 年と 2015 年には 80%を超えている。平均産卵割合は 25.0 ± 22.6%であり、12 河川中で最も大きい (Table 4)。

【天野川】 天野川は琵琶湖の北東部を流れる中河川で、幹線流路延長は 19.0 km、流域面積は 111.6 km² である。流れが安定しており、渇水することはほとんどないが、河床は礫が多く産卵に適した砂礫の瀬はそれほど多くない。

本河川の 57 年間の平均産卵数は 6 億 736 万 ± 20 億 9,759 万粒で、12 河川中 7 番目の値である (Table 3)。1971 年に最高数の 155 億粒を記録しているが、それ以外は 1991 年の 36 億粒より少なく、57 年間で 10 億粒を超えた年はこれらの年も含めて 6 年間しかない (Fig. 4)。

全河川に占める産卵数の割合は、57 年間で 10%以上の年が 7 年間あり、最高値は 1971 年の 28.2%である。平均値は 4.9 ± 5.4%で 12 河川中では 8 番目の値である (Table 4)。

【芹川】 本河川は、鈴鹿山系北部を流下して彦根市内を通過して琵琶湖に流入する河川で、幹線流路延長は 17 km、流域面積は 65 km² の中河川である。

芹川の産卵数は、他河川と同様に 1971 年に急増して 81 億粒を記録しているが、この年以外に 10 億粒を超えた年は 57 年間に 1991 年と 1994 年の 2 年間のみである (Fig. 4)。平均産卵数は 3 億 6,904 万 ± 11 億 4,057 万粒と変動が大きい (Table 3)。

産卵数の割合は、1976 年までは 10%を超える年が 6 年間あり、1976 年には 42.1%を示したこともあった。しかし、その後は 1998 年の 24.2%以外に 10%を超える

年はなかった (Fig. 5)。平均値は 4.8 ± 7.4%で、これは天野川とほぼ同じ値であった (Table 4)。

【犬上川】 本河川は、芹川と同様に彦根市内で琵琶湖に流入する河川である。幹線流路延長は 27.3 km、流域面積は 104.3 km² の中河川で、河口付近まで砂礫が堆積して瀬を形成するアユの産卵に適した河川であった。1979 年からは下流部で河川の改修工事が実施されている。1989 年の台風 2 号により湖周道路にかかる犬上橋が流失し、その復旧工事の過程で河口部の河畔林等が取り払われ河床が広く掘り下げられた。1982 年頃までは下流部にヤナが設置され、アユ漁が行われていた。

犬上川における産卵数は、57 年間に 10 億粒以上の年が 12 年間あるが、その内 8 年間は 1982 年から 1997 年までの 16 年間に集中している (Fig. 4)。平均産卵数は 7 億 8,237 万 ± 14 億 39 万粒で、12 河川中で 5 番目に多い (Table 3)。

産卵数の割合は、最大値が 1981 年の 58.5%であり、平均 10.3 ± 11.5%である (Table 2)。10%を超える年は 1992 年までに集中しており、1993 年以降は 2009 年と 2016 年の 2 年間しかない (Fig. 5)。

【愛知川】 愛知川は滋賀県東部を代表する大河川であるが、鈴鹿山脈の扇状地を形成し農業取水が激しいため東近江市青山地先の頭首工から下流では瀬切れが頻発している。幹線流路延長は 41.1 km、流域面積は 232.6 km² である。昭和 25 年以来河川改修工事が行われており、下流部においては、平成 2 年より河口から上流区間 2 km で掘削工事が実施され、下流部の砂礫が無くなって琵琶湖水位の影響が河口から上流に及ぶようになった。

1965 年から 52 年間の調査で 10 億粒以上の産卵があったのはわずかに 4 年間で、1991 年までの時期である (Fig. 4)。平均産卵数は 6 億 3,745 万 ± 27 億 3,570 万粒で、12 河川中の 6 番目の値である (Table 3)。10%以上の産卵割合があった年は、1991 年までに限られ、最高値は 1991 年の 36.1%であった (Fig. 5)。平均値は 3.8 ± 6.6%であり、12 河川中 10 番目の低さである。特に、1992 年以降は 1%以下の年が大半を占めている (Table 4)。

【野洲川】 野洲川は、滋賀県南部を流下して琵琶湖北湖の最下流部で流入する大河川であり、幹線流路延長は 65.3 km、流域面積は 387 km² である。本河川の下流部 (河口から約 9 km 上流) は 2 河川に分流し野洲川

南流と野洲川北流と呼ばれてきた。しかし、洪水対策からその中間部に人工の河道（新川）がつけられ1979年から運用され、それ以降は新川に水が流れている。アユの産卵場は、野洲川南北流があった時期は、河口より約3 km までの区間に形成されていた。²⁸⁾従って本河川における産卵調査は、1979年までは南北流で、それ以降は野洲川の新川での調査結果となる。

本河川における産卵数は、1963年から54年間の調査で10億粒以上の値が1986年、1995年および2010年の3年間のみである(Fig. 4)。平均産卵数は2億3,716万±4億7,312万粒で、この値は12河川中の10位と少ない値である(Table 3)。

産卵数の割合は、54年間に10%以上が6年間と少なく、最高値は1984年の39.3%であった(Fig. 5)。平均値は $3.8 \pm 7.8\%$ で、これは12河川中で多い順に9番目であった(Table 4)。

【和邇川】 大津市北部を東に流れる和邇川は、幹線流路延長10.5 kmの小河川である。本河川の下流部は、琵琶湖の流入地点付近まで両岸がコンクリートで護岸されている。下流部の河床は礫から砂礫で、面積は広くないがアユの産卵に適した河床が見られる。

