

河川水温がアユの産卵に与える影響

井出 充彦

Effects of river water temperature on the number of spawned eggs of ayu (*Plecoglossus altivelis*)

Atsuhiko Ide

キーワード：アユ、琵琶湖、魚群、産着卵数、河川水温

琵琶湖漁業にとって、アユ(*Plecoglossus altivelis*)は全漁獲量の約半量を占め、佃煮や揚げ物などに利用される鮮魚はもとより、活魚は河川放流用や養殖種苗として出荷されるなど最も重要な魚種である。ところが、近年アユに肥満度低下や、成長不良がおこり、それが産卵調査による産着卵数の大幅な減少や「かつてない」といわれるほどの不漁の原因となっている。¹⁻³⁾

このような中で、アユ資源の予測技術の確立は急務となっており、前報告では、人工河川の効果的運用をはかるため、説明変数に魚群数調査により得られたアユの魚群数とエリで漁獲されたアユの月別平均体長を用いた次期総有効産着卵数(有効産着卵とは底質に付着した死卵を除く生卵のことである。)、早生まれ有効産着卵数、遅生まれ有効産着卵数のそれぞれを予測する回帰式を重回帰分析変数増減法により求めた。⁴⁾

ところが、2023年6月の時点でこの式を用いて次期総有効産着卵数(以降「次期」を省略する。)を算出したところ、平年並みの約109.8億粒と予測されたが、実際は平年値比20%の15.2億粒の実測値となり乖離が大きかった。ただし、遅生まれ有効産着卵数を予測する回帰式での遅生まれ有効産着卵数の推定値は7.5億粒であったところ、実測値は7.4億粒でありほぼ同数であった。

この原因としては、総有効産着卵数の予測に用いた6月のアユのエリ漁獲物の平均体長が平年値比109%の67.7mmであり、前報告での解析結果から6月の体長が大きいほど早生まれ有効産着卵数が多くなると予測されるなか、夏季の猛暑のため、産卵場となる河川下流部での河川水温の低下が例年に比べて遅く、9月中旬の第2次産卵調査まで河川水温の

1日の最低水温が産卵適水温の上限値23℃を上回る値で推移したことで産卵不調に陥ったのではないかと推測している。⁵⁻⁷⁾

そこで、本報告では河川水温の影響を回帰式上で裏付けるため、前報告で求めた総有効産着卵数、早生まれ有効産着卵数、遅生まれ有効産着卵数の各予測式の説明変数(魚群数と平均体長)に、各次産卵調査別に各調査河川の水温を平均した値(以降「平均水温」という。)を加え、変数増減法で重回帰分析を行い、標準偏回帰係数を比較した。

材料および方法

本報告でいう産卵調査とは、滋賀県水産試験場(以下「当場」という。)が、長年アユの産卵状況調査として、琵琶湖に流入する主要11河川の下流部で実施している産着卵数調査のことであり、8月下旬から11月上旬まで、2週間に1回の頻度で6~7回実施し、各次調査で得られた推定有効産着卵数を合計し総有効産着卵数としている。産卵調査時の水温は、調査が日中であることから、日中の水温であり、測定確認時刻は一定していない。

琵琶湖のアユの産卵期は通常8月下旬から11月上旬の間にあるが、前報告に従い総有効産着卵数のほか、早生まれ有効産着卵数(9月中旬までの有効産着卵数で、産卵調査では第2次調査までに該当し、おおむね9月中にふ化するもの)と、遅生まれ有効産着卵数(9月下旬以降の有効産着卵数で、産卵調査では第3次調査以降に該当し、おおむね10月以降にふ化するもの)に分けた(以降「生まれ」は「ふ化」と同義とする。)

魚群数調査とは琵琶湖の水深30m等深線上付近

を周回し、魚群探知機により確認される魚群数を計数する調査のことで、1月から8月まで、各月の中旬に1回の頻度で実施している湖中アユ分布調査のことである。⁸⁾

説明変数とした魚群数には2003年から参考区間として追加調査している「延勝寺～西野」「つづら尾～海津大崎」「今津～外ヶ浜」「彦根～愛知川」の各地先の魚群数は、分析にそれ以前のデータも使用するため含めなかった。2003年からはこれらの区間を加えることによって切れ目のない全周調査となっている。

なお、前報告で用いたデータベースをもとに集計した平均体長と、その時々担当者がその都度公表してきた平均体長との間に、年によってわずかに差がみられたので、本報告では後者に統一し2021年までのデータで再度回帰式を求め直したところ次の通りとなった。

総有効産着卵数を予測する回帰式は次のとおりであった。

$$Y_T = 0.128X_{I_{May}} + 6.27X_{2_{Jun}} - 323$$

$$\hat{R}^2=0.589 \quad p<0.01$$

Y_T は総有効産着卵数(億粒)、 $X_{I_{May}}$ は5月魚群数(群)、 $X_{2_{Jun}}$ は6月平均体長(mm)である。 \hat{R}^2 は自由度修正済決定係数である。標準偏回帰係数は説明変数の順に0.661、0.413であった。

同様に早生まれ有効産着卵数を予測する回帰式は、

次の通りであった。

$$Y_E = -0.089X_{I_{Apr}} + 3.87X_{2_{Jun}} - 182$$

$$\hat{R}^2=0.355 \quad p<0.01$$

Y_E は早生まれ有効産着卵数(億粒)、 $X_{I_{Apr}}$ は4月魚群数(群)である。標準偏回帰係数は説明変数の順に-0.523、0.413であった。

なお、魚群数の回帰係数の符号が負となる理由は、各月魚群数と早生まれ有効産着卵数との間に負の相関関係があるためであり、魚群数が多いほど早生まれ有効産着卵数が少なくなる一方で、遅生まれ有効産着卵数が多くなり総有効産着卵数も多くなる。

同様に遅生まれ有効産着卵数を予測する回帰式は次のとおり単回帰式となった。

$$Y_L = 0.184X_{I_{Jun}} - 0.201$$

$$R^2=0.707 \quad p<0.01$$

Y_L は遅生まれ有効産着卵数(億粒)、 $X_{I_{Jun}}$ は6月魚群数(群)である。なお、前報告では説明変数を $X_{2_{Jun}}$ と表記したが、 $X_{I_{Jun}}$ の誤りであり訂正する。説明変数の標準偏回帰係数は0.848であった。

そして、それぞれの関係式で選択された説明変数に、総有効産着卵数を目的変数とする式では、第1次調査(8月下旬)から第4次調査まで(10月中旬)、早生まれ有効産着卵数を目的変数とする式では、早生まれ時に該当する第1次調査時と第2次調査時(9月中旬)、遅生まれ有効産着卵数では遅生まれ時に該

表1 使用データ一覧

	魚群数(群)			平均体長(mm)			調査次別平均水温(°C)				有効産着卵数(億粒)		
	4月	5月	6月	4月	5月	6月	第1次	第2次	第3次	第4次	総計	早生まれ	遅生まれ
1995年	80	233	246	50.6	55.0	61.4	24.6	21.4	22.9	20.5	73.8	24.9	48.9
1996年	29	34	52	43.7	47.0	59.4	20.0	21.0	19.6	18.3	108.6	80.0	28.6
1997年	442	472	554	53.9	58.6	67.0	24.5	24.1	20.8	18.6	200.7	5.3	195.4
2000年	829	546	467	58.4	58.5	61.2	26.3	25.3	22.4	19.6	133.6	0.0	133.6
2001年	372	599	719	55.7	59.3	61.1	24.1	22.0	21.0	19.5	174.1	56.6	117.5
2002年	308	381	650	56.3	58.2	59.2	26.0	25.5	20.6	19.6	53.2	0.1	53.1
2003年	92	134	257	56.8	59.4	64.2	23.5	24.3	19.7	17.5	59.6	18.5	41.1
2005年	104	167	122	54.9	63.1	72.1	24.5	23.5	21.9	21.2	153.3	116.1	37.2
2006年	73	23	140	53.1	61.0	67.0	24.8	22.2	21.1	19.0	87.8	61.1	26.7
2007年	393	502	919	61.4	68.1	69.3	23.1	23.4	23.4	19.7	177.3	3.5	173.8
2008年	203	353	431	58.9	67.2	59.8	22.4	22.9	20.4	19.4	154.6	82.7	71.9
2009年	173	327	442	53.5	55.1	62.5	23.2	20.6	20.6	17.2	107.4	38.1	69.3
2010年	459	675	837	58.4	63.2	62.7	27.0	23.7	20.5	19.9	252.3	9.8	242.5
2013年	12	24	70	50.6	55.2	59.5	25.2	23.0	21.7	21.5	45.1	42.5	2.6
2014年	21	99	174	54.5	58.1	64.0	23.2	22.0	22.6	17.6	70.7	37.2	33.5
2015年	5	286	197	47.9	57.0	60.1	23.1	21.2	19.0	18.3	97.1	79.3	17.8
2016年	718	1,558	1,331	51.1	58.4	60.9	23.1	23.7	21.1	18.1	213.8	6.4	207.4
2017年	16	6	96	39.9	48.6	53.4	25.3	22.3	21.5	20.6	2.7	0.1	2.6
2019年	110	344	315	45.1	59.2	59.3	22.5	25.6	22.5	20.6	53.6	13.1	40.5
2020年	406	322	527	54.0	56.4	63.8	26.8	25.2	22.6	19.8	47.8	12.4	35.3
2021年	64	463	168	46.6	53.8	69.2	25.4	22.5	22.2	22.9	156.2	138.9	17.3
2023年	14	59	42	51.8	58.0	67.7	25.7	24.5	23.4	19.7	15.2	7.7	7.5