本河川における産卵数は、1966年と1985年以降の33年間を通して10億粒以上の産卵はない。最高値は1991年の9.7億粒で平均値も8,422万±1億8,773万粒であり、1億粒には達していない(Fig. 4)。本河川が10%以上を占めた産卵割合の年はなく、最高値は1985年の7.2%で、平均値は $0.7 \pm 1.3\%$ と1%以下であった。12河川に占める位置は、産卵数では多い順に11番目であるが産卵割合では12番目であった(Table 4)。

考 察

1960年から1970年までの主要河川における年毎の総産卵数は、2億粒から14億粒余りで15億粒を超えることはなく、2010年代(7億粒~323億粒)に比較してもかなり少ない値であった。しかし、1971年から1985年にかけて突発的に急増する年が出現するようになり、1986年以降2016年までの31年間は、1990年と2012年を除いて、毎年29億粒以上の産卵数であった。琵琶湖におけるアユの餌料は、おもにミジンコやコペポーダであり、³¹⁾特にミジンコの*Daphnia galeata*が中心で、続いて*Eodiaptomus japonicus*と*Mesocyclops dissimilis*が重要となっていることが報告されている。

³²⁾これらの餌料生物は、琵琶湖の富栄養化に伴って1960年代から1970年代に増加し、1980年代から2000年代までは高位で維持されていた。^{33,34)}琵琶湖産アユの産卵数と漁獲量の増加は、アユの餌料生物の増加時期とよく一致しており、琵琶湖の富栄養化に伴って増加したアユの餌生物によりアユの生き残りや成長が良くなり資源量が増加して産卵数も増加していったものと推察できる。琵琶湖における1960年代から1990年代の魚類漁獲量の増加はアユだけでなく、イサザやホンモロコ、ニゴロブナなど稚魚や成魚が動物プランクトンを餌とする多種類にわたっており、¹⁸⁾これら魚類の漁獲量の増加も琵琶湖の富栄養化に伴うアユと同様なメカニズムが働いていたものと考えられる。

琵琶湖産アユの産卵総数と翌年のアユ漁獲量との関係は、アユの漁獲量が増加していった1960および1970年代、アユの漁獲量が毎年1,000トン以上を維持していた1980および1990年代、および漁獲量が減少してきた2000および2010年代の3期に分けて検討すると、3期間でその関係が大きく変化していた(Fig. 3a)。すなわち1960年から1979年までの20年間では産卵数は他の期に比べて少ないものの産卵数の増加は翌年の漁獲量の増加に強く影響していた。1980年以降の20年間では、産卵数は多いが産卵数に関わらずほぼ1,000トン以上の漁獲量が維持されていた。言い換えると、一定以上の産卵があれば産卵数の多少にかかわらず高い漁獲量が維持されていた。しかし、2000年以降では比較的多い産卵数が見られるにもかかわらず漁獲量1,000トンを超えることはほとんどなく、1980年からの20年間の半分以下に留まるようになっている。琵琶湖では集水域からの窒素やリンの流入負荷量が1960年から1980年にかけて増加し、1975~1980年頃にピークに達している。³⁵⁾これと並行して琵琶湖水の窒素やリンなどの栄養塩濃度が増加して富栄養化が進行し、プランクトン沈殿量もこの時期に増加してピークに達している。^{35,36)}上述のように、アユの餌料プランクトンもこの時期に増加している。^{33,34)}その後、琵琶湖への窒素やリンの流入負荷量は下水道の普及などにより減少し、2010年時点では1960年当時より少なくなり、窒素やリンなどの栄養塩濃度も2000年頃まで平行または減少傾向を示している。³⁵⁾このように産卵総数と翌年のアユ漁獲量との関係は、琵琶湖の富栄養化とその後の栄養塩削減による再貧栄養化に伴うアユの餌料環境の変化が強く反映されているものと考えられる。

一方で、総産卵数と翌年のアユ漁獲量を CPUE（漁業者 1 人当たりの年間アユ漁獲量）でみると、1960 年からの 20 年間 (A 期) は 1980 年からの 20 年間 (B 期) と 2000 年以降の期間 (C 期) との間に大きな差があったが、B 期と C 期間では有意差がなかった (Fig. 3b)。これは、A 期以前では、漁業者数が多いもののアユ資源量が少なく、漁獲高に対するアユへの依存度が低かったが、B 期にはアユ資源の増加と需要の上昇からアユへの依存度が高まり、C 期は漁業従事者数が減少したものの、ホンモロコヤフナなどの単価の高い魚種の漁獲量の減少から、アユへの依存度が高く漁獲強度が強いまま継続しているものと考えられる。

本研究によって各年における産卵総数に占める各河川の産卵割合が長期的に見て変化しており、その変化の様相は河川によって大きく異なっていることが判明した。また、この変化によって一部の少数河川 (姉川・知内川など) に産卵が集中している実態が明らかになった。アユの産卵場の形成条件については、白石・鈴木³⁷⁾や石田³⁸⁻⁴²⁾の研究により、一般的に海産アユでは河口から上流へ数 km から 100 km とさまざま、河川勾配が急なほど河口に近く緩いほど河口から離れた場所に形成され、「浮き石」状態の瀬の直径 20 mm 以下の砂礫で、特に直径 10 mm 以下の砂礫がよく利用されていることが明らかになっている。琵琶湖のコアユでは、上記の海産アユよりさらに下流域に産卵場が形成され、水深は 10-30 cm、流速は 30-70 cm/sec、底質はおもに直径数 mm から 20 mm 程度の浮き石状態の瀬であることが報告されている。⁴³⁾ これらの報告と一致して、本研究における 12 河川の産卵場は河口から 5 km の範囲で、多くは 3 km 以内の「浮き石」状態の瀬に形成されている。⁴⁴⁾ 河川の河口部は上流から土砂が運ばれ堆積することから、⁴⁵⁾ 琵琶湖の流入河川でも洪水対策のために河口部の掘削などの河川の改変が度々実施されてきた。⁴⁶⁻⁵¹⁾ 現在の各河川の下流部から河口部を見ると、下流部が掘削されて琵琶湖の基準水位が 0 cm の時に琵琶湖の水面が河川上流部の一定の距離 (約 200~500 m) まで上がっている河川に安曇川北流、天野川、愛知川および野洲川などがある。これらの河川は滋賀県下では中~大河川であるが、本研究で示されたように産卵割合はかなり少ない。一方、河口部付近まで砂礫が多く堆積している河川には、安曇川南流、石田川、知内川、姉川などがある。これらの河川では現在比較的大きな割合で産卵が認められる。このように河川下流部

から河口部の砂礫の堆積状態や掘削状態は、アユの産卵と密接に関係しているように考えられる。例えば知内川では、「河口付近の河川改修が 1976 年に完了し、改修前は河川幅が狭く瀬と淵の連続した河床の堅い状態であったが、改修後は川幅が広がって淵が姿を消し、緩やかな平瀬の連続した河川に変わった」とされている。⁴⁴⁾ 実際に知内川の産卵割合を見ると (Fig. 5)、1978 年以降に産卵割合が劇的に増加し現在もその状態が継続している。一方、犬上川では 1990 年 9 月の台風 9 号により橋の流失などの被害があり、その対策として下流部河口域の改修が行われているが、⁴⁸⁾ その時期に一致してその後は犬上川における産卵割合が大きく減った状態が今日まで続いている。このような河口域の河川改修直後から産卵割合が減少してしまう現象が芹川や愛知川でも認められる。これらの状況を総合すると、琵琶湖産アユの産卵場として選択される河川下流部における河川改修が、アユの産卵条件に一致する場合には産卵割合が増える方向に働き、そうでない場合は減る方向に作用することを示唆している。その結果として、産卵割合の減った河川の産卵が、産卵条件の良い知内川や姉川に集中するように変化したのではないかと考えられる。このように考えると、比較的産卵割合の多い安曇川南流でも 1994 年から 2011 年の産卵割合の低下、姉川における 1984 年から 1994 年までの産卵割合の低下があり、これら 2 河川でも産卵場となっている下流部の状態にアユに適さない条件がこの時期に発生していた可能性があるものと考えられる。

本研究において、各河川の産卵数・産卵割合と産卵場の物理的環境として流量と水位の関係について検討したところ、一部の河川において流量と水位の両方で有意な相関が認められた。産卵が行われる琵琶湖流入河川の下流部は、天井川が多く河川水が伏流して瀬切れし易い特徴をもっている。⁴⁶⁻⁵¹⁾ 知内川と姉川において流量との間で正の相関が見られたが、これは近年における両河川への産卵の集中が深く関係しているものと考えられる。すなわち、これらの河川では流量が多いと産卵環境が改善され両河川への産卵集中が助長されるものと推察される。一方で、産卵が集中する河川において産卵盛期に台風などで氾濫すると卵が流失し、琵琶湖のアユの再生産全体に大きな打撃を及ぼすことになる。近年、台風が大型化して琵琶湖の周辺でも水害の発生が多くなってきているが、琵琶湖産アユの再生産への影響も大きくなると考えられることから、ア

ユの産卵が一部河川に偏ることがないよう対策を講じることが必要である。産卵期の大増水により早期の産着卵が流出して遅生まれに偏ることが、翌年のアユのサイズの小型化の要因として働く可能性も指摘されている。⁵²⁾さらに、アユの産卵と琵琶湖の水位も流量と同様に知内川と姉川において有意な相関が示された。また、石田川や天野川および野洲川でも産卵割合と比較的高い相関を示した。しかしながら、知内川や石田川・野洲川では正の相関が、姉川や天野川では負の相関関係であり、両者で逆の関係を示している。琵琶湖水位の高低は、水位が高い場合は河口部が水没して川の表層を流れるような状況となり、また、水位が低い場合は、河口部が干出して流れが伏流する方向に影響することが容易に推察される。琵琶湖の水位は、近年の150年間で1 m以上下げられてきたが、⁵⁶⁾1992年に制定された水位の操作規則による運用で水位変動が1992年の前後で大きく変化している。水位変化の詳細を見ると、秋の水位も1992年以降はそれ以前に比較して20 cm以上も低下している。⁵⁷⁾湖の人為的な水位変動が生態系に深刻な影響を及ぼしていることが明らかにされているが、⁵³⁾琵琶湖でも人為的な春の水位変動がコイ科魚類の卵の干出死を通して生残に大きく影響していることが指摘されている。^{54,55)}今後、実際に各河川の水位と流れ、および河床状態の関係を検討することにより、琵琶湖の水位が各河川の産卵にどのように影響を与えているのかを明らかにする必要がある。

近年、海産アユでは気候変動の影響（温暖化）による産卵期の遅れが示唆されている。^{58,59)}すなわち、温暖化により産卵場の水温が産卵適水温（12～20℃）に達する時期が遅れることでアユの産卵が遅れ、成長や生残に影響する可能性が指摘されている。琵琶湖産アユでも産卵には23℃以下に河川水温が低下することが必要であると言われている。^{60,61)}本研究において、琵琶湖産アユの産卵期は、1960年代には産卵盛期が10月以降にあり産卵数の6割以上が10月から11月の産卵期後半に産卵されていた。しかし、1970年代から1990年代に産卵盛期が早期化し、2000年代以降は7割以上が9月中に産卵されるようになっていたことが明らかとなった。すなわち、琵琶湖産アユの産卵期が海産アユの傾向とは反対に早期化していることになる。これまでの研究から、琵琶湖産アユの産卵時期は年によって多少のずれはあるが8月下旬から11月中旬までの3か月間に及ぶとされている。²⁹⁾海産アユの産卵期