当する第3次調査時(9月下旬)と第4次調査時(10月中旬)の平均水温を目的変数に加えて、さらに2023年の各データを加え変数増減法で重回帰分析を行った。

なお、第5次調査時(10月下旬)以降の水温データを使用しなかった理由は欠測があること、平均水温が20℃以下であり産卵適水温以上となることがほぼないと考えられたからである。

解析にはマイクロソフト社の表計算ソフトEXCEL上で動作する市販の統計解析アドインソフトEXCEL多変量解析Ver.7(株式会社エスミ)を用いた。残差の正規性は、正規確率プロットで確認した。また、説明変数の多重共線性については、VIF(Variance Inflation Factor)値が1.2未満で問題ないことを確認した。使用したデータの一覧は表1に記した。

なお、使用したデータは前報告と同様、調査範囲や調査河川数が現在と同等と認められる1989年以降で、産卵調査が増水等で不完全であった年や、アユの肥満度が極端に低下し異常値となった2012年のデータは除いた。その結果、1989年から1994年まで、1998年、1999年、2004年、2011年、2012年、2022年を除く22年間のデータとなった。

結果

総有効産着卵数を目的変数とした回帰式 説明変数として5月魚群数と6月平均体長のほか、第3次調査時平均水温が選択され次の通りとなった。

$$Y_T = 0.135X1_{May} + 7.01X2_{Jun} - 18.3X3_{3rd} + 15.5$$

$$\hat{R}^2 = 0.634 \quad p < 0.01$$

Y_T は総有効産着卵数(億粒)、 $X1_{May}$ は5月魚群数(群)、 $X2_{Jun}$ は6月平均体長(mm)、 $X3_{3rd}$ は第3次調査時平均水温(℃)である。標準偏回帰係数は、説明変数の順に0.628、0.452、-0.336であった。

早生まれ有効産着卵数を目的変数とした回帰式 説明変数として魚群数は選択されず、6月平均体長のほか、第2次調査時平均水温が選択され次の通りとなった。

$$Y_E = 3.54X2_{Jun} - 14.3X3_{2nd} + 145$$

$$\hat{R}^2 = 0.331 \quad p < 0.01$$

Y_E は早生まれ有効産着卵数(億粒)、 $X3_{2nd}$ は第2次調査時平均水温(℃)である。標準偏回帰係数は、説明変数の順に0.384、-0.541であった。