は9月中旬から12月までであるが、緯度による傾斜が認められ、北海道や東北地方では9～10月、本州中部では9～11月、さらに九州・四国では10～12月と言われており、³⁷⁾琵琶湖産アユの産卵期は、これまでの産卵調査の結果から見ると琵琶湖の緯度（35.44°）からすると若干早い8月下旬から産卵が始まり、遅くとも11月上旬までである。このような琵琶湖産アユの早い産卵開始は、琵琶湖に陸封され氷期を経て形成されてきた遺伝的な特徴であると考えられる。³⁾この産卵期という形質が変化する場合は、1つには異なる産卵期をもつアユとの交雑が考えられるが、産卵期が早期化する方向での交雑は今のところ考え難いので、別の要因を検討する必要がある。海産アユの産卵回数は基本的に1回とされているが、⁶²⁾コアユは多回産卵で多くが2回の産卵を行い、中には3回目の産卵を行う可能性も指摘されており、1回目と2回目の産卵には15から20日間を要すると言われている。^{63,64)}さらに、1回目と2回目の産卵数は大きく変わらないとされている。⁶⁴⁾従って、もし9月中旬に1回目の産卵を行うと2回目は早くとも10月にほぼ同じ規模の産卵が行われることが期待される。また、湖産アユの産卵集団には、産卵期まで琵琶湖で過ごし産卵直前の8月下旬から9月に河川に遡上して産卵する「そ河産卵集団」（コアユ）と春季に河川に遡上して河川の中流域を中心に大きく成長して産卵期に産卵場である河川下流域まで降河する「降河産卵集団」（オオアユ）が存在し、「そ河産卵集団」は9月上旬を産卵盛期とし、また「降河産卵集団」はそれよりも遅れて産卵場へ現れ9月中旬以降に産卵するとされている。⁶⁵⁻⁶⁷⁾これらの「集団」については、連続的な変異であって明瞭な「集団」の分化は認められないとも指摘されている。^{68,69)}いずれにしても琵琶湖産アユの河川遡上や産卵期は多様で多彩な生活史を示すことから、産卵数の長期的な変化を検討する場合は、これらの変異も十分に考慮する必要がある。また、アユの体型が産卵期に影響し、小さなアユが出現する年は成熟または産卵が遅れることも報告されている。^{29,30)}産卵期のアユの体サイズについては、長期の測定結果がないものの7月下旬の結果は、多くが早期産卵のコアユになると考えられるエリ捕獲アユで1960年代から変化がなかったが、河川遡上のいわゆるオオアユでは大型化の傾向が認められた。早期産卵の主体を占めるとされるコアユで体サイズに変化がなかったことは、産卵の早期化にアユの体サイズが影響を及ぼし

ている可能性を排除できるものと考えられる。

次に、1970年代から2000年代にかけての産卵の早期化の進展について考察したい。この時期に琵琶湖産アユに起こった変化としては、1970年代にナグビブリオ病による河川遡上魚の産卵初期の大量斃死が上げられる。これはNon-cholera Vibrio 菌によるものであった。⁷⁰続いて、1990年代の冷水病発生初期における河川遡上魚の大量斃死は極めて深刻で、春季から初夏に河川遡上したアユがほぼ全滅する事態であったことから、⁷¹いわゆるオオアユの産卵資源が大幅に減少したことが推定できる。さらに、2000年代にはエドワジエラ・イクタルリ病によるアユへの魚病被害が発生している。⁷²産卵期のアユは成熟が進むと同時に免疫機能が落ちて冷水病菌やエドワジエラ・イクタルリ菌に感染し易くなることが知られており、産卵期が進むと被害がより大きくなる可能性が指摘されている。⁷³これらの疾病によるアユ大量死亡の影響は、産卵期後半に産卵群の主体となるオオアユ資源を減少させるとともに、早期産卵群であるコアユが琵琶湖から遡上して時間を置かず産卵する場合には発病を免れて1回目の産卵をするが、2回目以降の産卵など河川遡上後に時間を要した場合に発病して斃死する事態が頻繁に起こっていた可能性がある。これらの影響で産卵期後半の産卵数が減少し、相対的に早期の産卵数を増加させた可能性があるものと考えられる。実際、安定同位体を使った研究から、2010年の数河川におけるアユ産着卵の分析では、石田川や天野川などでは、ほとんどがコアユに由来する卵であったと報告されており、⁷⁴琵琶湖全体における産卵親魚としてのオオアユ資源の減少やコアユの2回目以降の産卵の減少についてさらに精査する必要がある。

上記では、近年における琵琶湖産アユの産卵河川の偏りや産卵時期の早期化を明らかにした。琵琶湖産アユの生活史の変化については、「電照飼育による産卵期の人為的制御が始まった人工河川の影響など」も指摘されている。⁶⁶アユの産卵用人工河川は、安曇川と姉川の2河川の河口部に設置され、1981年から稼働している。⁷⁵親魚に用いるアユは、産卵期の天然のものに加えて、あらかじめ人工飼育された親魚に電照によって日長時間を制御し、⁷⁶1回目の産卵が同期して9月に行われるように調整されてきた。2000年以降の人工河川からのアユ仔魚の流下数とその時期は、年当たり平均 27.6 ± 1.0 億尾 (平均±SD) であり、流下時期は9

月以前と10月以降に分けると9月以前が $71.6 \pm 13.5\%$ (平均±SD) と多くを占めている。人工河川から流下する仔魚の琵琶湖内での分散や天然産卵による仔魚との混合については、流下後の早い段階で琵琶湖北湖全域に分散して一部水域に偏ることはないと言われている。⁷⁷産卵期の早期化については、人工河川稼働以前の1970年代から始まっており、また、産卵河川の一部河川への偏りについては、1990年代の後半から認められることから、いずれもそれらの時期が人工河川の運用開始時期とは一致しない。しかし、人工河川からの流下仔魚数が天然の産卵数のおおよそ10~30%を示すことからその割合は比較的大きく、用いられてきた親魚の遺伝的な特徴や仔魚の流下時期の早期化が琵琶湖産アユの産卵時期や産卵河川を選択など生態に影響がなかったのか検討することも必要であろう。

本研究を進める過程でその他にいくつかの課題が出てきたことから、以下にはそれらについて論及したい。先ず琵琶湖産アユが産卵する河川が姉川や知内川に集中しているため、これら河川が産卵期に台風などで氾濫した場合は琵琶湖全体の産卵に大きな打撃となる。実際にこのような事態が2005年と2017年に起こっている。²⁰近年、台風が大型化し水害が頻発している状況から、今後さらにアユの産卵に影響を及ぼすことが危惧される。これを回避するためには産卵を他の河川にも分散させ、被害の軽減を図ることが必須であり、産卵割合が少ない河川での産卵を増加させる対策を実施することが必要である。そのためには琵琶湖産アユに合った産卵場の造成やその技術開発を進める必要がある。

次に、琵琶湖流入河川の中で大河川である野洲川や愛知川の産卵数や産卵割合が他の調査河川に比べてかなり少なかった。上述のように、その原因は産卵場の条件が適さないことが原因と考えられたが、これら河川には年によって変動があるものの春から初夏にはかなりのアユの遡上があり、オオアユとして生育し河川の漁業権漁場における友釣りなどの対象として重要な役割を果たしている。これらオオアユは、漁獲され一定割合は減耗するものの生残した個体は産卵親魚となっているはずである。しかし、野洲川や愛知川における産卵数は平均2-6億粒で、仮に5億粒としても親魚量は東¹⁰の $E=391.70W-86.89$ を用いて算出すると雌雄併せて1.3tのアユが1回産卵する値にしか過ぎないことになる。果たして河川で育ったオオアユ全てが育っ

た河川で産卵するのであろうか。天然河川へ放流されたアユ親魚の一部が、一旦琵琶湖へ降下して再び別の河川へ遡上することが報告されているので、⁷⁸⁾成熟した天然魚の河川から琵琶湖への降下も十分に可能であると考えられる。河川遡上のアユが河川で成長はできるが、その河川の下流部が産卵に適さない状態であれば一旦川を降下して別の河川の産卵場まで上り直して産卵することが可能であると考えられる。オオアユが産卵場としてどのような選択を行っているのかについて明らかにすることは、産卵場をできる限り多くの河川に分散させるうえで重要な情報になると考えられる。さらに、上記では産卵の早期化についてコアユの2回目以降の産卵の減少を仮定した。これまで、コアユが実際にどれだけ多回産卵しているのかを調査した研究はない。オオアユを含めて、琵琶湖産アユが産卵期に産卵する回数とその数がどの程度であるかを明らかにすることも重要な情報である。

要 約

1. 産卵数は1970年代から大幅に増加し1990年代にピークに達し、2000年代から2010年代にかけて減少している。琵琶湖産アユの漁獲量変化も産卵数の変化とよく一致している。
2. 1950年代から1960年代の産卵数に比較して2000年代から2010年代の産卵数ははるかに多いにもかかわらずアユの漁獲量は少ない。
3. 産卵数と翌年の漁獲量の関係が、1960年代から1970年代、1980年代から1990年代および2000年代から2010年代で大きく変化し、1960年代から1970年代では産卵数の増加は翌年の漁獲量の増加につながり、1980年代から1990年代では産卵数に関わらず漁獲量が多かったが、2000年代から2010年代では産卵数が多くても漁獲量があまり増えなくなった。
4. 河川毎の産卵量や産卵割合は河川の流程などの河川規模と関係が見られない。
5. 河川毎の産卵割合が大きく変化している河川が認められる。
6. 1994年を境に産卵割合が大幅に増加する河川（姉川・知内川・石田川）が見られ、これら河川で全体の7割以上を占めるに至っており、特に姉川の割合が大きい。
7. 産卵期の河川の流量は一部の河川（知内川・姉川）では産卵数や産卵割合と正の相関が認められた。
8. 9月の琵琶湖の水位が産卵割合と相関が認められる河川があり、正の相関が見られる河川（姉川）と負の相関が認められる河川（知内川）がある。
9. 産卵期が早期(9月)に集中するようになっている。
10. 7月下旬における親魚の体サイズの経年変化は、コアユでは変化がないが、河川を遡上するアユでは1974年以降は経年的に大型化の傾向が認められた。
11. 琵琶湖産アユ資源の安定化のためには、産卵河川の分散化を図るの必要があり、そのためには産卵場の形成条件の解明や産卵場造成技術の開発が必要である。
12. 産卵時期の早期化については、コアユおよびオオアユなどの産卵回数や産卵数の解明など基礎研究を進めることが重要である。

文 献

- 1) 横手 方 (1978): アユに関する文献集 I, 1950~1978, 淡水区水産研究所業績第 424 号, B シリーズ No. 15, 1-112.
- 2) 井口恵一朗 (1994): アユ一両側回遊から陸封へ, 川と海を回遊する淡水魚 (後藤晃・塚本勝巳・前川光司 編), 128-140. 東海大学出版会, 東京.
- 3) 谷口順彦・池田 実 (2009): アユ学, 築地書館, 東京.
- 4) 細谷和海 (2013): アユ科, 日本産魚類検索, 全種の同定, 第三版 (中坊徹次 編), 360, 東海大学出版会, 神奈川.
- 5) 谷口順彦・池田 実 (2009): アユのルーツと生態, アユ学, 15-29, 築地書館, 東京.
- 6) Fujioka Y (2012): Utilization of young ayu fish, Lake Biwa: Interactions between nature and people, ed. H. Kawanabe, M. Nishino, M. Maehata, pp. 355, Springer, New York.
- 7) Miura T (1965) Population studies based on relative abundance of five different life history stages of ayu, *Plecoglossus altivelis*, (Pisces, Plecoglossidae), in Lake Biwa, Res. Popul. Ecol., 7, 87-98.
- 8) Miura T (1966): Competitive influence of *Isaza*, *Chaenogobius isaza*, on ayu, *Plecoglossus altivelis*, in Lake Biwa, Res. Popul. Ecol., 8,