遅生まれ有効産着卵数を目的とした回帰式 説明変数として水温は選択されず次のとおり単回帰式となった。

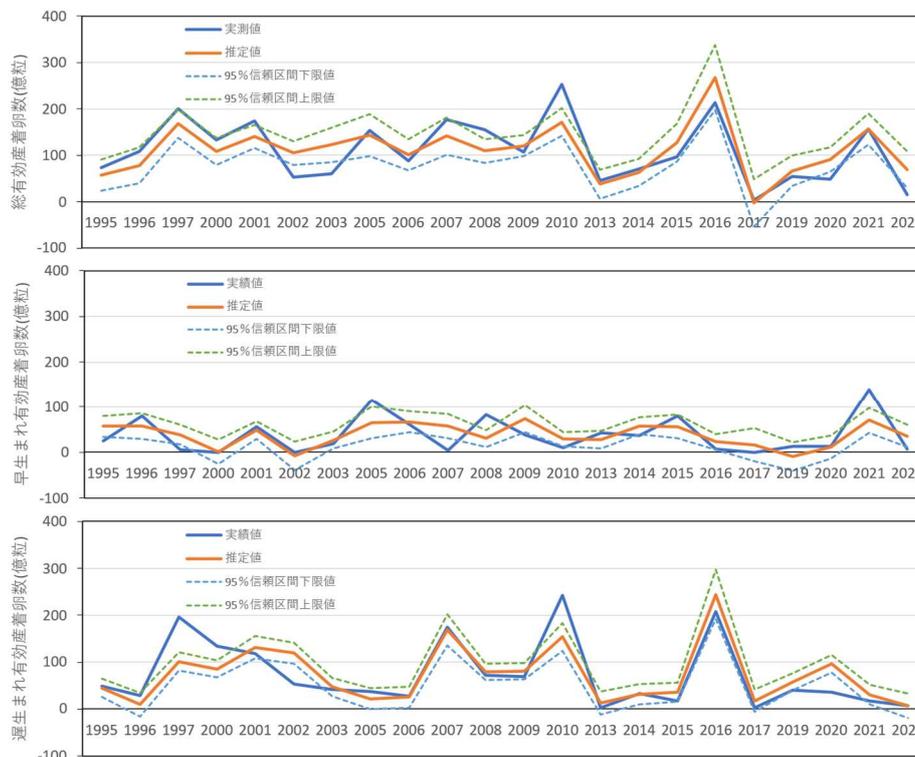


図1 有効産着卵数を目的変数とした回帰式による推定値と実測値の推移。

$$Y_L = 0.184X_{I_{Jun}} - 0.202$$

$$R^2=0.719 \quad p<0.01$$

Y_L は遅生まれ有効産着卵数(億粒)、 $X_{I_{Jun}}$ は6月魚群数(群)である。説明変数の標準偏回帰係数は前述の通り0.848であった。

図1に推定値と実測値の推移および95%信頼区間を示した。いずれの場合も推定値と実測値には乖離が大きい年もみられ、例えば、2023年の場合、遅生まれ産着卵数では推定値と実測値は同数の7.5億粒であったが、総有効産着卵数では推定値69.3億粒に対し実測値15.2億粒で、乖離が54.1億粒、早生まれ有効産着卵数では、推定値35.8億粒に対し実測値7.7億粒で、乖離が28.1億粒であった。しかし、全年を通してではいずれの場合もおおむね同様の傾向を示した。

考 察

総有効産着卵数を目的変数とした回帰式では、データの変動のうち回帰式で説明できる割合を示す自由度修正済み決定係数(\hat{R}^2 値)は0.634と高く、この点ではやや精度が高いと言えた。ここでは、5月魚群数と6月平均体長に加えて第3次産卵調査時(9月下旬)平均水温が選択された。標準偏回帰係数を絶対値で比較すると、第3次産卵調査時平均水温は、5月魚群数、6月平均体長に続く回帰式への寄与の程度となり、標準偏回帰係数の絶対値の合計値の22.9%を占めた。符号が負であることから、第3次調査時平均水温が高いほど総有効産着卵数が少なくなる傾向があり、その他の説明変数ほどではないものの、平均水温は重要な要因であると考えられた。

早生まれ有効産着卵数を目的変数とした回帰式では、 \hat{R}^2 値が0.331であり、やや精度は低い、4月魚群数が選択されず、6月平均体長と第2次調査時(9月上旬～中旬)水温が選択された。標準偏回帰係数を絶対値で比較すると、6月平均体長よりも第2次調査時水温の寄与の程度が高く、標準偏回帰係数の絶対値の合計値の58.5%を占めた。符号が負であることから、第2次調査時平均水温が高いほど総有効産着卵数が少なくなる重要な要因であると考えられた。

遅生まれ有効産着卵数を目的変数とした回帰式では、平均水温は選択されず、単回帰式となり、資源

量指標である6月魚群数の変動で遅生まれ有効産着卵数の変動の大部分が説明され、河川水温の影響はほぼ受けないものと考えられた。これは、遅生まれとなる第3次調査時以降では産卵適水温より上回るものが少ないためと考えられる。

これらの結果は、あくまで統計学的な計算によるものであり、選択されなかった説明変数が全く影響を与えないとは言い切れない。また、厳密には総有効産着卵数を求める回帰式については説明変数の数に対してデータ数がやや少ないことも精度を下げる要因の一つである。さらに、産着卵数については死卵数を考慮していないこと、水温は調査時の日中の水温であることも、それぞれ誤差要因と考えられる。

なお、死卵は分解しきるまでに長期間河床に残る可能性があり、調査次をまたいだ重複計数が考えられるため、死卵数は参考値扱いとして計数している。また、水温の高低によってふ化率が変化し、ふ化適水温⁹⁾の上限である20℃を超えた場合に死卵率が上昇し、有効産着卵率が低下すると考えられるが、ここでは考慮していない。

しかし、9月中の平均水温が高ければ総有効産着卵数と、早生まれ有効産着卵数が減少する傾向が回帰式上で確認されたことは、2023年のアユで当初の早生まれ産着卵数の実測値が推定値を大幅に下回ったことの裏付けとなる結果といえる。