- 37-50.
- 9) 東 幹夫(1963): びわ湖における陸封アユの変異性に関する研究Ⅰ. 発育初期の分布様式と体型変異について, 日生態会誌, 20, 63-76.
 - 10) 東 幹夫(1973): びわ湖における陸封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, 日生態会誌, 23, 147-159.
 - 11) 関 伸吾・谷口順彦(1985): 西南日本におけるアユ地方集団間の遺伝的分化, 高知大学海洋生物研報, 7, 39-48.
 - 12) 関 伸吾・谷口順彦・田 祥鱗(1988): 日本及び韓国の天然アユ集団間の遺伝的分化, 日水誌, 54, 559-568.
 - 13) Iguchi K, T Ohkawa, M Nishida (2002): Genetic structure of landlocked ayu within the Biwa Lake System, *Fish Sci.*, 68, 138-143.
 - 14) 谷口順彦・薫仕・近藤桂太・今井貞美(2002): 遺伝マーカーによる吉野川における陸封型放流アユの混合率および両側回遊型アユの分布の推定, 水産増殖, 50, 17-24.
 - 15) 岩田祐士・武島弘彦・田子泰彦・渡辺勝敏・井口恵一郎・西田 睦(2007): ミトコンドリア SNP 標識で追跡した放流琵琶湖産アユの行方, 日水誌, 73, 278-283.
 - 16) 西森克浩・岸田 達・松田裕之(1992): 琵琶湖産アユの漁況予測, 日水誌, 58, 653-657.
 - 17) 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, 日水誌, 76, 670-677.
 - 18) 藤岡康弘(2017): 魚類と湖岸環境の保全, 琵琶湖岸からのメッセージ(西野麻知子・秋山道雄・中島拓男 編), 151-173, サンライズ出版, 彦根.
 - 19) 寺井章人・遠藤 誠・田中秀具・井戸本純一・上野世司・臼杵崇広・上垣雅史(2014): 平成24年度のアユ資源調査結果概要, 平成24年度滋水試事業報告, p. 42.
 - 20) 酒井明久・片岡佳孝・西森克浩(2008): 琵琶湖産アユにおける2005年漁期の不漁原因, 滋水試研報, 52, 13-22.
 - 21) 有馬武司・田沢 茂(1960): コアユ資源予測調査, 滋水試研報, 11, 34-43.
 - 22) 有馬武司・水沼栄三・田沢 茂(1961): コアユ資源予測調査, 滋水試研報, 13, 17-28.
 - 23) 有馬武司・水沼栄三・伊東寅男(1962): コアユ資源予測調査, 滋水試研報, 14, 91-108.
 - 24) 有馬武司・山村金之助・吉原利雄(1963): コアユ資源予測調査, 滋水試研報, 16, 63-82.
 - 25) 山村金之助・岩崎治臣(1964): コアユ資源予測調査, 滋水試研報, 19, 29-55.
 - 26) 伊藤 隆・岩井寿夫(1990): びわ湖産仔稚アユ個体群の体重-体長関係について, 水産増殖, 38, 105-112.
 - 27) 国土交通省近畿地方建設局琵琶湖河川事務所, ホームページ, 水位・放流量・雨量, <https://www.kkr.mlit.go.jp/biwako/index.php>, 参照2019年7月.
 - 28) 中 賢治・伏木省三・藤岡康弘・里井晋一・大野喜弘・田沢 茂・岩井寿夫・大田洋行・笹井 仁・田中秀具・永井嘉久・内海佳子・堀田守人(1980): 琵琶湖へ流入する仔アユ量(1978)の推定-Ⅱ, 滋水試研報, 34, 1-165.
 - 29) 伏木省三・田沢 茂・八木久則(1974): 滋賀県におけるアユの産卵期ならびに成熟について, 滋水試研報, 25, 46-51.
 - 30) Iguchi K. (1996): Size-specific spawning pattern in ayu, *Plecoglossus altivelis*, *Ichthyological research*, 43, 193-198.
 - 31) 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, 日生態会誌, 23, 126-139.
 - 32) Kawabata K. (2002): Stomach contents of the landlocked dwarf ayu in lake Biwa, Japan, *Limnology*, 3, 135-142.
 - 33) Tsugeki N., H. Oda, J. Urabe (2003): Fluctuation of the zooplankton community in Lake Biwa during the 20th century: a paleolimnological analysis, *Limnology*, 4: 101-107.
 - 34) Hsieh CH., Y. Sakai, S. Ban, K. Ishikawa, S. Ichise, N. Yamamura, M. Kumagai (2011): Eutrophication and warming effects on long-term variation of zooplankton in Lake Biwa, *Biogeoscience*, 8, 1383-1399.
 - 35) 大久保卓也(2015): 琵琶湖の水質変化と漁獲量の変動, 海と湖の貧栄養化問題—水清ければ魚棲まず—(山本民次・花里孝幸 編著), pp. 29-49, 地

- 人書館, 東京.
- 36) 岡村貴司 (2008): 琵琶湖の水質および水象の長期変動, 滋水試研報, 52, 33-40.
- 37) 白石芳一・鈴木規夫 (1962): アユの産卵生態に関する研究, 淡水研報, 12, 83-107.
- 38) 石田力三 (1959): アユの産卵生態-I, 産卵群の構造と産卵構造, 日水誌, 25, 259-268.
- 39) 石田力三 (1961): アユの産卵生態-II, 産卵魚の体型と産卵床の砂礫の大きさ, 日水誌, 27, 1052-1057.
- 40) 石田力三 (1962): アユの産卵生態-III, 産卵場の水深と産卵魚の体型, 日水誌, 28, 399-40 日水誌.
- 41) 石田力三 (1964): アユの産卵生態-IV, 産卵水域と産卵場の地形, 日水誌, 30, 478-485.
- 42) 石田力三 (1967): アユの産卵生態-V, 産卵場の構造, 淡水研報, 17, 7-19.
- 43) 西田 睦 (1978): びわ湖のコアユの産卵生態, 日水誌, 44, 577-585.
- 44) 中 賢治・伏木省三・大野喜弘・田沢 茂・里井晋一・的場 洋・岩井寿夫・藤岡康弘・山田啓二・小松秀樹・成田達彦・大原康之 (1979): 琵琶湖へ流入する仔アユ量(1977)の推定-I, 滋水試研報, 32, 1-194.
- 45) 宇野木早苗 (2015): 森川海の水系一形成と切断の脅威一, 恒星社厚生閣, 東京.
- 46) 滋賀県 (2010): 淀川水系 東近江圏域河川整備計画, 1-32.
- 47) 滋賀県 (2012): 淀川水系 志賀・大津圏域河川整備計画, 1-29.
- 48) 滋賀県 (2013): 淀川水系 湖東圏域河川整備計画, 1-38.
- 49) 滋賀県 (2014): 淀川水系 甲賀・湖南圏域河川整備計画, 1-55.
- 50) 滋賀県 (2016): 淀川水系・北川水系湖西圏域河川整備計画, 1-47.
- 51) 滋賀県 (2010): 淀川水系・木曾川水系 湖北圏域河川整備計画, 1-38.
- 52) 井口恵一郎・真野静雄・安房田智司・淀 太我・田子康彦 (2011): 最近の庄川で観察されたアユの小型化, 水産増殖, 59, 459-464.
- 53) Wantzen KM., KO. Rothhaupt, M. Martin, M. Cantonati, LG. Toth, P. Fischer (2008): Ecological effects of water-level fluctuations in lakes, *Hydrobiologia*, 613, 1-184.
- 54) 亀甲武志・根本守仁・澤田宣雄・藤岡康弘 (2012): 琵琶湖沿岸におけるフナ類およびコイ産着卵の大量干出, 魚類雑誌, 59, 84-85.
- 55) 藤岡康弘 (2013): 琵琶湖固有(亜)種ホンモロコおよびニゴロブナ・ゲンゴロウブナ激減の現状と回復への課題, 魚類学雑誌, 60, 57-63.
- 56) 中川晃成・吉田天斗・井上康裕 (2016): 琵琶湖水位の 150 年、特にその自然変動および長期推移, 龍谷大学里山学研究センター2016年度年次報告書, 309-333.
- 57) 西野麻知子 (2017): 琵琶湖の水位変動と生態系への影響, 琵琶湖岸からのメッセージ (西野麻知子・秋山道雄・中島拓男 編), 43-48, サンライズ出版, 彦根.
- 58) 東 健作 (2010): 四万十川におけるアユの長期的な漁獲変動と近年の特徴, 水産増殖, 58, 401-410.
- 59) 高橋勇夫 (2011): 気候変動とアユ, 四万十・流域圏学会誌, 10, 13-16.
- 60) 西森克浩 (2010): 平成 20, 21 年のアユの産卵開始日と産卵ピーク日の水温, 平成 21 年度滋水試事業報告, 59.
- 61) 西森克浩 (2010): 高水温がアユの産卵におよぼす影響, 平成 21 年度滋水試事業報告, 60.
- 62) 松山倫也・松浦修平 (1982): 組織学的観察に基づく筑後川産両側回遊型アユの成熟・産卵様式, 日水誌, 48, 1573-1582.
- 63) 松山倫也・松浦修平 (1984): 琵琶湖産アユの多回産卵現象, 日水誌, 50, 183-187.
- 64) 松山倫也・松浦修平 (1984): 琵琶湖産アユの成熟・産卵様式, 日水誌, 50, 225-231.
- 65) 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, 日生態会誌, 23, 255-265.
- 66) 東 幹夫 (2009): アユの地理的変異と琵琶湖産アユの集団構造再論, 海洋と生物, 183, 369-380.
- 67) Tsukamoto K., R. Ishida, K. Naka, T. Kajihara (1987): Switching of size and migratory pattern in successive generations of landlocked ayu, *American Fisheries Society Symposium* 1, 492-506.
- 68) 田中秀具 (2003): 琵琶湖産アユのふ化時期と成

- 長・発育, 滋水試研報, 50, 19-33.
- 69) 田中秀具 (2003): 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, 183, 401-410.
- 70) Muroga K., S. Takahashi, H. Yamanoi, M. Nishibuchi (1979): Non-cholera vibrio isolated from diseased ayu, Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 45, 829-834.
- 71) 二宮浩司・里井晋一 (1996): 天然アユのへい死調査, 平成7年度滋水試事業報告, 112-113.
- 72) 竹上健太郎 (2011): 天然水域におけるエドワジエラ・イクタルリ浸潤状況調査, 平成21年度滋水試事業報告, 78.
- 73) 金辻宏明 (2015): アユの成熟とエドワジエラ・イクタルリ感染との関係, 平成25年度滋賀県水産試験場報告, 77.
- 74) Ito T., K. Matsumura, G. Kozawa, M. Ozawa, Y. Mitsuo, A. Maruyama, M. Yuma (2015) Studying the contribution of two types of landlocked ayu fish in Lake Biwa to the next generation using nitrogen-stable isotope ratio analysis, Ichthyol Res., 62:357-362.
- 75) 中 賢治 (1987): 琵琶湖の人工河川, 滋水試研報, 39, 243-251.
- 76) 伏木省三 (1979): アユの成熟への春期長日処理の効果に関する研究, 滋水研報, 31, 1-56.
- 77) 中 賢治・田沢 茂・岩崎治臣・氏家宗二・大野喜弘・佐藤良三・石田力三 (1987): 陸封アユの種苗の増殖に関する研究 I アイソザイムによる種苗放流効果の判定, 滋水試研報, 39, 1-36.
- 78) 伏木省三・中 賢治・滝 克典 (1976): 産卵アユ親魚の河川放流後の湖中降下について, 滋水試研報, 28, 29-31.