平均水温は事前に把握することはできないことから、実用的な予測には使えない。しかしながら、今後温暖化が進むことが予想されることから、9月にアユの産卵適水温を上回る高水温が頻発することが予想され、ひいては資源(魚群数)の低水準による早生まれへの偏りと産卵不調による不漁が生じる悪循環が常態化する可能性が高い。言い換えれば、資源が少なくなれば高成長により1尾当たりの抱卵数が多くなることによる資源の回復過程が機能しなくなる可能性がある。

9月の猛暑が予想される場合には、唯一の増殖手段である人工河川への親魚放流数を増やすことも検討が必要と思われる。^{7,10,11)}人工河川では琵琶湖の水深約20mの冷水と水深約5m表層水を別々のポンプで汲み上げ混合することにより産卵適水温範囲内の約18℃に保つことができる。

9月の河川水温が産着卵数に与えるメカニズムについては、遅生まれ有効産着卵数には水温の影響が

ほとんどないと考えられること、9月中旬の平均水温が高いほど早生まれ有効産着卵数が少なくなることから、産卵が遅れるのではなく、産卵そのものが抑制され、⁹⁾産卵に至らず河川内に長期間とどまっている間に腹腔内に排卵された卵が比較的速やかに過熱になるとともに、¹²⁾体力が消耗して斃死したり、カワウなどの外敵に捕食されたりすることなどが考えられるが、詳細についてはさらに検討が必要である。

謝 辞

本報は、当場の現資源調査担当者はじめこれまで長年アユ資源調査に関わってこられた当場のアユ資源調査担当者や補助調査員、サンプルの測定等基礎処理を行った臨時的職員により収集整理したデータを用いており、これらの皆様に感謝申し上げます。

摘 要

1. アユの有効産着卵数に対する水温の影響を回帰式上で裏付けるため、前報告で示した総有効産着卵数、早生まれ有効産着卵数、遅生まれ有効産着卵数の各回帰式で得られた説明変数に、各産卵調査時の各河川の平均水温を説明変数に加え、変数増減法で再度重回帰式を作成し標準偏回帰係数を比較した。
2. その結果、総有効産着卵数を目的変数とした回帰式では第3次調査時(9月下旬)平均水温が高いほど総有効産着卵数が少なくなる傾向があった。
3. 早生まれ有効産着卵数を目的変数とした回帰式では、第2次調査時(9月中旬)平均水温が高いほど早生まれ有効産着卵数が少なくなる傾向があった。
4. 遅生まれ有効産着卵数を目的変数とした回帰式では、平均水温は選択されず、水温の影響はほぼ受けないものと考えられた。
5. これらのことから、9月中の平均水温が高ければ総有効産着卵数と、早生まれ有効産着卵数が減少する傾向があることが回帰式上で確認され、2023年のアユで当初の予測を下回ったことの裏付けとなる結果となった。
6. 温暖化が進めば、今後も同様のことが常態化する可能性が高い。

文 献

- 1) 吉岡剛・寺井章人(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,52.
- 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):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,64.
- 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) 井出充彦(2024):琵琶湖のアユの魚群数と産着卵数との関係とその応用,滋賀県水産試験場研究報告,59,29-40.
- 5) 西森克浩(2011):平成20年,21年のアユの産卵開始日と産卵ピーク日の水温,平成21年度滋賀県水産試験場事業報告,59.
- 6) 西森克浩(2011):高水温がアユの産卵におよぼす影響,平成21年度滋賀県水産試験場事業報告,60.
- 7) 西森克浩(2011):湖産アユ産卵期の河川水温の長期変化がアユの産卵に及ぼす影響予想,平成21年度滋賀県水産試験場事業報告,61.
- 8) 佐々木賀治・松田直往・太田滋規・臼杵崇広・大前信輔(2024):コアユ資源予測調査データ(令和4年度),滋賀県水産試験場研究報告,59,59-76.
- 9) 島津忠秀(1968):第二章生態と生理. 養魚講座3巻.9-23,緑書房,東京.
- 10) 岩崎治臣(1987):琵琶湖産アユ種苗の現状と増殖対策.滋賀県水産試験場研究報告,39,68-75.
- 11) 中賢治(1987):解説-琵琶湖の人工河川.滋賀県水産試験場研究報告,39,243-251.
- 12) 酒井清(1974):V産出卵の卵質評価10 淡水魚,魚類の成熟と産卵-その基礎と応用,日本水産学会編,100-112,恒星社厚生閣,東京.