Appendix 3. Percent of spawned eggs number of each spawning egg survey.

Period	First	Second	Third	fourth	Fifth	Sixth	Seventh	
	8/16-8/31	9/1-9/15	9/16-9/30	10/1-10/15	10/16-10/30	11/1-11/15	11/16-11/30	
1960	0.000	0.000	40.233	54.823	4.943	0.000	0.000	100
1961	0.000	8.504	89.402	2.094	0.000	0.000	0.000	100
1962	0.000	0.000	3.309	33.944	62.747	0.000	0.000	100
1963	0.000	0.025	40.875	39.802	16.643	2.655	0.000	100
1964	0.000	0.000	0.161	89.360	10.128	0.351	0.000	100
1965	0.257	0.000	3.710	74.694	19.945	1.393	0.000	100
1966	0.000	0.015	29.004	54.408	13.250	3.322	0.000	100
1967	0.000	1.220	22.981	6.994	25.129	43.676	0.000	100
1968	0.000	19.567	41.372	30.749	8.313	0.000	0.000	100
1969	0.000	18.174	38.391	37.917	5.422	0.095	0.000	100
1970	0.000	0.000	42.355	45.878	11.767	0.000	0.000	100
1971	0.617	0.000	98.989	0.394	0.000	0.000	0.000	100
1972	0.000	1.398	43.830	15.392	38.558	0.821	0.000	100
1973	0.000	47.835	37.467	0.000	13.731	0.967	0.000	100
1974	0.000	4.603	74.036	9.416	10.600	1.346	0.000	100
1975	0.000	0.517	40.949	19.776	32.442	6.316	0.000	100
1976	0.000	0.000	49.519	46.347	4.131	0.002	0.000	100
1977	0.000	0.088	21.577	49.944	27.474	0.917	0.000	100
1978	3.682	74.219	0.000	21.548	0.445	0.106	0.000	100
1979	0.051	13.357	24.635	61.775	0.182	0.000	0.000	100
1980	0.000	1.372	48.565	44.122	5.644	0.296	0.000	100
1981	0.000	0.000	53.811	19.540	25.526	1.122	0.000	100
1982	66.727	29.020	2.683	0.689	0.872	0.000	0.008	100
1983	0.000	0.026	12.575	73.745	12.043	1.610	0.000	100
1984	0.000	0.000	13.773	20.838	64.375	1.013	0.000	100
1985	0.000	0.000	19.964	51.747	26.177	2.111	0.000	100
1986	6.874	78.288	3.728	10.137	0.972	0.000	0.000	100
1987	4.801	21.814	26.245	24.699	8.803	12.383	1.255	100
1988	33.778	46.467	13.082	5.934	0.739	0.000	0.000	100
1989	0.000	13.973	58.384	21.883	5.738	0.021	0.000	100
1990	0.039	15.482	0.000	83.874	0.605	0.000	0.000	100
1991	0.001	46.953	21.185	31.527	0.334	0.000	0.000	100
1992	0.002	1.487	66.017	25.963	6.423	0.109	0.000	100
1993	0.000	0.316	92.887	6.599	0.153	0.044	0.000	100
1994	0.000	0.023	81.616	13.788	4.410	0.162	0.000	100
1995	0.000	43.207	31.274	22.640	2.594	0.278	0.006	100
1996	0.000	72.065	22.074	4.708	1.123	0.029	0.000	100
1997	0.000	1.823	83.228	14.494	0.449	0.006	0.000	100
1998	0.000	15.519	12.490	71.989	0.000	0.002	0.000	100
1999	0.000	0.102	63.522	36.143	0.198	0.034	0.000	100
2000	0.000	0.000	67.952	29.130	2.919	0.000	0.000	100
2001	0.036	34.081	57.899	7.606	0.378	0.000	0.000	100
2002	0.000	0.093	35.685	63.401	0.821	0.000	0.000	100
2003	0.000	30.216	52.358	16.997	0.424	0.006	0.000	100
2004	0.000	37.724	47.893	14.290	0.094	0.000	0.000	100
2005	0.052	72.480	25.406	1.218	0.843	0.000	0.000	100
2006	0.000	63.773	26.070	7.779	2.379	0.000	0.000	100
2007	0.000	1.545	66.396	24.588	7.471	0.000	0.000	100
2008	0.000	47.942	39.418	11.894	0.747	0.000	0.000	100
2009	0.291	32.494	11.034	55.895	0.286	0.000	0.000	100
2010	0.000	3.082	39.828	52.269	4.821	0.000	0.000	100
2011	0.000	10.096	72.824	16.322	0.757	0.000	0.000	100
2012	0.000	11.942	18.167	66.617	3.190	0.083	0.000	100
2013	21.718	72.333	5.834	0.064	0.051	0.000	0.000	100
2014	0.821	51.352	13.313	33.818	0.696	0.000	0.000	100
2015	0.000	78.830	17.985	2.945	0.240	0.000	0.000	100
2016	0.000	2.453	74.708	22.789	0.049	0.000	0.000	100